

无尾两栖类在不同生活史阶段的栖息环境

李成, 江建平*

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 无尾目的生活史分为卵、蝌蚪和成体 3 个不同的阶段, 它们分别生活在迥异的环境中, 形成了各自阶段的生态适应。本文综述了无尾目 3 个阶段的栖息环境, 以繁殖模式描述卵的栖息环境, 以发育序列和生态表型描述蝌蚪的栖息环境, 以生活类型描述成体的栖息环境。无尾目的环境选择策略集中表现了进化的关键趋向: 由水向陆的运动。利用生活史对水陆两种环境的适应优势, 无尾目成功地分布到除南极洲之外的所有大陆。

关键词: 无尾目; 栖息环境; 繁殖模式; 发育序列; 生态表型; 生活类型

中图分类号: Q959.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7083(2016)06-0950-06

Anuran Life Cycle and Habitat Preference

LI Cheng, JIANG Jianping*

(Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: The life-cycle of anuran are divided into three stages including egg, tadpole, and adult; and each stage is accordant to specific environment and forming adaptive radiation, respectively. This article summarized the described habitats of anurans in three stages, and the majority of such descriptions were relate to reproductive modes for eggs, developmental guilds and ecomorphological guilds for tadpoles, and habitat types for adults. The strategy of habitat selection of anurans is responsive to the key trend for evolution; from water to land. By the adaptive advantage from the biphasic life cycle, the anurans can successfully occur on all continents except Antarctica.

Key words: Anuran; habitat; reproductive mode; developmental guild; ecomorphological guild; habitat type

在从水到陆的进化过程中, 无尾目 Anura 是两栖纲动物中较成功的一支, 其种类约为两栖纲物种总数的 88% (Frost, 2016)。绝大多数无尾目动物的生活史分为卵、蝌蚪和成体 3 个不同的阶段, 这 3 个生活史阶段的动物由于各自的结构和生理机能的制约, 分别生活在迥异的栖息环境中, 形成了各自阶段的生态适应特点 (刘承钊, 胡淑琴, 1961; Duellman & Trueb, 1986; Altig & Johnston, 1989; 费梁等, 2009a, 2009b)。

在进行分类学和生态学研究时, 无尾目动物的栖息环境也是被描述的对象。但在过去的描述中, 多数仅描述了成体的栖息环境, 而忽略了卵和蝌蚪的栖息环境。应用这一描述方法在分类学研究中, 成体为树栖性的雨蛙和树蛙的卵的差异常常被忽视; 成体为陆栖性的林蛙和蟾蜍的蝌蚪的差异也被忽视了。因为卵和蝌蚪是无尾目发育过程中的重要阶段, 栖息环境的保护是物种保护行动的关键措施, 缺少了对卵和蝌蚪栖息环境的研究, 制定的保护对策往往存在很多缺陷。例如, 树蛙保护行动忽视了对树蛙产卵用植物的保护, 湍蛙保护行动忽视了湍蛙蝌蚪对流水的需求。这些基础生态学资料的缺乏都会导致保护行动的失败。因此, 根据无尾目 3

个生活史阶段的特点制订一个多物种通用、易于掌握的栖息环境分类标准非常必要。

在全面总结国内外研究结果的基础上, 本文全面介绍了无尾目 3 个生活史阶段的栖息环境的命名和分类, 重点阐述了其生态适应意义, 说明了无尾目环境选择策略的进化趋向。这对于我国无尾目动物的分类学、生态学和保护生物学等各项研究和信息共享均具有参考意义。

1 卵的环境: 繁殖模式

卵是无尾目动物个体发育的第一阶段。每到繁殖季节, 雌蛙都要选择不同的地点产卵, 它们的卵一般很小, 卵黄少, 外被胶质膜, 属无羊膜卵, 这样的卵一般发育时间短, 保水和保温的能力差; 多数无尾目雄性无交接器, 通过雌雄的抱对进行体外受精, 受精卵行体外发育。因此受精卵的发育受环境条件, 尤其是湿度和温度的影响较大。在长期的适应进化中, 无尾目选择的产卵地点和胚胎发育方式呈多样化发展, 以适应不同的环境条件, 形成了极其多样化的繁殖模式 (刘承钊, 胡淑琴, 1961; Salth & Duellman, 1973; Duellman &

收稿日期: 2016-04-08 接受日期: 2016-10-09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31172055; 31172174)

作者简介: 李成, 男, 副研究员, 研究方向: 两栖爬行动物分类与保护, E-mail: licheng@cib.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: jiangjp@cib.ac.cn

Trueb, 1986; Duellman, 1992)。

Duellman 和 Trueb (1986) 主要根据卵的发育地点, 将无尾目的卵分为 3 类(表 1): 水栖性的卵(A、B、C)、陆栖或树栖性的卵(D、E、F、G)和输卵管内孵化的卵(H、I); 结合卵和卵团的特征、胚胎发育时间和孵化率、孵化出的蝌蚪的大小和发育期的差异等, 进一步细分为 29 种繁殖模式; 并深入探讨了繁殖模式的演化。

两栖动物的繁殖模式具有由水栖卵向陆栖卵进化的趋势(Duellman & Trueb, 1986)。多数无尾目在水塘或河流中抱对、产卵、体外受精, 并孵化成蝌蚪, 水栖性的卵面临着大量水生捕食动物的捕食压力, 卵的死亡率很高, 被认为是较原始的繁殖模式; 少数无尾目将卵产在陆地上、树上, 或直接发育成幼蛙, 减少了被捕食的风险, 提高了卵的存活率, 被认为是较进化的繁殖模式; 体内受精的卵胎生和胎生则被认为是最进化的繁殖模式(Wake & Dickie, 1998)。两栖动物繁殖

模式的多样化和演化为早期的脊椎动物征服陆地环境做出了开拓性的贡献。

2 蝌蚪的环境: 发育序列和生态表型

蝌蚪是无尾目动物个体发育的第二阶段, 具有一系列适应水生生活的器官。蝌蚪的形态结构具有种属特征并反映出对栖息水域和行为方式的适应性(刘承钊, 胡淑琴, 1961)。Altig 和 Johnston (1989) 根据蝌蚪发育获得养分的方式将其划分为内营养群和外营养群。内营养群蝌蚪发育所需的养分来自双亲, 绝大多数来自卵黄生成作用期间分配给每个卵的卵黄, 这一类蝌蚪不觅食; 外营养群蝌蚪以口消化各种外来食物以获取发育所需的养分, 需要主动觅食。

通过蝌蚪从母体获取养分的方式, 内营养群蝌蚪可以进一步分为 6 种发育序列(表 2); 通过形态、生态和行为特点, 外营养群蝌蚪可以进一步分为 18 种生态表型(表 3)。

表 1 无尾目卵的环境-繁殖模式
Table 1 Eggs habitat: reproductive modes in anurans

繁殖模式 Reproductive mode	产卵和发育的特点 Ovipositional and developmental factor	代表类群 Taxon
I 水栖性的卵		
A 水内产卵	模式 1 卵产在静水中, 蝌蚪在静水中取食发育	蟾蜍属 <i>Bufo</i> 、雨蛙属 <i>Hyla</i> 、蛙属 <i>Rana</i>
	模式 2 卵产在流水中, 蝌蚪在流水中取食发育	尾蟾属 <i>Ascaphus</i> 、斑蟾属 <i>Atelopus</i> 、溪树蛙属 <i>Buergeria</i> 、齿突蟾属 <i>Scutigera</i>
	模式 3 卵产在自然的或建造的泥窝中, 窝内无水, 并发育成早期的蝌蚪; 蝌蚪被雨水冲刷进入静水塘或溪流中取食发育	白斑雨蛙 <i>Hyla boans</i>
	模式 4 卵产在树洞或气生植物叶腋内的积水中, 蝌蚪也在其中取食发育	无囊蛙属 <i>Anotheca</i> 、夜蛙属 <i>Nyctimantis</i> 、叶雨蛙属 <i>Phyllodytes</i>
	模式 5 卵产在积水坑中, 蝌蚪利用卵黄提供的营养直接发育	马利高森蟾 <i>Alsodes vittatus</i> 、红响蟾 <i>Eupsophus roseus</i> 、白条厚蹼蟾 <i>Pelophryne albotaeniata</i>
	模式 6 卵产在树洞中或气生植物叶腋内的积水中, 蝌蚪不取食, 直接发育	无齿蟾属 <i>Anodonthyla</i> 、齿全蛙属 <i>Plethodontohyla</i>
	模式 7 卵产在溪流中并被雌蛙吞入胃部, 卵在雌蛙胃部发育成蝌蚪, 蝌蚪以卵黄为营养源, 变态成幼蛙后从雌蛙口中爬出; 亲代抚育	白点短锁蛙 <i>Chiasmocleis leucosticta</i> 、溪蟾属 <i>Rheobatrachus</i>
B 卵产在卵泡内	模式 8 卵被泡沫状的卵泡保护, 卵泡浮在静水塘水面上, 蝌蚪在静水塘中取食发育	幻蟾属 <i>Adelotus</i> 、细趾蟾属 <i>Leptodactylus</i> 、泡蟾属 <i>Physalaemus</i>
	模式 9 卵被泡沫状的卵泡保护, 卵泡浮在池塘水面上, 蝌蚪在流水中取食发育	木工汀蟾 <i>Limnodynastes lignarius</i>
C 卵附着在水栖雌蛙的背部	模式 10 成体完全水栖, 卵在雌蛙背部孵化为蝌蚪, 蝌蚪离开母体在水塘中觅食; 亲代抚育	卡瓦尔负子蟾 <i>Pipa carvalhoi</i>
	模式 11 成体完全水栖, 卵在雌蛙背部直接孵化为幼蛙; 亲代抚育	马瑙斯负子蟾 <i>Pipa arrabali</i> 、苏里南负子蟾 <i>P. pipa</i>
II 陆栖性或树栖性的卵		
D 卵产在地面上或洞穴中	模式 12 卵产在近水域的泥窝中, 卵在其中进行初步的发育, 降雨时, 蝌蚪被冲刷到静水塘或溪流中取食发育	地索蟾属 <i>Geocrinia</i> 、弹琴蛙 <i>Nidirana adenopleura</i> 、澳拟蟾属 <i>Pseudophryne</i>
	模式 13 卵产在近水域的地面、石头上、积水坑、泥窝中, 孵化后的蝌蚪进入水中取食发育	雨蟾属 <i>Batrachyla</i> 、合跗蛙 <i>Centrolene geckoideum</i> 、肩蟾属 <i>Hemisus</i> 、小黑蛙属 <i>Leptopelis</i>
	模式 14 卵在陆地上孵化成蝌蚪, 成体将蝌蚪携带入水域觅食发育; 亲代抚育	丽肢从蛙 <i>Allobates femoralis</i> 、伊瓜佩泡蟾 <i>Physalaemus spiniger</i>
	模式 15 卵在卵泡内孵化为蝌蚪, 蝌蚪利用卵黄提供的营养继续在卵泡内完成发育	埃塞俄比亚胎生蟾 <i>Altiphrynoides malcolmi</i> 、桑氏缺齿蟾 <i>Phrynodon sandersoni</i> 、萨尔联蛙 <i>Synapturanus salseri</i> 、卢茨河冲蟾 <i>Thoropa lutzi</i>
	模式 16 在成蛙的背部或背部的育儿袋中, 卵孵化成不进食的蝌蚪, 蝌蚪直接发育成幼蛙; 亲代抚育	袋蟾属 <i>Assa</i> 、尖吻达蛙属 <i>Rhinoderma</i> 、塞舌蛙属 <i>Sooglossus</i>
	模式 17 卵直接孵化成幼蛙	短头蟾属 <i>Brachycephalus</i> 、卵齿蟾属 <i>Eleutherodactylus</i> 、扁手蛙属 <i>Platymantis</i>

续表 1

E 树栖的卵	模式 18	卵产在水面上的植物上,当卵孵化成蝌蚪即落入静水塘或流溪中取食发育	白棕雨蛙 <i>Dendropsophus leucophyllatus</i> 、喉斑叶泡蛙 <i>Phyllomedusa guttata</i>
	模式 19	卵粘在树洞的壁上,孵化出的蝌蚪落入树洞内的积水中取食发育	跟刺蛙 <i>Acanthixalus spinosus</i> 、彼得夜跳蛙 <i>Nyctixalus pictus</i> 、棘刺夜跳蛙 <i>N. spinosus</i>
	模式 20	卵直接孵化成幼蛙	卵齿蟾属 <i>Eleutherodactylus</i> 、扁手蛙属 <i>Platymantis</i>
F 卵产在卵泡内	模式 21	卵泡产在成体建造的土穴中,当土穴被水冲刷时,蝌蚪即进入静水塘或流溪中取食发育	泽穴蟾属 <i>Heleioporus</i> 、棕细趾蟾组 <i>Leptodactylus fuscus</i> group
	模式 22	卵泡产在成体建造的土穴中,蝌蚪不进食,在卵泡中完成发育	股腺蟾属 <i>Adenomera</i> 、横沟舌蛙属 <i>Stumpffia</i>
	模式 23	卵泡产在水面上的树上或灌丛上,孵化出的蝌蚪落入静水塘或流溪中取食发育	攀蛙属 <i>Chiromantis</i> 、泛树蛙属 <i>Polypedates</i> 、树蛙属 <i>Rhacophorus</i>
G 成蛙携带的卵	模式 24	卵块粘在雄蛙的腿上,雄蛙携带卵周期性地进入水中,蝌蚪将孵化时,雄蛙入水释放出蝌蚪,蝌蚪在静水塘中取食发育;亲代抚育	产婆蟾属 <i>Alytes</i>
	模式 25	卵产在雌蛙背部的育儿袋中,蝌蚪在静水塘中取食发育;亲代抚育	囊蛙属 <i>Gastrotheca</i>
	模式 26	卵产在雌蛙背部或背部的育儿袋中,蝌蚪不进食,在凤梨科植物的叶腋积水中发育;亲代抚育	碟背蛙属 <i>Flectonotus</i>
	模式 27	卵产在雌蛙背部或背部的育儿袋中,直接发育为幼蛙;亲代抚育	囊蛙属 <i>Gastrotheca</i> 、扩角蛙属 <i>Hemiphraactus</i> 、芬蛙属 <i>Stefania</i>
III 输卵管中发育的卵			
H 卵胎生发育	模式 28	幼蛙从输卵管产出;不管是否被限制在卵膜内,蝌蚪的发育只依靠卵黄的营养,没有额外的营养;体内受精	金考齐卵齿蟾 <i>Eleutherodactylus jasperi</i> 、托氏胎生蟾 <i>Nectophrynoides tornieri</i> 、胎生蟾 <i>N. viviparus</i>
I 胎生发育	模式 29	幼蛙从输卵管产出;在卵黄耗尽后,通过母体的输卵管分泌物提供营养;没有胎盘;体内受精	宁巴山胎生蟾 <i>Nimbaphrynoides occidentalis</i>

注: 两栖动物的中文译名依据赵尔宓等(1998); 马利高森蟾、木工汀蟾、马瑙斯负子蟾、丽肢从蛙、伊瓜佩泡蟾、埃塞俄比亚胎生蟾、卢茨河冲蟾、彼得夜跳蛙、棘刺夜跳蛙、金考齐卵齿蟾等 10 种, 属名依据赵尔宓等(1998), 种名依据英文名称译出。

Notes: Chinese name of amphibians according to Zhao *et al.*, 1998; ten species (*Alsodes vittatus*, *Limnodynastes lignarius*, *Pipa arrabali*, *Allobates femoralis*, *Physalaemus spiniger*, *Altiphrynoides malcolmi*, *Thoropa lutzii*, *Nyctixalus pictus*, *N. spinosus*, *Eleutherodactylus jasperi*), their genus names according to Zhao *et al.*, 1998, species names according to English name.

表 2 无尾目内营养群蝌蚪的环境-发育序列
Table 2 Tadpoles habitats: developmental guilds of endotrophic anurans

发育序列 Developmental guild	蝌蚪发育特点 Developmental mode	代表类群 Taxon
1 胎生	幼蛙从输卵管产出;卵黄耗尽后,通过母体的输卵管物质提供营养;没有胎盘;体内受精;发育高度特化	宁巴山胎生蟾 <i>Nimbaphrynoides occidentalis</i>
2 卵胎生	幼蛙从输卵管产出;卵黄营养;体内受精;发育高度特化	金考齐卵齿蟾 <i>Eleutherodactylus jasperi</i> 、托氏胎生蟾 <i>Nectophrynoides tornieri</i> 、胎生蟾 <i>N. viviparus</i>
3 假胎生	幼蛙从卵所处位置产出——胃内、背部皮肤里、背部皮肤上、背部育儿袋中;常与雌性抚育有关	苏里南负子蟾 <i>Pipa pipa</i> 、碟背蛙属 <i>Flectonotus</i> 、囊蛙属 <i>Gastrotheca</i>
4 外胎生	幼蛙不是从卵所处位置产出,或从腹股沟移入背部的育儿袋,或在双亲的背上;被吞入声囊;常与雄性抚育有关	袋蟾属 <i>Assa</i> 、阿氏滑趾蟾 <i>Leiopelma archeyi</i> 、哈氏滑趾蟾 <i>L. hamiltoni</i> 、塞舌蛙 <i>Sooglossus sechellensis</i> 、尖吻达蛙属 <i>Rhinoderma</i>
5 直接发育	幼蛙从卵内产出,与双亲的身体联系不密切;有不全卵裂	节蛙属 <i>Arthroleptis</i> 、嚎蟾属 <i>Craugastor</i> 、卵齿蟾属 <i>Eleutherodactylus</i> 、龟蟾属 <i>Myobatrachus</i> 、对趾蟾属 <i>Oreophrynella</i> 、扁手蛙属 <i>Platymantis</i>
6 留巢型	卵和幼蛙几乎与双亲的身体无联系;卵通常小而数量大;孵化为自由游泳、不觅食的蝌蚪;蝌蚪留在或靠近巢内直至变态	股腺蟾属 <i>Adenomera</i> 、埃塞俄比亚胎生蟾 <i>Altiphrynoides malcolmi</i> 、胯腺蟾属 <i>Cycloramphus</i> 、响蟾属 <i>Eupsophus</i> 、何氏滑趾蟾 <i>Leiopelma hochstetteri</i> 、默蟾属 <i>Mertensophryne</i> 、厚蹼蟾属 <i>Pelophryne</i> 、嗜寒蟾属 <i>Philoria</i> 、蟾蛙属 <i>Phrynobatrachus</i> 、平节蛙属 <i>Platypelis</i> 、齿全蛙属 <i>Plethodontohyla</i> 、联蛙属 <i>Synapturanus</i> 、咧蟾属 <i>Zachaeus</i>

注: 两栖动物的中文译名依据赵尔宓等(1998)。

Note: Chinese names of amphibians according to Zhao *et al.*, 1998.

表3 无尾目外营养群蝌蚪的环境-生态表型
Table 3 Tadpoles habitats: ecomorphological guilds in exotrophic anurans

生态表型 Ecomorphological guild	蝌蚪发育特点和形态特征 Developmental mode and morphology	代表类群 Taxon
I 生活在流水生境中		
A 生活在水流较快的微生境内:眼睛小,不凸出,位背面;口通常很大,下垂,位腹面;尾肌通常结实;鳍低,终止在体-尾交界处或靠后,末端通常圆形		
1 流水攀附型	口小,唇缘乳突的上唇有缺刻;唇齿式 2/3 ~ 8/8,上唇齿多于下唇齿;眼较大;以口固定位置	盘谷蟾蜍 <i>Bufo bankorensis</i> 、牛眼蛙属 <i>Boophis</i> 、壮溪树蛙 <i>Buergeria robusta</i> 、纳塔蛙属 <i>Natalobatrachus</i> 、棕背臭蛙 <i>Odorrana swinhoana</i>
2 流水附着型	唇缘乳突完整,小而密集,多行;唇齿式通常 2/3;生活在比攀附蝌蚪流速更快的水中;通过口连续地固定位置;副突大,位于 A-1 上方和最低唇齿的下方	雨蛙属 <i>Hyla</i> 、黄腿螂指蛙 <i>Mantidactylus femoralis</i> 、拇雨蛙属 <i>Plectrohyla</i> 、迭蛙属 <i>Ptychohyla</i> 、宽指蟾属 <i>Taudactylus</i>
3 流水攀吸型	唇缘乳突完整,小而密集;唇齿式 2/3 ~ 17/21;生活在流速比攀附型和附着型更快的流水中;通过口持续地固定位置;副突数量更多,但与附着型的排列不同;在某些种类的后腿原基下方有丰满的副翼	槟榔洞蟾 <i>Ansonia penangensis</i> 、尾蟾属 <i>Ascapus</i> 、谐蛙属 <i>Conraua</i> 、沼蟾属 <i>Heleophryne</i> 、石蛙属 <i>Petropedetes</i> 、齿突蟾属 <i>Scutigera</i> 、发蛙属 <i>Trichobatrachus</i>
4 腹吸型	具腹吸盘;唇缘乳突完整;鳍低,腹鳍通常终止于身体后部;唇齿式大于 2/3;生活在最湍急的水流中;通过口或腹吸盘持续地固定位置	湍蛙属 <i>Amolops</i> 、斑蟾属 <i>Atelopus</i> 、台湾拟湍蛙 <i>Pseudoamolops sauteri</i>
5 适沙生物型	长的出水孔管游离于扁平的身体;角质颌锯齿状突起肥大,缺乏底部的鞘;无唇齿;口显著缩小;眼背侧	壮鼓蛙 <i>Otophryne robusta</i>
6 半陆地型	生活在潮湿岩石表面和小河中,有短时间水外活动;尾弱,尾鳍低;口腹面,唇缘乳突不完整,唇齿行 5 行;眼大而突出;腹部扁平;后腿发育早	胯腺蟾属 <i>Cycloramphus</i> 、粗皮细趾蟾 <i>Leptodactylus rugosus</i> 、斯里兰卡儒蛙 <i>Nannophrys ceylonensis</i> 、冲蟾属 <i>Thoropa</i> 、前舌蟾属 <i>Wermeria</i>
B 生活在水流缓慢的微生境内:回水、洞穴、漩涡,微生境与静水环境相似;形态特征类似静水类型		
7 流水底栖型	形态特征、生态和行为与静水底栖型蝌蚪类似(II, 12)	安哥拉蛙 <i>Amietia angolensis</i> 、花喉蛙 <i>A. fuscigula</i> 、日本溪树蛙 <i>Buergeria japonica</i> 、胯圆胸蛙 <i>Colostethus inguinalis</i> 、砂色雨蛙 <i>Hyla arenicolor</i> 、僵雨蛙 <i>H. cadaverina</i> 、阔褶水蛙 <i>Hylarana latouchii</i> 、小黑蛙属 <i>Leptopelis</i> 、大头蛙 <i>Limnometes kuhlii</i> 、格雷蛙 <i>Strongylopus grayii</i>
8 掘地型	具有扁平身体的蠕虫状的穴居者;眼背位;尾长;鳍低	跗蛙属 <i>Centrolene</i> 、小跗蛙属 <i>Centrolenella</i> 、拟髭蟾属 <i>Leptobrachium</i>
9 流水悬泳型	该型和静水悬泳型(II, 15)的形态较一致;浮游生活	小耳雨蛙 <i>Ecnomihyla miotympanum</i> 、中国雨蛙 <i>Hyla chinensis</i> 、沼蛙 <i>Hylarana guentheri</i> 、台北纤蛙 <i>H. taipehensis</i> 、福建侧褶蛙 <i>Pelophylax fukienensis</i> 、长趾带纹蛙 <i>Strongylopus fasciatus</i>
10 流水浮泳型	口伞状;眼侧位;尾长;鳍低	山角蟾 <i>Megophrys montana</i> 、喉斑叶泡蛙 <i>Phyllomedusa guttata</i> 、鸚鵡叶泡蛙 <i>P. jandaia</i> 、博克特圆胸蛙 <i>Colostethus nubicola</i>
II 生活在静水生境中		
11 静水树栖型	栖息于所有孤立的临时性小水坑、树洞、凤梨科植物、竹洞、叶腋、大的蜗牛壳等	棘无囊蛙 <i>Anothea spinosa</i> 、花心雨蛙 <i>Bromeliophyla bromeliacia</i> 、跃树雨蛙 <i>B. dendroscarta</i> 、丛蛙属 <i>Dendrobates</i> 、卫蛙属 <i>Hoplophryne</i> 、泽氏雨蛙 <i>Isthmohyla zeteki</i> 、螂指蛙属 <i>Mantidactylus</i> 、小树蛙属 <i>Philautus</i>
12 静水底栖型	身体扁平或扁圆状;口腹位或前腹位;眼背侧;鳍低,不超过体尾交界处;唇齿式通常 2/3	蝗蛙属 <i>Acris</i> 、产婆蟾属 <i>Alytes</i> 、圆胸蛙属 <i>Colostethus</i> 、丛蛙属 <i>Dendrobates</i> 、泽陆蛙 <i>Fejervarya multistriata</i> 、弹琴蛙 <i>Nidirana adenopleura</i> 、面天水树蛙 <i>Kurixalus idiootocus</i> 、皱蛙属 <i>Ptychadena</i> 、长肢林蛙 <i>Rana longicrus</i> 、台湾树蛙 <i>Rhacophorus moltrechti</i> 、台北树蛙 <i>Rh. taipeianus</i>
13 肉食型	身体的结构、尾和眼通常类似静水底栖型(II, 12)	角花蟾属 <i>Ceratophrys</i> 、理纹雨蛙 <i>Dendropsophus marmorata</i> 、虎纹蛙 <i>Hoplobatrachus rugulosus</i> 、倾蟾属 <i>Lechriodus</i> 、疣鳞蟾属 <i>Lepidobatrachus</i> 、掘足蟾属 <i>Scaphiopus</i>
14 吞噬型	唇齿式 0/0 或 0/1;具角质颌鞘;唇缘乳突有或无	阿非蛙属 <i>Afraxalus</i> 、白棕雨蛙 <i>Dendropsophus leucophyllatus</i> 、浮蛙属 <i>Occidozyga</i>
15 静水悬泳型	身体扁平;尾鞭毛状;鳍高;眼侧位,凸起;尾肌弱;口前腹位	雨蛙属 <i>Hyla</i> 、斑腿泛树蛙 <i>Polypedates megacephalus</i> 、土雨蛙属 <i>Scinax</i> 、凿蛙属 <i>Smilisca</i> 、糙头蛙属 <i>Trachycephalus</i>

续表 3

16 静水浮泳型	体型类似静水底栖型(II, 12); 口伞状, 类似流水浮泳型(I, B, 10)	玛瑙姬蛙 <i>Microhyla achatina</i> 、小弧斑姬蛙 <i>M. heymonsi</i>
17 悬浮觅食型	无角质化的口部; 尾通常鞭毛状; 身体极扁平, 眼侧位; 上下尾鳍较低	短锁蛙属 <i>Chiasmocleis</i> 、栉蛙属 <i>Ctenophryne</i> 、小口蛙属 <i>Gastrophryne</i> 、美姬蛙属 <i>Hypopachus</i> 、粗皮姬蛙 <i>Microhyla butleri</i> 、饰纹姬蛙 <i>M. ornata</i> 、史氏小姬蛙 <i>Micryletta steinegeri</i> 、异舌穴蟾属 <i>Rhinophrynus</i> 、爪蟾属 <i>Xenopus</i>
18 悬浮挫食型	唇齿式通常 2/3, 具角质化的角质颌鞘和唇齿; 唇缘乳突的上唇有缺刻; 眼侧位; 尾鞭毛状; 悬浮在水中, 头向上; 腹鳍通常高于背鳍, 止于近体尾交界处	红眼蛙属 <i>Agalychnis</i> 、肛褶蛙属 <i>Kassina</i> 、肥蛙属 <i>Pachymedusa</i> 、叶泡蛙属 <i>Phyllomedusa</i>

注: 两栖动物的中文译名依据赵尔宓等(1998); 鸚鵡叶泡蛙、博克特圆胸蛙、泽氏雨蛙等 3 种, 属名依据赵尔宓等(1998), 种名依据英文名称译出。

Notes: Chinese name of amphibians according to Zhao *et al.*, 1998; three species (*Phyllomedusa jandaia*, *Colostethus nubicola*, *Isthmohyla zeteki*), the genus names according to Zhao *et al.*, 1998, species names according to English name.

卵和蝌蚪的栖息生境具有密切的关系, 水栖性的卵(A、B、C)和绝大多数陆栖或树栖性的卵(D、E、F)孵化为栖息于水内的外营养群蝌蚪; 少数陆栖或树栖性的卵(G)和输卵管内孵化的卵(H、I)孵化为陆栖性的内营养群蝌蚪。内营养群蝌蚪(胚胎)发育完全依靠双亲抚育, 而外营养群蝌蚪发育主要依靠水域内的食物(刘承钊, 胡淑琴, 1961); 然而, 蝌蚪的分布水域较狭窄, 食物种类和数量均较为有限, 蝌蚪群落必须通过生态位的分化, 辅以多样化的生态表型减低种间的竞争压力。以中国台湾为例, 29 种蝌蚪却拥有 10 种生态表型, 以空间、时间、食物的分化利用不同的微栖境, 充分地获取资源(Chou & Lin, 1997; 周文豪, 林俊义, 2000)。同时, 生活在静水和流水中的蝌蚪也形成了各自的形态特点, 静水型的蝌蚪体型小, 尾长/头体长比值小, 蝌蚪通过快速的发育, 减少在水塘中的存留时间, 以降低死亡率, 比较适应静水生境

多变的自然条件; 流水型的蝌蚪体型大, 尾长/头体长比值较大, 生长发育慢, 蝌蚪通过加强游泳能力, 减少被捕食的风险, 这是 2 种不同环境条件下的生态适应策略(李成等, 2005)。

3 成体的环境: 生活类型

经过卵孵化为蝌蚪的第一阶段和蝌蚪发育为幼蛙的第二阶段, 无尾目到达了生活史的第三阶段: 成体阶段。相对于卵较为固定位点的孵化和蝌蚪狭窄水域的游泳, 成体的运动能力和活动范围得到了极大扩展。刘承钊和胡淑琴(1961)、费梁等(2009a, 2009b)发现无尾目成体的外部形态、生活方式与栖息环境有一定关系, 并依据野外最经常发现成体的栖息场所为主要依据, 将成体的栖息环境划分为水栖、陆栖和树栖 3 种生活类型(表 4)。

表 4 无尾目成体的环境-生活类型
Table 4 Adult habitats; habitat types in anurans

生活类型 Habitat type	形态特征与主要栖息环境 Morphology and habitat	代表类群 Taxon
1 静水生活型	体较粗壮, 后肢适中或短, 蹼发达或适中, 没有发达的指吸盘, 第二性征不明显, 缺乏加强拥抱的特征, 生活在平原或山区的稻田或水荡内	大蹼铃蟾 <i>Bombina maxima</i> 、沼蛙 <i>Hylarana guentheri</i> 、倭蛙 <i>Nanorana pleskei</i> 、黑斑侧褶蛙 <i>Pelophyllax nigromaculata</i> 、金线侧褶蛙 <i>P. plancyi</i>
I 水栖生活类型	2 流水生活型	体粗壮, 后肢长短适中, 全蹼, 第二性征向着强烈的拥抱方式发展, 生活在山区水流较缓的小溪内或溪流回水荡内
	3 湍流生活型	体扁平, 后肢极细长, 全蹼, 趾吸盘发达, 第二性征不明显, 生活在水流湍急的溪流内
	4 山区及高原生活型	体略扁平, 较粗壮, 后肢适中或发达, 蹼均不发达, 一般具有特殊的第二性征, 生活在高海拔山溪石块下或草丛间
II 陆栖生活类型	5 草丛及农田生活型	体较细长, 后肢较长, 蹼不发达, 缺乏加强拥抱的第二性征, 生活在水域附近的草丛中
	6 穴居生活型	体肥壮, 后肢粗短, 蹼特别发达, 有游离刃, 皮肤厚, 富于腺体或具瘰粒, 生活在土洞内或深埋在水底的泥沙内
III 树栖生活类型	7 树叶生活型	体极扁平而细长, 后肢和吸盘极发达, 指趾间蹼极发达, 胸腹部具腺体, 第二性征比较明显, 生活在树叶上
	8 灌丛生活型	体扁平而细长, 后肢和吸盘发达, 指趾间蹼发达, 胸腹部具腺体, 第二性征不明显, 生活在低矮的灌木丛中

无尾目成体拥有敏捷的跳跃能力、游泳能力以及多种保护色,从成体的保护色和体型结构上可以反映出其对栖息环境的适应。水栖的成体一般蹼较发达,具有很强的游泳能力,背部皮肤上黑色或棕色的斑纹极似水中落叶的光影;陆栖的成体一般蹼不发达,皮肤角质化程度较高,体色以棕褐色为主,极少鲜艳醒目的斑纹,与泥土及落叶的颜色极协调;生活在绿色植物上的树栖种类体色多以绿色为主,体扁平而细长,指趾吸盘和蹼发达,四肢细长,有很显著的适应意义(刘承钊,胡淑琴,1961;费梁等,2009a,2009b)。此外,无尾目成体还形成了应对低温和干旱的冬眠和夏眠的适应机制,有效地克服了温度、湿度和地理因素的限制,多样化的生活类型极大推动了无尾目的分化和分布。

然而,无尾目成体的皮肤通透性高,保水和保温能力差,多数种类的成体仍然栖息在水域附近,而且日运动距离短(Kramer,1973;齐银等,2007),活动区域狭窄,核心生境半径仅为205~368 m(Semlitsch & Bodie,2003);加上无尾目动物具有很高的栖息地忠诚度,据统计,83%的大蟾蜍*Bufo bufo*雄性幼蟾和100%的雌性幼蟾登陆2年性成熟后,会返回到出生的池塘繁殖(Reading, *et al.*,1991);因此,无尾目成体的生活类型也深刻影响着其后对产卵位点的选择。

4 环境选择的进化趋向

无尾目动物的防御、扩散、迁移能力弱,防御敌害能力较差,对环境的依赖性大;而且作为从水到陆的过渡类群,生活史又被分为3个不同的阶段。一方面,无尾目的生境选择具有明显的生态适应意义(Duellman,1992),例如在卵发育期,由于卵富含蛋白质和多糖,成为捕食动物的优质食物,部分无尾目动物通过产卵地点由水向陆的演化,或者直接发育,成功减少了卵被捕食的风险;另一方面,通过卵、蝌蚪和成体不同的适应形式,集中展现了无尾目环境选择策略的关键进化趋向:由水向陆的运动,许多无尾目的1个或全部发育阶段都是在陆上完成的。此外,无尾目的繁殖行为也呈现出与陆栖生活相适应的4个进化趋势(Jameson,1957):(1)求偶期间,雌性在择偶时逐渐占主导地位,由原始的雄性吸引雌性的求偶类型逐渐转变为雌性选择雄性的进化求偶类型;(2)抱对产卵期间,抱握位置由原始的胯部抱握方式向进化的胸部抱握方式转变,使雌雄两性的泄殖腔逐渐靠近,提高受精率;(3)求偶和产卵行为的地点逐渐由水中转移到陆地;(4)求偶和产卵行为的陆栖性越强,雌性或雄性表现出的护卵行为越明显。

无尾目具有水生脊椎动物和陆生脊椎动物的双重特性,通过多样化的发育模式与适应机制,充分利用生活史对水陆两种生境的适应优势,使得无尾目动物成功地分布到除南极洲之外的所有大陆。

致谢:本所 Janak Raj Khatiwada 博士校订英文摘要;审稿专家对本文提出了宝贵的修改意见,特此致谢。

参考文献:

- 费梁,胡淑琴,叶昌媛,等. 2009a. 中国动物志·两栖纲(中卷),无尾目[M]. 北京:科学出版社.
- 费梁,胡淑琴,叶昌媛,等. 2009b. 中国动物志·两栖纲(下卷),无尾目,蛙科[M]. 北京:科学出版社.
- 李成,戴强,王跃招,等. 2005. 四川无尾两栖类的繁殖模式[J]. 生物多样性, 13(4): 290-297.
- 刘承钊,胡淑琴. 1961. 中国无尾两栖类[M]. 北京:科学出版社.
- 齐银, Felix Z, 戴强,等. 2007. 若尔盖高寒湿地高原林蛙繁殖后期运动、家域和微生境选择[J]. 动物学报, 53(6): 974-981.
- 赵尔宓,江跃明,黄庆云,等. 1998. 拉汉英两栖爬行动物名称[M]. 北京:科学出版社.
- 周文豪,林俊义. 2000. 台湾蝌蚪的微栖境分化——兼论生态表型多样性及其保育的省思[M]//周延鑫,谢丰国,吴声华,等. 2000年海峡两岸生物多样性与保育研讨会论文集. 台中:国立自然科学博物馆:139-158.
- Altig R, Johnston GJ. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among development modes, morphologies, and habitats [J]. Herpetological Monographs, 3: 81-109.
- Chou WH, Lin JY. 1997. Tadpoles of Taiwan [M]. Taichung, Taiwan: National Museum of Natural Science, 7: 1-98.
- Duellman WE. 1992. Reproductive strategies of frogs [J]. Scientific American, 279(6): 80-87.
- Duellman WE, Trueb L. 1986. Biology of amphibians [M]. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Frost DR. 2016. Amphibian species of the world; an online reference. V6.0 (02/25/2016) [EB/OL]. [2016-02-25]. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/index.html>.
- Jameson DL. 1957. Life history and phylogeny in the Salientians [J]. Systematic Zoology, 6(2): 75-78.
- Kramer DC. 1973. Movements of western chorus frogs *Pseudacris triseriata triseriata* tagged with Co60 [J]. Journal of Herpetology, 7(3): 231-235.
- Reading CJ, Loman J, Madsen T. 1991. Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo* [J]. Journal of Zoology, 225: 201-211.
- Salth SN, Duellman WD. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans [M]// Vial JL. Evolutionary biology of the anurans. Columbia: University of Missouri Press: 229-249.
- Semlitsch RD, Bodie JR. 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles [J]. Conservation Biology, 17: 1219-1228.
- Wake MH, Dickie R. 1998. Oviduct structure and function and reproductive modes in amphibians [J]. Journal of Experimental Zoology, 282: 477-506.