

不同海拔和棲地類型之盤古蟾蜍蝌蚪的形態變異

Variation in Morphological Characters of *Bufo bankorensis* Tadpoles among Different Elevations and Habitats

郭淳棻^{1,2} 廖宇賡¹ 謝宜珊³ 許富雄^{4,*}

Chun-Fen Kuo^{1,2}, Yue-Ken Liao¹, Yi-Shan Hsieh³ and Fu-Hsiung Hsu^{4,*}

¹ 國立嘉義大學森林暨自然資源學系 嘉義市學府路 300 號

² 內政部營建署玉山國家公園管理處 南投縣水里鄉中山路一段 515 號

³ 龍騰文化事業有限公司 台北縣五股鄉五權七路 1 號

⁴ 國立嘉義大學生物資源學系 嘉義市學府路 300 號

¹ Department of Forestry and Natural Resources, National Chiayi University, Chiayi, Taiwan

² Department of Conservation and Research Section, Yushan National Park Headquarters, Nantou, Taiwan

³ Lungteng Cultural Co., Ltd. Taipei, Taiwan

⁴ Department of Biological Resources, National Chiayi University, Chiayi, Taiwan

* 通訊作者: richbear@mail.ncyu.edu.tw

* Corresponding author: richbear@mail.ncyu.edu.tw

摘 要

盤古蟾蜍(*Bufo bankorensis*)廣泛分布於台灣海拔 100-3,000m 的山區，經常於溪流或池塘進行繁殖。本研究分析不同海拔區域間之盤古蟾蜍蝌蚪的體型變異，並比較生長在池塘與溪流棲地的蝌蚪形態。自 2005 年 3 月至 2008 年 2 月，於阿里山地區 100- 2,300m 的海拔範圍內設置不同海拔高度的樣地，捕捉發育期在 Gosner stages 30-32 期的盤古蟾蜍蝌蚪進行形態測量及形態差異的分析。結果發現，蝌蚪的全長、尾長與尾肌寬有隨著海拔升高而增加的趨勢，但體長、體高、體寬、尾高及尾肌高則以生長在中海拔池塘棲地者較大；而相對尾長則以高海拔池塘棲地的蝌蚪最大，中海拔池塘棲地的蝌蚪最小。生長在中海拔溪流棲地的蝌蚪，除了具有較大的相對尾長，以及尾長不具差異外，其他測量形質均比中海拔池塘棲地的蝌蚪小。

Abstract

The Central Formosan toad (*Bufo bankorensis* Barbour) is widely distributed in hills and mountains at elevations from 100-3,000m in Taiwan. Its tadpoles occur in lotic and lentic habitats. We collected the tadpoles at 19 sampling sites at the elevations from 100-2,320m in the Ali Mountain Range from March 2005 to February 2008. Seven morphometric characters at the Gosner stages 30-32 were measured and compared among different elevations and between stream and pond habitats. The results showed that the means of total length (TTL), tail length (TL) and caudal tail muscle width (CMW) increased with the elevation. The means of head and body length (HBL), body height (BH), body width (BW), tail height (TH), and caudal tail muscle height (CMH) from pond habitat were larger than those from the other sites at mid-elevations. The mean of relative tail length (RTL) was the largest for tadpoles from the pond habitat at high elevations, while it was the smallest for those from pond habitat at mid-elevations. All of the morphometric characters of the tadpoles from stream habitat were smaller than those from pond habitat at mid-elevations, but the mean RTL from stream habitat was larger than that from pond habitat.

關鍵詞：盤古蟾蜍、蝌蚪、形態、海拔、棲地

Key words: *Bufo bankorensis*, tadpole, morphology, elevation, habitat

收件日期：99年1月19日

接受日期：99年6月30日

Received: January 19, 2010

Accepted: June 30, 2010

緒 言

生物的體型會受生理、生態和社會結構的影響(Schäuble 2004)。在生態環境變異的影響之下，許多物種具有區域性適應(local adaptation)或地理形態變異(geographical morphological variation)的現象(Miaud and Merilä 2001; Sommer and Pearman 2003)；而生存於不同棲地環境的兩棲類，也經常存在生理、生活史、形態及行為特徵上的差異(Miaud and Merilä 2001)。

氣候是限制兩棲類分布的主要環境因素之一。海拔分布廣泛的兩棲類，受到不同海拔高

度之溫度變異的影響，會在生殖特徵(Beattie 1987)及發育特徵(Bervern 1987)上產生變異。Merilä *et al.* (2004)對廣泛分布於歐洲的林蛙(*Rana temporaria*)蝌蚪進行低溫及食物限制實驗，發現在環境溫度較低和食物供應不足時，其蝌蚪具有較大的相對尾長(relative tail length, RTL)，進一步分析時發現，林蛙蝌蚪的相對尾長增大主要是受到軀體部位生長減緩的影響，其實際尾長並無增長的現象。有些學者則認為具有較大相對尾長的蝌蚪，可能具有較強之移動能力來躲避天敵的效用(Stahlberg *et al.* 2001)。因此，蝌蚪的相對尾長在面對不同的

環境條件時，如溫度、食物或天敵壓力，經常會產生不同程度的變異，但不排除可能因不同地區的遺傳變異導致差異。

不同的棲地類型會影響蝌蚪之形態特徵的發育。生長在溪流與池塘環境的蝌蚪，其外觀形態具有明顯的差異(Altig and Johnston 1989)。在池塘環境中的棲地穩定性及個體競爭，會使蝌蚪的體型產生變異。生長在族群密度較高之池塘的蝌蚪，具有體型小、生長快、變態較早且變態體型較小的現象(Loman 2003)。生長在靜水體的 *Litoria ewingii* 蝌蚪，池塘水體的穩定性也會影響其生長及發育(Lauck *et al.* 2005)。Boone *et al.* (2002)發現棲息於暫時性水域的 *Ambystoma talpoideum* 幼體具有發育期短、存活率低及變態體型較小的現象。另一方面，生長於溪流環境的蝌蚪，水流速度經常是影響其形態構造變異的重要環境因子。Richards (2002)利用棲息於北昆士蘭雨林之溪流緩流中的 *L. genimaculata*、*Mixophyes schevilli* 及生活在急流中的 *L. nannotis* 與 *Nyctimystes dayi* 蝌蚪進行流速箱與人造溪流實驗，發現生長在急流環境中的 *L. nannotis* 與 *N. dayi* 蝌蚪具有較大的口器及腹部吸盤等形態特質，能在急流的環境中吸附岩石；而具有較低尾鰭者可以在遭遇激流時到避難所躲避。

盤古蟾蜍(*Bufo bankorensis*)廣泛分布在台灣本島低山丘陵至海拔 3,000m 左右的山區(潘 1997)，以往曾被認為是分布於中國大陸各地的中華大蟾(*B. gargarizans*)，1986 年經日本學者松井正文鑑定為台灣特有種(Matsui 1986)。盤古蟾蜍的蝌蚪棲息在流水域或靜水域中，在水流較為平緩的溪流平瀨、潭區或溝渠、水潭、池塘都有其活動蹤跡(Chou and Lin 1997)。其蝌蚪的體型屬於流水攀附型(lotic and clasping type)，眼小位於頭側上方，口器比一般靜水型的黑眶蟾蜍(*B. melanostictus*)蝌蚪大，且具有較多的次邊突(submarginal papilla)，可攀附在岩石表面(Chou and Lin 1997)。此外，盤古蟾

蜍的蝌蚪體型一般較為扁平，尾部上下的皮質鰭小，尾後緣通常呈圓鈍狀(周 1997)。由於盤古蟾蜍的海拔分布廣泛，且蝌蚪可生長棲息於流水域與靜水域的不同環境，本研究乃利用阿里山地區不同海拔之溪流及池塘樣地，來調查比較盤古蟾蜍蝌蚪的形態是否存在變異。

材料與方法

一、採集地點

自 2005 年 3 月至 2008 年 2 月，我們將阿里山地區劃分為低海拔(100-400m)、中海拔(800-1,200m)及高海拔(2,100-2,320m)等 3 個海拔區域，在各區域內尋找有盤古蟾蜍蝌蚪棲息的樣地，總共設立有 19 個調查樣地(圖 1)。調查期間，並未在低海拔的靜水域及高海拔的流水域發現盤古蟾蜍蝌蚪。故本研究分別在低海拔設置有 5 個溪流樣地，中海拔設置有 5 個溪流及 5 個池塘樣地，而高海拔則設立 4 個池塘樣地。所設置之溪流樣地共有 10 個，樣地的河寬介於 1.5-88m 不等，海拔由低至高分別為新五虎寮(WHL)、觸口(CK)、159 甲出水溪(CSS)、內腦寮(NNL)、159 甲石腳桶(SJT)、驛馬溪(YM)、墘仔溪(CS)、巴沙娜(BSN)、特富野(TFY)、拉拉吾雅(LLWY)等地。池塘樣地多為人造池塘、灌溉用蓄水池及道路邊臨時性水域，分別為湘泉休閒農場(HC)、樂野(LY)、隙頂(隙頂 1，SD 1；隙頂 2，SD 2；隙頂 3，SD 3)、阿里山受鎮宮(SJ)、姊潭(ES)、沼平 7 號橋(JP)，以及台 18 線 92K (92K)等 9 個池塘樣地(表 1 與圖 1)，其水體面積介於 13-1,760 m² 之間，池塘四周的植被組成差異頗大。研究期間，中、高海拔區域以阿里山氣象站(120°48'18" E, 23°30'37"N, 海拔 2,413m)的氣候資料做為參考，而低海拔區域則參考嘉義氣象站(120°25'28"E, 23°29'52"N, 海拔 27m)的氣溫和雨量資料。總合 2005 年 3 月至 2008 年 2 月的氣

象資料，可發現 6-8 月為研究區域的雨季，11 月至隔年 2 月為乾季(圖 2)，其中阿里山氣象站之月平均雨量為 446.5 mm，月平均氣溫為

11.7°C；而嘉義氣象站的月平均雨量則為 207.7 mm，月平均氣溫為 23.6°C。

表 1. 盤古蟾蜍蝌蚪 19 個調查樣地的基本資料

Table 1. Coordinations, elevations and habitats of the 19 sampling sites of *Bufo bankorensis* tadpoles in this study

Code	Sites	Latitude	Longitude	Elevation (m)	Habitat
WHL	Wuhuliao	208000	2593264	190	Stream
CK	Chukou	209745	2592901	230	Stream
CSS	Chushueisi	210896	2595020	326	Stream
NNL	Neinaoliao	209516	2591968	330	Stream
SJT	Shihjiaotong	210448	2594981	378	Stream
YM	Yima	217248	2597571	832	Stream
CS	CiSi	217905	2597927	911	Stream
BSN	Bashana	225536	2596674	970	Stream
TFY	Tefuye	225825	2592442	981	Stream
LLWY	Lalawuya	219451	2595913	1,152	Stream
HC	Hsiangchuan	217385	2598032	883	Pond
LY	Leya	219054	2594668	908	Pond
SD 1	Siding 1	214907	2590388	1,063	Pond
SD 2	Siding 2	214643	2590174	1,131	Pond
SD 3	Siding 3	214389	2590373	1,190	Pond
SJ	Shoujhen Temple	230647	2601611	2,155	Pond
ES	Elder sister	231016	2601762	2,200	Pond
JP	Jhaoping	230930	2601359	2,265	Pond
92K	92K	231385	2600469	2,320	Pond

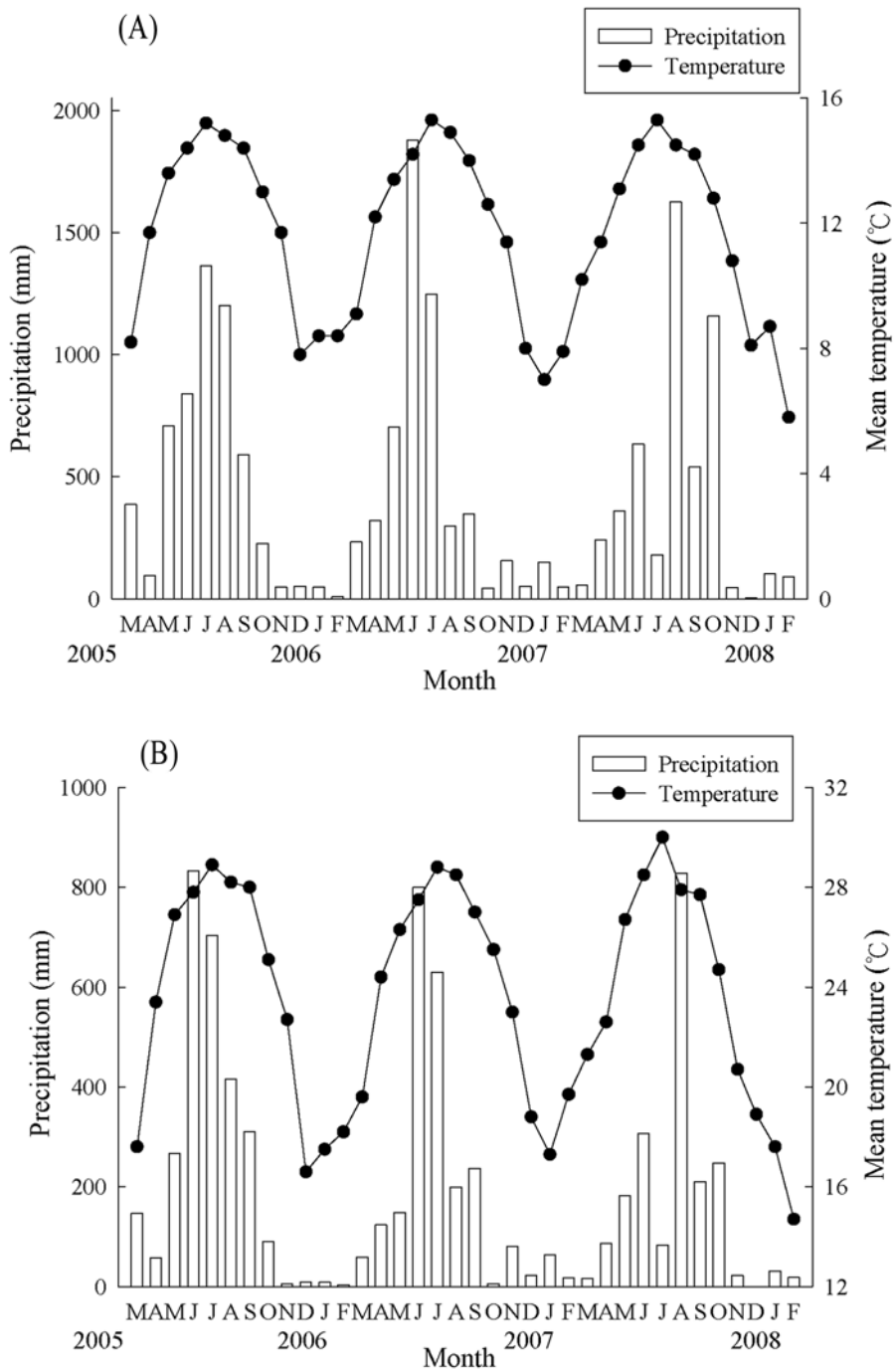


圖 2. 2005 年 3 月至 2008 年 2 月研究期間，採集地區每月平均氣溫和累積雨量資料。圖(A)來自阿里山氣象站，圖(B)來自嘉義氣象站。

Fig. 2. Monthly precipitations and mean temperatures at the Ali Mountain Weather Station (A) and the Chiayi Weather Station (B), March 2005 to February 2008.

二、野外採集及實驗室標本測量

在所設置的 19 個樣地中，以 $10 \times 25 \times 15$ cm 撈網來撈取蝌蚪。在撈取蝌蚪時，每個蝌蚪聚集群隨意撈取 10-20 隻，然後在溪流樣地移動 5m 以上的距離再進行撈取，而在池塘樣地則視池塘的大小來移動撈取的位置，每個樣地以撈取 100-200 隻蝌蚪為原則。所有採集的蝌蚪均以 10% 福馬林固定保存，帶回實驗室進行形態測量(Vences *et al.* 2002; Laugen 2003)。由於蝌蚪會隨著成長發育而改變體型，為了避免受到異速生長(allometry)的影響(Hammer 2002)，本研究利用先前在阿里山姊潭所採集的 3,911 隻蝌蚪，以解剖顯微鏡觀察 Gosner stages 25-45 期的蝌蚪(Gosner 1960)，並測量其體重、體長及全長，結果發現在 Gosner stages 30-32 期的生長發育較為平緩(圖 3)，故本研究後續的分析，均以發育期在 Gosner stages 30-32 期的個體來進行測量。每隻蝌蚪均利用準確度達 0.01 mm 的數位游標尺(Mitutoyo: 500-196)來測量全長(total length, TTL—吻端至尾端)、體長(head to body length, HBL—吻端至泄殖孔)、體寬(body width, BW—俯視頭部最寬處)、體高(body height, BH—側觀身體最高處)、尾長(tail length, TL—泄殖孔至尾端)、尾高(tail height, TH—側觀尾部最高處)、尾肌高(caudal muscle height, CMH—側觀尾肌最高處)、尾肌寬(caudal muscle width, CMW—俯視尾肌最寬處)(周 1997; Buskirk and Saxer 2001)等 8 個測量形質(圖 4)及計算相對尾長： $RTL = TL/TTL$ ，同時以電子秤(Sartorius BJ310，精確度至 0.01g)測量其體重(body weight)。

三、資料分析

對不同海拔區域與棲地類型之蝌蚪進行單變量分析，所有的蝌蚪樣本區分為高海拔靜水水域、中海拔靜水水域、中海拔流水域及低海拔流水域等 4 個 OTUs (operational taxonomic unit)。以 Kolmogorov-Smirnov test 檢驗各測量形質符

合常態分布後，利用 ANOVA 來比較各 OTU 間之 TTL、HBL、BW、BH、TL、TH、CMH、CMW 及 RTL 等形質是否存在差異，若具有顯著性的差異，再以 Fisher's PLSD 進行事後兩兩比較，上述分析均以 $p < 0.05$ 為顯著水準。此外，各形質經自然對數(\ln)轉換後，利用判別分析(discriminant function analysis, DFA) (Gvozdik *et al.* 2008)將各變數重新組合成線性的判別函數(discriminant function)，進行事後判別分群並記錄各 OTU 的判別正確率，同時也利用各蝌蚪樣本在判別軸的分布來檢視其分群狀況(陳 2005; 張 2006)。上述的統計分析均利用 STATISTICA 7.0 統計軟體進行(StatSoft Inc. 2004)。

結 果

一、不同海拔與棲地之蝌蚪形態的單變量分析

本研究在 19 個調查樣地共採集測量有 1,072 隻 Gosner stages 30-32 期的盤古蟾蜍蝌蚪，包含低海拔溪流棲地 328 隻(OTU 1)、中海拔溪流棲地 335 隻(OTU 2)、中海拔池塘棲地 202 隻(OTU 3)及高海拔池塘棲地 207 隻(OTU 4)。以 ANOVA 檢測發現所有形質在 4 個 OTUs 之間均具有顯著性的差異($p < 0.01$) (表 2)。其中，高海拔池塘棲地之盤古蟾蜍蝌蚪具有最大的 TTL (mean=24.66 mm, SE=0.20)，低海拔溪流棲地之蝌蚪的 TTL 最小(mean=21.56 mm, SE=0.17)，而中海拔池塘棲地之蝌蚪也比中海拔溪流棲地的個體具有較大的 TTL (Fisher's PLSD test, $p < 0.05$) (表 2)。各形質利用 Fisher's PLSD 進行事後兩兩比較發現，低海拔與中海拔溪流棲地之盤古蟾蜍蝌蚪(OTU 1 與 OTU 2)的 TTL、HBL、BH、TL、CMH 及 CMW 具顯著性差異($p < 0.05$)，但 BW、TH 與 RTL 則無差異存在(表 2)，顯示在相似的溪流棲地中，中海拔之盤古蟾蜍蝌蚪具有較大的全長、體長、體高、尾長、尾肌高及尾肌寬。在池塘棲地中，高海

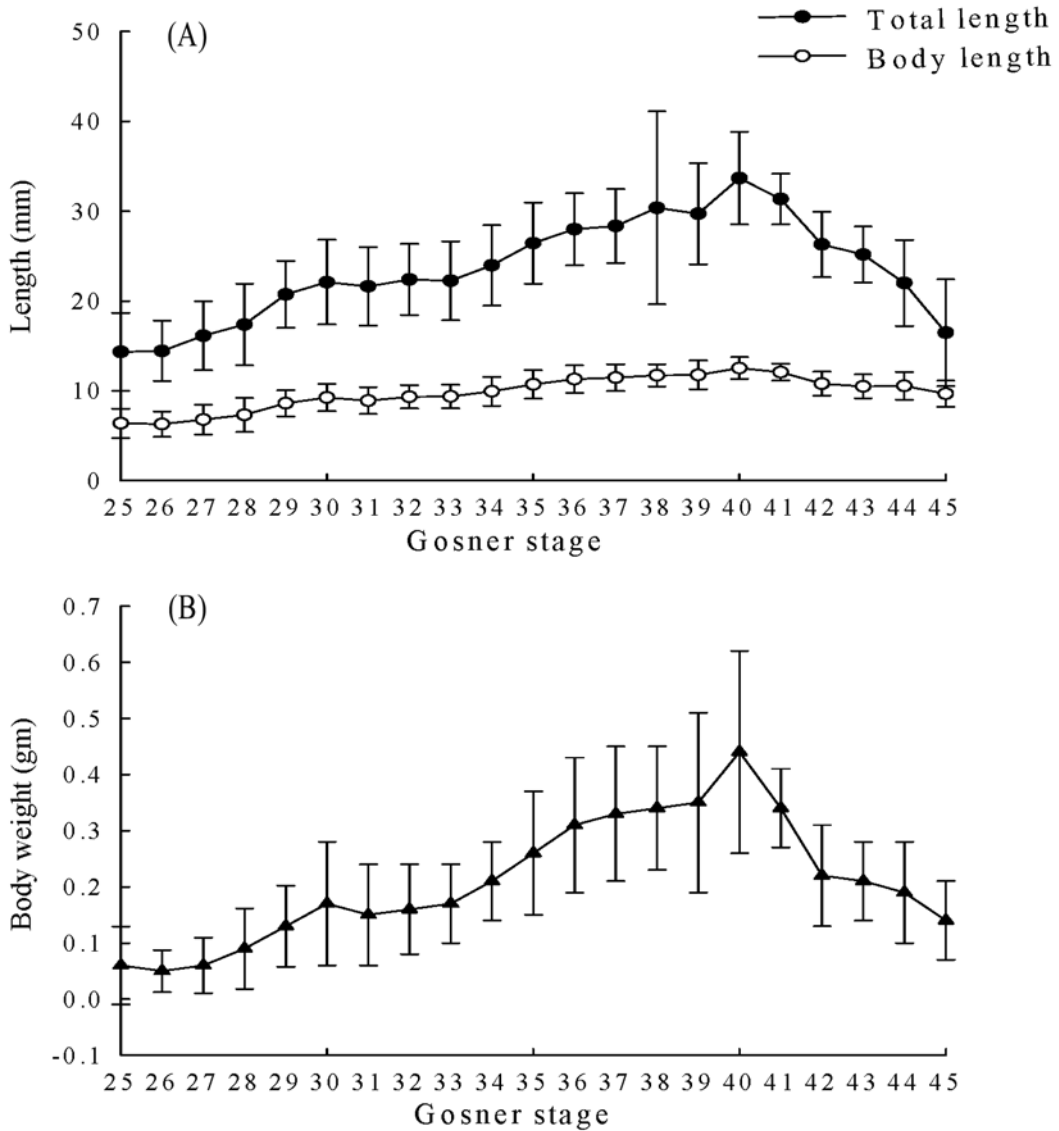


圖 3. 在阿里山姊潭所採得不同Gosner生長期之盤古蟾蜍蝌蚪的平均體長、全長(A)與平均體重(B)的變化圖(垂直線段表示標準誤差)。

Fig. 3. Mean body lengths, total lengths (A), and body weights (B) of *Bufo bankorensis* tadpoles at Gosner stages 23 to 43 collected from Elder Sister Lake of Alishan (vertical bars, standard errors).

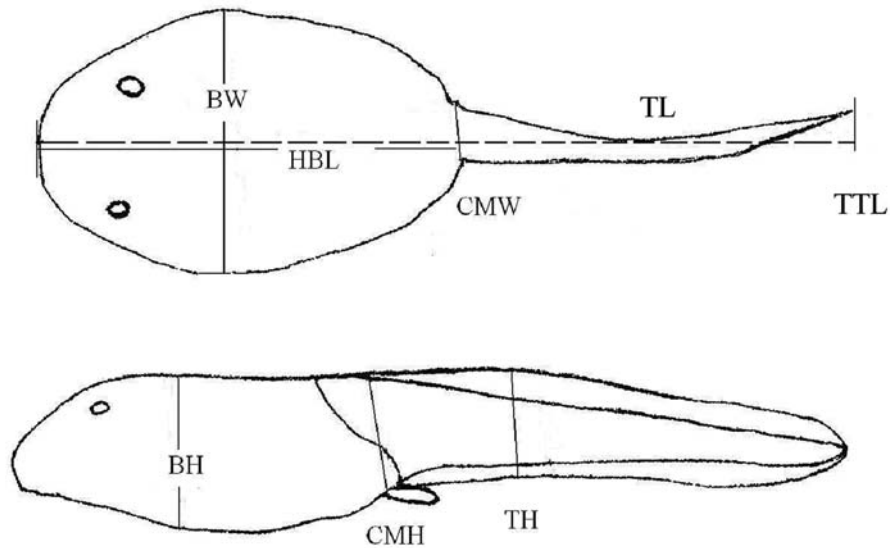


圖 4. 盤古蟾蜍蝌蚪所測得之身體及尾部形態特徵：體長(HBL)、全長(TTL)、體寬(BW)、體高(BH)、尾長(TL)、尾高(TH)、尾肌高(CMH)及尾肌寬(CMW)。

Fig. 4. Eight morphological characters of *Bufo bankorensis* tadpole measured for this study (HBL, head and body length; TTL, total length; BW, body width; BH, body height; TL, tail length; TH, tail height; CMH, caudal tail muscle height; CMW, caudal tail muscle width).

表 2. 不同海拔流水域與靜水域棲地之盤古蟾蜍蝌蚪形態的比較。(OTU 1，低海拔溪流；OTU 2，中海拔溪流；OTU 3，中海拔池塘；OTU 4，高海拔池塘)

Table 2. Comparison of morphometric measurements (mean ± standard errors) of *Bufo bankorensis* tadpoles among different habitat types (OTU 1, low-elevation streams; OTU 2, mid-elevation streams; OTU 3, mid-elevation ponds; OTU 4, high-elevation ponds)

Characters*	OTU1 (n=328)	OTU2 (n=335)	OTU3 (n=202)	OTU4 (n=207)
TTL (mm)	21.56 ± 0.17 ^a	22.36 ± 0.16 ^b	23.09 ± 0.21 ^c	24.66 ± 0.2 ^d
HBL (mm)	9.45 ± 0.06 ^a	9.66 ± 0.06 ^b	10.49 ± 0.08 ^c	10.32 ± 0.08 ^c
BH (mm)	4.28 ± 0.05 ^a	4.47 ± 0.05 ^b	4.69 ± 0.06 ^c	4.44 ± 0.06 ^b
BW (mm)	5.22 ± 0.07 ^a	5.37 ± 0.07 ^a	5.94 ± 0.08 ^b	5.19 ± 0.08 ^a
TL (mm)	12.12 ± 0.12 ^a	12.70 ± 0.12 ^b	12.60 ± 0.15 ^b	14.35 ± 0.15 ^c
TH (mm)	3.85 ± 0.04 ^a	3.94 ± 0.04 ^a	4.30 ± 0.05 ^b	3.96 ± 0.05 ^a
CMH (mm)	3.14 ± 0.03 ^a	3.45 ± 0.03 ^b	3.66 ± 0.04 ^c	3.59 ± 0.04 ^c
CMW (mm)	0.92 ± 0.01 ^a	1.10 ± 0.01 ^b	1.21 ± 0.02 ^c	1.29 ± 0.02 ^d
RTL: TL/TTL	0.56 ± 0.002 ^b	0.56 ± 0.002 ^b	0.55 ± 0.002 ^a	0.57 ± 0.002 ^c

* Significant difference in character among habitat types with different superscripts a, b, c and d with Fisher's PLSD test at the 5% level ($p < 0.05$).

拔蝌蚪(OTU 4)具有較大的 TTL、TL、CMW 和 RTL ($p < 0.05$), 然而 BH、BW、TH 則顯著小於中海拔池塘棲地的個體(OTU 3) ($p < 0.05$), 顯示在池塘棲地中, 高海拔的盤古蟾蜍蝌蚪雖然比中海拔個體具有較大的全長、尾長、尾肌寬及相對尾長, 但身體則相對較小。另外, 比較同樣位於中海拔之溪流與池塘棲地的盤古蟾蜍蝌蚪(OTU 2 與 OTU 3)則發現, 池塘棲地的蝌蚪具有較大的 TTL、HBL、BH、BW、TH、CMH 及 CMW, 僅 RTL 小於溪流棲地的個體 ($p < 0.05$), 而 TL 則無差異存在(表 2), 即中海拔池塘棲地之盤古蟾蜍蝌蚪具有較大的全長, 其身體各部分相對較大, 但尾長則不具差異。

二、不同海拔及棲地之蝌蚪的分群關係

將所有的蝌蚪樣品測量值帶入 DFA 所建構的判別函數, 發現整體的正確率為 61.6%。各個 OTU 的判別正確率以 OTU 3 的 44.1% 為最低, 其他 3 個 OTUs 的正確率則介於 56.5% 至 70.1% 之間。其中的 OTU 1 的主要錯分群體為 OTU 2, OTU 2 的主要錯分群體為 OTU 1, 而 OTU 3 的錯分群體則以 OTU 1 與 OTU 2 為主, 至於 OTU 4 則分別有 11.1% 至 17.4% 不等的個體被錯分其他 3 個 OTUs (表 3)。在進一步的典型分析(canonical analysis)中共可建立 3 個判別軸, 經 Wilk's Lambda, χ^2 檢定皆達顯著水準($p < 0.001$), 表示這些判別軸具有解釋變異的意義。這 3 個軸分別可以解釋 70.9%、20.1% 及 9.0% 的整體變異量, 其中 Root 1 主要受到 TTL 及 TH 的影響(表 4), 而利用 Root 1 及 Root 2 所繪製的樣品散布圖(圖 5)則可發現 OTU 1、OTU 2 與 OTU 3 之間有較大的重疊, 而 OTU 4 的散布大且包覆其他 3 個 OTUs 的密集區。

討 論

在探討蛙類蝌蚪體型與海拔梯度變異之關

係時, 除考慮全長的變化之外, 也必須考慮身體與尾部之不同形質的改變模式, 如此才能獲致更詳盡的生態訊息。在本研究所測量的 8 個形質中, 盤古蟾蜍蝌蚪的 TTL 與 CMW 呈現 OTU 4 > OTU 3 > OTU 2 > OTU 1 的變異, 而 TL 則呈現 OTU 4 > OTU 3 = OTU 2 > OTU 1 的變異, 即存在隨海拔升高而增大的趨勢。但其他 HBL、BH、BW、TH 與 CMH 等 5 個形質則都以棲息在中海拔池塘棲地之蝌蚪族群(OTU 3)為最大, 且在事後的兩兩檢測中大都具有統計上的差異(PLSD test, $p < 0.05$)。這 8 個形質在不同 OTUs 之間的改變模式並不完全相同。高海拔池塘棲地的蝌蚪(OTU 4)具有最大的尾長 14.4 mm (SE = 0.15), 中海拔池塘與溪流棲地蝌蚪的尾長分別為 12.6 mm (SE = 0.15) 與 12.7 mm (SE = 0.12), 而低海拔溪流棲地的蝌蚪尾長則僅有 12.1 mm (SE = 0.12)。這結果與 Merilä *et al.* (2004) 發現低溫環境並不會造成林蛙蝌蚪尾長增長的結果並不相同, 因此溫度對蝌蚪尾巴之影響仍有待後續研究的進一步探討。另一方面, Laugen *et al.* (2005) 發現廣泛棲息在歐洲不同緯度的林蛙, 其體型大小會隨著緯度變化而呈現駝峰型(hump-shaped)的改變, 並推論這可能與緯度梯度所產生的溫度變異有關。本研究發現盤古蟾蜍蝌蚪的 HBL 等 5 個形質都是以中海拔池塘棲地的蝌蚪(OTU 3)為最大, 且中海拔池塘棲地蝌蚪(OTU 3)的所有測量形質, 除 TL 外均顯著的大於中海拔溪流棲地的蝌蚪(OTU 2) (PLSD test, $p < 0.05$)。盤古蟾蜍主要分布於台灣海拔 100-3,000m 的山區(呂等 1990; 潘 1997), 且多數在靜水域或水流較為平緩的溪流平瀨、潭區或溝渠進行繁殖(Chou and Lin 1997)。因此, 溪流的流動水域環境及低海拔的夏季高溫與高海拔的冬季低溫環境有可能成為影響盤古蟾蜍蝌蚪生長的環境因子, 使其體型的發育在不同的海拔與棲地間產生改變。

在 DFA 的事後判別分群中發現, 中海拔

表 3. 不同海拔與棲地分群之盤古蟾蜍蝌蚪形態判別分析的錯分表

Table 3. The classification matrix of *Bufo bankorensis* tadpoles from different habitat types with the discriminant function analysis (percentages in parentheses; bold numbers along the diagonal, number of tadpoles correctly classified to the habitat type groups; *N*, total number of tadpoles classified to the habitat type groups; OTU 1, low-altitude stream group; OTU 2, mid-elevation stream group; OTU 3, mid-elevation pond group; OTU 4, high-elevation pond group)

Group	OTU 1	OTU 2	OTU 3	OUT 4	<i>N</i>
OTU 1	230 (70.1)	86 (26.2)	5 (1.5)	7 (2.1)	328
OTU 2	75 (22.4)	224 (66.9)	24 (7.2)	12 (3.6)	335
OTU 3	37 (18.3)	65 (32.2)	89 (44.1)	11 (5.5)	202
OTU 4	23 (11.1)	36 (17.4)	31 (15.0)	117 (56.5)	207

表 4. 不同海拔與棲地分群之盤古蟾蜍蝌蚪形態判別分析，第 1、2、3 軸各變數之標準化正典係數值。粗體之數值表示該變數對判別有較大貢獻

Table 4. Standardized coefficients of the first three canonical variables for *Bufo bankorensis* tadpoles among different elevations and habitats (boldface numbers, canonical variables better describing the variance)

Variables	Root 1	Root 2	Root 3
TTL	1.12	-2.32	-0.63
HBL	0.16	1.30	-1.17
BH	-0.66	-0.06	0.76
BW	-0.26	0.12	0.09
TL	-0.09	0.64	0.48
TH	-0.97	0.35	-0.54
CMH	0.55	0.54	0.92
CMW	0.66	0.27	0.34
RTL	-0.26	0.01	0.13
Eigenvalue	0.66	0.19	0.08
Cumulative % of variance	70.9	91.0	100

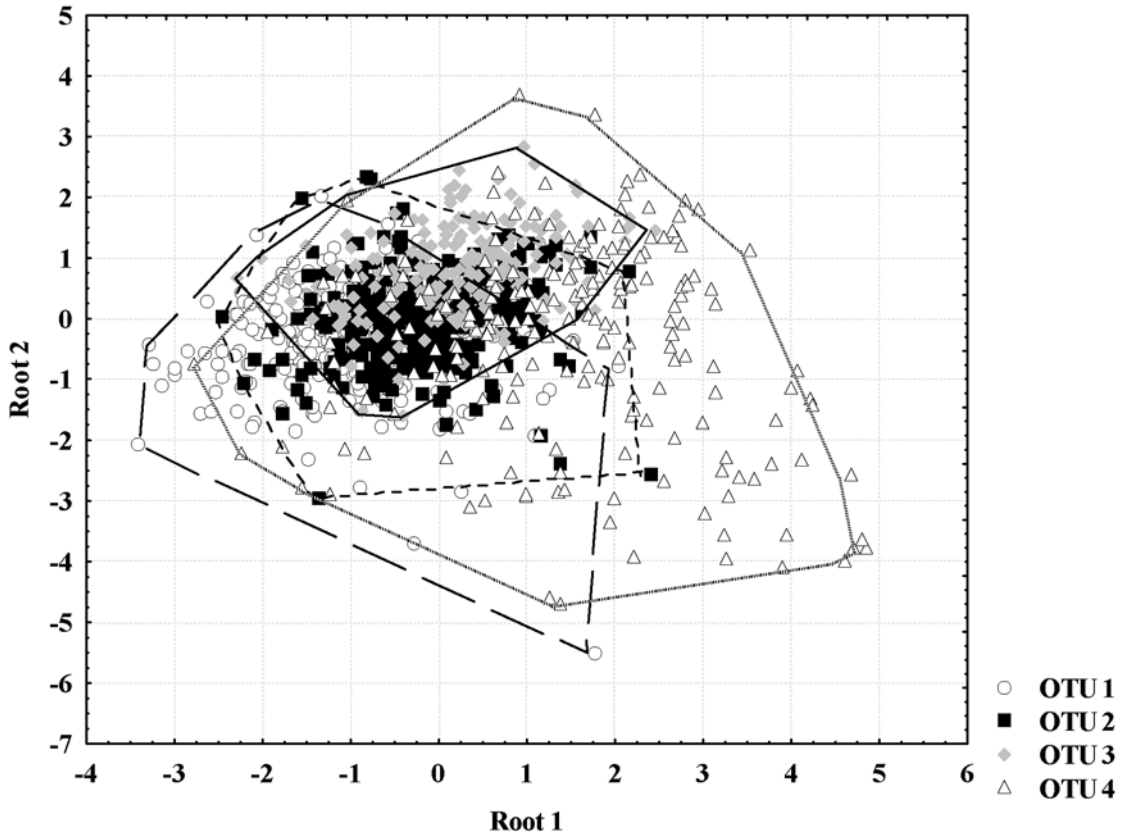


圖 5. 不同海拔與棲地類型盤古蟾蜍蝌蚪之測量形質的前兩軸典型分析散布圖。OTU 1，低海拔溪流；OTU 2，中海拔溪流；OTU 3，中海拔池塘；OTU 4，高海拔池塘。

Fig. 5. Canonical plots of the first two axes for *Bufo bankorensis* tadpoles from four habitat types (OTU 1, low-elevation streams; OTU 2, mid-elevation streams; OTU 3, mid-elevation ponds; OTU 4, high-elevation ponds).

及低海拔溪流棲地的蝌蚪(OTU 1 與 OTU 2)，在兩個群體間存有較高的錯分率，但較少被錯分至中、高海拔池塘棲地的蝌蚪群體中；反之，中、高海拔池塘棲地之蝌蚪(OTU 3 與 OTU 4)被錯分至溪流棲地群體則相對較多。在 DFA 的事後判別分群中，如果兩組資料有重疊則可能產生錯分的情況，而其分配錯誤的機會則視兩組資料的重疊大小而定(McGarigal *et al.* 2000)，池塘棲地之盤古蟾蜍蝌蚪具有較高的形態變異，也可能使其存在較高的錯分率。此外，池塘的水域大小及水深也可能對蝌蚪的成

長造成影響(Vences *et al.* 2002)，Loman (2003) 發現棲息在小池塘的蝌蚪，具有存活率低、成長速率快及變態體型較小的現象，並推論這可能是棲息於小池塘的蝌蚪易遭受到食物競爭、空間競爭及水域乾枯等壓力有關。本研究並未就各池塘的深度作完整測量，難以進一步探討水域大小及深度對盤古蟾蜍蝌蚪之生長的影响。

此外，我們比較 4 個 OTUs 的 RTL 發現，高海拔池塘棲地蝌蚪(OUT 4)具有最大的 RTL，而中海拔池塘棲地蝌蚪(OUT 3)的 RTL 最小，

但中、低海拔之溪流棲地蝌蚪(OUT 1 及 OUT 2)的RTL則無差異存在。進一步比較發現,高海拔池塘棲地蝌蚪(OTU 4)的RTL較中海拔池塘棲地蝌蚪(OUT 3)大,且其TTL及TL也顯著大於中海拔蝌蚪(PLSD test, $p < 0.05$),但HBL則無差異存在(表2)。中、高海拔池塘棲地蝌蚪之RTL的差異,主要是因為高海拔族群具有較長的尾長所致。另一方面,如果比較同樣位於中海拔之溪流棲地與池塘棲地蝌蚪(OUT 2 及 OUT 3)的RTL,則可發現溪流棲地蝌蚪(OUT 2)的RTL較大,但其TTL及HBL則顯著小於池塘棲地蝌蚪(PLSD test, $p < 0.05$),而TL則無差異存在(OTU 2 及 OTU 3 分別為 12.7 mm 及 12.6 mm),所以TTL變異應該是導致兩個OTUs間之RTL差異的主要因素。至於低海拔及中海拔溪流棲地蝌蚪(OUT 1 及 OUT 2)的RTL雖然沒有差異,但中海拔族群的TTL、HBL及TL均較低海拔族群大(PLSD test, $p < 0.05$)。雖然本研究發現各OTUs的TTL存在OTU 4 > OTU 3 > OTU 2 > OTU 1的變異,但HBL在相同海拔不同棲地間(即OUT 2、OUT 3)存在較大的差異,而TL則在相同棲地不同海拔間(即OUT 1、OUT 2與OUT 3、OUT 4)具有較大的差異(表2)。其HBL與TL的改變模式與TTL不盡相同,這也是導致RTL在各OTUs產生變化的主要因素。生長在溪流環境之蝌蚪具有較大的RTL,可能與其棲息環境之水流速度有關,較大的RTL有助於蝌蚪移動潛藏於避難所(Stahlberg *et al.* 2001),且溪流型的蝌蚪體型大都較為瘦長(Richards 2002)。較高大的身體及尾鰭可能阻礙蝌蚪在狹隘的避難所躲避而降低存活率,而瘦長的身體也可減少蝌蚪在移動時碰撞到岩石的機率。至於生長在池塘棲地的蝌蚪,體型則多呈橢圓形且尾鰭較高(楊等 2006)。此外,蝌蚪的尾巴長度也會受到天敵的影響,在具有天敵壓力的棲息環境下,蝌蚪的RTL往往較小,且尾巴也比較容易受傷(Buskirk and Relyea 1998);低溫與食物

缺乏等環境因素也會減緩蝌蚪身體的發育,使其具有較大的RTL(Merilä *et al.* 2004)。阿里山地區之盤古蟾蜍蝌蚪在溫度較低的池塘棲地具有較大的體型,而其形態與RTL在不同海拔區域與棲地間的差異,可能受到溫度、天敵、食物量及水域環境,如流水域、靜水域、水體大小與深度等多種不同環境因子的影響。

謝 誌

本研究承蒙行政院農業委員會林務局「95農科-11.1.3-務-e3(7)」提供部分經費補助。感謝審查委員提供寶貴的修改意見。玉山國家公園管理處張慧玲、國立嘉義大學野生動物研究室方蕙菁、李采燕、蔣功國、李豪、邱玉娟、好友何雅齡、林靜香、賴郁仁及家人等協助野外調查及實驗室測量,在此一併致謝。

引用文獻

- 呂光洋、林政彥、莊國碩。1990。台灣區野生動物資料庫(一)兩棲類(II)。行政院農業委員會。
- 周文豪。1997。台灣無尾類蝌蚪之形態、分類與棲境區隔。東海大學生物學研究所博士論文。
- 陳順宇。2005。多變量分析。華泰書局。
- 張心怡。2006。運用羽毛細微結構鑑定鳥擊殘骸之研究—以清泉崗空軍基地常見之空中捕食食蟲性鳥類為例。國立中興大學生命科學研究所碩士論文。
- 楊懿如、向高世、李鵬翔、李承恩。2006。台灣兩棲動物野外調查手冊。行政院農業委員會林務局。
- 潘彥宏。1997。台灣無尾目兩生類之空間分布模式。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。
- Altig, R. and G. F. Johnston. 1989. Guilds of anuran

- larvae: Relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 8-109.
- Beattie, R. C. 1987. The reproductive biology of common frog (*Rana temporaria*) populations from different altitudes in northern England. *Journal of Zoology (London)* 211: 387-389.
- Bervern, K. A. 1987. The heritable basis of variation in larval developmental patterns within populations of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Evolution* 41: 1088-1097.
- Boone, M. D., D. E. Scott and P. H. Niewiarowski. 2002. Effects of hatching time for larval ambystomatid salamanders. *Copeia* 2: 511-517.
- Buskirk, J. V. and R. A. Relyea. 1998. Selection for phenotypic plasticity in *Rana sylvatica* tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 301-328.
- Buskirk, J. V. and G. Saxer. 2001. Delayed costs of induced defense in tadpoles? Morphology, hopping, and development rate at metamorphosis. *Evolution* 55: 821-829.
- Chou, W. H. and J. Y. Lin. 1997. Tadpoles of Taiwan. Special Publication Number 7, National Museum of Natural Science, Taichung, Taiwan.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Gvozdik, V., J. Moravec and L. Kratochvil. 2008. Geographic morphological variation in parapatric western palearctic tree frogs, *Hyla arborea* and *Hyla savignyi*: Are related species similarly affected by climatic conditions? *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 539-556.
- Hammer, O. 2002. Morphometrics- brief notes. Paläontologisches Institute und Museum, Zürich.
- Lauck, B., R. Swain and L. Barmuta. 2005. Breeding site characteristics regulating life history traits of the brown tree frog, *Litoria ewingii*. *Hydrobiologia* 537: 135-146.
- Laugen, A. T. 2003. Local adaptation, countergradient variation and ecological genetics of life-history traits in *Rana temporaria*. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertation from the Faculty of Science and Technology, Uppsala.
- Laugen, A. T., A. Laurila, K. I. Jonsson, F. Soderman and J. Merila. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? *Evolutionary Ecology Research* 7: 717-731.
- Loman, J. 2003. Growth and development of larval *Rana temporaria*: Local variation and countergradient selection. *Journal of Herpetology* 37: 595-602.
- Matsui, M. 1986. Geographic variation in toads of the *Bufo bufo* complex from the far East, with a description of a new subspecies. *Copeia* 1986: 561-579.
- McGarigal, K., S. Cushman and S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, NY.
- Miaud, C. and J. Merilä. 2001. Local adaptation or environmental induction? Causes of population differentiation in Alpine amphibians. *Biota* 2: 31-45.
- Merilä, J., A. Laurila, A. T. Laugen and K. Rasanen. 2004. Heads or tails? Variation in tadpole body proportions in response to temperature and food stress. *Evolutionary Ecology Research* 6: 727-738.
- Richards, S. J. 2002. Influence of flow regime on habitat selection by tadpoles in an Australian rainforest stream. *Zoological Society of London*

257: 273-279.

- Schäuble, C. S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 39-56.
- Sommer, S. and P. B. Pearman. 2003. Quantitative genetic analysis of larval life history traits in two alpine populations of *Rana temporaria*. *Genetica* 118: 1-10.
- Stahlberg, F., M. Olsson and T. Uller. 2001. Population divergence of developmental thermal optima in Swedish common frogs, *Rana temporaria*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 755-762.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version7. www.statsoft.com.
- Vences, M., M. Puente, S. Nieto and D. R. Vieites. 2002. Phenotypic plasticity of anuran larvae: Environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles. *Zoological Society of London* 257: 155-162.

