

淡水河口 *Encrasicholina punctifer* 及 *Stolephorus insularis* 仔稚魚之攝食策略—I. 個體發生過程之 食性轉換及其與形態之相關

陳 楊 宗¹・曾 萬 年¹

Feeding Strategy of *Encrasicholina punctifer* and *Stolephorus insularis*
Larvae in the Estuary of Tanshui River, Taiwan—I. Ontogenetic
Dietary Shifts and Morphological Correlation

Yarng-Tzung Chern¹ and Wann-Nian Tzeng¹

(Received August 10, 1993; Accepted December 2, 1993)

The feeding strategy of the larvae of two dominant species, *Encrasicholina punctifer* Fowler 1938 and *Stolephorus insularis* Hardenberg 1933, in the estuary of Tanshui River was studied based on the monthly sampling by using a modified commercial set net during day-time flood tide from October 1989 through October 1990. Their larvae are planktivorous. The dominant diets found in their stomach contents were diatom and copepoda, followed by blue-green algae, green algae, protozoa, branchiopoda, malacostraca, *Balanus* sp., mollusca, chaetognatha, protochordata, and fish eggs. The morphology of stomach patterns changed with developmental stages, i. e., I-type in postflexion larva, V-type in juvenile, and Y-type in young fish, respectively. The diet of the fish changed significantly with their ontogenetic developmental stage. Dramatic change appeared during the period when intestinal pattern changed from linear to loop types, in which diet changed from phytoplanktivorous to zooplanktivorous, and the frequency of stomach empty rate also increased at this period. The ontogenetic diet shift in relation to food resource partition is also discussed.

Key words: *Encrasicholina punctifer*, *Stolephorus insularis*, Larvae, Ontogenetic dietary shifts, Feeding strategy.

關鍵詞：布氏銀帶鰈，島嶼銀帶鰈，仔稚魚，個體發生學之食性轉換，攝食策略。

前 言

布氏銀帶鰈與島嶼銀帶鰈，廣泛分佈於熱帶與亞熱帶太平洋與印度洋，屬於沿岸洄游性魚類 (FAO, 1988)，為本省沿岸漁業的主要漁獲對象，在沿岸海洋的食物鏈中屬於低位種魚類，其族羣量的多寡與環境變動有極密切的關係。這些魚類在其初期生活史階段，主動或被動洄游的方式進入沿岸河口域，以加速其成長 (Ross, 1986)。一般咸信，其主動進出河口域的行為機制，與攝食時的棲地選擇 (Habitat selection) 有關 (Boehlert and Mundy, 1988)。

1. Institute of Zoology, College of Science, National Taiwan University, Taipei, Taiwan 106.

魚類從受精卵開始，經由一連串的個體發生學上的形態變化，尤其是向岸洄游時的初期生活史階段，形態、行爲與感覺器官發生急速變化，以利移入河口域或內灣 (Tanaka, 1976; Boehlert and Mundy, 1988)。為了瞭解生態行爲與形態轉變之關係，許多學者將魚類初期生活史分為卵期 (Egg stage)、仔魚 (又細分為 Yolk-sac、Preflexion、Flexion、Postflexion 及 Transformation larvae)、稚魚 (Juvenile) 及幼魚 (Young) 等數個發育階段 (Kendall *et al.*, 1984)。由仔魚人工飼育的給餌系列，也得知不同發育階段的仔魚須給予不同的餌料生物 (代田, 1980)。由此可推知在自然環境下，隨著發育階段的不同，仔稚魚的攝食策略也應會有所改變 (Stergiou and Fourtouni, 1991; Brownman and O'Brien, 1992)。

淡水河口，因水筆仔紅樹林 (*Kandelia candel* (Linn.)) 的生長而聞名 (Chou and Bi, 1990)。紅樹林吸收河川上游與潮水中的營養鹽合成有機物，提供沿岸生物的食物來源，為許多魚類仔稚魚優良的哺育場，在河口域魚類羣聚的食物鏈中扮演著很重要的角色。本區域的生物羣聚構造頗為複雜，但是有關的研究却很有限，除了一些早期的動物性浮游生物，如毛顎類 (Liaw, 1965) 及橈腳類 (Tan, 1967, 1971; Tzeng, 1975, 1976) 之分類調查外，缺少有系統的研究。最近幾年，河口沼澤行政院國家科學委員會 (1992) 為了評估淡水河的整治效益，必須建立生態背景資料，於是推動淡水生態系羣體計畫，從環境因子，植物相，浮游性生物、無脊椎動物及魚類相進行為期三年的基礎研究。這些研究都是屬於單項的調查，而沒有串聯的整合性研究，以致無法瞭解紅樹林生態系的構造與功能。仔稚魚的種類及數量很多 (Tzeng and Wang, 1992, 1993)，在該生態系中佔有很重要的地位，而其食性的研究正好可以瞭解生態系的構造及功能。

有鑑於此，本研究乃以淡水河口仔稚魚羣聚中的主要優勢種，布氏銀帶鰩 (*Encrasicholina punctifer*) 與島嶼銀帶鰩 (*Stolephorus insularis*) 為例，探討紅樹林河口域生態系生物羣聚構造中的被捕食者與捕食者 (prey-predator) 之關係，特別是有關仔稚魚的餌料生物種類、個體發生學上的食性轉換現象、及其與形態變化之關係。

材 料 與 方 法

一、研究區域

淡水河為臺灣北部最大的河川，流經大臺北地區，於淡水附近 (東經 $121^{\circ}16'$ ，北緯 $25^{\circ}10'$) 注入臺灣海峽。主流長 158.67 公里，流域面積 2,725.82 平方公里，感潮帶長約 21.7 公里，屬於垂直混合型河口域，潮差在 2 m 以上，水深最深處不超過 10 m (Lee and Chu, 1965)。本研究從淡水河口至紅樹林生長區附近共設三個採樣站 (圖一)。布氏銀帶鰩與島嶼銀帶鰩在三個測站中，以出海口之第三站，數量最多，且出現月份頻繁 (Tzeng and Wang, 1992)，因此乃選擇第三站，進行仔稚魚的胃內含物分析。

二、標本採集及測定

自 1989 年 10 月到 1990 年 10 月間，大約在每月之中潮，於上述採樣站，以錨定方式固定流袋網 (網口的高度為 3 m，寬為 6 m，袋網之網目為 0.1 cm)，利用漲潮流的推送，採集仔稚魚 (Tzeng and Wang, 1992)。每次採集約 20 分鐘後起網，將捕獲的仔稚魚裝入塑膠瓶中，以 10% 海水福馬林緩衝溶液進行固定，再攜回實驗室進行腸胃內含物分析。每月固定採集時段的選擇，乃根據預備實驗的結果，亦即以 24 小時連續採集中，所出現的仔稚魚腸胃含物指數日週性變化的攝食強度最大時段，做為每月採集時段之依據 (Chern, 1992)。

標本攜回實驗室後，進行種類鑑定、區分發育階段、與測量全長 (TL)。每月逢機選取各發育階段的仔稚魚 30 尾，不足 30 尾者，全部取用，在雙眼解剖顯微鏡下，使用昆蟲針從魚體背部沿側線切開，取出腸胃道。記錄腸胃道的形態後，將腸胃道剖開，取出腸胃內含物。在顯微鏡下，以 100×

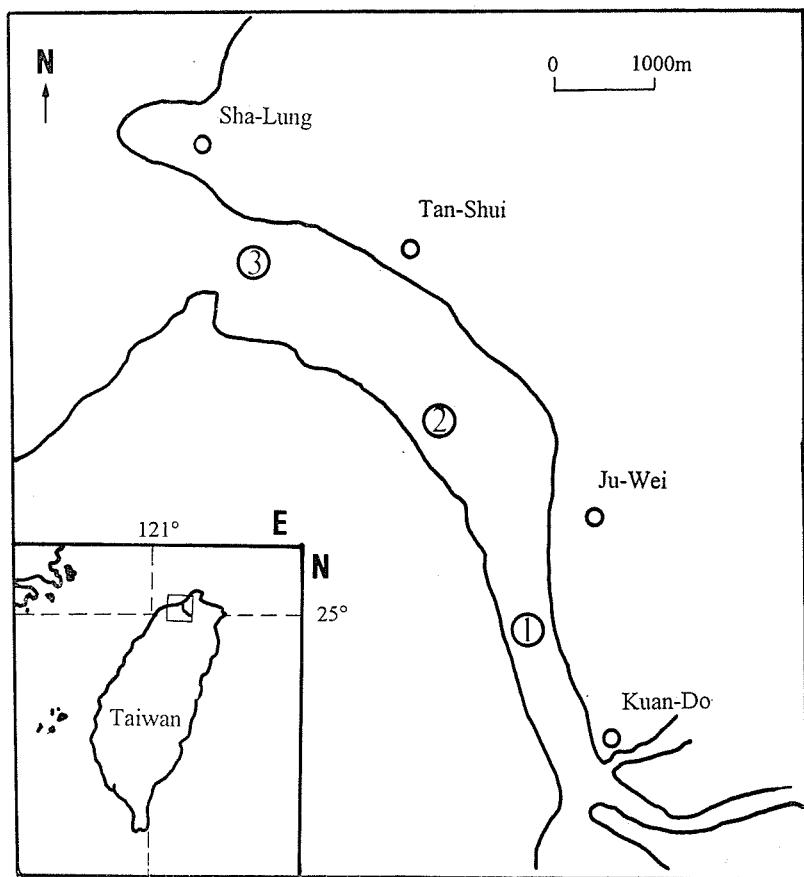


Fig. 1. Map showing the location of the sampling stations for fish larvae (Stns (1)~(3)) and that used for stomach content analysis (Stn (3)).

與 400× 倍率，觀察餌料生物的種類、數目與空胃的魚體數目。仔稚魚腸胃內餌料生物種類的殘肢若能分出者，儘量併入各大類殘肢項，無法分出者則合併為其他項。大部份的仔稚魚腸胃道含物中，皆含有許多甲殼類動物的殘肢與剛毛，以及無脊椎動物的卵，因計數與分類上的困難，所以僅計數其出現的魚體尾數，而未計數其出現數目。

三、資料解析

根據腸胃內含物之種類與數目之資料，分別利用出現頻度百分率 (Percentage of frequency occurrence; FO%)、平均豐度百分率 (Mean percentage of diet abundance; N%) 及排序指數 (Ranking index; RI) 等方法，分析仔稚魚的主要餌料生物隨體長及發育階段變化的情形。並以 Kruskal-Wallis 單因子變異數分析法檢定各發育階段間排序指數之差異性 (Conover, 1980)。同時，計算各發育階段的攝食寬度，以探討其各自選擇餌料生物種類範圍隨發育階段的改變情形 (Levins, 1968)。

餌料生物組成的魚體長間相似程度之計算，以魚體長 5 mm 為單位之餌料生物排序指數之平方根值所形成的二維矩陣，利用 NTSYS/pc 套裝程式集 (Rohlf, 1989) 中的歐基里德距離 (Euclidean distances) 及 UPGMA (Unweighted pair group using arithmetic averages) 之聚類分析，求得樹狀圖，然後分析各體長別間餌料生物的相似情形。利用卡方獨立性檢定 (Chi-square test

for independence), 分析兩種魚空胃率隨體長變化之一致性 (Conover, 1980)。

同時由水域中的浮游動物 (Chang, 1992) 之年平均相對豐度百分率, 及仔稚魚的腸胃含物內浮游生物的平均豐度百分率, 以 Ivlev (1961) 的方法計算選擇性指數 (Electivity index, E_i) , 用以評估各發育階段的攝食選擇偏好。 E_i 之計算如下：

$$E_i = [r_i - p_i] / [r_i + p_i]$$

式中, E_i 為 Ivlev 選擇性指數, r_i 為腸胃含物中第 i 種餌料生物的比率, p_i 為環境中第 i 種餌料生物的比率。若 $E_i = 0$ 或介於 ± 0.3 之間, 即腸胃內餌料生物的比率等於環境中之比率, 表示魚類對餌料生物的攝食為逢機性或非選擇性。反之, 若 E_i 值大於 $+0.3$ 與小於 -0.3 , 則分別表示魚類對食物的偏好為正向與逆向選擇。

結果

一、來游羣的發育階段與體長分布

兩種銀帶鰈來游羣的主要發育階段, 集中在後期仔魚 (Postflexion larva) 、稚魚與幼魚三個階段, 卵黃囊期仔魚 (Yolk-sac larva) 與幼魚以上的階段並未發現。三個發育階段的體長如圖二所示。布氏銀帶鰈之後期仔魚, 體長小於 26 mm TL, 型量為 18 mm TL; 稚魚體長介於 22 mm 至 44 mm TL 之間, 型量為 31 mm TL; 幼魚之體長大於 39 mm TL, 型量為 40 mm TL。島

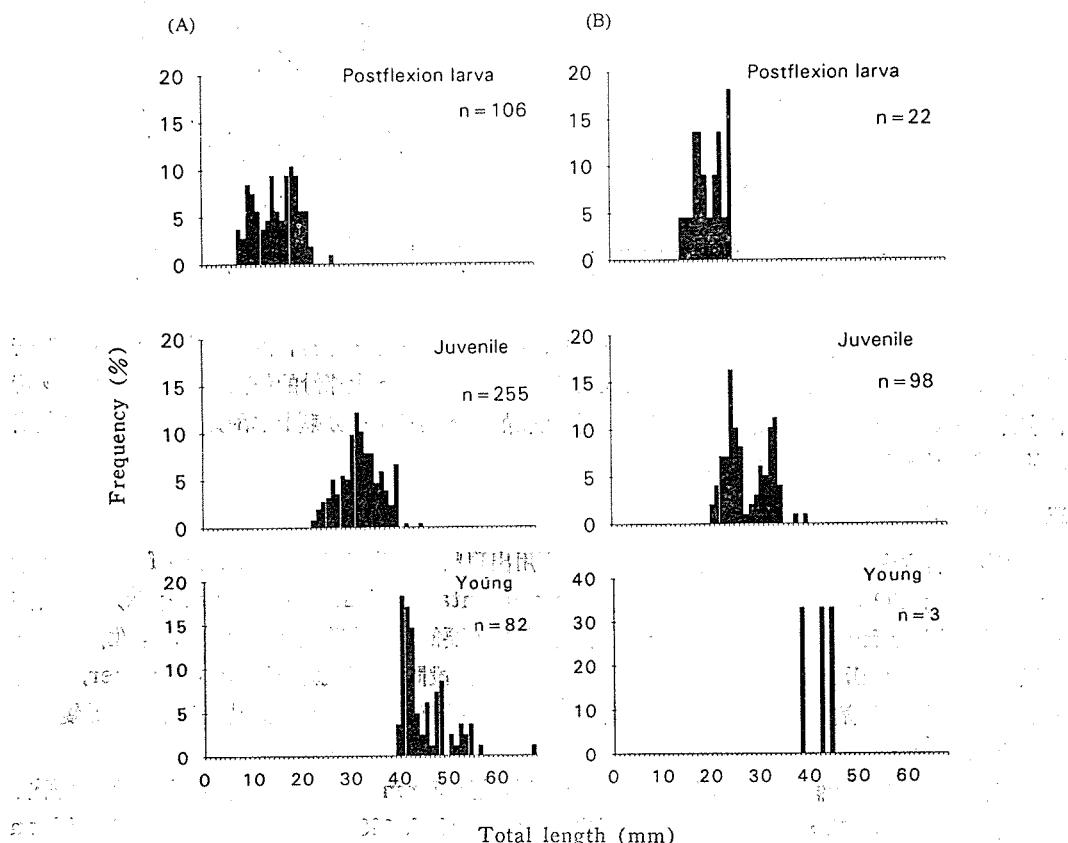


Fig. 2. Length frequency distributions of *Engrasicholina punctifer* (A) and *Stolephorus insularis* (B) by developmental stages. N=sample size.

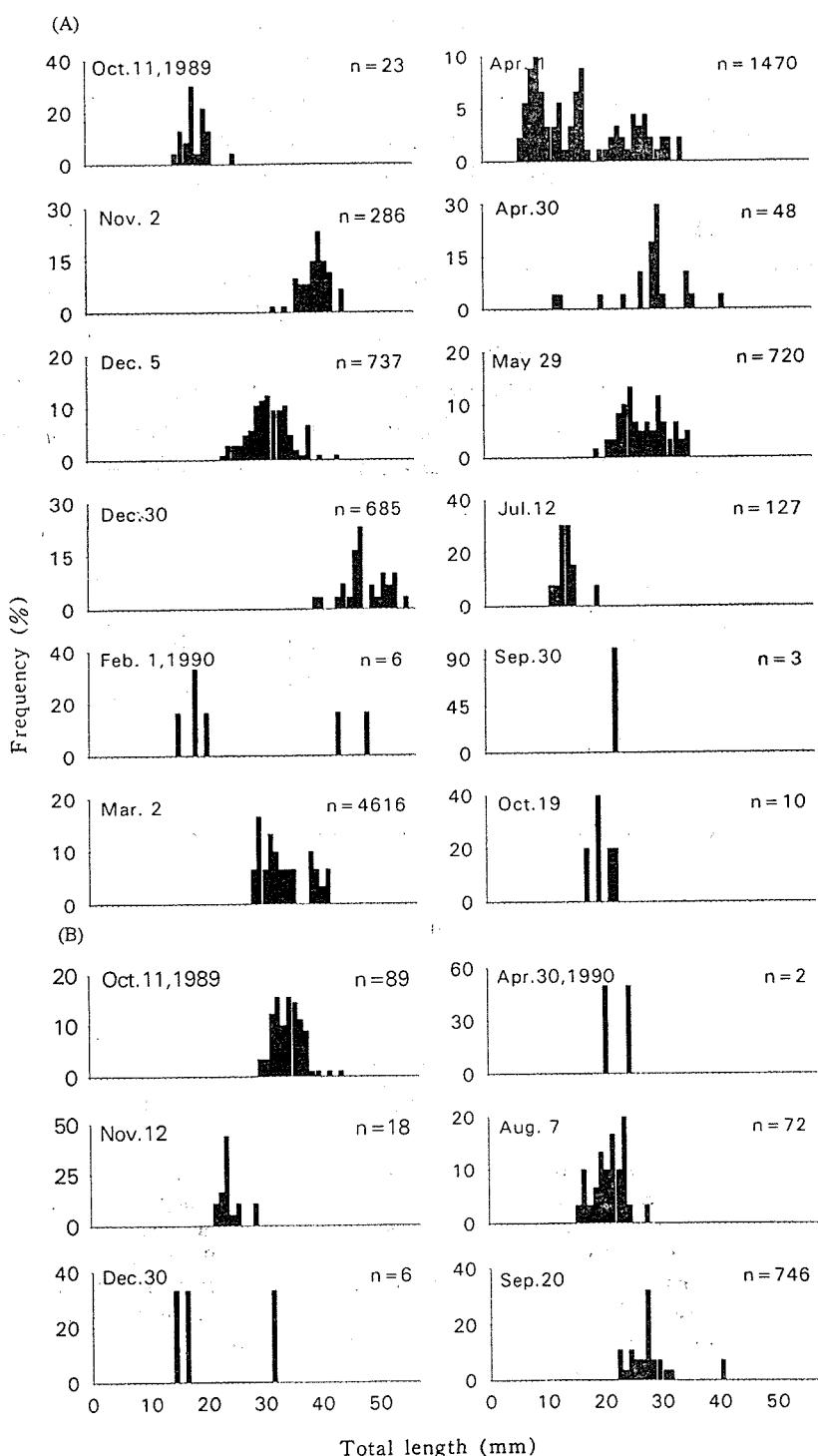


Fig. 3. Monthly changes in length frequency distributions of *Engrasicholina punctifer* (A) and *Stolephorus insularis* (B). N=sample size.

嶼銀帶鰈之後期仔魚的體長小於 24 mm TL，稚魚介於 20 mm 至 39 mm TL 之間，型量皆為 24 mm，幼魚僅捕獲三尾，其體長分別為 38 mm、42 mm 與 44 mm。

體長頻度之月變化，如圖三所示，布氏銀帶鰈一年中大約有 3 個後期仔魚加入羣，分別出現在十月、四月及七月，每一羣進入河口域之後，體長皆規律地逐漸增大。而島嶼銀帶鰈，則只在夏末出現一個加入羣，平均體長大約 20.7 mm，到了十月平均增大至 31.8 mm。布氏銀帶鰈各月間的平均體長變化極大，而島嶼銀帶鰈各月間的平均體長，除九月與十月外，變化較小。

二、消化道隨發育階段及體長的變化

兩種銀帶鰈的腸道隨體長增大而增長，且迴轉的圈數也增加，但兩種在發生迴轉時的體長稍有差異。布氏銀帶鰈後期仔魚體長小於 14 mm 時，腸胃道尚未轉折（圖四（A），a~b），大於 14 mm 即開始轉折（圖四（A），c~e）。稚魚階段（體長 29 至 34 mm）腸胃道剛好迴轉一圈（圖四（A），f）。幼魚階段（體長 49 至 56 mm）迴轉兩圈半（圖四（A），j）。而島嶼銀帶鰈腸胃道迴轉一圈時的體長為 24 mm 至 29 mm，比布氏銀帶鰈小，但是兩者皆發生在稚魚階段。胃部的形狀，大體上而言，在後期仔魚階段為 I 字形，稚魚階段為 V 字形，而幼魚階段則為 Y 字形（圖四（B））。

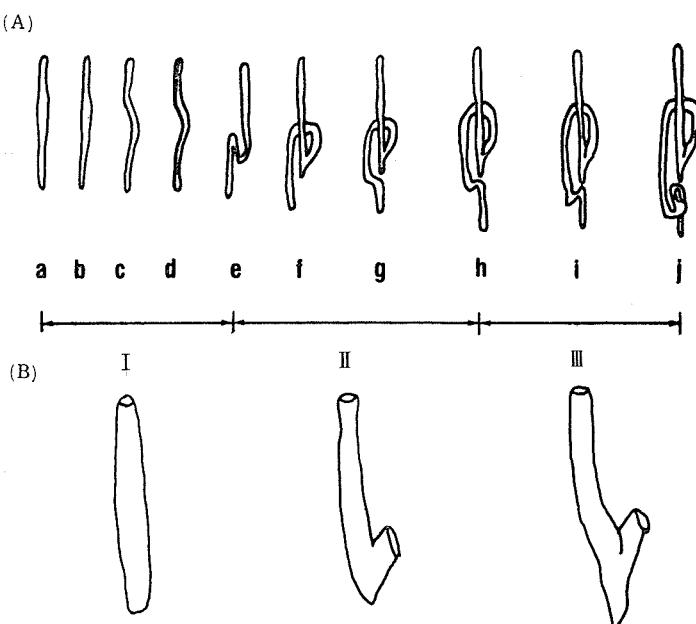


Fig. 4. Ontogenetic changes in morphology of intestine and stomach of *Encrasicholina punctifer*. (A) intestinal patterns changed with fish length; a. 4~9 mm TL, b. 9~14 mm TL, c. 14~19 mm TL, d. 19~24 mm TL, e. 24~29 mm TL, f. 29~34 mm TL, g. 34~39 mm TL, h. 39~44 mm TL, i. 44~49 mm TL, j. 49~54 mm TL. (B) external features of stomach at different development stages of the fish; I. Post-flexion larva (<26 mm TL), II. Juvenile (22~44 mm TL), III. Young (>39 mm TL).

三、空胃率

布氏銀帶鰈共解 382 剖尾。其空胃率隨體長的變化情形如表一所示，在後期仔魚～稚魚階段（體長 14~24 mm）及稚魚～幼魚階段（體長 34~44 mm），即發育階段的轉型期，其空胃率有升高的傾向。

島嶼銀帶鰈共解剖 147 尾。其空胃率隨體長增加而降低（表一），因採集到的標本，其體長範圍太窄，看不出空胃率與發育階段變換之關係，由卡方獨立性檢定結果 ($\chi^2=78.574 > \chi^2_{0.01(9)} = 21.666$)，得知兩種銀帶鰈仔稚魚空胃率隨體長組級之變化，並不一致。布氏銀帶鰈的空胃率（平均 24.1%）大於島嶼銀帶鰈（平均 3.7%）。

Table 1. The rate of empty stomach vs. fish length for *Encrasicholina punctifer* and *Stolephorus insularis* collected during the period from Oct. 10, 1989 to Oct. 19, 1990. N=sample size

| | Range of total length (mm) | | | | | | | | | |
|---------------------------------|----------------------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 4~9 | 9~14 | 14~19 | 19~24 | 24~29 | 29~34 | 34~39 | 39~44 | 44~49 | 49~56 |
| <i>Encrasicholina punctifer</i> | | | | | | | | | | |
| N | 15 | 31 | 50 | 21 | 37 | 87 | 48 | 28 | 16 | 12 |
| Rate of empty stomach (%) | 33 | 42 | 44 | 43 | 16 | 14 | 23 | 21 | 6 | 0 |
| <i>Stolephorus insularis</i> | | | | | | | | | | |
| N | | | 9 | 32 | 27 | 40 | 26 | 1 | | |
| Rate of empty stomach (%) | | | 11 | 6 | 4 | 3 | 0 | 0 | | |

四、食性隨發育階段之變化

布氏銀帶鰈的食性如排序指數所示（表二），後期仔魚階段之主要食物為海星矽藻科；稚魚階段之主要食物則依序為海星矽藻科、哲水蚤科與盤狀矽藻科；幼魚階段之主要食物則依序為哲水蚤科、橈腳類幼生、盤狀矽藻科、大眼劍水蚤科、真哲水蚤科、十腳目與擬哲水蚤科。各發育階段間，攝食的餌料生物種類，有顯著性的差異存在 ($H=9.797, P=0.007$)。亦即，各發育階段所選擇的主要餌料生物順序有所改變，早期攝食橈腳類的比率較低，而晚期攝食橈腳類的比率則逐漸增加（表二）。

同理，島嶼銀帶鰈在後期仔魚階段，主要餌料生物為海星矽藻科、單脊溝矽藻科及海球藻科；稚魚階段之主要餌料生物依序為海星矽藻科、哲水蚤科與盤狀矽藻科；幼魚階段之主要餌料生物依序為十腳目、擬哲水蚤科、海星矽藻科、大眼劍水蚤科、真哲水蚤科、長腹劍水蚤科、橈腳類幼生、海介形科與端腳類（表三）。各發育階段間，所攝食的主要餌料生物也有顯著性的差異存在 ($H=10.761, P=0.005$)。亦即，島嶼銀帶鰈隨著發育階段的前進，攝食矽藻的比率有逐漸減少，攝食橈腳類比率有逐漸增多之趨勢（表三）。

兩種銀帶鰈，在後期仔魚階段的餌料生物皆以浮游植物為主；稚魚與幼魚階段，則以浮游動物為主。此外，這二種魚的攝食寬度，基本上皆有隨發育階段的變化而增大之傾向（表二，表三）。後期仔魚時期分別為 1.11 及 1.81，稚魚階段後增為 3.36 與 4.33，此與稚魚階段的食性介於從後期仔魚食性過渡成為幼魚食性的轉型期有關。

五、食性隨體長之變化

布氏銀帶鰈的餌料生物組成，隨著體長增大而發生更替現象（圖五A）。魚體長 29 mm 是餌料生物組成分羣的轉捩點，即，體長在 24 mm 以下及 29 mm 以上，其腸胃內餌料生物組成有明顯的變化（圖六A）。該兩體長羣內，亦分別有一些微小的變化，大體長羣，餌料生物組成相異點，發生在魚體長 39 mm 時。小體長羣，14 至 19 mm 的個體與 24 至 29 mm 者，其餌料生物組成較相似，而 19 至 24 mm 的個體與 4 至 14 mm 者，其餌料生物組成則較似（圖六A），此現象可能與體長 14~24 mm 為後期仔魚與稚魚階段的過渡時期有關。

Table 2. Diet composition in the stomach content of 59 Post-flexion larva, 155 juvenile, and 49 young *Encrasicholina punctifer* collected during the period from Oct. 10, 1989 to Oct. 19, 1990. N%: Mean percentage of diet abundance, FO%: Percentage of frequency occurrence, RI: Relative importance of prey items

| Food items | Postflexion larva | | | Juvenile | | | Young | | |
|-------------------------|-------------------|------|-------|----------|------|-------|-------|------|-------|
| | FO% | N% | RI | FO% | N% | RI | FO% | N% | RI |
| Blue-green algae | | | | | | | | | |
| Chroococcaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 1.3 | 8.8 | 11 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Oscillatoriaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.1 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Green algae | | | | | | | | | |
| Hydrodictyaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.3 | 0 | 6.1 | 0.1 | 1 |
| Diatom | | | | | | | | | |
| Thalassiosiraceae | 91.5 | 94.7 | 8,665 | 76.8 | 51.2 | 3,929 | 22.5 | 3.1 | 70 |
| Coscinodiscaceae | 1.7 | 1.2 | 2 | 13.6 | 7.8 | 106 | 42.9 | 7.9 | 340 |
| Nitzschiaaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 1.9 | 0.3 | 1 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Achnanthaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.1 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Rhizosoleniaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Chaetoceraceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.7 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Protozoa | | | | | | | | | |
| Chromonadea | 0.0 | 0.0 | 0 | 3.9 | 1.3 | 5 | 12.2 | 0.9 | 11 |
| Ciliata | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.1 | 0 | 4.1 | 0.1 | 0 |
| Sarcodina | 0.0 | 0.0 | 0 | 5.2 | 1.1 | 6 | 12.2 | 1.0 | 13 |
| Copepoda | | | | | | | | | |
| Calanidae | 6.8 | 3.0 | 20 | 31.0 | 13.4 | 415 | 83.7 | 56.5 | 4,724 |
| Candaciidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.0 | 0 | 14.3 | 0.4 | 6 |
| Euchaetidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 8.4 | 2.1 | 18 | 42.9 | 5.4 | 231 |
| Paracalanidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 12.3 | 3.2 | 40 | 36.7 | 3.6 | 132 |
| Pontellidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 2.0 | 0.0 | 0 |
| Corycaeidae | 1.7 | 0.6 | 1 | 4.5 | 1.5 | 7 | 42.9 | 5.9 | 252 |
| Oithonidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 10.3 | 2.5 | 25 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Harpacticoidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.3 | 0 | 4.1 | 0.1 | 1 |
| Nauplius | 1.7 | 0.6 | 1 | 5.8 | 1.2 | 7 | 55.1 | 6.5 | 356 |
| Branchiopoda | | | | | | | | | |
| Halocypridae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.0 | 0 | 18.4 | 1.0 | 19 |
| Malacostraca | | | | | | | | | |
| Decapoda | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 49.0 | 4.4 | 217 |
| Euphausiidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.7 | 0.1 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Amphipoda | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 30.6 | 2.4 | 73 |
| Balanus sp. | | | | | | | | | |
| Nauplius | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 8.2 | 0.6 | 5 |
| Mollusca | | | | | | | | | |
| Veliger lava | 0.0 | 0.0 | 0 | 13.6 | 3.6 | 48 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Chaetognatha | | | | | | | | | |
| Sagittidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 2.0 | 0.0 | 0 |
| Protochordata | | | | | | | | | |
| Oikopleuridae | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 2.0 | 0.0 | 0 |
| Levins' dietary breadth | | | | 1.11 | | | 3.36 | | 2.94 |

Table 3. Diet composition in the stomach content of 8 Post-flexion larva, 119 juvenile, and 3 young *Stolephorus insularis* collected during the period from Oct. 10, 1989 to Oct. 19, 1990. N%: Mean percentage of diet abundance, FO%: Percentage of frequency occurrence, RI: Relative importance of prey items

| Food items | Postflexion larva | | | Juvenile | | | Young | | |
|-------------------------|-------------------|------|-------|----------|------|-------|-------|------|-----|
| | FO% | N% | RI | FO% | N% | RI | FO% | N% | RI |
| Green algae | | | | | | | | | |
| Halosphaera | 50.0 | 8.9 | 448 | 5.8 | 1.8 | 11 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Hydrodictyaceae | 0.0 | 0.0 | ~ 0 | 2.5 | 1.3 | 3 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Diatom | | | | | | | | | |
| Thalassiosiraceae | 100.0 | 71.7 | 7,179 | 68.9 | 41.1 | 2,834 | 66.6 | 7.9 | 529 |
| Coscinodiscaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 19.3 | 7.9 | 153 | 33.3 | 0.7 | 24 |
| Nitzschiaeae | 0.0 | 0.0 | 0 | 3.3 | 0.5 | 1 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Biddulphiaceae | 0.0 | 0.0 | 0 | 3.3 | 1.4 | 4 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Achnanthaceae | 62.5 | 16.6 | 1,041 | 4.2 | 0.9 | 3 | 33.3 | 1.0 | 36 |
| Protozoa | | | | | | | | | |
| Chromonadea | 25.0 | 2.5 | 64 | 5.0 | 1.0 | 5 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Ciliata | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 33.3 | 0.3 | 12 |
| Sarcodina | 0.0 | 0.0 | 0 | 3.3 | 0.6 | 2 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Copepoda | | | | | | | | | |
| Calanidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 56.3 | 22.0 | 1,240 | 0.0 | 48.3 | 0 |
| Candaciidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 1.6 | 0.4 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Euchaetidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 13.4 | 4.1 | 55 | 66.6 | 5.4 | 361 |
| Paracalanidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 19.3 | 3.7 | 71 | 66.6 | 8.3 | 553 |
| Corycaeidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 10.9 | 2.2 | 24 | 66.6 | 6.1 | 409 |
| Oithonidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 13.4 | 3.1 | 42 | 66.6 | 3.9 | 264 |
| Nauplius | 0.0 | 0.0 | 0 | 12.6 | 2.2 | 28 | 66.6 | 2.5 | 168 |
| Branchiopoda | | | | | | | | | |
| Halocypriidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 4.2 | 0.6 | 26 | 6.6 | 2.5 | 168 |
| Malacostraca | | | | | | | | | |
| Decapoda | 0.0 | 0.0 | 0 | 5.8 | 1.1 | 6 | 66.6 | 8.6 | 577 |
| Euphausiidae | 0.0 | 0.0 | 0 | 5.8 | 1.2 | 7 | 66.6 | 1.0 | 72 |
| Amphipoda | 0.0 | 0.0 | 0 | 7.5 | 1.5 | 11 | 66.6 | 1.8 | 120 |
| Mollusca | | | | | | | | | |
| Vliger larva | 0.0 | 0.0 | 0 | 3.3 | 0.5 | 1 | 33.3 | 1.0 | 36 |
| Fish egg | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.8 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 |
| Levins' dietary breadth | 1.81 | | | 4.33 | | | 3.77 | | |

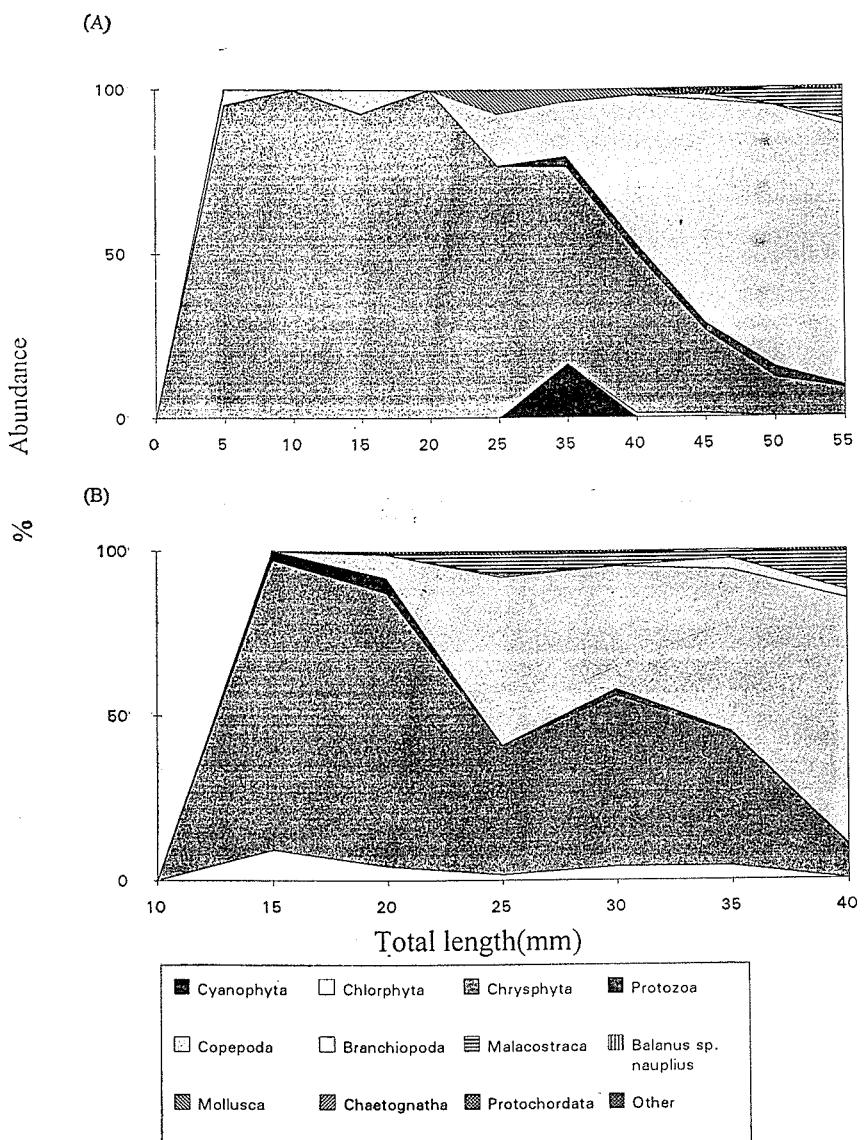


Fig. 5. Diet composition changed with fish length for *Encrasicholina punctifer* (A) and *Stolephorus insularis* (B). The percentage was calculated by mean percentage of diet abundance. N%.

布氏銀帶鰈體長 14 至 19 mm 與 19 至 24 mm 者，其腸胃道形狀頗為相似（圖四 (A)，c、d），體長在 24~29 mm 階段，腸胃道開始急劇變化（圖四 (A)，f），而 39 mm 體長時，腸胃道的迴圈又有明顯的變化（圖四 (A)，g、h）。

布氏銀帶鰈的食性在體長小於 29 mm 時以吃浮游矽藻類為主，大於 29 mm 時則以甲殼類為主。又，體長大於 39 mm 時開始攝食較大型的端腳類與磷蝦等軟甲類（圖五 A）。換言之，布氏銀帶鰈隨著體長等級變大，有偏向攝食體型較大且活動力較強的餌料生物之情形。

同理，島嶼銀帶鰈的餌料生物組成，亦隨體長增大而發生更替的情形（圖五 B）。體長 24 mm 時（稚魚期）是腸胃內餌料生物組成變換的分界點（圖六 B）。

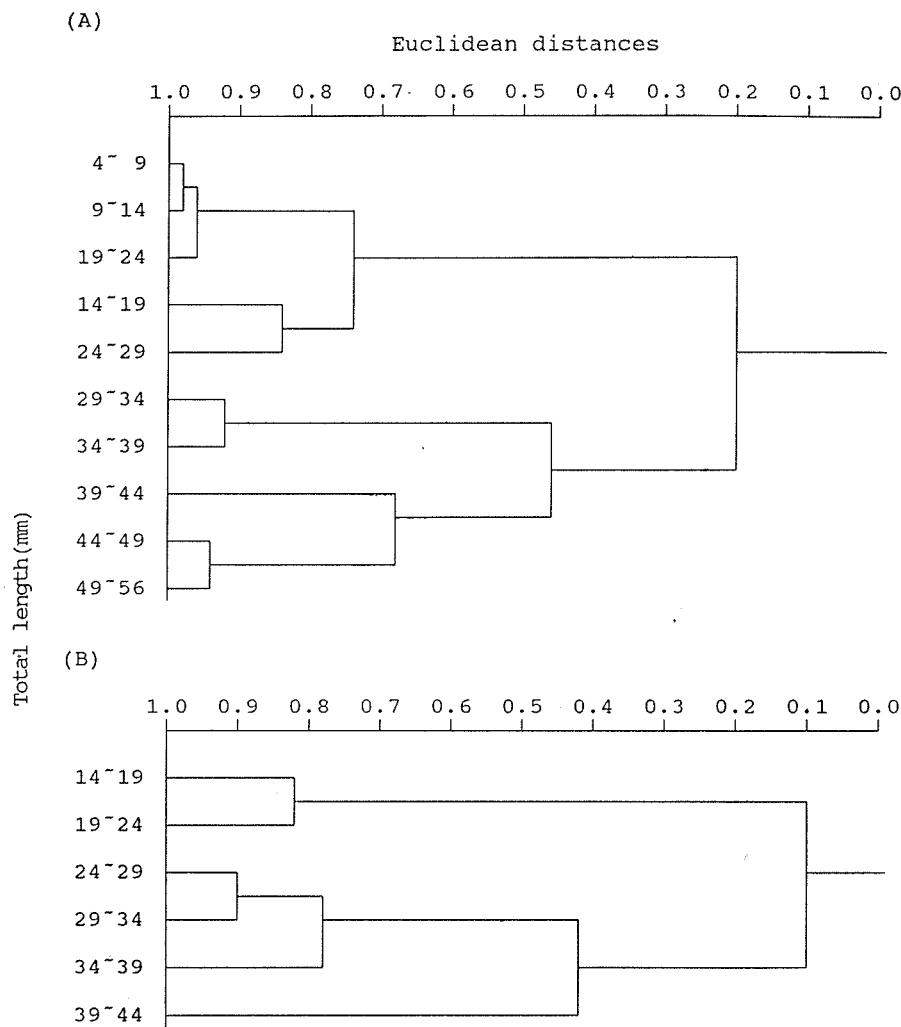


Fig. 6. Clustering phenogram of diet composition of *Encrasicholina punctifer* (A) and *Stolephorus insularis* (B) larvae according to fish length, based on the data of mean percentage of diet abundance (N%).

島嶼銀帶鰩在體長 24~29 mm 時，腸胃道開始急劇變化。體長小於 24 mm 時，其餌料生物以浮游矽藻類為主，體長大於 24 mm 則以甲殼類為主，且開始攝食大型的端腳類與磷蝦等軟甲類。所以島嶼銀帶鰩隨著體長等級變大，也有偏向攝食體型較大且活動力較強的餌料生物之情形。

由以上得知，體長（或發育階段）以及消化器官形態的變化與腸胃內餌料生物的改變，彼此之間有密切的關係。

六、餌料生物的選擇性

布氏銀帶鰈與島嶼銀帶鰈在仔魚及稚魚階段以濾食植物性浮游生物為主，但對於體型較大且活動力較強的動物性浮游生物也可能有追逐的情形，因而產生對餌料生物的選擇現象。

隨著發育階段的變化，對各種餌料生物的偏好選擇變化如下：原生動物由正向選擇（偏好選擇）轉為逆向選擇（不偏好選擇）；橈腳類由逆向選擇轉為逢機性選擇，其在腸胃內所發現的相對比率隨發育階段的發育逐漸高於外界環境，其可能是因游泳速度與捕捉能力增強有關；十腳目的短尾類與長

尾類幼生、端脚類及枝脚類，由逆向選擇轉為正向選擇；各發育階段對磷蝦皆為正向選擇，而對藤壺與多毛類之幼生則為逆向選擇（表四）。

就整體而言，這兩種魚對餌料生物的選擇行為很類似，對橈腳類、枝腳類、磷蝦與軟體動物幼生為正向選擇。而對輪蟲、藤壺幼生、原索動物幼生與多毛類幼生為逆向選擇。

Table 4. Dietary preferences of *Encrasicholina punctifer* and *Stolephorus insularis* at different development stage, indicated by Ivlev's electivity index

| Food items | <i>Encrasicholina punctifer</i> | | | <i>Stolephorus insularis</i> | | |
|---------------------|---------------------------------|----------|-------|------------------------------|----------|-------|
| | Postflexion larva | Juvenile | Young | Postflexion larva | Juvenile | Young |
| Protozoa | -1.00 | 0.08 | -0.53 | 0.87 | -0.32 | -0.89 |
| Rotatoris | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 |
| <i>Sagitta</i> spp. | -1.00 | -1.00 | -0.02 | -1.00 | -1.00 | -1.00 |
| Copepoda | 0.29 | 0.14 | 0.20 | -1.00 | 0.21 | 0.20 |
| <i>Balanus</i> sp. | -1.00 | -1.00 | -0.83 | -1.00 | -1.00 | -1.00 |
| Euphaussidae | | 1.00 | 1.00 | | 1.00 | 1.00 |
| Daphnia | -1.00 | -1.00 | 0.99 | -1.00 | 1.00 | 0.99 |
| Amphipoda | -1.00 | -1.00 | 1.00 | -1.00 | 1.00 | 1.00 |
| Decapoda | -1.00 | -1.00 | 0.92 | -1.00 | 0.68 | 0.70 |
| Mollusca | -1.00 | 0.98 | -1.00 | -1.00 | 0.91 | 0.80 |
| Protostomia | -1.00 | -1.00 | -0.92 | -1.00 | -0.69 | -1.00 |
| Polychaeta | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 |
| Other | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 | -1.00 |

討 論

一、食性變化之內外在因素

兩種銀帶鰈，在消化道形態由直線型轉為迴路型時，食性發生急劇變化，主要餌料生物從浮游性矽藻，轉為大型且活動力較強的橈腳類與軟甲類等動物性浮游生物；同時，平均餌料生物的數目也隨著發育階段而增加。造成食性質與量的變化，可能與下列因素有關：(一)消化器官：如口徑增大 (Laroche, 1982; Mikheev, 1984; Stergiou and Fourtouni, 1991)、鰓耙構造與間距的改變 (Shen, 1969)、及因迴路型腸道比直線型腸道，在被捕獲時不易反芻 (Arthur, 1976)等。(二)游泳器官：游泳能力增強與攝食成功率 (Hunter, 1972)。(三)感覺器官：硬骨魚類剛孵化時感覺器官尚未發育完全，攝食成功率較低，隨著感覺器官的逐漸發育，攝食成功率亦逐漸增加 (Blaxter, 1986)。(四)棲息環境：河口域的橈腳類豐度比在外洋者多，又動物性浮游生物所含的能量比植物性浮游生物為高 (Hunter, 1980)，所以攝食較大形的動物性浮游生物，可獲得較多的淨能量。(五)混濁度：淡水河因受泥沙的影響及潮汐的作用，導致濁度增加 (Tzeng and Wang, 1992)，不利植物性浮游生物行光合作用，這可能也是造成此兩種銀帶鰈攝食動物性浮游生物的原因。Mittelbach 等人 (1992) 也認為，魚類的攝食會隨環境中餌料生物的質與量之變化而改變。由此可見，布氏銀帶鰈與島嶼銀帶鰈的餌料生物種類組成之轉變現象與外部形態、消化與感覺器官的發育程度、以及餌料生物環境等皆有密切關係。

二、食性的轉換與腸型之關係

兩種銀帶鰈，隨著外部形態及消化器官的變化而發生食性轉換現象，這在其初期生活史的攝食策

略中扮演著非常重要的角色，該現象有利於種羣對飼料生物資源的有效利用。許多生態及形態學家為了瞭解其生活史中食性的轉換情形，而將個體發生過程依主要飼料生物的轉變，劃分營養單元 (Ontogenetic trophic unit)。Eggold 及 Motta (1992) 曾利用體長階段來劃分鱈魚 (*Mugil cephalus*) 的營養單元。但是沿岸魚類的初期生活史中之不同發育階段，常各自成羣生活在相同的棲所 (Weinstein *et al.*, 1980)，而生活在相同棲所的相同發育階段的個體，因營養攝取的好壞，體長並不相同。因此若只用體長來劃分仔稚魚營養單元，並無法瞭解其食性的轉換機制。本研究發現，兩種銀帶鰱仔稚魚腸型轉為一次迴圈前（這時布氏銀帶鰱的體長小於 29 mm TL，島嶼銀帶鰱小於 24 mm TL），其食性為嗜植物性浮游生物；完成一次迴圈後（布氏銀帶鰱大於 34 mm TL，島嶼銀帶鰱大於 29 mm TL）為嗜動物性浮游生物。因此如從消化道的形態來劃分其營養單元，比較容易闡明沿岸性魚類初期生活史中個體發生學有關的生態角色之特性。

另外，食性與腸道的相對長度也有關，大部份的仔稚魚，隨著腸道的相對長度增加會傾向於草食性 (Harmelin-Vivien and Bouchon-Navaro, 1983)，腸胃內的飼料生物種類組成也跟著變化；但有些種類，其飼料生物種類組成不變，只是飼料生物數目增多 (Brooks and Dodson, 1965; O'Brien, 1979; Eggold and Motta, 1992)。日本紫 (*Engraulis japonicus* Temminck & Schlegel) 之食性在稚魚期以後，有些學者認為是嗜植物性浮游生物 (Shen, 1969)；有些則認為是嗜動物性浮游生物 (Wei and Jiang, 1992)。布氏銀帶鰱與島嶼銀帶鰱在腸道由直線型轉為迴路型時，腸道的長度略有增長的現象。但因吻部到肛門之距離，即前缸長，却隨著發育階段的演進逐漸地在縮短 (Ozawa and Tsukahara, 1986)。因此對布氏銀帶鰱與島嶼銀帶鰱的仔稚魚個體發生的食性轉變而言，腸道的相對長度增加會傾向於草食性的說法，可能並不適用。

三、個體發生過程的攝食策略變化

淡水河口仔稚魚的種類很多，羣聚構造複雜 (Tzeng and Wang, 1992)，以本研究的布氏銀帶鰱與島嶼銀帶鰱為該羣聚中的主要優勢種，幾乎全年都有出現，而且不同發育階段的仔稚魚會同時出現（圖三）。這兩種魚之仔稚魚皆為嗜浮游生物性，相同發育階段在外部形態、內部消化器官、棲地選擇及飼料生物組成皆很類似。本亞科的大部份魚種之仔稚魚，同樣，也皆屬嗜浮游生物性 (Shen, 1969; Authur, 1976; Blaber, 1979; Chern, 1992; Wei and Jiang, 1992)。生態及形態學者認為，相似形態的種類會利用相同的飼料生物 (Findley and Black, 1983)。這兩種魚的飼料生物種類有 65% 重疊 (Chern, 1992)。因此，其間必然存在著種內及種間的食物競爭現象。可是這兩種魚竟然能共存於本水域，其調節機制可能與發育階段的食性轉換以及兩種魚的出現時序不同有關。布氏銀帶鰱與島嶼銀帶鰱因會隨著個體發生學的形態變化，其對外界索餌的攝食寬度逐漸加大、並且會轉換飼料生物組成及攝食選擇偏好。利用此一攝食策略，可以達到減緩種內相同時間利用相同生境的不同發育階段攝食競爭之目的。兩種銀帶鰱的主要產卵期不同，布氏銀帶鰱仔魚的主要加入羣發生在春、秋兩季，而島嶼銀帶鰱在夏末秋初（圖三），主要出現月份不同，也可錯開對相同生境內的飼料生物利用的攝食競爭。有關飼料生物資源有效利用的季節性分割現象與種間競爭關係，將在後續研究中予以申論。

綜合以上所述，沿岸多獲性魚類在沿岸水域的長期適應，個體發生學的食性轉換扮演著很重要的角色。亦即，魚類利用發育階段變化對外界飼料生物的攝食選擇偏好所產生的改變現象，可達到飼料生物資源有效利用的時間分割特性，以錯開相同生境內的種內與種間的攝食競爭。

謝辭

本研究承國科會研究計畫 NSC79-0421-B002-07Z 與 NSC80-0421-B002-05Z 之經費贊助，為陳楊宗在臺灣大學漁業科學研究所碩士論文之部份。研究過程承張文炳博士提供有關淡水河口浮游

生物相之原始資料，王友慈先生協助鑑定仔稚魚，陳永誠先生協助野外採集，施美吟小姐、謝莉頤小姐、陳昭寬小姐與林科吉先生等協助電腦工作，賴碧齡小姐協助繪圖，及已故雷淇祥博士對本研究計畫之參與，在此一併，深感謝忱。

參 考 文 獻

- Arthur, D. K. (1976). Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull., U.S.*, **74**: 517-530.
- Blaber, S. J. M. (1979). The biology of filter-feeding teleosts in Lake St. Lucia, Zululand. *J. Fish Biol.*, **15**: 37-59.
- Blaxter, J. H. S. (1986). Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115**: 98-114.
- Boehlert, G. W. and B. C. Mundy (1988). Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas. *Am. Fish. Soc. Symp.*, **3**: 51-67.
- Brooks, J. L. and S. I. Dodson (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, **150**: 28-35.
- Brownman, H. I. and W. J. O'Brien (1992). The ontogeny of search behavior in the white crappie, *Pomoxis annularis*. *Env. Biol. Fish.*, **34**: 181-195.
- Chang, W. B. (1992). Studies on the physioecology of a copepod, *Apocyclops royi* (Family: cyclopoidae). Ph. D. Thesis, Natl. Taiwan Univ., Taipei, 167 pp.
- Chern, Y. T. (1992). Feeding ecology of *Encrasicholina punctifer* and *Stolephorus insularis* from the Tanshui River estuary. M. S. Thesis, Natl. Taiwan Univ., Taipei, 121 pp.
- Chou, C. H. and C. C. Bi (1990). Dynamic distribution of nutrients and variation of environmental factors in Tamshui estuary ecosystem. *Proc. Natl. Sci. Counc., Republic of China*, Part B, **14**(3): 131-141.
- Conover, W. J. (1980). Practical nonparametric statistics (2nd ed.). John Wiley & Sons, Singapore, 493 pp.
- Eggold, B. T. and P. J. Motta (1992). Ontogenetic dietary shifts and morphological correlates in striped mullet, *Mugil cephalus*. *Env. Biol. Fish.*, **34**: 139-158.
- FAO (1988). FAO species catalogue—Vol. 7, clupeoid fishes of the world. FAO, Rome, 579 pp.
- Findley, J. S. and H. Black (1983). Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. *Ecol.*, **64**: 625-630.
- Harmelin-Vivien, M. L. and Y. Bouchon-Navaro (1983). Feeding diets and significance of coral feeding among chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs*, **2**: 119-127.
- Hunter, J. R. (1972). Swimming and feeding behavior of larvae anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull., U.S.*, **70**: 821-838.
- Hunter, J. R. (1980). The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. In *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes* (J. E. Bardach, J. J. Magnuson, R. C. May and J. M. Reinhard, eds.). *ICLARM Conference proceedings 5*. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, 287-330.
- Ivlev, V. S. (1961). Experimental ecology of the feeding of fishes. Moskva (in Russian), English translation: Scott. D., Yale Univ. press, New Haven, 302 pp.
- Kendall, A. W., Jr., E. H. Ahlstrom and H. G. Moser (1984). Early life history stages of fishes and their characters. In *Ontogeny and systematics of fishes* (H. G. Moser, W. J. Rishards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr., and S. L. Richardson, eds.). Allen Press Inc., Lawrence, 11-22.
- Laroche, J. L. (1982). Trophic patterns among larvae of five species of sculpins (Family: Cottidae) in a Maine estuary. *Fish. Bull., U.S.*, **80**: 827-840.
- Lee, C. W. and T. Y. Chu (1965). A general survey of Tanshui River and its tributary estuaries — Salinity and temperature. *Rpt. Inst. Fish. Biol. MOEA & NTU*, **2**: 34-44.
- Levins, R. (1968). Evolution in changing environments: Some theoretical exploration. Princeton Univ. Press, Princeton Univ., New Jersey, 120 pp.
- Liaw, W. K. (1965). A preliminary survey on the zooplankton of Tanshui River estuary. *Rpt. Inst. Fish. Biol. MOEA and NTU*, **2**: 27-33.
- Mikheev, V. N. (1984). Prey size and food selectivity in young fishes. *J. Ichthyol.*, **24**: 66-76.
- Mittelbach, G. G., C. W. Osenberg and P. C. Wainwright (1992). Variation in resource abundance

- affects diet and feeding morphology in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Oecologia*, **90**: 8-13.
- O'Brien, W. J. (1979). The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. *Am. Sci.*, **67**: 572-581.
- Ozawa, T. and H. Tsukahara (1973). On the occurrence of the Engraulid fish, *Stolephorus buccaneeri* Strasburg, in the oceanic region of the equatorial western Pacific. *J. Fac. Agr., Kyushū Univ.*, **17**: 151-171.
- Rohlf, J. F. (1989). Numerical taxonomy and multivariate analysis system version 1.50. Applied Biostatistics Inc., New York.
- Ross, S. T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia*, **1986**: 352-388.
- Shen, S. C. (1969). Comparative study of the gill structure and feeding habits of the anchovy, *Engraulis japonica* (Hout.). *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica*, **8**: 21-35.
- Stergiou, K. I. and H. Fourtouni (1991). Food habits, ontogenetic diet shift and selectivity in *Zeus faber* Linnaeus, 1758. *J. Fish Biol.*, **39**: 589-603.
- Tan, T. H. (1967). Ecological study of copepods in Tanshui River. *Rpt. Inst. Fish. Biol., MOEA and NTU*, **2**: 21-29.
- Tan, T. H. (1971). On occurrence and ecological adaptation of zooplankton in Tanshui River. *Rpt. Inst. Fish. Biol., MOEA and NTU*, **2**: 40-48.
- Tanaka, K. (1976). Ecological consideration on meeting and parting of fish eggs and larvae. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, **28**: 79-89.
- Townsend, D. W. (1981). Comparative ecology and population dynamics of larval fishes and zooplankton in two hydrographically different areas on the Marine coast. Ph. D. Thesis, Univ. of Maine, Maine, 270 pp.
- Tseng, W. Y. (1975). Planktonic copepods from the waters off Tanshui. *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, **25**: 1-44.
- Tseng, W. Y. (1976). Supplementary report on planktonic copepods from the waters off Tanshui. *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, **26**: 105-112.
- Tzeng, W. N. and Y. T. Wang (1992). Structure, composition and seasonal dynamics of larval and juvenile community in the mangrove estuary of Tanshui River, Taiwan. *Mar. Biol.*, **113**: 481-490.
- Tzeng, W. N. and Y. T. Wang (1993). Hydrography and distribution dynamics of larval and juvenile fishes in the coastal waters of the Tanshui River estuary, Taiwan, with reference to estuarine larval transport. *Mar. Biol.*, **116**: 205-217.
- Wei, S. and W. Jiang (1992). Study on food web of fishes in the yellow sea. *Oceanol. Et. Limnol. Sinica*, **23**: 182-192.
- Weinstein, M. P., S. L. Weiss, R. G. Hodson and L. R. Gerry (1980). Retention of three taxa of postlarval fishes in an intensively flushed tidal estuary, Cape Fear River, North Carolina. *Fish. Bull. U. S.*, **78**: 419-436.
- 代田昭彦 (1974). 水產餌料生物學・恆星社厚生閣，東京，日本・514 pp.
- 行政院國家科學委員會 (1992). 七十七至七十八年度環保大型計劃成果剪輯—Ⅶ淡水河口沼澤生態系體研究。

淡水河口 *Encrasicholina punctifer* 及 *Stolephorus insularis* 仔稚魚之攝食策略 – I. 個體發生過程之 食性轉換及其與形態之相關

陳 楊 宗・曾 萬 年

布氏銀帶鰈(*Encrasicholina punctifer* Fowler, 1938)與島嶼銀帶鰈(*Stolephorus insularis* Hardenberg, 1933) 為淡水河口仔稚魚羣聚中的主要優勢種類。為瞭解其在河口域生態系中所扮演的角色，於1989年10月～1990年10月，每月在淡水河口以流袋網利用漲潮時採集標本，由腸胃內含物與發育階段及消化道形態之關係來探討其攝食策略。結果發現，這兩種鰱魚在初期生活史階段食性很類似，為嗜浮游生物性。主要餌料生物種類為浮游矽藻與橈腳類，其次為浮游性藍綠藻與綠藻、原生動物、介形類、短尾類與長尾類幼生、端腳類、藤壺幼生、軟體動物二枚貝的幼生、箭蟲、尾索類住囊蟲科的幼生與魚卵等。胃部形態隨著發育階段而改變，後期仔魚期為字型，稚魚期為字型，幼魚期為字型。各發育階段之攝食選擇偏好性之差異很大，在腸胃道形狀由直線形轉為曲線形時，食性急速變化；食性從植物性浮游生物轉為動物性浮游生物。食性轉換時空胃率發生的頻率較高。文中並探討兩種鰱魚在個體發生過程的食性之變化與食物資源分割利用之關係。