

環境因子對蝦類行為生態的影響

陳煦森^{1、2}、鄭金華¹、陳紫嫻¹

¹水產試驗所東港生技研究中心、²國立中山大學海洋生物科技暨資源學系

前言

在人類攝取蛋白質的來源中，水產生物佔有相當的份量，除了魚之外，蝦也是餐桌上常見的菜色之一。不論漁撈或養殖，蝦的產量都與環境的變動息息相關。野外捕撈的蝦主要來自於沿岸陸棚區（水深 200 m 以淺）的底棲生態系，由於此海域環境容易受到淡水注入、陸源沉積物的輸入及表層波浪擾動所影響，其環境變動情形遠較大洋區與深海區來的劇烈。環境改變對生物體是種刺激，當蝦類感受到外在環境改變時，便藉由神經及內分泌系統的調控，表現出對應的反應。此反應可分為：(1)自身生理功能調整，例如：調整代謝速率、改變蛻殼頻率或改變激素分泌；(2)外在行為改變，例如出現遷移、潛沙等行為。倘若持續棲息在緊迫的環境中，生理改變無法克服緊迫的反應，則會導致健康狀態下降，甚至死亡。蝦類並不被認為會進行大範圍的遷移活動，海域中蝦類的種類組成與分布，便是蝦類自身對環境的適應表現在其對棲地選擇上的結果。養殖蝦類對於水體環境的好壞更是直接表現在蝦體健康狀況上。因此不論基於養殖、漁撈甚至生態保育等目的，蝦類對於環境的偏好、棲地的選擇及對應的行為反應，皆屬於重要的行為生態學研究課題。

影響蝦類行為的重要環境因子

一、水溫

水溫是影響蝦類成長的重要環境因素，許多蝦類的成長與發育都與溫度有關。在亞熱帶或溫帶海域，水溫具有明顯的季節變化，季節性成長的現象也就普遍存在於此區海域的蝦類中，例如褐蝦 (*Crangon crangon*) (Oh et al., 1999)、刀額擬海蝦 (*Haliporoides sibogae*) (Ohtomi and Matsuoka, 1998)、鬚赤蝦 (*Metapenaeopsis barbata*) (Tzeng et al., 2005)。成長速率在最適水溫時達最快，以短溝對蝦 (*Penaeus semisulcatus*) 為例，稚蝦在 30°C 的環境下，其成長速率為 22°C 時的兩倍 (0.48 mm/day)，但若將水溫提高至 34°C 時，則成長速率降低為 0.36 mm/day (Kumlu et al., 2000)。一般而言，成長速率於冬季最慢，春夏季較快。在低溫期成長速率下降，並不會造成個體死亡，反而有助於個體在產卵前的能量保存 (Hartnoll, 2006)。除此之外，水溫亦是影響蝦類生殖行為的要素之一。對分布緯度跨距廣的物種（如加州美對蝦 *Farfantepenaeus californiensis*）而言，棲息於低緯度海域的族群，由於水溫終年維持穩定少有劇烈變動，因此其生殖期發生時間較早，甚至終年都有產卵行為發生。反之，棲息於高緯度海域的族群，由於水溫季節變化

明顯，受水溫影響，使得生殖行為多發生於夏季。因此，在飼養的環境下，便可以藉由人為調整水溫的方式來刺激產卵。最適合生殖腺發育的水溫因種類而異，棲息於亞熱帶海域的大型蝦類，如短溝對蝦或白蝦 (*Litopenaeus vannamei*)，在水溫高於 25℃ 時，生殖腺便開始發育，此誘發生殖腺發育的溫度高低被認為與蝦類蛻殼週期及成功率有關 (Aktaş et al., 2003; Yamada et al., 2007; Kumlu et al., 2011)。

二、鹽度

鹽度被認為是影響蝦類遷移的關鍵因子，尤其是生活史中須依賴河口或潟湖環境作為孵育場的種類。具有此生活史類型的蝦類以草蝦 (*Penaeus monodon*) 或短溝對蝦等種類為代表。雨季期間，來自河川的大量淡水注入，造成河口鹽度下降，是吸引這類稚蝦向岸洄游的訊號，這有助於稚蝦找到適合的孵育場。因此，某些種類的稚蝦對於鹽度變動具有較高的耐受性。在澳洲海域，墨吉對蝦 (*Fenneropenaeus merguensis*) 的稚蝦可以棲息於低鹽度 (0–3 psu) 的環境中，但成蝦僅能容忍 7–10 psu 的水體環境。相反的，對於狹鹽性的蝦類來說，其稚蝦調節滲透壓的能力較差，鹽度在雨季時下降並不會吸引其稚蝦向岸遷移。話雖如此，鹽度仍然會對狹鹽性蝦類的族群變動產生影響。婆羅門赤蝦 (*Metapenaeopsis palmensis*) 偏好高鹽度的環境，其稚蝦的出現與鹽度的變動息息相關。在臺灣西南海域，婆羅門赤蝦的生殖季發生於 2 至 6 月，生殖季前期 (5 月以前) 產出的個體可能在雨季期間 (5 至 9 月)，因為海域鹽度降低造成死亡。而生殖季後期 (5

月以後) 產出的稚蝦則在雨季之後，優先選擇棲息於離岸鹽度較高的海域 (Chen et al., 2014)。蝦類在不同鹽度條件下會有不同的成長表現，例如白蝦屬於廣鹽性蝦類，可適應廣泛的鹽度變化，在高鹽度環境下飼養，成長速度較慢但肉質較結實且口感較佳。雖然養殖期間可以透過調整鹽度來控制成長速度，但若鹽度變動太大或過於頻繁會使蝦子產生緊迫，反而不利於蝦類的成長。

三、溶氧

水中氧氣含量會受到溫度與壓力的影響，由於氧氣在水體中的溶解性相當差，一般天然水中的溶氧量約 5–6 mg/L，在 20℃、1 大氣壓下，純水中的溶氧也僅達 9 mg/L，這遠低於大氣中的氧含量。當水中溶氧量低於 2 mg/L 時，便會出現缺氧情形。當蝦類處於缺氧環境下時會：(1)快速擺動眼柄及觸角；(2)增加活動力 (頻繁的游動或爬行) 以遠離低溶氧環境。蝦類對低溶氧環境的耐受性依種類而異，在室內實驗曾發現，褐明對蝦 (*Farfantepenaeus aztecus*) 對低溶氧環境較為敏感，在遭遇 2.0 mg/L 的缺氧水時，便開始迴避，而白濱對蝦 (*Litopenaeus setiferus*) 則在溶氧降至 1.5 mg/L 時才開始出現迴避反應 (Renaud, 1986)。在生態上，過去研究發現溶氧量會影響稚蝦的沉降。在夏季，日本東京灣的海灣底層會出現季節性缺氧水團，底質環境的缺氧會導致在生殖季初期出生的彎角鷹爪對蝦 (*Trachysalambria curvirostris*) 幼苗無法順利沉降，僅有在生殖季後期出生的幼苗，得以在秋季 (9 月) 後順利沉降發育 (Yamada et al., 2007)。由於氧氣是影響水中生物分布相當重要的限制因子，

在養殖環境中，溶氧量會直接影響到養殖生物的活存，因此更要將其視為優先考量的環境因子，尤其在夏季高溫期更要注意溫度上升導致溶氧下降的情形，避免發生缺氧狀況。

四、底質

底棲性蝦類在生活史中的大部分時間都棲息於底質上，因此底質特性與蝦類的幼苗沉降、攝食、潛沙及棲地選擇等行為都息息相關。多數底棲蝦類生活史中都具有浮游性的幼生期，待浮游性幼苗發育成稚蝦後，便沉降在適當的底質上，但若缺乏適當的底質環境可供沉降時，會導致幼苗減緩發育、延遲沉降時間，甚至死亡 (Botero and Atema, 1982)。多數蝦類會將身體藏入沙中，僅露出眼睛、額角及觸角，這種潛沙的行為被認為與逃避敵害及減少能量消耗有關。過去研究發現，蝦類的底質適應與其潛沙行為有關。根據實驗發現，在不同底質粒徑的環境下，隨底質粒徑增加，鬚赤蝦的潛沙率顯著下降，但彎角鷹爪對蝦的潛沙率則無顯著變化 (阪地，1995)。自野外觀察亦可發現，彎角鷹爪對蝦在粗沙至軟泥的環境中均有紀錄，而鬚赤蝦則常見於軟泥至細沙底質的環境 (劉等，1986)。從實驗中可了解，彎角鷹爪對蝦較鬚赤蝦更能適應不同類型的底質環境，同時也反應出其對底質的偏好。雖然某些蝦種能適應廣泛的底質類型，但基於潛沙的難易度，多數蝦類仍喜好棲息於細軟的底質。一般而言，軟底質能讓蝦類以較快的速度潛入沙中，而過硬的底質，則不利於蝦類潛沙。

另外，對蝦的出現受到底質中泥含量多寡的影響。Dall et al. (1990) 列舉了 10 種印

度太平洋海域的對蝦，其中草蝦、短溝對蝦、印度對蝦 (*Penaeus indicus*) 及斑點新對蝦 (*Metapenaeus monoceros*) 主要分布於高泥含量 (70% 以上) 的底質環境中。短溝對蝦於含泥量少 (30%) 的底質環境中亦可發現，而虎紋對蝦 (*Penaeus esculentus*)、劍角新對蝦 (*Metapenaeus ensis*) 及努力新對蝦 (*Metapenaeus endeavouri*) 則於含泥量 30% 以上的底質中均有分布。但黏土含量多的底質，由於黏土顆粒細小緻密，形成緊密不利於蝦類潛沙的底質環境，因此少有蝦類棲息。

五、有機質

底質中與食物有關的有機質含量亦被認為是影響著蝦類分布的因子之一。蝦類的覓食除了自行搜捕獵物之外，更常在底質中撿拾有機碎屑作為食物 (如圖)。Branford (1981a) 在紅海離岸海域的研究中發現，有機質含量會影響對蝦分布，但於紅海近岸海域，則得到相反的結果 (Branford, 1981b)。Somer (1987) 於澳洲的研究中發現，經濟性對蝦的分布與有機質含量並無相關，並指出在低有機質含量的海域中，有機質含量才會成為影響對蝦分布之限制因子。但於富含



養殖池中的白蝦 (*Litopenaeus vannamei*) 在池壁上爬行，並撿拾有機碎屑為食

機質的海域中，對蝦的分布便不受此因子所限制。相較之下，臺灣西南海域，由於高屏溪帶來大量陸源的有機物，使得此海域成為有機質含量豐富的海域 (2.45—3.57%)，故有機質含量並非臺灣西南海域蝦類分布的限制因子 (陳，2006)。但過高的有機質含量並不有利於蝦類養殖。在養殖蝦類的時候，殘餌、糞便加上死蝦的堆積會導致池底有機物含量過高，大量有機物在腐敗分解的過程中容易使池底形成缺氧環境，硫化氫的產生亦會造成底質環境惡化，惡劣的底質環境則容易導致疾病的發生。

六、光線

光線對蝦類的重要性不亞於上述幾項環境因子，蝦類晝伏夜出的行為造成蝦類的捕獲量產生夜間較日間為高的日夜差異現象 (Dall et al., 1990)。以往研究中發現，日間豐度下降，可能與蝦類的潛底行為或離岸遷移至較深水域棲息有關，光照強度被認為是驅動蝦類進行上述行為的重要因子。在日間強光照的環境下，多數蝦類會潛底躲入沙中，待夜間光照減弱時才會從沙中浮現進行覓食 (阪地，1995)。在飼養的環境下，人為控制光照強度亦可以誘使蝦類進行潛底與浮現的行為。多數底棲蝦類偏好於夜間進行遷移活動，遷移的行為受到月相所調控，國內研究指出，草蝦及劍角新對蝦主要於新月 (New moon phase) 時自大鵬灣向外海遷移 (蘇和廖，1987a；Su and Liao, 1994)。但是並非所有蝦類都於新月時移動，短溝對蝦於新月及滿月 (Full moon phase) 時都有離岸遷移的情形被觀察到 (蘇和廖，1987b)。雖然蝦的遷移活動與月相有關，但月相影響蝦類行為

的機制仍尚未明瞭，目前普遍認為可能受潮汐的影響最大。

在養殖環境中，光照對不同蝦種成長的影響表現不一。斑節對蝦 (*Marsupenaeus japonicus*) 而言，光照有助於成長，飼養在長光照 (24 小時) 下，個體的成長表現優於短光照 (12 小時) 及無光照者，這可能與提高個體的活動與攝食頻率有關 (陳，2008)。相反的，對於目前較為廣泛飼養的白蝦而言，光照對其成長並無顯著的影響，但處於無光照環境中的個體，則體色較深，賣相較佳，有助於提高消費者的購買意願 (陳，2013)。

結語

蝦類的整體行為表現並不是受單一環境因子所影響，而是眾多環境因子間交互作用下的產物。養殖環境中，水體環境的好壞直接影響蝦類的生存，也反應在未來收成時的產量跟收益上。近年來，為了增加收益，部分養殖戶開始採行高密度養殖方式，在此非自然的生存條件下，蝦類的行為與養殖生態環境的交互作用更顯重要。野外環境中，各海域不同的環境特性及蝦類的季節活動，都進一步影響該海域底棲生物群聚組成結構的變化。由於蝦類在養殖、漁業或生態中佔有相當重要的地位，從行為生態學的角度切入，了解水溫、鹽度、溶氧量等因子對蝦類行為的綜合影響，對於水體環境有效的維持與保護，除有助於蝦類養殖環境管理，更是生態保育及環境保護上不可或缺的基礎資料。