

陽明山國家公園向天池之大型總足類動物休眠卵庫空間結構研究

陽明山國家公園管理處委託研究報告(一百零一年度)

陽明山國家公園向天池之大型鰓足

類動物休眠卵庫空間結構研究

Spatial structure of large branchiopods egg bank in

Siangtian Pond, Yang-Ming-Shan National Park

陽明山國家公園管理處委託研究報告

中華民國一百零一年十二月

陽明山國家公園向天池之大型總足

類動物休眠卵庫空間結構研究

Spatial structure of large branchiopods egg bank in

Siangtian Pond, Yang-Ming-Shan National Park

受委託者：國立台灣大學生態學與演化生物學研究所

指導教授：周蓮香

研究員：王俊傑

陽明山國家公園管理處委託研究報告

中華民國一百零一年十二月

學明一國本也

目次

表次.....	III
圖次.....	V
謝辭.....	VII
摘要.....	IX
Abstract.....	XI
第一章、緒論.....	1
第一節、研究緣起.....	1
第二節、研究目的.....	6
第二章、研究方法.....	7
第一節、研究地點.....	7
第二節、野外底質採樣.....	7
第三節、休眠卵庫的功能數量.....	8
第四節、休眠卵的孵化模式.....	12
第三章、研究結果.....	14
第一節、休眠卵庫的密度分布梯度與功能數量.....	14
第二節、休眠卵的孵化模式.....	14
第四章、討論與建議.....	20
第一節、休眠卵庫的密度分布梯度與功能數量.....	20
第二節、休眠卵的孵化模式.....	24
第三節、建議.....	30
參考文獻.....	32

陽明心學

表次

表一、湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲之平均休眠卵密度與功能數量.....15

陽明大學圖書館

學明一國本也

圖次

圖一、2010 年陽明山國家公園向天池大型鰓足類動物休眠卵的底質採樣點.....	9
圖二、湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲、與貓眼蚌蟲休眠卵的外部型態.....	11
圖三、湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲、與貓眼蚌蟲的休眠卵庫之密度分佈梯度.....	17
圖四、孵化起始時間與積水次數之間的關係.....	18
圖五、孵化率與積水次數之間的關係.....	20

陽明山國家公園

學明一國本也

謝辭

本研究得以順利進行，源自許多人的協助。感謝陽明山國家公園管理處提供研究經費，並承蒙陽明山國家公園管理處保育研究課羅課長淑英建議借用資源調查背心，約聘研究員王全田先生熱心協助業務，以及其他參與審查、期中和期末報告的所有管理處人員提供的寶貴意見；研究期間，有賴國立台灣大學生態學與演化生物學研究所的劉哲聿、林靖淳、江允芄與林明慶等學弟妹，多次隨行至向天池，協助野外調查工作，在此一併致上最高的謝意。

學明一國本

摘要

關鍵詞：湖沼枝額蟲，真湖蚌蟲，貓眼蚌蟲，休眠卵，空間結構，孵化

第一章、緒論

陽明山國家公園向天池是一種典型的暫時性水池，池中孕育著湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲等三種大型總足類動物。在不穩定的環境下，牠們利用多層殼模的休眠卵渡過乾早期，休眠卵的孵化機制與時程和該物種的族群存續之風險分擔策略有關，而休眠卵庫的空間結構也能反映當地族群的長期動態。過去向天池大型總足類動物的研究均針對自由活動階段(孵化後)進行調查，對於底質中休眠卵的研究尚付之闕如。本研究的目的包含兩個部分：(1)瞭解向天池大型總足類動物群聚休眠卵庫的密度分佈梯度與功能數量；(2)初步釐清休眠卵的孵化模式。

第二章、研究方法

(1)為瞭解向天池大型總足類動物群聚休眠卵庫的密度分佈梯度與功能數量，在向天池採取不同地區的表層底質，共計有五十八個樣點，在顯微鏡下辨識休眠卵種類、記錄數目、計算密度，並估計各個物種休眠卵庫的數量。(2)為初步釐清休眠卵的孵化模式，在實驗室內進行底質連續孵化試驗，每個採樣點隨機選取 5 g 底質，浸泡於 450 ml 去氯自來水中，控制水溫在 20 到 22 °C 之間，並維持半天照光/半天黑暗的照光週期，重複浸水/乾燥的循環直到沒有觀察到任何孵化為止，同時也進行相同樣點底質的其它十一個試驗。

第三章、研究結果

(1)發現這三種大型總足類動物休眠卵庫的分佈，彼此之間存在著不同的模式，湖沼枝額蟲主要位於向天池中三個地勢最低窪處，真湖蚌蟲集中於兩個較少植被的步道處，而貓眼蚌蟲則主要分佈在植被茂密的燈心草區。貓眼蚌蟲是向天池大型總足類動物休眠卵庫組成中的數量最優勢物種。(2)湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的孵化起始時間與累積孵化率均會隨著積水次數呈指數性減少或增加，且未有任何的貓眼蚌蟲孵化。

(1)三個物種間不同的休眠卵庫分佈模式，可以從物種特有的性成熟時間與空間利用的觀點來討論，湖沼枝額蟲可能是被動地受限於地勢最低窪處，而真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲則可能偏好不同的微棲地。(2)先行浸潤於水中會促進休眠卵進行快速且大量的孵化，可能與向天池於入秋後盛行的小規模降雨，因而維持休眠卵所處底質環境的濕度。真湖蚌蟲的批次孵化率較湖沼枝額蟲為高，可以從物種的性成熟時間與成功生殖機率進行討論，較早成熟的真湖蚌蟲有較高的生殖成功率，故其休眠卵的適應性孵化策略也可能較湖沼枝額蟲為佳。

建議、

向天池是熱門的登山健行景點之一，應針對其多樣的人為擾動、甚至是違法撈取大型總足類動物活體的行為進行嚴格管理，標明警語並加強巡邏。向天池是台灣本島唯一已知的大型總足類動物棲地，在國內大型總足類動物的生物多樣性保育與研究上有其重要且關鍵的地位，未來研究應關注在孵化機制、族群動態與分佈(微棲地偏好)，新物種與棲地的發現，以及跨物種與棲地間的比較研究。

Abstract

Key words: *Branchinella kugenumaensis*, *Eulimnadia braueriana*, *Lynceus biformis*, dormant egg, spatial structure, hatch

Chapter 1: Introduction

Three species of large branchiopods (*Branchinella kugenumaensis*, *Eulimnadia braueriana*, *Lynceus biformis*, Crustacea: Branchiopoda) live in Siangtian Pond, an ephemeral wetlands in Yang-Ming-Shan National Park. Under unpredictable weather, these animals survive and sustain by dormant eggs with multiple membranes during unfavorable periods. Their hatching mechanism and time scheme are tightly related with bet-hedging strategy on spreading the risk of abortive hatching. Moreover, the spatial structure of egg bank can reflect population dynamics in long-term process. Although the free-living stage of branchiopods had been studied systematically, the dormant stage in the sediment, however, remains unknown. The goals of this study contain (1) demonstrating the egg bank density gradients and functional sizes, and (2) preliminary clarifying the hatching patterns of the sympatric large branchiopods in Siangtian Pond.

Chapter 2: Methods

(1) For demonstrating the egg bank density gradients and functional sizes, I took superficial sediment from 58 sampling points, identified each species egg, recorded the number, calculated the density, and estimated the egg bank size. (2) To clarify the hatching patterns, five grams sediment were immersed in 450 ml dechlorinated water, maintained temperature within 20-22 °C, and kept 12-12 hrs light/dark cycle per day in each trial. Repetitive dry/wet cycle was continued until no hatch occurred in the trial. I conducted 12 hatching trial for each sampling points.

Chapter 3: Results

(1) The distribution of egg density gradient showed significant difference among these three species. *Branchinella kugenumaensis* concentrated in the three deepest places, *Eulimnadia braueriana* clumped near the two naked paths, and *Lynceus biformis* distributed around the region with dense vegetated common rush. *Lynceus*

biformis was the most abundant species in large branchiopods egg bank composition. (2) Laboratory experiments showed that both the initial hatch time and cumulative hatching rate of *B. kugenumaensis* and *E. braueriana* were exponentially decreased and increased throughout incubations, respectively. However, no *L. biformis* hatched out in all the experiments.

Chapter 4: Discussion and suggestions

(1) Different egg bank distribution patterns among species may be explained by the species-specific maturation time and spatial usage. *Branchinella kugenumaensis* was passively restricted to small area around the three deepest holes when it spawned. *Eulimnadia braueriana* and *L. biformis* may have different microhabitats preference. (2) This study indicates that pre-incubation can trigger rapid and large amount of hatching, which may be due to the frequent light rains during prevailing northeast monsoon after autumn. Hatching proportion of *E. braueriana* was higher than *B. kugenumaensis*. Combining with the differences in species-specific maturation time, the recruitment chance of *E. braueriana* should be higher, and thus adapted its hatching strategy to Siangtian Pond better than *B. kugenumaensis*.

Suggestions on management:

Siangtian Pond is one of the most famous tourism places in Yang-Ming-Shan National Park. Anthropogenic disturbances from multiple aspects may have serious threats. Collecting large branchiopods illegally should be prohibited and controlled by not only displaying a warning sign but also enhancing patrols. Until now, Siangtian Pond is the only known large branchiopods habitat in Taiwan Island, and plays a key role in the conservation as well as research of large branchiopod species diversity in our country. Future studies should focus on hatching mechanisms, population dynamics, distribution (microhabitat preference), new species and habitats describing, and comparative studies across different species and habitats.

第一章、緒論

第一節、研究緣起

大型鰓足類動物 (large branchiopods) 泛指在分類上屬於甲殼綱 (Class: Crustacea)、鰓足亞綱 (Subclass: Branchiopoda) 的動物中，體型較大且容易被肉眼觀察到的種類，包含了俗稱為豐年蟲 (或豐年蝦、仙女蝦，fairy shrimp；以及鹽鹵蟲，brine shrimp；無甲目 Order Anostraca)、蚌蟲 (或蚌蝦，clam shrimp；雙甲目 Order Diplostraca 與平尾目 Order Laevicaudata)、蝌蚪蝦 (或恐龍蝦，tadpole shrimp；背甲目 Order Notostraca) 等的甲殼綱動物，主要居住在暫時性水池 (ephemeral/temporary pool) 此類型的特殊棲地中。不同於一般水池 (或永久性水池，permanent pool) 的水體可以維持極長時間、甚至是永久性地，暫時性水池的特色在於其時常在積水期與乾涸期之間頻繁地交替，隨著池水來源的差異，如：春季的融雪^{1, 2, 3, 4, 5}、河流的季節性氾濫⁶、作物的灌溉用水⁷、或是雨水⁸等，積水的維持時間可能從數天^{8, 9}到數個月^{10, 11, 12}不等。積水期與乾涸期的時間長

¹ Daborn, G. R. 1975. Life history and energy relations of the giant fairy shrimp, *Branchinecta gigas* Lynch 1937 (Crustacea: Anostraca). *Ecology* 56: 1025-1039.

² Mossin, J. 1986. Physicochemical factors inducing embryonic development and spring hatching of the European fairy shrimp *Siphonophanes grubei* (Dybowski) (Crustacea: Anostraca). *Journal of Crustacean Biology* 6: 693-704.

³ Saiah, H. and N. Perrin. 1990. Autumnal vs spring hatching in the fairy shrimp *Siphonophanes grubii* (Dybowski) (Crustacea, Anostraca): diversified bet-hedging strategy? *Functional Ecology* 4: 769-775.

⁴ Mura, G. 2001. Life history strategy of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in Mediterranean temporary mountain pools. *Hydrobiologia* 462: 145-156.

⁵ Zarattini, P. and G. Mura. 2007. Co-occurrence of free-swimming and quiescent nauplii in a spring hatching of two *Chirocephalus diaphanus* Prévost, 1803 (Anostraca) populations from mountain pasture pools. *Crustaceana* 80: 707-715.

⁶ Eder, E. and W. Hödl. 2002. Large freshwater branchiopods in Austria: diversity, threats and conservational status. Pp. 281-289 in: Escobar-Briones, E. and F. Alvarez (eds.). *Modern Approaches to the Study of Crustacea*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

⁷ Grygier, M. J., Y. Kusuoka, M. Ida, and Lake Biwa Museum Field Reporters. 2002. Distributional survey of large branchiopods of rice paddies in Shiga Prefecture, Japan: a Lake Biwa Museum project based on lay amateur participation. *Hydrobiologia* 486: 133-146.

⁸ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

⁹ Hathaway, S. A. and M. A. Simovich. 1996. Factors affecting the distribution and co-occurrence of two southern Californian anostracans (Branchiopoda), *Branchinecta sandiegonensis* and *Streptocephalus woottoni*. *Journal of Crustacean Biology* 16: 669-677.

¹⁰ Mura, G. 1991. Life history and interspecies relationships of *Chirocephalus diaphanus* Prévost and *Tanymastix stagnalis* (L.), (Crustacea, Anostraca) inhabiting a group of mountain ponds in Latium, Italy. *Hydrobiologia* 212: 45-59.

¹¹ Mura, G., G. Fancello and S. Di Giuseppe. 2003. Adaptive strategies in populations of *Chirocephalus diaphanus* (Crustacea, Anostraca) from temporary waters in the Reatine Apennines (Central Italy). *Journal of Limnology* 62: 35-40.

短，對於居住在暫時性水池中的生物，特別是居留型的水生大型總足類動物而言，產生關鍵且強大的演化選汰壓力。

面對棲息環境的隨機性(stochasticity)，大型總足類動物已經演化出許多特殊的方式去適應，其中最重要的包含在積水期內快速地生長、成熟並完成生殖的生活史 (life history)，與製造休眠卵(dormant egg)等機制^{13, 14, 15, 16, 17}。產下可以承受不利環境條件的休眠卵，對於淡水生態系中的甲殼類動物是種至關重要的適應機制，特別是棲息於較極端的暫時性水池中的大型總足類動物；藉由休眠卵的形式，胚胎可以度過高或低溫、乾涸等不利成體存活的時期，並等待下一次適合完成生命週期的環境條件到來^{18, 19, 20, 21, 22, 23, 24}。

在休眠卵被產下以後，從同一個世代(clutch)、甚至是由同一隻雌蟲的同一批子代(brood)而來的休眠卵，也不會在某次單一個積水期內完全孵化，而是分散在數次積水期、部分且連續性的孵化；這種非同步地逐步梯次性孵化現象，被認為是大型總足類動物為了適應暫時性水池所演化出來的風險分擔策略

¹² Maffei, C., D. Vagaggini, P. Zarattini and G. Mura. 2005. The dormancy problem for Crustacea Anostraca: A rigorous model connecting hatching strategies and environmental conditions. *Ecological Modelling* 185: 469-481.

¹³ Hildrew, A. G. 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54: 99-110.

¹⁴ Hamer, M. L. and C. C. Appleton. 1991. Life history adaptations of phyllopod in response to predators, vegetation, and habitat duration in north-eastern Natal. *Hydrobiologia* 212: 105-116.

¹⁵ Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

¹⁶ Weeks, S. C., V. Marcus and S. Alvarez. 1997. Notes on the life history of the clam shrimp, *Eulimnadia texana*. *Hydrobiologia* 359: 191-197.

¹⁷ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

¹⁸ Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* 320: 1-14.

¹⁹ Hairston, N. G., Jr. and C. E. Cáceres. 1996. Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320: 27-44.

²⁰ Hairston, N. G., Jr. and C. E. Cáceres. 1996. Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320: 27-44.

²¹ Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

²² Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.

²³ Hulsmans, A., S. Bracke, K. Moreau, B. J. Riddoch, L. De Meester, and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571: 123-132.

²⁴ Schönbrunner, I. M. and E. Eder. 2006. pH-related hatching success of *Triops cancriformis* (Crustacea : Branchiopoda : Notostraca). *Hydrobiologia* 563: 515-520.

(bet-hedging/risk spreading strategy)^{25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32}，目的在於降低無效孵化(abortive hatch)的傷害，避免全數休眠卵均孵化，但在該次積水期結束前卻因為沒有任何個體能達到性成熟並產下休眠卵，而導致當地族群滅絕的情形。因此，尚未孵化的休眠卵便會在棲地的底質中累積形成世代重疊的休眠卵庫(egg bank)，藉由休眠(dormancy)的形式維持棲息在當地環境的生物群聚之多樣性^{6, 33}。

休眠卵庫在一個暫時性水池中的空間結構(spatial structure)，不論是水平或是垂直面向，都能夠反應出大型總足類動物在棲地內的長期族群動態結果(long-term population dynamics)。許多因子，諸如：產下休眠卵的時間、地點、數量，或是孵化、老化、死亡、傳播等造成的休眠卵庫消耗，彼此之間經過長期的消長、平衡後，決定了休眠卵庫的空間結構分佈³⁴；可能影響到上述諸多因子的環境因子，如：積水期長短、積水頻率、有效積水期(即大型總足類動物可以在該次積水期內至少產下一批休眠卵)出現的機率等，都可能導致各個棲地內特定的休眠卵庫空間結構特色，特別是當具有不同的生活史策略或孵化機制的多種大型總足類動物同域共存時，休眠卵庫的空間結構便有可能是生態棲位分化(niche differentiation)的起因或結果。除此之外，休眠卵的孵化模式，如：孵化起始時間、數量與比例等，對於大型總足類動物在各個暫時性水池的適應，也扮演了極重要的角色：何時準備進入休眠？何時中止休眠而開始孵化？都是影響族群

²⁵ Saiah, H. and N. Perrin. 1990. Autumnal vs spring hatching in the fairy shrimp *Siphonophanes grubii* (Dybowski) (Crustacea, Anostraca): diversified bet-hedging strategy? *Functional Ecology* 4: 769-775.

²⁶ Simovich, M. A. and S. A. Hathaway. 1997. Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology* 17: 38-44.

²⁷ Menu, F., J.-P. Roebuck and M. Viala. 2000. Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *The American Naturalist* 155: 724-734.

²⁸ Schwartz, S. S. and D. G. Jenkins. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34: 3-8.

²⁹ Mura, G. 2001. Life history strategy of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in Mediterranean temporary mountain pools. *Hydrobiologia* 462: 145-156.

³⁰ Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

³¹ Ripley, B. J., J. Holtz, and M. A. Simovich. 2004. Cyst bank life-history model for a fairy shrimp from ephemeral ponds. *Freshwater Biology* 49: 221-231.

³² Maffei, C., D. Vagaggini, P. Zarattini and G. Mura. 2005. The dormancy problem for Crustacea Anostraca: A rigorous model connecting hatching strategies and environmental conditions. *Ecological Modelling* 185: 469-481.

³³ Hairston, N. G., Jr., R. A. Van Brunt, C. M. Kearns and D. R. Engstrom. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76: 1706-1711.

³⁴ Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 87-95.

能否成功存續的關鍵。

過去在陽明山國家公園向天池大型鰓足類動物的調查中，已經針對生活史策略(life history strategy)³⁵、族群動態³⁶、種類鑑定³⁷、以及群聚生態³⁸等進行系統性的調查與研究，近年來也陸續在國際期刊發表了三篇論文^{39, 40, 41}。第一篇的研究成果，源自於生活史策略與族群動態的調查³⁵，依據體長與生殖的發育過程，指出向天池中的湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa 1985)族群，表現出兩種類型的生長模式，分別是定型生長(determinate growth)與未定型生長(indeterminate growth)，這兩種生長模式與積水期的持續時間有著高度的相關性，推論此乃讓湖沼枝額蟲族群在向天池中長期存續的適應策略。第二篇的研究焦點為族群動態³⁶，從先前的生活史策略研究中已經知道湖沼枝額蟲的性成熟時間與雌蟲的抱卵數，由族群的數量與性別比例，可估計在每次積水期內，每個批次孵化出的族群可以產下多少顆休眠卵，進而推估湖沼枝額蟲族群平均的生殖適度(reproductive fitness)是 2.05，即每個由休眠卵孵化的個體平均可產生 2.05 顆休眠卵回到休眠卵庫中，顯示出湖沼枝額蟲在向天池的存續目前尚未面臨迫切危機⁴²。第三篇擴大焦點為群聚生態³⁸，研究向天池共域的三種大型鰓足類動物：湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲(*Eulimnadia braueriana* Ishikawa 1985)與貓眼蚌蟲(*Lynceus biformis*, Ishikawa 1985)，種間表現出明顯的空間分佈棲位分化(spatial niche differentiation)現象，即當其中一個物種在某個區域有較高的密度時，另外兩個物種則通常只有較少的個體數，而這種現象無論是在垂直或水平的面向都很明顯，

³⁵ 周蓮香，黃祥麟。2004。陽明山國家公園湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)之生活史研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 42。

³⁶ 黃祥麟，周蓮香。2005。陽明山國家公園湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)族群生態研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 39。

³⁷ 周蓮香，黃婉萍，黃祥麟。2006。陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 59。

³⁸ 周蓮香，黃婉萍，王俊傑。2008。陽明山國家公園向天池鰓足類動物的群聚生態研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 54。

³⁹ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

⁴⁰ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2011. Reproductive potential of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis*, in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 31: 254-259.

⁴¹ Wang, C.-C., S.-L. Huang, W.-P. Huang, and L.-S. Chou. 2012. Spatial niche differentiation of sympatric Branchiopoda in a highly unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 32: 39-47.

⁴² Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2011. Reproductive potential of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis*, in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 31: 254-259.

不過穩定的垂直分化應與食性有關，而水平分化則為動態的隨機熱點分佈。推測這三種共域的大型總足類動物，可能是藉由空間利用的差異，減少種間競爭 (interspecific competition) 的壓力⁴³。

雖然上述的研究已經針對大型總足類動物的自由活動階段(active/free-living stage)進行系統性的調查，然而對於位於底質中的休眠階段：休眠卵的相關研究，仍舊付之闕如。綜合過去的生活史策略、族群動態以及群聚生態調查等可能影響休眠卵庫空間結構的因子，向天池的三種大型總足類動物群聚之休眠卵庫空間結構分佈的研究已經從 2010 年開始進行⁴⁴，而孵化模式的初步研究也已從 2011 年著手設計⁴⁵。因此，本研究的主要目的，在於：(一)瞭解向天池大型總足類動物群聚休眠卵的密度分佈梯度(density gradient)與功能數量(functional size)；(二)初步釐清休眠卵的孵化模式。

⁴³ Wang, C.-C., S.-L. Huang, W.-P. Huang, and L.-S. Chou. 2012. Spatial niche differentiation of sympatric Branchiopoda in a highly unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 32: 39-47.

⁴⁴ Wang, C.-C. and L.-S. Chou. 2011. Egg distribution of three sympatric branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in Siangtian Pond at northern Taiwan. *The 7th International Large Branchiopods Symposium*, Sep. 7-12, p. 9, Taipei, Taiwan. 5

⁴⁵ Wang, C.-C. and L.-S. Chou. 2012. Terminating dormancy: preliminary study on hatching patterns of sympatric branchiopods in Siangtian Pond at northern Taiwan. *Workshop on Freshwater Invertebrates of Southeast Asia: Biodiversity and Origin*. Mahasarakham, Thailand.

第二節、研究目的

- 一、瞭解向天池大型總足類動物群聚休眠卵的密度分佈梯度與功能數量。
- 二、初步釐清向天池大型總足類動物群聚休眠卵的孵化模式。



第二章、研究方法

第一節、研究地點

向天池位於大屯火山群的西側、向天山的火山口，海拔 818 公尺(GPS 座標：北緯 25 度 10 分 26 秒，東經 121 度 29 分 56 秒)，是一個典型的暫時性水池，直徑大約 100 公尺，池中心與邊緣分別以燈心草(*Juncus effuses*)與芒草(*Miscanthus sinensis*)為優勢植物，平時呈現乾涸狀態，然而通常在颱風、梅雨鋒面或東北季風鋒面過境等造成的短期內大規模降雨之後，則可能形成一個直徑超過 80 公尺，深度達 4 公尺以上的水池，水體的體積與深度隨著降雨的多寡與時間而有明顯的變化。由於底質的滲漏性極高，池水水位以每天約 32 公分的速率下降，若沒有持續的降雨補充，池水將於二到三週內完全乾涸；偶發的大規模降雨若發生在池水正在減退或即將乾涸之際，向天池則會被雨水再次充填，導致積水期被延長，甚至可以維持超過一個月。綜合而言，向天池是一個積水期高度隨機的暫時性水池，即具有高度不可預期的積水出現時間與高度不穩定的積水維持時間^{46, 47, 48}；雖然具有頗大的水體，積水期卻是相對較短的。

第二節、野外底質採樣

底質採集已於 2010 年 5 月 17 日至 19 日之間進行，彼時的向天池自 2009 年最後一次成功的積水期以來，已經經歷過約十個月的乾涸期。採樣點則選取積水深度不超過 3 公尺時、池水所浸潤區域內的底質，此範圍是依照池水水位下降速率(每天約 32 公分)與最晚成熟的湖沼肢額蟲族群平均性成熟時間(約 9 到 12 天)而定，換算得水深約為 3 公尺積水區域內的大型鰓足類動物群聚休眠卵之核心分佈區域。採取底質時，只取最表層、通常也是活性休眠卵(viable egg)在休眠卵庫

⁴⁶ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

⁴⁷ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2011. Reproductive potential of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis*, in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 31: 254-259.

⁴⁸ Wang, C.-C., S.-L. Huang, W.-P. Huang, and L.-S. Chou. 2012. Spatial niche differentiation of sympatric Branchiopoda in a highly unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 32: 39-47.

中的主要分佈範圍^{49, 50, 51, 52}，長、寬、深分別是 20 cm、20 cm、5 cm 的底質取樣大小；每個採樣點的 GPS 座標也同時被記錄(Garmin, Dakota 20)。總共採取了 58 個採樣點，總面積為 2.32 平方公尺，約占選取的採樣區域(最大水深 3 公尺的積水範圍，約等於 7177.2 平方公尺⁵³)的 0.03%(圖一)。採集各個採樣點之底質，經過常溫乾燥、去除植物碎屑等、秤重，以封口袋密封後，室溫下保存於完全黑暗的環境中。

第三節、休眠卵庫的功能數量

每次從一個採樣點的底質中隨機取 0.5 公克，放置於解剖顯微鏡(Leica, MZ 125)下直接辨識湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲的休眠卵外部型態，並同時計數。在向天池中同域共存的三種大型總足類動物，其休眠卵各具有截然不同的外部型態特徵，可以清楚區分(圖二)。湖沼枝額蟲的休眠卵呈球形，表面有許多不規則的多邊形凹陷，尺寸是三種大型總足類中最大的(圖二-1)；真湖蚌蟲的休眠卵呈短圓柱狀，其中一端略呈圓弧形，另一端則相對扁平，且所有面向均有數條脊平行排列(圖二-2)；貓眼蚌蟲的休眠卵近乎完美圓球形，表面排列著緻密的微小突起物，大小則是三種中最小的(圖二-3)。

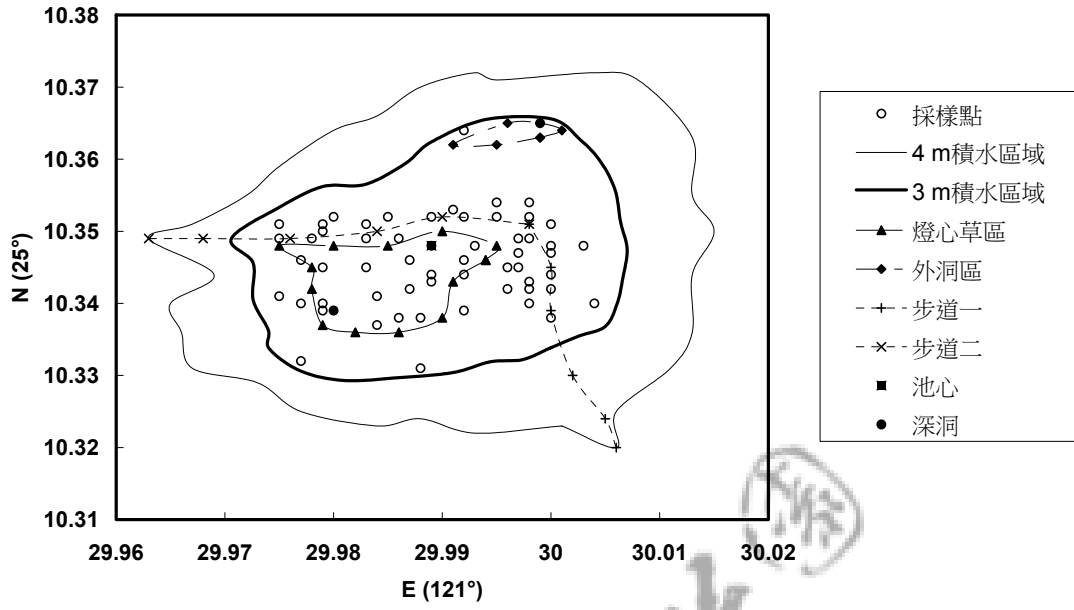
⁴⁹ Marcus, N. H., R. Lutz, W. Burnett, and P. Cable. 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39: 154-158.

⁵⁰ Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

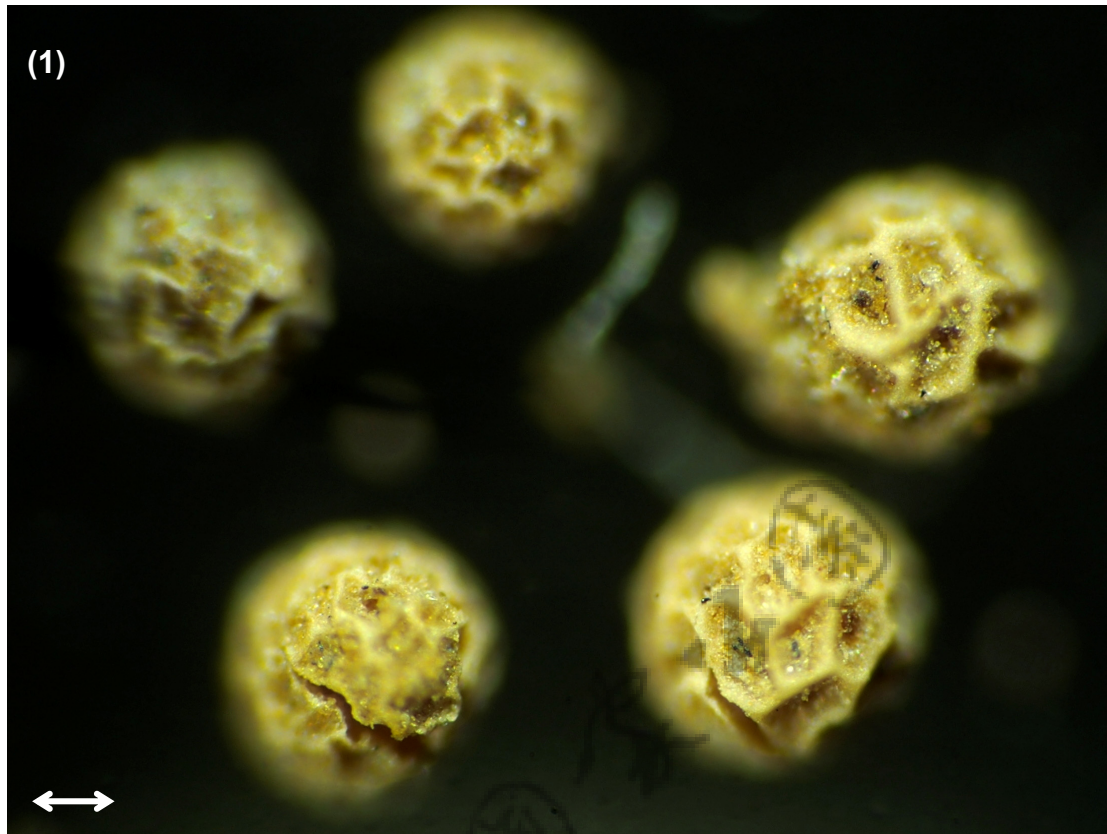
⁵¹ Mura, G. 2005. Cyst distribution and hatching pattern of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in an experimental undisturbed pool. *International Review of Hydrobiology* 90: 277-291.

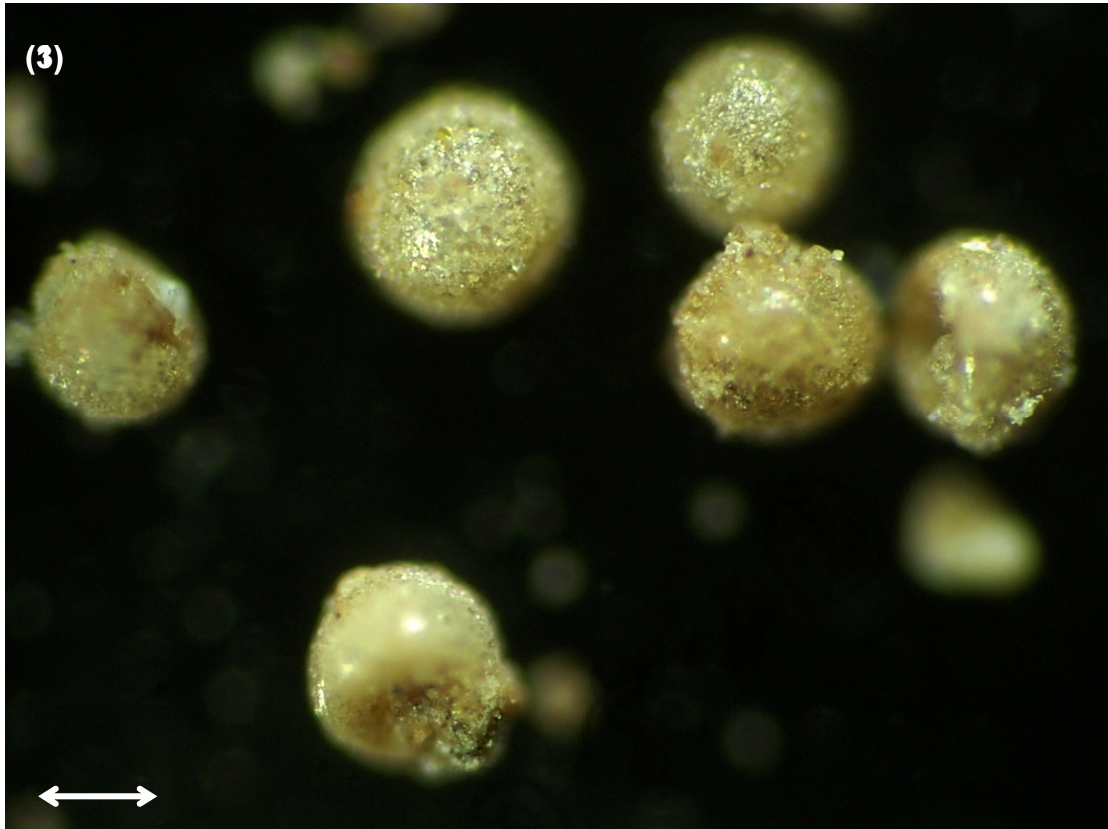
⁵² Hulsmans, A., S. Bracke, K. Moreau, B. J. Riddoch, L. De Meester, and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571: 123-132.

⁵³ 黃祥麟，周蓮香。2005。陽明山國家公園湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)族群生態研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 39。



圖一、2010 年陽明山國家公園向天池大型總足類動物休眠卵的底質採樣點。圖中黑色粗框所圍的範圍(3 m 積水區域)即是底質採樣的核心區域。





圖二、(1)湖沼枝額蟲、(2)真湖蚌蟲、與(3)貓眼蚌蟲休眠卵的外部型態。圖左下角的白色雙箭頭代表 0.1 mm 的比例尺大小。

為了避免破壞被埋藏在較大底質顆粒中的休眠卵，不會將這些底質顆粒打碎成較小的顆粒，而只計數至少有部分露出、故能被正確鑑定的休眠卵；此種方式雖然可能會導致低估休眠卵庫數量，但卻不會影響到本研究的目的：休眠卵的功能數量(functional egg bank size)，因為被淹埋在底質深處的休眠卵無法感應到外界訊號，因而無法孵化，無助於族群在棲地的存續⁵⁴，只有能孵化的休眠卵才是底質的休眠卵庫中真正對族群有貢獻的部分。上述的休眠卵計數方式會重複九次，直到每個採樣點總共累積計數 5 g 底質中的休眠卵數為止。

每個採樣點中，各個大型總足類動物在每 0.5 g 底質中的平均數量($e_{b,s}$)可被直接計算而得，其中 b 代表大型總足類動物物種，而 s 則代表第 s 個採樣點；每個採樣點的休眠卵密度($d_{b,s}$ ，單位：休眠卵數/m²)，可以依下列公式計算：

$$d_{b,s} = \frac{2 \times e_{b,s} \times w_s}{0.04} \quad (1),$$

其中， w_s 代表第 s 個採樣點的底質重量(g)。每個物種休眠卵的功能數量(E_b)便可以依下列公式計算：

$$E_b = \overline{D}_b \times A \quad (2),$$

$$\overline{D}_b = \frac{\sum_{s=1}^{58} d_{b,s}}{58} \quad (3),$$

其中， \overline{D}_b 與 A 分別代表各物種的平均休眠卵密度(休眠卵數/m²)與最大水深 3 公尺的積水面積(約等於 7177.2 平方公尺⁵⁵)。

第四節、休眠卵的孵化模式

為了初步釐清各種總足類動物休眠卵的孵化模式，從五十八個底質採樣點中，隨機選取四個採樣點之底質進行孵化實驗。每個採樣點隨機選取 5 g 底質，浸泡於 450 ml、曝氣一天以上的去氣自來水中，水溫控制在 20 到 22 °C 之間，以 23 W 日光燈泡(Philips)每日維持半天照光/半天黑暗的照光週期；每個採樣點總共進行十二次孵化試驗(trial)。每天計數各物種的孵化個體數($h_{b,s,h}$ ， b ：大型總

⁵⁴ Gyllström, M. and L.-A. Hansson. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* 66: 274-295.

⁵⁵ 黃祥麟，周蓮香。2005。陽明山國家公園湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)族群生態研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 39。

足類動物物種， s ：第 s 個採樣點， h ：第 h 次浸泡於水中)，並持續一週；之後將水移除，並將底質放置於相同環境下一週，使其完全乾燥。持續進行上述的浸水/乾燥循環(積水次數， IE_n ； n ：第 n 次積水)，重複直到在該次的實驗內沒有任何的無節幼體(nauplius)孵化為止。在此部份的研究中，只探討休眠卵庫中具活性、可孵化(viable)的部份，不包含未孵化部份的休眠卵之檢視與分析，並假設所有具活性的休眠卵均於重複的浸水/乾燥循環中孵化。最終總共完成了兩百六十二次的試驗($n = 262$)。

在所有的試驗中，均未觀察到任何的貓眼蚌蟲成功孵化。因此，以下僅針對湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的資料進行分析。孵化起始時間(h_i)定義為觀察到新孵化無節幼體的第一天。每次孵化實驗中，休眠卵的批次孵化率($\eta_{b,s,h}$)可以依照下列公式計算：

$$\eta_{b,s,h} = \frac{h_{b,s,h}}{\sum_{h=1}^n h_{b,s,h}} \quad (4);$$

其中， $\sum_{i=1}^n h_{b,s,i}$ 是隨著積水次數累加而得之累積孵化率(h_c)。孵化起始時間(h_i)、累積孵化率(h_c)與積水次數(IE_n)之間的關係以 General linear model (GLM) 進行檢驗，而種間孵化起始時間(h_i)與批次孵化率($\eta_{b,s,h}$)的差異則以 Kruskal-Wallis test 進行檢驗。

第三章、研究結果

第一節、休眠卵庫的密度分佈梯度與功能數量

表一為湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲的平均休眠卵密度(\overline{D}_b ，休眠卵數/ m^2)與功能數量(E_b)；從表中可以發現，貓眼蚌蟲的休眠卵庫功能數量約是湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的一個數量級之多(十倍)，表示貓眼蚌蟲的休眠卵是向天池之大型鰓足類動物休眠卵庫組成中的數量最優勢物種。

這三種共域大型鰓足類動物在向天池的休眠卵庫之密度($e_{b,s}$)分佈梯度存在著種間差異(圖三)。湖沼枝額蟲的休眠卵主要分佈在向天池最深的三個凹洞處，分別是圖一中所標示的池心、深洞與外洞區，均為直徑約 0.5-1 m 的小凹陷(圖三-1)；真湖蚌蟲的休眠卵集中於兩條植被較稀疏的步道處，特別是圖一中標示之東西向的步道二邊緣側(圖三-2)；貓眼蚌蟲的休眠卵則較廣布於向天池，從核心區域的中心到邊緣均有一定數量分佈，而以步道二的南側、圖一中標示之燈心草區有較高的密度(圖三-3)。

第二節、休眠卵的孵化模式

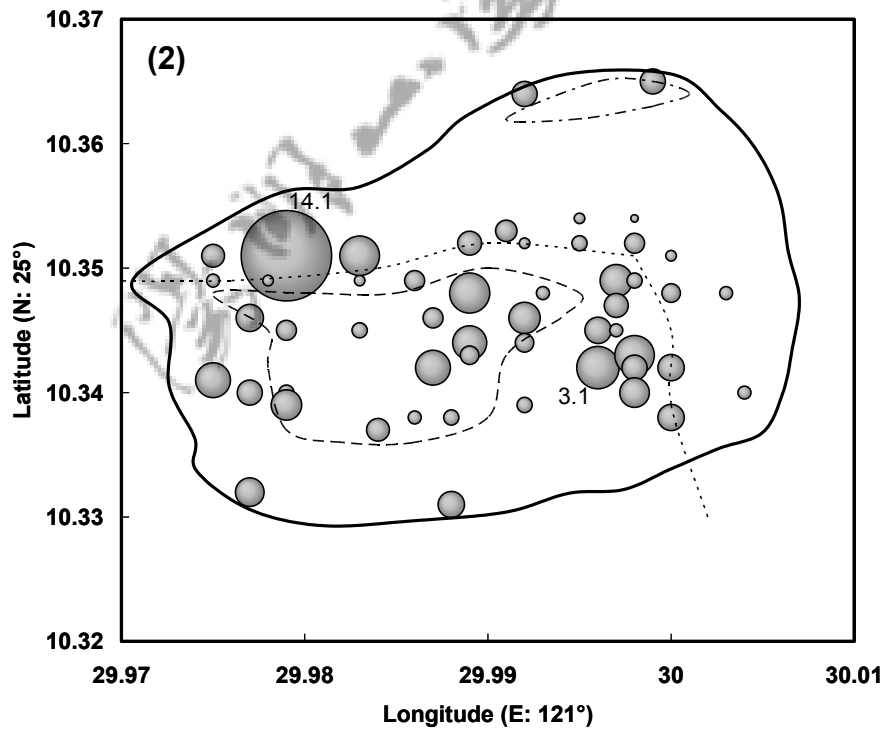
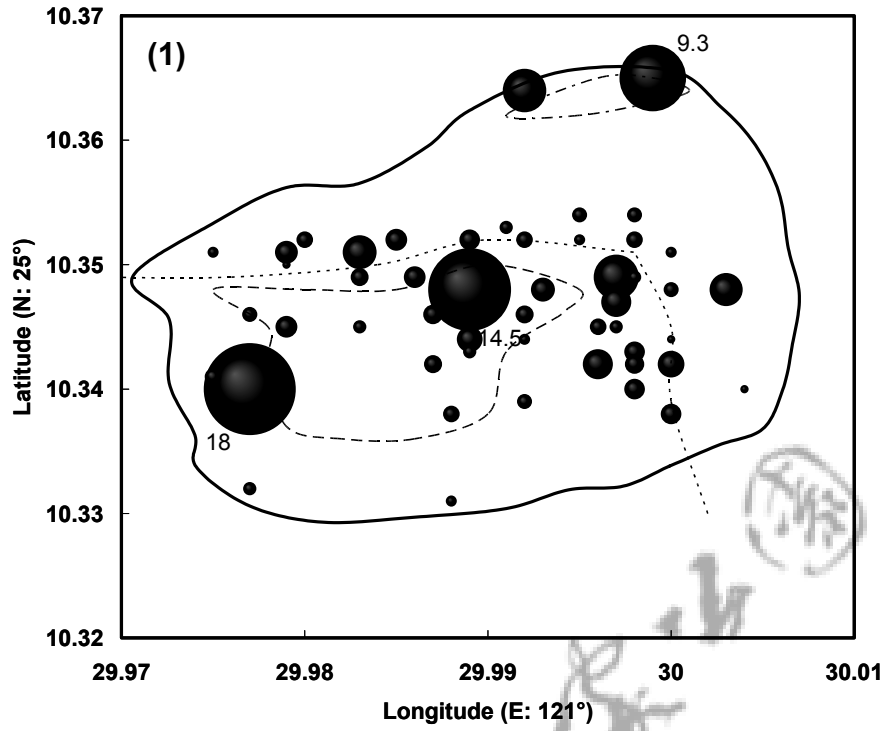
圖四為孵化起始時間(h_i)與積水次數(IE_n)之間的關係。湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲均會隨著積水次數，呈顯著地指數性減少(General linear model, GLM, $r^2 = 0.31$ and 0.36 , $p < 0.01$ and 0.001 ，前為湖沼枝額蟲，後為真湖蚌蟲)。孵化起始時間(h_i)在種間沒有顯著差異(Kruskal-Wallis, $U = 3623.5$, $p = 0.5$)。

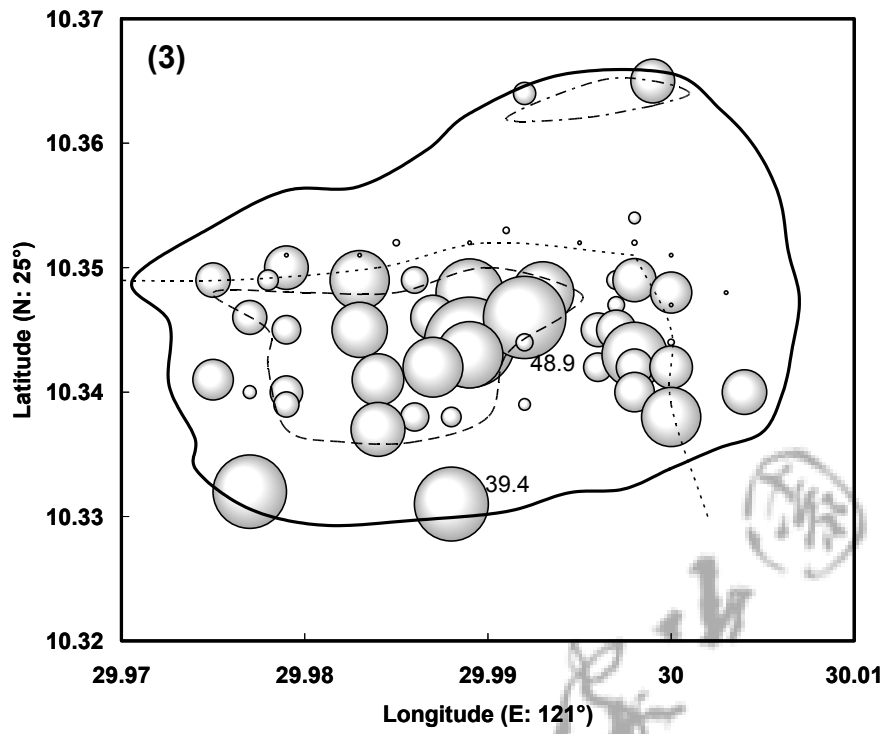
在累積孵化率(h_c)的部分，湖沼枝額蟲(GLM, $r^2 = 0.74$, $p < 0.001$)與真湖蚌蟲(GLM, $r^2 = 0.81$, $p < 0.001$)均會隨著積水次數(IE_n)，呈顯著地指數性增加(圖五)。每次試驗中的批次孵化率($\eta_{b,s,h}$)在種間有顯著差異(Kruskal-Wallis, $U = 2237$, $p < 0.01$)；真湖蚌蟲表現出較湖沼枝額蟲為高的批次孵化率(中位數 median = 16.7 % and 0 %，前為真湖蚌蟲，後為湖沼枝額蟲)。

表一、湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲之平均休眠卵密度(\overline{D}_b)與功能數量(E_b)。

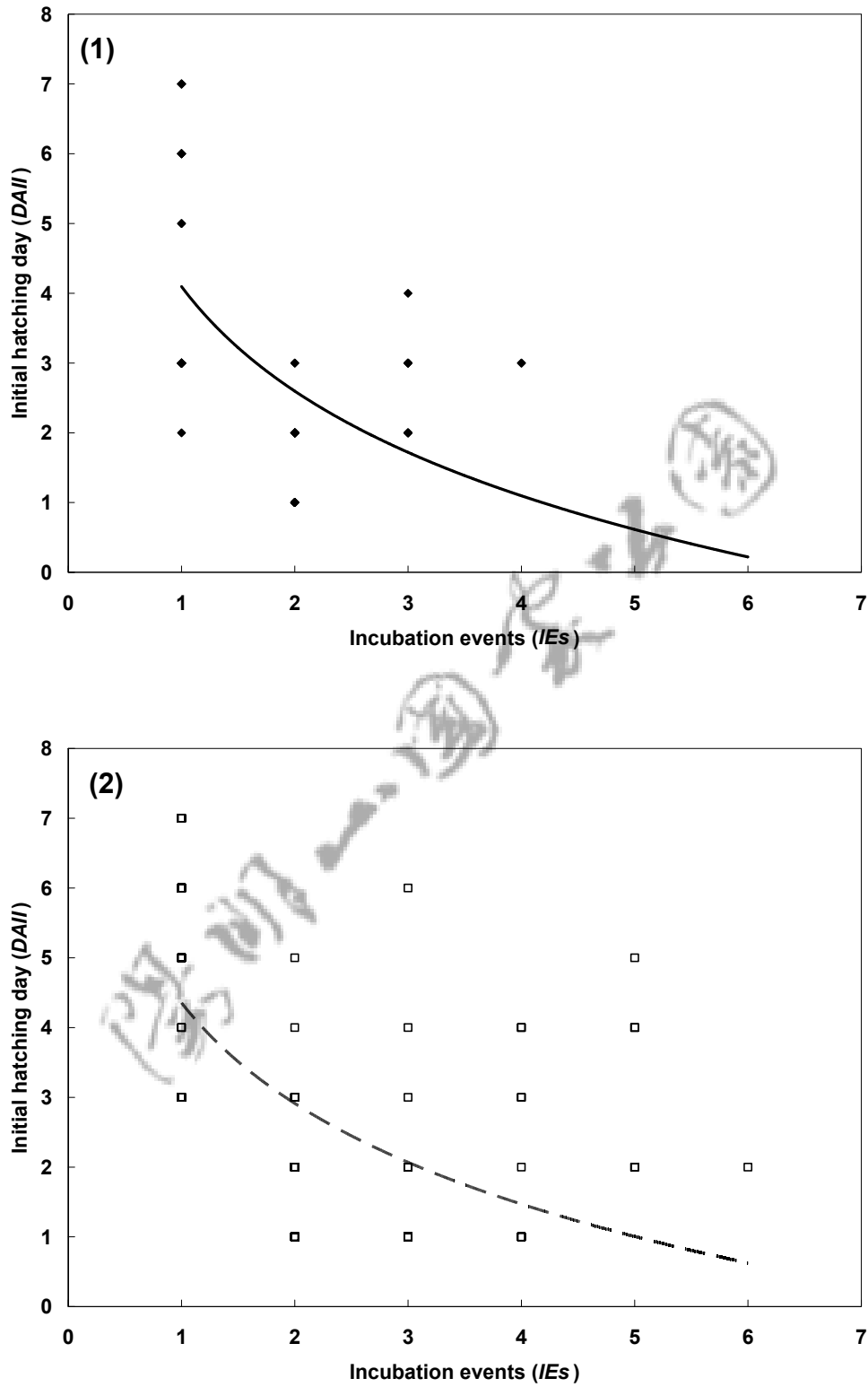
	湖沼枝額蟲	真湖蚌蟲	貓眼蚌蟲
平均休眠卵密度 (\overline{D}_b)	29,514 (\pm 26,539)	31,969 (\pm 30,626)	241,184 (\pm 72,918)
功能數量 (E_b)	2.1×10^8	2.3×10^8	1.7×10^9

陽明交通大學

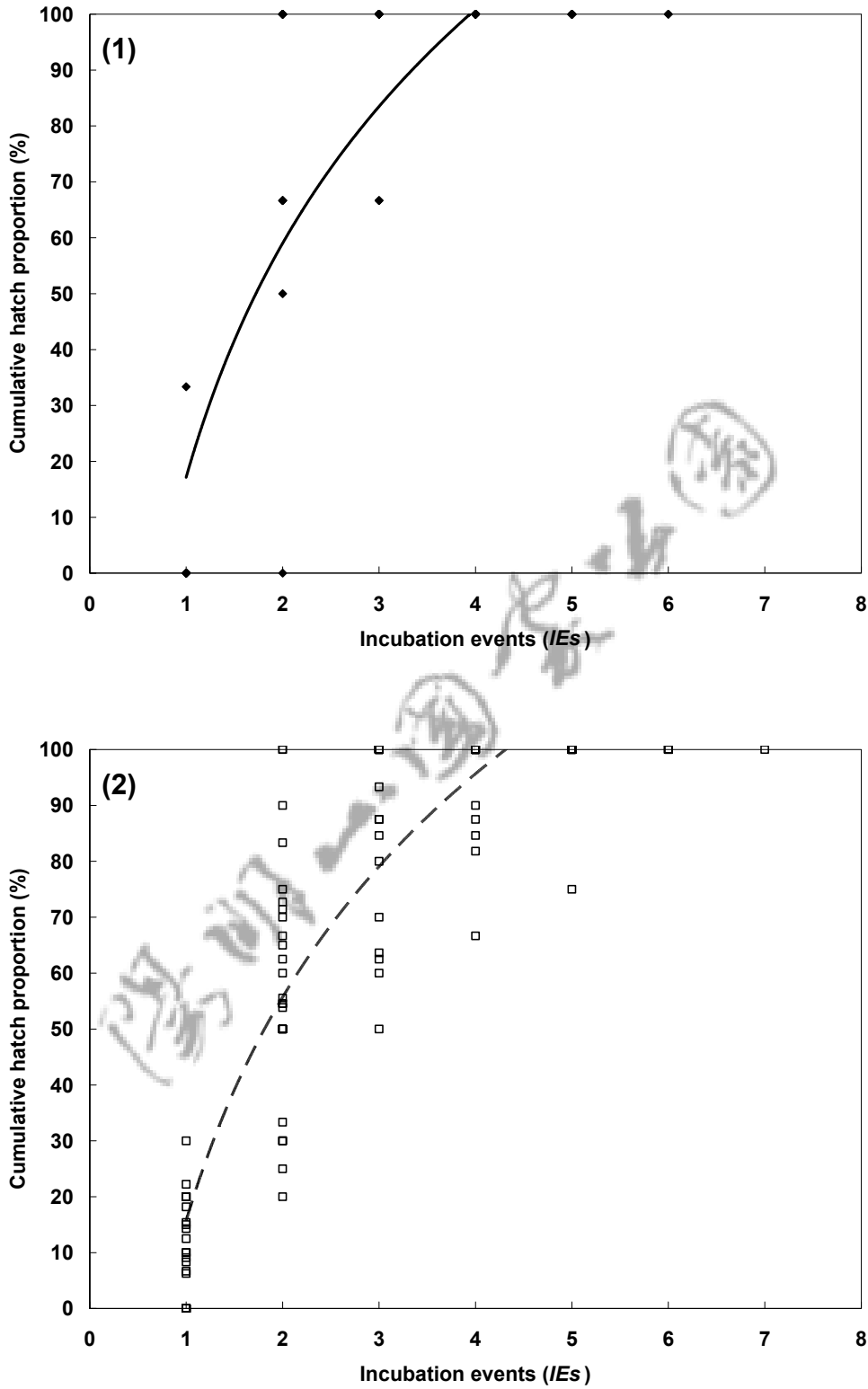




圖三、(1)湖沼枝額蟲、(2)真湖蚌蟲、與(3)貓眼蚌蟲的休眠卵庫之密度($e_{b,s}$)分佈梯度。圖中黑色粗框所圍的範圍(3 m 積水區域)即是底質採樣的核心區域，而數字表示部分採樣點的休眠卵密度。



圖四、孵化起始時間(h_i)與積水次數(IE_n)之間的關係：(1)為湖沼枝額蟲；(2)真湖蚌蟲。圖中的黑線為資料的最適回歸曲線。



圖五、孵化率($\eta_{b,s,h}$)與積水次數(IE_n)之間的關係：(1)為湖沼枝額蟲；(2)真湖蚌蟲。圖中的黑線為資料的最適回歸曲線。

第四章、討論與建議

第一節、休眠卵庫的密度分佈梯度與功能數量

大型總足類動物透過休眠卵的製造，在棲地的底質中累積形成休眠卵庫，幫助族群度過環境條件不利的時期^{56, 57}。由於休眠卵庫的空間結構反映出當地族群長期動態的結果，瞭解休眠卵庫的分佈與數量將能提供研究人員評估大型總足類動物族群在原生暫時性水池之存續狀況的機會，對於水域環境的保育，特別是陸域池塘與湖泊的生物多樣性，也有正向助益⁵⁸。不同於其它研究多僅採樣一個或數個樣點^{59, 60, 61}，本研究利用更多分佈於休眠卵庫核心區域的採樣點設計，將能提供更好的評估休眠卵庫數量之精確度與密度分佈梯度之解析度，以期能確切反映出休眠卵庫在表層底質的分佈熱區(hotspot)。雖然不將較大的底質顆粒打碎並尋找埋藏於其中的休眠卵，而只計數至少有些許露出的部分，可能會導致低估休眠卵庫的數量，但是運用此種方式所得到的結果，卻能更接近「活性休眠卵庫」的真實數量，也更能反映出當地族群的存續狀況^{62, 63}。因此，本研究的方法應能做為評估與長期監測休眠於暫時性濕地的大型總足類動物休眠卵庫之功能數量與密度分佈梯度的標準流程。

本研究估算出湖沼枝額蟲的平均休眠卵密度(\overline{D}_b)為 29,514 ($\pm 26,539$)/m²，此

⁵⁶ Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 2000. Egg bank dynamics in anostracan desert rock pool populations (Crustacea: Branchiopoda). *Archiv für Hydrobiologie* 148: 71-84.

⁵⁷ Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

⁵⁸ Obregón-Barboza, H., A. M. Maeda-Martínez, H. García-Velazco and H. J. Dumont. 2002. *Branchinecta oterosanvicentei* n. sp (Branchiopoda : Anostraca), a new fairy shrimp from the Chihuahuan desert, with a proposal for the conservation of the Branchinectidae of Mexico. *Hydrobiologia* 467: 45-56.

⁵⁹ Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.

⁶⁰ Hulsmans, A., S. Bracke, K. Moreau, B. J. Riddoch, L. De Meester, and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571: 123-132.

⁶¹ Vanschoenwinkel, B., M. Seaman and L. Brendonck. 2010. Hatching phenology, life history and egg bank size of fairy shrimp *Branchipodopsis* spp. (Branchiopoda, Crustacea) in relation to the ephemerality of their rock pool habitat. *Aquatic Ecology* 44: 771-780.

⁶² Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

⁶³ Hulsmans, A., K. Moreau and L. De Meester. 2007. Direct and indirect measures of dispersal in the fairy shrimp *Branchipodopsis wolfi* indicate a small-scale isolation-by-distance pattern. *Limnology and Oceanography* 52: 676-684.

數值符合且坐落在先前向天池湖沼枝額蟲生殖潛力研究的數值範圍內，該研究指出湖沼枝額蟲每個世代的平均生產力約為 10,631~37,425(休眠卵/ m²)⁶⁴；兩個獨立研究中出現如此相近的休眠卵庫密度，意味著休眠卵不會在底質中持續而大量的累積，一些因素，包含：無效孵化(abortive hatch)、老化、死亡、傳播等，都可能消耗休眠卵，而休眠卵在長期族群動態之下的製造與消耗之間的消長，導致休眠卵庫數量趨於穩定的動態平衡，約等同於一個世代(cohort)的批次生產力(clutch size)。另一方面，貓眼蚌蟲是向天池大型總足類動物休眠卵庫組成中數量最優勢的物種，但是本研究的方法無法得知此結果導因於何種物種相關的生物因子之差異，諸如：生殖成功率、生殖力、掠食壓力、族群歷史等。貓眼蚌蟲在近年來的向天池積水期野外調查中往往是數量上佔優勢的物種，可能得利於夏、秋之際較豐沛的雨量與較長的積水期，然而有待更多貓眼蚌蟲的詳細生活史與族群動態的研究去驗證。

除了休眠卵庫的功能數量以外，空間結構也是大型總足類動物適應當地環境的重要策略之一。兩種休眠卵的分佈模式：中心(深水域)或邊緣(淺水域)分佈，已經被其它研究證實，且分別被歸因為被動^{65, 66}與主動^{67, 68, 69}的機制。中心分佈的休眠卵，起因於當族群達性成熟時，池水已經消退到僅存的中心、深水區域，因而限制了產卵區域；族群被動地受限於僅存的水域，因此被歸類於被動機制。至於另外一種情況，休眠卵分佈於邊緣的淺水區域中，則主要導因於成體主動地選擇淺水域產卵，或者是產下的休眠卵漂浮於水表，因而被盛行風吹到池邊；上述的休眠卵邊緣分佈被認為是一種適應性策略，以確保休眠卵能夠在降雨較充沛、涵蓋較大水域範圍之積水期內孵化^{70, 71, 72}。然而，本研究中並沒有發現向

⁶⁴ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2011. Reproductive potential of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis*, in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 31: 254-259.

⁶⁵ Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

⁶⁶ Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.

⁶⁷ Hildrew, A. G. 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54: 99-110.

⁶⁸ Thiéry, A. 1997. Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* 359: 177-189.

⁶⁹ Mura, G. 2005. Cyst distribution and hatching pattern of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in an experimental undisturbed pool. *International Review of Hydrobiology* 90: 277-291.

⁷⁰ Hildrew, A. G. 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda:

天池這三種大型總足類動物的休眠卵有任何明顯的中心或邊緣分佈的現象，推測可能是向天池不均勻的地形導致。向天池的中心(池心)並不是池中唯一的最低點，其它兩個位置(分別稱為「深洞」與「外洞」)同樣均為最低點，使得向天池總共擁有三處不同的地勢最低點(等同於積水時的水位最深處)，此外，尚有其它大小不一的坑洞不規則地散佈全池。這些小規模、為數不少的坑洞複雜化向天池的碗狀地形，豐富了微棲地(microhabitat)，因而抵銷池水水量多寡對大型總足類動物及其休眠卵分佈的影響。

本研究結果中所觀察到的向天池之三種大型總足類動物休眠卵庫的密度分佈梯度差異，也在其它同為多物種共域的研究中發現^{73, 74}。湖沼枝額蟲的休眠卵主要分佈在向天池最深的三個凹洞處；真湖蚌蟲的休眠卵集中於兩條植被較稀疏的步道處；貓眼蚌蟲的休眠卵則較為廣布，而以燈心草區有較高的密度。湖沼枝額蟲的休眠卵分佈模式可視為被動機制，因為該物種是三個物種中最晚成熟的，從孵化到產下第一批休眠卵需要 9 到 12 天(平均約 10 天)的時間；由於向天池的積水消退速率較快(每天約 32 cm)而導致積水期通常僅維持不到三週⁷⁵，當族群達性成熟時，池水已經縮減到靠近池心附近的少數凹洞中，湖沼枝額蟲只能被動地受限於僅存的水域範圍內產下休眠卵，故其休眠卵主要分佈在向天池地勢最低、積水最深之處。

相較於較晚成熟的湖沼枝額蟲，另外兩種族群較快速達性成熟的真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲，只需要約四到六天的時間即可產下第一批休眠卵，因此應該有較多的機會能夠產卵於較大的水域範圍內。然而，只有貓眼蚌蟲的休眠卵分佈符合上述的推論，雖然主要仍集中於靠近池心的燈心草區，而真湖蚌蟲則是分佈在兩條植被較稀疏的步道，特別是北側步道的邊緣處。推測這兩種蚌蟲不同的攝食模式與運

Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54: 99-110.

⁷¹ Thiéry, A. 1997. Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* 359: 177-189.

⁷² Mura, G. 2005. Cyst distribution and hatching pattern of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in an experimental undisturbed pool. *International Review of Hydrobiology* 90: 277-291.

⁷³ Maffei, C., G. Mura and P. Zarattini. 2002. Assessing anostracan (Crustacea : Branchiopoda) cyst bank size: an attempt at a standardized method. *Hydrobiologia* 486: 255-261.

⁷⁴ Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.

⁷⁵ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

動能力⁷⁶，以及/或是生殖方式：雌雄同體(hermaphroditism)的真湖蚌蟲與兩性生殖的貓眼蚌蟲，導致本研究中觀察到的休眠卵密度分佈梯度之差異。雖然真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲均為底棲性動物，肢腳的構造差異卻導致不同的攝食模式。貓眼蚌蟲可能較常攝取附著於植物表面的物質；此外，燈心草的枝條也可能提供牠們更多碰面與交配機會的立體空間。因此，泳動能力較好的貓眼蚌蟲便能在植被密集的區域移動、攝食與交配，故其休眠卵也主要分佈於向天池緻密的燈心草區。之前的群聚生態研究指出向天池大型總足類動物的族群之間，有明顯的空間分佈棲位分化的現象，因此推測泳動能力較差的真湖蚌蟲可能會被較廣佈於整池的貓眼蚌蟲，限制其成體分佈至較少植被的步道區⁷⁷，抑或是真湖蚌蟲聚集於步道區是因為該處有較多主要食物：碎屑性顆粒。除此之外，由於真湖蚌蟲族群幾乎均是由雌雄同體所組成，也減少了尋找配偶的迫切性，因此原則上可以排除生殖對個體空間分佈的影響。物種的運動、攝食行為，以及食物資源的分佈值得未來更多研究深入探討，以期能釐清對大型總足類動物族群與休眠卵分佈的影響。

雖然先前的研究已經指出向天池的大型總足類動物物種間，不論在水平或是垂直面向，均有明顯的空間生態棲位分化的現象，然而卻沒有顯示任何的固定分佈模式⁷⁸。由於成體的分佈是影響休眠卵庫空間結構的重要因子之一⁷⁹，本研究結果中的休眠卵庫密度分佈梯度至少能夠部份反映出個體長期在積水期內規律分佈於特定區域的現象。然而，該研究只關注一年內的兩次積水期(2008P1 與 2008P2)，更多跨年度的積水期族群個體分佈之野外調查應繼續進行，以瞭解對底土中休眠卵分佈的影響程度。除了個體的空間分佈，其它如休眠卵的漂浮⁸⁰、盛行風向的吹拂^{81, 82, 83, 84}、植被^{5, 85}、不同位置的孵化與死亡率之差異⁸⁰、甚

⁷⁶ Fryer, G. and G. Boxshall. 2009. The feeding mechanisms of *Lynceus* (Crustacea: Branchiopoda: Laevicaudata), with special reference to *L. simiaefacies* Harding. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 513-541.

⁷⁷ Wang, C.-C., S.-L. Huang, W.-P. Huang, and L.-S. Chou. 2012. Spatial niche differentiation of sympatric Branchiopoda in a highly unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 32: 39-47.

⁷⁸ Wang, C.-C., S.-L. Huang, W.-P. Huang, and L.-S. Chou. 2012. Spatial niche differentiation of sympatric Branchiopoda in a highly unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 32: 39-47.

⁷⁹ Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

⁸⁰ Thiéry, A. 1997. Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* 359: 177-189.

⁸¹ Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.

至是人為擾動⁸⁶等因子，均已被證實會影響休眠卵的散佈與密度分佈梯度。因為休眠卵庫的空間結構是長期族群動態的結果，向天池的三種大型總足類動物之間不同的休眠卵分佈模式，可能會導致位於不同區域的休眠卵表現出不同的適應性(adaptive)孵化策略。分佈於池中心與邊緣的休眠卵是否會有不同的孵化起始時間與孵化率？再者，此差異在生態或演化上是否對物種存續有所助益(benefit)？未來仍需進行更多研究去釐清向天池大型總足類動物休眠卵庫分佈的形成機制與其適應。

總結而言，本研究此部份的結果，顯示貓眼蚌蟲是向天池大型總足類動物群聚的活性休眠卵庫組成中數量最優勢的物種。此外，休眠卵的密度分佈梯度也存在著種間差異。積水末期的低水位可能限制了最晚成熟的湖沼枝額蟲休眠卵於向天池的地勢最低處，然而，攝食行為、食物資源分佈與生殖方式，對於較早達性成熟的真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲休眠卵之影響機制，則有待釐清。由於休眠卵庫的空間結構是大型總足類動物適應原生棲地的長期族群動態結果，本研究的方法可視為估計與監控暫時性水池中活性休眠卵庫數量與密度分佈梯度的標準流程。

第二節、休眠卵的孵化模式

大型總足類動物利用休眠卵，度過環境條件不利存活的時期^{87, 88, 89, 90}，而趕在適宜環境消失之前產下休眠卵，在底質中維持休眠的形式，導致休眠卵庫的

⁸² Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 87-95.

⁸³ Bilton, D. T., J. R. Freeland and B. Okamura. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159-181.

⁸⁴ Graham, T. B. and D. Wirth. 2008. Dispersal of large branchiopod cysts: potential movement by wind from potholes on the Colorado Plateau. *Hydrobiologia* 600: 17-27.

⁸⁵ Vanschoenwinkel, B., M. Seaman and L. Brendonck. 2010. Hatching phenology, life history and egg bank size of fairy shrimp *Branchipodopsis* spp. (Branchiopoda, Crustacea) in relation to the ephemerality of their rock pool habitat. *Aquatic Ecology* 44: 771-780.

⁸⁶ Waterkeyn, A., B. Vanschoenwinkel, S. Elsen, M. Anton-Pardo, P. Grillas and L. Brendonck. 2010. Unintentional dispersal of aquatic invertebrates via footwear and motor vehicles in a Mediterranean wetland area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 580-587.

⁸⁷ Hildrew, A. G. 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54: 99-110.

⁸⁸ Hamer, M. L. and C. C. Appleton. 1991. Life history adaptations of phyllopods in response to predators, vegetation, and habitat duration in north-eastern Natal. *Hydrobiologia* 212: 105-116.

⁸⁹ Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

⁹⁰ Simovich, M. A. and S. A. Hathaway. 1997. Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology* 17: 38-44.

形成^{91, 92, 93}。除了進入休眠以外，終止休眠而後開始孵化同樣至關重要，且位於底質中的休眠卵庫需要孵化後的族群產下休眠卵進行補充，抵銷許多生物或非生物因子造成的休眠卵庫損耗。由於暫時性水池積水期的不穩定性，對於大型鯉足類動物而言，每次孵化都是種賭注，在這個前提之下，族群便會演化出特殊的孵化模式，諸如：孵化時間、數量、比例等，減少無效孵化對族群的衝擊，並增加休眠卵在適當機水期內補充到休眠卵庫的機率^{94, 95, 96, 97, 98, 99, 100}。因此，若把休眠卵孵化的相關研究與生活史、休眠卵庫的研究互相結合，將能瞭解大型鯉足類動物在原生棲地的長期動態，並評估族群存續狀況，對於長期被忽視因而容易遭受威脅的暫時性水池的生物多樣性保育，也有正面幫助。本研究採用實驗室內實驗而非野外調查，除了因為發生於不同季節內的積水期，彼此之間的環境因子可能差異頗大以外，由於向天池通常在颱風過境之後形成，積水形成之初的惡劣天候，將會導致關鍵資料，如：孵化起始時間(t_h)等無從得知；此外，由於孵化已經被許多研究證實，即使在相同族群也有很大的變異(variation)^{101, 102, 103}，

⁹¹ Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 2000. Egg bank dynamics in anostracan desert rock pool populations (Crustacea: Branchiopoda). *Archiv für Hydrobiologie* 148: 71-84.

⁹² Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

⁹³ Vanschoenwinkel, B., M. Seaman and L. Brendonck. 2010. Hatching phenology, life history and egg bank size of fairy shrimp *Branchipodopsis* spp. (Branchiopoda, Crustacea) in relation to the ephemerality of their rock pool habitat. *Aquatic Ecology* 44: 771-780.

⁹⁴ Spencer, M., N. Colegrave and S. S. Schwartz. 2001. Hatching fraction and timing of resting stage production in seasonal environments: effects of density dependence and uncertain season length. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 357-367.

⁹⁵ Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 2001. Hatching characteristics of the fairy shrimp *Branchipodopsis wolffi* in relation to the stochastic nature of its habitat, desert rock pools. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 3931-3935.

⁹⁶ Cáceres, C. E. and A. J. Tessier. 2003. How long to rest: the ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* 84: 1189-1198.

⁹⁷ Gyllström, M. and L.-A. Hansson. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* 66: 274-295.

⁹⁸ Ripley, B. J., J. Holtz and M. A. Simovich. 2004. Cyst bank life-history model for a fairy shrimp from ephemeral ponds. *Freshwater Biology* 49: 221-231.

⁹⁹ De Roeck, E. R., A. Waterkeyn and L. Brendonck. 2010. Life-history traits of *Streptocephalus purcelli* Sars, 1898 (Branchiopoda, Anostraca) from temporary waters with different phenology. *Water SA* 36: 323-328.

¹⁰⁰ Vanschoenwinkel, B., M. Seaman and L. Brendonck. 2010. Hatching phenology, life history and egg bank size of fairy shrimp *Branchipodopsis* spp. (Branchiopoda, Crustacea) in relation to the ephemerality of their rock pool habitat. *Aquatic Ecology* 44: 771-780.

¹⁰¹ Hildrew, A. G. 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54: 99-110.

¹⁰² Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

¹⁰³ Simovich, M. A. and S. A. Hathaway. 1997. Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of

¹⁰⁴，少量的野外調查數據將難以釐清休眠卵的孵化模式。雖然室內實驗無法完全模擬向天池池水的物理與化學性質，而可能直接或間接導致沒有任何試驗有觀察到貓眼蚌蟲孵化，但是藉由大量、制式而規律的每天記錄孵化情況，依舊能夠反映出孵化模式，至少積水期內的相對批次孵化率($\eta_{b,s,h}$)能夠被確認。因此，本研究方法中的實驗室內孵化實驗，應能做為初步、快速地探討暫時性水池的大型鰓足類動物休眠卵孵化模式的標準流程。

本研究結果顯示，湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的孵化起始時間(h_i)，均隨著積水次數呈顯著地指數性減少，而相反地，累積孵化率(h_c)則呈現指數性增加的趨勢，意味著這兩種大型鰓足類動物的休眠卵需要預先浸置於水中，才能引起較早且較大量的孵化。由於向天池每年均會有數次乾涸期¹⁰⁵，因此之前認為一段時間的乾燥，將會促進休眠卵的孵化，如同許多其它研究中所證實的^{106, 107}；然而，本研究的結果卻與此推論相抵，確認積水才是促進孵化的因子之一¹⁰⁸，而非乾燥。為何預先浸潤於水中對於生存在時常乾涸的向天池之大型鰓足類動物反而是必要的因子呢？推測發生於入秋以後、一直到隔年春天之間盛行的東北季風，所帶來的小規模降雨，甚至往往連續數天不斷，形成並維持極少量的池水，侷限於部份向天池地勢的最低處；此外，這些區域底質上層的植被，也幫助維持休眠卵庫一定程度的水分與濕度，即使是在最乾涸的盛夏時期(個人觀察結果)。因此，圍繞著向天池休眠卵庫的微環境(microenvironment)將能整年維持濕潤，對於大型鰓足類動物：至少是湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲，適應這種利用先行積水而非乾涸的環境因子，做為起動孵化的相關因子之一，而長時間的待在有積水或潮濕的環境中，可能提供了休眠卵一個適當的環境去完成胚胎發育¹⁰⁹，保持在滯育

some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology* 17: 38-44.

¹⁰⁴ Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.

¹⁰⁵ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

¹⁰⁶ Fry, L. L. and M. S. Mulla. 1992. Effect of drying period and soil moisture on egg hatch of the tadpole shrimp (Notostraca: Triopsidae). *Journal of Economic Entomology* 85: 65-69.

¹⁰⁷ Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

¹⁰⁸ Saengphan, N., R. J. Shiel and L.-O. Sanoamuang. 2005. The cyst hatching pattern of the Thai fairy shrimp, *Branchinella thailandensis* Sanoamuang, Saengphan & Murugan, 2002 (Anostraca). *Crustaceana* 78: 513-523.

¹⁰⁹ Hall, R. E. 1961. On some aspects of the natural occurrence of *Chirocephalus diaphanus* Prévost.

(quiescence)，並能夠在適合族群生長的時期，進行快速且大量的孵化。

雖然孵化起始時間(h_i)會隨著積水次數(IE_n)而減少，孵化事件仍然發生在開始積水之後的數天以內。對於棲息於暫時性水池的大型總足類動物而言，不論棲地的積水期是否穩定，盡早在積水期開始之後孵化，是最重要的適應策略之一¹¹⁰。¹¹¹對於生存在短積水期水池的族群而言，提早孵化可以讓族群更快達性成熟並產下休眠卵，減少無效孵化(abortive hatch)發生的機率。另一方面，提早孵化也同樣有利於棲息在長積水期水池的族群，更早開始利用環境資源並佔有生態棲位(niche)，且性成熟後的族群也有充沛的時間去產下更多批次(clutch)的休眠卵回饋到底質中的休眠卵庫。然而，提早孵化對族群而言並非全然有益，特別是當積水期過短而無法維持到族群成熟、產卵，此時，延遲孵化反而能避免無效孵化事件；這種極短暫的積水期可能會給予休眠卵刺激，使其進入滯育(quiescence)的階段，故能在下一次適宜的積水期到來時更快速的孵化。在長期演化、適應後，於提早與延遲孵化之間權衡(trade-off)的結果，將會導致當地大型總足類動物族群的孵化起始於一段固定的時間範圍內。因此，提早孵化對於生存在不穩定的向天池之大型總足類動物而言，應是種適應上的最佳策略之一。未來更多關注在跨物種、棲地的孵化模式之薈萃分析(meta-analysis)，將有助於釐清大型總足類動物面對截然不同的環境選汰壓力之下的適應性孵化策略。

本研究中也發現，真湖蚌蟲的批次孵化率($\eta_{b,s,h}$)較湖沼枝額蟲為高。大型總足類動物的孵化率一直被認為與族群的成功生殖(recruitment)機率密切相關¹¹²，¹¹³，¹¹⁴，¹¹⁵，物種特定(species-specific)的孵化率被推測應能反映暫時性水池適宜

Hydrobiologia 17: 205-217.

¹¹⁰ Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca).

Hydrobiologia 320: 85-97.

¹¹¹ Vanschoenwinkel, B., M. Seaman and L. Brendonck. 2010. Hatching phenology, life history and egg bank size of fairy shrimp *Branchiopodopsis* spp. (Branchiopoda, Crustacea) in relation to the ephemerality of their rock pool habitat. *Aquatic Ecology* 44: 771-780.

¹¹² Cohen, D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome.

Journal of Theoretical Biology 16: 1-14.

¹¹³ Maffei, C., D. Vagaggini, P. Zarattini and G. Mura. 2005. The dormancy problem for Crustacea Anostraca: A rigorous model connecting hatching strategies and environmental conditions. *Ecological Modelling* 185: 469-481.

¹¹⁴ Hulsmans, A., S. Bracke, K. Moreau, B. J. Riddoch, L. De Meester and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phalacroptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571: 123-132.

¹¹⁵ Jocque, M., B. Vanschoenwinkel and L. Brendonck. 2010. Freshwater rock pools: a review of habitat characteristics, faunal diversity and conservation value. *Freshwater Biology* 55: 1587-1602.

積水期的出現頻率。由於向天池的積水期往往不超過三個禮拜，族群可以較早達性成熟並產下休眠卵的物種便能擁有較高的成功生殖機率，同時，此物種也可被預期會在一個積水期內表現出較高的批次孵化率。相較於湖沼枝額蟲族群需要九到十二天才能產下第一批休眠卵¹¹⁶，真湖蚌蟲僅需四到六天就能達性成熟，無效孵化發生在真湖蚌蟲的機率將會比湖沼枝額蟲來得低，意味著成功生殖機率也會比較高。然而，即使如此，比起許多已發表的室內孵化實驗研究，這兩種的孵化率卻是較低的^{117, 118, 119}；較低的孵化率通常出現在生存於乾旱區域水池的物種^{120, 121}，而本研究中具有相似地較低休眠卵孵化率的大型總足類動物，可能表示向天池也可以被視為是種乾旱的棲地，這個敘述與前述之「可能終年濕潤的大型總足類動物核心區域休眠卵庫」並無互相矛盾，因為「乾旱」與否的定義在於成功生殖機率高低，即使向天池在氣候上可能是終年潮濕的，但是對於大型總足類動物而言，能完成成功生殖的積水期發生機率則是相對偏低，因此可被歸類成乾旱的環境。雖然偏低的批次孵化率可能降低大型總足類動物族群的短期適度(fitness)，長期適度反而能夠維持^{122, 123, 124}，因此，這種低孵化率是大型總足類動物適應向天池高度不穩定環境的策略，同時也被證實廣泛發生在其它甲殼類動物¹²⁵。

¹¹⁶ Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.

¹¹⁷ Hulsmans, A., S. Bracke, K. Moreau, B. J. Riddoch, L. De Meester and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571: 123-132.

¹¹⁸ De Roeck, E. R., A. Waterkeyn and L. Brendonck. 2010. Life-history traits of *Streptocephalus purcelli* Sars, 1898 (Branchiopoda, Anostraca) from temporary waters with different phenology. *Water SA* 36: 323-328.

¹¹⁹ Dararat, W., P. L. Starkweather and L.-O. Sanoamuang. 2011. Life history of three fairy shrimps (Branchiopoda: Anostraca) from Thailand. *Journal of Crustacean Biology* 31: 623-629.

¹²⁰ Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

¹²¹ Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 2001. Hatching characteristics of the fairy shrimp *Branchipodopsis wolffi* in relation to the stochastic nature of its habitat, desert rock pools. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 3931-3935.

¹²² Spencer, M., N. Colegrave and S. S. Schwartz. 2001. Hatching fraction and timing of resting stage production in seasonal environments: effects of density dependence and uncertain season length. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 357-367.

¹²³ Ripley, B. J., J. Holtz and M. A. Simovich. 2004. Cyst bank life-history model for a fairy shrimp from ephemeral ponds. *Freshwater Biology* 49: 221-231.

¹²⁴ Maffei, C., D. Vagaggini, P. Zarattini and G. Mura. 2005. The dormancy problem for Crustacea Anostraca: A rigorous model connecting hatching strategies and environmental conditions. *Ecological Modelling* 185: 469-481.

¹²⁵ Gyllström, M. and L.-A. Hansson. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction,

貓眼蚌蟲在本研究的試驗中完全沒有孵化，代表著預先將其休眠卵浸置於水中並不能引起孵化。溫度已被證實與孵化密切相關¹²⁶，適合貓眼蚌蟲孵化的溫度可能與湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲不同，然而，長期的野外調查資料卻排除了這個可能性，因為在大多數的積水期中，這三種大型鰓足類動物都同時出現在相似的水溫範圍(20-22 °C)。由於向天池形成之初的最大水深往往超過四公尺，其它與積水水深、水量相關的因子，如：較低的導電度(conductivity)與溶氧(dissolved oxygen)等¹²⁷，可能才是貓眼蚌蟲孵化與否的關鍵因子。另外，從物種特性的角度而言，貓眼蚌蟲可能較容易進入不會對外界環境反應的深度休眠(diapause)中，或是其休眠卵對環境因子特別敏感，因而能感受到實驗環境與向天池水域的差異，然而這些推測仍有賴未來更多操弄水體的物理與化學性質的實驗，以釐清貓眼蚌蟲的孵化條件。

除了本研究中關注的孵化起始時間與批次孵化率等孵化模式以外，休眠卵庫的活性(可孵化)休眠卵比例，比起休眠卵的絕對數量，對於族群在原生棲地的存續更為重要。本研究的結果與討論建立在一個重要假設—所有具活性的休眠卵均會在試驗中孵化—的前提之下，然而由於休眠卵無法從外觀判斷其是否有活性、可孵化，逐一在底土中檢視休眠卵又曠日廢時，使得向天池大型鰓足類動物的活性休眠卵庫數量與比例仍然未知。此外，孵化熱區(hotspot)的空間分佈模式對於族群存續也同等重要，因為這些熱區決定了休眠卵庫何時、以多少數量開始生長與繁殖¹²⁷。因此，未來研究應針對向天池大型鰓足類動物群聚休眠卵庫跨核心區域(從池中心到邊緣)的孵化數量進行瞭解，以期能找出活性休眠卵庫數量與空間分佈之熱區。另外，結合棲息於不同積水特性的暫時性水池之多個族群、物種，進行比較研究(comparative study)，將能釐清面對不同的環境穩定度時，大型鰓足類動物是否演化出一致的適應性孵化策略。

總結而言，本研究此部份的結果，顯示湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的孵化起始時間與累積批次孵化率，均與積水次數呈顯著相關，表示預先將休眠卵浸置於水中能促進快速且大量的孵化，因此，積水才是與向天池大型鰓足類動物有關的孵化

termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* 66: 274-295.

¹²⁶ Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.

¹²⁷ Thiéry, A. 1997. Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* 359: 177-189.

因子，而非之前認為的乾燥。孵化主要發生在積水開始的數天以內，意味著提早孵化是種適應暫時性水池的最佳策略之一。真湖蚌蟲表現出比湖沼枝額蟲更高的批次孵化率，可能反映了真湖蚌蟲族群較早性成熟並因而有較高的成功生殖機率之事實。

第三節、建議

一、立即可行的建議：向天池的保育管理策略

向天池是陽明山國家公園內熱門的登山步道與景點之一，在積水期間，不時可見遊客撈取池中的大型鰓足類動物，甚至曾經遇過遊客坦言想將牠們帶到國家公園境內的其它水池放置，由於大型鰓足類動物本身不具任何特殊的防禦性構造與行為，因此需要池水的「暫時性」作為庇護，以免於有效率的掠食性脊椎動物或大型無脊椎動物之捕食，故其成功在新的棲地內建立穩定族群的機率應該不高，然而卻仍需注意過度撈取大型鰓足類動物成體對向天池的休眠卵庫數量與品質的長期影響，建議應標示警語與罰則，並請陽明山警察隊與保育志工能特別留意。此外，近池中心的石頭為許多不同宗教信仰的信徒所膜拜，曾經遇過信徒朝池中投擲不明物體，或是燒香、點蠟燭台，對於向天池的環境造成不少的垃圾汙染，甚至可能會影響到底質與水質，同樣建議能請陽明山警察隊與保育志工特別注意。

向天池東側與北側兩條相接、外側鋪有石階、內側幾無植被的步道，在積水末期是這三種大型鰓足類動物成體的大量聚集區域之一，因而可以合理推斷此處應為休眠卵分佈上的熱區之一，然而在本研究的結果中，卻發現僅有在步道邊緣、具植被的區域有休眠卵，而植被稀疏、甚至底質裸露的區域則數量不多。雖然休眠卵可能因為沒有植被覆蓋與保護，而被盛行風吹拂至向天池的其他區域，或是因過度被陽光曝曬而死亡、分解，大量的遊客行經此區，應是造成休眠卵數量偏低的主要原因，而向天池的其它區域，特別是植被茂密的池心、燈心草區與外洞區，休眠卵庫的數量卻能維持，建議若不能限制遊客進出向天池，則維護目前的植被狀況與分佈即可，步道區可導引遊客的路線，雖然可能因此而損失部份的休眠卵，其它區域則反而能夠減少或避免人為擾動對向天池大型鰓足類動物休眠卵庫的衝擊。

本研究計畫執行的過程中，發現向天池部份區域的底質有明顯受到人為挖掘、破壞的跡象，甚至有機具開採的痕跡(粉碎的中小型石塊)，由於底質中的休眠卵庫是大型鰓足類動物在向天池存續的重要關鍵之一，建議應加強巡邏，並特別注意人為的蓄意擾動。

二、中長期建議：學術價值與未來展望

向天池的大型鰓足類動物群聚，由於其短暫而快速的生活史，使得牠們成為生態學上瞭解生物與其原生棲地緊密且特殊的適應策略之模式物種之一。大型鰓足類動物的孵化模式，特別是被認為是最近二十年來才拓殖至此的貓眼蚌蟲，是未來研究最應優先關注的重點之一。哪些向天池水體的物理、化學、或是生物因子，會終止休眠卵的休眠，喚醒滯育中胚胎，進而導致孵化？亦或是大型鰓足類動物並不會感應、瞭解外界環境的狀況，而是採取賭博式的孵化策略？另外，建構出向天池大型鰓足類動物群聚的底質—浮游交互作用(benthic-pelagic interaction)，從而建立族群與休眠卵庫的動態模式，也是未來研究的焦點。此外，向天池積水時的廣大水體，也提供了研究、瞭解大型鰓足類動物空間分佈機制的機會，種間分佈於不同區域的現象，究竟是隨機的？還是有特定的微棲地偏好？許多生態學上的問題，有待外來更多的研究去釐清。

由於向天池與湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲，是目前僅知在國家公園、甚至是台灣本島內唯一的大型鰓足類動物與棲地，在物種多樣性的保育上有其重要性，而在新物種的發現與發表上也極具潛力。離島的金門與小蘭嶼島上發現有相似或截然不同的物種組成，未來若能持續發現更多的大型鰓足類動物種類及其棲地，對於國內大型鰓足類動物多樣性(biodiversity)與生物地理學(biogeography)的資訊，將能有所貢獻；此外，結合不同棲地、相似或不同物種的生活史與孵化模式之比較研究，對於生態學與演化生物學上物種的適應策略，將有極大的貢獻。

參考文獻

- 林曜松，周蓮香。1991。豐年蝦生態之調查研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 37。
- 周蓮香，黃祥麟。2004。陽明山國家公園湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)之生活史研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 42。
- 黃祥麟，周蓮香。2005。陽明山國家公園湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)族群生態研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 39。
- 周蓮香，黃婉萍，黃祥麟。2006。陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 59。
- 周蓮香，黃婉萍，王俊傑。2008。陽明山國家公園向天池鰓足類動物的群聚生態研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。Pp. 54。
- Bilton, D. T., J. R. Freeland and B. Okamura. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159-181.
- Brendonck, L. 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.
- Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 87-95.
- Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 2000. Egg bank dynamics in anostracan desert rock pool populations (Crustacea: Branchiopoda). *Archiv für Hydrobiologie* 148:

- 71-84.
- Brendonck, L. and B. J. Riddoch. 2001. Hatching characteristics of the fairy shrimp *Branchipodopsis wolffi* in relation to the stochastic nature of its habitat, desert rock pools. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 27: 3931-3935.
- Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.
- Cáceres, C. E. and A. J. Tessier. 2003. How long to rest: the ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* 84: 1189-1198.
- Cohen, D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 16: 1-14.
- Daborn, G. R. 1975. Life history and energy relations of the giant fairy shrimp, *Branchinecta gigas* Lynch 1937 (Crustacea: Anostraca). *Ecology* 56: 1025-1039.
- Dararat, W., P. L. Starkweather and L.-O. Sanoamuang. 2011. Life history of three fairy shrimps (Branchiopoda: Anostraca) from Thailand. *Journal of Crustacean Biology* 31: 623-629.
- De Roeck, E. R., A. Waterkeyn and L. Brendonck. 2010. Life-history traits of *Streptocephalus purcelli* Sars, 1898 (Branchiopoda, Anostraca) from temporary waters with different phenology. *Water SA* 36: 323-328.
- Eder, E. and W. Hödl. 2002. Large freshwater branchiopods in Austria: diversity, threats and conservational status. Pp. 281-289 in: Escobar-Briones, E. and F. Alvarez (eds.). *Modern Approaches to the Study of Crustacea*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Eitam, A., L. Blaustein, K. V. Damme, H. J. Dumont and K. Martens. 2004.

- Crustacean species richness in temporary pools: relationships with habitat traits. *Hydrobiologia* 525: 125-130.
- Fry, L. L. and M. S. Mulla. 1992. Effect of drying period and soil moisture on egg hatch of the tadpole shrimp (Notostraca: Triopsidae). *Journal of Economic Entomology* 85: 65-69.
- Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* 320: 1-14.
- Fryer, G. and G. Boxshall. 2009. The feeding mechanisms of *Lynceus* (Crustacea: Branchiopoda: Laevicaudata), with special reference to *L. simiaefacies* Harding. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 513-541.
- Graham, T. B. and D. Wirth. 2008. Dispersal of large branchiopod cysts: potential movement by wind from potholes on the Colorado Plateau. *Hydrobiologia* 600: 17-27.
- Grygier, M. J., Y. Kusuoka, M. Ida and Lake Biwa Museum Field Reporters. 2002. Distributional survey of large branchiopods of rice paddies in Shiga Prefecture, Japan: a Lake Biwa Museum project based on lay amateur participation. *Hydrobiologia* 486: 133-146.
- Gyllström, M. and L.-A. Hansson. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* 66: 274-295.
- Hall, R. E. 1961. On some aspects of the natural occurrence of *Chirocephalus diaphanus* Prévost. *Hydrobiologia* 17: 205-217.
- Hairston, N. G., Jr., R. A. Van Brunt, C. M. Kearns and D. R. Engstrom. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76: 1706-1711.

- Hairston, N. G., Jr. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41: 1087-1092.
- Hairston, N. G., Jr. and C. E. Cáceres. 1996. Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320: 27-44.
- Hamer, M. L. and C. C. Appleton. 1991. Life history adaptations of phyllopods in response to predators, vegetation, and habitat duration in north-eastern Natal. *Hydrobiologia* 212: 105-116.
- Hathaway, S. A. and M. A. Simovich. 1996. Factors affecting the distribution and co-occurrence of two southern Californian anostracans (Branchiopoda), *Branchinecta sandiegonensis* and *Streptocephalus woottoni*. *Journal of Crustacean Biology* 16: 669-677.
- Hildrew, A. G. 1985. A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54: 99-110.
- Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2010. Indeterminate growth of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis* (Crustacea: Branchiopoda) in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 30: 366-372.
- Huang, S.-L., C.-C. Wang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2011. Reproductive potential of the fairy shrimp, *Branchinella (Branchinellites) kugenumaensis*, in an unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 31: 254-259.
- Hulsmans, A., S. Bracke, K. Moreau, B. J. Riddoch, L. De Meester and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571: 123-132.

- Hulsmans, A., K. Moreau and L. De Meester. 2007. Direct and indirect measures of dispersal in the fairy shrimp *Branchipodopsis wolffi* indicate a small-scale isolation-by-distance pattern. *Limnology and Oceanography* 52: 676-684.
- Jocque, M., B. Vanschoenwinkel and L. Brendonck. 2010. Freshwater rock pools: a review of habitat characteristics, faunal diversity and conservation value. *Freshwater Biology* 55: 1587-1602.
- Maffei, C., G. Mura and P. Zarattini. 2002. Assessing anostracan (Crustacea : Branchiopoda) cyst bank size: an attempt at a standardized method. *Hydrobiologia* 486: 255-261.
- Maffei, C., D. Vagaggini, P. Zarattini and G. Mura. 2005. The dormancy problem for Crustacea Anostraca: A rigorous model connecting hatching strategies and environmental conditions. *Ecological Modelling* 185: 469-481.
- Marcus, N. H., R. Lutz, W. Burnett and P. Cable. 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39: 154-158.
- Menu, F., J.-P. Roebuck and M. Viala. 2000. Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. *The American Naturalist* 155: 724-734.
- Mossin, J. 1986. Physicochemical factors inducing embryonic development and spring hatching of the European fairy shrimp *Siphonophanes grubei* (Dybowsky) (Crustacea: Anostraca). *Journal of Crustacean Biology* 6: 693-704.
- Mura, G. 1991. Life history and interspecies relationships of *Chirocephalus diaphanus* Prévost and *Tanymastix stagnalis* (L.), (Crustacea, Anostraca) inhabiting a group of mountain ponds in Latium, Italy. *Hydrobiologia* 212: 45-59.
- Mura, G. 1996. Observations on the biology of the rare *Branchipus visnyai* Kertész 1956 (Crustacea, Anostraca) from Monti Reatini (Latim, central Italy).

- Hydrobiologia 325: 239-254.
- Mura, G. 2001. Life history strategy of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in Mediterranean temporary mountain pools. *Hydrobiologia* 462: 145-156.
- Mura, G., G. Fancello and S. Di Giuseppe. 2003. Adaptive strategies in populations of *Chirocephalus diaphanus* (Crustacea, Anostraca) from temporary waters in the Reatine Apennines (Central Italy). *Journal of Limnology* 62: 35-40.
- Mura, G. 2004. Structure and functioning of the egg bank of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (southern Italy) as a case study. *International review of Hydrobiology* 89: 35-50.
- Mura, G. 2005. Cyst distribution and hatching pattern of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in an experimental undisturbed pool. *International Review of Hydrobiology* 90: 277-291.
- Obregón-Barboza, H., A. M. Maeda- Martínez, H. García-Velazco and H. J. Dumont. 2002. *Branchinecta oterosanvicentei* n. sp (Branchiopoda : Anostraca), a new fairy shrimp from the Chihuahuan desert, with a proposal for the conservation of the Branchinectidae of Mexico. *Hydrobiologia* 467: 45-56.
- Petrov, B. and D. M. Cvetković. 1997. Community structure of branchiopods (Anostraca, Notostraca and Conchostraca) in the Banat province in Yugoslavia. *Hydrobiologia* 359: 23-28.
- Ripley, B. J., J. Holtz and M. A. Simovich. 2004. Cyst bank life-history model for a fairy shrimp from ephemeral ponds. *Freshwater Biology* 49: 221-231.
- Saengphan, N., R. J. Shiel and L.-O. Sanoamuang. 2005. The cyst hatching pattern of the Thai fairy shrimp, *Branchinella thailandensis* Sanoamuang, Saengphan & Murugan, 2002 (Anostraca). *Crustaceana* 78: 513-523.
- Saiah, H. and N. Perrin. 1990. Autumnal vs spring hatching in the fairy shrimp

- Siphonophanes grubii* (Dybowski) (Crustacea, Anostraca): diversified bet-hedging strategy? *Functional Ecology* 4: 769-775.
- Simovich, M. A. and S. A. Hathaway. 1997. Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology* 17: 38-44.
- Schönbrunner, I. M. and E. Eder. 2006. pH-related hatching success of *Triops cancriformis* (Crustacea : Branchiopoda : Notostraca). *Hydrobiologia* 563: 515-520.
- Schwartz, S. S. and D. G. Jenkins. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34: 3-8.
- Spencer, M., N. Colegrave and S. S. Schwartz. 2001. Hatching fraction and timing of resting stage production in seasonal environments: effects of density dependence and uncertain season length. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 357-367.
- Thiéry, A. 1991. Multispecies coexistence of branchiopods (Anostraca, Notostraca & Spinicaudata) in temporary ponds of Chaouia plain (western Morocco): sympatry or syntopy between usually allopatric species. *Hydrobiologia* 212: 117-136.
- Thiéry, A. 1997. Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* 359: 177-189.
- Vanschoenwinkel, B., M. Seaman and L. Brendonck. 2010. Hatching phenology, life history and egg bank size of fairy shrimp *Branchipodopsis* spp. (Branchiopoda, Crustacea) in relation to the ephemerality of their rock pool habitat. *Aquatic Ecology* 44: 771-780.
- Wang, C.-C. and L.-S. Chou. 2011. Egg distribution of three sympatric branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in Siangtian Pond at northern Taiwan. *The 7th*

- International Large Branchiopods Symposium, Sep. 7-12, p. 9, Taipei, Taiwan.
- Wang, C.-C., S.-L. Huang, W.-P. Huang and L.-S. Chou. 2012. Spatial niche differentiation of sympatric Branchiopoda in a highly unpredictable ephemeral pool. *Journal of Crustacean Biology* 32: 39-47.
- Wang, C.-C. and L.-S. Chou. 2012. Terminating dormancy: preliminary study on hatching patterns of sympatric branchiopods in Siangtian Pond at northern Taiwan. Workshop on Freshwater Invertebrates of Southeast Asia: Biodiversity and Origin. Mahasarakham, Thailand.
- Waterkeyn, A., B. Vanschoenwinkel, S. Elsen, M. Anton-Pardo, P. Grillas and L. Brendonck. 2010. Unintentional dispersal of aquatic invertebrates via footwear and motor vehicles in a Mediterranean wetland area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 580-587.
- Weeks, S. C., V. Marcus and S. Alvarez. 1997. Notes on the life history of the clam shrimp, *Eulimnadia texana*. *Hydrobiologia* 359: 191-197.
- Zarattini, P. and G. Mura. 2007. Co-occurrence of free-swimming and quiescent nauplii in a spring hatching of two *Chirocephalus diaphanus* Prévost, 1803 (Anostraca) populations from mountain pasture pools. *Crustaceana* 80: 707-715.

附錄



照片一、向天池底質採樣。



照片二、向天池乾涸期。



照片三、2012P3 積水期初期。



照片四、2012P4 積水期初期。



照片五、積水末期大量聚集的湖沼枝
額蟲與貓眼蚌蟲。



照片六、積水末期於步道裸露底質處聚
集的三種大型總足類動物。



照片七、侷限於石頭小凹洞處的貓眼蚌蟲。



照片八、積水退卻後剛乾涸死亡之大型鰓足類動物。



照片九、向天池週邊最常見的無尾目動物—面天樹蛙。



照片十、九月以後常見於向天池週邊的紅圓翅鍬形蟲。



照片十一、向天池是週末遊客常拜訪的熱門景點。



照片十二、向天池近中心的石頭，是許多宗教信仰者的膜拜處。