

89年7月

東方環頸鴉食性選擇之實驗室研究

陳宜玲* 陳炳煌*

摘 要

本研究以最佳食性理論(Optimal Diet Theory)的觀點,探討東方環頸鴉(*Charadrius alexandrinus*)的食性選擇。於1997年11月至1998年1月,在實驗室人造環境中,供給各分成三種大小等級的三種螃蟹:清白招潮蟹(*Uca lactea*)、短趾和尚蟹(*Mictyris brevidactylus*)及長趾股窗蟹(*Scopimera longidactyla*),一共九個螃蟹項目在相同的密度下,進行東方環頸鴉覓食螃蟹種類、大小的食性選擇實驗。

實驗結果顯示,三種螃蟹其獲利率皆隨螃蟹大小等級的增加而下降;而比較同大小等級的三種螃蟹,獲利率依序是長趾股窗蟹、清白招潮蟹、短趾和尚蟹。東方環頸鴉在覓食同大小等級的三種螃蟹中,偏好長趾股窗蟹;覓食長趾股窗蟹時無大小偏好,對清白招潮蟹與短趾和尚蟹則偏好等級小者($p < 0.05$)。東方環頸鴉的食性選擇符合最佳食性理論所預測,偏好獲利率高的螃蟹。

關鍵詞:東方環頸鴉、螃蟹、食性選擇、實驗室控制實驗。

前 言

東方環頸鴉(*Charadrius alexandrinus*)在世界上是屬於局部地區普遍的水鳥,在台灣西海岸廣泛分布,數量豐富。全世界具五種亞種(Josep et al. 1996),台灣的亞種分類至今尚無一定論;一般認為其在台灣的族群可分為過境鳥、渡冬鳥、留鳥;但其實際情況與詳細研究卻付之闕如,僅有一篇關於繁殖生態的研究(杜 1991)。而國外對東方環頸鴉的研究也多僅限於繁殖配對(Warriner et al. 1986, Szekely & Lessells 1993)、巢位選擇與繁殖成功率(Grover & Knopf 1982, Page et al. 1985, Koenen 1996)、地理分布(Herman et al. 1988, Page et al. 1991)等,有關覓食生態的資料仍相當缺乏。

在冬季大肚溪口觀察東方環頸鴉的覓食行為,幾乎完全以螃蟹為主食,但覓食種類僅限於少數幾種,並有啄取到螃蟹,甩動一下即丟棄不食的行為。當一捕食者會拒絕某些牠

們實際遇到的獵物(prey)，此即為具「主動覓食選擇」行為(active prey selection) (Zwarts 1996)。欲瞭解東方環頸鴉的食性選擇機制，可從最佳食性理論(Optimal Diet Theory)的觀點來思考。

最佳食性理論模型的重要假設是：不同種類、大小的獵物可依其獲利率(捕食者每單位處理時間 H，所獲得的獵物能含量 E，即 profitability =E/H)分不同等級，而由此率可以推測當捕食者遇到某一等級獵物時，應選擇吃掉或放棄才能達到最大的能量獲得率(energy intake rate：the rate of energy gain during feeding)；即基本假定有 type 1、type 2 二獵物

$$\begin{array}{lll}
 E: \text{獵物能含量} & H: \text{捕食者處理獵物時間} & S: \text{尋找獵物時間} \\
 \text{獲利率} \left(\frac{E}{H} \right) & \frac{E_1}{H_1} > \frac{E_2}{H_2} &
 \end{array}$$

因 type 1 的高獲利率，當捕食者遇到每一個 type 1，皆會將其食入。遇到 type 2，只有當 $\frac{E_2}{H_2} > \frac{E_1}{S_1 + H_1}$ ，才會吃食。即當多吃了獲利率較低的獵物，能使捕食者的能量獲得率

$\left(\frac{E}{S+H} \right)$ 提高，才會食之，否則不會多花費時間去處理吃食(Stephens & Krebs 1986)。因

此，捕食者的食性選擇行為與其能量獲得率相關，當能量獲得率改變時，會有一些獵物項目(如 typ2，或獲利率更低的 type3、type4....)將從食性中增加進入或排出。而一原本即不值得吃食的獵物項目，不會因其密度的增加而開始被吃食；一原本即被吃食的獵物項目，不會因其密度的減少而不被吃，但會因其密度的增加而使獲利率較低、在捕食者食性中被食順序較低的獵物項目從食性中被排除出去，如此使得能量獲得率提高(Charnov 1976, Lendrem 1986)。

雖然最佳食性理論的基礎假設可能過於簡化，但此模型可做精確量化的預測，因此成為有力的研究工具(Ens et al. 1996)。本實驗的目的即在於檢驗東方環頸鴉對於螃蟹種類與大小之選擇是否符合最佳食性理論。

材料與研究方法

野外研究變因不易控制且結果不易量化，因此將大肚溪口繁放所捕捉的東方環頸鴿置於實驗室人造環境中，在供給固定螃蟹密度的情形下，進行東方環頸鴿覓食螃蟹種類、大小的食性選擇實驗。

一、螃蟹種類

根據在大肚溪口南岸潮間灘地的野外觀察，東方環頸鴿主要覓食的螃蟹種類為長趾股窗蟹與短趾和尚蟹，因此將此二種蟹列為本實驗東方環頸鴿的食性選擇項目。東方環頸鴿雖然在野外甚少覓食清白招潮蟹，但部分清白招潮蟹的大小為東方環頸鴿所能覓食處理的獵物大小範圍，且其為大肚溪口的優勢蟹種之一，因此亦選取清白招潮蟹，一共三種螃蟹為本實驗提供東方環頸鴿選擇的獵物項目。

二、螃蟹大小等級分類

小型鸕鶿科的嘴基寬(width of gape)似乎是決定其所能覓食食物大小的影響因子(Zwarts 1985)。根據野外觀察與預先測試，長趾股窗蟹的個體大小皆能為東方環頸鴿所覓食處理，而測量長趾股窗蟹甲殼長最大值為 8.0mm，大於東方環頸鴿的嘴基寬(6.7mm ± 0.14, n=30)，此因嘴基寬的獲得是測量鳥喙的硬骨部分，而水鳥實際能張口吃食的最大範圍大於此測量值，故嘴基寬測量值僅為一參考值，螃蟹大小分類主要依據為觀察東方環頸鴿的吃食處理行為，而將其分為三類：

- (1) 小螃蟹—甲殼長與與甲殼寬(圖一)皆小於東方環頸鴿能張口吃食的最大範圍，故東方環頸鴿能輕易地啄食一口吞入。
- (2) 中螃蟹—只有螃蟹甲殼較窄的一端小於鳥嘴基寬，東方環頸鴿啄取螃蟹後，會很快的將其在嘴內轉換方向，從甲殼較窄一端一口吞入，有時會稍微甩動一下使螃蟹不再掙扎。
- (3) 大螃蟹--啄食螃蟹後，會有甩動、處理的動作，目的是將蟹腳甩去並使螃蟹不再掙扎後，才能將蟹身從甲殼較窄一端一口吞入。

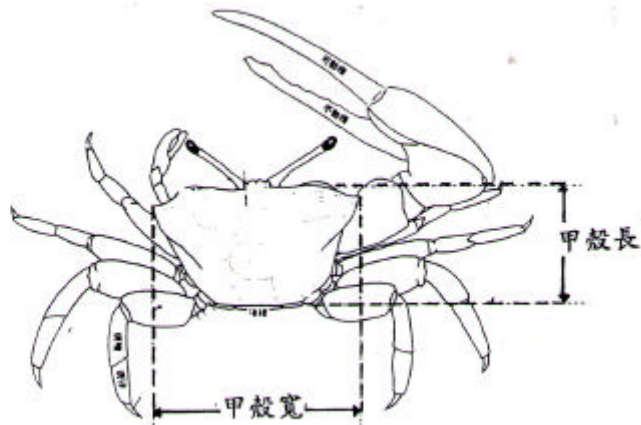
因短趾和尚蟹為一圓球體，甲殼長、寬比約 1:1，不似另二種蟹甲殼長、寬比例較大，

因此所選取的短趾和尚蟹大小等級標準較另二種蟹較大些。以長趾股窗蟹、短趾和尚蟹、清白招潮蟹，三種螃蟹進行實驗室內東方環頸鴉覓食螃蟹的偏好研究。螃蟹大小等級區分如表一。

表一、螃蟹大小等級分類

X 表長趾股窗蟹與清白招潮蟹的甲殼長，短趾和尚蟹的甲殼寬(mm)；即螃蟹甲殼較窄之一端。括號內為相對螃蟹甲殼較長一端的長度。

	長趾股窗蟹	短趾和尚蟹	清白招潮蟹
小	$X \leq 5$ (≤ 6.6)	$X \leq 6$ (≤ 7.0)	$X \leq 5$ (≤ 8.0)
中	$5 < X \leq 7$ ($6.6 < \leq 9.7$)	$6 < X < 8$ ($7.0 < \leq 9.2$)	$5 < X < 7$ ($8.0 < \leq 11.0$)
大	$7 < X \leq 8$ ($9.7 < \leq 11.3$)	$8 < X \leq 10$ ($9.2 < \leq 11.4$)	$7 < X \leq 9$ ($11.0 < \leq 14.0$)



圖一：螃蟹甲殼長、寬示意圖

三、實驗步驟

1. 水鳥的繫放工作是於高潮(high water)前後水鳥往返潮間灘地與內陸時所捕捉，為了使實驗的東方環頸鴉因不同飢餓程度所導致的食性選擇誤差降至最小，且一般大肚溪口的東

方環頸鵒可於高潮後 2-3 小時灘地露出時開始進食，並考量繫放工作所需花費的時間長短，故將每次繫放所捕捉之東方環頸鵒隨機選取二隻帶回實驗室，於當日高潮 4 小時後開始進行實驗。

2. 每次實驗所需的螃蟹是於實驗進行的前一至二天所採集，採集後放養螃蟹所需的砂土與海水均取自其原本的棲地環境。每次實驗進行取每種每個大小等級螃蟹各 20 隻，共螃蟹 180 隻放入長 90 公分，寬 75 公分，高 60 公分，覆土(先篩洗過，以去除潛在的食餌)約 7 公分之透明壓克力箱，約半小時後待螃蟹均勻分散、能自由鑽入土中後，再放入東方環頸鵒任其自由取食，6 小時後清數所吃掉的螃蟹數。
3. 因水鳥的繫放工作需於夜間進行，為能捕捉東方環頸鵒後帶回實驗室開始實驗，並控制在無聲音、人為干擾的環境中，因此實驗皆是於夜晚進行。有文獻提出，以視覺搜尋獵物的水鳥能於有月光的夜間覓食(Robert & McNeil 1989, Turpie & Hockey 1993, Thibault & Mcaneil 1994)，故於夜間並有提供光源的環境下進行實驗，應不影響結果。
4. 在預先測試時，同時以 V8 攝影記錄或直接觀察東方環頸鵒吃食螃蟹的處理時間，覓食行為等。但為完全去除環境中人為的干擾，故正式的實驗中，不進行攝影記錄與直接觀察。因此在實驗室控制實驗中，東方環頸鵒的處理時間僅來自於預先測試的結果。

四、螃蟹能量測定

將螃蟹於 60 的烘箱中乾燥 24-48 小時後，測其乾重，再取同種類、同大小等級的螃蟹約一克，磨碎後以熱卡計(IKA-Calorimeter C7000)測定其乾重能含量(焦耳/克)。因東方環頸鵒吃食大等級螃蟹時會將其螯腳去除，故測量大等級螃蟹的能量為除去其螯腳後的所得；每一螃蟹項目至少進行 5 次測量。

五、統計方法

以同質性卡方檢定(Test of Homogeneity X^2)，比較實驗室的試驗中，東方環頸鵒(1)覓食同一種螃蟹，是否具大小選擇的偏好差異？(2)覓食同一大小等級的螃蟹，是否有偏好何種螃蟹？以 $p < 0.05$ 為顯著水準。

結 果

一、食性選擇

實驗室控制實驗自 1997 年 11 月至 1998 年 1 月，共進行了 8 隻東方環頸鴿，結果合併(表二)，由同質性卡方分析東方環頸鴿對螃蟹的種類、大小選擇結果顯示，除了長趾股窗蟹外，其餘卡方值均達顯著(表三)；即東方環頸鴿對長趾股窗蟹不同大小的食性選擇無差異，對短趾和尚蟹、清白招潮蟹的大小偏好有顯著差異，偏好等級小的螃蟹；而在種類的食性選擇方面，東方環頸鴿對同大小等級的三種螃蟹偏好有差異，皆偏好長趾股窗蟹。

表二、東方環頸鴿於實驗室食性選擇之結果(單位:隻)

	長趾股窗蟹	短趾和尚蟹	清白招潮蟹
小	60	36	41
中	71	20	16
大	54	3	3

表三、東方環頸鴿於實驗室食性選擇差異顯著性檢定

	長趾股窗蟹	短趾和尚蟹	清白招潮蟹	級	中 等 級	小 等 級
² 值	2.41	27.69	37.3	86.7	52.73	7.02
df	2	2	2	2	2	2
顯著性		**	**	**	**	*

*表示達 95%的顯著水準(5.99)，**表示達 99%的顯著水準(9.21)

二、各類螃蟹之能含量

愈大等級的螃蟹，能含量愈高；其中短趾和尚蟹隨個體增大，能含量增加的程度明顯較另二種螃蟹來得平緩。同大小等級比較，清白招潮蟹能量大於長趾股窗蟹，又大於短趾和尚蟹(圖二)。

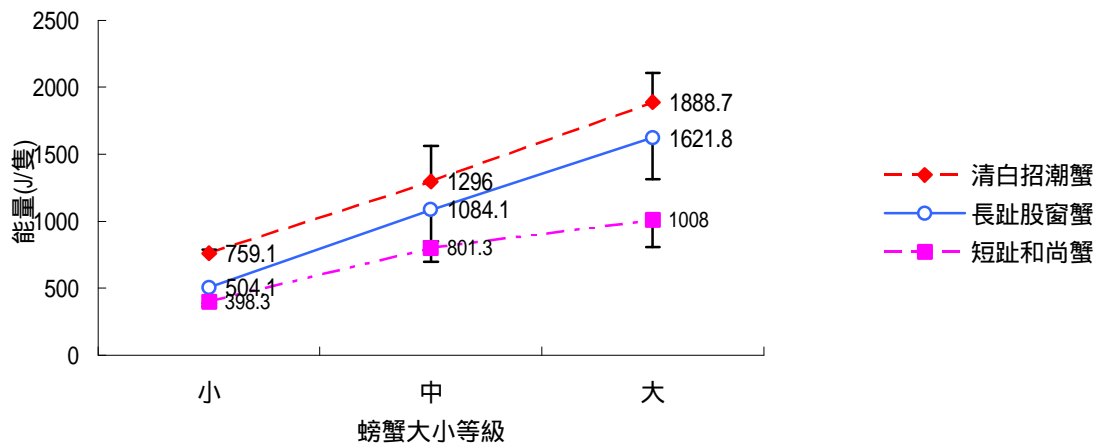
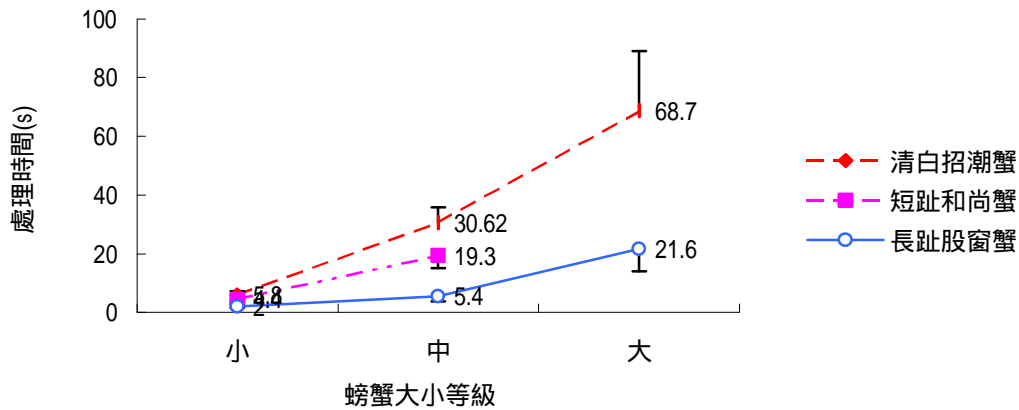


圖 2：各類螃蟹能含量圖

三、東方環頸鴉處理時間

隨螃蟹的增大，處理時間也急速增加。此是因東方環頸鴉吃食大螃蟹會有甩動、處理的動作，目的是將蟹腳甩去並使螃蟹不再掙扎，故處理時間明顯增加。吃食中、小清白招潮蟹時，有時也有將其大螯甩去的動作，且可能是同大小等級中，清白招潮蟹的甲殼寬也較另二種蟹來得大，因而東方環頸鴉對其處理時間長。而在吃食短趾和尚蟹時，推測是短趾和尚蟹為圓球體，較難啄取之故，有掉下再啄起的動作，以致吃食時間長，不似長趾股窗蟹的容易吞食。

制實驗東方環頸鴉處理大等級短趾和尚蟹的時間為一缺值(圖三)。

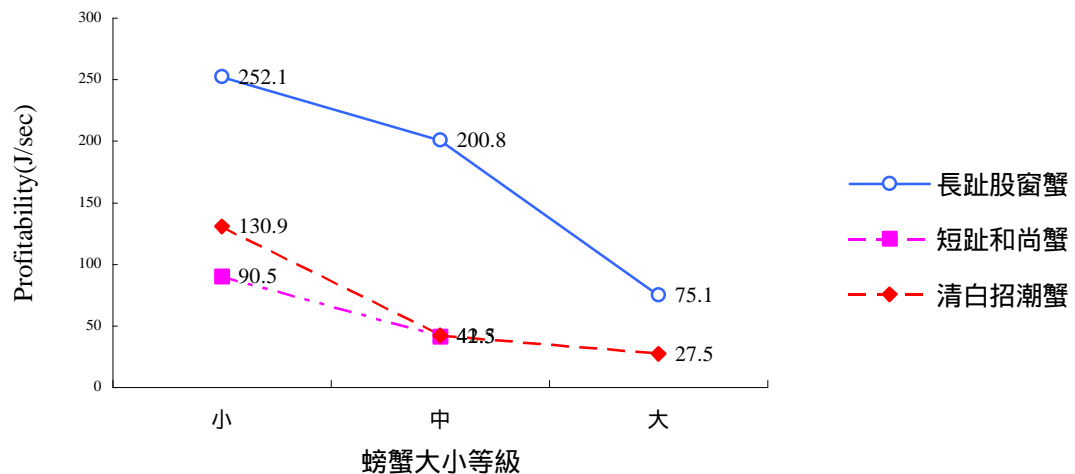


圖三、實驗室東方環頸鴉處理螃蟹時間

四、獲利率(Profitability)

將螃蟹的能含量除以東方環頸鴉處理螃蟹的時間，得到螃蟹的獲利率(圖四)。愈大等級的螃蟹能含量愈高，但處理時間也愈長，故三種螃蟹其獲利率皆隨螃蟹大小等級的增加而下降。而比較同大小等級的三種螃蟹，長趾股窗蟹的獲利率最大，遠大於另外二種蟹，短趾和尚蟹的獲利率最小。

清白招潮蟹的能含量在三種蟹中為最高者，但因其處理時間亦最長，致使獲利率遠低於長趾股窗蟹，與短趾和尚蟹相近。另外觀察發現東方環頸鴉對大等級之清白招潮蟹會有啄取一下即放棄捕捉的情形，因此大等級之清白招潮蟹在上述之覓食獲利率應為一高估值。



圖四、實驗室東方環頸鴉覓食螃蟹獲利率

討 論

一、東方環頸鴉的覓食選擇是否如最佳食性理論所預測，偏好獲利率高的螃蟹？

東方環頸鴉於實驗室控制實驗中，覓食同樣大小等級的螃蟹，顯著偏好長趾股窗蟹，此結果符合最佳食性模型的預測，捕食者覓食選擇偏好獲利率較高的獵物。但長趾股窗蟹的獲利率隨等級大小的增加而下降，實驗室的實驗結果發現，東方環頸鴉對長趾股窗蟹的大小選擇無差異，推測可能是：

1. 實驗之東方環頸鴉在拘禁環境中的不安定性，使得其覓食能量獲得率不如於自然環境中，而捕食者的食性選擇行為與其能量獲得率相關，當能量獲得率改變時，會有一些獵物項目將從食性中增加進入或排除(Charnov 1976, Lendrem 1986)。即使長趾股窗蟹的獲利率隨大小等級的增加而急遽下降，但仍高於東方環頸鴉覓食的能量獲得率，因而是獲利高而值得捕食的。
2. 理論模型預測的實際性。最佳食性理論的前題假設，是捕食者能辨認(identify)每一項獵

物的獲利率(profitability)，而據此選擇最有利的獵物吃食。但捕食者是否真能如理論假設具準確的選擇能力，則仍需考量(Krebs & Davies 1993)。

若進一步的研究能於實驗室控制實驗中，改變螃蟹密度的組成，應能對東方環頸鴉食性選擇、轉移與螃蟹密度的關係有更清潔的瞭解

二、實驗室控制實驗與野外觀察結果的差異

清白招潮蟹為大肚溪口潮間灘地最廣泛分布、密度高的蟹種之一(東海大學環科所 1997)，當潮水退去，灘地露出時，清白招潮蟹即開始出洞，直至下次漲潮為止。在實驗室實驗中，東方環頸鴉對清白招潮蟹的吃食程度與短趾和尚蟹無顯著差異，但於野外觀察中，卻極少見到東方環頸鴉覓食之。形成東方環頸鴉在人為與自然環境覓食選擇相異的原因，推測是清白招潮蟹在自然環境能迅速躲避捕食者的結果。

實驗室所設置的實驗箱雖有覆土，使螃蟹能隨機散佈攝食及築洞躲避，但可能覆土不夠深，螃蟹無法安全躲避，或因人為環境的不適，及實驗箱中螃蟹密度(133.3 隻/平方公尺)明顯高於自然環境，螃蟹種內種間互相干擾的結果，影響其活動性。有研究指出(Land & Layne 1995)：在未達到水鳥捕食者的攻擊距離之前，招潮蟹即有顯著的逃跑反應。即使清白招潮蟹的能量獲利率對東方環頸鴉是值得吃食的，因其難以捕捉，或許是東方環頸鴉甚少捕食的原因。另外於實驗室控制實驗中發現，東方環頸鴉對具大螯之雄性清白招潮蟹會有企圖啄取幾下即放棄的行為，是否清白招潮蟹的大螯為一有力的防禦武器而影響捕食者的捕食？尚需進一步研究探討。

另外如短趾和尚蟹於地表會聚集攝食，且若某區有短趾和尚蟹至地表攝食，則至地表攝食之個體皆是該區較大型之個體(黃 1991)。當短趾和尚蟹聚集成群時，密度可約高達每平方公尺 150 隻以上，且多為等級大的或超過東方環頸鴉所能吃食的短趾和尚蟹大小；而於野外的觀察中，常可見東方環頸鴉有極高比例覓食大短趾和尚蟹，是否東方環頸鴉會對聚集的短趾和尚蟹形成「尋找印象」而提高覓食率，則不得而知。

實驗室控制實驗的主要目的，即是因自然環境中，螃蟹活動模式的變動、其實際密度的測量，及不同螃蟹密度對東方環頸鴉食性選擇的影響程度難以準確掌握，因此在實驗室固定螃蟹密度變因，即東方環頸鴉覓食每一類螃蟹的尋找時間應為等值情形下，求得東方環頸鴉的覓食選擇結果。而於實驗室控制實驗中，雖然實驗的進行是控制在無聲音、人為干擾的環境中，但實驗個體在拘禁環境中的不穩定性，及人為覆土環境等影響螃蟹行為

因素，可能使東方環頸鸕的覓食行為與其在自然環境中不同，因而有與野外觀察不盡相同的結果。但總的來說，東方環頸鸕於實驗室控制實驗中，覓食螃蟹仍是具選擇性的，符合最佳食性理論所預測，偏好獲利率高的螃蟹。

誌 謝

感謝東海大學統計系沈葆聖老師對統計方法提供的建議，及感謝東海大學環科所生態研究室劉威廷大力協助東方環頸鸕的捕捉與螃蟹採集。

參考文獻

- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging: attack strategy of a Mantid. *Am. Nat.* **110**, 141-151.
- Ens, B. J., Bunscoeke, E.J., Hoekstra, R., Hulscher, J.B., Kersten, M., and de Vlas, S.J. (1996) Prey choice and search speed: why simple optimality fails to explain the prey choice of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on *Nereis diversicolor* and *Macoma balthica*. Oystercatchers and their estuarine food supplies. A.-M. Blomert, B. J. Ens, J. D. Goss-Custard, J. B. Hulscher and L. Zwarts, *ARDEA-Journal of the Netherlands Ornithologists' Union*. **84A**, 73-89.
- Grover, P.B., and Knopf, F.L. (1982) Habitat requirements and breeding success of Charadriiform birds nesting at salt plants National Wildlife Refuge, Oklahoma. *J. Field Ornithol.* **53**(2), 139-148.
- Herman, S.G., Bulger, J.B., and Buchanan, J.B. (1988) The Snowy Plover in southeastern Oregon and western Nevada. *J. Field Ornithol.* **59**(1), 13-21.
- Josep, D.H., Elliott, A., and Sargatal, J. (1996) *Handbook of the Birds of the World vol 3*, Hoatzin to Auks. Lynx.
- Koenen, M.T., Utych, R.B., and Leslie, Jr., D.M. (1996) Methods used to improve Least Tern and Snowy Plover nesting success on alkaline flats. *J. Field Ornithol.* **67**(2), 281-291.
- Krebs, J.R., and Davies, N.B. (1993) *An Introduction to Behavioural Ecology*. University of Oxford Press.

- Land, M., and Layne, J. (1995) The visual control of behavior in fiddler crabs. : Tracking control systems in courtship and defence. *J. Comp. Physiol. A.* **177**, 91-103.
- Lendrem, D. (1986) *Modelling in Behavioural Ecology: an introductory text*. Department of Psychology, University of Newcastle upon Tyne Press.
- Page, G.W., Stenzel, L.E., and Ribic, C.A. (1985) Nest site selection and clutch predation in the Snowy Plover. *Auk* **102**, 347-353.
- Page, G.W., Stenzel, L.E., Shuford, W.D., and Bruce, C.R., (1991) Distribution and abundance of the Snowy Plovers on its western north American breeding grounds. *J. Field Ornithol.* **62**(2), 245-255.
- Robert, M., and McNeil, R. (1989) Comparative day and night feeding strategies of shorebird species in a tropical environment. *IBIS* **131**, 69-79.
- Stephens D.W., and Krebs, J.R. (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Szekely, T., and Lessells, C.M. (1993) Mate change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scandinavica* **24**, 317-322.
- Thibault, M., and McNeil, R. (1994) Day/Night variation in habitat use by Wilson's plovers in in northeastern Venezuela. *Wilson Bull.* **106**(2), 299-310.
- Turpie, J.K., and Hockey, P.A.R. (1993) Comparative diurnal and nocturnal foraging behaviour and energy intake of premigratory Grey plovers *Pluvialis squatarola* and whimbrels *Numenius phaeopus* in South Africa. *IBIS* **135**, 156-165.
- Warriner, J. S., J. C. Warriner, G.W. Page, G.W., and L.E.Stenzel. (1986) Mating system and reproductive success of a small population of polygamous Snowy Plovers. *Wilson Bull.* **98**(1), 15-37.
- Zwarts, L., Cayford, J.T., Hulscher, J.B., Kersten, M., Meire, P.M., and Triplet, P. (1996) Prey size selection and intake rate. in *Waders and Their Estuarine Food Supplies*. L. Zwarts. Lelystad.
- 杜明林 (1991) 彰濱地區東方環頸鸕的巢位選擇與孵化成功率的研究。東海大學生物學研究所碩士論文。台中。
- 陳炳煌 (1997) 大肚溪口水鳥保護區自然資源調查及環境監測計畫。東海大學環科所。
- 黃琇弘 (1991) 短趾海和尚的自然史及攝食生態。東海大學生物學研究所碩士論文。台中。

A Laboratory Study for Prey Choice of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*

I-Ling Chen* Ping-Huang Chen*

Abstract

The aim of this study is trying to explain the diet choice of Kentish Plover (*Charadrius alexandrinus*) with the idea of optimal diet theory. Investigating the role of prey species (*Mictyris brevidactylus*, *Scopimera longidactyla*, *Uca lactea*) and size (each species divided into three classes) in affecting prey choice of captured Kentish Plover from November 1997 to January 1998.

Results of the laboratory study showed that profitability decreases with increasing size of three species of crabs. *Scopimera longidactyla* is the most profitable prey and *Mictyris brevidactylus* is the least of the same size classes. *Scopimera longidactyla* and small classes of *Mictyris brevidactylus* and *Uca lactea* were preferred ($p < 0.05$). The prey choice of Kentish Plover consists with the optimal diet theory..

Keywords: Kentish Plover, Crab, Prey choice, Laboratory study

* Department of Environmental Science, Tunghai University, Taichung 407, TAIWAN