

已交配雌性克氏原螯虾的择偶行为

张 丽¹, 乔 出¹, 刘国兴², 黄 成¹

(1. 南京大学生命科学学院, 江苏 南京 210093)

(2. 江苏省淡水水产研究所, 江苏 南京 210017)

[摘要] 动物在繁殖期间会随自身繁殖状态的变化而调整择偶行为, 这会导致它们择偶的多样性. 本文研究具交配经验的雌性克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*) 在 Y 型水迷宫中对不同婚配状态的潜在配偶的择偶行为. 雌虾对空白与原配、童子、非童子 3 种信息源虾的访问总时间 P 值均小于 0.05, 结果表明雌性克氏原螯虾与原交配雄体有再次交配的显著倾向, 对该现象本文从螯虾繁殖成功率方面进行了探讨; 面对 3 种信息源虾的选择差异性的 P 值均大于 0.05, 表明雌虾不区分潜在配偶的婚配状态, 本文就螯虾的择偶偏好进行了讨论, 此外对螯虾定向配种方面的应用进行了初步探讨. 本研究以期对克氏原螯虾的繁殖行为学的理论研究和生产实践积累具参考意义的基础数据.

[关键词] 克氏原螯虾, 择偶, 婚配状态, Y 型水迷宫

[中图分类号] S917.4 [文献标志码] A [文章编号] 1001-4616(2014)04-0071-05

Mated Female Mate Choice in Relation to Male Mating Status in Crayfish *Procambarus clarkii*

Zhang Li¹, Qiao Chu¹, Liu Guoxing², Huang Cheng¹

(1. School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

(2. Freshwater Fisheries Research Institution of Jiangsu Province, Nanjing 210017, China)

Abstract: Animals can make adaptive adjustment of selectivity as a function of their own reproductive value which may cause variation in mate choice over the course of reproduction. Here, we examined the mate choice of mated females in the freshwater crayfish *Procambarus clarkii*. We used a Y-maze, in which mated females made selection between potential mates with different mating status. When faced with primary partners, virgin or unfamiliar mated males and a blank control, females showed significantly preferences for males in terms of the total duration of visits ($P < 0.05$), while they did not differentiate mating status of the potential mates ($P > 0.05$). Females may mate as frequently as possibly out of reproductive success. Besides, we discussed mated female indiscriminating between males' mating status in terms of their mate preferences. The present study not only provides theoretical basis for reproductive biology and ethology, but it is also of great practical significance to crayfish aquaculture.

Key words: *Procambarus clarkii*, mate choice, mating status, Y-maze

性选择(Sexual selection)包括雌性选择和雄性争偶, 配偶选择(mate choice)是性选择的一种作用方式^[1]. 雌性可以依据配偶能提供的直接利益(directed benefits)如优质的资源、婚赠礼物(nuptial gift)、亲代抚育(parental care), 以及间接利益(indirected benefits)如个体大小、社会等级地位、体色所反映的基因质量进行配偶选择^[1,2]. 雌性自身的生殖状态^[3]与外形的变化^[4]也会影响并改变它的择偶行为.

克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)原产于墨西哥和北美洲, 因其生物入侵及资源利用双重性而备受重视^[5,6]. 该虾是一种繁殖生物(semelparity), 表现出混乱的繁殖方式(promiscuity), 在同一繁殖季节雌、雄个体均可重复多次交配, 生命周期较短且生长迅速, 具备 r-型繁殖策略^[7].

收稿日期: 2014-02-27.

基金项目: 国家公益性行业科研专项(201003070)、国家自然科学基金(NSFC J1103512).

通讯联系人: 黄成, 副教授, 研究方向: 动物学. E-mail: huangcheng2008@sina.com

Aquiloni 和 Gherardi 在研究克氏原螯虾择偶行为时发现,首次交配的雌虾对个体大的、社会等级地位高的雄虾有明显偏好,但不区分不同婚配状态的雄虾^[8,9]. 目前还没有关于雌虾交配后对不同婚配状态的潜在配偶的选择行为的研究,雌虾婚配后再次接受配偶的主动性与否也不得而知. 因此,本文将以婚配后的雌虾为研究对象,探究它在繁殖季节对不同婚配状态的雄虾的择偶行为.

本文通过研究雌性克氏原螯虾自身繁殖状态的变化对择偶行为的影响,旨在丰富螯虾繁殖行为学理论研究内容;并为螯虾的定向配种提供一定的理论依据,为生产实践积累具有参考意义的基础数据.

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 实验用虾

采自江苏省禄口淡水养殖基地人工养殖到性成熟的克氏原螯虾. 雌、雄螯虾从幼虾阶段单性别饲养约3个月,以获得无交配经验的性成熟螯虾. 实验前选取附肢健全、甲壳坚硬、反应灵敏的螯虾,雌、雄分开并单只饲养于塑料水箱(30 cm×20 cm×20 cm). 挑选性成熟的雌、雄螯虾个数分别为72和59只. 水箱加曝气自来水,每2 d投喂适量虾蟹配合饲料,每周换一次水,维持1:1的光照与黑暗循环.

1.1.2 实验器材

择偶仪器为静水状态的Y型水迷宫(图1),水迷宫的两臂为选择区,两臂末端圆形区域为信息源区,迷宫另一端为释放区. 行为学视频监控设备为检测摄像头R-3431P瑞德普,视频采集卡R-808NP瑞德普.

1.2 实验方法

1.2.1 实验虾与信息源虾的挑选

为获取有一次交配经验的雌、雄螯虾,将个体大小相近的雌、雄螯虾一一配对,在水族箱(50 cm×25 cm×15 cm)中进行交配,共处时间持续45 min,将59只雌虾全部用于配对实验,尽可能多地获得有交配史的雌虾(实验中会出现配对失败的情况),但雌虾一次交配成功后就隔离饲养. 待交配的螯虾自然分开之后,这一对螯虾便互相标记为原配,其中已交配雌虾作为实验虾,共计25只;每一对已交配的雄螯虾标记为非童子虾,共计25只,舍弃在此期间没有交配行为发生的螯虾;有交配反应,并阻止交配行为发生的一对螯虾中标记雄虾为童子虾,共计28只. 因此,获取的3种具有不同婚配状态的雄虾作为信息源虾. 在择偶实验之前,交配的螯虾单独饲养3 d以避免再次接触,并使雄虾有时间恢复精力.

1.2.2 迷宫选择实验

在水迷宫中注入自来水,水深5 cm. 将实验虾放入Y型水迷宫的释放区,与此同时,将2只个体大小相近、婚配状态不同的信息源虾分别放入信息源区,均用圆柱形铁丝网罩住并放置5 min以消除应激反应. 实验虾通过气味进行选择^[10]. 实验均在暗室中进行,当取出释放区的铁丝网时实验开始,实验虾可以在迷宫中自由选择,摄像时间为15 min. 每组实验间隔期间,刷洗水迷宫清除螯虾残留气味,自来水彻底冲洗并换水.

共设置2个实验,每个实验共设置3组处理,探究雌虾的择偶行为. 第一个实验为已交配的雌虾在Y型水迷宫中对不同婚配状态的潜在配偶与空白之间的选择,信息源区分别为原配和空白、童子虾和空白、非童子虾和空白;第二个实验的信息源区分别为原配与童子虾、原配与非童子虾、童子虾与非童子虾. 每组处理重复20次.

本实验在克氏原螯虾的繁殖季节进行,实验从2012年9月1日开始,至2012年10月30日结束. 信息源虾在每组实验中可重复使用,实验虾在同一个处理中不重复使用,不同处理组重复使用,且每次实验之后单独饲养48 h以消除实验虾记忆. 为避免实验虾对Y型水迷宫选择区某一侧的偏好,所有实验的信息源虾都会随机放在任意一个信息源区. 除了对婚配状态与个体大小的考虑之外,每对信息源虾的选择是随机的. 舍弃没有择偶行为发生的实验.

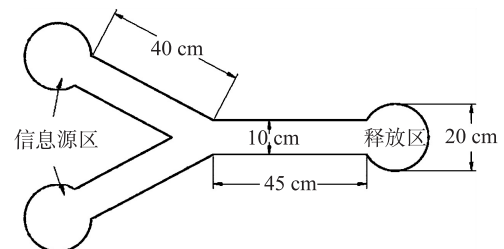


图1 Y型水迷宫

Fig. 1 Y-maze

1.2.3 数据收集与统计分析

分析视频,记录以下数据:①实验虾的访问次数.每次访问以实验虾的额剑进入水迷宫的释放区与选择区的分界处(即为Y型水迷宫的分叉口)以及选择区内为有效,但在到达信息源之前就中途退出,则视为无效访问.②总访问时间,为螯虾每次访问时间之和;平均访问时间,即为总访问时间/总访问次数.每一次的访问时间是实验虾的额剑进出释放区与选择区交界处的时间差.用SPSS 18.0对实验结果进行统计分析,对各组数据进行配对 t 检验分析,显著水平为0.05.

2 实验结果

由表1统计检验得:当已交配雌虾面对雄虾与空白时,雌虾均显著选择有虾端.在3组处理中,雌虾在雄虾的一端的访问总时间均极显著大于空白端($P<0.05$);平均访问时间有显著性差异的是雌虾对童子虾($P=0.000$)以及非童子虾($P=0.001$)的选择,在原配与空白处理组中则没有显著差异($P>0.05$);雌虾对原配($P=0.023$)以及非童子虾($P=0.001$)的访问次数显著大于空白端.

由表2统计检验得:当已交配雌虾面对原配、童子虾、非童子虾中的任何两者时,不区分雄虾的繁殖状态.访问次数、访问时间以及平均访问时间均无显著差异($P>0.05$).

表1 雌虾对配偶和空白选择的访问次数、总访问时间和平均访问时间的均值差和配对 t 检验结果

Table 1 Means \pm SE of visits, their total and mean duration, comparisons between mates and blank using paired t -test

处理组	已交配雌虾	均值差($n=20$)				统计值	
		原配	童子虾	非童子虾	空白	t	P
1	访问次数	2.75 \pm 0.29	—	—	2.05 \pm 0.18	2.483	0.023
	访问总时间/s	285.6 \pm 23.5	—	—	182.9 \pm 20.8	3.076	0.006
	平均访问时间/s	113.4 \pm 9.7	—	—	107.4 \pm 20.3	0.331	0.744
2	访问次数	—	2.45 \pm 0.15	—	2.25 \pm 0.24	0.809	0.428
	访问总时间/s	—	357.3 \pm 31.2	—	206.9 \pm 24.8	3.398	0.003
	平均访问时间/s	—	152.9 \pm 13.5	—	97.6 \pm 14.1	4.624	0.000
3	访问次数	—	—	2.00 \pm 0.21	1.20 \pm 0.19	3.760	0.001
	访问总时间/s	—	—	416.0 \pm 33.1	154.4 \pm 29.1	4.693	0.000
	平均访问时间/s	—	—	252.4 \pm 33.8	113.8 \pm 23.5	3.716	0.001

注:加粗表示差异显著($P<0.05$).

表2 雌虾对配偶选择的访问次数、总访问时间和平均访问时间的均值差和配对 t 检验结果

Table 2 Means \pm SE of visits, their total and mean duration, and comparisons between targets using paired t -test

处理组	已交配雌虾	均值差($n=20$)			统计值	
		原配	童子虾	非童子虾	t	P
1	访问次数	2.50 \pm 0.29	2.25 \pm 0.19	—	0.893	0.383
	访问总时间/s	245.0 \pm 29.9	222.7 \pm 18.3	—	0.582	0.567
	平均访问时间/s	101.3 \pm 8.5	107.2 \pm 9.8	—	-0.620	0.542
2	访问次数	1.85 \pm 0.24	—	1.55 \pm 0.22	1.143	0.267
	访问总时间/s	243.2 \pm 38.1	—	180.7 \pm 27.5	1.181	0.252
	平均访问时间/s	141.90 \pm 28.8	—	125.0 \pm 24.8	0.451	0.657
3	访问次数	—	2.00 \pm 0.23	1.90 \pm 0.22	-0.490	0.629
	访问总时间/s	—	258.9 \pm 28.0	220.9 \pm 25.0	-0.933	0.362
	平均访问时间/s	—	148.8 \pm 26.3	117.7 \pm 12.6	-1.049	0.307

3 讨论

通过第一个实验可以看出,已婚配的雌性克氏原螯虾有再次交配的显著倾向,能进行多次交配;而由实验二可以进一步得出这样的结论,雌虾不区分潜在配偶的婚配状态,随机选择进行交配.

雌性克氏原螯虾多次交配的行为可能有助于提高繁殖成功率. Walker 等^[11]证实 *Orconectes placidus* 雌虾可以成功繁殖多父系的后代,这可能出于受精保险策略或者提高后代基因多样性等原因. Galeotti 等^[12]发现雌虾 *Austropotamobius italicus* 在第一次交配之后,并不会明显拒绝第二次的交配,反而通过多次交配增加了精子量. Gherardi^[13]发现雄性克氏原螯虾的精子量是有限的,精子生成需要耗费大量的时间和能量,雄虾多次交配必然会导致精子量减少.雌虾可能通过多次交配的方式获得更多的精子,通过提高受精

成功率增加适合度.此外在鸟类中也普遍存在婚外交配(extra-pair copulation),这可以增加后代基因的杂合性,降低种内繁殖的风险^[14].

自然界中还存在其他形式的婚配制度,有些动物如昆虫、蜘蛛交配之后接受度(receptivity)明显降低,拒绝后来的求偶者.*Andrena nigroaenea* 雌蜂交配后自身气味发生改变,降低对异性的吸引力^[3]; *Agelenopsis aperta* 雄蛛因寻找配偶的较高成本与雌蛛交配后接受度显著降低而表现较为严格的一夫一妻婚配制度^[15].但不论采用何种婚配形式,雌性产卵受精之后生殖状态的改变会显著降低对异性的接受度^[16].克氏原螯虾在交配与产卵之间有较长的间隔期,产卵前雌虾仍有继续交配的意愿.但随交配季节的延伸,雌虾开始产卵,此时则会明显拒绝外来者,对雄虾表现出较强的攻击性,以维护产卵抚育后代的洞穴以及避免捕食风险^[17].

Aquiloni 和 Gherardi^[8]发现处女虾不识别不同婚配状态的潜在配偶;本实验发现非处女虾的择偶行为依然没有改变.在交配时,雌虾可能不会明显拒绝有交配史的雄虾(精子数量减少)或者缺乏交配经验的童子虾,而均表现它们的接受能力.这种现象在其他甲壳动物中也有发现,Kendall 和 Wolcott^[18]认为雌性这种交配行为可能有助于增加与个体较大、社会等级地位更高的雄性交配的机会.也有研究表明雌性在成功受精后可在受精囊内行使第二性选择(female cryptic choice),Wedell 等^[19]认为雌性动物能根据配偶不同的特征调节与不同来源的精子的受精分配.*O. placidus* 雌虾可以调节多父系后代的比例,使大部分的后代偏向某一父系^[11].*Au. italicus* 雌虾可根据配偶的个体大小调节产卵量和卵的大小^[20];雄虾可通过移除受精囊内已有的精子再向配偶传递精子,精子竞争表现为最后精子优先(last-male sperm prevalence)^[12].至于克氏原螯虾是否具有细胞水平上的性选择有待进一步研究.

在养殖条件下,螯虾的生存空间有限,种群密度较大,雄虾采用性胁迫(sexual coercion)的求偶方式,对雌虾的配偶选择无疑会产生强烈的干扰.因此在人工育种中,可将雄虾放置在单向开门的网箱中,给予雌虾选择的自由;或为雌虾人工选配优质雄虾,这里的优质雄虾可以是雌虾所偏爱的个体大、地位高等特征的配偶,也可以是人类所需要的生长较快、抗病力强、体色鲜艳等性状的种虾.

[参考文献]

- [1] Alcock J. Animal Behavior: An Evolutionary Approach[M]. 6th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1997: 429–520.
- [2] Zeh J A, Zeh D W. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry[J]. Animal Behaviour, 2001, 61(6): 1 051–1 063.
- [3] Schiestl F P, Ayasse M. Post-mating odor in females of the solitary bee, *Andrena nigroaenea* (Apoidea, Andrenidae), inhibits male mating behavior[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2000, 48(4): 303–307.
- [4] Burley N T, Foster V S. Variation in female choice of mates: condition influences selectivity[J]. Animal Behaviour, 2006, 72(3): 713–719.
- [5] Huner J V, Procambarus, Holdich D M. Biology of Freshwater Crayfish[M]. Oxford, UK: Blackwell Science, 2002: 541–584.
- [6] Gherardi F. Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii* [J]. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 2006, 39(3): 175–191.
- [7] Reynold J D. Growth and Reproduction[M]. Oxford, UK: Blackwell Science, 2002: 152–191.
- [8] Aquiloni L, Gherardi F. Mutual mate choice in crayfish: large body size is selected by both sexes, virginity by males only[J]. Journal of Zoology, 2008, 274(2): 171–179.
- [9] Aquiloni L, Gherardi F. Crayfish females eavesdrop on fighting males and use smell and sight to recognize the identity of the winner[J]. Animal Behaviour, 2010, 79(2): 265–269.
- [10] Breithaupt T. Chemical Communication in Crustaceans[M]. Berlin, Germany: Springer Verlag, 2011: 257–276.
- [11] Walker D, Porter B A, Avise J C. Genetic parentage assessment in the crayfish *Orconectes placidus*, a high-fecundity invertebrate with extended maternal brood care[J]. Molecular Ecology, 2002, 11(10): 2 115–2 122.
- [12] Galeotti P, Pupin F, Rubolini D, et al. Effects of female mating status on copulation behaviour and sperm expenditure in the freshwater crayfish *Austropotamobius italicus* [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2007, 61(5): 711–718.
- [13] Gherardi F, Holdich D M. Biology of Freshwater Crayfish[M]. Oxford, UK: Blackwell Science, 2002: 258–290.
- [14] Foerster K, Delhey K, Johnsen A, et al. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings[J].

- Nature,2003,425(6959):714–717.
- [15] Singer F, Riechert S E. Mating system and mating success of the desert spider *Agelenopsis aperta*[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology,1995,36(5):313–322.
- [16] Wedell N. Female receptivity in butterflies and moths[J]. Journal of Experimental Biology,2005,208(18):3 433–3 440.
- [17] Figler M H, Twum M, Finkelstein J E, et al. Maternal aggression in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard): the relation between reproductive status and outcome of aggressive encounters with male and female conspecifics[J]. Behaviour, 1995(3):107–125.
- [18] Kendall M S, Wolcott T G. The influence of male mating history on male-male competition and female choice in mating associations in the blue crab, *Callinectes sapidus*(Rathbun)[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,1999, 239(1):23–32.
- [19] Wedell N, Gage M J G, Parker G A. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females[J]. Trends in Ecology & Evolution,2002,17(7):313–320.
- [20] Galeotti P, Rubolini D, Fea G, et al. Female freshwater crayfish adjust egg and clutch size in relation to multiple male traits [J]. Proceedings of the Royal Society B:Biological Sciences,2006,273(1590):1 105–1 110.

[责任编辑:黄 敏]