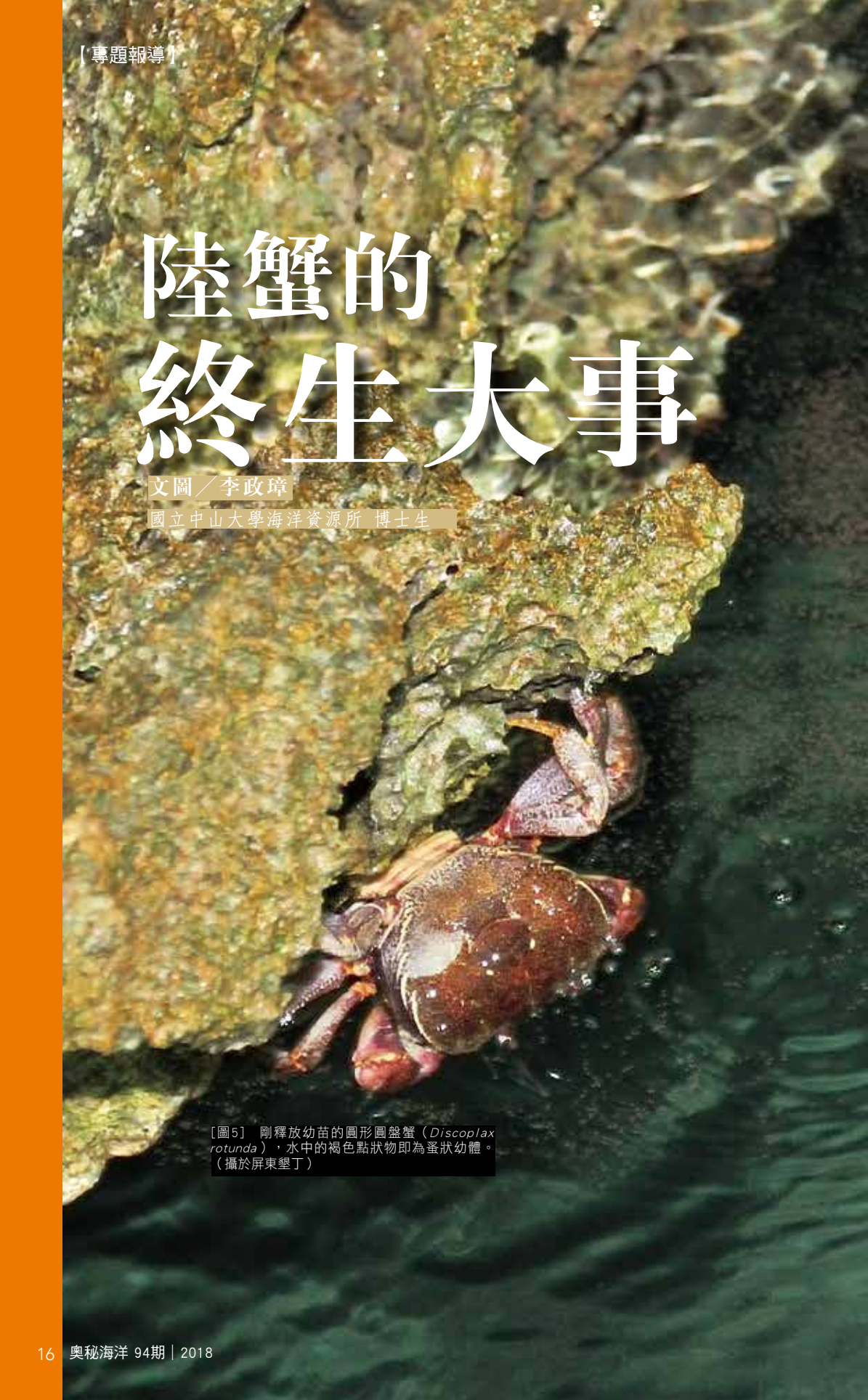


陸蟹的 終生大事

文圖／李政璋

國立中山大學海洋資源所 博士生



[圖5] 剛釋放幼苗的圓形圓盤蟹 (*Discoplax rotunda*)，水中的褐色點狀物即為蚤狀幼體。
(攝於屏東墾丁)



[圖1] 集體爬上沙洲的字紋弓蟹 (*Varuna litterata*)。(攝於屏東滿州)



[圖2] 成群上溯的字紋弓蟹 (*Varuna litterata*) 大眼幼體。(攝於屏東滿州)



[圖3] 在水下爬行的大眼幼體。
(攝於屏東滿州)



[圖4] 小群的大眼幼體近照。(攝於印尼)

陸蟹是甚麼？

「螃蟹」是一群生活在海洋的生物，但有一小部分的家族已漸漸的往較乾燥的陸地棲息。這類離水而居的螃蟹，習稱「陸蟹」。所謂的「陸蟹」與「海蟹」，其實大部分在海陸分佈上並無絕對的區別，因為陸地與海洋的交界本來就是一個過渡的環境。比如在河口周邊，有些看似乾燥的泥土地或草地，多數時間看起來乾燥到可以開車上去，但是在大潮日的滿潮時間，卻會被上漲的潮水淹沒成一片汪洋。所以這一片在大部分時間都乾燥的區域嚴格來說屬於「潮間帶」，這塊區域到底該被歸類為「陸地」還是「海洋」？棲息在此的生物到底該算「陸地生物」還是「海洋生物」？學者們曾將螃蟹對水的依賴程度與離水之後的活動能力，對將「陸蟹」進行作若干的定義，其中以Hartnoll在1988年提出的分級定義最精確。他將螃蟹陸棲程度由低到高列出T1至T5等級，

陸棲等級的定義，摘要如下：

- T1 多數時間棲息在水下，但在陸地上也有優良的活動能力；
- T2 泛指大多數離水後仍有優良的活動能力的潮間帶蟹類；
- T3 指多數時間離水活動，但仍然需要經常入水補充水分；
- T4 類似前者，但不需要經常入水補充水分；
- T5 承前者，即便是幼苗也不需要進入水中。

參考文獻：

1. Connell, A. D., & Robertson, W. (1986). Recent records of megalopae of the crab *Varuna litterata* (Fabr.) entering Natal estuaries. *African Zoology*, 21(2), 184-185.
2. Hartnoll R. G. (1988) Evolution, systematics, and geographical distribution. In W. W. Burggren and B. R. McMahon, eds. *Biology of the Land Crabs*. Cambridge, UK: Academic Press Pp. 6-54.



圖 7 集體往海岸線遷移的抱卵紅地蟹 (*Gecarcoidea natalis*)。(攝於澳洲聖誕島)



以上的分級制度中，T3至T5的蟹類會常態性的在陸地上活動，比較符合一般人對「陸蟹」的印象。然而，陸棲程度最低（即對水的依賴最強）的T1種類在某些時候卻會成群離水爬行。如俗稱扁蟹的字紋弓蟹 (*Varuna litterata*)，大部分時間是棲息在河川下游或河口，但這個種類的交配與產卵場可能是在海水中 (Connell & Wendy Robertson, 1986)，所以繁殖季節時會由河川往海洋移動。當河川與海洋的中間被某些物體阻擋（如水壩或沙洲）時，這些蟹類即會攀爬越過這些障礙，繼續往海的方向移動（圖 1）。字紋弓蟹在海水中產下初期蚤狀幼體 (zoea) 後，這些幼體開始在海水中進行浮游生活，歷時一個月左右後，再蛻變成最末期的幼體。這個末期幼體的眼睛比例大而明顯，被習稱為大眼幼體 (megalopa)。除了眼睛特別大之外，它還有兩個

更重要的形態----已發展出善於攀爬的步足（即胸肢），以及利於游泳的泳足（即腹肢）----讓它既能跋山也能涉水，是一個運動能力極強的階段（圖 2~圖 4）。這些幼體就趁此時賣力的游泳與爬行，直到回到親代的棲息地。字紋弓蟹是印度西太平洋的廣布種，其大眼幼體偏好從河口開始上溯，在世界各地都有字紋弓蟹大眼幼體集體登陸的紀錄。

相較於字紋弓蟹，陸棲程度更強的是T3等級以上的物種。這群蟹類不像字紋弓蟹一樣平常就泡在水中，而是棲息在離水的海岸林、紅樹林周邊、岩石縫隙等環境。它們已發展出一套離水生活的本領，適應長期的陸地生活。比如說，紫地蟹 (*Gecarcoidea lalandii*) 的鰓瓣之間有突起的支撐結構，能避免鰓瓣在空氣裡坍塌，意即永遠保持著立體結構來進行氣體交換；相手蟹類 (*Sesarmidae*) 的臉頰外側具有網





[圖 6] 正在釋放幼苗的奧氏後相手蟹 (*Metasesarma aubryi*)，水中的褐色點狀物即為蚤狀幼體。(攝於屏東墾丁)



[圖 9] 護卵中的細掌澤蟹 (*Geothelphusa tenuimanus*)。(攝於沖繩)



[圖 8] 抱卵的毛足圓盤蟹 (*Discoplax hirtipes*)。(攝於高雄柴山)



[圖 10] 護幼中的雙色澤蟹 (*Geothelphusa bicolor*)。(攝於台東)

狀的絨毛列，這些絨毛可吸取從口框流出的缺氧水，這些水在空氣中進行氣體交換後，重新成為富含氧氣的水，再流入鰓室裡供螃蟹利用；有些沙蟹類 (*Ocypode* spp.) 的頭胸甲很薄，內壁的微血管可直接在空氣行氣體交換，而不完全仰賴鰓；另有極多種陸蟹的步足基部都有成簇的剛毛，這些剛毛可插入沙土的縫隙中，以毛細作用吸取底質間隙的水分來使用。即使各種陸蟹的適應各有千秋，但許多種類幼體的滲透壓調節能力還無法完全適應陸地的淡水，所以這些種類的幼體普遍和字紋弓蟹與其他海水中的祖先一樣，必須仰賴海水而生。所以，孕卵的陸蟹媽媽在臨盆之際，必須親自護送這些卵粒到海邊，再把卵粒裡的幼體送入海中 (圖 5、圖 6)。許多種類的抱卵母蟹在繁殖季節都會成群往海岸線遷移，成為陸蟹生態中最引人入勝的景觀

(圖 7、圖 8)。

另有一群蟹類發展出了特異的本領，即使是幼苗也不需要回到海水中成長。這群螃蟹的蚤狀幼體與大眼幼體階段在卵中就度過了，破卵而出已經是發育完全、與親代體制完全相同的「稚蟹」階段。這類陸蟹的卵徑比前述的海洋性陸蟹大很多 (圖 9)，因為卵中必須要有足夠的空間，才能讓幼體發展茁壯。稚蟹從卵中孵出時基本上已具有獨立自主的攀爬能力，但仍會緊緊攀附在母蟹的腹部上一段時間 (圖 10)，此時母蟹的腹部就像一個育兒袋，提供暫時的保護區域讓這些初生的稚蟹先適應一陣子，之後再把稚蟹「野放」到自然環境中。這類的螃蟹終其一生不會接觸到海水，整個生活史在一小塊陸地的區域就可以完成。這樣的特性使大多數種類的分布區域都被「封閉」在一小塊陸域環境中，所以這種生殖型態的陸蟹又被稱為「陸封性」的蟹類。