

溫度與缺水效應對史丹吉氏小雨蛙蝌蚪存活與發育之影響

Effects of Temperature and Water Deprivation on Survival and Development of Microhylid Frog (*Micryletta steinegeri*) Tadpoles

林春富* 楊育昌 吳和瑾

Chun-Fu Lin* Yu-Chang Yang and Ho-Chin Wu

行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集鎮民生東路1號

Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

* 通訊作者: spring@tesri.gov.tw

* Corresponding author: spring@tesri.gov.tw

摘 要

史丹吉氏小雨蛙為爆發性生殖者，其產卵棲所選擇在暫時性的水域環境，孵化後的蝌蚪則在此靜止水體中活動。本研究選擇了溫度及水分因子，來進行影響該蛙蝌蚪存活與發育的試驗。結果顯示該種蝌蚪在缺少積水的環境下，無法存活超過1小時，為本實驗所檢視的狹口蛙類及其他共同生活在此暫時性水域的無尾目蝌蚪中，最無法忍受無積水環境的物種。在攝氏 20°C 與 25°C 的溫度下，最適合該蛙蝌蚪的成長與發育，其平均變態率可達 38%；在攝氏 25°C 與 30°C 的環境下，最短的蝌蚪發育期僅需 11 天；在 15°C 的低溫下，蝌蚪於長出後肢後，成長即趨緩，發育也呈現停滯，因為無法伸出前肢，因此也無任何個體可達 Gosner 第 42 期之變態高峰。本文也比較不同環境下的蝌蚪發育日數，並探討環境因子對該蛙蝌蚪期長短的影響。

Abstract

The microhylid frog *Micryletta steinegeri* is an explosive breeder whose tadpoles live in still waters in the temporal zone. In this study we investigated the effects of temperature and water deprivation on survival and development of the tadpoles. The results showed that the tadpoles could not survive

for an hour at 25°C without water. They had the lowest tolerance to water deprivation among the members of Microhylidae examined and of other anuran tadpoles coexisting in the temporary waters. The optimal temperatures for the growth and development of the microhylid tadpoles with a mean metamorphic rate at 38% were at 20°C and 25°C. The shortest tadpole period was 11 days at 25°C and 30°C. At 15°C the growth decelerated and the development ceased at the stage with protruded hind legs; no tadpole stretched out fore legs to reach the metamorphic climax of Gosner's stage 42. Developmental periods of the tadpoles under different environments were compared, and the effects of environmental factors were discussed.

關鍵詞：史丹吉氏小雨蛙、水分、溫度、蝌蚪

Key words: *Micryletta steinegeri*, water level, temperature, tadpole

收件日期：●年●月●日

接受日期：●年●月●日

Received: February ●, ●

Accepted: February ●, ●

緒 言

野外水體物理性質的表現，常受到天候變化所影響，其中又以暫時性水域(temporary waters)的變化幅度最大。由於暫時性水域中的空間常有重覆出現滿水及乾旱的現象，而其中的生物須經常面臨大量死亡的威脅；因此，許多暫時性水域中的生物，在生理上或生態會發展出適應缺水環境的調整機制(Williams 2005)。

兩棲類蝌蚪的成長與發育除了受到內在遺傳因素所影響外，也受到外在環境因子如溫度、水量、食物或天敵等因素所調控(Duellman and Trueb 1994; Loman 2002; Castaneda *et al.* 2006)。對於生活在暫時性棲所的兩棲類蝌蚪而言，水體的有無直接影響到牠們的生存。至於溫度則直接影響到蝌蚪的生理反應，過高的溫度影響其存活率，過低的溫度會使蝌蚪的成長停滯(Smith-Gill and Berven 1979)，而在此過高與過低的溫度範圍間，蝌蚪則隨著外界環

境溫度的上升，加速其成長與發育(Harkey and Semlitch 1988)。由於溫度的高低影響到蝌蚪發育至小蛙的時間，因此也會表現在蝌蚪對於水體的依賴程度上(McDiarmid and Altig 2000)。

史丹吉氏小雨蛙(*Micryletta steinegeri*)分布在台灣中、南部及東部低海拔地區，活動與生殖棲所主要為雨後臨時性的積水環境。每年的4到9月間為其繁殖區段，然而在此期間該蛙並不會每天出現或鳴叫，僅在大雨來時，環境瞬間積水，牠們才會大量出現、聚集與鳴叫，產生爆發性的生殖現象。在此暫時性棲所中，雖然下雨時水體的累積很快，但若雨停，積水的消退也會很快，而生活其中的蝌蚪常會面臨水位逐漸降低的困境，以及因缺少水體所引發的水溫升高、食物量不足或易暴露於天敵等威脅。因此本研究選擇該環境中影響蝌蚪最為直接的水分及溫度因子，來進行有無積水對史丹吉氏小雨蛙蝌蚪存活時間的影響，以及不同溫度對史丹吉氏小雨蛙蝌蚪成長、發育與存

活之研究。希望此資料的建立，能提供該蛙類將來保育行動之參考。

材料與方法

研究物種：

史丹吉氏小雨蛙(*Micryletta steinegeri*)屬於無尾目狹口蛙科(Microhylidae)的兩棲類。剛孵化的蝌蚪身體呈乳黃色，隨著成長體表逐漸變為深褐色。側視蝌蚪尾鰭中段較為寬扁型，而尾部尖則呈現絲狀。蝌蚪會藉此絲狀物在水域中左右的擺動，以維持平衡，屬於典型生活在靜止水域中的蝌蚪。棲所中經常有其他狹口蛙科及部分樹蛙科蝌蚪與之共域。

蝌蚪缺水的耐受試驗

為了解史丹吉氏小雨蛙蝌蚪在微棲所水位降低時，於潮濕土壤間所能存活的時間，於室溫中(25°C)，我們將 12 隻剛長出腳芽之蝌蚪(約在 Gosner 第 26 到 30 期之間，Gosner 1960)，分別置入實驗組中的 12 個底部鋪有潮濕土壤的小塑膠杯中，分別記錄其存活的情形。為了維持杯中土壤水分的一致性，我們使用杯口直徑為 8 cm、深 5.5 cm 的小塑膠杯，在底部放置已烘乾且以濾網(2 mm)篩選過之土壤約 0.7 cm 高(所測得的土壤重量為 32 g)，再加入 15 g 逆滲透水，使土壤呈現吸水飽和但無積水的狀態，然後放入蝌蚪，蓋上具透氣孔目的盒蓋，以防止水分過分散失，此時測得每盒總重量為 51 g，實驗過程中則依此重量為依據，每日加入些許水分補充以維持恆定的土壤溼度。而在控制組中，我們也將 12 隻與實驗組體長相當之蝌蚪，分別置入 12 個如同實驗組的小塑膠杯中，所不同的是杯中加入較多的逆滲透水，使水分漫過土壤表面約 2 cm 高。實驗的過程中，兩組別均不予餵食。此外，我們另選擇 7 種共域之兩棲類蝌蚪，種類包含小雨蛙(*Microhyla fissipes*)、黑蒙西氏小雨蛙(*Microhyla*

heymonsi)、澤蛙(*Fejervarya limnocharis*)、日本樹蛙(*Buergeria japonica*)、莫氏樹蛙(*Rhacophorus moltrechti*)、面天樹蛙(*Kurixalus idiotocus*)、布氏樹蛙(*Polypedates braueri*)等，進行與上述同樣具有實驗組與控制組的實驗，以便與史丹吉氏小雨蛙蝌蚪的實驗結果進行比較。

溫度實驗

由於史丹吉氏小雨蛙採爆發性的生殖策略，若有生殖時，通常可在同一天晚間採集到大量的卵粒。因此，我們在 2009 年 6 到 7 月間，於台灣中部南投縣集集鎮低海拔山區採集到史丹吉氏小雨蛙剛產出的卵粒約 10 堆，攜回實驗室等待孵化。史丹吉氏小雨蛙的卵期約 2 天，於第 3 天個體離開卵囊後，才進入蝌蚪期。此時，我們將這些剛孵化的蝌蚪分別置於 15°C、20°C、25°C 及 30°C 的恆溫培養箱中，以進行不同溫度對史丹吉氏小雨蛙蝌蚪發育與存活率之實驗。實驗方法為每個培養箱中放入 9 盒各 10 隻剛孵化的蝌蚪，以日光燈進行 12L:12D 的照明調控，並保持培養箱內 80% 的相對溼度。飼養盒長為 14 cm、寬 9.5 cm，水深高度 6 cm，盒內放入 1 cm 高之底泥與落葉，以模擬野外的生存環境。每日以每隻約 0.01 克之高蛋白質粉狀魚飼料餵食。每 3 天更換約 1/3 體積的水體，以避免因部分蝌蚪死亡而使水質劣化。實驗期間，每日觀察記錄蝌蚪達到 Gosner 第 31 期(後肢呈槳狀)、第 37 期(後肢彎曲成 45 度)、第 41 期(後肢彎曲成 90 度)及第 42 期(出現四肢達變態高峰)時所需的發育日數(蝌蚪發育階段參考 Gosner 1960)及當時的存活數目，以比較蝌蚪在不同溫度的連續飼養下，其發育時間與存活率的差異。

分析時，以同一發育階段內之不同溫度處理做為相互比較的對象。蝌蚪達各發育階段所需的時間以其平均數 ± 1 標準誤差(standard error, SE)來表示。不同溫度間之蝌蚪發育日數以巢穴變方分析(Nested ANOVA)進行統計檢定；

若組間有顯著性的差異時，則以杜氏法(Tukey's test)進行平均數之事後多重比較。而不同溫度間之蝌蚪存活率則以卡方檢定(Chi-square test)進行同質性分析；若組間有顯著性的差異時，則以同時信賴區間估計法(simultaneous confidence intervals)進行事後多重比較。以上分析均以 PASW 18.0 (SPSS Inc. 2009)進行統計，並以 $\alpha=0.05$ 做為是否達顯著性差異的標準。

戶外飼養與野外觀察

為了與實驗室的溫度試驗結果進行比較，我們另外增加 2 項蝌蚪於不同成長環境的觀察。第一項為戶外飼養：我們於 2009 年 6 月間，在南投縣集集鎮野外暫時性積水溝渠內，採集到史丹吉氏小雨蛙剛產出的卵粒 12 堆，待 2 天後，卵全數孵化且開始自由活動時，於第三天我們就地将蝌蚪平均放入 7 個水盆中；每個水盆長為 60 cm、寬 30 cm，水深高度 20 cm，內部的設置主要模擬採集時的微環境，且在底部舖上 3 到 5 cm 的泥土與落葉；每日除了補充水分以維持固定之水體外，另投入已磨成粉狀的魚飼料飼養，觀察並紀錄蝌蚪發育至 Gosner 第 42 期所需的日數。第二項為野外觀察：於 2009 年 6 到 7 月間，我們於上述同樣的區域，觀察到該蛙產卵後，並不對棲所進行任何的環境或飼養上改變，僅於每日進行觀察；由於野外水域屬開放空間，並不容易追蹤所有蝌蚪的變態情形，因此我們僅能記錄到野外首批蝌蚪變態至 Gosner 第 42 期所需的最短日數。以上兩項蝌蚪成長環境的最大差別在於，戶外飼養的水量固定，且每日供予充足的食物資源；而在全然野外的環境，水體則會因蒸發而逐漸降低，且未再提供額外的食物資源。在全年度的研究期間，我們也收集上述樣區的环境資料，記錄 2009 年的月平均氣溫(將每日最高溫與最低溫平均後，再進行月平均)與月平均積水深度(每日測量固定微棲所的積水深度，再進行月平均)的變化情形，以利進

一步分析與比較之用。

結 果

蝌蚪的缺水試驗

在此 8 種蛙類蝌蚪的缺水試驗中，所有實驗組的蝌蚪均隨著時間增加而逐漸死亡，而控制組的蝌蚪於實驗期間均無任何個體死亡。史丹吉氏小雨蛙蝌蚪在飽和水分但無積水的土壤中所能存活的時間最短，在實驗進行後的第一個小時內，實驗組的 12 隻蝌蚪全數死亡，顯示該蛙蝌蚪無法在缺少水體的環境下生存；至於同為狹口蛙類的黑蒙希氏小雨蛙蝌蚪在 3 小時內陸續死亡；而小雨蛙蝌蚪則在 8 小時內陸續死亡(圖 1)。若將狹口蛙類與其他蛙類蝌蚪的存活情形進行比較，可發現莫氏樹蛙與日本樹蛙蝌蚪的耐旱性最高，在含飽和水分但無積水的土壤環境中可存活 17 天，其次依序為澤蛙、面天樹蛙與布氏樹蛙的蝌蚪(圖 2)。

溫度實驗

在不同溫度處理下，蝌蚪達各發育階段的日數均有顯著性的差異(見表 1)。整體上，在 30°C 的溫度處理下，蝌蚪達各發育階段所需的時間均較短；其次依序為 25°C、20°C 及 15°C 的溫度處理。各發育階段內的事後比較也顯示：發育日數在不同溫度間彼此均有統計上的差異，僅於實驗初期在蝌蚪第 31 發育期之 25°C 及 30°C 的溫度處理間，未達統計上的顯著性差異。在 15°C 的溫度處理下，僅有 7 隻蝌蚪能發育至第 41 期，亦即後肢彎曲成 90 度，之後便停滯生長；直至實驗結束，該溫度下的蝌蚪仍無法發育至第 42 期。至於其他溫度處理下，均有個體到達第 42 期，亦即達變態高峰，其蝌蚪期範圍在 11 到 28 天之間。其中最短的蝌蚪期為 11 天，分別出現在 25°C 及 30°C 的溫度處理下(見表 1)。

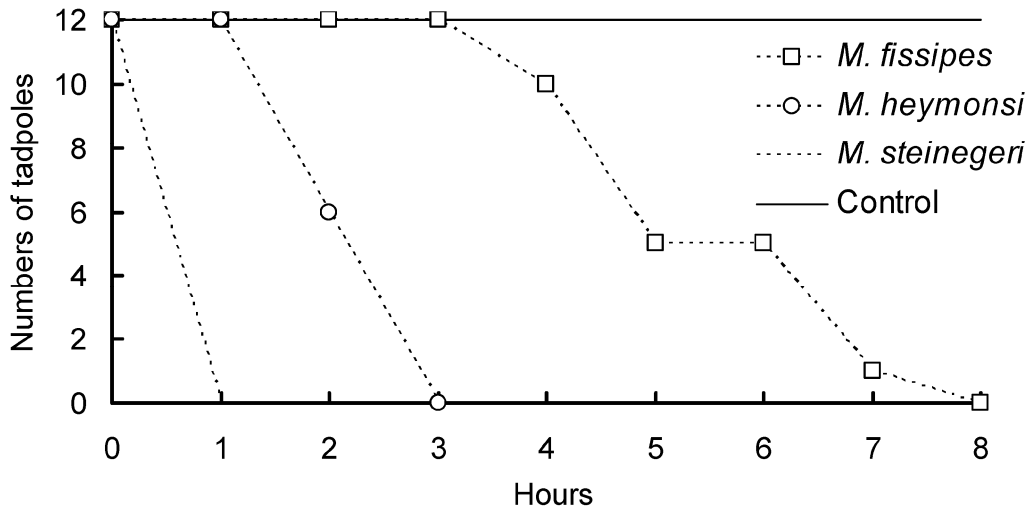


圖 1. 缺水效應對於 3 種狹口蛙類蝌蚪存活時間之影響(每一種物種之實驗組與控置組蝌蚪數均為 12 隻)。

Fig. 1. Surviving periods (hours) of three species of microhylid tadpoles under water deprivation (number of individuals = 12 for the control and each of the test species).

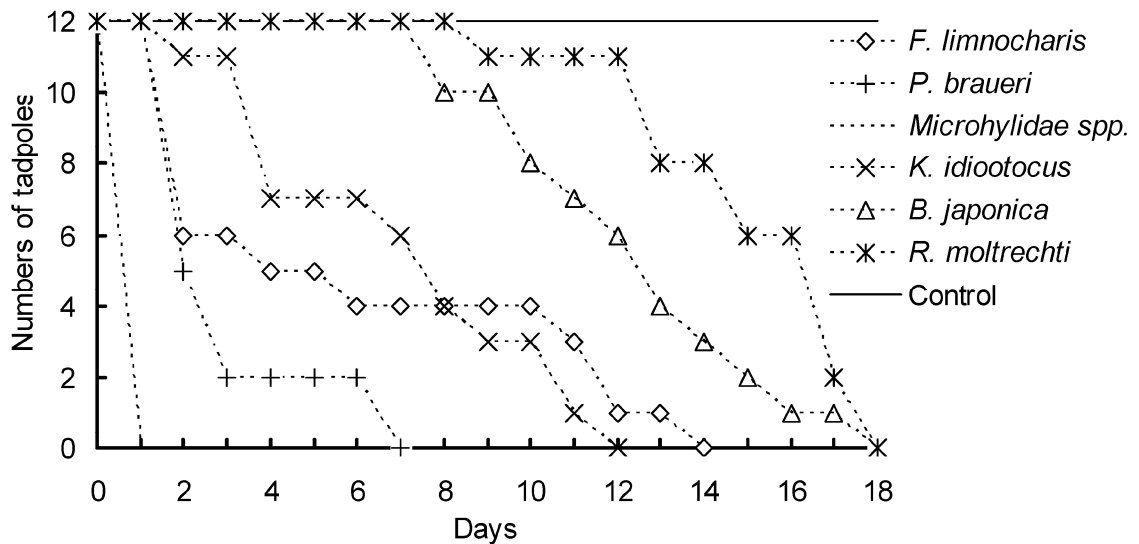


圖 2. 缺水效應對於共同生活在暫時性水域的 8 種無尾目兩棲類蝌蚪存活時間之影響(每一種物種之實驗組與控置組蝌蚪數均為 12 隻)。

Fig. 2. Surviving periods (days) under water deprivation for eight species of anuran tadpoles coexisting in the temporary waters (number of individuals = 12 for the control and each of the test species).

表 1. 四種不同溫度處理，對史丹吉氏小雨蛙蝌蚪達各發育期所須之時間(平均數±標準誤差)(同一發育階段內，以杜氏法進行事後比較，不同字母 a, b, c 及 d 代表彼此在發育日數上具有顯著的差異)。

Table 1. Developmental periods (mean ± standard errors) to four Gosner's stages at four temperatures (°C) for *Micryletta steinegeri* tadpoles (different letters a, b, c and d within a stage indicating significant differences among the periods by Tukey's test).

Stages	Temperatures	Days	Ranges	F	Df	P
31	15	21.0a±0.2	17-26	83.1	3,131	< 0.0001
	20	16.7b±0.1	13-18			
	25	9.0c±0.1	7-11			
	30	8.3c±0.2	7-11			
37	15	35.8a±0.2	32-39	385.5	3,106	< 0.0001
	20	20.5b±0.1	18-22			
	25	10.3c±0.1	8-12			
	30	9.2d±0.1	8-11			
41	15	38.1a±0.3	37-39	285.5	3, 69	< 0.0001
	20	21.9b±0.1	20-24			
	25	12.3c±0.1	10-14			
	30	11.4d±0.3	10-13			
42	15	-	-	131.1	2, 59	< 0.0001
	20	25.0a±0.1	21-28			
	25	13.0b±0.1	11-15			
	30	12.2c±0.3	11-15			

在不同溫度處理下，蝌蚪達各發育階段之存活率均有統計上的顯著性差異(見表 2)。各發育階段的事後比較也顯示：整體上，在 20°C 及 25°C 的溫度處理下，蝌蚪達各發育階段的存活率均較 15°C 及 30°C 的溫度處理來的高；僅於實驗初期在蝌蚪達第 31 發育期時，30°C 的溫度處理下蝌蚪的存活率與 20°C 及 25°C 溫度處理的結果，未達統計上的顯著性差異。於 20°C 及 25°C 的溫度處理下，蝌蚪在達第 42 期的存活率均為 38%；而 30°C 的溫度處理下，蝌蚪在第 42 期的存活率為 7%；至於在 15°C 的溫度處理下，因蝌蚪僅發育至第 41 期，並無達第 42 期的個體，因此無法顯示其存活率。

不同的飼養環境與氣象資料

戶外飼養：史丹吉氏小雨蛙胚胎於野外約 36 小時後可從卵粒中抖動離開卵囊。剛流入水體中的胚胎，常以黏液狀的細絲懸浮於水表面下方，約在產出 48 小時後，才可成為自由活動的蝌蚪。在戶外飼養的 7 個水盆中，共有 540 隻個體完成變態，其蝌蚪期平均為 11.8 天，時間範圍在 10 至 18 天之間，蝌蚪詳細的變態日數分布情形請參考圖 3。

野外觀察：2009 年 6 月及 7 月間我們共紀錄到 3 次野外史丹吉氏小雨蛙完整的胚胎與蝌蚪的發育過程，在此期間各棲所中的水體均逐日減少，但還不至於乾涸。我們紀錄由卵發育到 Gosner 第 42 期所需的最短日數分別為 10, 11 及 11 日，將以上數值減去 2 日的卵發育期，則得蝌蚪期日數。當時白天的最高氣溫平均為

表 2. 四種不同溫度處理下，史丹吉氏小雨蛙蝌蚪達各發育期之存活率(同一發育階段內，以同時信賴區間估計法進行事後比較，不同字母 a, b, c 及 d 代表彼此在存活率上具有顯著的差異)。

Table 2. Survival rates of *Micryletta steinegeri* tadpoles at four Gosner's stages under four test temperature (°C) regimes (different letters a, b, c and d within a stage indicating significant differences among the survival rates by simultaneous confidence intervals).

Stages	Temperatures	Survivals	Survival rates	X^2	Df	P
31	15	27	0.30a	83.1	3	< 0.0001
	20	49	0.54b			
	25	48	0.53b			
	30	35	0.39ab			
37	15	15	0.17a	385.5	3	< 0.0001
	20	45	0.50b			
	25	46	0.51b			
	30	27	0.30a			
41	15	7	0.08a	285.5	3	< 0.0001
	20	39	0.43b			
	25	36	0.40b			
	30	8	0.09a			
42	15	-	-	131.1	2	< 0.0001
	20	34	0.38a			
	25	34	0.38a			
	30	7	0.08b			

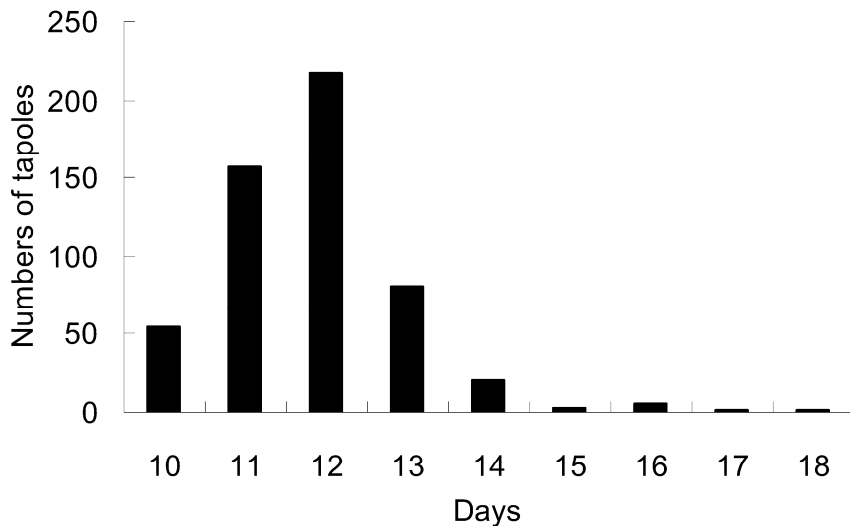


圖 3. 於戶外環境條件下，史丹吉氏小雨蛙蝌蚪達變態高峰(Gosner 第 42 期)所需發育時間的頻度分布。

Fig. 3. A frequency distribution of the developmental periods (days) of *Micryletta steinegeri* tadpoles to reach the metamorphic climax (Gosner's stage 42) under outdoor conditions.

30.7°C，夜間的最低氣溫平均為 23.8°C。本實驗中，不同的成長環境對史丹吉氏小雨蛙蝌蚪達第 42 發育期所需之日數整理如表 3。

氣象資料：2009 的 4 到 9 月間為該蛙的繁殖時期，該時期的月平均氣溫範圍在 21.9 到 28.0°C 間；同一時期，每個樣區的每月平

均積水高度範圍則在 13.0 到 30.8 cm 間，為一年當中溫度較高且棲所較易積水的時期。研究期間(2009 年)，史丹吉氏小雨蛙野外棲地的每月平均氣溫與平均積水高度變化情形，請參考圖 4。

表 3. 在不同的環境下，史丹吉氏小雨蛙蝌蚪期所需之日數。

Table 3. Tadpole periods of *Micryletta steinegeri* under different environments.

Environments	Temperatures	Water levels	Food	Tadpole period ^{1/} , days
Laboratory	Fixed	Stable	adequate	11-28
Outdoors	Unstable ^{2/}	Stable	adequate	10-18
The wilds	Unstable ^{2/}	Decreasing	Unknown	8-

^{1/} Number of days to reach the metamorphic climax (Gosner's stage 42)

^{2/} Daily air temperature fluctuation of 23.8° to 30.7°C.

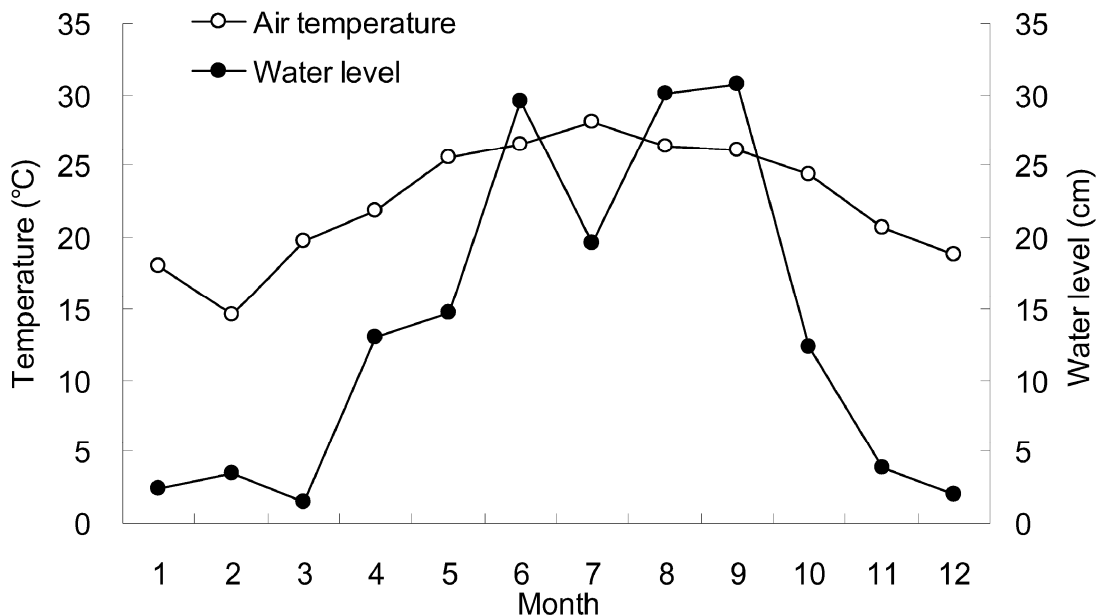


圖 4. 臺灣南投縣集集地區史丹吉氏小雨蛙棲地的月平均氣溫與月平均積水高度(2009 年)。

Fig. 4. Monthly average temperatures and water levels at the habitat of *Micryletta steinegeri* in Jiji, Nantou, Taiwan, 2009.

討 論

本研究之狹口蛙科相較其他科蛙類蝌蚪，更無法忍受無積水的環境，其中又以史丹吉氏小雨蛙蝌蚪對水體的依賴程度最高。Downie 及 Smith (2003) 提出產卵於陸域環境中所孵出的蝌蚪，較產卵於水域環境中所孵出的蝌蚪更具有耐旱的能力。本研究也支持該研究者的觀點，由於狹口蛙科蝌蚪，是由漂浮在水表上方的卵塊所孵化，相較於在陸地上由卵泡方式所孵出的樹蛙科蝌蚪，前者對於無積水環境的忍受程度，則遠低於後者的表現。本研究中也觀察到在暫時性水域中，許多共域的蝌蚪均能在水位降低至無積水狀態的微棲所時，躲藏在落葉層與土壤間的空隙，藉由微環境中飽和溼度的狀態維持數日之久，待雨水再次補充時，才繼續成長與發育。然而對於同樣生活在此棲所的史丹吉氏小雨蛙或其他狹口蛙類蝌蚪而言，並不具備這樣的耐旱的能力，棲所中的水體若未能持續補充，或因大量蒸發而失去積水，整群的蝌蚪在短時間內將因缺水而快速死亡。因此該科別的蝌蚪勢必要演化出其他的應對的方式，才能面對暫時性水域經常出現的缺水危機。

暫時性水域的蝌蚪，其成長與發育常受到溫度、水分與食物所影響(Williams 2005)。在本研究的溫度處理試驗中，我們提供穩定的水體環境與充足的食物，因此影響該蝌蚪成長與發育的主要表現應為不同溫度所致。由於高溫會加速蝌蚪成長與發育的速率(Marian and Pandian 1985; McDiarmid and Altig 2000)，因此在 25 及 30°C 的飼養環境下，史丹吉氏小雨蛙蝌蚪可達最短的發育時間。但若考慮此兩溫度處理下，蝌蚪達各發育階段的存活率表現，在 30°C 的高溫環境中，蝌蚪的死亡常會導致密閉水域之水質快速劣化，使得該溫度下蝌蚪可達變態高峰的存活率僅有 8%；而在 25°C 的飼養環境下，蝌蚪達變態高峰時的存活率則可相對較高。在低溫對蝌蚪的影響方面，許多研

究顯示牠會降低蝌蚪神經內分泌(neuroendocrine)及甲狀腺(thyroid)的活動(Voitkevich 1963; Murata and Yamauchi 2005)，進而使蝌蚪的生成長及發育產生抑制，或者使變態過程趨於停滯(Just 1972)。有研究顯示非洲牛蛙(*Lithobates catesbiana*)蝌蚪在 12.8°C 以下則停止發育(Viparina and Just 1975)。而本研究在 15°C 的環境下，蝌蚪達各發育階段的時間均較其他溫度處理的結果久，且在實驗初期蝌蚪的存活率也顯著地降低，於後期雖有 7 隻蝌蚪長出後肢且明顯可見其突出的前肢手肘，但終究僅達第 41 發育期，無法伸出前肢變態成為小蛙。

兩棲類蝌蚪變態的時間點，會因為應環境的穩定度而有不同的表現時機。一般生活在暫時性積水環境中的兩棲類蝌蚪，為了適應環境的劇變，以及其他不可預測的變化，蝌蚪變態所需的時間，通常會比較短，且在早期快速地分化定型(Travis 1984)。本研究在不同環境下之史丹吉氏小雨蛙蝌蚪發育日數的比較，顯示出在無人為操作的野外環境中，蝌蚪期最短。因為在野外的環境中，蝌蚪每天須經歷高低溫的波動及水分多寡的刺激，若有接連續數日不下雨，牠們也可能會面臨水位降低進而產生水溫升高、食物不足，及蝌蚪更容易暴露於天敵等接連性的威脅。此時若蝌蚪已達變態最小體型，選擇快速變態成小蛙，減緩對水的依賴性，才有機會提高個體的存活數量。

不同無尾目兩棲類的蝌蚪期變化幅度很廣，可從 2 星期至 4 年之久(Brown 1990; Duellman and Trueb 1994)，其中發育較為快速的種類，多屬生活在暫時性水域或乾燥環境中的物種。目前已知蝌蚪期最短的物種為鐘足蟾類(*Scaphiopus*)，該類群分布於北美之草原或沙漠中(King 1960; Voss 1961; Wright and Wright 1949)，常利用雨後之暫時性水域生殖，再加上蝌蚪體型小、發育快速且耐高溫，因此該類群在野外的蝌蚪期僅 8 到 86 日(Buchholz and Hayes 2002)。其中庫其氏鐘足蟾(*S. couchii*)在

實驗室 32°C 的恆溫飼養下，約 10 日即可伸出前肢達到變態高峰(Buchholz and Hayes 2000, 2002)。本研究之史丹吉氏小雨蛙在野外的蝌蚪期亦僅需 8 日，而實驗室 25 或 30°C 的恆溫飼養環境下，約 11 日可達變態高峰，與前述鱉足蟾類具有相似的生殖習性與棲所，同為目前已知野外蝌蚪期最短的兩棲類物種。

在暫時性水域中，如何讓水體持續存在一段時間，或加速蝌蚪的成長與發育，是影響蝌蚪存活的重要因素。野外觀察發現在暫時性水域的棲所中，若能有較多的植被或結構物遮蔽，將有利於延長水體存續的時間；此外若能將繁殖季配合多雨的時期，也有助於隨時補充所流失的水分。史丹吉氏小雨蛙配合天候環境，於一年中棲所較易積水且溫度較高的時期生殖，以提高蝌蚪族群的存活率。在台灣每年 4 月份起，因逢梅雨季的來臨，許多暫時性棲所開始有短暫且間歇性的積水，史丹吉氏小雨蛙則開始了當年度的繁殖行為；直到 9 月颱風季過後，環境中的水位陡降，逐漸趨向乾涸，該蛙也停止了該年度的繁殖。在此繁殖時期，野外的氣溫範圍約在 21.9 到 28.0°C 之間(實際的水溫應會降低約 2°C 左右)，配合本次溫度試驗的結果，在 20 與 25°C 的環境下，蝌蚪變態時的存活率最高，顯示野外該時期的溫度可讓蝌蚪有較高的存活率。但對於偶發的更高溫時，蝌蚪也會藉由縮短蝌蚪期的方式來應對環境的變化。

Wells (2007)指出蝌蚪生活在暫時性水域主要面臨的問題在於水體蒸發時，蝌蚪是否已經有能力完成變態而離開水體。本蝌蚪缺水試驗的研究顯示史丹吉氏小雨蛙蝌蚪即使在飽和潮濕的微棲環境下，也無法存活超過 1 小時，對於環境中的積水有絕對的需求。因此對該物種而言，勢要有其他的應對策略，以減少對水分的依賴。暫時性的棲所在水體蒸發的同時，也常伴隨著水溫的升高，因此藉由高溫加速蝌蚪的發育以縮短對水分的依賴，便成為該蛙蝌

蚪生活在暫時性水域中的最重要因應策略。Mayhew (1968)也指出：快速的發育及較高溫的耐受性為兩棲類蝌蚪生存於暫時性水域的特色。而在天擇作用的下，也有利於具有該能力的蝌蚪種類留存下來(Zweifel 1977)。史丹吉氏小雨蛙蝌蚪能忍耐較高溫度，其變態時間上的塑性，使牠們在面臨缺水危機或伴隨著水溫上升時，能在最短時間內變態成為小蛙，可能為該族群避免大量死亡的重要生存策略。

文引用獻

- Brown, H. A. 1990. Morphological variation and age-class determination in overwintering tadpoles of the tailed frog, *Ascaphus truei*. *Journal of Zoology*, London 220: 171-184.
- Buchholz, D. R. and T. B. Hayes. 2000. Larval period comparison for the spadefoot toads *Scaphiopus couchii* and *Spea multiplicata* (Pelobatidae: Anura). *Herpetologica* 56: 455-468.
- Buchholz, D. R. and T. B. Hayes. 2002. Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae). *Copeia* 2002 (1): 180-189.
- Castaneda, L. E., P. Sabat, S. P. Gonzalez and R. F. Nespolo. 2006. Digestive plasticity in tadpoles of the Chilean giant frog (*Caudiverbera caudiverbera*): Factorial effects of diet and temperature. *Physiological and Biochemical Zoology* 79: 919-926.
- Downie J. R. and J. Smith. 2003. Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: Developmental differences and interspecific comparisons. *Journal of Herpetology* Vol. 37 (1): 107-115.
- Duellman, W. E. and L. Trueb. 1994. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Maryland.

- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 18: 183-190.
- Just, J. J. 1972. Protein-bound iodine and protein concentration in plasma and pericardial fluid of metamorphosing anuran tadpoles. *Physiological Zoology* 45: 143-152.
- King, O. M. 1960. Observations on Oklahoma toads. *Southwestern Naturalist* 5 (2): 102-103.
- Loman, J. 2002. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. *Journal of Zoology* 258: 115-129.
- Marian, M. P. and T. J. Pandian. 1985. Effect of temperature on development, growth and bioenergetics of the bullfrog tadpole *Rana tigrina*. *Journal of Thermal Biology* 10 (3): 157-161.
- Mayhew, W. H. 1968. *Desert Biology: The biology of desert amphibians and reptiles*. Academic Press, New York.
- McDiarmid, R. W. and A. Ronald. 2000. *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. University of Chicago Press, Chicago.
- Murata, T. and K. Yamauchi, 2005. Low-temperature arrest of the triiodothyronine-dependent transcription in *Rana catesbeiana* red blood cells. *Endocrinology* 146: 256-264.
- Oldham, R. S. 1977. Terrestrial locomotion in two species of amphibian larvae. *Journal of Zoology* 181: 285-295.
- Smith-Gill, S. J., and K. A. Berven. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *American Naturalist* 113: 563-585.
- SPSS Inc. 2009. *PASW Modeler, version 18*. Chicago, USA.
- Travis, J., 1984. Anuran size at metamorphosis experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology* 65: 1155-1160.
- Viparina, S. and J. J. Just. 1975. The life period, growth and differentiation of *Rana catesbeiana* larvae occurring in nature. *Copeia* 1975: 103-109.
- Voitkevich, A. A. 1963. The effect of temperature on the function of the preoptic nuclei in the amphibian hypophysis. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine* 53 (5): 124-128.
- Voss, W. J. 1961. Rate of larval development and metamorphosis of the spadefoot toad, *Scaphiopus bombifrons*. *The Southwestern Naturalist* 6 (3-4): 168-174.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The university of Chicago Press, Chicago.
- Williams, D. D. 2005. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press. New York.
- Wright, A. H. and A. A. Wright. 1949. *Handbook of frogs and toads of the United States and Canada*. 3rd ed. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Zweifel, R. G. 1977. Upper thermal tolerances of anuran embryos in relation to stage of development and breeding habits. *American Museum Novitates* 2617: 1-21.

