

# 虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)繁殖行为谱分析\*

陈道海<sup>1,2</sup> 郑亚龙<sup>2</sup>

(1. 湛江师范学院 环北部湾海洋药用动物资源保护与利用研究所 湛江 524048;

2. 湛江师范学院生命科学与技术学院 湛江 524048)

**提要** 利用现场观察和数码摄像机记录的方法对虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)繁殖行为学进行研究。结果表明,虎斑乌贼的繁殖行为谱包括游泳、休息、捕食、求偶、争斗、交配、产卵等行为,虎斑乌贼早晚常离底游动觅食,白天下沉水底,捕食甲壳类和幼鱼等。在隐蔽阴暗处休息,在交配行为上不是“一夫一妻”制,存在一雌多雄交配现象,交配前有较复杂求偶行为,包括雄性争斗与对峙、雌性配偶的选择等,交配为头对头的方式,雌性受精不久便在产卵区轮流产卵,卵呈白色,半透明,卵群葡萄状,卵径约14—16mm,长径约27—34mm。

**关键词** 虎斑乌贼;繁殖;行为谱

**中图分类号** S917.4

虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)(俗称花枝)隶属于软体动物门(Mollusca)、头足纲(Cephalopoda)、十腕目(Decapoda)、乌贼科(Sepiidae)、乌贼属(*Sepia*),分布于35°S—30°N、30°E—140°W的海域。虎斑乌贼在广东、南海沿海岸的产卵期为3—5月份,产卵期水温范围是18—25℃,近海产卵水深为5—20m,其个体较大,口味鲜美,蛋白质含量高,具有饵料转换率高、适合高密度养殖、抗病力强、生长快等优点,是经济价值较高的名优新品种(陈道海,2012)。

自20世纪80年代以来,由于过度捕捞和海域生态环境恶化,乌贼自然资源遭到极大破坏,并出现衰退现象。为恢复、开发和利用乌贼资源,国内相继开展了关于乌贼的地理分布、繁殖特性的研究,董正之(1988)对乌贼的分类和地理分布的描述;张炯等(1965)对曼氏无针乌贼繁殖习性的初步观察;周维武等(2006)对金乌贼产卵规律及室内人工孵化培育方法探索与研究;郝振林等(2007)对金乌贼的生物学特性及增殖技术;刘长琳等(2009)对金乌贼亲体驯养与繁殖特性研究;郑小东等(2009)对头足类繁殖行为学研究现状与展望;文菁等(2012)对拟目乌贼繁殖行为学

的初步研究,多集中在金乌贼、曼氏无针乌贼和拟目乌贼等种类。就虎斑乌贼而言,国外早在1978年即探讨其繁育和人工养殖技术的可行性,并对其规模化养殖、室内多代养殖条件下的生物学特征及养殖生态进行初步观察(Jarujin, 1995; Minton *et al.*, 2001),但国内该乌贼的养殖技术及生态适应性等方面研究较少。只有部分集中在研究环境因子对虎斑乌贼的胚胎孵化、发育和幼体的存活率的影响。行为谱(ethogram)是一种动物正常行为的全部记录。建立动物的行为谱是行为学的重要研究内容。事实上,每一种动物都有自己的行为谱,但至今行为学家还只对极少数动物的行为谱有比较全面的了解。本文对虎斑乌贼繁殖行为进行观察和记录,旨在丰富虎斑乌贼繁殖行为生物学资料,为其在我国人工养殖、增殖放流提供相关理论支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

挑选100头人工驯化野生虎斑乌贼,其中雄性35头,体质量(2.53 ± 0.78)kg,胴体长(365 ± 35)mm;雌性

\* 国家星火计划项目,2012GA780020号;广东省自然科学基金资助项目,10152404801000013号;广东省教育部产学研合作专项,2011B090400274号;湛江市科技攻关项目,2011D0244号;湛江师范学院重点资助项目,ZL1010号。

通讯作者:陈道海,教授,E-mail: dhchen11@21cn.com

收稿日期:2012-10-23,收修改稿日期:2013-01-05

65 头, 体质量( $2.08 \pm 0.46$ )kg, 胴体长( $300 \pm 48$ )mm, 于广东省湛江市东海岛养殖基地进行蓄养观察, 养殖池长方形, 面积约  $1000\text{m}^2$ , 水深 1.5m, 海水盐度为 28—30, 隔 1 天更换 1 次海水。保持池内水的循环流动。

虎斑乌贼的繁殖行为由佳能单反相机 EOS1100D 拍摄和录像(Panasonic, HDC-SD60), 用 Adobe Photoshop CS3 软件进行图片处理。

## 1.2 观察与记录

现场观察和记录虎斑乌贼的各种行为, 包括: 游泳、休息、捕食、求偶、争斗、交配以及产卵行为, 每种行为至少重复观察 6 次。

## 2 结果

### 2.1 游泳行为

虎斑乌贼有前进和后退两种游泳形式, 向前游动以鳍摆动辅助, 俯看头部和腕部呈三角形状(图 1a), 转移方向是头部移动, 同时鳍摆动辅助; 后退时速度很快, 不用鳍摆动辅助, 主要是靠漏斗喷水的反作用力, 前 4 对腕靠拢伸直, 眼睛睁开, 而且腕随着方向的改变而相应摆动(图 1b)。游泳过程中也会出现变色

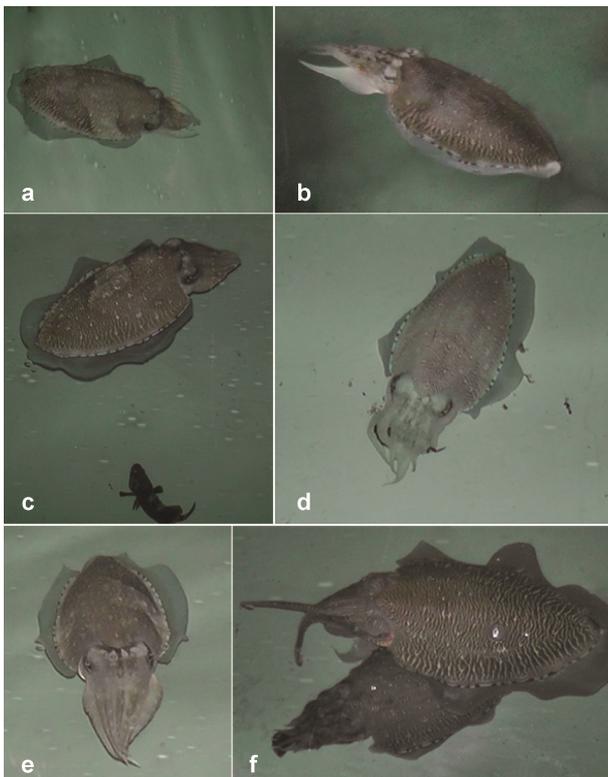


图 1 虎斑乌贼游泳、捕食和休息

Fig.1 Swimming, predation, and rest of *S. pharaonis*  
注: a. 向前游; b. 向后游; c. 迅速游近食物; d. 固定食物;  
e. 休息; f. 咀嚼食物

现象, 随着不同环境背景而改变体色, 有利于躲避天敌或捕食。

### 2.2 休息行为

虎斑乌贼早晚常离底游动觅食, 白天下沉水底, 有趋光性。喜欢在水层或隐蔽处休息, 休息时腕自然收拢(图 1e), 鳍自然展开, 有时腕收拢后稍微弯曲。休息的时候伴有变色现象, 身体背面的变化比较明显, 几乎与周围的环境一致。醒之后四处游动觅食。经过观察和记录, 成体虎斑乌贼平均游泳 4.95min 后休息 0.68min (表 1)。

表 1 虎斑乌贼的游泳时间和休息时间( $n=10$ )  
Tab.1 Swimming time and resting time ( $n=10$ ) of cuttlefish *S. pharaonis*

编号	游泳时间(s)	间歇时间(s)
1	120	30
2	170	20
3	90	40
4	200	15
5	500	20
6	650	60
7	400	25
8	700	90
9	65	45
10	70	60
平均	296.5	40.5

### 2.3 捕食行为

喂食时, 乌贼会迅速游近水中移动的目标(图 1c), 伸出触腕抓获食物, 之后收回触腕, 其它八腕稍微弯曲将食物固定(图 1d), 固定捕获食物之后喜欢在阴暗的池底慢慢咀嚼(图 1f)或将食物含在嘴里。捕食的过程伴有体色的变化, 体色与周围的环境一致, 捕获食物的持续时间在 3—5s, 而咀嚼吞食食物的时间持续在 1min 以上, 视食物大小和乌贼的大小、饥饿程度而定。

### 2.4 求偶行为

虎斑乌贼在繁殖期内有比较复杂的繁殖行为, 有求偶行为, 包括雄性改变体色、追逐雌性配对、雄性的争斗等, 伴游、护卫、产卵行为等。

**2.4.1 展示和追逐配对行为** 成熟的雄性虎斑乌贼体色比雌性鲜艳, 雄性个体的胴部背面直至头部背面具许多较密的横条斑纹, 状如“虎斑”, 求偶时, 当雄性选定雌性就会对其穷追不舍, 身上的体色变得特别鲜艳, 如果雌性乌贼不愿意配对, 2min 内会迅

速游走, 甚至出现喷墨现象或将背部的两腕伸向雄性与之格斗直到雄性退却, 此时雄性会寻找其它雌性; 若在展示和追逐的过程中雌性接受求偶, 便会伴游一段距离(图 2a)后停下来, 雄性乌贼慢慢游近雌性用第一对、第二对腕固定雌性的头部伺机与之交配(图 2b), 有一些雌性不游动, 在原地接受交配。

**2.4.2 争斗行为** 争斗主要表现为雄性间争夺雌性配偶的行为, 在体型差异较大的雄性争斗过程中, 体型较大的雄性乌贼优势明显, 易取胜并与雌性交配, 争斗程度不激烈; 而体型相近的雄性间的争斗激烈程度远超过体型差异较大的, 若雄性选定正在配对的雌性时, 会慢慢游近这对乌贼, 张开并伸直四对腕(触腕除外)进行挑衅, 并出现极为鲜艳的警戒色, 这时配对的雄性乌贼的体色也变得极为鲜艳, 四对腕同时张开伸直, 向入侵者发出警告以保护雌性乌贼不受外来侵犯(图 2c)。这时, 两头雄性乌贼头部接触在原地转动, 表现出对峙行为, 防御和对峙过程持续 5—50s, 失败的雄性会离开, 否则会展开搏斗, 双方的腕互相接触(图 2d), 用腕互相鞭答对方胴体, 有时会出现身体碰撞, 两头乌贼体色都保持异常鲜艳, 胜者守候在雌性旁边并为之交配。

## 2.5 交配行为

雌、雄虎斑乌贼的交配方式是头对头交配, 若雄性乌贼争取到了交配权, 大多数雄性从雌性的头部的方向游向雌性, 然后从雌性的背面迅速包住雌性的胴体进行交配, 有一些则先跟随雌性的背后游动一段距离, 然后迅速游到雌性前方, 转体回来与雌性交配。雄性用第一对、第二对腕固定雌性的头部(图 2e), 然后利用茎化腕将精英输送到雌性乌贼的纳精囊, 然后雌性挣脱完成交配。交配时雌雄乌贼的鳍不断摆动, 交配的时间不超过 150s, 具体时间与雄性的体力和外来的干扰等因素有关, 雌性乌贼愿意与比自己体型大的雄性交配, 体型小的雄性获得较少的交配机会。交配过程中如有另外一雄性来干扰, 交配会中断, 这时两头雄性会出现争斗行为, 如果入侵者比原来的雄性体型大、力量强, 则会赶走原来交配的雄性并与雌性乌贼交配。

交配之后雄性乌贼表现伴游护卫行为(图 2a, c, d), 伴游保护雌性不受其它雄性干扰, 雄性乌贼与雌性伴游的距离不超过 0.5m, 雄性在游动的时候会不断的变换游姿, 时左时右, 或在雌性的身后跟随雌性游动, 不游动时雄性的头部和腕都靠在雌性的背上保护雌性, 伴游时, 在 3min 内会进行 2—3 次交配。

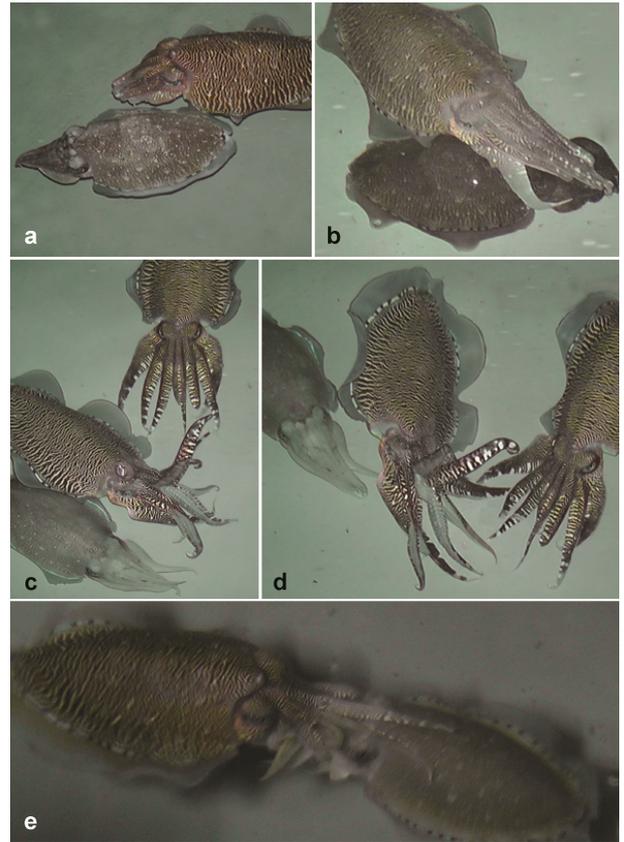


图 2 虎斑乌贼求偶和交配

Fig.2 Courtship and mating of cuttlefish *S. pharaonis*  
注: a. 伴游; b. 伺机交配; c—d. 对峙、争斗、保护雌性;  
e. 交配

## 2.6 产卵行为

在交配不久之后, 雌性虎斑乌贼便开始产卵, 产卵前雌性乌贼会对产卵地进行仔细的选择, 一般会选着固着的藻类、树枝、贝壳、网绳(图 3e)等作为卵群附着基, 有些雌性会先用漏斗对准产卵基喷 2—3 次水, 直到认为有固着力时才开始产卵。产卵过程, 雌性游近卵群附着基 5—15cm 时, 停下几秒, 选好产卵位置, 腕前伸并用腕围成一个卵的通道, 腕的末端触及卵群附着基(图 3c 中的“h”), 外套腔收缩, 卵从生殖孔射出, 喷到卵群附着基上。从腕接触卵群附着基到产卵结束持续大约 10s, 然后后退离开产卵地。

雌性虎斑乌贼会在选好的卵群附着基上轮流产卵, 从而形成公共产卵区, 表现为集体产卵, 卵有单个分散状(图 3f)和成链状粘结在附着基上(图 3g), 卵链的每一个分枝处可以接受多头雌性产卵, 卵白色, 半透明, 卵链上所有卵都粘在一起, 呈葡萄状(图 3d), 卵径约 14—16mm, 长径约 27—34mm。雌性产完卵后, 雄性乌贼没有在卵旁的现象, 不表现出护卵行

为。不久,雌、雄乌贼离开公共产卵区,在水层中休息,鳍不断摆动,腕自然下垂。

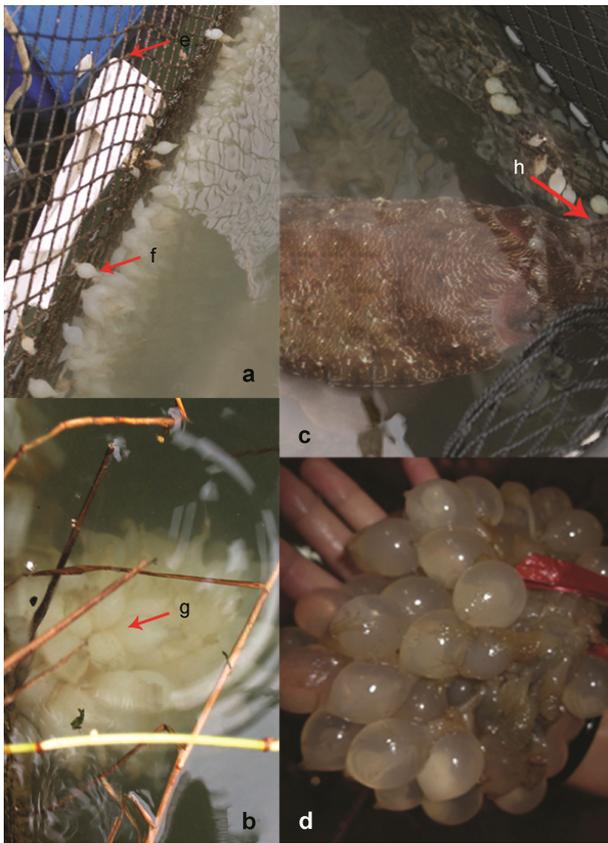


图3 虎斑乌贼产卵和卵群附着基

Fig.3 Spawning of cuttlefish *S. pharaonis* and spawn group attached to the adhesion substrates

注: a—b. 公共产卵区; c. 产卵; d. 卵链(葡萄状); 图中, e. 卵群附着基; f. 单个卵; g. 卵链; h. 产卵的情形

### 3 讨论

#### 3.1 游泳行为

虎斑乌贼的游泳行为有前进式和后退式两种类型,前进时主要是靠鳍的摆动来辅助游动,同时保持身体的平衡;后退时漏斗喷水推进是最主要的运动动力,利用喷出水的反作用力使身体向后推进,这样可以满足它们在捕食和紧急快速逃脱的需要,遇到紧急情况都是后退游(董正之,1988),同时有喷墨现象。与拟目乌贼一致,乌贼的喷水漏斗可以任意转动来控制运动方向。向后退的流动方式不需要鳍辅助,速度比向前游的方式快,是乌贼喷水推进的结果(文

菁等,2012),游泳过程中乌贼会现出体色变化现象,这有利于捕食和逃避天敌。

#### 3.2 休息行为

虎斑乌贼喜欢在隐蔽阴暗处休息,休息时,腕自然收拢,鳍自然展开,有明显的体色变化现象。文菁等(2012)认为,拟目乌贼休息时喜欢将自己藏于沙层中,这很可能是一种自我保护意识,以防止敌害的攻击。虎斑乌贼喜欢隐蔽阴暗的礁石处休息同时伴有体色变化,与其类似,可能是一种自我保护意识。以防止敌害的攻击。

#### 3.3 捕食行为

虎斑乌贼喜欢吃新鲜的甲壳类动物和幼鱼,例如虾、螃蟹、鲮鱼等,食物的种类在不同生长时期也有所不同,郭新等(1986)认为,乌贼所摄食的食物种类与乌贼的个体大小有着一定的关系,幼小个体阶段以吞食海水中的浮游生物为主。随着个体的长大,食物种类更加多样化,种更加多样化。乌贼在生殖期间,其雌雄个体的摄食强度并不一致,通常雌性个体,由于乌贼是趋光性的海洋游泳无脊椎动物,其摄食强度白昼大于夜间。午后摄食强度最高,夜间摄食强度最低。虎斑乌贼在一定程度上与其相似。投食的时候虎斑乌贼有抢食现象,抢食的激烈程度与乌贼的饥饿程度有关。

#### 3.4 求偶行为

在繁殖期,虎斑乌贼就表现出较复杂的求偶行为,包括雄性的改变体色、追逐雌性配偶等,雄性通过改变体色来吸引对方,而郑小东等(2009)认为,雄性通过体色、交接腕、口和吸盘、外套膜边缘等部位的展示来吸引对方,甚至有时雄性喷墨也可能是一种求偶信号。有时雄性之间要通过争斗才能与雌性配对,甚至出现对峙、腕互相接触、身体碰撞等现象。韩松(2010)<sup>1)</sup>认为如果金乌贼雄性经过一段时间体色的展示,警告对方,而入侵者并没有退时,雄性之间会用第四条腕互相推动,甚至雄性会跳上其它的“入侵者”的背部,碰撞和撕咬对方。虎斑乌贼争斗行为与其类似。在求偶过程中,其它雌性头足类对配偶有较强的选择性,通常会拒绝大部分雄性的交配请求(郑小东等,2009)。

#### 3.5 交配行为

虎斑乌贼的交配是头对头方式,雄性争取到配偶权后,在1min内会主动与雌性进行交配,郝振林

1) 韩松,2010. 金乌贼(*Sepia esculenta*)繁殖行为及交配模式的分子鉴定. 青岛: 中国海洋大学硕士学位论文, 15

等(2007)对金乌贼交配行为进行了观察描述,认为在交配过程中雌性金乌贼更主动,雌性的虎斑乌贼没有这种现象,交配时雄性用第一对、第二对腕固定雌性的头部,然后利用茎化腕将精英输送到雌性乌贼的纳精囊。这与金乌贼交配是雌雄前3对腕互相交叉,雄性第四对腕活动,雌性第四对腕下垂,雄性喷出精英利用第四对腕传送的方式有很大不同(郝振林, 2007)<sup>1)</sup>,交配之后表现出护卫伴游行为,保护雌性免受其它雄性的干扰。Hanlon等(1996)认为,这是一种典型的保证受精率和孵化率的交配策略。护卫伴游过程中如有更大体型的雄性入侵,原来的雄性会被迫离开,入侵的雄性会与雌性交配。虎斑乌贼的生殖策略并不是“一夫一妻”制,存在一雌多雄的交配现象, Hunter等(1993)和 Arnqvist等(2000)认为一次交配也许不能保证雌性所有的卵子全部受精,与同一或不同雄性多次交配,可以降低因精液中无精子或精子数目过少引起受精失败的风险。而 Wada等(2010)认为在乌贼中实行“多夫多妻”制可以提高精子的竞争力和卵子的受精率。虎斑乌贼属于大体型的乌贼,交配的时间超过1min,这与拟目乌贼交配的时间相似(超过1min)(文菁等, 2012),体型的大小可能与交配持续时间长短有关。

### 3.6 产卵行为

虎斑乌贼习惯在卵群附着基上产卵,这种产卵行为与金乌贼(刘长琳等, 2009)和曼氏无针乌贼(吴常文等, 2010)相似,而与拟目乌贼选择静水、荫处的沙层上产卵(文菁等, 2012)不同。卵一枚枚产出,白色,半透明,刚产出的卵短径约14mm,长径约27mm。虎斑乌贼产卵行为不受昼夜的影响,无论白天或者是夜晚都会持续产卵,这与曼氏无针乌贼产卵行为类似(吴常文等, 2010)。虎斑乌贼表现出集体产卵,雌性乌贼会在卵群附着基上轮流产卵,形成公共产卵区,卵群呈葡萄状。Boal等(2010)研究认为,虽然平时乌贼 *Sepia officinalis* 喜欢独自生活,但在繁殖期, *S. officinalis* 的卵子会释放信息素,吸引其它性成熟的雌性乌贼到此共同产卵,虎斑乌贼没有明显的护卵行为,轻微触碰卵群附着基不会影响其在此产卵。Shaw等(2004)研究表明,大规模亲体会将卵产在公共产卵区,而小群体将卵产在石块、海草上或缝隙内,雌性彼此还能诱导产卵。

### 参 考 文 献

- 文菁, 江星, 王雁等, 2012. 拟目乌贼繁殖行为学的初步研究. 水产科学, 31(1): 22—27
- 刘长琳, 庄志猛, 陈四清等, 2009. 金乌贼亲体驯养与繁殖特性研究. 渔业现代化, 36(2): 34—43
- 吴常文, 董志勇, 迟长凤等, 2010. 曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)繁殖习性及其产卵场修复的研究. 海洋与湖泊, 41(1): 39—46
- 张炯, 卢伟成, 1965. 曼氏无针乌贼繁殖习性的初步观察. 水产学报, 2(2): 35—44
- 陈道海, 2012. 名优新品种虎斑乌贼. 海洋与渔业, (5): 53
- 周维武, 郑小东, 2006. 金乌贼产卵规律及室内人工孵化培育方法探索与研究. 渔业现代化, 34(3): 36—37
- 郑小东, 韩松, 林祥志等, 2009. 头足类繁殖行为学研究现状与展望. 中国水产科学, 16(3): 459—465
- 郝振林, 张秀梅, 张沛东, 2007. 金乌贼的生物学特性及增殖技术. 生态学杂志, 26(4): 601—606
- 郭新, 范广钻, 郊国生, 1986. 浙江近海曼氏无针乌贼食性的初步研究. 浙江水产学院报, 5(2): 174
- 董正之, 1988. 中国动物志 软体动物门 头足纲. 北京: 科学出版社, 21
- Arnqvist Goran, Nilsson Tian, 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. Animal Behaviour, 60: 145—164
- Boal Jean G, Krista N Prosser, Johanna B Holm *et al*, 2010. Sexually mature cuttlefish are attracted to the eggs of conspecifics. Journal of Chemical Ecology, 36: 834—836
- Hanlon Roger T, John B Messenger, 1996. Cephalopod Behavior. Cambridge: Cambridge University Press, 125—127
- Howaida R Gabr, Roger T Hanlon, Mahmoud H Hanafy *et al*, 1998. Maturation, fecundity and seasonality of reproduction of two commercially valuable cuttlefish, *Sepia pharaonis* and *S. dollfusi*, in the Suez Canal. Fish Res, 36: 99—115
- Hunter Fiona M, Marion Petrie, Merja Otronen *et al*, 1993. Why do females copulate repeatedly with one male? Trends in Ecology & Evolution, 8: 21—261
- Jarujin Nabhitabhata, 1995. Mass culture of cephalopods in Thailand. World Aquaculture, 26: 25—29
- Minton J W, Walsh L S, Lee P G *et al*, 2001. First multi-generation culture of the tropical cuttlefish *Sepia pharaonis* Ehrenberg, 1831. Aquaculture International, 9: 375—392
- Shaw P W, Sauer W H H, 2004. Evidence for multiple paternity and complex fertilization dynamics in the squid *Loligo vulgaris reynaudii*. Marine Ecology Progress Series, 270: 173—179
- Wade Toshifumi, Takegaki Takeshi, Mori Tohru *et al*, 2010. Sperm removal, ejaculation and their behavioural interation in male cuttlefish in response to female mating history. Animal Behaviour, 79: 613—619

1) 郝振林, 2007. 金乌贼行为习性及其标志技术的研究. 青岛: 中国海洋大学硕士学位论文, 28

## THE REPRODUCTION ETHOGRAM OF CUTTLEFISH *SEPIA PHARAONIS*

CHEN Dao-Hai<sup>1,2</sup>, ZHENG Ya-Long<sup>2</sup>

(1. Zhanjiang Normal University, Round Beibu Gulf Institute for the Protection and Utilization of Marine Animals in Medicine, Zhanjiang, 524048; 2. Zhanjiang Normal University, College of Life Science and Technology, Zhanjiang, 524048)

**Abstract** In this paper, the reproductive behaviors of cuttlefish *Sepia pharaonis* were studied with field observation and recording using Digital Video Recorder. The results show that their reproduction ethogram included in swimming, rest, predation, courtship, struggle, mating, and spawning. In the morning and night, cuttlefish of *S. pharaonis* often swam to find food from the bottom of sea and in the daytime, they sank to the bottom to prey on crustaceans and juvenile fish etc. In addition, they rested in the shadows of concealment. Their mating was a polyandry instead of monogamy. Before mating, they showed complicated courtship behavior, including struggle and confrontation against other males, and chosen females. The mating pattern was “head-to-head”. Before long, females spawn in the spawning area in turns. The eggs were white and translucence, and the eggs clustered in botryoidalis. Eggs diameter was 14—16mm, in length of 27—34mm.

**Key words** *Sepia pharaonis*; reproduction; ethogram