

中国林蛙的生殖量特征及其地理变化*

卢欣

(山西省生物研究所, 太原, 030006)

Q959.530.8

A

摘要 标本来自山西省境内的8个地点(纬度 $34^{\circ}50'$ — $40^{\circ}08'$, 海拔410—1700m)。结果表明, (1)研究区域内性成熟雌蛙平均体长范围是34.5—52.3mm, 高山森林带种群明显偏高; 研究种群雌蛙的体长显著低于东北居群。(2)平均生殖量的范围是422.4—840.9枚, 个体的最低、最高值分别为38和1978枚; 平均相对生殖量的范围是10.7—18.0, 个体的最低、最高值各为1.3和34.4。与东北居群相比, 生殖量的变异幅度较高。(3)除高山森林带外, 其余调查点的生殖量与体长呈正相关, 可用方程 $R=aL^b$ 描述, b 值在2.47—3.34间变化。(4)与同种的东北居群及欧洲林蛙相比, 研究种群的繁殖对策接近 r -选择; 而在研究区域内, 高山森林带的种群则倾向于 K -选择。

关键词: 中国林蛙, 生殖量, 地理变化, 生态学

生殖量是无尾类种群动态的一个重要参数, 它可以反映种群繁殖能力的遗传特性及环境因素作用的方式和强度。

关于各种无尾类包括中国林蛙(*Rana chensinensis*)的相近种欧洲林蛙(*R. temporaria*)生殖量的特征国外已有较多研究, 但国内尚无系统的报道。中国林蛙广泛栖息于我国东北、华北和西南地区的高山和低山平川地带, 并且身体大小的地理差异十分明显^[1-3]。因此, 了解其生殖量特征及地理变化具有一定理论和实际意义。本文分析了作者在处于该蛙分布区中南部的山西省境内所获得的有关资料。

1 研究区域与方法

山西省位于黄土高原东缘, 地形以山地丘陵为主, 占总面积约70%。大陆性季风气候的垂直和纬度差异十分明显。1991年10月—1992年4月, 作者在8个地理位置和自然环境相异的地点(表1)收集了林蛙的生物学资料。除Ⅵ的标本获于繁殖后期外, 其余均获于产卵期之前。

测量所获标本的体长(吻端至泄殖孔缘的距离即SVL, 精确至0.1mm)。采用直接计数的方法统计雌蛙的卵细胞数量。在欧洲林蛙怀卵量的统计中通常使用较迅速的重量或体积推算法, 但这对于卵数较少的中国林蛙会带来较大误差。卵细胞的直径用目镜测微尺在解剖镜下测量(精确至0.01mm)。

2 结果

2.1 性成熟雌蛙的身体大小 对于雌蛙而言, 性成熟的标志应该是具有生殖能力。欧洲林蛙^[4,5]及中国林蛙^[1]卵巢周期的研究表明, 卵巢在冬眠前期已基本发育成熟(卵母细胞完成卵黄的生成过程)。因此本文把冬眠前至后(9月—翌年2、3月)体内含有一定量的成熟卵子作为雌蛙性成熟的标准。各调查点雌蛙体长的分布、均值和范围显示于图1。

* 本所高尚文、山西大学生物系张辉同志帮助采集标本, 在此一并致谢。

本文于1992年7月8日收到, 修改稿于1993年2月29日收到。

1) 作者未发表的资料。

表 1 调查地点的特征

Table 1 Characteristics of the investigation sites

调查点 Sites	地理位置 Location	海拔(m) Altitude	无霜期(d) Frost-free period	自然环境 Natural condition
I 永济王官山溪	34°50'N, 110°44'E	410	221.5	裸岩山脚带
II 沁水沁河	35°42'N, 112°11'E	800	197.1	森林灌丛山谷带
III 晋州北川河	36°34'N, 111°46'E	567	197.1	平川河谷带
IV 介休上梁山溪	37°04'N, 112°03'E	765	181.4	黄土丘陵带
V 榆社石会山溪	37°32'N, 115°58'E	1265	175.5	森林灌丛山谷带
VI 鹿泉沟文峪河	37°48'N, 111°30'E	1700	100.0	高山森林带
VII 朔州桑干河	39°22'N, 112°35'E	1020	147.5	平川沼泽带
VIII 阳高古城山溪	40°08'N, 113°57'E	1000	145.5	黄土丘陵带

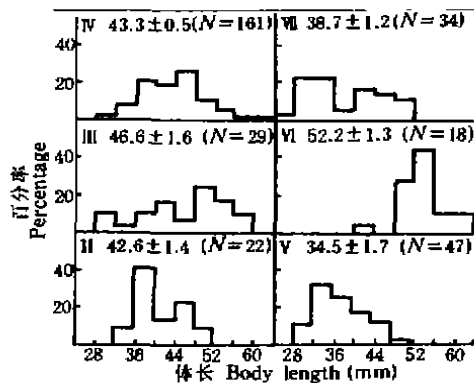


图 1 成体雌蛙体长的分布

Fig. 1 Distribution of body length in adult female

注:未在图中给出的 I 和 VIII 的体长分别为 44.5 ± 2.5 (35.1—57.5, $N=12$) 和 43.5 ± 1.7 (30.5—50.5, $N=12$).

Note: The body lengths in I and VIII, whose patterns are not shown in the figure, are 44.5 ± 2.5 (35.1—57.5, $N=12$) and 43.5 ± 1.7 (30.5—50.5, $N=12$), respectively.

由图 1 可见,分布曲线的地区间变化较大。较小的体长(40mm 以下)在 I、V、VI 分别占 50.0%、68.0%和 55.8%。II、IV 各为 30.1%和 31.0%,而 VII 的个体均在此长度以上;较大体长(48mm 以上)在 I、IV、VI 分别为 13.6%、11.8%和 21.5%,V 仅 2.1%,III 较高为 51.6%,而 VII 高达 94.4%。这在一定程度上反映了繁殖群体身体大小(年龄?)组成的地理种群间的差异。

检验的结果表明,(1) V 和 VII 的体长均小于其它调查点($P<0.01$),而它们之间也有明显差异($P<0.05$)。(2) VII 的体长明显大于其它调查点($P<0.01$)。(3)其余 5 个调查点的差异不明显($P>0.05$)。这里,海拔最高、无霜期最短的 VII 显示了较强的特异性。

2.2 绝对生殖量和相对生殖量 绝对生殖量是指一个雌蛙卵巢中的卵子总数,相对生殖量则是单位体长的卵子数。结果(表 2)表明,各调查点林蛙的平均生殖量虽有所不同,但除 V 外相互间差异均不显著($P>0.05$)。V 的平均生殖量仅 422.4 枚,占其它 6 个调查点(VII 的标本因采自繁殖后期,体型较大者多已产卵,故未作比较)均值的 50.2%—66.0%。

生殖量种群内的变异幅度很大,例如 III 最多卵数是最少卵数的 14 倍,除 VI、VII 外各调查点的这个值在 3.9—8.7 之间。值得注意的是 VII,该值仅为 1.3。此外,在 VII 发现一雌蛙体内仅含 38 枚卵(据卵的形态和蛙体的大小可知未曾排过卵),这与 I 的最大怀卵量相差 52 倍。

平均体长和平均绝对生殖量最小的 V 相对生殖量也最小(P 均 <0.01); VI 和 VII 的值亦偏低,但仅与 IV 有明显差异($P<0.05$ 和 0.01)。种群内的变异幅度以 III 最大,最大个体是最小者的 7.8 倍, VII 最小,极限倍数仅 2.0,其余者在 2.4—5.7 之间。

表 2 绝对生殖量和相对生殖量的比较

Table 2 Comparison of the absolute fecundities and the relative fecundities among the different sites investigated

调查点 Site	标本数 N	平均值±标准误 (范围)	Mean±S. E. (Range)
		绝对生殖量 Absolute fecundity	相对生殖量 Relative fecundity
I	12	840.9±175.8 (309—1978)	17.9±2.6 (11.4—34.4)
II	22	6861.1±82.9 (350—1927)	15.4±1.2 (9.2—30.6)
III	29	799.9±73.9 (111—1558)	16.3±1.1 (3.8—29.8)
IV	18	839.5±85.9 (366—1419)	19.0±1.3 (11.1—28.4)
V	47	422.4±26.7 (118—1023)	10.7±0.5 (3.8—21.8)
VI	13	726.7±52.0 (474—986)	13.9±0.9 (9.1—18.3)
VII	7	— (38—)	— (1.3—)
VIII	12	639.8±72.6 (277—1088)	14.3±1.1 (9.1—21.8)

2.3 生殖量与身体大小的关系

身体大小是种群内制约生殖量的最基本因素。通常描述二者的关系可用一般的线性回归方程^[4,6,7]。但事实上它们更接近于幂函数关系,适于用异速方程 $R=aL^b$ 加以描述^[8]。该方程又可通过对数变换为线性方程 $\ln R=b\ln L+\ln a$ 。这里, R 为生殖量, L 为体长, a 为常数, b 为指数(对数方程的斜率)。各调查点的异速方程及其曲线显示于图 2。

除 VII 外,各调查点生殖量和体长间具有非常显著的正相关($P<0.001$),相关系数(0.8206—0.9648)高于欧洲林蛙(爱尔兰 0.72^[8];瑞典 0.44 和 0.53^[9])。这种相关具有明显的异速性($P<0.01$,对数方程斜率的显著性检验),即随着体长的增加,生殖量以更大的幅度相应变化。因此,较大的个体不仅具有较大的绝对生殖量,而且也具有较大的相对生殖量。方程曲线表明在体长较大时,各调查点间个体的生殖量的差异增大。

指数 b 的大小反映了当体长增加时种群生殖力增加的速率。I、II 的 b 值最大,IV 最小(与 I 差异显著, $P<0.05$,回归方程间斜率的显著性检验)。值得注意的是相对生殖量最低的 V,其 b 值比 III、IV 都大。因此,该种群生殖力偏低的原因主要是身体大小的限制作用。雌蛙的年龄对于生殖力的作用似乎是不重要的^[8]。

3 讨论

一些无尾类的身体大小服从贝格曼定律^[10],即生活于高纬度和高海拔地区的种群具有相对较大的体型。欧洲林蛙体长的纬度和海拔趋势均不明显^[9,11]。然而,在研究区域内,高海拔的 VI 的体长明显较大;如果进一步与同种的东北居群比较,体长的纬度变化也十分明显(表 3)。

表 3 不同地区中国林蛙成体雌性平均体长的比较

Table 3 Comparison of mean body lengths in the adult females from different study areas

研究区域 Study area	标本数 N	纬度 Latitude	海拔(m) Altitude	平均体长(mm) Mean body length	资料来源 References
IV	161	37°14'	785	43.3	本次工作
VI	18	37°48'	1700	52.2	本次工作
长白山区	28	42°30'	750	70.1	[12]
吉林蛟河	?	43°30'	800	74.0	[13]

在严酷的环境中,自然选择是在消除极端变异的方向上起作用的^[6]。在研究区域内,高海拔的 VI 性成熟雌蛙的体长及其生殖量均较其它种群表现出较小的变异。而本研究区域因较东

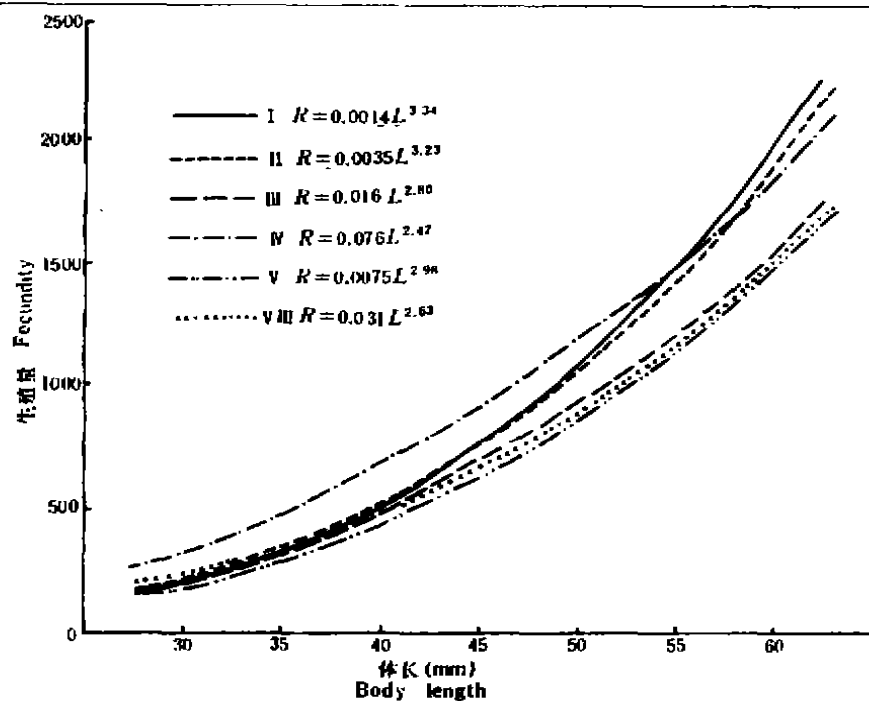


图 2 异速方程曲线图

Fig. 2 The curves drawing by the allometric equations between body length and fecundity

北及欧洲一些地区的气候明显温暖,所以在体长及生殖量方面都有较大的变异幅度(表 4)。

表 4 研究种群与一个东北种群及两个欧洲林蛙种群体长和生殖量变异幅度比较

Table 4 Comparison of variational degrees of the body length and the fecundity between the populations studied, one in northeast China and two of *R. temporaria*

研究区域 Study area	最大体长/最小体长 Max. length/Min. one	最大生殖量/最小生殖量 Max. fecundity/Min. one	资料来源 References
I—V, VII	1.8	5.9	本次工作
VI	1.5	2.1	本次工作
吉林蛟河	1.3	3.7	[13]
芬兰北部	1.4	2.9	[4]
瑞士伯尔尼	1.5	2.6	[7]

从表面上看,研究种群的平均相对生殖量低于东北居群(23.8)^[13]及一些欧洲林蛙种群(例如瑞典中北部为 23.3 和 23.5^[9])。然而,如果把本文一些调查点(I、II、IV)最大体长(63.0、59.8、48.2)的生殖量(1927、1558、1023)与东北居群及一些欧洲林蛙种群体长和生殖量的下限(吉林蛟河 63.0、778^[13];芬兰北部 65.0、652^[4];英国南部 56.0、143^[10])比较,可以发现研究种群的最大体长在与东北居群及欧洲林蛙的下限接近时,其生殖量远大于后者。进一步根据它们的异速方程推算对照种群平均体长的“理论上的生殖量”时(表 5),就会发现在假设的同样体长情况下,研究种群的生殖量具有明显的优势。因此,研究区域内的林蛙种群(不包括 VI)在其体长限度内生殖量已达到较高限度。

所有的动物种群都倾向于最大限度地产生最多的子代,但达到这一目的所采取的方式大

致可分为两类,即 K -对策和 r -对策^[5]。前者的个体较大,寿命较长,产生较少但存活率较高的后代;后者的特征与之相反。由上面的分析可以认为,东北的中国林蛙及欧洲林蛙更接近 K -对策者,而研究区域的中国林蛙种群则倾向于 r -对策者。

表 5 由 3 个研究种群和 1 个东北种群及两个欧洲林蛙种群的异速方程推算的“生殖量”(假设体长为对比种群的平均体长)的对照

Table 5 Contrast between the 'fecundities' obtained from the allometric equations of three populations studied, one in northeast China and two of *R. temporaria*, assuming the body lengths to be the mean values of the contrasting populations

研究区域 Study area	中国东北(74.0,1761) ^[(1)] Northeast China	芬兰北部(74.3,1307) ^[(2)] Northern Finland	英国南部(67.1,1112) ^[(4)] Southern England
I (42.6,686)	—,3836	70,3886	357,2768
II (46.6,780)	—,2648	216,2678	447,2074
N (34.5,422)	—,2797	—,2830	211,2463

注:括号内的数字分别为种群的平均体长和平均生殖量

Note: The figures in brackets are respectively the mean body length and fecundity of the population.

中国林蛙起源于勒拿河以东,首先形成于我国东北地区,在中晚更新世冰期进一步向南、向西扩展^[6]。在漫长的进化过程中,自然选择使得不同地理居群的形态和繁殖对策产生了明显的分化。由于缺乏该物种其它地理居群的繁殖生物学资料,以至难以对选择压力的方向和强度有一个较全面的认识。

在一个特定的地区内(即纬度变化不大),包括欧洲林蛙在内的许多无尾类的生殖量随海拔高度的增加而减少,同时卵的直径增大^[4,17]。在本文中,高山森林带的 VI 种群明显表现出了这种趋势。根据其它调查点的异速方程推算,在 52.2 的平均体长时,卵数应达到 989—1324 枚,而实际仅 726.7 枚。本次工作仅对 N 和 VI 部分个体产卵前期的卵径做了测量, N ($N=12$) 的平均卵径为 1.59(0.90—2.34)mm,而 VI ($N=7$) 则为 1.94(1.75—2.40)mm。在一个特定环境中,动物所产生的后代的大小和数量之间可能存在一个最佳的平衡^[18]。VI 种群生活于典型的高山森林地带,具有相对最短的胚胎发育和幼体生长期,通过降低卵的数量增加卵的体积的能量分配方式是对这种环境的一种积极适应,因为较大的卵在发育和变态后蝌蚪的存活和生长具有一定的优势^[4,14]。可以认为,在研究区域内,高山森林带种群的繁殖对策表现为 K -选择特征。

值得注意的是研究区域内那些身体大小和生殖量不受纬度和海拔支配(可能是由于它们的差异还不够充分大)但却表现出一定差异的种群,差异的形成可能与栖息环境、种群密度及年龄结构等有关,这些因素起作用的机制有待深入研究。

参 考 文 献

- [1] 刘承钊,胡淑琴.中国无尾两栖类.北京:科学出版社,1961,183—188
- [2] 魏 刚,陈服官等.中国林蛙新亚种研究.动物分类学报,1991,16(3):375—381
- [3] 卢 欣.太岳山丘陵地带中国林蛙成体的体长和体重及其季节变化.四川动物,1991,10(4):32—33
- [4] Koskela P and Pasanen S. The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. *Aquilo, Seria Zoologica*, 1975, 16: 1—12
- [5] Jørgensen C B. Ovarian cycle in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number and size of eggs. *Journal of Zoology, London*, 1981, 195: 449—458
- [6] Kozłowska M. Difference in the reproductive biology of mountain and lowland common frog, *Rana temporaria* L., *Acta Biologica Cracoviensis*, Krakow, 1971, 16: 17—32

- [7]Ryser J. Clutch Parameters in a Swiss population of *Rana temporaria*. *Herpetological Journal*, 1988, 1: 310—311
- [8]Gibbons M M and McCarthy T K. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age. *Journal of zoology, London*, 1986, 209: 579—593
- [9]Elmberg J. Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs *Rana trmporaria* L. along a climatic gradient. *Functional Ecology*, 1991, 5: 340—350
- [10]Ray C. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of Morphology*, 1960, 106: 85—108
- [11]Ryser J. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology. *Journal of Zoology, London*, 1988, 216: 673—685
- [12]赵正阶. 中国林蛙的生态研究. 东北师范大学学报(自然科学版), 1982, (3): 89—96
- [13]马常夫. 哈士蟆的年龄鉴定与种群结构的初步研究. 东北师范大学学报(自然科学版), 1985, (1): 81—89
- [14]Cummins C P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria*. *Journal of Animal Ecology*, 1986, 55: 303—316
- [15]Southwood T R E, May R M, Hassell M P and Conway G R. Ecological strategies and population parameters. *American Naturalist*, 1974, 108: 791—804
- [16]魏 刚, 陈服官. 中国林蛙 *Rana chensinensis* 系统发育及物种形成和分化的研究. 动物学报, 1990, 36(1): 76—81
- [17]Bentne R C. The reproductive biology of Common frog (*Rana temporaria*) populations from different altitudes in northern England. *Journal of Zoology, London*, 1987, 211: 387—398
- [18]Smith C C and Fretwell S D. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 1974, 108: 499—506

FEATURE OF FECUNDITY AND GEOGRAPHIC VARIATION IN *RANA CHENSINENSIS*

Lu Xin

(Shanxi Institute of Biology, Taiyuan, 030006)

The data were obtained from eight separated sites (latitude 34°50'—40°08'N; altitude 410—1700m) in Shanxi province, China. The conclusions are drawn as follows: (1) The mean body length of the adult females in the study areas ranges from 34.5mm to 52.3mm, with the highest value at an alpine belt. The mean body length is clearly lower than that from the Northeast of China. (2) The range of mean fecundities is 422.4—840.9 ova, the smallest being 38 ova and the largest 1978 ova. The mean relative fecundities vary between 10.7—18.0, the lowest and highest being 1.3 and 34.4 respectively. (3) Except the alpine belt, significant positive correlations are found between body length and fecundity in the populations studied. The relationship may be described by the allometric equation, $R=aL^b$, b ranging from 2.47 to 3.34. (4) The reproductive strategy for the populations studied exhibits the characteristic of r -selection in comparison with that of the population in Northeast China as well as the population of *R. temporaria*. However, within the study region, the population living in the alpine belt tends to have the characteristic of K -selection.

Key words: *Rana chensinensis*, fecundity, geographic variation.