

罗氏沼虾繁殖行为的再描述

王春 成永旭*

(上海海洋大学水产养殖博士后流动站 上海 200090;

上海海洋大学农业部种质资源和养殖生态重点实验室 上海 200090)

摘要: 2007年6~9月对采自孟加拉国库尔纳专区羌纳县布苏尔河原产地罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 的繁殖行为进行了观察研究。配合摄像机录像技术,重点观察并记录了野生罗氏沼虾生殖过程中的主要行为特征。本文所涉及的繁殖过程特指在人工操控条件下,自两性遭遇、识别至雌虾抱卵为止这段时间。选择体重在80.0 g以上的雄虾、40.0 g以上的雌虾分别在当地河堤外侧的池沼中驯化适应15 d,然后在室内水泥池中观察其繁殖行为。罗氏沼虾在繁殖过程中呈现的典型行为主要有:两性遭遇及识别,雄虾的占位,雌虾的蜕壳,雄虾俘获雌虾及其交媾前的守卫、交媾及精英传递,雄虾交媾后的守卫及释放雌虾,雌虾产卵及抱卵。其中,雄虾的配偶守卫行为是有效地保证两性生殖成功的交配策略之一。

关键词: 罗氏沼虾; 繁殖行为; 配偶守卫; 交媾

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2009)04-102-09

Re-description of Reproductive Behavior of *Macrobrachium rosenbergii*

WANG Chun CHENG Yong-Xu*

(Aquacultural Center for Post-doctoral Studies, Shanghai Ocean University, Shanghai 200090

Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquaculture Ecosystem Certificated by the Ministry of Agriculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 200090, China)

Abstract: Reproductive behavior of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, which is native to the Pusur River in Chalna County, Khulna Division, Bangladesh, was observed from Jun to Sept, 2007. Time-lapse video was used to record typical behavior throughout the reproduction period. The reproductive process described in this paper was definitively referred to the duration from the time of encounter and recognition between two sexes to egg-carrying of the female respectively under the given conditions. Males with 80.0 g plus body weight and the females with 40.0 g plus body weight, the individuals used in this observation were caught from the lower reaches of the Pusur River, then were acclimated in the pools for 15 days outside the riverbank and fresh escargots meat, *Viviparus itaipoma*, were provided as food. After acclimation, males above 80 g and female above 40 g were selected and moved into the indoor concrete tanks with a density of one reproductive pair/m² (RP, defined as one male and one female) for further observation. A typical successive process included following incidents: encountering and recognizing between the sexes, male occupying territory, female molting, male seizing a receptive female and performing precopulatory guard, copulating and transmitting its spermatophore to the female, postcopulatory guard and releasing the female, female

基金项目 上海市重点学科项目(y1101),上海市科委项目(No. 08DZ1206002)及崇明专项项目;

* 通讯作者, E-mail: yxcheng@shfu.edu.cn;

第一作者介绍 王春,男,博士后;研究方向:水生动物资源利用及生理生态行为学; E-mail: jishichao@163.com.

收稿日期: 2008-12-18, **修回日期:** 2009-05-13

spawning and carrying eggs. Mate-guard is the main mating tactics for the success of reproduction.

Key words: *Macrobrachium rosenbergii*; Reproductive behavior; Mate guard; Copulation

甲壳纲十足目动物在长期自然演化过程中,适应各种类型的水体环境和生活方式,繁殖式型极为多样化^[1]。其中,繁殖行为是参与生殖的个体在繁殖期间在形态功能学、生理生态学上的外在反应,是一种对生存环境及生殖条件的重要适应,具有物种的特异性^[2]。同时,繁殖行为也反应了该物种或种群的生殖策略(reproductive strategies)^[3]。

繁殖行为的组成成分通常包括:繁殖场所的选择及其定向迁移、繁殖场所的准备及领域防卫、求爱及配对、亲体的护幼等等^[4]。但必须指出的是,对一个特定的物种,上述繁殖行为的组成成分并非一定发生,对动物繁殖行为的描述通常记载行为的典型式型,行为的技术细节在不同的物种间往往随生殖环境的变化而变化^[4,5]。其中,动物的配对、交媾及亲体护幼行为相对复杂且耗时耗能,还涉及生殖个体父权或母权的竞争、性选择、生殖的功利性、适合度或能量利用的最大化原则^[2,6]。

罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)隶属于甲壳纲十足目长臂虾科沼虾属,原产于印度洋和太平洋热带地区^[1],是亚洲乃至世界淡水虾类养殖的重要对象^[7]。Ling、赵云龙等、姜乃澄等、D'Abramo等先后报道了罗氏沼虾的繁殖习性,并对其追逐、占区、交配行为作过简单的描述^[8~11]。

本文重点观察并记录了野生罗氏沼虾繁殖过程中的主要行为特征,并从形态功能学及行为学的角度,讨论了其繁殖行为的生态学意义,旨在为罗氏沼虾生殖生态学的研究积累资料,同时为其苗种人工繁育工艺中亲本的管理、后代的遗传操控及选育等提供建设性意见。

1 材料与方法

1.1 实验材料的采集及暂养 实验用罗氏沼虾亲本采自孟加拉国库尔纳专区(Khulna Division)羌纳县(Chalna County)布苏尔河(Pussur

River)。布苏尔河向南通往世界上著名的松达班红树林(Sundarbans Mangrove Forest)及孟加拉湾(Bay of Bengal),是一条受潮汐影响较大的河流。自羌纳县(北纬 22°36'30.71",东经 89°31'31.08",坐落在布苏尔河右岸)以南,布苏尔河下游受潮汐影响,水位每天的变化在 2 m 以上,是罗氏沼虾的原产地之一^[12,13]。每年的 2~7 月是罗氏沼虾的繁殖期,当地渔民采用普通的拖网即可在该河下游或河口水域捕获到性成熟的罗氏沼虾或已经抱卵的雌虾^[14]。

暂养场所选择靠近布苏尔河河堤外侧的池沼,每一个池沼面积约 200 m²、水深 80~100 cm、盐度 3.0~5.0。采集体重 80.0 g 以上的雄虾、40.0 g 以上的雌虾作为繁殖用的亲本。雌、雄个体分别在土池中强化培育 15 d,放养数量 1 ind/m²。每天投喂新鲜的螺肉,投喂量为虾总重量的 10%~12%。每天利用潮汐的时间,通过池沼闸口及涵管自动换水两次。亲虾强化培育期间的实测水温 27.0~29.0,溶解氧浓度为 5.8~7.6 mg/L, pH 为 7.2~8.3。

1.2 两性繁殖过程的观察及其典型行为的记录 挑选已强化培育过的雌、雄亲虾,要求个体反应灵敏、活动迅捷、躯体光滑洁净、各附肢健全(如发现再生肢的个体,也不采用)。雄虾透过头胸甲可见乳白色的精巢,第 2 对步足(或称“螯足”)呈蓝色或深蓝色。雌虾可见黄色的卵巢。本实验雌、雄亲虾按 1:1 的比例配对,作为一个繁殖组(reproductive pair, RP)。观察池为当地虾苗培育池,面积 7.0 m²、水深 60.0 cm,瓷片平底,底色为淡褐色。池水为经二级沙滤的清洁河水,盐度为 3.0,水温(27.0 ± 1.0),自然采光,连续充氧。观察池四周用黑布围住,只留上方透光,避免人员走动或四周光线的变化对观测对象繁殖过程的干扰。在池的每一边安装 1 台日本 OLYMPUS 型数码摄像机,遥控摄像。在夜晚,则借助红外装置,相对近距离察看。根据多次预备实验的结果,本文将每个观

察池中的繁殖组密度设定为 1 RP/m^2 , 总共 7 RP。观察池置入繁殖组亲虾后, 开启摄像机, 连续摄影监视。

参照实验组的设计, 在旁边的观察池中分设全雄、全雌同性组(繁殖组密度与实验组相同)作为对照组。

罗氏沼虾繁殖过程中的典型行为记载和分析方法参照 Hinojosa 等对岩虾 (*Rhynchocinetes typus*) 以及 Misamore 等对两种白虾繁殖行为的观察研究^[6,15], 加以修改。本文所涉及的繁殖过程特指在人工操控条件下, 自两性遭遇及识别至雌虾抱卵为止这段时间。经多次预备实验观察, 罗氏沼虾繁殖行为按以下典型事件的呈现分别记述为: 两性遭遇及识别, 雄虾占位(区), 雌虾蜕壳, 雄虾俘获雌虾及交媾前的守卫、交媾及精英传递, 雄虾交媾后的守卫及释放雌虾, 雌虾的产卵及抱卵。

本实验于 2007 年 6~9 月在孟加拉国库尔纳专区羌纳县布苏尔河右岸的 Abul's Shrimp Hatchery 的虾苗培育车间里完成, 连续观察 4 批次, 繁殖组累计 112 RP, 全雌、全雄对照组累计各 28 对。每一批次采用现场目测或录像监控连续观察 96 h。

2 结果

2.1 生殖过程各典型事件的行为表述

在本观察条件下, 经过挑选的雌、雄虾在放入观察池中最初的 3 h 内, 均表现出对新环境的惊慌失措, 沿池底或池壁四周四处游动。个体间相遇, 双方触角(鞭)一接触即迅速分开。经过一段时间的适应后(8~15 h), 雌、雄虾安静下来, 在池底缓慢游动或爬行。经过现场观测及录像分析结果, 罗氏沼虾的生殖过程呈现以下典型行为。

2.1.1 两性遭遇及识别 (encountering and recognizing between the sexes)

一旦个体间相遇, 两者触角(鞭)接触的时间延长, 互相试探。第 1 对触角(小触角, antennule)主要负责探测从头部前方或头部两侧靠近的对象, 第 2 对触角(大触角, antenna)则主要负责头后部及躯干两侧靠近的对象。相对来说, 雌性个体间触角

互碰的时间较长(1~3 min), 雄性个体间接触的时间较短(10~20 s), 两性间接触的时间介乎其间(30 s~2 min)。如果雄虾感觉到雌虾的性可接受(receptivity), 雄虾随即做出反应, 顺着雌虾游动或爬动的方向追逐(chasing)或跟踪(tracking), 其间小触角左右、上下小幅度摆动, 但始终指向雌性运动的方向。雄性一旦发现尚其他的雄性存在时, 追逐或跟踪行为即停顿下来, 选择一个地方守卫起来, 出现占区或占位行为(territory-occupying)。否则, 雄性会一直跟踪下去。要是性可接受的雌虾(receptive female)停止运动, 雄虾即停留或守护在其附近, 守卫的空间一般是其螯足可以控制的范围。

2.1.2 雄虾的占位 (male's territory-occupying)

雌虾发现或感觉到雄虾跟踪行为停止, 会主动停下来, 位于雄性所占位的附近。绝大多数情况下(占观察事件的 90%), 雌虾所处的位置大致是两个雄虾可以控制范围的边界地带。

雄虾占位后, 即开始用第 1 对及第 5 对步足清洁身体。主要呈现出两种典型的清洁行为。第一种行为模式是: 虾体倚靠第 3、4、5 对步足及尾扇支撑身体, 步足长节与地面平行, 胫节与地面垂直。用第 1 对步足清理头胸甲各部, 包括触角基部、复眼、鳃腔、口部、3 对颚足及第 2 对步足。清理口部及鳃腔的时间较长, 可达 5~10 s。清理第 2 对步足时, 第 2 对步足平举, 有时用第 3 对颚足抱住, 用第 1 对步足趾节从第 2 对步足趾节开始一直清理到基节。左、右第 1 步足往往同时清理头胸甲一侧, 然后才清理另一侧。也有分别清理头胸甲各侧的。腹部背甲用第 5 对步足清洁, 其行为方式与第 1 对步足相似。第二种行为模式是: 虾体呈“C”形, 即第 3~5 对步足长、胫节之间呈 150° 或更大角度, 胫节与地面几呈直角。腹部前曲, 从第 3、4、5 对步足之间前伸, 尾扇张开, 使身体呈“C”形。第 1 对步足后伸至尾扇, 清理尾扇表面的附着物。然后, 从后向前清理腹肢以及梳理腹肢上的刚毛。这种行为在不受干扰的情况下可持续 10 min。

雄虾清洁行为结束后, 就一直守卫占位区。

在守卫期间,一旦有其他的雄性靠近,占位者即主动出击,伸出螯足驱赶。在本实验条件下,尚未观察到后来者强占前者守卫区的情况。

2.1.3 雌虾的蜕壳(female's molting) 雌虾的生殖蜕皮常常发生在雄虾守卫在其身边的時候,或者是在雄虾占位期间。雌虾蜕皮时,身体常呈上述之“C”形,尾扇张开。头胸甲与第一腹节之间的薄膜变宽,第1、2对步足漫无目的的活动加强,靠近池底呈乱舞状;第3、4、5对步足支撑身体;触角不停地颤动;复眼眼柄前后、左右不停地摆动;当眼球从旧壳中显露出来时,头胸甲与第一腹节连接处的薄膜撕裂,虾体稍弯曲,然后绷直,用力一弹,头胸部撑开头胸甲;同时,步足的基部抖动,逐渐使整个步足外抽;紧接着腹部的附肢、尾扇也开始脱离旧壳。当头胸部的步足完全脱离旧壳后,身体抖动加强,直至腹肢、尾扇和触角等完全从旧壳中蜕出。

刚蜕壳的虾体柔软,侧卧池底,基本不动,直至新壳逐渐变硬、步足恢复力量。一旦可以在池底爬行,即主动向已占位的雄虾靠近,此时,雄虾也做出反应,双方在经过触角的短暂交流后,雄虾即伸出强大的螯足,不断地拨弄靠近的雌虾,试图将雌虾拨回到自身控制的领域之内。

在本观察条件下,刚蜕壳的雌虾对于雄虾的“请求进巢”行为(这里指“占位区”),出现三种情况:一是雌虾毫无反抗地被拨进“巢”,或心甘情愿地主动进“巢”;二是雌虾稍作反抗,但徒劳,最终被雄虾俘获;三是雌虾激烈反抗,摆脱雄虾的控制,逃出雄虾的控制范围,寻找另一只雄虾。

2.1.4 雄虾攫住雌虾及交媾前的守卫(male's seizing a receptive female and precopulatory guard)

雄虾攫住刚蜕壳的雌虾后,并非立即交媾,而是用螯足环抱雌虾,将其控制起来,即表现出一种“圈禁状态”(cage state)。在圈禁状态下,雄虾不停地用大、小触角或与雌虾进行交流,或触碰雌虾的身体,或前后、左右、上下探测周围的动静。偶尔,也见雄虾临时释放雌虾,将雌虾护

在身后或身旁。一旦察觉周围有异动,则迅速又将雌虾圈禁起来(图版 :1,2)。在本实验条件下,上述圈禁状态可持续3 h。

2.1.5 交媾及雄虾精英的传递(copulating and male's transmitting its spermatophore) 雄虾将雌虾圈禁一段时间后,即用第1对步足或一侧的螯足往身下轻轻拨弄雌虾(图版 :3)。如果雌虾被动接受,则雄虾在螯足的帮助下将雌虾轻压在自身的腹下(图版 :4),然后不停地用一侧的第1、3、4步足触碰雌虾的身体,待雌虾安静、稳定下来后,即用一侧的步足与另一侧的第2、5步足作支撑,对侧的其他步足则不断地拨弄、扳动雌虾的身体,使雌虾侧翻,露出腹部,并一直拥抱着雌虾(图版 :5)。在这个过程中,雌虾始终很配合,几乎未见有任何的反抗。接下来,雄虾一侧的第3、4步足不停地在雌虾的相应部位抓挠(图版 :6)。持续20 s~1 min后,雄虾逐渐调整自己身体位置,与雌虾成“X”字形,此时,两者第3、4、5对步足之间的部位相向、靠近,雄虾背部隆起,身体呈弓形,最后用力一顶,释放出似胶质垫的精英,在第2游泳足雄性附肢的扶持下,迅速粘贴在雌虾的第4、5对步足之间的腹部表面,完成精英的传递(图版 :7)。

2.1.6 雄虾交媾后的守卫及释放雌虾(male's postcopulatory guard and female's release from a cage state) 雄虾将精英转递给雌虾后,身体松弛,但仍然轻轻伏在雌虾的身上,两虾呈“X”字形(图版 :8)。5~10 s后,雄虾略抬起身体,雌虾趁机调整身体至正常状态,但仍然藏在雄虾的身下,雄虾用身体一侧的第1、3、4步足不时轻抚雌虾。一般30 s~2 min后,雌虾轻跳、挣扎,两性随即分离。雄虾迅速转动触角,探测雌虾的准确位置,然后用螯足轻轻拨弄雌虾,将其拽回到自己头部的前方,然后伸出螯足将雌虾圈禁起来(图版 :9),直到雌虾躯壳逐渐硬化,才将其释放(图版 :10)。在本实验条件下,圈禁时间一般为40 min~1 h 20 min。其间,雌虾或静卧不动,或用第1、3对步足清理自己的身体;而雄虾的小触角始终在雌虾的身体上触

碰、探测；大触角似雷达般上下、左右、前后不停地转动，探测周围的动静，以此判断是否有第三者入侵。

需要特别说明的是，雄虾在交媾前、后的守卫行为中，如遭遇雄性第三者的侵袭，守卫方必出击驱赶或打斗（图版：11, 12）。在大多数的观察事件中（占有所有观察事件的 80%），雄性间争斗具有典型的“仪式化”特点，即一方面双方尽量将各自的螯足平伸，比试长度（图版：13）。同时，以尾扇着地，第 3、4、5 对步足作支撑，头部高高地昂起，比试头昂起的高度（图版：14）；另一方面，比试各自保持上述姿态的时间长短。一般情况下，螯足短，头昂起较低，“较劲”时间短的一方常常是失败者，战胜方将获得交配权。如雄虾在交媾后的守卫中落败，则其配偶将遭遇战胜方的“强交”（rape）。如果双方势均力敌，则相互打斗，螯钳夹住对方撕扯，直至一方落败。落败方迅速退却，还可能遭受断肢、伤残，甚至死亡。

2.1.7 雌虾的产卵及抱卵 (female's spawning and egg-carrying) 雌虾在完成交媾后的 30 min ~ 1 h 20 min 内，处在雄虾的圈禁状态下。其后，雌虾脱离雄虾，自行游到或爬到一隅，独自产卵。此时，雄虾再也不表现出挽留行为（detainment）。在本观察条件下，累计 20 次观察事件中，均未发现此时的雌虾再有交媾行为。

产卵前，雌虾的甲壳尚未完全硬化，常常静卧在池底，或背部隆起、腹部向前弯曲呈“C”字形，采用类似雄性第二种清洁行为模式，清理身体表面、腹部或游泳肢，以及游泳肢的刚毛。腹部甲壳适度外扩，形成一个孵育腔（brood chamber），受精卵即在孵育腔中发育。

产卵时，第 2、4、5 对步足作支撑，雌虾背部隆起，腹部前弯、尾扇着地，呈“C”字形，肌肉不停地颤动，成熟卵即不停地从生殖孔中排出。卵子经过精英的表面，接受其释放的精子，完成受精。受精卵在第 3 对步足的侧扶下、第 1 对步足的推动下，被推向腹部的孵育腔。受精卵在此过程中，卵膜分泌黏液，互相粘连，最后成团粘附在游泳肢内侧的刚毛上。游泳肢不停地

划水，为受精卵送去新鲜的水流。产卵过程可持续 30 min ~ 1 h。产卵结束后，雌虾即恢复一般性的活动。

2.2 对照组的行為表现 对全雄组或全雌组而言，从投放到观察池至最初的 3 h 这段时间，其行為表现与实验组大同小异。3 h 后，观察到雄虾出现非等距离的占位现象，但很少观察到占位后雄虾表现出的身体清洁行为（只有 1 例）（参照实验组的描述）。而雌虾不表现出占位行为，甚至相对集中在一个区域，呈斑块状分布。在观察期间，雌虾表现出较多的身体清洁行为（在累计 28 例观测事件中出现 12 例）。需特别说明的是，在观察期间，只见到两只雌虾蜕壳。

3 讨论

赵云龙等在研究罗氏沼虾的繁殖习性时观察到雄虾追逐待交配的雌虾，而且一直守候在雌虾的身旁，直至其生殖蜕壳，完成交配^[9]。但赵云龙等的实验方法是在室内玻璃缸（0.2 m × 0.3 m × 0.3 m）中观察一对罗氏沼虾繁殖过程得出的结论^[9]，并没有注意到雄虾对雌虾的圈禁行为，而且也没有考虑到在群体条件下，个体在生殖行为上的变化。姜乃澄等在进行罗氏沼虾人工繁殖时，在水泥池中人为设置竹箬等物，观察到雄虾先有占区或占巢行为，雌虾进入雄虾的巢中（在其文中指“竹箬”）进行生殖蜕壳，然后交配、产卵^[10]。但文中同样没有描述罗氏沼虾繁殖行为的细节。在本实验中作者注意到雄虾一旦察觉有行将蜕壳的雌虾，确实出现跟踪或追逐行为。但如果察觉到还有其他雄虾存在后，即出现明显的占位行为，并不一直追逐或守候在雌虾旁边，在此情况下更多的是雌虾主动靠近已占位的雄虾。雄虾在圈禁雌虾的过程中，双方不断通过大、小触角探测对方的身体，表现出的行为与 Zhang 等在藻虾（*Lysmata wurdemanni*）上观察到的结果相类似^[16]。Zhang 等认为雄性藻虾识别可交配雌虾，雄虾在圈禁状态下与雌虾间的“触角式”交流以及双方的交媾过程是受距离信息素（distance pheromone）和接触信息素（contact pheromone）调控的^[16]，罗氏

沼虾在交配过程中是否也具有类似的机制,尚须进一步的考证。

配偶守卫行为(mate-guarding behavior)被认为是大多数雄性甲壳动物在进化中获得的一种交配策略,一方面是因为在生殖期间两性遭遇的机率较低,发情的同步性难以保证;另一方面,两性交媾行为的发生有时间限制^[16~18]。由此,在生殖资源面临空间和时间上的差异时,不可避免地会出现雄性之间的生殖竞争和雌性的配偶选择(mate choice)^[21]。罗氏沼虾的两性异型,尤其是同龄雄性个体躯体明显偏大,第2对步足又特化为强大的螯钳,使其有能力在生殖过程中保护雌性。在本实验中,雄性的配偶守卫行为主要表现在对区位(或巢穴)的捍卫、对雄性第三者的驱逐以及对蜕壳或已交媾雌性的圈禁等三个方面。对雄性而言,对配偶的守卫行为至少有以下好处:一是可以保护已蜕壳的雌虾,免遭雄性第三者的争夺;二是可以随时掌握交媾的最佳时机,保证精英的顺利传递,获得最大的生殖效益;三是守卫已交媾后的雌虾,避免雄性第三者的“强交”(rape)所造成的精英损毁,从而捍卫自身的父权(paternality)。对雌虾而言,其可以从雄性的守卫行为中获得以下收益:一是在生殖蜕壳期间免遭残食;二是始终可以与社群中相对强势的个体交媾(不管雄性是否争斗或谁胜谁负);三是可以在被守卫期间,调整生殖生理状态,以适应雄性交媾的最佳时机,获得理想的精英和生殖效果。总之,罗氏沼虾雄性的配偶守卫行为应是有效地保证两性生殖成功的交配策略之一。

对虾科(Penaeidae)的所有种类均具第二性征。雄性外生殖器主要包括第一腹肢内肢演变来的管状雄性交接器;雌虾的受精器官则是由第七、八胸节板演变而成的纳精囊(spermatheca)。外生殖器的存在可以有效地保证雄性将精英准确地传递到雌性的纳精囊中^[19]。而长臂虾科的罗氏沼虾雌、雄性无明显的交接器结构,只是雄性第2游泳足的内肢里侧,生有一棒状的雄性附肢。雌虾接受精英的位置介于第4、5对步足间的腹部表面。一般情

况下,此表面清洁光滑,异物很难粘附上去。在实验中作者发现雄性罗氏沼虾交媾前一直用身体一侧的第3或第4步足不停地抓挠雌性第4、第5步足之间的腹部表皮(图版:6)。仔细观察雌虾被抓挠后的相应位置,可见有明显的划痕,与腹部的其他表面比较,明显粗糙。笔者推测这种行为可能有利于精英的粘附和固定。雄虾的这个交媾前戏行为(foreplay behaviour)可能起到“精子竞争”与“父权捍卫”的效果,相关的实验有待进行。

在本实验观察中,单性群体条件下,同性间并不诱发追逐或炫情(flirting)、交媾行为等。看来,罗氏沼虾生殖前的两性识别,两性间生殖状态的判断,交媾索求和时机把握,以及精英传递的行为协调等存在特殊的生化、生理和形态功能上的“契合”机制。

两性个体在亲代投资方面的差异常常会导致雄性之间的交配权竞争及雌性的配偶选择。雌性的数量、分布状况和发情状态等常会促使雄性个体采取不同的交配策略。所以,两性个体所采取的婚配策略将决定一个动物在一个生殖季节内所能占有的配偶数量,即婚配制度^[2]。姜乃澄等在人工繁殖期间已经注意到罗氏沼虾雄虾与多个雌虾交配的现象^[10],但其中的行为机制及后果并没有深究。在本实验中,作者观察到罗氏沼虾在一个或多个繁殖组条件下,其生殖行为在某些细节上有差异,但就全过程中呈现的典型事件来看,仍然是一致的。已有资料表明:繁殖群体的大小、性比、个体在社群中的等级序位(rank)、个体的交配史以及捕食风险等均可影响两性的生殖行为或婚配制度^[2,6,20~24],但对繁殖过程中的典型行为事件影响不大,只是可能改变一些行为细节或造成不同的生殖后果。关于罗氏沼虾两性采取的婚配策略及其影响因素,有待进一步研究。

杨万喜等详细描述了日本沼虾的身体清洁行为,并认为是其常见的行为模式,并非只出现在繁殖期间^[25]。本实验中也观察到罗氏沼虾有类似的行为表现。有意思的是,在有异性存在的情况下,雄虾基本上都表现出清洁行为,而

对照组并不尽然。

正确判断与掌握亲虾的生殖状态,尤其是雌虾的蜕壳时间,在人工苗种繁育实践中非常重要。Sagi 等发现,性可接受的雌虾在生殖蜕壳前(7 d 之内)即能引起处于交配强势的雄虾表现出特定的繁殖行为。由此,在其苗种生产上可以通过对雄虾这些特定行为的判断以及性腺发育状态的体外目测,来识别行将蜕壳的雌虾,从而将其集中起来,统一管理,人工配对、产卵,最终获得产卵时间相近的抱卵虾,达到批量生产规格一致的幼体的目的^[26]。从本实验观察到的现象中也可以看出,进一步深化罗氏沼虾繁殖行为细节及其影响因素的研究,提炼出一套准确判断两性生殖状态的新工艺,不仅有助于改进产卵群体的管理,降本增效,批量生产规格一致的种苗,而且还有利于人工授精、定向育种等遗传操控。

致谢 本工作得到上海恩韬国际贸易有限公司的经费赞助以及孟加拉国库尔纳专区羌纳县 Mr. Abul 提供场地及野外工作的支持。非常感谢两位匿名的审稿人对本文提出的修改意见。

参 考 文 献

- [1] 堵南山. 甲壳动物学(上册). 北京:科学出版社,1987,15~30.
- [2] 尚玉昌. 行为生态学. 北京:北京大学出版社,1998,189~225.
- [3] Emlen S T, Oring L W. Ecology, sexual selection and the evolution of mating system. *Science*, 1977, **197**: 215~223.
- [4] 殷名称. 鱼类生态学. 北京:中国农业出版社,1995,129~131.
- [5] Mathews L M. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour*, 2002, **63**(4): 767~777.
- [6] Hinojosa I, Thiel M. Somatic and gametic resources in male rock shrimp, *Rhynchocinetes typus*: effect of mating potential and ontogenetic male stage. *Animal Behaviour*, 2003, **66**: 449~458.
- [7] Treece G D. Freshwater shrimp culture. In: Stickney R R, ed: Encyclopedia of Aquaculture. New York: John Wiley & Sons Inc., 2000, 838~868.
- [8] Ling S W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii*. *FAO Fisheries Rep*, 1969, **5**(3): 589~606.
- [9] 赵云龙, 堵南山, 赖伟. 罗氏沼虾繁殖习性的研究. 水产科技情报, 1995, **22**(4): 147~149.
- [10] 姜乃澄, 卢建平, 周双平. 罗氏沼虾人工繁殖期的占区与雌雄配对行为的研究. 东海海洋, 1998, **16**(4): 25~29.
- [11] D 'Abramo L R, Brunson M W. Biology and Life History of Freshwater Prawns. Miss State Univ., MS: Southern Regional Aquaculture Center(SRAC) Pub., 1996, 483.
- [12] Akand A M, Hasan M R. Status of freshwater prawn (*Macrobrachium* spp.) culture in Bangladesh. In: Silas E G ed. Freshwater Prawns. Thrissur: Kerala Agricultural University Press, 1992, 33~41.
- [13] Mirza M Q, Ericksen N J. Impact of water control projects on fisheries resources in Bangladesh. *Environmental Management*, 1996, **20**: 523~539.
- [14] Angell C L. Freshwater prawn fry marketing in Bangladesh. *Bay of Bengal News*, 1990, **38**: 6~9.
- [15] Misamore M J, Browdy C L. Mating behavior in the white shrimps, *Penaeus setiferus* and *P. vannamei*: a generalized model for mating in *Penaeus*. *J Crust Biol*, 1996, **16**(1): 61~70.
- [16] Zhang D, Lin J D. Mate recognition in a simultaneous hermaphroditic shrimp, *Lysemata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae). *Animal Behaviour*, 2006, **71**(5): 1191~1196.
- [17] Weeks S C, Benvenuto C. Mate guarding in the androdioecious clam shrimp *Eulimnadia texana*: male assessment of hermaphrodite receptivity. *Ethology*, 2008, **114**(1): 64~74.
- [18] Plaistow S J, Bollache L, Cailly F. Energetically costly precopulatory mate guarding in the amphipod *Gammarus pulex*: causes and consequences. *Animal Behaviour*, 2003, **65**(4): 683~691.
- [19] Dall W, Hill B J, Rothlisberg P C, et al. (陈楠生等译, 张伟权等校). 对虾生物学. 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992, 45~49, 278~282.
- [20] Mathews L M. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: male snapping shrimp prefer to associate with high value females. *Behavioral Ecology*, 2003, **14**(1): 63~67.
- [21] Kaplus I. Social control of growth in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man): a review and prospects for future research. *Aquaculture Research*, 2005, **36**(3): 238~254.
- [22] Van Son T C, Thiel M. Mating behaviour of male rock shrimp, *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea): effect of recent mating history and predation risk. *Animal Behaviour*, 2006, **71**(1): 61~70.

- [23] Bauer R T, Abdalla J H. Male mating tactics in the shrimp *Palaeomonetes pugio* (Decapoda, Caridea): precopulatory mate guarding vs. pure searching. *Ethology*, 2001, **107** (3): 185 ~ 199.
- [24] 王吉桥, 田相利. 罗氏沼虾的社群结构特点及其在养殖中的应用. *水产科学*, 1998, **17**(1): 26 ~ 29.
- [25] 杨万喜, 赖伟, 堵南山. 日本沼虾行为研究. *动物学杂志*, 1997, **32**(3): 51 ~ 54.
- [26] Sagi A, Ra'anan Z. Rapid identification of reproductive state and the receptive period of females in pond populations of *Macrobrachium rosenbergii* — A new technique. *Aquaculture*, 1985, **48**(9): 361 ~ 367.

图 版 说 明

1. 雄虾交媾前对雌虾的守护; 2. 雄虾交媾前对雌虾的圈禁保护; 3. 雄虾交媾期间的前戏行为——试探; 4. 雄虾交媾期间的前戏行为——攀爬; 5. 雄虾交媾期间的前戏行为——拥抱; 6. 雄虾交媾期间的前戏行为——抓挠; 7. 雄虾传递精英时的瞬间; 8. 雄虾精英传递完成后的放松瞬间; 9. 雄虾交媾后对雌虾的圈禁保护; 10. 雌虾交媾后从雄虾的圈禁保护中解放; 11. 雄虾守卫领地——驱赶入侵者; 12. 雄虾间为争夺配偶而打斗; 13. 雄虾间的配偶争斗——比试螯钳的幅长; 14. 雄虾间的配偶争斗——比试头昂起的高度。

Explanation of Plate

1. Precopulatory guard for a receptive female; 2. A receptive female in a cage state before copulation; 3. Foreplay behavior during a male's copulation—probing; 4. Mounting; 5. Embracing; 6. Scratching; 7. Transmitting spermatophore to a female; 8. Relax after transmitting. 9. Postcopulatory guard for a female; 10. Releasing female after copulation; 11. A male's guarding its territory—driving an intruder out; 12. Scramble for a receptive female between two males; 13. Scramble for a receptive female between two males—comparing the length of claws each other; 14. Scramble for a receptive female between two males—comparing head-raised highness each other.

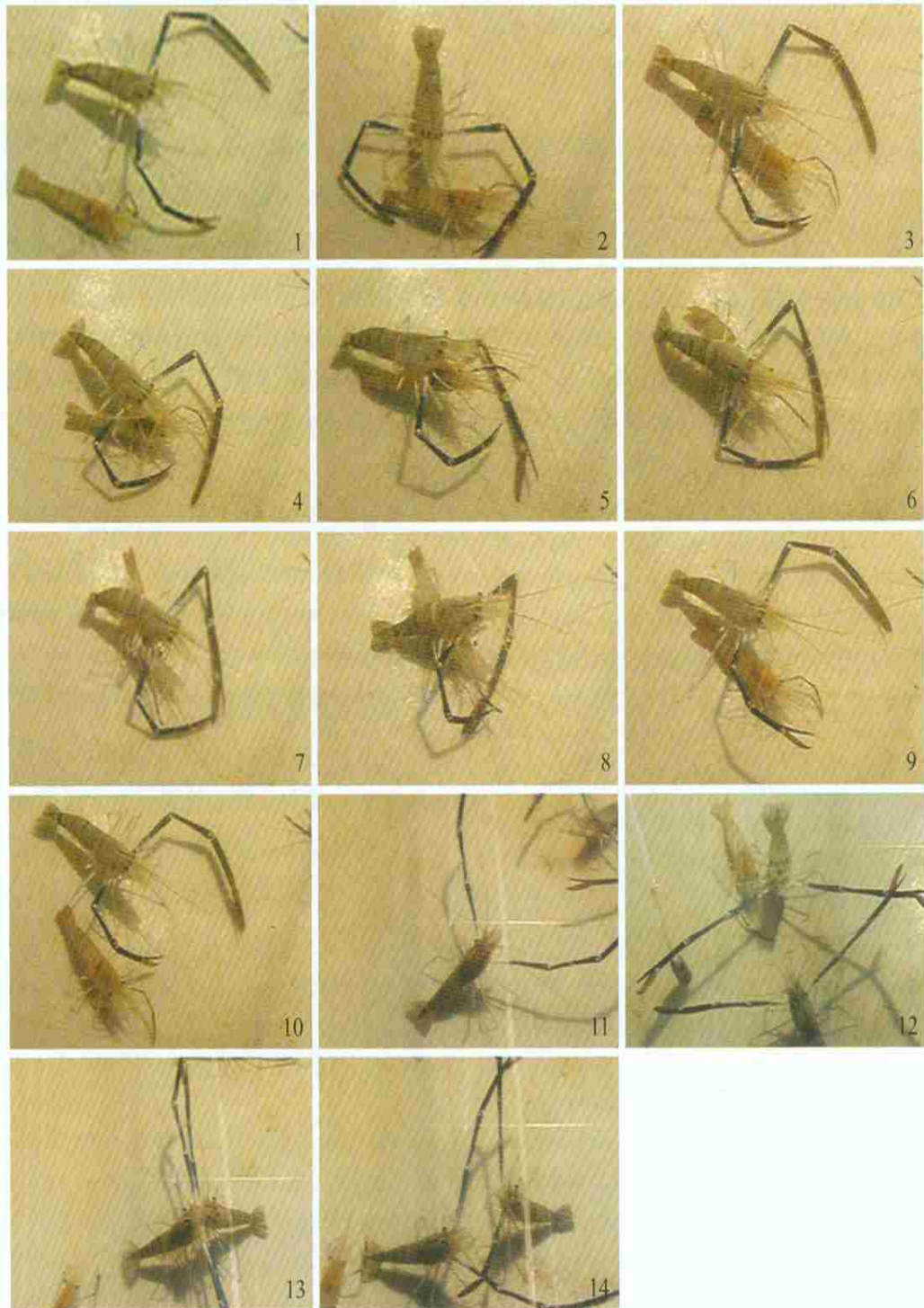
王 春等:罗氏沼虾繁殖行为的再描述

图版

WANG Chun *et al.*: Re-description of Reproductive Behavior of *Macrobrachium*

rosenbergii

Plate



图版说明见文后