

不同地位克氏原螯虾对社会环境改变的行为反应

王陈路^① 曾小翠^② 沈佳琰^① 黄成^{①*}

① 南京大学生命科学学院 南京 210093; ② 浙江农林大学农业与食品科学学院 临安 311300

摘要: 为探究不同社会地位的亚成体克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*) 对利益的分配, 以及对社会环境改变 (体型较大的入侵同类) 各自做出的行为反应, 本文统计已确立等级序列的成对同性别螯虾对隐蔽所的占有情况, 并视频拍摄同性别螯虾入侵时, 入侵者及不同地位的原居者的格斗行为, 分析格斗次数、格斗时间、首次攻击及被首次攻击对象多个参数。在隐蔽所占有的实验中, 71%为优势者占有隐蔽所, 7%为从属者占有, 共同占有或没有占有的各 11%。在入侵-反入侵实验中, 雄性入侵者对 2 只原居虾之间的攻击选择无显著差异, 雌性入侵者首次攻击显著选择与原优势者格斗; 雄性原居者中优势者对入侵者和原从属者的攻击无显著差异, 雌性优势者则显著选择与入侵者格斗; 雄性原居者中从属者显著选择与入侵者格斗, 雌性从属者对入侵者和原优势者的攻击无显著差异。上述结果表明, 优势者优先占有资源; 雌雄螯虾在入侵和面临入侵时有各自不同的策略; 不同地位的螯虾在反入侵时行为反应也各有不同。

关键词: 克氏原螯虾; 等级秩序; 社会环境; 领域优先权; 性别

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 04-555-08

Behavior Response of Dominant and Subordinate Crayfish *Procambarus clarkii* to Social Context Change by a Larger Intruder

WANG Chen-Lu^① ZENG Xiao-Cui^② SHEN Jia-Yan^① HUANG Cheng^{①*}

① *School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093*; ② *School of Agriculture and Food, Zhejiang Agriculture and Food University, Lin'an 311300, China*

Abstract: To study the distribution of benefits between dominant and subordinate subadult crayfish (*Procambarus clarkii*) and their behavior responses to social context change by a larger intruder, we set a shelter and two individuals of crayfish in the box for 3 days to identify their social ranks by recording the occupation number for the shelter each of them. Then, we introduced a larger single crayfish to the box for 30 min and taped the behavior of the three. We analyzed agonistic number and time data, the by t-test and the

基金项目 江苏省农业科技自主创新资金项目[No. CX (14) 2077], 国家自然科学基金委项目 (No. NSFCJ1103512);

* 通讯作者, E-mail: huangcheng@nju.edu.cn;

第一作者介绍 王陈路, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物学; E-mail: dlctwcl@163.com。

收稿日期: 2014-12-15, 修回日期: 2015-04-02 DOI: 10.13859/j.cjz.201504007

first attacking choice between the rest two crayfishes by Fisher's exact test. We rejected the null hypothesis at significant level at $\alpha \geq 0.05$. 71% of the shelters were occupied by dominant one, 7% by subordinate, 11% occupied by both and the rest 11% were empty ($n = 28$). Each larger intruders was put in a box with both dominator or a subordinate one for 30 minutes, the male intruder attacked the dominant more frequently than subordinate, but no significant difference in both the fight times and duration (Fig. 3a, 3b) found out between the two holders ($P > 0.05$). Female intruder mostly chose to attack the dominant first, $P < 0.05$ (Table 1). Male dominator did not show a significant tendency to fight with intruder or subordinate in the agonistic times (Fig. 4a) and duration ($P > 0.05$, Fig. 4b), while female preferred to interact with intruder ($P < 0.05$, Fig. 4b); male subordinate had more aggressions to intruder than to initial dominant ($P < 0.05$, Fig. 5a, b), while female subordinate showed few combat and with no difference both of intruder and dominant ($P > 0.05$, Fig. 5). In this experiment, dominant had a priority to access to resource, male and female showed a different strategy when to face the intruder or to the holder. Crayfishes with different social position performed different behavior responses when they have been intruded.

Key words: *Procambarus clarkii*; Dominance hierarchy; Social context; Prior residence effects; Sexes

克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*) 是研究格斗行为和领域行为的模式动物, 两只螯虾通过格斗形成优势等级序列, 胜者为优势者, 长时间占有隐蔽所, 对触觉刺激反应敏感, 主动攻击次数较多, 具有优先占有资源的权利; 从属者呈现臣服的姿势, 很少探索, 回避触觉刺激和优势者的攻击, 占有甚少的资源 (Herberholz et al. 2003, 2007, Song et al. 2006)。优势等级序列的形成可降低螯虾之间的格斗 (Issa et al. 1999, Goessmann et al. 2000), 而社会环境 (social context) 的改变会导致优势等级序列的紊乱, 如一个个体相对较大的同类入侵者会增加螯虾之间的格斗, 甚至造成地位的改变, 而且在此过程中优势者和从属者格斗行为反应有一定的差异 (Graham et al. 2009)。关于优势者获得的利益已经有众多的研究评估过 (Herberholz et al. 2007, Martin et al. 2008, Klar et al. 2012), 但克氏原螯虾在等级序列形成后, 优势者和从属者在维持序列和保护各自既得利益做出的行为反应却少有研究。

邻域优先权 (prior residence effects) 是指优先占有领域的动物在随后在这片领域上发生的攻击遭遇战中具有优势, 最早是由 Braddock 于 1949 年提出。领域持有者因为体型和力量的

优势获得领域争夺战的胜利, 同时给予领域持有者有价值的格斗经验和胜利者效应, 从而在以后的战斗中更加具有优势 (Klar et al. 2012)。Alcock 等 (1997) 的研究发现, 随机选择的原居者即使最近没有格斗经验, 仍然比入侵者更具有成功的优势。领域持有者对自己领域的评估价值要高于入侵者, 获胜的动机更强 (Arnott et al. 2008), 优势者作为领域暂时的持有者应该比从属者对继续持有领域具有更高的欲望。但目前大多数有关领域优先权的研究都集中在原居者和入侵者之间资源占有能力的比较, 很少有优势者和从属者之间的保卫资源能力的比较。

本文采用原居-入侵的实验方法 (Figler et al. 1999), 观察不同性别、不同地位克氏原螯虾的原居者 (residents) 与入侵者 (intruders) 之间的格斗行为, 评估优势者与从属者对社会环境改变做出的行为反应, 并比较雌雄螯虾之间的区别。

1 材料与方法

1.1 实验动物

本实验选用附肢健全、活力正常、接近性成熟且从未交配的亚成体克氏原螯虾, 体长(指

螯虾自然伸直状态下从额剑到尾扇的长度)为 (5.91 ± 0.45) cm 的螯虾 60 只, 雌雄各半; 体长为 (6.81 ± 0.41) cm 的螯虾 30 只, 雌雄各半。

饲养盒与格斗盒为 $23.0 \text{ cm} \times 15.0 \text{ cm} \times 8.5 \text{ cm}$ 的方形不透明塑料盒。隐蔽所为 $9.5 \text{ cm} \times 7.5 \text{ cm} \times 0.7 \text{ cm}$ 的百洁布卷成的长 7.5 cm 内径 2 cm 的圆筒, 用尼龙扎带扎紧制成的洞穴 (图 1)。视频监控设备为瑞德普监测摄像头 R-3431P, 视频采集卡为瑞德普 R-808NP, 以及相关的影像分析系统和主机。



图 1 隐蔽所

Fig. 1 Shelter

1.2 确立地位

挑选体长差异在 $0.2 \sim 1.0 \text{ cm}$ 范围以内的螯虾进行两两配对, 配对的原则为同性别配对, 体色差异或体长差异明显, 易于区分优势者和从属者, 雌雄各 15 组。放进饲养盒中加水饲养 3 d 以确定胜负, 盒内加一个隐蔽所。3 d 后, 统计隐蔽所占有情况, 拿出隐蔽所, 观察并挑逗 2 只螯虾格斗, 确定并记录胜负角色,

确定等级地位。若在整场打斗中, 多次使用弹尾逃离对手, 以及较多躲避前进的对手的螯虾, 为从属者, 反之, 若整场打斗中螯虾多次主动攻击, 使对手使用弹尾逃离, 则为优势者。

1.3 入侵-反入侵格斗

2 只螯虾在原来的饲养盒中适应 2 h 以上, 排除之前人为干扰和移除隐蔽所对其造成的惊扰。轻轻地将饲养盒放置在摄像头下, 放入另 1 只体长较大的同性别入侵者 (图 2), 拍摄视频 30 min。

1.4 数据处理

观看视频, 记录攻击发动者、攻击对象及打斗次数和时间这些相关参数。若实验过程中出现螯虾蜕壳、死亡、逃逸等现象, 则排除该组实验数据。统计隐蔽所占有情况时保留有效数据 28 组, 雌雄各 14 组, 而视频拍摄过程中一组雌性实验出现螯虾死亡的情况, 排除之后, 最终统计格斗行为时雄性 14 组数据, 雌性 13 组数据。

利用 SPSS 18.0 对两者之间的次数和时间比较进行 t 检验, 个数的统计分析采用百分数检验, 显著水平为小于 0.05, 极显著水平为小于 0.01。

2 实验结果

2.1 隐蔽所占有及螯虾体长统计

28 组螯虾中, 71% 由优势者占有隐蔽所, 仅 7% 由从属者占有隐蔽所。百分比检验发现

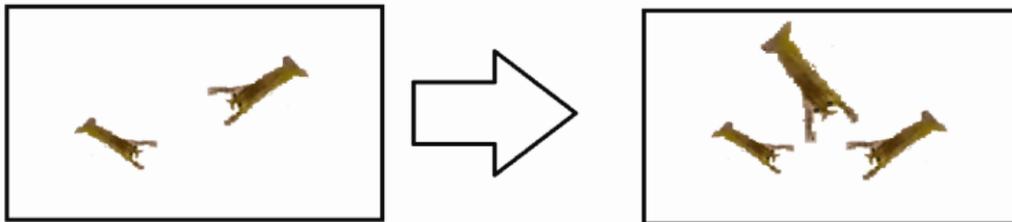


图 2 入侵-反入侵格斗实验示意图

Fig. 2 Illustration of the intruding and anti-intruding fight

进入隐蔽所的优势者极显著多于从属者 ($P < 0.01$)。二者共同占有隐蔽所的为 11%，共同放弃的亦为 11%。

本实验中，入侵者的体长为 (6.82 ± 0.41) cm ($n = 28$)，极显著高于优势者的体长 [(6.15 ± 0.35) cm, $P < 0.01$, $n = 28$]，优势者体长极显著高于从属者体长 [(5.67 ± 0.43) cm, $P < 0.01$, $n = 28$]。

2.2 三者成对打斗次数、时间的统计

入侵者螯虾主动发起进攻的次数和时间结果见图 3，优势者螯虾主动发起进攻的次数和时间结果见图 4，从属者螯虾主动发起进攻的次数和时间结果见图 5。

雄性入侵者对原居者中优势者发动进攻的次数大于对从属者的次数，时间也大于对从属者的时间，但差异均不显著 ($P > 0.05$)。雌性入侵者对原居者中优势者发动进攻的次数大于对从属者的次数，时间也大于对从属者的时间，差异均不显著 ($P > 0.05$)。

雄性原居者中优势者对入侵者发动进攻的次数小于对原居者中从属者的次数，但二者差异不显著 ($P > 0.05$)；时间差异也不显著 ($P > 0.05$)。雌性原居者中优势者对入侵者发动进攻的次数大于对从属者的次数，差异不显著 ($P > 0.05$)；但对入侵者发动进攻的时间显著大于攻击从属者的时间 ($P < 0.05$)。

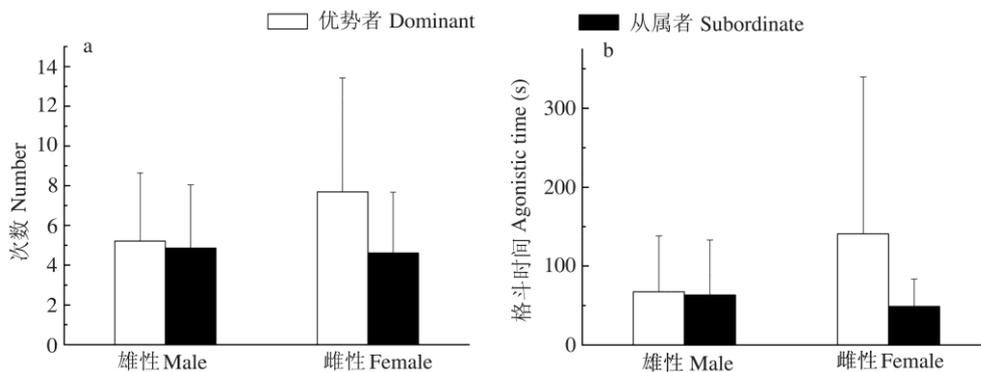


图 3 入侵者螯虾主动发起进攻的次数 (a) 和时间 (b) (雄性 $n = 14$, 雌性 $n = 13$)

Fig. 3 Average times (a) and duration (b) of aggressive acts occurred between intruders and male dominants and subordinates ($n = 14$) and female ($n = 13$) dominants and subordinates of crayfishes

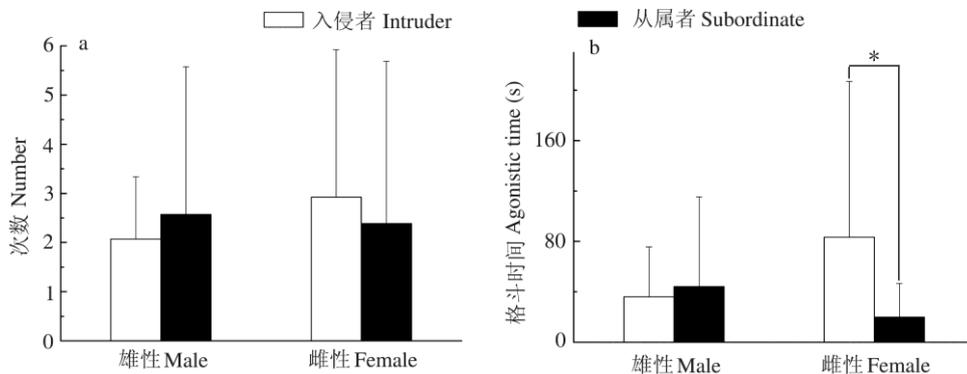


图 4 优势者螯虾主动发起进攻的 (a) 和时间 (b) (雄性 $n = 14$, 雌性 $n = 13$)

Fig. 4 Average time (a) and duration (b) of aggressive acts occurred between dominants and intruders and subordinates of male ($n = 14$) and female ($n = 13$) crayfishes

* 示差异显著, $P < 0.05$. * Mean significant difference, $P < 0.05$.

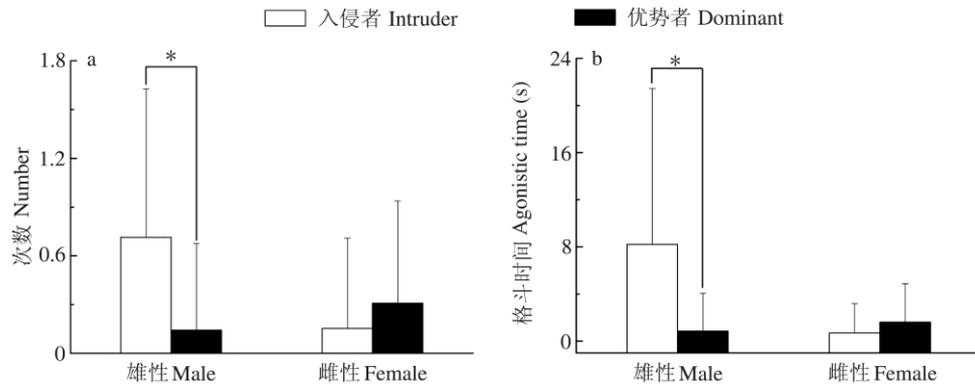


图 5 从属者螯虾主动发起进攻的次数 (a) 和时间 (b) (雄性 $n = 14$, 雌性 $n = 13$)

Fig. 5 Average number (a) and time (b) of aggressive acts occurred in subordinates to intruders and dominants of male ($n = 14$) and female ($n = 13$) crayfishes

* 示差异显著, $P < 0.05$. * Mean significant difference, $P < 0.05$.

雄性原居者中从属者对入侵者发动进攻的次数和时间均显著大于对优势者的次数和时间 ($P < 0.05$)。且原居者中优势者对入侵者发动进攻的次数极显著大于从属者对入侵者发动进攻的次数 ($P < 0.01$), 时间也显著大于从属者对入侵者发动进攻的时间 ($P < 0.05$)。

雌性原居者中从属者对入侵者发动进攻的次数和时间都小于对优势者的次数和时间, 但差异不显著 ($P > 0.05$)。但原居者中优势者对入侵者发动进攻的次数极显著大于从属者对入侵者发动进攻的次数 ($P < 0.01$), 时间也显著大于从属者对入侵者发动进攻的时间 ($P < 0.05$)。

2.3 首次攻击的选择倾向

不同性别及不同角色螯虾发起第一次攻击, 即首次攻击。首次攻击的数量统计见表 1。对首次攻击的组数进行百分数检验, 在首次攻击时, 对攻击对象的选择上差异都不显著, 只有大部分雌性入侵者会在首先发起进攻时选择进攻优势者。

3 讨论

3.1 利益分配

在等级序列确立的过程中, 优势者消耗了大量时间和能量, 在空间和时间的各种资源上占有优势 (Klar et al. 2012), Martin 等 (2008) 发现优势者锈斑螯虾 (*Orconectes rusticus*) 优先选择较大且只有一个开口的隐蔽所。本次实

表 1 不同性别角色个体发起首次进攻及其对象的数量统计表

Table 1 The first attack launched by intruders, dominants and subordinates of different gender

被攻击对象 Being attacked	首次进攻发起者 Crayfishes launched first attack					
	入侵者 Intruder		优势者 Dominant		从属者 Subordinate	
	优势者 Dominant	从属者 Subordinate	入侵者 Intruder	从属者 Subordinate	入侵者 Intruder	优势者 Dominant
雄性 Male ($n = 14$)	2	5	2	4	0	1
P	0.26		0.41		0.31	
雌性 Female ($n = 13$)	6	2	3	1	0	1
P	0.03		0.31		0.31	

验的 28 组螯虾中, 71% 为优势者螯虾占有隐蔽所, 但也出现了 7% 弱势者占有隐蔽所和 11% 隐蔽所空置的情况, 一方面是因为隐蔽所是手工制造, 规格大小与螯虾不是完全匹配, 另一方面是由于优势螯虾外出觅食或者巡视, 造成隐蔽所空置或被从属者“钻空”(Fero et al. 2007)。11% 的优势者螯虾允许从属者共同占有隐蔽所, 说明部分亚成体克氏原螯虾对隐蔽所没有独占欲, 在保障了自己优先获得资源的前提下, 不排斥从属者享用资源, 具有“随从 (satellite males)”现象, 该现象在哺乳动物猕猴 (*Macaca mulatta*), 鸟类的家燕 (*Hirundo rustica*) 和流苏鹁 (*Philomachus pugnax*), 鱼类的南美叶鱼 (*Polycentrus schomburgkii*), 节肢动物的一种温带蜻蜓 *Plathemis lydia*、大头泥蜂 (*Philanthus bicincus*)、栉足蛛 (*Anelosimus studiosus*) 等动物中居多 (Waltz 1982, Albo et al. 2007), 但在有关螯虾的研究中则从未出现过。

3.2 入侵选择

目前已经有大量的研究证明, 体型大小决定螯虾的格斗能力和占有资源的能力 (Figler et al. 1995a, Pavey et al. 1996), 亚成体克氏原螯虾也包括在内 (Figler et al. 1999)。Ranta 等 (1992) 研究还发现, 当隐蔽所有限时, 较大的亚成体螯虾不仅要占有隐蔽所, 还会有选择性地占有离食物最近的隐蔽所。本实验中, 优势者体长显著高于从属者, 所选择的入侵者体长也显著高于优势者和从属者, 说明本实验的入侵者格斗能力要普遍高于原居虾。而且领域效应对螯虾资源占有力和格斗能力的影响要远远小于体型大小的影响 (Figler et al. 1999, Klar et al. 2012), 即本实验中的入侵者优势度要远高于原居虾。

Aquiloni 等 (2012) 的研究中, 体型差异不大, 即头胸甲长差异在 2 mm 之内的雄性成年克氏原螯虾入侵者首次进攻更倾向于选择原居者中的从属者, 入侵者可以通过视觉和听觉识别出原居者之间的优势等级序列, 在入侵时有一定的选择性。而本次实验结果显示, 体型

较大的雄性亚成体克氏原螯虾在入侵时对首次进攻对象的选择, 对优势者和从属者没有倾向性。Graham 等 (2009) 的实验中雄性体长较大的入侵者对原居者优势者和从属者攻击次数之间没有差异, 与本实验结果相一致, 也就是说, 当雄性螯虾优势度远远高于其他螯虾时, 雄性螯虾就会呈现出无倾向攻击。而大部分雌性克氏原螯虾入侵者会在首先发起进攻时, 选择进攻相对较为强大的优势者, 在格斗上倾向选择等级地位高的螯虾, 而且雌性在做配偶选择 (mate choice) 时也倾向选择等级地位高的雄性螯虾 (Aquiloni et al. 2008, 2010)。

3.3 等级秩序的维持

克氏原螯虾之间的等级秩序是短暂而相对的, 高度依赖社会环境 (Graham et al. 2009), 在等级序列确立后, 优势者还要经常向从属者示威, 以降低从属者以后可能的反抗并维持秩序的稳定 (Gherardi et al. 2003)。在本次实验中, 雄性原居优势者与入侵者格斗的次数和时间与从属者格斗的次数和时间基本相同, 说明雄性优势者抗击入侵者的同时, 坚持维持原有秩序的稳定性, 向从属者挑战示威, 很有可能消耗大量的能量, 进而导致在后面的战斗中失利, 甚至导致秩序的改变。Graham 等 (2009) 发现在后期移除入侵者, 发现有 50% 的实验组发生了变化, 原有的从属者成为了新的优势者。在查阅资料时, 我们没有发现有关雌性螯虾等级秩序维持的研究, 因为雌性成年螯虾格斗能力要小于雄性 (Figler et al. 1995a, 杨若蒙等 2013), 只有怀卵或孵卵的雌虾攻击性会上升 (Figler et al. 1995b), 因此有关雌性螯虾攻击行为的研究相对较少。本研究发现, 雌性优势螯虾主要集中与入侵者格斗, 较少攻击从属者, 这说明雌性亚成体克氏原螯虾的等级秩序相对稳定, 格斗行为主要发生在强者之间, 而且从属者也几乎不主动进攻, 等级通常不会发生变化。

3.4 优势者主导攻击, 从属者辅助攻击

从属者一般很少主动攻击 (Herberholz et al.

2003, 2007), 其在格斗行为中的研究也很少。只有 Graham 等 (2009) 观察到当同类入侵时, 从属者相比于石块入侵的对照组, 增加了对优势者的攻击。而本实验中无论雌雄虾, 优势者对入侵者的进攻均显著高于从属者对入侵者的攻击, 优势者在反抗入侵者的过程中付出最多; 尽管雄性从属者对入侵者的攻击显著小于优势者对入侵者的攻击, 但显著高于对原优势者的攻击, 似乎是在帮助优势者共同抵御外敌, 这是因为从属者已经适应了原有的等级序列, 在此等级序列下它已经拥有少量的资源得以生存, 并不希望现有秩序发生改变, 对改变后未来可能得到的资源预期较低, 这也是“随从”现象的一个验证, 相对于一个新的优势者, 从属者更倾向原有的优势者 (Albo et al. 2007)。

克氏原螯虾作为格斗行为研究的模式动物, 也是了解等级序列形成及维持的良好材料。本次实验通过不同地位、不同性别的克氏原螯虾对社会环境改变的行为研究, 了解到不同地位螯虾在维持等级序列上的付出也有差异: 优势者获得较多利益的同时, 面对入侵时付出的代价也高。雌雄螯虾在维持等级序列上的差别: 雄性优势螯虾在面对入侵者时, 抗击入侵者, 同时维持原有等级序列, 从属虾排外的行为强于内斗; 雌性优势螯虾则采取另外的策略, 攘外强于安内, 从属虾并不积极格斗, 但也不会窝里斗。这些实验结果增加了我们对动物本能行为的认识, 丰富了克氏原螯虾种内对抗行为及策略的内容。

参 考 文 献

- Albo M J, Viera C, Costa F G. 2007. Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae). *Behaviour*, 144(10): 1217-1234.
- Alcock J, Bailey W J. 1997. Success in territorial defence by male tarantula hawk wasps *Hemipepsis ustulata*: the role of residency. *Ecological Entomology*, 22(4): 377-383.
- Aquiloni L, Buřić M, Gherardi F. 2008. Crayfish females eavesdrop on fighting males before choosing the dominant mate. *Current Biology*, 18(11): R462-R463.
- Aquiloni L, Goncalves V, Inghilest A F, et al. 2012. Who's what? Prompt recognition of social status in crayfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(5): 785-790.
- Aquiloni L, Gherardi F. 2010. Crayfish females eavesdrop on fighting males and use smell and sight to recognize the identity of the winner. *Animal Behaviour*, 79(2): 265-269.
- Arnott G, Elwood R W. 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*, 76(3): 529-542.
- Braddock J C. 1949. The effect of prior residence upon dominance in the fish *Platyplecillus maculatus*. *Physiological Zoology*, 22(2): 161-169.
- Fero K, Simon J L, Jourdie V, et al. 2007. Consequences of social dominance on crayfish resource use. *Behaviour*, 144(1): 61-82.
- Figler M H, Cheverton H M, Blank G S. 1999. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish, (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence. *Aquaculture*, 178(1/2): 63-75.
- Figler M H, Finkelstein J E, Twum M, et al. 1995a. Intruding male red swamp crayfish, *Procambarus clarkia* immediately dominate members of established communities of smaller, mixed-sex conspecifics. *Aggressive Behavior*, 21(3): 225-236.
- Figler M H, Twum M, Finkelstein J E, et al. 1995b. Maternal aggression in red swamp crayfish *Procambarus clarkii*, Girard: the relation between reproductive status and outcome of aggressive encounters with male and female conspecifics. *Behaviour*, 132(1/2): 107-125.
- Gherardi F, Daniels W H. 2003. Dominance hierarchies and status recognition in the crayfish *Procambarus acutus acutus*. *Canadian Journal of Zoology*, 81(7): 1269-1281.
- Goessmann C, Hemelrijk C, Huber R. 2000. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-sustaining properties. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(6): 418-428.
- Graham M E, Herberholz J. 2009. Stability of dominance relationships in crayfish depends on social context. *Animal Behavior*, 77(1): 195-199.
- Herberholz J, McCurdy C, Edwards D H. 2007. Direct benefits of

- social dominance in juvenile crayfish. *Biological Bulletin*, 213(1): 21–27.
- Herberholz J, Sen M M, Edwards D H. 2003. Parallel changes in agonistic and non-agonistic behaviors during dominance hierarchy formation in crayfish. *Journal of Comparative Physiology A*, 189(4): 321–325.
- Issa F A, Adamson D J, Edwards D H. 1999. Dominance hierarchy formation in juvenile crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of Experimental Biology*, 202(24): 3497–3506.
- Klar N M, Crowley P H. 2012. Shelter availability, occupancy, and residency in size-asymmetric contests between rusty crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ethology*, 118(2): 118–126.
- Martin A L, Moore P A. 2008. The Influence of dominance on shelter preference and eviction rates in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ethology*, 114(4): 351–360.
- Pavey C R, Fielder D R. 1996. The influence of size differential on agonistic behavior in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Zoology*, 238(3): 445–457.
- Ranta E, Lindström K. 1992. Power to hold sheltering burrows by juveniles of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Ethology*, 92(3): 217–226.
- Song C K, Herberholz J, Edwards D H. 2006. The effects of social experience on the behavioral response to unexpected touch in crayfish. *The Journal of Experimental Biology*, 209(7): 1355–1363.
- Waltz E C. 1982. Alternative mating tactics and the law of diminishing returns: the satellite threshold model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10(2): 75–83.
- 杨若蒙, 赵欣, 黄成, 等. 2013. 交配前克氏原螯虾格斗行为差异研究. *水产科技情报*, 40(6): 289–293.