

# 隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为的昼夜变化

赵鑫 熊李虎\*

浙江省水利河口研究院 浙江省河口海岸重点实验室 杭州 310020

**摘要:** 蟹类是潮滩沼泽(本文简称潮沼)湿地生态系统底栖动物重要组成之一。蟹类对潮沼植物活体的牧食以及对潮沼植物上筑巢繁殖鸟类的巢捕食表明,潮沼蟹类会攀爬上潮沼植物。然而对于潮沼中蟹类攀爬植物的行为了解甚少。隐秘螳臂相手蟹(*Chiromantes neglectum*)是长江口及邻近潮沼生态系统中的优势底栖动物之一。本研究在长江口芦苇(*Phragmites australis*)潮沼中通过野外直接观测计数估计潮沼地表、潮沼植物(芦苇)上隐秘螳臂相手蟹密度的昼夜变化,来分析其攀爬芦苇行为的时间变化规律。攀爬芦苇隐秘螳臂相手蟹密度和地表隐秘螳臂相手蟹密度均具有显著的昼夜差异(所有  $P < 0.05$ ),根据隐秘螳臂相手蟹攀爬密度、地表密度的昼夜变化结合野外行为观测发现,隐秘螳臂相手蟹一般在日落前后(17:00 ~ 19:00 时)开始攀爬芦苇,在日出后(7:00 时以后)大部分隐秘螳臂相手蟹都已经从芦苇上撤离回到潮沼表面。隐秘螳臂相手蟹攀爬比例也具有显著的昼夜变化( $P < 0.05$ ),在夜间时段(19:00 ~ 5:00 时)攀爬比例高于白天时段(5:00 ~ 19:00 时)( $P < 0.05$ ),夜间时段攀爬比例在 0.16 ~ 0.34 之间,白天时段攀爬比例在 0.02 ~ 0.15 之间。隐秘螳臂相手蟹相手蟹的总密度在各观测时间段间差异显著( $P < 0.05$ ),夜间时段总密度要高于白天时段( $P < 0.05$ ),表明隐秘螳臂相手蟹在白天时段会较多利用潮沼表面的洞穴,从而呈现出从潮沼植被、潮沼地表到潮沼表面洞穴间的昼夜移动。此外,不同观测日期之间隐秘螳臂相手蟹攀爬密度、地表密度、总密度和攀爬比例均存在显著差异(所有  $P < 0.05$ ),但是规律性不明显。隐秘螳臂相手蟹的植物攀爬行为似乎与取食芦苇叶片有关系,同时又受到光照强度昼夜变化的影响,具体影响隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为的因素以及隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为对潮沼湿地生态过程的影响有待进一步研究。

**关键词:** 隐秘螳臂相手蟹; 攀爬植物行为; 昼夜变化; 芦苇植被; 潮滩沼泽

**中图分类号:** Q958.13 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 03-423-11

## Plant-climbing Behavior of a Mudflat Crab, *Chiromantes neglectum* in 24 Hour Duration at Phragmites-dominated Tidal Marsh in Changjiang River Estuary

ZHAO Xin XIONG Li-Hu\*

Zhejiang Institute of Marine Planning and Design, Zhejiang Institute of Hydraulic & Estuary, Hangzhou 310020, China

**Abstract:** Crabs are important components of benthic fauna of tidal marsh ecosystem and they are recognized

\* 通讯作者, E-mail: lihuxiong@126.com;

**第一作者介绍** 赵鑫,男,高级工程师;研究方向:海岸带水环境与生态; E-mail: zhaox@zjwater.gov.cn。

收稿日期: 2015-09-01, 修回日期: 2015-11-25 DOI: 10.13859/j.cjz.201603010

as the grazer to feed on living salt marsh plant leaves and bird eggs nested in tidal marsh plants. However, the plant-climbing behavior of tidal marsh crabs is poorly understood. *Chiromantes neglectum*, which was formerly identified as *C. dehaani* in Changjiang River estuary, actually they distributes in coastal wetlands of south China (see Komai et al. 2013 for details), is a dominant zoobenthic species in tidal marshes of Changjiang River estuary. By direct observing on the density variation on both reed shoots and marsh surface during 24 hours, we studied the plant-climbing behavior of the mudflat crab, *C. neglectum*, at a *Phragmites*-dominated tidal marsh in Changjiang River estuary. We sample location, the hours and date of observation conduction, as well as the combination of those data with the total crab density (all the crabs on the leaves and march surface), with crab density on the leaves and on the marsh surface. Bonferroni test was used to analysis the differences among observation times and also observation dates. We found significant variations in both crab density on the reed shoot and on marsh surface between daytime and night time (Fig. 1 and Table 1, all  $P < 0.05$ ). Most crabs began to climb on reed shoots after dusk (17:00 - 19:00) and come down to marsh surface from reed shoots before dawn (5:00 - 7:00) (Fig. 1). There was a significant diel variation for the ratio of climbing crab density to total crab density (Fig. 1 and Table 1,  $P < 0.05$ ). The percent of climbing crabs was higher during the nighttime (from 0.16 to 0.34 during 19:00 - 5:00) than during the daytime (from 0.02 to 0.15 during 5:00 - 19:00) ( $P < 0.05$ ). The total crab density varied significantly among observing bouts ( $P < 0.05$ ) with significantly higher total density during the nighttime than the daytime, indicating that *C. neglectum* individuals were prone to using burrows during the daytime, thus had a diel movement pattern among burrow, marsh surface and reed shoots. Furthermore, we found significant differences among observing dates for total crab density, climbing crab density, marsh surface crab density and percent of climbing crabs (Fig. 2 and Table 1, all  $P < 0.05$ ). It seems that plant-climbing behavior of *C. neglectum* was related to grazing on leaf blades of reed shoots and affected by the diel variation of light intensity. Further studies are needed to reveal what factors and how these factors affect plant-climbing behavior of *C. neglectum* and how plant-climbing behavior of *C. neglectum* relate to ecological processes of tidal marsh ecosystems.

**Key words:** *Chiromantes neglectum*; Plant-climbing behavior; Diel variation; Reed vegetation; Tidal marsh

蟹类是海岸带湿地生态系统底栖动物重要组成之一, 在海岸带湿地生态系统中具有广泛而重要的生态功能 (Bertness 1985, Day et al. 1989, Silliman et al. 2002, 陆健健 2003)。在红树林等木本植物组成的海岸带湿地生态系统中蟹类会攀爬红树植物 (Vannini et al. 1994, 1997, Sivasothi 2000, Fratini et al. 2005, Cannicci et al. 2006), 这些攀爬红树植物的蟹类或者生活在树洞里 (Cannicci et al. 2006), 或者在红树植物与地面之间往返 (Vannini et al. 1994, 1997, Sivasothi 2000), 有些蟹类甚至特化成专门栖息在红树植物的树冠上以取食红树

植物的叶片为生 (Fratini et al. 2005)。近期有研究表明, 在以米草属植物 (*Spartina* spp) 为主的潮滩沼泽 (tidal marsh, 后文简称潮沼) 中蟹类对活体潮沼植物有强烈的牧食作用 (Bortolus et al. 1999, Costa et al. 2003, Alberti et al. 2007, Holdredge et al. 2009), 在某些潮沼中甚至引起潮沼植被的全面死亡 (die-off) (Holdredge et al. 2009, Altieri et al. 2013), 同时另有研究报道, 在以芦苇 (*Phragmites australis*) 为主要植被的潮沼中蟹类对潮沼植物上筑巢繁殖的鸟类具有明显的巢捕食作用, 对潮沼繁殖鸟类的繁殖成效有显著的影响 (Yang

et al. 2014, Li et al. 2015)。这些研究意味着潮沼蟹类会爬上潮沼植物, 进而对潮沼植物以及栖息于潮沼植物上的其他生物产生一系列的影响。然而, 潮沼中蟹类攀爬潮沼植物的行为及其规律了解不多。

隐秘螳臂相手蟹 (*Chiromantes neglectum*) 在长江口地区一直被错误鉴定为无齿螳臂相手蟹 (*C. dehaani*) 或者无齿相手蟹 (*Sesarma dehaani*) (Ng et al. 2008, Komai et al. 2013), 此种在长江口及邻近地区的芦苇潮沼中数量非常多, 是优势底栖动物之一 (袁兴中等 2001, 杨泽华等 2006, 刘文亮等 2007)。有研究表明, 隐秘螳臂相手蟹在长江口区域能攀爬上芦苇并对芦苇上筑巢繁殖的鸟类产生明显的巢捕食作用 (Yang et al. 2014)。本研究通过现场连续的直接观测, 收集隐秘螳臂相手蟹在潮沼表面和潮沼植被 (芦苇) 上分布的日变化数据, 以期揭示隐秘螳臂相手蟹攀爬潮沼植物行为规律, 为探讨蟹类与潮沼生态系统其他生物组分的关系, 为进一步揭示蟹类在潮沼生态系统中的生态作用提供基础数据。

## 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 ( $31^{\circ}42' \sim 31^{\circ}44'N$ ,  $121^{\circ}12' \sim 121^{\circ}16'E$ ) 进行。该研究基地沿长江河口有约  $300 \text{ hm}^2$  的芦苇湿地, 芦苇植被主要分布在高程  $3.6 \sim 4.2 \text{ m}$  的区域, 生长季节芦苇植被最高可达  $4 \text{ m}$ 。隐秘螳臂相手蟹在该区域芦苇等植被中密度非常高, 陷阱桶和挖掘取样记录到最大密度分别达到  $21.0 \text{ 只/m}^2$  和  $22.7 \text{ 只/m}^2$  (熊李虎等 2009)。

### 1.2 野外实验设置和观测

在芦苇植被中设置 5 个  $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$  样方, 样方四角用 PVC 管标记, 并用彩色塑料绳绑在 PVC 管上围绕样方做标记, 以便观测时能迅速确定样方所包含的芦苇植株。样方设置在芦苇

植被带中间, 所处潮滩高程约  $3.9 \text{ m}$  左右, 样方间距  $20 \sim 30 \text{ m}$ 。所有样方在 2009 年 4 月份设置完成, 样方内芦苇数量在  $54 \sim 66 \text{ 棵/m}^2$  之间, 平均  $60.8 \text{ 棵/m}^2$ 。2009 年 6 ~ 8 月对 5 个样方进行观测, 观测前对样方内的螃蟹洞穴进行了填埋处理, 并清理可能存在的凋落物和其他植被, 减少这些因素对蟹类密度观测估计的影响。观测日期的选取以观测周期内潮水不会淹没到样方为标准, 根据潮汐表和实际天气状况, 共进行了 11 个 24 h 的连续观测。

每个观测周期从第一天 13:00 时开始, 持续到第二天 13:00 时。每 2 h 为一个观测时间段, 共 12 个时间段。观测期间日落发生在 18:21 ~ 19:04 时之间, 日出发生在 4:49 ~ 5:29 时之间, 根据实际日落和日出情况, 为便于描述, 本研究以 5:00 ~ 19:00 时为白天, 19:00 ~ 5:00 时为夜间。

每个时段对各样方隐秘螳臂相手蟹进行直接观测计数 3 次, 分别记录样方内潮沼表面隐秘螳臂相手蟹数量和芦苇上隐秘螳臂相手蟹数量。观测时距离样方  $2 \sim 3 \text{ m}$ , 直接或者借助双筒望远镜进行观测, 夜间时段借助灯光照明进行计数。由于隐秘螳臂相手蟹在受到干扰时会直接从芦苇上掉落到潮沼表面或者在潮沼表面迅速移动逃避, 靠近样方和观测时尽量少发出响声以减少对蟹类的影响。为了保持每次观测计数受植被等影响的一致性, 观测计数时, 每个样方都设置了一个固定的观测位置, 每次观测计数时观测者都从这个固定位置进行观测。

### 1.3 数据分析

潮沼表面和芦苇上单次观测到的隐秘螳臂相手蟹数量合计为总密度 (只/ $\text{m}^2$ ), 潮沼表面隐秘螳臂相手蟹数量为地表密度 (只/ $\text{m}^2$ ), 芦苇上的隐秘螳臂相手蟹数量为攀爬密度 (只/ $\text{m}^2$ ), 攀爬密度与总密度的比例为攀爬比例。由于总密度、地表密度、攀爬密度和攀爬比例不满足正态分布, 样方、观测日期、观测时间对这些参数的影响通过广义线性模型 (generalized linear mixed models, GLMM) 进

行分析，其中模型类型选择混合模型，样方、观测日期、观测时间及其组合作为影响因子，模型效应选择类型III。由于隐秘螳臂相手蟹总密度、攀爬密度、地表密度和攀爬比例在各样方间差异不显著(表 1, GLMM 所有  $P > 0.05$ )，后续分析把 5 个样方的观测数据整合进行分析。总密度、攀爬密度、地表密度和攀爬比例日变化和不同观测日期期间的变化通过箱线图呈现。不同观测时间和观测日期期间的差异通过 GLMM 的 Bonferroni 多重比较进行分析。统计分析在 Spss for windows 19.0 中进行。数据均采用平均值  $\pm$  标准差 (Mean  $\pm$  SD)。

## 2 结果

### 2.1 隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为昼夜变化

隐秘螳臂相手蟹攀爬密度、地表密度、总密度和攀爬比例在一个昼夜周期的不同时间段存在显著差异(表 1 和图 1, GLMM 所有  $P < 0.01$ )。

隐秘螳臂相手蟹攀爬密度、地表密度和总

密度存在明显的昼夜周期变化(图 1, Bonferroni 检验  $P < 0.05$ )。一个昼夜周期中，攀爬芦苇的隐秘螳臂相手蟹密度为  $(0.1 \pm 0.4) \sim (4.6 \pm 1.5)$  只/m<sup>2</sup>，从 13:00 时开始，攀爬芦苇的隐秘螳臂相手蟹密度处于比较低的水平，随着时间的推移，日落(19:00 时)前后，密度显著增加 (Bonferroni 检验,  $P < 0.05$ )，到午夜后开始下降，直到次日日出(5:00 时)前后，密度显著降低 (Bonferroni 检验,  $P < 0.05$ )，随后维持在一个比较低的水平(图 1a)。其中，以 23:00 ~ 1:00 时密度最高，可达  $(4.6 \pm 1.5)$  只/m<sup>2</sup>，11:00 ~ 13:00 时和 13:00 ~ 15:00 时比较低，分别为  $(0.1 \pm 0.4)$  只/m<sup>2</sup> 和  $(0.2 \pm 0.4)$  只/m<sup>2</sup>。隐秘螳臂相手蟹地表密度为  $(5.7 \pm 1.7) \sim (9.2 \pm 2.0)$  只/m<sup>2</sup>，总密度为  $(5.9 \pm 1.8) \sim (13.4 \pm 2.2)$  只/m<sup>2</sup>，夜间时间段地表密度和总密度均显著高于白天(图 1b, c, Bonferroni 检验  $P < 0.05$ )。

攀爬比例在一个昼夜周期的不同时间段也存在显著差异(图 1d, Bonferroni 检验  $P <$

表 1 广义线性模型 (GLMM) 分析不同因素对芦苇植被中隐秘螳臂相手蟹密度和攀爬比例的影响

Table 1 Impacts of factors on crab density and percent of climbing crabs analyzed by using Generalized Linear Mixed Models

变量 Source	自由度 Degree of freedom	总密度 Total crab density (ind/m <sup>2</sup> )		攀爬密度 Climbing crab density (ind/m <sup>2</sup> )		地表密度 Marsh surface crab density (ind/m <sup>2</sup> )		攀爬比例 Climbing crab density/total crab density	
		瓦尔德 卡方 Wald $\chi^2$	P	瓦尔德 卡方 Wald $\chi^2$	P	瓦尔德 卡方 Wald $\chi^2$	P	瓦尔德 卡方 Wald $\chi^2$	P
		观测日期 OB	10	290.89	0.000	1 567.17	0.000	74.98	0.000
观测时间 OT	11	4 282.28	0.000	12 513.13	0.000	1 446.39	0.000	11 443.30	0.000
样方 S	4	1.58	0.813	3.74	0.442	4.75	0.314	32.19	0.096
观测日期 $\times$ 观测时间 OB $\times$ OT	110	665.11	0.000	2 038.82	0.000	891.57	0.000	1 718.43	0.000
观测日期 $\times$ 样方 OD $\times$ S	40	64.80	0.008	87.79	0.000	62.12	0.014	2.86	0.689
观测时间 $\times$ 样方 OT $\times$ S	44	59.46	0.060	169.53	0.000	54.48	0.134	830.73	0.013
观测日期 $\times$ 观测时间 $\times$ 样方 OD $\times$ OT $\times$ S	440	592.27	0.000	1 208.31	0.000	555.77	0.000	1 203.45	0.000

OB. 观测日期; OT. 观测时间; S. 观测样方。OB. Observation date; OT. Observation hour; S. Sample.

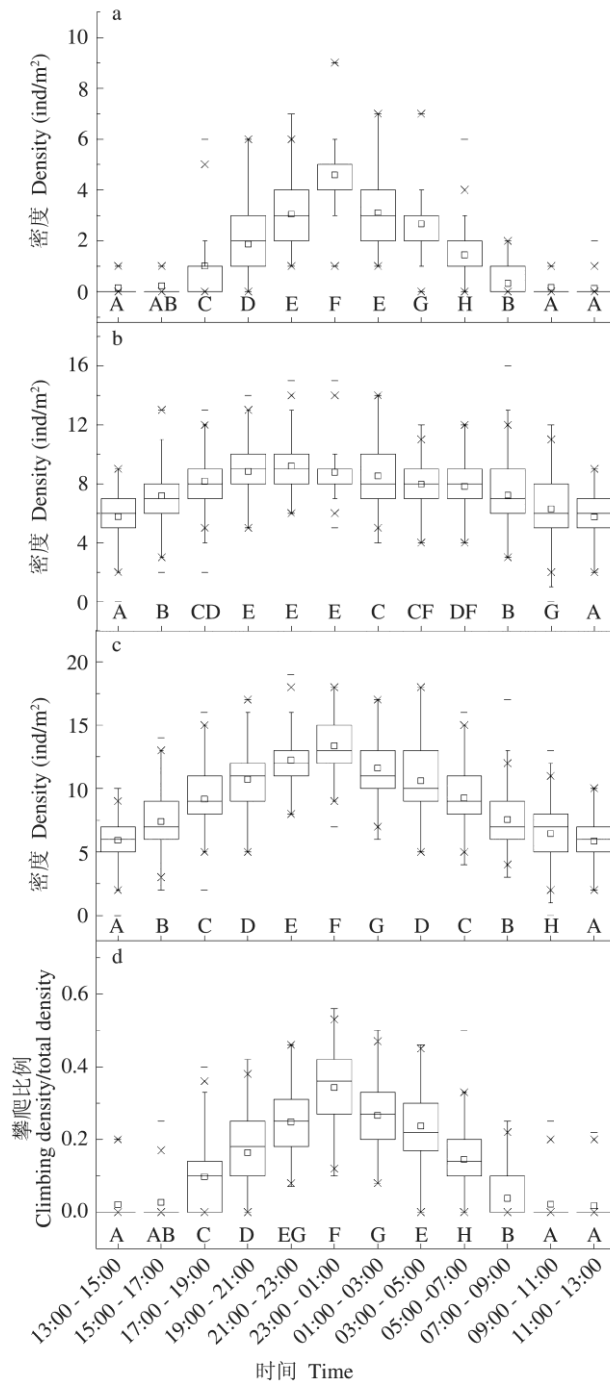


图 1 长江口芦苇潮沼湿地隐秘螳臂相手蟹密度参数日变化箱线图

Fig. 1 Daily variation of median and mean densities for *Chiromantes neglectum* in a tidal marsh of Changjiang River estuary

a. 攀爬芦苇密度; b. 地表密度; c. 总密度; d. 攀爬芦苇螃蟹比例。数据来自 2009 年 6 ~ 8 月 11 个 24 h 连续观测。其中“—”为中位数, “□”为平均值, 箱体两端分别为 25% 和 75% 百分位数, “×”为 1% 和 99% 百分位数, “-”为极值; 不同时间段之间的差异通过广义线性模型的 Bonferroni 方法进行分析, 不同字母表示不同时间段之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

a. Climbing density; b. Marsh surface density; c. Total density; d. Percent of climbing crab density to total crab density. “—” indicates median; “□” indicates mean; Boxes indicate 25% percentiles and 75% percentiles; “×” indicates 1% and 99% percentiles and “-” indicates extremes. Different letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ) among bars in multiple comparisons (Bonferroni test in GLMM).

0.05)。攀爬芦苇的隐秘螳臂相手蟹比例为 $(0.02 \pm 0.05) \sim (0.34 \pm 0.09)$ ，白天时段为 $(0.02 \pm 0.05) \sim (0.15 \pm 0.09)$ ，而夜间时段为 $(0.16 \pm 0.11) \sim (0.34 \pm 0.09)$ ，整体上夜间时段攀爬比例显著高于白天时段（图 1d，Bonferroni 检验  $P < 0.05$ ）。

## 2.2 隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为在不同观测日期期间的变化

隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇密度、地表密度、总密度以及攀爬比例在不同观测日期间变化显著（表 1 和图 2，GLMM 所有  $P < 0.01$ ）。多重比较结果表明，虽然各观测日期间差异显著，但是没有明显的规律性（图 2，Bonferroni 检验  $P < 0.05$ ）。各观测日期间隐秘螳臂相手蟹攀爬密度为 $(0.9 \pm 1.1) \sim (1.9 \pm 2.1)$  只/m<sup>2</sup>、地表密度为 $(7.0 \pm 2.6) \sim (7.9 \pm 2.3)$  只/m<sup>2</sup>、总密度为 $(7.9 \pm 3.6) \sim (9.7 \pm 3.1)$  只/m<sup>2</sup>，攀爬比例为 $(0.1 \pm 0.1) \sim (0.2 \pm 0.2)$ 。

## 3 讨论

蟹类攀爬植物有各种原因，或者获取合适的栖息场所，比如树洞（Vannini et al. 1994），或者为了获取食物或者其他资源（de Lacerda 1981, Fratini et al. 2005），或者攀爬植物而减少与其他物种的竞争，形成生态位分化（Sivasothi 2000），或者为了逃避潮水的淹没（Cannicci et al. 1999）。由于潮沼中草本植物结构简单，植株细长且竖直，不存在类似树洞或者横向树枝、树杈等结构，蟹类攀爬和停留在这些草本植物上难度比较大，但是攀爬潮沼植物能让蟹类的栖息和活动空间从潮沼表面延伸到植被层，同时也能极大地拓展蟹类在潮沼湿地生态系统中的生态作用，诸如取食潮沼植物新鲜叶片（Bortolus et al. 1999, Costa et al. 2003, Alberti et al. 2007, Holdredge et al. 2009）、捕食潮沼植物上筑巢繁殖的鸟类（Yang et al. 2014, Li et al. 2015）等，都与蟹类攀爬植物行为密切相关。本研究通过野外设置样方直接观测的方法揭示了潮沼蟹类隐秘螳臂相手蟹在潮

沼表面与潮沼植物——芦苇之间反复的迁移运动现象以及不同观测日期间蟹类密度估计结果的显著变动，暗示现有针对蟹类种群密度估计的采样和调查方法应该进一步考虑蟹类的行为习性和数量变化规律（Macfarlane et al. 2002, Kent et al. 2006, Xiong et al. 2010），以能客观真实地反映蟹类种群密度。

## 3.1 直接观测法对本研究中隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为的昼夜格局的影响

人类的靠近会影响到蟹类的行为（Macfarlane et al. 2002），进而会影响到蟹类密度的估计，有研究表明直接观测计数法会低估蟹类密度（Macia et al. 2001, Skov et al. 2001, Jordão et al. 2003），对照研究表明，直接观测计数法会低估蟹类密度高达 28%（大潮期间）和 39%（小潮期间）（Skov et al. 2001）或 41%（不区分潮汐周期）（Macia et al. 2001）。由于密集的植被遮挡视线等也会影响直接观测对蟹类数量的估计。尽管如此，本研究中依然使用了直接观测来计数潮沼地表和潮沼植物上的蟹类数量。一方面，直接观测计数不会改变样方区域的环境，因而可以重复进行观测计数，获取时间序列上的数据，分析密度在时间序列上变化规律；另一方面，本研究在观测计数的时候，对每个样方设置了固定的观测点，针对同一个样方的观测都从同一个观测点进行，尽量减少植被因素对不同次观测计数结果的影响；此外，观测时观测者距离目标样方 2~3 m，借助双筒望远镜进行观测，观测者在样方之间转移时尽量减少发出响声，以减少观测者靠近对目标样方内蟹类的影响。

尽管设计研究之前，以及野外观测过程中都有考虑直接观测计数对蟹类密度估计的影响并尽量设法减缓这些影响，然而实际观测过程中，蟹的密度还是存在低估。虽然本研究未对直接观测计数的低估情况进行验证，但是对照同区域相同植被类型中通过陷阱桶和挖掘获取的隐秘螳臂相手蟹密度（陷阱桶 11.00 ~ 21.00 只/m<sup>2</sup>，挖掘 12.00 ~ 22.67 只/m<sup>2</sup>）（熊李虎等

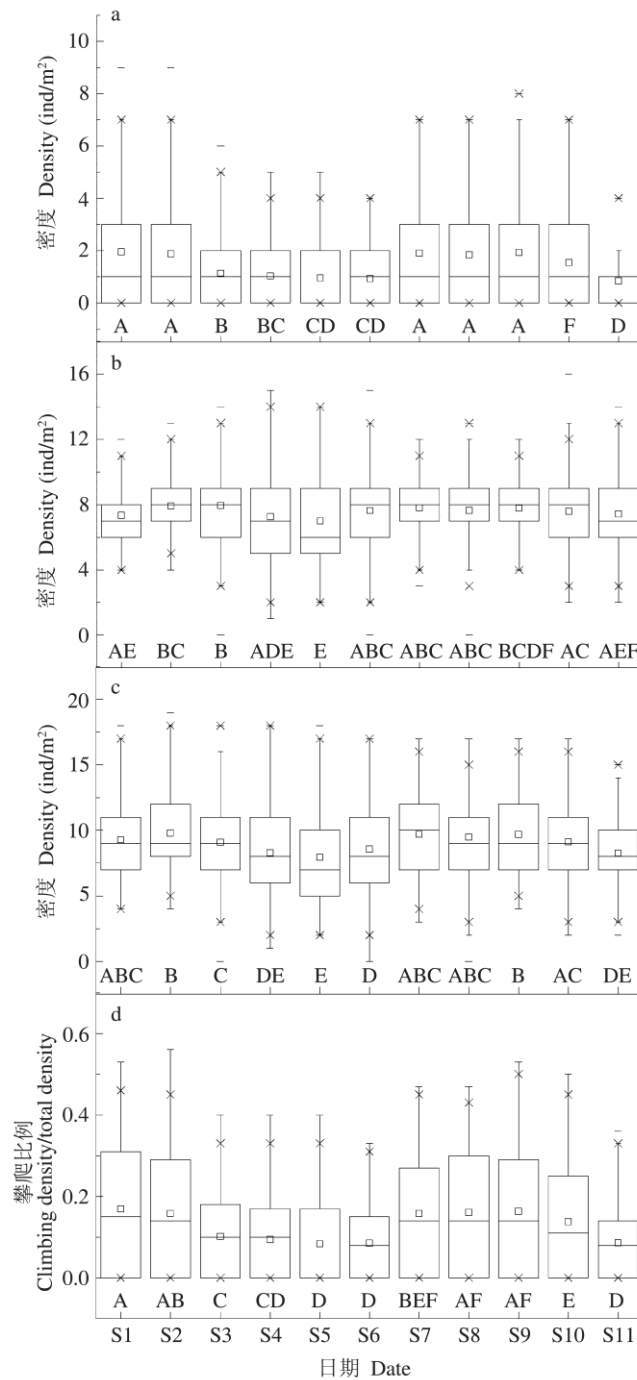


图 2 长江口芦苇潮沼湿地直接观测的隐秘螳臂相手蟹密度参数在不同日期期间的差异

Fig. 2 Variation of median and mean densities for *Chiromantes neglectum* through direct observation among observation dates in a tidal marsh of Changjiang River estuary

a. 攀爬芦苇密度; b. 地表密度; c. 总密度; d. 攀爬芦苇螃蟹比例。数据来自各个日期连续 24 h 直接观测。其中，“—”为中位数，“□”为平均值，箱体两端分别为 25% 和 75% 百分位数，“×”为 1% 和 99% 百分位数，“—”为极值；不同时间段之间的差异通过广义线性模型的 Bonferroni 方法进行分析，不同字母表示不同时间段之间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

a. Climbing density; b. Marsh surface density; c. Total density; d. Percent of climbing density to total density. “—” indicates median; “□” indicates mean; Boxes indicate 25% percentiles and 75% percentiles; “×” indicates 1% and 99% percentiles and “—” indicates extremes. Different letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ) among bars in multiple comparisons (Bonferroni test in GLMM).

2009), 与本研究记录的隐秘螳臂相手蟹总密度 (7.94 ~ 9.71 只/m<sup>2</sup>) 存在差异。导致这种密度差异的原因可能有如下几个: 一是本研究只记录了潮沼表面和芦苇上的隐秘螳臂相手蟹个体, 并且是多个单次观测记录的平均值, 不存在陷阱桶方法那种时间上对密度的累积效应, 也忽视了潮沼表面洞穴 (本研究观测之前已填埋掉样方内的洞穴) 对隐秘螳臂相手蟹的“储藏”作用, 因此, 密度会大幅度降低; 二是因为观测方法的影响, 直接观测可能受到芦苇遮挡、夜间光线不足等的影响, 同时观测者的存在可能也会降低样方内潮沼表面的蟹类数量; 三是本研究是 11 个 24 h 观测周期内连续观测结果的平均值, 这种处理可能抹平了密度峰值, 实际观测中单次最高记录到的隐秘螳臂相手蟹密度有 19 只/m<sup>2</sup>, 较高密度的单次观测记录多出现在夜间时间段; 此外, 难以避免的, 观测者的行为多多少少会影响到蟹类密度, 由于隐秘螳臂相手蟹行动迅速, 如果受到观测者干扰, 攀爬芦苇的蟹类会迅速掉落潮沼地表, 潮沼地表的蟹类会迅速逃离样方区域, 如果观测者没有发觉蟹类受到干扰的掉落和逃离行为, 并纳入到数量估计中, 都有可能导导致密度的低估。

对于直接观测计数方法对蟹类数量统计的影响, 理论上攀爬在芦苇上的蟹以及夜间蟹数量的估计受植被影响更加严重。从本研究结果来看, 夜间时间段隐秘螳臂相手蟹密度及攀爬比例均显著高于白天时间段。如果植被遮挡会导致夜间蟹类数量以及植被上蟹类数量的低估, 那么观测记录到的夜间时间段蟹类密度高于白天时间段的格局会被弱化, 而攀爬芦苇的蟹类比例应该会降低, 在这种背景下, 本研究依然发现了明显的昼夜格局, 表明隐秘螳臂相手蟹密度以及攀爬芦苇行为的昼夜格局确实存在。即直接观测计数会低估隐秘螳臂相手蟹的密度 (Macia et al. 2001, Skov et al. 2001, Jordão et al. 2003), 虽然可能弱化昼夜之间差异, 但是对本研究发现的隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇的昼夜格局影响并不大。

### 3.2 隐秘螳臂相手蟹攀爬植物行为的昼夜变化

全天都有隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇, 只是夜间时段攀爬密度和攀爬比例显著高于白天。从潮沼地表密度和攀爬密度昼夜变化来看, 隐秘螳臂相手蟹在日落以后开始较大规模地爬上芦苇, 到午夜达到峰值, 随后攀爬密度和攀爬比例有所下降, 到日出后不久绝大部分攀爬在芦苇上的隐秘螳臂相手蟹都回到潮沼表面。某些红树林蟹类, 比如相手蟹科相手蟹属的 *Sesarma leptosome* 每天两次爬上并爬下红树植物, 一次是日出以后爬上红树, 随后随着温度上升以及湿度下降而从红树植物上爬下来, 另一次是日落前随着涨潮而爬上红树植物, 绝大部分会随着日落后光照减弱而爬下红树植物, 夜间一般躲避在红树林地表的洞穴中, 没有攀爬行为 (Vannini et al. 1997)。另一种红树攀爬蟹类相手蟹科 *Selatium elongatum* 其攀爬行为受潮汐影响比较明显, 在高潮时比较活跃, 而昼夜差异不显著 (Cannicci et al. 1999)。可见, 潮汐淹没、干燥、光照等都有可能影响蟹类攀爬植物的行为。而隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇的行为存在明显的昼夜差异, 攀爬行为在日落和日出前后存在明显的分界线, 光照可能是影响隐秘螳臂相手蟹攀爬植物行为的重要因素。由于长江口处在温带区域, 相对湿润, 湿度不存在明显的昼夜差异。虽然潮汐淹没也有可能迫使蟹类攀爬植物 (Cannicci et al. 1999), 本研究中刻意回避了潮汐涨落对隐秘螳臂相手蟹攀爬行为的影响, 主要是因为涨潮以后, 如果潮水淹没观测样方区域, 观测和估计潮沼地表以及攀爬的蟹类密度基本不可能。长江口区域为不规则半日潮, 涨落潮时间与日落日出时间并不同步, 因此, 有理由认为本研究发现的蟹类攀爬芦苇的昼夜变化并不是受潮汐涨落影响的结果。

对于蟹类攀爬植物的原因, 除了潮汐淹没迫使蟹类攀爬植物, 另外一些蟹类攀爬上红树林植物主要是为了取食红树林植物的叶片



(Sivasothi 2000, Fratini et al. 2005)。受潮汐影响而攀爬红树植物的蟹类 *Selatium elongatum* 也是在高潮时攀附在刚好高出水面红树植物的树干上, 捞取水体中的藻类等漂浮物为食 (Cannicci et al. 1999), 可见, 受潮汐影响的蟹类攀爬行为在一定程度上也是为了觅食。而在潮沼中, 虽然未见涉及到蟹类攀爬植物行为的研究, 但是蟹类取食活体潮沼植物叶片并影响到潮沼植物初级生产有很多报道 (Bortolus et al. 1999, Costa et al. 2003, Alberti et al. 2007, Holdredge et al. 2009), 这些针对取食草本潮沼植物叶片的研究或多或少涉及到蟹类攀爬这些植物。隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇可能也与觅食有关系。野外观察表明, 隐秘螳臂相手蟹确实会攀爬上芦苇并取食芦苇的叶片 (图 3)。而隐秘螳臂相手蟹等攀爬上芦苇并捕食芦苇筑巢鸟类 (Yang et al. 2014, Li et al. 2015), 也暗示他们攀爬植物与觅食有关联。不管是有意识攀爬芦苇去获取这些食物, 还是只是把攀爬芦苇作为一种空间的拓展而顺带着觅

食, 隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇至少是一种资源和空间拓展的体现。作为一种对食物没有选择性的蟹类 (Doi et al. 2005, 全为民 2007, 余婕等 2008), 隐秘螳臂相手蟹大规模攀爬芦苇 (最高 34% 的攀爬比例) 是否是有目的的行为, 需要进一步研究证实。

### 3.3 直接观测计数估计的隐秘螳臂相手蟹地表密度和总密度的昼夜变化

本研究直接观测计数估计的隐秘螳臂相手蟹地表密度和总密度存在比较明显的昼夜变化, 整体上夜间时间段密度要高于白天时间段 (图 1)。先前的研究表明, 隐秘螳臂相手蟹喜欢栖息在洞穴中 (熊李虎等 2009, Xiong et al. 2010)。虽然, 没有研究针对蟹类洞穴利用的昼夜变化情况, 但是有理由相信本研究结果白天相对较低的地表密度以及相对较低的总密度与隐秘螳臂相手蟹白天更偏向于栖息在洞穴中有关。从前述隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇昼夜变化可能主要受光照影响的分析来看, 白天光照比较强的时候, 蟹类从芦苇上下到潮沼表面, 进



图 3 攀爬上芦苇并取食芦苇叶片的隐秘螳臂相手蟹 (右) 和中华相手蟹 (左) (熊李虎拍摄)

Fig. 3 *Chiromantes neglectum* (right) and *Sesarma sinensis* (left) climbing on common reed and feeding blade of common reed (Photo: Xiong Li-Hu)

而寻找洞穴躲藏,这使得白天记录到的攀爬密度、地表密度和总密度都相对较低。而夜间由于光照较弱,隐秘螳臂相手蟹从洞穴爬出来在潮沼表面活动或者攀爬上芦苇取食芦苇叶片,从而夜间记录到的地表密度、攀爬密度和总密度都显著较高。

本研究 11 个连续 24 h 的直接观测计数表明,隐秘螳臂相手蟹的攀爬密度、地表密度和总密度在不同观测日期间变化显著,但是没有明显的规律性。同时,隐秘螳臂相手蟹攀爬密度、地表密度和总密度在同一天不同时间段也存在显著的差异。这些结果表明,要真实反映蟹类密度需要综合考虑各种因素,比如采样时间、采样频次、蟹类对空间利用的时间变化等。在估计蟹类密度的时候需要全面考虑这些因素的影响,根据需要选择合适的采样方法、基本一致的采样时间等,并且对评估的结果执谨慎的态度。

**致谢** 崇西湿地科学实验站工作人员及西沙湿地公园工作人员对我们的野外工作给予了大力支持,在此深表谢意!

## 参 考 文 献

- Alberti J, Escapa M, Daleo P, et al. 2007. Local and geographic variation in grazing intensity by herbivorous crabs in SW Atlantic salt marshes. *Marine Ecology Progress Series*, 349(12): 235–243.
- Altieri A H, Bertness M D, Coverdale T C, et al. 2013. Feedbacks underlie the resilience of salt marshes and rapid reversal of consumer-driven die-off. *Ecology*, 94(7): 1647–1657.
- Bertness M D. 1985. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a New England salt marsh. *Ecology*, 66(3): 1042–1055.
- Bortolus A, Iribarne O O. 1999. The effect of the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt-marsh. *Marine Ecology Progress Series*, 178(3): 79–88.
- Cannicci S, Fratini S, Vannini M. 1999. Use of time, space and food resources in the mangrove climbing crab *Selatium elongatum* (Grapsidae: Sesarminae). *Marine Biology*, 135(2): 335–339.
- Cannicci S, Ritossa S, Ruwa R K, et al. 2006. Tree fidelity and hole fidelity in the tree crab *Sesarma leptosome* (Decapoda, Grapsidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 196(1): 299–311.
- Costa C S B, Marangoni J C, Azevedo A M G. 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of Ecology*, 91(6): 951–965.
- Day J W, Hall C A S, Kemp W M, et al. 1989. *Estuarine Ecology*. New York: Wiley.
- de Lacerda L D. 1981. Mangrove wood pulp, an alternative food source for the tree-crab *Aratus pisonii*. *Biotropica*, 13(4): 317.
- Doi H, Matsumasa M, Toya T, et al. 2005. Spatial shifts in food sources for macrozoobenthos in an estuarine ecosystem: Carbon and nitrogen stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(2/3): 316–322.
- Fratini S, Vannini M, Cannicci S, et al. 2005. Tree-climbing mangrove crabs: a case of convergent evolution. *Evolutionary Ecology Research*, 7(2): 219–233.
- Holdredge C, Bertness M D, Altieri A H. 2009. Role of Crab herbivory in die-off of New England Salt Marshes. *Conservation Biology*, 23(3): 672–679.
- Jordão J M, Oliveira R F. 2003. Comparison of non-invasive methods for quantifying population density of the fiddler crab *Uca tangeri*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(5): 981–982.
- Kent C P S, McGuinness K A. 2006. A comparison of methods for estimating relative abundance of grapsid crabs. *Wetlands Ecology and Management*, 14(1): 1–9.
- Komai T, Ng P K L. 2013. A new species of sesarimid crab of the genus *Chiromantes* (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from the Ogasawara Islands, Japan. *Zootaxa*, 3681(5): 539–551.
- Li D L, Sun X H, Lloyd H, et al. 2015. Reed Parrotbill nest predation by tidal mudflat crabs: evidence for an ecological trap? *Ecosphere*, 6(1): 1–12.
- Macfarlane G R, King S A. 2002. Observer presence influences behaviour of the semaphore crab, *Heloeccius cordiformis*. *Animal Behaviour*, 63(3): 1191–1194.
- Macia A, Quincardete I, Paula J. 2001. A comparison of alternative methods for estimating population density of the fiddler crab *Uca*

- annulipes* at Saco Mangrove, Inhaca Island (Mozambique). *Hydrobiologia*, 449(1/3): 213–219.
- Ng P K L, Guinot D, Davie P J F. 2008. *Systema brachyurorum*: Part I. An annotated checklist of extant Brachyuran Crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17(17): 1–286.
- Silliman B R, Bertness M D. 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(16): 10500–10505.
- Sivasothi N. 2000. Niche preferences of tree-climbing crabs in Singapore mangroves. *Crustaceana*, 73(1): 25–38.
- Skov M W, Hartnoll R G. 2001. Comparative suitability of binocular observation, burrow counting and excavation for the quantification of the mangrove fiddler crab *Uca annulipes* (H. Milne Edwards). *Hydrobiologia*, 449(1/3): 201–212.
- Vannini M, Ruwa R K. 1994. Vertical migrations in the tree crab *Sesarma leptosome* (Decapoda, Grapsidae). *Marine Biology* 118(2): 271–278.
- Vannini M, Ruwa R K, Cannicci S. 1997. Effect of microclimatic factors and tide on vertical migrations of the mangrove crab *Sesarma leptosome* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Biology*, 130(1): 101–108.
- Xiong L H, Wang A, Lu J J. 2010. The validity of burrow counting in estimating the densities of *Chiromantes dehaani* and *Ilyoplax deschampsii* in tidal flat at Yangtze Estuary. *Acta Ecologica Sinica*, 30(1): 40–44.
- Yang C, Moller A P, Ma Z, et al. 2014. Intensive nest predation by crabs produces source-sink dynamics in hosts and parasites. *Journal of Ornithology*, 155(1): 219–223.
- 刘文亮, 何文珊. 2007. 长江口大型底栖无脊椎动物. 上海: 上海科学技术出版社.
- 陆健健. 2003. 河口生态学. 北京: 海洋出版社.
- 全为民. 2007. 长江口盐沼湿地食物网的初步研究: 稳定性同位素分析. 上海: 复旦大学博士学位论文.
- 熊季虎, 陆健健. 2009. 长江河口湿地不同植被中隐秘螳臂相手蟹的分布及其洞穴利用. *动物学杂志*, 44(6): 1–9.
- 杨泽华, 童春富, 陆健健. 2006. 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*, 27(4): 411–418.
- 余婕, 刘敏, 侯立军, 等. 2008. 崇明东滩大型底栖动物食源的稳定同位素示踪. *自然资源学报*, 23(2): 319–326.
- 袁兴中, 陆健健. 2001. 长江口岛屿湿地的底栖动物资源研究. *自然资源学报*, 16(1): 37–41.