

国家自然科学基金项目资助 (31471996, 31101633)

华西蟾蜍

HUAXI CHANCHU
SHENGHUOSHI
TEZHENG YANHUA

生活史特征演化

廖文波 著



科学出版社

华西蟾蜍生活史特征演化

Evolution of Life-History Traits in *Bufo andrewsi*

廖文波 著



科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是一部系统记述华西蟾蜍生活史的专著。全书共 17 章, 分别介绍了两栖动物生活史特征的研究进展, 研究对象和研究区域, 繁殖物候学, 雄性个体的配偶识别, 雄性大个体配对优势的机制, 配对模式地理变异, 产卵地的选择与利用, 雌性繁殖投入的种群内及种群间变异, 雄性繁殖投入的种群间变异, 卵孵化和蝌蚪发育, 年龄、生长率和终身繁殖力, 身体大小的地理变异, 体型大小两性异型的地理变异, 四肢肌肉大小两性异型, 重捕率的评估及地理位置对华西蟾蜍种群恢复力的影响等内容, 最后根据研究结果提出了华西蟾蜍物种保护的建议和措施。

本书可以为科研单位、高等院校师生、各级林业主管部门及经济动物养殖部门提供基本资料和参考。

图书在版编目 (CIP) 数据

华西蟾蜍生活史特征演化/廖文波著. —北京: 科学出版社, 2015.6

ISBN 978-7-03-045165-1

I. ①华… II. ①廖… III. ①蟾蜍科—生活史—进化—研究—西南地区
IV. ①Q959.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2015) 第 142076 号

责任编辑: 杨 岭 孟 锐 / 责任校对: 张怡君

责任印制: 余少力 / 封面设计: 墨创文化

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

成都创新包装印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015 年 6 月第 一 版 开本: B5 (720 × 1000)

2015 年 6 月第一次印刷 印张: 12.25

字数: 252 千字

定价: 69.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《华西蟾蜍生活史特征演化》编辑委员会

学术编辑委员（按姓氏笔画排序）

于同雷（信阳师范学院）

马小燕（中国农业科学院）

卢 欣（武汉大学）

刘文超（西华师范大学）

米志平（西华师范大学）

金 龙（西华师范大学）

周材权（西华师范大学）

娄尚灵（西华师范大学）

黄 燕（西华师范大学）

路 迪（西华师范大学）

廖文波（西华师范大学）

作者简介

廖文波，男，博士，1979年4月出生，2009年毕业于武汉大学，中共党员。西华师范大学生命科学学院研究员，硕士生导师，中国生态学学会第三届青年科技奖获得者，四川省杰出青年基金获得者，四川省学术与技术带头人后备人选，中国两栖爬行动物学会理事，目前担任 *Journal of Evolutionary Biology*、*Evolutionary Ecology*、*Austral Ecology*、*Oryx*、*Biological Journal of the Linnean Society*、*Behavior*、*Herpetologica* 等刊物的审稿专家。主要从事两栖动物生活史特征的地理变异、两栖动物的婚配制度、交配模式与精子竞争及两栖动物脑与能量器官的协同进化的研究工作，目前已在 *Journal of Evolutionary Biology*、*Oecologia*、*BMC Evolutionary Biology*、*Evolutionary Biology*、*Frontiers in Zoology*、*Evolutionary Ecology* 等刊物上发表论文 50 余篇，论文被引用 400 余次，单篇论文被引用 50 余次，其中，关于华西蟾蜍身体大小的海拔变异机制的研究成果入选 2012 年全国百篇最具影响的国际学术论文。

序

两栖动物是脊椎动物中对环境变化比较敏感的类群，其受环境变化的影响特别明显。随着全球气候的变化，两栖动物的物种和种群数量受到严重威胁，大约有 40% 的物种面临灭绝。生活史是指有机体在一生中所经历生长、发育、能量储存及繁殖等各个过程的整体格局，它是物种在长期自然选择过程中所形成的，适应于其生活环境的形态、生理和行为模式。动物的生活史是环境选择压力导致动物适应环境的一种生活策略，环境压力的变化将导致不同物种或种群出现生活史特征和策略的差异性。研究两栖动物的生活史特征的地理变异对了解两栖动物物种或种群数量的变化及物种保护有重要的科学意义。

横断山区是生物多样性最丰富的地区之一，目前，由于人口不断增加，人类活动的影响越来越大，森林被砍伐，草原因为过度放牧而退化，野生动物生存空间逐步减少，野生动物资源日趋枯竭，特别是一些对环境敏感的动物将面临绝灭。如何合理保护野生动物资源，是摆在我们动物学工作者面前的一项艰巨的任务。因此，开展敏感动物对环境变化的适应性研究对物种保护是非常有意义的。华西蟾蜍是中国横断山区主要分布的一种常见两栖动物，其生活史特征种群地理变异的资料相对较少，该书作者通过 8 年的野外调查，对华西蟾蜍的蝌蚪的生长与发育、卵大小和窝卵数、身体大小、年龄结构、两性大小异型、睾丸大小与精子大小及产卵地选择进行了系统的研究。研究成果为探讨华西蟾蜍对环境变化的适应性提供了第一手资料，同时为保护该物种的栖息环境和恢复该物种的种群数量提供了科学建议，而且该书的部分内容已经发表在国际知名刊物 *Oecologia*、*Journal of Evolutionary Biology*、*Journal of Zoology* 上。

该书作者从事脊椎动物进化生物学研究已有 10 余年，他在野外做了大量的研究工作，野外工作条件很差，工作辛苦，付出了很大努力，其精神难能可贵。

祝贺《华西蟾蜍生活史特征演化》一书出版，我们祈望，随着岁月的洗礼，随着华西蟾蜍科研工作的继续开展，华西蟾蜍对环境变化适应性的研究将有更多

的科研成果，待到该书有幸再度增添内容出版时，我们将能读到更多、更美、更加绚丽的华章。

胡锦矗

2014年11月

前 言

有机体生活史是在长期自然选择过程中所形成的,适应于其生活环境的形态、生理和行为模式,包括生长、发育、能量储存及繁殖等一系列适应于生活环境的统计学特征。生活史演化理论主要探讨有机体生活史特征种间和种内的变异及这些变异带来的个体适合度的改变。种间生活史特征演化主要研究不同物种如何采取最佳生活史策略来适应性选择和自然选择的需要,而种群间生活史特征主要研究生活史特征的地理变异。生活史的地理变异主要来源于外因(环境因子如温度、降雨、食物、捕食者、种间及种内竞争等)和内因(遗传因子)的共同作用。评价生活史变异的主要方法是比较两个或多个种群、物种间的生活史差异,在此基础上探寻与生活史变异相关的环境因子。

无尾两栖动物隶属脊椎动物两栖纲,中国有 370 种,四川省有 111 种,占中国两栖动物总数的 30%。两栖动物在演化过程中经历了长期的自然选择,适应了多种多样的环境因子,生活于这些环境因子中的两栖动物表现出不相同物种生活史特征。两栖动物生活史特征主要包括生长、发育(生理限制)、身体大小、年龄和寿命、性成熟年龄、繁殖季节长短、窝卵数和卵大小等。此外,影响生活史特征的因素包括栖息地类型和产卵点类型,常见的类型包括陆栖型、水栖型和树叶繁殖型。陆栖型主要包括林栖静水繁殖型、穴栖静水繁殖型和林栖流水繁殖型;水栖型包括静水繁殖型、流水繁殖型和湍流繁殖型;最少见的为树叶繁殖型。

近几十年来,大量研究表明全球两栖动物物种出现大量减少甚至灭绝的现象。Barinaga 认为两栖动物物种和数量减少与环境污染和人类破坏密切相关。自 20 世纪 70 年代以来,全世界高海拔地区至少有 25 种无尾类已经灭绝。截至目前,研究认为两栖动物减少的因素包括 UV-B 辐射、海拔、疾病、毒鱼、野猪、种群波动及全球变暖。然而,虽然研究者成功检验了这些假设,但两栖动物物种减少的其他因素仍需要进一步研究。

动物的生活史是环境选择压力(基因型)导致动物适应环境的一种生活策略,环境选择压力的区域变化将导致不同海拔种群生活史特征和策略的差异性。由于动物生活史特征(生殖力和繁殖率)的地理差异性,极端环境的物种或种群比优

越环境的物种或种群有更低的恢复力。因此，极端环境的物种或种群比优越环境的物种或种群更难从干扰或濒危的状况中恢复，在这种情况下，极端环境的物种或种群更容易灭绝。虽然国内外大量研究验证了这些假设，但对于无尾两栖动物生活史特征的演化及相应的影响因素未进行系统的总结报道。在国家自然科学基金（31471996；31101633）的资助下，本书根据近年来国内外对无尾两栖动物生活史特征演化的研究资料和作者对华西蟾蜍生活史特征的研究结果编写而成。由于水平有限，书中难免有不足之处，尚祈读者批评和指正。

廖文波

2014年10月

西华师范大学教育部重点实验室

目 录

第 1 章 两栖动物生活史特征的研究进展	1
1.1 两栖动物生活史研究的概况	1
1.2 生活史特征地理演化	3
1.3 生活史特征演化的环境因子	9
1.4 生活史特征演化的遗传因子	11
小结	12
第 2 章 研究对象和研究区域	13
2.1 研究对象	13
2.2 研究区域	14
2.3 研究目的	17
2.4 研究内容	19
小结	19
第 3 章 繁殖物候学	20
3.1 两栖动物繁殖物候学概况	20
3.2 材料和方法	21
3.3 结果	22
3.4 讨论	24
小结	25
第 4 章 雄性个体的配偶识别	27
4.1 两栖动物配偶识别概述	27
4.2 材料和方法	28
4.3 结果	29
4.4 讨论	33
小结	34
第 5 章 雄性大个体配对优势的机制	35
5.1 两栖动物配对优势概述	35

5.2	材料和方法	36
5.3	结果	37
5.4	讨论	40
	小结	41
第 6 章	配对模式地理变异	42
6.1	两栖动物配对模式概述	42
6.2	材料和方法	43
6.3	结果	45
6.4	讨论	49
	小结	51
第 7 章	产卵地的选择与利用	52
7.1	两栖动物产卵地的选择概述	52
7.2	材料和方法	53
7.3	结果	53
7.4	讨论	57
	小结	59
第 8 章	雌性繁殖投入的种群内及种群间变异	60
8.1	两栖动物雌性繁殖投入概述	60
8.2	材料和方法	62
8.3	结果	64
8.4	讨论	69
	小结	72
第 9 章	雄性繁殖投入的种群间变异	73
9.1	雄性动物繁殖投入概况	73
9.2	材料和方法	74
9.3	结果	75
9.4	讨论	78
	小结	79
第 10 章	卵孵化和蝌蚪发育	80
10.1	两栖动物卵和蝌蚪发育的概况	80
10.2	材料和方法	81
10.3	结果	82
10.4	讨论	87
	小结	89

第 11 章 年龄、生长率和终身繁殖力	90
11.1 两栖动物年龄结构的概况	90
11.2 材料和方法	92
11.3 结果	94
11.4 讨论	103
小结	107
第 12 章 身体大小的地理变异	109
12.1 动物身体大小的研究概况	109
12.2 材料和方法	110
12.3 结果	111
12.4 讨论	115
小结	117
第 13 章 体型大小两性异型的地理变异	118
13.1 动物体型大小的两性异型研究概况	118
13.2 材料和方法	120
13.3 结果	122
13.4 讨论	127
小结	129
第 14 章 四肢肌肉大小两性异型	130
14.1 肌肉大小两性异型的概况	130
14.2 材料和方法	131
14.3 结果	131
14.4 讨论	139
小结	140
第 15 章 重捕率的评估	142
15.1 重捕率的研究概况	142
15.2 材料和方法	143
15.3 结果	144
15.4 讨论	147
小结	149
第 16 章 地理位置对华西蟾蜍种群恢复力的影响	150
16.1 种群恢复力研究概况	150
16.2 材料和方法	151
16.3 结果	151
16.4 讨论	153

第 17 章 物种保护建议和措施.....	155
主要参考文献.....	159
致谢	184

第1章 两栖动物生活史特征的研究进展

1.1 两栖动物生活史研究的概况

生活史 (life-history) 是指有机体在一生中所经历生长、发育、能量储存及繁殖等各个过程的整体格局, 它是物种在长期自然选择过程中所形成的, 适应于其生活环境的形态、生理和行为模式 (Begon et al., 1990)。动物的生活史是环境选择压力导致动物适应环境的一种生活策略, 环境压力的变化将导致不同物种或种群出现生活史特征和策略的差异性 (Roff, 1992)。比较不同物种或种群的生活史特征, 评价空间尺度上的环境变化对有机体种群生态学和繁殖生物学的影响, 对揭示物种适应于不同环境的生理及生态演化机制有重要意义 (Roff, 2002)。此外, 生活史特征变异的研究结果在两栖动物的保护中发挥了重要的作用, 因为生境的丧失和外来物种入侵的竞争都能够解释动物物种灭绝和种群数量下降的现象 (Fitzpatrick et al., 2010), 同时生活史特征变异的研究结果也在动物繁育实践中发挥重要的作用, 因为动物生活史特征直接关系到物种、种群的繁衍程度 (Ma et al., 2009a)。因此, 生活史特征变异的研究结果将有望为两栖类动物的保护和繁育实践提供一些启示。目前, 尽管对物种生活史特征的地理变异已有大量研究, 但其变异机制尚无一致的结论, 因此, 它依然是动物进化生态研究中非常活跃的领域 (Camfield et al., 2010; Phillips et al., 2010)。

研究人员对生活史特征演化的研究工作始终围绕“什么是导致一个物种或种群产生不同的生活史策略的选择压力”这一最基本的科学问题展开。1980 年以前, 研究工作主要集中在幼体的生长和发育、性成熟年龄、寿命、雌性个体体长和生殖力关系及后代大小和数量等生活史特征的基础资料积累和生活史策略模型的描述。这一时期最显著的成果是 Stearns (1976) 提出的有机体在不同环境生态压力下采用两种不同的生活史策略假说及对相应假说的解释。

1980~2000 年, 随着大量长期性研究成果的发表, 人们确信: 生态因素 (竞争、食物和天敌等) 是导致相同种群生活史参数间 (生长与成活、生长与繁殖、现时繁殖与未来繁殖、后代大小和数量、双亲成活与后代成活) 进行能量权衡的

主要原因,因此也是生活史特征演化的重要驱动力(Roff, 1992; Stearns, 2000)。

近 10 年来,关于有机体生活史的研究主要集中在生长策略和繁殖策略的地理演化方面(Roff, 2002; Wells, 2007; Liao & Lu, 2010a),在这期间,国内外学者主要研究物种在不同环境压力下如何采取相应的生活史策略来解决分配生长和繁殖的能量、后代大小和数量的能量、现时繁殖和未来繁殖的能量等科学问题(Roff et al., 2006)。其中,最引人注目的成果是“环境因子是导致物种采取不同生活史策略来使其生殖投资达到最优化的根本原因”(Roff, 2002)。

迄今为止,大量证据表明,环境压力,包括温度、降雨量和湿度等因素是导致有机体生长策略和繁殖策略地理变异的重要选择力量(Morrison & Hero, 2003)。研究认为有机体新陈代谢过程对环境温度有极强的依赖性,温度是众多影响有机体不同种群生长和繁殖地理变异的关键因素(Roff, 2002)。一般情况下,与低海拔或低纬度地区相比,高海拔或高纬度地区具有较低且易变的温度,这将缩短当地种群的日活动时间及总的年活动时间,从而导致种群生长率降低,性成熟年龄延后,寿命加长,年龄、体长和总的繁殖投入增加(廖文波, 2009)。然而,在少量两栖动物研究中,高海拔或高纬度种群具有较早的性成熟年龄、较短的寿命、较小的体长、较少的总的繁殖投入及较快的生长率(Eaton et al., 2005)。温度适应假说试图解释这些相反的结果(Yamahira & Conover, 2002)。温度适应假说认为,大尺度的地理变异是种群对其生存环境温度的一种适应,从而导致生长的最适温度存在差异,即来自低海拔或低纬度地区的种群最适温度较高,因而在高温环境下生长较快,性成熟较早,年龄、体长和总的繁殖投入较小,而生活在高海拔或高纬度地区的种群,最适温度较低,因而在低温环境下生长较快,性成熟较早,年龄、体长和总的繁殖投入较小。此外,环境湿度影响有机体由蒸发引起的热量和水分损失,从而影响体温和代谢率;降雨量影响栖息地的总的生物量,从而影响种群对昆虫的丰富度和数量等食物的利用,它们最终将影响不同地理种群的生长策略和繁殖策略(Camfield et al., 2010)。

有机体总的繁殖投入由后代数量和大小共同决定,雌性的身体大小影响后代数量和大小及总的繁殖投入。由于母体的生理怀卵能力和可用于繁殖的能量非常有限,动物体通常在不同的环境因子下权衡后代数量和大小,以使其生存适合度最大化(Roff, 2002)。变温动物的繁殖投入的地理变异没有一致的规律,一般情况下,高海拔或高纬度地区种群的雌性个体较大,因而,高海拔或高纬度地区的雌性拥有较大的后代数量或大小,或者两者兼备(Duellman & Trueb, 1986)。然而,当控制雌性身体大小的影响后,与低海拔或低纬度的个体相比,高海拔或高纬度的雌性有相对少的后代数量,而仍产相对大的后代。一般认为,雌性的繁殖投入的海拔或纬度变异,归因于高海拔或纬度地区低的温度、短的活动季节及恶劣的气候条件(小的湿度和少的降雨量),这些因素限制了可用于卵形成和发育的

能量,从而降低了总的繁殖投入,同时促使雌性提高对每个个体的繁殖投入,进而改善亲代和子代的适合度(Lüddecke, 2002; Roff, 2002)。尽管大多数两栖类物种在高海拔或高纬度地区产更大的后代,但是也有一些研究表明,后代数量和大小并无明显的地理变异,这种结果主要是由种群间的海拔差异较小、环境因素相似导致的(Morrison & Hero, 2003)。此外,少量蛙类的研究结果表明:在极端恶劣的环境和气候下,环境中较少的氧气含量也将导致高海拔种群生产少的后代数量、小的后代个体及小的成体体长(Matthews & Miaud, 2007; 马小燕, 2009)。由此可见,动物的生长策略和繁殖策略是在环境因素的压力下不断演化的,具体的演化机制仍无一致的科学规律。

1.2 生活史特征地理演化

1.2.1 繁殖季节

两栖动物的繁殖周期由性激素决定,性激素的改变反映了环境状况的变化(Duellman & Trueb, 1986)。繁殖期的持续时间对两栖动物繁殖至关重要,因为它们在最佳的繁殖时间内繁殖更有利于卵的发育和变态幼体的生长(Heatwole & Taylor, 1987)。如果两栖动物在繁殖期以外的时间繁殖,那么卵、蝌蚪、幼蛙及成体的死亡率将明显增加。

两栖动物活动时间是指在一年内,环境条件能提供给动物取食、生长、发育和繁殖的时间,这与两栖动物冬眠时间恰好相反(Purves et al., 1992)。两栖动物繁殖期的长短主要由成体动物活动期的长短(繁殖时所需能量)决定。周年活动期短的物种比活动期长的物种有更短的繁殖期(Ryser, 1996)。活动期的长短也将影响每年繁殖次数和窝卵数。一般情况下,两栖动物的繁殖季节时间越短,其窝卵数越少(Bull & Shine, 1979)。

高海拔和高纬度地区的环境温度相对较低,这缩短了两栖类的活动季节长度,从而限制了两栖类的能量获得和能量积累时间(Hemelaar, 1988; Ryser, 1996);低温也缩短了高海拔或高纬度地区两栖类的繁殖季节长度(Berven, 1981; Ryser, 1996)。Herreid 和 Kinney (1967)的研究发现,生活在南方温暖地区的 *Rana sylvatica* 繁殖期持续 5~6 个月,而生活在北方的种群的繁殖季节被限制在 1~2 周。Berven 等(1979)报道,生活在低海拔地区的 *Rana clamitans* 繁殖期从 5 月中旬至 9 月中旬,持续约 4 个月,而生活在高海拔的种群,其繁殖期被限制在相对短的时间内,持续约 2 个月。对于大多数温带两栖类来说,繁殖起始时间存在地理变异,随着纬度和海拔的升高,繁殖活动相对开始较晚(Berven et al., 1979; Beattie, 1985),但某些物种的高海拔种群繁殖早于低海拔种群(*Rana sauteri*) (Lai et al., 2005)。

尽管繁殖季节长度及起始时间存在较大的地理变异,但是某些研究结果表明,在物种的分布范围内,繁殖迁移开始时的温度大致相同 (Moore, 1942; Martof & Humphries, 1959; Berven, 1982a)。

两栖动物的活动时间随纬度的增加而降低,低纬度的两栖动物比高纬度有更长的繁殖季节 (Ryser, 1996)。在季节性气候变化不明显的热带地区,许多两栖动物都能够全年繁殖 (Berry, 1964; Crump, 1974);相反,在季节性降雨变化明显的热带和亚热带地区,两栖动物的繁殖活动由降雨量决定 (Duellman & Trueb, 1986; Donnelly & Guyer, 1994)。虽然温带两栖动物的繁殖期与降雨量有关,但温度是影响它们繁殖活动的主要因素 (Duellman & Trueb, 1986)。高海拔和高纬度地区的环境温度相对较低,缩短了两栖类的活动季节长度,从而限制了两栖类的能量获得和能量积累时间 (Hemelaar, 1988; Ryser, 1996);低温也缩短了高海拔或高纬度地区两栖类的繁殖季节长度 (Berven, 1981; Ryser, 1996)。部分温带物种,温度和降雨量共同决定繁殖活动长短 (Storm, 1960)。

1.2.2 产卵次数

由于热带和亚热带物种比温带物种有更长繁殖季节,因此,它们在一个繁殖季节内产卵多次 (Crump, 1974)。例如, Kluge (1981) 发现雨蛙 (*Hyla rosenbergi*) 在一个繁殖季节内产卵 6 次; *Phyllomedusa trinitatus* 在每年繁殖季节内产卵 3 次 (Kenny, 1966)。Crump (1974) 对 81 种新热带蛙科动物进行了研究,发现有 17 种在单个繁殖季节内产卵多次,然而,也有在一个繁殖季节内产卵 1 次的情况,如在厄瓜多尔安第斯山脉的蛙 (*Gastrotheca riombambae*) (del Pino, 1980)。

虽然热带蛙科动物在每个繁殖季节内产卵多次的现象比较普遍,但是繁殖季节越长并不表明产卵次数越多 (Duellman & Trueb, 1986)。例如,热带两栖动物 *Coleostethus inguinalis* 有一个特别长的繁殖季节,但是其产卵次数仅为 2 (Wells, 1980)。与生活在热带和亚热带地区的两栖动物相比,温带地区的两栖类经历相对短的繁殖季节,大多数温带两栖类倾向于每年产 1 次卵 (Berven, 1982a; Ryser, 1996);但少数物种一年内产 2 次卵 [*Rana catesbeiana* (Howard, 1978b); *Bufo valliceps* (Blair, 1960)] 或 3 次卵 [*Hyla cinera* 和 *Hyla regilla* (Perrill & Daniel, 1983)];由于卵在体内发育需要大量能量积累,少数生活在寒冷和干旱的温带地带的两栖动物每两年产卵 1 次 (Koch & Peterson, 1995)。例如, Blair (1943) 发现部分普通蟾蜍 (*Bufo bufo*) 种群每两年产卵 1 次, Bull 和 Shine (1979) 报道了两种蛙 (*Plethodon glutinosus* 和 *Plethodon wehrlei*) 也有同样的产卵特征。

与有限的繁殖季节相适应,生活在高海拔和高纬度地区的种群的繁殖次数受到限制 (Licht, 1975; Eagleson, 1976),且低海拔地区的种群繁殖次数明显多于高海拔种群 (Licht, 1975)。