

黄河三角洲高潮滩芦苇植被区天津厚蟹的食源食性

兰思群^{1,2} 张俪文^{2*} 衣华鹏¹ 徐长林³ 路峰⁴ 冯光海⁴ 韩广轩²

(¹鲁东大学资源与环境工程学院, 山东烟台 264025; ²中国科学院烟台海岸带研究所, 中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 山东烟台 264003; ³复旦大学生命科学学院, 上海 200433; ⁴山东省黄河三角洲国家级自然保护区管理局, 山东东营 257091)

摘要 通过稳定同位素方法, 研究植物在大型底栖动物的食源占比, 可以为滨海湿地下行效应提供直接证据。本文研究了黄河三角洲高潮滩芦苇区天津厚蟹的食性和食源。结果表明: 该植被区蟹类密度为 $(5.5 \pm 1.5) \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$, 存在夜间攀爬芦苇取食的行为。在室内试验条件下, 天津厚蟹具有明显的食物偏好, 偏好取食芦苇新鲜叶片。通过稳定同位素食源分析发现, 在野外自然环境下, 芦苇叶片是天津厚蟹的重要食源之一。鲜叶[5月: $(6.4 \pm 4.9) \%$; 7月: $(5.8 \pm 4.9) \%$; 9月: $(12.5 \pm 8.8) \%$]和枯叶[5月: $(12.4 \pm 7.8) \%$; 7月: $(15.5 \pm 9.9) \%$; 9月: $(15.1 \pm 9.4) \%$]的食源占比均具有时间异质性。天津厚蟹不仅可能通过取食抑制芦苇生长, 还可能通过取食的扰动行为影响该植被区的枯落物分解。

关键词 黄河三角洲; 天津厚蟹; 芦苇; 稳定同位素; 食源; 食性

Food source and feeding habit of *Helice tientsinensis* from the common reed vegetation in high marsh of Yellow River Delta, China. LAN Si-qun^{1,2}, ZHANG Li-wen^{2*}, YI Hua-peng¹, XU Chang-lin³, LU Feng⁴, FENG Guang-hai⁴, HAN Guang-xuan² (¹*School of Resources and Environmental Engineering, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China*; ²*CAS Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences (CAS), Yantai 264003, Shandong, China*; ³*School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433, China*; ⁴*Administration Bureau of the Yellow River Delta National Nature Reserve, Dongying 257091, Shandong, China*).

Abstract: Investigating the composition of food sources with stable isotope method can provide direct evidence for the top-down control in the coastal wetland. In this study, we examined food source and feeding habit of *Helice tientsinensis* of common reed (*Phragmites australis*) vegetation in high marsh of Yellow River Delta. The results showed that the density of crab was $(5.5 \pm 1.5) \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$, with the behavior of climbing *P. australis* to feed on the leaves at night. Under the same indoor experimental condition, *H. tientsinensis* showed feeding preference on fresh leaves of *P. australis*. The stable isotope food source analysis showed that the leaves of *P. australis* were one of the important food sources of *H. tientsinensis* in the field. There were temporal variations in the proportion of fresh leaves [May: $(6.4 \pm 4.9) \%$, July: $(5.8 \pm 4.9) \%$, September: $(12.5 \pm 8.8) \%$] and dead leaves [May: $(12.4 \pm 7.8) \%$, July: $(15.5 \pm 9.9) \%$, September: $(15.1 \pm 9.4) \%$]. Therefore, *H. tientsinensis* could inhibit *P. australis*'s growth and affect litter decomposition through feeding disturbance behavior.

Key words: Yellow River Delta; *Helice tientsinensis*; *Phragmites australis*; stable isotope; food source; feeding habit.

本文由国家自然科学基金项目(31971504)、中国科学院青年创新促进会(2018247)和山东省林业科技创新项目(LYCX07-2018-39)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31971504), the Youth Innovation Promotion Association, Chinese Academy of Sciences (2018247) and the Shandong Province Forestry Science and Technology Innovation Project (LYCX07-2018-39).

2019-06-05 Received, 2019-11-12 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lwzhang@yic.ac.cn

盐沼湿地作为世界上主要的湿地系统之一,具有非常高的生物多样性和重要的生态系统功能。大型底栖动物比如蟹类作为“生态系统工程师”^[1]在滨海湿地生态系统食物网能量流动中处于承上启下的地位,通过摄食行为对湿地植被产生下行效应,也对生态系统功能产生重要影响^[2-3]。

蟹类中的大部分物种为杂食性,如肉球近方蟹(*Hemigrapsus sanguineus*)^[4]。还有如锯缘青蟹(*Scylla serrata*)等以小型底栖动物为食的肉食性蟹类,沉积食性蟹类如圆球股窗蟹(*Scopimera globosa*)等则取食潮间带表层有机质^[5]。当前对于天津厚蟹(*Helice tientsinensis*)的食性研究还没有一致的认识,有人认为天津厚蟹属沉积食性,以底栖藻类和沉积物为食^[6],也有人认为天津厚蟹是杂食性^[7]。滨海湿地大型维管束植物是否是天津厚蟹的食源有待研究。

目前蟹类食物来源分析研究主要有3种方法:传统的胃含物特征分析法、室内投喂控制试验法和先进的稳定同位素食源分析法^[8-10]。胃含物特征分析和室内投喂控制试验都是直接观察法。胃含物特征分析是通过观察蟹类胃囊中残留的食物残渣,以此推断蟹类的食物来源。但是胃含物特征分析受食物消化难易程度的制约,结果可能会扩大难消化食物种类的比例,所以存在一定的误差。室内投喂是通过控制添加的食物种类,直观地分辨蟹类的取食喜好。但是受到试验条件等物理因素的限制,投喂食物的种类和实验室环境会直接对试验结果产生影响。与传统的胃含物分析法和室内控制试验相比,稳定同位素食源分析不仅可以得出消费者潜在的食源,而且能够确定各食源的占比^[11]。稳定同位素分析作为一种可以定量物质流动的手段,在生态系统动植物相互作用和食物网的构建中运用广泛。比如,蒋日进等^[12]通过稳定同位素分析技术,构建了枸杞岛近岸食物网,并明确了食物网中各级消费者的食物来源。Careddu等^[13]利用稳定同位素技术探讨了盖塔湾地区海洋生态系统的不同取样点之间相同物种的食源、食物组成差异。因此,将胃含物分析法、室内控制试验与稳定同位素食源分析相结合的研究结果更有说服力。

芦苇(*Phragmites australis*)种群是黄河三角洲潮汐湿地的主要植被类型之一,具有很重要的生态系统功能(如鸟类栖息地等)。与其他芦苇种群相比,滨海湿地的潮汐湿地芦苇种群具有独特的遗传多样性,但在近几年表现出了退化的趋势,亟需保

护^[14]。已有研究表明蟹类植食作用对黄河三角洲潮汐湿地的优势植物物种有明显的下行效应^[15-16],但还鲜有研究从动物食源分析角度来探讨蟹类的植食作用。本文以黄河三角洲高潮滩芦苇植被区天津厚蟹为研究对象,以室内控制试验和稳定同位素食源分析来确定天津厚蟹的食性和食源,从新角度研究天津厚蟹对芦苇的植食作用,探讨下行因子对滨海湿地植被的调控作用,以为滨海湿地植被保护提供理论基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于山东省黄河三角洲国家级自然保护区。年均温 13 °C,年均降水量 609.5 mm,降雨主要集中在夏季。植被受水盐等因素的调控呈带状分布,由低潮滩到高潮滩主要表现为互花米草(*Spartina alterniflora*)、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、芦苇。研究区为高潮滩(37°44'5" N、119°12'56" E,图 1),植被为典型的潮汐湿地芦苇种群。天津厚蟹是黄河三角洲高潮滩主要的底栖动物优势种之一^[17],天津厚蟹属方蟹科,主要穴居在我国温带的潮间带地区,可作为经济蟹类。高潮滩底栖动物除天津厚蟹外,还有缙拟沼螺(*Assiminea latericea*)和双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)。

1.2 研究方法

1.2.1 野外观测试验 为调查研究区域蟹类组成,在芦苇植被内随机设置 5 个 2 m×2 m 围栏样方。每个样方中埋 3 个直径 13 cm、高 24 cm 的塑料桶作为陷阱对蟹类进行捕获,围栏地上部分为 30 cm 塑料布,地下部分为 40 cm 渔网以防止蟹类进出。试验持续天数以最后一天桶内无蟹为准,捕获的所有蟹类带回实验室进行辨别。

为探究天津厚蟹是否具有攀爬芦苇取食叶片的

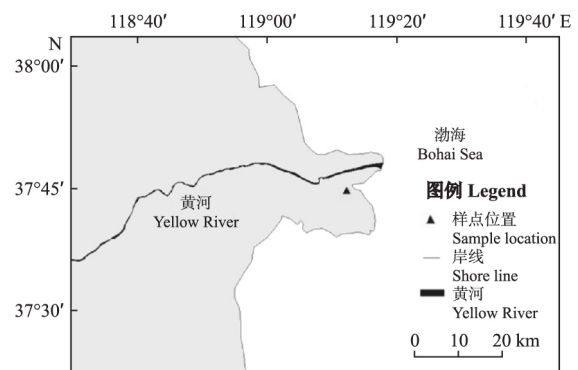


图 1 采样点位置

Fig.1 Location of sampling points.

行为,用猎科 LTI-6511 5511 系列红外夜视相机进行野外定时观测。相机固定于离地面 30 cm 的相机架,在 2018 年 5—9 月,每月拍摄 3 d。拍摄时间为 18:00 至次日 8:00,每隔 5 min 拍摄一段视频和一张照片。

1.2.2 食性控制试验 采用双因素试验设计,试验因素包括食物种类和蟹类处理。蟹类处理包括雄蟹、雌蟹和对照;食物种类包括芦苇新鲜叶片(鲜叶)、芦苇枯叶、芦苇根和沉积物。每种处理 6 个重复,共 72 个组合,分布于 18 个试验装置(图 2)。每个装置由 4 根直径 15 cm、高 20 cm PVC 管紧密连接组成,放置于边长为 32 cm 的塑料托盘中,在各个 PVC 管相对处,离底部 3 cm 处切割高 5 cm、长 11 cm 的长方形洞口以允许天津厚蟹通过取食不同食物(改自王金庆^[9])。每组均放置 4 种食物:芦苇鲜叶 10 g、芦苇枯叶 2 g、芦苇根 10 g、沉积物 10 g。雄蟹组每个装置放置 2 只雄性天津厚蟹,雌蟹组每个装置放置 2 只雌性天津厚蟹,对照组不放置天津厚蟹以模拟试验阶段食物的自然降解损耗。装置底部注入 0.5 cm 的水保持湿润。试验用蟹从黄河三角洲高潮滩捕捉,雄蟹甲长(26.67±1.96) mm,甲宽(22.03±1.68) mm,雌蟹甲长(24.70±1.66) mm,甲宽(19.90±1.49) mm,试验前放置实验室空腹培养 48 h 使其适应环境,试验在室温 26 °C 下开展。

试验开始前测定每种食物的含水率用以计算取食净重。试验开始后每天搅动对照组食物,模拟蟹类爬动对食物的影响。8 d 后取出剩余食物样品,用镊子挑出天津厚蟹排泄物后,放入 60 °C 烘箱烘干至恒重,获得剩余食物干重。取食净重计算公式为:取食净重=试验前样品鲜重×(1-含水率)-剩余样品干重。

1.2.3 稳定同位素食源分析试验 2018 年 5、7、9 月

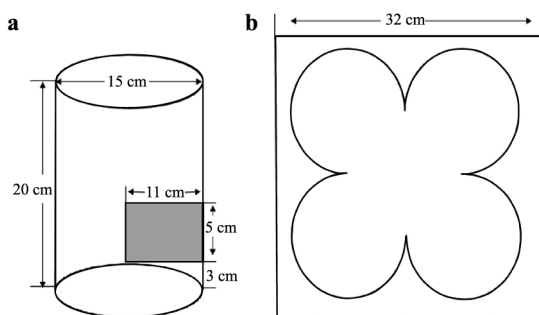


图 2 食性控制试验装置

Fig.2 Experimental device for feeding habit manipulative experiment.

a) 侧视图 Side view; b) 俯视图 Vertical view.

分别从黄河三角洲高潮滩芦苇植被区捕捉天津厚蟹,冰冻后带回实验室取整部肌肉组织,每 10 只混合为 1 个样品,共 6 个样品。采集 6 种可能食源:芦苇鲜叶、枯叶、沉积物、悬浮物,每种 6 个样品。在 2019 年 9 月补充采集拟沼螺和双齿围沙蚕,每种 6 个样品,由于小型底栖动物稳定同位素值无显著季节性变化^[18-19],故用 9 月的数值代替 5 月和 7 月的数值。芦苇鲜叶采集芦苇植株成熟叶片,枯叶则采集立枯植株的叶片。悬浮物样品采集自潮沟,用塑料桶采集 6 个不同位置的潮沟水,回实验室后使用 GF/C 玻璃滤膜进行抽滤,滤膜事先放入 450 °C 马弗炉烧 4 h 去除有机物,抽滤后的样品放入烘箱 60 °C 烘干。沉积物样品在高潮滩用药匙刮取表层沉积物。拟沼螺样品从高潮滩地面采集,带回实验室后用纯净水进行冲洗,取头足部肉烘干磨碎。双齿围沙蚕样品用铁锹挖至 30 cm 深捕捉,浸泡洗净后烘干磨碎。

测定 $\delta^{13}\text{C}$ 样品需进行酸处理去除无机碳。悬浮物样品烘干后使用浓盐酸熏蒸 6 h,其余样品烘干后初步研磨,放入 0.5 mol·L⁻¹ 的盐酸溶液中浸泡 6 h,用超纯水充分洗净后烘干,研磨过 100 目筛,干燥保存。样品送至中国科学院烟台海岸带研究所分析测试中心使用美国 Thermo Fisher 公司生产的 MAT253 气体稳定同位素质谱仪进行测定。稳定同位素分馏系数分别采用 $\delta^{13}\text{C}$: 1‰、 $\delta^{15}\text{N}$: 2.5‰^[20]。

1.3 数据处理

食性控制试验数据分析采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA),由于数据符合正态分布但方差不齐,对数据进行 box-cox 转换,方差分析后进行多重比较 ($\alpha=0.05$)。稳定同位素食源分析使用基于贝叶斯算法的模型: SIAR (stable isotope analysis in R)。数据分析使用 R 软件 (R3.4.4) 的“MASS”、“agricolae”、“car”和“siar”程序包进行分析。用 Excel 软件制图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 野外蟹类调查结果

密度调查样地中共捕获蟹类 110 只,全部为天津厚蟹。其中,雄性 68 只,雌性 42 只,密度为 (5.5±1.5) ind·m⁻²。在对天津厚蟹攀爬取食行为的观测试验中发现,天津厚蟹存在夜间攀爬芦苇进行取食的行为,在 18:00 至次日 8:00 的观测中,共 3 次拍摄到天津厚蟹攀爬芦苇,其中,7 月 1 次,9 月 2 次。天津厚蟹会攀爬至芦苇中上部对芦苇叶片进行撕裂

取食。

2.2 食性控制试验结果

双因素方差分析结果表明(图3),蟹类性别间食性无显著差异,天津厚蟹对芦苇鲜叶和枯叶均有显著取食,而对根和沉积物则无显著取食。雄蟹和雌蟹对芦苇鲜叶的取食量分别为(1.07±0.17)和(1.03±0.27)g;对枯叶的取食量为(0.55±0.19)和(0.52±0.15)g。

2.3 同位素食源分析结果

天津厚蟹的 $\delta^{15}\text{N}$ 值(7月最大、9月最小)和悬浮物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(5月最大、9月最小)、 $\delta^{15}\text{N}$ 值(5月最小、9月最大)在不同月份间的变化较大,枯叶和鲜叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值在不同月份间也存在一定的变化,而沉积物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值在不同月份间变化较小。3个月份天津厚蟹的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为[5月:(-19.35±0.34)‰、(3.63±0.31)‰;7月:(-19.27±0.38)‰、(6.84±0.56)‰;9月:(-19.44±0.62)‰、(4.44±0.46)‰]。悬浮物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为[5月:(-22.47±0.48)‰、(2.96±0.25)‰;7月:(-22.88±0.24)‰、(3.10±0.81)‰;9月:(-24.95±0.24)‰、(7.91±0.17)‰]。枯叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为[5月:(-25.66±0.28)‰、(2.03±0.78)‰;7月:(-24.46±0.18)‰、(2.78±0.48)‰;9月:(-23.91±0.14)‰、(3.75±0.07)‰]。鲜叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为[5月:(-24.92±0.19)‰、(4.99±0.33)‰;7月:(-25.59±0.33)‰、(5.08±0.48)‰;9月:(-23.98±0.36)‰、(5.21±0.42)‰]。沉积物 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为[5月:(-22.92±0.28)‰、(3.85±0.84)‰;7月:(-23.34±0.60)‰、(4.71±0.48)‰;9月:(-22.97±

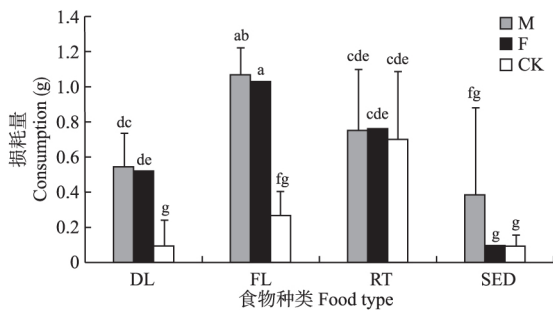


图3 食性控制试验食物损耗量
Fig.3 Consumptions in the feeding habit manipulative experiment.

DL: 枯叶 Dead leaves; FL: 鲜叶 Fresh leaves; SED: 沉积物 Sediment. 下同 The same below. M: 雄性 Male; F: 雌性 Female; CK: 对照 Control. RT: 根 Root. 不同字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different letters meant significant difference at 0.05 level.

0.33)‰、(3.57±0.14)‰]。绯拟沼螺的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为(-15.88±0.42)‰和(5.96±0.17)‰,双齿围沙蚕 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为(-18.47±0.77)‰和(6.99±0.22)‰。

不同月份间各食物种类占天津厚蟹食源的比例如表1所示。虽然3个月份绯拟沼螺占比均为最高。但芦苇鲜叶和枯叶在天津厚蟹食源中均有贡献,尤其鲜叶占比9月比5月、7月升高幅度较大(图4)。5月、7月和9月食源中鲜叶占比分别为(6.4±4.9)%、(5.8±4.9)%和(12.5±8.8)%;枯叶占比分别为(12.4±7.8)%、(15.5±9.9)%和(15.1±9.4)%。对每个月份的食物占比进行排序,5月: 绯拟沼螺(31.4±7.1)%>悬浮物(21.5±10.5)%>双齿围沙蚕(14.6±8.1)%>沉积物(13.7±9.0)%>枯叶(12.4±7.8)%>鲜叶(6.4±4.9)%;7月: 绯拟沼螺(34.2±7.1)%>悬浮物(22.6±12.3)%>枯叶(15.5±9.9)%>双齿围沙蚕(12.2±9.2)%>沉积物(9.7±7.7)%>鲜叶(5.8±4.9)%;9月: 绯拟沼螺(27.0±7.6)%>双齿围沙蚕(19.3±9.9)%>沉积物(17.8±10.4)%>枯叶(15.1±9.4)%>鲜叶(12.5±8.8)%>

表1 天津厚蟹食源占比
Table 1 Food source proportion of *Helice tientsinensis* (%)

食物种类 Food species	月份 Month		
	5	7	9
鲜叶 Fresh leaves	6.4±4.9Bf	5.8±4.9Cf	12.5±8.8Ae
枯叶 Dead leaves	12.4±7.8Be	15.5±9.9Ac	15.1±9.4Ad
悬浮物 Suspended solids	21.5±10.5Ab	22.6±12.3Ab	8.3±6.8Bf
沉积物 Sediment	13.7±9.0Bd	9.7±7.7Ce	17.8±10.4Ac
绯拟沼螺 <i>Assiminea latericea</i>	31.4±7.1Ba	34.2±7.1Aa	27.0±7.6Ca
双齿围沙蚕 <i>Perinereis aiuhitensis</i>	14.6±8.1Bc	12.2±9.2Cd	19.3±9.9Ab

同行不同大写字母或者同列不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)
Different capital letters in the same row or different lowercase letters in the same column meant significant difference at 0.05 level.

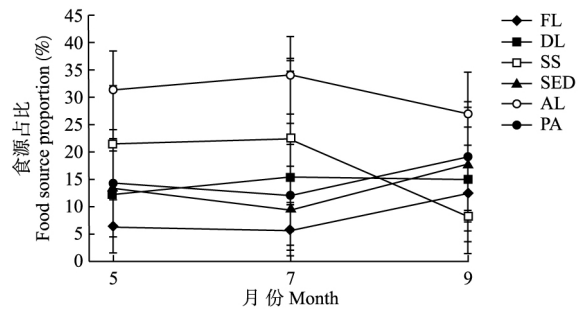


图4 天津厚蟹食源变化趋势
Fig.4 Variation trend of the food source of *Helice tientsinensis*.
SS: 悬浮物 Suspended solids; AL: 绯拟沼螺 *Assiminea latericea*; PA: 双齿围沙蚕 *Perinereis aiuhitensis*.

悬浮物(8.3 ± 6.8) %。

从各食源的占比变化趋势来看(图4),天津厚蟹食源变化从5月到9月呈现波动变化趋势。鲜叶、双齿围沙蚕和沉积物呈现相同变化趋势,先下降后上升。枯叶、悬浮物和绯拟沼螺则均先上升后下降。其中,悬浮物占比在7—9月间变动较大,由7月的(22.6 ± 12.3) %降至(8.3 ± 6.8) %。

3 讨 论

本研究发现,芦苇叶片(包括鲜叶和枯叶)是黄河三角洲高潮滩芦苇植被区天津厚蟹的重要食源之一。据观测,天津厚蟹存在攀爬芦苇取食行为,它会在夜间攀爬至芦苇中上部对芦苇叶片进行撕裂取食。芦苇叶片是芦苇进行光合作用和呼吸作用的重要器官,天津厚蟹攀爬芦苇撕裂取食的行为,会降低芦苇叶面积,影响芦苇正常光合作用和呼吸作用,减少芦苇生物量,严重影响芦苇的生长,特别是芦苇幼苗期。赵鑫等^[21]在对长江口地区隐秘螳臂相手蟹(*Chiromantes neglectum*)的观测中也发现了其攀爬芦苇进行取食的行为。在食性控制试验中,天津厚蟹出现了明显的取食偏好,主要取食芦苇鲜叶和枯叶。这与前人对无齿螳臂相手蟹(*Chiromantes dehaani*)的研究结果一致,与根部等食物相比,蟹类偏好取食新鲜叶片^[22]。王金庆^[9]通过食性控制试验分析无齿螳臂相手蟹对芦苇和互花米草鲜叶和枯叶的取食喜好,也发现无齿螳臂相手蟹更偏好取食植物鲜叶。动物对植物的下行效应近年来已逐渐被人关注,无论是海洋生态系统还是陆地生态系统,动物对植物均有显著的下行效应^[23-24],滨海湿地系统也不例外,He等^[25]发现螃蟹对植物密度、地上生物量均有较大的负作用,蟹类对植物的取食行为会严重影响盐沼植物的生长,甚至导致盐沼植物的退化。而在全球变化形势下养分在滨海湿地呈现富集态势^[26],已有研究表明养分的富集会加剧盐沼地区动物的植食作用^[27],因此今后应加强在全球变化趋势下下行效应对芦苇植被的调控作用研究。

另一方面,天津厚蟹通过对沉积物和枯叶的取食也会产生生物扰动和促进生物降解^[28],蟹类是红树林地区高物质转化率的驱动者^[29],蟹类通过对枯叶的取食消化,加速植物碎屑的分解,促进湿地碳、氮、硫的循环。通过对悬浮物的滤食、粪便的排泄,促进潮水中悬浮物的沉降^[30],蟹类还可以通过爬行的生物扰动作用改变沉积物的理化性质,改变洞穴附近土壤水的物理化学特征^[31]。蟹类的这些行为

可能直接或间接的影响到黄河三角洲高潮滩生态系统的地球化学循环。

除了对植物进行取食,食源分析结果表明动物性食源(如绯拟沼螺)也是天津厚蟹的重要食源,同时天津厚蟹对悬浮物和沉积物等均有取食,表明天津厚蟹食性为广谱性。余婕等^[32]也发现,崇明东滩的天津厚蟹对沉积物和维管束植物都有取食。蟹类杂食性的原因如下:首先,盐沼蟹类具有混合食谱特性是受种间竞争的影响^[33];其次,与单一取食植物叶片相比,混合取食习性更有助于盐沼蟹类的生长^[34];最后,杂食性是动物对不稳定环境的一种适应^[35]。滨海湿地作为环境复杂且变化剧烈的地区,天津厚蟹的这种取食行为是其适应环境变化的体现。

天津厚蟹的食物来源占比具有时间异质性。鲜叶、沉积物、绯拟沼螺和双齿围沙蚕的占比在不同月份间均有显著性差异,而枯叶占比5月与其他2个月份具有显著性差异,悬浮物占比9月与其他2个月份具有显著性差异,这可能与其取食偏好转变行为有关。在自然环境中,消费者的食物来源在不同季节获得的难易程度、丰度均不同,导致消费者在取食过程中存在取食偏好转变行为。当所处生境中某一种食物丰度较高时,消费者就会大量取食,当这种食物丰度较低时,消费者就不会取食或较少取食^[36-37]。本研究中,5月芦苇刚刚进入生长季,相比较其它几种食源,芦苇鲜叶和枯叶的丰度都较低,所以芦苇鲜叶和枯叶占比较低,而绯拟沼螺、双齿围沙蚕和悬浮物占比较高。7月黄河汛期泄洪,给高潮滩带来大量悬浮物夹杂着芦苇凋落枯叶,悬浮物和枯叶相对于芦苇鲜叶来说更容易获得,丰度也更高。同时天津厚蟹6月进入繁殖期,7月大部分为天津厚蟹幼体尚没有能力攀爬芦苇进行取食。相比较攀爬芦苇取食鲜叶,取食绯拟沼螺、悬浮物和枯叶的代价更小,所以7月绯拟沼螺、悬浮物和枯叶占比上升,芦苇鲜叶占比降低。7月芦苇生物量高于5月,丰度更高,芦苇鲜叶的占比反而有所降低的原因可能有两个:一是5月芦苇植株矮小,天津厚蟹更容易攀爬芦苇植株进行取食;二是5月捕获的天津厚蟹多为越年蟹,而同位素食源分析结果表现的是长时间尺度的信息^[38],而7月多为当年蟹,越年蟹在发育过程中取食了更多的芦苇鲜叶。9月悬浮物丰度下降,汛期带来的大量泥沙、有机物沉积在高潮滩,而天津厚蟹幼体经过3个月的发育,已经有能力攀爬芦苇取食芦苇鲜叶,芦苇鲜叶占比上升。徐敬明^[39]发现春季和秋季是天津厚蟹的活动旺季,双齿

围沙蚕在春季和秋季也进入性成熟期^[40],由洞穴底栖转为浮游进行繁殖,天津厚蟹较容易对其进行捕食,导致双齿围沙蚕、芦苇鲜叶占比5月和9月要高于7月。

综上,黄河三角洲高潮滩芦苇植被区的天津厚蟹是杂食性蟹类,芦苇鲜叶和枯叶是其重要食源之一。天津厚蟹对芦苇鲜叶的取食行为会对芦苇的生长产生抑制作用,而对枯叶的取食则可能影响到枯落物的分解过程。因此,天津厚蟹的植食作用是影响该区芦苇生长的重要因素之一,建议黄河三角洲自然保护区在芦苇植被的保护中加强对天津厚蟹下行效应的关注。

参考文献

- [1] 唐龙,高扬,赵斌,等. 生态系统工程师:理论与应用. 生态学报,2008,28(7): 3344-3355 [Tang L, Gao Y, Zhao B, et al. Ecosystem engineers: Theory and applications. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3344-3355]
- [2] Fazi S, Rossi L. Effects of macro-detritivores density on leaf detritus processing rate: A macrocosm experiment. *Hydrobiologia*, 2000, 435: 127-134
- [3] Lee SY, Werry J. Grapsid crabs mediate link between mangrove litter production and estuarine planktonic food chains. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 293: 165-176
- [4] McDermott JJ. The western Pacific brachyuran *Hemigrapsus sanguineus* (grapsidae) in its new habitat along the Atlantic coast of the United States: Reproduction. *Journal of Crustacean Biology*, 1998, 18: 308-316
- [5] Zainal, Khadija AY. Natural food and feeding of the commercial blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) along the coastal waters of the kingdom of Bahrain. *Journal of the Association of Arab Universities for Basic and Applied Sciences*, 2013, 13: 1-7
- [6] 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 [Yuan X-Z, Lu J-J. Studies on zoobenthos resources in the islands of the Changjiang estuary. *Journal of Natural Resources*, 2001, 16(1): 37-41]
- [7] 欧志吉,姜启昊,左平. 江苏盐城滨海湿地食物网的初步研究. 海洋学报,2013,35(1): 149-157 [Ou Z-J, Jiang Q-W, Zuo P. Primary study on food web of Jiangsu coastal salt marshes. *Acta Oceanologica Sinica*, 2013, 35(1): 149-157]
- [8] Hyslop EJ. Stomach contents analysis: A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 2010, 17: 411-429
- [9] 王金庆. 长江口盐沼优势蟹类的生境选择与生态系统工程师效应. 博士论文. 上海: 复旦大学,2008 [Wang J-Q. Habitat Selection and Ecosystem Engineering Effects of Dominant Burrowing Crabs in Salt Marshes in The Yangtze River Estuary, China. PhD Thesis. Shanghai: Fudan University, 2008]
- [10] Dalsgaard J, John MS, Kattner G, et al. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*, 2003, 46: 225-340
- [11] 杨国欢,侯秀琼,孙省利,等. 流沙湾食物网结构的初探——基于稳定同位素方法的分析结果. 水生生物学报,2013,37(1): 150-156 [Yang G-H, Hou X-Q, Sun X-L, et al. Construction food web model of Liusha bay: Using stable isotope analysis results. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(1): 150-156]
- [12] 蒋日进,章守宇,王凯,等. 枸杞岛近岸海域食物网的稳定同位素分析. 生态学杂志,2014,33(4): 930-938 [Jiang R-J, Zhang S-Y, Wang K, et al. Stable isotope analysis of the offshore food web of Gouqi Island. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(4): 930-938]
- [13] Careddu G, Calizza E, Costantini ML, et al. Isotopic determination of the trophic ecology of a ubiquitous key species: The crab, *liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2017, 191: 106-114
- [14] 张儒文,王安东,赵亚杰,等. 黄河三角洲滨海湿地芦苇遗传变异及其与生境盐度的关系. 生态学杂志,2018,37(8): 2362-2368 [Zhang L-W, Wang A-D, Zhao Y-J, et al. Genetic variation of *Phragmites australis* and its relationship with salinity in the coastal wetland of Yellow River Delta. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(8): 2362-2368]
- [15] He Q, Altieri AH, Cui BS. Herbivory drives zonation of stress-tolerant marsh plants. *Ecology*, 2015, 96: 1318-1328
- [16] 王玄,江红星,张亚楠. 稳定同位素分析在鸟类食性及营养级结构中的应用. 生态学报,2015,35(16): 5556-5569 [Wang X, Jiang H-X, Zhang Y-N. Application of stable isotope analyses to avian diets and trophic structure. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(16): 5556-5569]
- [17] 张儒文,王安东,赵亚杰,等. 天津厚蟹植食对黄河三角洲高潮滩芦苇幼苗生长的影响. 生态学杂志,2018,37(4): 1065-1070 [Zhang L-W, Wang A-D, Zhao Y-J, et al. The effects of crab herbivory on the growth of *Phragmites australis* seedlings in a high marsh of the Yellow River Delta. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(4): 1065-1070]
- [18] 王海霞,刘瑀,鲍惠铭,等. 黑石礁海域生物碳氮稳定同位素组成的研究. 海洋湖沼通报,2012(4): 113-120 [Wang H-X, Liu Y, Bao H-M, et al. Study on marine biota using stable carbon and nitrogen isotopes in Heishijiao, Dalian. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2012(4): 113-120]
- [19] Ponsard S, Arditi R. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates. *Ecology*, 2000, 81: 852-864
- [20] Mazumder D, Saintilan N. Mangrove leaves are not an important source of dietary carbon and nitrogen for crabs in temperate Australian mangroves. *Wetlands*, 2010, 30: 375-380

- [21] 赵鑫,熊李虎. 隐秘螳臂相手蟹攀爬芦苇行为的昼夜变化. 动物学杂志, 2016, **51**(3): 423-433 [Zhao X, Xiong L-H. Plant-climbing behavior of a mudflat crab, *Chiromantes neglectum* in 24 hour duration at phragmites-dominated tidal marsh in Changjiang River estuary. *Chinese Journal of Zoology*, 2016, **51**(3): 423-433]
- [22] 张元,董春富. 长江口盐沼湿地无齿螳臂相手蟹胃含物特征与取食偏好. 生态学杂志, 2018, **37**(7): 2059-2066 [Zhang Y, Tong C-F. Stomach content characteristics and feeding preference of *Chiromantes dehaani* in the salt marsh of Yangtze estuary. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(7): 2059-2066]
- [23] Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, et al. Global signal of top-down control of terrestrial plant communities by herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, **115**: 6237-6242
- [24] Poore AG, Campbell AH, Coleman RA, et al. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecology Letters*, 2012, **15**: 912-922
- [25] He Q, Silliman BR. Consumer control as a common driver of coastal vegetation worldwide. *Ecological Monographs*, 2016, **86**: 278-294
- [26] 刘峰,李秀启,董贯仓,等. 黄河口滨海湿地水质污染物现状研究. 中国环境科学, 2011, **31**(10): 1705-1710 [Liu F, Li X-Q, Dong G-C, et al. Water pollution of Yellow River estuary coastal wetland. *China Environmental Science*, 2011, **31**(10): 1705-1710]
- [27] He Q, Silliman BR. Biogeographic consequences of nutrient enrichment for plant-herbivore interactions in coastal wetlands. *Ecology Letters*, 2015, **18**: 462-471
- [28] Shull DH, Benoit JM, Wojcik C, et al. Infaunal burrow ventilation and pore-water transport in muddy sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2009, **83**: 277-286
- [29] Lee SY. Mangrove macrobenthos: Assemblages, services, and linkages. *Journal of Sea Research*, 2008, **59**: 20-29
- [30] Smaal AC, Prins TC. The uptake of organic matter and the release of inorganic nutrients by bivalve suspension feeder beds. *Bivalve Filter Feeders*, 1993: 271-298
- [31] Shirakawa H, Yanai S, Goto A. Lamprey larvae as ecosystem engineers: Physical and geochemical impact on the streambed by their burrowing behavior. *Hydrobiologia*, 2013, **701**: 313-322
- [32] 余婕,刘敏,侯立军,等. 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, 2008, **23**(2): 319-326 [Yu J, Liu M, Hou L-J, et al. Food sources of macrofaunal in east Chongming salt marsh as traced by stable isotopes. *Journal of Natural Resources*, 2008, **23**(2): 319-326]
- [33] Buck TL, Breed GA, Pennings SC, 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
- [34] Silva ACF, Boaventura DM, Thompson RC, et al. Spatial and temporal patterns of subtidal and intertidal crabs excursions. *Journal of Sea Research*, 2014, **85**: 343-348
- [35] 朱新玉,刘洁,贺振,等. 耕作方式对玉豆轮作地表节肢动物多样性及其营养结构的影响. 生态学报, 2018, **38**(20): 7242-7253 [Zhu X-Y, Liu J, He Z, et al. Response of ground-dwelling arthropod community diversity and its trophic structure in relation tillage regimes under maize-soybean rotation. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(20): 7242-7253]
- [36] Cannicci S, Gomei M, Boddi B, et al. Feeding habits and natural diet of the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*: Opportunistic browser or selective feeder. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 2002, **54**: 983-1001
- [37] Abdullah MM, Lee SY. Meiofauna and crabs in mangroves and adjoining sandflats: Is the interaction physical or trophic. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2016, **479**: 69-75
- [38] Gómez C, Larsen T, Popp B, et al. Assessing seasonal changes in animal diets with stable-isotope analysis of amino acids: A migratory boreal songbird switches diet over its annual cycle. *Oecologia*, 2018, **187**: 1-13
- [39] 徐敬明. 天津厚蟹对盐度和温度的耐受性. 海洋学报, 2014, **36**(2): 93-98 [Xu J-M. Salinity and temperature tolerance of the mud-flat crab, *Helice tientsinensis*. *Acta Oceanologica Sinica*, 2014, **36**(2): 93-98]
- [40] 梁伍气,唐龙,吴明灿,等. 双齿围沙蚕工厂化育苗及养殖技术研究. 海洋湖沼通报, 2014(2): 103-109 [Liang W-Q, Tang L, Wu M-C, et al. Study on industrialized breeding and culture technology of *Perinereis aibuhitensis*. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2014(2): 103-109]

作者简介 兰思群,男,1994年生,硕士研究生。主要从事滨海湿地植物生态研究。E-mail: 1031064987@qq.com

责任编辑 肖红

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



兰思群,张丽文,衣华鹏,等. 黄河三角洲高潮滩芦苇植被区天津厚蟹的食源食性. 应用生态学报, 2020, **31**(1): 319-325
Lan S-Q, Zhang L-W, Yi H-P, et al. Food source and feeding habit of *Helice tientsinensis* from the common reed vegetation in high marsh of Yellow River Delta, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(1): 319-325