

DOI: 10.5846/stxb201712202284

龚宇舟, 王刚, 黄蜂, 何流洋, 束潇潇, 谢锋. 大凉蟾繁殖生态研究. 生态学报, 2019, 39(9): - .

Gong Y Z, Wang G, Huang F, He L Y, Shu X X, Xie F. Reproductive ecology of the Taliang crocodile newt (*Liangshantriton taliangensis*). Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(9): - .

大凉蟾繁殖生态研究

龚宇舟^{1,2}, 王 刚³, 黄 蜂^{4,5}, 何流洋^{4,5}, 束潇潇^{1,2}, 谢 锋^{1,*}

1 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 成都师范学院, 成都 611130

4 栗子坪国家级自然保护区, 雅安 625400

5 西华师范大学, 南充 637000

摘要:大凉蟾是我国特有的珍稀有尾两栖动物,其种群数量目前呈现明显下降趋势,然而涉及该物种保护的繁殖生态学研究仍十分匮乏。通过融合围栏陷阱及标志重捕的样方调查法,对大凉蟾石棉栗子坪种群繁殖个体和变态登陆幼体的迁徙、繁殖群体种群大小、繁殖场内雌雄有效性比变化等进行了研究。运用 Jolly-Seber 法估测了繁殖种群大小,运用单因素方差分析或 Kruskal-Wallis 秩和检验比较了不同时期进入繁殖场的雄性大凉蟾头体长及体重,运用 t 检验或者 Wilcoxon 秩和检验比较了雌雄性间形态上的差异,运用 t 检验、t' 检验或 Wilcoxon 秩和检验比较了野外抱对雄性与非抱对雄性间的体征差别,运用 Pearson 相关分析探讨了雌性产卵量与其身体形态的关系,同时观察了卵的孵化情况。研究结果表明:大凉蟾的繁殖季为每年的 4 月下旬到 7 月下旬,幼体最早于 8 月上旬变态登陆。估测调查地繁殖场内雄性大凉蟾繁殖种群大小约为 391 尾,雄蟾较雌蟾更早进入繁殖场且在场内停留时间更长,体重较轻的雄蟾较晚迁入繁殖场。有效性比明显偏雄(雌/雄:0.03—0.10)。雌雄间具明显性二型性,雌性个体的头体长、体重及饱满度均大于雄性,而雄性的尾高和尾长占全长的比例则大于雌性。对比自然抱对雄性和非抱对雄性个体发现,抱对个体在头体长、体重和尾高等体征方面显著大于非抱对个体,暗示这些形态特征可能在雄性竞争配偶的过程中起到关键作用。雌蟾在室内条件下平均产卵数为 176 枚,产卵历时 2—4 d,产卵量与雌性饱满度正相关,卵的平均孵化期为 15.7 d,孵出幼体平均全长为 9.74 mm。

关键词:大凉蟾;繁殖生态;繁殖迁徙;有效性比;性二型性;优势体征;产卵及孵化

Reproductive ecology of the Taliang crocodile newt (*Liangshantriton taliangensis*)

GONG Yuzhou^{1,2}, WANG Gang³, HUANG Feng^{4,5}, HE Liuyang^{4,5}, SHU Xiaoxiao^{1,2}, XIE Feng^{1,*}

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Chengdu Normal University, Chengdu 611130, China

4 Liping National Nature Reserve, Ya'an 625400, China

5 China West Normal University, Nanchong 637000, China

Abstract: The Taliang crocodile newt (*Liangshantriton taliangensis*) is a rare urodelean species that is endemic to China. Its population has significantly decreased, but studies of the reproductive ecology of the species, which contribute to its conservation, are limited. By introducing the quadrat method, which involved pitfall trapping and marked-recapture, we evaluated the migration of courting adults and metamorphosed larvae, population size of mature individuals, and operational

基金项目:国家重点研发计划重点专项项目(2017YFC0505202);四川省科技重大专项(No.2018SZDX0036);环境保护部生物多样性保护专项(No.2111101);栗子坪国家级自然保护区物种保护项目(2017)

收稿日期:2017-12-20; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiefeng@cib.ac.cn

sex ratio change during the breeding season at the Liziping National Nature Reserve in Shimian County. We used the Jolly-Seber model to estimate the population size of breeding males. One-way analysis of variance and Kruskal-Wallis test were used to examine the differences in the snout-vent length and body mass of male newts that entered the breeding pond at different periods. Sexual dimorphism between male and female was tested by Student's *t*-test and Wilcoxon rank-sum test. Additionally, *t*-test, *t'*-test, or Wilcoxon rank-sum test was used to compare morphological parameters between amplexant and unamplexant male *L. taliangensis*, which we observed in the field. Pearson correlation coefficient was calculated to determine the relationship between egg-laying number and morphological traits in the female. We also examined incubation of the spawn. The results showed that the breeding season of *L. taliangensis* was from late April to late July and the first batch of hatched larvae finished metamorphosis and landed in early August. The population size of breeding males at the studied site was approximately 391. Male newts entered the breeding pond earlier than the female and stayed longer, while males with lighter body masses accessed the pond at a later time. The operational sex ratio skewed to male from 0.03 to 0.10 during the entire breeding season. Sexual dimorphism was overt in this species, with female newts possessing significantly longer snout-vent lengths, heavier body masses, and bigger fatness indices than males, whereas males had higher tail fins and higher tail proportions. We also found that amplexant males had greater snout-vent lengths and body masses and higher tail fins than unamplexant males, suggesting that these morphological characters play important roles in intrasexual competition for mates. Additionally, we counted the egg-laying number of 28 individual females in captivity; the average was 176, the spawning period lasted for 2—4 days for an individual female, and the egg-laying number was positively correlated with the female's fatness. The incubating process occurred in 15.7 days on average and newly hatched larva were approximately 9.74 mm long.

Key Words: *Liangshantriton taliangensis*; reproductive ecology; breeding migration; operational sexual ratio; sexual dimorphism; advantageous morphological trait; spawning and hatching

大凉螈 (*Liangshantriton taliangensis*) 原名大凉疣螈 (*Tylotriton taliangensis*), 隶有尾目 (Caudata), 蝾螈科 (Salamandridae), 疣螈属 (*Tylotriton*), 2012 年费梁等^[1] 提出以其为模式种建立凉螈属 (*Liangshantriton*), 以凸显其独特的进化地位, 目前该主张已获得了两栖爬行动物分类学界较为广泛的支持^[2-3]。该物种分布仅限于四川省西部的石棉、汉源、冕宁、美姑、昭觉、峨边及马边等地, 多见于海拔 1390—3000 m 植被繁茂, 环境潮湿的山间凹地, 其可能的栖息地范围不足 20000 km², 十分狭窄。因为栖息地质量的下降和作为羌活鱼 (山溪鲵, *Batrachuperus pinchonii*) 的混品而遭到人为捕捉, 大凉螈种群数量保持下降态势^[2]。1989 年我国野生动物保护法实施伊始, 大凉螈便被列为了二级重点保护对象, 中国脊椎动物红色名录^[4] 中记载其受胁等级为易危 (VU, vulnerable)。

大凉螈兼具中国特有、国家保护、单属单种等独特标签, 吸引着动物学界广泛的关注, 目前对它的研究涉及精子形态^[5]、碱性磷酸酶的分离纯化及部分性质^[6]、脑源性神经营养因子基因的克隆与序列分析^[7]、系统发育^[8-10]、种群年龄结构^[11]、骨骼系统^[12]、皮肤组织结构^[13]、栖息地调查及保护生物学^[14]、消化及呼吸系统解剖学观察^[15]、肺脏^[16]、肝脏组织结构^[17]及线粒体全基因组^[18], 然而目前对该物种繁殖生态方面的研究仍极为匮乏^[19]。

从资源保护目标出发, 本文希望通过研究大凉螈的繁殖迁徙规律、繁殖场内性比变化、雌雄性二型性、产卵及孵化等繁殖生态学内容, 为加强该种的保护管理、人工繁育以及野生种群复壮提供全面、科学的根据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

位于四川省石棉县栗子坪国家级自然保护区公益海保护站辖区 (29° 1'—29° 2' N, 102° 22' 30"—

102°24'00"E),海拔高度 1979.06—2126.8 m,面积约 4.6 km²,其中重点关注该区域内大凉螈繁殖场样方。繁殖场紧邻保护区内上山公路,面积约 22 m²,周围植被相对茂盛,以草本为主,包括蓼科(Polygonaceae)、禾本科(Gramineae)及藜科(Chenopodiaceae)植物,间或点缀鼠李科(Rhamnaceae)、杨柳科(Salicaceae)等灌木,乔木有低矮的香椿(*Toona sinensis*)。伴生动物中能够较准确辨识到的包括黑色螳(*Agrion atratum*)、青凤蝶(*Graphium sarpedon*)、大蚊科(Tipulidae)、水蛛科(Argyronetidae)、虻科(Tabanidae)物种、中华蟾蜍华西亚种(*Bufo gargarizans andrewsi*)、宝兴树蛙(*Rhacophorus dugritei*)、昭觉林蛙(*Rana chaochiaoensis*)、绣链腹链蛇(*Amphiesma craspedogaster*)、黄链蛇(*Dinodon flavozonatum*)、川西白腹鼠(*Niviventer excelsior*)与四川短尾鼯(*Anourosorex squamipes*),当地彝族乡民放牧的黄牛(*Bos taurus*)偶尔出现于繁殖场周边饮水。该繁殖场由两处水稍浅的洼地 and 一处原人工挖掘的鱼塘组成,鱼塘在繁殖季节水位较深,而在冬季则干涸。

1.2 繁殖迁徙及种群数量调查

2016 年 5 月至 8 月间,采用围栏陷阱与电子标签标记重捕相结合的办法来确定大凉螈成体繁殖迁徙情况及种群数量大小。

在上述繁殖场的周围布设了两套围栏陷阱,设置方法参照李成等^[20]。围栏到繁殖场湿地边缘的距离约为 1 m,大凉螈向繁殖场迁入或从繁殖场迁出时可能遭到围栏阻拦,随后便沿着围栏爬行,当爬行到陷阱处时便会掉落入桶而无法逃脱。记录掉落情况时将落入围栏繁殖场侧桶内的个体视为预备迁出的个体,而落入围栏繁殖场外侧桶内的个体视为预备迁入的个体。检查围栏陷阱的时间段为每天的 9:00 点到 10:00 点,日期为 2016 年 5 月 21 日至 6 月 14 日,及 7 月 14 日至 8 月 22 日两段。

对动物的标记采用皮下注射电子标签(PIT tag)的方法,所用电子标签为广州市洪腾条码技术有限公司生产的 HT950 型。电子标签皮下注射器(PIT syringe)及扫描仪(Scanner)分别为该公司生产的 HT20 型及 HT9000 型。分别在 2016 年 5 月 23 日、5 月 30 日、6 月 6 日及 6 月 13 日上午九点开始对繁殖场样方内的大凉螈进行仔细搜索,捕捉遇见的所有个体并对其注射电子标签。注射时专用针头约倾斜 45°插入动物左后肢稍靠前背侧皮下,平缓推入电子标签,注射完毕后用扫描仪扫描动物该处皮肤,读取电子标签编号并做记录,随后将标记后的个体尽数放回原捕捉地点。

1.3 大凉螈性别鉴定

根据已有文献记载^[21],繁殖季雄性大凉螈肛部不呈丘状隆起,肛裂较长,而雌性大凉螈肛部呈现丘状隆起且肛裂较短。另外,雄螈的前肢上臂处往往具备橘红色斑块。将以上性二征结合体型大小来考虑,能达到在野外条件下准确判断大凉螈个体性别的目的。

1.4 形态数据测量

使用游标卡尺(472 型,MASTERPROOF TOOLS)及电子秤(EHA251, Zhongshan Camry Electronic Co. Ltd)对研究区域内遭遇的部分大凉螈个体的体征指标进行了采集,这些指标包括头体长(Snout-vent length, SVL)、尾长(Tail length, *TL*)、尾高(Tail height, *TH*)及体重(Weight, *W*),长度精确到 0.01 mm,重量精确到 0.1 g,并计算个体尾长占全长的比例(Tail proportion, *TP*)以及肥满度指标(选用富尔顿条件指数 $K^{[22]}$, Fulton's condition factor K , $K=100W/L^3$)。同时特别标注出 12 只野外发现时处于与雌性抱对状态的雄性的体征参数。

1.5 产卵及孵化情况观察

将在研究区域内除繁殖场以外其他地点发现的雌性大凉螈个体带回公益海保护站,以 25 cm×16 cm×10 cm 塑料盒每只单独饲养,期间以保护站周边林地挖掘得到的蚯蚓作为饲料投喂并每两天换水一次。每日检查雌螈产卵情况,发现有卵产出后,将卵粒全部移至空盒中并在盒盖上标注产卵雌性编号,每天换水并测量记录水温,同时观察卵的发育及孵化情况,孵化后幼体放回大凉螈的自然繁殖场中。

1.6 数据处理与分析

使用 Jolly-Seber 法^[23]分析多次标记重捕的数据并估计繁殖种群大小。在进行比较前,先用 Shapiro-Wilk

test 检验各组数据的正态性,及 Levene's test 检验组间数据的方差齐性,进而选择参数或者非参数的检验方法。最终选用 t-test 比较雌雄大凉蟾头体长、肥满度差异,野外抱对雄性与非抱对雄性体重差异;对野外抱对雄性与非抱对雄性头体长、肥满度的差异则使用 t'-test;而雌雄间体重、尾长、尾高、尾长占全长的比例,野外抱对雄性与非抱对雄性尾长、尾高、尾长占全长的比例之间的比较采用 Wilcoxon rank-sum test。One-way ANOVA 被用于比较三组不同时间点(5月23日前、5月23日—5月30日间、5月30日—6月6日间)进入繁殖场的雄性大凉蟾间头体长的差异,而体重的差异则由 Kruskal-Wallis test 检测,接着利用 q-test 比较各组的秩。雌性大凉蟾头体长、体重及肥满度与产卵量的关系用 Pearson 相关分析探讨。分析中所有检验都是双尾的且选取的显著性水平(α)等于 0.05,文中数据以平均值 $\pm$ 标准差(Mean $\pm$ SD)表示。分析软件为 SAS 9.3,做图使用 OriginPro 2017。

2 结果与分析

2.1 繁殖季与繁殖迁徙

2016 年,首次发现雄性大凉蟾个体的下水时间为 4 月 25 日,但未发现雌性个体和抱对现象;在 2016 年 5 月 21 日至 6 月 14 日及 7 月 14 日至 8 月 22 日两个时间段内,共于繁殖场地周边设置的 2 组围栏陷阱中捕获 25 尾大凉蟾个体,其中成体 13 尾(9 雄 4 雌),幼体 12 尾。5 月 20 日下午布设好陷阱后,次日检查便发现大凉蟾(雄性)掉落,说明调查地大凉蟾的繁殖季早于 5 月 21 日开始。7 月 23 日最后一次观察到成体大凉蟾(雄性)掉落于陷阱中,8 月 1 日首次在陷阱中发现刚变态登陆,仍保留有鳃迹的大凉蟾幼体且之后陷阱内捕获的均为该类幼体,对幼体的记录除一只外均为迁出情况,测量结果显示迁出幼体的平均头体长为(40.95 $\pm$ 2.58) mm,平均体重为(1.95 $\pm$ 0.34) g。通过围栏陷阱的实施,发现雄性较早迁入而较晚迁出,推测雄性大凉蟾繁殖季从 4 月底持续到 7 月下旬,雌性进入繁殖场地时间晚,结束却较早,约为 5 月中旬到 7 月初。

2.2 雄性繁殖种群大小及有效性比

2016 年 5—6 月繁殖旺季期间进行了四次标记重捕,总标记个数为 151 只,其中雄性个体 140 只,雄性个体的重捕率在 10.7%—33.3%之间;雌性个体 11 只,重捕率为零。历次标记重捕结果见表 1。

表 1 种群标记重捕结果

Table 1 Mark-recaptured data of the sampled population

日期(月-日) Date(Month-day)	总捕获数 Total captured number	总释放数 Total released number	新标记数 Number of newly marked individual	标记日期 Day of mark		
				5 月 23 日 May 23rd	5 月 30 日 May 30th	6 月 6 日 June 6th
5-23	76	76	76(69♂;7♀)	重捕到的标记个体数 Recaptured marks		
5-30	72	72	49(47♂;2♀)	23		
6-6	50	50	26(24♂;2♀)	17	7	
6-13	39	39	0	6	4	5

结合表 1 中数据运用相应公式^[23],可以估算 2016 年 5 月 30 日参与繁殖的雄性大凉蟾种群数量为 528 尾,6 月 6 日参与繁殖的雄性大凉蟾种群数量为 253 尾,平均后可知,2016 年研究的繁殖场附近大凉蟾繁殖种群内约有雄性个体 391 尾。

从 4 次捕获调查的结果来看,繁殖场中雌雄有效性比显著偏雄,数值介于 0.03 与 0.10 之间(图 1),且后 3 次捕捉中,重捕到的电子标签标记个体均为雄性,而未见雌性,说明雌性在繁殖场逗留的时间不超过一周(每次调查相隔 7 d)。对雄性电子标签扫描获取标签号可知其被标记日期,研究中将最后一次重捕到某一个体的日期与其被注射标签日期的间隔作为该个体在繁殖场内停留时间的估计,发现 24 只雄性在繁殖场停留一到两周时间,20 只雄性在繁殖场停留两到三周时间,还有 6 只雄性在繁殖场停留三周以上。

对比不同时期进入繁殖场的大凉蟾雄性个体的头体长及体重数据发现,体长在 3 个时段内捕获的雄性间

差异不显著 ($F_{2,137}=0.92$, $P=0.4029$),而体重在三组雄性间存在差别 ($KW=6.24$, $P<0.05$),6 月 6 日新捕获的雄性体重显著小于 5 月 23 日及 5 月 30 日新捕获雄性的体重,具体数值见表 2。

2.3 性二型性

将所有记录到的雌性个体与所有记录到的雄性个体的体征参数进行比较,发现雌性个体的头体长、体重及饱满度均极显著大于雄性个体,而雄性个体的尾高及尾长占身体全长的比例则极显著大于雌性个体,两性间在尾长上没有反映出差异。由此可知,繁殖季的大凉螈在形态上具有明显性二型性,各项体征的具体数值及比较情况见表 3。

2.4 雄性优势体征

对野外发现的 12 只处于与雌性抱对状态中的雄性的体征指标与其余非抱对的雄性个体的各项体征指标比较显示,处于抱对状态的雄性个体在头体长、体重及尾高三项上显著大于非抱对雄性个体,而在尾长、尾长占全长的比例及饱满度三项上没有显著差异,数据及比较结果罗列于表 4 中。

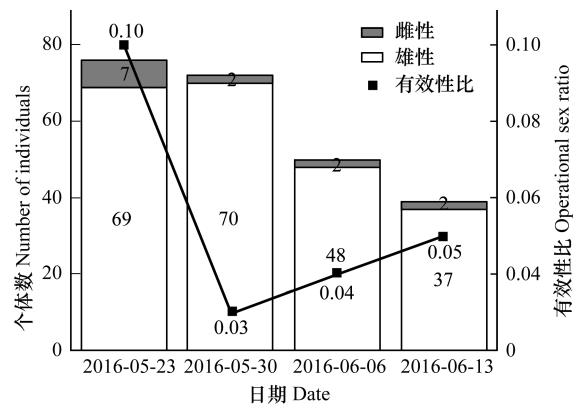


图 1 繁殖季内大凉螈种群性别占比变化
Fig.1 The operational sex ratio change of *L. taliangensis* during breeding season

表 2 不同时期进入繁殖场的雄性大凉螈头体长及体重比较

Table 2 Comparison of the snout-vent length & weight of <i>L. taliangensis</i> which entered the breeding pond in different dates					
体征指标 Morphological parameter	首次在繁殖场内捕获某雄性大凉螈的日期 Date that a male <i>L. taliangensis</i> being captured in the breeding pond for the first time			<i>F</i> -value 或 <i>KW</i> -value	<i>P</i> -value
	5 月 23 日 May 23rd (<i>n</i> = 69)	5 月 30 日 May 30th (<i>n</i> = 47)	6 月 6 日 June 6th (<i>n</i> = 24)		
头体长 Snout-vent length/mm	92.67±2.79	93.01±3.92	91.89±3.42	$F_{2,137}=0.92$	0.4029
体重 Weight/g	21.36±2.27 ^a	21.23±2.19 ^a	20.15±2.27 ^b	$KW_2=6.24$	<0.05 *

体重数据右侧上标的小写英文字母若相同,则表明两数据间差异不显著,不同则差异显著

表 3 雌雄大凉螈体征参数比较

Table 3 Comparison of the morphological and physiological characteristics between male and female <i>L. taliangensis</i>						
性别 Sex	体征或生理指标 Morphological and physiological characteristics					
	头体长/mm Snout-vent length	体重/g Weight	尾长/mm Tail length	尾高/mm Tail height	尾长占 全长比例/% Tail proportion	饱满度 Fulton's condition factor <i>K</i>
	33 ♀ : 166 ♂	33 ♀ : 166 ♂	33 ♀ : 122 ♂	33 ♀ : 122 ♂	33 ♀ : 122 ♂	33 ♀ : 122 ♂
雌性 (♀)	105.32±4.41	33.71±4.64g	103.40±16.60	12.97±1.12	49.19±5.26	0.00265±0.00027
雄性 (♂)	92.72±3.51	21.16±2.38g	107.74±9.72	14.04±1.25	53.65±2.32	0.00288±0.00028
<i>t</i> -value 或 <i>Z</i> -value	$t_{197}=18.01$	$Z=9.0444$	$Z=-0.9158$	$Z=-4.2271$	$Z=-7.1183$	$t_{153}=4.47$
<i>P</i> -value	<0.0001 ***	<0.0001 ***	0.3598	<0.0001 ***	<0.0001 ***	<0.0001 ***

有 44 只雄性大凉螈只测量记录了其头体长和体重数据

2.5 产卵与孵化情况

记录了 28 只雌性大凉螈室内条件下产卵的情况,发现大凉螈一次产出一粒卵,或者稍有粘连的两粒卵,产出的卵大多各自分散落在饲养容器的底部,卵呈椭球形,外被三层卵胶膜,植物极乳黄色,动物极棕黑色。观察到的平均产卵数为(176.11±96.35)枚,同时发现雌性大凉螈产卵量与头体长、体重均并不存在相关关系

(Pearson 相关分析, P -value 分别为 0.8494、0.2698),而与肥满度呈弱的正相关($P=0.0380$, 图 2)。同时发现大凉螈的产卵方式为多次启动,产卵持续 2—4 d。水温(19.9 ± 3.0) $^{\circ}\text{C}$ (16.0 — 26.1°C)条件下,孵化期平均为 15.7 d,室内孵化率最高达 53.75%。同一雌性产出的—批卵粒,从第一枚孵化出幼体到所有卵完成孵化平均历时 4.5 d。幼体孵出时平均全长为 9.74 mm(9.40 — 10.20 mm, $n=16$),具三对羽状外鳃,眼的后下方有一平衡枝,始自背中部的尾背鳍发达。

表 4 野外抱对雄性与非抱对雄性体征参数比较
Table 4 Comparison of the morphological characteristics between amplexant male and unamplexant male *L. taliangensis*

野外抱对与否 Amplexant or not	体征或生理指标 Morphological and physiological characteristics					
	头体长/mm Snout-vent length 12;154	体重/g Weight 12;154	尾长/mm Tail length 12;110	尾高/mm Tail height 12;110	尾长占 全长比例/% Tail proportion 12;110	肥满度 Fulton's condition factor K 12;110
抱对 Amplexant male	93.86 $\pm$ 1.65	22.50 $\pm$ 2.80g	109.35 $\pm$ 7.75	14.74 $\pm$ 1.32	53.75 $\pm$ 1.77	0.00273 $\pm$ 0.00038
非抱对 Unamplexant male	92.64 $\pm$ 3.60	21.05 $\pm$ 2.32g	107.56 $\pm$ 9.92	13.96 $\pm$ 1.22	53.64 $\pm$ 2.38	0.00264 $\pm$ 0.00025
t -value, t' -value 或 Z -value	$t'_{20.462}=2.20$ $t_{164}=2.05$		$Z=0.3826$	$Z=2.0764$	$Z=-0.3095$	$t'_{12.07}=0.79$
P -value	<0.05 *	<0.05 *	0.7020	<0.05 *	0.7569	0.4449

3 讨论

3.1 繁殖季与繁殖迁徙

观察繁殖场下水个体,结合围栏陷阱掉落情况,能够肯定栗子坪自然保护区公益海保护站附近大凉螈种群的繁殖季开始于 4 月底,7 月 23 日最后观察到有雄性大凉螈迁出调查地繁殖场,因此当地大凉螈繁殖季结束应在 7 月下旬。对比费梁等^[21]的记录(5—6 月),本研究的结论将大凉螈繁殖季后延一个月。比较其他近缘物种的繁殖季节我们发现(表 5),大凉螈的繁殖季开始时间晚于除红瘰疣螈(*Tylotriton shanjing*)外的大部分疣螈及棘螈属物种,持续时间较长,这可能与其分布海拔和纬度较高有关。对比来看,棘螈属的琉球棘螈(*Echinotriton andersoni*)^[1]与镇海棘螈(*E. chinhaiensis*)^[30],疣螈属的棕黑疣螈(*T. verrucosus*)^[27]及贵州疣螈(*T. kweichowensis*)^[29],瑶螈属的细痣瑶螈(*Yaotriton asperimus*)、海南瑶螈(*Y. hainanensis*)与文县瑶螈(*Y. wenxianensis*)^[24]繁殖季大都开始于 4 月,其中琉球棘螈更被报导 2 月初即开始繁殖,而大凉螈 5 月开始繁殖迁徙的特点与红瘰疣螈最为相似^[28],繁殖期持续 2 个月则较细痣瑶螈、海南瑶螈、棕黑疣螈及镇海棘螈的 1 个月为长,但较红瘰疣螈及贵州疣螈的 4 个月,琉球棘螈的 5 个月及文县瑶螈的 6 个月为短,这说明大凉螈的繁殖季节具备不同于其他疣螈属、瑶螈属以及棘螈属等近缘属物种的特点。但应注意的是,调查的栗子坪种群分布在海拔 2100 m 左右,而大凉螈这一物种的分布海拔跨度较大(1390—3000 m),要对其繁殖季节做出更准确的结论,应该增加调查所涵盖的地理种群,如文县瑶螈中就曾有过不同地理区域间繁殖季节不相一致的报道,甘肃的文县瑶螈繁殖季为每年 4—9 月^[25],而湖南怀化种群的调查结果则显示为每年的 5—6 月^[26],这可能与两地的海拔差异相关,随着海拔的升高,物候期常常发生延迟^[31],延迟的重要原因可能是海拔高度差异造成的温度效应^[32]。

有尾两栖类的繁殖迁徙活动中常存在性别间差异,一般雄性先于雌性迁入,且在繁殖场中停留时间较雌

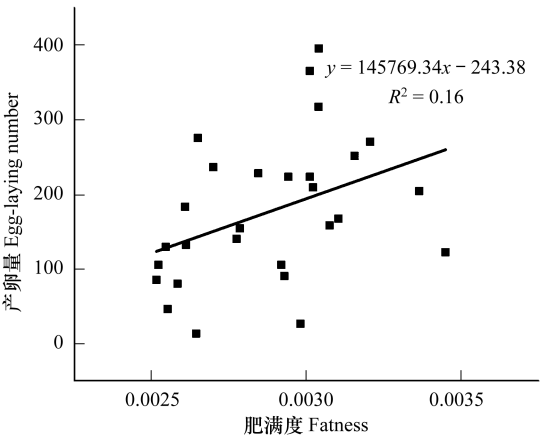


图 2 雌性大凉螈产卵量与其肥满度呈正相关
Fig. 2 The egg-laying number of female *L. taliangensis* is positively correlated with its fatness

性更长^[33-34]。研究发现雄性大凉螈约比雌性提前 10 d 进入繁殖场(雄性 5 月 21 日,雌性 6 月 1 日),而且在场内停留的时间大多在 1 周以上,雌性则会在交配产卵后迅速离开,这也与我们室内观察其产卵历时 2—4 天的情况相一致。由此可见,雄性大凉螈较雌性个体有更大的繁殖场内时间投入。鉴于大凉螈繁殖期求偶场内有效性比明显偏雄的特点,可以肯定雌性个体是雄性繁殖成功的限制性资源,故而不难理解雄性个体更早地迁入繁殖场内的必要性,相反来看,雌性大凉螈在交配对象的选择上并不面临激烈竞争,同时可以进行多次交配^[35],因此不需要提前进入繁殖场,而只在确保迁徙条件达到最适,移动过程中危险因素最小时才启动繁殖迁徙。雌雄不同的迁徙模式,可能是内外环境共同作用的结果,外部温度的上升促进动物的活动,而不同性别动物体内对环境刺激的反应阈值不同,比如雄性的阈值较低,环境的改变更早地达到引起其活动的低限^[36]。对比发现,大凉螈的繁殖迁徙模式与文县瑶螈^[25]较为相似,而与红瘰疣螈^[28]及光滑掌螈^[37]雌雄同时迁入繁殖场的物候特征不同。

表 5 大凉螈与近缘物种繁殖习性比较

Table 5 Comparison of breeding habit of *L. taliangensis* and closely related species

物种名 Species	繁殖季 Breeding season	求偶场所 Mating site	产卵位点 Egg-laying site	分布海拔及纬度 Elevation and latitude of the habitat	文献来源 Reference
大凉螈 <i>Liangshantriton taliangensis</i>	5—7 月	静水池塘或浅水坑	水中	1390—3000 m, N29°	本研究
细痣瑶螈 <i>Yaotriton asperimus</i>	4—5 月	水塘边陆地	水塘边陆地	1320—1400 m, N22°—N25°	[24]
海南瑶螈 <i>Yaotriton hainanensis</i>	4—5 月	水塘边陆地	水塘边陆地	770—950 m, N18°—N20°	[24]
文县瑶螈 <i>Yaotriton wenxianensis</i>	4—9 月	水塘边陆地	水塘边陆地	940 m 左右, N24°—N33°	[25], [26]
棕黑疣螈 <i>Tylotriton verrucosus</i>	4—5 月	静水池塘	水中	1500 m 左右, N25°—N27°	[27]
红瘰疣螈 <i>Tylotriton shanjing</i>	5—8 月	浅水水域或陆地	浅水稻田	1000—2000 m, N21°—N26°	[28]
贵州疣螈 <i>Tylotriton kweichowensis</i>	4—7 月	静水	水底	1400—2400 m, N25°—N27°	[29]
镇海棘螈 <i>Echinotriton chinhaiensis</i>	4 月	陆地	水塘边陆地	100—200 m, N29°	[30]
琉球棘螈 <i>Echinotriton andersoni</i>	2—6 月	陆地	陆地	100—200 m, N24°—N30°	[1]

大凉螈繁殖场内的有效性比随着日期而发生改变(0.10, 0.03, 0.04, 0.05),但历次调查结果均是显著偏雄,这与贵州疣螈^[29]及文县瑶螈^[26]的情况完全一致,而与红瘰疣螈性比始终偏雌的情况相反^[28],产生这一差异的原因可能与求偶和产卵场地选择相关。由表 5 可知,大凉螈与贵州疣螈及文县瑶螈一样,求偶场地与产卵场地并不分离,而红瘰疣螈的求偶活动在栖息地周围的水渠或旱地进行,产卵则在有水的稻田内完成,迁来稻田的红瘰疣螈个体多为雌性,从而导致该物种报道中繁殖期性比偏雌。对雌性个体在求偶交配产卵后迅速离开繁殖场的研究则在上述物种中取得了较一致的结论,红瘰疣螈 40% 的雌性在稻田内停留的时间不会超过 4 d,即产卵结束后便离开水域迁徙回陆地生境生活,目前尚未发现疣螈属或瑶螈属物种雌性具备护卵行为。对雄性在繁殖场停留时间较长的解释一般是尽可能地获取潜在交配机会,大凉螈某些雄性个体在繁殖场逗留的时间能达到三周以上,而非繁殖季营陆栖生活的文县瑶螈雄性个体交配季节在水中滞留时间更长,可达 1—2 月^[25]。

形态大小的差异可能导致繁殖迁徙时间的不同^[38],在许多季节性繁殖的物种中,个体质量的高低与繁殖成功的概率密切联系,身体大小又常常成为衡量个体质量的标准,高质量的雄性极有可能比低质量的雄性提前到达繁殖场从而获得更高的繁殖成功率,或低质量的个体则可能稍晚进入繁殖场从而回避激烈的竞争^[39]。

从三批不同时间段迁入调查地繁殖场的雄性大凉蟾的头体长和体重对比情况来看,时间顺序上最后迁入的一批雄性个体在体重上显著小于先前两批雄性,由此推测大凉蟾中营养状况较差的个体以回避竞争的方式决定进入繁殖场的时机。而在近缘种红瘰疣蟾中,情况则完全相反,体型较小的雄性会提前到达繁殖场,以优先效应保证自身竞争优势^[28]。

3.2 性二型性与雄性竞争

关于大凉蟾雌雄个体的性二型性已有报导^[21];两性差异描述主要集中在繁殖期两性泄殖腔形状上的区别:雄蟾泄殖腔不呈丘状隆起且肛裂较长,雌蟾泄殖腔呈丘状隆起且肛裂较短。另外,雄蟾前肢上臂内侧独有橘红色椭圆形或条带状斑块。本研究通过数据比较发现,除以上两点外,大凉蟾雌雄间差异其实还表现在头体长、体重、尾鳍高、尾长占全长比例及肥满度等体征参数上。其中头体长、体重和肥满度均反映个体体型大小,此三项均为雌性个体占优,主观视觉感受上表现为雌蟾身体较浑圆,而雄蟾较纤长,基本符合所有近缘物种中的已有报道^[40]。一般来说,雌雄两性分配于营养生长和生殖生长的资源和能量存在一定差异,从而导致两性异形。两栖动物体型的性二型性遵循许多变温脊椎动物的模式,即雌性大于雄性,这与雌性繁殖选择压力相关^[41-43]。雌性大凉蟾的肥满度显著大于雄性,且肥满度与雌性产卵数正相关,暗示雌性大凉蟾经受繁殖力选择。而尾鳍更高和尾长占全长比例更大说明了雄性大凉蟾在水中运动能力强于雌性^[44],这与其在静水环境中求偶时从下方抱握并背负雌性泳动的行为相适应^[45-46]。

高度偏雄的有效性比决定了雄性大凉蟾间存在较大的竞争压力,强大的压力将可能导致形态特征上的选择。目前在野外的观察中尚未发现雄性大凉蟾具有攻击或占区行为,但其较雌性更早出现于繁殖场,且求偶时具有多个雄性个体争夺同一雌性的现象。比较野外自然抱对的雄性与非抱对雄性的体征参数发现,野外抱对雄性的头体长、体重跟尾高均显著大于非抱对雄性,说明体型大且运动能力强的雄性具备配偶竞争的优势。考虑到大凉蟾求偶过程中存在雄性腹抱雌性的行为,且抱握过程中雄性背负雌性的同时尚需避开其他同性竞争者^[47],说明雄性求偶需要大量能量投入。大体型个体能够更多或更持久地抱握雌性,而更发达的尾鳍有利于雄性泳动,使其能够更快地对雌性发起抱握,并迅速远离同一繁殖场中的竞争对手,从而获得竞争的优势,此为性选择的结果。

参考文献 (References):

- [1] 费梁, 叶昌媛, 江建平. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社, 2012.
- [2] Fei L, Xie F. *Liangshantriton taliangensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004; e.T59486A11934491. (2004-04-30) [2017-11-01]. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T59486A11934491.en>.
- [3] Frost D R. Amphibian Species of the World 6.0, an Online Reference. Version 6.0 [2017-11-20]. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- [4] 蒋志刚, 江建平, 王跃招, 张鹗, 张雁云, 李立立, 谢锋, 蔡波, 曹亮, 郑光美, 董路, 张正旺, 丁平, 罗振华, 丁长青, 马志军, 汤宋华, 曹文宣, 李春旺, 胡慧建, 马勇, 吴毅, 王应祥, 周开亚, 刘少英, 陈跃英, 李家堂, 冯祚建, 王燕, 王斌, 李成, 宋雪琳, 蔡蕾, 臧春鑫, 曾岩, 孟智斌, 方红霞, 平晓鸽. 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 2016, 24(5): 500-551.
- [5] 郑中华, 谢锋, 费梁, 叶昌媛. 镇海棘蟾和大凉疣蟾精子形态研究//两栖爬行动物学研究(第8辑)——亚洲两栖爬行动物学第四届国际学术会议专辑. 贵州: 贵州科技出版社, 2000: 228-232.
- [6] 刘晓雯, 刘克武, 杨守忠, 刘绍龙, 赵欣平, 闵丽娥, 江琰, 喻东. 大凉疣蟾碱性磷酸酶的分离纯化及部分性质. 中国生物化学与分子生物学报, 2001, 17(1): 135-138.
- [7] 曹玫, 杨玉华, 张义正. 大凉疣蟾脑源性神经营养因子(BDNF)基因的克隆与序列分析. 应用与环境生物学报, 2002, 8(3): 314-316.
- [8] Weisrock D W, Papenfuss T J, Macey J R, Litvinchuk S N, Polymeni R, Ugurtas I H, Zhao E M, Jowkar H, Larson A. A molecular assessment of phylogenetic relationships and lineage accumulation rates within the family Salamandridae (Amphibia, Caudata). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006, 41(2): 368-383.
- [9] 张明旺, 饶定齐, 余国华, 杨君兴. 从线粒体 Cyt b 基因探讨红瘰疣蟾物种地位的有效性. 动物学研究, 2007, 28(4): 430-436.
- [10] Pyron R A, Wiens J J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2011, 61(2): 543-583.
- [11] 刘畅. 镇海棘蟾和大凉疣蟾年龄结构研究[D]. 成都: 中国科学院研究生院, 2009.
- [12] 赵云, 刘绍龙, 张寒珍. 大凉疣蟾的骨骼系统. 四川动物, 2009, 28(4): 561-564.

- [13] 王宁宁, 刘绍龙, 曾麟. 大凉疣螈皮肤的组织学观察. 四川动物, 2011, 30(1): 66-68.
- [14] 李蓓, 邹立扣, 罗燕. 大凉疣螈栖息地现状调查及其保护. 四川动物, 2011, 30(6): 964-966.
- [15] 李蓓, 邹立扣, 王朋, 龙梅, 郭放, 马炳存, 罗燕, 刘晓琳. 大凉疣螈形态学观察及消化、呼吸系统解剖. 四川农业大学学报, 2012, 30(1): 98-102.
- [16] 李蓓, 吴邦元, 彭西, 邹立扣. 成体大凉疣螈肺脏的组织形态学观察. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2012, 37(6): 92-96.
- [17] 李蓓, 史一珺, 龙梅, 罗燕, 彭西, 邹立扣. 成体大凉疣螈肝脏的组织形态学观察. 四川动物, 2013, 32(3): 398-401.
- [18] Jiang Y, Li Z Y, Liu J B, Li Y, Ni Q Y, Yao Y F, Xu H L, Li Y, Zhang M W. The complete mitochondrial genome sequence of *Tylotriton taliangensis* (Amphibia: Caudata). Mitochondrial DNA Part A, 2016, 27(4): 2639-2640.
- [19] 叶昌媛, 费梁, 胡淑琴. 中国珍稀及经济两栖动物. 成都: 四川科学技术出版社, 1993.
- [20] 李成, 李娟, 梁春平, 赵联军, 王大军, 江建平. 王朗自然保护区地栖脊椎动物群落结构和生境类型的关系. 生态学报, 2017, 37(12): 4247-4257.
- [21] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 黄永昭. 中国动物志 两栖纲(上卷)总论 蚓螈目 有尾目. 北京: 科学出版社, 2006.
- [22] 戴强, 戴建洪, 李成, 刘志君, 王跃招. 关于肥满度指数的讨论. 应用与环境生物学报, 2006, 12(5): 715-718.
- [23] Heyer W R, Donnelly M A, McDiarmid R W, Hayek L A C, Foster M S. Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Washington, London: Smithsonian Institution Press, 1994.
- [24] 牟迈. 文县疣螈的繁殖生态学与物种保护研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2008.
- [25] 龚大洁, 牟迈, 李晓鸿, 滕继荣, 张可荣. 文县疣螈繁殖初探. 动物学杂志, 2008, 43(4): 48-55.
- [26] 向孙军. 文县疣螈繁殖习性和胚胎发育的研究[D]. 长沙: 湖南师范大学, 2010.
- [27] Kuzmin S L, Dasgupta R, Smirina É M. Ecology of the Himalayan newt (*Tylotriton verrucosus*) in Darjeeling Himalayas, India. Russian Journal of Herpetology, 1994, 1(1): 69-76.
- [28] 张晓翠. 云南新平哀牢山红瘰疣螈的繁殖迁徙[D]. 昆明: 云南师范大学, 2014.
- [29] 王延斌, 陈永祥, 胡思玉. 贵州疣螈繁殖习性的观察. 四川动物, 1995, 14(3): 126-128.
- [30] 蔡春抹, 费梁. 镇海棘螈 *Echinotriton chinhaiensis* (Chang) 新模描述及其生态习性. 两栖爬行动物学报, 1984, 3(1): 71-78.
- [31] Tryjanowski P, Rybacki M, Sparks T. Changes in the first spawning dates of common frogs and common toads in western Poland in 1978-2002. Annales Zoologici Fennici, 2003, 40(5): 459-464.
- [32] Carroll E A, Sparks T H, Collinson N, Beebee T J C. Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK. Global Change Biology, 2009, 15(2): 467-473.
- [33] Douglas M E. Migration and sexual selection in *Ambystoma jeffersonianum*. Canadian Journal of Zoology, 1979, 57(12): 2303-2310.
- [34] Beneski J T Jr, Zalisko E J, Larsen J H Jr. Demography and migratory patterns of the eastern long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum columbianum*. Copeia, 1986, 1986(2): 398-408.
- [35] 龚宇舟. 大凉疣螈 (*Liangshantriton taliangensis*) 求偶行为及其上臂色斑的生物学意义[D]. 北京: 中国科学院大学, 2017.
- [36] Sexton O J, Phillips C, Bramble J E. The effects of temperature and precipitation on the breeding migration of the spotted salamander (*Ambystoma maculatum*). Copeia, 1990, 1990(3): 781-787.
- [37] Halliday T R. Sperm competition in amphibians//Birkhead T R, Møller A P, eds. Sperm Competition and Sexual Selection. London: Academic Press, 1998: 465-502.
- [38] Lundberg P. The evolution of partial migration in birds. Trends in Ecology & Evolution, 1988, 3(7): 172-175.
- [39] Møller A P. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1994, 35(2): 115-122.
- [40] Sparreboom M. Salamanders of the Old World. Zeist: KNNV Publishing, 2014.
- [41] Salthe S N. Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles. The American Midland Naturalist, 1969, 81(2): 467-490.
- [42] Jenssen T A, Congdon J D, Fischer R U, Estes R, Kling D, Edmands S. Morphological characteristics of the lizard *Anolis carolinensis* from South Carolina. Herpetologica, 1995, 51(4): 401-411.
- [43] Kupfer A. Sexual size dimorphism in amphibians; an overview//Fairbairn D J, Blanckenhorn W U, Székely T, eds. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. New York: Oxford University Press, 2007: 50-59.
- [44] Arendt J. Morphological correlates of sprint swimming speed in five species of spadefoot toad tadpoles; comparison of morphometric methods. Journal of Morphology, 2010, 271(9): 1044-1052.
- [45] Fleck J. Nachzucht von *Tylotriton taliangensis*. Elaphe, 1997, 5: 86.
- [46] Kühnel K D, Fleck J, Kabisch K, Herrmann H J. *Tylotriton taliangensis* Liu. Sauria, Suppl, Berlin, 1999, 21: 453-456.
- [47] Gong Y Z, Shu G C, Huang F, He L Y, Li C, Xie F. Courtship behaviour and male sexual competition of the Taliang crocodile newt, *Liangshantriton taliangensis*. Amphibia-Reptilia, 2018, 39(3): 275-288.