Biol. Bull. NTNU. 1994. 29(2): 79-87

阿里山及玉山國家公園台灣山椒魚族群生態之研究

葉明欽　呂光洋　賴俊祥
國立台灣師範大學生物學系

(送稿日期：1995.1.10；　接受日期：1995.2.21)

摘 要

本研究自民國七十九年一月至八十年四月止，於阿里山及玉山國家公園對不同地點台灣山椒魚(*Hynobius formosanus*) 的族群在棲地喜好性、族群結構、族群數量、活動範圍上的差異進行研究，以瞭解台灣山椒魚的基本生態。

結果顯示，台灣山椒魚在棲地喜好上一不同地點皆相同的以石頭為主要的隱蔽物，底質在阿里山樣區以泥土為主；自忠樣區以碎石為主；石山樣區及塔塔加樣區以腐葉為主；鹿林山莊及神木林道則泥土及碎石並重。山椒魚對微棲地的遮蔽物主要都是面積100--300平方公分的物體，但這並非偏好。以穿越線法調查各樣區的地表物面積，發現在各樣區山椒魚所利用遮蔽物比例和每個樣區的遮蔽物比例相同。氣候才是主要影響山椒魚分布的因子。族群數量方面，每月每1000m²捕獲量以自忠地區最高（5.41隻），鹿林樣區最低(0.98隻)。族群結構方面，阿里山地區包含大(SVL>45mm)、中(25<SVL<45mm)、小(SVL<25mm)型個體，小型個體在春季出現最多，爾後漸減至冬季僅剩大型個體，其他地區此種現象則不明顯，而在阿里山地區族群結構明顯呈春季幼體多、夏季三種大小個體皆有、秋季中小型個體漸減、冬季僅存大型個體的年週期變化。能定出個體活動範圍的樣區僅自忠A樣區及阿里山，但兩地區沒有明顯差別，活動範圍由278.13至1.18平方公尺。

關鍵詞：台灣山椒魚、棲地喜好、族群結構

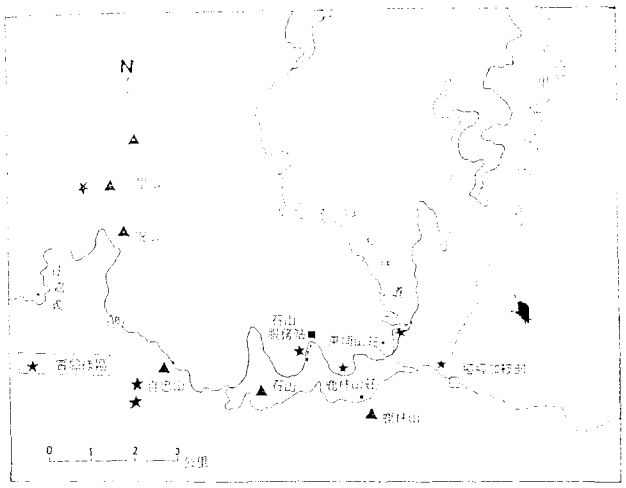
緒　言

台灣山椒魚(*Hynobius formosanus*) 為台灣的特有種兩棲類，最早為楚南仁博首次發現，爾後的研究大都著重在分類上的研究（陳及呂，1987）。其他方面的研究直到近年有食性（杜及呂，1982）、核型（Iizuka & Kakegawa, 1989; Seto & Utsunomiya, 1987)、蛋白質電泳(Kakegawa *et al*., 1989)、產卵及初生幼體(Kakegawa *et al*., 1989; Lue & Chuang, 1992)、禦敵行為(Yeh *et al*., 1988)、生態（陳及呂，1986）、地理分佈(呂等，1990)等。依照呂等(1990)的調查認為其有特定區域性的分布，主要分布在台灣南部的2000公尺以上的山區。雖然學者對台灣山椒魚的研究是多方面的，但是對於這種名列保育類的生物而言（行政院農業委員會，1988），對其在生態、族群上的研究實在是太少了。要瞭解山椒魚在棲地上真正的需求，或者是決定性的因子，則必需要對不同地區的台灣山椒魚的族群作比較。因此本研究選定阿里山區及新中橫沿線共六個樣區，對其棲地喜好、族群數量、族群結構、活動範圍等作比較。

材 料 與 方 法

研究樣區

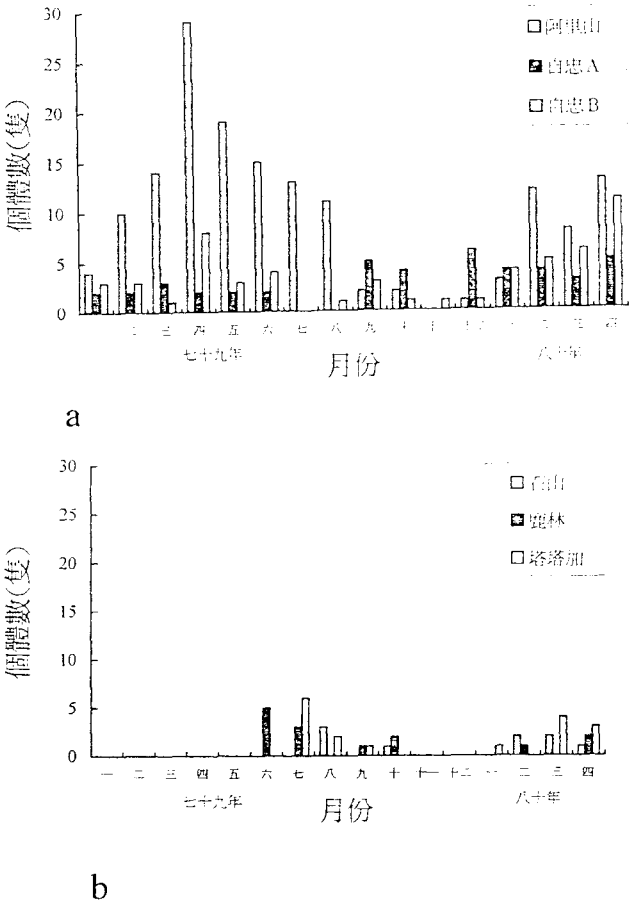
研究樣區分述如下：（1）阿里山樣區，海拔2270公尺，總面積3000m²，區內散生紅檜及柳杉，地表散佈石頭及枯木等物體，其中枯木數量遠少於石頭，詳細描述見陳及呂 (1986)；（2）自忠樣



圖一、台灣山椒魚研究樣區的地理相關位置圖

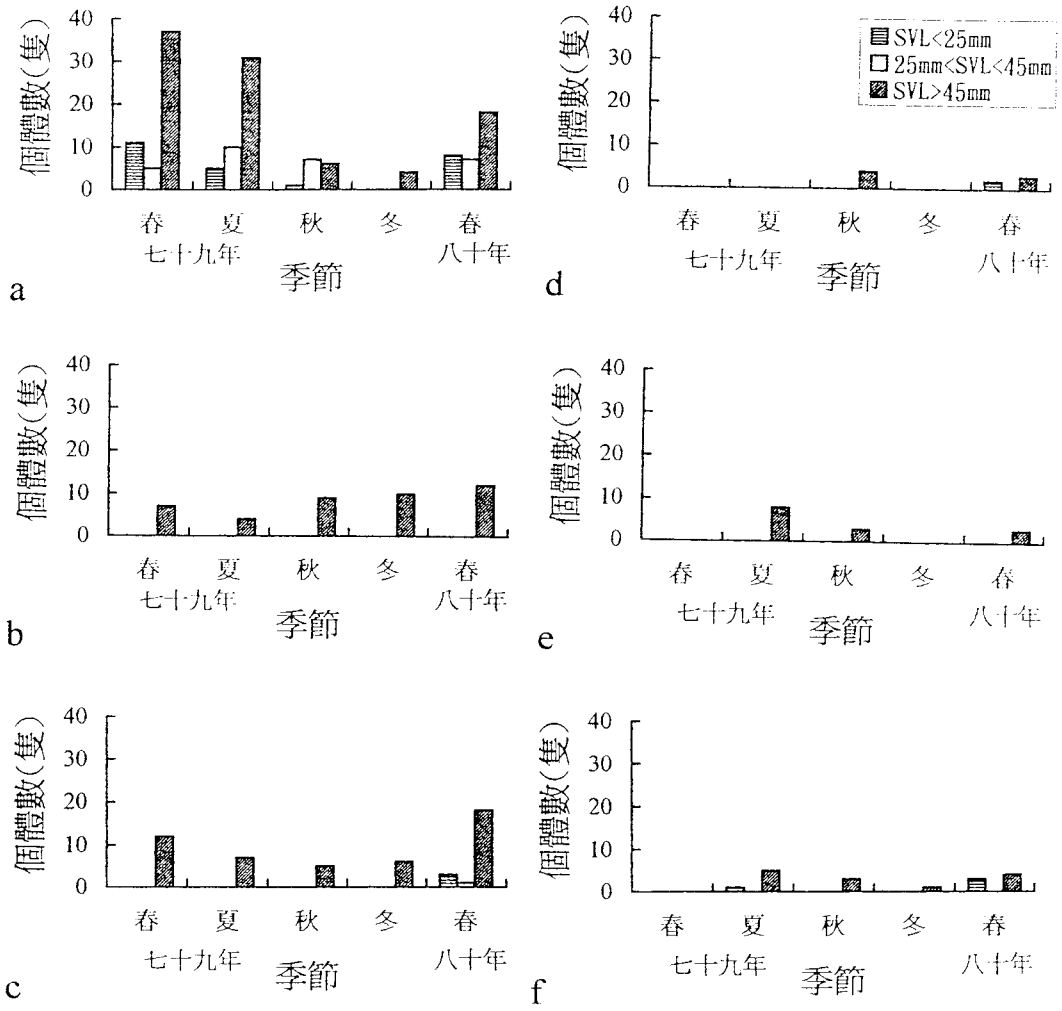
區：分A、B二樣區，A樣區海拔約2300公尺，爲一地勢三邊高而西南邊開闊的狹長谷地，總面積約520㎡，樣區周邊爲紅檜造林地，林下有灌叢、草本植物、苔蘚及蕨類；B樣區和A樣區相距50公尺，中間以一寬約六公尺的溪流隔開，周圍同樣是紅檜造林地，但林下多爲大石塊及碎石散佈，總面積約爲650㎡；（3）石山樣區，海拔2500公尺，爲一公路旁長約300公尺的向陽坡地，坡度約爲60度，坡上廣植護坡的青塔塔草(*Festuca arundinance*)，面積160㎡，區內散佈著大小不同的石塊，水源以岩塊間滲水爲主，但水量小；（4）鹿林樣區海拔2620公尺，位新中橫公路旁，樣區呈矩形，面積約爲1300㎡，樣區內南面爲土壤底質，其他爲碎石底質，有二水源分處於東南方及西南方，本樣區四週爲灌木及草本植物；（5）塔塔加樣區：位塔塔加鞍部附近，海拔約爲2730公尺，樣區略呈長形，總面積約爲350㎡，樣區西南方爲水源，植物多分佈於周圍，東南面以昆欄樹、厚葉柃木等闊葉樹爲主，西北面斜坡則以玉山箭竹、高山薔薇及懸鉤子等爲主；（6）神木林道樣區：海拔高度爲2580公尺，爲林道旁的傾斜31度的斜坡，略呈方形，面積約爲100㎡，本區幾爲開闊地。各樣區在地理上的相關位置見圖一。

資料收集及分析



圖二、各研究樣區各月份捕捉量圖，(a)阿里山、自忠A、自忠B (b)石山、鹿林、塔塔加

自民國七十九年一月至八十年四月爲止（新中橫樣區自七十九年六月開始），每月至少至樣區一次；以徒手翻動樣區內所有可能被山椒魚利用爲遮蔽物的表層物體，尋獲的個體測量其吻肛長(SVL, Snout-Vent Length)等個體形質資料，並且記錄其棲地資料，然後依Martof (1953)的去趾標記系統標號，再放回原地，並儘量回復原有棲地形態。棲地因子包括基質、遮蔽物、土壤有機物含量(胡，1988)、大棲地溫度(發現地上層一公尺)、微棲地溫度(基質上方一公分處)及接觸基質溫度。樣區內食物狀況估算，則隨機選取五個一平方公尺的方格，計算山椒魚主食－鼠婦、步行蟲等的指數。活動範圍的估算則以Stickel (1954)的最小凸多邊形法來計算。族群密度估算以每個月每1000平方公尺的捕獲量來計算，未捕獲之月份不計。



圖三、各研究樣區各季節族群結構圖，(a)阿里山 (b)自忠A (c)自忠B (d)石山 (e)鹿林山莊 (f)塔塔加鞍部

結 果

標放結果及族群數量

研究期間在各樣區捕獲數、捕獲個體遮蔽物利用、及族群密度見表一。族群密度以自忠A樣區5.41隻最高，而鹿林樣區 0.98隻最低。

各地區各月份的捕捉量如圖二。由圖中可見阿里山樣區除七十九年十一月外，幾乎每個月都有捕獲山椒魚，且總數量也比其他樣區多(149隻)。除神木林道外，各樣區都在每年的二月至四月之間捕獲量明顯上升，數量較穩定的阿里山、自忠地區，捕獲量大致呈一月開始增加至四月達高峰往後漸減至十一月爲谷底的趨勢。石山樣區在春(二、三、四月)、秋(八、九、十月)捕獲量相似，另二季沒有捕獲；鹿林樣區在八、十一、十二、三月沒有捕獲；塔塔加在春、夏兩季有捕獲；神木林道沒有明顯的規則性。

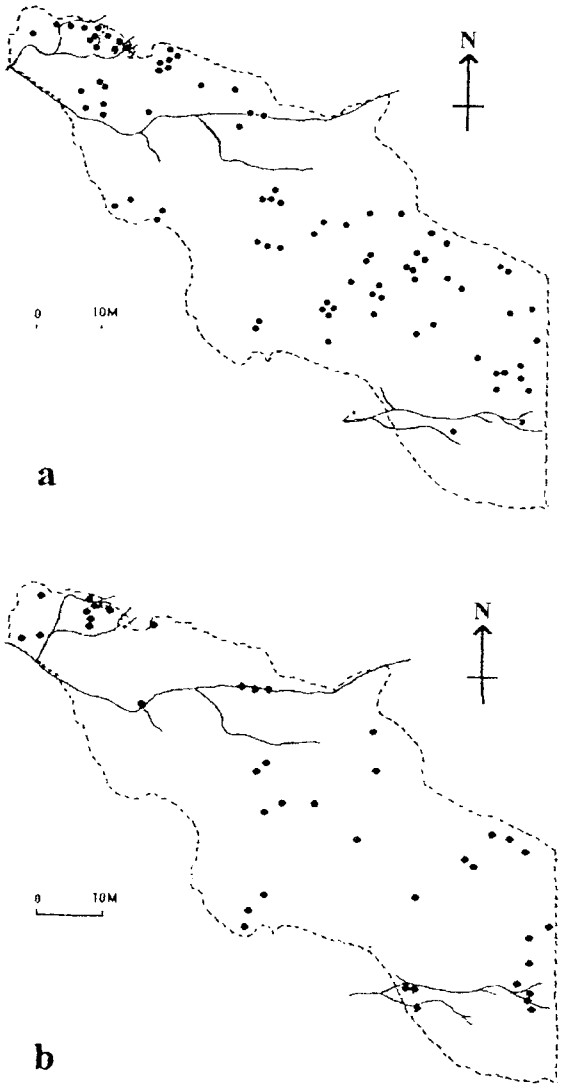
族群結構

將捕獲的山椒魚依吻肛長分爲大、中、小三個年齡層（呂等，1989），即吻肛長小於25 mm爲小山椒魚，吻肛長介25mm至44mm間爲中型山椒魚，大於45mm者則爲大型山椒魚，得到各樣區每個季節的族群結構如圖三。族群結構在阿里山樣區、自忠

表一、各樣區台灣山椒魚的捕獲量、遮蔽物利用、族群密度表

樣 區	研究期間	捕獲隻數	遮蔽物利用		族群密度*
			石頭	枯木	
阿里山	79.01--80.04	149	140	9	3.10
自忠A	79.01--80.04	45	42	3	5.41
自忠B	79.01--80.04	54	49	5	5.19
石 山	79.06--80.04	9	9	0	5.11
鹿 林	79.06--80.04	14	10	4	0.98
塔塔加	79.06--80.04	19	16	3	4.94
神木林道	79.06--80.04	3	3	0	2.72

*:單位為隻/月 · 1000m²



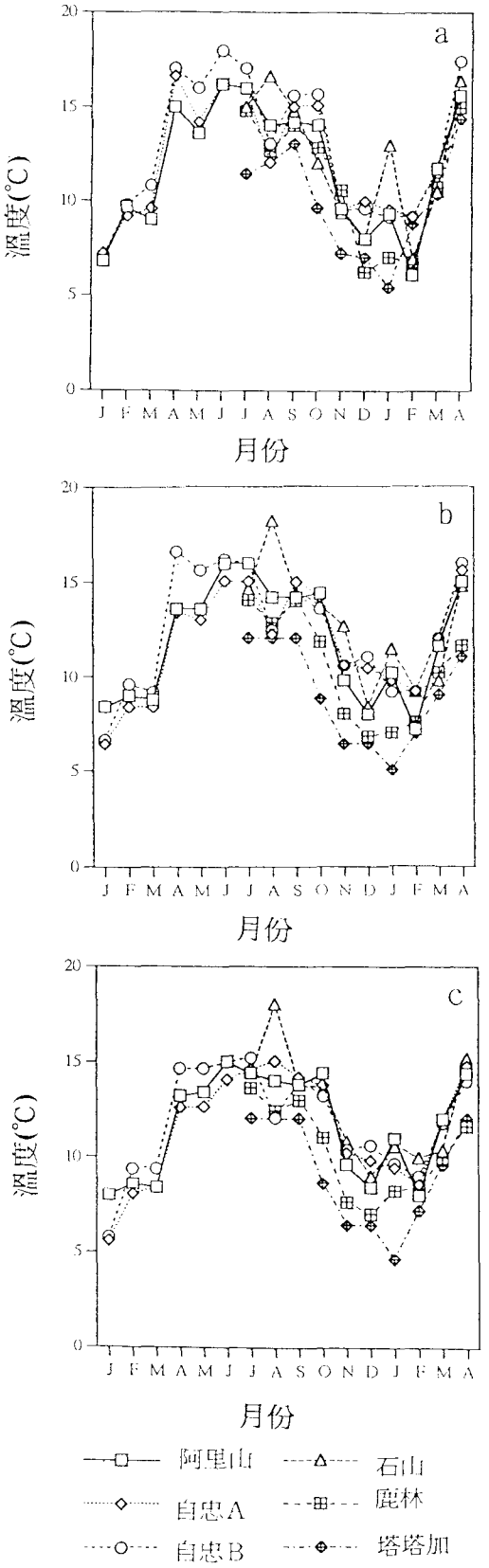
圖四、阿里山樣區內台灣山椒魚的水平分布，調查前48小時內 (a)曾降雨 (b) 未降雨

B樣區及塔塔加樣區隨著季節變化，其他樣區全年所捕獲的都是大型個體。阿里山樣區每年春、夏、秋三季都可以看見大、中、小三型的個體，小型及大型個體在春季最多然後漸減，中型的個體則相反。自忠B樣區僅在八十年春天見到大、中、小三型的個體，而塔塔加樣區則在春、夏兩季可見到小型的個體。

水平分佈與活動範圍

由於樣本大小的原因，因此本項研究僅針對阿里山樣區調查工作進行前48小時內是否降雨對山椒魚水平分佈的影響，同時也對阿里山、自忠A、自忠B三樣區發現個體和水源的距離作分析。在阿里山樣區的結果如圖四。比較圖四a、b我們可以發現，若調查前48小時內有下雨，則山椒魚的分佈會離水源較遠，且出現的數量較多(87隻)；48小時內未降雨時，出現的個體較少(47隻)，63.0%的個體會出現在距水源五公尺內的遮蔽物下，降雨者僅佔30.8%。若不考慮48小時的降雨狀況，阿里山樣區中49.6%的個體會出現在距水源五公尺內的掩蔽物下，自忠A樣區76.7%、自忠B樣區88.8%，其他樣區都是在這個範圍內發現的。至於體型大小和水源遠近的關係，若將體型依吻肛長分爲<25mm、35-45mm、45-55mm、>55mm等四個大小等級，以ANOVA分析的結果，並無顯著差異($F_{3,145}$ = 0.9240, p>0.05)。

由於再捕獲二次以上的個體的數量有限，僅在阿里山樣區及自忠A樣區定出個體的活動範圍。其



圖五、各研究樣區各月份溫度變化圖(a)巨棲息地溫度 (b)微棲息地溫度 (c)底質溫度

中阿里山樣區內個體活動範圍為1.18--278.13(54.6 ± 110, n=6)平方公尺，自忠A樣區則為8.08--9.38(8.73 ± 0.91, n=2)平方公尺，由於阿里山樣區有極端值，所以兩個樣區並沒有明顯的差異。若去除極端值，阿里山樣區個體活動範圍為4.51 ± 3.64平方公尺(n=4)，小於自忠A樣區。

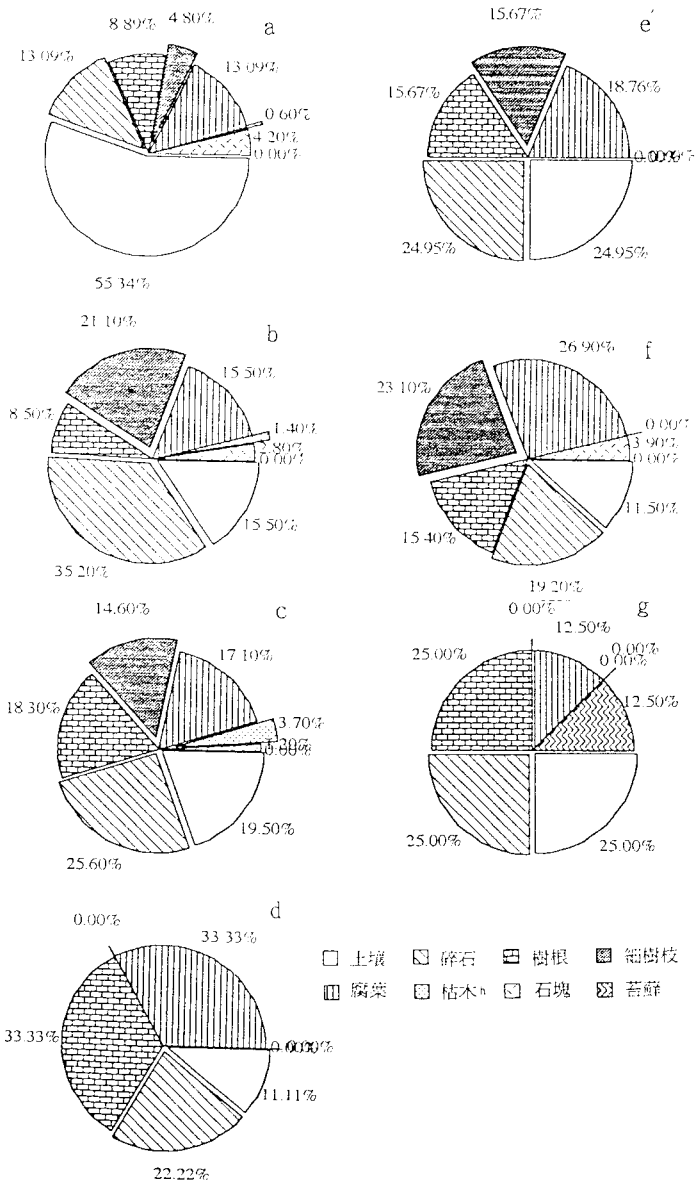
棲地喜好性

本研究所記錄的各種溫度環境因子中，大棲地溫度、微棲地溫度及接觸底質溫度之間的變化呈一致的趨勢（圖五）。但是底質溫度是三者之中最為穩定者。各樣區接觸底質溫度的變化範圍5-18℃之間。

在樣區的地表物中，石塊是最常被選作為遮蔽物體，而枯木次之（表一）。分析各區所測量被山椒魚作為遮蔽物體的面積，得知山椒魚對不同大小的遮蔽物的選擇性有明顯的差異(X^2=97.08, df=6, p<0.01)，面積100--500平方公分的物體下最常發現山椒魚(51.2%)。而這個結果，在阿里山樣區以穿越線法所抽取的234 個地表物的面積大小比例相比，卡方分析的結果並無顯著不同(X^2=10.41, df=6, p>0.05)。分析大、中、小三個年齡層對遮蔽物的選擇也一樣沒有差別(X^2=8.936, df=12, p>0.05)。

山椒魚微棲地的底質多由土壤、碎石、腐葉、小枯枝和草根所組成，但組成比例則因樣區有所差異（圖六）。阿里山樣區底質依次為土壤、碎石、腐葉；自忠A樣區為碎石、土壤、草根；自忠B為碎石、小枯枝、土壤；石山為腐葉、草根、碎石；塔塔加為腐葉、小枯枝、碎石；鹿林為土壤、碎石、腐葉；神木林道為土壤、碎石、草根。由測量山椒魚的微棲地，發現山椒魚的土壤含水量在23.41%至172.6%，而未發現山椒魚的含水量在18.62%至60.77%之間；有機物的含量前者為3%至8%，後者在5%至15%之間；酸鹼度的範圍前者為3.80--6.70，後者則為3.97- 6.31。土壤底質含水量、有機物含量、酸鹼度等，在各樣區間，不論是否發現山椒魚的地點都沒有差別。

各樣區內山椒魚的食物量的變化如圖七，阿里山樣區的鼠婦、步行蟲的數量明顯高於其他四個樣

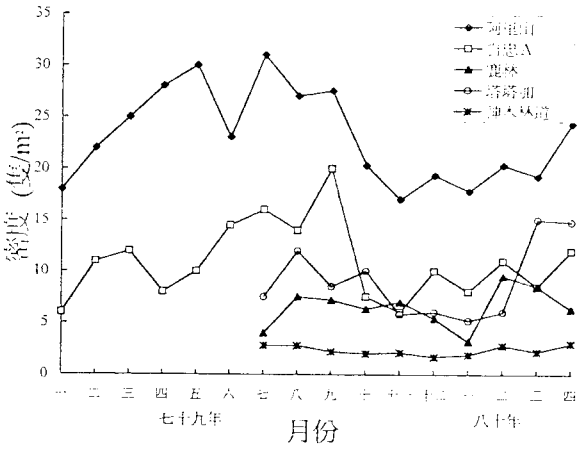


圖六、各樣區山椒魚出現的底質比例 (a)阿里山 (b)自忠A (c)自忠B (d)石山 (e)鹿林山莊 (f)塔塔加鞍部 (g)神木林道

區。而一年中數量的變化似乎有從一月開始增加至八、九月間到達高峰的趨勢，但比較全年各月則無明顯差異。

討 論

以捕獲量而言，阿里山樣區內連續兩年都發現



圖七、各研究樣區各月份台灣山椒魚食物量變化圖

二月的山椒魚捕獲量開始突然升高，這種在春天地面活動增加的現象(Spring emergence)可能牽涉到下列因子。Semilitsch & West (1983)指出，兩棲動物在地面活動主要爲攝食及繁殖。春季時，由於氣溫的上升、食物的增加及降雨的增加，對台灣山椒魚這類穴居性的動物（陳及呂, 1986），可能由地底的洞穴至接近地表的的遮蔽物下活動及攝食；另外一點，由觀察推測二月生殖活動開始，至三月小型山椒魚的出現，使整個捕獲量增加的很快，至四月到達高峰。雨量、食物、溫度的因素，對兩棲類動物如赤背無肺螈(*Plethodon cinereus*)、半眉蟾蜍(*Bufo hemiophrys*)及紅腹潰螈(*Taricha rivularis*)都曾有類似報導(Bogert, 1952; Taub, 1961; Tester & Breckenridge, 1964; Twitty, 1959)。

族群結構的變化，由不同地點的結果(圖二)，我們可以作這樣的推論，每年冬末爲繁殖季，中村及上野（1980）指出日本產同爲山椒魚屬中歸爲溪流生殖型的種類，卵是產在溪流石頭下，在調查的過程中是不容易發現的。Kakegawa *et al.* (1989)及Lue & Chuang(1992)都曾分別在實驗室中及野外記錄到剛變態的小山椒魚，這些報告中都作生殖季爲冬天的推論，其中後者由於發現地的海拔較高，月分則稍微晚一個月左右。而族群結構隨著時間的改變，一方面可能由於小山椒魚的成長速率快，另一方面則可能是小山椒魚有遷移的現象，但是依據賴及呂（未發表資料）估算所得小型山椒魚吻肛長的

日增長速率在0.11mm／天，因此在很短的時間即可長成中型的個體，而中型的個體雖然成長速率開始減緩，在但在下一年度前即可長至成體的體長。因此，族群結構的變化的週期應爲一年，主要受到新生個體的加入及生長速率迅速所決定。這和陳及呂（1986）所言，族群結構的改變，小山椒魚的消失是由於小山椒魚向外擴散是不同的解釋。對於後者的說法，由我們在秋季尚且可以記錄到小型的山椒魚，尚待進一步求訪。小山椒魚在秋季仍可以記錄到，有可能是生殖季由冬末至夏末的緣故。

乾、雨季對阿里山地區山椒魚分布的影響，在陳及呂（1986）提到台灣山椒魚在乾季時分布會較爲集中於水源附近，而雨季時會分布較爲均勻。以調查前48小時內是否下雨對山椒魚的分布有很大的影響，支持陳及呂(1986)的說法。但是分布均勻的現象也可能是由以下的因素所造成：由於台灣山椒魚是土棲穴居的動物，個體的洞穴及活動範圍是相當局限的，降雨使得表層的土潤濕，山椒魚會遷移到土壤表層覓食，所以在圖四a中，我們見到山椒魚在表層的分布是均勻的。當表層土水分開始喪失，山椒魚所作的移動可能爲垂直而非水平。由活動範圍的研究指出，山椒魚的活動範圍在10平方公尺左右，但是也記錄到長距離遷移的個體(阿里山樣區，132公尺)，但問題是，山椒魚會在短時間內作長距離的遷移嗎？在我們研究的觀察中所顯示的現象是，短期間內山椒魚對水分的反應可能是垂直的向土壤的下層遷移，長時間可能會向水源遷移。由於雨季和台灣山椒魚每年的生殖季是接近同時的（前者三月開始，後者二月開始），山椒魚長距離遷移的原因是爲了水分還是爲了生殖是一個很值得再探討的問題。

不同地點的山椒魚出現的微棲地，不論是遮蔽物種類、大小、底質含水量、土壤有機質含量、土壤的酸鹼質並沒有特別偏好，因此真正影響台灣山椒魚在這些樣區出現的因素應是其他的因子。各研究樣區能明顯找出的共同點，氣溫變化範圍及溪流，則可能是決定的因素。山椒魚是冰河孑遺生物，對低溫的需求是很強的（佐藤, 1943; 呂等, 1990），雖然佐藤(1943)稱最適合山椒魚生存的溫度在8-15℃之間，但他所用的平均氣溫的觀念，在解釋一種生物的地理分布實已不適用（Cox & Moore, 1980; Hendrick, 1984)。我們所測量的巨棲息地的溫度，嚴格來講，並不是大範圍地區的平均氣溫，已經是十分接近山椒魚的棲所，而微棲地及接觸底質溫度變化範圍在5-20℃之間，應該才是適合山椒魚生存的溫度。而小溪流所提供的生殖場所水溫不致變得很冷及變化很劇烈，對他們而言更是重要，因此我們在阿里山樣區、自忠B樣區、石山樣區及塔塔加樣區都可以發現小山椒魚。

各樣區的單位面積族群量的差別，若是推論到棲地因子，自忠A、B樣區和阿里山在溫度變化範圍幾無差別，但是在底質的組成上，自忠A、B樣區中碎石佔有的比例明顯較高（阿里山13.09％；自忠A 26.60％；自忠B 35.20％），可能是對穴居的台灣山椒魚而言，碎石能提供較佳的居所。前面也提過，山椒魚對於底質的選擇現象並不是很明顯，真正決定單位面積族群量的因子仍是未知。阿里山樣區，雖然單位面積族群量較低，但是由此地族群結構的穩定，我們可以確信阿里山區山椒魚族群，在這些樣區中是最爲穩定的。其他各個樣區的面積都很小，很可能附近的山椒魚由於適合的棲地少，集中到這些地方來，這個假設應可以用在每個樣區選取同樣大小的區域作調查得到證實。

誌　謝

首先作者要感謝玉山國家公園在經費上的支持及管理處保育課多位人員的協助。生態實驗室的同仁陳月玲、曹潔如、馬協群、陳開盛等協助野外調查及資料分析，在此一併致謝。部份調查經費來自行政院國科會 (NSC-79-0211-B-003-04)。

參 考 文 獻

Bogert, C. M. 1952. Relative abndance, habits and normal thermal levels of some Virginia salamanders. Ecology 33:16-30.

Cox, C. B. adn P. D. Morre. 1980. Biogeography and ecological and evolutionary approach, 3rd edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 233pp.

Hedrick, P. W. 1984. Population Biology- the Evolution and Ecology of Populations. Jones and Bartlett Publishers. Portola Valley. 445pp.

Iizuka, K. and M. Kakegawa. 1989. Comparative karyology in five rare species of hynobiid salamander from Taiwan and Japan. Current Herpetology in East Asia p.95-105

Kakegawa, M., K. Iizuka and S. Kuzumi. 1989. Morphology of egg sacs and larvae just after hatching in *Hynobius sonani* and *H. formosanus* from Taiwan, with analysis of skeletal muscle protein compositions. Current Herpetology in East Asia p.147-155.

Lue, K.-Y. and K.-S. Chuang. 1992. The discovery of metamorphosed juveniles of Formosan salamander (*Hynobius formosanus*) in Yu -Shan National Park. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica 31(4):312-316.

Martof, B. S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana climitans*. Ecology 43(1):165-174.

Semlitsch, R. D. and C. A. West. 1983. Aspects of the life history and ecology of Webster's salamander, *Plethodon websteri*. Copeia 1983:339-346.

Seto, T. and T. Utsunomiya. 1987. Chromosome analysis of *Hynobius arisanensis* Maki, a salamander endemic to Taiwan. Herpetologica 43(1):117-119.

Stickel, L. F. 1950. Populations and home range relationship of the box tutle, *Terrapene c. carolina* (L.). Ecol. Monograph. 20(4):353-378.

Taub, F. B. 1961. The distribution of the red-backed salamander, *Plethodon cinereus*, within soil. Ecology 42:681-698.

Tester, J. R. and W. J. Breckenridge. 1964. Population dynamics of the Manitoba toad, *Bufo hemiophrys*: in north-western Minnesota. Ecology 45(3):592-601.

Twitty, V. C. 1959. Migration and speciation in newts. Science 130(3391):1735-1743.

Yeh, K.-C.-K., K.-S. Chuang, K.-Y. Lue and S.-H. Chen. 1988. The study of antipredator behaviors of Formosan salamander (*Hynobius formosanus*). Bull. Inst. Zool. Academia Sinica 27(1):37-48.

中村健兒、上野俊一. 1980. 原色日本兩生爬蟲類圖鑑. 保育社. 京都. 頁4-13。(日文)

呂光洋、林政彥、莊國碩. 1990. 台灣區野生動物資料庫(一)兩棲類(II). 行政院農委會79年生態研究第008號, 14頁。

呂光洋、張巍薩、林政彥. 1989. 太魯閣國家公園大合歡山地區山椒魚調查. 34頁。(日文)

杜銘章、呂光洋. 1982. 十一種台灣產兩棲類食性之研究. 省立博物館科學年刊 25:225-234。

佐滕井歧雄. 1943. 日本產有尾類總說. 日本出版社. 520頁。(日文)

胡弘道. 1988. 森林土壤學. 茂昌圖書有限公司發行 台北. 頁102 -155。

陳世煌、呂光洋. 1986. 台灣產山椒魚之研究(二) 阿里山地區山椒魚之族群生態研究. 師大生物學報 21:47-72。

陳世煌、呂光洋. 1987. 台灣產山椒魚之研究(一) 研究歷史、分布和形態學之初步研究. 野生動物保育研討會專集(一)國家公園和自然保留區之野生動物. 頁79-104。

行政院農業委員會. 1988. 野生動物保育利用法。

Population Ecology of *Hynobius formosanus* in Alishan and Yu-Shan National Park

Ming-Chin Yeh, Kuang-Yang Lue, and June-Shiang Lai
Department of Biology, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan 117, Republic of China

ABSTRACT

The purpose of this study was to investigate the population ecology, habitat preference and seasonal activity pattern of Formosan salamander (*Hynobius formosanus*) in Alishan and nearby areas of New Central Crossed Island Highway including Chichung, Sheshan, Tatachia, Lulin cottage, and Shenmulindao. The research was undertaken from January 1990 to April 1991.

Results revealed that Formosan salamander preferred habitats with soil substrates containing small gravels and detritus. We discovered that majority of salamanders used stones for hiding (as hides). Although there is some difference among substrate components of six study sites, yet no selection bias was found among salamanders. As for population density, 5.41 individuals/1000㎡ from Chichung area is the highest (among these six populations), and 0.98 individuals/1000㎡ from Lulin is the lowest. In Alishan region, we separated the populations into three age groups, adults (SVL>45mm), subadults (25<SVL<45mm), and juvenile (SVL < 25mm). Juveniles constitute the major part of the population during Spring, then their number decreases gradually and almost is replaced by adults in Winter.

Due to the limited recaptured individuals, we were only able to determine the size of home ranges of eight animals from Alishan and Chichung. Home ranges are from 275.13 to 1.18 ㎡ per individual. Statistically, there is no difference on the size of their activity ranges.

Keywords：*Hynobius formosanus*, Population structure, Habitat preference