

秋江水冷蛙先知

溪流的兩生類

在台灣溪流中活動的兩生類，生殖的時間都不在春暖花開的季節，而是在10月到次年4月的秋冬季。

這樣的習性並不符合教科書中習知的通則，

這些兩生類到底有哪些特殊的適應性？對生態又有甚麼影響？

■ 吳馨海

靜水與流水棲地特性與兩生類 生活史特徵

特徵	靜水	流水
棲地營養	多	少
水溫	高	低
水流	無或低	高
環境	不易預測	可預測
掠食者	多	少
競爭者	多	少
調控機制	與密度相關	與密度無關
卵	浮在水面	沉在水下
發育	快	慢

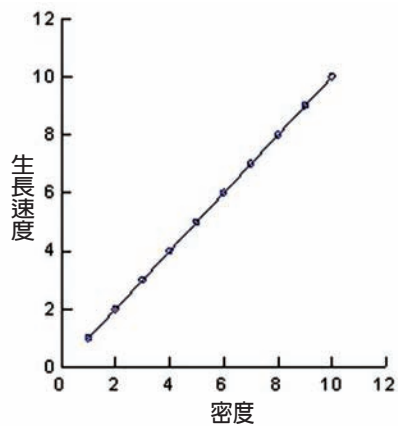
對於在小池塘生殖的青蛙而言，春夏之際也許是最適合繁衍後代的時機。因為春天到了，隨時會下雨，積水的池子剛好可供小蝌蚪生長。當池水少時，水溫容易升高，可讓積了一冬的落葉分解，也加速了水中藻類生長，讓蝌蚪有更豐盛的大餐。另外，水的高溫也會加速蝌蚪生長及變態的速度，好讓蝌蚪早點離開危機四伏的水池，變態成小蛙，以便夏天來臨昆蟲數量增多的時刻，有大快朵頤的機會。

許多池塘在雨季才會出現，若久不下雨便會乾涸。因此選擇在這樣暫時性水域生殖的動物，就必須面對這種環境的考驗。

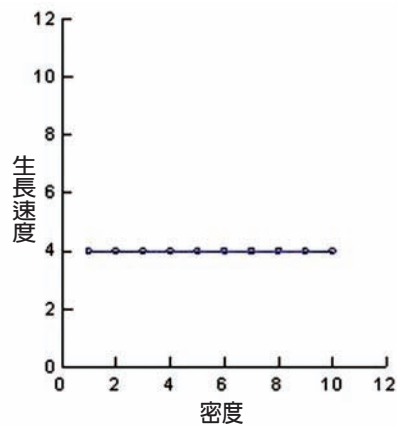
雖然這些水塘的水溫高、食物多，但是掠食者和競爭者也多。此外，水也可能在動物發育完全之前就乾涸了。因此在水塘中的許多動物，都會儘快長大，好離開這些不可靠的地方。

在水中生活時，為了競爭有限的空間和有限的資源，蝌蚪或其他的水生動物對於群體密度都很敏感。當水中單位體積的動物個數太多時，就會引發動物生活史特性的改變，如發育速度加快、行為變得較有攻擊性、或在較小體型時就開始變態。相反地，若是群體數目太少時，則會使發育變慢、體型變大、行為也隨之改變。我們稱這樣的情形是「密度相關」的生活史特性。

在水中生活時，為了競爭有限的空間和有限的資源，蝌蚪或其他的水生動物對於群體密度都很敏感。當水中單位體積的動物個數太多時，就會引發動物生活史特性的改變，如發育速度加快、行為變得較有攻擊性、或在較小體型時就開始變態。



生活史特性與密度相關(a)或無關(b)的調控方式。在(a)中，蝌蚪生長速度隨著水中蝌蚪密度增加而增快，我們稱這個關係是「特徵的調控與密度相關」。在(b)中，無論水中蝌蚪密度為何，蝌蚪生長速度都固定，我們就稱這關係是「特徵的調控與密度無關」。



那麼水生動物為何不找終年有水的可靠環境呢？一年四季都有水的大型湖泊不是更好嗎？其實這種環境並不多，而且得在高山，如火山口，或溫帶，如冰河切割地表後遺留的湖泊，才可得見。在台灣這個年輕而多山的島上，要找到如此理想的淡水環境，恐怕就只有溪流了。

一般習知的兩生類生殖模式的知識，大多是得自溫帶地區的歐美學者。在這些地區中，多數的兩生類都是繁殖於春天融雪後的水池湖沼中，而繁殖於溪流中的兩生類種類則少得多。但近年來由於對熱帶及亞熱帶的研究增加，生物學家才了解溪流也是兩生類的重要棲息環境，而且發現溪流兩生類的生活方式，與靜止水域中的種類有許多的差異。

台灣的溪流兩生類

在台灣三十多種的兩生類中，除了山椒魚外，多是無尾類，如青蛙、蟾蜍。池塘中生殖的兩生類，在台灣的分佈都不廣，若不是只能生活在低海拔地區，像是澤蛙、小雨蛙等，就是只在特定的地區才有，如嘉義、雲林淺山帶的諸羅樹蛙。而在溪流和周邊環境生活與生殖的無尾類共有8種，而且分佈於全島。其中盤古蟾蜍、梭德氏赤蛙和斯文豪氏赤蛙3種，更是從兩千多公尺的山澗一直到東部沿海的瀑布，都可見到牠們的蹤跡。

研究人員4年來在雪霸國家公園的七家灣溪進行研究，發現盤古蟾蜍和梭德氏赤蛙可能是當地數量最多的脊椎動物，牠們的族群遠超過最引人注目的台灣櫻花鉤吻鮭，或森林中最多的繡眼畫眉，甚或任何一種齧齒目、食蟲目的哺乳類。在10月份梭德氏赤蛙生殖季節中，在50公尺長、5公尺寬的河岸邊，一個晚上可以觀察到近300隻蛙，沿著10公尺寬的河段就可以撈到近700隻蝌蚪。平均而言，約4公里長的七家灣溪河段，在生殖季節的晚上，就聚集了約6千隻的青蛙，在水中更有數百萬隻的蝌蚪。

這三種溪流中活動的兩生類，生殖的時間都不在春暖花開的季節，而是在10月到次年4月的秋冬季，蝌蚪生長的時期也是在溫度較低的季節。這樣的習性並不符合教科書中習知的通則，但牠們卻實實在在是台灣分佈最廣的種類。這些兩生類到底有哪些特殊的適應性？其數量如此之多，對生態又有甚麼影響？

生存挑戰

台灣的溪流雖然短而急促，但是它們提供了穩定的有水環境。從春天到秋天，都是水量豐沛的季節，然而雨水及颱風造成的湍急水流，應不適合蝌蚪或小體型生物的生存，因為快速的水流可能會把牠們沖走。

溪流的水溫比較低，而在秋冬才孵出的蝌蚪，甚至要經歷更冷氣候的考驗，因為在近兩千公尺的山區溪流，冬夜水溫可逼近冰點。蝌蚪在如此的環境中，身體的機能會變得遲緩，生長速度也會減慢。

除了水溫以外，水中食物的擷取也是個問題。溪流中的營養鹽因易被水沖走，養分有限。更由於水流是不間斷的，水中也少有大型的藻類能生長，在溪中最主要的生產者，就屬微小、附著在底石上、不易被消化的矽藻了。就算有枯枝、落葉，但因為水溫低、分解速度慢，可供蝌蚪食用的部分本來就不多，再加上水的流動又把大部分帶走，蝌蚪的生長機會就更被食物所限制了。

由此看來，溪流除了有穩定的水域環境外，在溫度及養分上，並不是個理想的生活環境。但我們所見到的這些溪流動物，既然已是環境中的一員，表示牠們長期面對這些生存壓力應已發展出適應之道，而且適應的方法還各具巧妙呢！

叫聲

幾乎所有的無尾兩生類，雄性都有求偶的叫聲。從物理原理來看，頻率低的聲音比頻率高的能傳得更遠。在開闊的草地及水池生殖鳴唱的蛙類，都使用較低頻率的聲音，以向遠方傳送求偶訊息。

在溪流中，尤其是森林鬱閉的山澗，聲音不易傳得遠，又有恆常的水聲掩蓋叫聲，溪邊的蛙類不是有比較短促的高音，如斯文豪氏赤蛙似鳥叫般的鳴聲，就是輕聲細語般的呢喃，大多數的蛙鳴屬之。而少數的幾類，甚至連叫聲都不用了，如盤古蟾蜍。

卵和蝌蚪

盤古蟾蜍和梭德氏赤蛙產在溪裡的蛙卵，會沉底並黏附在水底，而斯文豪氏赤蛙就把卵產在水邊凸出岩石的陰暗處，避免了被水沖離的危險。有些在熱帶森林溪流生殖的種類，把卵產在垂吊於水面的樹枝上，蝌蚪孵出後會自行掉落溪水中，這也是另一類適應的方式。

蝌蚪大都是植食性的，牠們的口有角質化的喙，口的外圍有角質化的齒列，用以刮食藻類或腐爛的植物。此

在台灣溪流環境生活及生殖的無尾兩生類

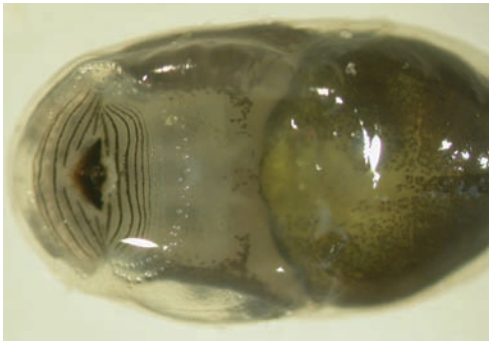
種類	生殖地	生殖地環境	非生殖期活動地區	海拔分布上限
盤古蟾蜍	溪流中	開闊溪床	森林 (雌) 溪流 (雄)	2,500 公尺
梭德氏赤蛙	溪流中	開闊溪床	森林	2,500 公尺
日本樹蛙	溪流中	開闊溪床	森林	1,000 公尺
褐樹蛙	溪流中	開闊溪床	森林	1,000 公尺
斯文豪氏赤蛙	溪流中	林中	溪邊	2,000 公尺
拉都希氏赤蛙	溪邊緩流或水池	林中	森林	1,000 公尺
腹斑蛙	溪邊緩流或水池	林中	森林	1,000 公尺
古氏赤蛙	溪邊緩流或水池	林中	溪邊	500 公尺



在溪畔找尋配偶的梭德氏赤蛙（雄蛙）棲息在溪邊岩石上的斯文豪氏赤蛙



雄性盤古蟾蜍抱住雌性後，雌蛙溯溪尋找適合產卵的地點。



梭德氏赤蛙蝌蚪腹面，可見朝下的口，數目眾多的齒列，和口後的吸盤狀凹陷。

外，蝌蚪還有長而捲曲的腸道，這會延長食物留在腸道中的時間。

蝌蚪在溪流中，食物多是水底的附著性藻類及枯落物，這些食物不易消化且分布又不固定，因此得像非洲草原的羚羊般，靠著遊牧到處覓食，以獲得足夠的養分。水流不停地沖刷，蝌蚪的體型及構造也得隨之改變，因此身體變得比較扁平而非渾圓，眼位於頭部上方而非兩側，口位於下方而非前端，尾部肌肉飽滿，尾部上下的皮質鰭小。

蝌蚪終究要變態為青蛙，登陸生活。但是何時變態，才可以讓小蛙的存活率比較大呢？如果在夏天變態，天氣溫暖，食物多，

對小蛙來說當然是很合適的天氣。對於過了夏天才產卵的青蛙，由於水溫逐漸降低，蝌蚪生長變慢，無法在冬天來臨前變成小蛙，因此這些蝌蚪會在水中過冬，等到來年春天再變態登陸。為何要如此？因為冬天陸地早晚溫差大，然而水中卻是較為穩定的環境，

加上冬天陸地上可食的小型動物少，不如留在水中安穩地啃食水裡的藻類，或許冬天藻類較多也是個原因吧。

變態

由水中生活的蝌蚪變態成陸地生活的小蛙，是「蛙」生中的大事，絕對不能等閒視之。

蝌蚪變態成小蛙時，除了尾巴消失，4隻腳長出，口的外部改變外，呼吸器官也由鰓變成肺，無法繼續在水中呼吸。口及消化系統的

改變更讓牠們無法在水中進食，因此首要大事就是向岸上跑。但是因為體型小，身體表面積大，水分会快速由體表喪失，所以小蛙大都選擇在夜間濕度較高的時刻才上岸。

一般來說，溪流兩生類變態小蛙的體型都比池塘的種類大，原因是蝌蚪在水中生活時間比較久，體型長得比較大。好處是較大體型的小蛙，比較不易被捕食。而小蛙在陸上生活的地點，又是遠離水邊的森林底層，較大的體型可讓小蛙移動較長的距離，而無虞水分喪失。

陸地生活

在無尾類的陸地生活階段，最重要的是民生問題。覓食讓動物長大，讓雄蛙能累積求偶所需耗費的能量，也讓雌蛙累積製造卵所需的物質。對春夏生殖的種類來說，主要的覓食活動是在生殖過後，對於秋末生殖的溪流蛙類，是在生殖活動之前的夏季。除了少數終年生活在水邊的種類之外，許多兩生類都可能要長途跋涉才能到達生殖的水邊，

在生殖過後可能也要離開水邊到森林中度過餘生。

在台灣，目前並不確知這些青蛙在非生殖季的棲地為何，或是牠們要離開溪邊多遠。不過在非生殖季節，偶爾可在離溪流數百公尺的山中森林底層或樹上，見到褐樹蛙或梭德氏赤蛙這些溪流蛙類。在美國東部，曾記錄到青蛙在生殖季結束後，在直線距離5公里外的山區森林中出現。



溪中淺水處聚集的盤古蟾蜍蝌蚪

台灣溪流的蛙類，隨

著海拔升高，可覓食的日子也較短，生長的速度也較緩慢。在七家灣溪，蛙的年齡可到8歲。第1次生殖的年齡，通常雌性要比雄性晚一到兩年。也就是說，如果雄蛙能在兩歲時開始生殖，雌蛙就必須長到3或4歲才能第1次到水邊產卵。越往高海拔走，動物的生長季節越短，也有可能讓這些青蛙每兩年才能累積到足夠的能量生殖1次。

與台灣櫻花鉤吻鮭共存

在台灣，絕大部分的溪流魚類都是草食性的，因此並不成為蝌蚪或蛙類的大敵。然而七家灣溪是肉食性的台灣櫻花鉤吻鮭生存的唯一溪流，在

這裡蝌蚪很顯然面臨了一個危險的掠食者。目前雖然還無法確定兩生類在鮭魚的菜單上是主餐還是點心，但是過去的確常發現台灣櫻花鉤吻鮭會吃梭德氏赤蛙的成蛙。在鮭魚的胃中，除了有尚未完全消化的梭德氏赤蛙骨骼外，也發現過梭德氏赤蛙蝌蚪的口器。

這樣的觀察其實很有意思，可以讓人思考，台灣櫻花鉤吻鮭到底會對蝌蚪、甚至蛙的族群有甚麼樣的影響？在豪雨山洪把七家灣溪的水生昆蟲都沖掉後，櫻花鉤吻鮭會不會就改吃兩生類，來度過昆蟲食餌缺乏的一年？在七家灣溪的蝌蚪生活方式，又會不會因為長期和鮭魚共存，而發展出和無鮭魚溪中蝌蚪不相同的生活策略？

此外，蝌蚪與水生昆蟲之間的關係也是耐人尋味的。表面看來，蝌蚪和水生昆蟲同樣食用水中藻類和碎屑，因此兩者間有著競爭的關係。生態系裡兩種生物都使用相同資源的競爭關係中，一種的數目增加會造成另一種的減少，甚至滅絕。因此在看到七家灣溪這樣營養不多的生態系時，想到的是如果有數量那麼多的蝌蚪把食物用光了，是否會因而造成水生昆蟲減少，進而影響到鮭魚的生長生殖，最後造成鮭魚絕種呢？

在台灣，絕大部分的溪流魚類都是草食性的，因此並不成為蝌蚪或蛙類的大敵。

然而七家灣溪是肉食性的台灣櫻花鉤吻鮭生存的唯一溪流，在這裡蝌蚪很顯然面臨了一個危險的掠食者。



溪水乾涸後造成梭德氏赤蛙蝌蚪大量死亡

也許情況沒有那麼糟！蝌蚪雖然可能吃下許多水中的食物，但是水中的藻類及碎屑並不是那麼容易消化，因此蝌蚪吃下去的有很大的比率又被排出。而這些排出的糞便，反而因為經過部分消化，而更容易讓水生昆蟲使用。若是如此，則蝌蚪的存在對水生昆蟲不見得有害，反而可能是有幫助的。

針對七家灣溪兩生類所做的研究中，除了上述的觀察及推論外，也有一些有趣的發現。例如有毒的盤古蟾蜍是許多掠食者不願碰觸的獵物，卻有不畏毒的紅斑蛇吃得不亦樂乎；紅斑蛇除了吃蛙，連蝌蚪也不放過；在秋天只有10度低溫的

夜間，紅斑蛇也能不畏寒冷地在水邊覓食；終年居住在溪邊的斯文豪氏赤蛙，菜單中的一項主食竟然是梭德氏赤蛙。3種七家灣溪的兩生類，除了吃昆蟲蜘蛛等節肢動物之外，也會吃下同種或別種兩生類的變態小蛙。

未來的研究

水生昆蟲和魚類是最被重視的兩類溪流動物，相關的研究也最多。魚是人類重要的食物和娛樂資源，而水生昆蟲是許多溪流魚類的食物，是水中數量最多的動物，同時也常被當作環境監測的指標。

在台灣的溪流，無論是以數量來看，或是由生態系中養分循環的角度來看，兩生類在蝌蚪期或成蛙期都應該有很重要的功能。要了解牠們在自然環境中的角色，必須跳出過去以單一物種為主體的研究方式，而應該以「相互關係」為最基本考量。相互關係包括了生物與生物、生物與環境的所有直接和間接的關係。生態學的問題應該像是：水流速度如何影響蝌蚪在溪中的分布？蝌蚪在溪中的覓食是否改變了營養鹽輸出的量？水生昆蟲減少時，蝌蚪是否生長發育得較好？

本文並沒有結論，因為很多觀察到的現象還沒有解答，或是還不知道原因。生態學是了解功能與機制的學問，描述一件事實、一個現象只是科學的第一步，探討原因才是更重要的。本文提出一些溪流兩生類的現象，也提出了一些假說，甚至是猜測，希望能引起大眾的好奇心及興趣，讓更多人有機會去找出解答。 □

吳聲海

中興大學生命科學系