

中华蛸繁殖行为

李美帅^{①②} 孙以康^{①②} 张岩^② 边力^② 常青^② 李凤辉^②
刘永胜^③ 葛建龙^② 陈四清^{②*}

① 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306; ② 中国水产科学研究院黄海水产研究所,
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 青岛 266071;
③ 烟台市海洋经济研究院 烟台 264010

摘要: 为了解中华蛸 (*Octopus sinensis*) 繁殖行为特征, 通过肉眼观察及水下摄像对其行为进行研究。结果表明, 中华蛸在繁殖期有运动、捕食、求偶、交配、产卵和护卵行为。中华蛸运动依靠漏斗喷水的反作用力进行游泳和爬行; 以突然袭击的方式捕食日本蟳 (*Charybdis japonica*), 繁殖后期不再进食; 中华蛸具明显的求偶行为, 雄性间为争夺交配对象会进行对峙搏斗; 中华蛸是“距离式”交配, 雄性和雌性亲体均可与不同异性多次交配, 存在一只雌性与多只雄性同时交配的现象; 雄性性腺成熟早于雌性, 交配后雌性亲体并不立即产卵, 而是继续发育, 甚至交配后超过 50 d 才产卵; 卵径大小 (2.5 ± 0.2) mm $\times$ (1.1 ± 0.1) mm, 平均产卵量为 83 988 粒; 中华蛸雌性护卵行为明显, 22.4 ~ 23.5 °C 水温时, 在雌性保护下受精卵经 21 ~ 24 d 孵出幼体, 幼体全部孵出后雌性亲体最长存活 34 d。分析认为, 中华蛸多次交配行为可以提高生殖成功率, 雌性护卵行为有助于提高受精卵孵化率。

关键词: 中华蛸; 繁殖; 行为

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 01-040-09

The Reproductive Behaviors of *Octopus sinensis*

LI Mei-Shuai^{①②} SUN Yi-Kang^{①②} ZHANG Yan^② BIAN Li^② CHANG Qing^②
LI Feng-Hui^② LIU Yong-Sheng^③ GE Jian-Long^② CHEN Si-Qing^{②*}

① College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;
② Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071;
③ Yantai Marine Economic Research Institute, Yantai 264010, China

Abstract: [Objectives] Breeding period occupies an important stage in the life history of cephalopods, we study their reproductive needs by observing their behaviors. **[Methods]** In June 2020, we observed directly on

基金项目 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系项目; 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费项目 (No. 2020GH02)

* 通讯作者, E-mail: chensq@ysfri.ac.cn

第一作者介绍 李美帅, 男, 硕士研究生; 研究方向: 头足类种质繁育; E-mail: lmeishuai@163.com。

收稿日期: 2021-07-08, 修回日期: 2021-11-18 DOI: 10.13859/j.cjz.202201005

30 *Octopus sinensis* reared in an indoor pool during their breeding period as well as by underwater photography. **[Results]** The behaviors such as movement, predation (Fig. 1), courtship, mating (Fig. 2), oviposition and brooding (Fig. 3) were found during the spawning period. The power to conduct swimming and crawl in *O. sinensis* was produced by blowing water with their funnel to move short distance forward, and they retreated quickly when they were shocked and occasionally as well as jetting ink. Before spawning, *O. sinensis* actively hunted and consumed *Charybdis japonica*. After spawning, the appetite of females decrease and finally stopped eating and males lost their appetite gradually. Courtship and mating occurred frequently during spawning period. Males pursued females actively and tended to mate with females with the similar body size, and they also to fight against each other for mating. *O. sinensis* was polygamy, and kept a certain distance when mating. Males and females turned their body dark brown during mating, and males extend their arms to keep other males away from their mating female. Males could mate with different females, and vice versa. There was a phenomenon of one female mating with multiple males at the same time. Males matured earlier than females, rather than laying eggs immediately after mating, females usually waited for maturation of gonads. Some individuals begun spawning even after more than 50 d. *O. sinensis* tended to lay their eggs in their nests and sealed them by stones. If there was no nest, the fertilized eggs were protected by covering them with their bodies. Females cleaned the dead eggs and blew the fertilized eggs to provide oxygen after spawning. The fertilized eggs were translucent yellow and elastic, the average diameter was $(2.5 \pm 0.2) \text{ mm} \times (1.1 \pm 0.1) \text{ mm}$. The average fecundity was 83 988 eggs (Table 1). Females had the brooding behavior, the incubation time was between 21 and 24 days under $22.4 - 23.5^\circ \text{C}$. After hatching, the body weight of female was 46% lower than that before oviposition, and died gradually. The longest survival time of brooding female was 34 d, and the longest survival time of mating male was 56 d. **[Conclusion]** We conclude that the polygamy of *O. sinensis* could improve their mating success rate, and the brooding behavior could benefit to larval hatching.

Key words: *Octopus sinensis*; Reproduction; Behavior

中华蛸 (*Octopus sinensis*) 属于软体动物门 (Mollusca) 头足纲 (Cephalopoda) 二鳃亚纲 (Dibranchia) 八腕目 (Octopoda) 蛸科 (Octopodidae) 蛸属, 是一种生活在温带西太平洋的底栖蛸类 (Dan et al. 2020), 在山东日照、江苏、浙江、福建等海域均有分布。中华蛸在形态特征上由于与栖息在大西洋和地中海的真蛸 (*O. vulgaris*) 相似, 以前被认为是真蛸, 后根据形态与分子特征确认为中华蛸 (Gleadall 2016, Amor et al. 2017)。近年来, 随着鱼类资源的逐渐枯竭, 头足类开发日益受到重视 (Sauer et al. 2021)。中华蛸个体大、生长快速, 具养殖潜力, 中华蛸的人工繁殖逐渐提到日程上来 (林祥志等 2006)。

繁殖期是头足类生活史中的重要阶段 (Moltschaniwskyj et al. 2007), 行为是其繁殖期各种需求的一个重要反映。已有学者对金乌贼 (*Sepia esculenta*) (王亮等 2017)、虎斑乌贼 (*S. pharaonis*) (陈道海等 2013)、长蛸 (*O. minor*) (钱耀森等 2013)、短蛸 (*Amphioctopus fangsiao*) (王卫军等 2010, Jiang et al. 2020) 及嘉庚蛸 (*O. tankahkeei*) (焦海峰等 2005) 等头足类繁殖习性进行了研究。对中华蛸繁育研究主要集中在亲体驯化 (蔡厚才等 2009)、受精卵孵化 (徐实怀等 2009, 郑小东等 2011)、幼体早期发育 (徐大凤等 2019) 等内容, 关于繁殖过程中的运动捕食、求偶斗争、交配策略等未见系统报道。本研究对中华蛸繁殖行为进

行观察和总结,旨在揭示其繁殖行为特征,充实中华蛸繁殖生物学资料,为人工繁育提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 实验材料

中华蛸样品采集于福建省连江县海域,样品胴背长 133~179 mm,体重 0.68~1.74 kg。2020 年 6 月通过水车运输至烟台开发区天源水产有限公司牟平基地,于室内水泥池暂养,水泥池规格长宽高为 6 m × 5 m × 1.5 m,水位保持 1 m,养殖用水为沙滤自然海水,水温 21.4~24.8 °C,盐度 28~32, pH 7.8~8.4。

1.2 实验方法

随机挑选 30 只形体完整、胴体饱满且活力强的个体,其中,雄性 18 只,重量(1.33 ± 0.45) kg,胴背长(156 ± 12) mm;雌性 12 只,重量(1.20 ± 0.32) kg,胴背长(144 ± 15) mm,至室内水泥池养殖。水泥池内放入人工制作的巢穴,长 400 mm × 宽 240 mm 的瓦片围成的三棱体,供中华蛸栖息。

不间断连续充气,日换水量 100%,每日 9:00 时足量投喂一次鲜活日本蛸(*Charybdis japonica*)、菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)与贻贝(*Mytilus edulis*),16:00 时彻底清除池底残饵和代谢物一次,保持良好的水质环境。

1.3 记录与分析

每日定时观察和记录中华蛸在繁殖过程中的各种行为,包括游泳行为、捕食行为、求偶行为、交配行为、产卵行为及护卵行为,对每种行为进行多次反复观察。中华蛸的繁殖行为经水下摄影机(GoPro Hero 5 Black,美国 GoPro Inc)录影后进行编辑分析,以已知的中华蛸胴背长为标准,对图像上中华蛸的直线交配距离,即雄性茎化腕基部至雌性外套腔的距离进行测量,通过视频时长计算游泳和对峙时间。使用 Photoshop CS6 对图片进行处理。实验过程中获得的胴背长和体重等数据统计值以平均值 ± 标准差表示。

2 结果

2.1 运动行为

中华蛸亲体的运动有爬行和游泳两种方式。爬行时运动方向可以随时改变,首先行进方向对应的腕先伸出吸住底面带动身体运动,借助其余腕的支撑和漏斗喷水的助力进行爬行。当其由水底上浮游泳时胴体先行上浮,利用漏斗喷水的反作用力和腕足肌肉收缩的力量离开底面。游泳行为表现为前进、转弯和后退,前进时第一对腕弯曲向后,漏斗弯折反向朝后喷水,前进距离较短,后退时 4 对腕并排收直,漏斗朝前喷水,然后腕自然伸展,左右侧腕分开轻微摆动(图 1a)。通过调整漏斗喷水方向改变行进方向。当受惊时会出现急速游泳后退行为,借助胴体快速收缩迫使水流喷出漏斗的反作用力,腕收拢迅速逃逸,偶尔会有喷墨现象。

2.2 捕食行为

中华蛸繁殖期间喜食活体饵料。捕食日本蛸的行为过程分为 3 个步骤:发现目标,日本蛸的游动会引起中华蛸注意,体色由浅变深;接近目标,快速前游靠近目标,锁定猎物位置;捕食猎物,若接近过程中猎物未逃开,身体会猛扑过去,腕张开将日本蛸包裹住(图 1b);若猎物警觉逃离时中华蛸会快速前游,用腕卷住猎物并迅速张开腕套膜,将其包裹在内,捕获猎物的瞬间腕足变成灰白色出现斑纹然后恢复原色。捕食菲律宾蛤仔时,用腕卷住送至喙周围吸盘吸住,然后再继续捕捉(图 1c),中华蛸最多可捕 26 枚菲律宾蛤仔。捕到食物后通常在原地进食,腕足卷起收在身体周围,体色变浅并伴有花色斑点(图 1d),若附近有其他中华蛸干扰争抢则会游至巢穴或者偏僻安全的角落再进食。

雌蛸产卵期间摄食量明显降低,不会主动外出捕食活动能力较强的日本蛸,将菲律宾蛤仔投放至巢穴附近时,产卵雌蛸会伸出前两对腕在巢穴口盲目搜索,当其接触到菲律宾蛤仔会卷起食物快速收回到巢穴内,在这一过程中亲体并不会离开蛸巢。摄食完毕后会壳抛出



图 1 中华蛸游泳和捕食行为

Fig. 1 Swimming and predation behaviors of *Octopus sinensis*

a. 游泳; b. 捕捉日本蛸 (箭头指示); c. 捕捉菲律宾蛤仔; d. 进食。
a. Swim; b. Capture *Charybdis japonica*; c. Capture *Ruditapes philippinarum*; d. Eat.

巢穴,摄食菲律宾蛤仔的数量一般为 1 或 2 个,护卵期中华蛸不再进食。

2.3 求偶行为

繁殖期的雄性较雌性活跃,不停地在池内游动,寻找可以交配的对象;雌性很少游动,通常栖息在巢穴或者角落。当雄性发现可以交配的对象时,先游近用腕触碰抚摸雌性的胴体或腕足,雌蛸若没有交配意愿会伸出腕拒绝雄性的靠近,或将腕遮于胴体上方阻挡雄性,或迅速逃开,此时雄性继续寻找下一个可交配的对象或尝试强行与雌性发生交配。

雄性个体在繁殖期会因争夺交配权而与正在交配的雄性发生争斗。此时,若正在交配的雄性和入侵的雄性个体体型差异较大,常常是大体型雄性取胜,获得交配权,斗争并不激烈。若雄性个体大小接近,当入侵者进入警戒范围内时,交配中的雄性会移动身体挡在雌性前方,

体色变深并伸出非交接腕警告敌人,入侵者一般会主动游离;若不离开,交配的雄性头部耸起,腕足伸长,腕间膜展开,胴体及腕足颜色变成红褐色,与入侵雄性对峙,对峙时间持续 3~17 s,若对峙升级,交配的雄性会抽离茎化腕与入侵雄性拉扯撕咬展开激烈搏斗(图 2a),斗争结束获胜方会留在雌性身旁与之交配。

2.4 交配行为

中华蛸在饲养一周后出现交配行为,有交配意愿的雌性会将腕卷起收在胴体周围,雄性身体距离雌性 8~32 cm 保持不动,用非交接腕轻轻抚摸雌性胴体,此时雌雄中华蛸异常警觉,腕足呈粉红色,胴体颜色转成深褐色(图 2b),雄性会慢慢将茎化腕伸到雌性外套腔内。交配过程中亲体体色逐渐变浅成灰白色,交配时雄性茎化腕保持伸出状态,期间雄性腕足卷起微举,保持警戒状态,用非交接腕驱赶其他



图 2 中华蛸求偶和交配行为

Fig. 2 Courtship and mating behaviors of *Octopus sinensis*

a. 求偶争斗; b. 抚摸雌性; c. 两雄一雌交配; d. 三雄一雌交配。
a. Courtship fight; b. Stroking the female; c. Two males mate with one female; d. Three males mate with one female.

靠近的雄性。繁殖期 1 只雄性会分别多次与不同雌性交配，雌性也能接受多只雄性的精子。实验期间多次观察到 2 只甚至 3 只雄性同时与 1 只雌性交配的现象（图 2c, d），这些交配的雄性间没有争斗，分别在雌性身体周围伸出茎化腕，此时雌性较为紧张，体色鲜艳，同时交配持续时间较短，通常最后只留下 1 只雄性与雌性交配。同性间争斗随交配现象增多而频繁出现，交配逐渐达到高峰。雄性交配结束后在池内游动缓慢，摄食量逐渐减少，但仍可捕食日本蟳。

2.5 产卵行为

雌性中华蛸交配完后会继续摄食发育，38~57 d 后开始产卵。产卵前，雌性会选择具有隐蔽作用的巢穴，在内部产卵，产卵时雌性用腕足吸附在巢穴内壁，随后外套膜收缩，借助漏斗喷水助力将卵产出，在腕的协助下将卵粘附在巢穴顶端。受精卵分批产出，第 1 天只有 2~5 串，随后数量逐渐增多，由中间向两侧分散，卵型近似米粒，呈半透明淡黄色，富有弹性，通过卵索连接在一起，类似麦穗，卵径大小在 $(2.5 \pm 0.2) \text{ mm} \times (1.1 \pm 0.1) \text{ mm}$ 。亲蛸体重越大，产卵量也越多，随机对 10 只雌性亲体产

卵量及产卵质量测算，卵串在 197~420 串，每串 260~900 粒卵，平均产卵 83 988 粒（表 1）。

表 1 中华蛸产卵情况

Table 1 Spawning status of *Octopus sinensis*

雌蛸编号 Female serial number	产卵雌蛸 体重 (g) Female oviposition weight	总产 卵量 (粒) Total egg production	单位体重产 卵量 (粒/g) Ovulation per unit weight
1	1 844	134 964	73
2	1 563	48 096	31
3	1 985	109 415	55
4	1 424	56 252	40
5	1 761	108 580	62
6	1 098	41 958	38
7	1 233	54 189	44
8	2 280	185 560	81
9	1 045	37 700	36
10	1 490	63 162	42
平均 Average	1 572.3	83 988	50

实验条件下，雌蛸有三种产卵场所：在有蛸巢的情形下将卵产在瓦片巢穴内壁顶端（图 3a）；在没有蛸巢的情形下将卵产在平铺在池底的瓦片上（图 3b）或者产在水泥池壁距水底 60~70 cm 处（图 3c）。



图3 中华蛸产卵和护卵行为

Fig. 3 Spawning and egg protection behaviors of *Octopus sinensis*

a. 巢穴产卵; b. 池底产卵; c. 池壁产卵; d. 封闭巢穴。
a. Spawning in the nest; b. Spawning at the bottom of the pool; c. Spawning on the pool wall; d. Closing the nest.
FE. 受精卵; ST. 石块 FE. Fertilized egg; ST. Stones

2.6 护卵行为

产卵后雌性亲体守护着产下的受精卵不会离开，不断用前两对腕翻转卵穗清理坏卵，并用漏斗朝受精卵喷水冲洗卵膜上的脏污。在巢穴内产卵的雌性会将周围的石块、瓦片、甚至气石移到巢穴出口以及内部（图 3d），使巢穴呈半封闭状态，当入侵者靠近时伸出前两对腕将其驱离。巢穴外产卵的雌性中华蛸腕足蜷缩收起，将卵置于胴体下方覆盖起来，遇到惊扰或者其他中华蛸靠近时会将整个身体翻转，腕足完全外翻，将受精卵护在身下保护起来，体色由浅灰色迅速变成深棕色，并舞动腕足驱赶入侵者。

受精卵在 22.4 ~ 23.5 °C 的水温下 21 ~ 24 d 孵出幼体。在卵孵化完毕后，雌蛸仍然不离开巢穴且不再进食，体重较产卵前明显下降，腕

部肌肉萎缩，外表皮肤松弛呈褶皱状，眼睛也因周围皮肤的松弛而凸出。在幼体全部孵出后雌性亲体逐渐死亡。本次实验中雌性亲体在受精卵孵化后最长存活 34 d；雄性交配后摄食量明显降低，最长存活 56 d。

3 讨论

3.1 运动行为

中华蛸在运动方面和几乎完全营游泳生活方式的十腕类不同（董正之 1959），其运动方式有底部爬行和水中游泳两种方式，爬行速度较慢，用来捕食活动能力较弱的贝类和腹足类（Leite et al. 2009）以及短距离移动，节省体力。喷射推进是头足类动物典型的运动模式（Villanueva et al. 1997），中华蛸游泳时通过漏斗喷水产生推进的动力。后退式游动速度较快，

主要用来逃避危险和捕食游动的猎物,通过漏斗喷水的频率改变运动的速度,依靠漏斗的喷水方向转变游泳的方向。

3.2 捕食行为

成体真蛸对甲壳类动物的选择性高于贝类 (Biandolino et al. 2010),浅海生活的蛸类食物 70% 是甲壳类 (Leite et al. 2009),与真蛸相似,中华蛸也喜食甲壳类动物。本实验中中华蛸捕捉日本蟳以发现-观察-突然攻击的方式进行,这与蓝蛸 (*O. cyanea*) (Yarnall 1969) 突袭捕食螃蟹的方式相似,极高的视敏度 (周爽男等 2019) 可以有效感知猎物的动向,强劲有力的腕部肌肉可以有效防止猎物逃脱,这都增加了捕食成功率。雌性在产卵期摄食量明显降低,推测是因为产卵需要消耗大量的体力,身体储备的能量不足以支持其捕食快速移动的猎物,因此以摸索的方式捕食菲律宾蛤仔等小型贝类。

3.3 求偶行为

中华蛸繁殖期有明显的求偶行为,雄性倾向于追求与自己体型相似的雌性,虽然个体大的雌性可能产卵量更多,但雌性对雄性也具有选择性 (郑小东等 2009, Peter et al. 2019),雄性往往需要花费更多的精力与体力去获得雌性的认可。为争夺交配权,雄性间存在着警告、对峙和搏斗的行为,与金乌贼同性间频繁而激烈的争斗相比 (王亮等 2017),雄性中华蛸之间的争斗很少升级为撕咬搏斗,并不激烈。这种争斗行为本质上是精子竞争 (郑小东等 2009),争斗最后的结果往往是体型更大和体力更好的雄性容易抢夺到雌性交配权,有利于留下优势后代。

3.4 交配行为

中华蛸雌雄异体且异型,雄性右侧第 3 腕转变成茎化腕作交接用 (徐大风 2019)。与乌贼头对头交配方式不同 (文菁等 2012, 陈道海等 2013, 王亮等 2017),雌雄中华蛸交配时除茎化腕外没有身体的接触,是“距离式”交配,交配时高度警觉的中华蛸可以用非交接腕驱赶入侵的雄性。本实验过程中出现多只雄性与一

只雌性同时交配的现象,可能是因为雌雄数量比例为 2 : 3,雌性数量较少有关。雌性亲体与多个雄性多次交配,这也导致了精子竞争的产生。精子竞争是头足类交配行为的一个核心特征 (Hanlon et al. 1999),精子竞争机制 (滕兆乾等 2006) 主要分为精子层化、精子失能、精子移除和精子冲洗。金乌贼和白螯龙虾 (*Austropotamobius italicus*) 在交配前会移除之前雄性留在雌性储精囊内的精子 (张秀梅等 2016)。Wodinsky (2008) 认为,蛸类在交配时自身精子会覆盖之前雄性留下的精子。雄性金乌贼在交配结束后会在雌性身旁游动阻止其他雄性靠近 (王亮等 2017),而中华蛸雄性没有伴游行为,交配完成后会继续寻找下一个可以交配的雌性。伴游行为虽然可以阻止其他雄性的竞争,但也减少了寻找其他伴侣的机会 (Huffard et al. 2008),而雄性中华蛸与多个雌性交配也可以实现提高生殖成功率的策略。雌性中华蛸与多只雄性多次交配的策略,可以接受更多遗传多样性的精子,提高受精率 (王亮等 2017),有利于后代繁衍。精子竞争和雌性与多只雄性交配的繁殖行为也意味着最后一只交配的雄性更有机会延续自己的基因。雄性中华蛸交配结束后活力逐渐降低,Anderson 等 (2002) 认为,雄蛸在交配后出现摄食减少、活动不协调的现象是衰老的前兆。

3.5 产卵行为

雌性中华蛸交配后继续进食,长达 50 多天后才产卵,这可能是雌雄个体性成熟时期并不一致。Froesch 等 (1975) 认为,蛸类生殖过程中,成熟卵子在纳精囊中与早已储存在此处的精子结合,完成受精过程,焦海峰等 (2011) 研究结果也表明,雄性嘉庚蛸性腺成熟时期早于雌性。中华蛸受精卵分批成熟,间歇性分批多天产出。与金乌贼 (周维武 2007) 及虎斑乌贼 (陈道海等 2013) 将受精卵产在附着基质上不同,中华蛸习惯将卵产在巢穴内壁顶端,蓝环章鱼 (*Hapalochlaena maculosa*) (Tranter et al. 1973) 不将卵产在基质上或者巢穴内,而是吸

附在吸盘上，随身携带。本实验中华蛸平均产卵量为 83 988 粒/只，略低于真蛸产卵量（9.89~13.69 万粒）（刘兆胜等 2011），远高于短蛸（483 粒）（朱文博等 2020）、长蛸（25~54 粒）（谢淑瑾等 2011）、嘉庚蛸（50~129 粒）（尤仲杰等 2006）及金乌贼（835 粒）（刘长琳等 2009）的产卵数，这可能是因为中华蛸初孵幼体较小（3 mm），要经历较长的浮游生活危险期，死亡率高（徐大风等 2019），所以以增大产卵量的方式来增加幼体存活的几率。

3.6 护卵行为

中华蛸产完卵后会待在巢穴进行护卵，腕的梳理可以清除劣质卵，漏斗的喷水可以带给受精卵充足的氧气，在有雌性亲体护卵的情况下，可以减少病、敌害，如水霉菌、原生虫和桡足类等的侵袭（林国清等 2008），这种行为是蛸科动物特有，如嘉庚蛸（焦海峰等 2005）、短蛸（王卫军等 2010）和长蛸（谢淑瑾等 2011），乌贼（文菁等 2012，王亮等 2017）则不会进行护卵，推测与乌贼受精卵有着较大的卵黄和较厚的三级卵膜结构（陈四清等 2010），可以起到保护作用有关。在自然环境中，雌性 *Octopus maya*（Garci et al 2015）在洞穴中产卵，为阻挡敌害侵袭，保护受精卵的孵化，会用石头堵住巢穴口。徐实怀等（2009）的研究表明，中华蛸有移动池底的砖块和石块来建造或加工栖息的巢穴的习性，中华蛸搬运石块的“封巢”行为与 *O. maya* 类似，这有助于避免受精卵被捕食。产在池底与池壁上的卵由于没有巢穴的隐蔽，需要母体覆盖来保护。雌性亲蛸在受到惊扰时体色变成深褐色，蔡厚才等（2009）研究发现，中华蛸护卵时受惊腕足部的吸盘会呈粉红色，体色鲜艳，这样的目的都是警示入侵者。

蛸类产完卵后会因食欲丧失和缺乏进食导致体重减轻、眼睛周围皮肤收缩、无规律或不协调活动以及皮肤上出现白色病变的现象（Anderson et al. 2002）。本实验过程中，中华蛸体重较产卵前的 1 572.3 g 下降了 46%，这与 *O. maya* 护卵期间体重下降比例接近（Garci et

al. 2015），中华蛸护卵时由于极少进食，期间身体通过消耗肌肉产生糖原维持新陈代谢（Onthank et al. 2011），在护卵后期可能会造成生理不可逆损伤，从而导致死亡。

参 考 文 献

- Amor M D, Norman M D, Roura A, et al. 2017. Morphological assessment of the *Octopus vulgaris* species complex evaluated in light of molecular-based phylogenetic inferences. *Zoologica Scripta*, 46(3): 275–288.
- Anderson R C, Wood J B, Byrne R A. 2002. Octopus senescence: The beginning of the end. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 5(4): 275–283.
- Biandolino F, Portacci G, Prato E. 2010. Influence of natural diet on growth and biochemical composition of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. *Aquaculture International*, 18(6): 1163–1175.
- Dan S, Takasugi A, Shibasaki S, et al. 2020. Ontogenic change in the vertical swimming of East Asian common octopus *Octopus sinensis* paralarvae under different water flow conditions. *Aquatic Ecology*, 54(3): 795–812.
- Froesch D, Marthy H J. 1975. The structure and function of the Oviducal Gland in octopods (Cephalopoda). *Proceedings of the Royal Society of London B*, 188(1090): 95–101.
- Garci M E, Hernández-Urcera J, Gilcoto M, et al. 2015. From brooding to hatching: new insights from a female *Octopus vulgaris* in the wild. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(6): 1341–1346.
- Gleadall I G. 2016. *Octopus sinensis* d'Orbigny, 2016 (Cephalopoda: Octopodidae): valid species name for the commercially valuable East Asian common octopus. *Species Diversity*, 21(1): 31–42.
- Hanlon R T, Ament S A, Gabr H. 1999. Behavioral aspects of sperm competition in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Sepioidea: Cephalopoda). *Marine Biology*, 134(4): 719–728.
- Huffard C L, Caldwell R L, Boneka F. 2008. Mating behavior of *Abdopus aculeatus* (d'Orbigny 1834) (Cephalopoda: Octopodidae) in the wild. *Marine Biology*, 154(2): 353–362.
- Jiang D H, Zheng X D, Qian Y S, et al. 2020. Development of *Amphioctopus fangsiao* (Mollusca: Cephalopoda) from eggs to hatchlings: indications for the embryonic developmental management. *Marine Life Science & Technology*, 2(1): 24–30.

- Leite T S, Haimovici M, Mather J. 2009. *Octopus insularis* (Octopodidae), evidences of a specialized predator and a time-minimizing hunter. *Marine Biology*, 156(11): 2355–2367.
- Moltschaniwskij N A, Pecl G T. 2007. Spawning aggregations of squid (*Sepioteuthis australis*) populations: a continuum of 'microcohorts'. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17(2/3): 183–195.
- Onthank K L, Cowles D L. 2011. Prey selection in *Octopus rubescens*: possible roles of energy budgeting and prey nutritional composition. *Marine Biology*, 158(12): 2795–2804.
- Peter M, Christine L H. 2019. Tactical tentacles: New insights on the processes of sexual selection among the Cephalopoda. *Frontiers in Physiology*, 10(1): 1–26.
- Sauer W H, Gleadall I G, Downey B N, et al. 2021. World octopus fisheries. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 29(3): 279–429.
- Tranter D J, Augustine O. 1973. Observations on the life history of the blue-ringed octopus *Hapalochlaena maculosa*. *Marine Biology*, 18(2): 113–122.
- Villanueva R, Segonzac M, Guerra A. 1997. Locomotion modes of deep-sea cirrate octopods (Cephalopoda) based on observations from video recordings on the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology*, 129(1): 113–122.
- Wodinsky J. 2008. Reversal and transfer of spermatophores by *Octopus vulgaris* and *O. hummelincki*. *Marine Biology*, 155(1): 91–103.
- Yarnall J L. 1969. Aspects of the behaviour of *octopus cyanea* gray. Academic Press, 17(4): 747–754.
- 蔡厚才, 庄定根, 叶鹏, 等. 2009. 真蛸亲体培育、产卵及孵化试验. *海洋渔业*, 31(1): 58–65.
- 陈道海, 郑亚龙. 2013. 虎斑乌贼 (*Sepia pharaonis*) 繁殖行为谱分析. *海洋与湖沼*, 44(4): 931–936.
- 陈四清, 刘长琳, 庄志猛, 等. 2010. 金乌贼胚胎发育的研究. *渔业科学进展*, 31(5): 1–7.
- 董正之. 1959. 青岛沿岸两种八腕类的初步调查和养殖问题的探讨. *动物学杂志*, 3(3): 110–114.
- 焦海峰, 彭小明, 尤仲杰, 等. 2011. 嘉庚蛸雌性生殖系统组织学观察. *动物学杂志*, 46(6): 88–95.
- 焦海峰, 尤仲杰, 包永波. 2005. 人工养殖条件下嘉庚蛸的生物学特性及繁育技术初探. *动物学杂志*, 40(3): 67–71.
- 林国清, 黄健, 胡荣炊, 等. 2008. 真蛸人工繁殖初步试验. *福建水产*, 30(3): 16–20.
- 林祥志, 郑小东, 苏永全, 等. 2006. 蛸类养殖生物学研究现状及展望. *厦门大学学报: 自然科学版*, 45(增刊 2): 213–218.
- 刘长琳, 庄志猛, 陈四清, 等. 2009. 金乌贼亲体驯养与繁殖特性研究. *渔业现代化*, 36(2): 34–37+42.
- 刘兆胜, 刘永胜, 郑小东, 等. 2011. 不同饵料对真蛸亲体产卵量、受精卵孵化率及初孵幼体大小的影响. *海洋科学*, 35(10): 81–85.
- 钱耀森, 郑小东, 刘畅, 等. 2013. 人工条件下长蛸 (*Octopus minor*) 繁殖习性及胚胎发育研究. *海洋与湖沼*, 44(1): 165–170.
- 滕兆乾, 张青文. 2006. 昆虫精子竞争及其避免机制. *中国农业大学学报*, 11(6): 7–12.
- 王亮, 张秀梅, 丁鹏伟, 等. 2017. 金乌贼繁殖行为与交配策略. *生态学报*, 37(6): 1871–1880.
- 王卫军, 杨建敏, 周全利, 等. 2010. 短蛸繁殖行为及胚胎发育过程. *中国水产科学*, 17(6): 1157–1165.
- 文善, 江星, 王雁, 等. 2012. 拟目乌贼繁殖行为学的初步研究. *水产科学*, 31(1): 22–27.
- 谢淑瑾, 周一兵, 杨大佐, 等. 2011. 长蛸繁殖行为与胚胎发育的初步观察. *大连海洋大学学报*, 26(2): 102–107.
- 徐大风. 2019. 真蛸幼体生长发育及环境胁迫对幼体的影响. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文, 3–4.
- 徐大风, 刘永胜, 常青, 等. 2019. 真蛸早期发育形态特征及生长规律研究. *渔业科学进展*, 40(5): 145–154.
- 徐实怀, 马之明, 贾晓平. 2009. 人工养殖条件下真蛸的生物学特性及胚胎发育. *南方水产*, 5(2): 63–68.
- 尤仲杰, 焦海峰. 2006. 嘉庚蛸个体生殖力的研究. *海洋学报: 中文版*, 28(6): 134–138.
- 张秀梅, 张东雪, 王亮. 2016. 水生动物多次交配繁殖策略与多重父权研究进展. *中国海洋大学学报: 自然科学版*, 46(11): 22–31.
- 郑小东, 韩松, 林祥志, 等. 2009. 头足类繁殖行为学研究现状与展望. *中国水产科学*, 16(3): 459–465.
- 郑小东, 刘兆胜, 赵娜, 等. 2011. 真蛸 (*Octopus vulgaris*) 胚胎发育及浮游期幼体生长研究. *海洋与湖沼*, 42(2): 317–323.
- 周爽男, 蒋霞敏, 吕腾腾, 等. 2019. 头足类眼睛的研究综述. *海洋科学*, 43(11): 111–119.
- 周维武. 2007. 金乌贼 (*Sepia esculenta* Hoyle) 人工孵化与培育技术. *现代渔业信息*, 22(11): 27–29.
- 朱文博, 季本安, 李文蕾, 等. 2020. 短蛸工厂化苗种繁育试验. *水产养殖*, 41(9): 42–43.