胡桃鉗與牛排刀—蝦蟹螯足的功能二型性

文·圖—黃興倬

在水域生態系中，十足目蝦蟹類是一群高度多樣，且扮演多種重要生態角色的成員。牠們的形態與習性，在人類眼中，經常與披掛強兵厚甲的戰士聯想在一起，而牠們最引人注目的，莫過於那對虎虎生風的螯足。

尤其在蟹類身上，一對大螯配上四對敏捷的步足，讓蟹類得以縱橫各種底質，並針對不同的生態功能，演化出琳瑯滿目、多采多姿的螯足。這些多樣形態的螯足，不但是分類上的重要依據，更可以用來推測螯足主人的生態習性。

圖1 招潮蟹是螯足二型性的經典範例。圖為四角丑招潮。

甲殼類的身體屬於兩側對稱的體制，也就是說，以頭尾兩端做為軸線，左右兩側的形態是相同的。然而，有些蝦蟹類為了不同的目的，演化出形態與功能都大不相同的兩隻螯足，這種現象被稱為螯足二型性（claw dimorphism）。最為人所知極度特化的例子，在蟹類有雄性招潮蟹，蝦類的特例就是槍蝦。

圖2 槍蝦特化的大螯（圖中左螯）可以發出爆音與衝擊波，有獵食與防禦的功能。圖為敏捷槍蝦。

雄性招潮蟹有一隻幾乎與身體等大的大螯（圖1），用來吸引配偶、領域宣示、個體爭鬥，另有一隻小螯足，指尖扁平，用來刮取底泥攝食之用；平常並不熱衷爭鬥的雌蟹，則是兩隻都是攝食用的小螯足。雄招潮經常因為打鬥而損失大螯，若是小螯仍在，還可維持進食，暫時蟄伏等待下次蛻殼時再生大螯，又可東山再起。但若是失去小螯，空有大螯卻難以進食，就很難熬到下次蛻殼的時機。

圖3 美洲海螯蝦兩螯大小相近，主要差異在指齒形態與掌部厚薄。

不論雌雄，槍蝦都有一支攝食用的小螯，以及一支特化的大螯（圖2）。當這隻大螯的可動指關節閾上時，可動指基部的一個突起會將關節附近一個凹穴的水以高速擠射出去，其速度之快足以產生氣穴效應（cavitation），造成高頻爆音與衝擊波。槍蝦大螯發出的衝擊波足以擊傷體型相當的競爭者，擊退體型較大的掠食者，甚至可以擊斃體型較小的獵物。

圖4 椰子蟹是最大的寄居蟹，螯足二形性的特徵明顯。

除了上述兩種功能特化或是與性別有關的兩螯差異，還有一種常見於許多甲殼十足類的大螯二型性，就是本文所探討的主題—胡桃鉗與牛排刀。

形態上，這種二型性螯足是由一隻體積較大、內側指齒粗大的大螯，以及一隻較小、指齒薄細，宛如鋸齒的小螯組成。

這種螯足二形性出現在相當多的甲殼十足類群，從海螯蝦科的巨螯蝦（*Homarus*屬，圖3）、異尾類（寄居蟹）（圖4），以及短尾類（蟹類）好幾個科的種類（圖5～7）都可觀察到。

具有此類大螯特徵的種類，不論雌雄個體都有，且不同性別的兩螯形態沒有顯著的差異。有些種類的大螯與小螯的大小與形態差異很大，但也有大小相差不多的例子（如巨螯蝦和饅頭蟹）。即便如此，這兩型螯的內側指齒的形態以及掌部的大小差異，仍可以清楚分辨。

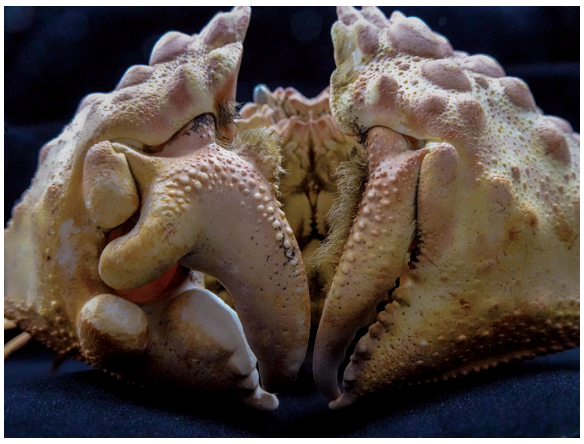

圖5 饅頭蟹的兩螯大小相當，但指齒的形態差異頗大。圖為日本饅頭蟹。

圖6 棲息於沙地的沙蟹兩螯大小與形態都有顯著差異

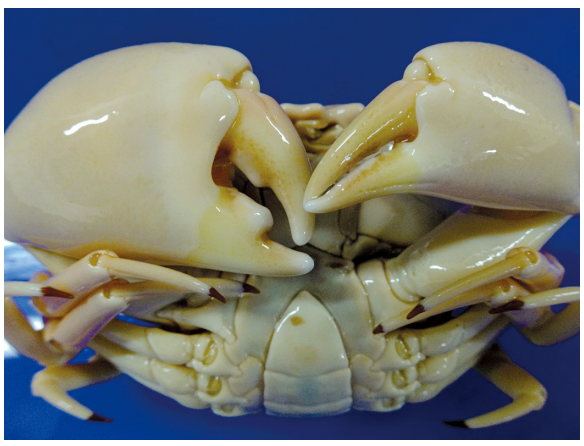

圖7 在珊瑚礁岩覓食的扇蟹類也有螯足二型性的現象。圖為紅斑瓢蟹。

從演化適應的角度來看，原本兩側相同的螯足，產生了顯著形態差異，代表功能上的特化。這種大螯的指齒粗大，配合厚實的掌部肌肉，可以產生強大的力量，足以壓碎堅硬的螺貝外殼；而小螯的鋸齒狀指齒，則能輕易撕裂肌肉等軟組織，增進獵食的效率。由此，生物學家把這種大螯稱為壓碎器（the crusher），小螯稱為切肉刀（the cutter）。如果想像這對螯足的主人是坐在餐桌旁的饕客，那麼大螯就像專門對付核桃與螺殼的胡桃鉗，小螯則是一把帶有鋸齒的牛排剪刀。

擁有這類二型螯足的甲殼十足類，絕大多數都是分布在溫帶到熱帶的淺海以上的種類，食性從雜食性到肉食性都有。具有壓碎器大螯讓牠們能夠將有堅硬外骨骼的動物納入獵食的範圍，即使失去一隻螯足，剩下的另一隻也還保有進食的能力，增加存活的機會。

至於左螯右螯哪隻是大螯，哪隻是小螯的規則，端視種類而異，而種內的「例外」比例，也各有差異。有些螃蟹種類當失去壓碎器大螯後，下次蛻殼時，殘存的切肉刀小螯會轉變為大螯，而原斷裂處再生的則是小螯。廣泛分布於北美東岸的石蟹*Menippe mercenaria*，其大螯肉質鮮美，是價昂的高級海鮮。當地漁民以蟹籠誘捕，但不採用整隻螃蟹，而是將其大螯折斷留下，再將螃蟹釋放回海中，等待下次蛻殼殘留的小螯轉變成大螯，則可再次收穫。

這也可以算是一種「永續」的漁法吧！