

艾氏樹蛙生殖生物學之研究

關永才

國立彰化師範大學生物學學系

前言

動物演化史中，從水域入侵陸域是個重要的里程碑。動物有了新的環境、食物等，進而形適應性的輻射(adaptive radiation)。水域和陸域在溫度變化、氧氣、浮力、密度及水份上是有很大的不同，所以動物在侵入陸地時必經一番生理、形態、或行為上的改變。兩生動物可以說是動物入侵陸地的代表者。它們在從水域入侵陸域的過程中演化出多種適應的方法，其中最重要的是生殖方式上的適應：特別是卵胎、樹上產卵、體內授精、親代撫育及直接變態等適應(Duellman and Trueb 1986)。這麼多種的適應方法中，把卵及蝌蚪置放在樹上水池(phytotelmata)是非常特殊的方式之一(Duellman and Trueb 1986, Lannoo et al. 1987)。樹上積水池是一個水量很小，水靜止，且基礎生產率很低的微棲地(Laessle 1961, Wassersug 1981, Lannoo et al. 1987)。水池水溶氧、二氧化碳、及酸鹼度更因水池在不同空間分佈而有很大的變化(Laessle 1961)。

生活在此類微棲息地的蝌蚪，雖可以減少被掠食的機會，但他們可能面臨其他如食物來源不足的問題。因此，有些種類演化出食卵的習性(Ueda 1986, Lannoo et al. 1987, Weygoldt 1987, Brust 1993, Jungfer 1996)。蝌蚪以吃卵(Oophagy)來解決食物不足在演化及生態上是非常有趣的問題。卵通常是動物將之作為繁殖後代用的一個產品(即是讓之受精後發育成後代)，但母蛙產卵除了有上述功能外，它也用卵當為是撫育餵食後代的一產品。卵既是後代，也是後代的食物，這是在脊椎動物的生殖策略的演化上不只是非常少見，也是非常奇特的(Kam et al. 1999)。因此，這是一個絕佳的生物體裁去探討一些有關生態及演化的問題(Davies and Krebs 1993)。

艾氏樹蛙(*Chirixalus eiffingeri*)屬樹蛙科，分佈於臺灣及琉球群島的西表島(Iromote Is.)和石垣島(Ishigaki Is.)(Kuramoto 1973, 呂和陳 1982, Ueda 1986)。艾氏樹蛙通常會把卵產在樹洞或竹筒集水池的上方，卵的發育期為 10 至 14 天，此時雄蛙通常駐留在竹筒內有護卵行為(莊 1988, Kam et al. 1996)。一旦卵孵化成蝌蚪便掉入集水池繼續成長發育至變態成小蛙。蝌蚪期為 45-60 天。在這段時間，雌蛙會定時回到竹筒產卵來餵蝌蚪(Ueda 1986, Kam et al. 1996)。艾氏樹蛙是本島產兩棲類唯一被報導，同時也是全世界少數具有上述親代撫育行為的動物(Wassersug et al. 1981, Duellman and Trueb 1986, 牟等 1992)。以下簡單介紹本實驗室近年來對於艾氏樹蛙的研究成果：

一、巢選擇(nest site selection)：

艾氏樹蛙屬泛島性分佈種類，但族群量則因地而異，其中南投縣溪頭的族群量特別大。這可能是溪頭具有大片的人造竹林，竹子定期被砍掉後，剩下的竹筒在雨天便會收集雨水而形成小水池，形成很好的生殖場所。

艾氏樹蛙對竹筒有相當的選擇性，青蛙選擇高且較深的竹筒作為產卵場所(Kam et al. 1996)。這可能是因為高竹筒不易被植被遮蔽，因而在雨天可以充份地收集到雨水。而較深的竹筒可以收集較多雨水，蝌蚪在此生活較不會受到水池乾枯的威脅。另外，也發現青蛙喜愛利用靠近草灌叢的竹筒。這可能是因為母蛙要經常餵食蝌蚪(Kam et al. 1998a)，但它卻活動在草灌叢裡，因此如果選擇離它活動場所近的竹筒產卵的話，則母蛙餵食蝌蚪較方便，且不必長途跋涉減少被掠食的機會(Brust 1993)。

二、卵的成長發育與環境的關係：

艾氏樹蛙的受精卵是產在竹筒內壁的水池上方，通常集中在離水面中間高度，遠離或靠近水面的分布很少(Kam et al. 1996)。蛙卵的失水的速度相當的快，譬如在 90%相對濕度環境下，一顆卵在 1 小時內會失水約 16%的卵重(Kam et al. 1998a)。為了維持水份的平衡，胚胎成長發育的過程中，必須從潮濕的竹

筒壁上攝取水份。因為毛細管現象的關係，接近水面的竹壁較濕，而離水面遠的竹壁較乾(Kam et al. 1996)。如果把卵產在離水面太高的位置的話，則那麼胚胎可能會因無法得到足夠水份而無法正常成長，甚至死亡。既然水那麼重要，為什麼不乾脆把卵產在水裡？我們觀察到在野外淹水的卵其胚胎大都死亡，主要的原因是竹筒水的溶氧很低($PO_2 = 67$ mmHg 左右)。如果把卵產在接近水面的位置的話，雖然平日卵可以得到很充裕的水份，但是胚胎隨時會因為一場大雨把竹筒水位升高而淹死(Moore 1940, Pyburn 1970)。實驗結果顯示，艾氏樹母蛙在竹筒壁產卵的微地點選擇對其後代有決定性的影響。

三、蝌蚪之食卵性：

Ueda(1986)首先報導艾氏樹蛙蝌蚪食卵的現象。他從蝌蚪胃含物、消化道長短、及一些描述性的餵卵實驗中認為蝌蚪是義務性食卵(obligatory oophagy)。我們在實驗室及野外分別進行實驗，確定卵是唯一的食物來源，竹筒水內的生物或非生物物質皆不是它們的食物 (Kam et al. 1996, 1999)。在 Kam et al. (1996)的餵食實驗中，發現一隻蝌蚪在蝌蚪期(56 天左右)吃了 87 顆卵。每個竹筒平均孵出 25 隻蝌蚪(林 1996)，因此一隻母蛙要養活這些蝌蚪，牠必須在蝌蚪期(約 2 個月時間)生產 2 千多個卵來餵食。這對一隻吻肛長平均只有 36mm 的母蛙來說，其工作量可能是不可思議的。所以接下來的問題是蝌蚪在竹筒內是如何生存、蝌蚪之間、及和母蛙的互動的關係是什麼？

四、不同密度下蝌蚪的種內競爭：

首先，我們追蹤 13 個竹筒的蝌蚪在自然不干擾之情形下的動態(Kam et al. 1997)。在未達變態以前，饑餓、互相殘殺、及被掠食是造成蝌蚪死亡的原因。蝌蚪在 Gosner 30 期(Gosner 1960)的大小及到達 30 期所需時間與密度無關，這和文獻中所提到的結果不一(Brockelman 1969, Wilbur 1977, Dash and Hota 1980, Semlitsch and Caldwell 1982)。這可能是因為母蛙可隨著蝌蚪的需求而增加餵卵數，結果造成了 density independent growth。

按著，我們進一步定量地探討密度對蝌蚪成長率之影響(Kam et al. 1998b)。結果顯示母蛙確實會依蝌蚪的需求而增加產卵量以滿足其需求。活在高密度環境的蝌蚪成長較慢，且變態體型較小，但所需到達變態時間和其他處理相似。這可能是因為在高密度的蝌蚪只要達到最小變態體型時就變態，以逃離擁擠的環境，所以變態體型上較小 (Wilbur and Collins 1973)。我們也發現高密度蝌蚪所需達變態時間因個體而差異很大，這是分批變態之現象，而低密度蝌蚪變態時間很一致。但高密度所需變態時間竟和低密度相似，主要原因可能是因為有些高密度蝌蚪比低密度蝌蚪來得早達變態。為什麼這有如此奇怪的現象？我們認為造成這現象是和蝌蚪的食卵性有關。卵是高營養，易消化，集中性高的食物。當母蛙產卵餵蝌蚪時，大蝌蚪在體型有極大優勢(Savage 1952, Wilbur 1977, Semlistch and Caldwell 1982)，形成一種「有或無的競爭」。結果大蝌蚪在剝削式競爭中(exploitative competition)(Su et al. 1999)得到特別多的食物，長得特別快，所以達到變態時間反而比低密度快。吃不到的蝌蚪長不大，結果花較長時間來成長而達變態。

五、不同批蝌蚪的種內競爭和母蛙生殖策

從生殖策略及演化的角度來看，艾氏樹蛙用卵來餵食蝌蚪的習性是非常有趣的。卵可以成為艾氏樹蛙的後代，也可以是蝌蚪的食物。由此可見，用卵來餵食蝌蚪的習性對其生活史特徵(life-history traits)可能有很大的影響。譬如說，如果一隻母蛙在一生殖季所產的卵數是一定的話，那麼多少卵是要成為後代或後代的食物才是對母蛙來說是最好的比例？因為很明顯的，如果母蛙將她所生產大部份的卵受精，然後變成蝌蚪的話，則雖然她有很多後代，但由於沒有足夠的卵可以餵這些蝌蚪，它們最後也存活不了。反之，如果母蛙將她所產小部份的卵受精，而大部份卵變成食物的話，則蝌蚪會吃不完母蛙產下來的食物(卵)而有浪費的情形。

Kam et al.(1997)發現艾氏樹蛙母蛙產受精卵在已有蝌蚪竹筒的內壁上

方，這批受精卵不久孵成蝌蚪後，掉入竹筒水池內，便和前批蝌蚪共存大約四個星期。這結果顯示這種生殖習性對艾氏樹蛙也是非常重要的，因為讓前後兩批蝌蚪的蝌蚪期部份重疊可以節省一些撫育時間，進而使得母蛙可能把握有限的生殖時間(3月至8月)再多產一批後代。前人發現許多鳥類也有多產(multiple brooding)的習性，而且也常有同時照顧兩代幼鳥的情形(Charnov and Krebs 1976, Westmoreland et al. 1986, Smith et al. 1987)。雖然同時餵食兩批蝌蚪有上述的好處，但前人在研究其他蛙類蝌蚪(草食性種類)時發現發育期早晚(developmental effect)對在食物競爭上有一定的影響(Wilbur 1977, Semlitsch and Caldwell 1982)。野外設置前後批蝌蚪(大小蝌蚪)共存的處理時，發現前批蝌蚪因為食物競爭優勢及食卵習性的關係，使得後批蝌蚪很難取得食物而有所成長。增加前批蝌蚪數量甚至會使得後批蝌蚪最部無法生存(Chen et al. 1999)。由此推測，艾氏樹蛙母蛙會先考慮竹筒內前批蝌蚪所剩的數量多少或發育期早晚(通常反映出來的是體型大小)，才決定何時該產下後批的蝌蚪。譬如說，如果前批蝌蚪還剩很多時，母蛙就不會產下後批蝌蚪，因為後批蝌蚪是無法搶到食物的。母蛙會把所產生的卵來繼續餵食現有的蝌蚪。若前批蝌蚪陸續變態離去，數量減少到一個程度時，後代蝌蚪始有存活的机会。此時，母蛙會產第二批後代，然後兩批後代一起撫育，如此可以在最短的時間養育出最多的子代。

六、母蛙餵食蝌蚪的行為生態：

由於蝌蚪只吃卵而不吃其他東西，因此母蛙產卵是唯一的食物來源。了解母蛙和蝌蚪的互動關係，我們必須了解一些基本的問題，譬如一隻母蛙餵食幾個竹筒內蝌蚪及一個竹筒有幾隻母蛙進行餵食。我們設計了特殊的陷阱來捕捉青蛙去了解上述的問題(Kam et al. 1999)。在近一個月的捕捉裡，我們有二個主要發現，(1) 絕大多數母蛙只餵食一個竹筒蝌蚪(59/60 母蛙)，只有一隻母蛙

同時餵食二個竹筒蝌蚪(1/60 母蛙)。這可態是撫育蝌蚪的負擔很重，加上野外適合產卵的竹筒，使得母蛙無法在同一時間內撫育兩個竹筒的蝌蚪；(2) 大多數竹筒只有一隻母蛙餵食(50/52 竹筒)，但我們也發現兩個竹筒是有二隻(2/52 竹筒)母蛙餵食。兩隻母蛙共同餵食蝌蚪的現象在兩棲動物的研究是第一次被報導。這種行為有點類似哺乳類及鳥類的共同撫育行為(cooperative brooding) (Emlen 1984, Woolfenden and Fitzpartrick 1984, Brown 1987, Krebs and Davies 1993, Mumme 1997)。由於缺乏動物個體遺傳資料，所以目前無法確定是共同撫育或幫助者(helper at the nest) (Kreb and Davies 1993)。

由於蝌蚪只吃卵不吃其他食物，因此母蛙回來餵食對蝌蚪的存活而言是非常重要的。Kam et al. (1997, 1998b)分別記錄到約 18%及 31%的竹筒蝌蚪都不會長大，我們認為這可能是母蛙因死亡、放棄或找不到竹筒而無法回來餵食，進而無法長大之原因。初步資料顯示母蛙回來的間隔是 8 天左右，母蛙因此要分好幾次回來餵食，所以如何每次都能找到巢(稱之覓巢：nest searching)是很重要的工作。

母蛙回來餵卵工作應屬於短距的活動(莊 1988)，兩棲動物在短距的行動時大多以視覺(vision)及嗅覺(olfaction)為主(Sinsch 1990 1991, Zug 1993)。以視覺來行動，通常可以以地景或地標(landmark)、太陽、月亮及星辰等為導引。但以艾氏樹蛙在濃密竹林下作短距離行動時最可能是地景。至於嗅覺，兩棲動物最有可能以氣味(odor)作為中、短距回家(homing)或遷移的媒介(Forester 1985, Sinsch 1990, Zug 1993)。

我們首先把原先竹筒內的蝌蚪移走，轉成另一竹筒的蝌蚪。結果發現竹筒的蝌蚪皆正常地成長，這顯示母蛙可能是無法辨識其親生的後代(Kam et al. 1999)。在另一實驗中，我們改變竹筒位置(搬離原位置一公尺)及降低竹筒高度(29-54%)，每星期追蹤每個竹筒的蝌蚪數及體長變化。結果發現搬離原位置後的竹筒的蝌蚪並不受影響，但改變竹筒高度則其竹筒蝌蚪死亡率較控制組高。結果顯示母蛙有主動覓巢之能力，並不會因為竹筒不在原來的位置而找不到。另外降低竹筒高度即是改變其外形影響覓巢之能力，顯示視覺可能是重要的導

航工具。

結語：

艾氏樹蛙具有樹上產卵(arboreal nesting)、雄蛙護卵(paternal care)、蝌蚪吃卵(oophagy)、及母蛙餵卵(maternal brood care)的多項特殊行為。世界上被證實有演化出這一套適應方法的兩生類只有中南美洲產的箭毒蛙及雨蛙科種類(約 10 種)而已。所以，有關艾氏樹蛙的研究成果預期對兩生動物的演化，特別是生殖方式的多元化及適應將會有重要的貢獻。

誌謝：

首先感謝國科會及彰化師範大學持續不斷的支持，使得這研究得以順利進行。特別感謝台大林曜松多年來的鼓勵及協助及靜宜大學顏瓊芬教授多年來的合作及協助。感謝臺大實驗林溪頭營林處，在行政及住宿上的鼎力支持。參于實驗工作的人非常多，特別是我們生物學系的學生。這些學生，亦師亦友，使我在彰化師大的這些日子裡，每天都享受著探索生命的喜悅。

文献

- Brockleman, W. Y. 1969. An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology* 50:632-644.
- Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Brust, D.G. 1993. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: A frog that feeds its young. *J. Herpetol.* 27(1):96-98.
- Charnov, E. L., and J. R. Krebs. 1974. On clutch-size and fitness. *Ibis* 116:317-219.
- Chen, Y. H., Y. J. Su, Y. S. Lin, and Y. C. Kam. 1999. Intraspecific competition within and between hatching cohorts of oophagous tadpoles of the Taiwanese tree frog, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae). Submitted to *Oecologia*.
- Dash, M. C., and A. K. Hota. 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology* 61:1025-1028.
- Duellman, W.E. and L. Trueb. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill:New York. 670pp.
- Emlen, S. T. 1984. Cooperative breeding in birds and mammals. In Behavioral ecology: A evolutionary approach (J. R. Krebs and N. B. Davies, eds.). Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, p. 305-349.
- Forester, D. 1986. The recognition and use of chemical signals by a nesting salamander. In: Chemical signals in vertebrates 4. (D. Duvall, D. Muller-Schwarze, & R. M. Silverstein eds.). Plenum Press, New York, p. 205-219.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 18:183-190.

- Jungfer, K.H. 1996. Reproduction and parental care of the coronated treefrog, *Anothea spinosa* (Steindachner, 1864) (Anura: Hylidae). *Herpetologica* 52:25-32.
- Kam, Y. C., Z. S. Chuang, and C. F. Yen. 1996. Reproduction, oviposition-site selection and larval oophagy of an arboreal nester, *Chirixalus eiffingeri* (Rhacophoridae), from Taiwan. *J. Herpetol.* 30:52-59.
- Kam Y. C., Y. H. Chen, Z. S. Chuang, and T. S. Huang. 1997. The growth and development of oophagous tadpoles in relation to brood care of an arboreal breeder, *Chirixalus eiffingeri* (Rhacophoridae). *Zool. Stud.* 30:186-193.
- Kam Y. C., C. F. Yen, and J. L. Hsu. 1998a. Water balance, growth, development, and survival of arboreal frog eggs (*Chirixalus eiffingeri*, Rhacophoridae): importance of egg distribution in bamboo stumps. *Physiol. Zool.* 71:534-542.
- Kam Y. C., C. F. Lin, Y. S. Lin, and Y. F. Tsai. 1998b. Density effects of oophagous tadpoles of *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae): importance of maternal brood care. *Herpetologica* 54:425-433.
- Kam, Y. C., Y. H. Chen, T. C. Chen, and I. R. Tsai. 1999. Maternal brood care of an arboreal breeder, *Chirixalus eiffingeri* (Anura: Rhacophoridae) from Taiwan. (Accepted by Behaviour).
- Krebs, J. R. and N. B. Davies. 1993. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Science Ltd., Cambridge.
- Kuramoto, M. 1973. The amphibians of Iriomote of the Ryukyu Islands: Ecological and zoogeographical notes. *Bull. Fukuoka Univ. Edu.* Vol.22 (Part III):139-151.
- Laessle, A.M. 1961. A micro-limnological study of Jamaican bromeliads. *Ecology* 42(2):499-517.
- Lannoo, M.J., D. S. Townsend, and R. J. Wassersug. 1987. Larval life in the leaves: Arboreal tadpole types, with special attention to the morphology,

- ecology, and behavior of the oophagous *Osteopilus brunneus* (Hylidae) larvae. *Fieldiana Zool.* 38:1-31.
- Moore, J. A. 1940. Adaptive differences in the egg membranes of frogs. *Am. Nat.* 74:89-93.
- Mumme, R. L. 1997. A bird's-eye view of mammalian cooperative breeding. In: *Cooperative breeding in mammals* (N. G. Solomon & J. A. French, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p. 364-388.
- Pyburn, W. F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia* 1970:209-218.
- Savage, R. M. 1952. Ecological, physiological and anatomical observation on some species of anuran tadpoles. *Proc. Zool. Soc. London* 122:467-514.
- Semlitsch, R. D. and J. P. Caldwell. 1982. Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of *Scaphiopus holbrooki*. *Ecology* 63: 905-911.
- Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethol. Ecol. Evol.* 2:65-79.
- Sinsch, U. 1991. The orientation behavior of amphibians. *Herpetol.J.* 1:541-544.
- Smith, G. S., J. Kallander, and J.-A. Nilsson. 1987. Effect of experimentally altered brood size on frequency and timing of second clutches in the great tit. *Auk* 104: 700-706.
- Su, Y. J., Y. C. Kam, and Y. S. Lin. 1999. Absence of chemical interference competition among oophagous tadpoles (Anura: *Chirixalus eiffingeri*) living in bamboo stumps. (Submitted to COPEIA).
- Ueda, H. 1986. Reproduction of *Chirixalus eiffingeri* (Boettger). *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ.* 8:109-166.
- Wassersug, R.J., F. J. Frogner, and R. F. Inger. 1981. Adaptations for life in tree

- holes by rhacophorid tadpoles from Thailand. J. Herpetol. 15(1):41-52.
- Westmoreland, D., L. B. Best, and D. E. Blockstein. 1986. Multiple brooding as a reproductive strategy: time-conserving adaptations in mourning doves. Auk 103: 196-203.
- Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibian :Anura:Dendrobatidae). Zool.Syst.Evolut.-forsch. 25:51-67.
- Wilbur, H. B. 1977. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*. Ecology 58:196-200.
- Wilbur, H. M., and J. P. Collins. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. Science 182:1305-1314.
- Woolfenden, G. E. and J. W. Fitzpatrick. 1984. The Florida scrub jay. Princeton University Press, Princeton.
- Zug, G. R. 1993. Herpetology. Academic Press, New York. 527pp.
- 呂光洋、陳世煌。1982。臺灣的兩棲類。山苑出版。189 頁。
- 牟永平，于名振，湯惟新。1992。台灣地區兩棲爬蟲類：研究資料庫。85-114 頁。出自首屆海峽兩岸保護野生動物學術研討會論文集。良冠印刷事業公司。
- 莊國碩。1988。艾氏樹蛙生殖生物學之研究。國立臺灣師範大學碩士論文。76 頁。
- 林春富。1996。艾氏樹蛙母蛙的生殖投資與其蝌蚪的族群生態學。國立臺灣大學碩士論文。57 頁。