

# 长江河口湿地不同植被中无齿螳臂相手蟹的分布及其洞穴利用

熊李虎 陆健健\*

(华东师范大学 河口海岸国家重点实验室 崇西湿地科学实验站 上海 200062)

**摘要:** 无齿螳臂相手蟹 (*Chiromantes dehaani*) 是长江河口、高潮滩的优势底栖动物之一, 具有重要的生态功能。由于其经济价值较低, 所受关注很少。本文调查了相似高程芦苇 (*Phragmites australis*) 带、芦苇斑块、菰 (*Zizania aquatica*) 植被以及裸地 4 种生境中无齿螳臂相手蟹的数量分布及其洞穴的利用情况。有植被分布的 3 种生境间植株密度、植株高度和植物干重生物量(地上部分) 差异显著 ( $P < 0.001$ ); 4 种生境间, 陷阱桶采样获取的无齿螳臂相手蟹数量分布 ( $P < 0.001$ ) 和性比 ( $P = 0.001$ ) 差异显著; 裸地区域没有无齿螳臂相手蟹可用的洞穴分布, 芦苇带、芦苇斑块和菰植被间无齿螳臂相手蟹可用的洞穴密度 ( $P < 0.019$ )、单位洞穴蟹个体数 ( $P < 0.001$ ) 差异显著。挖掘洞穴采样获取的无齿螳臂相手蟹密度差异接近显著水平 ( $P = 0.067$ )、洞穴占用率 ( $P = 0.667$ )、不同洞穴占用方式频次组成 ( $P > 0.05$ ) 差异不显著; 无齿螳臂相手蟹可利用洞穴密度与植株密度、植物干重生物量显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 而挖掘洞穴采样获取的无齿螳臂相手蟹密度与植株高度 ( $P = 0.077$ ) 相关性接近显著水平且与洞穴密度 ( $P < 0.001$ ) 显著正相关。这些结果表明盐沼植被对无齿螳臂相手蟹的分布和洞穴利用存在影响。而进一步探讨盐沼不同植被对无齿螳臂相手蟹分布的影响, 需要先了解无齿螳臂相手蟹在不同植被中分布格局在时间上的变化, 并结合无齿螳臂相手蟹在不同植被间的迁移行为以及繁殖周期等进行探讨。

**关键词:** 无齿螳臂相手蟹; 植被; 分布; 庇护所; 盐沼; 洞穴

中图分类号: Q958.13 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2009)06-01-09

## Distribution and Use of Burrows by *Chiromantes dehaani* in Different Vegetations in Salt Marsh of Yangtze Estuary

XIONGLi-Hu LU JianJian\*

(Chongxi Wetland Research Center, The State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:** *Chiromantes dehaani* is one of the dominant burrowing macro-benthos in salt marsh of Yangtze Estuary. With the burrowing behaviors, they play important roles in many ecosystem processes. Though their distribution is associated with salt marsh vegetation, the effects of different kind of salt marsh vegetations on the distributions of *C. dehaani* and their burrows are poorly exploited. In the present study, the distributions of *C. dehaani* and their burrows and the occupancy status of their burrows were investigated in four habitat types, reed bed (dominated by *Phragmites australis*), patches of *P. australis*, large area of *Zizania aquatica* and non-vegetated area with the same altitude at the Yangtze Estuary. There were significant differences among habitats in shoot density, height and dry-

基金项目 上海市科委科技攻关项目 (No. 06DZ12301);

\* 通讯作者, E-mail: jlu@sklec.ecnu.edu.cn;

第一作者介绍 熊李虎, 男, 博士研究生; 研究方向: 系统生态学和湿地生态学; E-mail: Lihuxiong@126.com.

收稿日期: 2009-04-27, 修回日期: 2009-07-13

biomass ( $P < 0.001$ ). There were significant differences among habitats in abundance ( $P < 0.001$ ) and sex ratio ( $P = 0.001$ ) for *C. dehaani* estimated by traps. No burrows were available for *C. dehaani* in non-vegetated area. Among reed bed, patches of reeds and wild rice vegetation, there were significant differences between them in density of burrows ( $P < 0.019$ ) and number of individuals of *C. dehaani* sharing one burrow ( $P < 0.001$ ). Marginal significant difference in density of *C. dehaani* estimated by excavating method ( $P = 0.067$ ) was found, while the percent of occupied burrows ( $P = 0.667$ ) and the frequency distribution of different occupancy types ( $P > 0.05$ ) were not significant different. There were significant negative correlations between burrow density and shoot density and dry biomass ( $P < 0.05$ ). A significant correlation ( $P < 0.001$ ) between crab density and burrow density, and a marginal significant correlation ( $P = 0.077$ ) between crab density and shoot height was confirmed. These results indicate that the salt marsh vegetations have influences on distribution of *C. dehaani* and on their behaviors. Further studies focused on the relationships between salt marsh vegetations and distributions of *C. dehaani* should be conducted on the temporal variation of distribution pattern of *C. dehaani* in different salt marsh vegetations with consideration of migration behaviors and breeding cycles of *C. dehaani*.

**Key words:** *Chiromantes dehaani*; Vegetation; Distribution; Refugia; Salt marsh; Burrow

底栖动物是河口湿地生态系统的重要组成部分,参与并影响多种生态系统过程和生物地球化学过程<sup>[1]</sup>。在河口潮滩上,底栖动物和潮滩植被之间关系紧密。潮滩植被直接为底栖动物提供食物和躲避场所,根系能坚固底栖动物的洞穴等,进而影响底栖动物的分布格局<sup>[2~4]</sup>;底栖动物一方面通过取食作用能控制植被生产量<sup>[5]</sup>,另一方面通过掘穴等行为利于植物的生长<sup>[6~8]</sup>,底栖动物和潮滩植物之间形成互惠关系<sup>[6,8]</sup>。对于掘穴型底栖动物,如某些蟹类,植被存在与否限制了他们所掘洞穴的分布,洞穴往往只分布在有植被的区域<sup>[2]</sup>。然而潮滩植被特征对掘穴型底栖动物及其洞穴分布的影响,以及对底栖动物洞穴利用的影响了解比较少。

无齿螳臂相手蟹(*Chiromantes dehaani*)曾用名无齿相手蟹(*Sesama dehaani*)<sup>[9,10]</sup>,根据 Ng 等<sup>[11]</sup>,本研究中使用无齿螳臂相手蟹(*C. dehaani*)。无齿螳臂相手蟹是典型的掘穴型底栖动物,广布于日本、中国东南沿海(包括台湾)<sup>[11]</sup>,在长江河口为广布于潮间带和潮上带的优势种之一<sup>[9,10,12,13]</sup>。已有研究显示无齿螳臂相手蟹在河口生态系统生态过程中具有重要作用,比如掘穴活动影响小型底栖动物的分布<sup>[14]</sup>、掘穴活动以及其他行为影响潮滩沉积物与水界面气体交换<sup>[15]</sup>。长期以来,有重要经济价值的底栖动物物种由于其能满足人们的物质

需求而得到较多的关注,比如中华绒螯蟹(*Erichir sinensis*);而对经济价值相对较小,但是分布广、数量多且有重要生态功能的物种,比如无齿螳臂相手蟹<sup>[9,10,13~15]</sup>,其生物学、生态学的资料很少。本研究通过调查相似高程芦苇(*Phragmites australis*)带、芦苇斑块、菰(*Zizania aquatica*)植被以及裸地中无齿螳臂相手蟹的分布及其洞穴利用情况,为进一步了解无齿螳臂相手蟹与潮滩植被间的关系以及潮滩植被对无齿螳臂相手蟹在河口生态系统中作用的影响奠定基础。

## 1 方 法

**1.1 研究区域概况** 本研究在长江口崇明岛西南部的崇西湿地科学实验站(Chongxi Wetland Science Research Center)研究基地(E121°12'~121°16', N31°42'~31°44')进行。该区域沿长江有约 300 hm<sup>2</sup> 的芦苇湿地,包括芦苇带(reedbed, RB)、芦苇斑块(patch of reeds, RP)、菰植被(wild rice vegetation, WR)以及裸地(non-vegetated area, NA)。芦苇带成带状分布,在整个研究区域为连续的植被带,芦苇斑块是芦苇带向菰植被扩散而成的直径 5~60 m 的芦苇斑块,菰植被呈较大面积分布,其中夹杂一些芦苇斑块,裸地分布在芦苇带与芦苇斑块以及菰植被之间,完全没有植物生长。研究区域植被是

废弃的养殖鱼塘恢复形成,4种生境处在相似的高程上,受潮汐影响的程度基本相同。无齿螳臂相手蟹在研究区域为优势大型底栖动物之一<sup>[16]</sup>,广泛分布在研究区域的芦苇和菰植被中,其他优势种蟹类有谭氏泥蟹(*Ilyoplax deschampsii*)<sup>[16]</sup>,其洞穴很小,一般直径在1.5 cm以下,很容易与无齿螳臂相手蟹的洞穴相区分。

**1.2 样方设置及采样方法** 整个研究区域分成5个样区,样区间距离200 m以上,在5个样区的4种生境中分别埋置1个直径20 cm、深25 cm的陷阱桶,桶口与潮滩沉积物持平,为了避免边缘效应的影响,芦苇带、芦苇斑块和菰植被中陷阱桶距离边缘或者两种生境交界处20 m,裸地上陷阱桶距离最近的植被20 m以上。同步取样,连续采样5次,每次采样间隔24 h。

由于裸地上没有无齿螳臂相手蟹可利用的洞穴,无齿螳臂相手蟹洞穴的分布和利用的调查只在有植被的生境(芦苇带、芦苇斑块和菰植被)进行。每个样区在有植被的3种生境中距边缘20 m左右随机设置0.5 m × 0.5 m的样方,统计样方中洞穴总数、被占用的洞穴数量,如果样方中发现一个洞穴多个出口(即双口型洞穴和多口型洞穴<sup>[12]</sup>)的情况,遂放弃该样方,并重新设置样方,以避免因多个洞口导致抓捕时无齿螳臂相手蟹逃逸引起计数错误和对洞穴密度等统计的误差,每个样区每种生境至少6个样方;同时将被占用洞穴中的无齿螳臂相手蟹捕捉,按样区、样方和洞穴编号,带回室内处理。统计样方内植株密度,并将样方内植物齐地割取,编号,带回室内处理。采样均在白天10:00~15:00时之间进行,因为根据野外观测,这段时间无齿螳臂相手蟹活动相对较少,对洞穴的占用等处于相对稳定的状态,而10:00时之前和15:00时以后,无齿螳臂相手蟹相对较活跃,在生境内部或者不同生境间迁移比较频繁。无齿螳臂相手蟹在-20℃冰冻致死,判断性别并按照洞穴和样方分别统计数量。植物样逐个量取植株高度后在120℃下烘干至恒重,称重。所有采样在2008年4月15日至5月15日之间完成。

**1.3 数据分析** 植株高度取各样方内所有植株的平均值。不同生境中无齿螳臂相手蟹的分布用两种方法表示:陷阱桶采样获取的无齿螳臂相手蟹数量分布以24 h捕获量表示,各样区各生境中重复抓捕取平均;通过挖掘洞穴获取的无齿螳臂相手蟹数量以单位面积无齿螳臂相手蟹数量表示。前者表示的主要是在地表活动的无齿螳臂相手蟹数量分布,后者主要是占用洞穴的无齿螳臂相手蟹数量分布。性比以各样区不同生境中所有雌性数量与雄性数量之比表示,分为陷阱桶采样获取的无齿螳臂相手蟹性比、挖掘洞穴获取的无齿螳臂相手蟹分生境按样区计算的性比和单位洞穴内无齿螳臂相手蟹性比。洞穴占用率为样方中被占用的洞穴数量与所有洞穴数量的比值。单位洞穴中无齿螳臂相手蟹数量为样方中挖掘洞穴获取的所有无齿螳臂相手蟹个体数与被占用洞穴的比值。洞穴的占用方式根据洞穴中雌、雄无齿螳臂相手蟹数量分成一雌(1F)、一雄(1M)、一雄一雌(1M1F)、一雄多(2个个体及以上)雌(1MnF)、多雌(nF)、多雄(nM)、多雄一雌(nM1F)、多雄多雌(nMnF)等类型,统计各种占用方式的频次。数据报道以Mean ±SD表示。

对不同生境不同样区之间的植株密度、植株高度、单位面积地上部分植物干重生物量、洞穴密度、洞穴占用率、陷阱桶采样获取的无齿螳臂相手蟹数量分布、挖掘获取的无齿螳臂相手蟹数量分布、单位洞穴中无齿螳臂相手蟹数量通过广义线性模型(Generalized linear mixed models, GLMM)进行差异显著性比较。不同生境类型间无齿螳臂相手蟹性比的差异显著性检验通过单因素方差分析(ANOVA)进行。不同生境之间洞穴占用方式的差异显著性通过Friedman检验来分析。由于数据不满足正态分布,多元回归分析结合Spearman相关分析检验无齿螳臂相手蟹数量分布(挖掘获取)、洞穴密度、洞穴占用率、单位洞穴无齿螳臂相手蟹数量与植株密度、高度和单位面积地上部分植物干重生物量之间的关系,多元回归的逐步回归法(stepwise)分析上述参数间关系的显著性,发现

显著相关关系后在 Spearman 相关分析中查看这种相关关系的显著性是否依然存在,只有在多元回归分析和 Spearman 相关分析中相关均达到显著水平,我们才认为该两参数间的相关具有显著意义。统计在 SPSS for Windows 13.0 软件包中进行。

## 2 结果

**2.1 植株密度、高度和干重生物量** 裸地生境中没有植被分布。植株密度以菰植被最高,平均为  $(90.67 \pm 59.62)$  株/ $\text{m}^2$ ,其次为芦苇带,平均

$(65.87 \pm 31.09)$  株/ $\text{m}^2$ ,芦苇斑块中植株密度最小,平均为  $(46.93 \pm 22.89)$  株/ $\text{m}^2$ 。植株高度从芦苇带  $(101.32 \pm 42.92)$  cm 到芦苇斑块  $(91.00 \pm 47.84)$  cm 到菰植被  $(54.53 \pm 17.53)$  cm 依次降低。芦苇带植被地上部分干重生物量  $(984.01 \pm 394.42)$  g/ $\text{m}^2$ ,高于芦苇斑块  $(564.55 \pm 259.01)$  g/ $\text{m}^2$  和菰植被  $(52.03 \pm 17.53)$  g/ $\text{m}^2$ 。芦苇带、芦苇斑块和菰植被间植株密度、植株高度和地上部分干重生物量差异显著 (GLMM,  $P < 0.001$ ; 表 1),不同样区间植株密度和植株高度也存在显著差异 (GLMM,  $P < 0.05$ ; 表 1)。

表 1 不同生境不同样区间植株密度、高度和生物量比较

Table 1 Shoot density, height and dry biomass of reed bed, patches of reeds and wild rice vegetation

生境 Habitats	样区 Sample area	植株密度 Shoot density (shoot/ $\text{m}^2$ )	植株高度 Height (cm)	植物干重生物量 Above-ground dry biomass (g/ $\text{m}^2$ )
芦苇带 Reed bed	1	79.33 $\pm$ 48.49	153.83 $\pm$ 41.89	985.53 $\pm$ 626.21
	2	69.33 $\pm$ 17.83	105.50 $\pm$ 27.27	1 142.00 $\pm$ 302.34
	3	64.00 $\pm$ 18.24	85.67 $\pm$ 31.61	960.47 $\pm$ 159.04
	4	44.67 $\pm$ 11.15	88.42 $\pm$ 31.84	725.67 $\pm$ 81.96
	5	72.00 $\pm$ 40.71	73.17 $\pm$ 37.39	1 106.40 $\pm$ 507.98
芦苇斑块 Patches of reeds	1	56.00 $\pm$ 16.59	72.17 $\pm$ 33.82	648.07 $\pm$ 251.79
	2	54.00 $\pm$ 16.35	122.67 $\pm$ 48.52	667.53 $\pm$ 174.68
	3	32.67 $\pm$ 14.40	116.17 $\pm$ 64.74	545.00 $\pm$ 160.61
	4	47.33 $\pm$ 25.10	90.50 $\pm$ 32.05	503.47 $\pm$ 393.40
	5	44.67 $\pm$ 35.34	53.50 $\pm$ 21.87	458.67 $\pm$ 274.10
菰植被 Wild rice vegetation	1	105.00 $\pm$ 35.04	55.17 $\pm$ 18.02	51.30 $\pm$ 19.52
	2	29.5 $\pm$ 14.17	62.00 $\pm$ 11.42	62.32 $\pm$ 28.21
	3	66.17 $\pm$ 58.28	71.33 $\pm$ 12.26	42.55 $\pm$ 31.87
	4	100.00 $\pm$ 57.13	45.17 $\pm$ 17.33	41.40 $\pm$ 30.30
	5	152.67 $\pm$ 48.49	39.00 $\pm$ 8.69	62.60 $\pm$ 28.67
样区间差异显著性 <sup>a</sup> Significant difference among sample area		17.740 (0.001)	29.732 (0.000)	6.002 (0.199)
生境间差异显著性 <sup>a</sup> Significant difference among habitats		20.327 (0.000)	50.484 (0.000)	437.191 (0.000)

<sup>a</sup> “a”广义线性模型检验样区间和生境间各参数的显著性,以 Wald 统计量表示,括号内为 P 值。

<sup>a</sup> “a”Significant differences among habitats and sample areas analyzed through generalized linear mixed models. Showed are Wald statistics with P-value within parentheses.

**2.2 无齿螳臂相手蟹数量分布、洞穴密度和洞穴利用** 陷阱桶采样获取的无齿螳臂相手蟹在生境间数量分布差异显著 (GLMM,  $P < 0.001$ ; 表 2),样区间数量分布差异不显著 (GLMM,  $P = 0.881$ ; 表 2)。以芦苇带捕获量最高,为  $(16.04 \pm 3.69)$  ind/(trap  $\cdot$  d),其次是菰植被  $(15.45 \pm 4.40)$  ind/(trap  $\cdot$  d)和芦苇斑块  $(12.23 \pm$

$3.24)$  ind/(trap  $\cdot$  d),裸地生境中最低,为  $(8.16 \pm 2.57)$  ind/(trap  $\cdot$  d)。陷阱桶采样获取的无齿螳臂相手蟹性比生境间差异显著 (ANOVA,  $P < 0.001$ ; 表 2),大部分取样区域雌性无齿螳臂相手蟹数量都要高于雄性无齿螳臂相手蟹;裸地生境显著高于有植被的生境(芦苇带、芦苇斑块和菰植被) (Turkey,  $P < 0.05$ ),而有植被的3种

表 2 不同生境不同样区无齿螳臂相手蟹数量分布、洞穴密度和洞穴利用比较

Table 2 Distribution, sex ratio, burrow density of *C. dehaani* and usages of burrows by *C. dehaani* in reed bed, patches of reeds, wild rice vegetation and non-vegetated area

生境 Habitats	样区 Sample areas	陷阱桶 Traps		挖掘 Excavating		洞穴 Burrow			
		蟹数量分布	性比	蟹数量分布	性比	单位洞穴蟹个体数	性比	密度	占用率
		Crab distribution (ind/(trap ·d))	Sex ratio	Crab distribution (ind/m <sup>2</sup> )	Sex ratio	Individuals shared one burrow	Sex ratio	Density (burrow/m <sup>2</sup> )	Percent of occupied burrows
芦苇带 Reed bed	1	17.80 ±9.68	1.12	22.00 ±25.77	1.20	1.95 ±1.20	0.70	12.67 ±10.86	0.83 ±0.28
	2	15.00 ±13.05	1.27	14.67 ±10.93	1.75	2.02 ±1.97	2.67	10.00 ±6.07	0.89 ±0.17
	3	11.00 ±5.24	1.20	12.00 ±5.66	0.50	1.75 ±0.70	0.62	12.00 ±9.12	0.73 ±0.24
	4	15.40 ±7.23	1.20	14.00 ±8.29	0.75	1.67 ±1.03	0.77	16.00 ±11.31	0.70 ±0.28
	5	21.00 ±15.67	1.50	22.67 ±11.22	1.61	2.14 ±0.83	1.82	14.67 ±5.47	0.78 ±0.25
芦苇斑块 Patches of reeds	1	9.00 ±5.57	1.08	15.33 ±11.15	0.67	2.58 ±1.91	1.82	6.00 ±3.35	1.00 ±0.00
	2	8.67 ±6.35	0.86	10.67 ±12.56	1.30	2.50 ±3.21	0.58	6.00 ±4.90	0.92 ±0.20
	3	16.00 ±9.90	1.67	24.67 ±8.91	1.80	3.04 ±1.45	1.49	10.00 ±3.35	0.92 ±0.20
	4	14.00 ±3.74	1.33	18.00 ±14.91	1.60	2.64 ±2.03	1.80	10.00 ±6.07	0.77 ±0.28
	5	13.50 ±5.07	0.69	16.67 ±13.25	1.50	2.25 ±1.47	1.45	14.67 ±10.01	0.59 ±0.24
菰植被 Wild rice vegetation	1	22.67 ±3.51	0.55	16.67 ±10.25	1.56	1.57 ±0.78	0.87	11.33 ±7.34	0.97 ±0.08
	2	16.33 ±4.16	1.88	15.33 ±16.86	0.60	1.62 ±1.04	0.73	12.00 ±8.00	0.72 ±0.25
	3	11.50 ±7.33	1.56	9.33 ±7.00	1.47	1.04 ±0.10	1.76	13.33 ±10.33	0.74 ±0.22
	4	13.75 ±5.12	2.24	8.67 ±4.68	1.70	1.22 ±0.40	0.91	12.00 ±8.00	0.83 ±0.20
	5	15.00 ±6.38	1.61	10.00 ±4.20	1.27	1.17 ±0.41	2.00	16.00 ±9.47	0.66 ±0.24
裸地 Non-vegetated area	1	6.60 ±6.58	3.71	/	/	/	/	/	/
	2	8.40 ±5.13	2.82	/	/	/	/	/	/
	3	11.80 ±9.96	2.28	/	/	/	/	/	/
	4	5.00 ±5.10	3.17	/	/	/	/	/	/
	5	9.00 ±7.04	1.65	/	/	/	/	/	/
样区间差异显著性 Significant difference among sample area		1.181 (0.881) <sup>a</sup>	/	2.816 (0.589) <sup>a</sup>	/	1.163 (0.884) <sup>a</sup>	/	9.594 (0.048) <sup>a</sup>	13.211 (0.010) <sup>a</sup>
生境间差异显著性 Significant difference among habitats		18.106 (0.000) <sup>a</sup>	8.835 (0.001) <sup>b</sup>	5.395 (0.067) <sup>a</sup>	0.275 (0.764) <sup>b</sup>	23.567 (0.000) <sup>a</sup>	0.083 (0.921) <sup>b</sup>	7.935 (0.019) <sup>a</sup>	0.811 (0.667) <sup>a</sup>

“/”表示该项数据没有；a. 广义线性模型比较样区间和生境间各特征差异的显著性,以 *Wald* 统计量表示,括号内为 *P* 值；b. 方差分析不同生境间差异显著性,以 *F* 值表示,括号内为 *P* 值。

“/” means no data available. a. Significant differences among habitats and sample areas analyzed through generalized linear mixed models. Showed are *Wald* statistics with *P*-value within parentheses；b. Significant differences between habitats analyzed though ANOVA. Showed are *F*-values with *P*-value within parentheses.

生境间差异不显著 (Turkey,  $P > 0.05$ ),表明裸地生境的雌性无齿螳臂相手蟹要远多于其他生境。

裸地生境没有无齿螳臂相手蟹洞穴分布,因此通过挖掘洞穴获取的无齿螳臂相手蟹数量分布、性比、洞穴密度和洞穴利用等都不包括裸地生境。挖掘洞穴获取的无齿螳臂相手蟹数量

分布(密度)样区间差异不显著 (GLMM,  $P = 0.589$ ; 表 2),生境间差异接近显著 (GLMM,  $P = 0.067$ ; 表 2),芦苇带的 (17.07 ±13.93) 只/m<sup>2</sup> 与芦苇斑块的 (17.07 ±12.34) 只/m<sup>2</sup> 高于菰植被的 (12.00 ±9.68) 只/m<sup>2</sup>; 与陷阱桶获取的无齿螳臂相手蟹类似,挖掘洞穴获取的无齿螳臂相手蟹雌性要多于雄性,性比在生境间差异不

显著 (ANOVA,  $P = 0.764$ ; 表 2)。样区水平上, 陷阱桶采样和挖掘洞穴采样获取的无齿螳臂相手蟹数量分布显著相关 (Pearson 相关,  $r = 0.555$ ,  $P = 0.032$ ), 表明在地表活动的无齿螳臂相手蟹和利用洞穴的无齿螳臂相手蟹在数量分布上有一定的关系。

无齿螳臂相手蟹可利用的洞穴密度在生境间和样区间差异显著 (GLMM,  $P < 0.05$ ; 表 2), 而洞穴占用率生境间差异不显著 (GLMM,  $P = 0.667$ ; 表 2), 但是样区间差异显著 (GLMM,  $P = 0.010$ ; 表 2)。芦苇斑块, 芦苇带和菰植被中平均洞穴密度分别为 ( $9.33 \pm 6.51$ ) 个/ $m^2$ 、( $13.07 \pm 8.53$ ) 个/ $m^2$ 、( $12.93 \pm 8.25$ ) 个/ $m^2$ 。芦苇斑块中洞穴占用率 ( $0.84 \pm 0.24$ ) 高于芦苇带 ( $0.78 \pm 0.22$ ) 和菰植被 ( $0.78 \pm 0.24$ )。

单位洞穴无齿螳臂相手蟹个体数生境间差异显著 (GLMM,  $P < 0.001$ ; 表 2), 以芦苇斑块中单位洞穴无齿螳臂相手蟹个体数最高, 平均为 ( $2.60 \pm 1.98$ ) 只, 芦苇带次之, 为 ( $1.90 \pm 1.16$ ) 只, 菰植被中最低, 为 ( $1.32 \pm 0.64$ ) 只。样区间差异不显著 (GLMM,  $P = 0.884$ ; 表 2)。洞穴中个体性比在生境间差异不显著 (ANOVA,  $P = 0.921$ ; 表 2), 样区水平上, 陷阱桶采样、挖掘洞穴所获取的无齿螳臂相手蟹性比与洞穴中个体性比差异不显著 (ANOVA,  $F = 0.032$ ,  $P = 0.969$ )。

调查中获得 187 个被无齿螳臂相手蟹占用的有效洞穴的数据, 各种占用方式频次分布如图 1a 所示。以单个雌雄个体占据洞穴 (1M 和 1F) 出现频次最高, 一雌一雄 (1M1F) 和一雄多雌 (1MnF)、多雄 (nM)、多雌 (nF)、多雄一雌 (nM1F) 和多雄多雌 (nMnF) 出现的频次比较低。69.5% 的被占用洞穴中至少有一个雄性无齿螳臂相手蟹, 59.4% 的被占用洞穴中至少有一个雌性无齿螳臂相手蟹。芦苇带、芦苇斑块和菰植被中不同占用方式频次组成差异不显著 (图 1; Friedman 检验,  $P > 0.05$ ), 3 种植被中均以一雄 (1M) 和一雌 (1F) 独占洞穴出现的频次较高, 其次为一雌一雄 (1M1F) 和一雄多雌 (1MnF); 而芦苇带和菰植被中, 一雄 (1M) 和一雌 (1F) 的

频次稍低于芦苇斑块, 一雌一雄 (1M1F) 和一雄多雌 (1MnF) 的频次要稍高于芦苇斑块 (图 1)。

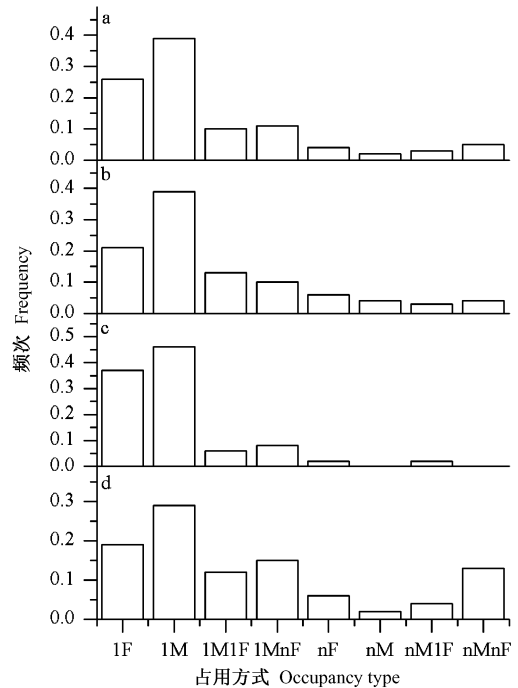


图 1 无齿螳臂相手蟹对洞穴的不同占用方式在不同生境的出现频次

Fig. 1 Frequencies of different occupancy types by *C. dehaani* in different habitats

- a. 三种生境整合在一起 ( $n = 187$ ); b. 芦苇带 ( $n = 70$ );  
c. 芦苇斑块 ( $n = 65$ ); d. 菰植被 ( $n = 52$ ).  
a. Combined reed bed, patches of reed and wild rice vegetation ( $n = 187$ );  
b. Reed bed ( $n = 70$ ); c. Patches of reeds ( $n = 65$ );  
d. Wild rice vegetation ( $n = 52$ ).

2.3 无齿螳臂相手蟹数量分布、洞穴密度和洞穴利用与植被特征的关系 植被特征中植株密度和植物干重生物量是影响洞穴密度的主要植被特征, 洞穴密度与植株密度和植物干重生物量均呈显著负相关关系 (表 3), 即植株密度高的区域, 无齿螳臂相手蟹洞穴密度显著的少; 而无齿螳臂相手蟹密度与洞穴密度显著正相关, 与植株高度接近显著正相关 (表 3); 单位洞穴蟹个体数和植物干重生物量显著正相关 (表 3); 而洞穴占用率和洞穴密度间呈现显著负相关 (表 3)。

表 3 无齿螳臂相手蟹数量分布、洞穴密度和洞穴利用与植被特征的相关显著性

Table 3 Significance of relationships between crab density, burrow density, individuals shared one burrow, percent of occupied burrows and characteristics of vegetation

	植株密度 Shoot density	植物干重生物量 Above-ground dry biomass	植株高度 Height	洞穴密度 Burrow density
洞穴密度 Burrow density	- 0.258 ( <i>P</i> = 0.014)	- 0.196 ( <i>P</i> = 0.043)	/	/
蟹密度(挖掘) Crab density by excavating	/	/	0.187 ( <i>P</i> = 0.077)	0.511 ( <i>P</i> = 0.000)
单位洞穴蟹个体数 Individuals shared one burrow	/	0.290 ( <i>P</i> = 0.006)	/	/
洞穴占用率 Percent of occupied burrows	/	/	/	- 0.564 ( <i>P</i> = 0.000)

表中所列为多元回归模型中两参数间的标准化相关系数,在逐步回归分析和 Spearman 相关分析中相关均达到显著水平;“/”表示相关没有达到显著水平。

Showed are Standardized coefficients in stepwise regression models with P-value within parentheses, these correlations in stepwise regression models have been confirmed using Spearman rank correlational analyses; “/” indicates no significant correlations has been found.

3 讨 论

3.1 潮滩植物与无齿螳臂相手蟹数量分布

潮滩植物直接为蟹类提供食物(新鲜植物组织或者凋落物)<sup>[17~19]</sup>和躲避捕食的场所<sup>[2,6]</sup>,也能间接影响环境因素(比如降温)增加蟹类的其他食物(如底栖藻类)<sup>[4]</sup>。不同潮滩植物因为本身特性的差异,蟹类对其取食存在偏好<sup>[17,18]</sup>;同样潮滩植物因为植株密度、高度以及盖度的差异在为蟹类提供庇护、调节环境因素方面也存在差异<sup>[3,4]</sup>,这两方面都会影响蟹类在不同潮滩植被中的分布。无齿螳臂相手蟹是杂食性的蟹类,基本上可获取的、能摄入的物质都能成为其食物<sup>[20]</sup>。本研究采样过程中野外观测发现无齿螳臂相手蟹既取食新鲜的芦苇和菰,也取食地面凋落物以及一些死蟹尸体等,但是要了解食物对无齿螳臂相手蟹在不同植被分布的影响,需要先了解其对不同食物的偏好以及食物在各植被中的可提供性,但本研究均未涉及,所以本研究仅能从潮滩植被为无齿螳臂相手蟹提供庇护所的角度进行探讨。植株高度和密度在一定程度上反应了生境的隐蔽程度,较高的植株高度和植株密度意味着较高的隐蔽性<sup>[2,4]</sup>。本研究中陷阱桶采样和挖掘洞穴采样获取的无齿螳臂相手蟹数量分布在生境间的分布差异显

著或者接近显著水平(表 2),陷阱桶采样在裸地生境中捕获无齿螳臂相手蟹的数量要远低于有植被分布的生境(芦苇带、芦苇斑块和菰植被),同时植株高度与挖掘洞穴获取的蟹密度接近显著正相关(表 3),表明植被的有无以及植被特征对无齿螳臂相手蟹的分布存在一定影响。

本研究中有植被和没有植被区域无齿螳臂相手蟹分布(陷阱桶采样)差异与 Wang 等在崇明东滩对该种的研究结果<sup>[19]</sup>以及 Nomann 等对招潮蟹(*Uca* spp.)的研究结果<sup>[2]</sup>一致,表明这些蟹类在潮滩均偏向于分布在有植被的区域(觅食或者躲避捕食)。而裸地生境中陷阱桶采样也有一定的捕获,表明无齿螳臂相手蟹分布并不是固定于某种植被中,而是会在不同植被之间迁移。深入探讨盐沼植被对无齿螳臂相手蟹分布的影响,需要进一步研究无齿螳臂相手蟹在不同植被间的迁移以及由此形成的在不同植被间的分布格局在时间上的变化;本研究采用陷阱桶 24 h 间隔采样,可能抹杀了无齿螳臂相手蟹在不同盐沼植被间分布格局的昼夜差异,陷阱桶采样持续时间对所获取采样结果的影响也需要进一步研究。本研究中有植被分布的不同生境间陷阱桶采样、挖掘洞穴采样的无齿螳臂相手蟹性比差异不显著,与该种在芦苇

和互花米草 (*Spartina alterniflora*) 间性比差异不显著的结果一致<sup>[19]</sup>, 表明不同植被对无齿螳臂相手蟹分布的影响不存在性别差异。但是裸地生境显著高于有植被生境中无齿螳臂相手蟹性比, 表明植被有无对无齿螳臂相手蟹分布的影响存在性别差异。

**3.2 潮滩植物与无齿螳臂相手蟹洞穴分布及其占用** 纪成林对无齿螳臂相手蟹的洞穴的类型、尺寸以及掘穴行为进行了详细的描述, 然而对于无齿螳臂相手蟹掘穴的目的、对洞穴的利用方式等问题没有涉及<sup>[12]</sup>。从本研究来看, 并不是所有的洞穴都被占用 (59% ~ 100%; 表 2), 而且无齿螳臂相手蟹占用洞穴存在时间上的变化, 比如有部分无齿螳臂相手蟹会进入没有洞穴的裸地区域活动 (表 2), 同时一个洞穴中有多雌多雄共用现象 (图 1), 可见无齿螳臂相手蟹与洞穴之间的关系松散, 不像某些蟹类 (比如沙蟹类) 会保护洞穴或者排他性地利用洞穴<sup>[21]</sup>。无齿螳臂相手蟹与同属其他物种一样有掘穴能力, 但只在必要的时候才掘穴, 大部分个体选择利用或者进一步维修其他个体或者其他物种留下来的现成洞穴<sup>[12, 22]</sup>。

无齿螳臂相手蟹洞穴密度在不同生境间差异显著 (表 2), 而且与植株密度和植物干重生物量呈显著负相关 (表 3), 表明植被特征对无齿螳臂相手蟹洞穴分布存在一定影响。植被密度高的区域, 植被本身能提供庇护<sup>[2, 6]</sup>, 无齿螳臂相手蟹对于洞穴的依赖相对较低, 因而主动挖掘洞穴的可能性较小; 而植被密度低的区域, 无齿螳臂相手蟹依赖洞穴作为庇护所的程度比较高, 因而主动挖掘新洞穴的可能性比较高, 从而维持了较低植株密度区域较高的洞穴密度。无齿螳臂相手蟹密度与洞穴密度有显著正相关关系 (表 3), 而洞穴密度与植株密度间存在显著负相关关系 (表 3), 可见无齿螳臂相手蟹的生境选择和利用在洞穴密度与植株密度之间需要权衡: 高洞穴密度和高植株密度不能两全。而无齿螳臂相手蟹如何在植被所能提供的庇护作用和洞穴提供庇护作用之间权衡, 是需要进一步研究的问题。

并非所有可利用的洞穴都被无齿螳臂相手蟹占用 (表 2), 同时不同生境间洞穴占用方式频次分布差异不显著 (图 1), 表明无齿螳臂相手蟹对洞穴的占用并不完全取决于区域个体数量以及植被的隐蔽性。有植被分布的不同生境之间, 占用洞穴的无齿螳臂相手蟹性比差异不显著 (表 2), 暗示无齿螳臂相手蟹对洞穴的占用在性别组成上可能存在一些相对稳定的组合, 这些组合及其出现频次可能与季节以及种群所处的繁殖周期有关。即无齿螳臂相手蟹除了利用洞穴作为庇护所降低被捕食风险, 也会利用洞穴作为繁殖场所。从各洞穴占用方式频次可以看出, 本研究的采样时间段无齿螳臂相手蟹主要以单个雌性或者雄性个体占用洞穴为主, 而雌雄混合占用洞穴频次也比较高 (图 1a), 呈现逐步进入繁殖周期的状态。可以预期随着时间的推移, 独雌独雄占用洞穴频次会降低, 而雌雄混合占用方式的出现频次会增加。在 6 月份的采样证实了这一点, 6 月份获得的 58 个洞穴中一雄一雌 (1M1F) 和一雄多雌 (1MnF) 的比例分别达到了 20% 和 21%, 而一雌 (1F) 和一雄 (1M) 洞穴的频次只有 13% 和 16%。可见洞穴的占用与整个种群所处繁殖阶段有关, 随着进入繁殖状态的个体的增加, 对洞穴的占用率也有可能增加, 因为洞穴能为蟹类提供相对稳定的环境条件<sup>[2, 23]</sup>, 但是繁殖状态如何影响无齿螳臂相手蟹对洞穴的利用, 进而影响无齿螳臂相手蟹在不同盐沼植被中分布需要进一步研究。

**致谢** 感谢三位审稿人以及杂志编委会所提的建设性建议, 极大地促进了我们对论文的修改; 本研究在崇西湿地科学实验站 (Chongxi Wetland Science Research Center) 研究基地进行, 得到实验站工作人员在食宿、交通等方面的大力支持, 使得本研究得以顺利进行, 特致以谢意。

## 参 考 文 献

- [1] 陆健健. 河口生态学. 北京: 海洋出版社, 2003.
- [2] Nomann B E, Pennings S C. Fiddler crab-vegetation

- interactions in hypersaline habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1998, **225**:53 ~ 68.
- [ 3 ] Lewis D B, Eby L A. Spatially heterogeneous refugia and predation risk in intertidal salt marshes. *Oikos*, 2002, **96**:119 ~ 129.
- [ 4 ] Whitcraft C R, Levin L A. Regulation of benthic algal and animal communities by salt marsh plants: impact of shading. *Ecology*, 2007, **88**(4):904 ~ 917.
- [ 5 ] Silliman B R, Bertness M D. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *PNAS*, 2002, **99**(16):10 500 ~ 10 505.
- [ 6 ] Bortolus A, Schwindt E, Iribarne O. Positive plant-animal interactions in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon. *Ecology*, 2002, **83**(3):733 ~ 742.
- [ 7 ] Nobbs M. Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca* spp.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, **284**:41 ~ 50.
- [ 8 ] Bertness M D. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. *Ecology*, 1985, **66**(3):1 042 ~ 1 055.
- [ 9 ] 袁兴中, 陆健健. 长江口岛屿湿地的底栖动物资源研究. *自然资源学报*, 2001, **16**(1):37 ~ 41.
- [ 10 ] 杨泽华, 童春富, 陆健健. 长江口湿地三个演替阶段大型底栖动物群落特征. *动物学研究*, 2006, **27**(4):411 ~ 418.
- [ 11 ] Ng P K L, Guinot D, Davie P J F. Systema brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant Brachyuran Crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 2008, **17**:1 ~ 286.
- [ 12 ] 纪成林. 上海郊区螳臂的洞穴及其对农田水利的危害性. *生物学通报*, 1964, (2):20 ~ 23.
- [ 13 ] 刘文亮, 何文珊. 长江口大型底栖无脊椎动物. 上海: 上海科学技术出版社, 2007.
- [ 14 ] 袁兴中, 陆健健. 潮滩微地貌元素 ——“生物结构”与小  
型底栖动物的空间分布. *生态学杂志*, 2003, **22**(6):124 ~ 126.
- [ 15 ] 刘杰, 陈振楼, 许世远等. 蟹类底栖动物对河口潮滩无机氮界面交换的影响. *海洋科学*, 2008, **32**(2):10 ~ 16.
- [ 16 ] 章飞军, 童春富, 谢志发等. Exergy 作为生态学指标用于底栖动物群落恢复监测. *生态学报*, 2007, **27**(5):1 910 ~ 1 916.
- [ 17 ] Pennings S C, Carefoot T H, Siska E L, et al. Feeding preferences of a generalist salt-marsh crab: relative importance of multiple plant traits. *Ecology*, 1998, **79**(6):1 968 ~ 1 979.
- [ 18 ] Buck T L, Breed G A, Pennings S C, et al. Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, **292**:103 ~ 116.
- [ 19 ] Wang J Q, Zhang X D, Nie M, et al. Exotic *Spartina alterniflora* provides compatible habitats for native estuarine crab *Sesarma dehaani* in the Yangtze River estuary. *Ecological Engineering*, 2008, **34**:57 ~ 64.
- [ 21 ] Nakasone Y, Murai M. Mating behavior of *Uca lacteal perplexa* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 1998, **18**:70 ~ 77.
- [ 20 ] 冯志新, 关燕如. 螳臂(*Sesarma dehaani* H. Milne-Edwards) 的食性及其与农业的关系. *动物学杂志*, 1964, (2):81 ~ 82.
- [ 22 ] Gilikin D P, Kamanu C P. Burrowing in the east African mangrove crab, *Chiromantes ortmanni* (Crosnier, 1965) (Decapoda, Brachyura, Sesamidae). *Crustaceana*, 2005, **78**(10):1 273 ~ 1 275.
- [ 23 ] Koga T, Murai M, Goshima S, et al. Underground mating in the fiddler crab *Uca tetragonon*: the association between female life history traits and male mating tactics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, **248**:35 ~ 42.