

中国林蛙种群形态特征及雌体生殖力的地理差异

于 晴 陈 辉 赵文阁 刘 鹏*

(哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025)

摘 要 为了比较中国林蛙(*Rana chensinensis*)不同种群的形态特征、两性异形和雌体生殖力等方面的地理变异,在中国林蛙分布范围的南部(河南郑州)和北部(内蒙古扎兰屯)采集标本共 130 只,测量了两性的体长、体重等 26 项形态特征和雌体的生殖力。结果表明:(1)中国林蛙的形态特征及两性异形方面存在显著的地理变异,雌性显著大于雄性,扎兰屯种群显著大于郑州种群;(2)中国林蛙形态特征的地理变异符合贝格曼定律,但四肢的形态变化规律不符合阿伦规律,体形较大的扎兰屯种群存在两性异形的形态特征数量少,但差异程度大,与伦施法则不符;(3)雌性是中国林蛙两性中形态特征地理变异最明显的一方,在对寒冷气候的适应过程中,雌性比雄性的体长和体重增加的程度更明显。由此可知,两性间身体大小变化趋势的不一致暗示不同性别的个体适应环境变化的策略可能存在较大差异,这是造成中国林蛙不同种群两性异形和雌体生殖力地理变异的主要原因。

关键词 两性异形; 形态变异; 繁殖输出; 地理种群; 环境适应

Geographic variation of morphological characteristics and female fecundity in different populations of *Rana chensinensis*. YU Qing, CHEN Hui, ZHAO Wen-ge, LIU Peng* (College of Life Sciences and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China).

Abstract: A total of 130 specimens from two *Rana chensinensis* populations were collected in this study, with the Zhengzhou population (Henan Province) being the southern part of the range and the Zhalantun population (Inner Mongolia) being the northern part of the range. Female fecundity and 26 morphological characters in males and females were measured to examine geographical variation of different populations. The results showed that females were significantly larger than males. The body size of Zhalantun population was significantly larger than that of Zhengzhou population, which is in accordance with Bergman's rule. However, the length of the limbs was also larger in the cold climate that does not conform to Allen's rule. Sexual size dimorphism in *R. chensinensis* did not obey Rensch's rule. Females should be more sensitive to environmental changes because they could grow faster than males in snout-vent length and weight which ensures their greater reproductive success. The different variation trends in body sizes between females and males across different environment imply the substantial differences in their adaptation strategies, which should be the main reason for geographic variation in morphological characteristics and female fecundity across different populations.

Key words: sexual size dimorphism; morphological variation; reproduction output; geographical population; environmental adaptation.

大多数两栖类存在形态特征的地理变异,但不同物种、不同种群甚至不同性别两栖类变异程度有所不同(Laugen *et al.*, 2005; Ashton, 2011; 李雄,

2011),这是因为两栖类的体温调节能力和运动迁徙能力差,对气候变化的敏感性强,只有通过形态特征的改变才能够快速适应其生活的环境,从而产生形态变异的多样性(Cvetković *et al.*, 2009; Blaustein *et al.*, 2010; 樊捷, 2015; 冯学运, 2015)。但这些动物形态特征地理变异规律的一般适用性及引起变化

黑龙江省自然科学基金项目(C2016035)和哈尔滨市科技创新人才研究专项资金项目(2014RFQXJ169)资助。

收稿日期: 2017-06-14 接受日期: 2017-11-08

* 通讯作者 E-mail: liupeng111111@163.com

的潜在原因目前尚存在广泛的争议,表型可塑性的机制尚不明确,表型在不同种群、不同性别间的不同变化规律期待更多的分子生物学或生态学方面的理论来进行解释(Meiri *et al.*, 2003; Blanckenhorn *et al.*, 2004; Millien *et al.*, 2006)。

两性异形现象在两栖类普遍存在(Shine, 1979; Woolbright, 1983; Kupfer, 2009),雌性大于雄性的原因可以用生育力选择假说来解释,即雌性的生殖力与体长、体重显著正相关,较大的雌性通过产更多的卵来获得利益(Nali *et al.*, 2014),但形态特征的地理变异是否与雌体生育力地理变异相关尚不清楚(Monroe *et al.*, 2015)。由于两性在生理、生态、行为等生活史特征方面存在差异,因此,在两栖类适应地理环境变化的过程中,不同性别对环境的适应能力、适应策略和进化速率不同,导致两性在形态特征方面出现分离(Liao *et al.*, 2013, 2015)。

中国林蛙(*Rana chensinensis*)为我国林蛙属中分布最为广泛的特有种,主要分布在华中、华北和东北地区,分布区的纬度变化较大,在形态特征、繁殖特征和遗传特征方面具有多样性(卢欣, 1994; 曹玉萍等, 2000; 黄通灵, 2011; Zhou *et al.*, 2012; 于晴等, 2017),因此,中国林蛙是用来检验两栖类形态特征地理变异规律的理想物种。本研究选取中国林蛙分布区北部的内蒙古扎兰屯种群和分布区南部的河南郑州种群作为研究对象,利用形态学相关数据对中国林蛙不同地理种群的形态特征进行分析,对不同种群的两性异形、两性的体形大小及雌体生殖力地理变异等方面的生态学规律进行检验,探讨该物种对寒冷气候条件的生态适应机制,以期揭示两栖类不同种群形态特征地理变异生态学意义。

1 材料与方法

1.1 实验动物采集和形态特征度量

2015年6月—2016年6月,从内蒙古扎兰屯采集中国林蛙成体70只(雌性35只,雄性35只),从河南郑州采集中国林蛙成体60只(雌性30只,雄性30只)。记录每只林蛙的性别,并使用Mitutoyo数显游标卡尺(精确度0.01 mm)和Mettler电子天平(精确度0.001 g)测量以下26项形态学数据:

体长(SVL),即吻端至泄殖腔孔前缘间距;体重(W);头长(HL),即吻端至鼓膜后缘间距;头宽(HW),即两个鼓膜后缘间距;吻长(SNL),即吻端至眼前端间距;鼻间距(IND);眼间距(IOD);上眼

睑宽(ULW);眼径(EL);鼓膜直径(TM);前臂及手长(LFH),即前臂与手长长度总和;前臂宽(FAW),即前臂中段的宽度;后肢长(LL),即伸直后肢时泄殖腔孔到第3趾的长度;胫长(SL),即膝关节至踝关节的长度;足长(FL),即内蹠突的近端至第4趾末端的长度;吻棱长(MAL),即鼻孔后缘到眼前缘的距离;颊部宽(BW);内蹠突长(IHMT);吻到鼓膜前缘间距(MTM);吻到口角间距(MTS);吻到鼻孔间距(MTN);第3指长(FL3);第1指长(FL1);股长(TL),即髋关节至膝关节的长度;第4趾长(FTL);掌突长(MTL)。

1.2 雌性中国林蛙的生殖力量度

用剪刀沿中国林蛙腹中线剪开腹部皮肤和肌肉,将卵巢暴露后取出,称量2个卵巢的总重量,即卵巢重(weight of ovary, OW)。取部分卵巢(占1/3左右)称重(OW_1)后放入水中,用剪刀将卵巢剪散,计数该部分卵巢的卵粒数(N_1),计算出每克卵巢的卵粒数($N = N_1 / OW_1$),用重量推算法推算出该只雌蛙的怀卵数,即绝对生殖力($F = N \times OW$)。

1.3 数据处理与分析

采用SPSS 20.0和SigmaPlot 10.0软件进行数据处理和制图,分析前检验数据的正态性和方差齐性。数据以平均值 \pm 标准误(范围)表示,显著水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。由于数据具有正态性和方差齐性,因此,采用单因素方差分析(ANOVA)比较两性体长和体重的差异,采用单变量Pearson相关性分析其他形态学特征与体长的相关性,若显著相关,则以体长为协变量进行协方差分析(ANCOVA),若不相关,则进行单因素方差分析;用两性异形程度指数($SDI = 1 - SVL_{\min} / SVL_{\max}$)代表两性间体长的差异程度,其中 SVL_{\min} 代表体形较小性别的平均体长, SVL_{\max} 代表体形较大性别的平均体长。运用主成分分析对26个形态指标进行多元分析,选特征值大于1的显著性指标来确定主要因子,将主成分旋转后得出每个形态特征在各个主成分中负载量,从而能够较好地揭示不同地理种群形态的总体特征。使用单因素方差分析、相关(Correlate)和回归(Regression)等参数统计分析体长、体重与雌体的绝对生殖力之间的关系。

2 结果与分析

2.1 中国林蛙两性异形的地理变异

中国林蛙2个种群均存在明显的两性异形现

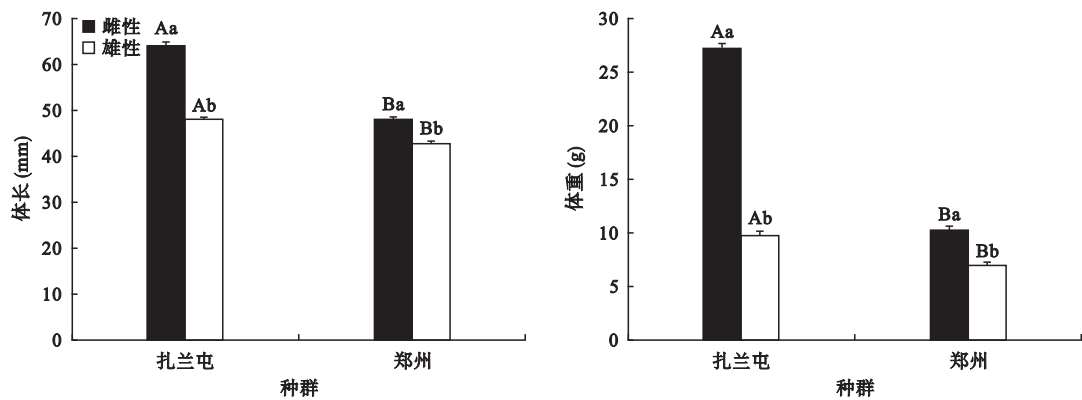


图 1 中国林蛙不同种群体长和体重的两性异形
Fig.1 Sexual size dimorphism in snout-vent length and weight in different populations of *Rana chensinensis*
不同大写字母表示同一性别不同地点差异显著 ($P<0.05$); 不同小写字母表示同一地点不同性别差异显著 ($P<0.05$)。

象, 雌性的体长 (ANOVA, 扎兰屯种群: $F_{1,68} = 245.546, P = 0.000$; 郑州种群: $F_{1,58} = 54.118, P = 0.000$) 和体重 (ANOVA, 扎兰屯种群: $F_{1,68} = 243.187, P = 0.000$; 郑州种群: $F_{1,58} = 57.903, P = 0.000$) 均显著大于雄性 (图 1 和表 1)。两性异形的差异程度存在显著的地理变异, 郑州种群两性间体长和体重的差异程度小, 两性异形程度指数为 0.112, 雌性平均体重为雄性的 1.457 倍; 而扎兰屯种群两性间的差异大, 两性异形程度指数为 0.253, 雌性平均体重为雄性的 2.791 倍。

在 26 项形态特征中, SNL、ULW、MAL、BW、MTN 等 5 项特征在 2 个种群的两性间均无显著差异, SVL、W、HL、IND、LFH、FAW、MTM、FL3、TL 等 9 项特征在 2 个种群中均存在两性异形现象, 雌性显著大于雄性 ($P<0.05$), 其余 12 项形态特征存在两性异形的地理变异, HW、EL、MTL 等 3 项特征仅在扎兰屯种群中表现出两性异形现象, IOD、TM、LL、SL、FL、IHMT、MTS、FL1、FTL 等 9 项特征仅在郑州

种群中表现出两性异形现象 (表 1)。由此可知, 扎兰屯种群共有 12 项特征存在两性异形现象, 而郑州种群共有 18 项特征存在两性异形现象。

2.2 中国林蛙形态特征的地理变异

2.2.1 雌性形态特征的地理变异 中国林蛙不同种群雌性的形态特征存在显著的地理变异, 扎兰屯种群雌性的体长 (ANOVA, $F_{1,63} = 256.269, P = 0.000$) 和体重 (ANOVA, $F_{1,63} = 209.488, P = 0.000$) 均显著大于郑州种群 (图 1 和表 1)。在其他 24 项形态特征中, 除 EL 和 FAW 差异不显著外, 扎兰屯种群的雌性有 22 项形态特征显著大于郑州种群 ($P<0.05$) (图 2)。

2.2.2 雄性形态特征的地理变异 中国林蛙不同种群雄性的形态特征存在显著的地理变异, 扎兰屯种群雄性的体长 (ANOVA, $F_{1,63} = 39.153, P = 0.000$) 和体重 (ANOVA, $F_{1,63} = 31.423, P = 0.000$) 均显著大于郑州种群 (图 1 和表 1)。在其他 24 项形态特征中, 除 TM 差异不显著外, 扎兰屯种群的雄性有 23

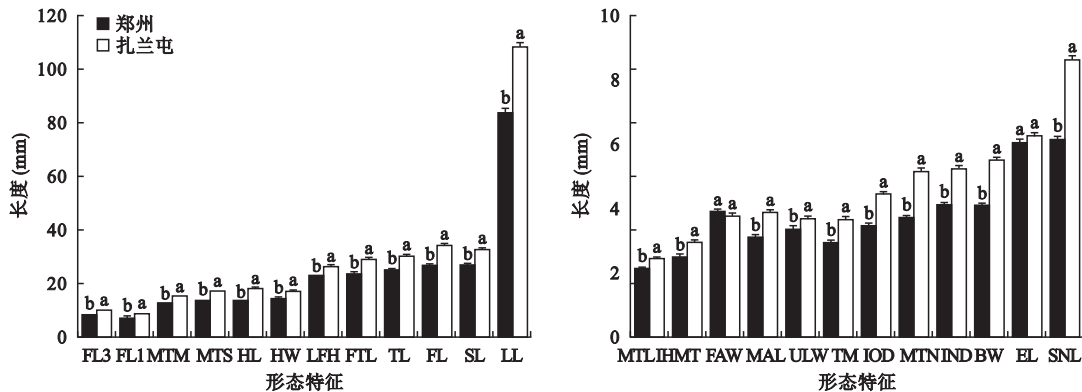


图 2 中国林蛙 2 个种群雌性的形态特征
Fig.2 Female morphological characteristics in different populations of *Rana chensinensis*
不同小写字母表示不同种群的形态特征差异显著 ($P<0.05$)。

表 1 中国林蛙不同种群形态特征的两性异形(体重:g; 体长:mm)
Table 1 SSD of morphological characteristics in different populations of *Rana chensinensis* (Weight: g; Length: mm)

形态特征	扎兰屯种群		郑州种群		形态特征	扎兰屯种群		郑州种群	
	雌性	雄性	雌性	雄性		雌性	雄性	雌性	雄性
	(n=35)	(n=35)	(n=30)	(n=30)		(n=35)	(n=35)	(n=30)	(n=30)
SVL	63.94±0.81 (54.90~75.70) $F_{1,68}=245.546, P=0.000$	47.74±0.65 (41.80~54.80) $F_{1,58}=54.118, P=0.000$	47.87±0.54 (42.28~52.27) $F_{1,58}=54.118, P=0.000$	42.52±0.49 (35.11~46.58) $F_{1,58}=54.118, P=0.000$	SL	32.91±0.45 (27.33~37.13) $F_{1,68}=1.013^*, P=0.318$	25.97±0.44 (21.84~31.55) $F_{1,58}=46.815^*, P=0.000$	27.14±0.31 (24.21~31.05) $F_{1,58}=46.815^*, P=0.000$	22.04±0.31 (18.65~24.65) $F_{1,58}=46.815^*, P=0.000$
W	27.19±1.04 (16.90~39.30) $F_{1,68}=243.187, P=0.000$	9.74±0.40 (6.30~14.30) $F_{1,58}=57.903, P=0.000$	10.20±0.35 (6.70~14.50) $F_{1,58}=57.903, P=0.000$	7.00±0.23 (4.70~9.90) $F_{1,58}=57.903, P=0.000$	FL	34.08±0.39 (29.63~38.13) $F_{1,68}=2.706^*, P=0.105$	27.21±0.47 (22.07~32.80) $F_{1,58}=87.020^*, P=0.000$	27.11±0.30 (24.37~31.33) $F_{1,58}=87.020^*, P=0.000$	21.08±0.29 (17.69~24.01) $F_{1,58}=87.020^*, P=0.000$
HL	18.37±0.28 (14.45~22.88) $F_{1,68}=16.534^*, P=0.000$	14.48±0.23 (12.55~17.43) $F_{1,58}=9.485, P=0.003$	13.28±0.36 (4.16~16.83) $F_{1,58}=9.485, P=0.003$	12.08±0.15 (10.28~13.77) $F_{1,58}=9.485, P=0.003$	MAL	3.89±0.06 (3.13~4.83) $F_{1,68}=0.736^*, P=0.394$	3.11±0.07 (2.38~4.05) $F_{1,58}=0.001^*, P=0.973$	3.10±0.06 (2.40~3.67) $F_{1,58}=0.001^*, P=0.973$	2.90±0.04 (2.54~3.68) $F_{1,58}=0.001^*, P=0.973$
HW	17.38±0.24 (13.77~20.08) $F_{1,68}=8.048^*, P=0.006$	13.91±0.20 (12.00~16.33) $F_{1,58}=3.225^*, P=0.078$	14.48±0.31 (7.17~16.88) $F_{1,58}=3.225^*, P=0.078$	12.68±0.16 (10.49~14.46) $F_{1,58}=3.225^*, P=0.078$	BW	5.51±0.08 (4.40~6.40) $F_{1,68}=0.037^*, P=0.848$	4.34±0.06 (3.60~5.00) $F_{1,58}=0.623^*, P=0.433$	4.11±0.07 (3.49~4.93) $F_{1,58}=0.623^*, P=0.433$	3.66±0.05 (3.08~4.21) $F_{1,58}=0.623^*, P=0.433$
SNL	8.61±0.12 (7.25~9.86) $F_{1,68}=0.044^*, P=0.835$	6.69±0.08 (5.65~7.98) $F_{1,58}=1.075^*, P=0.304$	6.13±0.08 (5.44~7.19) $F_{1,58}=1.075^*, P=0.304$	5.64±0.08 (4.55~6.28) $F_{1,58}=1.075^*, P=0.304$	IHMT	2.93±0.06 (2.48~4.17) $F_{1,68}=1.161^*, P=0.285$	2.30±0.05 (1.85~2.96) $F_{1,58}=28.058, P=0.000$	2.51±0.06 (1.94~3.28) $F_{1,58}=28.058, P=0.000$	2.07±0.05 (1.40~2.68) $F_{1,58}=28.058, P=0.000$
IND	5.25±0.05 (4.67~5.99) $F_{1,68}=7.442^*, P=0.008$	4.27±0.06 (3.43~5.43) $F_{1,58}=8.270^*, P=0.006$	4.11±0.06 (3.62~5.07) $F_{1,58}=8.270^*, P=0.006$	3.50±0.06 (2.90~4.18) $F_{1,58}=8.270^*, P=0.006$	MTM	15.31±0.19 (13.14~17.57) $F_{1,68}=5.896^*, P=0.018$	12.89±0.13 (11.52~14.50) $F_{1,58}=24.362^*, P=0.000$	12.77±0.16 (11.28~15.22) $F_{1,58}=24.362^*, P=0.000$	10.84±0.11 (9.50~11.75) $F_{1,58}=24.362^*, P=0.000$
IOD	4.46±0.06 (3.74~5.23) $F_{1,68}=1.666^*, P=0.201$	3.80±0.04 (3.02~4.18) $F_{1,58}=22.338, P=0.000$	3.46±0.07 (2.36~4.10) $F_{1,58}=22.338, P=0.000$	3.00±0.07 (2.16~3.63) $F_{1,58}=22.338, P=0.000$	MTS	17.30±0.22 (14.91~20.33) $F_{1,68}=0.867^*, P=0.355$	13.95±0.16 (12.23~16.58) $F_{1,58}=17.925^*, P=0.000$	13.51±0.18 (11.61~15.40) $F_{1,58}=17.925^*, P=0.000$	11.54±0.12 (9.52~12.54) $F_{1,58}=17.925^*, P=0.000$
ULW	3.67±0.07 (2.96~4.61) $F_{1,68}=3.956^*, P=0.051$	3.09±0.05 (2.10~3.85) $F_{1,58}=3.453^*, P=0.068$	3.37±0.07 (2.67~4.06) $F_{1,58}=3.453^*, P=0.068$	2.91±0.04 (2.15~3.29) $F_{1,58}=3.453^*, P=0.068$	MTN	5.17±0.07 (4.31~5.93) $F_{1,68}=0.009^*, P=0.923$	4.09±0.07 (3.16~5.14) $F_{1,58}=0.571^*, P=0.453$	3.72±0.06 (3.00~4.00) $F_{1,58}=0.571^*, P=0.453$	3.31±0.07 (3.00~5.00) $F_{1,58}=0.571^*, P=0.453$
EL	6.28±0.09 (5.44~7.74) $F_{1,68}=6.339^*, P=0.014$	5.62±0.07 (4.92~6.42) $F_{1,58}=2.602^*, P=0.112$	6.08±0.08 (5.24~6.88) $F_{1,58}=2.602^*, P=0.112$	5.39±0.08 (4.25~6.22) $F_{1,58}=2.602^*, P=0.112$	FL3	10.49±0.16 (8.20~12.80) $F_{1,68}=8.249^*, P=0.005$	7.54±0.11 (6.20~8.90) $F_{1,58}=16.458^*, P=0.000$	8.40±0.15 (6.94~10.62) $F_{1,58}=16.458^*, P=0.000$	6.88±0.12 (5.45~8.78) $F_{1,58}=16.458^*, P=0.000$
TM	3.63±0.07 (2.85~5.05) $F_{1,68}=2.141^*, P=0.148$	2.76±0.07 (1.71~3.46) $F_{1,58}=17.677, P=0.000$	2.94±0.07 (2.22~3.73) $F_{1,58}=17.677, P=0.000$	2.57±0.06 (2.06~3.18) $F_{1,58}=17.677, P=0.000$	FL1	9.14±0.14 (7.57~10.72) $F_{1,68}=3.094^*, P=0.083$	7.37±0.10 (5.67~8.61) $F_{1,58}=33.400^*, P=0.000$	7.86±0.13 (6.08~8.95) $F_{1,58}=33.400^*, P=0.000$	6.11±0.10 (4.97~7.00) $F_{1,58}=33.400^*, P=0.000$
LFH	26.56±0.35 (21.32~31.66) $F_{1,68}=6.443^*, P=0.013$	22.73±0.48 (19.10~33.39) $F_{1,58}=134.264^*, P=0.000$	23.03±0.23 (21.08~25.87) $F_{1,58}=134.264^*, P=0.000$	17.32±0.23 (13.39~19.36) $F_{1,58}=134.264^*, P=0.000$	TL	30.52±0.51 (23.95~36.37) $F_{1,68}=7.467^*, P=0.008$	24.05±0.34 (20.36~27.71) $F_{1,58}=25.651^*, P=0.000$	25.09±0.38 (22.16~31.05) $F_{1,58}=25.651^*, P=0.000$	20.51±0.25 (17.55~22.61) $F_{1,58}=25.651^*, P=0.000$
FAW	3.76±0.10 (2.69~4.88) $F_{1,68}=25.024^*, P=0.000$	3.66±0.09 (2.59~4.79) $F_{1,58}=65.774^*, P=0.000$	3.88±0.10 (2.97~4.92) $F_{1,58}=65.774^*, P=0.000$	2.40±0.06 (1.89~3.12) $F_{1,58}=65.774^*, P=0.000$	FTL	29.59±0.42 (24.66~33.84) $F_{1,68}=0.088^*, P=0.768$	23.70±0.39 (19.45~28.27) $F_{1,58}=51.282^*, P=0.000$	24.22±0.35 (20.60~27.48) $F_{1,58}=51.282^*, P=0.000$	18.47±0.30 (15.20~22.13) $F_{1,58}=51.282^*, P=0.000$
LL	108.42±1.39 (90.95~124.82) $F_{1,68}=1.621^*, P=0.207$	83.59±1.30 (70.46~100.87) $F_{1,58}=44.218^*, P=0.000$	84.02±1.12 (64.51~91.77) $F_{1,58}=44.218^*, P=0.000$	67.10±0.87 (57.00~77.39) $F_{1,58}=44.218^*, P=0.000$	MTL	2.44±0.06 (1.83~3.36) $F_{1,68}=8.469^*, P=0.005$	2.12±0.05 (1.56~2.79) $F_{1,58}=3.155^*, P=0.081$	2.15±0.04 (1.77~2.63) $F_{1,58}=3.155^*, P=0.081$	1.89±0.04 (1.46~2.20) $F_{1,58}=3.155^*, P=0.081$

*表示该变量与体长显著相关,统计时以体长为协变量进行协方差分析。

项形态特征显著大于郑州种群($P<0.05$)(图 3)。

2.2.3 中国林蛙形态特征地理变异的因子分析

对中国林蛙雌性 26 项形态特征进行因子分析的结果表明,前 2 个主成分的累积贡献率达到 78.52%;第 1 主成分贡献率为 63.25%,对应因子为 SNL、MTN、SVL、W、FL、BW、LL、MTS、IND、SL、MTM、IOD、FTL、FL3、LFH、MAL、HL、TL、TM、FL1、HW、IHMT;第 2 主成分的贡献率为 15.27%,对应因子为 FAW、

ULW、EL、MTL(表 2)。对中国林蛙雄性 26 项形态特征进行因子分析的结果表明,前 2 个主成分的累积贡献率达到 74.56%;第 1 主成分贡献率为 42.72%,对应因子为 IND、IOD、FL、FAW、MTM、FTL、MTS、LL、MTN、FL1、LFH、SNL、BW、HL、TL、SL;第 2 主成分的贡献率为 31.84%,对应因子为 HW、W、SVL、FL3、EL、TM、ULW、MTL、IHMT、MAL(表 2)。

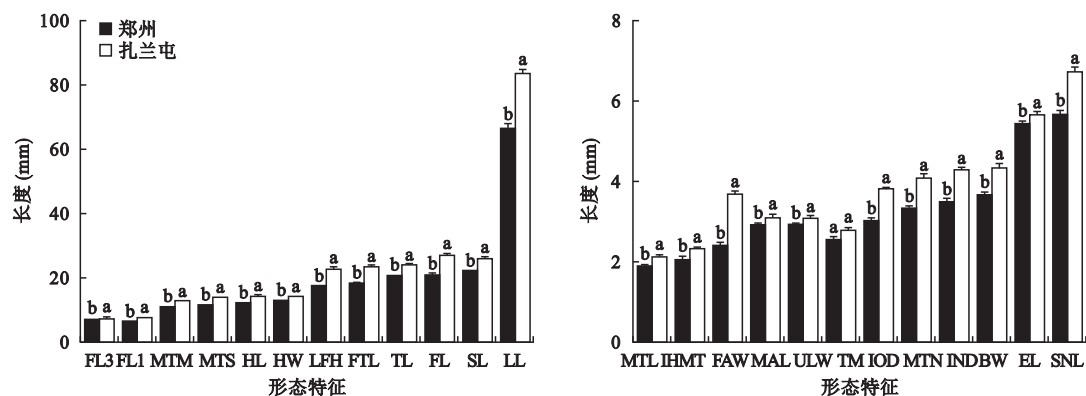


图 3 中国林蛙 2 个种群雄性的形态特征
Fig.3 Male morphological characteristics in different populations of *Rana chensinensis*
不同小写字母表示不同种群的形态特征差异显著($P<0.05$)。

2.3 中国林蛙雌体生殖力的地理变异

中国林蛙扎兰屯种群雌体的绝对生殖力与体长、体重均呈显著正相关,而郑州种群雌体的绝对生殖力与体长、体重均无显著相关性(图 4)。不同地理种群的东北林蛙雌体生殖力不同,扎兰屯种群的

绝对生殖力为 1439 ± 143 (800~3629) 粒;郑州种群的绝对生殖力为 805 ± 32 (452~1299) 粒,扎兰屯种群雌体的绝对生殖力显著大于郑州种群 ($F_{1,62}=16.142, P=0.000$)。

3 讨 论

动物种群表型的地理变异是对气候条件适应性进化的结果,是研究动物对环境适应的核心问题,即在自然选择的驱动下通过结构和功能的改变来适应特殊的环境,并作用于可遗传的变异来增加自身的适合度,从而导致遗传的多样性(Mayr, 1956; James, 1970; Millien *et al.*, 2006; Valenzuela-Sánchez *et al.*, 2015)。不同地理种群间动物的表型分化主要包括身体颜色、附属结构大小和体形的变化 3 种模式(Ray, 1960; Allen, 1877; Mclean *et al.*, 2014),这些表型变化是物种通过热调节的方式适应波动环境条件的证据,从而在表型上遵循一定的规律,如贝格曼法则(Bergmann's rule)、阿伦法则(Allen's rule)和伦施法则(Rensch's rule)等(Ashton *et al.*, 2000; Salewski *et al.*, 2016; 梁涛等, 2017)。

中国林蛙扎兰屯种群位于该物种分布区的最北部(于晴等, 2017),该种群的大多数形态特征均显著大于分布区南部的郑州种群,遵循贝格曼法则,一般认为在低温条件下动物的发育慢、性成熟时间晚、寿命长,而较大的体形有利于减少身体热量的散失(Ray, 1960),这种形态特征的地理变异受气候的影响十分显著,是动物对寒冷条件的一种形态适应(Babik *et al.*, 2000)。中国林蛙四肢长度的变化规律不遵循阿伦法则,五趾型四肢是两栖类为了适应陆地生活而首次出现的结构,因此,在寒冷地区体形

表 2 中国林蛙雌性和雄性形态特征的因子负载量
Table 2 Primal factors loading capacity of morphological characteristics in both sexes of *Rana chensinensis*

雌性	主成分		雄性	主成分	
	1	2		1	2
SNL	0.952	0.213	IND	0.851	0.190
MTN	0.945	0.151	IOD	0.843	0.207
SVL	0.939	0.299	FL	0.816	0.510
W	0.910	0.316	FAW	0.815	0.361
FL	0.920	0.276	MTM	0.806	0.492
BW	0.906	0.106	FTL	0.806	0.489
LL	0.904	0.298	MTS	0.795	0.509
MTS	0.894	0.350	LL	0.792	0.564
IND	0.892	0.199	MTN	0.770	0.407
SL	0.878	0.333	FL1	0.753	0.248
MTM	0.862	0.439	LFH	0.728	0.485
IOD	0.860	-0.087	SNL	0.723	0.561
FTL	0.836	0.233	BW	0.717	0.503
FL3	0.835	0.213	HL	0.715	0.634
LFH	0.835	0.292	TL	0.694	0.643
MAL	0.822	0.201	SL	0.684	0.583
HL	0.815	0.362	HW	0.514	0.758
TL	0.803	0.472	W	0.591	0.735
TM	0.791	0.141	SVL	0.626	0.718
FL1	0.776	0.163	FL3	0.410	0.701
HW	0.710	0.462	EL	0.218	0.689
IHMT	0.589	0.448	TM	0.175	0.668
FAW	-0.123	0.784	ULW	0.242	0.654
ULW	0.342	0.760	MTL	0.366	0.623
EL	0.210	0.735	IHMT	0.303	0.595
MTL	0.464	0.487	MAL	0.251	0.593

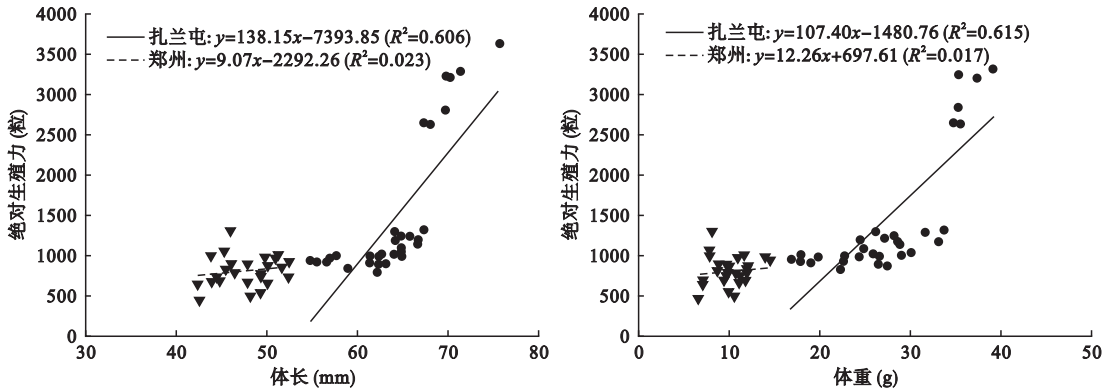


图4 中国林蛙不同地理种群雌性体长、体重与绝对生殖力的线性回归

Fig.4 Linear regression of SVL and weight with female fecundity of different *Rana chensinensis* populations

变大的同时,更加强壮的四肢对于支撑体重、完成运动及抱对繁殖等生活史特征具有重要意义。

不同性别的两栖类在适应环境变化的策略方面存在较大差异 (Gibbons *et al.*, 1986), 从而出现两性异形的地理变异 (Schäuble, 2004; Amor *et al.*, 2009; Liapkov *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2010)。纬度较高、环境变化激烈、气候寒冷的生存条件对雌性的影响更显著, 雌性需要通过更强的定向选择来获得生殖优势, 将更多的能量用于生长, 并间接引起生殖力的增加 (Zhang *et al.*, 2012), 而雄性将更多的能量用于求偶繁殖, 通过雌性的配偶选择获得繁殖的机会 (Liu *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2011), 因此, 雄性形态增加的幅度不如雌性。这种不同地理种群两性间在身体大小变化趋势的不一致性, 导致中国林蛙北方种群主要的形态特征 (如体长和体重) 产生更明显的分化, 两性的差异程度显著大于南方种群, 违反伦施法则 (Dale *et al.*, 2007)。但是, 中国林蛙北方种群具有两性异形的形态特征的数量较少, 可能与寒冷气候条件下的趋同适应有关, 需要更多地理种群的形态数据进行深入的研究。

参考文献

曹玉萍, 谢松, 李健, 等. 2000. 河北省 (含京、津) 中国林蛙六个居群的比较研究. *四川动物*, **19** (3): 137-139.

樊捷. 2015. 黑斑侧褶蛙形态地理变异的研究 (硕士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.

冯学运. 2015. 高原林蛙生活史特征变化及其适应 (硕士学位论文). 北京: 中国科学院大学.

黄通灵. 2011. 不同地理分布区中国林蛙的身体特征变异. *湖南环境生物职业技术学院学报*, **17** (2): 6-9.

李雄. 2011. 两种蛙身体大小和年龄结构的地理变异 (硕士学位论文). 武汉: 华中师范大学.

梁涛, 时磊. 2017. 旱地沙蜥三个地理种群形态变异与两性异形——Bergmann 法则、Allen 法则、Rensch 法则的检验. *四川动物*, **36** (3): 249-257.

卢欣. 1994. 中国林蛙的生殖量特征及其地理变化. *生态学报*, **14** (2): 209-214.

于晴, 刘鹏, 赵文阁. 2017. 内蒙古扎兰屯地区发现中国林蛙 (无尾目: 蛙科). *动物学杂志*, **52** (1): 150-154.

Allen JA. 1877. The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, **1**: 108-140.

Amor N, Farjallah S, Said K. 2009. Morphometric variation in the Tunisian green frog, *Rana saharica* (Anura: Ranidae). *African Zoology*, **44**: 194-203.

Ashton KG, Tracy MC, Queiroz AD. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *The American Naturalist*, **156**: 390-415.

Ashton KG. 2011. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal Zoology*, **80**: 708-716.

Babik W, Rapiński J. 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **38**: 239-247.

Blanckenhorn WU, Demont M. 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: Two ends of a continuum? *Integrative Comparative Biology*, **44**: 413-424.

Blaustein AR, Walls SC, Bancroft BA, *et al.* 2010. Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. *Diversity*, **2**: 281-313.

Chen W, Lu X. 2011. Age and body size of *Rana amurensis* from northeastern China. *Current Zoology*, **57**: 781-784.

Cvetković D, Tomašević N, Ficetola GF, *et al.* 2009. Bergmann's rule in amphibians: Combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **47**: 171-180.

Dale J, Dunn PO, Figuerola J, *et al.* 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **274**: 2971-2979.

- Gibbons MM, McCarthy TK. 1986. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* with particular reference to body size and age. *Journal of Zoology*, **209**: 579–593.
- James FC. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship with climate. *Ecology*, **51**: 365–390.
- Kupfer A. 2009. Sexual size dimorphism in caecilian amphibians: Analysis, review and directions for future research. *Zoology*, **112**: 362–369.
- Laugen AT, Laurila A, Jonsson KL, *et al.* 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergman's rule? *Evolutionary Ecology Research*, **7**: 717–731.
- Liao WB, Liu WC, Merilä J. 2015. Andrew meets Rensch: Sexual size dimorphism and the inverse of Rensch's rule in Andrew's toad (*Bufo andreus*). *Oecologia*, **177**: 389–399.
- Liao WB, Zeng Y, Zhou CQ, *et al.* 2013. Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in Zoology*, **10**: 10–16.
- Liapkov SM, Cherdantsev VG, Cherdantseva EM. 2010. Geographic variation of sexual dimorphism in the moor frog (*Rana arvalis*) as a result of differences in reproductive strategies. *Zhurnal Obshchei Biologii*, **71**: 337–358.
- Liu X, Li YM, McGarrity ME. 2010. Geographical variation in body size and sexual size dimorphism of introduced American bullfrogs in southwestern China. *Biological Invasions*, **12**: 2037–2047.
- Mayr E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, **10**: 105–108.
- Mclean CA, Stuartfox D. 2014. Geographic variation in animal colour polymorphisms and its role in speciation. *Biological Reviews*, **89**: 860–873.
- Meiri S, Dayan T. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, **30**: 331–351.
- Millien V, Kathleen LS, Olson L, *et al.* 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: Revisiting the rules. *Ecology Letters*, **9**: 853–869.
- Monroe MJ, South SH, Alonzo SH. 2015. The evolution of fecundity is associated with female body size but not female-biased sexual size dimorphism among frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**: 1793–1803.
- Nali RC, Zamudio KR, Haddad CFB, *et al.* 2014. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, **184**: 727–740.
- Ray C. 1960. The application of Bergmann's rule and Allen's rule to the poikilotherms. *Journal of morphology*, **106**: 85–109.
- Salewski V, Watt C. 2016. Bergmann's rule: A biophysiological rule examined in birds. *Oikos*, **126**: 161–172.
- Schäuble CS. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**: 39–56.
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia*, **1979**: 297–306.
- Valenzuela-Sánchez A, Cunningham AA, Soto-Azat C. 2015. Geographic body size variation in ectotherms: Effects of seasonality on an anuran from the southern temperate forest. *Frontiers in Zoology*, **12**: 37–45.
- Woolbright LL. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *The American Naturalist*, **121**: 110–119.
- Yu BG, Zheng RQ, Zhang Y, *et al.* 2010. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism in the giant spiny frog *Paa spinosa* (David, 1875) (Anura: Ranoidae). *Journal of Natural History*, **44**: 1729–1741.
- Zhang LX, Ma XY, Jiang JP, *et al.* 2012. Stronger condition dependence in female size explains altitudinal variation in sexual size dimorphism of a Tibetan frog. *Biological Journal of the Linnean Society*, **107**: 558–565.
- Zhou WW, Wen Y, Fu JZ, *et al.* 2012. Speciation in the *Rana chensinensis* species complex and its relationship to the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Molecular Ecology*, **21**: 960–973.

作者简介 于 晴,女,1991年生,硕士研究生,主要从事两栖爬行动物学研究。E-mail: 414452808@qq.com
责任编辑 魏中青
