

陽明山國家公園向天池鰓足類動物的
群聚生態研究

**The Community Ecology of Branchiopods at Siangtian
Pool in Yangmingshan National Park**

受委託者：中華民國國家公園學會

研究主持人：周蓮香教授

研 究 生：黃婉萍、王俊傑

陽明山國家公園管理處委託研究報告

中華民國九十七年十二月

陽明山國家公園向天池鯉足類動物的群聚生態研究

目次

謝辭.....	III
表次.....	V
圖次.....	VII
摘要.....	IX
Abstract.....	XI
第一章 緒論	
第一節 研究緣起.....	1
第二節 研究目的.....	6
第二章 研究方法	
第一節 野外採集.....	7
第二節 實驗室人工孵育.....	8
第三節 顯微檢視.....	9
第三章 研究結果	
第一節 生長、族群動態與生殖模式.....	11
第二節 空間分布與光照的關係.....	20
第三節 食性.....	38
第四章 討論與建議	
第一節 生長、族群動態與生殖模式.....	41
第二節 空間分布與光照的關係.....	45
第三節 食性.....	47
第四節 建議.....	49

參考文獻.....51

附錄.....53

謝 辭

本研究得以進行，源自許多人的協助。首先感謝陽明山國家公園管理處提供研究經費，承陽明山國家公園管理處保育課叢課長培芝、羅課長淑英、鄭文良先生、以及中華民國國家公園學會徐雅惠小姐等人熱心協助行政業務，使本計畫能順利完成。研究期間，黃祥麟、王忠斌、李秋雲、劉明章、柯孟辰、吳依婷、林子皓、張維倫、葉志慧、楊惠雯等實驗室同仁，多次隨行至陽明山向天池，協助調查及採樣，使本研究得以順利進行。最後，中央研究院生物多樣性中心吳俊宗教授、國立台灣大學生態學與演化生物學研究所陳淑華教授和黃玲瓏教授，對於藻類的培養、鑑識及顯微攝影技術，皆提供相當多的經驗與指導，在此僅致最高謝意。

表 次

表 1. 2008 年鞍部降雨量、向天池積水期與最大水深.....	14
表 2. 湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲族群密度動態與估計族群量動態.....	14

圖 次

圖 1.	2008 年陽明山鞍部累積雨量圖 (6~10 月)	15
圖 2.	2008 年陽明山向天池積水時期 (6~10 月)	15
圖 3.	體長日變化	
	(a) P1 積水期 (n = 30)	16
	(b) P2 積水期 (n = 30)	16
圖 4.	平均密度日變化	
	(a) P1 積水期	17
	(b) P2 積水期	17
圖 5.	族群量日變化	
	(a) P1 積水期	18
	(b) P2 積水期	18
圖 6.	池水總體積日變化	
	(a) P1 積水期	19
	(b) P2 積水期	19
圖 7.	鰓足類動物之族群密度與空間分布	
	(a) P1 積水期	22
	(b) P2 積水期 (第 7~22 天)	23
	(c) P2 積水期 (第 24~29 天)	24
圖 8.	空間分布與照度的關係	
	(a) 實驗組湖沼枝額蟲 (n=148)	25
	(b) 實驗組真湖蚌蟲 (n=132)	25

(c)對照組湖沼枝額蟲 (n=69)25

(d)對照組真湖蚌蟲 (n=70)25

圖 9. 向天池照度對鰓足類動物數量分布的影響

(a) P1 積水期第 5 天 (n=18)26

(b) P2 積水期第 7 天 (n=45)27

(c) P2 積水期第 10 天 (n=129)28

(d) P2 積水期第 11 天 (n=105)29

(e) P2 積水期第 18 天 (n=75)30

(f) P2 積水期第 21 天 (n=98)31

(g) P2 積水期第 22 天 (n=82)32

(h) P2 積水期第 24 天 (n=63)33

(i) P2 積水期第 25 天 (n=58)34

(j) P2 積水期第 26 天 (n=52)35

(k) P2 積水期第 28 天 (n=32)36

(l) P2 積水期第 29 天 (n=22)37

圖 10. 湖沼枝額蟲攝取的藻類 (a)小球藻 (b)新月藻 (c)絲藻39

圖 11. 真湖蚌蟲攝取的藻類 (a)小球藻 (b)顫藻 (c)絲藻39

圖 12. 貓眼蚌蟲攝取的藻類 (小球藻)39

摘要

關鍵詞：向天池、鰓足類動物、群聚

一、研究緣起與目的

陽明山向天池為一種短暫性池塘，一般於大雨過後積水，經 10~14 天後逐漸乾涸，池中孕育了湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲等鰓足類動物。為了適應這種短暫的棲息環境，本池塘中的生物已發展出特殊的生活史策略。過去我們曾針對湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲，研究各族群的生活史及成長模式，本計畫則著重於探討這三種鰓足類動物的群聚生態關係，目的是比較它們的生長、族群動態與生殖模式，探討這三種之空間分布與光照的關係，以及初步比較它們食性差異。

二、研究方法

研究方法包括野外調查、人工孵育和顯微技術，我們於 7~10 月颱風過後，採集向天池的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲，配合實驗室內孵育實驗，我們紀錄他們的成長速率、計算族群採樣隻數，以供分析這三種鰓足類動物的成長模式、空間分布、及光照關係。此外，藉由顯微鏡觀察，確認牠們的性別，並計算其性別比例。同時，我們將湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲直接壓平，製成玻片標本，鑑定其腸道中的藻類，以推測其攝食偏好。

三、研究結果

今年（2008 年）7~10 月間，向天池共有兩次積水期，我們發現湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的成長模式及空間分布有明顯差異；然而，光度之影響似乎只限定在 20,000 Lux 以下。在第二次積水期間，湖沼枝額蟲的族群量最高達 4.27×10^4 隻，真湖蚌蟲族群量為 1.71×10^4 隻，貓眼蚌蟲則為 3.83×10^4 隻。此外，

透過螢光顯微鏡的觀察，發現這三種鰓足類動物的食性明顯有別，牠們也各有獨特的性別形式和比例，並展現不同的生殖模式。因此推斷，向天池的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲在空間分布、攝食偏好和生殖策略上，已有明顯的生態區位分化現象。

四、討論與建議

(一) 立即可行的建議—陽明山向天池的保育策略

陽明山向天池是台北市民假日登山旅遊的熱門景點，常見許多善男信女在此燒香膜拜，水質污染的隱憂，建議應有所規範。此外，若干遊客會在池水中洗手或游泳，並帶走部分鰓足類動物，是否造成湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲外移，甚至影響族群大小及群聚關係，需要進一步了解及預防。

(二) 中長期建議—學術價值與未來展望

陽明山向天池的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲由於生活史短，容易觀察，是研究胚胎發育和生物演化的良好教材。此外，這三種共域的生物，成長模式與生殖策略皆不相同，其群聚生態之研究價值很高。

Abstract

Key words : Siangtian pool, branchiopod, community

I. Background and purposes

Siangtian pool is an ephemeral pond in Yangmingshan National Park located in northern Taiwan. The pond would be filled with water after heavy rainfall and then dry out in about two weeks. It provides a variable habitat for the branchiopods of genus *Branchinella*, *Eulimnadia*, and *Lynceus*. These organisms show unusual living strategies to cope with the dynamic short-lived environment. Whereas our past studies focused on their life histories and growth patterns, the current project looks into their community structures and the interspecies relationships. We seek to compare their populations, interspecies activities, and reproduction patterns, analyze the relation between their spatial distributions and light intensity in the pond, and conduct a preliminary study of the difference in their diet preferences.

II. Methods

The studying methods include field investment, artificial aquaculture, and microscope techniques. We collected *Branchinella*, *Eulimnadia*, and *Lynceus* after typhoons during July and October this year, and cultured them in the laboratory as well. Their population density and population size have been estimated, which was correlated with their growth model, spatial distribution, and light intensity. In addition, the sex of each specimen was confirmed under microscope, and sex ratios (male number over total) of each species were calculated. Meanwhile, the content of their digestive tracts of tamping branchiopods was identified individually.

III. Results

Between July and October of 2008, Siangtian pool was twice filled with typhoon-incurred rainwater. We found that *Branchinella*, *Eulimnadia*, and *Lynceus*

showed marked differences in their growth patterns and spatial distributions. The impact of luminosity however was limited to below 20,000 Lux. During P2, the population size of *Branchinella* attained 4.27×10^4 individuals, *Eulimnadia* attained 1.71×10^4 individuals, and *Lynceus* attained 3.83×10^4 individuals. Besides, with fluorescence microscopy, these three branchiopods showed diverse diet preferences with distinct algae in their guts. Moreover, they displayed unique sex allocation and sex ratio respectively, which diversifies their reproduction patterns. To sum up, *Branchinella*, *Eulimnadia*, and *Lynceus* demonstrated niche differentiation in disperse pattern, varying diet preferences, and distinct reproduction strategies.

IV. Discussion and suggestions

(a) Immediate actions: conservation of Siangtian pool in Yangmingshan

Siangtian pool is on a popular hiking trail in Yangmingshan. Many visitors come here for natural worship and even discard burnt or half-used scents in the pool. Others swim or wash in the pond, and even take some branchiopods away, which could change the population size and community structure of the branchiopods in Siangtian pool. We recommend regulations to curb all these behaviors, protecting the water quality of the pond for the conservation of the rare species of branchiopods.

(b) Long-term recommendations: values in education and future research

Because of their short life histories, *Branchinella*, *Eulimnadia*, and *Lynceus* are good organisms for the studies of developmental and evolutionary biology. As co-habitant organisms, they also display markedly different growth patterns and reproductive strategies and offer excellent case studies for further research in community ecology.

第一章 緒 論

第一節 研究緣起

向天池位於陽明山區的西側，原是一個火山口，大雨來臨時，積水而形成堰塞湖，水深可達 2~3 公尺，直徑約 80 公尺。向天池是一種短暫性池塘 (ephemeral pool)，池水可由火山口的底部緩緩滲出，經 10~14 天後逐漸乾涸，期間孕育了特殊的生物相，初期以鰓足類 (branchiopod) 動物為主，包括豐年蟲 (fairy shrimp) 和蚌蟲 (clam shrimp)^{1, 2, 3}，後期陸續出現許多蝌蚪。

向天池群聚中的豐年蟲和蚌蟲，為淡水性的浮游動物，牠們以鰓呼吸，鰓位於附肢的基部，故分類上稱為「鰓足類」(branchiopod)。蚌蟲由於具有雙瓣型的頭胸甲 (bivalved carapace)，形似蚌殼類動物，故名。蚌蟲與豐年蟲形態上最大的差別，在於眼柄和頭胸甲。豐年蟲的複眼有眼柄 (eyestalk) 支持，體表沒有頭胸甲；而蚌蟲的複眼沒有眼柄支持，但體表有頭胸甲。

這裡的豐年蟲俗稱「豐年蝦」或「仙女蝦」(fairy shrimp)，經鑑定後，屬於動物界 (Kingdom Animalia)、節肢動物門 (Phylum Arthropoda)、甲殼亞門 (Subphylum Crustacea)、鰓足綱 (Class Branchiopoda)、無甲目 (Order Anostraca)、釵額蟲科 (Family Thamnocephalidae)、枝額蟲屬 (Genus *Branchinella*)，學名為 *Branchinella kugenumaensis*，正確名稱為「湖沼枝額蟲」⁴。湖沼枝額蟲成體的體長約 1.2~2.5 cm，分為頭、胸、腹三部分。頭部有一對複眼

¹林曜松, and 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, 台北市.

²周蓮香, and 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. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

³周蓮香, 黃婉萍, and 黃祥麟. 2006. 陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

⁴林曜松, and 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, 台北市.

(compound eyes)、兩對觸角(antennae)、以及若干口器。複眼位於眼柄(eye-stalk)上，可以感光，產生視覺。觸角為運動的構造；第二對大且顯著，分為兩節，第二節的末梢分為兩枝，故名枝額蟲。口器為攝食的構造，包括唇(labrum)、下頷(maxilla)、上頷(mandible)。胸部分為 11 個體節，每一體節有一對游泳肢，共 11 游泳肢。腹部有 9 個體節，沒有游泳肢。游泳時，腹部在上、背部在下，採仰泳的姿態。湖沼枝額蟲的生殖型態為雌雄異體型(dioecy)，雌性個體的腹部有一個卵囊(egg sac)，雄性個體的腹部有一個交尾器(penis)，此外，雄蟲的第二對觸角特化為執握器(clasper)，交配時可緊緊抱住雌蟲^{1,2}。

向天池內除了湖沼枝額蟲外，周蓮香 et al. (2006)的研究中還發現有兩種蚌蟲，一種體型較扁長，另一種體型較圓鈍。其中，扁長型蚌蟲在分類上屬於動物界、節肢動物門、甲殼亞門、鰓足綱、雙甲目(Order Diplostraca)、棘尾亞目(Suborder Spinicaudata)、湖蚌蟲科(Family Limnadiidae)、真湖蚌蟲屬(Genus *Eulimnadia*)，我們稱之為真湖蚌蟲(*Eulimnadia sp.*)。真湖蚌蟲的學名尚無法確定，依據國際專家羅傑斯博士(Dr. Christopher Rogers, EcoAnalysis Inc., USA)的建議，向天池的真湖蚌蟲與中美洲的真湖蚌蟲形態相似，可能為近似物種，但也可能為新種³。真湖蚌蟲成體的頭胸甲有數圈環紋，稱為生長線(growth line)，是分類的特徵之一。體長約 0.3~0.5 cm，分為頭和軀幹兩部分。頭部有一對複眼、兩對觸角、以及若干口器。軀幹分為 12~16 個體節，每一體節有一對游泳肢。雄蟲的第一、第二對游泳肢特大，可作為執握器。軀幹的尾端細長，有一突起，稱

¹周蓮香, and 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. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

²梁象秋, 方紀祖, and 楊和荃. 1998. Aquatic biology 水生生物學—形態與分類. 水產出版社, 台北市.

³周蓮香, 黃婉萍, and 黃祥麟. 2006. 陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

為棘 (spine)，是分類上的重要特徵，故名棘尾亞目。真湖蚌蟲的生殖型態為雄暨同體型 (androdioecy)，雄性個體的數量很少，族群中大多數為雌雄同體 (hermaphrodite)。雌雄同體的背部有一個卵囊，雄性個體的腹部有兩對執握器和一個交尾器，進行有性生殖，可能包括異體受精 (gonochorism; out-breeding) 和同體受精 (hermaphroditism; in-breeding) 兩種類型¹，亟待查證。

除了真湖蚌蟲之外，向天池中還有一種體型圓鈍的蚌蟲。圓鈍型蚌蟲在分類上屬於動物界、節肢動物門、甲殼亞門、鰓足綱、雙甲目 (Order Diplostraca)、平尾亞目 (Suborder Laevicaudata)、貓眼蚌蟲科 (Family Lynceidae)、貓眼蚌蟲屬 (Genus *Lynceus*)，學名為 *Lynceus biformis*，正式名稱為貓眼蚌蟲¹。貓眼蚌蟲成體的頭胸甲較厚，表面光滑，呈圓球狀，缺乏生長線。體長約 0.2~0.4 cm，分為頭和軀幹兩部分。頭部有一個大型的穹形弓片 (fornix)，其上有一對複眼、兩對觸角、以及口器。軀幹有 7 個體節，每一體節有一對游泳肢。雄蟲的第一對游泳肢特大，可作為執握器。軀幹的尾端粗短，與殼平齊，故名平尾亞目。貓眼蚌蟲的生殖型態為雌雄異體型，雌性個體的背部有一個卵囊，穹形弓片上可見弧形的口器；雄性個體的腹部有一對執握器和一個交尾器，穹形弓片上可見矩形的口器²，其性別比例有待查證。

為了適應向天池短暫的積水期，本池塘的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲必須發展特殊的生活史策略來適應這種難以預測的生態環境。在過去數年中，我們已發現湖沼枝額蟲採用時間短而有彈性的生活史策略，換言之，牠們可在池水存在的數天內快速地完成孵化、生長及繁殖，其生長模式及產卵率還會依積水期

¹ Weeks, S. C. 2004. Levels of inbreeding depression over seven generations of selfing in the androdioecious clam shrimp, *Eulimnadia texana*. *J. Evol Biol* **17**:475-484.

² Martin, J. W., B. E. Felgenhauer, and L. G. Abele. 1986. Redescription of the clam shrimp *Lynceus gracilicornis* (Packard) (Branchiopoda, Conchostraca, Lynceidae) from Florida, with notes on its biology. Pages 221-232 in *Zoologica Scripta*.

的長短而調整。湖沼枝額蟲的生長模式呈現罕見的雙S形曲線¹。湖沼枝額蟲所產的卵，於池水消退後，以休眠的形式度過乾旱及低溫的環境，可長達數月或數年之久，稱為休眠卵 (cyst)，等待下次大雨來臨時，打破休眠而孵化，開始新的生活史^{2, 2, 3}。

然而，我們發現真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲採取不同於湖沼枝額蟲的生長模式，真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的生長曲線不論在野外族群或實驗室內控溫孵育下，皆呈單S型⁴。此外，我們還發現湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的密度分布似乎存在著空間分化的現象，即一物種密度高的區域，另外兩物種的密度較低。溫度對三種鰓足類動物有顯著影響。影響物種空間分布的因素很多，相關的物理、化學和生物因子，可以包括光照、溶氧量、初級生產力（如藻類）等。過去的初步研究中，除了溫度因子外，湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲似乎對於光照展現不同的偏好，光照可能藉由直接或間接影響來調控其在池水中的空間分布模式，因此亟待確認。

除了物理性的溫度與光照外，生物性的食餌因子也可能扮演影響空間分布的樞紐角色。湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲生活於向天池中，主要以池水中的藻類和菌類為食。我們初步觀察發現，牠們攝食的方式有些不同，湖沼枝額蟲主要為濾食方式攝食，一般是一邊仰泳，一邊攝取池水中的浮游性藻類和菌類，而真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲則採刮食方式攝食，牠們常利用雙瓣型的頭胸甲，刮取池底

¹周蓮香, and 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. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

²林曜松, and 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, 台北市.

³黃祥麟, and 周蓮香. 2005. 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, 台北市.

⁴周蓮香, 黃婉萍, and 黃祥麟. 2006. 陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

或岩石上的附著性藻類和菌類等。向天池中主要的藻類和菌類有哪些，池中共域的鰓足類動物對於藻類和菌類的食性為何，這些想法有待確認，以助於了解向天池的群聚的食物鏈關係。

生物因子除了食物鏈的種間影響外，種內族群的生殖模式與潛力也可能影響該族群之成長。就過去研究已確認湖沼枝額蟲為雌雄異體的動物，雌雄之間藉由異體受精來完成有性生殖，並產下休眠卵，於池水乾涸前完成生活史，以確保族群代代相傳，然而，真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的生殖模式與湖沼枝額蟲似乎有異，目前相關研究頗少，Eder et al. (2000)曾描述，湖蚌蟲科中的湖蚌蟲屬 (Genus *Limnadia*) 和真湖蚌蟲屬 (Genus *Eulimnadia*) 之間，具有極大不同的生殖模式¹。前者為雌雄異體型，且大多數為雌性個體，僅少數為雄性個體，生殖方式包括異體受精和孤雌生殖 (parthenogenesis)。後者為雄暨同體型，其雄性個體也佔少數，但大多數並非雌性，而是兼具雌、雄構造的雌雄同體，其生殖方式亦為有性生殖，包括異體受精和同體受精兩種類型²。究竟向天池這兩種蚌蟲之生殖模式及性比為何，也亟待確認。

藉由對這三種鰓足類動物之生殖、生長模式及食性之瞭解，加上其對溫度及光照之偏好，我們也許可以深入探討本生物群聚的空間分布模式以及可能的影響機制。

¹ Eder, E., S. Richter, R. Gottwald, and W. Hödl. 2000. First record of *Limnadia lenticularis* males in Europe (Branchiopoda: Conchostaca). *J. Crust. Biol.* **20**:657-662.

² Weeks, S. C. 2004. Levels of inbreeding depression over seven generations of selfing in the androdioecious clam shrimp, *Eulimnadia texana*. *J. Evol Biol* **17**:475-484.

第二節 研究目的

- 一、調查湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的生長、族群動態與生殖模式。
- 二、探討湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲之分布與光照的關係。
- 三、研究湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的食性。

第二章 研究方法

第一節 野外採集

野外樣本採集的部分於 2008 年 7~10 月期間，於豪雨或颱風過後，密集至陽明山向天池進行野外採集湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲之樣本。當日池水的水平面採樣點之選取是依照等深線選取之採樣點，由最外圍開始，每個採樣點間隔約 7 m，內圈則保持與池水最外圍等距離之同心圓狀方式採樣，以 GPS 儀定位。另外，採樣點的不同水深設定，每 30 cm 為一層，以細網目之浮游生物網(網長 x 寬：14.5 cm x 12 cm)，於每個分層水平移動 30 cm，撈取約 5 L 池水，蒐集採樣點每個分層樣品所含之湖沼枝額蟲、湖蚌蟲與眼蚌蟲個體，並同時記錄該採樣點池水的溫度與光度 (Lux)。為減少人為採樣差異，所有採樣皆由王俊傑操作；為減少研究人員水中移動的擾動，在每個採樣點，或是同個採樣點的不同深度分層採樣進行前，會先靜止 30 秒以上。

光度測量將從每個採樣點的水表開始，每隔 15 公分進行一次測量，最多測到水深 75 公分處；若採樣點的池水深度超過 75 公分，我們改用其照度的衰退模式(依據表層六個點的照度求得之公式，為指數性衰退)，來估算難以實際進行測量之深度的照度。將所測得每個採樣點的照度 (Lux)，與湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲的個體數(轉換成調查當日之百分比)作圖，來分析瞭解湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲的族群個體分布與光度之關係。

族群動態中，我們由採樣資料可以追蹤各種鰓足類動物的每日平均密度 (\bar{D}_i ，單位：隻/L)，然後再以密度乘體積來推算全池的族群量，體積的估算我們採用黃祥麟 and 周蓮香 (2005)的水池面積與體積相關公式~向天池的面積

(A, 單位: m^2) 與其深度 (x, 單位: m) 間之相關呈顯著相關¹, 根據此關係進行積分, 可得到池水總體積 (V, 單位: m^3) 與池水深度間之關係式:

$$A = 2392.4 x, \quad (r^2 = 0.98, P < 0.001, n = 22) \dots\dots\dots (1)$$

$$V = \int A(x) dx = 1196.2 x^2 \dots\dots\dots (2)$$

(x: 深度 m) (A: 池水面積 m^2) (V: 池水總體積 m^3)

依據此關係式來計算向天池池水總體積的逐日變化, 再將每日野外調查求得之平均密度, 與當日估算之池水總體積相乘, 即可求得當日的野外族群量 (N_i):

$$N_i = \bar{D}_i \times V_i \quad (i: \text{積水第 } i \text{ 日}) \dots\dots\dots (3)$$

第二節 實驗室人工孵育

實驗室人工孵育的工作分成兩部分; 第一部分目的是成長追蹤與性別鑑定比例。將自陽明山向天池採集的泥土曬乾並秤重, 內含湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的休眠卵, 使 100 g 含休眠卵的泥土置於長、寬、高 20 cm x 12 cm x 15 cm 飼養箱內, 加過濾水 2 L, 定時計算族群數量及體長, 待個體性成熟時, 於解剖顯微鏡下, 鑑定其成體之性別的形式與比例。

第二部分目的是驗證光照對總足類空間分布之影響。將 200 g 含休眠卵的泥土置於長、寬、高 60 cm x 23 cm x 30 cm 飼養箱內, 加水至 29 cm 高, 以 22~24°C 進行孵化養殖。實驗組的燈光控制設計如下: 將飼養箱之長邊等分為二, 以 100

¹黃祥麟, and 周蓮香. 2005. 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, 台北市.

W 太陽燈照明飼養箱的半邊，每天維持 12 小時光照與 12 小時黑暗之光週期，並以光度計測量兩個半邊的光照度，每隔日移換太陽燈至飼養箱的另一個半邊，強光照邊之平均照度為 6467.3 ± 1086.3 Lux ($n = 189$)，而弱光照邊之平均照度則為 157.3 ± 52.8 Lux ($n = 189$)，強光照邊的照度平均約為弱光照邊的 41.1 倍強，有顯著差異 (t-test, $P < 0.01$)；另外，對照組的兩邊皆擺放 100W 太陽燈，平均照度分別為 7990.3 ± 870.2 Lux ($n = 74$)、 7842.0 ± 711.6 Lux ($n = 74$)，沒有顯著差異 (t-test, $P = 0.258$) (每天也是維持 12 小時光照與 12 小時黑暗之光週期)。每日分別於光照期與非光照期時，觀察並記錄各個成長階段的湖沼枝額蟲、湖蚌蟲與眼蚌蟲在兩個半邊 (強光照邊與弱光照邊) 的數量。每日分別於光照期與非光照期時，觀察並記錄各個成長階段中湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲在兩個半邊的數量；至少重複六次以上，其平均值除以當日個別物種之總個體數，再轉換成百分比 (%)，經總和平均後，對兩個半邊的平均個體數百分比進行 t-test 分析。

第三節 顯微檢視

將野外採集或實驗室孵化的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲帶回實驗室，於解剖顯微鏡下，觀察成體的構造，以鑑定性別，並了解個物種的性別比例。湖沼枝額蟲的雄性個體具有特大的第一對觸角，而雌性個體的腹部具有卵囊。真湖蚌蟲的雄性個體具有兩對執握器，雌雄同體的精卵巢及孵卵室中有卵。貓眼蚌蟲的雄性個體具有一對執握器，雌性個體背部帶有卵。

另外，我們還將蟲體直接壓平，製成玻片標本，於螢光顯微鏡下，觀察其腸道中的藻類和菌類。同時，比對微生物圖鑑，並請教中央研究院生物多樣性中心

陽明山國家公園向天池鰓足類動物的群聚生態研究

吳俊宗教授，以確定微生物之物種及鰓足動物的食性。藻類和藍綠菌具有葉綠體，藉由特定波長的激發，可使葉綠素產生自發性螢光，於螢光顯微鏡下呈現葉綠體或細胞的形狀，以確認藻種及菌種。

第三章 研究結果

第一節 生長、族群動態與生殖模式

今年（2008 年）7~10 月期間，向天池因中度颱風鳳凰及強烈颱風辛樂克造成兩次積水期（積水期定義：向天池最大水深超過 200 公分），分別稱之為 P1 積水期與 P2 積水期（圖 1、圖 2；表 1）。

P1 積水期於中度颱風鳳凰（陸上颱風警報時間：7 月 27 日至 7 月 29 日，鞍部累積降雨量 256.5 毫米）侵台後形成，最大水深約為 230 公分，始於 7 月 28 日，至 8 月 5 日池水完全乾涸，積水共維持八天；本次積水期中，發現有湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲出現，然沒有貓眼蚌蟲，且湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲之族群均未能達性成熟。圖 3(a)為湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲族群體長之日變化。兩種的體長均停留在線性增加的成長階段內，且尚未達到性成熟。

P2 積水期於強烈颱風辛樂克（陸上颱風警報時間：9 月 11 至 9 月 16 日，鞍部累積降雨量 108.3 cm）侵台後形成，最大水深約為 640 cm，始於 9 月 13 日，至 9 月 27 日時，當最大深度減少為 310 cm 時，再度受到強烈颱風薔蜜（陸上颱風警報時間：9 月 26 日至 9 月 29 日，鞍部累積降雨量 57.6 cm）侵台影響，水深再增加至 530 cm，最後延至 10 月 16 日池水才完全乾涸，積水共維持三十三天。本次積水期間較長，湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲等三種生物均有孵化出現，且各族群均發育至性成熟。圖 3(b)為湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲族群體長之日變化。湖沼枝額蟲族群於積水第三天時被觀察到，至第七天時達性成熟，並於第八天開始被觀察到雌性個體抱卵；族群平均體長於第十天時達第一階段成長停止期，第十七天開始進入第二階段成長，至第二十五天時達第

二階段成長停止期。真湖蚌蟲族群於積水第七天開始被觀察到抱卵個體的出現，並於第八天時族群達最大體長，之後體長維持穩定，沒有進入第二階段成長的現象。總之，在此超過一個月特長的積水期間，湖沼枝額蟲的生長發育符合雙 S 型成長模式，而真湖蚌蟲則表現一般的單 S 型成長模式。

為瞭解向天池三種鰓足類動物的族群動態，我們每日採樣可計算出各種的當日平均密度，湖沼枝額蟲與貓眼蚌蟲之平均密度每天增長，呈指數性增加，而真湖蚌蟲則不同，呈上下微幅波動或是指數性減少（表 2；圖 4(a)、圖 4(b)、圖 5(a)、圖 5(b)）。

依據關係式(2)可以將平均密度乘上池水總體積（圖 6(a)、圖 6(b)）來估算族群量。湖沼枝額蟲族群量最初為 1.31×10^4 隻(第七天)，最高達 4.27×10^4 隻(第二十四天)，真湖蚌蟲族群量於初始時最大，達 1.71×10^4 隻(第七天)，之後逐漸減少，貓眼蚌蟲族群量最初為 3.32×10^4 隻(第七天)，最高達 3.83×10^4 隻(第十八天)。我們發現湖沼枝額蟲與貓眼蚌蟲的族群動態均呈現相當程度的上下波動，這兩種的族群量日變化似乎未有明顯趨勢，而真湖蚌蟲則呈指數性減少。總結，湖沼枝額蟲與貓眼蚌蟲族群的平均密度大致呈現先增加、再減少、而後再增加的趨勢，與池水之縮減及再填滿總體積的變化相符合，然而真湖蚌蟲族群密度似乎與池水水位的高低變動無關，一直呈指數性下降趨勢，意指真湖蚌蟲於一開始孵化出現後，隨著時間進行，逐漸減少，到幾乎為零。

在生殖模式方面，這三種鰓足類動物分別表現出不同的模式。湖沼枝額蟲為雌雄異體，族群由雄性和雌性個體所組成，雄性個體的第二觸角特化為執握器（clasper），交配時可緊緊抱住雌蟲，進行有性生殖；而雌性個體的腹部有一個卵囊（egg sac），內含若干卵。在 P2 積水期間，湖沼枝額蟲的性別比例（雄性個體數對全部個體數的比值）為 0.57，即雄蟲與雌蟲的比例接近 1:1，且雄蟲略多於雌蟲，此結果與實驗室內人工孵

育之湖沼枝額蟲的性別比例接近。

雖然貓眼蚌蟲也是雌雄異體型，性比迥異於湖沼枝額蟲。本種體型較小，成熟體長僅 0.2~0.5 cm，且頭胸甲較厚，雌、雄個體無法藉由肉眼觀察而確認，需借助解剖顯微鏡之觀察。我們發現，由向天池 P2 積水期帶回的貓眼蚌蟲中，性別比例（雄性個體數對全部個體數的比值 = 10/57）為 0.18，為雄性少而雌性多的生物。

真湖蚌蟲較貓眼蚌蟲大，其成熟體長為 0.5~0.8 cm，非常特別的是，真湖蚌蟲的性別形式為雄暨同體型（androdioecy），雄性個體的數量很少，族群中大多數為雌雄同體（hermaphrodite）。我們將向天池 P2 積水期的真湖蚌蟲帶回實驗室，經過解剖顯微鏡的觀察後，發現真湖蚌蟲的性別比例（雄性個體數對全部個體數的比值 = 1/42）很低，為 0.02。雄性個體的腹部有兩對執握器和一個交尾器，以便有性生殖時，緊握雌雄同體之個體，進行異體受精（gonochorism; out-breeding）。雌雄同體的背部有一個卵囊，受精後 5~40 分鐘，肉眼即可看見雌雄同體背部的卵囊內充滿受精卵。

表 1. 2008 年鞍部降雨量、向天池積水期與最大水深

積水期 (天)	鞍部 降雨量 (cm)	向天池 最大水深 (cm)	積水期 編號	颱風名稱	湖沼 枝額蟲	真湖 蚌蟲	貓眼 蚌蟲
7/28~8/5 (8)	25.65	230	P1	鳳凰 (Fung-Wong)	有	有	無
9/13~9/27 (14)	108.3	640	P2a	辛樂克 (Sinlaku)	有	有	有
9/28~10/16 (18)	57.6	530	P2b	薔蜜 (Jangmi)	有	有	有

P2b：此次颱風降雨時，P2a 積水尚未乾涸，故為延續 P2 積水期。

表 2. 湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲族群密度動態與估計族群量動態

積水期	物種	族群密度動態	R^2	族群量動態	R^2
P1	湖沼枝額蟲	$y=0.0278 e^{1.1488x}$	0.8753	$y=483.66 e^{0.6182x}$	0.63
P1	真湖蚌蟲	NS		$y=49056 e^{-0.4794x}$	0.8274
P2	湖沼枝額蟲	$y=0.2579 e^{0.112x}$	0.5987	NS	
P2	真湖蚌蟲	$y=0.9385 e^{-0.0484x}$	0.5724	$y=47017 e^{-0.1427x}$	0.7587
P2	貓眼蚌蟲	$y=0.8208 e^{0.0522x}$	0.6848	NS	

(註) y：積水天數(天)，x：平均密度(隻/L)或族群量(隻)， R^2 ：相關係數平方值

NS：相關係數不顯著

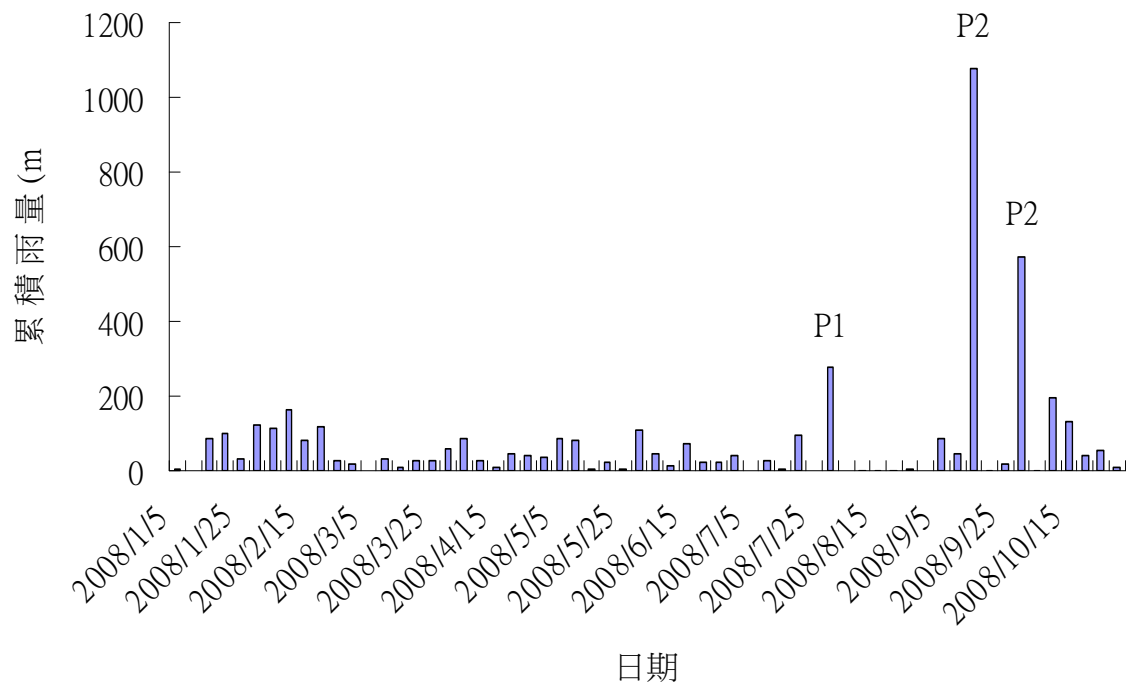


圖 1. 2008 年陽明山鞍部累積雨量圖 (6~10 月)

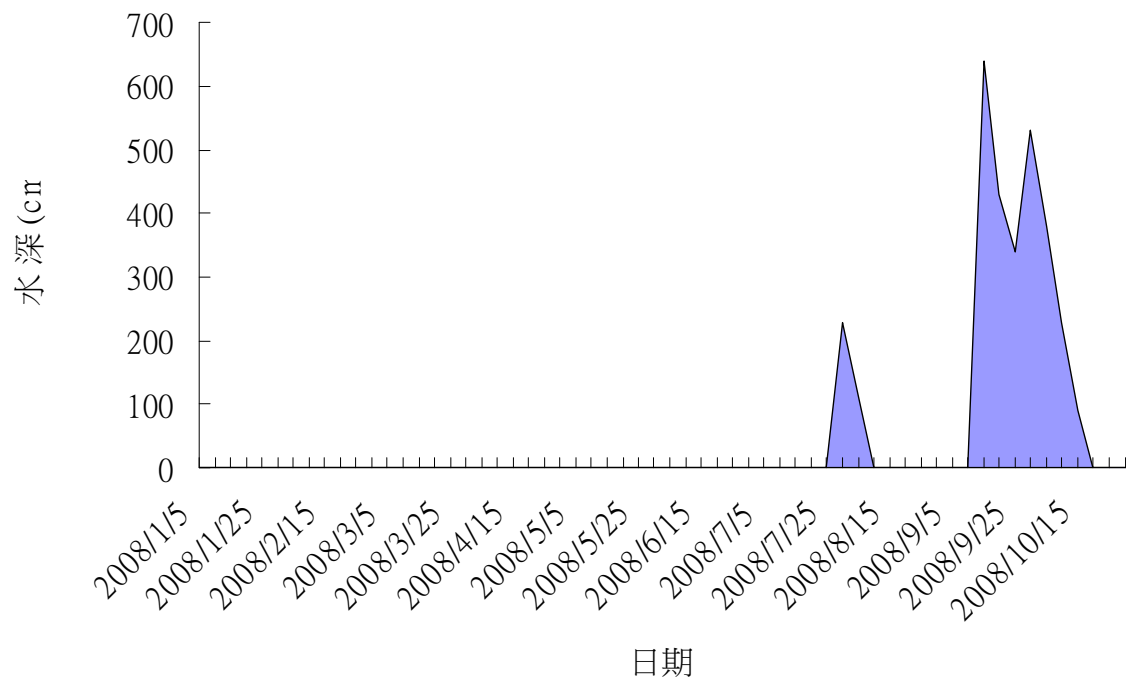
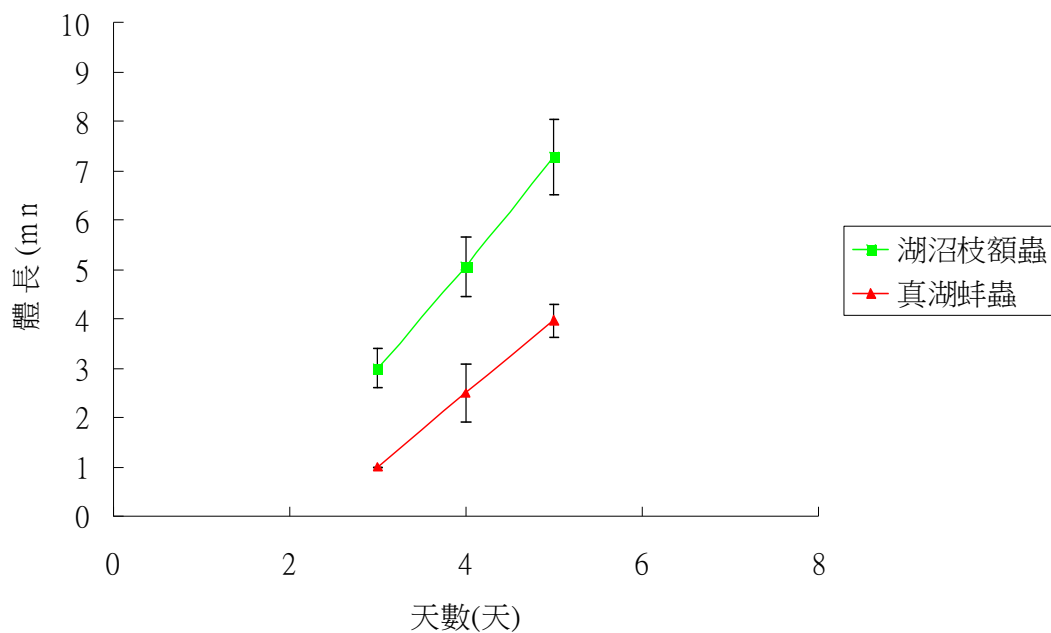


圖 2. 2008 年陽明山向天池積水時期 (6~10 月)

(a)



(b)

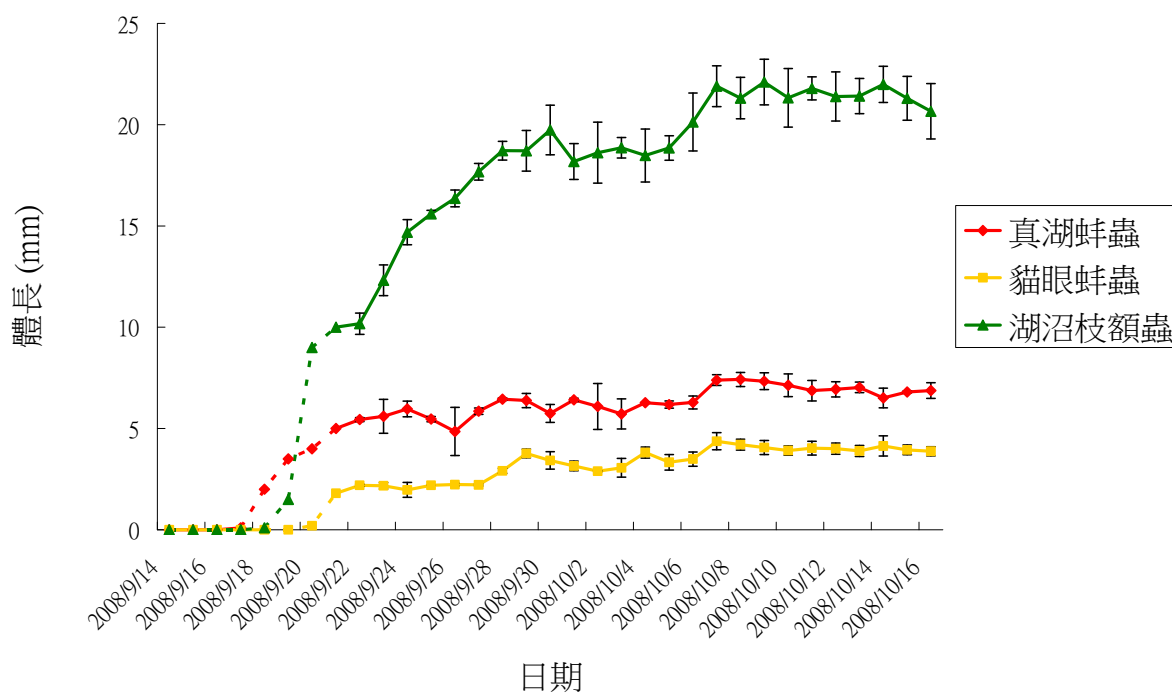
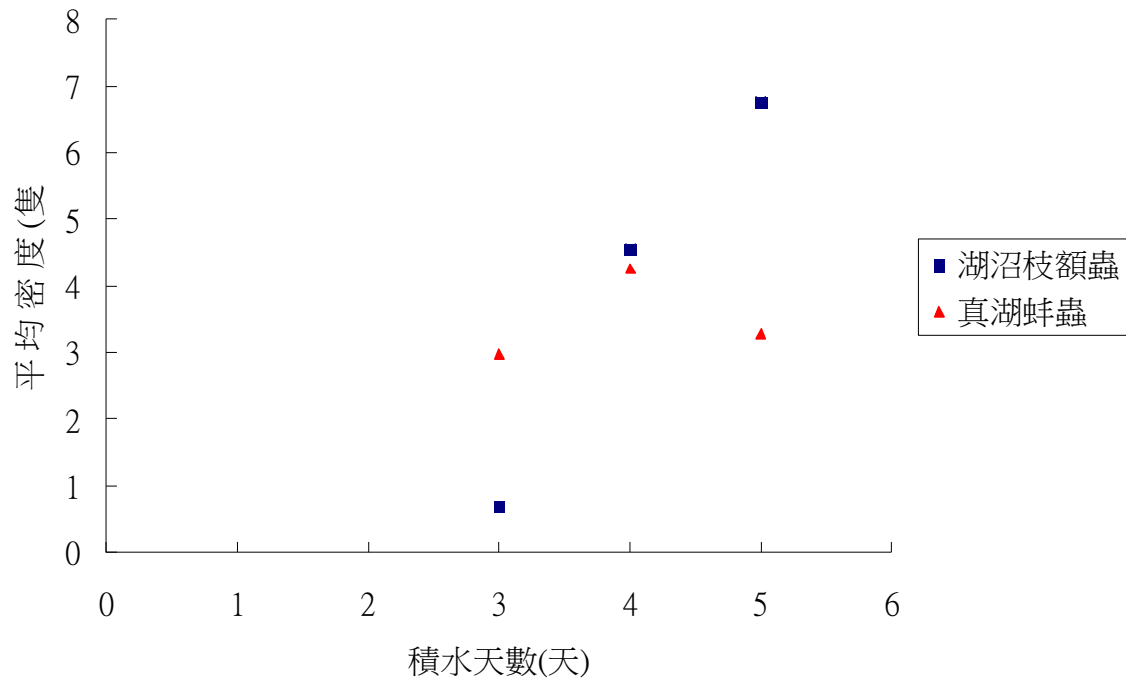


圖 3. 體長日變化 (a) P1 積水期 (n = 30) (b) P2 積水期 (n = 30)

(..... : Expected by artificial aquaculture) (—— : Measured from field samples)

(a)



(b)

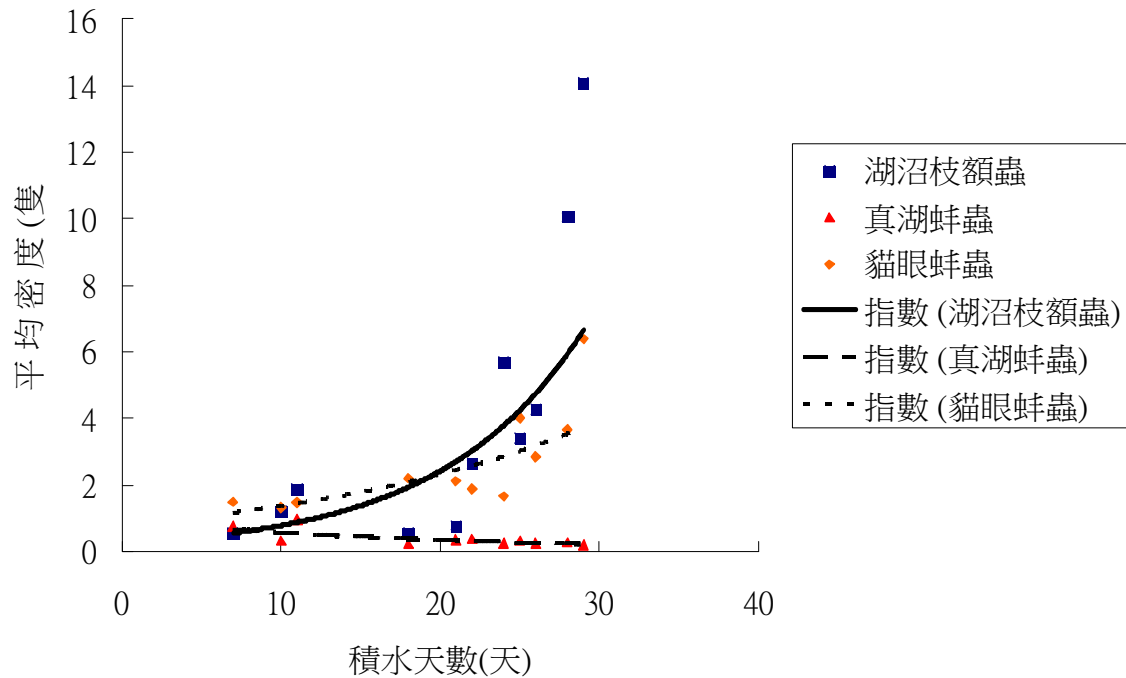
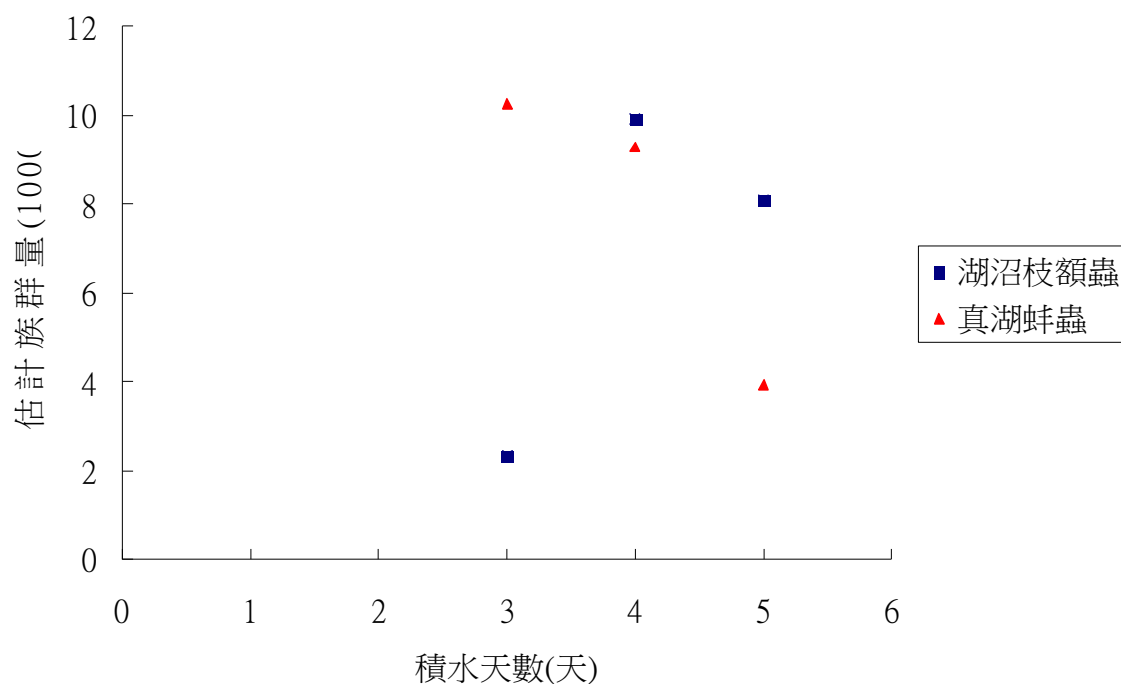


圖 4. 平均密度日變化 (a) P1 積水期 (b) P2 積水期

(a)



(b)

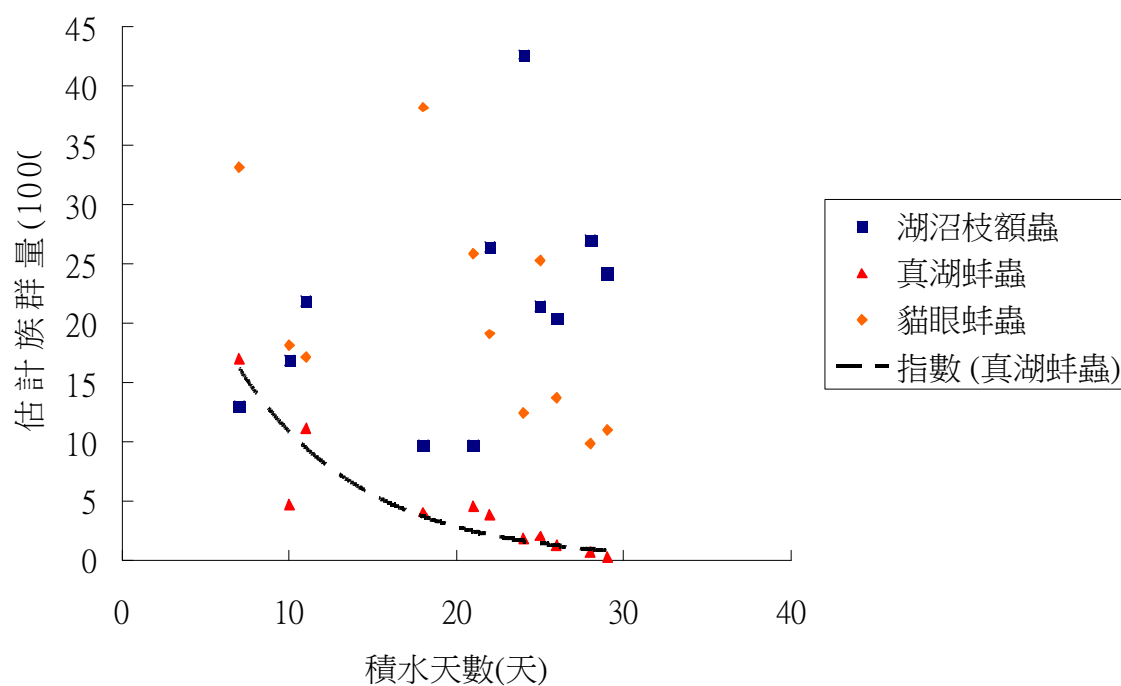
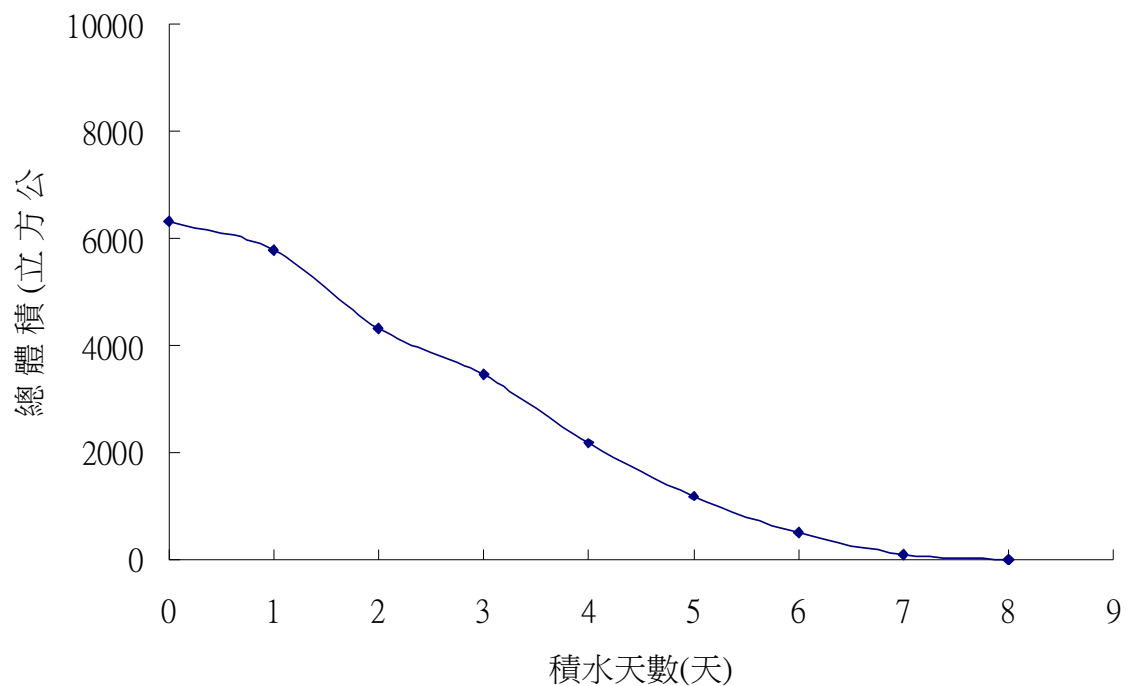


圖 5. 族群量日變化 (a) P1 積水期 (b) P2 積水期

(a)



(b)

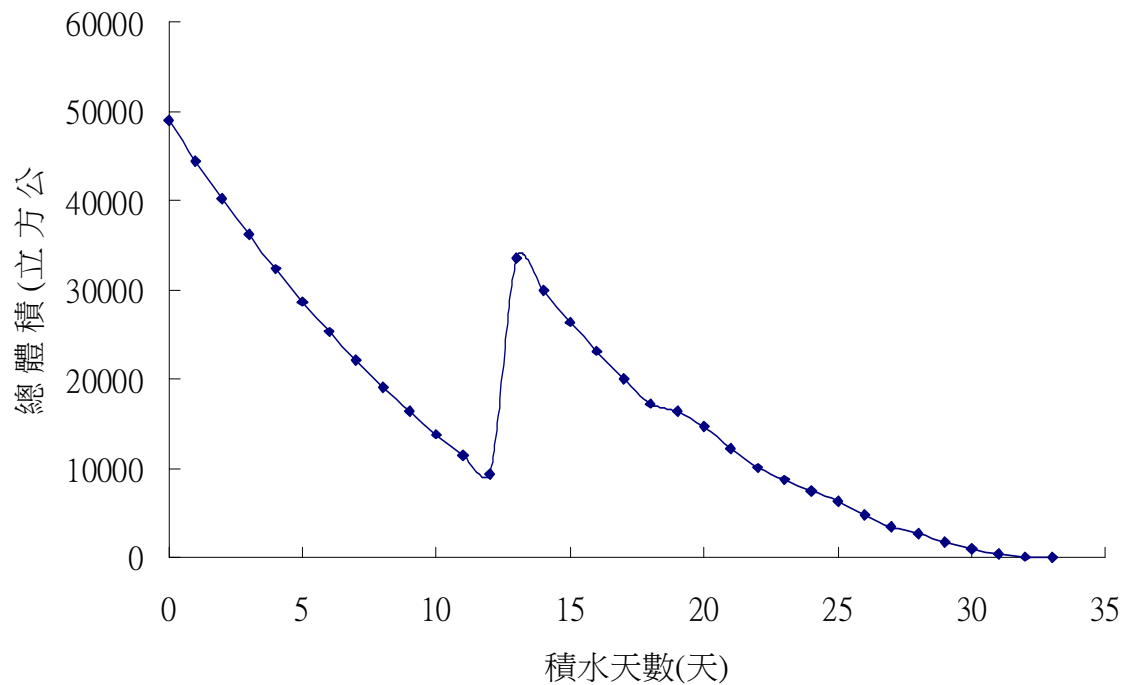


圖 6. 池水總體積日變化

(a) P1 積水期 (2008/7/28 ~ 2008/8/5) (b) P2 積水期 (2008/9/13 ~ 2008/10/16)

第二節 空間分布與光照的關係

在 P1 積水第三天至第六天期間，我們共進行四次野外採樣，最後一天池水已經消退到只剩點狀區域分布，故不列入空間分布分析。本積水期間，僅有湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲孵化出來。圖 7(a)為積水第三天、第四天與第五天時，湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲於向天池中的空間密度分布情形。在本此積水期中，除了積水第五天因向天池水體已經縮小到相當侷限的部分區域，使得湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲之族群分布區域有較多的重疊以外，湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲均有明顯的區位利用分化現象，換言之，當其中一種於某個區域個體數較多時，另外一種個體數則相對較少。

在 P2 積水期中，我們共完成了十五次野外採樣，其中有十次順利完成野外調查，兩次受限於天候狀況較差而未能完成（積水第七天與第八天），三次則因水體過大而無法進行族群分布調查（積水第三天、第四天與第十七天）；而在第三十天後，池水已經消退到只剩局部點狀區域分布，亦不列入空間分布分析。本次積水期間，三種總足類動物皆有孵化與成長至性成熟。圖 7(b)、7(c)為 P2 積水期內，湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲於向天池中的空間密度分布之圖示。比較十次採樣的各種族群之空間分布圖，我們發現：(1)各種族群並非均勻分布，而是聚集分布（clumped distribution）；(2)各種族群並無佔據固定水域的優勢現象，即最高密度的聚集位置每日有所變動；(3)三種族群之分布，有區位分隔現象（niche differentiation），僅在積水末期，分布區域有較多的重疊。整體而言，池水外圍之密度較池中心為高。

光照對三種總足類動物的空間分布關係，分成人工實驗內測試與野外現場測量兩部分。貓眼蚌蟲因未能孵育出任何個體，故無法進行趨光性的觀察。在實驗組的試驗中，湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲顯著地表現有在飼養箱的強光照邊活動的趨勢（t-test，前者 $P <$

0.01, $n = 148$, 後者 $P < 0.01$, $n = 132$) (圖 8a、圖 8b); 而在對照組中, 湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲在飼養箱的兩個半邊的個體數量, 沒有顯著差異存在 (t-test, 前者 $P = 0.959$, $n = 69$, 後者 $P = 0.728$, $n = 70$) (圖 8c、圖 8d); 因此, 我們可以推論: 在 0~20000 Lux 照度範圍內, 湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲均表現出正向趨光性行為。然而, 不同於人工實驗的結果, 在野外積水期逐日採樣中, 其光照介於約 20,000~80,000 Lux 之間, 我們發現不論哪一種生物族群, 皆未有顯著差異 ($P > 0.05$) (圖 9(a)~(l))。

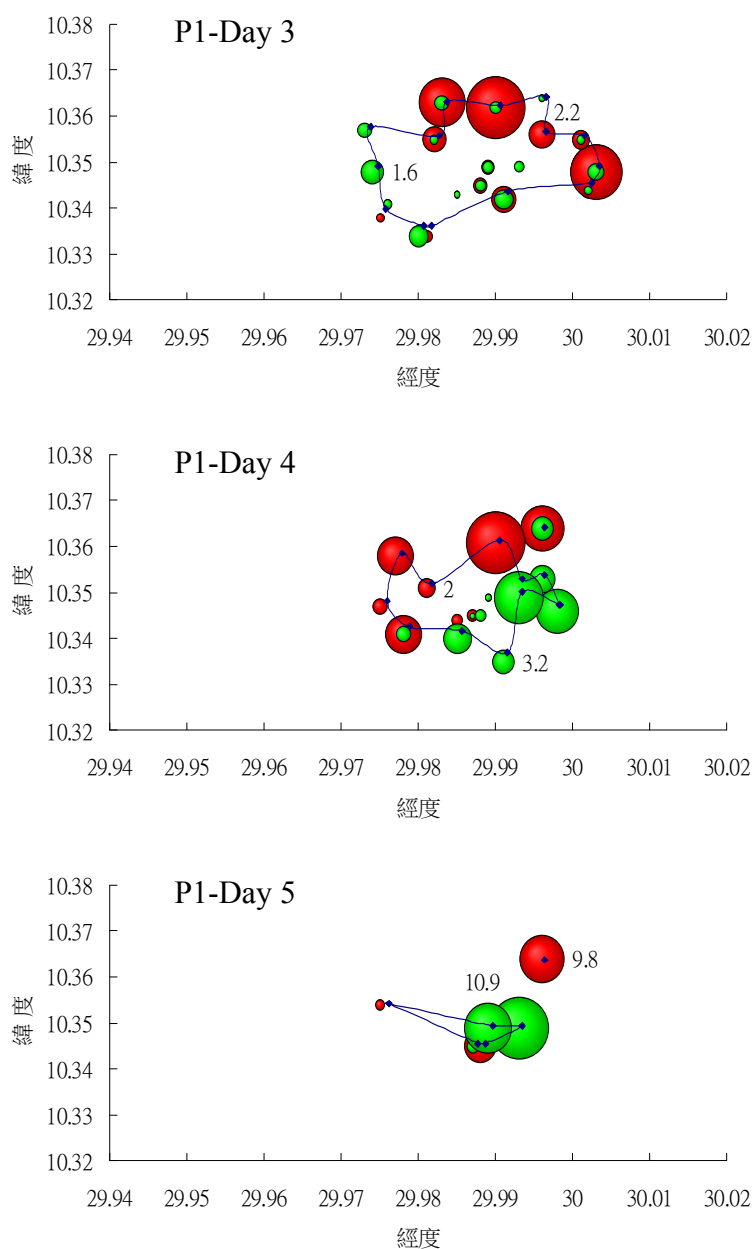


圖 7. 總足類動物之族群密度與空間分布

(a) P1 積水期 (●湖沼枝額蟲 ●真湖蚌蟲)

(註) 橫軸為經度的分秒，縱軸則為緯度的分秒；外圈實線代表當日池水最外圍，

球的大小代表彼此間相對的密度高低。

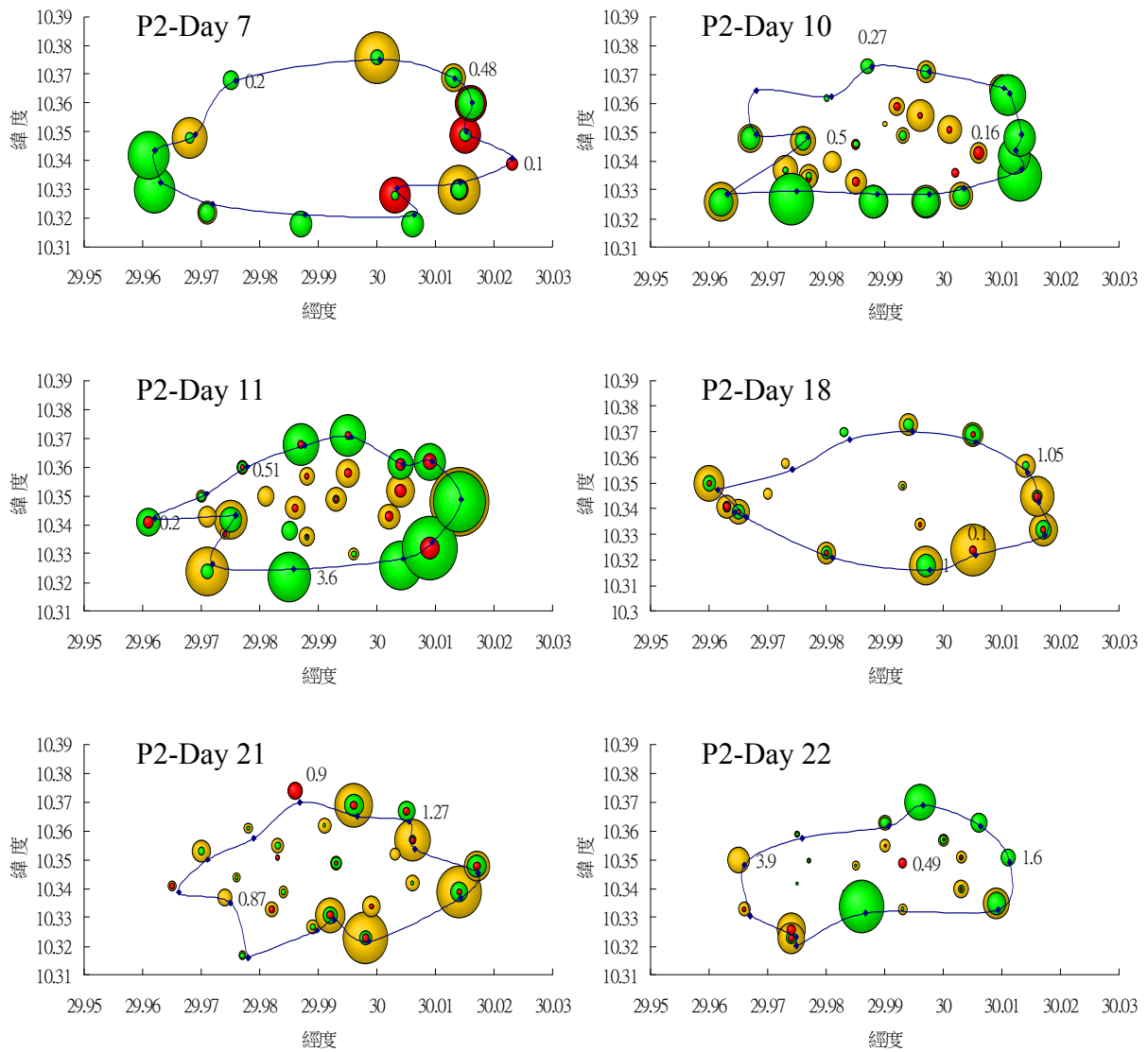


圖 7. 鰓足類動物之族群密度與空間分布

(b) P2 積水期 (第 7~22 天) (●湖沼枝額蟲 ●真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

(註) 橫軸單位為經度的分秒，縱軸則為緯度的分秒；外圈實線代表當日池水最外圍，

球的大小代表彼此間相對的密度高低。

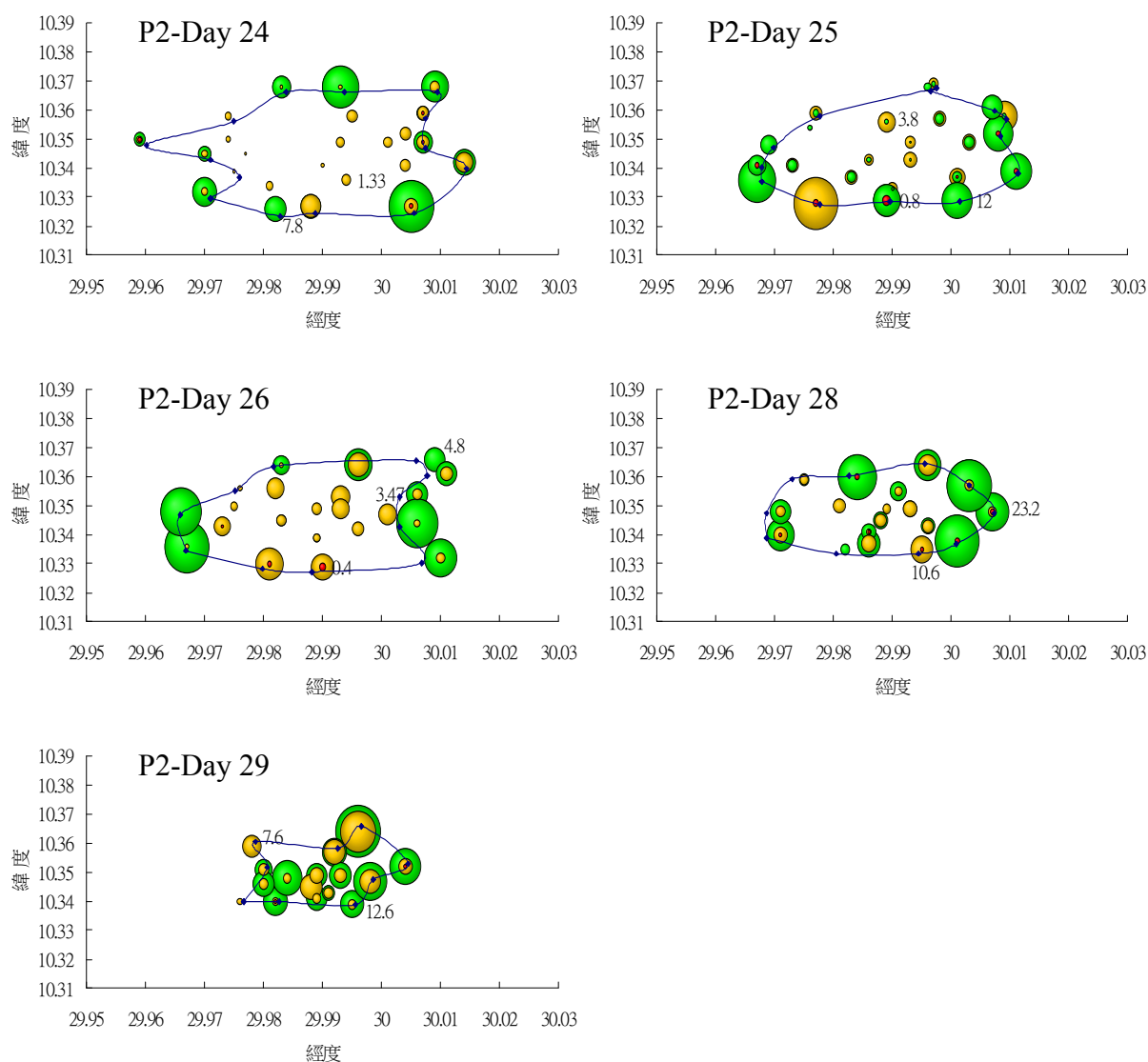


圖 7. 鰓足類動物之族群密度與空間分布

(c) P2 積水期 (第 24~29 天) (●湖沼枝額蟲 ●真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

(註) 橫軸單位為經度的分秒，縱軸則為緯度的分秒；外圈實線代表當日池水最外圍，

球的大小代表彼此間相對的密度高低。

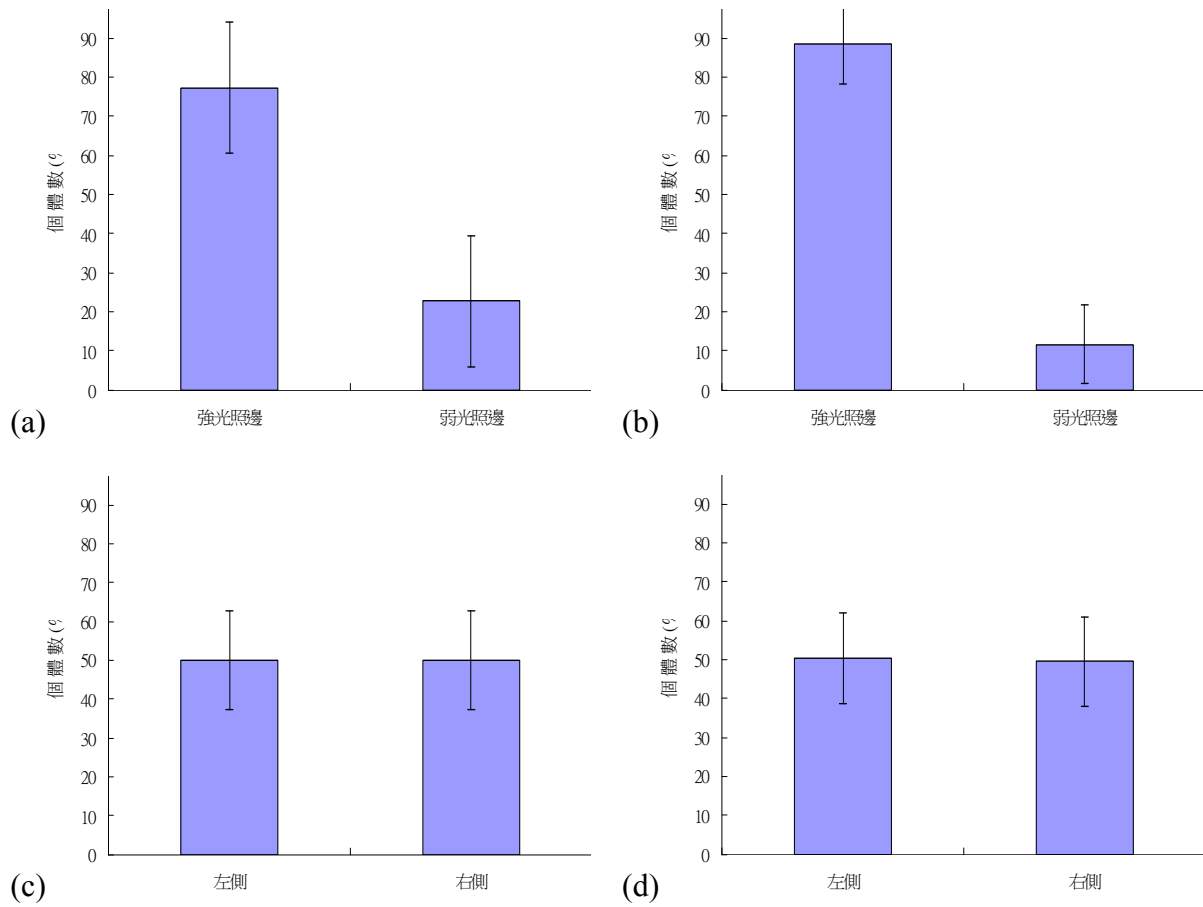


圖 8. 空間分布與照度的關係

(a)實驗組湖沼枝額蟲 (n=148) (b)實驗組真湖蚌蟲 (n=132)

(c)對照組湖沼枝額蟲 (n=69) (d)對照組真湖蚌蟲 (n=70)

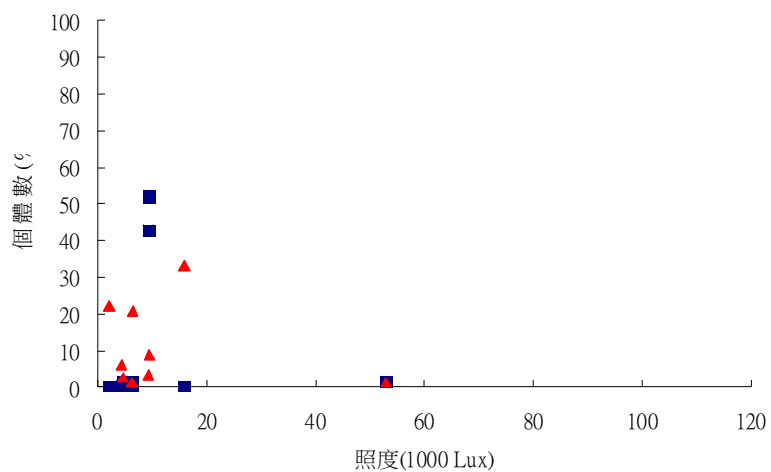


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(a) P1 積水期第 5 天 (n=18) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲)

(註) 採樣同時之照度測量，因儀器因素，導致 P1 積水期只有在積水第五天時順利進行，而 P2 積水期則均能完成測量。

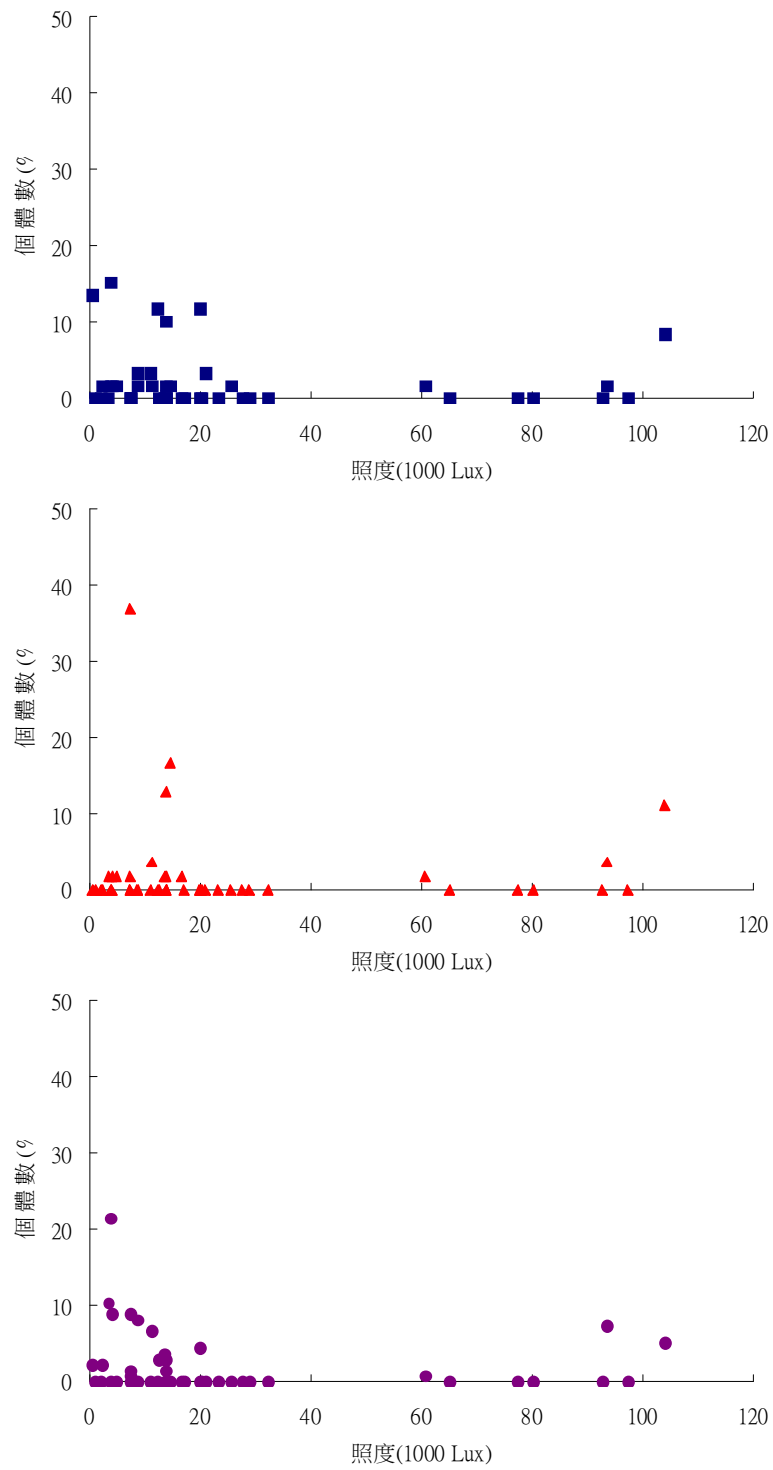


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(b) P2 積水期第 7 天 (n=45) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

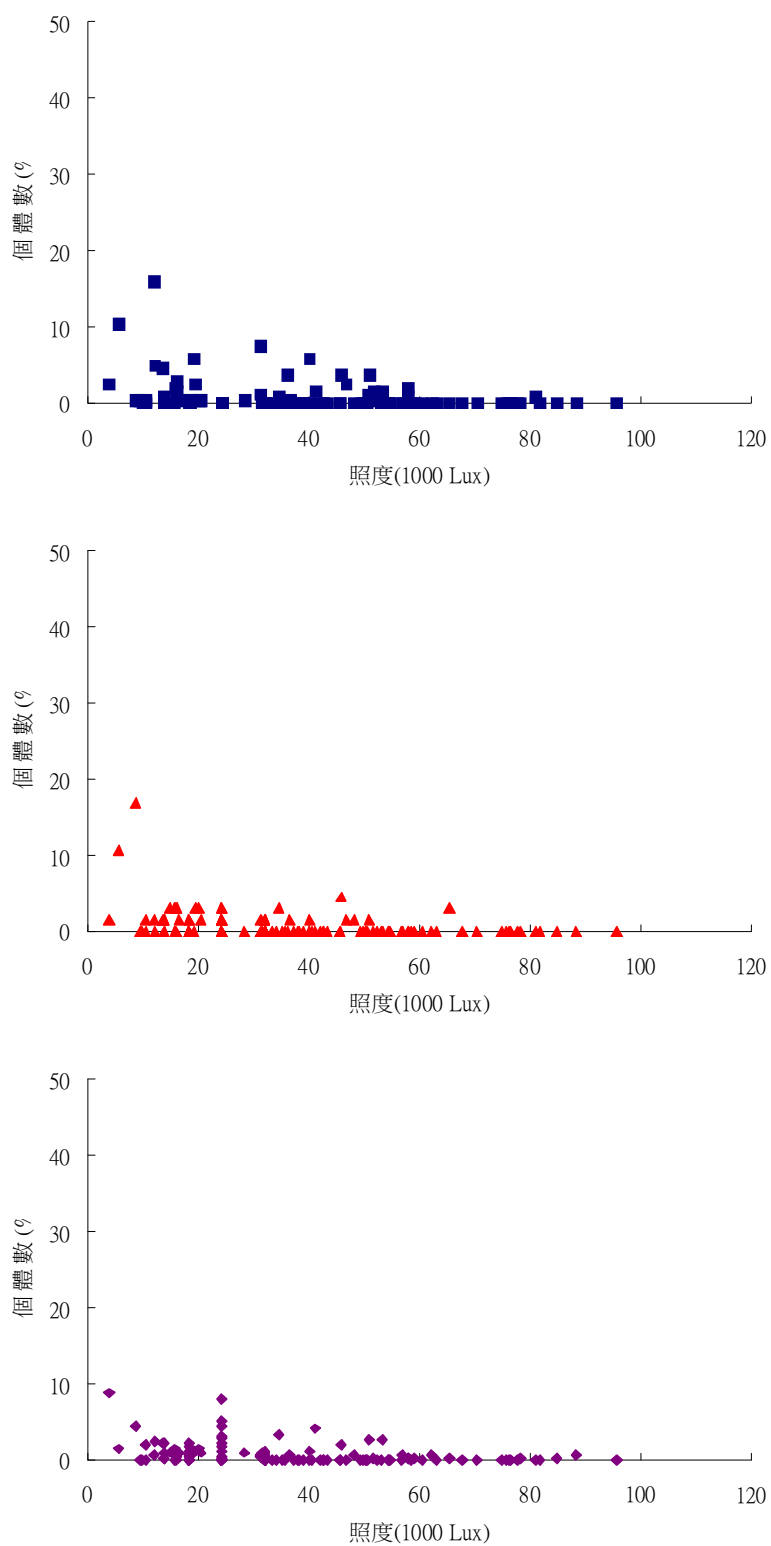


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(c) P2 積水期第 10 天 (n=129) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

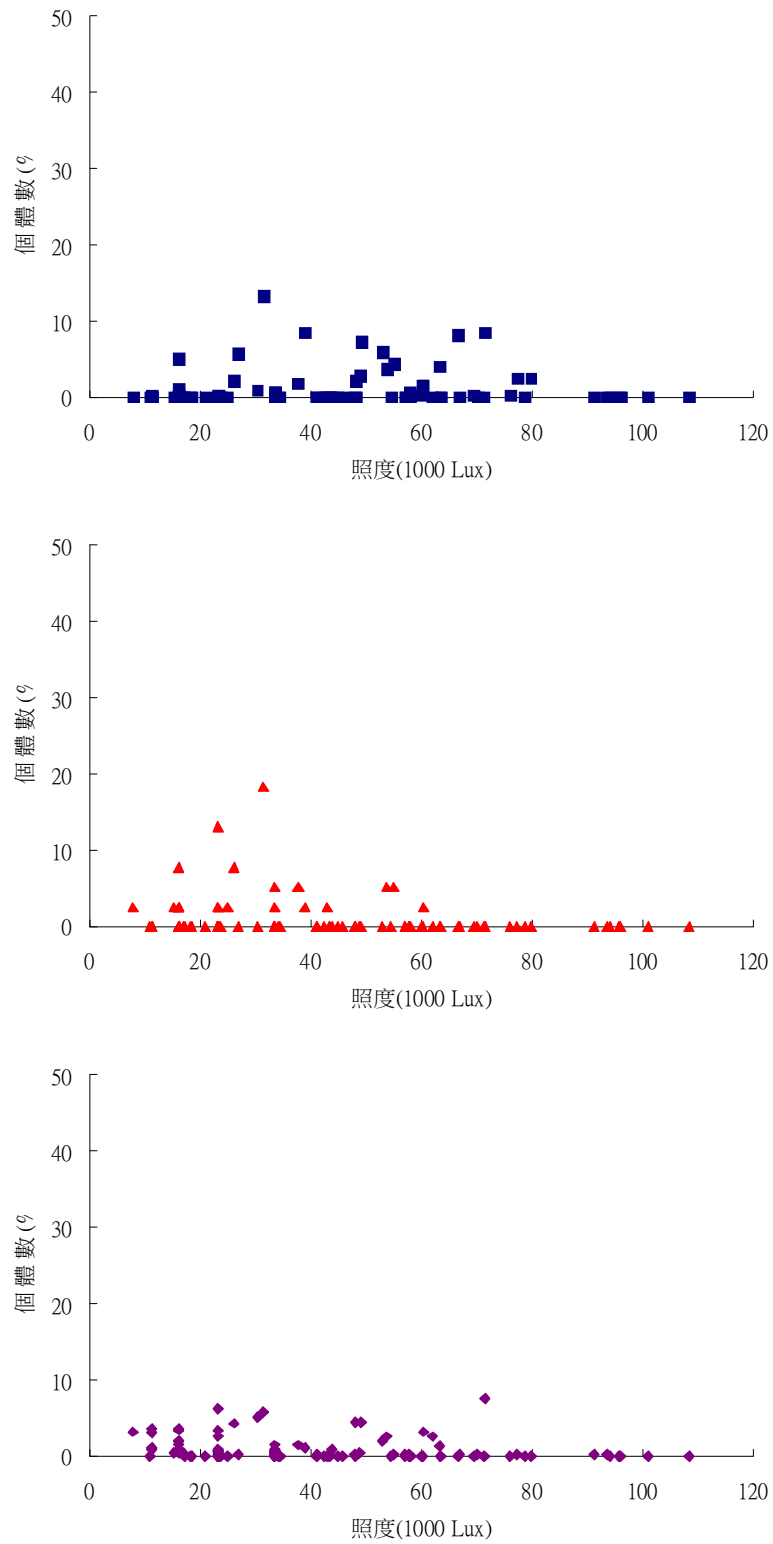


圖 9. 向天池照度對鰓足類動物數量分布的影響

(d) P2 積水期第 11 天 (n=105) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

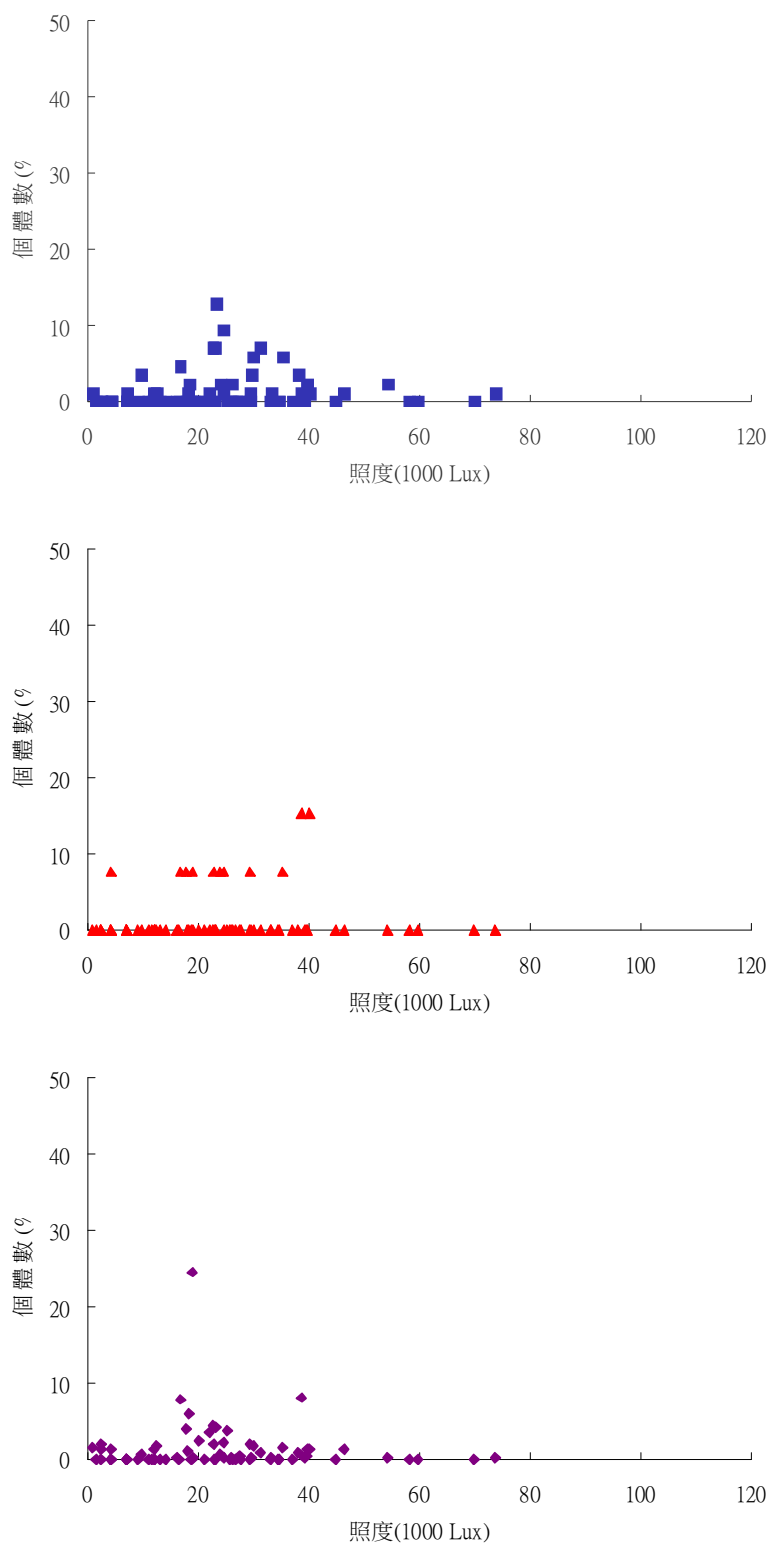


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(e) P2 積水期第 18 天 (n=75) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

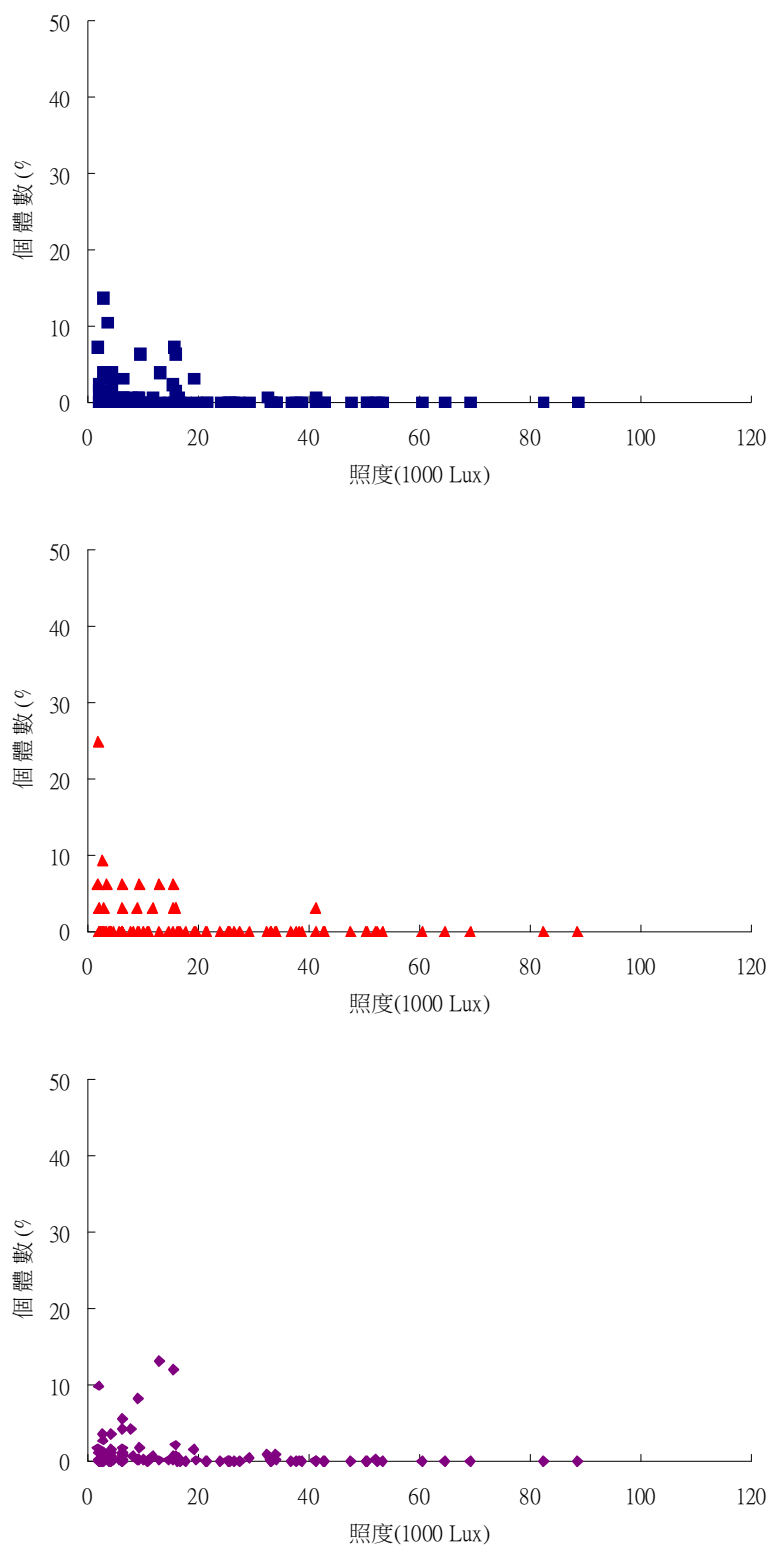


圖 9. 向天池照度對鰓足類動物數量分布的影響

(f) P2 積水期第 21 天 (n=98) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

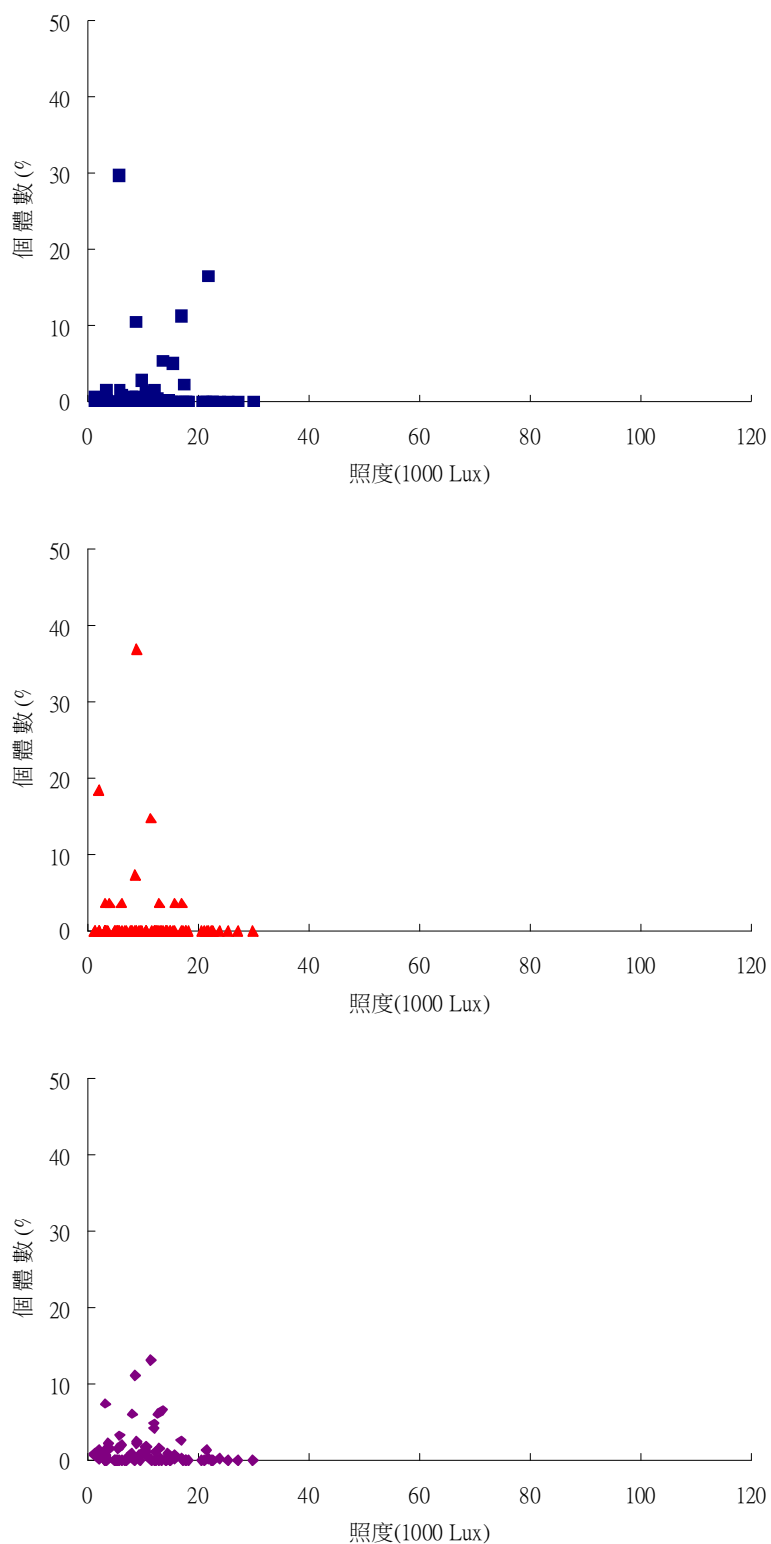


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(g) P2 積水期第 22 天 (n=82) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

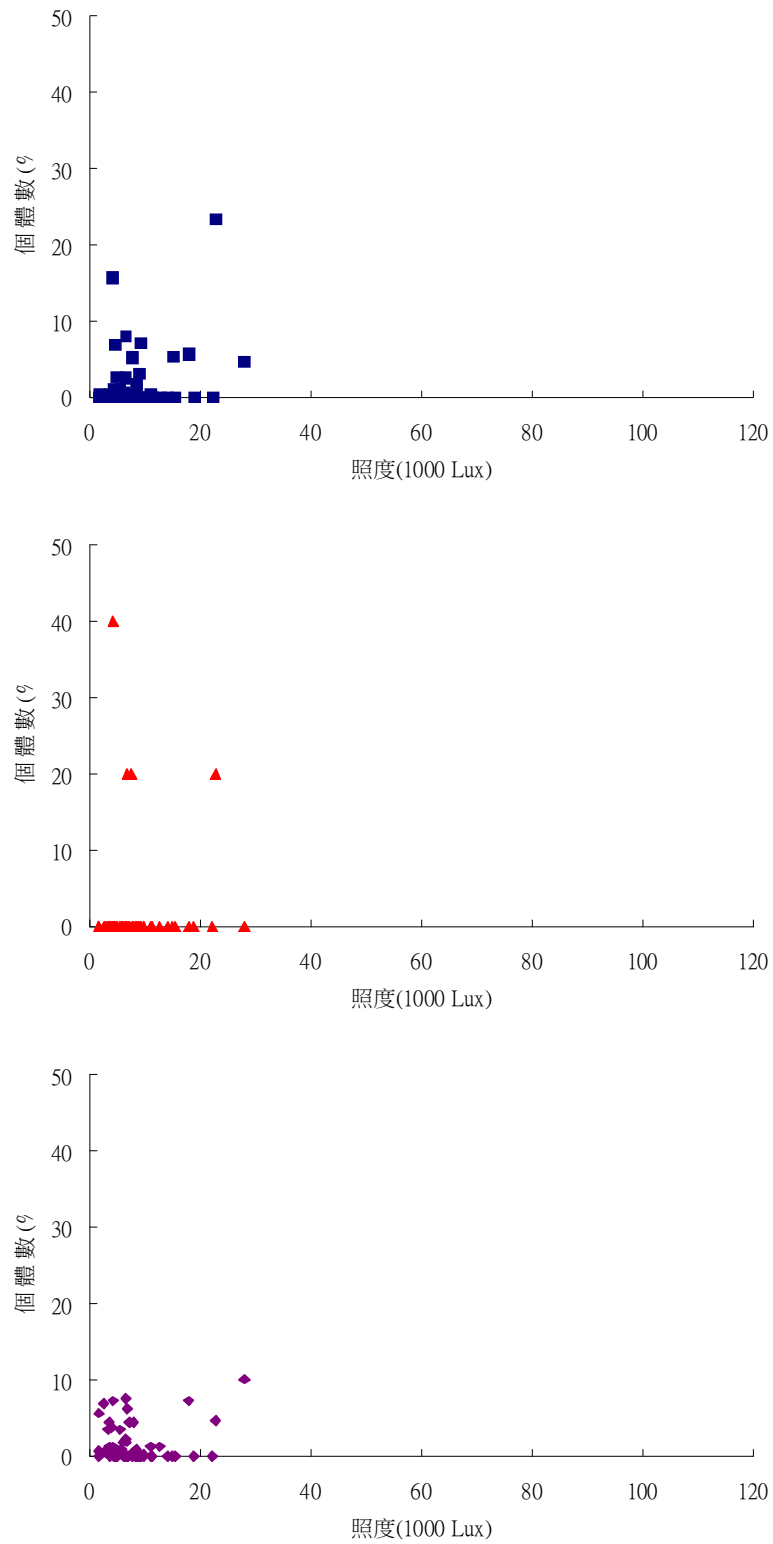


圖 9. 向天池照度對鰓足類動物數量分布的影響

(h) P2 積水期第 24 天 (n=63) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

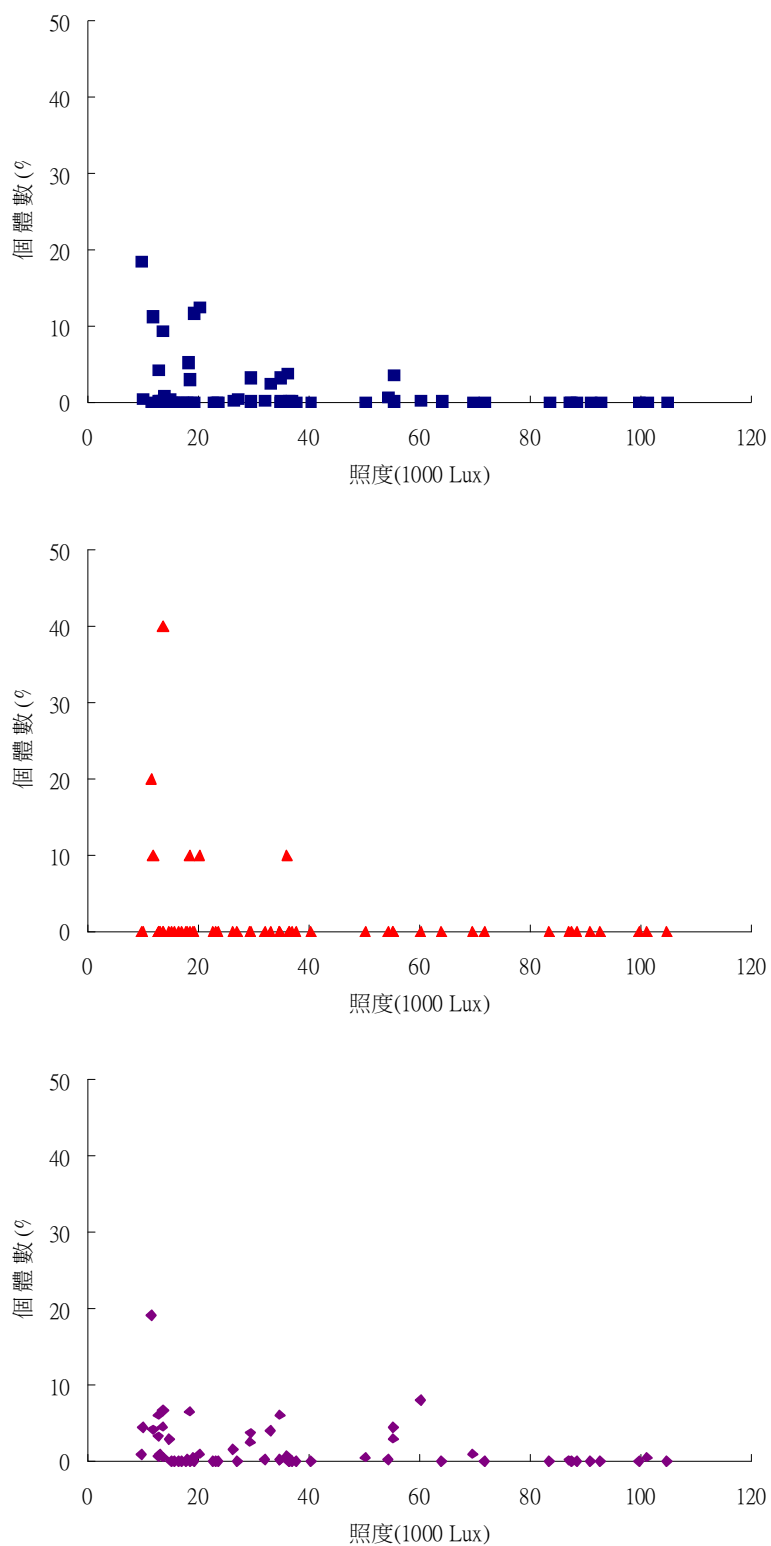


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(i) P2 積水期第 25 天 (n=58) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

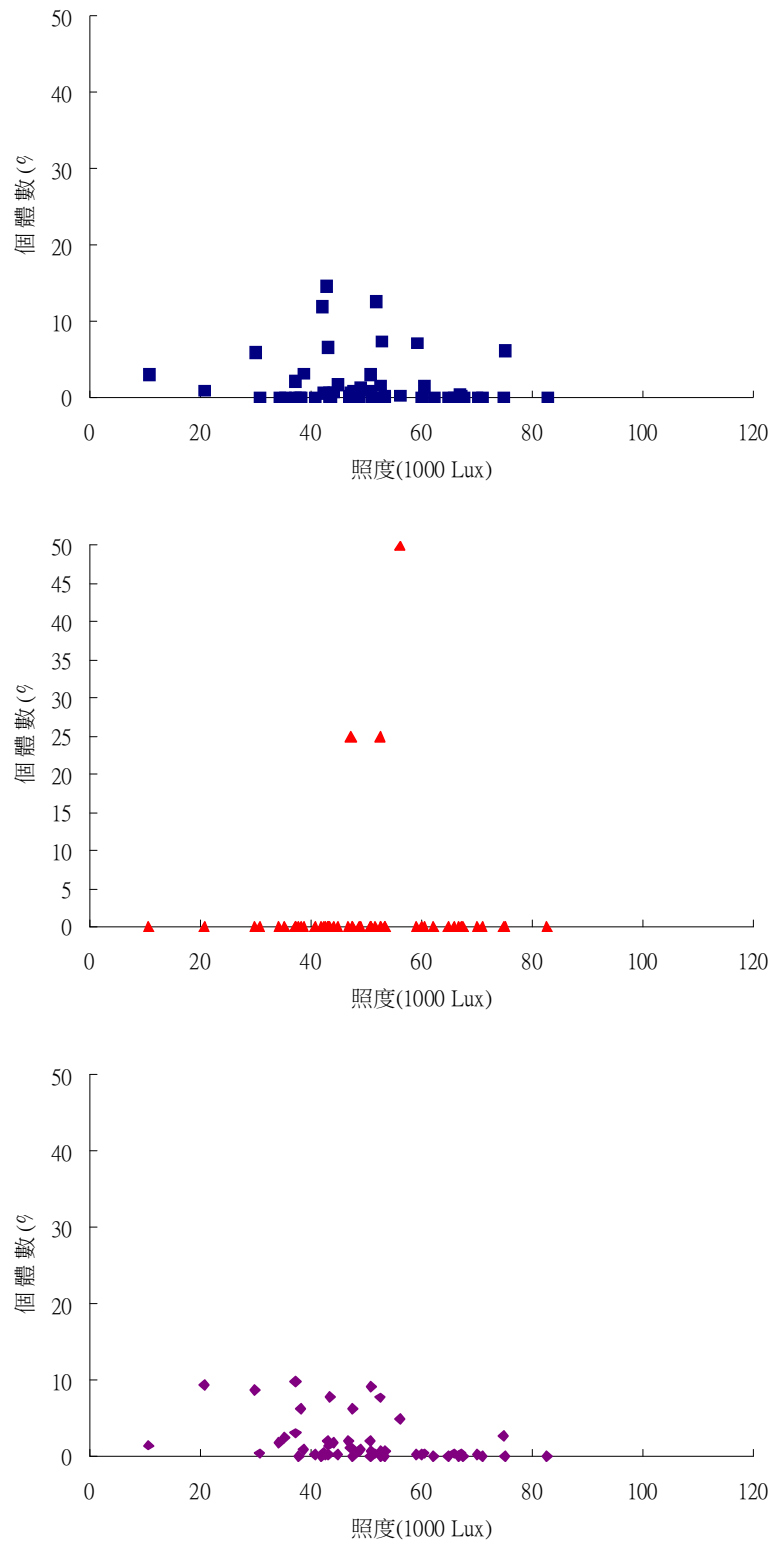


圖 9. 向天池照度對鰓足類動物數量分布的影響

(j) P2 積水期第 26 天 (n=52) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

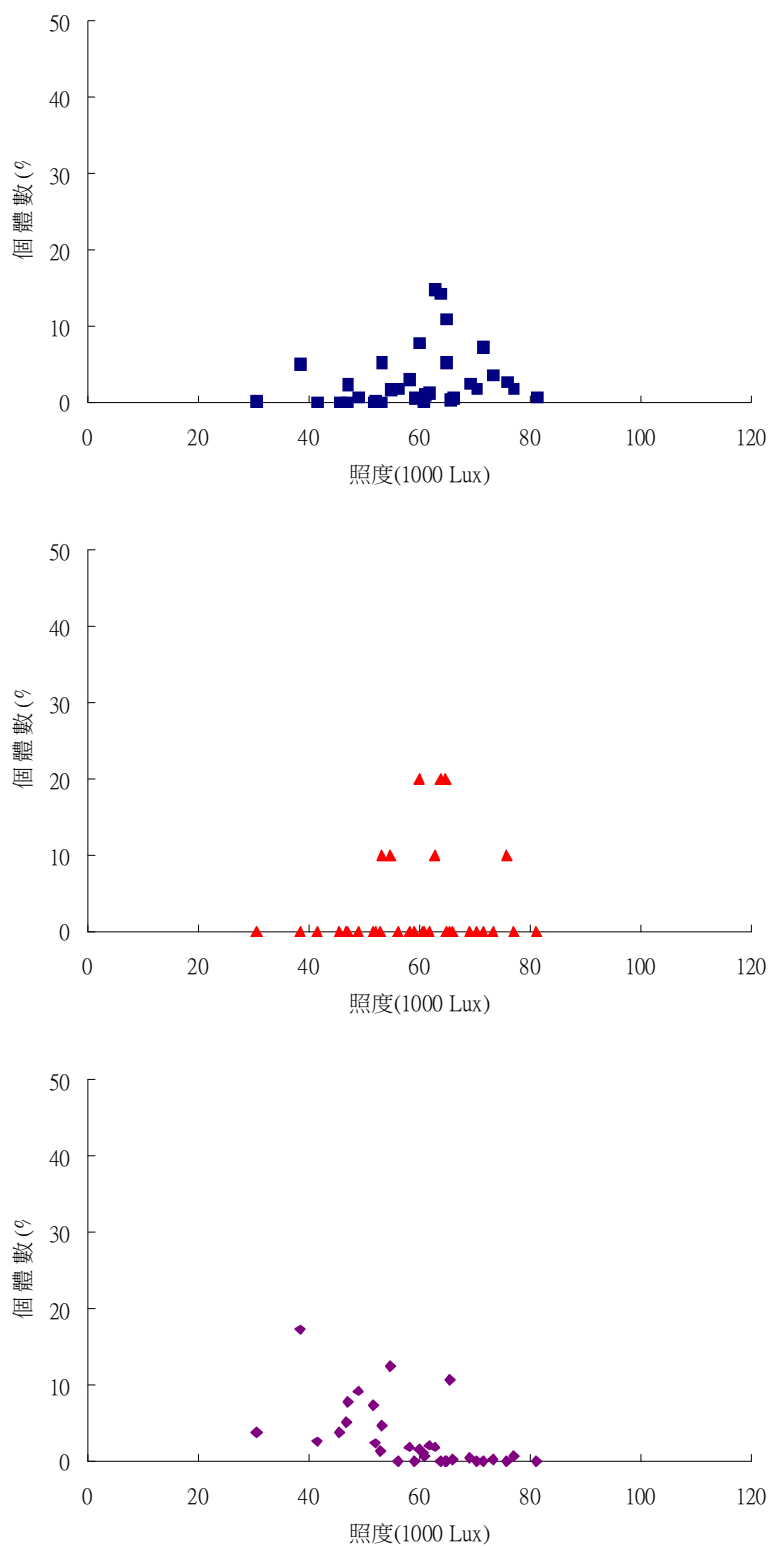


圖 9. 向天池照度對總足類動物數量分布的影響

(k) P2 積水期第 28 天 (n=32) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

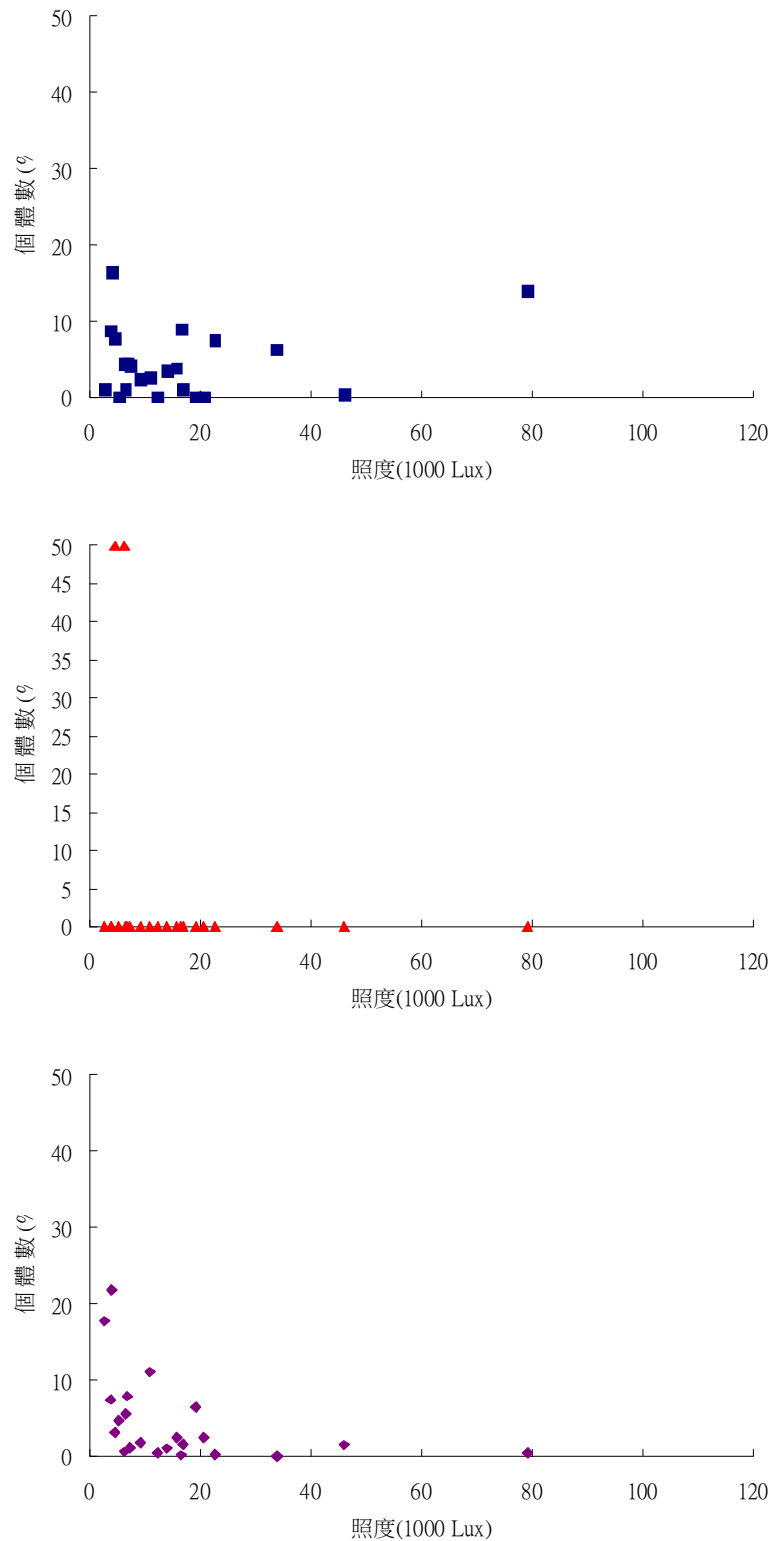


圖 9. 向天池照度對鰓足類動物數量分布的影響

(I) P2 積水期第 29 天 (n=22) (■湖沼枝額蟲 ▲真湖蚌蟲 ●貓眼蚌蟲)

第三節 食性

依據今年仔細的觀察，確認湖沼枝額蟲在日常仰泳移動時，會濾食池水中的浮游性藻類和菌類，而真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲則常拍動雙瓣型的頭胸甲來刮取池底的附著性藻類和菌類，為濾食性或刮食性。

我們在以培養小球藻萃取液（綠寶生物科技）125 mg/L 時發現，小球藻萃取液呈現綠色懸浮液，容器底部可見些許顆粒較大的沉澱物。我們隨機吸取部分萃取液，分別餵養湖沼枝額蟲和真湖蚌蟲小球藻萃取液後，比較兩者的腸道，可見湖沼枝額蟲腸道中的食團較小，而真湖蚌蟲腸道中的食團較大（data not shown）。由此可見湖沼枝額蟲可能濾食溶液中懸浮的小顆粒，因此腸道中的食團較小；而真湖蚌蟲除了可濾食懸浮的小顆粒之外，還可刮食沉於底部的大顆粒，因此腸道中的食團較大。

經由螢光顯微鏡之觀察，檢視三種腸道內的食物種類。我們發現，湖沼枝額蟲的腸道中有許多浮游性藻類，包括小球藻（*Chlorella*）（圖 10(a)）和新月藻（*Closterium*）（圖 10(b)）；另外，也發現若干片段的絲藻（*Ulothrix*）（圖 10(c)），推測為池水中斷裂且漂浮的絲藻。實驗室中，偶見人工孵育的湖沼枝額蟲會進入絲藻密集區，但多半被絲藻纏繞而死。真湖蚌蟲腸道中可看見許多小球藻（*Chlorella*）（圖 11(a)）。另外，牠們也擅長利用頭胸甲的開閉，刮取附著性藻類，包括多細胞絲狀型藻類和藍綠菌，例如絲藻（*Ulothrix*）（圖 11(c)）和顫藻（*Oscillatoria*）（圖 11(b)）。真湖蚌蟲的頭胸甲上有許多紋路，稱為生長線（growth line），為其蛻變（molting）的痕跡，年齡較大的成體，生長線較多，顯微鏡下可見其生長線上殘留的顫藻也愈多。貓眼蚌蟲所攝取的皆為小球藻（*Chlorella*）（圖 12）。貓眼蚌蟲雖然和真湖蚌蟲一樣具有雙瓣型的頭胸甲，亦可藉由拍動而游泳，

並且有刮食的行為，但腸道中並無發現絲狀型藻類；其頭胸甲不具生長線，也沒有殘留的絲狀藻。



圖 10. 湖沼枝額蟲攝取的藻類 (a)小球藻 (b)新月藻 (c)絲藻

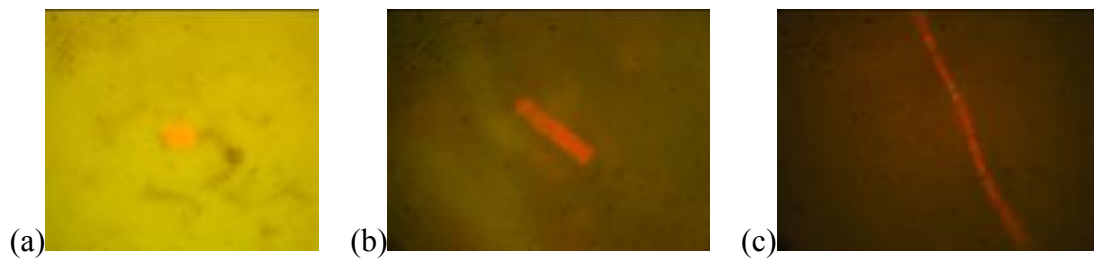


圖 11. 真湖蜉蟲攝取的藻類 (a)小球藻 (b)顫藻 (c)絲藻



圖 12. 貓眼蜉蟲攝取的藻類 (小球藻)

第四章 討論

第一節 生長、族群動態與生殖模式

向天池水的形成與維持期間長短，端賴颱風帶來的豪雨，其今年變化之不確定性與過去的紀錄類似^{1, 2}。今年（2008年）7~8月的P1積水期僅維持八天，無法讓池中的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲發育至成熟階段，因此這一世代（cohort）全部滅絕。今年（2008年）9~10月的P2積水期因強烈颱風的豪雨，加上連續兩次颱風入侵，使得池水維持長達三十三天，池中三種鰓足類動物皆得以順利完成其生活史發育。在這種乾濕無常的水池中，為適應變動的環境，這三種鰓足類動物經長時間的演化，可能已各自發展出特殊的生活史策略，包括成長曲線模式、性別形式、性別比例和生殖方式。為了減少可能存在的種間競爭，三種鰓足類動物如何在共域環境中，達成區隔資源與分配，亦是亟待求證的問題。

在成長模式中，因P2積水期間長，我們再度確認過去所發現野外的「未定成長模式」確實存在湖沼枝額蟲的生活史中^{1, 2}：個體的成長發生於多個階段，個體在每一次產卵前皆出現快速成長的現象，而在產卵期間，個體的成長停止；相反的，真湖蚌蟲的成長模式呈現典型的S型成長，即「有限成長模式」³，個體僅在達成性成熟前快速的成長，而達成性成熟後，成長即停止，一直到壽命結束，並未因為積水期的延長，而有第二個快速成長的階段。

隨著積水期的延續，池水會逐漸消退、減少，此現象會迫使鰓足類動物不得

¹林曜松, and 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, 台北市.

²周蓮香, and 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. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

³周蓮香, 黃婉萍, and 黃祥麟. 2006. 陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

不退居愈見狹窄之生存水域，應可導致密度增加，因此我們必須設法估算全池的族群量，來瞭解其生存曲線之型式；但密度增加不一定意謂族群個體數增加，因此必須乘上池水總體積以校正，而密度與族群量的逐日動態也可能有所不同。由密度與族群量的逐日追蹤，可以探索各種鰓足類動物的孵化新個體加入池中的時間模式。我們發現貓眼蚌蟲的族群變動有兩個高峰，換言之，本種可能有分批孵化、分批加入池水族群的現象，然而真湖蚌蟲則無分批加入現象，而是呈現穩定平滑下降曲線，亦即一次孵化一批，隨時不斷的死亡移出，族群量穩定下降。Hildrew (1985)、Mura (2001)、Saengphan et al. (2005)、Ann et al. (2006)也曾描述其他無甲目湖沼枝額蟲種類的休眠卵非同步孵化現象^{1, 2, 3, 4}，分批孵化的好處在於可以避免不利環境導致之滅絕風險(如P1 積水期過短)，讓族群仍舊有部分休眠卵庫，可以等待下一次適當的環境，完成其生命週期，並補充底土中的休眠卵庫數量。

由族群量我們發現湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的生存曲線均屬於第一型 (Type I)：存活率隨著生長時間而呈指數性減少，即幼體時的存活率偏低，到成體時存活率達到穩定。然而，貓眼蚌蟲的生存曲線尚未清楚，因為在實驗室培養中，目前還沒有辦法成功孵育出貓眼蚌蟲，僅有極少數幾次觀察到貓眼蚌蟲的出現。不過，貓眼蚌蟲的出現時間稍晚，且似有連續性孵化的現象，若從休眠卵可能有連續性孵化的觀點，貓眼蚌蟲的族群量難有穩定趨勢，會隨每日孵化率高低而波動。

¹ 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. *J. Anim. Ecol.* **54**:99-110.

² Mura, G. 2001. Life history strategy of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in Mediterranean temporary mountain pools. *Hydrobiologia* **462**:145-156.

³ Saengphan, N., R. J. Shiel, and L.-O. Sanoamuang. 2005. The cyst hatching pattern of the Thai Fairy Shrimp, *Branchinella thailandensis* Sanoamuang, Saengphan & Murugan, 2002 (Anostraca) *Crustaceana* **78**:513-523.

⁴ Ann Hulsmans, S. B., K. Moreau, B. J. Riddoch, L. D. Meester, and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* **571**:123-132.

在P1 積水期中，由於積水維持的時間太短，僅有三天採樣資料，難以判定湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲兩種族群波動模式。在P2 積水期中，池水維持時間長達三十三天：在第一波降雨生成的池水完全乾涸之前，又有第二波降雨使得池水再度增加，故湖沼枝額蟲與貓眼蚌蟲族群的平均密度呈現先增加、再減少、而後再增加的趨勢，反映了相對於池水總體積變化的現象，然而真湖蚌蟲族群在本次積水期中，一開始的平均密度就不高，並隨著積水的延續而逐漸減少，到幾乎為零。不同於湖沼枝額蟲，真湖蚌蟲族群的平均密度沒有隨著積水減少而呈現增加的趨勢，應是族群量也隨著時間延續而逐漸減少，抵銷了因生存空間減少而可能導致的密度增加效應。至於族群量的估計，黃祥麟 and 周蓮香 (2005)指出，湖沼枝額蟲族群量的變化，呈現指數性減少¹。但是在本研究中，只有真湖蚌蟲的估計族群量呈現指數性減少之趨勢，而湖沼枝額蟲與貓眼蚌蟲則有相當程度的波動。真湖蚌蟲族群量的變動，與人工孵育下觀察到的第一型生存曲線相吻合。從貓眼蚌蟲的族群量變動中，我們發現貓眼蚌蟲有第二個世代的個體孵化，野外採樣的結果也同樣反應此現象，證實了貓眼蚌蟲採用連續性孵化策略。若就湖沼枝額蟲的族群量變動趨勢而言，本種似乎有第二個世代的個體出現，然而我們並未在野外採集到任何新孵化的個體，因此，我們認為應該是湖沼枝額蟲在不同採樣點間分佈數量的變異 (variation) 較大，使得每日調查得到的平均密度估算有較大的變異，導致由平均密度推算之族群量也產生較大幅度的波動。若湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲的生存曲線無誤，均為第一型，加上本次積水期內，我們並未在野外觀察到這兩種新孵化個體的出現，則可以判斷本次積水期中，只有真湖蚌蟲的估算族群量變化是較準確的。若貓眼蚌蟲確實是採取連續性孵化的策略，則本種的族群

¹黃祥麟, and 周蓮香. 2005. 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, 台北市.

量波動就能夠被合理解釋，只有湖沼枝額蟲的族群量變動未被準確估計。導致族群量估算產生偏差的可能原因有：(1)採樣誤差；(2)空間分布極度不均勻。以浮游生物網進行採樣時，由於會先靜待 30 秒以上，以期能減少對湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲的擾動，且並未觀察到這三種總足類動物對浮游生物網有任何迴避行為，因此我們判斷採樣應不至於影響總足類群聚的分布。湖沼枝額蟲與貓眼蚌蟲可能在某些調查日時，特別集中在某些採樣點或是非採樣點的區域，使得計算之族群平均密度沒有確實的反應野外實際族群密度；未來若欲進行野外族群量調查，應該減少採樣點間距離，並增加採樣點數目，以期能更精確的計算族群平均密度，並進一步獲得更精確的族群量估計值。

在黃祥麟 and 周蓮香 (2005)的研究發現湖沼枝額蟲的族群量估計最高可達 6.13×10^7 (隻)，最低亦有 1.72×10^7 (隻)，平均為 3.49×10^7 (隻)，然而在本研究中，湖沼枝額蟲的族群量估計最多達 4.27×10^4 (隻)，與 2005 年的平均族群量 3.49×10^7 (隻) 相比，相差了將近 10^3 倍。為何湖沼枝額蟲的族群量在不同年間有如此大的變異？在 2005 年時，池水形成時間均在五月中到九月初的夏季之內，然而在本研究進行時，池水生成時間除了在七月底有短暫的 P1 積水期(維持八天)以外，P2 積水期則是在九月中以後，此時已進入秋季，可能因為池水溫度較低，使得湖沼枝額蟲孵化的個體數量較少、族群量也相對較低。往後應持續注意不同年間、不同季節的積水期，以瞭解是否有夏季族群量較高，而秋季之後族群量較低的現象。

本年度調查中，我們首度了解湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的性別形式、性別比例和生殖方式。湖沼枝額蟲和貓眼蚌蟲的性別形式相同，皆為雌雄異體型，其族群皆由雄性個體和雌性個體所組成，但兩物種的性別比例不同。湖沼

枝額蟲的性別比例為 0.57，族群中雄性個體數較雌性個體數多。貓眼蚌蟲的性別比例為 0.18，族群中雄性個體數明顯較雌性個體數少。一般而言，雄性個體數多，族群的遺傳多樣性較高；而雌性個體數多，可產生的子代個體數較多，以確保物種延續。我們由野外調查和人工孵育的實驗中發現，貓眼蚌蟲通常最晚出現，即孵化所需的時間最久，最難孵化。或許因為如此，貓眼蚌蟲需要高比例的雌性個體，以便進行有性生殖，產生足量的子代，以確保物種的延續。

另外，不同於前兩物種，真湖蚌蟲的性別形式為動物界中罕見的雄暨同體型（androdioecy），族群由雄性個體和雌雄同體（hermaphrodite）所組成，其中雄性個體數很少，性別比例僅 0.02。如此一來，族群中大部分為雌雄同體，可產生大量的子代，以確保族群遺傳。同時，真湖蚌蟲的有性生殖必須由雄性個體和雌雄同體進行異體受精而完成，未見發生於兩隻雌雄同體之間，以免造成遺傳多樣性下降，稱為近交衰退（inbreeding depression）。

湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲展現不同的生殖策略，其孵化、生長、發育和成熟的速率不同，各族群大量出現的時間有先後之別，這應可提供為一種區位分化的證據。

第二節 空間分布與光照的關係

我們在實驗室的設備下，照度在 10,000~20,000 Lux 的範圍內，在此範圍內，不論湖沼枝額蟲及真湖蚌蟲均會朝高光照區域聚集，表示至少在這個範圍的照度內，湖沼枝額蟲與真湖蚌蟲均會表現出顯著的正向趨光性；而在野外調查時，光照度範圍從 0~100,000 Lux，大多在在 10,000~80,000 Lux 之間，我們卻未能證明三種鰓足類動物對照度有所偏好趨勢。因此我們認為，牠們可能僅有在某個特定

照度範圍內 (20,000 Lux)，個體會傾向分布在高照度的區域，表現出正趨光性；然而當環境照度高於或低於此範圍時，則可能不會表現出特定的光趨性。因此光照存在一個最適範圍 (Optimal range)，超過此值後，光照對其趨性的影響可能就不再顯著，而由其他替代因子決定，這些替代的因子也值得進一步的研究探討。

然而由野外調查的資料來看，湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲所偏好的微棲地光照環境雖然相當接近，卻有明確的生態區位分化，且此分區現象逐日變化，沒有穩定的領域 (territory)。由於我們每個調查天進行採樣的時間均非常一致，若有陽光照射，光線入射向天池的角度應也會一致，因此向天池白天光度變異似乎無關於三種鰓足類動物的區位分布，故光照強弱在閾值以上時應不是直接影響湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲空間分布狀況的因子。

如果光照不是造成湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲在向天池中空間利用分化的主要因子，其他的因子可能會是哪些？在周蓮香 et al. (2006)的研究中，紀錄到真湖蚌蟲在不同溫度下有不同的生長速率，是否因為向天池在不同區域的水溫差異，提供湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲各自選擇適合溫度的機會，而導致區位分化？在一些針對浮游性動植物的每日垂直移動之研究文獻中提到，諸如食物分布¹、最低溶氧層²、掠食者^{3, 4, 5, 6}等，都是影響浮游性動物分布狀況的因子。

¹ Ohman, M. D. 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.* **60**:257-281.

² Ciraless-Hernández, M. I., R. Schwamborn, M. Graco, P. Ayón, H.-J. Hirche, and M. Wolff. 2008. Zooplankton vertical distribution and migration off central Peru in relation to the oxygen minimum layer. *Helgoland Marine Research* **62**:85-100.

³ Ohman, M. D., B. W. Frost, and E. B. Cohen. 1983. Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators. *Science* **220**:1404-1407.

⁴ Neill, W. E. 1992. Population variation in the ontogeny of predator-induced vertical migration of copepods. *Nature* **356**:54-57.

⁵ Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* **503**:163-170.

⁶ Irigoien, X., D. V. P. Conway², and R. P. Harris. 2004. Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **267**:85-97.

雖然本研究在野外及實驗室孵育的觀察中，記錄到似乎不同的光趨性模式，然而我們不能排除光照強弱是否藉由影響藻類分布狀況，進而間接影響鰓足類動物的分布？另外，在本研究中我們並未對水體中，不同深度、不同區域的溶氧量等其他環境因子進行調查，也是在未來的研究中需著手加強的。

第三節 食性

藻類和藍綠菌為水池中的基礎生產者，其種類與數量，會影響個體成長、族群大小、及群聚結構。人工孵育實驗中，我們發現水體早期顏色較淡，主要為浮游性的單細胞藻類，例如小球藻 (*Chlorella*)。中期水體顏色逐漸加深，呈綠色或黃褐色。綠色的水體主要由綠藻所構成，包括小球藻和團藻 (*Volvox*)；黃褐色的水體主要由金黃藻所構成，特別是矽藻 (*Diatom*)。後期水體顏色更深，常見飼養箱底部或側壁有固著性綠藻，主要為絲藻 (*Ulothrix*)。若干環境因子會影響藻類的生長，例如光度、溫度、溶氧量等，因此，未來研究中，宜嚴格監控這些環境因子，並確定藻種及數量，以系統化進行湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的人工孵育實驗。

湖沼枝額蟲主要以濾食的方式攝取藻類、藍綠菌和碎屑等^{1, 2}，水體中的浮游生物和漂浮顆粒可隨水流進入口器和腸道中。真湖蚌蟲的食性在三種鰓足類動物中，似乎是最廣的。常見牠們拍動雙瓣型的頭胸甲，除了協助游泳之外，還可擺動水流，進行濾食，並刮取附著物上的藻類、藍綠菌和碎屑，兼具濾食性和刮食性。貓眼蚌蟲和真湖蚌蟲一樣，可濾食及刮食，然而牠們在三種鰓足類動物中，

¹ Bernice, R. 1971. Food, Feeding and digestion in *Streptocephalus dichotomus* Baird (Crustacea: Anostraca). *Hydrobiologia* **38**:507-520.

² Mertens, J., N. Munuswamy, C. D. Walsche, and H. J. Dumont. 1990. On predatory tendencies in the feeding ecology of the fairy shrimp *Streptocephalus proboscideus* (Frauenfeld, 1873) (Crustacea : Anostraca). *Hydrobiologia* **198**:119-123.

個體最小，所攝取的藻類也很小。實驗結果顯示，湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的腸道內含物確實不盡相同，牠們利用攝食構造的差異，表現不同的攝食方式和取食偏好，以減少彼此間的資源競爭，即藉由生態區位分化（Niche differentiation）而共域且共存。

本研究首次應用螢光顯微鏡來觀察向天池鰓足動物腸道中的藻類，所調查的樣本來自 2008 年 9~10 月的 P2 積水期，希望日後持續調查，以全面了解向天池鰓足類動物在不同季節或環境條件下的食性。

同時，有關湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲之食用藻類的鑑定，我們將這些鰓足類動物直接壓平，製成玻片標本後，置於螢光顯微鏡下觀察。由於腸道內含物很多，拍攝所見的藻類，解析度有限。同時，有些藻類可能附著於體表，並非在腸道之內，未必為其攝食所得。因此，未來將進行顯微解剖，將湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲的腸道取出來，分離其中的藻類，再於螢光顯微鏡下觀察，以期改善解析度，有助藻類鑑定。

此外，向天池形成之初，常見許多蝌蚪伴隨著這三種鰓足類動物同時出現。依據文獻資料，有些蝌蚪會攝取池水中的藻類或植物，有些蝌蚪會掠食水中的無脊椎動物^{1, 2}。雖然池中的蝌蚪可能扮演著潛在掠食者的角色，但是蝌蚪的密度變化一如湖沼枝額蟲或真湖蚌蟲，直到積水的末期才達到極高的程度^{3 4}，而湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲與貓眼蚌蟲的空間分化，早在池水豐沛、族群密度尚低時即以出現，即便蝌蚪可能為其潛在掠食者，亦非造成其在空間上出現分化的主要因

¹ Briinmark, C., S. D. Rundle, and A. Erlandsson. 1991. Interactions between freshwater snails and tadpoles: competition and facilitation. *Oecologia* **87**:8-18.

² Degani, G. 1986. Growth and behavior of six species of amphibian larvae in a winter pond in Israel. *Hydrobiologia* **140**:5-10.

³ 周蓮香, and 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. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.

⁴ 黃祥麟, and 周蓮香. 2005. 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, 台北市.

子。因此，由以上敘述，對於這三種鰓足類動物在空間上的分布，我們基本上排除了掠食者的影響。

最後，Ohman (1990)指出，食物在水體中的分布模式，也會影響浮游動物的垂直分布。向天池的三種鰓足類動物或許由於光度或溫度等環境因子的差異，導致藻類和藍綠菌的族群密度與空間分布不均勻，間接造成生態區位分化之現象，值得未來逐一探討。

第四節 建議

一、立即可行的建議—陽明山向天池的保育策略

陽明山的向天池是台北市民假日登山旅遊的熱門景點，承受極大的旅遊壓力。當池水乾涸後，常見許多善男信女在池心大石頭處燒香膜拜，雖然目前尚未證實向天池蚌蟲為台灣特有的生物，但焚燒金紙的結果，仍會造成向天池蚌蟲承受水質污染的隱憂，建議應有所規範。此外，若干遊客會在池水中洗手或游泳，有些遊客還會帶走池中的鰓足類動物，是否造成湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲等物種外移至他處，甚至影響其族群大小及群聚關係，需要進一步了解及預防。

二、中長期建議—學術價值與未來展望

陽明山向天池的湖沼枝額蟲、真湖蚌蟲和貓眼蚌蟲由於生活史短，且容易觀察，是研究胚胎發育、親緣地理和生物演化的良好教材。尤其，這三種鰓足類動物之成長模式與生殖策略皆不相同，適合探討物種之間生態區位分化與競爭共存的機制，在學術價值上極富潛力。

參考文獻

- Ann Hulsmans, S. B., K. Moreau, B. J. Riddoch, L. D. Meester, and L. Brendonck. 2006. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* **571**:123-132.
- Bernice, R. 1971. Food, Feeding and digestion in *Strptocephalus dichotomus* Baird (Crustacea: Anostraca). *Hydrobiologia* **38**:507-520.
- Briinmark, C., S. D. Rundle, and A. Erlandsson. 1991. Interactions between freshwater snails and tadpoles: competition and facilitation. *Oecologia* **87**:8-18.
- Criales-Hernández, M. I., R. Schwamborn, M. Graco, P. Ayón, H.-J. Hirche, and M. Wolff. 2008. Zooplankton vertical distribution and migration off central Peru in relation to the oxygen minimum layer. *Helgoland Marine Research* **62**:85-100.
- Degani, G. 1986. Growth and behavior of six species of amphibian larvae in a winter pond in Israel. *Hydrobiologia* **140**:5-10.
- Eder, E., S. Richter, R. Gottwald, and W. Hödl. 2000. First record of *Limnadia lenticularis* males in Europe (Branchiopoda: Conchostaca). *J. Crust. Biol.* **20**:657-662.
- Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* **503**:163-170.
- 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. *J. Anim. Ecol.* **54**:99-110.
- Irigoien, X., D. V. P. Conway², and R. P. Harris. 2004. Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **267**:85-97.
- Johan Mertens, N. M., C. D. Walsche, and H. J. Dumont. 1990. On predatory tendencies in the feeding ecology of the fairy shrimp *Streptocephalus proboscideus* (Frauenfeld, 1873) (Crustacea: Anostraca). *Hydrobiologia* **198**:119-123.
- Martin, J. W., B. E. Felgenhauer, and L. G. Abele. 1986. Redescription of the clam shrimp *Lynceus gracilicornis* (Packard) (Branchiopoda, Conchostraca, Lynceidae) from Florida, with notes on its biology. Pages 221-232 *in* *Zoologica Scripta*.
- Mertens, J., N. Munuswamy, C. D. Walsche, and H. J. Dumont. 1990. On predatory

- tendencies in the feeding ecology of the fairy shrimp *Streptocephalus proboscideus* (Frauenfeld, 1873) (Crustacea : Anostraca). *Hydrobiologia* **198**:119-123.
- Mura, G. 2001. Life history strategy of *Chirocephalus ruffoi* (Crustacea, Anostraca) in Mediterranean temporary mountain pools. *Hydrobiologia* **462**:145-156.
- Neill, W. E. 1992. Population variation in the ontogeny of predator-induced vertical migration of copepods. *Nature* **356**:54-57.
- Ohman, M. D. 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.* **60**:257-281.
- Ohman, M. D., B. W. Frost, and E. B. Cohen. 1983. Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators. *Science* **220**:1404-1407.
- Olesen, J. 2005. Larval development of *Lynceus brachyurus* (Crustacea, Branchiopoda, Laevicaudata): redescription of unusual crustacean nauplii, with special attention to the molt between last nauplius and first juvenile. *J. Morphol.* **264**:131-148.
- Olesen, J., and M. J. Grygier. 2003. Larval development of Japanese "conchostracans": part 1, larval development of *Eulimnadia braueriana* (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata, Limnadiidae) compared to that of other limnadiids. *Acta Zoologica (Stockholm)* **84**:41-61.
- Saengphan, N., R. J. Shiel, and L.-O. Sanoamuang. 2005. The cyst hatching pattern of the Thai Fairy Shrimp, *Branchinella thailandensis* Sanoamuang, Saengphan & Murugan, 2002 (Anostraca) *Crustaceana* **78**:513-523.
- Weeks, S. C. 2004. Levels of inbreeding depression over seven generations of selfing in the androdioecious clam shrimp, *Eulimnadia texana*. *J. Evol Biol* **17**:475-484.
- 周蓮香, and 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. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.
- 周蓮香, 黃婉萍, and 黃祥麟. 2006. 陽明山國家公園向天池蚌蟲之分類學鑑定及溫度對其生長速率的影響. 內政部營建署陽明山國家公園管理處, 台北市.
- 林曜松, and 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, 台北市.
- 梁象秋, 方紀祖, and 楊和荃. 1998. *Aquatic biology 水生生物學—形態與分類*. 水產出版社, 台北市.
- 黃祥麟, and 周蓮香. 2005. 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, 台北市.

(附錄)



照片 1. P2 積水期 (初期)



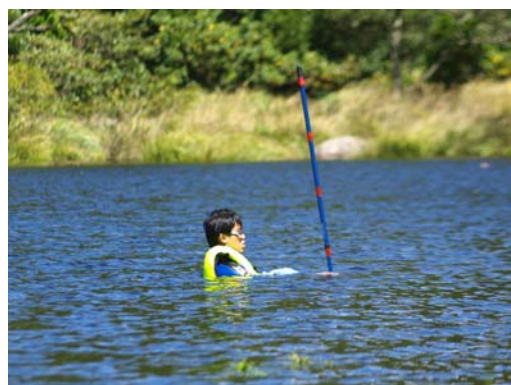
照片 2. P2 積水期 (中期, 2008/10/6)



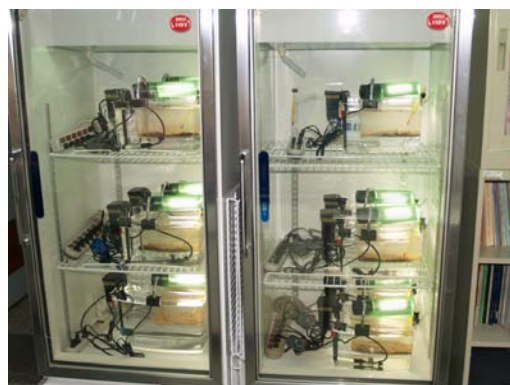
照片 3. P2 積水期 (末期)



照片 4. 向天池中的湖沼枝額蟲



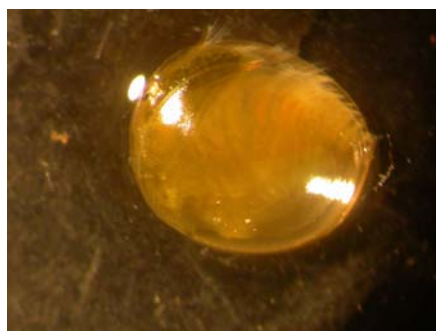
照片 5. 野外調查工作



照片 6. 人工孵育實驗



照片 7. 真湖蚌蟲



照片 8. 貓眼蚌蟲

書名：陽明山國家公園向天池總足類動物的
群聚生態研究
著者：周蓮香、黃婉萍、王俊傑
出版機關：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：中華民國九十七年十二月
版次：初版
工本費：新台幣100元整