

DOI: 10.20103/j.stxb.202405091042

戴文昱, 吴朝宁, 余博洋, 刘耘志, 王结臣. 两栖类衰退研究进展. 生态学报, 2025, 45(8): 3593-3613.

Dai W Y, Wu Z N, Yu B Y, Liu Y Z, Wang J C. Research progress on the situation and causes of amphibian decline and its implications for conservation. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8): 3593-3613.

两栖类衰退研究进展

戴文昱¹, 吴朝宁¹, 余博洋¹, 刘耘志¹, 王结臣^{1,2,*}

1 南京大学地理与海洋科学学院, 自然资源部国土卫星遥感应用重点实验室, 江苏省地理信息技术重点实验室, 南京 210023

2 江苏省地理信息资源开发与利用协同创新中心, 南京 210023

摘要: 近年来两栖动物在全球范围内面临严重威胁, 是全球生物多样性保护、生物地理研究等领域的重要科学问题。回顾并总结了近年来国内外关于两栖类衰退问题的研究成果, 从态势及成因两方面对两栖动物衰退研究进展进行了综述。全球两栖物种的衰退形势较为严峻, 衰退成因复杂, 对两栖动物衰退成因的认知也在不断发展, 主要因素包括栖息地丧失和改变、气候变化、UV-B 辐射、壶菌病、化学污染、外来物种的引入、过度利用及物种特征因素等。其中, 栖息地丧失是最根本也是最主要的威胁, 气候变化对两栖动物的威胁逐渐上升, 加剧了它们的生存危机。这些因素往往会共同作用于两栖动物, 驱动两栖动物的衰退。结合中国的两栖动物保护现状提出若干保护建议, 包括: (1) 加强中国两栖动物监测网络建设; (2) 优化两栖动物保护的保护区; (3) 加大执法监管力度, 严厉打击危害两栖动物的非法行为。针对两栖类衰退研究存在的发展空间提出, 未来可借助更多新技术, 与地理学、数据科学、人工智能等多学科交叉互动, 持续地开展两栖动物的监测及研究, 以期更好地理解 and 应对这一全球性问题。

关键词: 两栖动物; 衰退态势; 威胁因素; 生物多样性; 栖息地丧失; 气候变化

Research progress on the situation and causes of amphibian decline and its implications for conservation

DAI Wenyu¹, WU Zhaoning¹, YU Boyang¹, LIU Yunzhi¹, WANG Jiechen^{1,2,*}

1 Jiangsu Provincial Key Laboratory of Geographic Information Science and Technology, Key Laboratory for Land Satellite Remote Sensing Applications of Ministry of Natural Resources, School of Geography and Ocean Science, Nanjing University, Nanjing 210023, China

2 Jiangsu Center for Collaborative Innovation in Geographical Information Resource Development and Application, Nanjing 210023, China

Abstract: The serious threats to amphibians globally over recent decades have become critical scientific concerns within the realms of global biodiversity conservation and biogeographic studies. As keystone species and vital indicators of ecosystem health, amphibians play an essential role in regulating pest populations, facilitating nutrient cycling, and maintaining the stability of food chains. The decline in amphibian populations is not only a major biodiversity crisis but also a signal of broader ongoing ecological disruptions, making the conservation of amphibians paramount for preserving ecosystem functioning. The need for effective conservation strategies has reached an unprecedented level of urgency, making it essential to thoroughly understand the current status and underlying causes of amphibian decline in order to devise such strategies. This paper reviews and synthesizes the findings on amphibian population declines of the past few decades, offering a comprehensive view of the advancements in amphibian decline research, focusing on two dimensions: the status and the etiology. Amphibian species worldwide are experiencing a severe decline, attributed to a multitude of complex factors. Our comprehension of these factors is continually expanding. The main factors include habitat loss and modification, climate

基金项目: 国家自然科学基金项目 (42371430)

收稿日期: 2024-05-09; 网络出版日期: 2025-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjiechen@nju.edu.cn

change, UV-B radiation, chytridiomycosis, chemical pollution, the introduction of alien species, over-exploitation and species traits. Among these, habitat loss is identified as the underlying and paramount threat. Furthermore, climate change poses an intensifying threat to amphibians, aggravating their survival challenges. In light of the current status of amphibian conservation in China, several protective recommendations are proposed to mitigate the decline of amphibian populations, including: (1) strengthening the construction of amphibian monitoring networks; (2) optimizing the design of amphibian conservation areas; (3) enhancing law enforcement and supervision to effectively combat illegal activities threatening amphibians. Additionally, there is still significant room for further research in the study of amphibian decline due to the complexity and uncertainty of human activities, climate change, and diseases. Given the existing gaps in research on amphibian decline, the paper proposes future directions, particularly the application of emerging technologies, such as artificial intelligence and remote sensing, to monitor amphibian populations more effectively and identify potential threats in real time. Cross-disciplinary collaboration between fields such as geography, data science, and ecology will be vital for developing innovative strategies that can address the multifaceted challenges facing amphibian conservation. Ongoing and continuous research and monitoring efforts are vital to understanding and mitigating the causes of amphibian decline, ensuring that effective conservation strategies are in place to protect these critical species. These efforts will contribute to better understanding and responding to this global issue.

Key Words: amphibians; the situation of decline; threat factors; biodiversity; habitat loss; climate change

两栖动物是衡量生态功能和环境健康的重要指示种。然而,20 世纪 70 年代以来,两栖动物在全球范围内急剧衰退,近 41% 的物种面临灭绝威胁^[1],目前被认为是世界上最受威胁的脊椎动物。我国改革开放以来短短 40 余年,在社会经济发展取得惊人成就、乡村更美更宜居的同时,很多地区已难觅蛙类等两栖类物种踪迹。据评估,我国两栖类受威胁物种比例达 37.5%,357 种特有种中 42.0% 为受威胁物种^[2]。在“人与自然和谐共生”的中国式现代化进程中,两栖类普遍衰退的态势及成因,正成为契合国家发展需求、科学界亟待探索的新命题,也是全球生物多样性保护、生物地理研究等领域的重要科学问题。

在 1989 年第一届世界两栖爬行动物学大会上,两栖动物数量的快速下降被发现为是一种全球现象^[3]。随后美国国家科学研究委员会(National Research Council, NRC)开展研讨会,针对两栖动物衰退的问题进行系统讨论^[4],自此,两栖类的衰退问题引起了科学界广泛关注和深入研究。2004 年、2022 年开展的两次全球性两栖动物状况评估以及近年来发表的一系列相关文献具有极高的研究价值,为本文提供了丰富的数据基础与资源。本文基于 Web of Science 核心合集数据库和中国科学引文数据库,以 amphibian、decline 等作为主题关键词,时间跨度选择 1990—2023 年,文献类型选择“Article”和“Review”,对数据进行去重后进行手动筛选,共检索 6712 篇文献,绘制并优化文献关键词共现图谱(图 1),构建关键词频次表(表 1),以分析两栖动物衰退研究的热点及趋势。通过关键词共现图谱及频次表可以看出,近年来,研究热点主要集中在壶菌病、无尾目、气候变化、生物多样性保护、农药、生境丧失等方面。本文尝试梳理现有研究,回顾并总结国内外两栖类衰退态势及成因的研究成果,以期在两栖动物衰退相关研究及生物多样性保护行动提供参考。

1 两栖类衰退态势研究

全球生物多样性正在下降,而两栖动物是种群衰退的代表性类群^[5]。与其他脊椎动物相比,两栖动物的数量正以更快的速度下降^[6]。早在 20 世纪 70 年代,部分地区的两栖动物如美国加利福尼亚州约塞米蒂蟾蜍(*Bufo canorus*)^[7]、美国波多黎各离趾蟾属(*Eleutherodactylus*)^[8]已经呈现数量下降趋势。20 世纪 80 年代以来,关于两栖类种群数量下降和物种灭绝的报告增多^[5](图 2),出现了一系列区域性两栖类迅速而神秘的衰退事件。金蟾蜍(*B. periglenes*)是哥斯达黎加云雾森林的特有种,曾大量存在。1987 年 4—5 月,超过 1500 只金蟾蜍被观测到在布里兰特的主要繁殖地进行交配,但一年后仅有一只金蟾蜍在该地被发现^[9],同时附近的

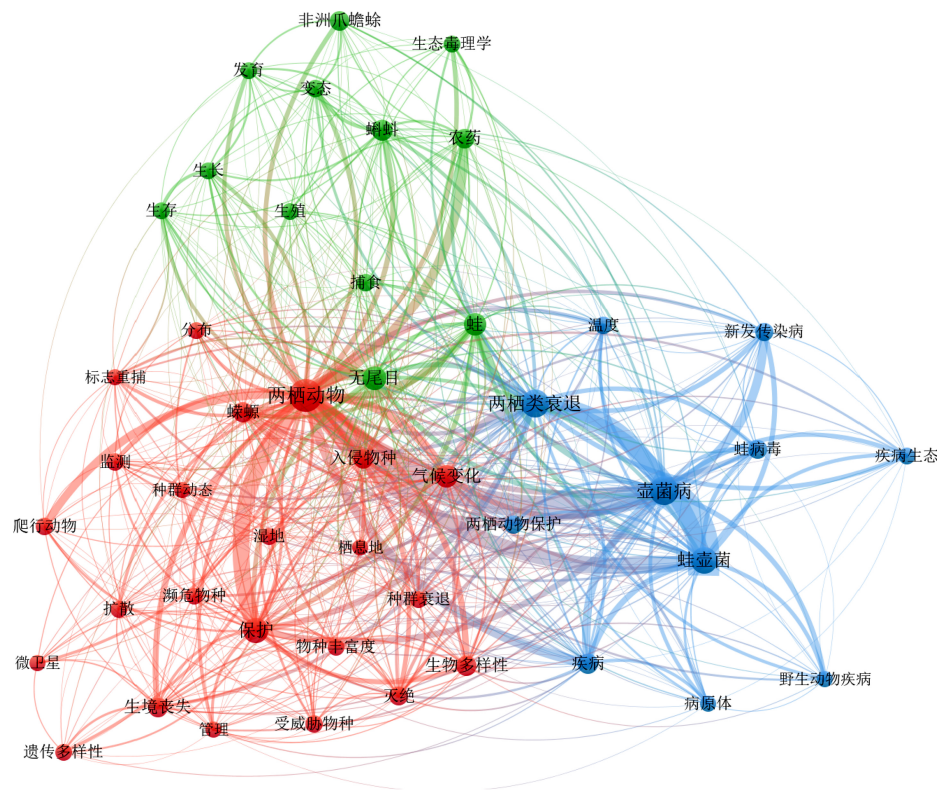


图 1 两栖动物衰退研究的关键词共现图谱

Fig.1 Keywords coexistence network of research on amphibian decline

表 1 两栖动物衰退研究的文献关键词频次(前 20)

Table 1 Keywords frequencies in research on amphibian decline (top 20)

序号 Number	关键词 Keywords	频次 Frequencies	序号 Number	关键词 Keywords	频次 Frequencies
1	两栖动物 Amphibian	1333	11	蝾螈 Salamander	126
2	壶菌病 Chytridiomycosis	661	12	疾病 Disease	117
3	两栖类衰退 Amphibian decline	603	13	非洲爪蟾 Xenopus	114
4	蛙壶菌 Batrachochytrium dendrobatidis	501	14	农药 Pesticide	112
5	保护 Conservation	349	15	生境丧失 Habitat loss	103
6	无尾目 Anuran	276	16	入侵物种 Invasive species	100
7	蛙 Frog	209	17	灭绝 Extinction	93
8	气候变化 Climate change	202	18	蛙病毒 Ranavirus	92
9	蝌蚪 Tadpole	144	19	新发传染病 Emerging infectious disease	78
10	生物多样性 Biodiversity	132	20	两栖动物保护 Amphibian conservation	77

其他两栖物种如丑角蟾蜍(*Atelopus varius*)也存在数量急剧下降的情况。1990—1992 年,金蟾蜍消失在了人们的视野^[9],成为灭绝物种。黑腿蟾蜍(*A. ignescens*)是厄瓜多尔山地森林、安第斯山脉间山谷和草地沙漠的特有蟾蜍物种,曾数量丰富且分布广泛,但 1988 年以后,再未有过该物种的监测记录,有研究证明该物种已经灭绝^[10]。在第一届世界爬行两栖动物学大会上,全球多个地区的两栖动物减少与消失事件被报告,科学界首次关注到两栖动物数量的大幅度减少^[11]。两栖动物数量迅速下降的问题进入公众视野,但其严重性并未被普遍接受。部分动物学家认为观测到的下降可能是由于种群的自然波动^[12]。Pounds^[13]等将概率零模型运用于对哥斯达黎加蒙特维德地区两栖动物群落的分析中,结果不支持该地 1987 年两栖类多物种种群崩溃是

一种可恢复的种群自然极端波动的假设。这一研究是两栖动物数量下降并非随机自然事件的有力证明之一。20 世纪 90 年代以来关于两栖种群数量下降的现象被多次报道。NRC 对两栖动物数量减少的首次系统研讨会报告中记录了新热带地区蛙类和蝾螈物种数量的下降和灭绝^[13-15]等衰退事件^[5]。第三届世界爬行两栖动物学大会使科学界再一次意识到两栖动物衰退现象的广泛与显著,两栖动物灭绝风险是否增加的问题得到重视^[5]。21 世纪初,对全球两栖动物衰退的定量评估^[16]证明两栖动物的数量下降在上世纪 50 年代已经发生,并未恢复且将持续存在。由于对了解两栖动物数量下降及严重程度的迫切需求,世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)发起了第一次全球两栖动物评估(2004 Global Amphibian Assessment, GAA1)^[11]。这项工作收集了 5743 种两栖动物的分布、丰富度、种群趋势、栖息地、威胁等信息,使用 IUCN 红色名录标准确定了每个物种的威胁程度。评估结果^[11]表明,与鸟类或哺乳动物相比,两栖动物受到的威胁更大,数量减少的速度更快,灭绝风险严峻。全球受威胁两栖物种有 1856 种(32.5%),远远超过当时受威胁的鸟类 1211 种(12%)和哺乳物种 1130 种(23%)(图 3)。至少 2468 种(43.2%)两栖动物正在经历某种形式的种群减少。并且有 1294 个两栖物种(22.5%)数据缺失,无法进行评估,因此两栖物种受威胁状况仍是被低估的。GAA1 的发现证实了两栖动物处于深深的困境之中^[17],正面临灭绝危机^[11,18]。

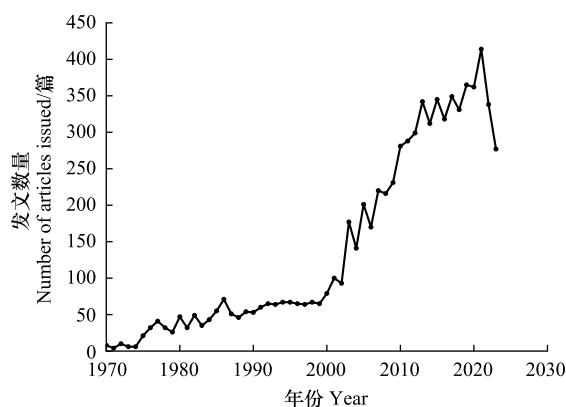


图 2 1970—2023 年两栖类衰退相关文献的数量统计

Fig.2 Statistics on the number of literature on amphibian decline from 1970—2023

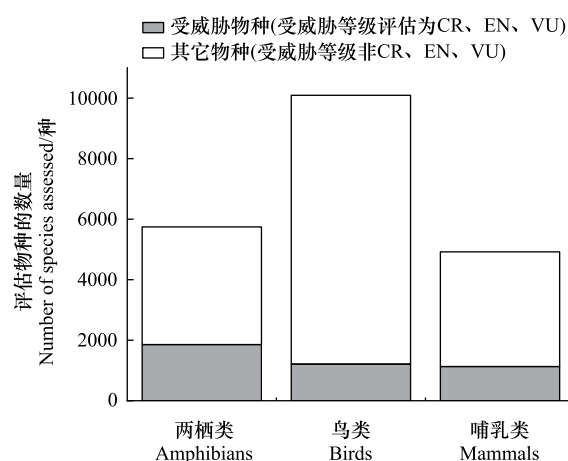


图 3 21 世纪初两栖类(GAA1)、鸟类、哺乳类的受威胁评估情况

Fig.3 Threatened situation of amphibians (GAA1), birds and mammals in the early 21st century

CR:极危;EN:濒危;VU:易危

所有脊椎动物都处于生物多样性的异常快速衰退中^[19],但两栖动物的减少是生物多样性急剧丧失的最前沿^[20]。近年来的研究报告表明两栖动物的生存现状并未好转。生物多样性的丧失是从基因到物种和类群的各层面在一系列时空尺度上运行的进化机制的结果,一个大类群的消失比一个物种的灭绝在进化上的影响作用大得多^[17]。因此,从较大尺度探讨两栖物种的衰退对理解其形势和机制是十分必要的。Miller^[21]指出,两栖动物数量的减少似乎是整个集群范围内的,一个物种的减少不会得到另一个物种的增加的补偿,这意味着由两栖动物服务的整个生态系统功能可能会减少。Grant 等^[22]发现北美两栖动物种群正以平均每年3.79%的速度从集合种群中消失。这一发现表明了两栖类下降在地理上是普遍的,整个集合种群都正面临局部灭绝的威胁,比早先单种群研究中观察到的种群衰退更令人震惊^[23]。两栖物种的生存面临前所未有的严峻形势,它们目前的灭绝速率是背景灭绝率的几百倍^[24]。根据 2017 年 IUCN 红色名录,31.8%的两栖物种濒临灭绝,若考虑因数据不足而无法进行分类的情况,这一数值可能处于 41%—55%^[20]。Daskalova 等^[18]结合丰富度、地理分布、栖息地偏好、分类学、系统发育关系、受威胁等级等信息对地球生命数据库中超过 2000 种脊椎物种的近 10000 个时期数列进行分析,发现两栖动物是唯一出现净减少的类群,而鸟类、哺乳动物和爬行动物则出现净增加。更糟糕的是,种群数量的减少可能会形成“灭绝涡流”,即区域性种群规模的减少通过降低群体内

部和群体之间的遗传多样性,导致等位基因的丢失和杂合子个体频率的降低,小种群容易发生随机的环境和人口事件,这反过来又导致种群规模进一步减少^[17,25]。更高频率的近亲繁殖加强了这种正反馈,其中小种群继续缩小规模并丧失遗传多样性,但灭绝涡流对两栖动物种群来说是否会加速数量减少仍缺乏实证研究的验证^[17]。Gillespie^[26]对两栖类衰退的后续恢复提出较为乐观的见解,认为物种灭绝风险的大幅度降低是可以实现的。其重新评估了 243 种澳洲蛙的保育状态:确定的澳大利亚 45 种受威胁蛙类物种,比 2004 年的评估减少了 10%,但同时被评估为灭绝(EX)和极危(CR)的物种数量有少量增加。由于此次评估范围较小,评估对象缺乏普遍性,且结果未呈现显著的积极倾向,因此 Gillespie 的观点也仅能作为美好的愿景。2022 年第二次全球两栖动物评估(The second Global Amphibian Assessment, GAA2)重新评估了 GAA1 物种的状况,更新后的评估结果^[27]显示,全球范围内两栖动物的状况正在持续恶化:全球 40.7% (2,873) 的两栖动物受到威胁(图 4),被评定为极危(CR)、濒危(EN)、易危(UV),相比之下两栖动物仍然是受威胁最严重的脊椎动物(哺乳动物、鸟类、爬行动物、鲨鱼鳐鱼物种的受威胁比例分别是:26.5%、12.9%、21.4%、37.4%)。

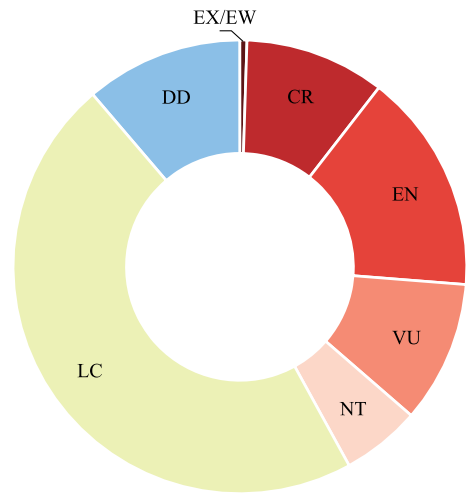


图 4 GAA2 评估的两栖动物受威胁等级
Fig.4 Composition of amphibian threat level assessed by GAA2
EX: 灭绝; EW: 野外灭绝; NT: 近危; LC: 无危; DD: 数据缺乏

2 两栖类衰退成因研究

两栖动物面临着严重的衰退危机,自从两栖类数量下降现象受到关注以来,其成因机制一直是科学界的研究热点。导致两栖动物衰退的原因是复杂的^[28]。两栖动物的生存受到多种非生物和生物因素的影响,包括:栖息地丧失、气候变化、UV-B 辐射增多、新发传染病、化学污染、外来物种引入、过度利用、物种特征因素等^[5,27,29-32]。同时越来越多的研究表明,多种因素的共同作用比单一因素对两栖动物种群的危害更大,可能会加剧衰退^[33]。

2.1 栖息地丧失

在受威胁两栖动物致危因素中,最常见的是栖息地丧失和退化^[27],不少学者认为栖息地丧失是生物多样性丧失的最主要威胁^[17,34],其给两栖动物带来的危害比气候变化对两栖动物的危害更严重^[35-37]。栖息地质量和结构对于两栖动物这种散布能力低的表层栖息物种来说尤其重要^[38],随着栖息地结构和复杂性的降低,两栖动物物种丰富度受影响严重程度逐渐增加^[39]。人类活动如农业开垦、砍伐森林、过度开发、城市化等往往是栖息地丧失和退化的主要原因。木材采伐通过减少林冠覆盖、改变木质碎屑、干扰森林地面土壤等过程影响森林生态系统,其对两栖动物的负面影响是普遍存在的^[40],尤其是对陆生蝶螈^[41]。土地利用类型的改变如用农业、畜牧业、城市用地取代森林、草原等自然生境,会造成栖息地适宜性降低,影响两栖动物的生存。相比于生活在阿根廷湿润草原未开垦土地上的成年蛙类,阿根廷农田上的成年蛙类体质明显出现了下降趋势^[42]。城市景观对两栖动物的威胁可能更为严重。两栖动物是受城市化威胁最严重的陆生脊椎动物类群^[43],过多的人为干扰直接或间接地影响两栖动物生存^[44],既可能直接导致两栖动物的死亡^[45],又可能改变两栖动物行为特征^[46],间接带来亚致死效应。人类主导的景观的一个共同特征是广阔的栖息地片段化^[17]。片段化经常引起基因流动的障碍,增加近亲繁殖,并导致遗传瓶颈^[47],受人类活动影响较大的栖息地的遗传多样性较低^[48]。一项实验发现,由于栖息地破碎,大西洋森林中蛙类繁殖方式的多样性减少^[49]。开放的生境会限制两栖动物的扩散,将森林转化为开放生境会减缓幼年两栖动物在温带森林中的散布速度^[50]。

此外开放生境也可能会因为较高的景观阻力阻碍繁殖个体的迁移和在新生境定居^[51]。

2.2 气候变化

2004—2022 年期间两栖动物受气候变化的消极影响越来越大^[27],气候变化对两栖动物灭绝危机的影响不断加剧。20 世纪近地表温度平均上升 0.5°C,伴随着降水模式的变化和极端天气事件的频率和严重程度的增加^[52]。如果不对温室气体排放进行大幅控制,本世纪全球平均气温将上升 4°C 以上^[53]。大多数两栖动物高度渗透性的皮肤和包含了水生、陆生两个阶段的生活史使其对气候变化非常敏感^[54]。温度和湿度是直接影响两栖动物生物学的两个最重要的气候因素^[55–56]。

2.2.1 湿度和温度

湿度水平会直接影响两栖动物的生存,尤其是繁殖过程。一项基于人工神经网络、分类树分析等的物种分布模拟实验^[57]显示,两栖动物最严重的灭绝预计发生在年降水量最少的地区,日益严重的干旱可能会对许多地区两栖物种的生存构成重大威胁,导致两栖物种衰退和局部灭绝。Ficetola 等人^[58]使用贝叶斯荟萃分析和荟萃回归来量化气候因素对两栖动物物候、丰度、个体特征和表现的影响,发现两栖动物种群规模的负面趋势与干燥状态息息相关(降水对种群规模的影响最大),在几乎所有情况下,种群数量减少都与干旱有关。两栖动物对气候变化的反应程度在空间上不同。纬度对两栖物种丰富度与降水量的响应强烈,生活在潮湿热带地区的物种比温带地区物种对干旱的耐受性更差^[58]。在哥斯达黎加蒙特维尔德高地森林,太平洋海面温度升高造成大气层热隆起,上空的云层高度增加,从而导致森林干季薄雾频率降低,降水量减少,削弱了两栖动物的繁殖力^[59]。这是由于许多热带物种繁殖在水外^[60],更需要依赖高水平的土壤和凋落叶水分来防止卵干燥。

两栖动物是外温动物,它们依靠外界的热量来提高体温并变得活跃^[57],因此受外界温度的影响较大。温度是决定两栖动物物候变化的主要气候因素。物候响应气温变化的程度存在较大的地理差异,高纬度物种比低纬度的物种具有更显著的反应^[58]。对很多两栖物种来说,当气温上升到某一阈值时会开始繁殖^[61],因此全球变暖会导致两栖物种产生早期繁殖的趋势^[62]。研究表明,高纬度地区两栖物种在全球变暖的情况下更容易提前繁殖^[61]。温度在影响物种物候或行为的同时,也可能带来进化后果。墨西哥黑脚蟾蜍(*Spea multiplicata*)的交配叫声会随着美国西南部气候的变化而变化,在美国西南部的大部分地区,黑脚蟾蜍繁殖池塘越来越冷,雄性叫声因此减缓,同时正常温度下的雄性叫声频率增高。温度与两栖动物生存关系的研究是高度异质的,温度的变化既可能加速某些地区两栖动物的衰退,又可能缓冲其他地区的损失^[58]。温暖的冬季气温降低了英国冠蝶螈(*Triturus cristatus*)的存活率^[63],却增加了美国科罗拉多州北方蟾蜍(*B. boreas*)的存活率^[64]。类似地,气候温暖的年份与莱桑池蛙(*Rana lessonae*)和中亚侧褶蛙(*R. ridibundus*)的体型增大相关,而在同一年,它们的杂交后代食用侧褶蛙(*R. esculenta*)的体型减小^[65]。此外,温度升高会改变两栖动物皮肤和肠道中的微生物群落,导致肠道菌群失调,从而降低物种的抵抗力^[66]。对成年红斑蝶螈(*Notophthalmus viridescens*)的一项调查发现,温度的变化会导致物种免疫力偏离最佳水平^[67]。

2.2.2 极端天气

极端天气事件如飓风、洪水、干旱在世界很多地区变得越加频繁和强烈,造成了较严重的生物多样性丧失^[68]。Maxwell^[68]等回顾了 1941—2015 年关于极端事件生态反应的 519 项观测,在针对两栖动物的研究中,负面生态反应报告占 65.4%,气旋事件后两栖动物种群数量大幅下降,并且两栖类也对于干旱事件也很敏感。厄尔尼诺-南方涛动(El Niño-Southern Oscillation, ENSO)现象是指赤道太平洋大部分地区每 2—7 年一次的反常变暖^[55],会影响当地和全球的降雨、温度、洋流和风的模式^[69]。其会带来气候因素的剧烈变化,增大气象因素的变异性,全球厄尔尼诺气候事件通过增加区域温度变异性而导致 *Atelopus* 属大部分物种的衰退^[70]。在全球变暖背景下,异常高温与干旱的极端天气使得森林火灾的发生日趋频繁。超过 500 个物种会受到野火的威胁^[27]。除了灾害发生时造成的物种直接死亡外,野火对两栖物种的遗传多样性也会带来重大影响,包括近亲繁殖的增加和种群规模的减小,在火灾易发环境两栖动物种群可能会越来越容易灭绝^[71]。

全球气候变化主要通过温度和湿度的改变直接作用于两栖动物的存活率、物候期、行为、免疫等方面。气候变化的影响因地而异,且取决于当地气候类型、物种生活史和分类,在北美夏季干旱对温暖干旱地区两栖种群的影响最大,降雪减少对北美东部的影响小于西部,但冬季气温升高和繁殖期间水资源的减少,对两栖物种丰富度的负面影响是普遍存在的^[21]。对于蛙类来说,预计气候变化影响较大的地区是北安第斯山脉和南美洲的亚马逊和塞拉多的部分地区,撒哈拉以南热带非洲的大片地区以及东南亚的一个小地区,对于蝾螈来说,北美洲西部、中美洲北部以及欧洲南部和东南部是预计受气候变化影响最严重的地区^[33]。此外,全球气候变化还会广泛地作用于其它压力因素,如 UV-B 辐射、疾病、生境等,加剧两栖类生存危机。

2.3 UV-B 辐射增强

紫外线对脊椎动物的影响通常是负面的,两栖动物和鱼类是最易感的类群^[72]。紫外线辐射是贯穿两栖动物生命周期的重要环境压力源^[73]。由于平流层臭氧消耗,地球表面 UV-B 辐射季节性增加,由于气溶胶产生增加而导致的云层覆盖减少也增加了紫外线对地球表面的渗透^[74]。

UV-B 辐射可能会造成较高的胚胎死亡率,与两栖动物胚胎对 UV-B 辐射损害的抗性有关。光解酶是一种能修复 UV-B 引起的 DNA 损伤的光复活酶,在一项对美国俄勒冈州 10 种两栖动物的调查中,衰退物种中的光解酶活性(即修复紫外线损伤的能力)远远低于在非衰退物种中的光解酶活性^[29,75]。在田间实验中,具有高光解酶活性的非衰退物种太平洋树蛙(*Hyla regilla*)的胚胎孵化成功率显著高于两种处于衰退状态的低光解酶活性物种卡斯迪林蛙(*R. cascadae*)和美西蟾蜍(*B. boreas*)^[75]。这表明 UV-B 可能会造成较高的胚胎死亡率。1979—1998 年期间,在中美洲和南美洲的 20 个地点,紫外线辐射在两栖动物减少最严重的地区增加最多^[76]。一些物种的胚胎在屏蔽 UV-B 时能存活得更好^[30,75]。水生生境中,UV-B 辐射通常会被水衰减,野外实验证明 UV-B 辐射量随水深增加而减少,在 50 厘米水中培养的胚胎比在 10 厘米水中培养的胚胎受到的 UV-B 辐射少 43.5%^[28]。同时浮游植物群、中等浓度的溶解有机质(Dissolved Organic Matter, DOM)也会减弱 UV-B 辐射的渗透^[72]。因此气候变化引起的产卵地点的水深减少会增加两栖物种暴露于 UV-B 辐射的强度^[28]。

两栖类物种孵化率受 UV-B 辐射影响的种间差异很明显^[77],某些两栖物种胚胎对 UV-B 辐射有害影响具有更强的防御能力^[78]。对来自美国俄勒冈州和华盛顿州的 3 个低海拔两栖物种胚胎和 5 个高海拔两栖物种胚胎进行孵化,发现暴露于 UV-B 的低海拔种群个体的生存率显著低于高海拔种群个体,这表明物种对 UV-B 的敏感性在海拔高度上存在差异^[79],高海拔山区物种似乎对 UV-B 照射的有害影响更具抵抗力^[80]。来自澳大利亚东部的衰退物种绿纹树蛙(*Litoria aurea*)的光解酶活性低于同域分布的非衰退物种啁啾雨滨蛙(*L. dentata*)和佩氏雨滨蛙(*L. peroni*),但在 UV-B 暴露下,3 种蛙的孵化成功率没有显著差异^[81]。欧洲林蛙(*R. temporaria*)的胚胎孵化成功率同样不被 UV-B 辐射暴露所影响^[82]。然而,早期胚胎暴露于 UV-B 辐射可能会在物种生命后期造成生态遗留效应(ecological carryover effects)^[77]。生态遗留效应被广泛定义为包括环境(例如季节)或生物体的生活史(例如成熟和变态)转变的表型的任何延迟效应,有些延迟效应可能在被暴露的生活史阶段不明显或不可见,但以下一个生命阶段对环境或生物挑战的补偿为代价^[83]。胚胎时期暴露于 UV-B 辐射的欧洲林蛙在其幼虫时期更可能发育异常,且变态后比未暴露于 UV-B 的物种幼虫体型小^[82]。Lundsgaard^[84]等将澳洲绿树蛙(*L. caerulea*)的蝌蚪急性暴露于不同的紫外线辐射和剂量的组合中,然后在没有紫外线辐射的情况下将它们饲养至变态,与暴露于中、低辐照度 UV-B 辐射的幼蛙相比,暴露于高辐照度 UV-B 辐射的幼蛙的变态体积更小,状态更差,且体型变化及紫外线辐射诱导的端粒缩短可能会降低生命后期后期的机能,包括繁殖力和交配成功率等^[85—86]。暴露于增加的 UV-B 辐射还可能通过增加癌症或肿瘤的发生频率、损害视网膜和皮肤^[87—88]、改变动物行为^[89]以及免疫抑制降低成年两栖动物的存活率^[29]。UV-B 辐射可以在 DNA 中形成嘧啶二聚体,随后可导致突变,癌症和细胞死亡^[90]。如果细胞死亡没有及时执行,紫外线辐射诱导的 DNA 损伤可能导致突变,从而导致肿瘤和其他畸形^[91]。Lundsgaard 等^[86]认为生态遗留效应是 UV-B 辐射影响两栖动物的关键,导致暴露于紫外线辐射的胚胎更容易在变态后感染疾病。同时 UV-B 辐射

对两栖动物行为的改变会对其产生亚致死效应。一项实验^[89]表明,在 UV-B 辐射暴露一段时间后,蟾蜍(*Bufo*)变态体和蛙(*Rana*)蝌蚪的反捕食反应都显示出减少,更易被捕食者猎杀。免疫抑制方面,UV-B 辐射暴露诱导两栖动物免疫抑制的三种主要机制^[90,92]已被提出:(1)UV-B 辐射诱导的 DNA 损伤和表皮细胞中的氧化应激可以直接触发免疫抑制性细胞因子如白细胞介素-4 和-10 的释放;(2)光保护的能量成本以及 UV-B 辐射诱导的分子损伤的修复和再合成可能减少用于其他重要功能的能量分配,包括免疫^[93];(3)UV-B 辐射可激活应激轴,从而诱导可进行免疫调节作用的糖皮质激素的释放^[94]。不同海拔的成年两栖物种受到紫外线的侵害程度不同,高海拔物种进化出一系列表型适应以抵御紫外线的有害影响。付婷婷等^[95]通过比较高海拔物种高山倭蛙(*Nanorana parkeri*)与低海拔近缘种对紫外线的反应发现,紫外线照射后高山倭蛙皮肤受到的损伤程度明显更小,在强紫外环境下通过抗炎抗氧化、免疫反应、细胞周期调节等多功能协同抵御紫外线。

2.4 壶菌病

目前已知引起两栖类疾病的病原体主要有:细菌、真菌、病毒、原生动物、卵菌和寄生虫^[96]。其中,由真菌病原体壶菌引起的壶菌病给两栖动物种群带来了极大的破坏性影响,是造成世界范围内两栖动物数量减少和灭绝的关键驱动因素之一^[97-98]。

2.4.1 蛙壶菌

蛙壶菌(*Batrachochytrium dendrobatidis*)是真菌 Chytridiomycota 门中的一个物种^[99]。20 世纪 90 年代在澳大利亚昆士兰州和巴拿马山地雨林,大量无尾两栖类患病和死亡,实验发现是壶菌引起了这些动物的表皮变化,并带来了致命疾病,这是对蛙壶菌和壶菌病的首次确定和报道^[100]。在此之前,壶菌从未与任何脊椎动物的发病机制联系在一起^[101]。蛙壶菌游动孢子通过附着或进入两栖动物幼虫角化口器或成年两栖动物皮肤的方式^[102]感染宿主。发育中的游动孢子在宿主细胞内产生细胞内壶状体,在 22°C 下经过 4—5 天的时间发育成成熟的游动孢子囊,并最终杀死宿主细胞^[103]。当大部分表皮被广泛感染,皮肤功能将被破坏^[104],包括角化过度、过度增生、溃疡、坏死^[105],电解质转移将被干扰,最终会导致死亡^[104]。虽然蛙壶菌在培养基中的生长最适温度约为 17—25°C,但是这种真菌也能在低温(7—10°C)下茁壮生长,并且在这种低温下每个游动孢子囊释放更多的游动孢子^[106-107]。Greenspan^[108]研究了温度如何影响感染动力学,证明每天暴露于 29°C 的温度下 4 小时的澳洲绿树蛙(*L. caerulea*)与保持在 18°C 的澳洲绿树蛙相比,感染强度和死亡率显著降低。蛙壶菌的感染对象很广,至少 500 种两栖动物因为感染蛙壶菌而导致死亡^[98],截至 2019 年蛙壶菌已在全球六个地区入侵并造成壶菌病:澳大利亚东部、中美洲半岛、南美洲、美国西部、非洲和欧洲^[3]。不同物种甚至同一物种在不同性别和年龄阶段对蛙壶菌的易感性都存在差异。在无尾目动物中,45%的严重衰退和灭绝发生在新热带的属 *Atelopus*, *Craugastor* 和 *Telmatobius*^[98]。在美国加利福尼亚州和俄勒冈州特有的山麓黄足蛙(*R. boylei*)中,成年雄性比雌性或幼年物种更容易被蛙壶菌感染^[109]。壶菌病带来的风险与环境(宿主的栖息地类型、海拔范围等)、生物特征(体型、免疫防御等)有关。在美洲和澳大利亚潮湿的气候条件下,壶菌病对体型大、行动范围受限的无尾两栖类的影响最大^[98]。蛙壶菌在干燥地区容易死亡,潮湿地区更有利于这种真菌存活生长^[110],因此水生生境下的物种受蛙壶菌影响导致的衰退更为严重^[98]。而大型两栖动物由于成熟时间更长,生殖潜力较低,生育无法抵消壶菌病带来的死亡^[111]。两栖动物的天然粘膜抗体、溶菌酶、皮肤微生物群可以抑制壶菌游动孢子的入侵与定植。与易感个体相比,抗病个体可能具有更有效的组成型防御,如抗菌肽(Antimicrobial peptides, AMPs)和共生细菌,并可能在感染早期形成更有效的先天性免疫应答,同时避免蛙壶菌诱导的适应性应答免疫抑制^[112]。刘宣等^[113]探究了壶菌的全球分布格局及其影响因素,发现蛙壶菌的分布随植被、贸易量及外来两栖动物宿主的分布增加而增加,与年温差呈非线性相关。

2.4.2 蝾螈壶菌

火蝾螈(*Salamandra salamandra*)种群数量在 2010—2013 年间减少了 96%,蝾螈壶菌(*Batrachochytrium salamandrivorans*)——*Batrachochytrium* 属的第二个高致病性真菌种在这次衰退事件中被发现^[105]。蛙壶菌可

以感染两栖所有目(*Anura*, *Urodela* 和 *Gymnophiona*),与它不同的是,蝾螈壶菌的宿主范围较窄,只会感染有尾目(*Urodela*)^[100,114]。蝾螈壶菌的生长最适温度约为 10—15°C^[105],能存活于 5—25°C^[115]。其感染表皮深层,更具侵略性和溃疡性,但通常不会增生^[112]。虽然蛙壶菌和蝾螈壶菌感染会导致致命的皮肤侵蚀,但蝾螈壶菌的发病机制尚未完全明确^[96]。由于蝾螈壶菌与蛙壶菌的近亲关系,因此两种壶菌的毒力和免疫逃避机制被认为可能是相似的^[101]。与蛙壶菌不同,蝾螈壶菌具有非运动性的抗环境孢子,可能会更适应潮湿的环境如土壤^[116]。蝾螈壶菌被认为起源于东亚,私人两栖动物国际贸易可能是蝾螈壶菌被引入欧洲的原因^[117]。不同物种对蝾螈壶菌的感染症状存在很大的差异。实验表明原产于欧洲的有尾目一旦被蝾螈壶菌感染就会死亡,而一些原产于亚洲的有尾目可以在感染蝾螈壶菌后继续存活^[118]。保护免受蛙壶菌感染的免疫防御可能不会限制蝾螈壶菌感染,并且合并感染可能压倒免疫防御^[101]。美国东部蝾螈(*Notophthalmus viridescens*)同时感染蛙壶菌和蝾螈壶菌后,双重感染比单独感染更为致命,并且感染蛙壶菌的个体再次暴露于蝾螈壶菌中会增加他们对蝾螈壶菌的易感性^[119]。

2.5 化学污染物

两栖动物多数幼年时生活于水境,成年后接触陆境,皮肤潮湿,渗透性强,对环境依赖性强且扩散能力弱^[120],因此可以作为非常典型的环境压力指标,对化学污染及其带来的环境变化后果等尤为敏感。由于皮肤可渗透性,许多两栖物种在两个生活史阶段都能吸收污染物并做出反应^[121]。污染对两栖动物的致死或亚致死效应会降低个体适应性并影响种群动态^[122]。塑料污染具有持久性、高稳定性、普遍性,并对生物区系和生态系统功能造成了全面的负面影响^[123]。多种两栖物种体内被检测出含有微塑料^[124]。在野外^[124]和实验室条件下^[125],微塑料都可以被两栖动物吸收。在对产婆蟾(*Alytes obstetricans*)蝌蚪进行的一项微观实验中,随着微塑料浓度的增加,蝌蚪的摄食、生长和个体状况的影响均呈下降趋势,最高浓度(1.8×10^3 个微粒/mL)的微塑料造成了大多数蝌蚪的死亡^[126]。将居维尔泡蟾(*Physalaemus cuvieri*)蝌蚪暴露于聚乙烯微塑料(PE-MPs)中发现,PE 微塑料会在居维尔泡蟾蝌蚪的肝脏中积累,并引起出现肝毒性反应的肝脏和细胞学变化^[127]。农用化学品如各类除草剂、杀虫剂、杀菌剂和肥料等极易干扰两栖动物内分泌、引起代谢障碍或破坏其它关键的生理控制过程,导致两栖动物健康状况下降、生长生殖异常^[121]。阿特拉津、2,4-D、三氯生等会破坏两栖动物的耗能代谢^[128—130],百菌清、2,4-D、氟唑菌酰胺等阻碍两栖动物幼体生长发育^[130—132]。相比于单一农药,混合农药对两栖动物的有害程度更大。实验表明,美国中西部玉米地使用的九种除害剂(四种除草剂、两种杀菌剂和三种杀虫剂)混合物对豹蛙(*R. pipiens*)幼虫生长发育的抑制作用比单独杀虫剂要大得多,其也会损害胸腺,引起免疫抑制和收缩^[133]。重金属也是两栖动物的污染压力源之一。一些研究已经证明六价铬(Cr(VI))的积累在两栖动物中诱导了细胞毒性、生殖毒性和血液毒性^[134—136]。此外,重金属如铜会通过影响两栖动物的游泳速度和距离导致其游泳不稳定,行为改变可能通过增加捕食风险来影响健康^[137]。

2.6 外来物种入侵

外来物种的入侵被确认为世界范围内两栖动物减少和灭绝的主要因素之一^[138—139],对 415 种濒危两栖物种构成威胁^[27]。它们可以直接通过捕食、竞争、杂交、寄生虫和疾病的传播,或间接通过栖息地的改变对本地两栖动物产生有害影响^[5,138,140]。淡水生态系统极易受到入侵以及水生生物具有高扩散能力,是两栖动物易受外来物种影响的原因^[141]。鱼类、牛蛙(*Lithobates catesbeiana*)、美洲克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)是极为常见而典型的外来入侵者。捕食性鱼类的广泛引入使得本地两栖动物越来越多地暴露在捕食者面前,对新型捕食者的不适当反应可能会增加本地两栖动物的死亡率^[142],导致对种群长期动态的重大影响^[29]。牛蛙及其蝌蚪会捕食当地蛙类和蝌蚪^[143],排挤和强占土著两栖动物的栖息地^[144],且是壶菌病的有效携带者^[145],同时牛蛙蝌蚪的庞大体型和贪食行为使其成为淡水系统中占优势的两栖动物竞争者。李义明等^[146]通过评估中国舟山群岛上外来入侵牛蛙对本地蛙类的影响发现,本地蛙类在牛蛙入侵 15 年后仍未适应该物种的入侵,牛蛙入侵地点的本地蛙类密度和丰富度均显著低于舟山群岛上牛蛙未入侵地点的本地蛙类密度和丰富度。在意大利 125 个湿地中,所有两栖类的幼虫丰度与美洲克氏原螯虾皆呈负相关^[147]。除了影响物种存活率和丰

富度,入侵者还可能改变物种适宜性或行为表现^[148]。Pujol-Buxó 等^[149]研究发现,在与克氏原螯虾和霍氏食蚊鱼(*Gambusia holbrooki*)共存不到 30 年之后,本地欧芹蛙(*Pelodytes punctatus*)对入侵性克氏原螯虾表现出形态学反应,并对入侵性霍氏食蚊鱼表现出行为学反应。伊比利亚水蛙(*Pelophylax perezi*)种群在入侵性克氏原螯虾存在的情况下发育出更深的尾部肌肉,这种特征可能有利于更快的游泳和逃离捕食者^[150—151]。Nunes 通过荟萃分析发现成年两栖动物对外来物种表现出更强的回避,并发展出更长的四肢或更庞大的身体^[148]。此外,本地种和外来种的杂交可能造成遗传污染^[152],导致本地类群失去适应性甚至灭绝^[153]。

2.7 过度利用

许多两栖动物因其巨大的食用、药用、观赏、经济价值被人类滥捕滥猎、非法贸易。在亚洲,棘胸蛙、虎纹蛙等蛙类因其肉质紧实、口感鲜美遭到人类过度捕捉,法国等欧盟国家禁止商业捕捞蛙类,但因其对蛙类的食用需求过大,每年从印度尼西亚等东南亚国家进口大量蛙腿,是野生蛙腿的最大进口地。蛙类、蟾蜍等两栖物种常被用作药物。在英国蛙类可作为治疗咳嗽、炎症的药方,在中国蛙类用于治疗心脏病和水肿。蟾蜍药用价值很高,蟾酥、蟾胆、干蟾、蟾头均可入药,具有解毒消肿、通窍止痛等功效^[154]。跨国宠物贸易对罕见的两栖稀有物种构成较大威胁。在跨国宠物贸易市场中,新描述、品种稀有或颜色独特的两栖动物极受欢迎。德国是跨国宠物贸易的进口中心地,2017 年 9 月至 2018 年 9 月就记录了 352 种两栖物种的交易,营销广告常使用突出物种的特征的短语以提高物种的吸引力及价格,如“颜色鲜艳”、“世界罕见”、“毒性最强”等,星云雾蛙(*Theloderma nebulosum*)被描述为“最稀有的青蛙”^[155]。同时,以欧洲火蝾螈(*S. salamandra*)、亚洲火腹蝾螈(*Cynops orientalis*)等壶菌携带者为主要对象的国际贸易也加剧了两栖类壶菌的传播,提高了两栖类的致病率。

宝贵的用处成为两栖类悲剧的来源之一,人类社会对这些物种的过度需求和利用造成了物种数量的下降。从全球范围看,过度利用虽仍是两栖类衰退的驱动因素之一,但其对两栖类的影响正在下降。GAA1 确定过度利用是 1980—2004 年间两栖动物的主要威胁,导致了 31 种物种状况的恶化,但 GAA2 表明在 2004 年至 2022 年间过度利用仅是 4 种物种状况恶化的驱动因素^[27],影响着全球 256 个受威胁两栖物种(9%),主要集中在东亚和东南亚。

2.8 物种特征

除了外部因素,物种特征包括生态和生活史特征也是影响两栖动物衰退和灭绝风险的重要方面。地理分布范围、体型被普遍认为是各类群物种内部灭绝风险的相关因素^[32,156—157]。越来越多的研究表明,地理分布范围是影响两栖动物灭绝风险最主要且最直接的物种特征因素。地理分布范围较小的物种由于对环境具有更高的特异性要求,因此更容易受到外部环境变化的影响,导致死亡率上升^[158];同时小种群的随机种群事件和近亲繁殖也可能会进一步增加灭绝风险^[159]。大体型动物往往具有较低的种群密度和繁殖力,种群崩溃后的恢复潜力较小,且更容易被发现和捕获,可能会面临较大的灭绝危机^[157]。Sodhi 等^[160]使用统计模型分析发现决定两栖动物濒危和衰退风险的最重要因素是两栖动物的地理分布范围,体型较大的物种面临的风险较高,地理范围小、体型大的两栖动物是最容易灭绝的物种。Cooper 等^[161]发现蛙类的灭绝风险主要取决于其地理范围的大小,地理分布范围较小的蛙类受到更大的威胁,而体型和繁殖力通过改变地理范围间接影响灭绝风险。

2.9 各因素间的协同作用

21 世纪以来,关于两栖种群数量下降成因的研究更多关注多因素的相互作用。全球变化研究越发认识到不同驱动因素间相互作用的重要性,因为交互作用可以改变压力源的影响程度^[153,162]。Green 指出新发传染病,紫外辐射,化学污染物,捕食者入侵、栖息地的破坏和气候变化都是两栖动物数量下降的合理原因,但没有一个是相互排斥的,也不倾向于成为单一的潜在原因^[163]。多种因素导致的灭绝可能会比以前的单一因素导致的灭绝更加危害两栖动物的种群数量^[33],也更能解释如今两栖物种的严重衰退形势。Grant^[22]在对两栖动物衰退多驱动因素的第一次综合量化研究^[23]中发现,大陆范围内两栖动物数量下降是由局部驱动的过程

和多个相互作用的压力因素造成的,并没有单一原因。在很大程度上,两栖物种的威胁因素都是被人类活动主导。人类活动贯穿于每个威胁因素中,过度开发、环境污染、国际贸易等人类活动造成持续的栖息地丧失退化、气候变化、疾病传播,由于各因素之间的相互作用,威胁又被不断地加剧。一些研究会把化学污染划分到栖息地丧失的大类中^[27],紫外线划分到气候变化大类^[164]中。气候变化能改变其它威胁因素的动态,具有典型的放大其它威胁的作用,如紫外线辐射^[165]、物种生境和疾病^[33]等。在各国修复臭氧层的补救措施(如通过《蒙特利尔协定书》)下,臭氧层问题慢慢好转,但气候变化会阻碍臭氧层空洞的恢复,增加 UV-B 辐射。2015 年的南极臭氧层空洞被认为是有记录以来最严重的空洞之一,受到 2015 年 4 月卡尔布科(智利)火山喷发类型造成的极冷条件的影响,和平流层气溶胶引起的臭氧消耗增加的影响^[165]。2023 年 9 月 21 日阿根廷南部上空出现自 2015 年以来的最大臭氧空洞,2022 年发生的汤加海底火山喷发和气候变化被认为是其出现的原因^[166]。紫外线辐射也会增加两栖动物宿主对病原体的易感性。实验表明,暴露在高紫外线辐射下的澳洲绿树蛙(*L. caerulea*)具有更高的能量消耗和蛙壶菌感染率^[167]。全球环境温度上升的趋势往往会导致两栖动物更严重的疾病流行^[168]。气候变化也能通过改变物种栖息地影响生物多样性^[169]。Mantyka-Pringle^[162]等发现栖息地丧失和碎片化对物种的负面影响在平均降雨量减少的地区被放大。Yang 等使用模型模拟了气候变化对濒危棘腹蛙(*Quasipaa boulengeri*)栖息地的影响,预测到 2040—2069 和 2070—2099 年度,棘腹蛙的生境将明显减少,预计将有 36%至 71%的栖息地消失^[170]。气候变化与两栖动物疾病的关系同样密切。热失配假说认为,当气候变化使两栖动物宿主偏离最佳温度,两栖动物可能会对传染病更敏感^[171]。在异常温暖条件下,适应寒冷的两栖种群更容易患病,反之亦成立^[86]。泽氏斑蟾(*A. zeteki*)只有在接触蛙壶菌和高温的组合条件下才会出现高病原体负荷率和死亡率,也证实了高温与传染病间的相互作用^[172]。气候变化给两栖类带来的影响也可能被其他因素改变。一项对青藏高原两爬多样性的研究发现,环境异质性较高的区域可以缓解气候变化对物种分布及其遗传多样性的不利影响^[173]。栖息地丧失会加大外来物种的负面影响^[174]。一项实验证明,栖息地丧失促进美国南卡罗莱纳州红火蚁(*Solenopsis invicta*)的入侵,大规模的森林砍伐为其不断蔓延提供途径,加大了当地蝶螈被捕食的压力^[174]。对欧洲两栖爬行动物的荟萃分析^[6]表明,外来物种的负面影响对生活在不适宜生境的物种尤其严重。外来入侵种对蛙壶菌的传播也是对本地两栖物种构成威胁的方式之一。以牛蛙为例,作为蛙壶菌的天然宿主,牛蛙具有蛙壶菌高感染率,并导致了蛙壶菌在本地两栖动物不同群落中的扩散^[175—176]。此外,物种内部特征也会影响外部因素对两栖动物的威胁程度。海拔高、分布范围小且繁殖力低的水生物种更易感染蛙壶菌^[32];地理分布范围小的两栖物种往往更易受到栖息地丧失的影响^[157]。几乎每个威胁因素都会受到其它非生物和生物因素或多或少的的影响,多种因素共同作用于两栖物种。

3 现有研究对中国两栖类物种保护的启示

两栖动物面临着巨大的生存压力,制定实施合理的保护行动计划对减缓两栖类衰退具有重要意义。不同地区的两栖动物的多样性及组成差异显著,其衰退状况及主要威胁也因分类、生物特征、气候环境的不同存在较大差别。中国两栖动物受威胁比例(37.5%)^[2]略低于 GAA2 评估的全球两栖动物受威胁比例(40.7%)^[27],明显低于 2015 年《中国两栖动物红色名录》的评估结果(43.1%)^[177],若忽略评估依据等环节可能导致的差异,该结果可在一定程度说明中国两栖动物衰退情况略优于全球平均水平,并呈现好转迹象,但仍有大量两栖动物遭受着巨大威胁,其生存危机不可忽视。有尾目受威胁水平远高于无尾目,与全球态势一致。357 种两栖动物特有种中有 42.0%为受威胁物种,高于我国两栖类总体受威胁比例^[2]。针对中国两栖动物的受威胁现状,本文提出以下保护建议:

(1) 加强中国两栖动物监测网络建设。监测是评估生物多样性保护进展的有效途径^[178],有助于观测和研究物种和种群下降或灭绝的态势和机制^[179]。2011 年全国两栖动物监测工作“两栖类示范观测项目”启动,监测到中国 30%以上的两栖物种数。2020 年专项网开展了中国首次较大规模的两栖爬行动物无线电跟踪定

位研究,运用环境 DNA、围栏陷阱法、贝叶斯权重估计等技术方法对大鲵 (*Andrias davidianus*)、大凉蟾 (*Liangshantriton taliangensis*)、中华蟾蜍 (*B. gargarizans*)、中国林蛙 (*R. chensinensis*) 等两栖爬行动物进行了长期监测。两栖类监测已取得重要进展,但目前的监测区域和物种数量仍偏少^[180]。因此,仍需从国家层面继续加大对两栖动物监测网络的建设支持,扩大监测样区范围,增加监测对象的数量,促进先进监测技术的研发与应用,实现关键两栖物种种群动态的定时观测与管理。

(2) 优化两栖动物保护的保护区。栖息地丧失是两栖动物多样性减少的主要原因。保护区是保护生物多样性的核心战略,其通过限制人类活动、改变土地用途来促进濒危物种栖息地的恢复^[181]。在气候变化的大背景下保护区对两栖动物保护的重要性上升,从全球看,现有保护区存在很大的保护空缺,超过 70% 的两栖爬行动物没有受到保护区的有效保护,空缺区域包括中国^[182]。然而中国自然保护区网络以保护哺乳动物和鸟类为主,对植物、两栖动物和爬行动物关注不足,保护区内两栖动物的生境覆盖率较小^[183]。中国两栖动物主要集中在南方,可考虑在南部地区新建保护区或扩大已有保护区,覆盖两栖动物的大部分重要栖息地,加强湿地保护,有效维护两栖类栖息地的完整性和生态功能,以重点保护两栖动物多样性为主要目的。

(3) 加大执法监管力度,严厉打击危害两栖动物的非法行为。捕捉利用位列中国受威胁两栖动物致危因子的第二位。中国受威胁两栖类物种被人类利用的比例远高于全球受威胁两栖类被利用的比例^[177,184]。中国两栖动物的过度利用往往以食用、药用、观赏为主要目的。大鲵别名娃娃鱼,是中国古老的特有种,由于其体大肉鲜被人为滥捕出售至养殖场,加之栖息地丧失,数量骤减,已成为极危物种,陷入野外稀少、养殖场却大量囤积的保护悖论^[185]。蟾酥、林蛙油等两栖制品,具有较高的药用价值,相应物种因此受到人类大量捕杀售卖。此外,一些两栖物种如滇南疣蟾 (*Tylototriton yangi*) 由于色彩鲜艳,观赏价值高,常流通于宠物贸易中。因此建议加大对滥捕滥猎野生两栖动物的行为的执法力度和处罚力度,建立健全并严格落实两栖动物保护政策体系,禁止保护区内一切以商业为目的的养殖行为,重视养殖市场的管理^[185],并面向社会群众进行《中华人民共和国野生动物保护法》等法律法规的法治宣传、科普教育,提高社会公众保护两栖动物的意识水平,打击破坏环境、非法捕猎和交易、非法引进入侵物种、随意放生外来入侵物种等行为,加强外来入侵物种的监测和防控。

4 讨论及展望

两栖类衰退已成为共识,是生物多样性研究领域关注的重要问题。近年来对两栖动物衰退的国际视角在一定程度上已经有了变化更新和发展。随着中国生物多样性红色名录、GAA2 等国家和国际层面权威评估的进行,两栖类衰退研究取得了最新的进展。一系列的研究及评估报告^[17-18,22]都表明,全球两栖物种的衰退形势较为严峻,前景不易改善,态势不容乐观。两栖动物严峻的衰退现状是多种非生物和生物因素、外部和内部因素共同作用的结果,探讨单一因素的影响有助于突出不同要素各自的作用机制,厘清各要素本身对两栖动物的威胁,但对于两栖动物现实面临的威胁而言,可能是过于简单化和理论化的,两栖动物在其实际生存空间中的衰退成因机制是复杂的,往往会受到多要素的共同驱动。

回顾两栖衰退研究趋势,两栖动物的衰退问题并未在发现伊始受到广泛重视。两栖动物的衰退问题在 20 世纪 70 年代已被观测到^[7-8],实际可能更早^[16]。20 世纪 90 年代科学界意识到这是一种全球现象,但部分学者认为两栖动物数量的减少属于一种可恢复的自然波动^[12],其严重性受到怀疑。概率零模型分析^[13]结果的支持及两栖动物数量下降层出不穷的案例逐渐使得该现象的严峻性被普遍承认与接受。对单物种的众多小尺度研究推动着大尺度研究的出现,之后的数次全球两栖动物大尺度评估的结果几乎都证明,两栖动物的灭绝危机在加剧,衰退情况在恶化。探索两栖动物衰退的成因对两栖动物现状的理解和保护措施的制定具有重大意义,一直是该领域的研究热点。随着研究深入,各种观点、假说或共存或更迭,近些年对衰退成因的主流认知在不断变化发展。

对最主要威胁的争议主要集中在栖息地丧失、气候变化这两大因素。气候变化将对生物多样性产生越来越

越大的影响^[6]。预计未来气候变化带来的灭绝风险会随着全球变暖而加速,尤其对两栖动物^[186]。公众对气候变化的威胁越发关注。Tim Caro 等^[34]发现,在过去几十年有关生物多样性丧失人为驱动因素的论文中,气候变化主题的发文量稳步上升,且是各因素论文中比例最高的。GAA2 评估显示,2004 年以来 39% 的两栖物种状况恶化是由于气候变化,其次是栖息地丧失(37%),并且气候变化的真正影响可能仍被低估^[27]。然而,有学者认为将生物多样性面临的问题主要归结为气候变化是片面且短视的,会导致忽略更重要的传统因素如栖息地破坏和过度开采^[34]。栖息地丧失通常被描述为威胁最大数量的两栖动物的因素^[187]。面临灭绝风险最大的两栖动物可能是由于人类活动而经历生境快速转变的种群数量较少的两栖物种^[35]。《Amphibian Population Declines: 30 Years of Progress in Confronting a Complex Problem》研讨会指出,只有栖息地改变能对两栖动物造成真正的全球性威胁。这一观点认为污染、物种入侵、疾病、气候变化的协同作用最终由栖息地的退化造成两栖种群数量的减少^[37]。GAA1 确定 1980—2004 年栖息地丧失和过度开发是两栖动物主要威胁^[27]。根据 GAA2,2004—2022 年栖息地丧失是最常见的威胁,影响着 93% 的受威胁两栖物种,气候变化是增加灭绝风险的主要驱动因素。综上,本文倾向于认为两栖动物的衰退因素几乎都由人类活动主导,栖息地丧失仍是两栖动物数量下降最根本也是最主要的原因,但气候变化带来的负面影响在不断上升,大大加剧了两栖动物的生存危机,不容小觑。

蝾螈壶菌是新发现的真菌病原体。很长一段时间内,蛙壶菌被认为是感染两栖动物并致其数量下降的 *Batrachochytrium* 属的唯一壶菌,直至 2013 年其同属蝾螈壶菌被报道。蝾螈壶菌的宿主范围不如蛙壶菌广泛,但对蝾螈有很大的负面影响,成为了公众认知的两栖类灭绝情况恶化的另一个威胁。虽然蝾螈壶菌近年来才被发现,但通过贝叶斯估计,蝾螈壶菌早在晚白垩世或古近纪早期就已从蛙壶菌中分化^[118]。亚洲被认为是蝾螈壶菌的起源地,是过去 3000 万年蝾螈壶菌的储库,Martel 在超过 150 年的亚洲剑尾蝾螈 (*C. ensicauda*) 的博物馆样本中检测到了蝾螈壶菌^[118]。由于蝾螈壶菌被发现地较晚,其部分方面尚未被彻底研究透彻。美国东部蝾螈 (*N. viridescens*) 同时感染蛙壶菌和蝾螈壶菌比单独感染更为致命,并且感染过蛙壶菌的蝾螈更容易感染蝾螈壶菌^[119],这说明蝾螈壶菌的免疫防御不同于蛙壶菌。但科学界对蝾螈壶菌具体的免疫防御机制仍知之甚少,对蛙壶菌和蝾螈壶菌共同感染的影响研究较为缺乏,蝾螈壶菌的发病机制和免疫防御还需要进一步探索。

经过几十年的研究,对两栖动物衰退成因的研究逐渐成熟,然而由于不断改变的全球环境、日益严重的人类干扰、新威胁的发现,两栖类衰退研究仍存在着较大的发展空间。各因素间存在相互作用毋庸置疑,但因素之间具体而复杂的交互作用机制及其量化分析还存在空缺。增强决策树、神经网络等机器学习、深度学习模型在处理高维非线性时空过程方面具有优势,现如今被逐渐纳入生态学建模、模拟体系中^[188]。使用两栖动物多样性分布、物种习性、物种栖息地特征、基因组测序数据、历史及未来情景气候、土地覆盖及利用等多时态多源时空数据,通过联合物种分布模型、地理加权回归模型、地理探测器、贝叶斯模型、图神经网络等大数据驱动的技术方法,模拟两栖动物衰退的时空过程,分析交互因素之间的协同作用机制,对于研究两栖类衰退及其保护是极其必要的。此外,“灭绝涡流”的实证监测、蝾螈壶菌的发病机制和免疫防御^[101]、影响蝾螈对壶菌易感性的因素^[189]、各类假说如气候相关流行病假说、热不匹配假说等方面仍需要被进一步深入探讨。未来还需持续地进行两栖动物的监测工作,关注两栖动物最新的种群趋势,同时尝试采用更多新技术,借助遗传学基因组^[190]、生物声学^[191]、GIS (Geographic Information Science, GIS)、遥感、统计模型、机器学习算法等技术工具,与地理学、数据科学、人工智能、化学、历史学等多学科交叉互动,开展两栖物种热点地区和优先保护区的识别^[192—193]、两栖类衰退因素的影响机理和多因素的协同作用分析等工作,以更综合全面的视角剖析两栖类衰退问题,做好两栖类保护工作。

参考文献 (References):

- [1] Ceballos G, Ehrlich P R, Raven P H. Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(24): 13596-13602.

- [2] 生态环境部,中国科学院. 中国生物多样性红色名录——脊椎动物卷(2020). 北京:生态环境部办公厅,2023.
- [3] Fisher M C, Garner T W J. Chytrid fungi and global amphibian declines. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(6): 332-343.
- [4] Wake D B. Declining amphibian populations. *Science*, 1991, 253(5022): 860.
- [5] Collins J P, Storfer A. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*, 2003, 9(2): 89-98.
- [6] Falaschi M, Manenti R, Thuiller W, Ficetola G F. Continental-scale determinants of population trends in European amphibians and reptiles. *Global Change Biology*, 2019, 25(10): 3504-3515.
- [7] Sherman C K, Morton M L. Population declines of Yosemite toads in the eastern Sierra-Nevada of California *Journal of Herpetology*, 1993, 27(2): 186-198.
- [8] Burrowes P A, Joglar R L, Green D E. Potential causes for amphibian declines in Puerto Rico. *Herpetologica*, 2004, 60(2): 141-154.
- [9] Pounds J A, Crump M L. Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology*, 1994, 8(1): 72-85.
- [10] Ron S R, Duellman W E, Coloma L A, Bustamante M R. Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (*Anura: bufonidae*) in the *Andes* of Ecuador. *Journal of Herpetology*, 2003, 37(1): 116-126.
- [11] Stuart S N, Chanson J S, Cox N A, Young B E, Rodrigues A S L, Fischman D L, Waller R W. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 2004, 306(5702): 1783-1786.
- [12] Pechmann J H K, Wilbur H M. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica*, 1994, 50(1): 65-84.
- [13] Pounds J A, Fogden M P L, Savage J M, Gorman G C. Tests of null models for amphibian declines on a tropical mountain. *Conservation Biology*, 1997, 11(6): 1307-1322.
- [14] Lips K R. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*, 1998, 12(1): 106-117.
- [15] Lips K R. Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western *Panama*. *Conservation Biology*, 1999, 13(1): 117-125.
- [16] Houlahan J E, Findlay C S, Schmidt B R, Meyer A H, Kuzmin S L. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 2000, 404(6779): 752-755.
- [17] Catenazzi A. State of the world's amphibians. *Annual Review of Environment and Resources*, 2015, 40: 91-119.
- [18] Daskalova G N, Myers-Smith I H, Godlee J L. Rare and common vertebrates span a wide spectrum of population trends. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 4394.
- [19] Ceballos G, Ehrlich P R, Barnosky A D, García A, Pringle R M, Palmer T M. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 2015, 1(5): e1400253.
- [20] Silla A J, Byrne P G. The role of reproductive technologies in amphibian conservation breeding programs. *Annual Review of Animal Biosciences*, 2019, 7: 499-519.
- [21] Miller D A W, Grant E H C, Muths E, Amburgey S M, Adams M J, Joseph M B, Waddle J H, Johnson P T J, Ryan M E, Schmidt B R, Calhoun D L, Davis C L, Fisher R N, Green D M, Hossack B R, Rittenhouse T A G, Walls S C, Bailey L L, Cruickshank S S, Fellers G M, Gorman T A, Haas C A, Hughson W, Pilliod D S, Price S J, Ray A M, Sadinski W, Saenz D, Barichivich W J, Brand A, Brehme C S, Dagit R, Delaney K S, Glorioso B M, Kats L B, Kleeman P M, Pearl C A, Rochester C J, Riley S P D, Roth M, Sigafus B H. Quantifying climate sensitivity and climate-driven change in North American amphibian communities. *Nature Communications*, 2018, 9: 3926.
- [22] Campbell Grant E H, Miller D A W, Schmidt B R, Adams M J, Amburgey S M, Chambert T, Cruickshank S S, Fisher R N, Green D M, Hossack B R, Johnson P T J, Joseph M B, Rittenhouse T A G, Ryan M E, Waddle J H, Walls S C, Bailey L L, Fellers G M, Gorman T A, Ray A M, Pilliod D S, Price S J, Saenz D, Sadinski W, Muths E. Quantitative evidence for the effects of multiple drivers on continental-scale amphibian declines. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25625.
- [23] Campbell Grant E H, Miller D A W, Muths E. A synthesis of evidence of drivers of amphibian declines. *Herpetologica*, 2020, 76(2): 101.
- [24] McCallum M L. Amphibian decline or extinction? current declines dwarf background extinction rate. *Journal of Herpetology*, 2007, 41(3): 483-491.
- [25] Fagan W F, Holmes E E. Quantifying the extinction *Vortex*. *Ecology Letters*, 2006, 9(1): 51-60.
- [26] Gillespie G R, Roberts J D, Hunter D, Hoskin C J, Alford R A, Heard G W, Hines H, Lemckert F, Newell D, Scheele B C. Status and priority conservation actions for Australian frog species. *Biological Conservation*, 2020, 247: 108543.
- [27] Luedtke J A, Chanson J, Neam K, Hobin L, Maciel A O, Catenazzi A, Borzée A, Hamidy A, Aowphol A, Jean A, Sosa-Bartuano Á, Ansel F G, de Silva A, Fouquet A, Angulo A, Kidov A A, Saravia A M, Diesmos A C, Tominaga A, Shrestha B, Gratwicke B, Tjaturadi B, Martínez Rivera C C, Vásquez Almázn C R, Señaris C, Chandramouli S R, Strüßmann C, Fernández C F C, Azat C, Hoskin C J, Hilton-Taylor C, Whyte D L, Gower D J, Olson D H, Cisneros-Heredia D F, Santana D J, Nagombi E, Najafi-Majd E, Quah E S H, Bolaños F, Xie F, Brusquetti F, Álvarez F S, Andreone F, Glaw F, Castañeda F E, Kraus F, Parra-Olea G, Chaves G, Medina-Rangel G F, González-Durán G, Ortega-Andrade H M, Machado I F, Das I, Dias I

- R, Urbina-Cardona J N, Crnobrnja-Isailović J, Yang J H, Jiang J P, Wangyal J T, Rowley J J L, Measey J, Vasudevan K, Chan K O, Gururaja K V, Ovaska K, Warr L C, Canseco-Márquez L, Toledo L F, Díaz L M, Meegaskumbura M, Acevedo M E, Napoli M F, Ponce M A, Vaira M, Lampo M, Yáñez-Muñoz M H, Scherz M D, Rödel M O, Matsui M, Fildor M, Kusirini M D, Ahmed M F, Rais M, Kouamé N G, García N, Gonwouo N L, Burrowes P A, Imbun P Y, Wagner P, Kok P J R, Joglar R L, Auguste R J, Brandão R A, Ibáñez R, von May R, Hedges S B, Biju S D, Ganesh S R, Wren S, Das S, Flechas S V, Ashpole S L, Robleto-Hernández S J, Loader S P, Incháustegui S J, Garg S, Phimmachak S, Richards S J, Slimani T, Osborne-Naikatini T, Abreu-Jardim T P F, Condez T H, De Carvalho T R, Cutajar T P, Pierson T W, Nguyen T Q, Kaya U, Yuan Z Y, Long B, Langhammer P, Stuart S N. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. *Nature*, 2023, 622(7982): 308-314.
- [28] Kiesecker J M, Blaustein A R, Belden L K. Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 2001, 410(6829): 681-684.
- [29] Alford R A, Richards S J. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1999, 30: 133-165.
- [30] Beebee T J C, Griffiths R A. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 2005, 125(3): 271-285.
- [31] 于业辉, 张守纯, 赵玉军, 石娇, 于立辉, 吕秋凤. 壶菌病与两栖动物的种群衰退. *动物学杂志*, 2006, 41(3): 118-122.
- [32] Bielby J, Cooper N, Cunningham A A, Garner T W J, Purvis A. Predicting susceptibility to future declines in the world's frogs. *Conservation Letters*, 2008, 1(2): 82-90.
- [33] Hof C, Araújo M B, Jetz W, Rahbek C. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. *Nature*, 2011, 480(7378): 516-519.
- [34] Caro T, Rowe Z, Berger J, Wholey P, Dobson A. An inconvenient misconception: Climate change is not the principal driver of biodiversity loss. *Conservation Letters*, 2022, 15(3): e12868.
- [35] Wake D B, Vredenburg V T. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(supplement_1): 11466-11473.
- [36] Maxwell S L, Fuller R A, Brooks T M, Watson J E M. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 2016, 536(7615): 143-145.
- [37] Green D M, Lannoo M J, Lesbarrères D, Muths E. Amphibian population declines: 30 years of progress in confronting a complex problem. *Herpetologica*, 2020, 76(2): 97.
- [38] Arntzen J W, Abrahams C, Meilink W R M, Iosif R, Zuiderwijk A. Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38-year period. *Biodiversity and Conservation*, 2017, 26(6): 1411-1430.
- [39] Gardner T A, Barlow J, Peres C A. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 2007, 138(1/2): 166-179.
- [40] Semlitsch R D, Todd B D, Blomquist S M, Calhoun A J K, Gibbons J W, Gibbs J P, Graeter G J, Harper E B, Hocking D J, Hunter M L Jr, Patrick D A, Rittenhouse T A G, Rothermel B B. Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. *BioScience*, 2009, 59(10): 853-862.
- [41] Tilghman J M, Ramee S W, Marsh D M. Meta-analysis of the effects of canopy removal on terrestrial salamander populations in North America. *Biological Conservation*, 2012, 152: 1-9.
- [42] Brodeur J C, Suarez R P, Natale G S, Ronco A E, Elena Zaccagnini M. Reduced body condition and enzymatic alterations in frogs inhabiting intensive crop production areas. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74(5): 1370-1380.
- [43] 董廷玮, 黄美玲, 韦旭, 马硕, 岳衢, 刘文丽, 郑佳鑫, 王刚, 马蕊, 丁由中, 薄顺奇, 王正襄. 上海地区金线侧褶蛙种群的潜在空间分布格局及其景观连通性. *生物多样性*, 2023, 31(8): 45-55.
- [44] 江艺欣, 时莹莹, 高朔, 王苏益. 人为噪音、夜间人造光和路杀对两栖动物的影响. *生物多样性*, 2023, 31(3): 216-228.
- [45] Beebee T J C. Effects of road mortality and mitigation measures on amphibian populations. *Conservation Biology*, 2013, 27(4): 657-668.
- [46] Rubbo M J, Kiesecker J M. Amphibian breeding distribution in an urbanized landscape. *Conservation Biology*, 2005, 19(2): 504-511.
- [47] Andersen L W, Fog K, Damgaard C. Habitat fragmentation causes bottlenecks and inbreeding in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceedings Biological Sciences*, 2004, 271(1545): 1293-1302.
- [48] Miraldo A, Li S, Borregaard M K, Flórez-Rodríguez A, Gopalakrishnan S, Rizvanovic M, Wang Z H, Rahbek C, Marske K A, Nogués-Bravo D. An Anthropocene map of genetic diversity. *Science*, 2016, 353(6307): 1532-1535.
- [49] Almeida-Gomes M, Rocha C F D. Habitat loss reduces the diversity of frog reproductive modes in an Atlantic forest fragmented landscape. *Biotropica*, 2015, 47(1): 113-118.
- [50] Rothermel B B, Semlitsch R D. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. *Conservation Biology*, 2002, 16(5): 1324-1332.
- [51] Nowakowski A J, DeWoody J A, Fagan M E, Willoughby J R, Donnelly M A. Mechanistic insights into landscape genetic structure of two tropical amphibians using field-derived resistance surfaces. *Molecular Ecology*, 2015, 24(3): 580-595.
- [52] Easterling D R, Karl T R, Gallo K P, Robinson D A, Trenberth K E, Dai A G. Observed climate variability and change of relevance to the biosphere.

- Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2000, 105 (D15) : 20101-20114.
- [53] Collins M, Knutti R, Arblaster J, Dufresne J, Fichetef T, Friedlingstein P, Gao X J, Gutowski W J, Johns T, Krinner G, Shongwe M, Tebaldi C, Weaver A J, Wehner M. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility.//Stocker T F, Qin D H, Plattner G K, Tignor M M B, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M eds. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Cambridge and New York: Cambridge University Press, 2013: 1029-1136.
- [54] Winter M, Fiedler W, Hochachka W M, Koehncke A, Shai M R, De la Riva I. Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: a systematic review. Royal Society Open Science, 2016, 3(9) : 160158.
- [55] Carey C, Alexander M A. Climate change and amphibian declines: is there a link? Diversity and Distributions, 2003, 9(2) : 111-121.
- [56] 刘高慧, 饶定齐, 史娜娜, 付刚, 高晓奇, 肖能文. 澜沧县两栖动物多样性及海拔分布格局. 生态学报, 2022, 42(7) : 2593-2604.
- [57] Araújo M B, Thuiller W, Pearson R G. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. Journal of Biogeography, 2006, 33(10) : 1712-1728.
- [58] Ficetola G F, Maiorano L. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. Oecologia, 2016, 181(3) : 683-693.
- [59] Pounds J A, Fogden M P L, Campbell J H. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature, 1999, 398: 611-615.
- [60] Gomez-Mestre I, Pyron R A, Wiens J J. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. Evolution; International Journal of Organic Evolution, 2012, 66(12) : 3687-3700.
- [61] While G M, Uller T. Quo vadis *Amphibia*? Global warming and breeding phenology in frogs, toads and salamanders. Ecography, 2014, 37(10) : 921-929.
- [62] Blaustein A R, Belden L K, Olson D H, Green D M, Root T L, Kiesecker J M. Amphibian breeding and climate Change Reproducción de anfibios y cambio climático. Conservation Biology, 2001, 15(6) : 1804-1809.
- [63] Griffiths R A, Sewell D, McCrea R S. Dynamics of a declining amphibian metapopulation: survival, dispersal and the impact of climate. Biological Conservation, 2010, 143(2) : 485-491.
- [64] Scherer R D, Muths E, Lambert B A. Effects of weather on survival in populations of boreal toads in Colorado. Journal of Herpetology, 2008, 42(3) : 508-517.
- [65] 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.
- [66] Rollins-Smith L A, Le Sage E H. Heat stress and amphibian immunity in a time of climate change. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2023, 378(1882) : 20220132.
- [67] Raffel T R, Rohr J R, Kiesecker J M, Hudson P J. Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions. Functional Ecology, 2006, 20(5) : 819-828.
- [68] Maxwell S L, Butt N, Maron M, McAlpine C A, Chapman S, Ullmann A, Segan D B, Watson J E M. Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. Diversity and Distributions, 2019, 25(4) : 613-625.
- [69] Trenberth K E. The definition of El Nino. Bulletin of the American Meteorological Society, 1997, 78(12) : 2771-2777.
- [70] Rohr J R, Raffel T R. Linking global climate and temperature variability to widespread amphibian declines putatively caused by disease. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(18) : 8269-8274.
- [71] Potvin D A, Parris K M, Smith Date K L, Keely C C, Bray R D, Hale J, Hunjan S, Austin J J, Melville J. Genetic erosion and escalating extinction risk in frogs with increasing wildfire frequency. Journal of Applied Ecology, 2017, 54(3) : 945-954.
- [72] Downie A T, Wu N C, Cramp R L, Franklin C E. Sublethal consequences of ultraviolet radiation exposure on vertebrates: synthesis through meta-analysis. Global Change Biology, 2023, 29(23) : 6620-6634.
- [73] Bancroft B A, Baker N J, Blaustein A R. A meta-analysis of the effects of ultraviolet B radiation and its synergistic interactions with pH, contaminants, and disease on amphibian survival. Conservation Biology, 2008, 22(4) : 987-996.
- [74] Barnes P W, Robson T M, Zepp R G, Bornman J F, Jansen M A K, Ossola R, Wang Q W, Robinson S A, Foereid B, Klekociuk A R, Martinez-Abaigar J, Hou W C, MacKenzie R, Paul N D. Interactive effects of changes in UV radiation and climate on terrestrial ecosystems, biogeochemical cycles, and feedbacks to the climate system. Photochemical & Photobiological Sciences, 2023, 22(5) : 1049-1091.
- [75] Blaustein A R, Hoffman P D, Hokit D G, Kiesecker J M, Walls S C, Hays J B. UV repair and resistance to solar UV-B in amphibian eggs: a link to population declines? Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1994, 91(5) : 1791-1795.
- [76] Middleton E M, Herman J R, Celarier E A, Wilkinson J W, Carey C, Rusin R J. Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibian declines in central and south America. Conservation Biology, 2001, 15(4) : 914-929.
- [77] Blaustein A R, Belden L K. Amphibian defenses against ultraviolet-B radiation. Evolution & Development, 2003, 5(1) : 89-97.

- [78] Blaustein A R, Romansic J M, Kiesecker J M, Hatch A C. Ultraviolet radiation, toxic chemicals and amphibian population declines. *Diversity and Distributions*, 2003, 9(2): 123-140.
- [79] Belden L K, Blaustein A R. Population differences in sensitivity to uv-b radiation for larval long-toed salamanders. *Ecology*, 2002, 83(6): 1586-1590.
- [80] Belden L K. Sublethal effects of UV-B radiation on larval amphibians. Corvallis: Oregon State University, 2001.
- [81] van de Mortel T, Buttemer W, Hoffman P, Hays J, Blaustein A. A comparison of photolyase activity in three Australian tree frogs. *Oecologia*, 1998, 115(3): 366-369.
- [82] Pahkala M, Laurila A, Merilä J. Carry-over effects of ultraviolet-B radiation on larval fitness in *Rana temporaria*. *Proceedings Biological Sciences*, 2001, 268(1477): 1699-1706.
- [83] O'Connor C M, Norris D R, Crossin G T, Cooke S J. Biological carryover effects: linking common concepts and mechanisms in ecology and evolution. *Ecosphere*, 2014, 5(3): 1-11.
- [84] Lundsgaard N U, Cramp R L, Franklin C E. Early exposure to UV radiation causes telomere shortening and poorer condition later in life. *Journal of Experimental Biology*, 2022, 225(17): jeb243924.
- [85] Chelgren N D, Rosenberg D K, Heppell S S, Gitelman A I. Carryover aquatic effects on survival of metamorphic frogs during pond emigration. *Ecological Applications*, 2006, 16(1): 250-261.
- [86] Lundsgaard N U, Hird C, Doody K A, Franklin C E, Cramp R L. Carryover effects from environmental change in early life: an overlooked driver of the amphibian extinction crisis? *Global Change Biology*, 2023, 29(14): 3857-3868.
- [87] Fite K V, Blaustein A, Bengston L, Hewitt H E. Evidence of retinal light damage in *Rana cascadae*: a declining amphibian species. *Copeia*, 1998, 1998(4): 906.
- [88] Langhelle A, Lindell M J, Nystrom P. Effects of ultraviolet radiation on amphibian embryonic and larval development. *Journal of Herpetology*, 1999, 33(3): 449.
- [89] Kats L B, Kiesecker J M, Chivers D P, Blaustein A R. Effects of UV-B radiation on anti-predator behavior in three species of amphibians. *Ethology*, 2000, 106(10): 921-931.
- [90] Lundsgaard N U, Cramp R L, Franklin C E, Martin L. Effects of ultraviolet-B radiation on physiology, immune function and survival is dependent on temperature: implications for amphibian declines. *Conservation Physiology*, 2020, 8(1): coaa002.
- [91] Londero J E L, dos Santos M B, Schuch A P. Impact of solar UV radiation on amphibians: focus on genotoxic stress. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*, 2019, 842: 14-21.
- [92] Cramp R L, Franklin C E. Exploring the link between ultraviolet B radiation and immune function in amphibians: implications for emerging infectious diseases. *Conservation Physiology*, 2018, 6(1): coy035.
- [93] Debecker S, Sommaruga R, Maes T, Stoks R. Larval UV exposure impairs adult immune function through a trade-off with larval investment in cuticular melanin. *Functional Ecology*, 2015, 29(10): 1292-1299.
- [94] Dhabhar F S, Saul A N, Daugherty C, Holmes T H, Bouley D M, Oberyszyn T M. Short-term stress enhances cellular immunity and increases early resistance to squamous cell carcinoma. *Brain, Behavior, and Immunity*, 2010, 24(1): 127-137.
- [95] Fu T T, Sun Y B, Gao W, Long C B, Yang C H, Yang X W, Zhang Y, Lan X Q, Huang S, Jin J Q, Murphy R W, Zhang Y, Lai R, Hillis D M, Zhang Y P, Che J. The highest-elevation frog provides insights into mechanisms and evolution of defenses against high UV radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(46): e2212406119.
- [96] Blaustein A R, Urbina J, Snyder P W, Reynolds E, Dang T, Hoverman J T, Han B, Olson D H, Searle C, Hambalek N M. Effects of emerging infectious diseases on amphibians: a review of experimental studies. *Diversity*, 2018, 10(3): 81.
- [97] Scheele B C, Pasmans F, Skerratt L F, Berger L, Martel A, Beukema W, Acevedo A A, Burrowes P A, Carvalho T, Catenazzi A, De la Riva I, Fisher M C, Flechas S V, Foster C N, Frías-Álvarez P, Garner T W J, Gratwicke B, Guayasamin J M, Hirschfeld M, Kolby J E, Kosch T A, La Marca E, Lindenmayer D B, Lips K R, Longo A V, Maneyro R, McDonald C A, Mendelson J 3rd, Palacios-Rodriguez P, Parra-Olea G, Richards-Zawacki C L, Rödel M O, Rovito S M, Soto-Azat C, Toledo L F, Voyles J, Weldon C, Whitfield S M, Wilkinson M, Zamudio K R, Canessa S. Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science*, 2019, 363(6434): 1459-1463.
- [98] Scheele B C, Foster C N, Hunter D A, Lindenmayer D B, Schmidt B R, Heard G W. Living with the enemy: Facilitating amphibian coexistence with disease. *Biological Conservation*, 2019, 236: 52-59.
- [99] Longcore J E, Pessier A P, Nichols D K. *Batrachochytrium* Dendrobatidis gen. et sp. nov., a Chytrid Pathogenic to Amphibians. *Mycologia*, 1999, 91(2): 219.
- [100] Berger L, Speare R, Daszak P, Green D E, Cunningham A A, Goggin C L, Slocumbe R, Ragan M A, Hyatt A D, McDonald K R, Hines H B, Lips K R, Marantelli G, Parkes H. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and

- Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(15): 9031-9036.
- [101] Rollins-Smith L A. Global amphibian declines, disease, and the ongoing battle between *Batrachochytrium* fungi and the immune system. *Herpetologica*, 2020, 76(2): 178.
- [102] Hyde K D, Al-Hatmi A M S, Andersen B, Boekhout T, Buzina W, Dawson T L, Eastwood D C, Gareth Jones E B, de Hoog S, Kang Y Q, Longcore J E, McKenzie E H C, Meis J F, Pinson-Gadais L, Rathnayaka A R, Richard-Forget F, Stadler M, Theelen B, Thongbai B, Tsui C K M. The world's ten most feared fungi. *Fungal Diversity*, 2018, 93(1): 161-194.
- [103] Van Rooij P, Martel A, Haesebrouck F, Pasmans F. Amphibian chytridiomycosis: a review with focus on fungus-host interactions. *Veterinary Research*, 2015, 46: 137.
- [104] Voyles J, Young S, Berger L, Campbell C, Voyles W F, Dinudom A, Cook D, Webb R, Alford R A, Skerratt L F, Speare R. Pathogenesis of chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines. *Science*, 2009, 326(5952): 582-585.
- [105] Martel A, Spitzen-van der Sluijs A, Blooi M, Bert W, Ducatelle R, Fisher M C, Woeltjes A, Bosman W, Chiers K, Bossuyt F, Pasmans F. *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(38): 15325-15329.
- [106] Piotrowski J S, Annis S L, Longcore J E. Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia*, 2004, 96(1): 9-15.
- [107] Woodhams D C, Alford R A, Briggs C J, Johnson M, Rollins-Smith L A. Life-history trade-offs influence disease in changing climates: strategies of an amphibian pathogen. *Ecology*, 2008, 89(6): 1627-1639.
- [108] Greenspan S E, Bower D S, Webb R J, Berger L, Rudd D, Schwarzkopf L, Alford R A. White blood cell profiles in amphibians help to explain disease susceptibility following temperature shifts. *Developmental & Comparative Immunology*, 2017, 77: 280-286.
- [109] Adams A J, Kupferberg S J, Wilber M Q, Pessier A P, Grefsrud M, Bobzien S, Vredenburg V T, Briggs C J. Extreme drought, host density, sex, and bullfrogs influence fungal pathogen infection in a declining lotic amphibian. *Ecosphere*, 2017, 8(3): e01740.
- [110] James T Y, Toledo L F, Rödder D, da Silva Leite D, Belasen A M, Betancourt-Román C M, Jenkinson T S, Soto-Azat C, Lambertini C, Longo A V, Ruggeri J, Collins J P, Burrowes P A, Lips K R, Zamudio K R, Longcore J E. Disentangling host, pathogen, and environmental determinants of a recently emerged wildlife disease: lessons from the first 15 years of amphibian chytridiomycosis research. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(18): 4079-4097.
- [111] Morrison C, Hero J M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72(2): 270-279.
- [112] Grogan L F, Robert J, Berger L, Skerratt L F, Scheele B C, Castley J G, Newell D A, McCallum H I. Review of the amphibian immune response to chytridiomycosis, and future directions. *Frontiers in Immunology*, 2018, 9: 2536.
- [113] Liu X, Rohr J R, Li Y M. Climate, vegetation, introduced hosts and trade shape a global wildlife pandemic. *Proceedings Biological Sciences*, 2012, 280(1753): 20122506.
- [114] Davidson E W, Parris M, Collins J P, Longcore J E, Pessier A P, Brunner J. Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Copeia*, 2003, 2003(3): 601-607.
- [115] Blooi M, Martel A, Haesebrouck F, Vercammen F, Bonte D, Pasmans F. Treatment of urodelans based on temperature dependent infection dynamics of *Batrachochytrium salamandrivorans*. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8037.
- [116] Stegen G, Pasmans F, Schmidt B R, Rouffaer L O, Van Praet S, Schaub M, Canessa S, Laudelout A, Kinet T, Adriaensen C, Haesebrouck F, Bert W, Bossuyt F, Martel A. Drivers of salamander extirpation mediated by *Batrachochytrium salamandrivorans*. *Nature*, 2017, 544(7650): 353-356.
- [117] Fitzpatrick L D, Pasmans F, Martel A, Cunningham A A. Epidemiological tracing of *Batrachochytrium salamandrivorans* identifies widespread infection and associated mortalities in private amphibian collections. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 13845.
- [118] Martel A, Blooi M, Adriaensen C, Van Rooij P, Beukema W, Fisher M C, Farrer R A, Schmidt B R, Tobler U, Goka K, Lips K R, Muletz C, Zamudio K R, Bosch J, Lötters S, Wombwell E, Garner T W J, Cunningham A A, der Sluijs A S V, Salvadio S, Ducatelle R, Nishikawa K, Nguyen T T, Kolby J E, Van Boexlaer I, Bossuyt F, Pasmans F. Wildlife disease. Recent introduction of a chytrid fungus endangers Western Palearctic salamanders. *Science*, 2014, 346(6209): 630-631.
- [119] Longo A V, Fleischer R C, Lips K R. Double trouble: co-infections of chytrid fungi will severely impact widely distributed newts. *Biological Invasions*, 2019, 21(6): 2233-2245.
- [120] 乔慧捷, 汪晓意, 王伟, 罗振华, 唐科, 黄燕, 杨胜男, 曹伟伟, 赵新全, 江建平, 胡军华. 从自然保护区到国家公园体制试点: 三江源国家公园环境覆盖的变化及其对两栖爬行类保护的启示. *生物多样性*, 2018, 26(2): 202-209.
- [121] Trudeau V L, Thomson P, Zhang W S, Reynaud S, Navarro-Martin L, Langlois V S. Agrochemicals disrupt multiple endocrine axes in amphibians. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2020, 513: 110861.

- [122] Hayes T B, Falso P, Gallipeau S, Stice M. The cause of global amphibian declines: a developmental endocrinologist's perspective. *Journal of Experimental Biology*, 2010, 213(6): 921-933.
- [123] da Costa Araújo A P, Rocha T L, de Melo e Silva D, Malafaia G. Micro(nano)plastics as an emerging risk factor to the health of amphibian: a scientometric and systematic review. *Chemosphere*, 2021, 283: 131090.
- [124] Hu L L, Chernick M, Hinton D E, Shi H H. Microplastics in small waterbodies and tadpoles from Yangtze River Delta, China. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(15): 8885-8893.
- [125] Hu L L, Su L, Xue Y G, Mu J L, Zhu J M, Xu J, Shi H H. Uptake, accumulation and elimination of polystyrene microspheres in tadpoles of *Xenopus tropicalis*. *Chemosphere*, 2016, 164: 611-617.
- [126] Boyero L, López-Rojó N, Bosch J, Alonso A, Correa-Araneda F, Pérez J. Microplastics impair amphibian survival, body condition and function. *Chemosphere*, 2020, 244: 125500.
- [127] da Costa Araújo A P, Gomes A R, Malafaia G. Hepatotoxicity of pristine polyethylene microplastics in neotropical *Physalaemus cuvieri* tadpoles (Fitzinger, 1826). *Journal of Hazardous Materials*, 2020, 386: 121992.
- [128] Zaya R M, Amini Z, Whitaker A S, Ide C F. Exposure to atrazine affects the expression of key genes in metabolic pathways integral to energy homeostasis in *Xenopus laevis* tadpoles. *Aquatic Toxicology*: Amsterdam, Netherlands, 2011, 104(3/4): 254-262.
- [129] Regnault C, Usal M, Veyrenc S, Couturier K, Batandier C, Bulteau A L, Lejon D, Sapin A, Combourieu B, Chetiveaux M, May C L, Lafond T, Raveton M, Reynaud S. Unexpected metabolic disorders induced by endocrine disruptors in *Xenopus tropicalis* provide new lead for understanding amphibian decline. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(19): E4416-E4425.
- [130] Freitas J S, Giroto L, Goulart B V, de Oliveira Gonçalves Alho L, Gebara R C, Montagner C C, Schiesari L, Espindola E L G. Effects of 2,4-D-based herbicide (DMA © 806) on sensitivity, respiration rates, energy reserves and behavior of tadpoles. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 182: 109446.
- [131] Acquaroni M, Svartz G, Coll C P. Developmental toxicity assessment of a chlorothalonil-based fungicide in a native amphibian species. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2021, 80(4): 680-690.
- [132] Zhao Y, Jiao F, Tang T, Wu S G, Wang F D, Zhao X P. Adverse effects and potential mechanisms of fluxapyroxad in *Xenopus laevis* on carbohydrate and lipid metabolism. *Environmental Pollution*, 2023, 332: 121710.
- [133] Hayes T B, Case P L, Chui S, Chung D, Haeffele C, Haston K, Lee M, Mai V P, Marjuoa Y, Parker J, Tsui M. Pesticide mixtures, endocrine disruption, and amphibian declines: are we underestimating the impact? *Environmental Health Perspectives*, 2006, 114(Suppl 1): 40-50.
- [134] Ruiz de Arcaute C, Pérez-Iglesias J M, Nikoloff N, Natale G S, Soloneski S, Larramendy M L. Genotoxicity evaluation of the insecticide imidacloprid on circulating blood cells of Montevideo tree frog *Hypsiboas pulchellus* tadpoles (*Anura*, Hylidae) by comet and micronucleus bioassays. *Ecological Indicators*, 2014, 45: 632-639.
- [135] Pérez-Iglesias J M, Ruiz de Arcaute C, Nikoloff N, Dury L, Soloneski S, Natale G S, Larramendy M L. The genotoxic effects of the imidacloprid-based insecticide formulation Glacoxan Imida on Montevideo tree frog *Hypsiboas pulchellus* tadpoles (*Anura*, Hylidae). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 104: 120-126.
- [136] Fernando V A K, Weerasena J, Lakraj G P, Perera I C, Dangalle C D, Handunnetti S, Premawansa S, Wijesinghe M R. Lethal and sub-lethal effects on the Asian common toad *Duttaphrynus melanostictus* from exposure to hexavalent chromium. *Aquatic Toxicology*, 2016, 177: 98-105.
- [137] Hayden M T, Reeves M K, Holyoak M, Perdue M, King A L, Tobin S C. Thrice as easy to catch! Copper and temperature modulate predator-prey interactions in larval dragonflies and anurans. *Ecosphere*, 2015, 6(4): 1-17.
- [138] Kats L B, Ferrer R P. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions*, 2003, 9(2): 99-110.
- [139] Bellard C, Genovesi P, Jeschke J M. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proceedings Biological Sciences*, 2016, 283(1823): 20152454.
- [140] Bucciarelli G M, Blaustein A R, Garcia T S, Kats L B. Invasion complexities: the diverse impacts of nonnative species on amphibians. *Copeia*, 2014, 2014(4): 611-632.
- [141] Cox J G, Lima S L. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(12): 674-680.
- [142] Kiesecker J M, Blaustein A R. Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*, 1997, 78(6): 1752-1760.
- [143] Mohanty N P, Measey J. No survival of native larval frogs in the presence of invasive Indian bullfrog *Hoplobatrachus tigerinus* tadpoles. *Biological Invasions*, 2019, 21(7): 2281-2286.
- [144] 李成, 谢锋. 牛蛙入侵新案例与管理对策分析. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(1): 95-98.

- [145] Daszak P, Strieby A, Cunningham A, Longcore J, Brown C C, Porter D. Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetological Journal*, 2004, 14(4): 201-207.
- [146] Li Y M, Ke Z W, Wang Y H, Blackburn T M. Frog community responses to recent American bullfrog invasions. *Current Zoology*, 2011, 57(1): 83-92.
- [147] Francesco Ficetola G, Siesa M E, Manenti R, Bottoni L, De Bernardi F, Padoa-Schioppa E. Early assessment of the impact of alien species: differential consequences of an invasive crayfish on adult and larval amphibians. *Diversity and Distributions*, 2011, 17(6): 1141-1151.
- [148] Nunes A L, Fill J M, Davies S J, Louw M, Rebelo A D, Thorp C J, Vimercati G, Measey J. A global meta-analysis of the ecological impacts of alien species on native amphibians. *Proceedings Biological Sciences*, 2019, 286(1897): 20182528.
- [149] Pujol-Buxó E, San Sebastián O, Garriga N, Llorente G A. How does the invasive/native nature of species influence tadpoles' plastic responses to predators? *Oikos*, 2013, 122(1): 19-29.
- [150] Dayton G H, Saenz D, Baum K A, Langerhans R B, DeWitt T J. Body shape, burst speed and escape behavior of larval anurans. *Oikos*, 2005, 111(3): 582-591.
- [151] Nunes A L, Orizaola G, Laurila A, Rebelo R. Rapid evolution of constitutive and inducible defenses against an invasive predator. *Ecology*, 2014, 95(6): 1520-1530.
- [152] Fitzpatrick B M, Johnson J R, Kump D K, Smith J J, Voss S R, Shaffer H B. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(8): 3606-3610.
- [153] Mooney H A, Cleland E E. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(10): 5446-5451.
- [154] 吴跃峰, 武明录, 曹玉萍. 河北动物志-两栖 爬行 哺乳动物类. 石家庄: 河北科学技术出版社, 2009.
- [155] Altherr S, Lameter K. The rush for the rare: reptiles and amphibians in the European pet trade. *Animals*, 2020, 10(11): 2085.
- [156] Purvis A, Gittleman J L, Cowlshaw G, Mace G M. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings Biological Sciences*, 2000, 267(1456): 1947-1952.
- [157] Chen C W, Chen C S, Wang Y P. Ecological correlates of extinction risk in Chinese amphibians. *Diversity and Distributions*, 2019, 25(10): 1586-1598.
- [158] Payne J L, Finnegan S. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(25): 10506-10511.
- [159] O'Grady J J, Brook B W, Reed D H, Ballou J D, Tonkyn D W, Frankham R. Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation*, 2006, 133(1): 42-51.
- [160] Sodhi N S, Bickford D, Diesmos A C, Lee T M, Koh L P, Brook B W, Sekercioglu C H, Bradshaw C J A. Measuring the meltdown: drivers of global amphibian extinction and decline. *PLoS One*, 2008, 3(2): e1636.
- [161] Cooper N, Bielby J, Thomas G H, Purvis A. Macroecology and extinction risk correlates of frogs. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(2): 211-221.
- [162] Mantyka-pringle C S, Martin T G, Rhodes J R. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology*, 2012, 18(4): 1239-1252.
- [163] Green D M. The ecology of extinction: population fluctuation and decline in amphibians. *Biological Conservation*, 2003, 111(3): 331-343.
- [164] 周洲, 谢锋, 江建平, 郑中华. 两栖动物种群衰退研究进展. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(1): 128-132.
- [165] Tully M B, Klekociuk A R, Krummel P B, Gies H P, Alexander S P, Fraser P J, Henderson S I, Schofield R, Shanklin J D, Stone K A. The Antarctic ozone hole during 2015 and 2016. *Journal of Southern Hemisphere Earth Systems Science*, 2019, 69(1): 16.
- [166] news C. The biggest hole in the ozone layer in eight years is suspected to be over Argentina. 2023. <https://news.cctv.com/2023/09/26/ARTITLJjei5Oq5881yT652zy230926.shtml>.
- [167] Cramp R L, Ohmer M E B, Franklin C E. UV exposure causes energy trade-offs leading to increased chytrid fungus susceptibility in green tree frog larvae. *Conservation Physiology*, 2022, 10(1): coac038.
- [168] Price S J, Leung W T M, Owen C J, Puschendorf R, Sergeant C, Cunningham A A, Balloux F, Garner T W J, Nichols R A. Effects of historic and projected climate change on the range and impacts of an emerging wildlife disease. *Global Change Biology*, 2019, 25(8): 2648-2660.
- [169] Ayoro J H, Nicolas V, Segniagbeto G H, Hema E M, Ohler A, Kabré G B. Potential impact of climate change on spatial distribution of two savannah amphibian species in West Africa. *African Journal of Ecology*, 2023, 61(4): 878-889.
- [170] Yang S N, Wang X Y, Hu J H. Mountain frog species losing out to climate change around the Sichuan Basin. *Science of the Total Environment*, 2022, 806: 150605.
- [171] Cohen J M, Venesky M D, Sauer E L, Civitello D J, McMahon T A, Roznik E A, Rohr J R. The thermal mismatch hypothesis explains host

- susceptibility to an emerging infectious disease. *Ecology Letters*, 2017, 20(2): 184-193.
- [172] Cohen J M, Civitello D J, Venesky M D, McMahon T A, Rohr J R. An interaction between climate change and infectious disease drove widespread amphibian declines. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 927-937.
- [173] Karuno A P, Mi X, Chen Y H, Zou D H, Gao W, Zhang B L, Xu W, Jin J Q, Shen W J, Huang S, Zhou W W, Che J. Impacts of climate change on herpetofauna diversity in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Conservation Biology*, 2023, 37(6): e14155.
- [174] Todd B D, Rothermel B B, Reed R N, Luhning T M, Schlatter K, Trenkamp L, Gibbons J W. Habitat alteration increases invasive fire ant abundance to the detriment of amphibians and reptiles. *Biological Invasions*, 2008, 10(4): 539-546.
- [175] Bai C M, Garner T W J, Li Y M. First evidence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in China: discovery of chytridiomycosis in introduced American bullfrogs and native amphibians in the Yunnan Province, China. *EcoHealth*, 2010, 7(1): 127-134.
- [176] Bai C M, Liu X, Fisher M C, Garner T W J, Li Y M. Global and endemic Asian lineages of the emerging pathogenic fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* widely infect amphibians in China. *Diversity and Distributions*, 2012, 18(3): 307-318.
- [177] 江建平, 谢锋, 臧春鑫, 蔡蕾, 李成, 王斌, 李家堂, 王杰, 胡军华. 中国两栖动物受威胁现状评估. *生物多样性*, 2016, 24(5): 588-597.
- [178] 马克平. 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径. *生物多样性*, 2011, 19(2): 125-126.
- [179] 李成, 谢锋, 车静, 江建平. 中国关键地区两栖爬行动物多样性监测与研究. *生物多样性*, 2017, 25(3): 246-254.
- [180] 李成, 江建平, 谢锋, 赵天, 车静, 李义明, 杜卫国, 杨维康, 徐峰. 中国两栖爬行动物多样性监测进展与展望. *生物多样性*, 2023, 31(12): 186-198.
- [181] Taylor M F J, Sattler P S, Evans M, Fuller R A, Watson J E M, Possingham H P. What works for threatened species recovery? An empirical evaluation for Australia. *Biodiversity and Conservation*, 2011, 20(4): 767-777.
- [182] Mi C R, Ma L, Yang M Y, Li X H, Shai M R, Roll U, Oskyrko O, Pincheira-Donoso D, Harvey L P, Jablonski D, Safaei-Mahroo B, Ghaffari H, Smid J, Jarvie S, Kimani R M, Masroor R, Kazemi S M, Nneji L M, Fokoua A M T, Tasse Taboue G C, Bauer A, Nogueira C, Meirte D, Chapple D G, Das I, Grismer L, Avila L J, Júnior M A R, Talloin O J S, Torres-Carvajal O, Wagner P, Ron S R, Wang Y Z, Itescu Y, Nagy Z T, Wilcove D S, Liu X, Du W G. Global Protected Areas as refuges for amphibians and reptiles under climate change. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 1389.
- [183] Xu W H, Xiao Y, Zhang J J, Yang W, Zhang L, Hull V, Wang Z, Zheng H, Liu J G, Polasky S, Jiang L, Xiao Y, Shi X W, Rao E M, Lu F, Wang X K, Daily G C, Ouyang Z Y. Strengthening protected areas for biodiversity and ecosystem services in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(7): 1601-1606.
- [184] Re:wild, Earth S, Group I S A S. State of the world's amphibians: The second global amphibian assessment. Texas: Re:wild, 2023.
- [185] Lu C Q, Chai J, Murphy R W, Che J. Giant salamanders: farmed yet endangered. *Science*, 2020, 367(6481): 989.
- [186] Urban M C. Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 2015, 348(6234): 571-573.
- [187] MacCulloch R. Threatened amphibians of the world. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 2008, 7: 149-150.
- [188] Wen X D, Zhao Z H, Deng X W, Xiang W H, Tian D L, Yan W D, Zhou X L, Peng C H. Applying an artificial neural network to simulate and predict Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation carbon flux in subtropical China. *Ecological Modelling*, 2014, 294: 19-26.
- [189] Pereira K E, Bletz M C, McCartney J A, Woodhams D C, Woodley S K. Effects of exogenous elevation of corticosterone on immunity and the skin microbiome of eastern newts (*Notophthalmus viridescens*). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2023, 378(1882): 20220120.
- [190] 肖泽华, 董姗姗, 张振华, 章嫡妮, 宋志平. 环境 DNA 在两栖动物监测中的应用研究进展. *生态学报*, 2023, 43(19): 7861-7873.
- [191] 金彦君, 赵龙辉, 覃远玉, 汪继超. 海南国家公园霸王岭片区无尾两栖类鸣声多样性: 基于自动录音技术. *生物多样性*, 2023, 31(1): 111-120.
- [192] Xu W, Wu Y H, Zhou W W, Chen H M, Zhang B L, Chen J M, Xu W H, Rao D Q, Zhao H P, Yan F, Yuan Z Y, Jiang K, Jin J Q, Hou M, Zou D H, Wang L J, Zheng Y C, Li J T, Jiang J P, Zeng X M, Chen Y H, Liao Z Y, Li C, Li X Y, Gao W, Wang K, Zhang D R, Lu C Q, Yin T T, Ding Z L, Zhao G G, Chai J, Zhao W G, Zhang Y P, Wiens J J, Che J. Hidden hotspots of amphibian biodiversity in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(20): e2320674121.
- [193] Mi C R, Song K, Ma L, Xu J L, Sun B J, Sun Y H, Liu J G, Du W G. Optimizing protected areas to boost the conservation of key protected wildlife in China. *The Innovation*, 2023, 4(3): 100424.