



如果華萊士來臺灣—— 談梭德氏蛙的地理變異與演化

Alfred Russel Wallace Might Have Been Amazed by the Geographical Variation
of *Rana sauteri* If He Had Ever Visited Taiwan

周文豪 國立自然科學博物館

Chou, Wen-hao National Museum of Natural Science

英國自然學者華萊士(Alfred Russel Wallace)在十九世紀東來，足跡遍佈馬來群島，曾前後在那兒停留八年。相對於英倫，臺灣近在咫尺卻沒來過，算是過門不入。

雖然沒來過臺灣，華萊士在他的巨著《Island Life》裡，卻能對臺灣多所著墨，特別用「Formosa, or the "Beautiful"」來推崇。然而，他對臺灣動物相的認識，全賴斯文豪(Robert Swinhoe)的文獻資料。

沒到過臺灣，從他的筆調推測，相信是華萊士先生的遺憾。其實，十九世紀的臺灣也是許多自然學友心中的 *terra incognita*，意指「未知的領域」。我就一直想問華萊士先生：如果您來到臺灣，您對臺灣的生物地理會有何新的看法？

「臺灣的哺乳類相與印度或馬來物種是多麼近似或相關，而不是中國物種。」華萊士在《Island Life》中這麼認為。

的確，臺灣特有的獼猴在親緣上與印緬的恆河猴相近，而不是中國的獼猴。

華萊士也推論：當白鼻心、小鼯鼠、水鹿、長鬃山羊、白面鼯鼠、雲豹等或其祖先，必然曾經倘佯在中國、喜馬拉雅、中印、馬來、臺灣和日本等地區，然而在後來的日子裡，這些物種在中國消失了。

在列出43種臺灣鳥類名錄後，華萊士接著寫道：「半數的臺灣特有鳥類的近親分布在遙遠的喜馬拉

雅、南印度、馬來群島、或日本，而不在鄰近的亞洲大陸。」又說：「14種特有種鳥類都有喜馬拉雅近親，其中6種所歸的屬(genera)尚未見於中國。」

我們也知道，分析動物相的生物地理，僅依賴十九世紀單一個人的數據，那是不足的；何況，只在哺乳類與鳥類上考量，更顯得偏頗。哺乳類與鳥類都是相對較具遷移力的族類，若加上遷移力較弱的兩棲爬行類來看，恐怕我們對動物相的生物地理面貌，會有不同的理解。以臺灣原生32種蛙類為例，分屬6科10屬，除了溪樹蛙屬(Genus *Buergeria*)未見於大陸之外，其餘都可見於大陸東南沿海省份。以物種而言，臺灣有44%見於福建；反之，有33%福建物種見於臺灣，這是與臺灣相似度最高的地區(估且不算琉球群島)，這個現象無法否認臺灣在生物地理上與亞洲大陸的緊鄰地區關係密切。

表面上，從物種的相似性僅能粗略地說明兩獨立地區的關係性，然而演化學家常要追根究底的是「為什麼會有這樣的相似性？或者，為什麼兩相鄰近的隔離地區，會有一定程度的非相似性？」

非相似的部分涵蓋了華萊士所謂的大陸性島嶼上的動物特殊性(zoological peculiarities)。以當代的辭彙來說，就是特有性(endemity)。

華萊士表示，許多物種在其分佈範圍內彰顯出明確的地方變異，如果鄰近族群無法持續交流，地方



圖1 臺灣梭德氏蛙 *Rana sauteri*



圖2 梭德氏蛙蝌蚪的口盤與腹部吸盤



圖3 黑蹼樹蛙 *Rhacophorus nigropalmatus* Wallace's Flying Frog 指趾間發達的蹼有如滑翔壁虎的蹼，是趨同演化。(取自華萊士的 *The Malay Archipelago*)

變異很快就形成二個親緣相近的物種。這種案例所在皆有，甚為普遍；往往在不連續分佈的狀態下，一個母種可分裂成二個不同的品種或新的物種，這兩種有時就分別分佈在大陸與附近島嶼上。

是的，臺灣海峽往往就是那造成不連續分佈的元素。以致於，臺灣有三分之一的特有種蛙類。

華萊士也認為：「島嶼往往比大陸更能保存那未改變的物種，可能島嶼上的競爭較少。」言下之意，若以蛙來論，臺灣特有種蛙類的姊妹種都在大陸鄰近地區滅絕了，而且自從來到臺灣後，就不再改變或少變！是這樣嗎？

恐怕未必，臺灣梭德氏蛙（圖1）是我所見過變異最複雜的臺灣特有種林蛙，而且在「臺灣」上就有亞種或種的分化！這兒必須提醒一件事，歷史上的臺灣在輪廓上是多變的，甚至有可能不是島嶼，這樣的變化與生物的演化應是息息相關。

1909年，梭德氏蛙最先發現於臺南縣關仔嶺。後來，陸續在大陸與越南發現的亞種 *R. s. johnsi* 都被認為是獨立種，也非梭德氏蛙的姊妹群，看起來梭德氏蛙應是臺灣的特有種，也可用來檢驗是否為華萊士所謂保留了較多祖徵的林蛙。

梭德氏蛙在臺灣的分布廣泛，主要發現於全島的丘陵及高山地區，分布高度可達3500公尺。自二十世紀初被發現以來，其自然史一直被專家學者所忽

略，直到八〇年代日本學者倉本 滿才和臺大王慶讓與于宏燦共同揭露其生活史和生態習性。倉本等人描述阿里山（嘉義縣，海拔2200公尺）的梭德氏蛙蝌蚪，略以：身體低矮，口盤大而有多列的唇齒，腹部有吸盤，尾肌壯碩，尾鰭低矮，是適應溪澗生態典型的腹吸型（*gastromyzophorus* type）蝌蚪（圖2）。梭德氏蛙的成體形態與一般林蛙甚為相似，然而蝌蚪的形態特徵卻未見於任何大陸的林蛙蝌蚪；基本上，已約略看出梭德氏蛙蝌蚪並未保留較多的祖徵，反而在適應溪澗激流的過程中留下許多衍徵。

拜讀倉本等人的論文時，我對梭德氏蛙腹吸型的蝌蚪產生莫大的好奇，也與華萊士發現的黑蹼樹蛙產生聯想；梭德氏蛙蝌蚪腹部吸盤之於埔里爬崖鰍，就如同黑蹼樹蛙指趾間發達的蹼之於滑翔壁虎一樣（圖3），都是趨同演化的案例。而臺灣的氣候變異甚鉅，地形亦頗為複雜，對分布廣泛的梭德氏蛙而言，是否可能因地區性的適應而產生形態上複雜的地理變異？當時並無人討論之。另外，尚值得注意的是，倉本等人的雜交實驗已經懷疑阿里山的族群可能是一個隱存種（*cryptic species*）。

再說，當時閱讀論文時我只對梭德氏蛙蝌蚪因適應而擁有獨特形態特徵感到好奇，對於這個特有種是否還有隱存種的存在並不以為意。直到有一天，把關仔嶺和阿里山的梭德氏蛙蝌蚪放在一起比對，



才驚覺其形態實在「差很大」，也興起廣泛比較各地蝌蚪形態變異的意念，企圖以族群地理變異深入評估其種化的問題，並將生物地理學帶入「族群地理」的尺度來探索。

心動之後，我在1990年代展開行動，廣泛調查採集梭德氏蛙的成體與蝌蚪的樣本。在現代載具以及臺灣網狀的山區道路助長之下，我不管在甚麼海拔的山區奔馳，似乎不是甚麼難事。回想華萊士的年代，臺灣山區仍是一片「黑世界」，並非只靠雙腳就哪裡都去得了。

一開始，我的調查採集也不是很順遂，因掌握不了繁殖季，採樣工作吃足了苦頭。一般來說，蝌蚪的樣本比較容易採集，成蛙只在繁殖季才出現。梭德氏蛙是爆炸型的繁殖者，成蛙常頓時大量出現在山區溪岸邊交配，大約一週內全消失得無影無蹤，很難掌握它們的繁殖活動。後來，歸納出高海拔地區（例如大禹嶺，海拔2700公尺）冬季氣溫甚低，甚至下雪，梭德氏蛙在七月繁殖；中低海拔地區（例如嘉義梅山，海拔300公尺），梭德氏蛙在十月晚秋水落時繁殖，難怪鄒族勇士說，看到梭德氏蛙成群在水邊出現時，就表示當年的颱風不再來了。

後來，發現幾乎全年皆可在不同地點看到蝌蚪，我調查過全臺170個地點，幾乎遍佈全臺海拔3300公尺以下山區與丘陵及少數平地，將調查結果標示在地理氣候分區圖上，可比較並推論何種氣候因子侷限梭德氏蛙的分佈。在梭德氏蛙的分佈範圍內，河川所構成的水系與集水區有許多類型的溪流棲境，供成蛙交配繁殖。梭德氏蛙的蝌蚪可見於開闊的山溪（寬約7-8公尺，底多礫岩或卵石，通常有快速的激流或奔流）或林下山澗的激流或奔流，亦見於側流、迴水潭、下蝕潭和壩潭等緩水區，蛙卵通常成團狀黏在淺水處（10-15公分）岩石下方。除了流動水域外，蝌蚪和卵也在海拔2000-2500公尺的高山池塘裡發

現。一般而言，高山池塘水溫低，溶氧量高，尚適合需要高溶氧量溪水的梭德氏蛙蝌蚪棲息。

當密集比較各地採集的梭德氏蛙蝌蚪的外形時，其廣泛的地理變異令人不敢相信。一般而言，蝌蚪的口盤就像QR code一樣（圖2,6），可用作物種鑑定之用，而梭德氏蛙蝌蚪的口盤更具族群間的變異。我選擇幾項明顯的特徵來分析，含上喙型、前連續唇齒列數、前中斷唇齒列數，和後連續唇齒列數。後中斷唇齒列數無變異，不在考量之內。

上喙輪廓的變化令人眼花撩亂。我從一系列的喙緣輪廓變化（圖4）釐出三種上喙的基本類型：（甲）回力棒型（圖4-B）：倒V字形的上喙內緣平直，有細鋸齒，在中央處有一鋸齒狀的括削器。此一類型普遍存在於中央山脈附近，包括東、西兩坡。（乙）深刻型（圖4-D）：上喙具有很大的中央刻痕、彎曲的喙緣及明顯的鋸齒形括削器；喙緣的輪廓略有變化。樣本中大部份具有深刻喙緣的個體發現於北區和高山區邊緣的丘陵地及在中南高山區的中海拔地帶。在這些樣本中，有些只具有深刻上喙，有些則混雜其他兩種喙型之一或其他兩種喙型都同時存在樣本中。（丙）淺刻型（圖4-S）：只在西區的丘陵地，例如：臺中大坑（21，地點編號見圖5）、頭汴坑（22），和嘉義觸口（32）、大埔（34），與臺南關仔嶺（33）、和高雄三民（35）等地，蝌蚪的上喙類似於其他赤蛙的上喙而有一小的中央刻痕。此喙型之鋸齒狀括削器不明顯。圖4-S-a 之上喙只見於三民，部份觸口標本的上喙如圖4-S-c。

蝌蚪的前連續唇齒的列數變異為2—4列，只有來自高山區北部樣本的少數個體具有4列。來自中央山脈附近地區的大部份樣本具有3列前連續唇齒。相對地，丘陵和大部份中海拔（如海拔500-1500公尺）的樣本具有二列前連續唇齒。來自中海拔的樣本具有2或3列前連續唇齒。

前不連續唇齒一如前連續唇齒列，來自中央山脈鄰近地區的樣本傾向有較多對的前不連續唇齒列，大部份個體具有4對齒列；少數來自西部高地和東坡的樣本具有5對。來自西部丘陵的樣本如大坑、頭汴坑、觸口關仔嶺和大埔的所有樣本只具有3對齒列。大部份中海拔個體具有3或4對。

後連續唇齒的數目有很大的差異。從來自西區丘陵樣本的4列唇齒，往東逐漸增加至來自中央山脈附近(包括東、西兩坡)樣本的9列唇齒。多數樣本包含2—3種不同數目的齒列。這種特徵的漸變傾向與其他上述的唇齒列相似。

梭德氏蛙蝌蚪的形態有那麼大的變異，誠屬不尋常，可是進一步納入地理分布數據之後，變異的理路更清楚。綜合以上特徵所作之地理變異的分析，顯示所有樣本可分為三群(圖5)：

第I群：由來自「西區丘陵」的樣本21-22和32-34所構成，其所有個體之上喙為淺刻型，前連續唇齒2列，3對前不連續唇齒列，和4或5列(大多為4列)的後連續唇齒列。

第II群：由樣本12-14, 19-20, 23, 27, 31, 35-37和42構成，其主要特徵為上喙型變異大(主要為深刻型)，唇齒數亦然。若將唇齒列數和上喙型共同組合會使得ii群的變異更趨複雜。

第III群：包括樣本1-11, 15-18, 24-26, 28-30, 38-41和43-44，所有個體的上喙都是「回力棒型」，這些個體都具有3列以上前連續唇齒、99%具4對前不連續唇齒、100%具6列以上(大多7或8列)後連續唇齒，構成一群代表「中央山脈附近的族群」。

注意第I、III群的上喙型乃落在轉型系列上的兩端，且兩者在所討論的唇齒列數上並無重疊。第II群的地理區範圍被認為是介於第I群和第III群的中間地帶，各群間的可能界限可參考圖5，而該分界線由泰安溫泉(13)、溪頭(27)、奮起湖(31)穿過，因

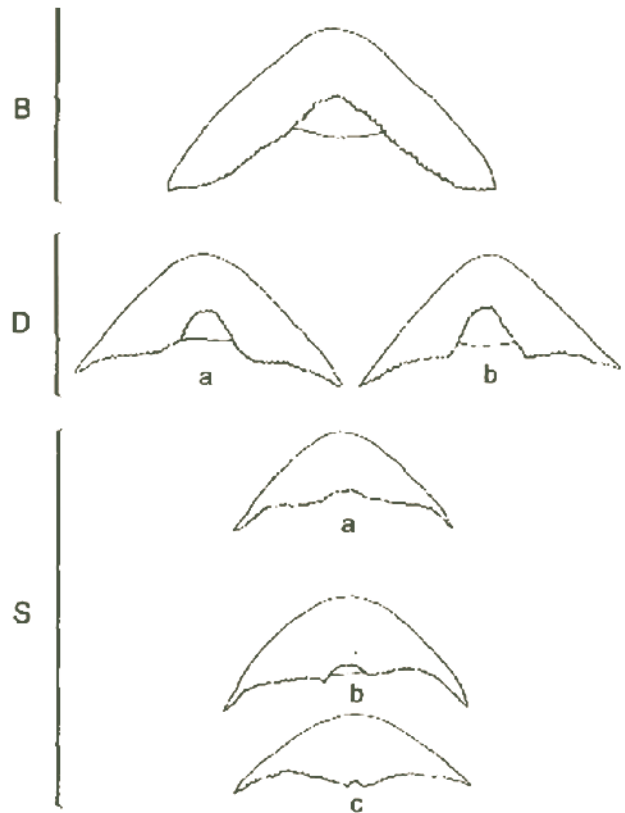


圖4 梭德氏蛙蝌蚪的喙緣輪廓變化



圖5 臺灣梭德氏蛙蝌蚪的地理變異分區圖



為在這些地點都採集到兩種類型的蝌蚪。值得一提的是三民(35)的樣本中具有100%的淺刻型上喙(圖4-S-a)，卻含有12%的4列不連續前唇齒和83%的5列連續後唇齒，因此將三民的樣本歸入第Ⅱ群，其上喙型應是淺刻型和深刻型的中間型。圖6是第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ群蝌蚪口盤的代表型。

在抽絲剝繭之後，蝌蚪口盤的特徵顯現清晰的地理變異類型，我也進一步檢視蝌蚪體型是否有變異，而正準鑑別分析(Canonical Discriminate Analysis)真能清楚的鑑別蝌蚪口盤的三群，僅留少數重疊和誤鑑別率，只是第Ⅰ、Ⅱ群蝌蚪有明顯的重疊。總而言之，第Ⅲ群異於第Ⅰ、Ⅱ群蝌蚪在於「具備較小的眼睛，較寬的口盤，較短的體長，較長的吻—噴水孔距，較長的吸盤和較長的尾」。第Ⅱ群較之於第Ⅰ群有高而窄的身軀、小眼和短的吻—鼻孔距。

兩棲類的地區性分佈取決於牠們對濕度和溫度的忍受度。但對臺灣梭德氏蛙而言，溪流棲地、植被和微氣候(如溫度和降雨量)等因子的綜合，可能限制了牠們在臺灣分佈的範圍。問題是：為甚麼Ⅰ、Ⅱ、

Ⅲ型蝌蚪的分布區呈現由西而東的規律分布類型？頗令人好奇！

播散說(dispersal)與分衍說(vicariance)是生物地理學上解釋生物分布模式的兩大假說，可能是作為生物地理學家的華萊士所未能理解的論述，若拿來討論梭德氏蛙蝌蚪的地理變異，會有甚麼樣的演化故事出現？

Henning 的演進法(Progression Rule)是播散說的理論中心，可解釋梭德氏蛙蝌蚪的地理變異模式。若與第Ⅲ群蝌蚪比較，基於以下兩項理由西區丘陵的第Ⅰ群蝌蚪應屬「基型」(basal type)。第一，牠們具有最少的齒列數(5/5-6)，應是較原始的類型，因為最接近它的姐妹群(例如威寧蛙 *Rana weiningensis* 的4/5；越南蛙 *R. johnsi* 的5/5；桑植蛙 *R. sangzhiensis* 的5/5)。第二，上喙型與外群蝌蚪的上喙較為相似(例如 *R. sangzhiensis*)。以演進法的播散說來推論，「基型」的第Ⅰ蝌蚪群由西區丘陵向北、東、南輻射分佈，因適應當地的生態環境而建立外圍族群，外圍族群也一面沿著生態梯度(例如氣溫與雨量)向高處拓展，逐漸產生第Ⅱ、Ⅲ群。第Ⅲ群的成員甚至翻越中央山脈或繞過南北兩端海拔略低的路徑進入中央山脈東坡地區。然而播散說無法完善地解釋梭德氏蛙的地理變異模型，因為以生態梯度來看，第Ⅰ蝌蚪群理當沿著丘陵分布才是，但甚麼原因限制低原族群(第Ⅰ、Ⅱ蝌蚪群)依適當的生態梯度沿著西部丘陵進一步向北或向南播散，至今無法解釋。

分衍說則比較能解釋梭德氏蛙的地理變異類型，特別是梭德氏蛙的扇形分佈非常奇特，侷於西區一隅的第Ⅰ群與廣泛分佈於近中央山脈高處的第Ⅲ群中間夾著一長縫由北而南分佈而且多變異的第Ⅱ群，這種模式可能不是單純的播散說所能解釋。一般中間型族群(intergradation zone)可能是初級接觸(primary contact)或次級接觸(secondary contact)

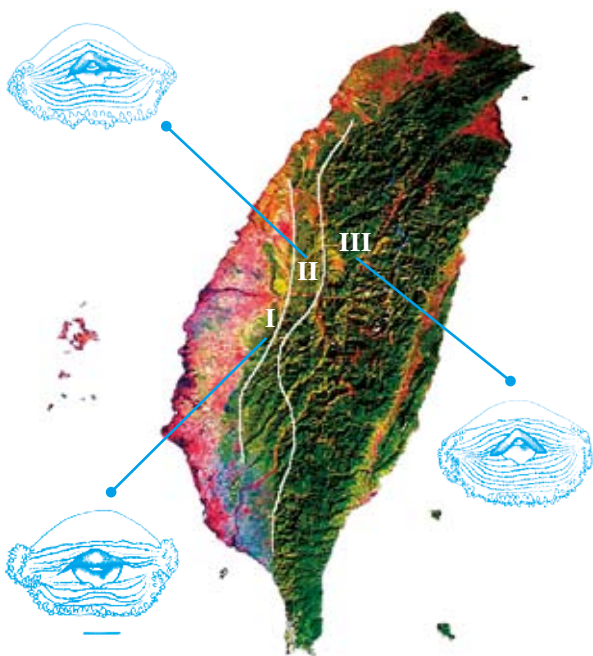


圖6 第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ群蝌蚪口盤的代表型及分類關係

所形成的，然而這兩者的分辨非常困難，姑且不論之。在某些狀況之下，研究分佈範圍的擴張可以直接來假設到底中間型族群是初級或次級接觸所形成的。有些動物的雜交帶可歸因於冰河期造就的次級接觸。同樣的，臺灣某些小型哺乳類的分佈也可以更新世冰河所導致的多次入侵的假說(multiple incursion)來解釋。臺灣與中國大陸之間的分衍事件提供動物分批來台的機會，也讓梭德氏蛙在大陸與臺灣分隔時有異域分化的機會，當下次冰河來臨之時，大陸的族群可再遷駐臺灣，和已分化的族群形成次級接觸而產生雜交群，此雜交群再與母群回交故能產生變異繁多的第Ⅱ群。再說，可能大陸祖群由臺灣西區再登台時，其周圍地區已由本地族群所據，故第Ⅰ群的分布乃被限於此地。這個假說也意味著第Ⅰ、Ⅲ群各為單系。

梭德氏蛙口盤特徵的地理變異不是單純的適應；如果是的話，中央山脈東坡也該有地理漸變的現象。但事實不然，該處所發現的蝌蚪皆屬第Ⅲ群，表示蝌蚪的口盤地理變異是遺傳變異的映射，具有系統分類的意義。

再回到80年代，當時倉本等人已懷疑阿里山的族群可能是一個隱存種(cryptic species)，如今再加上蝌蚪的地理變異，梭德氏蛙的分類問題似乎也該給予處理。話說梯度變異(clines)的分類學運用向來頗富爭議。兩異域族群當中夾著一個相當狹長的梯度漸變幾乎總被當成亞種處理。但90年代的動物分類學界對有初級中間帶的例子已不再處理為亞種，有學派傾向於從歷史關係的重建將有明確可滋分辨的異域族群分成「種」。就梭德氏蛙的例子而言，如前所討論，分衍說支持梭德氏蛙已發生分歧，而且在形態上是能清楚辨識的異域族群(第Ⅰ和第Ⅲ蝌蚪群)，他們代表二個不同的演化品系，其間有一狹窄的漸變帶阻擾雙方基因交流。基於第Ⅰ群涵蓋關仔嶺族

群(*R. sauteri*的模式地點)，所以依照當時的分類學概念，將第Ⅲ群另立為一種：*Rana multidenticulata*，即多齒赤蛙。

先前這一段蝌蚪形態學研究，說明*R. sauteri*是比較接近祖徵的一群，其分布只是臺灣西部之一隅；而後來才演化而出的*R. multidenticulata*反而分布到臺灣大部分的區域。如果華萊士來到臺灣看到這個現象，他將做何解讀？甚至如何在理論上調整？

其實，我對*R. sauteri*和*R. multidenticulata*的分衍機制更為好奇，常思索著如何再深入了解，或許有更讓華萊士驚艷的演化故事可茲分享。

當分子生物學的分析可以讓推論更接近演化真實時，我開始躍躍欲試。可是，之前並未預期分子生物學的發展與應用如此迅速，許多採樣都未留下組織樣本，必須從頭來過。若華萊士有知，他也理解不到1953年才發現的DNA能運用到他所專長的生物地理學。後來，因緣際會執行農委會支持的保育生物學計畫，得以探討梭德氏蛙的演化單元(evolutionary lineages)並擬定其保育經營單位(conservation units)，我藉機探討梭德氏蛙的基因多樣性及分子地理變異。在往昔的基礎上，這計畫的採樣工作相對容易，但仍然費時費力，終究在第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ蝌蚪型的分布區內獲得充分的樣本，進行粒線體DNA Cyt *b* 片段680 bp粹取與定序，從124條序列中比對出51個單鏈型(haplotype)，在給農委會的報告中，詳細詮釋梭德氏蛙的演化單元和保育策略，也在報告中分析了分子演化史至少可分為二個版本。囿於篇幅所限，這兒只用其一來說明。

梭德氏蛙的DNA基本上可分成4個演化單元：北部群、東部群、泛山群和南丘群。所謂「北部群」係指烏來、三義、大禹嶺之區塊，中央山脈以北的地區，在演化樹上位處「基位」(basal position)。「東部群」是中央山脈以東，清水斷崖以南，霧鹿以北的



山區。「泛山群」是指中央山脈以西的中高海拔地區，其北方與北部群相重疊；這一群又以濁水溪為界，細分為南、北亞群。最後一群就是「南丘群」，從樣本的分佈只見於關仔嶺和嘉義梅山，海拔約300公尺以下的丘陵地。

從演化樹來看，位於基位的北部群可謂相對的原始，大約在2.9-3.2百萬年與其他族群分歧。接著，東部群與泛山群約在2.0-2.4百萬年前分歧，或許是在中央山脈的隔離作用下發生。在這個演化分衍的過程，如果採用族群拓殖(colonizing sequence)的概念來詮釋，梭德氏蛙的祖先可能先在北部建立灘頭堡，在此蝌蚪演化出複雜的口盤構造和具吸力的腹吸盤。梭德氏蛙轉入東部地區，再由中央山脈西部北上，再度進入北部群的領域；因此，古老的北部群和相對年輕的「泛山群」在北部地區共域。大禹嶺的樣本中就含有北部、東部與泛山三群的單鏈型。這樣的局面維持了約百萬年，卻在0.8-1.0百萬年前南丘群從泛山群分歧出來，這過程中出現了蝌蚪形態多樣的變異(圖7)。



圖7 從基因演化樹推論的多齒赤蛙與梭德氏蛙的親緣地理圖示。

對照蝌蚪的形態分類來看，第I型蝌蚪應該就是分子演化上的「南丘群」，乃由泛山群分化而來，而且是整個事件較晚近的事，分化的時間在冰河期間。當氣溫變涼，嗜寒性的梭德氏蛙族群大勢擴張，嘉南平原以及海退後的臺灣海峽，都可能變成宜居的沼澤地帶，不排除原本在溪流繁育的梭德氏蛙再適應一般林蛙生息的沼澤環境的可能性，蝌蚪的齒式回復到一般林蛙的齒式，其前後唇齒列變少，喙型也返回一般圓弧形，即所謂的返祖現象。當然，也不排除嘉南平原一帶仍然有溪流，河床不致於像中、高海拔的溪流般的陡峭湍急，這兒的溪流該是平坦緩慢，自然選擇利於蝌蚪的返祖演化。然而，以現在的形態訊息來看，第I(南丘群)和第Ⅲ(含北部群、東部群和泛山群)群在冰河期可能是異域分佈(allopatric distribution)，以致於在冰河期過後，I和Ⅲ再度接觸而產生雜交帶，就是複雜的特徵交融組合的第II型蝌蚪分布區。冰河過後，海進臺灣海峽，低原沼澤可能氣候變遷不適合生存，第I群又回到丘陵溪流生活。

我們現在只能在嘉義縣及臺南縣的丘陵採到典型的第I型蝌蚪，這兒的「南丘群」mt-DNA單鏈型明顯滲入複雜多樣的第II型蝌蚪區，第II型蝌蚪區同樣有多處具「泛山群」mt-DNA單鏈型，可是屬第I型蝌蚪的臺中大坑、頭汴坑樣本和屬第II型蝌蚪的竹苗地區皆只具「泛山群」mt-DNA單鏈型。推論可能是基於雌雄播遷能力的差異，雌的第I型蛙尚未分佈到濁水溪以北；其二，竹苗地區的第II型蝌蚪群，也可能是偏南的雜交群往北播散的。

誠如本人與林俊義教授於1999年發表的論文所言，梭德氏蛙的分化與生物地理證據顯示，梭德氏蛙與多齒赤蛙亦可作為二個亞種(*Rana s. sauteri*和*R. s. multidenticulata*)，從分子數據來看，要提升為個別的姊妹種並非不適宜。

在科技突飛猛進的當下，更細緻的分子數據可能讓我們對物種的演化及族群的地理動態提供更細節的故事，這絕對不是華萊士或達爾文時期所能想像的，何況當形態資訊進一步與分子數據結合時，物種的演化史更為清明，也給我們的疑問提供更明確的答案。無可否認。任何形式的數據皆有其不可解釋的一部分，這是任何時代的研究者一直孜孜矻矻、努力不懈的緣由。

華萊士終究不愧為一代宗師，他在諸多的論述後做出以下結論：「物種的改變，尤其是屬和科的變遷，都需要時間。但是時間可能導致某地區的物種發生改變，而另一地區的物種形態則維持不變；或兩地的改變可能以相同速率進行，但沿著不同方向發展。不論是那一種狀況，某地區物種的特異性大小，在某種程度上是該地區與周圍地區隔離時間長短的一種量度。」

華萊士事實上也體會，在地理隔離之下，分隔兩地的族群變遷，隨著時間往何方向演化是難以預測的。我們不知道多齒赤蛙和梭德氏蛙和在福建地區的近親在哪裡？無法以兩地間物種的特異性大小來量度該地區與臺灣隔離時間長短。

在大陸並無適應激流生態的林蛙，現今的激流環境全被臭蛙、棘蛙和湍蛙所盤據。在臺灣，激流裡除臭蛙外，還有褐樹蛙和梭德氏蛙，並無湍蛙與棘蛙分布。臺灣的褐樹蛙和梭德氏蛙可謂福建的湍蛙與棘蛙的生態等位物種(ecological equivalents)。特別是湍蛙與梭德氏蛙，牠們的蝌蚪都是腹吸型(gastromyzophorus type)。可以想見，在最近的冰河期縱使多齒赤蛙或梭德氏蛙再度分布到大陸去，亦無其可適存的立基(niche)。華萊士認為島嶼上的競爭較少，恐不盡然；若湍蛙與棘蛙在最近的冰河期也分布到臺灣來，不也是無立錐之處！

華萊士表示，亞洲幾座大型島嶼上的物種分佈與親緣現象，給一個爭議而模糊的主題灑下一道亮

光，說明為何大陸物種消退或滅絕。他說：「透過一連串、細膩而杜漸的修飾(modification)，從微細的變異(variety)、地方類型(local forms)和隔離品種(insular races)，到顯著的物種(well-defined species)甚至新屬(distinct genera)，提供大量的證據支持所謂的「後代修飾理論」(theory of decent with modification)。」

臺灣，就是這麼一座環境多樣的島嶼，其微棲境的複雜度更須親自且耐心的觀察與體會。物種的後代一旦產生修飾，多樣的微棲境就決定了修飾的存廢問題，島上的微棲境自然有別於大陸，演化自然是獨特且新穎的。我想要向華萊士明白的說：「您的立論固然可解釋許多現象，也令人信服與接受。然而，臺灣物種就在這塊土地上，因著特殊的地理環境與地質歷史，甚至氣候變遷，再加上可能的反祖演化與反交等演化機制，確實讓這座島嶼添增豐盛而規律的多樣性，甚至有梯度性的變異。再說，形成二個親緣相近的物種，這兩種不見得會分別分佈在大陸與島嶼上！還有，臺灣特有種不見得只是那保存在島嶼上的那未改變的物種，反而是改變甚多的生命型式！」



參考資料

- Chou, W.-H. and J.-Y. Lin. 1997a. *Tadpoles of Taiwan*. Special Publication of the National Museum of Natural Science. No. 7. 98pp.
- Chou, W.-H. and J.-Y. Lin. 1997b. Geographical variations of *Rana sauteri* (Anura: Ranidae) in Taiwan. *Zoological Studies* 36(3): 201221.
- Chou, W.-H. and J.-Y. Lin. 1997c. Description of a new species, *Rana multidenticulata* (Anura: Ranidae) from Taiwan. *Zoological Studies* 36(3): 222-229.
- Jang-Liaw, N-H and T-H Lee. 2009. Intraspecific relationships of populations of the Brown Frog *Rana sauteri* (Ranidae) on Taiwan, inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Zoological Science*. 26(9): 608-616.
- Wallace, A. R. 1869. *The Malay Archipelago: The Land of the Orang-utan and the Bird of Paradise*. MacMillan And Co., London. 341pp.
- Wallace, A. R. 1881. *Island Life*. Prometheus Books (1998), NY. 522pp.
- 張廖年鴻、周文豪(2003)臺灣梭德氏赤蛙族群變異研究。魯丁慧(編) 2003啟動臺灣生物多樣性研究行動研討會論文集。第35-49頁。
- 周文豪(2001)臺灣特、稀有蛙類生物多樣性及保育遺傳之研究(一)：梭德氏赤蛙(*Rana sauteri*)的族群遺傳結構及演化單元研究。國立自然科學博物館。16頁。