

水生动物的争胜行为

李玉全*, 孙霞

青岛农业大学 海洋科学与工程学院, 山东 青岛 266109

摘要: 同种动物个体相遇争斗的行为称为争胜行为。这是一种典型的社会行为, 广泛存在于各类水生动物中, 其目的是确定优势 (统治)地位和从属关系。该文针对争胜行为的表现形式、影响因素、以及发生机制进行了综述, 分析了争胜行为的研究现状及发展趋势, 以为水生动物争胜行为的研究提供借鉴和参考, 并为促进我国水产养殖业的发展提供理论依据。

关键词: 水生动物; 争胜行为; 原因; 机制

中图分类号: Q958.8; Q958.12⁺2.4 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2013)02-0214-07

Agonistic behaviors of aquatic animals

Yu-Quan LI*, Xia SUN

College of Marine Science & Engineering, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

Abstract: Aggressive encounters between animals of the same species have been termed as “agonistic behaviors”. Different to aggressions in predator-prey and other nonsocial interactions, agonistic behaviors widely exist in various aquatic animal individuals. To provide references for future research of agonistic behaviors and aquaculture, this article reviewed the expression forms, reasons, and mechanisms of agonistic behavior as well as its research status and development tendencies.

Keywords: Aquatic animal; Agonistic behavior; Reasons; Mechanism

争胜行为是同种动物个体相遇争斗的行为, 普遍存在于鱼类、甲壳类等水生动物中, 是一种典型的社会行为。其目的是确定优势 (统治)地位和从属关系, 胜者将获得更多和更长期的控制关键生态资源的权利以及交配选择权等, 失败者将丧失公平分享各种资源的机会。

争胜行为在个体相遇后进行仪式化威胁展示或资源竞争时经常发生 (Rillahan et al, 2011)。许多学者对水生甲壳类动物的争胜行为进行了阐述和分析 (Cenni et al 2010; Moore, 2007; Mowles et al, 2010; Patullo et al, 2009; Pedetta et al, 2010), 其中研究最多的是小龙虾 (*Procambarus clarkii*)和龙虾 (*Panulirus* sp.), 其次是寄居蟹 (Paguroidea), 此外, 对鼓虾 (*Alpheus heterochaelis*) (Hughes, 1996)、锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) (Laranja et al, 2010)、张口蟹 (*Chasmagnathus granulata*) (Pedetta et al, 2010)、招

潮蟹 (*Callinectes* crab) (Rosenberg, 1997)、跳钩虾 (*Orchestoidea tuberculata*) (Duarte et al, 2010)、梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) (Innocenti et al, 2003)和淡水虾 (*Macrobrachium lar*) (Seidel et al, 2007) 等物种也有少量报道。也有学者对鱼类的争胜行为进行了研究 (Chen et al, 1996; Hua et al, 1998; Liu, 2002; Zou et al, 2001), 研究对象主要为肉食性鱼类, 如暗纹东方鲀 (*Takifugu obscurus*) (Hua et al, 1998)、大口鲶 (*Silurus meridionalis*) (Zou et al, 2001) 等。

我国在水生动物争胜行为方面的研究较少。对于甲壳类动物仅见 Chen et al (2003, 2008)和 Zhang et al (2008)等的少数几篇报道。其中, Chen et al (2003)探讨了日本对虾 (*Penaeus japonicus*)仔虾密度、饵料密度、仔虾规格和光强对同类相残的影响。Chen et al (2008)还研究了人工养殖条件下拟穴

收稿日期: 2012-11-27; 接受日期: 2013-01-12

基金项目: 国家自然科学基金 (31101916); 山东省自然科学基金 (ZR2010CM060); 青岛市产学研合作引导计划 (10-3-4-5-6-jch); 青岛农业大学自然科学基金 (610804)

*通信作者 (Corresponding author), E-mail: jiangfangqian@163.com

青蟹 (*Scylla paramamosain*) 大眼幼体的资源可获得性和饥饿程度对同类相残的影响。Zhang et al (2008) 描述了凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei*) 和中国对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) 的同类相残、攻击和防御行为。鱼类同类相残现象的研究主要有以下几方面: Hua et al (1998) 探讨了饵料密度、养殖密度等对暗纹东方鲀苗种同类相残现象的影响; Zou et al (2001) 探讨了不同条件下大口鲈苗种同类相残的现象; Wang & Jiang (2010) 从环境和遗传两方面探讨了影响鱼类自残的因素; Liu (2002) 研究了肉食性鱼类在养殖生态条件下的同类相残现象, 并指出同类相残的原因与放养密度、个体大小差异和饵料丰度密切相关。上述报道虽然涉及水生动物的争胜行为, 但主要针对争胜行为的结果(即同类相残), 并且文中也未提及争胜行为这一术语。因此, 水生动物争胜行为的研究在我国基本上还处于空白。

国外对鱼类、甲壳类动物争胜行为的研究主要基于自然生态环境, 对人工养殖条件下争胜行为的研究很少。Hutchison et al (1998) 探讨了甲状腺素对转型期的四种大马哈鱼 (*Oncorhynchus keta*) 争胜行为的影响。Pedetta et al (2010) 研究了张口蟹属 (*Chasmagnathus*) 螃蟹的个体攻击行为。Ahvenharju & Ruohonen (2007) 研究了不同生活环境下北美淡水蟹 (*Signal crayfish*) 的争胜行为, 并指出在空间窄小且存在个体差异的“不稳定”的生存环境中, 淡水蟹的争斗行为持续时间会延长。国内、外对水生动物争胜行为的研究多集中在个体规格、种群密度、资源获得性及神经化学等对争胜行为的影响, 但并未从争胜行为的表现形式、发生原因及产生机制等多方面来系统论述水生动物的争胜行为。本文以研究较多的水生甲壳类动物和鱼类为例, 综述水生动物争胜行为的研究进展, 旨在为水生动物争胜行为的应用提供借鉴。

1 争胜行为的表现形式

争胜行为从同类个体相遇开始, 往往首先遵循严格的仪式化威胁展示, 包括听觉的、机械的、视觉的, 甚至是化学信号, 进行争胜交感, 是一种进攻、社交或统治力展示的行为艺术, 这通常不会导致致命性后果。随着展示行为的增加, 争胜交感会逐渐升级, 直到一方撤退, 否则争斗强度将进一步增加。相遇争斗过程和强度可以通过一系列行为变

化来判断, 以淡水小龙虾为例, 一般可分为 5 个阶段: (1) 见面阶段, 这是争斗的第一步, 双方没有身体姿态的变化和附肢的额外使用; (2) 示威阶段, 表现为抬高身体、大螯展开, 两者相距一两个身位的距离; (3) 拳击阶段, 用大螯反复推挤对方, 但不企图抱住或厮打, 同时用触角频繁抽打对方甲壳; (4) 摔跤阶段, 不仅用大螯推挤, 还努力翻转对方或扭曲对方的大螯; (5) 疯狂厮打阶段, 无限制使用大螯, 主动撕抓对方身体的各个部位, 企图损伤或卸去对方的附肢 (Moore, 2007)。疯狂厮打的结果即表现为同类相残 (相咬致残或相互吞食), 分为尾先型 (type I, 捕食者先摧残被捕食者的尾部) 和头先型 (type II, 捕食者先摧残被捕食者的头部) 两种 (Kestemont et al, 2003)。争斗过程中一方主动撤退 (相距两个身位以上) 意味着战争结束, 其后获胜方将连续发动攻击, 直到对手总是选择撤退, 则视为双方正式确立从属关系 (Huber et al, 2001)。

与淡水龙虾的争斗结果相似, Hecht & Appelbaum (1988) 对胡鲶属自残的调查研究也发现头先型和尾先型两种同类相残现象, 并指出这两种现象是根据捕食者口宽和被捕食者头宽的关系划分的, 同时, 还指出两种同类相残的发生时间也有先后。在胡鲶属 (*Clarias*) 养殖过程中, 尾先型发生在依赖外源性营养 3.5 d 后, 头先型发生在 ~25 d 后, 胡鲶属的自残最终彻底转变为头先型; 鲤 (*Cyprinus carpio*) 的尾先型自残则发生在依赖外源性营养 9~15 d 后, 且这种类型的自残持续占据优势, 18 d 后捕食者全长 >21 mm 时才出现头先型自残。

2 影响争胜行为发生的因素

2.1 内部因素

2.1.1 遗传关系

群居鱼类通常表现出识别亲缘关系的能力, 最近有关研究发现鲢 (*Oncorhynchus tshawytscha*)、鳙 (*Salmo platycephalus*) 鱼类的受化学信息调节的亲缘识别机制能有效抑制鱼类的争胜行为 (Wang & Jiang, 2010)。丽鱼属 (*Cichla*) (Mckaye & Barlow, 1976)、胎鳉属 (*Poecilia*) (Loekle et al, 1982) 和鳉属 *Cyprinodon macularius californiensis* (Loiselle, 1983) 因具备亲缘识别能力, 故子代自残最低, 其中丽鱼科通过识别本种特有的黑黄相间的眼睛来有效抑制同龄之间的自残 (Zaret, 1977)。

Bovbjerg (1956)也曾研究过遗传关系对甲壳类动物争斗的影响,并表明在两两争斗的情况下,有着较大型体或鳌的小龙虾更容易获胜并取得统治地位。Dissanayake et al (2009)对青蟹 (*Scylla serrata*) 的研究也表明生理状况是决定青蟹个体争斗结果的主要因素。

2.1.2 个体大小差异

大量研究表明,个体大小差异对水生动物的争胜行为而言,即使不是决定因素,也是一个很重要的因素。对暗纹东方鲀稚鱼的自残实验观察发现,若将大小相同的稚鱼饲养在一起则不易产生自残或自残现象很轻,饱食状态下大小相同的稚鱼自残率 < 3%,即使饥饿 1~2 d,自残率仅提高至 6%~16%;但若将大小不同的稚鱼混养在一起,即使在饵料充足的条件下,自残率也达 50%,若停食 1~2 d,自残率则 > 85% (Chen et al, 1996)。Giles et al (1986)对白斑狗鱼 (*Esox lucius*) 鱼苗的自残实验、Van Damme et al (1989)对大西洋鳕 (*Gadus morhua* L.) 幼鱼的实验以及 Dou et al (2000)对牙鲆 (*Paralichthys olivaceus*) 幼鱼的实验也均证实了这种现象。Chen et al (2003)的研究也显示日本对虾仔虾的相残更多地发生在规格差异较大的个体间,不同规格混养将加剧仔虾的相残。Thomas et al (2003)在对岩龙虾 (*Jasus edwardsii*) 的研究也阐明较小个体更容易被残食,尤其是在饲料定量标准低的情况下,该现象更加严重。

2.1.3 食性

Pienaar (1990)曾指出,鲫鱼 (*Carassius auratus*)、草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 和红腹罗非鱼 (*Tilapia zilli*) 无自残和攻击的基础在于它们主要以植物为食。有关文献报道,自残在肉食性鱼类中很普遍,肉食性鱼类在早期生活中具有大的口裂和发育完善的牙齿,使它们能够捕食到相当大的猎物,从而加强了自残攻击性 (Bengtson et al, 1999)。

2.1.4 性别和生殖状态

在有些甲壳类动物中,个体性别以及雌、雄性生殖状态也可以在一定程度上影响其争斗水平。Capelli & Hamilton (1984)、Peeke et al (1995)以及 Figler et al (1999)就曾指出与雌性小龙虾相比,雄性小龙虾更容易占据主导地位。Moore et al (1997)的研究也发现,雄、雄之间的争斗比雌、雄和雌、雌之间的争斗更加强烈。对于生殖状态对争斗结果的影响, Berril & Arsenault (1984)的研究就证明了这一

点,他们认为,鳌虾科的成熟体小龙虾有两种交替的生殖形态,分别是有生殖能力的形态 I 和不具有生殖能力的形态 II, Guisasu & Dunham (1998)也发现雄性形态 I 比雄性形态 II 更容易占据主导地位。

2.1.5 前期社会交感 (previous social experience)

前期社会交感也是影响争斗行为的一个重要因素。Zulandt et al (1999)的研究表明,那些没有任何交感经历的只有 7 d 大小的小龙虾开始出现互动,但那时的互动是天真而幼稚的。而对于那些曾经有过交感经历的小龙虾,之前的社会经验可以塑造其争斗水平甚至影响最终的争斗结果。Daws et al (2002)认为,之前的社会经历可能具有两种相对的结果,即曾经经常取胜的小龙虾在遇到下一个对手时取胜的机会可能更大,相反,曾经经常失败的小龙虾在下次遇到对手时则更有可能再次战败。

2.1.6 神经化学因子

争胜行为还受到机体神经化学,尤其是 5-羟色胺 (5-HT)、章鱼胺 (OA) 和多巴胺 (DA) 的影响 (Kravitz, 1988; Sneddon et al, 2000)。Yeh et al (1997)对淡水小龙虾的研究表明,小龙虾行为的可塑性(即其是处于侵略还是下属地位)会影响其神经化学因子。也就是说,小龙虾是占统治地位还是处于下属地位,会改变其 5-HT 神经化学。另外,一些神经化学的变化也会影响小龙虾的一系列社会行为。Fletcher & Hardege (2009)的研究也表明,水生动物的个体行为往往依赖多种复杂的化学信号。

2.2 环境因素

2.2.1 饵料密度

饥饿对水生生物的争斗有着不可忽视的作用。Tang et al (1985)在革胡子鲶 (*Clarias lazera*) 自残实验中很清楚地观察到了自残以不投饵为甚。Hua et al (1998)对暗纹东方鲀苗种自残的研究、Hu et al (2002)对怀头鲶 (*Silurus soldatovi*) 的苗种实验以及 Zou et al (2001)对鲶苗种的自残现象观察也都发现饵料不足是自残的主要原因。Chen et al (2003)的研究结果显示,日本对虾仔虾的相残率随饵料密度的提高而下降,特别是不同规格混养的仔虾饥饿时的相残率比投饵时高 ~1 倍,也说明了饵料密度与日本对虾相残存在着较为直接的关系。

2.2.2 饵料种类

同一种生物投喂不同种类的饵料时,其争胜行为也会受到影响。Hecht & Pienaar (1993)等研究发现,鲶 (*Silurus* spp.) 和虹鳉 (*Oncorhynchus mykiss*)

养殖过程中投喂鲜活饵料比只投喂人工饵料的自残现象少得多。Wang & Jiang (2010)的研究也发现, 集约化养殖的大西洋鳕和条斑鲈 (*Morone saxatilis*) 由活饵料转化为配合饲料时, 死亡率和自残率均提高。

若饵料适口性较差或缺乏必需营养成分, 尤其是鱼类蛋白质或某些微量元素时, 也能导致自残的发生。同时, 饵料质量差、生态环境不适宜, 也都可能造成鱼类紧张而发生自残 (Wang & Jiang, 2010)。

2.2.3 生存空间

Giles et al (1986)认为密度过大使鱼类对饵料和溶氧等因子的竞争加剧, 同时捕食鱼类和被捕食鱼类两者相遇的机会增加, 从而使自残的机率增加。Hecht & Pienaar (1993)对虹鳟和鲤的实验同样支持上述结论。Hu et al (2002)对怀头鲷苗种的实验也表明, 密度越大成活率越低。Chen et al (2008)对拟穴青蟹大眼幼体相残与资源可获得性和饥饿关系的研究显示, 大眼幼体密度在 10~40 ind/L 范围内时, 空间可获得性的减小虽未导致相残死亡率的显著提高, 但肢

残率却有所升高, 表明争斗强度虽未增加但争斗频度增加。Hazlett (1968)的研究也显示了类似的结果。

2.2.4 光照

光照可以影响水生动物的争胜行为。对于避光性的鱼类, 光照可以促进鱼类攻击甚至自残的发生。Pienaar (1990)对避光性的胡鲇属仔稚鱼的研究表明, 持续光照条件下即使饵料充足, 幼鱼寻找饵料和游泳活力均减弱, 加剧了攻击性和自残水平, 且休息阶段时长增加, 而在黑暗条件下的情况恰恰相反。对于趋光性鱼类, 例如大眼梭鲈 (*Lucioperca lucioperca*) 和鲑, 光照可以抑制自残的发生。养殖中发现, 光照能使大眼梭鲈稚鱼分散, 从而减少自残; 而在黑暗条件下, 这类鱼容易聚集在底部, 从而增加了自残 (Wang & Jiang, 2010)。

Chen et al (2003)对日本对虾仔虾相残的实验研究表明, 较明亮光线或较长时间光照具有抑制日本对虾仔虾相残的作用。推测原因应和日本对虾仔虾喜暗的习性有关, 弱的光线有利于日本对虾仔虾的生长 (Li et al, 2001), 即在暗环境下日本对虾仔虾活动性较强, 因此相残也较为激烈。

2.2.5 水体浑浊度

水生动物的争胜行为也受水体浑浊度的影响。清澈的水就如同持续的光照, 且此时也无躲避物可藏身, 因此, 攻击性和自残率加强。Bristow et al (1996)发现大眼狮鲈 (*Larval walleye*) 稚鱼在混浊度较高的水体中可有效避免相残的发生。另外, Li (1992)在黑鲷 (*Sparus macrocephalus*) 中也得出相似的结论, 稚鱼依靠视觉捕食, 降低水体的透明度可避免或减少相残。

综上所述, 水生动物的争胜行为是由各种错综复杂的因素综合引起的。至少, 生活环境恶劣、个体间大小悬殊、饵料缺乏以及生存空间狭小等都有可能导致攻击甚至相残。另外, 高密度、封闭的人工饲养方式会导致种群拥挤、栖息水体恶化及环境压力增大, 从而加重争胜行为发生的频率和程度。然而, 争胜行为究竟是生物本身的一种习性, 还是由不适宜的环境造成的。为什么有些生物争胜行为现象极其明显甚至经常发展为相残, 而有些生物却能和谐共处。这些问题都需要进一步研究解释。

3 争胜行为发生的机制

3.1 种内竞争作用

水生动物是繁殖力最高的动物群体, 一次产卵数百、数千或数万, 甚至上百万。幼体孵出后, 除了要经受各种恶劣的自然环境因素考验外, 还会遭遇食料不足等不利情况, 同时, 鱼类、甲壳类成体的放养密度一般也都超过了自然种群密度。种种不利因素都会导致他们在获取生物资源时发生攻击甚至同类相残。密度调节作用表现为强壮、较大的个体攻击或吞食较弱、较小的个体, 种群保护作用则解释为他们以牺牲一部分同类个体来换得自身种群的延续。从生物学角度来看, 这种种内竞争的淘汰方式具有选优、保种的积极效果 (Liu, 2002)。

3.2 社会序位制

有关同种水生动物种群内部相斥、相容的研究资料所见不多, 但通过观察, 同一种群内经过一段时间的竞争, 密度得到调整, 竞争渐趋缓和, 个体间能和平共处, 这说明种群内可能存在着某种序位制。个体在种群中的序位依据体质强弱、个体大小及共处时间长短等确立。以鱼类为例, 经过稚鱼阶段的激烈竞争和淘汰后存活下来的个体之间确立了某种平衡, 或形成了均势, 但是, 当有外来个体进入时, 这种平衡便被打破, 同类相残现象又会发生。Unprasert et al (1999)对沟鲶 (*Ictalurus punctatus*)

的研究发现,两种不同规格的鱼种同时放养时,一般不会发生相残现象,但当水体中有新个体进入时,原有个体攻击、吞食新入个体,造成鱼种大量死亡。Hua et al (1998)对暗纹东方鲀的研究发现,较小个体加入已有大个体的池中时,会发生剧烈的相残现象,这有可能也是基于相似的原因(Bengtson et al, 1999; Bristow et al, 1996; Ward Francis & Bengtson, 1999)。

4 问题与展望

近年来,随着水产养殖业的逐步发展,以及人们对养殖品种同类相残的重视,对水生动物争胜行为的研究已经从经验认识深入到系统的实验研究,虽然从总体上已经取得了较多的成果,但是,仍然有很多相关研究有待加强。

截至目前,对于水生动物争胜行为发生的机制主要有两种看法:(1),水生动物在不同发育阶段发生的个体间行为上的干涉作用是一种种内竞争行为;(2)社会序位制反应。这两种看法虽然都能对一些现象进行解释,但其争斗的发生机制仍无定论。

关于水生动物争胜行为的发生原因,已有很多研究报道。一般认为,个体差异大、饵料不足及放养密度高等因素都易导致水生动物发生争斗甚至相残。但何为决定因素,众说纷纭,难以确定(Wang & Jiang, 2010)。另外,有些鱼类一生都不发生同类

相残,而有些鱼类(特别是肉食性凶猛鱼类)从仔鱼期就开始发生争斗甚至相残,其原因究竟是由遗传还是后天恶劣环境造成。为什么有些水生动物争斗现象极其突出甚至相残,而有些则完全不发生相残等问题都需进一步研究解释(Zou et al, 2001)。

在研究影响水生动物争胜行为的因素时,就曾提到,放养密度过大易导致水生动物发生争斗甚至相残。因此,在研究水生动物相残现象时,寻找在饱食情况下发生相残的临界密度具有实际意义,既可有效预防养殖动物同类相残,又能提高水产养殖生产力(Liu, 2002)。

应该指出的是,一方攻击或追逐另一方但并不造成伤亡的攻击行为,与能引起被攻击一方伤亡的攻击行为不可混为一谈。如河豚(*Takifugu sp.*)在5~6 mm时,常见一尾追随另一尾,并用吻轻捅对方的现象,但若被尾追者稍作避让,尾追者便不再追随。虽然有些文献认为这也是一种相残行为,但这种行为并不引起鱼苗的伤害,可能不应视为相残行为,而是一种包含游戏成份在内的攻击行为。在脊椎动物的早期发育阶段,常可看到幼小动物之间的追逐玩耍行为,而有时一方追击另一方时,也会发生撕咬现象。因此,究竟什么时候的攻击行为才是相残行为,有待进一步研究揭示(Chen et al, 1996)。

参考文献:

- Ahvenharju T, Ruohonen K. 2007. Agonistic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: Effect of size heterogeneity on growth and food intake [J]. *Aquaculture*, **271**(1-4): 307-318.
- Bengtson DA, Lydon L, Ainley JD. 1999. Green-water rearing and delayed weaning improve growth and survival of summer flounder. *North American Journal of Aquaculture*, **61**(3): 239-242.
- Berril M, Arsenault M. 1984. The breeding behaviour of a northern temperate orconectid crayfish, *Orconectes rusticus*. *Animal Behaviour*, **32**(2): 333-339.
- Bovbjerg RV. 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. *Physiological Zoology*, **29**: 127-136.
- Bristow BT, Summerfelt RC, Clayton RD. 1996. Comparative performance of intensively cultured larval walleye in clear, turbid, and colored water. *The Progressive Fish-Culturist*, **58**(1): 1-10.
- Capelli GM, Hamilton PA. 1984. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). *Journal of Crustacean Biology*, **4**(2): 252-260.
- Cenni F, Parisi G, Gherardi F. 2010. Effects of habitat complexity on the aggressive behaviour of the American lobster (*Homarus americanus*) in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, **122**(1): 63-70.
- Chen XL, Lin QW, Li SJ, Wang GZ, Ai QX, Li BL, Lin T. 2003. Observations and studies on the cannibalism among post larvae of Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, **42**(3): 358-361. [陈学雷, 林琼武, 李少菁, 王桂忠, 艾青香, 李丙林, 齐涛. 2003. 日本对虾仔虾相残的实验研究. 厦门大学学报(自然科学版), **42**(3): 358-361.]
- Chen XL, Li SJ, Wang GZ, Lin QW, Ye HH, Ai QX. 2008. Study on relationship between cannibalism and resource availability/starvation of mud crab, *Scylla paramamosain* Megalopae. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, **47**(1): 99-103. [陈学雷, 李少菁, 王桂忠, 林琼武, 叶海辉, 艾青香. 2008. 拟穴青蟹大眼幼体相残与资源可获得性和饥饿关系的研究. 厦门大学学报(自然科学版), **47**(1): 99-103.]
- Chen YF, Qian LF, Hua YY. 1996. Research status of fish cannibalism [J]. *Journal of Aquaculture*, (3): 21-24. [陈亚芬, 钱林峰, 华元渝. 1996. 鱼类同类相残现象的研究现状. 水产养殖, (3): 21-24.]
- Daws AG, Grills J, Konzen K, Moore PA. 2002. Previous experiences alter

- the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **35**(3): 139-148.
- Dissanayake A, Galloway TS, Jones MB. 2009. Physiological condition and intraspecific agonistic behaviour in *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **375**(1-2): 57-63.
- Dou SZ, Seikai T, Tsukamoto K. 2000. Cannibalism in Japanese flounder juveniles, *Paralichthys olivaceus*, reared under controlled conditions. *Aquaculture*, **182**(1-2): 149-159.
- Duarte C, Jaramillo E, Contreras H, Acuña K. 2010. Cannibalism and food availability in the talitrid amphipod *Orchestoidea tuberculata*. *Journal of Sea Research*, **64**(3): 417-421.
- Figler MH, Cheverton HM, Blank GS. 1999. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence. *Aquaculture*, **178**(1-2): 63-75.
- Fletcher N, Hardege JD. 2009. The cost of conflict: agonistic encounters influence responses to chemical signals in the European shore crab. *Animal Behaviour*, **77**(2): 357-361.
- Giles N, Wright RM, Nord ME. 1986. Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry densities. *Journal of Fish Biology*, **29**(1): 107-113.
- Guiasu RC, Dunham DW. 1998. Inter-form agonistic contests in male crayfishes, *Cambarus robustus* (Decapoda, Cambaridae). *Invertebrate Biology*, **117**(2): 144-154.
- Hazlett BA. 1968. Effects of crowding on the agonistic behavior of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ecology*, **49**(3): 573-575.
- Hecht T, Appelbaum S. 1988. Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Claeas garipeinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *Journal of Zoology*, **214**(1): 21-44.
- Hecht T, Pienaar AG. 1993. A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *Journal of the World Aquaculture Society*, **24**(2): 246-261.
- Hu GH, Sun GH, Gu Q, Liu Y, Zhang HW, Li G. 2002. Self-mutilation cause analysis and countermeasures of *Silurus soldatovi* fingerlings. *China Fisheries*, (7): 47. [胡国宏, 孙广华, 顾权, 刘英, 张红伟, 李刚. 2002. 怀头鲇苗种自残现象的原因分析及对策. 中国水产, (7): 47.]
- Hua YY, Chen YF, Qian LF. 1998. Studies on cannibalism among fries of *Takifugu obscurus*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, **22**(2): 195-197. [华元渝, 陈亚芬, 钱林峰. 1998. 暗纹东方鲀苗种同类相残的研究. 水生生物学报, **22**(2): 195-197.]
- Huber R, Panksepp JB, Yue Z, Kelago A, Moore P. 2001. Dynamic interactions of behavior and amine neurochemistry in acquisition and maintenance of social rank in crayfish. *Brain, Behavior and Evolution*, **57**(5): 271-282.
- Hughes M. 1996. The function of concurrent signals: visual and chemical communication in snapping shrimp. *Animal Behaviour*, **52**(2): 247-257.
- Hutchison MJ, Iwata M. 1998. Effect of thyroxine on the decrease of aggressive behaviour of four salmonids during the parr-smolt transformation. *Aquaculture*, **168**(1-4): 168-175.
- Innocenti G, Pinter N, Galil BS. 2003. Observations on the agonistic behavior of the swimming crab *Charybdis longicollis* Leene infected by the rhizocephalan barnacle *Heterosaccus dollfusi* Boschma. *Canadian Journal of Zoology*, **81**(1): 173-176.
- Kestemont P, Jourdan S, Houbart M, Mèlard C, Paspatis M, Fontaine P, Cuvier A, Kentouri M, Baras E. 2003. Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture*, **227**(1-4): 333-356.
- Kravitz EA. 1988. Hormonal control of behavior: amines and the biasing of behavioral output in lobster. *Science*, **241**(4874): 1775-1781.
- Laranja JLQ Jr, Quintio ET, Catacutan MR, Coloso RM. 2010. Effects of dietary L-tryptophan on the agonistic behavior, growth and survival of juvenile mud crab *Scylla serrata*. *Aquaculture*, **310**(1-2): 84-90.
- Li CW. 1992. Observations of water turbidity and mutual cannibalism of *Sparus macrocephalus* juveniles. *Marine Fisheries*, (2): 58-59. [李存戊. 1992. 水的浑浊度与黑鲷稚鱼互残现象的观察. 海洋渔业, (2): 58-59.]
- Li RY, Chen JK, Jiang HL, Yu SL, Wang JF. 2001. Experiments on temperature suitable for postlarva of *Penaeus japonicus*. *Fisheries Science*, **20**(3): 17-18. [李润寅, 陈介康, 姜洪亮, 于深礼, 王建芳. 2001. 日本对虾仔虾的温度适宜性实验研究. 水产科学, **20**(3): 17-18.]
- Liu HM. 2002. Studies on the cannibalism of carnivorous fish in the breeding ecological condition. *Aquatic Science and Technology Information*, **29**(6): 261-263. [刘红梅. 2002. 肉食性鱼类在养殖生态条件下同类相残现象的研究. 水产科技情报, **29**(6): 261-263.]
- Loefer DM, Madison DM, Christian JJ. 1982. Time dependency and kin recognition of cannibalistic behavior among poeciliid fishes. *Behavioral and Neural Biology*, **35**(3): 315-318.
- Loiselle PV. 1983. Filial cannibalism and egg recognition by males of the primitively custodial teleost *Cyprinodon macularius californiensis* Girard (Atherinomorpha: Cyprinodontidae). *Ethology and Sociobiology*, **4**(1): 1-9.
- Mckaye KR, Barlow GW. 1976. Chemical recognition of young by the Midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. *Copeia*, (2): 276-282.
- Moore PA. 2007. Agonistic behavior in freshwater crayfish-the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. In: Duffy JE, Thiel M. Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems-Crustaceans as Model Organisms. New York: Harvard University Press, 90-114.
- Moore PJ, Reagan-Wallin NL, Haynes KF, Moore AJ. 1997. Odour conveys status on cockroaches. *Nature*, **389**(6646): 25.
- Mowles SL, Cotton PA, Briffa M. 2010. Whole-organism performance capacity predicts resource-holding potential in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, **80**(2): 277-282.
- Patullo BW, Baird HP, Macmillan DL. 2009. Altered aggression in different sized groups of crayfish supports a dynamic social behaviour model. *Applied Animal Behaviour Science*, **120**(3-4): 231-237.
- Pedetta S, Kaczer L, Maldonado H. 2010. Individual aggressiveness in the crab *Chasmagnathus*: influence in fight outcome and modulation by serotonin and octopamine. *Physiology and Behavior*, **101**(4): 438-445.
- Peeke HVS, Sippel J, Figler MH. 1995. Prior residence effects in shelter defense in adult signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)), results in same- and mixed-sex dyads. *Crustaceana*, **68**(7): 873-881.
- Pienaar AG. 1990. A Study of Coeval Sibling Cannibalism in Larval and Juvenile Fishes and Its Control under Culture Conditions. Masters thesis, Rhodes University, Grahamstown, South Africa.

- Rillahan C, Chambers MD, Howell WH, Watson WH. 2011. The behavior of cod (*Gadus morhua*) in an offshore aquaculture net pen. *Aquaculture*, **310**(3-4): 361-368.
- Rosenberg MS. 1997. Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, **17**(1): 52-59.
- Seidel RA, Schaefer RL, Donaldson TJ. 2007. The role of cheliped autotomy in the territorial behavior of the freshwater prawn *Macrobrachium lar*. *Journal of Crustacean Biology*, **27**(2): 197-201.
- Sneddon LU, Taylor AC, Huntingford FA, Watson DG. 2000. Agonistic behaviour and biogenic amines in shore crabs *Carcinus maenas*. *The Journal of Experimental Biology*, **203**(3): 537-545.
- Tang ZY, Huang DG, Chen SY, Ye X. 1985. Observations to the Clarias kill each other and the killing of the family fish. *Freshwater Fisheries*, (4): 16-18. [唐彰元, 黄道根, 陈水英, 叶星. 1985. 革胡子鲶的自相残杀及其对家鱼残杀的初步观察. 淡水渔业, (4): 16-18.]
- Thomas CW, Carter CG, Crea BJ. 2003. Feed availability and its relationship to survival, growth, dominance and the agonistic behaviour of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii* in captivity. *Aquaculture*, **215**(1-4): 45-65.
- Unprasert P, Taylor JB, Robinette HR. 1999. Role of stocking sequence on survival of fingerling Channel Catfish cultured in mixed - size populations. *North American journal of Aquaculture*, **61** (3): 235-238.
- Van Damme P, Appelbaum S, Hecht T. 1989. Sibling cannibalism in koi carp, *Cyprinus carpio* L., larvae and juveniles reared under controlled conditions. *Journal of Fish Biology*, **34**(6): 855-863.
- Wang DM, Jiang ZQ. 2010. Studies on factors affecting the fish of self-mutilation. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, **38**(14): 7395-7397, 7422. [王东梅, 姜志强. 2010. 影响鱼类自残因子的研究. 安徽农业科学, **38**(14): 7395-7397, 7422.]
- Ward Francis A Jr, Bengtson DA. 1999. Partitioning of fish and diet selection as methods for the reduction of cannibalism in *Paralichthys dentatus* Larviculture. *Journal of the World Aquaculture Society*, **30**(3): 302-310.
- Yeh SR, Musolf BE, Edwards DH. 1997. Neuronal adaptations to changes in the social dominance status of crayfish. *The Journal of Neuroscience*, **17**(2): 697-708.
- Zaret TM. 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypothesis of predator mimicry among South American fishes. *Evolution*, **31**(2): 421-437.
- Zhang PD, Zhang XM, Li J, Meng QW. 2008. Observation of behavior in *Fenneropenaeus chinensis* and *Litopenaeus vannamei* postlarvae. *Journal of Fisheries of China*, **32**(2): 223-227. [张沛东, 张秀梅, 李健, 孟庆武. 2008. 中国明对虾、凡纳滨对虾仔虾的行为观察. 水产学报, **32**(2): 223-227.]
- Zou GW, Luo XZ, Pan GB. 2001. Studies on the cannibalism among *Silurus meridionalis* larvae. *Journal of Fishery Sciences of China*, (2): 55-58. [邹桂伟, 罗相忠, 潘光碧. 2001. 大口鲶苗种同类相残的研究. 中国水产科学, (2): 55-58.]
- Zulandt Schneider RA, Schneider RWS, Moore PA. 1999. Recognition of dominance status by chemoreception in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Journal of Chemical Ecology*, **25**(4): 781-794.