

從沙團子出發： 臺灣股窗蟹生態簡介

Countless Pellets on the Shore: Brief Introduction on Sand-bubbler Crabs in Taiwan.

王展豪 陳國勤 中央研究院生物多樣性研究中心

施習德 國立中興大學生命科學系

Kingsley J.H. Wong Benny K.K. Chan Biodiversity Research Center, Academia Sinica

Hsi-Te Shih Department of Life Sciences, National Chung Hsing University

引子

走在遼闊的沙岸，朵朵浪花碎在腳邊。潮水來來去去，退潮後露出大片泥灘。細看下驟然發覺地上鋪滿了成千上萬的沙團子。這圓圓的小沙球大小相似，排得有點凌亂，有時卻形成彎彎曲曲的路線，但都連結到小小的圓形洞口（見圖1）。

當大家蹲在沙地上稍候片刻，耐心等待數分鐘，小洞的主人才慌慌張張探出一雙像短火柴棒的眼

睛來。小螃蟹窺見環境安全了，才小心翼翼的走出來。這隻害羞的小螃蟹身體圓圓的，大小跟指頭相近；出洞後用雙螯把地面的沙土淺淺的挖起，一左一右的送到嘴巴裏。嘴巴徐徐吐出沙球，小螃蟹熟練地舉起，丟到地上去。整片泥灘上的小螃蟹都在進行覓食，滿地的小沙球就是如此而來的！牠們就是本篇的主角股窗蟹。

「股窗蟹」是甚麼？

從野外觀察中，前人為這些小螃蟹取了有趣的名稱。英文稱作「sand bubbler crab」，即吹沙球的螃蟹；日人則稱之為「コメツキガニ」，或（製作團子的）「搗米蟹」，兩個名稱均與其食性及行為有關。

股窗蟹屬歸類於沙蟹總科 (Ocypodoidea) 下的毛帶蟹科 (Dotillidae)。屬名 *Scopimera*，意指步足長節 (mer-，即大腿) 接近身體腹面處具有剛毛叢 (scop-)，意指小



圖1 潮間帶泥灘滿地的小洞穴，洞口都散布著凌亂的小沙球。(圖：陳國勤)



圖2 身體腹面，於第一及第二對步足基部間的剛毛叢。(圖：陳國勤)



圖3 步足長節上的鼓膜，研究證實有氣體交換的功能。(圖：陳國勤)



圖4a 雙扇股窗蟹生態照，背面。(圖：陳國勤)



圖4b 雙扇股窗蟹生態照，前面；外口器長節比座節長。(圖：陳國勤)

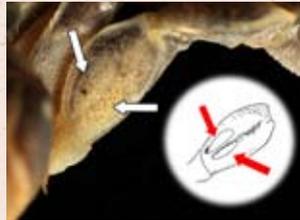


圖4c 螯足長節內側的兩個卵形鼓膜(圖：陳國勤；小圖自Shen 1932)。

樹枝、掃把，見圖2)，作用是可協助螃蟹吸收基質的水分。中文名稱則根據步足長節上具有窗戶般的鼓膜(見圖3)，稱之為股窗蟹。本屬名由荷蘭籍生物學家德漢(Wilhem de Haan)於1835年建立，以描述當時採自日本的圓球股窗蟹(*Scopimera globosa*)。

至於形態方面，除上述的鼓膜外，各種的體型均相當小，背甲隆起呈球狀，眼柄細長，頭胸甲腹面於第一及第二對步足基部間具一束剛毛叢，兩螯大致等大，步足細長。該屬分布於印度-西太平洋一帶，西起波斯灣，東至日本及澳洲東岸，目前共包括16個已發表的品種。

臺灣的物種

臺灣本島附近共記錄有三種股窗蟹，加上產於華南及金門島的衛氏毛帶蟹(與股窗蟹同屬於毛帶蟹科)。因兩個屬的生態及行為等方面類似，故於本文中一併加以介紹。

雙扇股窗蟹 *Scopimera bitympana* (圖4)

臺灣本島西岸常見物種，多出現於較開放，沙質較細的海灘。國外分布於中國沿岸及朝鮮半島。如種名所示(bi-: 兩個; tympanum: 鼓膜)，雙扇是指螯足長節內側具兩個卵形鼓膜(圖4c)；此外其外口器(第三顎足)的長節較座節長(圖4b)。這些特徵是分布於東亞地區的股窗蟹種類中所特有的。

長趾股窗蟹 *Scopimera longidactyla* (圖5)

臺灣本島西岸常見物種，棲地較雙扇股窗蟹更加隱閉，亦棲息於紅樹林下的泥灘地。國外分布於華北及朝鮮半島西岸。腹面常呈鮮紅色，是野



圖5a 長趾股窗蟹生態照，背面。(圖：陳國勤)



圖5b 長趾股窗蟹生態照：甲腹面常呈鮮紅色。(圖：王展豪)



圖5d 蟹足長節內側只有一個卵形鼓膜。(圖：陳國勤；小圖自 Kemp 1919)。

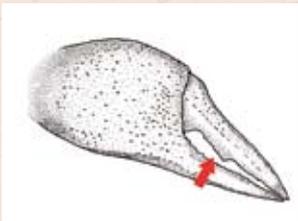


圖5c 蟹足掌部可動指內緣具一鋸齒。(圖：王展豪)



圖5e 雄性生殖肢末端外緣具短刺。(掃描式電子顯微鏡映像；圖：陳國勤)



圖6a 中型股窗蟹生態照，背面。(圖：陳國勤)



圖6b 中型股窗蟹生態照，前面：外口器長節與座節長度相約。(圖：陳國勤)

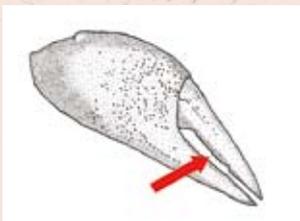


圖6c 蟹足掌部可動指內緣不具明顯鋸齒。(圖：王展豪)

外鑑定的可靠特徵(圖5b)。形態方面，蟹足長節內側只有一個卵形鼓膜(圖5d)，其外口器長節與座節大致等長(如圖6b)，蟹足可動指內緣具一呈三角形的鋸齒(圖5c)。較準確的鑑別則須檢視雄性生殖肢的形態：本種雄性生殖肢末端外緣具短刺(圖5e)。

中型股窗蟹 *Scopimera intermedia* (圖6)

南臺灣、澎湖及金門頗為常見，棲地中的底質較粗，常具沙礫。國外分布於馬來半島、新加坡、婆羅洲、印尼、越南及華南。本種與長趾股窗蟹的形態極為相似，但沒有腹面的鮮紅色，而且蟹足可動指不具明顯的鋸齒(圖6c)，雄性生殖肢末端非常彎曲，最頂端具數根長刺(圖6d)。臺灣及華南過去曾出現「圓球股窗蟹」及「顆粒股窗蟹」的紀錄，經比較後均確認是本種。圓球股窗蟹只分布於日本本島、朝鮮半島及華北，臺灣沒有分布；而「顆粒股窗蟹」則為圓球股窗蟹的同種異名。

衛氏毛帶蟹 *Dotilla wichmanni* (圖7)

在臺灣僅能在金門島發現到，多出現於較開放，沙質較細的海灘。國外分布於印度尼西亞、安達曼群島、泰國及華南。在外形上，毛帶蟹與股窗蟹甚為相似，均屬毛帶蟹科，惟腹部第四及第五節，中間具一橫向短絨毛帶(圖7c)，且步足長節的鼓膜不

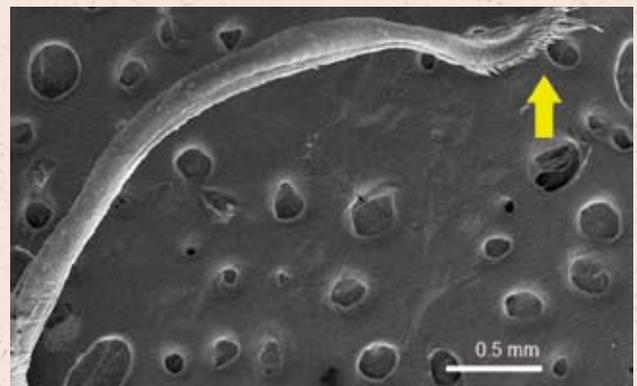


圖6d 雄性生殖肢末端具明顯彎曲，最頂端具數根長刺。(掃描式電子顯微鏡映像；圖：陳國勤)



圖7a 衛氏毛帶蟹生態照，前面。(圖：陳國勤)



圖7b 衛氏毛帶蟹生態照，背面：見背甲上的溝紋。(圖：陳國勤)



圖7c 腹部第四及第五節間的橫向短絨毛帶。(圖：王展豪)

甚明顯。本種背甲上具明顯的溝紋(見下文)，而後方位置(心區)呈六角形(圖7b)，是相當可靠的辨認特徵。

生息靠股窗：大腿上的「肺」

螃蟹的老祖宗源自海洋，因此要適應潮間帶半水半陸的生活，能否從大氣中吸收足夠的氧氣是一大挑戰。與其他更能適應陸地生活的蟹類不同，股窗蟹的鰓腔不大，因此在鰓腔中的氣體交換可能不足。早於十九世紀末，博物學家留意到股窗蟹之類的蟹類，其步足長節上具有薄薄的鼓膜(圖3)，認為與聽覺有關。然而，根據上世紀八十年代的研究，在電子顯微鏡的檢視下，鼓膜中滿布血管。當鼓膜在實驗中被油漆塗滿後，無法氣體交換，螃蟹則窒息死亡，因此確認鼓膜與呼吸有關。

沙堆中的保護色

一般來說，股窗蟹的背甲顏色跟周遭的沙泥相近，對以視覺偵測潮間帶獵物的鳥類來說，可能是個理想的保護色。有關股窗蟹體色的討論並不多，但在沙岸潮間帶的物種中，蟬蟹(*Hippa* spp.)及沙蟹(*Ocypode* spp.)體色的研究較為詳細，用來



圖8a

體色深淺會根據底質顏色有所調整。中型股窗蟹體色的對比：深(a)與淺(b)。(圖：王展豪)



圖8b

探討股窗蟹這方面的生態，亦甚具參考價值。

根據研究，蟬蟹能根據底質顏色，在隨後的脫殼過程中，以表皮下的色素多寡進行調整。沙灘上晝伏夜出的沙蟹，幼蟹在日間也相當活躍，因而常成鳥類的獵物。最近的研究指出，角眼沙蟹(*O. ceratophthalmus*)的幼蟹能隨著背景色調以及日照光度，進而改變體色，降低被捕食的風險。筆者翻查股窗蟹的野外照片，亦不難發現體色調整的現象(見圖8)，但有待累積足夠的量化數據，以支持此項論點。



圖9a 股窗蟹的捕食者：東方環頸鸕(圖：高開榮)



圖9b 股窗蟹的捕食者：反嘴鸕(圖：高開榮)

喫泥飽肚的螃蟹？

「蟹」以食為天，當然潮間帶的螃蟹亦無例外。如前文所述，股窗蟹(及不少潮間帶的螃蟹)以「泥巴」為食。但沙粒全是矽質無機物，動物無法消化吸收，那真正吃到肚子裏的是甚麼？且看股窗蟹及毛帶蟹覓食的動作。兩螯好像湯匙一樣，一左一右輪流刮取地面的沙泥送到嘴裏。嘴巴外部的外口器(第三顎足)類似兩個扇子，一開一合的接收著沙土，並阻擋大顆的砂粒。口腔內還有兩對口器(第一及第二顎足)，在顯微鏡的檢視下，滿布了末端像小湯匙的剛毛，可以刮走黏附在沙粒上的有機物，然後把無法吞下的沙粒推送到口腔外面，形成一個又一個的沙團子，螃蟹再用螯足把它從嘴邊取下，丟在地表上。這些丟棄出來的沙團子，像是糞便狀，因此亦稱「擬糞」。

然而，要分析這些統稱為「有機物」的成份，由於碎屑的鑑別相當困難，以傳統檢視胃含物的方法並不可行。近年來傾向以穩定性同位素技術進行分析，包括股窗蟹在內的攝食沉積物動物，其碳同位素的比值($\delta^{13}C$)，與沿岸微藻類的數值相近，因此推論所謂的「有機物」，其實是浮游性藻類，也確認股窗蟹是「吃素」的。

不要成為螃蟹大餐！

潮間帶上的惡霸不少，沙蟹(尤其是角眼沙蟹)捕食體型較小的螃蟹時常可見。然而，更「積極」抓螃蟹的要算是徘徊流連於泥灘覓食的水鳥。研究顯示，在鸕鷀(*Numenius madagascariensis*)的一個糞便中就包含超過150對圓球股窗蟹的大螯，數量驚人，可見股窗蟹是水鳥的主食之一。此外，對於大肚溪口的水鳥研究中，東方環頸鸕(*Charadrius alexandrinus*，圖9a)在短趾和尚蟹(*Mictyris brevidactylus*)、乳白招潮(*Uca lactea*)及長趾股窗蟹等食物中，較偏好後者，相

信跟覓食的能量獲得率有關。要逃避水鳥的追捕，躲在洞穴中算是可行的辦法。常見的反嘴鷗(*Xenus cinereus*, 圖9b)，其鳥嘴大約長四至五公分，躲在較深洞穴中的螃蟹，就能安然逃過一劫了！

潮水、避暑與洞穴的一天

夏天退潮的時間多在下午，在烈日當空時，許多潮間帶生物都會根據體質，在覓食、求偶等需求之間加以衡量，又要靠近陰涼的地方，稍有不慎，就會落得中暑乾死的下場。股窗蟹及毛帶蟹多分布於熱帶地區的海岸，各有獨特的解暑大法。如圓股窗蟹把鰓腔中的水份排出，並以雙螯塗抹在背甲及步足上，以發揮蒸發降溫之用；而毛帶蟹更能從第一觸角附近的一對開口處噴出兩道水流，沿著背甲上的紋路，最後流至最後兩對步足基部之間的位置，再行回收，可以降低體溫。

沙泥底質的灘地上，有不少生物，尤其是蟹類，均有修築地下坑道的習性，除了能躲避捕食者外，亦作避暑及提供水份之用。先看看沙灘上角眼沙蟹洞穴的避暑功能：在地表高達攝氏45至48度的沙土中，洞深25公分，溫度可降至32度，比灼熱的地表清涼了足足13度以上！

那股窗蟹居住的洞穴是什麼樣子呢？我們以石膏灌進股窗蟹的洞穴內，待石膏凝固後再挖出模型，以便觀察其洞穴結構。我們發現股窗蟹的洞穴是垂直往下，大概20公分就到洞底(圖10)。為什麼洞穴結構既簡單又淺呢？因為股窗蟹每天退潮時都到地面覓食，漲潮前會再重新挖出一個洞穴。大約每天都要製造一個新的家，所以他們家蓋的越簡單才越輕鬆！由於洞穴多位於潮間帶較靠水邊的地方，沙土較濕潤，有時最深處已達地下水位。

當潮水退去後，沙泥地裸露在空氣中，沒多久一群股窗蟹就「破土而出」了。洞口直徑的大小，當然

跟洞穴主人成正比。體型較大的雄蟹會徘徊到稍遠的位置，但多數個體均在洞口附近覓食，四處橫行，邊吃邊留下小沙球。當遇到驚嚇(如人或大型鳥類)，就迅速躲入洞中。因挖洞頗花功夫，因此亦有不少「雀巢鳩佔」的情況。不少體型較大的「惡霸」，趁洞主外出覓食時，就佔據了洞口的位置。洞主能否「重回故土」，得考慮自己體型的大小：如果直接驅趕的勝算不大，那還得耐心等候，直至不速之客遠離，才得以「收復失地」。

直到潮漲前，海水快要淹沒灘地了，這群股窗蟹才急忙從附近堆起沙團，再移往洞穴，塞往洞口，在洞穴中可留有氣泡以利於呼吸，完成半天工作後，在潮水下稍作休息，靜待下一次退潮的來臨。



圖10 股窗蟹洞穴石膏模型：呈圓筒狀，深度不超過20厘米。(圖：陳國勤)

生兒育女的終身大事

正所謂一年之計在於春，對於潮間帶的生物亦然，而生兒養女的「蟹」生大事，更與季節息息相關。在一年多的壽命中，臺北挖子尾一帶濕地的雙扇股窗蟹，雌雄均於第一年就成熟了。好不容易撐過寒冬，三月至十月是其生殖季節，抱卵的雌蟹則分別於三月與八月大量出現。第一個生殖高峰，主要是去年渡冬的同齡群(cohort)，所產的幼蟹亦於四月左右出現(見下文)。而於夏秋之際，則有另一規模較小的生殖高峰，而親蟹則為同年春天所生的同齡群。

至於生殖行為方面，日本的圓球股窗蟹採用兩種截然不同的交配方式，多與雌雄的體型有關。「地下交配」多發生於雄蟹體型比雌蟹大的情況，會出現「搶新娘」的行為，過程中當然不乏其他雄性挑戰者。雄蟹把雌蟹拉到已挖掘過的洞內，並繼續挖出沙土，擴大洞穴，交配行為則於洞內進行。另一類的「地表交配」，雄蟹體型相近或較小，並多為徘徊在外的個體。雄蟹瞬間抓住雌蟹的兩螯或步足，雄蟹並「霸王硬上弓」，兩蟹以步足抓緊對方，腹部對腹部，雙雙打開，過程由25至40秒不等。然而，雄蟹判別性別的能力不高，也時常出現雌雄莫辨的尷尬狀況。

然而，對於分布於臺灣的種類而言，行為方面的研究較為缺乏，因此仍有待研究人員深入瞭解。

飄洋過海到八腳著地

海洋蟹類的繁殖策略，幾乎都採用「蟹」海戰術。每隻雌蟹的抱卵數目由數千至數十萬不等，當卵成熟時就釋放到海中，微小的幼體隨即孵出，因游泳能力弱，因此在海水中飄浮，成為浮游生物的一員。海水能提供較穩定的生長環境，但海洋本身就是個龐大的戰鬥場所，浮游生物就是其他大型動物的大餐(或小吃)。然而就每對親蟹而

言，只要千萬顆受精卵內，有幾隻能順利長大並成功繁殖，哪怕要犧牲絕大多數，該族群還是可以延續下去的。



圖11 兩隻長趾股窗蟹溞狀幼體：形狀怪異。(圖：陳國勤)

成蟹的腹部退化，反摺在頭胸甲底部，形成薄薄的一片，裡面的腹肢則具有生殖的功能。但在幼體階段，牠們跟成蟹的樣貌相差甚遠，卻跟蝦子狀的祖先類似，較發達的腹部則有移動的能力。剛孵化的蟹苗稱為溞狀幼體(zoea larvae，圖11)，頭胸甲形狀怪異，通常長著四根長刺(額部、背部及兩側)，可作防禦的武器，同時也能在水中起平衡之用。就股窗蟹屬而言，溞狀幼體頭胸甲均有側刺，背刺與額刺細長，缺乏第一觸角外肢。於實驗室飼養兩種幼體，結果發現雙扇股窗蟹的溞狀幼體具明顯的趨光性，而長趾股窗蟹的幼體則傾向避開光源，行為的差別或許能解釋日後幼蟹對棲地的選擇。

長趾股窗蟹及雙扇股窗蟹的溞狀幼體經過四次蛻殼後(後者偶有個體經歷五次)，分別需時21及26天(五次者31天)，頭胸甲的四刺退化縮小，然後變成大眼幼體(megalopa，圖12)。這階段的外貌跟成蟹有點相似，但腹部仍然發達，在水中還有游泳能力，尚未完全適應底棲爬行的生活。在大眼幼體的階段，長趾股窗蟹須再多花十天，雙扇股窗蟹則多花14天(溞狀幼體蛻殼五次者17天)，才能再蛻殼，發育成幼蟹。花了一個至一個半月的時間，在動蕩不安的海中隨波逐流後，幼體才會前仆後繼地回到親蟹生活的潮間帶。

後記

群居性的股窗蟹，或許也像都市人，除了要為日常的衣食忙碌之外，還住的密密麻麻的，因此也必須應付頭痛的「蟹」際關係。漫步在滿地蟹洞的灘塗上，細察這些在海陸之間「居民」的生存之道，亦感歎我們對生物的理解甚微。

在西臺灣延綿不斷的海岸棲地，最大的威脅，恐怕來自環境的開發壓力。在整個海岸被水泥消波塊與防波堤圍繞的今天，若干年後，我們的下一代還

有機會走到海灘，弄得滿身泥巴，並靜靜細賞螃蟹堆沙球嗎？



參考資料

- Bauchau, A.G. & Passelecq-Gérin, E. (1988) Adaptive structures to filter-feeding in the sand crab *Scopimera gordonae* Serene and Moosa, 1981 (Crustacea Decapoda Brachyura Ocypodidae). *Indo-Malayan Zoology* 5: 23-29.
- 陳宜玲 (1999) 冬季大肚溪口東方環頸鴉食性選擇之研究。私立東海大學環境科學研究所碩士論文。46頁。
- Fan, Y.-C. (2008) *Population dynamics of the sand bubbler crab Scopimera bitympana* (Crustacea: Decapoda: Dotillidae) in an estuary in NW Taiwan. MSc theses of Institute of Ecology and Evolutionary Biology, National Taiwan University. 74pp.
- 李榮祥 (2008) 台灣賞蟹情報。天下文化，臺北。174頁。
- Maitland, D.P. (1986) Crabs that breathe air with their legs-*Scopimera* and *Dotilla*. *Nature* 319: 493-495.
- Wong, K.J.H., Chan, B.K.K. & Shih, H.-T. (2010) Taxonomy of the sand bubbler crabs *Scopimera globosa* De Haan, 1835, and *S. tuberculata* Stimpson, 1858 (Crustacea: Decapoda: Dotillidae) in East Asia, with description of a new species from the Ryukyus, Japan. *Zootaxa* 2345: 43-59.
- Yamaguchi, T., Noguchi, N. & Ogawara, N. (1979) Studies of the courtship behavior and copulation of the sand bubbler crab, *Scopimera globosa*. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University* 5(1): 31-44.



圖12 長趾股窗蟹大眼幼體：腹部尚未退化，仍然具游泳能力。(圖：陳國勳)