

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委託研究報告

中華民國九十四年十一月



(國科會 GRB 編號)

PG9403-0071

(本部研考資訊系統計畫編號)

094-301020300G-1001

陽明山國家公園湖沼枝額蟲  
(*Branchinella kugenumaensis*,  
Ishikawa)族群生態研究

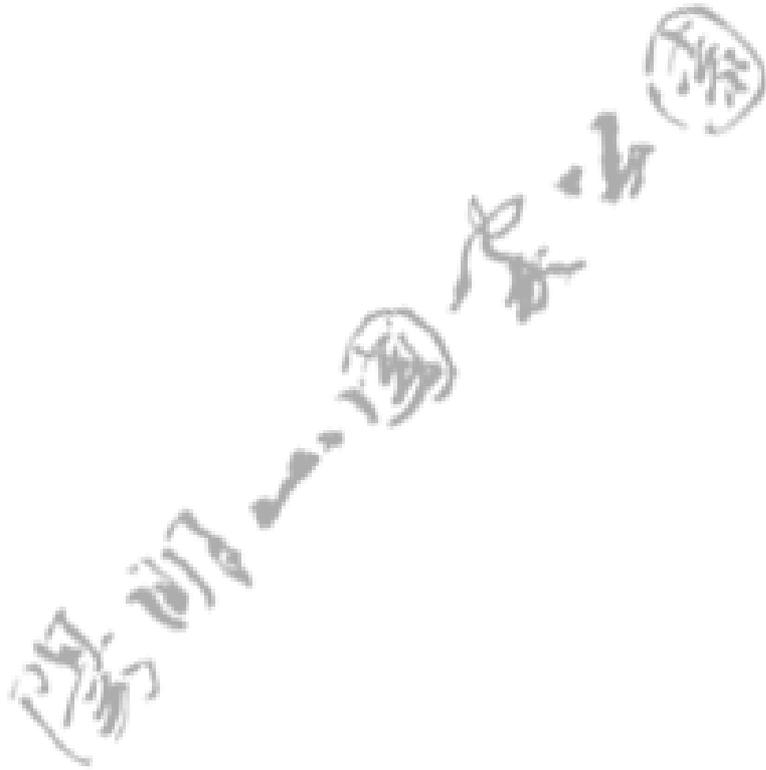
受委託者：中華民國國家公園學會

研究主持人：黃祥麟

協同主持人：周蓮香 教授

內政部營建署陽明山國家公園管理處委託研究報告

中華民國九十四年十一月



## 目次

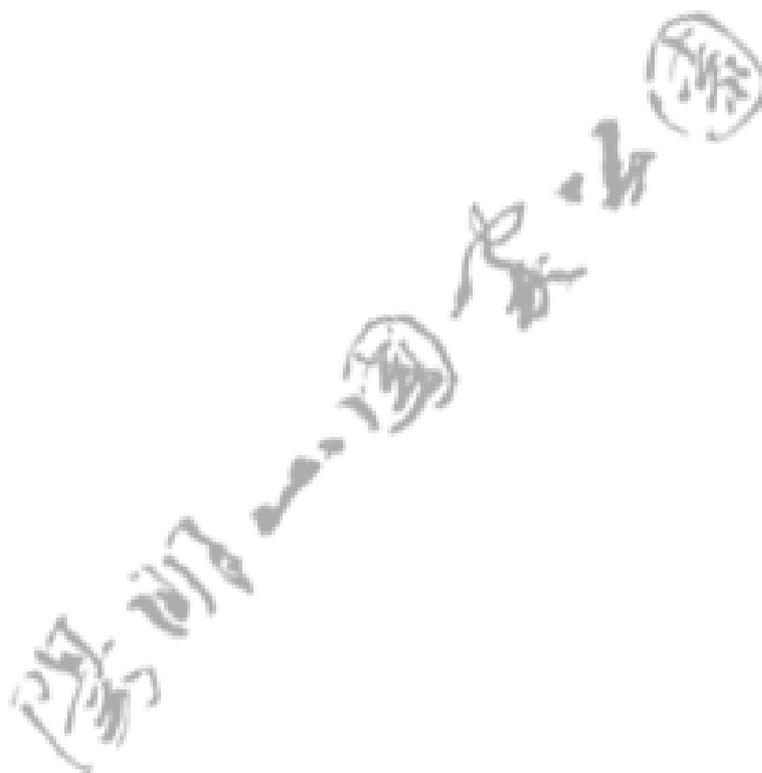
謝辭	II
表次	III
圖次	V
摘要	VII
第一章 緒論	1
第一節 研究緣起與背景	1
第二節 過去研究探討	2
第三節 研究目的	3
第二章 研究方法	5
第一節 野外調查工作	5
第二節 向天池面積及池水總體積計算	5
第三節 總族群量( $N_i$ ) 計算	7
第四節 各 cohort 之平均生產力(fecundity, $F$ )的估計	8
第三章 結果與討論	9
第一節 結果	9
第二節 討論	29
第三節 檢討與建議	33
參考文獻	35
照片	37

## 謝 辭

本研究得以進行，得自許多人的協助。首先感謝陽明山國家公園管理處蔡處長佰祿及詹主任秘書德樞鼎力支持，研究期間承前、現任保育課羅淑英、叢培芝課長、黃光瀛技士及國家公園學會等熱心協助行政業務，僅此致上最大謝意。研究期間，私立延平中學黃婉萍老師及台灣大學生科系王俊傑同學在野外調查工作上，對本研究順利進行亦貢獻良多，在此謹致最高謝意。

表次

表 1: 鞍部最大降雨及向天池深度 . . . . .	11
表 2: 2005 年湖沼枝額蟲最大族群量及產卵量 . . . . .	11
表 3: 湖沼枝額蟲 2004, 2005 年 F、總卵量及總族群量 . . . . .	31





## 圖次

圖 1 利用 GPS 定位資料及地球經緯與距離計算系統, 計算向天 池面積示意圖 . . . . .	6
圖 2: 2005 年 3 月至 11 月間鞍部測候站每日雨量記錄及向天池 水位日變化 . . . . .	12
圖 3 : 向天池池水中、下層與表層水溫之溫差 . . . . .	13
圖 4: 向天池等深線分佈圖 . . . . .	13
圖 5: 向天池橫剖面 (a)東西向 (b)南北向 . . . . .	14
圖 6: 向天池深度與面積間的關係 . . . . .	15
圖 7: 向天池池水體積日變化 . . . . .	16
圖 8a: 湖沼枝額蟲 $P^2$ cohort 水平分佈之日變化 . . . . .	18
圖 8b: 湖沼枝額蟲 $P^3$ cohort 水平分佈之日變化 . . . . .	19
圖 8c: 湖沼枝額蟲 $P^4$ cohort 水平分佈之日變化 . . . . .	20
圖 9a: 湖沼枝額蟲垂直分佈之日變化( $P^2$ cohort) . . . . .	21
圖 9b: 湖沼枝額蟲垂直分佈之日變化( $P^3$ cohort) . . . . .	22
圖 9c: 沼枝額蟲垂直分佈之日變化( $P^4$ cohort) . . . . .	23
圖 10: 湖沼枝額蟲族群密度日變化 . . . . .	25
圖 11: 湖沼枝額蟲生存曲線 . . . . .	26
圖 12: 湖沼枝額蟲族群變動—時間關係圖 . . . . .	27



## 摘 要

**關鍵詞：**湖沼枝額蟲、族群密度、族群量、生產力、

### 一、研究緣起與目的

湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa 1895) 目前在台灣僅發現於陽明山國家公園大屯火山群之向天池，過去研究發現牠們有著適應短暫性池水環境的特殊生活史、為瞭解其族群動態，本研將針對湖沼枝額蟲的族群密度(D)、空間分佈及族群量(N)進行測量及估算，並依每次產卵期的產卵量，估計湖沼枝額蟲的平均生產力(F)，期能建立本種族群生態學的重要參數，供未來保育措施的參考。

### 二、研究方法及過程

在研究方法上，除參考中央氣象局鞍部測候站雨量記錄外，每次颱風或鋒面降雨至向天池記錄水深、水溫、pH 值及導電度，並計算每 5 公升池水中，湖沼枝額蟲之數量及密度，每採樣點均以 GPS 定位系統記錄經緯度，並依水層分為上、中、下三層。

### 三、重要發現

本研究於民國九十四年五月至九月間，共記錄到四次完整的湖沼枝額蟲的生活史發育。在空間分佈的分析發現本種在幼蟲階段傾向分佈於表層及周圍水域，隨著個體成長及池水日漸縮減，族群逐漸往池心及水層的中下層集中，而在池水將乾涸前，於池心達到最大的密度。另外，就採樣所得及湖沼枝額蟲密度，配合池水總體積之變化可估計年度湖沼枝額蟲四次族群量，最大族群量為  $6.13 \times 10^7$ ，最低為  $1.72 \times 10^7$ ，平均為  $3.49 \times 10^7$ 。在四個積水期間，其族群量的下降曲線呈指數模式。依去年研究所得之雌蟲體長及產卵數關係，及本年度雌雄性比來推估，本年度湖沼枝額蟲每個生活世代平均產下  $1.67 \times 10^8$  個休眠卵( $\pm 0.810 \times 10^8$ )，平均生產力 F 為  $2.35 \pm 0.99$  (卵粒/隻數)。若假設兩年

的池水中本種密度相同，依據去年度之變遷及產卵次數及每次產卵數，可以推測 2004 年湖沼枝額蟲之平均生產力  $F$  為 24.90；若依去年人工培養的記錄，自孵化至產卵的存活率為 0.15，可以推測 2004 年之平均生產力  $F$  為 23.39，為今年度的 10 至 10.6 倍，其差異與去年度雌蟲的發育期較久、產卵體長較大及產卵次數較多有關係。

#### 四、檢討與建議

對湖沼枝額蟲而言，其  $F$  值遠大於 1，因此除非本種生物遭遇嚴重的掠食或競爭壓力，在物種的存續上，短期內不會有嚴重的壓力存在。然而不同年間的  $F$  值的變異極大，可能與天候(尤其是降雨量)有極密切的關係。此  $F$  值攸關族群的存續與否，在未來如果未有連續大雨的年度較多時，因積水期不夠長，預測其  $F$  值會較小，如果此時遭遇高的掠食壓力，或較嚴重的棲息地破壞，則需注意其保育措施，否則依現行維護管理措施即可。此外，未來研究應加強湖沼枝額蟲與其他生物間之關係，如掠食或競爭等之研究。

## ABSTRACT

**Keywords:** *Branchinella kugenumaensis*, population density, population size, fecundity

In Taiwan, the fresh water fairy shrimps (*Branchinella kugenumaensis*) are only discovered in the Hsiang-Tien Pool which is a vernal pool and flooded after heavy rainfall, in Yang-Ming Shan National Park. Recent researches discovered that their life history pattern is highly adaptive for this unpredictable environment. However, the details of the population biology for this species have never been studied. To understand their population dynamics, this research focused on the measurement and estimation of population density (D), spatial distribution and population size (N). Then, the population fecundity (F) is evaluated by the clutch size (f), population size and sex ratio ( $\rho$ ).

The water quality parameters (depth, pH, conductivity, temperature) were recorded whenever this pool was flooded after the heavy rainfall. The population density of each position was recorded by counting the numbers of fairy shrimps per 5 liter of water. The position of each investigation was analyzed vertically with depth and horizontally by GPS system.

During 2005, 4 entire life cycles of fairy shrimps were recorded. In spatial distribution, the larvae tended to appear at the peripheral and shallow area. There is significantly higher population density in the early stage in the western side of this pool. However, the adults tended to live at the center and deeper area. The daily records of population density and total volume of the pool demonstrated that population size declined exponentially. According to the exponential model, the initial population size ( $N_0$ ), or the population size at emerging, ranges from  $6.13 \times 10^7$  to  $1.72 \times 10^7$  and  $3.49 \times 10^7$  in average. According to the clutch size per female, the average spawned cyst number per cohort is  $1.67 \times 10 \pm 0.810 \times 10^8$  and the annual population fecundity (F) is  $2.35 \pm 0.99$  (cyst per individual).

Assuming that the patterns of change of population density are similar with this year, we estimate the  $F$  of 2004 cohorts will be 24.90. By the survival chance from emerging to the first spawning (0.15) published in the previously research, the  $F$  of 2004 will be 23.39. Both values are significantly higher than the  $F$  of cohorts of 2005.

In the turnover of cyst bank by newly spawned cyst,  $F$  must be higher than 1.25 for viability of population. As significantly higher than the lower limit both in 2004 cohorts and 2005 cohorts, the viability of future cohort will not be suffered immediately. The current actions of the management on the habitat are efficient. However, as significantly annual variation on  $F$  is observed, suitable conservative practice will be paid more attention. Furthermore, future studies focused on the interspecific relationships will be noticed.

# 第一章 緒 論

## 第一節 研究緣起與背景

### 一、研究背景

向天池位於大屯火山群之西側，海拔 818 公尺，為一暫時性之池塘，平時呈現乾涸狀態，每在梅雨、颱風或鋒面過境等大規模降雨後，形成一直徑 80 公尺以上，深度 2~3 公尺之池塘<sup>1, 2, 3</sup>。池底滲水性甚高，若無持續的降雨補充，池水將於約 10~14 天內乾涸<sup>2, 3</sup>，直至下一次的大規模降雨再度積水，向天池才會再度出現。在這樣短暫的積水時間內，魚、蝦等典型的水生動物很難在此環境下生存，但在向天池形成後，卻仍會出現許多的水生動物，其中最特殊者，是俗稱為豐年蟲（又稱為仙女蝦, fairy shrimp)的湖沼枝額蟲 (*Branchinella kugenumaensis* Ishikawa 1895)<sup>4</sup>。

湖沼枝額蟲為一種非常獨特的生物，能以休眠卵(cyst)的形式，度過乾旱、低溫等不利於一般水生動物生存的時間<sup>5</sup>，當暫時性水池(vernal pool)形成後，在極短的時間內孵化、成長、繁殖及產卵完成其生活史<sup>2, 3</sup>。利用短暫而成長迅速的生活史，能在池水乾涸前產下數量甚多的休眠卵，並藉此渡過緊接而來的乾旱，直至下一次降雨形成水池為止。由於一般的水生動物如魚、蝦等，當池水乾涸後即無法生存，因此對豐年蟲而言，不可預期的降雨及長時間的乾旱等不利於一

<sup>1</sup>林曜松、陳擎霞 1989 向天池及水山湖口生態系之調查研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。

<sup>2</sup>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。

<sup>3</sup>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

<sup>4</sup>上野益三 1937 甲殼綱，鰓腳目，日本動物分類，第九卷，第一篇，第 1 號

<sup>5</sup> Hildrew, A. G. (1985) A quantitative study of the life history of a fairy shrimp, *Brachiopoda anostraca*, in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool. *Journal of Animal Ecology* 54:99-110

般水生生物的因素，反而成為免於遭受掠食者攻擊的保障因子。

## 第二節 過去研究探討

在林&周(1991)的初步研究中，首次發現湖沼枝額蟲體長的生長呈現特殊的階梯式的模式，而在周&黃(2004)的研究中，又再度記錄到此種的生長模式，而此種生長模式目前在世界仍未有相關的發表。周&黃(2004)的研究針對湖沼枝額蟲的生活特徵(life history traits)，作了詳細的描述，湖沼枝額蟲的幼蟲於降水後 24 小時內即行孵化，孵化後 120~144 小時內的成長模式為指數生長模式，在此後則轉為線性生長模式，於第 10~11 天時時產下第一批卵，而後再進入第二階段的線性成長，直至最大體長  $25.57 \pm 1.68 \text{mm}$ 。

一些研究指出，生活史研究所描述的生活史特徵(life history traits)，特別是成熟年齡(age at sexual maturity, ASM)、成熟體長(length at sexual maturity, LSM)、死亡率(mortality, m)等，往往會受族群密度影響。然而周&黃(2004)的研究，並未對族群密度的變動與向天池的池水消退間的關聯加以討論。

向天池池水隨著颱風注入而增深，之後因池底的滲漏，以每天 33cm 的速率消退(周&黃 2004)。平均生活於其中的湖沼枝額蟲，亦隨著池水的消退，侷限於日益擁擠的狹窄水窪之中，族群密度也勢將隨著水位的消退而逐漸增加。然而，隨著族群密度日漸增加，總族群量是否仍保持不變，或亦隨之減少，該研究並無針對此方面進行討論。此外，就族群成長及演化適存度(evolutionary fitness)的觀點而言，任何一種生物的族群，在結束其生活史前，必需產下後代，方能保障其未來的族群成長，並對其演化適存度做出貢獻。雖然在該研究指出，雌蟲的體長與其產卵量有顯著的關聯，但以族群的觀點而言，除非能得知其產卵時之族群量，方能得知其平均生產力(fecundity, F)。

在周&黃(2004)的研究中發現，在人工培養的記錄中，幼蟲的孵化在降水後 24 小時內即可發生，然而野外的調查工作直至向天池形成後，並未能即時找到剛

孵化的蟲體，而必須等到第 8 日才見到成蟲的出現，那麼在向天池形成後至成蟲被採集到的這段時間，孵化的幼蟲在水體中分佈在何處？在向天池即將乾涸前，池心區域的深洞形成一極高密度的庇護所(周&黃 2004)，在此庇護所中，族群密度可高達 200 隻/公升以上，但在短短一至二天內，庇護所即將乾涸前，族群密度會降到極低的程度(< 5 隻/升)，而其他水生動物，如盤谷蟾蜍的蝌蚪，蚌蝦等族群密度則持續快速增加 (羅淑英 personal communication)，造成湖沼枝額蟲族群密度大幅度降低的原因，究竟是由於這些動物的掠食，還是其他因素造成，對於本種生物在保育及與其他生物間相互關係之研究上，可能佔有極重要的地位。

### 第三節 研究目的

本研究的目的為：

1. 在積水期定期監測向天池理化因子(溫度、pH 及導電度)以及，分層採水記錄湖沼枝額蟲的族群的水平及垂間空間分佈模式，並估算其族群量的日變化模式來分析其族群死亡曲線。
2. 依雌蟲產卵量及族群量來估算本年度向天池的湖沼枝額蟲所生產的休眠卵量，以及族群之平均生產力(F, 單位: cysts per hatching)。
3. 應用本研究的結果，提供國家公園作為未來針對本物種的經營管理之參考。



## 第二章 研究方法

### 第一節 野外調查工作

根據林&周 (1991), 向天池的湖沼枝額蟲每年約在 5~9 月間, 梅雨或颱風的大規模降雨後出現。依中央氣象局鞍部測候站每日雨量記錄<sup>6</sup>, 當單日降雨超過 50mm 或連續三日內累積降雨達 150mm 以上時, 於 24 小時內抵達向天池, 記錄向天池是否形成。如有積水(並非每次降雨均會形成積水), 則進行棲地因子取樣測量。

棲地因子取樣測量時, 分別沿向天池周圍, 以及池中深度為 130cm 處等深線, 每隔 7.5m 為一測量點, 每一測量點均記錄水深、水溫、pH、及導電度(以總溶解量 TDS 為指標)的變化, 在向天池後期池水深度小於 120cm 時, 則以通過池心的之穿越線取樣。取樣時, 依水深分為上層(表面~40cm 深), 中層(40cm~80cm)及底層(> 80cm)三層, 池中若有出現湖沼枝額蟲, 則以浮游生物網撈取各層水樣各 5 公升, 記錄其中的湖沼枝額蟲的數量( $n_i$ )後放回池中, 以  $n_i/5$  為該採樣點的族群密度  $d_i$  (隻/公升), 直至向天池池水乾涸。

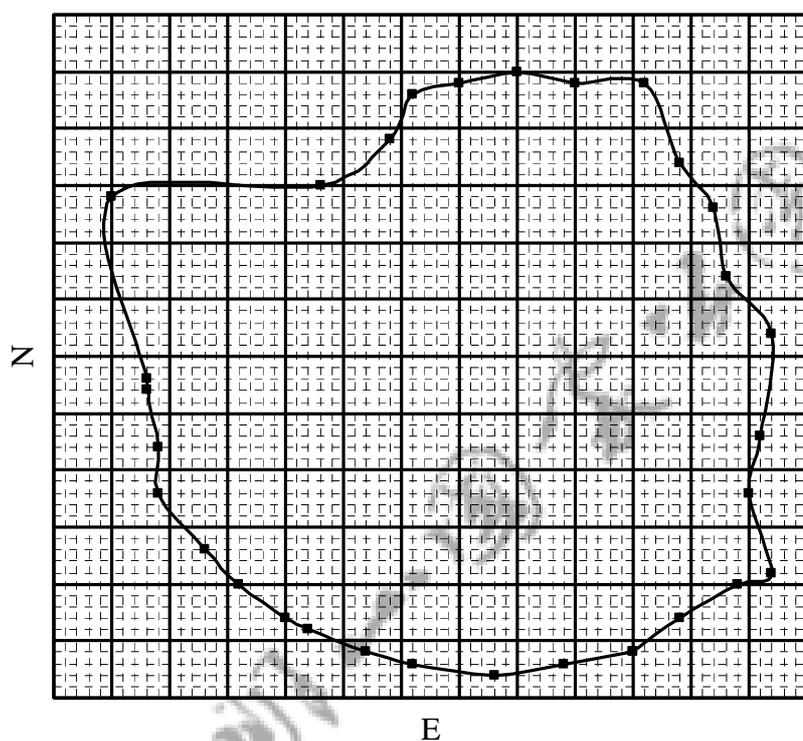
### 第二節 向天池面積及池水總體積計算

一、向天池面積單位換算: 以在座標平面圖以 0.001 秒(經度) $\times$ 0.001 秒(緯度)為面積計算單位, 依地球經緯與距離計算系統<sup>7</sup>, 換算得每一面積計算單位相當於實際面積 3.09m<sup>2</sup>。將每次調查之 GPS 定位資料繪於座標平面圖上(圖 1), 計算每次調查的池水涵蓋若干個方格計算單位, 將其相乘後為該次調查的池水面積 (A)。

<sup>6</sup> <http://www.cwb.gov.tw/V4/index.htm>

<sup>7</sup> [http://ihome.ust.hk/~ph\\_cmhaa/calearth.html](http://ihome.ust.hk/~ph_cmhaa/calearth.html)

圖 1: 利用 GPS 定位資料及地球經緯與距離計算系統, 計算向天池面積示意圖, 每一小方格實際面積相當於  $3.09\text{m}^2$ , 計算向天池所涵的方格數即可求得向天池面積



二、向天池池水總體積計算：首先，以最小方差迴歸分析(least square regression analysis) 檢驗池水面積(A)與池水深度(x)間的關係是否存在。若兩者間存在一數學關係：

$$A = f(x),$$

依積分法的觀念，池水總體積(V)可以下列方法計算之：

$$V(y) = \int_0^y f(x) \cdot dx \quad [1]$$

式中  $y$  表示欲計算之深度,  $f(x)$  為池水面積與水深間的關係式。

### 第三節 總族群量( $N_{i,j}$ ) 計算

將每次調查的各採樣點的族群密度平均後( $\bar{D}_j$ )與計算出之池水總體積( $V_j$ )相乘，以此值為該次調查之族群量( $N_j$ )

$$\bar{D}_j = \frac{\sum_{i=1}^n D_{j,i}}{n}$$

$$N_j = \bar{D}_j \times V_j$$

式中  $j$  為水樣記錄中第  $j$  個取樣點,  $i$  為向天池形後第  $i$  日,  $n$  = 每日取樣數

#### 第四節 各 cohort 之平均生產力(fecundity, $F$ )的估計

依採集結果，當雌蟲腹部卵室內出現成熟卵粒時為其產卵日，依周&黃(2005)體長與產卵數的估計，得到平均每隻雌蟲的產卵數( $f_j$ )，產卵日的族群量為  $N_j$ ，性比(♀/♂)為  $\rho_j$ ，則在該次產卵期，湖沼枝額蟲的產卵量( $E_j$ )為

$$E_j = f_j \times N_j \times \frac{\rho_j}{1 + \rho_j} \quad [2]$$

若該 cohort 有不只一次的產卵期 (周&黃 2005)，則分別計算每次產卵期的產卵量，取其總和為該 cohort 的總產卵量  $E$

$$E = \sum E_j$$

該 cohort 之平均生產力(fecundity,  $F$ : cysts per hatching)則為

$$F = \frac{E}{N_0} \quad [3]$$

式中  $N_0$  為該 cohort 的最初族群量

## 第三章 結果、討論與建議

### 第一節 結果

#### (一) 向天池環境敘述

於 2005 年 3 月 1 日至 11 月 15 日間，共有 6 個颱風及 2 次鋒面系統為陽明山國家公園鞍部測候站地區帶來大量降雨，其中僅 4 次的降雨使向天池有明顯的積水(水深達 300cm 以上)(表 1、圖 2)。向天池則於 5/15, 7/20, 8/5 與 9/1 之後形成，依向天池出現的先後順序 1，分別給予  $P^1$ 、 $P^2$ 、 $P^3$  及  $P^4$  的積水期編號。此四次積水期池水維持日數最長為 14 天( $P^1$  及  $P^4$ )，最短則為 10 天( $P^3$ )(表 2)，其中三次為颱風所造成之降雨( $P^2$ 、 $P^3$ 、 $P^4$ )，一次則為梅雨季降雨( $P^1$ )。此外，9/21~9/24(丹瑞颱風)及 10/8~10/10 間鞍部測站雖有極大降雨記錄(3 日內累積雨量超過 200mm)，但實際調查結果，向天池並未形成積水，因此這二次的降雨記錄可能僅為鞍部測候站地區的局部降雨。

在池水的理化因子方面，在向天池形成後，pH 及導電度並不隨水位的日漸減低而有所改變 (ANOVA  $P = 0.73$ ) (pH = 6.7~6.9, TDS = 29~31ppm)，且不同積水期之間無顯著差異(ANOVA  $P = 0.51$ )。在水溫方面，池中央的水溫為  $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ，在不同的積水期間沒有顯著的差異(ANOVA  $P = 0.89$ )，而池周圍的水溫平均高於池中央的水溫，此原因可能與日照有關；此外，在水深較深的區域，水溫亦隨深度而遞減 (圖 3)。

依據每次積水期間之 GPS 位記錄，向天池達滿水位(以深度 300cm 計)，池面寬度最寬可達 90m 以上(圖 4, 圖 5)。若將每次調查的 GPS 定位記錄轉換為實際距離後，計算可得各積水期每次調查時的池水面積。向天池的面積(A, 單位  $\text{m}^2$ )與其深度(x, 單位: m)間有如下的關係式存在(圖 6):

$$A = 2392.4 x, (r^2 = 0.98, P < 0.001, n = 22)$$

根據此一關係式，依積分法得池水總體積(V, 單位:  $\text{m}^3$ )與池水深度間的關係式:

$$V = \int A(x)dx = 1196.2 x^2 \quad [4]$$

本研究即以此關係式計算每次調查時，向天池的池水總體積及日變化(圖 7)。

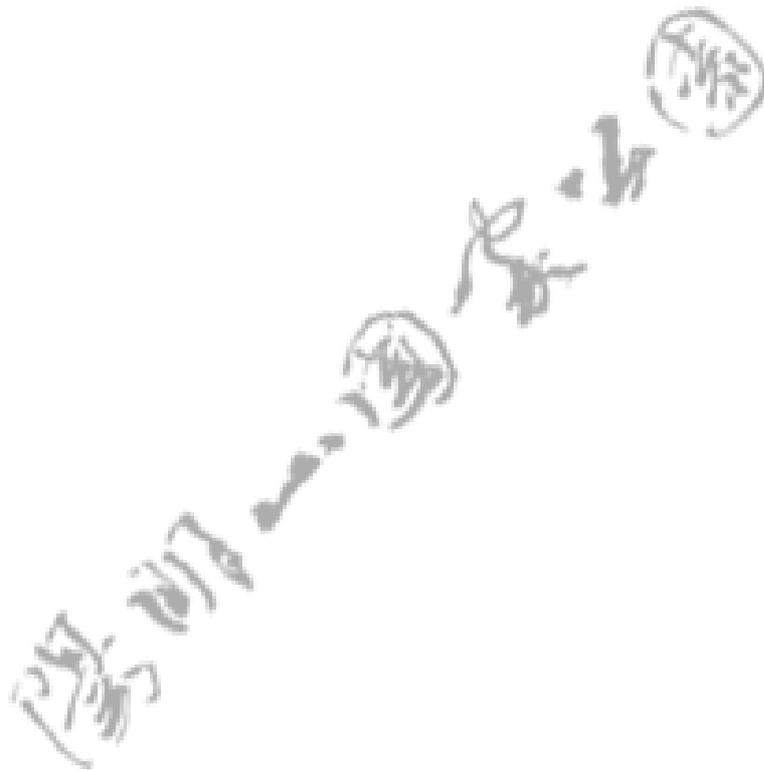


表 1: 2005 年鞍部大降雨及向天池深度

時間	極大降雨累 計雨量 <sup>a</sup> (mm)	向天池 最大水 深 (cm)	積水期 編號	湖沼枝 額蟲出 現	氣候事件
5/12~5/15	479	400	P <sup>1</sup>	有	梅雨
7/17~7/20	438	340	P <sup>2</sup>	有	颱風(海棠, Haitang)
8/4~8/5	410	320	P <sup>3</sup>	有	颱風(馬莎, Matsa)
8/30~9/1	395	342	P <sup>4</sup>	有	颱風(泰莉, Talim)
9/9~9/11	110 <sup>b</sup>		P <sup>4</sup>	有	颱風(卡努, Khanum)
9/21~9/24	225.5 <sup>c</sup>	< 50cm			颱風(丹瑞, Damrey)
9/30~10/1	98.5	無積水			颱風(龍王, Longwang)
10/8~10/10	269.5 <sup>c</sup>	< 50cm			鋒面

a: 三日內累積降雨量達 300mm 以上

b: 本次降雨雖僅 110mm, 但因此時期為向天池 p4 積水期期間

c: 本次雖於鞍部測候站有極大降雨發生, 但向天池並未有積水形成, 其可能僅為局部降雨

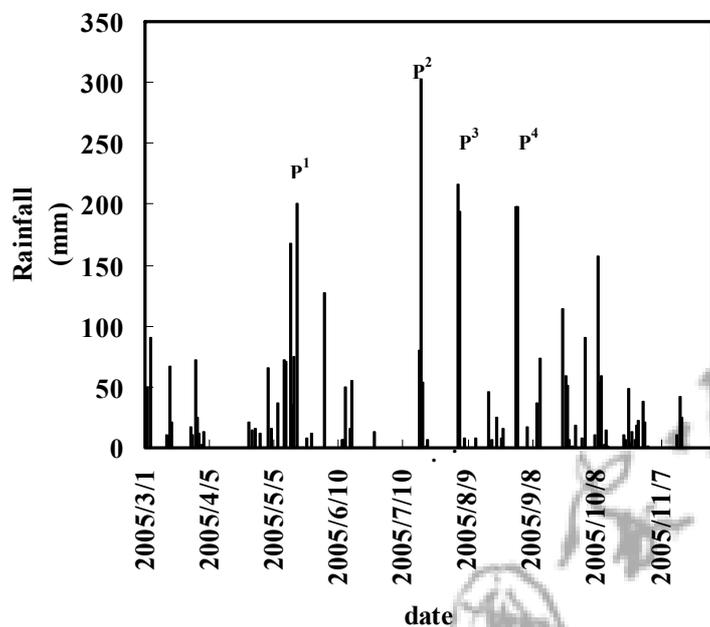
(氣候資料來源: 中央氣象局)

表 2: 2005 年向湖沼枝額蟲最大族群量及產卵量

積水期 編號	池水維 持天數	N <sub>0</sub>	產卵體長 (mm)	性比 (♀/♂)	總產卵量 (個)	平均生產力 F <sub>0</sub>
P <sup>1</sup>	14	2.95×10 <sup>7</sup>	12.76	0.95	9.45×10 <sup>7</sup>	3.21
P <sup>2</sup>	12	3.17×10 <sup>7</sup>	13.75	1.10	1.03×10 <sup>8</sup>	3.24
P <sup>3</sup>	10	1.72×10 <sup>7</sup>	12.83	0.95	2.44×10 <sup>7</sup>	1.42
P <sup>4</sup>	13	6.13×10 <sup>7</sup>	13.45	1.00	1.07×10 <sup>8</sup>	1.75

圖 2: 2005 年 3 月至 11 月間中央氣象局鞍部測候站每日雨量記錄(a)及向天池水位日變化(b)

(a)



(b)

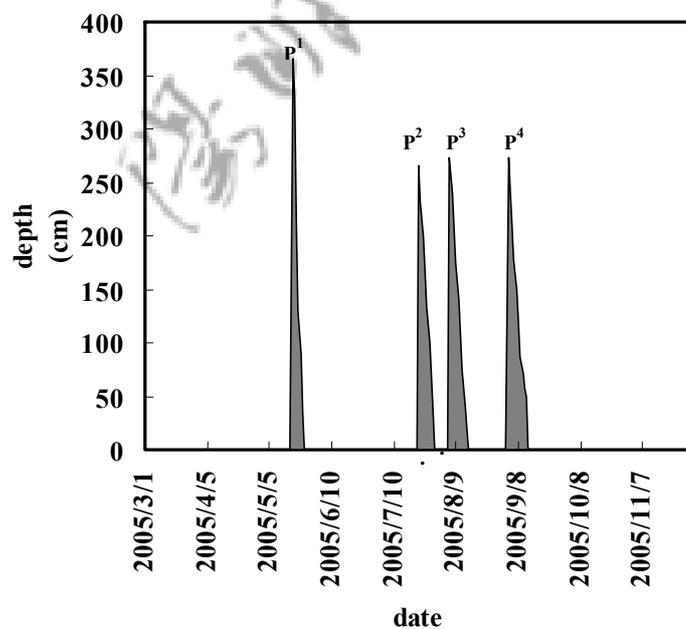


圖 3 向天池池水中、下層與表層水溫之溫差

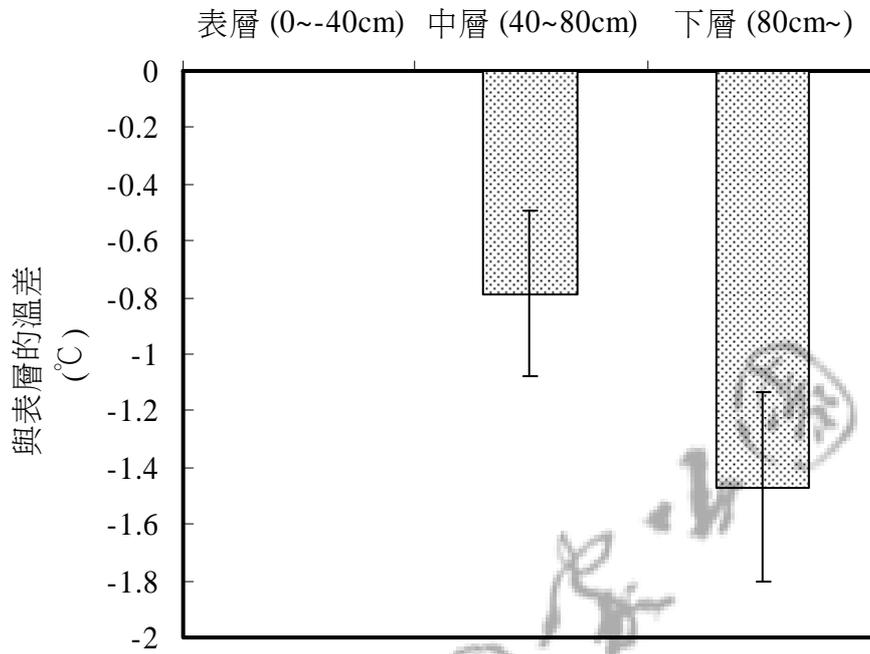


圖 4: 向天池等深線分佈圖, (×, ° 為採樣點)

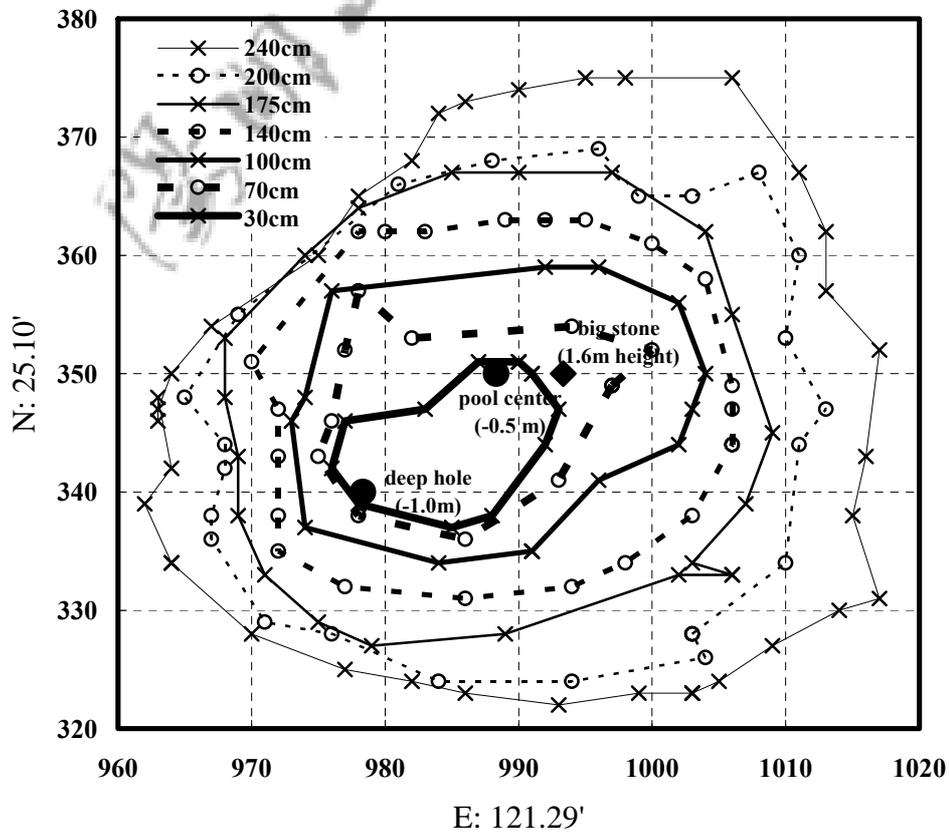
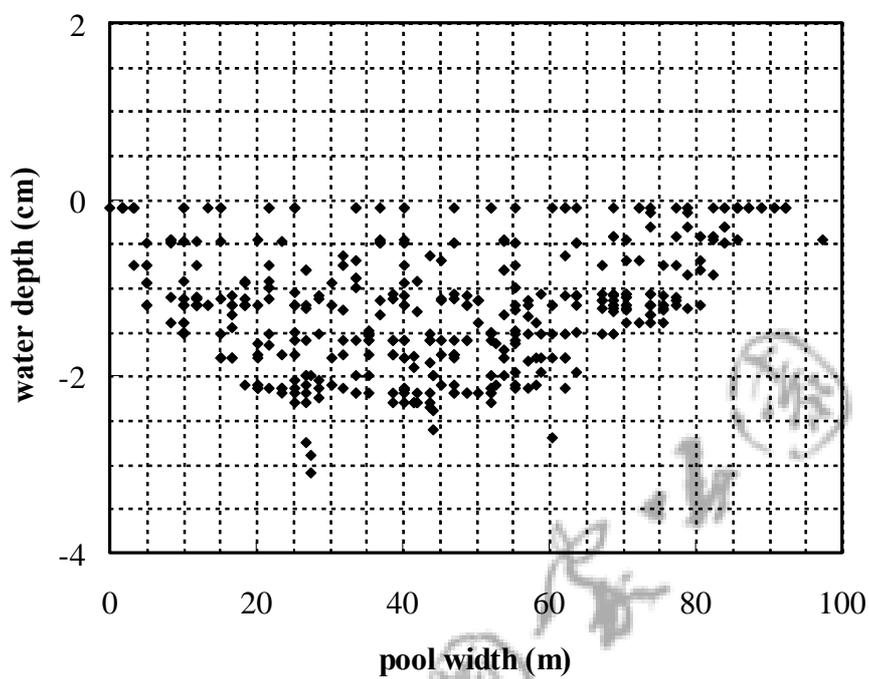


圖 5: 向天池橫剖面 (a)東西向 (b)南北向

(a)



(b)

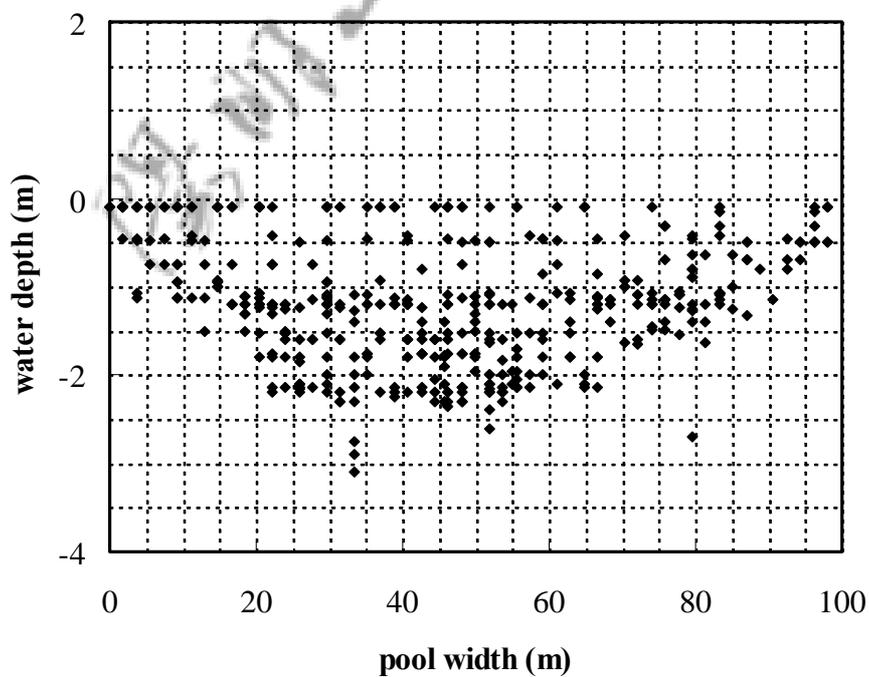


圖 6: 向天池深度(x, 單位 m)與池水面積(A, 單位 m<sup>2</sup>)間的關係:  $A = 2392.4 x$  ( $r^2 = 0.980, P < 0.001, n = 22$ )

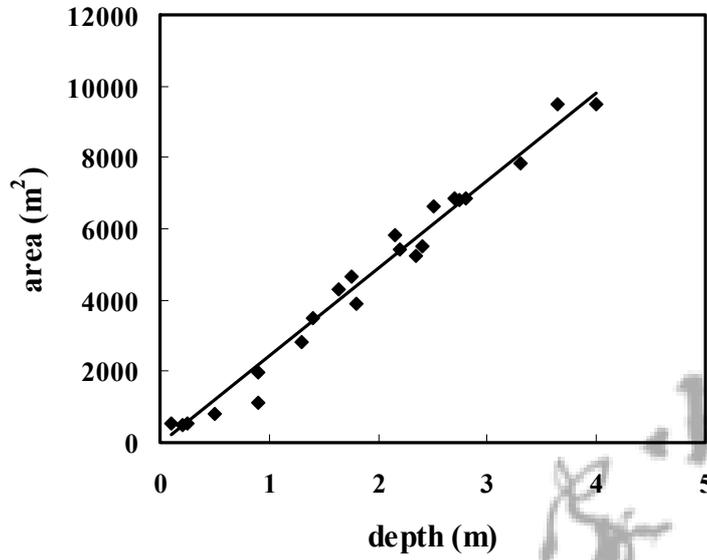
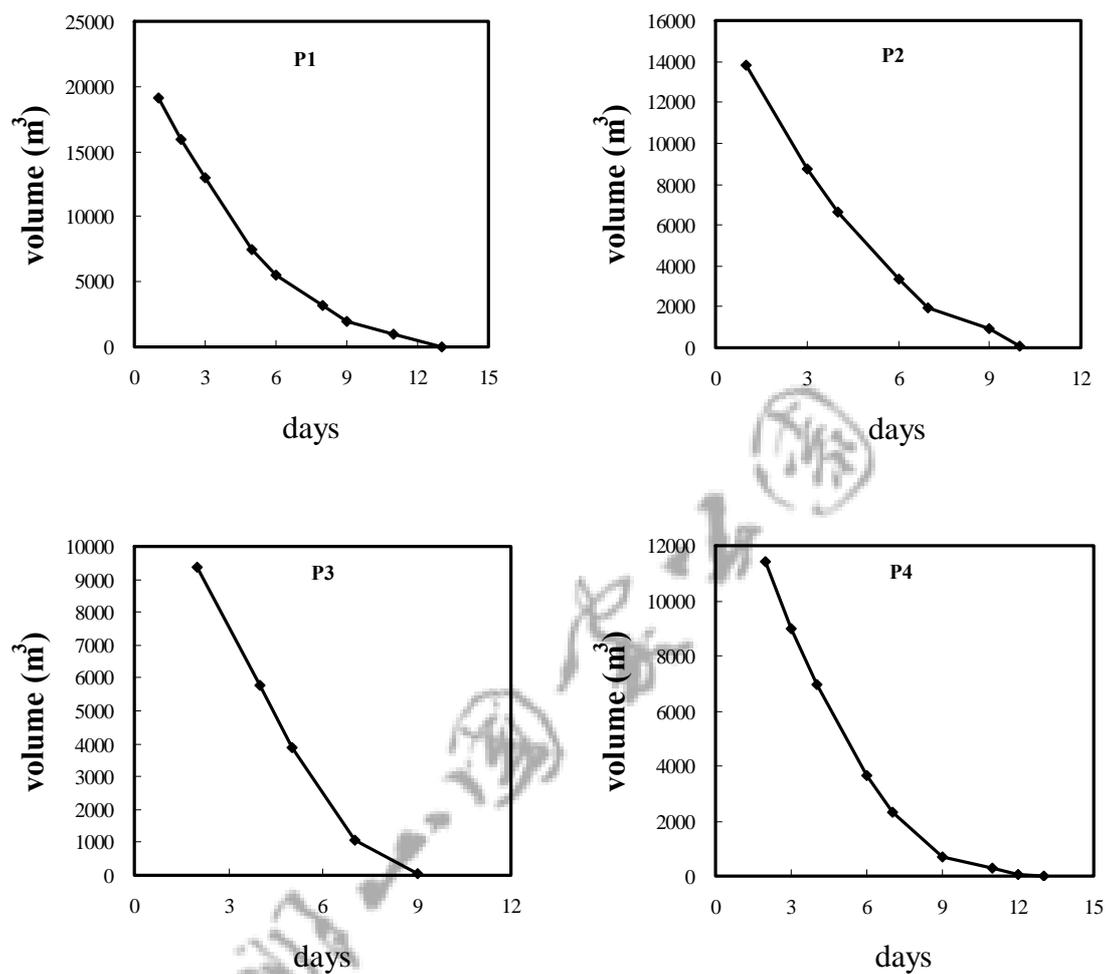


圖 7: 向天池池水體積日變化



## (二) 湖沼枝額蟲之分佈及密度變化

湖沼枝額蟲最早於於向天池形成後第二天的現場採集被記錄到( $P^1, P^3$ )，最晚則於向天池形成後第 4 天被記錄到。族群在池中的水平分佈並非均勻一致，依發育年齡而不同，也隨著池水消退，不同積水期的分佈模式而有差異(圖 8、圖 9、圖 10)。

整體而言，湖沼枝額蟲在向天池中的水平分佈模式，呈現出隨著發育時間及池水面積日漸縮減，逐漸往池中央移動。在向天池形成前期(第一~三天)，族群的分佈主要集中於池的西南側至北側(圖 8a、b、c)，而在後期(第六天後)，則集中至池中央較深處，但在中期(第四~六天)之間的分佈模式，在不同積水期有較大的不同，在  $P^2$  積水期，湖沼枝額蟲的族群分佈在中央(水深  $> 120\text{cm}$ )高於邊緣處，而在池的東北側為分佈的熱點(hot spot)，有極大的密度( $> 26.7$ )；在  $P^3$  積水期，則沿 120cm 等深線有極大的族群密度，顯著高於池中央及池邊緣，且在池的東側及東北側為分佈熱點( $D > 11$ )；在  $P^4$  積水期的中期，湖沼枝額蟲的分佈模式又呈現另一種不同的形式，族群的分佈集中於池的東北側及西側兩個熱點，而在其他區域則遠低於此二熱點。

隨著池水消退，湖沼枝額蟲的密度日漸增加，其族群的垂直分佈模式亦有所改變。整體而言，湖沼枝額蟲的垂直分佈，在池水形成初期集中於水體的表層，在中後期則集中於水體的中層及下層(圖 9a、b、c)，但在不同的積水期略有不同。 $P^1$  於池形成的初期(降水後第 2, 3 日)集中於池水的表層(圖 10)，至第 6 天後，則集中於水體的中下層； $P^2$  族群密度的垂直變化，在初期並不顯著，但到後期則聚集於下層； $P^3$  的族群垂直分佈，在池水形成初期，主要分佈於表層，而在中後期，則往下層集中  $P^4$  則在池水形成後，主要分佈於中下層(圖 9, 10)。

圖 8a: 湖沼枝額蟲 P<sup>2</sup> cohort 水平分佈之日變化, 圖中數字代表湖沼枝額蟲的局部密度(No. animals per liter)

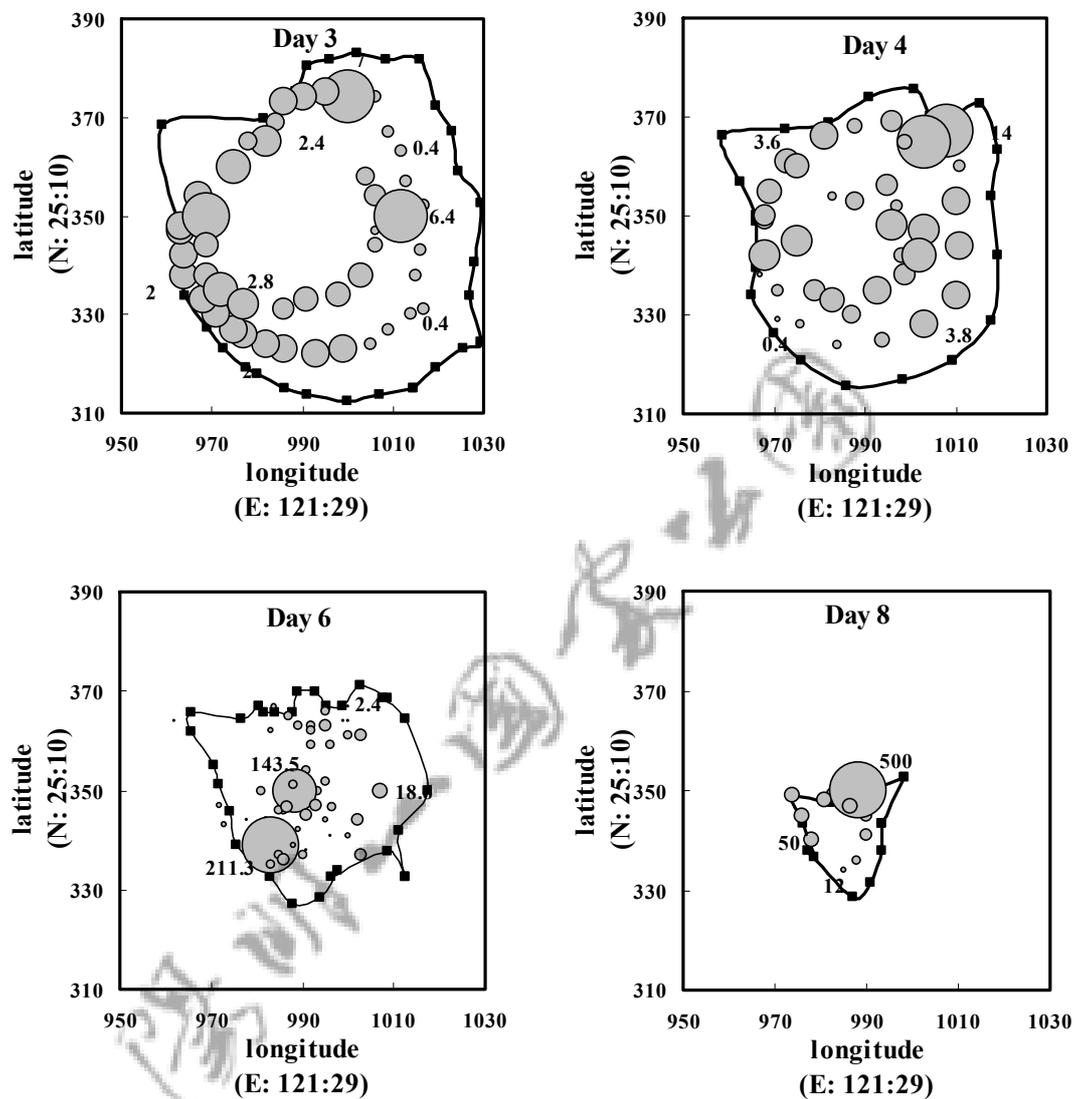


圖 8b: 湖沼枝額蟲  $P^3$  cohort 水平分佈之日變化, 圖中數字代表湖沼枝額蟲的局部密度(No. animals per liter)

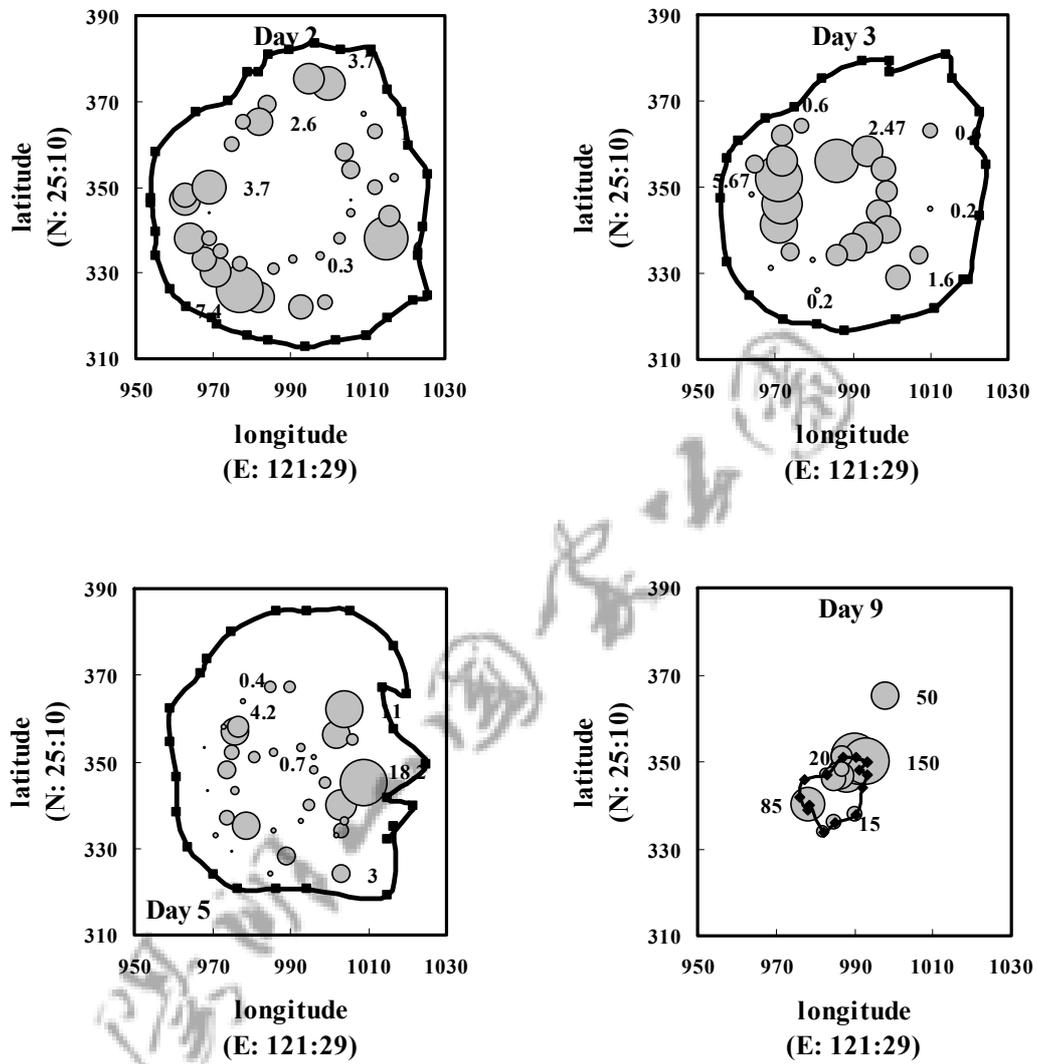


圖 8c: 湖沼枝額蟲 P<sup>4</sup> cohort 水平分佈之日變化, 圖中數字代表湖沼枝額蟲的局部密度(No. animals per liter)

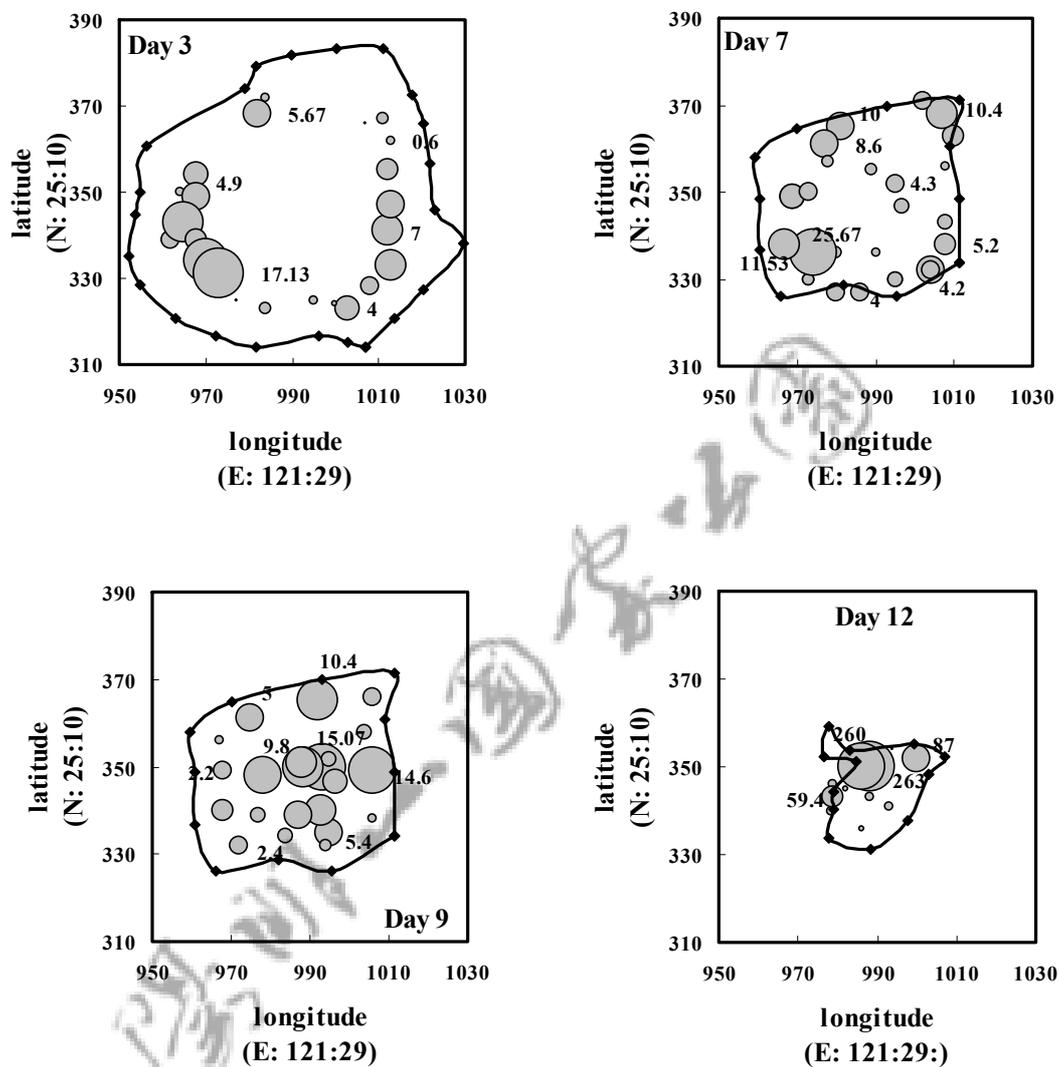


圖 9a: 湖沼枝額蟲垂直分佈之日變化(P<sup>2</sup> cohort) 圖中數字代表湖沼枝額蟲的局部密度(No. animals per liter)

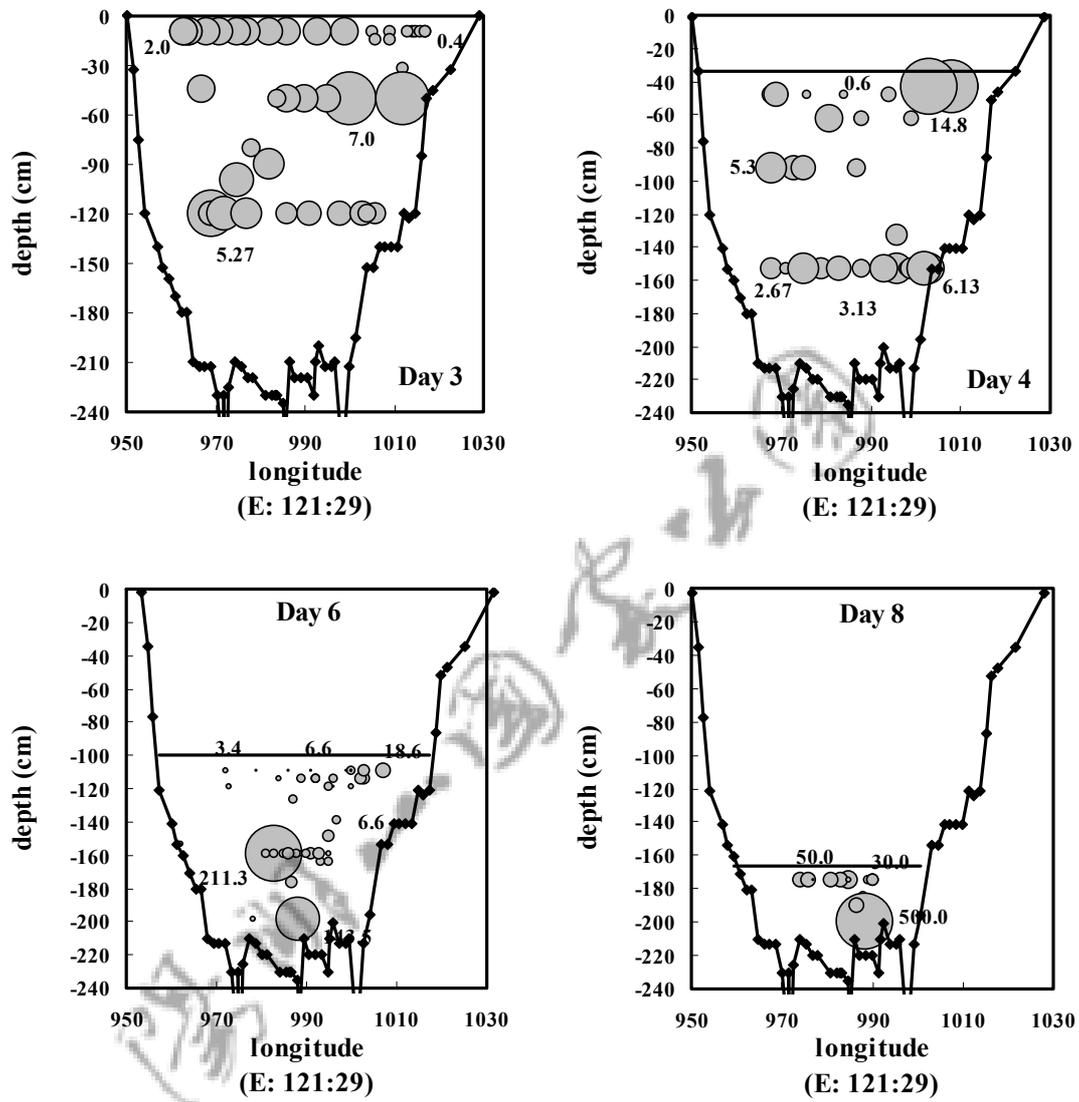


圖 9b: 湖沼枝額蟲垂直分佈之日變化(P<sup>3</sup> cohort), 圖中數字代表湖沼枝額蟲的局部密度(No. of animals per liter)

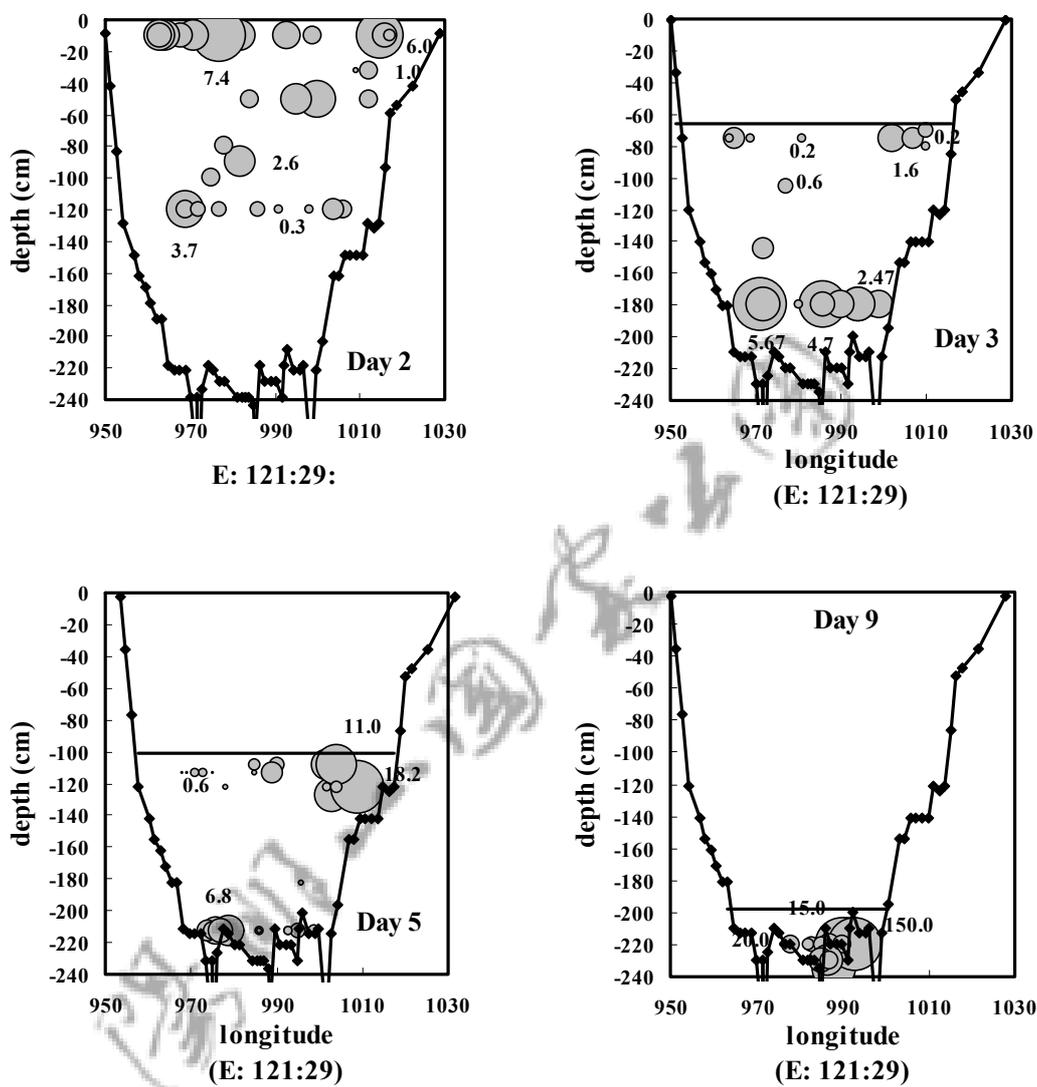
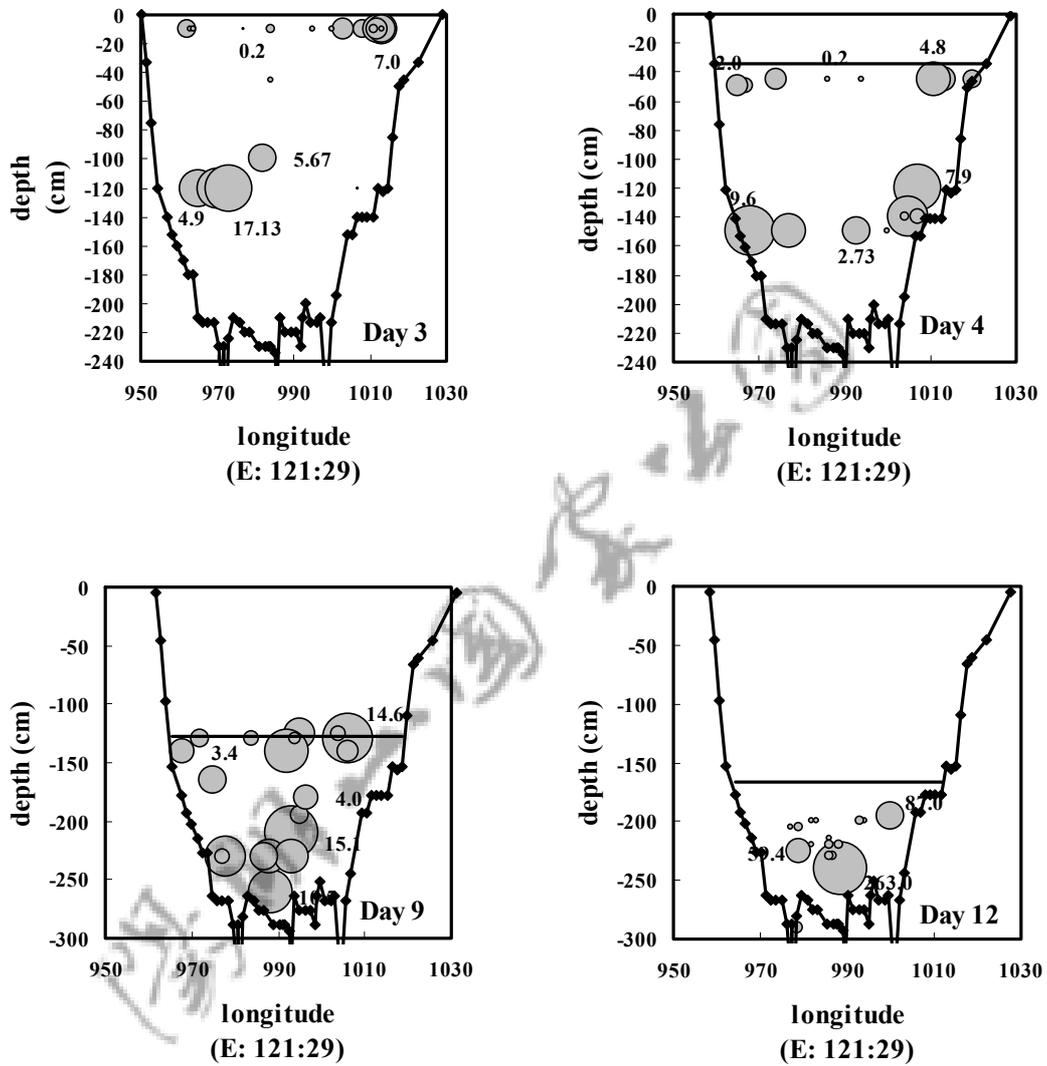


圖 9c: 沼枝額蟲垂直分佈之日變化(P<sup>4</sup> cohort), 圖中數字代表湖沼枝額蟲的局部密度(No. of animals per liter)



### (三) 湖沼枝額蟲之族群量估計

雖然湖沼枝額蟲的族群密度隨池水消退而日漸增加(圖 10), 但總族群量( $N(t)$ )卻隨時間而日漸縮減(圖 11)整體而言, 族群量的變化模式呈現指數模式衰減(圖 12), 依 General Linear Model 分析的結果, 族群量的日變化有如下的關係

$$\frac{N(t)}{N_0} = e^{-0.1661t+0.1663} \quad (r^2 = 0.737, P < 0.001, n = 26) \quad [5]$$

$$e = 2.71828$$

式中  $t$  表示降水後第  $t$  日,  $N(t)$  表在降雨後第  $t$  日的族群量,  $N_0$  則為初族群量, 亦即在該次降水後, 由土壤中休眠卵庫(cyst bank)孵化的個體數。依式[4], 推算在四個積水期中, 以  $P^4$  的  $N_0$  最大, 達 6 千萬隻以上, 而以  $P^3$  的  $N_0$  最低, 亦有 1 千四百萬隻以上, 四個 cohort 的  $N_0$  的總和達  $1.40 \times 10^8$ (表二)。

本年度 4 次積水期所出現的湖沼枝額蟲, 於向天池形後第 9 天進入產卵階段, 此結果與周&黃(2005)的研究相符, 在此一產卵階段, 平均每隻雌蟲產卵量為 20.63( $\pm 2.39$ )粒, 以此計算各 cohort 湖沼枝額蟲之總產卵量, 平均達  $1.67 \times 10^8$  ( $N = 4, SE = 2.03 \times 10^7$ ) (表二), 而各 cohort 的平均生產力( $F = \frac{\text{總產卵量}}{N_0}$ )則分別為  $P^1$  cohort = 3.21(cysts per hatching),  $P^2$  cohort = 3.24(cysts per hatching),  $P^3$  cohort = 1.42(cysts per hatching)及  $P^4$  cohort = 1.75(cysts per hatching) (表二), 2005 年度的  $F$  則為 2.35 (cysts per hatching)。

圖 10: 湖沼枝額蟲族群密度日變化

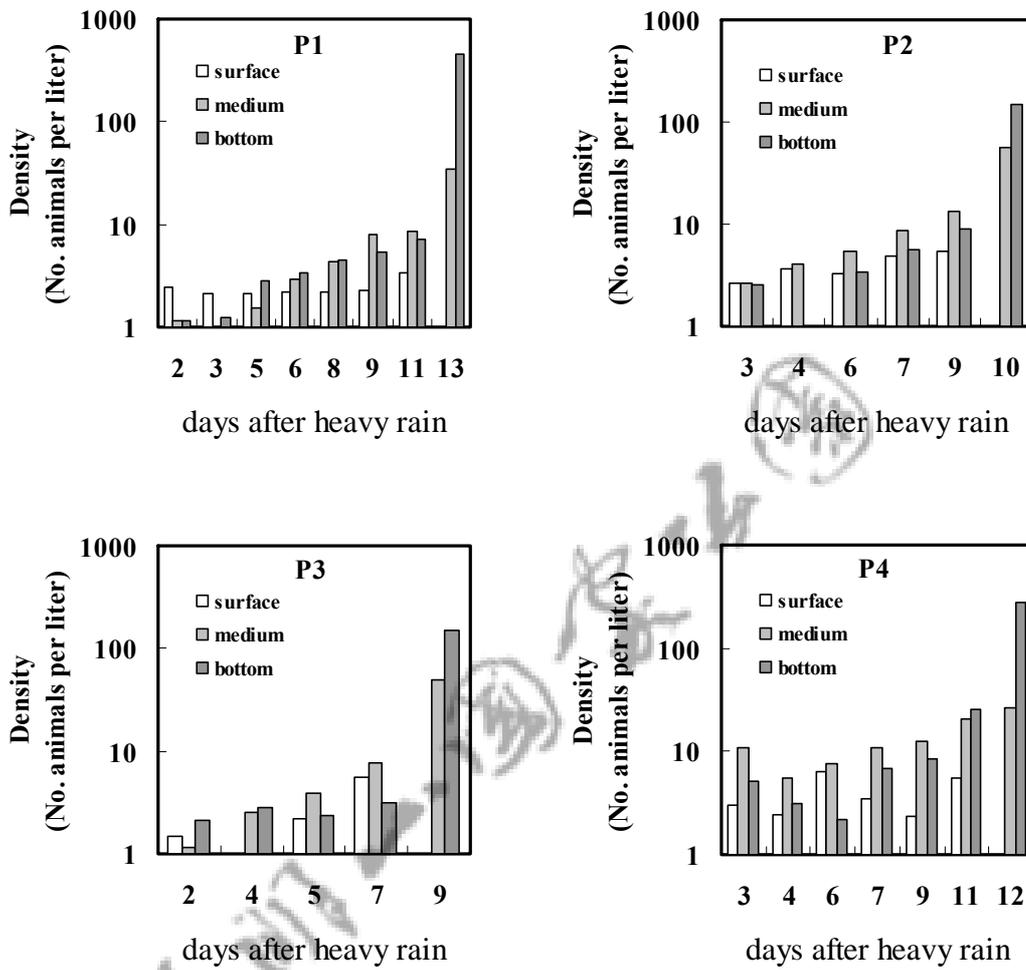


圖 15: 湖沼枝額蟲生存曲線

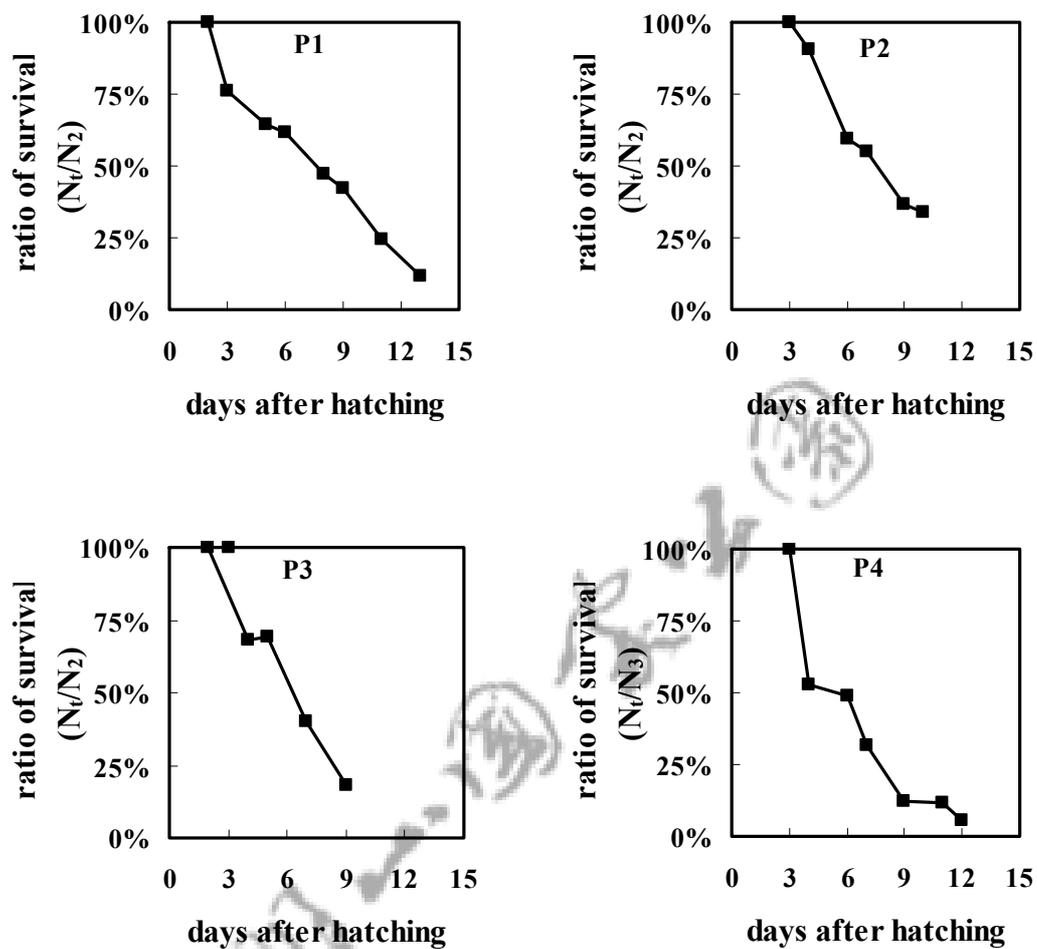
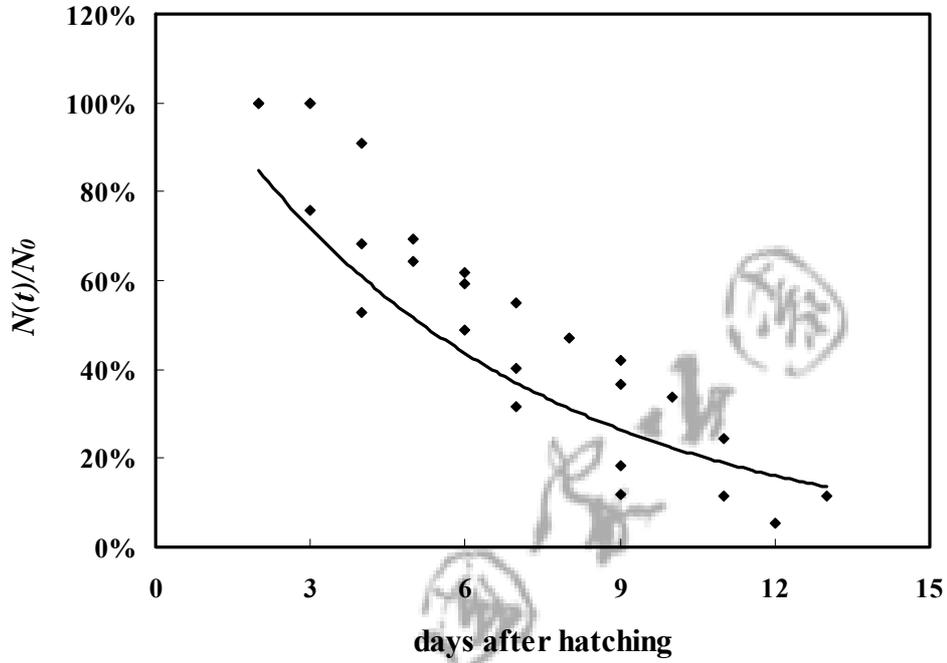


圖 16: 湖沼枝額蟲族群變動—時間關係圖。族群量(N)與時間(t)間的關係式為:

$$\frac{N(t)}{N_0} = e^{-0.1661t+0.1663} \quad (r^2 = 0.737, P < 0.001, n = 26), e = 2.71828$$





## 第二節 討論

### 一、湖沼枝額蟲空間分佈變化的意義

湖沼枝額蟲的族群，在向天池中的分佈並非呈現均勻的分佈，而是集中於某些「熱區(hot zone)」<sup>8</sup>。影響湖沼枝額蟲分佈的因子，可能來自於池水的物理化學因子的差異、湖沼枝額蟲本身行為上的趨性，或與其他種類潛在競爭者(如蚌蝦, clamp shrimp)的空間競爭關係。本研究中，pH 及導電度在池中並沒有位置及不同積水期間的差異，而水溫的分佈，雖有在不同水層略有差異，然而此差異與湖沼枝額蟲的族群分佈間的關聯亦不顯著，因此池水的理化因子可能並非影響湖沼枝額蟲分佈的主要原因。

湖沼枝額蟲在無節幼蟲(nauplius)及後無節幼蟲(metanauplius)的初期具有顯著的正趨光性<sup>8</sup>，因而大多停留於表層水域，而後則逐漸移往中層水域，而在產卵期前會趨向於停留於底層水域<sup>9</sup>。而湖沼枝額蟲自孵化至後節幼蟲的前期約需 72 小時(周&黃 2004)，因此，在本研究中，湖沼枝額蟲所出現的垂直分佈的變化，即有可能與不同發育時期的個體，對光線展現出不同程度的趨性所表現出的結果有關。

### 二、2004 年的湖沼枝額蟲的平均生產力(F)的推算

2004 年湖沼枝額蟲共有 2 個 cohort 出現<sup>10</sup>，於降水後第 9 天進入產卵期，然而由於其研究中並未記錄湖沼枝額蟲的族群密度變化，根據 2004 年向天池水深變化<sup>9</sup>與本年度類似，我們假設其族群密度的日變化模式亦與本年度類似，因此以本年度四個積水期的平均值，推測 2004 年湖沼枝額蟲可能的族群量。

2004 年湖沼枝額蟲發育至產卵期時，池水深度為 100cm<sup>9</sup>，根據本研究的結果，水深為 100cm 時，四個 cohort 的族群量的平均值為  $9.08 \times 10^6 (\pm 2.85 \times 10^5)$ ，假

<sup>8</sup>個人研究，未發表

<sup>9</sup>個人觀察

<sup>10</sup>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

設此為 2004 年湖沼枝額蟲產卵時之族群量。然而本年度的四個 cohort 皆只有一此的產卵期，但 2004 年的 P<sup>3</sup> cohort 共經歷了四次的產卵期(周&黃 2004)，而在第一次產卵之後，其棲息地曾面臨短暫的乾涸，僅餘池心處的水窪，依本年度的池水體積及族群量的日變化模式，此時的族群量應為最低族群量，因此 2004 年 P<sup>3</sup> cohort 在第二個產卵期以後的產卵族群量，以本研究四個 cohort 的最小族群的平均值( $3.90 \times 10^6 \pm 6.38 \times 10^5$ )為之後三次的產卵族群量。依 2004 年湖沼枝額蟲之產卵體長推測 (周&黃 2004)，於 2004 年湖沼枝額蟲的兩個 cohort 可能產下了至少  $1.74 \times 10^9$  個休眠卵；若以本研究的 N<sub>0</sub> 的平均值( $3.49 \times 10^7$ )計算，則 2004 年的 F 高達 24.90(卵/隻)，約為本年度的 10.6 倍(表三)。

另一個估計 F 的方法是利用自孵化至產卵期的存活率，依式[2]及[3], F 與自孵化至產卵之存活率有密切的關聯：

$$E_j = f_j \times N_j \times \frac{\rho_j}{1 + \rho_j} \quad [2]$$

$$F = \frac{E}{N_0} \quad [3]$$

將兩式合併，

$$F = f \times \frac{N_j}{N_0} \times \frac{\rho_j}{1 + \rho_j} \quad [6]$$

在人工環境下，湖沼枝額蟲自孵化之後，有 15% 的個體可以活到產卵期(周&黃 2004)，若將此結果代入式[6]，則 2004 年湖沼枝額蟲的 F 亦達 23.39(表三)，為本年度的 10 倍。

表三：湖沼枝額蟲在 2004 及 2005 年之 F、總卵量及  $N_0$ 

cohort	產卵 次數	總產卵量 (cysts)	$N_0$ (No. of hatching)	F (cysts per hatching)				
2004 P <sup>3</sup>	4	1.19×10 <sup>9</sup>	3.49×10 <sup>7a</sup>	34.11				
				36.50 <sup>b</sup>				
P <sup>4</sup>	1	5.48×10 <sup>8</sup>	3.49×10 <sup>7a</sup>	15.70				
				10.28 <sup>b</sup>				
total	5	1.74×10 <sup>9</sup>	6.98×10 <sup>7</sup>	24.90				
				23.39				
2005 P <sup>1</sup>	1	9.45×10 <sup>7</sup>	2.95×10 <sup>7</sup>	3.21				
				P <sup>2</sup>	1	1.03×10 <sup>8</sup>	3.17×10 <sup>7</sup>	3.24
				P <sup>3</sup>	1	2.44×10 <sup>7</sup>	1.72×10 <sup>7</sup>	1.42
				P <sup>4</sup>	1	1.07×10 <sup>8</sup>	6.13×10 <sup>7</sup>	1.75
total	4	3.29×10 <sup>8</sup>	1.40×10 <sup>8</sup>	2.35				

#: 為 2005 年四個 cohort 的  $N_0$  的平均值

b: 利用 15% 的存活率(周&黃 2004)估計

### 三、平均生產力(F)的意義：湖沼枝額蟲存在的關鍵

對湖沼枝額蟲而言，族群的維持除了此地特殊的生態環境之外，經過長時間所累積的，向天池表土中的休眠卵庫(cyst bank)是整個族群能否世代生存的最主要關鍵，一旦土壤中的休眠卵用盡，則整個族群的維持將無以為繼。

本研究所計算的 F，其意義為每孵化一個個體，在完成其生活史後，可以產下若干個卵 ( $F = \frac{\text{總產卵量}}{\text{初族群量}}$ )。就休眠卵庫的層面來看，F 所代表的意義即為，每孵化(消耗)一個休眠卵，可以換得若干個新的休眠卵。因此，就休眠卵庫的維持來看，F 至少需為 1 以上，湖沼枝額蟲在能在此地區生存，否則一旦土壤中的休眠卵耗盡，則整個族群亦將不復存在。

然而若再考慮休眠卵的活性，能有效維繫族群的 F，則必需更高。休眠卵的活性，可能會隨著在土壤中存留的時間愈長而逐漸衰減。湖沼枝額蟲的休眠卵的活性，其衰減幅度目前不得而知，但在一般市售的豐年蝦(*Artemia* sp.)的耐久卵，在適當的保存條件下，在一年內大約可有 80% 的活性<sup>11</sup>，若以此為基準，則 F 至少要超過 1.25，才能使每年的實際 F 值大於 1，維繫豐年蟲能在此地的生存。當 F 為 1.25 時，假設族群中性別比(♀/♂)為 1，自幼蟲孵化至產卵的存活率為 0.15<sup>12</sup>，根據式[6]，每個雌蟲的產卵數至少需為 16.7。依周&黃(2004)的雌蟲體長—產卵數的關係式<sup>13</sup>，回推雌蟲的產卵體長應至少為 12.35mm，此值與本年度 P<sup>1</sup> 及 P<sup>3</sup> 兩個 cohort 的產卵體長極為接近。

---

<sup>11</sup> 個人研究，未發表

<sup>12</sup> 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

<sup>13</sup> 產卵數 = 0.0058 體長<sup>3.1678</sup>

### 第三節 建議

#### 建議一

##### 一、湖沼枝額蟲及向天池之保育策略：立即可行建議

主辦機關：內政部營建署陽明山國家公園管理處

協辦機關：

就湖沼枝額蟲的分佈而言，目前僅分佈於向天池一地，雖然在東亞的分佈甚為廣泛，但台灣可能為本種的地理分佈的南界，且本種在台灣則僅此一地，更是彌足珍貴，似演化上的庇護所。但根據本研究之發現，其F值介於1.42~34.11之間，大於維繫其族群存在的下限，除非遭遇極嚴重的掠食或競爭壓力，在物種的存續上，短期內不會有嚴重的壓力存在，因此依現行維護管理措施即可。湖沼枝額蟲的族群的延續，仰賴於每年夏、秋兩季伴隨鋒面或颱風而來的大規模降雨，因此向天池當地的雨量監測，實為本物種經營管理及長期監測的首要作為。然距向天池最近的監測站為約4km外的氣象局鞍部測候站，其降雨記錄可能不足以完全代表向天池地區的降雨記錄，因此建議在向天池附近的適當地區，架設一套簡易的雨量記錄系統，如此將能更有效對本物種未來的生存，進行更有效的監測。

向天池為陽明山國家公園內熱門的旅遊景點，承受相當大的旅遊壓力，每有遊客在此而池心處的大石，為當地民眾心目中的信仰對象，每每有善男信女至向天池焚香膜拜。目前雖由生產力F值可見本種族群存續暫無瀕危之憂，後仍需注意遊客焚香燃燒紙錢對水質之潛在影響。

#### 建議二

##### 二、教育與學術上的價值：中長期建議

主辦機關：內政部營建署陽明山國家公園管理處

協辦機關：

豐年蟲為生物教學上極佳的模式物種，也是生態與演化等研究極佳之模式生物<sup>14</sup>，因此建議對此物種可進行長期生物學研究，如此也有助於其長期監測。

<sup>14</sup> Reznick, D. (1993) New model systems for studying the evolutionary biology of aging: Crustacea. *Genetica* (Dordrecht) 91:79-88

### 建議三

#### 三、未來研究方向：中長期建議

主辦機關：內政部營建署陽明山國家公園管理處

協辦機關：

本研究建立了湖沼枝額蟲在不同時間時分佈的熱區，特別是當發育至產卵期時，族群分佈的熱區集中在池水較低窪處，可預期的，在這熱區，休眠卵的密度可能較其他區域為高，<sup>15</sup>而人工孵化的初步觀察中似乎也支持這樣的結果，於池心處取得的表土，單位重量所能孵化出的幼蟲數，遠大於自池周圍取得的表土所能孵化出的幼蟲數。然而不到1%的孵化比例以及具有分批孵化的能力(周&黃2004)，讓人不禁好奇，「喚醒(wake)」湖沼枝額蟲的休眠卵的主要因子究竟為何？

湖沼枝額蟲的分佈遍佈遠東至南亞地區<sup>16</sup>，但近年的研究顯示，這些過去被視為不同亞種，可能實際上已達到種的階段。以湖沼枝額蟲的生活史特性而言，台灣的湖沼枝額蟲實在很難與其他地區，發生直接基因交流的機會。同時，在此種生物快速的生活史以及長期的隔離下，台灣的湖沼枝額蟲與臨近區域的種類間，是否仍可視為相同的種，實可進一步的探討<sup>17</sup>。根據當地民眾的訪談資料，向天池在數十年前，曾為雁鴨的棲息地<sup>18</sup>，每年往返南北的雁鴨，是否是可能是當初引入湖沼枝額蟲的媒介？或是藉由每年的季風的吹拂，由北方帶來台灣<sup>19</sup>？

在向天池中像湖沼枝額蟲這類以休眠卵渡過乾旱時的水生甲殼類動物，尚有蚌蝦(clamp shrimp)的存在。雖然早在1991年的研究就已發現了此種生物的存在，然而對於這種生物的分類地位、生活史等基本生物學研究，目前皆付之闕如。目前的初步研究顯示此種生物亦是以休眠卵的形式度過乾旱時間，亦是以水中藻類為其食物來源，就生態區位(niche)的層面而言，這種生物是否會與湖沼枝額蟲存在競爭關係，而其成長模式，目前仍不得而知；若將本研究的方法，應用於蚌蝦的族群生態研究，也許也可以得知蚌蝦的平均生產力F，藉由這兩類生物的比較，也許更能瞭解這類型生物，在面對不可預期的生活環境時的演化策略。

<sup>15</sup> 個人研究，未發表

<sup>16</sup> Luc, B. and B. Denton (1997). "*Branchinella maduraiensis* Raj (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) shown by new evidence to be a valid species." *Hydrobiologia* 359(1/3): 93-99

<sup>17</sup> Timms, B. V. & Michael C. G.

<sup>18</sup> 當地民眾訪談記錄

<sup>19</sup> Brendonck L. & B. J. Riddoch (1999) Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67:87-95

## 參考文獻

1. 上野益三 1937 甲殼綱，鰓腳目，日本動物分類，第九卷，第一篇，第 1 號
2. 林曜松、陳擎霞 1989 向天池及水山湖口生態系之調查研究。內政部營建署陽明山國家公園管理處。
3. 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。
4. 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
5. Brendonck L. & B. J. Riddoch (1999) Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67:87-95
6. 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
7. Luc, B. and B. Denton (1997). "*Branchinella maduraiensis* Raj (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca) shown by new evidence to be a valid species." *Hydrobiologia* 359(1/3): 93-99.
8. Reznick, D. (1993) New model systems for studying the evolutionary biology of aging: Crustacea. *Genetica (Dordrecht)* 91:79-88
9. Timms, B. V. & Michael C. G. (2003) The Fairy Shrimp genus *Branchinella* Sayce, 1903 (Crustacea: Anostraca: Thamnocephalidae) in South Australia and the Northern Territory, including descriptions of three new species. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 127:53-68



## 照片

照片 1: 滿水位時之向天池(2005/05/06), 此時水深達 3m 以上



照片 2: 將乾涸之向天池池水



照片 3: 乾涸時期之向天池(照片中大石高 1.65m)



照片 4: 池水將乾涸前陷於淺窪的湖沼枝額蟲



照片 5: 池水乾涸後乾死的湖沼枝額蟲屍體



照片 6: 乾死的蚌蝦的屍體



照片 7: 向天池為此地重要的登山活動景點



照片 8: 除了湖沼枝額蟲外，向天池亦為重要的兩生類棲息地，圖為中國樹蟾



照片 9: 紅圓翅鍬形蟲亦生活於此地





書名：陽明山國家公園湖沼枝額蟲 (*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)族群生態研究

著者：黃祥麟·周蓮香

出版機關：內政部營建署陽明山國家公園管理處

地址：台北市士林區竹子湖路 1-20 號

電話：(02)2861-3601

網址：<http://www.ymsnp.gov.tw>

出版年月：中華民國九十四年十二月

版次：初版