

底质与菲律宾蛤仔规格对口虾蛄摄食的影响

张 溱¹, 印明昊², 高志鹰³, 姜玉声^{1*}, 马 野⁴, 陈文博², 蔡雨轩¹, 赵芮莹¹

¹大连海洋大学大连市虾蟹繁育与健康养殖重点实验室, 辽宁 大连

²大连市海洋发展事务服务中心, 辽宁 大连

³辽宁省贝类良种繁育专业技术创新中心, 辽宁 大连

⁴广州利洋水产科技股份有限公司, 广东 广州

收稿日期: 2026年6月11日; 录用日期: 2026年8月31日; 发布日期: 2026年9月14日

摘 要

为探究近岸海域中捕食者与猎物之间的捕食与反捕食关系, 优化口虾蛄与菲律宾蛤仔等典型底栖生物增殖方案。本试验研究了口虾蛄在5组泥沙比例底质(A泥、B 2:1、C 1:1、D 1:2、E沙)中的选择偏好, 以及有、无底质时其对4种规格菲律宾蛤仔(壳长: S 10.68 mm、M 17.82 mm、L 25.89 mm、E 37.47 mm)的首次摄食选择、摄食量。结果表明: 口虾蛄表现出趋泥避沙的底质选择特性, 雌雄个体间无显著差异($P > 0.05$)。有、无底质时, 口虾蛄对不同规格菲律宾蛤仔的首次摄食选择均存在显著差异($P < 0.05$)。无底质时, 口虾蛄对M规格蛤仔的摄食量最高, 为 0.185 ± 0.015 g/ind., 而对L、E规格的蛤仔摄食量为0; 有底质时, S、M规格蛤仔潜沙速率高, 口虾蛄对其摄食量显著下降, 而对潜沙较少的L、E规格的摄食量分别上升至 0.112 ± 0.031 g/ind.和 0.093 ± 0.064 g/ind.。本试验条件下, 底质条件与菲律宾蛤仔规格及其交互作用对口虾蛄的摄食有显著影响。

关键词

口虾蛄, 菲律宾蛤仔, 底质, 摄食

Effects of Substrate and Manila Clam *Ruditapes philippinarum* Size on Feeding Selection and Consumption by the Mantis Shrimp *Oratosquilla oratoria*

Zhen Zhang¹, Minghao Yin², Zhiying Gao³, Yusheng Jiang^{1*}, Ye Ma⁴, Wenbo Chen², Yuxuan Cai¹, Ruixuan Zhao¹

¹Dalian Key Laboratory of Breeding, Reproduction and Aquaculture of Crustaceans, Dalian Ocean University, Dalian Liaoning

*通讯作者。

文章引用: 张溱, 印明昊, 高志鹰, 姜玉声, 马野, 陈文博, 蔡雨轩, 赵芮莹. 底质与菲律宾蛤仔规格对口虾蛄摄食的影响[J]. 海洋科学前沿, 2026, 13(3): 215-223. DOI: 10.12677/ams.2026.133028

²Dalian Ocean Development Affairs Service Center, Dalian Liaoning³Professional Technology Innovation Center of Shellfish Elite Breed Breeding in Liaoning, Dalian Liaoning⁴Guangzhou Liyang Aquatic Science and Technology Co., Ltd., Guangzhou Guangdong

Received: June 11, 2026; accepted: August 31, 2026; published: September 14, 2026

Abstract

To investigate predator-prey and anti-predator interactions in coastal benthic habitats and provide technical support for the aquaculture and stock enhancement of typical benthic organisms such as the mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* and the Manila clam *Ruditapes philippinarum*, this study examined the substrate preference of the mantis shrimp across five mud-to-sand ratios (A: mud, B: 2:1, C: 1:1, D: 1:2, and E: sand), as well as their initial prey selection and food consumption with and without substrate using four sizes of Manila clams (shell length: S, 10.68 mm; M, 17.82 mm; L, 25.89 mm; and E, 37.47 mm). The results showed that mantis shrimp exhibited a clear preference for muddy substrates over sandy substrates, with no significant difference between males and females ($P > 0.05$). Both with and without substrate, initial prey selection differed significantly among clam sizes ($P < 0.05$). In the absence of substrate, consumption was highest for M-size clams (0.185 ± 0.015 g/ind.), whereas L- and E-size clams were not consumed. In the presence of substrate, the higher burrowing rates of S- and M-size clams led to a marked decrease in their consumption by the mantis shrimp, whereas consumption of L- and E-size clams, which burrowed less, increased to 0.112 ± 0.031 g/ind. and 0.093 ± 0.064 g/ind., respectively. Under the present experimental conditions, substrate condition, clam size, and their interaction significantly affected the feeding behavior of the mantis shrimp.

Keywords

Oratosquilla oratoria, *Ruditapes philippinarum*, Substrate, Food Consumption

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Open Access

1. 引言

在近岸海域底栖生态系统中,捕食者摄食与猎物反捕食响应研究备受关注[1]-[3]。其中具有穴居习性的口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)和具有埋栖习性的菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)均为重要的渔业生物,两者广泛分布,也是研究捕食者与猎物关系的理想对象[4]。

自然水域中,两者捕食关系主要表现为口虾蛄击打、破壳与蛤仔潜沙逃逸、壳体防御之间的交互行为。目前,有关口虾蛄摄食行为研究包括:摄食选择行为的可塑性、掠肢击打的力学分析、视觉与触觉间的行为切换,以及其掘穴行为等方面[5]-[7]。而对菲律宾蛤仔躲避捕食者的研究则涉及其不同底质中的潜栖习性,以及个体发育而形成的贝壳形态防御等内容[8]。

底质构成了底栖生物间的行为屏障,往往会影响捕食者摄食与猎物逃避间的行为表现[9]。研究表明,底质会影响水域中捕食者的视觉追踪,迫使其延长摄食过程中的搜索时间,并增加因摄食而付出的成本[10]-[12]。然而,现有关于底栖生物摄食及猎物逃避的研究少有考虑底质的影响。本试验研究了口虾蛄在不同泥沙比例底质中的选择偏好,以及有、无底质时对4种规格菲律宾蛤仔的摄食,探讨了底质对捕食者与猎物行为的影响,为口虾蛄与菲律宾蛤仔等典型底栖生物增殖提供技术支撑。

2. 材料与方法

2.1. 材料

口虾蛄采自大连皮口港, 选取体长 132 ± 10.5 mm、体质量 28.33 ± 3.28 g, 健康无断肢的个体, 置于容积为 120 L 的养殖水槽中驯化 7 d。养殖用海水经过砂滤和曝气, 水温 $24^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$, 盐度 27, 溶解氧 > 5.0 mg/L, pH 8.1。每日换水量为 30%, 并于 16:00 投喂口虾蛄体质量 5% 的鲜活沙蚕。试验开始前口虾蛄禁食 48 h。

菲律宾蛤仔购自大连本地养殖场, 分为 S、M、L、E4 种规格, 各规格单枚软组织平均干重(g)为: S 0.014 ± 0.001 、M 0.066 ± 0.004 、L 0.171 ± 0.022 和 E 0.699 ± 0.035 。

2.2. 方法

2.2.1. 口虾蛄对底质的选择

于 120 L 水槽底部均等划分为 5 个矩形区域, 分别铺设不同泥沙比例的底质, 其中 A 组为泥、B 组泥沙比为 2:1、C 组泥沙比为 1:1、D 组泥沙比为 1:2、E 组为沙, 厚度均为 15 cm。于每个水槽的几何中央区域放入 1 尾口虾蛄, 其可自由选择底质并掘穴。以 24 h 为观测周期, 结束后统计口虾蛄在不同底质区域的掘穴情况。随后换入 1 尾新的个体重复上述试验, 雌、雄个体各测试 15 尾。

2.2.2. 无底质时口虾蛄对不同规格菲律宾蛤仔的摄食

于 120 L 无底质水槽中央等距投放 4 种规格蛤仔各 5 枚, 放入口虾蛄 1 尾, 记录其首次摄食的蛤仔规格, 以及 24 h 内对各规格蛤仔的摄食量(干物质, 下同)。共进行 15 次独立重复。

2.2.3. 有底质时口虾蛄对不同规格菲律宾蛤仔的摄食

于 120 L 水槽底部铺设 15 cm 泥沙比 2:1 的底质。在水槽中央等距投放 4 种规格蛤仔各 5 枚, 静置 24 h。确认 S 与 M 规格个体完全潜入, 而 L 与 E 规格因底质阻力部分暴露或完全暴露。随后放入口虾蛄 1 尾, 记录其首次摄食的蛤仔规格, 以及 24 h 内对各规格蛤仔的累积摄食量。共进行 15 次独立重复。

2.3. 数据分析

$$\alpha_i = \frac{\ln\left(\frac{N_0}{N_0 - r_i}\right)}{\sum_{j=1}^m \ln\left(\frac{N_0}{N_0 - r_j}\right)}$$

式中: α_i 为口虾蛄对 i 规格菲律宾蛤仔的 Manly-Chesson 选择指数, N_0 为试验开始时每个水槽中各规格蛤仔的初始投放数量, r_i 为口虾蛄对 i 规格蛤仔的实际摄食数量, r_j 为口虾蛄对 j 规格蛤仔的实际摄食数量, m 为供口虾蛄选择的蛤仔规格数。

采用卡方独立性检验比较口虾蛄对底质选择的差异。

采用卡方拟合优度检验分析口虾蛄对不同底质类型及不同规格蛤仔首次选择的差异。

采用 Manly-Chesson 选择指数评价口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食选择, 并采用 Friedman 非参数检验分析不同规格间选择指数的差异。

摄食量数据以平均值 $\pm$ 标准误差(Mean $\pm$ SE)表示。采用双因素方差分析评价底质、蛤仔规格及其交互作用对口虾蛄摄食量的影响。若方差齐性满足要求, 则采用 Tukey 法进行事后多重比较, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著, $P < 0.01$ 表示差异极显著。

3. 结果

3.1. 口虾蛄底质选择偏好

口虾蛄对不同底质的选择如图 1 所示。雄性和雌性个体对不同底质的选择均存在显著差异(雄性: 雄性: $\chi^2 = 18.67$, $P < 0.001$; 雌性: $\chi^2 = 14.67$, $P = 0.005$)。雄性个体对 B、A 和 C 底质的选择频次分别为 8.00 ± 1.93 、 6.00 ± 1.90 和 1.00 ± 0.97 尾, 雌性个体分别为 7.00 ± 1.98 、 6.00 ± 1.90 和 2.00 ± 1.29 尾, D、E 底质均未出现选择。雄性和雌性个体对不同底质的选择频次无显著差异($P > 0.05$)。

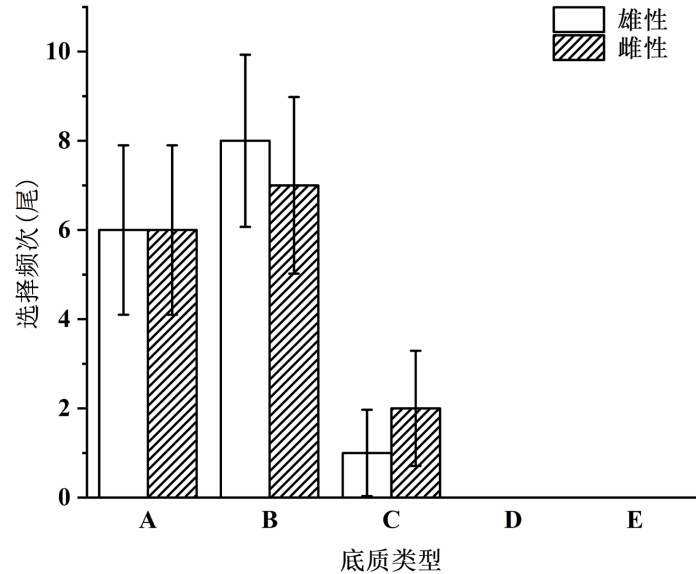


Figure 1. Substrate selection of mantis shrimp *O. oratoria*

图 1. 口虾蛄对底质的选择

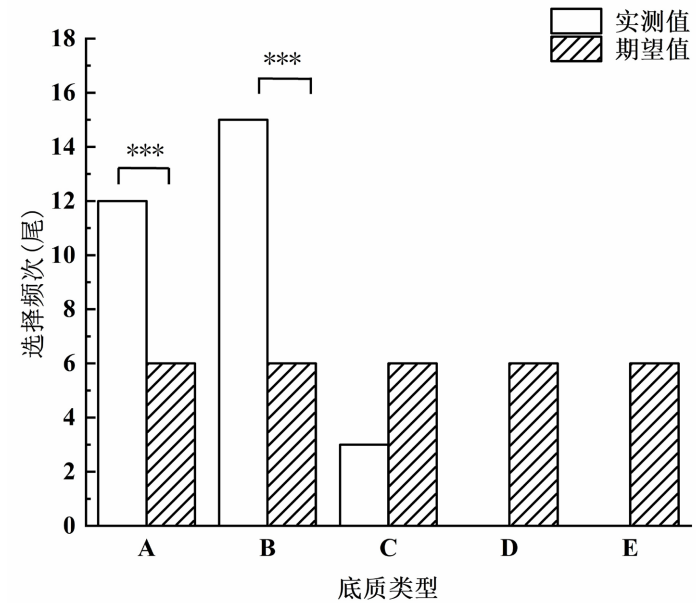


Figure 2. Substrate selection frequency of mantis shrimp *O. oratoria*

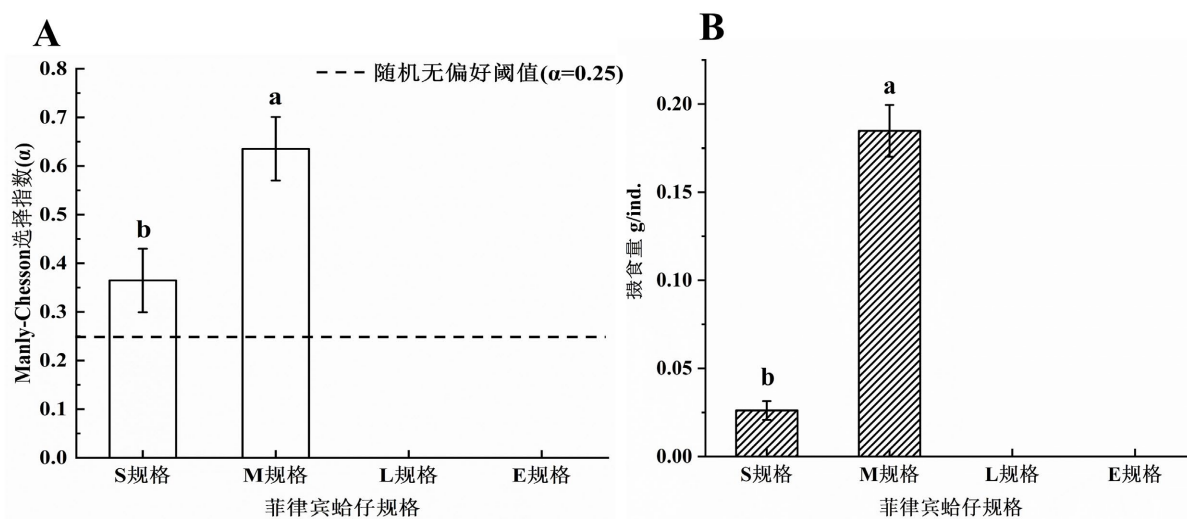
图 2. 口虾蛄的底质选择频次

如图 2 所示, 口虾蛄对不同底质选择的频次也存在极显著差异($\chi^2 = 33.00$, $df = 4$, $P < 0.001$)。在 5 组底质中, 口虾蛄表现出对高泥含量底质的选择倾向。其中, B 底质的选择频次最高, 占全部选择比例的 50%; A 底质次之, 二者累计占全部选择比例的 90%。A 和 B 底质的选择频次均显著高于理论期望水平, 其中 B 底质的选择频次略高于 A 底质; 而 C 底质的选择频次低于理论期望频次, D 和 E 底质未被选择。

3.2. 无底质时口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食

无底质时, 口虾蛄对不同规格菲律宾蛤仔的首次摄食选择存在显著差异($\chi^2 = 16.200$, $df = 3$, $P < 0.01$)。其更倾向于优先摄食小规格的蛤仔, 其中对 S 规格蛤仔的首次摄食次数为 9 次, 占总次数的 60.0%; 对 M 规格蛤仔首次摄食 6 次, 占总次数的 40.0%; 而 L 规格和 E 规格的蛤仔则未被摄食。

无底质时, 口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食选择指数存在极显著差异($\chi^2 = 38.312$, $df = 3$, $P < 0.001$)。口虾蛄对 M 规格蛤仔的摄食选择指数显著高于 S 规格蛤仔($P < 0.05$), 并极显著高于 L 规格和 E 规格蛤仔($P < 0.001$); 试验期间, L 规格和 E 规格蛤仔均未被摄食(图 3(A))。由图 3(B)可见, 口虾蛄对 M 规格蛤仔平均摄食量最高, 为 0.185 ± 0.015 g/ind., 极显著高于 S 规格蛤仔的 0.026 ± 0.005 g/ind. 以及 L 规格、E 规格蛤仔($P < 0.001$)。



注: 标有不同字母表示组间有显著差异($P < 0.05$), 下同。

Figure 3. Selection index (A) and food consumption (B) of mantis shrimp *O. oratoria* on different sizes of Manila clam *R. philippinarum* without substrate

图 3. 无底质时口虾蛄摄食不同规格蛤仔的选择指数(A)及摄食量(B)

3.3. 有底质时口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食

有底质时, 口虾蛄对不同规格菲律宾蛤仔的首次摄食选择存在显著差异($\chi^2 = 8.733$, $df = 3$, $P < 0.05$)。其更倾向于优先摄食中规格的蛤仔, 其中对 M 规格蛤仔的首次摄食次数为 7 次, 占总次数的 46%; 对 L 规格蛤仔首次摄食 6 次, 占总次数的 40%; 对 S 规格蛤仔的首次摄食 2 次, 占总次数的 13.3%; 而 E 规格的蛤仔则未被摄食。

有底质时, 口虾蛄对 4 种规格蛤仔的摄食选择指数存在显著差异($\chi^2 = 10.351$, $P < 0.05$)。口虾蛄对 M 规格和 L 规格蛤仔的摄食选择指数均显著高于 S 和 E 规格蛤仔($P < 0.05$), 而 S 规格与 E 规格蛤仔间无显著差异($P > 0.05$) (图 4(A))。由图 4(B)可知, 口虾蛄对 M 规格和 L 规格蛤仔的平均摄食量较高, 分别为 0.114 ± 0.025 g/ind. 和 0.112 ± 0.031 g/ind.; E 规格蛤仔平均摄食量为 0.093 ± 0.064 g/ind.; S 规格蛤仔平均

摄食量最低, 为 0.005 ± 0.002 g/ind.。口虾蛄对 M 规格和 L 规格蛤仔平均摄食量无显著差异($P > 0.05$), 但均显著高于 S 规格蛤仔($P < 0.05$)。

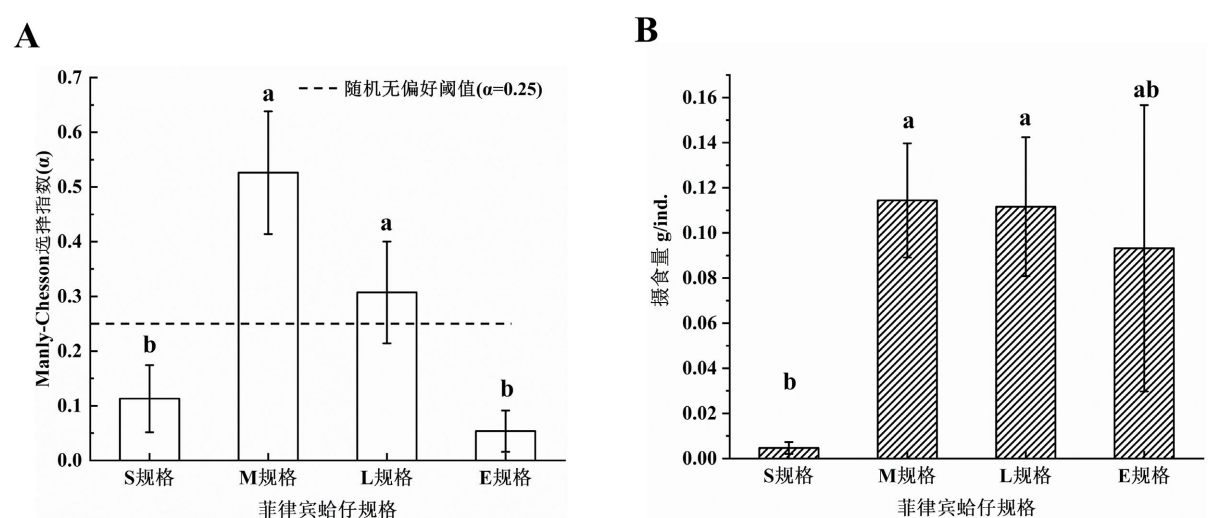


Figure 4. Selection index (A) and food consumption (B) of mantis shrimp *O. oratoria* on different sizes of Manila clam *R. philippinarum* with substrate

图 4. 有底质时口虾蛄摄食不同规格蛤仔的选择指数(A)及摄食量(B)

如表 1 所示, 底质条件对口虾蛄摄食菲律宾蛤仔的摄食无显著影响($P > 0.05$)。无底质时, 口虾蛄对菲律宾蛤仔的平均摄食量为 0.053 ± 0.011 g/ind., 有底质时口虾蛄对菲律宾蛤仔的摄食量为 0.082 ± 0.019 g/ind.。蛤仔规格及其与底质条件的交互作用对口虾蛄的摄食量均具有显著影响($P < 0.001$)。在无底质时口虾蛄仅摄食 S 和 M 规格, 分别为 0.026 ± 0.005 g/ind.、 0.185 ± 0.015 g/ind.。有底质时, 口虾蛄对 S 和 M 蛤仔的摄食量降至 0.005 ± 0.003 g/ind.、 0.114 ± 0.025 g/ind.; 而 L 和 E 规格蛤仔的摄食量分别上升至 0.112 ± 0.031 g/ind.、 0.093 ± 0.064 g/ind.。

Table 1. Two-way ANOVA for the effects of substrate condition and clam size on food consumption by mantis shrimp *O. oratoria*

表 1. 底质和蛤仔规格对口虾蛄摄食量影响的双因素方差分析

差异源	df	F	P
底质条件	1	2.237	0.138
蛤仔规格	3	8.971	<0.001
底质条件×规格	3	5.331	0.002

4. 讨论

4.1. 口虾蛄底质选择的研究

本试验中, 口虾蛄偏向于高泥含量的底质, 其中对泥沙比 2:1 底质的选择频次最高, 纯泥底质次之, 而对泥沙比 1:2 及纯沙的底质表现出回避行为。这与口虾蛄特殊的生物习性相对应, 其属于典型的底栖穴居型甲壳动物, 通过掘穴不仅能够降低被天敌捕食的风险, 同时还可以增加伏击猎物的成功率, 躲避温度、水流等环境的扰动, 完成繁殖过程等[13] [14]。另外, 底质的泥沙比例直接影响掘穴的难易程度, 泥含量高时, 更有利于口虾蛄构筑 U 型洞穴, 并提高其结构的稳定性[14] [15]; 而底质中沙含量较大时,

其洞穴稳定性不够,在受到水流或自身活动影响时容易发生坍塌。此时,动物会不断挖掘修复洞穴,进而消耗大量的能量,而在沙粒较大时还会磨损用于掘穴的附肢,极易受到病原感染,引发自切或死亡等严重后果[16][17]。

不同性别的生物由于繁殖、营养需求或体型差异而表现出生态位的分化[18][19]。本试验中,雌雄口虾蛄对底质的选择未表现出显著差异,表明两性个体习性具有高度的同步性,这也反映出自然状态下雌雄口虾蛄的日常生活多以穴居降低能耗为常态,而至繁殖期时可能才会出现行为习性上的差异[20]。

自然海域中,菲律宾蛤仔主要分布于潮间带及浅海泥沙底质区域,而口虾蛄则更倾向于水较深,偏泥底质区域[21][22]。它们对底质、水深的偏好可能在自然生境中形成一定程度的空间隔离,从而会降低蛤仔被捕食的概率。然而,虾蛄和蛤仔等生物在不同发育阶段会有不同的栖息、摄食等习性,且受到不同季节水温、海流及捕捞、增养殖等人为活动的影响,因此其在生态系统中的空间分布呈动态变化,也会时有交集[21]。

4.2. 无底质时口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食研究

在缺少底质作为物理屏障时,捕食者与猎物的相遇更为随机,对食物的选择概率趋近,此时前者对食物偏好表现更为明显。本试验选择不同规格菲律宾蛤仔作为口虾蛄的食物,此类双壳贝类具有壳体防御力,其与壳长及壳厚呈正相关性[23]。开始投喂后观察到,口虾蛄首次摄食主要为小规格的S组和部分中规格的M组蛤仔,推测其可能通过选择较小规格猎物缩短处理时间,从而降低摄食失败的风险,尽快获得食物增强体能[24][25]。但是在24h的连续摄食观察中发现,其对更大的L组和E组大规格蛤仔未表现出摄食偏好。这可能是由于摄食更大规格的蛤仔能量回报更高,但大蛤仔具有高度钙化的厚壳,如此会显著增加口虾蛄破壳的难度,摄食所付出的成本会更高[26]。研究表明,成体鲜活蛤仔贝壳的断裂力应在100~400N之间[27][28]。本试验所选择的口虾蛄其螯肢为穿刺型,相比齿指虾蛄粉碎型螯肢,前者瞬时击打贝壳的冲击能量相对有限[29],而多次击打也会增加附肢损伤的风险[30][31],迫使其有意避开大规格、壳厚的贝类食物。值得注意的是,试验中口虾蛄表现为偏好摄食M组中等规格蛤仔,这充分印证了捕食者从效率优先到能量优先的转变,符合最优摄食理论[32]。

4.3. 有底质时口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食研究

研究表明,底质可通过影响双壳贝类的暴露程度,进而影响虾蟹类捕食进程与结果[32]。本试验在铺设底质开始投喂后发现,口虾蛄主要集中摄食较大规格的M组和L组蛤仔,而对E规格蛤仔未表现出明显选择,对S规格蛤仔的选择也较少。同时,也可以看到不同规格蛤仔潜沙能力差异明显,其中S组和M组的蛤仔潜沙相对迅速,从而降低与口虾蛄直接接触的概率。而L组和E组大规格的蛤仔由于体型大、壳体重,其潜入底质的过程会受到相应较大的阻力,导致其在底质表面暴露时间延长,从而增加被捕食者发现和攻击的机会。

随着试验时间延长至24h,口虾蛄的 α 指数与摄食选择产生了不同的动态变化,其对M规格的蛤仔维持着强烈的正偏好,对L组蛤仔转化为随机摄食,而对S组与E组蛤仔表现出了回避状态。但从干物质摄食量来看,口虾蛄对E组蛤仔的摄食量与M组和L组无显著差异,提示其虽然破壳大个体蛤仔所消耗的时间与能量较高,但仅凭借少次的成功破壳也会保证捕食者获得较好的回报,这也表明虾蟹类动物可能存在摄食选择的动态优化机制[24][28][33]。

有底质时口虾蛄对不同规格蛤仔的摄食选择差异,可能并非完全由自身摄食偏好决定,而是蛤仔规格和潜沙能力,以及底质特性共同作用的结果。另外,自然海域底栖生物所处生境复杂,口虾蛄的摄食决策还需同时权衡周围来自捕食者的压力,以及种内竞争的风险[14][22]。摄食大规格蛤仔需要较长的处

理时间, 如此可能增加其暴露于捕食者的概率。因此, 自然界中捕食者摄食策略更表现为能量收益与风险成本之间的权衡。然而, 本试验仅揭示了室内养殖条件下口虾蛄摄食菲律宾蛤仔的行为特征, 而对于蛤仔潜沙能力和壳体防御特征如何与底质共同作用, 并进一步驱动捕食者从初始攻击到持续摄食阶段的行为调整, 仍有待通过更长、更高时间分辨率的行为学观察加以解析。

5. 结论

本试验条件下, 雌雄个体口虾蛄均表现出趋泥避沙的底质选择特性。此外, 底质条件与菲律宾蛤仔规格显著影响口虾蛄的摄食选择。在无底质时, 口虾蛄倾向选择易处理猎物; 有底质时, 蛤仔潜沙能力差异改变了捕食对象。因此, 开展口虾蛄增殖放流时, 应综合考虑底质条件与贝类规格, 以减轻其对贝类苗种及浅海养殖资源的影响。

基金项目

辽宁省科学技术计划项目(2025JH2/101330186); 国家自然科学基金面上项目(42276145); 大连市科技创新基金 2024JJ12PT012; 辽宁省科技重大专项种质创新工程(2024JH1/11700009)。

参考文献

- [1] Sun, Y., Wang, F., Su, X., Liu, D. and Dong, S. (2017) Size Matters for Predator-Prey Relationships: The Case of Swimming Crab *Portunus trituberculatus* Preying on Manila Clam *Ruditapes philippinarum*. *Aquaculture*, **479**, 638-644. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.07.008>
- [2] Sun, Y., Wang, F., Hu, N., Su, X., Liu, Z. and Dirksen, H. (2017) Prey Selection of the Swimming Crab *Portunus trituberculatus* (Miers, 1876) (Brachyura: Portunidae) Foraging on Bivalves. *Journal of Crustacean Biology*, **37**, 521-528. <https://doi.org/10.1093/jcibi/rux071>
- [3] Flynn, A.M. and Smee, D.L. (2010) Behavioral Plasticity of the Soft-Shell Clam, *Mya arenaria* (L.), in the Presence of Predators Increases Survival in the Field. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **383**, 32-38. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.10.017>
- [4] 程济生, 朱金声. 黄海主要经济无脊椎动物摄食特征及其营养层次的研究[J]. 海洋学报, 1997, 19(6): 102-108.
- [5] Pollak, D.J., Feller, K.D., Serbe, É., et al. (2019) An Electrophysiological Investigation of Power-Amplification in the Ballistic Mantis Shrimp Punch. *Journal of Undergraduate Neuroscience Education*, **17**, 12.
- [6] Liang, Y., Zhang, H., Zhao, Q., Lin, Z., Zhang, Z., Han, Z., et al. (2021) Study on the Heterogeneous Material Coupling Connection Characteristics and Mechanical Strength of *Oratosquilla oratoria* Mantis Shrimp Saddle. *Microscopy*, **70**, 361-367. <https://doi.org/10.1093/jmicro/dfab004>
- [7] Zhang, D., Sun, X., Chen, L., Lin, L., Yin, C., Yang, W., et al. (2025) The Chromosome-Level Genome Provides Insights into the Adaptive Evolution of the Visual System in *Oratosquilla oratoria*. *BMC Biology*, **23**, Article No. 38. <https://doi.org/10.1186/s12915-025-02146-6>
- [8] Li, X., Wang, J., Zhang, Z., Wen, J., Li, Y., Zhang, H., et al. (2025) Comparison of the Burrowing Ability of Different Groups of Manila Clams (*Ruditapes philippinarum*). *Biology*, **14**, Article No. 689. <https://doi.org/10.3390/biology14060689>
- [9] Atkinson, R.J.A. and Eastman, L.B. (2015) Burrow Dwelling in Crustacea. In: Thiel, M. and Watling, L., Eds., *The Natural History of the Crustacea Vol. 2, Lifestyles and Feeding Biology*, Oxford University Press, 78-117.
- [10] Nilsson-Örtman, V., Nilsson, E. and Brönmark, C. (2026) Effects of Temperature and Browning on the Functional Response of a Freshwater Top Predator. *Journal of Animal Ecology*, **95**, 824-836. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.70233>
- [11] Langbehn, T.J. and Varpe, Ø. (2017) Sea-Ice Loss Boosts Visual Search: Fish Foraging and Changing Pelagic Interactions in Polar Oceans. *Global Change Biology*, **23**, 5318-5330. <https://doi.org/10.1111/gcb.13797>
- [12] Stoler, A.B. and Relyea, R.A. (2013) Bottom-Up Meets Top-Down: Leaf Litter Inputs Influence Predator-Prey Interactions in Wetlands. *Oecologia*, **173**, 249-257. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2595-x>
- [13] Hamano, T. and Morrissy, N.M. (1992) Growth of *Oratosquilla oratoria* (de Haan, 1844) (Stomatopoda) in the Sea of Suo-Nada, Japan. *Crustaceana*, **63**, 263-276. <https://doi.org/10.1163/156854092x00415>
- [14] Nessia, H.R., Tuck, I.D. and Taylor, R.B. (2023) Sediment Preference of the Introduced Japanese Mantis Shrimp

- Oratosquilla oratoria* in Northern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **58**, 309-317. <https://doi.org/10.1080/00288330.2023.2202863>
- [15] Mitchener, H. and Torfs, H. (1996) Erosion of Mud/Sand Mixtures. *Coastal Engineering*, **29**, 1-25. [https://doi.org/10.1016/s0378-3839\(96\)00002-6](https://doi.org/10.1016/s0378-3839(96)00002-6)
- [16] Winterwerp, J.C. and Van Kesteren, W.G. (2004) Introduction to the Physics of Cohesive Sediment Dynamics in the Marine Environment. Elsevier.
- [17] Ansell, C., Gibson, R. and Barnes, M. (1994) Animal-Sediment Relationships Revisited: Cause versus Effect. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **32**, 111-177.
- [18] Abrams, P.A. (1988) Sexual Difference in Resource Use in Hermit Crabs; Consequences and Causes. In: Chelazzi, G. and Vannini, M., Eds., *Behavioral Adaptation to Intertidal Life*, Springer US, 283-296. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3737-7_20
- [19] Spooner, E.H., Coleman, R.A. and Attrill, M.J. (2007) Sex Differences in Body Morphology and Multitrophic Interactions Involving the Foraging Behaviour of the Crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology*, **28**, 394-403. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00186.x>
- [20] 徐海龙, 薛薇, 谷德贤, 等. 基于两段式模型研究口虾蛄体长-体质量关系及估算初次性成熟体长[J]. 水产学报, 2022, 46(2): 207-214.
- [21] 吴强, 陈瑞盛, 黄经献, 等. 莱州湾口虾蛄的生物学特征与时空分布[J]. 水产学报, 2015, 39(8): 1166-1177.
- [22] 金显仕, 赵宪勇, 孟田湘, 等. 黄、渤海生物资源与栖息环境[M]. 北京: 科学出版社, 2005.
- [23] 梁艳, 赵杰, 吴承伟. 不同生长期贝壳的结构和力学性能[J]. 复合材料学报, 2011, 28(3): 121-126.
- [24] Emlen, J.M. (1966) The Role of Time and Energy in Food Preference. *The American Naturalist*, **100**, 611-617. <https://doi.org/10.1086/282455>
- [25] Sih, A. and Christensen, B. (2001) Optimal Diet Theory: When Does It Work, and When and Why Does It Fail? *Animal Behaviour*, **61**, 379-390. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1592>
- [26] Vermeij, G.J. (1987) Evolution and Escalation: An Ecological History of Life. Princeton University Press.
- [27] Hamano, T. and Matsuura, S. (1986) Ecological Studies on the Japanese Mantis Shrimp, *Oratosquilla oratoria* (de Haan). IV. Optimal Prey Size for the Japanese Mantis Shrimp from Structure of the Raptorial Claw. *NIPPON SUISAN GAKKAISHI*, **52**, 1-10. <https://doi.org/10.2331/suisan.52.1>
- [28] Mu, G., Duan, F., Zhang, G., Li, X., Ding, X. and Zhang, L. (2018) Microstructure and Mechanical Property of *Ruditapes philippinarum* Shell. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, **85**, 209-217. <https://doi.org/10.1016/j.jmbbm.2018.06.012>
- [29] deVries, M.S., Murphy, E.A.K. and Patek, S.N. (2012) Strike Mechanics of an Ambush Predator: The Spearing Mantis Shrimp. *Journal of Experimental Biology*, **215**, 4374-4384. <https://doi.org/10.1242/jeb.075317>
- [30] Liu, D., Wang, F., Lu, Y., Hu, N., Su, X., Liu, J., et al. (2019) Behavioral Mechanisms of Swimming Crab (*Portunus trituberculatus*) Preying on Manila Clams (*Ruditapes philippinarum*): Effects of Substrate and Competition. *Marine Biology*, **166**, 15. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3461-5>
- [31] 孙诗萌, 王晔, 杨凤, 等. 泥沙比例对不同规格菲律宾蛤仔幼贝潜沙行为的影响[J]. 大连海洋大学学报, 2017, 32(1): 68-73.
- [32] Pulliam, H.R. (1974) On the Theory of Optimal Diets. *The American Naturalist*, **108**, 59-74. <https://doi.org/10.1086/282885>
- [33] Hughes, R.N. (1979) Optimal Diets under the Energy Maximization Premise: The Effects of Recognition Time and Learning. *The American Naturalist*, **113**, 209-221. <https://doi.org/10.1086/283380>