

## 头足类繁殖行为学研究现状与展望

郑小东<sup>1</sup>, 韩松<sup>1</sup>, 林祥志<sup>2</sup>, 李琪<sup>1</sup>

(1. 中国海洋大学 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003; 2. 国家海洋局第三研究所, 福建 厦门 361005)

**摘要:** 头足类(Cephalopods)是一类较为高等的海产软体动物,在海洋渔业中占有重要地位。它们复杂的求偶、交配和繁殖行为代表了无脊椎动物交配系统和性别决定体系的进化趋势,也是制约群体大小的直接因素。本文就其繁殖行为学领域的研究状况进行了概括,包括性成熟、交配、受精、产卵直至孵化等头足类繁育的各代表时期,以及微卫星DNA标记技术在繁殖策略中的应用等方面,并对发展前景作了展望,旨在为中国近年来开展的头足类遗传多样性、增殖放流、资源修复等研究与政策制订提供科学依据。[中国水产科学,2009,16(3): 459-465]

**关键词:** 头足类; 繁殖行为; 微卫星DNA

**中图分类号:** Q959.1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1005-8737-(2009)03-0459-07

头足类(Cephalopods)是一类较为高等的海产软体动物,由鹦鹉螺亚纲(Nautiloidea)和鞘亚纲(Coleoidea)组成。鹦鹉螺亚纲常见的代表动物是具有“活化石”之称的鹦鹉螺,而枪乌贼(*Sepioteuthis sepioidea*)、柔鱼、乌贼和蛸均属鞘亚纲,分属于枪形目(Teuthida)、乌贼目(Sepiida)和八腕目(Octopoda)。中国近海头足类资源丰富,在海洋渔业中占有重要地位<sup>[1]</sup>。近年来,国内相继开展了有关头足类种群遗传、繁育及增殖等研究<sup>[2-6]</sup>,但繁殖行为学方面鲜有报道。繁殖期作为头足类生命周期的重要阶段,占据其生活史的大部分时间<sup>[7]</sup>。日本枪乌贼(*Loligo japonica*)、长枪乌贼(*L. bleekeri*)等一年生种类繁殖阶段超过6个月<sup>[8]</sup>,对于大部分寿命只有12~18个月头足类而言,自然种群的大小完全取决于补充群体。而繁殖行为(如交配模式、护卵与孵化等)决定了其后代的数量和质量,即补充群体的数量、质量以及多样性水平的高低,是群体大小的直接制约因素。

本文就头足类的性成熟、求偶与交配、产卵、护

卵与孵化等繁殖行为逐一进行阐述,同时对分子标记技术,特别是微卫星DNA分子标记技术在其繁殖模式、精子竞争中的应用进行了概括,旨在为中国头足类遗传多样性、增殖放流、资源修复等方面的研究与政策制订提供科学借鉴。

### 1 性成熟程度的确定

受精卵孵化后经4~6个月,头足类就能达到性成熟。通常,大中型种类一年性成熟,而耳乌贼、微鳍乌贼等半年左右就可性成熟。一般采用胴体长、性腺指数、性比等指标来确定性成熟程度。雌、雄个体在上述指标上差异显著,如雌性*Todaropsis eblanae*在达到性成熟时,胴体长约168 mm,雄性平均只有130 mm<sup>[9]</sup>;茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)性成熟的雄性也小于雌性,而性腺指数和性比则代表了不同繁殖群体的生长状态<sup>[10]</sup>。进入性成熟和繁殖期后,雌性胴体部生长明显变缓甚至停滞。

绝大多数头足类在性成熟和繁殖行为上具有明

收稿日期: 2009-01-02; 修订日期: 2009-02-07

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30600463); 国家863计划资助项目(2007AA09Z433)。

作者简介: 郑小东(1971-),博士,副教授,研究方向为贝类遗传育种学. E-mail: xdzheng@ouc.edu.cn

显的季节性特征。乌贼、蛸类多以春季繁殖为主, 柔鱼、枪乌贼种内存在不同繁殖群, 几乎周年都有繁殖个体<sup>[8]</sup>。长期以来, 性成熟以及繁殖行为中所消耗的能量被认为来自其自身储备<sup>[11]</sup>, 最新实验证实这些能量更多的来自经消化腺消化的食物<sup>[12]</sup>。

## 2 求偶

性成熟的头足类在交配前首先要求偶, 包括争斗与展示、雌性配偶选择、精子移除和替代等行为。

### 2.1 争斗与展示

争斗主要表现为雄性间展开的一种争夺雌性配偶的行为, 本质是精子竞争。体型较大的雄性优势明显, 易在竞争中取胜, 与雌性配对。体型相近的雄性间的争斗激烈程度远超过体型差异大的个体。展示主要是雄性向雌性进行的一种求偶行为, 并对其他雄性有警示作用。

枪乌贼雄性个体在求偶过程中, 试图将雌性与3~5个雄性进行隔离。争斗最常发生在距雌性最近和最远的两雄性间, 最初表现为体表条纹和色素斑的展示, 持续时间3~40 s, 随后升级为身体接触<sup>[13]</sup>。如雄性 *Loligo vulgaris* 比雌性体型大, 腕向下卷曲, 这是强壮的标志<sup>[14-15]</sup>。乌贼的争斗行为与枪乌贼相似。雄性体色由淡黯色变为绚烂色彩时, 与竞争者的争斗趋于激烈, 除展示体色、口和吸盘, 雄性的腕弯成进攻状的弓形, 试图撕裂竞争者, 竞争者往往会退却<sup>[16]</sup>。很少能观察到蛸类的争斗行为, *Octopus cyanea* 两雄性相遇时, 会闪烁黑色条纹; 配对的雄性具护卫行为, 一直持续到与雌性的交配过程, 一边将交接腕插入配偶外套腔内, 一边用非交接腕驱逐入侵者<sup>[17]</sup>。

争斗中取胜的雄性更易接近雌性区域。枪乌贼、乌贼多表现为雌、雄并排游泳, 雄性通过体色、交接腕、口和吸盘、外套膜边缘等部位的展示来吸引对方, 如果对方无过激反应, 很温和, 甚至张开自身的腕, 那样雄性就可进行交配<sup>[15-16]</sup>。蛸类求偶行为较为少见, 但雄体体色展示明显多于雌性, 同时雄性喷墨可能也是一种求偶信号<sup>[17]</sup>。

### 2.2 雌性的配偶选择

求偶过程中, 雌性头足类对配偶有选择性, 通常会拒绝大部分雄性的交配请求。这种“消极行为”增强了精子竞争的强度, 有利于种群结构稳定。大个体雄性在交配时间上明显长于小个体雄性<sup>[17]</sup>。在日本无针乌贼 (*Sepiella japonica*) 82组交配请求中, 只有41.5%的雄性成功将精英输送到纳精囊处, 剩余尝试被雌性立即拒绝<sup>[18]</sup>。雌性 *Abdopus aculeatus* 会通过快速游开来拒绝雄性的交配请求, 并迅速将背部的两腕伸向雄性与之格斗, 直到雄性的交接腕收缩并退却<sup>[19]</sup>。

### 2.3 精子移除和替代行为

交配时, 雄性会花相当长时间用漏斗冲刷或者用腕刮雌性纳精囊或外套腔输卵管口处, 清除那里遗留的精英或精子, 即精子移除。茎化腕通过漏斗和腕基部将自身精英粘附到雌体纳精囊或外套腔输卵管口处, 取代先前交配残存的精英, 即精子替代。

Hanlon等<sup>[17]</sup>、Wada等<sup>[18,20]</sup>和Naud等<sup>[21]</sup>等报道, 在乌贼和枪乌贼的每次交配中几乎都能观察到精子替代现象。采取精子替代行为的雄性不会顾及自身是否是最后一个与雌性交配的雄性<sup>[18]</sup>。每次交配雄性能够清除20%沉积的精英, 尽管同时会清除掉自己的精英, 但多次交配能有效提高自身精子的占有率。雌性口膜附近仍能残留其他雄性精子, 表明精子移除和替代并不彻底。 *Sepiella inermis* 通过频繁交配来增加自身精子的占有率, 从而弥补精子移除时间短带来的繁殖劣势。对长枪乌贼微卫星DNA分析表明, 采取精子替代的雄性精子利用率并未占有明显优势<sup>[22]</sup>。在真蛸 *O. vulgaris* 和 *O. hummelincki* 中也发现了精子替代现象<sup>[23]</sup>。

### 2.4 护卫行为

为避免交配过程中雌性受其他雄性的干扰, 雄性伴有护卫行为。这是一种典型的保证受精率和孵化率的交配策略<sup>[17]</sup>。 *Sepia officinalis* 护卫行为会持续很长时间, 自交配前期到产卵后期都会出现<sup>[24]</sup>。日本无针乌贼每次交配时间仅5~10 s, 但是雄性通过延长护卫时间(41.8~430.1 min, 平均70.8 min)和在护卫期内频繁交配等方式提高自身精子受精率, 并防止被后来与雌性交配的雄性移除这些精英<sup>[17-18]</sup>。

### 3 交配

枪乌贼、柔鱼、乌贼和蛸类交配方式各有特点。目前多采用微卫星DNA分子标记结合行为学来确定亲子关系和交配模式,进而确定种群遗传体系的构成<sup>[25]</sup>。

柔鱼和枪乌贼具有3种交配方式(头对头式、平行式、额外式)(图1a-b)和2个精子储藏处(口下方的纳精囊和位于外套腔内开放的输卵管)<sup>[26]</sup>,存在一雌多雄交配现象<sup>[22]</sup>。普氏枪乌贼 *L. plei* 垂死雄性的腕会下垂,与接受交配雌性的卷曲腕下垂形态很相似,从而导致雄性间假交配的发生<sup>[27]</sup>。

乌贼多为头对头式交配(图1c),也存在平行交

配。另外,雄性间存在假交配,但时间很短,如 *Sepia apama*; 雌体更喜欢选择刚刚和其他雌性交配过的雄性<sup>[17]</sup>。日本无针乌贼雄性利用体型优势紧紧包住雌性,将排出的精英通过漏斗经交接腕递送到雌性口部纳精囊处<sup>[28]</sup>。

蛸类常见方式为距离式交配<sup>[29]</sup>(图1d),雄性将茎化腕在一定距离内插到雌性外套腔内进行一对一交配,也存在多雄一雌式,即多个雄性分别将茎化腕伸到雌性外套腔内输卵管附近,此种交配时间较长,需几小时至几天。它们通常在开阔、无遮蔽物区域交配,体型较大的雌性会将刚交配完的雄性吃掉,为下一步产卵和护卵做能量储备<sup>[17]</sup>。

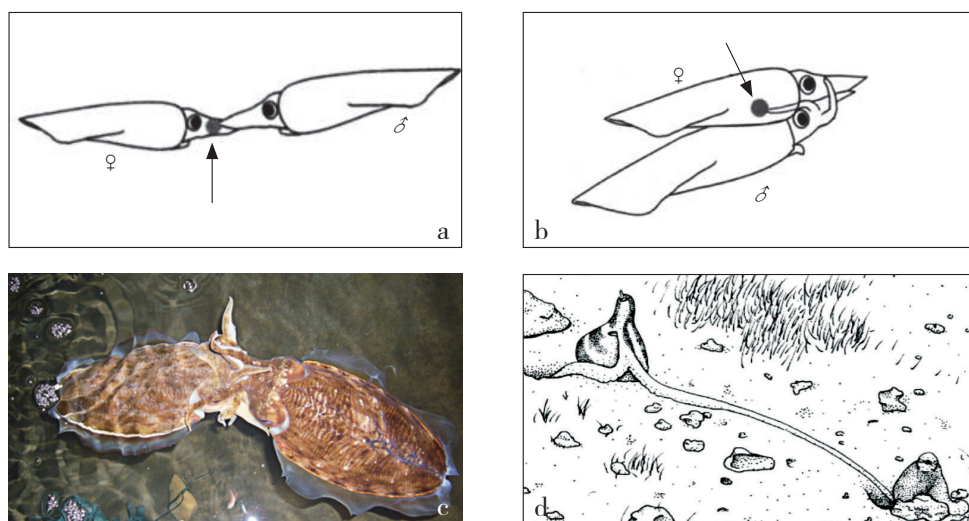


图1. 枪乌贼、乌贼、蛸类的交配方式

a. 头对头交配<sup>[26]</sup>; b. 平行交配<sup>[26]</sup>; c. 头对头交配; d. 距离式交配方式<sup>[19]</sup>; 箭头所示受精部位

Fig. 1 Mating of squids, cuttlefishes and octopuses

a. head-to-head (*Loligo bleekeri*)<sup>[26]</sup>; b. male-parallel (*Loligo bleekeri*)<sup>[26]</sup>; c. head-to-head (*Sepia esculenta*); d. distant mating (*Abdopus aculeatus*)<sup>[19]</sup>; Arrows indicate fertilization locations

### 4 受精与产卵

#### 4.1 受精产卵

头足类交配和产卵是相对独立过程,而受精与产卵则是连贯过程<sup>[30]</sup>。受精方式有体外、体内受精2种。对 *S. apama* 繁殖群体受精率测定、微卫星DNA检测和行为学观察综合分析发现,雌性在利用多个储存位置的精子时并不是随机的,而是具偏好性,优

先利用纳精囊处的精子(占67%)<sup>[21]</sup>。另外,输卵管具有储存精子功能<sup>[22]</sup>。头足类属卵生型,端黄卵,营卵黄营养,行盘状分裂,直接发育。分批成熟,分批产出,按照产卵的时间间隔分为间歇性和持续性产卵<sup>[30]</sup>。连续产卵的种类产卵后不久死亡,如皮氏枪乌贼 (*L. pealei*)、乳光枪乌贼 (*L. opalescens*) 等,而间歇产卵种类在产卵间歇期仍伴随有胴体生长和性腺发育<sup>[31]</sup>。



枪乌贼, 柔鱼类受精发生在精子储藏处, 即位于口下方的纳精囊和外套腔内开放的输卵管附近。头对头交配时, 精荚将被放置在纳精囊处; 平行式交配时, 精荚位于在输卵管口; 额外式交配时, 精荚处在两个位点上。卵子分批成熟, 分批产出具卵鞘包被的卵子, 卵鞘中含有数目大小不等的受精卵(表1)。大规模亲体会将卵产在公共产卵区, 而小群体将卵产在石块、海草上或缝隙内, 雌性彼此还能诱导产卵<sup>[32]</sup>。产卵常有2个高峰, 集中在夏季(7、8月份)以及秋冬季(10月份到来年1月份)<sup>[15, 33]</sup>。

乌贼受精发生在雌性口球下方的纳精囊周围, 与输卵管排出的卵子结合, 为体外受精。繁殖季节(如春、秋季), 乌贼会到具遮挡物的近海受精产卵。产卵附着基一般为海草和海底沉积物, 如海藻枝节、废弃的网笼、沙、珊瑚礁或岩石的裂缝等。乌贼很少具护卵行为, 部分卵会成为鱼的饵料。

蛸的纳精囊位于输卵管腺内, 卵子在输卵管处受精, 为体内受精。然后在泥沙地、珊瑚礁或空贝壳内产卵, 受精卵成簇状缠绕在基底附着基上。雌性伴随护卵行为, 通常不摄食直至死亡<sup>[34]</sup>。

## 4.2 头足类的产卵量

头足类产卵量和卵径种间差别很大(表1), 与生殖力、胴长、体质量正相关, 随营养状况及种群数量变动而变动。鸚鵡螺仅产几个到几十个卵, 卵子大, 长径达40 mm<sup>[35]</sup>。乌贼的产卵量从几百粒到几千粒, 长径自几毫米到20 mm。枪乌贼卵子较小, 包在透明的胶质鞘中, 每个卵鞘含卵数从几个到几百个不等, 个体产卵量几百个至几万个。卵鞘呈长形瓣状集聚一起, 多散布于海底, 或附于其他物体上。柔鱼等开眼类卵子更小, 通常长径小于1 mm, *Moroteuthis ingens*最大卵径1.8~2.7 mm, 产卵量为168 000~297 000粒<sup>[36]</sup>。蛸类产卵量种间差别很大, 大卵型的(如长蛸*O. variabilis*)产卵量100~200粒, 小卵型的(如真蛸)产卵量高达50万<sup>[37]</sup>。

## 5 护卵与孵化

### 5.1 护卵行为

某些头足类雌性会有护卵行为, 也存在雄性围

绕在雌性周围保护卵鞘的现象, 如中国枪乌贼(*L. chinensis*)<sup>[38]</sup>。多数乌贼将卵产出后, 迅速进行下一次交配, 任由产出卵子自行孵化。雌蛸具有护卵行为, 卵孵化前期, 有的种类雌性可能会短暂离开, 但它们能准确找到先前的产卵地点, 遇到可能的危险时, 用腕将卵带收集、包裹起来盖在身下, 如:*O. burryi*、*O. defilippi*、*O. hapalochlaena*。护卵过程中, 雌性亲体通常不摄食, 到孵化后期由于能量消耗, 肌肉疲惫和内乳酸含量的增加而死掉。很多情况下, 头足类产卵或护卵结束也就意味着生命的终结<sup>[39]</sup>。

### 5.2 孵化

孵化期长短因种类而异(表1)。孵化率一般可达70%~80%。水温是影响胚胎发育和孵化的主要因子之一, Sakaguchi等<sup>[40]</sup>通过3年人工孵化真蛸试验, 确定胚胎孵化与水温、时间的关系, 认为真蛸最低孵化温度为11.9℃, 有效积温299.4 d·℃。护卵行为、海区附着基丰富度、天敌(如摄食头足类卵的鱼类)分布都会影响孵化率高低。对于产卵量大的蛸类, 如真蛸, 卵发育还需要足够的溶解氧。卵表面常常会附着多种微生物和桡足类, 亲蛸会用漏斗不断喷射出的水流清洗卵表面, 保证卵发育的同步性。

## 6 展望

交配期是头足类繁殖行为的重要时期, 时间非常短暂(按分钟或小时计), 但却具有复杂的求偶、交配和繁殖策略: 代表了无脊椎动物交配系统和性别决定体系的进化趋势<sup>[17]</sup>。遗传学信息可以为繁殖行为, 特别是交配方式提供直接证据, 微卫星DNA技术作为验证交配方式、性别选择的最有效工具之一, 主要应用在具聚居繁殖习性的枪乌贼类<sup>[22, 25, 32, 46]</sup>。除了*S. apama*<sup>[47]</sup>, 大多数乌贼繁殖期几乎不群聚, 没有发现集体交配<sup>[48]</sup>。有关中国头足类繁殖方式、交配模式以及繁殖行为对遗传多样性影响等方面的研究仍相当匮乏。伴随着近海环境恶化以及过度捕捞, 头足类的种群数量大量缩减, 多样性降低, 从长远来看, 其种群结构和质量都可能发生重大变化, 增殖放流、资源保护正在逐步开展, 以中国习见头足类为代

表1 常见经济头足类产卵量、卵子大小以及孵化时间与温度  
Tab. 1 Egg-spawned number, egg size, hatching time as well as development temperature of economical cephalopods

| 种名<br>Species                            | 产卵量/粒<br>Egg-spawned number                    | 卵大小/mm<br>Egg size  | 孵化时间/d<br>Hatching time | 温度/℃<br>Temperature | 出处<br>References |
|------------------------------------------|------------------------------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|------------------|
| 真蛸<br><i>Octopus vulgaris</i>            | 10–50 万                                        | 2 × 1               | 47                      | 17–19               | [34]             |
| 短蛸<br><i>O. ocellatus</i>                | 300–400*                                       | 4.5–6.3 × 2.6–3.0   | 40–55                   | 15–21               | [41]             |
| 长蛸<br><i>O. variabilis</i>               | 140–160*<br>200*                               | 21.1–22.1 × 7.0–7.9 | 30–60                   | 自然水温                | [35,42]          |
| 金乌贼<br><i>Sepia esculenta</i>            | 1000–1500                                      | 16–21 × 12–14       | 15–25                   | 18–20               | [43]             |
| 虎斑乌贼<br><i>S. pharaonis</i>              | 500–3000                                       | 27–34 × 14–16       | 15                      | 28                  | [44]             |
| 日本无针乌贼<br><i>Sepiella japonica</i>       | 800–2000                                       | 11.0 × 7.6          | 22–28                   | 20–24               | [43]             |
| 中国枪乌贼<br><i>L. chinensis</i>             | 卵鞘长 95–120mm,<br>包卵量 180–200 / 鞘卵<br>鞘一般 20 多束 | 1 × 1.2             | 8–16                    | 23–27               | [38]             |
| 莱氏拟乌贼<br><i>Sepiotheuthis lessoniana</i> | 卵鞘长 62–84mm,<br>包卵量 2–9 / 鞘<br>一般 200–300 束    | 5.5–5.9 × 3.6–4.4   | 26                      | 23.5–24             | [45]             |

备注: \* 表示怀卵量

表的繁殖行为学基础研究势在必行。

头足类的产卵场水深一般在 20 ~ 200 m, 无论是观察繁殖行为, 还是采集受精卵、胚胎都相当困难, 也是困扰其发展的主要障碍。室内育苗试验、小规模试养以及工厂化养殖的发展, 为头足类繁殖行为学研究提供了可能。全人工养殖技术的突破对于该领域深入研究将很有裨益。

微卫星 DNA 技术在头足类交配模式的确立、精子竞争以及潜在雌性选择等研究领域取得了一定成效, 但是与行为学观察结果仍存在一定矛盾; 有学者认为, 头足类雌雄相互吸引与它们的气味和嗅觉关系密切; 也有人提出雄性间基因差异决定求偶竞争中的胜负, 目前尚无实验验证<sup>[17]</sup>。另外, 近年来随着头足类繁殖生理学、发育神经学的深入发展, 使得多学科多领域研究成果的融合成为可能, 必将进一步推动繁殖行为学的发展。

参考文献:

[1] 齐钟彦. 中国经济软体动物[M]. 北京: 农业出版社. 1998, 284–303.  
[2] Zheng X D, Wang R C, Wang X F, et al. Genetic variation in

populations of the common Chinese cuttlefish *Sepiella maindroni* (Mollusca: Cephalopoda) using allozymes and mitochondrial DNA sequence analysis. J Shellfish Res, 2001, 20 (3): 1 159–1 165.  
[3] 陈新军, 刘金立, 许强华. 头足类种群鉴定方法研究进展[J]. 上海水产大学学报, 2006. 15: 228–233.  
[4] 施慧雄, 焦海峰, 尤仲杰. 头足类动物繁殖生物学研究进展[J]. 水利渔业, 2008, 28: 5–8.  
[5] 吕国敏, 吴进锋, 陈利雄. 我国头足类增殖养殖研究现状及开发前景[J]. 南方水产, 2007, 3: 61–66.  
[6] 林祥志, 郑小东, 苏永全, 等. 蛸类养殖生物学研究现状及展望[J]. 厦门大学学报, 2006, 45: 213–218.  
[7] Moltschaniwskyj N A, Peel G T. Spawning aggregations of squid (*Sepioteuthis australis*) populations: a continuum of ‘microcohorts’ [J]. Rev Fish Biol Fisheries, 2007, 17: 183–195.  
[8] Natsukari Y, Tashiro M. Neritic squid resources and cuttlefish resources in Japan [J]. Mar Behav Physiol, 1991, 18: 149–226.  
[9] Hernández-García V. Reproductive biology of *Illex coindetii* and *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off northwest Africa (4° N, 35° N) [J]. Bull Mar Sci, 2002, 71: 347–366.  
[10] Tafur R, Villegas P, Rabí M. et al. Dynamics of maturation, seasonally of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters [J]. Fish Res, 2001, 54: 33–50.

- [11] O' Dor R, M Wells. Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. defflippi* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. J Exp Biol, 1978, 77: 15–31.
- [12] Otero J, González Á F, Siero M P, et al. Reproductive cycle and energy allocation of *Octopus vulgaris* in Galician waters, NE Atlantic [J]. Fish Res, 2007, 85: 122–129.
- [13] Arnold J M. Observations on the mating behavior of the squid *Sepioteuthis sepioidea* [J]. Bull Mar Sci, 1965, 15: 216–222.
- [14] Sifner S K, Vrgoc N. Population structure, maturation and reproduction of the European squid, *Loligo vulgaris*, in the Central Adriatic Sea [J]. Fish Res, 2004, 69: 239–249.
- [15] Hanlon R T, Smale M J, Sauer W H H. The mating system of the squid *Loligo vulgaris* reynaudii (Cephalopoda, Mollusca) off South Africa: fighting, guarding, sneaking, mating and egg laying behavior [J]. Bull Mar Sci, 2002, 71 (1): 331–345.
- [16] Corner B D, Moore H T. Field observations on the reproductive behavior of *Sepia latimanus* [J]. Micronesia, 1980, 16: 235–260.
- [17] Hanlon R T, Messenger J B. Cephalopod behaviour [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996: 91–97, 101–110, 125–127, 135.
- [18] Wada T, Takegaki T, Tohru M, et al. Reproductive behavior of the Japanese spineless cuttlefish *Sepiella japonica* [J]. Venus, 2006, 65 (3): 221–228.
- [19] Huffard C L, Caldwell R L, Boneka F. Mating behavior of *Abdopus aculeatus* (d' Orbigny 1834) (Cephalopoda: Octopodidae) in the wild [J]. Mar Biol, 2008, 154: 353–362.
- [20] Wada T, Takegaki T, Tohru M, et al. Sperm displacement behavior of the cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae) [J]. J Ethol, 2005, 23: 85–92.
- [21] Naud M J, Havenhand J N. Sperm motility and longevity in the giant cuttlefish, *Sepia apama* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. Mar Biol, 2006, 148: 559–566.
- [22] Iwata Y, Munehara H, Sakurai Y. Dependence of paternity rates on alternative reproductive behaviors in the squid *Loligo bleekeri* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2005, 298: 219–228.
- [23] Wodinsky J. Reversal and transfer of spermatophores by *Octopus vulgaris* and *O. hummelincki* [J]. Mar Biol, 2008, 155: 91–103.
- [24] Hanlon R T, Ament S A, Gabr H. Behavioral aspects of sperm competition in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Sepioidea: Cephalopoda). Mar Biol, 1999, 134: 719–728.
- [25] Shaw P W, Boyle P R. Multiple paternity within the brood of single females of *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae), demonstrated with microsatellite DNA markers [J]. Mar Ecol Prog Ser, 1997, 160: 279–282.
- [26] 岩田容子. ヤリイカにおける精子競争[J]. 遺伝, 2006.60(3): 53–56.
- [27] Perez J A A, Aguiar D C, Oliveira U C. Biology and population dynamics of the long-finned squid *Loligo plei* (Cephalopoda: Loliginidae) in southern Brazilian waters [J]. Fish Res, 2002, 58: 267–279.
- [28] 张炯, 卢伟成. 曼氏无针乌贼 *Sepiella maindroni* de Rochebrune 繁殖习性的初步观察. 水产学报, 1965. 2 (2): 35–44.
- [29] Wells M J, Wells J. Sexual displays and mating of *Octopus vulgaris* and *Octopus cyanea* and attempts to alter performance by manipulating the glandular condition of the animals [J]. Anim Behav, 1972, 20: 293–308.
- [30] Rocha F, Guerra A, Gonzalez A F. A review of reproductive strategies in Cephalopods [J]. Biol Reviews, 2001, 76: 291–304.
- [31] Rocha F, Guerra A. Signs of an extended and intermittent terminal spawning in the squids *Loligo vulgaris* Lamareck and *Loligo forbesi* Steenstrup (Cephalopoda: Loliginidae) [J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1996, 207: 177–189.
- [32] Shaw P W, Sauer W H H. Evidence for multiple paternity and complex fertilization dynamics in the squid *Loligo vulgaris reynaudii* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 2004, 270: 173–179.
- [33] Araya H, Ishii T. Population structure of common squid in the waters around Hokkaido [J]. Res Rep Tech Couns, Agric For Fish, 1972, 57: 192–205.
- [34] Iglesias J, Sánchez F J, Bersanob J G F, et al. Rearing of *Octopus vulgaris* paralarvae: Present status, bottlenecks and trends [J]. Aquaculture, 2007, 266: 1–15.
- [35] 董正之. 中国动物志—头足纲 [M]. 北京: 科学出版社, 1988: 32–33, 181–182.
- [36] Jackson G D, Semmens J M, Phillips K L, et al. Reproduction in the deepwater squid *Moroteuthis ingens* [J]. Mar Biol, 2004, 145: 905–916.
- [37] Mangold K. Food, feeding and growth in cephalopods [J]. Mem Natl Mus Vic, 1983, 44: 81–93.
- [38] 欧瑞木. 鱿鱼 [M]. 北京: 海洋出版社, 1990: 57, 59–63.
- [39] Laptikhovsky V V, Arkhipkin A I, Hoving H J T. Reproductive biology in two species of deep-sea squids [J]. Mar Biol, 2007, 152: 981–990.
- [40] Sakaguchi H, Hamano T, Nakazono A. Relationship between incubation days and rearing temperature of *Octopus vulgaris* eggs [J]. Bull J Soc Fish Oceanogr, 1999, 63 (4): 188–191.
- [41] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学 [M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1991: 244–250.
- [42] 吴常文, 吕永林. 浙江北部沿海长蛸生态分布初步研究 [J]. 浙江水产学院学报, 1995, 14 (2): 148–150.
- [43] 王如才, 王昭萍. 海水贝类养殖学 [M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2008: 491–495.

- [44] Nabhitabhata J, Nilaphat P. Life cycle of culture pharaon cuttlefish, *Sepia pharaonis* Ehrenberg 1831 [J]. Phuket Mar Biol Cen Special Pub, 1999, 19 (1): 25–40.
- [45] 崔相, 大島泰雄. アオリイカ (*Sepioteuthis lessoniana* Lesson) の発生と稚仔の成長について [J]. Venus, 1961, 21: 462–476.
- [46] V Camp L M, Donnellan S C, Dyer A R, et al. Multiple paternity in field- and captive-laid egg strands of *Sepioteuthis australis* (Cephalopoda : Loliginidae) [J]. Mar Fresh Res, 2004, 55: 819–823.
- [47] Hanlon R T, Naud M J, Shaw P W, et al. Behavioral ecology: transient sexual mimicry leads to fertilization [J]. Nature, 2005, 433: 212.
- [48] 李嘉泳. 金乌贼 *Sepia esculenta* 在黄渤海的结群生殖和洄游 [J]. 山东海洋学院报, 1963, 2: 69–108.

## Research progress in Cephalopod reproductive behaviors

ZHENG Xiao-dong<sup>1</sup>, HAN Song<sup>1</sup>, LIN Xiao-zhi<sup>2</sup>, LI Qi<sup>1</sup>

(1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2. Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen 361005, China)

**Abstract:** Cephalopods are a group of diverse, highly developed marine molluscs, which play an important role in ocean fisheries. Complex courtship, mating and reproductive behaviors of cephalopods represent the evolution trends of the mating and sex-determining system of invertebrate, which are also considered as direct factor to limit the size of the populations. Reproductive behaviors of cephalopods are summarized in detail, including sexual maturity, mating, mate guarding, fertilization, spawning, hatching, etc, as well as the application of microsatellite DNA marker technique in reproductive strategies. The prospects are also pointed out. This paper aims to provide some referential information for the research on genetic diversity, proliferating and releasing, resource restoration done in China in the recent years. [Jorunal of Fishery Sciences of China, 2009, 16 (3): 459–465]

**Key words:** Cephalopoda; reproductive behavior; microsatellite DNA