

海洋保護區增加了藻食性魚類數量並增強藻類的移除

溫國彰^{1,2}，陳婷婷¹，謝友源¹，陳嘉軒¹

¹東海大學生命科學系；²通訊作者 E-mail: ckcwen@thu.edu.tw

[摘要] 珊瑚礁中，藻食性魚類在藻類移除上扮演關鍵性角色。但隨著環境變遷與人為干擾，導致藻食性魚類數量逐年下降，影響珊瑚與藻類間的平衡。相關研究提出，藻食性魚類的攝食量會隨著珊瑚礁棲地有所不同，其結果指出攝食頻度較高的棲地魚類的豐度也較高，但魚類豐度與攝食相關原因還不清楚。目前海洋保護區在有效的管制下，魚類豐度在保護區內較高，但仍沒有資料顯示這樣的高豐度是否會反應在攝食上。一般研究指出生物族群數增加能幫助減低個體的警戒時間，並能更專注在攝食。但是珊瑚礁藻食性魚類是否具此行為，進而改善移除藻類效率尚待求證。最後我們也想驗證保護區的高豐度藻食性魚類是否會造成有較低的藻類覆蓋。此研究目的想探討高豐度的藻食性魚類是否會：(1) 互相合作警戒掠食者，使攝食頻度提高；(2) 高攝食頻度下消耗更多藻類，並降低藻類覆蓋度。我們透過水下觀察法量化優勢藻食性魚類（鸚哥魚科 Scaridae，刺尾鯛科 Acanthuridae，臭肚魚科 Siganidae），並且比較在墾丁保護示範區和一般使用區中不同棲地（珊瑚礁平台、珊瑚礁冠、珊瑚礁坡）的攝食頻度。結果顯示鸚哥魚科和刺尾鯛科魚類的群游行為會提高其攝食頻度。而這兩科的攝食頻度在保護示範區內的珊瑚礁平台較高，在一般使用區則是珊瑚礁冠較高。保護示範區因高豐度的鸚哥魚而能更有效率地移除藻類，使藻類覆蓋率較低。此研究說明保護區有效地增加藻食性魚類豐度後，高豐度鸚哥魚能較一般使用區的更有效率地移除藻類，維持珊瑚與藻類的平衡。

關鍵字：藻食性魚類、群體攝食、攝食頻度、藻類覆蓋度

Marine Reserves Substantially Enhanced Herbivorous Fish Abundance and Thereby Increased Macroalgae Removal

Colin Kuo-Chang Wen^{1,2}, Teng-Teng Tan¹, Yu-Yuan Hsieh¹ and Jia-Hsuan Chen¹

¹Department of Life Science, Tunghai University; ²Corresponding author E-mail: ckcwen@thu.edu.tw

ABSTRACT Herbivorous fishes play an essential role in regulating algal growth on coral reefs. Nowadays, human disturbances and habitat degradation have caused herbivorous fish populations to decline, resulting in macroalgae overgrowth in coral reefs. Some studies indicate that the feeding rate and abundance of herbivorous fishes vary with depths and habitats in coral reefs. However, the relationship between feeding rate and fish abundance has yet to be examined. Fish abundance increased significantly in marine protected areas (MPAs) with effective management when compared to areas of general usage. Increased group size allows individuals to reduce time of vigilance and focus more on feeding. However, whether herbivorous fishes show foraging behavior in shoal and if such behavior affects algal coverage remain unknown. Moreover, previous

studies indicate that algal coverage is lower in depths where higher feeding rates occur, but how fish abundance affect algal coverage is still unclear. Therefore, we investigated whether high abundance of herbivorous fish would (1) increase feeding rate through shoaling and thus (2) more algae is consumed and algae coverage is reduced. We quantified the feeding rate of herbivorous fish (Scaridae, Acanthuridae, and Siganidae) across reef profiles (flat, crest and slope) in MPAs and areas for general utilization in Kenting National Park by underwater visual census. We found herbivorous fishes of Scaridae and Acanthuridae increased feeding rate in larger shoals. In addition, Acanthuridae had the highest feeding rate on crests while Scaridae had higher feeding rate on flats in MPAs. MPAs with higher Scaridae abundance had lower algal coverage. Overall, this study illustrated that high Scaridae abundance in MPAs proved more efficient in algae removal, especially when shoaling in a larger group.

Keywords: herbivorous fish, shoal foraging, feeding rate, algae coverage

前言

藻食性生物是珊瑚礁中重要的 (Choat 1991), 在營養階層上也扮演重要能量傳遞角色 (Mumby *et al.* 2006)。在珊瑚礁中, 藻食性魚類能有效地控制藻類量, 避免過多藻類繁生並和珊瑚競爭生長空間 (Choat 1991, Burkepile and Hay 2008)。在前人研究中提到藻食性的刺尾鯛科和鸚哥魚科可以藉由刮食及啃食藻類來維持珊瑚與藻類間的平衡 (Lewis 1986), 但隨著環境破壞、人為干擾與過漁, 導致藻食性魚類的數量大幅下降, 藻類覆蓋率也因此越來越高。許多改善的方法中, 設立禁捕海洋保護區 (no-take marine reserves) 有助於增加區內物種數及個體數 (Sale *et al.* 2005)。設立保護區後, 藻食性魚類的數量較多, 也可以確保不同生活史的階段都可以受到保護 (Ballantine 1995)。然而, 除保護區增加藻食性魚類數量來抑制藻類外 (McClanahan *et al.* 2001), 是否有其他生態機制來增進藻類移除效率則不甚清楚 (Ferguson *et al.* 2016)。

許多生物會藉由群聚行為獲得好處, 例如降低被捕食者掠食的機率, 或是能提早偵測到捕食者靠近, 以利逃跑及防衛 (Shrader *et al.* 2007)。許多例子在草原生態系常被觀察到。草原中因為無遮蔽物, 若為單一個體, 要兼顧攝食和周遭情況是非常消耗體力及能量, 也容易被當作攻擊目標。像是草原中的斑馬也有群

聚行為, 使得其花在警戒掠食者的時間會減少, 能更專注於攝食以增加攝食量 (Schmitt *et al.* 2014)。同樣例子也在羚羊身上發生 (Fritz and De Garine-Wichatitsky 1996)。在海洋生態系中, 也有一些群聚行為的例子。例如浮游或洄游的海生生物在海中無明顯遮蔽物, 除了容易受到捕食者攻擊, 與捕食者的體型也相差甚多且無力反擊, 因此群聚行為對於小型浮游生物生存上更為重要。有研究提及南極磷蝦 (*Euphausia superba*) 能透過群聚行為增加攝食成功率與減少能量消耗 (Hamner and Hamner 2000)。沙丁魚也透過群聚行為來降低個體被捕食的機率, 間接提升族群生存率 (Murphy 1980)。三刺魚科 (Gasterosteidae) 的三刺魚 (three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*) 則是會選擇體型大小相似的個體群游, 這種群游行為發現可以比單獨個體有較多的攝食量 (Ranta and Lindström 1990)。這種群游行為是否在珊瑚礁生態系中的藻食性魚類也會改變藻食性魚類的攝食行為而不清楚 (Welsh and Bellwood 2012)。

近年來, 越來越多的珊瑚礁藻食性魚類的研究發現藻食性魚類如鸚哥魚 (Scaridae) 和刺尾鯛 (Acanthuridae) 有相當複雜的攝食行為。Burkepile and Hay (2008) 發現不同種類的鸚哥魚攝取不同的藻類, 因此藻食性魚類多樣性較高的珊瑚礁會有比較低的藻類覆蓋, 並且有效提升珊瑚礁的恢復。保護區裡面體型比較大,

豐度比較高的藻食性魚類 - 舵魚科 (Kyphosidae, 臺灣稱黑白毛等)的攝食頻度也較高 (Ferguson *et al.* 2016)。而另一種常見的藻食性魚類-刺尾鯛 (Acanthuridae)會特別刮食基質表面的草皮狀藻類 (epilithic algal matrix and turf algae) 來降低藻類生長 (Marshall and Mumby 2015)。此外，這些珊瑚礁藻食性魚類在不同的珊瑚礁棲地及深度也有不同的攝食行為。例如其中臭肚魚科和刺尾鯛科偏好在珊瑚礁冠 (crest)生長的藻類，並且有較高頻度的攝食動作 (Fox and Bellwood 2007)。然而，確實藻食性魚類喜好的棲地和其攝食行為的關聯並不清楚，並且欠缺設計的實驗來驗證。

我們常在藻食性魚類豐度較高的區域同時發現有較高的群游行為；而於一些過漁的珊瑚礁，則較少發現群游的藻食性魚類 (personal observation)。欲了解於有效海洋保護區中，藻食性魚類豐度增加後，是否會進而反應在群游的藻食性魚類攝食行為上；此外保護區是否透過藻食性魚類攝食行為的改變，進而影響底棲珊瑚和藻類的覆蓋度。於此，我們將探究保護區內：(1) 高豐度的藻食性魚類是否藉由群游來增加攝食頻度；(2) 較多大型個體藻食性魚類會有不一樣的藻類移除效率，和移除種類；(3) 保護區內外不同的藻食性魚類攝食頻度改變底棲珊瑚和藻類覆蓋。為了達成以上目的，我們將會(1) 調查海洋保護區內的藻食性魚類群游狀況和攝食頻度的關聯；(2) 比較保護區內外的藻類和珊瑚覆蓋度與藻食性魚類的豐度；(3) 比較不同體長大小的藻食性魚類和其攝食頻度關係及觀察藻食性魚類攝食藻類種類和胃內含物。最後本研究結果將可以作為保護區設立在維持藻食性魚類的豐度及移除藻類效率上的成效基礎。

材料與方法

一、實驗地點與物種

墾丁位於臺灣最南端 (21°56'N 120°47'E)，

屬熱帶性氣候，珊瑚礁生物繁盛。在墾丁國家公園內的後壁湖後花園和出水口，經設立海洋生物資源保護示範區 (Marine Resource Protected Demonstrated Areas, MRPDA)後，珊瑚礁物種數量及種類都迅速增加 (Jeng *et al.* 2015)。過去本團隊資料顯示這些地點有高豐度的藻食性魚類，本研究選擇這兩處為保護示範區 (MRPDA, 圖 1A)的樣點。對照的樣點選在國家公園裡面為遊憩區的萬里桐和紅柴坑。這兩處有較多的非法漁業活動及破壞性的採捕，相較於其他墾丁地區，這兩處物種數量和種類較低。這兩個地點做為一般使用區樣點 (General-used areas, 圖 1A)。本研究調查時間為 2015 年 7 月 28 日至 8 月 5 日 及 2015 年 8 月 31 日至 9 月 3 日。本研究調查選擇三科在臺灣及太平洋熱帶地區常見的藻食性魚類，分別為刺尾鯛科 (Acanthuridae)、鸚哥魚科 (Scaridae)、臭肚魚科 (又稱藍子魚科, Siganidae)。另外根據前人研究指出珊瑚礁的不同深度/環境棲地類型，會有不同的魚種組成 (Hoey and Bellwood 2008)。因此我們選則三種不同珊瑚礁棲地，作為藻食性魚類攝食行為的比較。這三種棲地從淺到深為珊瑚礁平台 (reef flat)、珊瑚礁冠 (reef crest)、珊瑚礁坡 (reef slope)。在墾丁地區的沿岸珊瑚礁環境，我們調查的中珊瑚礁平台位於水深 1~5 m，珊瑚礁冠位於 5~10 m，珊瑚礁坡位於 10~15 m (圖 1B)。

二、攝食行為

本研究利用水下固定測站觀察 (underwater stationary point count)的方式來紀錄魚類的攝食行為和物種 (Samoilys and Carlos 2000)，潛水員隨意選擇上述三種珊瑚礁棲地之一，距離 2-3 m 紀錄魚類的攝食頻率 (feeding rate)、攝食之藻種、體長資料 (total length, cm) (Francini-Filho *et al.* 2008)。紀錄半小時後，同樣深度及棲地移動 5-10 米到下一個紀錄站。另外同時紀錄 1) 攝食時段；2) 藻食性魚類豐度；3) 攝食藻食性魚類的群游數量來驗證這

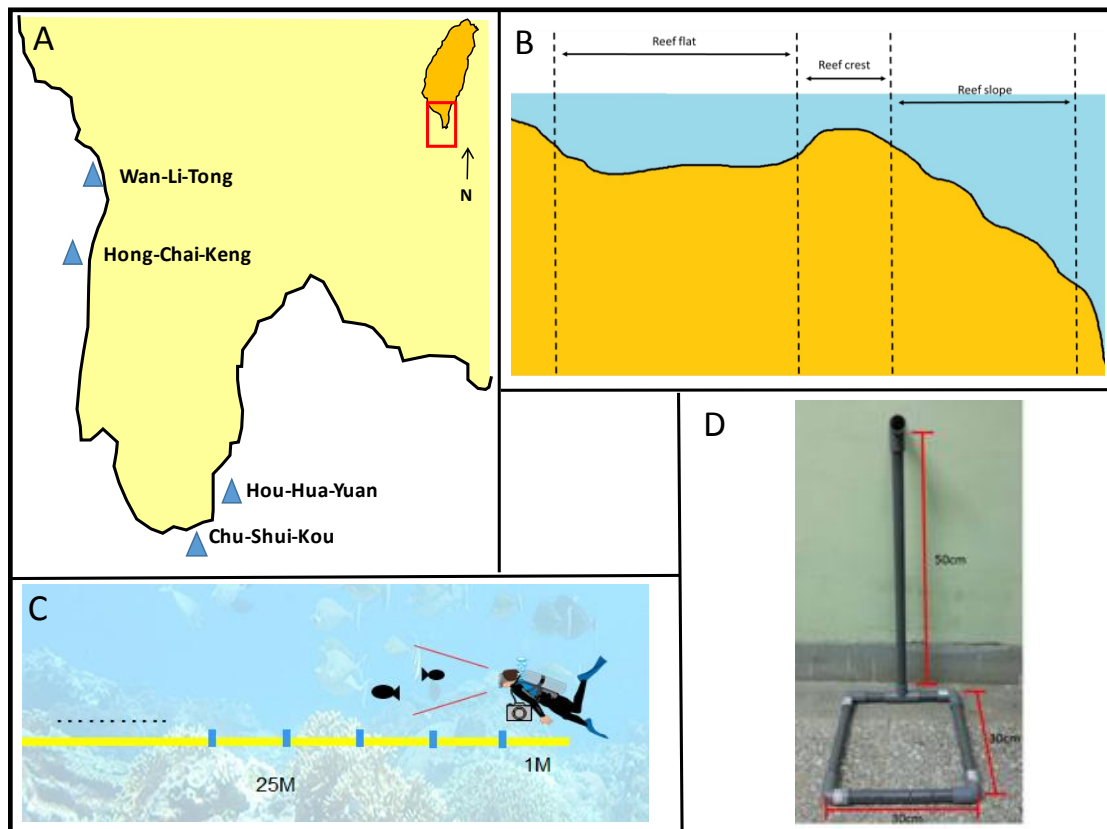


圖 1. A. 墾丁海域地圖，圖中所標示地點為實驗樣點：萬里桐 (Wan-Li-Tong)、紅柴坑 (Hong-Chai-Keng)、出水口 (Chu-Shui-Kou)、後花園 (Hou-Hua-Yuan)。B. 實驗樣點的棲地示意圖。C. 水下觀察法示意圖。D. 以水管製成手持的方型框架，作為進行藻類覆蓋率調查時拍攝地質照片的實驗工具

些因子是否會影響攝食行為。其中，攝食頻度 (feeding frequency) 之定義為：三分鐘內每個個體的攝食次數，若不足三分鐘則紀錄總攝食時間後標準化之。

過去研究提到藻食性魚類的攝食高峰會在陽光強的正午，因為藻類同時有較高的營養成分。為了確定墾丁地區的藻食性魚類是否有因為不同時段產生攝食行為的差異，我們進行一個不同時段觀察藻食性魚類的攝食行為。我們選擇早上 (8am ~ 10am)、中午 (11am ~ 1pm)、傍晚 (3pm ~ 5pm) 三個時段收集資料來分析其差異。

藻食性魚類豐度在觀察樣點進行穿越線的測量，穿越線 20 m 記錄左右各 2.5 m 內的藻食性魚類數量，全程約 20 分鐘內完成 (圖 1C)。每個測站進行兩重複。用豐度資料和攝

食頻度比較保護示範區和一般使用區的差異。

記錄群游藻食性魚類的數量和攝食頻度，此外也紀錄單獨游動個體的攝食頻度來看群游的行為是否影響攝食頻度。

三、藻類覆蓋率

我們利用 PVC 水管製成手持的方型框架 (圖 1D)，在前一個魚類豐度調查的穿越線上進行 30 cm x 30 cm 方格法取樣 (quadrat sampling) 來進行藻類覆蓋度的調查 (English *et al.* 1994)。在不同棲地的穿越線上，潛水員使用水下相機每隔 1 m 拍攝方格內的底質照片。每個樣點進行三個棲地，各兩條穿越線，每條拍有 20 張藻類覆蓋率照片。拍攝好的照片回到實驗室後，使用 CPCe (Coral Point Count with Excel extensions) 進行相對覆蓋度

的分析 (Kohler and Gill 2006)。每張照片利用 CPCe 隨機灑 30 個點，進行辨識。將辨識完成的資料轉換成出現頻率作為覆蓋率的代表。

四、胃內含物收集

胃內含物的分析常來作為了解魚類攝食的選擇 (Dromard *et al.* 2015)，透過測量胃內含物的重量，也可以知道不同體長、種類之間進食的多寡 (Kopp *et al.* 2010)。本研究在墾丁後壁湖與萬里桐之間進行釣客的訪談調查，請釣客讓我們取走藻食性魚類刺尾鯛科、鸚哥魚科和藍子魚科的胃內含物。為了增加樣本數量，我們也到鄰近的魚市場及海鮮餐廳採樣，確認是在當地捕捉的後，進行胃內含物的收集。將欲收集的胃內含物用封口袋裝好，同時紀錄魚隻的種類，體長和體重。將胃內含物冷凍後，帶回實驗室使用顯微鏡去鑑定胃內含物的藻種和總重量。

五、資料分析

1. 攝食行為

我們比較藻食性魚類的攝食頻度在 a) 不同時段、b) 不同棲地和豐度，還有 c) 不同群游魚類數目的差異。由於收集的資料中很多筆為 0 (觀察時間並無攝食動作)，而且資料分佈不符合常態，因此我們用廣義線性模型 (Generalized linear model, GLM)，配合 negative binomial 及 Poisson 分佈的前提來比較資料。我們混合不同的影響因子來建立不同的 model，再分析每一組的 AIC 值 (Akaike's Information criterion)。因為樣本數較少，我們將 AIC 轉換成 AICc (AIC with correction)。比較不同混合因子的 AICc 值，最小值則表示該模型為最適合的結果 (Symonds and Moussalli 2011)。過程使用 R 語言中的 step() 功能。此外，利用非線性回歸 (Nonlinear regression) 分析群游個體數目與攝食頻度的關連。因為推測族群數目無限增加時，攝食頻度不可能直線增加，因此採用非線性回歸在邏輯上比較合理。攝食頻度與體長則以簡單線性回歸 (Simple linear

regression) 來分析。分析功能 glm() 和 step() 來自於 MASS package。

2. 藻類覆蓋度

藻類方格法調查的資料中，也會有 0 值出現。因此我們同樣與攝食分析方式一樣，採用 GLM 並配合 negative binomial 和 Poisson 分佈。混合因子選用藻食性魚類豐度 (保護示範區、一般使用區) 和棲地類型 / 深度 (珊瑚礁平台、珊瑚礁冠、珊瑚礁坡)。同樣使用 AICc 和 step() 作為找出最佳解釋因子組合。利用簡單線性回歸分析藻食性魚類豐度與藻類覆蓋率的關聯，同時用回歸分析展現相關性。

3. 藻食性魚類胃內含物

冷藏運輸採集的藻食性魚類胃內含物運送到實驗室中，確實保留消化道，移除其他內臟器官後，用電子秤量其濕重 (最小至 0.01 g)。此外，我們也隨機取樣幾個胃內含物在顯微鏡鑑定藻種。秤得的重量與魚體體重和體長利用簡單線性回歸分析不同體長範圍與胃內含物重量的關聯。以上資料分析使用 Past v3.1 (Hammer *et al.* 2001) 來繪圖與分析。GLM 和 AIC 選取則使用 R 語言裡面的 MASS package 的 glm() 和 step() 功能 (v3.1.0; R core Team 2014)。

結果

一、攝食行為在不同白天時段的差異

為了解藻食性魚類在不同時段的攝食頻度是否有所差異，我們在後壁湖進行不同深度、不同時段來紀錄魚類的攝食頻度。時段分成上午 8:00AM ~ 10:00AM、中午 11:00AM ~ 1:00PM、下午 3:00PM ~ 5:00PM 樣本數分別為鸚哥魚科 n = 20、23、18 刺尾鯛科 = 4、6、6。利用 GLM 去分析時段，棲地和魚隻體長對於攝食頻度的影響。結果顯示刺尾鯛只跟深度有關，鸚哥魚則只和魚隻尺寸有關 (表 1)，兩個優勢藻食性魚類攝食頻度都和時間沒有顯著的關聯。我們用箱型圖來表現兩個魚類的攝食頻度，也可以看出時段沒有顯著的影響 (圖

表 1. 鸚哥魚與刺尾鯛在不同時間攝食頻度的 GLM 分析

Fish family	Best goodness-of-fit model	Model family	AICc
Acanthuridae	feeding ~ depth	Negative binomial	128.54
Scaridae	feeding ~ size	Negative binomial	314.4

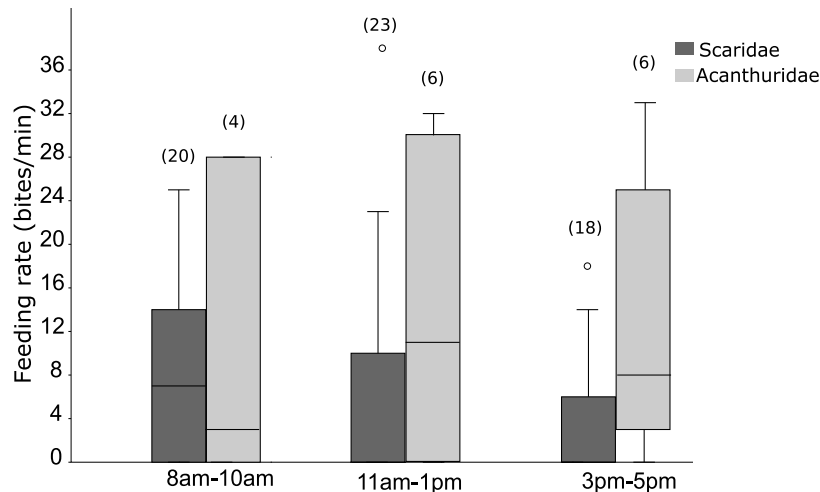


圖 2. 兩科藻食性魚類 (鸚哥魚科 Scaridae, 刺尾鯛科 Acanthuridae) 在不同時段 (8am-10am, 11am-1pm, 3pm-5pm) 下的攝食頻度直方圖。魚科分別以深灰色及淺灰色表示。圓點為平均值的 1.5 倍。括弧中為樣本數

2)。不過可以看出鸚哥魚科有稍微在進入下午時，略微的減少，但是不顯著。由於我們發現藻食性魚類在墾丁地區這個季節沒有因為這個三個時段而有顯著的攝食頻度改變，之後我們就將一整天的資料合併來討論其他棲地和魚類豐度等因子對於攝食行為的影響。

二、藻食性魚類豐度與攝食頻度的關聯

利用藻食性魚類在墾丁後壁湖保護示範區和一般使用區豐度上的差異進行比較魚類豐度與其攝食頻度的關聯。我們共進行了三個棲地/深度與三科優勢藻食性魚類調查，並針對兩個區域和三個棲地做比較 (圖 3, 表 2A)。從圖可知，鸚哥魚科 (n = 122) 在保護示範區內豐度較高，但是不明顯。而使用棲地上，鸚哥魚則是在珊瑚礁平台的豐度最高，隨著深度增加而降低 (圖 3A)。然而，另一個優勢的藻食性魚類-刺尾鯛科 (n = 91) 則是相反的在一般使用區的豐度明顯高於保護示範區 (圖 3B)。不過在深度/棲地的使用上，刺尾鯛雖然在礁斜坡較低，但是沒有像鸚哥魚這麼

明顯的改變。利用 GLM 分析保護狀況和棲地對於這三個優勢藻食性魚類的影響 (表 2B)。結果顯示鸚哥魚 (Scaridae) 的豐度只有因為不同棲地/深度有改變，但是沒有因為保護狀況有所差別。而刺尾鯛 (Acanthuridae) 則相反，刺尾鯛的豐度則和棲地深度無關，只和保護狀況有關 (表 2B)。最後，另一個也是優勢的藻食性魚種-臭肚魚科 (n = 18)，則是沒有看出任何相關聯 (最適合方程式為~1)。

三、群游族群大小與攝食行為

為了瞭解保護示範區增加藻食性魚類的數量並同時形成比較大群的群游魚群時是否會同時改善或加強攝食頻度，我們潛水觀察紀錄藻食性魚類的群游數量和攝食頻度。資料顯示在單一游泳時，有大量的個體並沒有在潛水觀察員紀錄時間出現攝食行為，所以產生許多“觀察零” (observed zero) 的資料。根據非線性的飽和 (saturated) 模式去符合攝食頻率和群游尺寸數據，可以看出明顯的隨著魚群群游數量增加而增加攝食頻度 (圖 4)。我們使用二次

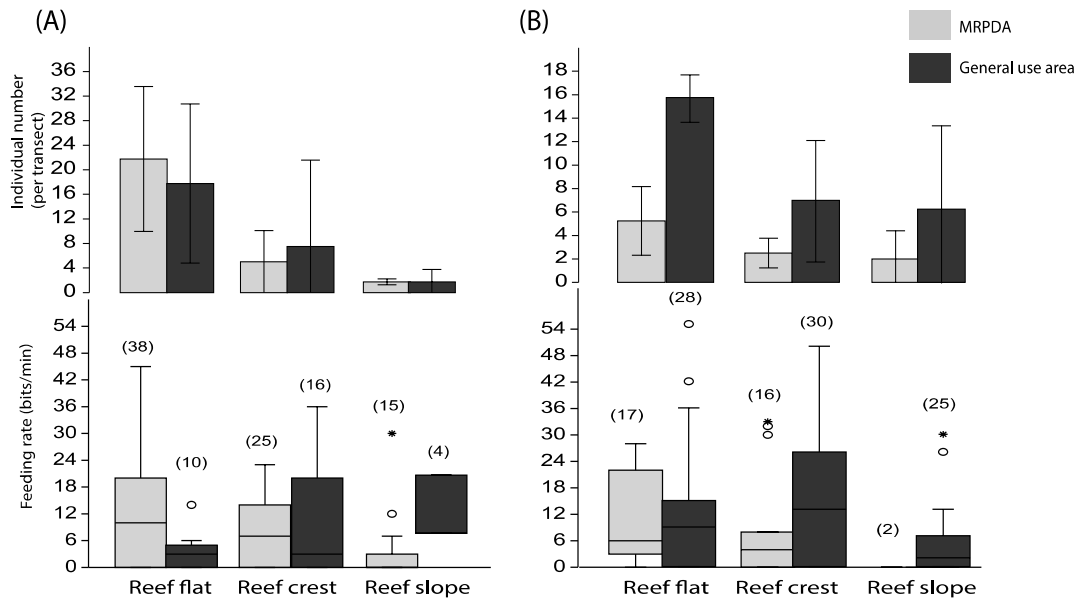


圖 3. 藻食性魚類(A)鸚哥魚科 Scaridae (B)刺尾鯛科 Acanthuridae 分別在保護示範區(MRPDA)和一般使用區(General area)不同深度(礁平台:reef flat, 礁冠:reef crest, 礁坡:reef slope)下的豐度和攝食頻度的箱型圖(boxplot)。其中保護示範區以淺灰色表示，一般使用區以深灰色表示。圓點為離群值(outlier)超過上樞紐 1.5 倍四分位距，星號超過上樞紐 3 倍四分位距

表 2. 藻食性魚類豐度在鸚哥魚科、刺尾鯛科和臭肚魚科豐度在棲地/深度與保護示範區內外的 A.數量與 B. GLM 分析結果。(豐度資料為一次穿越線調查結果，保護示範區內外各有兩個地點)

	MPAs			General-Use areas		
	5m	10m	15m	5m	10m	15m
Scaridae	18, 39	12, 1	2, 2	36, 8	1, 0	3
Acanthuridae	2, 6	2, 3	0, 5	16, 18	8, 14	14
Siganidae	1, 0	1, 0	12, 0	4, 0	0, 0	0

Fish family	Best goodness-of-fit model	Model family	df	AICc
Scaridae	Abundance~ Depth	Negative binomial	11	87.09
Acanthuridae	Abundance~ Zone	Negative binomial	11	78.49
Siganidae	Abundance~ 1	Negative binomial	11	45.77

指數的 Michaelis-Menten 模式 (也稱酵素動力模式 enzyme kinetics model)來進行非線性函數吻合。邏輯上，魚類攝食頻率會到達飽和，團體群游的效應會有極限，因此用此函數來符合。此外，在群游數量多 (>八隻)的資料較少，因此可以看到 95%信賴區間在群游數量高的區域有擴散現象。最後根據非線性回歸的飽和攝食頻度大概是在 16 ~ 36 次 / 每分鐘之間。

四、藻食性魚類豐度、不同深度與藻類覆蓋率的關聯

為了驗證是否保護示範區保護藻食性魚類後，可以顯著的降低藻類的覆蓋度。我們調查保護示範區內外不同深度的樣點，並且利用 CPCe 去計算底質照片中藻類的覆蓋度與藻食性魚類豐度的關聯。我們發現藻類覆蓋度和鸚哥魚科(圖 5A)和刺尾鯛科(圖 5B)的豐度分別在保護示範區與一般區成正相關。也就是越多藻食性魚類的樣點，藻類覆蓋度越高。不

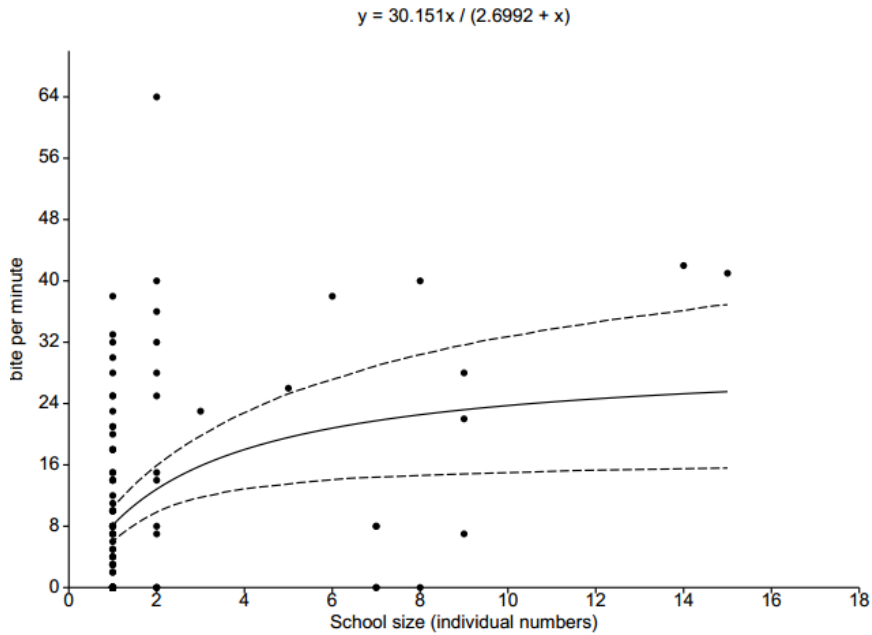


圖 4. 藻食性魚類鸚哥魚群游體數量與攝食頻度關係，實線曲線為最適合的模式，虛線曲線間則代表 95% 信賴區間，Akaike IC: 22961

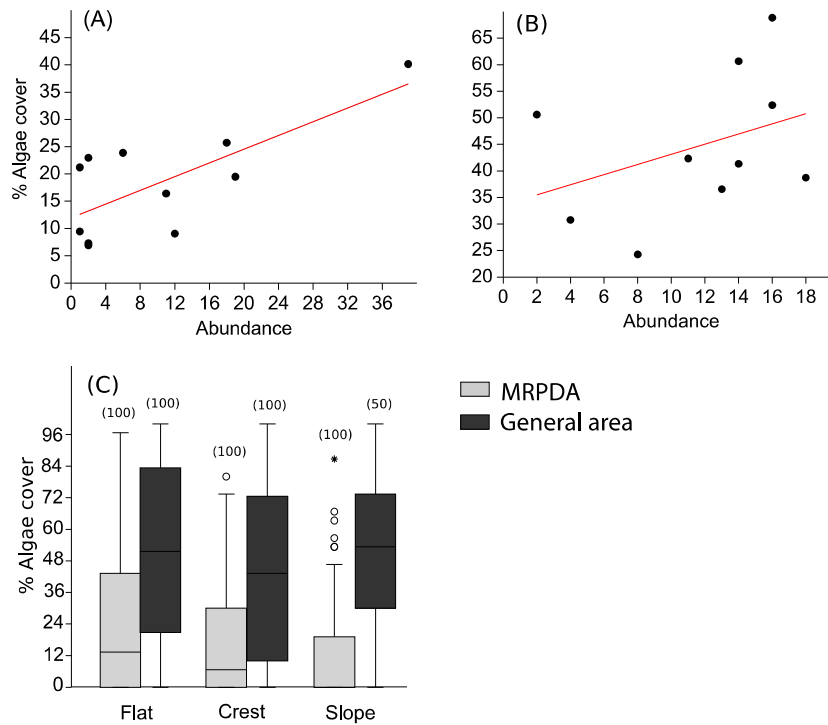


圖 5. 藻食性魚類豐度與藻類各覆蓋度的相關性：(A)鸚哥魚科 *Scaridae* 在保護示範區與藻類覆蓋度的相關分布圖 (B)刺尾鯛科 *Acanthuridae* 在一般使用區與藻類覆蓋率的相關分布圖；(C)藻類在不同保護程度(保護示範區和一般使用區)及深度(礁平台、礁冠、礁坡)的覆蓋度。其中保護示範區以淺灰色表示，一般使用區以深灰色表示。圓點為離群值(outlier)超過上樞紐 1.5 倍四分位距，星號超過上樞紐 3 倍四分位距

表 4. 藻類覆蓋率的 GLM 分析結果

Best goodness-of-fit model	Model family	df	AICc
Algae cover ~ Depth*Abundance	Negative binomial	156	1071
Algae cover(MPA)~Scaridae	Negative binomial	11	79.59
Algae cover(General area)~Acanthuridae	Negative binomial	9	96.42

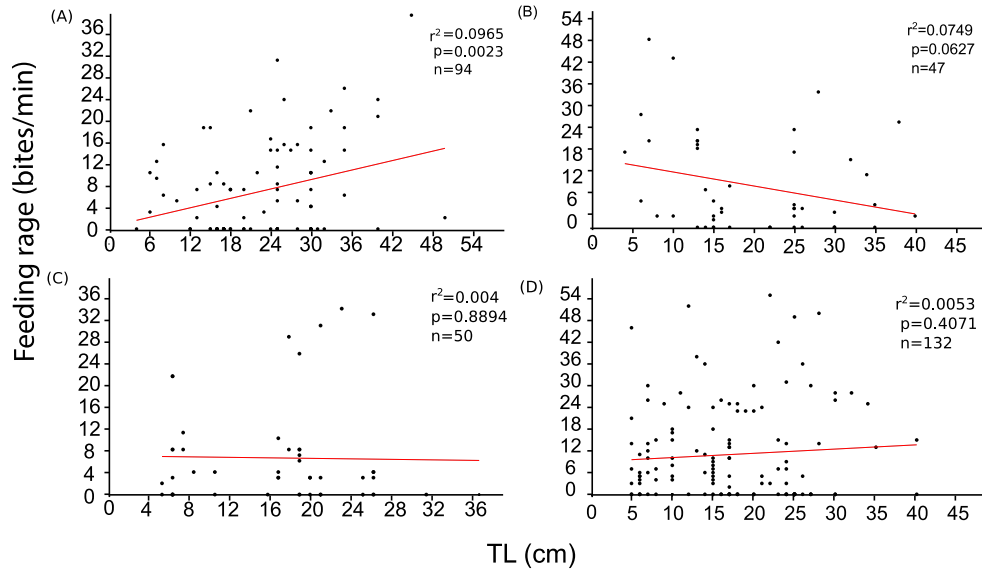


圖 6. 藻食性魚類的體長與攝食頻度的關係：鸚哥魚科位於(A)保護示範區與(B)一般使用區；及刺尾鯛科位於(C)保護示範區與(D)一般使用區。樣本數以 n 在圖中表示

過，鸚哥魚科在一般區與刺尾鯛科在保護示範區則沒有顯現相關性 (圖未顯示)。進而比較保護示範區和一般區的藻類覆蓋度，確實發現藻類在一般區的覆蓋度是顯著高過保護示範區 (圖 5C；表 4)。而如果去看藻食性魚類在保護示範區和一般區的差別，鸚哥魚是在保護示範區較高且 GLM 分析其有關聯 (圖 3A；表 3)，刺尾鯛則是在一般區較高 (圖 3B；表 3)。並且藻類在保護示範區的礁平台高過礁冠，也高過礁斜坡，這個趨勢和鸚哥魚的豐度一致 (圖 3A)。而相反的，藻類在一般區則是沒有在深度上的差別，這也和刺尾鯛的豐度一致 (圖 3B)。

五、藻食性魚類攝食頻度與體長的關聯

為了了解藻食性魚類的攝食頻度是否也會和個體大小有關，我們在野外分別收集了保護示範區及一般使用區中，不同生活史的鸚哥魚科與刺尾鯛科體長和其攝食頻度資料。我們

以簡單線性回歸來分析攝食頻度與體長之關聯。鸚哥魚科方面，在保護示範區中 (n = 94) 為顯著 (P<0.05)，體長越大，攝食頻度越高 (圖 6A)。但是在一般使用區 (n = 47) 則相反的呈現體長越大，攝食頻度越低，但是並不顯著 (P>0.05，圖 6B)。刺尾鯛科則是不論是在保護示範區 (n = 50) 或一般使用區 (n = 132) 都沒有任何體長與攝食頻度的關聯 (圖 6C&D)。

六、藻食性魚類胃內含物與體長、體重關係

為了確認藻食性魚類是否會因為個體比較大 (體重比較重)，而會進食比較多的藻類，我們收集鸚哥魚科、刺尾鯛科、臭肚魚科的胃內含物，測量其濕重，以簡單線性回歸 (Simple linear regression) 來分析體重、體長對應胃內含物之相關性。結果顯示 (圖 7A&C)，鸚哥魚科和臭肚魚科，體長越長、體重越重，胃內含物也越重，但分析的結果為和斜率等於 0 的回歸線沒有顯著差異 (P>0.05)。而刺尾鯛科沒有

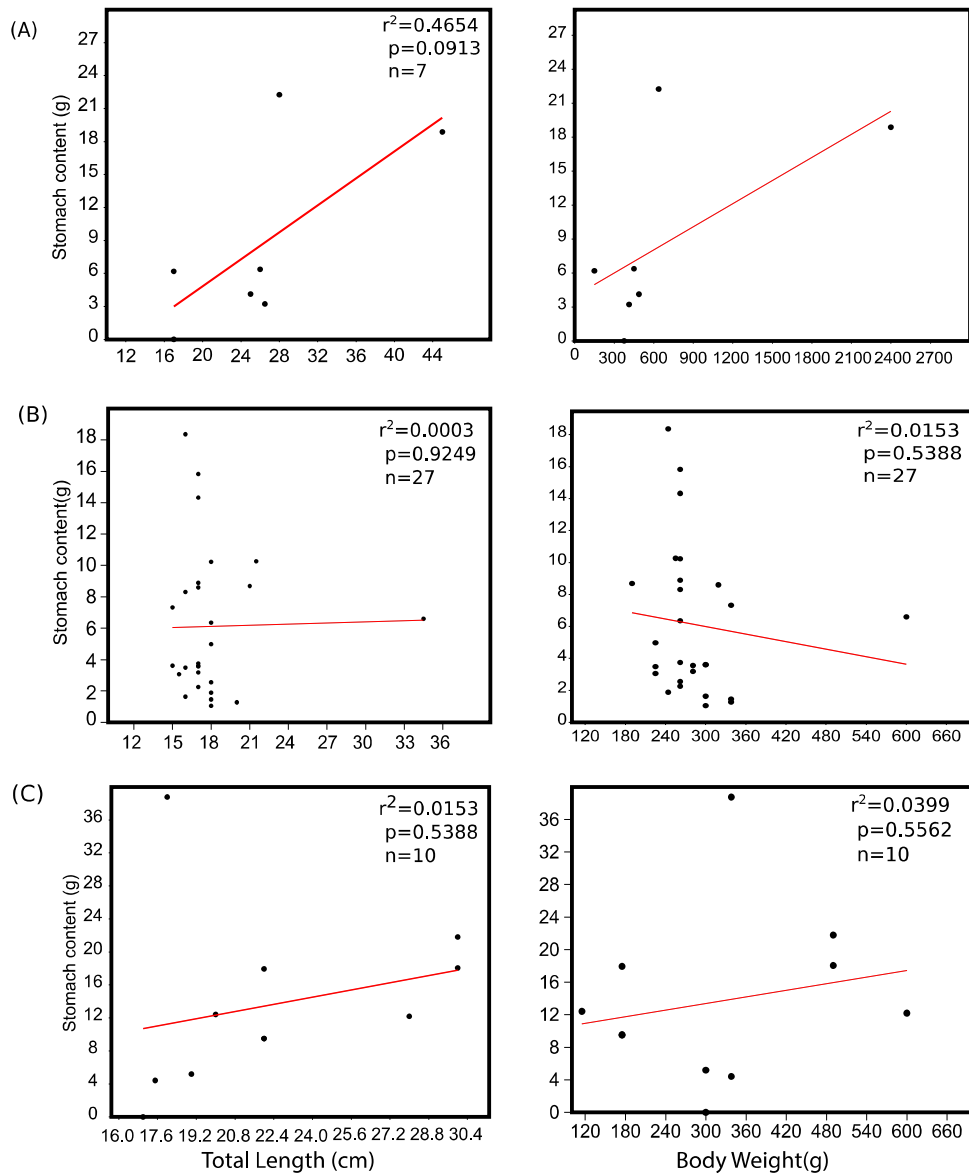


圖 7. 藻食性魚類的胃內含物重量與其體長與體重的相關分佈：(A)鸚哥魚科 Scaridae；(B)刺尾鯛科 Acanthuridae；(C)臭肚魚科 Siganidae。樣本數以 n 在圖中表示

顯示任何趨勢也和斜率等於 0 之回歸線無顯著 ($P>0.05$, 圖 7B)。在胃內含物的分析裡 (圖 8)，我們發現了刺尾鯛攝食了沙菜屬 (*Hypnea* spp.)、紅羽凹頂藻 (*Laurencia brongniartii*, 圖 8A&B)，鸚哥魚科攝食了團扇藻屬 (*Padina* spp.)、指支藻屬 (*Valoniopsis* spp.)和不知名的紅藻 (圖 8C&D)，臭肚魚科則同樣攝食石蓴屬 (*Ulva* spp.)、沙菜屬 (*Hypnea* spp.)，圖 8E&F)。但是這些魚攝食藻

類是否有差異，仍需要更多的樣本分析和實驗設計。

討論

一、藻食性魚類攝食時段差異

在時段差異實驗中，藻食性魚類不會因時段而改變攝食頻度。鸚哥魚科和刺尾鯛科會因藻類於一天中碳水化合物含量的不同，而去改

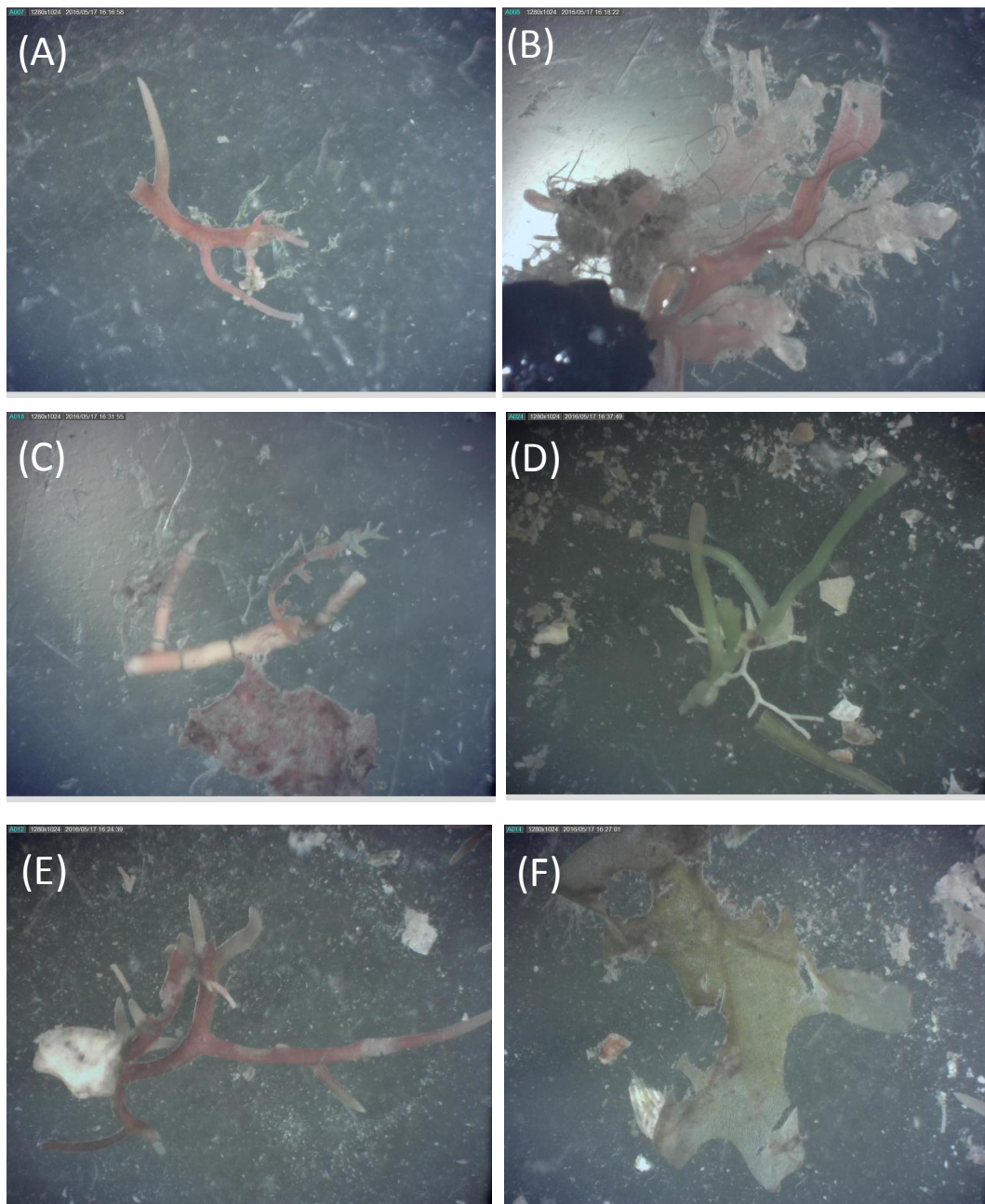


圖 8. 藻食性魚類胃內含物中的藻類：刺尾鯛科的(A)沙菜屬 *Hypnea* spp.、(B)紅羽凹頂藻 *Laurencia brongniartii*、鸚哥魚科的(C)不知名紅藻 *Delesseriacea*、(D)指支藻屬 *Valoniopsis* spp.，臭肚魚科的(E)沙菜屬 *Hypnea* spp.、(F)石蓴屬 *Ulva* spp.

變攝食藻類的策略 (Choat and Clements 1993)。藻食性魚類於一天中的攝食頻度是有差異的，藻食性魚類在日出前對藻類有高度選擇性，會刻意挑選較高能量的藻類，需花費時間尋找，故攝食頻度較低。日出後，藻類開始行光合作用，原本較低能量的藻類開始產能，

使藻食性魚類有更多選擇，不須費時尋找高能量藻類，而增加攝食頻度 (Khait *et al.* 2013)。前人收集資料最早的時段皆於早上 6 點至 7 點，在他們的實驗中，此時段的攝食頻度在一天當中最底，隨著時間推移，攝食頻度雖增加，接近中午至下午時段則趨於平緩，無顯著

增加或減少。而本研究並未在日出前收集資料，我們調查時段於早上 9 點至下午 4 點，因此根據過去文獻本來就無顯著的差異，也因此我們發現這些時段的攝食頻度已趨緩，我們認為這是造成時段與攝食頻度無相關的原因。

二、藻食性魚類豐度與攝食頻度的關聯

實驗結果顯示鸚哥魚科的攝食頻度受到豐度及深度的影響，而刺尾鯛科受到深度的影響。前人提到藻食性魚類的攝食頻度會隨著不同深度梯度而有顯著不同 (Fox and Bellwood 2007)。我們的研究發現鸚哥魚科和刺尾鯛科的豐度在保護示範區的珊瑚礁平台較高，攝食頻度也高。過去研究發現藻食性魚類的量與藻類的生產力、覆蓋率呈現正相關 (Jones *et al.* 2003)，推測在比較淺岸的地方由於有較多的光照，使得藻類生產力較高，藻類量也較多，使得魚群聚集於此以獲得食物 (Rodríguez 2006)。但是在我們的研究中，一般使用區有不一樣的情況，雖然鸚哥魚科和刺尾鯛科的豐度最高都在珊瑚礁平台，但是攝食頻度最高卻在珊瑚礁冠。我們推測其中可能的原因是人為干擾，如 Ilarri *et al.* (2008) 發現當有遊客的情況下，魚類的物種數量及豐度都會明顯變少。在本研究環境的一般使用區較淺的深度，大部分也都是遊客浮潛的區域，因此人為活動及干擾都較多，雖然魚群喜歡聚集在珊瑚礁平台，但是卻因為干擾太多而無法專注於攝食，進而轉向人為干擾較少的地方，像是礁冠或礁斜坡攝食。另外，野外觀察中我們發現保護示範區內刺尾鯛數量較少，而在一般使用區中，刺尾鯛的數量非常多，可能刺尾鯛的數量和保護強度無關聯。另一個優勢的藻食性魚類-臭肚魚本身屬於移動性高的魚類，並非固定住所魚類，在野外多是一整群或是單獨一隻，除了在保護示範區珊瑚礁坡中觀察到一小群臭肚魚科，其他皆是零星個體。在我們野外實驗中，並沒有收集到足夠的臭肚魚科資料，來驗證臭肚魚科豐度是受區域或深度影響。

三、群游族群大小與攝食行為

根據我們調查結果發現，藻食性魚類群聚數量越大，攝食頻度越高，數量到了 6~8 隻後，飽和的攝食頻度落在 16~32 bites/min 之間。一般來說，動物為了避免在攝食的時候被捕食而產生各式各樣的攝食策略，其中一種是利用聚集 (shoaling or schooling)，使每一個體被捕食機率降低，達到稀釋效應，進而提高其攝食效率 (Morse 1977)，不管是在幼魚或成魚皆有此現象 (Robertson *et al.* 1976)。除了同種魚類，前人也觀察到不同種之間也有群聚攝食行為，藉由其他魚類攝食時的擾動，去捕捉因擾動出現的無脊椎動物，同時利用此行為降低被捕食機率，例如管口魚科 (Aulostomidae) 和隆頭魚科 (Labridae)，會與刺尾鯛科同游 (Hobson 1975)。在我們的觀察中也發現，藻食性魚類在攝食過程中會受到有領域性的珊瑚礁魚類驅趕，如三斑圓雀鯛 (*Dascyllus trimaculatus*)。根據前人研究，在整群刺尾鯛科剛進入雀鯛的領域時，雀鯛會有明顯的驅趕動作，隨後則靜靜等待群聚離開，可能因群聚使得雀鯛不敢持續進行驅趕，此時群聚內的個體就能專注於攝食 (Robertson *et al.* 1976)。Welsh and Bellwood (2012) 有發現群游個體平均攝食頻度大於單一個體。但是仍未有研究討論群游數量與攝食頻度的非線性關聯。因此本研究為首先發現藻食性魚類鸚哥魚科和刺尾鯛科群游數量增加會逐漸增加攝食頻度。然而更多的資料和相關的環境因子需要更進一步的收集與分析來下更確定的結論。

四、藻食性魚類豐度、不同深度與藻類覆蓋率的關聯

根據調查結果，藻類覆蓋率會同時與珊瑚礁深度和魚類豐度有關。豐度方面，鸚哥魚科和刺尾鯛科在珊瑚礁冠的豐度高，藻類覆蓋率則較低，而我們的結果則是在珊瑚礁平台豐度較高，藻類覆蓋率也高，但我們發現除了彼此對深度的定義不同以外 (Lewis 1986, Fox and Bellwood 2007)，我們推斷是因為藻類多，才

吸引藻食性魚類聚集。深度影響方面，藻類的生長會受到太陽光照量的影響 (Mann 1973)，在較淺的地方光照量多，使得藻類偏好生長於淺岸，而我們的結果也發現淺岸有較高的藻類覆蓋率。在藻類生長的策略上，藻食性魚類偏好的藻類，會生長於淺岸的雀鯛棲地周遭，或長在其不偏好的藻類之中，避免被攝食 (Hoey and Bellwood 2010, Loffler *et al.* 2015)。從我們的研究也發現，刺尾鯛科在一般使用區的豐度較高，但是藻類覆蓋率還是很高，這其中可能的原因為其移除藻類的效果較弱，反觀鸚哥魚科在保護示範區的豐度較高，保護示範區的藻類覆蓋率就比一般使用區來得低。雖然鸚哥魚科的攝食頻度不高，但其攝食面積較大，也偏好攝食剛長在珊瑚表面的藻類，能更有效地移除藻類 (Kopp *et al.* 2010)。由上述前人的研究，可以佐證我們藻類覆蓋率是如何受到深度與豐度影響。

五、藻食性魚類攝食頻度與體長

從我們實驗結果發現，鸚哥魚科在保護示範區中體長越長攝食頻度也越高；在一般使用區則是體長越長攝食頻度越低。在野外觀察中，我們發現鸚哥魚科的幼魚在一般使用區較多，成魚則較少。體型越大的藻食性魚類吃的比較慢，但因為啃食面積比較大所以能消耗更多的藻類 (Kopp *et al.* 2010)，與我們一般使用區的結果相同，卻與保護示範區的結果相反。推測可能因為前人研究所觀察的目標多為單獨一隻攝食，而我們所記錄的資料較多是從群聚中某一隻個體的攝食頻度而來，根據前面發現群聚數越多，攝食頻度越高，認為這可能是導致保護示範區與前人研究相反的原因。刺尾鯛科則在保護示範區及一般使用區都不顯著，說明刺尾鯛科的攝食頻度與體長的無相關。

六、藻食性魚類胃內含物與體長、體重關係

根據胃內含物的分析，藻食性魚類的胃內含物多寡與其體長、體重的趨勢並不明顯。魚

類的胃內含物重會與體重呈線性增加 (Elliott and Persson 1978)，但在我們研究的三科藻食性魚類中，皆沒有明顯增加趨勢。在釣客方面收取不到目標魚種的胃內含物，而轉往當地海鮮餐廳收取，但餐廳捕捉的魚體範圍相差不大，以販賣刺尾鯛為主，次之為鸚哥魚和臭肚魚，導致刺尾鯛科體長與體重範圍集中，鸚哥魚科和臭肚魚科雖有呈線性上升，但收集上的限制，資料過於不足，需更多樣本數支持。在採集回來的藻類以及胃內含物部份，我們發現前人提到的網地藻屬 (*Dictyota* spp.)、石蓴屬 (*Ulva* spp.)在胃內含物分析中也有看到這兩科藻類 (Tolentino-Pablico *et al.* 2008)。其他像是指支藻屬 (*Valoniopsis* spp.)、團扇藻屬 (*Padina* spp.)，雖在樣本中有取得，但並未有其他研究提及，但是仍需要利用更進一步的技術，如分子生物來更明確的鑑定藻類種類。

結論

本研究透過墾丁保護示範區中高豐度的藻食性魚類，產生較頻繁的群游現象，並且反應在增加攝食頻度上。這個攝食頻度的增加很有可能有助於藻類的移除，但這個理論仍需要長期的監測與操作實驗來證明。此外，本研究建立了墾丁地區優勢藻食性魚類的行為與豐度分佈資料。這些資料將可以作為墾丁珊瑚礁區在管理時，特別去保護某些礁區來達到保持藻食性魚類的數量，最後維持珊瑚礁的穩定。

誌謝

我們感謝墾丁國家公園研究計畫 (488-103-02) 與科技部計畫 (103-2313-B-029-004) 的經費支持。本研究器材由東海大學生命科學系珊瑚礁魚類暨保育實驗室提供，並感謝曾于芳及其他研究同仁協助。本報告結果主要依照謝友源、陳婷婷、陳嘉軒的大專生專論成果修改，但是因為許多原始資料闕如，也無法與謝、陳等人獲得，因此重製圖表與謝等人

的專論有所差異，但大部分結論仍為一致，在此說明。

引用文獻

- Ballantine, W. 1995. Networks of "no-take" marine reserves are practical and necessary. Marine protected areas and sustainable fisheries. Science and Management of Protected Areas Association, Wolfville, Nova Scotia, Canada:13-20.
- Burkepile, D. E., and M. E. Hay. 2008. Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:16201-16206.
- Choat, J. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs. The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego:120-155.
- Choat, J., and K. Clements. 1993. Daily feeding rates in herbivorous labroid fishes. *Marine Biology* 117:205-211.
- Dromard, C. R., Y. Bouchon-Navaro, M. Harmelin-Vivien, and C. Bouchon. 2015. Diversity of trophic niches among herbivorous fishes on a Caribbean reef (Guadeloupe, Lesser Antilles), evidenced by stable isotope and gut content analyses. *Journal of Sea Research* 95:124-131.
- Elliott, J., and L. Persson. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *The Journal of Animal Ecology*:977-991.
- English, S. S., C. C. Wilkinson, and V. V. Baker. 1994. Survey manual for tropical marine resources. Australian Institute of Marine Science (AIMS).
- Ferguson, A. M., E. S. Harvey, and N. A. Knott. 2016. Herbivore abundance, site fidelity and grazing rates on temperate reefs inside and outside marine reserves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 478:96-105.
- Fox, R. J., and D. R. Bellwood. 2007. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series* 339:49-59.
- Francini-Filho, R. B., R. L. Moura, C. M. Ferreira, and E. O. Coni. 2008. Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil, with comments on the classification of species into functional groups. *Neotropical Ichthyology* 6:191-200.
- Fritz, H., and M. De Garine-Wichatitsky. 1996. Foraging in a social antelope: effects of group size on foraging choices and resource perception in impala. *Journal of Animal Ecology*:736-742.
- Hammer, Ø., D. Harper, and P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4.
- Hamner, W. M., and P. P. Hamner. 2000. Behavior of Antarctic krill (*Euphausia superba*): schooling, foraging, and antipredatory behavior. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:192-202.
- Hobson, E. S. 1975. Feeding patterns among tropical reef fishes. *Am Sci* 63:382-392.
- Hoey, A., and D. Bellwood. 2008. Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 27:37-47.
- Hoey, A., and D. Bellwood. 2010. Damselfish territories as a refuge for macroalgae on coral reefs. *Coral Reefs* 29:107-118.
- Illari, M. D. I., A. T. d. Souza, P. R. d. Medeiros, R. G. Gempel, and I. M. d. L. Rosa. 2008. Effects of tourist visitation and supplementary feeding on fish assemblage composition on a tropical reef in the Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology* 6:651-656.
- Jones, R. J., J. Muller, D. Haynes, and U. Schreiber. 2003. Effects of herbicides diuron and atrazine on corals of the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 251:153-167.
- Jeng, M.-S., C.K.C. Wen, J.P. Chen. 2015. Success in the smallest marine reserve of Taiwan: A triumph anchored by effective enforcement, stakeholder support, and replenishment. *MPA News* 16:7.
- Khait, R., U. Obolski, L. Hadany, and A. Genin. 2013. Food Selectivity and Diet Switch Can Explain the Slow Feeding of Herbivorous Coral-Reef Fishes during the Morning. *PLoS One* 8:e82391.
- Kohler, K. E., and S. M. Gill. 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences* 32:1259-1269.
- Kopp, D., Y. Bouchon-Navaro, S. Cordonnier, A. Haouisée, M. Louis, and C. Bouchon. 2010. Evaluation of algal regulation by herbivorous fishes on Caribbean coral reefs. *Helgoland Marine Research* 64:181-190.
- Lewis, S. M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* 56:183-200.
- Löffler, Z., D. Bellwood, and A. Hoey. 2015. Associations among coral reef macroalgae influence feeding by herbivorous fishes. *Coral Reefs* 34:51-55.
- Mann, K. H. 1973. Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth The role of large marine algae in coastal productivity is far more important than has been suspected. *Science* 182:975-981.
- Marshall, A., and P. J. Mumby. 2015. The role of surgeonfish (Acanthuridae) in maintaining algal turf biomass on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 473:152-160.
- McClanahan, T., Muthiga, N., & Mangi, S. 2001. Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral reefs* 19: 380-391.
- Morse, D. H. 1977. Feeding behavior and predator

- avoidance in heterospecific groups. *BioScience* 27:332-339.
- Mumby, P. J., C. P. Dahlgren, A. R. Harborne, C. V. Kappel, F. Micheli, D. R. Brumbaugh, K. E. Holmes, J. M. Mendes, K. Broad, and J. N. Sanchirico. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* 311:98-101.
- Murphy, G. I. 1980. Schooling and the ecology and management of marine fish. *Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes*:400-412.
- Ranta, E., and K. Lindström. 1990. Assortative schooling in three-spined sticklebacks? Pages 67-75 in *Annales Zoologici Fennici*. JSTOR.
- Robertson, D., H. Sweatman, E. Fletcher, and M. Cleland. 1976. Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. *Ecology*:1208-1220.
- Rodríguez, I. B. 2006. Relationships between reef fish communities, water and habitat quality on coral reefs. UNIVERSITY OF PUERTO RICO MAYAGÜEZ CAMPUS.
- Sale, P. F., Cowen, R. K., Danilowicz, B. S., Jones, G. P., Kritzer, J. P., Lindeman, K. C., ... & Steneck, R. S. 2005. Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves. *Trends in ecology & evolution* 20:74-80.
- Samoilys, M. A., and G. Carlos. 2000. Determining methods of underwater visual census for estimating the abundance of coral reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* 57:289-304.
- Schmitt, M. H., K. Stears, C. C. Wilmers, and A. M. Shrader. 2014. Determining the relative importance of dilution and detection for zebra foraging in mixed-species herds. *Animal Behaviour* 96:151-158.
- Shrader, A. M., G. I. Kerley, B. P. Kotler, and J. S. Brown. 2007. Social information, social feeding, and competition in group-living goats (*Capra hircus*). *Behavioral Ecology* 18:103-107.
- Symonds, M. R., and A. Moussalli. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:13-21.
- Tolentino-Pablico, G., N. Bailly, R. Froese, and C. Elloran. 2008. Seaweeds preferred by herbivorous fishes. *Journal of applied phycology* 20:933-938.
- Welsh, J. Q., and Bellwood, D. R. 2012. How far do schools of roving herbivores rove? A case study using *Scarus rivulatus*. *Coral Reefs* 31: 991-1003.