

日本沼虾行为研究

杨万喜 赖伟 堵南山

(华东师范大学生物系 上海 200062)

摘要 本文描述了日本沼虾摄食、领域、防御与攻击、清洁及交配行为,并与其它沼虾类、对虾类、虾蛄类等甲壳动物行为进行了比较研究。日本沼虾在水温 10℃ 以上摄食行为活跃,其领域行为明显,防御与攻击行为主要用第 2 步足。雌虾交配前可能分泌性外激素,雄虾用小触角接收这种激素,从而表现出交配行为。雌虾交配前要进行生殖蜕皮。其交配行为包括试探、守卫、攀爬、拥抱、交配及后守卫等 6 个连续阶段,在交配阶段排放精荚,持续时间仅 2-3s。

关键词 日本沼虾 行为 生态学

日本沼虾 *Macrobrachium nipponense* 又名青虾,生活于淡水水域,在中国、日本、越南及朝鲜等国广泛分布,产量大,是我国最主要的淡水经济虾类,近年来已有不少地方开展人工养殖。关于日本沼虾生物学研究,过去多集中于对其受精卵的孵化、幼体发育及繁殖习性等的观察与研究上^[1-9]。有关日本沼虾行为研究未见报道。本文就日本沼虾取食、领域、清洁、防御与攻击及交配行为进行观察研究,旨在为日本沼虾生殖生物学研究及人工养殖提供参考资料。

1 材料和方法

1995 年 10 月及 1996 年 4 月,从上海杨柳青路集贸市场购得活虾,饲养于玻璃水族缸内(1.00m×0.60m×0.80m)。自然水温,24h 充氧,饲喂蚯蚓、小鱼碎片及水蚤。每日清除残饵及死虾,日更换水约三分之二,缸底用瓦片、砾石等制成人造洞穴。分四组饲养:第一组雌虾,第二组雄虾,第三组雌雄混养,第四组雌雄单个饲养。前两组及第四组用于观察摄食、领域、清洁及防御与攻击行为,第三组用于观察交配行为。待雌虾卵巢清晰可见、前端发育至颚剑上方第 2、3 齿之间、雄虾生殖孔出现小乳突时^[2],将成熟雌雄虾混养。雄、雌比为 10:6,以增加交配机率。多次连续观察青虾 200 余尾,记录其结果。

2 结果

2.1 摄食行为 日本沼虾用第 1、2、3 对颚足及第 1、2 对步足捕食。个体大者特别是雄虾,第 2 对步足主要用于攻击与防御行为,第 1、2、3 对颚足及第 1 步足用于捕食。对蚯蚓及小鱼碎片等大块饵料,第 2 对步足抓握后传递到第 1 对步足,再由第 1 对步足送到口中。对水蚤等小型饵料,3 对颚足及 2 对步足同时抓握,轮番送到口中,2min 左右即可饱食。经饵料对比试验,日本沼虾喜食水蚤等活性饵料。在实验室饲养条件下,日本沼虾白天也取食。投饵时常发生争食现象。饥饿时,正在蜕皮的雄虾及处于生长蜕皮的雌虾常成为被取食的对象。一般先被咬断第 2 步足及其它胸足,然后从颚剑开始头胸部被取食。没有发现处于生殖蜕皮的雌虾被取食的现象。

2.2 领域行为 又称空间行为。日本沼虾底栖,平时喜居安静角落,或藏于洞穴中,或攀于水草上。在以第 2 触角(即大触角 antenna)为半径的半球形或球形空间内不容它虾入侵。第 1 触角(即小触角 antennule)张开伸向前、上方,大触角向两侧平举,并向上、向后摆动。一旦发现入侵者,即举起第 2 对步足奋力驱赶。有时两虾 4 条第 2 步足相缠撕打,但 1-3s 后即松

开,往往以弱小者败走而告终。一虾攻占它虾领域时,也用第2对步足奋力驱赶对方,占领后两对触角不断摆动,直至感到安全为止。取食时领域行为表现得尤其明显。前行时,第2对步足前平举,第1对步足或前伸,或胫节折曲于长节之上,其趾节放在口外,第3对颚足辅助爬行。小触角如感知到即将生殖蜕皮的雌虾,即表现出交配行为。非此,如遇异虾,则用第2对步足驱赶对方,占域行为往往在这时候发生。

2.3 防御与攻击行为 其行为方式主要表现在对食物的占有、空间与配偶的争夺及保护上。

2.4 清洁行为 这是一种最常见的行为。最主要用第1对步足清洁虾体,其次是第5对步足。有两种典型的行为状态:第一种状态是,虾体靠第3、4、5对步足及尾扇支撑身体,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。难清理的地方,如口部及鳃腔,清理时间较长,最长可长达10s。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对步足趾节一直清理到基节。左右两第1步足往往同时清理头胸甲一侧,然后清理另一侧。也有分别清理各侧的。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。第二种状态是,虾体呈水平放置的U形。3、4、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3、4、5对步足之间前伸,使身体呈水平放置的U形,尾扇张开。第1对步足后伸至尾扇,清理尾扇各部。然后从后向前清理腹肢。抱卵虾则在这时候清除死卵。这种行为状态在不受侵扰的情况下可持续1-3min。

有时候第2对步足趾节粘有大块异物,先奋力甩开,然后由第1对步足清理。常见左右第2步足长节在体前交叉,然后猛地前伸,随即松开。这也许是一种自我放松行为。

2.5 交配行为 通过对日本沼虾交配行为的连续观察,我们将日本沼虾交配行为分为下列6个连续的阶段:试探(probe)、守卫(protect)、

攀爬(mounting)、拥抱(embrace)、交配(copulation)及后守卫(post-protect)。

试探 雄虾在巡回(wandering)过程中,小触角(antennules)一旦感知到即将生殖蜕皮的雌虾,即呈现出高度兴奋状态。3、4、5步足将身体抬起,尾扇离地,复眼柄不断转动,大触角四处摇摆,守候在雌虾旁边。两虾或头胸甲相对,呈直线排列,或雄虾头胸甲垂直于雌虾,两虾呈“T”形。

守卫 从雄虾感知即将生殖蜕皮的雌虾开始,雄虾就一直守卫在雌虾身旁,持续时间较长,约1-2h,或更长,最长达24h。在此过程中,雄虾一直保持兴奋状态。一旦有其它雄虾靠近,即奋力驱赶。此时的雌虾,往往很不安份,不断移动,而雄虾则轻缓地阻拦,没有出现强行阻拦的现象。雌虾强行离开后,往往仍然回到原来的雄虾旁。雄虾常用小触角触动雌虾头胸甲,当两虾呈直线排列时,4条小触角往往相互接触,呈四边形状。当雌虾想离开时,雄虾先用大触角阻拦,继而用第2对步足,但动作很轻柔。有时雌虾钻入雄虾腹部下方,雄虾抬起腹部让其离开。在整个守卫过程中,雄虾第2对步足最大限度张开,胫节与长节约呈 $120-150^\circ$,胫节与地面约呈 45° 角。尾扇张开并抬离地面。特别大的雄虾,有时候腹部着地。大触角一般向两侧平举,并不断向上、向后摆动,以及时感知异常情况。

攀爬 雌虾生殖蜕皮前,往往横向静立于雄虾体前1-2min,然后向一侧倾倒,背部朝向雄虾。眼柄不断转动,内拉,头胸甲向腹部弯曲,使身体呈U形。头胸部与腹部之间的节间膜鼓起,内充满液体。此时雄虾高度兴奋,1、2、3对步足攀爬到雌虾体上,按住雌虾,第1对步足轻触鼓起的膜状泡,泡破裂。随后雌虾头胸部从旧壳中拉出来,只剩下腹部仍留在旧壳内。

拥抱 雌虾头胸部从旧壳中拉出后,随着腹部用力,虾体弹跳,雌虾离开旧壳,摆脱雄虾的攀爬,但其胸肢柔软,仍倒在池底不能站立。雄虾立即爬到雌虾腹面,用1、3、4、5对步足环抱雌虾腹部,使其雄孔与雌体3、4、5对步足之

间生殖窝相对。值得注意的是,雄虾第2步足并不参与拥抱,且两虾头胸甲并不吻合,而是交叉约呈 30° 。这种拥抱方式最常见。在雌雄等大、雌小雄大、雌略大于雄的情况下一般用这种方式。在雌明显大于雄的情况下,雄虾往往钻到雌虾腹下,两虾头胸甲呈 90° ,用1、3、4、5对步足环抱雌体,但这种情况并不多见。

交配 在常见的行为状态下,雄虾1、3、4、5对步足用力,紧紧抱住雌虾,同时腹部用力,尾扇略上翘,此动作持续2—3s,交配即告完成。交配后雄虾即将雌虾放开。交配时,雌虾5对胸足柔软无力。在后一种行为状态下,雄虾腹部肌肉用力,虾体呈U形,以身体环卷雌虾,此时排放精荚。

后守卫 雄虾排放精荚后约两秒钟将雌虾放开,但此时雄虾仍然伏于雌虾体上,两虾呈“+”字形。约2—3s左右,雌虾弹跳,试图站起。雄虾用1、3对步足及触角不断触动雌虾。这一过程持续约8—10min。最后雌虾又一次弹跳,离开雄虾的保护。雄虾并不追赶,而是爬到雌虾蜕下的旧壳旁,常见交配后的雄虾取食旧壳的现象。

3 讨论

日本沼虾的行为较为复杂,除了摄食、领域、防御与攻击、清洁、交配行为外,还有蜕皮行为。日本沼虾的蜕皮和罗氏沼虾 *M. rosenbergii* 一样,包括生长蜕皮及生殖蜕皮,两种蜕皮行为基本相似^[4,10-12]。本文仅描述了生殖蜕皮行为。日本沼虾摄食行为在水温低于 10°C 时基本停止, 8°C 以下完全停止。 10°C 以上摄食行为活跃,生殖腺开始发育。 18°C 以上出现交配行为。青虾的领域行为对摄食、交配行为有重要影响。虾苗放养时应注意合理的密度,以水面2250—3000尾/ 100m^2 为宜。池塘内应种植水草,以提供攀附场所。日本沼虾行为的复杂性是其长期演化的结果。

雄虾对处于生殖蜕皮的雌虾的识别依靠小触角(antennule)。雌虾卵巢成熟后,体内除了产生蜕皮激素外,还可能释放性外激素

(pheromone)。雌虾的小触角能迅速感知这种激素,从而表现出交配前的兴奋状态。Ling^[11]认为罗氏沼虾成熟雌体能分泌一种吸引雄性的物质。虽然Ling并没有指出这种物质是什么,但我们认为这是一种性外激素。在另一种沼虾 *M. kistnensis*^[11]及多毛对虾 *P. setiferus*、南美洲白对虾 *P. vannamei* 交配行为中,小触角也起感知作用^[14]。在许多甲壳动物,其雌体的排泄物中都含有性外激素,而这种激素由雄体小触角感知^[15]。有人推测对虾类成熟雌体存在两种性外激素,以此引诱雄虾的追逐与交配^[16]。但Dingle和Caldwell则认为,在一种大趾虾蛄 *G. bredini* 的交配过程中,雄体是不需要雌体分泌的性外激素来诱导的^[17]。至于沼虾类性外激素的有无、种类以及性外激素在交配行为中的作用,目前研究得还不够深入,有待于进一步研究。

日本沼虾与罗氏沼虾 (*M. rosenbergii*)、短刀小长臂虾 (*Palaeomonetes pugio*) 等一样,交配前均要进行生殖蜕皮。前两种沼虾蜕皮后立即交配^[4,10-12],而短刀小长臂虾蜕皮后还要游泳、爬行约1min,在2min内完成交配^[18]。日本沼虾蜕皮后立即交配,可能是因为刚蜕皮后的雌体甲壳柔软,利于精荚的粘附;同时,雌体柔软无力,利于雄体拥抱。对虾类及虾蛄类在交配前并不进行生殖蜕皮^[14,19]。研究发现,日本沼虾在交配行为和短刀小长臂虾及对虾类、虾蛄有部分相似之处。除虾蛄^[19]外,上述几种甲壳动物的雄体均表现出积极的交配行为,而雌体处在被动地位。Misamore^[14]提出对虾类交配模式,包括雄体对雌体的追逐(chase)、试探(probe)、环抱(rotate)、卷曲(flex)四阶段,在最后阶段雄体排放精荚于雌体纳精囊(thelycum)内。对虾的试探是用第I触角及额剑触摸雌体纳精囊,与日本沼虾明显不同。日本沼虾的守卫阶段与对虾类的追逐有相似之处,其结果都获得配偶,为后来的交配打下基础。日本沼虾在守卫阶段小触角不断触及雌体头胸甲,雌体分泌的性外激素能保持雄体的兴奋状态,同时雄体的刺激也能加速雌体的蜕皮。值

得注意的是日本沼虾的后守卫阶段,这对雌虾渡过难关尤其重要。

参 考 文 献

- 1 戈敏生. 日本沼虾幼体发育的初步研究. 水生生物集刊, 1980, 7(2):213-223.
- 2 戈敏生. 日本沼虾的若干繁殖习性. 甲壳动物学论文集, 1990, 2:39-42.
- 3 李文杰, 张建森, 王菊女. 淡水青虾生物学的初步研究. 长江所调查研究报告, 1963, 30:1-28.
- 4 曲志湘. 青虾的生物学观察. 淡水渔业, 1990, 20(1):3-6.
- 5 严生良, 金德沂. 太湖青虾. 水产科技情报, 1981, 8(6):18-19.
- 6 杞 桑. 青虾产卵周期的观察. 水生生物学集刊, 1977, 6(2):191-196.
- 7 Kubb, I. Studies on Japanese Palaemonoid shrimps I. Palaemon. *J. Imp. Fish Inst.*, 1940, 34(1):5-30.
- 8 Maciean, F. M. H. Larval Growth Comparison of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) and *M. nipponense* (De Haan). *Aquac.*, 1991, 95(3/4):251-255.
- 9 Uno, Y. Studies on Aquaculture of *Macrobrachium nipponense* with Special Reference to Breeding Cycle, Larval Development and Feeding Ecology. *La Mer.*, 1971, 9(2):123-128.
- 10 Ling, S. W. Notes on the Life and Habits of the Adults and Larval Staages of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *Proceedings of the Indo-Pacific Fisheries Council*, 1961, 9:55-60.
- 11 Ling, S. W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *Food and Agricultural Organization, United Nations, Fisheries Report* (57), 1969, 3:589-606.
- 12 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.
- 13 Dunham, P. J.: Sex Pheromones in Crustacea. *Biol. Rev.*, 1978, 53:555-583.
- 14 Misamore, M. J. and C. L. Browdy. 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.
- 15 Bauchau, A. G. and M. T. Fontaine. Chemoreception et comportement de reproduction chez les crustaces. *Oceanis*, 1984, 10:151-168.
- 16 Wyban, J. A. and J. N. Sweeney. Intensive Shrimp Production Technology: The Oceanic Institute Shrimp Manual. The Oceanic Institute, Honolulu, Hawaii, pp 1-158.
- 17 Dingle, H. and R. L. Caldwell. Reproductive and Maternal Behavior of the Mantis Shrimp *Gonodactylus bredimi* Manning (Crustacea: Stomatopoda). *Biol. Bull.*, 1972, 142:417-426.
- 18 Berg Agga-Beth, V. and P. A. Sandifer. Mating Behavior of the Grass Shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Decapoda, Caridea). *J. Crust. Biol.*, 1984, 4(3):417-424.
- 19 Hamano, T. Mating Behavior of *Oratosquilla oratoria* (De Haan, 1844) (Crustacea: Stomatopoda). *J. Crust. Biol.*, 1988, 8(2):239-244.