

# 对虾的行为生态学研究进展\*

## I. 对虾的行为习性

张沛东<sup>1</sup> 张秀梅<sup>1\*\*</sup> 李健<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 中国海洋大学 海水养殖教育部重点实验室, 青岛 266003; <sup>2</sup> 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071)

**【摘要】** 由于对虾特殊的生态习性及其在海水养殖业中的重要地位, 许多国家都开展了对虾行为生态学研究. 本文综述了近年来国内外关于对虾行为习性的研究进展, 着重介绍了不同生境中对虾的摄食、运动、防御、交配、产卵、蜕皮及潜底和浮现等行为习性, 并探讨了不同生境中对虾行为习性的差异. 在此基础上, 提出了目前在对虾行为学研究中存在的一些问题以及今后的研究方向, 即对虾在不同生境中的摄食策略及机制、对环境因子的选择及适应能力和对虾行为学理论在生产实践中的应用等.

**关键词** 对虾 行为习性 生境

**文章编号** 1001-9332(2006)01-0127-04 **中图分类号** Q959.223 **文献标识码** A

**Research advances in behavioral ecology of penaeid shrimps I. Behavior of penaeid shrimps.** ZHANG Peidong<sup>1</sup>, ZHANG Xiumei<sup>1</sup>, LI Jian<sup>2</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Mariculture of Education Ministry, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; <sup>2</sup>Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(1):127~130.

The behavioral ecology of penaeid shrimps has been studied extensively in many countries due to their special ecological habit and important position in sea water aquaculture. This paper reviewed the recent literatures on the behavior of penaeid shrimps, including feeding, locomotion, defense, mating, spawning, molting, burrowing and emergence, with the differences of the behavior in different habitats discussed. The existing research problems, and the study directions of penaeid shrimps in the future, *e. g.*, the feeding strategies and mechanisms in various circumstances, the selection and adaptability to environmental factors, and the practical application of penaeid shrimps behavior theory, were put forward.

**Key words** Penaeid shrimps, Behavior, Habitat.

## 1 引言

对虾的行为可区分为与其生理功能如摄食、蜕皮或生殖等有关的一些本能行为, 以及它们对环境因素如光照、水流、底质、溶解氧、盐度或温度等的反应行为. 通过对对虾行为习性的观察与研究, 不仅可从行为学角度了解和掌握对虾的代谢特征、生理状况和营养状况, 为对虾的行为调控及其它生产管理提供理论指导, 而且对改善对虾养殖环境, 优化养殖、增殖技术等具有重要意义. 由于对虾特殊的生态习性及其在海水养殖业中的重要地位, 许多国家都开展了对虾行为生态学研究, 积累了一些关于对虾摄食、蜕皮和交配等行为习性的研究资料. 本文总结归纳这些研究成果, 旨在为对虾行为学研究的进一步开展和对虾快速健康养成提供参考.

## 2 对虾的行为习性

### 2.1 摄食行为(Feeding behavior)

摄食是动物为了获取食物而表现出的一些单独的行为时相或动作依次交替的复杂过程. 它从动物获得食物信号开始, 终止于最后将其吞食或摒弃. 由于摄食行为的复杂性, 要阐明摄食机制并不容易.

#### 2.1.1 食性和摄食感觉 一般称对虾为杂食性动物<sup>[2, 5, 12]</sup>.

件下, 对虾对食物均表现出偏好性和选择性<sup>[15, 18, 22]</sup>. 在实验室条件下, 只要提供选择, 对虾在各发育阶段都对食物表现出一定的偏向性和选择性<sup>[2, 12, 20]</sup>. 由此可见, 尽管对虾的食物组成具有较高的多样性, 但对虾对饵料仍旧存在选择性. 影响饵料选择性的主要因子有生境、饵料种类、丰度、最大能量收益、饵料的诱食性、对虾对饵料的利用及饵料间的相互作用等.

一些学者<sup>[7-9]</sup>研究表明, 调控对虾摄食行为的感觉形式主要是化学感觉, 即嗅觉(Olfaction)和味觉(Gustation). 嗅觉感觉器官是第1触角, 味觉感觉器官是口器附肢和步足. 两种化学感觉的功能也不同, 前者主要在寻食过程中起作用, 后者则主要调控进食过程. 诱发对虾摄食行为的化学刺激物主要是蛋白质、氨基酸、三甲胺、甜菜碱和高度不饱和脂肪酸等.

**2.1.2 摄食过程** 根据对虾的摄食行为时相和化学感觉功能, 可以把对虾的摄食过程概括成图1所示.

寻食时, 对虾迅速利用其前3对步足对底层物质进行搜索<sup>[12, 21, 36]</sup>. 处于游动状态的对虾, 步足在身体两侧频繁摆动, 寻找食物<sup>[36]</sup>. 另外, 有时对虾也借助游泳足的扒刨及尾

\* 国家“十五”科技攻关项目(2004BA526B0201)和中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室基金资助项目.

\*\* 通讯联系人.

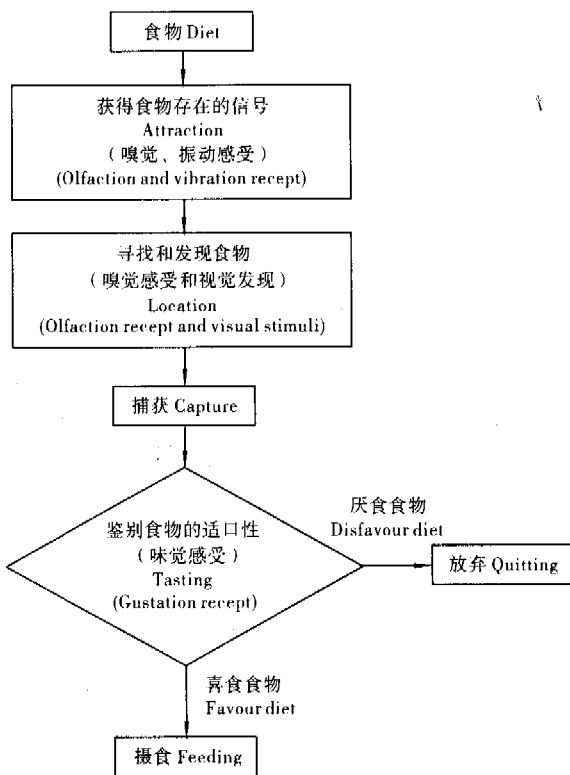


图1 对虾的摄食过程

Fig. 1 Feeding process of penaeid shrimps.

扇的拍击来帮助寻找食物<sup>[21, 35]</sup>。一旦发现食物,对虾立即用步足将食物抱住并送至口器。厌食食物、沙砾和其他不能食用的物质通常被丢弃,尽管它们中的一些物质可能会被消化或有助于食物的碾碎。对于喜食食物,小颗粒的食物直接吞食,而大块食物要经第三颚足抱持,大颚撕扯、切割及磨碎后方可摄食,小颚则用来协助把持、咀嚼食物<sup>[2, 12, 21]</sup>。

对虾的摄食方式随个体发育而变化,幼体阶段的对虾多营浮游生活,以附肢划动滤食水中的微型浮游藻类及悬浮颗粒,有的亦具有一定的捕食能力。发育至后期的幼体对虾逐渐转向营底栖生活,其摄食方式亦由滤食性为主逐渐转向捕食性为主。幼虾营底栖生活后,其摄食方式完全为捕食性<sup>[2]</sup>。

## 2.2 运动行为(Locomotion behavior)

对虾的运动方式主要有游泳、跳跃和爬行等几种形式。游泳主要依靠游泳足的频繁摆动,尾扇起到维持身体平衡的作用<sup>[35, 36]</sup>。对虾游泳足发达,游泳能力较强。跳跃主要是由收缩、弯曲腹部,拍动尾扇击水完成,腹部发达的种类可以做连续的向后跃起,距离可达10 m以上<sup>[12, 36]</sup>。爬行是由步足的活动完成的,身体两侧的步足交替在底质上移动使身体前进或后退<sup>[36]</sup>。

对虾各发育阶段均有其特定的运动方式,无节幼体以附肢拍动做不连续的游动;蚤状幼体可做向前的蝶泳式游动或腹面向上的仰游;糠虾幼体则倒立于水中向后做游泳式弹跳<sup>[12, 36]</sup>。

自然生境中,大部分对虾的运动行为具有节律性,并受光、潮汐、昼夜变化和食物等因素的影响<sup>[12]</sup>。

## 2.3 防御行为(Defence behaviour)

反应行为,一般可以区分为初级防御(Primary defence)和次级防御(Secundary defence)两大类<sup>[34]</sup>。自然生境中,对虾的防御行为以潜底、隐蔽等初级防御为主,次级防御只是做连续的弹跳。但在养殖环境中,尤其是高密度工厂化养殖环境,则以次级防御为主导。对虾弹跳时,迅速向下屈曲腹部,尾扇向前拍击,从而将头胸甲和腹部间的水迅速压出,这种腹部运动产生向后的运动力,同时也产生一个旋转力,使得对虾身体后端上升而前端下降,对虾向后向上跳跃,使它们难以被捕获<sup>[12, 13]</sup>。

对虾的初级防御主要有以下几种:1)白天潜底,夜晚浮现。绝大多数对虾白天潜入底质,夜晚浮现<sup>[30, 38, 41]</sup>。而对虾的捕食者大多是视觉捕食者,它们需要光线以及相当清澈的水体以便看见猎物。对虾所采取的白天潜底、夜间浮现的行为模式可抵御视觉捕食者,因为对虾在黑暗中浮现活动时,捕食者难以看见它们<sup>[12, 28]</sup>。2)栖息于海藻丰富的区域。许多对虾科的稚虾生活在海藻丰富的水域<sup>[1, 23, 26]</sup>,这使得它们很难被捕食者发现。3)选择混浊度较高的水体。浑浊的水体可以降低水中的能见度,从而减少被捕食的可能性。这类对虾白天很少潜底,较典型的有白滨对虾(*Litopenaeus setiferus*)、印度明对虾(*Fenneropenaeus indicus*)、墨吉明对虾(*F. merguensis*)以及中国明对虾(*F. chinensis*)<sup>[12, 32]</sup>。4)减少化学物质的释放。许多鱼类具有高度发达的化学感觉机能,能够通过感知水体中的氨基酸定位猎物。对虾的氨基酸排泄量非常低,如食用对虾(*Penaeus esculentus*)含氮排泄物中氨基酸含量小于2%<sup>[11]</sup>,从而可被捕食者感知的化学物质很少,降低了被捕食的危险。对虾的这些防御行为可使它们成功地避开捕食者,从而维持种群的稳定。

## 2.4 交配行为(Mating behaviour)

对虾的交配时期因纳精囊种类不同而异。拥有开放型纳精囊的对虾在蜕皮周期的末期(C<sub>4</sub>期)交配,而封闭型纳精囊类型的对虾在交配前要进行生殖蜕皮,因此在蜕皮周期的初期(A期)交配。由于对虾多在夜间蜕皮,因此大多数封闭型纳精囊类型的对虾也在夜间交配<sup>[12, 36, 39]</sup>。

对虾的交配行为大致可分为4个连续的阶段:1)追逐期;2)试探期;3)抱持期;4)卷曲期<sup>[4, 14, 29, 40]</sup>。交配结束后,雌雄虾分开,各自游去。不同种对虾间的交配行为略有差异,如白滨对虾等大多数对虾在卷曲期雄虾将身体横转90度,与雌虾呈“十”字形交叉,然后旋转、卷曲腹部垂直环抱住雌虾虾体中部,大致呈现U形扣住雌虾;而日本囊对虾(*Marsupenaeus japonicus*)在卷曲期雄虾不翻转,始终与雌虾上下平行;凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)雄虾在卷曲期时,身体横转和腹部卷曲的角度均减少<sup>[29]</sup>。保罗美对虾(*F. paulensis*)雌虾在交配前和交配期一直呆在底部并不游动<sup>[14]</sup>。

对虾的精囊传输方式因纳精囊类型不同而异。封闭型纳精囊对虾,例如日本囊对虾、斑节对虾(*P. monodon*)和中国明对虾<sup>[25]</sup>,成熟雄虾把它们的精囊排到刚蜕完皮雌虾的柔软的纳精囊里。而开放型纳精囊对虾,例如凡纳滨对虾,成熟雄虾直接把它们的粘性精囊黏附在雌虾的坚硬纳精囊上<sup>[29]</sup>。由于精囊传输方式的不同,封闭型纳精囊对虾雌体比

为<sup>[39]</sup>。而且因交配时间有限,封闭型纳精囊对虾具有更高的交配技巧且雌虾需要更强的吸引雄虾的能力。对虾异体间相互吸引的机制目前还未真正了解,但一般认为,在对虾雌体的排泄物中都含有性外激素,而这种激素可以由雄体的小触角感知<sup>[17,29,39]</sup>。

### 2.5 产卵行为(Spawning behavior)

交配后的对虾有些立即产卵,有些则需较长的时间间隔。开放型纳精囊对虾大多在交配后数小时至数天内产卵,而封闭型纳精囊对虾则间隔时间较长,如中国明对虾交配后甚至要5~6个月才产卵<sup>[36,39]</sup>。

对虾常于夜间产卵,但不同种类和个体间也存在一定差异。如日本囊对虾一般在21:00~03:00产卵<sup>[39]</sup>。中国明对虾的产卵时间通常为21:00~00:00<sup>[25,36]</sup>。而大部分斑节对虾的产卵行为发生在22:00~02:00<sup>[31]</sup>。墨吉明对虾的产卵时间较早,一般在18:30~23:00<sup>[19]</sup>。不同种类和个体间产卵时相的差异可能是因为卵母细胞成熟的时间不同造成的<sup>[39]</sup>。

概括一些学者<sup>[19,31,36]</sup>的研究成果,对虾的产卵行为一般分为4个过程:静止(蛰伏)期、产卵前期、产卵期和产卵后期。静止(蛰伏)期的显著特点是对虾静止不动,不摄食,这一时期大约持续30~180 min。产卵前期,对虾运动积极、活跃,并不时剧烈弯曲身体。同时,对虾卵巢的外形发生显著变化,卵巢的边缘和颜色越来越模糊及不可见,在卵巢和外骨骼间看起来像一个空洞。产卵前期大约持续60~180 min。产卵期大约持续3~5 min。产卵时,雌虾一般伏在水表层,头部分露出水面,其3~5对步足快速抓挠、拍打其躯体,挤出卵粒。产出的卵由腹肢有力的摆动分散开。每30~60 s,雌虾或者变化一下姿势,或者慢慢游动到另外一个位置。产卵期间,雌虾有时落到底层休息几秒,但并不停止产卵。产卵结束后,雌虾静伏水底休息1~2 min。然后进入产卵后期。这一期间,对虾又开始积极运动,扰动水流以保证卵子在水中漂浮,该期大约持续60 min。

对虾有多次产卵的习性,它们的卵巢可以多次发育、多次成熟,成熟的卵子产出后,卵巢内还有大量小卵继续发育成熟而再行产卵。在繁殖期内,1尾亲虾有时可产卵3~4次,最多可达7~8次,每次产卵间隔时间4~11 d,整个产卵可持续1个月,也有的对虾超过1个半月<sup>[25]</sup>。

### 2.6 蜕皮行为(Moulting behavior)

甲壳动物生长发育总是与蜕皮联系在一起。对虾每隔几天或几周蜕皮一次,旧壳的脱落是蜕皮周期中最明显的标志。蜕皮周期可分为蜕皮(molt或ecdysis)、蜕皮后(postmolt或metecdysis)、蜕皮间(intermolt或aneecdysis)和蜕皮前(pre-molt或proecdysis)<sup>[6,12]</sup>。根据功能不同,对虾的蜕皮可分为发育蜕皮或变态蜕皮、生长蜕皮和生殖蜕皮等<sup>[36]</sup>。蜕皮除与生长、变态有关外,还可通过蜕皮蜕掉甲壳上的附着物和寄生虫及可使残肢再生,因此蜕皮对于对虾的生长和生存有重要意义。

对虾蜕皮一般都发生在晚上。对虾的蜕皮行为在中国明对虾<sup>[23,35]</sup>、桃红美对虾(*Farfantepenaeus durarum*)<sup>[12]</sup>、食用对虾<sup>[37]</sup>、墨吉明对虾<sup>[27]</sup>和滑背新对虾(*Metapenaeus bennettiae*)<sup>[12]</sup>等的研究中得到详细描述。对虾在蜕皮之前常侧卧水

底,腹部屈伸,头胸部因大量吸水明显膨大,腹肢间歇性地缓缓划动,随后虾体急剧屈伸,将头胸甲与第一节背面连接处的关节膜裂开,蜕皮就开始了。蜕皮时,对虾尾足互相折叠,腹部急剧屈伸。腹部的甲壳向后滑落,并推动眼睛和触角脱出旧壳。然后,身体剧烈地震颤,身体前端压低,头胸甲的后端举起与身体分离。

蜕皮是一个复杂的生理过程,且需要消耗大量的能量。新皮合成及维持代谢通过动用贮存物质及旧壳的再吸收完成<sup>[6,36]</sup>。蜕皮过程受Y器官分泌的蜕皮激素、X器官分泌的蜕皮抑制激素及其它内外源因子调控<sup>[6,12,44]</sup>。

蜕皮还会影响到对虾摄食、运动、防御和生殖等行为的实现。如对虾蜕皮完成后,其身体柔软,活动力有限,防御能力降低,因此极易受到攻击<sup>[12,25]</sup>。另外,封闭型纳精囊类型的对虾在交配前必须发生生殖蜕皮,因此它们的交配行为由蜕皮行为来调节<sup>[6]</sup>。

### 2.7 潜底和浮现行为(Burrowing and emergence)

通过野外观察对虾捕获量的变化情况发现,绝大多数对虾在白天潜入底质,而在夜晚浮现<sup>[3,12]</sup>。实验室内对食用对虾<sup>[38]</sup>、褐美对虾(*Farfantepenaeus aztecus*)<sup>[41]</sup>、日本囊对虾<sup>[12]</sup>以及凡纳滨对虾<sup>[30]</sup>等的行为观察也证实了这一点。

潜底有两个明显的优势,即减少能量消耗和抵御捕食者<sup>[6,10,36]</sup>。对虾的潜底主要是利用游泳足的扒刨,步足的后推及触角鳞片 and 尾扇的运动来实现<sup>[12,36]</sup>。

潜底的深度随种类及个体大小不同而异。结群新对虾(*Metapenaeus macleanyi*)全部潜入底质,身体大约离底质表面1 cm<sup>[12]</sup>。日本囊对虾潜入约3~4 cm或更深<sup>[36]</sup>。桃红美对虾个体越大,潜底深度越深<sup>[12]</sup>。中国明对虾、白滨对虾潜底较浅,往往仅将身体潜入底质中而额角、眼柄及触角多置于底质之外<sup>[36]</sup>。小个体食用对虾很少潜底,相反大个体成虾却潜底很深,仅尾节的脊背能被看到<sup>[24]</sup>。

对虾浮现后,并不是一直在运动,即活动与浮现的模式可能并不一样。如褐美对虾,浮现模式是单峰型,在黄昏后到拂晓前一直浮现,而活动模式却是双峰型,在黄昏和拂晓时最为活跃,中间时间运动减弱。这可能是由于浮现和活动反应是由不同的光强所激发的<sup>[12]</sup>。

对虾浮现的持续时间依赖于日周节律<sup>[24]</sup>、水温<sup>[24]</sup>、光强<sup>[24,38]</sup>和蜕皮<sup>[24,37]</sup>等。

## 3 展 望

有关鸟类和昆虫的行为生态学被广泛研究<sup>[16,33,42,43]</sup>,而关于水产动物的行为生态学研究尚不多见。到目前为止,有关对虾的行为生态学研究多集中在蜕皮、产卵和交配等行为习性的观察、食性的分析、运动、攻击和防御行为等的描述,多属经典描述性质的研究。而揭示对虾在不同生境中的摄食策略及机制、行为特征变化、对环境因子的选择及适应能力等相关行为生态学知识的积累还较薄弱,应为今后对虾行为生态学研究的重点。

同时,对虾行为生态学的理论知识在生产实践中的应用将成为另一个研究热点。如通过研究对虾栖息地选择、对各种环境因素的反应等行为特征以改善养殖环境;通过研究对

虾交配机制、繁殖周期及繁殖行为以改善对虾的人工繁育技术,改进资源保护和增殖措施,进行合理的资源管理;通过调控对虾的摄食行为和运动行为以提高对虾的成活率和生长率,改善对虾的增殖放流技术等。

### 参考文献

- Sánchez AJ. 1997. Habitat preference of *Penaeus duorarum* Burkenroad (Crustacea: Decapoda) in a tropical coastal lagoon, southwest gulf of Mexico. *J Exp Mar Biol Ecol*, 217(1): 107~117
- Bailey-Brock JH, Mess SM. 1992. Penaeid taxonomy, biology and zoogeography. In: Fast AW, eds. Marine Shrimp Culture: Principles and Practices. The Netherlands; Elsevier Science Publisher. 9~27
- James MB, Khan MH. 1999. Use of intertidal and adjacent mudflats by juvenile penaeid shrimps during 24-h tidal cycles. *J Exp Mar Biol Ecol*, 232(1): 39~60
- Brisson S. 1986. Observations on the courtship of *Penaeus brasiliensis*. *Aquaculture*, 53(1~2): 75~78
- Roberto B, Chimal ME, Gaxiola G, et al. 2000. Growth, metabolic rate, and digestive enzyme activity in the white shrimp *Litopenaeus setiferus* early postlarvae fed different diets. *J Exp Mar Biol Ecol*, 255(1): 21~36
- Chang ES. 1995. Physiological and biochemical changes during the molt cycle in decapod crustaceans: An overview. *J Exp Mar Biol Ecol*, 193(1~2): 1~14
- Chen N-S(陈楠生). 1995. Behavior of juvenile *Penaeus chinensis* O'SBECK. *Mar Sci* (海洋科学), 18(6): 32~37 (in Chinese)
- Chen N-S(陈楠生). 1996. Chemoreception in the ingestion behaviour of juvenile *Penaeus chinensis* O'SBECK. *Mar Sci* (海洋科学), 19(1): 35~39 (in Chinese)
- Coman GJ, Sarac HZ, Fielder D, et al. 1996. Evaluation of crystalline amino acids, betaine and AMP as food attractants of the giant yiger prawn (*Penaeus monodon*). *Comp Biochem Physiol*, 113(3): 247~253
- Dall W. 1986. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. *J Exp Mar Biol Ecol*, 96(1): 57~74
- Dall W, Smith DM. 1987. Changes in protein-bound and free amino acids in the muscles of the tiger prawn *Penaeus esculentus* during starvation. *Mar Biol*, 95(4): 509~520
- Dall W, Hill BJ, Rothlisberg PC, et al. 1990. Biology of the Penaeidae. In: Blaxter JHS, ed. *Advances in Marine Biology*. London: Academic Press.
- Daniel TL, Meyhofer E. 1989. Size limits in escape locomotion of caridean shrimp. *J Exp Biol*, 143(2): 245~265
- De Saint-Brisson SC. 1985. The mating behaviour of *Penaeus paulensis*. *Crustaceana*, 50(1): 108~110
- Focken U, Groth A, Coloso RM, et al. 1998. Contribution of natural food and supplemental feed to the gut content of *Penaeus monodon* Fabricius in a semi-intensive pond system in the Philippines. *Aquaculture*, 164(1~4): 105~116
- Guo Z-Y(郭志水), Shi W-P(石旺鹏), Zhang L(张龙), et al. 2004. Behavioral and morphological indices for phase transformation of oriental migratory locust *Locusta migratoria manilensis*. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15(5): 859~862 (in Chinese)
- He X-G(何绪刚), Gong S-Y(龚世园), Zhang X-P(张训蒲), et al. 2003. Reproductive biology of *Macrobrachium nipponensis* in Wuhu Lake. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 14(9): 1538~1542 (in Chinese)
- Heales DS, Vance DJ, Lonragan NR. 1996. Field observation of moult cycle, feeding behaviour, and diet of small juvenile tiger prawns *Penaeus semisulcatus* in the Embley River, Australia. *Mar Ecol Prog Ser*, 145(16): 43~51
- Hoang T, Lee SY, Keenan CP, et al. 2002. Spawning behavior of *Penaeus (Fenneropenaeus) merguensis* de Man and the effect of light intensity on spawning. *Aquac Res*, 33(5): 351~357
- Huang GQ, Dong SL, Wang F, et al. 2003. Selection and use of different diets in a study on Chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*. *J Shellfish Res*, 22(1): 547~553
- Hunt MJ, Winsor H, Alexander CG. 1992. Feeding by penaeid prawns: The role of the anterior mouthparts. *J Exp Mar Biol Ecol*, 160(1): 33~46
- Kapiris K. 2004. Feeding ecology of *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) (Decapoda: Penaeidae) from the Ionian Sea (Central and Eastern Mediterranean Sea). *Sci Mar*, 68(2): 247~256
- Kenyon RA, Lonragan NR, Hughes JM. 1995. Habitat type and light affect sheltering behavior of juvenile tiger prawns (*Penaeus esculentus* Haswell) and success rates of their fish predators. *J Exp Mar Biol Ecol*, 192(1): 87~105
- Keys SJ. 2003. Aspects of the biology and ecology of the brown tiger prawn, *Penaeus esculentus*, relevant to aquaculture. *Aquaculture*, 217(1~4): 325~334
- Ji C-L(纪成林), Chen G-H(陈光辉). 1997. The New Aquaculture Technology of Chinese Shrimp. Beijing: Jindun Press. 9~27 (in Chinese)
- Liu H, Lonragan NR. 1997. Size and time of day affect the response of postlarvae and early juvenile grooved tiger prawns *Penaeus semisulcatus* de Haan (Decapoda: Penaeidae) to natural and artificial seagrass in the laboratory. *J Exp Mar Biol Ecol*, 211(2): 263~277
- Longmuir E. 1983. Setal development, moult-staging and ecdysis in the banana prawn *Penaeus merguensis*. *Mar Biol*, 77(3): 183~190
- Minello TJ, Zimmerman RJ, Martinez EX. 1987. Fish predation on juvenile brown shrimp, *Penaeus aztecus* Ives; Effects of turbidity and substratum on predation rates. *Fish Bull*, 85: 59~70
- Misamore MJ, Browdy CL. 1996. Mating behavior in the white shrimps *Penaeus setiferus* and *P. vannamei*: A generalized model for mating in penaeidae. *J Crust Biol*, 16(1): 61~70
- Moctezuma MA, Blake BF. 1981. Burrowing activity in *Penaeus vannamei* Boone from the Caimaneo-Huizache lagoon system on the Pacific coast of Mexico. *Bull Mar Sci*, 31(3): 312~317
- Motoh H. 1981. Studies on the fisheries biology of the giant prawn, *Penaeus monodon* in the Philippines. SEAFDEC Technical Report No. 7. Iloilo, Philippines.
- Penn JW. 1984. The behavior and catchability of some commercially exploited penaeids and their relationship to stock and recruitment. In: Gulland JA, ed. *Penaeid Shrimps: Their Biology and Management*. Farnham, Surrey; Fishing News Books. 173~186
- Shang Y-C(尚玉昌), Li L-B(李留彬), Wang F(王飞), et al. 1994. Behavioral ecology of Azure-winged magpie (*Cyanopica cyana*) during its breeding period. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 5(3): 263~268 (in Chinese)
- Shang Y-C(尚玉昌). 1999. Defence behavior of animal. *Bull Biol* (生物学通报), 34(6): 4~7 (in Chinese)
- Wang A-L(王安利), Mu X-Q(毋学全), Zhou S-M(周世梅), et al. 1993. Observations on the behavior of *Penaeus chinensis* O'SBECK. *Mar Sci* (海洋科学), 16(4): 16~18 (in Chinese)
- Wang K-X(王克行). 1997. Shrimps, Prawns and Crabs Hyperplasia Breeding. Beijing: China Agricultural Press. 20~34 (in Chinese)
- Wassenberg TJ, Hill BJ. 1984. Moulting behavior of the tiger prawn *Penaeus esculentus* (Haswell). *Aust J Mar Freshw Res*, 35(6): 561~571
- Wassenberg TJ, Hill BJ. 1994. Laboratory study of the effect of light on the emergence behaviour of eight species of commercially important adult penaeid prawns. *Aust J Mar Freshw Res*, 45(1): 43~50
- Yano I, Kanna RA, Oyama RN, et al. 1988. Mating behaviour in the penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. *Mar Biol*, 97(2): 171~173
- Yano I. 1995. Final oocyte maturation, spawning and mating in penaeid shrimp. *J Exp Mar Biol Ecol*, 193(1~2): 113~118
- Yip-Hoi TA. 2003. An Investigation of effects of Dissolved Oxygen Level, Sediment Type, Stocking Density and Predation on the Growth Rate, Survivorship, and Burrowing Behavior of Juvenile Brown and White Shrimp. Graduate Faculty of North Carolina State University, A dissertation for the Degree of Doctor of Philosophy. 89~109
- Yu L-S(余林生), Meng X-J(孟祥金), Wu C-W(吴承武). 2003. Behavioral ecological study on copulation and oviposition of *Apis cerana* Fab. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 14(11): 1951~1954 (in Chinese)
- Zhai B-P(翟保平), Zhang X-X(张孝羲). 1993. Behavior of airborne insects in their migratory process, a review. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 4(4): 440~446 (in Chinese)
- Zhu X-M(朱小明), Li S-J(李少菁). 2001. Regulation of molting in crustacean larvae. *J Fish China* (水产学报), 25(4): 379~384 (in Chinese)

作者简介 张沛东,男,1975年生,博士研究生.主要从事水产动物行为生理生态学研究,发表论文6篇. Tel: 0532-82032076; E-mail: zhangpdsg@hotmail.com

责任编辑 肖红