



台灣的陸蟹傳奇~Part.1

恆春半島的香蕉灣海岸林下
棲息物種多樣性世界第一的多種陸蟹

文、圖／劉烘昌(陸蟹生態研究室)

(原刊載於「台灣博物」第63期，配合新的研究修改部分文字)

在細雨紛飛的日子；或是月亮又圓又大的農曆15前後夜晚，當你開車走在台灣的濱海公路上，不論是北部的2號省道、東部的蘇花公路或台11號道路，或是台灣最南端的台26號省道以及台灣其它靠海的鄉間小道，只要不是長期有大量車流的路段，你都有機會在車燈下，見到正在橫越馬路或在馬路上漫遊的螃蟹。這些螃蟹不是生活在大海中的物種；因為迷路而與我們在路上不期而遇，牠們是貨真價實的陸地上生物，生物學家稱牠們為「陸蟹」。

陸蟹，顧名思義就是指生活在陸地上的螃蟹，但此一簡單明瞭的定義卻很難應用在自然界的真實情況。因為生活在陸地上的螃蟹仍或多或少與大海或淡水擺脫不了關係，而生活在海洋中的螃蟹到了陸地上，也仍可多少維持一定的活力，更有生活在潮間帶的螃蟹，棲息地

將近有一半的時間為海水所淹沒，另外的時間則曝露在空氣中，這些螃蟹該如何歸類呢？這或許就是大自然的奇妙之處，事物總不按照人類的簡單想法去安排分類，因此在此需特別為所介紹的陸蟹做下一個界定。

廣義的陸蟹定義，涵蓋所有能在陸地上維持一定活力的螃蟹，包含的種類繁多，幾乎所有能在潮間帶及陸地上見到的螃蟹都算，但在這篇文章所介紹的陸蟹，則以居住在陸地上，日常活動不受潮汐影響的種類。這些陸蟹依種類的不同，棲地從高潮線上方分布至海岸灌叢及海岸林下(圖1)，另外還有一些種類，則是生活在內陸的森林下層。這些陸蟹大多數是原本生活在海洋裡的螃蟹，經由潮間帶演化到陸地上生活，另外一些種類則是從淡水的環境逐漸的踏上陸地生活之路。

螃蟹是起源於海洋的物種，現存的7000多種螃蟹，大多數也仍是生活在海洋，但隨著時間的演變，許多螃蟹已漸漸的拓展到其它環境中發展。時至今日，不論是在漆黑的深海、寒冷的高山、清澈的溪流、乾燥的陸地、美麗的珊瑚礁海域或是泥濘不堪的河口潮間帶，都有螃蟹悠遊自得的生活其中。可以食用的螃蟹是一般人最熟悉的蟹類，但陸蟹卻是生物學家最感興趣的螃蟹。陸蟹的研究可以了解生物從海洋拓展到陸地生活的過程，而研究陸蟹從水裡演化到陸地上生活的種種適應與改變，可讓我們更清楚的了解現今陸地動物的祖先，從海洋踏上陸地生活筆路藍縷的艱辛過程。

陸蟹現今雖然不能夠在大部分的陸地上取得完全的優勢，但卻已在許多海上的小島盤踞食物鏈的最高層地位，頗具有地球明日之星的架式。陸蟹具有強大的繁殖力(圖2)，而幼蟲隨波逐流的散播方式，則有利於其拓展勢力範圍，龐大的數量(圖3)則使其佔據重要生態地位。陸蟹主要生活在陸地與海洋兩大生態系的交會地帶，牠們要面對的競爭者較少，天敵也少，嚴厲的自然環境去除了多數的競爭物種，增加了陸蟹的生存空間。而陸蟹身又為外溫動物，雖不適宜生存在寒冷地區，但由於對食物的需求量低，因此常可繁衍出超高密度的大量族群，有利其生存競爭上的優勢。

螃蟹從海洋裡演化到陸地上生活，必須有形態及生理上的改變，來適應這兩種截然不同的生存環境。

從海洋變成到陸地生活，首先要解決的是身體的支撐問題。生物在水裡所受的浮力遠大於在陸地的空氣中，因此許多在海洋裡活蹦亂跳的生物，到了陸地上就癱成一團，連自己本身的重量都無法負荷，擱淺的鯨魚就是最好的例子。螃蟹由於本來就具有八隻步足，因此，比起陸生脊椎動物的魚類老祖先，更容易的就



圖2 | 抱卵的毛足圓軸蟹 (*Cardisoma hirtipes*)，大型雌蟹一次抱卵的數量可高達數十萬個



圖3 | 成群的中型仿相手蟹 (*Seasmops intermedium*)

踏上陸地生活成功的第一步。雖然在海水中擁有較大的浮力，但是因為螃蟹有八隻步足，只要多增加一點肌肉的力量，就可輕鬆的支撐在陸地上的身軀。當然，除了支撐及運動外，要在陸地上生活還有許多問題要解決，例如水份的散失、氧氣的取得問題。另外，螃蟹也有一些先天上的生理限制及其它缺點，造成其能完全成功地適應陸地上生活的障礙。對於這些問題，各種陸蟹各有不同的解決之道，各種方法當然有其優劣差異，優劣結果，就顯現在一種螃蟹適應陸地生活的成功程度上。

水份的獲取及保存，是生物從海洋轉變到陸地生活的一大難題。

陸蟹靠生理及行為的適應來減少陸地上生活水份的散失問題。在生理上，陸蟹以毒性較弱的尿素及尿酸形式來排除體內蛋白質代謝產

生的含氮廢物，如此可減少水份的消耗。又螃蟹的尿液直接排放至其鰓室中，水份則可經由鰓再吸收利用。此外，許多陸蟹在一些步足的基部還長有特殊的毛囊(圖4)，可幫助其吸收外界水份。在行為上，陸蟹一般為夜行性或是選擇在雨後活動，此時的濕度較高，如此可減少水份的蒸散。又陸蟹大多挖洞居住，洞穴除了做為避難所及休憩地外，不管洞內是否有水，洞內的濕度均較外界為高，陸蟹在其中也可減少水份散失。儘管如此，由於螃蟹的甲殼表面不具備有一層不透水的臘質，水份的散失問題，還是其成功適應陸地生活的一大障礙。

氧氣的獲取，也是陸蟹適應陸地生活的一大問題。

一般人都有一錯誤觀念，認為鰓只能夠在水裡呼吸，到了陸地上就無用武之地。其實只要能維持與空氣接觸及保持表面濕潤，鰓在空氣中一樣可以發揮氣體交換作用，而且空氣中的氧氣含量將近為水中氧氣的數十倍，氣體交換的效率會更高，較小的表面積就可達到相同氣體交換量。不同的陸蟹採用不同的方式在陸地上獲得氧氣，鰓通常仍扮演相當吃重的角色。一般陸蟹的鰓瓣數目較水生螃蟹鰓瓣數目少(圖5、6)，鰓瓣也較為堅硬，有的種類甚至在鰓瓣間有支撐的構造，可防止鰓瓣在空氣中坍塌在一起，因此只要維持濕潤，就可在空氣中發揮功能。

另外，許多陸蟹發展出肺的構造(圖7)，可以直接呼吸空氣，進行氣體交換。螃蟹的肺不同於脊椎動物的肺，只因具有相同的功能而得名。陸蟹的肺通常在鰓室的內表面，為底部有大量血管通過的潮濕薄膜，此處的甲殼特別的薄，因此可迅速而有效的進行氣體交換。有些陸蟹則採用另外一種特殊的方式在陸地上呼吸，稱為「循環水呼吸系統」。這些陸蟹在頰區的部位均具有許多的剛毛(圖8、9)。當這些

陸蟹在地表活動時，主要是靠鰓室內的水中溶解的氧氣進行呼吸，鰓室的水經由螃蟹的呼吸出水孔流出後，會受到重力作用由頰區往身體下方流動，頰區的毛會對水的流動形成阻礙，使水漫開形成一層薄薄的水膜，氣體交換就在形成的薄層水膜中進行，氧氣溶解到水中，而二氧化碳擴散到空氣中，使這螃蟹呼吸過的水又再度變成富含氧氣的水。而這富含氧氣的水



圖4 | 陸蟹步足基部的「毛囊」可從潮濕的基質中吸收水分

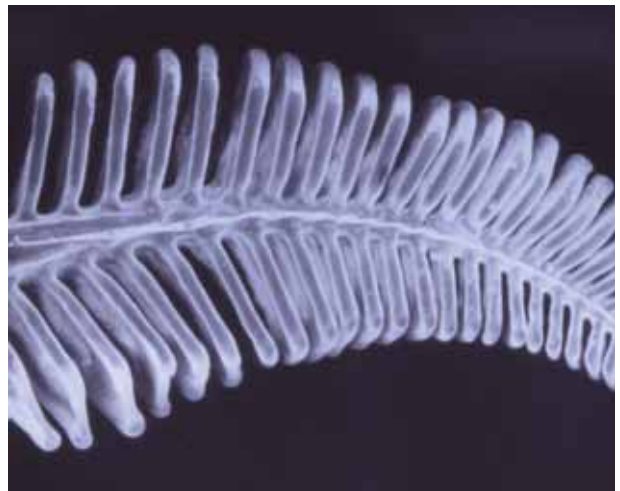


圖5 | 居住在水外環境螃蟹的「鰓」



圖6 | 住在水裡螃蟹的「鰓」

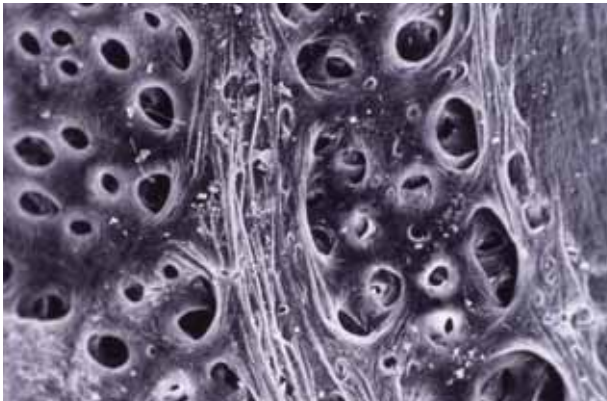


圖7 | 陸蟹的「肺」，此掃描式電子顯微鏡圖為短指和尚蟹 (*Mictyris brevidactylus*) 肺的外表形態



圖8 | 中型仿相手蟹眼睛下方的頰區具有特殊的絨毛

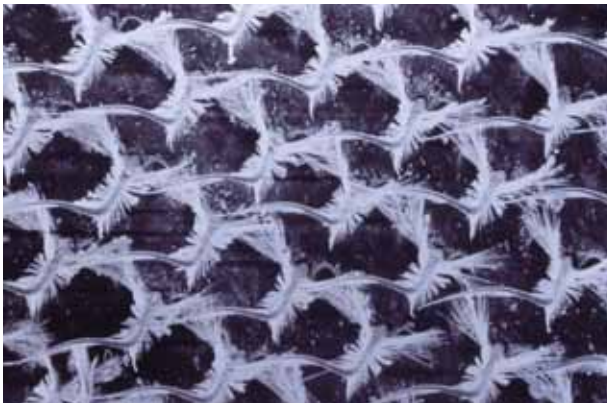


圖9 | 中型仿相手蟹頰區絨毛的掃描式電子顯微鏡放大圖



圖10 | 正在海水中釋放幼蟲的圓形圓軸蟹 (*Cardisoma rotundum*)

最後再經由螃蟹大螯基部的入水孔流進鰓室，重新供螃蟹呼吸使用。利用這樣的方式，螃蟹就可反覆利用鰓室內的水進行呼吸作用。當這水蒸發耗盡時，螃蟹則進入洞穴內或水中補充鰓室的水。這類螃蟹會選擇濕度較大的時候活動，如此可在空氣中有較長的活動時間。

繁殖問題，一直是大多數陸蟹要完全適應陸地生活的致命傷。

絕大多數陸蟹平時完全不需要與大海有任何的關係，但到了繁殖時，卻必須到海邊去進行繁殖及幼蟲釋放(圖10)。大多數陸蟹的卵孵化出的是蚤狀幼蟲(圖11)，這些幼蟲必須在海洋中過著浮游的生活，以其它更小的海洋浮游生物為食，在經過多次的脫殼變態後，才變成一隻小螃蟹再回到陸地生活。受限於母蟹的遷移能力，這些陸蟹無法在離海太遠的地方生活，否則生殖時便需進行長距離的遷移。只有少數淡水起源的陸蟹，卵直接孵化出一隻隻的小螃蟹，因此可在遠離大海的內陸生活。但這些陸蟹大多也仍不可離水太遠，除了成蟹本身對水份的需求外，小螃蟹由於體積小，水份更易大量蒸發，也更需待在潮濕有水的環境中生活。另外有一些螃蟹，孵化出的雖然不是小螃蟹，但已是具有滲透壓調節能力的較末期幼蟲，能在母蟹洞底的積水處，或是如蝸牛殼、植物葉片基部積水處一些臨時性水源中生活(圖12)，這些螃蟹的母蟹也可以不用到海邊繁殖釋卵。此外，陸蟹生活在陸地上還有種種的問題要面對及解決，如交配求偶、各種鹽類離子獲取...，限於篇幅，在此不多做介紹。

食物很少會是陸蟹生存的限制因子，除非是陸蟹的密度太高。

陸蟹為外溫動物(變溫動物)，普遍分布於熱帶及亞熱帶地區，寒冷地區則較為少見。陸蟹一般為夜行性，在乾燥季節也常不活動。一

般以植物的樹葉為食，但若有機會吃肉，陸蟹也不會放過。動物的屍體及糞便也會成為陸蟹的食物，許多陸蟹甚至會捕食同種的小蟹，以此做為蛋白質的重要來源。由於寬廣的食性及極低的能量需求，因此食物很少會是陸蟹生存的限制因子，除非是陸蟹的密度太高。最有名的例子就是澳洲聖誕島的紅地蟹 (*Gecarcoidea natalis*)，在135平方公里的島上，數量高達一億二千萬隻，密度高達每公頃9000隻，由於數量太大，乾季落下的樹葉在雨季來臨後，被一掃而空，因而造成食物的短缺。

除了食物的數量外，食物的品質對陸蟹也很重要。

由於胃的容量及消化的速率，陸蟹每天能處理的食物有限，因此陸蟹會選擇高蛋白質含量的食物，以增加營養的獲取而提高其生長速度，所以陸蟹常會偏好植物的綠葉或枝條，以取得較佳的營養。若植物具有一些生物毒性時，陸蟹則會避免進食這類植物的新鮮枝葉，而以植物的枯枝落葉為食。此時陸蟹會選擇一些經過微生物初步分解的乾枯枝葉，因這樣的食物含有較多微生物，有較高的蛋白質含量。一些脊椎動物的糞便及屍體，也因含有高量的蛋白質，常是陸蟹選擇做為食物的目標。在蛋白質食物缺乏的地方，陸蟹還會有一個最後的選擇，就是以自己的同種小蟹為食。這種以同種類小蟹為食的行為雖然看來殘忍，但卻具有甚大的生態意義，此行為可減少種內的過度競爭，防止因族群過度龐大而整個瓦解，又可使強勢的個體獲得較佳的營養而產生較優良的後代，可提高物種的整體存活力。

脫殼成長是外骨骼生物無法擺脫的宿命。

身為節肢動物甲殼綱十腳目成員的陸蟹自然也不例外(圖13、14、15)。但由於生活在陸地上，脫殼所面臨的情況便與生活在水中的螃蟹

圖11 | 紫地蟹 (*Gecarcoidea lalandii*) 剛孵化的成群蚤狀幼蟲

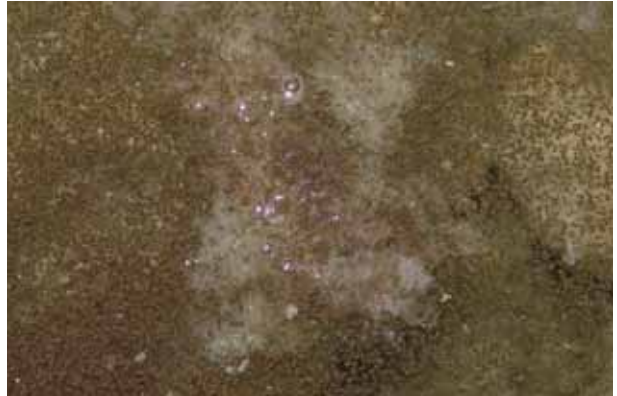


圖12 | 牙買加的相手蟹 *Sesarma jarvisi* 雌蟹利用蝸牛空殼進行繁殖，其幼蟲在蝸牛殼內的淡水環境中完成脫殼變態過程

蟹有很大的差異。生活在海洋中的螃蟹，海水中有足夠的鈣離子可供新殼的礦化，因此可盡情的揮霍，不需要對鈣離子做任何的脫殼前回收儲存動作。生活在淡水環境中的螃蟹，雖然不像海洋蟹類一樣擁有豐富的鈣離子資源，但仍可以藉由提高對鈣離子的吸收能力，從水中獲取足夠的造殼礦化材料。但對於生活在陸地上的螃蟹來說，即使居住的洞裡有水，其中的鈣離子含量還是微不足道，因此鈣離子對陸蟹是一項稀有珍貴的資源，是生存所不可或缺的寶藏，必須想辦法在一次又一次的脫殼間保留儲存，如此陸蟹才能生存下去。

許多陸蟹為了保留舊殼中的鈣質，發展出種種的方法。螃蟹在脫殼前會在舊殼底下形成新殼，舊殼也經過部分的分解回收。海洋蟹類一般只回收舊殼裡的幾丁質及蛋白質，但許多



圖13-15 | 正在進行蛻殼的林投蟹 (*Scandarma lintou*)

陸蟹則還會同時回收鈣質。舊殼裡的碳酸鈣會被分解為鈣離子及碳酸根離子，鈣離子進入螃蟹體內後又再被形成碳酸鈣儲存起來。儲存的方式以「胃石」最為常見。胃石形成於螃蟹的胃壁殼與胃壁殼下的造殼細胞之間，螃蟹蛻殼後，胃石就落在螃蟹的胃裡面，經過消化分解後，鈣離子可再被螃蟹吸收利用。螃蟹的肝胰臟，也是儲存回收鈣離子的重要場所。此外，少數種類的陸蟹回收儲存鈣質在血液裡面，大量的碳酸鈣顆粒，使得蛻殼前螃蟹的血液都變成乳白色。

絕大多數的陸蟹還有另一種最簡單直接回收舊殼裡鈣離子的辦法，就是在蛻殼後將脫下的舊殼吃掉，回收舊殼裡的物質，如此可做到最徹底的舊殼回收工作，而且除了鈣離子外，還可同時回收幾丁質及蛋白質。不過要吃掉舊殼必須有堅硬的口器，胃齒也要夠硬才能把舊殼磨碎消化，還是必須配合前面所提的脫殼前回收功能，才能以此方式回收舊殼內物質。

陸蟹脫殼除了面臨必須回收鈣的問題外，蛻殼後如何把新的身體撐大，也是一個問題。

螃蟹脫殼是為了成長，但由於新殼是在舊殼底下形成，一開始一定比舊殼小。新殼在舊殼底下是以摺起的軟殼形式在舊殼下形成，蛻殼後再把新殼撐開變大。生活在水裡的螃蟹都用水來把新的身體撐開，然後再迅速的讓身體變硬，如此便可達到脫殼成長的目的。許多陸

蟹的洞裡有水，因此可利用相同的方式來把脫殼後的新身體撐大。不過，也有不少種類的陸蟹洞內無水，因此需要在脫殼前，先在身體內儲存足夠的水份，然後利用這儲存的水把蛻殼後的身體撐大，這些螃蟹體內有特殊的儲水器官，可在蛻殼前儲存水份(圖16)。

陸蟹的繁殖是一件特殊的事情。許多陸蟹會有集體降海繁殖的習性，抱卵母蟹會在同一天，一同到海邊釋放孵化的幼蟲。這一天通常是在月圓日前後，有的種類在新月前後同時也有母蟹降海釋放幼蟲的行為，如中型仿相手蟹。最有名的陸蟹集體降海繁殖，發生在澳洲聖誕島的紅地蟹，一億二千萬隻的大型陸蟹在雨季開始後，集體遷移到海邊繁殖，抱卵母蟹群集在海邊時數量驚人，每年釋放到海中的螃蟹幼蟲近五兆隻，把聖誕島附近的海水都染成紅色。

....文章未完待續



圖16 | 橙螯隱蟹 (*Epigrapsus notatus*) 居住的環境中無水源，必須在脫殼前在體內的「圍心囊」(頭胸甲與腹部相連處的鼓脹構造) 儲存水份