

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.19116

金乌贼雄性规格和社群数量对求偶与交配行为的影响

柏青青¹, 张东雪¹, 王林龙¹, 王展¹, 李文涛¹, 张秀梅^{1,2}

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. 青岛海洋科学与技术(试点)国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266072

摘要: 为探讨不同规格雄性金乌贼(*Sepia esculenta*)在求偶交配过程中的竞争及优势等级, 采用实验生态学方法, 在室内可控条件下分别设置 1L1S 组、1L2S 组和 1L4S 组(L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性, 数字表示实验中雄性金乌贼数量), 连续摄像观察和记录金乌贼的繁殖行为。结果显示: (1)繁殖过程中金乌贼具有明显的领域行为和护卫伴游行为。(2)随着群体中小规格雄性比例的增加, 处于优势地位的大规格雄性个体的优势等级发生变化, 主要表现为大规格雄性护卫伴游时间、成功交配次数逐渐减少, 而小规格雄性护卫伴游时间、成功交配次数逐渐增多。(3)当群体中小规格雄性较少时, 大规格雄性常常主动攻击小规格雄性, 而当小规格雄性数量远大于大规格雄性时, 小规格雄性主动向其他雄性发起攻击, 以争取护卫权和交配权。研究表明, 雄性金乌贼的规格和数量对于求偶竞争以及交配行为具有显著影响。随着繁殖群体中小规格雄性增多, 大规格雄性成功交配次数逐渐降低。1L4S 组成功交配次数稍高于 1L2S 组, 显著高于 1L1S 组($P<0.05$)。人工苗种繁育过程中选择合适规格的雄性亲体和合理的雌雄比例, 对提高金乌贼繁殖效率具有重要意义。

关键词: 金乌贼; 雄性规格; 竞争行为; 交配行为; 优势等级

中图分类号: S968

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)02-0147-11

金乌贼(*Sepia esculenta* Hoyle, 1885), 俗称墨鱼、乌鱼, 隶属软体动物门(Mollusca)、头足纲(Cephalopoda)、乌贼目(Sepioidea)、乌贼科(Sepiidae)、乌贼属, 广泛分布于朝鲜西南海域以及菲律宾群岛海域, 日本北海道以南, 中国黄渤海、东海、南海, 是中国北方海域经济价值最高的乌贼, 也是重要的增殖放流种类^[1-2]。目前关于金乌贼的研究多集中在不同时期生长发育特征^[3-5]、生殖洄游^[2]、繁殖模式^[6]及幼体捕食行为^[7]等内容。有关金乌贼繁殖行为的研究较少, Wada 等^[8]研究了金乌贼的精子替代, 王亮等^[9]系统观测了金乌贼相关繁殖行为特点, 如交配与产卵、争斗和求偶行为等。研究发现, 动物规格的大小决定其繁殖竞争力不同^[10-13]。Rhodes 等^[11]研究发现, 规格大的个体(长度大于 12%)能够获得更多交配机会; 王亮等^[9]研

究发现, 在繁殖过程中, 雌性金乌贼通常将大规格雄性视为配偶的第一选择。而不同规格和群体数量的雄性金乌贼在同时面对雌性个体时具有何种求偶和交配行为, 规格和群体密度对雄性优势等级有何影响尚未见系统报道。

本研究对实验水槽中不同规格雄性金乌贼的繁殖行为进行连续摄像观察和分析, 并通过增加群体中小规格雄性的比例, 探讨了不同规格雄性求偶竞争与交配行为的差异, 以及群体密度对雄性优势等级的影响, 以期进一步丰富金乌贼繁殖生物学研究内容。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验于 2017 年 6 月在青岛金沙滩水产开发有

收稿日期: 2019-05-10; 修订日期: 2019-06-10.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41676153); 山东省重大科技创新工程专项(2018SDKJ0501).

作者简介: 柏青青(1995-), 女, 硕士研究生, 专业方向为渔业资源增殖学. E-mail: baiqingqing988@163.com

通信作者: 张秀梅, 教授. E-mail: xiumei1227@163.com

限公司育苗车间进行。所用金乌贼亲体均采集于青岛薛家岛周边海域(35°59'N, 120°19'E), 选取状态良好, 处于繁殖盛期的雌雄亲本 78 只(18♀60♂)暂养备用, 测量并记录实验亲本的胴背长和体重等形态学指标。暂养池为砂滤流水, 每天换水量 100%。24 h 持续充氧, 海水盐度 31~32, 温度 19~20.5℃, pH7.7~7.8; 每日 9:00 投喂活体凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)。

1.2 实验方法

共设置 3 个实验组, 分别在玻璃钢实验水槽(2.2 m×1.2 m×0.7 m)中放入 1 只性成熟雌性以及 1L1S、1L2S、1L4S 不同规格的性成熟雄性(L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性, 数字表示实验中雄性金乌贼数量)。大规格雄性胴背长(18.04±1.43) cm, 体重(723.96±147.47) g; 小规格雄性胴背长(14.50±0.89) cm, 体重(404.53±59.04) g; 雌性胴背长(14.90±0.89) cm, 体重(476.99±87.69) g。将摄像机固定于实验水槽边缘, 记录水槽中金乌贼的繁殖行为, 实验共进行 2 d, 每天 9:00–16:00 连续摄像。观察并统计 2 d 内不同实验组雌性个体每日产卵数以及不同规格雄性的成功交配次数、尝试交配次数, 雄性与雌性尝试靠近对方的次数, 雄性之间的打断交配与争斗次数、雌性与雄性的喷墨次数以及雄性护卫伴游时间。3 个实验组每组设置 6 个重复。

1.3 行为分析

通过解析 3 个实验组 6 个重复 2 天的实验录像, 定义了交配、攻击、防御以及护卫伴游 4 种不同的行为类型(表 1)。研究表明, 雄性金乌贼在交配期间通过试探靠近雌性个体后, 通常用腕触

碰雌性个体后进行尝试交配, 找到合适的时机雌雄个体触腕交缠, 形成“头对头”方式进行交配^[9]。繁殖期的雄性通常在雌性身边伴游, 在争夺雌性个体交配权时会发生其他雄性个体打断交配行为, 或用腕直接撞击其他雄性个体等攻击行为, 被攻击的雄性个体常做出喷墨等防御行为(图 1)。

1.4 数据分析

利用 Gplayer 软件对录像资料进行分析, Adobe Illustrator CS6 进行行为绘图及分析。不同实验组合之间的差异性检验利用 SPSS 19.0 进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 显著性水平 $\alpha=0.05$ 。统计数据均以平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表示。

2 结果与分析

2.1 不同组合雌性金乌贼产卵量

每组雌性金乌贼日平均产卵量如图 2 所示。1L2S 实验组中雌性金乌贼日平均产卵量最大, 高于 1L4S 实验组, 但差异不显著($P>0.05$)。1L1S 实验组中雌性金乌贼日平均产卵量最小, 低于其他实验组, 但差异不显著($P>0.05$)。

2.2 交配行为

2.2.1 成功交配行为 不同规格雄性与雌性的平均成功交配次数如图 3 所示。经录像观察发现, 在求偶交配过程中, 通常雄性较为主动, 用腕包裹雌性的头部, 在雌性接受交配后, 便将腕与雄性的腕交叉在一起, 采取“头对头”的方式进行交配。在 2 d 的观察期中, 1L1S 组的大规格雄性与雌性成功交配(3.5±2.74)次, 小规格雄性成功交配(0.17±0.17) 次, 两者之间差异不显著($P>0.05$)。在 1L2S 组中, 大规格雄性与雌性的成功交配次数

表 1 金乌贼 4 种不同行为的定义
Tab. 1 The definition of 4 different behavior types of *Sepia esculenta*

行为 behavior		行为定义 definition
交配行为 mate behavior	尝试靠近 try to approach	某一个体靠近另外一只异性个体
	尝试交配 try to mate	雄性个体用张开的触腕接近雌性个体
	成功交配 successful mating	雌雄个体触腕交缠, 头对头进行交配
攻击行为 aggressive behavior	争斗行为 attack	主动出击, 用腕鞭笞或直接撞击对方
	打断交配 disturb mating	其他雄性个体用腕触碰交配个体头部之间的交缠部
防御行为 submissive behavior	喷墨 squirt	在斗争中, 个体通过喷墨来防御
伴游行为 accompany behavior	护卫伴游 guard and accompany	雄性个体始终伴游在求偶雌性个体的身边

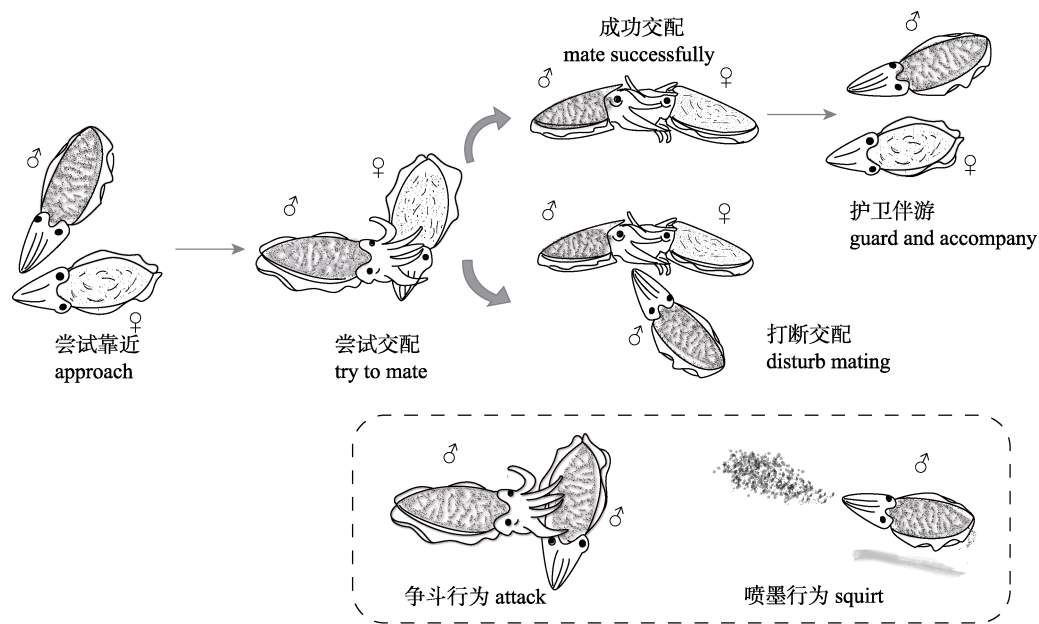


图 1 金乌贼繁殖过程中的行为
Fig. 1 The behaviors of *Sepia esculenta* in reproductive process

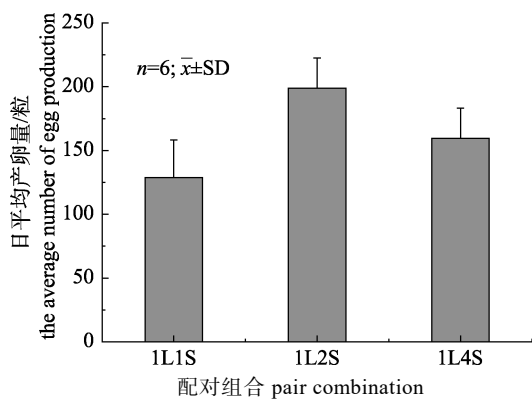


图 2 不同配对组合中雌性金乌贼日平均产卵量
L 和 S 分别表示大规格和小规格雄性. 1L1S 表示 1 个雌性与 1 个大规格雄性和 1 个小规格雄性配对组合, 依此类推.

Fig. 2 The average egg production in each experimental group of *Sepia esculenta*

L and S represent males in large size and small size, respectively. 1L1S indicates 1 female is paired with 1 male in large size and 1 male in small size, and the like.

(0.83 ± 0.4) 稍低于小规格雄性 (2.67 ± 1.41), 且无显著差异 ($P > 0.05$)。而在 1L4S 组中, 大规格雄性与雌性无交配行为, 而小规格雄性与雌性成功交配 (5.17 ± 0.83) 次。

上述结果表明, 随着群体中小规格雄性增多, 大规格雄性成功交配次数逐渐降低。而对于小规格雄性, 1L4S 组成功交配次数稍高于 1L2S 组, 并且显著高于 1L1S 组 ($P < 0.05$)。

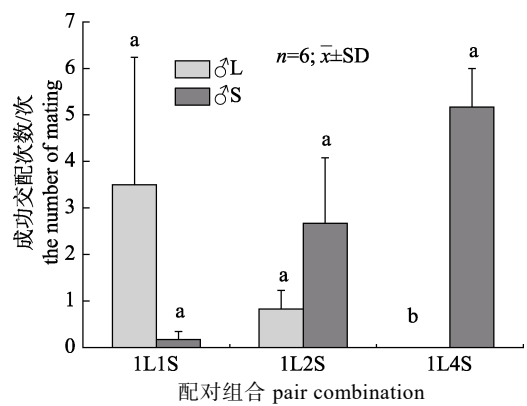


图 3 不同配对组合中金乌贼雄性成功交配次数
L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性, 1L1S 表示 1 个雌性与 1 个大规格雄性和 1 个小规格雄性配对组合, 依此类推。柱形上方字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 3 The number of successful mating for different *Sepia esculenta* pair combination groups

L and S represent males in large size and small size, respectively; 1L1S indicates 1 female is paired with 1 male in large size and 1 male in small size, and the like. Different letters on the column indicate significant difference ($P < 0.05$).

2.2.2 尝试交配行为 分析 2 d 的录像资料可知, 繁殖期的雄性金乌贼时常张开腕包住雌性头部, 或向雌性头部吹水, 或游至雌性前方并用腕摩擦雌性的腕部, 试图与雌性进行交配, 但通常雌性并未做出回应, 甚至后退一定的距离来躲避雄性的接触。不同规格雄性金乌贼平均尝试交配次数

如图 4 所示。在 1L1S 组中,大规格雄性尝试交配次数(62.00 ± 12.74)显著高于小规格雄性(6.17 ± 4.98)($P < 0.05$)。在 1L2S 组中,小规格雄性尝试交配次数(11.67 ± 3.96)高于大规格雄性(2.33 ± 1.20),但差异不显著($P > 0.05$)。在 1L4S 组中,大规格和小规格雄性尝试交配次数分别为(0.17 ± 1.67)、(29.17 ± 5.36),两者之间有显著差异($P < 0.05$)。1L1S 组大规格雄性尝试与雌性交配的次数显著高于另外两个实验组($P < 0.05$),而在 1L4S 组小规格雄性尝试交配次数却显著高于 1L1S 组和 1L2S 组($P < 0.05$)。

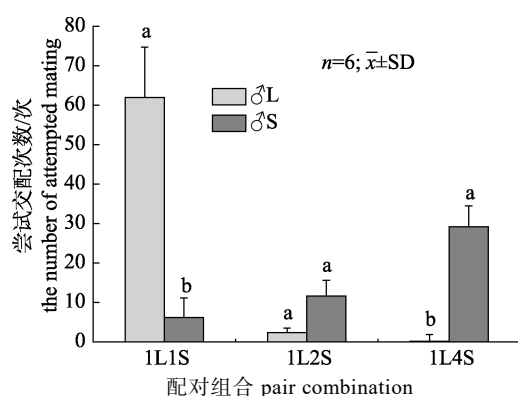


图 4 不同配对组合中金乌贼雄性尝试交配次数

L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性,1L1S 表示 1 个雌性与 1 个大规格雄性和 1 个小规格雄性的配对组合,依此类推。柱形上方字母不同表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 4 The number of attempt mating for different *Sepia esculenta* pair combination groups

L and S represent males in large size and small size, respectively; 1L1S indicates 1 female is paired with 1 male in large size and 1 male in small size, and the like. Different letters on the column indicate significant difference ($P < 0.05$).

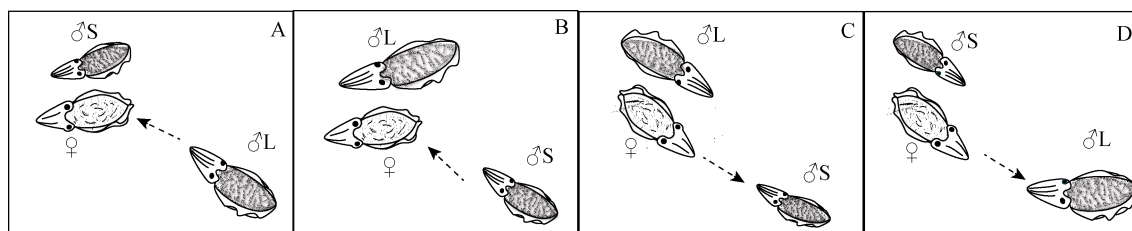


图 5 求偶过程中金乌贼雌雄尝试靠近行为的互动关系

A. $\text{♂L} \rightarrow \text{♀}$: 大规格非护卫雄性尝试靠近雌性; B. $\text{♂S} \rightarrow \text{♀}$: 小规格非护卫雄性尝试靠近雌性; C. $\text{♀} \rightarrow \text{♂S}$: 雌性主动靠近小规格非护卫雄性; D. $\text{♀} \rightarrow \text{♂L}$: 雌性主动靠近非护卫的大规格雄性。

Fig. 5 The interaction between male and female *Sepia esculenta* in trying to approach behavior during courtship

A. Large $\text{♂} \rightarrow \text{♀}$: Large non-guarding male tried to approach female; B. Small $\text{♂} \rightarrow \text{♀}$: Small non-guarding male tried to approach female; C. $\text{♀} \rightarrow \text{Small } \text{♂}$ non-guarding: female tried to approach small non-guarding male; D. $\text{♀} \rightarrow \text{Large } \text{♂}$ non-guarding: female tried to approach large non-guarding male.

2.2.3 尝试靠近行为 尝试靠近行为常发生在雌性个体与非护卫伴游雄性个体间。在护卫伴游过程中会出现非伴游雄性个体靠近雌性个体,以及雌性个体躲避伴游雄性个体而靠近非护卫伴游个体。

当雌性身边已有雄性护卫时,其他未参与护卫的雄性不会因此放弃护卫的机会,虽在距离雌性较远处静止伏底,但仍观望雌性的状态,一旦有合适的机会,非护卫雄性则会立即游向雌性,争取护卫和与雌性交配的机会。根据雄性规格的不同,将非护卫雄性尝试靠近雌性的行为分为 A 类和 B 类: (A)大规格非护卫雄性尝试靠近雌性,即 $\text{♂L} \rightarrow \text{♀}$; (B)小规格非护卫雄性尝试靠近雌性,即 $\text{♂S} \rightarrow \text{♀}$ (图 5)。例如,当大规格雄性护卫雌性时,若小规格雄性试图靠近并游向雌性,那么雌性在对小规格雄性进行识别后,将做出原地等待或者游走避让等行为,与此同时正在护卫的大规格雄性会立即游至雌性与小规格雄性中间,并作出示威状吓退小规格雄性,小规格雄性被阻挡后会游至距离大规格雄性最远的位置伏底,等待下一次靠近雌性的机会。当小规格雄性护卫雌性时,亦出现相似的情况。

在长时间的护卫伴游后,雌性有时会主动游离护卫雄性而游向非护卫雄性,根据非护卫雄性的规格不同,将此情况分为 C 类和 D 类: (C)雌性主动靠近小规格非护卫雄性,即 $\text{♀} \rightarrow \text{♂S}$; (D)雌性主动靠近大规格非护卫雄性,即 $\text{♀} \rightarrow \text{♂L}$ 。该行为发生后,护卫雄性依旧会游至雌性与非护卫雄性中间,阻碍两者的接触。

分析录像资料可知, 在 1L1S 组中, 由于大部分时间雌性都处在大规模雄性的护卫伴游中, 未出现 A 类行为, B 类行为发生次数最多, 其比例达 84.2%。在 1L2S 组中, 未出现 D 类行为, B 类行为发生的概率稍高于 A 类, 显著高于 C 类行为 ($P<0.05$)。在 1L4S 组中, B 类行为发生比例最高, 显著高于 A 类、C 类和 D 类行为 ($P<0.05$) (表 2)。

2.3 攻击行为

2.3.1 打断交配行为 当雌性与护卫雄性交配时, 非护卫雄性会游至交配双方附近, 并尝试用腕接触两者头之间腕的交缠部, 以期打断交配, 此时, 交配雄性体色瞬间变得异常鲜艳, 腕张开, 与非护卫雄性对峙, 甚至喷墨驱赶对方。若护卫雄性与非护卫雄性对峙后并未发生争斗, 该过

程以非护卫雄性自动游离该区域告终。在为时 2 d 的观察实验中, 根据非护卫雄性规格的不同, 将打断交配行为分成以下 3 类: (A) 大规模非护卫雄性打断小规模护卫雄性与雌性的交配, 即 $\text{♂L} \rightarrow \text{♂S}$; (B) 小规模非护卫雄性打断大规模护卫雄性与雌性的交配, 即 $\text{♂S} \rightarrow \text{♂L}$; (C) 小规模非护卫雄性打断小规模护卫雄性与雌性的交配, 即 $\text{♂S} \rightarrow \text{♂S}$ (图 6)。

如表 3 所示, 在 1L1S 组中, A 类和 B 类行为发生的比例均为 50%。在 1L2S 组中, A 类和 B 类行为没有发生, C 类行为占据 100%。在 1L4S 组中, 未发生 B 类行为, C 类行为发生比例高于 A 类, 但差异不显著 ($P>0.05$)。

2.3.2 争斗行为 雄性争斗行为的发生较为普遍,

表 2 求偶过程中金乌贼雌雄尝试靠近行为的比例
Tab. 2 The proportion of male and female *Sepia esculenta*'s trying to approach behavior during courtship

配对组合 pair combination	实验重复 number of experiment	样本数目 number of sample	行为种类 behavior pattern			
			A	B	C	D
1L1S	6	12	0	84.2	15.8	0
1L2S	6	18	38.8	51.0	10.2	0
1L4S	6	30	11.1	82.3	4.4	2.2

注: A. $\text{♂L} \rightarrow \text{♀}$, 大规模非护卫雄性尝试靠近雌性; B. $\text{♂S} \rightarrow \text{♀}$, 小规模非护卫雄性尝试靠近雌性; C. $\text{♀} \rightarrow \text{♂S}$, 雌性主动靠近小规模非护卫雄性; D. $\text{♀} \rightarrow \text{♂L}$, 雌性主动靠近非护卫的大规模雄性。
Note: A. Large $\text{♂} \rightarrow \text{♀}$, Large non-guarding male tried to approach female; B. Small $\text{♂} \rightarrow \text{♀}$, Small non-guarding male tried to approach female; C. $\text{♀} \rightarrow \text{Small } \text{♂}$ non-guarding, Female tried to approach small non-guarding male; D. $\text{♀} \rightarrow \text{Large } \text{♂}$ non-guarding, Female tried to approach Large non-guarding male.

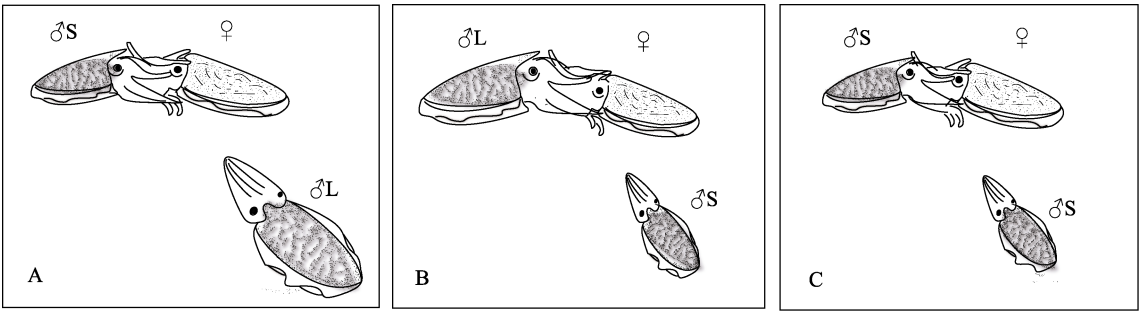


图 6 交配过程中不同规格雄性金乌贼打断交配的行为

A. $\text{♂L} \rightarrow \text{♂S}$: 大规模非护卫雄性打断小规模护卫雄性与雌性的交配; B. $\text{♂S} \rightarrow \text{♂L}$: 小规模非护卫雄性打断大规模护卫雄性与雌性的交配; C. $\text{♂S} \rightarrow \text{♂S}$: 小规模非护卫雄性打断小规模护卫雄性与雌性的交配。
Fig. 6 The behavior of interrupting mating in different size male *Sepia esculenta*
A. Large $\text{♂} \rightarrow \text{Small } \text{♂}$: The mating of small guarding male and female was interrupted by large non-guarding male;
B. Small $\text{♂} \rightarrow \text{Large } \text{♂}$: The mating of large guarding male and female was interrupted by small non-guarding male;
C. Small $\text{♂} \rightarrow \text{Small } \text{♂}$: The mating of small guarding male and female was interrupted by small non-guarding male.

表 3 交配过程中不同规格雄性金乌贼打断交配的行为发生比例

Tab. 3 The proportion of interrupting mating behavior in different size male *Sepia esculenta*

n=6; $\bar{x}\pm SD$; %

配对组合 pair combination	实验重复 number of experiment	样本数目 number of sample	行为种类 behavior pattern		
			A	B	C
1L1S	6	12	50	50	0
1L2S	6	18	0	0	100
1L4S	6	30	39.8	0	60.2

注: A. ♂L→♂S, 大规格非护卫雄性打断小规格护卫雄性与雌性的交配; B. ♂S→♂L, 小规格非护卫雄性打断大规格护卫雄性与雌性的交配; C. ♂S→♂S, 小规格非护卫雄性打断小规格护卫雄性与雌性的交配。

Note: A. Large♂→Small♂, The mating of small guarding male and female was interrupted by large non-guarding male; B. Small♂→Large♂, The mating of large guarding male and female was interrupted by small non-guarding male; C. Small♂→Small♂, The mating of small guarding male and female was interrupted by small non-guarding male.

贯穿于整个繁殖期, 争夺交配权、保卫自我领地的过程均可发生争斗。一方面, 当非护卫雄性持续靠近雌性时, 护卫雄性会立即游至雌性与非护卫雄性之间, 并翘起第一对腕, 尽力张开其余 3 对腕的同时, 身体颜色变得异常鲜艳, 并侧倾身体以驱赶非护卫雄性, 此时非护卫雄性表现出相同的状态, 与护卫雄性进行抗衡对峙。若对峙成功, 通常非护卫雄性自动游离至距护卫雄性较远的区域; 若对峙失败, 两雄性立即用腕和身体撞击对方, 最后以喷墨结束争斗。观察发现, 当在一定区域范围内雄性数量较多时, 雄性相遇的几率变大, 为保护自身领域, 雄性之间发生争斗行为的次数增多, 该现象常发生于 1L4S 组。根据争斗行为发起者规格的不同, 将争斗行为分为以下 3 类: (A)大规格雄性主动攻击小规格雄性, 即♂L→♂S; (B)小规格雄性主动攻击大规格雄性, 即♂S→♂L; (C)小规格雄性主动攻击小规格雄性, 即♂S→♂S。3 个实验组中各争斗行为发生的平均次数如图 7 所示。

在 1L1S 组中, A 类行为发生的次数(4.83±1.67)高于 B 类(1.33±1.15), 但差异不显著($P>0.05$)。在 1L2S 组中, A 类行为发生的次数(11.83±4.49)显著高于 B 类(0.83±0.4)和 C 类(1.5±1.31)($P<0.05$)。在

1L4S 组中, C 类行为发生的次数(17±10.76)高于 A 类(1.83±0.6)和 B 类(1.33±1.14), 但差异不显著($P>0.05$)。

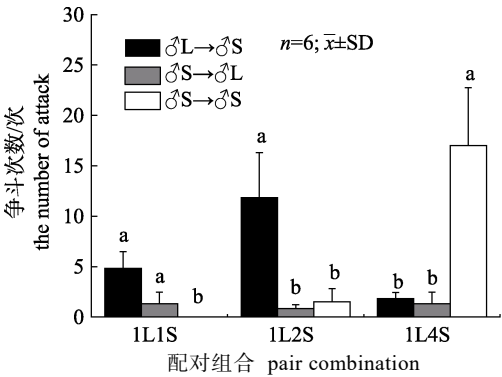


图 7 不同配对组合中雄性金乌贼的争斗次数
L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性, 1L1S 表示 1 个雌性与 1 个大规格雄性和 1 个小规格雄性的配对组合, 依此类推。柱形上方字母不同表示差异显著($P<0.05$)。

Fig. 7 The number of attack in different *Sepia esculenta* pair combination groups
L and S represent males in large size and small size, respectively; 1L1S indicates 1 female is paired with 1 male in large size and 1 male in small size, and the like. Different letters on the column indicate significant difference ($P<0.05$).

比较分析得出, A 类行为在 1L2S 组发生的次数高于 1L1S 组($P>0.05$), 并显著高于 1L4S 组($P<0.05$)。B 类行为在 3 组中发生的次数均无显著差异($P>0.05$)。

2.4 喷墨行为

当金乌贼遇到危险或刺激时, 常以喷墨作为自我保护屏障, 迅速躲避危险。3 个实验组中雌性和不同规格雄性的平均喷墨次数如图 8 所示。在 1L1S 组中, 大规格雄性喷墨次数(1.17±0.48)稍高于雌性(0.33±0.21), 差异不显著($P>0.05$), 且未发现小规格雄性喷墨的现象。在 1L2S 组中, 小规格雄性喷墨次数(3.17±1.66)略高于雌性(0.33±0.21)和大规格雄性(1.00±0.52), 且三者之间无显著差异($P>0.05$)。在 1L4S 组中, 小规格雄性喷墨次数(3.33±1.71)高于雌性(0.83±0.54)和大规格雄性(0.33±0.33), 且差异不显著($P>0.05$)。

雌性在 1L4S 组中的喷墨次数稍高于 1L1S 组和 1L2S 组。大规格雄性在 1L4S 组中的喷墨次数小于其他两个实验组, 而小规格雄性在 1L1S 组

中未发现喷墨现象, 在 1L2S 组和 1L4S 组中的总喷墨次数相差不大, 而 1L2S 组每只小规格雄性喷墨次数稍高于 1L4S 组。

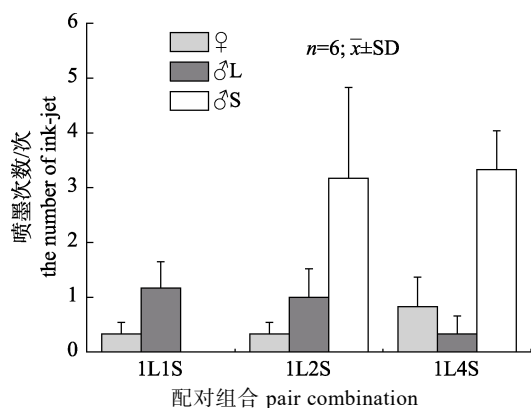


图8 不同配对组合中雌雄金乌贼喷墨次数

L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性, 1L1S 表示 1 个雌性与 1 个大规格雄性和 1 个小规格雄性配对组合, 依此类推。

Fig. 8 The number of ink-jet in different *Sepia esculenta* pair combination groups

L and S represent males in large size and small size, respectively; 1L1S indicates 1 female is paired with 1 male in large size and 1 male in small size, and the like.

2.5 护卫伴游行为

当雄性与雌性交配完成后, 通常雄性不会立即游走, 而是暂留雌性身边, 陪伴雌性伺机进行下一次交配。伴游过程中常发生以下三种情况。第一, 当非护卫雄性靠近雌性时, 护卫雄性便会奋力驱赶, 与之争斗, 直到非护卫雄性游至较远区域为止。若争斗失败, 原护卫雄性游离该区域, 非护卫雄性伴游于雌性身侧。第二, 当非护卫雄性在距离护卫雄性较远的位置伏底静止时, 非护卫雄性无法对护卫雄性产生威胁, 此时护卫雄性则会游离雌性一段距离。若独处的雌性稍有动作, 护卫雄性同样会立即游至雌性身侧, 继续护卫任务。若非护卫雄性趁机游向雌性, 此时护卫雄性将迅速游至雌性身侧, 体色立即变得异常鲜艳, 并翘起第一对腕以阻挡非护卫雄性的靠近。第三, 当雄性护卫时间过长时, 雌性则会试图躲开雄性的保护, 但护卫雄性仍旧紧追不舍, 并在游动过程中一直处在雌性和非护卫雄性之间, 防止非护卫雄性的介入。

分析录像资料可知, 在 1L1S 组中, 大规格雄

性平均每小时的护卫伴游时间 $[(58.88 \pm 1.24) \text{ min/h}]$ 显著高于小规格雄性 $[(0.05 \pm 0.05) \text{ min/h}]$ ($P < 0.05$)。在 1L2S 组中, 小规格雄性平均每小时的护卫伴游时间 $[(37.43 \pm 11.63) \text{ min/h}]$ 稍高于大规格雄性 $[(22.02 \pm 11.72) \text{ min/h}]$, 但差异不显著 ($P > 0.05$)。在 1L4S 组中, 小规格雄性平均每小时的护卫伴游时间 (58.20 ± 0.85) 显著高于大规格雄性 (0.46 ± 0.35) ($P < 0.05$) (图 9)。随着群体中小规格雄性的比例不断增大, 不同规格雄性的护卫伴游时间存在差异, 大规格雄性护卫伴游时间呈显著降低趋势 ($P < 0.05$), 而小规格雄性的护卫伴游时间呈显著升高趋势 ($P < 0.05$)。

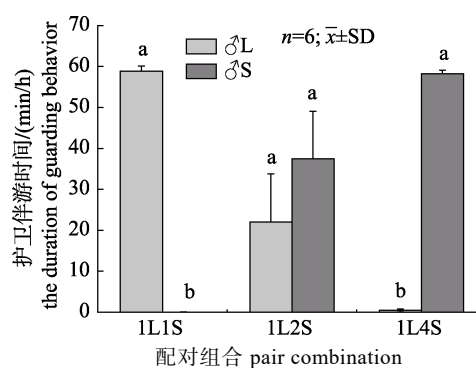


图9 不同配对组合中雄性金乌贼护卫伴游时间

L 和 S 分别表示大规格雄性和小规格雄性, 1L1S 表示 1 个雌性与 1 个大规格雄性和 1 个小规格雄性的配对组合, 依此类推。柱形上方字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 9 The time of guarding behavior in different *Sepia esculenta* pair combination groups

L and S represent males in large size and small size, respectively; 1L1S indicates 1 female is paired with 1 male in large size and 1 male in small size, and the like. Different letters on the column indicate significant difference ($P < 0.05$).

3 讨论

3.1 求偶交配过程中的竞争策略

研究发现, 随着群体中小规格雄性数量的增加, 大规格雄性成功交配次数和尝试交配次数均呈现降低趋势。在 1L1S 组中, 也正是由于大规格雄性频繁地与雌性进行交配, 留给雌性产卵的时间与空间不足, 使得该组 2 日内平均产卵量低于其他两个实验组。而 1L4S 组, 随小规格雄性个体数量增加, 雄性个体间的争斗加剧, 雌性产卵行为受到干扰, 该组平均产卵量也低于雌性比较

适中、争斗较少的 1L2S 组。由此说明,适宜的密度和雌雄比对繁殖效率影响显著。繁殖期的马那瓜丽体鱼(*Cichlasoma managnense*),密度越高,争斗频次越高,亲鱼的交配行为会明显受阻^[14]。养殖密度的增加,可能造成大西洋鲑(*Salmo salar*)产卵的终止,甚至影响配子的产生和胚胎的发育,进一步影响子代的健康生长^[15]。减少群体密度可缓和攻击行为的发生^[16]。而在群体数量发生变化时,雄性美国旗鱼(*Jordanella floridae*)对同性之间的攻击行为却无显著变化^[17]。综上,竞争激烈与否取决于种类的生活习性和繁殖习性,喜集群的种类无明显竞争行为,而具有复杂繁殖行为的种类常通过竞争来争夺生活资源与交配权。

本研究发现,当小规格雄性金乌贼较少时,大规格雄性常常主动攻击小规格雄性,而当群体中小规格雄性数量远大于大规格雄性时,小规格雄性则会主动对其他雄性发起攻击,以保卫领域,并争取护卫权和交配权。Guo 等^[18]在研究许氏平鲉(*Sebastes schlegelii*)社群等级时发现,当群体中大规格个体不存在时,小规格个体间将表现出更加激烈的争斗行为。尽管如此,为降低能量消耗,本实验中小规格雄性优先选择打断同等规格雄性与雌性的交配。

3.2 领域行为与优势等级的转变

繁殖期的领域行为有利于个体的繁殖成功,雄性个体在繁殖过程中表现出较强的领域行为。同短蛸(*Octopus ocellatus*)一样,金乌贼也具有较强领域行为^[19]。无论是与雌性交配还是护卫伴游,一旦有非护卫雄性闯入,护卫雄性立即做出反应,对非护卫雄性进行驱赶,甚至与非护卫雄性发生争斗以捍卫交配权和护卫权,优势个体占据领地,劣势个体将游至距优势个体较远处伏底静止,等待下一次与雌性接触的机会。日本沼虾(*Macrobrachium nipponensis*)在繁殖前和繁殖过程中亦表现出明显的领域行为,如争夺和博弈,栖息时彼此保持一段距离等^[20]。

雄性的护卫伴游行为常发生在交配行为之后,雄性短须裂腹鱼(*Schizothorax wangchiachii*)和虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)等均有护卫伴游行为^[21-22]。对于金乌贼而言,护卫伴游的雄性常于雌性周围

3~24 cm 范围之内活动^[9],以寻找与雌性个体交配的机会。研究结果显示,金乌贼具有明显的护卫伴游行为,但随着群体中小规格雄性比例的增加,大规格雄性护卫伴游时间逐渐减少,小规格雄性护卫伴游时间逐渐延长,出现优势等级转移现象。通常雌性金乌贼倾向于接受比自身规格大的雄性个体作为配偶^[23]。在索科罗等足虫(*Thermosphaeroma thermophilum*)^[24]、泥滩招潮蟹(*Uca rapax*)^[25]和罗洛斯绣斑螯虾(*Orconectes rusticus*)^[26]的研究中也发现雌性个体更倾向选择大规格雄性。这是因为群体中大规格雄性的优势等级较高,摄食和活动能力较强,进而抑制了小规格雄性的繁殖活动^[22, 27]。但当小规格个体数量增加时,大个体在群体中的等级地位发生转变。由此判断,随着侵占领域的小规格竞争者数量的增加,大个体保卫交配权所付出的代价也随之增加,这种代价和收益之间的权衡,使得大规格雄性放弃了争斗和对雌性的护卫伴游。

鱼类的优势等级通常具有较大的弹性空间。规格大的个体,对于资源掌控力较高,处于优势地位的可能性较大。但当群体数量和结构发生改变,小规格个体的数量较多,大规格个体在规格上的优势下降,其获取食物源、领域权的竞争力下降,导致小个体占据优势地位^[28]。廖彩萍等^[29]在探究有效性比(参与交配的雄性与雌性数量的比值)对高体鳊鲂(*Rhodeus ocellatus*)和彩石鳊鲂(*R. lighti*)领域行为的影响时发现,随着有效性比的增大,原本处于优势地位的领域鱼逐渐被迫放弃所占据的领域空间,出现领域鱼更替现象,原领域鱼通过改变策略伺机行动以增加自己繁殖后代的几率。Sloman 等^[30]研究发现在棕鲮(*Salmo trutta*)社群等级稳定形成后,水流速度的改变会使原来处于优势地位的个体转为劣势个体。在斑马鱼(*Danio rerio*)中,优势等级会在稳定形成后发生转变^[31]。Tanner 等^[32]认为当群体的结构和数量发生改变时,需要重新进行优势地位的争夺。生物个体能够自我评估自己在一场争斗中的实力,从而选择攻击或者防御^[33]。多数研究指出,大个体相对于小个体花费更少的能量进行争斗,大规格个体一般处于优势地位。而在优势等级形成过

程中激烈的竞争造成大量能量的消耗以及损伤,大个体不能继续处于优势地位,转而由小个体中的优势个体替代。有研究表明,处于优势地位的个体能够获得更多交配的机会,从而增加其生殖成功率^[34]。关于金乌贼社群等级的差异对其繁殖效率的影响尚需进一步研究。

参考文献:

- [1] Dong Z Z. World Ocean Economy Biology in Cephalopod [M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1991: 197-207. [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: 197-207.]
- [2] Li J Y. On the breeding and migration of the Golden cuttlefish, *Sepia esculenta* Hoyle, living in Yellow Sea[J]. Journal of Shandong College of Oceanology, 1963(2): 69-108. [李嘉泳. 金乌贼 *Sepia esculenta* Hoyle 在黄渤海的结群生殖和洄游[J]. 山东海洋学院学报, 1963(2): 69-108.]
- [3] Lei S H, Zhang X M, Zhang P D, et al. Early development of golden cuttlefish *Sepia esculenta*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2014, 21(1): 37-43. [雷舒涵, 张秀梅, 张沛东, 等. 金乌贼的早期生长发育特征[J]. 中国水产科学, 2014, 21(1): 37-43.]
- [4] Chen S Q, Liu C L, Zhuang Z M, et al. Observations on the embryonic development of *Sepia esculenta* Hoyle[J]. Progress in Fishery Sciences, 2010, 31(5): 1-7. [陈四清, 刘长琳, 庄志猛, 等. 金乌贼胚胎发育的研究[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(5): 1-7.]
- [5] Yin Y N, Liu C L, Hu P, et al. Histology of oogenesis and ovarian development in cultured *Sepia esculenta*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(3): 503-511. [尹亚南, 刘长琳, 胡鹏, 等. 养殖金乌贼卵子发生和卵巢发育的组织学观察[J]. 中国水产科学, 2018, 25(3): 503-511.]
- [6] Wang J H, Han S, Zheng X D. Molecular identification of reproduction model for *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiida)[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2017, 48(1): 184-189. [汪金海, 韩松, 郑小东. 金乌贼(*Sepia esculenta*)繁殖模式的分子学鉴定[J]. 海洋与湖沼, 2017, 48(1): 184-189.]
- [7] Lei S H, Zhang X M, Zhang P D, et al. Studies on the feeding behavior and ability of juvenile *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiida)[J]. Periodical of Ocean University of China, 2016, 46(4): 37-42. [雷舒涵, 张秀梅, 张沛东, 等. 金乌贼幼体捕食行为及捕食能力的研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(4): 37-42.]
- [8] Wada T, Takegaki T, Mori T, et al. Sperm displacement behavior of the cuttlefish *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae) [J]. Journal of ethology, 2005, 23(2): 85-92.
- [9] Wang L, Zhang X M, Ding P W, et al. Reproductive behavior and mating strategy of *Sepia esculenta*[J]. Acta Ecologica Sinica 2017, 37(6): 1871-1880. [王亮, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 金乌贼繁殖行为与交配策略[J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1871-1880.]
- [10] Congdon J D, Gibbons J W. Relationships of reproductive characteristics to body size in *Pseudemys scripta*[J]. Herpetologica, 1983, 39(2): 147-151.
- [11] Rhodes J S, Quinn T P. Factors affecting the outcome of territorial contests between hatchery and naturally reared coho salmon parr in the laboratory[J]. Journal of Fish Biology, 2010, 53(6): 1220-1230.
- [12] Cutts C J, Metcalfe N B, Taylor A C. Competitive asymmetries in territorial juvenile atlantic salmon, *Salmo salar*[J]. Oikos, 1999, 86(3): 479-486.
- [13] Song G T, Ding F Q, Chen J, et al. Effects of broodstock sizes, shelter, illumination and stocking density on breeding in red swamp crayfish *Procambarus clarkii*?[J]. Fisheries Science, 2012, 31(9): 549-553. [宋光同, 丁凤琴, 陈静, 等. 亲虾规格、隐蔽物、光照度及密度对克氏原螯虾繁殖效果的影响[J]. 水产科学, 2012, 31(9): 549-553.]
- [14] Wang C, Lin X T. Effects of brood fish reproductive pairs, water transparency and ground substances on reproduction of jaguar cichlid (*Cichlasoma managnense*)[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(2): 175-179. [王春, 林小涛. 亲鱼密度、透明度和基质对马那瓜丽体鱼繁殖的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(2): 175-179.]
- [15] Berg A J, Sigholt T, Seland A, et al. Effect of stocking density, oxygen level, light regime and swimming velocity on the incidence of sexual maturation in adult Atlantic salmon (*Salmo salar*)[J]. Aquaculture, 1996, 143(1): 43-59.
- [16] Oladi M, Badri S, Shahrokni S A N, et al. Observation of the eye-attacking behaviour of Koi *Cyprinus carpio* var. *koi* in a koi-goldfish polyculture system[J]. Journal of Applied Animal Research, 2017, 45(1): 215-216.
- [17] Klug H, Kontax C I, Annis S, et al. Operational sex ratio affects nest tending and aggression in male flagfish *Jordanella floridae* Goode & Bean[J]. Journal of Fish Biology, 2008, 72(6): 1295-1305.
- [18] Guo H Y, Zhang X M, Johnsson J I. Effects of size distribution on social interactions and growth of juvenile black rockfish (*Sebastes schlegelii*)[J]. Applied Animal Behaviour Science, 2017, 194: 135-142.
- [19] Tang Y L, Fang Y Y, Liang Z L, et al. The attractive effects of artificial reef models with different shapes and materials on *Octopus ocellatus*[J]. Periodical of Ocean University of

- China, 2009, 39(1): 43-46, 52. [唐衍力, 房元勇, 梁振林, 等. 不同形状和材料的鱼礁模型对短蛸诱集效果的初步研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2009, 39(1): 43-46, 52.]
- [20] Chu Z J, Li H J, Guo C C, et al. Preliminary study on behavioral ecology of *Macrobrachium nipponensis*[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2007, 46(4): 608-609. [储张杰, 李红敬, 郭灿灿, 等. 日本沼虾领域行为生态的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2007, 46(4): 608-609.]
- [21] Yan W B, Zhu T B, Wu X B, et al. An observation of spawning behavior of *Schizothorax wangchiachii*[J]. Freshwater Fisheries, 2017, 47(3): 9-15. [颜文斌, 朱挺兵, 吴兴兵, 等. 短须裂腹鱼产卵行为观察[J]. 淡水渔业, 2017, 47(3): 9-15.]
- [22] Chen D H, Zheng Y L. The reproduction ethogram of cuttlefish *Sepia pharaonis*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2013, 44(4): 931-936. [陈道海, 郑亚龙. 虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)繁殖行为谱分析[J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(4): 931-936.]
- [23] Wang L. Reproductive behavior and reproductive strategy of *Sepia esculenta*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2017. [王亮. 金乌贼繁殖行为和繁殖策略研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2017.]
- [24] Shuster S M. Sexual selection in the socorro isopod, *Thermosphaeroma thermophilum* (Cole) (Crustacea: Peracarida)[J]. Animal Behaviour, 1981, 29(3): 698-707.
- [25] Greenspan B N. Male size and reproductive success in the communal courtship system of the fiddler crab *Uca rapax*[J]. Animal Behaviour, 1980, 28(2): 387-392.
- [26] Berrill M, Arsenault M. The breeding behaviour of a northern temperate orconectid crayfish, *Orconectes rusticus*[J]. Animal Behaviour, 1984, 32(2): 333-339.
- [27] Lahti K, Lower N. Effects of size asymmetry on aggression and food acquisition in *Arctic charr*[J]. Journal of Fish Biology, 2000, 56(4): 915-922.
- [28] Pettersson J. The competitive advantage of large body size declines with increasing group size in rainbow trout[J]. Journal of Fish Biology, 1996, 49(2): 370-372.
- [29] Liao C P, Liu H Z. Effect of effectiveness on the behavior of the *Rhodeus*[C]// Proceedings of the 7th Member Congress of Ichthyology Branch of Marine and Limnological Society of China and the Symposium Celebrating the 110th Anniversary of Professor Zhu Yuanding's Birth. 2007: 145. [廖彩萍, 刘焕章. 有效性比对鲫属鱼类领域行为的影响[C]// 中国海洋湖沼动物学会鱼类学分会第七届会员代表大会暨朱元鼎教授诞辰 110 周年学术研讨会论文集, 2007: 145.]
- [30] Sloman K A, Wilson L, Freel J A, et al. The effects of increased flow rates on linear dominance hierarchies and physiological function in brown trout, *Salmo trutta*[J]. Canadian Journal of Zoology, 2002, 80(7): 1221-1227.
- [31] Filby A L, Paull G C, Bartlett E J, et al. Physiological and health consequences of social status in zebrafish (*Danio rerio*)[J]. Physiology & Behavior, 2010, 101(5): 576-587.
- [32] Tanner C J, Jackson A L. The combination of social and personal contexts affects dominance hierarchy development in shore crabs, *Carcinus maenas*[J]. Animal Behaviour, 2011, 82(5): 1185-1192.
- [33] Rutte C, Taborsky M, Brinkhof M W G. What sets the odds of winning and losing?[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2006, 21(1): 16-21.
- [34] Paull G C, Filby A L, Giddins H G, et al. Dominance hierarchies in zebrafish (*Danio rerio*) and their relationship with reproductive success[J]. Zebrafish, 2010, 7(1): 109-117.

Effects of male size on the reproductive behavior and competition of *Sepia esculenta*

BAI Qingqing¹, ZHANG Dongxue¹, WANG Linlong¹, WANG Zhan¹, LI Wentao¹, ZHANG Xiumei^{1,2}

1. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Functional Laboratory of Marine Fisheries Science and Food Production Process; Qingdao Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266072, China

Abstract: *Sepia esculenta* is a single-season breeder, which dies soon after reproduction. It is important to study the reproduction of *S. esculenta*. Male size plays an important role in mating competition. This study set out to explore the differences in courtship, competition, and mating behavior between different size male *S. esculenta*. An experiment with three treatment groups (1L1S, 1L2S, and 1L4S; where L and S represent large- and small-size males, and the number represents the amount of experimental male *S. esculenta* with each size.) was conducted. A video camera was used to record the reproductive behaviors of *S. esculenta* during the experimental process. Four different types of behaviors (mate behavior, aggressive behavior, submissive behavior, and accompany behavior) were analyzed over a 2-day period. It was shown that *S. esculenta* exhibited clear territorial and guarding behaviors during the breeding season. With the increasing proportion of smaller males in the treatment groups, the dominance hierarchy of the large-sized males changed, in which the duration of guarding behaviors and number of successful mating attempts decreased among the large males, while those for the smaller males increased. When there were not enough smaller males in the treatment group, the larger males often actively attacked the smaller ones. When the number of smaller males increased, they actively attacked the larger males to strive for the chances of guarding and mating. The results show that male size has a significant influence on competition and mating behaviors, which potentially corresponds with the determination of male *S. esculenta* sizes and male-female ratio during breeding. These results may improve the breeding efficiency and contribute to the stock enhancement and development of *S. esculenta*.

Key words: *Sepia esculenta*; male size; competitive behavior; mating behavior; dominance hierarchy

Corresponding author: ZHANG Xiumei. E-mail: xiumei1227@163.com