

樹蜘蛛蟹大探索 ——從墾丁國家公園港口溪開始

Discovery of the Tree-Spider Crabs,
Starting from Kangkou River of Kenting National Park

李政璋 | 國立中山大學海洋生物科技暨資源學系
東峰生態工作室

Li, Jheng-Jhang | Department of Marine Biotechnology and Resources,
National Sun Yat-sen University
East Peak Ecological Consultants, Inc.

筆者於《臺灣博物》季刊（第 36 卷第 3 期，2017 年出刊）中記述臺灣新紀錄的樹棲蟹類——闊額大額蟹 (*Metopograpsus latifrons*)，在當時，尚有兩種共域的樹蜘蛛蟹 (tree-spider crab) 新種尚未被正式命名。這兩個新種已在 2018 年正式命名，同時連同五種國外的相關新種一併發表；但到了 2020 年時，這些種類又被傳移到另一新屬。本文描述樹棲蟹類的行為特性，以及這群新種陸蟹的探索歷程與分類沿革。

《臺灣博物》季刊（第 36 卷第 3 期，2017 年出刊）介紹了一種樹棲的陸蟹，叫闊額大額蟹 (*Metopograpsus latifrons*)，那是筆者於 2016 年首度發現於墾丁（墾丁國家公園）港口溪的臺灣新紀錄物種。同在那一年，也是在港口溪，還有另外兩種也是沒見過的樹棲陸蟹被一併發現。這兩種陸蟹就沒有闊額大額蟹這麼簡單；他們是「世界」的新紀錄，也就是新種。由於「新種」的確認比「新紀錄」

複雜得多，「發現」是一回事，「發表」又是另一回事了。當時對這兩個新種的相關研究才剛開始啟動，因此以「偵查不公開」為理由，未與闊額大額蟹一併敘述。如今，這兩個新種皆在 2018 年被正式發表，有了正式的學名。不過，到了 2020 年底，他們的分類地位又有了更動。本文便是敘述這一系列過程的始末。在進入正題前，先快速回顧一下《臺灣博物》季刊 2017 年記述內容。



樹棲蟹類的形態與行為特性

以義大利學者 Sara Fratini 為首的研究團隊，曾將螃蟹的樹棲程度由低至高分為三等級：（1）最低等級為 NA（Non-Arboreal），原文指的是「非樹棲」¹，顧名思義為「不住在樹上」的螃蟹。（2）另外有一群蟹類，他們的步足細長，而且指節（最末節）長度比例特別地短，使整支步足外觀形似一把鉤子。這種特殊的「鉤狀步足」被認為是有助於攀爬的趨同演化特徵，利於蟹類把自己「鉤」在樹上，其樹棲程度被視為較高的 TT（Tree-Trunk）等級。原文指的是「樹幹」，意指「樹幹上」的螃蟹。此等級的蟹類除了具有鉤狀步足之外，身軀也相當扁平，利於在樹上快速移動並藏身於樹縫中，幾乎完全以樹為棲地。但有一群螃蟹例外：即表相手蟹（*Episesarma*），他們的身軀並不特別扁平，甚至

還顯得肥胖，步足形態也不那麼細長，但同樣具有鉤狀步足。在行為上，他們的住所和 NA 等級蟹類一樣同為地棲。然而，其中有幾種東南亞的物種爬樹行為相當明顯，如泡粒表相手蟹（*Episesarma versicolor*，圖 1），常會離開地洞爬上樹冠去攝食植物芽葉，因此 S. Fratini 等人仍將此屬蟹類列為 TT 等級²。（3）S. Fratini 等人定義的最高樹棲級別為 TC（Tree-Canopy）等級，原文指的是「樹冠層」的螃蟹。這個等級的定義相當清楚，特指居住在樹上、幾乎不會下降到地面的種類，甚至還對棲木的種類選擇有專一性。最有名的即是東南亞的「水椰子蟹」——光滑腫鬚蟹（*Labuanium politum*），專棲於水椰子樹（*Nypa fruticans*）（圖 2）；以及東非的「樹蜘蛛蟹」——細身擬相手蟹（*Parasesarma leptosoma*），專棲於兩種紅樹科植物——紅茄苳（*Bruguiera gymnorrhiza*）與五梨跤（*Rhizophora mucronata*）。本故事，就從「樹蜘蛛蟹」開始。



圖 1 攀爬至樹冠層的泡粒表相手蟹（*Episesarma versicolor*）。（攝於新加坡）



圖 2 水椰子樹（*Nypa fruticans*）上的光滑腫鬚蟹（*Labuanium politum*）。（攝於菲律賓保合島）

¹ 「非樹棲」的物種也常有爬樹行為，但這類物種主要還是以地面的洞穴為居，也就是地棲。

² 並非所有表相手蟹都有爬樹行為，如臺灣的拉氏表相手蟹（*Episesarma lafondi*）便完全沒有爬樹行為，屬於典型的 NA 等級，因此並非整個屬皆為 TT 等級。

樹蜘蛛蟹現身臺灣

2016 年筆者發現闊額大額蟹的同時，另發現一種身體扁平的擬相手蟹 (*Parasesarma*)，像蜘蛛一般攀附在樹幹上 (圖 3)。這隻螃蟹，很明顯具有前述的鉤狀步足。此屬蟹類中，具有鉤狀步足的只有一種，也就是最高樹棲等級 (TC) 的細身擬相手蟹 (以下簡稱細身)。細身的模式地為東非的坦尚尼亞，南非學者 Winston D. Emmerson 以「樹蜘蛛蟹 (tree-spider crab)」這個傳神的俗名來稱呼此蟹。此蟹早在 1869 年就被命名，睽違半世紀後，美國學者 Mary J. Rathbun 在 1914 年，命名另外一種也有鉤狀步足的小螃蟹，名為藍碧島擬相手蟹 (*P. limbense*)



圖3 2016年現身港口溪樹幹上的未知陸蟹之一(一號)，其特殊的鉤狀步足在臺灣陸蟹中甚為少見；此蟹目前已被命名為古氏瘦相手蟹 (*Leptarma kui*)。(攝於臺灣港口溪)

一波未平一波又起

就在筆者正惱於其行為特性差異之時，第二種樹蜘蛛蟹又現身於眼前 (圖 4)。這個「二號」兩支螯掌全是黃的，和一號的乳白色截然不同，當然其他的細部形態也互不相同。此時先別管行為特性了，眼前最根本的問題是：誰才是細身擬相手蟹？

(以下簡稱藍島)，模式地為印尼的蘇拉維西。但為什麼前面說具有鉤狀步足的擬相手蟹只有一種？因為藍島在 1968 年時，就被英國學者 Raoul Serène 列為細身的同種異名。也就是說，他認為藍島與細身為同一個種類，但同種不能有二名，於是較早被使用的「細身」為合法名，較晚出現的「藍島」，即是同種異名，而後者是較少會在學術上被使用的。所以，在 1968 年之後，藍島的學名相當於被「隱形」，幾乎沒有文獻會再提到這個學名。所以迄 2016 年，「樹蜘蛛蟹」就只有細身一個物種。該種的地理分布非常廣，西起東非、東至斐濟、北迄日本沖繩、南至澳洲北部都有。臺灣被包在這個範圍之內，因此筆者合理認為港口溪的「樹蜘蛛蟹」，就是細身。

由於細身的樹棲等級相當高，已有好幾篇文獻探討這個物種在東非紅樹林的特殊行為。這些文獻指出，細身專一棲息在紅樹科植物上，但港口溪根本沒有這些植物；文獻也說，細身在白天會上攀到樹冠層，但筆者在港口溪全無調查到此行為。文獻記載的所有行為特性，卻在港口溪的「細身」身上完全看不到。根據文獻的定義，細身在臺灣的樹棲等級屬於 TT，而非在東非的 TC。筆者猜想，可能因為地理區不同、環境條件與植被組成也不同，而導致行為特性有所不同吧！

要鑑定細身並不容易，因為細身的分布雖廣，但附有圖文形態紀錄的文獻卻出奇地少。目前足以用來鑑定的文獻，只有細身的「原始描述」，也就是它被命名描述的那一篇文獻，那是一篇發表在 1869 年的老文獻。原本預期，一號和二號，應有其中之



一是細身，但兩者的形態都與細身有很大出入，不禁令人懷疑起文獻是否可靠。於是，筆者打算找「正宗」的細身實體標本來比對。隨後，筆者飛往新加坡和蟹類學家Peter K.L. Ng談論此事，他深感興趣。Peter Ng是新加坡大學李光前自然史博物館的館長，也是許多臺灣螃蟹分類學家們的老朋友，他那裏庫存了世界各地的珍貴蟹類標本，正好也包含了來自東非的「正宗」細身！他慷慨地借筆者一系列細身的標本來比對，筆者很快就確認了，臺灣的兩個種類根本都不是細身！也難怪，行為特性和文獻描述的全然不同！至此，臺灣兩個物種應該都是新種。

但在下定論之前，Peter Ng提醒筆者，別忘了有個在1914年發表的「藍島」被列成細身的異名。「異名」這件事是人為的，只要是人為就有可能失

誤。歷史上有許多物種，原先被判為異名，但後來被證實為誤判。如果藍島也是這樣，那麼或許臺灣的其中一種，就是藍島；為了確認這件事，必須也檢查藍島的模式標本。但是，藍島的標本極為稀少，且都集中在遙遠的美國華府史密斯自然史博物館。所幸Peter Ng早年訪問華府時，早已拍攝並繪製了該館多種蟹類的模式標本，當然也包含了藍島，不愧是世界頂尖的分類學家。Peter Ng把一批他親手繪製與拍攝的藍島特徵圖交給筆者比對，很快就確定了，藍島的交接器和細身顯然不同，也和臺灣於2016年發現的一號、二號有巨大的差異！因此，「藍島」不應該只是一個異名，而必須「復活」成一個有效種。至此可以確定：細身、藍島、臺灣一號、臺灣二號，分別就是四個種類！

正式命名

至此，細身擬相手蟹被一分為四了，其中的臺灣一號與臺灣二號在世界文獻上未曾被描述與命名，因此就是新種。筆者將臺灣一號命名為古氏擬相手蟹(*P. kui*，圖3、圖5)。此名是為了感謝墾丁國家公園志工——古清芳大哥。古大哥長期在墾丁國家公園進行陸蟹棲地巡守，並熱心協助陸蟹調查研究，對臺灣陸蟹研究有卓著貢獻。更因為古大哥



圖5 古氏擬相手蟹(*Parasesarma kui*) 白天會躲藏於樹縫中；此蟹目前已移入瘦相手蟹屬(*Leptarma*)。(攝於臺灣港口溪)



圖4 2016年港口溪的未知陸蟹之二(二號)，在保力溪也有一定族群；此蟹目前已被命名為老猴瘦相手蟹(*Leptarma macaco*)。(攝於臺灣港口溪)



圖6 老猴擬相手蟹(*Parasesarma macaco*) 經常像猴子一樣在樹枝上攀爬；此蟹目前已移入瘦相手蟹屬(*Leptarma*)。(攝於臺灣保力溪)



之寓所正位於此物種的模式地——港口溪旁，因此地利之便，他曾讓筆者借宿過無數夜晚，特此以古氏來命名。而臺灣二號，筆者則命名為老猴擬相手蟹 (*P. macaco*，圖4、圖6)。種小名「*macaco*」的語源為「如猴一般地跳躍」，特指此蟹在野外的行為特性。中文名加上「老」字，則是因為筆者故友

林嘉智先生綽號為「老猴」，筆者即習慣以此名稱呼這種螃蟹。在筆者研究臺灣一號、臺灣二號期間，老猴先生不幸於蘭嶼做海蛇調查時落海身亡；因此，這中文名對筆者來說，更有悼念好友的意涵，即使學名的原始語源並非如此。

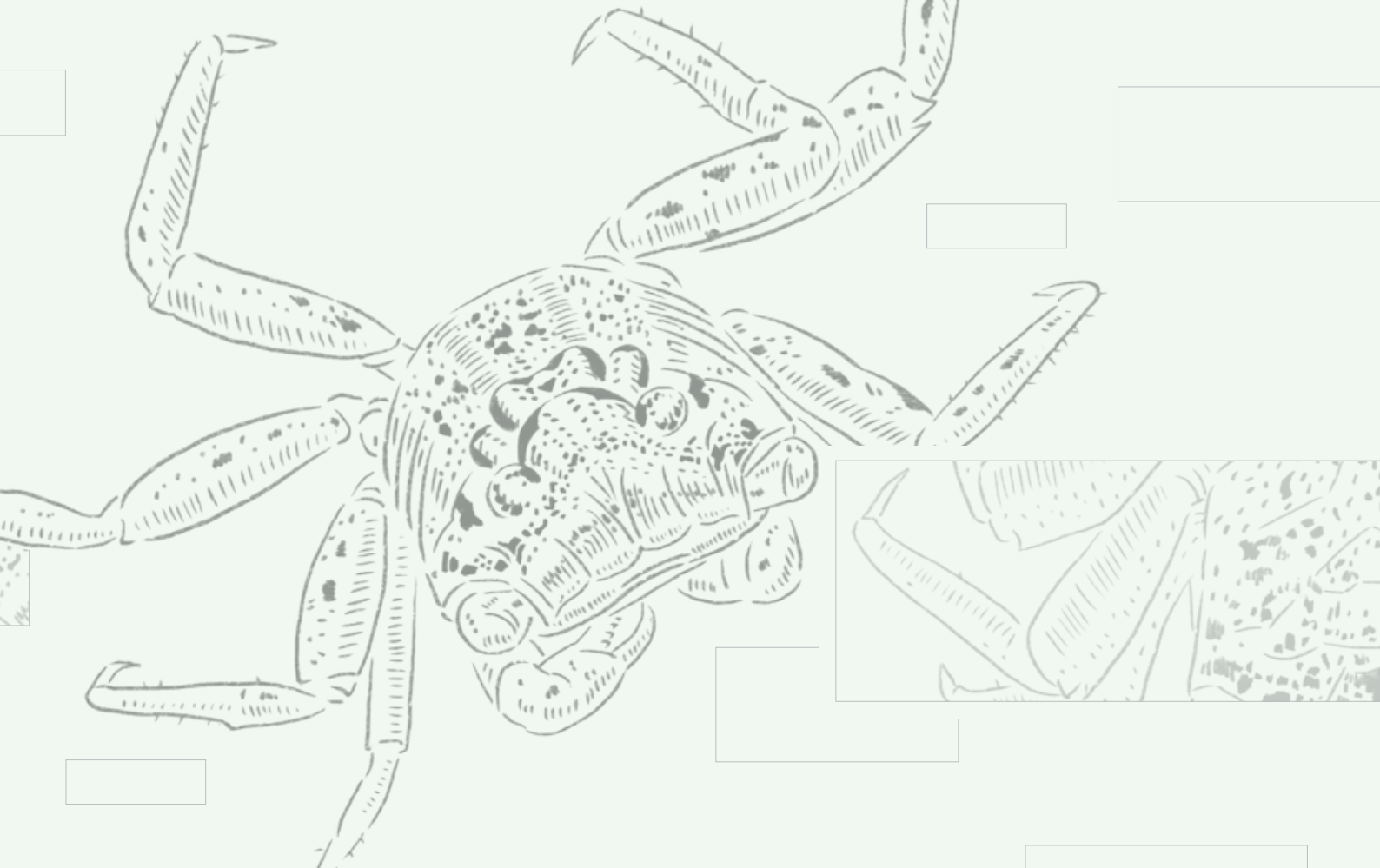


擴大偵查

搞定了臺灣的物種，但研究調查就到此告一段落嗎？當然不是。根據1869到2016年的文獻，「細身」的分布紀錄西起東非、東至斐濟、北迄日本沖繩、南至澳洲北部（但尚無包含臺灣），幾乎遍布了整個印度—西太平洋。如今已確定東非的是細身擬相手蟹、印尼藍碧島的是一個復活種——藍碧島擬相手蟹、臺灣的是兩個新種——古氏與老猴擬相手蟹。那麼，世界上其他區域的樹蜘蛛蟹，會是甚麼種？在各國學者的幫助之下，我們總共收集到日本、菲律賓、馬來西亞等一系列樹蜘蛛蟹的標本。逐一盤查比對之後，發現世界的樹蜘蛛蟹種類超乎想像地多。除了前述的四種之外，另外還有五個新種存在！所以細身擬相手蟹不只是一分為四，而是一分為九（表1）！如前文描述，細身的樹棲等級屬於TC，那麼，由細身分出來的另外八種，到底還是不是TC呢？這件事沒辦法透過冷冰冰的標本來解答，必須透過野外的實際觀察才能判定。於是，筆者在經費與時間許可的範圍內，安排了好幾段旅程，實際飛往它們分布的各國去找答案。讓筆者實際找到答案的地點有日本（沖繩）、馬來西亞（婆羅洲）、菲律賓（宿霧、保合）、印尼（蘇拉維西、科摩多）等地。

以下先略述各地物種之世界分布與命名典故：

（1）日本沖繩物種：根據世界館藏標本，此物種在關島、萬那杜（斐濟）亦有分布。筆者實際飛往離臺灣最近的日本去尋找它們，發現此種類經常成小群地攀附在水泥壁上活動，與世界其他區域的物種幾乎只爬樹的習性截然不同。筆者根據此行為特性，將之命名為壁虎擬相手蟹 (*P. gecko*，圖7)；（2）馬來西亞物種：初期僅有馬來西亞刁曼島的標本，後來筆者飛往婆羅洲調查亦有發現。此種步足總是帶有紫色調，於是筆者命名為紫色擬相手蟹 (*P. purpureum*，圖8)；（3）印尼—蘇拉維西物種：被發現的首批個體皆住在樹洞裡，這習性和該地一種特有的樹棲性大蘭多蜘蛛相似，筆者即將此新種取名為大蘭多擬相手蟹 (*P. tarantula*)；（4）印尼—巴布亞物種：此種步足比例是所有樹蜘蛛蟹中最細長的，筆者取名細足擬相手蟹 (*P. gracilipes*，圖9)。這個物種的所在地據悉治安欠佳，旅費也高昂，因此筆者並未實際前往。但後來筆者隨一組考察團前往巴布亞西側的科摩多群島，在其中的林卡島發現到此種零星個體；（5）菲律賓物種：體型較小，乍看之下和紫色擬相手蟹的幼體甚為相似，遂取名為幼態擬相手蟹 (*P. parvulum*)。此物種筆者並無觀



察到活體，但筆者已委請菲律賓友人代為觀察到足夠的行為特性了。以上五個物種皆有了活體行為資訊，再加上臺灣的兩種已經有七種。而第八種——細身擬相手蟹的行為資訊早已有多篇文獻報導，所以九種樹蜘蛛蟹中，已有八種的行為資訊得解。八種之中，具有TC行為特性的只有東非的細身，臺灣與其他區域的物種，都屬於TT。目前剩下第九種——藍碧島擬相手蟹的活體尚未被發現，但屬於TT的機會應該也很高。



圖8 馬來西亞的紫色擬相手蟹(*Parasesarma parvulum*)，步足常帶有紫色調；此蟹目前已移入瘦相手蟹屬(*Leptarma*)。(攝於馬來西亞沙巴)



圖7 日本的壁虎擬相手蟹(*Parasesarma gecko*)經常攀附在水邊的水泥牆上因而得名；此蟹目前已移入瘦相手蟹屬(*Leptarma*)。(攝於日本沖繩)



圖9 細足擬相手蟹(*Parasesarma gracilipes*)的步足比例是所有樹蜘蛛蟹中最細長的；此蟹目前已移入瘦相手蟹屬(*Leptarma*)。(攝於印尼林卡島)

表1 本文敘述的九種樹蜘蛛蟹

學名	中文名	模式地	其他分布地	樹棲等級
<i>Leptarma kui</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	古氏瘦相手蟹	臺灣(屏東：港口溪)	臺灣(屏東：保力溪)； 菲律賓(宿霧島)	TT
<i>Leptarma macaco</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	老猴瘦相手蟹	臺灣(屏東：保力溪)	臺灣(屏東：港口溪、 臺南：四草)	TT
<i>Leptarma gecko</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	壁虎瘦相手蟹	日本(沖繩島)	日本(宮古島、石垣島與西 表島)；關島；澳洲(昆士 蘭)；斐濟；新克里多尼亞； 萬那杜	TT
<i>Leptarma purpureum</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	紫色瘦相手蟹	馬來西亞(刁曼島)	馬來西亞(沙巴)	TT
<i>Leptarma tarantula</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	大蘭多瘦相手蟹	印尼(蘇拉維西島)	同模式地	TT
<i>Leptarma gracilipes</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	細足瘦相手蟹	印尼(巴布亞)	印尼(哈馬黑拉島、 林卡島)	TT
<i>Leptarma parvulum</i> (Li, Rahayu & Ng, 2018)	幼態瘦相手蟹	菲律賓(民都洛島)	同模式地	TT
<i>Leptarma leptosoma</i> (Hilgendorf, 1869)	細身瘦相手蟹	東非(坦尚尼亞)	東非與南非各地(含馬約特 島、馬達加斯加島)	TC
<i>Leptarma limbense</i> (Rathbun, 1914)	藍碧島瘦相手蟹	印尼(蘇拉維西島： 藍碧島)	同模式地	未知

* 本表所列九種樹蜘蛛蟹，2018年被歸入擬相手蟹屬(*Parasesarma*)中，2020年起被移入瘦相手蟹屬(*Leptarma*)。此表即以最新之學名表示。

把細身一分為九之後，很快地，印度學者 Suvarna Devi 也在他們國家發現了世界第十種樹蜘蛛蟹，在 2020 年被命名為畢氏擬相手蟹 (*Parasesarma biju*)。後續，國外學者群的研究認為這十種蟹類形態特殊，不適合被歸在原有的擬相手蟹屬下。以伊朗學者 Adnan Shahdadi 為首的研究團隊，特此建立了一個新屬——瘦相手蟹屬 (*Leptarma*) 來安置它們。此新屬的屬名乃根據細身擬相手蟹纖瘦的身軀與步足而來。所以，上文述及的所有樹蜘蛛蟹，已經不再屬於擬相手蟹，而是最新的瘦相手蟹。但瘦相手蟹並不是只包含本文敘述

的樹蜘蛛蟹類群。學者們根據更多的證據，將數種樹蜘蛛蟹以外的擬相手蟹，包含臺灣的藍氏擬相手蟹 (*P. lenzii*)、霍氏擬相手蟹 (*P. liho*) 與金額擬相手蟹 (*P. aurifrons*)，也都一併被歸到瘦相手蟹中。所以，臺灣的瘦相手蟹迄今共有古氏、老猴、藍氏、霍氏與金額等五種。這五個種類中，除了藍氏是珊瑚礁物種之外，其它都是河口性物種，在港口溪下游皆有穩定族群。順道一提，金額瘦相手蟹也是最近才以港口溪為模式地發表出來的新種。這個物種從「發現」到「發表」大約耗時八年，比樹蜘蛛蟹這大類群的破解還要更久，這又是另一段故事了。



圖 10 霍氏擬相手蟹 (*Parasesarma liho*) 最近也被歸入瘦相手蟹屬 (*Leptarma*)；其形態與古氏瘦相手蟹相似，但霍氏的步足指節明顯較長 (攝於臺東長濱)



圖 11 金額瘦相手蟹 (*Leptarma aurifrons*) 的額區具有一條淺褐色橫帶；是臺灣的瘦相手蟹中最晚被命名的一種 (攝於臺灣港口溪)

延伸閱讀

- 李政璋 (2017)。墾丁港口溪的蟹類驚奇——新加入的夥伴們。臺灣博物季刊，36(3)，64-69。
- Fratini, S., Vannini, M., Cannicci, S., & Schubart, C. D. (2005). Tree-climbing mangrove crabs: a case of convergent evolution. *Evolutionary Ecology Research*, 7(2), 219-233.
- Li, J. J., Rahayu, D. L., & Ng, P. K. L. (2018). Identity of the tree-spider crab, *Parasesarma leptosoma* (Hilgendorf, 1869 (Decapoda: Brachyura: Sesarmidae), with descriptions of seven new species from the Western Pacific. *Zootaxa*, 4482(3), 451-490.
- Shahdadi, A., Fratini, S., & Schubart, C. D. (2020). Taxonomic reassessment of *Parasesarma* (Crustacea: Brachyura: Decapoda: Sesarmidae) based on genetic and morphological comparisons, with the description of a new genus. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 190(4), 1123-1158.