

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

白領樹蛙生殖生物學之研究

The Reproductive Biology of *Polypedates megacephalus*

研究生：張淑美 Shu-mei Chang

內政部陽明山國家公園管理處委託研究
營建署

中華民國七十八年六月

謝辭

本研究承蒙恩師林曜松博士之殷切指導，本系王慶讓副教授之關懷與指正；李玲玲副教授給予寶貴之意見；植物系郭城孟教授提供植物資料；中山大學莫顯蕎教授協助聲音分析，於此謹致謝忱。

在研究期間曾獲張耀文、邱二、陳樂澄、鄭鳳儀、劉新圓、錢經武、王祚祺、蘇嬋雅及李文秀等人協助野外工作；學長梁世雄及謝寶森協助資料文獻的蒐集；陳建兆學弟協助圖表繪製；張耀文、蘇逸峰、吳海音及呂佩義等協助打字；曹先紹及戴永禔學長提供寶貴的意見；而楊懿如及吳海音學姊，不僅在實驗上提供寶貴意見，並對論文文稿熱心指正，謹此致謝。

本研究承蒙內政部營建署陽明山國家公園管理處之經費（委託研究生研究計劃）支持，劉處長慶男先生及羅淑英小姐之熱心協助，使克完成，深致謝意。

研究期間承蒙面天山三聖宮之多方照顧，在此一併致謝。

最後，要感謝我的父母對我的照顧與養育，及兄姊們在精神上所給予的鼓勵。

目錄

摘要	1
緒言	2
實驗地描述	4
材料與方法	6
結果	15
一、生殖族羣	15
二、生殖活動	19
三、鳴叫行為	25
(一) 鳴叫位置	25
(二) 鳴聲意義	26
1、宣告叫聲	26
2、求偶叫聲	30
3、釋放叫聲	31
4、壓迫叫聲	32
四、配對	32
五、產卵	37
六、雄蛙交配成功率	44
七、天敵	46
八、白天活動	48
討論	50
建議	61
引用文獻	62
圖版	

圖目錄

圖一、	實驗地 -----	5
圖二、	實驗地附近在民國七十七年各月分的平均氣溫 及累積降雨量 -----	6
圖三、	方格系統及池中主要植被覆蓋圖 -----	9
圖四、	實驗池中水位變化 -----	13
圖五、	雄蛙及雌蛙的體長分布 -----	16
圖六、	雄蛙體重及體長的關係 -----	17
圖七、	雌蛙產卵前、產卵後的體重及體長關係 -----	17
圖八、	雌蛙體長及產卵前後體重差的關係 -----	18
圖九、	觀察期間實驗池附近的夜晚氣溫及出現的雄蛙、 雌蛙數目和當夜的累積卵塊數 -----	20
圖十、	平均溫度、降雨量及卵塊數目的月變化 -----	21
圖十一、	各月分的活動雄蛙個體數及新加入個體所佔 比例 -----	23
圖十二、	各月分中，平均每夜新加入的雄蛙個體數目 及各種體型所佔的比例 -----	23
圖十三、	各月份新加入雄蛙的平均體長 -----	24
圖十四、	雄蛙在池中的逗留期間 -----	24
圖十五、	雄蛙在池中的分布情形 -----	27
圖十六、	白領樹蛙鳴叫聲音的聲譜圖 -----	29
圖十七、	不同水位時期，白領樹蛙卵塊離水的距離 -----	42
圖十八、	白領樹蛙雄蛙在一個生殖季中的配對次數 -----	42
圖十九、	不同體型雄蛙獲得配對的平均次數 -----	45
圖二十、	各體型雄蛙成為共同配對雄蛙之平均次數 -----	45

表目錄

表一、實驗池中雄蛙的聚集，以及多雙雄蛙共同配對的 對的情形 -----	28
表二、白領樹蛙雌蛙產卵所需的時間 -----	35
表三、雌蛙重覆產卵日期及其間隔日數 -----	39
表四、雌蛙體長及所產的卵數 -----	41
表五、不同水位時期卵塊分佈情形 -----	43
表六、參與共同配對的雄蛙之體長 -----	43
表七、參與共同配對的雄蛙之體重 -----	47
表八、獲得交配的雄蛙和其它雄蛙平均逗留日數的比較 -	47

陽明先生全集

摘要

民國77年3月至民國77年8月在陽明山國家公園之面天山區，進行66天的野外觀察，並以去趾編號法 (toe-clipping) 及腰環上標法編號，研究白領樹蛙 (*Polypedates megacephalus*) 的生殖行為。

面天區的白領樹蛙在民國77年的生殖活動由3月中旬至8月中旬，為時5個月，五月為生殖活動高峰期。雄蛙在池中的平均逗留期間為21天。雌蛙可以多次至池中產卵，但每次僅逗留一夜。短時間的生殖個體性別比例 (operational sex ratio) 偏向雄蛙。

雄蛙會在地面上及植物上鳴叫，叫聲可分為宣告叫聲 (advertisement call)、求偶叫聲 (courtship call)、釋放叫聲 (release call)、壓迫叫聲 (distress call) 等四種。雌蛙會受雄蛙鳴聲的吸引而主動靠近雄蛙形成配對。而當池中雄蛙數目較多時，則會有聚集鳴叫的現象，在此期間會有1到4隻雄蛙加入已配對的個體。而形成共同配對。泡沫卵塊由配對的雌、雄蛙共同以後肢踢打形成，產卵的時間一般在3小時以內。雄蛙可以多次交配，雌蛙最多曾至池中產卵3次。

交配系統 (mating system) 屬於雜交 (promiscuity)。雄蛙在池中的逗留日數會影響其獲得交配的機會，而體型大小和其交配成功的機會無顯著相關。配對的雌雄蛙在體型之間也沒有顯著的相關性。

緒言

白領樹蛙 (Polypedates megacephalus) 屬於樹蛙科 (Rhacophoridae)，普遍分布於台灣各地的低海拔地區，在每年的春、夏之際，於靜水或比較不流動的水邊進行其生殖活動。

白領樹蛙和中國大陸的斑腿樹蛙，在以往一直被視為廣布於東南亞的 Polypedates leucomystax 中的一個亞種 P. leucomystax megacephalus 直到1986年，Matsui等人 (1986) 發現台灣的白領樹蛙族羣在成體的型態、叫聲及染色體形態均和婆羅洲的 Polypedates leucomystax leucomystax 有顯著的差異，而將其改歸於 Polypedates megacephalus Hallowell, 1860，成為獨立的一種，而非亞種，但台灣和中國大陸上的族羣是否為同一種則尚待研究。

白領樹蛙在生殖季節時，會聚集到稻田、水池等低窪聚水的地方，在水邊鳴叫，並將泡沫卵塊產在地上及植物上，蝌蚪則需在水中生活。在台灣，除白領樹蛙外尚有 Rhacophorus 屬的莫氏樹蛙 (R. moltrechti)、翡翠樹蛙 (R. smaragdinus) 及台北樹蛙 (R. taipeianus)，也都以泡沫卵塊的方式生殖 (Lue & Mou, 1983; Day & Yu, 1987; 呂、陳和張, 1982; 楊, 1987)。但除了台北樹蛙有較深入的研究 (楊, 1987) 之外，其它三種的研究仍付諸闕如。

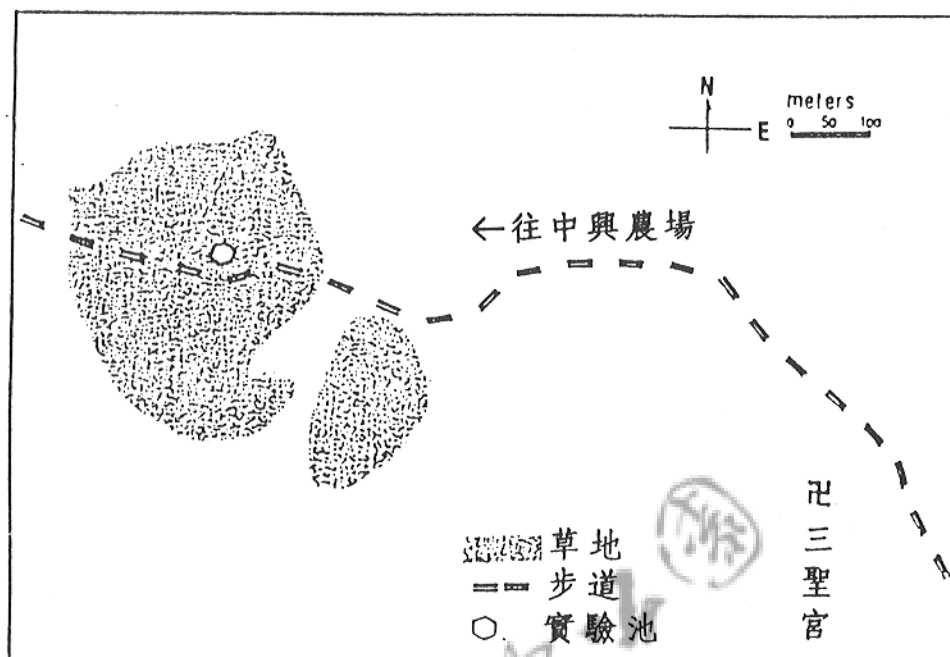
到目前為止，有關台灣白領樹蛙的研究只有聲音分析 (Kuramoto, 1986) 與分類 (Matsui, 1987) 等方面的報告。而在中國大陸上有關斑腿樹蛙的研究也僅限於型態、發育 (Liu, 1950)、簡單的生活史介紹 (Pope, 1931) 及染色體 (Li. & Chen, 1983)，有關其生殖行為的報告則僅有產卵過程的描述 (Liu, 1950)。因此，不論白領樹蛙或斑腿樹蛙的生殖行為均有待更進一步的研究。

為了更進一步了解白領樹蛙之生殖行為，研究者選定陽明山國家公園面天山區的水池，進行白領樹蛙生殖行為的研究，以了解其活動時間、鳴叫、配對、產卵、交配系統等。

實驗地描述

實驗地位於陽明山國家公園內的面天山區（北緯121度30分東經25度10分）（圖一），沿著三聖宮往中興農場的步道右側5公尺的一個人工水池，海拔約755公尺。周圍環境屬黑松、琉球松及闊葉樹的混生林及部分廢耕後遺下的五節芒草原。本地氣候溫和濕潤，根據氣象局鞍部測候所的氣象資料顯示，自77年1月至77年12月間，每月平均溫度在10°C至24°C之間；累積雨量以9月、10月的颱風季節為最高，此外12月和1、2、3月的冬雨及4、5月的梅雨也為本區帶來大量的降雨（圖二）。雨水為實驗池的唯一水源，在7月26日的一場大雨曾使池水漲滿而溢流至步道上。除此外，池水沒有其它的宣洩管道。

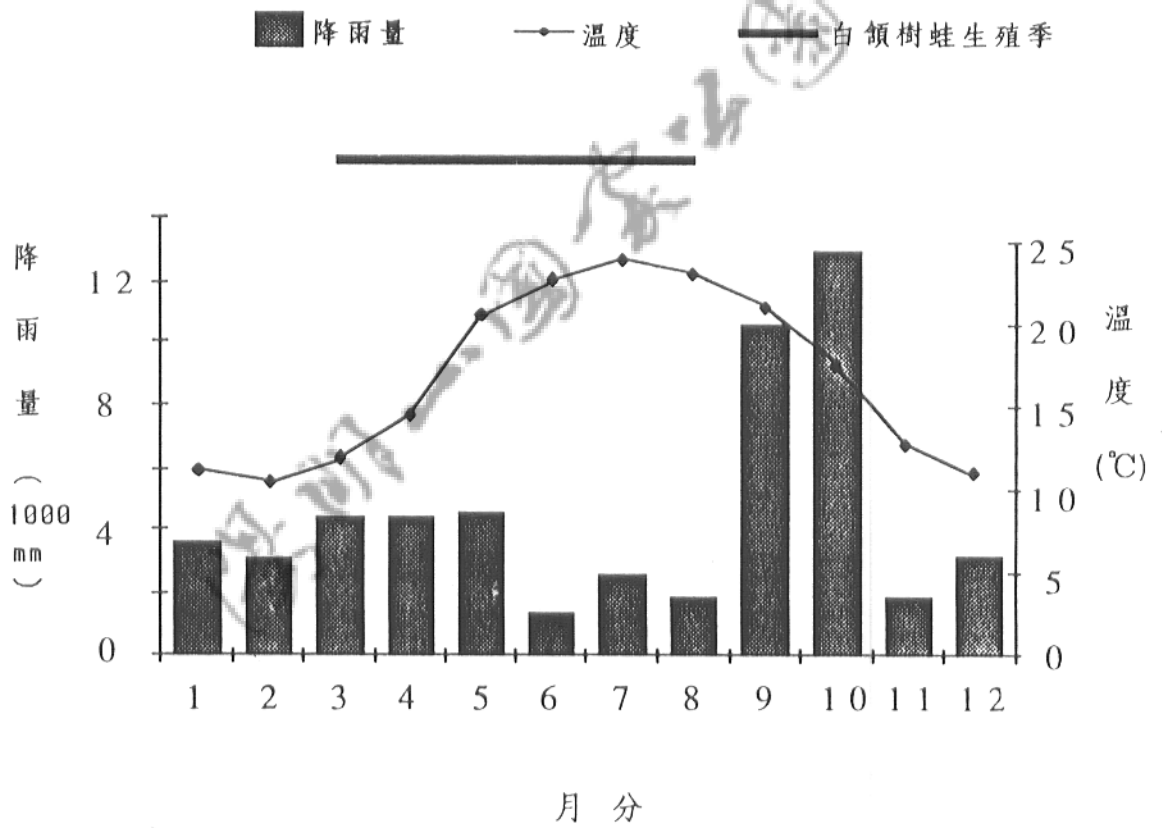
實驗池池底面積約55平方公尺，深約1.6公尺，池子四周環繞著高約2公尺的五節芒 (*Miscanthus floridulus*)，夾雜一棵琉球松 (*Pinus livkieuensis*) 及一棵柳杉 (*Cryptomeria japonica* (Linn.f) D.Don)。池壁著生幾處高度低於1公尺的月桃 (*Alpinia formosana* Schum.)、芒萁 (*Dicranopteris linearis* (Burm.f.)) 及一棵小葉桑 (*Morus australis* Poir)，下層生長著一些高度低於15公分的藤類植物（如台灣常春藤 (*Hedera rhombea* (Mig.) Bean var. *formosana* (Nakai) Li))、地被植物（如通泉草



實驗池



圖一、實驗地



圖二、實驗地附近在民國七十七年各月分的平均氣溫及累積降雨量

(Mazus niguelii Mankino)、假蹄蓋蕨 (Athyriopsis japonica (Thunb.) Ching) 等) 及濕生植物 (如水芹菜 (Oenanthe javanica (Blume) D.C)) 等。長期被水覆蓋的部分則長有燈心草及鳶尾科 (Iris) 多年生水生植物。

材料及方法

一．調查時間：

野外觀察自民國 77 年 3 月至民國 77 年 8 月止，每週至少到實驗地一次，每次觀察持續 1 至 5 天不等，研究期間共進行 66 次的野外工作，包括 51 次夜間觀察，夜間觀察的時間以下午 6 點 30 分至 12 點為主，白天的工作時間則依需要而定，工作時數由一至五個小時不等。

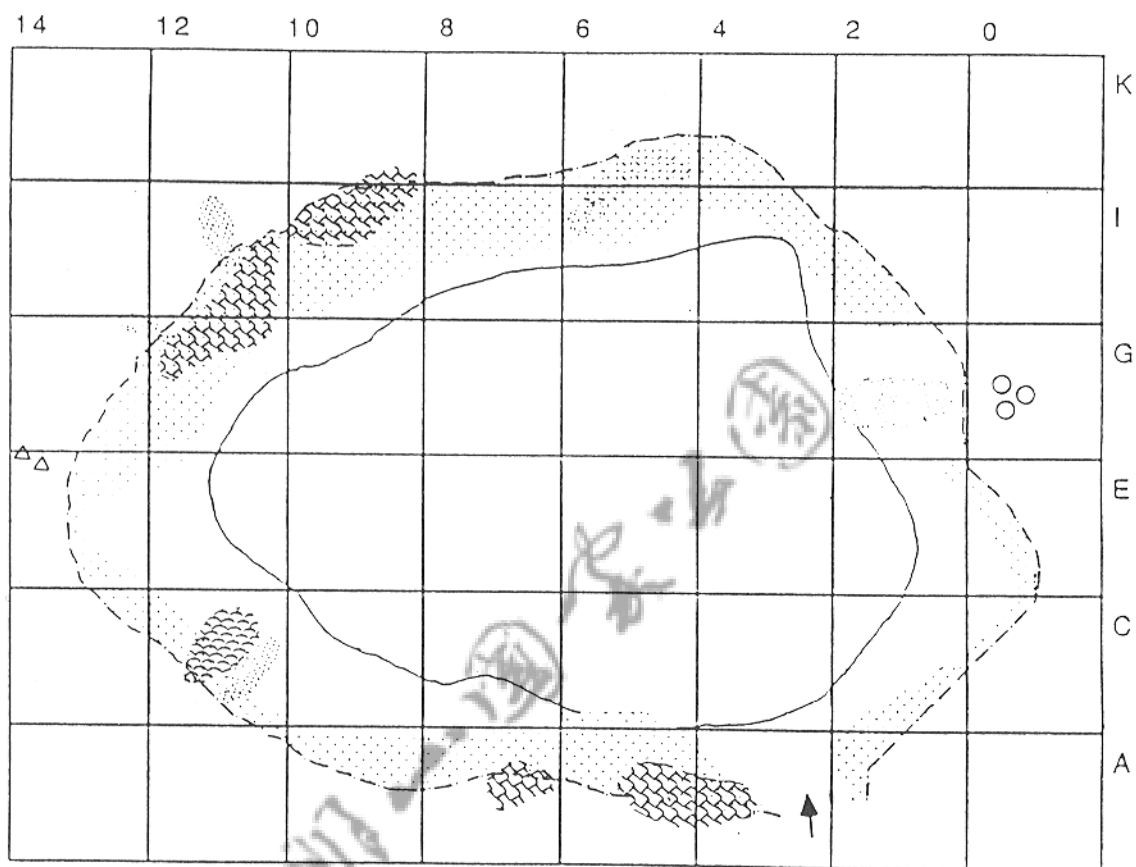
二．方格系統：

為方便記錄個體及卵塊之位置，沿襲楊（1987 年）在本池中研究台北樹蛙時所用之方格系統，並稍加修改，將實驗池池底、池壁及四周芒草覆蓋處分成 87 個一平方公尺的方塊，加入白領樹蛙生殖時利用的主要植被繪成地圖（圖三）。並利用此一地圖描繪出池水面積、卵塊位置及個體位置，以方便分析。

三．物理因子：

1．水深：

於實驗池中央豎立一根木製標竿，上面標有刻度，每次進行觀察時，均記錄水深。



2 m



月桃

—— 芒草根 部



芒萁

—— 池底



小葉桑

→ 池子入口



五節芒



琉球松



柳杉

圖三、方格系統及池中主要植被覆蓋圖

2. 氣象因子：

氣溫及雨量資料取自中央氣象局鞍部測候所。

四．標記：

將所有第一次捕獲的個體，先分辨雌雄，然後參照修改過的 Martof (1959) 去趾編號法 (toe-clipping)，給予每隻個體一個特定的編號，做為永久標記，為避免再生而導致混淆，均將蛙趾切除至與蹼膜齊平。而為了能減少因為捕捉的接觸而導致之影響，另外再給予一暫時性標記，標記方法為依修改過的 Emlen (1968) 腰環上標法，以棉線串連 (0.8x1) 平方公分之白色塑膠布，上面以油性不褪色墨水書寫其編號，繫綁於蛙體的腰間。

由於棉線水後容易斷裂而脫落，所以必需經常補充。

五．體長及體重：

每一隻新捕獲的個體均測量其體長及體重。測量體長時，為方便將蛙體拉直，製作一片 (10×18) 平方公分之塑膠薄片，將捕獲之個體兩前肢攀附於塑膠片一端，而後拉直蛙體，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。

體重的測量方法為於蛙隻捕捉後，以乾布將其皮膚擦乾，再以準確度達0.5g的50g Persola 彈簧秤夾住其後肢測其重量。對於雌蛙則另以手電筒抵住背側，利用透光方式檢視其腹中有無卵粒，並記錄之。

六．錄音：

採用 Sanyo M1760F 錄音機及 TDK AD90 錄音帶，在鳴叫的蛙隻前10公分左右錄音。並記錄當時的行為及所處的情況，以了解各種叫聲的意義。聲音分析則利用 digital sonograph (Kay 7800) 分析其 sonogram，並以 high resolution signal analyzer (Bruel and Kjaer 2033) 及 X-Y recorder (Hewlett Packard 70156) 測其頻率範圍。

七．生殖行為：

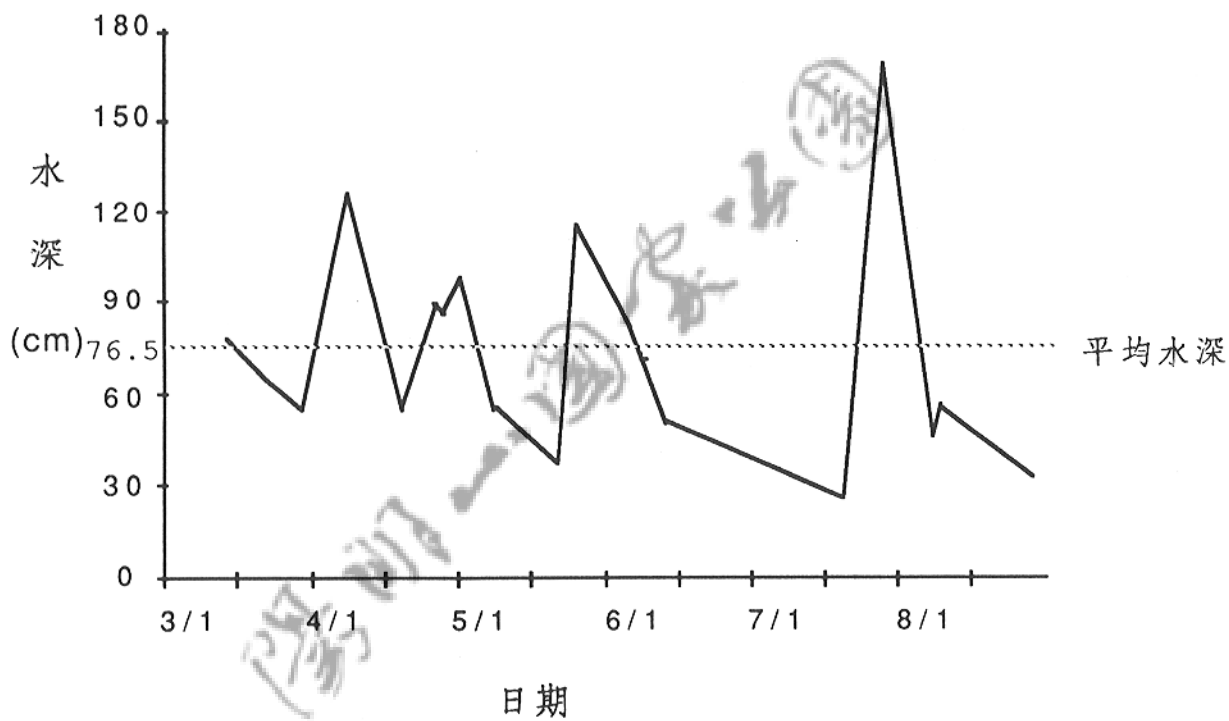
以夜間觀察為主，在每晚到達實驗地後，穿著塑膠製不透水的沼澤衣進入池中，並以手電筒為照明工具，觀察蛙體的活動。記錄的方式為利用小型錄音機錄下口述資料，待回至研究站後再

將其轉為書面資料。此外尚拍攝幻燈片作為參考。記錄項目包括生殖個體配對的形成、產卵行為、產卵時間及位置。

八· 卵塊：

白天至實驗池中，記錄卵塊的位置與離水距離。黏附在植物上的卵塊尚記錄其植物種類。為分析卵塊位置與池水水深關係，取4月26日到6月27日兩個月的卵塊位置資料進行分析。此期間共有446個卵塊，佔全部卵塊數的90.5%；而水深由35cm至118cm，取其中間值76.5cm，高於76.5cm稱為高水位時期，低於76.5cm稱為低水位時期（圖四）。高水位時期包括自4月26日至5月3日及5月22日至6月6日，共有231泡卵。低水位時期包括自5月4日至5月21日及6月7日至6月27日，共有215泡卵。卵數的計算：自實驗池中取剛產下之卵泡，攜回研究站，置於水中，移去泡沫，計算其中卵粒數目，並隨機取30顆卵粒，以解剖顯微鏡測量其卵徑，取其平均值，代表此一卵塊的平均卵徑。

由於在實驗期間曾發現許多遭昆蟲寄生的卵塊，因此自實驗池中取得已被寄生之卵塊回實驗室中培養，待卵塊中白色蠕蟲長成成蠅後，判斷其種類。



圖四、實驗池中水位變化

九・資料分析

所有資料統計均以 Macintosh 中 Stateview 5.12 版軟體進行
運算。

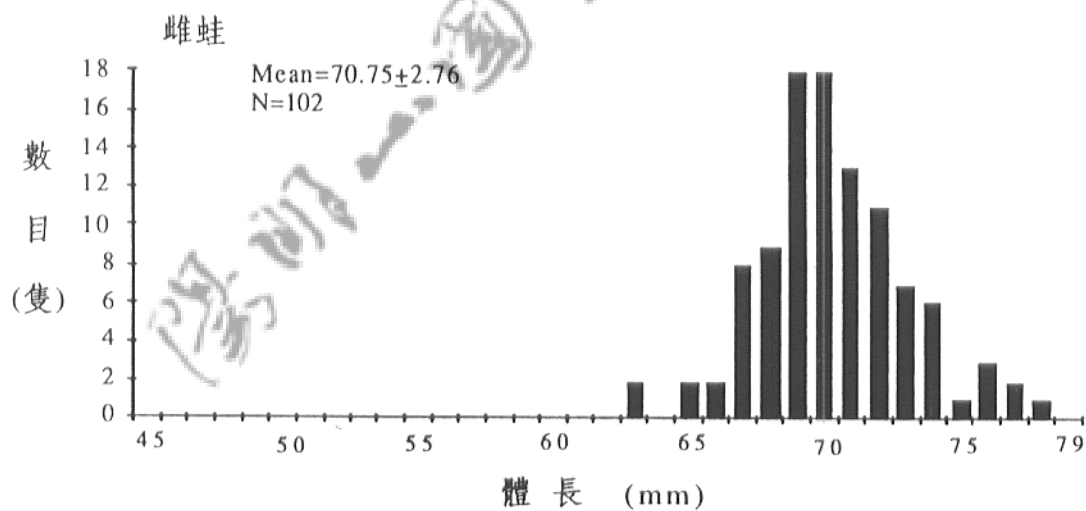
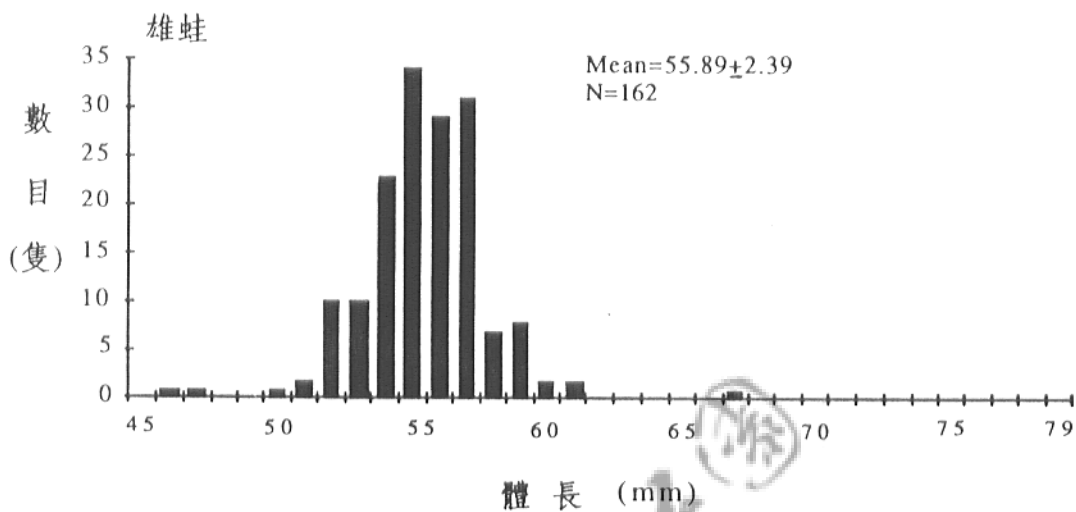
陽明大學圖書館

結果

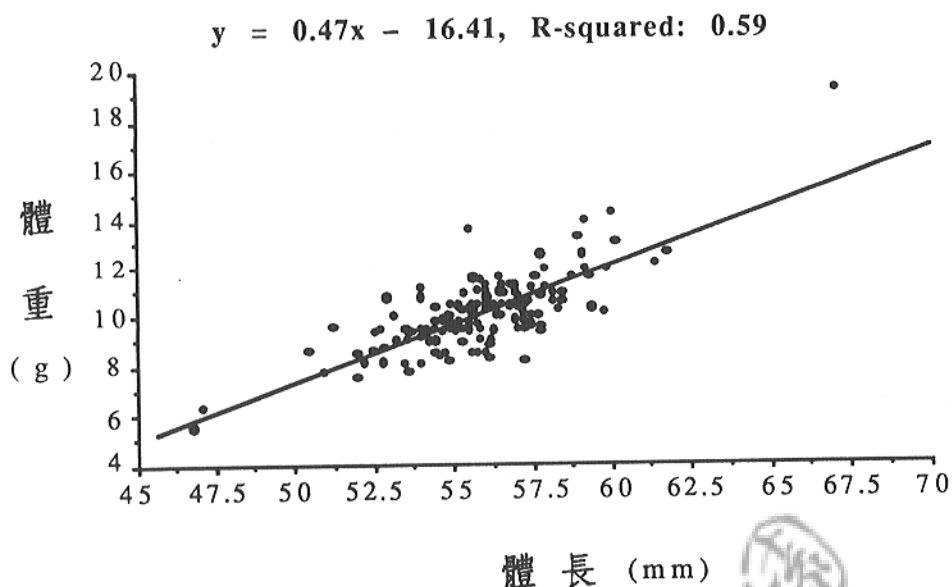
一．生殖族羣

實驗期間，在實驗池畔共捕獲白領樹蛙雄蛙191隻與雌蛙127隻。藉由雄蛙的鳴叫和參與生殖活動的行為，以及雌蛙在第一次捕獲時腹中多半皆有卵粒來判斷，在實驗池捕得蛙隻皆為生殖成熟之個體，故將其列入生殖族羣。

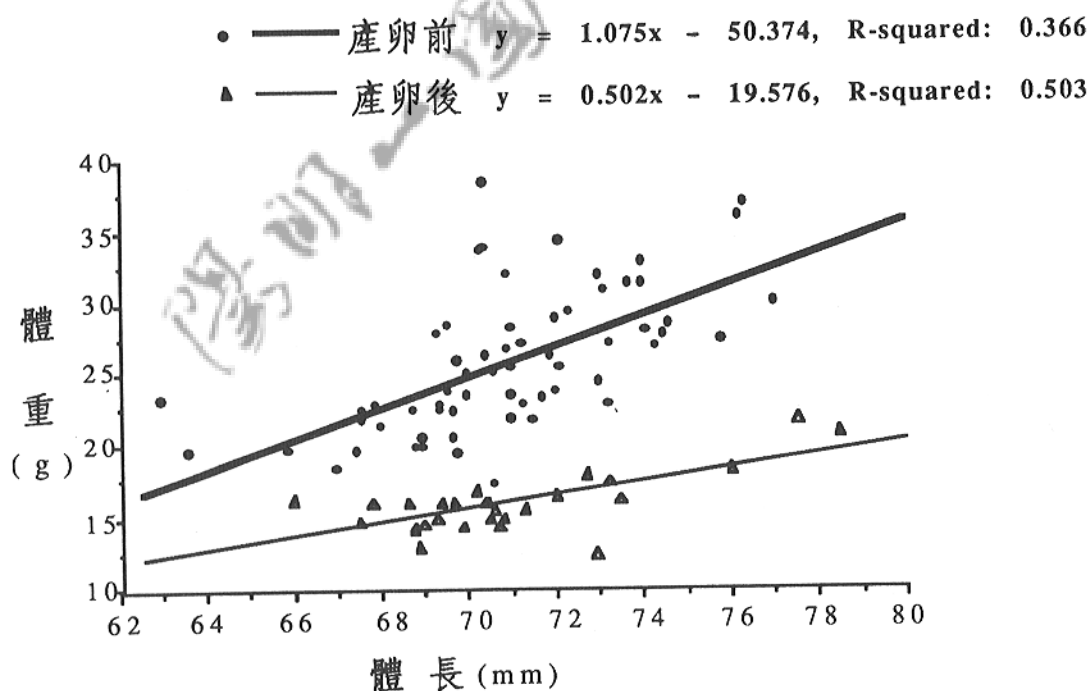
雄蛙體長 (SVL) 分布範圍自46.80mm至67.10mm，平均為55.76mm (S.D.=2.42, N=162) (圖五)。體重分布範圍自5.5g至19.2g，平均為10.12g (S.D.=1.51, N=162)。體長和體重間有顯著的正相關 ($r=0.61, p<0.01$) (圖六)。雌蛙體長分布範圍自63.00mm至78.50mm，平均為70.75mm (S.D.=2.76, N=102)。產卵前體重範圍自17.0g至38.5g，平均25.29g (S.D.=4.88, N=73)。產卵後自12.5g至21.9g，平均16.61g (S.D.=2.10, N=44)。雌蛙體長和產卵前 ($r=0.61, p<0.001$) 及產卵後 ($r=0.71, p<0.001$) 體重均有顯著的正相關 (圖七)；和其產卵前後體重減輕量亦有明顯正相關 ($r=0.56, p<0.001$) (圖八)。雌蛙的體長及產卵前後體重均顯著大於雄蛙 ($p<0.01$)，因此白領樹蛙為顯著的雌雄異型 (sexual dimorphism)。



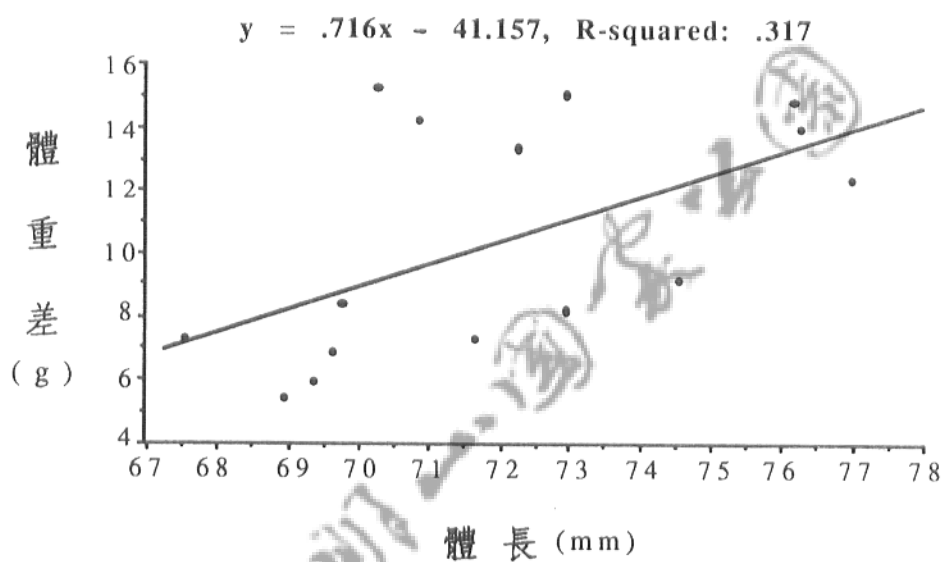
圖五、雄蛙及雌蛙的體長分布



圖六、雄蛙體重及體長的關係



圖七、雌蛙產卵前、產卵後的體重及體長關係



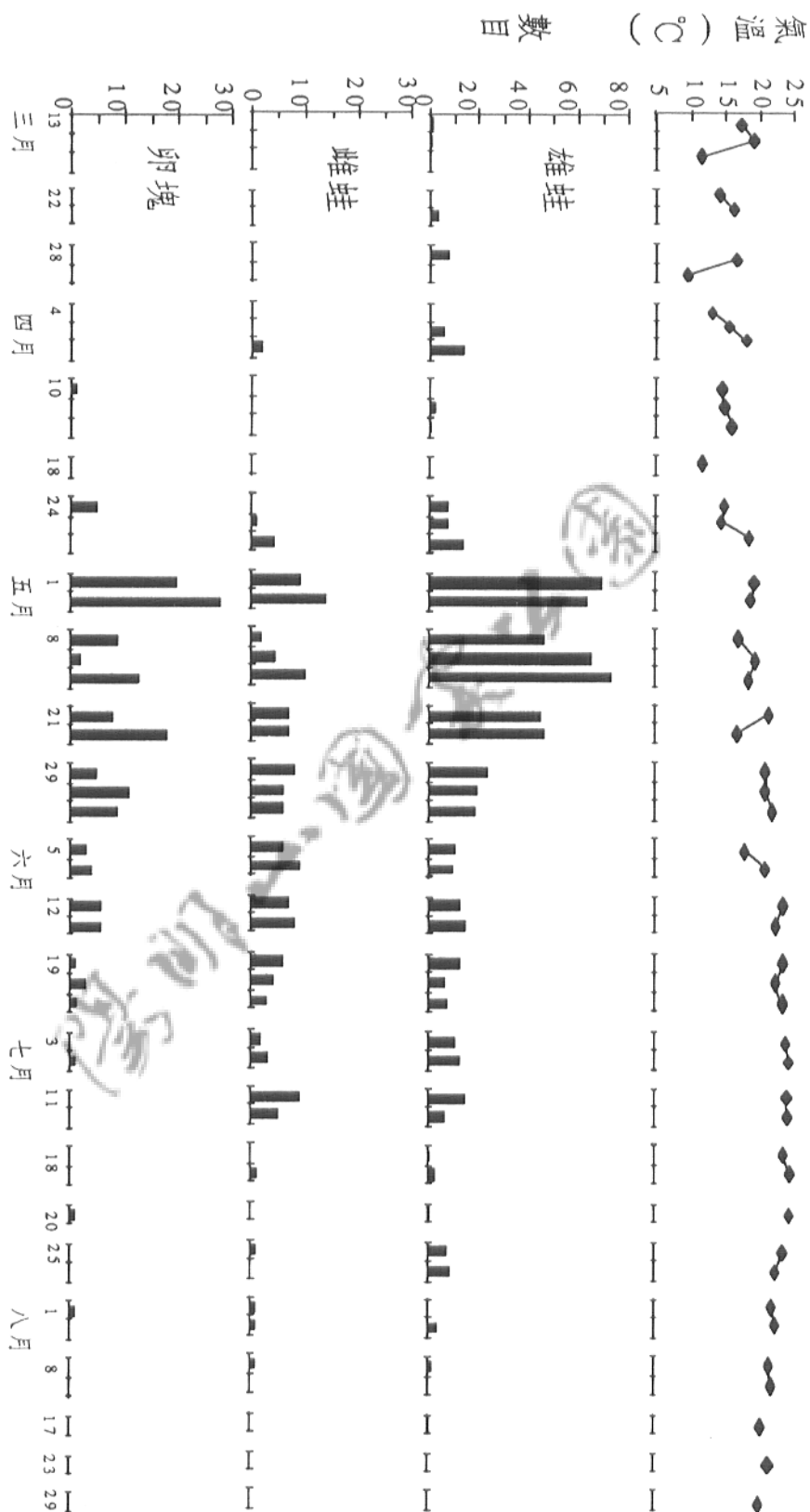
圖八、雌蛙體長及產卵前後體重差的關係

二．生殖活動

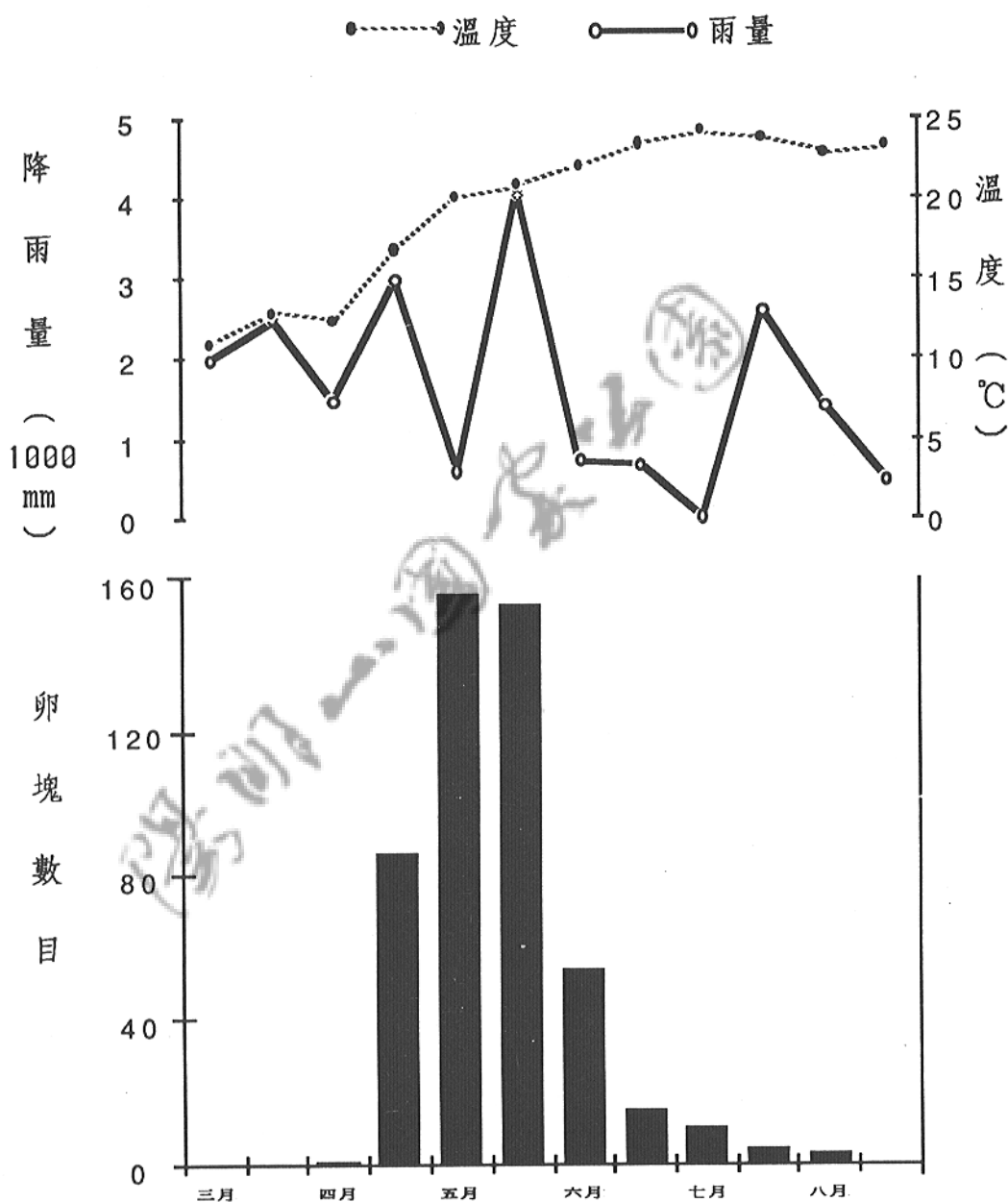
白領樹蛙的生殖活動，自3月中旬開始至8月中旬結束（圖九）。3月12日發現第一隻雄蛙在池中鳴叫，但遲至4月10日才有雌蛙至池中產下第一泡卵。最後一隻雌蛙在8月8日離開實驗池，而在8月17日最後一次觀察到雄蛙的活動。白領樹蛙於生殖季初期的生殖活動和氣溫十分相關。在4月10日以前，當夜晚氣溫降至攝氏 15°C 以下，實驗池中的雄蛙便停止活動。4月下旬以後，夜晚氣溫上升，雄蛙活動才逐漸增加。5月上旬，每夜在池中活動的雄蛙數皆超過60隻。在5月10日晚，發現74隻雄蛙同時在池中活動，此時為雄蛙活動的高峰。此後，雄蛙數目漸漸下降（圖九）。

雌蛙多半在進入池子當晚便產下卵，故雌蛙每天在池中所產生的卵塊數可以代表雌蛙在池中的生殖活動強度。在4月26日至5月2日一週內，共發現121泡卵，佔所有卵塊數的24.9%。6月以後漸減（圖十），在8月7日發現最後的2泡卵。雌、雄蛙在實驗池中的停留時間的長短不論在一夜中或是整個生殖季中均不同。雄蛙一般在傍晚時開始鳴叫及活動，接近天亮時才陸續離開水池。

雌蛙約在雄蛙活動開始後0.5至1小時才開始陸續進入池中，



圖九、觀察期間實驗池附近的夜晚氣溫及出現的雄蛙、雌蛙數目和當夜的累積卵塊數

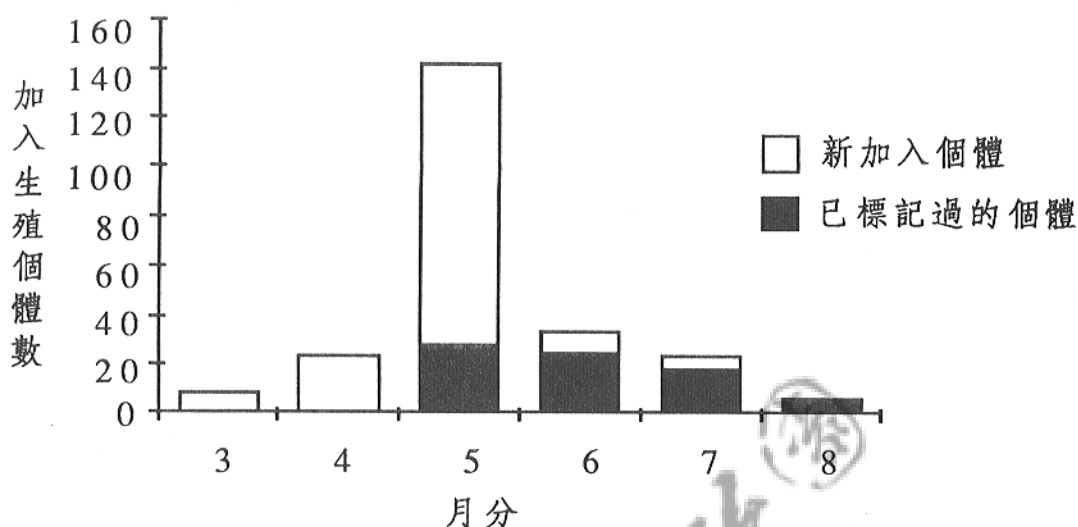


圖十、平均溫度，降雨量及卵塊數目的月變化

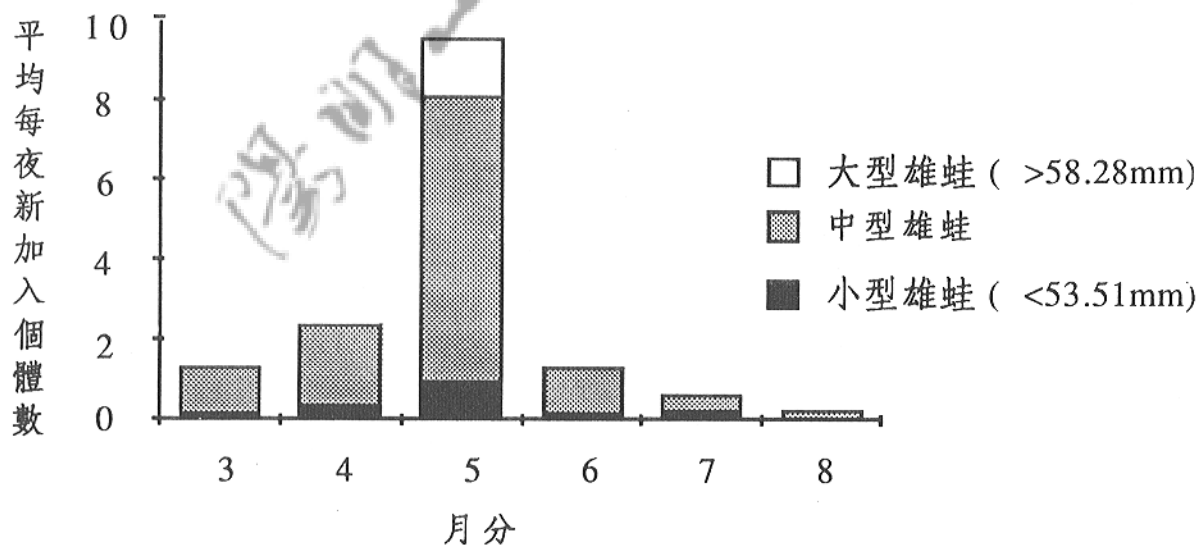
逗留的時間則視選擇配偶時間及產卵時間長短而異，於產完卵後便離去。部分雄蛙會在池中連續逗留2晚以上，而雌蛙則從未在池中有連續逗留2晚或2晚以上的情形。因此在生殖季期間每夜池中的生殖活動雌雄性比 (operational.sex.ratio) 均偏向雄性，雌雄性比最高可達1:16.5 (雌:雄=4:66)。

3月及4月中，池中出現過的雄蛙都少於30隻，且大多數的雄蛙均為新加入的個體，而在5月份，出現過141隻雄蛙，其中有115隻為5月才新加入的個體，到6~8月，則大多為已標記過的個體 (圖十一)。將每個月新標記個體數除以該月的工作夜數，求得該月份每夜平均新加入個體數，仍舊以5月高出其它各月份甚多 (圖十二)，但各月份的新加入雄蛙的平均體長並沒有顯著差異 (圖十三)。依體型來看，不論大型雄蛙 ($SUL > \text{Mean} + 1S.D. = 58.28\text{mm}$)、中型雄蛙 ($\text{Mean} - 1S.D. < SUL < \text{Mean} + 1S.D.$) 或小型雄蛙 ($SUL < \text{Mean} - 1S.D. = 53.51\text{mm}$) 均集中於5月加入生殖活動。

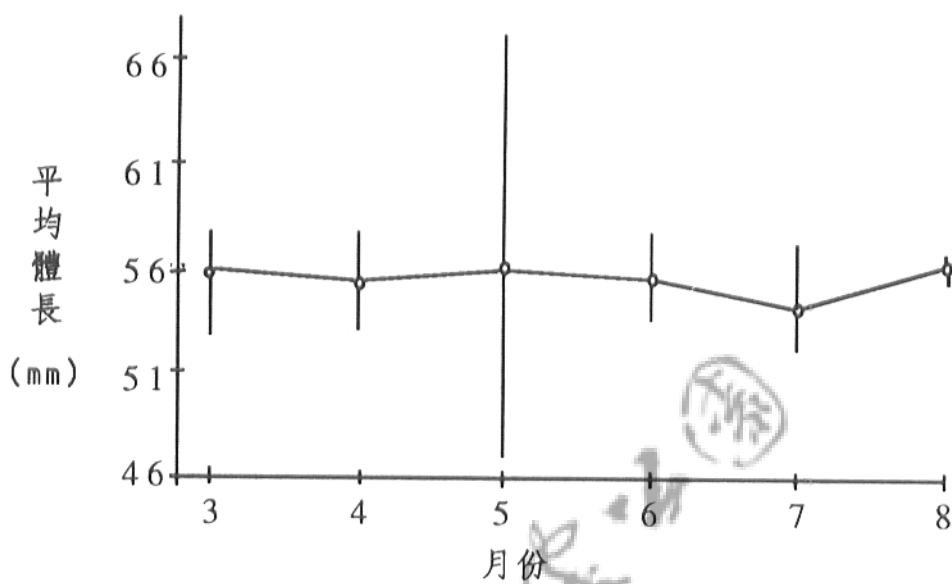
若將生殖季中同一雄蛙在池中第一次及最後一次發現之間的天數視為其逗留期間，則雄蛙的逗留期間自1天至108天不等，平均為21.1天 ($N=191$) (圖十四)。但有61.8%的雄蛙逗留期間在21天以內，而僅有10.5%的雄蛙逗留超過60天。在逗留期間，



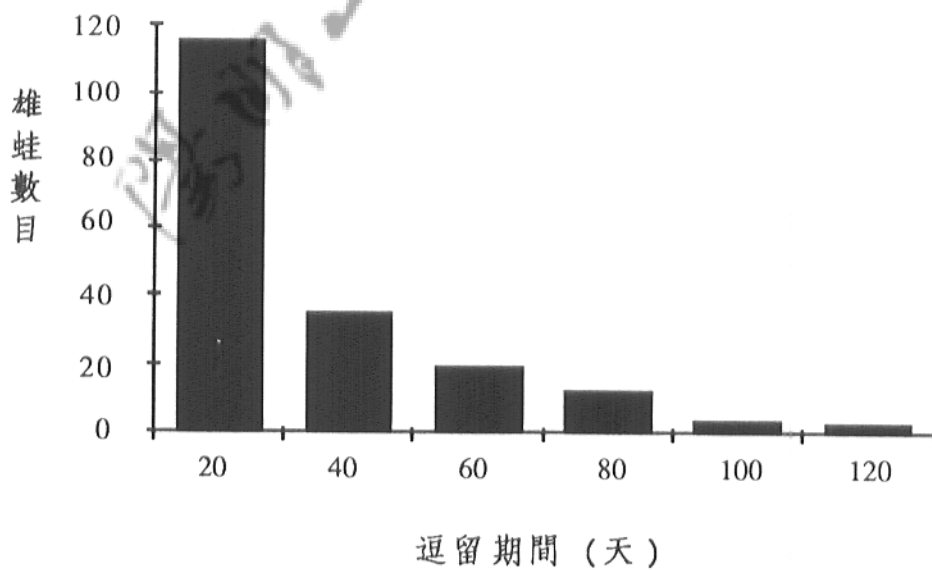
圖十一、各月分的活動雄蛙個體數及新加入個體所佔比例



圖十二、各月分中,平均每夜新加入的雄蛙個體數目,及各種體型所佔的比例



圖十三、各月份新加入雄蛙的平均體長



圖十四、雄蛙在池中的逗留期間

雄蛙會有一段時間暫時遷出水池。若其離開的連續日數超過平均逗留日數即視為暫時遷出生殖場所。逗留天數超過21天的雄蛙中有64.7%曾暫時遷出。其中有4隻雄蛙曾2度遷出，1隻雄蛙曾3度遷出；遷出的時間最長曾達85天後，才又再度遷入池中，平均為39天。雄蛙在池中的出現率（雄蛙被觀察到日數／逗留期間觀察日數）平均為66.9%。但逗留日數大於21天的雄蛙被觀察到的平均機率（ $\bar{X}=29.7\%$ ， $N=73$ ），顯著的小於逗留日數在21天以內的雄蛙（ $\bar{X}=89.5\%$ ， $N=118$ ）（ $t=19.5$ ， $p<0.01$ ）。由以上可推知，有半數以上雄蛙僅作短時間逗留，而長時期逗留的雄蛙多半會暫時遷出後再遷回。

三．鳴叫行爲

（一）鳴叫位置：

雄蛙的鳴叫一般在黃昏時開始，鳴叫位置範圍很大，自水邊至離水達4公尺的植物上均可見到，但一般以在離地2公尺以下的五節芒及其它灌木上鳴叫為主。鳴叫時，除了在地面上鳴叫的個體，有時背上覆有一些細碎的地表植物外，其餘均直接攀附在植物枝葉上發出叫聲。在生殖季的高峰期，雄蛙會利用已產過卵塊的位置鳴叫，由5月至6月中旬曾發現53次雄蛙直接坐在尚未孵化的卵泡上鳴叫，而在生殖季的初期及末期則未見此情形。

雄蛙在生殖高峰期，有明顯聚集鳴叫的行為（圖十五），將每夜的雄蛙鳴叫位置登錄在方格系統上，再利用卜瓦松分布檢驗發現，自4月26日至6月13日，75%的觀察夜晚，雄蛙有明顯的聚集現象（表一）。例如，於5月2日有9隻雄蛙同時在一株月桃葉上鳴叫，各個體間距離在10-70cm之間。池中的B、1F、8I、11G、7A與4A附近為幾個較常發生聚集鳴叫的地點。

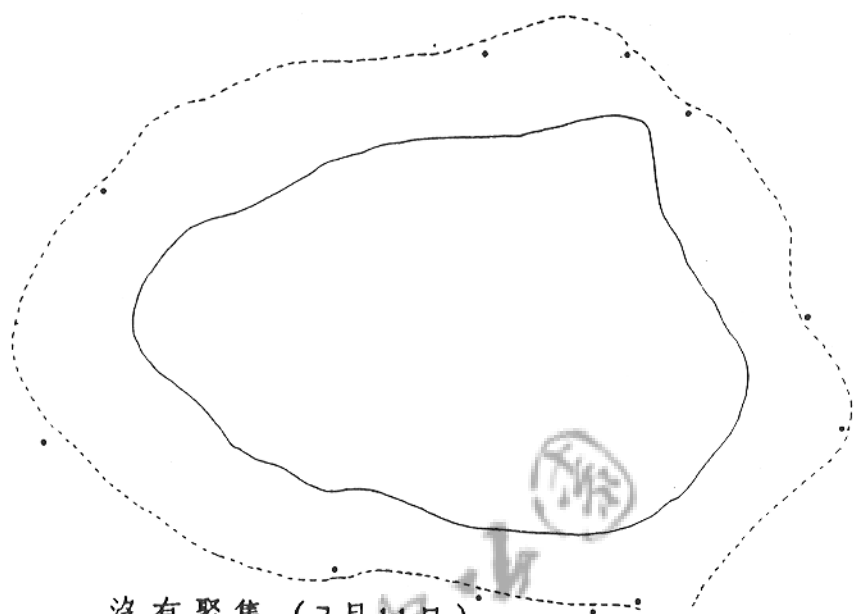
〔二〕鳴聲意義：

依鳴叫聲音的意義不同，白領樹蛙的鳴音可分為下列幾種：

1. 宣告叫聲(advertisement call)：

白領樹蛙的宣告叫聲由1至5個"嗒-"音節 (note) 組成，形成"嗒-"或"嗒-嗒-嗒-嗒-嗒-"之鳴聲，在0.5~3.5KHz之間有一個能量高峰，且在多音節的叫聲中，其能量的分布及強度有漸漸消滅的現象（圖十六之a）。雄蛙鳴叫時的姿勢依其位置而異，在地面及水平坐在植物上者，利用四肢支撐頭上揚。此外尚可利用趾上吸盤垂直攀附在枝幹上，頭朝某一特定方向鳴叫。鳴叫時不張口，每發出一音節其鳴囊便鼓脹一次，而在此一音節結束時鳴囊又恢復原狀。

活動的雄蛙間會組成合唱 (chorus) 的形式發出宣告叫聲。



沒有聚集 (7月11日)



聚集鳴叫 (5月9日)

圖十五、雄蛙在池中的分布情形

表一、實驗池中雄蛙的聚集，以及多隻雄蛙共同配對的情形

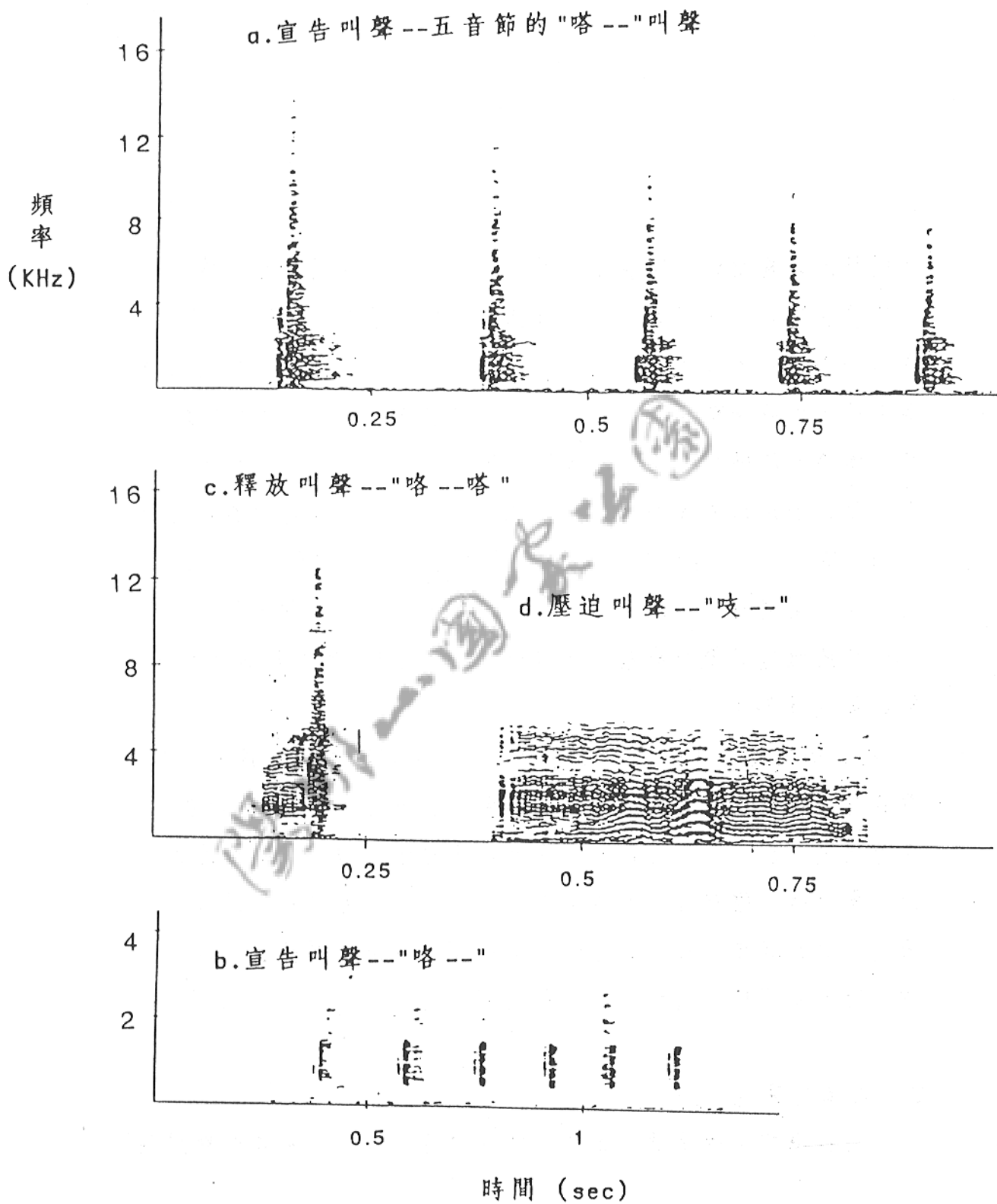
日期	池中雄蛙數	chi-square	p	M	A
3/28	9	0.02	0.99		0
3/29	6	0.71	0.70		0
4/05	6	0.71	0.70		0
4/06	13	3.76	0.15		0
4/11	2	0.01	0.93		0
4/24	8	2.49	0.29		0
4/25	8	0.04	0.98		1
4/26	18	20.81	0.01*		0
5/01	59	258754.12	0.01*	3	6
5/02	49	1809347.35	0.01*	6	7
5/08	43	28.22	0.01*		0
5/09	56	12.54	0.08*		2
5/10	74	80.35	0.01*	2	5
5/21	46	26.26	0.01*	1	4
5/22	47	30.01	0.01*	2	5
5/29	19	36.49	0.01*		4
5/30	18	5.25	0.15		4
5/31	19	27.65	0.01*	2	4
6/05	7	0.25	0.88		1
6/06	13	2.90	0.41		0
6/12	13	2.49	0.01*		1
6/13	16	23.92	0.01*	3	6
6/19	13	2.07	0.51		2
6/20	8	0.04	0.98		2
6/21	7	0.46	0.49		1
7/03	8	0.09	0.95		1
7/04	11	0.36	0.84		1
7/11	7	0.38	0.54		1
7/25	9	0.01	0.99		1

chi-square test

* 代表顯著,即池中雄蛙有聚集的現象

M: 多隻雄蛙的配對次數

A: 所有配對次數



圖十六、白領樹蛙鳴叫聲音的聲譜圖

合唱是由多隻雄蛙同時發出叫聲，以吸引雌蛙靠近。合唱在一段時間後會進入一次低潮時期，僅餘1至2隻雄蛙發出2音節以下的宣告叫聲。低潮時期之時間長短不一。而後在強度及音節上又逐漸上升，如此循環而在一個晚上形成許多陣 (bouts) 的鳴叫聲。每一陣鳴叫的開始並沒有明顯的領導者 (leader)，而是由原本安靜的雄蛙漸漸加入鳴叫行列所形成。在合唱之中有時會有兩隻雄蛙輪流鳴叫 (duet) 的情形出現，且越叫越急促，通常發生在相距不遠的兩隻雄蛙之間。例如在5月9日於一片月桃葉上兩隻相距40公分的雄蛙間便發生輪叫，但觀察過相距5公尺兩隻雄蛙有明顯的輪叫情形。

在合唱的宣告叫聲中，有時會夾入一種較輕微的聲音，此種聲音是由雄蛙快速而輕微地振動鳴囊而發出的，由3至6個“咯-”音節組成（圖十六之b）。它多半發生在該雄蛙一陣強烈的鳴叫後，緊接著此種輕音，而後暫歇其鳴叫。此外亦曾觀察過二次當鳴叫中雄蛙察覺雌蛙靠近它時，轉而頻頻發出此種輕音，據此推測此種聲音可能具有增加吸引雌蛙之功能。

2. 求偶叫聲 (courtship call) :

正在鳴叫中的雄蛙察覺雌蛙靠近它時，雄蛙會將其叫聲間隔

縮短，連續發出多聲多音節的"嗒-"叫聲，且十分急促，而於"嗒-"音節間加入"咯-咯-"之輕音，在一聲與一聲之間隔十分短，而後當雄蛙被雌蛙接受，坐在雌蛙背上時，便會停止上述叫聲，轉為一種比"咯-咯-"更輕且為單音節而緩慢的"嗑-"聲，待其形成假交配姿勢後才停止一切聲音。

3. 釋放叫聲 (release call) :

當雄蛙被另一隻雄蛙抱住而對其施行假交配姿勢時，在下方的雄蛙會發出"嗒-嗒-"或"嗒-嗒嗒"多音節的釋放叫聲（圖十六之C）。此外，當雄蛙被同時於此池中生殖的面天樹蛙 (*Chirixalus idioticus*) 之雄蛙誤抱時亦會發出此種聲音。通常在下方雄蛙發出此聲音半至1分鐘後，上方的雄蛙便會放開它而跳走。亦曾發現在二隻樹蛙處於敵對狀況時，會不斷互相壓住對方，被壓住的一隻也會發出此種叫聲。而在放在塑膠袋中的一對白領樹蛙，當雌蛙於跳躍中壓住雄蛙時，該雄蛙亦曾發出釋放叫聲，可推知釋放叫聲具有告知其背上的樹蛙放開它的意思。倘若此種聲音仍不能使背上的樹蛙離開時，下方的雄蛙會以四肢去撥打背上的蛙。曾發現過一隻白領樹蛙的雄蛙被面天樹蛙抱住時，除發出釋放叫聲外，尚以前肢及後肢撥背上的面天樹蛙，企圖將之撥下來。

4 · 壓迫叫聲 (distress call) :

當雌蛙或雄蛙被掠食者捕食時所發出的叫聲，為單一音節“吱—”的叫聲（圖十六之 d）。發出此種叫聲時，該蛙多半張開嘴巴並踢動後肢掙扎，但不振動鳴囊。實驗池中白領樹蛙的主要掠食者為紅斑蛇 (*Dinodon rufozonatum rufozonatum*)，研究者曾多次藉此種聲音發現蛇的位置。壓迫叫聲為雌蛙在自然狀況下發出的唯一一種聲音。此外當雌、雄蛙被研究者捕捉時，亦會在研究者手上發出此種叫聲。

四 · 配對

白領樹蛙配對的形成是由雄蛙發出鳴聲而由雌蛙來進行選擇。雄蛙通常在進入池中後便停留在一固定位置鳴叫，吸引雌蛙靠近。雄蛙並沒有明顯的防衛領域的行為。在生殖季中，僅在野外發現過三次二隻雄蛙間有直接接觸的敵對行為。在敵對過程中，兩隻雄蛙不斷的互相傾壓對方，以前肢壓住對方或爬至對方身上，坐在其背上，並以前肢抱住在下方的雄蛙，且夾雜著發出宣告叫聲，而被壓在下方的雄蛙會發出釋放叫聲，再利用軀體扭動，加上四肢的撥打，將背上的雄蛙甩掉，並企圖轉而壓住它，如此重覆輪流互相壓住對方。在敵對過程中，會有短暫的分開，此時

會形成對峙 (contest) 的局面，兩蛙不斷地發出宣告聲且形成對叫。觀察到的3次敵對行為持續時間皆很短，分別為2分30秒、4分及1分30秒。其結果會有一隻雄蛙迅速跳離原處，而另一雄蛙則留在原處，且發出宣告叫聲。因此定義前者為失敗者而後者為勝利者，至於敵對的導因未明，但曾經觀察過一次兩隻雄蛙邊打邊移動，而在失敗者離去後，勝利者又回至最初開始打鬥的位置（一個池壁上的凹洞），發出鳴叫，且立刻吸引了一隻原本就在附近逗留的雌蛙靠近它。因此，推測其打鬥原因可能和鳴叫位置的競爭有關。也曾經在捕捉的兩隻雄蛙間觀察過此種行為，兩隻雄蛙原本裝在不同的塑膠袋中，但一直互相對叫並企圖接近對方，待一放入同一個塑膠容器中，便開始有類似野外的打鬥行為出現。除了輪流傾壓對方之外，尚會以前肢互相撲打或以前肢搭在對方身上，上半身立起如角力狀的姿勢。此次打鬥共持續了6分鐘，而勝利者亦隨即發出鳴叫聲。

雌蛙多半由池子四周芒草的尖端進入池子，而後利用下述兩種方式游走於池畔。有些會直接在進入池子的方位附近活動，其它則先跳入水中，再游至某處上岸。其上岸的位置則不一定和入池方位相同，但多半在雄蛙鳴叫聲較多之處。鳴叫中的雄蛙有時會同時吸引兩隻或兩隻以上雌蛙靠近。雌蛙通常會先在距離雄蛙20至30公分處停留，頭朝向該雄蛙傾聽雄蛙叫聲。雌蛙停留的時

間長短不一，曾觀察過雌蛙141號在傾聽2分鐘後，便開始向雄蛙靠近。但亦曾見過180號雌蛙在雄蛙附近停留長達25分鐘後，放棄該雄蛙而離開。雌蛙會在幾隻鳴叫雄蛙間遊走選擇，且分別在各雄蛙附近停留一段時間，而後當其選擇了一隻雄蛙時，會先以爬行的方式靠近雄蛙，此時若雄蛙察覺雌蛙靠近，其鳴叫聲會轉為急促，且頭朝向雌蛙，雌蛙會在距雄蛙3至5公分處再度停住，傾聽很短的時間後，決定接受雄蛙或者離去。

一般雌蛙在選擇雄蛙後，會主動鑽入雄蛙的腹部下面，而雄蛙於此時停止其宣告叫聲，轉而發出求偶叫聲，待形成穩定的腋抱式(axillary amplexus)假交配姿勢後，便停止所有叫聲，此時，其它受吸引而來的雌蛙便相繼離開。從形成假交配姿勢至開始產卵的時間由5分鐘到43分鐘不等(表二)，視配對的穩定與否而定。若配對十分穩定，則在形成配對後10分鐘內便可開始產卵。但若配對不穩定，則通常在形成配對後雌蛙會掙扎而離開雄蛙，或背著雄蛙於池中遊走，但最後仍舊會配對失敗，造成雌雄分開。

配對通常為一隻雄蛙抱住一隻雌蛙，然而在5、6月生殖季的高峰期，會有多隻雄蛙同時和一隻雌蛙進行假交配，最多曾見過5隻雄蛙圍繞在一隻雌蛙附近加入共同配對。這種情形通常是在池中雄蛙數目較多且有聚集鳴叫的現象時發生(表一)。在所看

表二・白頷樹蛙雌蛙產卵所需的時間

雌蛙編號	產卵日期	配對時間	開始產卵	結束產卵	產卵時間	全部時間 [△]
105	4/25	*	19:12	22:13	3時01分	
128	5/09	*	19:01	20:24	1時23分	
132#	5/10	18:50	19:07	20:25	1時18分	1時35分
138	5/16	16:14	16:30	17:47	1時17分	1時33分
140	5/21	21:00	21:20	22:18	0時58分	1時18分
144	5/21	22:15	22:30	0:05	1時35分	1時50分
143#	5/21	*	22:00	23:09	1時09分	
141	5/21	*	21:39	22:33	0時54分	
142	5/21	*	21:40	22:45	1時05分	
155	5/29	20:33	20:54	23:33	2時39分	3時00分
152	5/29	*	20:54	22:27	1時33分	
154	5/29	20:54	22:33	23:19	0時46分	2時25分
157	5/30	18:30	19:00	20:28	1時28分	1時58分
169	5/31	20:17	21:00	21:53	0時53分	1時36分
170	6/05	*	20:30	21:26	0時56分	
401	6/12	*	21:18	22:20	1時02分	
189	6/13	*	18:22	18:57	0時35分	
191#	6/13	*	22:27	23:00	0時33分	
188	6/13	22:19	22:35	23:39	1時04分	1時20分
407	6/20	21:25	21:30	22:16	0時46分	0時51分
168	6/20	21:20	21:30	22:30	1時00分	1時10分
409	6/21	18:55	19:08	19:50	0時42分	0時55分
408	7/04	18:55	19:00	19:50	0時50分	0時55分

* 表示配對時間不確定

[△] 自配對至結束產卵的時間

表示為多隻雄蛙共同配對

到的61次配對中，有19次為多隻雄蛙共同配對，均發生在4月26日至6月13日間。在各個觀察夜晚中，形成共同配對的次數，佔當天晚上觀察到的總配對次數之百分率，由25%（5月21日）到85%（5月2日）之間。

當雌蛙選擇了一隻雄蛙而形成假交配後，在附近的雄蛙會漸靠近它們，並企圖加入生殖。一般由雌蛙選擇的雄蛙會緊緊抱住雌蛙形成穩固的假交配姿勢，而其它的雄蛙會採取以下幾種方式加入生殖：

- （1）直接抱在雌蛙或第一隻雄蛙身上，通常持此種姿勢雄蛙能將下身埋入卵泡中，排出精液於卵泡中，且加入踢打卵泡的工作。
- （2）不抱住其它蛙隻，僅將其股部靠近雌蛙股部：發生於3隻以上雄蛙和一隻雌蛙配對時，有些周邊雄蛙會放棄假交配姿勢，而僅將泄殖腔出口和雌蛙股部儘量靠近，曾見過雄蛙350號隔著一片芒萁葉子和雌蛙相對，亦能加入踢打行列。
- （3）游離雄蛙，在3隻以上雄蛙和雌蛙共同交配時，當雌蛙開始踢打泡沫後，所有的雄蛙也開始踢打時，靠外圍而抱不緊的雄蛙就容易滑落。滑落的雄蛙會再企圖重新爬回，故而形成一些游離的雄蛙，游離的

雄蛙會不斷在眾雄蛙四周爬行，尋找適當位置再度加入，也會以四肢撥打配對雄蛙，或由下方鑽入雄蛙及雌蛙之間，企圖取代配對的雄蛙，而配對雄蛙於此時通常會發出釋放叫聲，且會以其後肢踢打游離雄蛙，但前肢仍緊緊抱住雌蛙，故游離的雄蛙皆未能取代配對雄蛙位置，而僅在周圍加入生殖。

五．產卵

雌蛙產卵時的姿勢依產卵位置而異，在地面上及水平的植物上，雌蛙會將身體放平，腹部貼著地面，雄蛙緊伏其上，且將後肢插入雌蛙股部內側。於枝葉上產卵者，則由雌蛙以前肢攀附在植物上，支撐著雌、雄蛙的重量。在開始產卵後，雄蛙會不斷振動腹部以刺激雌蛙產卵，而雌蛙會先由泄殖腔開口排出透明而黏稠的液體，並以其後肢將液體混合空氣踢打成泡沫狀。初時雌蛙並不排卵，待踢出一小堆的泡沫之後，才開始有卵粒排出。在每次排卵之前，會先排出透明黏液，而後排出1至5粒卵不等。卵粒排出後雌蛙便開始踢打，踢打方式為後肢彎曲成乙字型而以鼠蹊部為支點，左右交互踢動後肢。在雌蛙開始踢打時，雄蛙的泄殖腔亦流出液體，而後雄蛙會同時移動其兩後肢，加入踢打。在多隻雄蛙同時和雌蛙交配的情形中，凡是將其下半身埋在泡沫中的

雄蛙皆會有踢打的動作，但只有直接抱在雌蛙背上的雄蛙能將後肢插入雌蛙股部，而使兩者的泄殖腔開口最靠近。卵泡的形成是由雌蛙及雄蛙共同踢出的，每次踢打持續3至8秒鐘，踢打6到20下，而在每次踢打間會有20至55秒的休息。剛踢出的泡沫呈白色，在約20分鐘後，表面便由白色轉為鏽黃色。蛙體繼續將泡沫往卵泡中央踢，使得卵泡越來越大，而且外黃內白，最後形成一扁球狀。在卵泡形成3至4小時後，內外的泡沫均會變成鏽黃色。且外面形成一層硬膜。硬膜具有保護卵粒的作用。卵塊的大小，縱軸平均為75.50mm，橫軸為72.53mm，厚度為53.12mm (N=10)。雌蛙產卵所需時間在42分鐘至3小時之間（表二）。產完卵時，雌蛙通常會以前肢向前攀附植物，並用力地將其下半身自泡沫中抽出，以便跳離卵泡。此時雄蛙便紛紛跳離，先行離開。離開卵泡的雌蛙，會在附近稍作停留後離開水池。而雄蛙在離開雌蛙後，在很短的時間內就又恢復鳴叫。曾見過雄蛙650號及672號離開卵泡後3分鐘便又開始發出宣告叫聲。

雌蛙在生殖季節中可多次產卵，調查期間發現有18隻雌蛙曾重覆至池中產卵（表三）。其中雌蛙122號及130號曾3度至池中，其它皆為2次。每次產卵間隔時間自20天至70天不等，平均32天 (N=20)。由解剖雌蛙發現，重覆產卵的雌蛙在第一次產完卵時，腹中兩側卵巢皆已有未成熟而較小的卵。在77年生殖季中，

表三、雌蛙重覆產卵日期及其間隔日數

雌蛙編號	體長	產卵日期			產卵間隔日數	
		1st	2nd	3rd	D1	D2
107	67.9	4/26	6/05		40	
121	67.6	5/02	6/06	7/04	35	28
122	74.5	5/02	6/06		35	
123	70.4	5/02	6/06		35	
128	70.9	5/09	5/31	7/11	22	43
130	66.0	5/09	5/29		20	
131	72.0	5/10	5/31		21	
137	71.3	5/01	6/12		42	
139	65.9	5/16	7/25		70	
147	71.3	5/22	6/12		21	
151	69.2	5/29	7/12		44	
168	67.8	5/31	6/20		20	
172	68.8	6/05	7/11		36	
186	69.7	6/13	7/11		28	
189	69.4	6/13	7/11		28	
195	70.9	6/19	7/12		23	
404	68.8	6/19	7/11		22	
409	72.7	6/21	7/11		20	

隨意採10泡卵，發現卵數和雌蛙體長間無明顯相關，而在78年5月生殖季之初，密集採15泡卵，發現其卵數和雌蛙體長間仍無明顯正相關（表四）。但計算解剖的兩隻雌蛙腹中的未成熟卵粒數，均較第一次產下的卵數少（表四）。由此推測，同一雌蛙在不同次產卵間其產卵數目可能不同。每個卵塊的卵數由207至487粒不等（ $\bar{x}=349.2, N=25$ ），平均卵徑由2.09至2.38mm不等（ $\bar{x}=2.19, N=15$ ），雌蛙體長和其所產卵的平均卵徑也無明顯相關。

卵塊在池中的分布位置除了地面上（28.80%）以外，尚會利用五節芒（35.90%）、芒萁（19.68%）、月桃（10.34%）及其他植物（5.28%）。產卵時利用的棲地種類並不受水位高低的影響（表五）。在地面上的卵塊，表面會有細碎的地表植物黏附其上，但並不能完全隱蔽。在芒萁及月桃上的卵塊利用葉片重疊間的空隙，以增加隱密度，而五節芒上的卵塊，除了黏在片間之外，尚會利用芒草根部的隙縫。

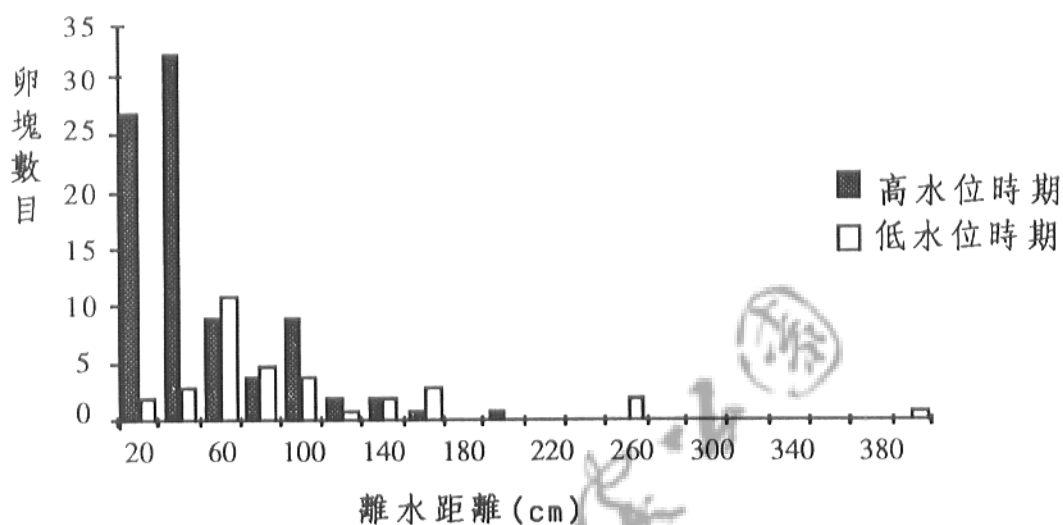
產卵時，卵泡距水的遠近由5公分至400公分不等，但主要集中於距水40公分以內。若依水位來分，高水位時期卵塊的位置集中於距水40公分以內。而在低水位時期，則距水稍遠，主要集中於距水40~60公分之間（圖十七）。唯一的一次距水400公分是由一對蛙隻在池水正上方的琉球松上產的。

卵塊在產下後約4至6天便可孵化為蝌蚪，卵塊中泡沫亦溶成

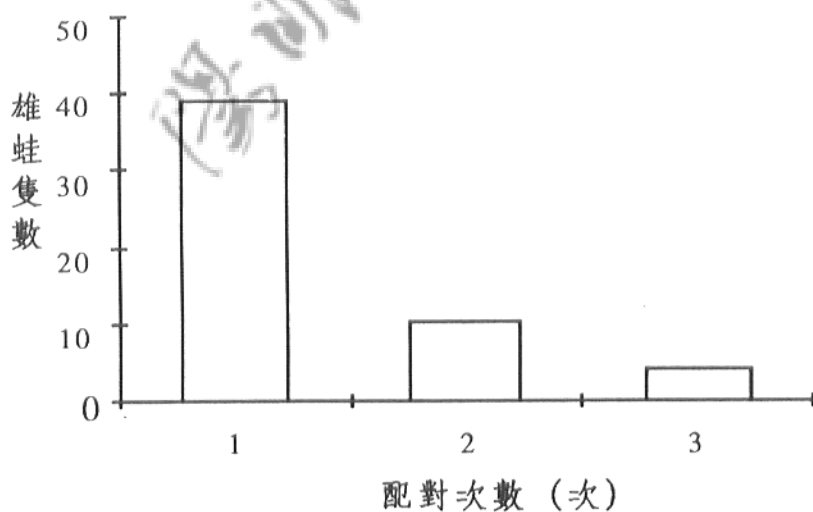
表四、雌蛙體長及所產的卵數

雌蛙編號	產卵日期	體長 (mm)	卵數
1988			
126	5/02	73.2	350
134	5/02	68.8	299
145	5/02	70.7	342
156	5/31	70.4	460
403	6/19	69.8	269
427	6/19	73.0	239
405	6/20	71.5	265
407	6/20	70.6	312
168	6/20	69.7	207
121	6/06	67.6	220
1989			
809	4/22	68.0	485
813	4/22	77.2	358
814	4/23	71.4	389
815	4/23	71.1	409
816	4/23	71.3	466
817	4/24	64.9	477
818	4/24	73.5	350
819	4/24	71.0	330
820	4/24	71.7	373
823	4/24	69.5	370
825	4/25	68.6	368
107	4/25	67.8	272 (255)
409	4/23	74.1	426
429	4/25	71.0	371 (349)
192	4/25	69.5	323

() 中數字代表解剖時腹中的卵數



圖十七、不同水位時期，白領樹蛙卵塊離水的距離



圖十八、白領樹蛙雄蛙在一個生殖季中的配對次數

表五、不同水位時期卵塊分佈情形

	地面 (%)	五節芒 (%)	芒萁 (%)	月桃 (%)	其它 (%)
高水位時期	35.06	34.20	21.65	8.23	0.87
低水位時期	25.58	37.76	21.86	14.42	3.73

U test $Z = -0.313$ $p > 0.1$

表六、參與共同配對的雄蛙之體長

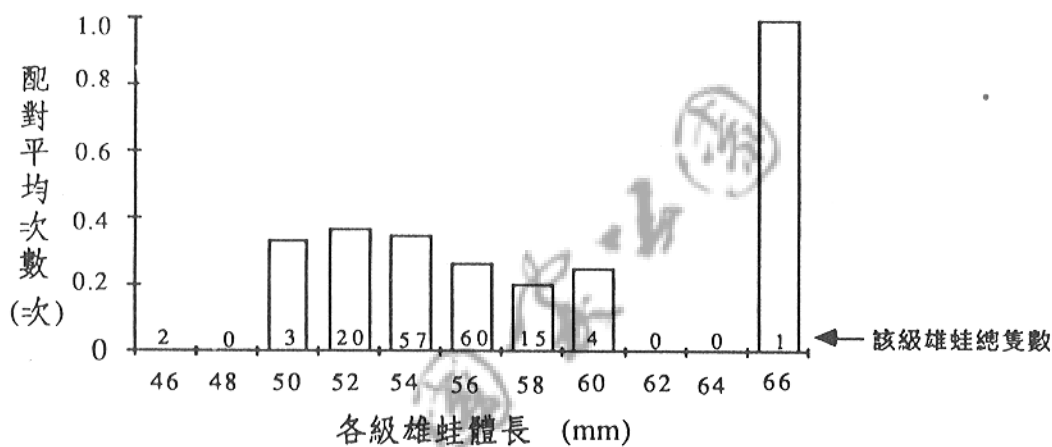
日期	配對雄蛙 體長(mm)	參與配對的其他雄蛙	
		(一)	(二)
5/02	57.75	57.00	
5/02	59.30	51.00	53.60
5/10	53.20	46.80	57.50
5/21	55.20	52.55	
5/22	55.00	55.70	
6/13	55.10	56.00	
6/13	56.00	55.30	
6/13	56.10	57.65	

d.f.=7 $t=1.17$ $p > 0.1$

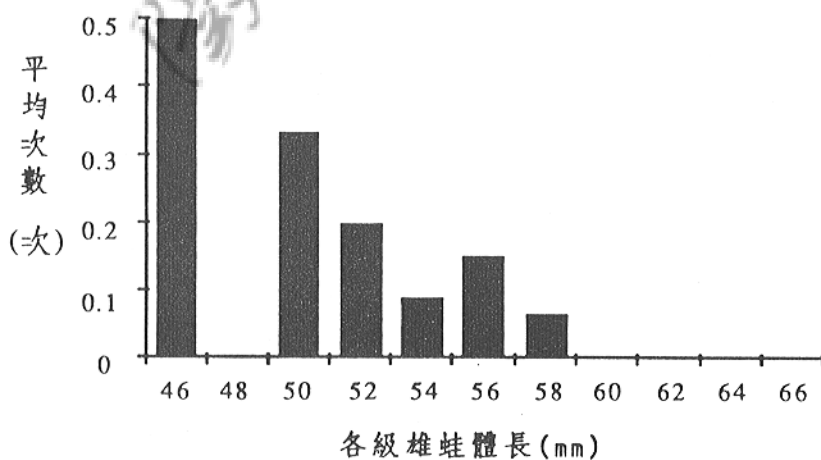
液體狀。蝌蚪需在水中生活，將蝌蚪帶至水中的主要力量為雨水沖刷，或池水上升漫過卵塊而使蝌蚪進入水中。但在較乾旱的日子，蝌蚪亦可隨著溶化的泡沫，溶破卵塊外膜滴落地面，再利用扭動身體，而進入水中。但在此過程中，極易遭受其它動物攻擊並有失水之虞。蝌蚪入水後，至變態為小蛙，約需兩個月左右的時間。在6月21日於池邊發現第一隻變態的小蛙，小蛙出水後全長（包括尾巴）平均40.56mm（N=9），吻肛長平均為18.85mm（N=10）。

六．雄蛙交配成功機率

實驗期間最多曾記錄到同一隻雄蛙曾獲得三次參與產卵的機會（圖十八）。依體型將所有雄蛙分級以2mm為一級，再將該級雄蛙獲得配對的總次數除以該級雄蛙總隻數做為此級雄蛙平均獲得配對次數，發現除了最小一級雄蛙（46~48mm）的平均次數為0及最大一級雄蛙（66~68mm）僅有一隻，且獲得配對，平均次數為1之外，其它各級的平均次數皆相近（圖十九）。若以每夜出現的所有雄蛙體長的平均值為準，將當晚的雄蛙分為大型及小型兩組，比較兩組雄蛙獲得配對的次數。發現在50次配對中有27次為大型雄蛙，23次為小型雄蛙，以卡方分析測試，兩者並無顯著差異。



圖十九、不同體型雄蛙獲得配對的平均次數



圖二十、各體型雄蛙成為共同配對雄蛙之平均次數

以前述相同的方法，分析各級雄蛙參與共同產卵時，成為非配對雄蛙之平均次數，發現越小型雄蛙其平均次數越高，而以最小一級的平均次數最高（圖二十）。

在共同配對的雄蛙中，配對和非配對雄蛙之體長並無顯著差異（表六），但配對雄蛙的體重則顯著大於非配對者（表七）。逗留時間也會影響雄蛙獲得參與產卵之機會，比較曾獲得交配的雄蛙及其它的雄蛙之逗留日數，發現前者之平均日數顯著多於後者。分析其被捕獲的次數，也發現相同的情形，亦即在池中逗留時間長的雄蛙有較大的交配機會（表八）。且在所有獲得交配的雄蛙中僅有23%是在第一天到達池子便獲得交配，其它的77%是在逗留一段時間之後才獲交配。由此可知，逗留的日數亦可能是影響雄蛙交配機會的因素之一。

七·天敵

白領樹蛙成蛙於生殖活動期中最大的天敵為蛇類。研究期間共有14個夜晚曾發現紅斑蛇 (Dinodon rufozonatum rufozonatum) 或赤尾青竹絲 (Trimeresurus gramineus stejnegeri) 在池中活動，其中紅斑蛇為白領樹蛙在生殖期間主要之天敵，共發現過13次紅斑蛇攝食白領樹蛙，其中有9次捕食配對產卵中的雌蛙，3次為配對的雄蛙，而有1次為配對中的雌雄蛙同時被咬住。赤尾

表七、參與共同配對的雄蛙之體重

日期	配對雄蛙 體重(g)	參與配對的其他雄蛙	
		(一)	(二)
5/02	10.8	9.4	
5/02	11.5	7.8	9.4
5/10	9.0	5.5	9.6
5/21	10.4	9.0	
5/22	10.5	9.1	
6/13	11.3	10.2	
6/13	10.5	11.5	
6/13	9.7	10.2	
d.f.=7 t=2.337 0.05<p<0.1			

表八、獲得交配的雄蛙和其它雄蛙平均逗留日數的比較

	隻數	平均逗留日數	平均被捕獲日數
獲得交配的雄蛙	46	35.28	4.62
其它雄蛙	145	16.59	2.08
t 值		4.47	7.338

青竹絲對白領樹蛙的威脅較小，僅發現過一次捕食雄蛙的記錄。

卵泡會遭到螞蟥的侵襲及一種家蠅科 (Muscidae) 昆蟲的寄生。通常遭螞蟥侵食的卵泡會變得乾鬆，且卵粒皆被吃掉，而家蠅科昆蟲則會將卵產在剛形成的卵泡中。曾於清晨5時左右，在池中發現正在產卵的蛙隻附近有這種蠅類活動，並在卵泡上停留，推測可能於此時產下其蠅卵。待蠅卵孵化後白色的蛆會將卵粒及泡沫皆吃掉，而使卵泡變成中空狀，只留下褐色液體。蛆會在卵泡的硬膜內壁上結成蛹，而後蛻化為成蠅，破膜而出。在5月29日第一次發現被寄生的卵泡以後，有45%的卵泡皆被寄生而失敗。孵化的蝌蚪除了遭受乾死的危險之外，在進入池水的中途亦可能遭其它肉食性動物之捕食。曾見過蜘蛛捕食在地面上掙扎跳動的蝌蚪，及肉食性水生昆蟲紅娘華 (*Nepa* sp.) 捕食在水邊攔淺而尚未死亡的蝌蚪。

八．白天的活動

除了在下雨及濕度較高的日子，白天仍可見雄蛙繼續在池中鳴叫活動外，通常所有的蛙隻在白天皆停止生殖活動。大部分雄蛙及雌蛙皆暫時離開池子，而部分留在池中的蛙隻，則就地在隱密的枝葉間，將身體採平伏姿勢抱在植物的枝、葉上，或在地表的落葉下平貼在地面上。瞳孔呈水平，喉部輕微振動但不發出聲

音，且行動變得較遲緩，體色和背景顏色配合。通常在植物上的個體顏色較淡，而在地面上的個體則偏深褐色。研究期間，除了有一次觀察到雄蛙101號以前肢搭在雌蛙108號身上在池中休息之外，未曾在白天見過雌蛙於池中停留休息。

討論

白領樹蛙的雌蛙體型顯著的大於雄蛙。在蛙類中，除了部分好鬥的種類之外，大多數的種類都是雌蛙大於雄蛙 (Shine, 1979; Woolbright, 1983)。造成這種體型上的差異之原因，除了雌蛙需要較大的體型來容納腹中的卵之外，還包括其它如性擇、能量及性成熟時間等因素的影響。白領樹蛙不論雌雄，其體長及體重均有顯著的正相關。而雌蛙的體長與體重之相關係數以產卵後比較大，原因為有些雌蛙在產卵前會先跳入水中吸收水分，產卵時這些水分會隨著卵排出，而部分尚未產卵的雌蛙在被捕捉時也會有類似排尿行為，將水分排出，因此造成產卵前的體重變異較大。類似的吸水行為在 Phyllomedusa callidryas 及 Pachymedusa dacnicolor 中也曾發現過 (Pyburn, 1970)。這種行為可使卵在產下時受到充分的潤澤，並且有助於泡沫的形成，對於在陸上產卵的蛙類而言，有利於克服產卵環境的乾燥問題。

白領樹蛙屬於長時間生殖型 (prolonged breeding) 的蛙類。在面天山區其生殖季為 3 月至 8 月，Duellman & Trueb (1986) 認為生活在山區的蛙類其生殖活動和雨量及溫度有關。白領樹蛙的雄蛙當夜晚溫度太低時便停止鳴叫；而在下雨的日子，雄蛙的活動會延續至白天，此與 Duellman & Trueb 之說法一致。而 5

月，白領樹蛙的生殖活動到達高峰期，雌蛙及雄蛙均在此時大量加入，有60%的雄蛙於此時加入生殖，而有74%的雄蛙曾在此期間於池中活動；63%的卵塊於此時產生，45%的雌蛙於此期間被發現。造成此種現象的原因可能可以分為兩方面，一為蛙體內在的因子，例如生物週期、內分泌變化及成熟所需時間等。而另一方面為外在因子的影響，如雨量、溫度等。在3月時，氣溫開始上升，刺激部分雄蛙開始鳴叫；而到5月時，氣溫大幅上升（圖二），刺激大部分的個體（包括雌、雄蛙）同時達性成熟，而一起加入生殖活動，故而不論雌、雄蛙的活動均在此時達最高峰。而在6月以後，大部分的個體可能都回到棲息場所，停止生殖活動，但仍有一些雄蛙新加入，其中部分很可能是原本在其他生殖場所活動的雄蛙改變其生殖場所，而成為實驗池的新加入者。在6月以後仍有許多新加入的雌蛙，部分原因可能為雌蛙在池中活動時間比較短，因此研究者比較不易觀察到，有些在第一次產卵未被捕獲個體，當其再度到池中產卵時才被捕捉，而被視為新加入個體，但是由卵塊數目的記錄亦可確定，在5月到池中產卵的雌蛙數非常高。這種雌、雄蛙同時加入生殖的情形，不論在雄蛙獲得交配以及雌蛙進行選擇上均有好處。由於各種體型之雄蛙同時加入生殖活動，因此在各月新加入的雄蛙之體長間並沒有明顯的差異，這和同屬於長時間生殖但小型雄蛙比較晚加入生殖活動

的牛蛙 (Howard, 1981; cited by 莊, 1988)、台北樹蛙 (楊, 1987)、艾氏樹蛙 (莊, 1988) 等所採取的生殖策略不同。

白領樹蛙在生殖季節中會發出四種叫聲，不同的叫聲可傳達不同的訊息。其宣告叫聲和其它蛙類一樣具有吸引配偶 (Kieste r, 1977; Ramer et.al., 1983) 及同性間的競爭 (Given, 1987) 的作用。而以人耳判斷，白領樹蛙和同一時間生殖的共域性

(sympatric) 種類--面天樹蛙之宣告叫聲，可分辨出兩者的頻率相差很多，因此其宣告叫聲可能也具有種間生殖隔離 (Duellman & Pyles, 1983) 的作用。而在宣告叫聲中利用多音節 (multi-note) 及加入"咯"音節則可能是為了加強和其它雄蛙的競爭能力 (Wells, 1977; Arak, 1983)。

白領樹蛙的釋放叫聲除了提供種內溝通之外，尚有種間溝通的作用。釋放叫聲在聚集生殖 (aggregate breeders) 的蛙類中十分普遍 (Kieste r, 1977)，因為在聚集生殖中，雄蛙之間較易有抱錯對象 (即雄蛙抱住雄蛙) 的情形發生，此時釋放叫聲可以減低發生錯抱的兩隻雄蛙在時間上及能量上的浪費。Duellman & Trueb (1986) 認為壓迫叫聲具有警告同種的其它個體的功能，亦可用來驚嚇掠食者，利用掠食者瞬間的鬆懈而達到逃走的目的。但在白領樹蛙中，當其被捕而發出壓迫叫聲時，並未曾發現附近的蛙隻有任何反應，也未曾見過任何蛙隻利用壓迫叫聲而能逃離

蛇口，因此其對白領樹蛙的作用尚不清楚。

白領樹蛙的雄蛙在生殖季的高峰期會有聚集鳴叫的現象，牛蛙 (Emlen, 1976) 與 Bufo woodhousei (Sullivan, 1982; 1987) 等也有類似的行為，且採行聚集展示 (lek) 的求偶方式。根據 Bradbury (1981) 對於聚集展示的交配系統定義為：雄性會聚集在一個地點，且各自佔據一個展示位置，而雌性在選擇了配偶之後不會使用雄性的展示地點之任何資源（例如領域或食物等），而到其它地方產卵。白領樹蛙在 5 月至 6 月中旬，雄蛙會聚集在幾個點鳴叫，而且各雄蛙均會發出鳴聲，雌蛙也會在鳴叫的雄蛙之間游走選擇，因此符合了上述定義的前半部，但是雌蛙在選擇了配偶之後，會直接在其鳴叫地點產卵，因此和牛蛙及 Bufo woodhousei 的情形並不相同。

白領樹蛙、台北樹蛙及面天樹蛙皆會利用同一水池周圍進行生殖，且它們的生殖季有重疊的現象。白領樹蛙和台北樹蛙在產卵模式上較近，但其生殖季僅重疊一個月左右（楊, 1987），且台北樹蛙會築巢，雄蛙在巢中鳴叫，而白領樹蛙則不築巢，且會在植物上鳴叫，這種鳴叫位置及生殖時間上的不同，可以促成兩種蛙在交配前便達成生殖隔離 (premating isolation) (Blair, 1974)。Etges (1987) 亦認為，利用鳴叫位置的不同，可避免共域性的相似種之間的雜交。而白領樹蛙和面天樹蛙之生殖季則

完全重疊，且二者均會利用植物下層及地面上鳴叫，因此鳴叫位置上也部分重疊，但兩種在鳴叫聲音、體型及產卵行為上均有顯著差異。面天樹蛙的鳴聲頻率顯著的高於白領樹蛙，且面天樹蛙的雄蛙體長只有約30mm左右，和白領樹蛙雄蛙平均體長55.8mm、雌蛙平均70.8mm，相差許多，不易產生雜交。這種鳴叫聲及體型上的顯著差異，也可能幫助其達成生殖上的隔離。

白領樹蛙的卵泡具有保護蛙卵的功能，在蛙類中類似的情形可在樹蛙科中的 Rhacophorus、Polypedates 與 Chiromantis 三屬以及蟾蜍科 (Bufidae) 中的 Paludicola、Eupemphix 及 Leptodactylus 等三屬中發現，但樹蛙科的泡卵是產在陸上，而蟾蜍科則是在水面上 (Coe, 1974)，白領樹蛙的泡卵的外層通常會形成硬膜，具有保護卵粒及小蝌蚪的作用 (Coe, 1967; 1974; 楊, 1987)，它能減少水分散失，並提供蝌蚪孵化後暫時棲身的空間。但在5月29日以後，部分泡卵內會發現一種家蠅科

(Muscidae) 昆蟲的幼蟲，吃掉卵粒及泡沫。造成卵塊被這種昆蟲寄生的原因可能其產下的時間及地點有關；家蠅為日行性的昆蟲，研究期間，僅在清晨天將亮時發現過有類似卵泡中孵化出來的蠅於剛形成的卵泡上停留。在夜間的觀察則未曾見過。而且在午夜以前產下的卵泡，到天亮時外膜已變硬，較不利於這種昆蟲的產卵。因此可能在接近天亮時產的卵，外膜尚未變硬者較

易被寄生。在同一池子中生殖的台北樹蛙也曾見過相同的寄生情形，但台北樹蛙的卵泡會產在巢中，大部分有良好的覆蓋，因此，只有在3月時較曝露的卵塊易受寄生（楊懿如，未發表）；而白領樹蛙的卵塊均很曝露，也可能是其較易受寄生的原因之一。相同的昆蟲寄生情形亦曾在同樣產泡沫狀卵塊的 Polypedates leucomystax leucomystax (Johnson, 1968)、P. leucomystax megacephalus (Pope, 1931; Liu, 1950) 及 P. schegelli (Okada, 1966) 中被發現。

白領樹蛙雌蛙在一個生殖季中，具有多次產卵的記錄。在78年5月解剖兩隻剛產完卵的雌蛙，發現產過第一次卵的雌蛙，其腹中的兩側卵巢均已有了較小的卵粒，因此白領樹蛙為多次產卵，而非將成熟的卵分數次產出。對雌蛙而言，在一個生殖季中多次產卵可分散生殖上所冒的風險，因此其生殖上利益高於僅產一次卵。而多次產卵也是長生殖季的蛙類在演化上的一種適應 (Wells, 1976; Perrill, 1983)，雌蛙可以在生殖季中有充分的時間補充能量，進行下一次產卵。雌蛙腹中第二批卵的成熟所需要的能量，主要由攝食獲得或者由脂肪體提供 (Wells, 1976)，白領樹蛙的兩次產卵間平均間隔達32天，且解剖時亦發現雌蛙的脂肪體很小，因此進食可能為其發育第二泡卵的能量來源。多次產卵在熱帶地區的長時間生殖的蛙類中，是十分普遍的，例如 Hyla cinerea、H. gratiosa、H. regilla (Perrill, 1983)、

Hrosenbergi (Kluge, 1981) 、Rana. catesbiana (Howard, 1978) 、R. clamitane (Wells, 1976) 及艾氏樹蛙 (莊, 1988) 等種類中均曾發現過。

雖然沒有直接的野外資料證明白領樹蛙的雌蛙在不同次產卵時，其卵粒數目會有變化，但在解剖兩隻雌蛙時發現，其腹中未成熟的卵數皆少於已產出之卵數。由此可推測，在第二次產卵時的卵數可能會少於第一次。在牛蛙中也有相似的情形 (Howard, 1978) 。這也可能是白領樹蛙雌蛙的產卵數變異度較大的原因之一。

白領樹蛙的配對行為和其相近屬 Chiromantis 中的 C. rufescens 十分類似，均由雄蛙停留在固定的地方鳴叫，雌蛙受吸引而靠近，且由雌蛙主動接觸雄蛙後才形成配對。並且若是雄蛙在雌蛙尚未接觸到它便主動去抓住雌蛙時，雌蛙通常會離開，由此可知在白領樹蛙的配偶選擇 (mate choice) 中以雌性選擇 (female choice) 為主。白領樹蛙雌蛙對於配對的雄蛙選擇的方式和台北樹蛙 (楊, 1987) Hyla rosenbergi (Kluge, 1981) 有部分相似；牠們都會在眾雄蛙之間移動，且都會在鳴叫中的雄蛙前方停留一段時間，再決定是否靠近雄蛙，這是雌蛙做交配前的比較 (楊, 1987) ，而且可能是以聲音做為比較的標準。台北樹蛙及 Hyla rosenbergi 的第二次選擇均在巢中進行；白領樹蛙並不築巢，但曾觀察過部分已形成配對的雌蛙在一段時間後又離開雄

蛙，因此其第二次的選擇可能是在配對後到產卵間的一段時間延遲 (Townsend & Margaret (1986) 認為配對後至產卵前的時間可提供雌蛙對雄蛙及產卵位置進行評估。

蛙類一般的配對型式採用一雌一雄的生殖策略，但在白領樹蛙生殖季的高峰期，池中雄蛙聚集鳴叫時，部分雄蛙會採取加入共同配對的策略而形成多隻雄蛙和一隻雌蛙共同產生泡沫卵塊的現象。在同屬於樹蛙科的喬木樹蛙 (Okada, 1966)、台北樹蛙 (楊, 1987)、Chiromentes rufescens (Coe, 1967; 1974)、Polypedates dennysi (C. Pope, 1931; cited by Duellman & Trueb, 1986)、Rhacophorus arboreus (Kasuya et. al., 1987) 中都有相同的多隻雄蛙和一隻雌蛙產卵的情況。但在台北樹蛙是由保持安靜的游離雄蛙侵入配對雄蛙的巢而造成，這和白領樹蛙的情況不同。在 C. rufescens 中，多隻雄蛙加入產卵的過程和白領樹蛙相同 (Coe, 1967)，而 Coe 認為這是一種雄蛙間的合作行為 (cooperative behavior)，但 Kasuya 對 R. arboreus 的類似行為進行研究後，提出另一解釋——精子競爭，他認為這只是雄蛙間一種增加自身生殖利益的策略；利用加入別人的配對，來提高自己子代數目。在白領樹蛙中，配對雄蛙因為要抱緊雌蛙而不能有效的拒絕其它雄蛙之加入，但當其它雄蛙欲搶奪配對雄蛙位置時，它會有明顯的以後肢踢打之競爭行為，且每次共同產卵的組成份子不同，因此並非合作而傾向競爭。此外參與共同產

卵的雄蛙皆會排出精液，也都加入踢打，因此較傾向支持“精子競爭”的假說。在這種競爭之中，配對雄蛙由於其泄殖腔開口和雌蛙最近，因此在受精上可能比其它雄蛙佔得較大的優勢。故而這種一雌多雄的替代性生殖策略 (alternative strategy) 雖然可改變部分雄蛙獲得交配的次數，但其在生殖利益上的分配與一對一的交配方式不同，故要細究雄蛙間的交配成功率，尚需更深入的研究。白頰樹蛙的雄蛙在整個生殖季中可多次交配，雖然在觀察中，最多僅記錄到同一隻雄蛙交配三次，但由於研究者在白頰樹蛙的生殖季中，並非每夜均進行觀察，因此有低估的可能。而雌蛙在生殖季中也可以多次和不同的雄蛙交配產卵，因此屬於雜交 (promiscuity) 方式交配系統。

雌性選擇 (female choice) 的觀念在蛙類的研究中已普遍的被接受 (Robertson, 1986a; Ryan, 1980; Sullivan, 1983)。以往的研究顯示，雌蛙對於雄蛙的選擇依據可能有體型大小或是年齡 (Breven, 1981; Gatz, 1981; Gerhardt et al., 1987)、領域的佔有及品質 (Howard, 1978; Wells, 1977; Emlen, 1968)、鳴叫地點及叫聲 (Fellers, 1979a, b; Greer & Wells, 1980; Whitney & Krebs, 1985; Fairchild, 1981; Arak, 1988; Ryan, 1980; Sullivan, 1982)、合唱中的地位或位置 (Woodward, 1982) 等。而另一個會影響雄蛙交配成功的機會則是雄蛙所採行的策略 (male strategy)，例如，在生殖地點停留及鳴叫時間 (Gatz, 1981; Gerhardt et.

al., 1987; Godwin & Roble, 1983), 衛星雄蛙 (Arak 1988; Forester & Lyken, 1986) 等, 而大多數的種類是由這兩大因素共同影響的。在白領樹蛙中, 由行為觀察可以知道, 雄蛙的叫聲是雌蛙選擇的依據之一。但在對於叫聲的選擇, 一般還包括有對其基礎頻率 (dominant frequency) (Robertson, 1986b)、強度、叫聲組成 (Backwell, 1988; Schwartz, 1986) 及速率 (Sullivan, 1982; 1987) 等各種特質的選擇。白領樹蛙的宣告叫聲可由 1 至 5 個音節組成, 且尚會加入 "咯" 的輕音, 而在雄蛙自宣告叫聲轉為求偶叫聲時, 其鳴叫速率又會改變, 因此雌蛙對於雄蛙叫聲選擇的標準究竟為何, 則尚待進一步的研究。

白領樹蛙中被雌蛙選上, 而形成配對的雄蛙平均分布在各組體型的雄蛙之中, 可推測體長似乎並不影響雌蛙的選擇。而且在多隻雄蛙共同配對時, 第一隻雄蛙多半為雌蛙的選擇, 而其它雄蛙則為停留在附近的個體, 它們也會發出鳴聲, 因此不屬於衛星雄蛙而是同時接受雌蛙選擇的個體。在體長的比較中, 配對的第一隻雄蛙並不顯著的大於其它雄蛙, 但在體重上則有顯著差異。長生殖季型的蛙類, 在生殖季中其體重會因為耗能的鳴叫而降低, 也會因為暫時遷出覓食, 補充能量而又回升 (Robertson, 1986; Given, 1987), 故體重上的差異, 可能意味著雄蛙在能量上的不同, 從而影響其被選擇的機率, 至於如何影響, 其影響的方式

及機制，則有待繼續研究。

雄蛙在池中停留時間也會影響其生殖的成功與否，比較曾被觀察到交配成功的雄蛙及其它雄蛙在池中的逗留日數及被觀察到的日數，均以曾交配成功者為高，而且，交配成功者多半是在其交配成功的日子以前就已經加入池中的生殖活動了，因此在池中停留越久的雄蛙，獲得交配的機率也越大。

建議

- 一、目前對白領樹蛙之研究不多，因此對其所知仍然不足。而在陽明山國家公園中白領樹蛙之族羣穩定，且除了白領樹蛙外尚有多種蛙類在此區繁殖，是一個適當的蛙類研究地點，因此建議國家公園將其納入研究重點，於適當地點挖掘水池、設立研究站，發揮國家公園最大的研究及教育功能。
- 二、白領樹蛙之生殖行為與生態相當有趣，例如其在樹上產卵的習性、蠅與蛙之間的食物網關係、雌蛙對雄蛙的選擇及雄蛙相對的所採取的策略等等，均可做為有趣且兼具教育性的解說題材，因此建議陽明山國家公園將白領樹蛙的生殖行為納入解說教育中介紹。

引用文獻：

- Arak, A. 1983. Mating behavior of anuran amphibians: the roles of male-male competition and female choice. In Mate Choice. Bateson, P. (ed.). Cambridge Univ. Press, Ltd. Cambridge. pp. 181-210.
- 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionarily stable decision rules. Anim. Behav. 36: 416-432.
- Backwell, P. R. Y. 1988. Functional partitioning in the two-part call of the leaf-folding frog, Arixalus brachycnemis. Herpetologica. 44(1): 1-7.
- Blair, W. F. 1974. Character displacement in frogs. Amer. Zool. 14:1119-1125.
- Bradbury, J. W. and R. M. Gibson. 1983. Leks and mate choice. In Mate Choice. Bateson, P. (ed.). Cambridge Univ. Press. Ltd., Cambridge. pp. 109-138.
- Breven, K. A. 1981. Mate choice in the wood frog Rana sylvatica. Evolution. 35(4): 707-722.
- Coe, M. T. 1967. Cooperation of three males in nest construction by Chiromantis rufescens Gunther (Amphibia: Rhacophoridae). Nature. 214: 112-113.
- 1974. Observation on the ecology and breeding biology of the genus Chiromantis (Amphibia: Rhacophoridae). J. Zool. Lond. 172: 13-14.
- Day, Y. T. and H. T. Yu. 1987. Note on a breeding record of Rhacophorus taipeianus (Anuran: Rhacophoridae) in

- Taiwan. J. Taiwan Mus. 40(1):1-4.
- Duellman, W. E. and L. Trueb. 1986. Part 1. Life history. In Biology of Amphibian. McGraw-Hill. Inc. New York. pp. 13-192.
- and R. A. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. Copeia. 1983(3): 639-649.
- Emlen, S. T. 1968. Territoriality in the bullfrog, Rana catesbeiana. Copeia. 1968(2): 240-243.
- 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. Behav. Ecol. Sociobiol. 1976(1): 283-313
- Etges, W. J. 1987. Call site choice in male anurans. Copeia. 1987(4): 910-923.
- Fairchild, L. 1981. Mate selection and behavioral thermoregulation in fowler's toads. Science. 212: 950-951.
- Fellers, G. M. 1979a. Aggregation, territoriality, and mating behavior in North American treefrogs. Anim. Behav. 27: 107-19.
- 1979b. Mate selection in the Gray treefrog, Hyla versicolor. Copeia. 1979(2): 286-290.
- Forester, D. C. & D. V. Lykens. 1986. Significance of satellite males in a population of spring peepers (Hyla crucifer). Copeia. 1986(3):719-724.
- Gatz, A. J., Jr. 1981. Non-random mating by size in American toads Bufo Americanus. Anim. Behav. 29: 1004-1012.

- Gerhardt, H. C., R. E. Daniel., S. A. Perrill, and S. Schramm. 1987. Mating behaviour and male mating success in the green treefrog. *Anim. Behav.* 35: 1490-1503.
- Given, M. F. 1987. Vocalizations and acoustic interactions of the carpenter frog, Rana virgatipes. *Herpetologica*. 43(4): 467-481.
- Godwin, G. J. and S. M. Roble. 1983. Mating success in male treefrogs, Hyla chrysoscelis (Anura: Hylidae). *Herpetologica*. 39(2): 141-146.
- Greer, B. J., K. D. Wells. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical American frog Centrolenella Fleischmanni. *Herpetologica*. 36(4): 318-326.
- Howard, R. D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrog, Rana catesbeiana. *Evolution*. 32(4): 850-871.
- Inger, R. G. 1966. The systematics and zoogeography of the amphibia of Borneo. *Fieldiana, Zool.* 52: 1-402.
- Johnson, C. R. 1968. Observations on the breeding behavior of Rhacophorus leucomystax (Kuhl) from the Republic of Viet Nam. *Herpetologica*. 24(4): 336-338.
- Kasuya, E., H. Shigehara, and M. Hirota. 1987. Mating aggregation in the Japanese treefrog, Rhacophorus arboreus (Anura: Rhacophoridae): a test of cooperation hypothesis. *Zoological Science*. 1987(4): 693-697.
- Kiester, A. R. 1977. Communication in amphibians and reptiles. In how animal communicate. Tomas, A. S.

- (ed.). Indiana Univ. Press. pp. 519-544.
- 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 Rhacophoridae frogs from Taiwan. Sci. Rep. Lab. Amphibian Biol. Hiroshima Univ. 8:45-68.
- Li, B. and X. Chen. 1983. An analysis of the karyotype of spot-legged tree frog (Rhacophorus leucomystax). Acta Zool. Sinica. 29(3): 293-294.
- Liu, C. C. 1950. Amphibians of western China. Fieldiana, Zool. Mem. 2: 1-400.
- Lue, K. Y. and Y. P. Mou. 1983. Rachophorus smaraginus (anuran: Rhacophoridae) a new Rhacophorid tree frog in Taiwan. J. Taiwan Mus. 36(2):15-22.
- Martof, B. S. 1959. Territoriality in the green frog, Rana clamitans. Ecology. 34(1):165-174.
- Matsui, M., T. Seto, and T. Utsunomiya. 1986. Acoustic and karyotypic evidence for specific separation of Polypedates megacephalus from P. leucomystax. J. Herpetol. 20(4): 483-489.
- Okada, Y. 1966. Fauna Japonica: Anura (Amphibia), Biogeog. Soc., Japan, Tokyo.
- Perrill, S. A. 1983. Multiple egg clutches in Hyla regilla, H. cinerea and H. gratiosa. Copeia. 1983(2): 513-516.
- Pope, C. H. 1931. Notes on amphibians from Fu-kien,

- Hainan, and other parts of China. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 61: 397-611.
- Pyburn, W. G. 1970. Breeding behavior of the leaf frogs Phyllomedusa callidryas and Pachymedusa dacnicolor in Mexico. Copeia. 1970: 209-218.
- Ramer, J. D. , T. A. Jenssen and C. J. Hurst. 1983. Size-related variation in the advertisement call of Rana clamitans (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. Copeia. 1983(1): 141-155.
- Robertson, J. G. 1986a. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog Uperoleia rugosa. Anim. Behav. 34: 763-772.
- 1986b. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog Uperoleia rugosa. Anim. Behav. 34:773-784.
- Ryan, M. T. 1980. The reproductive behavior of the bullfrog (Rana catesbeiana). Copeia. 1980(1): 108-114.
- 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(2): 297-306.
- Sullivan, B. K. 1982. Sexual selection in woodhouse's toad (Bufo woodhousei) I. chorus organization. Anim. Behav. 30: 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.

Townsend, D. S. and M. S. Margaret. 1986. Courtship and mating behavior of a Puerto Rican frog, Eleutherodactylus coqui. Herpetologica. 42(2): 165-170.

Wells, K. D. 1976. Multiple egg clutches in the green frog (Rana clamitans). Herpetologica. 32(1): 85-87.

---- 1977. Territoriality and male mating success in the green frog (Rana clamitans). Ecology. 58: 750-762.

Whitney, C. L. and J. R. Krebs. 1985. Mate selection in Pacific treefrogs. Nature. 255: 325-326.

Woolbright, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibian. Amer. Natur. 121(1): 110-119.

Woodward, B. 1982. Male persistence and mating success in the woodhouse's toad (Bufo woodhousei). Ecology. 63(2): 583-585.

呂光洋、陳世煌、張正雄. 1982. 台灣的兩棲類. 山苑出版. 189 頁.

莊國碩. 1988. 艾氏樹蛙生殖生物學之研究. 師大生物系碩士論文. 74頁.

楊懿如. 1987. 台北樹蛙的生殖行為研究. 台大動物系碩士論文. 58頁.

統一編號：

02214782980

陽明山國家公園



圖一 白領樹蛙



圖二 實驗池



圖三 標識後的白領樹蛙



圖四 剛產完卵的雌蛙，腹中便有較小的卵



圖五 坐在芒萁葉子上鳴叫的雄蛙



圖六 在地上縫穴中鳴叫的雄蛙



圖七 配對產卵的白領樹蛙



圖八 在芒莢上從事生殖活動的
白領樹蛙



圖九 產在柳杉上的卵塊



圖十 二隻雄蛙和一隻雌蛙共同配對



圖十一 四隻雄蛙和一隻雌蛙從事
配對



圖十二 五隻雄蛙和一隻雌蛙從事
配對



圖十三 卵粒孵化後，卵泡溶化滴落的情形



圖十四 青竹絲捕食白領樹蛙



圖十五 紅斑蛇捕食白領樹蛙



圖十六 受螞蟻侵食的卵塊



圖十七 卵塊被寄生性昆蟲吃掉情形



圖十八 剛離水的小青蛙