

私立東海大學環境科學研究所

碩士論文

指導老師：陳炳煌

冬季大肚溪口東方環頸 食性選擇之研究

Prey choice of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* in winter
at Tatu Estuary, Taiwan



研究生：陳宜玲

中華民國八十八年六月

誌 謝

從大學所學的公共衛生，轉而踏進了水鳥生態的領域，一切從頭學起，到完成這篇論文，首先得感謝蔡嘉揚學長的引導入門，及實驗室先前學長們對大肚溪口水鳥保護區所做的努力，並感謝指導教授陳炳煌老師的支持。

感謝東海大學生物系孫義方老師啟發我研究的方向；感謝台大動物系李玲玲老師開啟我對動物行為的興趣，和實驗設計之初，給予寶貴的意見；此外，承蒙中研院劉小如老師、台大森林系袁孝維老師與東海生物系卓逸民老師對於論文的指正和建議，特此申謝；也要感謝蔣忠祐學長在論文寫作與資料分析上所給予的意見，以及實驗室所有成員在這些日子的相伴。

野外工作的繁重，非個人所能負荷，特別感謝男友威廷分擔了大半的辛勞，及研究過程一路走來的砥礪與陪伴，支持我度過種種挫折。最後，要感謝父母、姊妹的鼓勵與包容，使我能毫無顧慮的完成自己所想做的。

目 錄

中文摘要	5
英文摘要	6
壹、前言	
一、研究動機	7
二、文獻回顧	9
貳、材料與研究方法	
一、實驗室控制實驗	14
二、野外研究	17
三、螃蟹能量測定	20
四、東方環頸 的基本資料	20
五、統計方法	21
參、結果	22
肆、討論	32
伍、參考文獻	40

圖目錄

圖一、 螃蟹甲殼長、寬示意圖.....	15
圖二、 各類螃蟹能含量圖.....	23
圖三、 實驗室東方環頸 處理螃蟹時間.....	24
圖四、 實驗室東方環頸 覓食螃蟹獲利率.....	25
圖五、 野外東方環頸 處理螃蟹時間.....	27
圖六、 野外東方環頸 覓食螃蟹獲利率.....	28

表目錄

表一、 螃蟹大小等級分類.....	15
表二、 東方環頸 吃食不同大小螃蟹的處理行為.....	18
表三、 東方環頸 於實驗室食性選擇之結果.....	22
表四、 東方環頸 於實驗室食性選擇差異顯著性檢定.....	22
表五、 東方環頸 之覓食率與能量獲得率.....	28
表六、 東方環頸 覓食不同大小等級之長趾股窗蟹與短趾和尚蟹的覓食率..	29
表七、 東方環頸 覓食螃蟹的尋找時間.....	29
表八、 東方環頸 覓食之種內競爭頻率.....	30
表九、 東方環頸 在四種覓食情況中平均所獲得、花費與淨能量所得率....	31

摘要

東方環頸 (*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，但有關其覓食生態的研究仍相當缺乏。此篇論文以最佳食性理論(Optimal Diet Theory)的觀點，探討其食性選擇、覓食行為與淨能量所得。

實驗分成二部分：(1)實驗室內控制實驗：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 覓食螃蟹種類、大小的食性選擇實驗。(2)野外研究：1998年10、11月在野外東方環頸 的自然覓食地，進行觀察記錄。並對照其覓食策略是否與實驗室結果相一致，進而探討其他影響東方環頸 覓食選擇的因子。

實驗室控制實驗結果顯示，東方環頸 在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($p < 0.05$)。而東方環頸 於自然環境中，甚少覓食清白招潮蟹，推測是清白招潮蟹躲避捕食者的反應迅速，難以捕捉之故。實驗發現短趾和尚蟹的獲利率(profitability)小於長趾股窗蟹，但仍大於東方環頸 專食長趾股窗蟹的能量獲得率(energy intake rate)，因此與長趾股窗蟹同樣為東方環頸 的主要獵物。

東方環頸 於野外覓食長趾股窗蟹與短趾和尚蟹有明顯不同的覓食行為。估算東方環頸 分別專食此二種螃蟹的能量獲得率與覓食花費，結果顯示淨能量所得是相近的；而當同時覓食此二種螃蟹，則有最大的淨能量所得。

關鍵字：東方環頸 、 螃蟹、食性選擇、淨能量所得

Abstract

Kentish Plover (*Charadrius alexandrinus*) is one of the most common shorebirds on the western coast of Taiwan but few works have been done on its feeding ecology. The aim of this study is to explain the diet choice, foraging behaviour, and net energy intake of Kentish Plover based on principle of optimal diet theory.

There are two parts in this study: (1) Laboratory study: Investigated the role of prey species (*Mictyris brevidactylus*, *Scopimera longidactyla*, *Uca lactea*) and size (each species divided into three classes) in affecting prey choice of captive Kentish Plover from November 1997 to January 1998. (2) Field study: Foraging behavior observations of Kentish Plover were carried out in October and November 1998 at Tatu Estuary.

Results of the laboratory study showed that *Scopimera longidactyla* and small classes of *Mictyris brevidactylus* and *Uca lactea* were preferred ($p < 0.05$). The difference between field observations that Kentish Plover rarely forage *Uca lactea* and the results of laboratory study was attributed to the escape capability of *Uca lactea*. Low profitable *Mictyris brevidactylus* is also the main prey as high profitable *Scopimera longidactyla* because its profitability is higher than the energy intake rate of Kentish Plover to specialize on *Scopimera longidactyla*.

It appears that Kentish Plover hunting for *Mictyris brevidactylus* search at a slower speed and make less aggression than do birds hunting for *Scopimera longidactyla*. Calculating the energy cost and benefit of foraging behavior of Kentish Plover showed that the net energy intake of birds specialize on either of the two crabs is equal, and maximizes while foraging both.

Keywords : Kentish Plover, Crab, Diet choice, Net energy intake

壹、前言

一、研究動機

彰化縣沿海溼地的水鳥資源非常豐富，其中尤以大肚溪口為中部地區最重要的水鳥棲息地。大肚溪發源於合歡山，而由台中縣龍井鄉入海，溪口坡度平緩，潮差變化大，退潮時泥灘地可延伸至五公里，形成相當寬廣的潮間灘地，灘地中孕育著豐富的底棲生物，是水鳥最佳的食物來源，因此每年吸引大批水鳥在此度冬或過境，並且名列 IUCN 亞洲台灣重要的十二個溼地之一(Scott 1989)。

大肚溪口水鳥保護區已於八十四年公告成立，於八十七年公告修正為「大肚溪口野生動物保護區」，保護區的目的並不只保護水鳥，而是保護完整的海岸潮間灘地生態系的結構與功能(Hussain 1988, Mitsch & Gosselink 1993)，水鳥與底棲生物之間的捕食關係就是其中一個重要環節。水鳥在溼地生態系中是最高級的消費者，水鳥的覓食代表能量由底棲生物傳遞到水鳥的身上。這種能量的流程，在溼地生態系中佔著極重要的地位(Montevicchi 1993)。因此我們可以透過水鳥覓食生態研究做為環境規劃的參考指標(Goss-Custard et al. 1990, Furness et al. 1993)。

而目前有關大肚溪口水鳥覓食生態的研究相當缺乏，僅一篇有關濱鷸(*Calidris alpina*)覓食端腳類的碩士論文(蔡，1994)。但鷸科和 科水鳥有不同的覓食策略和食物種類(Pienkowski 1983a, Worrall 1984, Durell et al.1990)，因此此篇研究以東方環頸 的覓食研究為開始。

東方環頸 (*Charadrius alexandrinus*)是 形目(Charadriiformes) 科 (Charadriidae) 屬(Charadrius)、體長約 17 公分的水鳥，在台灣西海岸廣泛分布，數量頗豐(吳 1997)。全世界具六種亞種(Johnsgard 1981, Hayman et al. 1986)，台灣的亞種分類至今尚無一定論；在台灣全年四季皆可見到東方環頸 的身影，繁殖記錄始於 1980 年 4 月 20 日，中部地區水鳥調查時，為日本小林桂助先生所發現(杜 1991)。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

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鵒的覓食行為，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，此即為具「主動覓食選擇」行為(active prey selection) (Zwarts 1996)，欲瞭解東方環頸鵒的食性選擇機制，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(preys)可依其獲利率(profitability: the rate of energy gain during handling)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)；當遇到獲利率小於閾值的獵物時，捕食者放棄、不花費額外的時間與能量去處理此低獲利率的獵物，繼續尋找其他獵物會較有效率(Stephens & Krebs 1986)。雖然理論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)。

因此此篇研究即欲從台灣最優勢、普遍之科水鳥—東方環頸鵒的食性選擇，探討其覓食行為、能量所得，以為水鳥與底棲生物捕食系統能量轉移建立更清楚的圖象，更有利於水鳥保護區的規劃。

二、文獻回顧

(一) 東方環頸 的覓食生態

文獻記載(Johnsgard 1981 , Cramp 1983)的東方環頸 食性很廣，包括從內陸地區以昆蟲為主食，特別是甲蟲的成體和幼體以及蒼蠅，到海岸和內陸鹹水區的甲殼綱(螃蟹和蝦)、環節動物、軟體動物。但據觀察於冬季大肚溪口灘地的東方環頸 只以少數幾種螃蟹為主食，甚少見到覓食其他食物。

東方環頸 覓食時以 科特有的 stop-run-peck 方式(Johnsgard 1981 , Cramp 1983)，意指一搜尋到獵物，即疾衝過去快速啄取食之，是以視覺覓食，而常伴隨以一腳拍動地面的行為(foot-vibration)，此行為是為了刺激底棲生物移動後，能較易以視覺察覺而捕捉(Pienkowski 1983a , Piersma 1985)。

有文獻(Rojas et al. 1997 , Turpie & Hockey 1993 , Dodd & Colwell 1996)提出，水鳥會於夜間覓食，以補日間覓食能量的不足，或因底棲生物於夜間有較高的活動力；而半蹼 (*Charadrius semipalmatus*)與厚嘴 (*Charadrius wilsonia*)在夜間仍然以視覺覓食(Robert & McNeil 1989)，其中幾乎完全以招潮蟹(*Uca cumulanta*)為主食的厚嘴 於夜間的覓食時間多於日間，推測其可能是為了躲避白天的捕食者(Thibault & Mcaneil 1995)。但無研究指出東方環頸 是否會於夜間覓食。

(二) 最佳食性理論(Optimal Diet theory)

最佳覓食理論(Optimal Foraging Theory)是以捕食者能獲得最大利益，因而在生存繁殖(fitness)上具優勢的基礎(Pyke 1984 , Krebs & Davies 1993)，預測捕食者的食性、覓食地選擇及覓食策略、覓食行為等(Evans 1976 , Lendrem 1986)。因能定量預測，此理論已在許多研究上被廣泛應用與討論。

最佳食性理論(Optimal Diet Theory)是最佳覓食理論的一部分(Pyke 1984)，是探討捕食者的食性選擇(pre choice)、寬度(diet widths)、轉移(diet switch)與覓食所得能量(Begon et al. 1996)。

基本假定有type 1、type 2二獵物

E：獵物能含量

H：捕食者處理獵物時間

S：尋找獵物時間

$$\text{獲利率}\left(\frac{E}{H}\right) \quad \frac{E_1}{H_1} > \frac{E_2}{H_2}$$

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。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)。

而由模型得到三項預測(Perrins 1983，Krebs & Davies 1993)：

1. 捕食者應只專食(specialize) type 1，或type 1、type 2二者，而不會只專食type 2。
2. 食性的轉移(從專食type 1至type 1、type 2皆食)是突然的。
3. 決定食性是專食性或廣食性(generalize)的因子是 type 1 的密度，而與 type2 的密度無關。

事實上，在許多情況下，此模型的基本假設常過於簡單，如 Ens (1982)研究蠣覓食雙枚貝(Mussel)，發現雖然最大的雙枚貝是獲利率最大的，但實際上蠣覓

食偏好的雙枚貝大小卻相反，後續的研究發現在同一大小等級的雙枚貝中，蠕蟲會選擇殼較薄的個體(Durell & Goss-Custard 1984)，這是因與雙枚貝大小成正比的殼厚度使得蠕蟲較難以啄破吃食，而使得蠕蟲處理放棄的機率也隨之提高；當 Meire & Eryvynck (1986)將蠕蟲嘗試打開厚殼卻失敗所浪費的時間加入模型中即成功得到了與實驗結果符合的預測。如此例，當覓食單一種獵物不同大小的選擇時，通常已能藉修正或擴大原始的覓食選擇模型而預測觀察結果，但預測多種獵物的選擇仍很困難，例如至今仍不知道為何當端腳類(*Corophium*)數量豐富時，赤足鸕(*Tringa totanus*)會放棄覓食獲利率比端腳類高的多毛類(Goss-Custard 1977a)？

(三) 其他影響捕食者食性選擇的因子

1. 尋找速度(search speed)

許多的物種以掩飾、偽裝來做為防禦捕食者的第一道防線，而捕食者也許因此形成「尋找映像(search image)」，或用其他方法以提高發現隱密獵物的能力(Tinbergen 1960)。例如，Gendron (1982)觀察到當獵物變得較隱密時，山齒鶉(*Colinus virginianus*)的尋找速度(search speed)會下降。Goss-Custard (1977b)發現當多毛類(Polychaete)的平均大小和密度減少時，赤足鸕(*Tringa totanus*)的尋找速度(search speed)變慢。Smith (1974)發現 Blackbird 使用 stop-and-go 的尋找策略，當獵物與背景愈相合時，Blackbird 在每一停止點上所花的搜尋(scanning)時間愈長。

生物也許以降低尋找速度，來增加發現獵物的機率，另一方面，捕食者速度的增加將提高與獵物相遇的頻率，而此對一捕食者的成功來說，是與發現獵物的能力一樣重要的。這因此可能產生了二種相反需要相平衡的速度，才能使獵物的覓食率達到最大(Gendron & Staddon 1983)。

例如 Speakman & Bryant (1993)所研究的赤足鸕和蠕蟲 (*Haematopus ostralegus*)，搜尋獵物的速度與其捕食的底棲生物密度的關係：當多毛類的密度愈低時，赤足鸕必須提高速度以到處搜尋多毛類。但蠕蟲的結果與赤足鸕不盡相同；

在各種獵物密度範圍中，蠕 的尋找速度皆顯著較預測的來得低，這是因蠕 覓食貽貝，是從眾多相似的貽貝混合相嵌背景中，挑選獵物。此區別的工作較赤足鷸在無隱藏性的背景中挑選獵物困難，因蠕 必須以視覺的方式在許多獵物中，辨認出何者是「適合的 (suitable)」，而尋找速度必定因此被減緩。

因此，在獵物是特別隱密的情況中，「尋找速度減低可提高對獵物的發現率」，也許比「尋找速度的增加能提高與獵物相遇的頻率」來得重要(Speakman & Bryant 1993)。

2. 獵物的行為

在做食性選擇研究時，真正可利用之獵物(availability)的測量是重要而困難的(Meire & Ervynck 1986, Backwell et al. 1998) De Vlas et al. (1996)指出：沙蠶(*Nereis*)隨潮汐循環而變動的灘地表面活動性，使蠕 在食性選擇上具一明顯的潮汐趨勢(tidal trend)，因此在做捕食研究之前，必須先量化獵物的行為。Backwell et al. (1998)研究水鳥與招潮蟹的捕食交互作用指出：對捕食者而言，真正可利用的招潮蟹數量決定於(1)螃蟹活動性的暫時性變動。(2)螃蟹對覓食水鳥的反應。招潮蟹依靠移動-敏感(movement-sensitive)，以視覺察覺捕食者(Land & Layne 1995)，其對捕食者接近的反應依其性別、年齡、種類和潮時而有不同，例如雄蟹在漲潮前比雌蟹可能冒險(較常出洞或對捕食者較無躲避反應)；*U. princeps* 的雌、幼蟹可能較 *U. stenodactylus* 的雌、幼蟹冒險。因此，無法準確測量真正可利用的獵物，會誤導覓食選擇測試的結果(Backwell et al. 1998)。

另外如先前所提的，捕食者的覓食率可能隨其尋找速度的增加而下降；但 Ens et al. (1996)所研究蠕 捕食沙蠶的結果卻相反，這是因當蠕 的速度較快時，沙蠶較少時間逃回洞裡，即快速的尋找速度導致的「發現」獵物機率的下降，被「捕捉」機率的增加而得到補償。

一般的食性選擇模型，將捕食者與獵物的相遇率(encounter rate)視為一定值

(MacArthur & Pianka 1966, Charnov 1976, Wanink & Zwarts 1985); Gendron & Staddon (1983)提出了模型的修正：捕食者可調整尋找行為，改變與獵物的相遇率；Ens et al.(1996)則建議，模型需再加入獵物的逃跑反應參數。

3.其他因子

其他影響捕食者食性選擇的覓食因子尚有許多，如捕食者的飢餓程度、特殊營養物的需求等。當捕食者特別飢餓或覓食環境常不穩定而難以預測時，捕食者覓食獵物較不具選擇性(Krebs & Davies 1993)。另外如北美麋鹿(*Alces alces*)因特殊的對鈉離子的需求，需吃食富含鈉但能含量極低的水生植物(Belovsky 1978)。由於自然環境和生物因子的多樣性及交互關係的變動複雜性，影響一生物覓食的因子亦繁雜難解，因此研究探討時，需小心謹慎測試、修改基礎理論模型，尤其是尚未被清楚研究的範疇(Krebs & Cowie 1976)。

貳、材料與研究方法

實驗的進行分為二部分：實驗室控制實驗與野外觀察研究。

實驗室控制實驗：因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 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 覓食螃蟹種類、大小的食性選擇實驗。

野外研究：在野外東方環頸 的自然覓食地，進行螃蟹的活動情形與東方環頸 覓食行為的觀察研究。並對照其覓食策略是否與實驗室結果相一致，進而探討其他影響東方環頸 覓食選擇的因子。

一、實驗室控制實驗

(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 主要覓食的螃蟹種類為長趾股窗蟹與短趾和尚蟹，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 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為實驗室試驗中，提供東方環頸 食性選擇的獵物項目。

(二) 螃蟹大小等級分類

1. 小型鷸 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)，因此以東方環頸 平均嘴基寬 6.7mm，為其選擇螃蟹大小等級分類的一參考值。又螃蟹甲殼較窄之一端是決定東方環頸 能否吞入的關鍵，因此以此為大小分類依據。

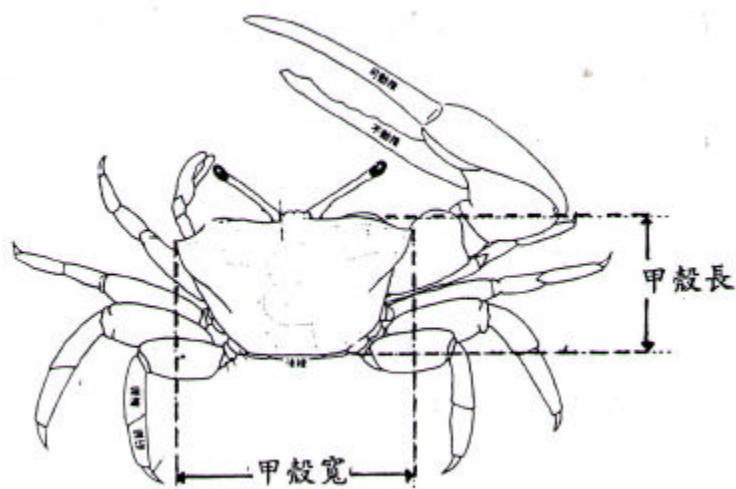
2.根據野外觀察與預先測試，東方環頸 所能吃食處理的螃蟹大小範圍僅為清白招潮蟹和短趾和尚蟹族群的一部分，而長趾股窗蟹的個體大小皆能為東方環頸 所覓食處理，因此以長趾股窗蟹的大小為主要的螃蟹大小等級分類標準。測量長趾股窗蟹甲殼長最大值為 8mm，大於東方環頸 的嘴基寬，此因嘴基寬的獲得是測量鳥喙的硬骨部分，而東方環頸 實際能張口吃食的最大範圍大於此測量值，因此以甲殼較窄之一端大於東方環頸 嘴基寬為分類大等級的螃蟹。

3.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 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	$5 < X \leq 7$ ($6.6 < \leq 9.7$)	$6 < X \leq 8$ ($7.0 < \leq 9.2$)	$5 < X \leq 7$ ($8.0 < \leq 11.0$)
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 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 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 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 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 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 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 的處理時間僅來自於預先測試的結果。

二、野外研究

(一) 研究地點

研究地點在彰化縣伸港鄉大肚溪口南岸的潮間灘地，根據在野外觀察東方環頸主要的活動覓食地點，選定位在中高潮區之 A、B 二棲地，為觀察東方環頸 覓食活動之樣區。

A 區。位於高潮區，離岸邊約 40m，面積約 90m×110m 的區域，主要的螃蟹組成為中小型的長趾股窗蟹，部分地區有呈區塊分佈的清白招潮蟹和大眼蟹。在此覓食活動之東方環頸 數量約近 20 隻。

B 區。離岸約 210m，面積約 80m×160m，此樣區的螃蟹組成為短趾和尚蟹及長趾股窗蟹，而此區的長趾股窗蟹族群包含了大中小，三種大小型式的個體。在此覓食活動之東方環頸 數量可達 30 多隻。

(二) 野外觀察

野外觀察期間為退潮後灘地暴露出來時期，隨機選擇一靠近觀察點的東方環頸個體，每隻觀察 10 分鐘或追蹤至觀察不易為止(觀察時間不足 3 分鐘，則不列入記錄分析之)，以錄音機記錄其覓食螃蟹種類、螃蟹大小、追捕時間、吃食時間、及其他行為等，回實驗室再配合馬錶計算各類覓食行為之持續時間並記錄於表格中。因螃蟹的活動性與天候狀態有關，所以野外觀察選在觀察時期的風速小於 13m/s，沙溫 21.7-28.7 之風速不大、氣溫較高、天候良好的日子進行。

(三) 螃蟹大小分類

將東方環頸 覓食長趾股窗蟹與短趾和尚蟹的大小，皆分成三種等級，區分方式與實驗室控制實驗時相同，但因野外觀察為一比較的大小(與鳥嘴基寬相比)，因

此在判別所吃食的螃蟹大小時，主要輔以東方環頸 的吃食處理行為(表二)。

表二、東方環頸 吃食不同大小螃蟹的處理行為

大	中	小
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，能將蟹身從甲殼較窄一端一口吞入。	啄食螃蟹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。	輕易地啄食一口吞入。

(四) 覓食行為定義

- 1.處理時間(handling time)—以啄取到螃蟹開始，至完全吃入為止。
- 2.尋找時間(searching time)—觀察東方環頸 有發生覓食行為的時間(foraging time) 扣除掉處理時間即尋找時間。
- 3.尋找速度(search speed)—東方環頸 在搜尋獵物時，在單位時間內所移動的距離 (m/s)。
- 4.打鬥—東方環頸 個體間有直接的身體攻擊、打鬥行為。
- 5.驅趕—個體間無直接的身體攻擊、打鬥行為，但有驅趕、干擾等行為。
- 6.搶奪 —東方環頸 個體啄食到螃蟹，正在處理當中，卻被另一東方環頸 個體搶奪走。
搶奪 —有搶奪行為發生，但未成功；或無直接的搶奪行為，但被搶者有將螃蟹叨著走、明顯的防衛行為。
- 7.覓食率—單位覓食時間(foraging time)中，所成功吃食的螃蟹隻數。
- 8.放棄率—東方環頸 尋找到一螃蟹，有啄取、處理的行為，但隨之即丟棄不食，是為覓食放棄。放棄率的計數為東方環頸 放棄螃蟹的次數佔放棄與吃食次數總和的百分比。

(五) 野外東方環頸 覓食行為花費的估算方法

1. 尋找螃蟹的花費

東方環頸 覓食長趾股窗蟹與短趾和尚蟹的尋找行為花費，可由其尋找移動速度代入方程式(1)推估：

Taylor et al. (1982) 脊椎動物移動時的能量消耗率(watt/kg)：

$$E_{metab} / M_b = 10.7 M_b^{-0.316} \times v + 6.03 M_b^{-0.303} \dots\dots\dots \text{方程式(1)}$$

E_{metab} ：能量消耗 M_b ：個體重量 v ：移動速度

移動速度難以直接獲得，可由東方環頸 在各種速度下的步伐率(pace rate)再轉換為尋找速度。

因很多動物會以同時增加步伐率與步距長(stride length)二者，來增加速度 (Hayes & McNeil Alexander 1983, Speakmen & Bryant 1993)，若以平均步距長乘以步伐率來代替速度，會高估了實際的低速度，低估了高速度。故需先建立步伐率、步距長、尋找速度，三者的關係(Goss-Custard and Rothery 1976)。此研究步伐率的獲得由野外以 V8 攝影記錄，得到東方環頸 快跑及行走時的步伐率，並以東方環頸 的跗蹠骨長(tarsus)作為其跑步和走路時步距長的參考值。

2. 競爭行為的花費

東方環頸 覓食時具驅趕、打鬥、搶奪等種內競爭行為。其中驅趕、搶奪 的行為是個體間無直接的身體攻擊、打鬥，但有快跑驅離、欲搶奪的行為，將東方環頸 此二行為花費的能量視為與快跑所花的能量相同。打鬥、搶奪 的行為是東方環頸 個體間有直接的身體攻擊、掠奪，並多伴隨拍翅飛翔行為，因此以飛行所花費的能量(方程式 2)計算，並由野外東方環頸 每項打鬥、驅趕、搶奪的行為所花費的時間、發生頻率，可得東方環頸 在單位覓食時間中，因驅趕、打鬥、搶奪的

種內競爭行為所需的能量花費。

$$E_{flight} = 50.0W^{0.665} \dots\dots\dots\text{方程式(2)} \quad (\text{Videler 1995})$$

W：個體重量 (單位：watt/kg)

3.處理螃蟹的花費

Kersten(1996)估計螞蟻處理沙蠶的能量消耗小於其尋找的能量花費，因沙蠶容易吃食，只需 3 秒鐘；處理雙枚貝則約需尋找能量的 2 倍，因需將貝殼打開或刺破，且處理時間亦較長。東方環頸處理螃蟹的花費，需加入啄起-放棄螃蟹的行為花費，且吃食處理每一種類、大小螃蟹項目的花費皆不相同，難以推估定量；但可相信，因處理時間不長且毋須激烈活動，此項能量花費在覓食不同種螃蟹的情況中差異應不大，因此處理行為的花費不列入覓食花費的計算。

三、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。

四、東方環頸的基本資料

如體重、跗蹠骨長、嘴基寬等，由東海大學環科所生態實驗室於 1996 年-1998 年冬季，大肚溪口鳥類繫放所得東方環頸的基本資料測量值(n=96)。

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
(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。

參、結果

一、實驗室控制實驗

(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4次實驗(8隻東方環頸)，結果合併(表三)，由同質性卡方分析東方環頸對螃蟹的種類、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(表四)；即東方環頸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。

表三、東方環頸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

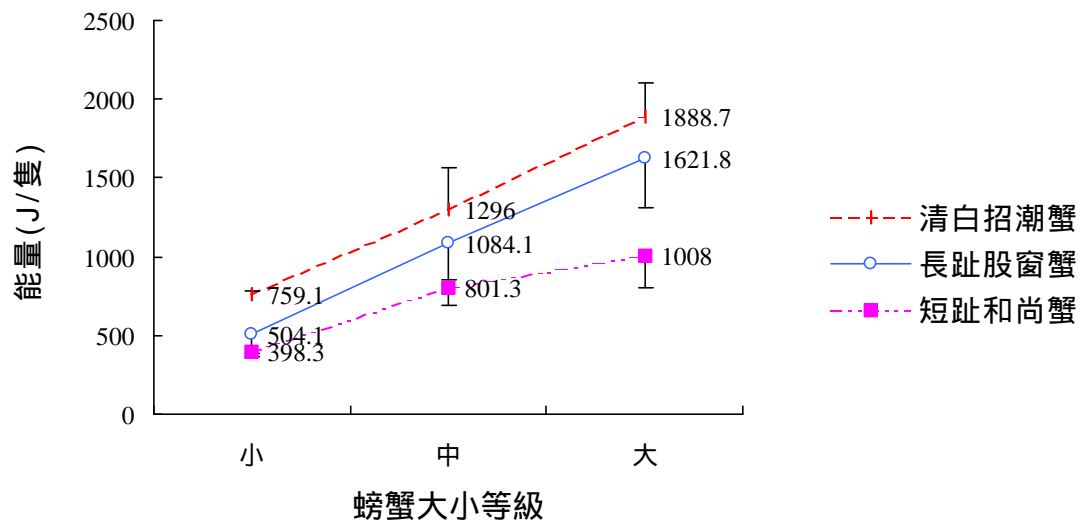
表四、東方環頸於實驗室食性選擇差異顯著性檢定

	長趾股窗蟹	短趾和尚蟹	清白招潮蟹	大等級	中等級	小等級
χ^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)。

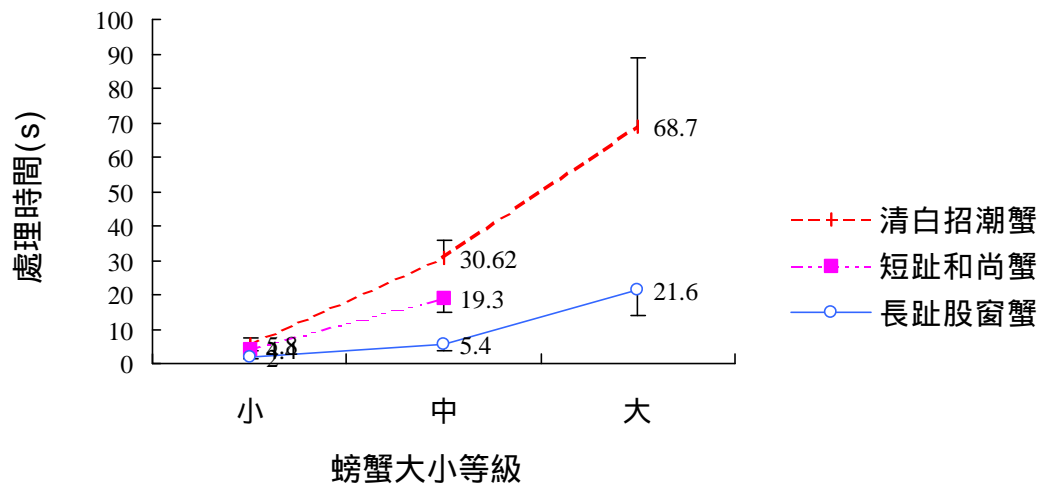


圖二、各類螃蟹能含量圖

(三) 東方環頸 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 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 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。

因東方環頸 吃食大短趾和尚蟹的數量極少，而無記錄到其處理過程，因而實驗室控制實驗東方環頸 處理大等級短趾和尚蟹的時間為一缺值(圖三)。

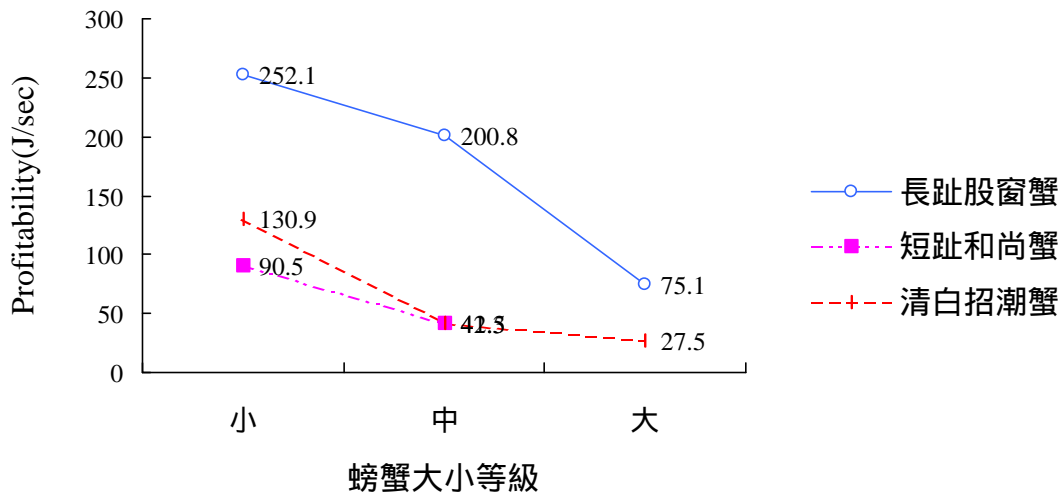


圖三、實驗室東方環頸 處理螃蟹時間

(四) 獲利率(Profitability)

將螃蟹的能含量除以東方環頸 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 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 覓食螃蟹獲利率

二、野外研究

自 1998 年 10 月初至 11 月底，歷時兩個月，共 123 筆有效東方環頸 覓食觀察記錄，其中 45 筆為東方環頸 在 A 區(覓食中小長趾股窗蟹)的覓食記錄，78 筆在 B 區的覓食記錄；而在 B 區的記錄中，41 筆為覓食長趾股窗蟹(含大中小型)，25 筆覓食短趾和尚蟹，12 筆記錄二種螃蟹皆有覓食。

(一) 螃蟹的活動情形與躲避行為

B 區短趾和尚蟹於地表活動時間一般約只在低潮期 2-4 小時，個體出洞後多先在洞口附近攝食，當四周之短趾和尚蟹皆陸續出洞後，則會逐漸聚集成群，一起在地表上移動攝食，多往潮濕水邊移動，同一區的短趾和尚蟹每日活動範圍變化並不大，活動結束後會以螺旋旋轉的方式進入地下。活動速度緩慢，遇捕食者時會四散逃逸沒入沙中，但因速度不快，多不及躲避捕食者。

長趾股窗蟹則是當潮水退去，地表上未覆蓋水層時，即出洞覓食活動至下次漲潮前。攝食、活動時離洞口不遠，當捕食者接近時，大部分個體會迅速逃回洞中躲避敵害，等捕食者離去約 1-2 分鐘後即會再出現地表，但亦有少數個體蟹會冒著被捕食的風險而不逃入洞中。

清白招潮蟹於地表上活動的時間甚長，與長趾股窗蟹相似，皆是於退潮暴露出其洞穴之後，即開始出現在洞口附近覓食。移動快速，在逃跑時常會用改變方向或忽快忽慢的策略奔跑，能迅速逃回洞中躲避敵害。野外觀察甚少見到東方環頸 覓食清白招潮蟹。

(二) 東方環頸 的覓食行為

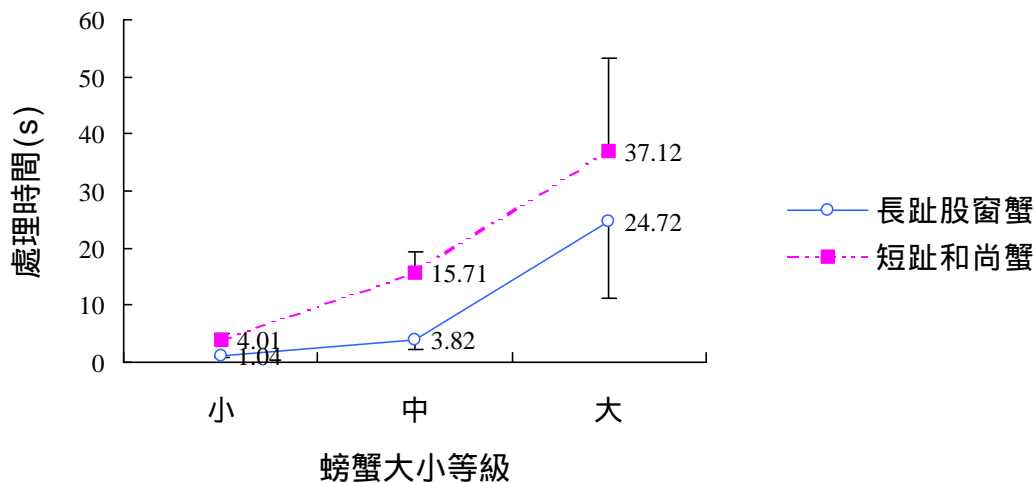
東方環頸 在大肚溪口潮間灘地以短趾和尚蟹及長趾股窗蟹為主食。東方環頸 是以視覺覓食，因此只在低潮期 2-4 小時可覓食短趾和尚蟹，時間短且具限制；覓食長趾股窗蟹的時間，則當退潮灘地露出時即可開始覓食，直至下次漲潮長趾股窗蟹的棲地被潮水淹沒為止。在野外觀察地 B 區，當退潮灘地露出時即可見到東方環頸 覓食長趾股窗蟹，而當低潮期短趾和尚蟹陸續出洞，往水邊聚集成群後，東方環頸 的覓食行為可分成三類：

1. 典型的 科 stop-run-peck 的捕食方式，即靜止—快速疾衝—啄取獵物，其追捕的速度快，覓食尋找範圍大，覓食率較高，個體間打鬥行為的發生頻率較高。此時是覓食長趾股窗蟹。
2. 以在小範圍區域慢速行走或小跑步的方式尋找啄食，有時靜止等待，有覓食放棄率，覓食率較低，覓食個體間距離較近，很少發生打鬥行為。此時是覓食短趾和尚蟹。
3. 介於第一、二類的覓食方式之間，有時行走，有時快跑，但跑距短。個體間的距離與尋找範圍，和第二類的覓食方式無甚明顯差異，但打鬥、搶奪行為發生頻率

高，有覓食放棄率。此時是同時(於觀察的短時間內)覓食二種螃蟹。

(三) 野外東方環頸 處理螃蟹時間

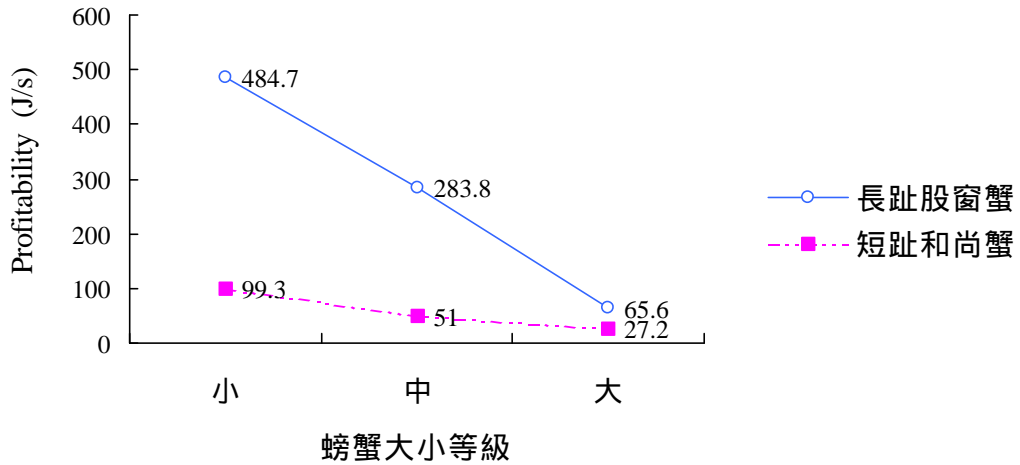
東方環頸 於野外對各類螃蟹的吃食處理時間變化趨勢與實驗室研究結果相同，但時間多較短(圖五)。隨螃蟹等級的增大，處理時間也急速增加，處理短趾和尚蟹的時間大於處理長趾股窗蟹。



圖五、野外東方環頸 處理螃蟹的時間

(四) 獲利率

同種螃蟹的獲利率隨大小等級的增加而下降，即小螃蟹比大螃蟹的獲利率高。而長趾股窗蟹的獲利率隨螃蟹大小的增加而急遽下降。比較同一種大小等級的能含量，長趾股窗蟹皆較短趾和尚蟹為高，又處理時間較短，故同一種大小等級，長趾股窗蟹的獲利率遠大於短趾和尚蟹(圖六)。



圖六、野外東方環頸 覓食螃蟹獲利率

(五) 東方環頸 覓食率(Intake rate)與能量獲得率(Energy intake rate)

覓食率為單位覓食時間中，所吃食的螃蟹隻數。而覓食時間包括了尋找時間與處理時間，因野外觀察記錄，已排除掉無發生覓食行為的東方環頸，故以每隻東方環頸的觀察時間，視為其覓食時間。能量獲得率為將野外觀察每一東方環頸個體實際所吃食的螃蟹大小隻數轉換為能量，而得個體平均值(表五)。

表五、東方環頸 之覓食率與能量獲得率

	覓食率(隻/分鐘)	能量獲得率(焦耳/分鐘)
長趾股窗蟹(A 區)	0.64±0.34 (n=45)	384.3±233.1 (n=45)
長趾股窗蟹(B 區)	0.47±0.25 (n=41)	383.6±250.7 (n=41)
短趾和尚蟹	0.39±0.17 (n=25)	362.8±182.0 (n=25)
二種螃蟹	0.63±0.27 (n=12)	543.3±246.1 (n=12)

東方環頸 的覓食率與能量獲得率，以同時覓食二種螃蟹時最高，只覓食短趾和尚蟹時最低。當東方環頸 同時覓食二種螃蟹時有明顯較高的能量獲得率，只覓食單一種螃蟹時，即使覓食率各有差異，但能量獲得率差異不大。A、B 二區長趾股窗蟹的大小組成不同，東方環頸 的覓食率亦不相同(表六)，但能量獲得相近。短趾和尚蟹的獲利率低，覓食率低，但因東方環頸 覓食短趾和尚蟹以等級大者為主，而覓食長趾股窗蟹以等級小者為主，故二者所得的能量獲得率差距不大。

表六、東方環頸 覓食不同大小等級之股窗蟹與和尚蟹的覓食率(隻/分鐘)

	大	中	小
長趾股窗蟹(A 區)	0	0.11	0.53
長趾股窗蟹(B 區)	0.06	0.13	0.28
短趾和尚蟹	0.31	0.06	0.02

(六) 東方環頸 的種內競爭行為

東方環頸 覓食時的驅趕、打鬥、搶奪行為，不僅耗費能量，亦會影響其尋找獵物的時間，計算捕捉到兩隻螃蟹之間的時間，當中間有驅趕、打鬥發生時，會使其下一次捕捉到獵物的時間加長，而影響到其覓食率(表七)。

表七、東方環頸 覓食螃蟹的尋找時間(捕捉到兩隻螃蟹之間的時間)

	長趾股窗蟹(A)			長趾股窗蟹(B)			短趾和尚蟹			二種螃蟹		
	無打鬥、驅趕	打鬥	驅趕	無打鬥、驅趕	打鬥	驅趕	無打鬥、驅趕	打鬥	驅趕	無打鬥、驅趕	打鬥	驅趕
尋找時間(秒)	49 (n=94)	110 (n=7)	137 (n=5)	92 (n=68)	162 (n=7)	208 (n=2)	72 (n=23)	96 (n=1)	155 (n=1)	70 (n=27)	113 (n=4)	170 (n=1)

尋找時間的求得，是計算東方環頸 在捕捉到兩隻螃蟹之間的相距時間，而若在一東方環頸 的觀察期間中，其只吃食了一隻螃蟹，則無法由此東方環頸 個體求得尋找時間，因此平均尋找時間有可能是低估的。

東方環頸 在覓食長趾股窗蟹、短趾和尚蟹及同時吃二種螃蟹時，其驅趕、打鬥和搶奪的行為，發生頻率不同(表八)。東方環頸 的個體間驅趕、打鬥行為，以同時覓食二種螃蟹時發生頻率最高，覓食短趾和尚蟹時最低。同時間覓食二種螃蟹的所得覓食率較高，故覓食獲利(benefit)較大，但相對其個體間的驅趕、打鬥、搶奪行為較常發生，覓食花費(cost)亦較大。搶奪行為皆發生在覓食大螃蟹時，覓食大螃蟹所得的能量多，但處理時間長，被搶奪的風險也較大。東方環頸 在 A 區是覓食中小長趾股窗蟹，因此無搶奪行為發生，但驅趕、打鬥行為發生頻繁；覓食短趾和尚蟹以大等級為主，雖然搶奪行為發生的機率較高，但甚少有個體間的驅趕、打鬥，故競爭干擾頻率低；同時覓食二種螃蟹則驅趕、打鬥、搶奪的頻率皆高。

表八、東方環頸 覓食之種內競爭頻率

	發生次數				競爭頻率 (次數/分鐘)	觀察時間 (分鐘)
	打鬥	驅趕	搶奪	搶奪		
長趾股窗蟹(A)	24	10	0	0	0.139	244
長趾股窗蟹(B)	22	9	1	2	0.130	261
短趾和尚蟹	2	4	1	3	0.075	133
二種螃蟹	10	2	2	4	0.228	79

競爭頻率為(驅趕次數+打鬥次數+搶奪次數)/觀察時間。

(七) 放棄率

東方環頸 覓食長趾股窗蟹無放棄率，專食短趾和尚蟹時的放棄率為 0.65；同時覓食二種螃蟹時，對短趾和尚蟹的放棄率為 0.51，每啄取一隻短趾和尚蟹，就有一半的機率會放棄，此因短趾和尚蟹族群個體大小多大於東方環頸 所能覓食的大小，因此放棄的皆為過大難以處理吃食的短趾和尚蟹；從開始啄食到放棄的平均時間為 2.4 ± 4.30 秒(n=121)。

(八) 覓食花費(Feeding cost)

1. 尋找行為的花費

東方環頸 重量平均為 46.9 ± 5.2 克($n=96$)，由野外錄影得步伐率轉換為尋找速度，東方環頸 快跑時的速度為 0.63m/s ，行走速度為 0.21m/s ，代入方程式(1)可得東方環頸 快跑時能量消耗為 92.8J/min ，行走的能量消耗是 59.6J/min 。假設東方環頸 在覓食時，有一半時間是在移動的，則覓食長趾股窗蟹的尋找花費為 46.4J/min ，覓食短趾和尚蟹為 29.8J/min ，而同時覓食二種螃蟹時，尋找速度介於快跑與行走之間，故尋找獵物的能量花費應在 $29.8\text{-}46.4\text{J/min}$ 之間。

2 競爭行為的花費

由方程式(2)得東方環頸 飛行所花費的能量為 372.7J/min ，為快跑時能量消耗的 4.2 倍。每項打鬥、驅趕、搶奪的行為以平均費時 5 秒計算，並由表八：打鬥、驅趕、搶奪行為的發生頻率，可得結果列於以下表九。但此競爭能量的花費可能是低估的，因為必定有些打鬥、驅趕、搶奪行為發生前後的警戒行為未被算入。

(九) 淨能量所得

由先前東方環頸 的覓食能量所得(表五)，扣除以上覓食花費的推估(不計處理、放棄花費)，可得東方環頸 專食長趾股窗蟹與專食短趾和尚蟹的淨能量所得應為接近的，而當同時覓食二種螃蟹，有最大的淨能量所得，結果列於表九。

表九、東方環頸 在四種覓食情況中平均所獲得、花費與淨能量所得率(單位：J/min)

	長趾股窗蟹(A)	長趾股窗蟹(B)	短趾和尚蟹	二種螃蟹
能量獲得率(+)	384.3	383.6	362.8	543.3
尋找花費(-)	46.4	46.4	29.8	29.8-46.4
競爭花費(-)	3.5	3.2	1.1	5.5
處理花費(-)	--	--	--	--
淨能量所得率	334.4	334.0	330.9	491.4-508.0

肆、討論

一、實驗室控制實驗與野外觀察結果差異

東方環頸 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。但於野外觀察研究中，當短趾和尚蟹與長趾股窗蟹同時於地表活動而可為東方環頸 所覓食時，可見東方環頸 有分別專食此二種螃蟹或同時覓食二者的行為，東方環頸 分別專食二種螃蟹的覓食率不等，但能量獲得率卻相近(表六)，無證據顯示東方環頸 是否對此二種螃蟹具偏好差異。

另外東方環頸 於野外自然環境中，甚少覓食清白招潮蟹；不同大小的短趾和尚蟹及長趾股窗蟹佔東方環頸 的食性比例也與實驗室內的結果不同，以下將分別討論之。

(一) 清白招潮蟹

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 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 覓食之。形成東方環頸 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)：在顯著的超過水鳥捕食者的攻擊距離前，招潮蟹即有逃跑反應。即使清白招潮蟹的能量獲利率對東方環頸 是值得吃食的，因其難以捕捉，或許是東方環頸 甚少捕食的原因。另外於實驗室控制實驗中發現，東方環頸 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。

(二) 短趾和尚蟹

實驗室設置實驗的主要目的，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 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 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 的覓食選擇結果。但於野外自然環境中，短趾和尚蟹的活動模式是較特殊的。

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 所能吃食的短趾和尚蟹大小；因而於野外的觀察中，東方環頸 有較高比例覓食大短趾和尚蟹，推論是因螃蟹密度的影響。另外短趾和尚蟹的能含量低，但其獲利率大於東方環頸 專食長趾股窗蟹的能量獲得率，而值得吃食，且因於自然環境中數量豐富，易於捕捉，使得東方環頸 與其相遇、捕食成功的機率增加，因此與長趾股窗蟹同為東方環頸 於自然環境中的主食。

(三) 長趾股窗蟹

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 對長趾股窗蟹的大小選擇無差異，此可能是實驗時間太長、所供給的螃蟹量不足，以致無清楚的覓食選擇產生。亦可能原本東方環頸 覓食長趾股窗蟹就無大小選擇，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 覓食的能量獲得率，因而是獲利高而值得捕食的。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 食性選擇、轉移與螃蟹密度的關係有更清潔的瞭解

野外觀察東方環頸 捕食不同大小的長趾股窗蟹，有明顯覓食率差異(表七)，是因不同大小螃蟹具不同的密度之故？或不同大小長趾股窗蟹的躲避反應有差別所導致？因無螃蟹密度的精確定量，所以無法得知。

二、為何東方環頸 覓食短趾和尚蟹及長趾股窗蟹有不同的行為，有二種解釋：

(一) 追捕行為

長趾股窗蟹躲避敵害的行動快速，因此東方環頸 在鎖定標的後，需在其逃回洞中前捕捉到；而短趾和尚蟹的活動速度極慢，因此捕食者不需快速追捕。

(二) 尋找行為

尋找率(search rate)的定義是，捕食者在單位時間內，所搜尋覓食地的區域範圍，可視為與尋找速度(search speed)成正比(Speakman & Bryant 1993, Ens et al. 1996)；東方環頸 在覓食長趾股窗蟹時，覓食尋找範圍大，跑速快；覓食短趾和尚蟹時，是以在小範圍區域慢速行走，間或小跑步的方式尋找啄食，因此明顯地東方環頸 尋找長趾股窗蟹的速度較尋找短趾和尚蟹大。這是因長趾股窗蟹的個體大小皆能為東方環頸 所吃食，而東方環頸 所能吃食的短趾和尚蟹大小範圍僅為短趾和尚蟹族群的一部分，因此東方環頸 需在聚集眾多的短趾和尚蟹群中，以較慢的速度尋找、選擇其所適合吃食的短趾和尚蟹大小。此符合 Gendron & Staddon(1983)所預測的：覓食較隱密的獵物需較低的尋找率，才能提高發現率，達到較大覓食率。另外 Ens et al.(1996)所做蝸 的覓食行為研究指出：蝸 找尋雙枚貝(*Macoma*)的速度較慢，在單位尋找距離的啄食次數較多；從蝸 的觀點，雙枚貝較沙蠶(*Nereis*)隱密。Gendron & Staddon(1983)：尋找速度與找到(detect)的機率有一交互關係(trade-off)，捕食較隱密的獵物需要較慢的尋找率才能達到最大覓食率；在這種情形下，獲利率高但隱密的獵物也許會被忽略，因不值得為隱密的物種調整尋找速度。

此外，尋找行為可能亦與獵物的反應速度有關；為了減少能迅速躲避捕食者的長趾股窗蟹逃回洞中的時間，東方環頸 不僅需提高追捕速度，也需加快腳步尋找。

三、東方環頸 的覓食選擇是否如最佳食性理論的前提假設，達到最大淨能量所得？

整體比較二種螃蟹的獲利率，短趾和尚蟹明顯低於長趾股窗蟹甚多，且覓食率(0.39 隻/分鐘)亦低於長趾股窗蟹(0.47 隻/分鐘或 0.64 隻/分鐘)，吃食短趾和尚蟹似乎非有利的覓食行為，則為何東方環頸 仍會有短時間專食短趾和尚蟹的行為？是否違反了最佳食性模型的預測？分以下二點來探討：

(一) 野外短趾和尚蟹的最低獲利率是大短趾和尚蟹的 27.2J/s，即 1632J/min，遠大於東方環頸 專食長趾股窗蟹的能量獲得率 384.3J/min 或 383.6J/min，因此符合模型預測的，當 $\frac{E_2}{H_2} > \frac{E_1}{S_1 + H_1}$ ，type 2(可視為短趾和尚蟹)是值得吃食的，能使捕食者的能量獲得率($\frac{E}{S + H}$)提高，而東方環頸 同時覓食二種螃蟹也有最大的能量獲得率 543.3J/min。

(二) 模型預測：捕食者應只專食 type 1，或 type 1、type 2 二者，而不會只專食 type 2。因此短趾和尚蟹是值得納入東方環頸 的食性中，但為何有專食行為的發生？有三個推論：

1. 當一捕食者的尋找獵物時間，顯著大於其處理獵物時間，此捕食者傾向於廣食性 (generalist)(Begon et al. 1996)。比較東方環頸 的尋找時間(S)與處理時間(H)(圖五、表七)，明顯處理時間對覓食能量獲得率(E/S+H)的影響小於尋找時間，即當東方環頸 專食二種螃蟹時，較高比例為小長趾股窗蟹(504.1 焦耳/隻)與大短趾和尚蟹 (1008 焦耳/隻)，即使小長趾股窗蟹的獲利率(E/H)遠大於大短趾和尚蟹，但在同樣的覓食時間中(觀察記錄的 10 分鐘時間，包括尋找時間和處理時間)，二者所得的覓

食率差距不大，而能發生專食的行為。

2.專食一種螃蟹的行為，可能是東方環頸 覓食短趾和尚蟹與長趾股窗蟹時，有明顯不一致的尋找行為所導致；搜尋不同的獵物需不同的尋找行為，使東方環頸 較難在同時覓食長趾股窗蟹與短趾和尚蟹，雖有同時覓食二種螃蟹的方式，這可能是中間型的覓食方法，或在觀察時東方環頸 的覓食方法的轉移。因而，尋找速度與食性選擇的問題不能分開看待(Ens et al. 1996)。

3.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)。

總體來說，東方環頸 的覓食選擇是符合理論預測的，且同時覓食二種螃蟹時有最大的能量獲得率與淨能量所得。另外，當短趾和尚蟹與長趾股窗蟹同時出現於地表，皆可被東方環頸 所覓食時，仍可見部分東方環頸 採較低能量獲得率與淨能量所得的專食一種螃蟹的覓食方式，推測可能是東方環頸 個體採行不同的覓食策略之故；或族群競爭所導致的個體覓食行為差異，如 Goss-Custard (1990)發現不同年齡的蠣 在覓食方式上有很大的差異，成鳥通常佔有較豐富的貝類區來覓食；另由表八可得：東方環頸 的種內驅趕、打鬥、搶奪行為，以同時覓食二種螃蟹時發生頻率最高。若種內的攻擊、搶奪行為是為了競爭有利資源，或可解釋東方環頸

同時覓食二種螃蟹的覓食方式是較佳的覓食策略。因野外觀察一東方環頸 個體覓食的時間太短，難以獲得其完整的食性選擇變動資料和個體間覓食行為差異及其原因；這些問題的解答，仍需更詳細、長時的野外觀察與個體研究。

四、東方環頸 覓食量

(一) 每日能量需求

比較 A、B 二區覓食長趾股窗蟹的情形。A、B 二區長趾股窗蟹大小組成、密

度不同，其覓食率各為 0.64(隻/分鐘)、0.47(隻/分鐘)，但能量獲得率卻幾乎相同：384.3(焦耳/分鐘)、383.6(焦耳/分鐘)。推測此因是東方環頸 的覓食策略已達其能覓食股窗蟹的最大能量所得，或已足夠東方環頸 的每日能量需求，故 A、B 二區結果一樣。

以東方環頸 在 B 區的能量獲得率(383.6J/min)估算是否滿足其每日能量需求。因實驗觀察地離岸約在 300 公尺內，大潮(spring tide)時白天灘地暴露出來時間可達 6-7 小時，小潮(neap tide)時可達 9 小時以上，合理假設東方環頸 平均每日日間可在灘地覓食 8 小時，則一天可獲得 184.1KJ 的能量，假設同化效率(Assimilation efficiency)為 85 % (Kersten & Piersma 1987)，則所需代謝能量為 156.5KJ/day；比較體型比東方環頸 稍大，約 18-20 公分體長的環頸 (*Charadrius hiaticula*)一天所需代謝能量為 159-192KJ(Kersten & Piersma 1987)；另外大肚溪口濱鶉(體長 20-21 公分)一天覓食所得能量約為 210KJ(蔡 1994)，則每日日間覓食 8 小時所得能量已約可達到東方環頸 的每日能量需求。

(二) 螃蟹的供給量

由上看來，兩種螃蟹皆能提供東方環頸 的每日能量需求。但事實不然。

根據黃(1991)：一般短趾和尚蟹在最低潮之後出現地表，在白天的低潮期出洞至地表活動時間僅 1.39 ± 0.81 小時，且每天出洞數變化很大；有短趾和尚蟹出現之日，溫度較高、風速較小且多為晴天，風大的日子，短趾和尚蟹絕大多數不出洞。

在野外觀察東方環頸 覓食短趾和尚蟹發現，短趾和尚蟹的出洞時間較黃(1991)所述較早些，活動時間也較長，約 2-4 小時，可從最低潮前一小時至最低潮後三小時，但出洞攝食的個體數量與活動時間長短隨天氣狀況變化很大。天候惡劣時，僅有零星幾隻短趾和尚蟹個體出現，甚至完全不出現。短趾和尚蟹的活動模式對東方環頸 的覓食影響有二部份：

1. 對在大肚溪口一大部分族群是渡冬鳥的東方環頸 來說，水鳥在度冬區的覓食不僅要維持每日代謝，還必須貯存足夠的脂肪，以做為春天北返繁殖地，長途遷徙的

能量需求(Alerstam 1982, Connors et al. 1981, Goss-Custard 1985, Pienkowski et al. 1979, Handel & Gill 1992)。而隨著氣溫的下降、天候的漸劣，水鳥所需能量會提高，而短趾和尚蟹反而較少出洞，因此對東方環頸 的覓食行為勢必影響更大。

2.在晴朗而短趾和尚蟹活動量高的日子裡，其白天在地表的活動時間最長約為四小時，亦不足以提供東方環頸 覓食所需。黃(1991)研究指出，短趾和尚蟹於夜間的活動量不亞於日間，且絕大部分時間也是成群移動攝食；雖也有文獻提到(Turpie & Hockey 1993, Dodd & Colwell 1996, Rpjas et al. 1997)，許多水鳥能於夜間覓食，以補白天覓食的不足，東方環頸 是否會於夜間覓食和尚蟹，仍待研究；但幾可確定，東方環頸 不足以長時間專食短趾和尚蟹達到生存所需能量。

獵物的活動模式對捕食者是一重要的覓食因子，其代表一獵物的真正可利用性(availability)。當潮水一退，灘地露出時，長趾股窗蟹即出洞活動直至下次漲潮前，此時段的長趾股窗蟹皆是可為東方環頸 利用的，相較於短趾和尚蟹，長趾股窗蟹為東方環頸 一相當穩定的食物來源。但當東方環頸 同時覓食此二種蟹時，能量所得率達到最大(543.3J/min)，此短暫時段的高所得率，能使東方環頸 減少一天的總覓食時間。

五、結語

本研究對東方環頸 淨能量所得的推估是粗略的，且可能遺漏了其他重要的覓食行為能量消耗，但或可做為探討東方環頸 覓食獲利(benefit)-花費(cost)能量平衡的一參考。

研究期間因人力的不足與螃蟹對東方環頸真正可利用密度正確測量的困難，而無法估算冬季大肚溪口對東方環頸 的承載量(carrying capacity)。除此，環境承載量的估算還需考量隨大小潮、不同潮時而變化的灘地可利用的面積、螃蟹族群本身的季節性消長、活動模式、水鳥的棲地選擇等，但盼本研究對東方環頸 的覓食行為、覓食不同螃蟹時的淨能量所得估算、螃蟹活動模式的討論，或可作為往後探討

大肚溪口對東方環頸 的承載量與保育工作的一基礎資料。

伍、參考文獻

- Alerstam, T., G.A. Gudmundsson & K.Johannesson 1992. Resources for long distance migration: intertidal exploitation of Littering and Mettles by Knots *Claris cantos* in Iceland. OIKOS 65: 179-189.
- Backwell, P. R. Y., P. D. O'Hara & J.H.Christy 1998. Prey availability and selective foraging in shorebirds. Anim. Behav. 55: 1659-1667.
- Begon, M., J.L.Harper & C.R.Townsend 1996. Ecology. Blackwell Science Ltd.
- Belovsky, G.E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoret. Pop. Biol.* 14: 105-134.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a Mantid. Am. Nat. 110: 141-151.
- Connors, P.G., J.P.Myers, C.S.W.Connors & F.A.Pitelka 1981. Interhabitat movements by Sanderlings in relation to foraging profitability and the tidal cycle. Auk 98: 49-64.
- Cramp, S. 1983. Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa Vol.III: Waders to Gulls. Oxford University Press. New York.
- De Vlas S. J., E. J. Bunscoeke, B.J. Ens & J.B. Hulscher 1996. Tidal changes in the choice of *Nereis diversicolor* or *Macoma balthica* as main prey species in the diet of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. 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: 105-116.
- Dodd, S. L. & M. A. Colwell 1996. Seasonal variation in diurnal and nocturnal distributions of nonbreeding shorebirds at north Humboldt bay, California. Condor 98: 196-207.
- Durell, S. E. A. I. V. d. and J. D. Goss-Custard 1984. Prey selection within a size-class of mussels, *Mytilus edulis*, by Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. Animal Behaviour 32: 1197-1203.
- Durell, S. E. A. L. V. D. & C. P. Kelly 1990. Diet of Dunlin *Calidris alpina* and Grey

plover *Pluvialis squatarola* on the wash as determined by dropping analysis. Bird Study 37: 44-47.

Ens, B. J., E. J. Bunscoeke, R. Hoekstra, J.B. Hulscher, M. Kersten & S.J. de Vlas 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.

Ens, B.J. 1982. Size selection in mussel-feeding Oystercatchers. Wader Study Group Bull. 34: 16-20.

Evans, P. R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. Ardea 64: 117-139.

Furness, R.W., J.J.D.Greenwood & P.J.Jarvis 1993. Can birds be used to monitor the environment? In: Birds As Monitors of Environmental Change. Chapman & Hall, Pp. 1-41.

Gendron, R.P. 1982. The foraging behavior of bobwhite quail searching for cryptic prey. Ph.D. diss. Duke University.

Gendron, R.P. & J.E.R.Staddon 1983. Searching for cryptic prey: the effect of search rate. Am. Nat. 121:172-186.

Goss-Custard, J.D. & P.Rothery. 1976. A method for measuring some components of foraging certain birds in the field. Animal Behaviour 24:545-550.

Goss-Custard, J.D. 1977a. The energetics of prey selection by Redshank, *Tringa totanus* (L.), in relation to prey density. Journal of Animal Ecology 46: 1-19.

Goss-Custard, J.D. 1977b. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. Animal Behaviour 25: 10-29.

Goss-Custard, J.D. Feeding behavior of Redshank *Tringa totanus* and optimal foraging theory.

- Goss-Custard, J.D. 1985. Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In *Shorebirds: Migration and Winter Population*. Springer-Verlag.
- Goss-Custard, J.D. & S.E.A.I.V.d. Durell 1990. Bird behaviour and environmental planning: approaches in the study of wader populations. *IBIS* 132: 273-289.
- Grover, P.B. & F.L.Knopf 1982. Habitat requirements and breeding success of Charadriiform birds nesting at salt plants National Wildlife Refuge, Oklahoma. *J. Field Ornithol.* 53(2): 139-148.
- Handel, C.M. & R.E.Gill, Jr. 1992. Roosting behavior of premigratory Dunlins *Calidris alpina*. *Auk* 109: 57-72.
- Hayes, G. & R.McNeil Alexander. 1983. The hopping gaits of crows (Corvidae) and other bipeds. *Journal of Zoology* 200: 205-213.
- Hayman, P., J. Marchant & T. Prater 1986. *Shorebirds: an identification guide to the waders of the world*. p.292. Christopher Helm, A & C Black. London.
- Herman, S. G., J. B. Bulger & J.B.Buchanan 1988. The Snowy Plover in southeastern Oregon and western Nevada. *J. Field Ornithol.* 59(1): 13-21.
- Hussain, S.A. 1988. Coastal wetlands -- Major ecological entities for wading and shore birds. In: *The Ecology and Management of Wetlands*. Pp.203-212. Croom Helm.
- Johnsgard, P.A. 1981. *The plovers, sandpipers, and snipes of the world*. University of Nebraska press. London.
- Kersten, M. 1996. Time and energy budgets of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* occupying territories of different quality. 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: 291-310.
- Kersten, M. & T. Piersma 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.
- Koenen, M. T., R. B. Utych & D.M.Leslie, Jr. 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. & R.J.Cowie 1976. Foraging strategies in birds. *Ardea* 64: 98-116.
- Krebs, J.R. & N.B.Davies 1993. An introduction to behavioural ecology. University of Oxford Press.
- Land, M. & 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.
- Meire, P. M. & A. Eryvynck 1986. Are Oystercatchers *Haematopus ostralegus* selecting the most profitable mussels *Mytilus edulis*? *Animal Behaviour* 34: 1427-1435.
- Mitsch, W.J. & J.G.Gosselink 1993. Wetlands. Van Nostrand Reinhold. Moller, P. & R.Rosenberg 1982. Production and abundance of the Amphipod *Corophium volutator* on the west coast of Sweden. *Netherlands Journal of Sea Research* 16: 127-140.
- Montevecchi, W.A. 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: *Birds as Monitors of Environmental Change*. Pp.217-266. Chapman & Hall.
- Lendrem, D. 1986. Modelling in behavioural ecology: an introductory text. Department of psychology, University of Newcastle upon Tyne Press.
- Montevecchi, W.A. 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: *Birds as Monitors of Environmental Change*. Pp.217-266. Chapman & Hall.
- Page, G. W., L. E. Stenzel & C.A.Ribic 1985. Nest site selection and clutch predation in the Snowy Plover. *Auk* 102: 347-353.
- Page, G. W., L. E. Stenzel., W.D.Shuford & C.R.Bruce 1991. Distribution and abundance of the Snowy Plovers on its western north American breeding grounds. *J. Field Ornithol.* 62(2): 245-255.
- Perrins, C.M. & T.R.Birkhead 1983. *Avian Ecology*. London.
- Pienkowski, M. W. 1983a. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Mar. Ecol. Prog.*

Ser. 11: 141-150.

- Pienkowski, M. W. 1983b. Changes in the foraging pattern of Plovers in relation to environmental factors. *Animal Behaviour* 31: 244-264.
- Pienkowski, M. W., C. S. Lloyd & C.D.T.Minton 1979. Seasonal and migrational weight changes in Dunlins. *Bird Study* 26: 134-148.
- Piersma, T. 1985. Foot-vibration and crouching in foraging Mongolian Plovers and a 'Crocodile-posture' in Grey-tailed Tattlers. *Stilt* 6: 29.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 15: 523-575.
- Robert, M. & R. McNeil 1989. Comparative day and night feeding strategies of shorebird species in a tropical environment. *IBIS* 131: 69-79.
- Rojas, L. M., R. McNeil, T.Cabana & P.Lanchapelle 1997. Diurnal and nocturnal visual function in two tactile foraging waterbirds: the American white ibis and the black skimmer. *Condor* 99: 191-200.
- Scott, D.A. 1989. *A Directory of Asia Wetlands*. IUCN.
- Smith, J.N.M. 1974. The food searching behaviour of two European thrushes. .The adaptiveness of the search patterns. *Behaviour* 49:1-61.
- Speakman, J. R. & D. M. Bryant 1993. The searching speeds of foraging shorebirds: redshank *Tringa totanus* and oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Am. Nat.* 142(2): 296-319.
- Stephens D.W. & J.R. Krebs 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Szekely, T. & C. M. Lessells 1993. Mate change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scandinavica* 24: 317-322.
- Taylor, C.R., N.C.Heglund & G.M.O.Maloiy 1982. Energetics and mechanics of locomotion. .Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in

- birds and mammals. *J.Exp.Biol.* 97:1-21.
- Thibault, M. & R. McNeil 1994. Day/Night variation in habitat use by Wilson's plovers in northeastern Venezuela. *Wilson Bull.* 106(2): 299-310.
- Thibault, M. & R. McNeil 1995. Predator-prey relationship between Wilson's plovers and fiddler crabs in northeastern Venezuela. *Wilson Bull.* 107(1): 73-80.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Neerl. Zool.* 13:265-343.
- Turpie, J. K. & P. A. R. Hockey 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.
- Videler, J.J. 1995. Consequences of weight on flight performance during migration. *Isr.J.Zool.* 41:343-356.
- Warriner, J. S., J. C. Warriner, G.W. Page & L.E.Stenzel. 1986. Mating system and reproductive success of a small population of polygamous Snowy Plovers. *Wilson Bull.* 98(1): 15-37.
- Worrall, D. H. 1984. Diet of the Dunlin *Calidris alpina* in the severn estuary. *Bird Study* 31: 203-212.
- Wanink, J. & L.Zwarts 1985. Does an optimally foraging oystercatcher obey the functional response ? *Oecologia (Berl.)* 67: 98-106.
- Zwarts, L. 1985. The winter exploitation of fiddler crabs *Uca Tangeri* by waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 73: 3-12.
- Zwarts, L., J.T.Cayford, J.B.Hulscher, M.Kersten, P.M.Meire & P.Triplet 1996. Prey size selection and intake rate. Waders and their estuarine food supplies. L. Zwarts. Lelystad.
- 杜明林 1991. 彰濱地區東方環頸 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。

吳森雄 1997. 大肚溪口鳥類生態調查研究報告。 臺灣野鳥資訊社。

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。

蔡嘉揚 1994. 大肚溪口濱鵲數量季節和空間的變化與其主食端腳類之相關。 東海大學環境科學研究所碩士論文。台中。

