

國立臺灣大學生命科學院生態學與演化生物學研究所

碩士論文

Institute of Ecology and Evolutionary Biology

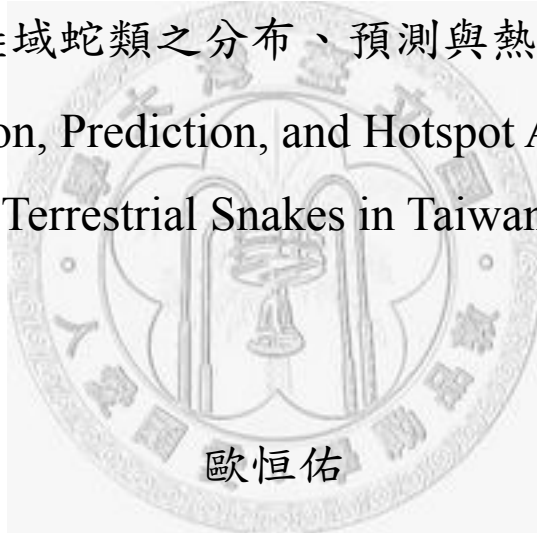
College of Life Science

National Taiwan University

Master Thesis

台灣陸域蛇類之分布、預測與熱點分析

Distribution, Prediction, and Hotspot Analysis of  
Terrestrial Snakes in Taiwan



歐恒佑

Heng-You Ou

指導教授：李培芬 博士

Advisor: Pei-Fen Lee, Ph.D.

中華民國 97 年 6 月

June, 2008

## 謝誌

沒有許多人的幫助與支持，這篇論文無法順利完成。首先感謝李培芬老師帶領我踏入 GIS 與預測模式的世界，並提供許多資源來支持我的研究，讓我得以心無旁騖地完成這篇論文；此外感謝特生中心的林德恩學長與陳元龍學長，他們無私地提供寶貴的調查資料，使這篇論文能夠更加完整。也十分感謝蔡博文老師、陳繼藩老師及吳水吉副局長，能在百忙之中撥空擔任我的口試委員，並給予我許多建議。

兩年的研究生生活，使我從什麼都不懂的新竹阿宅，成長為略懂皮毛的台北阿宅。實驗室內每日發生的歡笑、嘴砲、耍冷等，雖不特別，卻是難以忘懷的回憶。感謝怡秀在我剛開始操作 ENFA 時給我的建議與小撇步；感謝認真批閱這篇論文的承恩學長、采諭、小耍、小柯、Mona、宛均，沒有你們的諄諄教誨與指正，這篇論文將羞於見人。還有瑞興學長、文傑學長、詹家龍學長、小連學長、鈞毅、聖儀、忠翰、依紋等其他族繁不及備載的眾多學長姐們，你們在生活或是學業上所給予我的幫助與指導，是我這兩年中最珍貴的收穫。當然也不可以忘記在湖本努力追鳥的華湍、常陪我喇賽的承天夫婦、刻苦耐勞的漢彰、到處找莊家的育欣、一起跑步的嚕嚕咪、以及所學會的大家，你們是我的研究生生活中不可或缺的一部份。一起為論文奮鬥、常常死而復生的昱君，我們終於是碩士了（淚）。

感謝清大生科系與科服社的同學們，雖然我們已各奔東西，但仍常常感受到你們給予的溫暖與關懷。謝謝所有人，你們對我的好，此生沒齒難忘。

最後感謝一路支持我的家人，不論是心靈上或是物質上，你們是我最大的靠山。能夠拿到碩士這張文憑，你們是最大功臣。願你們能身體健康，讓我能好好陪伴你們。

僅將此文獻給在天上的爺爺。

# 目錄

摘要 .....	i
Abstract .....	ii
前言 .....	1
材料與方法 .....	4
蛇類分布資料庫 .....	4
環境因子資料庫 .....	4
資料分析 .....	8
(一) ENFA .....	8
(二) 模式驗證 .....	10
(三) 蛇種豐度與環境因子之關係 .....	11
(四) 蛇類生物多樣性熱點之預測分布 .....	11
結果 .....	12
蛇類之棲地偏好與模式預測結果 .....	12
預測蛇種豐度與環境因子之關係 .....	22
蛇類生物多樣性熱點之預測分布 .....	22
討論 .....	24
蛇類之棲地偏好 .....	24
模式準確度 .....	26
預測蛇種豐度與環境因子之關係 .....	28
蛇類生物多樣性熱點之預測分布 .....	29
結論 .....	31

參考文獻.....	32
圖.....	42
表.....	110
附錄.....	117



## 圖目錄

Fig. 1	Presence records of terrestrial snakes in Taiwan .....	42
Fig. 2	Predicted occurrence distribution of <i>Ramphotyphlops braminus</i> : (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) elevation, and (c) annual mean temperature .....	43
Fig. 3	Predicted occurrence distribution of <i>Pareas formosensis</i> : (a) precipitation for the colder period and (b) southness .....	43
Fig. 4	Predicted occurrence distribution of <i>Achalinus niger</i> : (a) annual mean temperature and (b) elevation .....	44
Fig. 5	Predicted occurrence distribution of <i>Achalinus formosanus formosanus</i> : (a) elevation and (b) annual mean temperature .....	44
Fig. 6	Predicted occurrence distribution of <i>Zaocys dhumnades</i> : (a) westness, (b) southness, (c) total annual precipitation, and (d) precipitation for the colder period .....	45
Fig. 7	Predicted occurrence distribution of <i>Ptyas mucosus</i> : (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) annual mean temperature, (c) road density, and (d) elevation .....	45
Fig. 8	Predicted occurrence distribution of <i>Ptyas korros</i> : (a) road density and (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature .....	46
Fig. 9	Predicted occurrence distribution of <i>Oligodon ornatus</i> : (a) total annual precipitation, (b) precipitation for the colder period, and (c) urbanization index .....	46
Fig. 10	Predicted occurrence distribution of <i>Oligodon formosanus</i> : (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) annual mean temperature, and (c) elevation .....	47
Fig. 11	Predicted occurrence distribution of <i>Sibynophis chinensis chinensis</i> : (a) precipitation for the warmer period, (b) total annual precipitation, and (c) southness .....	47
Fig. 12	Predicted occurrence distribution of <i>Macropisthodon rudis rudis</i> : (a) southness and (b) elevation .....	48
Fig. 13	Predicted occurrence distribution of <i>Dinodon rufozonatum</i> : (a) southness and	

	(b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature.....	48
Fig. 14	Predicted occurrence distribution of <i>Lycodon ruhstrati</i> : (a) precipitation for the warmer period, (b) southness, and (c) coefficient of variation of 12 monthly precipitations .....	49
Fig. 15	Predicted occurrence distribution of <i>Rhabdophis swinhonis</i> : (a) precipitation for the warmer period, (b) total annual precipitation, and (c) southness.....	49
Fig. 16	Predicted occurrence distribution of <i>Amphiesma sauteri sauteri</i> : (a) total annual precipitation, (b) precipitation for the warmer period, and (c) southness .....	50
Fig. 17	Predicted occurrence distribution of <i>Xenochrophis piscator</i> : (a) urbanization index, (b) road density, (c) elevation, and (d) population density.....	50
Fig. 18	Predicted occurrence distribution of <i>Sinonatrix percarinata suriki</i> : (a) precipitation for the colder period, (b) total annual precipitation, (c) coefficient of variation of 12 monthly precipitations, and (d) westness.....	51
Fig. 19	Predicted occurrence distribution of <i>Rhabdophis tigrinus formosanus</i> : (a) annual mean temperature, (b) elevation, and (c) coefficient of variation of 12 month's mean temperature.....	51
Fig. 20	Predicted occurrence distribution of <i>Amphiesma stolatum</i> : (a) elevation and (b) annual mean temperature.....	52
Fig. 21	Predicted occurrence distribution of <i>Cyclophiops major</i> : (a) southness and (b) road density .....	52
Fig. 22	Predicted occurrence distribution of <i>Elaphe porphyracea nigrofasciata</i> : (a) precipitation for the warmer period and (b) southness.....	52
Fig. 23	Predicted occurrence distribution of <i>Elaphe mandarinus</i> : (a) annual mean temperature, (b) elevation, and (c) population density .....	53
Fig. 24	Predicted occurrence distribution of <i>Elaphe carinata</i> : (a) road density and (b) urbanization index .....	53
Fig. 25	Predicted occurrence distribution of <i>Elaphe taeniura</i> : (a) southness and (b) road density .....	54
Fig. 26	Predicted occurrence distribution of <i>Enhydris plumbea</i> : (a) urbanization index, (b) coefficient of variation of 12 monthly precipitations and (c) nearest distance to major cities .....	54

Fig. 27	Predicted occurrence distribution of <i>Boiga kraepelini</i> : (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature and (b) annual mean temperature ...	55
Fig. 28	Predicted occurrence distribution of <i>Psammodynastes pulverulentus</i> : (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) precipitation for the warmer period, and (c) southness .....	55
Fig. 29	Predicted occurrence distribution of <i>Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri</i> : (a) elevation and (b) annual mean temperature.....	56
Fig. 30	Predicted occurrence distribution of <i>Bungarus multicinctus multicinctus</i> : (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) road density, and (d) elevation.....	56
Fig. 31	Predicted occurrence distribution of <i>Naja atra</i> : (a) road density, (b) elevation, and (c) annual mean temperature.....	57
Fig. 32	Predicted occurrence distribution of <i>Sinomicrurus sauteri</i> : (a) elevation, (b) precipitation for the warmer period, and (c) population density .....	57
Fig. 33	Predicted occurrence distribution of <i>Sinomicrurus macclellandi</i> : (a) precipitation for the warmer period and (b) southness .....	58
Fig. 34	Predicted occurrence distribution of <i>Deinagkistrodon acutus</i> : (a) nearest distance to major cities, (b) population density, and (c) NDVI.....	58
Fig. 35	Predicted occurrence distribution of <i>Trimeresurus stejnegeri stejnegeri</i> : (a) southness and (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature..	59
Fig. 36	Predicted occurrence distribution of <i>Protobothrops mucrosquamatus</i> : (a) southness, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, and (c) road density .....	59
Fig. 37	Predicted occurrence distribution of <i>Trimeresurus gracilis</i> : (a) annual mean temperature, (b) elevation, and (c) coefficient of variation of 12 month's mean temperature .....	60
Fig. 38	Predicted occurrence distribution of <i>Daboia russelii siamensis</i> : (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature and (b) slope.....	60
Fig. 39	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Ramphotyphlops braminus</i> .....	61
Fig. 40	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted	

	distribution of <i>Pareas formosensis</i> .....	62
Fig. 41	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Achalinus niger</i> .....	63
Fig. 42	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Achalinus formosanus formosanus</i> .....	64
Fig. 43	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Zaocys dhumnades</i> .....	65
Fig. 44	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Ptyas mucosus</i> .....	66
Fig. 45	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Ptyas korros</i> .....	67
Fig. 46	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Oligodon ornatus</i> .....	68
Fig. 47	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Oligodon formosanus</i> .....	69
Fig. 48	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Sibynophis chinensis chinensis</i> .....	70
Fig. 49	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Macropisthodon rudis rudis</i> .....	71
Fig. 50	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Dinodon rufozonatum</i> .....	72
Fig. 51	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Lycodon ruhstrati</i> .....	73
Fig. 52	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Rhabdophis swinhonis</i> .....	74
Fig. 53	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Amphiesma sauteri sauteri</i> .....	75
Fig. 54	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Xenochrophis piscator</i> .....	76
Fig. 55	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Sinonatrix percarinata suriki</i> .....	77



Fig. 56	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Rhabdophis tigrinus formosanus</i> .....	78
Fig. 57	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Amphiesma stolatum</i> .....	79
Fig. 58	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Cyclophiops major</i> .....	80
Fig. 59	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Elaphe porphyracea nigrofasciata</i> .....	81
Fig. 60	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Elaphe mandarinus</i> .....	82
Fig. 61	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Elaphe carinata</i> .....	83
Fig. 62	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Elaphe taeniura</i> .....	84
Fig. 63	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Enhydris plumbea</i> .....	85
Fig. 64	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Boiga kraepelini</i> .....	86
Fig. 65	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Psammodynastes pulverulentus</i> .....	87
Fig. 66	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri</i> .....	88
Fig. 67	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Bungarus multicinctus multicinctus</i> .....	89
Fig. 68	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Naja atra</i> .....	90
Fig. 69	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Sinomicrurus sauteri</i> .....	91
Fig. 70	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Sinomicrurus maccllellandi</i> .....	92
Fig. 71	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted	

	distribution of <i>Deinagkistrodon acutus</i> .....	93
Fig. 72	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Trimeresurus stejnegeri stejnegeri</i> .....	94
Fig. 73	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Protobothrops mucrosquamatus</i> .....	95
Fig. 74	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Trimeresurus gracilis</i> .....	96
Fig. 75	Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of <i>Daboia russelii siamensis</i> .....	97
Fig. 76	Relationship between species richness and (a) elevation, (b) southness, (c) annual mean temperature, and (d) coefficient of variation of 12 month's mean temperature .....	98
Fig. 77	Predicted species richness distribution of terrestrial snakes in Taiwan.....	99
Fig. 78	Kernel curves of elevation distribution for each snake species.....	100
Fig. 79	Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of low-elevation snake species .....	101
Fig. 80	Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of mid- and high-elevation snake species .....	101
Fig. 81	Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of endemic snake species .....	102
Fig. 82	Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of protected snake species.....	102
Fig. 83	Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of snake species listed in the new revision of protected species.....	103
Fig. 84	Environmental characteristics of predicted hotspots of low-elevation snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, (d) southness, and (e) westness.....	104
Fig. 85	Environmental characteristics of predicted hotspots of mid- and high-elevation snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, and (d) southness .....	105
Fig. 86	Environmental characteristics of predicted hotspots of endemic snake species:	

	(a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, and (d) southness .....	106
Fig. 87	Environmental characteristics of predicted hotspots of protected snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, (d) southness, and (e) westness .....	107
Fig. 88	Environmental characteristics of predicted hotspots of snake species listed in the new revision of protected species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, (d) southness, and (e) westness .....	108
Fig. 89	Relationship between prevalence and regression coefficient ( $r_s$ ) computed by ENFA .....	109



## 表目錄

Table 1	List of terrestrial snakes in Taiwan.....	110
Table 2	Summary of environmental variables.....	112
Table 3	Environmental variables coefficient values, global marginality ( $M_G$ ), global specialization ( $S_G$ ), and tolerance ( $1/S_G$ ) obtained by ENFA for each snake species. See Table 2 for abbreviation of environmental variables.....	113
Table 4	Regression coefficient ( $r_s$ ) of ENFA for each snake model.....	116



## 摘要

瞭解生物地理分布範圍及與環境之關係，乃生物研究之重要基石。蛇類屬易滅絕物種，在棲地喪失與人為獵捕壓力下，野外蛇類的族群數量銳減。為了解台灣陸域蛇類之棲地偏好、分布範圍及保育現況，本研究結合蛇類分布資料庫及環境因子資料庫，利用 Ecological-Niche Factor Analysis (ENFA) 進行 37 種蛇類（占所有陸域蛇種 82.2%）之空間預測。本研究共採用 8,866 筆記錄點資料，所有資料共 2,360 個網格（占總網格數 6.4%）。ENFA 分析結果顯示台灣陸域蛇類在棲地選擇上並無一致偏好傾向，分布範圍主要受限於海拔高度、南向值、年均溫及月均溫變異係數，部份蛇種之分布亦與人為活動有關。結果亦顯示 21 種蛇類模式之預測準確度能達到預期之水準 ( $r_s \geq 0.8$ )，而兩種蛇種（白腹游蛇與水蛇）則受限於生物特性而使準確度偏低 ( $r_s \leq 0.5$ )。此外，蛇類種豐度隨海拔升高而降低，此現象遵循 Rapoport-rescue hypothesis。中高海拔蛇種與特有種之預測熱點分布大致相似，均集中於海拔 1,500-2,000 m，低海拔蛇種之熱點則集中於山區與平地交會處，而保育類蛇種之熱點在名錄修正前後呈現不同的分布樣式。本研究顯示對台灣蛇類保育而言，山區邊緣比高山地區更具急迫性。

關鍵字：分布、蛇、生態模式、ENFA、巨觀生態學、種豐度、熱點

## Abstract

Understanding the geographical range of species distribution and the relationship between species and environment is very important. Due to habitat loss and human hunting, the abundance of snakes, which are vulnerable to extinction, is dramatically decreasing. To understand the habitat preferences, distribution range, and conservation status of terrestrial snakes in Taiwan, I applied Ecological-Niche Factor Analysis (ENFA) to predict the spatial distribution of 37 species of snakes (82.2% of total species). A total of 8,866 presence records of snakes were gathered, and these records covered 2,360 grids, about 6.4% of total grids. In general, the results of ENFA indicated that the habitat preferences of different species were inconsistent, and the distribution was constrained mainly by elevation, southness, annual mean temperature, and coefficient of variation of 12 month's mean temperature. Some species were also relative to human activities. Twenty-one species had higher predictive accuracy ( $r_s \geq 0.8$ ), while two species (*Sinonatrix percarinata suriki* and *Enhydris plumbea*) had lower predictive accuracy ( $r_s \leq 0.5$ ) due to their biological traits. In addition, snake species richness decreased with increasing elevation which followed the Rapoport-rescue hypothesis. Both the predicted hotspots of mid- and high-elevation species and those of endemic species concentrated between 1,500-2,000 m asl, and those of low-elevation species were between mountains and lowlands. The distribution pattern of predicted hotspots of protected species was different with that of species listed in the new revision of protected species. To conserve snake species in Taiwan, I suggested that the edges of mountains are more urgent than alps.

Keywords: distribution, snake, ecological modelling, ENFA, macroecology, species richness, hotspots

## 前言

台灣位於亞洲大陸東南沿海，為東亞島弧中心，全島面積約 36,000 平方公里。由於台灣為大陸性島嶼，物種來源十分豐富，且島上地形變化多端，境內海拔 3,000 公尺以上高山超過 200 座，又地處熱帶與溫帶交界地區，使台灣同時具有熱、溫、寒帶之氣候條件，如此特殊而多樣的地理、氣候及生態環境，孕育出多元的動植物相，使台灣擁有極為豐富的生物多樣性（柳 1989）。其中陸域蛇類共 45 種，約占全球蛇類種數 1.5%，就單位面積所含種數而言，台灣的蛇類多樣性可說是相當豐富（林 2001）。

相較於其他脊椎動物，蛇類的族群密度較低（Seigel 1993）、行為隱密（Reinert and Zappalorti 1988）、且在野外觀察到的機率較低（May et al. 1996），造成蛇類的生物資料較為缺乏。台灣自 1970 年代後，兩棲爬行動物之基礎生態研究才逐漸開始發展，其中蛇類的生態研究大多著重於生理（e.g. Tsai and Tu 2001; Huang et al. 2007）、行為（e.g. 林等 1999; 蔡 2005）、分子生態（e.g. Tu et al. 2000; 謝 2006）等，對於蛇類分布之研究，則較為少見。由於蛇類具有族群密度低、環境容忍度低、擴散速率慢等易滅絕物種之特性（Seigel et al. 1987），加上近年來生存棲地開發嚴重、環境汙染、人為獵捕等因素，造成野外蛇類數量銳減（Gibbons et al. 2000; 林 2001），目前台灣共高達 18 種蛇種被列為保育類物種，約占有所有蛇種 40%，故對於蛇類的保育工作，實刻不容緩。

在保育工作上，欲對一物種進行有效的管理，必須先行了解該物種的地理分布及棲地利用情形（Pearce and Boyce 2006）。透過探究環境與生物分布之關係，可做為保育工作及經營管理在規劃與執行時的參考（Fielding and Bell 1997; Margules and Pressey 2000; Rushton et al. 2004; Guisan and Thuiller 2005）。此外，為避免生物多樣性持續喪失，找出並保護具高度物種豐度（species richness）、瀕危度（endangerment）、稀有度（rarity）及特有度（endemism）的區域，使受保護的物種

數達到最大，乃是在人力物力的限制下最有效的方法之一 (Kerr 1997; Myers et al. 2000)。而了解各類棲地之生態特徵與物種豐度之關係，對生物多樣性之保育而言亦十分重要 (Stoms and Estes 1993; Willis and Whittaker 2002)。

近年來，生態模式 (Ecological Modelling) 與地理資訊系統 (Geographic Information Systems, GIS) 之間的結合，已發展出許多有效且具可信度的物種分布預測模式 (Jones et al. 1997; Guisan and Zimmermann 2000)。藉由聯結物種發現地點與環境資料，能夠預測最適合該物種生存的棲地環境及具高滅絕危機的地點，以選擇需優先保育的地區 (Santos et al. 2006)，同時亦能評估環境變動 (如氣候變遷) 對生物造成的影響 (e.g. Brereton et al. 1995; Erasmus et al. 2002; Teixeira and Arntzen 2002; Araújo et al. 2006)。這樣的技術已成功應用在各類物種之空間分布預測或棲地分析，並成為日後保育策略之參考，如鳥類 (廖 1997; Manel et al. 1999; Brotons et al. 2004)、哺乳類 (Hirzel et al. 2002)、兩棲類 (潘 1997; Teixeira et al. 2001; Lee et al. 2006)、爬蟲類 (Guisan and Hofer 2003; Raxworthy et al. 2003; Graham and Hijmans 2006)、鯨豚和漁業資源 (Lee et al. 2005; 陳 2006)、植物 (Austin 2002; Engler et al. 2004) 等。

若以野外蛇類的長期生存作為考量，保護並維持蛇類的適存棲地應為最重要 (Dodd 1993)。因此，在蛇類保育的過程中，首要工作便是找出並分析蛇類的生存棲地。過去曾有研究利用生態模式來評估拉氏蝮 (*Lataste's viper, Vipera latastei*) 之適存棲地範圍，結果發現人為破壞可能是造成拉氏蝮在伊比諾半島 (Iberian Peninsula) 逐漸消失的主因 (Santos et al. 2006)。Martínez-Freiria 等 (2008) 以生態模式試圖找出歐洲三種蝮蛇 (*Vipera aspis*、*Vipera latastei* 及 *Vipera seoanei*) 的共域棲地，結果發現有些環境因子會增強不同蝮蛇間的共域程度，可能加強種間交配的機率而降低種間歧異度。此外，找出蛇類生物多樣性熱點並評估其保育狀態亦為蛇類保育之重要工作。García (2006) 針對墨西哥西岸之低海拔地區，以生態模式找出兩生爬行動物之生物多樣性熱點，並進一步提供保護區劃設建議。Soares



and Brito (2007) 利用生態模式，發現海拔高度、雨量、水體數目及樹種多樣性對葡萄牙 Peneda-Gerê 國家公園內的爬蟲類之物種豐度最具影響力。這些研究證實了在大尺度範圍下，生態模式可做為評估蛇類棲地環境及生物多樣性熱點的有效工具。

台灣蛇類的生態研究，受限於經費與人力不足，大多針對單一物種進行研究，但對於大尺度的蛇類調查及長期監測則仍十分缺乏，以致蛇類的分布情形至今仍模糊不清，而無法進一步作為保育決策之參考（林 2001）。本研究彙整建置台灣陸域蛇類之資料庫，結合可能影響分布的環境因子，包括氣候、地形、植群及人為因子等，利用生態模式技術進行以下分析：（一）分析各類環境因子與蛇類分布之間的關係，以了解各蛇種之棲地偏好；（二）預測各蛇種於全台之可能分布情形，找出對於蛇類最適合的生存棲地；（三）由預測分布結果，計算全台蛇種豐度之分布，以了解台灣陸域蛇種豐度與環境之關係；（四）由預測之種豐度分布，探討全台蛇類生物多樣性熱點 (biodiversity hotspots) 之分布樣式。希冀由本研究，能了解台灣各蛇種之分布及保育概況，以做為未來蛇類保育工作的參考。

## 材料與方法

### 蛇類分布資料庫

本研究以台灣地區陸域蛇類為研究對象，共包含 4 科 45 種 (Table 1)。蛇類分布資料庫搜集自特有生物研究保育中心 (未發表資料)、生物資源調查 (林務局) 及各類調查報告 (附錄一)，資料年份由 1982 至 2007。所有資料點以 Taiwan Datum 67 (TWD67) 座標系統記錄，調查報告中記錄地點之範圍超過 4 平方公里者予以刪除，再以 ArcGIS 9.2 進行數化。為避免將過近的記錄點重覆計算，且已有研究發現 1×1 公里之尺度適用於兩棲爬行動物之空間研究 (Soares and Brito 2007)，故將所有記錄點轉換成 1×1 公里網格系統，全台共 36,716 個網格。

由於多數蛇類生性隱密，要確定一地並無某一蛇種並不容易 (Kéry 2002)，且過去研究認為在一地點未記錄到某物種，可能原因包括：(1) 該物種的確在該地，但未被觀察到；(2) 該物種暫時離開該地；(3) 該物種尚未到達該地；(4) 該地之環境不適合該物種，只有第 4 種情形才能視為該物種確實未出現在該地 (Hirzel et al. 2002; Lütolf et al. 2006)。因此本研究僅使用出現 (presence) 之資料。每一網格內每一物種之出現以 1 表示之。

### 環境因子資料庫

本研究所使用之環境因子資料，均取自臺灣地區生態與環境因子地理資訊資料庫 (李等 1997)，環境因子之選擇乃參考過去相關之研究 (e.g. Brito et al. 1999; Guisan and Hofer 2003; Araújo et al. 2006; Santos et al. 2006; Soares and Brito 2007)，並扣除其中具高度相關的因子，最後選用的環境因子包括氣候、地形、植群、人為活動等共 17 項 (Table 2)。所有的環境因子均經由 ArcGIS 及 IDRISI 進行處理，並轉換成 1×1 公里網格系統。以下對各環境因子做簡單介紹。

## (一) 氣候 (Climate)

### 年均溫 (Annual mean temperature, °C) :

由中央氣象局於 1990 年所出版的中華民國臺灣地區氣候圖集第一冊，以 ArcGIS 數化成各月之月均溫、年均溫等圖層，再與網格系統疊圖，計算每一網格內以面積加權之平均值而得，全台年均溫由 6.50 至 25.17°C。

### 月均溫變異係數 (Coefficient of variation of 12 month's mean temperature, %) :

資料來源同年均溫，以 ArcGIS 計算每一網格內 12 個月之月均溫變異係數而得，全台月均溫變異係數由 9.23 至 60.29%。

### 年降雨量 (Total annual precipitation, mm) :

由中央氣象局於 1990 年所出版的中華民國臺灣地區氣候圖集第一冊，以 ArcGIS 數化成各月之各月降雨量、年降雨量等圖層，再與網格系統疊圖，計算每一網格內以面積加權之平均值而得，全台年降雨量由 1,004 至 5,700 mm。

### 寒季降雨量 (Precipitation for the colder period, mm) :

資料來源同年降雨量，寒季之降雨量以十一月至三月之總降雨量代表之，全台寒季降雨量由 93 至 2,800 mm。

### 溫季降雨量 (Precipitation for the warmer period, mm) :

資料來源同年降雨量，溫季之降雨量以五月至九月之總降雨量代表之，全台溫季降雨量由 800 至 3,175 mm。

### 月降雨量變異係數 (Coefficient of variation of 12 monthly precipitations, %) :

資料來源同年降雨量，以 ArcGIS 計算每一網格內 12 個月之月降雨量變異係數而得，全台月降雨量變異係數由 8.50 至 136.11%。

## (二) 地形 (Topography)

### 海拔高度 (Elevation, m) :

由農航所所發行解析度 40×40 公尺之 DTM，轉換成 1×1 公里網格系統後，計算每一網格內面積平均值而得，全台海拔高度由 0 至 3,707 m。

### 坡度 (Slope, degree) :

將網格之海拔高度以 IDRISI 計算而得，全台坡度由 0 至 52 度。

### 南向值 (Southness, degree) :

將網格之海拔高度以 IDRISI 計算而得各網格之平均坡向值。由於坡向屬循環變數 (circular variable) 而非一般連續變數，故將坡向分為南向與西向，南向值計算方式為：

$$\text{南向值} = 180 - |\text{坡向} - 180|$$

0 度代表正北向，180 度則代表正南向。坡向為缺值者以-9 代表。

### 西向值 (Westness, degree) :

資料來源同南向值，計算方式為：

$$\text{西向值} = ||\text{坡向} - 270| - 180|$$

0 度代表正東向，180 度則代表正西向。坡向為缺值者以-9 代表。

## (三) 植群 (Vegetation)

### 森林密度 (Forest density, %) :

由台灣衛星影像圖經由分類後，取出森林區塊之位置，轉換後計算每一網格內森林面積之百分比值。全台森林密度由 0 至 100%。

### 自然度指標 (Natureness index) :

採用徐國士 (1984) 所使用的自然度之分類方法，由臺灣植被圖，依原始的程度，將土地利用型態 (land use) 或土地覆蓋 (land cover) 分為十級，使原始林的自然指標為最高，而人為開發地的自然指標則為最低，再與網格系統疊圖，計算每一網格內之平均值而得。

#### **植生指標 (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI) :**

依據 2003 年 SPOT 影像資料計算而得，植生指標能反應一地之植物生長、生態系的活力及生產力等參數，植生指標數值越高，代表該地之植被成長狀況越良好。全台植生指標由 0 至 0.65。

#### **(四) 人為活動 (Human activities)**

##### **人口密度 (Population density, number/km<sup>2</sup>) :**

將內政部於 1995 年所出版的民國 83 年臺閩地區人口統計之人口值，以鄉鎮為單位轉換成密度值，再與網格系統疊圖，計算每一網格內之平均值而得。全台人口密度由 0 至 27,516 number/km<sup>2</sup>。

##### **都市化程度 (Urbanization index) :**

由民國 73 年行政處主計處之戶籍檔的就業人口結構圖，以鄉鎮區為行政分區計算其內之都市化程度，再與網格系統疊圖，計算每一網格內之平均值而得。都市化程度由下列方程式計算而得：

$$\text{都市化程度} = \frac{(\text{二級} + \text{三級}) \text{ 產業人口數}}{(\text{一級} + \text{二級} + \text{三級}) \text{ 產業人口數}}$$

全台都市化程度由 13 至 99。

##### **距主要都市最近距離 (Nearest distance to major cities, km) :**

以鄉鎮區界行政界線圖形檔為依據，將各直轄市、省轄市及縣轄市視為主

要都市，與網格系統疊圖後，再以 IDRISI 計算而得。全台距主要都市最近距離由 0 至 80 km。

### **道路密度 (Road density, km/km<sup>2</sup>) :**

利用交通部運輸研究所建置之臺灣地區交通路網數值地圖，與網格系統套疊後，計算每一網格內之道路總長度後，以網格面積加權而得。全台道路密度由 0 至 28.88 km/km<sup>2</sup>。

此外，由於環境因子資料庫中，僅河流密度與距主要河流之最近距離此二項因子與水域環境有關，但水域環境應包括各類湖泊沼澤、河川溪流、水田溝渠等，而在前期測試中，此二項因子對所有蛇種皆不具明顯之影響，甚至會降低部份蛇種之模式預測準確度，故最後未列入本研究。

## **資料分析**

傳統的生態模式如邏輯迴歸 (Logistic Regression) 與分類樹 (Classification Trees)，需要出現與無出現 (absence) 資料兩者皆有，因此僅有出現的資料時，便無法進行分析 (Guisan and Zimmermann 2000)。由於本研究僅使用出現之資料，故採用 ENFA (Ecological-Niche Factor Analysis, Hirzel et al. 2002) 來進行分析 (Segurado and Araújo 2004)。

### **(一) ENFA**

Ecological-Niche Factor Analysis (ENFA) 為專門僅使用出現的資料進行物種分布預測之生態模式，至今已應用在各類物種的最適棲地之預測 (e.g. Martínez et al. 2006; Santos et al. 2006; Sattler et al. 2007)。藉由比較物種出現地區與整體研究區域之間的環境，ENFA 將輸入的環境因子總結成數個彼此間不具相關性的變數，同時保存大部份資訊 (Hirzel et al. 2002)。

ENFA 的結果包括變數值 (factor scores) 及特徵值 (eigenvalue)，第一個變數

為邊際值 (marginality factor,  $M$ )，代表該物種生存棲地之平均值 (species mean,  $m_s$ ) 與研究區域 (本研究為全台) 棲地之平均值 (global mean,  $m_G$ ) 的標準差異 (Hirzel et al. 2002)。邊際值由下列方程式計算而得：

$$M = \frac{|m_G - m_s|}{1.96\sigma_G}$$

其中  $\sigma_G$  代表研究區域棲地的標準差。邊際值大多介於 0 至 1，越靠近 0 代表該物種較偏好研究區域中較為平均的棲地，越靠近 1 則代表該物種較偏好居住在較極端的環境。若邊際值超過 1，則代表該物種所偏好的棲地相當極端 (Hirzel et al. 2002)。各環境因子與邊際值之間的係數，即代表該環境因子與邊際值之間的相關係數。係數的數值介於 -1 至 +1，正值代表該物種較偏好該環境因子數值較高的環境，負值則代表該物種較偏好該環境因子數值較低的環境。係數的絕對值越大，代表該環境因子對於邊際值的貢獻度越高。本研究以各蛇種模式中係數絕對值之平均值加上一個標準差做為基準，以係數絕對值高於該基準之環境因子代表對該蛇種最具影響力的環境因子。

其餘的變數為專一值 (specialization factors,  $S$ )，代表該物種生存棲地之標準差 (species standard deviation,  $\sigma_s$ ) 與研究區域棲地之標準差 (global standard deviation,  $\sigma_G$ ) 的比例 (Hirzel et al. 2002)。專一值由下列方程式計算而得：

$$S = \frac{\sigma_G}{\sigma_s}$$

專一值介於 1 至無限大，因此大多以容忍度 (tolerance) 來替代之。容忍度為專一值的倒數，故其值介於 0 至 1，越靠近 0 代表該物種所適合的棲地範圍較窄，越靠近 1 則代表該物種所適合的棲地範圍較寬。

本研究以 Biomapper 3.1 (Hirzel et al. 2004) 進行 ENFA 分析，所有的環境因子均經由 Box-Cox algorithm (Box and Cox 1964) 常態化。各蛇種在 ENFA 模式建立時，先將各變數之特徵值與斷棒分布 (broken-stick distribution, MacArthur 1957) 比

較過後，再選擇使用的變數數目。由於物種發現記錄數不應低於環境因子數目 (Hirzel et al. 2004)，因此網格記錄數低於 18 者不列入本研究之對象。

## (二) 模式驗證

經由 ENFA 計算所得的各蛇種棲地適合度分布圖 (habitat suitability map)，以交叉驗證 (cross-validation, Boyce et al. 2002) 進行準確度驗證。交叉驗證是當可用資料僅有一組，又希望能夠減少驗證時造成的資料浪費時常用的方法 (Fielding and Bell 1997; Guisan and Zimmermann 2000)。在交叉驗證中，首先將資料隨機分成  $k$  等份 ( $k$ -partitions)，將其中的  $k-1$  份用來進行棲地適合度的計算，而剩下的一份則用來進行驗證。上述步驟重覆進行  $k$  次，每次用來進行驗證的部份都不同，最後將得到  $k$  份不同的棲地適合度分布圖。本研究中所使用的  $k$  值為 10。將每一份地圖各自分成  $i$  份 ( $i$ -bins)，每份將具有一部份的研究區域面積 ( $A_i$ ) 及一部份的驗證資料 ( $N_i$ )。本研究中所使用的  $i$  值為 3。由上述資料，計算面積校正頻率 (area-adjusted frequency,  $F$ )：

$$F_i = \frac{N_i}{A_i}$$

若  $F_i$  值為 1，代表此部份為隨機計算的結果。假若一個模式之驗證結果為良好，其具較低棲地適合度的部份應有較低的  $F_i$  值 (小於 1)，而具較高棲地適合度的部份應有較高的  $F_i$  值 (大於 1)。以棲地適合度為 X 軸， $F_i$  值為 Y 軸，則一個良好的模式，其面積校正頻率之曲線應呈現正向線性迴歸 (positive linear regression)。該曲線之迴歸係數 ( $r_s$ ) 可利用 Spearman rank correlation 進行假設檢定 (Boyce et al. 2002; Hirzel et al. 2004)。但當使用的  $i$  值較小，則較不適合以 Spearman rank correlation 進行假設檢定 (Boyce et al. 2002; Hirzel et al. 2004; 2006)。本研究所使用之  $i$  值為 3，故單以 Spearman rank correlation 來判斷模式之準確度，可能不盡合適。一般而言，若迴歸係數小於 0.5，則該迴歸可視為較弱 (weak)；迴歸係數介於 0.5 至 0.8，則為普通 (moderate)；迴歸係數大於 0.8，則可視為強 (strong)。因



此本研究以迴歸係數之強弱判斷標準，檢視模式驗證結果。

### (三) 蛇種豐度與環境因子之關係

由各蛇種模式於交叉驗證中，比較面積校正頻率之曲線及  $F_i = 1$  之直線後，選擇一臨界值 (threshold)，將預測棲地適合度大於臨界值的網格視為該蛇種應存在，小於臨界值的網格則視為該蛇種應不存在。依此臨界值將各蛇種之棲地適合度分布圖重新畫為出現/無出現之分布圖，再將各網格內出現之蛇種數加總，以此值視為各網格之預測蛇種豐度。

為了解蛇種豐度與環境因子之關係，由前述結果中挑選出對各蛇種最具影響力之環境因子，繪製與預測蛇種豐度之關係趨勢圖。

### (四) 蛇類生物多樣性熱點之預測分布

由前述各蛇種預測分布圖計算全台各網格之蛇種豐度、特有種豐度及保育類豐度。為避免計算蛇種豐度熱點時，中高海拔蛇類因種類數較少而被排除，故將低海拔與中高海拔蛇種分開探討，分類方法乃依據各蛇種之海拔分布曲線進行區分。之後分別針對低海拔蛇種、中高海拔蛇種、特有種及保育類取全台種豐度前 5% 的網格，作為模式預測之台灣陸域蛇類生物多樣性熱點。此外，農委會於 2008 年公布修正保育類野生動物名錄，為了解修正後之保育類蛇種熱點分布情形，亦將修正後之保育類豐度納入本分析中。

台灣以自然保育為目的所劃設之保護區，可區分為國家公園、自然保留區、野生動物保護區及野生動物重要棲息環境、自然保護區等四類型，總面積約占全台陸地面積 19%。本研究將前述各類蛇種熱點分布與自然生態保護區圖層疊合，並計算位於保護區範圍內之比例，以了解蛇類保育現況。

## 結果

蛇類分布資料庫共採用 8,866 筆記錄點資料，所有資料共 2,360 個網格（占總網格數 6.4%）。資料分布遍及全台 (Fig. 1)，但大多分布在平原、丘陵等低海拔地區（海拔 500 m 以下資料占資料網格數 66.4%）。網格數低於 18 而未列入本次研究之物種包括大盲蛇 (*Typhlops kosshunensis*)、鐵線蛇 (*Calamaria pavementata*)、赤腹游蛇 (*Sinonatrix annularis*)、金絲蛇 (*Amphiesma miyajimae*)、唐水蛇 (*Enhydris chinensis*)、福建頸斑蛇 (*Plagiopholis styani*)、灰腹綠錦蛇 (*Elaphe frenata*) 及瑪家龜殼花 (*Ovophis monticola makazayazaya*) 共 8 種，其餘 37 種均納入 ENFA 分析 (Table 1)。

### 蛇類之棲地偏好與模式預測結果

從各蛇種之環境因子與邊際值間的相關分析顯示，各蛇種具特定的環境因子偏好 (Table 3)。各蛇種之邊際值與容忍度大多偏高 (Table 3)。各蛇種之棲地偏好與模式預測結果如下：

#### 盲蛇 (*Ramphotyphlops braminus*)

盲蛇於台灣之分布主要受月均溫變異係數、海拔高度及年均溫限制，其中年均溫與盲蛇之分布有正向相關，而月均溫變異係數及海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測盲蛇偏好月均溫變異係數 20% 左右、海拔 500 m 以下、年均溫 23°C 左右之環境 (Fig. 2)。盲蛇之適存棲地廣布於中北部平原地區 (Fig. 39)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.80 (Table 4)。

#### 臺灣鈍頭蛇 (*Pareas formosensis*)

臺灣鈍頭蛇於台灣之分布主要受溫季降雨量及南向值限制，其中溫季降雨量與臺灣鈍頭蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測臺

灣鈍頭蛇偏好溫季降雨量 1,800-2,000 mm 且略為向北之環境 (Fig. 3)。臺灣鈍頭蛇之適存棲地廣佈於全台低海拔段山區 (Fig. 40)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.80 (Table 4)。

### 標蛇 (*Achalinus niger*)

標蛇於台灣之分布主要受年均溫及海拔高度限制，其中海拔高度與標蛇之分布有正向相關，而年均溫則為負向相關 (Table 3)。模式預測標蛇偏好年均溫 15°C 左右、海拔 1,500-2,000 m 之環境 (Fig. 4)。標蛇之適存棲地多在中高海拔段山區 (Fig. 41)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.85 (Table 4)。

### 臺灣標蛇 (*Achalinus formosanus formosanus*)

臺灣標蛇於台灣之分布主要受海拔高度及年均溫限制，其中海拔高度與臺灣標蛇之分布有正向相關，而年均溫則為負向相關 (Table 3)。模式預測臺灣標蛇偏好海拔 1,000-2,000 m、年均溫 15°C 左右之環境 (Fig. 5)。臺灣標蛇之適存棲地多在中高海拔段山區 (Fig. 42)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.61 (Table 4)。

### 過山刀 (*Zaocys dhumnades*)

過山刀於台灣之分布主要受西向值、南向值、年降雨量及寒季降雨量限制，其中年降雨量及寒季降雨量與過山刀之分布有正向相關，而西向值及南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測過山刀偏好略為東北向、年降雨量 2,500-3,000 mm、寒季降雨量 500 mm 左右之環境 (Fig. 6)。過山刀之適存棲地多在中低海拔段山區 (Fig. 43)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.90 (Table 4)。

### 南蛇 (*Ptyas mucosus*)

南蛇於台灣之分布主要受月均溫變異係數、年均溫、道路密度及海拔高度限制，其中年均溫及道路密度與南蛇之分布有正向相關，而月均溫變異係數及海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測南蛇偏好月均溫變異係數 20% 左右、年均

溫 23°C、道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下、海拔 500 m 以下之環境 (Fig. 7)。南蛇之適存棲地廣佈於全台平原丘陵地區 (Fig. 44)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.95 (Table 4)。

#### **細紋南蛇 (*Ptyas korros*)**

細紋南蛇於台灣之分布主要受道路密度及月均溫變異係數限制，其中道路密度與細紋南蛇之分布有正向相關，而月均溫變異係數則為負向相關 (Table 3)。模式預測細紋南蛇偏好道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下、月均溫變異係數 20% 左右之環境 (Fig. 8)。細紋南蛇之適存棲地廣佈於全台平原地區 (Fig. 45)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.75 (Table 4)。

#### **赤腹松柏根 (*Oligodon ornatus*)**

赤腹松柏根於台灣之分布主要受年降雨量、寒季降雨量及都市化程度限制，此三項環境因子與赤腹松柏根之分布均為正向相關 (Table 3)。模式預測赤腹松柏根偏好年降雨量 3,000 mm 左右、寒季降雨量 700 mm 左右、都市化程度 20-40 之環境 (Fig. 9)。赤腹松柏根之適存棲地多在山區內 (Fig. 46)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.51 (Table 4)。

#### **赤背松柏根 (*Oligodon formosanus*)**

赤背松柏根於台灣之分布主要受月均溫變異係數、年均溫及海拔高度限制，其中年均溫與赤背松柏根之分布有正向相關，而月均溫變異係數及海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測赤背松柏根偏好月均溫變異係數 20% 左右、年均溫 23°C、海拔 500 m 以下之環境 (Fig. 10)。赤背松柏根之適存棲地多在中部平原地區 (Fig. 47)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.95 (Table 4)。

#### **黑頭蛇 (*Sibynophis chinensis chinensis*)**

黑頭蛇於台灣之分布主要受溫季降雨量、年降雨量及南向值限制，其中溫季

降雨量、年降雨量與黑頭蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測黑頭蛇偏好溫季降雨量 1,800 mm、年降雨量 2,500-3,000 mm、略為向北之環境 (Fig. 11)。黑頭蛇之適存棲地多在全台低海拔段山區 (Fig. 48)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.65 (Table 4)。

#### **擬龜殼花 (*Macropisthodon rudis rudis*)**

擬龜殼花於台灣之分布主要受南向值及海拔高度限制，其中海拔高度與擬龜殼花之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測擬龜殼花偏好略為向北、海拔 1,500 m 以下之環境 (Fig. 12)。擬龜殼花之適存棲地多在全台低海拔段山區 (Fig. 49)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.74 (Table 4)。

#### **紅斑蛇 (*Dinodon rufozonatum*)**

紅斑蛇於台灣之分布主要受南向值及月均溫變異係數限制，此二項環境因子與紅斑蛇之分布均為負向相關 (Table 3)。模式預測紅斑蛇偏好北向、月均溫變異係數 20% 左右之環境 (Fig. 13)。紅斑蛇之適存棲地廣佈於全台低海拔段丘陵地區 (Fig. 50)，模式驗證所得之迴歸係數為 1.00 (Table 4)。

#### **白梅花蛇 (*Lycodon ruhstrati*)**

白梅花蛇於台灣之分布主要受溫季降雨量、南向值及月降雨量變異係數限制，其中溫季之降雨量及月降雨量變異係數與白梅花蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測白梅花蛇偏好溫季降雨量 1,800-2,500 mm、略為向北、月降雨量變異係數 80-100% 之環境 (Fig. 14)。白梅花蛇之適存棲地多在中南部低海拔段山區 (Fig. 51)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.62 (Table 4)。

#### **斯文豪氏游蛇 (*Rhabdophis swinhonis*)**

斯文豪氏游蛇於台灣之分布主要受溫季降雨量、年降雨量及南向值限制，其中溫季降雨量及年降雨量與斯文豪氏游蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向

相關 (Table 3)。模式預測斯文豪氏游蛇偏好溫季降雨量 1,800 mm 左右、年降雨量 2,500-3,000 mm、略為向北之環境 (Fig. 15)。斯文豪氏游蛇之適存棲地廣佈於全台中低海拔段山區 (Fig. 52)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.82 (Table 4)。

#### **梭德氏游蛇 (*Amphiesma sauteri sauteri*)**

梭德氏游蛇於台灣之分布主要受年降雨量、溫季降雨量及南向值限制，其中年降雨量及溫季降雨量與梭德氏游蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測梭德氏游蛇偏好年降雨量 2,500-3,000 mm、溫季降雨量 1,500-2,000 mm、略為向北之環境 (Fig. 16)。梭德氏游蛇之適存棲地多在全台低海拔段地區 (Fig. 53)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.75 (Table 4)。

#### **草花蛇 (*Xenochrophis piscator*)**

草花蛇於台灣之分布主要受都市化程度、道路密度、海拔高度及人口密度限制，其中都市化程度、道路密度及人口密度與草花蛇之分布有正向相關，而海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測草花蛇偏好都市化程度 40-60、道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下、海拔 500 m 以下、人口密度 1,000 number/km<sup>2</sup> 以下之環境 (Fig. 17)。草花蛇之適存棲地多在全台低海拔段丘陵地區 (Fig. 54)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.70 (Table 4)。

#### **白腹游蛇 (*Sinonatrix percarinata suriki*)**

白腹游蛇於台灣之分布主要受寒季降雨量、年降雨量、月降雨量變異係數及西向值限制，其中寒季降雨量及年降雨量與白腹游蛇之分布有正向相關，而月降雨量變異係數及西向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測白腹游蛇偏好寒季降雨量 400-700 mm、年降雨量 2,500-3,000 mm、月降雨量變異係數 75%左右、略為向東之環境 (Fig. 18)。白腹游蛇之適存棲地多在全台中低海拔段山區 (Fig. 55)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.44 (Table 4)。

### **臺灣赤煉蛇 (*Rhabdophis tigrinus formosanus*)**

臺灣赤煉蛇於台灣之分布主要受年均溫、海拔高度及月均溫變異係數限制，其中海拔高度及月均溫變異係數與臺灣赤煉蛇之分布有正向相關，而年均溫則為負向相關 (Table 3)。模式預測臺灣赤煉蛇偏好年均溫 15°C 左右、海拔 1,500-2,500 m、月均溫變異係數 30% 左右之環境 (Fig. 19)。臺灣赤煉蛇之適存棲地多在中高海拔段山區 (Fig. 56)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.74 (Table 4)。

### **花浪蛇 (*Amphiesma stolatum*)**

花浪蛇於台灣之分布主要受海拔高度及年均溫限制，其中年均溫與花浪蛇之分布有正向相關，而海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測花浪蛇偏好海拔 500 m 以下、年均溫 23°C 之環境 (Fig. 20)。花浪蛇之適存棲地廣佈於全台低海拔段丘陵地區 (Fig. 57)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.85 (Table 4)。

### **青蛇 (*Cyclophiops major*)**

青蛇於台灣之分布主要受南向值及道路密度限制，其中道路密度與青蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測青蛇偏好略為向北、道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下之環境 (Fig. 21)。青蛇之適存棲地多在低海拔段丘陵地區 (Fig. 58)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.90 (Table 4)。

### **紅竹蛇 (*Elaphe porphyracea nigrofasciata*)**

紅竹蛇於台灣之分布主要受溫季降雨量及南向值限制，其中溫季降雨量與紅竹蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測紅竹蛇偏好溫季降雨量 1,800 mm 左右、略為向北之環境 (Fig. 22)。紅竹蛇之適存棲地多在中低海拔段山區 (Fig. 59)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.75 (Table 4)。

### **高砂蛇 (*Elaphe mandarinus*)**

高砂蛇於台灣之分布主要受年均溫、海拔高度及人口密度限制，其中海拔高

度與高砂蛇之分布有正向相關，而年均溫及人口密度則為負向相關 (Table 3)。模式預測高砂蛇偏好年均溫 15°C 左右、海拔 1,500-2,000 m、人口密度 50 number/km<sup>2</sup> 以下之環境 (Fig. 23)。高砂蛇之適存棲地多在中高海拔段山區 (Fig. 60)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.84 (Table 4)。

### **臭青公 (*Elaphe carinata*)**

臭青公於台灣之分布主要受道路密度及都市化程度限制，此二項環境因子與臭青公之分布均為正向相關 (Table 3)。模式預測臭青公偏好道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下、都市化程度 40-60 之環境 (Fig. 24)。臭青公之適存棲地廣佈於全台低海拔段丘陵地區 (Fig. 61)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.80 (Table 4)。

### **錦蛇 (*Elaphe taeniura*)**

錦蛇於台灣之分布主要受南向值及道路密度限制，其中道路密度與錦蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測錦蛇偏好略為向北、道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下之環境 (Fig. 25)。錦蛇之適存棲地廣佈於全台低海拔丘陵地區 (Fig. 62)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.75 (Table 4)。

### **水蛇 (*Enhydryis plumbea*)**

水蛇於台灣之分布主要受都市化程度、降雨量變異係數及距主要都市最近距離限制，其中都市化程度與水蛇之分布有正向相關，而降雨量變異係數及距主要都市最近距離則為負向相關 (Table 3)。模式預測水蛇偏好都市化程度 60-80、月降雨量變異係數 50 或 90 左右、距主要都市最近距離 10 km 以下之環境 (Fig. 26)。水蛇之適存棲地多在各主要都市週邊地區 (Fig. 63)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.49 (Table 4)。

### **大頭蛇 (*Boiga kraepelini*)**

大頭蛇於台灣之分布主要受月均溫變異係數及年均溫限制，其中年均溫與大



頭蛇之分布有正向相關，而月均溫變異係數則為負向相關 (Table 3)。模式預測大頭蛇偏好月均溫變異係數 20% 左右、年均溫 23°C 之環境 (Fig. 27)。大頭蛇之適存棲地多在全台低海拔段丘陵地區 (Fig. 64)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.80 (Table 4)。

#### **茶斑蛇 (*Psammodynastes pulverulentus*)**

茶斑蛇於台灣之分布主要受月均溫變異係數、溫季降雨量及南向值限制，其中溫季降雨量與茶斑蛇之分布有正向相關，而月均溫變異係數及南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測茶斑蛇偏好月均溫變異係數 20% 左右、溫季降雨量 1,400-2,000 mm、略為向北之環境 (Fig. 28)。茶斑蛇之適存棲地多在中南部低海拔段丘陵地區 (Fig. 65)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.80 (Table 4)。

#### **史丹吉氏斜鱗蛇 (*Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri*)**

史丹吉氏斜鱗蛇於台灣之分布主要受海拔高度及年均溫限制，其中海拔高度與史丹吉氏斜鱗蛇之分布有正向相關，而年均溫則為負向相關 (Table 3)。模式預測史丹吉氏斜鱗蛇偏好海拔 1,000-1,500 m、年均溫 17°C 之環境 (Fig. 29)。史丹吉氏斜鱗蛇之適存棲地多在中海拔段山區 (Fig. 66)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.84 (Table 4)。

#### **雨傘節 (*Bungarus multicinctus multicinctus*)**

雨傘節於台灣之分布主要受年均溫、月均溫變異係數、道路密度及海拔高度限制，其中年均溫及道路密度與雨傘節之分布有正向相關，而月均溫變異係數及海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測雨傘節偏好年均溫 23°C、月均溫變異係數 20% 左右、道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下、海拔 500 m 以下之環境 (Fig. 30)。雨傘節之適存棲地多在中北部低海拔段平原丘陵地區 (Fig. 67)，模式驗證所得之迴歸係數為 1.00 (Table 4)。

### 眼鏡蛇 (*Naja atra*)

眼鏡蛇於台灣之分布主要受道路密度、海拔高度及年均溫限制，其中道路密度及年均溫與眼鏡蛇之分布有正向相關，而海拔高度則為負向相關 (Table 3)。模式預測眼鏡蛇偏好道路密度  $5 \text{ km/km}^2$  以下、海拔 500 m 以下、年均溫  $23^\circ\text{C}$  之環境 (Fig. 31)。眼鏡蛇之適存棲地多在低海拔段丘陵地區 (Fig. 68)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.90 (Table 4)。

### 帶紋赤蛇 (*Sinomicrurus sauteri*)

帶紋赤蛇於台灣之分布主要受海拔高度、溫季降雨量及人口密度限制，其中海拔高度及溫季降雨量與帶紋赤蛇之分布有正向相關，而人口密度則為負向相關 (Table 3)。模式預測帶紋赤蛇偏好海拔 500-1,500 m、溫季降雨量 1,700-2,000 mm、人口密度 50 number/ $\text{km}^2$  以下之環境 (Fig. 32)。帶紋赤蛇之適存棲地多在低海拔段山區 (Fig. 69)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.77 (Table 4)。

### 環紋赤蛇 (*Sinomicrurus maccllellandi*)

環紋赤蛇於台灣之分布主要受溫季降雨量及南向值限制，其中溫季降雨量與環紋赤蛇之分布有正向相關，而南向值則為負向相關 (Table 3)。模式預測環紋赤蛇偏好溫季降雨量 2,000-2,500 mm、略為向北之環境 (Fig. 33)。環紋赤蛇之適存棲地多在中南部低海拔段山區 (Fig. 70)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.75 (Table 4)。

### 百步蛇 (*Deinagkistrodon acutus*)

百步蛇於台灣之分布主要受距主要都市最近距離、人口密度及植生指標限制，其中距主要都市之最近距離及植生指標與百步蛇之分布有正向相關，而人口密度則為負向相關 (Table 3)。模式預測百步蛇偏好距主要都市距離 20-40 km、人口密度 50 number/ $\text{km}^2$  以下、植生指標 0.4-0.5 之環境 (Fig. 34)。百步蛇之適存棲地多在低海拔段山區 (Fig. 71)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.51 (Table 4)。

### 赤尾青竹絲 (*Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*)

赤尾青竹絲於台灣之分布主要受南向值及月均溫變異係數限制，此二項環境因子與赤尾青竹絲之分布均為負向相關 (Table 3)。模式預測赤尾青竹絲偏好略為向北、月均溫變異係數 20% 左右之環境 (Fig. 35)。赤尾青竹絲之適存棲地多在低海拔段山區 (Fig. 72)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.85 (Table 4)。

### 龜殼花 (*Protothrops mucrosquamatus*)

龜殼花於台灣之分布主要受南向值、月均溫變異係數及道路密度限制，其中道路密度與龜殼花之分布有正向相關，而南向值及月均溫變異係數自然指標則為負向相關 (Table 3)。模式預測龜殼花偏好略為向北、月均溫變異係數 20% 左右、道路密度 5 km/km<sup>2</sup> 以下之環境 (Fig. 36)。龜殼花之適存棲地多在低海拔段丘陵地區 (Fig. 73)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.95 (Table 4)。

### 菊池氏龜殼花 (*Trimeresurus gracilis*)

菊池氏龜殼花於台灣之分布主要受年均溫、海拔高度及月均溫變異係數限制，其中海拔高度及月均溫變異係數與菊池氏龜殼花之分布有正向相關，而年均溫則為負向相關 (Table 3)。模式預測菊池氏龜殼花偏好年均溫 13°C、海拔 2,000-2,500 m、月均溫變異係數 30-35% 之環境 (Fig. 37)。菊池氏龜殼花之適存棲地多在中高海拔段山區 (Fig. 74)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.85 (Table 4)。

### 鎖蛇 (*Daboia russelii siamensis*)

鎖蛇於台灣之分布主要受月均溫變異係數及坡度限制，此二項環境因子與鎖蛇之分布均為負向相關 (Table 3)。模式預測鎖蛇偏好月均溫變異係數 20% 左右、坡度平緩之環境 (Fig. 38)。鎖蛇之適存棲地多在中部低海拔丘陵地區 (Fig. 75)，模式驗證所得之迴歸係數為 0.85 (Table 4)。

計算各環境因子被標示星號之比例 (標示物種數/總物種數)，則以海拔高度、

南向值、年均溫及月均溫變異係數四項環境因子比例最高 (Table 3)，其中南向值與各蛇種之存在多為負向相關 ( $n = 32$ )，其餘三項則無一致相關趨勢。

### 預測蛇種豐度與環境因子之關係

由前述結果，挑選海拔高度、南向值、年均溫及月均溫變異係數等四項環境因子繪製與預測蛇種豐度之關係圖。蛇類預測之種豐度大致上隨著海拔升高而降低 (Fig. 76a)，與年均溫、月均溫變異係數之關係則呈駝形分布 (hump-shaped distribution) (Fig. 76c and d)，與南向值間則無明顯趨勢 (Fig. 76b)。

### 蛇類生物多樣性熱點之預測分布

由全台陸域蛇類預測豐度分布，各網格蛇種數由 0 至 21 種 (Fig. 77)。依各蛇種海拔分布曲線，將標蛇、臺灣標蛇、臺灣赤煉蛇、高砂蛇、史丹吉氏斜鱗蛇及菊池氏龜殼花共六種歸類為中高海拔蛇種，其餘的 31 種則歸類為低海拔蛇種 (Fig. 78)。低海拔蛇種預測種豐度由 0 至 21 種 (Fig. 79a)，前 5% 之網格至少含 15 種，故網格內蛇種數 15 種以上者視為低海拔蛇種熱點，其中 2.2% 位於自然生態保護區範圍內 (Fig. 79b)。低海拔蛇種熱點之環境特徵主要為年均溫 22°C 左右、月均溫變異係數 20%、海拔 500 m 以下且略向西北 (Fig. 84)。中高海拔蛇種預測種豐度由 0 至 6 種 (Fig. 80a)，前 5% 之網格至少含 4 種，故網格內蛇種數 4 種以上者視為中高海拔蛇種熱點，其中 55.9% 位於自然生態保護區範圍內 (Fig. 80b)。中高海拔蛇種熱點之環境特徵主要為年均溫 15°C 左右、月均溫變異係數 30% 左右且海拔 1500-2000 m (Fig. 85)。

特有種蛇種預測種豐度由 0 至 7 種 (Fig. 81a)，前 5% 之網格至少含 4 種，故網格內蛇種數 4 種以上者視為特有種蛇種熱點，其中 56.0% 位於自然生態保護區範圍內 (Fig. 81b)。特有種蛇種熱點之環境特徵主要為年均溫 15°C 左右、月均溫變異係數 30% 左右且海拔 1500-2000 m (Fig. 86)。保育類蛇種預測種豐度由 0 至 9 種

(Fig. 82a)，前 5%之網格至少含 6 種，故網格內蛇種數 6 種以上者視為保育類蛇種熱點，其中 31.2%位於自然生態保護區範圍內 (Fig. 82b)。保育類蛇種熱點之環境特徵主要為年均溫 15°C 及 23°C、月均溫變異係數 20%及 30%、海拔 1000 m 以下及 1500-2000 m 且向西 (Fig. 87)。修正之保育類蛇種預測種豐度由 0 至 6 種 (Fig. 83a)，前 5%之網格至少含 5 種，故網格內蛇種數 5 種以上者視為修正之保育類蛇種熱點，其中 4.6%位於自然生態保護區範圍內 (Fig. 83b)。修正之保育類蛇種熱點之環境特徵主要為年均溫 22-23°C、月均溫變異係數 20%、海拔 500 m 以下且向西 (Fig. 88)。



## 討論

本研究以 ENFA 進行蛇類空間分布之探討，發現海拔高度、南向值、年均溫及月均溫變異係數對蛇類分布影響最大；各蛇種預測分布樣式不一，模式驗證所得之迴歸係數多能達到 0.8 以上水準；預測之蛇種豐度與海拔高度間呈反比關係；熱點分析結果顯示山區邊緣為低海拔蛇種保育之重點區域。

### 蛇類之棲地偏好

#### (一) 氣候

蛇類與其他爬蟲類動物同樣屬於外溫動物，其體溫與發育速度、生理調控及行為模式息息相關 (Huey 1991; Peterson et al. 1993)，甚至會對繁殖成功率 (Lourdais et al. 2004) 與子代的性別 (Bull et al. 1988; Frazer et al. 1993; Janzen 1994) 造成影響，故許多蛇類在選擇棲地時，溫度可能會是相當重要的考量因素之一。Lin et al. (2007) 發現赤尾青竹絲在選擇休息之棲地時，溫度為最主要的影響因素。本研究中，年均溫及月均溫變異係數均對多數蛇種之分布具重要之影響力，顯示溫度變數的確是影響蛇類選擇棲地的重要因素之一。相較之下，雨量對蛇類分布之影響力較低。一地區之雨量多寡，除直接影響生物生理調控，亦可能影響該地之植被分布 (Neilson 1995)，但爬蟲類具防止水份散失的外殼與鱗片，對雨量的依賴程度較低。本研究中，冬季之降雨量及月降雨量變異係數兩項因子所能影響之蛇類種數均僅有三種，可能是由於冬季時蛇類活動力較低，較不受外界雨量之多寡影響，且台灣一年四季均有雨，僅南部地區具較明顯之乾溼季，多數蛇類對雨量之需求並不大，故月份之間的雨量差異可能對蛇類影響不大。

#### (二) 地形

一地之地形往往會影響該地氣候，而間接影響生物分布 (Austin 2002)。本研究中海拔高度與南向值對多數蛇種之分布具明顯影響，且與多數蛇種間有負向相

關，顯示多數蛇種對向北之棲地可能有所偏好。在北半球，向南之坡面為向陽坡，通常較向北之坡面（即背陽坡）溫暖。蛇類在棲地範圍內會利用各種地形來調控體溫，如在向陽坡之空曠地曬太陽，或移動至背陽坡的植被底下躲避烈日 (Peterson et al. 1993)，顯示蛇類之棲地範圍內應包含南向及北向兩種環境，而非單純偏好某一坡向。故單從結果判斷台灣多數蛇種偏好向北之環境，可能過於武斷；而從蛇種分布與南向值之直方圖中亦可發現，蛇類並未特別偏好向北之環境。此外，亦可能由於坡向因子不適用於 1×1 公里之研究尺度，而得到錯誤的分析結果。本研究曾嘗試將坡向因子排除，但各蛇種模式之預測準確度卻下降，顯示坡向因子在 1×1 公里尺度下對於蛇類分布仍有一定之影響。國外亦有研究以類似之尺度來探討坡向因子與生物分布之關係，但結果均顯示坡向因子對爬蟲類不具明顯影響力 (Guisan and Hofer 2003; Soares and Brito 2007)，故坡向因子是否適合以大尺度進行與生物間關係之研究，仍有待進一步研究探討。此外，部份蛇種與坡度間呈正向相關，但由於坡度值為網格平均值，單一網格內坡度差異最大可達 86 度，顯見坡度因子無法完全代表一地之傾斜狀況，且受坡度影響之蛇種僅一種（鎖蛇），故結果中蛇類對坡度偏好情形，可能僅供參考。

### （三）植被

環境中植群數量之差異，可能會影響該環境之初級生產力 (primary production)，進而影響生物群聚 (community) 之組成 (Box et al. 1989)，但本研究中，植群相關變數對多數蛇種之分布並不具明顯之影響，就整體影響力而言，植群變數亦為影響力最低之類別。過去許多研究利用環境中的結構性因子（如植被）成功描述蛇類棲地 (e.g. Sexton et al. 1964; Reinert and Zappalorti 1988; Chandler and Tolson 1990)，但這些研究之尺度均屬微棲地，與本研究之尺度不同。亦曾有研究指出，相較於地理隔離效應，植被因子對蛇類之分布較不具影響力 (Luiselli and Capizzi 1997)。台灣陸域蛇類大多分布廣泛 (呂等 2002)，又多屬泛食者 (generalist) (李與呂 1996)，故可能較不受環境中植被多寡與組成之影響，而能棲

息在各類自然環境中。

#### (四) 人為活動

人為活動是造成蛇類數量下降的主因之一 (Gibbons et al. 2000)。台灣經濟於民國 60 年代起飛，各地工商業的蓬勃開發，加速了地貌的改變，並嚴重破壞了生物的棲息環境。本研究以人口密度、都市化程度、距主要都市之最近距離及道路密度代表人為活動對環境之影響，結果發現道路密度對台灣陸域蛇類之分布有一定之影響力，其餘三項因子則較不具影響力。道路密度與多數蛇種之分布間有正向相關，可能是由於調查大多在道路兩旁進行，或部份資料來源為道路致死 (road-killed) 之緣故。此外，標蛇、臺灣標蛇、臺灣赤煉蛇、高砂蛇、史丹吉氏斜鱗蛇及菊池氏龜殼花等六種蛇種幾乎均偏好人口密度低、都市化程度低、距主要都市之最近距離遠及道路密度低之環境，由於此六種蛇類均為高山性蛇種，其生存環境大多未遭人為開發，且人為活動均較低，故其結果無法代表此六種蛇類對人為活動之反應，僅能做為參考。

綜觀而言，台灣陸域蛇類之分布較受氣候與地形影響，其中又以溫度、海拔高度及南向值最具影響力。各蛇種在棲地選擇上並無一致之偏好傾向。呂等 (2002) 認為，台灣陸域蛇類依其生活習性及棲地使用，可大致分為穴棲型、地棲型、樹棲型及水棲型。本研究曾嘗試將蛇類依棲地偏好結果進行分類，但無明顯之結果。未來若以多變量分析，如判別分析 (Discriminant Analysis) 或典型對應分析 (Canonical Correspondence Analysis)，對蛇類進行巨觀之棲地分類，也許能夠得到不同的分類結果。

#### 模式準確度

本研究以交叉驗證進行驗證，21 種蛇類之迴歸係數達到 0.8 以上之水準 (占所有蛇種 56.8%)，僅白腹游蛇及水蛇兩種蛇類低於 0.5。造成部份蛇種之模式準確度偏低的可能原因，可從生物特性、模式假設及資料品質與環境因子之選用三方



面進行探討：

### (一) 生物特性

受地形、氣候或生物因素（如競爭）限制，有時生物無法到達或佔據所有適存之棲地，此現象易使生態模式產生誤判之結果 (Buckland and Elston 1993; Guisan and Zimmermann 2000; Pulliam 2000)。台灣境內高山林立，地形錯綜複雜，而多數蛇類移動速度較為遲緩，亦不若鳥類、哺乳類等動物具備良好之擴散能力，因此易受地理隔離，無法到達所有適存棲地。生態模式在進行模式建立與預測時，大多假設該物種已佔據所有可用之棲地環境 (Pearson and Dawson 2003)，故部份蛇種之預測結果與實際情形有些許差異，可能是因為這些蛇種尚未抵達所有可用棲地，或其適存棲地已遭人為干擾之緣故。

### (二) 模式假設

受限於地形，生物調查大多僅能在人車可及性高的地點進行，導致本研究中各網格調查努力量 (effort) 明顯不均，且多數資料記錄點落在道路附近，此一現象違反了隨機抽樣的假設前提，可能會影響模式建立的結果與預測能力 (Guisan and Zimmermann 2000)。未來若欲進行更深入的研究，應試圖挑選各類環境進行調查，避免集中於同類型環境。此外，模式準確度亦可能受到環境因子未達到常態分布之影響。

### (三) 資料品質與環境因子之選用

對僅使用出現資料的生態模式而言，每一筆資料具有相同的權重，因此當資料出現誤差時，對模式準確度會有很大的影響 (Pearce and Boyce 2006)。也因此研究生物之棲地利用及選擇時，最基本的要求便是觀察資料的正確。本研究中部份資料來自環境評估報告，雖已針對記錄地點之精密度進行篩選，但物種辨識之準確度卻無法確認，加以蛇類分布資料較為稀少，一旦資料中有誤判的情形發生，對模式準確度的影響程度將更為明顯。

選用不適當的環境因子，或未選入會影響物種的環境因子，可能會得到錯誤的物種與環境之關係 (Busack and Jakšić 1982; Hernandez et al. 2006)，進而影響模式建立的結果。本研究中驗證所得的迴歸係數未達 0.5 水準的兩種蛇種——白腹游蛇與水蛇，均為近水域生活的蛇類，水域環境相關因子應對此二種蛇類具一定影響力，但卻由於環境因子資料庫中缺乏與此二種蛇類有關的水域環境因子，而使此二種蛇類之模式準確度偏低。未來應試圖建立其他水域環境因子，如水體面積或距水體之最近距離等，也許能提高此類蛇種的模式準確度。

此外，資料量的多寡也可能影響模式之準確度。本研究中，各蛇種模式驗證之迴歸係數與出現資料比例 (prevalence, 計算方式為出現網格數/總網格數) 之關係數為 0.58，具顯著之正向相關 ( $t$ -test,  $p < 0.001$ , Fig. 89)，顯示蛇類資料越多，其模式準確度越高。此現象亦見於其他物種，如鳥類 (Stockwell and Peterson 2002; McPherson et al. 2004) 與植物 (Allouche et al. 2006)。白腹游蛇與水蛇的資料筆數分別僅有 31 與 33 筆，故此二蛇種之模式準確度較低可能是受到資料筆數過少的影響。

本研究中多數蛇種之資料量相當稀少，出現資料比例在 1% 以下，但驗證所得之迴歸係數仍能達到 0.8 以上水準，顯示 ENFA 的確可作為蛇類棲地分析與分布預測之研究的可靠工具。

## 預測蛇種豐度與環境因子之關係

台灣島上海拔最高可達 3,952 m，如此巨大的海拔高度落差，會對溫度、雨量及蒸發散量 (evapotranspiration) 造成明顯的梯度變化，進而影響動植物相之分布。MacArthur (1972) 認為，物種豐度應隨海拔高度升高而降低。本研究中，蛇種豐度與四項主要影響分布因子的關係在模式建立前後均大致相同，其中蛇種豐度與海拔高度間呈反比線性關係，即海拔高度越高，蛇種豐度越低，此一現象遵循 Rapoport-rescue hypothesis。

Rapoport (1982) 認為緯度高的物種所經歷的溫度變化較大，在天擇 (natural selection) 的作用下，具較廣溫度容忍度的物種才能存活下來，而低緯度物種的溫度容忍度較窄，故低緯度地區的物種緯度分布範圍應較小。一地區的物種緯度分布範圍愈狹小，愈易發生棲地間的物種補充效應 (rescue effect)，故低緯度地區應具較高之物種數，此現象稱為 Rapoport-rescue hypothesis (Stevens 1989)。一般而言，海拔每升高 100 m，溫度約降低 0.6 °C，此一溫度隨海拔升高而降低的現象，與溫度隨緯度升高而降低的現象極為類似。若依 Rapoport-rescue hypothesis，則高海拔地區的物種數應少於低海拔地區。Stevens (1992) 曾比較各類物種，包括喬木、哺乳類、昆蟲、兩棲類、爬蟲類及鳥類，發現除兩棲類及鳥類外，其餘物種的平均海拔分布範圍 (mean altitudinal range) 均隨海拔升高而增加，而物種數則隨海拔升高而減少。

然而過去許多研究結果顯示，物種豐富度與海拔高度間並非單純的線性關係，而是呈現駝形的型態 (Rahbek 1995; Brown 2001; Lomolino 2001; 葛與李 2003; Lee et al. 2004; Fu et al. 2007)，與本研究結果不符。Lee (2005) 針對南台灣藤枝地區的蛇類進行調查，試圖找出蛇類種數與海拔之關係，其結果呈現駝形分布。但該研究之海拔段最高僅 1,680 m，並不足以代表整體之情形，且南台灣低海拔地區的人為干擾比其他地區更為嚴重，部份低海拔蛇種在龐大的棲地破壞壓力下，已少見於南部地區，如百步蛇、鎖蛇等，故該研究之結果，應僅能代表南台灣中低海拔段之現象。由於本研究範圍涵蓋全台，故所得之結果應較能呈現全台蛇種豐富度與海拔之關係。

## 蛇類生物多樣性熱點之預測分布

了解生物多樣性熱點之分布樣式在保育工作上具有很高的應用價值，但保護區的劃設受各種因素影響，有時無法確切達到生物保育之目標 (Pressey 1994; Ortega-Huerta and Peterson 2004)。研究結果顯示低海拔蛇種熱點集中在山區與平地

交會處，有可能是取樣時各地努力量不均造成的結果，亦可能是由於平地受到高度人為開發，而迫使蛇類往山區邊緣遷移。現今平地大多已被開發，人為活動開始入侵較靠近山區的丘陵地區，許多地區已被開發為農田、果園或住宅區，嚴重改變地貌而造成棲地破碎化，使得蛇類族群間的隔離情形更加嚴重。小族群的隔離將會降低族群間的基因交流，使得繁殖率下降並造成基因歧異度降低，最後可能導致族群滅絕 (Lande 1980; Caughley 1994)。瑞典的極北蝮 (*Vipera berus*) 曾因都市化而形成隔離的小族群，而導致繁殖率下降 (Madsen et al. 1996)；在移入其他地區的新個體，使族群量增加及基因歧異度上升後，才使情況改善 (Madsen et al. 1999)。美國卡羅萊納灣 (Carolina bay) 的溼地近年來喪失或遭受改變的面積高達 90%，造成兩種侷限分布於溼地的蛇種 (*Seminatrix pygaea* 與 *Nerodia floridana*) 的棲地喪失而導致其族群下降 (Gibbons et al. 2000)。此外，各類人為活動亦造成環境污染，使低海拔蛇種更加難以生存。例如常施用於農田中的農藥等化學物質，已證實會影響兩棲類的生存 (Bishop et al. 1999; Marco et al. 1999)，而蛇類可能透過體表吸收或獵捕已受毒害的蛙類而受到影響 (Campbell and Campbell 2001; Rainwater et al. 2005)。在棲地喪失與環境污染的壓力下，草花蛇、花浪蛇、水蛇、唐水蛇及細紋南蛇這類過去常見於田野間的蛇類，數量已明顯減少，而赤腹游蛇與鎖蛇之族群更已瀕臨絕種 (林 1997; 2001)。

中高海拔蛇種與特有種之熱點分布樣式大致相似，此乃中高海拔蛇種 (除高砂蛇外) 幾乎均為特有種之緣故。中高海拔蛇種與特有種之熱點集中在中北部山區，且位於自然生態保護區範圍內之比例均超過 50%，顯見保護區對這些蛇種之重要性。但此二類蛇種之熱點幾乎未出現在南部地區，是否因南部地區取樣不足，或南部地區之棲地環境確實不適合這些蛇種生存，仍需進一步研究。

保育類蛇種之熱點無明顯分布傾向，但與修正之保育類蛇種熱點比較，兩者之分布樣式明顯不同。保育類野生動物名錄修正前後，蛇類保育類種數由原本 18 種減少為 16 種，移出/移入之種數共 8 種，亦即約一半的物種改變，其中標蛇與臺

灣赤煉蛇兩種中高海拔蛇種被除名，可能是造成熱點分布樣式有極大差異的主因。由於現行之保育類野生動物名錄內之蛇種，多是由於其特有性或獵捕壓力而列名為保育類動物，其族群狀況不見得符合瀕臨絕種之定義；修正之保育類野生動物名錄將赤腹游蛇、水蛇、唐水蛇等族群數量急劇下降的蛇種列入，顯示政府已注意到低海拔環境破壞嚴重造成的影響。

整體而言，法定保護區對中高海拔蛇種及特有種之熱點具明顯成效，但低海拔蛇種在棲地破碎化及環境污染的壓力下，其族群狀況更需要關注與研究。林(2001)認為，對於未列於保育類野生動物名錄上且族群數量持續下降中的蛇種而言，選擇適當地點進行棲地改善與保護工作是唯一途徑。本研究透過模式預測蛇類生物多樣性熱點，發現山區邊緣對低海拔蛇種具明顯重要性。故未來對於低海拔蛇類之保育工作，若將重點放在山區邊緣環境之維護，也許較具實質上之意義與成效。

## 結論

以生態模式進行物種之分布狀態評估，固然無法取代傳統的調查工作，但仍可作為研究者在調查設計時之參考。本研究針對台灣陸域蛇類進行空間探討所得之結果，受資料量較低之限制，也許無法完整代表實際情況，但仍可針對各蛇種提供保育工作之參考資訊。現行政府公告劃設之自然生態保護區對高海拔及特有種蛇種具一定保育效果，但對低海拔蛇種而言，則應將特定地區劃設為保護區，或限制部份地點（如山坡地）之開發。保育類物種名錄之修正，明顯影響保育類蛇種之熱點分布，故修正公告前應廣納各界意見，慎重考量各物種族群狀況及其迫切性，才不致做出錯誤的保育決策。此外，針對全台各地進行蛇類調查與長期監測，以了解各蛇種確切分布情形、族群增減及保育狀況，對蛇類之保育工作方具參考之價值。

## 參考文獻

- 呂光洋、杜銘章、向高世。2002。臺灣兩棲爬行動物圖鑑。大自然雜誌社，台北。
- 李文傑、呂光洋。1996。台灣地區蛇類食性的初探。師大生物學報 **31**：119-124。
- 李培芬、廖倩瑜、李玉琪、潘彥宏、傅維馨、陳宣汶。1997。臺灣地區生態與環境因子地理資訊資料庫。行政院農業委員會，台北。
- 林郁君、黃基礎、杜銘章。1999。影響蛇類跨越能力的變因。師大生物學報 **34**：129-135。
- 林華慶。1997。台灣蛇類的商業性利用與獵捕調查。動物園學報 **9**：53-65。
- 林華慶。2001。台灣陸生蛇類的保育現況。科學月刊 **32**：398-405。
- 柳樅。1989。台灣生物地理概說。第13-23頁。台灣動物地理淵源研討會，台北。
- 徐國士。1984。太魯閣國家公園植物生態資源調查報告。內政部營建署，台北。
- 陳怡秀。2006。聚合分析於全球鯨豚分布預測模式之初探。碩士論文。國立台灣大學，台北。
- 葛兆年、李培芬。2003。台灣北部繁殖鳥類之海拔分布型態。台灣林業科學 **18**：349-361。
- 廖倩瑜。1997。臺灣產畫眉亞科鳥種之空間分布與預測模式。碩士論文。國立台灣大學，台北。
- 潘彥宏。1997。台灣無尾目兩生類之空間分布模式。碩士論文。國立台灣大學，台北。
- 蔡添順。2005。赤尾青竹絲攝食行為與溫度選擇之研究。博士論文。國立臺灣師範大學，台北。
- 謝佳蓉。2006。台灣產標蛇屬之親緣地理。碩士論文。國立中山大學，高雄。
- Allouche, O., A. Tsoar, and R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* **43**:1223-1232.

- Araújo, M. B., W. Thuiller, and R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* **33**:1712-1728.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* **157**:101-118.
- Bishop, C. A., N. A. Mahony, J. Struger, P. Ng, and K. E. Pettit. 1999. Anuran development, density and diversity in relation to agricultural activity in the Holland River watershed, Ontario, Canada (1990-1992). *Environmental Monitoring and Assessment* **57**:21-43.
- Box, E. O., B. N. Holben, and V. Kalb. 1989. Accuracy of the AVHRR Vegetation Index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO<sub>2</sub> flux. *Vegetatio* **80**:71-89.
- Box, G. E. P., and D. R. Cox. 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society* **26**:211-252.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* **157**:281-300.
- Brereton, R., S. Bennett, and I. Mansergh. 1995. Enhanced greenhouse climate change and its potential effect on selected fauna of southeastern Australia: A trend analysis. *Biological Conservation* **72**:339-354.
- Brito, J. C., E. G. Crespo, and O. S. Paulo. 1999. Modelling wildlife distributions: logistic multiple regression vs overlap analysis. *Ecography* **22**:251-260.
- Brotons, L., W. Thuiller, M. B. Araújo, and A. H. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* **27**:437-448.
- Brown, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography* **10**:101-109.
- Buckland, S. T., and D. A. Elston. 1993. Empirical models for the spatial distribution of

- wildlife. *The Journal of Applied Ecology* **30**:478-495.
- Bull, J. J., W. H. N. Gutzke, and M. G. Bulmer. 1988. Nest choice in a captive lizard with temperature-dependent sex determination. *Journal of Evolutionary Biology* **1**:177-184.
- Busack, S. D., and F. M. Jaksić. 1982. Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity: an analysis at regional and local levels. *Journal of Biogeography* **9**:289-302.
- Campbell, K. R., and T. S. Campbell. 2001. The accumulation and effects of environmental contaminants on snakes: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* **70**:253-301.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *The Journal of Animal Ecology* **63**:215-244.
- Chandler, C. R., and P. J. Tolson. 1990. Habitat use by a boid snake, *Epicrates monensis*, and its anoline prey, *Anolis cristatellus*. *Journal of Herpetology* **24**:151-157.
- Dodd, C. K., Jr. 1993. Strategies for snake conservation. Pages 363-393 in R. A. Seigel and J. T. Collins, editors. *Snakes-Ecology and Behavior*. McGraw Hill, New York.
- Engler, R., A. Guisan, and L. Rechsteiner. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* **41**:263-274.
- Erasmus, B. F. N., A. S. van Jaarsveld, S. L. Chown, M. Kshatriya, and K. J. Wessels. 2002. Vulnerability of South African animal taxa to climate change. *Global Change Biology* **8**:679-693.
- Fielding, A. H., and J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental*



- Conservation **24**:38-49.
- Frazer, N. B., J. L. Greene, and J. W. Gibbons. 1993. Temporal Variation in Growth Rate and Age at Maturity of Male Painted Turtles, *Chrysemys picta*. American Midland Naturalist **130**:314-324.
- Fu, C., J. Wang, Z. Pu, S. Zhang, H. Chen, B. Zhao, J. Chen, and J. Wu. 2007. Elevational gradients of diversity for lizards and snakes in the Hengduan Mountains, China. Biodiversity and Conservation **16**:707-726.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. Biological Conservation **130**:25-46.
- Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy, and C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. BioScience **50**:653-666.
- Graham, C. H., and R. J. Hijmans. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. Global Ecology and Biogeography **15**:578-587.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling **135**:147-186.
- Guisan, A., and U. Hofer. 2003. Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. Journal of Biogeography **30**:1233-1243.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters **8**:993-1009.
- Hernandez, P. A., C. H. Graham, L. L. Master, and D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. Ecography **29**:773-785.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel, and N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data?

- Ecology **83**:2027-2036.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, and N. Perrin. 2004. Biomapper 3.1. Division of Conservation Biology, University of Bern.
- Hirzel, A. H., G. Le Lay, V. Helfer, C. Randin, and A. Guisan. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling* **199**:142-152.
- Huang, S.-M., S.-P. Huang, Y.-H. Chen, and M.-C. Tu. 2007. Thermal tolerance and altitudinal distribution of three *Trimeresurus* snakes (Viperidae: Crotalinae) in Taiwan. *Zoological Studies* **45**:592-599.
- Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* **137**:S91-S115.
- Janzen, F. J. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **91**:7487-7490.
- Jones, P. G., S. E. Beebe, J. Tohme, and N. W. Galwey. 1997. The use of geographical information systems in biodiversity exploration and conservation. *Biodiversity and Conservation* **6**:947-958.
- Kerr, J. T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* **11**:1094-1100.
- Kéry, M. 2002. Inferring the absence of a species - A case study of snakes. *Journal of Wildlife Management* **66**:330-338.
- Lande, R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. *The American Naturalist* **116**:463-479.
- Lee, P.-F., T.-S. Ding, F.-H. Hsu, and S. Geng. 2004. Breeding bird species richness in Taiwan: distribution on gradients of elevation, primary productivity and urbanization. *Journal of Biogeography* **31**:307-314.

- Lee, P.-F., I.-C. Chen, and W.-N. Tzeng. 2005. Spatial and temporal distribution patterns of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the Indian Ocean. *Zoological Studies* **44**:260-270.
- Lee, P.-F., K.-Y. Lue, and S.-H. Wu. 2006. Predictive distribution of hynobiid salamanders in Taiwan. *Zoological Studies* **45**:244-254.
- Lee, T. H. 2005. Ecological patterns of distribution on gradients of elevation and species diversity of snakes in southern Taiwan. *Amphibia-Reptilia* **26**:325-332.
- Lin, H.-C., H.-Y. Hung, K.-Y. Lue, and M.-C. Tu. 2007. Diurnal retreat site selection by the arboreal Chinese green tree viper (*Trimeresurus s. stejnegeri*) as influenced by temperature. *Zoological Studies* **46**:216-226.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* **10**:3-13.
- Lourdais, O., R. Shine, X. Bonnet, M. Guillon, and G. Naulleau. 2004. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* **104**:551-560.
- Luiselli, L., and D. Capizzi. 1997. Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodiversity and Conservation* **6**:1339-1351.
- Lütolf, M., F. Kienast, and A. Guisan. 2006. The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of Applied Ecology* **43**:802-815.
- MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **43**:293-295.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York.
- Madsen, T., B. Stille, and R. Shine. 1996. Inbreeding depression in an isolated

- population of adders *Vipera berus*. *Biological Conservation* **75**:113-118.
- Madsen, T., R. Shine, M. Olsson, and H. Wittzell. 1999. Restoration of an inbred adder population. *Nature* **402**:34-35.
- Manel, S., J. M. Dias, S. T. Buckton, and S. J. Ormerod. 1999. Alternative methods for predicting species distribution: an illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology* **36**:734-747.
- Marco, A., C. Quilchano, and A. R. Blaustein. 1999. Sensitivity to nitrate and nitrite in pond-breeding amphibians from the pacific northwest, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry* **18**:2836-2839.
- Margules, C. R., and R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* **405**:243-253.
- Martínez, I., F. Carreño, A. Escudero, and A. Rubio. 2006. Are threatened lichen species well-protected in Spain? Effectiveness of a protected areas network. *Biological Conservation* **133**:500-511.
- Martínez-Freiría, F., N. Sillero, M. Lizana, and J. C. Brito. 2008. GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions* **14**:452-461.
- May, P. G., T. M. Farrell, S. T. Heulett, M. A. Pilgrim, L. A. Bishop, D. J. Spence, A. M. Rabatsky, M. G. Campbell, A. D. Aycrigg, and W. E. Richardson, II. 1996. Seasonal abundance and activity of a rattlesnake (*Sistrurus miliarius barbouri*) in central Florida. *Copeia* **1996**:389-401.
- McPherson, J. M., W. Jetz, and D. J. Rogers. 2004. The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology* **41**:811-823.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**:853-858.

- Neilson, R. P. 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications* **5**:362-385.
- Ortega-Huerta, M. A., and A. T. Peterson. 2004. Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. *Diversity and Distributions* **10**:39-54.
- Pearce, J. L., and M. S. Boyce. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* **43**:405-412.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**:361-371.
- Peterson, C. R., A. R. Gibson, and M. E. Dorcas. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. Pages 241-314 in R. A. Seigel and J. T. Collins, editors. *Snakes-Ecology and Behavior*. McGraw Hill, New York.
- Pressey, R. L. 1994. Ad hoc reservations: forward or backward steps in developing representative reserve systems? *Conservation Biology* **8**:662-668.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* **18**:200-205.
- Rainwater, T. R., K. D. Reynolds, J. E. Cañas, G. P. Cobb, T. A. Anderson, S. T. McMurry, and P. N. Smith. 2005. Organochlorine pesticides and mercury in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) from Northeastern Texas, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry* **24**:665-673.
- Rapoport, E. H. 1982. *Areography: geographical strategies of species*. Pergamon, New York.

- Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta, and A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* **426**:837-841.
- Reinert, H. K., and R. T. Zappalorti. 1988. Timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) of the Pine Barrens: their movement patterns and habitat preference. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists* **4**:964-978.
- Rushton, S. P., S. J. Ormerod, and G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* **41**:193-200.
- Santos, X., J. C. Brito, N. Sillero, J. M. Pleguezuelos, G. A. Llorente, S. Fahd, and X. Parellada. 2006. Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: A contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation* **130**:416-425.
- Sattler, T., F. Bontadina, A. H. Hirzel, and R. Arlettaz. 2007. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology* **44**:1188-1199.
- Segurado, P., and M. B. Araújo. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* **31**:1555-1568.
- Seigel, R. A., J. T. Collins, and S. S. Novak. 1987. *Snakes-Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw Hill, New York.
- Seigel, R. A. 1993. Summary: future research on snakes, or how to combat "lizard envy". Pages 395-402 in R. A. Seigel and J. T. Collins, editors. *Snakes-Ecology and Behavior*. McGraw Hill, New York.
- Sexton, O. J., H. Heatwole, and D. Knight. 1964. Correlation of microdistribution of some Panamanian reptiles and amphibians with structural organization of the habitat. *Caribbean Journal of Science* **4**:261-295.
- Soares, C., and J. C. Brito. 2007. Environmental correlates for species richness among

- amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation* **16**:1087-1102.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* **133**:240-256.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* **140**:893-911.
- Stockwell, D. R. B., and A. T. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* **148**:1-13.
- Stoms, D. M., and J. E. Estes. 1993. A remote sensing research agenda for mapping and monitoring biodiversity. *International Journal of Remote Sensing* **14**:1839-1860.
- Teixeira, J., N. Ferrand, and J. W. Arntzen. 2001. Biogeography of the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica*: a field survey and spatial modelling approach. *Ecography* **24**:618-624.
- Teixeira, J., and J. W. Arntzen. 2002. Potential impact of climate warming on the distribution of the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation* **11**:2167-2176.
- Tsai, T.-S., and M.-C. Tu. 2001. Reproductive cycle of female Chinese green tree vipers, *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*, in northern Taiwan. *Herpetologica* **57**:157-168.
- Tu, M.-C., H.-Y. Wang, M.-P. Tsai, M. Toda, W.-J. Lee, F.-J. Zhang, and H. Ota. 2000. Phylogeny, taxonomy, and biogeography of the oriental pitvipers of the genus *Trimeresurus* (Reptilia: Viperidae: Crotalinae): a molecular perspective. *Zoological Science* **17**:1147-1157.
- Willis, K. J., and R. J. Whittaker. 2002. Species diversity: scale matters. *Science* **295**:1245-1248.

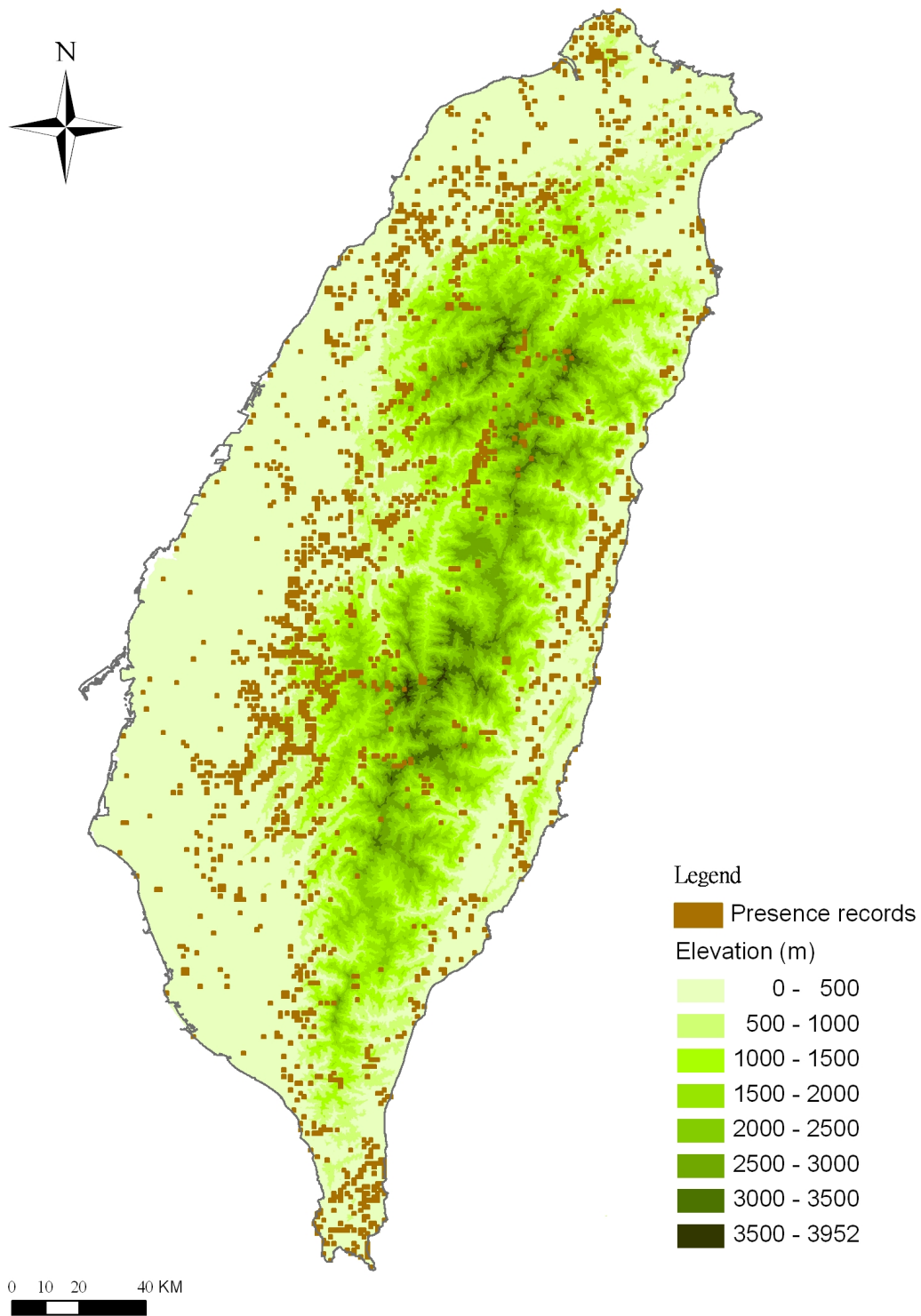


Fig. 1 Presence records of terrestrial snakes in Taiwan



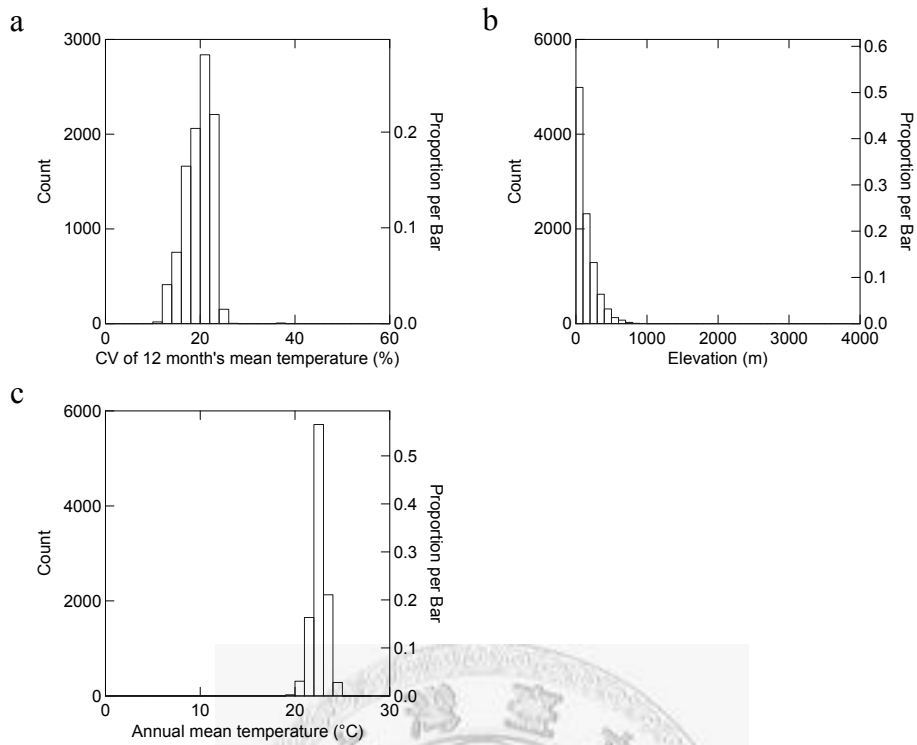


Fig. 2 Predicted occurrence distribution of *Ramphotyphlops braminus*: (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) elevation, and (c) annual mean temperature

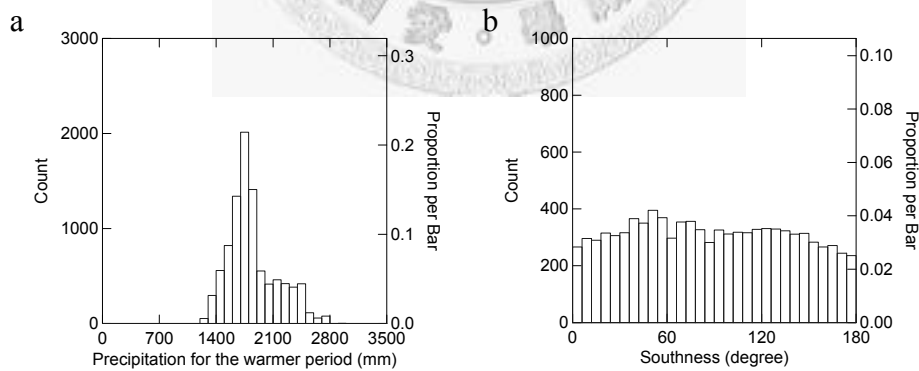


Fig. 3 Predicted occurrence distribution of *Pareas formosensis*: (a) precipitation for the colder period and (b) southness

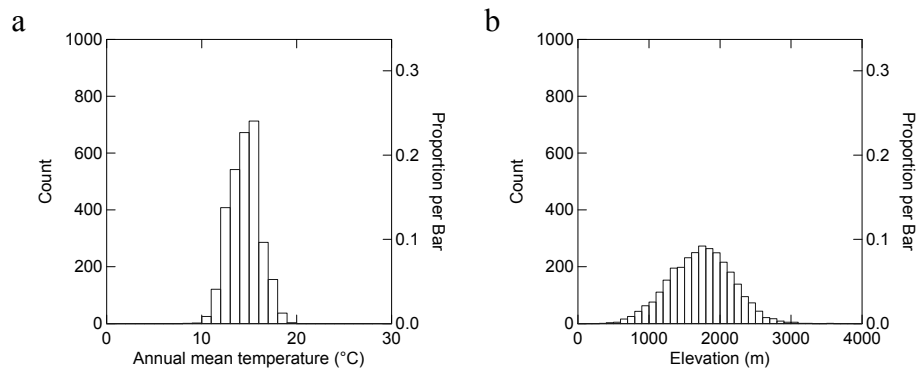


Fig. 4 Predicted occurrence distribution of *Achalinus niger*: (a) annual mean temperature and (b) elevation

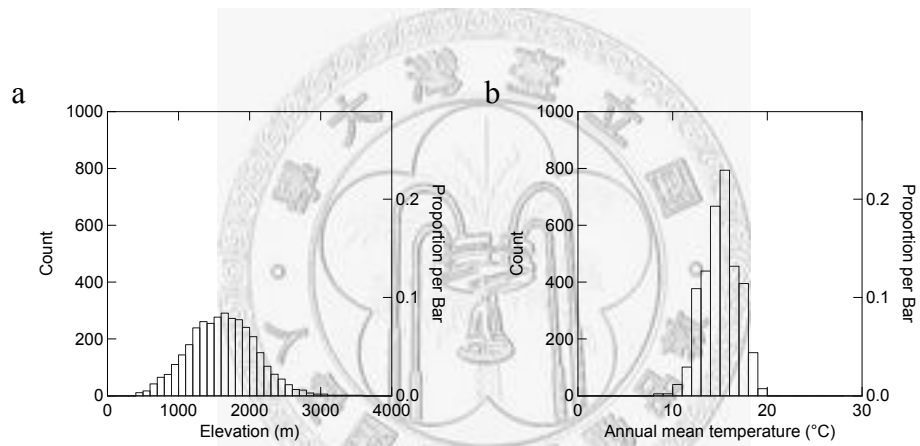


Fig. 5 Predicted occurrence distribution of *Achalinus formosanus formosanus*: (a) elevation and (b) annual mean temperature

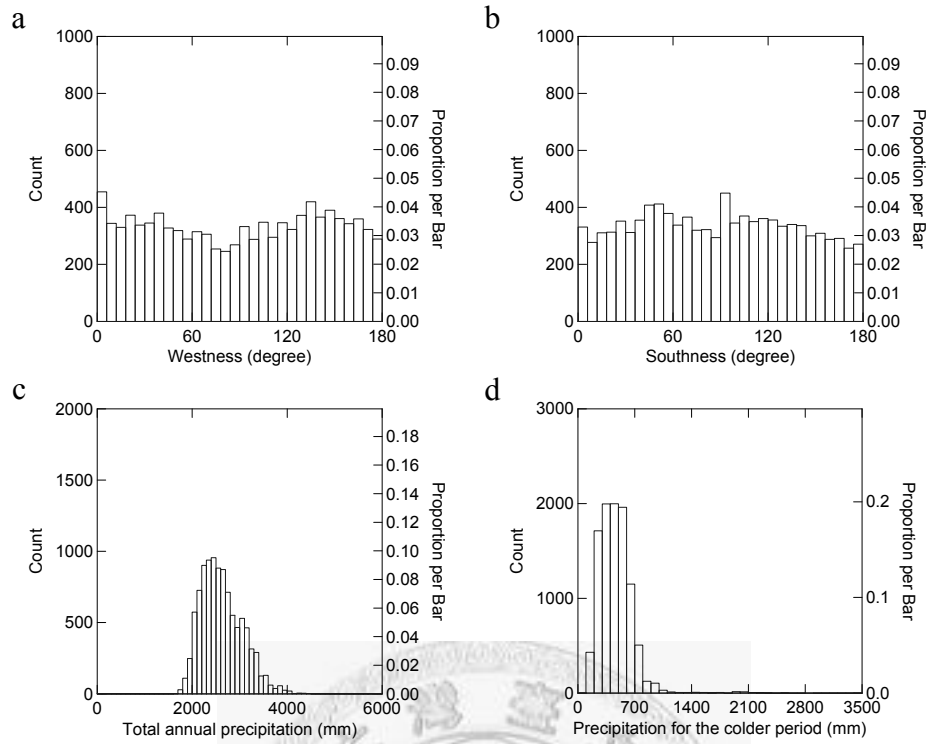


Fig. 6 Predicted occurrence distribution of *Zaocys dhumnades*: (a) westness, (b) southness, (c) total annual precipitation, and (d) precipitation for the colder period

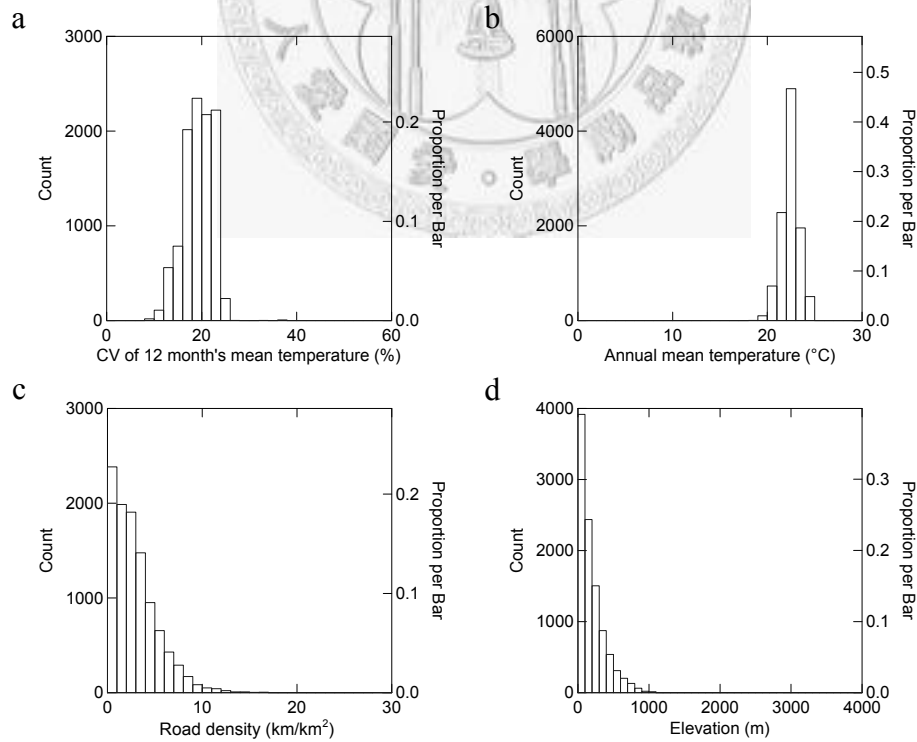


Fig. 7 Predicted occurrence distribution of *Ptyas mucosus*: (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) annual mean temperature, (c) road density, and (d) elevation

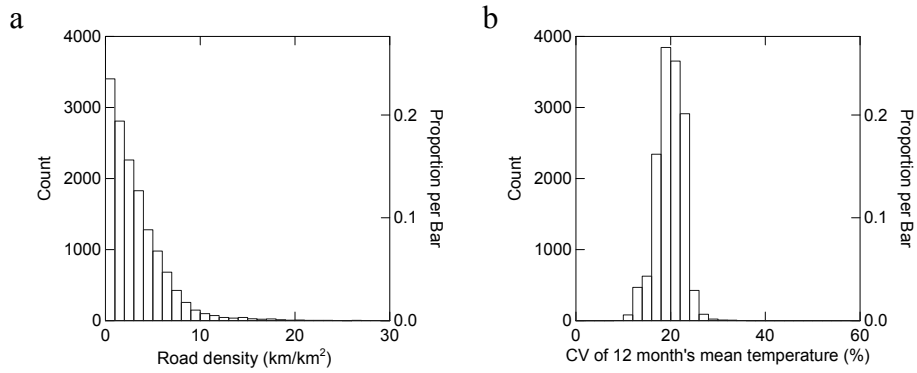


Fig. 8 Predicted occurrence distribution of *Ptyas korros*: (a) road density and (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature

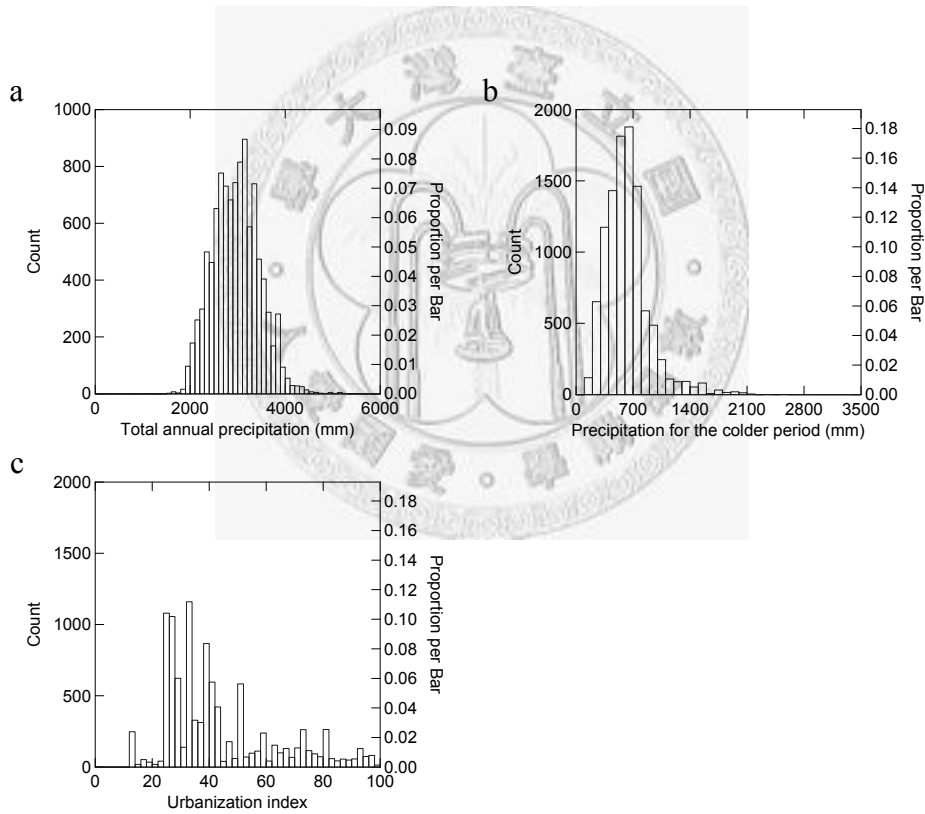


Fig. 9 Predicted occurrence distribution of *Oligodon ornatus*: (a) total annual precipitation, (b) precipitation for the colder period, and (c) urbanization index

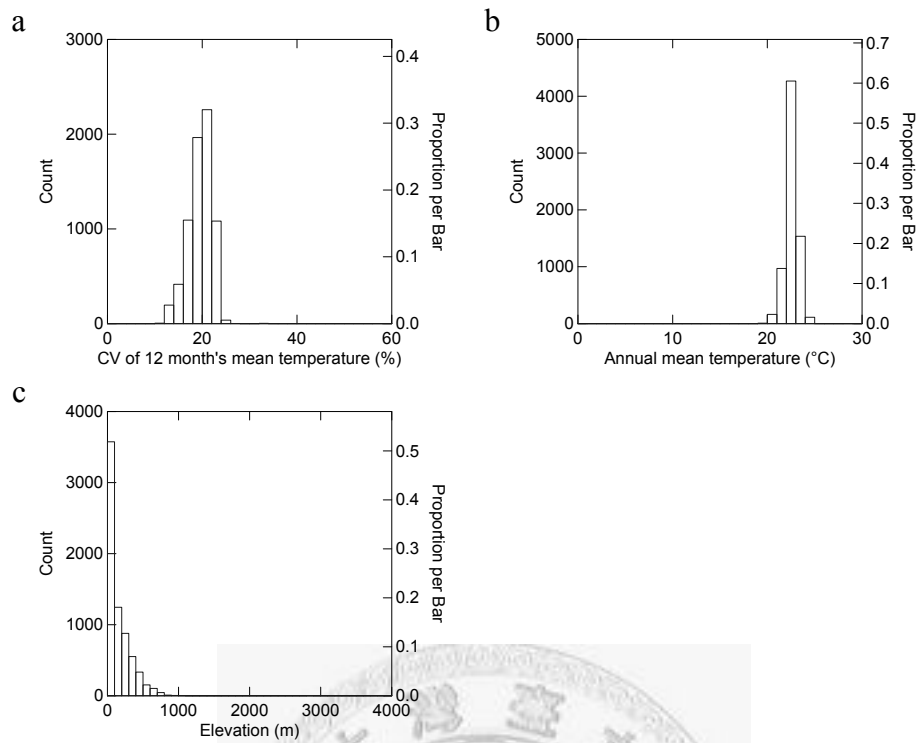


Fig. 10 Predicted occurrence distribution of *Oligodon formosanus*: (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) annual mean temperature, and (c) elevation

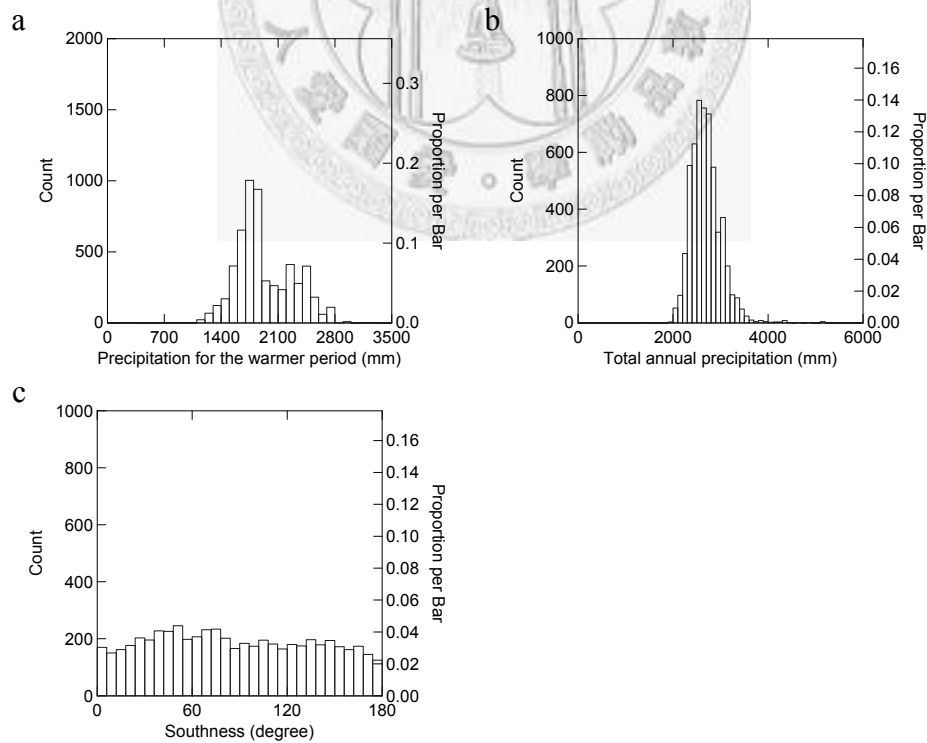


Fig. 11 Predicted occurrence distribution of *Sibynophis chinensis chinensis*: (a) precipitation for the warmer period, (b) total annual precipitation, and (c) southness

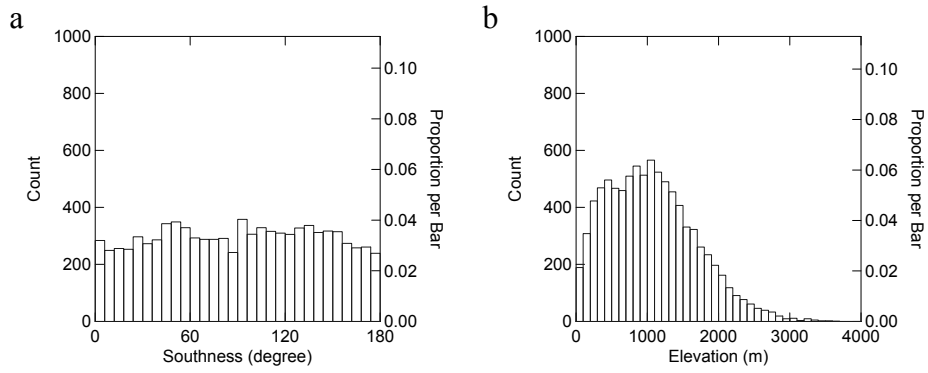


Fig. 12 Predicted occurrence distribution of *Macropisthodon rudis rudis*: (a) southness and (b) elevation

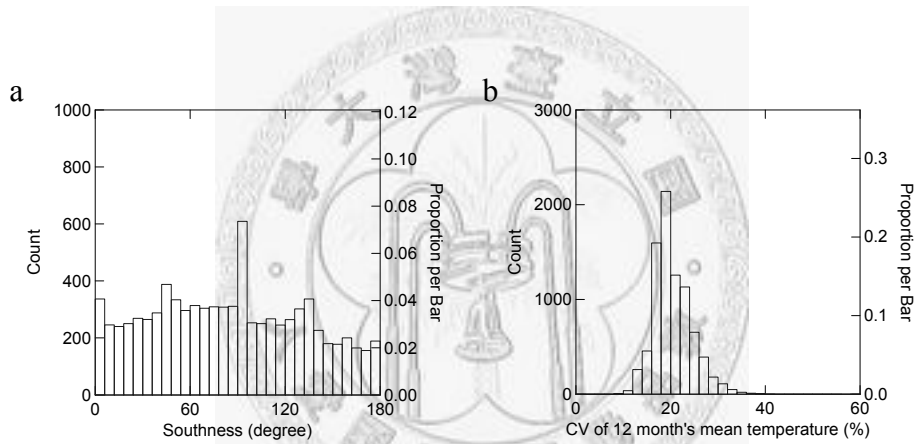


Fig. 13 Predicted occurrence distribution of *Dinodon rufozonatum*: (a) southness and (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature

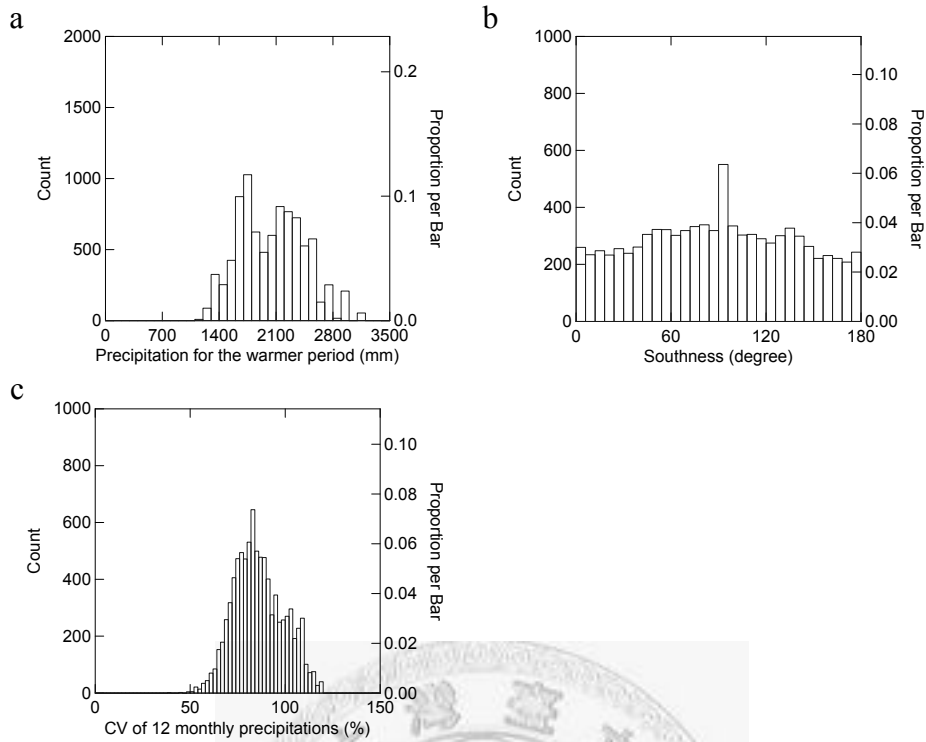


Fig. 14 Predicted occurrence distribution of *Lycodon ruhstrati*: (a) precipitation for the warmer period, (b) southness, and (c) coefficient of variation of 12 monthly precipitations

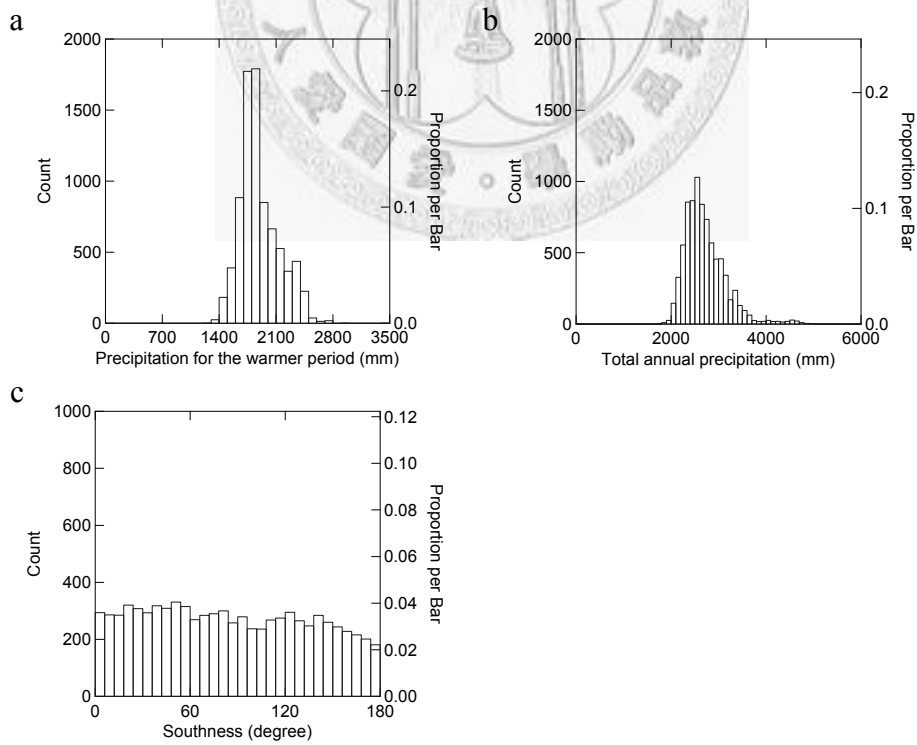


Fig. 15 Predicted occurrence distribution of *Rhabdophis swinhonis*: (a) precipitation for the warmer period, (b) total annual precipitation, and (c) southness

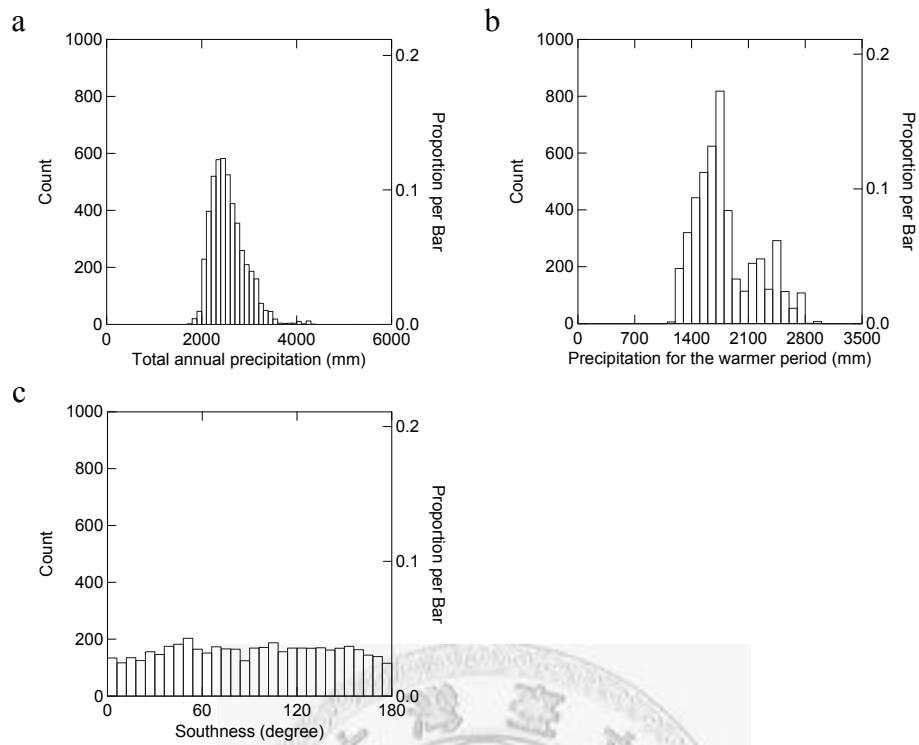


Fig. 16 Predicted occurrence distribution of *Amphiesma sauteri sauteri*: (a) total annual precipitation, (b) precipitation for the warmer period, and (c) southness

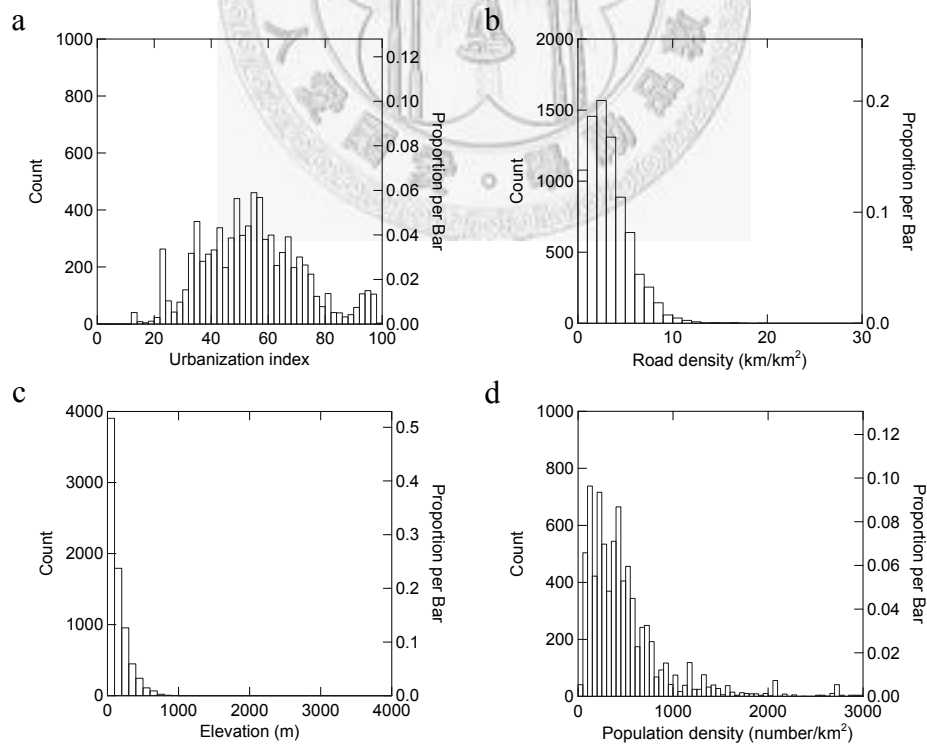


Fig. 17 Predicted occurrence distribution of *Xenochrophis piscator*: (a) urbanization index, (b) road density, (c) elevation, and (d) population density



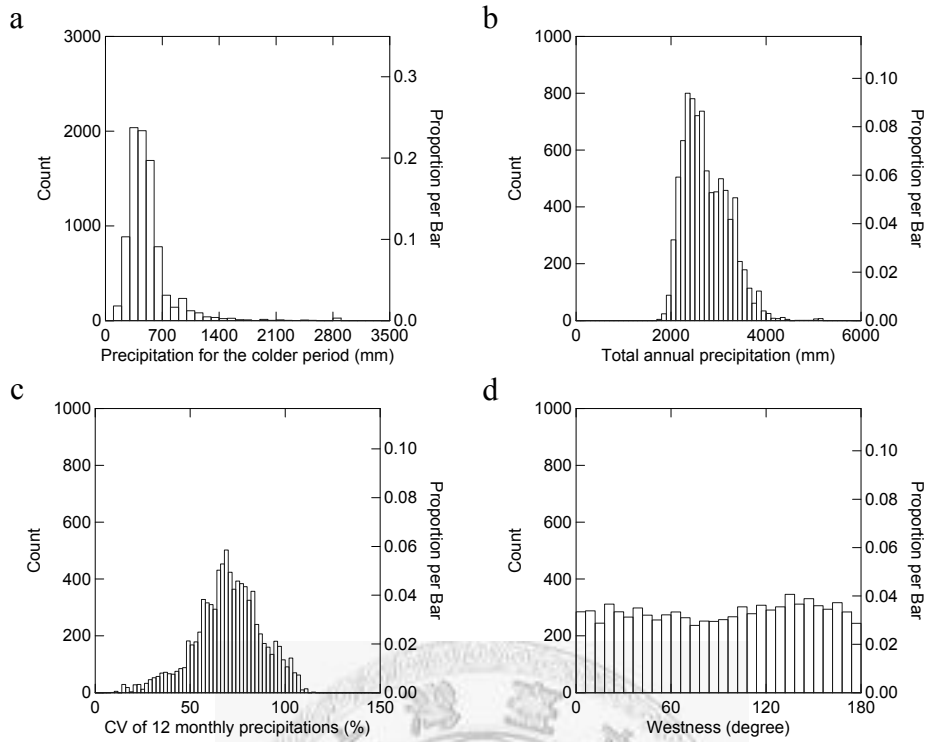


Fig. 18 Predicted occurrence distribution of *Sinonatrix percarinata suriki*: (a) precipitation for the colder period, (b) total annual precipitation, (c) coefficient of variation of 12 monthly precipitations, and (d) westness

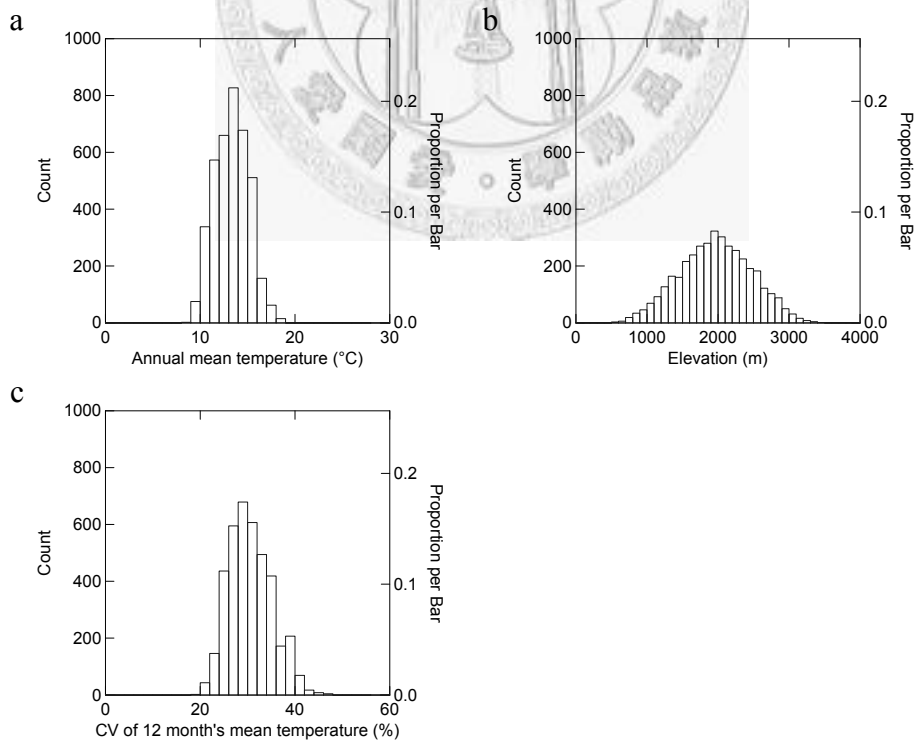


Fig. 19 Predicted occurrence distribution of *Rhabdophis tigrinus formosanus*: (a) annual mean temperature, (b) elevation, and (c) coefficient of variation of 12 month's mean temperature

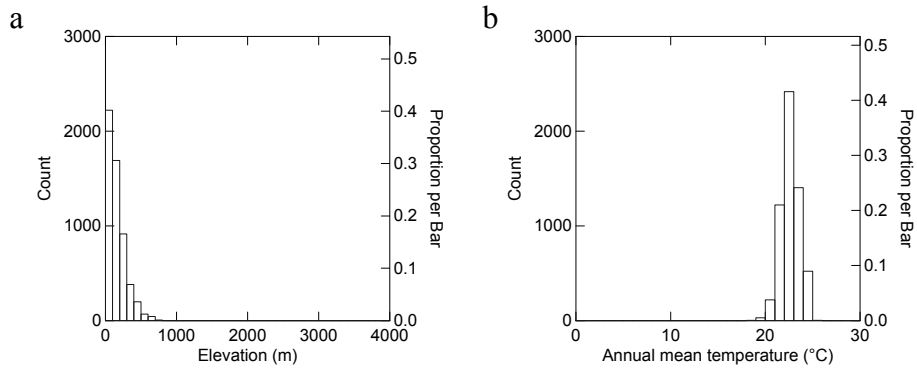


Fig. 20 Predicted occurrence distribution of *Amphiesma stolatum*: (a) elevation and (b) annual mean temperature

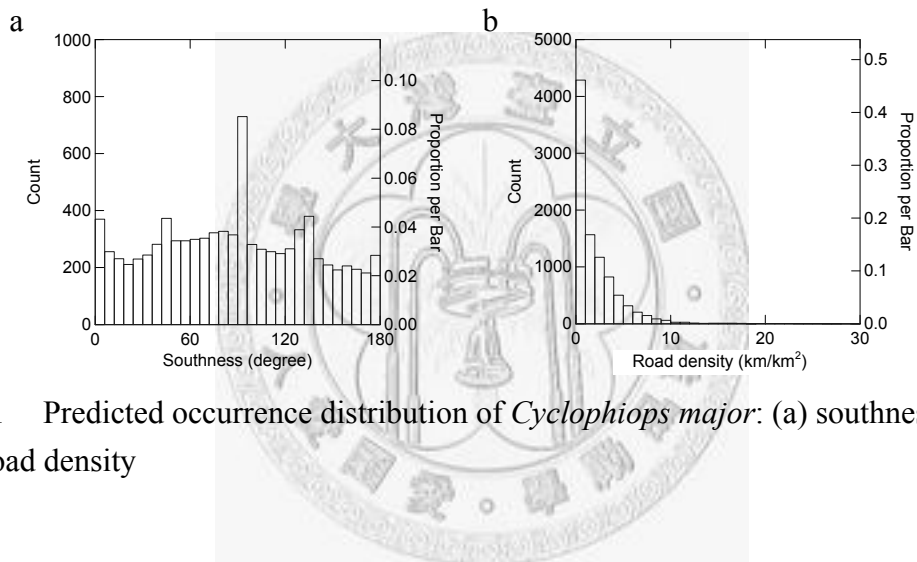


Fig. 21 Predicted occurrence distribution of *Cyclophiops major*: (a) southness and (b) road density

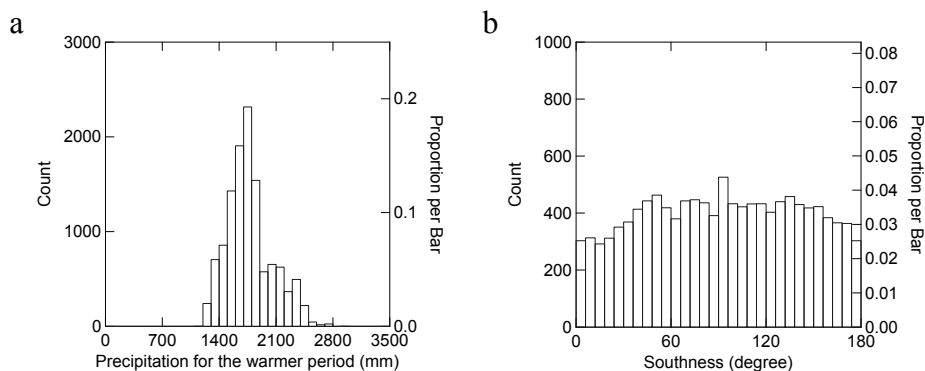


Fig. 22 Predicted occurrence distribution of *Elaphe porphyracea nigrofasciata*: (a) precipitation for the warmer period and (b) southness

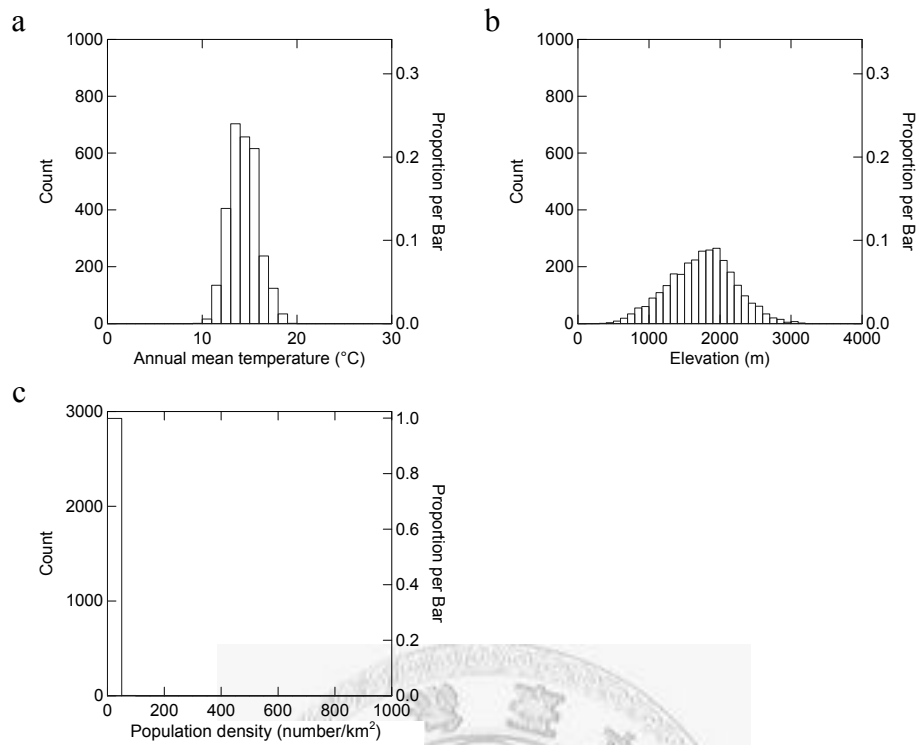


Fig. 23 Predicted occurrence distribution of *Elaphe mandarinus*: (a) annual mean temperature, (b) elevation, and (c) population density

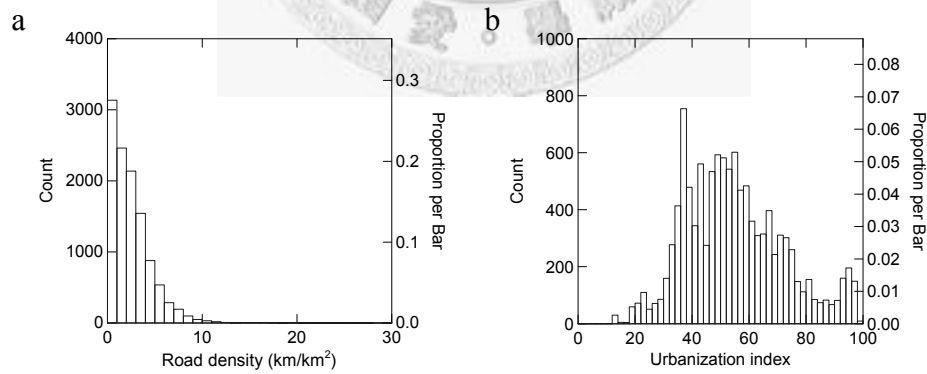


Fig. 24 Predicted occurrence distribution of *Elaphe carinata*: (a) road density and (b) urbanization index

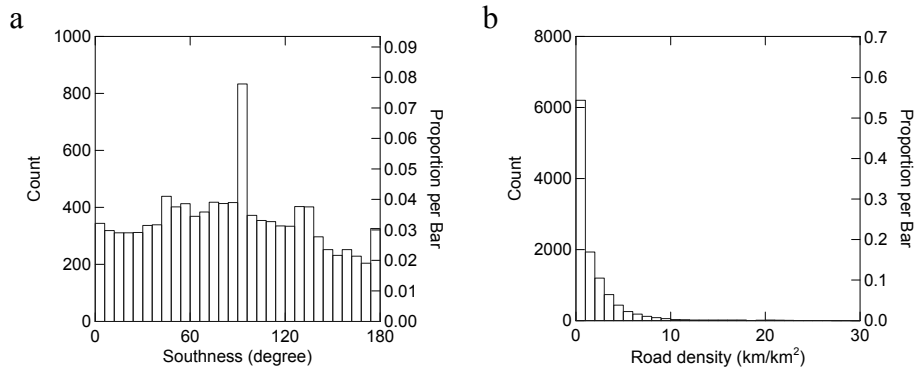


Fig. 25 Predicted occurrence distribution of *Elaphe taeniura*: (a) southness and (b) road density

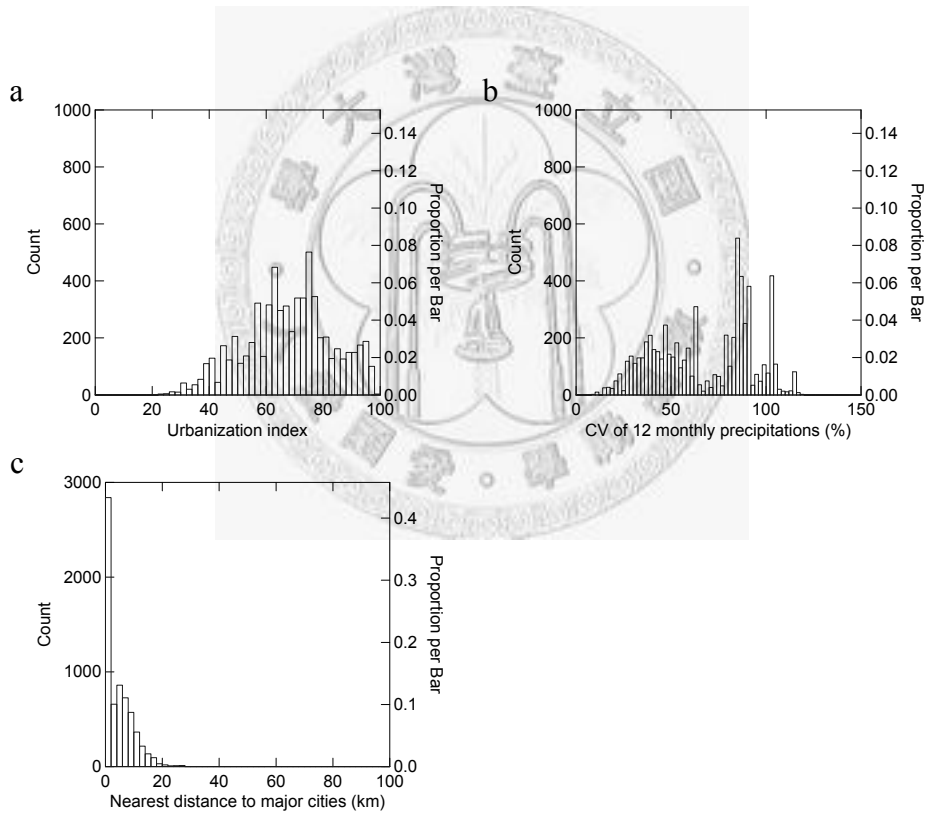


Fig. 26 Predicted occurrence distribution of *Enhydris plumbea*: (a) urbanization index, (b) coefficient of variation of 12 monthly precipitations and (c) nearest distance to major cities

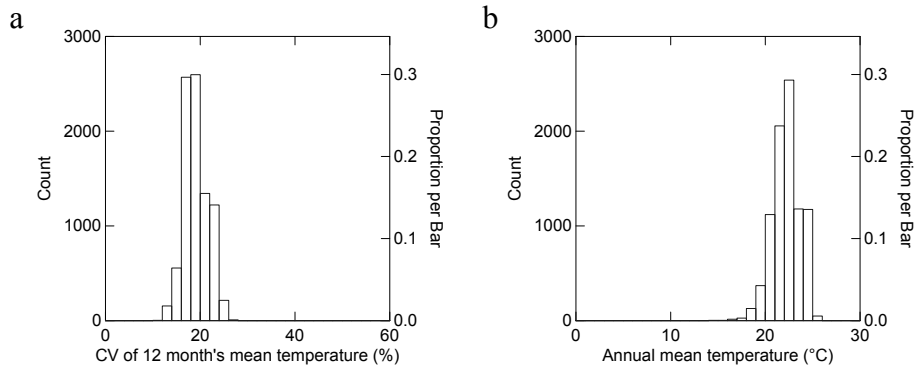


Fig. 27 Predicted occurrence distribution of *Boiga kraepelini*: (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature and (b) annual mean temperature

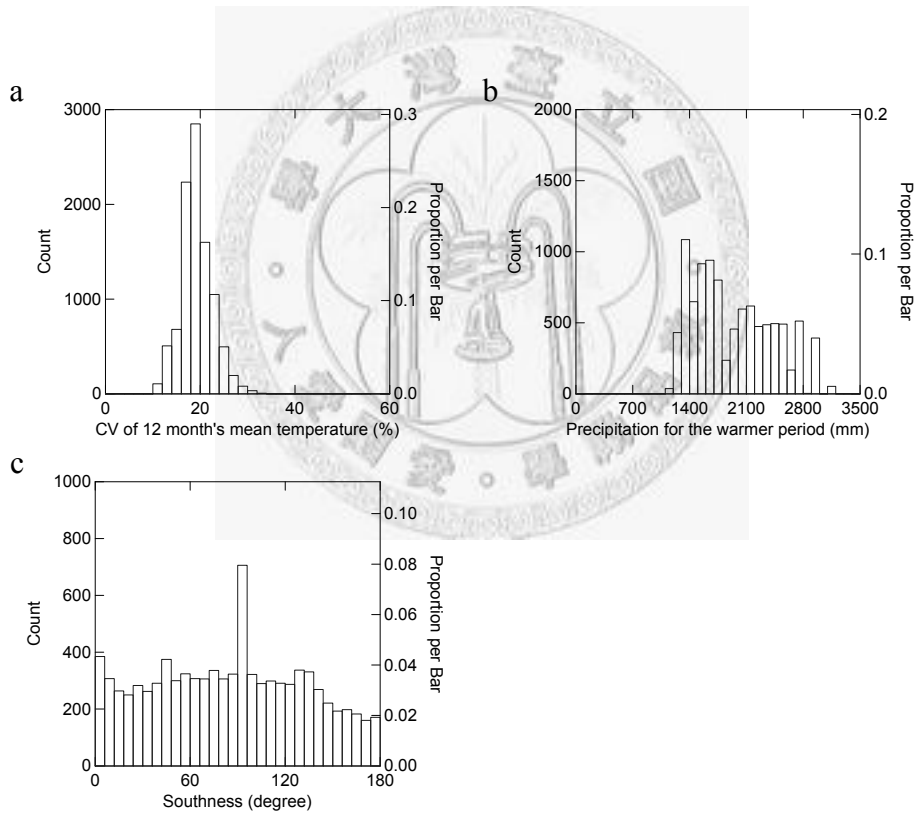


Fig. 28 Predicted occurrence distribution of *Psammodynastes pulverulentus*: (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (b) precipitation for the warmer period, and (c) southness

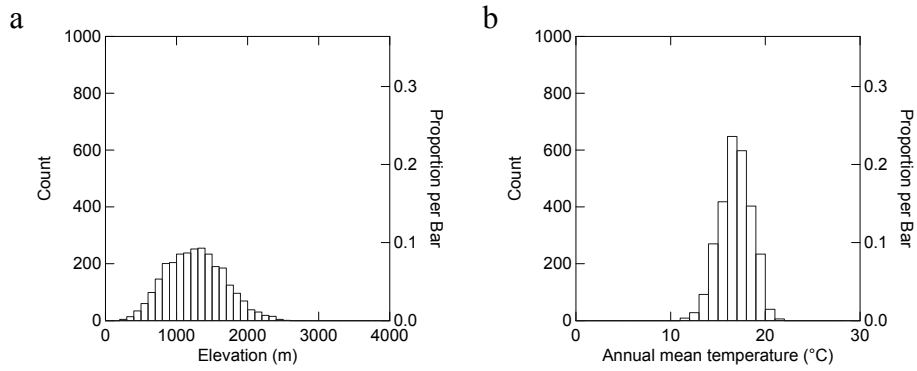


Fig. 29 Predicted occurrence distribution of *Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri*: (a) elevation and (b) annual mean temperature

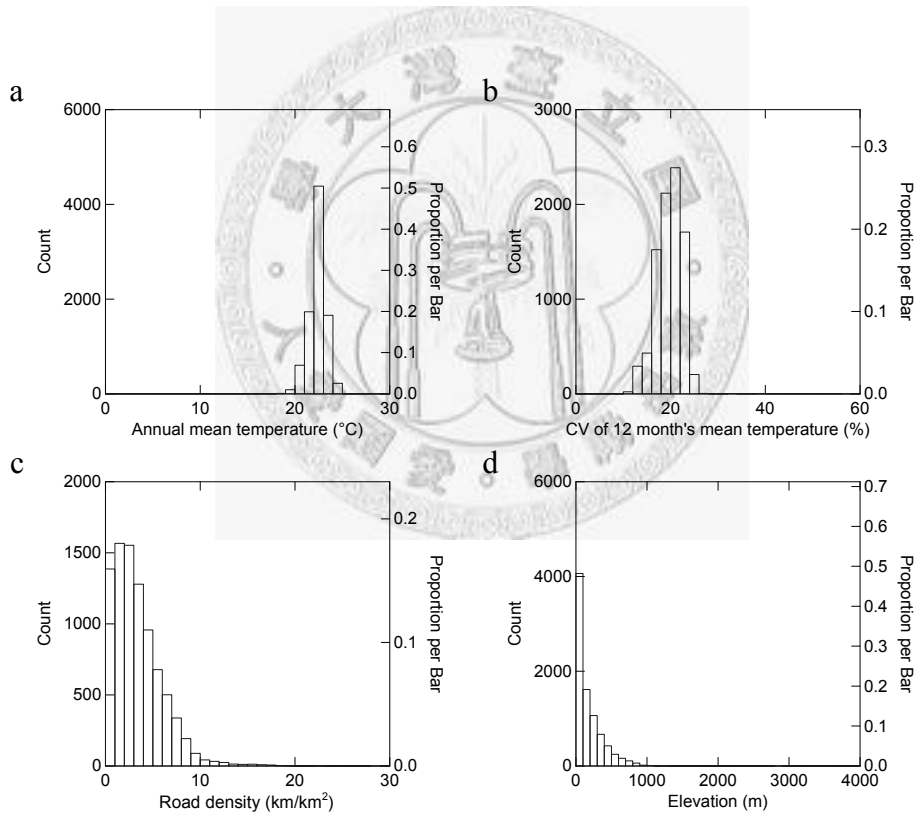


Fig. 30 Predicted occurrence distribution of *Bungarus multicinctus multicinctus*: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) road density, and (d) elevation

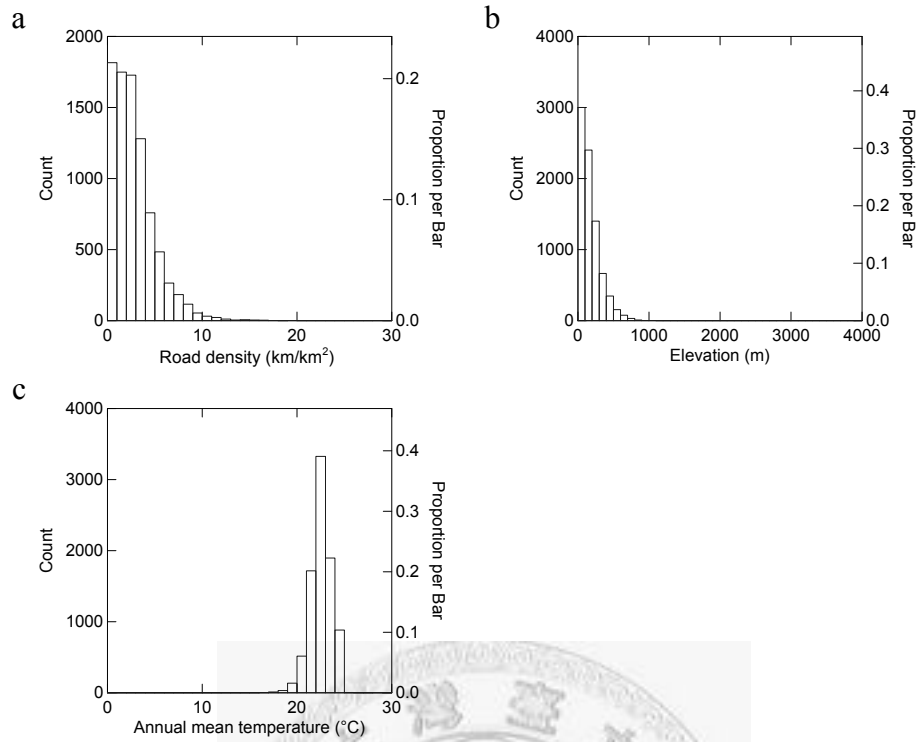


Fig. 31 Predicted occurrence distribution of *Naja atra*: (a) road density, (b) elevation, and (c) annual mean temperature

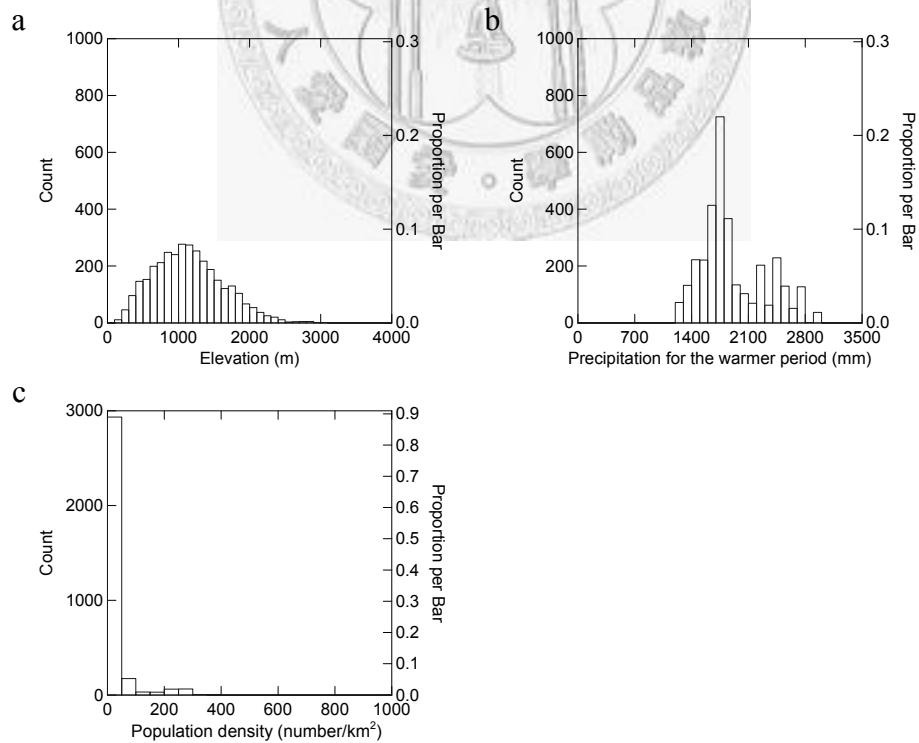


Fig. 32 Predicted occurrence distribution of *Sinomicrurus sauteri*: (a) elevation, (b) precipitation for the warmer period, and (c) population density

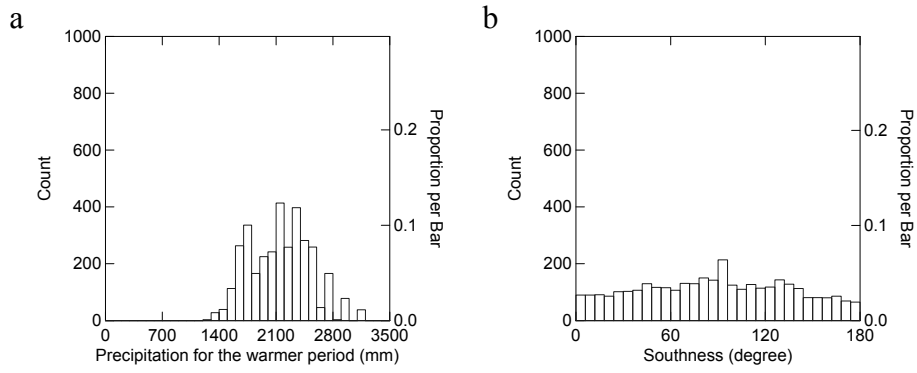


Fig. 33 Predicted occurrence distribution of *Sinomicrurus maclellandi*: (a) precipitation for the warmer period and (b) southness

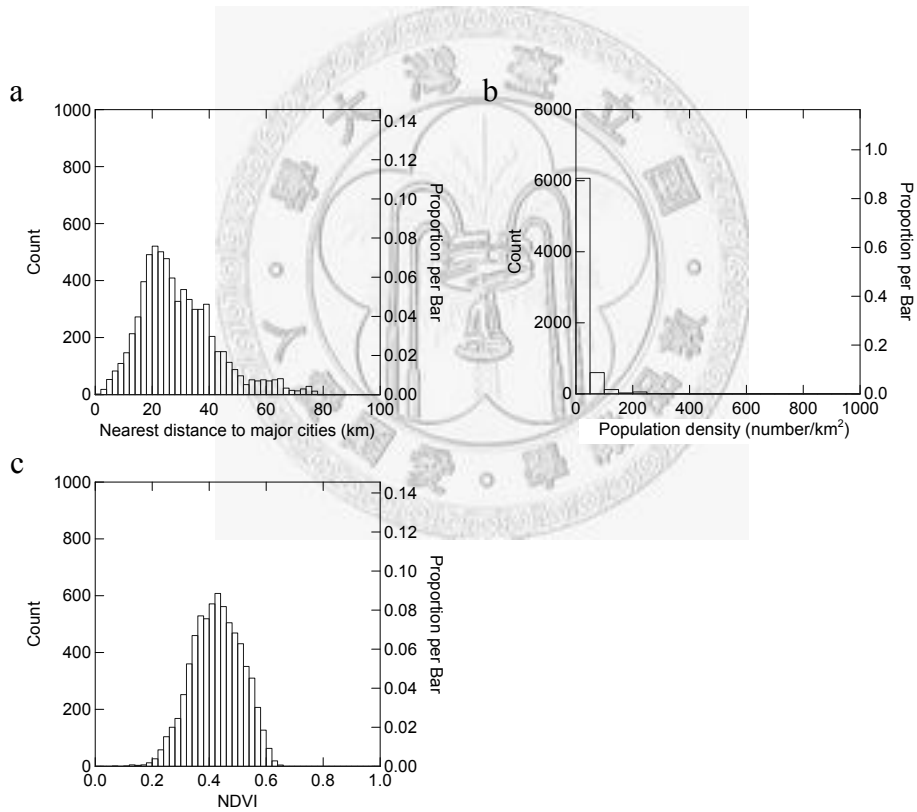


Fig. 34 Predicted occurrence distribution of *Deinagkistrodon acutus*: (a) nearest distance to major cities, (b) population density, and (c) NDVI



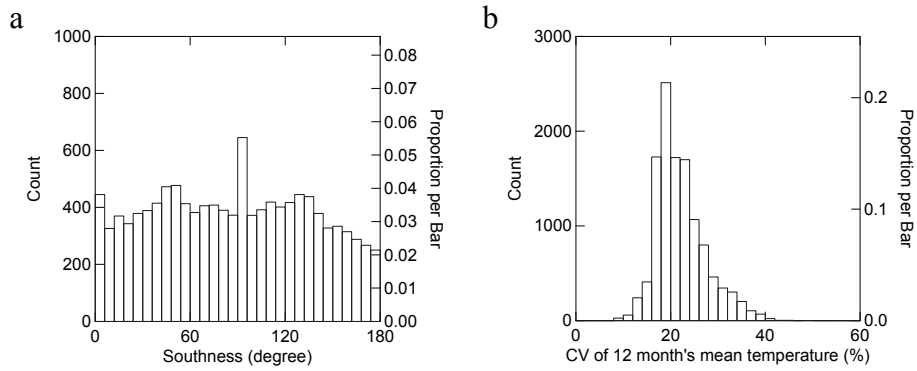


Fig. 35 Predicted occurrence distribution of *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*: (a) southness and (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature

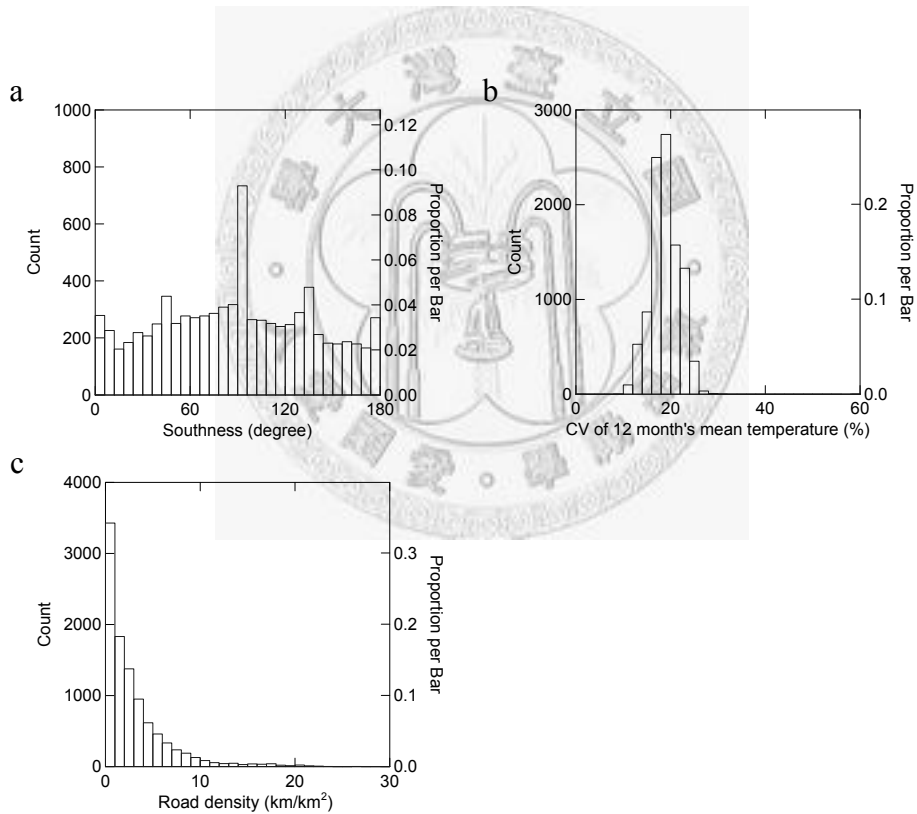


Fig. 36 Predicted occurrence distribution of *Protobothrops mucrosquamatus*: (a) southness, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, and (c) road density

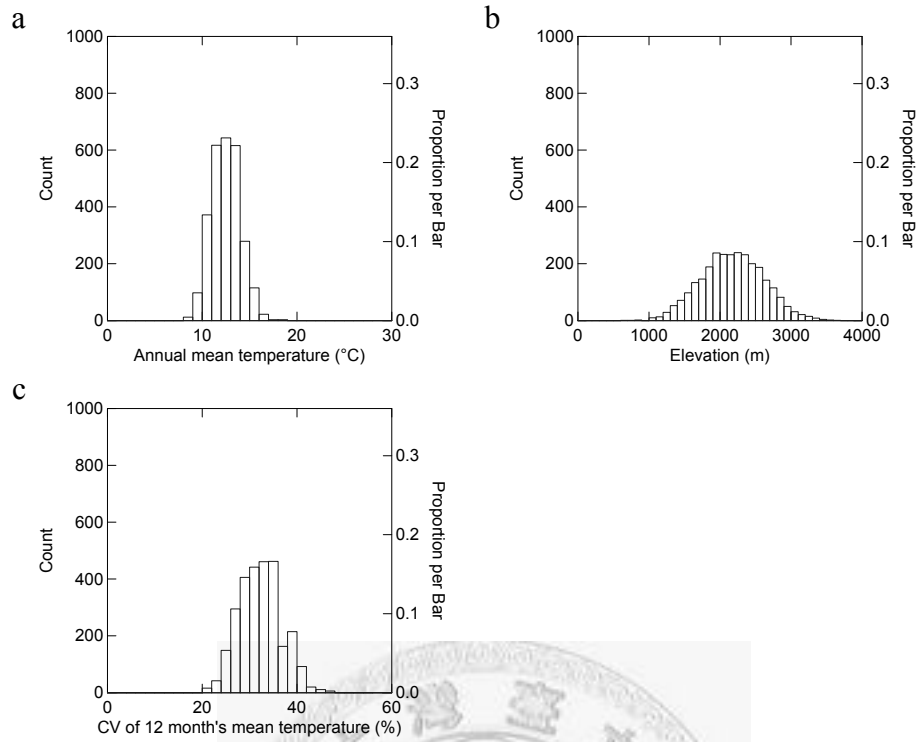


Fig. 37 Predicted occurrence distribution of *Trimeresurus gracilis*: (a) annual mean temperature, (b) elevation, and (c) coefficient of variation of 12 month's mean temperature

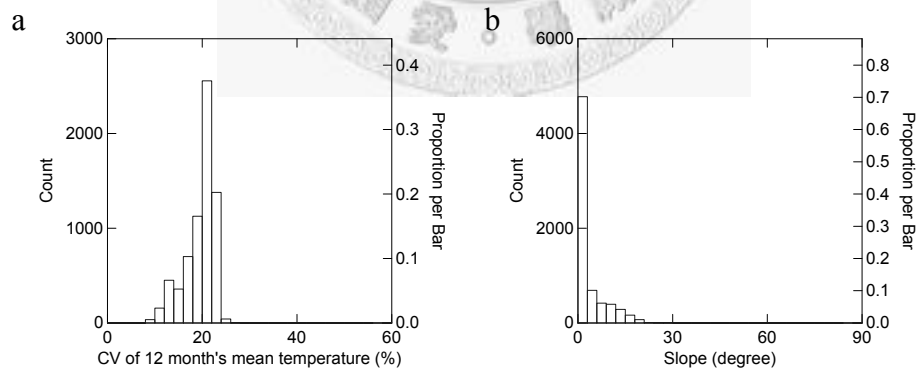


Fig. 38 Predicted occurrence distribution of *Daboia russelii siamensis*: (a) coefficient of variation of 12 month's mean temperature and (b) slope

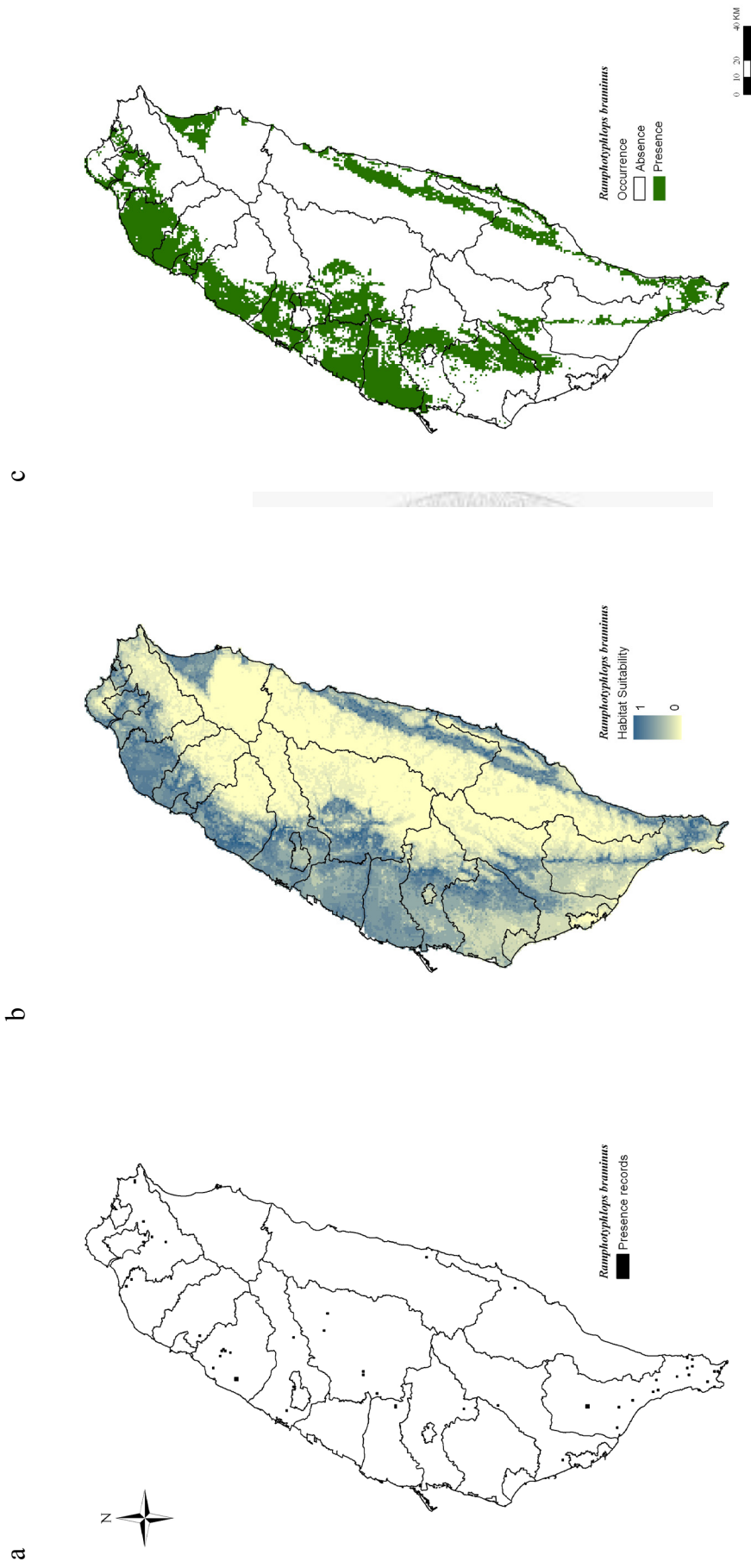


Fig. 39 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Ramphotyphlops braminus*

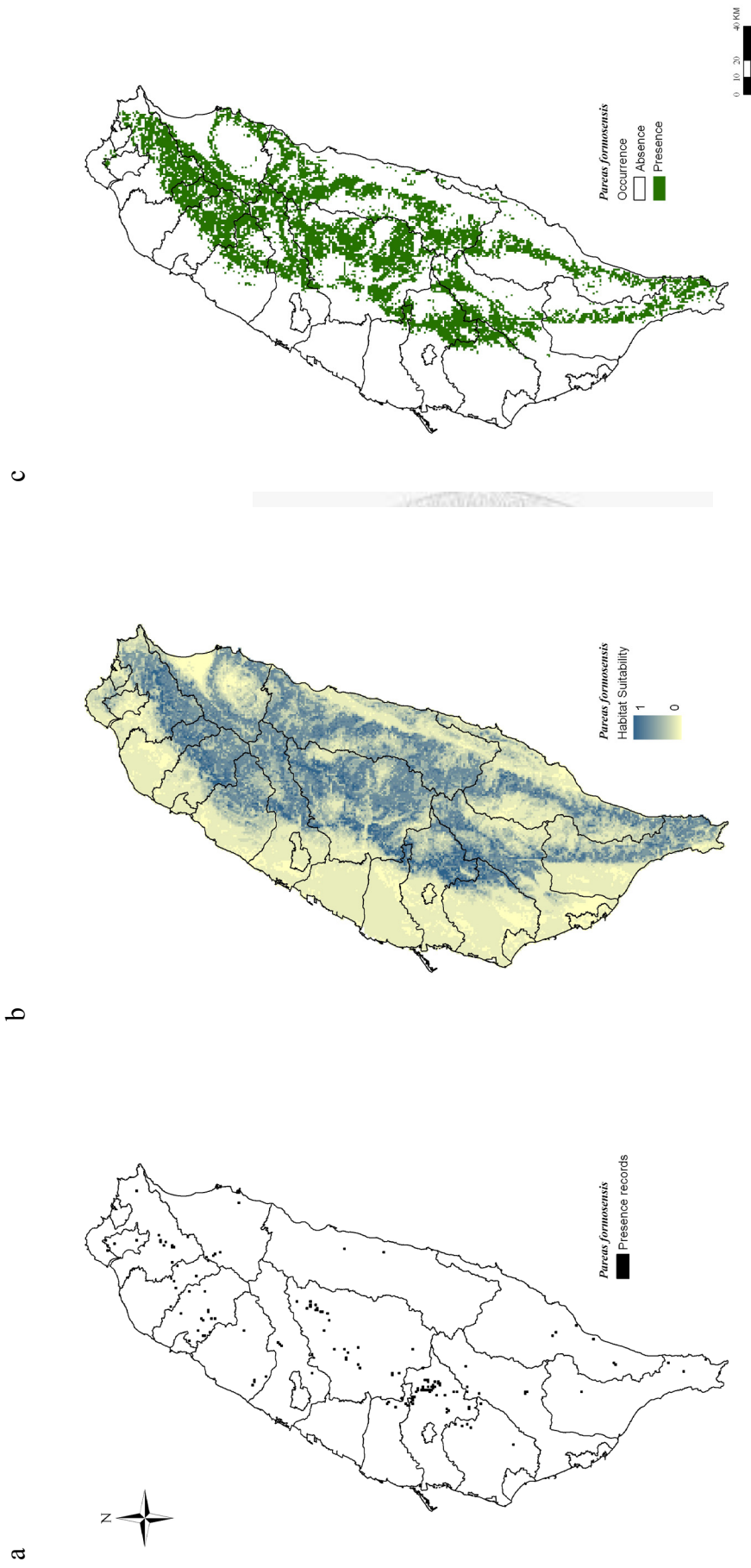


Fig. 40 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Pareas formosensis*

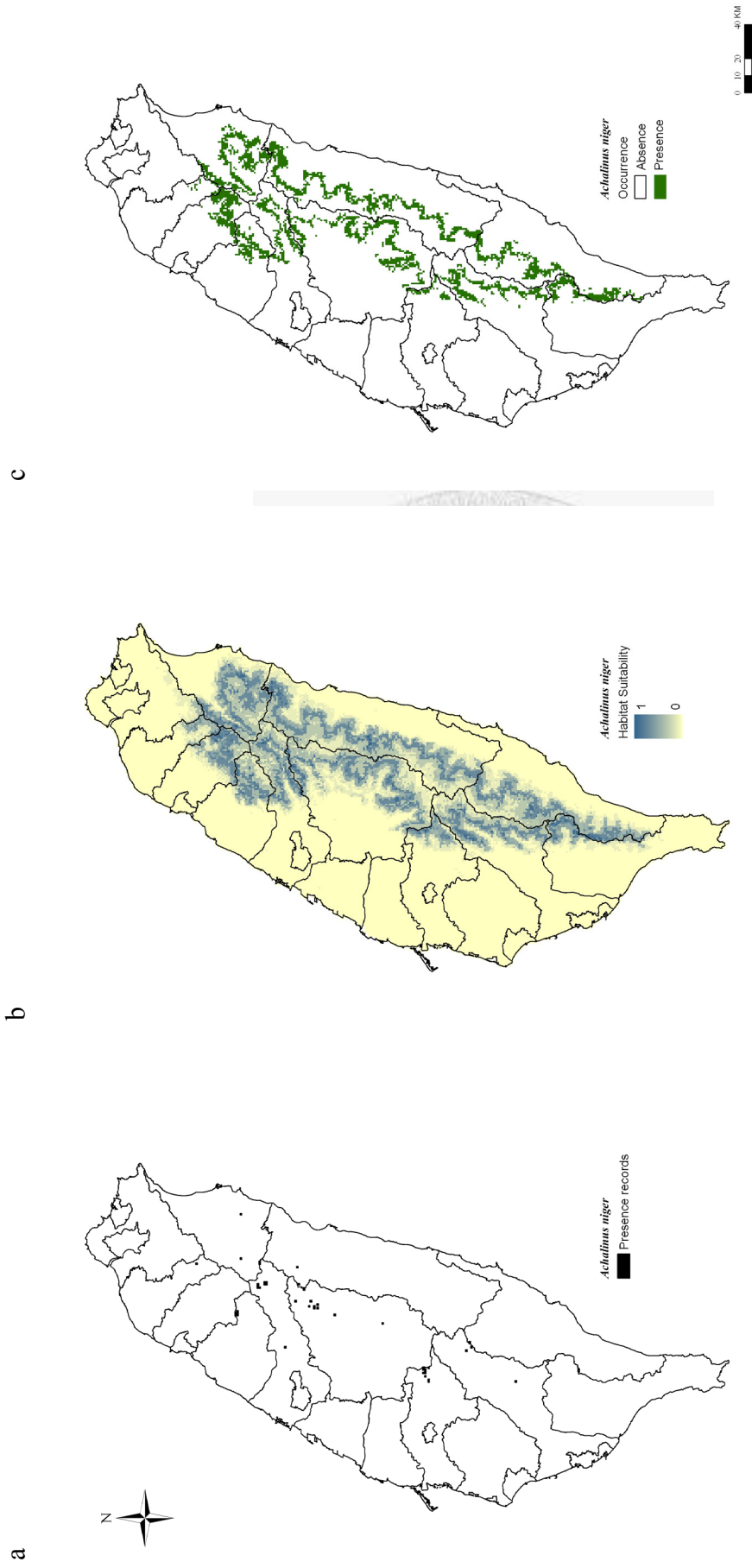


Fig. 41 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Acalinus niger*

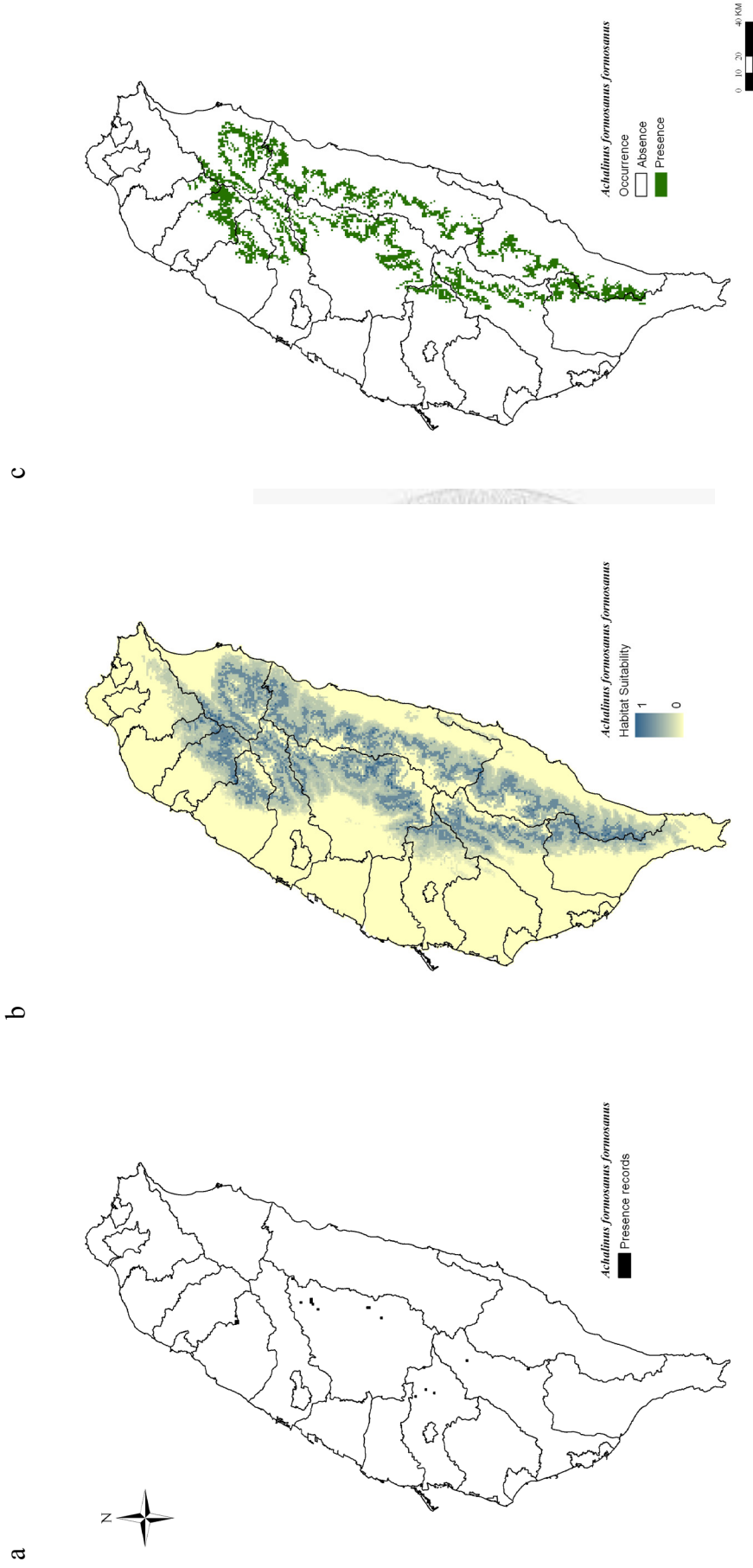


Fig. 42 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Aechalinus formosanus formosanus*

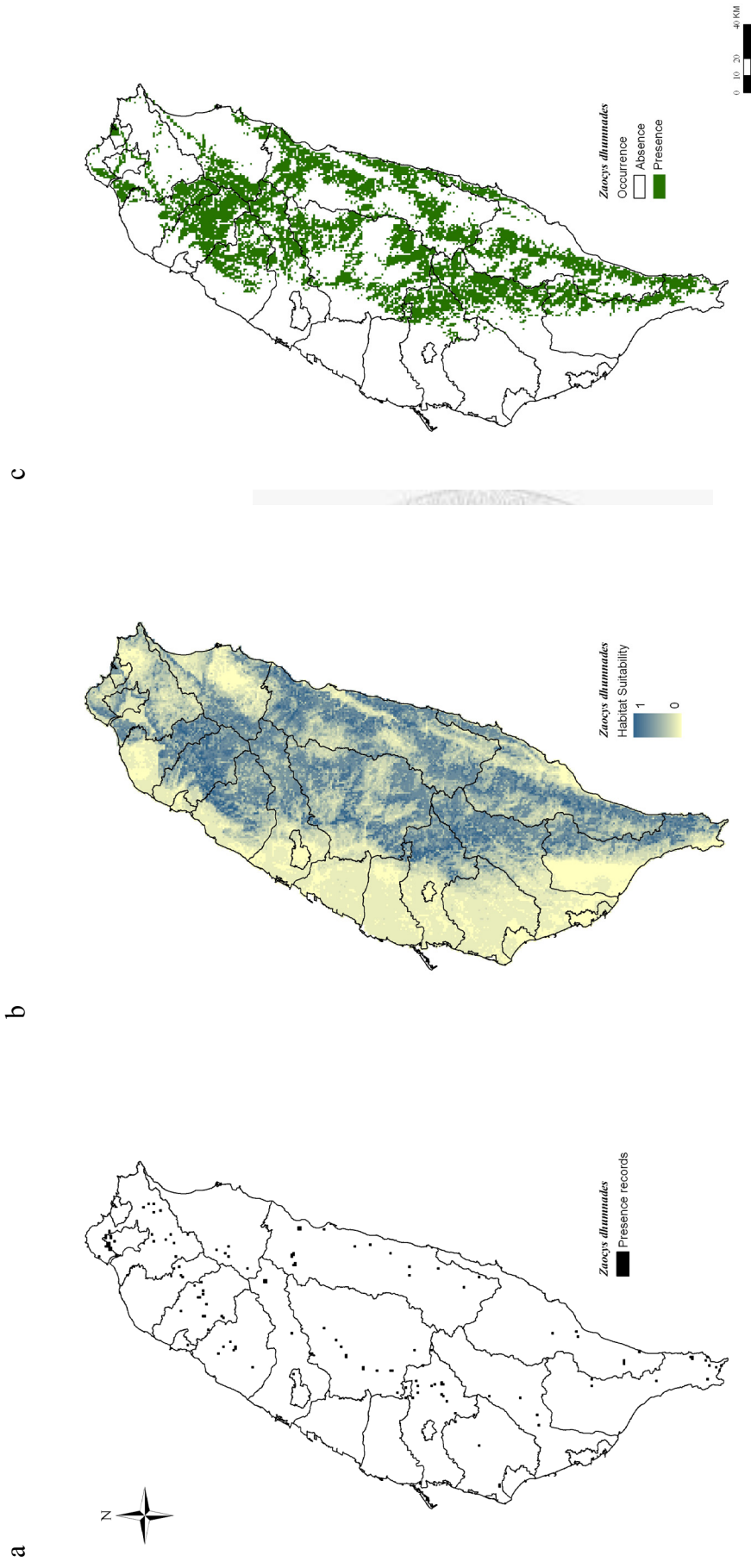


Fig. 43 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Zoocys dhumnades*

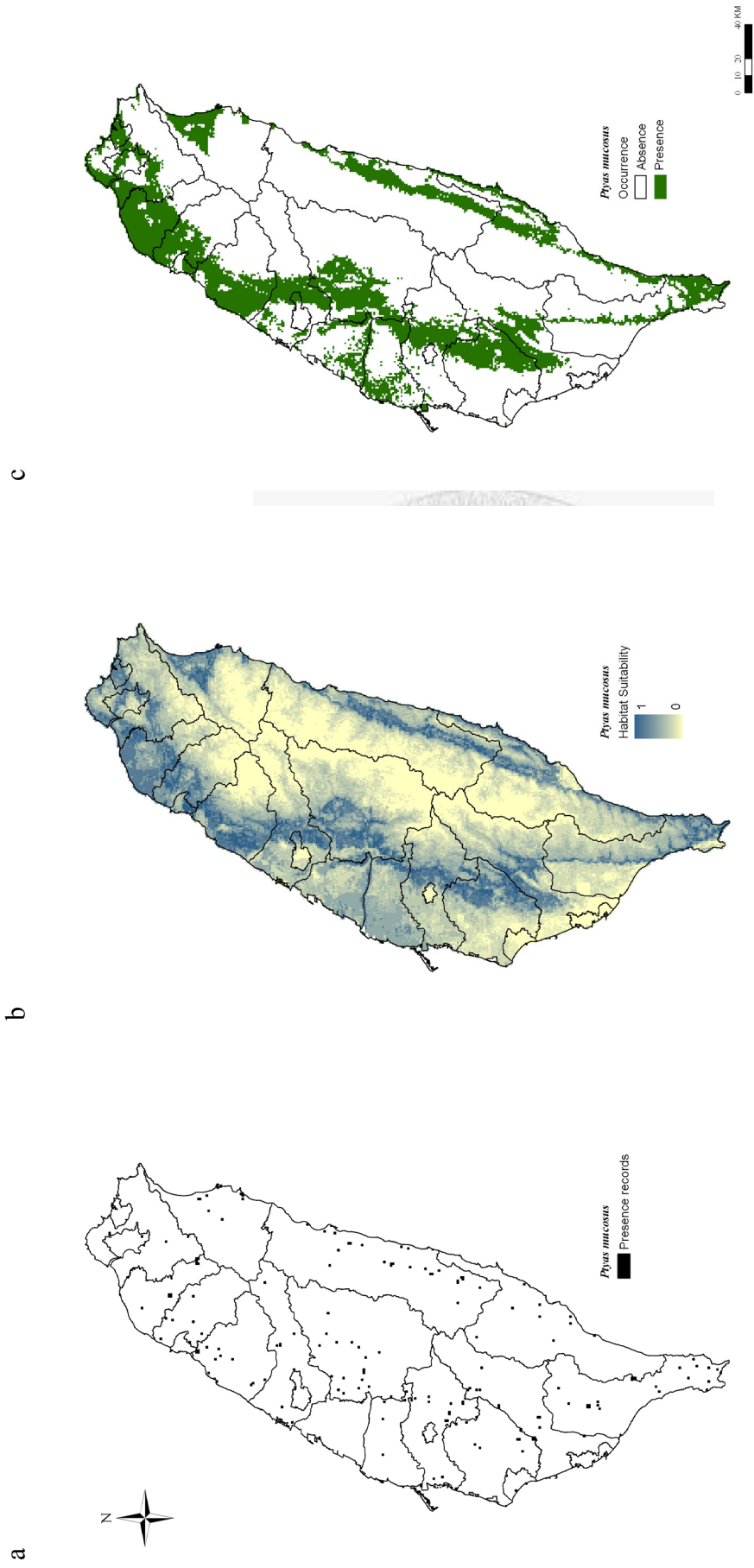


Fig. 44 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Ptyas mucosus*



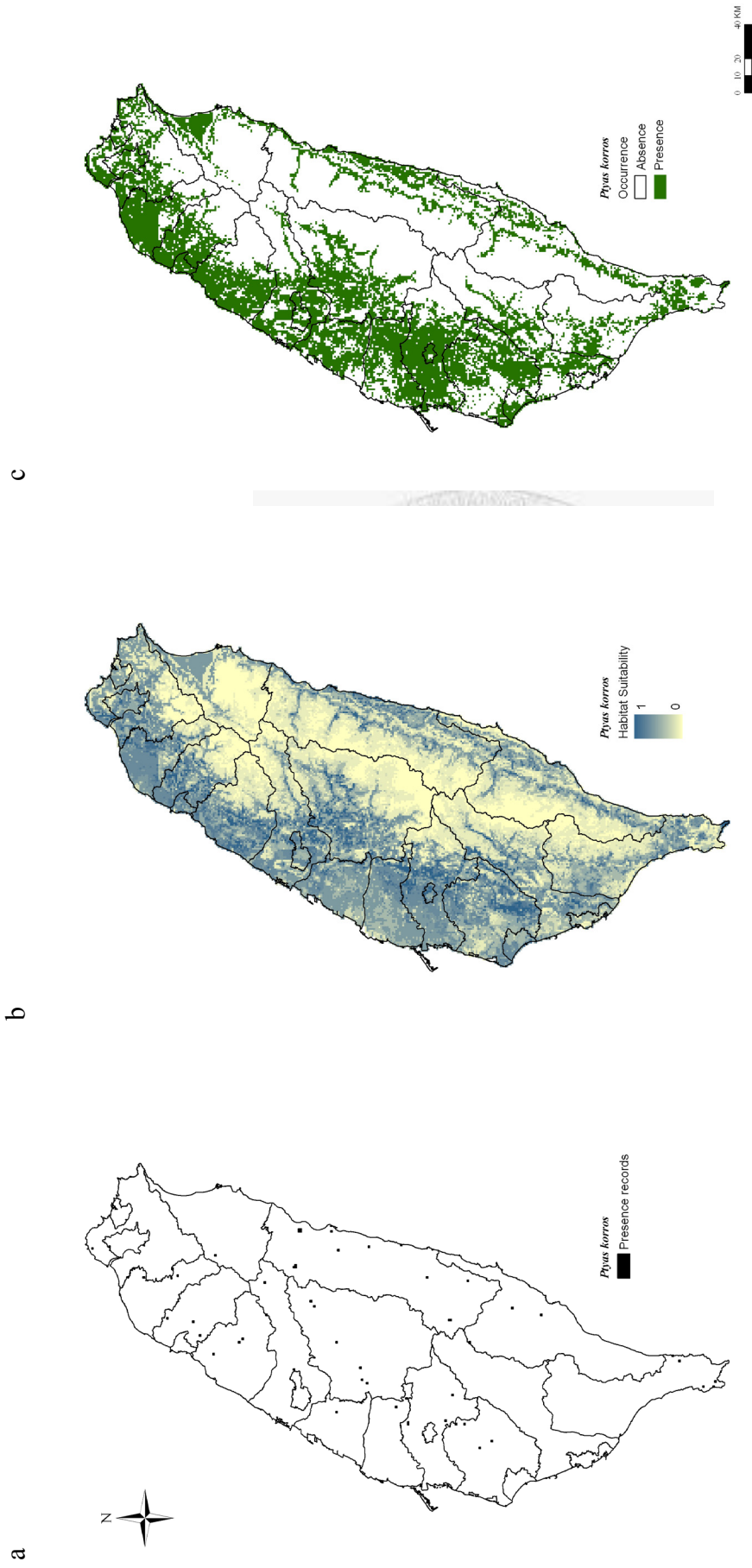


Fig. 45 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Ptyas korros*

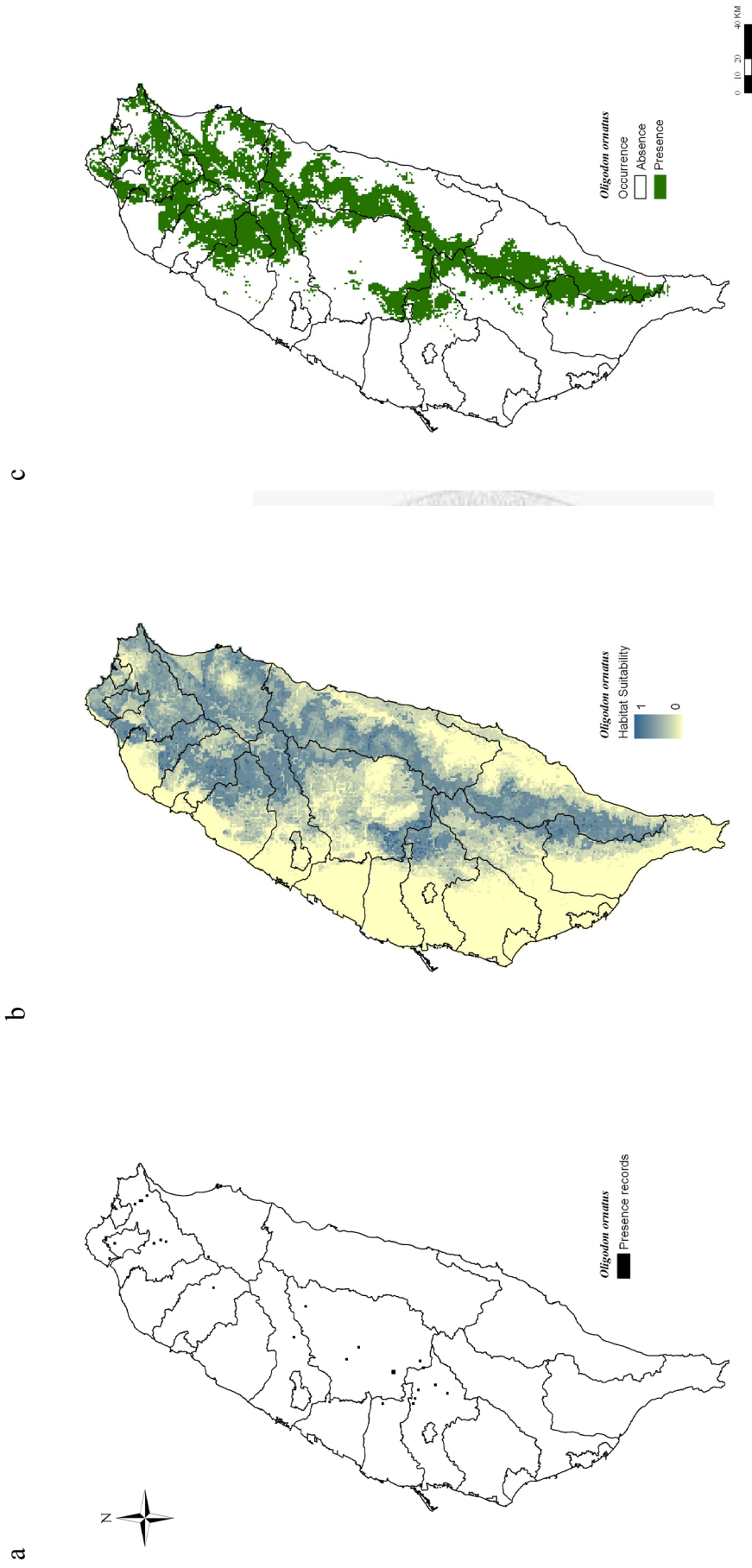


Fig. 46 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Oligodon ornatus*

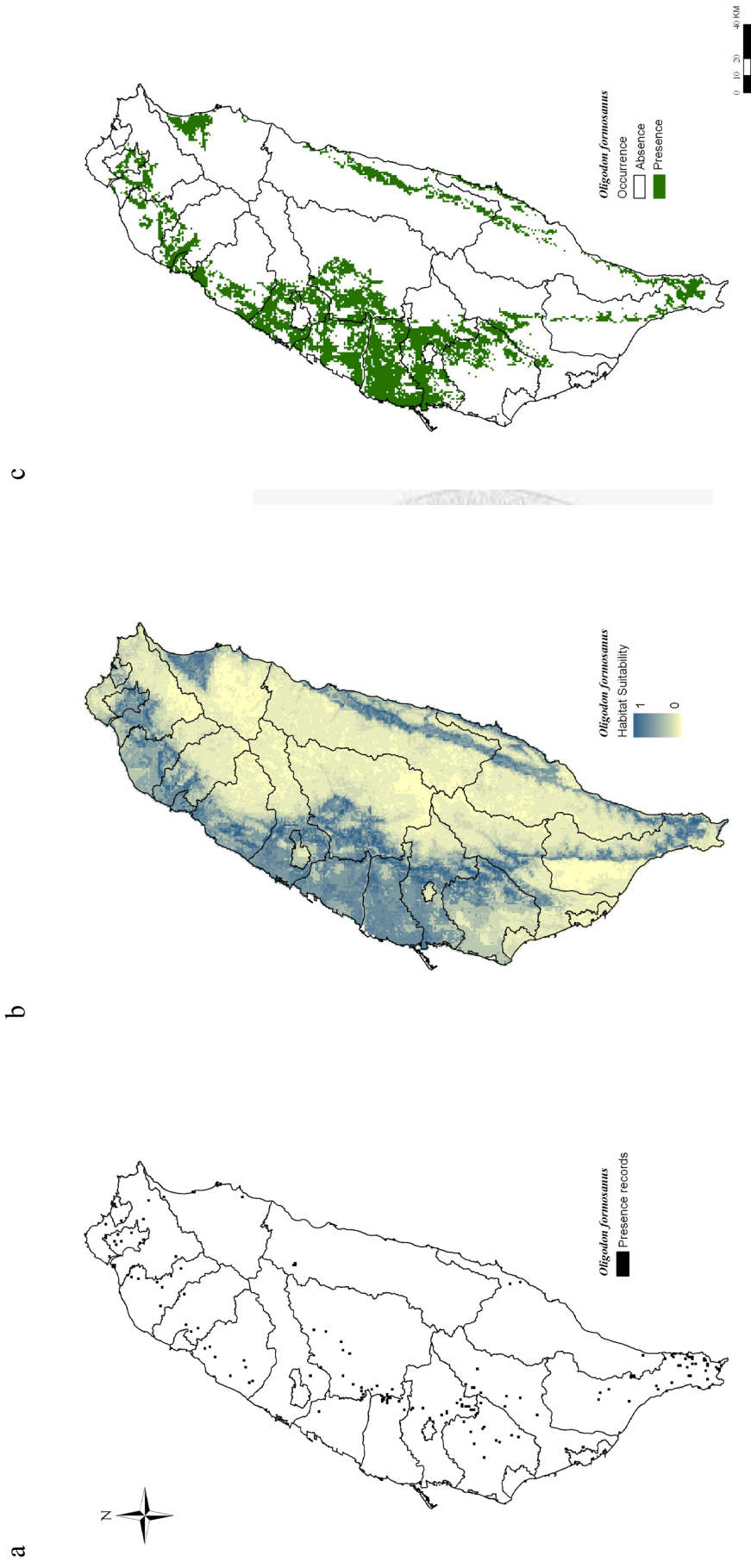


Fig. 47 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Oligodon formosanus*

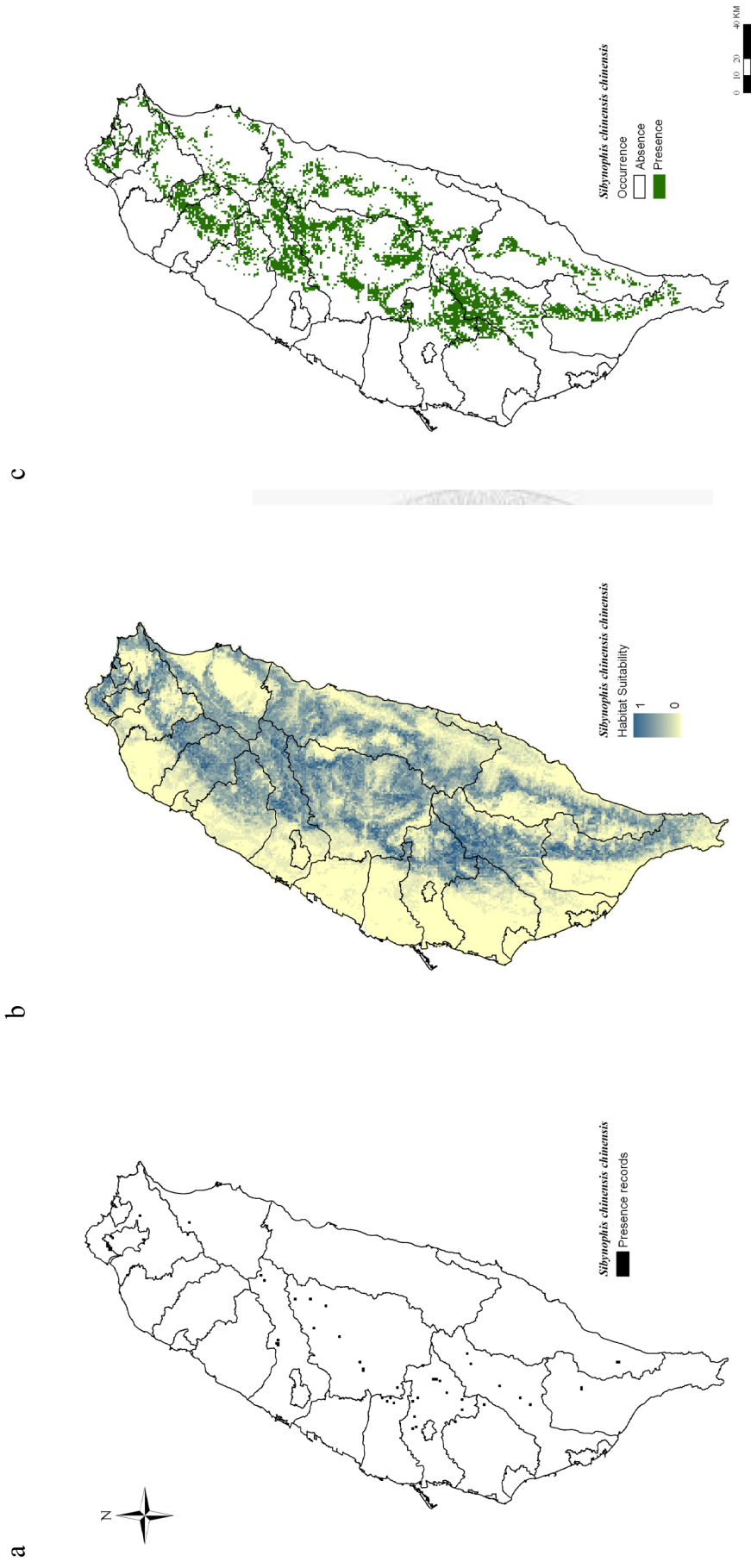


Fig. 48 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Sibynophis chinensis chinensis*

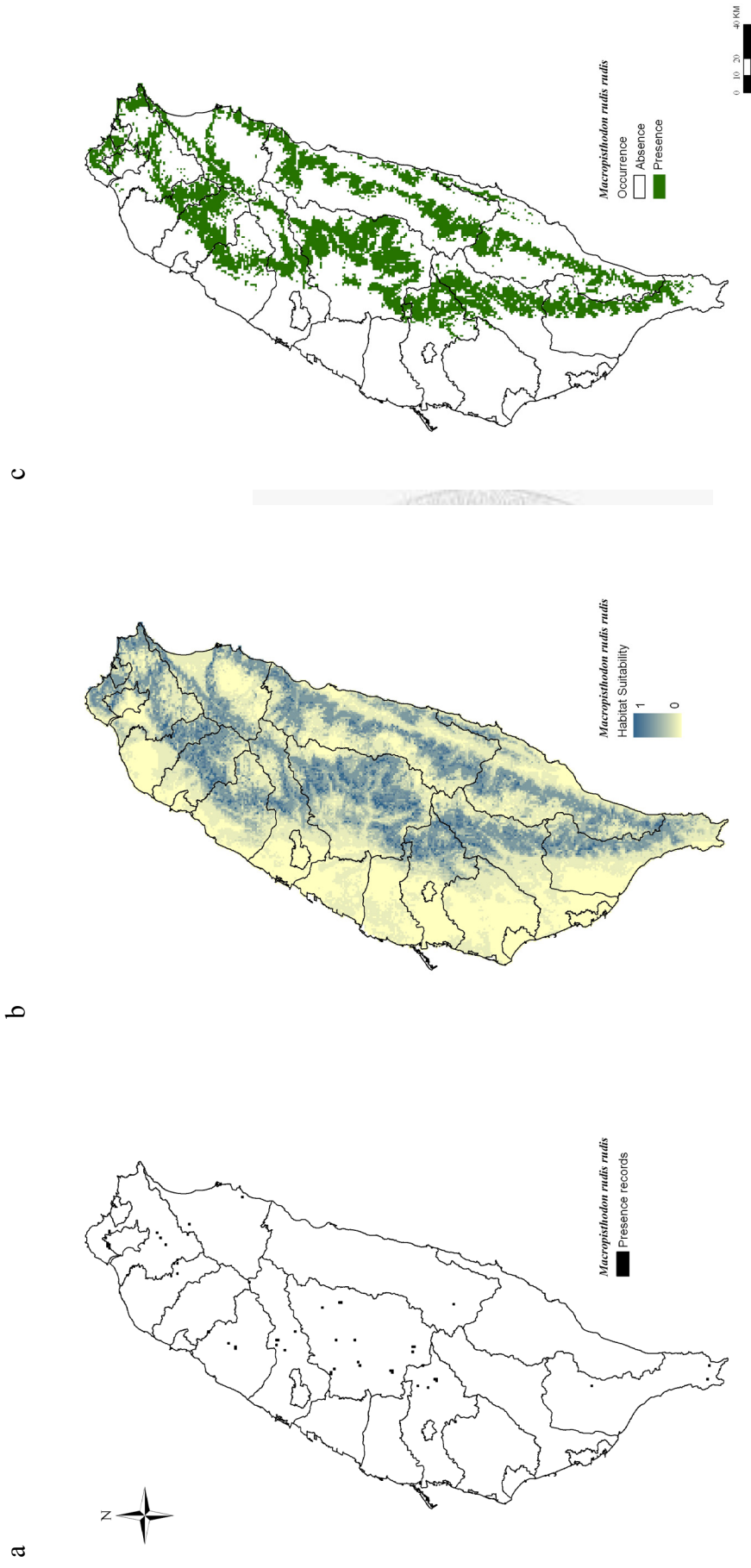


Fig. 49 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Macropisthodon rudis rudis*

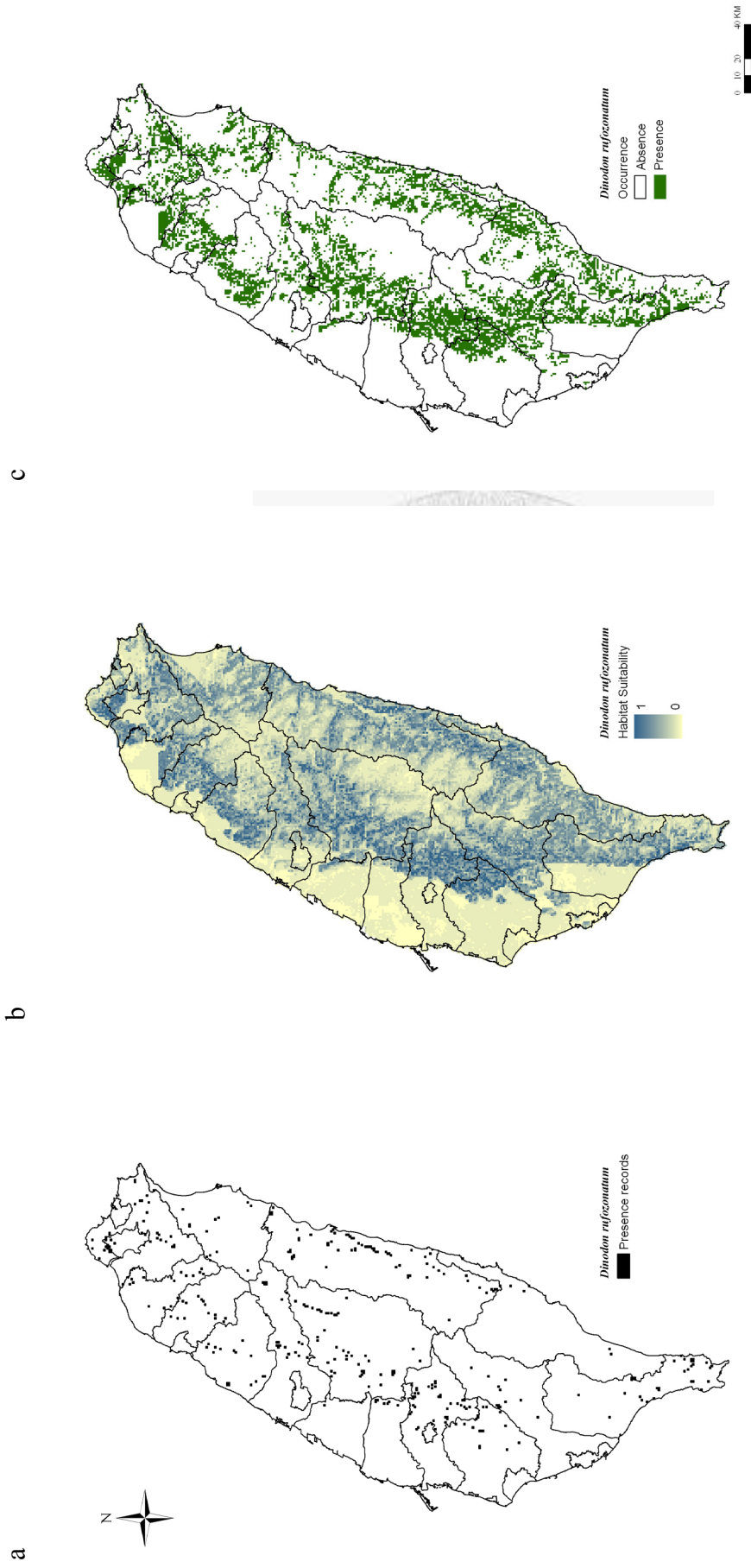


Fig. 50 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Dinodon rufozonatum*

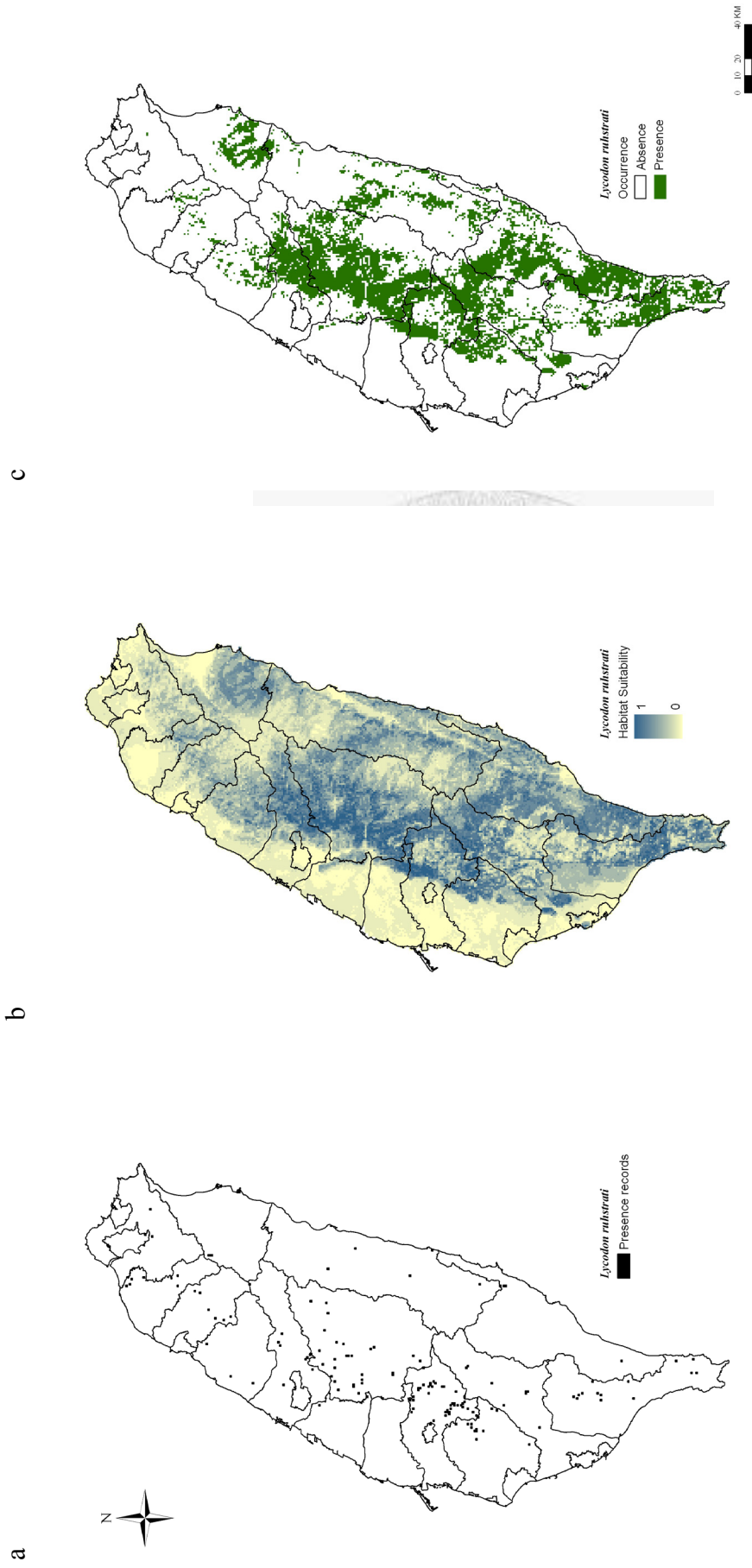


Fig. 51 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Lycodon ruhstrati*

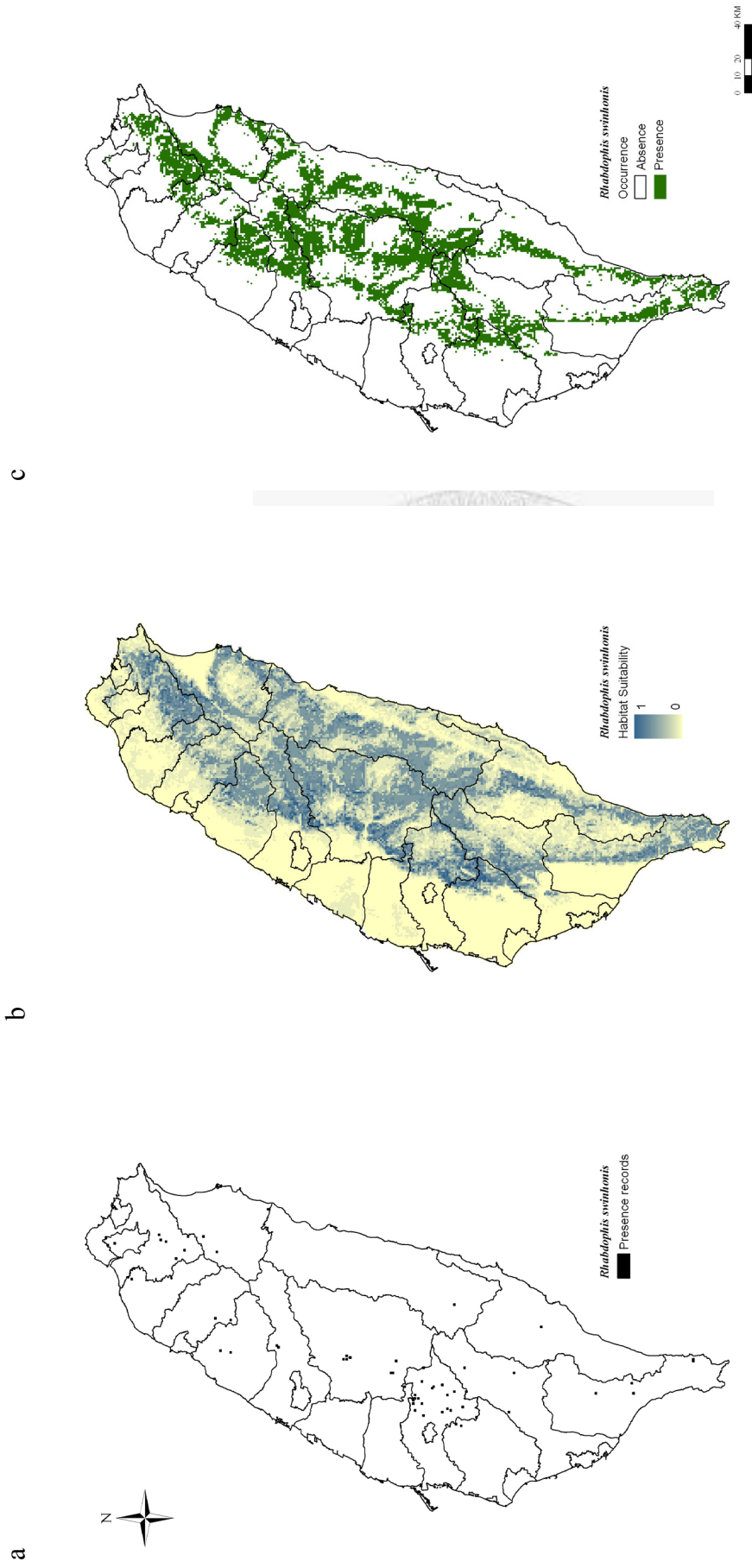


Fig. 52 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Rhabdophis swinhonis*



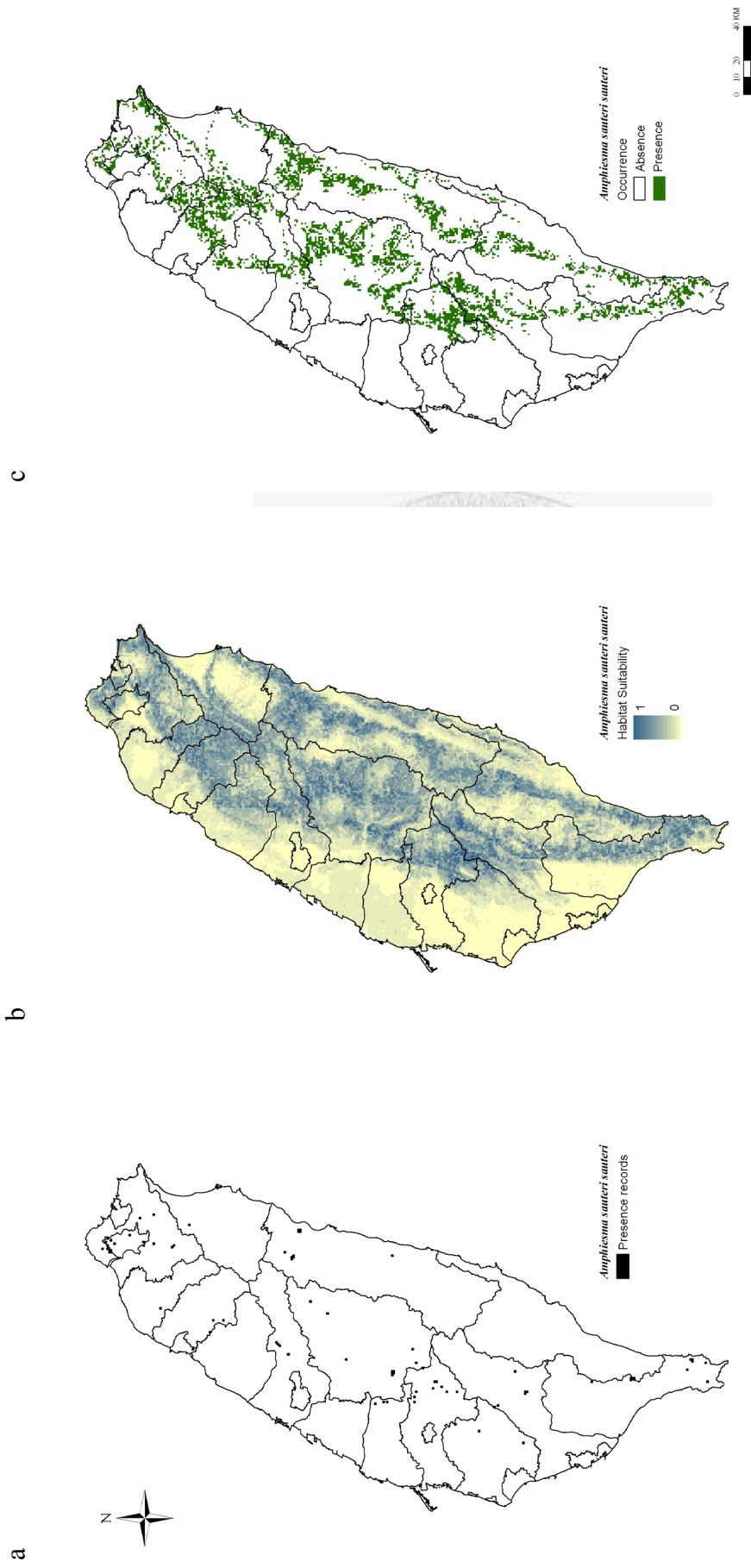


Fig. 53 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Amphispiza sateri sateri*

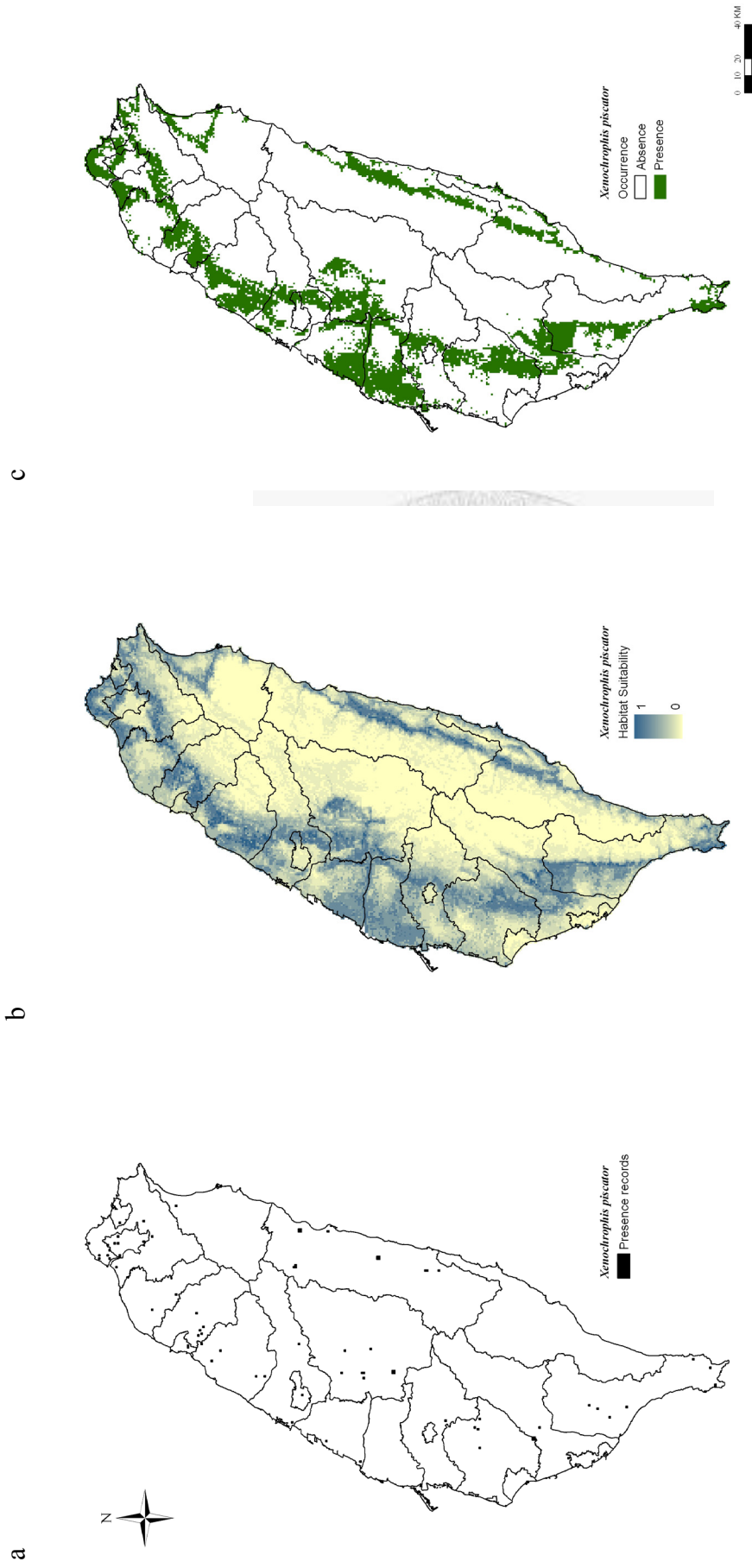


Fig. 54 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Xenocephalus piscator*

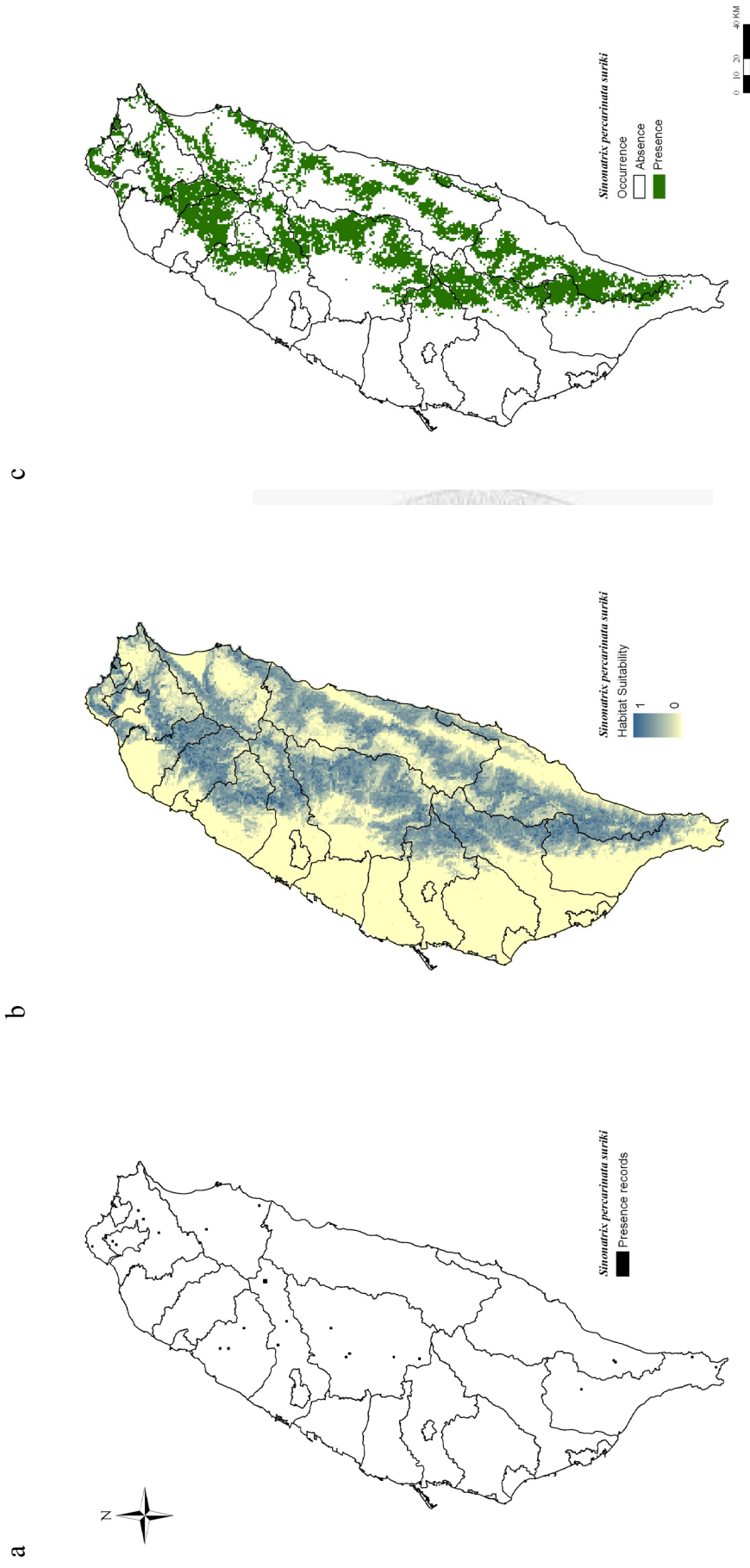


Fig. 55 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Sinonatrix percarinata suriki*

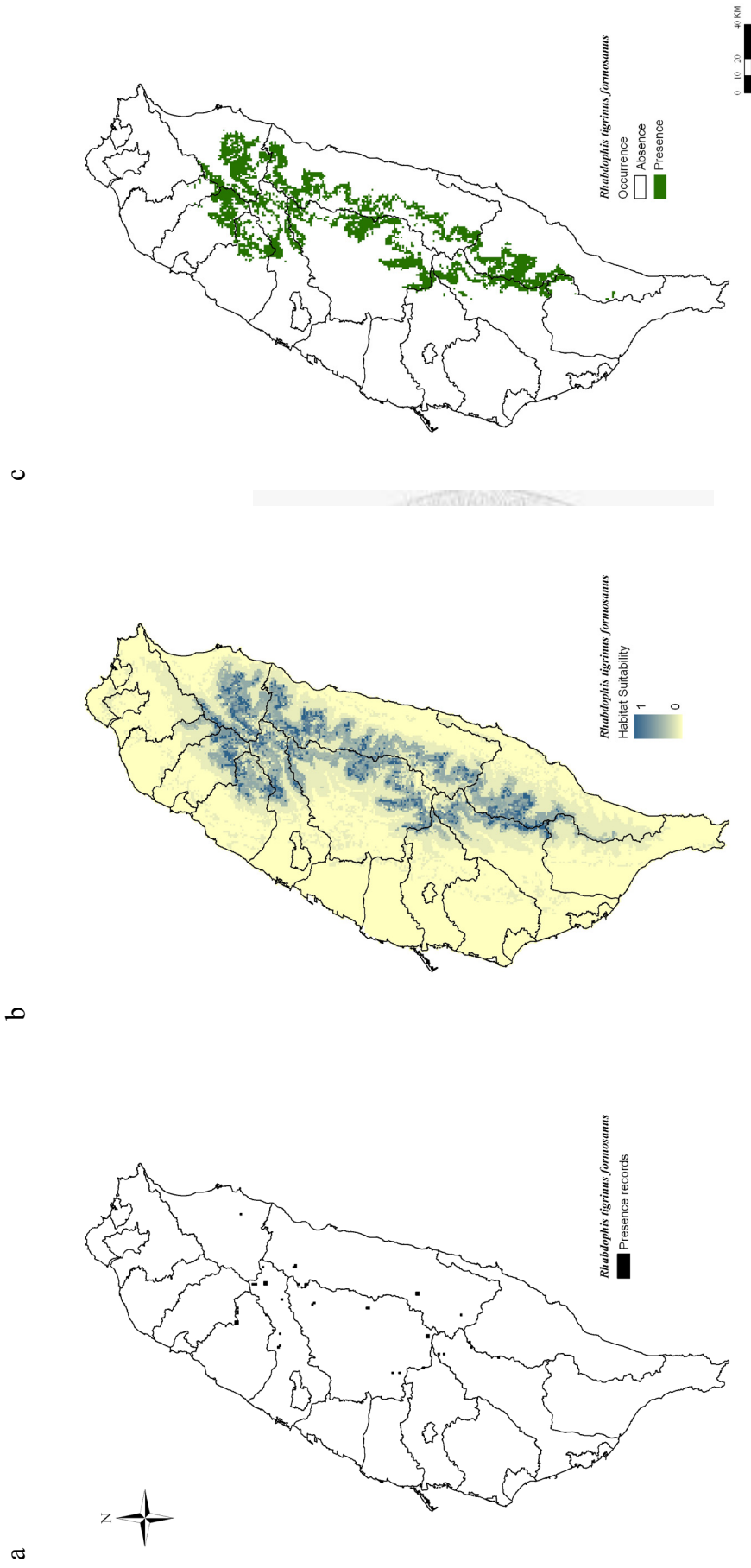


Fig. 56 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Rhabdophis tigrinus formosanus*

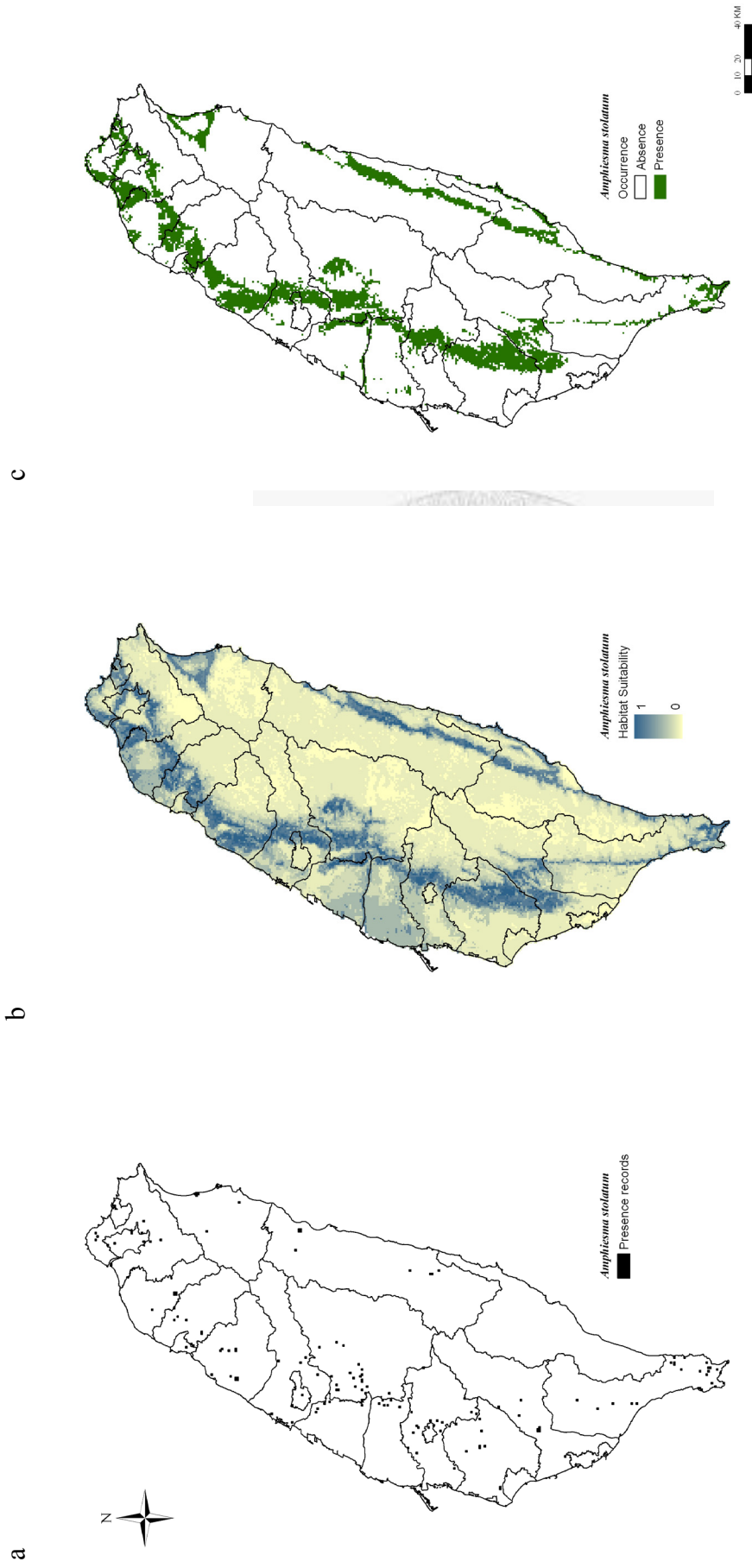


Fig. 57 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Amphispiza stolonata*

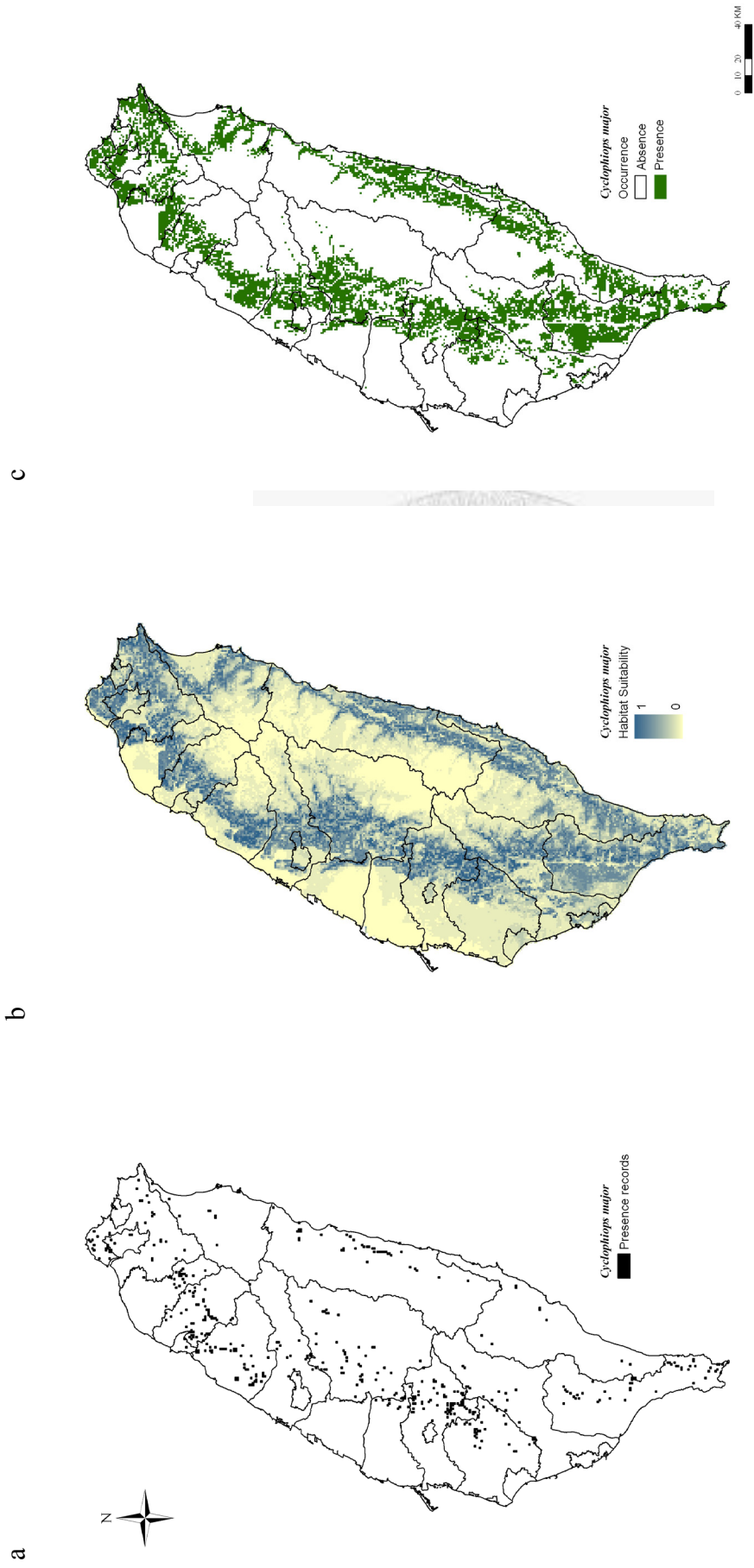


Fig. 58 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Cyclophiops major*

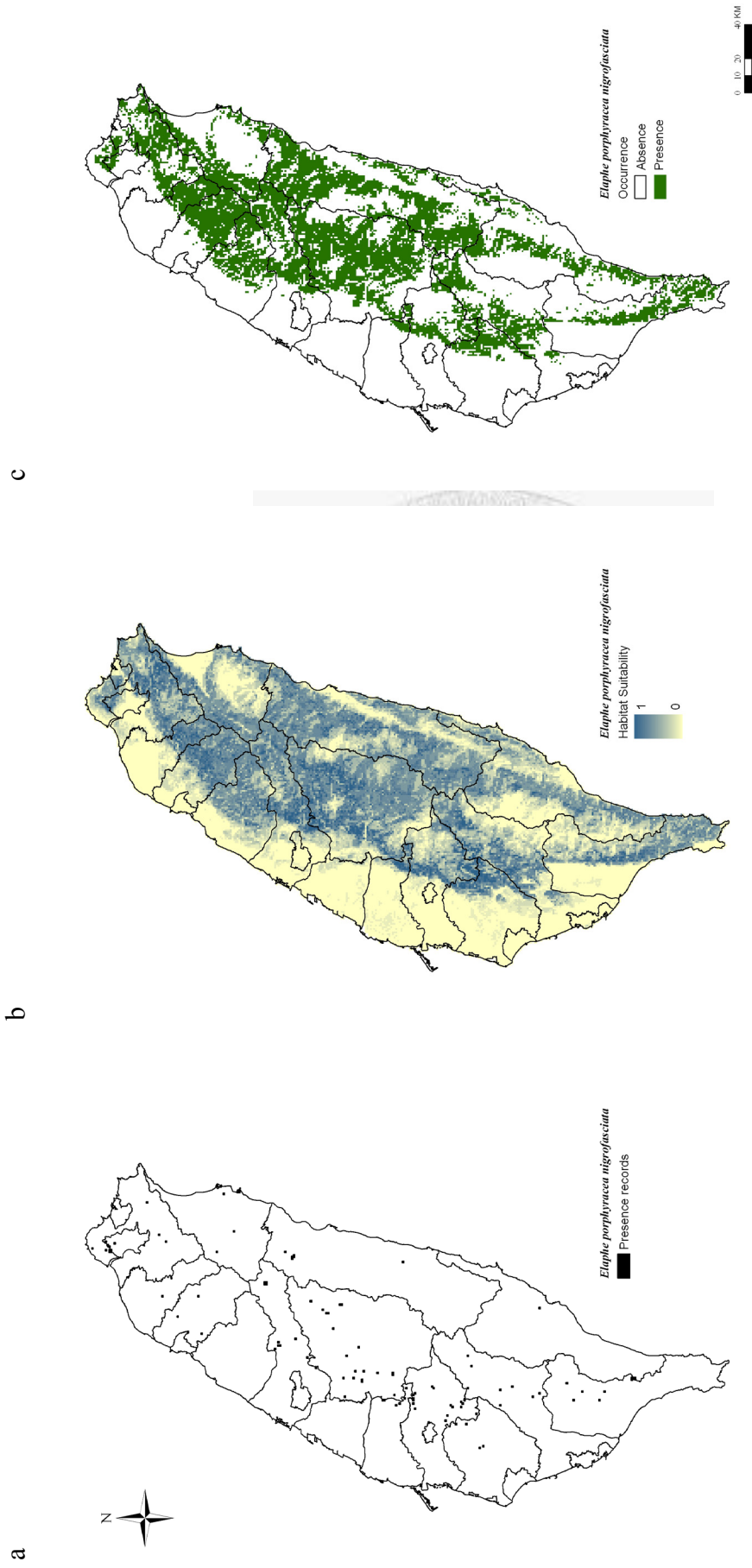


Fig. 59 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Elaphe porphyracea nigrofasciata*

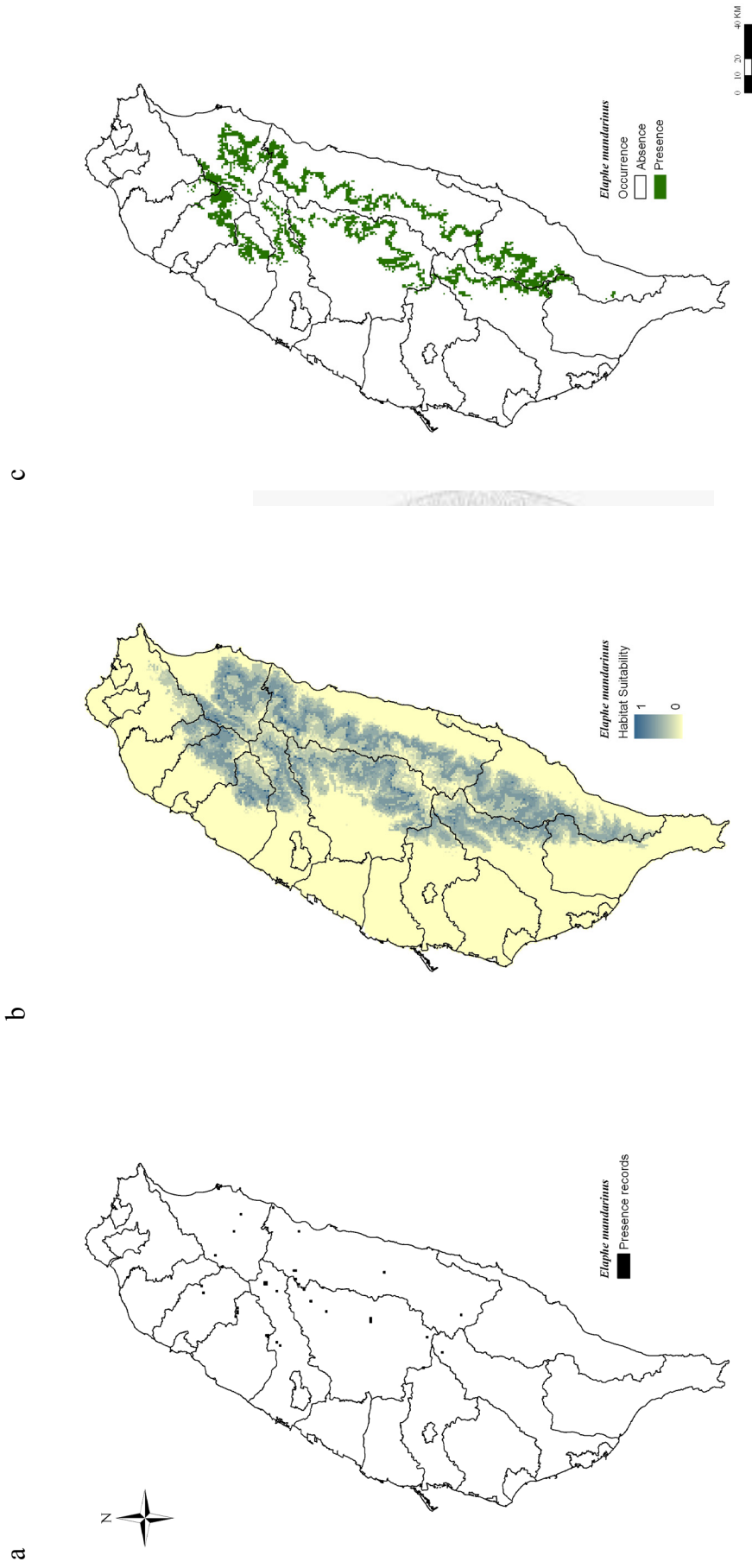


Fig. 60 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Elaphe mandarina*



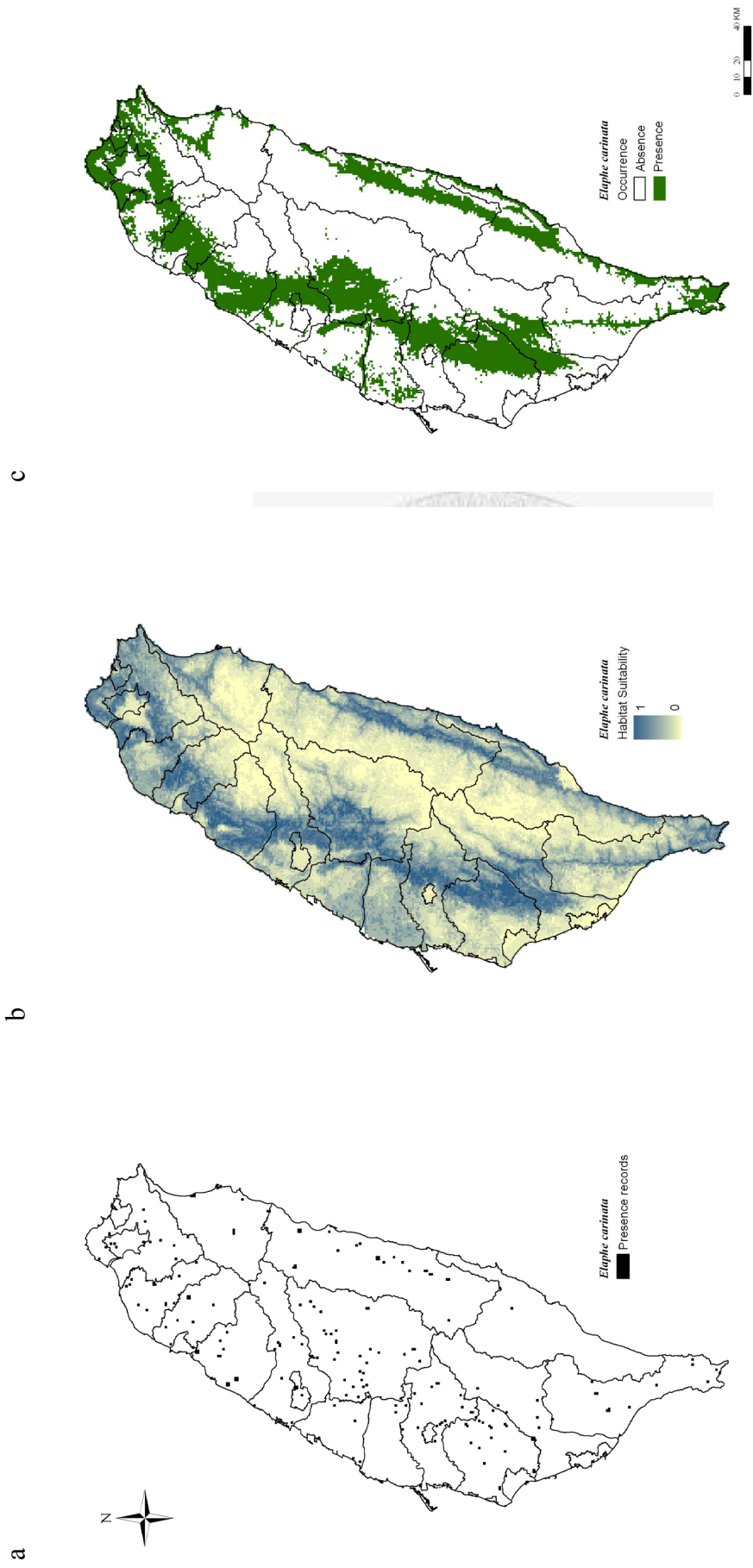


Fig. 61 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Elaphe carinata*

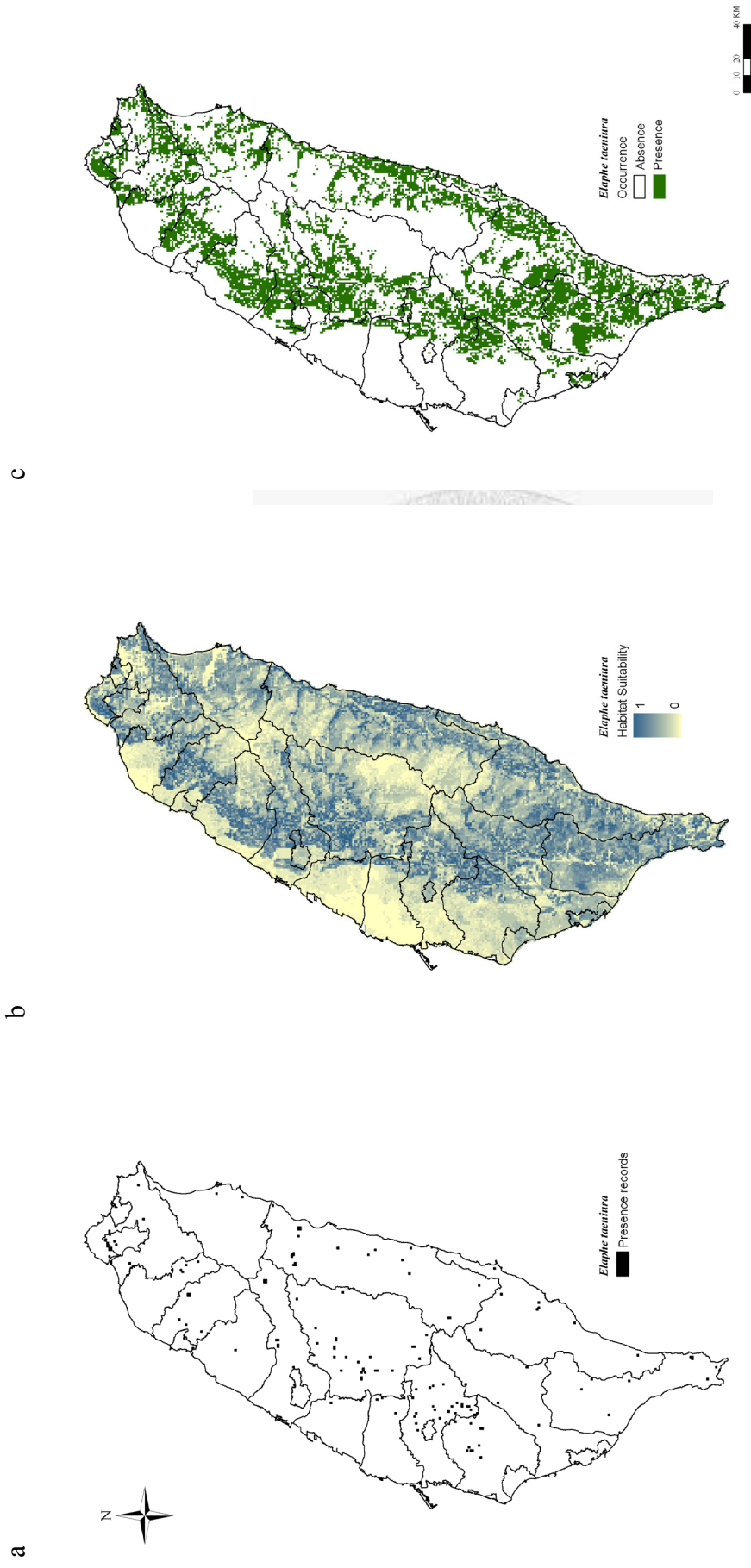


Fig. 62 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Elaphe taeniura*

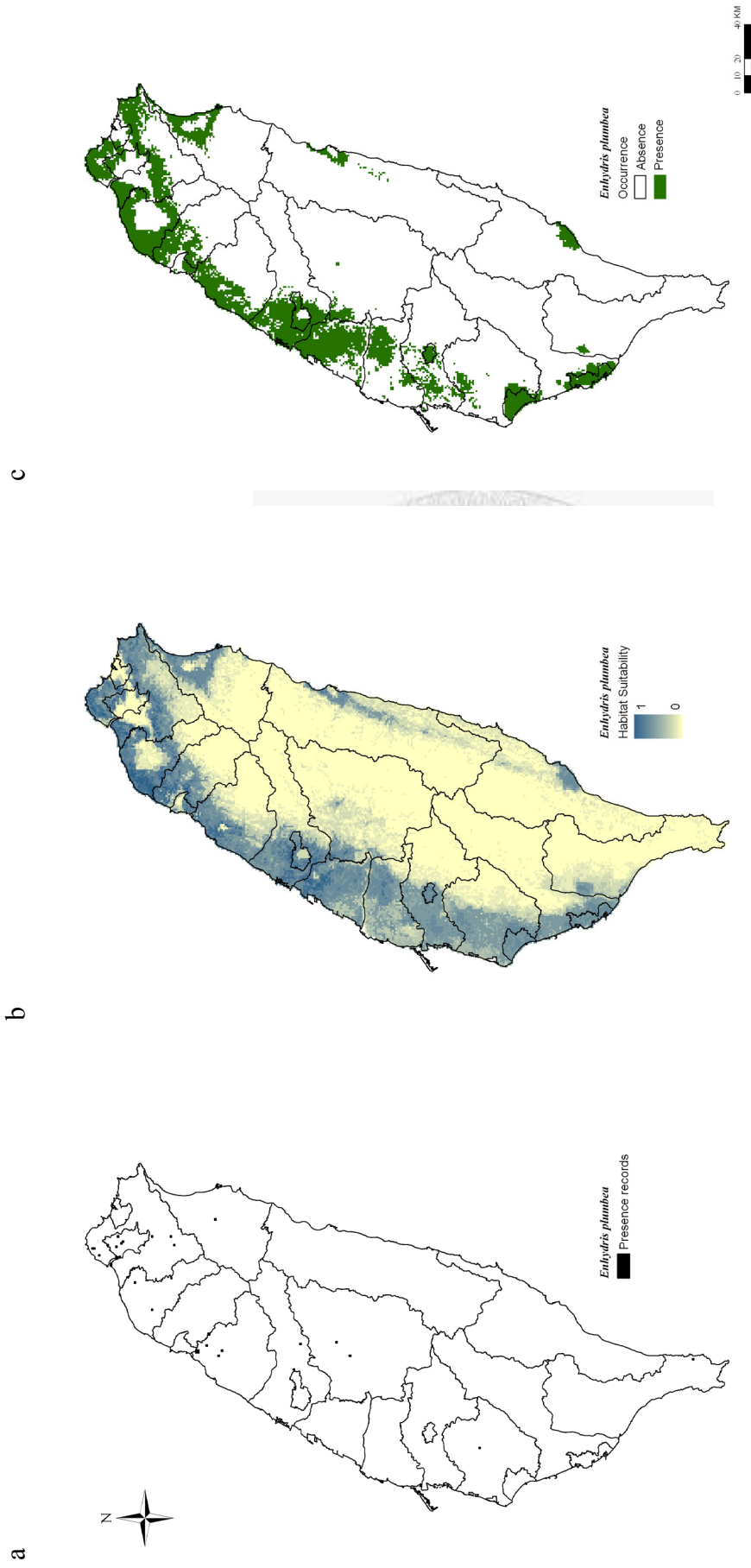


Fig. 63 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Enhydris plumbea*

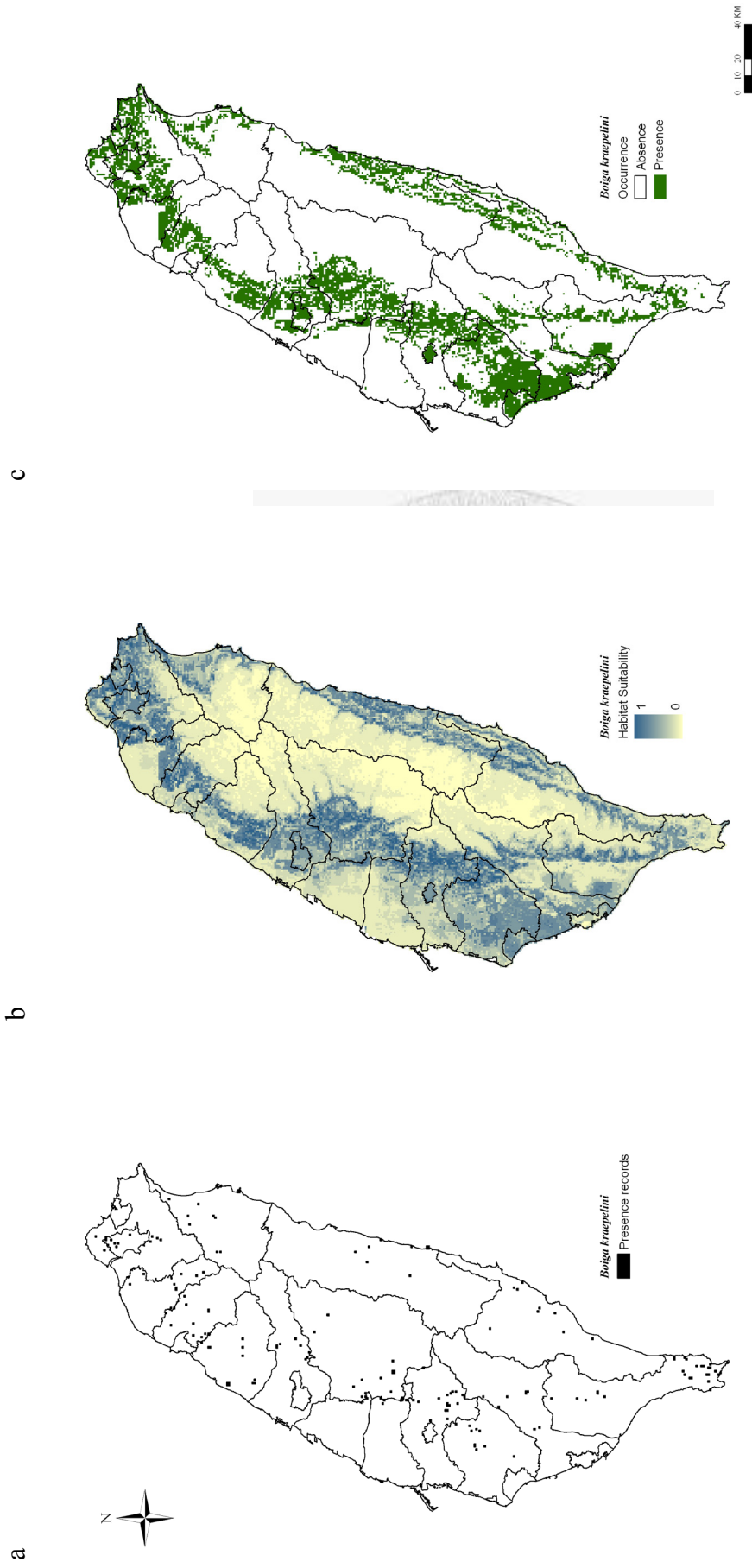


Fig. 64 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Boiga kraepelini*

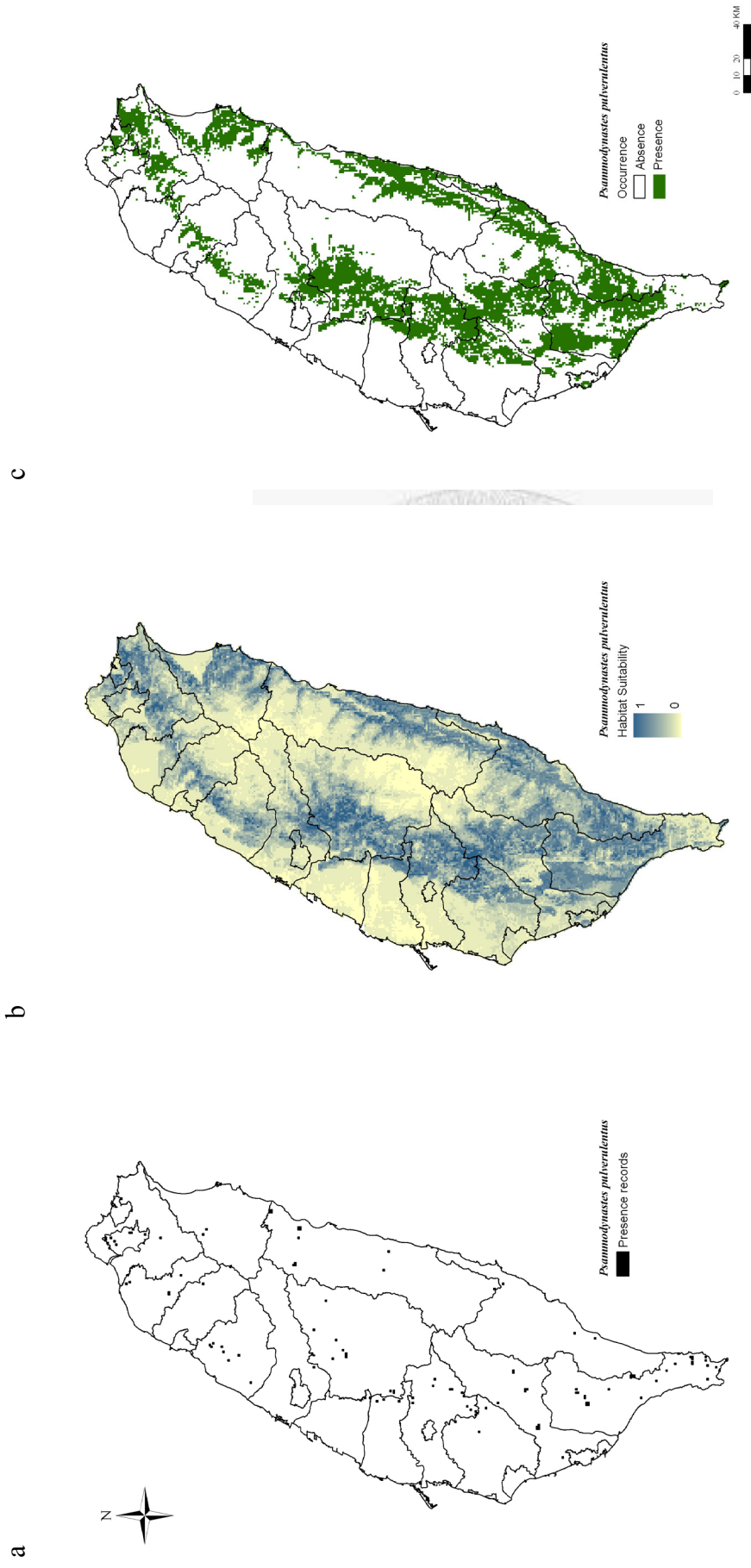


Fig. 65 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Psammodynestes pulverulentus*

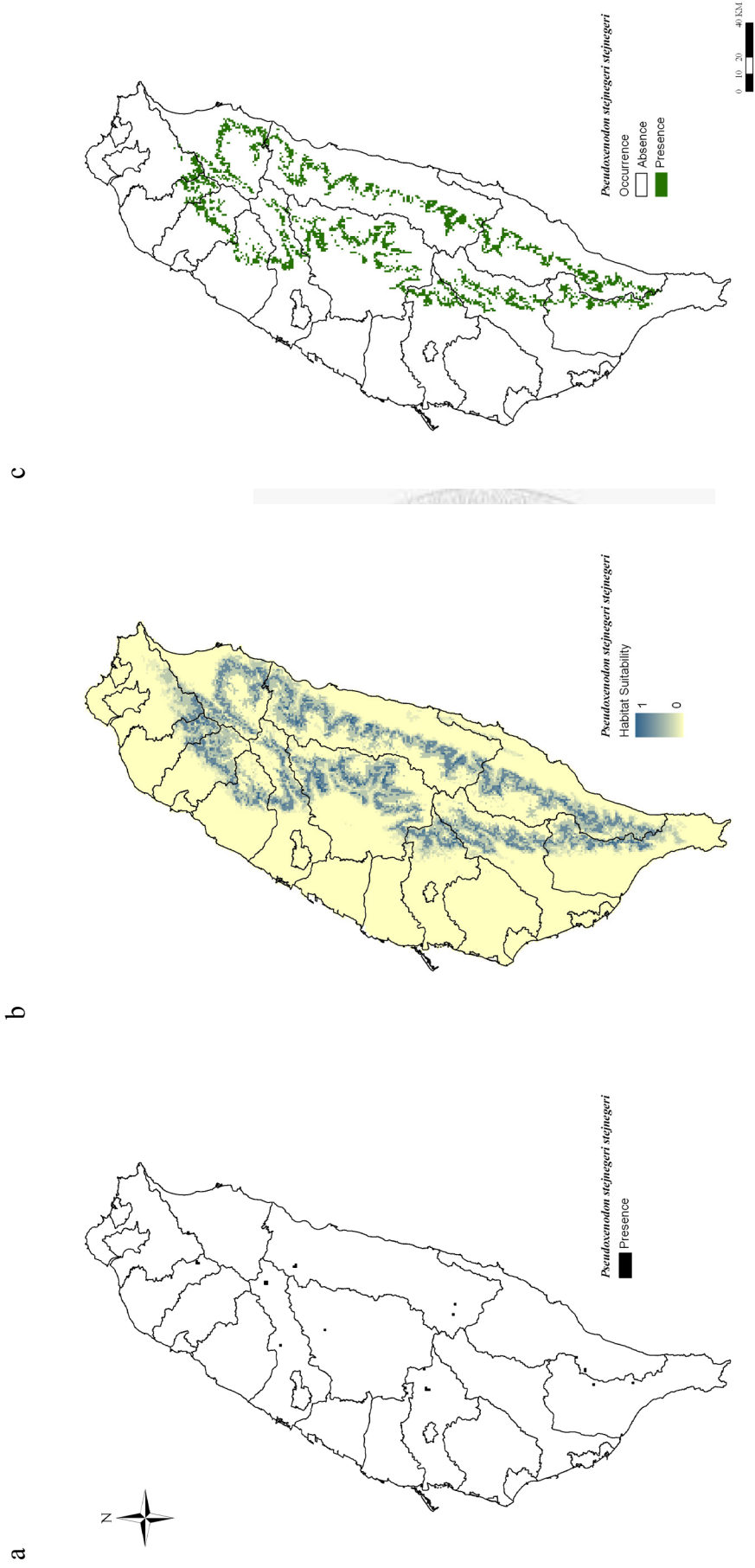


Fig. 66 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri*

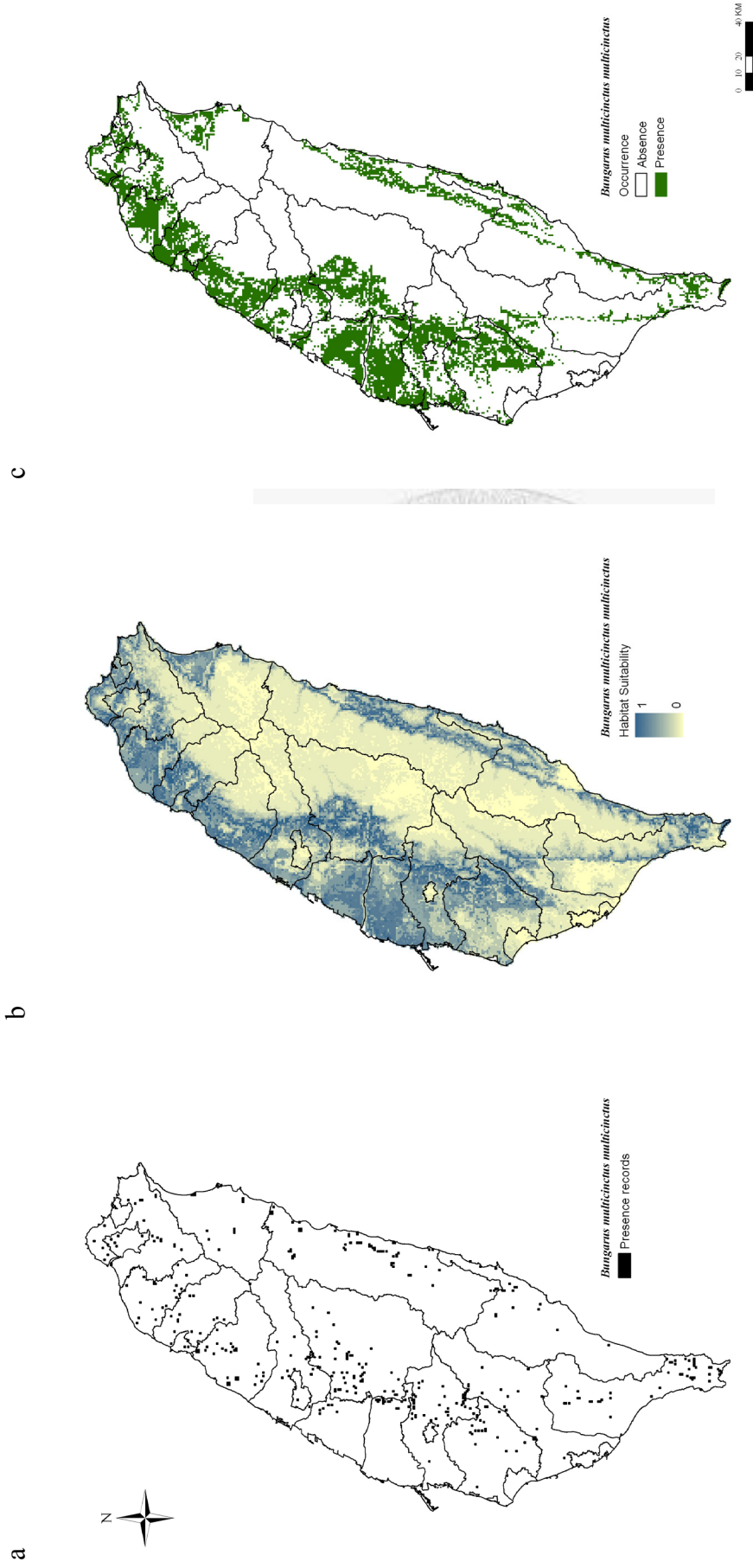


Fig. 67 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Bungarus multicinctus multicinctus*

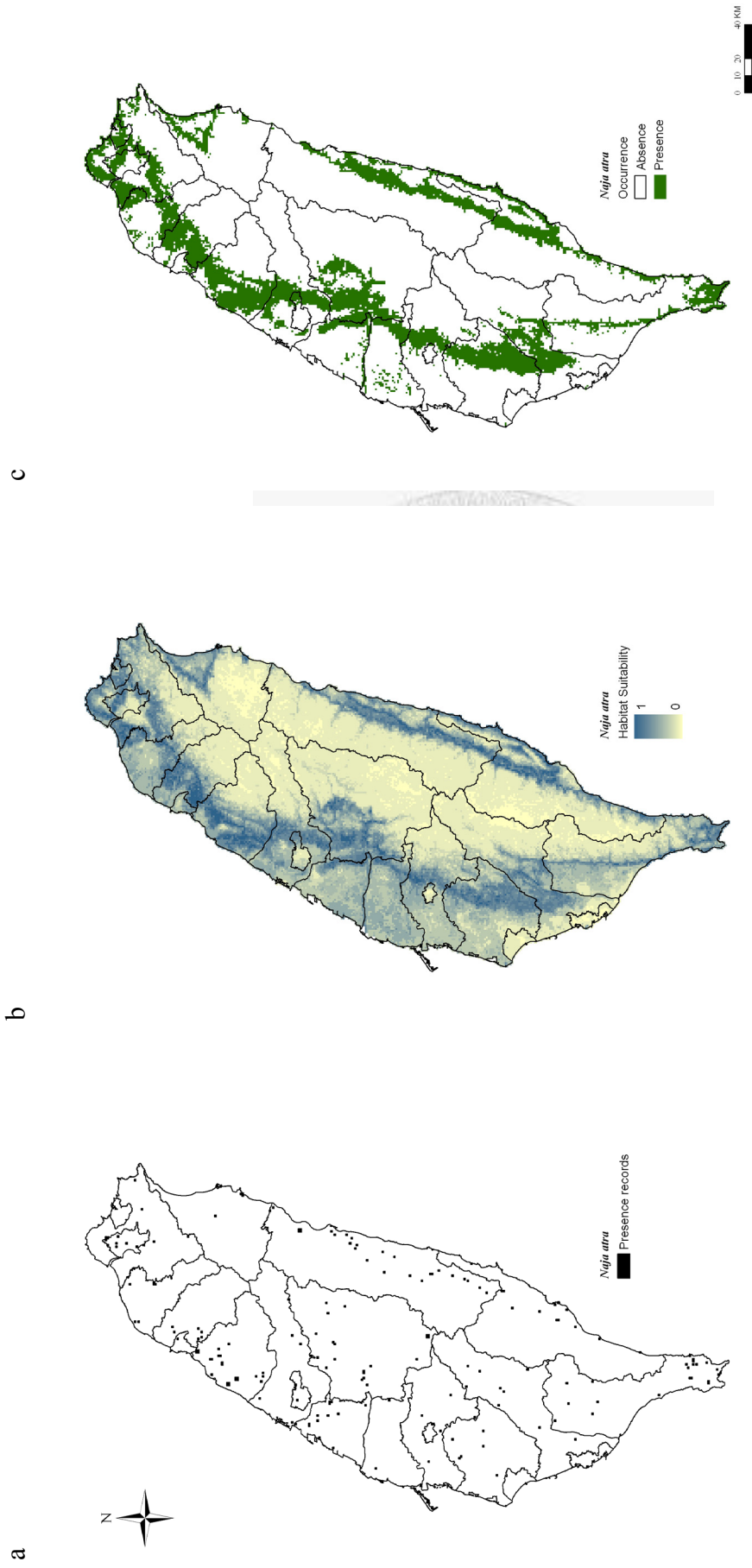


Fig. 68 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Naja atra*



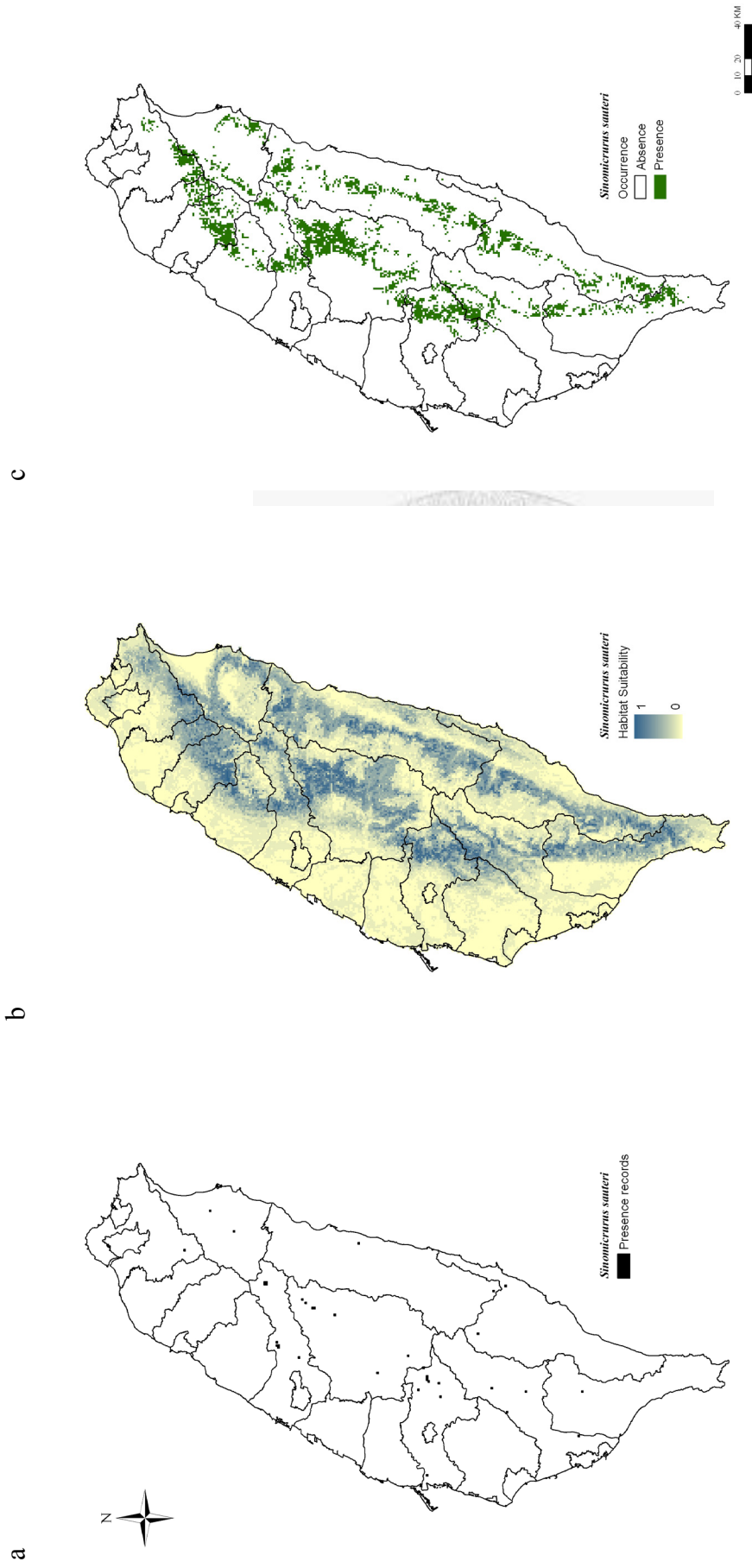


Fig. 69 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Sinomicrurus sauteri*

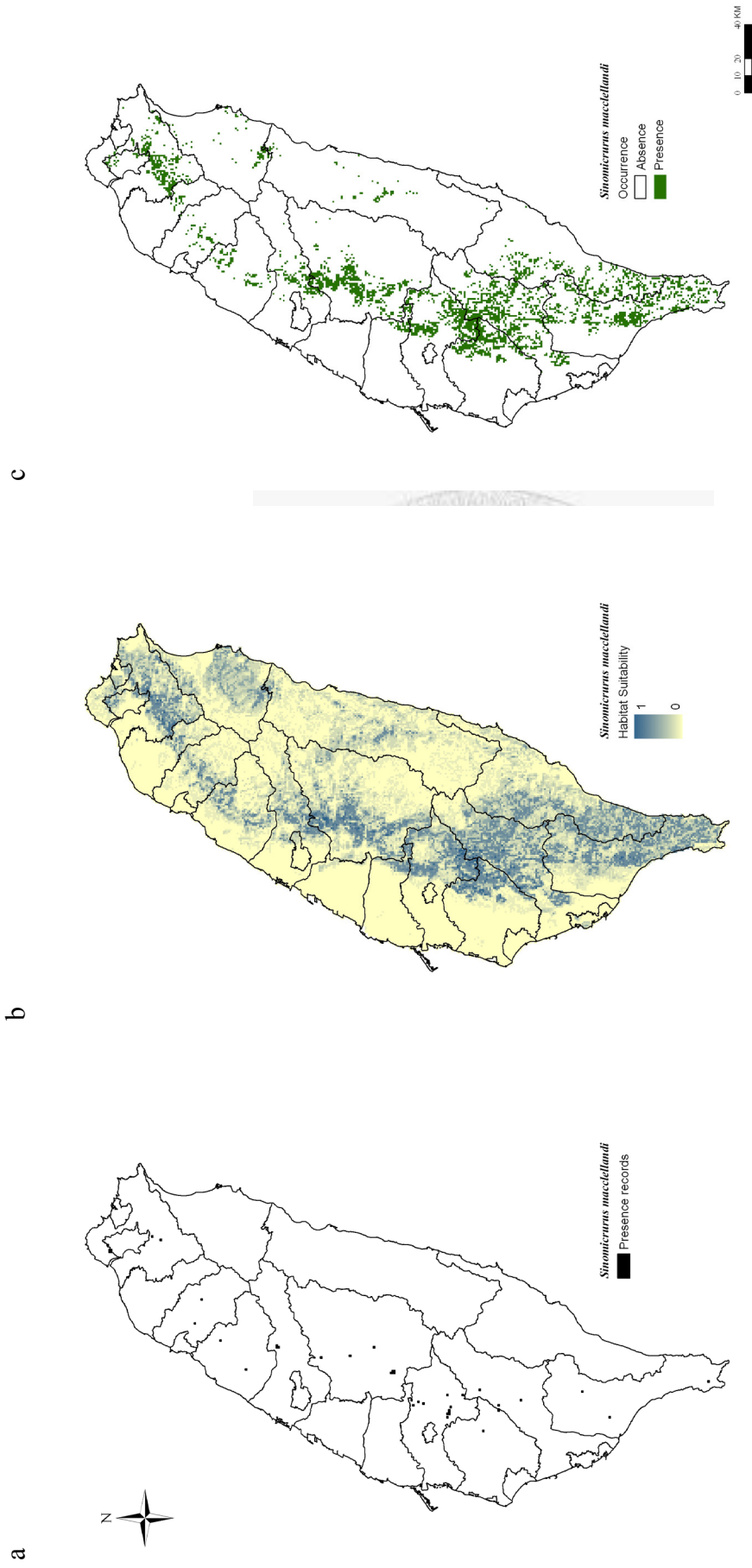


Fig. 70 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Sinomicrurus macclellandi*

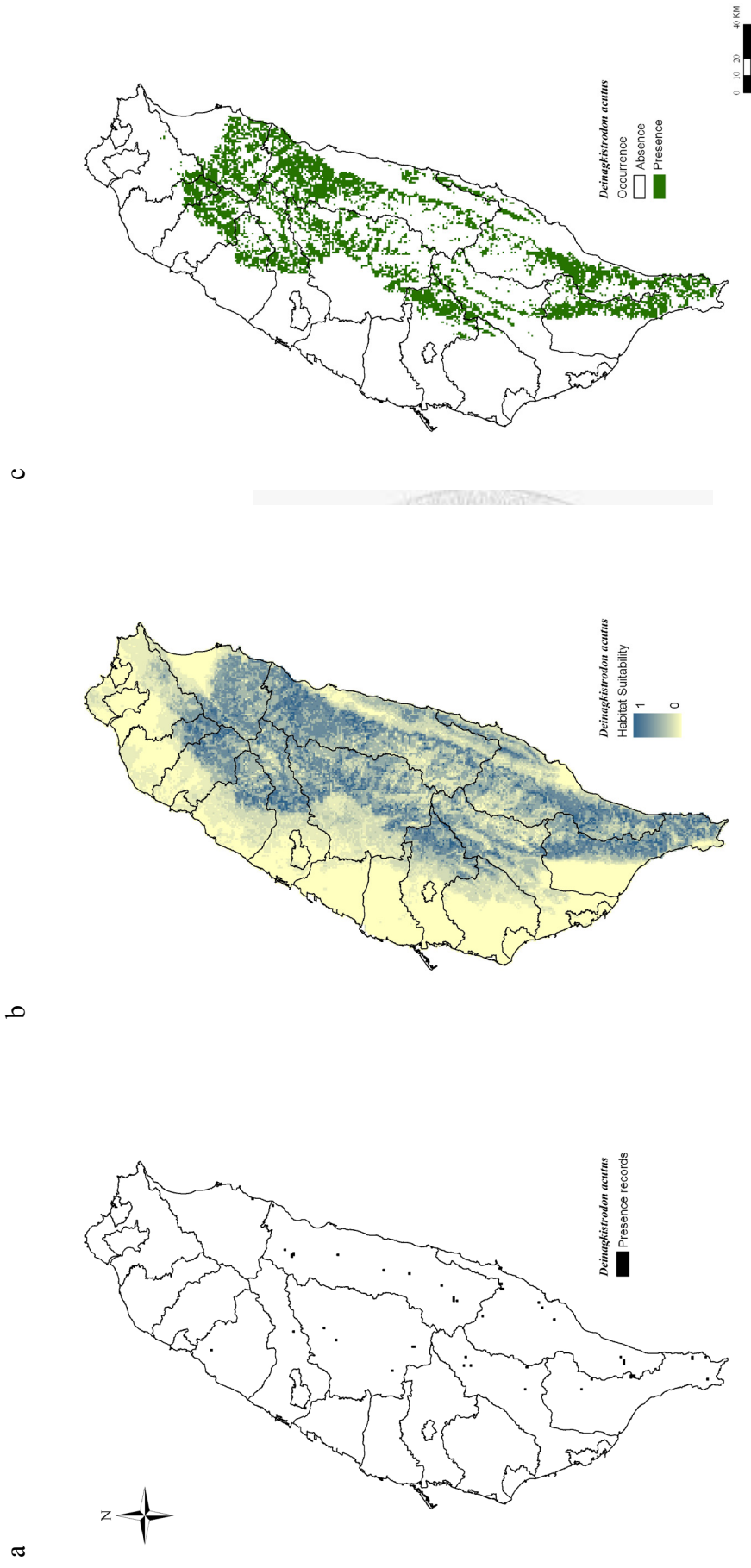


Fig. 71 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Deinagkistrodon acutus*

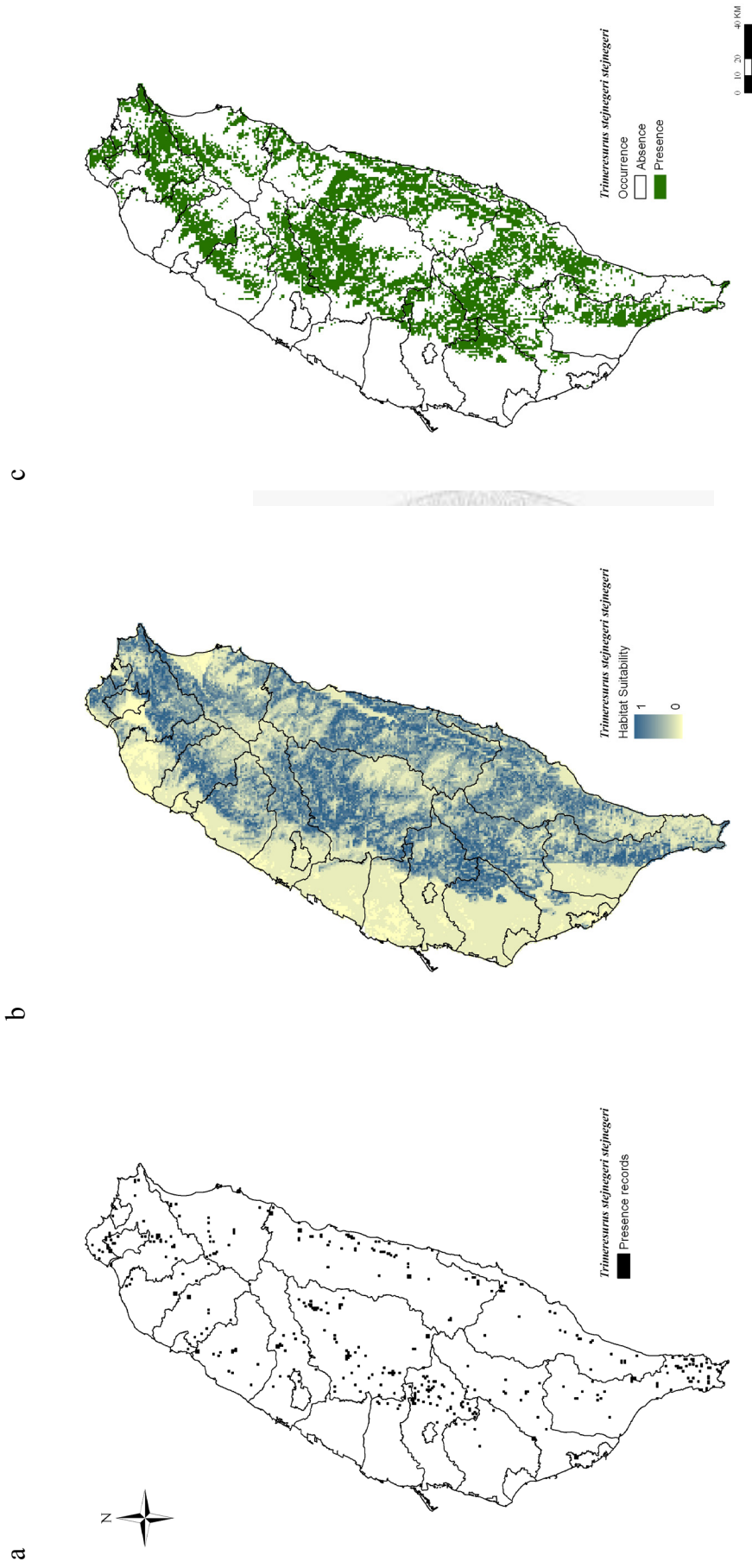


Fig. 72 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*

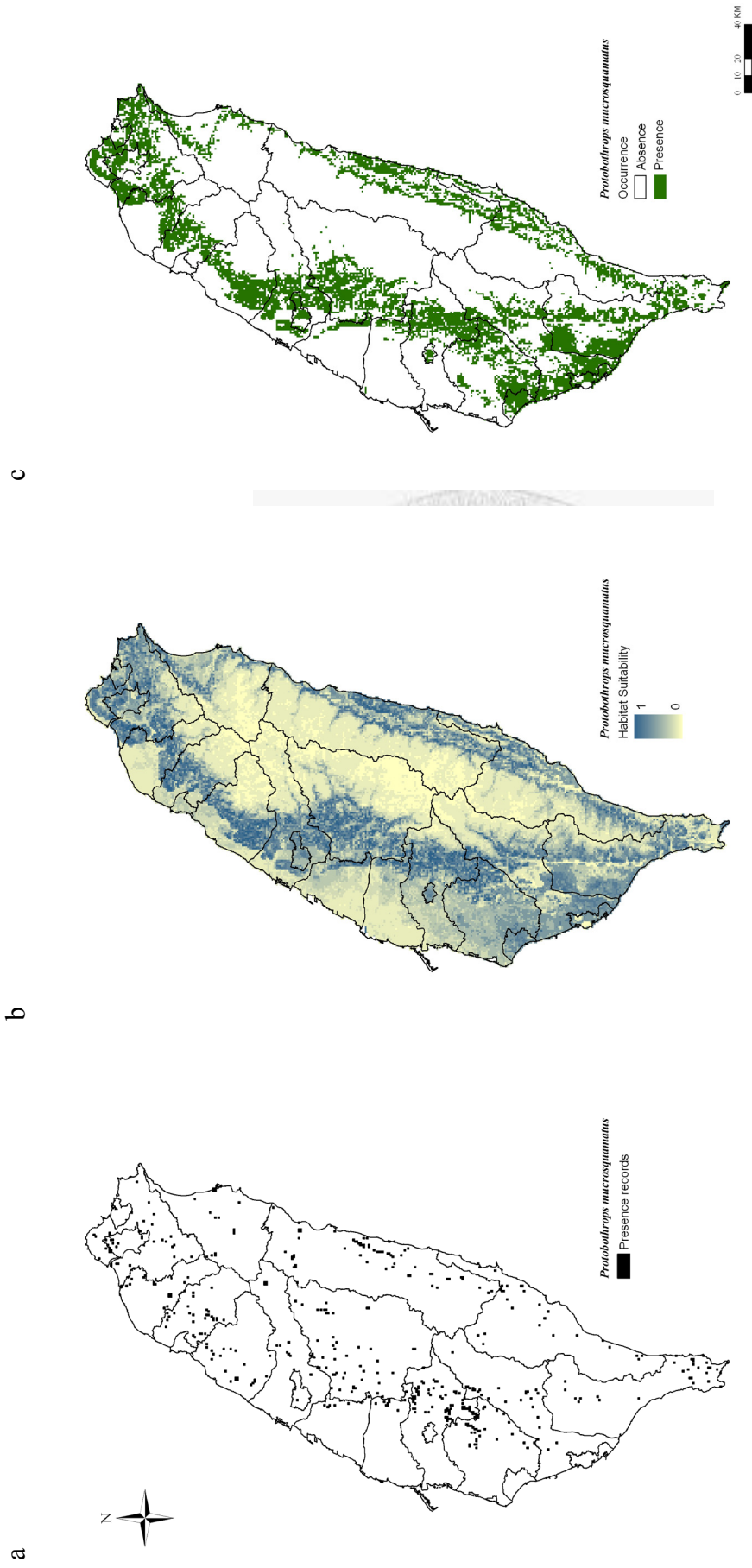


Fig. 73 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Protobothrops microscquamatus*

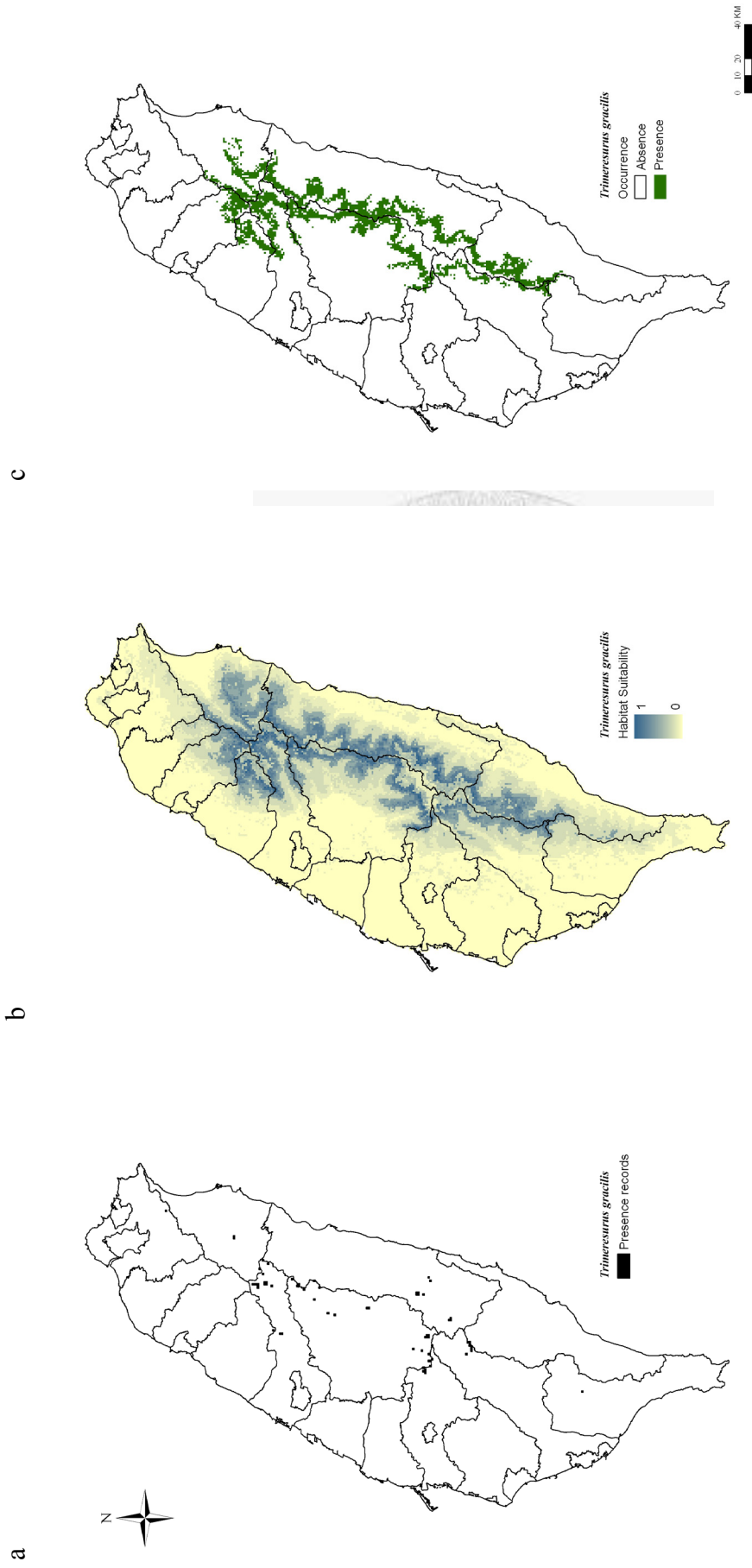


Fig. 74 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Trimeresurus gracilis*

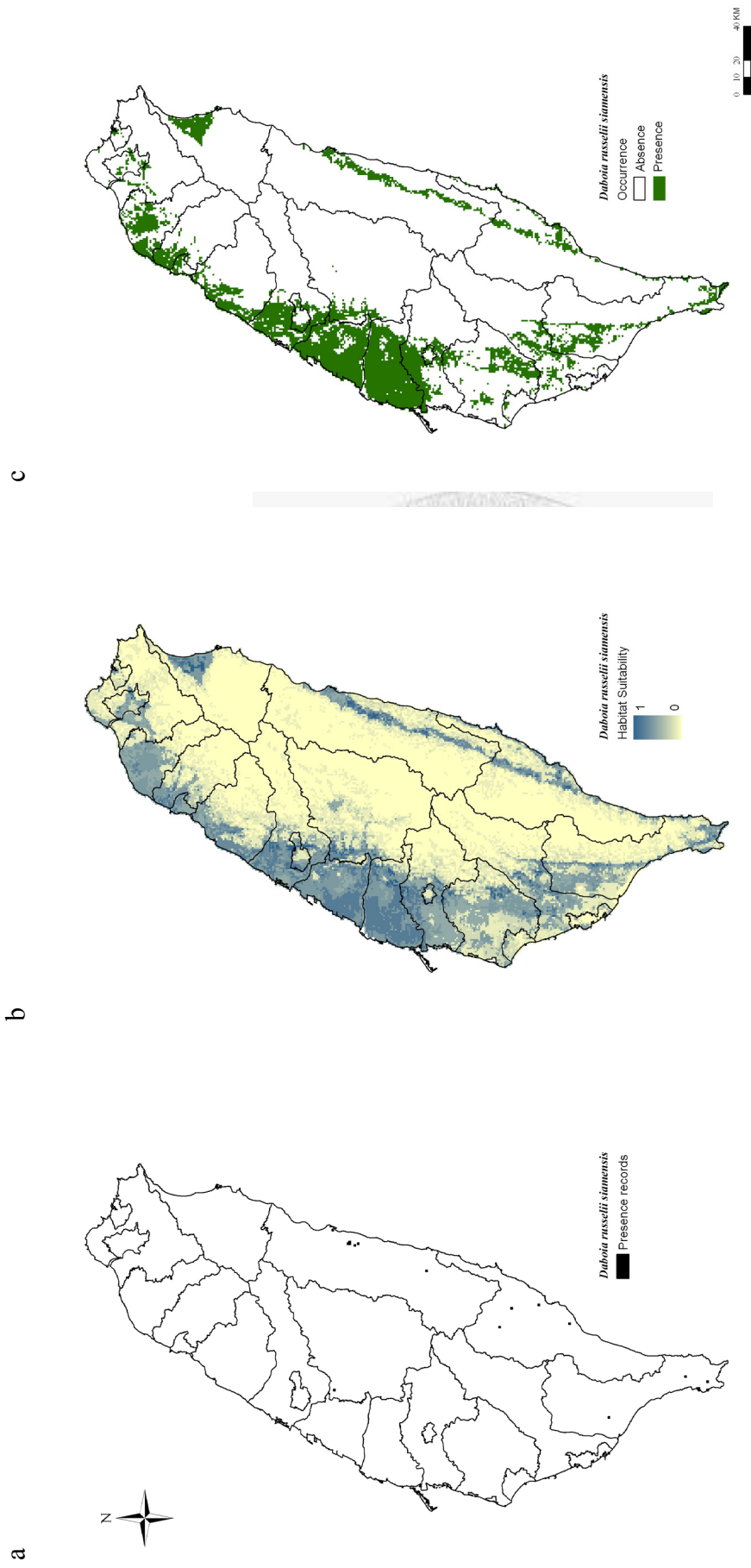


Fig. 75 Maps of (a) presence records, (b) habitat suitability, and (c) predicted distribution of *Daboya russelli siamensis*

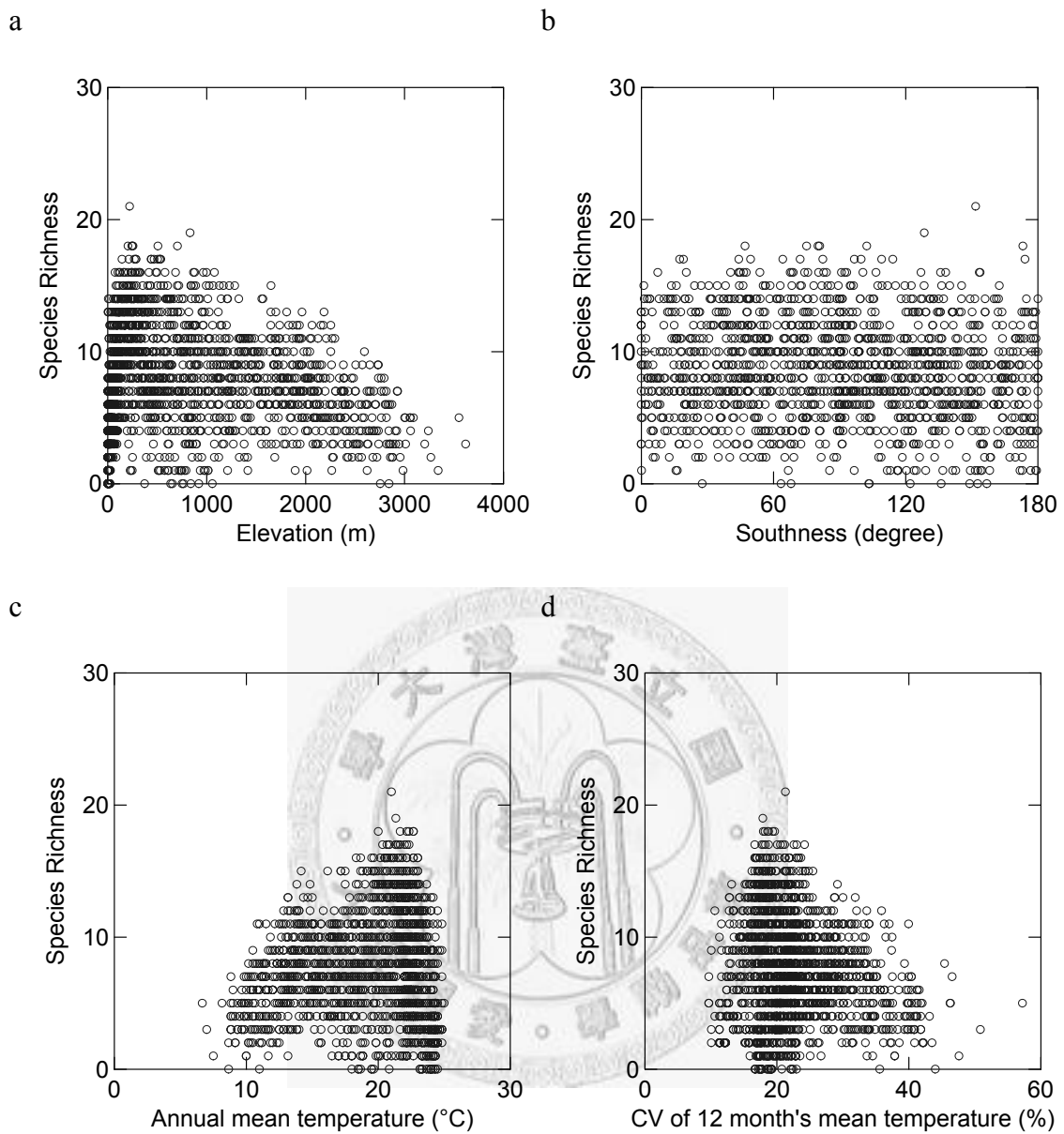


Fig. 76 Relationship between species richness and (a) elevation, (b) southness, (c) annual mean temperature, and (d) coefficient of variation of 12 month's mean temperature



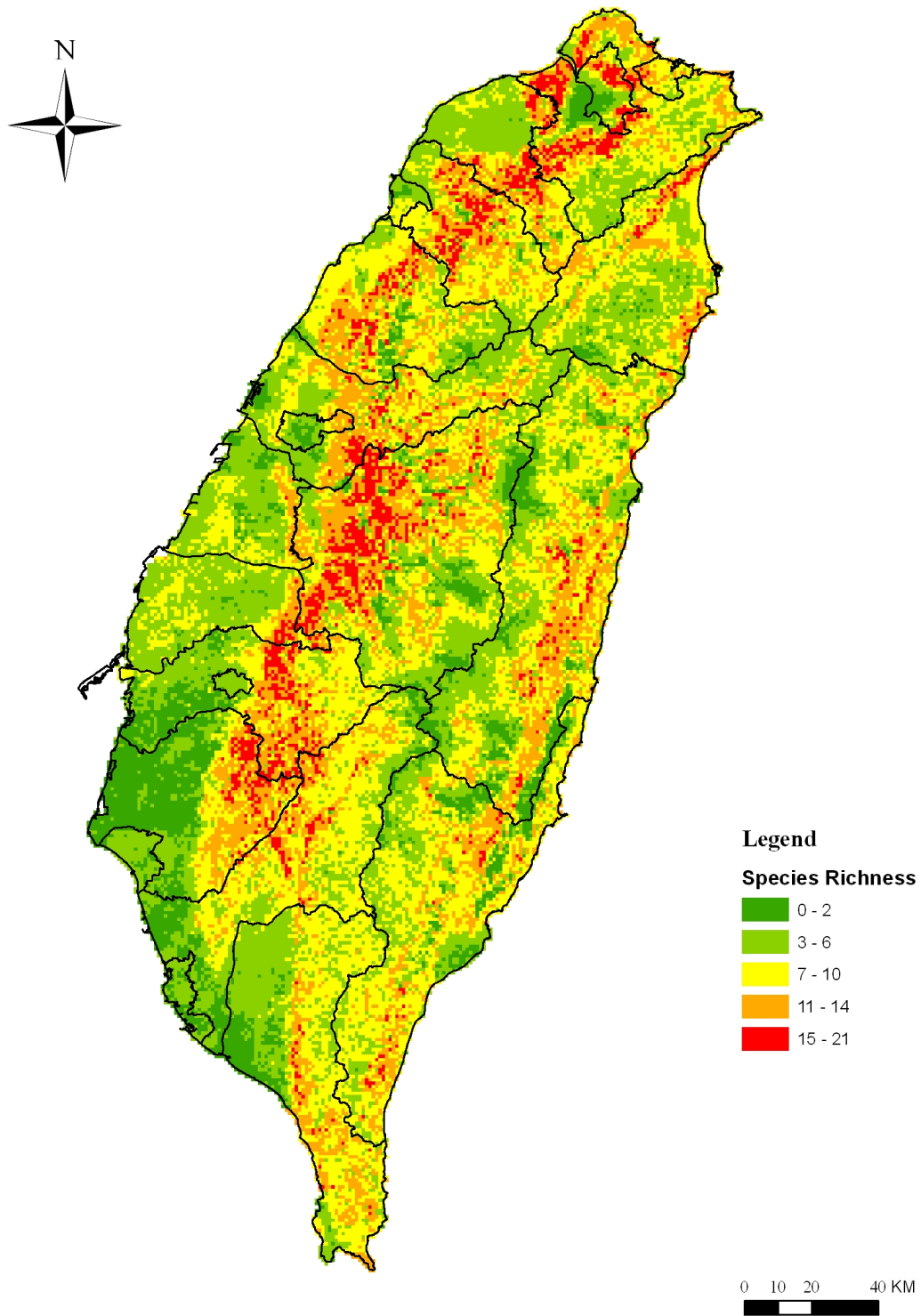


Fig. 77 Predicted species richness distribution of terrestrial snakes in Taiwan

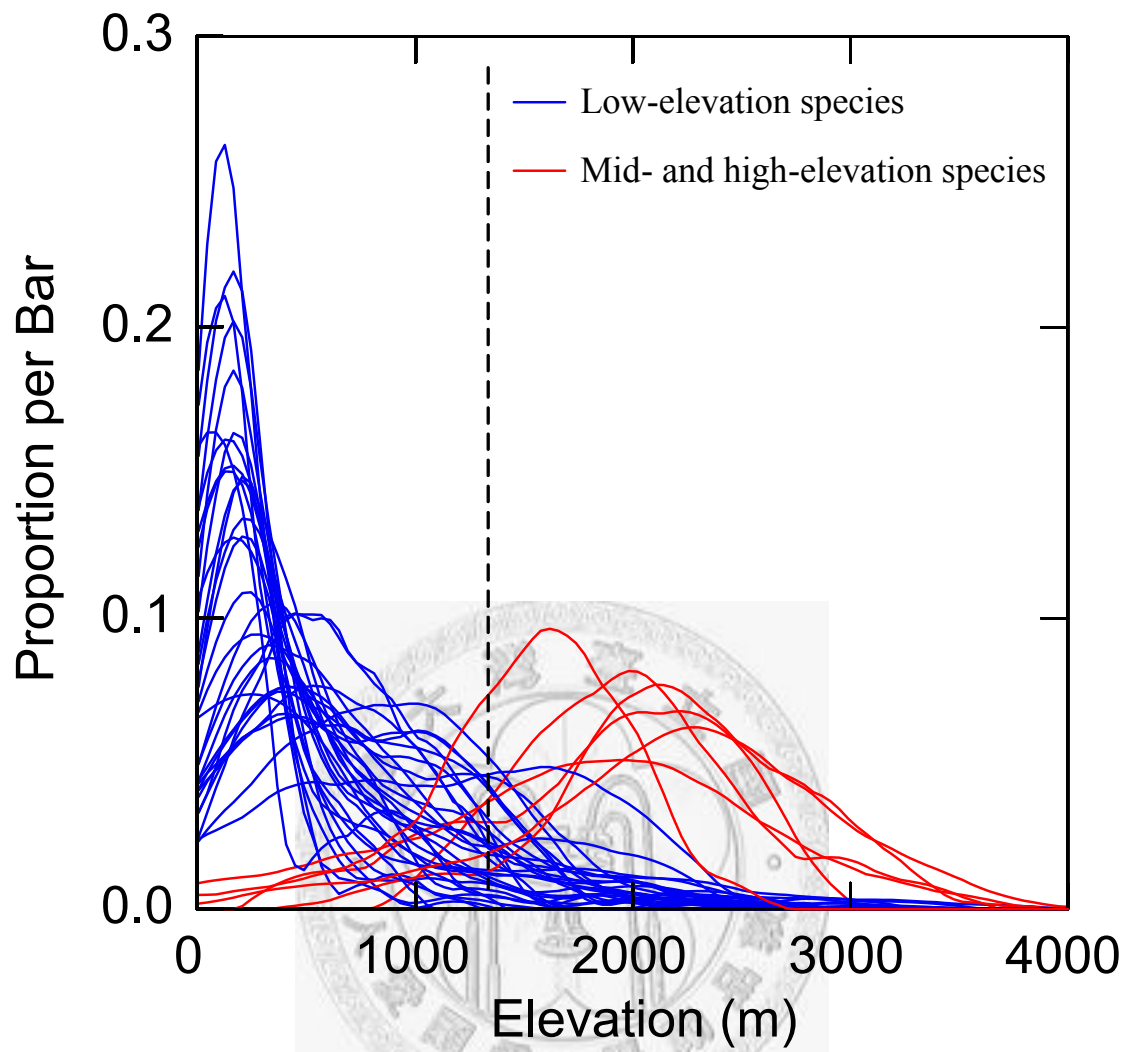


Fig. 78 Kernel curves of elevation distribution for each snake species

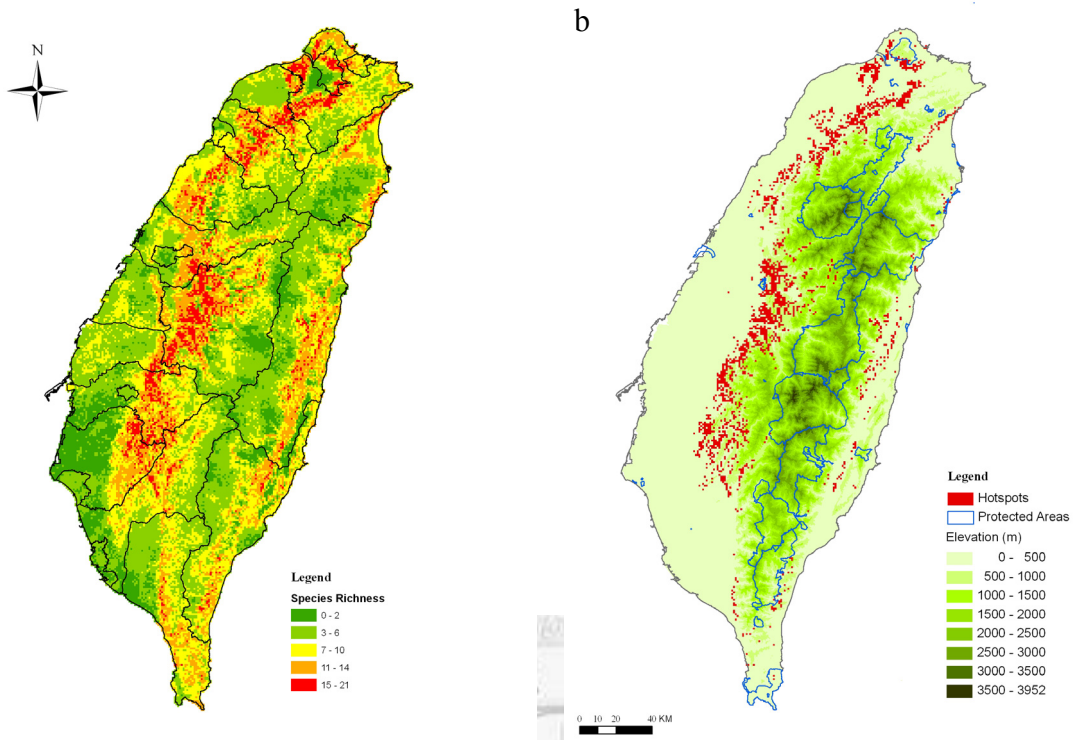


Fig. 79 Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of low-elevation snake species

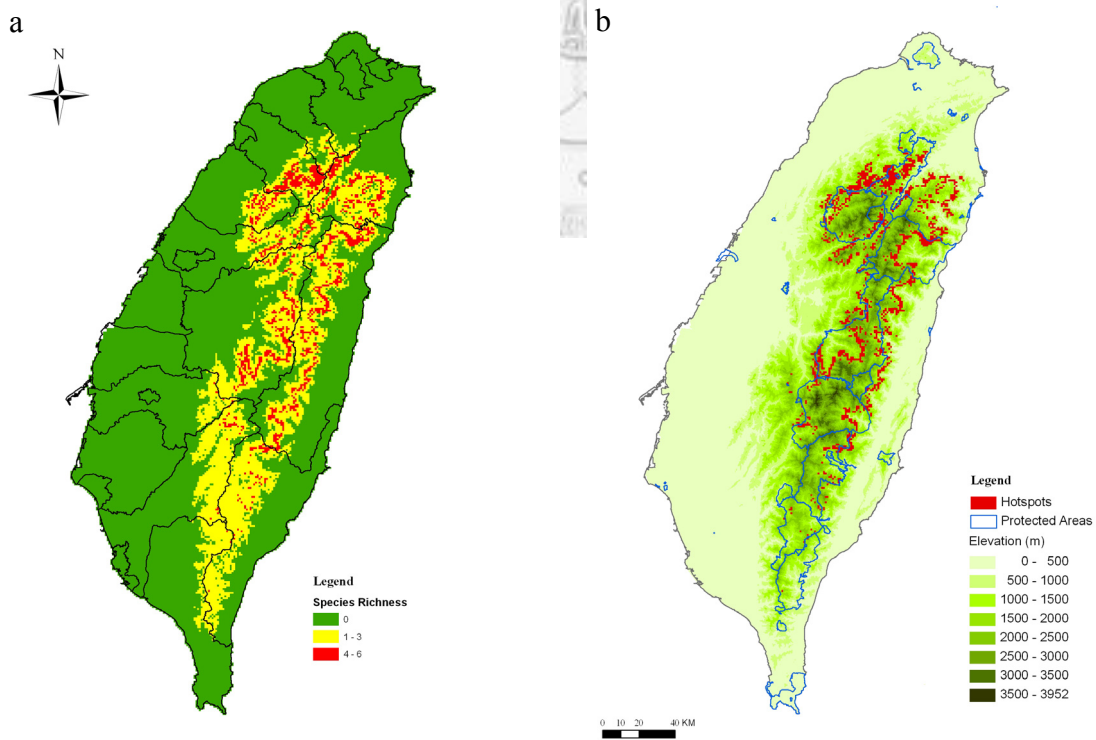


Fig. 80 Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of mid- and high-elevation snake species

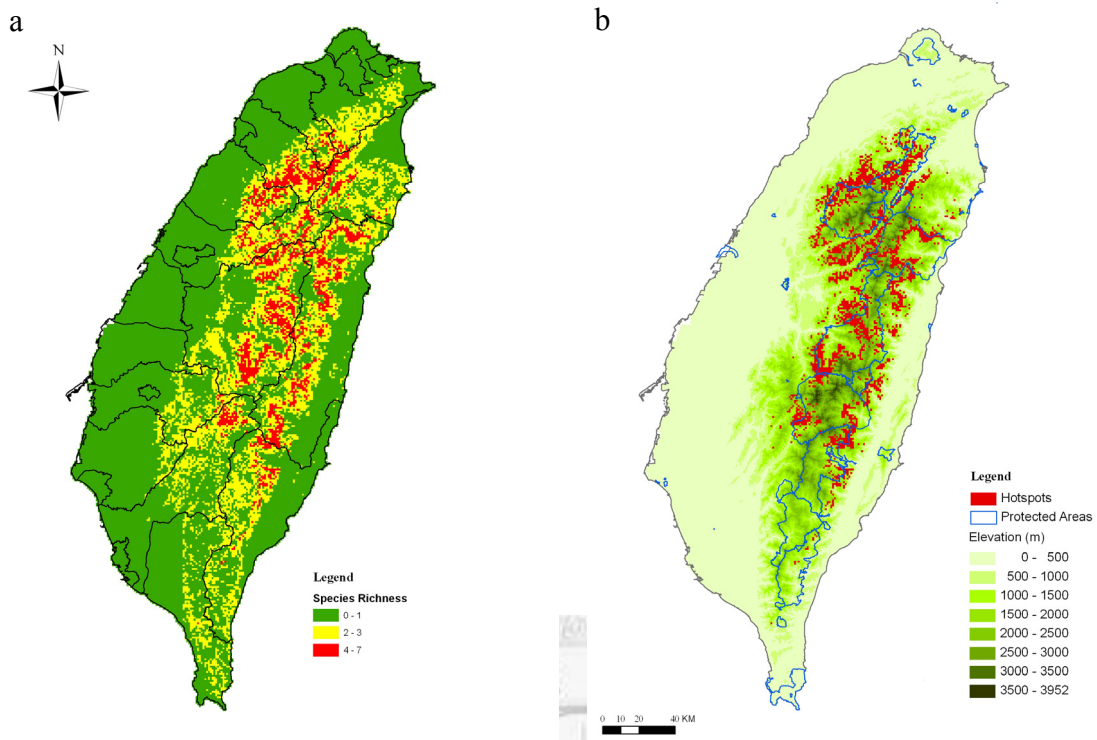


Fig. 81 Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of endemic snake species

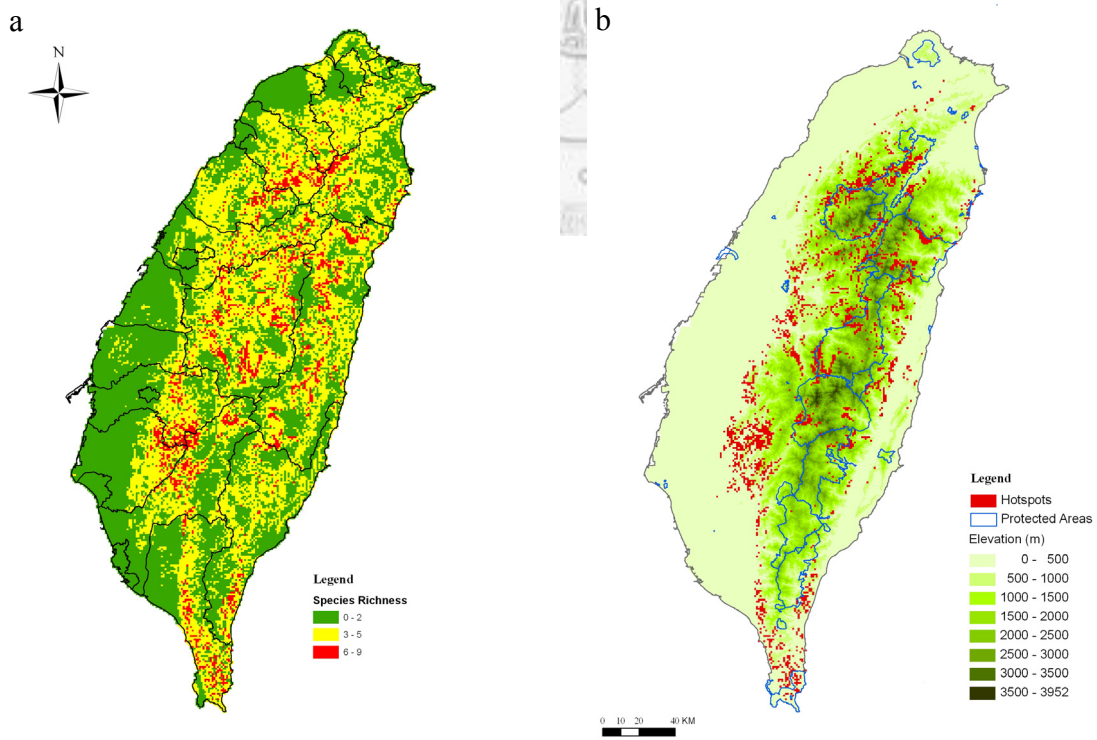


Fig. 82 Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of protected snake species

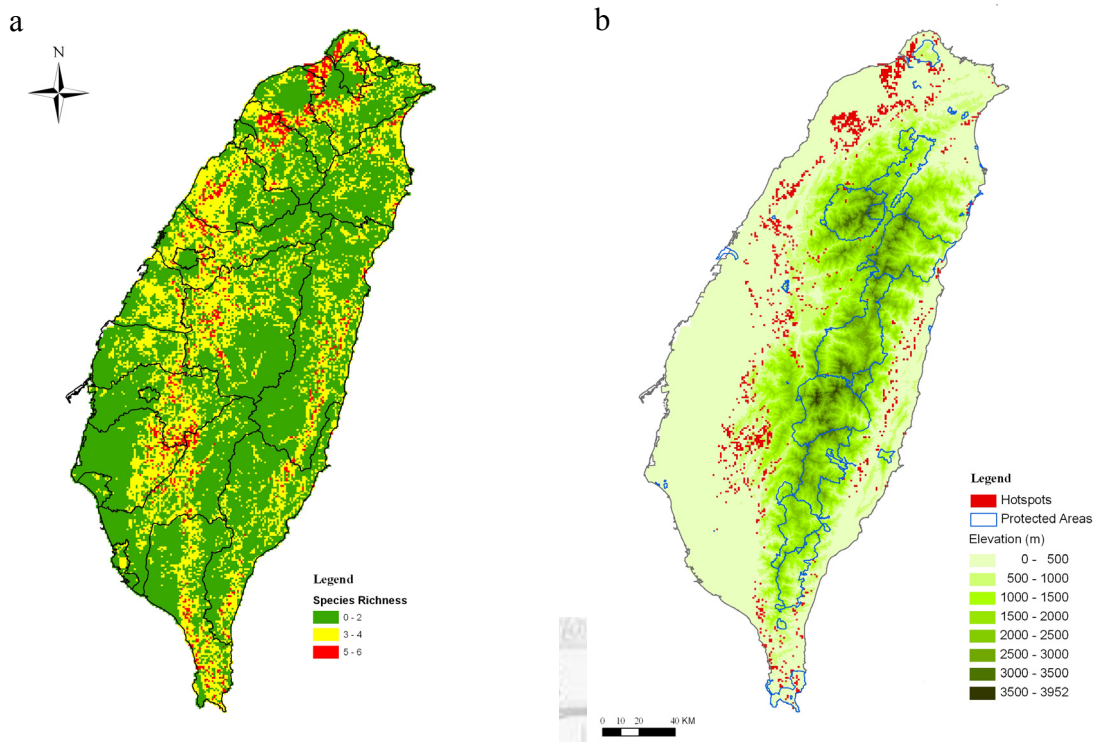


Fig. 83 Predicted maps of (a) species richness distribution and (b) hotspots of snake species listed in the new revision of protected species

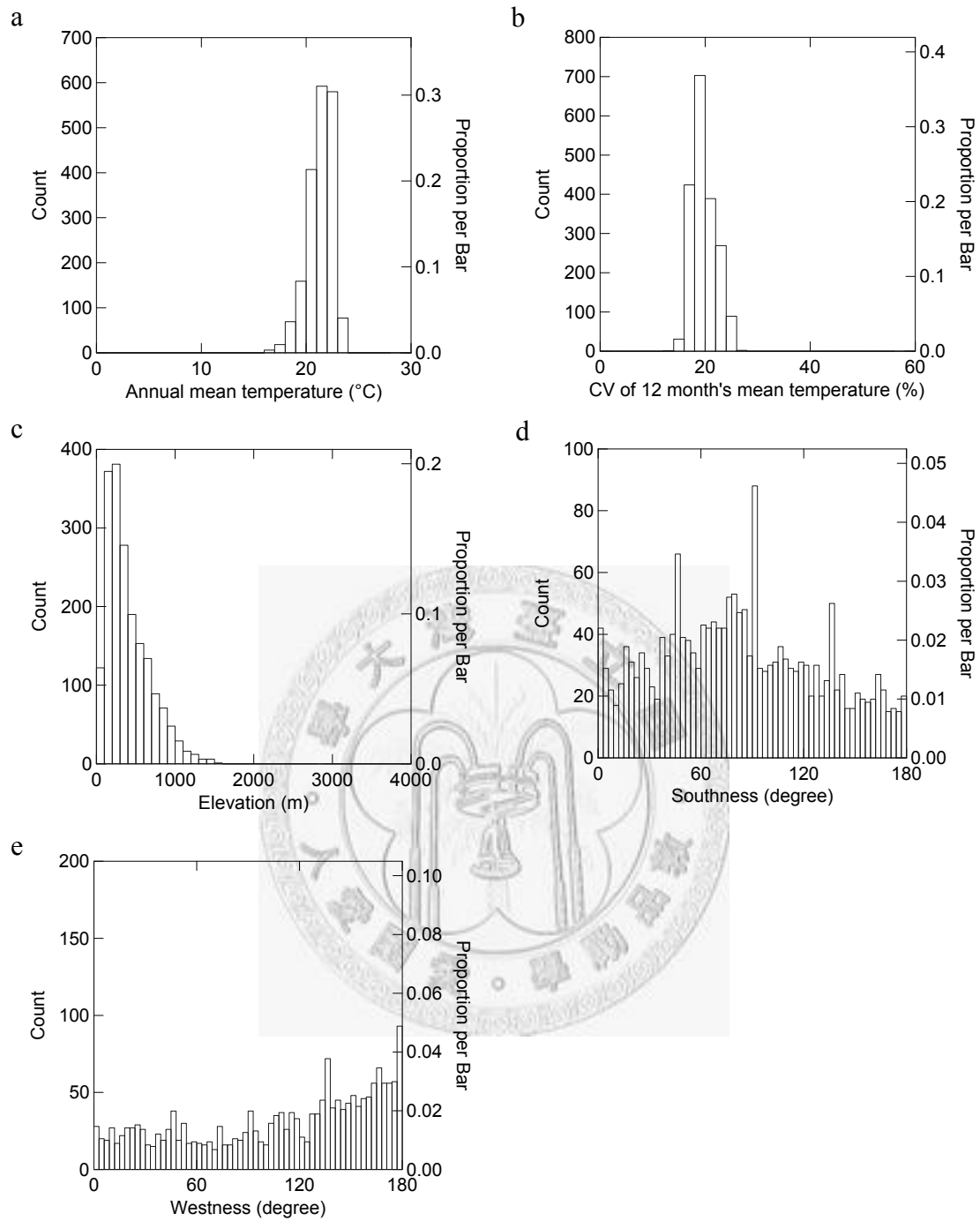


Fig. 84 Environmental characteristics of predicted hotspots of low-elevation snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, (d) southness, and (e) westness

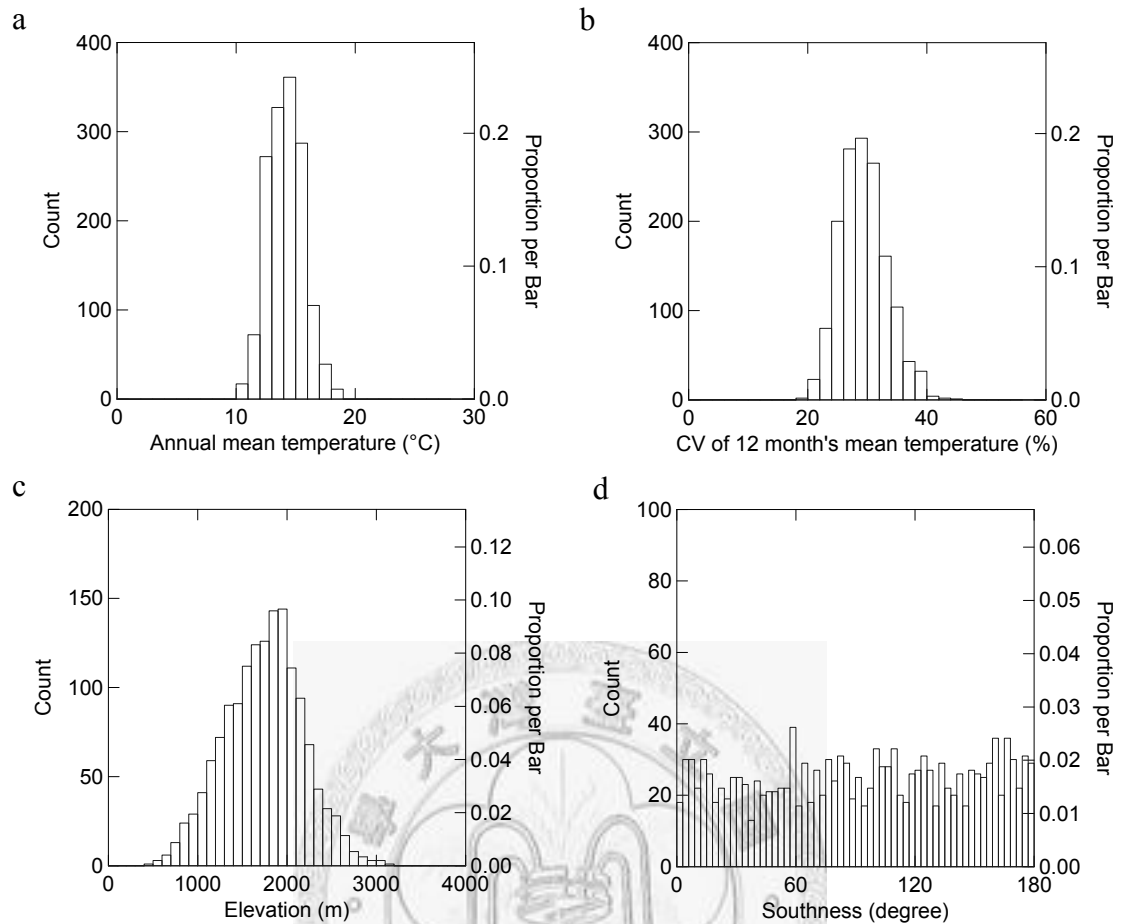


Fig. 85 Environmental characteristics of predicted hotspots of mid- and high-elevation snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, and (d) southness

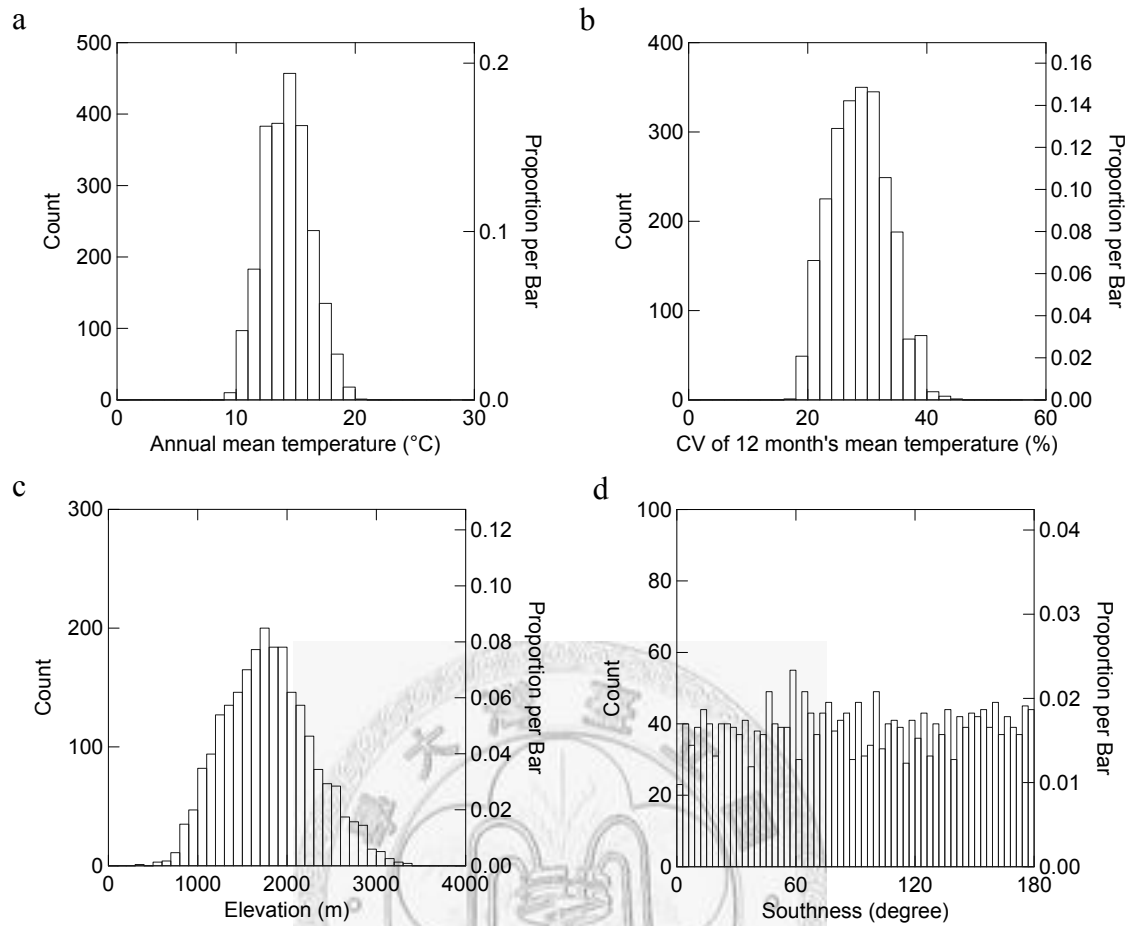


Fig. 86 Environmental characteristics of predicted hotspots of endemic snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, and (d) southness



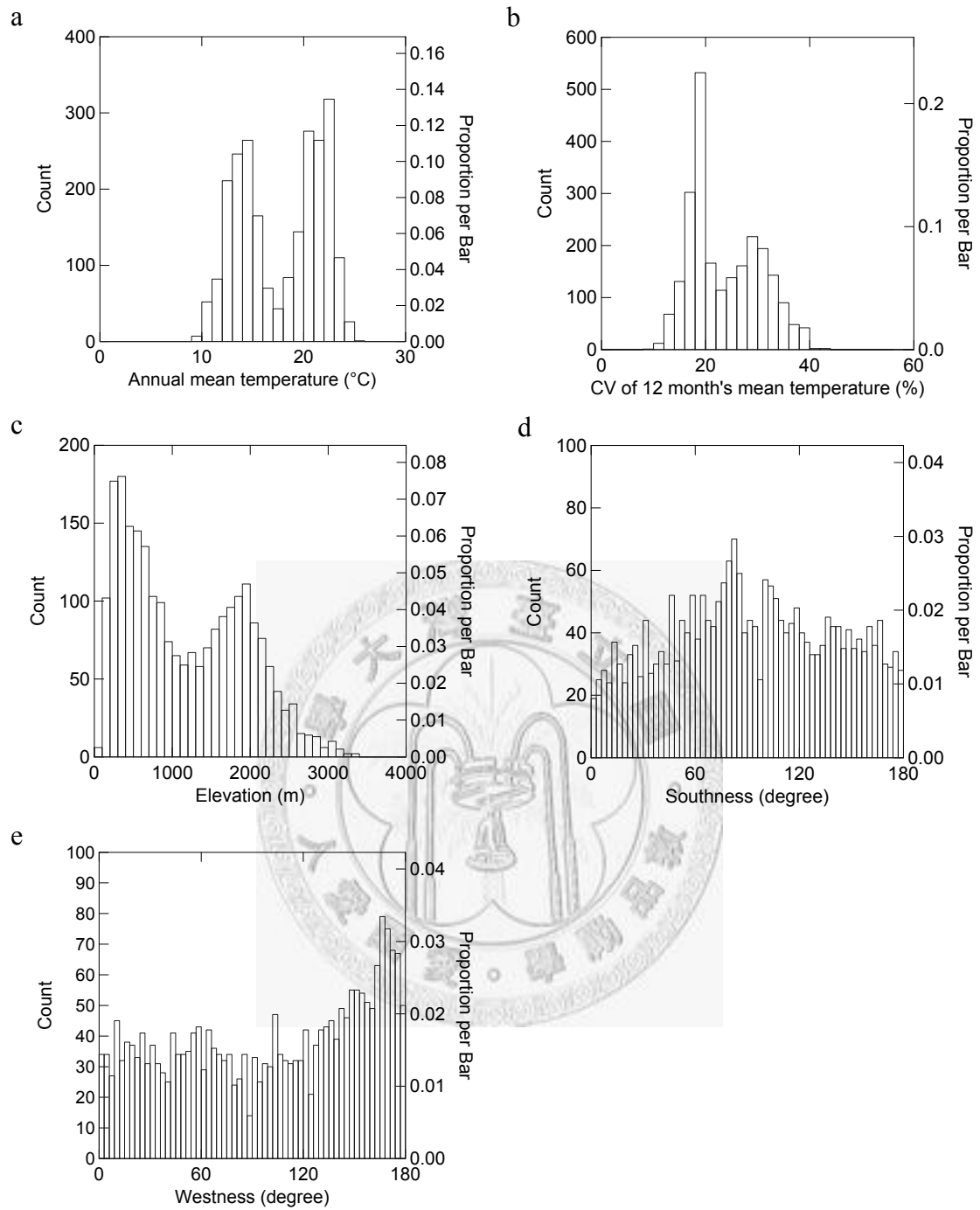


Fig. 87 Environmental characteristics of predicted hotspots of protected snake species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, (d) southness, and (e) westness

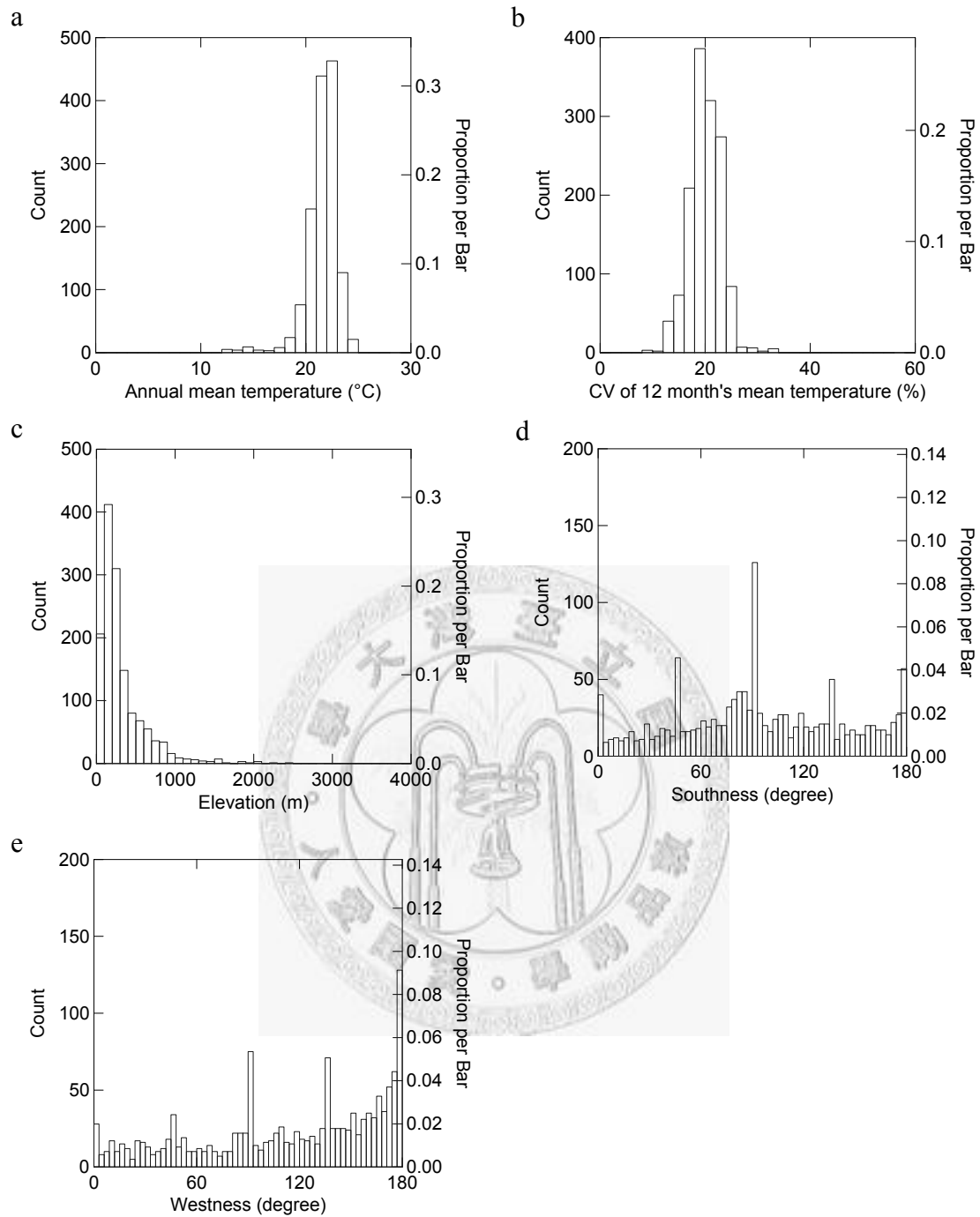


Fig. 88 Environmental characteristics of predicted hotspots of snake species listed in the new revision of protected species: (a) annual mean temperature, (b) coefficient of variation of 12 month's mean temperature, (c) elevation, (d) southness, and (e) westness

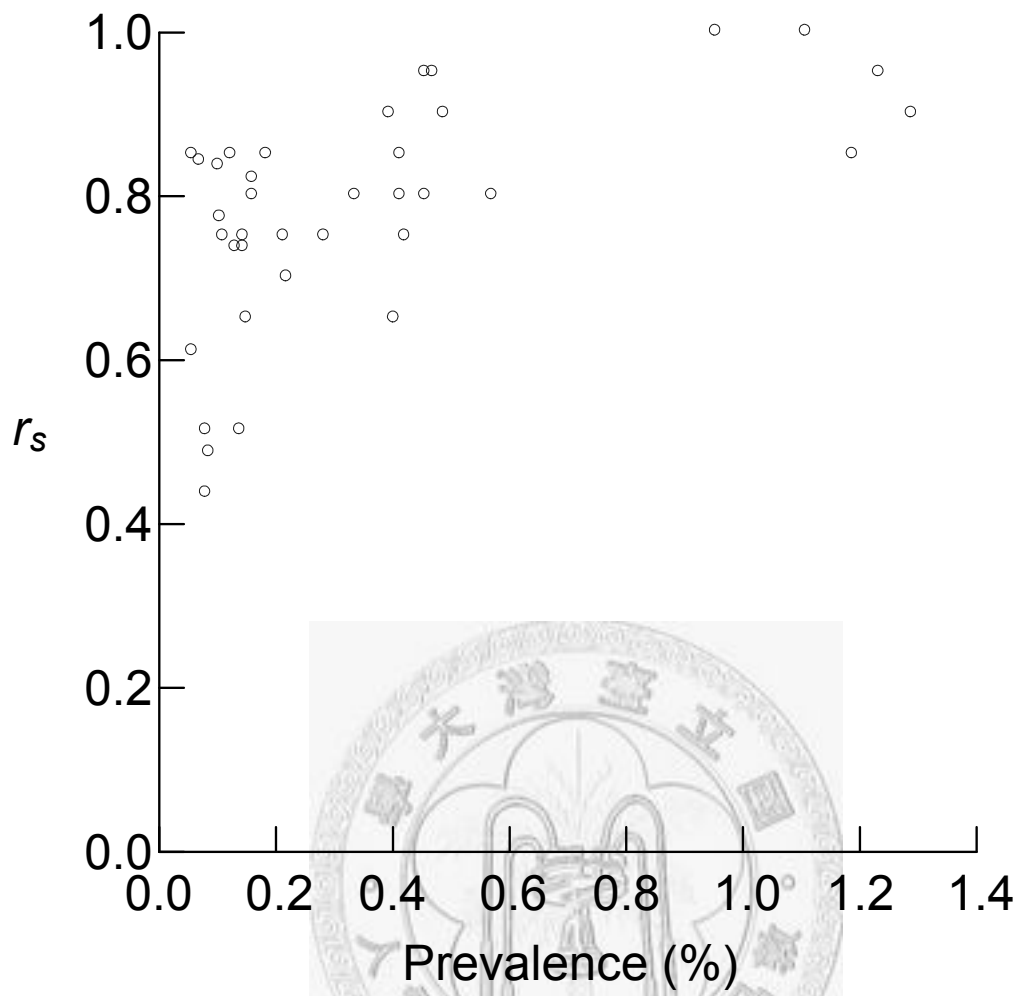


Fig. 89 Relationship between prevalence and regression coefficient ( $r_s$ ) computed by ENFA

Table 1 List of terrestrial snakes in Taiwan

Chinese name	Scientific name	Presence records	Number of grids	Note
<b>盲蛇科</b>	<b>Typhlopidae</b>			
盲蛇	<i>Ramphotyphlops braminus</i>	73	61	
大盲蛇*	<i>Typhlops koshunensis</i>	0	0	P
<b>黃領蛇科</b>	<b>Colubridae</b>			
臺灣鈍頭蛇	<i>Pareas formosensis</i>	247	156	EP
標蛇	<i>Achalinus niger</i>	66	47	EP
臺灣標蛇	<i>Achalinus formosanus formosanus</i>	26	22	E
鐵線蛇*	<i>Calamaria pavementata</i>	18	16	
過山刀	<i>Zaocys dhumnades</i>	227	149	
南蛇	<i>Ptyas mucosus</i>	244	177	
細紋南蛇	<i>Ptyas korros</i>	70	55	
赤腹松柏根	<i>Oligodon ornatus</i>	33	31	
赤背松柏根	<i>Oligodon formosanus</i>	325	172	
黑頭蛇	<i>Sibynophis chinensis chinensis</i>	62	57	
擬龜殼花	<i>Macropisthodon rudis rudis</i>	74	55	
紅斑蛇	<i>Dinodon rufozonatum</i>	760	359	
白梅花蛇	<i>Lycodon ruhstrati</i>	271	152	
斯文豪氏遊蛇	<i>Rhabdophis swinhonis</i>	84	61	EPR
梭德氏遊蛇	<i>Amphiesma sauteri sauteri</i>	121	81	
草花蛇	<i>Xenochrophis piscator</i>	122	83	
赤腹遊蛇*	<i>Sinonatrix annularis</i>	9	6	R
白腹遊蛇	<i>Sinonatrix percarinata suriki</i>	34	31	
臺灣赤煉蛇	<i>Rhabdophis tigrinus formosanus</i>	58	50	EP
花浪蛇	<i>Amphiesma stolatum</i>	255	156	
金絲蛇*	<i>Amphiesma miyajimae</i>	7	7	EPR
青蛇	<i>Cyclophiops major</i>	1037	485	
紅竹蛇	<i>Elaphe porphyracea nigrofasciata</i>	148	107	P
高砂蛇	<i>Elaphe mandarinus</i>	41	39	PR
臭青公	<i>Elaphe carinata</i>	321	215	
錦蛇	<i>Elaphe taeniura</i>	244	159	PR
水蛇	<i>Enhydris plumbea</i>	40	33	R
唐水蛇*	<i>Enhydris chinensis</i>	16	14	R
大頭蛇	<i>Boiga kraepelini</i>	313	172	
茶斑蛇	<i>Psammodynastes pulverulentus</i>	209	127	
福建頸斑蛇*	<i>Plagiopholis styani</i>	0	0	

Table 1 (Continued)

Chinese name	Scientific name	Presence records	Number of grids	Note
史丹吉氏斜鱗蛇	<i>Pseudoxenodon stejnegeri stejnegeri</i>	39	27	E
灰腹綠錦蛇*	<i>Elaphe frenata</i>	0	0	
<b>蝙蝠蛇科</b>	<b>Elapidae</b>			
雨傘節	<i>Bungarus multicinctus multicinctus</i>	870	417	PR
眼鏡蛇	<i>Naja atra</i>	304	184	PR
帶紋赤蛇	<i>Sinomicrurus sauteri</i>	54	40	EPR
環紋赤蛇	<i>Sinomicrurus maccllellandi</i>	47	42	PR
<b>蝮蛇科</b>	<b>Viperidae</b>			
百步蛇	<i>Deinagkistrodon acutus</i>	62	53	PR
赤尾青竹絲	<i>Trimeresurus stejnegeri stejnegeri</i>	991	447	
龜殼花	<i>Protobothrops mucrosquamatus</i>	781	464	PR
瑪家龜殼花*	<i>Ovophis monticola makazayazaya</i>	9	8	PR
菊池氏龜殼花	<i>Trimeresurus gracilis</i>	111	70	PR
鎖蛇	<i>Daboia russelii siamensis</i>	43	22	PR

\* Not used in this study

Note: E - endemic species; P - protected species; R - species listed in the new revision of the protected species

Table 2 Summary of environmental variables

Category	Environmental variables	Abbreviation	Unit
Climate	Annual mean temperature	AMT	°C
	Coefficient of variation of 12 month's mean temperature	TCV	%
	Total annual precipitation	TAP	mm
	Precipitation for the colder period (November-March)	PCP	mm
	Precipitation for the warmer period (May-September)	PWP	mm
	Coefficient of variation of 12 monthly precipitations	PCV	%
Topography	Elevation	ELE	m
	Slope	SLP	degree
	Southness	STH	degree
	Westness	WST	degree
Vegetation	Forest density	FDN	%
	Natureness index	NAT	
	NDVI	NDV	
Human activities	Population density	PDN	number/km <sup>2</sup>
	Urbanization index	URB	
	Nearest distance to major cities	DCT	km
	Road density	RDN	km/km <sup>2</sup>

Table 3 Environmental variables coefficient values, global marginality ( $M_G$ ), global specialization ( $S_G$ ), and tolerance ( $1/S_G$ ) obtained by ENFA for each snake species. See Table 2 for abbreviation of environmental variables

Species	Marginality factor															$M_G$	$S_G$	$1/S_G$		
	AMT	TCV	TAP	PCP	PWP	PCV	ELE	SLP	STH	WST	FDN	NAT	NDV	PDN	URB				DCT	RDN
<i>Ramphotylops braminus</i>	0.41*	-0.55*	-0.05	-0.14	0.06	0.13	-0.42*	-0.23	-0.06	0.05	-0.03	-0.17	-0.07	0.23	0.29	0.02	0.28	0.84	1.40	0.72
<i>Pareas formosensis</i>	-0.13	-0.10	0.33	0.04	0.50*	0.09	0.26	0.31	-0.41*	-0.21	0.34	0.07	0.27	-0.07	0.01	0.01	0.20	0.71	1.31	0.76
<i>Achatinus niger</i>	-0.43*	0.31	0.19	0.13	0.21	-0.11	0.40*	0.21	-0.14	-0.16	0.21	0.21	0.23	-0.32	-0.24	0.24	0.00	1.69	4.32	0.23
<i>Achatinus formosanus formosanus</i>	-0.38*	0.22	0.18	0.12	0.23	-0.05	0.41*	0.26	-0.23	-0.13	0.24	0.23	0.28	-0.26	-0.27	0.27	0.02	1.47	6.27	0.16
<i>Zoocys dhumnades</i>	-0.09	-0.05	0.35*	0.34*	0.22	-0.29	0.14	0.20	-0.36*	-0.39*	0.26	0.04	0.28	-0.02	0.29	0.00	0.23	0.54	1.17	0.85
<i>Ptyas mucosus</i>	0.38*	-0.40*	-0.06	-0.18	0.04	0.16	-0.36*	-0.33	-0.07	0.03	-0.14	-0.27	-0.14	0.27	0.26	-0.07	0.36*	0.60	1.09	0.92
<i>Ptyas korros</i>	0.27	-0.38*	-0.14	0.00	-0.06	-0.09	-0.22	-0.20	-0.26	-0.24	-0.14	-0.14	0.10	-0.07	0.07	0.23	0.65*	0.29	1.33	0.75
<i>Oligodon ornatus</i>	-0.17	0.03	0.45*	0.42*	0.28	-0.22	0.14	0.20	-0.31	-0.26	0.19	0.04	0.05	0.07	0.36*	-0.21	0.17	0.95	1.93	0.52
<i>Oligodon formosanus</i>	0.46*	-0.50*	0.01	-0.18	0.18	0.24	-0.40*	-0.19	-0.14	-0.02	-0.03	-0.16	-0.04	0.24	0.26	-0.01	0.22	0.70	1.24	0.80
<i>Sibynophis chinensis chinensis</i>	-0.16	-0.02	0.45*	0.18	0.50*	-0.00	0.25	0.24	-0.39*	-0.21	0.31	-0.11	0.09	0.03	0.18	-0.15	-0.01	0.55	1.53	0.65
<i>Macropisthodon ruidis ruidis</i>	-0.25	0.05	0.32	0.32	0.24	-0.19	0.34*	0.31	-0.41*	-0.25	0.30	0.14	0.27	0.02	0.14	-0.04	-0.06	0.75	1.68	0.60
<i>Dinodon rufozonatum</i>	0.21	-0.34*	0.22	0.15	0.20	-0.12	-0.11	0.09	-0.59*	-0.30	0.22	-0.12	0.21	-0.01	0.22	0.09	0.30	0.41	1.11	0.90
<i>Lycodon ruhstrati</i>	0.10	-0.27	0.19	-0.26	0.52*	0.36*	0.09	0.22	-0.38*	-0.28	0.28	-0.05	0.13	0.03	-0.06	0.00	0.17	0.62	1.36	0.74

Table 3 (Continued)

Species	Marginality factor															M <sub>G</sub>	S <sub>G</sub>	I/S <sub>G</sub>		
	AMT	TCV	TAP	PCP	PWP	PCV	ELE	SLP	STH	WST	FDN	NAT	NDV	PDN	URB				DCT	RDN
<i>Rhabdophis swinhonis</i>	-0.06	-0.15	0.36*	-0.04	0.56*	0.21	0.20	0.27	-0.35*	-0.32	0.31	0.07	0.21	-0.08	0.05	-0.02	0.05	0.75	1.69	0.59
<i>Amphiesma sauteri sauteri</i>	-0.14	-0.10	0.40*	0.21	0.39*	-0.09	0.22	0.32	-0.38*	-0.22	0.32	0.09	0.33	-0.09	0.02	-0.02	0.02	0.64	1.32	0.76
<i>Xenochrophis piscator</i>	0.27	-0.25	-0.11	0.02	-0.16	-0.10	-0.34*	-0.25	0.06	0.12	-0.08	-0.29	-0.12	0.34*	0.43*	-0.19	0.43*	0.88	1.35	0.74
<i>Sinonatrix percarinata suriki</i>	-0.21	0.07	0.37*	0.47*	0.14	-0.37*	0.16	0.19	-0.32	-0.35*	-0.23	0.18	0.13	-0.13	0.16	0.07	0.03	0.87	1.88	0.53
<i>Rhabdophis tigrinus formosanus</i>	-0.44*	0.35*	0.16	0.20	0.10	-0.19	0.39*	0.22	-0.14	-0.15	0.18	0.27	0.18	-0.28	-0.24	0.24	-0.08	1.87	3.39	0.30
<i>Amphiesma stolatum</i>	0.38*	-0.32	-0.14	-0.13	-0.06	0.13	-0.39*	-0.26	0.02	0.09	-0.17	-0.31	-0.15	0.32	0.27	-0.20	0.32	0.95	1.28	0.78
<i>Cyclophiops major</i>	0.30	-0.33	0.17	-0.03	0.32	0.08	-0.19	0.10	-0.49*	-0.28	0.26	-0.18	0.13	0.13	0.20	-0.09	0.34*	0.46	1.20	0.83
<i>Elaphe porphyracea nigrofasciata</i>	-0.03	-0.12	0.35	0.03	0.49*	0.12	0.24	0.28	-0.47*	-0.31	0.33	0.02	0.13	-0.05	0.05	-0.11	0.11	0.48	1.30	0.77
<i>Elaphe mandarinus</i>	-0.39*	0.31	0.17	0.24	0.08	-0.21	0.37*	0.25	-0.19	-0.17	0.19	0.26	0.13	-0.33*	-0.27	0.23	-0.02	1.59	2.88	0.35
<i>Elaphe carinata</i>	0.29	-0.22	-0.12	-0.08	-0.07	0.06	-0.33	-0.32	-0.02	0.09	-0.22	-0.32	-0.23	0.29	0.34*	-0.20	0.42*	0.56	1.09	0.92
<i>Elaphe taeniura</i>	0.14	-0.29	0.20	0.02	0.31	0.02	-0.02	0.07	-0.57*	-0.27	0.15	-0.06	0.04	0.11	0.23	-0.10	0.51*	0.29	1.11	0.90
<i>Enhydris plumbea</i>	0.12	0.05	-0.01	0.30	-0.25	-0.41*	-0.24	-0.15	0.04	0.07	-0.18	-0.20	-0.14	0.31	0.44*	-0.37*	0.26	1.34	3.09	0.32
<i>Boiga kraepelini</i>	0.40*	-0.53*	0.11	-0.04	0.20	0.08	-0.30	0.03	-0.28	-0.22	0.21	-0.20	0.08	0.19	0.21	-0.01	0.32	0.52	1.17	0.85
<i>Psammodynastes pulverulentus</i>	0.33	-0.49*	0.26	-0.10	0.40*	0.19	-0.18	0.08	-0.36*	-0.21	0.21	0.04	0.12	0.08	0.21	0.07	0.21	0.54	1.16	0.86



Table 3 (Continued)

Species	Marginality factor															M <sub>G</sub>	S <sub>G</sub>	I/S <sub>G</sub>		
	AMT	TCV	TAP	PCP	PWP	PCV	ELE	SLP	STH	WST	FDN	NAT	NDV	PDN	URB				DCT	RDN
<i>Pseudoxendon stejnegeri</i>	-0.41*	0.23	0.17	0.06	0.22	-0.05	0.42*	0.28	-0.15	-0.19	0.26	0.31	0.32	-0.20	-0.20	0.18	-0.04	1.34	4.91	0.20
<i>Bungarus multicinctus multicinctus</i>	0.42*	-0.41*	-0.05	-0.13	0.06	0.11	-0.36*	-0.10	-0.29	-0.13	0.02	-0.23	-0.04	0.24	0.28	-0.16	0.41*	0.56	1.17	0.86
<i>Naja atra</i>	0.33*	-0.27	-0.18	-0.07	-0.18	-0.01	-0.37*	-0.30	0.08	0.13	-0.19	-0.30	-0.17	0.28	0.32	-0.15	0.38*	0.77	1.11	0.90
<i>Sinomicrurus sauteri</i>	-0.32	0.09	0.29	0.08	0.37*	0.02	0.38*	0.22	-0.29	-0.25	-0.23	0.06	0.21	-0.34*	-0.23	0.22	0.02	0.83	1.61	0.62
<i>Sinomicrurus maccllelandi</i>	0.02	-0.28	0.27	-0.09	0.49*	0.23	0.15	0.18	-0.47*	-0.25	0.25	-0.15	0.09	0.22	0.17	-0.15	0.13	0.68	2.39	0.42
<i>Deinagkistrodon acutus</i>	-0.08	-0.13	0.07	-0.09	0.13	0.02	0.21	-0.27	-0.25	-0.32	0.26	0.33	0.36*	-0.38*	-0.23	0.39*	-0.16	0.90	1.50	0.67
<i>Trimeresurus stejnegeri stejnegeri</i>	0.15	-0.40*	0.28	0.07	0.34	0.01	-0.02	0.16	-0.51*	-0.34	0.25	0.00	0.29	0.00	0.18	0.13	0.15	0.47	1.08	0.92
<i>Protothrops mucrosquamatus</i>	0.34	-0.40*	0.12	-0.07	0.22	0.07	-0.23	-0.03	-0.50*	-0.24	0.16	-0.25	0.09	0.14	0.19	-0.02	0.38*	0.44	1.13	0.88
<i>Trimeresurus gracilis</i>	-0.42*	0.35*	0.20	0.18	0.16	-0.17	0.37*	0.22	-0.15	-0.12	0.18	0.28	0.14	-0.28	-0.27	0.27	-0.06	1.87	2.44	0.41
<i>Daboia russelii siamensis</i>	0.33	-0.53*	-0.11	-0.13	-0.10	0.07	-0.31	-0.36*	0.14	0.20	-0.21	-0.28	-0.10	0.20	0.19	0.03	0.28	1.20	4.29	0.23
Number of marks (*)	13	13	6	3	9	3	15	1	15	2	0	0	1	4	4	2	9			
Percentage of marks (*)	35.1%	35.1%	16.2%	8.1%	24.3%	8.1%	40.5%	2.7%	40.5%	5.4%	0.0%	0.0%	2.7%	10.8%	10.8%	5.4%	24.3%			

\* Highly contributing variables for each snake model.

Table 4 Regression coefficient ( $r_s$ ) of ENFA for each snake model

Species	Explained information	Explained specialization	Threshold	$r_s$
<i>Ramphotyphlops braminus</i>	0.87	0.73	0.46	0.80
<i>Pareas formosensis</i>	0.92	0.83	0.53	0.80
<i>Achalinus niger</i>	0.96	0.92	0.53	0.85
<i>Achalinus formosanus formosanus</i>	0.97	0.93	0.54	0.61
<i>Zaocys dhumnades</i>	0.91	0.82	0.53	0.90
<i>Ptyas mucosus</i>	0.75	0.51	0.53	0.95
<i>Ptyas korros</i>	0.78	0.57	0.43	0.75
<i>Oligodon ornatus</i>	0.89	0.77	0.48	0.51
<i>Oligodon formosanus</i>	0.92	0.85	0.54	0.95
<i>Sibynophis chinensis chinensis</i>	0.87	0.75	0.53	0.65
<i>Macropisthodon rudis rudis</i>	0.84	0.69	0.42	0.74
<i>Dinodon rufozonatum</i>	0.86	0.72	0.50	1.00
<i>Lycodon ruhstrati</i>	0.77	0.54	0.52	0.65
<i>Rhabdophis swinhonis</i>	0.87	0.73	0.56	0.82
<i>Amphiesma sauteri sauteri</i>	0.92	0.84	0.54	0.75
<i>Xenochrophis piscator</i>	0.84	0.67	0.45	0.70
<i>Sinonatrix percarinata suriki</i>	0.87	0.74	0.51	0.44
<i>Rhabdophis tigrinus formosanus</i>	0.89	0.77	0.43	0.74
<i>Amphiesma stolatum</i>	0.91	0.82	0.48	0.85
<i>Cyclophiops major</i>	0.76	0.51	0.49	0.90
<i>Elaphe porphyracea nigrofasciata</i>	0.92	0.85	0.54	0.75
<i>Elaphe mandarinus</i>	0.92	0.85	0.53	0.84
<i>Elaphe carinata</i>	0.87	0.73	0.47	0.80
<i>Elaphe taeniura</i>	0.86	0.71	0.50	0.75
<i>Enhydris plumbea</i>	0.95	0.89	0.54	0.49
<i>Boiga kraepelini</i>	0.81	0.61	0.53	0.80
<i>Psammodynastes pulverulentus</i>	0.88	0.76	0.50	0.80
<i>Pseudoxendon stejnegeri stejnegeri</i>	0.96	0.91	0.65	0.84
<i>Bungarus multicinctus multicinctus</i>	0.89	0.77	0.51	1.00
<i>Naja atra</i>	0.88	0.75	0.48	0.90
<i>Sinomicrurus sauteri</i>	0.89	0.79	0.56	0.77
<i>Sinomicrurus maccllellandi</i>	0.92	0.85	0.61	0.75
<i>Deinagkistrodon acutus</i>	0.84	0.68	0.52	0.51
<i>Trimeresurus stejnegeri stejnegeri</i>	0.85	0.70	0.53	0.85
<i>Protobothrops mucrosquamatus</i>	0.88	0.76	0.53	0.95
<i>Trimeresurus gracilis</i>	0.91	0.82	0.53	0.85
<i>Daboia russelii siamensis</i>	0.93	0.86	0.52	0.85

Appendix 1 References compiled for Taiwan terrestrial snakes database used in this study

- 十山工程顧問股份有限公司。2001。新營資訊暨管理學院環境影響說明書。新營資訊暨管理學院籌備處。
- 中鼎工程股份有限公司。2003。新竹科學工業園區四期竹南基地擴建計畫環境影響說明書。科學工業園區管理局。
- 中興工程顧問股份有限公司。2003。南區（龍崎廠）事業廢棄物綜合處理中心環境影響說明書（修訂本）。行政院國軍退除役官兵輔導委員會龍崎工廠。
- 中興工程顧問股份有限公司。2005。林口電廠更新擴建計畫環境影響說明書。台灣電力股份有限公司。
- 王震哲、黃生、呂光洋、徐瑋峰、劉炯錫。2002。大武山自然保留區生物資源調查研究—大竹溪。林務局台東林區管理處。
- 王震哲、黃生、呂光洋、徐瑋峰、陳世煌。2003。大武山自然保留區生物資源調查研究—金崙溪。林務局台東林區管理處。
- 王震哲、黃生、呂光洋、徐瑋峰、陳世煌。2004。大武山自然保留區生物資源調查研究—知本溪。林務局台東林區管理處。
- 王穎、孫元勳。1991。翠峰湖自然保護區動物相調查研究。台灣省農林廳林務局。
- 王穎、王冠邦。1993。插天山自然保留區野生動物相調查。臺灣省林務局新竹林區管理處。
- 台北市政府捷運工程局。1996。台北都會區大眾捷運系統捷運南港線東延段工程環境影響說明書。台北市政府捷運工程局。
- 台灣區域發展研究院。1999。高速鐵路沿線野生動物監測計畫研究。台灣高速鐵路股份有限公司。
- 台灣區域發展研究院。2000。高速鐵路沿線野生動物監測計畫研究。台灣高速鐵路股份有限公司。
- 台灣區域發展研究院。2001。高速鐵路沿線施工期間野生動物監測計畫研究。台灣高速鐵路股份有限公司。
- 台灣發展研究院。2002。高速鐵路沿線施工期間野生動物監測計畫研究。台灣高速鐵路股份有限公司。
- 台灣發展研究院。2004。高速鐵路沿線施工期間野生動物監測計畫研究。交通部高速鐵路工程局。
- 四海工程顧問有限公司。2001。國立台北商業技術學院第二校區（通宵校區）環境影響說明書。國立台北商業技術學院。
- 交通部高速鐵路工程局。1997。高速鐵路沿線野生動物調查與減輕對策之研究。交通部高速鐵路工程局。
- 光宇工程顧問有限公司。2005。高雄煉油廠第五輕油裂解工場增產計畫環境影響說明書。中國石油股份有限公司。
- 呂光洋、呂紹瑜、莊國碩。1983。太魯閣國家公園動物生態資源調查報告。內政

- 部營建署。
- 呂光洋、杜銘章、陳世煌、呂紹瑜、莊國碩。1985。南仁山區之湖沼和兩棲爬蟲動物相。墾丁國家公園管理處。
- 呂光洋、杜銘章、莊國碩、張寶連。1986。台灣沿海地區自然環境保護計劃（自然保護區動物資源調查規劃及管理）。內政部營建署。
- 呂光洋、張巍薩、花炳榮。1990。玉里野生動物自然保護區之動物相調查。台灣省林務局。
- 呂光洋。1992。玉里野生動物自然保護區之動物相調查及經營管理。台灣省農林廳林務局。
- 呂光洋、賴俊祥、張治國。1992。富源森林遊樂區動物資源調查及解說示範。台灣省林務局花蓮林區管理處。
- 汪靜明、蔣中柱、邱健介、俞錚嶸、何德明、黃于玻、陳加慶。1993。丹大事業區卡社溪溪流生態及其魚類調查研究。台灣省林務局南投林區管理處。
- 京華環境工程股份有限公司。2004。台九線花東公路第三期拓寬計畫環境影響說明書。交通部公路總局第四區養護工程處。
- 京華環境工程股份有限公司。2004。國立故宮博物院南部分院籌建計畫環境影響說明書（初稿）。國立故宮博物院。
- 京華工程顧問股份有限公司。2005。宜蘭海洋生物科技園區開發計畫環境影響說明書。宜蘭縣政府。
- 周蓮香。1991。出雲山自然保護區動物相之調查II。台灣省農林廳林務局。
- 周蓮香。1992。玉山國家公園新康區動物相調查。玉山國家公園管理處。
- 周蓮香。1993。烏石鼻海岸自然保護區動物相調查研究。台灣省農林廳林務局。
- 周蓮香、陳淑貞、黃祥麟、王緒昂、楊莉玲。1995。陽明山國家公園鹿角坑生態保護區動物相調查。陽明山國家公園管理處。
- 東達工程顧問有限公司。2002。平鎮淨水場第二原水抽水站工程計畫環境影響說明書。台灣省自來水股份有限公司北區工程處。
- 林同琰工程顧問股份有限公司。2005。國道一號五股至楊梅段拓寬工程可行性研究環境影響說明書。交通部台灣區國道高速公路局。
- 林良恭、戴永禎。1994。奧萬大地區脊椎動物資源調查。林務局南投林區管理處。
- 林良恭、林秀珍、吳宗憲、毛俊傑、丁敏政。1994。屏東技術學院校園地區野生動物相調查。野生動物保育彙報及通訊 2：5-11。
- 林良恭。1997。雪山坑溪自然保護區動物相調查。林務局東勢林區管理處。
- 林曜松、李培芬。1982。玉山國家公園動物生態景觀資源調查報告。內政部營建署。
- 林曜松、陳擎霞、張耀文、張淑美、梁煜明、姚桂月、呂佩義、蘇逸峰。1989。向天山及火口湖生態系之調查研究。陽明山國家公園管理處。
- 林曜松、周蓮香。1990。溪頭森林遊樂區動物資源調查。國立台灣大學農學院實驗林管理處。

- 林曜松、劉炯錫。1991。南澳湖泊闊葉樹林自然保護區動物相調查研究。台灣省農林廳林務局。
- 林曜松、陳擎霞、盧堅富、梁輝石。1991。太魯閣國家公園動物相與海拔高度、植被之關係研究。太魯閣國家公園管理處。
- 林曜松、李培芬、許富雄、張耀文。1993。南天母坡地社區工程陸域動物生態環境調查及影響評估期末報告。台力營照股份有限公司。
- 林曜松、許富雄、賴肅如、陳恩理、林瑞興、楊育昌。1995。宜蘭縣利澤垃圾資源回收廠興建工程陸域動物生態環境調查及影響評估期末報告。中興工程顧問股份有限公司。
- 長豐工程顧問股份有限公司。2004。嘉南藥理科技大學擴建校地開發案環境影響說明書。財團法人嘉南藥理科技大學。
- 青聯工程顧問有限公司。1996。綠野花園城環境影響說明書。青聯工程顧問有限公司。
- 南嘉電力股份有限公司（籌備處）。1999。台南燃氣發電廠開發計畫環境影響說明書。南嘉電力股份有限公司（籌備處）。
- 盈鼎環保工程顧問有限公司。2005。景山環保科技股份有限公司「乙級事業廢棄物處理廠—苗栗廠環境現況差異分析及對策檢討報告」摘要。景山環保科技股份有限公司。
- 英華威風力發電股份有限公司。2004。台中縣大安鄉、大甲鎮設置風力發電廠興建計畫環境影響說明書。中威風力發電股份有限公司籌備處。
- 能碩工程股份有限公司。2004。龍潭美語村住宅社區開發計畫環境影響說明書。美堅國際股份有限公司。
- 袁孝維。1995。武陵地區登山步道沿線野生動物景觀資源調查。雪霸國家公園管理處。
- 財團法人中華顧問工程司。2004。台中都會區大眾捷運系統烏日文心北屯線環境影響說明書。交通部高速鐵路工程局。
- 國立中山大學生物學系生態研究隊。1992。八十一學年度暑期研究報告。國立中山大學生物學系。
- 國立台灣師範大學生物學系。1986。國立臺灣師範大學生物學系七十五年暑期生態調查隊報告。師大生物學報 **21**: 85-125。
- 郭承裕、魏美莉、張永仁、許慶文、姜博仁、林玉漳。1994。雪霸國家公園觀霧地區步道沿線動物資源、植群及其景觀之調查研究—動物資源部份。雪霸國家公園管理處。
- 陳宜隆。1991。陽明山翠翠谷臺灣野兔 (*Lepus sinensis formosanus*) 生態調查。碩士論文。國立臺灣師範大學，台北。
- 陳宛均。2007。臺灣中部低海拔森林燕雀目鳥種灌叢巢與地面巢的天敵掠食風險。碩士論文。國立台灣大學，台北。
- 富聯工程顧問有限公司。2004。台北港第二期工程通盤檢討（北淤沙區、南外廓

防波堤、親水遊憩區及東碼頭區公務碼頭等整建工程)環境影響說明書(初稿)。交通部基隆港務局。

開創工程顧問股份有限公司、開新工程顧問股份有限公司。2005。外貿協會培訓中心整體開發計畫環境影響說明書。中華民國對外貿易發展協會。

黃光瀛。1995。陽明山國家公園拾獲野生動物遺骸之初步分析。野生動物保育彙報及通訊 3:10-13。

新宜環境工程技師事務所。2004。大原工礦申請核定、變更核定及部分註銷和平事業區第85林班地內礦業用地計畫環境影響說明書(修正本)。大原工礦股份有限公司。

新陽技術顧問股份有限公司。2005。玉昌工礦股份有限公司所領台濟採字第五二二三號申請花蓮縣秀林鄉和平礦區新核定及變更核定礦業用地環境影響說明書。玉昌工礦股份有限公司。

楊遠波、徐芝敏、張學文、劉和義。1995。高雄新市鎮整體開發生態環境調查分析評估。中興工程顧問社。

瑞昶科技股份有限公司。2002。燃氣電廠新建工程(龜山南崁頂段)環境影響說明書。長昌電力股份有限公司。

裕山環境工程股份有限公司。2005。永達技術學院車城校區用地環境影響說明書。永達技術學院。

福邦工程顧問有限公司。2001。宜蘭縣壯圍鄉運動公園環境影響說明書。宜蘭縣壯圍鄉公所。

福邦工程顧問有限公司。2002。台北縣新店市直潭社區開發計畫環境影響說明書。合信建設有限公司。

福邦工程顧問有限公司。2005。亞洲水泥股份有限公司為所領臺濟採字第5398號礦業權(馬武督礦場)申請變更核定礦業用地環境影響差異分析報告(第二次修正本)。亞洲水泥股份有限公司。

福邦工程顧問有限公司。2005。柏林高爾夫球場環境影響差異分析報告。柏林育樂股份有限公司。

臺灣省政府農林廳林務局。1994。第三次臺灣森林資源及土地利用調查野生動物資源調查。行政院農業委員會。

裴家騏。1992。臺灣穗花杉自然保留區動物相之調查。臺灣省農林廳林務局。

銓品國際工程顧問公司。2004。桃園縣龍潭企業家村住宅社區開發計畫環境影響說明書。規模工程顧問有限公司。

銓品國際工程顧問公司。2005。實踐大學高雄分部擴校案環境影響說明書。財團法人實踐大學。

劉思謙、唐立正。1998。礁溪台灣油杉自然保護區動植物調查研究。林務局羅東林區管理處。

鄭先祐、劉炯錫、史育女、鄭任南、楊曼妙、鄒天水、姚正得、陳韋呈。1987。陽明山國家公園夢幻湖生態保護區生態系之研究第一期期末報告。玉山國家

公園管理處。

黎明環境工程技師事務所。1998。三軍大學率真分案新建工程環境影響說明書。  
三軍大學。

戴永禎。1997。關山台灣胡桃、關山台灣海棗暨海岸山脈台東蘇鐵三個自然保護  
區之動物相調查研究。林務局台東林區管理處。

環佑實業有限公司。2004。屏東縣萬丹鄉、新埤鄉、潮州鎮供水工程計畫環境影  
響說明書。臺灣省自來水公司南區工程處。

聯合大地工程顧問股份有限公司、東達工程顧問有限公司。2005。東部鐵路快捷  
化計畫北宜直線鐵路（含礁溪車站東移段）初步綜合規劃環境影響說明書第  
一冊南港至頭城段。交通部鐵路改建工程局東部工程處。

羅淑英。1992。陽明山國家公園蝴蝶花廊、賞鳥步道動物相之調查研究。陽明山  
國家公園管理處。



Appendix 2 Habitat characteristics of terrestrial snake species. See Table 2 for abbreviation of environmental variables.

Species	Statistics	AMT	TAP	ELE	STH	FDN	PDN	URB	RDN
<i>Ramphotyphlops braminus</i>	Mean±std.	22.25±1.67	2294.62±483.84	225.98±290.47	98.43±53.94	68.45±31.02	709.08±1618.00	54.93±16.10	2.87±0.29
	Minimum	16.83	1417.00	20.92	0.00	0.16	10.00	27.00	0.00
	Maximum	24.83	3450.00	810.22	180.00	100.00	9763.00	96.00	15.55
<i>Pareas formosensis</i>	Mean±std.	19.21±2.58	2697.71±519.32	800.76±532.64	99.40±48.08	87.07±16.57	270.66±827.20	46.01±18.34	1.95±0.18
	Minimum	10.67	1574.00	104.52	0.00	0.00	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.67	4025.00	1731.90	180.00	100.00	9763.00	98.00	11.09
<i>Achalina niger</i>	Mean±std.	13.50±2.60	2835.13±561.79	2017.68±495.16	84.96±51.50	95.19±5.06	11.79±4.42	30.85±6.31	1.21±0.11
	Minimum	8.00	1909.00	1285.89	3.46	77.58	5.00	13.00	0.00
	Maximum	19.50	4436.00	3059.71	177.51	100.00	33.00	50.00	3.84
<i>Achalina formosanus formosanus</i>	Mean±std.	15.11±3.33	2737.46±457.43	1806.09±620.90	99.83±48.90	94.64±9.21	43.32±66.83	31.59±11.48	1.22±0.10
	Minimum	9.50	1784.00	757.58	24.39	57.42	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.33	3661.00	2360.17	179.15	100.00	236.00	53.00	3.11
<i>Zoocys dhumnades</i>	Mean±std.	19.47±2.97	2636.16±580.62	637.26±529.42	89.09±50.85	80.26±24.32	376.19±844.75	51.83±19.35	2.17±0.22
	Minimum	9.67	1429.00	37.99	0.00	5.47	9.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	4375.00	1844.36	178.77	100.00	5693.00	97.00	13.08
<i>Ptyas mucosus</i>	Mean±std.	21.46±2.50	2311.72±607.91	367.30±450.09	89.38±47.48	64.90±30.04	502.45±972.42	51.54±17.29	3.29±0.37
	Minimum	13.17	1204.00	3.86	0.00	0.74	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.83	5550.00	1440.57	180.00	100.00	9628.00	93.00	24.76
<i>Ptyas korros</i>	Mean±std.	20.19±3.77	2296.38±469.84	614.97±791.15	86.74±49.45	67.75±29.04	330.78±605.49	46.47±17.41	2.49±0.26
	Minimum	9.67	1424.00	15.94	4.35	4.64	5.00	24.00	0.00
	Maximum	24.67	3686.00	2318.43	175.50	100.00	3473.00	91.00	13.08
<i>Oligodon ornatus</i>	Mean±std.	18.65±2.75	3033.74±806.46	729.89±527.24	98.54±58.72	82.72±21.91	361.58±541.06	60.00±24.25	2.18±0.19
	Minimum	10.67	1499.00	54.01	0.49	3.71	10.00	13.00	0.00
	Maximum	23.67	4725.00	1353.55	180.00	99.95	2070.00	97.00	7.26
<i>Oligodon formosanus</i>	Mean±std.	22.12±1.93	2365.90±502.46	270.75±339.57	91.27±45.97	69.00±29.18	745.17±2502.00	52.62±17.03	2.41±0.26
	Minimum	13.67	1324.00	12.39	0.00	0.08	5.00	27.00	0.00
	Maximum	24.83	3975.00	761.80	180.00	100.00	27516.00	99.00	13.18
<i>Sibynophis chinensis chinensis</i>	Mean±std.	19.12±3.14	2727.11±558.21	744.28±562.74	97.02±50.36	82.28±19.28	439.79±979.32	49.77±19.31	1.65±0.22
	Minimum	10.50	1454.00	48.48	11.77	7.58	5.00	27.00	0.00
	Maximum	23.67	3875.00	1966.69	177.51	100.00	6965.00	95.00	11.80
<i>Macropisthodon rudis rudis</i>	Mean±std.	18.45±2.84	2712.87±592.41	894.58±557.21	96.89±51.41	85.74±19.99	359.36±722.68	50.42±21.33	1.72±0.26
	Minimum	9.00	1644.00	76.57	2.94	6.26	8.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	3975.00	1659.61	173.20	100.00	4745.00	92.00	13.08



## Appendix 2 (Continued)

Species	Statistics	AMT	TAP	ELE	STH	FDN	PDN	URB	RDN
<i>Dinodon rufozonatum</i>	Mean±std.	20.46±2.62	2488.22±560.19	508.15±480.09	97.71±47.70	76.70±24.95	324.05±778.48	49.04±17.72	1.94±0.22
	Minimum	9.67	1424.00	37.99	0.00	0.00	5.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	5150.00	1464.44	180.00	100.00	9763.00	97.00	24.76
<i>Lycodon ruhstrati</i>	Mean±std.	20.25±2.82	2527.70±489.68	634.64±533.80	91.09±50.29	82.54±20.94	353.50±936.99	44.14±15.84	1.81±0.20
	Minimum	9.00	1449.00	105.47	0.00	0.00	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.17	3725.00	1577.63	180.00	100.00	9763.00	96.00	14.82
<i>Rhabdophis swinhonis</i>	Mean±std.	19.58±2.32	2751.36±469.43	668.38±395.06	87.43±47.28	86.88±16.06	204.87±333.13	47.21±18.34	1.54±0.16
	Minimum	10.67	1910.00	158.19	12.23	35.90	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.00	3975.00	1198.28	177.83	100.00	1679.00	92.00	6.11
<i>Amphiesma sauteri sauteri</i>	Mean±std.	19.17±2.69	2732.03±553.79	737.47±528.91	94.56±49.07	84.61±23.17	493.70±1391.00	51.06±21.02	1.87±0.25
	Minimum	10.67	1719.00	54.01	0.81	1.48	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.33	3975.00	1473.98	176.20	100.00	9763.00	97.00	14.30
<i>Xenochrophis piscator</i>	Mean±std.	21.52±2.38	2222.16±482.37	284.83±434.70	97.91±52.38	65.68±29.08	1052.12±2019.00	60.61±18.52	3.91±0.36
	Minimum	13.67	1204.00	2.88	0.00	0.00	9.00	27.00	0.00
	Maximum	25.00	3425.00	1274.85	180.00	99.95	9763.00	97.00	22.35
<i>Sinonatrix percarinata suriki</i>	Mean±std.	18.44±2.99	2842.68±651.89	749.07±594.10	92.24±51.90	84.36±19.23	486.68±1752.00	52.32±25.60	1.91±0.22
	Minimum	13.17	1973.00	119.83	5.37	38.35	8.00	13.00	0.00
	Maximum	24.00	3975.00	1938.39	179.38	100.00	9763.00	95.00	7.08
<i>Rhabdophis tigrinus formosanus</i>	Mean±std.	12.45±2.23	2787.16±507.13	2203.68±533.05	89.79±54.19	93.50±10.56	19.14±40.10	29.90±10.63	0.79±0.10
	Minimum	8.83	2010.00	1101.60	5.69	45.86	5.00	13.00	0.00
	Maximum	17.17	4436.00	3008.33	178.55	100.00	254.00	59.00	4.51
<i>Amphiesma stolatum</i>	Mean±std.	22.39±1.65	2179.27±533.03	192.05±246.71	98.89±52.88	59.59±30.67	732.17±1375.00	55.22±16.15	3.27±0.30
	Minimum	10.67	1254.00	2.07	0.00	0.00	8.00	19.00	0.00
	Maximum	25.00	3950.00	527.28	180.00	100.00	9696.00	97.00	22.35
<i>Cyclophiops major</i>	Mean±std.	20.90±2.07	2468.73±533.36	435.80±387.02	96.33±47.99	78.90±22.92	341.04±848.07	48.99±16.48	2.04±0.20
	Minimum	9.00	1429.00	49.35	0.00	0.00	5.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	4725.00	1136.75	180.00	100.00	9763.00	97.00	14.30
<i>Elaphe porphyracea nigrofasciata</i>	Mean±std.	19.75±2.61	2600.75±553.69	703.00±514.43	88.87±48.71	81.67±19.54	297.51±486.34	46.70±18.12	1.60±0.17
	Minimum	13.17	1429.00	99.11	0.99	16.20	5.00	17.00	0.00
	Maximum	23.33	4261.00	1802.09	178.70	100.00	3261.00	91.00	8.27
<i>Elaphe mandarina</i>	Mean±std.	14.47±3.38	2753.44±600.01	1731.81±775.29	95.58±48.88	91.00±14.24	25.08±88.93	30.31±10.89	1.06±0.11
	Minimum	9.33	2009.00	76.52	3.06	21.08	5.00	13.00	0.00
	Maximum	22.33	4436.00	3014.94	176.61	100.00	566.00	73.00	4.44

## Appendix 2 (Continued)

Species	Statistics	AMT	TAP	ELE	STH	FDN	PDN	URB	RDN
<i>Elaphe carinata</i>	Mean±std.	20.96±2.84	2271.81±592.21	434.80±570.35	93.26±49.25	61.72±32.79	675.68±1240.00	53.32±19.13	3.19±0.34
	Minimum	9.00	1204.00	3.20	0.00	0.00	8.00	13.00	0.00
	Maximum	24.33	4375.00	1859.37	180.00	100.00	9763.00	97.00	22.35
<i>Elaphe taeniura</i>	Mean±std.	20.02±3.39	2440.97±550.56	618.68±630.83	90.83±49.27	73.63±26.79	400.86±969.85	48.26±17.96	2.27±0.23
	Minimum	9.00	1429.00	19.17	0.00	3.71	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.67	4050.00	1938.39	180.00	100.00	9763.00	91.00	13.08
<i>Enhydryis plumbea</i>	Mean±std.	21.11±1.42	2345.61±644.79	215.08±223.34	89.99±57.45	53.59±35.49	1942.49±3109.00	69.55±19.24	3.90±0.34
	Minimum	16.83	1429.00	2.58	0.00	7.95	9.00	25.00	0.00
	Maximum	24.00	4475.00	731.08	180.00	99.96	9763.00	96.00	13.08
<i>Boiga kraepelini</i>	Mean±std.	21.36±2.17	2438.86±53.20	363.85±335.90	86.91±43.62	78.27±22.35	470.41±1315.00	50.05±18.70	2.22±0.22
	Minimum	10.67	1429.00	32.38	0.00	0.21	6.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	4650.00	923.80	177.71	100.00	9763.00	97.00	14.30
<i>Psammodynastes pulverulentus</i>	Mean±std.	21.14±2.37	2566.77±581.11	434.25±425.36	98.64±48.79	78.52±26.20	653.81±1893.00	50.24±19.19	2.36±0.29
	Minimum	12.17	1417.00	37.89	0.00	0.08	5.00	17.00	0.00
	Maximum	24.83	5150.00	1315.73	180.00	100.00	9763.00	95.00	14.30
<i>Pseudoxendon stejnegeri</i>	Mean±std.	15.41±1.94	2685.96±503.84	1540.37±409.00	75.00±42.96	94.47±7.62	76.52±101.41	35.30±8.40	1.19±0.13
	Minimum	11.33	1910.00	614.53	8.43	67.47	8.00	24.00	0.00
	Maximum	20.67	3623.00	2177.52	161.37	100.00	293.00	63.00	3.80
<i>Bungarus multicinctus multicinctus</i>	Mean±std.	21.55±1.90	2324.33±549.40	340.64±355.87	95.82±46.71	71.46±28.52	467.66±944.97	51.49±16.92	2.55±0.25
	Minimum	9.00	1254.00	22.54	0.00	0.00	5.00	18.00	0.00
	Maximum	25.00	4725.00	1003.16	180.00	100.00	9763.00	97.00	17.71
<i>Naja atra</i>	Mean±std.	21.61±2.65	2181.26±631.47	307.70±523.07	92.65±51.50	60.04±32.54	824.65±1710.00	55.53±19.62	3.85±0.39
	Minimum	8.83	1204.00	6.97	0.00	0.00	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.83	4650.00	1179.47	180.00	100.00	10830.00	99.00	19.65
<i>Sinomicrurus sauteri</i>	Mean±std.	17.70±3.27	2720.38±636.45	1095.26±649.81	95.59±54.69	83.72±23.69	115.75±253.51	38.85±16.36	1.47±0.15
	Minimum	10.67	1254.00	30.00	7.33	8.98	6.00	13.00	0.00
	Maximum	24.83	4261.00	1953.83	176.19	99.93	1335.00	90.00	5.62
<i>Sinomicrurus macclellandi</i>	Mean±std.	20.00±2.24	2609.95±338.82	603.53±346.83	102.99±46.47	82.37±23.67	394.55±525.06	50.24±19.74	1.88±0.18
	Minimum	16.17	1903.00	124.83	8.70	6.26	10.00	14.00	0.00
	Maximum	24.33	3475.00	1237.03	174.48	100.00	2071.00	96.00	6.78
<i>Deinagkistrodon acutus</i>	Mean±std.	19.31±2.79	2453.77±596.74	768.50±523.44	84.18±46.94	86.62±23.00	93.98±348.23	37.77±12.27	1.25±0.23
	Minimum	13.67	1474.00	67.91	0.99	6.26	5.00	13.00	0.00
	Maximum	24.33	3698.00	1865.21	179.62	100.00	2506.00	68.00	13.08

## Appendix 2 (Continued)

Species	Statistics	AMT	TAP	ELE	STH	FDN	PDN	URB	RDN
<i>Trimeresurus stejnegeri</i>	Mean±std.	20.32±2.92	2548.95±543.00	575.25±551.79	96.05±48.52	78.66±25.91	424.90±1207.00	49.02±18.42	1.86±0.21
	Minimum	8.83	1417.00	34.74	0.00	0.00	5.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	4625.00	1684.88	180.00	100.00	9763.00	97.00	13.53
<i>Protothrops mucrosquamatus</i>	Mean±std.	20.90±2.48	2432.16±573.62	458.56±464.46	93.36±44.22	75.22±25.98	420.34±1050.00	48.74±17.46	2.13±0.21
	Minimum	10.17	1424.00	38.92	0.00	0.04	5.00	13.00	0.00
	Maximum	25.00	5150.00	1448.62	180.00	100.00	9763.00	97.00	15.55
<i>Trimeresurus gracilis</i>	Mean±std.	12.50±3.21	2902.90±528.89	2160.85±697.49	90.55±51.14	93.31±10.94	17.33±34.94	27.93±11.08	0.91±0.11
	Minimum	6.67	2010.00	692.54	1.03	39.03	5.00	13.00	0.00
	Maximum	22.50	3975.00	3214.99	178.55	100.00	281.00	87.00	3.80
<i>Daboia russelii siamensis</i>	Mean±std.	22.47±2.57	2157.68±398.92	208.32±329.37	100.61±47.59	52.80±34.79	897.50±2029.00	54.09±16.50	4.18±0.38
	Minimum	15.33	1417.00	2.34	0.00	0.18	6.00	32.00	0.00
	Maximum	24.50	3425.00	844.93	167.85	99.96	9220.00	90.00	15.19