

长江口盐沼湿地无齿螳臂相手蟹(*Chiromantes dehaani*)胃含物特征与取食偏好

张元^{1,2} 童春富^{1,2*}

(¹华东师范大学河口海岸学国家重点实验室,上海 200062; ²崇明生态研究院,上海 200062)

摘要 无齿螳臂相手蟹(*Chiromantes dehaani*)是长江口盐沼湿地大型底栖动物的优势物种,其食性及行为特征对区域生态系统结构与功能的维系具有重要作用。在崇明北滩盐沼湿地取样调研的基础上,通过胃含物分析与室内喂食实验,分析了无齿螳臂相手蟹的食性及其影响因子。结果表明:植物叶片是无齿螳臂相手蟹的主要食物来源,沉积物次之;其对不同叶片的取食量有着明显的差异,具体表现为对芦苇嫩叶的取食量最高,占35.7%,对芦苇凋落叶片的取食量最少,占6.8%;同样样地间不同性别无齿螳臂相手蟹的食物组成也有明显的差异;在野外情况下,无齿螳臂相手蟹对植物的取食受其自身体重、壳宽、螯高的影响较大;室内投喂情况下,无齿螳臂相手蟹对新鲜芦苇嫩叶存在明显的取食偏好($P < 0.05$),其对芦苇嫩叶的取食偏好受其性别的影响较大,而对芦苇凋落叶片的取食偏好受壳宽、体重、螯高的影响较大。无齿螳臂相手蟹的食性具有一定偏好,受食物及其自身生长特征等多种因素的影响。

关键词 盐沼湿地; 无齿螳臂相手蟹; 胃含物; 取食偏好

Stomach content characteristics and feeding preference of *Chiromantes dehaani* in the salt marsh of Yangtze estuary. ZHANG Yuan^{1,2}, TONG Chun-Fu^{1,2*} (¹State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China; ²Institute of Eco-Chongming, Shanghai 200062, China).

Abstract: *Chiromantes dehaani* is one of the dominant species in the salt marsh of the Yangtze estuary. Its feeding habit and behavior characteristics play an important role in the maintaining of ecosystem structure and function. In this study, we analyzed the feeding habit of *C. dehaani* and influencing factors through field sampling in different habitats in the north tidal flat of Chongming Island and laboratory experiment. Results showed that plant leaves were the main food source of the crab, and the sediment took the second place. Tender leaves of common reeds were the most preferred food, accounting for 35.7% of all food consumed, while senesced leaves of the common reeds were the least preferred food, accounting for 6.8%. The food compositions of the crab were different among habitats and genders. In the field condition, the intake of plant leaves by the crab was influenced by its weight, carapace width, and chela height. The results of indoor feeding experiment showed that the crab had significant feeding preference to tender leaves of the common reeds ($p < 0.05$), which was mainly influenced by its gender. Its feeding preference on senesced reed leaves was influenced mostly by its weight, carapace width, and chela height. We concluded that the feeding habit of *C. dehaani* bared a certain preference, which was affected by multiple factors including the characteristics of the food and its growth.

Key words: salt marsh; *Chiromantes dehaani*; stomach content; feeding preference.

上海市科委自然科学基金项目(15ZR1411200)和崇明高峰学科资助。

收稿日期: 2017-12-24 接受日期: 2018-04-23

* 通讯作者 E-mail: cftong@sklec.ecnu.edu.cn

盐沼湿地是世界上生产力最高产的生态系统类型之一,主要分布在亚热带和温带的河口海岸区域。蟹类作为盐沼湿地中重要的大型底栖动物类群,参与并影响多种生态系统过程,在整个生态系统中具有重要作用。

蟹类的摄食过程会不断干扰沉积物的表层,直接或者间接的对底栖动物群落产生影响(Pennings, 1990);同时它也会加速植物叶片的破碎和降解,促进湿地中的营养循环(Thongtham *et al.*, 2008)。蟹类的排泄物则成为微生物食物链的重要基础(Chandler *et al.*, 2015; Abdullah *et al.*, 2016)。目前,国外对盐沼湿地蟹类的食性研究主要集中在两个方面:一是研究盐沼湿地蟹类的食物组成,以此来推测其取食偏好,确定其取食模式(Kristensen *et al.*, 2010; Papiol *et al.*, 2013; Pellegrino *et al.*, 2013; Nurkse *et al.*, 2015; Qu *et al.*, 2016);二是研究不同因子对蟹类取食的影响,例如栖息地条件、不同类型食物、蟹类不同个体间的差异等,以找出影响食性的主要因子及其作用方式(Cui *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2015; Abdullah, 2016)。国内对于盐沼湿地蟹类食性的研究还相对较少,仅对蟹类在不同植被分布区的取食行为进行了研究(熊李虎等, 2009)。

无齿螳臂相手蟹(*Chiromantes dehaani*) 早期文献记述为无齿相手蟹(*Sesarma dehaani*),主要分布在中国、日本、朝鲜半岛沿海地区(熊李虎等, 2009)。作为长江河口盐沼湿地的优势底栖动物之一(王卿, 2007; 全为民, 2009; 熊李虎等, 2009; 安传光, 2011),其种群行为对盐沼湿地具有很大影响。目前,研究者已对无齿螳臂相手蟹的掘穴行为(王金庆, 2008)、分布特征(冯志新等, 1966; 袁兴中等, 2003; 熊李虎等, 2009)、摄食行为(冯志新等, 1965)等方面进行了研究。本文在已有研究基础上,从无齿螳臂相手蟹的胃含物特征、取食偏好等方面入手,对无齿螳臂相手蟹食性进行了分析研究,为进一步探究盐沼湿地生态系统能流等功能特征奠定基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于崇明岛北部的潮间带盐沼湿地(图1)。该区域地势平缓,坡度0.02%~0.05%,土壤盐度3~6,气候属于北亚热带海洋气候,年均气温在15~16℃,降水丰富,多集中在6—10月(宋泽坤, 2013)。区域植被以互花米草(*Spartina alterni-*

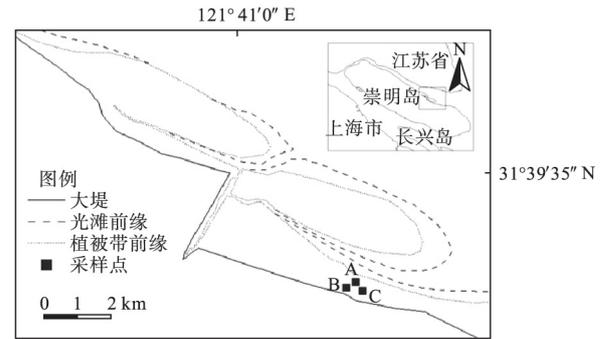


图1 研究区域及采样点位置

Fig.1 Sketch map of the study area and sampling sites

A 为混合样地, B 为芦苇样地, C 为互花米草样地。

flora) 群落和芦苇(*Phragmites australis*) 群落为主。

1.2 样地设置与样品采集

现场调查及实验样品的采集与分析在2015年10月进行。作者选择3种典型植被分布区(纯芦苇、纯互花米草、芦苇互花米草混合) 布设调查样地(121°40'36.5"E—121°45'58.5"E, 31°40'03.1"N—31°37'07.6"N)。用RTK测定样地高程,以保证样地基本在同一高程。取样点位于样地中心位置,彼此相距超过200 m,尽量消除蟹类迁移带来的影响。用于胃含物测定的无齿螳臂相手蟹样品(每种样地30只,雌雄比例1:1) 现场用5%福尔马林溶液固定;用于室内投喂实验的蟹类(45只) 分装在10个500 mL样品瓶中,活体带回实验室。

1.3 室内投喂实验

将从样地取回的45只无齿螳臂相手蟹活体,分装入事先准备好的小桶中,每个桶中放1只。桶高25 cm,每个桶中加入2 cm深的从研究区域带回的河口水(保证无齿螳臂相手蟹生存环境的湿度)。2天后,待蟹类适应了实验室环境,开始进行投喂实验。每个桶中投放5种食物,包括芦苇的嫩叶、老叶、凋落叶片以及互花米草鲜叶(由于采样时互花米草的嫩叶和老叶没有明显的差别,因此没有加以区分)、互花米草凋落叶片。投喂前称量叶片投喂量 m_1 。投喂1天之后将剩余的食物取出,烘干,称其重量 m_2 。根据对照组的干重/鲜重比的参照值 a ,可得出蟹的取食量 $m(m = m_1 \times a - m_2)$ 。为了避免非蟹摄食因素(如分解作用)导致的植物的损失,导致干重/鲜重比的偏差,设置5个对照组测定植物的干重/鲜重比 a ,实验方法改自王金庆(2008)。

1.4 实验室分析

1.4.1 形态特征测量 将用于测定胃含物的无齿螳臂相手蟹样品及完成投喂实验后的蟹类样品放入

烘箱 60 °C 烘干至恒重, 测定其干重; 用游标卡尺测定其壳宽和螯高。

1.4.2 胃含物分析 烘干蟹类样品, 完整取出其胃部, 去掉胃上的杂物, 记录胃的饱和度(Williams, 1981)。胃饱和度即胃含物所占整个胃空间的比例, 可以反映蟹类的取食强度。将胃含物溶解在纯水中, 用胶头滴管吸取溶液到解剖镜下, 观察、分析其中胃含物的类型, 同时在计数板中读出不同胃含物在计数板中所占的面积, 将其与总胃含物面积相比, 作为该胃含物所占的比重。所有胃完成分析后, 各胃含物出现的次数比上胃的总数, 即为各胃含物出现的频率(Bergamino *et al.* 2015)。

1.4.3 植物叶片相关属性测定 为了确定无齿螳臂相手蟹取食偏好与植物叶片物理属性间的关系, 我们测定了不同植物叶片的含水率、厚度、能值。含水率的测定是对每种植物设置 10 个平行, 测定其鲜重, 再放入烘箱中 60 °C 烘干至恒重, 测定其干重, 两次称重的差值与鲜重的比值即为含水率。植物叶片的厚度用游标卡尺进行测定; 植物能值用量热仪(Ika 2000 型)进行测定。

1.4.4 植物叶片韧性测定 首先称重大约 1 g 植物样品, 放入预先加有 150 mL 蒸馏水的搅拌器, 搅拌 10 s 后, 将搅拌器中的混合液通过 100 目分样筛, 将筛中剩下的植物残渣放入烘箱, 60 °C 烘干至恒重。剩余残渣所占比重越大, 叶片的韧性越高, 方法改进自 Pennings(1992)。

1.5 数据处理

采用统计软件(SPSS for Windows 19.0)进行数据处理, 将所获得的初始数据计算为平均值±标准差(SD)。数据先经方差齐次检验, 合格的数据再进行分析。无齿螳臂相手蟹样地间或个体间的取食强度、体重、壳宽和螯高, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验其差异显著性, 采用最小显著差异(LSD)进行多重比较; 设 $P < 0.05$ 为差异性显著。胃含物分析和室内投喂实验的结果, 利用软件(Canoco 5.0)进行 CCA 分析, 以阐明各因素对无齿螳臂相手蟹取食的影响程度。作图在 Origin 7.5 软件下完成。

2 结果与分析

2.1 无齿螳臂相手蟹胃含物特征

从图 2 可见, 互花米草样地的无齿螳臂相手蟹胃饱和度最高, 混合样地最低。两两比较的结果显

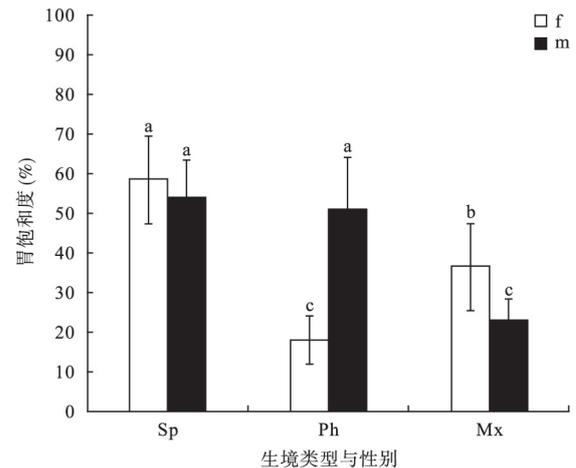


图 2 不同生境无齿螳臂相手蟹胃饱和度(平均值±标准差)
Fig. 2 Stomach fullness of *Chiromantes dehaani* from different habitats (Mean±SD)

Sp 为互花米草样地, Ph 为芦苇样地, Mx 为混合样地; f 为雌蟹, m 为雄蟹; 不同小写字母的柱状图表示相互之间存在显著差异($P < 0.05$)。

示, 互花米草样地中无齿螳臂相手蟹雌蟹的胃饱和度与芦苇样地及混合样地两两之间都具有显著差异($P < 0.05$), 而芦苇样地与互花米草样地的雄蟹间则没有显著差异($P > 0.05$), 但与混合样地的雄蟹的胃饱和度均存在显著差异($P < 0.05$)。从样地内不同性别无齿螳臂相手蟹的取食来看, 互花米草样地与混合样地的雄蟹的胃饱和度低于雌蟹, 而芦苇样地中雄蟹胃饱和度高于雌蟹。

如图 3 所示, 不同生境中无齿螳臂相手蟹食物组成中均以植物最高, 沉积物次之; 不同生境中无齿螳臂相手蟹的食物组成存在一定的差异: 其中互花米草样地与芦苇样地间、混合样地与芦苇样地间均存在显著差异($P < 0.05$), 而互花米草与混合样地间并不存在显著差异($P > 0.05$); 芦苇样地、混合样地不同性别无齿螳臂相手蟹的食物组成也存在显著差异($P < 0.05$), 而互花米草生境内没有出现该现象。

2.2 无齿螳臂相手蟹取食偏好

如图 4 所示, 无齿螳臂相手蟹对各种食物均有一定的摄取, 其对芦苇嫩叶的摄取与对芦苇凋落叶片的摄取及互花米草叶片的摄取之间存在显著差异($P < 0.05$), 与其他食物类型的摄取量差异不显著($P > 0.05$); 对芦苇老叶的摄取与对芦苇凋落叶片的摄取存在显著差异($P < 0.05$), 与其他食物类型的摄取量差异不显著($P > 0.05$); 对芦苇凋落叶片的摄取与新鲜互花米草叶片有明显差异($P < 0.05$), 与凋落互花米草叶片的摄食量没有明显差异($P > 0.05$)。互花米草两种状态的叶片的摄取量之间差异不显

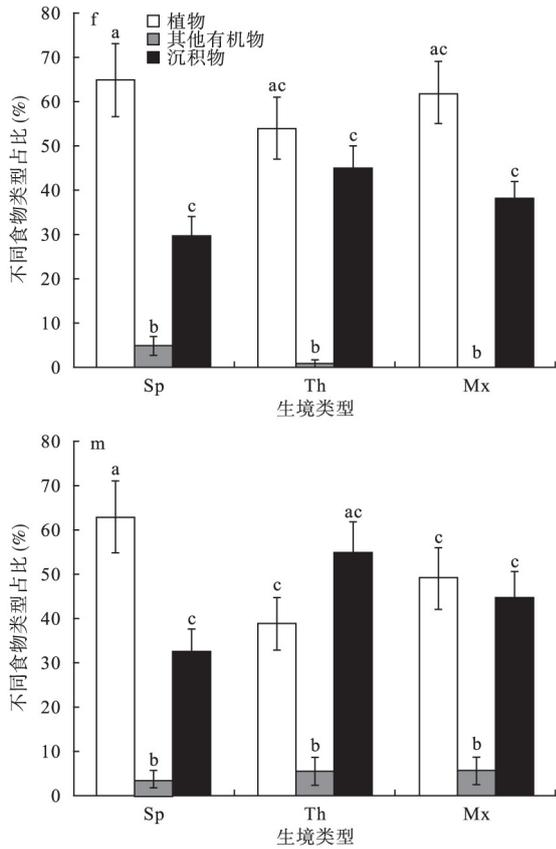


图 3 不同生境无齿螳臂相手蟹胃含物组成(平均值±标准差)
Fig.3 Stomach contents of *Chiromantes dehaani* from different habitats (Mean±SD)
 Sp 为互花米草样地, Ph 为芦苇样地, Mx 为混合样地; f 为雌蟹, m 为雄蟹。

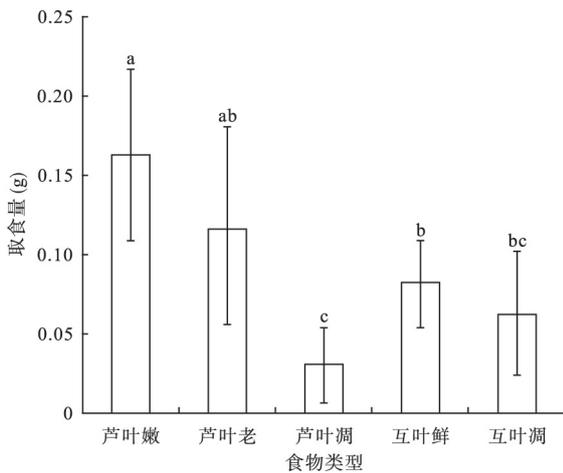


图 4 投喂实验无齿螳臂相手蟹对不同食物的取食量(干重, 平均值±标准差)
Fig.4 Food intake of *Chiromantes dehaani* in feeding experiment (DW, Mean±SD)
 上方标注不同小写字母的柱状图表示相互之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。

著 ($P > 0.05$)。其中, 蟹对芦苇嫩叶的取食量最高, 占到投喂过程中总取食量的 35.7%, 对芦苇凋落叶

片的取食量最低, 仅占总取食量的 6.8%。同时, 相对于凋落、老去的植物叶片, 无齿螳臂相手蟹对于嫩叶的取食量更高。

2.3 无齿螳臂相手蟹形态特征与食性关系

如图 5 所示, 雄蟹的体重、螯高和壳宽 3 个量值在 3 种样地间均表现为混合>互花米草>芦苇, 而雌蟹体重和壳宽表现为互花米草>混合>芦苇, 螯高则是混合>互花米草>芦苇, 生境类型影响了无齿螳臂

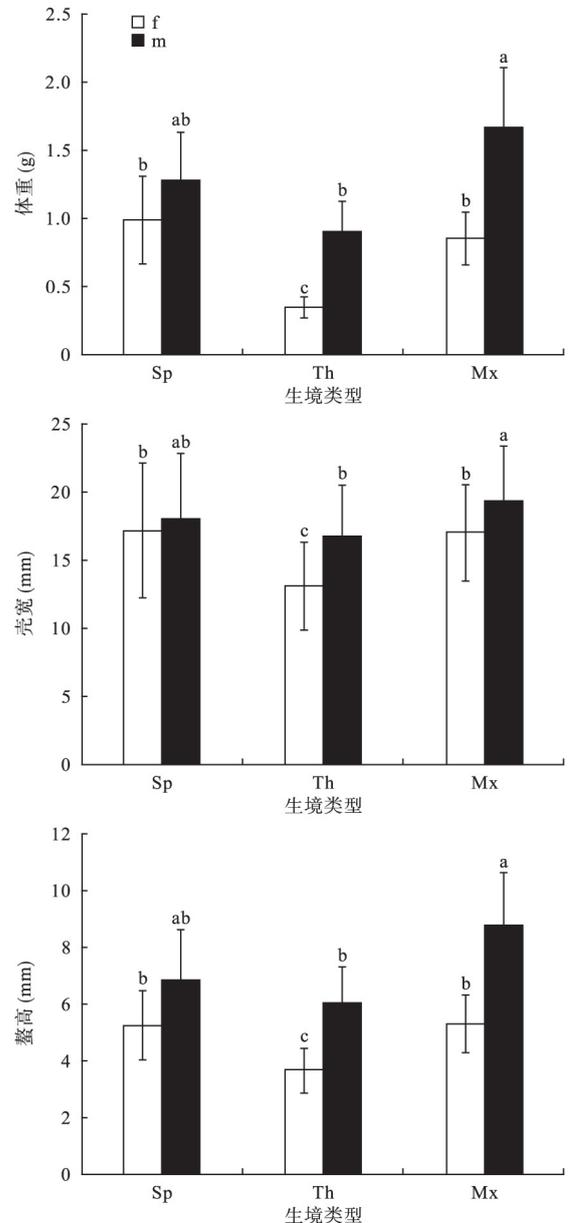


图 5 不同生境无齿螳臂相手蟹体重、壳宽和螯高(平均值±标准差)
Fig.5 Weight, carapace width, chela height of *Chiromantes dehaani* from different habitats (Mean±SD)
 上方标注不同小写字母的柱状图表示相互之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。

相手蟹的壳宽等身体特征。不同样地间比较,互花米草样地与混合样地的雌蟹的体重、壳宽和螯高均没有显著差异($P>0.05$),而与芦苇样地的雌蟹间均存在显著差异($P<0.05$);互花米草样地的雄蟹在体重、壳宽和螯高方面与另外两种样地均没有显著差异($P>0.05$),而芦苇样地的雄蟹与混合样地的雄蟹比较结果则显示,其在体重、壳宽和螯高均存在显著差异($P<0.05$)。相同样地内,雌、雄蟹也存在差异,雄蟹的体重、壳宽和螯高数据均大于雌蟹;互花米草样地中雄、雌蟹的各项形态特征均不存在显著差异($P>0.05$),而在混合样地与芦苇样地中,雄、雌蟹的体重、壳宽和螯高之间均存在显著差异($P<0.05$)。

如图6所示,胃含物分析所选取的5个指标(壳宽、螯高、体重、性别、样地类型)解释了其对不同食物取食23.6%的原因。野外情况下,无齿螳臂相手蟹对植物摄食受到其自身体重、壳宽、螯高等生长特征的较大影响,与性别和样地类型并没有显见的对应关系;而其对沉积物的摄取则受到样地类型影响;性别则对无齿螳臂相手蟹摄取其他有机物影响很小。

如图7所示,投喂实验中选取的4个指标(壳宽、螯高、体重和性别)解释了无齿螳臂相手蟹取食偏好11.1%的原因。投喂实验中无齿螳臂相手蟹的壳宽和体重两组数据拟合很好,说明这两个参数具有一致性。无齿螳臂相手蟹对芦苇嫩叶的取食受到其性别的影响较大,对芦苇凋落叶片的取食受到壳宽、体重、螯高较大的影响。而无齿螳臂相手蟹对其他食物类型的摄取受这4个指标的影响较小。

2.4 植物叶片特征与食性关系

不同类型的植物的含水率、韧性、叶片厚度、能

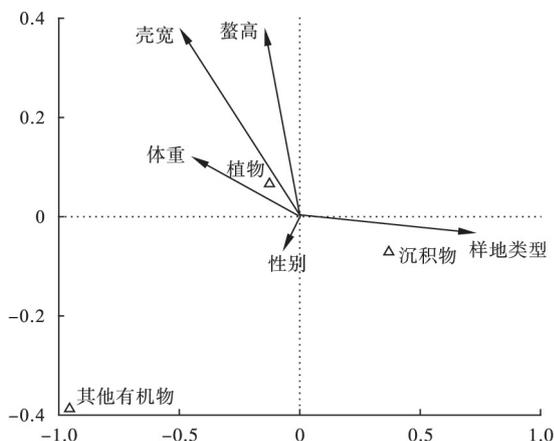


图6 胃含物结果 CCA 排序
Fig.6 CCA for stomach content analysis

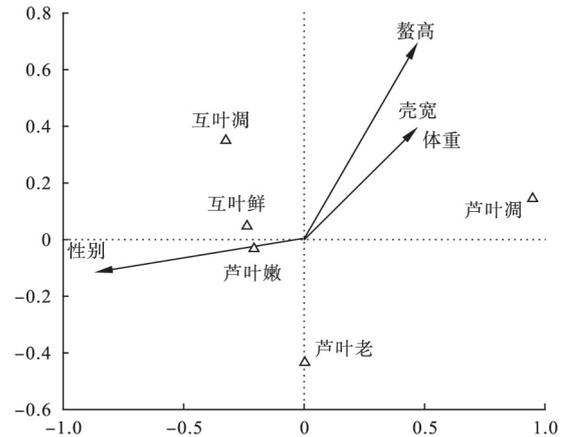


图7 室内投喂实验 CCA 排序
Fig.7 CCA for indoor feeding experiment

表1 不同类型植物叶片特征(平均值±标准差)
Table 1 Characteristics of different plant leaves (Mean±SD)

食物种类	含水率 (%)	韧性 (%)	叶片厚度 (mm)	能值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$)
芦苇嫩叶	74±0.23 a	65±9 b	0.57±0.07 ab	17.24±1.05 ab
芦苇老叶	53±0.16 b	37±12 a	0.65±0.08 ab	19.04±0.88 a
芦苇凋落叶片	41±0.19 b	31±9 a	0.49±0.11 a	20.02±2.21 a
互花米草新鲜叶片	80±0.14 a	74±14 c	0.84±0.10 b	13.93±1.14 b
互花米草凋落叶片	48±0.18 b	58±13 b	0.62±0.09 ab	17.72±1.58 ab

同一列中具有不同字母的表示具有显著差异。

值均有所差异(表1)。从含水率来看,互花米草新鲜叶片>芦苇嫩叶>芦苇老叶>互花米草凋落叶片>芦苇凋落叶片;不同植物韧性的测定结果则显示:互花米草新鲜叶片<芦苇嫩叶<互花米草凋落叶片<芦苇老叶<芦苇凋落叶片;叶片厚度表现为互花米草叶片厚度大于芦苇叶片,凋落的叶片厚度小于新鲜叶片;不同植物叶片能值的测定结果显示,芦苇凋落叶片的能值最高,互花米草新鲜叶片的能值最低,总体来看,芦苇叶片的能值高于互花米草叶片的能值。

结合投喂实验的结果,无齿螳臂相手蟹的取食量与植物叶片韧性存在正相关关系($r_1 = 0.79, n = 10, P < 0.05$),与叶片含水率存在正相关关系($r_2 = 0.82, n = 10, P < 0.05$),与植物叶片的厚度不存在明显相关关系($r_3 = 0.31, n = 10, P > 0.05$),与植物叶片的能值也不存在显著的相关关系($r_4 = 0.52, n = 10, P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 无齿螳臂相手蟹食性与取食偏好

在食物资源充足的情况下,蟹类会优先选取其

偏好的食物,而在野外环境中,由于不同食物的可获得性、种间竞争等原因(Buck *et al.* 2003; Abdullah *et al.* 2016),蟹类的取食策略往往呈现为随机食性(Cannicci *et al.* 2003)。本研究发现在野外环境下,新鲜的植物叶片是无齿螳臂相手蟹的主要食物来源,沉积物占有一定的比例。而在实验室食物资源丰富的条件下,无齿螳臂相手蟹的取食具有明显的选择性,对芦苇嫩叶显示出明显的取食偏好,但同时对其他类型的食物也有一定的取食。然而,无论实验室还是野外环境下,无齿螳臂相手蟹都没有显示出完全的专一食性或随机食性,而是显示出一种介于两者之间的取食方式。由此可以认为,其取食是一种具有一定偏好的随机取食,这可能与其所处的生境及食物的丰度有关。

同时,已有研究表明,在野外生境中,由于植物中的氮含量往往较低,因此对于以植物为主要食物来源的蟹类,氮元素往往是制约其生长的主要因素(Takeda *et al.* 2003),而动物性食物中所含的氮元素相对较高,在相当一部分关于盐沼中其他种类蟹的食性研究中,蟹类的食物包含动物性食物,包括螺类、贝类等(Pennings *et al.* 1992; Cannicci *et al.* 2003; Møller *et al.* 2008; Mchenga *et al.* 2010; Papiol *et al.* 2013; Chandler *et al.* 2015)。本研究中,无齿螳臂相手蟹所处的生境内有大量的螺类,如缙拟沼螺(*Assiminea latericea*)、堇拟沼螺(*Assiminea violacea*)和中华拟蟹守螺(*Cerithidea sinensis*),然而在胃含物分析中并没有发现有相关的动物性食物残渣。究其原因,可能是无齿螳臂相手蟹并不取食这些螺类,或者是经过取食和消化后,这些动物性食物已无法识别。未来可以考虑应用稳定同位素分析的方法(Møller *et al.* 2008; Kristensen *et al.* 2010; Qu *et al.* 2016),来研究无齿螳臂相手蟹与这些潜在的动物性食物间的关系。

根据我们的研究,可以支持已有的观点:无齿螳臂相手蟹是杂食性动物。目前可以确定的食物来源包括植物、碎屑物(沉积物)等。已有研究发现,无齿螳臂相手蟹在食物类型更丰富的地区生长更好(Wang *et al.* 2008; Silva *et al.* 2014; Cui *et al.* 2011),在一定程度上也证明了这一点。而在实验室各种食物资源都充足的情况下,其对各种食物均有取食,可能是不同类型的食物组成为其提供了不同的营养成分,可以使其获得更好的生长。对其他种类蟹类的一些研究也得到了相似的结果(Casar-

iego *et al.* 2011; Lin *et al.* 2015; Lucrezi 2015)。

3.2 影响无齿螳臂相手蟹食性的主要因子

本研究中,采集的不同性别的无齿螳臂相手蟹样品,其螯高具有明显的分化。这种现象在甲壳动物中非常普遍(Harvey, 1990; Abele, 1992; Cromarty *et al.* 2008),而已有研究发现,螯的大小与蟹类的取食能力有一定关系(Valiela *et al.* 1974; Kyomo, 1992; Brousseau *et al.* 2001)。本文研究结果与已有研究基本一致,无论在室内投喂还是在野外情况下,无齿螳臂相手蟹对部分食物的取食均受其螯高、体重及壳宽的影响。但是CCA分析发现,这些指标仅解释了11.1%的原因,说明还有其他一些因子影响着无齿螳臂相手蟹的取食偏好。

其中,非常重要的因素就是食物特征。本研究发现,植物叶片含水率与韧性对无齿螳臂相手蟹的取食偏好具有一定的影响,其更倾向取食含水率高、韧性低的植物叶片。关于食物韧性对于生物取食的影响,已有研究认为,不同动物受食物韧性的影响不同,主要与不同动物取食的分化及其取食能力有关(Littler, 1980; Steneck *et al.* 1982; Raupp, 1985; Tanton 2011)。由于蟹类对食物的摄取,特别是对植物的取食,会直接受转移和粉碎植物的困难程度的限制,它们往往会选择更容易同化的食物类型,因此植物韧性对蟹类取食偏好的影响应该会更加显著。目前关于食物韧性对蟹类取食影响的定量研究还非常少。除了食物韧性,食物的能值也是影响蟹类取食的重要因素。目前,关于食物能值对动物食性的影响并没有达成统一的认识(Paine *et al.* 1969; Cannicci *et al.* 2002; Mchenga *et al.* 2010)。本研究结果显示,植物叶片能值与无齿螳臂相手蟹的取食偏好没有显著的相关关系。然而,在野外环境下,由于不同食物可获得性的不同,以及不同季节食物的多寡,蟹类是否会更倾向于取食易于获得且能值高的食物,这还有待进一步研究。

影响蟹类食性的另一类重要因素是生境因子。不同生境内部环境因子的差异,往往会导致蟹类食性的变化(Paine *et al.* 1969; 王金庆, 2008; Cui *et al.* 2011),但各因子或因子组合对蟹类食性的影响的机理目前并不清楚。部分研究表明,蟹类原先所处的生境类型会影响其变换生存区域后的食性(Pennings *et al.* 1993; Christofolletti *et al.* 2013)。无齿螳臂相手蟹的是否具有同样特征,也需要通过进一步研究来证实。

参考文献

- 安传光. 2011. 长江口潮间带大型底栖动物群落的生态学研究(硕士学位论文). 上海: 华东师范大学.
- 冯志新, 关燕如. 1965. 螳臂繁殖习性的初步观察. 动物学杂志, **9**(3): 125-126.
- 冯志新, 关燕如. 1966. 广东地区螳臂的分布. 动物学杂志, **10**(1): 30-31.
- 全为民, 倪勇, 施利燕, 陈亚瞿. 2009. 游泳动物对长江口新生盐沼湿地潮沟生境的利用. 生态学杂志, **28**(3): 560-564.
- 宋泽坤. 2013. 近30年来长江口北支滩涂围垦对水动力和河槽冲淤演变影响分析(硕士学位论文). 上海: 华东师范大学.
- 王卿. 2007. 长江口盐沼植物群落分布动态及互花米草入侵的影响(硕士学位论文). 上海: 复旦大学.
- 王金庆. 2008. 长江口盐沼优势蟹类的生境选择与生态系统工程师效应(硕士学位论文). 上海: 复旦大学.
- 熊季虎, 陆健健. 2009. 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. 动物学杂志, **53**(6): 1-9.
- 袁兴中, 陆健健. 2003. 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, **22**(6): 124-126.
- Abdullah MM, Lee SY. 2016. Meiofauna and crabs in mangroves and adjoining sandflats: Is the interaction physical or trophic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **479**: 69-75.
- Abele LG. 1992. A review of the grapsid crab genus *Sesarma* (Crustacea: Decapoda: Grapsidae) in America, with the description of a new genus. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **527**: 1-60.
- Bergamino L, Richoux NB. 2015. Food preferences of the estuarine crab *Sesarma catenata* estimated through laboratory experiments. *Marine and Freshwater Research*, **66**: 750-756.
- Brousseau DJ, Filipowicz A, Baglivo JA. 2001. Laboratory investigations of the effects of predator sex and size on prey selection by the Asian crab, *Hemigrapsus sanguineus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **262**: 199-210.
- Buck TL, Breed GA, Pennings SC, et al. 2003. Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: Different food types, body size, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **292**: 103-116.
- Cannicci S, Gomei M, Boddi B, et al. 2003. Feeding habits and natural diet of the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*: Opportunistic browser or selective feeder. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **54**: 983-1001.
- Casariago AM, Alberti J, Luppi T, et al. 2011. Habitat shifts and spatial distribution of the intertidal crab *Neohelice (Chasmagnathus) granulata* Dana. *Journal of Sea Research*, **66**: 87-94.
- Chandler HC, Haas CA, Gorman TA. 2015. The effects of habitat structure on winter aquatic invertebrate and amphibian communities in pine flatwoods wetlands. *Wetlands*, **35**: 1201-1211.
- Christofolletti RA, Hattori GY, Pinheiro MAA. 2013. Food selection by a mangrove crab: Temporal changes in fasted animals. *Hydrobiologia*, **702**: 63-72.
- Cromarty SI, Mello J, Kass-Simon G. 2008. Comparative analysis of escape behavior in male and gravid and non-gravid, female lobsters. *Biology*, **194**: 63-71.
- Cui B, He Q, An Y. 2011. *Spartina alterniflora* invasions and effects on crab communities in a western Pacific estuary. *Ecological Engineering*, **37**: 1920-1924.
- Dirzo R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. *Journal of Ecology*, **68**: 981-998.
- Harvey AW. 1990. Sexual differences in contemporary selection acting on size in the hermit crab *Clibanarius digueti*. *The American Naturalist*, **136**: 292-304.
- Kristensen DK, Kristensen E, Mangion M. 2010. Food partitioning of leaf-eating mangrove crabs (Sesarinae): Experimental and stable isotope (^{13}C and ^{15}N) evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **87**: 583-590.
- Kyomo J. 1992. Variations in the feeding habits of males and females of the crab *Sesarma intermedia*. *Marine Ecology Progress*, **83**: 151-155.
- Lin HJ, Hsu CB, Liao SH, et al. 2015. Hsieh H L. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on the abundance and community of meiofauna in a subtropical wetland. *Wetlands*, **35**: 547-556.
- Littler MM, Littler DS. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: Field and laboratory tests of a functional form model. *The American Naturalist*, **116**: 25-44.
- Lucrezi S. 2015. Ghost crab populations respond to changing morphodynamic and habitat properties on sandy beaches. *Acta Oecologica*, **62**: 18-31.
- Mchenga ISS, Tsuchiya M. 2010. Feeding choice and the fate of organic materials consumed by sesarma crabs *Perisesarma bidens* (De Haan) when offered different diets. *Journal of Marine Biology*, **2010**: 1-10.
- Møller H, Lee SY, Paterson B, et al. 2008. Cannibalism contributes significantly to the diet of cultured sand crabs, *Portunus pelagicus* (L.): A dual stable isotope study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **361**: 75-82.
- Nurkse K, Kotta J, Orav-Kotta H, et al. 2015. Laboratory analysis of the habitat occupancy of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) in an invaded ecosystem: The north-eastern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **154**: 152-157.
- Paine RT, Vadas RL. 1969. Calorific values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. *Marine Biology*, **4**: 79-86.
- Papiol V, Cartes JE, Fanelli E, et al. 2013. Food web structure

- and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: Relationship with available food sources. *Journal of Sea Research*, **77**: 53–69.
- Pellegrino R, Martins TL, Pinto CB, et al. 2013. Effect of starvation and refeeding on amino acid metabolism in muscle of crab *Neohelice granulata* previously fed protein- or carbohydrate-rich diets. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **164**: 29–35.
- Pennings SC, Nadeau MT, Paul VJ. 1993. Selectivity and growth of the generalist herbivore *Dolabella auricularia* feeding upon complementary resources. *Ecology*, **74**: 879–890.
- Pennings SC, Paul VJ. 1992. Effects of plant toughness, calcification, and chemistry on herbivory by *Dolabella auricularia*. *Ecology*, **73**: 1606–1619.
- Pennings SC, Paul VJ. 1993. Sequestration of dietary secondary metabolites by three species of sea hares: location, specificity and dynamics. *Marine Biology*, **117**: 535–546.
- Pennings SC. 1990. Predator-prey interactions in opisthobranch gastropods: Effects of prey body size and habitat complexity. *Marine Ecology Progress*, **62**: 95–101.
- Qu P, Wang Q, Pang M, et al. 2016. Trophic structure of common marine species in the Bohai Strait, North China Sea, based on carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Ecological Indicators*, **66**: 405–415.
- Raupp MJ. 1985. Effects of leaf toughness on mandibular wear of the leaf beetle, *Plagioderma versicolora*. *Ecological Entomology*, **10**: 73–79.
- Silva ACF, Boaventura DM, Thompson RC, et al. 2014. Spatial and temporal patterns of subtidal and intertidal crabs excursions. *Journal of Sea Research*, **85**: 343–348.
- Steneck RS, Watling L. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: A functional group approach. *Marine Biology*, **68**: 299–319.
- Takeda S, Murai M. 2003. Morphological and behavioural adaptations to the rocky substrate by the fiddler crab *Uca panamensis* (Stimpson, 1859): Preference for feeding substratum and feeding mechanism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **287**: 179–191.
- Tanton MT. 2011. The effect of leaf “toughness” on the feeding of larvae of the mustard beetle *Phaedon cochleariae* Fab. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **5**: 74–78.
- Thongtham N, Kristensen E, Puangprasan SY. 2008. Leaf removal by sesamid crabs in Bangrong mangrove forest, Phuket, Thailand; with emphasis on the feeding ecology of *Neopisesarma versicolor*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **80**: 573–580.
- Valiela I, Babiec DF, Atherton W, et al. 1974. Some consequences of sexual dimorphism: Feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). *Biology*, **147**: 652–660.
- Wang J, Nie ZM. 2008. Exotic *Spartina alterniflora* provides compatible habitats for native estuarine crab *Sesarma dehaani* in the Yangtze River estuary. *Ecological Engineering*, **34**: 57–64.
- Williams MJ. 1981. Methods for analysis of natural diet in portunid crabs (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **52**: 103–113.

作者简介 张元男, 1991年生, 硕士研究生, 主要从事系统生态学等方面研究。E-mail: zy_orz@163.com
责任编辑 李凤芹
