

个体大小和性别及底质对红螯螯虾打斗行为的影响

文永婷¹, 翁朝红^{1,2}, 谢仰杰^{1,2}, 高秀菊¹

(1. 集美大学水产学院, 福建 厦门 361021; 2. 农业农村部东海海水健康养殖重点实验室, 福建 厦门 361021)

[摘要] 红螯螯虾 (*Cherax quadricarinatus*) 个体间打斗行为是影响养殖效益的重要因素。通过摄像记录, 观察并分析了红螯螯虾不同个体大小、性别的打斗行为差异, 以及不同环境底质和遮避物对其打斗行为的影响。结果显示: 1) 不同规格红螯螯虾的打斗行为特征存在差异, 小规格螯虾((0.11 ± 0.01) g)比较保守温和, 中等规格螯虾((8.84 ± 1.35) g)打斗行为最激烈, 而大规格螯虾((54.32 ± 2.99) g)打斗强度大但发起打斗更为谨慎。2) 对于大规格螯虾, 雄性组的打斗次数和打斗时间极显著 ($P < 0.01$) 多于雌性组和异性组, 而打斗强度、躲避次数和威胁次数在三个不同性别组之间均无显著差异 ($P > 0.05$)。对于中小规格螯虾, 打斗强度、打斗次数、打斗持续时间、躲避次数和威胁次数等打斗参数在三个不同性别组之间均无显著差异 ($P > 0.05$)。3) 在三种规格螯虾的异性组中, 雄虾的打斗发起次数和打斗获胜次数均显著高于雌虾 ($P < 0.05$), 显示雄性较雌性好斗, 且易获胜。4) 在环境中添加 PVC 管、鹅卵石、沙、束状筛网等底质或遮避物后, 红螯螯虾的打斗次数显著减少 ($P < 0.05$)。结果表明, 红螯螯虾个体长大后, 雄性个体之间相遇更易引发争斗, 且雄性表现出比雌性更好斗、更易取胜。建议在红螯螯虾不同养殖阶段, 在养殖池中添加 PVC 管等各种遮避物或铺设不同底质来提高环境复杂度, 以减少螯虾的打斗行为, 增加养殖效益。

[关键词] 红螯螯虾; 打斗行为; 性别; 养殖环境; 遮避物

[中图分类号] S 917.4

Difference in Fighting Behavior of Redclaw Crayfish, *Cherax quadricarinatus* with Different Size, Gender and Under Different Environmental Conditions

WEN Yongting¹, WENG Zhaohong^{1,2}, XIE Yangjie^{1,2}, GAO Xiuju¹

(1. Fisheries College, Jimei University, Xiamen 361021, China;

2. Key Laboratory of Healthy Mariculture for the East China Sea, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Xiamen 361021, China)

Abstract: Fighting behavior among individuals of redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) is an important factor affecting the efficiency of its culture. In this study, the effects of body size, gender and environmental conditions on the fighting behavior of redclaw crayfish were analyzed on observation of the video recording. The results showed that: 1) There were differences in fighting behavior among different sizes of this crayfish. Small-sized crayfish ((0.11 ± 0.01) g) were conservative and gentle, but medium-sized crayfish ((8.84 ± 1.35) g) were the most aggressive, while the large-sized crayfish ((54.32 ± 2.99) g) were more aggressive but more cautiously to initiate a fight. 2) For small-sized and medium-sized crayfish, the fighting parameters of fighting intensity, fighting times, fighting duration, evading times and threatening times were all not significantly different be-

[收稿日期] 2022-04-06

[基金项目] 福建省科技厅科技项目 (2019N0013)

[作者简介] 文永婷 (1994—), 女, 硕士生, 从事水产增养殖方向研究。通信作者: 翁朝红 (1971—), 女, 教授, 从事水产增养殖方向研究。E-mail: wengzhaohong@jmu.edu.cn

<http://xuebaobangong.jmu.edu.cn/zkb>

tween different gender groups ($P > 0.05$); for large-sized crayfish, the fighting times and fighting duration of male group (♂ vs. ♂) were significantly higher ($P < 0.01$) than those of the female group (♀ vs. ♀) and the heterosexual group (♀ vs. ♂), while the fighting intensity, evading times and threatening times were all not significantly different between different gender groups ($P > 0.05$). 3) In the heterosexual group (♀ vs. ♂) of all size, the times of initiating by the males were significantly higher than those of female, as well as winning ($P < 0.05$), indicating that males were more aggressive and easier to win than females. 4) The fighting times of crayfish was significantly reduced when PVC pipe, pebbles, sand and bunchy net were added to the environment ($P < 0.05$). The results of this study showed that male encounters were more likely to lead to fights than female encounters or male-female encounters, and males also tend to be more aggressive and more successful in opposite-sex fights. It is recommended that in the different stages of redclaw crayfish culture, adding various shelters such as PVC pipes or laying different substrates to set different environmental complexities in the pond to reduce the fighting behavior and increase the benefits of culture.

Keywords: *Cherax quadricarinatus*; fighting behavior; gender; aquaculture environment; shelter

0 引言

打斗行为是自然界很多动物对短缺资源进行争夺而引起的, 有为领地或统治地位的争夺, 亦有为食物、交配对象、产卵场等的争斗^[1]。打斗行为在一些甲壳动物中表现尤其明显^[2]。打斗是螯虾类建立统治地位的一种重要方式^[3]。虾蟹打斗行为可以根据其激烈程度被分为不同等级, 较高等级的打斗会导致对方或者双方伤残甚至死亡^[4-5]。在虾蟹养殖实践中, 打斗行为会影响动物摄食、生长, 也常常导致个体断肢、受伤甚至死亡, 因此, 研究甲壳动物打斗行为特点和影响因素, 有利于在养殖中采取措施减少打斗行为, 提升养殖效益。影响虾蟹类打斗行为的因素包括环境因素、个体因素(大小、性别和社会经验等)和遗传因素等^[2]。螯虾打斗能力的性别差异很大, 雄性螯虾具有发达的大螯, 从而在打斗中占据优势^[1]。目前国内外对一些甲壳动物打斗行为的性别差异研究已有诸多报道^[6]。如: Figler 等^[7]发现克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*) 雄性打斗能力强于雌性; 在石蟹 (*Menippe mercenaria*)^[8]、锯缘青蟹 (*Scylla serrata*)^[9]中, 均有发现同规格雌-雄对抗时雄性更具有竞争力, 而雌性更具有躲避性, 雌性消耗更多的时间去躲避雄性而不是摄食。甲壳动物打斗持续时间和强度因个体大小而异^[1,10]。Glass 等^[11]发现沙蟹 (*Liocarcinus depurator*) 大个体比小个体持续打斗时间更长, 而滨蟹 (*Carcinus maenas*) 大个体的攻击性高于小个体^[12]。目前尚未有红螯螯虾 (*Cherax quadricarinatus*) 打斗行为的性别差异和个体大小差异的研究报道。

红螯螯虾又名澳洲淡水龙虾, 属十足目 (Decapoda) 拟螯虾科 (Parastacidae), 原产于澳大利亚北部和巴布亚新几内亚, 是淡水经济虾种之一, 目前已在世界各地广泛养殖^[13-14]。该虾具有生长快^[15]、出肉率高^[16]、抗逆性强^[17]等特点, 具有较好的养殖发展前景。在红螯螯虾同批次养殖群体中, 雄螯虾通常个体大于雌螯虾, 并且大螯粗大, 更受消费者青睐, 故而有养殖者开展螯虾雄性单性养殖。然而, 红螯螯虾的打斗行为严重影响其残肢率、成活率及产量, 极大地降低养殖效益。单性养殖是加剧还是减少打斗行为, 对养殖产量的影响如何, 这是养殖业者普遍关注的问题。本文对红螯螯虾打斗行为的性别差异和不同养殖阶段(规格)差异进行研究, 有助于养殖者科学评判红螯螯虾单性养殖的利弊, 同时有助于养殖者在红螯螯虾养殖生产中采取有效措施来降低螯虾打斗行为, 从而提高养殖效益。

养殖户在红螯螯虾养殖过程中, 常常在养殖池塘中加入网片、PVC管、深色挡板或轮胎等遮蔽物, 或铺设不同底质来提高螯虾存活率、降低残肢率等, 而这些存活率和残肢率等是螯虾打斗行为的直接结果。Jones 等^[18]的研究表明, 遮蔽物虽未提高红螯螯虾的生长率, 但却大大提高了红螯螯虾的存活率。宋光同等^[19]的研究表明, 在玻璃缸中设置不同种类隐蔽物来模拟自然环境中的洞穴环境,

对克氏原螯虾亲虾的存活率影响显著。在三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 的土池养成生产中, 铺设玻璃钢瓦隐蔽物、聚乙烯网隐蔽物能提高养成存活率和养殖效益^[20]。克氏原螯虾在实验室养殖条件下, 采用人工大型水草高覆盖率下的体重总增量和体重特定生长率显著高于低覆盖率下的^[21]。以上研究均说明遮蔽物可以减少螯虾打斗行为, 从而显著提高螯虾存活率, 同时可节约螯虾体内能量用于生长, 使生长速度更快^[21]。Capelli 等^[22]的研究表明, 隐蔽所的存在可以减少叉肢螯虾 (*Orconectes rusticus*) 的攻击性; Baird 等^[23]的研究表明, 生境的复杂性会减少亚比螯虾 (*Cherax destructor*) 打斗行为的次数和时间, 从而有利于螯虾的存活与生长; Corkum 等^[24]探究环境复杂度对螯虾的影响, 发现环境复杂度的增加可以减少螯虾的攻击性, 促进螯虾的摄食; Cenni 等^[25]在美洲龙虾 (*Homarus americanus*) 中也发现相似的结果。本研究还探讨几种遮蔽物和底质对红螯螯虾打斗行为的影响, 以期通过建立适宜的环境复杂度来减少螯虾打斗行为的发生, 为养殖提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

从福建省漳州市长泰区某红螯螯虾养殖场挑取体重相当、活力正常、非刚蜕壳的小 (0.11 ± 0.01) g)、中 (8.84 ± 1.35) g)、大 (54.32 ± 2.99) g) 三种规格的红螯螯虾雌雄各 45 只, 共 270 只用于同性或异性间打斗实验, 另挑选大规格的雄性螯虾 90 只用于底质环境或遮蔽物对打斗行为的影响实验。实验用螯虾的体重、大螯长和体长如表 1 所示。将每只螯虾用白色塑料盒 (20 cm × 20 cm × 14 cm) 单独暂养 1 周, 避免造成打斗经历对后续实验结果形成影响。暂养和实验期间每天 22:00 投喂一次对虾配合饲料。暂养和实验期间水温 (24 ± 1) °C、溶氧 > 5.39 mg/L、pH 7.30 ± 0.3 、氨氮含量 < 0.45 mg/L, 每天 LED 灯光照 12 h, 光照强度为 345 lx。

表 1 实验用红螯螯虾的体重、大螯长和体长

Tab. 1 Body weight, first chela length and body length of the redclaw crayfish

性别 Gender	小规格螯虾 Small size		中规格螯虾 Medium size			大规格螯虾 Large size		
	体重/g Body weight	体长/mm Body length	体重/g Body weight	大螯长/mm First chela length	体长/mm Body length	体重/g Body weight	大螯长/mm First chela length	体长/mm Body length
雌 Female	0.12 ± 0.01	16.75 ± 0.14	8.68 ± 1.39	45.16 ± 3.65	73.27 ± 5.94	54.35 ± 2.66	73.43 ± 3.93	125.14 ± 2.78
雄 Male	0.11 ± 0.02	16.87 ± 0.12	8.99 ± 1.32	48.49 ± 6.29	76.36 ± 7.60	54.29 ± 3.31	81.48 ± 3.44	117.90 ± 3.97
平均 Average	0.11 ± 0.01	16.81 ± 0.13	8.84 ± 1.35	46.83 ± 4.97	74.82 ± 6.77	54.32 ± 2.99	77.46 ± 3.69	121.52 ± 3.38

1.2 实验方法

1.2.1 不同规格螯虾同性间或异性间打斗实验

打斗实验设置 3 个大组: 小规格螯虾组 (A1 ~ A3)、中规格螯虾组 (B1 ~ B3) 和大规格螯虾组 (C1 ~ C3)。每个大组分为 3 个打斗组: 雌性组 (♀ vs. ♀)、雄性组 (♂ vs. ♂) 和异性组 (♀ vs. ♂)。小、中、大规格螯虾组打斗实验分别在不透明圆形杯 (直径 9.0 cm, 水深 7 cm)、不透明白色塑料圆桶 (直径 22.5 cm, 高 27 cm, 水深 10 cm) 和不透明塑料方桶 (42.5 cm × 30 cm × 28 cm, 水深 14 cm) 中进行。

进行打斗实验时, 随机取 2 只螯虾放入实验区, 中间用不透明塑料板将其分开。5 min 后移走塑料板, 打斗实验开始, 待实验持续 30 min 后停止 (螯虾打斗行为通常 30 min 内即可见分晓^[26])。打斗场上方放置摄像头进行录像, 对螯虾的行为进行视频记录, 供后续分析。每个打斗组进行 15 次实验, 每次实

验用的螯虾不重复。每次实验结束后排尽打斗场的水并清洗打斗场所,以消除上次打斗产生的化学物质对下一次打斗行为的影响。

1.2.2 不同底质或遮避物对打斗行为的影响实验

在灰色塑料桶中用不透明白色塑料板(高度40 cm)隔离出面积为 0.1 m^2 的区域作为打斗场所($20\text{ cm} \times 50\text{ cm}$,水深20 cm)。设置5种不同底质环境或遮避物:无底质无遮避物(对照组)、横放的蓝色PVC管1对(长20 cm,直径5 cm)、绑成花束形的白色筛网(高15 cm)、鹅卵石(直径约1 cm,堆叠厚度2 cm)、沙(厚度10 cm)(如图1所示)。采用大规格雄螯虾($54.29 \pm 2.13\text{ g}$),进行一对一的雄性对抗雄性实验,每组实验重复15次,实验中螯虾不重复,打斗实验及记录同1.2.1。

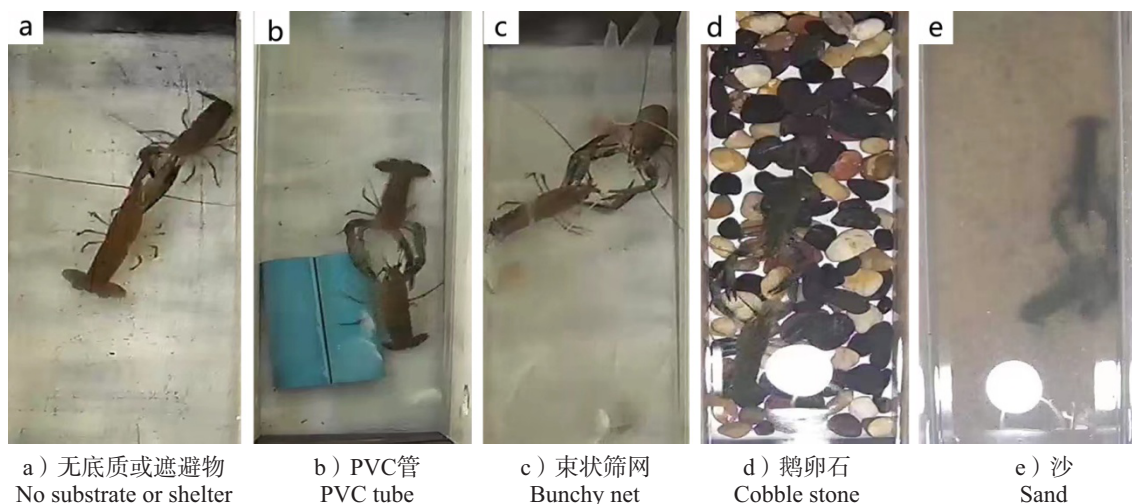


图1 五种不同底质或遮避物的打斗场所(底面积为 0.1 m^2)

Fig.1 Five different substrates or shelters (base area 0.1 m^2)

1.2.3 打斗参数观测记录

双方相互作用的距离限定于接近一个体长范围内。观测的打斗参数有:打斗强度、打斗次数、打斗时间(指30 min内所有打斗时间的总和)、躲避次数、威胁次数、打斗发起比、打斗获胜比。

本文中,打斗指双方都用螯互相触碰对方,双方持续打斗时间至少8 s;一次打斗指在螯虾体长(按最大者体长计算)范围内的打斗,或者打斗停止时间不超过5 s的打斗过程也视为同一次打斗^[27];单次打斗时间指一方先用螯触碰另一方,从另一方开始用螯触碰对方到一方撤退或认输的持续时间,或者从双方同时用螯开始到一方撤退或认输的持续时间^[1];威胁指带着警告信号靠近——主要是举起、挥动和摇动大螯,并没有接触^[28];躲避指一只螯虾与另一只螯虾靠近或接触或打斗后撤退;打斗发起者指每次打斗时先用大螯触碰或敲击或推拉对方的螯虾;打斗获胜者指没有从打斗中撤退,且让对方保持身体向下姿势或者保持不动的一方,在极少数情况下,当两只螯虾同时撤退时,不记录获胜者^[29];靠近或追逐(无肢体接触)指一只螯虾围绕场地靠近或追逐另一只螯虾,没有攻击行为;轻微的肢体触碰指用步足触碰对手,或爬到对手后背,但没有打斗行为,从属者会一直躲避优势者或迅速撤离;用双螯打斗指两只螯虾螯对螯进行打斗,用螯触碰或敲击对手,最终失败者挣扎逃走;激烈的打斗行为指用双螯推拉,互相钳制,爬到从属者后背,举起对手甚至将对手掀翻,非常激烈。

打斗强度(S)为每次打斗实验中(30 min)各次打斗得分的总和: $S = \sum S_i$ 。其中: S 为打斗强度, i 为打斗次数, S_i 为第 i 次打斗得分。评分标准为:靠近或追逐(无肢体接触)记1分;轻微的肢体触碰记2分;用双螯打斗记3分;激烈的打斗行为记4分^[29]。

打斗发起比的计算公式为 $F = (F_i/F_1) \times 100\%$ 。其中: F 为某虾的打斗发起比; F_i 为该虾发起

打斗次数; F_i 为双方发起打斗次数的总和。

打斗获胜比的计算公式为 $W = (W_i/W_t) \times 100\%$ 。其中: W 为某虾的打斗获胜比; W_i 为该虾打斗获胜次数; W_t 为双方打斗获胜次数的总和。

1.3 统计分析

应用 SPSS 23.0 软件进行统计分析, 当各组数据用 Shapiro-Wilk 检验满足正态性后, 再用 Levene 检验方差齐性。当满足方差齐性时, 使用 LSD 检验; 当未满足方差齐性时, 使用 Dunnett's T3 检验。若未满足正态性则使用非参数检验 Mann-Whitney U 检验 (非参数检验-两个独立样本)、Kruskal-Wallis 检验^[28] (非参数检验-多个独立样本)。数据以平均值 \pm 标准差表示。

2 结果与分析

2.1 不同规格红螯螯虾的打斗行为特征及打斗参数的差异

小规格螯虾 (0.11 ± 0.01) g 个体之间在打斗时表现出较为虚张声势的特点, 较多表现为威胁对方、躲避打斗, 并非真正持续用力打斗, 双方都保留实力, 更带有比划、试探的意图 (见表 2)。例如两只小螯虾甲乙之间在发起斗争时, 甲方举着大螯缓慢靠近乙方, 乙方同样举着大螯在原地准备抵抗; 甲方开始用螯轻微触碰乙方大螯, 虽然乙方迅速用大螯稍微抵抗甲方大螯, 但是乙方持续几秒之后身体自然后移; 甲方向前攻击, 乙方一直后移直到撤退; 或者甲乙双方来回前进后退几次直至一方撤退。

表 2 红螯螯虾各规格组打斗参数

Tab. 2 Parameters of fighting among each size of redclaw crayfish

规格 Size	打斗强度 Fighting intensity	打斗次数 Fighting times	打斗时间/s Fighting duration	躲避次数/次 Evading times	威胁次数/次 Threatening times
小 Small	48.2 ± 24.7^a	0.8 ± 2.0^a	13.0 ± 31.4^a	29.7 ± 13.3^b	7.7 ± 8.5^c
中 Medium	53.9 ± 13.7^b	1.5 ± 1.6^b	152.2 ± 225.4^b	24.7 ± 8.3^b	1.9 ± 2.8^b
大 Large	42.0 ± 35.9^a	1.0 ± 1.6^a	103.7 ± 201.9^b	13.9 ± 6.8^a	0.3 ± 0.6^a

说明: 同列数据字母上标不同表示组间存在显著差异 ($P < 0.05$), 同列数据无字母和字母上标相同表示组间无显著差异 ($P > 0.05$)。

Notes: Data in the same column with different superscripts letters indicated significant difference between groups ($P < 0.05$), data in the same column without letter or with same superscripts letter indicated no significant difference between groups ($P > 0.05$).

中规格螯虾 (8.84 ± 1.35) g 个体之间的打斗明显比小规格螯虾激烈 (见表 2)。打斗往往是由轻微触碰逐渐发展到用大螯钳夹对方大螯, 或者再试图推开对方的大螯夹断对方第二或第三对步足, 或者顶住口部周围位置使其翻转、侧翻、后移, 直到一方坚持不下去主动低下身躯撤退为止, 常常给对方身体或者双方造成一定损伤。

大规格螯虾 (54.32 ± 2.99) g 个体之间在打斗时更用力, 有时甚至会非常激烈, 有压制对方、甚至置对方死的意思 (见表 2)。表现在两虾的第二触角外肢 (鳞片) 展开, 相互用大螯使劲推搡对方, 再用大螯钳制对方, 然后身体慢慢站立, 用大螯将对方推翻, 如此往复数次。但是大个体对是否选择打斗表现得更加谨慎, 不轻易出手, 一旦出手则打斗剧烈。

中规格螯虾的打斗强度和打斗次数显著大于小规格螯虾和大规格螯虾 ($P < 0.05$), 打斗强度和打斗次数在小规格螯虾与大规格螯虾之间无显著差异 ($P > 0.05$); 中规格螯虾和大规格螯虾的打斗时间极显著多于小规格螯虾 ($P < 0.001$), 打斗时间在中规格螯虾和大规格螯虾之间无显著差异 ($P > 0.05$); 小规格螯虾和中规格螯虾的躲避次数显著多于大规格螯虾 ($P < 0.05$), 躲避次数在小规格螯虾和中规格螯虾之间无显著差异 ($P > 0.05$); 小规格螯虾的威胁次数极显著多于中规格螯虾 ($P < 0.001$), 中规格螯虾的威胁次数极显著多于大规格螯虾 ($P < 0.001$) (见表 2)。

2.2 同性或异性间打斗参数的差异

小规格螯虾的3个打斗组(A1、A2、A3)之间的打斗强度、打斗次数、打斗时间、躲避次数和威胁次数等打斗参数无显著差异($P>0.05$);在异性间(♀ vs. ♂)(A3组)的打斗中,雄虾发起打斗和打斗获胜次数均显著高于雌虾($P<0.05$)(见表3、图2)。

表3 红螯螯虾各打斗组的打斗参数

Tab.3 Parameters of fighting among each encounter of redclaw crayfish

螯虾规格 Size	组别 Group	打斗双方性别 Gender	打斗强度 Fighting intensity	打斗次数/次 Fighting times	打斗时间/s Fighting duration	躲避次数/次 Evading times	威胁次数/次 Threatening times
小 Small	A1	♀ vs. ♀	59.5 ± 32.1	0.4 ± 0.8	5.2 ± 12.1	30.8 ± 18.9	6.6 ± 7.3
	A2	♂ vs. ♂	40.4 ± 18.5	0.3 ± 0.6	3.8 ± 7.0	29.3 ± 10.0	8.3 ± 8.3
	A3	♀ vs. ♂	45.5 ± 19.4	1.8 ± 3.2	29.5 ± 48.9	29.1 ± 10.2	8.1 ± 10.1
中 Medium	B1	♀ vs. ♀	52.9 ± 13.6	1.3 ± 1.9	175.5 ± 280.6	25.1 ± 7.3	1.3 ± 1.6
	B2	♂ vs. ♂	50.3 ± 14.8	1.5 ± 1.5	168.5 ± 218.9	23.9 ± 8.3	1.9 ± 2.6
	B3	♀ vs. ♂	58.6 ± 12.0	1.6 ± 1.5	112.7 ± 174.4	25.0 ± 9.6	2.5 ± 3.8
大 Large	C1	♀ vs. ♀	35.0 ± 12.3	0.7 ± 1.0 ^a	67.7 ± 151.5 ^a	11.1 ± 7.2	0.4 ± 0.6
	C2	♂ vs. ♂	49.7 ± 61.1	1.9 ± 2.0 ^b	215.1 ± 274.7 ^b	14.9 ± 6.3	0.4 ± 0.7
	C3	♀ vs. ♂	41.5 ± 7.5	0.4 ± 1.1 ^a	28.1 ± 94.4 ^a	15.8 ± 6.5	0.1 ± 0.4

说明:同列数据上标字母不同表示相同规格组间存在显著差异($P<0.05$),同列数据上标无字母或字母相同表示相同规格组间无显著差异($P<0.05$)。

Notes: Data in the same column with different superscripts letters indicated significant difference between groups in the same size ($P < 0.05$), data in the same column without letter or with same superscripts letter indicated no significant difference between groups in the same size ($P < 0.05$).

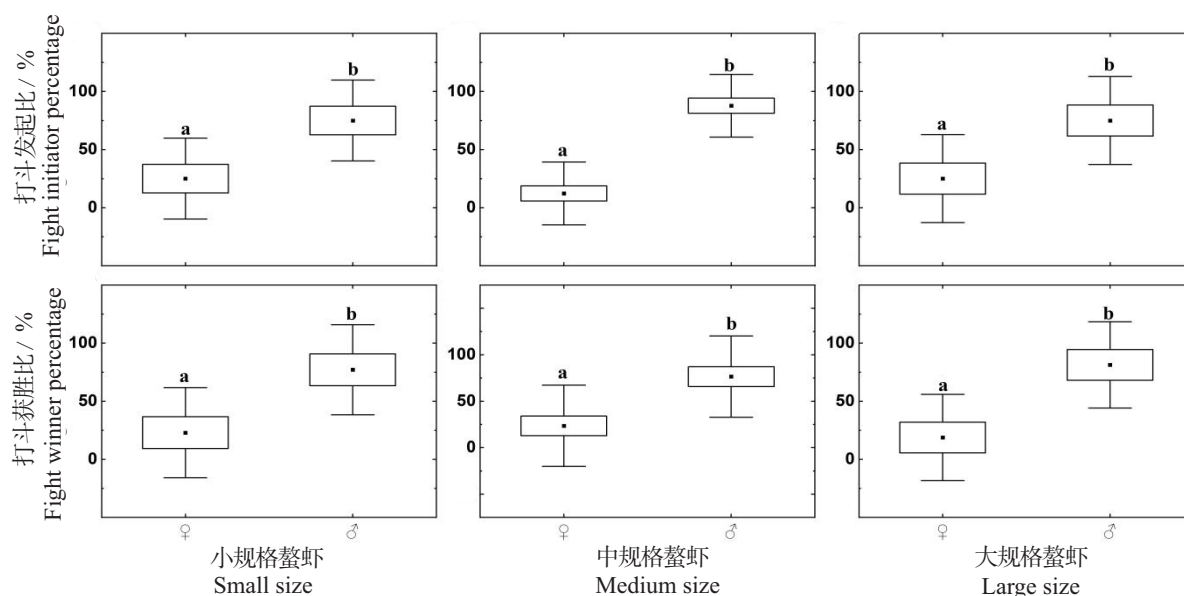


图2 不同规格红螯螯虾♀ vs. ♂打斗中的打斗发起比和打斗获胜比

Fig.2 Percentage of initiators and winners in fighting of ♀ vs. ♂ of redclaw crayfish in different sizes

说明:数据用平均值(小黑心正方形)、平均值的标准误差(大方框)和标准差(误差线)表示,不同字母表示组间数据存在显著差异($P<0.05$)。

Notes: Small black square represented mean, large box represented standard error of mean, and error bar represented standard deviation, different letters indicate significant difference between groups ($P < 0.05$).

中规格螯虾的 3 个打斗组 (B1、B2、B3) 之间的打斗强度、打斗次数、打斗时间、躲避次数、威胁次数等打斗参数亦无显著差异 ($P > 0.05$) (见表 3); 在异性间 (♀ vs. ♂) (B3 组) 的打斗中, 雄虾发起打斗次数 ($P < 0.001$) 和打斗获胜次数 ($P < 0.001$) 都极显著高于雌虾 (见图 2)。因此中等规格螯虾仍然表现出与小规格螯虾相同的结果。

在大规格螯虾的 3 个打斗组之间, 雄性组 (♂ vs. ♂) (C2 组) 的打斗次数 ($P < 0.001$) 和打斗时间 ($P < 0.001$) 均极显著多于雌性组 (♀ vs. ♀) (C1 组) 和异性组 (♀ vs. ♂) (C3 组); 打斗次数和打斗时间在雌性组 (C1 组) 和异性组 (C3 组) 之间均无显著差异; 另外, 打斗强度、躲避次数和威胁次数在各组之间均无显著差异 ($P > 0.05$) (见表 3)。在异性间 (♀ vs. ♂) (C3 组) 的打斗中, 雄虾的打斗发起次数 ($P < 0.05$) 和打斗获胜次数 ($P < 0.05$) 均显著高于雌虾 (见图 2)。

2.3 不同底质或遮避物对红螯螯虾雄虾打斗行为的影响

在底面积为 0.1 m^2 的打斗场所, 底部添加鹅卵石或沙或 PVC 管或束状筛网作为遮避物, 雄性对抗雄性 (♂ vs. ♂) 的打斗次数 ($P = 0.001$) 均明显低于对照组 (无底质或躲避物), 尤其是在以沙为底质的环境里, 未发现打斗; 底部添加鹅卵石或 PVC 管或束状筛网作为遮避物, 打斗时间在各组及对照组之间无显著差异 (见表 4)。这说明在雄虾单性养殖下提供一些底质或遮蔽物等可以有效避免打斗。

表 4 不同底质或遮避物下螯虾雄虾间的打斗次数和打斗时间

Tab.4 Fighting times and duration between male redclaw crayfish under different substrate or shelters

底质或遮避物 Substrate or shelter	打斗次数/次 Fighting times	打斗时间/s Fighting duration
无障碍物 No obstacle	2.8 ± 1.8^a	96.8 ± 93.3^a
PVC 管 PVC tube	0.2 ± 0.4^{bc}	34.2 ± 23.2^{ab}
束状筛网 Bunchy net	0.8 ± 0.4^b	23.2 ± 51.9^{abc}
鹅卵石 Cobble stone	1.0 ± 1.0^b	36.5 ± 43.7^{abc}
沙 Sand	0.0 ± 0.0^c	0.0 ± 0.0^c

说明: 同列上标字母不同表示组间数据存在显著差异 ($P < 0.05$)。

Note: Different letters in the same column indicate significant difference between groups ($P < 0.05$).

3 讨论

已有许多学者对多种甲壳动物不同个体大小、性别、遮蔽物和底质对生长和存活的影响进行了研究^[9,18-24,30-31], 但有关这些因素对打斗行为影响的详细报道还比较少^[1,10,22,25,27,32]。本文采用定量研究方法, 对红螯螯虾的不同个体大小、性别和几种环境条件下的打斗行为进行分析, 解析了三种不同规格的红螯螯虾的打斗行为特点和差异, 并通过遮蔽物和底质对红螯螯虾的打斗行为影响的实验, 进一步探讨螯虾养殖环境复杂度在养殖中的重要性。

本研究结果表明, 不同规格的红螯螯虾显示出不同的打斗行为特点。红螯螯虾在幼年时体型小, 螯足也不突出, 攻击武器不佳, 行为表现为比较胆怯, 与奥斯塔欧洲螯虾 (*Astacus astacus*) 的行为类似^[33], 因此会采取减少打斗的策略来降低风险; 随着体型增大和螯肢增强, 胆量也会增大, 打斗剧烈强度逐渐增强, 发动打斗去争取资源的频率也会增多; 长到大规格成虾阶段, 打斗发起次数相对减弱, 因为打斗要付出代价, 动物在打斗前会根据环境和自身需要决定是否打斗、怎样打斗和打斗强度进行一番考量^[34], 这是一种保持自身利益最大化的表现, 并且大个体螯虾对打斗有了足够的经验^[35], 对是否选择打斗会更加谨慎地作出决定, 但一旦发起打斗则强度更为激烈。

性别是影响甲壳动物打斗行为的重要因素。拟穴青蟹 (*Scylla paramamosain*) 雄性间的攻击强度

要强于雌性间的攻击强度,雌性与雄性之间的攻击强度最弱^[10];未交配过的克氏原螯虾的打斗强度也是雄虾之间大于雌虾之间,并且远大于雌雄虾之间^[32]。本研究结果显示中、小规格的红螯螯虾异性间打斗与同性间打斗相比,在打斗强度、次数、时间,以及躲避次数和威胁次数上无显著差异,但当雄性与雌性相遇时,雄性更易于发起打斗,并在打斗中取胜。随着个体长大,大规格螯虾雄虾之间(♂ vs. ♂)的打斗次数、打斗时间均多于雌虾之间(♀ vs. ♀)及雌、雄虾之间(♀ vs. ♂);而且雌雄相遇时,仍然主要由雄性挑起争斗且雄性往往获胜。红螯螯虾在幼虾时期还未表现出明显的雌、雄表型差异,而随个体生长,雌、雄之间表型性状的差异逐渐增加^[36],雄虾好斗性和争斗力也越来越强于雌虾。当红螯螯虾性成熟后,雄性的螯显著大于雌性,它们在打斗中又往往用的多是大螯,螯比起身体可能更加能决定打斗的胜负^[37],可能正因如此,相比于雌性成虾,雄性成虾在打斗中才会占据优势。

环境的异质性对螯虾类的打斗影响显著,也因此影响到养殖效益。甲壳动物生性警觉,具有领地行为,侵入其领地容易引起打斗,对螯虾来说经常引发的领地争斗,往往以一方撤退或大螯被折断致其无战斗力才终止。刘琦^[38]研究了克氏原螯虾对两种环境异质性的响应和对隐蔽物的选择,结果表明添加遮蔽物能显著提高克氏原螯虾的前期生长率和后期存活率。方卉等^[30]的研究表明,遮蔽物PVC管对幼小克氏原螯虾的生长具有促进作用。苏志星^[31]研究了在实验室养殖条件下设置Z型聚乙烯网片和塑料筐两种遮蔽物对三疣梭子蟹的蜕壳行为和生长的影响,结果显示塑料筐组的隐蔽率和蜕壳率显著高于Z型聚乙烯网片组;此外,不同规格的三疣梭子蟹对塑料筐的隐蔽行为实验显示,小规格蟹对遮蔽物的占用率显著低于大规格蟹,大规格蟹具有较强的领地意识。本研究结果表明,在环境中增加底质或遮蔽物可显著降低红螯螯虾的打斗次数,而不同的遮蔽物对打斗次数和打斗时间的影响不同。因此,在养殖生产上,可以在螯虾不同养殖阶段增加适宜的遮蔽物或提高环境复杂性来减少螯虾个体之间的打斗,从而达到增产和降低残肢率的目的。根据不同规格红螯螯虾打斗行为的差异,结合对养殖生产的观察,对红螯螯虾来说,在幼小螯虾阶段,可选用深色毛刷或一些可附着性较强的网质人工水草,适合小型螯虾躲避,且成本较低;大个体螯虾,打斗激烈,只有全身躲藏才会尽可能避免打斗的发生,因此,可采用波纹板、PVC管和瓦片等一些躲避性高的遮蔽物。另外,在螯虾养殖环境中,最好在水底铺设少量石头和大量细沙等基质,一方面可以供螯虾挖掘躲藏,另一方面在打斗时可以增加底面活动阻力,降低打斗强度,还可躲入洞穴回避打斗。

在同批次养殖的红螯螯虾中,雄虾体型往往大于雌虾,且雄虾螯足粗大更受市场欢迎,商品价值更高,使得雄性单性养殖近年来在国内外兴起^[39]。根据本研究结果进行推测,在养殖早期个体较小的阶段,螯虾个体间打斗较弱,但随着个体生长,单养雄性红螯螯虾可能会引起较剧烈的争斗,消耗大量体能,造成个体伤害,或影响其摄食从而对其生长造成负面影响。而在雌雄混合养殖中,雄虾具有生长优势,这种优势可能是以抑制雌虾的生长为代价的,因此,雄虾的生长优势在单性养殖中可能并不存在,单性养殖的经济效益可能未必更高。有关雌雄混合养殖与雄性单性养殖中红螯螯虾的生长差异和经济效益差异有待于进一步研究和论证。

总之,在养殖实践中,随着红螯螯虾的长大,雄性好斗性增强,从而需要考虑优化养殖环境或养殖措施,以减少打斗行为对养殖效益的影响;而从育种角度来看,在以提高螯虾生长速度为选育目标时,同时要考虑打斗行为对生长性状表型的负面影响,避免选育出好斗的个体。

[参考文献]

- [1] MOORE P A. Agonistic behaviour in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance[M]// DUFFY J E, THIEL M. Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems. New York: Oxford University Press, 2007: 90-115. DOI: 10.1.1.506.658.
- [2] 李为, 荣宽, 覃丽蓉, 等. 水产动物行为及其在渔业中的应用研究进展[J]. 水生生物学报, 2021, 45(5): 1171-1180. DOI: 10.7541/2021.2020.305.

- [3] JENSEN K. On the agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (L.) (Decapoda) [J]. *Ophelia*, 1972, 10(1): 57-61. DOI: 10.1080/00785326.1972.10430102.
- [4] GRAHAM Z A, ANGILLET M J. Claw size predicts dominance within and between invasive species of crayfish [J]. *Animal Behaviour*, 2020, 166: 153-161. DOI: 10.1016/j.anbehav.2020.06.021.
- [5] 庞杨洋, 张聪, 宋亚猛, 等. 5-HT 和 DA 对虾蟹打斗行为影响的研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38(8): 2540-2544. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201908.036.
- [6] PEEKE H V, SIPPEL J, FIGLER M H. Prior residence effects in shelter defense in adult signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)): results in same-and mixed-sex dyads [J]. *Crustaceana*, 1995, 68(8): 873-881. DOI: 10.1163/156854095x02078.
- [7] FIGLER M H, CHEVERTON H M, BLANK G S. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence [J]. *Aquaculture*, 1999, 178(1/2): 63-75. DOI: 10.1016/S0044-8486(99)00114-3.
- [8] SINCLAIR M E. Agonistic behaviour of the stone crab, *Menippe mercenaria* (Say) [J]. *Animal Behaviour*, 1977, 25(1): 193-207. DOI: 10.1016/0003-3472(77)90082-3.
- [9] BEATTIE C L, PITT K A, CONNOLLY R M. Both size and gender of mud crabs influence the outcomes of interference interactions [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, 434: 1-6. DOI: 10.1016/j.jembe.2012.07.025.
- [10] 王芳, 刘晶晶, 刘大鹏. 甲壳动物争斗行为研究进展 [J]. *中国海洋大学学报 (自然科学版)*, 2020, 50(2): 31-36. DOI: 10.16441/j.cnki.hdx.20180377.
- [11] GLASS C W, HUNTINGFORD F A. Initiation and resolution of fights between swimming crabs (*Liocarcinus depurator*) [J]. *Ethology*, 1988, 77(3): 237-249. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1988.tb00207.x.
- [12] VAN DER MEEREN G I. Sex- and size-dependent mating tactics in a natural population of shore crabs *Carcinus maenas* [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1994, 63(2): 307-314. DOI: 10.2307/5549.
- [13] MAC LOUGHLIN C, CANOSA I S, SILVEIRA G R, et al. Effects of atrazine on growth and sex differentiation, in juveniles of the freshwater crayfish *Cherax quadricarinatus* [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, 131: 96-103. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2016.05.009.
- [14] 刘海燕, 杜明樾, 曹力欢, 等. 澳洲龙虾养殖现状 [J]. *当代水产*, 2020, 45(10): 86-87, 89.
- [15] ROUSE D B, AUSTIN C M, MEDLEY P B. Progress toward profits? Information on the Australian crayfish [J]. *Aquaculture Magazine*, 1991, 17(3): 46-56.
- [16] 王广军, 孙悦, 郁二蒙, 等. 澳洲淡水龙虾与克氏原螯虾肌肉营养成分分析与品质评价 [J]. *动物营养学报*, 2019, 31(9): 4339-4348.
- [17] TIERNEY L J, WILD C H, FURSE J M. Total incombustible (mineral) content of *Cherax quadricarinatus* differs between feral populations in Central-Eastern Australia [J]. *Peer Journal*, 2019, 7: e6351. DOI: 10.7717/peerj.6351.
- [18] JONES C M, RUSCOE I M. Assessment of five shelter types in the production of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae) under earthen pond conditions [J]. *Journal of the World Aquaculture Society*, 2001, 32(1): 41-52. DOI: 10.1111/j.1749-7345.2001.tb00920.x.
- [19] 宋光同, 丁凤琴, 陈静, 等. 亲虾规格、隐蔽物、光照度及密度对克氏原螯虾繁殖效果的影响 [J]. *水产科学*, 2012, 31(9): 549-553. DOI: 10.16378/j.cnki.1003-1111.2012.09.010.
- [20] 刘勇克. 沙底质和隐蔽物对三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 行为习性、成活率和生长影响的初步研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- [21] YU J, XIONG M, YE S, et al. Effects of stocking density and artificial macrophyte shelter on survival, growth and molting of juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) under experimental conditions [J]. *Aquaculture*, 2020, 521: 735001. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2020.735001.
- [22] CAPELLI G M, HAMILTON P A. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard) [J]. *Journal of Crustacean Biology*, 1984, 4(2): 252-260. DOI: 10.2307/1548022.
- [23] BAIRD H P, PATULLO B W, MACMILLAN D L. Reducing aggression between freshwater crayfish (*Cherax destructor* Clark; Decapoda, Parastacidae) by increasing habitat complexity [J]. *Aquaculture Research*, 2006, 37(14): 1419-1428. DOI: 10.1016/j.aquaculture.2006.05.009.

- 1111/j. 1365-109. 2006. 01575. x.
- [24] CORKUM L D, CRONIN D J. Habitat complexity reduces aggression and enhances consumption in crayfish[J]. Journal of Ethology, 2004, 22(1): 23-27. DOI:10. 1007/s10164-003-0095-x.
- [25] CENNI F, PARISI G, GHERARDI F. Effects of habitat complexity on the aggressive behaviour of the American lobster (*Homarus americanus*) in captivity[J]. Applied Animal Behaviour Science, 2010, 122(1): 63-70. DOI:10. 1016/j. applanim. 2009. 11. 007.
- [26] BARKI A, KARPLUS I, MANOR R, et al. Intersexuality and behavior in crayfish: the de-masculinization effects of androgenic gland ablation[J]. Hormones and Behavior, 2006, 50(2): 322-331. DOI:10. 1016/j. yhbeh. 2006. 03. 017.
- [27] 蒋秋月. 空间、性别和 5-HT 对中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 攻击行为的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019. DOI: 10. 27327/d. cnki. gshnu. 2019. 001061.
- [28] FOŘM, HOSSAIN M S, KOUBA A, et al. Agonistic interactions and dominance establishment in three crayfish species non-native to Europe[J]. Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters, 2019, 74: 73-79. DOI:10. 1016/j. limno. 2018. 11. 003.
- [29] 代亮, 李晓东, 李艺, 等. 注射多巴胺对中华绒螯蟹打斗行为的影响[J]. 水产科学, 2020, 39(3): 324-331. DOI:10. 16378/j. cnki. 1003-1111. 2020. 03. 004.
- [30] 方卉, 陈友明, 赵雯莹, 等. 隐蔽所对不同生长阶段克氏原螯虾生长的影响[J]. 水产科学, 2019, 38(4): 533-538.
- [31] 苏志星. 隐蔽物对三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 蜕壳行为、存活生长和养殖产量的影响研究[D]. 宁波: 浙江海洋大学, 2019.
- [32] 杨若蒙. 不同性别和婚配状态的克氏原螯虾格斗行为差异的研究[D]. 南京: 南京大学, 2014.
- [33] VAINIKKA A, RANTALA M J, NIEMELÄ P, et al. Boldness as a consistent personality trait in the noble crayfish, *Astacus astacus*[J]. Acta Ethologica, 2011, 14(1): 17-25. DOI:10. 1007/s10211-010-0086-1.
- [34] 张东. 水生动物行为研究及其在水产养殖中的应用简述[J]. 水产学报, 2013, 37(10): 1591-1600. DOI:10. 3724 /SP. J. 1231. 2013. 38695 .
- [35] 王陈路. 社会环境对克氏原螯虾行为的影响[D]. 南京: 南京大学, 2016.
- [36] 陈红林, 秦高婵, 楼宝, 等. 不同生长时期红螯螯虾表型性状差异分析[J]. 浙江农业学报, 2020, 32(12): 2154-2161. DOI:10. 3969/j. issn. 1004-1524. 2020. 12. 06.
- [37] SNEDDON L U, HUNTINGFORD F A, TAYLOR A C. The influence of resource value on the agonistic behaviour of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.) [J]. Marine & Freshwater Behaviour & Physiology, 1997, 30(4): 225-237. DOI:10. 1080/10236249709379027.
- [38] 刘琦. 克氏原螯虾对两种环境异质性的响应及对隐蔽所的选择[D]. 南京: 南京大学, 2017.
- [39] HERNÁNDEZ-LLAMAS A, NÚÑEZ-AMAO L, NARANJO-PÁRAMO J, et al. A review of alternative pond harvesting schedules for male and female redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*, reared in intensive monosex commercial conditions; a stochastic bioeconomic approach[J]. Reviews in Aquaculture, 2020, 12(2): 626-639. DOI:10. 1111/raq. 12343.

(责任编辑 朱雪莲 英文审校 黄力行)