

文章编号: 1000-5692(2006)05-0560-05

昭觉林蛙的食性与两性异形

杨颖, 周伟, 李旭, 潘晓赋

(西南林学院 保护生物学学院, 云南 昆明 650224)

摘要: 对采自 1998 年 5 月至 2003 年 10 月的昭觉林蛙 *Rana chaochiaensis* 解剖 428 只(♀202, ♂184, 亚成体 42 只)分析食性, 测量体长大于 40 mm 的成体 151 只(♀81, ♂70)作两性异形研究。解剖结果表明, 昭觉林蛙以动物性食物为主, 两性的食性无显著性差异, 食性不是影响两性异形分化的原因。*t* 检验结果表明, 昭觉林蛙成年雌雄个体在前臂宽/前臂长存在极显著差异。协方差分析结果显示, 昭觉林蛙雌雄个体头宽、吻长、鼓膜直径、眼径、前臂长、前臂宽、手长、后肢全长、胫长和足长存在显著差异。两性异形主要系性选择压力的结果。昭觉林蛙属于成年雌雄个体大小无显著差异的类型。雄性昭觉林蛙的前臂明显比雌性的粗壮, 第一指基部具有发达的婚垫, 表面具细密角质刺, 以加大拥抱摩擦, 增强拥抱能力, 避免雌蛙逃脱。雄性昭觉林蛙没有声囊, 但后肢较长和具有较雌性发达的蹼, 有利于提高自身追逐雌性的能力, 以提高繁殖成功机率; 而雌蛙发达的后肢则有利于提高跳跃能力, 快速躲避干扰和威胁。表 2 参 29

关键词: 动物学; 昭觉林蛙; 食性; 两性异形; 第二性征

中图分类号: Q959.5 **文献标识码:** A

动物的两性异形(sexual dimorphism)可能是由性选择, 非性选择, 或两者某种组合的选择压力导致的^[1]。性选择压力是一种直接与雌体增加子代输出或雄体增加交配次数的繁殖利益有关的自然选择压力, 因而是导致不少动物两性异形的重要原因^[2~9]。非性选择原因也能导致两性异形, 这些原因主要包括栖息环境、生活史、两性寿命或死亡率的差异和两性食性的分离, 以及性成熟个体分配物质和能量的两性差异等^[7~10]。两栖类在形态、栖息地和生活史上具有丰富的多样性, 第二性征现象在许多种类中广泛存在, 且呈现极大的多样性^[11,12]。昭觉林蛙 *Rana chaochiaensis* 形态研究已有报道, 但均未涉及两性异形内容^[13,14]。通过两性形态差异与食性分离的比较, 探讨两性异形和食性在个体发育过程中的变化虽有报道, 但多集中在爬行类^[1,15~18], 而两栖类的同类研究鲜有涉及。这项工作旨在通过比较昭觉林蛙两性个体间形态特征差异和周年食性的关系, 寻找导致两性异形进化的选择压力。

1 材料与方 法

测量于 1998 年 5 月至 2003 年 10 月采自昆明市白龙寺东北郊林区、林缘草地及农田等生境的昭觉林

收稿日期: 2005-12-20; 修回日期: 2006-03-10

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2003CB415100); 云南省自然科学基金资助项目(2000C0054M); Russell E. Train Education for Nature (EFN) Program (RJ17), WWF 资助项目

作者简介: 杨颖, 硕士研究生, 从事野生动物多样性研究。E-mail: ysjcgy-yy@21cn.com. 通讯作者: 周伟, 教授, 博士, 从事生物多样性保护、脊椎动物分类及生态学等研究。E-mail: weizhou@public.km.yn.cn

蛙标本 151 只(♀81, ♂70), 解剖 428 只(♀202, ♂184, 亚成体 42 只), 标本均用质量分数为 50 g·kg⁻¹ 的甲醛溶液浸泡。

经解剖证实, 昭觉林蛙体长大于 40 mm 的个体性腺才发育成熟, 而体长小于 40 mm 的个体尚处于生长发育阶段, 未参加繁殖, 雌雄个体消耗的物质和能量大体相同, 在体型上没有明显区别。所以, 两性异形研究标本均选择体长大于 40 mm 的个体。形态特征的描述和计量参照杨大同^[13]和费梁^[19]的方法, 用游标卡尺测量数据, 精确到 0.1 mm。

食性分析采用剖胃法, 取得胃容物用电子天平称量, 精确到 0.01 g。用放大镜和 XTB-1 型解剖镜分析鉴定, 鉴定到目级水平, 并统计数量。胃内食物鉴定主要参照蔡邦华系统^[20~22], 并与西南林学院昆虫标本室已鉴定的昆虫标本进行对比核实。

食物量百分比^[23]计算公式为: $K = n_i / N_i$ (K 为食物量百分比, n_i 为该食物在胃内的数量, N_i 为各类食物在胃内的总数量)。摄食率^[24]计算公式为: 摄食率 = 实胃数 / 总胃数。

采用 SPSS 11.0 统计分析软件包对数据作统计处理^[25]。先将二级参数非独立性变量(前臂宽/前臂长)作反正弦函数转换为角度型变量, 然后采用单样本的 Kolmogorov Smirnov Z-检验分析各个数字型变量的正态性。经检验, 所有变量数据均为正态分布, 符合参数统计分析的条件。再用 t 检验、方差分析和一元线性回归处理相应数据。以体长为协变量, 用协方差分析比较局部形态特征的两性差异。应用非参数 Wilcoxon 检验分析昭觉林蛙不同性别的食性差异。描述性统计值用平均值 ± 标准误(范围)表示。显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$; 极显著性水平设置为 $\alpha = 0.01$ 。

2 结果与分析

2.1 食性

对解剖的 428 只昭觉林蛙胃内容物分析, 其中空胃 43 只。解剖结果表明, 昭觉林蛙基本以动物性食物为主, 其组成分别为节肢动物门、软体动物门、环节动物门、腔肠动物门和脊索动物门等 5 门。其中以节肢动物门的昆虫纲占绝大部分, 分别为雌雄性食物量百分比的 79.20% 和 80.52%。雄体的平均摄食率(91.09%)大于雌体(88.94%)。雄体的主要食物为鞘翅目 Coleoptera 昆虫(26.80%), 其次为鳞翅目 Lepidoptera 昆虫(22.75%)。雌体的主要食物为鞘翅目昆虫(26.24%), 其次为膜翅目 Hymenoptera 昆虫(16.89%)(表 1)。Wilcoxon 检验结果表明, 昭觉林蛙雌雄个体间食性存在一定差异, 但差异不显著($W = 1.074, n = 62, P > 0.05$)。

表 1 昆明白龙寺地区昭觉林蛙不同性别食性差异比较

Table 1 Comparisons of diet composition between male and female *Rana chaochiaensis* from Baibngsi, Kunming

食物成分	食物数量/只		食物量百分比/%		食物成分	食物数量/只		食物量百分比/%	
	♂	♀	♂	♀		♂	♀	♂	♀
昆虫纲	616	830	80.52	79.20	蜉蝣目 Ephemera	6	8	0.78	0.76
直翅目 Orthoptera	34	42	4.44	4.01	竹节虫目 Phasmida	1	2	0.13	0.19
同翅目 Homoptera	6	13	0.78	1.24	蛛形纲	111	130	14.51	12.40
半翅目 Hemiptera	25	51	3.27	4.87	重足纲	1	4	0.13	0.38
鞘翅目 Coleoptera	205	275	26.80	26.24	唇足纲	4	13	0.52	1.24
双翅目 Diptera	40	83	5.23	7.92	两栖纲	0	3	0.00	0.29
鳞翅目 Lepidoptera	174	177	22.75	16.89	甲壳纲	0	1	0.00	0.10
膜翅目 Hymenoptera	90	124	11.76	11.83	环节动物门	21	45	2.75	4.29
毛翅目 Trichoptera	1	0	0.13	0.00	软体动物门	10	10	1.31	0.95
脉翅目 Neuroptera	2	0	0.26	0.00	寄生虫	0	3	0.00	0.29
等翅目 Isoptera	6	8	0.78	0.76	未明食物	2	9	0.26	0.86
革翅目 Dermaptera	22	32	2.88	3.05	合计	765	1048	100	100
蜚蠊目 Blattaria	4	15	0.52	1.43					

说明: 食物数量以累计食物数量表示。

2.2 外部形态

雄性昭觉林蛙背褶黑色素沉积十分明显, 形成清晰的倒“V”形斑, 甚至几块彼此分离的背褶相

互连接,形成一黑色网状纹。雌体背部的倒“V”形斑不明显。后肢长,胫附关节达鼻孔吻部或稍过。胫长为体长的62.2%。前肢无蹼。后肢具趾间蹼,雄性个体的蹼较雌性的发达。雄性第3~4趾间的蹼连于第3趾端下缘到第4趾的第3关节下瘤附近,蹼缘缺刻最深处超过两趾第2关节下瘤之连线。第4~5趾之间的蹼从第4趾第3关节下瘤上缘处到第5趾端。雌性第3~4趾之间的蹼连于第3趾第2关节下瘤上缘约1/2处到第4趾的第2关节上瘤前缘处,远未达第3关节下瘤。蹼缘缺刻最深处达第3~4趾间的第2关节下瘤连线,或者与之相切,这样第4趾看起来显得细长。第4~5趾之间的蹼从第4趾第2、3关节下瘤之间到第5趾端下缘,有的雌性的蹼完全在第5趾端之下。雄性前肢第1指基部内侧具婚垫,灰色,极发达,且分团,其上着生密集细白角质刺。雌性第1指基部无婚垫,显得较细长,几与第3指等长。雄蛙不具声囊,野外观察亦未发现其有鸣叫特性。

2.3 数量性状

用 t 检验检测昭觉林蛙两性体长无显著差异,但前臂宽/前臂长存在极显著差异。以体长为协变量的协方差分析表明,雌雄在头宽、吻长、眼径、手长、胫长、鼓膜直径、前臂长、前臂宽、后肢全长和足长存在显著差异(表2)。

3 讨论

3.1 食性对两性异形的影响

捕食者潜在的食物成分结构与其自身形态

结构是相适应的。无尾两栖类不同年龄阶段的食性差异是保证不同发育阶段个体对营养的不同需求^[26]。自然选择假设认为性选择以外的原因可能导致两性异形,如两性个体利用不同的资源^[27],两性寿命或死亡率的差异和两性食性的分离等^[15]。昭觉林蛙雄性个体的全年平均摄食率(91.09%)大于雌性(88.94%),主要食物都为鞘翅目昆虫,这与蛙的活动能力和食物的可得性有关。与捕食相关的几个形态特征,如头宽、吻长、眼径和后肢全长等在两性中存在显著性差异(表2)。但 Wilcoxon 检验表明,雌雄昭觉林蛙的食性差异不显著($W=1.074$, $n=62$, $P>0.05$)(表1)。这表明食性不是影响两性异形分化的原因,与捕食相关的形态特征的两性异形多少与强化两性繁殖成功率(雌性增加繁殖输出,雄性增加交配机会)的选择压力有关。

3.2 性选择对两性异形的影响

两栖动物的两性异形主要有以下3种类型:①雌性成体大于雄性成体;②雄性成体大于雌性成体;③雌雄成年个体间无显著差异。第1种类型较为普遍,在589种无尾两栖类动物中,90%的物种雌性体长大于雄性,雌性个体大有利于相应增大腹腔怀卵容量,以便在繁殖期提高繁殖输出;第2种和第3种类型则有利于雄体争夺配偶,提高繁殖成功率^[6,12,28]。成年雌雄个体大小无显著差异。繁殖时,雌雄个体均要消耗大量物质和能量,但消耗方式不相同^[29]。雌蛙形成卵时要消耗大量储备物质,为使投入有较高回报,保证较高的受精率是雌蛙选择雄蛙的前提,而选择较大的雄蛙可以提高受精率。雄蛙用于形成生殖细胞(精子)的能量比雌蛙少得多,其更多的能量投入主要用于雄-雄间的争斗和对雌蛙的追逐。较大的雄蛙在争斗中有明显优势,往往获得较多的交配机会,且常会与个体较大的

表2 昆明白龙寺地区昭觉林蛙的两性形态变量

Table 2 Morphological variables in adult male and female of *Rana chaoxiaensis* from Bailongsi, Kunming

形态特征度量指标	平均值±标准差/mm		t 值	协方差 F-值
	雌蛙(n=81)	雄蛙(n=70)		
体长	48.5±6.5	47.4±4.1	1.193	
头长	16.5±2.0	16.2±1.4		0.073
头宽	16.6±2.3	16.7±1.6		8.340*
吻长	8.3±1.0	7.9±0.6		8.056*
鼻间距	4.3±0.5	4.3±0.4		1.211
眼间距	3.2±0.4	3.2±0.4		0.000
鼓膜直径	4.0±0.7	4.2±0.6		23.699*
眼径	6.1±0.8	6.2±0.7		7.693*
前臂长	10.8±1.7	12.0±1.5		55.905*
前臂宽	4.4±0.7	5.7±1.1		192.505*
手长	12.0±1.9	12.2±1.2		5.136*
后肢全长	90.8±11.7	92.9±9.3		23.631*
胫长	30.2±4.0	30.4±3.1		9.303*
足长	26.8±3.6	28.1±3.4		31.072*
前臂宽/前臂长	39.9±4.2	43.8±4.6	5.390**	

说明: * $P<0.01$, $d_f=149$; **相伴概率 $P<0.05$ 。

雌蛙抱对。因此, 雌性选择和雄性选择分别起着不同的作用。

抱握结构是保证交配成功, 促使雄蛙第二性征进化, 推动雄性两性异形分化的主要动力。求偶时雄蛙不仅要通过鸣叫、示威等与对手竞争, 还必须有效地抱握雌蛙, 不使其跑掉或被其他雄蛙夺走。婚垫、健壮的前臂, 胸腹部的黏腺和刺团等是雄蛙加强抱握能力的主要结构, 以此提高繁殖成功率。静水生活的两栖类动物一般具有婚垫和声囊等第二性征^[11]。昭觉林蛙属于在静水环境中繁殖的种类, 由于没有水流冲击影响交配活动, 其腹部皮肤光滑, 未产生强化其抱握能力和演化出更强有力的腺体和刺团等特殊抱握结构。但昭觉林蛙第一指基部具有发达的婚垫, 表面具细密角质刺, 以此加大拥抱摩擦, 增强拥抱能力。其雄体手长、前臂宽、前臂长明显较雌蛙粗壮, 此特点与婚垫的主要适应意义在于加强对雌蛙的拥抱能力, 巩固拥抱着的雌蛙。这类两性异形特征主要系性选择压力的结果。

无尾两栖类的鸣声至少具有两类功能: 招揽配偶和警告对手。鸣声与敏锐的听觉相互配合, 既可以较早发现危害, 也有助于较早发现配偶。昭觉林蛙两性均没有声囊, 在繁殖季节不能以鸣叫声吸引异性。补偿性变化表现为, 前臂的两性异形和雄蛙背面的警示图案。昭觉林蛙雌雄个体前臂的两性异形明显, 不仅体现在雄性粗壮的前臂更有利于抱对, 而且雄性背面具有显眼的倒“V”形斑纹。推测其具有较好的视力, 主要作用在于雄-雄个体间的警示作用, 避免为了获得与雌蛙繁殖的机会而相互直接战斗。因此这些形态差异与性选择压力有关。对昭觉林蛙的食性分析提供了视力好的间接证据, 因为昭觉林蛙取食的昆虫属个体较小, 活动能力较强的种类。

昭觉林蛙两性前肢的指间无蹼, 后肢的趾间具蹼且雌雄两性间出现分化。蹼的发达程度及后肢的长短一般与该种的生活习性有密切的关系^[11]。昭觉林蛙以陆栖为主, 生活在林缘和草丛等栖境。与其生活环境相适应, 它们不仅具有游泳能力, 增长了的后肢有利于陆上跳跃和迁徙活动。雄蛙的蹼较雌蛙发达, 后肢全长及足长等较雌性长(差异极显著)。这可能是由于雄性没有声囊, 不能以发声来吸引雌性, 只有通过提高自身追逐雌性的能力, 如增强跳跃能力和游泳能力, 以提高繁殖成功机率, 由此发展为后肢较长和具有较雌蛙发达的蹼。而雌蛙发达的后肢也有利于提高跳跃能力, 快速躲避干扰和威胁, 具备较强的迁移和扩散能力, 这是昭觉林蛙成功繁殖的条件之一。

致谢: 西南林学院欧晓红教授指导昆虫标本鉴定, 在此表示谢意!

参考文献:

- [1] 林植华, 计翔. 浙江丽水中国石龙子的食性、两性异形和雌性繁殖[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 304—310.
- [2] ARAK A. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians [M] // BATESON P. *Mate Choice*. London: Cambridge University Press, 1983: 181—210.
- [3] ARAK A. Sexual dimorphism in body size: a model and a test [J]. *Evolution*, 1988, 42: 820—825.
- [4] FAIRBAIRN D J. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in male and females [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1997, 28: 659—687.
- [5] LEE J C. Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus* [J]. *Copeia*, 2001, 4: 928—935.
- [6] 郑荣泉, 杜卫国, 寿鹿. 黑斑侧褶蛙的两性异形和雌性繁殖特征[J]. 动物学杂志, 2002, 37(4): 14—18.
- [7] BERRY J F, SHINE R. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtle (order Chelonia) [J]. *Oecologia*, 1980, 44: 185—191.
- [8] DUNHAM A E. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus* [J]. *Misc Publ Univ Mich Mus Zool*, 1981, 158: 1—62.
- [9] POWELL G L, RUSSELL A P. Growth and sexual size dimorphism in Alberta populations of the eastern short-horned lizard *Phrynosoma douglassi brevirostre* [J]. *Can J Zool*, 1985, 63: 139—154.
- [10] COOPER W E, VITT L J. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results [J]. *Am Nat*, 1989, 133: 729—735.
- [11] 刘承钊, 胡淑琴. 中国无尾两栖类[M]. 北京: 科学出版社, 1961: 1—364.
- [12] SHINE R. Sexual selection dimorphism in the Amphibian [J]. *Copeia*, 1979, 2: 297—306.
- [13] 杨大同. 云南两栖类志[M]. 北京: 中国林业出版社, 1991.

- [14] 周伟, 李明会, 潘晓赋. 滇蛙和昭觉林蛙的形态差异及其潜在的适应意义[J]. 动物学研究, 2003, 24(6): 445-451.
- [15] 张永普, 计翔. 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化[J]. 动物学研究, 2000, 21(3): 181-186.
- [16] 张永普, 计翔. 蓝尾石龙子的头部两性异形和食性[J]. 动物学报, 2004, 50(5): 745-752.
- [17] 邱清波, 马小梅, 计翔. 海南变色树蜥个体发育中形态和食性的变化[J]. 动物学研究, 2001, 22(5): 367-374.
- [18] 许雪峰, 计翔. 山地麻蜥个体发育过程中头部两性异形和食性的变化[J]. 应用生态学报, 2003, 14(4): 557-561.
- [19] 费梁. 中国两栖类图鉴[M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 1999.
- [20] 钟觉民. 昆虫分类学图谱[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1985.
- [21] 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类: 上册[M]. 南京: 南京师范大学出版社, 1999.
- [22] 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类: 下册[M]. 南京: 南京师范大学出版社, 1999.
- [23] 梁中宇, 刘良材, 吴其荣. 秋收时几种稻田蛙胃内容物的初步分析[J]. 动物学杂志, 1958, 2(4): 220-229.
- [24] 陈小勇, 王建平, 龚大洁. 兰州北山3种蜥蜴春季食性分析[J]. 动物学杂志, 1997, 32(5): 13-18.
- [25] 薛薇. 统计分析与SPSS的应用[M]. 北京: 中国人民大学出版社, 2001: 113-221.
- [26] HIRAI T, MATSUI M. Feeding habits of the pond frog *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan [J]. *Copeia*, 1999, 4: 940-947.
- [27] ANDERSSON M. *Sexual Selection* [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1994.
- [28] 李成. 臭蛙类第二性征的多样性与进化研究 [M] // 遵义医学院. 两栖爬行动物学研究: 第8辑. 贵阳: 贵州科学技术出版社, 2000: 28-33.
- [29] KOLOTA G B. Sexual dimorphism and mating systems: how did they evolve? [J] *Science*, 1977, 125: 382-383.

Diet and sexual dimorphism of *Rana chaochiaoensis*

YANG Ying, ZHOU Wei, LI Xu, PAN Xiao-fu

(School of Conservation Biology, Southwest Forestry College, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: The 428 specimens of *Rana chaochiaoensis* collected from May 1998 to October 2003 were anatomized ($\text{♀}202$, $\text{♂}184$, subadults 42) for diet analysis; 151 adult frogs whose body lengths were larger than 40 mm were measured ($\text{♂}81$, $\text{♀}70$) for sexual dimorphism study. The diet analysis showed that *R. chaochiaoensis* gave priority to animal food and there was no significant discrepancy in diet between male and female frogs. The food habits didn't lead to their sexual dimorphism polarization. The results of *t*-test indicated that there was significant discrepancy in width and length of forearm between male and female adult *R. chaochiaoensis*. The results of univariate analysis of variance showed that there was significant discrepancy in head width, snout length, tympanum diameter, eye diameter, forearm length, forearm width, hand length, length of hindlimb, tibia length and foot length between male and female adult frogs. Sexual dimorphism was primarily determined by the ultimate sexual selection. There was no significant difference in body size between male and female *R. chaochiaoensis*. Forearm in adult male *R. chaochiaoensis* was stronger than female's. The first finger base in adult male frog had nuptial pad with fine and dense cutin tubercles, which could increase embrace friction, strengthen embrace ability and avoid female frog escaping. Male *R. chaochiaoensis* had no vocal sac. However, its longer hindlimb and more developed web than female's were helpful to improve its capacity of chasing female, which could successfully increase mating rate. Developed hindlimb of female could enhance its ability to jump, which was useful for female keeping away rapidly from disturbance and threat. [Ch, 2 tab. 29 ref.]

Key words: zoology; *Rana chaochiaoensis*; diet; sexual dimorphism; secondary sexual characters