

前言

產卵地點的選擇(Oviposition site selection)對於動物生殖成功具有重要的影響，因為選擇的結果將會影響到窩卵的孵化、子代的存活與成長以及親代的適存度(fitness)，所以在生存的壓力下，動物應具有評估並選擇合適產卵場所的能力。許多有關於產卵水域特徵的非生物因子(如水域的形狀、大小、溫度等)以及生物因子(如掠食者或是競爭者的存在等)，都會影響動物的選擇利用。對於兩棲類動物而言，因為幼體(蝌蚪)生活在水體中，而水體特性易受環境因子的影響而改變，例如溫度高低、養分多寡、以及水體是否乾涸等，均會直接地影響到蝌蚪的生存與成長。

在自然界中，目前發現約有 103 種無尾目動物利用容器積水池(phytotelmata)做為生殖場所(Lehtinen et al., 2004)，而 Stewart & Pough (1983)以及 Donnelly (1989a, b)均指出這類型小水體積水池的數量對於動物的生殖活動具有明顯的影響，然而卻很少有研究報導這類型小水體產卵場所的數量隨時間與空間變動的過程中，與動物生殖活動的關係。此外，由於存在的水體甚小，特性(如水體大小、溫度、pH 等)易受環境因子影響而變化，所以各自呈現差異的獨立小水體積水池，可能會影響到動物對產卵地點的選擇。因此，當動物利用

這類變動性較大的水體時，應具有良好的判別能力來選擇合適的產卵場所，以確保子代的存活機會。但是，目前僅有 *Chirixalus eiffingeri* (Kam et al., 1996) 以及 *Phrynobatrachus guineensis* (Rodel et al., 2004; Rudolf & Rodel, 2005) 等少數的初步相關研究，探討利用容器積水池的兩棲類動物在產卵地點的選擇與特徵的關係；因此值得我們更進一步地去了解動物面臨變動的環境時所表現出的生殖策略。

艾氏樹蛙分布於台灣兩千公尺以下的山區，以及琉球群島的西表島和石垣島(Kuramoto, 1973)，是一種屬於長生殖季節的樹棲型兩棲類動物。雄蛙於繁殖季節時會在樹洞或積水容器鳴叫，以吸引母蛙前來交配，並將受精卵產在水面上的內壁，由雄蛙護卵直至蝌蚪孵化(Kuramoto, 1973; 莊, 1988; Kam et al., 1996)。蝌蚪孵化後，在長達約二個月的蝌蚪期中，母蛙會定期返巢排放未受精卵供蝌蚪食用(Ueda, 1986; Kam et al., 1997, 1998)。由於容器積水池的性質各自呈現差異並會隨著環境因子而改變，所以利用此種棲地類型的艾氏樹蛙，是種很好的模式動物來進行實驗，以探討動物面臨多變環境時的生殖策略。在溪頭地區的艾氏樹蛙普遍利用竹筒做為生殖場所，但因竹筒特性各自獨立且水體大小隨著不同雨量而呈現變動性，艾氏樹蛙的生殖活動是否也會受竹筒特性變動的影響而產生變化呢？此外，因為每一竹筒特徵不一，其中可能存在著不利於蝌蚪生存的條件，為避

免子代因竹筒品質不良而死亡，艾氏樹蛙將如何選擇利用合適的竹筒來做為生殖場所？當蝌蚪孵化後會長期待留在竹筒中，若艾氏樹蛙持續進行生殖活動的話，勢必會面臨到竹筒已被蝌蚪佔據的現象，在如此狀況下艾氏樹蛙會利用何種生殖策略來適應如此的環境？

本研究擬探討艾氏樹蛙產卵地點選擇的行為，主要目的如下：

- (1) 監測竹林中竹筒的形態特徵及水資源的變化，以了解竹筒特性的變動，並探討艾氏樹蛙生殖活動與物候因子、資源變化的關係。
- (2) 記錄產卵竹筒的形態特徵，以了解艾氏樹蛙對竹筒選擇與竹筒特性的關係。
- (3) 探討蝌蚪存在於竹筒內時，對於成蛙對竹筒利用的影響，以了解艾氏樹蛙可能的生殖策略。

文獻討探

一、兩棲類動物生殖活動與環境因子的關係

兩棲類動物的生殖活動受許多環境因子的影響，其中以降雨的影響最為明顯。許多研究的報導，例如 *Bufo valliceps* (Blair, 1960)、*Atelopus oxyrhynchus* (Dole & Durant, 1974)、*Batrachyla taeniata* (Diaz et al., 1987)、*Leptodactylus knudseni* (Gascon, 1991)、*Hyperolius nitidulus* (Lampert & Linsenmair, 2002)等，說明不同程度的降雨量導致生殖水池可利用性的變化，進而影響兩棲類動物的生殖活動與週期(如生殖產卵的時間、窩卵數量以及生殖成功等)。此外，降雨也會影響到動物在生殖前的遷徙行為；Jensen et al. (2003) 指出因為降雨的關係，讓 *Rana capito* 可以長時間在原本乾涸的環境遷徙，以讓大多數的個體能在生殖季時到達水池以進行生殖活動。雖然大部分的研究均指出降雨對於動物的生殖活動是有促進的作用，但是對於溪流生殖的物種而言，過多的雨量可能會帶來負面的影響；Fukuyama & Kusano (1992) 指出大雨造成的洪水，會減少 *Buergeria buergeri* 在溪流中可使用的鳴叫地點，因而降低了生殖活動的發生。

因為兩棲類為變溫動物(poikilotherm)，所以易受外界溫度的變化

而影響到行為的表現，例如過冬時間的長短，以及發生生殖活動的時間(Sinsch, 1988; Kusano & Fukuyama, 1989; Beebee, 1995; Reading, 1998; Blaustein et al., 2001)。Reading (1998) 指出在高溫的影響下，可能會使得 *Bufo bufo* 提早移動到水池進行生殖活動；*Eleutherodactylus cooki* (Rogowitz et al., 2001) 會因季節性溫度的不同而造成生殖活動集中在溫度較高的生殖季中期，並產下較多的窩卵數量以及發生重覆利用水域的現象。針對於溫帶或是高山地區的物種，溫度對動物生殖活動的影響更是明顯(Beebee, 1995; Blaustein et al., 2001; Pope & Matthews, 2001)。Schaub & Larsen (1978) 提及 *Hyla regilla* 這種具有過冬行為(overwintering)的種類，應有一個溫度的閾值(threshold)來誘導青蛙在次年生殖活動的發生；而在其他物種的研究中(*Rana sp.* [Kusano & Fukuyama, 1989]; *B. bufo* [Reading, 1998])也已明確指出當環境溫度高過特定閾值後，動物便會開始進行生殖活動。

除了物候因子(雨量、氣溫)外，食物的獲得也是影響生殖活動的重要因子(Galatti, 1992; Hew, 1993; Rogowitz et al., 2001)，而且在食物供應充足的條件下可加速個體成長，使得新生子代可以在該生殖季就可以進行生殖活動，進而改變族群的組成(Galatti, 1992)。除此之外，像是環境中掠食者的存在(Lips, 2001)或是光照時間的改變

(Reading, 1998), 也是影響動物生殖活動的因子。

環境中生殖場所的分佈會改變個體的空間分佈, 進一步地影響到動物的生殖活動與行為(Marsh et al., 2000; Prohl & Berke, 2001)。Marsh et al. (2000) 指出水池的空間分佈會影響 *Physalaemus pustulosus* 對水池的生殖利用; 當環境中水池分佈距離較近時, 雄蛙會在不同水池間移動, 並有聚集的現象出現, 而雌蛙在如此的情況下亦可增加選擇雄蛙交配的機會。此外, 若環境中產卵地點的數量改變, 動物會隨著產卵地點分佈的密度不同而改變對空間的利用, 以增加生殖成功的機會, 進一步影響到動物的族群動態(Stewart & Pough, 1983; Donnelly, 1989a, b; Marsh, 2001)。

二、 容器積水池(phytotelmata)的特性

Phytotelmata(容器積水池), 泛指由植物某些部位所形成的積水環境, 例如樹洞、竹筒、葉腋、或是空心的果實等(Kitching, 2000; Lehtinen et al., 2004)。這類型的水池棲地, 廣泛地分佈在自然環境中(Srivastava et al., 2004), 其特性(溫度、溶氧量等)與其他大水體的棲地, 例如溪流、水池等水域不同(Noland & Ultsch, 1981; Nie et al., 1999), 並呈現獨立且不連續的分佈狀態。降雨是容器積水池中水體的主要來源, 而不穩定或是季節性的雨量會直接地影響到積水

池中的水體大小(Kingsolver, 1979; Kitching, 2000) , 又因存在的水體甚小 , 所以水體中的性質易受環境因子的改變而產生變化 , 導致水中的溫度、溶氧量、二氧化碳、pH 值等物化因子呈現變動且多樣性的狀態(Laessle, 1961; Kam et al., 1996; Kitching, 2000; Kam et al., 2001)。

對於無尾目動物而言 , 目前發現約有 103 種種類會利用容器積水池來做生殖產卵的場所 , 所以這類水池亦是一種重要的生殖資源 (Lehtinen et al., 2004)。在前人的相關研究中 , 大多是探討容器積水池在環境中的數量與分佈 , 對於動物的空間利用、族群結構以及族群動態的影響 (Stewart & Pough, 1983; Donnelly, 1989 a, b; Pröhl & Berke, 2001; Heying, 2004) ; 然而 , 這些積水池的形態特徵以及水體的變化趨勢各自呈現差異性 , 所以可以預期當動物面臨這些資源時 , 應具有特定的生殖策略來選擇生殖場所 , 以適應如此變動的特性。不過 , 到目前為止 , 只有少數研究探討產卵地點性質與動物生殖策略的關係 (Kam et al., 1996; Rodel et al., 2004; Rudolf & Rodel, 2005)。

三、影響產卵地點選擇的因子

不同產卵地點的選擇 , 會直接地影響到卵的孵化以及幼體的成

長狀況與變態時間等。親代為增加子代存活機會，以及避免環境所帶來的負面影響，可以藉由一些因子來做為選擇的依據。以下就針對前人研究中，發現會影響兩棲類動物產卵地點選擇行為的因素，做一系列的概述：

(1) 產卵地點的大小

在水域大小固定且數量有限的條件下，若動物仍持續生殖利用的話，則將使得水體中的個體數量過多，可能會造成密度效應 (density-dependent effect)，導致個體間對食物以及空間等資源的競爭，進而影響子代成長情形。Seale (1982)指出，隨著選用的水池表面積越大，*Rana sylvatica* 蝌蚪能存活至變態的個體有增多的趨勢，推測可能是因為大水池能提較多的資源，例如食物和空間等，以供蝌蚪成長所需，所以成體在選擇產卵地點時會偏好較大的水池。

(2) 水體的溫度

由於大部分兩棲類動物的卵是直接產於水體中，所以水體的溫度對於卵的發育、孵化具有直接的影響，亦會改變蝌蚪成長發育的速度。隨著水池中不同區域的溫度差異，*Rana sphenoccephala* (Caldwell, 1986)與 *R. captio* (Palis, 1998)會改變在水中的產卵高度，以選擇適合窩卵發育的溫度，並會避免產

卵於水位較淺的區域，因為那裡的溫度變化較為劇烈，對卵的發育可能會有負面影響(Caldwell, 1986)。Seale (1982)指出利用暫時性水域的 *R. sylvatica*，會選擇較溫暖的水位高度位置來產卵，以增加卵孵化以及蝌蚪成長的速率，避免蝌蚪在完成變態前因水池乾涸而死亡，以提升生殖成功的機會。雖然 *Rana catesbiana* (Howard, 1978)也會偏好利用較溫暖的水域，但卻會避免選擇溫度過高(<32)的位置，以減少生長異常(developmental abnormalities)的現象發生。

(3) 產卵場所的水位深度與水體大小

雨水是水域中水體的主要來源，但因降雨趨勢不穩定且無法預測，所以生活在水體中的蝌蚪隨時面臨到乾涸的風險，而水體的乾涸也是造成蝌蚪死亡的主要因子之一(Murphy, 2003a; Rodel et al., 2004)。為減少水體乾涸對蝌蚪生長的不良影響，成體在選擇的過程中可藉由評估產卵場所的積水狀況，以選擇較利於子代生存成長的產卵地點(*Hoplobatrachus occipitalis* [Spieler & Linsenmair, 1997]; *P. guineensis* [Rudolf & Rodel, 2005])，並利用水位較深的水域(*Hyla pseudopuma* [Crump, 1991])，以提供蝌蚪在完成變態程過中所需的水體，減少蝌蚪因水體乾涸而死亡。

(4) 掠食者的存在

由於水池是開放性的環境，所以許多種生物會進駐並共棲在一起，例如魚類、蚊蠅的幼蟲、水蠶以及同種或非同種蝌蚪等 (Caldwell, 1993; Kitching, 2000)，而蝌蚪往往是其他生物獵捕的食物(Kats & Sih, 1992; Holomuzki, 1995)。所以當環境中有掠食者存在時，會對蝌蚪存活生長造成直接的負面影響。許多研究亦指出，當成體在選擇產卵地點時，會避免利用已有掠食者存在的場所，以減少掠食者對蝌蚪的致死影響，例如 *Ambystoma barbouri* (Kats & Sih, 1992)、*Bufo americanus* (Petranka et al., 1994)以及 *Mannophryne trinitatis* (Jowers & Downie, 2005)等。

(5) 同種蝌蚪的存在

因為同種蝌蚪的生態棲位相同，對資源具有同樣的需求性，所以在資源有限的環境中，若個體太多的話，勢必會因為資源(例如空間、食物等)的競爭，而抑制蝌蚪的成長發育。例如，*Hyla chrysoscelis* (Resetarits & Wilbur, 1989)、*P. pustulosus* (Dillon & Fiano, 2000; Marsh et al., 2000)、*Edalorhina perezii* (Murphy, 2003)等，在成體選擇產卵地點時，會偏好無同種蝌蚪或是數量較少的場所，以避免競爭所帶來的不良影響。此外，同類相殘 (cannibalism)的現象，就是蝌蚪可以以同種的窩卵或是蝌蚪來做

為食物，也普遍地出現在許多種類的蝌蚪間，所以當已有同種蝌蚪存在時，若成體仍繼續產卵於該水域中，則後來新產的卵或蝌蚪可能因被蝌蚪捕食而降低其存活機會。在 *H. pseudopuma* (Crump, 1991) *Pleurodema borellii* (Halloy & Fiano, 2000) 等研究中，均指出成體在選擇產卵地點時會避免利用已有同種蝌蚪存在的水池，以避免發生同類相殘而降低了新生蝌蚪的存活。但是，同種子代存在的影響並非都是負面的，Rudolf & Rodel (2005) 發現 *P. guineensis* 這類樹洞生殖的青蛙，成體會偏好利用已有同種蝌蚪存在的積水池來做為生殖場所，推測蝌蚪的存在可能代表著該樹洞的品質，例如低掠食壓力或是無乾涸風險。

在自然的環境中，會影響動物產卵地點選擇的環境因子並非單一存在，所以當動物處在一多因子互動的處境中，則可能依據不同因子對生殖成功的影響程度，從權衡(trade-off)中做出最合適的選擇。例如 *H. pseudopuma* (Crump, 1991) 在面臨具有較深水位的區域已被同種窩卵佔據時，會改而利用其他水位較淺但無窩卵存在的水域，以避免同類相殘的發生，顯示當棲地品質改變時，成體亦會隨之改變原本的生殖策略，以減少棲地中蝌蚪密度過高或是同類相殘的發生。

四、生殖策略的轉換

Doligez et al. (2003)指出動物個體進行產卵地點選擇時，會藉由環境中所存在的訊息(information)，來做為選擇的依據。但是，個體從環境中獲得有關棲地品質的訊息，並非固定不變的，有時會因時間與空間的不同而有所變異，所以生物應藉由對產卵地點品質的評估，適時地改變生殖策略來適應環境上的變動。例如，兩棲類動物最常面臨的變動現象就是生殖棲地的特性隨著時間的變化而改變。

許多兩棲類動物具有長生殖季節(prolonged-breeding season)，生殖季通常可維持數個月，在這段時間內，動物可利用的棲地則會因環境因子的改變而產生變化，例如溫度、雨量等，所以面臨如此變動的環境，動物的生殖策略亦將會隨之轉換。Murphy (2003)指出 *E. perezi* 在生殖季的前、後期時，雨量不穩定的情況下，即使是在池中有掠食者(昆蟲幼蟲)存在而增加蝌蚪被掠食機會的情況下，青蛙仍會偏好利用永久性的積水池做為生殖場所，以避免水體的乾涸；在生殖季中期降雨穩定的條件下，暫時性積水池有較長的積水時間，而且該類水池具有較低的掠食風險，所以 *E. perezi* 在此時期會較偏好利用暫時性水池來做為生殖場所，如此的結果顯示水池乾涸對蝌蚪存活的影响是比較重要的。*Rana sphenoccephala*

(Caldwell, 1986)在水溫隨季節改變時，會選擇不同的水位高度以獲得合適溫度的產卵地點，並會藉由改變卵的分佈模式來提供窩卵合適的溫度：在高溫時會分散產卵位置，但是在低溫時則會偏好將多數窩卵形成一叢生的形式(communal oviposition)，以減少環境溫度對卵孵化的直接影響。

當面臨不同的棲地類型時，不同的環境因子會影響個體的生殖成功(Neckel-Oliveira, 2004)，而為了適應環境條件的限制，即使是同種物種在不同的環境中也有可能會利用不同的生殖策略。Marsh & Borrell (2001)指出，*P. pustulosus* 在品質條件相似的人工池中生殖時，會避免利用已有同種窩卵或蝌蚪存在的水池，而利用尚無同種子代存在的水池；但是，生存在由溪流形成的天然水池中的個體，卻是會重覆利用已有同種子代存在的水池或是在附近水池生殖。作者推測發生如此的差異可能是人工池的條件穩定，所以成體可以直接選擇利用並避免有蝌蚪存在的水池；但因天然池的品質不穩定，為減少蝌蚪因環境變動而死亡，所以成體會重覆利用已有蝌蚪存在的水池，這也可能暗喻著棲地品質的重要性遠大於蝌蚪競爭所帶來的影響。所以青蛙會藉由生殖策略的轉換(flexibility)來選擇合適的生殖場所，以提高生殖成功的機會。

材料與方法

一、 實驗時間與地點

實驗的時間從 2004 年 2 月 14 日開始，至 2005 年 3 月 4 日止，每週進行一次夜間調查，共調查了 55 個夜晚。研究地點在台灣省南投縣鹿谷鄉台大實驗林溪頭營林區的竹林內；該處位於北緯 23 °39'20"，東經 120 °48'10"，海拔高度約 1016 公尺。雨量並非全年均勻分佈，主要集中在二到九月(Kam et al, 1996)。竹林大都是由孟宗竹(*Phyllostachy edulis*)以及麻竹(*Sinocalamus latiflorus*)所組成，前者數量較多(Kam et al, 1996)。竹林因當地的農業活動以及工藝建材的需求，竹子常常會受到人為的砍伐，所以在竹林中可以發現大量的竹筒。每逢降雨過後，竹筒內便會形成一小積水池，成為艾氏樹蛙理想的繁殖場所(林, 1996)。

實驗樣區是一處大小約為 1200 平方公尺(40 公尺 ×30 公尺)的竹林(圖 1)。竹林中的竹筒數量約為 150 個，並於實驗進行前將每根竹筒編號，以利於個別區分。在樣區中設置一個以 2.5 ×2.5 平方公尺為單位的方格系統(grid system)，以便於能明確地記錄青蛙與竹筒的相對位置。

二、 夜間觀察

在實驗進行的時期中，每週進行一次夜間觀察。每次夜間觀察約是在入夜 1 小時後開始進行，調查樣區中艾氏樹蛙可能出現的環境，像是竹筒內外、地面，或是竹子等地方，待發現青蛙後再紀錄其狀態與出現位置。紀錄內容如下：

- (1)體型測量 – 所有在調查過程中發現的青蛙，均以游標尺測量吻肛長(snout-vent length, SVL)，並以電子秤測量其重量。
- (2)性別判定 – 利用性墊大小以及喉部皺摺的顏色深淺來做為判別雄雌的依據。若有不能確定之個體，則以之後發現到的行為或是待以上特徵更為明顯後，才給予明確的性別判定。
- (3)標記 – 利用剪趾法(toe-clipping)進行永久性的標記。為了避免切除傷口癒合後形成的肉瘤對辨別的影響，盡可能地切除蹼膜之外的趾節。
- (4)行為紀錄 – 在調查過程中，若有發現青蛙有特別行為發生時，例如鳴叫、打鬥、交配產卵、護卵或是餵卵等，均在該行為結束後再進行捕捉紀錄，以減少干擾。
- (5)定位 – 在完成所有測量紀錄後，會將青蛙出現的位置依方格系統的座標定出相對位置，以便於之後距離的測量。
- (6)雄蛙交配成功的判定 – 由於每次調查間隔相差一週，所以無

法完全地確定雄蛙與竹筒中受精卵之間的關係。前人的研究中(莊, 1988; Kam et al., 1996, 1997)都發現雄蛙在生殖後，會待留在原本生殖的竹筒中，以進行親代護卵的行為。所以用來判定雄蛙的交配成功，也就是認定雄蛙與受精卵之間為親子關係的方式，除了親眼目睹交配行為的發生外，雄蛙待留在竹筒裡護卵的行為，也是一種判定青蛙交配成功的依據。

三、 竹筒特性的測量

- (1)記錄竹筒的基本特徵。測量竹筒的外部形態，例如高度、口徑以及竹筒內節的深度等。
- (2)記錄竹筒水位變化。每週測量一次竹筒內最深的水位高度。
- (3)記錄竹筒內卵及蝌蚪的變化。每週記錄一次，調查樣區中的竹筒內壁是否有卵附著，若有發現新卵，則計數卵數。待竹筒內的卵孵化成蝌蚪後，則將蝌蚪取出，用相機拍攝每週的體長並計數蝌蚪數量。取出蝌蚪的方式是在竹筒下半部鋸一V字型的缺刻(可以避免滑動以及確定竹筒原本的方位)，即可取上半部的竹筒將其裡面的蝌蚪與水一起倒出，待記錄結束後再將蝌蚪倒回，並維持竹筒原本的水位高度，之後在外圍用膠布纏繞數圈，以固定竹筒。

四、 氣象資料

溫度與雨量的資料，取自於國立台灣大學生物資源暨農學院實驗林管理處，架設於溪頭實驗林內的氣象站，離研究樣區約 1.2 公里。本研究使用之氣象資料時間從 2004 年 1 月至 2005 年 3 月。

五、 統計分析

由於每週累積雨量的差距極大(資料非常態分佈)，所以我利用 Spearman rank correlation 分析竹筒平均水位高度和有水竹筒數量兩因子分別與雨量之關係，並分析每週捕捉青蛙數量與新產窩卵數兩者的關聯性。為了探討環境因子對青蛙生殖活動的影響，我利用 Stepwise regression 分析每週出現的青蛙和窩卵數量，分別與當週平均氣溫、累積雨量、竹筒平均水位高度以及有水竹筒數量四者的關係。比較不同類型竹筒間的差異，我利用單因子變異數分析 (ANOVA) 去分析竹筒高度、口徑長度、內節深度、最大水位高度、最低水位高度、平均水位高度、水位高度變異係數(coefficient of variation, CV) 以及有水週數等單獨因子間是否有差異。由於同源性質的資料在多重比較時會重覆使用，因此我用 sequential Bonferroni method 來校正多重比較時的顯著水準(Rice, 1989)。為了分析因子在不同類型竹筒比較時的重要性，我利用 Logistic

regression 來篩選出主要的影響因子。ANOVA、spearman rank correlation、stepwise regression 是在 SAS 統計軟體下進行比較分析(SAS Institue Inc. 1996)。Logistic regression 是在 SPSS 統計軟體下執行。

結果

一、氣候資料

根據氣象資料顯示，2004 年溪頭地區年雨量約 2800 mm，全年平均濕度約 89%。由於每月雨量分佈不均，使得該地有明顯的乾濕季之分：十月到隔年一月為乾季，其中十一月的累積雨量為 0 mm；二月到九月為濕季，尤以七月降雨量最多，累積雨量高達 919 mm(圖 2)，主要是由颱風帶來充沛雨量所導致的。月均溫約 15.5℃，最高溫度月份為 8 月，溫度約為 18.9℃，最低溫度月份為 2004 年 1 月，溫度約為 10.8℃ (圖 2)。

二、艾氏樹蛙生殖活動與資源變化的關係

1. 每週出現艾氏樹蛙與窩卵數量之時間分佈

在 2004 年 2 月 14 日到 2005 年 3 月 4 日間每週的調查紀錄中，總共捕捉到艾氏樹蛙 135 隻，其中包括雄蛙 89 隻(捕捉 297 次)，雌蛙 38 隻(捕捉 65 次)以及 8 隻無法辨識性別的個體。在 2004 年的調查中，於樣區內發現第一窩卵的時間是在 3 月 14 日，而最後一窩卵的發現時間是在 8 月 21 日，所以生殖季大約持續了 5 個多月(圖 3)。整個生殖季中總共發現 122 窩卵，分別出現在 62 根

竹筒中。在生殖季開始前(三月中旬前),就陸續有青蛙出現在竹林中,甚至有些個體會持續待留在同一竹筒中長達好幾個星期(最長可達連續七週在同一竹筒);大部分的青蛙主要是出現在生殖季中(三月中旬到八月中旬),且在這段時期中具有高度的重覆捕捉率,平均約為 77%,最高可達 100%(2004 年 4 月 23 日);而在生殖季結束後(八月中旬後),仍有少數個體會出現在竹林中,但與生殖季中出現的數量相比,生殖季後的數量已經銳減許多(圖 3)。每週出現的青蛙隻數與新產窩卵數的關係,兩者呈現顯著相關(spearman rank correlation; $r_s=0.78$, $p<0.0001$, $n=55$)(圖 3)。

II. 艾氏樹蛙生殖活動與環境因子之關係

為了檢測可能影響青蛙生殖活動的環境因子,我利用 Stepwise regression 分析環境因子,包括氣溫、累積雨量、竹林中有水竹筒數量以及竹筒平均水位高度等,分別與每週青蛙以及窩卵數量的關係。結果顯示每週竹林中有水竹筒數量均與出現的青蛙以及窩卵數量呈現顯著相關(表 1)。

三、竹筒的差異性

I. 竹筒的外部形態

測量竹林中所有竹筒的形態特徵，扣除了破損以及沒有積水能力的竹筒外，總共分析了 101 根竹筒。平均高度 36.16 ± 4.61 公分，最大高度 88 公分，最小高度 10 公分，中位數為 36 公分，CV 值為 40.39%；平均口徑長度 7.02 ± 1.11 公分，最大口徑 9.7 公分，最小口徑 4 公分，中位數為 7.1 公分，CV 值為 15.88%；平均內節深度 10.88 ± 5.92 公分，最大深度 28 公分，最小深度 2.5 公分，中位數為 9 公分，CV 值為 54.50% (圖 4)。

II. 水資源的變化

(1) 有水竹筒數量變化

從 2004 年 2 月 14 號到 2005 年 3 月 4 號，我計算每週竹林中有水竹筒的數量，並利用 Spearman rank correlation 分析有水竹筒數量與當週累積雨量之關係。總共分析了 54 週次，結果顯示竹林中有水竹筒數量與累積雨量間呈現顯著關係 ($r_s=0.76, p<0.0001, n=54$)(圖 5)。

(2) 竹筒水位變化

從 2004 年 2 月 14 日到 2005 年 3 月 4 日，我計算每週竹林內所有竹筒水位的平均高度，並利用 Spearman rank correlation 分析每週竹筒水位的平均高度與雨量之關係，結果顯示兩者之間呈現顯著相關 ($r_s=0.82, p<0.0001, n=54$)(圖

5)。我選取三週(2004/5/22, 2004/7/30 以及 2004/8/28), 並分析所有竹筒當週與前週水位高度的變化, 結果顯示即使是在同一竹林中, 不同竹筒間亦呈現不同的水位變化程度, 而且在不同雨量的影響, 變動的趨勢亦有所差異(圖 6)。

(3)不同竹筒的水位變化趨勢

我選取三根竹筒, 分別為 5 號、112 號以及 210 號竹筒, 從 2004 年 2 月 14 日到 2005 年 3 月 4 日止, 分別呈現每週竹筒水位高度的變化。結果顯示每一根竹筒的滿水高度以及變化趨勢是不相同的(圖 7)。我亦計算竹林中每一根竹筒在調查時期中水位高度的 CV 值(%), 結果顯示竹林中竹筒水位變異程度的差異是很大的(圖 8)。

III. 竹筒形態與水資源變化的關係

因為竹筒的口徑變異程度不大, 所以竹筒內水體的大小主要是受內節深度的影響。我分析內節深度與水位高度、水位變化 CV 值以及有水週數的關係(亦即生殖季時竹筒水資源的變化), 結果發現內節深度分別與平均水位高度以及有水週數呈現正相關(spearman rank correlation; 水位平均高度: $r_s=0.67$, $p<0.0001$, $n=101$; 有水週數: $r_s=0.35$, $p=0.0003$, $n=101$), 但與水位變化 CV 值呈負相關(spearman rank correlation, $r_s=-0.37$,

$p=0.0001$, $n=101$) , 代表著內節較深的竹筒具有較高的水位高度、較長的積水時間 , 而其水位變化亦呈現較穩定的狀態。

四、艾氏樹蛙對竹筒的選擇

I. 竹筒被利用的次數

在所有 106 根具有積水能力的竹筒中 , 其中有 44 根竹筒 (41.5%) 是未曾被利用做為生殖場所 , 而被利用過的竹筒有 62 根 , 其中有 26 根 (24.5%) 被利用為做生殖場所一次 , 19 根 (17.9%) 被利用過兩次 , 10 根 (9.4%) 被利用過三次 , 7 根 (6.6%) 被利用四次 (圖 9) 。我亦比較不同使用次數竹筒在外部形態(竹筒高度、口徑長度和內節深度)以及水資源(最大、最小、平均水位高度 , 水位深度變異係數和有水週數)兩方面是否存在著差異。結果顯示不同使用次數竹筒在所測量的因子間並無顯著差異(表 2)。

II. 有、無被利用竹筒特徵之比較

我利用 ANOVA 比較有被利用與沒有被利用竹筒之間單因子的差異 , 其中比較因子主要分成竹筒外部形態特徵以及水資源兩方面。分析的竹筒中 , 有被利用的竹筒共 57 根 , 沒有被利用的竹筒共 44 根。結果顯示 , 在外部形態方面 , 竹筒高度以及內節深度

是呈現顯著差異，而口徑長度則無顯著差異(表 3)；在水資源方面，有被利用的竹筒其最大、最小以及平均水位高度均顯著地大於沒有被利用的竹筒(表 3)；而這兩類竹筒的水位高度變異係數與有水週數亦達顯著差異(表 3)。我利用 Logistic regression 分析這些因子與這兩類竹筒間的線性關係中，那些因子具有顯著的影響程度，結果顯示竹筒的有水週數是區分這兩類竹筒的顯著因子(表 4)。

五、蝌蚪存在是否會影響艾氏樹蛙對竹筒的再利用

I. 發生重覆產卵的時間

在生殖季的調查中，發現艾氏樹蛙會對已有蝌蚪存在的竹筒進行生殖產卵的生行為，而我把這種行為稱之為「重覆產卵」；進行重覆產卵的時間主要集中在生殖季的中、後期(圖 10)，而且越到生殖季末期，每週新產的窩卵數中發生重覆產卵的比例有逐漸增加的趨勢(圖 11-a)。

II. 重覆利用竹筒與未被利用竹筒之比較

我利用 ANOVA 分析被重覆利用與未被利用的竹筒在外部形態以及水資源兩方面單因子的比較，其中重覆利用的竹筒共 19 根，未被利用的竹筒共 44 根。結果顯示這兩類竹筒除了在口徑長

度沒有顯著差異外，其餘因子間的比較均達顯著水準(表 5)。我亦利用 Logistic regression 分析這兩類竹筒與各因子間的關係，結果顯示竹筒高度、內節深度與有水週數為顯著因子(表 6)。

III. 有、無重覆利用竹筒特徵之比較

為了解被重覆利用竹筒與其他未被重覆產卵竹筒間的差異，我亦利用 ANOVA 比較了這兩類竹筒在外部形態以及水資源方面的差異，其中重覆產卵的竹筒有 19 根，而沒有重覆產卵的竹筒有 38 根。結果顯示，這兩類竹筒在比較的因子間並無顯著差異(表 7)，而 Logistic regression 亦顯示類似的結果(表 8)。

IV. 有、無重覆利用竹筒內蝌蚪數量分佈

我分別計數被重覆利用產卵竹筒與最近有蝌蚪但未被產卵竹筒內的蝌蚪數量，結果如圖 12 所示。被重覆利用竹筒內的蝌蚪數量平均為 10.52 ± 3.16 隻，而未被重覆產卵竹筒的蝌蚪數量平均為 22.86 ± 9.02 隻，兩者達顯著差異($X^2=17.10$, $p=0.0043$; 圖 12)。

V. 雄蛙完成生殖後的活動

為了解雄蛙完成生殖活動後所移動的距離，我測量雄蛙進行生殖活動的竹筒與完成生殖後再次被捕捉到的地點，兩處所間隔

的距離。共分析了 39 筆雄蛙移動的距離，平均距離為 12.28 ± 7.22 公尺，最大移動距離為 30 公尺，最小移動距離為 1.5 公尺(圖 13)。在整個調查過程中，發現 12 隻雄蛙具有多次連續生殖的行為，總共發生了 20 次連續產卵生殖的事件，而單隻個體最多有到達 5 次生殖次數。我分析每一次連續生殖事件間隔的距離，最大距離約 30 公尺，最短距離約 2.75 公尺，平均間隔距離為 13.85 ± 5.56 公尺(圖 14)，並無在同一竹筒中進行生殖活動。

討 論

由竹筒形成的小水體和其他容器積水池 (phytotelmata) 一樣，其物化因子(水體大小、溫度、pH 值等)易受環境的影響而呈現變動的現象。在調查中發現竹筒中水位的變化以及水體存在與否均明顯地受雨量影響，這與 Kitching (2000)分析雨量與樹洞水體變化間的關係具有類似的結果，但因植物形態上的不同，導致水體具有不同的變化程度。芭蕉科植物的大葉面可以有效地收集雨水、水氣，以及水體存在於遮蔽較好的葉腋中，所以使得水體在降雨後仍可存在一段時間(Kitching, 2000)；但因竹筒開口無遮蔽並與外界直接接觸，所以水體大小易受環境因子直接影響而產生明顯的變化。竹筒內水體並非維持固定的溫度，並會隨著外界環境的溫度而產生變化，不過因為竹林上層遮蔽的影響，降低了陽光直射對水溫變化的影響(Kam et al., 2001)，但是針對於鳳梨科植物葉腋的水體，Laessle (1961)指出曝曬於陽光下的時間與角度則是影響水體溫度變化重要的因子。水體的 pH 值會受存在於竹筒中落葉數量的影響，隨著落葉量越多，會降低水中 pH 值以及含氧量，使得水質偏酸性(Kam et al., 1996; Laessle, 1961)。然而，有許多生物生存在如此多變的環境中(Laessle, 1961; Caldwell, 1993, 2004; Kitching, 2000;

Yanoviak, 2001), 所以面臨如此多變的條件下, 生物需有較廣泛的耐受能力和良好的選擇能力以適應環境的變化。

本研究顯示雨量造成有水竹筒數量的變動可能是影響艾氏樹蛙生殖活動的主要因素。因為艾氏樹蛙主要是利用樹洞、竹筒等, 這類型容器積水池做為生殖場所(Ueda, 1986; Chuang, 1988; Kam, 1996), 所以當降雨造成竹林中有水竹筒數量增加時, 同時也提供了許多生殖場所的選擇, 進而影響到艾氏樹蛙的生殖活動(表 1)。

Eleutherodactylus coqui 與 *Dendrobates pumilio* 均被報導出在環境中增加產卵場所的數量會導致該區域中個體數以及窩卵數的增加, 顯示產卵場所的數量會影響動物的生殖活動(Stewart & Pough, 1983; Donnelly, 1989a, b)。在過去的研究中, 生殖場所的水資源變化, 例如水位高度、水表面的大小等, 亦是影響青蛙生殖活動的因子(Seale, 1982; Caldwell, 1986; Crump, 1991), 所以我原本預期竹筒水位的變化對於艾氏樹蛙生殖活動應會有顯著的影響, 但是為何在分析中卻非如此結果(表 1)? 推測原因可能是竹筒水位雖然可以隨雨量增加而上升, 但因竹筒內節長度固定的關係, 對水位變化會有限制的影響, 所以即使降雨量過大, 竹筒水位到達滿水高度後便不再會上升了, 又因變化程度不大, 以致於水位在生殖季時並無隨雨量增加而有明顯的上升變化, 因而弱化了對艾氏樹蛙生殖活動的

影響程度。

2004 年氣象資料顯示溪頭地區乾季大約是從十月到隔年一月，濕季約從二月到九月。雖然九月仍為濕季，但是從調查中發現到艾氏樹蛙生殖活動大約只到八月中就停止了(最後發現窩卵日期：2003 年為 8/23；2004 年為 8/21)，推測造成如此現象的原因可能是因為其蝌蚪期長達兩個月，而為避免因竹筒中的水體乾涸而造成蝌蚪死亡，所以艾氏樹蛙的生殖活動在八月中就停止了。相較於生活在溪流或是永久性水池，而且具有越冬性(overwintering)蝌蚪的種類，因為環境中無水體乾涸的壓力(Kusano & Fukuyama, 1989)，而且蝌蚪對於環境溫度的變化具有較大的耐受力，所以成體的生殖活動較無受到明顯的季節限制。

竹林中的竹筒眾多，但在外部形態以及水資源的變化趨勢上均呈現不一樣的特性，顯示竹筒間是具有差異性的。竹筒在高度、口徑以及內節深度三種外部形態特徵中，以內節深度的變異最大(變異係數為高達 54.5%；圖 4)，導致儲存於竹筒內水體量的差異，也使得竹筒各具不同的滿水高度(圖 7)。可能因為所處的位置、遮蔽度(Kam et al., 1996)或是開口方向的不同，使得每一竹筒雖然處於同一片竹林中，但其對於水的接收以及散失的程度不同，造成每一竹筒在水量變動上的差別，產生不同的水位變化趨勢(圖 6、7)，因而

導致竹林中竹筒間的水位變化 CV 值呈現極大的差異(圖 8)。分析竹筒內節深度分別與有水週數、水位變化 CV 值的關係，顯示內節較深的竹筒具有較長的積水時間，而其水位變化亦呈現較穩定的狀態。在野外的觀察中，若竹筒上有附生蘚苔或是其具有較深的內節深度，則該竹筒的水位變化程度是小於其他竹筒。推測可能是因為蘚苔可以吸附空氣中的水氣，而且內節較深的竹筒可以將水儲存於內部，並藉由竹節本身的長度來遮蓋，以避免水量因陽光直射或是風的擾動而減少(Camargo & Kapos, 1995; Kam et al., 1996)，所以其水位變化程度較為穩定。

當生殖資源的異質性高時，我發現艾氏樹蛙會選擇性地利用積水時間較長的竹筒來做為生殖場所。從 Logistic regression 的結果得到，竹筒內水體存在的週數是影響艾氏樹蛙選擇竹筒利用的主要因子(表 4)。對於利用小水體環境或是暫時性積水池做為生殖場所的物種，乾涸是導致子代死亡的主要原因之一(Crump, 1991; Kam et al., 1996; Murphy, 2003; Rudolf & Rodel, 2004)，所以生殖場所的水資源變化特性，例如水量的多寡、積水的時間等，就變成影響青蛙對產卵地點選擇的重要因素(Spieler & Linsenmair, 1997; Heying, 2001; Jowers & Downie, 2005; Rudolf & Rodel, 2005)。Spieler & Linsenmair (1997) 指出 *H. occipitalis* 可能藉由重覆回到原本水池

監測水位變化以了解水池積水的狀態，但是從我的調查中無法知道艾氏樹蛙是否也有如此行為或是具有預測竹筒積水時間的能力，不過艾氏樹蛙可能利用其他竹筒特徵來做為選擇產卵地點的指標，而我推測艾氏樹蛙可能就是以竹筒內節深度來做為選擇產卵地點的參考指標。從分析的結果中可以得到竹筒內節深度與水位高度、有水週數、水位變化 CV 值的關係，顯示竹筒內節深度可以反映出竹筒內水量的多寡、變化的穩定性以及積水的持久性，是相當具有代表性的特徵，所以艾氏樹蛙可能會利用此特徵來做為選擇生殖場所品質判定的指標，並藉由選擇內節較深的竹筒來做為生殖場所，提供蝌蚪一個穩定的生存環境，以增加存活機率。

從調查結果中發現，竹林中的每一竹筒被利用的次數頻率是不相同的(圖 9)，顯示艾氏樹蛙並非隨機地利用竹筒來做為生殖場所。藉由比較不同使用次數的竹筒特徵，發現這些竹筒在測量的特徵上均無明顯不同(表 2)，顯示竹筒特徵可能不是造成使用次數不同的主要原因。分析多次使用(兩次以上)的竹筒，發現造成被利用次數不同的原因有二：1) 竹筒中蝌蚪變態消失後再被青蛙利用。因為艾氏樹蛙為長生殖季的種類，並具有多次生殖的能力，所以在生殖季中竹筒會有被多次利用的可能。如果竹筒中有蝌蚪存在造成競爭的發生則會使得竹筒不適合再次生殖，不過由於該竹筒具較好品質(例如，

內節較深、積水時間較長等)，所以當蝌蚪變態消失並釋出竹筒後，青蛙會傾向再次利用。所以竹筒釋出的速度(turnover rate)越快的話，則可能會增加被利用的次數。此外，在調查中亦發現被多次使用(3次以上)的竹筒，第一次被青蛙利用的時間主要是發生在生殖季初期(最早被利用時間：3/14；最晚被利用時間：4/23；個人觀察)，顯示竹筒被利用的時間越早期的話，則越有機會被多次使用。所以竹筒被利用的時間以及釋出的速度均會影響竹筒間利用次數的差異。2) 竹筒中仍有蝌蚪存在時就被再利用(重覆產卵)，也會影響竹筒使用次數的差別。但是重覆產卵的行為會造成不同期數的蝌蚪共存在同一竹筒中，對子代生存成長具有不良的影響(Chen et al., 2001)，所以親代應避免選擇已有蝌蚪存在的竹筒做為生殖場所，但是在調查中卻陸續發現此現象的發生(圖 10)，我推測這可能與艾氏樹蛙的生殖策略有關。

艾氏樹蛙發生重覆產卵的時間主要是集中在生殖季中、後期(圖 10)，顯示青蛙進行重覆產卵行為是時間依賴性(time-dependent)。從調查結果中可以發現，當生殖季剛開始的時候(三月到四月)，竹林中有蝌蚪存在的竹筒數量是隨著時間而增加(圖 11-b)，此時並無發生重覆產卵的竹筒(只有在 4/23 發現一窩)，推測可能是因為此時期竹林中尚有許多未被青蛙使用的竹筒，而艾氏樹蛙可以直接選擇那

些積水狀態較穩定的竹筒來做為生殖產卵的場所，所以在生殖季剛開始的時候並沒有發現有重覆產卵的現象出現。在生殖季中、後期(五月到八月)時，竹林中有蝌蚪存在的竹筒數量卻有維持穩定的數量(每週平均約為 26.25 ±4.70 根；與每週與有水竹筒的比例平均約 33%)(圖 11-b)，並沒有隨著時間而有明顯增加的趨勢，況且此時期更是發生重覆產卵事件主要的時間，這意謂著重覆產卵的發生與竹林中竹筒的狀態間可能是有相關性的。Kam et al.(1996)提及竹林中可用竹筒數量的限制可能是影響重覆產卵發生的原因。所以我推測可能是因為艾氏樹蛙開始利用並改變竹筒狀態(有蝌蚪存在)後，降低了竹林中可用竹筒的數量，因而導致重覆產卵的發生，並集中出現生生殖季的中、後期。

比較被重覆產卵與未被利用竹筒間的形質特徵，發現竹筒高度、內節深度以及有水週數是有顯著差異的(表 6)，顯示重覆產卵的竹筒是具有較長的積水時間。竹林中每一竹筒的特性不同，而先前的結果顯示艾氏樹蛙會偏好利用積水時間較長的竹筒來做為生殖產卵的場所，但因蝌蚪期較長的關係，所以在生殖季中、後期時，竹林中除了那些積水狀態穩定但已經蝌蚪佔據的竹筒外，其餘大部分就是未被利用且積水能力差的竹筒。當艾氏樹蛙仍繼續利用竹筒進行生殖活動的話，就會面臨到選擇哪些竹筒來做為生殖場所的問

題。若艾氏樹蛙利用那些積水能力差的竹筒，雖然不會有蝌蚪競爭的現象發生，但是新生蝌蚪隨時可能會因水體乾涸而死亡；相對地，若青蛙重覆利用那些積水狀態穩定的竹筒，雖然可減少乾涸的風險，但是卻也因此造成蝌蚪間的競爭，降低新生蝌蚪的生存成長 (Chen et al., 2001)，所以在這兩類竹筒間存在權衡(trade-off)的問題。從調查結果中發現，艾氏樹蛙生殖季中、後期會選擇重覆利用那些已有蝌蚪存在的竹筒。環境中的資源會依品質高低而依序被利用，當資源被過度利用而造成缺乏的話，則動物的偏好將會轉移到次等品質的資源(Fretwell & Lucas, 1970)。Heying(2001)指出 *Mantella laevigata* 子代間具有同類相殘的現象，但因產卵地點數量有限的限制下，會導致雄蛙所選擇的生殖場所大都已有卵或蝌蚪存在。所以我推測在棲地中竹筒數量以及品質有限的條件下，而竹筒又已被同種子代佔據住時，則可能會造成艾氏樹蛙對竹筒的重覆使用。此結果也意味著在如此變動的環境中，影響艾氏樹蛙產卵地點選擇的因素中，竹筒中水量的多寡可能比蝌蚪競爭的影響來得重要。此外，Doligez et al. (2002) 提出 public information hypothesis，指出動物可藉由同種個體的生殖成功來評估生殖場所的品質，並可做為選擇產卵地點的依據，所以親代可能會偏好已有同種子代存在的環境，因為子代的存在可能代表著該產卵場所可能

具有富豐的資源(空間、食物等)或是低風險(掠食、乾涸等)的條件(Mokany & Shine, 2003; Rudolf & Rodel, 2005)。所以我推測在竹林這種變動的環境中，艾氏樹蛙或許亦可藉由蝌蚪的存在來做為生殖場所品質的指標，因而發生重覆產卵的現象。

從結果中進一步發現，艾氏樹蛙選擇進行重覆產卵的竹筒可能與筒內存在的蝌蚪數量有關(圖 12)，而非竹筒的物理特徵(表 7、8)。Chen et al.(2001)指出，當共棲的艾氏樹蛙蝌蚪密度過高時，將會因為食物競爭的影響而抑制蝌蚪的成長狀態，所以我推測當艾氏樹蛙選擇竹筒進行重覆產卵時，為了減少蝌蚪間的競爭，會偏好利用蝌蚪數少的竹筒來做為生殖場所。Halloy & Fiano(2000)藉由在高蝌蚪密度共存下對新生蝌蚪有負面影響的實驗結果，推測 *P. borellii* 可能會依蝌蚪的密度來選擇產卵地點，但是仍無實際的野外資料証實。許多研究均著重在探討水域中有、無蝌蚪的存在對於成體選擇的影響(Resetarits & Wilbur, 1989; Crump, 1991; Spieler & Linsenmair, 1997; Summers, 1999; Dillon & Fiano, 2000; Murphy, 2003b)，但是卻鮮少說明子代存在的數量對於產卵地點選擇的影響程度之關係，而我的結果可以提供在這方面一個有力的論點，加強說明動物對生殖場所的品質是具有相當高的評估能力。

如果艾氏樹蛙會利用有蝌蚪存在的竹筒做為重覆產卵的場所，

那是否會連續使用自己先前已產卵而尚有蝌蚪存在的竹筒來做為重覆產卵的場所？結果發現當艾氏樹蛙雄蛙完成一次生殖活動後會離開該生殖場所(圖 13)，而且同一個體連續兩次的生殖活動並不會發生在同一竹筒中(圖 14)，顯示艾氏樹蛙並不會利用先前利用過的竹筒來做為下一次生殖的場所。理論上來說，在一個生殖資源有限、獨立的環境中，生物應該是有潛能去維持一個領域以從中獲得好處(Well, 1977)，並重覆使用，以減少找尋新的資源時所耗損的能量。Switzer(1997)指出 *Perithemis tenera* 會藉由本身交配生殖成功的經驗(personal information)來衡量該環境的品質，進而影響對該環境的依戀度(site fidelity)，所以當個體完成一次成功生殖後，應傾向在同環境中繼續下一次的生殖活動。對於艾氏樹蛙而言，利用的生殖場所均為獨立的小水體環境，而又因其生殖季長達數個月，所以若能重覆利用同一個生殖場所，則可以減少在尋找新生殖場所時所耗費的時間與能量，這對動物而言是有利的。但是結果顯示青蛙並不會有如此的行為。那麼為什麼艾氏樹蛙雄蛙在完成一次生殖活動，卻不再利用原本的竹筒進行下一次生殖活動？我推測艾氏樹蛙不利用原本竹筒進行重覆產卵的可能原因有二：1) 當再一次地重覆利用原本的竹筒，會造成同一竹筒中兩批不同期數蝌蚪的競爭現象，這對後來新生的蝌蚪有致命的影響(Chen et al., 2001)，而且，

對於親代而言，竹筒中競爭的兩批蝌蚪均屬自己子代，如此的結果將會更嚴重地降低適存度(fitness)；2) 若雄蛙直接利用其他蝌蚪數少的竹筒，而不等待原本竹筒蝌蚪完全變態離開再重新利用，則可以減少等待的時間而再進行下一次的生殖活動，這在一個有限的生殖季中是有助於提升生殖次數的生殖策略。

總結

1. 竹筒和其他容器積水池(phytotelmata)一樣,水體的物化因子易受環境條件的影響而呈現變動的現象。雨量造成有水竹筒數量的變動可能是影響艾氏樹蛙族群與生殖活動的重要因素。
2. 竹筒在外部形態以及水資源的變化趨勢上均呈現不一樣的特性,顯示竹筒間是具有差異性的,而艾氏樹蛙會偏好選擇積水狀態穩定的竹筒來做為生殖場所。
3. 不同使用次數的竹筒,在外部形態與水資源變化方面均無差異,而造成竹筒使用次數不同的可能原因有 1) 竹筒被利用的時間, 2) 竹筒被釋出的速度,以及 3) 重覆產卵的發生。
4. 艾氏樹蛙發生重覆產卵的時間主要是集中在生殖季中、後期,顯示青蛙進行重覆產卵行為是時間依賴性的(time-dependent)。
5. 艾氏樹蛙在竹筒積水能力與蝌蚪競爭的權衡(trade off)下選擇重覆產卵,顯示在變動的環境中,竹筒的積水能力比蝌蚪競爭的影響來的重要,而蝌蚪的存在也代表著竹筒可能具有穩定的品質。
6. 艾氏樹蛙會偏好利用蝌蚪數少的竹筒來進行重覆產卵,可能是為了減少蝌蚪間競爭的影響,以增加新生蝌蚪的生存機會。
7. 艾氏樹蛙雄蛙完成生殖後會離開原本的竹筒,而且不會在同一竹筒中連續進行生殖產卵的行為,以避免自己兩批子代間的競爭。

參考文獻

- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374:219-220.
- Blair, W. F. 1960. A breeding population of the Mexican toad (*Bufo valliceps*) in relation to its environment. *Ecology* 41:165-174.
- Blaustein, A. R., L. K. Belden, D. H. Olson, D. M. Green, T. L. Root, and J. M. Kiesecker. 2001. Amphibian breeding and climate change. *Conservation Biology* 15:1804-1809.
- Caldwell, J. P. 1986. Selection of egg deposition sites: a seasonal shift in the southern leopard frog, *Rana sphenocephala*. *Copeia* 1986:249-253.
- Caldwell, J. P. 1993. Brazil nut fruit capsules as phytotelmata: interactions among anuran and insect larvae. *Canadian Journal of Zoology* 71:1193-1201.
- Camargo, J. L. C., and V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205-221.
- Chen, Y. H., Y. J. Su, Y. S. Lin, and Y. C. Kam. 2001. Inter- and intraclutch competition among oophagous tadpoles of the Taiwanese tree frog, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae). *Herpetologica* 57:438-448.
- Crump, M. L. 1991. Choice of oviposition site and egg load assessment by a treefrog. *Herpetologica* 47:308-315.
- Diaz, N. F., M. Sallaberry, and J. Valencia. 1987. Microhabitat and reproductive traits in populations of the frog, *Batrachyla taeniata*. *Journal of Herpetology* 21:317-323.
- Dillon, M. E., and J. M. Fiano. 2000. Oviposition site selection by the tungara frog (*Physalaemus pustulosus*). *Copeia*

2000:883-885.

- Dole, J. W., and P. Durant. 1974. Movements and seasonal activity of *Atelopus oxyrhynchus* (Anura: Atelopodidae) in a Venezuelan cloud forest. *Copeia* 1974:230-235.
- Doligez, B., C. Cadet, E. Danchin, and T. Boulinier. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour* 66:973-988.
- Doligez, B., E. Danchin, and J. Clobert. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297:1168-1170.
- Donnelly, M. A. 1989a. Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, *Dendrobates pumilio*. *Ecological Monographs* 59:207-221.
- Donnelly, M. A. 1989b. Effects of reproductive resource supplementation on space-use patterns in *Dendrobates pumilio*. *Oecologia* 81:212-218.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor* 19:16-36.
- Fukuyama, K., and T. Kusano. 1992. Factors affecting breeding activity in a stream-breeding frog, *Buergeria buergeri*. *Journal of Herpetology* 26:88-91.
- Galatti, U. 1992. Population biology of the frog *Leptodactylus pentadactylus* in a central Amazonian rainforest. *Journal of Herpetology* 26:23-31.
- Gascon, C. 1991. Breeding of *Leptodactylus kundseni*: responses to rainfall variation. *Copeia* 1991:248-252.
- Giaretta, A. A., and K. G. Facure. 2004. Reproductive ecology and behavior of *Thoropa miliaris* (Spix, 1984) (Anura, Leptodactylidae, Telmatobiinae). *Biota Neotropica* 4(2).

- Halloy, M., and J. M. Fiano. 2000. Oviposition site selection in *Pleurodema borellii* (Anura: Leptodactylidae) may be influenced by tadpole presence. *Copeia* 2000:606-609.
- Hews, D. A. 1993. Food resources affect female distribution and ale mating opportunities in the iguanian lizard *Uta palmeri*. *Animal Behaviour* 46:279-291.
- Heying, H. E. 2001. Social and reproductive behaviour in the Madagascan poison frog, *Mantella laevigata*, with comparisons to the dendrobatids. *Animal Behaviour* 61:567-577.
- Heying, H. E. 2004. Reproductive limitation by oviposition site in a treehole breeding Madagascan poison frog (*Mantella laevigata*). In: Ecology and evolution of phytotelm breeding anurans (ed Lehtinen, R. M.), pp. 23-30. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann arbor, USA.
- Holomuzki, J. R. 1995. Oviposition sites and fish-deterrent mechanisms of two stream anurans. *Copeia* 1995:607-613.
- Howard, R. D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59:789-798.
- Jensen, J. B., M. A. Bailey, E. L. Blankenship, and C. D. Camp. 2003. The relationship between breeding by the gopher frog, *Rana capito* (Amphibia: Ranidae) and rainfall. *The American Midland Naturalist* 150:185-190.
- Jowers, M. J., and J. R. Downie. 2005. Tadpole deposition behaviour in male stream frogs *Mannophryne trinitatis* (Anura: Dendrobatidae). *Journal of Natural History* 39:3013-3027.
- Kam, Y. C., Y. H. Chen, T. C. Chen, and I. R. Tsai. 2000. Maternal brood care of an arboreal breeder, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae) from Taiwan. *Behaviour* 137:137-151.
- Kam, Y. C., Y. H. Chen, Z. S. Chuang, and T. S. Huang. 1997.

- Growth and development of oophagous tadpoles in relation to brood care of an arboreal breeder, *Chirixalus eiffingeri* (Rhacophoridae). *Zoological Studies* 36:186-193.
- Kam, Y. C., Z. S. Chuang, and C. F. Yen. 1996. Reproduction, oviposition-site selection, and tadpole oophagy of an arboreal nester, *Chirixalus eiffingeri* (Rhacophoridae), from Taiwan. *Journal of Herpetology* 30:52-59.
- Kam, Y. C., C. F. Lin, Y. S. Lin, and Y. F. Tsal. 1998. Density effects of oophagous tadpoles of *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae): importance of maternal brood care. *Herpetologica* 54:425-433.
- Kam, Y. C., Y. J. Su, J. L. Liu, and Y. S. Lin. 2001. Intraspecific interactions among oophagous tadpoles (*Chirixalus eiffingeri*: Rhacophoridae) living in bamboo stumps in Taiwan. *Journal of Zoology* 255:519-524.
- Kam, Y. C., C. F. Yen, H. C. Chen, P. Y. Lin, J. R. Wang, and C. T. Chiu. 2001. The thermal environment of arboreal pools and its effects on the metabolism of the arboreal, oophagous tadpoles of a Taiwanese tree frog, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 129:519-525.
- Kam, Y. C., C. F. Yen, and C. L. Hsu. 1998. Water balance, growth, development, and survival of arboreal frog eggs (*Chirixalus eiffingeri*, Rhacophoridae): importance of egg distribution in bamboo stumps. *Physiological Zoology* 71:534-540.
- Kats, L. B., and A. Sih. 1992. Oviposition site selection and avoidance of fish by streamside salamanders (*Ambystoma barbouri*). *Copeia* 1992:468-473.
- Kingsolver, J. G. 1979. Thermal and hydric aspects of environmental heterogeneity in the pitcher plant mosquito. *Ecological Monographs* 49:357-376.

- Kitching, R. L. 2000. Food webs and container habitats. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kuramoto, M. 1973. The amphibians of Iriomote of the Ryukyu Islands: ecological and zoogeographical notes. Bulletin of Fukuoka University of Education 22:139-151.
- Kusano, T., and K. Fukuyama. 1989. Breeding activity of a stream-breeding frog (*Rana sp.*). Current Herpetology in East Asia:314-322.
- Laessle, A. M. 1961. A micro-limnological study of jamaican bromeliads. Ecology 42:499-517.
- Lampert, K. P., and K. E. Linsenmair. 2002. Alternative life cycle strategies in the west african reed frog *Hyperolius nitidulus*: the answer to an unpredictable environment? Oecologia 130:364-372.
- Lehtinen, R. M., M. J. Lannoo, and R. J. Wassersug. 2004. Phytotelm-breeding anurans: past, present and future research. In: Ecology and evolution of phytotelm breeding anurans (ed Lehtinen, R. M.), pp. 1-9. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann arbor, USA.
- Lips, K. R. 2001. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog. Oecologia 128:509-518.
- Marsh, D. M. 2001. Behavioral and demographic responses of tungara frogs to variation in pond density. Ecology 82:1283-1292.
- Marsh, D. M., and B. J. Borrell. 2001. Flexible oviposition strategies in tungara frogs and their implications for tadpole spatial distributions. Oikos 93:101-109.
- Marsh, D. M., E. H. Fegraus, and S. Harrison. 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*.

- Journal of Animal Ecology 68:804-814.
- Marsh, D. M., A. S. Rand, and M. J. Ryan. 2000. Effects of inter-pond distance on the breeding ecology of tungara frogs. *Oecologia* 122:505-513.
- Mokany, A., and R. Shine. 2003. Oviposition site selection by mosquitoes is affected by cues from conspecific larvae and anuran tadpoles. *Austral Ecology* 28:33-37.
- Murphy, P. J. 2003a. Context-dependent reproductive site choice in a Neotropical frog. *Behavioral Ecology* 14:626-633.
- Murphy, P. J. 2003b. Does reproductive site choice in a neotropical frog mirror variable risks facing offspring? *Ecological Monographs* 73:45-67.
- Neckel-Oliveira, S. 2004. Effects of landscape change on clutches of *Phyllomedusa tarsius*, a neotropical treefrog. *Biological Conservation* 118:109-116.
- Nie, M., J. D. Crin, and G. R. Ultsch. 1999. Dissolved oxygen, temperature, and habitat selection by bullfrog (*Rana catesbeiana*) tadpoles. *Copeia* 1999:153-162.
- Noland, R., and G. R. Ultsch. 1981. The roles of temperature and dissolved oxygen in microhabitat selection by the tadpoles of a frog (*Rana pipiens*) and a toad (*Bufo terrestris*). *Copeia* 1981:645-652.
- Palis, J. G. 1998. Breeding biology of the gopher frog, *Rana capito*, in western Florida. *Journal of Herpetology* 32:217-223.
- Petranka, J. W., M. E. Hopey, B. T. Jennings, S. D. Baird, and S. J. Boone. 1994. Breeding habitat segregation of wood frogs and American toads: the role of interspecific tadpole predation and adult choice. *Copeia* 1994:691-697.
- Pope, K. L., and K. R. Matthews. 2001. Movement ecology and seasonal distribution of mountain yellow-legged frogs, *Rana muscosa*, in a high-elevation Sierra Nevada basin. *Copeia*

2001:787-793.

- Prohl, H., and O. Berke. 2001. Spatial distributions of male and female strawberry poison frogs and their relation to female reproductive resources. *Oecologia* 129:534-542.
- Quinn, V. S., and B. M. Graves. 1999. Space use in response to conspecifics by the red-backed salamander (*Plethodon cinereus*, Plethodontidae, Caudata). *Ethology* 105:993-1002.
- Reading, C. J. 1998. The effect of winter temperatures on the timing of breeding activity in the common toad *Bufo bufo*. *Oecologia* 117:469-475.
- Resetarits, W. J., and H. M. Wilbur. 1989. Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis*: role of predators and competitors. *Ecology* 70:220-228.
- Rodel, M. O., V. H. W. Rudolf, S. Frohschammer, and K. E. Linsenmair. 2004. Life history of a west African tree-hole breeding frog, *Phrynobatrachus guineensis*, Guibe & Lamotte, 1961 (Amphibia: Anura: Petropedetidae). In: Ecology and evolution of phytotelm breeding anurans (ed Lehtinen, R. M.), pp. 31-44. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann arbor, USA.
- Rogowitz, G. L., C. L. Candelaria, L. E. Denizard, and L. J. Melendez. 2001. Seasonal reproduction of a Neotropical frog, the cave coqui (*Eleutherodactylus cooki*). *Copeia* 2001:542-547.
- Rudolf, V. H., and M. O. Rodel. 2005. Oviposition site selection in a complex and variable environment: the role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia* 142:316-325.
- SAS Institute. 1996. SAS/STAT User's Guide, Cary, North Carolina: SAS Institute.
- Schaub, D. L., and J. H. Larsen. 1978. The reproductive ecology of the pacific treefrog (*Hyla regilla*). *Herpetologica* 34:409-416.

- Seale, D. B. 1982. Physical factors influencing oviposition by the woodfrog, *Rana sylvatica*, in Pennsylvania. *Copeia* 1982:627-635.
- Sinsch, U. 1988. Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Oecologia* 76:399-407.
- Spieler, M., and K. E. Linsenmair. 1997. Choice of optimal oviposition sites by *Hoplobatrachus occipitalis* (Anura: Ranidae) in an unpredictable and patchy environment. *Oecologia* 109:184-199.
- Srivastava, D. S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S. P. Lawler, T. E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D. C. Schneider, and M. K. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* 19:379-384.
- Stewart, M. M., and F. H. Pough. 1983. Population density of tropical forest frogs: relation to retreat sites. *Science* 221:570-572.
- Summers, K. 1999. The effects of cannibalism on Amazonian poison frog egg and tadpole deposition and survivorship in *Heliconia* axil pools. *Oecologia* 119:557-564.
- Switzer, P. V. 1997. Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:307-312.
- Ueda, H. 1986. Reproduction of *Chirixalus eiffingeri* (Boettger). *Scientific Reports of Laboratory in Amphibian Biology, Hiroshima University* 8:109-116.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25:666-693.
- Yanoviak, S. P. 2001. Predation, resource availability, and community structure in Neotropical water-filled tree holes. *Oecologia* 126:125-133.

林春富。1996。艾氏樹蛙雌蛙的生殖投資與其蝌蚪的族群生態學。國立台灣大學碩士論文。

莊國碩。1988。艾氏樹蛙生殖生物學之研究。國立台灣師範大學碩士論文。

陳怡惠。1998。艾氏樹蛙食卵性蝌蚪的種內競爭與雌蛙撫育之研究。國立彰化師範大學碩士論文。

陳怡惠。2006。艾氏樹蛙雄性親代撫育行為及生殖策略之研究。國立台灣大學動物學研究所博士論文。

表 1 每週艾氏樹蛙和窩卵數量分別與環境因子之 Stepwise regression。總共分析 54 週次。在表格中的數字代表淨相關係數。

	溫度	雨量	平均水位高度	有水竹筒數量
青蛙數量	- ¹	-	0.0567 ^{*2}	0.3421 ^{***3}
窩卵數量	-	-	-	0.2604 ^{***}

備註：

1. 「-」代表該分析未達顯著水準；
2. 「*」代表 $p < 0.05$ ；
3. 「***」代表 $p < 0.0001$ 。

表 2 不同使用次數竹筒特徵之單因子變異數分析(one-way ANOVA)比較。括弧內數字分別代表不同使用次數的竹筒數量。表格中的數值為 Mean±SD。

Variables	使用一次(25)	使用二次(17)	使用三次(9)	使用四次(6)	F	p
竹筒高度(cm)	41.12 ±9.23	37.29 ±1.51	42.00 ±1.46	42.08 ±9.43	0.30	0.8221
竹筒口徑長度(cm)	7.14 ±1.04	7.01 ±0.93	7.07 ±1.02	7.61 ±0.67	0.58	0.6334
竹筒內節深度(cm)	11.71 ±5.77	11.71 ±4.95	16.31 ±6.59	16.21 ±4.79	2.45	0.0737
最大水位高度(cm)	9.66 ±3.43	8.76 ±3.49	10.18 ±3.29	13.10 ±2.06	2.61	0.0612
最低水位高度(cm)	1.34 ±2.47	1.29 ±2.95	0.83 ±2.03	3.08 ±2.58	1.01	0.3969
平均水位高度(cm)	5.77 ±3.08	5.60 ±3.04	5.33 ±2.53	9.31 ±2.15	2.76	0.0514
水位變化 CV 值(%)	55.66 ±26.97	45.93 ±9.73	65.16 ±5.13	40.69 ±9.50	1.61	0.1982
有水週數(wk.)	22.88 ±4.42	24.41 ±3.04	22.78 ±4.12	25.83 ±2.86	1.34	0.2715

表 3 有、無被生殖產卵竹筒特徵之單因子變異數分析(one-way

ANOVA)比較。樣本數分別為 57 與 44。表格中的數值為 Mean \pm SD。

Variables	Used stumps (57)	Unused stumps (44)	F	p	校正顯著 水準 ¹	顯著 差異
竹筒高度(cm)	40.22 \pm 5.06	30.91 \pm 2.28	11.11	0.0012	0.0253	+ ²
竹筒口徑長度(cm)	7.14 \pm 0.96	6.88 \pm 1.28	1.36	0.2467	0.05	ns ³
竹筒內節深度(cm)	12.53 \pm 5.61	8.22 \pm 5.01	23.78	<0.0001	0.0127	+
最大水位高度(cm)	9.84 \pm 3.46	5.49 \pm 3.05	48.74	<0.0001	0.0102	+
最低水位高度(cm)	1.43 \pm 2.58	0.24 \pm 1.05	12.34	0.0007	0.0169	+
平均水位高度(cm)	6.17 \pm 3.09	2.18 \pm 2.17	77.48	<0.0001	0.0073	+
水位變化 CV 值(%)	49.52 \pm 5.09	143.98 \pm 4.50	67.16	<0.0001	0.0085	+
有水週數(wk.)	23.63 \pm 3.90	12.41 \pm 3.42	79.35	<0.0001	0.0064	+

備註：

1. 校正顯著水準是以 sequential Bonferroni method 依同源性資料比較的次數多寡而調整；
2. 「+」代表達顯著水準；
3. 「ns」代表未達顯著水準。

表 4 有、無被生殖產卵竹筒特徵之 Logisitc regression 分析表。

Variables	*B ¹	S.E. ²	Wald ³	df	p ⁴
竹筒高度	0.048	0.026	3.543	1	0.060
竹筒口徑長度	-0.324	0.322	1.014	1	0.314
竹節內節深度	0.110	0.089	1.524	1	0.217
最低水位高度	-0.454	0.248	3.359	1	0.067
平均水位高度	0.393	0.227	3.014	1	0.083
有水週數	0.206	0.067	9.524	1	0.002

⁵Chi-square 67.11, df=6, p<0.001

備註：

1. *B代表迴歸係數；
2. S.E.代表迴歸係數的標準誤；
3. Wald為該因子之檢定值，若達顯著水準，則表示該因子能有效預測並解釋竹筒的使用狀況；
4. p< 0.05 表示在統計上達顯著水準；
5. 卡方檢定達顯著水準，表示上述因子中至少有一個因子可以預測並解釋竹筒的使用狀況。

表 5 重覆產卵竹筒與沒有被生殖產卵竹筒特徵之單因子變異數分析(one-way ANOVA)比較。樣本數分別為 19 與 44。表格中的數值為 Mean \pm SD。

Variables	Reused stumps (19)	Unused stumps (44)	F	p	校正顯著水準 ¹	顯著差異
竹筒高度(cm)	42.87 \pm 0.87	30.91 \pm 2.28	13.45	0.0005	0.0253	+ ²
竹筒口徑長度(cm)	7.04 \pm 0.90	6.88 \pm 0.28	0.25	0.66	0.05	ns ³
竹筒內節深度(cm)	14.41 \pm 5.89	8.22 \pm 5.01	18.27	<0.0001	0.0127	+
最大水位高度(cm)	10.39 \pm 3.56	5.49 \pm 3.05	29.24	<0.0001	0.0102	+
最低水位高度(cm)	2.29 \pm 3.18	0.24 \pm 1.05	14.81	0.0003	0.0169	+
平均水位高度(cm)	6.69 \pm 3.52	2.18 \pm 2.17	31.53	<0.0001	0.0073	+
水位變化 CV 值(%)	47.65 \pm 30.62	143.98 \pm 34.50	28.52	<0.0001	0.0085	+
有水週數(wk.)	24.84 \pm 3.59	12.41 \pm 3.42	32.05	<0.0001	0.0064	+

備註：

1. 校正顯著水準是以 sequential Bonferroni method 依同源性資料比較的次數多寡而調整；
2. 「+」代表達顯著水準；
3. 「ns」代表未達顯著水準。

表 6 重覆產卵竹筒與沒有被生殖產卵竹筒特徵之 Logisitc

regression 分析表。

Variables	*B ¹	S.E. ²	Wald ³	df	p ⁴
竹筒高度	0.125	0.056	4.979	1	0.026
竹筒口徑長度	-0.833	0.615	1.833	1	0.176
竹節內節深度	0.370	0.150	6.068	1	0.014
最低水位高度	-0.300	0.280	1.153	1	0.283
有水週數	0.373	0.130	8.171	1	0.004

⁵Chi-square 48.65, df=5, p<0.001

備註：

1. *B代表迴歸係數；
2. S.E.代表迴歸係數的標準誤；
3. Wald為該因子之檢定值，若達顯著水準，則表示該因子能有效預測並解釋竹筒的使用狀況；
4. $p < 0.05$ 表示在統計上達顯著水準；
5. 卡方檢定達顯著水準，表示上述因子中至少有一個因子可以預測並解釋竹筒的使用狀況。

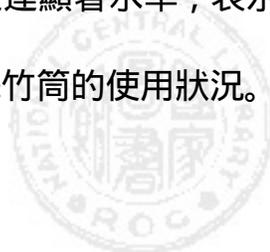


表 7 有、無重覆產卵竹筒特徵之單因子變異數分析(one-way

ANOVA)比較。樣本數分別為 19 與 38。表格中的數值為 mean \pm SD。

Variables	Reused stumps (19)	Non-reused stumps (38)	F	p	校正顯著 水準 ¹	顯著 差異
竹筒高度(cm)	42.87 \pm 0.87	38.89 \pm 6.75	1.36	0.2493	0.0102	ns ²
竹筒口徑長度(cm)	7.04 \pm 0.90	7.19 \pm 1.00	0.29	0.5944	0.05	ns
竹筒內節深度(cm)	14.41 \pm 5.89	12.16 \pm 5.69	1.96	0.1667	0.0085	ns
最大水位高度(cm)	10.39 \pm 5.56	9.56 \pm 5.42	0.54	0.4659	0.0253	ns
最低水位高度(cm)	2.29 \pm 5.18	0.99 \pm 5.13	3.35	0.0728	0.0064	ns
平均水位高度(cm)	6.69 \pm 5.52	5.90 \pm 5.86	0.62	0.4360	0.0169	ns
水位變化 CV 值(%)	47.65 \pm 0.62	50.91 \pm 2.14	0.79	0.3790	0.0127	ns
有水週數(wk.)	24.84 \pm 5.59	23.03 \pm 5.96	2.83	0.0982	0.0073	ns

備註：

1. 校正顯著水準是以 sequential Bonferroni method 依同源性資料比較的次數多寡而調整；
2. 「ns」代表未達顯著水準。

表 8 有、無重覆產卵竹筒特徵之 Logisitc regression 分析表。

Variables	*B ¹	S.E. ²	Wald ³	df	p ⁴
竹筒高度	0.021	0.021	0.947	1	0.330
竹筒口徑長度	-0.189	0.341	0.307	1	0.579
竹節內節深度	0.035	0.062	0.317	1	0.573
最低水位高度	0.252	0.192	1.720	1	0.190
水位變異係數	0.034	0.024	2.056	1	0.152
有水週數	0.240	0.136	3.099	1	0.078

⁵Chi-square 8.97, df=6, p=0.175

備註：

1. *B代表迴歸係數；
2. S.E.代表迴歸係數的標準誤；
3. Wald為該因子之檢定值，若達顯著水準，則表示該因子能有效預測並解釋竹筒的使用狀況；
4. $p < 0.05$ 表示在統計上達顯著水準；
5. 卡方檢定未達顯著水準，表示上述因子均無法預測並解釋竹筒的使用狀況。



圖 1 研究地點的竹林，位於南投縣鹿谷鄉溪頭地區。樣區面積約為 1200 平方公尺，其中的竹筒數量約為 150 根。

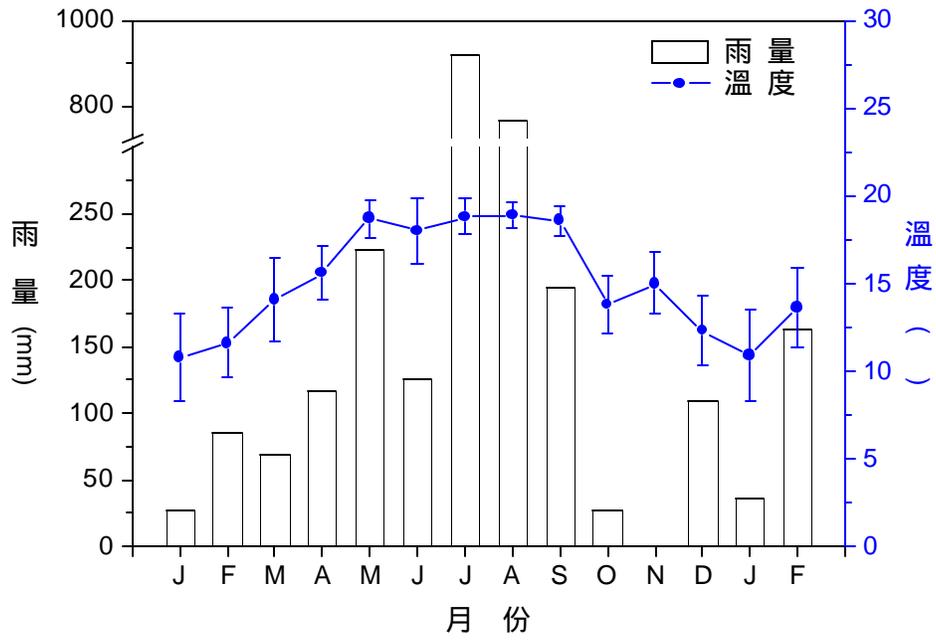


圖 2 溪頭地區氣溫與雨量之關係圖。資料自 2004 年 1 月開始，到 2005 年 2 月為止。

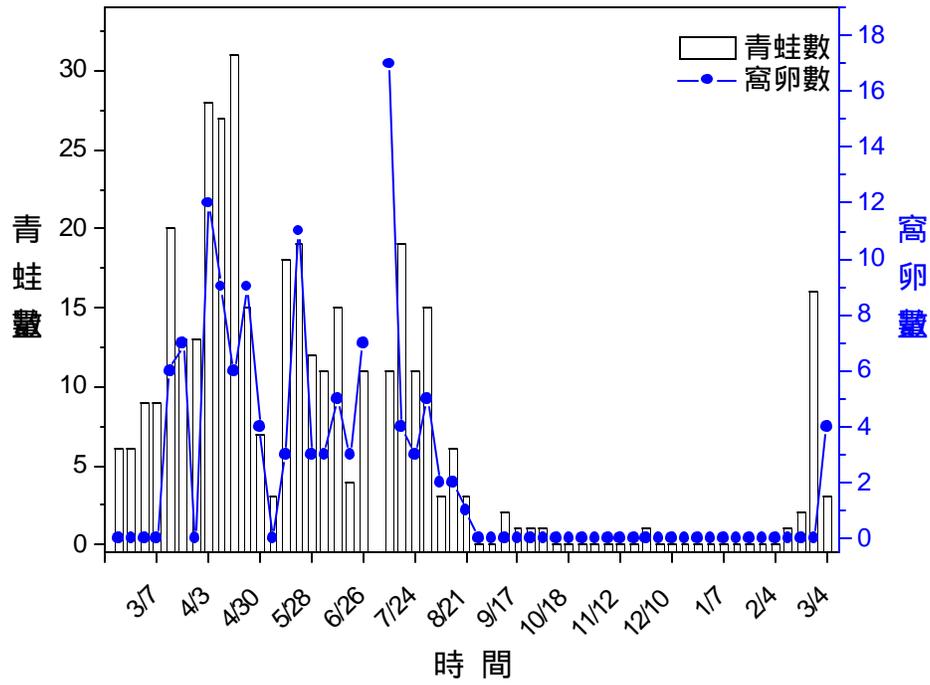


圖 3 竹林中艾氏樹蛙數量與窩卵數量之關係。利用 Spearman rank correlation 分析，結果顯示青蛙數量與窩卵數量呈現顯著關係 ($r=0.78, p<0.0001, n=55$)。

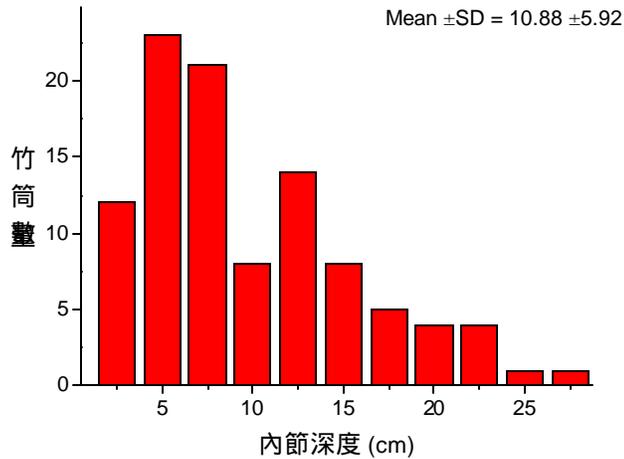
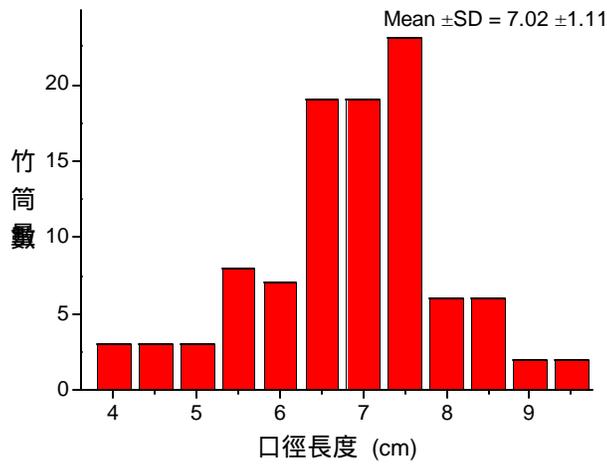
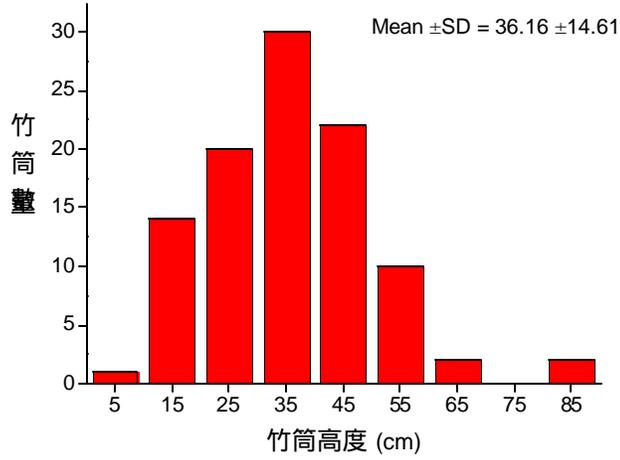


圖 4 竹筒形態分佈圖。分析的竹筒數為 101 根，平均高度 36.16 ± 14.61 公分，CV 值為 40.39%；平均口徑寬度 7.02 ± 1.11 公分，CV 值為 15.88%；平均內節深度 10.88 ± 5.92 公分，CV 值為 54.50%。

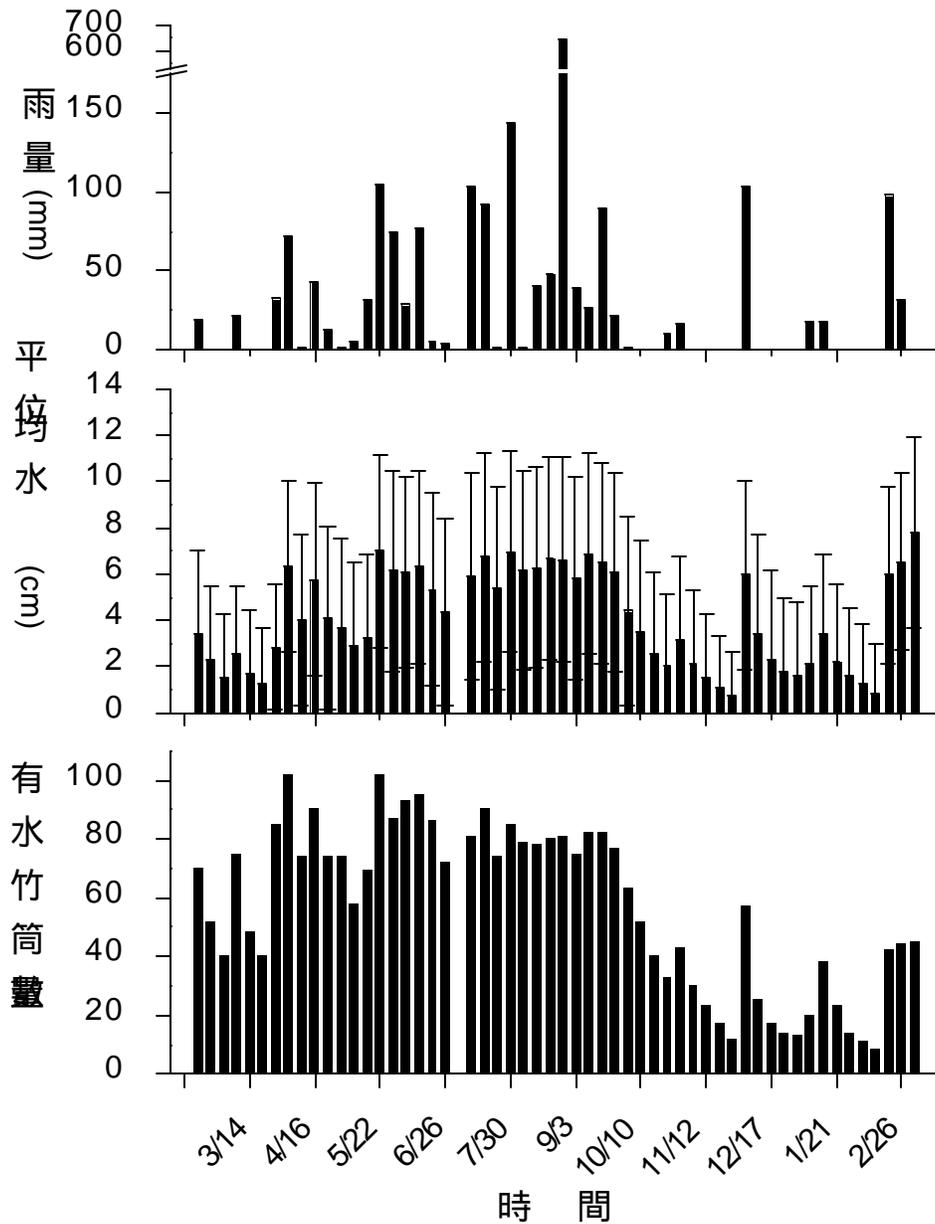


圖 5 雨量與竹林中有水竹筒的數量、平均水位之關係。分別以 Spearman rank correlation 分析，結果顯示竹林中竹筒平均水位高度以及有水竹筒數量均分別與雨量呈顯著相關(平均水位高度： $r_s = 0.82$, $p < 0.0001$, $n = 54$ ；有水竹筒數量： $r_s = 0.76$, $p < 0.0001$, $n = 54$)。

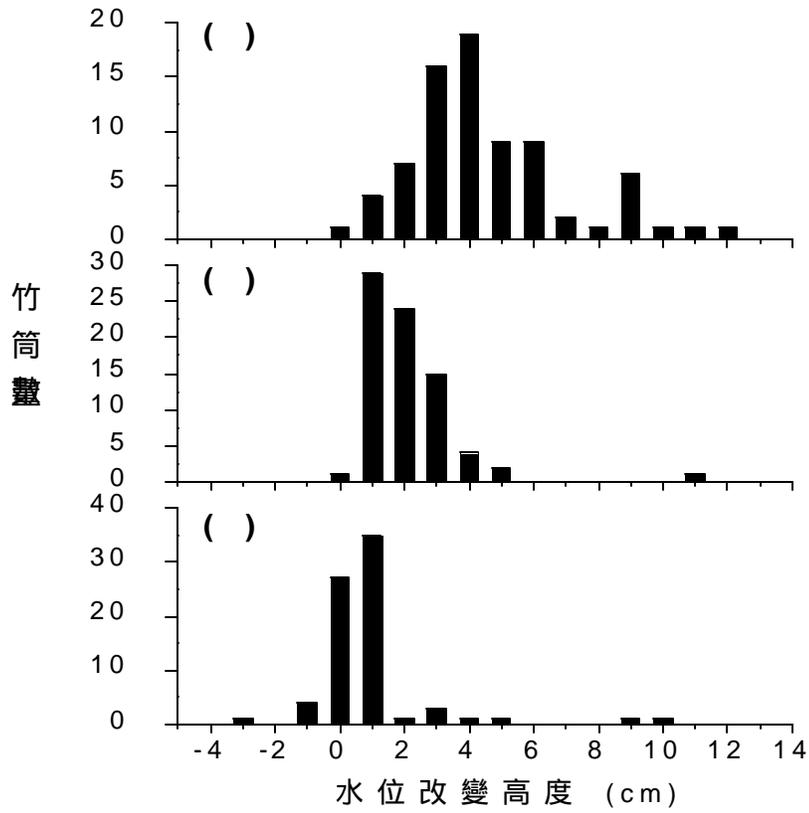


圖 6 竹林中竹筒水位變化分佈圖。分別選取三週，()2004 年 5 月 22 日，()2004 年 7 月 30 日，()2004 年 8 月 28 日，各自計量竹筒當週水位高度與前週水位高度之變化量。

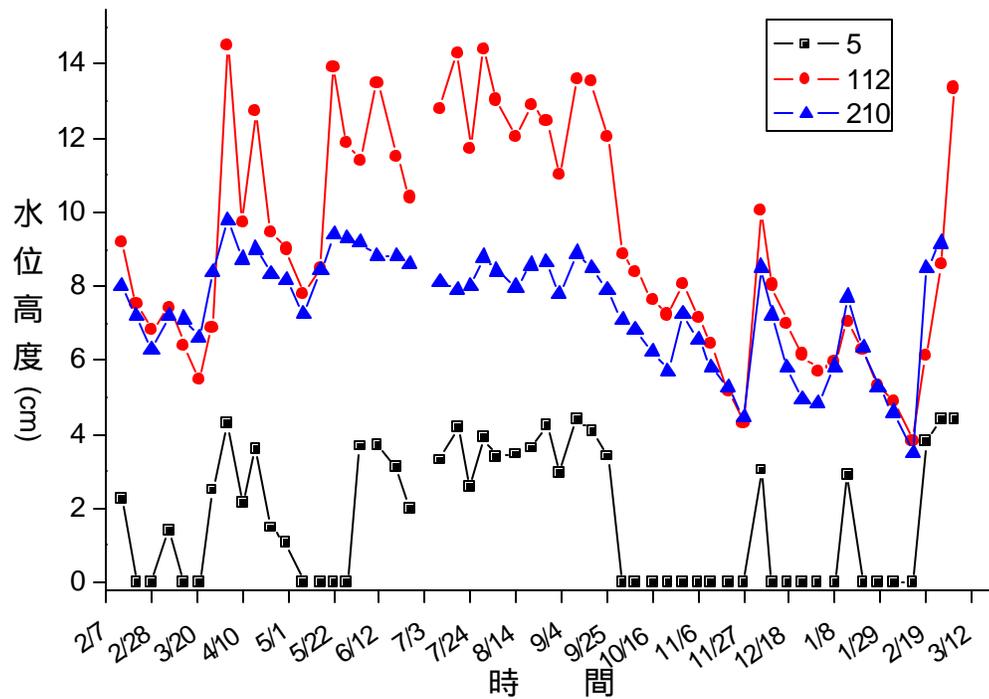


圖 7 不同竹筒的水位變化趨勢。選取三根竹筒(5 號、112 號、210 號)，從 2004 年 2 月 14 日到 2005 年 3 月 4 日止，紀錄每週水位高度。2004 年 7 月 2 號，因為颱風影響而無調查紀錄。

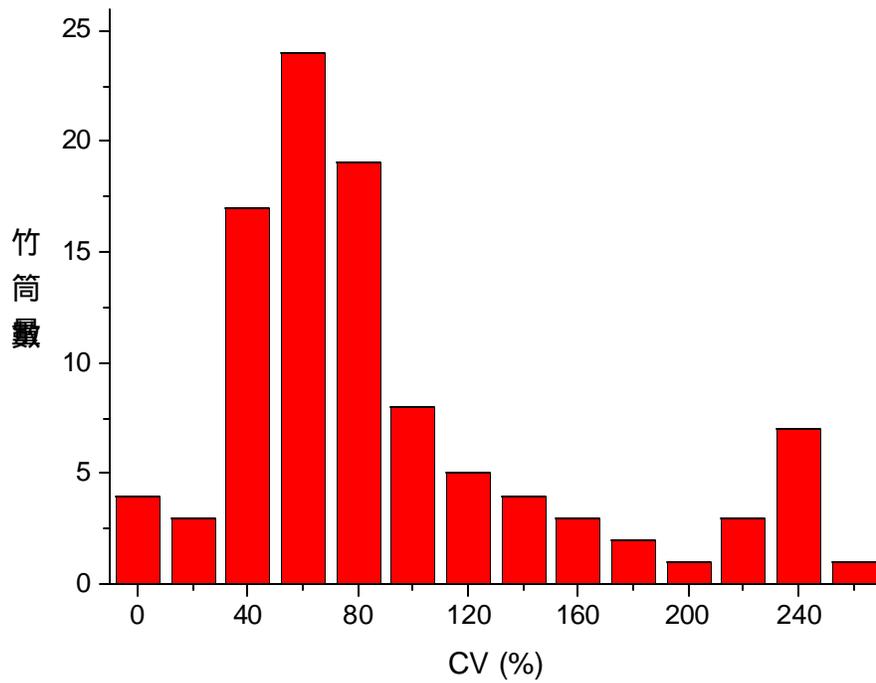


圖 8 竹筒水位變化的變異係數(coefficient of variation, CV)分佈圖。總共分析 101 根竹筒，得每一竹筒自 2004 年 2 月 14 號到 2005 年 3 月 4 號的平均水位高度以及標準偏差，將標準偏差除以平均值，再乘以 100%，即可得到單一竹筒水位變化的 CV 值(%)。

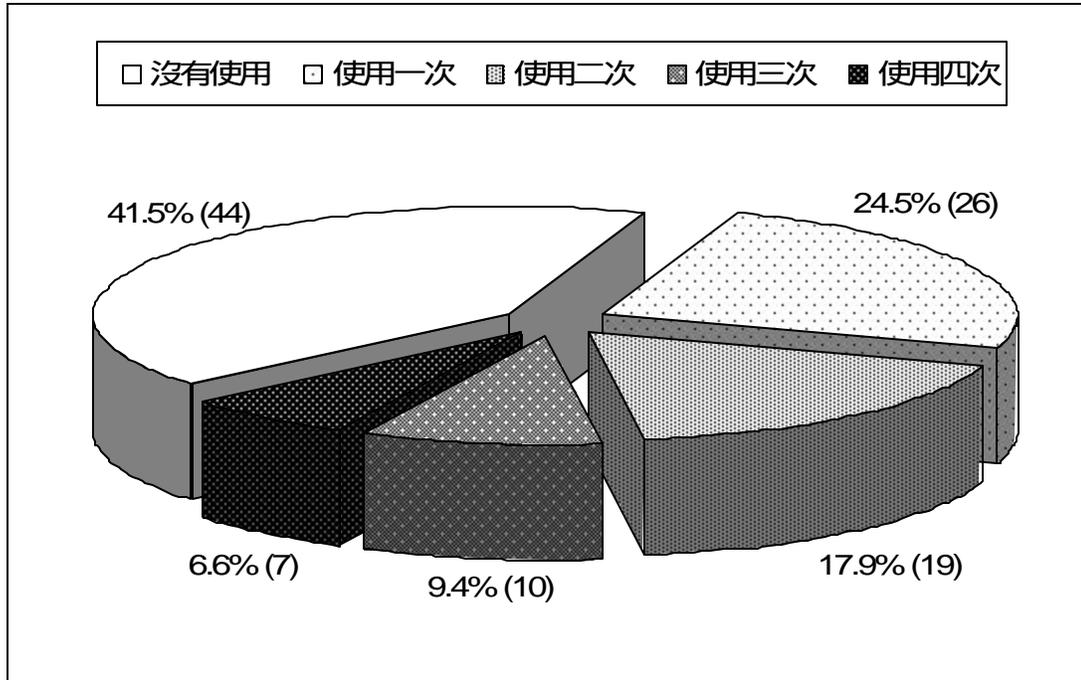


圖 9 竹筒被生殖產卵的次數比例分佈圖。竹林中具有積水能力的竹筒數為 106 根，其中被利用過的竹筒數有 62 根，共有 122 窩卵。括弧中的數字分別代表各類別的竹筒數量。

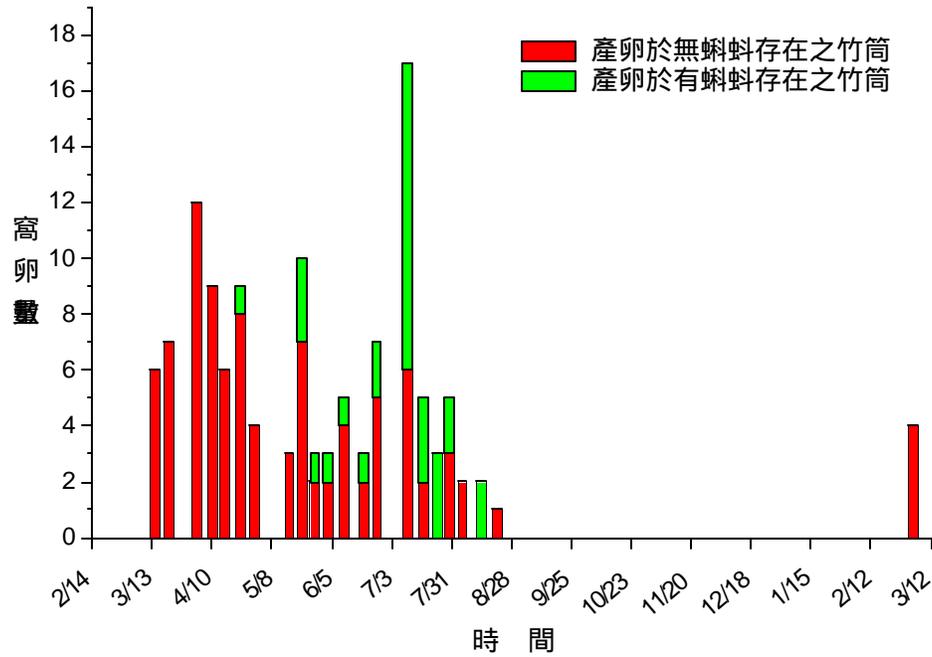


圖 10 發生重覆產卵事件的時間與次數分佈圖。記錄時間自 2004 年 2 月 14 號開始，至 2005 年 3 月 4 號為止。2004 年 7 月 2 號，因為颱風影響而無調查紀錄。

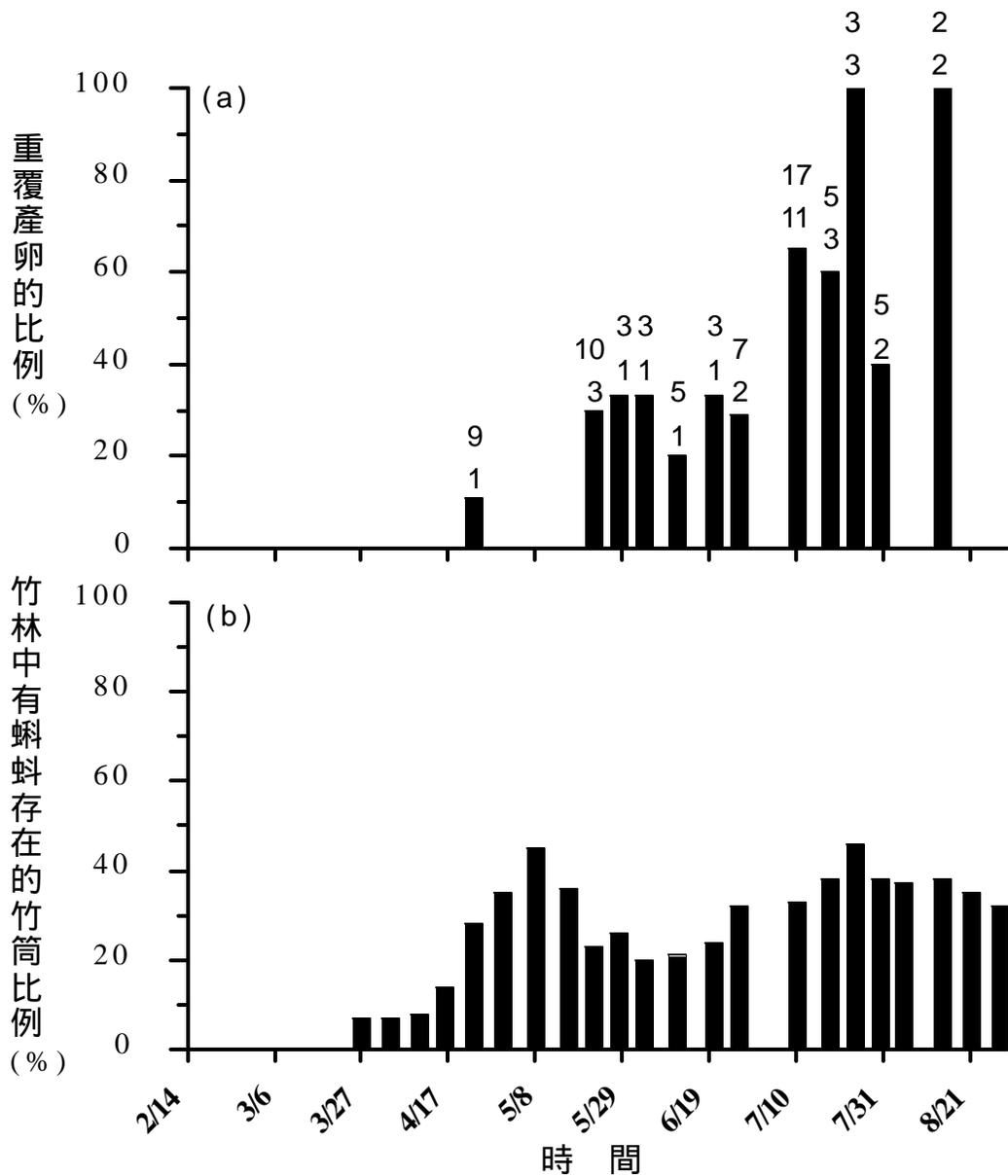


圖 11 每週有蝌蚪存在的竹筒數量與發生重覆產卵次數之關係。橫座標代表時間，圖(a)的縱座標代表每週重覆產卵數量佔全部新產窩卵數的比例，圖(b)的縱座標代表每週竹林中有蝌蚪存在的竹筒數量佔所有水竹筒的比例。圖(a)中長條圖上方的數字，分別代表當週全部新產窩卵數(上列)以及重覆產卵的窩卵數(下列)。

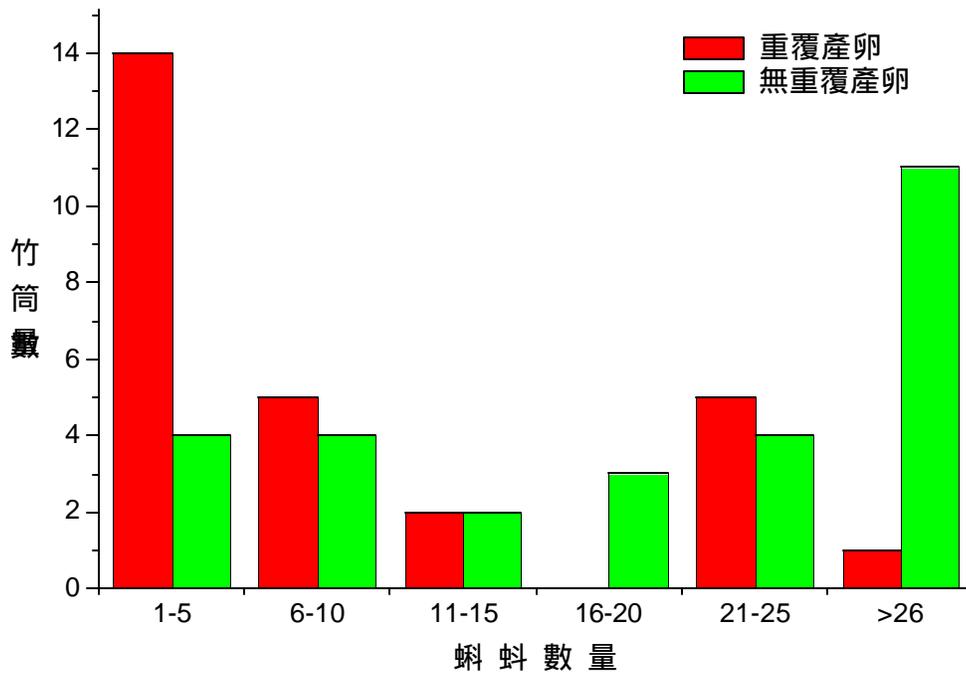


圖 12 有、無重覆產卵竹筒中蝌蚪數量之比較。比較方式是取重覆產卵竹筒以及離該重覆產卵竹筒最近但未被再利用之有蝌蚪存在的竹筒。因為有些竹筒無法處理，所以總共分析重覆產卵竹筒 27 根，無重覆產卵竹筒 28 根。

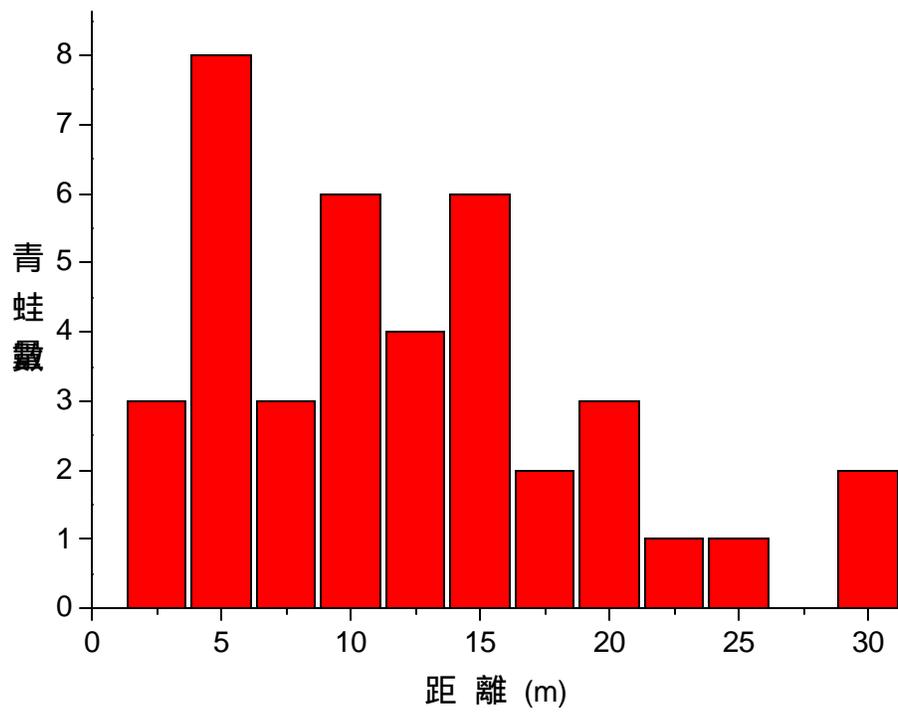


圖 13 雄蛙完成一次生殖活動後移動的距離。總共分析 39 筆資料，平均距離是 12.28 ± 7.22 公尺，最大移動距離為 30 公尺，最小移動距離為 1.5 公尺。

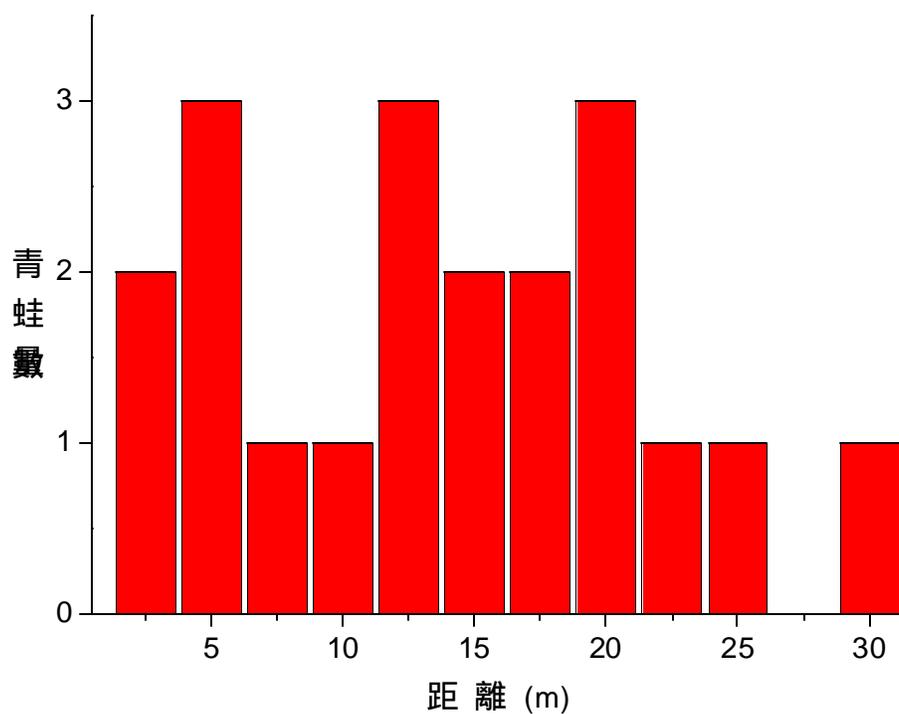


圖 14 雄蛙連續兩次生殖間隔的距離 總共分析 20 次連續生殖的事件，平均距離 13.85 ± 7.56 公尺，最大距離為 30 公尺，最小距離為 2.75 公尺。