

# 水生动物行为生态学研究进展

张立斌<sup>1,2,3,4,5</sup>, 冯其明<sup>1,2,3,4,5</sup>, 范鑫昊<sup>1,2,4,5</sup>, 张双艳<sup>1,2,3,4,5</sup>

(1. 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266237; 3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东 青岛 266071; 5. 中国科学院海洋牧场工程实验室, 山东 青岛 266071)

**摘要:** 水生动物行为生态学是动物行为生态学的重要分支, 对理解水生动物的生存行为机制、指导渔业生产和保护濒危水生动物具有重要意义。近年来, 随着新型研究技术和手段的出现, 水生动物行为生态学在短时间内得到了迅速发展。水生动物行为多种多样, 本文主要综述了水生动物行为生态学的研究方法, 探讨了水生动物运动行为、摄食行为、繁殖行为和集群行为等方面的研究进展, 并展望了水生动物行为生态学的研究与应用前景, 以为水生动物行为生态学研究与应用提供借鉴和参考。

**关键词:** 水生动物行为生态学; 运动行为; 摄食行为; 繁殖行为; 集群行为

**中图分类号:** S917.4    **文献标识码:** A    **文章编号:** 1000-3096(2020)08-0085-13

**DOI:** 10.11759/hyxx20200120007

动物行为生态学是一门涉及生态学和行为学的交叉学科, 主要研究领域包括动物行为的机制、演变、功能和进化意义等。目前国际上一般认为行为生态学在 20 世纪 80 年代才成为一门独立学科, 是生态学科中最年轻的分支学科之一<sup>[1-3]</sup>。水生动物行为生态学是动物行为生态学的重要分支, 其在加深理解水生动物生存繁殖机制、指导渔业生产和水生动物保护等方面都具有重要意义。新型研究技术和手段的出现, 使其在短时间内得到了迅速发展。然而, 水生生态系统规模大、透明度低且复杂多变, 给水生动物行为生态学研究造成了许多困难。近年来, 随着科技的飞速发展, 新技术的出现正在迅速提高水生动物行为及其变动特征的观察和研究能力, 将不断提高人类对水生动物行为生态学的认识。

## 1 水生动物行为生态学研究方法与手段

在动物行为学研究初始阶段, 常由训练有素的生物学家通过直接观察来量化行为特征<sup>[4]</sup>, 研究人员通过直接观察记录动物的某种行为模式或将数据输入事件记录程序<sup>[5]</sup>, 但直接观察的数量、范围和分辨率是高度受限的, 而且容易受到观察人员的主观影响<sup>[6]</sup>, 相比之下自动化观测具有显著的优势。近年来, 自动化观测技术已经取得了长足发展, 尤其是生物遥测和视频分析技术的发展为水生动物行为生态

学研究提供了极大便利。

### 1.1 室内条件下行为研究的方法与手段

#### 1.1.1 基于图像的视频跟踪系统

目前, 室内行为研究主要采用 20 世纪 90 年代初兴起的视频跟踪系统, 与传统技术相比, 其在灵活性、空间精度和准确性方面具有明显的优势。视频跟踪是通过摄像机获取的图像序列来跟踪移动物体并监控其活动的观测方式, 该技术可以随着时间的推移确定动物的位置, 并通过大量的数据(如运动距离、速度或使用的空间)绘出运移轨迹。视频跟踪系统的基本设置包括摄像机、视频存储器、实验场和实验生物等。目前基于图像的视频自动跟踪系统有很多, 主要包括 3D Tracker、Ctrax、Flydra、GroupScan、idTracker、EthoVision XT 和 Multitrack 等<sup>[4]</sup>, 但其工作环境、功能和应用侧面有所不同。视频跟踪系统最初被应用在北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)的运动行为研究中, 研究人员探究了温度和鱼群密度对鱼类运动行为的影响, 目前已被广泛应

收稿日期: 2020-01-20; 修回日期: 2020-03-31

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0902100); 国家自然科学基金项目(41876157)

[Foundation: National Key Research and Development Program of China, No. 2019YFD0902100; National Natural Science Foundation of China, No. 41876157]

作者简介: 张立斌(1982-), 山东利津人, 博士, 研究员, 研究方向: 海水经济动物行为生态学和生理生态学, 电话: 0532-82896096, E-mail: zhanglibin@qdio.ac.cn

用到水生动物行为生态学研究<sup>[6-8]</sup>。由于自然条件下栖息地情况比较复杂,且动物分布范围较广,很难提取图像中每个动物的位置和姿势,故当前基于图像的视频跟踪系统研究主要在实验室内开展,自然环境中的视频跟踪研究有待进一步拓展。

### 1.1.2 阻抗转换技术

阻抗转换技术多应用于小型水生动物的行为生态毒理学研究中,其工作原理为:第一对电极在充满介质和生物体的测试室中生成一个高频电场,第二对非载流电极测量由动物运动引发的电压变化,生物体在测试室的两对电极之间自由移动,不同的运动会产生不同的波形,进而根据不同的波形推断出生物体的行为模式。Gerhardt等<sup>[9]</sup>利用阻抗转换技术比较了几种小型水生动物的运动、摄食及呼吸行为的差异,然而,该技术的应用范围远没有视频跟踪系统广泛<sup>[9-10]</sup>。

## 1.2 自然条件下行为研究方法与手段

### 1.2.1 PIT 标记

被动集成应答器(passive integrated transponder, PIT)是一种基于无线射频识别的标记技术<sup>[11]</sup>。PIT 标记由 PIT 标签、收发器和天线 3 部分组成,PIT 标签由天线线圈、电容器和电路板组成,置于小型玻璃管中,以针头注射的方式植入动物的皮下或体内。PIT 标记平时不工作,只有在经 PIT 标记的动物进入连接收发器天线的读取范围内时,PIT 标签的唯一标识代码才会被收发器所记录。PIT 标记具有信息储存量大、体积小、持久性强、识别度高、性能稳定等优点,但也存在不足之处,如保留率较低,容易引起生物体死亡,标记迁移影响天线的检测等。尽管如此,PIT 标记技术对于水生动物的分布、迁移与活动范围等行为生态学研究仍具有重要意义<sup>[11-13]</sup>。例如,Meynecke等<sup>[14]</sup>利用 PIT 标记技术评估了河口鱼类在红树林生境中的活动模式与栖息地利用的关系。

### 1.2.2 无线电遥测

无线电遥测是通过遥测安装在动物躯体上的发射器发出的无线电波进而确定动物具体位置的一种监测技术<sup>[15]</sup>,其操作简单,但无线电波发射范围通常较小,适合于小尺度研究。遥测设备通常包括发射器(transmitter)、接收器(receiver)及天线(antenna)。发射器安装在动物躯体上,为减小发射器对动物行为的影响,发射器质量一般占标记动物体质量的 4%~10%。接收器和天线用来接收发射器发出的特定频率

的无线电波。无线电遥测技术的应用揭示了蓝鳍金枪鱼(*Thunnus thynnus*)、棱皮龟(*Dermochelys coriacea*)和白鲨(*Carcharodon carcharias*)具有高度复杂的跨海迁徙路径<sup>[16]</sup>。但由于无线电波在海水中衰减严重,目前多应用于淡水水生生物的遥测<sup>[16]</sup>。

### 1.2.3 声学遥测

声学遥测(acoustic telemetry)诞生于 20 世纪 70 年代初,经过几十年的发展,现已成为水生动物生态学研究中最有效的方法之一,尤其在行为学和栖息地利用等方面具有重要意义。声波遥测系统主要包括发射器和接收器。发射器发出声波信号,由接收器识别并储存,然后由电脑对数据信号进行处理,转换为位置和深度等信息。发射器通常由电池、振动子、CPU、电路控制板和传感器组成,可根据不同研究需求配备不同类型的传感器,其工作周期因声波发射周期而异,一般为几天到几年时间。接收器通常由水听器 and 信号识别及储存系统组成<sup>[17]</sup>。声波发射器可以固定到水生动物体外或者通过外科手术植入动物体内,带有声波发射器的动物可以被固定位置的接收器或移动接收器(如追踪船)检测并记录。受接收器的限制,声波遥测距离一般小于 1 000 m,但其可以对水生动物的运动模式进行精细研究,在沿海地区布设的声波遥测阵列和移动平台可以在一定海域内对大量个体进行大规模长期监测<sup>[16, 18]</sup>,例如,Hanson等<sup>[19]</sup>利用亚米精度的三维声学遥测阵列对大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的游泳能力(每日运动距离和每日平均游泳速度)进行了评估。

### 1.2.4 卫星遥测

卫星标签比声学标签大,因此仅限于较大的动物,但它们可以记录动物在数千公里范围内迁徙时的深度、温度和位置的精细时间序列数据。卫星遥测系统由卫星发射器(platform transmitter terminal)、安装在卫星上的传感器和地面接收站组成,其工作原理为:卫星上的传感器接收到由卫星发射器按照一定间隔发射的卫星信号后,将此信号传送给地面接收站处理中心,经计算机处理后得出跟踪对象所在地点的经纬度、海拔高度等数据<sup>[16, 20-21]</sup>。Shillinger等<sup>[22]</sup>通过对棱皮龟的多年卫星遥测,确定了其对某一特定迁徙路线具有较高的忠诚度,为种群保护提出了明确建议。

### 1.2.5 动物携带的视频和环境信息收集系统

动物携带的视频和环境信息收集系统(Animal-borne video and environmental collection systems)是

一种先进的生物遥测技术,将视频拍摄装置和多种传感器安装在动物躯体上,使其连续记录动物的行为,从而对野生物种进行更加精细的观察,通过与环境、生理传感器的结合可以记录周围环境的特征及动物自身的生理状态,为动物的行为决策提供了必要的背景<sup>[23]</sup>。

### 1.2.6 无人机技术

在过去,针对海洋哺乳动物和大型海洋脊椎动物的行为研究往往采取追踪调查,由研究人员进行现场观察和视频图像采集,但由于观察距离的限制,导致数据准确性不高,而最近出现的廉价、可靠、易于飞行的无人机被广泛应用到现场野外调查研究中,与生物遥测和生物记录仪等技术相比,无人机更为高效,可以在同一时间对观测区域内的所有动物进行监测,有利于对生物种群及其周围的生存环境进行及时且系统的研究<sup>[24]</sup>,例如,Raoult等<sup>[25]</sup>的研究表明,在相同的栖息地环境中,相比于加勒比真鲨(*Carcharhinus perezi*)和柠檬鲨(*Negaprion brevirostris*),肩章鲨(*Hemiscyllium ocellatum*)的运动更加曲折,游泳速度更慢。

## 2 水生动物行为研究进展

### 2.1 运动行为

运动行为是水生动物最基本的行为之一,往往与其他活动相关,是水生动物获取食物、寻找配偶、躲避敌害和选择栖息地等重要活动的基础。近年来,随着视频分析技术和各种生物遥测及传感器等技术的进步,水生动物运动行为研究的广度和深度得到了迅速提升。

#### 2.1.1 基于视频分析技术的运动行为研究

视频跟踪系统的自动观察特别适合研究水生动物的精细运动行为,其可以精确量化各种运动行为(运动距离、运动速度、运动方向变化等)。Winberg等<sup>[26]</sup>利用计算机视频分析系统探究了5-羟色胺对北极红点鲑(*Salvelinus alpinus*)自发运动行为的影响。Pan等<sup>[27]</sup>在室内探究了水流对刺参(*Apostichopus japonicus*)运动行为的影响。付成等<sup>[28]</sup>研究了温度对宽鳍鱈(*Zacco platypus*)运动能力和行为特征的影响。随着多个视频跟踪技术的发展,研究人员已经可以量化大型群体中的个体行为模式<sup>[29]</sup>。Hans等<sup>[30]</sup>利用3D追踪系统研究了单个和群体斑马鱼(*Danio rerio*)的运动行为。此外,视频跟踪多被用于行为生态毒理学研究中,Jakka等<sup>[31]</sup>利用视频跟踪系统监测

蚊鱼(*Gambusia affinis*)对亚急性汞胁迫的运动行为反应。Gary等<sup>[10]</sup>探究了有机农药、有机溶剂和重金属对秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)运动行为变化的影响,以评估化学毒性。夏继刚等<sup>[32]</sup>探究了全氟辛烷磺酸(Perfluorooctane sulfonate, PFOS)暴露对锦鲤(*Carassius auratus*)自发运动与潜在游泳能力的影响。章晓凤<sup>[33]</sup>研究了氟虫腈对斑马鱼幼鱼运动行为的影响。

#### 2.1.2 基于生物遥测和传感器技术的运动行为研究

由于过去多使用标记重捕技术进行调查,针对水生动物运动行为的研究多集中在大尺度运动模式的描述上,自生物遥测和各种传感器技术出现后,在小尺度范围内进行的精细运动行为研究逐步展开。Klimley等<sup>[34]</sup>利用超声波遥测技术对18只路氏双髻鲨(*Sphyrna lewini*)进行十多天的追踪调查,发现其白天聚集在海山附近,晚上则进入附近的深海环境,其出现的时间模式与光周期有关。Dean等<sup>[35]</sup>利用声波遥测研究了大西洋鳕鱼(*Gadus morhua*)在自然环境中与产卵相关的精细运动模式,表明其产卵地存在较高保真度,年际变化很小。Meyer等<sup>[36]</sup>利用声学遥感和卫星遥感追踪珊瑚礁相关鲨鱼的季节性精细时空运动,表明它们会利用各种各样的栖息地,从浅水环礁潟湖到深海暗礁和开阔的海洋,这可能为这些栖息地之间提供重要的营养联系。Aarestrup等<sup>[37]</sup>利用小型弹出式卫星发射器,展示了濒临灭绝的欧洲鳗鱼(*Anguilla anguilla*)在产卵迁移期间游泳方向、深度和迁移行为的信息。Weng等<sup>[38]</sup>利用卫星遥测记录了鲑鱼鲨(*Lamna ditropis*)从北极到亚热带的迁移过程,占据了从2~24℃的极端温度范围,组织学分析显示特定心脏蛋白的增强表达使得利用这一温度范围成为可能。Luo等<sup>[39]</sup>利用弹出式档案传输标签(PAT)评估了大西洋大海鲡(*Megalops atlanticus*)的垂直运动深度和栖息地热利用情况。Lowther等<sup>[40]</sup>利用电导率-温度-深度卫星中继数据记录器(CTD-SRDL)探究了澳大利亚海狮(*Neophoca cinerea*)在南澳大利亚海域的运动特征。Hinch等<sup>[41]</sup>利用肌电图遥测技术评估了红鲑鱼(*Oncorhynchus nerka*)和细鳞大马哈鱼(*O. nerka*)的游泳速度和迁移成本。

国内关于生物遥测的研究也取得了一定进展。王华接等<sup>[42]</sup>利用卫星遥测技术得到了3个绿海龟(*Chelonia mydas*)迁徙的实时路径和环境参数数据。谢亚洲<sup>[43]</sup>将超声波生物遥测系统应用到鲤鱼

(*Katsuwonus pelamis*)行为生态调查中。林永兵等<sup>[44]</sup>利用超声波遥测系统对非繁殖季节中华鲟(*Acipenser sinensis*)繁殖群体的降海洄游行为进行了初步研究。郭禹等<sup>[45]</sup>利用小型超声波标记跟踪技术对花尾胡椒鲷(*Plectorhinchus cinctu*)的昼夜活动轨迹与行为规律进行了研究。孙璐<sup>[46]</sup>使用生物遥测技术监测了许氏平鲈(*Sebastes schlegelii*)在不同生境类型中的栖息、迁移和昼夜节律特征。Zhang 等<sup>[47]</sup>利用声波遥测技术探究了许氏平鲈的运动行为和栖息地利用情况。

## 2.2 摄食行为

摄食是水生动物的基本生命活动之一,也是个体为了获取生命活动所需能量而进行的取食行为。摄食行为主要分为搜寻食物、捕捉和加工食物。水生动物的摄食行为及其摄食习性的行动表现是研究水生动物行为的重要内容,水生动物的摄食行为主要是由影响因素、食性、摄食节律等多个方面决定。

### 2.2.1 水生动物摄食行为影响因素

动物在自然界中会因食物空间分布不均、环境变化、季节更替和动物个体间的差异等原因遭受饥饿胁迫,进而引起摄食行为的变化,动物个体本身的变化也会改变其摄食行为。食物丰度是导致水生动物摄食行为变化的直接原因。在人工饲养条件下,非洲鳃鱼(*Polybranchiaspis*)摄食会更加积极,说明充足的食物会促进其摄食行为<sup>[48]</sup>。有研究表明,为避免直接的食物资源竞争,饮食重叠的同种鲸类(*Cetaceans*)会表现出相互避让行为<sup>[49]</sup>。其次,环境和季节变化也会导致水生动物的摄食行为发生改变。李景<sup>[50]</sup>研究发现大海马(*Hippocampus kelloggi*)在驯化后与未驯化时相比,其摄食速率和警觉性都有所降低。袁秀堂等<sup>[51]</sup>研究发现随着夏季海水温度的升高,刺参摄食活动不断减少直到最终停止进食。动物个体间的差异也会影响其摄食行为, Hoskins 等<sup>[52]</sup>研究表明,体重较重的海豹(*Arctocephalus pusillus doriferus*)个体觅食欲望更高。尽管水生动物摄食会受许多因素的影响,但也有动物摄食行为较为恒定,有研究表明,成年雄性澳大利亚海狮的觅食行为不受海洋环境季节性变化的影响<sup>[53]</sup>。

### 2.2.2 水生动物食性研究

不同的水生动物种类往往具有不同的食性, McIntosh 等<sup>[54]</sup>发现澳大利亚海狮主要摄食头足类动物, Correia<sup>[55]</sup>发现克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)

倾向于选择高等水生植物作为自己的食物来源,黄美珍<sup>[56]</sup>在研究中发现 6 种对虾以底栖生物和浮游动物为主要营养来源。同种生物在其不同生长发育阶段也会选择不同的饵料食物,部分鱼类在仔鱼阶段主要摄食浮游藻类,而成鱼主要以浮游生物和底栖动物作为饵料,如鲷鱼(*Tenualosa reevesii*)、秘鲁鳀鱼(*Engraulis ringens*)、真鲷(*Pagrosomus major*)等<sup>[57]</sup>;刺参幼参和成参的主要食物来源是底栖硅藻、微生物、动植物的有机碎屑、无机物和动物粪便等,而在浮游幼虫阶段则是滤食性的<sup>[58-60]</sup>。此外, Correia 等<sup>[55]</sup>发现当高等水生植物严重不足时,克氏原螯虾会改变自己的食性来应对环境的变化。

### 2.2.3 水生动物摄食节律研究

摄食节律是摄食行为学研究的另一个重要内容,许多水生动物对其生活环境的主动适应使其摄食活动具有特定的节律。了解摄食节律对于水产动物养殖中确定最适投喂时间、提高食物利用率、减少水体污染具有重要意义。1986 年, Helfman<sup>[61]</sup>将水生动物的摄食节律分为白天摄食、晚上摄食、晨昏摄食以及无明显节律四种。实际上 Helfman 的分类方法属于昼夜节律的范畴,以牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)为例,其每天有 3 个摄食高峰,并且当光照达到 1lx 时,摄食率最高,具有典型的日摄食节律。李大勇等<sup>[62]</sup>发现生活在上层水的海鲷(*Acanthopagrus schlegelii*)的幼虫和幼鱼主要在白天摄食,具有明显的昼夜摄食节律。Miller 研究表明,十足目夜间活动具有种特异性,活动的高峰主要出现在傍晚和黎明,具有明显的昼夜摄食节律特征<sup>[63]</sup>。Correia 研究表明,克氏原螯虾表现出白天基本不摄食,夜间摄食活跃的昼夜摄食节律,并且在不同的季节表现出不同的昼夜摄食节律<sup>[55]</sup>。水生动物的摄食节律也可能在其生命周期中发生变化,如变态前的半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis* Gunther)在白天摄食率高于夜间摄食率,而成熟半滑舌鳎是一种夜间活动底栖动物,白天基本不进食<sup>[64]</sup>。目前,有关棘皮动物摄食行为的研究主要集中在海参摄食节律上,海参的摄食节律分为昼夜摄食节律和季节性摄食节律两种,常亚青等研究发现一些海参表现出显著的昼夜摄食节律,主要原因是为了在白天避开捕食者的摄食高峰期<sup>[65-67]</sup>。除昼夜节律外,袁秀堂等研究还表明刺参存在季节性摄食节律,如随着夏季海水温度的升高,刺参逐渐进入夏眠阶段,摄食活动不断减少直到最终停止进食<sup>[51]</sup>,只有少数的大西洋瓜参(*Cucumaria frondosa*)出现相反的季节

性摄食节律<sup>[68]</sup>。Sun 等<sup>[69]</sup>在室内对大、中、小 3 种规格刺参的摄食节律进行了研究,发现大、中规格的刺参具有昼夜摄食节律,而小规格的刺参摄食高峰出现在 02:00—04:00,并发现短时间的光照和水温变化不会影响室内刺参的摄食节律<sup>[70]</sup>。除海参外,海燕(*Asterina pectinifera*)和海盘车(*Asterias amurensis*)也具有昼夜摄食节律<sup>[71-72]</sup>。

### 2.3 繁殖行为

繁殖行为是动物体繁殖期各种行为的统称,主要包括求偶、交配、亲代抚育等一系列复杂行为。近年来,水生动物繁殖行为在鱼类、贝类、虾蟹类、棘皮类等水生动物中均有广泛研究。

#### 2.3.1 求偶行为

达尔文在《人类的起源与性的选择》(The Descent of Man and Selection in Relation to Sex)中提出了“性选择”的理论,性选择是动物繁殖过程中的重要行为,通常发生在交配行为之前<sup>[1]</sup>。雌性动物对较大体型的雄性有强烈的选择偏好性,在多数鸟类和哺乳动物中发现体型大的雄性在配偶竞争中更有优势,同样在侏剑尾鱼(*Xiphophorus pygmaeus*)中也发现此类现象,这种特征的演变可能与个体的性选择以及性竞争有关<sup>[73]</sup>。除了体型的吸引,雄性个体外形的颜色、图案等性状特征也会影响雌性的选择偏好性,例如墨西哥剑尾鱼(*Xiphophorus continens*)<sup>[74]</sup>。雌性水生动物不论是偏好体型大的雄性,还是偏好外形更具吸引力的雄性,这可能都是因为雄性在竞争伴侣时表现出明显的个体优势,而雌性选择与条件更好的雄性交配。除此之外,雄性还可表现出求偶行为,以获取雌性的偏好。雄性三棘刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)存在求偶行为,并且可能与雄性三棘刺鱼颜色的鲜艳程度有关<sup>[75]</sup>。在玫瑰虾(*Neocaridina davidi*)交配过程中,雄性存在对雌性的追逐行为。Sganga 等<sup>[76]</sup>发现成年雌性具有比雄性更长的体长和额角,这可能是为了增强个体对雄性的吸引力。雄性曼氏无针乌贼(*Sepiella japonica*)比雌性左腕长,因此捕食能力优于雌性,并且雄性乌贼具有复杂的求偶行为及性行为<sup>[77]</sup>。

性选择的相关研究目前主要集中在雄性性状变化特征与雌性伴侣选择之间的关联性,有研究认为脊椎动物的此类现象是自然选择的结果,但对于这种关联性的内在机理仍不明确<sup>[78-79]</sup>。未来对于水生动物性选择的相关研究应关注水生动物性选择多态

性的遗传机制等科学问题,以揭示自然选择与性选择的关联性。

#### 2.3.2 交配行为

很多水生动物具有交配行为,且交配行为具有多样性,通常分为一夫一妻、一夫多妻、一妻多夫、杂交等 4 种模式。鱼类、贝类、甲壳类等水生动物主要是体外受精,大多数体外自由受精个体的交配行为即亲本排精排卵的过程,而体内受精的种类则有交配行为。曼氏无针乌贼被观察到具有头对头式的交配方式,在雄性跟随雌性伴游一段时间后,如果雌性没有过激反应,则表明雌性已接受求偶行为,雌雄将开始交配<sup>[80]</sup>。美洲鲴(*Dasyatis americana*)也被观测到存在交配行为,并且 Chapman 等<sup>[81]</sup>推测美洲鲴可能是采取一妻多夫模式的交配行为,雌性美洲鲴可与多个雄性进行交配,美洲鲴的交配过程主要包括 5 个步骤,近距离跟随、交配前咬合、交配、休息和分离。

在鱼类、甲壳类等水生动物交配中,信息素也发挥着重要作用。成熟的雌性甲壳类在交配前会释放性激素,以吸引雄性个体交配,还有研究发现海胆和贻贝具有食物依赖性繁殖行为<sup>[82]</sup>。受行为学技术以及观察个体的限制,目前对多数水生动物交配行为仍缺乏更为深入的研究。

#### 2.3.3 亲代抚育行为

亲代抚育行为广泛存在于动物界中,主要是指亲本对后代提供保护并培育的一系列复杂行为,包括雄性抚育、雌性抚育以及双亲抚育三种类型<sup>[83]</sup>。在水生动物中,仅有少数种类报道了亲代抚育行为,且主要是雄性亲本对卵的照料及供氧,即雄性抚育。在水生动物的卵孵化后,亲代会表现出不同的抚育行为。雌性鲑鱼在排卵前会挖出一个产卵穴以达到保护精卵的目的,三棘刺鱼会通过筑巢进行子代保护。有些雌性鱼类偏好那些巢中已经有卵的雄鱼,这可能因为卵的存在表明雄鱼正在尽做父亲的责任,即该雄性个体表现出了抚育行为<sup>[84]</sup>。

亲代抚育现象主要发生在不利的水生动物生境条件中,常见于产卵较少的种类。还有研究发现亲本产卵量与亲代抚育行为水平具有负相关的关联性,即产卵量越少,亲代抚育行为越明显<sup>[84]</sup>。

#### 2.3.4 繁殖期行为代价及其适应机制

动物体繁殖是一个高耗能、高风险的过程,为保障个体的适合度最大化,在繁殖期动物体会出现一系列生殖代价,其中包括行为代价。研究发现,

高等动物运动能力下降是重要的繁殖行为代价<sup>[85]</sup>。在石龙子(*Lampropholis guichenoti*)的繁殖期存在运动最大速度及运动耐力的明显下降,在水生脊椎动物中也存在相似的现象,例如杜父鱼(*Myoxocephalus scorpius*)<sup>[86-88]</sup>。刺参是棘皮动物的重要代表物种,相关研究发现,刺参在繁殖期的运动耐力显著下降,但最大运动速度和运动频率无显著变化,同时研究证明运动耐力的显著下降是由肌肉组织氧化应激等生理因素引起的,并且刺参在繁殖期运动功能与配子发育之间存在对能量权衡关系<sup>[89]</sup>。

## 2.4 集群行为

动物集群现象普遍存在,许多水生动物也表现出集群行为,许多鱼类会以群体形式进行大范围、有目的地的洄游,具体类型包括索饵、生殖和越冬洄游等。在水生动物行为研究中,集群行为一直是国内外研究热点,集群行为是获取生存利益与增加竞争成本之间的权衡表现<sup>[90]</sup>。集群有利于降低动物被捕食风险,也可提高动物的觅食效率<sup>[91-93]</sup>。在海洋动物中,为应对捕食者的压力,许多鱼类在生命周期中呈现出聚集成群、混杂栖息或群体共处的现象,这可能是鱼类经过长期自然选择而保存下来的一种适应性行为,对鱼类的生存具有重要意义。水生动物的集群行为受到环境、摄食、生物等多种因素影响,影响最明显的表现特征是水生生物产生聚集现象<sup>[94]</sup>。

### 2.4.1 环境因素

动物在自然界中经常因环境变化产生相应的集群行为。Heupel 等<sup>[95]</sup>利用声学监测仪研究了黑鳍幼鲨(*Carcharhinus melanopterus*)的聚集模式,发现其具有白天聚集,晚上分散的集群行为。Petrell 等<sup>[96]</sup>发现在光线较弱的环境下,大西洋鲑鱼更易于聚集。Zavodnik 等<sup>[97]</sup>的研究表明,风、水流和地貌特征会对水母的聚集产生影响。张宏晔等<sup>[98]</sup>发现刺参倾向于选择岩石底质、藻类覆盖度较多的生境作为栖息地。Mercier 等<sup>[99]</sup>发现小规格糙海参(*Holothuria scabra*)倾向于在海草叶上生活,而大规格糙海参多分布在软质底质上。

### 2.4.2 摄食因素

摄食也会对水生动物的集群行为产生影响,研究发现海星(*Asterias* spp.和 *Henricia sanguinolenta*)和海胆(*Strongylocentrotus droebachiensis*)种群倾向于集中在最容易获得食物的地方<sup>[100]</sup>。Vadas 等<sup>[101]</sup>研究发现食物是海胆出现聚集现象的主要影响因素。

Eriksson 等<sup>[102]</sup>研究发现海参(*Stichopus chloronotus*)倾向于在食物丰富的礁石上聚集。Sheenan 等<sup>[103]</sup>使用 28 种摄食引诱剂对罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)进行测试发现,牛磺酸、甘氨酸、精氨酸、甜菜碱和一磷酸腺苷能够引起罗氏沼虾的聚集现象。Nunes 等<sup>[104]</sup>在 9 种商业饲料对南美白对虾(*Penaeus vannamei*)引诱实验中发现,南美白对虾更倾向于在富含多种氨基酸的饲料附近聚集。食物也会对集群行为产生干扰作用, Kawaguchi 等<sup>[105]</sup>研究表明,具有明显集群行为的南极磷虾(*Euphausia superba*)在遇到食物时,其集群行为会明显消失,待食物分散后,虾群每个个体会处于随机运动的状态,在一段时间后重新聚集成群体。

### 2.4.3 生物因素

捕食者压力和个体与个体之间的竞争也是引起水生动物集群行为改变的一个重要原因。Lauzon 等<sup>[100]</sup>研究表明,海胆(*Strongylocentrotus droebachiensis*)的聚集行为明显受捕食者的影响,具体表现为躲避十足类食肉动物,并从受伤的海胆附近逃跑;此外,研究还发现小型海胆倾向于聚集在相对恶劣的栖息地,说明大型海胆会对小型海胆产生竞争压力进而影响小型海胆的集群行为。Garnick 等<sup>[106]</sup>研究表明,在没有捕食者压力下,海胆对食物和其他海胆的刺激具有化学敏感性,海胆个体通过对其他海胆的趋化反应而积极聚集。Li 等<sup>[107]</sup>研究发现雌性慈鲷(*Cichlidae*)将卵产在特定位置,使雄性在卵子周围聚集以提高受精效率。Ballerini 等<sup>[108]</sup>等研究发现群体动物会对相邻个体做出响应,Katz 等<sup>[109]</sup>发现鱼会模仿周围个体的运动模式,进而聚集形成统一运动的集体。Berdahl 等<sup>[110]</sup>研究表明,为提高洄游的准确度,大麻哈鱼(*genera Oncorhynchus and Salmo*)通过个体之间的聚集进而更好地感知和响应环境变化,且群体越大,洄游路线越精确。

## 3 水生动物行为生态学研究与应用前景展望

### 3.1 生物遥测技术的进步拓展水生动物行为生态学研究的范围

目前由于受到遥测设备的大小限制,生物遥测技术仍主要集中在较大体型水生动物的研究中<sup>[111]</sup>,随着电池技术的发展及电子标签结构的改进,发射器重量有望进一步降低,而更加精准的软件开发则

提供了更详细的运动信息和更多的数据记录,并且实现了灵活传输,这将允许生物遥测的监测种类更多,监测时间更长,监测范围更广。虽然较大的发射器可以提供更大的接受范围、工作寿命和传感器选项,但限制了研究物种的大小和可以研究的生命阶段,要根据研究问题对选择装配的传感器和标签大小进行权衡,才能实现遥测资源的最大利用。

### 3.2 生物遥测与不同类型传感器的结合有助于加深水生动物行为生态学研究深度

随着传感器技术的发展,生物遥测不仅能提供水生动物的运动、迁移和分布信息,测量环境物理参数(深度、温度、电导率、荧光等)的传感器和生理参数的传感器(如颞动传感器、加速度、心率等)也被相继应用于水生动物行为生态学研究中,生物遥测与其他传感器的结合有助于加深水生动物生存行为机制、繁殖行为机制和适应性行为对策的理解。遥测技术与微小的非致死活组织检查相结合,可以了解营养动力学、群体连通性以及机体健康和运动状态的基因水平基础;与分子遗传学的结合将有助于解决种群结构、生物扩散速率和模式的问题,增加对种群生态学的理解。此外,装配在不同动物个体上具有相互交流功能的传感器,可为捕食者与猎物的互动和社会行为研究提供有效的技术手段。

### 3.3 数据共享为水生动物行为生态学研究提供新的契机

随着水生动物遥测技术的迅速发展,科研人员获得的数据量不断增加,但在跨大空间尺度监测、数据共享和数据协同化管理方面出现了新的挑战,虽然生物遥测网络已经出现了不同水平的数据共享,但不同研究机构之间的交流与共享仍比较欠缺,只有通过增加沟通,扩大协作范围,建立全球监测网络和数据库,为全球科研人员提供数据共享与管理提供平台,为水生动物行为生态学研究提供新的契机。另外,大数据和人工智能技术有望在此方面发挥重要作用。

### 3.4 水生动物行为生态学研究具有广阔的应用前景

随着水生动物行为生态学研究的不断深入,其必将在水产养殖、远洋渔业捕捞、渔业管理和水生动物保护等方面展现出更加广阔的应用前景。在水产养殖中,通过研究水产养殖动物的运动及摄食行

为对环境因子(温度、溶解氧和盐度等)变动的响应,确定最适养殖条件;通过加深繁殖行为生态学的认识,促进水生动物雌雄个体实现同步发情,有助于提高后代繁殖率<sup>[2]</sup>。而有关水生动物食性、摄食节律及摄食行为影响因素等方面的新认知,有助于确定合适的饵料、投喂量和投喂时间,降低群体内食物竞争,提高饵料利用效率<sup>[70]</sup>。在海洋渔业捕捞中,通过加深对水生经济动物迁移行为和集群行为的理解,确定其洄游路线和集群影响因素,确定合理的捕捞时间及地点,从而实现捕捞效益的最大化。在渔业管理和水生动物保护方面,通过生物遥测和追踪确定其迁徙路径和产卵地及栖息地选择等重要信息,从而为禁渔区划定和保护区规划等提供科学指导<sup>[16, 18]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] Davies N B, Krebs J R, West S A. An Introduction to Behavioural Ecology[M]. Oxford: John Wiley & Sons, 2012.
- [2] 蒋志刚,王祖望. 行为生态学的起源,发展和前景[J]. 自然杂志, 1997, 19(1): 43-46.  
Jiang Zhigang, Wang Zuwang. Origin, development and prospective in behavioral ecology[J]. Chinese Journal of Nature, 1997, 19(1): 43-46.
- [3] 张君, 胡锦矗. 行为生态学在中国的研究与进展[J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2003, 24(3): 325-329.  
Zhang Jun, Hu Jinchu. Development and progress of research on behavioral ecology in China[J]. Journal of China West Normal University (Natural Science), 2003, 24(3): 325-329.
- [4] Dell A I, Bender J A, Branson K, et al. Automated image-based tracking and its application in ecology[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2014, 29(7): 417-428.
- [5] Noldus L P J J, Trienes R J H, Hendriksen A H M, et al. The Observer Video-Pro: New software for the collection, management, and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files[J]. Behavior Research Methods Instruments & Computers, 2000, 32: 197-206.
- [6] Noldus L P J J, Spink A J, Tegelenbosch R A J. EthoVision: A versatile video tracking system for automation of behavioral experiments[J]. Behavior Research Methods Instruments & Computers, 2001, 33(3): 398-414.
- [7] Delcourt J, Denoël M, Ylief M, et al. Video multi-tracking of fish behaviour: A synthesis and future perspectives[J]. Fish & Fisheries, 2013, 14(2): 186-204.
- [8] Xia C, Fu L, Liu Z, et al. Aquatic toxic analysis by



- monitoring fish behavior using computer vision: A recent progress[J]. *Journal of Toxicology*, 2018, 2018: 1-11.
- [9] Gerhardt A, Svensson E, Clostermann M, et al. Monitoring of behavioral patterns of aquatic organisms with an impedance conversion technique[J]. *Environment International*, 1994, 20(2): 209-219.
- [10] Gerhardt A. Aquatic Behavioral Ecotoxicology—Prospects and Limitations[J]. *Human & Ecological Risk Assessment An International Journal*, 2007, 13(3): 481-491.
- [11] 郝雅宾, 刘金殿, 郭爱环. PIT 标记在水生动物研究中的应用研究进展[J]. *海洋渔业*, 2019, 41(2): 242-249.
- Hao Yabin, Liu Jindian, Guo Aihuan. Application of PIT markers in aquatic animal research[J]. *Marine Fisheries*. 2019, 41(2): 242-249.
- [12] Gibbons W J, Andrews K M. PIT Tagging: Simple Technology at Its Best[J]. *Bioscience*, 2004, 54(5): 447-454.
- [13] 黄松林, 胡德夫, 陈力. PIT 标记在野生动物个体识别中的应用研究[J]. *野生动物学报*, 2016, 37(2): 172-177.
- Huang Songlin, Hu Defu, Chen Li. Study on Application of Passive Integrated Transponder(PIT) in Wildlife Individual Identification[J]. *Chinese Journal of Wildlife*. 2016, 37(2): 172-177.
- [14] Meynecke J O, Poole G C, Werry J, et al. Use of PIT tag and underwater video recording in assessing estuarine fish movement in a high intertidal mangrove and salt marsh creek[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 79(1): 168-178.
- [15] 孙岳, 张雁云. 无线电遥测技术在动物学研究中的应用[J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2009, 45(3): 268-274.
- Sun Yue, Zhang Yanyun. Radio tracking in zoological research[J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*. 2009, 45(3): 268-274.
- [16] Hussey N E, Kessel S T, Aarestrup K, et al. ECOLOGY. Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world[J]. *Science*, 2015, 348(6240): 1255642.
- [17] 刘景, 汤勇, 邢彬彬, 等. 超声波生物遥测技术及其在现代渔业中的应用[J]. *渔业现代化*, 2018, 45(5): 75-80.
- Liu Jing, Tang Yong, Xing Binbin, et al. Ultrasonic biotelemetry and its application to modern fishery[J]. *Fishery Modernization*. 2018, 45(5): 75-80.
- [18] Donaldson M R, Hinch S G, Suski C D, et al. Making connections in aquatic ecosystems with acoustic telemetry monitoring[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2014, 12(10): 565-573.
- [19] Hanson K, Hasler C, Donaldson M, et al. Stability of swimming performance and activity hierarchies among wild largemouth bass at multiple temporal scales: evidence for context-dependent shuffling between seasons[J]. *Canadian Journal of Zoology*, 2010, 88(3): 324-333.
- [20] Keating K A, Brewster W G, Key C H. Satellite telemetry: performance of animal-tracking systems[J]. *The Journal of Wildlife Management*, 1991, 55(1): 160-171.
- [21] 伍和启, 杨晓君, 杨君兴. 卫星跟踪技术在候鸟迁徙研究中的应用[J]. *动物学研究*, 2008, 29(3): 346-352.
- Wu Heqi, Yang Xiaojun, Yang Junxing. Review of satellite tracking in bird migratory studies[J]. *Zoological Research*, 2008, 29(3): 346-352.
- [22] Shillinger G L, Palacios D M, Bailey H, et al. Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation[J]. *Plos Biology*, 2008, 6(7): 1408-1416.
- [23] Moll R J, Millspaugh J J, Beringer J, et al. A new 'view' of ecology and conservation through animal-borne video systems[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(12): 660-668.
- [24] Schofield G, Esteban N, Katselidis K A, et al. Drones for research on sea turtles and other marine vertebrates—A review[J]. *Biological Conservation*, 2019, 238: 108214.
- [25] Raoult V, Tosetto L, Williamson J E. Drone-based high-resolution tracking of aquatic vertebrates[J]. *Drones*, 2018, 2(4): 37.
- [26] Winberg S. Spontaneous locomotor activity in Arctic charr measured by a computerized imaging technique: role of brain serotonergic activity[J]. *Journal of Experimental Biology*, 1993, 179(1): 213-232.
- [27] Pan Y, Zhang L, Lin C, et al. Influence of flow velocity on motor behavior of sea cucumber *Apostichopus japonicus*[J]. *Physiology & Behavior*, 2015, 144: 52-59.
- [28] 付成, 彭姜岚, 付世建. 温度对宽鳍鱮运动能力和行为特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(6): 1889-1896.
- Fu cheng, Peng Jianglan, Fu Shijian. Effects of acclimation temperature on locomotion performance and behavior of pale chub[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(6): 1889-1896.
- [29] Delcourt J, Becco C, Vandewalle N, et al. A video multitasking system for quantification of individual behavior in a large fish shoal: Advantages and limits[J]. *Behavior Research Methods*, 2009, 41(1): 228-235.
- [30] Maaswinkel H, Zhu L, Weng W. Using an automated 3D-tracking system to record individual and shoals of adult zebrafish[J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2013, 82: 1-27.
- [31] Jakka N M, Rao T G, Rao J V. Locomotor behavioral response of Mosquitofish (*Gambusia affinis*) to subacute



- mercury stress monitored by video tracking system[J]. *Drug & Chemical Toxicology*, 2007, 30(4): 383-397.
- [32] 夏继刚, 曹振东, 付世建, 等. PFOS 暴露对锦鲤自发运动与潜在游泳能力的影响[J]. *水生生物学报*, 2013, 37(6): 1158-1163.
- Xia Jigang, Cao Zhendong, Fu Shijiang, et al. Spontaneous activity and potential swimming ability in juvenile goldfish, *carassius auratus*, in response to pfos toxicity[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(6): 1158-1163.
- [33] 章晓凤. 基于对映体的氟虫腈的斑马鱼胚胎发育毒性及其对幼鱼运动行为的影响[D]. 杭州: 浙江工业大学, 2012.
- Zhang Xiaofeng. Enantioselective effect of chiral insecticide fipronil on development and locomotor behavior in embryonic-larval zebrafish[D]. Hangzhou: Zhejiang University of Technology, 2012.
- [34] Klimley A P, Butler S B, Nelson D R, et al. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California[J]. *Journal of Fish Biology*, 1988, 33(5): 751-761.
- [35] Dean M J, Hoffman W S, Zemeckis D R, et al. Fine-scale diel and gender-based patterns in behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on a spawning ground in the Western Gulf of Maine[J]. *Ices Journal of Marine Science*, 2014, 71(6): 1474-1489.
- [36] Meyer C G, Papastamatiou Y P, Holland K N. A multiple instrument approach to quantifying the movement patterns and habitat use of tiger (*Galeocerdo cuvier*) and Galapagos sharks (*Carcharhinus galapagensis*) at French Frigate Shoals, Hawaii[J]. *Marine Biology*, 2010, 157(8): 1857-1868.
- [37] Aarestrup K, Okland F, Hansen M M, et al. Oceanic spawning migration of the European Eel (*Anguilla anguilla*)[J]. *Science*, 2009, 325(5948): 1660.
- [38] Weng K C, Castilho P C, Morrisette J M, et al. Satellite tagging and cardiac physiology reveal niche expansion in salmon sharks[J]. *Science*, 2005, 310(5745): 104-106.
- [39] Luo J, Ault J S. Vertical movement rates and habitat use of Atlantic tarpon[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 467: 167-180.
- [40] Lowther A D, Harcourt R G, Page B, et al. Steady as he goes: at-sea movement of adult male Australian sea lions in a dynamic marine environment[J]. *PLoS One*, 2013, 8(9): e74348.
- [41] Hinch S G, Standen E M, Healey M C, et al. Swimming patterns and behaviour of upriver-migrating adult pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye (*O. nerka*) salmon as assessed by EMG telemetry in the Fraser River, British Columbia, Canada[J]. *Hydrobiologia*, 2002, 483(1-3): 147-160.
- [42] 王华接, 王东晓, 王文质, 等. 基于海龟洄游卫星追踪的生物遥测试验研究[J]. *高技术通讯*, 2002, 12(11): 82-86.
- Wang Huajie, Wang Dongxiao, Wang Wenzhi, et al. Experimental study of biotelemetry based on satellite tracking during post-nesting migrations of green turtles[J]. *High Technology Letters*, 2002, 12(11): 82-86.
- [43] 谢亚洲. 超声波生物遥测系统在鲑鱼(*Katsuwonus pelamis*)生态调查中的应用[D]. 大连: 大连海洋大学, 2017.
- Xie Yazhou. Ecological investigation of *Katsuwonus pelamis* tuna using ultrasonic biotelemetry system[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2017.
- [44] 林永兵. 非繁殖季节中华鲟繁殖群体在长江中分布与降海洄游初步研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- Lin Yongbing. Preliminary study on the distribution and downstream migration of reproductive stock of Chinese sturgeon in the Yangtze River in nonbreeding season[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008.
- [45] 郭禹, 汤勇, 赵文武, 等. 基于小型声学标记的花尾胡椒鲷行为研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2016, 25(2): 282-290.
- Guo Yu, Tang Yong, Zhao Wenwu, et al. Studies of behaviours of *Plectorhinchus cinctus* (Temminck et Schlegel) using acoustic tags[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2016, 25(2): 282-290.
- [46] 孙璐. 许氏平鲈与刺参生物遥测技术的构建与应用[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2013.
- Sun Lu. Development and utilization of biotelemetry of *Sebastes schlegelii* and sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences(Institute of Oceanology), 2013.
- [47] Zhang Y, Qiang X, Josep A, et al. Short-term fidelity, habitat use and vertical movement behavior of the Black Rockfish *Sebastes schlegelii* as determined by acoustic telemetry[J]. *Plos One*, 2015, 10(8): e0134381.
- [48] Wu T H, Huang Y I, Chen J M. Development of an adaptive neural-based fuzzy inference system for feeding decision-making assessment in silver perch (*Bidyanus bidyanus*) culture[J]. *Aquacultural Engineering*, 2015, 66: 41-51.
- [49] Laidre K L, Heide-Jørgensen M P. Spring partitioning of Disko Bay, West Greenland, by Arctic and subarctic baleen whales[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2012, 69(7): 1226-1233.
- [50] 李景. 大海马的摄食行为观察及环境因素对其摄食行为的影响研究[D]. 宁波: 宁波大学, 2014.

- Li Jing. Study on feeding behavior and affected by environmental factors of the yellow seahorse, *Hippocampus kuda* Bleeker[D]. Ningbo: Ningbo University, 2014.
- [51] 袁秀堂, 杨红生, 陈慕雁, 等. 刺参夏眠的研究进展[J]. 海洋科学, 2007, 31(8): 88-90.
- Yuan Xiutang, Yang Hongsheng, Chen Muyan, et al. Research advances in aestivation of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka): a review[J]. Marine Sciences, 2007, 31(8): 88-90.
- [52] Hoskins A J, Costa D, Wheatley K, et al. Influence of intrinsic variation on foraging behaviour of adult female Australian fur seals[J]. Marine Ecology Progress Series, 2015, 526: 227-239.
- [53] Lowther A D, Harcourt R G, Page B, et al. Steady as he goes: at-sea movement of adult male Australian sea lions in a dynamic marine environment[J]. PLoS One, 2013, 8(9): e74348.
- [54] McIntosh R R, Page B, Goldsworthy S D. Dietary analysis of regurgitates and stomach samples from free-living Australian sea lions[J]. Wildlife Research, 2006, 33(8): 661-669.
- [55] Correia A M. Niche breadth and trophic diversity: feeding behaviour of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) towards environmental availability of aquatic macroinvertebrates in a rice field (Portugal)[J]. Acta Oecologica, 2002, 23(6): 421-429.
- [56] 黄美珍. 台湾海峡及邻近海域 6 种对虾食性特征及其营养级研究[J]. 台湾海峡, 2004, 23(4): 481-488.
- Huang Meizhen. Study on feeding habits and nutrient level of shrimp species from Taiwan Strait and its adjacent sea areas[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 2004, 23(4): 481-488.
- [57] 高亚辉, 傅万里. 真鲷早期仔鱼食性转变研究[J]. 台湾海峡, 2000, 19(3): 344-349.
- Gao Yahui, Fu Wanli. Feeding switching of *Pagrosomus major* earlier larvae[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 2000, 19(3): 344-349.
- [58] Moriarty D. Feeding of *Holothuria atra* and *Stichopus chloronotus* on bacteria, organic carbon and organic nitrogen in sediments of the Great Barrier Reef[J]. Marine and Freshwater Research, 1982, 33(2): 255-263.
- [59] Uthicke S, Klumpp D. Microphytobenthos community production at a near-shore coral reef: seasonal variation and response to ammonium recycled by holothurians[J]. Marine Ecology Progress Series, 1998, 169: 1-11.
- [60] Yingst J Y. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1976, 23(1): 55-69.
- [61] Helfman G S. Fish Behaviour by Day, Night and Twilight[M]//The behaviour of teleost fishes. Boston: Springer, 1986: 366-387.
- [62] 李大勇, 刘晓春. 真鲷早期发育阶段的摄食节律[J]. 热带海洋, 1994, 13(2): 82-87.
- Li Dayong, Liu Xiaochun. Feeding rhythm of *Pagrosomus Major* during the early development stage[J]. Tropic Oceanology, 1994, 13(2): 82-87.
- [63] Miller R J. Effectiveness of crab and lobster traps[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1990, 47(6): 1228-1251.
- [64] 马爱军, 柳学周, 徐永江, 等. 半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*) 早期发育阶段的摄食特性及生长研究[J]. 海洋与湖沼, 2005, 36(2): 130-138.
- Ma Aijun, Liu Xuezhou, Xu Yongjiang, et al. Study on feeding behavior and growth of tongue sole *Cynoglossus semilaevis* in early development stage[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2005, 36(2): 130-138.
- [65] Berrill M. The ethology of the synaptid holothurian, *Opheodesoma spectabilis*[J]. Canadian Journal of Zoology, 1966, 44(3): 457-482.
- [66] Hammond L. Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica[J]. Bulletin of Marine Science, 1982, 32(2): 549-571.
- [67] 常亚青, 丁君, 宋坚, 等. 海参、海胆生物学研究与养殖[M]. 北京: 海洋出版社, 2004.
- Chang Yaqing, Ding Jun, Song Jian, et al. Biological Research and Culture of Sea Cucumber and Sea Urchin[M]. Beijing: Ocean Press, 2004.
- [68] Hamel J F, Mercier A. Diet and feeding behaviour of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* in the St. Lawrence estuary, eastern Canada[J]. Canadian Journal of Zoology, 1998, 76(6): 1194-1198.
- [69] Sun J, Zhang L, Pan Y, et al. Feeding behavior and digestive physiology in sea cucumber *Apostichopus japonicus*[J]. Physiology & behavior, 2015, 139: 336-343.
- [70] Sun J, Zhang L, Pan Y, et al. Effect of water temperature on diel feeding, locomotion behaviour and digestive physiology in the sea cucumber *Apostichopus japonicus*[J]. Journal of Experimental Biology, 2018, 221(9): jeb177451.
- [71] 齐占会, 王珺, 毛玉泽, 等. 两种海星对三种双壳贝类的捕食选择性和摄食率[J]. 生态学报, 2013, 33(16): 4878-4884.
- Qi Zhanhui, Wang Jun, Mao Yuze, et al. Prey selection and feeding rate of sea stars *Asterias amurensis* and *Asterina pectinifera* on three bivalves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(16): 4878-4884.
- [72] 周遵春, 董颖, 赫崇波, 等. 棘皮动物染色体的研究进展[J]. 水产科学, 2005, 24(12): 37-40.

- Zhou Zunchun, Dong Ying, He Chongbo, et al. Advances on chromosome study of echinoderm[J]. Fisheries science, 2005, 24(12): 37-40.
- [73] Hankison S J, Morris M R. Avoiding a compromise between sexual selection and species recognition: female swordtail fish assess multiple species-specific cues[J]. Behavioral Ecology, 2003, 14(2): 282-287.
- [74] Morris M R, Moretz J A, Farley K, et al. The role of sexual selection in the loss of sexually selected traits in the swordtail fish *Xiphophorus continens*[J]. Animal Behaviour, 2005, 69(6): 1415-1424.
- [75] Wright D S, Yong L, Pierotti M E, et al. Male red throat coloration, pelvic spine coloration, and courtship behaviours in threespine stickleback[J]. Evolutionary Ecology Research, 2016, 17(3): 407-418.
- [76] Sganga D E, Piana L, Greco L. Sexual dimorphism in a freshwater atyid shrimp (Decapoda: Caridea) with direct development: a geometric morphometrics approach[J]. Zootaxa, 2016, 4196(1): zootaxa. 4196.1. 7.
- [77] 史会来, 平洪领, 张涛, 等. 养殖曼氏无针乌贼 (*Sepiella japonica*) 的两性异形及判别模式的建立[J]. 海洋与湖沼, 2016, 47(4): 838-846.
- Shi Huilai, Ping Hongling, Zhang Tao, et al. Sexual dimorphism and discrimination of cultured *sepiella japonica*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2016, 47(4): 838-846.
- [78] Bonduriansky R, Chenoweth S F. Intralocus sexual conflict[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(5): 280-288.
- [79] Mills S C, Côté I M. Sex-related differences in growth and morphology of blue mussels[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2003, 83(5): 1053-1057.
- [80] 吴常文, 董智勇, 迟长凤, 等. 曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*) 繁殖习性及其产卵场修复的研究[J]. 海洋与湖沼, 2010, 41(1): 39-46.
- Wu Changwen, Dong Zhiyong, Chi Changfeng, et al. Reproductive and spawning habits of *sepiella maindroni* off Zhejiang, China[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2010, 41(1): 39-46.
- [81] Chapman D D, Corcoran M J, Harvey G M, et al. Mating behavior of southern stingrays, *Dasyatis americana* (Dasyatidae)[J]. Environmental Biology of Fishes, 2003, 68(3): 241-245.
- [82] Ting J, Snell T. Purification and sequencing of a mate-recognition protein from the copepod *Tigriopus japonicus*[J]. Marine Biology, 2003, 143(1): 1-8.
- [83] 赵晓勤, 陈立侨, 吴维诚, 等. 鱼类亲代抚育行为的研究进展[J]. 生命科学, 2008, 2: 291-294.
- Zhao Xiaolin, Chen Liqiao, Wu Weicheng, et al. A review of parental care in fishes[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2008, 2: 291-294.
- [84] 尚玉昌. 动物的亲代抚育行为[J]. 生物学通报, 1999, 34(10): 7-9.
- Shang Yuchang. Parental care of animals[J]. Bulletin of Biology, 1999, 34(10): 7-9.
- [85] Miles D B, Sinervo B, Frankino W A. Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards[J]. Evolution, 2000, 54(4): 1386-1395.
- [86] James R, Johnston I. Influence of spawning on swimming performance and muscle contractile properties in the short - horn sculpin[J]. Journal of Fish Biology, 1998, 53(3): 485-501.
- [87] Shine R. Locomotor speeds of gravid lizards: placing 'costs of reproduction' within an ecological context[J]. Functional Ecology, 2003, 17(4): 526-533.
- [88] Zani P A, Neuhaus R A, Jones T D, et al. Effects of reproductive burden on endurance performance in side-blotched lizards (*Uta stansburiana*)[J]. Journal of Herpetology, 2008, 42(1): 76-82.
- [89] Ru X, Zhang L, Liu S, et al. Reproduction affects locomotor behaviour and muscle physiology in the sea cucumber, *Apostichopus japonicus*[J]. Animal Behaviour, 2017, 133: 223-228.
- [90] Hoare D, Krause J, Peuhkuri N, et al. Body size and shoaling in fish[J]. Journal of Fish Biology, 2000, 57(6): 1351-1366.
- [91] Killen S S, Fu C, Wu Q, et al. The relationship between metabolic rate and sociability is altered by food deprivation[J]. Functional Ecology, 2016, 30(8): 1358-1365.
- [92] Rodgers G M, Downing B, Morrell L J. Prey body size mediates the predation risk associated with being "odd"[J]. Behavioral Ecology, 2014, 26(1): 242-246.
- [93] Thünken T, Eigster M, Frommen J G. Context-dependent group size preferences in large shoals of three-spined sticklebacks[J]. Animal Behaviour, 2014, 90: 205-210.
- [94] Czirók A, Vicsek M, Vicsek T. Collective motion of organisms in three dimensions[J]. Physica A: Statistical Mechanics and its Applications, 1999, 264(1-2): 299-304.
- [95] Heupel M, Simpfendorfer C. Quantitative analysis of aggregation behavior in juvenile blacktip sharks[J]. Marine Biology, 2005, 147(5): 1239-1249.
- [96] Petrell R J, Ang K P. Effects of pellet contrast and light intensity on salmonid feeding behaviours[J]. Aquacultural Engineering, 2001, 25(3): 175-186.
- [97] Zavodnik D. Spatial aggregations of the swarming jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa)[J]. Marine Biology, 1987, 94(2): 265-269.
- [98] 张宏晔, 许强, 刘辉, 等. 海州湾前三岛海域底播刺参群体特征初探[J]. 海洋科学, 2015, 39(6): 1-7.

- Zhang Hongye, Xu Qiang, Liu Hui, et al. Preliminary study on the property of bottom mariculture sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) group in Qiansan Islands, Haizhou Bay[J]. Marine Sciences, 2015, 39(6): 1-7.
- [99] Mercier A, Battaglene S C, Hamel J-F. Settlement preferences and early migration of the tropical sea cucumber *Holothuria scabra*[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2000, 249(1): 89-110.
- [100] Lauzon-Guay J S, Scheibling R E. Behaviour of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* grazing fronts: food-mediated aggregation and density-dependent facilitation[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 329: 191-204.
- [101] Vadas R, Elnor R, Garwood P, et al. Experimental evaluation of aggregation behavior in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*[J]. Marine Biology, 1986, 90(3): 433-448.
- [102] Eriksson H, Jamon A, Wickel J. Observations on habitat utilization by the sea cucumber *Stichopus chloronotus*[J]. SPC Bechede-mer inf Bull, 2012, 32: 39-42.
- [103] Harpaz S, Kahan D, Galun R, et al. Responses of freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, to chemical attractants[J]. Journal of Chemical Ecology, 1987, 13(9): 1957-1965.
- [104] Nunes A J, Sá M V, Andriola-Neto F F, et al. Behavioral response to selected feed attractants and stimulants in Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*[J]. Aquaculture, 2006, 260(1-4): 244-254.
- [105] Kawaguchi S, King R, Meijers R, et al. An experimental aquarium for observing the schooling behaviour of Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2010, 57(7-8): 683-692.
- [106] Garnick E. Behavioral ecology of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller)(Echinodermata: Echinoidea)[J]. Oecologia, 1978, 37(1): 77-84.
- [107] Li N, Takeyama T, Jordan L A, et al. Female control of paternity by spawning site choice in a cooperatively polyandrous cichlid[J]. Behaviour, 2015, 152(2): 231-245.
- [108] Ballerini M, Cabibbo N, Candelier R, et al. Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance: Evidence from a field study[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2008, 105(4): 1232-1237.
- [109] Katz Y, Tunström K, Ioannou C C, et al. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108(46): 18720-18725.
- [110] Berdahl A, Westley P A, Levin S A, et al. A collective navigation hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids[J]. Fish and Fisheries, 2016, 17(2): 525-542.
- [111] Cooke S J, Hinch S G, Wikelski M, et al. Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(6): 334-343.

# Advances and prospects in behavioral ecology of aquatic animals

ZHANG Li-bin<sup>1, 2, 3, 4, 5</sup>, FENG Qi-ming<sup>1, 2, 3, 4, 5</sup>, FAN Xin-hao<sup>1, 2, 4, 5</sup>,  
ZHANG Shuang-yan<sup>1, 2, 3, 4, 5</sup>

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 5. CAS Engineering Laboratory for Marine Ranching, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

**Received:** Jan. 20, 2020

**Key words:** behavioral ecology of aquatic animals; movement behavior; feeding behavior; reproductive behavior; collective behavior

**Abstract:** Aquatic behavioral ecology is an important branch of animal behavioral ecology that can be of great significance for understanding the behavioral mechanisms of aquatic animals, guiding fisheries production, and protecting endangered aquatic animals. In recent years, with the emergence of new research techniques and methods, the behavioral ecology of aquatic animals has developed rapidly in a short time. The behavior of aquatic animals is diverse. This article summarizes the research approaches and methods of aquatic animal behavior ecology and discusses the research progress of movement, feeding, reproductive, and collective behaviors in aquatic animals. The research and application prospects of aquatic animal behavior ecology are also reviewed to provide reference for the research of aquatic animal behavior ecology.

(本文编辑: 康亦兼)