

日本寄居蟹 (*Pagurus japonicus*) 对螺壳及背景颜色的识别与选择

郑弘熙¹, 方加铃¹, 张琬婷¹, 王一帆¹, 王乐成¹, 刘竞一¹, 穆罕穆德², 张修宁¹

1 北京大学, 生命科学学院, 北京 100871; 2 北京大学, 元培学院, 北京 100871

摘要: 日本寄居蟹 (*Pagurus japonicus*) 是山东威海最常见的寄居蟹种类。我们通过观察不同背景中寄居蟹的换壳及移动情况, 探究其对螺壳及背景的颜色识别与选择行为, 并提出猜想。结果表明: 自然生境与黑背景中, 无壳寄居蟹对黑白螺壳无明显选择性; 白背景中, 无壳寄居蟹倾向于选择黑壳; 黑白双色背景中, 已经有螺壳的寄居蟹存在移动到与螺壳颜色相同的背景中的倾向。因此, 我们推测日本寄居蟹实现自身的隐蔽的生存策略更可能是移动到合适生境而非选择颜色合适的壳。

关键词: 寄居蟹 颜色识别 换壳 生存策略

隐蔽 (crypsis), 即以融入背景的方式避免捕食者的发现, 是许多动物躲避天敌的策略, 有着丰富的种类与形式, “背景颜色匹配”就是隐蔽自身的方法之一^[1]。然而, 为达成自身隐蔽而产生的行为常常造成一定的能量消耗 (如: 移动、短时间的体色改变^[1]等); 同时也存在客观条件的限制 (如在螺壳稀缺时, 寄居蟹无法选择与背景颜色匹配的螺壳)。我们以山东威海常见的物种日本寄居蟹 (*Pagurus japonicus*) 为例, 提出如下问题: 寄居蟹与隐蔽相关的行为有哪些? 其不同隐蔽方法之间、隐蔽的需要与其他生存需要之间如何权衡? 我们针对以上问题查找资料并进行实验探究, 以期加深对寄居蟹生存策略的认识。

分辨颜色的能力是许多隐蔽行为的基础。研究表明, 寄居蟹确实能够感知颜色 (甲壳类动物均具有一种在 480~540nm 处最敏感的光感受器, 某些种类还有其它光感受器)。其中, 一种主要生活在大不列颠岛及爱尔兰沿海的寄居蟹 *Pagurus bernhardus* 能较好地分辨黑白^[2,3]。

“背景颜色匹配”是 *P. bernhardus* 被广为研究的隐蔽策略, 文献表明, *P. bernhardus* 能够首先注意到与环境颜色差别显著的壳^[3]; 意识到自己在当前环境中的显眼程度^[3,4]; 也会倾向于选择与环境颜色相近的壳^[2]。同时, *P. bernhardus* 选择螺壳时存在明显的颜色偏好, 而这种偏好对其选择的影响甚至能超过“在环境中显眼程度”^[2]。对于威海附近分布的日本寄居蟹 (*P. japonicus*), 我们目前没有找到相关文献。

根据问题与资料, 我们提出假设:

- ① 考虑到自然生境中日本寄居蟹绝大多数 (捕捉的 60 只中有 58 只) 都居于黑色或深色壳中, 推测日本寄居蟹选择螺壳时也有颜色偏好, 倾向于深色 (黑) 而非浅色 (白);
- ② 日本寄居蟹在无壳状态下更可能首先选择与环境颜色有明显反差的壳, 因为这样的壳最易于发现;
- ③ 一段时间后, 日本寄居蟹为了隐蔽自身, 更可能选择与环境颜色相同的壳;
- ④ 除了通过选壳, 寄居蟹还可以通过移动到合适的背景以实现隐蔽。即, 日本寄居蟹选择自己喜欢的壳后, 更可能移动到与壳颜色相近的生境中。

为验证以上假设, 我们设计了一系列实验, 希望能借此增进对日本寄居蟹这一物种隐蔽行为的认识。

1. 实验方法

1.1 寄居蟹的捕捉与养殖

实验使用的日本寄居蟹采自山东威海的九龙湾公园以及荣成爱伦湾。自然生境颜色偏深, 分别为沙滩以及岩礁滩。

本实验采用透明整理箱进行寄居蟹饲养, 箱内装有海水、沙粒与礁石, 沙石铺成斜坡, 以模拟海滩环境, 每隔 1~2 天更换一次海水以维持海水洁净。根据文献^[2], 寄居蟹的饲养

需要一周喂食一次。考虑到我们的实验周期小于一周，因此我们只在第一天投喂了双壳纲的肉。

1.2 实验器材

电子天平（精确至 0.1g）、量尺（精确至 0.1cm）、铁锤、培养皿（直径 90mm）、锡箔纸盘（34.2×23.5×2.5cm）、烧杯、量筒、注射器、记号笔、购置的不同大小的天然螺壳。

1.3 实验准备

通过预实验探究合适的去壳方法。选择重量、口径、长度、种类均相同的两个螺壳，分别用无毒丙烯颜料涂成黑色与白色。

1.4 寄居蟹去壳方法

用钳子或锤子使螺壳破碎是寄居蟹去壳的通用方法^[2,4]。具体步骤为：在螺壳后端轻轻敲击，得到小孔，探入针头，在不伤害寄居蟹的情况下刺激其腹部，使其脱壳而出。

1.5 寄居蟹换壳实验

1.4.1 实验一（见图 1）：探究自然生境下寄居蟹对螺壳的选择性（对应假设①）

准备 12 个培养皿，培养皿底部铺设一层沙石，加入适量海水模拟自然生境。挑选参与实验的寄居蟹，使其离壳而出，记录寄居蟹体长、原螺壳颜色、口径、长度，于容器中静置 30min 以缓解脱壳过程带来的惊吓。将已选出的，涂成黑白两色的两个螺壳距蟹等距地放入培养皿内，置于光照条件下，持续观察并记录其对螺壳的选择及入壳、换壳的时间。

1.4.2 实验二（见图 2）：黑暗条件下寄居蟹螺壳选择（排除颜色因素的对照组）

为尽量保证黑暗条件，我们将培养皿放入不透光的大纸箱中，每隔 40min 至 1h 查看一次换壳、选壳情况，其余时间纸箱关闭。条件与记录数据内容同实验一。

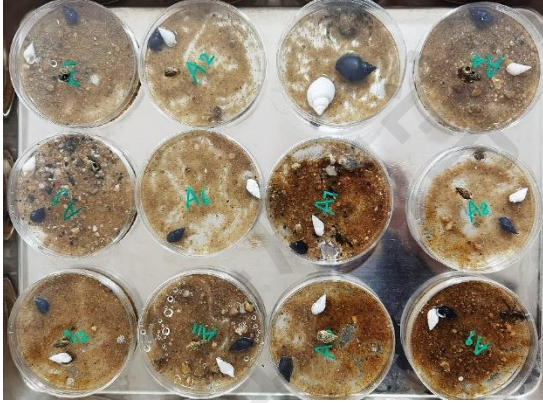


图 1 实验一装置（模拟自然环境）



图 2 实验二装置（黑暗条件）

1.4.3 实验三（见图 3）：白色背景下寄居蟹螺壳选择（对应假设②③）

准备 12 个培养皿，培养皿加入适量海水，统一放置在白色台纸上模拟白色背景。挑选参与实验的寄居蟹，使其离壳而出。记录寄居蟹体长、生境，原螺壳颜色、口径、长度，于容器中静置 30min 以缓解脱壳过程带来的惊吓。将已选出的，涂成黑白两色的两个螺壳距蟹等距地放入培养皿内，置于光照条件下，持续观察并记录其对螺壳的选择及入壳、换壳的时间。

1.4.4 实验四（见图 4）：黑色背景下寄居蟹螺壳选择（对应假设②③）

将白色台纸背景换为黑色标本纸背景，其余条件与数据记录同实验三。



图3 实验三装置（白背景）

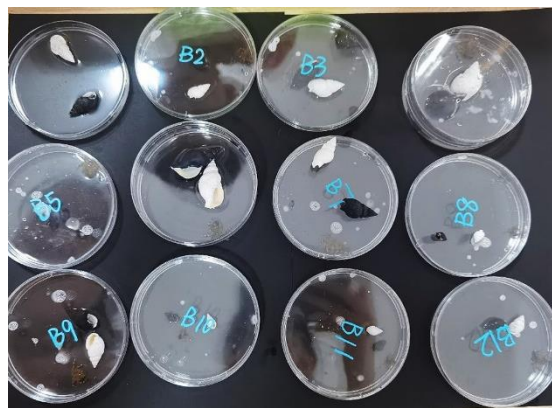


图4 实验四装置（黑背景）

1.4.5 实验五（见图5）：双色背景下不同螺壳颜色的寄居蟹移动的倾向性（对应假设④）

准备 12 个锡箔纸盘，一半在底部铺设黑色塑料布，一半在底部铺设白色塑料布，在盘中装入适量海水。在已选择螺壳的寄居蟹中随机挑选 6 只选择黑色螺壳的寄居蟹，6 只选择白色螺壳的寄居蟹，放入盘中，静置 30min。每隔 15min 记录一次各锡箔纸盘中寄居蟹的位置，若其螺壳颜色与其所在背景颜色相同，则记为 1，反之记为-1；若寄居蟹处于两种背景的分界线上，则记为 0；实验结束后对各个时间点同一寄居蟹的数据进行求和，探究其是否有选择与螺壳同色背景的倾向。



图5 实验五装置（黑白双色背景）

2. 实验结果与分析

2.1 寄居蟹的首次选壳及换壳

对于前四组实验，每组有 12 只被试寄居蟹，在 24h 的试验周期内真正进入螺壳的分别有 9、10、10、10 只。对壳的具体选择情况如表 1 所示。

表 1. 寄居蟹对不同颜色螺壳的选择实验结果

	自然环境	纯黑暗环境	黑背景*	白背景
第一次选择黑色的只数	4	5	6	9
第一次选择白色的只数	5	5	4	1
总数	9	10	10	10
24 小时后在黑壳中的只数	5	4	6	8
24 小时后在白壳中的只数	4	6	4	2
总数	9	10	10	10

* 由于实验时间有限，黑背景组仅持续了 11h，11h 时已不存在明显的换壳行为

下面使用卡方检验验证实验结果与引言中所述四条假设是否一致。

首先，使用适合性检验分析寄居蟹首次选择的螺壳是否随机

适合性检验是卡方检验的一种，它检验实际分布是否符合某种理论分布（比如1:1）。提出零假设：在给定条件下，寄居蟹对螺壳颜色没有偏向性，即随机选择螺壳。那么寄居蟹选择黑壳与白壳的数量符合1:1的理论分布。因为只有黑和白两种情况，所以自由度 $df = 1$ 。 $df = 1$ 时卡方计算公式为

$$\chi^2 = \sum \frac{(|O_i - T_i| - 0.5)^2}{T_i}$$

由此得出：

自然环境下，寄居蟹对螺壳颜色选择不存在偏向性（ $\chi^2 = 0, p > 0.05$ ）。

纯黑暗环境中，寄居蟹对螺壳颜色选择不存在偏向性（ $\chi^2 = 0.10, p > 0.05$ ），说明排除颜色因素后，其他变量不会导致寄居蟹的选择偏好性，这为寄居蟹对螺壳颜色没有偏向性的零假设提供了实验依据。

黑色背景下，寄居蟹对螺壳颜色选择不存在偏向性（ $\chi^2 = 0.10, p > 0.05$ ），与寄居蟹会首选与环境颜色形成鲜明对比的螺壳（假设②）不符。

白色背景下，寄居蟹对黑色螺壳存在明显偏好性（ $\chi^2 = 4.90, p < 0.05$ ），与假设②相符。然而综合实验三、四的结果，假设②并不能被证实。我们在讨论部分针对结果做出了新的猜想。

随后，使用独立性检验分析寄居蟹是否存在明显的换壳行为

独立性检验也是卡方检验的一种，用于检验一个变量是否和另一个变量相关。提出零假设：寄居蟹对螺壳颜色的选择和时间不相关，即不存在净的换壳（净换壳指，若一只蟹从黑壳换到白壳的同时另一只蟹从白壳换到了黑壳，则不认为发生了净的换壳）。通过对自然环境下初次选择和 24 小时后的选择列出 2×2 列联表进行卡方检验（其余三种环境同理），结果显示：在自然环境（ $\chi^2 = 0.22, df = 1, p > 0.05$ ）、纯黑暗环境（ $\chi^2 = 0.20, df = 1, p > 0.05$ ）、黑背景（ $\chi^2 = 0, df = 1, p > 0.05$ ）、白背景下（ $\chi^2 = 0.20, df = 1, p > 0.05$ ），寄居蟹对螺壳颜色的选择和时间都没有显著相关，即，都不存在净的换壳。可见，在此实验条件下，寄居蟹并不存在明显的换到与环境颜色相近螺壳中的行为。考虑到仍有部分寄居蟹没有进壳，假设③无法证明。

2.2 对于背景颜色的判断

实验五每隔 15min 对寄居蟹所处环境背景色进行统计，其中 1 表示寄居蟹在颜色相近的背景板上，-1 表示不在颜色相近的背景板上，0 表示在分界线上。对每一时间点所有蟹的数据进行加和，结果均为非负数（见图 6），说明寄居蟹能够感知螺壳与生境颜色的差异，并主动移动到与其螺壳颜色一致的环境中。假设④成立。

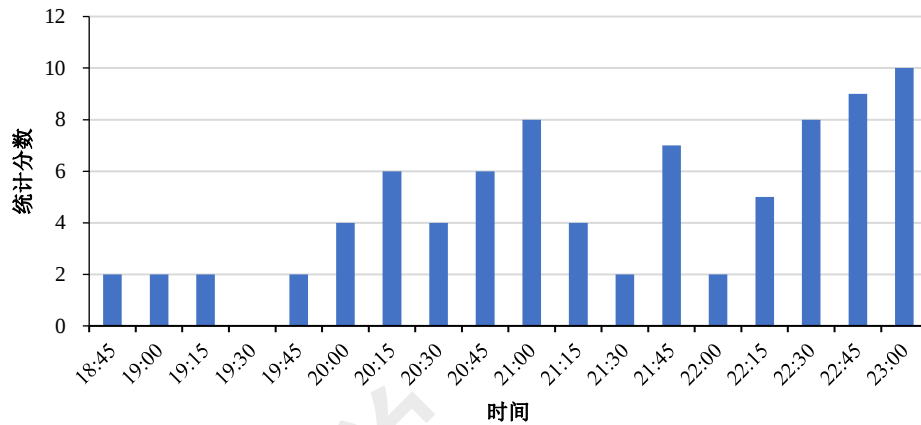


图6 寄居蟹对环境背景色的识别情况

3. 讨论与展望

3.1 实验结果解释

根据实验结果，没有螺壳的寄居蟹在自然生境下对螺壳无明显选择性，在黑或白色背景下至少不存在选择与背景颜色一致螺壳的偏向性，而已有螺壳的寄居蟹在黑白相间的背景下倾向于移动到与螺壳颜色一致的背景中。我们认为以上结果揭示了寄居蟹的生存策略：自然生境中大小形状合适而没有破损的螺壳较为稀少，且寄居蟹自身的移动性较高。因此相较于挑选颜色合适的螺壳，直接进入其他条件（如大小重量内部构造等）已经合乎要求的螺壳并移动到颜色合适的背景成本更低，故而寄居蟹的行为模式更倾向于后者。如果想进一步验证这一生存策略是否合乎实际，可以收集并统计海滩上可供寄居蟹挑选的螺壳，并检验螺壳相较于寄居蟹是否真正稀缺；同时可以在不造成应激的实验条件下，给寄居蟹提供一系列大小不一、颜色与背景一致或不一致的壳，以检测寄居蟹在需要权衡大小、颜色明显程度这两个因素时，是否会为了大小更加合适而放弃颜色隐蔽这一特性。

3.2 对于实验结果的猜想

日本寄居蟹在白背景下明显更倾向于初选黑壳；但在黑背景下进行初次选择时，寄居蟹并没有表现出与壳的颜色相关的明显偏好性。对此，我们给出了以下几种可能的解释。

3.2.1 壳口影响螺壳的“显眼程度”

一方面，我们在给壳涂色时，并没有涂到壳口内部，因此黑壳壳内依旧是浅色，且为方便寄居蟹进壳，我们并未将壳口扣在壳下。另一方面，在观察寄居蟹行为时，我们发现它们会探查壳口内情况，事实上螺壳的内部构造是寄居蟹选壳的重要依据。故壳口的情况可能是影响寄居蟹选择的重要因素。综上，我们猜想在自然生境下，螺壳在环境中的鲜明程度并非寄居蟹的首要考量因素；而在非自然生境的黑白背景下，显眼程度会影响蟹的选择：黑背景中黑壳的壳口与白壳有相同的显眼程度，白背景中黑壳比白壳明显得多，故黑背景下蟹的选择呈现随机性而白背景下呈现对黑壳的偏好性。

3.2.2 陌生的白背景导致异常行为

日本寄居蟹的自然生境（沙地、岩礁滩）背景色均为深色，故白背景可能会造成选壳行为的异常，使寄居蟹进入最先注意到的壳（行为正常指的是最终进入与背景颜色相似的螺壳以实现隐蔽）。虽然我们将刚刚去壳的寄居蟹静置 30min 减小敲去螺壳对蟹的惊吓，但这不能排除培养皿环境与陌生的背景颜色对寄居蟹的持续影响。事实上，部分白背景组的寄居蟹的确产生了异常行为，如编号 C2 的寄居蟹在实验过程中反复在两个壳中换来换去。

3.2.3 实验一不能很好的模拟自然生境

此假设的出发点在于，如果寄居蟹在自然状态下的实际偏好是黑壳（这与 Rimmer^[2]等人对 *P. bernhardus* 的实验结果一致）那么实验结果可简单的解释为：白背景下鲜明的黑壳增加了寄居蟹选黑壳的可能性；黑背景下不鲜明的黑壳减少了寄居蟹选黑壳的可能性。如是，假设①和②将同时得到满足。同时，培养皿环境确实会导致寄居蟹的异常行为（详见 3.4.1），那么仅仅铺沙子与海水可能仍不足以模拟自然生境，导致寄居蟹的偏好性与真正的自然生境出现差别。

对于第一个假设，可以把黑壳内能观察到的部分全部涂黑后重复实验二和三以验证其是否成立，或进行黑色壳口白色螺身、白色壳口黑色螺身等四组实验。对于第二个假设，可以通过增加使用浅/深蓝色背景的实验（可使用蓝色/黄色壳，文献^[5]显示寄居蟹对这两种颜色的分辨能力最佳）验证寄居蟹是否会在浅色背景下产生行为异常。对于第三个假设，需更换实验条件（比如更大的容器、供寄居蟹藏身的石头、较暗的光照条件），重做实验。注意到，假设②③都涉及了寄居蟹的行为异常，但是针对日本寄居蟹受不适宜环境影响时行为表现的资料是缺乏的，我们只能在少量实验观察的基础上推断。因此，另一个有意义的实验方向是针对寄居蟹的应激行为进行具体的研究，比如分别建立自然生境与不适宜生境的行为谱并对比，还可以在此基础上研究引发应激行为的具体环境因素。

3.3 螺壳的问题

3.3.1 壳口影响螺壳明显程度

在实验准备时，我们只对螺体外部进行了涂色，螺口处与螺壳内部仍保持原色。最终的黑壳壳口部分颜色对比尤为明显。这可能会导致最终结果与预料结果出现偏差，原因同上文。

3.3.2 中等尺寸螺壳缺乏

尽管我们已经在实验前购买了大量各种形状、尺寸的螺壳，但仍不能完全满足实验需求：在最后两组实验中，中等尺寸（壳口径 0.5~0.6cm）的螺壳缺乏，导致部分寄居蟹没有完全适合其体型的螺壳。在这种情况下，我们定性地观察到体型较大的寄居蟹更倾向于放弃选壳，甚至在没有螺壳保护时坚持逃离培养皿。

3.4 实验设计中的问题

3.4.1 培养皿所导致的异常行为

为避免寄居蟹产生争斗行为引入颜色之外的变量，我们选择将每只寄居蟹与一对螺壳单独放在培养皿中进行实验。但结果显示，培养皿并非最适合的容器：培养皿底面积较小，而狭小的空间会导致蟹的行为异常，例如不断围绕培养皿的边缘转圈而忽略螺壳的存在；培养皿壁透明，导致许多寄居蟹更倾向于撞击培养皿壁、尝试出逃。

3.4.2 被试寄居蟹中存在不同物种

在进行实验之前，我们根据威海地区的无脊椎动物名录与图鉴判断此地区只有日本寄居蟹（*P. japonicus*）这一种寄居蟹。但在实验接近尾声时，我们从捕捉到的寄居蟹中发现了其他物种，编号 A3（数据未采用）的寄居蟹实为同形寄居蟹（*P. conformis*）。由于行为极可能存在种间差异（如 *P. bernhardus* 和 *P. japonicus* 在自然生境下的螺壳选择性不同），其他物种的存在会对实验结果有一定影响。不过经过观察，绝大多数寄居蟹都是 *P. japonicus*，故我们认为结果的可信度不会有太大变化。

致谢

感谢龙玉老师、顾红雅老师、饶广远老师、孟世勇老师、贺新强老师、王迪助教、王一丹助教等人对本课题组的指导与支持。感谢李大建老师为本实验提供的基础实验设施与大力支持。感谢王戎疆老师在实验结果分析时提出的宝贵建议。感谢黄润洲等人，他们的研究报告《骑驴找马~寄居蟹换壳实验》为我们的螺壳购买以及实验设计提供了参考。感谢参与实验的寄居蟹，它们为实验提供了数据，其中 6 只献出了宝贵的生命。

人员分工

全体成员参与文献查找、实验设计、寄居蟹抓捕、实验开展、结果记录与分析、PPT 设计、报告撰写；刘竞一、郑弘熙、方加铃、王一帆负责仪器购买；王乐成查找资料并监督寄居蟹养殖；张修宁负责实验流程拍照与记录；郑弘熙、王乐成负责数据处理；王一帆、刘竞一负责 PPT 制作；张琬婷负责小专题汇报讲解。

参考文献

- 1、 Briffa, M., Haskell, P., & Wilding, C. (2008). Behavioural Colour Change in the Hermit Crab *Pagurus bernhardus*: Reduced Crypticity When the Threat of Predation Is High. *Behaviour*, 145(7), 915-929.
- 2、 Rimmer, J.E.V, Todd, C., & Shuker, D. (2021). Context-dependent use of visual cues in the shell selection behaviour of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Behavioural Processes*, 188(2021) 104414.
- 3、 Ping, X., Lee, J., Garlick, D., Jiang, Z., & Blaisdell, A. (2015) Behavioral evidence illuminating the visual abilities of the terrestrial Caribbean hermit crab *Coenobita clypeatus*. *Behavioural Processes*, 118, 47-58.
- 4、 Briffa, M., Twyman, C. (2011). Do I stand out or blend in? Conspicuousness awareness and consistent behavioural differences in hermit crabs. *Biology Letters*, 7, 330-332.
- 5、 Leggett, L.M.W., (1979). A retinal substrate for colour discrimination in crabs. *Journal of Comparative Physiology*, 133 (2), 159-166.



海滨生物学综合实习第一小组，
左起：刘竞一、王乐成、
方加铃、张琬婷、张修宁、
王一帆、穆罕穆德、郑弘熙、
王一丹（助教）

助教点评

第一组在我看来是最勤奋、最团结、最欢乐的小组。勤奋首先源于专题讨论开始的很早。期末考试一结束，距离实习开始还有半个多月，他们就已经开始了专题讨论。当组长一帆还在参加王朗实习的时候，也不放过空闲时间和老师讨论课题可行性。其次在开展实验期间，为了能够准确捕捉到寄居蟹的换壳时间，他们一晚上没有睡觉，轮流进行看守。这种求真务实、脚踏实地的精神令我不禁竖起大拇指。团结是指在整个实习期间，所有的工作都是他们八个人共同完成的，分工明确，互帮互助，没有一个人掉队偷懒。并且小组的氛围非常融洽，虽然大家来自不同年级，但是很快就熟悉起来了。结束一天的学习工作后，大家还一起喝奶茶，一起玩狼人杀。整个实习过程中都充满了第一组的欢声笑语。此外对于专题贡献最大的还有那一只只可爱的寄居蟹，充满爱心的同学们也在实习结束后将他们归还大海。短短一周多的时间，威海的沙滩、浪花、贝壳让我深深留恋，但我知道其实更让我留恋的是和第一组同学们一起度过的这些美好时光。感谢第一组带给我的无限欢乐和惊喜，很荣幸做你们的助教。（王一丹）