

• 研究简报 •

闽南近海条纹斑竹鲨的求偶、交配和产卵行为

陈 林, 陈明茹*, 杨圣云

(厦门大学海洋与环境学院, 福建 厦门 361005)

摘要: 观察和记录了条纹斑竹鲨(*Chiloscyllium plagiosum*) 在圈养条件下求偶、交配和产卵的过程, 并就鲨鱼的交配和生殖行为进行了讨论。条纹斑竹鲨的求偶和交配过程可以分为游弋、雄性鳍脚弯曲、雌雄交配和雄性鳍脚抽离 4 部分。游弋在整个过程中占的时间最长, 雌、雄鱼在确认交配信息后, 雄鱼鳍脚发生弯曲; 随后不久, 进行交配; 交配完毕后, 雄鱼鳍脚便抽离雌鱼泄殖腔。条纹斑竹鲨产卵时, 雌鱼腹部持续地磨擦或挤压水池中的水管和木桩等物体从而加快排卵的速度。卵鞘从体内排出后, 雌鱼用口叼住卵鞘绕着水管、树桩和石头等来回游动, 利用角丝将卵鞘牢牢地缠绕在这些产卵基质上。雌鱼产卵的时间并不固定, 大多数发生在夜间, 偶尔在白天也可以看到新产出的卵。产出的卵多数是成对的, 偶尔只有 1 个。雌鱼产卵时间持续约 60 d, 每 7~9 d 产卵一次, 在一个生殖季节内, 每尾条纹斑竹鲨产卵约 11 个(圈养亲鱼的雌雄比例是 2:1)。

关键词: 条纹斑竹鲨; 交配行为; 生殖行为

中图分类号: Q 958.8

文献标志码: A

文章编号: 0438-0479(2011)03-0641-04

鱼类的繁殖方式多种多样, 但受精和分娩是物种延续的必经之路。有关硬骨鱼类生殖行为的研究很多, 但有关软骨鱼类交配和生殖行为的研究报道并不多, 野外观察少之又少, 有关此类研究大部分都是在圈养条件下进行的^[1-3]。

条纹斑竹鲨(*Chiloscyllium plagiosum*) 是一种小型底栖鲨鱼, 主要生活在热带和亚热带的印度洋和太平洋水域, 在我国则分布于南海、台湾海峡、东海, 是常见的软骨鱼类之一。由于分布广泛, 适应性较强, 全年均可捕捞, 且可进行活体暂养, 条纹斑竹鲨是研究软骨鱼类生物学的良好材料。本文观察和研究了在暂养条件下条纹斑竹鲨的求偶、交配和产卵行为, 以期丰富软骨鱼类行为学的研究内容, 为人工养殖提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 实验场地

生态实验场内水泥池, 面积 3.5 m², 水体体积为 2~2.5 m³。水池底部有一出水口, 出水口上插有一根 PVC 管, 长 75 cm, 管口直径为 10 cm。池中随意放一

些边长 30 或 40 cm 的不规则石块和就地取材的树桩, 为条纹斑竹鲨产卵提供卵附着的基质。海水经过滤, 池中充氧, 水温为 22~27 °C, 盐度为 28~31。

1.2 材料来源及实验观察

实验所用亲鱼(雌鱼 8 尾, 雄鱼 4 尾) 体长为 722~804 mm, 体质量为 1.32~1.74 kg, 均采自厦门水产品市场。其捕捞地点为闽南近海, 捕捞工具主要为底拖网。实验时间为 2008 年 4—7 月, 暂养期间, 每天投喂活虾 300 g, 视水质情况每周换水 1~2 次, 每次换水量不超过总量的 1/3。

根据前期积累的经验, 条纹斑竹鲨活动状况观察时间设定在 13:00—23:00, 在 18:00 以后观察的次数比较集中, 每小时查看一次, 并将观察到的结果进行记录(数码相机录像及肉眼观察)和总结。在暂养期间, 观察到 5 次条纹斑竹鲨求偶和交配行为, 2 次产卵过程。这 2 次产卵过程都发生在夜间, 主要依靠肉眼观察。

2 实验结果

2.1 条纹斑竹鲨的求偶和交配行为

条纹斑竹鲨的求偶和交配过程可以分成 4 个部分: 1) 游弋; 2) 雄性鳍脚弯曲; 3) 雌雄交配; 4) 雄性鳍脚抽离。

条纹斑竹鲨的求偶和交配计时是以雄鱼用牙齿咬住雌鱼胸鳍开始计算的(也就是游弋的开始阶段), 整

收稿日期: 2010-07-05

基金项目: 我国近海海洋综合调查与评价(908 专项)(FJ908-02-01-08, FJ908-02-04-05); 海洋公益性行业科研专项项目(200905019 6)

* 通信作者: mrchen@xmu.edu.cn

个过程持续约 1 h, 其中游弋时间最长, 占一半以上. 雄鱼从用牙齿咬住雌鱼的胸鳍那一刻起(图 1-1), 便不再松口, 直至交配完成. 在这一过程中, 雄鱼始终用牙齿咬住雌鱼的胸鳍在水池里绕圈游动, 期间偶尔有几秒到十几秒不停地旋转翻滚, 有时也会停留在池底片刻. 随后, 雄鱼继续拖着雌鱼游动, 雄鱼一侧的鳍脚发生弯曲(图 1-2), 约接近 90° , 而另一侧的鳍脚则保持常态, 雌、雄鱼通过身体不断调节以寻找最佳位置完成交配(图 1-3). 交配刚开始时, 雌、雄鱼的头部与池底的角度超过 45° , 雄鱼腹部朝下, 鳍脚整个插入雌鱼的泄殖腔, 雌鱼腹面向上, 随后, 两者缓缓下降, 从交配开始到结束, 雄鱼的尾部一直不停地摆动, 整个交配持续约 3~5 min, 交配完毕, 雄鱼鳍脚抽离雌鱼泄殖腔(图 1-4), 而后松开雌鱼的胸鳍, 雌、雄鱼分开. 在求偶和交配过程中, 雌鱼比较被动, 雄鱼占据主动地位. 根据观察, 正常生活时条纹斑竹鲨雌鱼、雄鱼的呼吸频率大致相当, 鳃裂开合 22~26 次/min. 交配结束后, 雄鱼的呼吸频率超过 60 次/min, 而雌鱼的呼吸频率没有太大变化, 约 28 次/min, 这也说明了在交配过程中雄性鲨鱼比较活跃. 在求偶和交配过程中, 池中其他鲨鱼则保持常态, 并没有表现出类似求偶和交配的迹象.

条纹斑竹鲨的求偶和交配时间并不是固定的, 在白天、傍晚和夜间都有发生, 没有一定的规律性.

2.2 条纹斑竹鲨的产卵过程

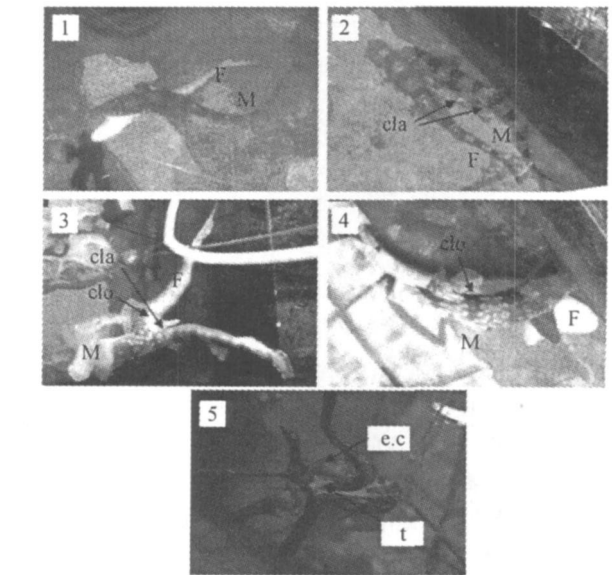
雌鱼产卵时选择的产卵基质不固定, 我们发现在石块、固定的水管以及横在池底的树桩上都缠有卵鞘. 产卵时, 雌鱼不时地用腹部摩擦、挤压水管或树桩来刺激鱼体加快排卵. 卵鞘从泄殖腔排出后, 雌鱼即用口叼住它绕产卵基质不停地来回游动, 通过角丝将包含受精卵的卵鞘牢牢固着在基质上(图 1-5), 有时需借助剪刀才可取下. 一尾条纹斑竹鲨雌鱼每次大约产 2 个受精卵, 产出 1 个受精卵约需 5~8 min, 2 个受精卵依次产出.

雌鱼大多数在夜间产卵, 白天偶尔也可以见到新产出的卵. 卵多为成对产出, 偶尔只有 1 个. 在暂养期间, 共收集卵鞘 90 个, 其中 4 个卵鞘内只有卵清蛋白, 而无受精卵. 雌鱼每 7~9 d 产卵一次, 在一个生殖季节(约 60 d)内, 单尾雌性条纹斑竹鲨产卵约 11 个.

3 讨论

3.1 鲨鱼的交配行为和多父现象

在已有的研究中, 佛氏虎鲨(*Heterodontus francisci*)^[4]、网纹猫鲨(*Scyliorhinus retifer*)^[5]等体型较小的鲨鱼交配时, 雄性鲨鱼会用嘴衔住或者用牙齿咬住雌性胸鳍的边缘, 并用身体缠绕住雌性鲨鱼, 这与条纹斑竹鲨的情况相同. 有关体型较大的鲨鱼交配行为记录并不多, 如柠檬鲨(*Negaprion brevirostris*)^[6], 大白鲨(*Carcharodon carcharias*)^[7], 这些种类交配时雌雄鱼之间的位置保持相对平行.



1. 雄性条纹斑竹鲨咬住雌性的胸鳍, M. 雄性, F. 雌性; 2. 雌雄之间交配信息建立后, 雄鱼一侧鳍脚弯曲约 90° (cla. 示), cla. 鳍脚; 3. 雄鱼一侧鳍脚插入雌鱼泄殖腔, clo. 泄殖腔; 4. 雄鱼鳍脚抽离雌鱼泄殖腔 (示); 5. 条纹斑竹鲨雌鱼产下的卵, e. c. 卵鞘, t. 角丝.

图 1 条纹斑竹鲨的交配行为及产出的卵

Fig. 1 The mating behavior of white spotted bamboo shark and their egg

至于交配时, 雄性鲨鱼会用口衔住或咬住雌性鲨鱼的胸鳍或在雌鱼身体上造成伤痕的原因, 学界仍无定论. 在大青鲨(*Prionace glauca*), 只有体长超过 180 cm 以上的雌鱼身体上才能找到齿痕, 这些齿痕被认为是在求偶过程中造成的^[8]. 有关其他种类雌性鲨鱼的研究, 也得到相同的结论. 根据 Clark 对柠檬鲨交配行为的描述, Steven 认为这种“咬”的行为并不是在交配过程中起辅助作用, 而是鲨鱼交配前的一种信号释放过程^[8], Dempster 等对虎鲨交配行为的观察也证实了上述观点^[9]. 我们认为, 在条纹斑竹鲨交配过程中, 雄鱼咬住雌鱼的胸鳍和用身体缠绕雌鱼是为了顺利进行交配的需要. 雌鱼胸鳍边缘上有细小的缺口, 可见雄鱼咬得很紧, 这在交配过程的早期可能是为了传递信息. 雄鱼腹部朝下, 雌鱼腹面向上的相对位置更有利于精液通过鳍脚的沟槽顺利进入雌鱼体内, 有效地提高受

精效率。

本实验中,人为因素对条纹斑竹鲨交配行为的影响不大。我们在水池上方对鲨鱼进行录像,并在录制过程中来回走动,但这并没有使它们的交配行为中断,这可能与条纹斑竹鲨的视力不佳有关,它们平时活动时常常是吻部撞上池壁后才会改变游泳的方向。而对于有些鲨鱼种类,人为的影响还是很大的。Carrier 等通过4年多研究,观察护士鲨(*Ginglymostoma cirratum*) 265例交配事件,发现外界因素会使护士鲨交配前的行为受到影响或者导致交配失败,如人的出现、周围船只的活动,甚至潜水者通气管发出的声音都会产生干扰^[10]。

在有的鲨鱼种类中,一尾雌性鲨鱼和多尾雄性鲨鱼进行交配。如灰三齿鲨(*Triaenodon obesus*)^[11],两尾雄鱼用牙齿咬住并用身体缠绕同一尾雌鱼进行交配。有研究表明,一尾雄性护士鲨在几周内与多尾雌鱼发生交配,也有一尾雌鱼与多尾雄鱼交配的现象发生^[12]。对护士鲨幼崽的基因分析也揭示了它们具有众多父亲的特点^[13-14]。这些特点可能代表了动物在基因水平上多样性的一般体现,也是对种群密度低、个体数量少、交配几率小和较低繁殖力的适应。在暂养过程中,我们没有观察到一尾条纹斑竹鲨雌鱼同时与多尾雄鱼交配的现象,在自然海区的状况有待进一步研究。

3.2 鲨鱼的精子贮存

Pratt 等认为鲨鱼卵壳腺储存精子的时间长短有3种情况:1) 不储存,精子仅停留数天,立即受精;2) 短期储存,精子可以停留数周至数月;3) 长期储存,精子被储存数月甚至数年^[15]。正是因为有些鲨鱼的雌鱼具有精子贮存的能力,又在不同的时间段与多尾雄鱼进行交配,然后间隔几个月甚至是长达1年以上才进行排卵,导致产生的后代具有来自多个父本的基因。有研究指出,闽南近海条纹斑竹鲨的卵壳腺内从12月至翌年5月均有精子,精子的储存时间为6个月^[16]。此外,刘光明等对台湾北部水域条纹斑竹鲨的研究也发现,雌鱼存在贮存精子的现象,并具有延迟受精的能力^[17]。因此,产生的条纹斑竹鲨子代也可能具有多个父本的特性。

3.3 条纹斑竹鲨的产卵与产卵类型

条纹斑竹鲨产出的卵绝大多数都是紧紧缠绕在池中的水管或树桩上,很少缠绕在石头上,可能是因为石头过于庞大,不易于将卵缠绕。有时由于卵鞘缠绕在水管上太紧,需要下至水池将卵取下,在此过程中,条纹斑竹鲨即便在附近,也没有表现出任何受刺激的反应,

更没有发生护卵行为。据此推测,在野外海水环境中条纹斑竹鲨只是选择一个合适的地方将卵产出,之后不再进行看护。

本实验中单尾雌鱼在一个生殖季节内产卵的数量较少,平均约11个;而胡灯进的研究结果表明,同样是在闽南近海捕获的条纹斑竹鲨,圈养条件下,一个生殖季节中每尾性成熟的雌鲨可产卵20~30个(亲鱼雌雄比例为2:3)^[16]。我们认为这与饲养的亲鱼雌雄比例有很大的关系,雄性的比例越高,雄鱼之间的竞争越激烈,越有利于刺激交配行为发生。因此,雌鱼产卵的数量也越多。此外,这也可能跟鱼体自身的生理状态和所处的海域环境有关,刘光明等发现台湾北部水域捕获的条纹斑竹鲨在圈养条件下,每尾雌鱼在一个生殖季节内产卵4~14个不等,平均每尾约产卵8个(亲鱼雌雄比例为1:1)^[17]。除上述的因素外,其他因素也有可能导致鲨鱼产卵量的变化,如温度、光线、合适的产卵基质等。

Wourms 将软骨鱼的生殖周期划分为3种:1) 终年生殖。如东太虎鲨(*Heterodontus francisci*)、宽纹虎鲨(*Heterodontus japonicus*);2) 周年生殖(不严格),虽终年生殖,但具有1~2个生殖高峰。如猬鲛(*Rajaderinacea*)、科氏兔银鲛(*Hydrolagus collei*);3) 周年生殖(严格):1年或2年为一个生殖周期,生殖只出现在某个时间段。如雌性白斑角鲨(*Squalus acanthias*) 孕期长达22个月,生殖周期为2年,分娩通常发生在秋季,之后紧随交配^[18]。根据实验观察,条纹斑竹鲨产卵主要集中在每年5和6月,7月初只有零星的卵产出,之后便没有卵产出。因此,条纹斑竹鲨的产卵属于上述第3种类型,即具有严格的周年生殖周期,其生殖周期为1年。

参考文献:

- [1] Johnson R H, Nelson D R. Copulation and possible olfaction mediated pair formation in two species of carcharhinid sharks[J]. Copeia, 1978, 3: 539-542.
- [2] Klimley A P. Observations of courtship and copulation in the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum* [J]. Copeia, 1980, 4: 878-882.
- [3] Luer C A, Gilbert P W. Mating behavior, egg deposition, incubation and hatching in the clearnosed skate, *Rajae-glanteria* [J]. Environmental Biology of Fishes, 1985, 13: 161-171.
- [4] Dempster R P, Herald E S. Notes on the hornshark, *Heterodontus francisci*, with observations on mating activities [J]. Occasional Papers of the California Academy of Sci

- ences, 1961, 33: 1-7.
- [5] Castro J I, Bubucis P M, Overstrom N A. The reproductive biology of the chain dogfish, *Scyliorhinus rotifer* [J]. Copeia, 1988, 3: 740-746.
- [6] Clark E. The maintenance of sharks in captivity, with a report on their instrumental conditioning, in *Sharks and Survival* [M]. Boston, US: D C Heath, 1963: 115-149.
- [7] Francis M P. Observations on a pregnant white shark with a review of reproductive biology, in *Great white sharks: the biology of Carcharodon carcharias* [M]. New York, US: Academic Press, 1996: 157-172.
- [8] Stevens J D. The occurrence and significance of tooth cuts on the blue shark (*Prionace glauca*) from British waters [J]. Journal of Marine Biology Association of United Kingdom, 1974, 54: 373-278.
- [9] Dempster R P, Herald E S. Notes on the horn shark, *Heterodontu francisco* with observations on mating activities [J]. Occ Rap Calif Acad Sci, 1961, 33: 1-7.
- [10] Carrier J C, Pratt H L. Habitat management and closure of a nurse shark breeding and nursery ground [J]. Fisheries Research, 1998, 39: 209-213.
- [11] Whitney N M, Pratt H L, Carrier J C. Group courtship, mating behaviour and siphon sac function in the whitetip reef shark, *Triaenodon obesus* [J]. Animal Behavior, 2004, 68: 1435-1442.
- [12] Pratt H L Jr, Carrier J C. A review of elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirrarum* [J]. Environmental Biology of Fishes, 2001, 60: 157-188.
- [13] Carrier J C, Murru F L, Walsh M T, et al. Assessing reproductive potential and monitoring gestation in nurse sharks (*Ginglymostoma cirrarum*): bridging the gap between field research and captive studies [J]. Zoo Biology, 2003, 62: 142-156.
- [14] Saville K J, Lindley A M, Maries E G, et al. Multiple parturition in the nurse shark, *Ginglymostoma cirrarum* [J]. Environmental Biology of Fishes, 2002, 63: 347-351.
- [15] Pratt H L. The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks [J]. Environmental Biology of Fishes, 1993, 38: 139-149.
- [16] 胡灯进. 闽南近海条纹斑竹鲨(*Chiloscyllium plagiosum*) 年龄生长和生殖生物学的研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2005.
- [17] Chen W K, Liu K M. Reproductive biology of whitespotted bamboo shark, *Chiloscyllium plagiosum*, in the northern waters off Taiwan [J]. Fisheries Science, 2006, 72: 1215-1224.
- [18] Wourms J P. Reproduction and development in chondrichthyan fishes [J]. American Zoology, 1977, 17: 379-410.

The Spousing, Mating and Reproductive Behavior of the White spotted Bamboo Shark (*Chiloscyllium plagiosum*) from South Fujian Coastal Waters

CHEN Lin, CHEN Ming-ru*, YANG Sheng-yun

(College of Oceanography and Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: The captive white spotted bamboo sharks were kept to observe their courting, mating and spawning behavior, and their mating and reproductive behavior were discussed. The courtship and copulation process of the white spotted bamboo shark can be divided into four parts: cruising, bend of male's clasper, copulation and extract of male's clasper. Cruising took most of the time of the whole process. After the mating information was confirmed between the male and the female, the clasper of the male began to bend and then they copulated. After the copulation, the clasper was extracted from the cloaca of the female. When the female ovulated, she rubbed her abdomen with pipes, stub in order to speed up the deposition process. After the egg case deposited out of the body, the female held it in the mouth circling around the pipes, stubs or stones, finally, the egg cases were entangled firmly with them by tendrils. The time of the female deposited was not fixed, which most happened at night and in the day occasionally. The female produced two eggs at most time, one occasionally. Deposition of eggs extended for 60 days or so and the eggs were produced every 7 to 9 days. One female produced 11 eggs on average in a single breeding season with the parent fish sex ratio of keeping was 2: 1 (♀: ♂).

Key words: *Chiloscyllium plagiosum*; mating behavior; reproductive behavior