

# 中国大鲵的活动节律及繁殖行为描记

梁刚 吴峰

(陕西师范大学生命科学院 西安 710062)

**摘要:**采用定时定点观察法,对仿生态条件下养殖的中国大鲵 (*Andrias davidianus*) 活动节律及繁殖行为进行了观察。结果表明,大鲵活动具有明显的昼夜节律变化,白天隐藏在洞穴中不活动,每天 20:30 时部分大鲵开始出洞活动,21:00 时至次日凌晨 1:00 时为活动高峰期,1:00 时后部分大鲵开始陆续回到洞穴,3:00 时后又全部隐藏在洞穴中;大鲵的夜间活动随季节的变化而发生周期性变化,8~9 月出洞活动的大鲵数量达到一年之中的最大值。大鲵尤其是雄鲵在繁殖季节表现出明显多样的繁殖行为:推沙行为;求偶行为,包括聚集、露头、巡视、追随、尾阴探究、亲吻、邀请和爬跨 8 种行为型;冲凉行为;护卵行为;婚配行为。

**关键词:** 中国大鲵;仿生态养殖;活动节律;繁殖行为

**中图分类号:** Q958.1; S966.6 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2010)01-77-06

## The Activity Rhythm and Reproductive Behaviors of *Andrias davidianus*

LIANG Gang WU Feng

(College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

**Abstract** The activity rhythm and reproductive behaviors of Chinese Giant Salamander (*Andrias davidianus*) in imitated-natural habitat were observed. Chinese Giant Salamander hid in the den in the daytime and moved out at 8:30 pm, their activity reached the peak in 9:00 pm and remained to 1:00 am of the next day. After then, they began to return to the den. After 3:00 am, no any Chinese Giant Salamanders was observed in open water. The nocturnal activity of Chinese Giant Salamander varied with season changes. The nocturnal activity frequency of Chinese Giant Salamander reached the peak in August and September in a year. The mature male salamander showed various reproductive behaviors in the reproductive season, mainly including sand-pushing, lovemaking, head-washing, mating and egg-safeguarding. Lovemaking behaviors were composed of gather together, head exposing, inspection, following, anogenital sniffing, kissing, inviting and creeping on the back of female.

**Key words:** Chinese Giant Salamander (*Andrias davidianus*); Imitated natural habitat; Activity rhythm; Reproductive behavior

中国大鲵 (*Andrias davidianus*) 简称大鲵,隶属于两栖纲有尾目隐鳃鲵科,是我国特有的珍稀有尾两栖类<sup>[1]</sup>。大鲵具有极大的经济价值,长期以来的乱捕滥猎,加之其栖息地的破坏、丧失和减少,导致野生大鲵生境破碎、种群数量锐减、分布范围缩小,许多原有的分布区已经绝迹<sup>[2]</sup>,我国将其列为一级国家重点保护野生动物,世界自然保护联盟将大鲵的受威胁现

状列为极危 (CR) 等级<sup>[3]</sup>。国内外对隐鳃鲵科动物的行为学研究已积累了一些资料, Noeske 等和 Coatney 等分别观察了隐鳃鲵 (*Cryptobranchus alleganiensis*) 的日活动节

基金项目 陕西省自然科学基金项目 (No. 2007C114);

第一作者介绍 梁刚,男,副教授;研究方向:动物行为学;

E-mail: lianggang@snnu.edu.cn

收稿日期: 2009-07-14, 修回日期: 2009-10-19

律<sup>[4-5]</sup>, Humphries等对隐鳃鲵夜间活动的季节性变化进行了研究<sup>[6]</sup>, 陈云祥等、张红星等及王文林等分别对池养条件下中国大鲵的活动节律、繁殖行为进行过简要报道<sup>[7-10]</sup>。由于野生大鲵种群数量极少, 加之其白昼基本上不出洞活动, 很难对其行为进行研究。此外, 成鲵具有独居的生活习性<sup>[11]</sup>, 对池养殖条件下大鲵进行行为学观察无法全面而真实地反映大鲵固有的活动规律与繁殖行为。

大鲵仿生态养殖是在其原产地选择一块梯田、台地或缓坡地, 首先建造人工小溪流、在小溪流两侧建洞穴, 然后在洞穴上方覆盖土壤并种植草本植物, 以营造大鲵的适生环境条件而进行的人工养殖模式<sup>[11]</sup>。大鲵仿生态养殖不仅为大鲵的生活与繁殖提供了接近于原始自然生态环境的各种条件, 而且也开展大鲵行为

尤其是繁殖行为研究提供了可能。本文通过定时定点观察法和访谈法, 对仿生态环境条件下养殖的大鲵夜间活动的季节性变化、繁殖季节的日活动节律进行了研究, 并对大鲵的繁殖行为进行了初步观察与描述, 旨在为进一步开展大鲵繁殖行为的定量及实验研究提供基础资料, 也为揭示大鲵与环境的相互关系、大鲵的人工养殖及保护提供科学依据。

## 1 研究地点和方法

**1.1 研究地点** 研究地点为陕西省留坝县大鲵仿生态繁育基地, 分别位于玉皇庙乡和火烧店乡。该基地包括 7 个大鲵仿生态繁育场, 各繁育场内养殖的大鲵均为性成熟个体, 投放大鲵的性比基本上是 1:1。繁育场基本情况见表 1。

表 1 研究地点

Table 1 Study site locations

繁育场名称 Name of breeding station	面积 (m <sup>2</sup> ) Size	海拔 (m) Altitude	经度 Longitude	纬度 Latitude
磨儿沟 Moergou	865	1 013	106°54'52"	33°45'28"
漆树沟 Qishugou	1 183	1 003	106°56'02"	33°44'42"
佛爷坝 Foyeba	1 334	1 019	106°53'22"	33°34'25"
墩墩石 Dundunshi	635	1 048	106°52'15"	33°44'42"
天星亮 Tianxingliang	1 090	1 077	106°51'46"	33°32'01"
安子沟 Anzigou	368	1 021	106°53'25"	33°34'28"
三道河口 Sandaohekou	737	1 021	106°55'59"	33°44'48"

## 1.2 研究方法

(1) 繁殖季节大鲵的日活动节律研究: 在 2007 年大鲵繁殖期 (7~9 月) 对留坝县玉皇庙乡三道河口仿生态繁育场中的大鲵进行了连续定时观察, 每隔 1 h 观察记录一次大鲵活动情况, 每次观察 5~15 min, 每天观察 24 次。记录大鲵在每小时中出洞活动的个体数量及时间, 活动高峰期及回洞时间等。观察时间共 90 d 约 2 160 h。

(2) 大鲵夜间活动的季节性变化研究: 2006 年 7 月至 2007 年 6 月选择每月的 15 日对磨儿沟繁育场 (养殖场在夜间有光线较弱的照明设施) 的大鲵夜间活动进行 1 h (23:00~24:00

时) 的观察。如果遇下雨等异常天气, 推迟至 16~18 日进行观察。记录出洞活动的大鲵数量, 分析其夜间活动的季节性变化。

(3) 大鲵繁殖行为的观察: 在 2007、2008 年大鲵的 2 个繁殖季节 (7~9 月), 采用不定时观察记录焦点动物繁殖行为的方法<sup>[12]</sup>, 对 7 个仿生态繁育场的大鲵的繁殖行为进行了观察记录。观察主要在白天和前半夜进行。

依据 Humphries 等对隐鳃鲵活动状态的划分<sup>[6]</sup>, 将大鲵分为出洞活动和隐藏不活动两种, 出洞活动是指观察时大鲵在人工溪流内爬行或静止不动; 隐藏不活动是指观察时大鲵隐藏在人工洞穴内; 只有头露在洞口的大鲵, 也归

入隐藏不活动范畴。对大鲵活动规律及行为的观察均在比较隐蔽条件下进行,以尽可能地减少人为因素对大鲵正常活动及行为的影响。

## 2 结果

### 2.1 繁殖季节大鲵的日活动节律

留坝县玉皇庙乡三道河口仿生态繁育场共饲养性成熟大鲵 28 尾,每天各时间段平均出洞活动的大鲵个体数量见图 1。大鲵白天一般隐藏在洞穴中很少出洞活动,如果天气比较阴暗时,在白天或傍晚偶尔也能见到个别大鲵将头部伸出洞口,但一般不会爬到人工溪流内。天黑后约从 20:30 时开始,部分大鲵开始出洞活动,并且随着时间的推移,出洞活动的大鲵数量逐渐增加,至 23:00~24:00 时出洞活动的大鲵数量达到最大值,出洞活动的大鲵个体数量占观察大鲵总数的 21.43%。次日凌晨 1:00 时以后,在人工溪流内活动的大鲵数量开始减少,到凌晨 2:00 时左右大部分大鲵陆续回到自己洞穴。凌晨 3:00 时以后,在人工溪流内已经见不到出洞活动的大鲵。大鲵出洞时,首先是将头慢慢伸到洞口,在洞口观察 10~20 min,确认周围环境安全后,才缓慢地从洞中爬出进入人工溪流中。爬出洞穴的大鲵,或在洞口附近的人工溪流中缓慢爬行,或静静趴在人工溪流中不动。在正常天气条件下,大鲵出洞的活动时间一般在 2~4 h 左右,且一般是在人工溪流中活动,很少见到出洞活动的大鲵爬上陆地。大鲵出洞活动时,警觉性很高,当周围有稍大的声响时,就会立刻爬回自己的洞穴内。然而,在夏季大雨前夕,无论是白天,还是晚上甚至后半夜,出洞活动的大鲵数量明显比天气正常条件下要多。在大雨前夕,大鲵白天仅呆在人工溪流内,而晚上一般会爬上岸,有些个体甚至可以爬出几十米远,选择适合的地点静静地趴下,直到天亮时才陆续从岸上爬回洞穴。爬上岸的大鲵在回洞时,一般先就近进入人工溪流,然后再缓慢寻找自己的洞穴。大鲵对大暴雨天气特别敏感,暴雨天上岸活动的大鲵数量更多,而且性情非常焦躁,有些大鲵甚至会爬向繁育场的围墙,试图

逃跑。

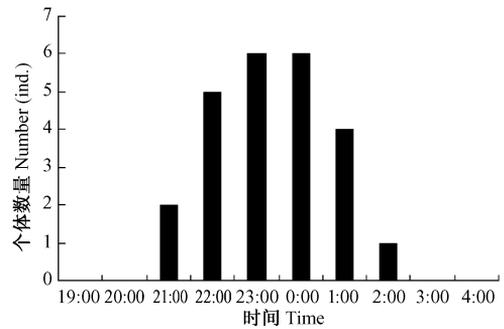


图 1 大鲵繁殖季节的日活动节律

Fig 1 Activity rhythm of *Andrias davidianus* in the reproductive season

### 2.2 大鲵夜间活动的季节变化

磨儿沟繁育场养殖性成熟大鲵共 34 尾。每年 4 月大鲵开始出洞活动,活动大鲵的数量为 3 尾,占观察大鲵总数的 8.82%;5 月出洞活动的大鲵数量为 2 尾,占 5.88%;6 月出洞活动的大鲵数量为 4 尾,占 11.76%;7 月出洞活动的大鲵数量为 3 尾,占 8.82%;8~9 月出洞活动的大鲵数量明显增多,为 6 尾,达到一年之中出洞活动数量的最大值,占 17.64%;10、11 月随着水温的降低,出洞活动的大鲵数量逐渐减少,其中 10 月出洞活动的大鲵数量为 4 尾,占 11.76%,11 月为 2 尾,占 5.88%;12 月到次年的 3 月,大鲵进入冬眠期,很难见到大鲵出洞活动。

### 2.3 大鲵的繁殖行为

在繁殖期记录到大鲵推沙、求偶、冲凉、交配和护卵等行为。

#### 2.3.1 推沙行为 (sand-pushing behavior)

是指在雄鲵所栖居的洞穴口可以见到水质浑浊、紧靠洞口处的人工溪流底部沙石逐渐增多的现象。推沙行为的实质是栖居在该洞穴内的雄鲵将洞穴底部的沙石首先向外推至洞颈部分,然后再用后肢将这些沙石推出洞外。一般来说,推沙行为主要使用的是前后肢,但遇到较大的石块(直径 5 cm 以上)时,大鲵会用嘴将其叼出洞穴放置在离洞口较远的人工溪流内,但放置石块的位置没有上、下游之分。推沙行为最早始于 5 月中下旬,一般多始于 6 月中旬,一直持续到 8 月下旬(繁殖前),其中以 7 月下旬至

8月上旬最为多见。推沙行为一般发生在前半夜,但在7月下旬至8月上旬期间,白昼也经常可以观察到此行为。具有推沙行为的大鲵警觉性很高,如果周围有异样响动,就会爬到洞口将头部伸出查看。

通过2007、2008年两年的追踪调查统计,在有推沙现象的52个洞穴中,有43个洞穴内繁殖出幼鲵,占当年有推沙现象所有洞穴的82.69%;有9个洞穴内没有繁殖出幼鲵,占17.31%。但是,在当年没有推沙现象的极少数洞穴内也繁殖出了幼鲵。对繁殖出幼鲵洞穴的内部结构进行了详细地观察,发现洞内的幼鲵群居在洞穴的后半部,而看护幼鲵的雄鲵栖居在该洞穴的前半部;该洞穴的底部明显变深且呈锅底形,深度正好能够使雄鲵的整个身体全部浸没在洞穴剩余的水中(此时,人工溪流内的水已经排干,该洞穴内剩余水的水面与人工溪流的底部在同一个平面上);据饲养人员观察,随着雄鲵的逐渐长大,该雄鲵每年都必须通过推沙行为来改造洞穴底部,使自己的身体能够全部浸没在水中;没有推沙现象但繁殖出幼鲵的洞穴原来就比较深、也比较大,在其内栖居的雄鲵整个身体可以全部浸没在水中。

**2.3.2 求偶行为 (lovmaking behavior)** 大鲵在繁殖前具有一系列选择配偶的行为,主要包括以下8种:聚集 (gather together):雌、雄大鲵“头并头、肩并肩”地紧靠在一起,在人工溪流内缓慢爬行,或者趴在溪流底部不动。露头 (head exposing):在繁殖前20~30 d内,每天12:00~19:00时雄鲵将头部伸出洞口约10 cm左右,趴在洞口一动不动。有露头行为的雄鲵一般在19:00时后不再出洞活动。巡视 (inspection):在繁殖前2~3 d的晚上,雄鲵活动非常频繁,在同一段人工溪流内的每个洞口不断巡视。有巡视行为的雄鲵警觉性特别高,也比较凶猛。追随 (follow):在人工溪流内雄鲵紧跟在雌鲵后面缓慢爬行的行为。如果雌鲵爬进自己的洞穴,雄鲵也会跟着钻进该洞。例如,2007年8月27日21:00时,尾部拖有卵带的一尾雌鲵在溪流内缓慢爬行,有3尾雄鲵

跟在其后,当雌鲵爬进一个洞穴不到10 min后,该3尾雄鲵试图也跟着钻进该洞穴,但最终只进去了1尾雄鲵。尾阴探究 (anogenital sniffing):指雄鲵使用吻部顶碰雌鲵泄殖腔部位的行为。亲吻 (kiss):指在人工溪流内,雌、雄大鲵口相互咬在一起的行为。该行为多发生在21:00时以后,持续时间一般不是太长,短的持续约10 min,长的不超过60 min。具有亲吻行为的大鲵,在亲吻行为发生约10 d后,就可以在雄鲵的洞穴内发现受精卵。邀请 (invite):雄鲵在洞穴口,雌鲵在人工溪流内,洞口的雄鲵咬着洞外雌鲵的口向洞内拖的行为。洞外的雌鲵被向洞内拖的过程中,其尾部不停地左右摆动,摆动频率约为45次/min,尾部摆动时将人工溪流内的水打起约有20~30 cm高。需要说明的是,雌鲵尾部不停地左右摆动现象,不是反抗行为,因为大鲵咬在一起相互争斗时,被咬大鲵整个身体在水内会不停地来回转动,并且被咬处有明显牙痕。爬跨 (creep on female back):指雄鲵趴在雌鲵背部和/或头部上方的行为。爬跨行为一般发生在洞口,二者共同将头部伸出洞口一动不动。此外,在天星亮大鲵繁育场还观察到,一尾雄鲵在人工溪流内巡视时,另一尾雌鲵此时正好趴在洞口不动,该雌鲵约有体长的一半(前肢在洞外,后肢在洞内)暴露在洞外。当该雄鲵经过时从溪流内爬到雌鲵的头部与背部上方约5 min,雌鲵仍然不动,也未见有反抗行为;该行为共观察到3次,发生的时间是21:00~22:00时,而且是相同的两尾大鲵。

**2.3.3 冲凉行为 (head-washing behavior)** 指大鲵爬到引水管的出水口部位,让流水不断冲洗自己头部的行为。冲凉行为发生在每年的6~8月,约从21:00时开始,到22:00时结束回到自己的洞穴中。具有冲凉行为的大鲵以雄性居多,有些雌鲵也有此现象。

**2.3.4 婚配行为 (mating behavior)** 在大多数大鲵的繁殖洞穴内,只有处于同一个发育阶段的受精卵或幼鲵。但是,在一个繁殖洞穴内有2个不同发育阶段的受精卵或幼鲵的现象也比

较普遍,甚至有些繁殖洞穴内有3个不同发育阶段的受精卵或幼鲵,这种情况通常出现在交配的雄鲵个体较大、而雌鲵个体较小时。由于个体较小的雌鲵排卵数量少,而雄鲵个体大、精液多,因此该雄鲵会在不同时间分别与其他个体小的雌鲵配对繁殖。由此看来,大鲵的婚配体制大多数是单配制(monogamy),少数是一雄多雌制(polygynous mating system)。大鲵采取以上婚配策略,主要是最大可能地提高其成熟精子的使用效率,进而提高繁殖的成功率,以保证其种族延续的目的。

### 2.3.5 护卵行为(egg-safeguarding behavior)

大鲵的产卵时间主要集中在8月下旬到9月中旬,卵产在雄鲵所栖居的洞穴内。产卵后雌鲵会离开产卵洞穴,护卵工作由雄鲵担任。在受精卵孵化的前15~20 d,担任护卵的雄鲵一般不出洞活动和捕食,即使在洞口放置死的饵料鱼也未见捕食。在孵化15~20 d后,雄鲵一般每隔2~3 d晚上会出来捕食,但每次出洞捕食时间不超过30 min。在正常情况下,大鲵每晚出来之后要在洞外呆2~4 h。此外,在受精卵孵化期间,担任护卵工作的雄鲵特别凶猛,会将试图进入其孵化洞穴的其他雄性或雌性鲵赶走,然后立即回到自己的洞穴。孵化出幼鲵后,雄鲵仍然留在洞穴中保护幼鲵,直到其四肢已经发育完全,前肢发育出4指、后肢的趾还在分化时,雄鲵才离开该繁殖洞穴。

## 3 讨论

**3.1 大鲵的活动节律** Noeske和Coatne分别观察到隐鳃鲵每天活动最频繁的时间是在天黑后两小时,白天很少出来活动<sup>[5-6]</sup>;陈云祥的研究表明,在池养条件下,大鲵日活动呈明显的昼夜节律变化,一般是每天7:00~18:00时躲藏休息,19:00~次日6:00时出洞穴摄食或绕水池爬行<sup>[7]</sup>;在仿生态环境条件下,大鲵日活动节律同样具有明显的昼夜变化(图1)。此外,在池养条件下大鲵的年周期活动节律随季节水温的变化而发生变化<sup>[7]</sup>;在仿生态养殖条件下,大鲵在秦岭山区每年4月开始出洞活动,8

~9月活动数量达到一年中的最大值,11月出洞活动的数量明显减少,12月到次年3月大鲵进入冬眠期;季节活动变化现象也存在于隐鳃鲵中<sup>[4]</sup>。大鲵属于变温动物,具有喜阴怕光的生活习性,其活动具有季节变化规律及日变化节律,是大鲵在长期进化过程中逐渐适应其生活环境的直接结果。

### 3.2 大鲵的亲代抚育(parental care)行为

对于大多数两栖动物来说,繁殖成功的必要条件是要有永久性的水源<sup>[13]</sup>。研究表明有尾两栖类有20%的物种有亲代抚育行为<sup>[14]</sup>。Ronald认为,筑巢和护卵行为在不影响成体的成活和未来的繁殖情况下是降低后代死亡率的进化适应<sup>[15]</sup>。从本文的观察结果可知,雄鲵在繁殖前通过“推沙行为”来改造洞穴使其变深变大,不仅使自己能够在受精卵孵化期间整个身体全部浸没在水中(改造后的洞穴即使人工溪流内干枯,洞穴内剩余的水还足够使雄鲵整个身体浸在水中),保证其皮肤呼吸功能的正常进行,以达到个体保存的目的,而且也能够使受精卵及孵化出的幼鲵在整个发育过程中具有充足的水源条件,以达到繁殖成功的目的。此外,在受精卵孵化及幼鲵胚后发育的早期阶段,雄鲵担任护卵任务,可以有效地阻止大鲵天敌或其他大鲵对受精卵及幼鲵的危害,这对于提高大鲵后代的孵化率及成活率无疑均起到极其重要的作用。因此,大鲵为了能够成功地繁殖出后代、延续种族,在长期的进化过程中逐渐形成了推沙行为、护卵行为等一系列亲代抚育行为,这些行为同时也体现了大鲵对其生活环境的高度进化适应。

## 参 考 文 献

- [1] 叶昌媛,费梁,胡淑琴. 中国珍稀及经济两栖动物. 成都:四川科学技术出版社,1993,64-69.
- [2] Wang X M, Zhang K J, Wang Z H, et al. The decline of the Chinese giant salamander *Andrias davidianus* and implications for its conservation. *Oryx*, 2004, 38(2): 197-202.
- [3] 汪松,解焱. 中国物种红色名录:第一卷:红色名录. 北京:高等教育出版社,2004,191.

- [ 4 ] Noeske T A, Nickerson M A. Diel activity rhythms in the hellbender, *Cryptobranchus alleganiensis* (Caudate: Cryptobranchidae). *Copeia*, 1979, (1): 92 - 95.
- [ 5 ] Coatney C E. Home range and nocturnal activity of the Ozark hellbender M. Sc. Thesis Springfield: Southwest Missouri State University, 1 - 54.
- [ 6 ] Humphries W J, Pauley T K. Seasonal changes in nocturnal activity of the Hellbender, *Cryptobranchus alleganiensis* in West Virginia. *Journal of Herpetology*, 2000, 34 (4): 604 - 607.
- [ 7 ] 陈云祥, 王伟军, 白洪清, 等. 饲养条件下大鲵的活动节律初步研究. *水产养殖*, 2006, 27 (6): 40 - 41.
- [ 8 ] 张红星, 王开锋, 权清转, 等. 中国大鲵的繁殖生态暨行为学观察研究. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 2006, 34 (增刊): 70 - 75.
- [ 9 ] 王文林, 蒋发俊, 王炳立. 大鲵的自然繁殖习性调查. *水利渔业*, 2000, 20 (6): 12 - 13.
- [ 10 ] 王文林, 杜秀琦, 张丽琴, 等. 大鲵繁殖生物学初探. *河南教育学院学报: 自然科学版*, 2002, 11 (1): 21 - 22.
- [ 11 ] 梁刚. 陕西省大鲵的繁育模式及初步评价. *经济动物学报*, 2007, 11 (4): 234 - 237.
- [ 12 ] Altmann J. Observational study of behavior: Sampling methods *Behavior*, 1974, 49 (3): 227 - 267.
- [ 13 ] 尚玉昌. *动物行为学*. 北京: 北京大学出版社, 2005, 1 - 225.
- [ 14 ] 蒋志刚. *动物行为原理与物种保护方法*. 北京: 科学出版社, 2004, 304.
- [ 15 ] Ronald A N. *The Evolution of Parental Care in Salamanders Michigan: Miscellaneous Publication*, 1985, 1 - 60.