

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委託研究報告

中華民國九十三年十二月

(國科會 GRB 編號)
PG9303-0383
(本部研考資訊系統編號)
093301020300G1003

陽明山國家公園湖沼枝額蟲 (*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa) 之生活史研究

受委託者：中華民國國家公園學會
計畫主持人：周蓮香 教授
研究人員：黃祥麟

內政部營建署陽明山國家公園管理處委託研究報告
中華民國九十三年十二月

目次

謝辭	3
表、圖次	4
摘要	5
第一章 研究背景與目的	9
第二章 研究方法	12
第三章 結果	14
第四章 討論	20
第五章 建議	26
參考文獻	29
表	30
圖	32
附錄	38
照片	39

謝 辭

本研究感謝陽明山國家公園管理處蔡處長佰祿鼎力支持,研究期間承前、現任保育課呂理昌、羅淑英課長,以及黃光瀛技士熱心協助行政業務,謹此致謝。葉權德、蔡佩好及洪于絜等學弟妹,在研究期間協助採集等工作的進行,對本研究能順利進行亦貢獻良多。

表、圖次

表一 民國九十三年五月至十二月間侵襲臺灣之颱風(以颱風警報發佈為準)、累積雨量及向天池最大深度	30
表二 湖沼枝額蟲及蚌蝦之生活史參數。	31
圖一 陽明山國家公園全區概圖	32
圖二 陽明山國家公園鞍部及竹子湖測候站, 逐月累積雨量記錄	33
圖三 鞍部及竹子湖測候站民國九十三年之每月平均氣溫記錄	33
圖四 (a)民國九十三年六月至 12 月間,與鞍部及竹子湖測站每日雨量記錄 (b)六月至十一月間, 向天池水深變化	34
圖五 人工飼養之情形下, 湖沼枝額蟲之成長過程	35
圖六 湖沼枝額蟲於向天池之成長曲線。	35
圖七 湖沼枝額蟲之生存曲線。	36
圖八 湖沼枝額蟲產卵體長(Body Length)與產卵數(Clutch Size)間的關係:	37

摘要

生活史研究為瞭解生物生存、繁衍的核心資料，其可反映出生物在演化及適應上所採用的策略。湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa 1895) 在台灣僅發現於陽明山國家公園的向天池，該池為降雨後才出現的短暫性池塘。幼蟲於降雨後 24 小時內即行孵化，發育階段歷經(1)指數成長期 (2)線性成長期 (3)成長停止期，此期亦為產卵期，若此時池水乾涸，則成蟲死去，成長模式為單 S 型；但若有降雨補充，則會再次進入 (4)線性成長期，直至體長達到最大體長為止，並進入(5)另一次的產卵週期，成長模式為雙 S 型。

於民國九十三年 7 月至 11 月間，向天池共出現四次積水期(P1~P4)，僅其中二次(P3：8 月 25 日至 10 月 12 日、P4：10 月 25 日至 11 月 10 日)有湖沼枝額蟲的出現，與颱風雨量是否達到最低水位有關。於 P3 及 P4 積水期，湖沼枝額蟲的成蟲於降雨後第 8 天被發現，第 11~13 天時產下第一批卵，體長平均為 $16.8 \pm \text{SD}1.1\text{mm}$ ($n = 73$) 及 $23.01 \pm \text{SD}1.5\text{mm}$ ($n = 131$)。P3 向天池水位於此時達到最低，而後降雨使池水再度填滿，成蟲繼續成長至最大體長，平均為 $27.5 \pm \text{SD}1.9\text{mm}$ ($n = 58$)，使 P3 族群的成長模式呈現「雙 S」型。然而 P4 的成蟲並未有兩階段生長的現象，仍為典型的「單 S」型成長模式，最大體長則為 $24.2 \pm \text{SD}1.0\text{mm}$ ($n = 134$)。雖然，在早期之發育過程中 P4 cohort 較 P3 cohort 顯著為快(體型較大)，但是最後體長卻是 P3 cohort 顯著較大。

於室內 24°C 下，人工培養向天池含休眠卵的底土，發現其成長模式亦呈現與 P3 cohort 類似的雙 S 成長模式。幼蟲於降水後 24 小時內即行孵化，孵化後 120~144 小時內為指數成長模式，此後則轉為線性生長模式，於第 9 天達到性成熟，於體長 $17.31 \pm 1.1\text{mm}$ ($n = 13$) 時產下第一批卵，產卵期間個體停止生長，而後再進入第二階段的線性成長，直至最大體長 $25.57 \pm 1.7\text{mm}$ ($n = 13$)，兩段線性成長的成長速率沒有顯著差異。不論野外或人工孵化培養的族群，其最大壽命皆為 104 天，但少數(<5%)的個體可以活至第 110 天。雌蟲的體長與產卵數間有顯

著相關，此關係在不同族群間沒有顯著的差異。

對於湖沼枝額蟲而言，每次的降雨就像一場賭局，一旦幼蟲孵化後，就必需在池水乾涸前產下第一批卵，以確保種族的延續。因此雙 S 成長曲線應該可說是在「確保種族的延續」以及「提高生殖適存度」兩種天擇角力下的演化適應策略。就休眠卵而言，在台灣的降雨特性—不定期、雨量難測之下，非同步孵化策略可能佔有穩定的優勢。



Summary

The information of life history lies at the heart of biology, and it could shed light on the evolutionary adaptation of strategies animals use. Fresh water fairy shrimps (*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa 1895) have been discovered only at Hsiang-Tien Pool, Yang-Ming Shan National Park, in Taiwan. This is a temporary pool, which is filled by the heavy rain of typhoons. Larvae of *B. kugenumaensis* hatched within 24 hr after this pool is filled. Then, their growth can be divided into 5 stages: (1) exponential growth, (2) linear growth, (3) growth pause and egg laying. If the pool dry out, all fairy shrimps died, and the growth pattern of this cohort is the typical “single-S” shape. If the pool is filled again by later rain fall, this cohort will proceed to the later stages, (4) linear growth and (5) another egg laying, and make its growth pattern become “double-S” shape.

During the period from July to November 2004, Hsian-Tien pool was filled four times and last for 4 periods (P1~P4). Fairy shrimps occurred only for the last two period (P3:from 25 August to 12 October, P4: 25 October to 10 November). The occurrence of fairy shrimps is related with whether the water depth is over the minimum threshold or not. During P3 and P4 wet period, the adult fairy shrimps laid their first clutch of eggs during 11th~13th days, with average body length 16.8 mm (SD=1.1mm, n = 73) and 23.0 mm (SD=1.5mm, n = 131) seperately. The following heavy rain fall filled the pool and sustained further growth of P3 cophort. Finally, the maximum body length of P3 cohort reached 27.5 mm (SD=1.9mm, n=58). So, the the growth curve of P3 cohort fit “double-S” shape. However, the P4 cohort still keep the “single-S” shape; their maximum body length was 24.2mm (SD=1.0mm, n = 134) , soon after their first egg laying. Although the P4 cohort grew significantly

faster than P3 cohort during the early developmental progress, the maximum body length of P3 cohort was significantly longer than the other cohort.

Under the temperature of 24°C, the soil the pool bottom surface, which contained hibernated eggs of fairy shrimps was cultured. The growth pattern of fairy shrimps was expressed as “double-S” shapes as P3 cohort in the field. The larvae were hatched within 24 hr after water was poured into the incubators. It showed exponential growth after hatched until about 120~144 hr. Then, it changed into linear growth, and became sexual mature at 9th day. They laid their first clutch of eggs at the body length of 17.3 mm (SD=1.1mm, n=13) . Fairy shrimps stopped growth during breeding stage. They started growing again after 7~14 days of egg laying, until they reach the maximum body length of 25.57 (SD=1.7mm, n = 13).

From the aspect of fairy shrimps, every rain fall likes a gamble—put your stake or not. Once the larvae hatched, the cohort will be better to lay the first clutch of eggs before the pool dry out. Therefore, “double-S” growth curve could be an optimum strategy under two selection forces—offspring guarantee and increasing fitness. From the aspect of hibernated eggs, unsynchronized hatching can hold a steady benefit under the unique rain fall style in Taiwan—irregular occurrence, uneven precipitation.

第一章 研究背景及目的

生活史(life history)為基礎生物學的研究核心(Sterns 1992), 任何一種生物生老病死的過程, 皆在生活史的研究範圍之內。從研究中所建立的生活史資料庫, 不僅可做為保育生物學中物種經營管理的依據, 也可以反映出生物在長期的演化及適應中, 針對不同的環境與生態區位(ecological niche)所發展出的生存策略。

一種生物的生活史的描述, 可藉由一系列的生活史參數(demographic parameters)來說明(Sterns 1992, Wells 2003), 這些參數可以是與體型大小有關者, 如: 成熟體長(length at sexual maturity, LSM), 成長速率(growth rate)、最大體長(asymptotic length, L_{∞})等; 或是與時間有關者, 如: 孵化時間(hatching time, TH), 成熟時間(age at sexual maturity, ASM), 生殖週期(interbirth interval, II), 最大壽命(longevity, T_{∞})等; 另外也包括與生產量(fecundity, f)有關者, 如: age-specific reproductive rate。這些參數會導向演化及生態學研究上最重要的兩個參數: 生存(survival, s)及繁殖(reproduction, r), 而這個參數最終則會影響適存度(fitness)(Sterns 1992, Charnov 1991, 2001)。不同物種的生活史參數, 反映出的是, 不同物種在長期的演化及適應中, 針對不同的環境與生態區位(ecological niche)所發展出的生存策略。

在各種形態的生態環境中, 暫時性水塘(vernal pool)是個獨特的棲息環境。有別於一般終年有水的水生環境, 暫時性水塘僅在一年中某些特定的時間內存在, 其餘的時間則呈現乾涸狀態。水塘的持續時間長短, 除了會影響生活於其間的生物群集(community)組成、掠食(predation)與生存競爭(competition)關係(Schneider & Frost 1996)外, 也會影響生存於該環境下的生物的生活史(Hildrew 1985), 換言之, 在這類型的水塘中生存的生物必須在池水乾涸前產下下一代, 並且必須以某種方式度過緊接而來的乾涸期, 生活史必須與環境緊密的結合, 才能確保種族的延續。

在台灣, 湖沼枝額蟲(*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa 1895)與向天池持水的累積多寡與期間長短有著緊密關連, 為暫時性水塘獨特生態系統的一個實例(林&周 1991)。湖沼枝額蟲為一廣泛分佈於東亞地區之小型水生甲殼類動物, 其分佈範圍蓋日本至南印度(Luc & Denton 1997), 目前在台灣僅知棲息於陽明山國家公園的向天池(林&周 1991, 圖一), 至於其他的高山湖泊則仍未有文獻記錄

有其出現。向天池形成常在大規模降雨後(降雨、颱風等), 之後池中會出現許多的水生動物, 其中最特殊者, 即是稱為豐年蟲的湖沼枝額蟲, 其分類地位為:

Class Crustacea

Subclass Branchiopoda

Order Anostraca

Family Chirocephalidae

Genus *Branchinella*

Branchinella kugenumaensis (Ishikawa 1895)

湖沼枝額蟲為一非常獨特的生物, 能以休眠卵的形式, 度過乾旱、低溫等不利於一般水生動物生存的時間, 當暫時性水池形成後, 即在極短的時間內孵化、成長、繁殖及產卵完成其生活史 (林&周 1991)。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, 因此對豐年蝦而言, 不可預期的降雨及長時間的乾旱等不利於一般水生生物生存的因素, 反而成為保障其免於遭受掠食者攻擊的環境因子。

林&周(1991)對湖沼枝額蟲進行的初步生態研究中發現, 湖沼枝額蟲的成長過程出現非常獨特的“雙 S”型曲線。一般動物的成長模式, 在性成熟前會有最大的成長速率, 而在個體成熟之後, 生長停止, 此時獲得的能量轉用於生殖投資, 此即為為一般的“單 S”型模式, 換言之, 動物在成熟以前, 能量在生長投資上是呈連續性的。林&周 (1991)發現湖沼枝額蟲在達到成熟後進入成長停止期, 雌性個體此時開始產卵, 然而經過一段時間後, 個體再度恢復快速生長, 直至第二階段的產卵階段, 在湖沼枝額蟲的一生中, 歷經多次的成長階段, 這種獨特的成長模式, 其背後的成因為何? 是什麼樣的因素「解除」生長停止的現象 使個體再度開始生長? 這種多階段生長—產卵的模式, 在適應向天池這種獨特的生活環境上的意義, 值得更進一步之探討。

本研究的目的為：

- i. 建立向天池所產的湖沼枝額蟲之基本生活史資料，諸如成長曲線 (growth curve) 模式、最大體長、成熟體長、最大壽命(longevity), 生產量 (fecundity)、存活率(survivability)或死亡率(mortality)。
- ii. 應用生活史之資料，探討本種在適應此特殊環境上所採用之生存策略
- iii. 提供物種經營管理及其他保育措施之參考



第二章 研究方法

研究地點描述

向天池位於大屯火山群之西側(圖一)，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。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 (林&周 1991)，直至下一次的大規模降雨再度積水，向天池才會再度出現。依據中央氣象局竹子湖及鞍部測候站氣象資料，向天池山區於 2004 年間，八、九及十月為本年度之降雨高峰，而氣溫則於七、八及九月為最高(圖二)，月均溫在 20°C~25°C 間，而十月則降至 15°C 至 20°C 間，而向天池的水溫，在七~九月達到 24°C，而在十月底至十一月初則僅有 18°C。

野外觀察與採集：

根據林&周 (1991),湖沼枝額蟲的出現時常伴隨由梅雨或颱風所帶來的大規模降雨出現，因次在每次大規模降雨後，於 24hr 內到向天池，記錄是否有積水形成 (並非每次降雨均會形成積水)。若有出現積水，則採集水樣 2L，觀察是否有湖沼枝額蟲出現，若有則帶回實驗室記錄其體長後，連同帶回之池水置於 20L 養殖箱中，以與當時水溫相同的溫度下培養，其餘培養條件同人工培養條件，逐日繼續記錄其體長及存活個體數，直至所有個體死亡為止。如此可得湖沼枝額蟲的最大壽命(T_{∞})及最大體長(L_{∞})。

人工培養

乾燥底土之孵化及培養：於向天池乾涸期間，取向天池不同部位底土各 3kg，陰乾後分裝為 100g 的小包裝中密封，置於抽屜內保存。孵化時取 100g、200g...、500g，置於盛滿水之 20L 養殖箱中，水的來源為事先靜置 24hr 之自來水，於 24°C(林&周 1991)、60W 太陽燈照明條件下培養，逐日記錄其體長及存活個體數，

直至所有個體死亡為止，成熟個體，量測其體長並記錄產卵數。

生活史參數

孵化時間(Time to hatching, T_H): 以人工培養的記錄為參考依據，底土浸水後至幼蟲孵出所需的最短的時間，做為湖沼枝額蟲休眠卵的孵化時間。本參數亦用來推測在向天池形成後幼蟲孵化的時間。

性成熟(sexual maturity): 雌性以腹部的生殖構造內有生殖腺體的發育(照片 13), 雄性以出現求偶的追尾(chasing)行為(照片 14), 做為性成熟的判斷標準。在人工培養的環境下，族群的性成熟判定則以族群中有超過 50%的個體達到性成熟時，所經歷的時間，做為成熟年齡(age at sexual maturity, **ASM**)的依據。此時的體長則為成熟體長(length at sexual maturity, **LSM**)。

最大壽命(Longevity, T_{∞}): 在本研究中最大壽命的計算是以在飼養環境下，自幼蟲孵化開始，至存活的個體數目低於最初孵化數目的 5%時所經歷的時間(野外採集則為存活個體數目低於最採集帶回數目的 5%)。

產卵數(clutch size, **cs):** 成熟之雌蟲，當腹部育卵室內出現休眠卵的卵粒後，將之移入容積為 500mL 的產卵槽燒杯，連同產卵槽一同置於原飼養箱中，產卵槽置於內的水可與外部的水相互流通。經過 1~3 天後，待雌蟲部育卵室內排空後，將雌蟲移出測量體長後，再放回原養殖箱。湖沼枝額蟲的休眠卵會沈積於產卵槽底部，以滴管逐粒吸出並計數之，此即為產卵數；所得之休眠卵置於盛有已篩選過不含休眠卵的潮溼底土表面，陰乾後置於陰暗處保存。

第四章 結果

第一節 向天池之形成及消退

於 2004 年 6 月至 12 月間，台灣北部地區一共經歷 9 次的颱風侵襲 (表一，圖四 a)，除了第一次(康森颱風)及第三次(康柏斯颱風)未為向天池帶來任何積水，最後一次的南瑪都颱風未有野外記錄之，其餘颱風後均有積水形成，這些颱風造成四個積水期(圖四 b)，以 P1、P2、P3 及 P4 代表之，分述如下：

P1: 於敏督利颱風襲擊(7月1日至7月3日)後形成，池水最初深度為 105cm，池水共維持四天的時間(7月4日至7日)，在這段時間中，並未有湖沼枝額蟲的孵化發生。

P2: 於蘭寧颱風襲擊(8月10日至8月13日)後形成，最初水深為 130cm，池水共維持 5 天(8月14日至八月18日)，本次積水期亦無湖沼枝額蟲的孵化。

P3: 最初於艾莉颱風(8月23日至25日)襲擊後出現，於8月27日的觀察記錄中，水位深度超過 400cm 以上，但是依中央氣象局竹子湖測站及鞍部測站記錄，此次颱風的最大降雨發生於 24 日，應此推測向天池於此日應已形成。湖沼枝額蟲於第 8 日(9月1日)出現，且已發育為成蟲，而池水在 9 月 7 日達到最低，僅剩池水處一深度約為 100cm 的水坑，殘存的湖沼枝額蟲則以極大的密度(超過 200 隻/公升)留存在此水坑中。

在此水坑即將乾涸前，海馬颱風於 9 月 10 日至 9 月 12 日侵襲，降雨再度使向天池填滿，水位達到 300cm 以上(圖四 b)，之後又再逐日下降，於 9 月 21 日降到最低，僅餘池心區域的水坑。但在接踵而來的三次降雨(9月23日, 26日, 10月2日)，一而再的使向天池始終保持在高水位的狀態，這段時間水深均未低於 150cm(圖四 b)，直到 10 月 12 日因未有持續的降雨補充而告乾涸。縱觀本次向天池的出現，期間共經歷三次大規模的降雨，且每次降雨發生的時機恰巧都發生在池水水位最低的時機，使 P3 的水生環境得以維持一段非常長的時間。

P4: 納坦颱風於 10 月 22 日至 24 日間侵襲台灣(表一)，向天池於 10 月 26 日時水深達到 350cm 以上，然而最大降雨發生於 10 月 25 日，因此推測向天池於 10

月 25 日時應已形成。本次積水期於 11 月 10 日完全乾涸，也是本年度最後一次有詳細記錄的事件，湖沼枝額蟲的成蟲於池水形成後第 8 日出現(11 月 1 日)出現，已發育達成體，而於 11 月 10 日因池水乾涸全數死去。

向天池積水期的形成後因底部滲漏及每日的蒸發，使每日水位可見明顯下降。依本年度 P1~4 四次積水期的池水深度變化計算，平均每日水位下降 33cm (SD = 1.5cm, n = 47)，依 Pearson correlation 分析，發現水位下降的速率與水深間沒有顯著關聯($r < 0.1$)，與氣溫間的關聯亦不顯著($r < 0.2$)，因此可以利用水位深度(D)與水位下降速率間的關係，推測池水維持的時間(T)：

$$T = D / 33。$$

第二節 湖沼枝額蟲的生活史

發育過程

湖沼枝額蟲自孵化至成熟產卵，根據林&周(1991)可以依形態上的變化，簡單的分為五個時期：無節幼蟲(nauplius)(照片 7, 8)於降水後 24~48 小時內即行孵化(林&周 1991)，體長介於 0.75~1.5mm 間，經過 24~48 小時後會發育為後無節幼蟲(metanauplius)(照片 9)，形態上最顯著的變化為複眼的出現及游泳肢的形成，隨著游泳肢的形成，幼蟲在水中的運動方式也由無節幼蟲的彈躍方式轉變為成蟲的仰泳方式。當後無節幼蟲發育至體長大於 2.5mm 時，原先位於身體前方的一對大形的游泳肢脫落，此時具有成體的外形，但雌雄性別無法區分，稱為幼體(juvenile)(照片 10)；隨著幼體逐漸長大，雄性個體頭部的一對觸角逐漸發育為抱雌肢(antenna grasper)(照片 11)，而雌性個體在腹面中央則出現囊狀構造(照片 12)，此階段的個體稱為亞成體(subadult)；成體(adult)則為達到性成熟的個體，其與亞成體間的區隔甚難畫分，在本研究中雌性是以腹部生殖構造中出現發育中的腺體(照片 13)，雄性則以出現求偶時的追尾(chasing)現象(照片 14)，做為性成熟的依據。

野外族群

1. P3 cohort

P3 期間雖經歷二次枯水期，但是池水再填滿後並未有新的幼蟲孵化，因此我們判斷 P3 期間出現的湖沼枝額蟲，應為向天池於 8 月 24 日形成後所孵化的同一 cohort。此 cohort 之成蟲於 9 月 1 日被採集到，此時體長平均為 15.70 ± 1.18 mm (n=58)，雌雄性此時皆已達到性成熟，然雌蟲腹部育卵室內雖然生殖腺體的發育，但仍無休眠卵之卵粒，故以此為此 cohort 之性成熟體長(LSM)，本日為池水形成後第 8 日，此為 P3 cohort 之成熟年齡(ASM)。野外的觀察記錄中，於 9 月 3 日(池水形成後第 10 天)之採集中出現大量的抱卵雌蟲，此時平均體長為 16.82 ± 1.11 mm (n = 73)，故以此體長為此 cohort 之最小產卵體長(L_E)，在這段時

間內，成蟲的體長沒有顯著的成長(ANOVA $P > 0.2$)。

本 cohort 於 9 月 10 日至 9 月 12 日的第二次降雨後，出現快速的生長，成長模式呈現「雙 S」型，平均成長速率為 1.88mm/天，於體長達到 $24.53 \pm \text{SD}1.85\text{mm}$ ($n = 112$)時進入第二次的產卵高峰；之後第三波的降雨後，個體再度出現生長，然而此次生長的幅度不若前次明顯，個體最後發育至 $27.45 \pm \text{SD}1.86\text{mm}$ ($n = 58$)。P3 cohort 所採集個體，於飼養的條件下，於第 104 日僅餘不到 5%的個體仍然存活，以此為 P3 cohort 之最大壽命。

2. P4 cohort

納坦颱風於 10 月 24 日侵襲台灣，最大降雨發生於 10 月 25 日(圖二)，於 10 月 26 日向天池水深超過 350cm，依據人工飼養的的孵化時間推估，此一 cohort 的幼蟲可能與 10 月 25 日即已孵化，於 11 月 1 日(第 8 日)觀察到性成熟之成體，平均體長為 $17.03 \pm 1.33\text{mm}$ ，惟雌性個體此時仍無抱卵，於 11 月 4 日(第 11 日)採集到許多抱卵雌性，平均體長為 $23.08 \pm 1.48\text{mm}$ ($n = 131$)，之後因無持續降雨補充，池水於 11 月 5 日消退，而於 11 月 10 日全部乾涸，所有的湖沼枝額蟲死亡，此一 cohort 亦告結束。P4 cohort 的成蟲並未有兩階段生長的現象，仍為典型的「單 S」型成長模式，最大體長則為 $24.2 \pm \text{SD}1.0\text{mm}$ ($n = 134$)。

人工培養族群

在人工培養下，湖沼枝額蟲從降雨至發育成熟，共需要 9~11 天的時間(圖五)。無節幼蟲於底土浸水 24 小時後出現，孵化後 24~48 小時內發育為後無節幼蟲，此階段湖沼枝額蟲之存活率非常低，大約僅有 15%的個體能順利經過此一時期(圖七)。孵化後在第 3~4 天會進入幼體時期，再經過 3~5 天的生長，達到亞成體，之後再經過 1~2 天則達到成體，體長平均為 $10.46\text{mm} \pm \text{SD} 2.04\text{mm}$ ($n = 14$) (第九天)~ $13.00\text{mm} \pm \text{SD} 2.96\text{mm}$ ($n = 13$) (第十天)，以最小值 9 天為人工培養下之湖沼枝額蟲的成熟年齡，而以 $10.46 \pm \text{SD} 2.04\text{mm}$ ($n = 14$)為成熟體長。

湖沼枝額蟲在達到性成熟後，仍會繼續成長一段時間(圖五)，至孵化後第 13 天，成長暫時停止，體長平均為 $17.31 \pm SD1.11 \text{mm}$ ($n = 13$)，此時雌性個體進入產卵週期，腹部生殖構造內可見到明顯的休眠卵的卵粒，因此以此長度為人工培養下之產卵體長；經過一週後，再度開始成長，直至體長達到 $25.57 \pm 1.68 \text{mm}$ ($n = 13$) (表二)，進入第二次的產卵週期。爾後，成蟲會一直存活，體長亦不再增加，因此以 $25.57 \pm SD1.68 \text{mm}$ ($n = 13$) 為最大體長；成蟲一存活至第 104~105 天(年齡百分率 93.69~94.59%)後，僅餘不到 5% 的個體仍繼續存活至第 111 天，因此以 104.5 天為湖沼枝額蟲之最大壽命。

在人工飼養的條件下，湖沼枝額蟲的成長模式，可以分為五個階段(圖六·1)。第一階段(孵化後 120 小時內)為後無節幼蟲之發育，在這段時間內，幼蟲的成長採指數性的成長模式：幼蟲的體長(L)與孵化日數(T)間的關係

$$L = 0.5 \times e^{0.3991T}, R^2 = 0.98, e = 2.71828, T \leq 6 \quad (1)。$$

第二階段則為幼體至性成熟這段時間，發育模式為線性模式：

$$L = 1.7902T - 5.72, R^2 = 0.99, 6 \leq T \leq 13 \quad (2)。$$

第三階段則為湖沼枝額蟲產卵的時機，此時體長的變化不明顯，經過此一時期後，湖沼枝額蟲再度進入第四階段線性生長，直至最大體長：

$$L = 1.8T - 12.276, R^2 = 0.98, 17 \leq T \quad (3)。$$

P3、P4 與人工培養間的比較

向天池兩次的野外記錄呈現不同的生長模式，P3 cohort 的生長過程呈現與人工飼養組的記錄相類似的生長模式(圖五、六)，在第一次產卵後再度快速生長，直到最大體長，然而性成熟時間、最大體長與人工飼養記錄間有顯著的差異(t-test $P < 0.05$)(表一)，但最小產卵體長及最大壽命則不顯著。但在 P4 cohort 的成長方式中，湖沼枝額蟲則一口氣成長至最大體長，不若前次有二階段的生長模式，而本次出現的成蟲採集回人工飼養的個體亦無再度生長的現象，此次記錄所達到的最大體長與人工飼養的記錄間無顯著的差異(t-test $P > 0.1$)。

產卵數(Clutch Size, CS)與雌蟲體長(Body Length, BL)之關係

雌蟲的產卵數與體長間有極顯著的相關(圖八), 而此關係在不同的 cohort 間沒有顯著的差異(GLM $P > 0.1$), 可以一共同迴歸式來解釋之:

$$CS = 0.058 \times BL^{3.1678}, R^2 = 0.92, n = 88, P < 0.001。$$

換言之, 雌蟲的產卵數目隨著體型增大而增加, 此增加的趨勢在體長 20-23mm 有一個間隙, 此階段正好是第二次的線性成長期。



第四章 討論

第一節 生活史之演化策略

生物對暫時性水塘的適應：湖沼枝額蟲完成一個世代所需的最短的時間與向天池池水可持續時間必須緊密配合，方能確保族群的延續。演化的方向是趨向於使個體的適存度(fitness)最大，體長愈大的個體長可以有愈多的產卵數，也就是愈高的適存度；然而若從生長的角度來看，愈大的體長所需發育時間愈長，在無法預測每次降雨能形成多少水深的情形下，愈長的發育期面臨的風險愈大。因此，對於湖沼枝額蟲而言，每次的降雨就像一場賭局，一旦幼蟲孵化後，就必需在池水乾涸前產下第一批卵，以確保種族的延續。因此雙 S 成長曲線應該可說是在「確保種族的延續」以及「提高生殖適存度」兩種天擇角力下的演化適應策略。

獨特的成長模式：大部份生物的成長曲線，多是在經過快速的生長後，個體達到成熟，成長停止，也就是「單 S」型曲線。但在湖沼枝額蟲的成長模式中，卻呈現有兩階段快速生長的現象，也就是雙 S 型曲線的成長模式。在目前的研究中，尚未發現有類似的生長模式的報告。

就演化適存度及能量分配理論(allocation theory)的角度來看，對於一生中僅有一次生殖機會的生物而言，在生活史的早期將能量儘可能的投資於個體的生長，使其在成熟時能有較大的體長，等到進入生殖期時，則將能量完全用於產卵上，因此，似乎是在等到個體成長至最大的體長後再進入生殖，如此在適存度上可以有極大的表現(Stearns 1992)，而這樣的策略所表現出的成長模式，就是傳統的「單 S」型模式。若採用這樣的策略，可以預期的是池水的維持時間、降雨時間會對其成長速率、最大體長、產卵數等造成影響，如棲息於肯亞的 *Streptocephalus vitreus*，在較長的積水期時孵化的個體，個體的成長速率、最大體長及產卵數均高於較短的積水期時孵化的個體(Hildrew 1985)。

對湖沼枝額蟲而言，要一次成長到最大體長，需要至少 20 天以上的時間，根

據池水消退速率估計，達到這麼長的時間需要至少 660cm 以上的水深，若依向天池的形成與降雨量間的關係，600cm 以上的水深可能需要百年難得一見的颱風才能有此一機會，若湖沼枝額蟲每次孵化都要等到成長至最大體長才開始產卵，那麼牠們可能要經歷多年的繁殖失敗才有一次產卵的機會。

但相反的，若是能用較短的時間達到性成熟，雖然體長較小，產卵數較少，但是至少能確保有一定數量的後代產生，也就是確保能種族能此地延續，即使產卵後池水乾涸，仍能有一定數量的後代留存下來，留待下一次的降雨。而若產卵後環境仍適合生長，此時再快速生長，達到最大體長，產下大量的卵。這樣策略或許是面對這種不確定的環境下，最佳的適應的策略。

湖沼枝額蟲此種「雙 S」型的成長模式，成長模式，最早在林&周(1991)發現，而在此研究中，不論人工飼養及野外採集(P3 cohort)的記錄，皆出現了此一現象。在種成長模式下，湖沼枝額蟲成長至成熟後，個體的生長會進入一段生長停止期，但若有某一因素的刺激，「解除」個體生長的休止期，則湖沼枝額蟲的個體再度開始生長，直到再進入下一次的休止期為止。在野外，我們發現在每一次快速生長之前，曾經歷一次大規模的降雨，使水位驟升的事件，可能向天池填滿的因素，會將成蟲自擁擠的庇護所「釋放」出來，使其快速的成長。

但在 P4 cohort，湖沼枝額蟲並未分二階段達到最大體長，反而如一般的生長模式所預測，一口氣成長至最大體長，此次的結果，似乎又不支持前述的推論。然而此次的孵化，幾乎是緊接著前一代的終點，在 P3 cohort 結束後不到一週，納坦颱風的來臨使池水再度填滿，前次成池所累積的養份，可以很快的進入此次的環境中，對幼蟲而言，有更多的食物來源。另外，對於豐年蟲這類的動物而言，溫度對於生活史之成長速率、成熟時間等，往往具有決定性的影響力(Anderson & Hsu 1990, Mura 1995, 2001, Van Dooren & Brendonck 1998)。比較兩次的水溫，有顯著的差異(t-test, $P < 0.001$)，P3 cohort 的水溫平均為 24°C (SD = 1.1°C)，而在 P4 cohort 則平均在 18°C (SD = 0.8°C)，湖沼枝額蟲在不同溫度下的成長，值得更進一步的探討

休眠卵的孵化時機：就休眠卵而言，演化汰選機制至少可以作用在兩項抉擇點：何時孵化最佳？同步或非同步孵化？對休眠卵而言，每次降雨就像一場賭局，如何在「最適當」的時機孵化，以避免在幼蟲孵化後因積水期的時間不夠長而未能發育至成熟產卵而全部死亡(Hildrew 1985)，這是在生態與適應上值得探討的問題。在人工的培養實驗發現土壤中的休眠卵在降水後 24 小時內即可孵出幼蟲，此表示湖沼枝額蟲的休眠卵可以在短時間反應並孵化。台灣降雨除了颱風外，梅雨以及冬季的鋒面均會帶來豐沛的降雨，然而這些降雨的累積雨量，並不是每次皆會形成足夠的水深。若休眠卵在降雨不足的時節孵化，則幼蟲將無法順利發育至成體，產下另一世代的休眠卵。

以台灣的降雨特性，若所有的休眠卵在同一次降雨中皆完全孵化，則勢必會面對在不適當的時機孵化生長的風險；相對的，若每次降雨時，皆只有部份的休眠卵孵化(Ripley et al 2004)，則不論何時，都可以有一定數量的幼蟲孵化。而以台灣每年至少會經歷一次颱風的大規模降雨，則至少可以有一次以上的機會，孵化的幼蟲得以完成整個生活史，產下大量的休眠卵。

然而更進一步檢視今年的降雨及向天池記錄，在 7 月初及 8 月初兩次的降雨中，並未自池水中採集到任何幼蟲，即使在最終殘餘的水坑中，也並未採集到幼蟲，若幼蟲在降雨 24 小時後孵化，以成長速率而言，此時應已達到 10mm 以上，肉眼已可觀察，然而在此二次的降雨中，皆未觀察到幼蟲的出現，因此極有可能在這二次向天池的形成初期，沒有幼蟲的孵化。Ripley et al (2004)的研究顯示，在向天池這類多次降雨，但水深並不足以維持至生殖的環境下，休眠卵的最佳的孵化策略是經歷多次的降雨刺激後再孵化。然而休眠卵如何「知道」何時是「最佳」的孵化時機？要經歷多少次降雨才是「最佳」時機？以 2004 年的記錄而言，休眠卵如何「知道」艾莉颱風及納坦颱風的降雨是孵化時機而敏督利颱風及蘭寧颱風則否？是否暗示另有其他的環境因子，是喚醒休眠卵，使其孵化的重要因子，而此因子恰好能與「最佳」的降雨時機結合。

第二節 物理環境因子對湖沼額蟲發育之影響

完成生活史所需的最低水位：水體的存在與否是水棲動物存續的依靠。對湖沼枝額蟲而言,完成整個生活史至少需時 10~12 天,為維持 12 天上的積水期,向天池最初形成時的水位深度維繫著湖沼枝額蟲族群能否在此地生存及繁殖。若以向天池每天 33cm 的池水消退來算,要使湖沼枝額蟲能順利完成生活史,向天池的最低深度入須 $33 \times 11 = 363\text{cm}$ 以上。然而向天池池底並非完全平坦,在池塘中央仍有一些小坑洞,在池水消退後,殘留一深度約為 1m 的坑洞,可以形成湖沼枝額蟲的暫時庇護所,若池水在湖沼枝額蟲發育至性成熟後才消退,則成蟲仍可以在此水坑中產卵,完成其生活史,因此前述的最小時間也許可再縮短 2 天,如此則僅需 $33 \times 9 = 297\text{cm}$ 大約為 300cm 的池水,我們認為此深度為湖沼枝額蟲能完成其生活史所需的最低水位。

向天池的水位若要達到 300cm 以上的水深,在當地必需藉由颱風或梅雨等極大規模的降雨。在臺灣,每年至少會面對一個以上的颱風的侵襲,颱風來臨每每對台灣造成極嚴重的生命財產的災害,但不可否認的,颱風的降雨,卻是湖沼枝額蟲生存所賴以維生的關鍵因子。在 2004 年間,雖然七月初的敏督利颱風及八月初的蘭寧颱風為台灣北部平地帶來豐沛的降雨,但在向天池山區所形成的降雨並不足以使向天池的水深達到最低水位(300cm),此二次積水形成 P1 及 P2,深度僅達到 150cm,若依據水位消退的速率計算,則池水大約僅能維持 5 天,而實際的觀測資料亦支持此一預測。如果湖沼枝額蟲的幼蟲若在這段時間內孵化,依據成長過程推測,最多僅能發育至幼體(< 8mm),勢必面對無法順利成熟產卵的窘境;事實上這兩次颱風後向天池的積水雖經數度仔細檢視,未發現任何幼蟲,暗示在 P1 及 P2 二次積水期間,並無幼蟲的孵化。

相對的,在八月底(艾莉颱風)及十月底(納坦颱風)兩次的降雨中,颱風所帶來的降雨分別形成 P3 及 P4,水深達 400cm 以上,遠超過完成生活史必需的最低水位 300cm。在這兩次積水期間,野外調查中皆有大量的湖沼枝額蟲的出現。不過仔細比較 P3 及 P4 的湖沼枝額蟲的成長曲線,兩者間有顯著的不同。在 P3 的

形成期間，共經歷兩次的乾水期，在這二次乾水期間，池水消退至僅餘池心處之水坑，殘存的湖沼枝額蟲則以極高密度生活於其中。但在池心的庇護所乾涸前，另一波大規模的降雨，再度將向天池填滿，此時湖沼枝額蟲又再度從擁擠的池心庇護所中被「釋放」出來，在此階段我們觀測到此時湖沼枝額蟲有快速生長的情形，以平均每日約 1.8mm 的速率生長，直至下一階段的產卵期間。像 P3 這樣積水-近全乾-再積水交替進行的現象，在林&周(1991)的研究中亦曾提出過，在每次降雨將池水再度填滿後，皆出現快速生長的現象，同時雌性個體皆呈現腹部的育卵室排空的狀態，而在數天後再度進入下一次的產卵階段。

然而 P4 的湖沼枝額蟲的幼蟲在孵化後 10 天內直接快速成長至最大體長，呈現典型的 S 型的成長曲線，池水於 11 月 10 日（第一次產卵期）完全乾涸，湖沼枝額蟲亦全數死亡。此現象是否意味著本種生物仍存著一般生物的單 S 型成長模式，為了適應向天池特殊的環境，在其快速成長的過程中，插入一段休止期，此時將能量轉投資於生殖方面，以期掌握至少繁衍一些子嗣，以維持族群的延續。

第三節 與其他生物間之關係

當向天池形成時，不僅只有湖沼枝額蟲會出現，在該池中尚有如蚌蝦(clamp shrimp)、劍水蚤等甲殼類生物的出現，另外，向天池也是許多兩生類，如中國樹蟾、長腳赤蛙、白頰樹蛙、台北樹蛙、面天樹蛙、盤谷蟾蜍等兩生類的棲息地，當池水形成後，許多兩生類也會利用向天池進行的環境交配產卵，當蝌蚪與湖沼枝額蟲共存時，前者是否會以後者為食？以及是否會對其造成掠食壓力？。

在這些生物中，與湖沼枝額蟲生態區位最接近者應為蚌蝦。生活於此地的蚌蝦，目前發現有兩種(照片 13, 14)，這兩種的生活史資料至今仍一片空白。根據目前的初步記錄(人工培養)，前者的成長較湖沼枝額蟲更快，只要一半的時間(約 4~6 天)即可達到性成熟，不論人工飼養或野外採集的記錄均支持此一現象，而後者則在湖沼枝額蟲出現後約一週才出現。三種生物間是否有高度的競爭關係，或是藉由區位分化(niche differentiation) 減低彼此間的競爭壓力？

第五章 建議

第一節 棲息地維護與管理

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，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，今年更有信眾於大石下方立牌位。此類焚燒紙錢、祭祀等行為，是否會對底土中的休眠卵庫(cyst bank)造成影響，值得進一步探討。

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，但在台灣則僅此一地，別無他處。就生物多樣性而言，此地的維護更為珍貴。

第二節 教育及學術上之價值

湖沼枝額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(Reznick 1993)。快速的生活史，容易操控的環境特性，均是極佳的研究材料。對中小學的自然科學教育而言，短暫的生活史以及快速的成長模式，可以讓中小學生很容易的觀察生物的生長、發育、對環境之適應等現象，而休眠卵耐於長時間保存的特性，可使其在教材的研發上較其他活體生物的觀察容易。

第三節 未來研究

本研究雖然建立了湖沼枝額蟲詳細的生活史，然而另一個更關鍵的問題是：是那些因子能將休眠卵自休眠狀態中「喚醒(wake up)」？根據前述，休眠卵的孵化，可能是分批多次孵化，或是依據某些重要的環境因子，在經歷多次降雨後在「最佳」的時機孵化，湖沼枝額蟲的孵化策略是採用何者，值得更進一步探討。在目前的初步研究中，向天池底土中，休眠卵的密度大約在 10~15 粒/g 之間，則每 100g 土壤中休眠卵的密度高達 1000 以上，但在人工孵化的初步觀察中，孵化率每 100g 土壤不到 100 隻幼蟲(黃，個人資料，未發表)，而乾燥土壤每次浸水都可以部份的幼蟲孵出，似乎是支持分批孵化的模式。然而比較不同位置的底土，

孵化率卻有極大的差異，似乎仍有其化的因子是喚醒休眠卵的關鍵。

湖沼枝額蟲的分佈偏佈遠東至南亞地區(Luc & Denton 1997)，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(Luc & Denton 1997)。以湖沼枝額蟲的生活史特性，台灣的湖沼枝額蟲實在很難與其他地區，比如說是日本，發生基因交流的機會，在長期的隔離下，是否可視為一獨立的種，實可進一步的探討。而當初湖沼枝額蟲是如何進入向天池這個棲地？根據當地民的訪談資料，向天池在數十年前，曾為雁鴨的棲息地，每年往返南北的雁鴨，是否可能是當初引入湖沼枝額蟲的媒介？另外，在此次的調查中卻發現了圓型蚌蝦(照片 14)，不論是野外或是人工飼養均出現此一個體，顯示底土中已形成其休眠卵庫(cyst bank)。然而在林&周(1991)的研究中，並未提及此一物種，而後不久的人工飼養記錄亦未發現此一物種(黃，個人研究，未發表)。因此此種蚌蝦進入向天池的時間，可能就在 1991 年至 2004 年間，然而其如何進入向天池這個特殊的棲息地？以及其在台灣的分佈情形，這些都值得我們更進一步研究。

參考文獻

1. 上野益三 1937 甲殼綱，鯀腳目，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. Anderson, G. and Hsu, S-Y (1990). Growth and maturation of a North American fairy shrimp, *Streptocephalus seali* Crustacea Anostraca: a laboratory study. *Freshwater Biology* 24(3): 429-442.
5. Charnov, E. L. (1991). Evolution of Life History Variation Among Female Mammals. *PNAS* 88: 1134-1137
6. Charnov, E. L. (2001). Reproductive efficiencies in the evolution of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 3: 873-876.
7. Hildrew, A. (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(1): 99-110.
8. 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.
9. Mura, G. (1995). Ecological studies on the fairy shrimps from the temporary waters of Castelporziano Estate (Rome, Latium). Part I: Factors affecting the biology of *Chirocephalus diaphanus* and *Chirocephalus kerkyrensis* (Crustacea, Anostraca). *Rivista di Idrobiologia*. 34(1-3): 69-88.
10. - (2001). Life history strategy of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca)

- in Mediterranean temporary mountain pools. *Hydrobiologia* **462**(1-3): 145-156.
11. Ripley, Bonnie J., Holtz, Janette and Simovich, Marie A. (2004). Cyst bank life-history model for a fairy shrimp from ephemeral ponds. *Freshwater Biology* **49**(3): 221-231.
 12. Schneider, D. W. and Thomas M. Frost 1996 Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society*. **15**(1): 64-86.
 13. Sterns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*, Oxford University Press, Oxford.
 14. Van Dooren, Tom I. M. and Brendonck, Luc (1998). The hatching pattern of *Branchipodopsis wolfi* (Crustacea: Anostraca): Phenotypic plasticity, additive genetic and maternal effects. *Ergebnisse der Limnologie* **0**(52): 219-227.
 15. Wells, J. C. K. (2003). The thrifty phenotype hypothesis: Thrifty offspring or thrifty mother? *Journal of Theoretical Biology*. **221**(1): 143-161.

表一：民國九十三年五月至十二月間侵襲臺灣之颱風(以颱風警報發佈為準)、累積雨量及向天池最大深度

颱風名稱	侵台時間	累計降雨			向天池 水深	積水期 編號	湖沼枝額 蟲出現
		鞍部	竹子湖	平均			
康森 Conson	06/07~6/09	25.5	15	20.25	無		無
敏督利 Mindulle	06/28~07/03	236	204	220	105	P1	無
康柏斯 Kompasu	07/14~07/15	0.5	0	0.25	無		無
蘭寧 Rananim	8/10~8/13	170	227.2	198.6	130	P2	無
艾莉 Aere	8/23~8/25	533	774.2	653.6	>400	P3	有
海馬 Haima	09/11~9/13	697	461.2	579.1	>300	P3	有
米雷 Meari	09/26~9/27	144.5	142.7	143.6	>250	P3	有
納坦 Nock-Ten	10/22~10/24	496.5	371.5	434	>350	P4	有
南瑪都 Nanmadol	12/3~12/4	240.5	194.7	217.6	NA	NA	NA

NA: 未記錄

表二 湖沼枝額蟲及蚌蝦之生活史參數。

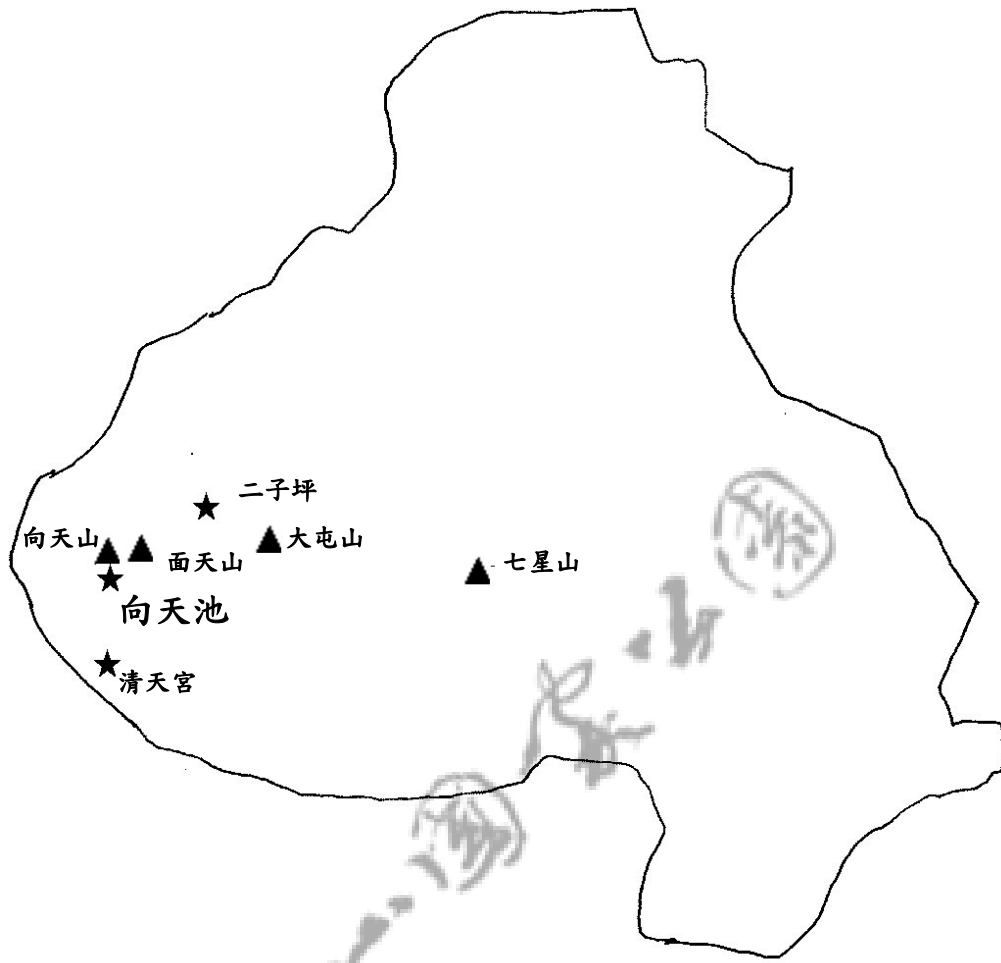
stock	存活率	成熟 年齡 (day)	最大 壽命 (day)	成熟 體長 (mm)	SD	產卵 體長 (mm)	SD	最大 體長 (mm)	SD
	S	ASM	T _∞	LSM		LE		L _∞	
湖沼枝額蟲									
人工飼養	14.77%	9	104 ^a	10.46	2.04	17.31 ^a	1.11	25.57 ^a	1.68
艾莉	NA	8	104 ^a	15.70 ^{***}	1.18	16.82 ^a	1.11	27.45 ^{**}	1.86
納坦	NA	8	NA [#]	17.03 ^{***}	1.33	23.08 ^{***}	1.48	24.15 ^a	0.99
蚌蝦									
高溫	70%	4	7	3		3.00		5	
低溫	53%	9	15	6		6.00		9	

S: 從孵化至性成熟

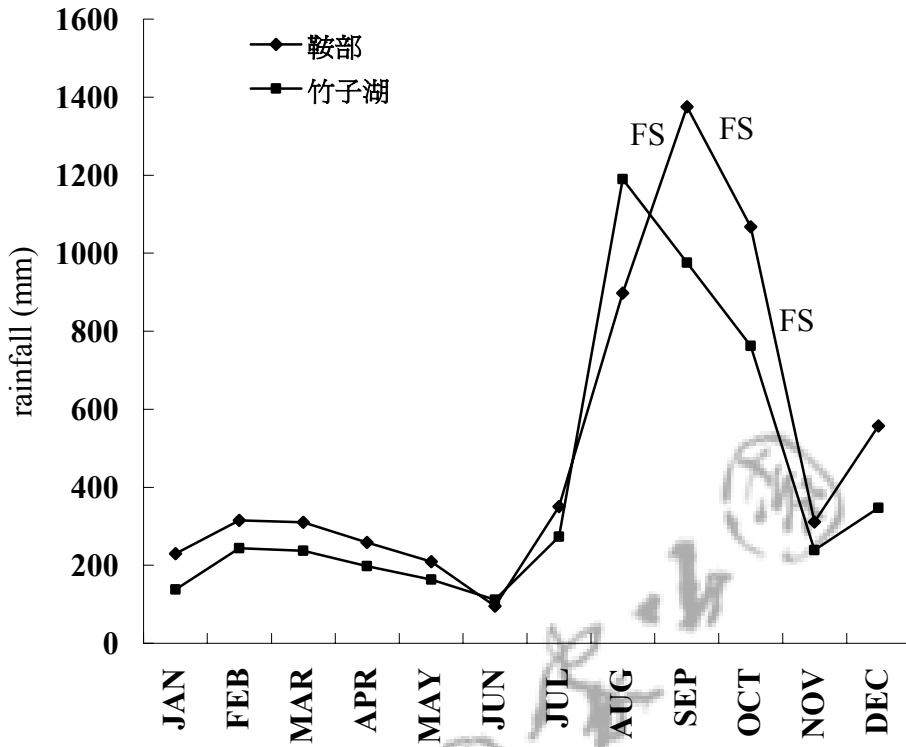
T_∞: P of survival < 0.05

NA: not available

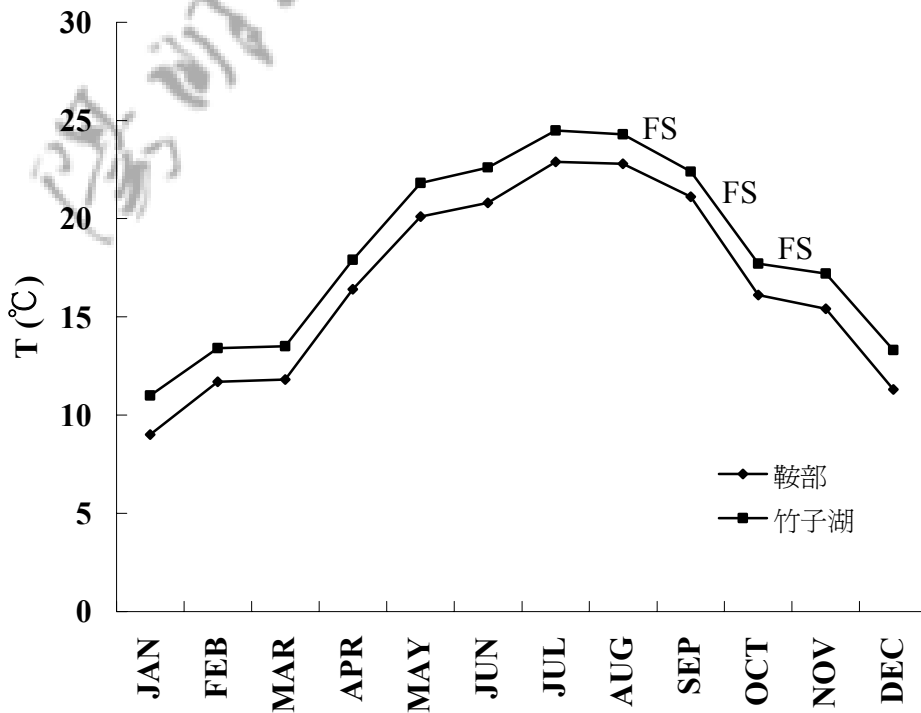
*: P < 0.05 *: P < 0.01 **: P < 0.001 ^a: P > 0.05



圖一 向天池位置概圖

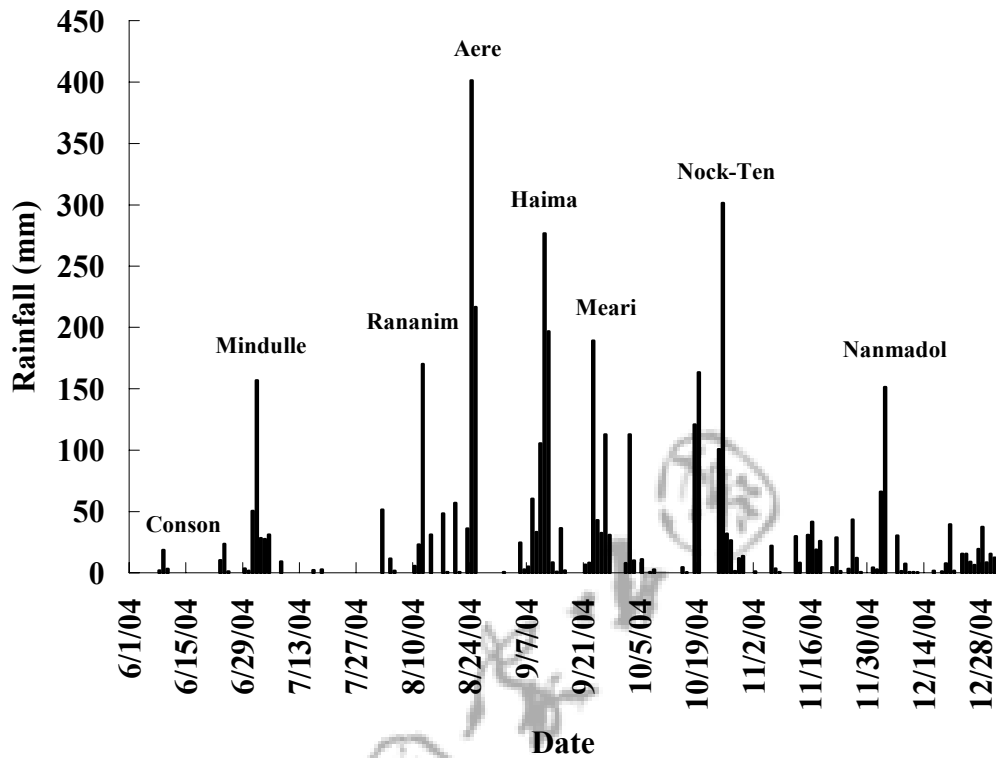


圖二 陽明山國家公園鞍部及竹子湖測候站，民國九十三年逐月累積雨量記錄 (FS 表示於向天池有湖沼枝額蟲之出現月份)°C

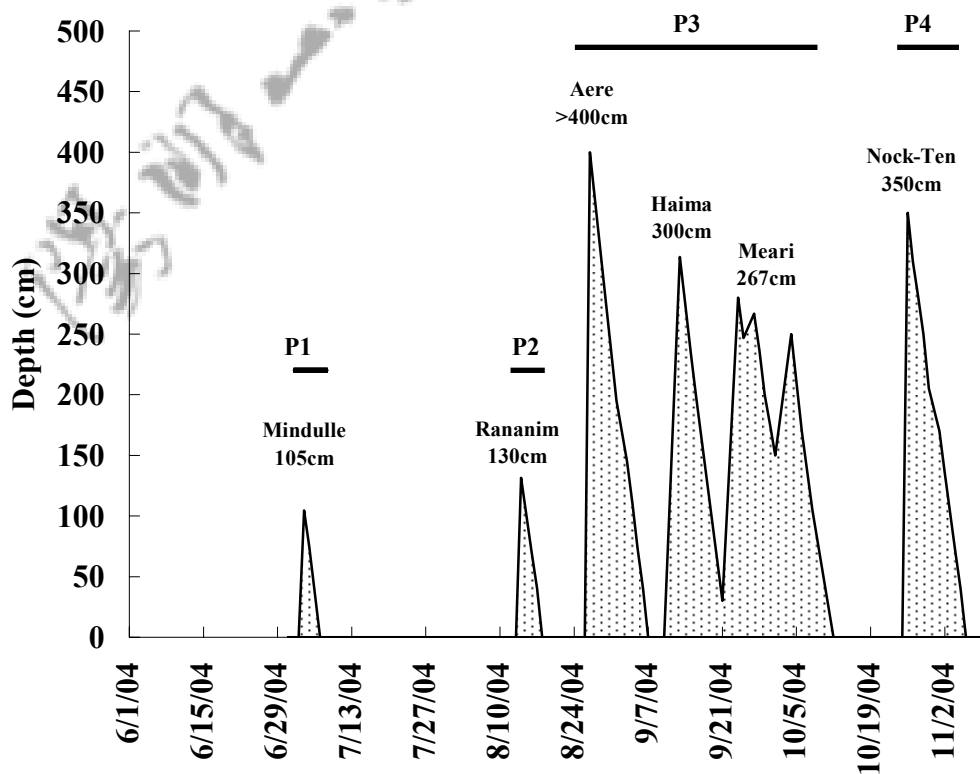


圖三 鞍部及竹子湖測候站民國九十三年之每月平均氣溫記錄(FS 表示於向天池有湖沼枝額蟲之出現月份)

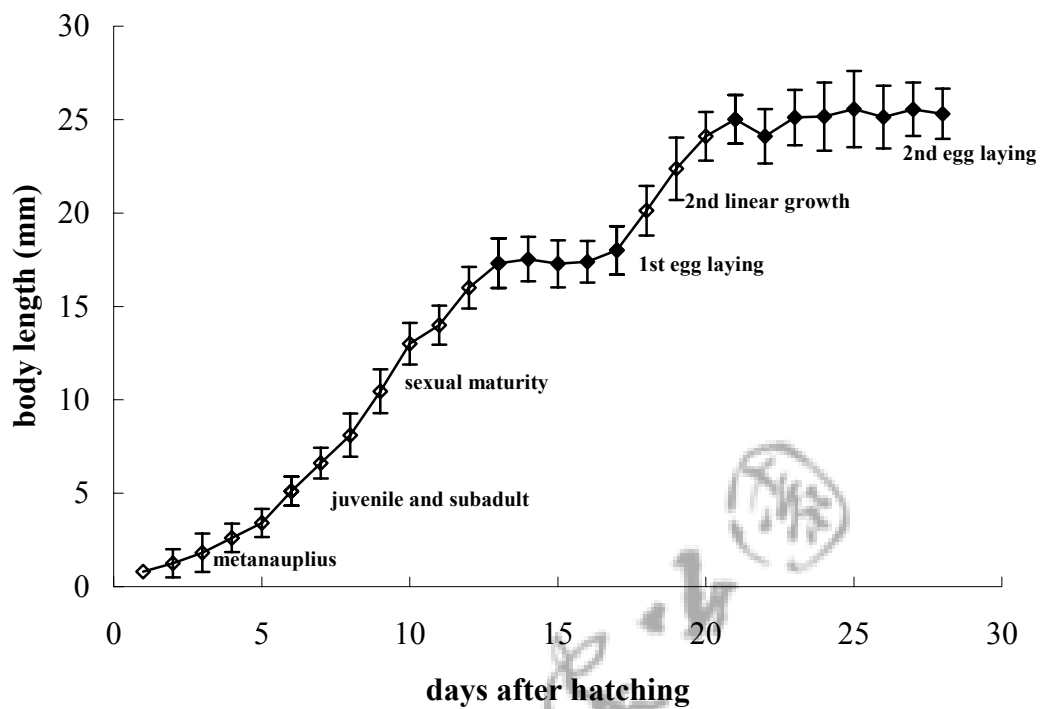
(a)



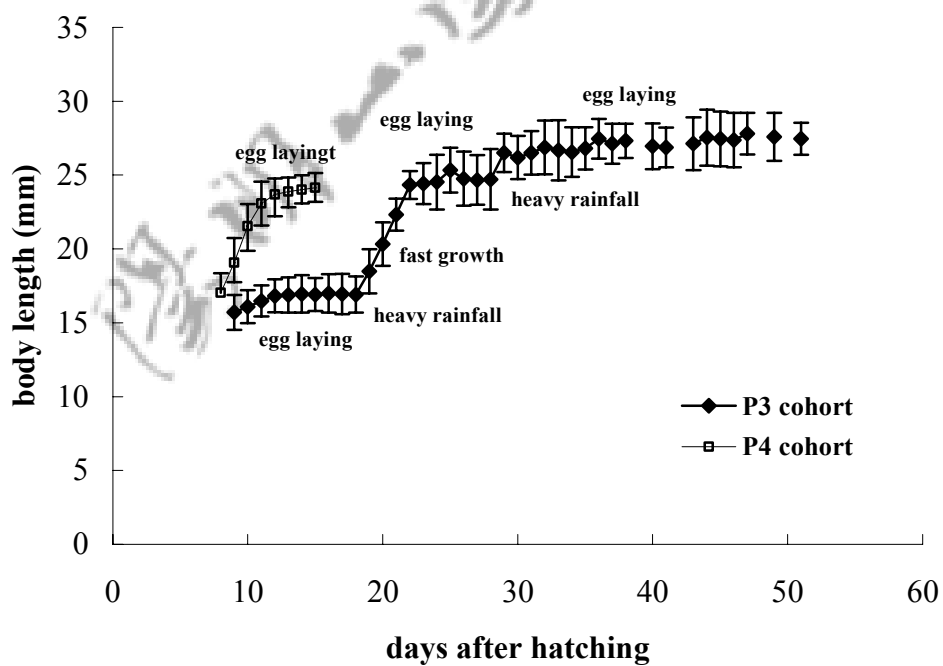
(b)



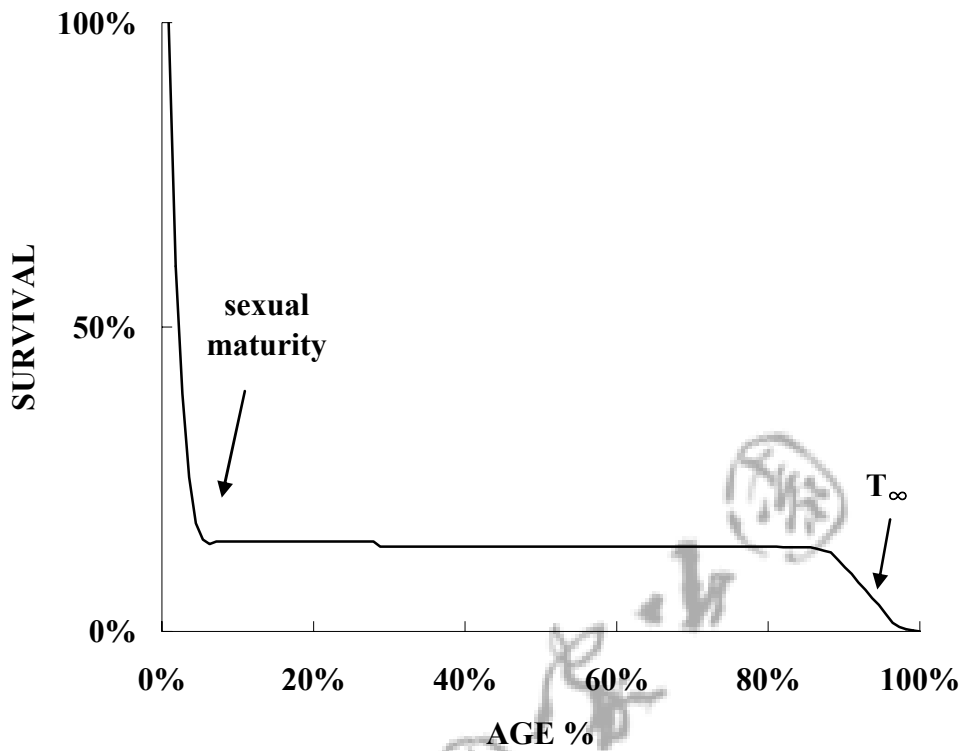
圖四 (a)民國九十三年六月至 12 月間,與鞍部及竹子湖測站每日雨量記錄 (b)六月至十一月間, 向天池水深變化 (六月前向天池無積水成池之記錄, 十二月初之南瑪都颱風並無觀察記錄), P1~4 表示積水期編號



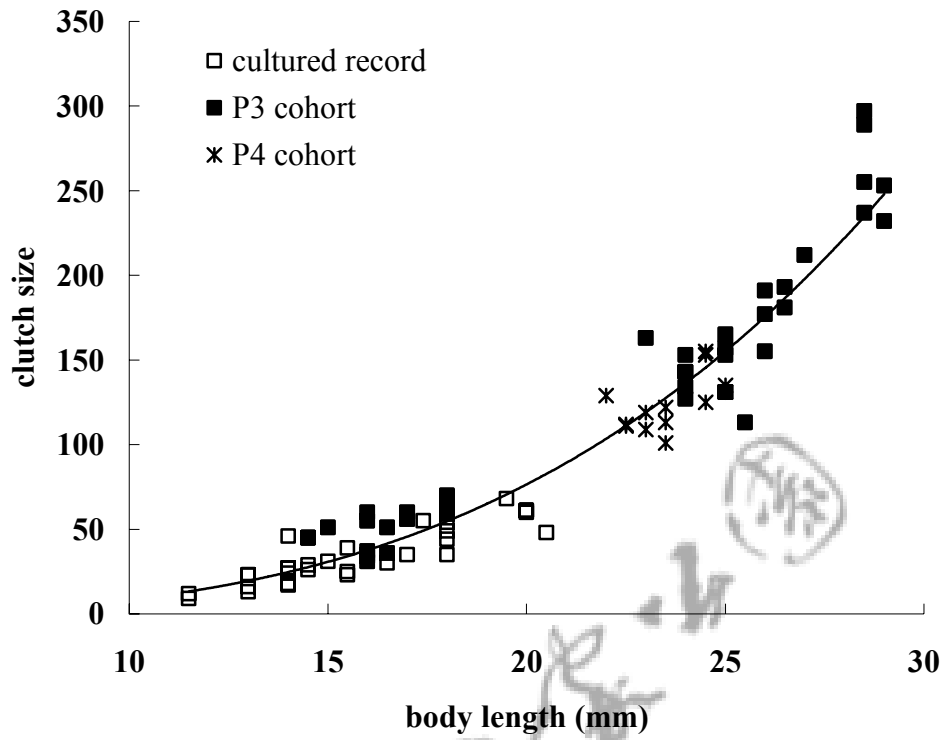
圖五 人工飼養之情形下，湖沼枝額蟲之成長過程



圖六 湖沼枝額蟲於向天池之成長曲線。



圖七 人工培養之湖沼枝額蟲，一個 cohort 的生存曲線。呈現典型的 TYPE I(r-selection)動物的生存曲線，僅有約 14.7%的個體能存活至性成熟，但一旦能存活至性成熟，則大部份皆能存活至最大壽命；最大壽命(T_{∞} , P of survival < 0.05)位於第 104~105 天(年齡百分率 93.69~94.59%)，但是少數個體(P < 0.05)能存活至第 111 天。



圖八 湖沼枝額蟲產卵體長(Body Length, BL)與產卵數(Clutch Size, CS)間的關係:

$$CS = 0.058 \times BL^{3.1678}, R^2 = 0.92, n = 88, P < 0.001$$

附錄一：生活史參數之代號及其意義

代號	名稱	意義
L_B	出生體長	該物種在出生時之大小
LSM	成熟體長	湖沼枝額蟲達到性成熟：雄蟲抱雌肢發達，雌蟲生殖腺發育但仍未有休眠卵之體長
L_E	產卵體長	雌蟲抱卵時之體長
L_{∞}	最大體長	成蟲達最大壽命時之體長
T_H	孵化時間	降水後至第一批幼蟲孵出所需的時間
ASM	成熟年齡	孵化後至性成熟所需時間
A_E	產卵年齡	孵化後至產卵所需時間
T_{∞}	最大壽命	飼養族群 95% 以上個體死亡之時間
RI	生殖週期	兩次產卵之間隔
s	存活率	



照片 1 乾涸時期之向天池



照片 2 若無降雨補充，池水於 10~12 天內將乾涸至僅餘中央之小區域



照片 3 滿水位時之向天池，池水深度可達 3m 以上 (上)為艾莉颱風(八月底) (下)為納坦颱風(十月底)降雨所形成



照片 4 池水乾涸，池心區域的坑洞形成一庇護所



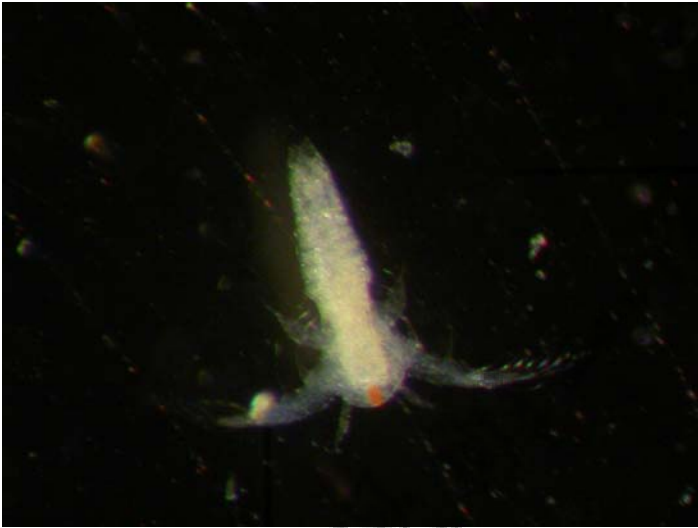
照片 5 在此庇護所中，湖沼枝額蟲的密度極高



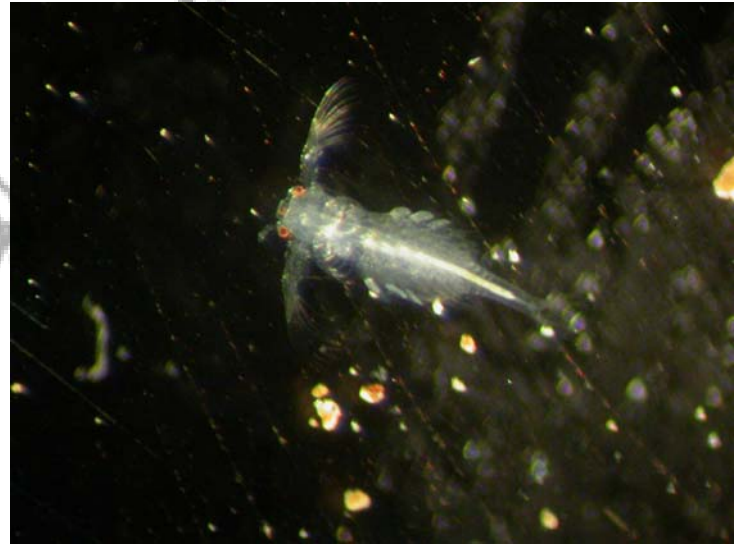
照片 6 湖沼枝額蟲之休眠卵



照片 7 孵化 24 小時內之無節幼蟲(nauplius), 此時腹部仍具有卵黃囊



照片 8 孵化後 48 小時內之無節幼蟲, 頭部的單眼及體兩側之足芽(將來形成游泳肢)情晰可見



照片 9 後無節幼蟲, 頭部兩側長出複眼, 前一期形成的足芽此時發育為游泳肢(約 2.5mm)



照片 10 幼體(juvenile), 此時已具備成蟲的外形, 惟由形態上仍無法區分雌雄



照片 11 亞成體(subadult)雄性, 頭部已出現抱雌肢, 但腹部的生殖腺仍未發育完全



照片 12 雌性亞成體，腹部的育卵室內仍空無一物 (體長 10mm)



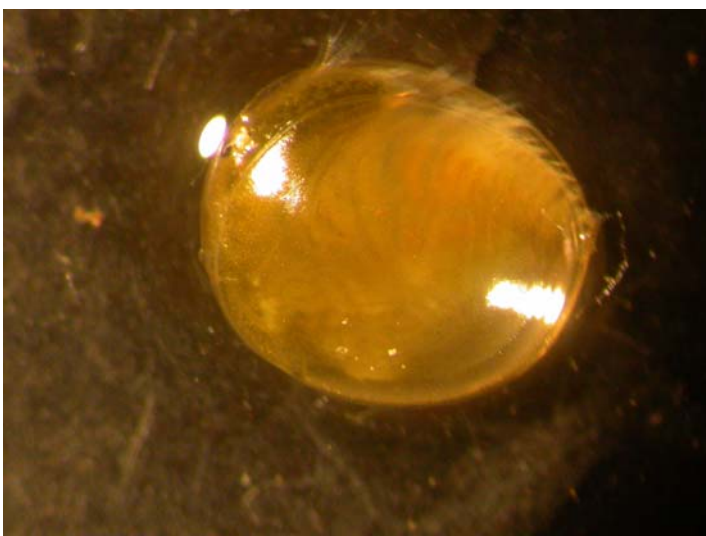
照片 13 雌性成體，腹部的生殖系統內已可見到有腺體的發育 (體長 14mm)



照片 14 求偶中的雄性，由雌性後方接近



照片 13 與湖沼枝額蟲生活於同一環境下的蚌蝦，以藻類為其食物



照片 14 另一種類的蚌蝦，體形較圓



書名: 陽明山國家公園湖沼枝額蟲 (*Branchinella kugenumaensis*, Ishikawa)之生活史研究
著者: 周蓮香·黃祥麟
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: 中華民國九十三年十二月
版次: 初版
工本費: 新臺幣 100 元整