

國立台灣大學動物學研究所碩士論文

指導教授：林曜松 博士 Dr. Yao-Sung Lin

面天樹蛙生殖生物學之研究

The Reproductive Biology of *Chirixalus idiotocus*

研究生：張耀文 Yao-wen Chang

內政部
營建署 陽明山國家公園管理處委託研究

中華民國七十八年十一月

謝 辭

本研究承蒙恩師林曜松博士之指導與教誨；本系王慶讓副教授之關懷與指正；李玲玲及周蓮香兩位老師，提供寶貴的意見，於此謹致謝忱。

感謝楊懿如學姐在研究期間給予諸多寶貴的意見；張淑美同學協助野外工作；張瓊文協助聲音分析；以及動物生態與野生動物兩實驗室的同學、學長姐、學弟妹及助理們，於論文撰寫時，給予多方面的協助。此外，研究期間承蒙面天山三聖宮之多方照顧，在此一併致謝。

本研究承內政部營建署陽明山國家公園管理處之經費贊助，於此謹致無上謝忱。

最後，要感謝我的父母予我的照顧與養育，以及諸位姊姊的關懷與支持，讓我順利完成學業。

目 錄

謝 辭	
摘 要	
緒 言	1
實 驗 地 描 述	3
材 料 與 方 法	7
結 果	12
一 · 生 殖 族 羣	12
二 · 生 殖 活 動	14
三 · 鳴 叫 行 為	25
(一) 鳴 叫 位 置	25
(二) 鳴 聲 種 類	28
四 · 主 動 接 近 及 擒 抱 行 為	34
五 · 配 對 的 形 成	35
六 · 產 卵	37
(一) 產 卵 行 為	37
(二) 卵 塊 分 布	43
七 · 雄 蛙 交 配 成 功 率	49
八 · 白 天 的 活 動	51
討 論	54
建 議 事 項	63
引 用 文 獻	64
圖 版	

摘要

自民國 77 年 1 月至民國 78 年 9 月，在陽明山國家公園內之面天山區進行 72 天的野外觀察，並以腰環上標法研究面天樹蛙 (*Chirixalus idiotoocus*) 的生殖行為。

面天樹蛙的生殖季節自 1 月中旬至 10 月下旬，長達 9 個多月。生殖活動有明顯的高峰期，且與雨量及氣溫有密切的關係。在生殖季期間，雄蛙在池中的逗留日數平均約 2 至 3 天，而雌蛙則僅在產卵當天出現，每夜活動性比極度偏向雄性。

雄蛙的鳴叫從傍晚開始，至第二天清晨結束；雄蛙在池邊的陸地或植物上鳴叫，並以羣集合唱的方式吸引雌蛙。鳴聲可分為宣告叫聲、遭遇叫聲、接近叫聲及釋放叫聲四種。雄蛙主要以定點鳴叫彼此競爭配對機會，但有時會主動接近甚至擒抱附近移動中的物體；雄蛙間的敵對行為並不常見。

雌蛙受雄蛙鳴聲吸引而主動接近雄蛙形成配對，雌蛙對於配對的雄蛙具有選擇性。配對形成後由雌蛙選擇產卵場所；雌蛙在產卵前會先築巢，並在產完卵後將巢掩蓋，全部過程一般在 5 個小時之內；卵塊沿著水邊呈聚集分布，離水大多在 40 公分之內。雄蛙可以多次交配，生殖系統屬於典型的羣集展示一夫多妻制 (lek polygyny)。雄蛙的交配成功次數與其逗留日數有明顯的正相關，而與雄蛙體型無關；雌雄配對的體型間也沒有顯著的相關。

緒 言

面天樹蛙 (*Chirixalus idiotocus*) 屬於樹蛙科 (Rhacophoridae)，是台灣特有種兩生類，普遍分布於台灣的中、低海拔地區；在每年的春夏之際，於永久性或暫時的靜水水域中進行生殖活動 (Kuramoto & Wang, 1987)。

面天樹蛙在台灣分布甚廣，數量也很多，但由於它和台灣的另一種樹蛙 -- 艾氏樹蛙 (*Chirixalus eiffingeri*) 在分布、鳴聲及型態上均十分相似，因此以往一直被誤認為同一種，直到 1987 年才被鑑定為新種 (Kuramoto & Wang, 1987)。

面天樹蛙在生殖季節時，雄蛙聚集在稻田或水池等靜水水域的附近鳴叫，雌蛙在配對後將卵產於水邊的陸地上，蝌蚪則必須在水中生活至變態為小蛙 (Kuramoto & Wang, 1987)。蛙類的卵若是長期暴露在空氣中會因失水而乾死，因此大部分的蛙類均將卵產於水中，但面天樹蛙和同屬於 *Chirixalus* 屬的艾氏樹蛙卻分別將其非泡沫性卵產於陸地上及竹筒中 (Ueda, 1986; 莊, 1988)，這是一種十分特殊的生殖方式，非常具有研究的價值。然而到目前為止，有關這兩種樹蛙的研究，尚還限於艾氏樹蛙 (莊, 1988)；對於面天樹蛙，則僅有 Kuramoto 等 (1987) 在新種鑑定時，曾簡單地描述其分布、型態、生活史、生殖方式及部分聲音結構等；至於其生殖行為方面的資料則付之闕如。

為了進一步了解面天樹蛙之生殖行為，研究者選定陽明山國家公園面天山區中的一個人工水池，進行面天樹蛙生殖行為

之研究，其中包括其活動模式、交配系統及鳴叫、配對、產卵行為等。

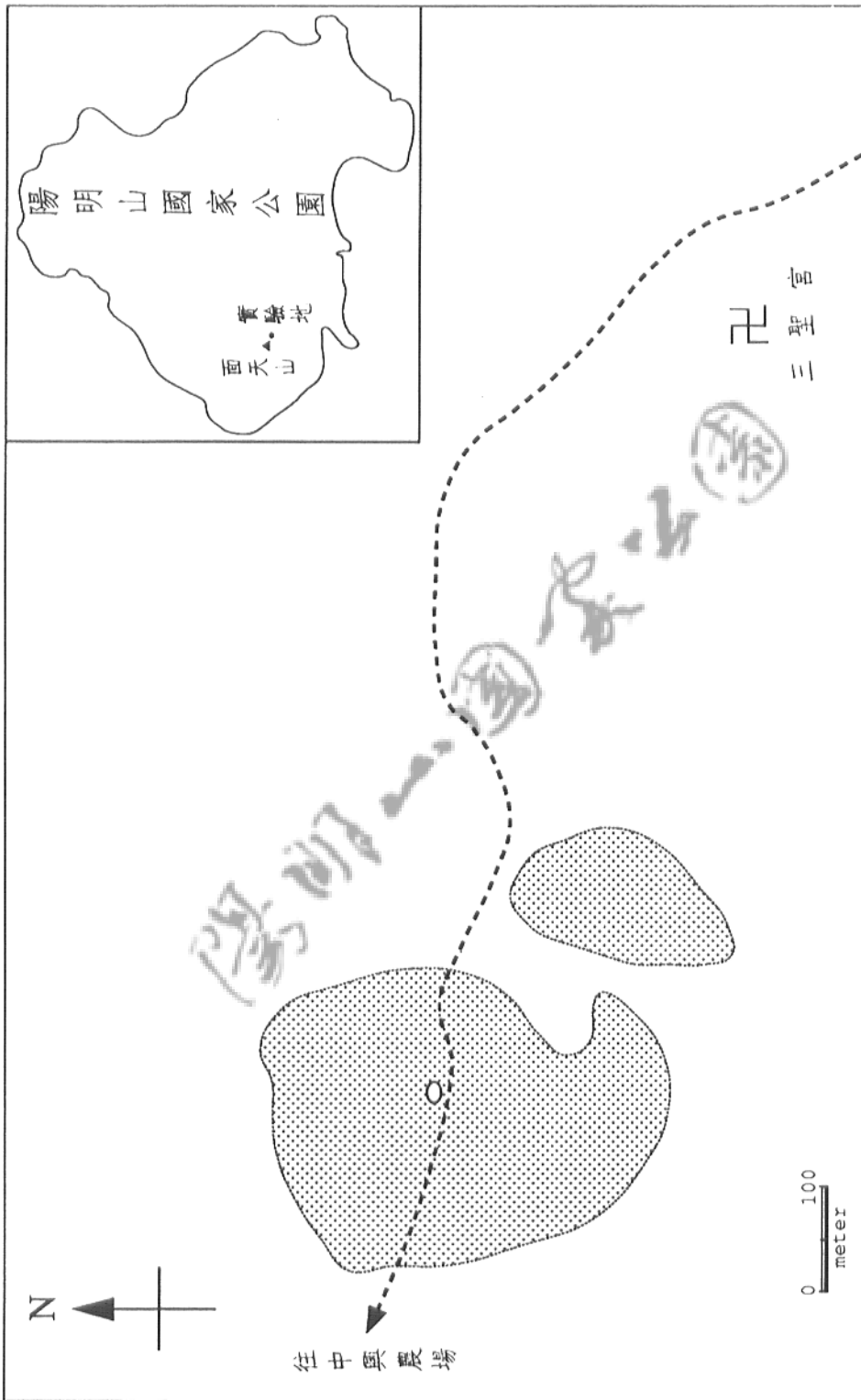
陽明大學

實 驗 地 描 述

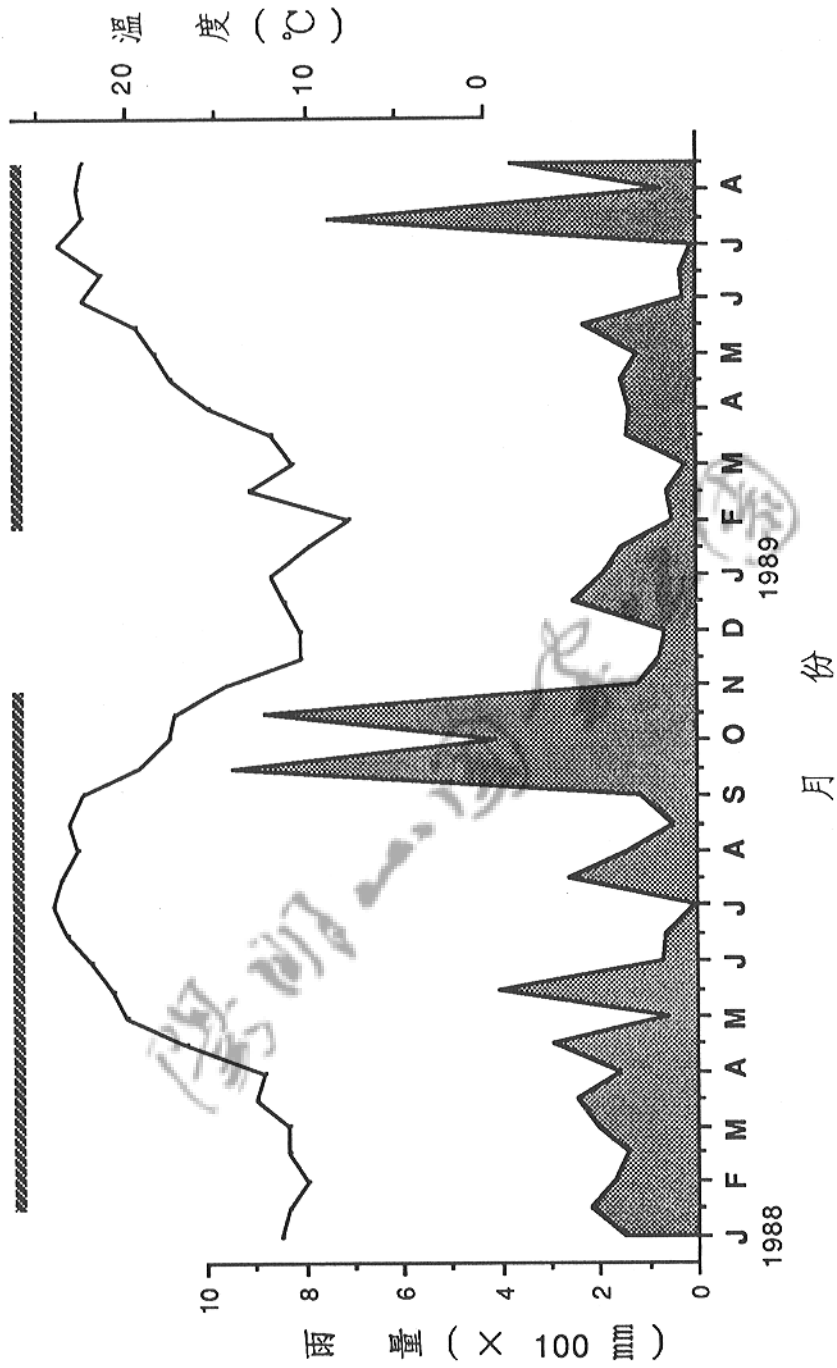
實驗地位於陽明山國家公園內之面天山區（北緯121度30分，東經25度10分），離三聖宮往中興農場的步道旁約5公尺，為一人工挖掘的水池，海拔約755公尺，附近植被為暖溫帶混生林及部分廢耕後形成的草原（圖一）。本地氣候溫和潮濕，根據中央氣象局鞍部測候所之資料，從民國76年1月至78年8月間，每月的平均溫度在10℃至24℃之間；而各月累積雨量以夏末的颱風季節為最高，此外，冬季的東北季風及春季的梅雨亦常有大量的降雨（圖二）。

實驗池池底面積約65平方公尺，深約1.6公尺，雨水是池水唯一的來源。自民國77年1月至78年9月間，池中一直保持有水狀態。實驗池的四周圍繞著高約2公尺的五節芒 (*Miscanthus floridulus*)，夾雜幾株多年生木本植物。整個水池的池壁大多十分陡峭，著生有芒萁 (*Dicranopteris linearis* (Burm. f.) Under) 及一些地被植物，如通泉草 (*Mazus niquelii* Mankino)、假蹄蓋蕨 (*Athyriopsis japonica* (Blume) D. C.) 等。部分區域在鄰水處有較平坦的緩坡，常有落葉或倒塌的芒草，形成良好的覆蓋。長期被水覆蓋的部分則長有一些燈心草 (*Juncus wallichianus*) 及鳶尾科 (*Iris* sp.) 等多年生水生植物。

在實驗池中曾與面天樹蛙同時出現的其它種蛙類尚有：中國樹蟾 (*Hyla chinensis*)、台北樹蛙 (*Rhacophorus taipeianus*)



圖一：實驗地位置圖。



圖二：實驗區月平均溫度(—)及累積降雨量(■)，上方 表示面天樹蛙的生殖季節。

、白領樹蛙 (*Rhacophorus megacephalus*)、盤谷蟾蜍 (*Bufo bufo gargarizans*)、拉都西氏赤蛙 (*Rana latouchi*)、斯文豪氏赤蛙 (*Rana narina swinhoana*)、長腳赤蛙 (*Rana longicrus*)、及貢德氏赤蛙 (*Rana guentheri*) 等八種。

陽明大學

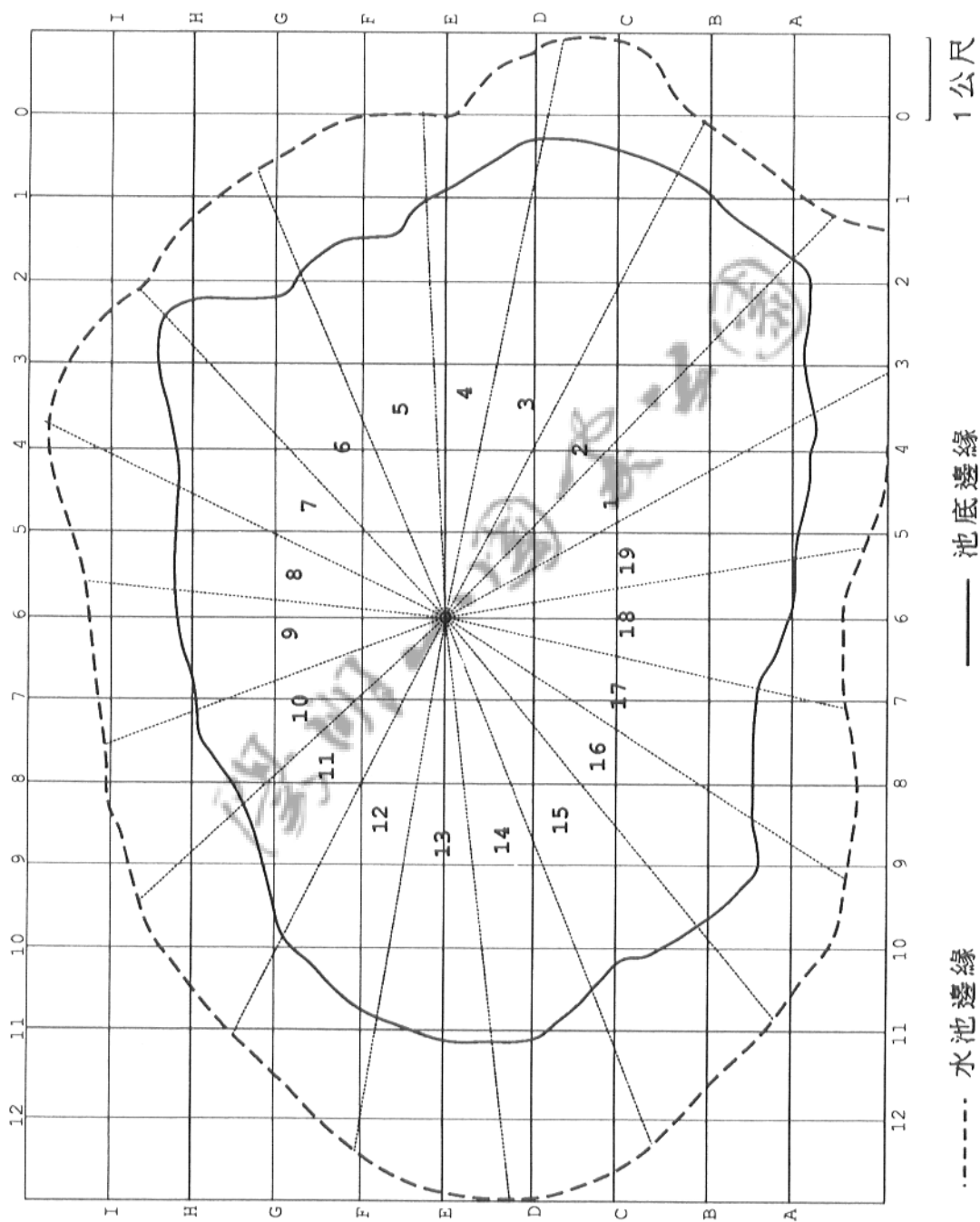
材料與方法

調查期間

於民國77年2月至6月及民國78年2月至9月兩段期間，研究者在陽明山國家公園內之面天山區觀察面天樹蛙的生殖行為。研究期間，研究者每週至少到實驗地一次，每次持續1至4天，共進行了46天的一般夜間觀察及24天的整夜連續觀察。一般夜間觀察的時間以日落前（約6:00至6:30）至晚間11時為主，白天的工作多在早上進行，工作時間的長短視情況而定，由1至3小時不等。整夜連續觀察主要於民國78年6月底至7月底期間密集進行，工作時間由每夜的9時至次日所有蛙隻結束生殖活動為止。此外，於77年6月份以後，每星期至少到實驗池一天，檢視池中是否有雄蛙活動及新產的卵塊。

方塊系統

沿襲楊（1987）在本池中研究台北樹蛙時所用之方塊系統，將實驗池池底、池壁分成87個一平方公尺之方塊，並依此繪成可涵蓋全池之 10×14 平方公尺方格圖（圖三），以方便記錄池形、面天樹蛙的個體位置及卵塊位置。此外為了分析雄蛙及卵塊在池中分布的情形，在方格圖上將池子外圍依比例每隔約2公尺向池心畫一直線，共將池子分成19個大小相近的區域。



----- 水池邊線

—— 池底邊線

1 公尺

圖三：實驗池方格圖及分區線。

個體辨識及形質測量

捕獲的個體於辨別雌雄後，分別給予特定的號碼並加以標記。標記的方法是依改良過的 Emlen (1968) 腰環上標法，將縫有號碼牌的腰帶繫於蛙隻腰部。腰帶是以長約 10 公分的綿線縫綁 0.5×0.5 平方公分大小之白色塑膠布製成；並在塑膠布上以油性不褪色墨水筆書寫蛙隻編號。在民國 77 年實驗初期，曾兼以去趾編號法為蛙隻作永久標記，但後來發現由於面天樹蛙雄蛙的後肢趾頭甚小，特別是第 1 及第 2 趾，即使將全趾剪去，經過一個月的再生後便甚難分辨是否曾剪過。因此在民國 78 年研究期間，僅對雌蛙作永久標記，雄蛙則只以腰環上標，根據民國 77 年實驗期間的經驗，腰環在使用後一個多月即自動脫落。

所有個體在第一次捕獲時均測量其體長及體重。測量時將蛙體拉長，以準確度達 0.05 mm 的游標尺測量其吻端到肛門的長度 (Snout-Vent Length, SVL) 代表其體長，每隻測量三次，取其中間值。體重的測量則是先以乾布將蛙隻擦淨後，再以精確度達 0.2 g 之 10 g Persola 彈簧秤夾住其後肢，測其重量。

生殖行爲

以夜間觀察為主，研究者穿著沼澤衣進入實驗池中，並以手電筒為照明工具，觀察面天樹蛙的求偶、配對及產卵等生殖行爲。由於雌蛙在產卵時對於研究者在池中的行極為敏感，因此大多在天亮後才能順利地觀察。通常，研究者站在雌蛙產卵位置的對岸，以雙眼望遠鏡觀察其產卵行爲。記錄的方式，是利用小型錄音機錄下口述資料，待回至研究站後，再將其轉為

書面資料。主要的記錄項目為：個體的活動、配對的形成、產卵行為及產卵的時間。此外並以相機拍攝各種行為表現，以作為參考。

錄 音

研究者採用 Toshiba KT-V890 小型錄音機及 TDK AD-90 錄音帶配合麥克風錄音。由於在實驗池中，雄蛙的數量甚多，干擾甚大，無法對個別雄蛙錄音；因此，錄音工作均在實驗池外進行。錄音時，將分離式麥克風儘量接近雄蛙；並記錄雄蛙當時的行為及所處的狀況，以了解各種叫聲所具有的意義。聲音分析則以 Kay Elemetrics DSP Sona-Graph 5500 測其主要頻率。

有關鳴聲的分類及描述方面，由於以往的定義十分分歧，即使 Kuramoto 等在描述面天樹蛙及艾氏樹蛙的鳴聲時，所使用的名詞都各不相同 (Kuramoto, 1986; Kuramoto & Wang, 1987)。研究者主要採用 Littlejohn (1977) 的分類方式，並部份參考自 Duellman & Trueb (1986) 以定義面天樹蛙的各種鳴聲。而有關鳴聲結構方面，則主要採用 Duellman & Trueb (1986) 所定義的名詞。

卵 塊

白天至實驗池中，記錄卵塊的數目及離水的距離，並在每一個卵塊之旁都插上一根由竹筷和防水紙製成的旗子，旗子上則分別記錄卵塊的編號、日期及位置，而後在方格圖上標示其位置與當時水位。對於兩次調查間的間隔中，面天樹蛙所產生

的卵塊，則依其發育程度回推其產卵日期，但若在調查前曾下大雨則不予記錄。

爲了瞭解每個卵塊的數目及平均卵徑，在77年3月及78年7月間共取了26個剛產的卵塊，攜回實驗室後計算其卵粒數目。自每個卵塊中逢機各取20顆卵粒，以清水洗去其表面污泥後，在解剖顯微鏡下測量其卵徑。由於面天樹蛙的卵粒略呈橢圓形，故測量時均以其最長徑爲準。

其 它

水深以研究者豎立於池子中心的水位標爲準，氣象資料則取自中央氣象局鞍部測候所。所有資料統計均以 Macintosh 中 StatView 軟體進行運算。

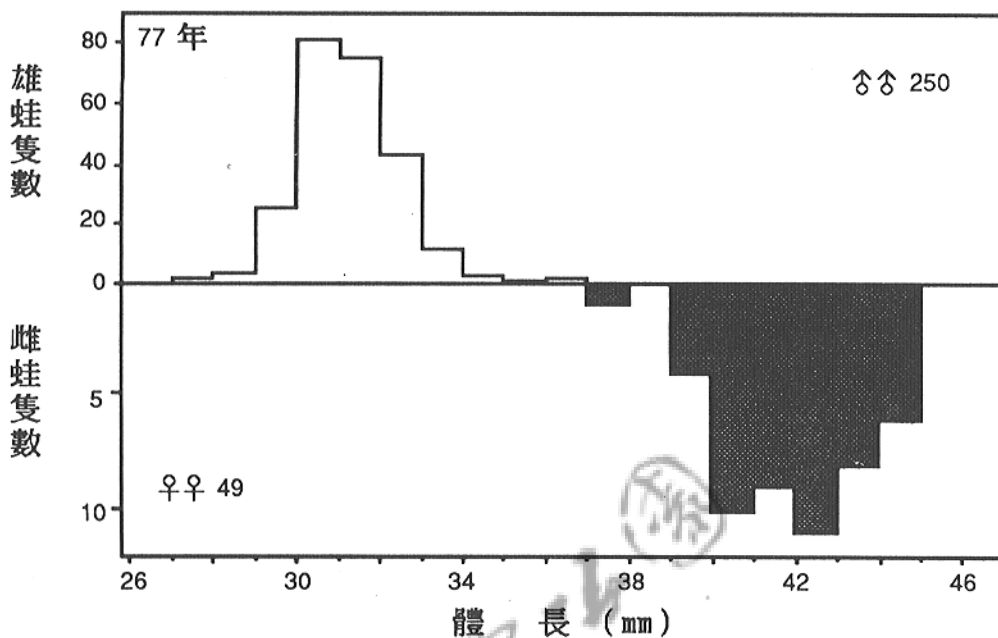
結 果

一·生殖族群

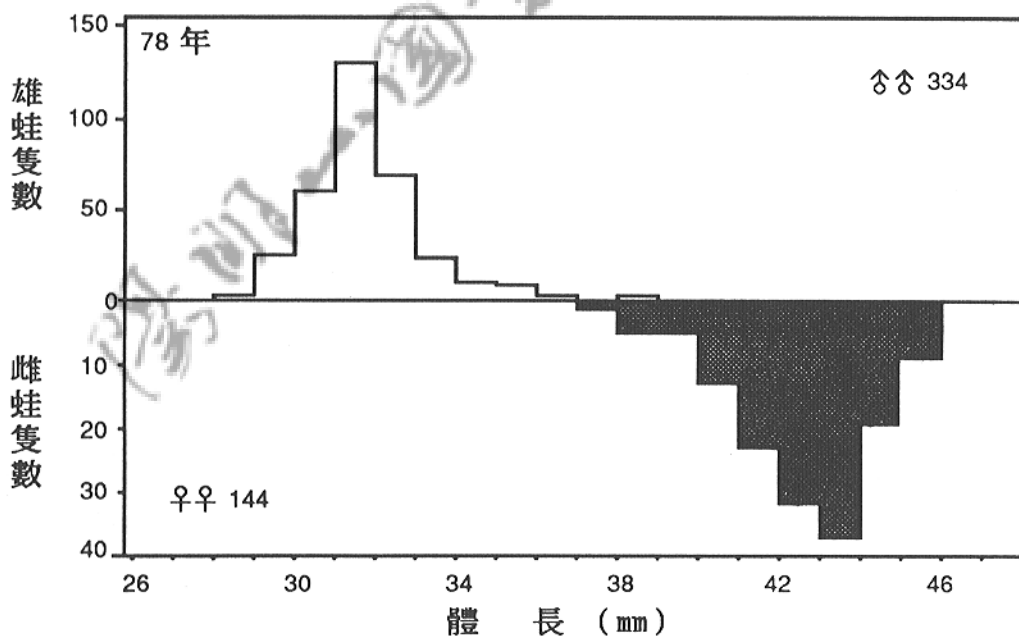
研究者於民國 77 年及 78 年面天樹蛙的生殖季期間，在面天山之實驗池共捕獲 584 隻雄蛙與 193 隻雌蛙。面天樹蛙雌蛙的體長及體重均顯著大於雄蛙，為明顯的雌雄異型 (sexual dimorphism)。77 年間所捕獲的雄蛙的平均體長 (SVL) 為 31.16 mm (S.D.=1.28, N=250) (圖四 A)；體重為 1.70 g (S.D.=0.23, N=250)。雌蛙的平均體長為 41.89 mm (S.D.=1.55, N=49) (圖四 A)；產卵前體重為 5.48 g (S.D.=0.46, N=21)；產卵後體重明顯下降，平均為 3.14 g (S.D.=0.37, N=9)。由於兩年間捕捉蛙隻的時期不同，因此所捕獲的蛙隻的體型可能因成長或能量消耗而有差異。於民國 77 年間所有的蛙隻均在 6 月前捕捉；而於 78 年間，則大部分的蛙隻都在 6 月中旬之後捕捉。77 年間所捕獲的雄蛙的體長顯著地較 78 年間所捕獲的雄蛙小 ($t=4.9, p<0.001, df=582$)；而體重則較重 ($t=11.1, p<0.001, df=582$)。78 年間所捕獲的雄蛙的平均體長 31.73 mm (S.D.=1.46, N=334) (圖四 B)；體重 1.48 g (S.D.=0.24, N=334)。雌蛙的平均體長為 42.52 mm (S.D.=1.68, N=144) (圖四 B)；產卵前體重為 5.23 g (S.D.=0.66, N=122)；產卵後體重則為 3.22 g (S.D.=0.395, N=55)。

兩年間所捕獲的雄蛙的體長及體重間均有明顯的正相關性 (77 年： $r=0.79, p<0.001$ ；78 年： $r=0.82, p<0.001$)，但兩年的迴

A.



B.



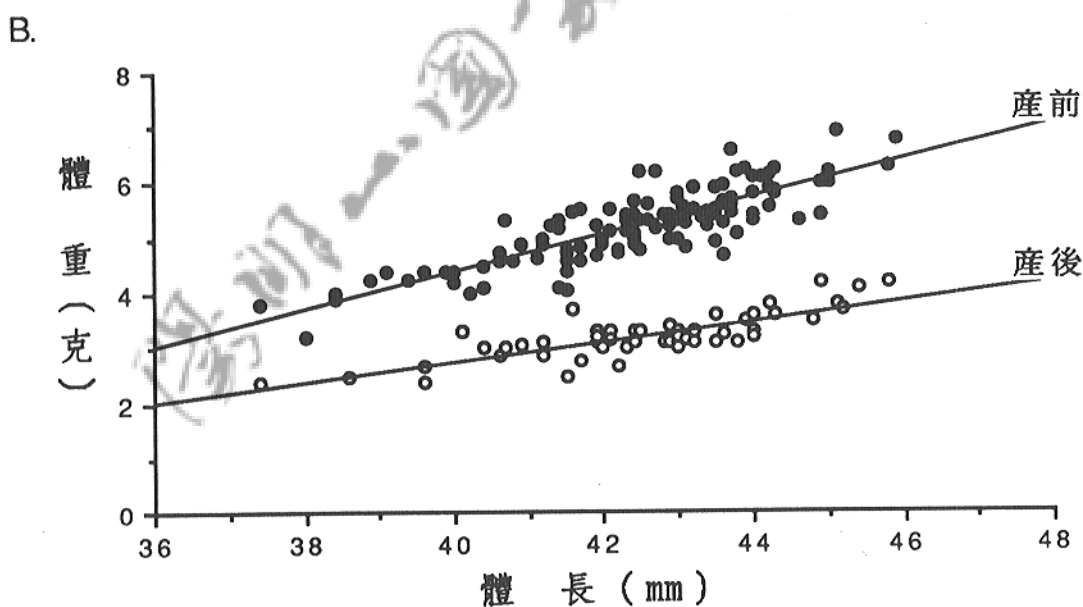
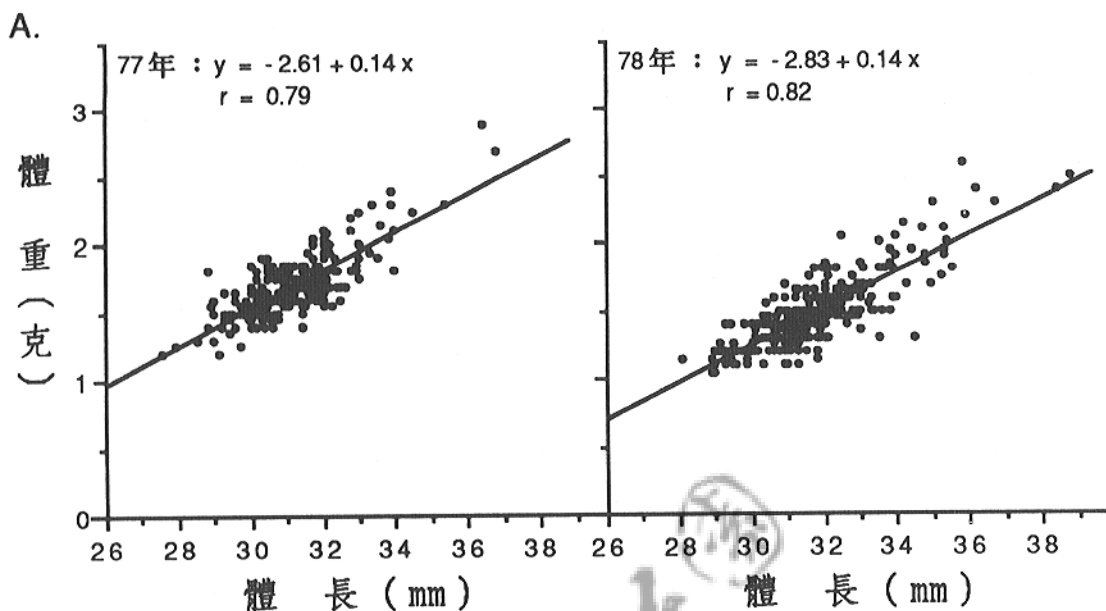
圖四：民國77年(A)及78年(B)間所捕獲的面天樹蛙 (*C. idiotocus*) 的體長分布。

歸係數常數項有顯著的差異($t=4.14, p<0.001$)(圖五A)。兩年間所捕捉的雌蛙，除了體長稍有差異(78年略大， $p=0.02$)之外，產卵前後的體重均沒有顯著差異；由於77年間雌蛙的體重資料較少，因此將其與78年資料合併。雌蛙的體重不論是產卵前或產卵後均與其體長有顯著的正相關性(產前： $r=0.82, p<0.001$ ；產後： $r=0.80, p<0.001$)(圖五B)。

二·生殖活動

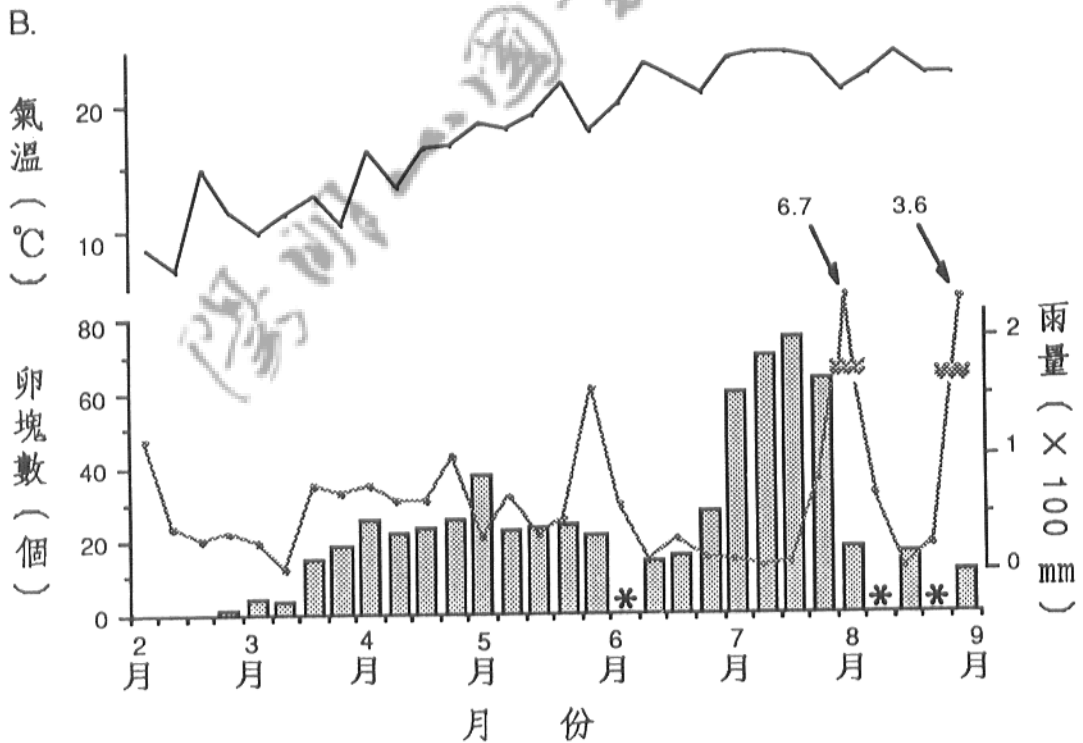
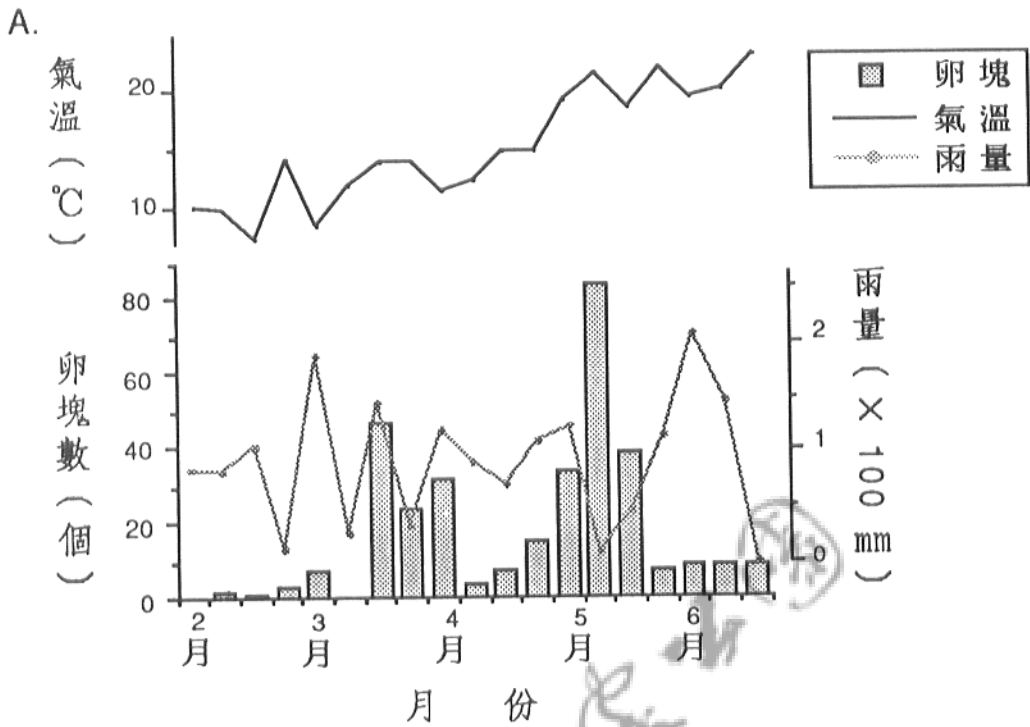
實驗區內面天樹蛙的生殖活動自1月中旬開始至10月下旬結束，為期9個多月。研究者在民國77年1月中旬開始聽見雄蛙在實驗池附近鳴叫，至2月1日在實驗池內捕捉到第一隻雄蛙，並在2月8日發現第一個卵塊，而於9月14日在池中發現本生殖季中最後一個卵塊，但雄蛙的鳴聲則一直持續到10月下旬尚可聽見。民國78年的生殖季略為延後，遲至2月28日才發現第一個卵塊；而自9月2日研究者在池中發現最後一個卵塊後，實驗區即持續大雨，實驗池積滿水，致使研究者無法再入池調查。

在生殖季節時，實驗池內面天樹蛙的生殖活動受到氣溫和雨量的影響。於民國77年及78年，面天樹蛙的生殖活動均在2月中、下旬週均溫曾一度升高至 15°C 左右後，開始增強；而高峰期也均發生在氣溫大幅升高，且週均溫保持在 20°C 以上的時期。同時，在兩年的高峰期後，均伴隨著一次週累積雨量超過 200 mm 以上的大量降雨(圖六)。民國77年面天樹蛙生殖活動的高峰期發生在4月底至5月中旬間，此段期間共發現了150個卵塊(佔總發現卵數的54%)；此外在3月中、下旬尚有一小高



圖五：民國77年及78年間，面天樹蛙 (*C. idiotocus*) 雄 (A)、雌蛙 (B) 的體長與體重之關係圖。

雌蛙：產前 $y = -3.8 + 0.33x$, $r = 0.82$
產後 $y = -4.6 + 0.19x$, $r = 0.80$



圖六：民國77年(A.)及78年(B.)在實驗池中所發現卵塊的週累積量和週平均氣溫、週累積雨量的關係圖(*表示因池滿而無資料)。

峰（圖七之A）。民國78年的高峰期則在6月底至7月底之間，共發現272個卵塊（佔59%）（圖七之B）。生殖活動和氣象因子之間的互動關係在民國77年3月間氣候變化較大的時期特別明顯，生殖活動較激烈的夜晚，均發生在氣溫高於 15°C 而將要下雨的期間（圖八）。

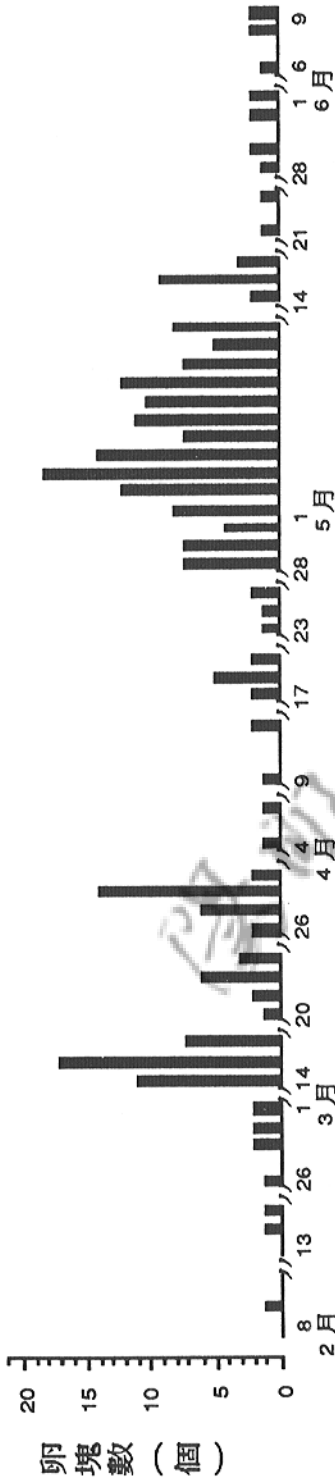
面天樹蛙每夜入池活動的雄雌比顯著地偏向雄性。在兩年的調查期間，每夜於實驗池內發現的雄蛙數目由0到120隻不等，雌蛙數目由0到18隻不等（圖九）。扣除雌蛙數目為0的天數，每夜池中的雄雌性比高達10.7（範圍由1到25， $N=61$ ）。由於有許多雄蛙在池子周圍鳴叫而不入池，尤其在池內水位較高時期，如77年的4月間，大部分的雄蛙均在池外活動，且常發現雌蛙在池外配對後才入池產卵；因此，在實驗區內進行生殖活動的面天樹蛙的雄雌性比，應該比觀測值更偏向雄性。

雄蛙每夜入池活動的時間較雌蛙晚，停留的時間亦較雌蛙短。雄蛙一般在黃昏時即開始活動，剛開始時雄蛙散布在實驗池外的草叢內鳴叫，待天色漸黑後才逐漸入池。在生殖季節時的高峰時期，實驗區附近大部分的雄蛙均會入池活動。於民國78年的高峰期間，90%以上的雄蛙在午夜0:00前即已進入池中，並持續活動到3:00至4:00才陸續離開（圖十）。而當每日清晨5:00左右天亮後，大部分的雄蛙均已離池，少數尚留在池中的雄蛙亦都停止活動。而雌蛙則通常在雄蛙開始活動後的1至2小時才開始陸續進入池中，且進池的時間較為分散，許多雌蛙甚至到天亮時才進入池中（表一）。不過有些雌蛙在被研究者發現時即已完成配對，尤其是在凌晨1:00之後就很少在池中發現游

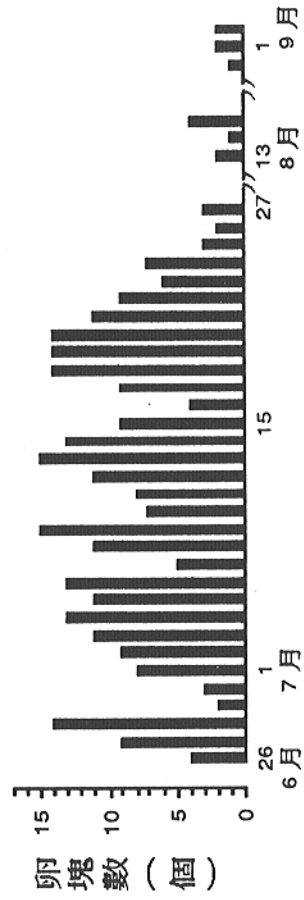
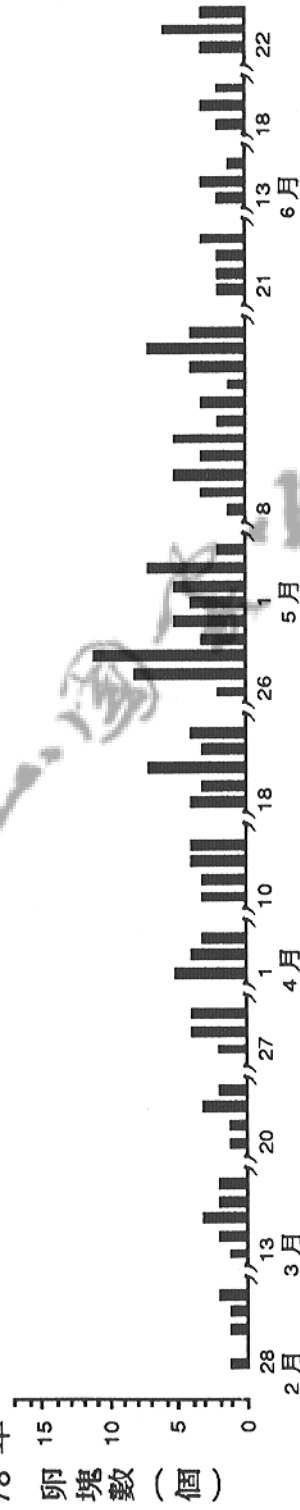
表一：民國78年6月至7月間，
每夜雌蛙入池的時間及
發現時的配對情況。

發 現 時 間 (Hr)	雌 蛙 數 目	
	未 配 對	已 配 對
< 21	3	1
21 - 22	6	4
22 - 23	2	7
23 - 0	11	11
0 - 1	15	23
1 - 2	2	9
2 - 3	3	14
3 - 4	2	17
4 - 5	-	10
> 5	-	27

A. 77 年

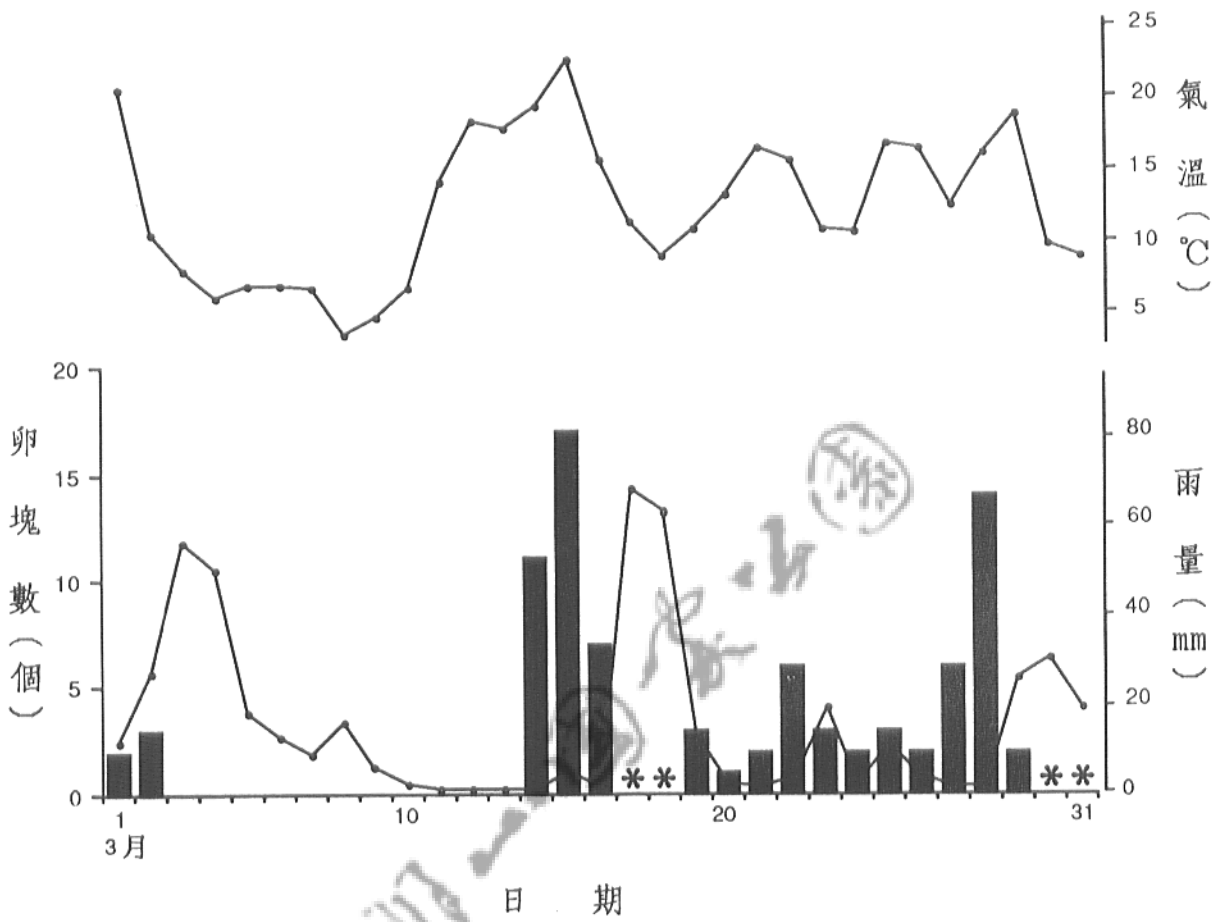


B. 78 年

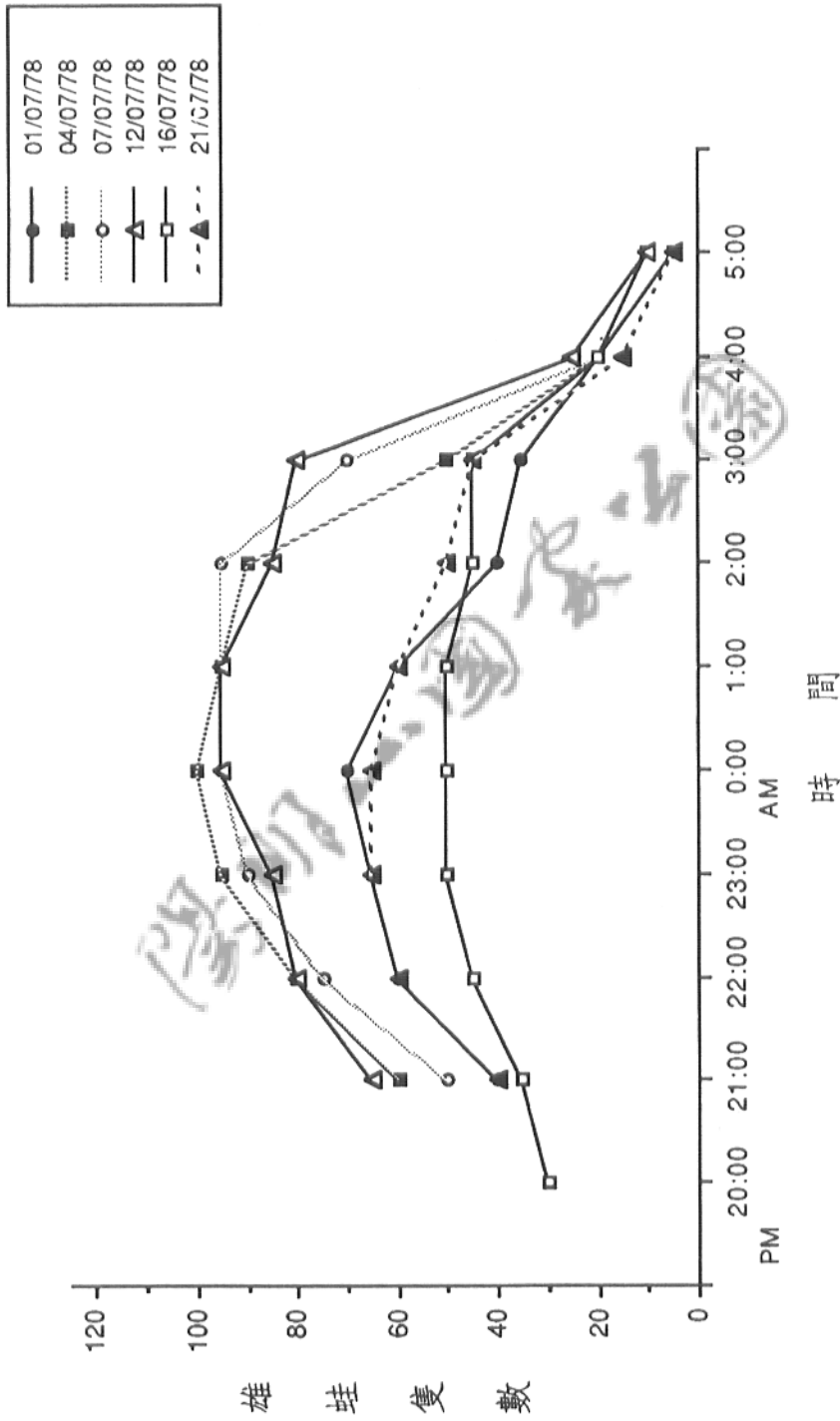


日期

圖七：民國77年(A)及78年(B)間，於實驗池內所發現的卵塊數目。



圖八：民國77年3月間，每天氣溫及雨量和卵塊的關係圖(氣溫為前一天之日均溫，*表示因調查前下雨而無資料)。



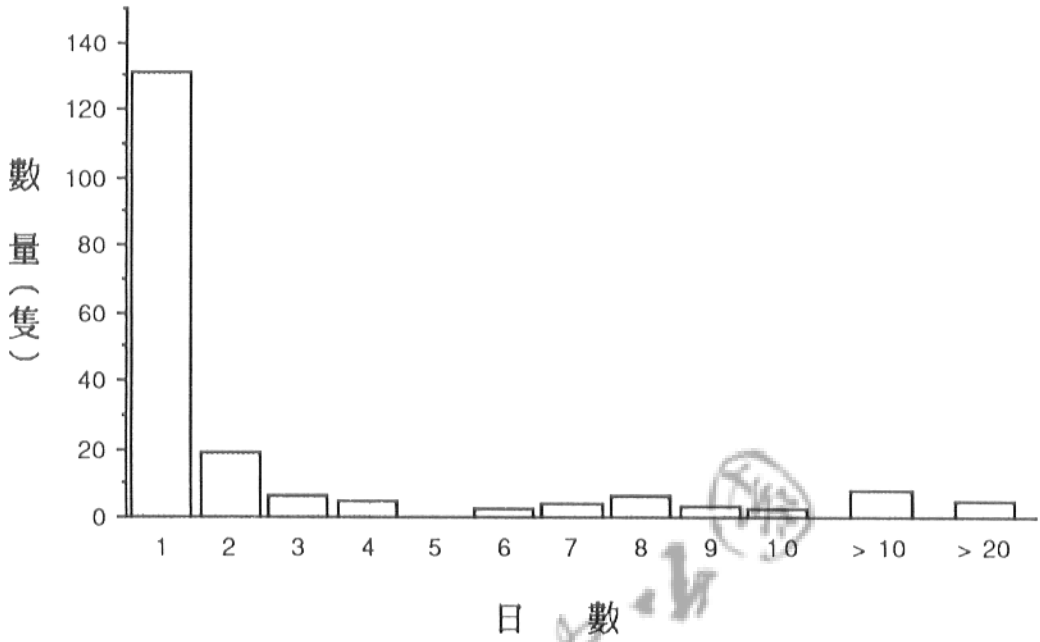
圖十：每夜不同時間，在實驗池中所發現的活動雄蛙的數量變化。
 (右上方顯示各折線所代表的日期)。

離的雌蛙，這顯示有許多雌蛙是在進入池子後即立刻配對(以致研究者沒有發現)或在池子外圍即已配對。雌蛙在進入池中配對、產卵後便立即離去，停留的時間一般多在5個小時以內。

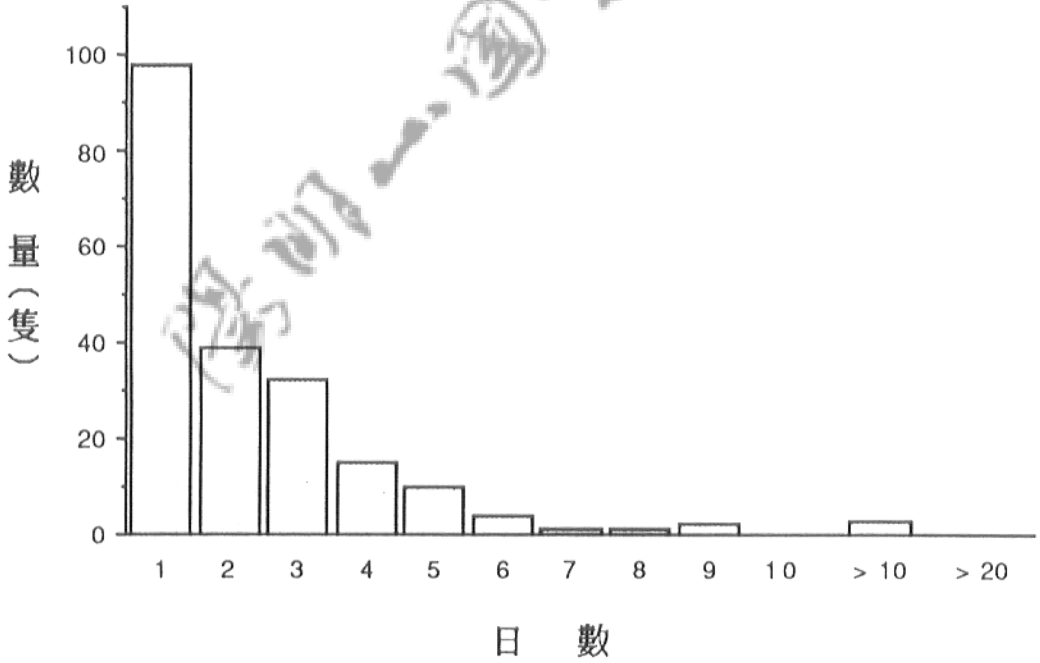
部分雄蛙會在池中連續逗留兩晚以上，而雌蛙則僅在產卵當夜出現。若雄蛙在連續兩次的調查夜晚均出現，則視其繼續逗留。在民國77年4月以前所標記的191隻雄蛙中，大部分的雄蛙僅停留一個晚上，逗留時間最長者達57天(圖十一之A)。由於每次調查的間隔較長，因此對於蛙隻逗留日數的估算，可能會有偏低之估計。於民國78年6月27日至7月26日間的密集調查中(兩次調查間隔均不大於兩夜)，為減少誤差，僅計算6月27日大量捕捉雄蛙後至7月21日所新捕獲個體的逗留日數。其間共標記了205隻雄蛙，其逗留日數大部分在5日之內，僅有3隻超過10天以上(圖十一之B)，中值(median)為2天。但由於並非連續調查且每夜無法將所有活動蛙均標記，故可能還是有低估的情形。

降雨會影響雄蛙的逗留，在民國77年3月底至4月初一場大雨後，幾乎所有曾標記的雄蛙均離開實驗池，在5月份之後的調查期間僅發現3隻雄蛙是在4月以前標記的。而在78年7月22日的一場大雨後，至7月24日再度調查時，池中全是新加入的個體。由於雄蛙無永久標記，因此無法了解其重覆入池的情形；不過在78年7月間曾發現一隻雄蛙在連續逗留13天離池後，於第8天再度入池並逗留2天，由此可知雄蛙會重覆入池活。研究期間所捕獲的雌蛙幾乎全在第一次入池的當晚即產卵，僅在78年發現有3隻標記過的雌蛙於第二天才入池產卵，這可能是受

A.



B.



圖十一：雄蛙逗留日數 (A. 77年，B. 78年)。

研究者的捕捉干擾所致。雌蛙在產完後會立即離開實驗池，兩年間從未發現有雌蛙重覆入池產卵的情形。

三·鳴叫行爲

面天樹蛙僅雄蛙會發聲鳴叫；在生殖季節時，雄蛙的鳴叫活動一般在黃昏時開始，然後一直持續到次日清晨，但是在氣溫較低的陰雨天，則整天都可聽到雄蛙的鳴聲。

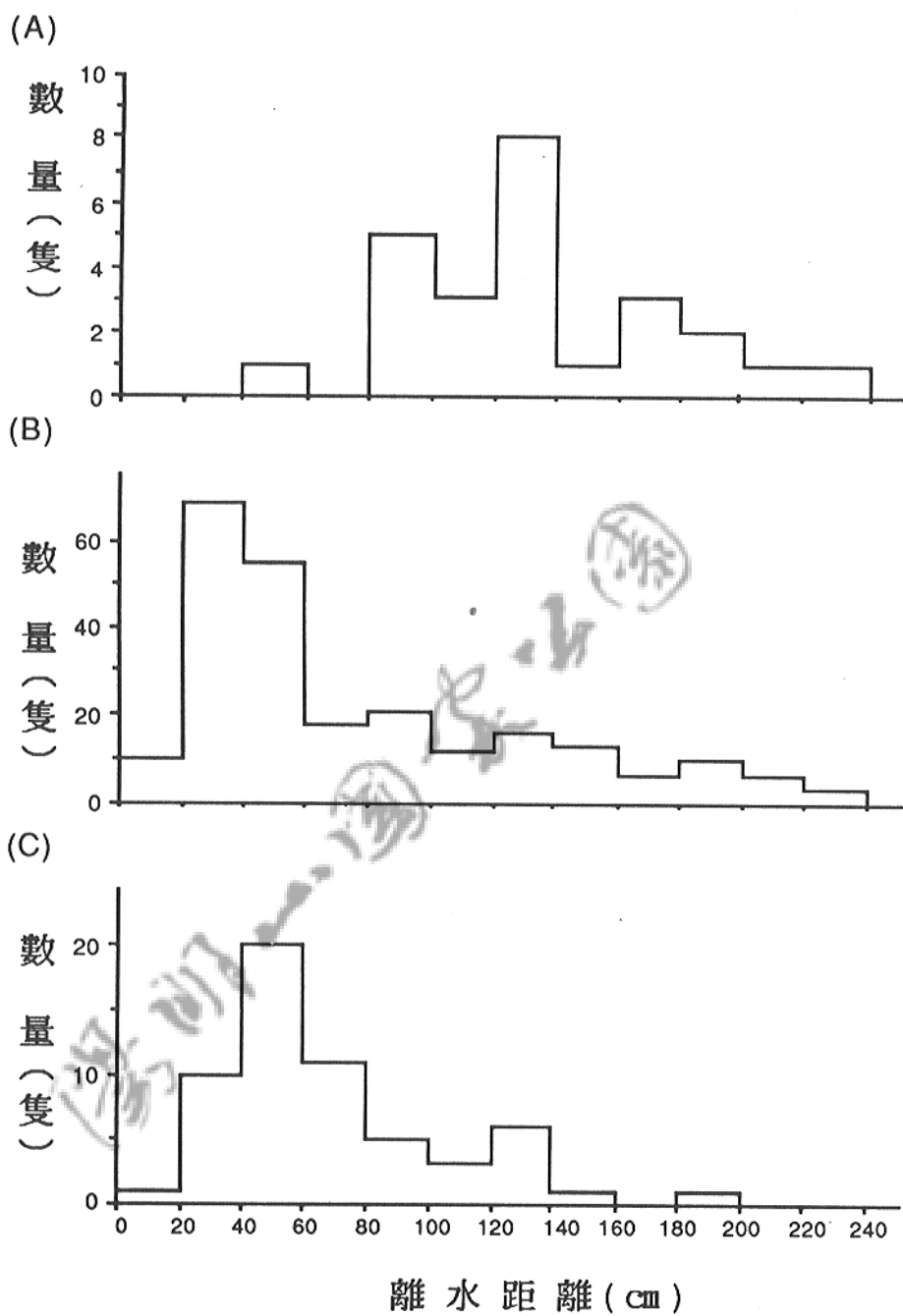
(一)·鳴叫位置

在逗留期間內，雄蛙每晚均至池中固定的區域內進行鳴叫活動。雄蛙在每天剛入池時，多分散在池子周圍的芒草叢中活動、鳴叫，然後才逐漸向水邊移動。在整夜的活動過程中，雄蛙並非固定地在地面或植被上的定點鳴叫，通常雄蛙會不斷地改變活動位置，不過每隻雄蛙的活動範圍多侷限在其入池地點和水線之間的狹長區域，而且每隻雄蛙每天幾乎均由固定的地點入池，並在相同的區域內活動。研究者曾在池中相對的區域內捕捉雄蛙後，再彼此對調（如方塊系統中的4A~7A與3H~7H或1A~1E與11C~10G）。在釋放後的第二天再度入池活動的25隻雄蛙中，大部份（20隻，佔80%）均回到其原來被捕捉的區域內鳴叫（表二）。

活動雄蛙在池中的分布情況及離水距離會受季節及水深影響。在二月上、中旬面天樹蛙生殖季剛開始時，雄蛙多僅在實驗池外緣隱密的草叢中鳴叫，離水的距離通常在80公分以上（圖十二之A）。當生殖活動的強度逐增強後，雄蛙才

表二：於實驗池中相對區域捕捉雄蛙並互換其位置後，於第二天再度入池的雄蛙的出現位置。

捕捉隻數	捕捉區	→	釋放區	回捕捉區	回釋放區	至它池區中域其
14	3A~C	→	11D~11F	5	2	0
14	11D~11F	→	3A~C	2	0	0
10	2H~6H	→	5A~8A	2	0	0
10	5A~8A	→	2H~6H	7	2	0
10	D~2H	→	11C~11F	3	1	0
10	11C~11F	→	D~2H	1	0	0

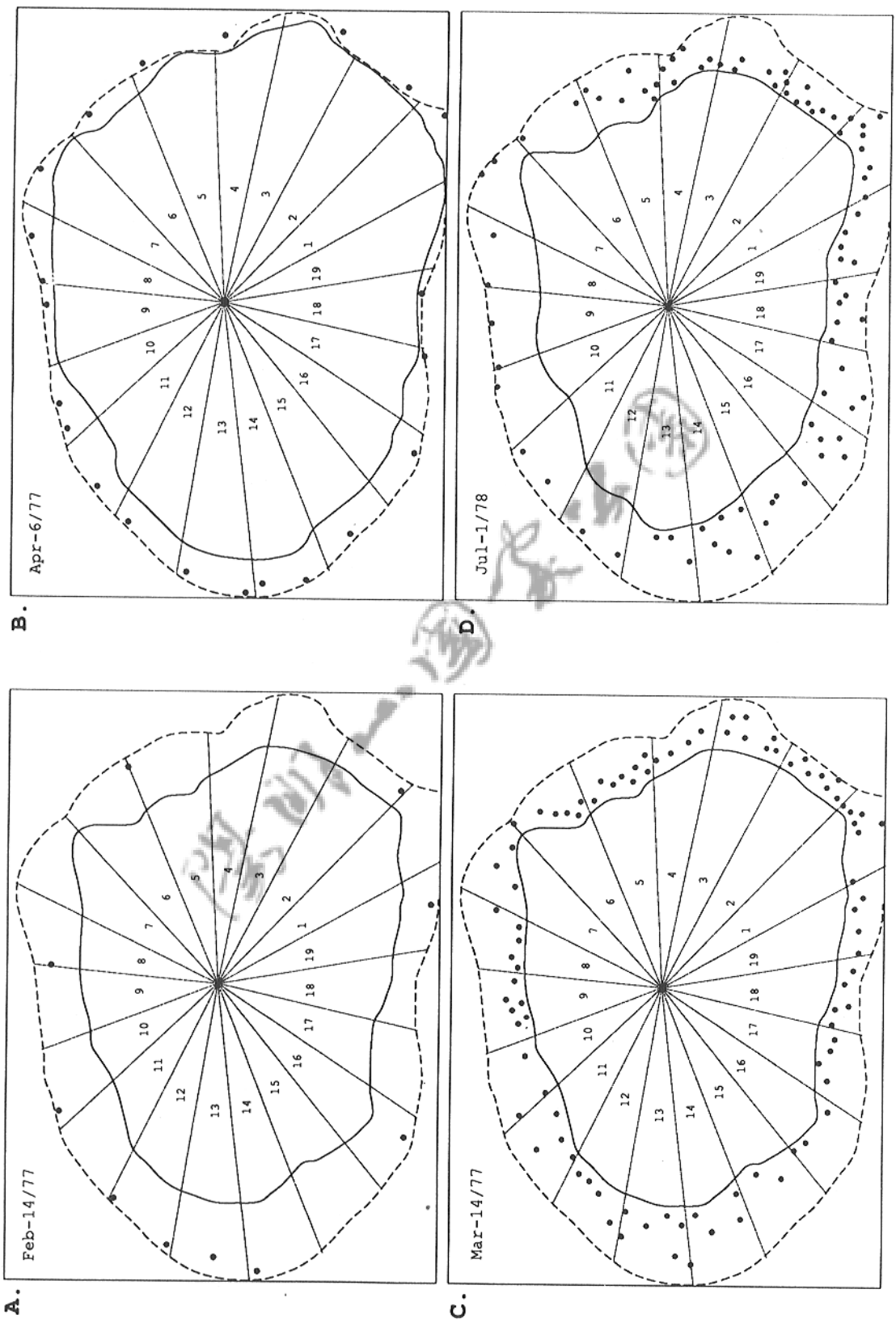


圖十二：各時期雄蛙鳴叫位置與池水的距離。
 (A). 生殖季初期 (B). 生殖季高峰期
 (C). 77年4月水位較高時期。

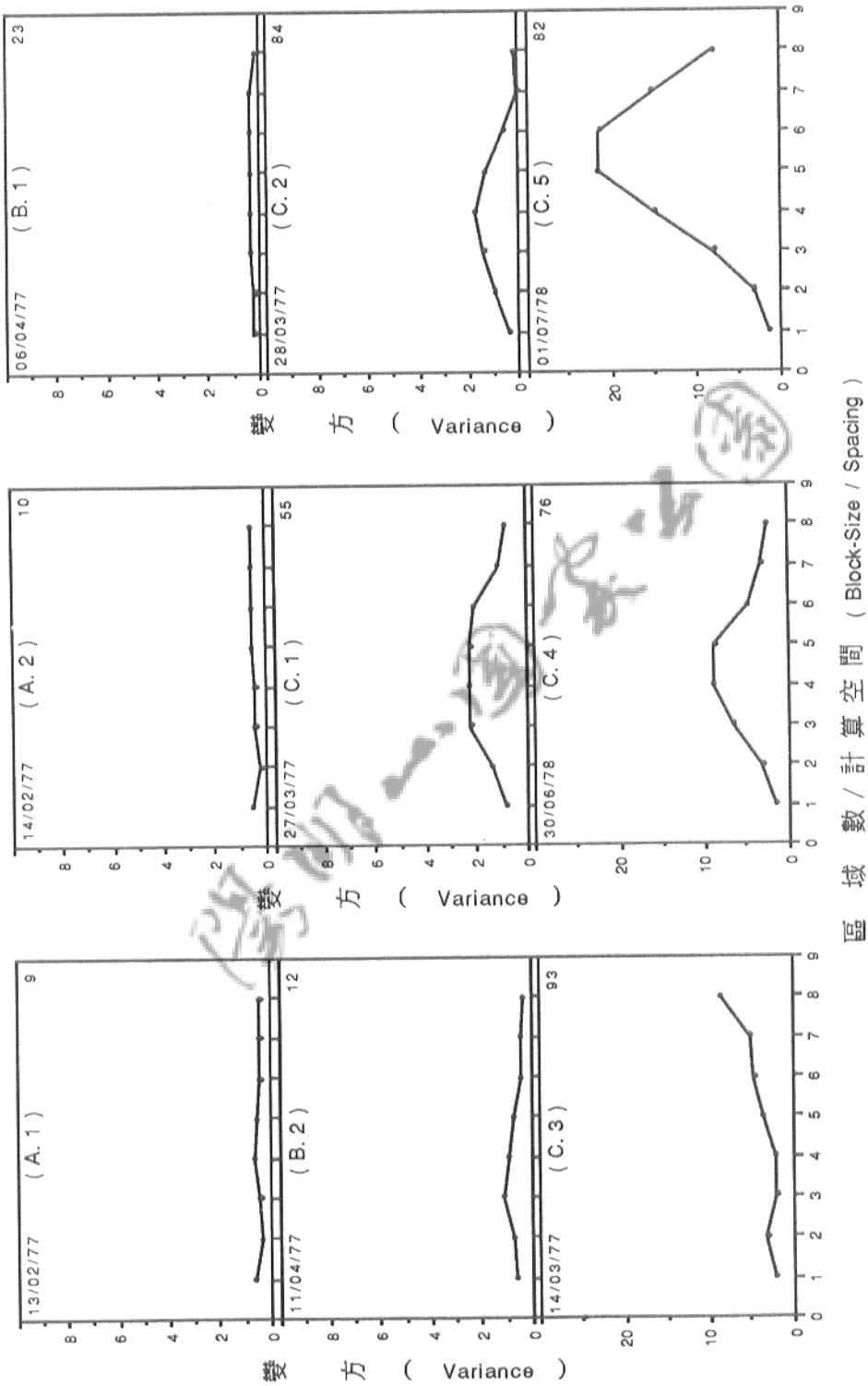
會在池中較無掩蔽的水邊鳴叫，尤其在生殖季節的高峰期間，雄蛙除了不會在水中鳴叫之外，實驗池中由水線邊緣的泥地至離水兩公尺以上的芒草上均可見到雄蛙鳴叫，不過大部分集中於離水20至60公分的區域內（圖十二之B）。而當池中水位較高時（如民國77年4月上、中旬，水位超過100公分以上），雄蛙多半退至芒草上鳴叫，因此，在離水40公分以內區域中鳴叫的雄蛙比例要較高峰期時減少（圖十二之C）。此外，將每夜活動高峰時活動雄蛙的位置轉錄在方格系統上（圖十三），再利用 Two-term local quadrat variance (TTLQV) method (Hill, 1973; cited from Ludwig & Reynolds, 1988) 測試19個分區的雄蛙分布狀況，發現當池中雄蛙數量較少時，如生殖季初期或高峰期以外的時期，雄蛙在池中大多呈均勻或隨機分布（圖十四之A、B）。而在生殖季高峰時，其分布則有時會呈現聚集的現象（圖十四之C）。尤其是民國78年6月底之後的高峰期間，大部分的雄蛙均分布於第14區至第5區之間（逆時鐘方向），而由第6區至第11區內的雄蛙數目則十分稀少（圖十三之D）。此種現象在民國77年3月中、下旬的高峰期中較不明顯（圖十三之C），這是由於第6區至第11區一帶靠近水線的部分，在民國78年時均因雨水沖刷而呈現與水面垂直的地形，因此到這一帶活動的雄蛙比例銳減。

（二）· 鳴聲種類

根據鳴叫聲音的意義不同，面天樹蛙的叫聲可分成下列



圖十三：生殖期間，雄蛙在實驗池中的分布。----- 水池邊緣 —— 水位線



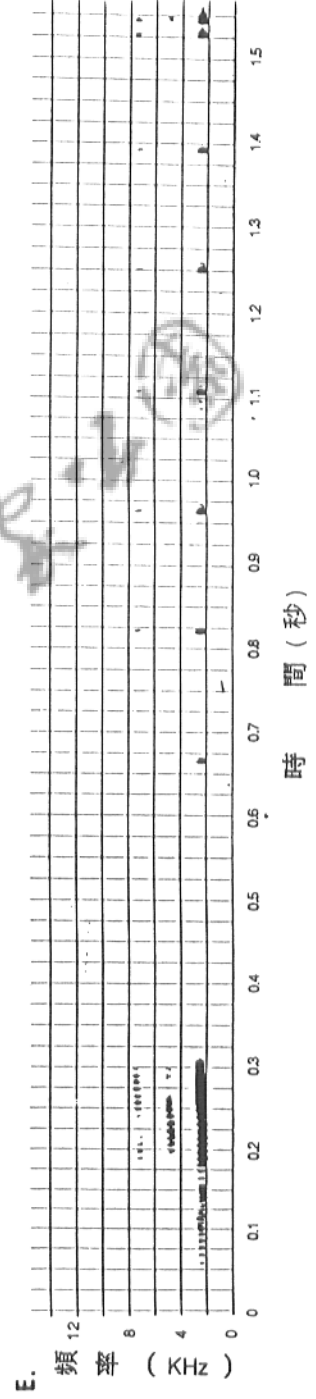
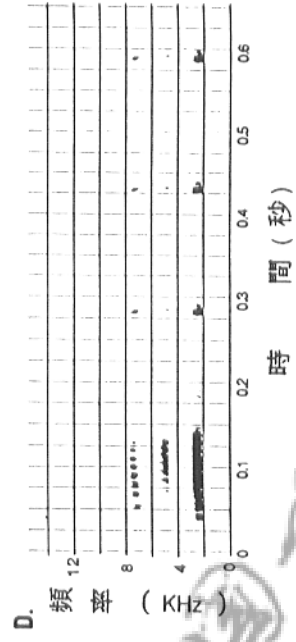
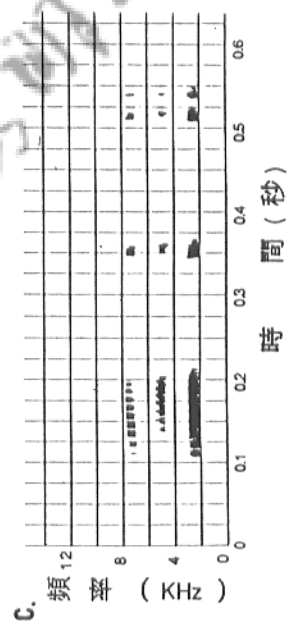
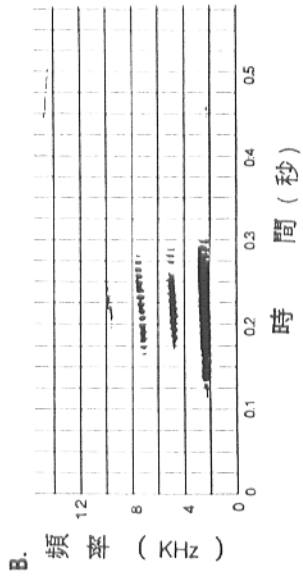
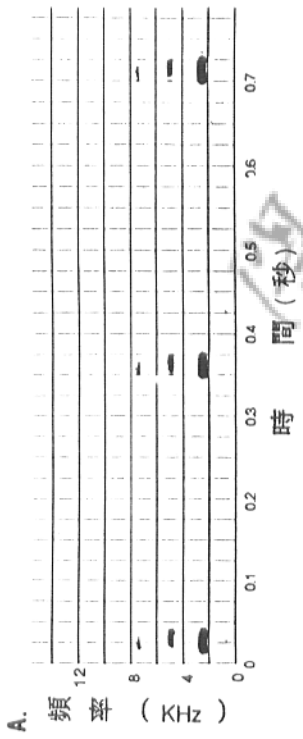
圖十四：以 TTLQV Method 測試雄蛙在實驗池的分布情況 - 區域間變方和每計算空間區域數的關係圖。A. 生殖季初期，B. 水位較高時期，C. 生殖季高峰期（左上角顯示日期，右上角為當夜雄蛙數量）。

幾種：

1. 宣告叫聲 (advertisement call)：

面天樹蛙的宣告叫聲可分為長叫聲和短叫聲兩種：長叫聲是面天樹蛙最主要的鳴聲，Kuramoto (1987) 曾分析過其聲音結構，是由6至20個以上的"嗶"音節 (note) 所組成，一個長叫聲最長可持續6秒鐘以上。短叫聲是由一個"飛"音節和0至5個連續的"咯"音節所組成。面天樹蛙的鳴聲的基礎頻率 (fundamental frequency) 在2~3 KHz之間，此外每隔約2.5 KHz 向上有2至3個強度漸減的諧調音 (harmonic) (圖十五之A、B、C、D)。雄蛙在發出宣告叫聲時，通常保持頭部上揚的坐姿。鳴叫長聲時，雄蛙先鼓脹其單一鳴囊後才開始發出聲音。在鳴叫過程中，雄蛙的鳴囊一直保持鼓脹，並在發聲的時候鼓脹得較大些，待叫完所有音節後，鳴囊才恢復原狀。鳴叫短聲時，"飛"音節是在雄蛙鳴囊鼓脹的同時發出，而後鳴囊恢復原狀，再發出"咯"音節，此時雄蛙的鳴囊並不完全鼓脹，而只是在振動發音時略為膨大。

宣告叫聲的功能是雄蛙用來吸引同種的雌蛙及宣布本身的鳴叫位置。通常在傍晚面天樹蛙鳴叫活動剛開始時，大部分的雄蛙均只發出短宣告叫聲，約1至2個小時後才會逐漸發出長宣告叫聲並形成羣集合唱。合唱剛形成時雄蛙大多發出約6到10個"嗶"音節的長宣告聲，隨著活動雄蛙數量的增多，合唱的強度亦隨之增強；而每隻雄蛙單位時間內所發出的長宣告叫聲數和叫聲中所包含的音節數也逐漸增加。合唱



圖十五：面天樹蛙 (*C. idiotocus*) 鳴叫聲音聲譜。

A：長宣告叫聲”嗶”（部分），B、C、D：短宣告叫”飛”、”咯”，
E：接近叫聲。

在進行一段時間後會有一次的低潮時期，通常多發生在有外界干擾時，如強風或飛機噪音。此時，所有的雄蛙會暫時停止鳴叫一段時間後，才陸續發出稀落的短宣告叫聲，而後再恢復羣集合唱。

在合唱時，若雄蛙發覺附近有雌蛙活動，雄蛙會面朝雌蛙的方向，並以四肢將身體撐離地面，激烈地鳴叫長宣告聲，此時附近其它的雄蛙亦會因此而轉向雌蛙的方向鳴叫。由其它雄蛙的反應判斷，此時雄蛙的鳴聲可能有些變化，與原來的長宣告叫聲的意義不完全相同，才會引起其它雄蛙的注意。此外，當兩隻雄蛙距離很接近或在錯抱剛分開時，偶而會發生雄蛙彼此向對方發出短宣告叫聲的對叫行為；這顯示短宣告叫聲可能尚兼具了類似領域叫聲 (territorial call) 及遭遇叫聲 (encounter call) 的功能。

2. 遭遇叫聲 (encounter call) :

除了前面曾提到短宣告叫聲有時也具備類似遭遇叫的功能之外，面天樹蛙尚有另一種遭遇叫聲：當有游離的 (即未配對的) 雄蛙跳到正在進行假交配的雄蛙身上欲搶奪配對時，配對中的雄蛙會發出 "嗚.嗚.呱.." 的遭遇叫聲。雄蛙在發出遭遇叫聲時，由於其鳴囊受到擠壓，因此並無明顯的鼓脹現象，只是輕微而快速地振動，音量也較宣告叫聲小。

3. 接近叫聲 :

此種鳴聲均發生在雄蛙正要移動前的一剎那，因此將

之稱為接近叫聲。接近叫聲和短宣告叫很相似，均是由一個“飛”音節和數個連續的“咯”音節所組成；不過在接近叫聲中，“飛”音和“咯”音之間的間隔較長，而“咯”音節的數目也較短宣告叫聲多（圖十五之E）。當傍晚雄蛙由實驗池附近向池子集中時，在每次移動的同時多會發出接近叫聲。此外，當雄蛙發覺附近有蛙隻移動而要主動接近時，或雄蛙已確定目標要上前擒抱（如與雌蛙配對）時，均會在發出接近叫聲的同時，向目標前進。

4. 釋放叫聲 (release call):

當雄蛙被另一隻雄蛙錯抱時，被擒抱的雄蛙會立刻發出與遭遇叫聲十分類似但音量更小的釋放叫聲。

四. 主動接近及擒抱行爲

雄蛙除了以鳴聲吸引雌蛙之外，尚會主動接近雌蛙，以增加獲得配對的機會。進行生殖活動時，雄蛙對於正在移動特別是正在爬行中的物體十分敏感，常會主動地接近，這可能是因為面天樹蛙的雌蛙會以攀爬的方式移動。當雄蛙在實驗池外緣活動時，若有雌蛙或其它種類的蛙隻在其附近入池活動，則雄蛙多會一邊鳴叫，一邊尾隨著進入池中。而本已在池子內活動的雄蛙若發覺附近有物體移動時則會向其接近，並激烈地鳴叫，偶而甚至會上前擒抱，企圖配對。但由於雌蛙的數量甚少，且雄蛙無法正確地辨識，因此經常有找錯對象的情形發生，特別是會採取爬行方式移動的蛙種：如曾與面天樹蛙同時出現在

池中的台北樹蛙、白領樹蛙及盤谷蟾蜍等，便常會吸引許多面天樹蛙雄蛙主動接近，研究者就曾發現面天樹蛙雄蛙錯抱此三種蛙類的情形。

面天樹蛙雄蛙間很少發生激烈的敵對行爲，在雄蛙特別聚集的區域中，時常可看到距離僅10公分左右的兩隻雄蛙各自發出長宣告叫聲，而沒有明顯的敵對現象。不過雄蛙的主動接近行爲，偶而會造成雄蛙彼此擒抱，而有類似打鬥的行爲。當有剛入池的雄蛙(A)移動接近已在池中鳴叫的雄蛙(B)時，B雄蛙會主動接近A雄蛙。有時兩隻雄蛙會以短宣告叫聲，彼此對叫一陣後，各自退開一段距離後，重新加入羣集合唱；但有時B雄蛙則會上前擒抱A雄蛙。此時，A雄蛙會發出釋放叫聲，並趁著B雄蛙尚未抱緊前用力掙扎離開。若A雄蛙沒有順利脫離，則B雄蛙會以前肢緊抓A雄蛙腋下，形類似假交配(amplexus)的姿勢。此時，兩隻雄蛙的後肢腳趾均會不斷地輕微抖動，並不時地前後揮舞其後肢，但很少會激烈地踢打對方。在這種擒抱過程中，兩隻雄蛙的地位常常會變動，通常的情況是當B雄蛙欲離開時，A雄蛙轉而抱住B雄蛙；最久曾觀察過兩隻雄蛙彼此擒抱達30分鐘以上，才各自離開。

五·配對的形成

面天樹蛙生殖配對的形成是雌蛙受雄蛙叫聲吸引，主動接近雄蛙而形成配對；雌蛙對於配對雄蛙具有選擇性(female choice)。游離的雌蛙於夜間進入實驗池後，多會先在周圍的植被上停留一段時間，以聆聽附近雄蛙鳴叫的情形。當雌蛙開

始移動時，在雌蛙附近的雄蛙均會將頭轉向雌蛙的方向並激烈地鳴叫。通常雌蛙在池中移的方式是先跳躍或爬行一小段距離後，趴在地上靜止一段時間再繼續移動，這是雌蛙用來避免雄蛙強行擒抱的策略。若有雄蛙主動跳到雌蛙身旁或背上欲強行擒抱時，雌蛙會立刻跳開。由於雌蛙體型較大，因此均能順利地脫離。當雌蛙選擇了一隻雄蛙後，會主動接近雄蛙，並移動至其身旁，此時被選擇雄蛙的鳴聲會由原來的長宣告叫聲突然轉變為接近叫聲，同時跳到雌蛙背上，以前肢緊緊地扣住雌蛙的腋部，形成腋部假交配(axillary amplexus)，並繼續發出接近叫聲，只是由於鳴囊受到擠壓，所以聲音很小，而變成輕微而急促的“啞啞…”聲。

在配對剛形成後，雄蛙會有前肢收緊，後肢抖動及稍微移動身體的動作，每次動作的間隔大約在35秒到45秒之間，進行約7、8次之後間隔才逐漸拉長。雄蛙的此種動作可能具有調整位置及加強配對緊密度的功能，通常在配對完成後的10分鐘後，雄蛙便不再有此動作，而靜靜地抱在雌蛙背上。

雌蛙在完成配對後便不再更換配偶，但其它雄蛙會有搶奪配對的情形。研究者曾多次觀察到雌蛙在選定一隻雄蛙並完成配對後，附近其它的雄蛙便向配對中的雌蛙接近，並企圖上前擒抱，有時甚至可看到多隻雄蛙圍繞著配對雌蛙的現象。雄蛙爭奪配對的過程多是其它未獲配雄蛙（攻擊者）先在配對雌蛙附近不斷地發出求偶叫聲，而後逐漸地靠近配對雌蛙，並跳到配對雄蛙（防禦者）背上，企圖取代其配對地位。在爭奪過程中，攻擊者會不斷地嘗試著以頭鑽入防禦者和配對雌蛙之間，

當攻擊者一接觸到防禦者身體時，防禦者便會發出遭遇叫聲，並以後肢踢打攻擊者。通常當配對雌蛙發覺有其它雄蛙要接近時，便會先迅速地跳離；因此，爭奪行為幾乎僅在雄蛙數量甚多的高峰期才會發生，且多發生在雄蛙特別密集的地區。

六·產 卵

(一) 產卵行為

當面天樹蛙完成配對後，雌蛙便背負著雄蛙尋找適當的場所產卵。產卵時，雌蛙會先築巢，然後將卵產於巢中，並在產卵後用巢附近的泥土或碎屑將巢掩蓋。從配對完成至雌蛙產卵結束間的整個程中，雄蛙除了排精動作之外，其餘的時間均只是靜靜地抱在雌蛙背上，沒有明顯的行為表現。

根據雌蛙產卵時的行為表現，可將面天樹蛙的整個產卵過程大致分成築巢期、產卵期及掩巢期等三個階段：

築巢期：

面天樹蛙的巢，是指由雌蛙挖掘或修飾地面現成的空隙以用來產卵的淺洞。雌蛙築巢的方式是利用頭部最前端的突出部位向下挖掘及向前推擠，同時趴在地面，以身體為中心轉圈圈，並藉著前肢向兩旁推土，後肢向後踢打，逐漸將身體下方已挖鬆的泥土堆向四周，而形成一淺洞。有時雌蛙會在地面上以前後肢推撥一陣後，放棄築巢地點而另尋其它地點築巢。

巢的面積與深度，在往後的產卵過程中，還會不斷地因雌蛙的修飾而擴大。其最後的形狀及大小與巢附近的地形及土質有極大的關係。例如在方塊系統中1B至1C區附近的地勢較平坦且土質較鬆軟，巢通常呈圓形，直徑約5到6公分，深度在0.5到1公分左右。而在D區一帶，許多雌蛙會在已聚集成堆的卵塊上產卵，因此在築巢與修飾的過程中，雌蛙會逐漸地鑽入卵堆內，有的巢可深達2公分以上。至於在一些土質較硬、斜度較大或附近有石頭的區域，如1E至2G區一帶，雌蛙會依地形築巢，因此巢的形狀不一，然大致均呈橢圓狀，但因土質較硬，不易挖掘，所以巢多半較淺。

產卵期：

通常在雌蛙開始築巢後的一個小時內便會開始產卵。在產卵期過程中，雌蛙會先進行約30秒到1分鐘的修巢動作，而後停頓1至2秒，接著進行一次產卵的動作，然後會靜止、休息一段時間，再繼續進行產卵或修巢的行為。所謂修巢，可以視作築巢的延續，兩者間雌蛙的動作十分類似。修巢時，雌蛙以頭部前端沿著巢的四周向下挖掘，前肢亦同時有撥土的動作，唯後肢向後踢打的次數要較在築巢時減少。通常在剛開始產卵時，雌蛙在一次修巢動作後會有二到三次產卵動作，中間休息的時間較長。在進行一段時間的修巢與產卵後，雌蛙休息的時間會逐漸減少，整個產卵過程變成修巢和產卵兩個動作連續地交替進行。

當雌蛙要產出卵粒時，可明顯地看出其腹部肌肉收縮

，並將後肢向後延伸，股部微微抬起，此時雄蛙的後腳會踩在雌蛙向後延伸的後肢上，將股部先向上抬起而後向後方下壓。當雄蛙股部向下壓的同時，可看到有透明的液體自其泄殖肛口排出。剛產出的卵黏性很強，會先附在雌蛙泄殖腔口附近，並逐漸被後來所產出的卵推擠至雌蛙股部上方。由於在雌蛙產出卵粒的同時，雄蛙的股部會抬高，因此卵粒會被推擠到雄蛙腹部下方及雌蛙背部的空間之中。當產卵過程進行一段時間後，在雌蛙及雄蛙的股部之間，甚至到雌蛙背部後段均黏附了一層卵粒。通常，在經過5到6次的產卵動作之後，雌蛙的股部後方便已聚集超過10顆以上的卵粒。因此可判斷在每次的產卵動作中，雌蛙所產出的卵粒不只一顆。當雌蛙所產的卵粒逐漸增加時，卵粒便會自雌蛙背部被推擠，且順著雌蛙的腹側及大腿間堆積，而後散落巢內。由於此時雌蛙仍持續進行著轉圈及向外推土的動作，因此許多散落的卵粒被推至產卵巢的邊緣。在上述的產卵期中，雌蛙幾乎一直保持著頭鑽在土裡、前半身趴在地上的姿勢，這種情況大約佔整個產卵期的三分之二左右。

剛產出來的卵粒外層的膠質是透明的，但是在產卵期的後半段中，雌蛙會將卵粒與泥土相互混合，這是面天樹蛙卵粒外層膠質會顯得特別混濁的主要原因。此時雌蛙不再以頭部挖土，而將頭及身體的前半部抬離地面。同時雌蛙會以後肢將黏在大腿及腹側間的卵粒踢落巢內，並以前肢連同先前散落在巢內邊緣的卵粒一起撥到身體下方，且不停地撥弄附近的泥土。由雌蛙前肢不停地撥弄卵粒可以看出，此動作主

要的目的是將卵粒與附近的泥土及碎屑充分地混合，另一方面也可逐漸地將卵粒集中。

雌蛙在混攪卵粒與泥土的同時，尚會繼續產卵的動作，通常這兩種動作是持續交互進行的。而兩次產卵動作的間隔，由剛開始的20秒左右逐漸延長，到最後有時長達2、3分鐘。當雌蛙的產卵間隔拉長後，本來僅在雌蛙有產卵動作時才會配合排精的雄蛙，會開始以後肢將黏在自己身上的一些卵粒踢落。雄蛙以後肢踢打的動作大多發生在排精後的10到20秒內，由於附著在雄蛙身上的卵粒並不多，因此雄蛙總共踢打的次數多僅在1到3次之間。通常在雄蛙開始以後肢踢打的5分鐘內，便會用力地將前肢自雌蛙腋下抽離，準備離開。當雄蛙脫離假交配姿勢後，會先站在雌蛙身上，並以後肢將尚附在身上的卵粒踢落，再迅速離開。通常雄蛙在產完卵離巢後會立刻離開實驗池，僅有少數曾繼續停留在實驗池內，但也均不再繼續活動。

掩巢期：

雌蛙產完卵後，會有掩巢的行為。所謂掩巢，是指雌蛙一面轉圈、一面以前肢將巢附近的泥土、碎屑及草桿或小樹枝等撥至巢中心的卵塊上，再以後肢及腹部壓平的行為。當雄蛙脫離假交配姿勢離巢後，雌蛙並不會立即離開，而會繼續混拌卵粒。大約在雄蛙離開的10分鐘後，雌蛙便不再撥弄已集中於腹下的卵粒，而開始掩巢。若巢位於洞穴內或土壁旁，雌蛙尚會以前肢及後肢挖掘土壁，再以挖落的泥土作

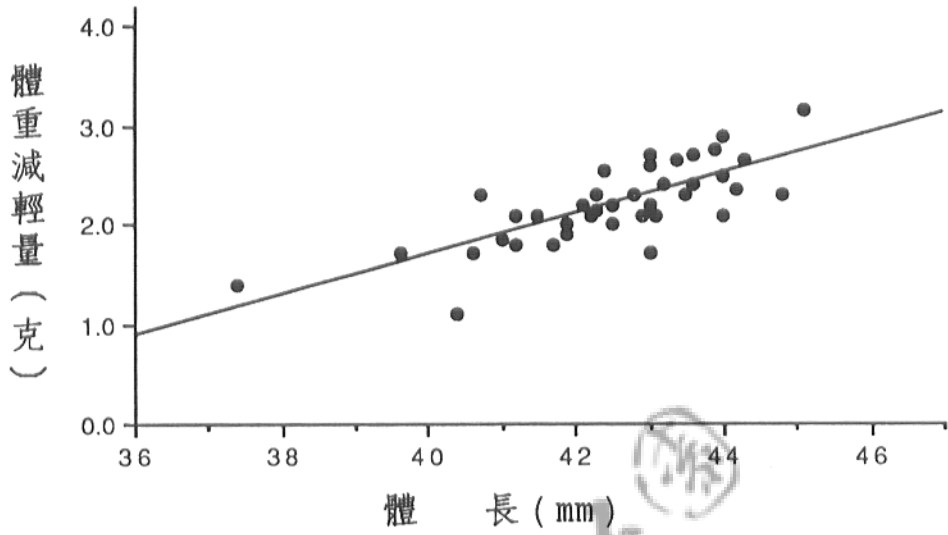
為掩巢的材料。在掩巢的過程中，雌蛙轉圈的範圍會逐漸擴大，有時直徑可達20公分以上。當卵塊完全掩蓋後，雌蛙會立刻跳離巢，並隨即離開實驗池。

面天樹蛙整個產卵過程（包括築巢及掩巢）所需的時間，個體間變異甚大，其中以掩巢期的時間較相近。由於雌蛙在築巢及產卵時十分敏感，每當研究者在池中調查時，雌蛙多停止一切活動，因此研究者無法確定其開始產卵的時間。而當雄蛙離開，雌蛙開始掩巢後，雌蛙對研究者的活動便不再如此敏感，即使研究者以閃光燈拍照，雌蛙亦多半不受影響地繼續活動。在連續觀察資料較完整的25次雌蛙產卵過程中，雌蛙全部產卵過程由126分鐘至368分鐘不等（平均224分鐘，S.D.=65.2，N=23），差異甚大；而其中的掩巢時間則大多在40分鐘到60分鐘之間（平均52分鐘，S.D.=12.2，N=24），變異較小。

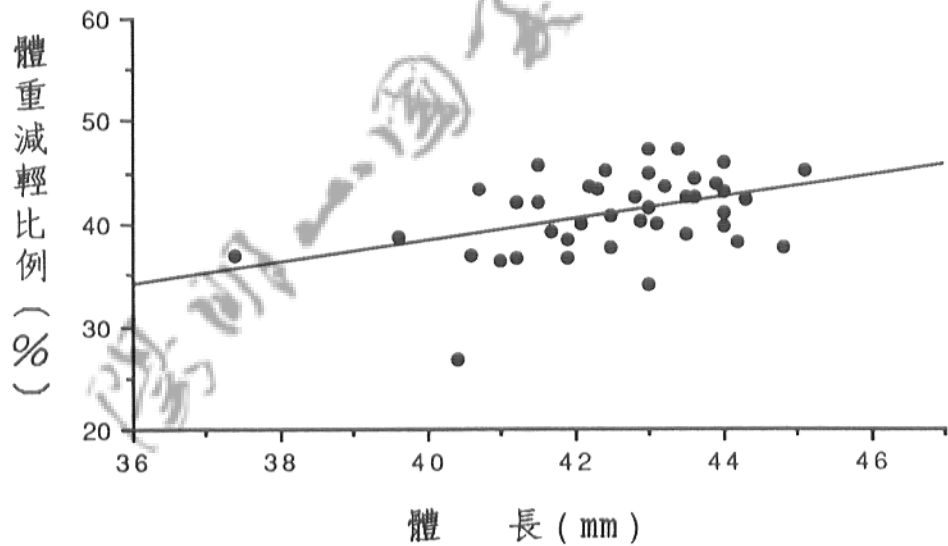
較大的雌蛙產卵後所減輕的體重較多，減輕的比例亦較高。每隻雌蛙產卵後所減輕的體重由1.1至3.15g不等，平均為2.21g (N=42)，佔雌蛙產卵前體重的26.8%至47.4%之間，平均41.0% (N=42)。雌蛙體重的減輕量和減輕比例均與其體長有明顯的相關（減輕量： $r=0.76$ ， $p<0.001$ ，N=42；減輕比例： $r=0.41$ ， $p<0.01$ ，N=42）（圖十六）。這顯示體型較大的雌蛙在生殖時所投資的能量較高，比例亦較大。

體重較重的雌蛙所產的卵數較多。每隻雌蛙所產的卵的平均卵徑由2.1至2.7 mm不等，平均為2.34 mm (N=19)；卵數

A.



B.



圖十六：雌蛙產卵後體減輕量 (A) 及減輕比例 (B) 與其體長之關係圖。

$$\text{減輕量} : y = -6.4 + 0.2x, r = 0.76$$

$$\text{減輕比例} : y = -0.05 + 0.01x, r = 0.41$$

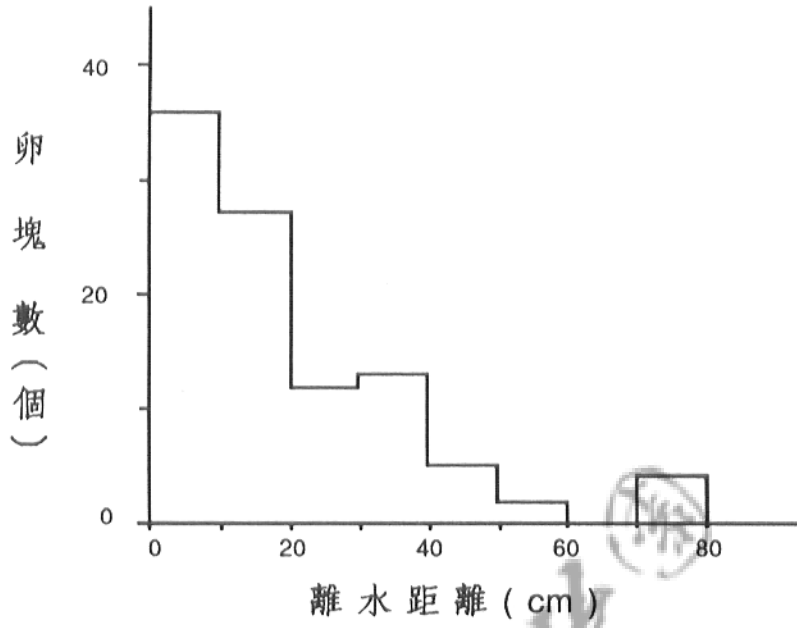
由102至244個不等，平均為179個($N=26$)。卵數與雌蛙產卵前體重有明顯的正相關性($r=0.66$, $p<0.05$, $N=9$)，但與雌蛙體長無關($N=19$)。而卵徑與雌蛙體型間亦無明顯關係。此外，檢視所有攜回實驗室的26個卵塊中，從未發現沒有受精的卵粒。

(二) 卵塊分布

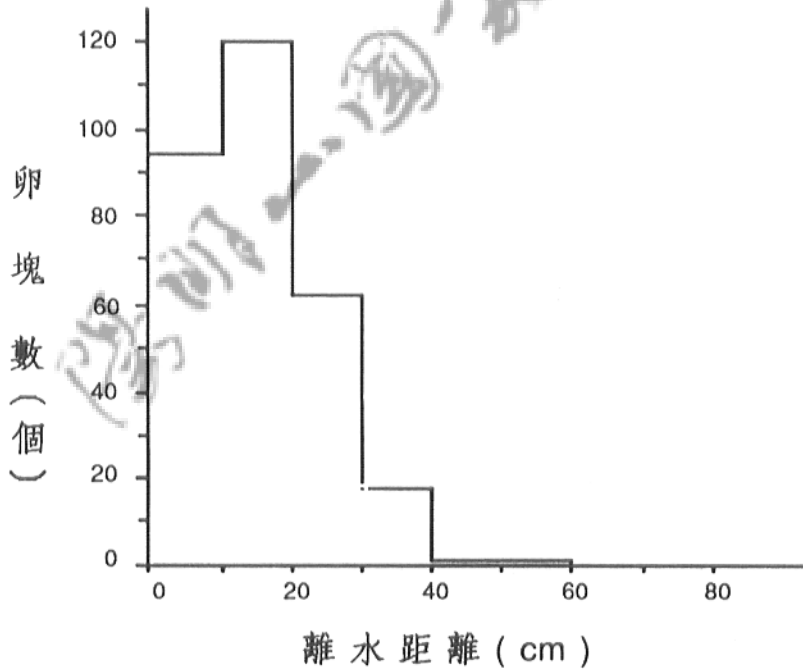
實驗池中，面天樹蛙的卵塊呈聚集分布；由卵塊在池中的分布顯示，雌蛙對於產卵地點的選擇依據包括：離水距離、地形和地表性質以及是否有覆蓋物。雌蛙選擇產卵地點的首要依據為離水距離，於民國77年及78年間所發現的卵塊均分布在離水80公分之內的陸地上，且大部分集中於離水40公分之內(圖十七)。將兩年間所發現的卵塊分別標示於方格圖上，再計算19個分區內的卵數，發現兩年間池中卵塊的分布均呈明顯的聚集現象(77年： $X^2=97.8$, $p<0.001$, $df=18$ ；78年： $X^2=367.4$, $p<0.001$, $df=18$)(圖十八)。

由於兩年間，池畔的地形與土質因雨水沖刷而略有改變，因此兩年間卵塊的聚集情況也有差異。卵塊最聚集的區域，如77年間第2、13、14及19區和78年間的第2、3、4及13區，其地形均是在靠近水線的邊緣有較平坦的緩坡，且地表均是較疏鬆的泥地。這顯示雌蛙在選擇產卵地點時，較偏好平坦而鬆軟的地面。而由第6至第11區一帶的地形較為陡峭，因此除了一些零星的洞穴和植物的根部曾發現卵塊分布之外，大部分的區域均未被雌蛙利用，特別是於78年間，這一帶的

A.

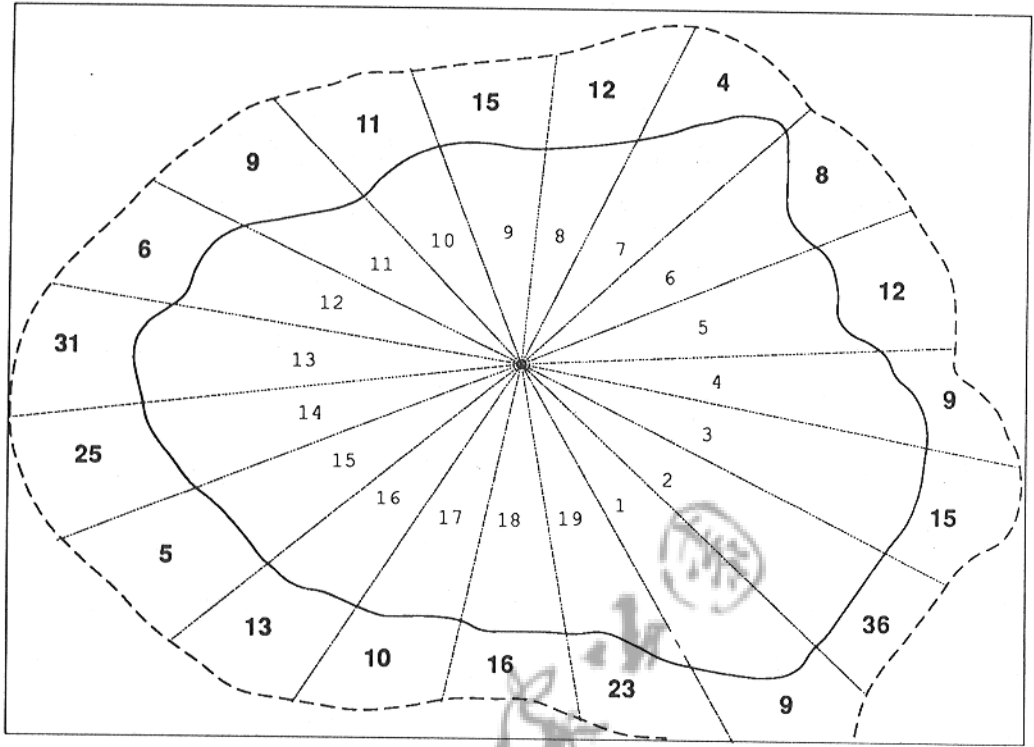


B.

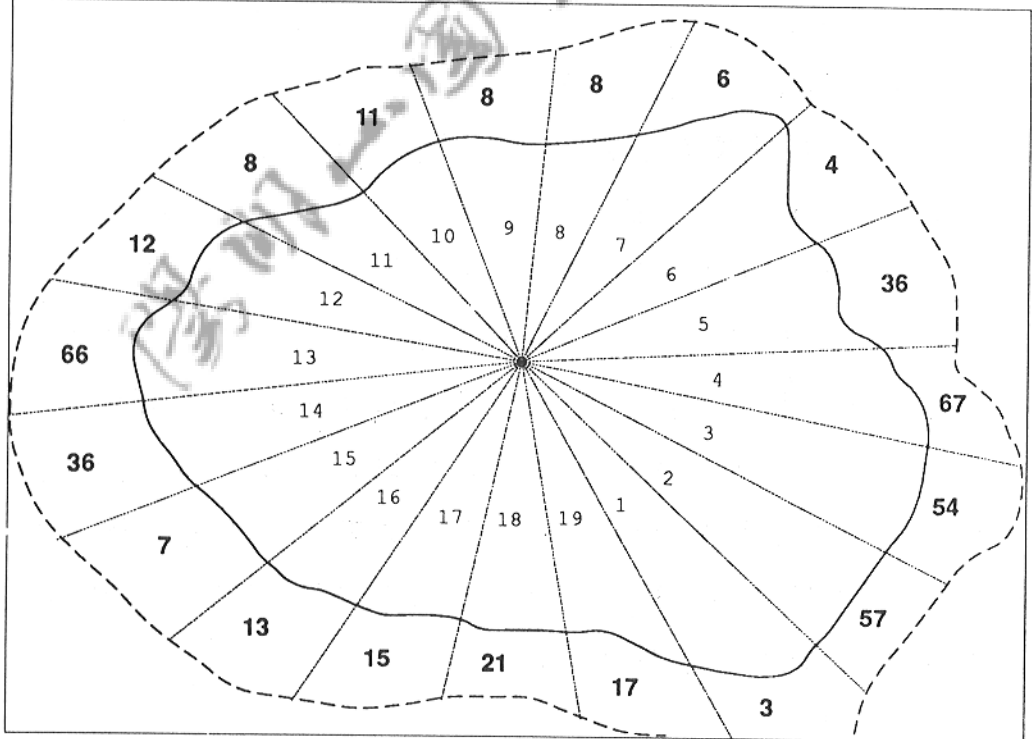


圖十七：實驗池中所發現的卵塊的離水距離
(A: 77年, B: 78年)。

A.



B.



----- 水池邊緣

————— 水池底部邊緣

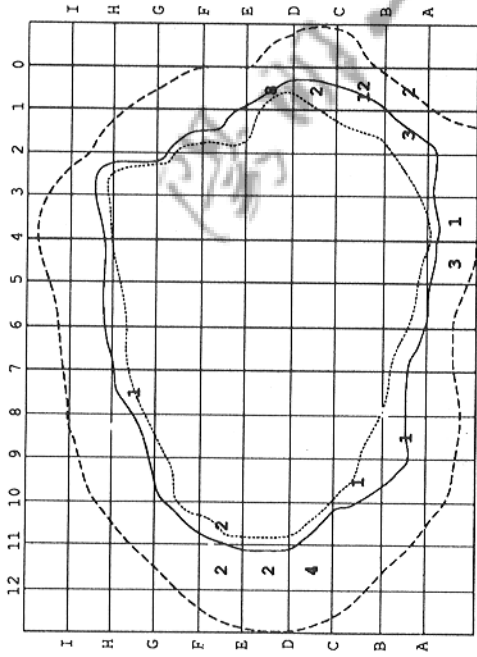
圖十八：民國77年(A)及78年(B)間實驗池中各分區內卵塊的分布狀況。

洞穴及植被幾乎均被雨水沖刷殆盡，而靠近水線的地形亦幾乎與水面垂直，因此78年間分布於這一帶的卵塊比例(10.0%)較77年間(21.9%)明顯地減少($t=4.42, p<0.001$)。而在第一區附近，雖然地勢十分平坦，但由於此處是研究者入池必經之地，在研究者長久的踐踏下，地表僅剩堅硬的石塊，因此很少為雌蛙所利用。此外，當水位下降時，有些本在水中的緩坡逐漸露出水面，雌蛙常會使用這些新露出的緩坡作為產卵地點。在民國78年6月28日至7月22日間，實驗區內一直沒有降雨，因此水位持續地下降。在6月16日之前雌蛙多利用方塊系統中2A至E區及11D至11F區內的緩坡產卵，而於6月17日以後，由5A至11D一帶的緩坡逐漸露出水面，因此吸引許多雌蛙到這一帶產卵(圖十九)。

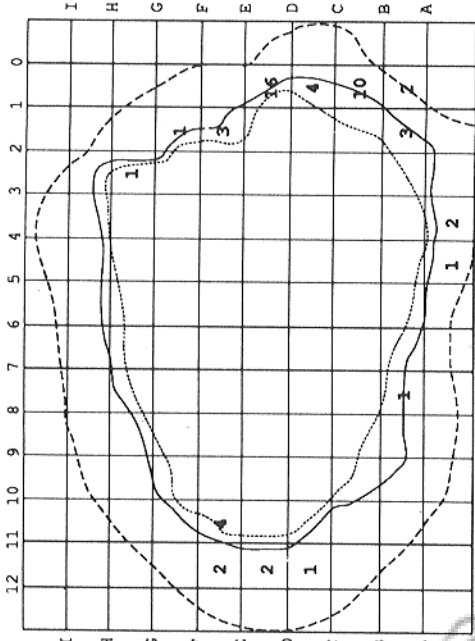
雌蛙亦會選擇有落葉、枯枝或卵塊覆蓋的區域產卵。於78年7月間，研究者曾將枯芒草覆蓋於池中方塊系統的2A至D區一帶岸邊，並於7月9日、13日及17日先將此區域內的卵塊移去後，再移動枯芒草位置，比較枯芒草移動後及移動前卵塊的分布，發現雌蛙幾乎全在有芒草覆蓋的區域內產卵(圖二十)。此外，雌蛙常會選擇其它雌蛙所產的卵塊上產卵。在民國78年6月中旬開始，許多雌蛙集中於方塊系統的D及1E之間產卵，至7月14日為止，共約有60個以上的卵塊聚集在面積不到0.5平方公尺的區域。

面天樹蛙的卵只有在遇水後，才會孵化；蝌蚪則必須在水中生活。面天樹蛙的卵粒外層膠質在吸收泥土的水分後，會

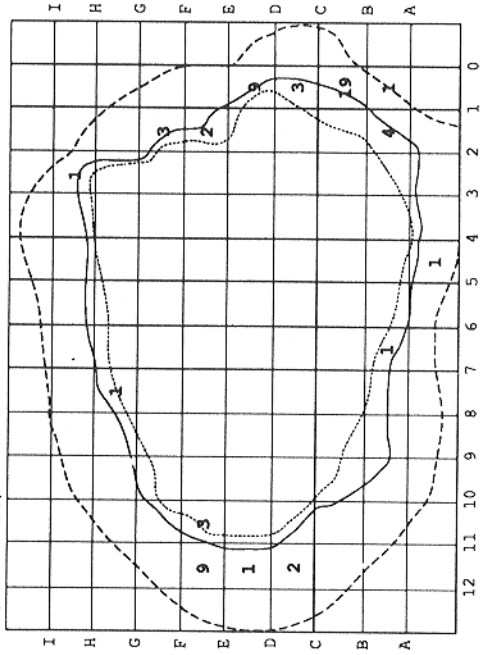
(A) 28/6 -- 4/7



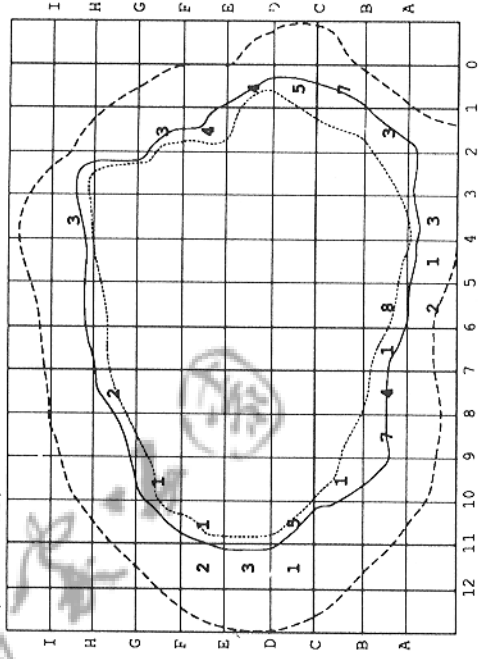
(B) 5/7 -- 10/7



(C) 11/7 -- 16/7

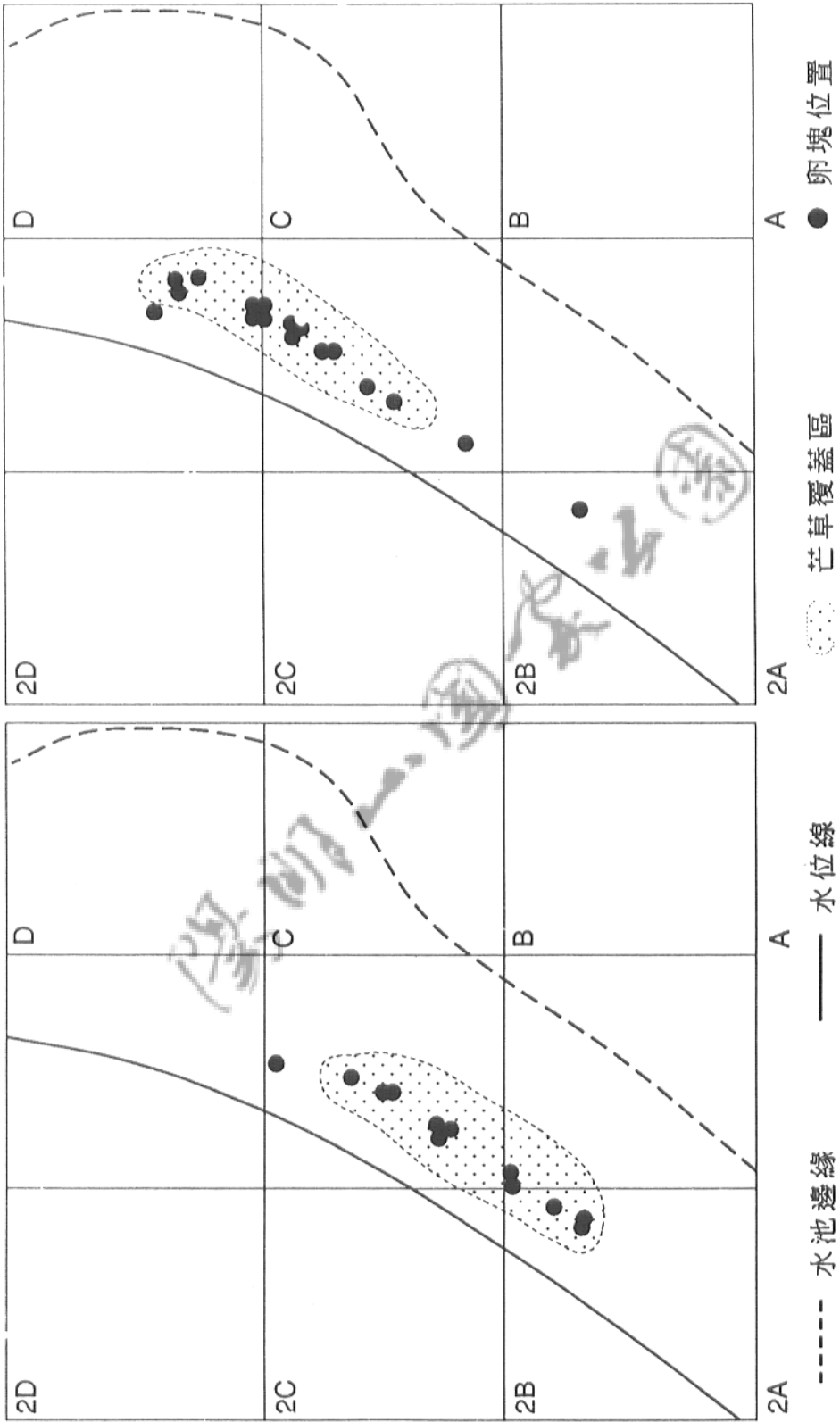


(D) 17/7 -- 22/7



----- 水池邊緣 —— 6月28日水位線 7月22日水位線

圖十九：民國78年6月28日至7月22日，實驗池中所發現的卵塊的分布情形。

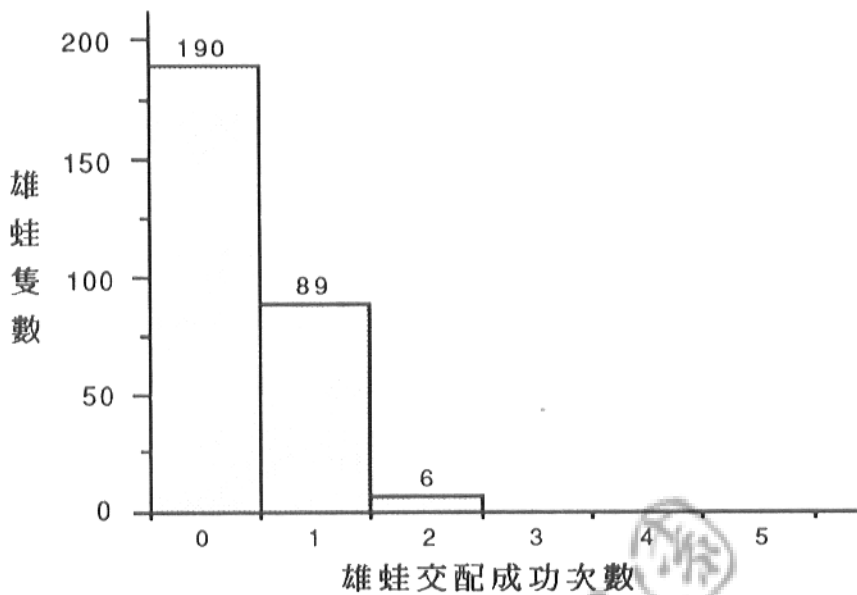


圖二十：卵塊分布及枯芒草覆蓋區圖（左：78年7月8、12、16日；
右：78年7月9、13、17日）。

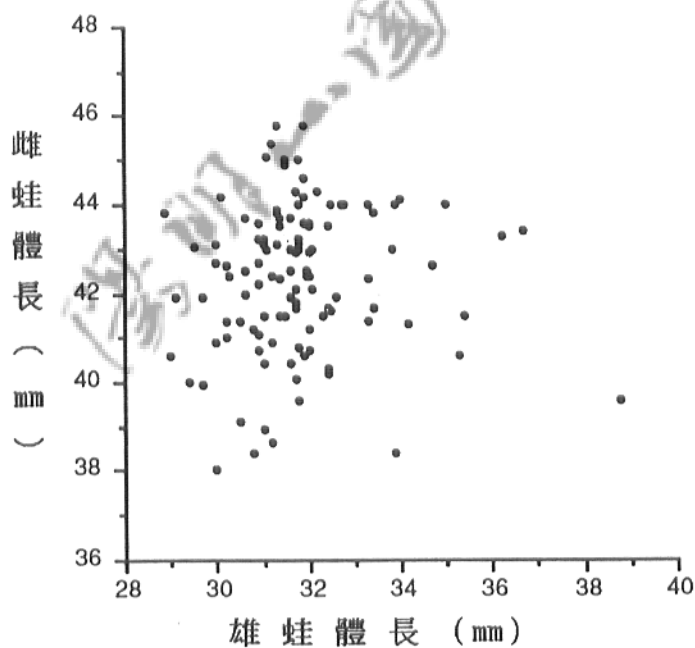
變得又厚又硬，保水性極佳，在潮濕的環境下，卵粒可保持一個月以上而不致乾死。不過若長期沒有降雨，卵還是會逐漸失水而乾死。在民國78年5月下旬之後，實驗區附近便很少下雨，當水位逐漸下降時，許多卵塊因巢附近原本潮濕的土壤逐漸乾燥而失水乾死，特別是在地表覆蓋較差和太陽照得到的區域，卵塊乾死的現象十分普遍。卵塊除了會因失水而乾死之外，偶而也會因感染真菌或受螞蟻攻擊而死亡。面天樹蛙的卵大多在水中孵化，通常卵粒在產出後約10天左右便可孵化，若此時並無降雨，則卵粒會停止發育，並保持在 stage 25。一旦大量降雨、水位高漲漫過卵塊後，許多卵粒會1至2個小時內立即孵化。有時雖然水位未達卵塊，但因產卵巢內稍有積水或雨水直接打在已發育至 stage 25的卵塊上，有些卵粒亦會孵化，而蝌蚪則順著水流進入池中。

七·雄蛙交配成功率

在生殖期間時，雄蛙能進行多次交配活動，但獲得多次配對成功的雄蛙比例甚低。在民國78年6月27日至7月26日間所捕捉的285隻雄蛙中，共有95隻交配成功，其中有34隻於交配成功後的次日，繼續入池鳴叫、活動，這顯示雄蛙在生殖期間內，具有多次交配的能力。但在95隻獲得配對成功的雄蛙之中，有89隻均只獲得一次交配成功，僅有6隻雄蛙的交配成功次數大於一次（圖二十一）。這6隻重覆獲配雄蛙的獲配次數均僅2次，而其兩次獲配的間隔由1至6天不等（1表示在第一次獲得配對後的次日即又獲得配對）。



圖二十一：每隻雄蛙獲得交配成功的次數。



圖二十二：面天樹蛙 (*C. idiotocus*) 雌雄配對之體長。

雄蛙的交配成功機會與其體型間無明顯的關係；而每隻雄蛙的交配成功次數與其逗留日數則有明顯的相關。依體型將上述的285隻雄蛙以每1mm分級，再將該級雄蛙平均獲得配對總次數除以該級雄蛙總隻數，做為此級雄蛙的平均獲得配對次數，發現除了體長超過36mm以上的等級因雄蛙數較少，比例差異較大之外，其餘各級的平均獲得配對次數均很相近（表三）。以卡方分析測試配對總次數及雄蛙總數之適合度，發現二者間並沒有顯著關係（ $X^2 = 4.32, df = 9$ ）。而分析117對雌雄配對體型之間，並沒有顯著的相關性（圖二十二）。此外，藉 Kendall's rank correlation coefficient 測試78年6月30日至7月21日間，每隻雄蛙的交配成功數與其逗留日數間的關係，則發現兩者間有明顯的相關性（ $\tau = 0.15, t = 3.28, p < 0.001$ ）。

八·白天的活動

除了少數已配對雌蛙會在白天入池產卵及陰雨天時，有些雄蛙於白天會在池子附近繼續鳴叫之外，通常所有的蛙隻在白天皆停止生殖活動。大部分的雄蛙於清晨即已停止生殖活動，離池休息；少數留於池中的雄蛙，則就近藏匿於池中洞穴或縫隙之中休息。重覆測量連續逗留時間超過三天以上的雄蛙的體重，發現許多雄蛙在逗留期間，其體重反而上升（表四）。這顯示雄蛙在白天離池後，除休息之外，可能尚會進行覓食。由於雌蛙在產卵過程中，體力的消耗甚大，因此在產完卵離池後的當天，可能會先在生殖池附近休息，待體力恢復後才離開。研究者曾發現3隻雌蛙於產完卵後，至池中的枯枝上休息，並

表三：各體長組雄蛙獲得交配成功次數。

組別 (mm)	雄蛙數	總次 獲配	平均次 獲數
< 29.0	3	1	0.33
29.0 ~ 29.9	23	5	0.22
30.0 ~ 30.9	55	19	0.35
31.0 ~ 31.9	111	45	0.41
32.0 ~ 32.9	55	16	0.29
33.0 ~ 33.9	18	7	0.39
34.0 ~ 34.9	8	3	0.38
35.0 ~ 35.9	9	3	0.33
36.0 ~ 36.9	1	1	1
37.0 ~ 37.9	0	0	—
> 38.0	2	1	0.50
合計	285	101	0.35

表四：逗留雄蛙的體重變化。

測量間隔 (天)	第一次測量 體重 (克)	第二次測量 體重 (克)	體重變化 (克)
2	1.6	1.7	+0.1
2	1.3	1.2	-0.1
2	1.5	1.6	+0.1
2	1.1	1.3	+0.2
2	1.5	1.7	+0.2
2	1.7	1.7	0
2	1.6	1.4	-0.2
2	1.5	1.6	+0.1
2	1.3	1.3	0
2	1.4	1.5	+0.1
2	1.8	2.1	+0.3
2	1.4	1.5	+0.1
2	1.6	1.6	0
2	1.5	1.6	+0.1
3	1.3	1.2	-0.1
4	1.4	1.3	-0.1
4	1.4	1.5	+0.1
4	1.5	1.5	0
5	1.5	2.0	+0.5

一直到當天傍晚才離開。

於6月份以後，部分雄蛙會有曬太陽的行為。所謂曬太陽是指雄蛙爬到芒草上層，且直接暴露在太陽底下的行為。於民國77年及78年的6月份之後，研究者便經常發現雄蛙在天氣晴朗的白天至芒草上曬太陽，這種現象在6月份之前則從未發現過。有些雄蛙在天剛亮時即由池中向周圍的芒草上方移動，而有些雄蛙則在太陽照到池子或下午才逐漸向芒草高處移動。雄蛙曬太陽的間不定，有些雄蛙會持續整個白天；而每天出來曬太陽的雄蛙數亦不定，最多曾同時發現20隻以上的雄蛙在實驗池附近曬太陽。雄蛙在曬太陽時，四肢縮於身體下方，雙眼緊閉地趴在芒草的向陽部分，體色變淡呈淺灰色。

討 論

面天樹蛙的生殖季長達9個多月，屬於長時間生殖 (prolonged breeding) 的蛙類；而其生殖活動主要在氣溫較高的春夏兩季進行，這與大部分生活於溫帶和亞熱帶的蛙類相同 (reviewed by Duellman & Trueb, 1986)。面天樹蛙的生殖活動模式在民國77年及78年的夏季均有明顯的高峰期，不過民國78年間其生殖季開始的時間及高峰期發生的時間均較77年明顯的延後，這可能與78年2月上旬的氣溫偏低且直到6月份時月均溫才升高至20℃有關。Obert (1977)曾指出，對於這類利用高溫時期生殖的蛙類而言，溫度常是影響其內分泌系統，進而影響其年生殖週期的主要因子。此外，面天樹蛙的生殖高峰發生在大雨前較乾燥的時期，這與大部分的蛙類在大雨時或大雨過後進行生殖活動 (reviewed by Duellman & Trueb, 1986)不同。造成面天樹蛙這種特殊的生殖策略的主要原因可能是由於面天樹蛙在陸地上產卵，唯有在大量降雨，水位遽升超過產卵巢位置時，其卵塊才能入水孵化，因此在大雨前進行生殖活動較為有利。

面天樹蛙的生殖族羣中，雌蛙的體型顯著比雄蛙大，這種現象在蛙類中十分普遍 (Shine, 1979)。Triver (1972, cited by Shine, 1979)曾指出，造成此種雌雄異型的原因，可能與性擇 (sexual selection)有關；因為通常雌的生殖利益隨著體型增大而增加的比例要較雄蛙高，因此在演化上會有雌性體型較大的

趨勢。面天樹蛙雌蛙產卵後體重的降低比例隨著體型增大而增加，而體重較重的雌蛙所產的卵數亦較多，由此可以預期較大的雌蛙具有較多的生殖利益，至於雄蛙的獲配機會則與其體長無關，這與 Triver 的說法十分吻合。不過雌蛙所產的卵數卻與其體長無關，這可能是因為卵數和體長間關係的變異性較大，因此無法從小樣本中 ($N=19$) 看出其關係。除了前述的性擇因素之外，雌雄個體間在生長速率 (Woolbright, 1983) 及死亡率 (Howard, 1985) 方面的差異，也都可能造成雌雄個體在體型上的差異。

面天樹蛙每夜入池活動的雌雄性比偏向雄蛙，在長時期生殖的蛙類中，由於雄蛙的逗留時間較長，因此每夜雌雄性比一般都偏向雄性 (Emlen, 1976)。不過面天樹蛙每隻雄蛙的逗留日數平均僅 2 至 3 天，而平均的雌雄性比卻高達 10.7，這可能與雄蛙重覆入池有關，雖然在研究期間僅發現一隻雄蛙有重覆入池的現象，但這可能是因為研究者對雄蛙僅作臨時標記，而無法獲得雄蛙長時間內重覆入池的資料所致。除了上述的可能因素外，也可能是生殖族羣本身即偏向雄蛙，如 wood frog (*Rana sylvatica*) 生殖族羣的雌雄性比在四年間均偏向雄蛙，最高達雌：雄 = 1:4 (Howard, 1985)。

面天樹蛙雄蛙主要的求偶方式是在定點以鳴聲吸引雌蛙，但有時也會主動接近雌蛙，這是因為在生殖池中雄蛙數量甚多，且雄蛙又以合唱的方式進行求偶，彼此在鳴聲上的干擾甚大，因此較接近雌蛙者較能引起雌蛙的注意，而增加獲得配對的機會。面天樹蛙雄蛙的主動接近的行為有點類似 wood frog (

Howard, 1980) 、*Bufo bufo* (Arak, 1983) 等行突發性生殖 (explosive breeding) 蛙類的主動搜尋 (active searching) 行為，Arak (1983) 曾指出雄蛙以主動搜尋方式求偶較定點鳴叫方式所花費的能量高出甚多，這可能是造成面天樹蛙雄蛙在生殖季中逗留時間特別短的原因。

面天樹蛙在生殖季時，會發出兩種宣告叫聲，Littlejohn (1977) 曾指出，蛙類的宣告叫聲屬於雙型 (biphasic) 叫聲，具有吸引雌蛙和宣布位置兩項功能，有些蛙類，如台北樹蛙 (楊, 1987) 和白領樹蛙 (張, 1989)，僅具有一種宣告叫聲，同時兼具此二功能；而有些蛙類則具有兩種宣告叫聲，面天樹蛙即屬此類。面天樹蛙的長宣告叫聲的主要功能是組成聚集合唱，以吸引雌蛙進入生殖池；而短宣告叫聲的功能則是雄蛙在合唱形成前或合唱低潮期用來宣布本身位置，以保持彼此間的距離。根據以往的研究，許多種類的雄蛙在發覺雌蛙接近時，會增加其宣告叫聲的音節數 (楊, 1987) 或加入其它聲音 (張, 1989; Greer & Wells, 1980)，以增加對雌蛙的吸引力。面天樹蛙似乎也有這種現象，這可由雄蛙發現雌蛙後改變鳴叫姿勢和附近雄蛙的反應看出。

面天樹蛙的遭遇叫聲及釋放叫聲是雄蛙間溝通的主要訊號，由於雄蛙在發出此兩種叫聲時，其鳴囊均受擠壓而無法正常膨脹，因此這兩種鳴聲十分類似。不過從行為的表現上可看出這兩種叫的功能有明顯的差異。雄蛙在發出釋放叫聲的同時會極力地掙扎，可見其鳴叫的目的僅是告知背上的雄蛙抱錯了對象；而在發出遭遇叫聲時，雄蛙會以後肢用力地踢打前來搶奪

的雄蛙，因此其敵對性較強，所以音量也較釋放叫聲大。至於面天樹蛙的接近叫聲則是較奇怪的一種鳴聲，通常蛙類只有在特殊狀況，如打鬥時或上前配對時，才會在移動的狀況下發聲。而面天樹蛙除了在上述的情形下會發出接近叫聲外，當雄蛙由池外向池子移動時也會一邊移動一邊發出接近叫聲，由於在以往的文獻中曾未提及類似的鳴叫行爲，因此其功能並不清楚；可能是雄蛙要加入合唱羣團前，通知其它雄蛙的訊號。

面天樹蛙雄蛙每晚均在固定的區域內鳴叫，不過其領域性不強，尤其當池中雄蛙數量甚多時，彼此間的距離有時不到20公分，而互不干擾，且雄蛙也常因其它雄蛙的加入，而變換其鳴叫位置。雖然雄蛙間有時會發生擒抱行爲，不過大部分的擒抱行爲是由於雄蛙錯抱而引起。而且雄蛙在彼此擒抱後，大多會各自離開擒抱發生的地點繼續鳴叫；由此判斷面天樹蛙雄蛙在求偶時，並不會刻意地防衛固定的領域，而是採取保持彼此間最小空間 (maintain minimum inter-male space) 的策略 (Wells, 1977; Sullivan, 1982)。Wells (1977) 曾指出，採行這種求偶方式的雄蛙，彼此競爭的只是鳴叫機會，並非鳴叫位置本身。這可能是造成面天樹蛙雄蛙很少有敵對行爲以及即使雄蛙在彼此擒抱時，也很少會激烈地踢打對方，而僅顫抖腳趾，彼此展示的主要原因，這種性形在 Bufo woodhousei (Sullivan, 1982) 中也曾被提及。

影響面天樹蛙雄蛙在池中分布的主要因素，除了生殖活動強度、池水水位及雄蛙各自保持距離之外，雌蛙的活動也是重要因素之一。由於面天樹蛙雄蛙會主動接近移動中的物體，因

此在實驗池周圍活動的雄蛙常會跟著雌蛙入池。此外，當雄蛙發現有雌蛙接近時所發出的長宣叫聲，也常吸引許多在實驗池周圍活動的雄蛙入池。在結果中曾提到，民國78年時，雄蛙在第6區至第11區的分布比例明顯地較77年時低，便可能是因為在78年時，雌蛙極少到這一帶活動，因此大部分的雄蛙聚集到雌蛙活動較頻繁的其它區域。

面天樹蛙的配對行為和一般具有雌性選擇的蛙類相似，均是由雄蛙停留在固定的地方鳴叫，雌蛙受雄蛙的鳴聲吸引主動接近，形成配對。唯一較特殊的地方是面天樹蛙在形成配對時，當雌蛙跳到雄蛙身旁時，雄蛙便立刻主動擁抱雌蛙，而大部分具有雌性選擇的種類，則是在雌蛙主動碰觸雄蛙後，雄蛙才會上前配對 (Wells, 1977)。不過從面天樹蛙雌蛙會主動接近在許多鳴叫雄蛙間的特定對象，以及雌蛙會拒絕其它雄蛙的擁抱這兩點看來，面天樹蛙雌蛙對於配對雄蛙是具有選擇性的。

面天樹蛙的交配系統屬於典型的羣集展示 (lek) 型一夫多妻制。根據 Bradbury (1985) 的定義，所謂羣集展示必須具備四個要件：(1) 雄性沒有親代撫育 (parental care) (2) 雄蛙聚集在展示區內求偶，並各自佔據一固定的展示位置 (3) 雄性的展示位置內不具有任何會影響雌性接近或配偶選的資源 (4) 雌性在展示區內可自由地選擇配偶。面天樹蛙的交配方式明顯地符合 Bradbury 的定義：雄蛙聚集在實驗池中各自於固定的鳴叫位置組成合唱，雌蛙進入雄蛙的合唱集團中自由地選擇配對雄蛙，並在雄蛙的鳴叫位置以外的區域產卵。而雄蛙在配對及產卵過程中，除了提供精子之外，沒有其它的親代投資 (paren-

tal investment)。

以往有關雌性選擇的研究常會遭遇"雌性是選擇雄性或是雄性所擁有的資源"的困擾，對於面天樹蛙而言，由於其配對方式為羣集展示，在雄蛙的鳴叫位置中不具任何會影響雌蛙選擇的資源；因此雌蛙選擇配偶的依據是雄蛙本身的差異 (Bradbury, 1981; 1983; 1985; Emlen, 1976)。而從行為觀察中可看出，面天樹蛙雌蛙是受雄蛙的鳴聲吸引而主動接近雄蛙，由此判斷面天樹蛙雌蛙對配偶的選擇依據應是雄蛙在鳴叫方面的表現。以往有關雌蛙基於雄蛙鳴聲差異來選擇配偶的報告相當多，雌蛙選擇的依據可能是鳴聲的頻率 (Ryan, 1980; Robertson, 1986)、鳴聲的複雜性 (Schwartz, 1986)、鳴聲的強度 (Whitney & Krebs, 1975; Fellers, 1979; Greer & Wells, 1980) 或鳴叫速率 (Sullivan, 1983; 1987; Schwartz, 1986; Howard, 1988) 等。在本實驗中，由於缺乏個別雄蛙的錄音資料，因此無法直接分析雌蛙究竟以何種鳴聲差異來選擇配偶。不過在結果中曾顯示，雄蛙的獲配機會並不受其體長影響，而由於一般蛙類的聲帶會隨著體型而增大，所以體型愈大其鳴聲的頻率愈低 (Ryan, 1985)，這顯示面天樹蛙雌蛙可能並非依據雄蛙鳴聲的頻率來選擇。不過由於面天樹蛙雄蛙的體長差異甚小，因此其體型與鳴聲頻率的關係是否明顯以及雌蛙是否能在極小的頻率差異中作正確的選擇也均可能影響前述的結果。有關這個問題及面天樹蛙雌蛙確實的選擇依據則須更進一步的研究，才能了解。

當面天樹蛙雌蛙和其選擇的雄蛙完成配對後，便不會再更換配偶，這和台北樹蛙 (楊, 1987)、白領樹蛙 (張, 1989) 在

配對後可能因不滿意配對雄蛙而會更換配偶的情形不同。面天樹蛙有時會有雄蛙強行搶奪配對的情形發生，在 wood frog (Howard, 1980; 1985) 等行猛爆式生殖的種類中，雌蛙在雄蛙進行搶奪配對時毫無抵抗能力，因此雄蛙即使已獲得配對，也可能被其它雄蛙所取代，並不能算是交配成功。不過面天樹蛙配對中的雌蛙能夠很輕易地脫離前來搶奪配對的雄蛙，面天樹蛙雄蛙一旦獲得配對後，即可確定交配成功。

從78年6月底至7月底所捕獲的雄蛙中，雄蛙獲配次數最高者才兩次，且比例甚低。這和一般行羣集展示型交配系統的蛙類中，呈現少部分雄蛙獲得大部分配對機會的情形不太相同 (reviewed by Wells, 1977; reviewed by Emlen & Oring, 1977)，主要是因為面天樹蛙雄蛙的逗留日數很短，平均才約2至3天，所以每隻雄蛙獲配次偏低。

面天樹蛙在產卵前會先築巢，築巢的方式與台北樹蛙 (楊, 1987) 及 *Hyla rosenbergi* (Kluge, 1981) 類似，不過面天樹蛙的巢是由配對後的雌蛙所挖掘，純粹用來產卵；而台北樹蛙及 *H. rosenbergi* 的巢則由雄蛙挖掘，可視為雄蛙所佔領以吸引雌蛙的生殖資源，因此在本質上，其築巢的目的並不相同。面天樹蛙的巢呈淺盤狀，結構不似台北樹蛙的巢般完整而隱密，與 *H. rosenbergi* 的巢形比較類似，不過面天樹蛙的巢中無水，且直徑僅約5-6公分，比 *H. rosenbergi* 巢的直徑由7到20公分小很多，深度也較淺。面天樹蛙的巢和台北樹的巢一樣具有保持卵塊濕潤的功能，此外面天樹蛙雌蛙在產卵時會攪拌卵粒，並在產完卵後將巢掩蓋，而在築巢時所挖出的潮濕泥土，正好

成爲拌卵和掩巢的極佳材料。面天樹蛙的卵粒在雌蛙拌卵的同時即已逐漸膨脹，可見拌卵的功能主要在使卵粒與附近潮濕的泥土混合，以吸收水份。而掩巢則可減少卵塊暴露在空氣中的面積，以降低卵塊失水的速率。面天樹蛙的拌卵與掩巢行爲極爲罕見，Okada (1966)曾指出，日本的薛氏樹蛙 (*Rhacophorus schlegelii schlegelii*) 的卵塊均隱藏在土下3到4公分處，由此判斷薛氏樹蛙可能也有掩巢的行爲，不過實際情形則尚不清楚。

面天樹蛙在配對及產卵時，雄蛙與雌蛙間一直保持腋部假交配的姿勢，這種姿勢的好處是方便雌蛙活動，且卵粒受精的效率亦較高 (Rabb, 1973)，所以在演化上較晚期出現的蛙種，大多採取此種假交配姿勢 (Duellman & Trueb, 1986)。面天樹蛙的產卵動作和同樣將卵產於陸地上的 *Crinia victoriana* (Littlejohn & Martin, 1964) 有許多類似的方面，雌蛙在產卵前會先收縮腹部，並將其後肢向後方延伸排出卵粒，而雄蛙則在此時配合排精；Duellman & Trueb (1986) 認爲雌蛙收縮腹部及延伸後肢的動作是引起雄蛙排精的主要訊號。面天樹蛙雄蛙在產卵過程中，除了配合排精外，始終靜靜地趴在雌蛙背上；由此可看出，面天樹蛙是由雌蛙自己決定何時產卵，這和 *C. victoriana* 雄蛙在產卵時會鳴叫以刺激雌蛙產卵不同。面天樹蛙剛產出的卵粒會黏附在雌蛙股部，並逐漸向雌蛙背部移動形成卵層，這可能有助於卵粒的受精，因爲在缺乏水的媒介下，未受精的卵一旦離開雌蛙身體便不可能再有受精的機會，而面天樹蛙的卵能黏在雌蛙背上，如果卵在剛產出時未能立刻受精，則在雄蛙

下次排精時可能還有受精的機會。

面天樹蛙的卵塊呈明顯的聚集分布，有些區域甚至有數十個卵塊聚集成堆的現象；這種情形在 *C. victoriana* (Martin & Cooper, 1972) 也曾發現。不過其聚集的方式不太一樣，面天樹蛙是後來的雌蛙將卵產於卵堆下方，而 *C. victoriana* 則是雌蛙直接在卵堆上產卵。造成這種現象的原因可能是實驗池中產卵場所的分布不均，而從面天樹蛙雌蛙在相似的地形、覆蓋及地表性質地區，尚會刻意在其它雌蛙的卵塊上方築巢、產卵看來，雌蛙是利用其它雌蛙的卵粒作為其掩巢材料。不過在實驗池 D 區附近，從 6 月中旬至 7 月中旬共聚集了超過 60 個以上的卵塊，而在 7 月 17 日之後至 7 月 25 日，這個區域的環境並沒有顯著的變化，可是卻只有 2 隻雌蛙到此產卵，由此看來面天樹蛙聚集產卵的機制可能並不單純，或許會受已存在卵塊的發育情況而影響。

面天樹蛙在夏季有爬到芒草頂端曬太陽的行為，在台灣地區，除了面天樹蛙之外，中國樹蛙也曾被發現有此種行為（王慶讓，私人連絡）。Freed (1980) 曾指出，在 *Hyla cinerea* 中，曬太陽行為能促進蛙隻的消化速率，而白天有曬太陽的個體在夜晚進行生殖活動時，不論在雄蛙的鳴叫或配對的形成兩方面均較沒有曬太陽的個體活躍。對於面天樹蛙而言，有許多個體是在剛進行完生殖活動後便開始曬太陽，因此，其曬太陽的目的不太可能是為了促進消化速率。由於並無資料可供分析面天樹蛙曬太陽行為和其夜間生殖活的關係，因此很難斷定曬太陽行為是否會影響雄蛙的生殖利益。

建議事項

- 1、提供教育解說題材：面天樹蛙是臺灣特有種兩生類，在分類學及生物地理學上均具有相當重要的地位。而其生殖行為亦十分罕見，是臺灣唯一將非泡沫性卵塊產於陸地上的蛙類，與一般大眾所熟知的青蛙，在水中產卵大不相同。這些均可成為極佳的教育解說題材。
- 2、建立野外的解說據點：面天樹蛙主要利用靜水水域進行生殖活動，只要在適當的地點挖掘水池，便可吸引面天樹蛙前來產卵，而成為良好的野外解說據點。除此之外，也可增加陽明山國家公園內其它蛙類的族羣量，以達到本區域內兩生類生態保育的目的。
- 3、建立研究站，繼續相關研究：陽明山國家園內之兩生類動物相十分豐富，由於面天樹蛙於民國76年才被鑑定為新種，因此到目前為止，從未有過相關的研究，所以有關面天樹蛙在這個區域內的生態尚值得進一步的探討。而由於面天樹蛙与其它大部分的蛙類一樣，均屬於夜行性動物，因此研究工作必須在夜間進行，若能在面天山區建立工作站，則對未來相關的研究工作，必有極大的助益。

引用文献

- Arak, A. 1983. Mating behavior of anuran amphibians : The roles of male-male competition and female choice. In " Mate Choice. " P. Bateson.(ed.) Cambridge Univ. Press, Ltd., Cambridge. pp. 181-210.
- Bradbury, J. 1981. The evolution of leks. In " Natural Selection and Social Behavior : Recent Research and Theory. " R.D. Alexander and D. W. Tinkle (eds.) New York, Chiron Press. pp. 138-169.
- . 1983. Leks and mate choice. In " Mate Choice. " P. Bateson.(ed.) Cambridge Univ. Press, Ltd., Cambridge. pp. 109-138.
- . 1985. Evolution of male display, female choice, and lek mating. In " Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology: " B. Holldobler and M. Lindauer.(eds.) Sunderland Sinauer Associates. pp. 273-289.
- Duellman, W.E., and L. Trueb. 1986. Part 1. Life history. In " Biology of Amphibians. " McGraw-Hill, Inc. New York. pp. 13-192.
- Emlen, S.T. 1968. A technique for marking anuran amphibians for behavioral studies. *Herpetologica* 24:172-173.
- . 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1:283-313.
- Emlen, S.T., and L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Fellers, G.M. 1979. Mate selection in gray treefrogs, *Hyla versicolor*. *Copeia* 1979:286-290.
- Freed, A.N. 1980. An adaptive advantage of basking behavior in an anuran amphibian. *Physiol. Zool.* 53(4):433-444.
- Greer, B.J., and K.D. Wells. 1980. Territorial and reproductive behavior in a Centrolenid frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica*. 36:318-326.
- Howard, R.D. 1980. Mating behaviour and mating success in wood frogs, *Rana sylvatica*. *Anim. Behav.*, 28:705-716.
- . 1981. Sexual dimorphism in bullfrogs. *Ecology* 62:303-310.

- Howard, R.D. 1985. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution* 39(2):260-277.
- . 1988. Sexual selection on male body size and mating behaviour in American toads, *Bufo americanus*. *Anim. Behav.* 36:1796-1808.
- Kluge, A.G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, No. 160.
- Kuramoto, M. 1986. Call structures of the rhacophorid frogs from Taiwan. *Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol., Hiroshima Univ.* 8:45-68.
- Kuramoto, M., and C.S. Wang. 1987. A new rhacophorid treefrog from Taiwan, with comparisons to *Chirixalus eifingeri* (Anura, Rhacophoridae). *Copeia*, 1987:931-942.
- Littlejohn, M.J. 1977. Long range acoustic communication in anurans : an integrated and evolutionary approach. In "The Reproductive Biology of Amphibian." D.H. Taylor and S.I. Guttman(eds.) Plenum Press, New York. pp. 263-294.
- Littlejohn, M.J., and A.A. Martin. 1964. The *Crinia laevis* complex (Anura : Leptodactylidae) in south-eastern Australia. *Australia J. Zool.* 12:70-83.
- Ludwig, J.A., and J.F. Reynolds. 1988. Part II. Spatial pattern analysis : 4. Quadrat - variance methods. In "Statistical Ecology : A Primer on Methods and Computing." John Wiley & Sons, Inc. Press, New York. pp. 41-54.
- Martin, A.A., and A.K. Cooper. 1972. The ecology of terrestrial anuran eggs, genus *Crinia* (Leptodactylidae). *Copeia*, 1972:163-168.
- Obert, H.J. 1977. Hormonal influences on calling and reproductive behavior in anurans. In "The Reproductive Biology of Amphibian." D.H. Taylor and S.I. Guttman(eds.) Plenum Press, New York. pp. 357-366.
- Okada, Y. 1966. *Fauna Japonica : Anura (Amphibia)*, Biogeog. Soc., Japan, Tokyo.
- Rabb, G.B. 1973. Evolutionary aspects of the reproductive behavior of frogs. In "Evolutionary Biology of the Amphibians : contemporary research on major problems." J.L. Vial (ed.) Missouri Press, pp. 213-227.

- Robertson, J.G. 1986. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog Uperolei arugosa. Anim. Behav. 34:763-772.
- Ryan, M.J. 1980. Female mate choice in a neotropical frog. Science 209:523-525.
- , 1985. The tungara frog : A study in sexual selection and communication. Univ. of Chicago Press, Chicago 230 pp.
- Schwartz, J.J. 1986. Male calling behavior and female choice in the neotropical treefrog Hyla microcephala. Ethology 73:116-127.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. Copeia, 1979: 297-306.
- Sullivan, B.K. 1982. Sexual selection in woodhouse's toad (Bufo woodhousei) I. Chorus organization. Anim. Behav., 31:680-686.
- , 1983. Sexual selection in woodhouse's toad (Bufo woodhousei) II. Female choice. Anim. Behav., 31:1011-1017.
- , 1987. Sexual selection in woodhouse's toad (Bufo woodhousei) III. Seasonal variation in male mating success. Anim. Behav., 35:912-919.
- Ueda, H. 1986. Reproduction of Chirixalus eiffingeri (Boettger). Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ., 8:109-116.
- Whitney, C.L., and J.R. Krebs. 1975. Mate selection in pacific tree frogs. Nature 255:325-326.
- Wells, K.D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. Anim. Behav. 25:666-693.
- Woolbright, L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibian. Am. Nat. 121:110-119.
- 莊國碩 1988 艾氏樹蛙生殖生物學之研究。國立臺灣師範大學生物研究所碩士論文。
- 張淑美 1989 白領樹蛙生殖行為之研究。國立臺灣大學動物研究所碩士論文。
- 楊懿如 1987 台北樹蛙生殖行為之研究。國立臺灣大學動物研究所碩士論文。

陽明先生年譜

統一編號：

02114783314

陽明山國家公園



圖一 實驗池



圖二 標識後的面天樹蛙



圖三 鳴叫中的樹蛙



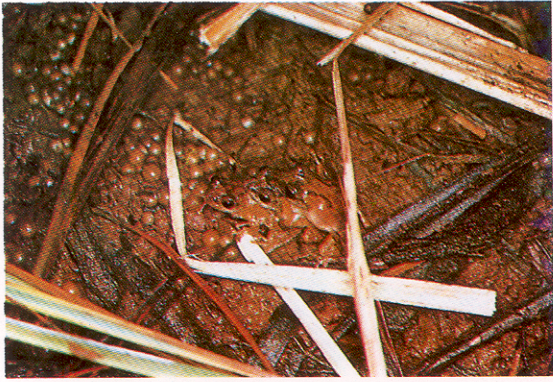
圖四 雄蛙之曬太陽行爲



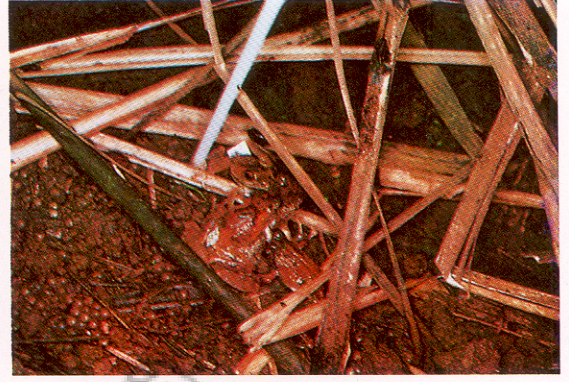
圖五 雄蛙的擒抱行爲



圖六 在月桃葉上配對的面天樹蛙



圖七 雄蛙間的彼此誤抱



圖八 雄蛙搶奪配對的行為



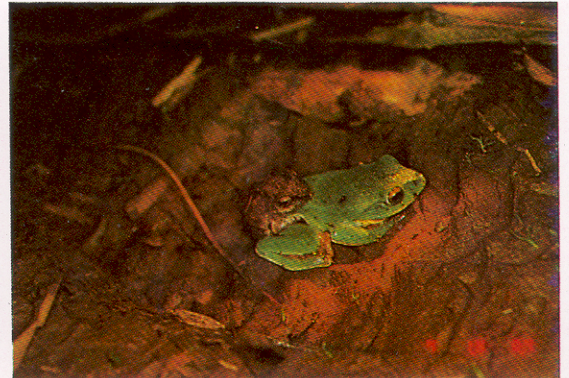
圖九 面天樹蛙配對產卵



圖十 雌蛙攪拌卵粒與泥土



圖十一 掩埋在土中或樹葉下的卵粒



圖十二 雄性面天樹蛙誤抱雄性台北樹蛙