

## 澎湖群島凶狠圓軸蟹分布調查及其棲地底質初探

# Distribution of *Cardisoma carnifex* in Penghu Islands and Preliminary Study of Its Habitat Substrate

鄭文翔 施志昫\*

Wen-Hsiang Cheng, Jhy-Yun Shy\*

國立澎湖科技大學水產養殖系 澎湖縣馬公市六合路 300 號

Department of Aquaculture, National Penghu University of Science and Technology No.300, Liuhe Rd., Magong City, Penghu County 880, Taiwan, R.O.C.

\*通訊作者：jyshy@npu.edu.tw

\*Corresponding author：jyshy@npu.edu.tw

### 摘要

本研究敘述澎湖群島凶狠圓軸蟹的分布現況，並進行棲地土質粒徑分析及洞穴內水質鹽度測量。調查結果發現其確切棲地共 17 處，包含馬公市 1 處、湖西鄉 3 處、白沙鄉 7 處、西嶼鄉 2 處、望安鄉 4 處、以及推測棲地 9 處。在土質粒徑分析方面發現，凶狠圓軸蟹棲地土質粒徑範圍主要為極粗砂（1.000mm）及中等粗砂（0.250mm），二者合計皆占土樣總乾重的 50% 以上，反之，凶狠圓軸蟹棲地極細砂（0.125mm）含以下之粒徑分布較少，都不超過土樣總乾重的 10%。另外本調查發現其棲地水樣大多為淡水，占了總棲地的 43%，其餘海水及半淡鹹水各占了總棲地的 28.5%。

### Abstract

This study is a description of the distribution of *Cardisoma carnifex* and substrate composition of its habitats in Penghu Islands, as well as an estimation of its populations in Chinglou wetlands. Totally 17

habitat sites were recorded, including one in Magong City, three in Husi Township, seven in Baisha Township, two in Siyu Township and four in Wangan Township. In addition, there were nine presumed habitats. The main particle sizes of substrates in the habitats ranged from very coarse sand (1.000mm) to medium sand (0.250mm). The summed dry-weight of both substrates was higher than 50% of the total weight of all substrate samples. On the contrary, the smaller particles that include very fine sand (0.064mm) and silt (<0.064mm) in the substrate samples were less than 10% of the total weight. In addition, salinity of most water samples in the habitat caves showed they were freshwater. However, a few of the water samples were seawater and brackish water, accounting for 43% of the total habitat, and the remaining seawater and brackish water habitat accounted for 28.5% of the total habitat.

**關鍵詞：**澎湖群島、凶狠圓軸蟹、分布、粒徑分析。

**Keywords:** Penghu Islands, *Cardisoma carnifex*, distribution, particle size analysis.

收件日期：2015 年 03 月 02 日

接受日期：2015 年 07 月 24 日

Received: March 2, 2015

Accepted: July 24, 2015

## 前 言

螃蟹是起源於海洋的生物，現存螃蟹也大多生活在海洋中。但隨著時間演變，許多螃蟹漸漸向陸地拓展，相較於穩定的海洋環境，螃蟹演化到陸地將面臨許多的難題，包括溫度變化、水分的取得和保存、氧氣獲得等（陳，2012）。對於陸蟹定義，不同學者持有不同的看法，Wolcott（1988）認為陸蟹是專指地蟹科（Gecarcinidae）的蟹類；施（2013）提到這些在離開水域後，仍表現出明顯的行為、形態、生理或生化之適應，並維持一定活動的蟹類均可稱為陸蟹；Burggren and McMahon（1988）則是依照陸蟹對水份的需求度做一個等級區隔，分為 Terrestrial 1 ~ Terrestrial 5（以下簡稱 T1~T5），其中 T1 等級包含了部分淡水蟹類及

海蟹中棲息於水中為主，但也可短暫於陸地活動者；T2 等級專指潮間帶蟹類中半陸生的蟹種；T3 等級指海岸蟹類及淡水蟹中，離水雖然活躍，但仍須保持身體潮濕者；T4 等級是指陸化程度最高的海蟹，露水及食物中的水分以能滿足其需求；T5 等級對水分需求和 T4 相當，為陸化程度最高的蟹類，但專指陸封型淡水蟹中少數種類。

陸蟹演化的途徑主要是由海中往潮間帶，或是從河口往溪流移動，而水分的取得和保存依據不同地區的陸蟹，會有不同的取水方式，部分陸蟹挖洞穴居，洞穴內的濕度較高可以有效降低水份流失，且大多數陸蟹屬夜行性動物，夜晚或是降雨後的活動也能有效的避免水分蒸散（Wolcott, 1988）。氧氣的獲取也是陸蟹適應陸地生活的一大難題，但其實某些陸

蟹，只要能維持鰓的表面濕潤，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遠較水中為高，氣體交換效率也更高，因此較小的表面積就可達到相同氣體交換量。

在生殖策略方面，大約可分為兩個類群，第一類群為棲息於內陸水域環境的陸蟹，具有大型卵，並且直接發育成小螃蟹，屬於直接發育型 (direct development)；另一類群為較靠近海的陸蟹，蟹卵均附著在母蟹腹部的附肢剛毛上，孵化出浮游性的蚤狀幼蟲 (zoea)，幼蟲在海洋中進行浮游生活，經過二至六次的脫殼後成為大眼幼蟲 (megalopa)，之後再脫殼以稚蟹的形態返回陸地 (Warner, 1977)。這一類型的陸蟹依據蚤狀幼體出生的成熟程度以及經過的浮游期長短，分為普通型發育以及縮短型發育 (abbreviated development)，大部分台灣的陸蟹尚屬普通型發育。劉 (2009) 提到縮短型發育的蟹種卵徑與數量介於上述兩類蟹類之間，抱卵母蟹體型越大，卵數則越高，剛產下的卵直徑達 1 公釐，屬大型卵。卵經過約一個半月的時間孵化出蚤狀幼蟲在兩天時間內脫殼兩次成為大眼幼蟲，再經過 12 天的時間變態為稚蟹，幼蟲可完全不攝食就能完成變態過程。但縮短型發育的蟹種甚少，棲息於恆春半島的美麗岩相手蟹 (*Lithoselanium pulchrum*) 是台灣目前發現少數縮短型發育的蟹類 (李與邱, 2013)。也因為有此生殖特性，陸蟹為陸地生態系與海洋生態系中重要的能量傳遞者之一。值得一提的是，許多陸蟹會有集體降海釋幼的情形，如毛足圓盤蟹 (*Discoplax hirtipes*) (鐘, 2004)；凶狠圓軸蟹 (*Cardisoma carnifex*) (陳, 2012)，且降海釋幼的時機和環境因子有所關聯，例如月亮週期 (lunar cycle)、潮汐週期 (tidal cycle)、日夜週期 (light-dark cycle) 等環境因子所影響。陸蟹在

生態系中通常扮演消費者的角色，在有些熱帶島嶼上甚至位於生物能量金字塔的頂端 (Burggren and McMahon, 1988)。許多大型種類是熱帶地區居民的重要蛋白質及經濟來源 (Wolcott, 1988)，而陸蟹在許多熱帶島嶼具有龐大的族群，吸引眾多的關注與研究。但陸蟹會依照棲地環境及生物組成的差異而扮演碎食者及清除者等多重的生態角色，他們藉由攝食將落葉等藉由消化及排泄作用分解為較細小的食物碎屑使分解過程加速，加快生態系內養分的能量轉化及循環，可以使整體生產力大為提高。

目前全球已知的地蟹科種類共 6 屬 22 種 (Ng and Guinot, 2001)。臺灣已記錄包含凶狠圓軸蟹 (*C. carnifex*)、毛足圓盤蟹 (*D. hirtipes*)、圓形圓盤蟹 (*D. rotundum*)、顯赫表方蟹 (*Epigrapsus notatus*)、光滑表方蟹 (*E. politus*)、紫地蟹 (*Gecarcoidea lalandii*) 等 4 屬 6 種。而澎湖地區僅記錄 1 屬 2 種 (洗與鄭, 2005)，分別為凶狠圓軸蟹 (*C. carnifex*) 及毛足圓盤蟹 (*D. hirtipes*)。凶狠圓軸蟹 (*C. carnifex*) 為臺灣陸蟹中體型最大的一種，頭胸甲可達 10 公分以上，近圓扇形，前側緣圓弧狀甚為隆起，頰區具一塊近三角狀短毛區。雄性雙螯粗壯且不對稱，整體體色為淺褐色或暗褐，步足為紅褐色。一般棲息於河口或海岸濕地之灌木叢下，穴居生活，通常洞外土質水分越高代表離上次個體活動時間越近。本種蟹主要在夜間活動，為雜食性，在台灣主要分布於西部、南部、澎湖群島及東沙群島等 (李, 2009)。而 2 種中也只有凶狠圓軸蟹有較穩定的棲地及族群。所以本研究藉由野外調查記錄澎湖群島凶狠圓軸蟹的棲地分布及特性，以供給未來保育行動等有所參考依據。

## 材料與方法

### 一、分布調查

本研究時間於 2014 年 1-12 月，以澎湖群島做為調查點，包含澎湖本島及桶盤、虎井、大倉、鳥嶼、員貝、吉貝、望安、將軍澳、七美等離島，發現棲地後每個月進行至少一次的棲地追蹤，觀察各棲地環境是否有因自然或人為所致之較大規模變化。若是曾經發現個體而尚未得知詳細地點之棲地則以該地區附近可能之地點列為推測棲地。

### 二、棲地特性

#### (一) 棲地土質之粒徑

本實驗以乾篩試驗法 (Dry sieving) (行政院農業委員會 89 農糧字第 890020475 號公告) 測定凶狠圓軸蟹棲地內土質之粒徑範圍，並依分類表分類，其方法如下：

1. 於各棲地採集洞穴土樣，採樣時取被螃蟹新挖出，尚呈濕潤狀態之底土保存於標本瓶內。
2. 將適量底土置攝氏 100 度的烘箱中烘乾，取

出後靜置乾燥箱內 40 分鐘後進行分析。

3. 將底土倒入 KUANGYANG 分析篩中由孔徑 1mm、0.5mm、0.25mm、0.125mm、0.064mm 再依序套接堆疊一併處理，分別收集篩濾後之殘餘物。
4. 將底盤及頂蓋裝上，以手搖篩 (每秒 1 往復) 持續 5 分鐘。
5. 置試驗篩 2 分鐘待微細粉塵沉降，開啓頂蓋，逐層將留置於篩面或底盤之殘餘物倒出，秤重並記錄個別重量。
6. 結果以殘餘於篩面之土重佔總重之比率表示。

#### (二) 棲地內水分鹽度

利用 ATAGO 鹽度計來測定凶狠圓軸蟹各棲地水分鹽度來得知凶狠圓軸蟹棲地的鹽度範圍。

## 結果

### 一、澎湖群島分布現況(圖 1)

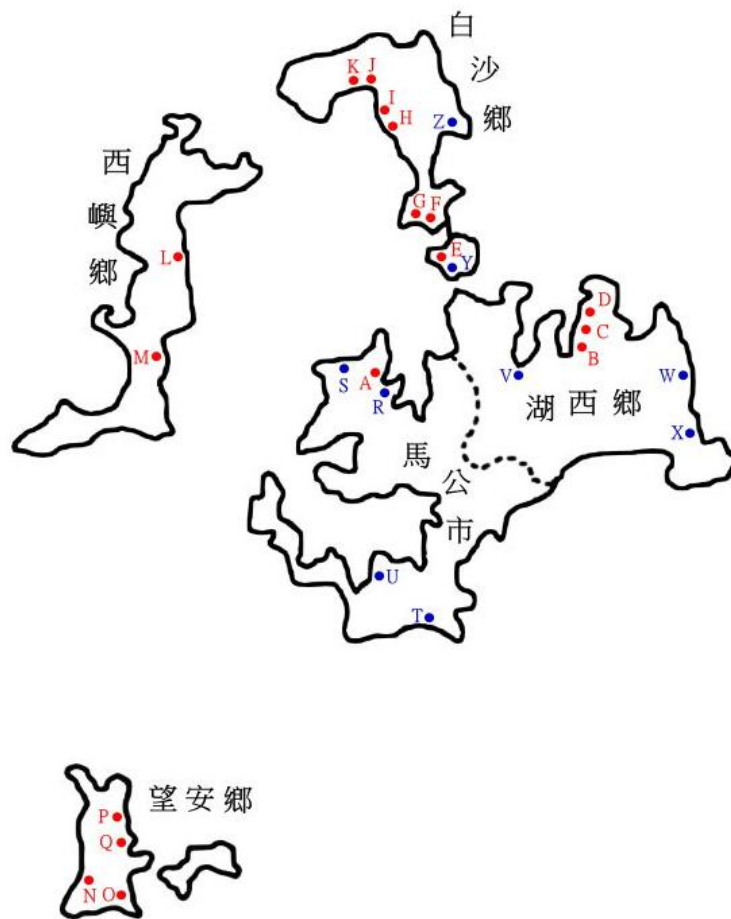


圖 1. 澎湖群島凶狠圓軸蟹分布圖。

●：確切棲地。 ★：推測棲地。

Fig1. Distribution of *Cardisoma Carnifex* in Penghu Islands.

●： Exact habitat. ★： Speculated habitat

本研究調查一共發現 17 處凶狠圓軸蟹島，詳細地點 A-Q(表 1) 確切棲地，主要分布於白沙鄉內海以及望安

表 1. 澎湖群島凶狠圓軸蟹棲地詳細位置及座標。

Table 1. Locations and coordinates of *Cardisoma Carnifex* in Penghu Islands.

樣區	地點	GPS 座標
A	西衛大排水溝旁	23°34'46.74"N 119°34'58.90"E
B	澎 13 鄉道 3 公里處旁海岸	23°35'29.21"N 119°39'03.33"E
C	青螺小廟前紅樹林	23°35'48.18"N 119°38'58.06"E
D	青螺大廟前紅樹林復育區	23°35'50.70"N 119°38'51.96"E
E	中屯海堤旁	23°36'49.11"N 119°36'01.15"E
F	城前候鳥民宿左側	23°37'24.91"N 119°35'54.24"E
G	城前候鳥民宿後方樹林	23°37'27.92"N 119°35'51.70"E
H	瓦峒潮間帶旁-南	23°38'59.86"N 119°35'10.61"E
I	瓦峒潮間帶旁-北	23°38'53.28"N 119°35'13.37"E
J	澎 8-1 鄉道 3 公里處海測	23°39'45.35"N 119°34'39.81"E
K	澎 8-1 鄉道 2.5 公里二旁	23°39'43.58"N 119°34'51.41"E
L	二崁漁港(天和養殖場)旁	23°36'21.49"N 119°31'16.57"E
M	澎 5 鄉道 4.5 公里旁	23°35'29.07"N 119°30'42.90"E
N	望安西安水庫下游	23°21'54.53"N 119°29'43.34"E
O	望安電力公司前海岸	23°21'31.97"N 119°30'27.76"E
P	望安鴛鴦窟內溝渠	23°22'54.29"N 119°30'24.56"E
Q	望安布袋港內側窪地	23°22'20.52"N 119°30'27.07"E

## 二、棲地特性探討

在粒徑分析的結果中發現，大多數的樣區土質粒徑分布在極粗砂（1.000mm）及粗砂（0.500mm），反觀分布在極細砂至粉泥之粒徑比例較少，甚至在粉泥粒徑都不超過總重的

10%，由此實驗推測凶狠圓軸蟹的棲地土徑介於極粗砂與中等粗砂之間(表 2)。在棲地水樣鹽度分析中發現，凶狠圓軸蟹棲地水樣大多為淡水，但也有少數棲地為海水或是半鹹水域(表 3)。

**表 2.** 棲地中各種粒徑土樣乾重之百分比

—：因地形限制無法取得土樣。

**Table 2.** Percentage of various particle sizes of dry soil in each habitat.

—: Due to topographical constraints, soil samples couldn't be obtained.

樣區	土樣粒徑 (mm)					
	>1	1-0.5	0.5-0.25	0.25-0.125	0.125-0.064	<0.064
A	28%	30%	22%	10%	3%	7%
B	16%	22%	29%	24%	7%	2%
C	28%	23%	23%	13%	8%	5%
D	50%	30%	9%	6%	4%	1%
E	27%	25%	26%	14%	6%	2%
F	—	—	—	—	—	—
G	30%	20%	25%	16%	8%	1%
H	—	—	—	—	—	—
I	—	—	—	—	—	—
J	—	—	—	—	—	—
K	42%	17%	21%	14%	5%	1%
L	—	—	—	—	—	—
M	29%	27%	18%	13%	9%	3%
N	59%	27%	9%	3%	1%	0%
O	39%	22%	20%	12%	5%	1%
P	53%	20%	13%	2%	5%	3%
Q	10%	13%	41%	21%	9%	6%

表 3. 各棲地水樣之鹽度。

—：因地形限制無法取得水樣。

Table 3. Water salinity in each habitat.

—: Due to topographical constraints, water samples could not be obtained.

樣區	地點	鹽度 psu
A	馬公-西衛大排水溝旁	28
B	湖西-澎 13 鄉道 3 公里處旁海岸邊	30
C	湖西-青螺小廟前紅樹林	36
D	湖西-青螺大廟前紅樹林復育區	36
E	白沙-中屯海堤旁	—
F	白沙-城前候鳥民宿左側	—
G	白沙-城前候鳥民宿後方樹林	5
H	白沙-瓦硯潮間帶旁-南	0
I	白沙-瓦硯潮間帶旁-北	0
J	白沙-澎 8-1 鄉道 3 公里處靠海測	—
K	白沙-澎 8-1 鄉道 2.5 公里二旁	0
L	西嶼-二崁漁港(天和養殖場)旁	20
M	西嶼-澎 5 鄉道 4.5 公里旁	0
N	望安-西安水庫下游	5
O	望安-電力公司前海岸	30
P	望安-鴛鴦窟內溝渠	0
Q	望安-布袋港內側窪地	0

## 討 論

### 一、澎湖群島凶狠圓軸蟹棲地之探討

實地調查中發現，澎湖群島凶狠圓軸蟹的棲地環境主要是分為濕地、溪流以及窪地（圖 2），在濕地中推斷因為漲退潮換水效率不佳，若是雌蟹在此降海釋幼，多數幼苗會留在濕地的範圍內而不易擴展至其他地方，例如：青螺濕地；溪流棲地主要是在出海口前的河道二側，棲息於此的個體依照常理會步行至海邊釋

幼，但棲地水位會依照季節的不同有些變化，使得溪流邊緣的棲地環境容易受外在因素影響而改變，例如：池東棲地；窪地地形的棲地範圍通常很小且洞穴數量可能不及 10，只有少數的個體在此生活，例如：中屯棲地。從此調查結果發現到，凶狠圓軸蟹對於水分需求較大但不至於連洞口都需浸至水中，只要有適合的土徑及穩定的水源即可在此生活，且其棲地並非都屬於大型棲地，在澎湖還是以小型棲地佔多數，只有青螺濕地（BCD）、城前（G）及望安

水坵 (Q) 等五處屬於大型棲地。且在調查結果發現到，澎湖群島凶狠圓軸蟹在棲地範圍內會發現到雙齒近相手蟹 (*Periseama bidens*)、臺灣厚蟹 (*Helice formosensis*)、土夸大額蟹

(*Metopograpsus thukuhar*) 及麗彩招潮 (*Uca splendida*) 等蟹類，推測凶狠圓軸蟹與上述蟹類對棲地的需求有共通的關係。



**圖 2.** 澎湖群島凶狠圓軸蟹棲地類型。A 濕地 (青螺)。B 溪流 (池東)。C 窪地 (中屯)

**Fig2.** Habitat type of *Cardisoma Carnifex* in Penghu Islands. A: Wetland (Chinglou). B: River (Chihdong). C: Depressions (Zhongtun).

此外，研究期間亦概略評估青螺濕地凶狠圓軸蟹之族群結構，發現雄蟹平均頭胸甲寬為  $8.6 \pm 1.30\text{cm}$  (N=75)，體型最大者為  $11.0\text{cm}$ ；雌蟹平均頭胸甲寬為  $7.4 \pm 0.75\text{cm}$  (N=30)，體型最大者為  $8.8\text{cm}$ ，其雌雄比例約為 2：5，並粗估族群量介於 260~420 個體間。

## 二、澎湖群島凶狠圓軸蟹推測棲地探討

目前現有的資料中有 9 處棲地屬於推測棲地，包含馬公市西衛里 R、重光里 S、井垵里 T 及山水里 U；湖西鄉成功村 V、菓葉村 W 及龍門村 X；白沙鄉中屯村 Y 及港子村 Z (表 4)。以各樣區分別敘述推測，(R) 樣區發現地點位

於澎湖科技大學海科大樓內以及室外的排水溝渠，推斷棲地是介於本校海科大樓及後方潮間帶之間，亦有可能從 (A) 樣區經由陸地進入本校。(S) 樣區發現地點位於重光里的住家門前，調查發現重光里有一處排水溝渠流至重光潮間帶，也曾經在這條溝渠的出海口發現凶狠圓軸蟹的頭胸甲殘骸，推斷其棲地位於較內陸的溝渠二側草堆中。(T) 樣區所發現的地方山水沙灘附近，推斷在附近的山水濕地公園條件是非常符合凶狠圓軸蟹在此生活的，但因為是沼澤地形調查上較為困難及危險且因地形的關係無法進入濕地範圍內觀察。(U) 樣區發現地點為井坎漁港的周邊，漁港的末端有一處樹林，樹林底層較可能為棲地位置，此地也是調查中唯一一處位於澎湖內灣的棲地。(V) 樣區則是依照陳 (2014) 的調查中推測，本人實地調查中發現附近有馬公機場的天然排水渠道，通常只有下雨時才有充沛的水源，但因為地形

的關係無法深入調查。(W) 發現地點位於菓葉漁港內的緩衝輪胎上，附近的山坡上有一處人工窪地，而這個窪地是較有可能成為凶狠圓軸蟹棲地的地方。(X) 樣區發現地點為 202 縣道龍門段，從潮間帶往內陸調查中推斷可能是位於龍門的天然排水溝渠或是樹林的底層。(Y) 樣區發現地點位於中屯國小內，但實際調查後發現有植栽工程的進行並未發現洞穴，推測可能地點為校內排水溝渠或是已遷徙。(Z) 樣區發現地點位於澎湖水族館旁溝渠內，推測較有可能的棲地為水族館旁的小型窪地。由於凶狠圓軸蟹離水後還保有相當活動能力，且對於棲地環境要求並不嚴苛，因此由前人研究以及本次的調查中推測，澎湖群島凶狠圓軸蟹分布可能相當廣泛，唯土層淺薄，少有大面積合宜之棲地，因此可能較不易形成大量族群聚集之現象。

表 4. 澎湖群島凶狠圓軸蟹推測棲地位置

Table 4. Speculated habitat locations of *Cardisoma Carnifex* in Penghu Islands.

樣區	調查方法、及發現地點	推測地點
R	目視 (澎湖科大海科大樓內)	澎湖科大排水渠道週邊
S	目視 (重光里住家門前)	重光里排水溝渠
T	目視、標本紀錄 (井坎里活動中心)	井坎漁港旁小型濕地
U	目視 (山水沙灘)	山水濕地公園
V	前人研究發現 (陳, 2014)	馬公機場排水渠道週邊
W	目視 (菓葉漁港緩衝輪胎內)	菓葉海岸線旁窪地
X	新聞報導 (202 縣道龍門段)	龍門海岸樹林底層
Y	中學科展發表 (中屯國小內)	中屯國小溝渠
Z	目視 (澎湖水族館附近溝渠)	澎湖水族館旁窪地

### 三、澎湖的陸蟹保育及發展

大多數的陸蟹繁殖季時會產生集體的遷移行為，由本研究發現，棲地範圍較大的三個區域中，青螺濕地（BCD）及望安水垵（Q）緊鄰路旁，因此棲地等附近的道路周邊都是陸蟹保育的重點範圍，二者中澎湖縣政府已在青螺濕地的南北側入口設立了「陸蟹出沒，減速慢行」之標語，建議望安鄉之水垵棲地亦比照設立警告牌，此外，而城前（G）棲地並未鄰近主線道，而是位於社區周邊，因此建議地方政府能更提升當地民眾的生態教育，使其能結合生態旅遊及當地牡蠣養殖產業，以達三生共榮之目標。其他緊鄰路邊的瓦硐（K）及池東（M），棲地範圍雖不大，但繁殖期間下海產卵的個體有被路殺之風險，仍宜設立適當設立警告牌以提醒用路人之注意。

在臺灣有關陸蟹的生態旅遊，目前較有規模的是墾丁國家公園管理處在暑假所推動的「夜探陸蟹」，還有「幫忙陸蟹媽媽過馬路」等活動，而澎湖之陸蟹資源，也應有條件在兼顧生態教育下成為旅遊中的一環，因此應可藉由當地民眾的生態導覽，將日間與夜間的觀光產業相互串連，發揮生態資源永續經營之效果。

### 引用文獻

- 李政璋、邱郁文。2013。半島陸蟹。國立海洋生物博物館。屏東縣。9-19 頁。
- 李政璋。2009。臺灣地蟹科蟹類及其幼苗分類研究。國立東華大學海洋生物多樣性及演化研究所碩士論文，屏東縣，1-4 頁。
- 洗宜樂、鄭明修。2005。澎湖的蟹類。行政院農委會澎湖水產試驗所。澎湖縣。239 頁。
- 施習德。2013。全球地蟹科陸蟹簡介。臺灣博物季刊 119 (3) : 22-27。
- 陳姿潔。2012。恆春半島兇狠圓軸蟹的繁殖生態。國立中山大學海洋生物研究所碩士論文。高雄市。1-10 頁。
- 陳啓章。2014。澎湖青螺及菜園濕地甲殼十足目動物相與分布研究。國立澎湖科技大學水產資源與養殖研究所碩士論文。澎湖縣。28-31 頁。
- 劉烘昌。2009。墾丁國家公園陸蟹資源調查與經營管理計畫。墾丁國家公園管理處。屏東縣。87 頁。
- 鍾奕靈。2004。毛足圓盤蟹 (*Discoplax hirtipes*) 生活史特性並應用於生態工法。國立屏東科技大學野生動物保育研究所碩士論文。屏東縣。1-16 頁。
- Burggren, W. W. and B. R. McMahon. 1988. Biology of the land crabs. Pages 1-5 in W. W. Burggren and B. R. McMahon, editors. Biology of the land crabs. Cambridge University Press, New York.
- Ng, P. K. L., and D. Guinot. 2001. On the land crabs of the genus *Discoplax* A. Milne Edwards, 1867 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Gecarcinidae), with description of a new cavernicolous species from the Philippines. Raffles Bull. Zool., 49(2): 311-338.
- Warner, G. F. 1977. The biology of crabs. London: Elek Science. pp202.
- Wolcott, T. G. 1988. Ecology. Pages 55-138 in W. W. Burggren and B. R. McMahon, editors. Biology of the land crabs. Cambridge University Press, New York.

