

中文摘要

蝌蚪越冬現象通常發生於高緯度或是高海拔地區，但在亞熱帶台灣的低海拔八卦山地區，卻有白額樹蛙 (*Polypedates megacephalus*) 冬季蝌蚪的發現，因此本研究目的為：(一) 調查八卦山地區白額樹蛙的生植物候學，確定是否有蝌蚪越冬現象；(二) 紀錄野外越冬族群的發育模式；(三) 經由實驗室實驗，探討溫度與食物量對於蝌蚪成長與發育的影響；(四) 經由野外實驗，瞭解可能造成蝌蚪越冬的原因；(五) 探討冬季前與冬季中變態的小蛙表現 (脂肪含量與跳躍距離)。結果顯示，白額樹蛙的繁殖季為每年三月至八月，且部分水池蝌蚪整年留存，表示八卦山地區白額樹蛙蝌蚪確實具越冬現象，但屬於兼性越冬。低溫與低食物量皆會使蝌蚪發育緩慢，極低溫組 (15) 甚至在實驗結束時，仍無變態個體產生。野外操控實驗結果顯示在台灣低海拔冬季氣溫的影響下，食物量與溫度的交互作用是造成野外蝌蚪越冬的主因：高、中、低食物組分別有 78%、28%、4% 的蝌蚪在冬至前完成變態。變態後小蛙平均與最大跳躍距離，隨蝌蚪期食物量與溫度的增加而上升；高與低食物量組的小蛙體內脂肪量高於中食物量組。本研究結果顯示人為活動會影響到白額樹蛙的生活史特徵，有無越冬的蝌蚪與小蛙在往後生理生態、族群動態上的關係，是值得深入探討的議題。

關鍵詞：兩棲類、無尾目、生活史特徵、變態、變態後表現

Abstract

Generally, overwintering tadpoles is generally found in high latitude or elevation regions. In the subtropical lowland of the Bagua Terrace, Taiwan, however, *Polypedates megacephalus* tadpoles overwinter during mild winters. The purposes of my study were to 1) confirm the reproductive phenology of *P. megacephalus* in the Bagua terrace and find out if the tadpoles truly overwinter; 2) detect the developmental patterns of overwintering tadpoles; 3) to assess the effects of temperature and food levels on the growth and development of tadpoles using laboratory experiments; 4) unveil the possible mechanisms causing overwintering in the tadpoles using a field experiment and; 5) compare physical conditions (lipid content and jumping performance) of froglets. Results showed that *P. megacephalus* bred from March to August but tadpoles can be found year round, suggesting the tadpoles truly overwintered. Field surveys also revealed that the overwintering of tadpole is facultative. Low temperature and low food retarded the growth and development of tadpoles, and tadpoles at the lowest temperature never reached metamorphosis. Results from a field manipulative experiment suggest that the interaction of food levels and temperature is the most likely factor causing *P. megacephalus* tadpoles to overwinter. About 78, 28, and 4 % of tadpoles in the high, medium, and low food treatments metamorphosed as winter approached (December 23), respectively. The maximum and average jumping performance of froglets were positively associated with temperature and food levels. The lipid content of froglets in low and high food treatments were higher than that of the medium food treatment. My results

revealed that human activity affects not only survival and movement but also life history trait of amphibians. Overwintered tadpoles represent another population when compared to tadpoles that metamorphose prior to winter. Future studies on the ecophysiology, population dynamics, and interactions between non-overwintered and overwintered tadpoles and froglets are ecologically and physiologically interesting.

Key words: Amphibian; Anura; Life history trait; Metamorphosis; Post-metamorphic performance

前言

蝌蚪越冬 (overwintering) 是指在春夏季溫暖季節繁殖的兩棲類，以蝌蚪形式度過冬季，在翌年生長季才變態為成體的現象。一般來說，大多數兩棲類於溫暖季節繁殖，蝌蚪並會在寒冷季節來臨前完成變態。但分布於高緯度或高海拔的兩棲類，面臨到生長季短且低溫抑制變態的極端氣候，使得溫帶地區的兩棲類有一年以上越冬現象的發生，目前已有越冬蝌蚪發現與研究的溫帶物種包括：小貂蛙 *Rana septentrionalis* (Hedeon 1971)、牛蛙 *Rana catesbeiana* (Viparina and Just 1975; Collins 1979)、綠池蛙 *Rana clamitans* (Berven et al. 1979)、黃腿山蛙 *Rana muscosa* (Bradford 1984)、喀斯喀特蛙 *Rana cascadae* (Wollmuth et al. 1987)、美洲林蛙 *Rana sylvatica* (Berven 1990)、尾蟾 *Ascaphus truei* (Brown 1990; Bury and Adames 1999)、苔蘚蛙 *Bryobatrachus nimbus* (Mitchell and Seymour 2000) 及紅腿蛙 *Rana aurora draytoni* (Fellers et al. 2001)。

亞熱帶地區的氣候型態與溫帶地區差異甚大，在這樣的氣候條件下，理應不會有蝌蚪越冬物種的出現。在亞熱帶地區，目前僅有梭德氏赤蛙 (*Rana sauteri*) (Lai et al. 2002) 與腹斑蛙 (*Rana adenopleura*) (莊 2006) 這兩個物種有越冬蝌蚪的發現與研究。梭德氏赤蛙在台灣分布海拔廣泛，從低海拔到高海拔 (2000 公尺以上的高山) 都有牠的分布，但是僅在高海拔族群發現完全滯育的越冬蝌蚪 (Lai et al. 2002, 2003)，顯示這是

因為高海拔氣候環境相似於溫帶地理區，造成的亞熱帶高海拔地區兩棲類的蝌蚪越冬現象。莊於 2006 年發現分布於台灣低海拔地區（海拔高度為 680 公尺）的腹斑蛙有越冬蝌蚪的出現，進行研究後發現此區的腹斑蛙蝌蚪越冬，主要是由冬季低溫以及其他數個生活史特徵共同影響所造成：包括延長的生殖季（秋末產下的卵團）與較長的蝌蚪期。我在 2001 至 2002 年在八卦山地區的野外調查卻發現，冬季有白額樹蛙（*Polypedates megacephalus*）蝌蚪的出現。根據圖鑑與前人研究記載，白額樹蛙廣泛分布於台灣的中低海拔森林或開墾地，繁殖季為每年的春季至夏季，並非冬季繁殖的物種（林與張 1990; 楊 1998），且文獻中從未提到白額樹蛙具越冬現象。八卦山北端海拔高度僅約 140 公尺，若在這樣亞熱帶低海拔的環境有蝌蚪越冬現象發生，將是在生態與生理上都非常值得研究的議題。所以本研究目的為探討白額樹蛙蝌蚪越冬現象的發生與原因，將由以下五點面向探討：

- （一）調查八卦山地區白額樹蛙的生植物候學，確定是否有蝌蚪越冬現象。
- （二）紀錄八卦山地區白額樹蛙野外族群的發育，以瞭解其越冬模式。
- （三）經由實驗室實驗，探討高低溫度與不同食物量對於蝌蚪成長、發育與變態特徵的影響。
- （四）經由野外實驗，模擬食物量在自然溫度變化下如何影響白額蝌蚪的成長及發育，藉以瞭解造成蝌蚪越冬的可能原因。

(五) 測量各實驗處理組變態後幼蛙的生理狀況，包括測量其脂肪含量與跳躍距離，比較冬季前與冬季中變態的幼蛙表現。

文獻探討

一、兩棲類的越冬

(一) 兩棲類無尾目的成體越冬

兩棲類在全世界的分布廣泛，從沙漠到極地都有牠們的分布。由於兩棲類屬於外溫動物，角質層薄且皮膚滲透性高，對於高溫與脫水都相當敏感 (Hecnar & M'Closkey 1996)。生存於沙漠棲地的兩棲類，會挖掘洞穴避免高溫，並只於較涼爽的夜間活動，甚或壓縮了牠們每年的活動時間，使牠們僅在每年的幾個月中覓食與繁殖 (Loveridge and Withers 1981)。分布於高緯度或高海拔的兩棲類也面臨到相似的問題，在溫度嚴寒的季節，有的兩棲類成體會挖洞使深度深於土壤霜浸深度 (frost line)，或躲進裂縫中避免身體遭受到致死溫度 (Froom 1982)。 *Rana sylvatica*、 *Hyla versicolor*、 *Hyla crucifer*、 *Pseudacris triseriata*、 *Pseudacris crucifer* 在冬季僅躲藏於落葉或冰雪下，他們可以生理生化機制耐受細胞外的冷凍與脫水 (Schmid 1982; Storey 1985; Layne and Lee 1987; Storey and Storey 1985, 1988; Churchill and Storey 1996)，成體在遭遇零度以下的低溫時，會面臨細胞脫水與細胞間水份結凍的狀況，這時在血液與組織間會產生大於平常 200 倍的碳水化合物 (glucose or glycerol) 做為抗凍劑，避免冰晶在細胞內產生 (Storey and Storey 1990, 1992)。而另外一些種類採取在水面下越冬的策略，在水裡越冬可以避免冰凍，但會遭遇水面被冰封數月的

問題，造成水中溶氧降低，導致組織缺氧 (hypoxia) 的情形 (Tattersall and Boutilier 1997)。 *Rana temporaria* 及 *R. catesbeiana* 可以在水面下越冬，並改變呼吸、代謝與心跳速率，減輕在一般溫度下，組織缺氧會造成心跳過速 (tachycardia) 與呼吸迫促 (tachypnoea) 的問題與乳酸中毒的現象 (Boutilier 2001; Boutilier et al. 1997; Tattersall and Boutilier 1997)。

(二) 兩棲類無尾目的蝌蚪越冬

兩棲類具複雜生活史，幼體多須在水中成長與發育，溫度也同樣會限制蝌蚪的成長與發育，在高緯度的溫帶地區，許多種類的蝌蚪會有越冬的情形發生。目前已有越冬發現與研究的物種包括：小貂蛙 *R. septentrionalis* (Hedeon 1971)、牛蛙 *R. catesbeiana* (Viparina and Just 1975; Collins 1979)、綠池蛙 *R. clamitans* (Berven et al. 1979)、美洲林蛙 *R. sylvatica* (Berven 1990)、黃腿山蛙 *R. muscosa* (Bradford 1984)、喀斯喀特蛙 *R. cascadae* (Wollmuth et al. 1987)、尾蟾 *A. truei* (Brown 1990; Bury and Adames 1999)、苔蘚蛙 *B. nimbus* (Mitchell and Seymour 2000)、紅腿蛙 *R. aurora draytonii* (Fellers et al. 2001)、梭德氏赤蛙 *Rana sauteri* (Lai et al. 2002)、腹斑蛙 *Rana adenopleura* (莊 2006)。以上這些具越冬蝌蚪的物種大部份分布於溫帶地區，由於棲息於冬季長而嚴寒的高緯度地區，造成蝌蚪一年以上的越冬發生，但牠們的越冬情形仍顯現不同的模式。其中牛蛙 (*R. catesbeiana*) 因分布廣泛，位於緯度較低的族群沒有越冬的

發生，緯度高的族群則有一至二年的越冬情形 (Collins 1979)；尾蟾 (*A. truei*) 會隨著分佈海拔的不同造成族群越冬的差異，高海拔族群有一至三年的越冬情形，低海拔族群則無越冬現象 (Brown 1990)；高山黃腿蛙 (*R. muscosa*) 棲息於海拔三千公尺以上 (3700m) 的高山，其蝌蚪與成體均有數月的越冬現象 (Bradford 1984)；苔蘚蛙 (*B. nimbus*) 屬於內生營養 (endotrophic) 的種類，蝌蚪位於膠囊中發育與變態，故以陸生在膠囊中的方式越過一年的冬季 (Mitchell and Seymour 2000)。目前在亞熱帶地區僅有梭德氏赤蛙 (*R. sauteri*) 與腹斑蛙 (*R. adenopleura*) 這兩種越冬蝌蚪的發現與研究，梭德氏赤蛙在台灣的海拔分布廣泛，低海拔的族群沒有越冬的發生，而高海拔的族群則有越冬的情形 (Lai et al. 2002)；分布於台灣低海拔蓮華池地區的腹斑蛙族群，秋末產下的卵團有八個月的蝌蚪期越過冬季 (莊 2006)。

二、影響蝌蚪生長與發育的因子

環境因子會影響蝌蚪的成長與發育，經由瞭解這些因子的影響，得以讓我們窺得蝌蚪越冬發生原因。前人研究顯示影響蝌蚪成長與發育的因子有四個，分別為溫度、食物、水量、掠食者。

(一) 溫度對於蝌蚪成長與發育的影響

溫度是調控蝌蚪生理的重要因子之一 (Duellman and Trueb 1985;

Rome et al. 1992; Ultsch et al. 1999; Smith-Gill and Berven 1979), 蝌蚪的成長與發育會隨著溫度升高而增加 (Harkey and Semlitsch 1988), 但過低與過高的溫度都會降低其成長與發育, 進而影響蝌蚪的變態時間與體型 (Smith-Gill and Berven 1979) 另外, 在 Smith-Gill and Berven (1979) 的研究中指出, 低溫對於蝌蚪成長與發育的抑制並不相同, 低溫對於發育有較強的抑制, 對於成長的抑制則較不顯著。

(二) 食物對於蝌蚪成長與發育的影響

許多因子會影響動物的覓食表現 (Larsen 1992), 而食物的攝取與覓食狀況會影響個體隨後的成長 (Duellman and Trueb 1985; Jørgensen 1992), 對於擁有複雜生活史的兩棲類而言, 蝌蚪期的覓食是首要之事。以往許多研究顯示食物量不足與營養低的食物會降低蝌蚪的成長與發育 (Travis 1984; Wright et al. 1999; Nicieza et al. 2006), 進一步影響蝌蚪的變態體型與時間 (Álvarez and Nicieza 2002)。低食物量可能由水中資源不足或是高密度造成, 當族群數量過多時, 每隻蝌蚪可得的資源 (食物與空間) 即減少, 造成密度效應 (density effect) 降低蝌蚪的成長、發育與存活 (Semlitsch and Caldwell 1982)。

(三) 水量對於蝌蚪發育的影響

大多數的蝌蚪棲息水域環境中, 許多研究指出水量變化會影響蝌蚪的

發育。在暫時性水域繁殖的物種，水量變化很大且快速，這些經常遭遇到水量變化的物種，會在水量降低時加速發育，以較小體型離開水域(Crump 1989; Morey and Reznick 2004)，雖然 Newman (1998) 認為水量只是間接影響蝌蚪發育速率，水量降低的水池水體會變小，引起水溫升高而促進變態。但 Denver et al. (1998) 的實驗卻證實在相同時溫度條件下，水量的減少會增加蝌蚪發育，且發育反應具可回復性：水位增加後蝌蚪期延長且變態體型較大，這顯示水量本身即是影響蝌蚪發育的因子。

(四) 掠食者對於蝌蚪成長與發育的影響

掠食者的出現對於蝌蚪成長與發育的影響結果較不一致。一般蝌蚪在遭遇到掠食者時加快發育以提早達到變態，離開危險性較高的水域環境 (Skelly and Werner 1990)，但有些研究結果卻顯示，蝌蚪對於掠食者出現的反應 (變態時間與體型)，會受到食物資源的多寡 (Babbitt 2001; Vonesh 2005) 與密度影響。而在蝌蚪的成長速率方面，掠食者的出現通常會影響蝌蚪的覓食活動與時間，進而降低蝌蚪的成長率 (Werner et al. 1983; Relyea 2000)，但 Peacor (2002) 對於 *R. catesbeiana* 的研究卻顯示，掠食者的出現增加蝌蚪的成長，他認為掠食者的出現會產生兩個方向的影響：直接造成蝌蚪的覓食時間降低的負成長影響，與間接造成水域中食物量增加的正成長影響。

三、蝌蚪變態的生態與生理機制

兩棲類的變態具有適應可塑性 (adaptive plasticity), 適應可塑性意指天擇條件下所維持下來的可塑性 (Miner et al. 2005)。蝌蚪變態代表個體將經歷生理、外型與行為截然不同的改變 (Wilbur 1980), 並進入不同的棲息環境與覓食策略 (Pechenik 2006)。變態的時間與體型對於個體的適存度有很大的影響, 進而更影響整個族群。關於蝌蚪變態時間點、可塑性與體型有許多研究與理論 (Wilbur and Collins 1973 ; Travis 1984 ; Werner 1986 ; Hensley 1993), 但其中最被接受的為 Wilbur and Collins (1973) 提出兩棲類的變態模型, 他們認為蝌蚪的變態體型有最小 (b) 與最大變態體型 ($b+c$) 的限制, 蝌蚪需成長到最小變態體型才能變態, c 代表蝌蚪的變態體型可塑性。影響變態體型的關鍵在於環境對於成長的優劣, 當蝌蚪單位時間的體重變化值 (dW/dt) 低於變態閾值 (g) 時, 表示水中的條件已不利於生長 (食物短缺、乾涸、出現掠食者等等), 此時蝌蚪到達最小變態體型時就會變態以離開水域; 相反的, 若 $dW/dt > g$ 顯示水中條件仍利於生長, 則蝌蚪會繼續生長達到最大變態體型才變態。

除了變態適應可塑性的觀點, 兩棲類的整個變態過程受到甲狀腺素的調控 (Dent 1988; Galton 1988), 由甲狀腺分泌的 thyroxine (T_4) 與 3, 5, 3'-triiodothyronine (T_3) 均是調控激素, 其受器位於肝臟與紅血球 (RBCs) 中。兩棲類的變態過程包含三個時期 (Dodd and Dodd 1976): 變態之前

(premetamorphosis) 的甲狀腺體的尚無功能；蝌蚪前肢開始生長分化稱為變態前期 (prometamorphosis)，此時甲狀腺開始發育，甲狀腺素在此時開始增加 (Moriya 1983)；前腳伸出體外並且尾巴開始分解縮回為變態過程的最後一個階段，此時也稱之為變態高峰期 (metamorphic climax)，甲狀腺素的濃度也達到高峰，變態高峰過後，甲狀腺素的含量也隨之驟降 (Leloup and Buscaglia 1977)。

結合 Wilbur and Collins' Model (Wilbur and Collins 1973) 的蝌蚪生態變態機制與激素的生理變態機制，蝌蚪的越冬可分為以下兩種情形：

(一) 未達最小變態體型：蝌蚪由於生長季短暫、食物量限制或是孵化時間迫近冬天等等原因，在低溫降臨前未達最小變態體型不能變態，冬季時由於低溫會抑制蝌蚪變態所需的甲狀腺素分泌，造成蝌蚪無法變態而在冬季低溫下以蝌蚪型態越冬 (Frieden et al. 1965)。

(二) 已達最大變態體型：蝌蚪在冬季氣溫降低前已達最小變態體型，若此時成長率仍大於變態閾值，則蝌蚪會繼續成長而不變態，隨後冬季溫度降低時，蝌蚪的變態受到低溫抑制甲狀腺素分泌，造成蝌蚪即使已到達可變態體型仍無法變態。

材料與方法

一、調查與採集樣區

本研究地點位於彰化市安溪寮 (24°04'N, 120°35' E) 與彰化縣竹興坑 (24°02'N, 120°36' E) 一帶 (圖一), 此區域位於八卦山北端之丘陵地帶。八卦山脈為一狹長台地, 山脈地勢大致為南高北低。八卦山脈植被大多為早期廢耕的果園經長期演替之後, 以香楠、相思樹、血桐、構樹與野桐等低海拔闊葉樹種及果樹為主 (鍾和林 2003), 在本研究樣區中的植被主要為果樹與竹林。在 2003 年九月, 先進行八卦山脈北部水池的搜查後, 選定了 14 個貯水池與水桶, 作為野外調查樣點, 樣點的植被以果樹與竹林為主: 在安溪寮一帶共有八個調查樣點, 而在竹興坑一帶共有六個調查樣點。所有水池皆屬於果園蓄水用的水泥池或蓄水桶, 水池之長寬由 0.97 公尺至 2.4 公尺不等, 也有直徑 70 公分的圓桶 (圖二), 水池內的水源多來自雨水, 水位受蒸散及雨水補充影響, 部分樣點有人工搭蓋之棚子遮蔽。

二、物種介紹

白額樹蛙 (*P. megacephalus*) 在分類上屬於無尾目 (Anuran), 樹蛙科 (Rhacophoridae), 泛樹蛙屬 (genus *Polypedates*), 普遍分布於台灣全島一千公尺以下的果園及開墾地, 在大陸及東南亞也有分布 (呂等 1999)。白額樹蛙屬於中型非綠色樹蛙, 繁殖期為三月至九月 (林和張 1990 ; 吳等 2004), 在繁殖季時會在水域上方的物體或是植被上產下黃色

的泡沫型卵泡，每個卵泡內約有 300-400 顆白色的卵粒，孵化後的蝌蚪或落入水域中成長。蝌蚪尾鰭高而薄，體色為黑色至淡褐色都有，身上少有斑點，若有則為均勻的細點，蝌蚪最大特徵為吻端上方有一顆白色或淡色斑點（Chou and Lin 1997；楊 1998）。

三、野外與室內實驗

（一）白額樹蛙生殖物候學

為了確定八卦山地區白額樹蛙是否有越冬現象，本調查自 2003 年九月進行至 2006 年三月，每月至調查樣點的水池進行白額樹蛙生殖物候學調查，紀錄項目包括：成蛙的出現、鳴叫有無、卵泡的出現、蝌蚪的出現 4 個項目。其中卵泡與蝌蚪的出現於白天進行搜尋與觀察，白額樹蛙屬於樹棲性蛙類，卵以卵泡形式產於水邊或是水池上方的物體上，故搜尋卵泡時沿著水池周邊步行，翻找所有的植被或是遮蔽物；蝌蚪的搜尋則是以網撈水池內的蝌蚪，撈取五次均未發現白額樹蛙蝌蚪時，則定義該水池無白額樹蛙蝌蚪。成蛙的出現與鳴叫則在夜間進行觀察，以步行方式沿著水池周邊翻找搜尋成蛙的有無，並在每個水池定點聆聽 10 分鐘以調查成蛙的鳴叫有無。當有紀錄到成蛙鳴叫或卵泡的出現時，則將這段時期定義為白額樹蛙的生殖期（賴 2002；莊 2006）。

(二) 野外蝌蚪發育模式

為了瞭解白頰樹蛙蝌蚪在野外的生長與發育組成，每隔一週到樣區採樣蝌蚪，分別記錄蝌蚪的體長及發育期數。以直徑 35 公分，網目 2 釐米的圓形撈網採集蝌蚪，以網撈法 (dip-net method) 在每個水池的邊緣與中央地帶隨機撈取蝌蚪，根據 Viparina and Just (1975) 的研究顯示，網撈法可顯示蝌蚪在族群中體型及發育期數的實際分佈情形。每個水池網撈到 50 隻蝌蚪即停止取樣，若未撈滿 50 隻蝌蚪，則在連續五次撈取都未發現到蝌蚪時，定義此水池已無蝌蚪可供取樣。撈取蝌蚪後，即在現場逐一量取每隻蝌蚪的發育期數並以相機拍照蝌蚪體長，所有的個體在量取後皆會放回至原水池。

為了量取蝌蚪的體長，蝌蚪撈起後，將個別放入盛有清水的培養皿中，接著將培養皿置於有刻度的公制尺之上，以數位相機拍照紀錄，照片拍取之後傳入電腦，於電腦螢幕上測量照片上的蝌蚪的長度，單位量取至 0.01 公分。在確認蝌蚪的發育期數方面，我以 10 倍放大鏡觀察每隻蝌蚪的後腳肢芽，以判定其發育期數。蝌蚪發育期數是依據 Gosner 在 1960 年所定訂的準則判定，他將兩棲類無尾目由卵至小蛙分成 46 個期數，20 期以前為胚胎發育時期，20 期到 25 期是蝌蚪孵化出來但是游動能力不佳的階段，本調查在野外採集的都是 25 期以後，可自由在水中游動覓食的蝌蚪。因為資料呈現與減低鑑定誤差的緣故，發育期數被進一步加以歸類成六個發育

組 (Lai et al. 2002 ; 莊 2006) :

Phase 1 為 25 至 26 期尚未長出後腿肢芽，或是後腿肢芽剛長出；

Phase 2 為 27 至 31 期後肢腳芽清楚可見，開始有腳掌形狀出現的蝌蚪；

Phase 3 為 32 至 35 期後肢腳掌繼續發育並且開始有趾頭分化的蝌蚪；

Phase 4 為 36 至 38 期已經可由背部俯瞰觀察到其後肢，後肢各腳趾關節已開始分化，並且後肢開始有斑紋出現的蝌蚪；

Phase 5 為 39 至 41 期的蝌蚪，此時的蝌蚪頭部變成三角形，後肢已完整分化且具運動功能，並可在蝌蚪腹面胸前見到前肢被包圍在皮膚下的凸出。

Phase 6 為 42 至 46 期變態中的蝌蚪，此時蝌蚪的前肢已發育完全且伸出皮膚下，蝌蚪的尾巴並會開始縮短，直至成為幼蛙。

(三) 控溫箱實驗—溫度與食物量對秋季蝌蚪成長與發育的影響

本實驗的白額樹蛙蝌蚪採集自八卦山區，將秋季繁殖季末期的三個不同水池的卵泡，帶回實驗室中孵化，不同親代來源的蝌蚪平均分配到各處理組以進行實驗。孵化後並可自由游動的 Gosner 期數 26 期的蝌蚪，將開始進行溫度與食物量 4 × 3 處理的實驗，實驗溫度方面一共分成高、中、低與極低溫四個溫度 (26 、 20 、 17 、 15)，食物量分成高、中、低食物量三個等級 (飽足、1/2 飽足、1/4 飽足)，因此十二組處理分別為高溫高食物量組 (簡稱 HTHF 組)、高溫中食物量組 (HTMF)、高溫低食物

量組 (HTLF) 中溫高食物量組 (MTHF) 中溫中食物量組 (MTMF) 中溫低食物量組 (MTLF) 低溫高食物量組 (LTHF) 低溫中食物量組 (LTMF) 低溫低食物量組 (LTLF) 極低溫高食物量組 (LLTHF) 極低溫中食物量組 (LLTMF) 極低溫低食物量組 (LLTLF)。

依據 2005 年九月至 2006 年五月在八卦山實驗樣區三個水池 (5 號、10 號與 12 號水池) 放置的水溫紀錄器 (圖三) 調查結果, 此區域水溫範圍由 12.1 至 26.9 , 實驗中所選取的實驗水溫, 皆是白額樹蛙蝌蚪在野外會實際遭遇到的水溫。蝌蚪的食物量由蝌蚪本身的體重決定 (mass specific rate) (Beck 1997), 實驗進行前先測試各發育期蝌蚪在 26 時, 其進食飽足量與其本身體重的關係, 作為餵食食物量的基準值。食物量基準線的測試是由 35 隻體重範圍由 0.04 - 1.092g 的蝌蚪進行測試, 結果發現體重小於 0.1 克的蝌蚪, 每天的進食飽足量為本身體重的 0.07386%, 體重大於 0.1 克的蝌蚪, 每天的進食飽足量為本身體重的 0.02237% (圖四), 所測得的數據則為蝌蚪每天的進食基準值。依據這樣的測試結果, 高食物量組的每隻蝌蚪依進食基準值餵食, 中食物量組依 1/2 進食基準值餵食, 低食物量組依 1/4 進食基準值餵食, 每週隨蝌蚪本身體重的增加調整食物量。研究中以福壽蝌蚪飼料 1 號來飼養蝌蚪, 以達到可定量餵食的要求, 其營養成分如下: 水分 (moisture) 8.3%、蛋白質 (protein) 40.2%、纖維素 (fiber) 27.06%、脂質 (fat) 7.3%、灰份 (ash) 12.13%、鈣 (calcium)

3.16%及磷 (phosphorus) 1.85%。

每隻蝌蚪單獨飼養在 12.5×12.5×7.5 公分的塑膠盆中，以 500 毫升的自來水飼養，每三天換水一次。所有處理組依不同的溫度飼養在恆溫的溫度培養箱中，並以日光燈管給予 12 小時明亮，12 小時黑暗的環境。每個處理組有 20 個重複 (n=20)，共有 240 隻個體進行實驗。20 與 15 處理組，由 2005 年秋季時開始進行，至 2006 年四月白額樹蛙野外族群的生殖季開始時終止；26 與 17 處理組，由 2006 年秋季開始進行，至 2007 年四月白額樹蛙野外族群的生殖季開始時終止。

實驗開始前先將蝌蚪飼養於容器中三天後，再測量每一隻蝌蚪的體長、體重與發育期數，之後每週測量一次，測量方式與先前的野外調查蝌蚪體長與發育期數調查方法相同。蝌蚪體重的測量是以微量電子天平量取。蝌蚪先以無塵紙吸除體表附著的水分後，將之放入天平上歸零的盛水的小燒杯中，以測得蝌蚪體重，單位量取至 0.001 克。若有蝌蚪在實驗進行中死亡，會將其先前數據一併刪除不予統計；蝌蚪若已達到 41 期，則視為有效個體，成長發育數據將予以統計；若蝌蚪達到 46 期完成縮尾變態，則視為成功變態個體，成長發育與變態資料皆予以統計分析。

當蝌蚪達到發育期數 42 期變態期數時，將蝌蚪移到淺水容器並在原實驗處理溫度，待其變態成 46 期的小蛙。42 與 46 期的體長與體重均會被分別測量，變態小蛙的體長與體重測量過程與先前蝌蚪的測量過程相同。實

驗完的 46 期小蛙會先進行跳躍表現實驗，再冷凍於零下 15 保存，等待進行體內脂肪量測量。

(四) 野外模擬實驗--食物量對秋季蝌蚪成長與發育的影響

為了解食物量在自然溫度狀態下是否影響白額蝌蚪的越冬現象，因此在大度台地進行模擬自然溫度狀態的戶外操控實驗。由於東海大學位於大度山台地上，而大度山台地與八卦山台地的地理與氣候相似，因此本實驗在東海大學樹林內進行。本實驗設置高、中、低食物量三個處理組，每個處理組 8 個重複 (n=8)，每個重複內有 10 隻蝌蚪，飼養在最大直徑 28 公分，高度 32 公分的藍色塑膠桶中，最大容積為 17 公升，塑膠桶上均覆蓋紗網以防止落葉碎屑掉入與掠食者進入。各塑膠桶裝水 12 公升 (深度約 25 公分)，每週換水一次，每兩週刷洗桶壁一次以防止藻類附著影響食物量的多寡。

食物量處理的設計與先前培養箱定溫實驗相同，蝌蚪的食物量由各桶 10 隻蝌蚪的體重決定，高食物量組依整桶體重的進食飽足百分比餵食，中食物量組依整桶體重的 1/2 進食飽足百分比餵食，低食物量組依整桶體重的 1/4 進食飽足百分比餵食，每 10 天會隨蝌蚪體重成長進行食物量的調整。本實驗並不進行溫度的控制，水溫紀錄的方式為隨機放置三個自動水溫記錄器至不同的實驗水桶中，由自動記錄器每小時紀錄一次水溫的變化，記錄時間由 2006 年的 11 月紀錄至翌年實驗結束為止。每月並於同一

時段測量各塑膠桶內的水溫，以確定各桶間無顯著的水溫差異。

實驗開始前會先將蝌蚪飼養於容器中三天後，再測量各桶內蝌蚪的體重與發育期數，之後每 10 天測量一次，測量方式與先前的實驗室控溫實驗相同，每個水桶中有一隻蝌蚪到達變態，則該桶的數據停止納入計算。當蝌蚪達到發育期數 42 期變態期數時，將蝌蚪移到淺水容器並在原實驗處理溫度，待其變態成 46 期的小蛙，42 與 46 期的體長與體重均會被分別測量，變態小蛙的體長與體重測量過程與先前蝌蚪的測量過程相同。此實驗進行至翌年春季野外出現卵泡（代表新的繁殖季開始）即停止，實驗停止前達到變態的 46 期小蛙會先進行跳躍表現實驗，再冷凍於零下 15 保存，以進行之後的小蛙體內脂肪量測量，實驗停止後仍未達到變態的蝌蚪則帶至原野外水池釋放。

（五）各處理組小蛙的跳躍表現

在實驗室操控實驗與戶外操控實驗進行中，蝌蚪達到 Gosner 期數 42 期時均置於淺水容器待其達到 Gosner 期數 46 期，意即縮尾完成為小蛙，隨後馬上進行跳躍表現測量。實驗室操控的蝌蚪在原蝌蚪飼養溫度中待其變態成小蛙；而戶外控溫實驗蝌蚪則均置於 26 度控溫箱中待其變態成小蛙。

測量跳躍表現前的小蛙會先置於 26 度控溫箱中一個小時，之後將小蛙適當沾濕後置於平台上以探針碰觸或是震動驚嚇觸發其跳躍，再以直尺量

取小蛙跳躍前後印於桌面上的水痕距離，若距離小於體長的五倍則不予計算 (Álvarez and Nicieza 2002)，每次有效跳躍間隔 5 分鐘，每隻小蛙進行 10 次有效跳躍，小蛙的跳躍表現由 10 次有效跳躍距離的平均值與最大跳躍距離代表。完成跳躍表現測量的小蛙，會冷凍於零下 15 保存，以進行之後的小蛙體內脂肪量測量。

(六) 各處理組小蛙的體內脂肪測量

保存於零下 15 的小蛙在測量體內脂肪前先於室溫退冰 30 分鐘使其軟化，我以冷萃取法 (cold-extraction method) 萃取小蛙體內的非極性脂肪 (nonpolar lipid)，石油醚 (petroleum ether) 可高效溶出乾燥樣本非極性脂肪 (貯存性脂肪) 且僅溶出少部分極性脂肪 (結構性脂肪) 的有機溶劑 (Dobush et al. 1985)。小蛙退冰後置於秤量盤上送入烘箱以 37 烘四天以達到穩定的乾重，烘乾後的樣本先於精密電子天平測量乾重至 0.01mg，隨後每個乾燥樣本加入 2ml 的石油醚，每 60 分鐘置換一次石油醚，一共置換六次 (Heulett et al. 1995)。去除脂肪的小蛙再於精密電子天平測量取脂肪重至 0.01mg，乾重扣除去脂肪重的數值即為小蛙的體內脂肪量。

四、統計分析

控溫箱實驗中，以兩因子多變量分析 (two-way ANOVA) 來了解溫度

與食物量對蝌蚪期、變態體重與體長的影響，由於溫度與食物量的交互作用顯著，故以單純主要效果考驗 (simple main effects) 進行分析，分析後達顯著差異時，以 Duncan's method 進行事後多重比較檢定。野外模擬實驗中，以單因子多變量分析 (one-way ANOVA) 來了解食物量對於蝌蚪期、變態體重與體長的影響，分析後達顯著差異時，以 Scheffe's method 進行事後多重比較檢定。野外模擬實驗中，以卡方 (Chi-square) 分析冬至前後變態蝌蚪比率與食物量的關係。分析各處理組小蛙的跳躍表現時，以 46 期小蛙濕重作為共變數，因 Wilson et al. (2000) 的研究中指出青蛙跳躍距離正比於體重，故小蛙跳躍表現需先進行校正。控溫箱實驗進行兩因子共變數分析 (two-way ANCOVA)，了解溫度與食物量對小蛙跳躍距離的影響；野外模擬實驗是以單因子共變數分析 (one-way ANCOVA)，了解食物量對小蛙跳躍距離的影響。分析各處理組小蛙的體內脂肪時，以 46 期小蛙去除體內脂肪後的乾重作為共變數 (Álvarez and Ncieza 2002)，控溫箱實驗進行兩因子共變數分析 (two-way ANCOVA)，了解溫度與食物量對小蛙體內脂肪的影響；野外模擬實驗是以單因子共變數分析 (one-way ANCOVA)，了解食物量對小蛙體內脂肪的影響。各統計方法以 SAS 軟體分析 (SAS Institute 1996)。

結果

一、白額樹蛙的生植物候學

由 2003 年十月至 2006 年三月，對於 14 個曾經出現過白額樹蛙蝌蚪的水池進行調查結果發現，白額樹蛙的雄蛙鳴叫與卵泡出現在三月至八月，整年皆有蝌蚪的出現（表一）。2003 年至 2006 年的三年調查間，每年出現越冬蝌蚪的水池數量並不相同（圖五），在 2003 年六個秋季尚存有蝌蚪的水池中，有兩個水池有蝌蚪留存至翌年三月；在 2004 年八個秋季尚存有蝌蚪的水池中，沒有水池有蝌蚪留存至翌年三月；在 2005 年四個秋季尚存有蝌蚪的水池中，僅有一個水池有蝌蚪留存至翌年三月。

除了每年出現越冬蝌蚪的水池數量並不相同外，各水池每年的蝌蚪留存並沒有固定的模式（表二），當年有越冬蝌蚪的水池，在翌年並不一定也會有越冬蝌蚪。以五號池為例，此水池在 2003 年有越冬蝌蚪出現，而隔年無越冬蝌蚪，在 2005 年則又有越冬蝌蚪的出現。

二、野外蝌蚪發育模式

八卦山地區白額樹蛙的冬季蝌蚪發育組成可分為兩類：持續發育型與緩慢發育型，持續發育型意指該水池蝌蚪在秋季孵化後，整個冬季仍會繼續發育並達成變態，以一號水池為例（圖六），發育早期的蝌蚪（phase1 與 2）組成比率與取樣數量隨著冬季進行而減少，且冬季仍有變態蝌蚪的發生，三年調查中共有 18 個秋季留有蝌蚪的水池，其中有八個水池屬於此

類型的發育模式。緩慢發育意指蝌蚪在秋季孵化後，冬季以緩慢發育方式，大部分的蝌蚪會在翌年春季才完成變態，以五號水池為例（圖七），發育早期的蝌蚪（phase1 與 2）組成比率與取樣蝌蚪數量並未隨著冬季進行而減少，且冬季並無變態蝌蚪的發生，此類型即為越冬蝌蚪，三年調查中共有三個水池屬於此類型的發育模式。

三、控溫箱實驗—溫度與食物量對秋季蝌蚪成長與發育的影響

（一）蝌蚪的成長與發育

溫度與食物量對於白額樹蛙秋季蝌蚪的成長與發育的影響皆呈劑量反應（dose-dependent response）（圖八至圖十）：蝌蚪在體重、體長與發育上的表現隨著食物與溫度增加而升高。高溫高食物量組有最高的成長與發育率，反之，低溫低食物量組的成長與發育率最為緩慢。

（二）蝌蚪的變態比率

變態比率方面，極低溫組（15℃）在翌年春天實驗終了前，高中低食物量均無蝌蚪達到變態期數（圖十一），故無法進行蝌蚪變態後的各項統計分析。高溫（26℃）與低溫組（17℃）內，食物量對於蝌蚪變態率的影響為正相關：在這兩個溫度中，食物量越高蝌蚪的變態比率也越高，低食物量下的蝌蚪變態率均非常低（38.9%與 40%）；中溫組（20℃）內，高中低食物量的變態率相似，各食物量處理組均有高變態率。在高與中食物量

下，溫度對於變態率的影響呈正相關。各組別達到 Gosner 42 期與 46 期間的差異代表變態中的死亡率，蝌蚪能達到 Gosner 46 期也代表真正完成變態過程成為小蛙。在圖十一中顯示，低食物量組與低溫組的蝌蚪有較高的變態中死亡率。

(三) 蝌蚪期與變態體型

(1) 溫度與食物量的交互作用效果考驗

各處理組數據進行常態性考驗後，結果均符合常態分佈，故資料無需經過轉型。以兩因子多變量分析 (two-way ANOVA) 檢測溫度與食物量對於各變數的影響發現，溫度與食物量的交互作用在蝌蚪期 ($F_{4,118}=12.38$, $P<0.0001$)、變態後 42 期體長 ($F_{4,116}=9.33$, $P<0.0001$) 與體重 ($F_{4,113}=12.16$, $P<0.0001$) 均達極顯著，故隨後以單純主要效果考驗 (simple main effects) 進行分析。

(2) 蝌蚪期的單純主要效果考驗

分析溫度與食物量影響蝌蚪期方面，以相同食物量來比較，在各食物量組，溫度對於蝌蚪期長短的影響具有顯著差異 (高食物量： $F_{2,118}=115.67$ ，中食物量： $F_{2,118}=86.52$ ，低食物量： $F_{2,118}=13.53$ ，三者之 $P<0.0001$ ；圖十二、表三)，溫度愈高蝌蚪期愈短。以相同溫度來比較，在高與中溫度處理下，食物量對於蝌蚪期長短的影響具有顯著差異(高溫：

$F_{2,118}=47.91$ ，中溫： $F_{2,118}=58.82$ ，兩者之 $P<0.0001$) 食物量愈高蝌蚪期愈短，但在低溫時食物量對蝌蚪期長短無顯著影響 ($F_{2,118}=2.16$ ， $P=0.1199$)。

(3) 42 期蝌蚪變態體長的單純主要效果考驗

分析溫度與食物量影響 42 期蝌蚪變態體長方面，以相同的食物量來比較，在高與低食物量時，溫度對於變態體長的影響均達顯著差異 (高食物量： $F_{2,116}=3.84$ ， $P=0.0243$ ；低食物量： $F_{2,116}=14.51$ ， $P<0.0001$ ；圖十三、表三)，高食物量時，溫度愈高蝌蚪體長愈大，低食物量的情況下，溫度愈高蝌蚪的體長愈小，中食物量下溫度對於蝌蚪體長無顯著影響 ($F_{2,116}=0.7$ ， $P=0.5003$)。以相同的溫度來比較，在高、中與低溫度處理時，不同食物量對於變態體長的影響皆有顯著差異存在 (高溫： $F_{2,116}=64.77$ ，中溫： $F_{2,116}=15.03$ ，低溫： $F_{2,116}=12.14$ ，三者之 $P<0.0001$)，在高溫處理組，食物量愈高蝌蚪體長愈大，但在中與低溫時，高食物量的體長明顯大於中與低食物量的體長，而後兩者之間的體長大小無顯著差異。

(4) 42 期蝌蚪變態體重的單純主要效果考驗

分析溫度與食物量影響 42 期蝌蚪的變態體重方面，以相同的食物量來比較，在高、中與低食物量時，溫度對於變態體重的影響均有顯著差異 (高食物量： $F_{2,113}=15.84$ ，中食物量： $F_{2,113}=113.93$ ，低食物量： $F_{2,113}=26.47$ ，

三者之 $P < 0.0001$ ；圖十四、表三），溫度愈低，蝌蚪的變態體重愈重。以相同的溫度來比較，在高、中與低溫度處理時，不同食物量對於變態體重的影響皆有顯著差異存在（高溫： $F_{2,113}=64$ ，中溫： $F_{2,113}=22.6$ ，低溫： $F_{2,113}=13.35$ ，三者之 $P < 0.0001$ ），在高與中溫時，食物量愈高蝌蚪體重愈重，但在低溫時，高與中食物量的體重顯著重於低食物量。

四、野外模擬實驗-食物量對秋季蝌蚪成長與發育的影響

（一）蝌蚪的成長與發育

結果顯示食物量對於白額樹蛙秋季蝌蚪的成長與發育的影響皆呈劑量反應（圖十五、圖十六），蝌蚪的體重與發育的表現上均隨食物量增加而升高，高食物量組有最快的成長與發育；反之，低食物量組的成長與發育率均最為緩慢。

（二）蝌蚪的變態時間與比率

圖十七呈現各食物量處理組的變態數量與時間和水溫的關係，高食物量組在 10 月底開始有變態個體的出現，變態高峰出現在 11 月份；中食物量組在 11 月中期開始有變態個體的出現，變態高峰出現在 12 月份，比高食物量組晚了約一個月；低食物量組雖然在 11 月中就有變態個體的出現，但並無明顯的變態高峰出現，大部分的個體在 2 月後才達到變態。圖十七也呈現出 2006 年的冬季水溫變化，12 月份後水溫開始驟降，整個冬季水

溫波動劇烈，冬季的平均水溫為 15.3（冬至與立春之間的水溫平均值），各食物量處理組在冬季時的變態蝌蚪都相當少。

變態比率方面，以 2006 年冬至 12 月 22 日為分界點，以卡方分析冬至前後各食物量處理組蝌蚪的變態比率與食物量的關係（圖十八）。卡方分析結果顯示不同食物量下，冬至前後蝌蚪的變態比率達顯著差異

（ $\chi^2_{0.05,2}=54.7189$ ， $P<0.0001$ ）。蝌蚪在高食物量環境下，大部分的個體在冬至前均達到變態（77.50%），僅有 5.00%在冬至後完成變態。在中食物量處理下，冬至前後有相近的達成變態比率，分別是 28.75%與 22.50%。而在低食物量的情況下，冬至前僅有 3.75%的蝌蚪完成變態，冬至後則有 25.00%的變態比率，所有實驗結束後未及變態的蝌蚪均帶回原棲息水池野放。

（三）蝌蚪期與變態體型

各處理組進行常態性考驗後，結果均符合常態分佈，故資料無經過轉型。以單因子多變量分析（one-way ANOVA）分析食物量對於各變數的影響發現，食物量對於蝌蚪 42 期和 46 期的體長與體重、蝌蚪期均有顯著影響，食物量愈高蝌蚪的體型愈大且蝌蚪期愈短（42 期體長： $F_{2,21}=27.4$ ， $P<0.0001$ ；46 期體長： $F_{2,21}=26.13$ ， $P<0.0001$ ；42 期體重： $F_{2,21}=23.96$ ， $P<0.0001$ ；46 期體重： $F_{2,21}=8.07$ ， $P=0.0029$ ；蝌蚪期： $F_{2,21}=29.86$ ， $P<0.0001$ ；圖十九至圖二十一、表四）。

五、各處理組小蛙的跳躍表現

(一) 控溫箱操控溫度與食物量實驗

各處理組的跳躍表現以 46 期小蛙濕重作為共變數，進行兩因子共變數分析(two-way ANCOVA)，迴歸同質性檢定顯示，小蛙的跳躍距離與最大跳躍距離的迴歸系數均具同質性（跳躍距離： $F_{8,56}=2.05$ ， $P=0.0539$ ；最大跳躍距離： $F_{8,256}=2.74$ ， $P=0.0115$ ）。溫度與食物量對於小蛙跳躍的影響均達顯著差異（溫度對於跳躍的影響： $F_{2,72}=17.81$ ， $P<0.0001$ ；食物量對於跳躍的影響： $F_{2,72}=6.03$ ， $P=0.0038$ ；溫度對於最大跳躍的影響： $F_{2,72}=13.31$ ， $P<0.0001$ ；食物量對於最大跳躍的影響： $F_{2,72}=8.16$ ， $P=0.0006$ ；圖二十二、表五）。小蛙的跳躍與最大跳躍距離呈現相似趨勢，溫度愈高與食物量愈高時，小蛙的跳躍距離愈長。經進一步事後比較，小蛙跳躍距離由大至小的排列如下：高溫高食物量組（跳躍距離： 35.7 ± 0.9 cm；最大跳躍距離： 39.5 ± 1.1 cm） 高溫中食物量組（跳躍距離： 24.9 ± 1.3 cm；最大跳躍距離： 27.3 ± 1.1 cm） 中溫高食物量組（跳躍距離： 24.5 ± 0.9 cm；最大跳躍距離： 26.9 ± 1.2 cm） 中溫中食物量組（跳躍距離： 24.0 ± 1.1 cm；最大跳躍距離： 26.4 ± 1.4 cm） 中溫低食物量組（跳躍距離： 21.3 ± 1.4 cm；最大跳躍距離： 23.5 ± 1.6 cm） 高溫低食物量組（跳躍距離： 18.9 ± 2.3 cm；最大跳躍距離： 19.9 ± 2.5 cm） 低溫低食物量組（跳躍距離： 15.3 ± 2.1 cm；最大跳躍距離： 17.3 ± 2.4 cm） 低溫中食物

量組 (跳躍距離 : 14.3 ± 2.2 cm ; 最大跳躍距離 : 17.2 ± 2.3 cm) 低溫高食物量組 (跳躍距離 : 11.3 ± 1.9 cm ; 最大跳躍距離 : 14.4 ± 2.0 cm) , 其中跳躍距離在高溫中食物量組、中溫高食物量組與中溫中食物量組之間未達顯著差異 , 最大跳躍距離在高溫中食物量組、中溫高食物量組與中溫中食物量組之間 ; 低溫低食物量組與低溫中食物量組之間未達顯著差異。

(二) 戶外操控食物量實驗

以 46 期小蛙濕重作為共變數進行單因子共變數分析 (one-way ANCOVA) , 迴歸同質性檢定顯示 , 小蛙的跳躍距離與最大跳躍距離的迴歸系數均具同質性 (跳躍距離 : $F_{2,13}=0.21$, $P=0.8126$; 最大跳躍距離 : $F_{2,13}=0.3$, $P=0.7424$) 。食物量對於小蛙跳躍的影響均達顯著差異 (跳躍距離 : $F_{2,17}=70.98$, $P<0.0001$; 最大跳躍距離 : $F_{2,17}=53.42$, $P<0.0001$; 圖二十三、表六) 。小蛙的平均跳躍與最大跳躍距離呈現相似趨勢 , 食物量愈高時 , 小蛙的跳躍距離愈長。經進一步事後比較結果發現 , 小蛙跳躍最大與跳躍距離在各處理組間兩兩比較均達顯著差異 , 跳躍距離由大而小依序排列為 : 高食物量組 (跳躍距離 : 26.2 ± 0.5 cm ; 最大跳躍距離 : 28.6 ± 0.7 cm) 大於中食物量組 (跳躍距離 : 19.2 ± 0.5 cm ; 最大跳躍距離 : 20.7 ± 0.6 cm) 大於低食物量組 (跳躍距離 : 15.7 ± 0.6 cm ; 最大跳躍距離 : 17.5 ± 0.7 cm) 。

六、各處理組小蛙的體內脂肪

(一) 控溫箱操控溫度與食物量實驗

各處理組的體內脂肪含量以 46 期小蛙去除體內脂肪後的乾重作為共變數，進行兩因子共變數分析 (two-way ANCOVA)，迴歸同質性檢定顯示，其迴歸系數均具同質性 ($F_{8,75}=0.67$ ， $P=0.7151$)。溫度對於小蛙脂肪含量的影響達顯著差異 ($F_{2,91}=3.34$ ， $P=0.04$)，但食物量對於小蛙脂肪含量則無顯著影響 ($F_{2,91}=2.23$ ， $P=0.1133$ ；圖二十四、表五)。經進一步事後比較發現，低溫下小蛙體內脂肪含量 (9.5 ± 1.3 mg) 顯著高於中溫組 (5.6 ± 0.8 mg)，低溫組與高溫組 (6.7 ± 1.3 mg) 之間則未達顯著差異。

(二) 戶外操控食物量實驗

以 46 期小蛙去除體內水分後的乾重作為共變數進行單因子共變數分析 (one-way ANCOVA)，迴歸同質性檢定顯示，其迴歸系數均具同質性 ($F_{2,13}=0.11$ ， $P=0.8935$)。食物量對於小蛙體內脂肪含量的影響達顯著差異 ($F_{2,17}=9.72$ ， $P=0.0015$ ；圖二十五、表六)。經進一步事後比較發現小蛙體內脂肪含量在高食物量 (10.6 ± 0.8 mg) 顯著大於中食物量組 (5.9 ± 0.9 mg)，低食物量組 (10.3 ± 1.8 mg) 與中食物量組則無顯著差異。

討論

一、白額樹蛙蝌蚪的越冬與蝌蚪發育模式

八卦山地區白額樹蛙的繁殖季在每年的三月到八月，但蝌蚪全年均有發現（表一），證實八卦山地區白額樹蛙蝌蚪具越冬現象；另外，各水池每年的蝌蚪留存並沒有固定的模式（表二），顯示八卦山地區白額樹蛙蝌蚪的越冬情形屬於兼性越冬（*facultative overwintering*）。本調查結果與前人的調查結果一致，白額樹蛙為春夏季繁殖的物種（林與張 1990；楊 1998），但是在以往的記錄中，從未發現白額樹蛙蝌蚪有越冬的紀錄。兩棲類蝌蚪越冬現象發生在亞熱帶地區實屬罕見，以往的研究顯示，在台灣僅有高海拔的梭德氏赤蛙族群（Lai et al. 2002），與低海拔的腹斑蛙族群有蝌蚪越冬的情形（莊 2006），但這兩個物種的蝌蚪越冬原因與模式都與白額樹蛙的模式不同。白額樹蛙蝌蚪在八卦山的越冬屬於官能性越冬，每年有越冬蝌蚪的水池比率並不高（圖五），在三年的調查中，越冬水池比率由 0% 至 30%，且當年有越冬蝌蚪的水池，在翌年並不一定也會有越冬蝌蚪，與其他研究中絕對性越冬（*obligatory overwintering*）的情形不同。一般在高緯度與高海拔地區的越冬蝌蚪，因為氣候環境限制（Bury and Adams 1999），或是物種生殖物候學的影響（Mitchell and Seymour 2000；莊 2006），導致整個地區族群均有越冬的情況，有些物種具越冬模式的差異是由於棲地分佈廣泛所致，高海拔族群有越冬 1-3 年的情形，低海拔族群

則無越冬現象 (Brown 1990; Lai et al. 2003)。

八卦山地區白額樹蛙的冬季蝌蚪發育模式可分為持續發育型 (圖六) 與緩慢發育型 (圖七) 兩類，大部分族群屬於持續發育型 (8 個越冬水池 / 18 個秋季存有蝌蚪水池)，少部分族群屬於緩慢發育型 (3 個越冬水池 / 18 個秋季存有蝌蚪水池) 的族群佔有較多比例。持續發育型族群的發育模式相似於蓮華池腹斑蛙蝌蚪的越冬模式 (莊 2006)，蓮華池地區的低溫不若高海拔與高緯度地區嚴寒，但蝌蚪發育仍會受溫度抑制，導致蝌蚪在冬季呈緩慢發育的模式。本研究地點同樣位於低海拔地區，蝌蚪在整個冬季仍會繼續發育並達成變態 (圖六)。緩慢發育類型相似於一般高緯度或高海拔的兩棲類蝌蚪，主要以完全滯育的方式越冬，例如台灣高海拔地區的梭德氏赤蛙 (Lai et al. 2002) 與美洲的尾蟾 (Brown 1990; Bury and Adams 1999) 都屬於相似的發育模式。梭德氏赤蛙在春季繁殖，由於地處高海拔的氣候使蝌蚪面臨低溫與生長季短暫的限制 (高海拔氣候類型相似於溫帶地區氣候)，造成梭德氏赤蛙蝌蚪的越冬 (Lai et al. 2002)。美洲的尾蟾的高緯度族群在冬季呈完全滯育，不會有變態個體出現，某些高緯度族群甚至有 3 年生的蝌蚪出現 (Brown 1990; Bury and Adams 1999)。

二、 溫度與食物量對於白額樹蛙蝌蚪成長、發育與變態的影響

低溫會延緩白額樹蛙蝌蚪成長與發育，並延長蝌蚪期 (圖八至圖十、圖十二)，低溫對於蝌蚪發育的抑制較強烈，極低溫組 (15) 在翌年春天

實驗結束時，各食物量均無任何蝌蚪達到變態（圖十一），顯示低溫是延緩蝌蚪成長、發育與變態的主因之一。溫度是調控兩棲類幼體發育的重要因子（Duellman and Trueb 1985; Rome et al. 1992; Ultsch et al. 1999; Smith-Gill and Berven 1979），低溫會降低蝌蚪的生長與發育（Harkey and Semlitsch 1988; Reques and Teguel 1995; Blouin and Brown 2000; Álvarez and Nicieza 2002; Arendt and Hoang 2005），故低溫下蝌蚪發育速率緩慢，也因此使蝌蚪期增長。本研究顯示白額樹蛙在低溫下有緩慢的生長與發育，低發育速率下造成較長的蝌蚪期。溫度會影響蝌蚪的成長與發育，但是對於兩者的影響並不是一致的，Smith-Gill and Berven（1979）的研究指出，低溫對於發育有較強的抑制，導致蝌蚪在低溫下的生長速率會大於發育速率，本研究的極低溫組呈現發育速率緩慢（圖十），但是仍持續生長的狀況（圖八與圖九），顯示白額樹蛙蝌蚪在 15℃ 以下時，低溫對於蝌蚪發育的抑制較大。在生理方面，兩棲類的變態過程主要受到甲狀腺素的調控（Duellman and Trueb 1985; Dent 1988; Galton 1988; Burggren and Just 1992）。前人研究指出，低溫會抑制甲狀腺分泌與相關受器的靈敏度（Frieden et al. 1965; Brown 1989），造成蝌蚪無法完成變態。Brown（1989）研究溫度與甲狀腺素對於 *A. truei* 蝌蚪變態的影響，發現在 5℃ 低溫下，蝌蚪不會有變態的發生。本研究的極低溫組（15℃）在翌年春天實驗結束前，各食物量無任何蝌蚪變態（圖十一），顯示 15℃ 可能為白額樹蛙蝌蚪的變態臨界點，相較於溫帶地區物種的變態限制溫度高出許多。

低食物量會造成白額蝌蚪成長與發育的緩慢，並延長蝌蚪期，在同樣的溫度下，食物量不足的組別均有最低的成長、發育速度與較長的蝌蚪期，顯示低食物量也是延緩蝌蚪成長、發育與變態的主因之一。飢餓 (Audo et al. 1995; Wright et al. 1999)、低食物品質 (Álvarez and Nicieza 2002; Nicieza et al. 2006) 或是低食物量 (Travis 1984; Berven and Chadra 1988; Berven 1988; Arendt and Hoang 2005; Nicieza 2000) 會延長蝌蚪期或是降低蝌蚪的發育與成長速率。食物給予的營養會影響蝌蚪的成長與發育速率，進一步影響蝌蚪的變態體型與時間 (Álvarez and Nicieza 2002); 另外，食物的成分與營養會影響脊椎動物的甲狀腺功能，在哺乳動物中，飢餓會導致血液中 T_4 與 T_3 的含量下降 (Eales 1988)。Kupferberg (1997) 對兩棲類蝌蚪食物組成與變態的研究中，說明食物的營養含量會影響蝌蚪的成長與發育速度，進而可能影響蝌蚪期。Beachy 等人 (1999) 研究兩棲類的甲狀腺素與食物量轉換對於變態早晚的影響，發現較長時間處於低食物量環境或早期轉換為低食物量的組別，其變態時間顯著晚於高食物量組別。本研究中低食物量的組別有較長的蝌蚪期，且蝌蚪成長與發育緩慢，變態體型較小，推測食物量可能也會經由影響甲狀腺系統的機制，造成蝌蚪生活史特徵與變態特徵的改變。

低食物量降低幼蛙的體重與體長，低溫卻僅會增加幼蛙的體重 (圖十三與圖十四)，對於幼蛙變態體長的影響則差異很大，顯示溫度對於幼蛙體

型（體長與體重）的影響不一致。較低或較差的食物資源降低蝌蚪的成長與發育，更甚者影響牠們的變態體型，造成幼蛙體型較小的狀況（Wilbur 1977; Berven and Chadra 1988; Niecieza 2000; Niecieza et al. 2006），本研究的結果同樣顯示低食物量對變態體型具負面影響，但溫度對於變態體型則有相反的影響。Smith-Gill and Berven（1979）的研究指出，低溫對於發育有較強的抑制，導致蝌蚪在低溫下的生長速率會大於發育速率，增加同一期數下的體型大小（stage-specific size），故歷經低溫的蝌蚪會產生較大的體型（Collins 1979; Harkey and Semlitsch 1988; 莊 2006）。另外，溫度在各食物量組對於體長的影響不同：高食物量組的體長隨溫度增加而上升，中食物量組持平，低食物量組的體長隨溫度下降而升高（圖十三），食物營養會影響蝌蚪的成長與發育速率（Kupferberg 1997），造成低食物量的組別有最長的蝌蚪期，但是低溫下蝌蚪的代謝較緩慢（Marian and Pandian 1985; Pandian and Marian 1985），使得消耗的能量可能會小於覓食而來的能量，推測這樣延長的蝌蚪期反而可以彌補食物量不足所造成的成長緩慢，故食物量不足的組別在低溫時的蝌蚪變態體長會較大。另一可能原因則可能與蝌蚪可能有水腫（Edema）有關，Bradford（1984）對於黃腿山蛙（*R. muscosa*）的越冬蝌蚪與成蛙進行的水分與滲透壓的研究發現，蝌蚪置於 4℃ 下數個月，蝌蚪體內的滲透壓會降低，含水量隨時間增加而上升，黃腿山蛙整個越冬時期均維持水腫狀態，且可維持 12 個月之

久。本研究中白額樹蛙蝌蚪在成長發育過程中遭遇 17 低溫，此組蝌蚪成長呈現體重增加但是體長卻沒有同步增加的現象，推測可能是由低溫引起滲透壓失衡，造成蝌蚪的水腫狀況，但本實驗中引起蝌蚪水腫的溫度較溫帶物種高出十餘度之多，是相當特別且值得進一步研究的地方。

三、八卦山地區白額樹蛙蝌蚪越冬原因探討

(一) 模擬野外情況下，食物量與溫度的交互作用造成蝌蚪越冬

野外操控食物量的結果顯示，八卦山地區白額樹蛙的蝌蚪越冬可能是由溫度與食物量交互影響下所造成。由野外調查的結果發現，八卦山地區白額樹蛙在各水池每年的越冬蝌蚪留存並沒有固定的模式(表二)，位於相似氣候環境的水池卻有不同的越冬模式，顯示對於八卦山地區白額樹蛙蝌蚪的野外族群而言，除了溫度外，食物量可能是造成其越冬的主因。控溫箱的實驗結果證明低溫與低食物量皆會降低白額樹蛙蝌蚪的成長與發育(圖八至圖十)，延長其蝌蚪期(圖十二)；模擬野外溫度變動下，顯示食物量對蝌蚪成長與發育的影響呈劑量反應(圖十五與圖十六)，低食物量會降低蝌蚪的成長與發育，並延長蝌蚪期。高食物量組最早開始有變態個體出現，且大部分的蝌蚪在冬季來臨前完成變態；中食物量組遲半個月有變態個體出現，由於食物量還是不足，部分未能在冬季低溫來臨前達到最小變態體型的蝌蚪(Collins 1979)，將因冬季低溫延緩成長發育，即使蝌蚪在冬季已長成最小變態體型，也因為冬季低溫的影響而難以變態，故此一

族群的蝌蚪在冬季來臨前後有均分的變態比率；低食物量組由於食物量缺乏的關係，最晚有變態個體出現，大部分的蝌蚪未能在冬季低溫來臨前達到最小變態體型的蝌蚪（Collins 1979），進入冬季後，低溫因子並加入抑制蝌蚪成長發育與變態，造成大部分的蝌蚪在春天才開始變態（圖十七、圖十八）。以上結果顯示，白額樹蛙秋季蝌蚪越冬是在溫度與食物量交相作用下造成。由野外調查結果顯示白額樹蛙的卵泡最晚產至八月底（表一），室內控溫箱的實驗顯示高溫高食物量組的蝌蚪期為 28 天（圖八、圖十二），表示在食物充足下，最後一批產下的白額樹蛙蝌蚪是有能力在冬季來臨前完成變態。由八卦山實際野外環境來看，此地區具備蝌蚪缺乏食物量的條件：八卦山無天然水源，台地上的水池多為人造水泥蓄水池（圖二），水池內環境封閉獨立，部分水池上的覆蓋物會限制蝌蚪的食物來源掉落，在這類型食物量稀少的水池中，白額樹蛙蝌蚪的成長發育將會十分緩慢。綜和以上結果可以推測，野外生長於食物量充足水池的白額樹蛙族群，將有足夠的時間在冬季低溫來臨前完成變態，此水池將無越冬蝌蚪的出現；食物量不足的水池則中，大部分蝌蚪則在冬季低溫來臨前無法達到最小變態體型，而以蝌蚪形式越冬。

（二）模擬野外情況下的蝌蚪變態後表現

模擬野外情況時，食物量對於幼蛙跳躍距離達顯著影響（表六），幼蛙的平均跳躍與最大跳躍距離呈現相似趨勢，跳躍距離隨著食物量上升而增

加 (圖二十三), 顯示食物量的增加會提高幼蛙的跳躍表現。Álvarez and Nicieza (2002) 對於 *Discoglossus galgano* 的研究顯示, 高品質的食物量會增加幼蛙的最大跳躍實際距離, 但在以體重校正後, 卻發現高品質食物量組的跳躍校正距離較短。Beck and Congdon (2000) 研究溫度與食物量對於 *Bufo terrestris* 跳躍與代謝的研究中說明, 食物量對於跳躍的距離無顯著影響, 但跳躍距離與蝌蚪期呈顯著負相關, 與變態體型呈顯著正相關, 與本研究結果不同。本研究在以體重校正過後, 高食物量處理仍會增加幼蛙的跳躍表現 (圖二十三), 控溫箱的高溫與中溫組也顯示相似的實驗結果 (圖二十二), 說明食物資源本身確實會影響到變態後幼蛙的跳躍表現。

在脂肪量的表現方面, 高與低食物量的組別, 幼蛙體內脂肪含量較高 (圖二十五), 低食物量組有最長的蝌蚪期 (圖二十一), 顯示蝌蚪期也許是影響幼蛙脂肪含量的原因之一。Álvarez and Nicieza (2002) 的研究顯示, 低食物品質會減少幼蛙體內脂肪量, 但低溫卻會增加脂肪量。他認為由於食物與溫度可能也會影響幼蛙體內水分與外表型態的改變, 而變態所需脂肪又非常少量 (在 Álvarez and Nicieza 的實驗中為 0.5-4mg), 如此可能會混淆結果。但在本研究中, 各處理組所測得的體內脂肪實際值為 0.4 至 14.99mg, 實際數值與處理間的差異大, 故本結果應有一定的確實性。我推測低食物量的蝌蚪體內有較高含量的脂肪, 可能因蝌蚪期長故覓食時

間也較久，而延長的蝌蚪期使蝌蚪後半段的時間遭遇冬季低溫，低溫下蝌蚪的代謝較緩慢 (Marian and Pandian 1985; Pandian and Marian 1985)，使得消耗的能量可能會小於覓食而來的能量，所以彌補了低食物量下原本會較低的脂肪含量。控溫箱實驗也符合此項預測 (圖二十四)，結果顯示低溫與低食物量的組別均有高於預期的脂肪含量。

綜合模擬野外幼蛙變態後的表現，高食物量會增加幼蛙的跳躍表現與體型，但高與低食物量組都有高脂肪含量，顯示低食物量組也許缺乏移動能力，但卻擁有高脂肪含量的優勢。以往的研究結果顯示，變態體型較大的個體有較佳成體適存度 (fitness)，這是因為變態體型較大的幼蛙在第一次繁殖時有較大的體型 (Berven and Gill 1983; Smith 1987)，且較大的體型對於雌性繁殖時間與存活率 (Semlitsch et al. 1988)、產卵數量與卵粒大小 (Berven 1982; Semlitsch 1985)、雄性的生殖成功率 (Berven 1981)、精子數目 (John-Alder and Morin 1990) 與精子的游動速度 (Goater et al. 1993) 都有正面的影響。另外，跳躍表現與體內脂肪含量也是決定幼蛙初期成長與生存的兩個重要因子 (Pfennig 1992; Watkins 2001)。跳躍能力會影響幼蛙在覓食 (Walton 1988) 與逃避掠食者方面的能力 (Wassersug and Sperry 1977)。體內脂肪含量則與食物缺乏、覓食能力不佳或是遭遇掠食者壓力時，能夠抵抗飢餓並延長其存活有關 (Pfennig 1992; Emlet and Sadro 2006)。在本研究中，高食物量組模擬冬季低溫來臨前變態成幼蛙的

野外族群，牠們蝌蚪期短、有較大的變態體型、較遠的跳躍表現、較高的體內脂肪含量與較高的變態率（圖十九至圖二十一、圖二十五與圖二十六），在逃避掠食者與覓食方面佔有優勢，且在翌年繁殖期前有較長的成長時間，但由於這群幼蛙變態後將面臨到食物量短缺的冬季，脂肪量是否可度過食物短缺且寒冷的冬季將是關鍵。相反的，由於大部分低的食物量組個體都遭遇到冬季低溫，蝌蚪期長且變態體型較小（圖十九至圖二十一），故在跳躍表現上較差但含有較高的脂肪（圖二十三、圖二十五），這些在冬季中變態的幼蛙新族群，在變態特徵與幼蛙表現上皆與冬季前完成變態的族群差異很大，冬季中變態的蝌蚪變態後很快就進入食物量充足且溫暖的春季，加上體內含有的高脂肪量，也許會增進小蛙的存活與成長，幫助牠們變態後更迅速生長與生存。

四、人工環境影響白額樹蛙的生活史特徵

本研究以實驗室操控實驗與野外模擬的方式，說明人為活動除了會影響兩棲類生活史特徵，甚至促其產生將面對不同環境遭遇的新族群。以往針對兩棲類保育的研究說明，人為活動會影響兩棲類的存活與移動

（Mazerolle 2001; Joly et al. 2001; Mazerolle 2001; Semlitsch 2003; Stevens et al. 2004; Rothermel and Semlitsch 2006; Neckel-Oliveira and Gascon 2006），近年來，學者發現人為活動甚至會影響兩棲類的生活史特徵（Gill 1978; Sinsch 1992, 1997; Neckel-Oliveira 2004; Neckel-Oliveira

and Gascon 2006)。Gill (1978) 與 Sinsch (1992, 1997) 分別指出人為活動會降低兩棲類的生殖成功率；Neckel-Oliveira (2004) 對於 *Phyllomedusa tarsius* 樹蛙的研究指出人為干擾嚴重的森林會降低的卵泡孵化率；Neckel-Oliveira and Gascon (2006) 的研究顯示棲息在人為干擾較嚴重森林的 *Phyllomedusa tarsius* 雄蛙體型較小。而在本研究中，顯示人為活動產生的人工水池環境，會影響到蝌蚪的成長、發育、變態體型與變態時間，進而產生一個變態特徵有所差異且面臨不同生存環境的族群。白額樹蛙普遍分布在台灣中低海拔的靜止水域，利用天然與人工水池繁殖，台灣中低海拔的開發日益嚴重，白額樹蛙面對這類人工棲地的機率勢必大為增加，這些人工水池由於物質交換封閉且食物量有限等等的特性，將造成蝌蚪成長、發育與變態時間的不同，並延伸至幼蛙變態後體型與表現的差異，形成在變態特徵與小蛙表現上皆不同的族群，更甚者或許會影響整個族群的生殖成功率。所以比較越冬前後變態的蝌蚪與幼蛙，在生態與生理上的差異，是相當有趣且值得深入研究的議題，讓我們更加瞭解人類活動如何影響動物族群動態與生活史特徵，更提供我們保育上的嶄新觀點。

總結

- 一、八卦山地區白額樹蛙蝌蚪具越冬現象：成蛙的繁殖季為每年的三月至八月，但蝌蚪卻有全年出現的現象。
- 二、八卦山地區白額樹蛙蝌蚪越冬類型屬於官能性越冬，每年在同一個水池不一定皆有蝌蚪越冬現象。
- 三、白額樹蛙蝌蚪越冬模式為持續發育型與緩慢發育型，在八卦山地區，屬於持續發育型的越冬族群比例較高。
- 四、白額樹蛙蝌蚪的成長與發育皆會受到低溫與低食物量的抑制，但溫度對於發育的抑制較大，故低溫下蝌蚪發育速率緩慢但仍可持續生長。
- 五、食物量與溫度對於幼蛙變態體型（體長與體重）的影響不一致：低食物量會抑制幼蛙的體重與體長，低溫使幼蛙的體重增加，但對體長的影響差異很大。
- 六、八卦山地區白額樹蛙的蝌蚪越冬可能是由溫度與食物量交互影響下所造成。
- 七、高食物量會增加幼蛙的跳躍表現與體型，但高與低食物量組都有高脂肪含量，顯示低食物量組也許缺乏移動能力，但卻具有高脂肪含量的優勢。
- 八、由實驗室操控實驗與野外模擬顯示，人為活動不但會影響兩棲類生活史特徵，甚至促其產生將面對不同環境遭遇的族群。

參考文獻

呂光洋、杜銘章、向高世。(1999)。台灣兩棲爬行動物圖鑑，第二版。中華民國自然生態保育協會大自然雜誌社，台北。

吳華蓉。(2004)。白額樹蛙蝌蚪溫度生理學之研究。國立彰化師範大學生物學系碩士論文。

林耀松、張淑美。(1990)。白額樹蛙 (*Polypedates megacephalus*) 生殖行為之研究。生物科學。33, 35-47。

費梁。(1999)。中國兩棲動物圖鑑。河南科學技術出版社，中國鄭州。

楊懿如。(1998)。賞蛙圖鑑-台灣蛙類野外觀察指南。中華民國自然與生態攝影學會，台北。

莊銘豐。(2006)。台灣亞熱帶低海拔地區腹斑蛙蝌蚪越冬之研究。國立彰化師範大學生物學系碩士論文。

賴肅如。(2002)。海拔對台灣山區梭氏赤蛙生活史變異之影響。國立台灣大學動物學研究所博士論文。

鍾昇興、林忠毅。(2003)。八卦山台地次生林林分結構之研究。中華林學季刊。36, 17-26。

Álvarez, D. and Nicieza, A. G. (2002). Effects of induced variation in anuran larval development on postmetamorphic energy reserves and locomotion. *Oecologia* 131, 186-195.

Arendt, J. D. and Hoang, L. (2005). Effect of food level and rearing temperature on burst speed and muscle composition of western

- spadefood toad (*Spea hammondi*). *Funct. Ecol.* **19**, 982-987.
- Audo, M. C., Mann, T. M., Polk, T. L., Loudenslager, C. M., Diehl, W. J. and Altig, R.** (1995). Food deprivation during different periods of tadpole (*Hyla chrysoscelis*) ontogeny affects metamorphic performance differently. *Oecologia* **103**, 518-522.
- Babbitt, K. A.** (2001). Behaviour and growth of southern leopard frog (*Rana sphenocephala*) tadpoles: Effects of food and predation risk. *Can. J. Zool.* **79**, 809-814.
- Beachy, C. K., Surges, T. H. and Reyes, M.** (1999). Effects of developmental and growth history on metamorphosis in the gray treefrog, *Hyla versicolor* (Amphibia, Anura). *J. Exp. Biol.* **283**, 522-530.
- Beck, C. W.** (1997). Effect of changes in resource level on age and size at metamorphosis in *Hyla squirella*. *Oecologia* **112**, 187-192.
- Beck, C. W. and Congdon, J. D.** (2000). Effects of age and size at metamorphosis on performance and metabolic rates of southern toad, *Bufo terrestris*, metamorphs. *Funct. Ecol.* **14**, 32-38.
- Berven, K. A.** (1981). Mate choice in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Evolution* **35**, 707-722.
- Berven, K. A.** (1982). The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* **36**, 962-983.
- Berven, K. A.** (1988). Factors Affecting Variation in Reproductive Traits within a Population of Wood Frogs (*Rana sylvatica*). *Copeia* **1988**, 605-615.
- Berven, K. A.** (1990). Factors affecting population fluctuations in larval

- and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* **71**, 1599-1608.
- Berven, K. A. and Chadra, B. G.** (1988). The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). *Oecologia* **75**, 67-72.
- Berven, K. A. and Gill, D. E.** (1983). Interpreting geographic variation in life-history traits. *Amer. Zool.* **23**, 85-97.
- Berven, K. A., Gill, D. E. and Smith-Gill, S. J.** (1979). Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* **33**, 609-623.
- Blouin, M. S. and Brown, S. T.** (2000). Effects of temperature-induced variation in anuran larval growth rate on head width and leg length at metamorphosis. *Oecologia* **125**, 358-361.
- Boutilier, R. G.** (2001). Mechanisms of metabolic defense against hypoxia in hibernating frogs. *Respir. Physiol.* **128**, 365-377.
- Boutilier, R. G., Donohoe, P. H., Tattersall, G. J. and West, T. G.** (1997). Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians. *J. Exp. Biol.* **200**, 387-400.
- Bradford, D. F.** (1984). Water and osmotic balance in overwintering tadpoles and frogs, *Rana muscosa*. *Physiol. Zool.* **57**, 474-480.
- Brown, H. A.** (1989). Developmental anatomy of the tailed frog (*Ascaphus truei*): a primitive frog with large eggs and slow development. *J. Zool., Lond.* **217**, 525-537.
- Brown, H. A.** (1990). Morphological variation and age-class determination in overwintering tadpoles of the tailed frog, *Ascaphus truei*. *J. Zool. Lond.* **220**, 171-184.
- Burggren, W. W. and Just, J. J.** (1992). Developmental changes in

physiological systems. Pages 470-481 in M. E. Feder and W. W. Burggren, eds. Environmental physiology of the amphibians. The university of Chicago press, Chicago.

Bury, R. B. and Adams, M. J. (1999). Variation in age at metamorphosis across a latitudinal gradient for the tailed frog, *Ascaphus truei*. *Herpetologica* **55**, 283-291.

Churchill, T. A. and Storey, K. B. (1996). Metabolic responses to freezing and anoxia by the periwinkle, *Littorina littorea*. *J. Therm. Biol.* **21**, 57-63.

Collins, J. P. (1979). Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bullfrog, *Rana Catesbeiana*. *Ecology* **60**, 738-749.

Crump, M. L. (1989). Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pseudopuma*. *Copeia* **1989**, 794-797.

Dent, J. N. (1988). Hormonal interaction in amphibian metamorphosis. *Am. Zool.* **28**, 297-308.

Denver, R. J., Mirhadi, N. and Phillips, M. (1998). Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: response of *scaphiopus Hammondii* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* **79**, 1859-1872.

Dobush, G. R., Ankney, C. D. and Krementz, D. G. (1985). The effect of apparatus, extraction time, and solvent type on lipid extractions of snow geese. *Can. J. Zool.* **63**, 1917-1920.

Dodd, M. H. I. and Dodd, J. M. (1976). The biology of metamorphosis. Pages 467-599 in B. Lofts, eds. Physiology of the amphibia. Academic Press, New York,

Duellman, W. E. and Trueb, L. (1985) Biology of amphibian.

McGraw-Hill, Inc., USA.

Eales, J. G. (1988). The influence of nutritional state on thyroid function in various vertebrates. *Am. Zool.* **28**, 351-362.

Emlet, R. B. and Sadro, S. S. (2006). Linking stages of life history: how larval quality translates into juvenile performance for an intertidal barnacle (*Balanus glandula*). *Integr. Comp. Biol.* **46**, 334-346.

Fellers, G. M., Launer, A. E., Rathbun, G., Bobzien, S., Alvarez, J., Sterner, D., Seymour, R. B. and Westphal, M. (2001). Overwintering tadpoles in the California Red-legged Frog (*Rana aurora draytonii*). *Herpetological Review* **32**, 156-157.

Frieden, P. E., Wahlborg, A. and Howard, E. (1965). Temperature control the response of tadpoles to triiodothyronine. *Nature* **205**, 1173-1176.

Froom, B. (1982). Amphibians of Canada. McClelland and Stewart, Toronto.

Galton, V. A. (1988). The role of thyroid hormone in amphibian development. *Am. Zool.* **28**, 309-318.

Gill, D. E. (1978). The metapopulation ecology of the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecol. Monogr.* **48**, 145-166.

Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* **16**, 183-190.

Goater, C. P., Semlitsch, R. D. and Bernasconi, M. V. (1993). Effects of body size and parasite infection on the locomotory performance of juvenile oads, *Bufo bufo*. *Oikos* **66**, 129-136.

Harkey, G. A. and Semlitsch, R. D. (1988). Effects of temperature on growth, development, and color polymorphism in the ornate chorus

- frog *Pseudacris ornate*. *Copeia* **4**, 1001-1007.
- Hecnar, S. J. and M'Closkey, R. T.** (1996). Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* **77**, 2091-2097.
- Hedeen, S. E.** (1971). Growth of the tadpoles of the mink frog, *Rana septentrionalis*. *Herpetologica* **27**, 160-165.
- Hensley, F. R.** (1993). Ontogenetic loss of phenotypic plasticity of age at metamorphosis. *Ecology* **74**, 2405-2412.
- Heulett, S. T., Weeks, S. C. and Meffe, G. K.** (1995). Lipid dynamics and growth relative to resource level in juvenile eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae). *Copeia* **1**, 97-104.
- Joly, P., Miaud, C., Lehmann, A. and Grolet, O.** (2001). Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conserv. Biol.* **15**, 239-248.
- John-Alder, H. B. and Morin, J. P.** (1990). Effects of larval density on jumping ability and stamina in newly metamorphosed *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia* **1990**, 856-860.
- Jørgensen C. B.** (1992). Growth and reproduction. Pages 442-444 in M. E. Feder and W. W. Burggren, eds. Environmental physiology of the amphibians. The university of Chicago press, Chicago.
- Kupferberg, S. J.** (1997). The role of lerval diet in anuran metamorphosis. *Amer. Zool.* **37**, 146-159.
- Lai, A. J., Kam, Y. C. and Lin, Y. S.** (2003). Elevational variation in reproductive and life history traits of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger, 1909 in Taiwan. *Zool. Stud.* **42**, 193-202.
- Lai, S. J., Kam, Y. C., Hsu, F. H. and Lin, Y. S.** (2002). Elevational effects on the growth and development of tadpoles of Sauter's frog *Rana sauteri* Boulenger in Taiwan. *Acta Zool. Taiwanica* **13**, 1-10.

- Larsen L. O.** (1992). Feeding and digestion. Pages 378-382 in M. E. Feder and W. W. Burggren, eds. Environmental physiology of the amphibians. The university of Chicago press, Chicago.
- Layne, J. R. and Lee, R. E.** (1987). Freeze tolerance and the dynamics of ice formation in wood frogs (*Rana sylvatica*) from southern Ohio. *Can. J. Zool.* **65**, 2062-2065.
- Leloup, J. and Buscaglia, M.** (1977). Triiodothyronine, hormone of amphibian metamorphosis. *C. R. Acad. Sci.* **284**, 2261-2263.
- Loveridge, J. P. and Withers, P. C.** (1981). Metabolism and water balance of active and cocooned African bullfrogs *Pyxicephalus adspersus*. *Physiol. Zool.* **54**, 203-214.
- Marian, M. P. and Pandian, T. J.** (1985). Effect of temperature on development, growth and bioenergetics of the bullfrog tadpole *Rana tigrina*. *J. therm. biol.* **10**, 157-161.
- Mazerolle, M. J.** (2001). Amphibian activity, movement patterns, and body size in fragmented peat bogs. *J. Herpetol.* **35**, 13-20.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K. and Relyea, R. A.** (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 685-692.
- Mitchell, N. J. and Seymour, R. S.** (2000). Effects of temperature on energy cost and timing of embryonic and larval development of the terrestrially breeding moss frog, *Bryobatrachus nimbus*. *Physiol. Biochem. Zool.* **73**, 829-840.
- Morey, S. R. and Reznick, D. N.** (2004). The relationship between habitat permanence and larval development in California spadefoot toads: field and laboratory comparisons of developmental plasticity.

Oikos **104**, 172-190.

Moriya, T. (1983). The effect of temperature on the action of thyroid hormone and prolactin in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Gen. comp. Endocr.* **49**, 1-7.

Neckel-Oliveira, S. (2004). Effects of landscape change on clutches of *Phyllomedusa tarsius*, a neotropical treefrog. *Biol. Conserv.* **118**, 109-116.

Neckel-Oliveira, S. and Gascon, C. (2006). Abundance, body size and movement patterns of a tropical treefrog in continuous and fragmented forests in the Brazilian Amazon. *Biol. Conserv.* **128**, 308-315.

Newman, R. A. (1998). Ecological constraints on amphibian metamorphosis: interactions of temperature and larval density with responses to changing food level. *Oecologia* **115**, 9-16.

Nicieza, A. G. (2000). Interacting effects of predation risk and food availability on larval anuran behaviour and development. *Oecologia* **123**, 497-505.

Nicieza, A. G., Alvarez, D. and Atienza, E. M. S. (2006). Delayed effects of larval predation risk and food quality on anuran juvenile performance. *J. Evol. Biol.* **19**, 1092-1103.

Pandian, T. J. and Marian, M. P. (1985). Time and energy costs of metamorphosis in the Indian bullfrog *Rana tigrina*. *Copeia* **3**, 653-662.

Peacor, S. D. (2002). Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecol. Lett.* **5**, 77-85.

Pechenik, J. A. (2006). Larval experience and latent

- effects-metamorphosis is not a new beginning. *Integr. Comp. Biol.* **46**, 323-333.
- Pfennig, D. W.** (1992). Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionary stable strategy. *Evolution* **46**, 1408-1420.
- Relyea, R. A.** (2000). Trait-mediated effects in larval anurans: reversing competition with the threat of predation. *Ecology* **81**, 2278-2289.
- Rothermel, B. B. and Semlitsch, R. D.** (2006). Consequences of forest fragmentation for juvenile survival in spotted (*Ambystoma maculatum*) and marbled (*Ambystoma opacum*) salamanders. *Can. J. Zool.* **84**, 797-807.
- Rome, L. C., Stevens, E. D. and John-Alder, H. B.** (1992). The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. Pages 183-205 in M. E. Feder and W. W. Burggren, eds. Environmental physiology of the amphibians. The university of Chicago press, Chicago.
- SAS Institute.** (1996). SAS/STAT user's guide. Gary, IN: SAS Inst.
- Schmid, W. D.** (1982). Survival of frogs in low temperature. *Science* **215**, 697-698.
- Semlitsch, R. D.** (1985). Reproductive strategy of a facultatively paedomorphic salamander *Ambystoma talpoideum*. *Oecologia* **65**, 305-313.
- Semlitsch, R. D. and Caldwell, J. P.** (1982). Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology* **63**, 905-911.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E. and Pechmann, J. H. K.** (1988). Time

- and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* **69**, 184-192.
- Sinsch, U.** (1992). Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). *Oecologia* **90**, 489-499.
- Sinsch, U.** (1997). Postmetamorphic dispersal and recruitment of first breeders in a *Bufo calamita* metapopulation. *Oecologia* **112**, 42-47.
- Skelly, D. K. and Werner, E. E.** (1990). Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology* **71**, 2313-2322.
- Smith, D. C.** (1987). Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* **68**, 344-350.
- Smith-Gill, S. J. and Berven, K. A.** (1979). Predicting amphibian metamorphosis. *Am. Nat.* **112**, 557-570.
- Stevens, V. M., Polus, E., Wesselingh, R. A., Schtickzelle N. and Baguette, M.** (2004). Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landsc. Ecol.* **19**, 829-842.
- Storey, K. B.** (1985). Freeze tolerance in terrestrial frogs. *CryoLetters* **6**, 115-134.
- Storey, K. B. and Storey, J. M.** (1985). Adaptation of metabolism for freezing in the gray tree frog *Hyla vericolor*. *Can. J. Zool.* **63**, 49-54.
- Storey, K. B. and Storey, J. M.** (1988). Freeze tolerance in animals. *Physiol. Rev.* **68**, 27-84.
- Storey, K. B. and Storey, J. M.** (1990). Metabolic rate depression and biochemical adaptations in anaerobiosis, hibernation and estivation. *Q. Rev. Biol.* **65**, 145-174.

- Storey, K. B. and Storey, J. M.** (1992). Natural freeze tolerance in ectothermic vertebrates. *Ann. Rev. Physiol.* **54**, 619-637.
- Tattersall, G. J. and Boutilier, R. G.** (1997). Balancing hypoxia and hypothermia in cold-submerged frogs. *J. Exp. Biol.* **200**, 1031-1038.
- Travis, J.** (1984). Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology* **65**, 1155-1160.
- Ultsch, G. R., Bradford D. F. and Freda J.** (1999). Physiology: coping with the environment. Pages 202-210 *in* R. W. McDiarmid and R. Altig, eds. Tadpoles: the biology of anuran larvae. The university of Chicago press, Chicago.
- Viparina, S. and Just, J. J.** (1975). The life period, growth and differentiation of *Rana catesbeiana* larvae occurring in nature. *opeia* **1**, 103-109.
- Vonesh, J. R.** (2005). Sequential predator effects across three life stages of the Africa tree frog, *Hyperolius spinigularis*. *Oecologia* **143**, 80-290.
- Walton, M.** (1988). Relationships among metabolic, locomotory, and field measures of organismal performance in the Fowler's toad (*Bufo woodhousei fowleri*). *Physiol. Zool.* **61**, 107-118.
- Wassersug, R. J. and Sperry, D. G.** (1977). The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology* **58**, 830-839.
- Watkins, T. B.** (2001). A quantitative genetic test of adaptive decoupling across metamorphosis for locomotor and life-history traits in the Pacific tree frog, *Hyla regilla*. *Evolution* **55**, 1668-1677.
- Werner, E. E.** (1986). Amphibian metamorphosis: growth rate, predation

- risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* **128**, 319-341.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F., Hall, D. J. and Mittelbach, G. G.** (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**, 1540-1548.
- Wilbur, H. M. and Collins, J. P.** (1973). Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* **182**, 1305-1314.
- Wilbur, H. M.** (1977). Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica*. *Ecology* **58**, 206-209.
- Wilbur, H. M.** (1980). Complex life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**, 7-93.
- Wilson, R. S., Franklin, C. E. and James, R. S.** (2000). Allometric scaling relationships of jumping performance in the striped marsh frog *Limnodynastes peronii*. *J. Exp. Biol.* **203**, 1937-1946.
- Wollmuth, L. P., Crawshaw, L. I., Forbes, R. B. and Grahn, D. A.** (1987). Temperature selection during development in a montane nuran species, *Rana cascadae*. *Physiol. Zool.* **60**, 472-480
- Wright, M. L., Proctor, K. L. and Alves, C. D.** (1999). Hormonal profiles orrelated with season, cold, and starvation in *Rana catesbeiana* bullfrog) tadpoles. *Comp. Biochem. Physiol. C* **124**, 109-116.

表目

表一、八卦山地區白頷樹蛙生殖物候學調查.....	59
表二、各水池秋季至翌年春季蝌蚪留存月份狀態.....	60
表三、實驗室操控下，溫度與食物量影響蝌蚪期、42 期變態體長與體重的單純主要效果考驗（simple main effects）結果摘要表.....	61
表四、野外操控下，食物量影響蝌蚪 42 期和 46 期的變態體長、體重與蝌蚪期的單因子多變量分析（one-way ANOVA）結果摘要表.....	62
表五、實驗室操控下，溫度與食物量影響小蛙跳躍與脂肪含量的兩因子共變數分析（two-way ANCOVA）結果摘要表.....	63
表六、野外操控下，食物量影響小蛙跳躍與脂肪含量的單因子共變數分析（one-way ANCOVA）結果摘要表.....	64

圖目

圖一、八卦山脈地理位置與調查樣點.....	65
圖二、八卦山台地 14 個調查樣點水池.....	66
圖三、2005 年 9 月至 2006 年 5 月，八卦山地區水池水溫變化圖.....	67
圖四、不同體重與發育期的蝌蚪在 26 溫度下，進食飽足量與本身體重的關係.....	68
圖五、2003 年至 2006 的 10 月至翌年 3 月，存有越冬蝌蚪的水池數量.....	69
圖六、2003 年 10 月至 2004 年 9 月，1 號池白額樹蛙蝌蚪發育期數組成百分比.....	70
圖七、2003 年 10 月至 2004 年 9 月，5 號池白額樹蛙蝌蚪發育期數組成百分比.....	71
圖八、控溫箱溫度與食物量對秋季蝌蚪體長變化的影響.....	72
圖九、控溫箱溫度與食物量對秋季蝌蚪體重變化的影響.....	73
圖十、控溫箱溫度與食物量對秋季蝌蚪發育變化的影響.....	74
圖十一、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪在 Gosner stage 42 與 46 期的變態比率.....	75
圖十二、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪期長短的比較.....	76
圖十三、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪在 Gosner stage 42 期的體長比較.....	77
圖十四、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪在 Gosner stage 42 期的體重比較.....	78
圖十五、野外模擬實驗下，食物量對秋季蝌蚪發育期數變化的影響.....	79
圖十六、野外模擬實驗下，食物量對秋季蝌蚪體重變化的影響.....	80
圖十七、野外模擬實驗下，環境之水溫變化與不同食物量處理組達到變態的時間及隻數分布圖.....	81
圖十八、野外模擬實驗下，各食物量處理組在 2006 年冬至（12 月 22 日）前後的變態比率比較.....	82
圖十九、野外模擬實驗下，各食物量處理組在 Gosner stage 42 與 46 期的體長比較.....	83
圖二十、野外模擬實驗下，各食物量處理組在 Gosner stage 42 與 46 期的體重比較.....	84
圖二十一、野外模擬實驗下，各食物量處理組的蝌蚪期比較.....	85
圖二十二、控溫箱溫度與食物量各處理組，平均與最大跳躍距離比較.....	86
圖二十三、野外模擬實驗下，各食物量處理組平均與最大跳躍距離比較.....	87
圖二十四、控溫箱溫度與食物量各處理組，小蛙體內脂肪含量比較.....	88
圖二十五、野外模擬實驗下，各食物量處理組小蛙體內脂肪含量比較.....	89
圖二十六、野外模擬實驗下，各食物量處理組在四月實驗結束時的未變態、死亡、變態率之比較.....	90

表一、八卦山地區白額樹蛙生殖物候學調查

年份	月份	蝌蚪	成蛙	鳴叫	卵泡	
2003	Oct	+				
	Nov	+				
	Dec	+				
2004	Jan	+	+			
	Feb	+				
	Mar	+				
	Apr	+				
	May	+	+	+	+	
	June	+	+	+	+	
	July	+	+	+		
	Aug	+		+		
	Sept	+				
	Oct	+				
	Nov	+				
	Dec	+				
	2005	Jan	+			
		Feb	+			
Mar		+	+	+		
Apr		+	+	+	+	
May		+	+	+	+	
June		+	+	+	+	
July		+	+	+	+	
Aug		+	+	+	+	
Sept		+				
Oct		+				
Nov		+				
Dec		+				
2006		Jan	+			
	Feb	+				
	Mar	+	+	+		

附註：「+」代表該特徵之出現

表二、各水池秋季至翌年春季蝌蚪留存月份狀態。表中顯示由 2003 年 10 月至 2006 年 3 月的紀錄，各連續線段代表各水池蝌蚪留存月份。

池號	2003			2004				2005				2006										
	10	11	12	1	2	3	//	10	11	12	1	2	3	//	10	11	12	1	2	3		
1	—————								—————													
2	—————																					
4									———						—————							
5	—————			—————					———						—————			—————				
6	—————			—————																		
7	—————																					
8	—————			—————					—————		—————				———							
9									———													
10									———													
11									—————						—————							
12									—————		—————											

表三、實驗室操控下，溫度與食物量影響蝌蚪期、42期變態體長與體重的單純主要效果考驗（simple main effects）結果摘要表。表中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量；HT、MT、LT 分別代表高、中、低溫。

Variables	Source	df	MS	F	P
Larval period	Temperature				
	at HF	2	45390.12	115.67	<0.0001
	at MF	2	33952.42	86.52	<0.0001
	at LF	2	5309.67	13.53	<0.0001
	Food				
	at HT	2	18798.91	47.91	<0.0001
	at MT	2	23079.62	58.82	<0.0001
	at LT	2	847.31	2.16	0.1199
Error	118	392.41			
Body length	Temperature				
	at HF	2	13.11	64.77	<0.0001
	at MF	2	3.04	15.03	<0.0001
	at LF	2	2.46	12.14	<0.0001
	Food				
	at HT	2	0.78	3.84	0.0243
	at MT	2	0.14	0.70	0.5003
	at LT	2	2.94	14.51	<0.0001
Error	116	0.20			
Body weight	Temperature				
	at HF	2	0.32	15.84	<0.0001
	at MF	2	2.31	113.93	<0.0001
	at LF	2	0.53	26.47	<0.0001
	Food				
	at HT	2	1.30	64.00	<0.0001
	at MT	2	0.46	22.60	<0.0001
	at LT	2	0.27	13.35	<0.0001
Error	113	0.02			

表四、野外操控下，食物量影響蝌蚪 42 期和 46 期的變態體長、體重與蝌蚪期的單因子多變量分析（one-way ANOVA）結果摘要表。表中 body length at 42 及 46 分別表示蝌蚪在 42 期及 46 期的體長結果，body weight at 42 及 46 分別表示蝌蚪在 42 期及 46 期的體重結果。

Variables	Source	df	SS	MS	F	P
Body length at 42	Food	2	2.56	1.28	27.4	<0.0001
	Error	21	0.98	0.05		
	Total	23	3.54			
Body length at 46	Food	2	0.24	0.12	26.13	<0.0001
	Error	19	0.09	0.004		
	Total	21	0.32			
Body weight at 42	Food	2	0.24	0.12	23.96	<0.0001
	Error	20	0.99	0.005		
	Total	22	0.34			
Body weight at 46	Food	2	0.07	0.04	8.07	0.0029
	Error	19	0.08	0.004		
	Total	21	0.15			
Larval period	Food	2	23064	11532	29.86	<0.0001
	Error	21	8109.7	386.18		
	Total	23	31173.7			

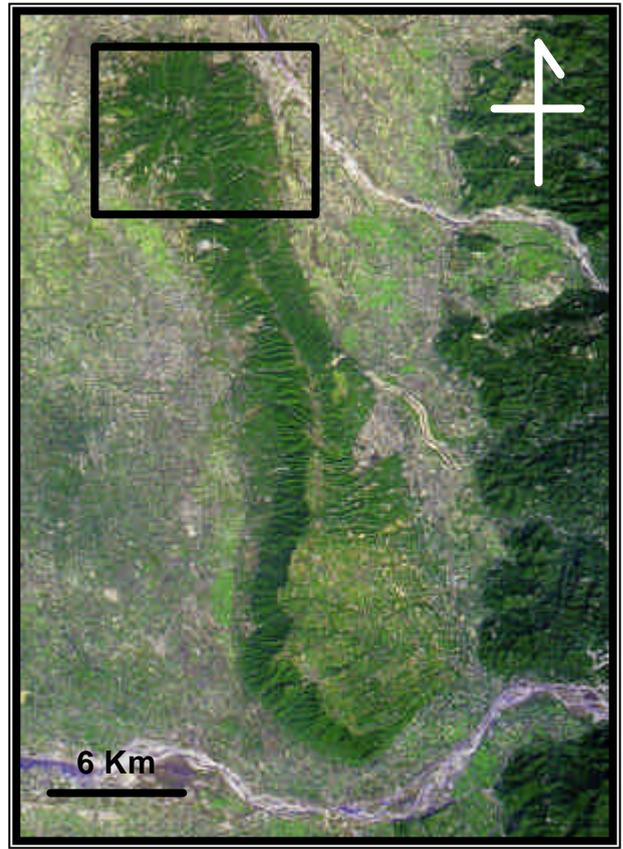
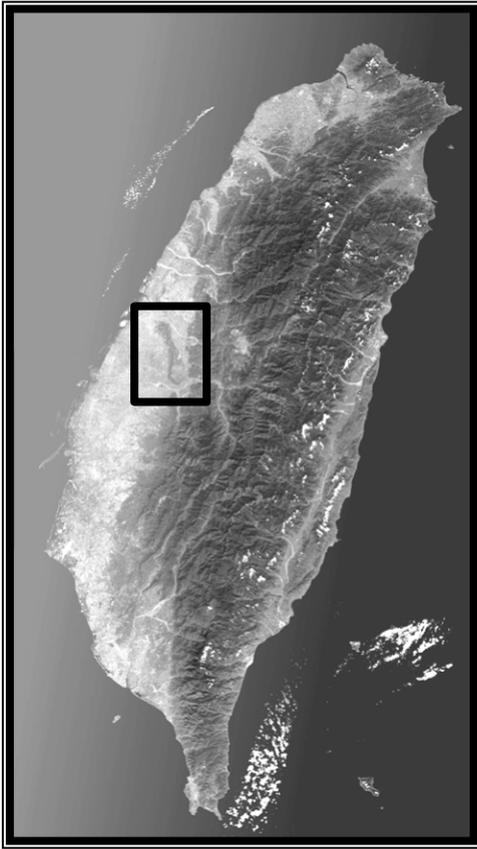
表五、實驗室操控下，溫度與食物量影響小蛙跳躍與脂肪含量的兩因子共變數分析（two-way ANCOVA）結果摘要表。表中 Jumping 代表跳躍距離，Max Jump 代表最大跳躍距離。跳躍表現以個體 46 期小蛙的濕重（Mass）作為共變數，體內脂肪含量以 46 期小蛙去除體內脂肪後的乾重（LDM, lean dry mass）作為共變數。

Variables	Source	df	MS	F	P
Jumping	Temperature	2	172.75	17.81	<0.0001
	Food	2	58.47	6.03	0.0038
	Temperature×food	4	129.78	13.38	<0.0001
	Covariate:Mass	1	66.78	6.89	0.0106
	Error	72	9.70		
ANCOVA for homogeneity of regression slopes				2.05	0.0539
Max Jump	Temperature	2	157.14	13.31	<0.0001
	Food	2	96.33	8.16	0.0006
	Temperature×food	4	173.92	14.73	<0.0001
	Covariate:Mass	1	56.12	4.75	0.0325
	Error	72	11.81		
ANCOVA for homogeneity of regression slopes				2.74	0.0115
Lipid	Temperature	2	83.91	3.34	0.04
	Food	2	56.09	2.23	0.1133
	Temperature×food	4	42.40	1.69	0.16
	Covariate:LDM	1	887.54	35.29	<0.0001
	Error	91	25.15		
ANCOVA for homogeneity of regression slopes				0.67	0.7151

表六、野外操控下，食物量影響小蛙跳躍與脂肪含量的單因子共變數分析

(one-way ANCOVA) 結果摘要表。表中 Jumping 代表平均跳躍距離，Max Jump 代表最大跳躍距離。跳躍表現以個體 46 期小蛙的濕重 (Mass) 作為共變數，體內脂肪含量以 46 期小蛙去除體內脂肪後的乾重(LDM, lean dry mass) 作為共變數。

Variables	Source	df	MS	F	P
Jumping	Food	2	109.20	70.98	<0.0001
	Covariate:Mass	1	1.76	1.15	0.2992
	Error	17	1.54		
ANCOVA for homogeneity of regression slopes				0.21	0.8126
Max Jump	Food	2	121.80	53.42	<0.0001
	Covariate:Mass	1	2.44	1.07	0.3152
	Error	17	2.28		
ANCOVA for homogeneity of regression slopes				0.30	0.7424
Lipid	Food	2	42.40	9.72	0.0015
	Covariate:LDM	1	21.61	4.95	0.0399
	Error	17	4.36		
ANCOVA for homogeneity of regression slopes				0.11	0.8935



圖一、八卦山脈地理位置與調查樣點。左圖為台灣衛星空照圖，圖中黑色方形框內為八卦山台地位置；右圖為八卦山台地衛星空照圖，圖中的黑色方形框為調查樣點所在區域（圖片出處來源：台灣全島全解析影像，國立中央大學太空及遙測研究中心）。

(a) 1 號池



(b) 2 號池



(c) 3 號池



(d) 4 號池



(e) 5 號池



(f) 6 號池



(g) 7 號池



(h) 8 號池



(i) 9 號池



(j) 10 號池



(k) 11 號池



(l) 12 號池



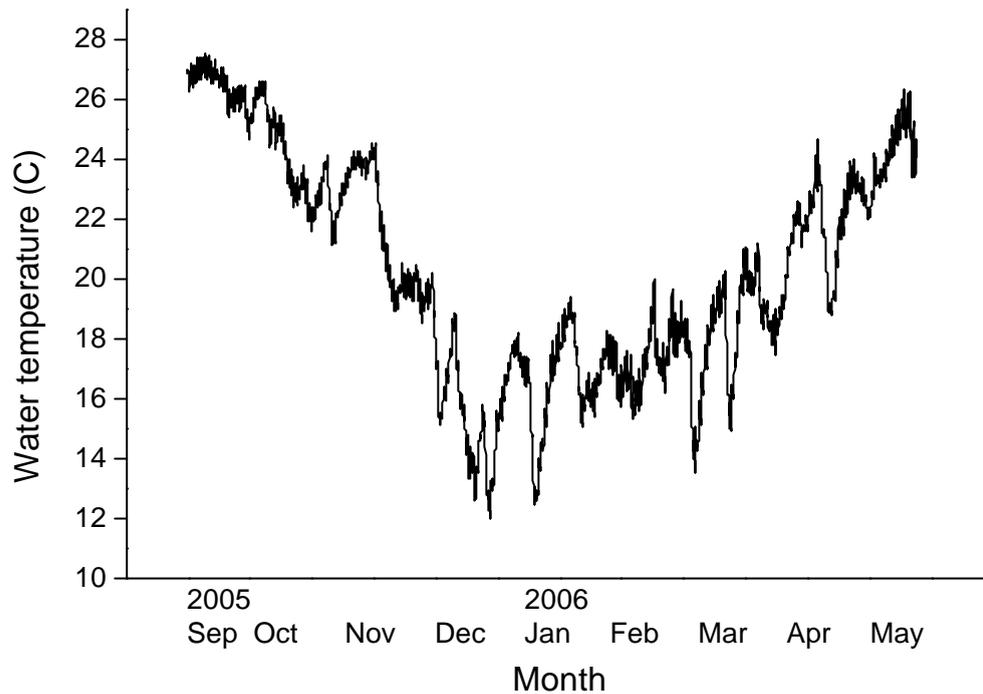
(m) 13 號池



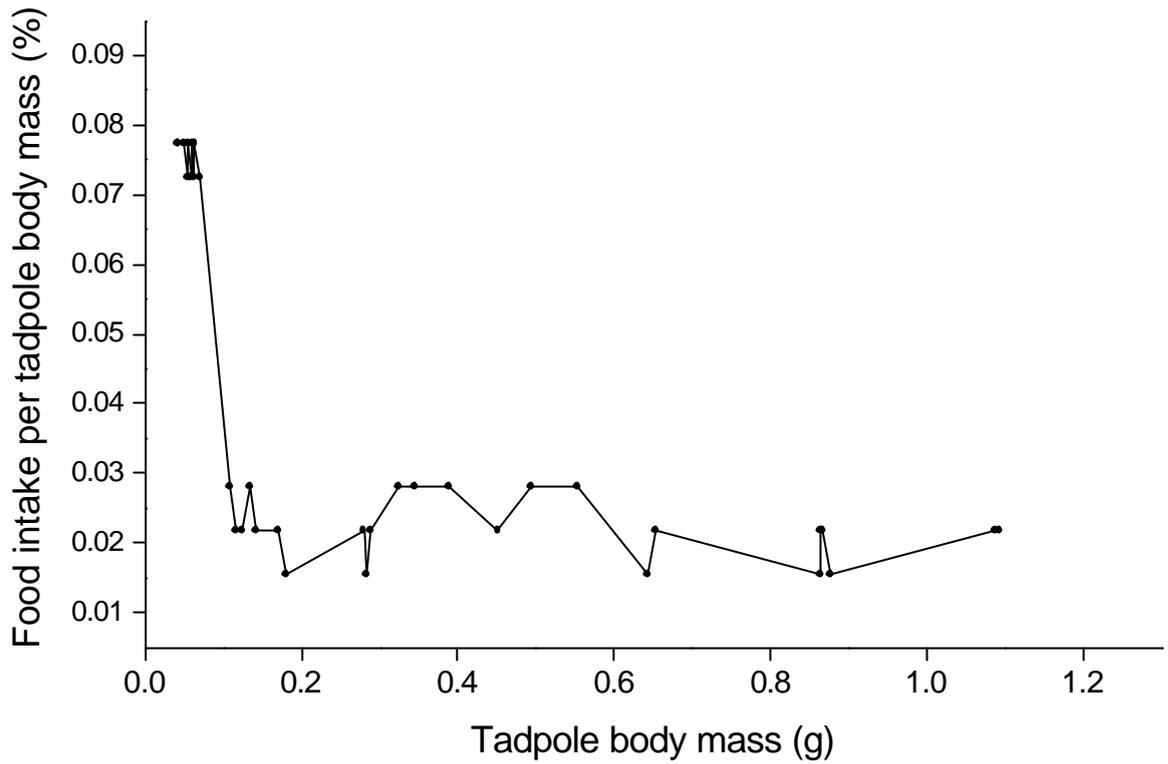
(n) 14 號池



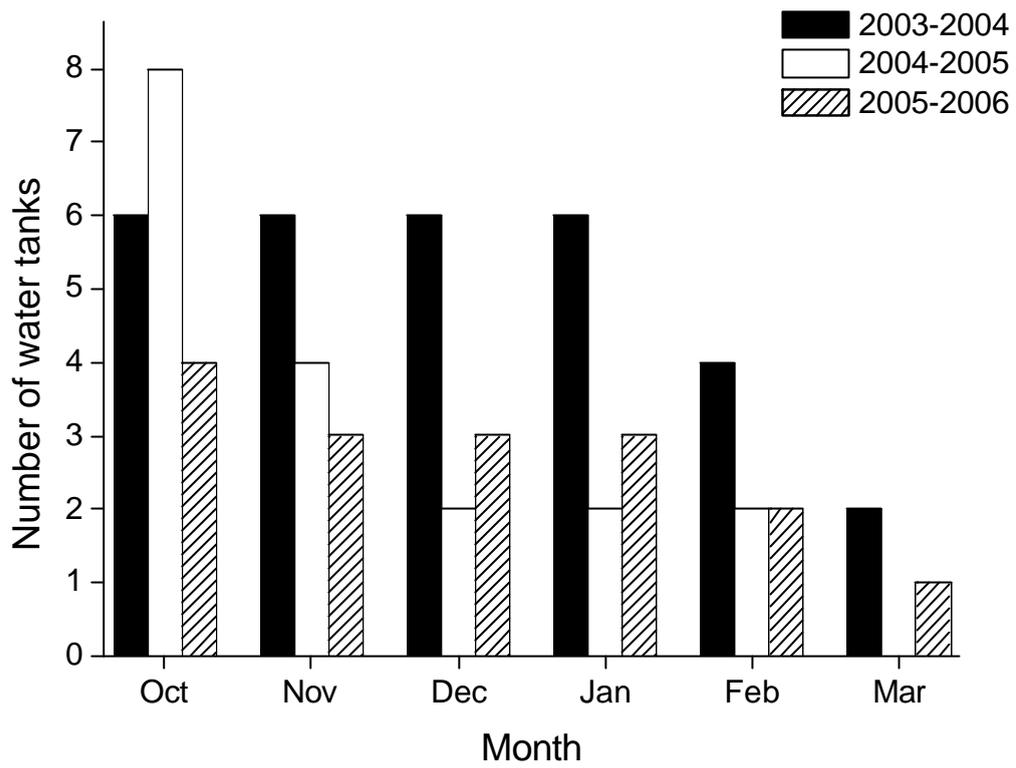
圖二、八卦山台地 14 個調查樣點水池。



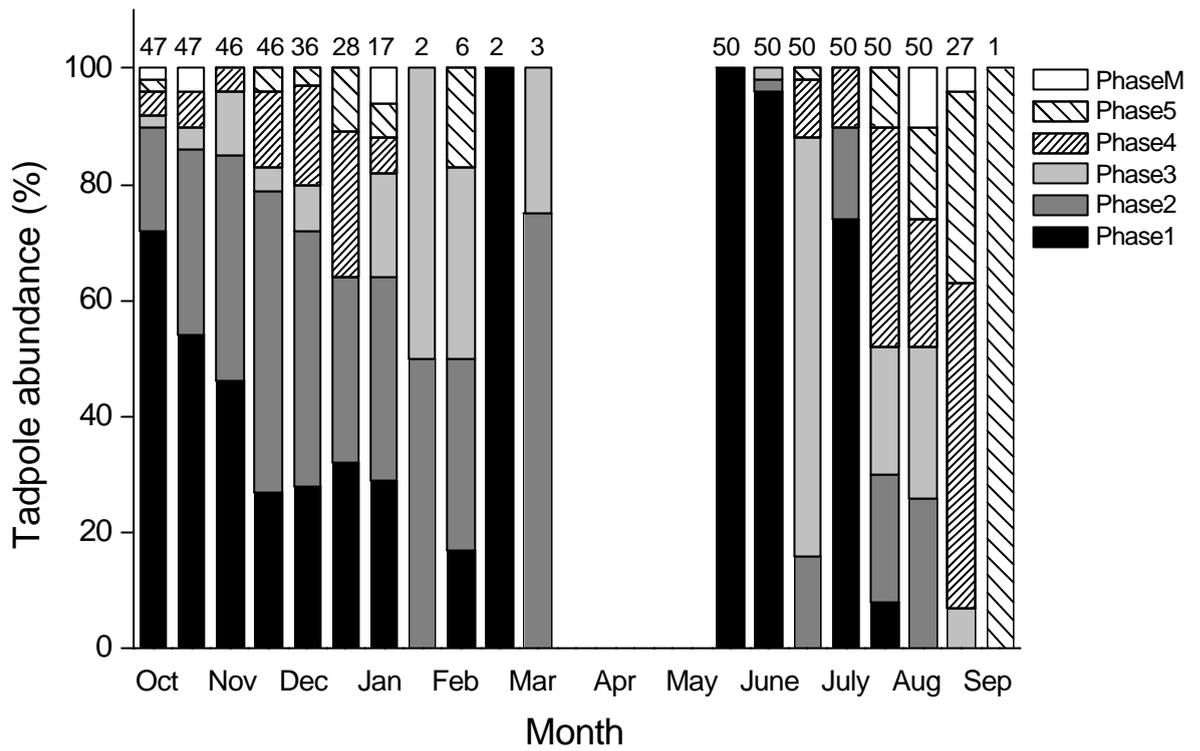
圖三、2005年9月至2006年5月，八卦山地區水池水溫變化圖。水溫數值是以水溫紀錄器以一小時為間隔，紀錄三個水池樣點的水溫再加以平均值而得，所記錄的三個水池分別為5號、10號與12號水池。



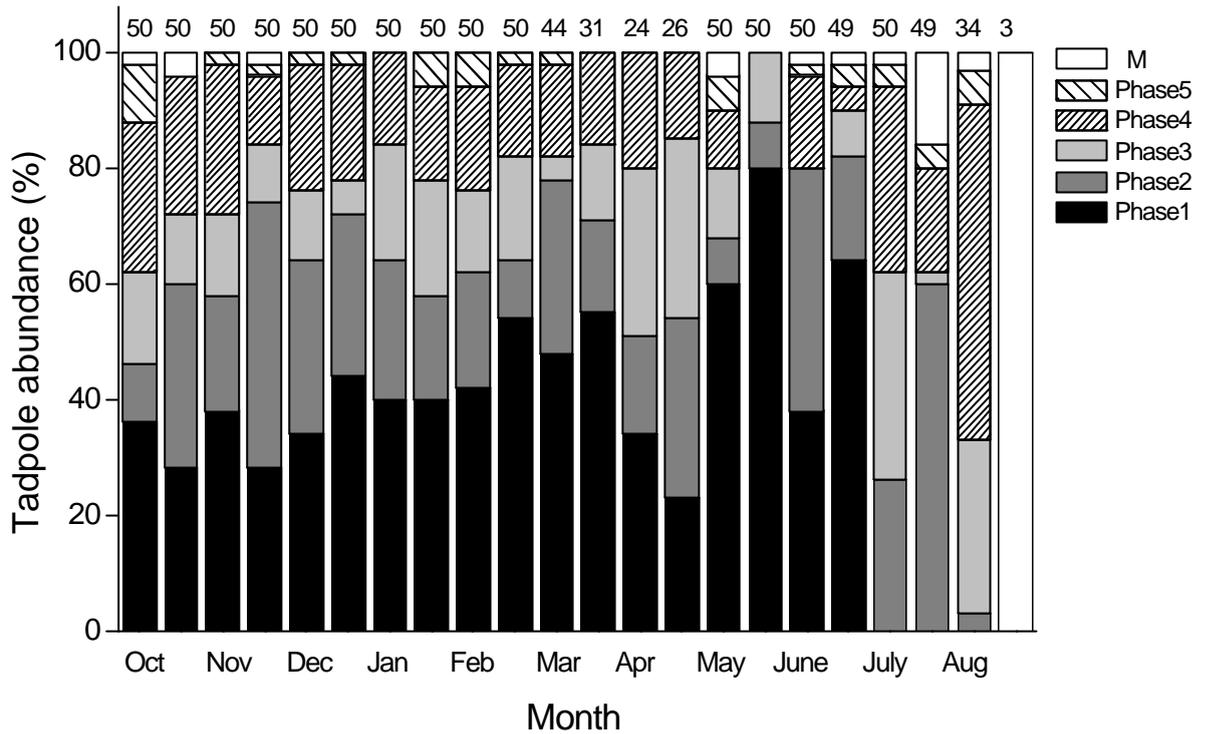
圖四、不同體重與發育期的蝌蚪在 26 溫度下，進食飽足量與本身體重的關係。圖中數值為蝌蚪每天的進食飽足量除以本身體重的百分比，可以發現蝌蚪體重 0.1g 為其分界線，故計算蝌蚪進食飽足量的百分比時，將之分群為體重小於 0.1 克的蝌蚪，與大於 0.1g 的蝌蚪的進食飽足量平均值。



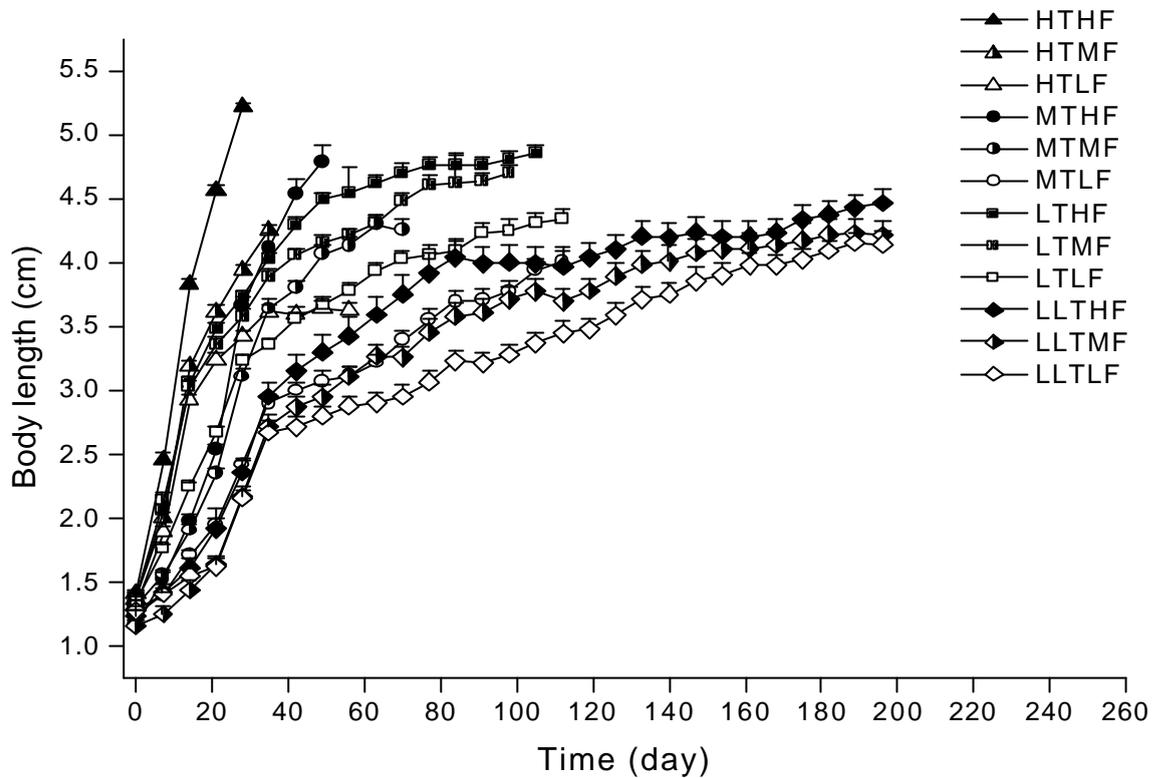
圖五、2003 年至 2006 的 10 月至翌年 3 月，存有越冬蝌蚪的水池數量。



圖六、2003年10月至2004年9月，1號池白額數蛙蝌蚪發育期數組成百分比。柱狀上方的數字為當次調查取樣的蝌蚪數量，此水池在2003年冬天屬於持續發育類型的水池。

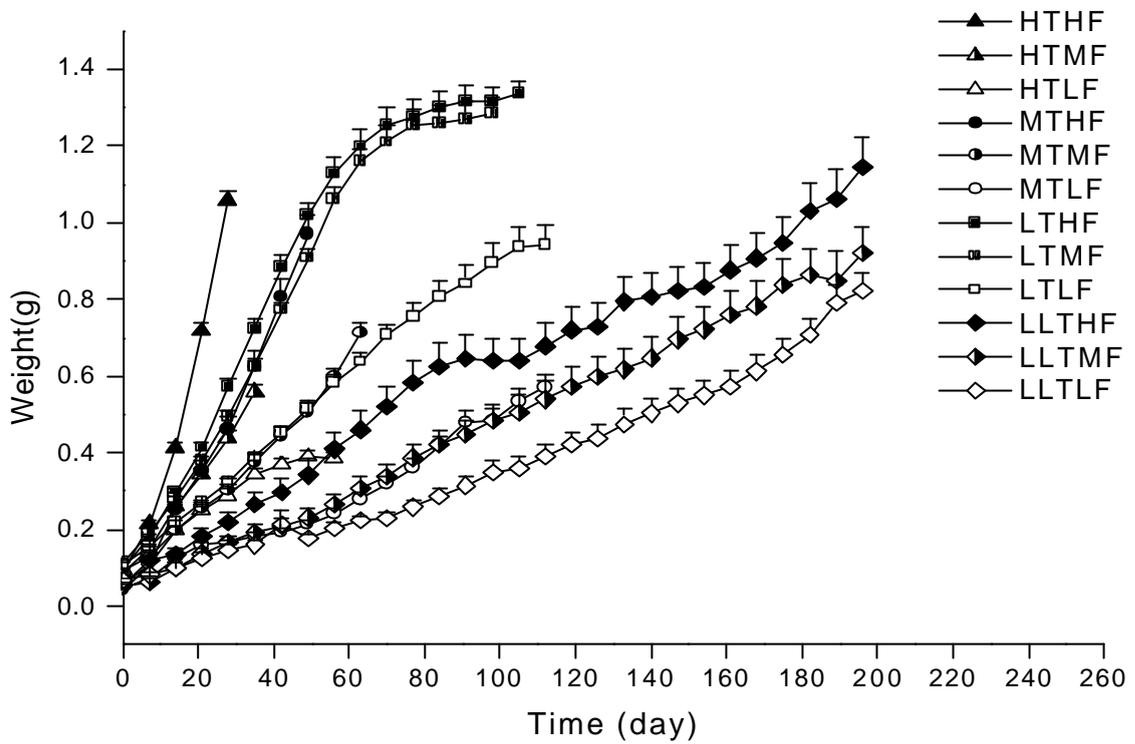


圖七、2003 年 10 月至 2004 年 9 月，5 號池白額數蛙蝌蚪發育期數組成百分比。柱狀上方的數字為當次調查取樣的蝌蚪數量，此水池 2003 年冬天屬於緩慢發育類型的水池。



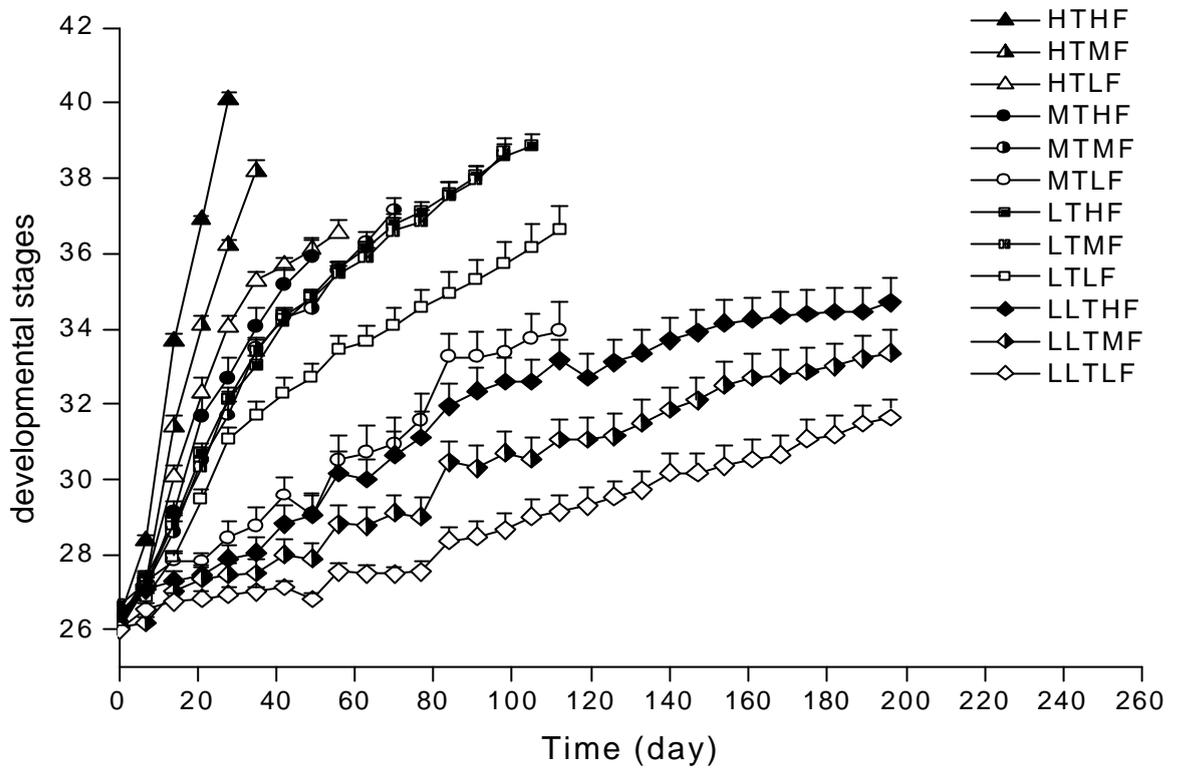
圖八、控溫箱溫度與食物量對秋季蝌蚪體長變化的影響。

各處理組的體長數值為平均值 + SE，數據消失表示處理中有一隻個體達到變態時，該處理整組視為已達變態，之後的數據將不再納入呈現。本實驗的開始時間為 9 月 23 日，結束時間為翌年 4 月 23 日。



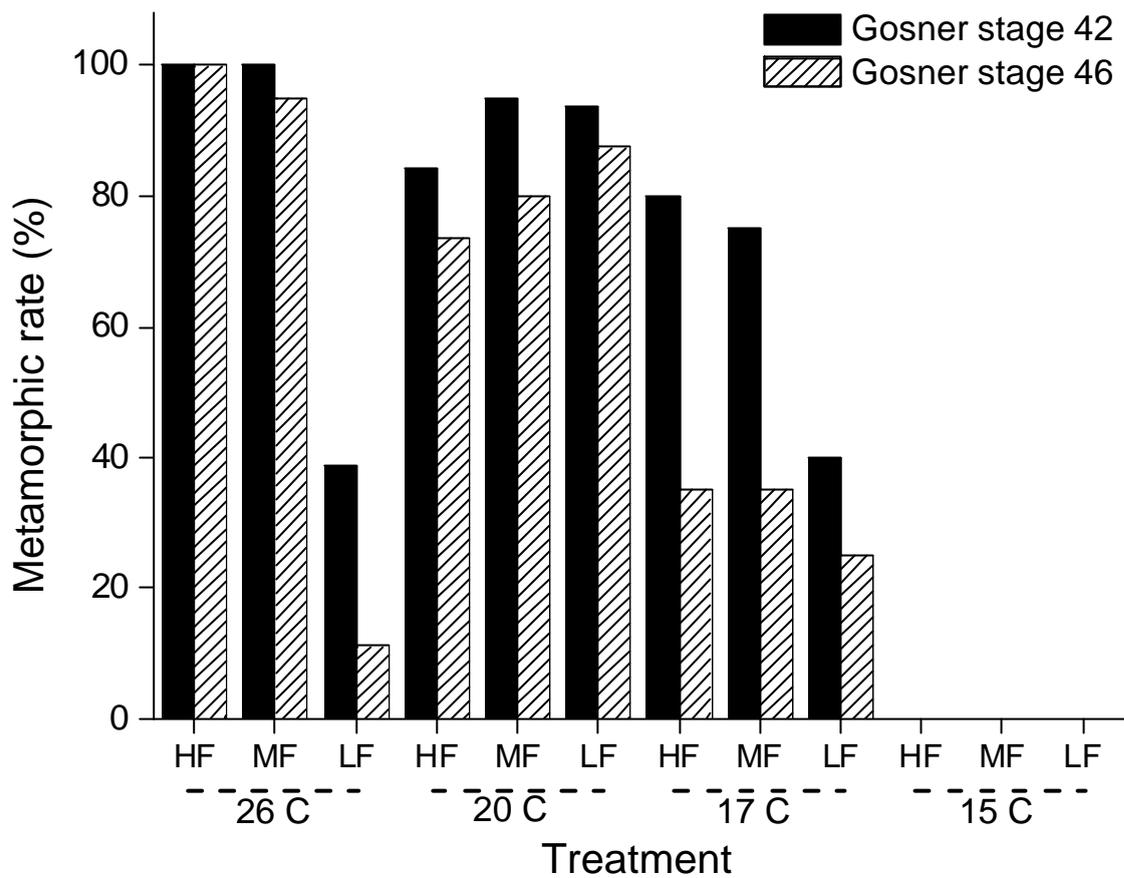
圖九、控溫箱溫度與食物量對秋季蝌蚪體重變化的影響。

各處理組的體重數值為平均值 + SE，數據消失表示處理中有一隻個體達到變態時，該處理整組視為已達變態，之後的數據將不再納入呈現。本實驗的開始時間為 9 月 23 日，結束時間為翌年 4 月 23 日。

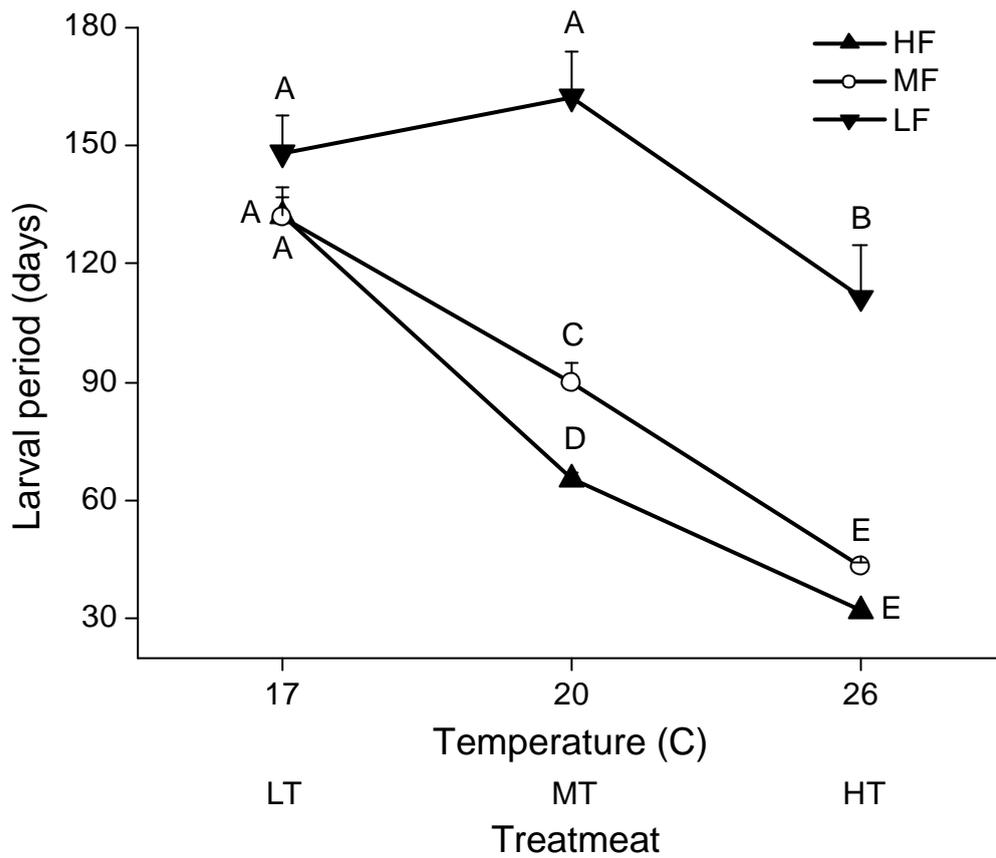


圖十、控溫箱溫度與食物量對秋季蝌蚪發育變化的影響。

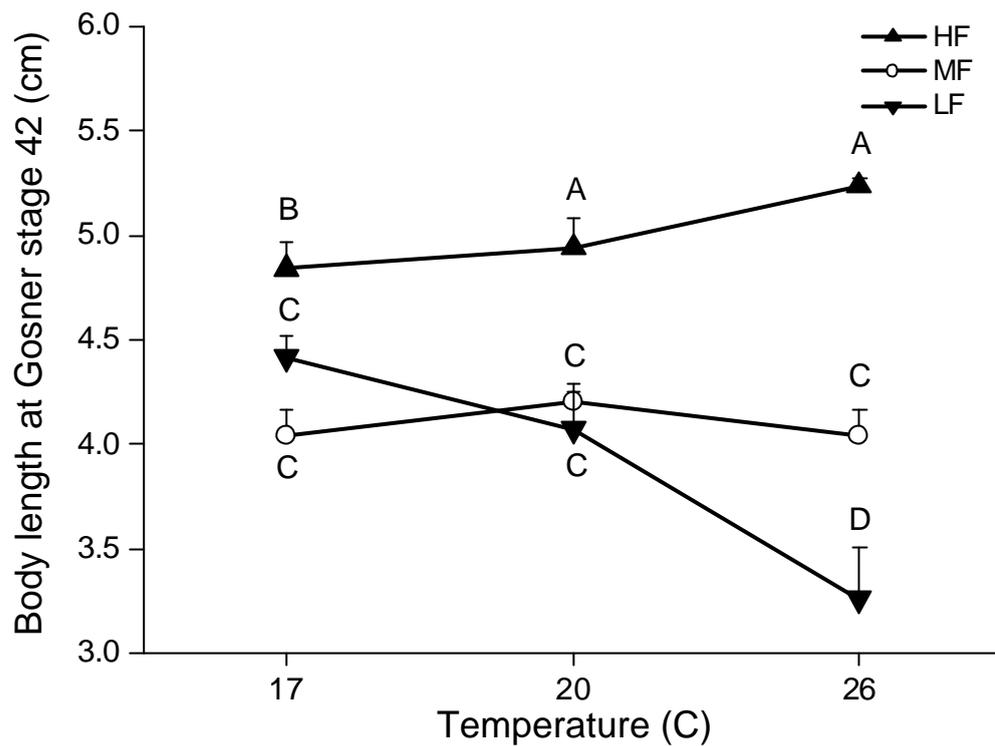
各處理組的發育期數值為 Gosner stage 平均值 + SE，數據消失表示處理中有一隻個體達到變態時，該處理整組視為已達變態，之後的數據將不再納入呈現。本實驗的開始時間為 9 月 23 日，結束時間為翌年 4 月 23 日。



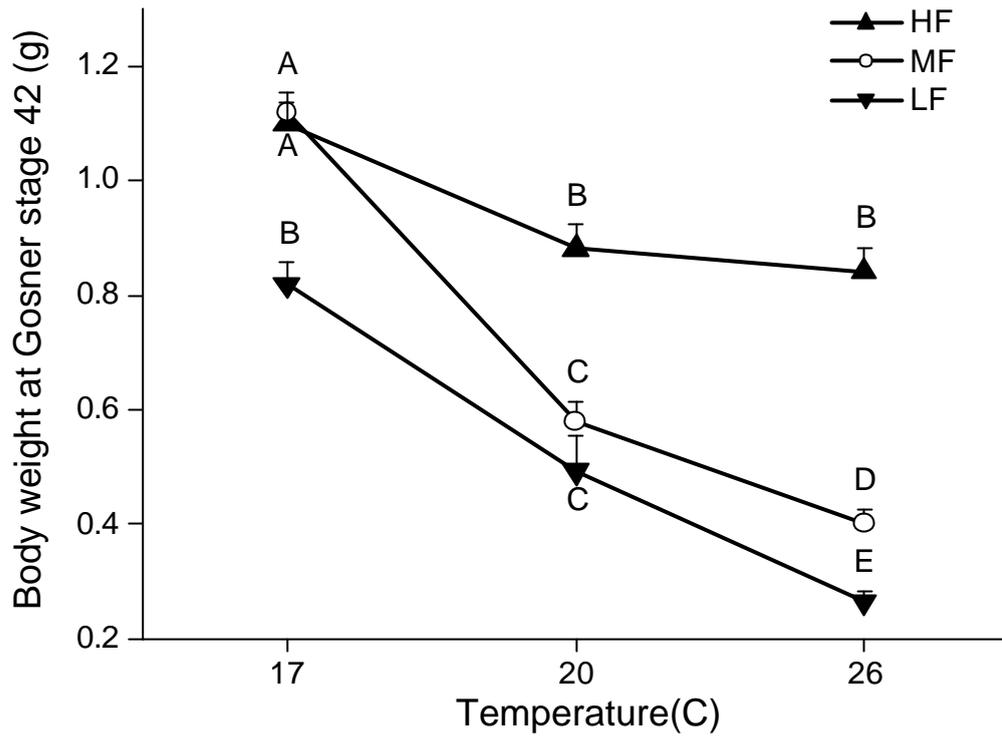
圖十一、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪在 Gosner stage 42 與 46 期的變態比率。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量。



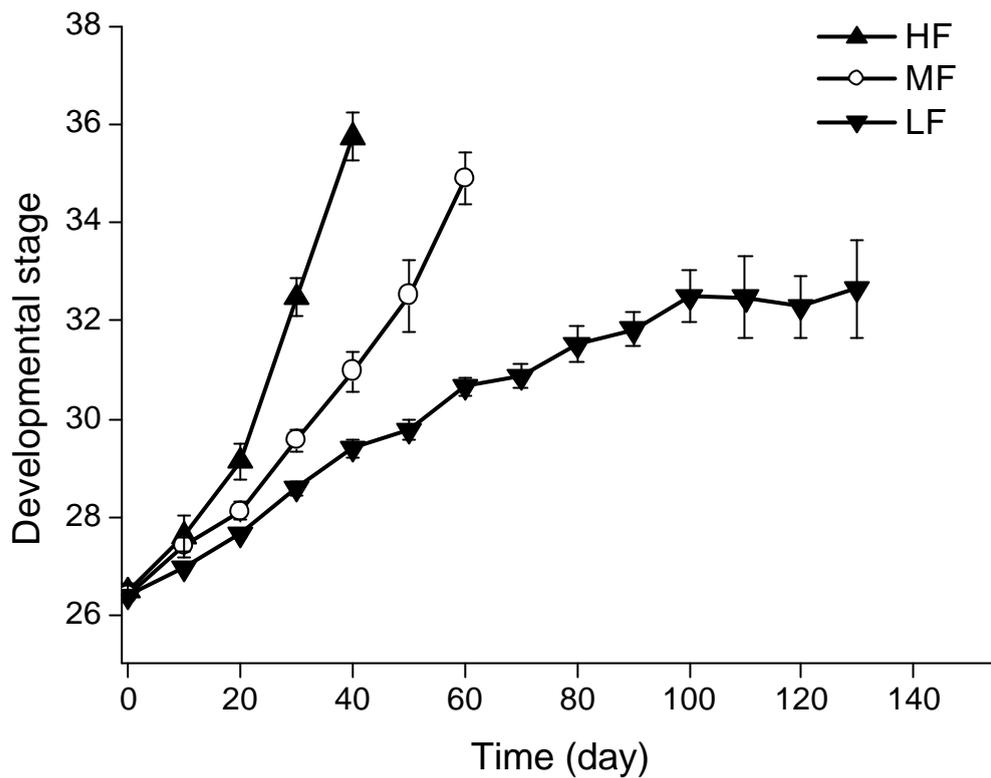
圖十二、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪期長短的比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的蝌蚪期數值為平均值 + SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，不同的英文字母表示處理間達顯著差異。



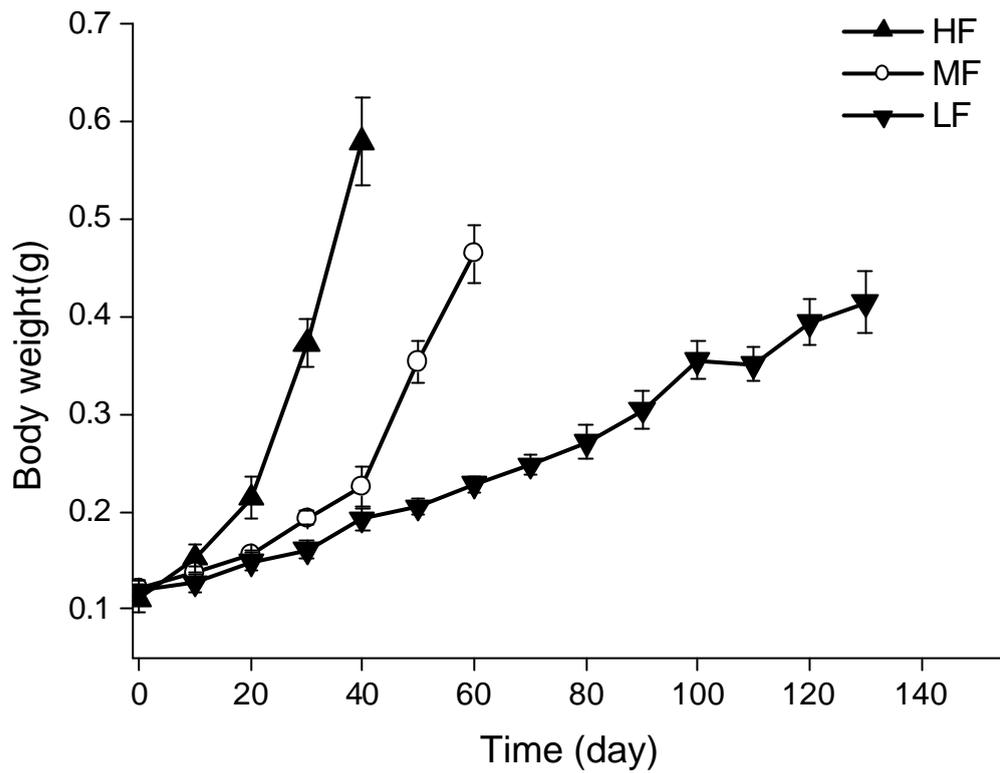
圖十三、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪在 Gosner stage 42 期的體長比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的變態體長數值為平均值 + SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，不同的英文字母表示處理間達顯著差異。



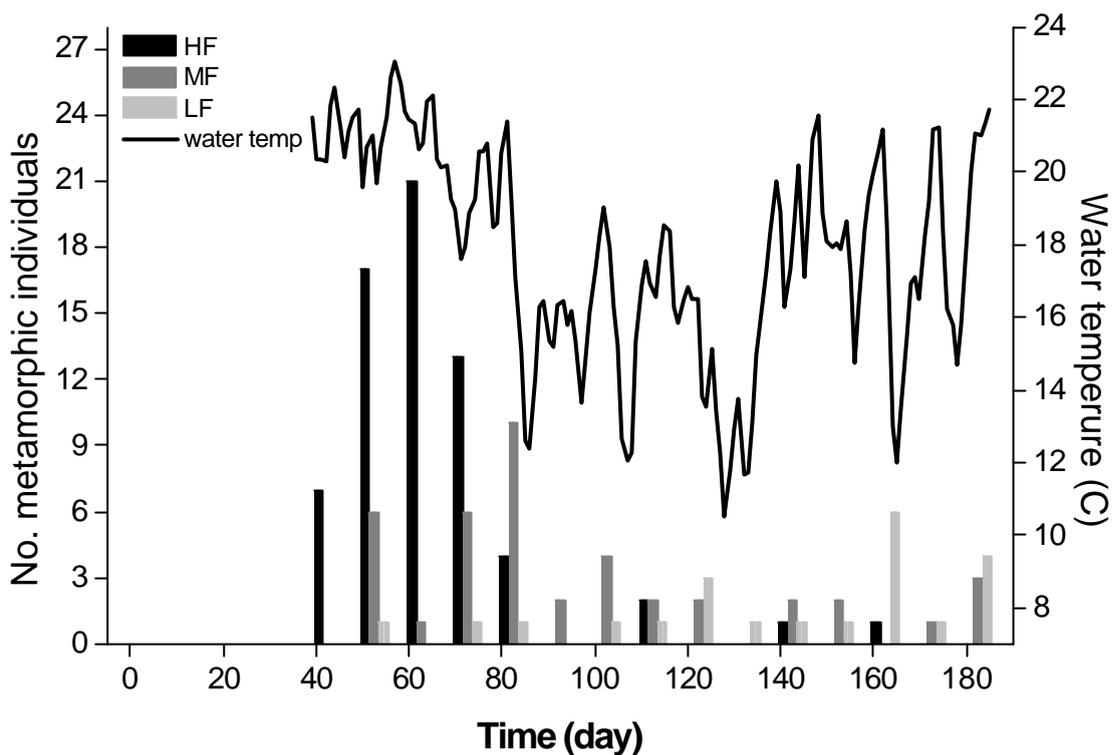
圖十四、控溫箱溫度與食物量各處理組，蝌蚪在 Gosner stage 42 期的體重比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的變態體重數值為平均值 + SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，不同的英文字母表示處理間達顯著差異。



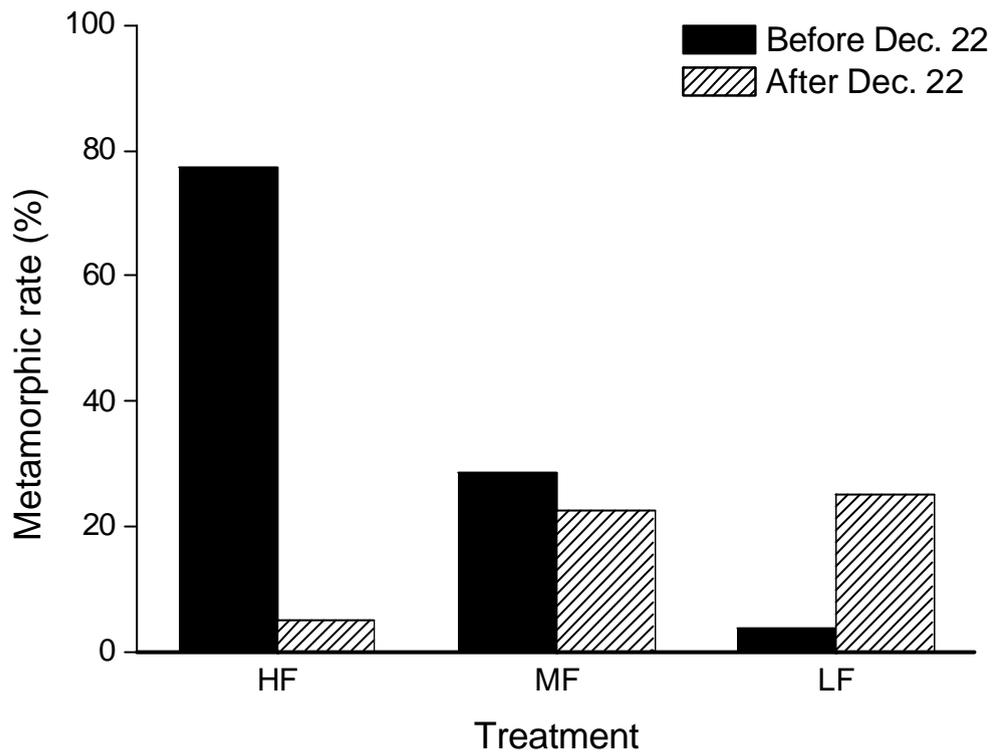
圖十五、野外模擬實驗下，食物量對秋季蝌蚪發育期數變化的影響。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的發育期數數值為平均值 \pm SE，水桶中若有一隻蝌蚪到達變態，則該桶的數據停止納入計算，故數據消失表示處理中八個水桶皆已有至少一隻個體達到變態。本實驗的開始時間為 9 月，結束時間為翌年 4 月。



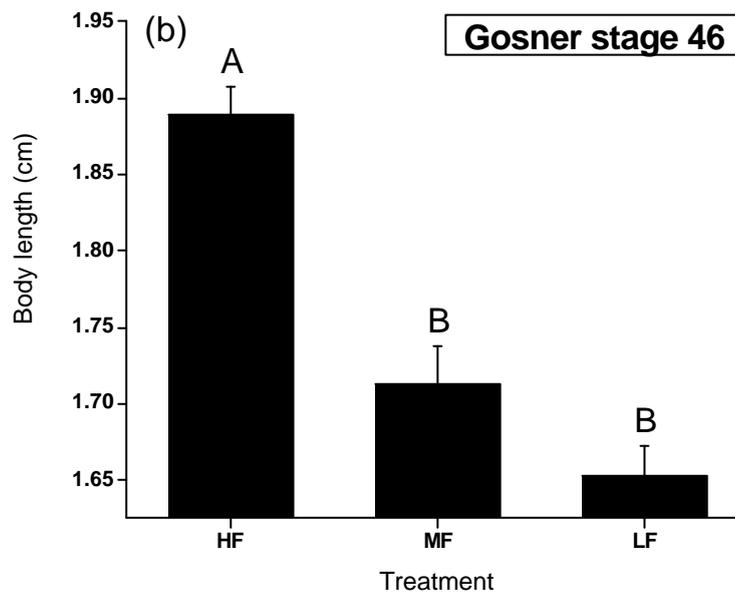
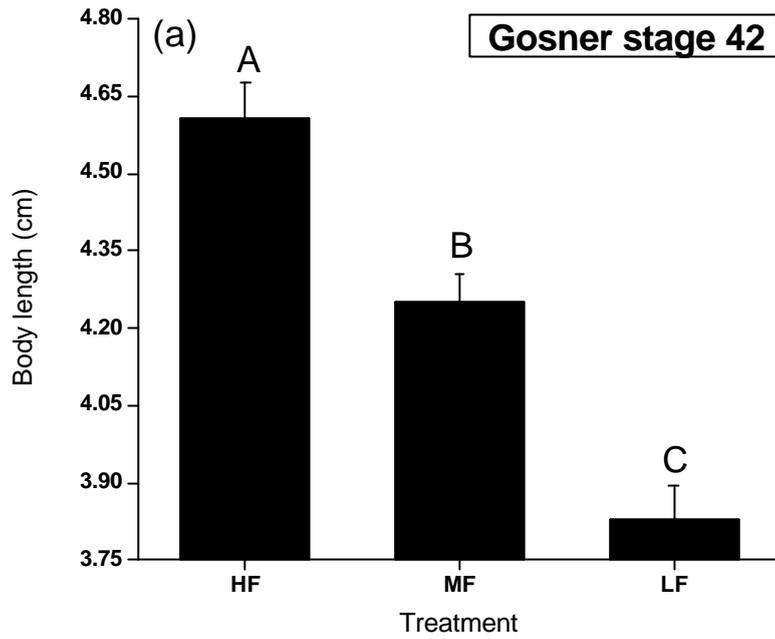
圖十六、野外模擬實驗下，食物量對秋季蝌蚪體重變化的影響。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的體重數值為平均值 \pm SE，水桶中若有一隻蝌蚪到達變態，則該桶的數據停止納入計算，故數據消失表示處理中八個水桶皆已有至少一隻個體達到變態。本實驗的開始時間為 9 月，結束時間為翌年 4 月。



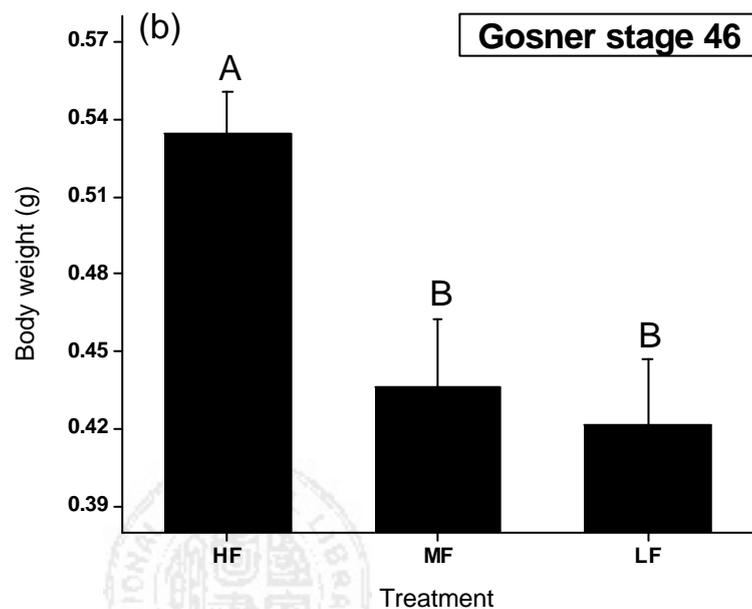
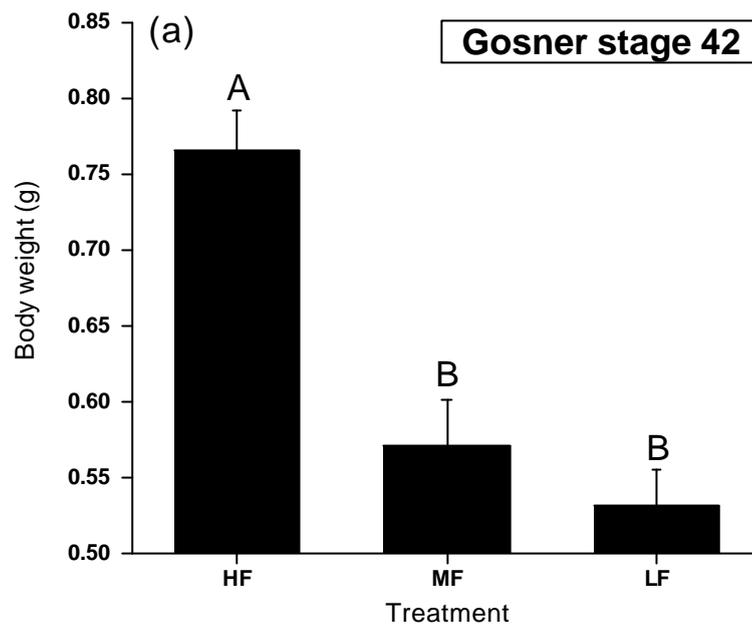
圖十七、野外模擬實驗下，環境之水溫變化與不同食物量處理組達到變態的時間及隻數分布圖。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，實線為水溫記錄器所測得的三個水桶的水溫平均值，在 2006 年 11 月開始隨機放入實驗中的三個水桶中，採每個小時紀錄一次的方式，水溫紀錄至實驗結束。



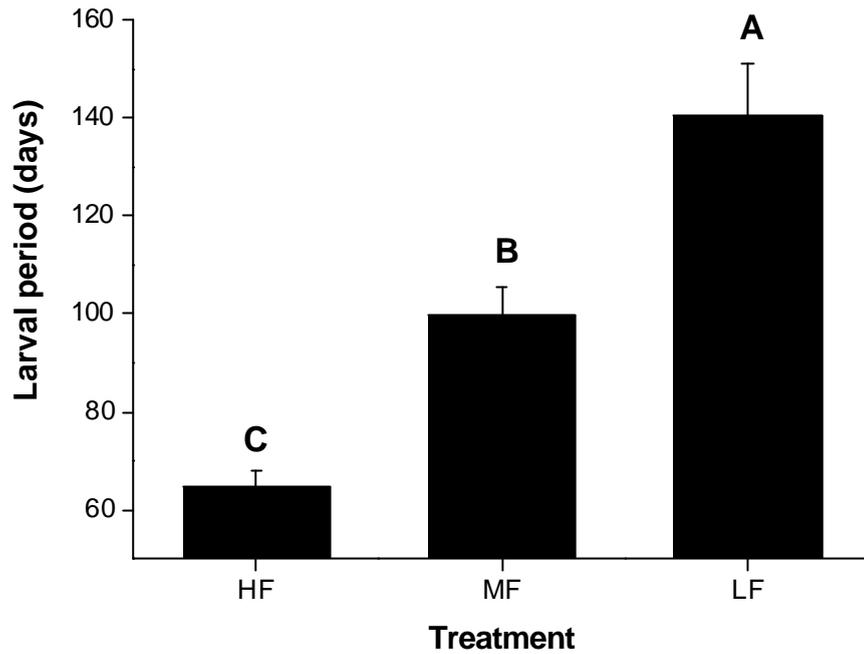
圖十八、野外模擬實驗下，各食物量處理組在 2006 年冬至（12 月 22 日）前後的變態比率比較。每個處理組 8 個重複（ $n=8$ ），每個重複內有 10 隻蝌蚪，實驗中死亡與實驗結束後仍未變態的蝌蚪不納入結果與統計分析中。



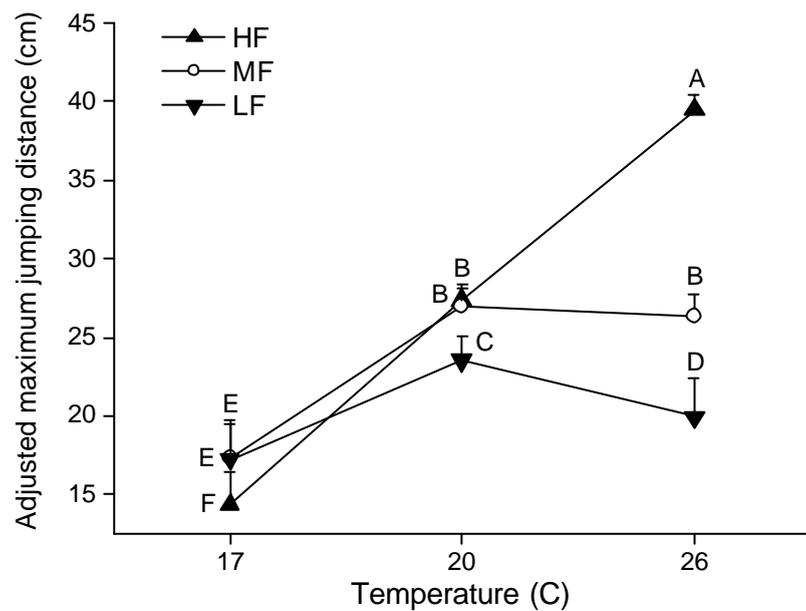
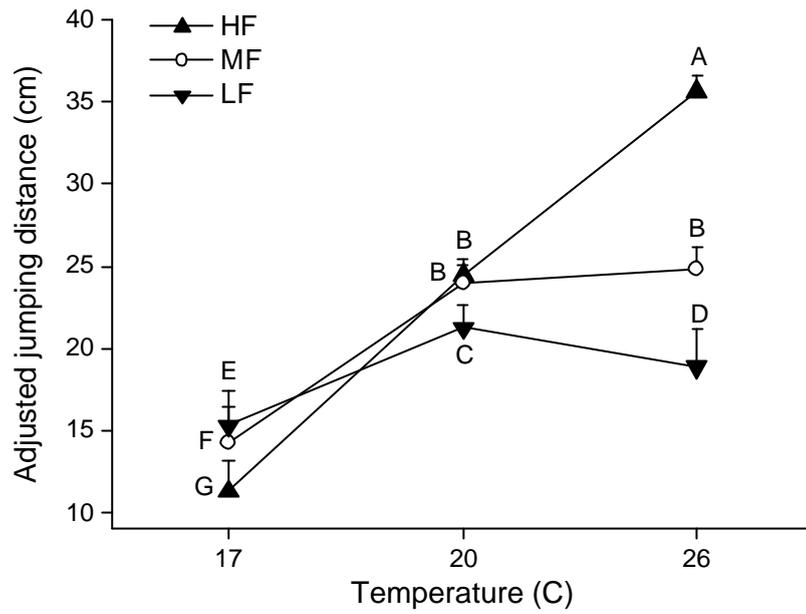
圖十九、野外模擬實驗下，各食物量處理組在 Gosner stage 42 與 46 期的體長比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的體長數值為平均值 \pm SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，不同的英文字母表示處理間達顯著差異。



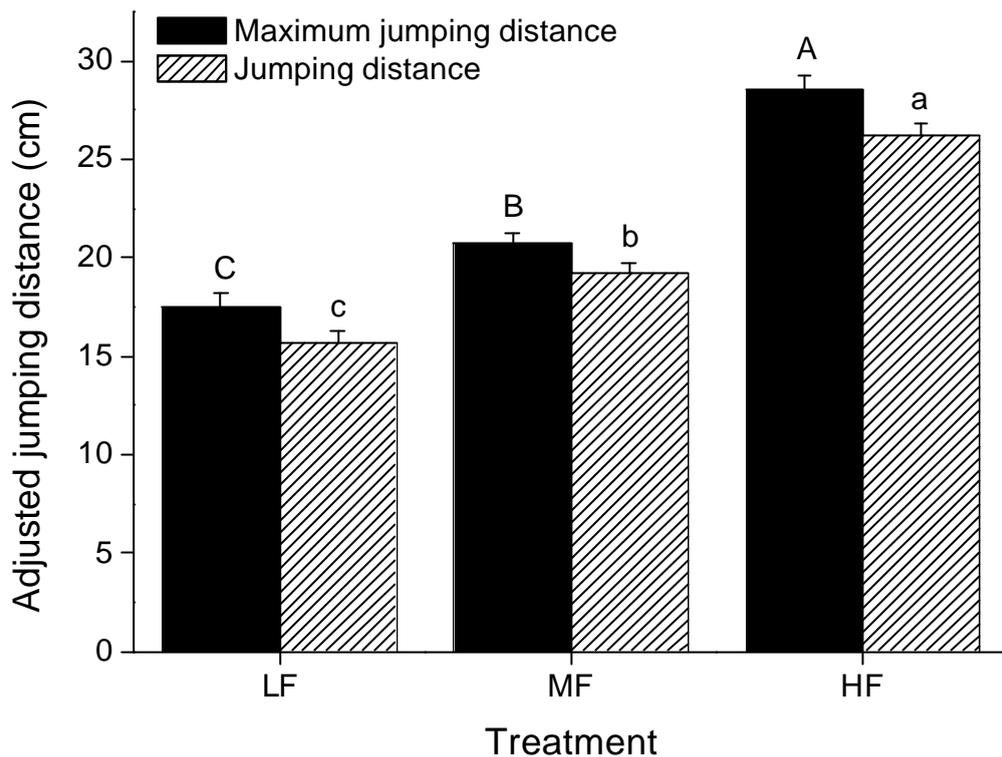
圖二十、野外模擬實驗下，各食物量處理組在 Gosner stage 42 與 46 期的體重比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的體重數值為平均值 \pm SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，不同的英文字母表示處理間達顯著差異。



圖二十一、野外模擬實驗下，各食物量處理組的蝌蚪期比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，各處理組的蝌蚪期數值為平均值 \pm SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，不同的英文字母表示處理間達顯著差異。

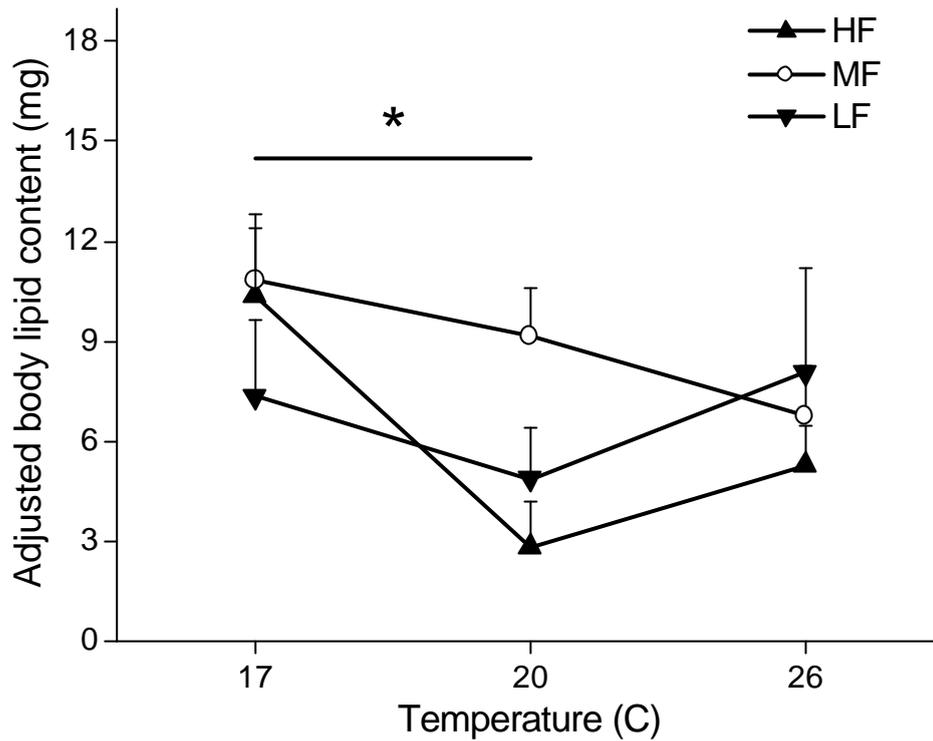


圖二十二、控溫箱溫度與食物量各處理組，平均與最大跳躍距離比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，跳躍表現以 46 期小蛙濕重作為共變數，各處理組數值為平均值 + SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果。

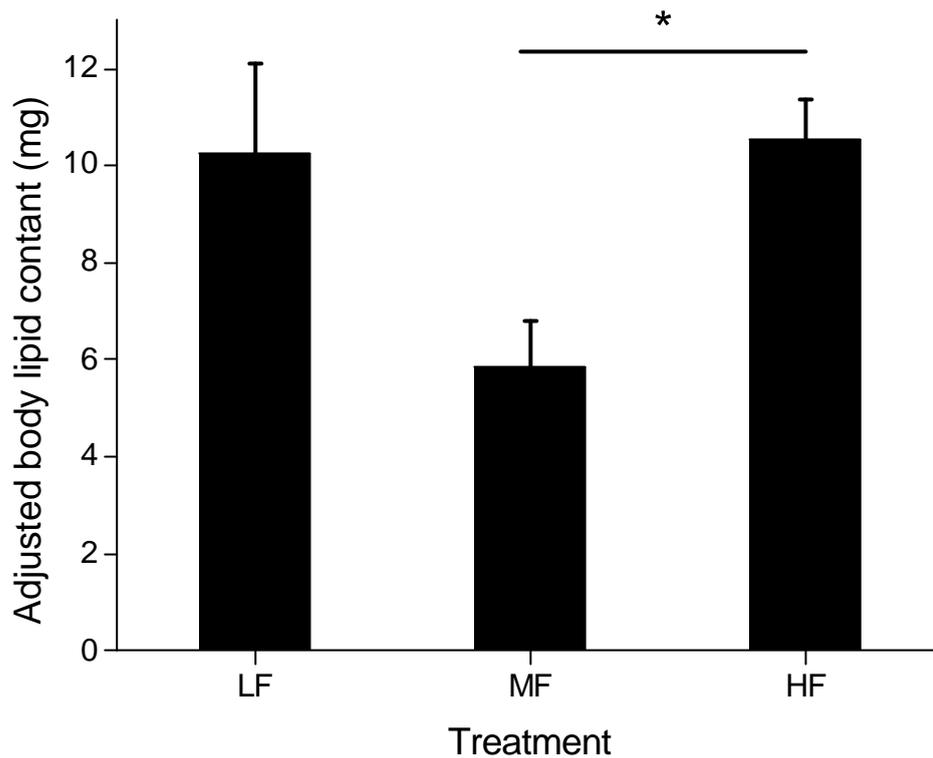


圖二十三、野外模擬實驗下，各食物量處理組平均與最大跳躍距離比較。

圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，跳躍表現以 46 期小蛙濕重作為共變數，各處理組數值為平均值 \pm SE，其上的英文字母表示具有顯著差異後，進行事後比較的分群結果，大寫與小寫的英文字母分別代表最大跳躍距離與跳躍距離的分群結果。

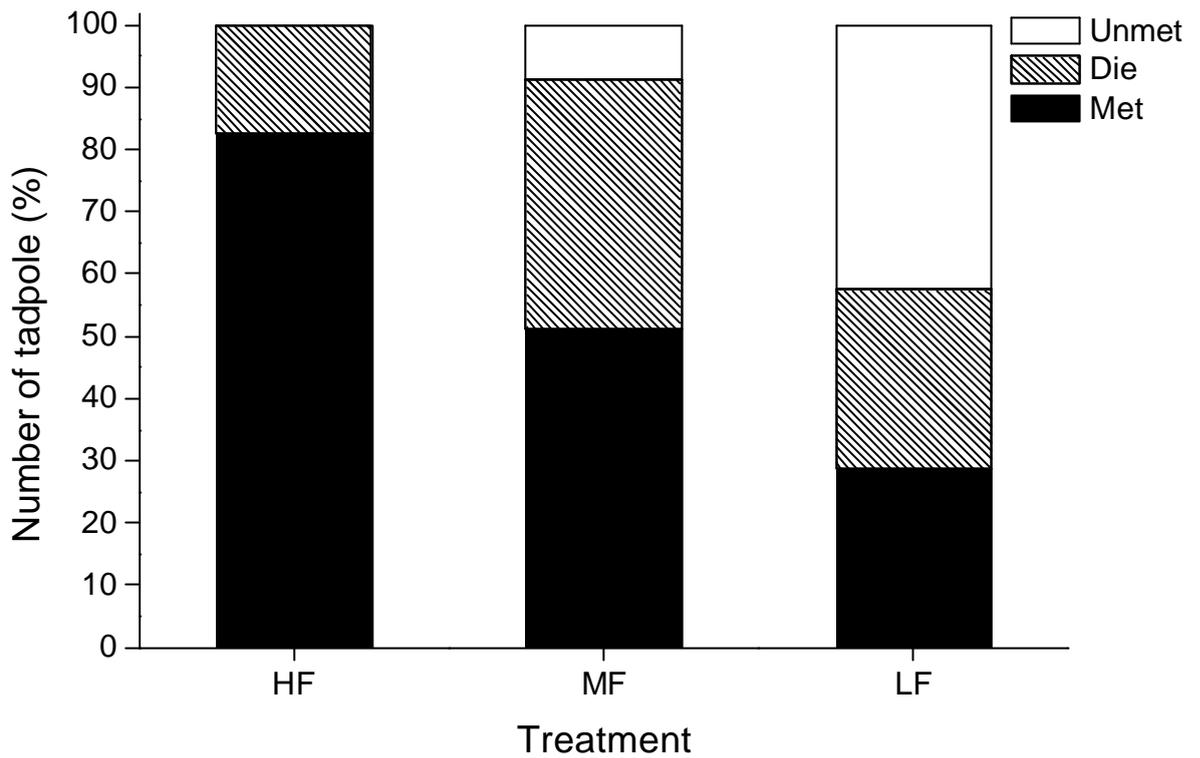


圖二十四、控溫箱溫度與食物量各處理組，小蛙體內脂肪含量比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，體內脂肪含量以 46 期小蛙去除體內脂肪後的乾重作為共變數，各處理組數值為平均值 + SE，食物量對於小蛙脂肪含量則無顯著影響，溫度對於小蛙脂肪含量的影響則達顯著差異：低溫下的小蛙體內脂肪含量顯著高於中溫組，故在圖上以線段表示兩組之間的差異。



圖二十五、野外模擬實驗下，各食物量處理組小蛙體內脂肪含量比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，體內脂肪含量以 46 期小蛙去除體內脂肪後的乾重作為共變數，各處理組數值為平均值 + SE，事後比較發現小蛙體內脂肪含量在高食物量顯著大於中食物量組，低食物量組與中食物量組則無顯著差異，故在圖上以線段表示兩組之間的差異。

。



圖二十六 野外模擬實驗下，各食物量處理組在四月實驗結束時的未變態、死亡、變態率之比較。圖中 HF、MF、LF 分別代表高、中、低食物量，Unmet、Die、Met 分別表示未達變態的比率、死亡比率、達變態的小蛙比率。

個人資料

姓名：徐睿伶

通訊：

E-mail - arvalis2626@yahoo.com.tw

永久電話 - 02-26810828

學歷：

東海大學生命科學系 碩士畢業

東海大學生物系 學士畢業

台北市立大同高級中學

台北縣私立聖心女中

經歷：

2007 年台中縣私立明道中學生物科實習教師

2007 年參加動物行為研討會論文發表

2005 年參加 Center for Tropical Forest Science of the Smithsonian Tropical Research Institute (CTFS-AA Field Biology Course) 舉辦之國際熱帶生物課程

2002 年台北市立動物園兩棲爬蟲館暑期實習生

2001 年國立科學博物館爬行動物組暑期實習生

研討會論文：

徐睿伶、關永才。2007。台灣八卦山台地白額樹蛙蝌蚪之越冬研究。頁 159。

2007 動物行為暨生態研討會 - 中國生物學會聯合年會。花蓮：國立花蓮教育大學。