

## 討 論

### I. 環境因子：

內埔地區因為位處北迴歸線以南，屬於熱帶氣候，故氣溫顯著高於位在北迴歸線以北的三芝和楊梅地區。降雨量方面，2004 年有較多的颱風侵台（4 ~ 9 月共 6 個），故導致 2004 年降雨量顯著高於 2003 年。

以積水的 pH 值來看，三芝和楊梅地區有顯著的差異，楊梅地區的 pH 值較三芝來得低。可能因為三芝地區內的水引自旁邊的溪流，當水流到最下層的梯田時便會流回溪流，水在不斷流動更新的狀況之下，pH 值自然不易下降；相對的，楊梅地區的水體為一靜水池塘，沒有流入流出的溝渠或溪流，加上當水生植物腐化之後，會使 pH 值下降，如此不斷累積的結果就造成了較酸的水質。內埔地區也是屬於靜止水域，pH 值雖然界於兩地之間且沒有顯著差異，但是和楊梅比較接近，造成沒有差異的原因可能是內埔地區的樣本數太少（2003 年 2 筆；2004 年 1 筆資料）。

雖然氣溫和 pH 值在地點上有顯著的差異，降雨量在年間有顯著差異，但是 Pasanen *et al.* (1998) 研究發現 pH 值對成蛙的影響不大，Alexander and Eischeid (2001) 也認為氣候上的異常，如：氣溫和降雨量，對兩棲類的大量死亡可能只有間接影響。故 2003 ~ 2004 年三芝、楊梅及內埔地區在有台北赤蛙出現時測量的環境因子，只能說明台北赤蛙對這些環境因子的耐受範圍：氣溫範圍 10.6°C ~ 28.9°C；水溫範圍 17.0°C ~ 32.1°C；pH 值範圍 4.8 ~ 7.5。其他沒有測量到的因子，如：植被狀況、遮蔽度、水深……等，可能才是真正影響台北赤蛙數量、存活率的環境因子。

### II. 標記-再捕捉資料：

#### 再捕捉率：

除了三芝地區的雌蛙再捕捉率外，2003 年的資料均比 2004 年要低，原因是

2003 年採用腰環上標法，標記遺失的個體都不列入再捕捉率的計算，因而低估實際的再捕捉率。2004 年雌蛙在三芝地區並無再捕捉的記錄，可能是因為樣本數太少 ( $n = 6$ ) 的緣故。2004 年雄蛙在三芝地區的再捕捉率顯著較楊梅地區要高，在兩地雄蛙族群量推估值差不多的情況下（三芝：195 隻；楊梅：194 隻），推測可能是楊梅地區的樣區總面積較大（三芝：5059 平方公尺；楊梅：12596 平方公尺）、植被較茂密，而不易發現台北赤蛙的個體（標記雄蛙個體數：三芝 — 164 隻；楊梅 — 99 隻）。

近期的研究指出剪趾會對蛙類的再捕捉率有負面的效果，且剪越多趾頭，影響越大（May, 2004；McCarthy and Parris, 2004）。在台北赤蛙的例子中，雖然不同剪趾數的再捕捉率之間沒有顯著差異（ $\chi^2 = 2.22$ ,  $P = 0.6953$ ）。但是以剪 3 趾以上的再捕捉率來看，每多剪 1 趾，再捕捉率反而增加，似乎不符合常理。相較於 McCarthy and Parris (2004) 的樣本數（*Crinia signifera*:  $n = 1639$ ；*Bufo fowleri*:  $n = 733$ ；*Hyla labialis*:  $n = 1307$ ），有可能是因為計算台北赤蛙再捕捉率的樣本數不大（ $n = 286$ ），或者是所用分析方法不同（McCarthy and Parris 用 Bayesian statistics）造成的。

#### 性比：

雖然理論上兩性、雙套染色體的生物在性比上是 1：1，但經常有兩棲類性比偏離 1：1 的報告，原因可能是由於配子形成機制或是雄、雌蛙存活率不同所致，但是尚未完全清楚（Zug *et al.*, 2001）。在樹蛙科的研究中指出雄蛙為了獲得更多生殖的機會，會在生殖地停留較多的時間（楊，1987；陳，1992；林，2001），雌蛙則在產完卵後即離開（溫，2001），生殖策略的不同造成在繁殖地的族群組成性比偏離 1：1。而在拉都希氏赤蛙的研究中發現生殖地的族群性比偏離 1：1，但在非生殖地的性比則接近 1：1（卓，2002）。2004 年楊梅地區台北赤蛙的雄、雌蛙再捕捉率並沒有顯著差異，顯示台北赤蛙的雌蛙會在生殖地停留一段時間，因此以標記個體得到的性比雖然偏離 1：1，但應該不會是雌、雄蛙生殖策略的不

同所造成的。雌、雄蛙再捕捉率沒有顯著差異，可能是因為雌蛙的樣本數太少（2004-楊梅：5/17），或是調查時間和方法所造成的（三芝和楊梅地區每個月只調查 2 次；調查時以目擊及蛙鳴為依據找尋台北赤蛙，較易發現雄蛙），也有可能族群本身的性比就偏離 1：1。

三芝和楊梅地區的台北赤蛙生殖族群性比雖然都偏離 1：1，但是三芝族群雄蛙與雌蛙的性比（16.13：1）約是楊梅（6.97：1）的 2 倍。從台北赤蛙各年齡層到下一個年齡層的存活率（表 5）可看出三芝地區的雄蛙存活率比雌蛙高，而楊梅地區的雄蛙存活率則比雌蛙低，雌、雄蛙之間存活率的差異也許是造成兩地台北赤蛙族群在性比上有差別的主要原因。

#### **族群數量：**

以 Schnabel method 推估的台北赤蛙數量在楊梅地區比三芝還要多，原因除了楊梅樣區面積較大之外，楊梅樣區受到的人為干擾也很少，四周植被維持完整、茂密，環境負載量可能較高；而三芝樣區的附近地區大都已開發成旱田，若蓮花梯田的環境惡化，對整個族群的影響也應該會比楊梅樣區大。

兩地的台北赤蛙數量在 2004 年時均下降，三芝地區可能是因 7、8 月時引水的溪流上游在施行野溪整治工程，造成水質惡化所致；楊梅地區則可能是因為 6 月份都沒有降雨，使得路邊積水完全乾涸、廢棄農田和埤塘水位大幅下降，適合生殖或躲藏的環境大量減少所致。

#### **族群變動：**

Jolly-Seber method 的假設有：1. 任何時候的調查，每隻個體被捕捉的機會都相同。2. 每次調查所標記的每隻個體都有相同的存活機會直到下一次調查。3. 個體標記不會遺失。4. 調查的時間間隔可不相同（林等，1996）。以 MARK 推算出的遭遇率來看，遭遇率隨著兩次調查間的累積降雨量而變動，並不是一個常數，違反了 Jolly-Seber method 的第 1 個假設，加上在台北赤蛙生殖季初期，因為上標的個體較少，在隨後大量個體出現時會容易高估族群量，使得推估出的族群量並

不能真確地反應實際的數量（雖然 Spearman rank correlation 的結果在三芝地區顯著相關，在楊梅地區接近顯著相關）。故 5 月份的族群量高峰較不可信。

一般來說，在兩棲類大量死亡前一段時間，氣候是較為乾燥的，推測兩棲類在較少降雨量的期間，會經歷較大的壓迫（Alexander and Eischeid, 2001）。以兩次調查期間的累積降雨量去看實際捕捉的台北赤蛙數量變動（圖 18、19），雖然 Spearman rank correlation 分析的結果都不顯著（三芝： $r = -0.21, P = 0.5363$ ；楊梅： $r = -0.22, P = 0.5084$ ）。但是，楊梅地區在 6 月幾乎沒有下雨，造成路旁積水的樣區（YM I）幾乎乾涸，廢棄農田（YM II）和埤塘（YM III）的水位也下降，對照 6 月份調查的台北赤蛙數量（YM I：4 隻；YM II：0 隻；YM III：29 隻）也比 5 月（YM I：14 隻；YM II：3 隻；YM III：30 隻）、7 月（YM I：9 隻；YM II：2 隻；YM III：25 隻）少，路旁積水和廢棄農田受到的影響較大。另外，三芝地區在 8 月份很少的累積降雨量也和突然減少的台北赤蛙數量相符。因此推測在台北赤蛙的生殖季中，若持續一段時間不降雨，會減少其參與生殖活動的數量。

#### 存活率及遭遇率：

利用 MARK 分析標記-再捕捉資料，有助於找出影響研究物種在兩次調查之間的存活率和當次調查的遭遇率的因子。有些研究只看存活率和遭遇率是隨著時間變動或者是一常數（Pistorius *et al.*, 2001），有的則探討性別的影響（Chaloupka and Limpus, 2002），也有研究在性別因子之外，再加入降雨量的影響（Grafe *et al.*, 2004）。本研究利用較完整的 2004 年楊梅地區的標記-再捕捉資料，探討性別、時間、以及兩次調查間的累積降雨量對台北赤蛙存活率和遭遇率的影響。

楊梅地區最好的 model： $\{\varphi(g + t)p(g + pre)\}$  不包含 2 個因子的交互作用（ $g \times t$ 、 $g \times pre$ ）。在兩次調查之間的雄、雌蛙存活率均是隨著時間而降低，可能是因為生殖季初期標記的個體在生殖季中、後期時不再出現在生殖地，尤其是生殖末時，只剩少數個體還會出現，造成推算的存活率隨著時間而降低。另外，雌蛙的存活率比雄蛙低，且標準誤差比雄蛙大，可能是因為在推算存活率時的雌蛙樣本

數很少 ( $n = 17$ )，有再捕捉記錄的個體數更少 ( $n = 5$ ) 所造成的。

遭遇率指的是在調查時個體出現在樣區且被遇到的機率。楊梅地區最好的 model 所推算出的雄、雌蛙遭遇率是隨著兩次調查間的累積降雨量而變動，其相關係數非常高 (Spearman rank correlation：雄蛙： $r = 1, P = 0$ ；雌蛙： $r = 0.9, P = 0.0374$ )。Grafe *et al.* (2004) 利用相同的軟體分析，發現年降雨量對西非豬鼻蛙 (*Hemisus marmoratus*) 的存活率有顯著相關，也和其生殖活動有很高的同時性。其研究的物種是在雨季時形成的暫時性池塘內進行生殖活動，但是本研究的台北赤蛙則是在終年有水的水域。也許是生殖地的特性不同，使得降雨量對台北赤蛙的影響僅在於遭遇率方面。圖 11 中可看出 5/26 ~ 6/29 的累積降雨量幾乎為 0，可能使得台北赤蛙雖然仍在樣區內，但不會進行生殖活動，因而不容易發現其蹤跡，故雄、雌蛙的遭遇率均是最低。另外，雌蛙的遭遇率比雄蛙低，且有較大的標準誤差，也可能是因為樣本數少的關係。

### III. 趾骨鑑齡：

#### 年齡判定：

以樣區的性質來看，在每年台北赤蛙的生殖季時，會有許多個體出現並進行生殖活動 (雄蛙鳴叫、和雌蛙假交配、雌蛙排卵)，只有在生殖季末時 (8 月下旬)，才會有剛完成變態的幼蛙出現，本研究並沒有對幼蛙進行標記或剪取趾頭，故所採樣的台北赤蛙應該都是性成熟的個體。依年齡判定的結果，樣區內的台北赤蛙不論雌雄最多只有 4 個成長停滯環，其最長壽命應該是 4 歲。雄蛙的年齡從 1 到 4 歲都有 ( $n = 569$ )，而雌蛙則從 2 到 4 歲，並沒有 1 歲的個體 ( $n = 51$ )。以此推測雄蛙在 1 歲時即可達性成熟並加入生殖族群 (少部份個體)，雌蛙在 2 歲時才達性成熟。1 歲的雌蛙和大部份 1 歲的雄蛙在達到性成熟之前，可能在別處覓食、生長，因此在生殖地只有少許的 1 歲雄蛙個體出現。由於雌蛙較雄蛙晚 1 年加入生殖族群，故在平均年齡上比雄蛙大一些。

### 年齡結構：

雄蛙年齡結構的分析結果有顯著差異，代表雄蛙在年齡分佈上可能依年份或地點而不同。比較雄蛙在不同地點的年齡時，內埔地區的雄蛙顯著比三芝和楊梅要老，可能是因為內埔地區的台北赤蛙在年齡分佈上偏向較老的年齡層所造成的（3~4歲的比例：內埔 — 45%；三芝 — 32%；楊梅 — 35%）。相對的，雌蛙在年齡結構上沒有顯著差異，其平均年齡也沒有差異。

在推算每個年齡層到下一個年齡層的存活率時，一般是追蹤整個年齡層的個體在往後每年存活的數目。但是，在2004年標記的個體中，只有少數是2003年所標記的（三芝：10/224，4.5%；楊梅：10/179，5.6%），有大部份的個體是2003年未標記到的，若直接用上述的方法計算存活率，會嚴重低估。若直接用標記過的個體計算，則會因兩年的樣本數佔族群量的比例不同而高估或低估。因此，先依照每個年齡層個體數的比例，將當地成功判讀年齡的族群量回推至估算的族群量（用 Schnabel method 推算），再以此推算跨年的存活率。此種方法雖然會對比例上較少的年齡層造成較大的誤差，例如：沒捉到4歲的個體，在回推到估計的族群量時，4歲的個體數仍是0。但是，對主要的生殖族群（2~3歲）而言，會較前述兩種方法準確。

三芝地區的台北赤蛙雄蛙存活率較雌蛙高一些，但在楊梅地區則遠低於雌蛙。可能的原因是三芝樣區的人為干擾較大，田埂及附近的植被會被定期清除，在缺乏植被的隱蔽之下，體型較大的雌蛙可能較容易被天敵發現；楊梅的樣區為埤塘、路邊積水及廢棄的廢棄農田，較少人為的干擾，附近的植被也較完整，在隱蔽良好的環境中，雌蛙會有較高的存活率，但為了生殖而鳴叫的雄蛙則較易吸引天敵（蛇類、蜘蛛）。

楊梅地區較少人為干擾，但是雄蛙的存活率卻反而比三芝地區要低一些。以調查記錄來看，2004年6月份在楊梅地區降雨非常稀少，路邊積水的樣區幾乎乾涸，原來出現的台北赤蛙都消失不見，而7月份的調查則在鄰近的廢棄農田捕捉到在路邊積水樣區標記的個體。可能是樣區環境的惡化迫使台北赤蛙遷徙，但能

成功到達鄰近適合環境的個體很少，導致整個存活率下降。

#### 外部形質：

以 Multiple Linear Regression 分析，算出的迴歸線為：**吻肛長 = 26.31 + 0.80 × 年齡 + 9.08 × 性別 - 0.81 × 年份 + 1.56 × 地點 I + 5.61 × 地點 II**，5 個自變數共解釋了 79.5% 吻肛長的變異。此迴歸線可以適用的資料範圍為：2003 ~ 2004 年三芝、楊梅和內埔地區的台北赤蛙。若將所有因子的交互作用加入迴歸線，則可解釋 81.2% 的吻肛長變異，但是因為新的迴歸線解釋能力只增加 1.7%，各因子間交互作用大部份不顯著，故以原來的迴歸線探討各因子對台北赤蛙吻肛長的影響。

在性別方面，雌性的吻肛長顯著比雄性長 9.08mm，顯示台北赤蛙有明顯的體型性別二型性 (Sexual size dimorphism, SSD)。在地點的比較上，三芝地區的台北赤蛙吻肛長最短，楊梅地區顯著比三芝地區長 1.56mm，內埔地區則顯著比三芝地區長 5.61mm。對照 3 個地點的環境因子來看，有顯著差異的因子為氣溫和 pH 值：內埔地區的氣溫顯著高於三芝、楊梅；三芝地區的 pH 值顯著高於楊梅、內埔。pH 值對大部份時間生活在陸域的成蛙影響不大；而較高的氣溫可能造成食物種類及數量增多，因此內埔地區的台北赤蛙生長情況較好、吻肛長最長。另外，以台北赤蛙的生殖季長短來看，楊梅地區較三芝地區長了將近 1 個月（楊梅地區的族群在 4 月上旬開始出現，三芝地區則在 4 月下旬），也有可能是因為有較長的時間覓食、生長，使得楊梅地區的台北赤蛙吻肛長較長，但是，內埔地區因缺乏整年的資料，無法知道當地的生殖季是否較楊梅地區更長。

#### 滅絕機率：

影響物種存續的因子有許多，其中有些具有決定性的影響，如：性比、平均子代數、雌性的存活率……等，對這些重要的因子必須先要有詳盡的研究，才能在模擬中得到較可靠的結果。但是，有時候受限於研究的方法、生活史資訊的不易瞭解及知識的進展，只能間接從其他資料推測這些重要的因子。在輸入 VORTEX 的資料中，有一項是 Sex ratio at birth (in % male)，理論上應該輸入 50，

但是以目前對蝌蚪和幼蛙的性別判定仍無有效方法的情況下，無法得知台北赤蛙是否在蝌蚪期的性比即是 1:1，也無法知道蝌蚪期和幼蛙期的雌雄存活率是否有差異，加上以年齡結構推算出的雌蛙存活率比雄蛙要高（楊梅地區）或稍微低一些（三芝地區），而性比卻是顯著偏向雄性，顯示影響性比的因素很多，故以兩年的平均生殖族群的性比數據輸入、進行模擬。

三芝和楊梅的族群經 VORTEX 模擬預測後，在平均子代數為 34 隻幼蛙的部份，滅絕的機率相差很多。經檢視輸入的資料後，發現兩地有 4 個部份的資訊是不同的：生出時的性比（Sex ratio at birth）、2 歲以上雌蛙的死亡率（Mortality of female age > 2）、年齡分佈（Age distribution）、環境承載量（Carrying capacity）。將三芝的輸入資料改成楊梅的數據，而且每次只更改上述 4 個部份的其中一項，重新模擬 100 年內的滅絕機率，再將結果和三芝原來的滅絕曲線比較（圖 20）。以更改生出時的性比的效果最為明顯，可將未來 26 年內滅絕的族群改善到在未來第 100 年時只有 36% 的滅絕機率。2003 ~ 2004 年楊梅地區平均的生殖族群性比是 6.97:1，而三芝的則是 16.13:1，只將三芝地區的雌蛙比例提高約 1 倍，就可使族群存續，可見雌蛙在族群內所佔比例的重要。而當平均子代數為 6 隻幼蛙時，改任何數據都無助於三芝地區族群的存續（圖 21）。圖 17 中楊梅地區的族群在平均子代數自 34 隻降到 6 隻時，族群的滅絕機率也從 0 上升到 100%（未來 20 年內），可見平均子代數大幅下降時，對族群存續的影響也很大。

以三芝和楊梅地區生殖族群性比來看，兩地性比的差異可能是由於雌雄蛙的存活率不同所致。而人為干擾的程度可能直接或間接影響到其存活率，因此，應該減少當地的人為干擾，儘量維持台北赤蛙生殖地的原有環境，方有可能提高其存活率及族群存續的機會。

台北赤蛙 0 到 1 歲、1 到 2 歲的存活率及變態成功率的資料，目前都是參考其他類似物種來進行模擬，而出生時的性比及窩卵數、孵化率的資料也都不足，所預測的結果僅能做為參考之用。未來可收集配對的台北赤蛙，藉由在實驗室內培養其受精卵、持續飼養變態成功的幼蛙 2 年，即可補足上述的資料。再配合本研究所建立的年齡結構資料，將能更準確地模擬台北赤蛙的滅絕機率。



## 結 論

1. 三芝和楊梅地區的台北赤蛙生殖族群性比都偏離 1:1，且三芝族群的性比 (16.13:1) 約是楊梅 (6.97:1) 的 2 倍。
2. 三芝地區在 2003 及 2004 年的推估數量分別為：347、203 隻；楊梅地區則為：544、226 隻。
3. 楊梅地區台北赤蛙在兩次調查之間的存活率，依雄、雌蛙不同分別隨著時間而變動；當次調查的遭遇率則依雄、雌蛙不同分別隨著兩次調查間的累積降雨量而變動。兩者均是雄蛙比雌蛙高。
4. 樣區中台北赤蛙不論雌雄最長壽命均是 4 歲，但雌蛙的平均年齡 ( $2.58 \pm 0.09$  歲) 較雄蛙 ( $2.30 \pm 0.03$  歲) 大。推測雄蛙在 1 歲時即可達性成熟並加入生殖族群，雌蛙在 2 歲時才達性成熟。
5. 三芝地區 2 → 3 歲台北赤蛙估算的存活率：雄蛙 — 0.33；雌蛙 — 0.22。3 → 4 歲的存活率：雄蛙 — 0.02；雌蛙 — 0。楊梅地區 2 → 3 歲台北赤蛙的存活率：雄蛙 — 0.23；雌蛙 — 0.68。3 → 4 歲的存活率：雄蛙 — 0.06；雌蛙 — 0.12。
6. 台北赤蛙的吻肛長因年齡、性別、年份及地點而有顯著的不同：吻肛長隨著年齡增加而增長、雌性的吻肛長比雄性長、2004 年的平均吻肛長比 2003 年短、楊梅地區和內埔地區族群的吻肛長都比三芝地區長。
7. 當雌蛙的每年平均子代數為 34 隻時，楊梅地區的族群到未來第 100 年時預測的滅絕機率為 0；而三芝地區的族群約在未來第 26 年左右就完全滅絕了。若將三芝地區族群的性比改成楊梅的資料，則可將 26 年內滅絕的族群改善到在未來第 100 年時只有 36% 的滅絕機率。性比對族群的存續是非常重要的。
8. 當雌蛙的每年平均子代數大幅下降時 (34 → 6 隻)，預測楊梅地區族群的滅絕機率會從 0 上升到未來 20 年內完全滅絕。