

河口海岸潮滩蟹类生物扰动行为过程研究进展

陈 雪^{1,2}, 贺 强³, 辛 沛⁴, 龚 政², 周 曾², 张长宽¹

(1. 河海大学江苏省海岸海洋资源开发与环境安全重点实验室, 江苏 南京 210098; 2. 河海大学水文水资源与水利工程科学国家重点实验室, 江苏 南京 210098; 3. 复旦大学生命科学学院 上海 200438; 4. 河海大学水利水电学院, 江苏 南京 210098)

摘要: 河口海岸潮滩是具有较高生物生产力和生物多样性的生态系统。蟹类作为一种典型的生态系统工程师, 分布广泛、种类繁多, 可影响整个潮滩生态系统的物质与能量循环。蟹类的分布与盐度、淹水时长、湿度、温度、底质等非生物因子有关, 也与植被、捕食作用、种内种间竞争等生物因子和人类活动有关。蟹类挖掘洞穴, 形成了优先排水通道, 增加了土壤蒸发速率, 改变了孔隙水循环以及土壤的物理化学性质, 进而可影响潮滩泥沙稳定性以及微地貌形态, 甚至会影响中长期潮滩地貌演变。目前, 蟹类对于沉积物稳定性、泥沙输运规律、微地貌演变的影响依然有待深入研究, 有必要开展中长期现场观测和试验、多因子驱动下系统演变数值模拟以及综合分析, 推动相关研究从定性向定量层面迈进。

关键词: 生物扰动; 泥沙输运; 动力地貌; 蟹类; 生态系统工程师

中图分类号: TV148 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2021)10-0113-10
DOI: 10.11759/hyxx20200726001

河口海岸潮滩是海陆交界的生态过渡带, 周期性被潮水淹没, 具有较高的生物生产力和生态多样性, 其为多种生物提供了宝贵的栖息地。潮间带又是全球环境变化的缓冲区^[1], 具有降解污染、净化水质、维持区域生态平衡的功能。潮滩主要发育在波浪作用较弱的中-大潮差海岸^[2], 广泛分布在我国江苏北、上海、浙江、辽东半岛东部、渤海湾沿岸等地。潮滩也是重要的有机碳库, 土壤由于缺氧性会吸收大量的二氧化碳, 与植物的光合作用不同, 这是在其他生态系统中十分罕见的长期碳循环, 经过上千年的分解腐烂形成泥炭。因此, 潮滩具有生态、经济、社会等各类功能^[3]。

潮滩的生物种类繁多, 而大型底栖动物以棘皮动物、软体动物、多毛类和甲壳动物为主^[4]。其中以蟹类为代表的甲壳动物由于其分布广泛, 活动迅速, 扰动强烈, 常为重点研究对象。蟹类的一些生命活动, 如摄食、掘穴等^[5], 能够破坏沉积物的原生结构, 增强土壤渗透性^[6], 降低土壤整体性, 改变土壤的可侵蚀性。洞穴存在除了改变土壤的物理性质, 也在一定程度上改变土壤的化学性质, 增加了氧化反应^[7], 加强了硝化作用。同时洞穴的存在有利于促进土壤的排水, 形成优先排水通道,

也增大了潮滩表面积, 促进了土壤内外水气循环, 加速了有机质的分解^[8]。蟹类的食草性行为加速了叶片的降解速率^[9], 密度过高时甚至会导致植物的死亡。生物活动作用与水动力作用互相影响, 水动力改变了泥沙输运情况, 进一步引起地貌的变化^[10]。

蟹类的生命活动对潮滩湿地生态系统的物质循环、能量流动和湿地系统演化均有一定程度的影响^[11-12], 近年来, 随着生物动力地貌学(biomorphodynamics)的兴起^[13], 潮滩生物(包括微生物、植物和底栖动物)与湿地演变的互馈机制研究受到了越来越多的重视, 涌现出一批重要的研究成果。本文综述以蟹类为代表的底栖动物对潮滩沉积物各参数指标的影响, 及潮滩关键生物动力过程的研究进展, 并提出亟待进一步深入探究的科学问题。

收稿日期: 2020-07-26; 修回日期: 2021-04-07

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(51620105005); 江苏省优秀青年科学基金项目(BK20200077)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 51620105005; the Natural Science Foundation of Jiangsu Province, No. BK20200077]

作者简介: 陈雪(1996—), 女, 江苏盐城人, 博士研究生, 主要从事生物扰动下动力地貌及泥沙输运的研究, E-mail: xuechen728@hhu.edu.cn; 周曾(1986—), 通信作者, 教授, E-mail: zeng.zhou@hhu.edu.cn

1 潮滩生态系统蟹类分布影响因素及主要生物动力过程

潮间带生物种类繁多,蟹类作为大型底栖动物的重要组成部分,由于其数量繁多、分布广泛、行动迅速同时大多营穴居生活(图 1)^[14],因此对湿地生态系统产生重要影响^[15]。蟹类处于潮滩食物链的中间位置,多以沉积物、植物的根系、有机碎屑、小型底栖动物为食,又为大型鸟类、鱼类等提供了食物^[16],是潮滩生态系统的物质循环和能量流动的重要纽带之一^[11]。

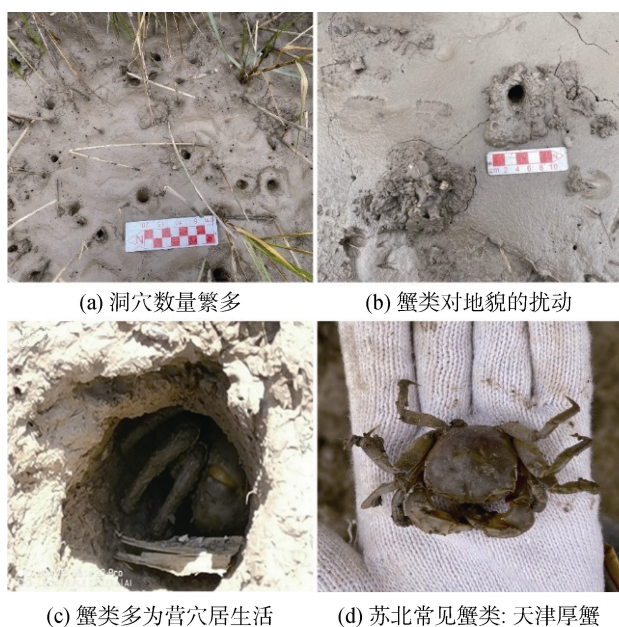


图 1 蟹类及洞穴常见特性(图片拍摄于江苏盐城斗龙港)
Fig. 1 The common characteristics of crabs and burrows (The pictures were taken in Doulong port, Yancheng, Jiangsu)

蟹类的分布与多种因素有关,非生物因子有盐度、淹水时长、湿度、温度和基质。不同的蟹类对淹水的耐受能力不同,从而导致了蟹类分带特征^[17]。盐度是决定蟹类分布的主要因素,特定种类的蟹类只能适应特定范围的盐度,高于或低于该范围,则蟹类无法生存,此时其他因素则代替盐度成为主要因素^[18]。露滩历时过长与温度过高会引起脱水死亡,一般随地面高程的增加而影响越大^[19]。而基质性质(如中值粒径、含水率、有机质含量等)也是决定蟹类分布的主要因素^[17, 20]。

植被、捕食作用、种内种间竞争是影响蟹类分布的重要生物因子^[21]。盐生植物与蟹类相互影响,盐

生植物既能提供荫蔽改善蟹类生存条件,又能为蟹类提供食物,其根系还能提供结构支撑。随着盐生植物的生长^[19],植物群落的密度不断增加,错落的叶片对土壤能够起到很好的遮蔽作用,能够有效地减少地面的水分蒸发^[22],降低空气流,吸收辐射,提供阴凉,地下的沉积物湿度提高,硬度降低,温度降低,这些均为蟹类挖掘洞穴提供了良好的条件,同时盐生植物错杂的枝叶结构能较好地保护蟹类防止受到捕食者的袭击,进而扩大了蟹类的分布范围^[23]。Bortolus 等^[24]发现张口蟹更倾向于啃食植物幼苗,是由于盐生植物幼苗具有富含氮元素、低纤维等特征,随着生长过程盐生植物会生长出毛刺或化学防御来保护自己,不利于蟹类摄食。对于盐生植物的地表部分和地下根系,相手蟹无明显倾向性^[25],但植物地表被蟹类啃食后在较短时间内能够恢复,而植物根系被蟹类啃食后导致的死亡难以迅速恢复^[26]。盐生植物的根系的密度对蟹类挖掘有影响,过密的根系会阻碍蟹类挖掘洞穴,中等密度恰好能为蟹类洞穴提供结构支撑^[27]。蟹类对盐生植物也存在反馈作用,洞穴增大了土壤表面积,加速了氧化还原反应,促进了有机质的分解,同时蟹类在挖掘洞穴的过程中啃食根系,因此当蟹类密度过高时会导致植物死亡。

蟹类的挖掘维护洞穴是生物动力的主要过程, Sassa 等^[28-29]研究发现吸力即孔隙水压力相对于大气压力为负,是蟹类穴居活动的触发器。挖掘洞穴的过程不仅改变了沉积物的分布,土壤的整体性,如图 2 所示,冬季的洞穴深度可达 20~30 cm,蟹类在挖掘洞穴的过程中啃食植物根系,进而影响植物的生长。同时部分蟹类的洞穴在涨潮时保持开敞,因此能够捕获大量有机质碎屑,改变了土壤周转率。



图 2 不同季节天津厚蟹洞穴常见形状与尺寸(洞穴来源:江苏盐城斗龙港)

Fig. 2 Common shapes and sizes of *Helice tridens* burrows in different seasons. (The caves originated from Doulong port, Yancheng, Jiangsu)

2 蟹类在潮滩中的关键生物动力过程

能够引起生物或非生物材料物理状态发生改变,从而直接或间接调节生态系统中其他物种资源有效性的生物被形象地称为“生态系统工程师”^[30]。在潮滩生态系统中,蟹类是重要的生态系统工程师,其掘穴过程对地貌的扰动是由两个基本过程引起的,

如图3所示,即蟹类的生命活动对土壤整体性、透水性、通气性等的影响和洞穴在涨落潮过程中保持开敞对有机物碎屑的捕获沉积的作用。蟹类的生物过程,改变了潮滩水动力,影响了沉积物的性质与沉积过程,进而影响潮滩内植物斑块(patch)、盐盘(salt pan)、潮沟网络(tidal creek)、陡坎(cliff)等地貌的发育,而地貌的发育又反作用于潮滩生物。

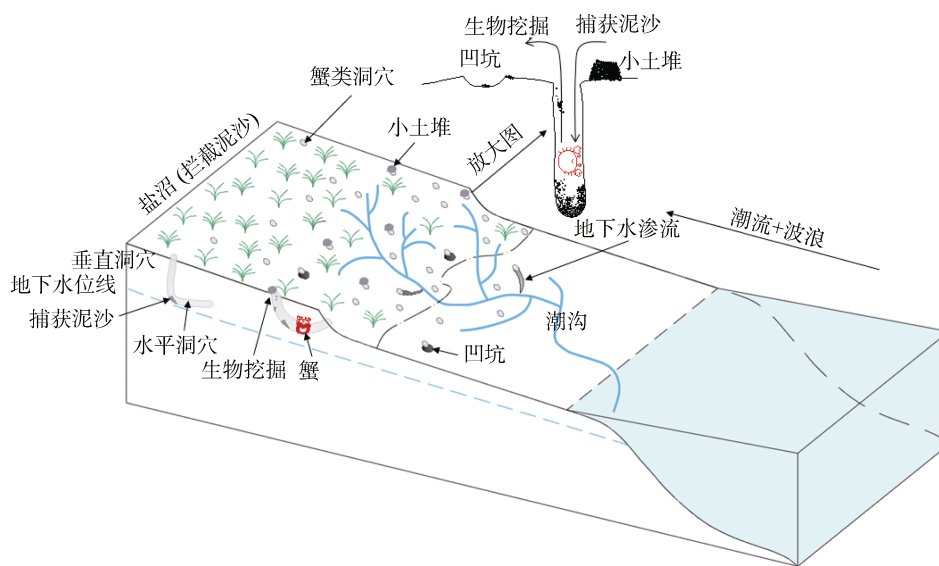


图3 潮滩特征与蟹类扰动过程示意图(如潮沟、陡坎等常见地貌特征以及蟹类的挖掘过程、洞穴的捕获作用)^[31]

Fig. 3 Characteristics and processes of tidal flats and crabs disturb (such as the common geomorphic features: tidal creeks and cliffs, crabs excavating sediments and burrows trapping sediments)^[31]

2.1 蟹类扰动对沉积物的影响

生物扰动是指生命体在生命活动过程中对沉积物或者土壤的颗粒再建活动,从而对沉积物基质的结构和功能造成了直接或间接的影响^[32]。

蟹类掘洞的过程中会将蟹足伸入洞穴,将泥土扒近头胸甲形成圆形土团,抱出洞穴堆积在洞穴周围^[14],造成的颗粒物的垂向运移是对沉积物造成的最直接的影响。不同蟹类具有不同的挖掘能力,显著影响表层沉积物,提高土壤的周转率。在涨潮时,洞穴捕获大量沉积物碎屑,在退潮后蟹类在维持洞穴的过程中,将底层沉积物带到表层,形成的圆形土团在洞穴口堆积。部分沉积物密度较低硬度较软随着下一次的涨潮被带走,但部分土团粘性较强难以搬运,逐渐形成土丘在多次潮汐循环中持续存在,不断扩大覆盖表层土壤,进而增加小尺度地貌的粗糙度^[33]。

蟹类的活动使得沉积物孔隙率增加,结构更松

散。陈友媛等人在黄河三角洲刁口滩现场实测发现,蟹类的生物扰动能改变沉积物的物理力学性质,使沉积物含水率增加、渗透性提高、表层沉积物细化、下层沉积物粗化、表层沉积物强度降低、下层沉积物强度增加^[34],减弱了潮滩的稳定性,降低了沉积物的临界起动切应力,进而影响了潮滩的物质运移^[35-36]。蟹洞常分布于潮沟的边坡,蟹洞的存在加速了盐生植物根系的退化^[37],同时导致植物的死亡^[25],会削弱土体的整体性,使得土体强度降低,抗侵蚀性降低^[38],促进潮沟的发育。蟹洞的存在会改变孔隙水压力。根据摩尔库伦公式

$$S_r = c' + (\sigma - \mu_w) \tan \varphi', \quad (1)$$

式中, S_r 表示有效抗剪强度(kPa), c' 表示土的黏聚力(kPa), σ 表示滑动面上的法向应力(kPa), μ_w 表示孔隙水压力(kPa), φ' 表示土体有效内摩擦角。可知孔隙水压力的增加会降低土体抗剪强度。退潮水位高度下降过快时的正孔隙水压力可降低岸坡有效凝聚力,容易促进侵蚀。这就解释了蟹类洞穴可以认为是岸

坡限制水层上的水平大孔隙,水流沿这些通道集中流出,导致岸滩侵蚀,促进潮沟发育,甚至导致土壤整体坍塌而破坏^[39]。

2.2 蟹类扰动对植物斑块与盐盘的动态响应

盐盘是潮滩的常见地貌特征,通常指在低潮时能够储水的无植被覆盖的洼地^[40-43]。初生盐盘通常起源于盐沼发展的初级阶段,而次生盐盘多发育在成熟的盐沼上。盐沼植被会在“机会窗口”处定植,从而形成许多孤立的斑块,随着植物的生长,对沉积物的不断拦截,从而形成圆顶状小土丘^[44-46],因此盐生植物多以圆形或椭圆形分布^[19]。盐沼植物的存在对波浪和水流有显著的减缓作用,同时随着流速的减小和湍流的减缓,泥沙也会随之沉积,进而有植被覆盖的区域高程会不断提高,从而提高植被斑块的内部高程,降低了淹水时间,改善了环境胁迫,进而促进盐生植物的进一步生长。随着植物的生长,地表沉积物的硬度降低,湿度提高^[47],因此植物的存在能够较好地缓解蟹类的生存压力,在有植物荫蔽处,蟹类密度常常能达到很高^[48]。在没有植被覆盖的裸地,缺少植物根系的联结作用,土体的整体性显著降低,蟹类洞穴连通处容易发生局部塌陷的情况,同时蟹类的生命活动会将底层土体搬运到表层容易被潮流带走。但在有植被覆盖的盐沼部分,由于植物的根系作用,土壤的黏滞性和稳固性明显增加^[49],在此种生境情况下,蟹类挖掘洞穴要切断密集而又复杂的根系,挖出底层沉积物的难度较大,洞穴常复杂多变,当过于复杂的根系严重阻挡了蟹类挖掘洞穴的进程,蟹类会沿着各方向不断进行试探性挖掘,若寻找到根系相对稀疏的方向则会继续挖掘,因此洞穴常角度多变,产生许多分支并具有多个开口^[12],甚至形成水平方向的室,因此常引起洞穴的局部坍塌^[47],而地势较低的区域涨潮时常被淹没,落潮时会受到不同程度的侵蚀,过度的侵蚀能够导致植物根系暴露,出现倒伏甚至死亡,因此该区域对泥沙的拦截作用也显著降低,形成负反馈,同时植物的死亡也降低了土壤的整体性,会导致高程的降低,从而促进盐盘的发育。同时蟹类常以植物根系和植物的新芽为食,从而直接影响盐生植物的生长与产量^[24,50]。当中心区域的植物死亡,促使高程损失,涨潮时被淹没,退潮时难以向外排水,从而形成盐盘。因此盐生植物远离中心向外生长,中间蟹类数量的增加导致植物的向外迁移,形成一个不断生

长的圆环,相邻圆环可能连接合并形成“8”字形^[51]。

同时,蟹类的生物活动对于植物的生长也存在着一定的促进作用。蟹类在潮滩表面挖掘洞穴使得潮滩表面积增大,提高土壤的含氧量,相应地会改变土壤的氧化还原电位,增加有机碳的分解^[52-54]。Kostaka 等^[55]发现蟹类的生物活动能够对于菌根真菌在盐沼内的建群有很好的促进作用,进一步的真菌与盐沼植物的互利作用能够增加植物产量近 35%。而 Mchenga 等^[56]发现蟹洞能够显著地增加土壤氮含量,既为土壤的硝化作用提供了反应底物,也能降低土壤的碳氮比,同时洞穴的存在能够显著提高土壤的通气性,提升土壤的氧化水平,进一步地增加了土壤的硝化反应,为土壤消除了过多的氨,转化为硝酸盐,这个生物学过程很好地降低了人为营养物质输入对盐沼植物的影响。最后,蟹类多以植物的根茎叶为食,对植物的存活造成威胁,但蟹类洞穴的存在又能够提高植物根系的通气性有利于植物的生长,为适应环境的多变性植物的表型可塑性发生变化,增加盐生植物种子的产量和存活,多样性也随之发生变化,因此蟹类间接促进了植物的扩散和远距离建群^[57]。

2.3 蟹类扰动与潮沟发育的动态演化

潮沟是潮滩的重要地貌之一,是潮滩系统本身与外界系统不断进行物质、能量和信息交换的重要通道,同时对潮滩的沉积过程及其特征起到重要作用^[58]。潮沟的形成属于潮滩表面的潮汐通量的集中,先锋植物斑块的存在、地形起伏的小扰动等均会对潮流产生阻力而导致通量的集中,使得产生的局部冲刷大于该处的底部临界切应力^[59]。潮沟发育的早期,正反馈驱动的自我增强机制促进潮沟的演变与生长,但在潮沟发育成熟后,潮沟的演变较为缓慢,植被和藻类生物膜能够固结河岸沉积物,从而稳定潮沟两侧^[60-61]。但蟹类的存在能够有效促进潮沟的发育,这是由于植物的存在能够较好地缓解蟹类的生存压力,因此在有植物荫蔽处,蟹类密度常较高。初期由于过密的洞穴大大降低了土壤的密实度和稳定性,同时洞穴的永久淹没会导致该区域的黏性沉积物部分呈现松散,也会导致洞穴内的水开始流动,破坏洞穴内壁,形成地下水流,进而逐渐破坏土体结构。当土壤表面发生破坏,潮沟开始逐渐发展。随着潮汐对于洞穴内壁的多次侵蚀,河岸逐渐光滑,坡度降低。潮沟会因为流向侵蚀而进一步向内陆迁

移^[19, 47, 51]。同时也有研究表明,蟹类与地下水的交互作用也能导致潮滩内潮沟网络的形成^[62-63]。涨潮时洞穴内部被灌满水体,退潮时洞穴内拦截的水体无法及时排出,此时由于水头差的存在,地下水通过侧向洞穴流动。在通常情况下,地下水常沿潮沟的堤岸渗出,但如果存在蟹洞贯穿堤岸的情况,水流则会集中从蟹洞中流出,同时随着捕食者的攻击而洞口的扩大,会产生更多渗透水聚集的浅坑,并流入正在发育的潮沟,使得潮沟不断地加宽加深^[64]。同时 Onda 等^[65]发现蟹洞的存在改变了地下水位,增加了水力梯度,集中了地下渗流,从而容易导致洞穴内的侵蚀和洞穴壁的崩塌,而蟹类洞穴多分布于潮沟的堤岸和溪头,因此能够有效促进松散沉积物的向前侵蚀,促进潮沟的发育。蟹类的生物活动还会影响潮沟网络的形态特征^[25, 37, 66], Kearney 等^[67]的研究发现,蜿蜒分布的潮沟能够减少水到达潮沟之前在潮滩表面运动的距离,因此潮沟网络的弯曲度越高,潮滩湿地的有效性越高,而潮沟的弯曲度不仅仅与沉积物的特性有关,与植被覆盖有极大的相关性,而蟹类的生物活动对植被的生长具有重要影响。

除了洞穴对植物的间接影响,洞穴的存在对于潮沟发育也存在直接影响。Jackson 等^[68]的研究表明对于单个的洞穴而言,已有空洞会在明渠水流中改变近岸水流,洞口附近的湍流增强,进而增强了河床表面的颗粒夹带,促进了潮沟的冲刷形成。在更大尺度上,多个洞穴的集体效应,由于增加了表面的粗糙度而降低潮流侵蚀的总体速率。这是因为总切应力是由表面摩擦力(由作用在边界上的流体引起的)和拖曳应力(由水流流经不规则地形而产生的压力差)构成,而侵蚀率是由表面摩擦来表征的,正如岸坡崩塌导致的复杂的岸坡结构增大了拖曳应力,从而防止进一步的侵蚀。

2.4 蟹类扰动对陡坎侵蚀的多重影响

盐沼湿地内部陡坎的形成,始于早期盐沼湿地边缘植物-沉积物-水动力的反馈作用。由于植物具有削波减浪,拦截泥沙等作用,能够增加滩面淤积速率,与临近潮间带的沉积速率差导致陡坎的初期形成,再加上植被带边缘水动力作用加强,不断冲刷导致陡坎逐渐形成^[69]。随着滩面抬升,淹水时间变短,土壤物理性质发生变化,有利于更多物种定植,也利于先锋植物向海扩散^[70]。蟹类的掘穴行为能够降低土壤的整体性,底层的沉积物被带到表面,土壤

结构的稳定性也显著减小,进而加速陡坎边缘的侵蚀及盐沼植物的退化^[51, 71-72]。过密存在的蟹类洞穴会相互连接,这会直接降低沉积物的抗剪强度,甚至会发生局部坍塌,显著降低了潮滩湿地的抗侵蚀性。同时部分蟹类会以盐沼植物的根部为食,抑制盐生植物生长,导致潮滩湿地退化。蟹类在挖掘洞穴的过程中除了会对土体的物理性质造成影响,还会对土体的化学性质产生一定的影响。Mchenga 等^[56]在研究过程中发现蟹洞的存在能够显著地增加土壤氮含量,而有许多营养添加实验表明潮滩植被的地表生产力与氮素的添加量呈正相关,而地下生产力则呈现负相关。氮富集导致植物地上/地下生物量的变化,反而会影响陡坎的动态变化。植物茎的高度存在保值直立的生物力学范围,当超过这一阈值,植物茎容易出现倒伏现象,陡坎前缘倒伏的植物,在潮水的拖拽作用下,加速沉积物的崩塌^[73]。但是,盐沼前缘陡坎底部被掏蚀后,陡坎上部沉积物会向前发生坍塌,沉积物的再次堆积能够促进植被的定植和扩张,在植被的作用下新的陡坎再次逐渐形成,陡坎在植被的保护下侵蚀过程又逐渐减慢^[60]。

因此认为蟹类等底栖动物的存在促进陡坎的崩塌,而植物的存在可以稳定陡坎,同时蟹类密度与植物生长关系密切,因此蟹类对陡坎形成的影响是相对于植物而言。当植物数量较多、密度较高、植株较高大,同时蟹类的洞穴的密度较低,洞穴开口较小时植被的稳定作用大于蟹类的解构作用,陡坎基本保持稳定;反之,蟹类的解构作用强于植被的稳定作用,促进陡坎的破坏,陡坎底部逐渐被掏蚀,陡坎上部植被崩落前移。此时考虑水动力,若水动力作用较弱,崩落的植被在陡坎前方定植,有益于陡坎的向海前进;反之,则导致陡坎的后退^[60]。

3 结语与展望

学术界、工程界近年来逐渐认识了河口海岸潮滩生物作用对湿地生态系统演变的重要性,取得了大量的研究成果,本文聚焦蟹类生物梳理了国内外主要文献资料。蟹类扰动对潮滩生态系统有多方面的影响,蟹类挖掘洞穴改变了土壤的物理化学性质,降低了沉积物床面的稳定性,却也释放了黏液物质增加水中悬浮颗粒之间的黏聚力;蟹类洞穴存在增加了沼泽土壤与潮沟之间的水体交换,增加了土壤的透气性,增大了表层土壤的蒸发速率,进而影响了潮滩生态系统的生产力;蟹类在潮滩表面挖掘洞

穴使得潮滩表面积增大,提高土壤的含氧量,加快了潮滩有机物的分解。

尽管学术界对于蟹类扰动有了一定的认识,但为了深入掌握蟹类生物与潮滩生态系统之间的动态响应,建议在以下几个方面开展深入研究:

1) 建立中长期现场观测,将研究从定性向定量推进。现有的实验测量周期大多为 1 个季度,由于短期测量存在的季节性、偶然性的差异,可以延长现场测量的周期(至少 1 a)。也可以考虑实验室实验,掌握长周期的变化规律,进行现场还原,能够较好地长时间观测生物扰动的影响,才能更好地理解蟹类生物的扰动过程。现有的研究多为定性研究,可以开展一些定量研究,总结得出较为成熟的模型公式,添加到现有的未考虑生物影响的传统模型中。

2) 深入研究多种动力因子,认知生物-动力-地貌反馈机制。潮滩生态环境受多种动力因子驱动,蟹类洞穴分布也受多因子影响。蟹类洞穴分布特性、生态效应与多种影响因子之间存在相互反馈机制。环境因子(如水动力、泥沙组分、地貌特征等)影响洞穴分布,洞穴分布的存在又会导致环境因子的改变,其相互作用有待更加系统、综合的分析,进而揭示生物-动力-地貌反馈过程与内在机制。

3) 开发底栖生物-动力-地貌耦合的数学模型,预测湿地系统演变趋势。未来的数值模拟需要进一步贴合实际情况,考虑其地形、分潮、降水、蒸发等非生物因素,考虑蟹类洞穴的大小与分布的差异性以及盐生植物与蟹类的种群增长率等生物因素。模型校准可以考虑遥感技术和现场观测相结合,以提高模型的准确性,并利用数学模型进行机制探索和系统演变预测。

4) 多学科交叉融合发展,为潮滩生态修复提供新思路。全球各地潮滩生态系统退化问题严重,仅探究蟹类对沉积物性质的影响难以解决根本问题。如在碱蓬生长初期,蟹类的植食行为能够破坏碱蓬幼苗植株,应加强通过动物行为学对底栖动物的研究,通过人为干预缓解蟹类对碱蓬幼苗的影响。同时,蟹类的各类生命活动对潮滩生态系统的健康与稳定也存在着积极地促进作用,蟹类的各类生命活动能够有效地改善土壤环境,促进土壤物质循环,加速了物质在食物链中的传递,增强了潮滩生态系统的生命与活力。

参考文献:

- [1] 张长宽,徐孟飘,周曾,等.潮滩剖面形态与泥沙分选研究进展[J].水科学进展,2018,29(2):269-282.
ZHANG Changkuan, XU Mengpiao, ZHOU Zeng, et al. Advances in cross-shore profile characteristics and sediment sorting dynamics of tidal flats[J]. Advances in Water Science, 2018, 29(2): 269-282.
- [2] MURRAY N J, PHINN S R, DEWITT M, et al. The global distribution and trajectory of tidal flats[J]. Nature, 2019, 565(7738): 222-225.
- [3] GEDAN K B, SILLIMAN B R, BERTNESS M D. Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems[J]. Annual Review of Marine Science, 2009, 1: 117-141.
- [4] 王琰.长江河口典型盐沼湿地蟹类洞穴的分布特征及其生态效应[D].上海:华东师范大学,2018.
WANG Yan. Distribution characteristics of crab burrows in the typical salt marshes of Yangtze Estuary and their ecological effect[D]. Shanghai: East China Normal University, 2018.
- [5] NOBBS M. Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca* spp.)[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003, 284(1): 41-50.
- [6] WARREN J H, UNDERWOOD A J. Effects of burrowing crabs on the topography of mangrove swamps in New South Wales[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1986, 102(2/3): 223-235.
- [7] BIRGIT W. Burrowing of the fiddler crab *Uca Tangeri* in the Ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure[J]. Marine Ecology Progress Series, 1992, 85(3): 237-243.
- [8] BOTTO F, IRIBARNE O. Contrasting effects of two burrowing crabs (*Chasmagnathus granulata* and *Uca uruguayensis*) on sediment composition and transport in estuarine environments[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2000, 51(2): 141-151.
- [9] MCKEE B A, MCKEE L. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests[J]. Journal of Ecology, 2001, 89(5): 818-828.
- [10] 贾永刚,周其健,马德翠.生物活动对海床沉积物工程地质特征改造研究[J].工程地质学报,2005(1): 49-56.
JIA Yonggang, ZHOU Qijian, MA Decui. Biological effects on engineering geological properties of seabed sediments[J]. Journal of Engineering Geology, 2005(1): 49-56.
- [11] LEE S Y. Ecological role of grapsid crabs in mangrove ecosystems: a review[J]. Marine and Freshwater Research, 1998, 49(4): 335-343.

- [12] 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[D]. 上海: 复旦大学, 2008.
WANG Jinqing. Habitat selection and ecosystem engineering effects of dominant burrowing crabs in salt marshes in the Yangtze River Estuary, China[D]. Shanghai: Fudan University, 2008.
- [13] MURRAY A B, KNAAPEN M A F, TAL M, et al. Biomorphodynamics: physical-biological feedbacks that shape landscapes[J]. *Water Resources Research*, 2008, 44(11): W11301.
- [14] 戴爱云. 中国海洋蟹类[M]. 北京: 海洋出版社, 1986.
DAI Aiyun. Chinese marine crab[M]. Beijing: China Ocean Press, 1986.
- [15] 薛俊增. 甲壳动物学[M]. 上海: 上海教育出版社, 2009: 206.
XUE Junzeng. Crustaceology[M]. Shanghai: Shanghai Education Press, 2009: 206.
- [16] 左平. 江苏盐城滨海湿地生态系统与管理——以江苏盐城国家级珍禽自然保护区为例[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2014: 370.
ZUO Ping. Cosystem and management of coastal wetland in Yancheng, Jiangsu Province—taking Yancheng National Nature Reserve of Rare Birds as an example[M]. Beijing: China Environment Publishing, 2014: 370.
- [17] FRUSHER S D, GIDDINS R L, SMITH T J. Distribution and abundance of grapsid crabs (*Grapsidae*) in a mangrove estuary: effects of sediment characteristics, salinity tolerances, and osmoregulatory ability[J]. *Estuaries*, 1994, 17(3): 647.
- [18] JONES M B, SIMONS M J. Habitat preferences of two estuarine burrowing crabs *Helice crassa* Dana (*Grapsidae*) and *Macrophthalmus hirtipes* (Jacquinot) (*Ocyropodidae*)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1981, 56(1): 49-62.
- [19] BORTOLUS A, SCHWINDT E, IRIBARNE O. Positive plant-animal interactions in the high marsh of an Argentinean coastal lagoon[J]. *Ecology*, 2002, 83(3): 733-742.
- [20] KNEIB R T, KNEIB J P, LEE S Y. Adult-juvenile interactions in the crabs *Sesarma* (*Perisesarma*) *bidens* and *S. (Holometopus)* *dehaani* (*Decapoda: Grapsidae*) from intertidal mangrove habitats in Hong Kong[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1999, 234(2): 255-273.
- [21] OMORI K, IRAWAN B, KIKUTANI Y. Studies on the salinity and desiccation tolerances of *Helice tridens* and *Helice japonica* (*Decapoda: Grapsidae*)[J]. *Hydrobiologia*, 1998, 386(1): 27-36.
- [22] CALLAWAY R M. Positive interactions among plants[J]. *Botanical Review*, 1995, 61(4): 306-349.
- [23] HE Q, CUI B. Multiple mechanisms sustain a plant-animal facilitation on a coastal ecotone[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 8612.
- [24] BORTOLUS A, IRIBARNE O. Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata* on a *Spartina* salt marsh[J]. *Marine ecology progress series*, 1999, 178: 79-88.
- [25] COVERDALE T C, ALTIERI A H, BERTNESS M D. Belowground herbivory increases vulnerability of New England salt marshes to die-off[J]. *Ecology*, 2012, 93(9): 2085-2094.
- [26] ANGELINI C, van MONTFRANS S G, HENSEL M, et al. The importance of an underestimated grazer under climate change: how crab density, consumer competition, and physical stress affect salt marsh resilience[J]. *Oecologia*, 2018, 187(1): 205-217.
- [27] BERTNESS M D, MILLER T. The distribution and dynamics of *Uca pugnax* (Smith) burrows in a New England salt marsh[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1984, 83(3): 211-237.
- [28] SASSA S, WATABE Y. Role of suction dynamics in evolution of intertidal sandy flats: field evidence, experiments, and theoretical model[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2007, 112(F1): F01003.
- [29] SASSA S, WATABE Y. Threshold, optimum and critical geoenvironmental conditions for burrowing activity of sand bubbler crab, *Scopimera globosa*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 354: 191-199.
- [30] JONES C G, LAWTON J H, SHACHAK M. Organisms as ecosystem engineers[J]. *Oikos*, 1994, 69(3): 373.
- [31] ZHOU Z, YE Q, COCO G. A one-dimensional biomorphodynamic model of tidal flats: Sediment sorting, marsh distribution, and carbon accumulation under sea level rise[J]. *Advances in Water Resources*, 2016, 93: 288-302.
- [32] KRISTENSEN E, PENHA-LOPES G, DELEFOSSE M, et al. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 446: 285-302.
- [33] WANG M, GAO X, WANG W. Differences in burrow morphology of crabs between *Spartina alterniflora* marsh and mangrove habitats[J]. *Ecological Engineering*, 2014, 69: 213-219.
- [34] 陈友媛, 刘道彬, 贾永刚, 等. 生物活动对黄河口潮滩表层沉积物扰动作用的研究[J]. *中国海洋大学学报 (自然科学版)*, 2007, 37(5): 829-833.
CHEN Youyuan, LIU Daobin, JIANG Yonggang, et al. A study of the effects of bioturbation on the surface sediments in the Yellow River estuarine intertidal zone[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2007, 37(5): 829-833.

- [35] Le HIR P, MONBET Y, ORVAIN F. Sediment erodability in sediment transport modelling: Can we account for biota effects?[J]. Continental Shelf Research, 2007, 27(8): 1116-1142.
- [36] GRABOWSKI R C, DROPPA I G, WHARTON G. Erodibility of cohesive sediment: The importance of sediment properties[J]. Earth-Science Reviews, 2011, 105(3/4): 101-120.
- [37] WILSON C A, HUGHES Z J, FITZGERALD D M. The effects of crab bioturbation on Mid-Atlantic saltmarsh tidal creek extension: geotechnical and geochemical changes[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2012, 106: 33-44.
- [38] ESCAPA M, MINKOFF D R, GERARDO M E P, et al. Direct and indirect effects of burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* activities on erosion of south-west Atlantic *Sarcocornia*-dominated marshes[J]. Limnology and Oceanography, 2007, 52(6): 2340-2349.
- [39] HARVEY G L, HENSHAW A J, BRASINGTON J, et al. Burrowing invasive species: an unquantified erosion risk at the Aquatic-Terrestrial interface[J]. Reviews of Geophysics, 2019, 57(1): 1018-1036.
- [40] ALLEN J. Morphodynamics of Holocene salt marshes: a review sketch from the Atlantic and southern north sea coasts of Europe[J]. Quaternary Science Reviews, 2000, 19(12): 1155-1231.
- [41] MINKOFF D R, ESCAPA M, FERRAMOLA F E, et al. Effects of crab-halophytic plant interactions on creek growth in a S.W. Atlantic salt marsh: a cellular automata model[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2006, 69(3/4): 403-413.
- [42] WILSON K R, KELLEY J T, CROITORU A, et al. Stratigraphic and ecophysical characterizations of salt pools: dynamic landforms of the Webbannet salt marsh, Wells, ME, USA[J]. Estuaries and Coasts, 2009, 32(5): 855-870.
- [43] GOUDIE A. Characterising the distribution and morphology of creeks and pans on salt marshes in England and Wales using Google Earth[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2013, 129: 112-123.
- [44] TEMMERMAN S, BOUMA T J, GOVERS G, et al. Impact of vegetation on flow routing and sedimentation patterns: three dimensional modeling for a tidal marsh[J]. Journal of Geophysical Research Earth Surface, 2005, 110(F4): F04019.
- [45] WESENBEECK B K V, KOPPEL J V D, HERMAN P M J, et al. Does scale-dependent feedback explain spatial complexity in salt-marsh ecosystems?[J]. Oikos, 2008, 117(1): 152-159.
- [46] ZHAO L X, XU C, GE Z M, et al. The shaping role of self-organization: linking vegetation patterning, plant traits and ecosystem functioning[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2019, 286: 2018-2859.
- [47] PERILLO G M E, SANTOS E P D, PICCOLO M C. An inexpensive instrument for sediment erosion-accumulation rate measurement in intertidal environments[J]. Wetlands Ecology and Management, 2003, 11(3): 195-198.
- [48] ESCAPA M, PERILLO G M E, IRIBARNE O. Biogeomorphically driven salt pan formation in *Sarcocornia*-dominated salt-marshes[J]. Geomorphology, 2015, 228: 147-157.
- [49] RINGOLD P. Burrowing, root mat density, and the distribution of fiddler crabs in the eastern United States[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1979, 36(1): 11-21.
- [50] BERTNESS M D. Fiddler crab regulation of *Spartina alterniflora* production on a new England salt marsh[J]. Ecology, 1985, 66: 1042-1055.
- [51] PERILLO G M E, IRIBARNE O O. New mechanisms studied for creek formation in tidal flats: from crabs to tidal channels[J]. Eos, Transactions American Geophysical Union, 2003, 84(1): 1-5.
- [52] OTANI S, KOZUKI Y, YAMANAKA R, et al. The role of crabs (*Macrophthalmus japonicus*) burrows on organic carbon cycle in estuarine tidal flat, Japan[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2010, 86(3): 434-440.
- [53] DALEO P, RIBEIRO P, IRIBARNE O. The SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* Dana affects the distribution and survival of the fiddler crab *Uca uruguayensis Nobili*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2003, 291(2): 255-267.
- [54] SCHUBAUER J P, HOPKINSON C S. Above- and belowground emergent macrophyte production and turnover in a coastal marsh ecosystem, Georgia[J]. Limnology and Oceanography, 1984, 5.
- [55] KOSTKA J E, GRIBSHOLT B, PETRIE E, et al. The rates and pathways of carbon oxidation in bioturbated saltmarsh sediments[J]. Limnology and Oceanography, 2002, 47(1): 230-240.
- [56] MCHENGA I S S, MFILINGE P L, TSUCHIYA M. Bioturbation activity by the grapsid crab *Helice formosensis* and its effects on mangrove sedimentary organic matter[J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 73(1/2): 316-324.
- [57] BORTOLUS A, LATERRA P, IRIBARNE O. Crab-mediated phenotypic changes in *Spartina densiflora Brong*[J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2004, 59(1): 97-107.
- [58] 沈永明, 张忍顺, 王艳红. 互花米草盐沼潮沟地貌特征[J]. 地理研究, 2003, 22(4): 520-527.

- SHEN Yongming, ZHANG Renshun, WANG Yanhong. The tidal creek character in salt marsh of *Spartina alterniflora* Loisel on strong tide coast[J]. Geographical Research, 2003, 22(4): 520-527.
- [59] TEMMERMAN S, BOUMA T J, KOPPEL J V D, et al. Vegetation causes channel erosion in a tidal landscape[J]. Geology, 2007, 35(7): 631-634.
- [60] 赵丽侠. 盐沼湿地空间自组织格局形成机理及其生态系统功能[D]. 上海: 华东师范大学, 2020.
- ZHAO Lixia. Self-organized spatial patterning in intertidal salt marshes and its ecosystem functioning[D]. Shanghai: East China Normal University, 2020.
- [61] KIRSTEN, VON, ELVERFELDT, et al. Self-organizing change? On drivers, causes and global environmental change[J]. Geomorphology, 2016, 253: 48-58.
- [62] PIETRO L D, RUY S, CAPOWIEZ Y. Predicting preferential water flow in soils by traveling-dispersive waves[J]. Journal of Hydrology, 2003, 278(1): 64-75.
- [63] RIDD P V. Flow Through animal burrows in mangrove creeks[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 1996, 43(5): 617-625.
- [64] PERILLO G M E, MINKOFF D R, PICCOLO M C. Novel mechanism of stream formation in coastal wetlands by crab-fish-groundwater interaction[J]. Geo-Marine Letters, 2005, 25(4): 214-220.
- [65] ONDA Y, ITAKURA N. An experimental study on the burrowing activity of river crabs on subsurface water movement and piping[J]. Geomorphology, 1997, 20(3): 279-288.
- [66] BERTNESS M D, HOLDREDGE C, ALTIERI A H. Substrate mediates consumer control of salt marsh cordgrass on cape cod, New England[J]. Ecology, 2009, 90(8): 2108-2117.
- [67] KEARNEY W S, FAGHERAZZI S. Salt marsh vegetation promotes efficient tidal channel networks[J]. Nature communications, 2016, 7(1): 12287.
- [68] JACKSON T R, APTE S V, HAGGERTY R, et al. Flow structure and mean residence times of lateral cavities in open channel flows: influence of bed roughness and shape[J]. Environmental Fluid Mechanics, 2015, 15(5): 1069-1100.
- [69] KOPPEL J V D, WAL D V D, BAKKER J P, et al. Self-organization and vegetation collapse in salt marsh ecosystems[J]. The American Naturalist, 2005, 165(1): E1-E12.
- [70] YANG S. L. The role of Scirpus marsh in attenuation of hydrodynamics and retention of fine sediment in the Yangtze Estuary[J]. Estuarine, coastal and shelf science, 1998, 47(2): 227-233.
- [71] HOLDREDGE C, BERTNESS M D, ALTIERI A H. Role of crab herbivory in die-off of New England salt marshes[J]. Conservation Biology, 2009, 23(3): 672-679.
- [72] HUGHES Z J, FITZGERALD D M, WILSON C A, et al. Rapid headward erosion of marsh creeks in response to relative sea level rise[J]. Geophysical Research Letters, 2009, 36(3): L03602.
- [73] DEEGAN L A, JOHNSON D S, WARREN R S, et al. Coastal eutrophication as a driver of salt marsh loss[J]. Nature, 2012, 490(7420): 295-388.

Research progress on the biological disturbed behavior process of crabs in the tidal flats of estuaries and coasts

CHEN Xue^{1, 2}, HE Qiang³, XIN Pei⁴, GONG Zheng², ZHOU Zeng²,
ZHANG Chang-kuan¹

(1. Jiangsu Key Laboratory of Coast Ocean Resources Development and Environment Security, Hohai University, Nanjing 210098, China; 2. State Key Laboratory of Hydrology-Water Resources and Hydraulic Engineering, Nanjing 210098, China; 3. School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China; 4. College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China)

Received: Jul. 26, 2020

Key words: bioturbation; sediment transport; dynamic morphology; crab; ecosystem engineer

Abstract: Tidal flats of estuaries and coasts are among the most productive ecosystems with high biodiversity. As typical ecosystem engineers, crabs have a wide distribution and a great diversity, and affect material and energy cycles in tidal flats. The distribution of crabs is related to abiotic factors (e.g., salinity, submergence time, humidity, temperature, and substrate) and biological factors (e.g., vegetation, predation, intraspecific competition and human disturbance). Crab burrowing promotes soil drainage, increases soil evaporation and changes pore water circulation. By burrowing, crabs affect the sediments in both physical and chemical properties. Therefore, the existence of burrows changes the stability of sediments and micro-geomorphology of tidal flats, which even affects the evolution of tidal flat in the medium and long term. However, the influence of crabs on sediment stability, transport, and micro-geomorphology remains elusive and need to be clarified. It is pointed out that, for future researches, more effort should be devoted to the promotion of related studies from qualitative to quantitative level, the middle- to long-period observation and experiments, the numerical simulation and systematic analysis of multiple factors.

(本文编辑: 赵卫红)