

DOI: 10.5846/stxb201905090947

柏青青, 李江涛, 徐秀文, 张宗航, 李文涛, 张秀梅. 社群等级对金乌贼行为表型及能量代谢的影响. 生态学报, 2020, 40(15): 5408-5417.

Bai Q Q, Li J T, Xu X W, Zhang Z H, Li W T, Zhang X M. Effects of social hierarchy on the behavioral phenotype and energy metabolism of *Sepia esculenta* in the reproductive period. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5408-5417.

社群等级对金乌贼行为表型及能量代谢的影响

柏青青¹, 李江涛¹, 徐秀文¹, 张宗航¹, 李文涛¹, 张秀梅^{1,2,*}

¹ 中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 青岛 266003

² 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 青岛 266072

摘要: 采用实验生态学方法, 在室内水槽条件下研究了金乌贼(*Sepia esculenta* Hoyle, 1885) 繁殖过程中社群等级的形成对其行为表型和能量代谢的影响, 分析测定了不同优势等级雌雄个体腕部肌肉和性腺组织中己糖激酶(Hexokinase, HK)、丙酮酸激酶(Pyruvate kinase, PK)、乳酸脱氢酶(Lactate dehydrogenase, LDH)、苹果酸脱氢酶(Malate dehydrogenase, MDH)、柠檬酸合酶(Citrate synthetase, CS)活性以及乳酸(Lactic acid, LD)含量。结果显示:(1)金乌贼繁殖期不同优势等级雌雄个体之间行为表型具有显著差异, 优势雄性个体游动悬浮、争斗时间显著高于劣势个体, 而优势雌性个体静止伏底时间高于劣势个体, 游动悬浮时间低于劣势雌性;(2)优势雄性个体在争斗过程中主要通过无氧代谢提供能量, 而处于游动悬浮状态时通过有氧代谢提供能量。主要表现在优势雄性个体肌肉中无氧代谢酶(PK、HK、LDH)活性显著高于劣势个体($P < 0.05$), 有氧代谢酶(MDH、CS)活性也显著高于劣势个体, 雌性个体之间则差异不显著($P > 0.05$);(3)繁殖期雌性个体通过减少运动量来储存能量用于产卵繁殖, 主要表现在优势雌性个体肌肉中有氧代谢酶(MDH、CS)活性低于劣势个体, 而在性腺中恰恰相反;(4)运动表型与能量代谢之间存在显著相关性, 表现在游动悬浮时间与有氧代谢酶(MDH、CS)活性呈显著正相关($P < 0.001$), 争斗时间与无氧代谢酶(PK、HK、LDH)及乳酸(LD)含量呈显著正相关($P < 0.05$)。结果表明, 社群等级高的雄性个体运动能力强, 具有较高的生存适应性。而社群等级高的雌性个体多处于静止状态, 以便更好地储存能量用于繁殖。研究结果为金乌贼健康苗种培育以及规模化繁殖技术优化提供了理论依据。

关键词: 金乌贼; 社群等级; 行为表型; 能量代谢

Effects of social hierarchy on the behavioral phenotype and energy metabolism of *Sepia esculenta* in the reproductive period

BAI Qingqing¹, LI Jiangtao¹, XU Xiuwen¹, ZHANG Zonghang¹, LI Wentao¹, ZHANG Xiumei^{1,2,*}

¹ The Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China

² Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266072, China

Abstract: An experimental ecological method was used to examine the formation of social hierarchy and its effect on the behavior and energy metabolism of *Sepia esculenta* during the breeding process. We determined the activities of hexokinase (HK), pyruvate kinase (PK), lactate dehydrogenase (LDH), malate dehydrogenase (MDH), citrate synthase (CS), as well as the concentration of lactic acid (LD) in the gonads and wrist muscle of both sexes. The results showed that there were significant differences in the behavioral phenotypes between male and female with the same social hierarchy level. The time spent on swimming and fighting was significantly higher in the dominant males than that in the submissive males. For the females, the time spent on resting was significantly elevated in the dominant animals than that in the submissive

基金项目: 国家自然科学基金项目(41676153); 山东省重大科技创新工程专项(2018SDKJ0501)

收稿日期: 2019-05-09; **网络出版日期:** 2020-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiumei1227@163.com

individuals. Contrarily, the significantly lower time spent on swimming was observed in the dominant females compared with that in the submissive females. For the dominant males, anaerobic metabolism process produced energy for fighting and aerobic metabolism process produced energy for swimming. The activities of key enzymes in anaerobic metabolism (PK, HK, LDH) in the muscles of dominant males were significantly higher than those of submissive individuals ($P < 0.05$). Similar results were true for the activities of key enzymes in aerobic metabolism (MDH, CS). However, these enzyme activities did not differ significantly among dominant females and submissive females ($P > 0.05$). During the breeding period, the females allowed energy to be used more efficiently for the spawning and reproduction due to the reduction of time spent on exercise, which evidenced by the increased activities of MDH and CS in gonads and the decreased activities of those enzymes in muscles. There was a significant correlation between behavioral phenotype and energy metabolism, since the time spent on swimming was positively correlated with the activities of MDH and CS ($P < 0.001$) and the time spent on fighting was positively correlated with the PK, HK and LDH activities, and LD concentration ($P < 0.05$). These findings suggest that the energy is preferentially used for exercise in males compared with females in the higher social hierarchy. Females in the higher social hierarchy are more likely to remain dormant to allow energy to be used more efficiently for reproduction. Our findings provide a theoretical basis for the large-scale breeding of healthy *S. esculenta* and reproduction technology in the spawning period.

Key Words: *Sepia esculenta*; social hierarchy; behavior; energy metabolism

由于环境资源的有限和空间的异质性,动物社群等级在自然界中广泛存在^[1]。在社群等级形成过程中,个体之间产生竞争交互作用,形成优势个体和劣势个体^[2]。优势个体在不同程度上控制食物源、占据中心领域位置、对处于劣势地位的个体发起主动攻击行为、优先进行交配活动等;而劣势个体处于长期压力状态,会减少自身的活动及对食物、领地、生殖等资源的竞争^[3-4]。社群等级的差异导致了个体间能量代谢、激素、基因水平的差异^[5-7]。一般来说,优势个体争斗能力较强,在激烈争斗阶段的能量主要由无氧呼吸提供^[8-9],而当个体处于慢速游泳状态或者悬浮状态时,主要通过有氧呼吸提供能量^[10-11]。社群等级形成过程中不同个体之间的竞争交互作用对于亲体繁育及子代的生长发育具有显著影响^[12]。有研究表明在繁殖过程中,雄性个体之间常通过打斗来获得交配权,但频繁的争斗行为也导致了交配成功率的下降,从而影响繁殖效率^[13]。因而研究社群等级胁迫条件下,繁殖亲体的行为表型及其能量代谢机制对于动物繁殖行为的人工调控及子代健康苗种培育具有重要意义。关于繁殖期间个体优势等级的研究较少,仅见 Jeffrey 和 Gilmour^[12]等报道,处于劣势地位的雌性斑马鱼压力激素水平高,受下丘脑—脑垂体—肾间组织(Hypothalamic-pituitary-interrenal)轴基因调控且能够遗传到子代,从而影响子代的生长发育。金乌贼(*Sepia esculenta*)也具有较强的领域行为^[14],无论是与雌性交配还是护卫伴游,一旦有非护卫雄性闯入,护卫雄性立即做出反应,对非护卫雄性进行驱赶。处于优势地位的大规格雄性常常主动攻击小规格雄性^[14]。然而关于社群等级对于金乌贼繁殖期行为表型以及能量代谢影响的研究尚未见报道。

金乌贼是我国近海经济价值较高的头足类之一,也是目前山东省重要的增殖放流物种。其世代周期短、产卵数量少的特性,使得金乌贼繁殖生物学的研究成为重点。目前已经开展了亲体培育与人工养殖模式^[15-16]、繁殖行为和繁殖模式^[17]等的研究,但繁育技术仍不成熟。在金乌贼人工繁育过程中,如亲体密度过高,个体间易产生激烈的竞争作用,形成社群等级。本文通过观察繁殖期金乌贼雌雄个体社群等级的形成过程,分析不同优势等级雌雄个体的行为表型以及能量代谢差异,探究行为表型与能量代谢的相关性,以期为金乌贼健康苗种培育以及规模化繁殖技术优化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2018年7月于青岛金沙滩金乌贼养殖基地开展实验,所用金乌贼亲体均采集于青岛薛家岛周边海域

(35°59'N, 120°19'E)。将采集的雌雄亲体分开暂养 4 d, 从中选取活力强、胴背部无损伤、色泽鲜明的雌雄亲本共 48 只(24 ♀ 24 ♂) 备用, 测量并记录实验亲本的胴背长和体重等形态学指标。亲体暂养采用砂滤流水方式, 持续充氧, 池内盐度 30—32, 温度 20—21.5℃, pH 值 7.7—7.8, 水深控制在 80 cm。每天定时投喂鲜活的凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)。由于雄性个体间的争斗喷墨, 会导致水体能见度降低, 每天 9:00 定时按 50% 比例换水 1 次。

1.2 实验设计

实验设置两个实验组, 分别为两雄一雌组(2 ♂ 1 ♀) 和两雌一雄(2 ♀ 1 ♂) 组, 每个实验组设置 8 个平行。实验开始前, 在实验水槽中(0.9 m×0.9 m×0.9 m) 按比例放入雌雄个体, 为避免规格差异对优势等级形成的影响, 在进行实验组配对时选择体长和体重差异小于 5% 雄性个体和雌性个体进行分组。(2 ♂ 1 ♀) 组用于观察雄性之间的竞争; (2 ♀ 1 ♂) 组用于观察雌性之间是否存在竞争关系。表 1 为实验组中实验个体的体重、胴长、性腺重、肝脏重等基本生物学参数。实验开始前将实验对象放置在水槽中适应 12 h 后进行实验, 通过录像连续观察行为变化。

表 1 实验组中金乌贼形态参数

Table 1 Morphological parameters of *S. esculenta* in the experimental group

参数 Parameter	两雄一雌(2 ♂ 1 ♀) The experiment of two males and a female		两雌一雄(2 ♀ 1 ♂) The experiment of two females and a male	
	优势雄性 DM(<i>n</i> =8)	劣势雄性 SM(<i>n</i> =8)	优势雌性 DF(<i>n</i> =8)	劣势雌性 SF(<i>n</i> =8)
总重 Body weight/g	353.95±11.85	361.14±11.62	308.20±13.25	297.20±10.74
胴长 Mantle length/cm	14.81±0.18	15.28±0.29	14.06±0.23	13.84±0.17
肝脏重 Liver weight/g	6.11±0.23	6.92±0.28	11.06±0.56	10.06±0.39
性腺重 Gonad weight/g	3.78±0.09	3.56±0.08	13.66±0.78	13.43±1.03
肝脏指数 Hepato somatic index/%	1.15±0.04	1.95±0.07	3.58±0.08	3.38±0.08
性腺指数 Gonad somatic index/%	1.73±0.04	0.92±0.04	4.43±0.16	4.50±0.34

DM: 优势雄性 Dominant male; SM: 劣势雄性 Submissive male; DF: 优势雌性 Dominant female; SF: 劣势雌性 Submissive female; 性腺指数=性腺重量/总重

1.3 行为分析方法

实验连续进行 4 d, 选择每天 9:00—11:00 以及 13:00—15:00 两个时间段录像进行行为观察。录像分析结果可将金乌贼的行为反应定义为两大类 7 种不同行为, 包括主动攻击行为(攻击、追逐、取代、威胁), 防御行为(喷墨、后退、逃逸)。参照 Johnsson 和 Björnsson^[18]、Filby 等^[19]的方法通过行为观测, 计算平均每小时主动攻击和防御行为发生次数。主动攻击行为记 1 分, 防御行为记-1 分。根据个体得分状况判别雌雄个体的社群等级。

观察发现, 雄性个体尝试交配数次后得以成功交配, 通过观察尝试交配次数以及成功交配次数, 可得出雄性金乌贼成功交配率。其中, 雄性个体成功交配率=成功交配次数/尝试交配次数。而雌性个体在繁殖过程中, 间歇性靠近产卵基放卵, 统计不同等级雌性个体平均每小时放卵次数。

观察发现, 实验水槽中的金乌贼通常处于悬浮状态, 可将其分为游动悬浮、静止悬浮、静止伏底和争斗状态四种不同的状态, 统计单位时间内不同运动状态的时间。

1.4 样品的采集与测定方法

连续 4 d 行为观察结束后, 每组随机取出 2 个实验个体(共 16 ♀ 16 ♂) 用吸水纸吸取乌贼体表的水分, 在解剖盘上进行活体解剖, 取腕部肌肉和性腺组织进行超低温保存。准确称量各组织重量, 按重量(g): 体积(mL)=1:9 的比例加入 9 倍体积的生理盐水, 冰水浴条件下机械匀浆, 2500 r/min, 离心 10 min, 制备成 10% 的匀浆上清液置于-20℃冰箱中保存待测。取得的上清液需进行总蛋白测定, 测定方法采用标准牛血清蛋白作标准曲线的考马斯亮蓝染色法。己糖激酶(Hexokinase, HK)、丙酮酸激酶(Pyruvate kinase, PK)、乳酸脱氢酶(Lactate dehydrogenase, LDH)、柠檬酸合酶(Citrate synthase, CS)、苹果酸脱氢酶(Malate dehydrogenase,

MDH)的活性和总蛋白、乳酸(Lactic acid, LD)浓度均采用南京建成生物研究所提供的试剂盒测定(A077-1、A076-1、A020-2、A108、A021-2、A019-2和A045-2),具体方法参照说明书。

计算每个实验个体有氧代谢酶(CS、MDH)和无氧代谢酶(HK、PK、LDH)含量以及无氧代谢产物乳酸(LD)含量。通过录像资料,对应行为分析结果,比较不同优势等级个体间有氧和无氧代谢的差异,进一步分析每个实验个体的运动状态与有氧和无氧代谢酶的相关性。

1.5 数据处理

数据为平均值 $\pm$ 标准差。优势和劣势个体之间对比采用T-检验;不同实验组合之间对比采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和Duncan两两比对。游动悬浮时间与有氧代谢酶含量以及争斗时间与无氧代谢酶活性之间的关系采用曲线估计进行分析,并用ANOVA方差分析对回归的显著性进行检验。所有统计分析均采用SPSS 19.0。

2 结果

2.1 社群等级的形成

根据观察,放入同一实验水槽不同组合的金乌贼,其社群等级一般在2 d之后形成。如图1所示,社群等级形成初期个体间交互行为发生次数多,随着时间推移个体间交互行为次数逐渐降低,并达到稳定状态。雌性个体的防御行为次数无显著差异($P>0.05$),无论是主动攻击还是防御行为的发生概率均低于雄性个体。

金乌贼具有明显的主动攻击行为和防御行为。经计算得到优势雄性和劣势雄性个体的攻击和防御行为得分分别为(11.8 ± 1.98)、(-5.95 ± 2.69) ($P<0.05$),优势雌性个体和劣势雌性个体分别为(1.48 ± 1.22)、(-4.96 ± 1.02) ($P<0.05$) (图2)。观察并记录雄性个体尝试交配次数与成功交配次数,结果发现优势雄性和劣势雄性个体的成功交配率分别为($28.27\%\pm4.66\%$)、($11.94\%\pm2.81\%$) ($P<0.05$)。优势雌性个体和劣势雌性个体放卵次数分别为(10.72 ± 1.65)次/h、(1.85 ± 0.68)次/h ($P<0.05$)。

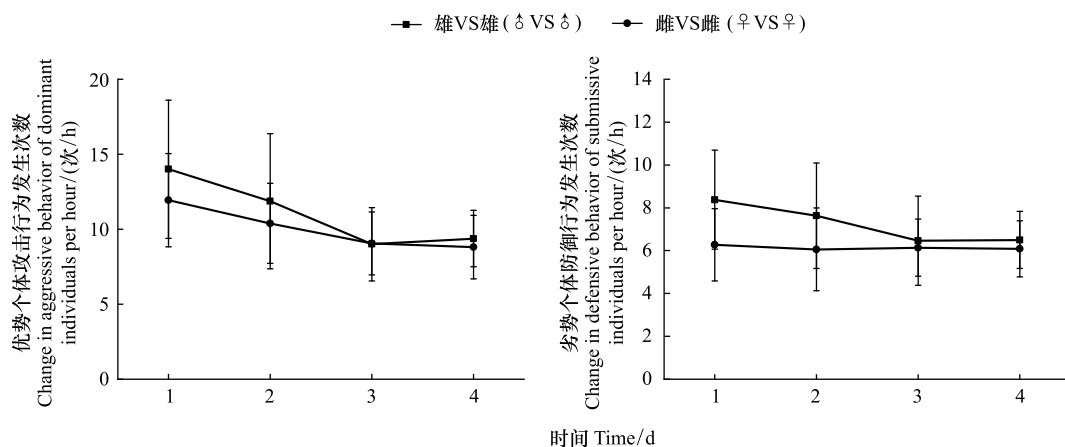


图1 金乌贼个体间交互行为及社群等级的形成过程

Fig.1 Behavior change of dominant and submissive individuals

2.2 不同等级金乌贼行为表型的差异

如图3所示,优势雄性个体游动悬浮时间和争斗时间显著高于劣势个体($P<0.05$);与之相反,优势雄性个体静止悬浮时间和静止伏底时间显著小于劣势个体($P<0.05$)。优势雌性个体游动悬浮时间显著小于劣势个体($P<0.05$),静止伏底时间显著高于劣势个体($P<0.05$)。雌性个体在繁殖期争斗行为极少发生,争斗时间和静止悬浮时间显示为优势和劣势个体二者之间无显著性差异($P>0.05$) (图3)。

2.3 社群等级对金乌贼代谢酶活力的影响

通过比较分析肌肉组织和性腺组织有氧代谢通路中的苹果酸脱氢酶(MDH)、柠檬酸合酶(CS)活性发

现, (2♀1♂) 实验组优势雌性个体肌肉中的 MDH、CS 活性分别为 $(170.982 \pm 11.157) \text{ U/gprot}$ 、 $(19.747 \pm 1.562) \text{ U/gprot}$, 显著低于劣势个体 MDH、CS 活性 $(281.402 \pm 10.977) \text{ U/gprot}$ 、 $(24.125 \pm 1.164) \text{ U/gprot}$ ($P < 0.05$)。而性腺中 MDH、CS 活性显著高于劣势个体 ($P < 0.05$)。在 (2♂1♀) 实验组中, 优势雄性个体肌肉的 MDH、CS 活性分别为 $(309.69 \pm 16.147) \text{ U/gprot}$ 、 $(34.927 \pm 1.479) \text{ U/gprot}$, 显著高于劣势个体 $(212.131 \pm 6.936) \text{ U/gprot}$ 、 $(26.696 \pm 1.21) \text{ U/gprot}$ ($P < 0.05$), 而在性腺中优势和劣势个体 MDH 活性无显著差异 ($P > 0.05$) (图 4)。

如表 2 所示, 优势雄性个体肌肉中己糖激酶 (HK)、丙酮酸激酶 (PK)、乳酸脱氢酶 (LDH) 3 种无氧代谢酶活性分别为 $(12.453 \pm 0.858) \text{ U/gprot}$ 、 $(18.269 \pm 0.583) \text{ U/gprot}$ 、 $(63.220 \pm 2.509) \text{ U/gprot}$, 显著高于劣势雄性个体 ($P < 0.05$)。优势雄性个体性腺中的无氧呼吸代谢酶活性与劣势雄性个体之间差异不显著 ($P > 0.05$)。优势雌性个体和劣势雌性个体肌肉和性腺之间无氧代谢酶活性差异均不显著 ($P > 0.05$)。

2.4 繁殖期金乌贼行为表型与代谢酶活力的相关性

比较分析发现社群等级对于金乌贼行为表型和能量代谢具有显著影响, 不同优势等级雌雄亲体的游动悬浮时间分别与苹果酸脱氢酶 (MDH)、柠檬酸合酶 (CS) 两种有氧代谢酶活性之间呈线性相关: $y = 5.093x + 99.519$ ($R^2 = 0.367$, $F = 17.419$, $P < 0.001$)、 $y = 0.510x + 11.940$ ($R^2 = 0.706$, $F = 2.165$, $P < 0.001$) (图 5)。

同理分析可得, 个体的争斗时间与己糖激酶 (HK)、丙酮酸激酶 (PK)、乳酸脱氢酶 (LDH) 活性之间的关系呈显著正相关, 拟合的曲线方程分别为 $y = 1.072x + 1.559$ ($R^2 = 0.578$, $F = 41.141$, $P < 0.001$)、 $y = 0.770x + 1.946$ ($R^2 = 0.137$, $F = 4.762$, $P < 0.05$)、 $y = 4.671x + 63.902$ ($R^2 = 0.541$, $F = 37.737$, $P < 0.05$) (图 6)。进一步分析争斗时间与乳酸 (LD) 含量之间的关系发现, 随争斗时间的增加, 金乌贼腕部肌肉乳酸含量显著增加 ($P < 0.001$) (图 6)。这表明金乌贼在发生剧烈争斗行为时, 运动时间短, 主要通过无氧代谢供应能量。

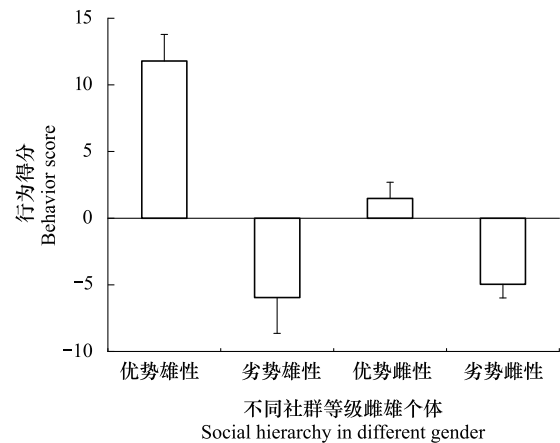


图 2 金乌贼雌雄不同社群等级行为得分

Fig.2 The behavior score between different hierarchy of male and female *S. esculenta*

DM: 优势雄性 Dominant male; SM: 劣势雄性 Submissive male; DF: 优势雌性 Dominant female; SF: 劣势雌性 Submissive female

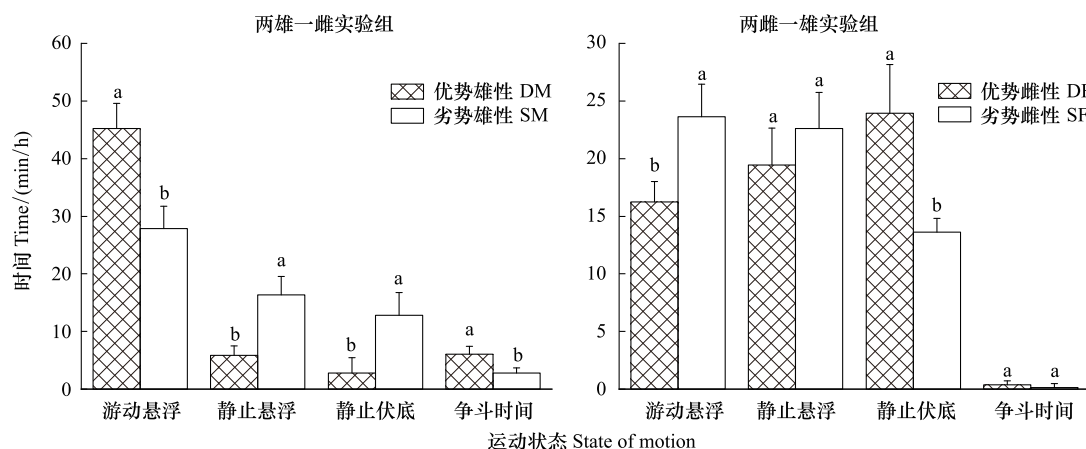


图 3 不同优势等级个体四种不同运动状态的时间分配

Fig.3 Four different motion state time of individuals with different dominance hierarchy

不同字母表示不同组合之间差异显著 ($P < 0.05$)

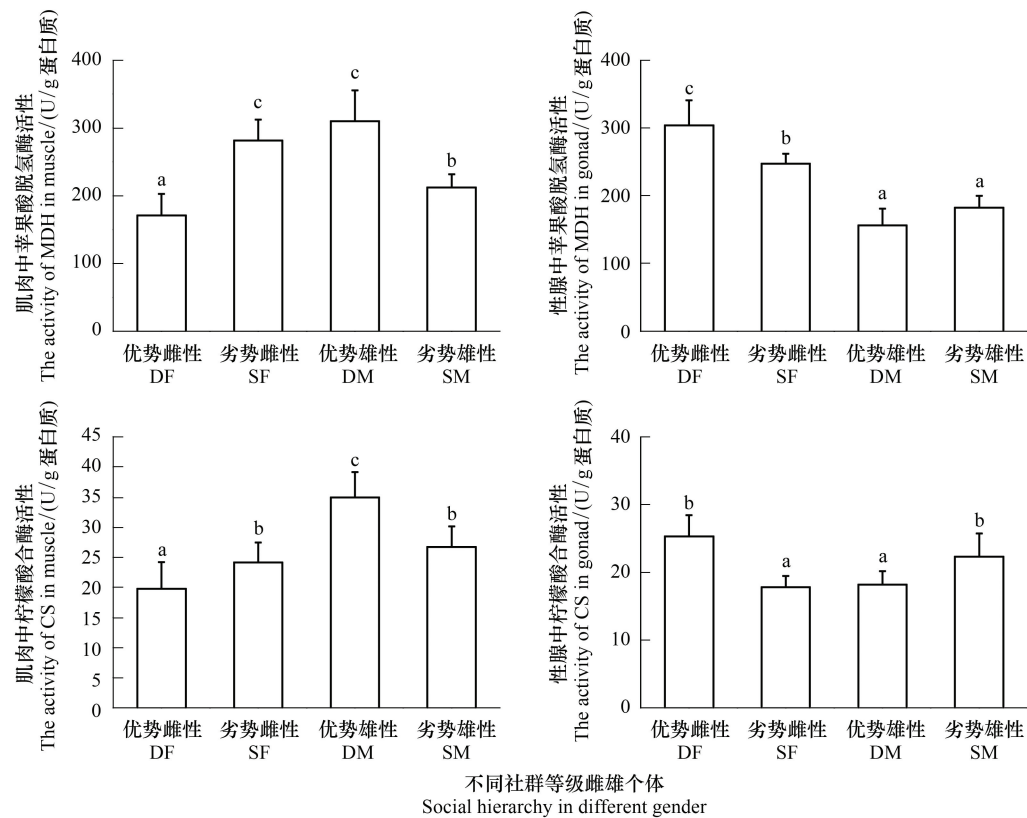


图 4 不同优势等级雌雄个体肌肉和性腺组织中有氧呼吸代谢酶活性($n=8$)

Fig.4 The Metabolic enzymes of aerobic respiration in the muscles and gonadal tissues of *S. esculenta* ($n=8$)

MDH: 苹果酸脱氢酶 Malate dehydrogenase; CS: 柠檬酸合酶 Citrate synthase; * $P<0.05$; * * $P<0.01$; * * * $P<0.001$ (ANOVA, $N=32$); 不同字母表示不同组合之间差异显著 ($P<0.05$)

表 2 不同优势等级雌雄个体肌肉和性腺组织中无氧代谢酶活性及乳酸含量

Table 2 The Metabolic enzymes and product in oxidative respiration of muscle and gonad in *S. esculenta* ($n=8$)

	两雌一雄 (2 ♀ 1 ♂)		两雄一雌 (2 ♂ 1 ♀)	
	The experiment of two females and a male		The experiment of two males and a female	
	优势雌性 DF	劣势雌性 SF	优势雄性 DM	劣势雄性 SM
HK/(U/gprot)				
肌肉 Muscle	12.453±0.858 ^a	12.218±1.108 ^a	18.204±1.658 ^b	13.549±0.894 ^a
性腺 Gonad	10.63±0.923 ^a	9.956±0.687 ^a	10.760±1.364 ^a	10.663±1.924 ^a
PK/(U/gprot)				
肌肉 Muscle	18.269±0.583 ^{ab}	17.977±2.813 ^{ab}	23.548±1.383 ^b	14.732±0.721 ^a
性腺 Gonad	14.954±1.043 ^a	14.749±0.777 ^a	15.609±0.697 ^a	15.423±1.208 ^a
LDH/(U/gprot)				
肌肉 Muscle	63.220±2.509 ^a	63.691±3.818 ^a	101.657±3.643 ^b	71.417±3.687 ^a
性腺 Gonad	64.859±1.802 ^a	63.410±3.464 ^a	72.740±3.732 ^a	70.047±4.914 ^a
LD/(mmol/gprot)				
肌肉 Muscle	0.553±0.037 ^a	0.579±0.016 ^a	0.740±0.041 ^b	0.608±0.038 ^a
性腺 Gonad	0.370±0.020 ^a	0.378±0.012 ^a	0.376±0.020 ^a	0.378±0.017 ^a

HK: 己糖激酶 Hexokinase; PK: 丙酮酸激酶 Pyruvate kinase; LDH: 乳酸脱氢酶, Lactate dehydrogenase; LD: 乳酸 Lactic acid; 同行不同字母表示不同组合之间差异显著 ($P<0.05$)

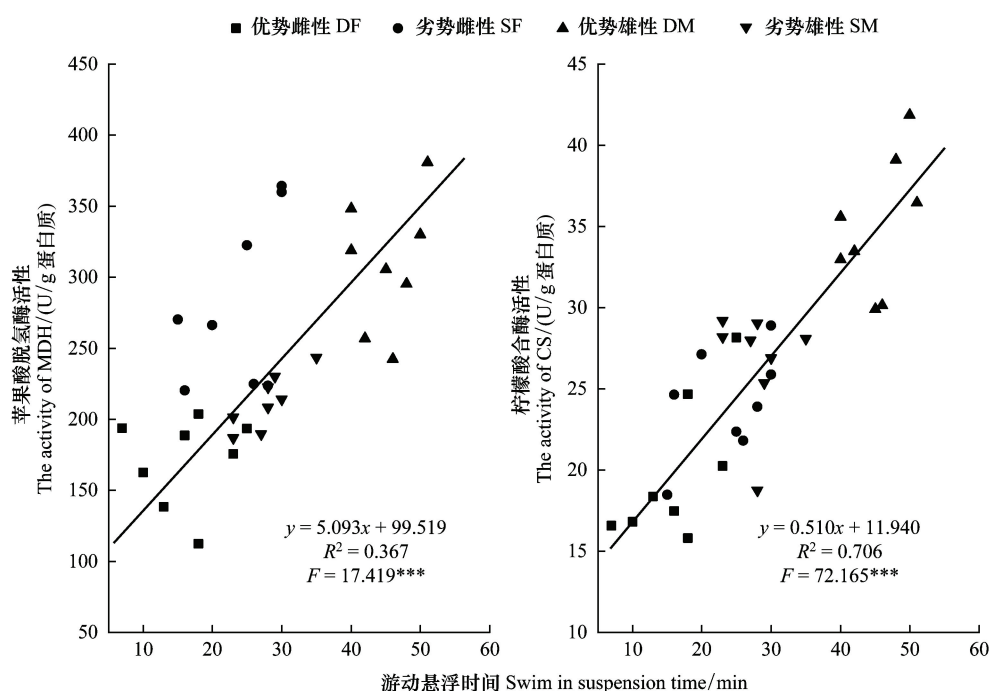


图5 金乌贼游动悬浮时间与肌肉中有氧代谢酶活性的关系

Fig.5 Relationship between suspension time and anaerobic metabolism of key enzymes in the muscles of *S. esculenta*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ (ANOVA, $N = 32$)

3 结论和讨论

3.1 行为交互作用与社群等级之间的关系

社群等级的形成对个体行为产生很大影响,社群等级高的个体具有较强的攻击性,能够占据主要食物源和领地^[20]。在社群等级胁迫下,劣势个体处于长期压力状态,表现为运动能力下降,并且影响其生长、代谢、免疫等功能^[21]。有研究表明,劣势鱼在遭到优势鱼的“视力”威胁后,会出现躲避、减小运动范围等行为^[22]。本研究中,雄性个体之间具有较明显的争斗行为,社群等级现象显著。优势个体主动用腕迅速靠近劣势个体并击打劣势个体的胴部,同时伴随劣势个体的躲避、喷水、喷墨等防御行为。优势雄性个体长时间悬浮伴游在雌性个体周边,劣势雄性尝试靠近后被优势个体阻拦,静止悬浮在水体中或者底部。而雌性个体之间未发现明显的争斗行为,但优势雌性个体与雄性个体交配次数多、放卵次数多,多次放卵后会停留在水层底部,呈现静止状态。

3.2 社群等级与能量代谢之间的关系

Li 等^[23]研究发现,水生动物低强度运动时主要通过有氧代谢获取能量,随运动强度增加,能量代谢方式由有氧代谢转为厌氧糖酵解,原因主要是与氧气供应有关^[10]。已有研究发现己糖激酶(HK)、丙酮酸激酶(PK)、乳酸脱氢酶(LDH)对糖酵解速率控制发挥关键作用,产生乳酸(LD)等代谢产物^[24-26]。MDH能催化苹果酸与草酰乙酸之间的可逆转换,CS在三羧酸循环中可催化草酰乙酸和乙酰辅酶A之间的缩合反应,二者都是三羧酸循环的关键酶^[27-28]。低强度运动氧气供应充足,因此动物通过有氧代谢获取能量^[11]。本研究中,由于优势雄性个体长时间处于游动悬浮状态,主要依靠腕部肌肉和腹部肌肉轻微收缩运动,其肌肉有氧代谢酶(MDH、CS)活性显著高于劣势个体,进一步证实了金乌贼在游动悬浮时主要进行有氧代谢活动。

社群等级形成过程中,个体间通过争夺配偶以及领域宣誓主权,易产生剧烈争斗行为^[29]。而动物在产生急速运动或剧烈争斗时,短时间内需要提供大量能量,主要由无氧呼吸提供^[30]。在凡纳滨对虾(*Litopenaeus*

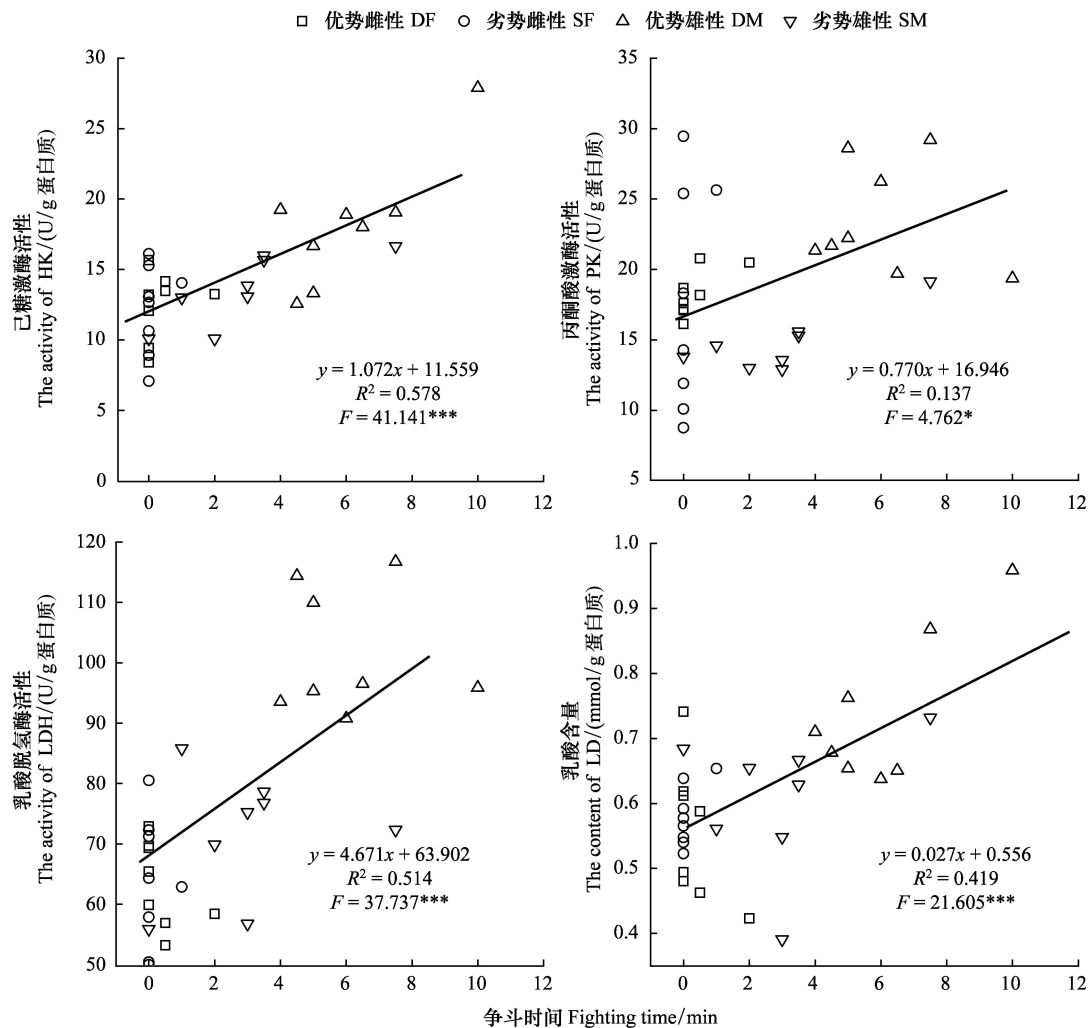


图 6 金乌贼争斗时间与肌肉中无氧代谢酶活性和乳酸含量的关系

Fig.6 Relationship between fighting time and the activity of key enzymes in anaerobic metabolism in muscles of *S. esculenta*

HK: 己糖激酶 Hexokinase; PK: 丙酮酸激酶 Pyruvate kinase; LDH: 乳酸脱氢酶 Lactate dehydrogenase; LD: 乳酸 Lactic acid; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ (ANOVA, $N = 32$)

vannamei)、尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 中随着游泳速度的增大,无氧呼吸酶活力显著增加^[9,26]。本研究发现,优势雄性个体的无氧代谢酶活性 (PK、HK、LDH) 显著高于劣势雄性个体,分析认为优势雄性个体主动发起急速攻击次数多,时间短,腕部以及胴部肌肉剧烈收缩和拉伸,无氧代谢活动加剧。在岸蟹 (*Carcinus maenas*)、寄居蟹 (*Birgus latro*) 中发现由于争斗导致体内乳酸含量的增加^[31-32],本研究中优势雄性个体肌肉中乳酸含量也显著高于劣势雄性个体。而雌性个体之间争斗行为少,无激烈竞争交互作用,无氧代谢酶活性差异不显著。无氧代谢酶活性及乳酸含量与雄性争斗时间呈显著正相关,也进一步证实了金乌贼在争斗过程中主要以无氧代谢供能。

3.3 繁殖期雌雄个体的能量分配

研究表明,繁殖是一个高能量需求过程,性腺的生长发育以及卵子的形成等都需要能量供应^[33-34]。由于动物摄入的食物资源有限,即能量摄入有限,用于繁殖能量的增加必然会导致用于其他生命活动的能量支出减少^[33]。在“生物行为节能假说”中也提到繁殖与运动行为间存在能量竞争关系;动物通过减少自身运动时间,将能量优先用于繁殖过程^[35-36]。在自然条件下,为了保证个体适应性,繁殖期的生物常通过降低生长率、减少运动能量消耗等来保证生殖成功,这一过程也称为“生殖代价”^[33,37],合理的能量投资能够使生殖价最大

化。Ru 等^[38-39]研究发现仿刺参 (*Apostichopus japonicus*) 在繁殖过程中通过减少运动时间和运动距离以及降低生长率、摄食率从而减小能量分配以维持繁殖过程中的高能量需求。而在鱼类中同样有此现象发生,繁殖期的短脚床杜父鱼 (*Myoxocephalus scorpius*) 和食蚊鱼 (*Gambusia affinis*) 的最大游泳速度出现显著下降^[40-41]。研究表明,头足类在繁殖期减少甚至停止摄食,Quetglas 等研究发现尖盘爱尔兰斗蛸 (*Eledone cirrhosa*) 的性腺重量在非繁殖期占体重的 1%,而在繁殖期达到了体重的 20%—25%^[42]。在减小或者停止外源性能量摄入的同时,机体储能减少,而性腺重量的增加,加大了机体的物理负担,导致运动能力下降。本研究中优势雌性个体产卵后会长时间静止伏底或静止悬浮于水体中,自发活动明显降低,用于运动的能量减少,肌肉的有氧代谢酶活性显著低于劣势个体,但性腺有氧代谢酶活性显著高于劣势个体,推测是优势雌性个体大部分能量用于卵子的生成和发育所致。综上,行为的可塑性是繁殖期能量分配的一种有效策略,雌性金乌贼通过减少运动能耗来保障繁殖的高能量需求。

繁殖期雌雄个体具有不同的能量分配方式,尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 雄鱼比雌鱼生长速度快,在繁殖期间雌雄生长差异更加显著^[43],雌性个体将更多的能量分配到生殖上,用于生长的能量减少。繁殖期中华绒螯蟹 (*Eriocheir Sinensis*) 雌蟹将 44% 能量分配至性腺和肝胰腺中,高于雄蟹的 23%^[44]。本研究中雄性肌肉中的 MDH 和 CS 两种有氧代谢酶活分别是雌性个体的 1.2 倍和 1.4 倍,繁殖期雄性个体运动能耗高于雌性个体。而雌性个体性腺中的 MDH 和 CS 酶活分别是雄性个体的 1.6 倍和 1.1 倍,雌性个体将更多能量用于配子形成和性腺发育。而雄性个体间通过相互争斗,获取更多交配机会,将精荚粘附在雌性个体口膜处,并伴游护卫雌性个体,以保证自己的繁殖成功率,因而将更多能量用于争斗和运动中。

4 总结

金乌贼人工繁育过程中,社群等级的形成使得不同等级雌雄个体间的行为产生差异,优势雄性个体以交配投资为主,因而具有更强的攻击性、争斗和运动能力。雌性个体以产出更多的卵子作为主要生殖投资,具有较强的领域性,优势雌性个体用于产卵繁殖的能量较多。行为活动的差异也导致了繁殖亲体有氧和无氧代谢酶活性的差异。有关金乌贼社群等级的差异是否会影响亲体的繁殖效率以及子代的质量等仍需要进一步研究。金乌贼为一年生头足类,繁殖期经多次交配多次产卵,繁殖后快速死亡。在其短暂的生命周期中,生殖代价与衰老和死亡之间错综复杂的关系仍有待考证。

参考文献 (References):

- [1] Drews C. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 1993, 125(3/4): 283-313.
- [2] Tanner C J, Jackson A L. The combination of social and personal contexts affects dominance hierarchy development in shore crabs, *Carcinus maenas*. *Animal Behaviour*, 2011, 82(5): 1185-1192.
- [3] Galhardo L, Almeida O, Oliveira R F. Preference for the presence of substrate in male cichlid fish: effects of social dominance and context. *Applied Animal Behaviour Science*, 2009, 120(3/4): 224-230.
- [4] Paull G C, Filby A L, Giddins H G, Coe T S, Hamilton P B, Tyler C R. Dominance hierarchies in zebrafish (*Danio rerio*) and their relationship with reproductive success. *Zebrafish*, 2010, 7(1): 109-117.
- [5] Blake R W, Chan K H S. Cyclic feeding and subsequent compensatory growth do not significantly impact standard metabolic rate or critical swimming speed in rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, 2006, 69(3): 818-827.
- [6] Sloman K A, Armstrong J D. Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts or natural phenomena?. *Journal of Fish Biology*, 2002, 61(1): 1-23.
- [7] 陈永鹏,曹振东,付世建. 锦鲤幼鱼的社群等级地位及其与标准代谢率、血糖和临界游泳能力的关系. *生态学报*, 2010, 30(7): 1940-1945.
- [8] Zhu Z M, Song B L, Lin X T, Xu Z N. Effect of sustained training on glycolysis and fatty acids oxidation in swimming muscles and liver in juvenile tinfoil barb *Barbonymus schwanenfeldii* (Bleeker, 1854). *Fish Physiology and Biochemistry*, 2016, 42(6): 1807-1817.
- [9] Li D, Wei X L, Lin X T, Xu Z N, Mu X P. Effects of exercise training on carbohydrate and lipid catabolism in the swimming muscles of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2015, 99(5): 893-898.
- [10] Flück M. Functional, structural and molecular plasticity of mammalian skeletal muscle in response to exercise stimuli. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(12): 2239-2248.
- [11] Anttila K, Jäntti M, Mänttari S. Effects of training on lipid metabolism in swimming muscles of sea trout (*Salmo trutta*). *Journal of Comparative*

- Physiology B, 2010, 180(5): 707-714.
- [12] Jeffrey J D, Gilmour K M. Programming of the hypothalamic-pituitary-interrenal axis by maternal social status in zebrafish (*Danio rerio*). Journal of Experimental Biology, 2016, 219(11): 1734-1743.
- [13] Ng W C, Sadovy Y, Leung F C C. Mating system of the rockfish, *Sebastes marmoratus* as revealed by DNA fingerprinting. Ichthyological Research, 2003, 50(4): 339-348.
- [14] 王亮, 张秀梅, 丁鹏伟, 刘甜雨, 陈四清. 金乌贼繁殖行为与交配策略. 生态学报, 2017, 37(6): 1871-1880.
- [15] 周维武, 郑小东. 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, 2006, (3): 36-37.
- [16] 张晨光, 王兴强, 曹梅, 陈百尧. 金乌贼人工养殖技术. 河北渔业, 2016, (11): 21-28.
- [17] 郝振林, 张秀梅, 张沛东. 金乌贼的生物学特性及增殖技术. 生态学杂志, 2007, 26(4): 601-606.
- [18] Johnsson J I, Björnsson B T. Growth hormone increases growth rate, appetite and dominance in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Animal Behaviour, 1994, 48(1): 177-186.
- [19] Filby A L, Paull G C, Bartlett E J, Van Look K J W, Tyler C R. Physiological and health consequences of social status in zebrafish (*Danio rerio*). Physiology & Behavior, 2010, 101(5): 576-587.
- [20] Qvarnström A, Forsgren E. Should females prefer dominant males? Trends in Ecology & Evolution, 1998, 13(12): 498-501.
- [21] Barton B A. Stress in Fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. Integrative and Comparative Biology, 2002, 42(3): 517-525.
- [22] Chen C C, Fernald R D. Visual information alone changes behavior and physiology during social interactions in a cichlid fish (*Astatotilapia burtoni*). PLoS One, 2011, 6(5): e20313.
- [23] Li J T, Xu X W, Li W T, Zhang X M. Behavioural and physiological responses to low- and high-intensity locomotion in Chinese shrimp *Fenneropenaeus chinensis*. Journal of Comparative Physiology A, 2019, 205(1): 87-102.
- [24] Allert S, Ernest I, Poliszczak A, Oppendoes F R, Michels P A M. Molecular cloning and analysis of two tandemly linked genes for pyruvate kinase of *Trypanosoma brucei*. European Journal of Biochemistry, 1991, 200(1): 19-27.
- [25] Somero G N, Childress J J. Scaling of ATP-supplying enzymes, myofibrillar proteins and buffering capacity in fish muscle: relationship to locomotory habit. Journal of Experimental Biology, 1990, 149(1): 319-333.
- [26] Lauer M M, de Oliveira C B, Yano N L I, Bianchini A. Copper effects on key metabolic enzymes and mitochondrial membrane potential in gills of the estuarine crab *Neohelice granulata* at different salinities. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 2012, 156(3/4): 140-147.
- [27] Moss S M, Divakaran S, Kim B G. Stimulating effects of pond water on digestive enzyme activity in the Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei* (Boone). Aquaculture Research, 2001, 32(2): 125-131.
- [28] Li J T, Li W T, Zhang X M, He P G. Physiological and behavioral responses of different modes of locomotion in the whiteleg shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) (Caridea: Penaeidae). Journal of Crustacean Biology, 2018, 38(1): 79-90.
- [29] Filby A L, Paull G C, Hickmore T F A, Tyler C R. Unravelling the neurophysiological basis of aggression in a fish model. BMC Genomics, 2010, 11(1): 498.
- [30] Abe H, Hirai S, Okada S. Metabolic responses and arginine kinase expression under hypoxic stress of the kuruma prawn *Marsupenaeus japonicus*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2007, 146(1): 40-46.
- [31] Sneddon L U, Swaddle J P. Asymmetry and fighting performance in the shore crab *Carcinus maenas*. Animal Behaviour, 1999, 58(2): 431-435.
- [32] Briffa M, Elwood R W. Use of energy reserves in fighting hermit crabs. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2004, 271(1537): 373-379.
- [33] Harshman L G, Zera A J. The cost of reproduction: the devil in the details. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(2): 80-86.
- [34] Jönsson K I. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. Oikos, 1997, 78(1): 57-66.
- [35] Chamberlain J D, Gifford M E. Physical and physiological costs of reproduction in Watersnakes. Copeia, 2016, 104(3): 722-727.
- [36] Fossette S, Schofield G, Lilley M K S, Gleiss A C, Hays G C. Acceleration data reveal the energy management strategy of a marine ectotherm during reproduction. Functional Ecology, 2012, 26(2): 324-333.
- [37] Zera A J, Harshman L G. The physiology of life history trade-offs in animals. Annual Review of Ecology and Systematics, 2001, 32(1): 95-126.
- [38] Ru X S, Zhang L B, Liu S L, Sun J C, Yang H S. Energy budget adjustment of sea cucumber *Apostichopus japonicus* during breeding period. Aquaculture Research, 2018, 49(4): 1657-1663.
- [39] Ru X S, Zhang L B, Liu S L, Yang H S. Reproduction affects locomotor behaviour and muscle physiology in the sea cucumber, *Apostichopus japonicus*. Animal Behaviour, 2017, 133: 223-228.
- [40] James R S, Johnston I A. Influence of spawning on swimming performance and muscle contractile properties in the short-horn sculpin. Journal of Fish Biology, 1998, 53(3): 485-501.
- [41] Plaut I. Does pregnancy affect swimming performance of female Mosquitofish, *Gambusia affinis*? Functional Ecology, 2010, 16(3): 290-295.
- [42] Quetglas A, Ordines F, Valls M. What drives seasonal fluctuations of body condition in a semelparous income breeder octopus?. Acta Oecologica, 2011, 37(5): 476-483.
- [43] Toguyeni A, Fauconneau B, Fostier A, Abucay J, Mair G, Baroiller J F. Influence of sexual phenotype and genotype, and sex ratio on growth performances in tilapia, *Oreochromis niloticus*. Aquaculture, 2002, 207(3/4): 249-261.
- [44] 刘丹. 中华绒螯蟹的能量分配研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.