

文章编号: 1674—5566(2009)02—0235—08

· 综述 ·

蟹类精子限制机制研究

管卫兵¹, 宣富君¹, 何文辉², 戴小杰¹

(1. 大洋生物资源开发和利用上海高校重点实验室, 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306

2 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306)

摘要: 为了确保雄蟹在被捕前至少有一次交配机会, 在现代的渔业捕捞政策下商业性捕捞雄蟹通常设立最小捕捞规格, 而雌蟹一般是被禁止的。最近调查表明, 这种单一性捕捞政策的执行, 降低了整个蟹类种群的规格, 使可操作性率(OSR)向雌蟹偏移, 可能造成精子限制。精子限制现象在自然界是存在的, 渔业捕捞及蟹类固有的竞争机制加速了造成精子限制的可能。雄蟹的交配频率及规格是造成天然种群精子限制现象的主要原因, 而蟹类独特的生殖系统及逐步改变的种群结构则加剧了这种现象。到目前为止, 世界上关于经济蟹类精子限制现象机制的研究很多, 不过还没有一套完整的理论或模型, 无法直接给予和判定在某种捕捞压力下蟹类群体所受精子限制的程度。因此建立蟹类保护区或把捕捞季节放到蟹类交配季节之后可能是保护蟹类资源比较有效的方法。

关键词: 蟹类; 精子限制; 渔业

中图分类号: S917 **文献标识码:** A

Sperm limitation in crab fishery

GUAN Wei-bing¹, XUAN Fu-jun¹, HE Wen-hui², DAI Xiao-jie¹

(1. The Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic Fisheries Resources Exploitation

College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: In modern fishery policy, commercial capture of female is prohibited and usually minimum size limits for commercial harvest of male crabs are designed to allow most males to mate at least once before capture, but recently investigations find that the principle carried out just single removing large males in which a decrease in male size and skewed operational sex ratio (OSR) toward females occur, may result in sperm limitation. Sperm limitation is common in nature, but the crabs' instinct of competition and the contemporary fishing policy prompt the phenomena of sperm limitation occurring. Males mating frequency and mating size are the two major factors making the natural populations sperm limit. Moreover, the special reproductive system and the gradually changed crabs' populations exacerbate this progress. But until now, there is no existing complete theory available to demonstrate the phenomena and also no proper model established to adapt to. So it is no doubt that we can not directly make the idea that species suffering is just estimated through some normal courses other than giving some advice about the possibility that crab maybe be

收稿日期: 2008-10-04

基金项目: 上海水产大学校长基金项目(科 04-97); 上海水产大学博士启动基金(科 03-136); 上海市重点学科建设项目

作者简介: 管卫兵(1972-), 男, 江苏淮安人, 副教授, 主要从事渔业资源生物和生态研究。Tel: 13371935388, E-mail: wbguan@shou.edu.cn

通讯作者: 何文辉, E-mail: whh@shou.edu.cn

in the condition of sperm limitation in some fishing pressure. So temporal establishment of protected area and properly the fishing season postponed until the reproductive season ends may be more effective and considerate way before we find a better way to instead.

Key words: crab; sperm limitation; fishery

相比于卵子,精子小而数目巨大,一般认为雌性生殖的成功与否跟雄性没什么关系^[1-2]。然而,自从1982年Dewsbury^[3]提出雌雄交配时雄性传递给雌性的雄性产物或精英可能是十分昂贵的,很难在短时间内恢复之后,目前已经有越来越多的证据显示,在一定的环境条件下,雄性精子供应的多少可以直接限制卵子受精的成功率或雌性后代的出生率,即雌性精子不够用,造成精子限制。蟹类是一种既有经济意义也有生态意义的品种,是国内外养殖、捕捞和研究的重要对象。但相对于其它经济种类,天然状态下蟹类的生物学研究还有许多不足之处,制约着其渔业管理的进行。不过,天然蟹类群体繁殖生物学一直是国内外研究的重点,首以美国的蓝蟹(*Callinectes sapidus*)和加拿大的雪蟹(*Chionoectes opilio*)为代表,因为繁殖生物学是天然种群动态研究的重要内容,也是资源评估与管理的基础。然而由于受传统单一选择性捕捞政策的影响,越来越多的证据表明许多经济蟹类资源量目前已呈现衰退迹象,因为造成精子限制的因素是多样的,它涉及蟹类资源生物学的方方面面,故有关蟹类精子限制现象的研究近年来逐渐成为资源研究的热点内容之一^[4-15]。

1 生殖系统与精子限制

蟹类雄性生殖系统中精巢存在着一定的季节变化,成熟的个体输精管中始终充满着精英^[16];输精管重量和所含精英数相对应,与雄蟹的规格也成正相关性^[17]。Ehner等^[18]在对雪蟹生殖策略的研究中曾指出雪蟹第一腹肢端部弯曲且有刚毛,这种独特的构造使得雪蟹在交配过程中可以把先前储存在纳精囊中雄性产物移走;当然,由于雪蟹固有竞争机制的存在(多次交配),使得自己存入精英及精液成分等雄性产物也有被代替的可能;Koga等^[19]运用放射性物质标记对排卵后个体检验的结果表明,最后交配的雄蟹可以得到90%的父权。雪蟹在交配过程中尽管移走的不是很彻底,但这足以证实最后交配的雪蟹确实取得了竞争优势。

纳精囊是雌性甲壳类用来储存精英的地方,精子塞则是反映蟹类交配活动的另一个重要特征,也是蟹类对于竞争的一个适应^[20-22]。根据交配时雄性腹肢是否伸入到内部,可以把纳精囊分为内部型与外部型。黄道蟹科(*Canceridae*)和蜘蛛蟹科(*Majidae*)属于外部型。外部型精子塞可以在阴道中留存很长一段时间,通过阻塞阴道来阻止其它竞争者的交配活动^[20-23]。内部型的精子塞常见于梭子蟹科(*Portunidae*)^[24-25],它并不阻塞接下来的交配活动,只是在纳精囊中把具有竞争能力的精子团密封或分离。不仅如此,Ryan^[26]研究发现,内部型精子塞在交配后不久就开始软化消退;当纳精囊容积达到最大时,阴道口就完全暴露出来,不能阻止接下来的交配活动。另外,雌蟹在一次退壳后有进行第二次交配的可能^[24],这样使来源于不同蟹的精子或精英很有可能就混合在一起,而此时离受精往往还有相当长的一段时间^[27]。Wolcott等^[15]在研究美洲蓝蟹纳精囊中精子储存情况时,还指出雄蟹传递给雌蟹的雄性产物在第一次抱卵受精前尽管精子活力不变,但是数量却大大降低了,只及刚交配时的50%。

蟹类独特的生殖系统构造使得它在竞争过程中储藏的精英(或精子)等雄性产物往往得不到充分的利用,甚至浪费(如通过雄性附肢转移及精子塞封杀),这使得限制现象的存在有了可能。更严重的是,如果那只进行有效交配的蟹正好由于发育、健康及捕捞等不确定因素的影响,传递的雄性产物特别少,就很容易造成精子限制。

2 外部形态与精子限制

蟹类存在异速生长(alometric increase),在经历青春期蜕壳(pubertal molt or terminal molt)后,雄性

的蟹及雌性的腹部都有了明显的变化,即进入形态成熟(morphological maturity)期。这时雄蟹在交配及保护雌性方面体态上有了明显的优势;而当中大规格的个体,在参与交配的过程中更是尽显优势,因为与其交配雌蟹后代可以得到较多直接的(提供更多的资源)或间接的(更好的基因)的好处^[28]。

蟹类交配前后存在抱对现象(mate guarding)。有些种类,如美洲蓝蟹,近蜕壳期雄蟹很容易跟雌蟹抱对^[29-30];但迫于竞争,规格大小最终决定了雄蟹最后能否真正得到交配机会,即最初一直控制着雌蟹的个体(规格小的)也有可能到最后得不到交配机会。而且研究表明,规格小的雄蟹通常没有交配后抱对的习性^[31],即使抱对了,相比于规格大的,小雄蟹的交配后守候的时间较短。这样雌蟹与小规格的雄蟹交配,就得不到安全保证^[7]。Sato等^[10-14]在对石蟹科(Lithodidae)的两种重要经济蟹类锯足软腹蟹(*Haplogaster dentata*)及短足拟石蟹(*Paralithodes brevipes*)的研究结果表明,雌蟹交配前可以根据雄蟹释放出来的化学信息来判定雄蟹的状况,更偏向跟规格大且含有丰富雄性产物的个体进行交配。尽管雄蟹在交配前后进行抱对行为有一定的好处(如保证父权、保护雌蟹),但这同时也大大限定了雌蟹的选择。

通常情况下,规格大的雄蟹总是和蜕壳前大的雌蟹抱对;在交配后的抱对中,同样是这种情况,只是交配后的雌蟹规格变大了。这说明在蟹类群体中谁和谁抱对有一定限制;在目前实行的单一捕捞政策下(即规定一定的捕捞规格,只允许捕捞限定规格以上雄蟹的捕捞政策),雌蟹除了减少与雄蟹相遇的机会外,也有可能因为找不到合适的交配对象而产生规格瓶颈现象(body size constraint)^[32-33]。因此,提供丰富的高质量精子可能仅仅是影响雌蟹交配成功的一个因素^[34-35]。雌蟹由于规格上的要求,只能推迟交配,而这对卵的活力及数量都是不利的^[36-37]。因为许多高等十足目甲壳类交配时间有限,仅局限在蜕壳后相应较短的一段时间里^[38-39]。为此,Sato等^[11]指出短足拟石蟹雌蟹在蜕壳后存在最佳交配期;在蜕壳20 d内,尽管交配和产卵都能进行,但是随着时间的增加,受精率逐渐下降。因此,这种规格限制现象有可能直接产生精子限制现象。

另外,规格大的雄蟹的螯比较强壮,可以用来击退竞争者控制并保护雌蟹。所以在交配的过程中雄蟹失去一个螯或拥有一个比较小的螯都是十分不利的^[9-40]。结合以上所述,总的说明规格大的雄蟹在交配的过程中确实有比较明显的优势。但在许多动物,雌性在选择交配时是对雄性综合因素考虑的结果,雌性并不总是选择优势组(规格大)进行交配^[41]。Sato等^[12]在对锯足软腹蟹雌性的交配选择研究中曾指出雌蟹并不是盲目的遇到规格大的雄蟹就进行交配,而是选择能提供较多雄性产物的才进行交配,防止多次交配;因为石蟹普遍在一个生殖季节只交配一次,而且雄性输精管中精子恢复很慢;而雌性又没有纳精囊,易受外界环境干扰(如水流)。相比于此,蓝蟹情况要好的多。蓝蟹在交配前后有长达10 d的守候时间,这就说明大的雄蟹在进行多次交配的过程中,精英有充分的时间恢复(7~9 d),所以蓝蟹对雄性规格没有要求^[21,42]。

3 生理机制与精子限制

与许多甲壳动物一样,蟹类交配前存在恋爱期(courtship stage),恋爱前信号通常通过释放化学物质来实现。蟹类对于这种信号两性间反映多样,行为表现出很高的可塑性(behavioral flexibility)^[43],这与节肢动物行为一般展示的规律性(behavioral regulation)不同^[18,44]。然而基于这些恋爱方式,对于蓝蟹、石蟹这样生活在河口多变环境下、蜕壳后交配时间又十分有限、一生或一个生殖季节只能交配一次的物种是有一定帮助的,至少给它们在多变条件下顺利进行交配创造了条件^[30];更为重要的是,这种两性间的信号传递可以减少雄性间过激的竞争行为,降低交配过程中雌蟹的死亡率^[45],使雌蟹选择成了可能。不过,Lynne等^[46]在对欧洲滨蟹(*Carcinus maenas*)的研究中指出雌蟹激素的分泌有可能加剧竞争,增加了雄性间的伤亡,可见物种间可能存在差异。

蟹类初次交配通常是软壳交配,方蟹科(grapsid)除外(只进行硬壳交配)^[16];而雄蟹却必须处在蜕壳间期(intermolt stage)。实验发现,雄蟹交配时传递给雌蟹的雄性产物与雄蟹的规格成正相关关系,随着雄性规格的增加而增加;且不管雄性的交配历史怎样,在相同情况下,规格大的雄蟹传递给雌性的雄性

产物总比小的多。在连续交配的过程中,第一次传递的雄性产物比第二次多,并依次减少;但相比于规格大的,小的每次减少的少^[9]。这可能由于规格小的雄性产物恢复起来比较容易,只需花较少的时间就可以完全恢复或恢复输精管中的绝大部分。在增加了交配间隔后,同只蟹传递的雄性产物的量相似。Kendall等^[47]通过实验证明了大部分蓝蟹雄性产物完全恢复仅需要 9 只蟹相比之下石蟹精英恢复率较低^[19]。

生物间有各自不同的精子分配策略,雄性往往可以根据预期的生殖回报率及将来可能得到的交配机会来分配雄性产物^[17, 48-49]。在缺少竞争者的情况下,雄性分配相对较少的精子等雄性产物,因为在接下来的生殖季节,它有可能会碰到更多的雌性,在交配机会结束之前不值得就把精英消耗尽,但这对雌性来说并非好事^[50]。而且生物间最后交配优势理论 (last preference theory) 的存在,似乎使雄性的这种行为有了更好的解释。Rondeau等^[17]在对雪蟹生殖的研究过程中指出,由于交配后存在后代父权被替代的可能,雪蟹采取多次交配策略。不过在可操作性性比 (operational sex ratio, OSR) 不断增加的条件下,雄蟹交配前后的抱对时间会显著增加。但不管怎样,雌性个体在整个交配过程中得到的雄性产物不会超过对应雄蟹自身精英储量的 25%;而且调查表明,即使在交配旺季也没有一只雄蟹的精夹是用完的。短足拟石蟹雄性的交配时间却不随竞争压力而改变。相应的,雄性交配时间随着雌性交配规格的增加而增加,但小的雄性却没有这种规律。这可能是由于石蟹在一个交配季节只交配一次,是对不存在最后交配优势的一种适应^[13]。

另外,性别选择理论 (sex selective theory) 认为雄性交配需要面对两个问题:雌性选择雄性;雄性之间的竞争。如果可能的话,雌性应该尽量选择规格大、健康、且近期没有交配过的雄性进行交配,而这与精子储量及质量相联系。如雌性黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 和白柠檬 (*Hyphessobrycon pulchripinnis*) 就不会接受刚交配的雄性进行交配^[51-52]。但是,对于蟹类,Kendall等^[47]在对美洲蓝蟹的研究中却发现雌蟹选择雄蟹时更爱选择刚交配过的雄蟹。毫无疑问,这种交配选择直接导致精子数量质量下降。虽然蓝蟹拥有纳精囊,可以储存精英并进行多次受精,但蓝蟹一生就交配一次,且交配时间有限^[29];尽管在理论上存在可以利用交配前后的间隙使雄性产物充分恢复,但必须认识到一个前提,即在竞争系统中,雄性受规格、健康、生理条件及交配历史的影响,为了生殖最大化,雄性一有机会就会进行交配活动^[53-54],Jivoff等^[29]已通过实验观察证明这一观点。因此,进行单一性别作业的渔业可能导致蟹类天然种群的双重效应,即不仅减少了种群中规格大的比例,使其进行重复交配;同时也使那些保留下来的小的雄性个体得不到交配机会。

4 种群结构与精子限制

种内竞争 (intraspecific competition) 是进行有性生殖的基本特征。选择性捕捞雄蟹的单一渔业生产模式必将改变整个种群的结构,进而影响整个种群的繁殖成功率^[9]。这种作业对蟹类种群结构的影响可以归结为以下三方面:(1)减少雄蟹的丰度;(2)增加可操作性性比 (OSR);(3)降低雄蟹的平均规格^[39]。

Rondeau等^[17]在对雪蟹生殖状况的研究中指出尽管在当前的捕捞政策下,雌蟹的数量往往超过雄性,但由于雌蟹退壳的不同步及可交配时间很短,故可操作性性比仍由雄蟹控制。雄蟹会根据当地的可操作性性比及雄蟹的密度来决定每次交配对雌蟹雄性产物的投入^[55];为了调查精子供应(交配时雄性得到的雄性产物)限制胚胎产出情况,Saint-Mari等^[9]对处于不同捕捞状态下 1994 - 2002年际的成熟雪蟹群体的数量及初次抱卵雌蟹进行了调查。结果显示雪蟹的可操作性性比及其初次抱卵丰度都存在着年际跳动。当可操作性性比下降时,雌蟹得到的雄性产物的平均重量及相应的精子数都下降了。随着捕捞强度的加剧,蓝蟹种群的整体规格也不断下降,这使得群体中规格较小的个体也有机会直接参与蓝蟹的交配活动^[47];而且调查表明,在天然群体中有 50% ~ 90% 雄蟹输精管的雄性产物储量都处于较低水平^[5],雌蟹有近 70% 的纳精囊处于枯竭状态^[56]。很明显,这是由于整个群体的雄性规格减少,许多雄蟹参与多次连续交配造成的,致使精液枯竭^[4];尽管 Jivoff^[7]在野外调查中发现有 14% 的雌蟹有二次交

配的可能,但像蓝蟹这样交配时间有限,近产卵期纳精囊中仅存 50%的精子种类来说,彻底改变整体上缺少精子的状况是不现实的^[15]。Hines等^[6]对切萨皮克等地(处于高捕捞压力状态)和佛罗里达(相对开发率较低)的蓝蟹资源进行了比较调查,在考虑了可能影响的各种因素(如纬度,温度)后,表明前者(切萨皮克)生殖季节较短,由于渔业较大范围的降低了种群的丰度、规格及性比进而引导了精子限制现象;而后者(佛罗里达)生殖季节较长,随着雌蟹年龄的增长,精子限制现象才出现。随来,Sato等^[12]通过锯足软腹蟹演示了选择性捕捞雄蟹的渔业生产可能对一个未开发的种群的整个影响过程,结果表明当一个种群由小的雄蟹及大量雌蟹组成时生殖成功率直线下降;而且种群的平均生殖力也随着交配季节不断流逝而逐渐降低。这与Sato等^[14]对同属的短足拟石蟹 2003及 2004世代进行的调查情况较一致,2003世代因捕捞压力过大而交配成功较低。

那么,到底雌蟹需要多少雄性产物才可避免精子限制现象呢?或者说一个卵子受精需要多少个精子的参与?Sainte-Marie等^[39]和Yamasaki等^[57]在综合考虑多次抱卵及可能影响的因素后,得出正常情况下雪蟹一个卵子需花费储存在纳精囊的精子约 70个;Wolcott等^[15]在对美洲蓝蟹的研究中,指出精子在纳精囊中储存 12个星期后有 50%的精子损失;蓝蟹一般一生孵化 2~6批卵,平均每批 3×10^6 个;最后精卵比约为 83:1。不过,Hankin等^[58]指出雌蟹的怀卵量随着雌性规格的增加而增加,而且规格大的迟于小的雌蟹蜕壳,因此规格大的雌蟹产生精子限制的可能性比较高^[10-11]。然而最近研究发现,雌性的产卵量随着雄性产物的储存量而变化^[6],雌蟹的生殖潜力可能因为其储存的精子数量而提高^[59]。另外,Rubolini^[60]在对一种淡水小龙虾(*Austropotamobius italicus*)的研究中指出规格大的雌性由于本身生殖系统的老化而产生的卵的数量及受精率较小的低。因此,光从雌蟹的规格及最后产出的卵子的量和所存的精子量进行对比来推算天然种群受精程度就有可能产生比较大的偏差。因此,要想确切知道蟹类资源交配受精过程中总的精子(或精英)的需求还有很多问题需要解决。

Eber等^[18]以加拿大纽芬兰岛波恩湾的雪蟹资源为例,从种群动力学的角度探讨了形态不成熟的雄性在一个天然种群中得到交配机会的可能性,这与处于低开发状态下佛罗里达德蓝蟹资源演化规律较一致^[9]。因为在一个原始或刚被开发的种群中,初次交配和多次交配雌性的比率和形态上成熟与不成熟的种群结构随时间是不断变化的,当一个种群出现老龄化(stagnant)后,内禀增长率不断降低,整个种群被形态成熟的多次交配的老蟹所占据,补充群体就很少;但随着种群自身的更替及对资源开发的加剧,补充群体大量增加,这时整个种群被那些刚经青春期前蜕壳(prepuberal molt),输精管中刚生成精英规格较小的雄性所占据,使形态未成熟的个体得到了充分交配的机会。Sainte-Marie等^[61]在野外调查中也发现了形态未成熟但已进行交配的个例。另外,形态学研究发现,在进行青春期前退壳前后,蟹类也存在一定的异速生长,只是没有青春期那么明显罢了^[62-63]。这说明自然界种群在未开发的状态下,也有可能存在精子限制现象。

5 展望

精子发生的过程对于生物来说是相对缓慢而昂贵的,目前已有很多事实说明雄性不总是拥有充分的精子去和卵子结合^[64-65]。得不到充分的精子供应,必然影响雌蟹受精的成功率,所以精子限制也就发生了^[17-66]。研究表明在现行的捕捞政策下,雄蟹的交配频率及规格是造成天然种群精子限制现象的主要原因,而独特的生殖系统及逐步改变的种群结构则加剧了这种现象;科学家们业已探讨了产生精子限制现象的诸多因素、存在的可能性及其可能产生的后果(如改变种群结构及可操作性性比)。但到目前为止,通过对照实验及野外调查,我们对有些可能存在的因素还不十分明确,如到底雌蟹的产卵量跟精子接受量是否有关^[9];对有些因素还没给以考虑,如既然不同蟹个体之间的精子存在竞争,那么来同一只蟹的精子是否也存在由于竞争而导致限制;另外,目前已进行的工作也仅限于对产生精子限制现象可能性的把握上^[4-11,14-15],还没有建立起一套判别精子限制现象的完整理论或模型,尽管Sato等^[12]利用锯足软腹蟹——一种未开发的种类,作为模式生物对处在目前选择性捕捞雄蟹渔业生产下的生殖成功率进行了模拟,但由于是在人为条件下,没有综合考虑到可能受自然条件因素(如温度、地域及捕

食者等)对整个种群产生的影响及危害,加之物种间的差异[石蟹科的经济种,如短足拟石蟹^[10-11]、堪察加拟石蟹(*Paralithodes camtschatica*)^[67]有一定参考],也不一定适用于其它大型经济开发的蟹类,不能直接给出其它种类目前正遭受精子限制种群危险的程度的判定^[6,9]。因此,建立海洋保护区^[68]及把捕捞季节推迟到生殖季节之后^[14]都是很好的方法。另外, Gardner等^[69]对澳大利亚塔斯马尼亚巨大拟滨蟹 *Pseudocarcinus gigas* 在雌雄兼捕状态下的资源状况进行了研究,结果表明这种蟹不存在精子限制现象,这对于处于我国的渔业捕捞模式下的蟹类管理有一定的指导意义。

参考文献:

- [1] Levitan D R, Petersen C. Sperm limitation in the sea [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10(6): 228—231
- [2] Wedell N, Gage M J G, Parker G A. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17: 313—320
- [3] Dewsbury D A. Ejaculate cost and male choice [J]. *The American Naturalist*, 1982, 119: 601—610
- [4] Carver A M, Wolcott T G, Wolcott D L, et al. Unnatural selection: Effects of a male-focused size-selective fishery on reproductive potential of a blue crab population [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, 319: 29—41.
- [5] Kendall M S, Wolcott D L, Wolcott T G, et al. Reproductive potential of individual male blue crabs *Callinectes sapidus* in a fished population: depletion and recovery of sperm number and seminal fluid [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, 58: 1168—1177.
- [6] Hines A H, Jivoff P R, Bushmann P J, et al. Evidence for sperm limitation in female blue crabs (*Callinectes sapidus*) [J]. *Bulletin of Marine Science*, 2003, 72: 287—310.
- [7] Jivoff P R. Sexual competition among male blue crab *Callinectes sapidus* [J]. *Biological Bulletin*, 1997, 193: 368—380
- [8] Jivoff P R. The relative roles of predation and sperm competition on the duration of the post-copulatory association between the sexes in the blue crab *Callinectes sapidus* [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1997, 40: 175—185.
- [9] Sainte-Marie B, Sogin J M, Carpentier M. Interannual variability of sperm reserves and fecundity of parous females of the snow crab (*Chionoecetes opilio*) in relation to sex ratio [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2002, 59(12): 1932—1940
- [10] Sao T, Ashida E M, Wada S, et al. Effects of mating frequency and male size on ejaculate size and reproductive success of female spiny king crab *Paralithodes brevipes* [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 296: 251—262
- [11] Sao T, Ashida E M, Goshima S. Negative effects of delayed mating on the reproductive success of female spiny king crab *Paralithodes brevipes* [J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2005, 25(1): 105—109.
- [12] Sao T, Goshima S. Impacts of male-only fishing and sperm limitation in manipulated populations of an unfished crab *Haplogaster dentata* [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 313: 193—204
- [13] Sao T, Ashida E M, Jinho T, et al. Variation of sperm allocation with male size and recovery rate of sperm numbers in spiny king crab *Paralithodes brevipes* [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 312: 189—199
- [14] Sao T, Ashida E M, Jinho T, et al. Female choice in response to risk of sperm limitation by the stone crab *Haplogaster dentata* [J]. *Animal Behaviour*, 2007, 73: 331—338.
- [15] Wolcott T D L, Holkins C W B, Wolcott T G. Early events in seminal fluid and sperm storage in the female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun: Effects of mating history, male size, and season [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, 319: 43—55
- [16] Fukui Y. Timing of copulation in the molting and reproductive cycles in a grapsid crab *Gaetea depressus* (Crustacea: Brachyura) [J]. *Marine Biology*, 1993, 117: 221—226.
- [17] Rondeau A, Sainte-Marie B. Variable mate-guarding time and sperm allocation by male snow crab (*Chionoecetes opilio*) in response to sexual competition and their impact on the mating success of females [J]. *Biological Bulletin*, 2001, 201: 204—217.
- [18] Elner R W, Beninger P G. Multiple reproductive strategies in snow crab *Chionoecetes opilio*: Physiological pathways and behavioral plasticity [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, 193: 93—112
- [19] Koga T, Hermi Y, Muiji M. Sperm competition and the assurance of underground copulation in the sand bubbler crab *Scopimera glabra* (Brachyura: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 1993, 13: 134—137
- [20] Jensen P C, Orensanz J M, Armstrong D A. Structure of the female reproductive tract in the Dungeness crab (*Cancer magister*) and implications for the mating system [J]. *Biological Bulletin*, 1991, 90: 336—349.
- [21] Sainte-Marie G, Sainte-Marie B. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber and vagina of the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*) [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1998, 76: 1589—1604
- [22] Shauna J O, Hankin D G. The sperm plug is a reliable indicator of mating success in female Dungeness crab *Cancer magister* [J].

- Journal of Crustacean Biology 2004, 24(2): 314—326
- [23] Diesel R. Sperm competition and the evolution of behavior in Brachyura: with special reference to spider crabs (Decapoda: Majidae) [M]. Crustacean Sexual Biology 1991: 145—163
- [24] Bawab F M, El Sherief S S. Stages of the reproductive cycle of the female crab *Portunus pelagicus* (L., 1758) based on the anatomical changes of the spermatheca (Decapoda: Brachyura: Portunidae) [J]. Crustaceana, 1988, 54(2): 139—148
- [25] Bawab F M, El Sherief S S. Contributions to the study of the origin, nature and formation of the plug in spermatheca of the female crab *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1966) (Decapoda: Brachyura) [J]. Crustaceana, 1989, 57(1): 9—24
- [26] Ryan E P. Structure and function of the reproductive system of the crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst) (Brachyura: Portunidae) [J]. The male system, in proceedings on the Symposium on Crustacean, Symposium Series 2 [R]. Marine Biological Association of India 1967: 506—521.
- [27] Hirsch G W. A comparison of sperm morphologies, transfer and sperm mass storage between two species of crab *Ovalipes ocellatus* and *Libinia emarginata* [J]. International Journal of Invertebrate Reproduction and Development 1986, 10: 78—85.
- [28] Andersson M. Sexual Selection [M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1994.
- [29] Jivoff P R, Hines A H. Female behaviour: sexual competition and mate guarding in the blue crab *Callinectes sapidus* [J]. Animal Behaviour 1998, 55: 589—603.
- [30] Bushmann P J. Concurrent signals and behavioural plasticity in blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun) courtship [J]. Biological Bulletin 1999, 197: 63—71
- [31] Claxton W T, Govind C K, Eber R W. Chela function, morphometric maturity and the mating embrace in male snow crab *Chionoecetes opilio* [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 1994, 51: 1110—1118.
- [32] McMullen J C, Yoshihara H T. Deposition of unfertilized eggs in unmated king crabs *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) [J]. Transactions of the American Fisheries Society 1971, 100: 583—584.
- [33] Smith B D, Jamieson G L. Possible consequences of intensive fishing for males on the mating opportunities of Dungeness crabs [J]. Transactions of the American Fisheries Society 1991, 120: 650—653.
- [34] Reynolds J D. Animal breeding systems [J]. Trends in Ecology and Evolution 1996, 11: 68—72.
- [35] Madjani A B, Butler M J. Sperm economy and limitation in spiny lobsters [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology 1999, 46: 14—24.
- [36] Torres Vila L M, Rodríguez Molina M C. Delayed mating reduces reproductive output of female European grapevine moth *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. Bulletin of Entomological Research 2002, 92: 241—249.
- [37] Huang F, Subramanyam B. Effects of delayed mating on reproductive performance of *Podja interpunctella* (Hubner) (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. Journal of Stored Products Research 2003, 39: 53—63.
- [38] Paul A J, Adams A E. Breeding and fertile period for female *Chionoecetes bairdi* (Decapoda: Majidae) [J]. Journal of Crustacean Biology 1984, 4: 589—594.
- [39] Sainte-Marie B, Lovrich G A. Delivery and storage of sperm at first mating of female *Chionoecetes opilio* (Brachyura: Majidae) in relation to size and morphometric maturity of male parent [J]. Journal of Crustacean Biology 1994, 14(3): 508—521
- [40] Smith L D. The impact of limb autonomy on mate competition in blue crabs *Callinectes sapidus* Rathbun [J]. Oecologia 1992, 89: 494—501.
- [41] Qvamsund A, Forsgren E. Should females prefer dominant males? [J] Trends in Ecology and Evolution 1998, 13: 498—501
- [42] Jivoff P R. A review of male mating success in the blue crab *Callinectes sapidus* in reference to the potential for fisheries induced sperm limitation [J]. Bulletin of Marine Science 2003, 72(2): 273—286
- [43] Rand A S, Ryan M J, Wilczynski W. Signal redundancy and receiver permissiveness in acoustic mate cognition by the Tongan frog *Physalaemus pustulosus* [J]. American Zoologist 1992, 32: 81—90
- [44] Chariton I L E, Card R T. Behavioral interactions in the courtship of *Limantzia dispar* (Lepidoptera: Limantziidae) [J]. Annals of the Entomological Society of America 1990, 83(1): 89—96
- [45] Bastock M. Courtship: an ethological study [M]. Aldine Publishing Company, Chicago, 1967
- [46] Lynne U, Feliciya H, Taylor A, et al. Female sex pheromone-mediated effects on behavior and consequences of male competition in the shore crab (*Carcinus maenas*) [J]. Journal of Chemical Ecology 2003, 29(1): 55—70
- [47] Kendall M S, Wolcott T G. The influence of male mating history on male-male competition and female choice in mating associations in the blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun) [J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 1999, 239: 23—32
- [48] Parker G A, Ball M A, Stockley P, et al. Sperm competition games: a prospective analysis of risk assessment [J]. Journal of the Royal Statistical Society Series B 1997, 264: 1793—1802.
- [49] Pizzari T, Cornwallis C K, Iovle H, et al. Sophisticated sperm allocation in male fowl [J]. Nature 2003, 426: 70—74

- [50] Warner R R, Shapiro D Y, Marcotrio A, et al. Sexual conflict males with the highest mating success convey the lowest fertilization benefits to females [J]. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 1995, 262: 135—139
- [51] Markow T A, Quaid M, Kerr S. Male mating experience and competitive courtship success in *Drosophila melanogaster* [J]. *Nature* 1978, 276: 821—822
- [52] Nakasuru K, Kramer D L. Is sperm cheap? Limited male fertility and female choice in the Lemon Tetra (Pisces Characidae) [J]. *Science* 1982, 216: 753—755
- [53] Schwartz J M. Effect of sexual experience on male mating success in *Drosophila silvestris* [J]. *Animal Behaviour* 1991, 42: 1017—1019
- [54] Bissonnath C J, Wiklund C. Effect of male mating history and body size on ejaculate size and quality in two polyandrous butterflies: *Pieris napi* and *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *Functional Ecology* 1996, 10: 457—464
- [55] Parker G A. Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies [J]. *Behaviour* 1974, 48: 157—184
- [56] Kendall M S, Wolcott D L, Wolcott G, et al. Influence of male size and mating history on ejaculates in the blue crab *Callinectes sapidus* [J]. *Marine Ecology Progress Series* 2002, 230: 235—240
- [57] Yamasaki A, Fujita S, Uchino K, et al. Research into the ecology of snow crabs in the waters off Kyoto Prefecture. X. Numbers of sperm in the spermathecas of female snow crabs [J]. *Bulletin of the Kyoto Institute of Oceanic and Fishery Science* 1994, 17: 19—24
- [58] Hankin D G, Butler T H, Wild P W, et al. Does intense fishing on males impair mating success of female Dunghess crabs [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1997, 54(3): 655—669
- [59] Saint-Marie B. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab *Chionoecetes opilio* in the northwest Gulf of Saint Lawrence [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1993, 50: 2147—2156
- [60] Rubolini D, Galotti P, Pupin F, et al. Repeated mating and sperm depletion in the freshwater crayfish *Austropotamobius italicus* [J]. *Freshwater Biology* 2007, 52(10): 1898—1906
- [61] Saint-Marie B, Hazel F. Moulting and mating of snow crabs *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius), in shallow waters of the northwestern Gulf of Saint Lawrence [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1992, 49: 1282—1293
- [62] Simpedrom P, Gonzalez-Gurrutian E, Freije J, et al. Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain [J]. *Journal of Crustacean Biology* 1999, 19(3): 578—592
- [63] Halling S, Smith K D, deLestang S, et al. Does the largest chela of the males of three crab species undergo an allometric change that can be used to determine morphometric maturity [J]. *Journal of Marine Science* 2006, 63(1): 140—150
- [64] Gage M J G, Cook P A. Sperm size or numbers? Effects of nutritional stress on euphyne and apyrene sperm production strategies in the moth *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Functional Ecology* 1994, 8: 594—599
- [65] Preston B T, Stevenson I R, Pemberton J M, et al. Dominant rams lose out by sperm depletion [J]. *Nature* 2001, 409: 681—682
- [66] Svensson M G E, Marling E, Iäqvist J. Mating behavior and reproductive potential in the tumb moth *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Insect Behavior* 1998, 14: 343—359
- [67] Cunningham C W, Blackstone N W, Buss L W. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors [J]. *Nature* 1992, 355: 539—542
- [68] Allson G W, Lubchenco J, Carr M H. Marine reserves are necessary but not sufficient for marine conservation [J]. *Applied Ecology* 1998, 8: 79—92
- [69] Gardner C, Williams H. Maturation in the male giant crab *Pseudocarcinus gargas* and the potential for sperm limitation in the Tasmanian fishery [J]. *Marine and Freshwater Research* 2002, 53(3): 661—667