对<形态与分子证据阐述陆寄居蟹属(Coenobita)之阶段性陆栖演化与物种分类鉴定>一篇论文的个人意见与感想

2011 年 11 月

蓝字 – Tony 原文 / 黑字 - 原文翻译为中文

前言:

个人认为陆寄居蟹在甲壳类的数据库里，仍然是一种很神秘的物种，牠们从海栖寄居蟹中进化而来，并适应了陆地生活，再而演化出各品种。个人很喜欢研究品种这项目，因为各品种都有不同的形态和特征，但是相对于海栖寄居蟹，在陆寄居蟹领域里，似乎还未有十分详细的资料和文献，能够集中分析陆寄居蟹各品种的特微，形态等等。现在所公开的有关文献，大多以文字述叙为主，有部分会有手描图画表示，却很少以个体的样本作为参考，即使有样本也不能够很细致地从牠们身体各部分，把特征表示出来。虽然目前在陆寄居蟹研究室也有品种介绍的资料，图文并茂，但当中还存在有一些未知的答案和疑问等待学者去研究，而且我相信现在被发现的品种不止如此。

Nakasone 在 1988 年出版有关陆寄居蟹品种分析的论文< Land Hermit Crabs from the Ryukyus, Japan, with a Description of a New Species from the Philippines (Crustacea, Decapoda, Coenobitidae)>，使大家对陆寄居蟹品种有了更清晰的依据，今年 2011 年所介绍的<形态与分子证据阐述陆寄居蟹属(Coenobita)之阶段性陆栖演化与物种分类鉴定>，相信可以再为陆寄居蟹的数据作出更大的突破。

2011 年 7 月，论文<形态与分子证据阐述陆寄居蟹属(Coenobita)之阶段性陆栖演化与物种分类鉴定>(后简称:<形态与分子证据>)终于公开。这论文主要的研究有以下两项:

1. 以形态和分子学，分析陆寄居蟹各种品种
2. 以系统发生理论分析陆寄居蟹演化之路经

在写这篇文章前，想了很久，到底好不好写下我的感想?期后我联络过这篇论文的作者洪吏院，也得到了他的鼓励。所以在此非常感谢他，准许我借用论文的内容，来发表其读后感想，并加入一些个人意见，希望他日有其它学者可以继续着手研究世界各地的陆寄居蟹品种，使大家对各品种有更深入的了解，把论文的内容推到台湾以外的地方，迈向世界性的研究。

以下内容我只抽取了论文某些部分数据再加以发表，因为整篇论文涉及很多学术性的用词及 DNA 分析等研究，本人既不是有关之专业人士或学者，避免在表达时有错误，所以只选择了有关陆寄居蟹品种分析的部分文章，附带一些照片加以发表感想，希望大家可以更加清晰易明。

除了<形态与分子证据>这篇论文中所讨论的陆寄居蟹品种外，在此我也会顺带发表一下，两种可能是**新品种**的陆寄居蟹。希望有学者看过这些数据后，能为收集其品种，进行 DNA 分析，以判断新品种的推测有没有错误。

内容:

首先，论文 2.2 一篇是讨论形态分类学。坊间大概都会以形态来分辨陆寄居蟹的品种。在陆寄居蟹研究室的品种介绍一篇都是以形态来分析(必须感谢台湾的蟹友意见) ，分析内容和<形态与分子证据>所叙述的资料是一致的，唯有一点是这次 C.hilgendorfi 这个品种学名首次出现在分类学上的文章上。陆寄居蟹品种列表里一直也存有 C.hilgendorfi，但所知的数据是零，所以一直认为这个学名是以前一些学者所定下来的学名，现在已经没有使用，但原来在此所说的 C.hilgendorfi 就是坊间说的短腕陆寄居蟹(从短掌陆寄居蟹再分别出来的品种)。先来看看以下 2.2 的资料:

2.2. 形态分类学

首先，我们重新检查过在台湾有纪录的陆寄居蟹品种。台湾是一个亚热带的岛屿，南方部分位于热带。跟据一些学者的研究 (Terao, 1913; Takahashi, 1934; Yu, 1985; Yu and Foo, 1991; Huang, 1994; McLaughlin et al., 2007)，台湾纪录了 8 种陆寄居蟹，包括椰子蟹。

2006 年 7 月，我们从台湾(包括沿岸的岛屿)收集陆寄居蟹个体，并鉴定牠们为 7 个品种，B.lstro (椰子蟹)，C.brevimanus (短掌陆寄居蟹)，C.cavipes (凹足陆寄居蟹)，C.hilgendorfi (短腕陆寄居蟹)，C.pseudorugosus (红日陆寄居蟹)，C.rugosus (灰白陆寄居蟹)和 C.violascens (深紫陆寄居蟹)。其中 C.pseudorugosus (红日陆寄居蟹)为台湾的新纪录。但是另外两种品种 C.perlatus (橙红陆寄居蟹，report by Huang (1994))和 C.purpureus (紫陆寄居蟹，report by Terao (1913))，在这调查中却没有发现。这样引伸一个问题，就是在台湾有发现纪缘的 C.perlatus 和 C.purpureus 是否真有其个体?

Terao (1913)所指出 C.perlatus，C.purpureus 和 C.rugosus 的特征几乎没有区别，所以我们需要详细研究。因此我们从其它地方收集了 C.perlatus(来自澳洲，印度尼西亚)和 C.purpureus(来自日本)的个体。另外也收集了 C.clypeatus (西伯利斯陆寄居蟹 – 来自西大西洋)，也幸运地可以从 H.Miline-Edwards 1837 GenBank (GenBank accession no. AF436059)得到了 C.compressus (厄瓜多尔产陆寄居蟹)的 16S Rdna，以协助这次研究。结果，在这次研究，一共有两属和 11 种陆寄居蟹，所有陆寄居蟹樣本都会以形态分类学和分子分类，互相比较来作分析。首先说说形态学分类，其鉴定要点如下:

陆寄居蟹科各属的检索表，跟据 McLaughlin et al., 2007

1. 第四胸足强壮，额角显著突起，腹部两侧几乎对称 ------ Birgus 椰子蟹属
   第四胸足呈钳状，额角退化，腹部螺旋形地卷曲 ------ Coenobita 陆寄居蟹属

**注: 文中提到的紫陆寄居蟹，深紫陆寄居蟹，红日陆寄居蟹并不是正式的中文学名，这是本人跟据日文学名的意思而自行翻译而成，暂时只适用于坊间。

陆寄居蟹属各种的检索表，主要跟据 Danna (1852) & Nakasone (1988)

A. 眼柄呈圆形，不扁长形

B. 只在右螯脚背侧内缘沿生刚毛

C. 左螯脚掌部，外形较长，背面几乎不平滑，布满细小颗粒 ------ C.hilgendorfi (短腕陆寄居蟹)

CC. 左螯脚掌部，外形呈弧形状，背面向中间凸图，差不多平滑 ------ C.brevimanus (短掌陆寄居蟹)

B. 左螯脚和右螯脚背侧内缘沿生刚毛 ------ C.clypeatus (西伯利斯陆寄居蟹)

AA. 眼柄呈四方形，扁长。左螯脚和右螯脚背侧内缘沿生刚毛

B. 左螯脚近背侧的内缘有一列齿状斜向颗粒

C. 左第三胸足前节的背面与外侧呈直角状

D. 左第三胸足前节扁平

E. 左螯脚掌部背面呈四角形。雄性的生殖器(精管)，左右两者约长，或右边稍微较左边长
------ C.rugosus (灰白陆寄居蟹)

EE. 左螯脚掌部背面不是呈四角形。雄性的生殖器(精管)，右边较左边长
------ C.pseudorugosus (红日陆寄居蟹)

DD. 左第三胸足前节不扁平，中间略为隆起。雄性的生殖器(精管)，右边较左边长
------ C.purpureus (紫陆寄居蟹)

CC. 左第三胸足前节的背面与外侧不是呈直角状

D. 左第三胸足背面与外侧呈圆滑状，布满白色颗粒。雄性的生殖器(精管)，右边长而弯
------ C.perlatus (橙红陆寄居蟹)

BB. 左螯脚近背侧的内缘没有一列齿状斜向颗粒。雄性的生殖器(精管)左右短而粗

C. 左螯脚掌部下缘向中间凸圆(钝角)，左第三胸足前节内缘没有完全向内强力突出，背面与外侧面略平扁，前节腹沿生小棘明显 ------ C.cavipes (凹足陆寄居蟹)

CC. 左螯脚掌部下缘呈直线状或凹陷弯曲状，左第三胸足前节内缘完全向内强力突出，背面与外侧面凹陷，前节腹沿生小棘不明显 ------ C.violascens (深紫陆居蟹)

11 种陆寄居蟹跟据形态学被分为 A-E 五组，每组各有代号(code)。

Table 3

List of species with code numbers.

Group	Species with code
A	*Birgus latro* (**A1**)
B	*C. brevimanus* (**B1**)
	C. hilgendorfi (**B2**)
C	*C. clypeatus* (**C1**)
D	*C. cavipes* (**D1**)
	C. violascens (**D2**)
E	*C. pseudorugosus* (**E1**)
	C. rugosus (**E2**)
	C. purpureus (**E3**)
	C. perlatus (**E4**)
	C. compressus (**E5**)

A1 Birgus latro (Linnaeus, 1767) - 椰子蟹

椰子蟹属代表只有 Birgus latro 这品种，又称为强盗蟹或八挂蟹，牠们是世界上最大的陆上节肢动物。幼体时期会像其它陆寄居蟹一样居住在螺壳内，长大后便会脱离螺壳生活。(Reese, 1968)。

从以下 4 点，我们很容易分清楚椰子蟹属和陆寄居蟹属，(1) 额角显著突起，(2) 鳃域膨胀，(3) 第四胸足比第五胸足强壮，(4) 前甲向前缩。Birgus latro 主要分布于印度-太平洋一带。可惜在台湾，Birgus latro 已经被列为濒危灭绝品种，数量不断下降，面临绝种状态，所以今次收集了印度尼西亚的 Birgus latro 来测试 16S Rdna 和 COI，与其它 11 种陆寄居蟹作对比。

虽说椰子蟹和其它陆寄居蟹品种都很容易分辨出来，但幼体的椰子蟹到底是怎么样？在网络上搜索也找不到相关照片。除了在有关养殖椰子蟹的相关文章看过背着螺壳的超小幼体外，到现在还未看过成年后两年但还未弃螺壳而居的椰子蟹幼体的样子。

坊间很多时也会误把背着椰子壳的短腕陆寄居蟹当作椰子蟹，参考以下两张照片(照片中是短腕陆寄居蟹来的)。虽然椰子蟹和短腕陆寄居蟹的眼柄(呈圆型)是很相似，再细仔看看，椰子蟹的成体左右螯脚都大致均等的，而短腕是左螯脚大于右螯脚，所以两者很容易区分。

虽然椰子蟹是世界上最大的陆上节肢动物，但基于近年受到环境破坏，加上某些地方还会以椰子蟹作为菜肴，成年椰子蟹的体积可谓越来越少，像以下照片中那样大的个体已经很难找到。

B1 & B2 C.brevimanus Danna, 1852 - 短掌陆寄居蟹 & C.hilgendorfi Terao, 1913 - 短腕陆寄居蟹

以前此品种的名称是 C.clypeata，之后因为出现 C.clypeatus 西伯利斯陆寄居蟹 (J. C. Fabricius, 1787)而被取消。所以，Dana (1852)提出的 C.clypeata 和 C.clypeata var brevimanus 在学名上被称为 C.hilgendorfi 和 C.brevimanus。相比其它陆寄居蟹品种，C.hilgendorfi 和 C.brevimanus 的触角鳞片不与第二触角柄部第二节互相漏合 (see Fig. 2)。牠们体色多变，由紫色到鲜红色。跟据 Dana (1852)的叙述，我们可以左螯脚来分别此两品种: C.brevimanus 的左螯脚掌部，外形呈弧形状，背面向中间凸图，差不多平滑。C.hilgendorfi 的左螯脚掌部，外形较长，背面几乎不平滑，布满细小颗粒。但是，最近 Nakasone (1988)认为 C.hilgendorfi 是 C.brevimanus 的同物异名。虽然 Nakasone (1988)的意见现在被广泛接受，但是我们还有空间去讨论这两种品种在形态上的分别。

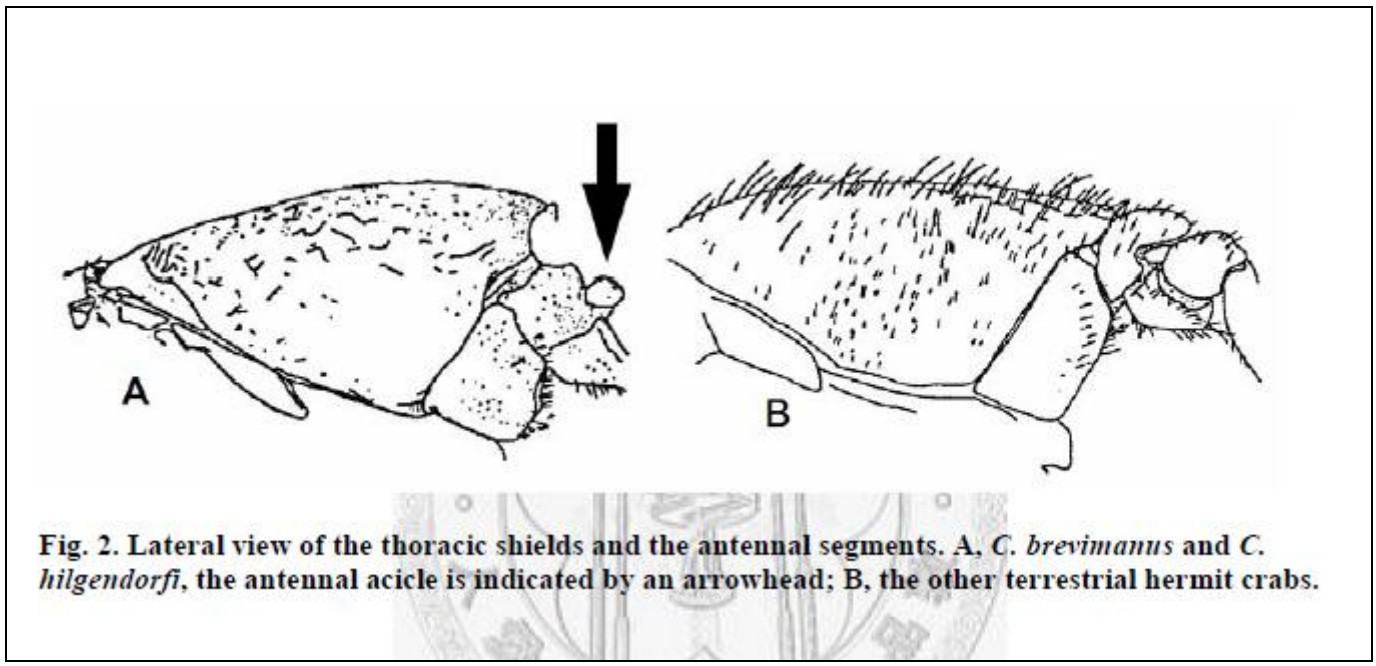


Fig. 2. Lateral view of the thoracic shields and the antennal segments. A, *C. brevimanus* and *C. hilgendorfi*, the antennal acicle is indicated by an arrowhead; B, the other terrestrial hermit crabs.

Fig. 2

首先说明这品种触角鳞片不与第二触角柄部第二节互相滆合这一点。看以下上图这品种，黑色圈的部分和下图 C.violascens (深紫陆寄居蟹)的分别。看到这品种的触角鳞片和第二触角柄部第二节是不连接的。

从论文的另外一篇<4. 讨论 4.1. 品种界定>也有附加数据讨论以上两种品种，见如下:

关于 C.hilgendorfi，这品种可以从左螯脚来分别: C.brevimanus 的左螯脚掌部，外形呈弧形状，背面向中间凸图，差不多平滑。C.hilgendorfi 的左螯脚掌部，外形较长，背面几乎不平滑，布满细小颗粒。虽然这个特征可以明显分别此两品种。但是跟据我们对分析，我们认为 C.hilgendorfi 是 C.brevimanus 的同物异名。在此我们将要为此问题再作进一步的调查。

这次研究，我们在台湾收集了超过 100 只 C.hilgendorfi 样本，有趣的是所有样本都是雄性 (甲长 43-52mm)。更加有趣的是，经过长时间 (超过一年)在研究室的环境下，有部分的雄性，在脱壳后变成了雌性。性别改变了的个体，在形态上也有改变，由 C.hilgendorfi (左螯脚掌部，外形较长，背面几乎不平滑，布满细小颗粒) 变成 C.brevimanus (左螯脚掌部，外形呈弧形状，背面向中间凸图，差不多平滑)。

在将来的研究，关于这品种的性别和形态上的关系更加值得关注。我们在这里认为 C.hilgendorfi 和 C.brevimanus 是相同品种，而 C.hilgendorfi 这种形态只会出现在雄性个体身上。

关于短掌陆寄居蟹和短腕陆寄居蟹，坊间一直使用分辨方法和以上讨论的一样，主要是观察左螯脚的特征。首先借用了台湾蟹友所提供的照片来作个说明:

照片中左边的个体: 左螯脚掌部，外形呈弧形状，背面向中间凸图，差不多平滑 - 短掌陆寄居蟹

照片中右边的个体: 左螯脚掌部，外形较长，背面几乎不平滑，布满细小颗粒 - 短腕陆寄居蟹

虽然有这两种分别方法，但询问过一些蟹友的意见，其实有些个体会介乎在两者之间，所以某程度上要完全分别牠们都不是容易的事，看看以下两幅图。到底那只是短腕陆寄居蟹？那只是短掌陆寄居蟹?

这品种出现了两种不同的特征，到底和所谓亚种有没有关系？之前在讨论区和网志也提及过，亚种大约意思就是同种的二个以上的族群。因为某些原因 (通常是地理隔离)，造成所谓生殖隔离，久而久之会发展成明显不同的特征，一般就会订为亚种。如果我们把他们又放在一起的话，还是可以交配，且生出具生殖能力的后代。

但是亚种之间的基因会有相当程度的不同。而且跟据以上的研究结果，同一个体会出现像某些鱼类的性别改变，加上 DNA 分析结果也显示短掌陆寄居蟹和短腕陆寄居蟹是相同品种，所以亚种这个假设应该可以被否定。

性别改变在鱼类也有听过，例如小丑鱼，牠们是雌雄同体的。孵化后的小丑鱼是无性别的，既不是雄性也不是雌性。简单的说，牠们是从无性别状态转变到雄性再转变到雌性。这是一个不可逆的过程，从无性别到雄性，而不能变回无性别，从雄性变成雌性，也不能再变回雄性。牠们甚至可能一生都是无性别状态，这一切取决于环境。

不过改变性别发生在陆寄居蟹上便有点惊讶，陆寄居蟹不属于无性别的物类，所以还是第一次知道牠们会因环境影响下改变性别。大家可以观察一下这品种的雄性和雌性，是否和以上研究结果相乎合。即是雄性的左螯脚掌部，外形较长，背面几乎不平滑，布满细小颗粒，而雌性的左螯脚掌部，外形呈弧形状，背面向中间凸图，差不多平滑。但是我觉得研究中的个体会转变性别，是因为牠们在研究室的环境下，整个族群都是雄性的关系，而某些雄性转变成雌性后可以获得更有利的生殖策略，这有利于族群活存，所以才产生了这样的变化。而在野外的自然环境下，如果性别比例是稳定，到底会不会有着同样的变化？实在值得学者继续研究。

如果以上雌雄特征有别的理论是正确，把它套用在大自然的雌雄形态上，是否雄性左螯表面上的颗粒有着吸引异性的作用？看起来又比较威武？而雌性不用吸引异性，所以左螯表面上没有布满颗粒。可是陆寄居蟹的求偶过程又不像潮招蟹，会挥动螯脚来吸引异性，所以这个可能性还是有所保留。所以希望学者可以收集更多的个体，包括雄性和雌性，作进一步研究才能下判断。

在中文学名上，一般我们都会统称这品种做短腕陆寄居蟹，而很少会称为短掌陆寄居蟹，而在英文学名则普遍称为 C.brevimanus。

另外，值得一提的是近年来，海边出现了垃圾寄居蟹，牠们因为缺乏螺壳（被人类拾光），而被迫要背水樽盖，灯泡，玻璃瓶，铁罐等等为家，从网络新闻的照片资料和片段都看到，几乎所有的都是属于短腕陆寄居蟹（大家可以自行在网络搜索"垃圾寄居蟹"看看，照片中的都是短腕陆居蟹），而属于中型的凹足陆寄居蟹（C.cavipes)却没有成为垃圾寄居蟹!? 这是否因为短腕陆居蟹的栖身地区比凹足陆寄居蟹离海岸较近，所以短腕陆寄居蟹没有像凹足陆寄居蟹般较容易在丛林地区找到非洲大蜗牛壳来寄居? 短腕陆寄居蟹背非洲大蜗牛壳的例子并非没有，只是比凹足陆寄居蟹为少，我认为这和短腕陆寄居蟹短少的腹部及左螯脚形状有关，蝾螺类这些螺壳口形状呈圆形(不是椭圆形)，比较适合牠们寄居。

最近看到网络新闻报导，台湾的垦丁地区得到热心民众的帮助，收集螺壳，把螺壳归还大自然，使背垃圾的陆寄居蟹可以更换适合的家。在片段中看到一些背着垃圾的陆寄居蟹转换到螺壳那一刻，使人十分感动，希望这活动能继续下去。

除了帮忙收集螺壳，希望大家到野外观察时也不要拾走螺壳，把它们留给陆寄居蟹。

C1 C.clypeatus (Fabricius, 1787) – 西伯利斯陆寄居蟹

这品种和 C.brevimanus，C.hilgendorfi 关系十分密切，事实上只有这三种品种的眼柄是呈圆形，不是四方形，也不是偏长。所以我们可以很容易把 C.clypeatus 分别出来，C.clypeatus 的触角鳞片与第二触角柄部第二节互相漏合，而 C.brevimanus 和 C.hilgendorfi 的触角鳞片不与第二触角柄部第二节互相漏合。另外，C.clypeatus 的左右螯脚背侧内缘皆沿生刚毛，但是 C.brevimanus 和 C.hilgendorfi 只有右螯脚背侧内缘皆沿生刚毛。C.clypeatus 有另一个坊间名称”purple pincher”，因为其左螯脚背部呈紫色，我们收集了三只个体作为这次研究之用。

个人认为即是不能分辨出此品种的触角鳞片与第二触角柄部第二节互相漏合(看以下照片黑色圈部分)，也很容易分别出来。虽然西伯利斯陆寄居蟹的眼柄和短腕陆寄居蟹的眼柄都是呈圆形，但短腕陆寄居蟹的眼柄很明显是图柱形的，而西伯利斯陆寄居蟹的眼柄的底部会有轻微突起。

其次是观察牠们左螯脚背紫色部分。这紫色斑即使在幼体时期也颇明显的，个人认为反而随着个个体渐渐长大，有些大型个体的紫色部分会与体色或螯脚的主色相滆合，变得不明显。

个人觉得这品种抵受干燥的程度可能是最高的，虽没有亲身观察，但在网络上看到某些西伯利斯陆寄居蟹所栖身的地方，除了丛林地区外，也会聚取于一些干燥的地方，与巨大的蜥蜴同居。

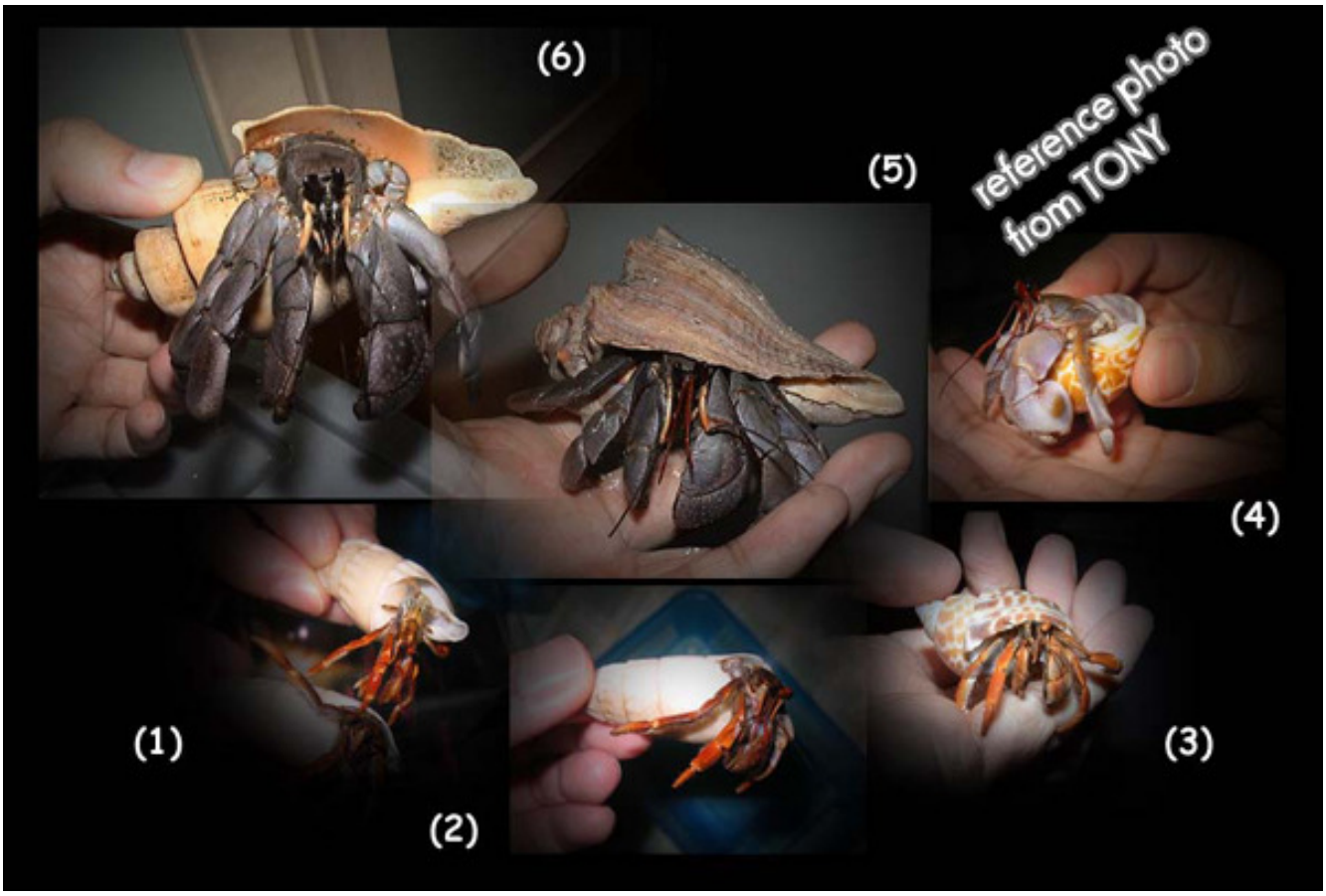
D1 & D2 C.cavipes Stimpson, 1858 - 凹足陆寄居蟹 & C.violascens Heller, 1862 ** – 深紫陆寄居蟹

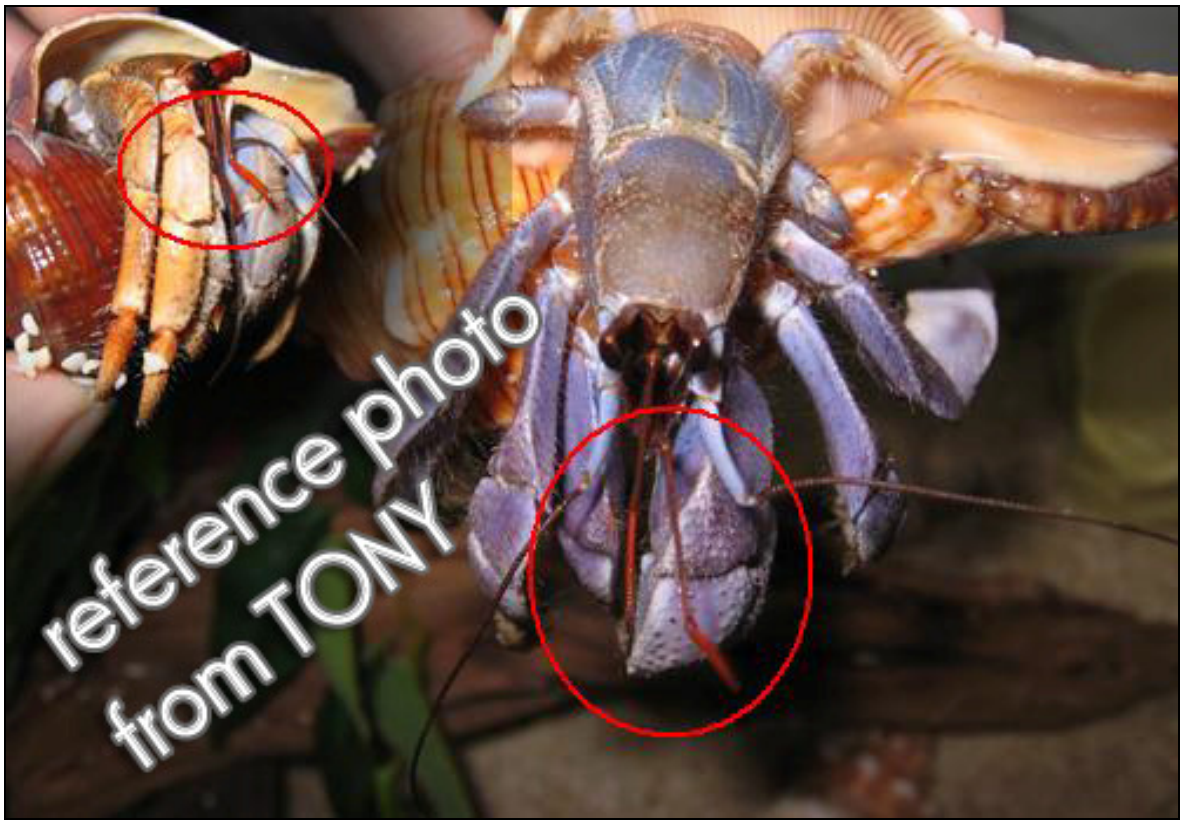
有些学者认为 C.violascens 是 C.cavipes 的同物异名 (e.g. Alcock, 1905; Fize and Serene, 1955)。Nakasone (1988)主要从体色，左螯脚形状，雄性的生殖器(精管)来分别出 C.violascens 和 C.cavipes。但是，经再检查后，我们的确很容易地从体色上分别出 C.violascens，但是对于用螯脚形状和生殖器来分别仍然存在相当大的怀疑。Greenaway (2003)提出螯脚和其它胸足的形状会在脱壳后因应所背的螺壳而有所改变，所以我们不应该以左螯脚的形状来判断牠们。举例说，Nakasone (1988) 和 McLaughlin and Dworschak (2001)所绘画的左螯脚形状皆有所不同。还有一个问题就是到底雄性的生殖器(精管)是否能成为令人信服的特征？我们调查过这两种品种的个体，但是我们很难去分别出雄性的生殖器(精管)的尺寸，尤其是幼体。最近，McLaughlin et al, (2007)在<台湾寄居蟹类志>一书中也错误把 C.cavipes 的样本当作 C.violascens。

再者，我们发现以第一触角的颜色，便可以易于把 C.violascens 从 C.cavipes 分辨出来。C.violascens 第一触角呈红色，而 C.cavipes 的第一触角是呈褐色的。幸运地，即使样本浸在福尔马林或酒精，其第一触角的颜色也足以维持。我们建议可以用这特征来判断这两种品种。

对于这两种品种，在这篇<形态与分子证据>终于有了更有力的数据来证实可以利用第一触角来判断凹足陆寄居蟹和深紫陆寄居蟹，这也是坊间一直采用的判断方式。其实个人觉得还有一个方法可以分别牠们，就是凹足陆寄居蟹的左边第三胸足前节比较修长，而深紫陆寄居蟹的左边第三胸足前节则十分强壮，参考下图红圈部分。

不过要在这里在提多一次，凹足陆寄居蟹的幻体和成体体色相约，变化不大。但深紫陆寄居蟹的幼体的体色却与成体的完全不同，幼体是呈橙红色，随着个体成长，紫色会渐渐增加，成体会呈深紫色的，但第一触角由幼体至成体也是一样呈红色的。





凹足陆寄居蟹和深紫陆寄居蟹，两者的腹部都是十分修长，但凹足陆寄居蟹却经常以非洲大蜗牛壳为家，而深紫陆寄居蟹则以旋螺等为家。这可能是关乎到牠们所栖身的环境。大家应该会比较清楚凹足陆寄居蟹栖身于较内陆的地方，靠近丛林地带。但是深紫陆寄居蟹所栖身的地方，暂时都未有太清楚的实际数据，只在外国一些文献提及过牠们栖身于红树森附近的海口区域。不过，透过网络所搜索到的照片数据，可以看到被拍到深紫陆寄居蟹个体，其栖身环境太多是一些湿地的区域，所以几可肯定深紫陆寄居蟹的主要栖身地为湿地一带的区域 (一些接近泥滩的地带!?)。由于非洲大蜗牛壳不容易在湿地一带找到，故推断深紫陆寄居蟹鲜会背着非洲大蜗牛壳。

以下是一些深紫陆寄居蟹栖身的环境照片。

而凹足陆寄居蟹，在上文也提及过，牠们栖身之处可能较容易找到非洲大蜗牛壳 (下图)，所以未有发现牠们加入了垃圾寄居蟹的行列，这或许和其体型也有关系，凹足陆寄居蟹的成体体型比短腕陆寄居蟹略为细少。

深紫陆寄居蟹的栖身环境很明显与其它的品种有所不同，使我再导出以下问题。如没有理解错误，湿地每天都会有潮汐涨退，这对于在湿地栖身的生物，例如招潮蟹 (下图第一张)，和尚蟹，弹涂鱼等等都没有问题，因为牠们均会挖掘洞穴，潮涨时会把用泥把洞口封着。但对于深紫陆寄居蟹，照理牠们应该不善于水性，不能长时间浸在水中，到底牠们是如何适应潮汐涨退？脱壳时又会躲藏在那里？希望将来会有学者可以深入了解这品种在野外的生活习性。

这品种几可肯定可以在台湾发现，因为有些台湾蟹友在某些岛屿也曾拍过野生深紫陆寄居蟹的照片，可是到现在还未被正式列入台湾陆寄居蟹类的名册内。个人认为难得台湾本土有着这特别的品种，应该要好好去研究一下，尤其牠们是怎样脱壳这个问题，我个人认为这品种独特的栖身环境或许可以使我们对陆寄居蟹的进化，盐度适应等有进一步的了解。而牠们繁殖放卵时，到底是否会和其它陆寄居蟹品种一樣会迁住海边呢?

E1 & E2 C.pseudorugosus Nakasone, 1988 ** - 红日陆寄居蟹 & C.rugosus H.Mine Edwards, 1837 - 灰白陆寄居蟹

C.pseudorugosus 在菲律宾首次被 Nakasone (1988)发现，最近在 SW Madagascar (Barnes and Amold, 2001)和 Maldives (Asakura, 2004)也有纪录。经过我们调查，这品种也有分布于台湾。C.pseudorugosus 与 C.rugosus 十分相似，跟据 Nakasone (1988)的叙述，C.pseudorugosus 和 C.rugosus 的分别在于其左螯脚的形状，和雄性的生殖器(精管)。但是，这两点却不太被接受。第一点是之前也提及过的，跟据 Greenaway (2003)的说法，就是螯脚和其它胸足的形状在脱壳后，会因应所背的螺壳形状不同而有所改变，所以我们很难以这一点来分辨这两种品种，另一点就是雄性的生殖器(精管)，两者的分别是相当小，尤其幼体更加容易使人混乱。

还有，以上两种特征也引申至一些问题关于 C.perlatus(橙红陆寄居蟹)幼体和 C.rugosus (Poupin, 1994)。关于 Asakura (2004)所纪录的 C.pseudorugosus，那张彩图描述很可能是 C.perlatus 的幼体，而不是 Asakura (2004)相信的 C.pseudorugosus。主要原因是其螯脚和前胸甲的颜色和 Nakasone (1988)所描述的不同; Nakasone (1988)的样本是呈深褐色的，但是 Asakura (2004)的样本是鲜艳的橙红色，像 C.perlatus 幼体。在研究期间，我们从印度尼西亚所收集的 C.pseudorugosus 样本与 Asakura (2004)在 Maldives 收集的十分相似。经我们的鉴定，我们相信那些样本是 C.perlatus 的幼体。

因为这品种还有着不确定的地方，所以我们提出利用分子方式来测试到底 C.pseudorugosus 是否确实的品种。

**上文说 Asakura (2004)的彩图是以下这一张，应该是 C.perlatus 的幼体。

从论文的另外一篇<4. 讨论 4.1. 品种界定>也有附加数据提及以上两种品种，见如下:

跟据 Nakasone (1988)的叙述，C.pseudorugosus 与 C.rugosus 的不同在于左螯脚的形状，雄性的生殖器(精管)。但是其于螯脚和其它胸足的形状在脱壳后，会因应所背的螺壳而有所改变 (Greenaway, 2003)，所以左螯脚的形状很难作为判断品种的有效特征。另外，C.pseudorugosus 与 C.rugosus，雄性的生殖器(精管)也没有很明显的分别 (样本大小>100)。

跟据 Asakura (2004)彩色图的描述，那张彩图很可能是 C.perlatus 的幼体。主要原因是其螯脚和前胸甲的颜色和 Nakasone (1988)所描述的不同。Nakasone (1988)的样本是呈深褐色的，但是 Asakura (2004)的样本是鲜艳的橙红色，像 C.perlatus 的幼体。

在研究期间，我们从印度尼西亚收到的样本与 Asakura (2004)的十分相似。跟据我们的判断，我们还是把样本记录为 C.perlatus 的幼体，虽然 Asakura (2004)认为我们的样本是 C.pseudorugosus (透过私人通信)。经分析后，我们几可确定 Asakura (2004)把 C.perlatus 的幼体误判断为 C.pseudorugosus。

**在陆寄居蟹品种介绍中也有提及，我也以电邮形式和 Asakura (朝仓彰先生)联络过，他认为我发给他看的照片是 C.pseudorugosus。以下是我发给他的照片。不过我也认为以下照片是属于 C.perlatus (橙红陆寄居蟹)。

还有，Nakasone (1988)提出可以凭螯脚掌部来分别 C.pseudorugosus 和 C.rugosus。C.pseudorugosus 的螯脚掌部呈深褐色，没有一列縱列青黑色长条，而 C.rugosus 的螯脚掌部则有一列青黑色长条。但是跟据我们未有公开的人工养殖数据，同一 C.rugosus 雌性所孵出的幼体，同时显示了两种形态，一是俱有 C.rugosus 的特征 (螯脚掌部有一列青黑色长条)，另一是俱有 C.pseudorugosus 的特征 (螯脚掌部没有一列青黑色长条)。所以我们认为 C.pseudorugosus 并不是存在的品种，而只是 C.rugosus 的同物异名或变种。

我也十分认同以上的说法，就是 Asakura (2004)的那张彩色图应该是橙红陆寄居蟹的幼体，关于橙红陆寄居蟹的幼体，之后会再作讨论。但是我却对有没有 C.pseudorugosus 红日陆寄居蟹这品种有所保留。

关于红日陆寄居蟹，我认为这品种或许真的存在。我在网络上找到些类似 Nakasone (1988) 描述的红日陆寄居蟹照片 (看以下)，照片中的个体身体主要是呈米白色，而带点褐色间。照片都是一些之前会被认是橙红陆寄居蟹的幼体 (其中一种成长形态)，但对比个橙红陆寄居蟹在野外的族群照片后，发现橙红陆寄居蟹群中，幼体大多数是橙红色的，即使占有少部分身体带有橙红间，但间线也不会偏向褐色。而我暂时所观察过灰白陆寄居蟹的照片，身体没有这样褐色的间纹。

reference photo
from WEBSITE

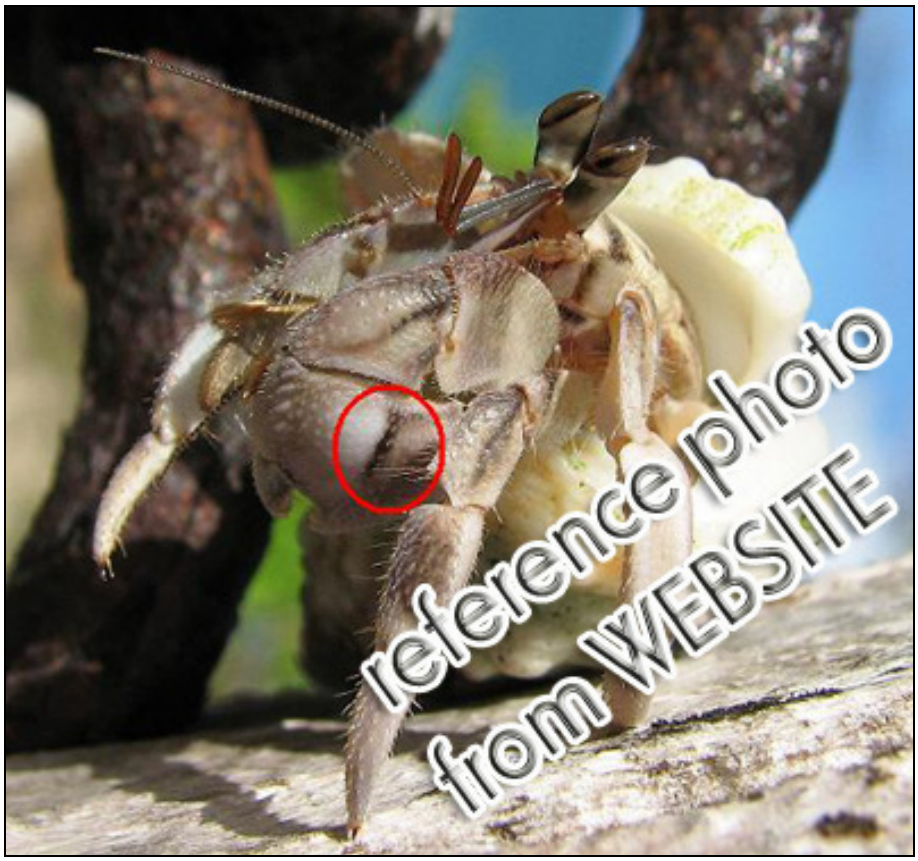
reference photo
from WEBSITE

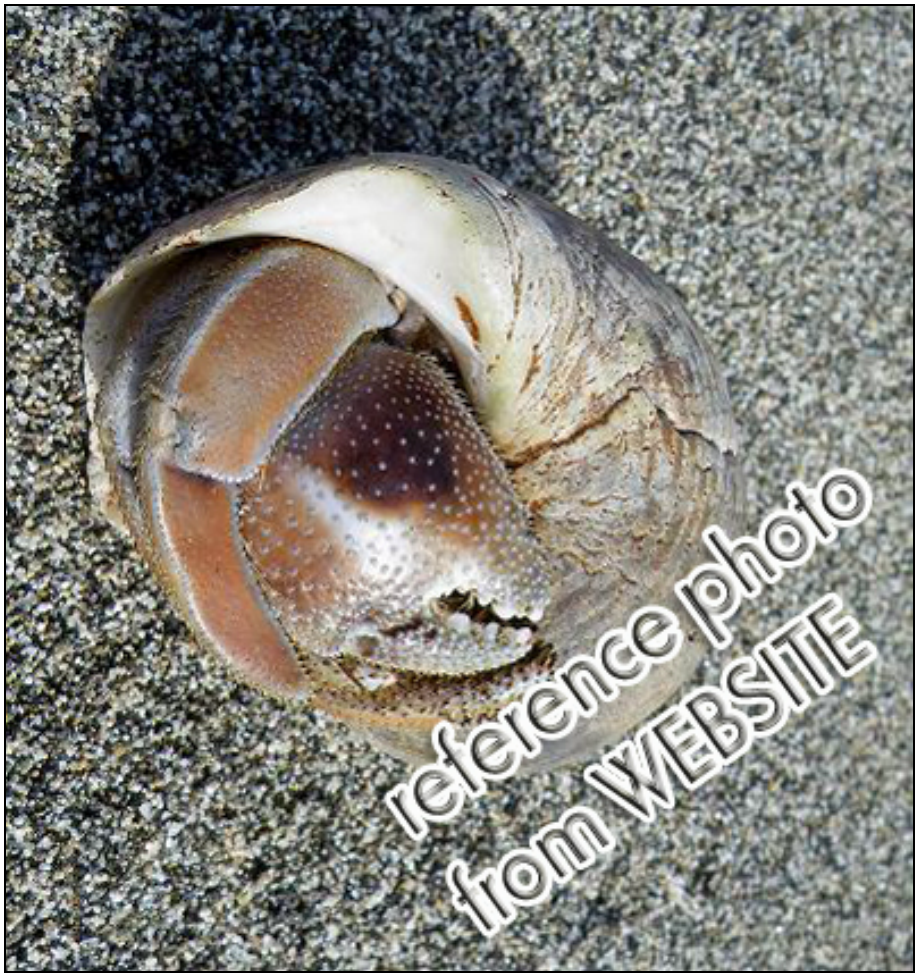
reference photo
from WEBSITE

reference photo
from WEBSITE

跟據 Nakasone (1988)的日文學名アカツキオカヤドカリ，アカツキ是指紅日的意思 (オカヤドカリ是陸寄居蟹)。以上照片的个体，体色呈一节一节的间色，是否更接近红日的意思? 可是，其中找到一张的照片 (下图)，发现这品种和橙红陆寄居蟹一起出没，使人十分混淆，所以到底以上照片的个体是否橙红陆寄居蟹的幼体，还是**新品种**? 我想只有待学者收集到个体作 DNA 分析，才可有更加清晰的定论。

另外，我也找到一些灰白陆寄居蟹的螯脚照片，和以上人工养殖灰白陆寄居蟹的数据相乎合，证实了灰白陆寄居蟹，部份个体螯脚掌部有一列青黑色长条（见下图红圈部分），部分则没有（见以下第二张照片）。





其实灰白陆寄居蟹体色十分多变，所以很多时也被误会是其它品种。所以要判断灰白陆寄居蟹最好观察左螯脚的斜向颗粒，和左第三胸足的形状呈扁平。

E3 C.purpureus (Stimpson, 1858) - 紫陆寄居蟹

C.purpureus 分布于日本琉球群岛。Terao (1913)指出，一百年前 C.purpureus 在 Formosa 的 Tansui (即现在的台湾)也有纪录。但是跟据我们最近对台湾陆寄居蟹的调查，包括一些离岛，显示 C.purpureus 现在没有在台湾分布。

有些学者认为 C.purpureus 是 C.perlatus(橙红陆寄居蟹)和 C.rugosus(灰白陆寄居蟹)的同物异名(Bouvier, 1890; Henderson, 1888; Terao, 1913)。Nakasone (1988)很清楚用体色，左螯脚形状，左第三胸足指节和前节，雄性的生殖器(精管)把 C.purpureus 分别出来。但是，之前的文章也提及过，左螯脚的形状很难用于分别陆寄居蟹品种，这种特征不足以鉴定各品种。

Terao (1913)提出；「左第三胸足前节及指节不是扁平，有时是完全地呈圆型状。另一方面，有些个体的左第三胸足前节的背面与外侧很明显呈直角状，但有些个体并不明显。雄性的生殖器(精管)也不是太明显 (Alcock, 1905)，甚至有些个体的雄性的生殖器(精管)和 C.perlatus 相近。」 不幸地，小个体的 C.purpureus 一般是呈米白色，大个体通常是紫蓝色的。换言之，体色似乎也不是一个有效的特征来确认这品种。现在，我们对于 C.purpureus 是否确实的品种，还有一些疑问，需要再作进一步的研究。

首先紫陆寄居蟹这品种在日本已被确定，相关资料也十分多。加上在 2009 年，我自己亲身到小岛观察，已肯确是有这品种的存在。紫陆寄居蟹属于中型的品种，其成体比灰白陆寄居蟹的较大，且大部分个体的眼柄底没有黑色斑点。紫陆寄居蟹左螯脚上的斜向颗粒比灰白陆寄居蟹没有那么明显 (且数量较少，一般有 4-5 列，而灰白陆寄居蟹一般有 7 列)，另外紫陆寄居蟹的左第三胸足前节轻微隆起，和灰白陆寄居蟹的左第三胸足扁平略有不同。

先看以下两张照片，左螯脚斜向颗粒的比较。左图为紫陆寄居蟹，右图为灰白陆寄居蟹。

再看以下照片，紫陆寄居蟹的左第三胸足前节轻微隆起。

另外，以上资料虽然说紫陆寄居蟹在台湾没有分布，但据我收集的资料所知，台湾某些岛屿的确有发现紫陆寄居蟹的非正式报告。台湾出现的紫陆寄居蟹，一般认为有以下两个原因:

1. 在 2006-2009 年期间，部分不良的台湾业者到日本走私紫陆寄居蟹来台湾，不排除有些个体被饲养者弃养野放，从而流落到某些岛屿。如果是这个原因的话，这些个体应该属于日本原居地的紫陆寄居蟹。
2. 台湾与邻国日本在地理位置上十分相近，所以不排除在日本栖身的紫陆寄居蟹，其蚤状幼体随海洋漂流到台湾岛屿，然后上陆，继续繁衍。

台湾本土也有陆寄居蟹栖身，证明了台湾的气候及环境适合陆寄居蟹生活，所以假设日本的紫陆寄居蟹幼体登录台湾，我想其适应力应该没有太大问题。最大的问题是到底这外来种族群能否成功交配繁衍下一代? 而站在生态环境的角度，这外来种对本土种的个体又会带来甚么的影响? 对整个地域的食物链又会有甚么影响?

据有亲身观察过台湾栖身的紫陆寄居蟹的蟹友指出，牠们的体色会比日本独有种较为淡色。我认为这些个体可能是上述第二点的情况，蚤状幼体来自日本，而因为环境，气候，食物和日本有所不同 (尤其食物会影响甲壳类动物的体色)，所以台湾栖身的个体都会和日本的有点差异。

另一方面，这使我怀疑在台湾被发现的紫陆寄居蟹个体，也有可能只是一些紫色系的灰白陆寄居蟹 (有不良业者甚至以紫色系的灰白陆寄居蟹来充当紫陆寄居蟹，以卖到更高的价钱)，所以才会有这个说法，说到底还是有待证实。

另外，对此品种还有一个很大的疑问，就是近年有外国业者声称有一种源自印度尼西亚 (Indonesia)的紫陆寄居蟹 (日本种紫陆寄居蟹在外国被称为 Blueberry，而印度尼西亚种被称为 Indonesian Blueberry)。对此我却抱着十分怀疑的态度。紫陆寄居蟹一直被认为是日本独有品种，虽然台湾也有发现的报告，但还未被证实。反观看过外国蟹友贴出来，说是印度尼西亚种紫陆寄居蟹的照片，很明显和紫陆寄居蟹是有所不同的。

这印度尼西亚种紫陆寄居蟹是源于一位印度尼西亚业者，称自己在印度尼西亚找到的，所以把牠们归类于印度尼西亚种的紫陆寄居蟹。为了弄清楚这品种，在网络上搜集过一些照片，询问过不同外国蟹友的有关资料，重复看过很多次所谓印度尼西亚种紫陆寄居蟹的照片，发现以下有趣的特征，就是所谓印度尼西亚种紫陆寄居蟹，其左螯脚并没有斜向颗粒，大家也可以帮忙看看以下照片。

reference photo
from WEBSITE

reference photo
from WEBSITE

再看以下几张左螯脚的照片，显示没有斜向颗粒。

Species : C.purpureus (Blueberry Land Hermit Crab)
Shell : Turbo sparverius
© 2009 FÉLIX J.WÁNG / HAPPY CRABBIE
(62-21) 580 4511 / (62) 817 750 076
reference photo
from WEBSITE

reference photo
from WEBSITE

如果以上没错的话，综合数据后可以得出以下数据:

体色	左螯脚斜向颗粒	眼柄底黑斑	品种
紫色	有	有	Coenobita rugosus 灰白陆寄居蟹
紫色	无	有	Indonesian Blueberry 印度尼西亚种紫陆寄居蟹
紫色	有 (比较不明显)	无	Coenobita purpureus 日本种紫陆寄居蟹

**以上三种的左右螯脚皆沿生刚毛。

跟据以上的判断，印度尼西亚种紫陆寄居蟹很明显是属于新品种？因此我认为外国蟹友说「Coenobita purpureus is found in both Indonesia and Japan (紫陆寄居蟹在印度尼西亚和日本皆有被发现)」这一点并不成立!?

这品种可否用之前所提出的 "亚种定义" 来推断？某个群体因为地理和生态等原因与同种的其它个体隔绝，久而久之，渐渐形成一些比较适应当地环境的特征。那么印度尼西亚种紫陆寄居蟹会否是紫陆寄居蟹的亚种，群体因某种因素在印度尼西亚栖息 (分布不同)，久而久之，渐渐形成一些比较适应当地环境的特征 (没有了斜向颗粒)。

希望他日有学者可以取得该品种的 DHA 作分析，以证明这品种是否未被发现的**新品种**，或属于紫陆寄居蟹的亚种。

在 2010 年 7 月，我在香港宠物店里找到一只特别的品种，体色像深紫陆寄居蟹，但又没有深紫陆寄居蟹的红色触角特征，外型和特征都像印度尼西亚种紫陆寄居蟹 (体色紫色，左螯脚没有斜向颗粒，眼柄底有黑斑)，的确是一次重大发现。本来打算送去国立台湾海洋大学给他们验证一下 DNA，可奈再次到该店时已经没有再找到那只个体，这次实在是太遗憾了，之后都不知可不可以再找到这个体，在此首次公开一些照片给大家参考一下:

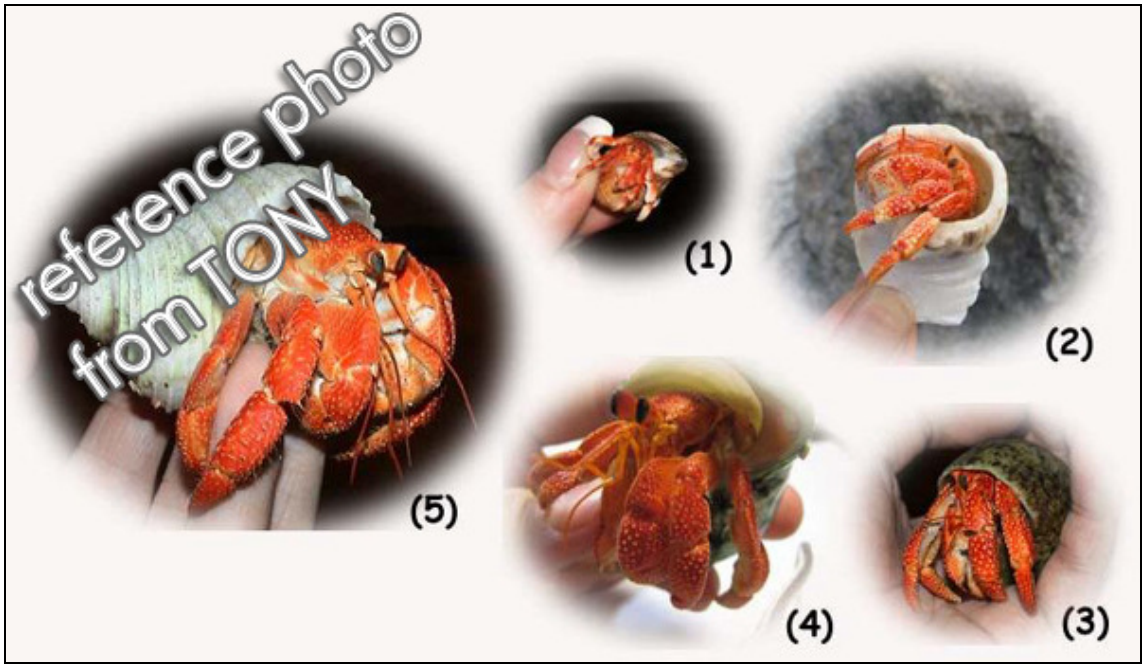
reference photo
from TONY

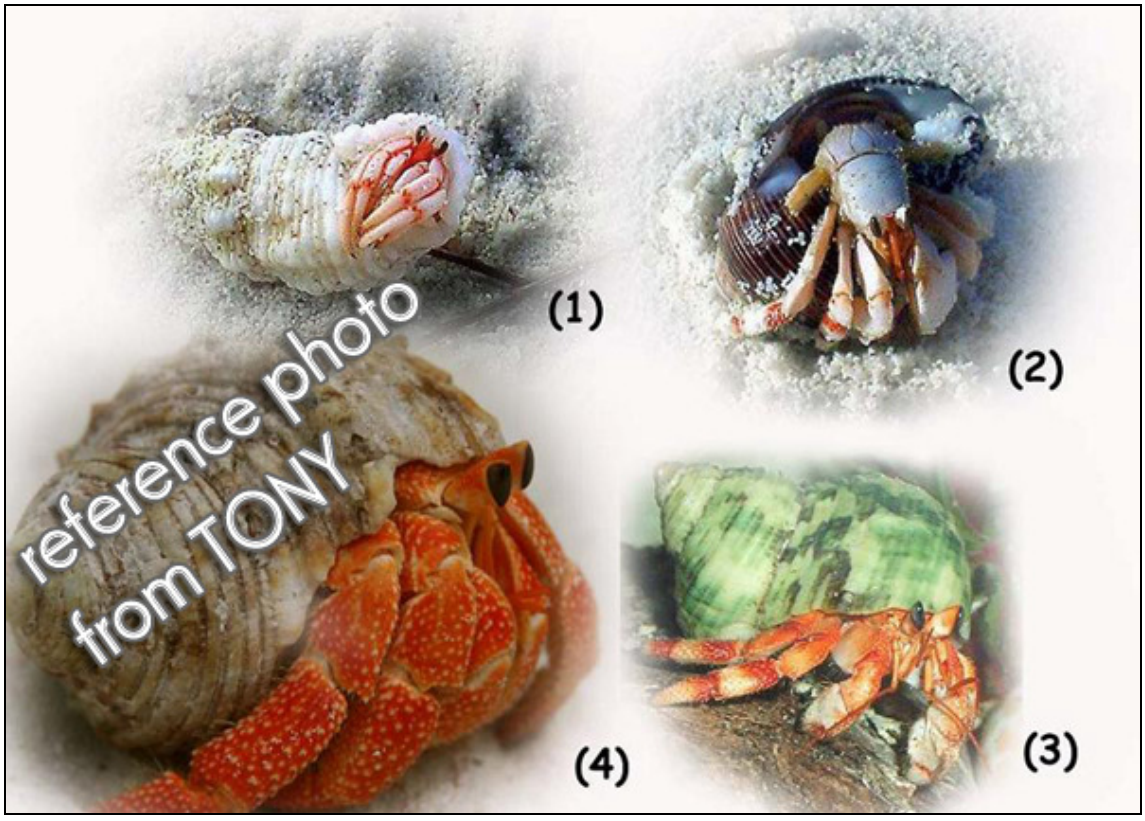
reference photo
from TONY

E4 C.perlatus (H.Miline Edwards, 1837) - 橙红陆寄居蟹

又称草莓陆寄居蟹，C.perlatus 在印度洋一带十分普遍。在台湾，这品种在 1994 年首次被 Huang 发现，但其后再没有收集过此品种的样本。所以今次用作研究的 C.perlatus 是收集自澳洲和印度尼西亚。成体 C.perlatus 的体色与其它品种陆寄居蟹的体色有相当的分别。C.perlatus 的幼体体色多变，由米白至淡橙不等，但当牠们成长，体色会渐渐变成鲜艳的橙色并带有白色斑点。另外，牠们的眼柄颜色和甲壳的体色相同，触角终身也是橙红色。所以触角颜色是一个很明显和很好的特征来分别 C.perlatus。

成体的橙红陆寄居蟹的确如上述所言十分容易分别。但是有关橙红陆寄居蟹幼体至成体的变化过程，在论文中并未有详细提及，个人□认为这是最值得研究的地方。到底这品种的体色演变是否会因栖身不同地区 (环境，气候，食物)而有不同的形态? 坊间有以下两种说法: 第一种形态是从幼体到成体都是全身橙红色的 (下图上)。第二种形态是幼体呈米白或浅粉红而带点橙红色间，成长期间橙红色的体色渐渐增加。





在这里我想从几方面分析一下关于体色演变的不同形态。

1. 从饲养者的资料所得，例如台湾蟹友的实际观察得知，橙红陆寄居蟹幼体的体色并非呈现偏白，「大约 90%的幼体是呈现全红色 (略带白斑，与大个体体色一样)，10%的则是会有所谓的红白相间，且都是每一节的上段才有颜色，下段则是白色」。
2. 从外国饲养者的照片所得，橙红陆寄居蟹的幼体也是呈现橙红色的。(看以下照片)

3. 从自己所观察的实体所得，小型幼体，中型和大型的橙红陆寄居蟹分别也是呈现橙红色的。(看以下照片，大家可以对比手和个体的大小比例，以分别小型，中型和大型个体)

4. 从网络找到野外的橙红陆寄居蟹的幼体也是呈橙红色的。(看以下照片)

5. 从书籍<周刊日本之天然纪念物动物篇 42>找到橙红陆寄居蟹野外族群的照片，看到其幼体也是呈现橙红色的。(看以下照片的红圈部分，照片中褐色的是灰白陆寄居蟹)

6. 在论文讨论红日陆寄居蟹一篇，有提到「Asakura (2004)的样本是鲜艳的橙红色，像 C.perlatus 幼体」，表示学者也认同橙红陆寄居蟹的幼体是橙红色的。

从以上 6 点来推测，橙红陆寄居蟹的幼体很大程度是依第一种形态来成长。虽然看到有些幼体都会略带点白色斑，但对比第二种形态，米白而带点橙红色间，我认为两者是略带不同的。但是在网络我又有到一些特别的野外橙陆寄居蟹族群的照片 (看以下照片)，红圈的幼体是呈米白色而带点橙红色间，照照片来看，应该可以推测牠们是同一个族群。

reference photo
from WEBSITE

reference photo
from WEBSITE
© OceanwideImages.com

另外，找到网络上的数据有这样的叙述「Young C.perlatus are somewhat pale in color - pale red or orange and sometimes even white. When they turn into adult hermit crabs, you will now observe the bright red color that they are known for.」
(from: http://www.Healthyhermitcrabs.com/species-of-hermit-crabs.html)

所以，我认为橙红陆寄居蟹的成长演变仍然是有以上两种形态，但是以第一种形态为主。这可能和栖身地，气候环境，和食物不同等等而造成不同的演变形态。我认为如果学者可以收集到橙红陆寄居蟹的蚤状幼体，进行人工繁殖，就如上述繁殖灰白陆寄居蟹一样，便可以得知到底橙红陆寄居蟹的幼体是否依这两种不同形态来成长。

另外，我们再对比较一下第二种形态的橙红陆寄居蟹幼体和可能是新品种的红日陆寄居蟹的照片。大家又是否觉得这两种陆寄居蟹是属于不同品种?

体色	横间班纹	品种
米白或浅粉红	橙红色	Coenobita perlatus 橙红陆寄居蟹
白色	褐色	Coenobita pseudorugosus 红日陆寄居蟹

图上的个体: 体色米白或浅粉红，螯脚和胸足着橙红色班纹

图上的个体: 体色白色，螯脚和胸足着褐色班纹

E5 C.compressus (H.Miline Edwards, 1837) - 厄瓜多尔陆寄居蟹

厄瓜多尔陆寄居蟹，又名太平洋陆寄居蟹，C.compressus 是唯有一种品种栖身于东太平洋，分布于 Gulf of California, Mexico，Peru (Ball and Haig, 1974)。但是 C.compressus 经常会被错误判断为 C.rugosus 或其它品种。虽然这次研究没有收集 C.compressus，但是我们用了由 NCBI (GenBank accession no. AF436059)提供的 16S rDNA 基因作为研究数据。

暂时对厄瓜多尔陆寄居蟹的了解不太深入，只知道这品种应该是所有品种中体型最细小的。

个人也十分同意以上说法，就是这品种很多时会被误认为灰白陆寄居蟹，要清楚分别两种品种。外国会以其眼睛呈 "，" 状(斗号)为这品种其中一个最大的特征。

品种另一种比较有趣的特征是其眼睛颜色，有些个体的眼睛是呈扁啡红色，这点未有在其它品种中发现。

reference photo
from WEBSITE

2.4. 系统进化分析

下表 code 1-7 代表 7 种不同的特征。

(0) – 代表祖传的状态

(1) – 代表衍生特性的状态

特征 1. 额角

(0) 退化

(1) 显著

特征 2. 腹甲

(0) 腹甲呈片状

(1) 腹甲强力石灰钙质化

特征 3. 触角

(0) 上鞭宽长平扁

(1) 上鞭扁平，末端圆钝

特征 4. 左右螯脚背侧内缘沿生刚毛

(0) 没有

(1a) 只有右螯脚背侧内缘沿生刚毛

(1b) 左右螯脚背侧内皆缘沿生刚毛

特征 5. 触角鳞片

(0) 不与第二触角柄部第二节互相漏合

(1) 与第二触角柄部第二节互相漏合

特征 6. 眼柄

(0) 呈圆形，不扁长形

(1) 扁长形

特征 7. 左螯脚近背侧的内缘一列齿状斜向颗粒

(0) 没有

(1) 有

Table 4

Character matrix used in reconstruction of evolutionary relationships of terrestrial hermit crabs.

Coenobita species with code	Characters						
	1	2	3	4	5	6	7
(A1) *Birgus latro*	1	1	1	0	0	0	0
(B1) *C. brevimanus*	0	0	1	1a	0	0	0
(B2) *C. hilgendorfi*	0	0	1	1a	0	0	0
(C1) *C. clypeatus*	0	0	1	1b	1	0	0
(D1) *C. cavipes*	0	0	1	1b	1	1	0
(D2) *C. violascens*	0	0	1	1b	1	1	0
(E1) *C. pseudorugosus*	0	0	1	1b	1	1	1
(E2) *C. rugosus*	0	0	1	1b	1	1	1
(E3) *C. purpureus*	0	0	1	1b	1	1	1
(E4) *C. perlatus*	0	0	1	1b	1	1	1
(E5) *C. compressus*	0	0	1	1b	1	1	1

从以上列表，可以从另一个角度看到各品种不同的特征，相当特别。这也可解释为何陆寄居蟹品种会经常被误会，其中以 D 组的凹足陆寄居蟹和深紫陆寄居蟹，和 E 组的灰白陆寄居蟹和厄瓜多尔产陆寄居蟹，最容易让人误会。

因为(0)代表祖传的状态，所以越多(0)便代表与海栖寄居蟹的关系越密切，这也关系到陆寄居蟹的进化途径是怎样？以下会再作讨论。

5. 结论

跟据品种界定和系统进化分析的结果，我们能够重新整理陆寄居蟹属的分类法，和修改陆寄居蟹属各种的检索表。修改后的陆寄居蟹属各种的检索表如下:

A. 眼柄呈圆形，不扁长形

B. 只在右螯脚背侧内缘沿生刚毛; 触角鳞片不与第二触角柄部第二节互相漏合 ------ C.brevimanus (短腕陆寄居蟹)

BB. 左螯脚和右螯脚背侧内缘沿生刚毛; 触角鳞片与第二触角柄部第二节互相漏合 ------ C.clypeatus (西伯利斯陆寄居蟹)

AA. 眼柄呈四方形，扁长。左螯脚和右螯脚背侧内缘沿生刚毛; 触角鳞片与第二触角柄部第二节互相漏合

B. 左螯脚近背侧的内缘有一列齿状斜向颗粒

C. 左第三胸足前节的背面与外侧呈直角状

D. 左第三胸足前节扁平 ------ C.rugosus (灰白陆寄居蟹)

DD. 左第三胸足前节不扁平，中间略为隆起 ------ C.purpureus (紫陆寄居蟹)

CC. 左第三胸足前节的背面与外侧不是呈直角状

D. 左第三胸足背面与外侧呈圆滑状，布满白色颗粒 ------ C.perlatus (橙红陆寄居蟹)

BB. 左螯脚近背侧的内缘没有一列齿状斜向颗粒。雄性的生殖器(精管)左右短而粗

C. 第一触角呈褐色; 左第三胸足前节内缘没有完全向内强力突出，背面与外侧面略平扁，前节腹沿生小棘明显 ------ C.cavipes (凹足陆寄居蟹)

CC. 第一触角呈红色; 左第三胸足前节内缘完全向内强力突出，背面与外侧面凹陷，前节腹沿生小棘不明显 ------ C.violascens (深紫陆寄居蟹)

陆寄居蟹适应陆地的进化这项目也相当有趣。这次研究的另一个目标是用证据分析 (包括形态和分子的资料)来显示陆寄居蟹的进化途径。陆寄居蟹是起源于海栖寄居蟹，并发展成两种进化的方向。背螺壳的陆寄居蟹属品种保持保护性的螺壳，而椰子蟹到了成体则不背螺壳。之前，甲壳动物学家相信陆寄居蟹属渐渐适应陆地的演化，是由栖身于接近海边，经常进出海水的品种 (D 组和 E 组)至栖身于较内陆，使用淡水的品种 (B 组和 C 组)。但是，我们的系统进化分析的结果却不赞同这个进化的途径。跟据系统进化分析的结果，其进化途径是这样，由 B 组→C 组→D 组→E 组，这个途经强烈暗示了陆寄居蟹适应陆地的进化途经是由内陆至海洋，而不是一些甲壳动物学家所相信，由海洋渐渐至内陆。

陆寄居蟹和海栖寄居蟹有密切的关系，牠们由海栖寄居蟹进化而来，并像一些陆蟹类般适应了陆地。虽然我们不可肯定为甚么陆寄居蟹的进化途经是由内陆至海洋，但陆寄居蟹的进化体系指出了几点途径将来的研究，包括进化机制的变化，和牠们的进化途经可能是由内陆至海洋的原因。

坊间一般应为陆寄居蟹的进化途经，和以上论文一样都是由 B 组开始，因为 B 组里的短腕陆寄居蟹和西伯利斯陆寄居蟹都有和海栖寄居蟹十分相似的特征，就是圆形的眼柄。一般海栖寄居蟹的眼柄也是圆形的，所以我们认为起初上陆的陆寄居蟹品种依然保留着海栖寄居蟹这个眼柄形态，而当中以短腕陆寄居蟹的圆柱状眼柄和海栖寄居蟹的最为相似。

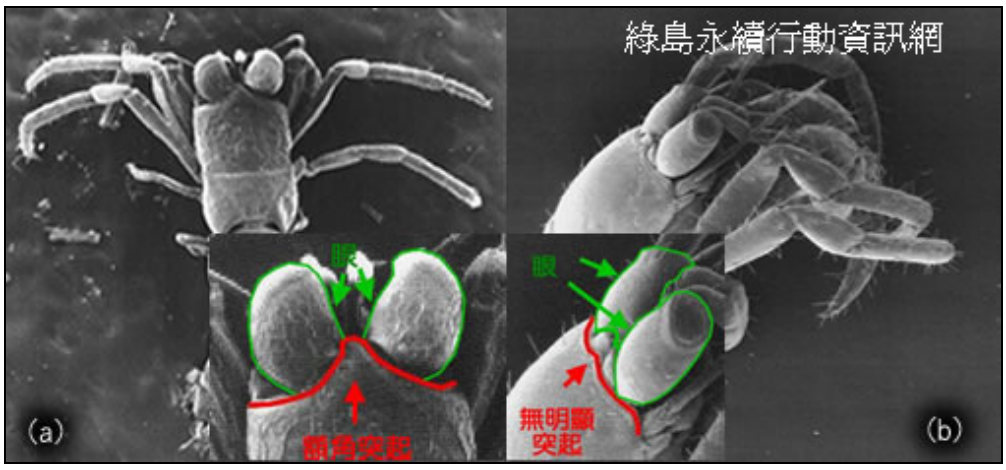
上图左边为海栖寄居蟹，右边为短腕陆寄居蟹

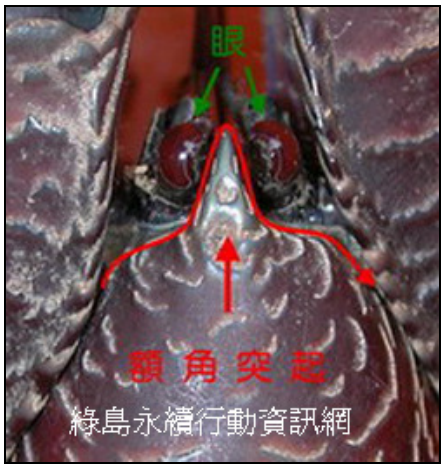
如果以 B 组为进化首批陆寄居蟹品种，为何随后进化出来的品种，眼柄会演变为扁平？陆寄居蟹的眼睛像昆虫一样是复眼，视线很广，据说拥有可以观察到 180 度以内范围的视野。这会否因为扁平形的复眼有利于陆上的视力？而圆形的复眼有利于在水中的视力？所以海栖寄居蟹的眼柄都是呈图形的。如果可以分析到圆形眼柄和扁平眼柄的视野有几大分别的话，就可能会了解到为何大部分的陆寄居蟹品种最后都会进化成眼柄扁平。

另外，在海栖寄居蟹众多品种当中，其中有些是左右螯脚对称 (下图左边个体)，有些是左螯脚大于右螯脚 (下图中间个体)，也有些是右螯脚大于左螯脚 (下图右边个体)。相反所有陆寄居蟹品种当中 (除椰子蟹左右螯脚对称外)，全部都是左螯脚大于右螯脚，到底是甚么原因导致这个形态？我认为很大程度是因为陆上找到的螺壳都是以右旋为主，所以陆寄居蟹全部都是左螯脚大于右螯脚，使牠们整个身体和螺壳到刚好合身。

还有一点是关于左螯脚上的斜向颗粒，起初斜向颗粒一直被认为是陆寄居蟹的发音器 (鸣叫)，牠们会利用斜向颗粒磨擦而造成声音。但其后经证实，陆寄居蟹发出的声音是透过腹部尾节与螺壳内壁磨擦而成，所以如短腕陆寄居蟹和西伯利斯陆寄居蟹这 2 种没有斜向颗粒的品种也会发出鸣叫。那到底斜向颗粒有着甚么的作用？海栖寄居蟹的螯脚皆没有斜向颗粒，而 A 组至 D 组也是没有斜向颗粒，到 E 组的品种才有，是否代表其进化过程中斜向颗粒有着甚么特别的用途，所以到了后期的品种才会发展出这特征。

这里没有提到关于 A 组的椰子蟹，椰子蟹应该是众品种中最能适应陆地生活，因为成体已经不需要依靠螺壳生活。椰子蟹被甲石灰钙质化的腹部，应该是从其它品种再进化而来的，为了更加适应陆上的生活而演变出来的最终形态？所以最终应该是 B 组→C 组→D 组→E 组→A 组？但椰子蟹有一个陆寄居蟹类没有的特征，就是额角 (下照片 a 是椰子蟹的大眼幼体，b 是陆寄居蟹的大眼幼体)，这特征在椰子蟹大眼幼体时已经形式，所以椰子蟹不会是经由陆寄居蟹再演化出来，应该是由海栖寄居蟹直接演化出来。





从体型来说，如果进化途径是由 B 组→E 组，那比较特别的是牠们的体型是由大型渐渐演变为小型。B 组的短腕陆寄居蟹属于各陆寄居蟹品种中最大型的，而 E 组中的厄瓜多尔产陆寄居蟹则是各品种中最细小的。一般来说，物种的体型会渐渐变小，应该和环境受破坏，食物减少而导致……在进化学中，有没有一些物种例子是体型渐渐变小的？

后记:

我比较羡慕海栖寄居蟹，因为由饲养资料至品种介绍等等，都比陆寄居蟹丰富得多到。而到书店看有关动物的书籍，总会看到一些很详细介绍昆虫品种的书籍，普遍至独角仙等甲虫，以至可能大家没有甚么兴趣的苍蝇，蜘蛛等等，都可以找到很丰富的数据，但就没有一本是属于陆寄居蟹品种专门的书籍。我所指的是世界性，一本可以介绍世界各地陆寄居蟹品种的书籍。介绍世界陆蟹的书籍已有出版，但因为陆寄居蟹属于异尾类，不归入陆蟹的类别，所以一般都没有详细介绍。希望有天可以和一些志同道合的朋友去世界各地找寻各种品种的陆寄居蟹，把拍摄出来的照片结集成一本介绍陆寄居蟹的专门书籍。

在<形态与分子证据>中还有三种品种未有介绍，分别是:

1. Coenobita variabilis - 可参考陆寄居蟹研究室中(http://www.tonycoenobita.com/species_variabilis_ch.htm)的介绍
2. Coenboita scaevola - 可参考陆寄居蟹研究室中(http://www.tonycoenobita.com/species_scaevola_ch.htm)的介绍
3. Coenobita spinosus - 可参考陆寄居蟹研究室中(http://www.tonycoenobita.com/species_spinosus_ch.htm)的介绍

希望将来学者也可以收集到此三个样本作分析，使陆寄居蟹的数据库更为完整和齐全。

陆寄居蟹和一般陆蟹在大自然的角色也有点相似，就是当清道夫的角色，清理野外的有机物质，净化环境，所以牠们在野外的角色也颇为重要，可是大部分人也觉得牠们毫不重要「可有可无」，希望大家不要以此来把牠们定位。

陆寄居蟹和螺壳这种特别的关系可谓称得上天作之合，而在近年出现垃圾寄居蟹的情况更加可以反映出环境正在渐渐受到破坏，换个另一个角度，陆寄居蟹族群的多少对我们了解整个环境受破坏的程度，提供了一些参考的数据。

各地仍然有很多业者大量捕捉陆寄居蟹来贩卖，实在是可悲的事，以台湾为例，大家还可以经常看到一盘盘，一箱箱的陆寄居蟹被抓下来贩卖。除日本把陆寄居蟹列为天然纪念物 (每年限制捕获)外，其它地方都没有立例去保护这种生物，而相信陆寄居蟹随着人类滥捕及大自然开发之下，渐渐会步椰子蟹的灭绝之路。大家都相信现在陆寄居蟹的族群还很丰富而没有需要保育，这就像台湾的椰子蟹的现况一样「临急抱佛脚」，当椰子蟹的族群数量真正受到威胁时才实行相应的保育政策，而最后又是否达到一定的成效? 从来，有那个种物种不是在这样的情况下而被人类灭绝? 基本上人类总是觉得所有生物是在侵占人类的地方，而不是人类在侵占大自然的珍贵土地.....这就是人类所谓的「智慧」.....作为饲养者的我，可能没有资格说保育，因为没有需求便没有供应。但是如果在不能完全禁制捕捉陆寄居蟹的情况下，为何不可以参考日本的做法，以达到双赢的局面。

在此讨论陆寄居蟹品种，只是为了让大家更加了解各种陆寄居蟹的分别，带出一些将来值得研究的问题。个人并不希望饲养者得悉各品种的资料后，养成盲目搜集陆寄居蟹品种的习惯，以住有很多不负责任的饲养者，为了集齐所有品种，不惜走私进口，也不理会自己有没有足够的时间和空间去饲养，造成陆寄居蟹在饲养过程中的严重死亡，这是不值得鼓励的。

另外，暂时还未有足够的数据去证实陆寄居蟹的寿命，有说看陆寄居蟹的螯脚齿状多少便会知道牠们的年龄，这点还未证实，所以希望有学者可以研究一下，这对了解陆寄居蟹的族群年龄层有很大的帮助。不过可以肯定的说陆寄居蟹不只两，三年的寿命。在美国现在得知最长寿的陆寄居蟹 (品种为西伯利斯陆寄居蟹)已记录得超过三十年 (这三十年只是饲养年期,还未计算从上陆到饲养者手中的那几年时间)，说不定已超过四十年的寿命。而本人所饲养的灰白陆寄居蟹也踏入第十一年了，所以牠们并不是甚么玩具，买回家不是来看牠们的服装秀 (看牠们更换螺壳)，牠们可是比猫狗更长寿，可能是像龟类一样长寿动物，所以请珍惜每一伙小生命。

如对陆寄居蟹品种有兴趣的朋友，可以到陆寄居蟹研究室的以下连结看看:

陆寄居蟹品种介绍: http://www.tonycoenobita.com/species_ch.htm

陆寄居蟹品种分析: http://www.tonycoenobita.com/species_analysis_ch.htm

修订资料 (2012 年 2 月):
在此补充关于以下两**新品种**的资料，来源自印度尼西亚业者 2011 年 8, 9 月在讨论区发表的资料.

D2. C.violascens (深紫陆寄居蟹)

印度尼西亚业者找到可能是新品种的个体，称为 Zebra Sunset land hermit crab，照文字上直译意思为斑纹日落陆寄居蟹. 他称此个体是 C.violascens 的亚种(sub-species). 看图片会看到牠们体色比较深沉，所以看起来一节一节的班纹比较清晰，不像一般 C.violascens 的幼体鲜艳的橙红色.

个人认为较大可能是因环境食物不同而造成体色的差异，没有 DNA 鉴证，很难判断是否亚种.

E1. C.pseudorugosus (红日陆寄居蟹)

印度尼西亚业者认为他找到以下的个体是 C.pseudorugosus. 但其实讨论到现在，都没有相关学者确定到底 C.pseudorugosus 是怎样的品种. 以上我也找到一些可能是 C.pseudorugosus 的个体照片，和印度尼西亚业者的照片比较，全完是两种不同的个体. 业者找到的 C.pseudorugosus，据称是在 C.violascens 族群中找到的，而且数量比例只有百分之一.

到底那种个体是真正的 C.pseudorugosus，要有待相关学者作出 DNA 的分析.

因为印度尼西亚业者十分确定这两品种是新的品种，所以联络过他，询问有没有鉴定过 DNA 才下此定论，到现时为止是没有回复. 我们也不能单单看照片便下判断，正如以上的文章提到，所谓**新品种**都未有实质的证明.