

红瘰疣螈的繁殖生态

李 骏 刘安柱 李 湘 刘旭红 敬 凯*

云南师范大学生命科学学院 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心 昆明 650092

摘要:红瘰疣螈(*Tylototriton shanjing*)为国家Ⅱ级重点保护野生动物,对其繁殖生态尚无系统的研究。2007~2010年在云南省新平县哀牢山对红瘰疣螈形态、繁殖栖息地、求偶和交配行为、产卵及孵化等繁殖特征进行了研究。结果表明,红瘰疣螈雌雄两性在广泛的形态学度量特征上存在着差异;繁殖栖息地主要为稻田和潮湿的沟渠;参与繁殖的雌雄成体性比随繁殖时间的推移而不断变化,繁殖前期和后期雄性比例高,中期雌性比例高。求偶和交配主要在陆地潮湿的水沟中完成,也可在静水中进行。成体产卵活动从5月初持续至6月下旬,呈现出波浪式的产卵进程,个体完成产卵平均时间为(22.2±2.7)h。繁殖前期雌螈产卵于稻田,中后期产于多杂草的田埂草丛和泥壁,平均产卵数(126±18)枚($n=17$)。平均孵化期(17.3±0.1)d($n=225$),孵化率59.8%($n=79$),孵化时幼体平均体长12.7mm($n=6$)。

关键词:红瘰疣螈;哀牢山;栖息地;求偶;交配

中图分类号:Q958 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2012)02-08-08

The Breeding Ecology of Red Knobby Newts, *Tylototriton shanjing*

LI Jun LIU An-Zhu LI Xiang LIU Xu-Hong JING Kai*

Sustainable Development and Utilization of Bio-energy Engineering Research Center of the Ministry of Education,
School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650092, China

Abstract: Although Red Knobby Newts (*Tylototriton shanjing*) has been listed as National Grade II protected species in China, its breeding ecology information have not been well reported, yet. We conducted a study on its reproductive characteristics, including sexual morphological difference, breeding habitat use, courtship and mating behavior, egg laying and hatching, in breeding seasons of 2007–2010 at Xinping County in Ailao Mountain range, Yunnan Province. The morphological measurement of male and female was difference. They bred mainly in rice paddies and humid ditches. The sex ratio of breeding individuals changed with breeding period, more males in the earlier and later of breeding season, while more females in the middle breeding phase. They made courtship mainly in the shady humid ditch although they also completed courtship and mating in lentic water. Female laid eggs 1–2 day after mating and gave 126±18 eggs ($n=17$) in 22.2±2.7 hours ($n=15$) in average with 1–3 min interval between each egg from early May through late June. In the early breeding season, females laid their eggs into water with 4–10 cm deep against the terrace of rice paddy, however, after middle May female laid eggs in grassy seepage areas of the rice paddy ridge. The mean clutch size was 126±18 ($n=17$), average hatching period 17.3±0.1 d ($n=225$) with a estimated hatching rate of 59.8% ($n=79$). The average body length of the hatchling was 12.7 mm ($n=6$).

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 31160427),云南省应用基础研究计划面上项目(No. 2006C0029M),云南省社会发展基础研究面上项目(No. 2008CD106);

* 通讯作者, E-mail: dunlin@sina.com;

第一作者介绍 李骏,男,硕士研究生;研究方向:两栖爬行动物学;E-mail:lijunkm@126.com。

收稿日期:2011-11-14,修回日期:2012-01-20

Key words: Red Knobby Newt (*Tylototriton shanjing*); Ailao Mountain; Habitat; Courtship; Mating

红瘰疣螈 (*Tylototriton shanjing*) 隶属于蝾螈科疣螈属, 主要分布于云南怒江、澜沧江和元江流域海拔 1 000 ~ 2 400 m 的山地环境^[1-2], 为国家 II 级重点保护野生动物。虽然对红瘰疣螈的形态^[1]、地理分布^[1]、生物学特性^[1]、分类地位^[2-3]、产卵行为^[4] 以及早期胚胎发育^[5] 有一定的了解, 但对其繁殖生态学特征并没有系统的研究。

在 2007 ~ 2010 年的每年 4 ~ 7 月, 对繁殖期的红瘰疣螈进行了野外观察, 以了解其基本繁殖生态学特征, 包括形态特征、繁殖栖息地、生活习性、求偶和交配、产卵和孵化等, 为该物种的科学有效保护奠定基础。

1 研究方法

1.1 研究地点 研究地点位于哀牢山东坡中段, 隶属于云南省新平县戛洒镇耀南村 (N24° 0'52", E101°32'35"), 海拔 1 850 ~ 2 000 m, 年

均气温 15.5℃, 干湿季节分明, 每年 5 ~ 10 月为雨季, 海拔 2 200 m 以上的中山地区年均降水量超过 2 000 mm, 而 900 m 以下仅 800 mm。每年 4 月中旬以后, 研究地点 (图 1) 附近的山涧溪流被引入稻田, 形成临时性静水水体, 成为两栖类繁殖的重要场所。稻田周围为旱地和菜地, 种植有玉米、蔬菜等农作物, 生长着禾本科 (Poaceae)、蓼科 (Polygonaceae) 和藜科 (Chenopodiaceae) 等杂草。5 月中旬前稻田田埂因除草而杂草稀疏, 6 月初以后逐渐被新生的杂草和苔藓所覆盖。

1.2 研究方法

1.2.1 形态测量 将野外采集到的红瘰疣螈个体带回室内, 用便携式电子天平称量体重 (精确到 0.1 g), 参照中国动物志^[6] 的指标用游标卡尺测量头体长、头长等形态学指标 (精确到 0.1 mm), 以了解红瘰疣螈两性的形态学差异。测量后的个体放回原采集地。

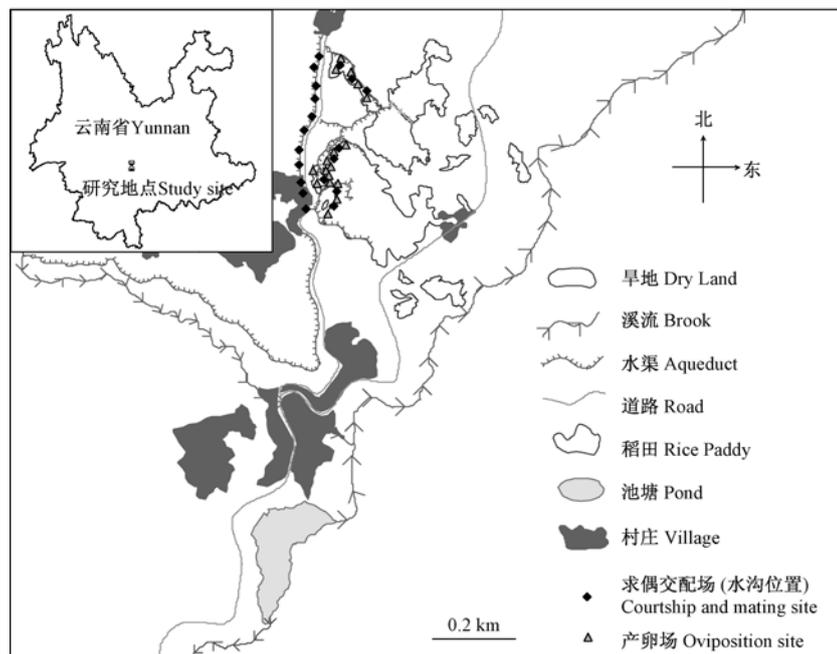


图 1 云南哀牢山红瘰疣螈研究地点示意图

Fig. 1 Sketch map of the study site

左上角示研究地点在云南的位置。Upper left indicates the location of the study site in Yunnan.

1.2.2 繁殖栖息地 2008年5月在研究地设3个样点,每个样点3条样线,样线涵盖了繁殖期红瘰疣螈所利用的各种微栖息地,样线长度因环境而异。每天上午7:00~10:00时统计样线两侧各3m内所见的红瘰疣螈个体数并辨识个体性别(根据泄殖腔孔的形状判定^[1])。计算不同微生境中红瘰疣螈的遇见率[只/(km·d)],分析红瘰疣螈繁殖期对微栖息地的利用。由于红瘰疣螈晴天活动很少,分析时需排除晴天中记录的数据。2007年5月,在连续晴天后的降雨天,随机调查与旱地接壤和不接壤的14块稻田内红瘰疣螈的个体数、稻田面积(m²)以及水深(cm),计算每块稻田内红瘰疣螈的密度(以只/m²表示),研究影响红瘰疣螈对稻田利用的因素。

1.2.3 性比 使用2007~2009年3个繁殖季节中进行形态测定时采集的样本以及样线调查和标记重捕(塑料环和剪趾标记,GPS定位)记录的数据,以天为单位计算雄/雌的性比率。

1.2.4 求偶和交配 雨天在红瘰疣螈活动频繁的潮湿草丛和水田观察其求偶交配行为。用SONY磁带式摄像机记录其求偶和交配行为活动全过程,带回室内分析。交配结束后检查交配场所内的精包遗留情况,记录精包的形态并拍照。

1.2.5 产卵 前期的观察发现腹部饱满、行动迟缓、泄殖腔肿胀是红瘰疣螈产卵前兆。随机从野外采集具有上述特征的红瘰疣螈雌性个体,进行形态测量后于室内分别单独放入30cm×50cm×30cm的塑料箱,箱内加入少量水和野外采集的杂草,进行遮阴处理后让其自然产卵。观察红瘰疣螈产卵行为,记录产卵时间、产卵数等。寻找野外产卵场所,观察自然环境条件下的产卵情况和环境特征。

1.2.6 孵化 在产卵场的3个区域,每个区域内随机设置和标记25cm宽的田埂或25cm×25cm的水田,共79个样方。跟踪样方中2008年5月5~7日所产的卵,每天记录样方中新增卵的数目、每一枚卵从卵胶膜中孵化的日期,据此确定在野外自然条件下卵的孵化时间和孵化率。

1.3 数据分析 使用独立样本*t*-检验分析红

瘰疣螈雌雄两性的形态差异。非参数Mann-Whitney *U* 检验红瘰疣螈对稻田繁殖栖息地利用的差异。单变量相关分析检验红瘰疣螈对稻田的利用与稻田面积和水深之间关系。所有均值用平均值±标准误(Mean±SE)表示。使用SPSS 15.0统计学软件进行数据计算。

2 结果

2.1 形态特征 红瘰疣螈体表除具有橙黄色骨质棱和瘰粒外无明显的色斑,从色斑上无法辨别雌雄,但雌性背部两侧的瘰粒数较雄性多。繁殖期,泄殖腔孔的形状和肿胀程度可用于区分雌雄。雄性泄殖腔孔外形呈裂缝状,前后边缘界限清晰;雌性的则呈椭圆形浅杯状,前后边缘界限不清晰。雌性泄殖腔孔壁出现肿胀,高度为(5.03±0.31)mm(3.9~5.8mm, *n*=6),离交配和产卵时间越近,肿胀程度越高;雄性则仅在产精包时出现肿胀。两性在各形态变量上表现出显著或极显著的差异(表1),雌性的体型大于雄性。

2.2 繁殖栖息地 红瘰疣螈一般在每年4月下旬到5月初雨季来临的第一次降雨后开始求偶、交配和产卵等繁殖活动,成体繁殖活动一直持续到6月下旬。在云南新平,红瘰疣螈大多年份都是从5月初开始繁殖的,但2010年因严重干旱,推迟至5月下旬,繁殖活动开始的时间随雨季来临的时间变化而变化(表2),随后的繁殖活动与当地降雨的节律保持一致。

野外的观察发现,当连续的晴天后首次出现降雨时,红瘰疣螈从隐蔽场所出来,大多数个体迁入离稻田20~50m的一条排水沟中求偶和交配,沟中布满杂草,阴暗而潮湿,交配后的雌螈迁入稻田产卵。也有部分个体直接迁入稻田,在稻田中求偶、交配和产卵。虽然繁殖季节在旱地与稻田交汇区的稻田、沟渠、旱地、居民点等均能见到红瘰疣螈,但出现最多的微栖息地是沟渠和稻田(表3),繁殖结束后红瘰疣螈回到旱地。杂草丛生的潮湿水沟和稻田是红瘰疣螈最重要的求偶交配场所,而稻田则是产卵的主要场所,因而潮湿水沟和稻田成为红瘰疣螈的关键繁殖栖息地。

表 1 红瘰疣螈两性形态学指标度量值

Table 1 Morphological measurements of males and females of the Red Knobby Newts (*Tylototriton shanjing*)

形态学指标 Morphological variables	雄性 Male (n = 55)		雌性 Female (n = 45)	
	平均值 ± 标准误差 Mean ± SE	范围 Range	平均值 ± 标准误差 Mean ± SE	范围 Range
体重 Body mass (BM) (g) ***	10.00 ± 0.27	5.9 ~ 14.7	17.05 ± 0.77	8.8 ~ 33.3
体长 Total length (TOL) (mm) ***	136.46 ± 1.72	111.0 ~ 152.8	153.09 ± 2.13	125.6 ~ 191.4
头体长 Snout-vent length (SVL) (mm) ***	72.00 ± 0.76	57.7 ~ 83.0	84.19 ± 1.14	70.3 ~ 105.0
头长 Head length (HL) (mm) ***	17.87 ± 0.22	12.5 ~ 20.3	19.98 ± 0.21	17.5 ~ 23.5
头宽 Head width (HW) (mm) ***	14.81 ± 0.15	12.3 ~ 16.9	16.42 ± 0.17	14.2 ~ 19.3
吻长 Snout length (SL) (mm) ***	5.20 ± 0.09	3.8 ~ 6.6	5.82 ± 0.10	4.5 ~ 7.3
腋至胯距(手足间距) (mm) Space between axilla and groin (AGS) ***	33.65 ± 0.56	25.8 ~ 46.1	41.65 ± 0.82	26.2 ~ 51.9
前肢长 Length of foreleg (FLL) (mm) ***	22.43 ± 0.25	18.5 ~ 25.6	24.01 ± 0.26	21.6 ~ 28.8
后肢长 Length of hind leg (HLL) (mm) ***	23.58 ± 0.29	19.2 ~ 27.8	25.75 ± 0.35	21.4 ~ 29.8
尾长 Tail length (TL) (mm) **	63.87 ± 1.00	45.2 ~ 76.7	68.66 ± 1.17	47.0 ~ 86.4
尾宽 Tail width (TW) (mm) ***	5.38 ± 0.07	4.2 ~ 6.0	5.93 ± 0.11	4.6 ~ 7.9
尾高 Tail height (TH) (mm) *	7.67 ± 0.14	6.2 ~ 9.4	8.19 ± 0.14	6.6 ~ 11.0

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。

表 2 雨季第一次降雨日期和红瘰疣螈首次出现繁殖行为的日期

Table 2 The date of first breeding behavior observed and the first raining day in wet season

年份 Year	降雨首日 First raining day (月-日)	求偶交配首日 The day of first courtship and mating observed (月-日)	产卵首日 First laying day (月-日)	空气湿度# Relative humidity (%)
2008	05-02	05-03	05-05	95
2009	05-01	05-02	05-06	95
2010*	05-23	05-23	05-26	85

* 云南秋冬春连续干旱,雨季推迟; #降雨后首日早 8:00 时的空气湿度。

* Severe drought of continuous seasons from autumn, winter to spring in Yunnan, and the monsoon delayed; # Relative humidity of the first rainy day at 8:00 am.

表 3 红瘰疣螈的微栖息地利用

Table 3 Microhabitat used by Red Knobby Newts

样点 Sample site	样线 Sample line	微生境 Microhabitat	特征 Features	样线长 Sample distance (m)	遇见数量 Individuals met (ind)	遇见率 Rate met [ind / (km · d)]
1	1	沟渠 Ditch	引水渠,旱地,山坡 Aqueduct, dry land and hillside	160	61	34.66
		旱地 Dry land	菜地(引水渠穿过) Vegetable garden (Aqueduct through)			
	2	稻田 Rice paddy	田埂和水田 Ridge of field and paddy field	50	46	83.64
2	1	沟渠 Ditch	排水沟,公路 Gutter and road	110	51	42.15
		旱地 Dry land	玉米地 Maize field			
	2	稻田 Rice paddy	田埂和水田 Ridge of field and paddy field	50	13	23.64
3	1	沟渠 Ditch	排水沟,公路 Gutter and road	45	19	38.38
		旱地 Dry land	玉米地 Maize field			
	2	稻田 Rice paddy	田埂和水田 Ridge of field and paddy field	70	36	46.75

对稻田的调查显示,与旱地接壤的稻田内红瘰疣螈的密度为 (0.072 ± 0.018) 只/ m^2 ,显著高于远离旱地稻田内的密度 (0.017 ± 0.017) 只/ m^2 (Mann-Whitney $U, Z = -2.217, P = 0.027$)。红瘰疣螈的种群密度与稻田的平均水深呈负相关关系 (图 2, Spearman, $r = -0.651, P = 0.012, n = 14$),而与水田面积无关 (Spearman, $r = 0.086, P = 0.769, n = 14$)。

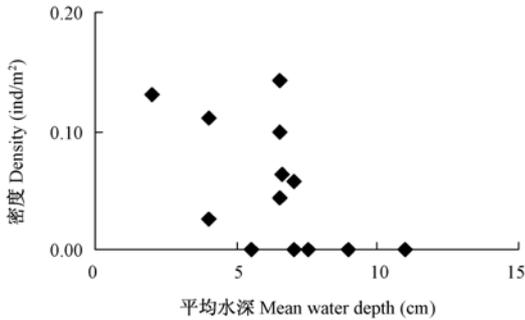


图 2 稻田平均水深与红瘰疣螈密度的关系
Fig. 2 Relationship of mean water depth in rice paddy and density of Red Knobby Newts

2.2 性比 在 2007~2009 年度的 3 个繁殖季节共记录到红瘰疣螈 833 只,其中雄性 396 只,雌性 437 只, $\delta/\text{♀}$ 总性比为 0.91。其中,2007 年 61 只, $\delta/\text{♀}$ 性比 1.10,2008 年 313 只, $\delta/\text{♀}$ 性比 1.13,均为雄性个体略多于雌性个体;2009 年 459 只, $\delta/\text{♀}$ 性比 0.76,雌性显著多于雄性。性比随繁殖时间的变化而变化,5 月上旬的性比偏向雄性,中旬偏向雌性,5 月下旬以后又偏向雄性 (图 3)。

2.3 求偶与交配 红瘰疣螈求偶交配行为发生在每次降雨首日 (表 2) 后的连续 2~3 个雨天里,但长时间降雨后或天气转晴后的连续晴天未见有求偶交配行为发生,直到下一次降雨来临,呈现出波浪式的繁殖进程。

求偶和交配一般是连续进行的。求偶和交配场所大多是降雨后阴暗潮湿的陆地草丛,少量为稻田水中。标记重捕的结果显示,2009 年 5 月 5 日捕获释放 22 只雄性个体,在其后的第 8 和第 12 天,在原求偶场所 (同一水沟内) 分别

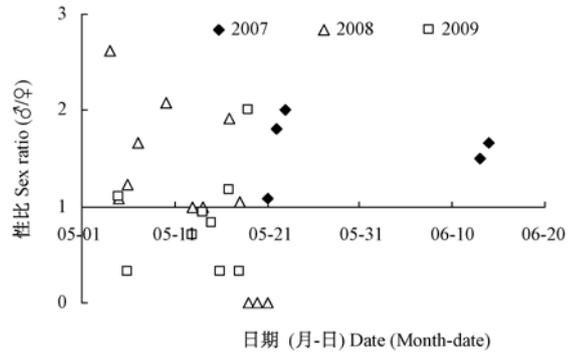


图 3 繁殖期红瘰疣螈性比 ($\delta/\text{♀}$) 随时间 (自 5 月 1 日起) 的变化

Fig. 3 Sex ratio ($\delta/\text{♀}$) changing with breeding season for the Red Knobby Newts (since May 1)

重新捕获 4 只和 1 只,捕获和重捕位置的最近直线距离为 1.5 m,可见一些雄性个体可在求偶场所停留 1 周以上。

在陆地求偶场,雄螈追逐从其附近经过的任何个体,无论雌雄。追逐时,雄螈爬行到被追逐个体前方呈垂直方向或直接压其头部阻止前行,被追逐者无论雌雄大多不会因此而停下,几次阻挡未果后,雄螈放弃追逐。若被追逐个体为雌性且停下,雄螈则将尾向身体前端呈 S 形弯曲,波浪形摆动 6~7 次。雄螈再将泄殖腔紧贴地面,臀部左右摆动,产下一枚精包,精包粘附在草丛、地面或水底的突出物上。雌螈用吻部嗅雄螈泄殖腔所在部位,雄螈将头转向雌性的泄殖腔,推动雌性向前接纳精包,雌螈移动泄殖腔到精包位置时,两者同时停留 10~20 s,雌螈将肿胀的泄殖腔抬高,反复左右挪动泄殖腔,将精包纳入体内。雌雄个体同时缓慢爬行,在原地沿顺时针方向转动并不断完成排精和纳精过程。刚产出的精包无色透明,整个形状呈圆锥状,先产出的一端钝圆,后端微尖,顶端为白色的精子,雌螈仅将白色的精子纳入,胶膜留在体外。

求偶和交配过程常因外界干扰或其他雄螈的加入而随时中断或结束,中断或结束后雌螈迅速离开,雄螈重新追逐新的个体。交配过程中,雄螈排出的精包并不能全部被雌螈接纳,完成交配后的地面常遗留有 4~10 粒未被纳入的

精包。一雄一雌的求偶和交配过程中,也会出现第二只甚至更多只雄螈加入并产精包的现象。

2.4 产卵 自然条件下,雌螈在求偶交配 1~2 d 后开始产卵。产卵地点在旱地附近的稻田。产卵过程由雌性独自完成,未见有护卵行为。繁殖前期(5 月中旬前)卵主要产在稻田田埂边 4~10 cm 深的水中,卵分散,产卵点水面常有秸秆等杂物漂浮遮蔽。繁殖中、后期(5 月中旬以后),卵主要产于坡度 70° 以上的浸水的田埂上,田埂上生长有杂草,卵紧贴在草丛或潮湿的泥壁上。部分个体将卵产于田边石头下以及田边潮湿或浸水的土洞里。对 79 个样方的调查显示,在整个繁殖季节里,红瘰疣螈产在田埂上的卵[(62±15)枚/样方,1~260 枚/样方, $n=28$]明显多于产在稻田里的卵[(17±3)枚/样方,1~156 枚/样方, $n=51$]($t=-3.66, df=77, P=0.000$)。

雌性个体还常表现出对产卵位点的竞争。同一产卵区域常出现 2~3 只雌性个体同时产卵的情况。雌螈产完一枚卵或几枚卵后继续爬行并不断产卵,产卵场所适宜时,同一地点可产下若干枚卵。繁殖后期一个调查样方(25 cm 宽的田埂)内的卵数量可达 200 枚以上。为获得较好的产卵场所,后产卵的个体还常将先产卵个体的卵从浸水的洞穴中推出洞外。

天气状况与产卵有密切的关系。每次雨后的 2~3 d 均有红瘰疣螈产卵,持续的阴天也会刺激红瘰疣螈产卵,但在晴朗的天气里没有红瘰疣螈产卵活动,产卵地未见新产的卵。

室内观察发现,红瘰疣螈在产卵时,躯干部腰椎向上弯曲呈弓型,后肢向外侧或后侧展开,尾下压,泄殖腔紧贴水草,臀部摆动,每次产 1 枚卵。产卵时泄殖腔外突约 5~7 mm,血红色,产卵后泄殖腔突起并不回缩,卵粘附在水草或其他附着物上,随后移动身体继续产卵,一般每隔 1~3 min 产 1 枚卵。个体产卵持续时间为(22.2±2.7)h(16~53 h, $n=15$)。产卵个体头体长(83.6±1.5)mm(72.5~93.4 mm, $n=16$)。平均产卵量(126±18)枚(27~223 枚, n

=17)。产出的卵呈单个或数目不等的卵团,室内还发现成念珠状的卵串。卵的植物极乳白,动物极浅棕色。卵径 2.5~2.6 mm,卵连同胶膜直径(5.5±0.23)mm($n=11$),遇水后,胶膜吸水膨胀,直径可达(8.35±0.22)mm(5.5~11.5 mm, $n=39$)。

2.5 孵化 受精卵发育到前肢芽晚期时从卵胶膜中孵化出来。田埂上发育的胚胎受到雨水等刺激后在卵胶膜中剧烈翻动,冲破胶膜,弹入水中,入水后常常在水中静止不动,刚孵出的幼体具有明显的 3 对羽状外鳃和前肢。跟踪观察 2008 年 5 月 5~7 日产于样方中的 378 枚受精卵,胚胎的孵化期为(17.30±0.12)d(13~23 d, $n=225$),孵化时幼体长(12.65±0.11)mm(12.0~13.4 mm, $n=16$),79 个样方统计的孵化率为 59.8%。

霉菌感染和水分丧失是影响孵化率的两个重要因素。如果稻田长时间干涸,或除草后田埂长时间受阳光暴晒,胚胎会因失水过多而干化,孵化时间推迟或因失水而死亡。霉菌则会在胚胎发育的任何一个时期感染,表现为卵中央有大面积的乳白色区域,界限模糊,无法分辨胚胎发育的程度。

3 讨论

3.1 繁殖时间 红瘰疣螈繁殖开始的时间在每年雨季来临时,与印度 Darjeeling 地区的棕黑疣螈(*Tylostotriton verrucosus*)非常相似^[7]。云南的中西部地区与印度东北部一样具有干湿季分明的气候特点,但两地的雨季来临的时间不同。Darjeeling 地区的雨季要比云南新平早近一个月,棕黑疣螈在该地的繁殖开始时间是 3 月底 4 月初^[7],而红瘰疣螈通常出现在 4 月底或 5 月初。同样在云南不同地区,红瘰疣螈繁殖开始的时间也不一致^[5],均与雨季开始的时间保持一致,整个繁殖活动还受雨季降雨状况的制约,这与文县疣螈(*T. wenxianensis*)^[8]的繁殖开始时间有所不同。

山地环境以及旱季和雨季交替的气候特点决定了红瘰疣螈繁殖栖息地的特殊性。在连续

几个月的旱季里,山地环境中的水难以保持,适于红瘰疣螈繁殖的临时性或永久性繁殖水体较少,而降雨后形成的一些临时性水体和稻田静水水体为红瘰疣螈提供了繁殖栖息地。然而在有些年份里,4月下旬稻田已经开始蓄水,但红瘰疣螈却并不繁殖,直到首次降雨后才开始。在饲养条件下,首先将红瘰疣螈放在较干的环境饲养,再放入水族箱,持续喷水所制造的人工“降雨”成功地诱导了红瘰疣螈求偶交配活动的出现^[9]。这表明降雨是红瘰疣螈一个重要的繁殖刺激因素,可能是出现适宜繁殖栖息地的信号。

3.2 求偶和交配 红瘰疣螈的求偶行为过程与镇海棘螈 (*Echinotriton chinhaiensis*)^[10] 和欧螈 (*Triturus vulgaris*)^[11] 相似。东方蝾螈 (*Cynops orientalis*)^[12]、棕黑疣螈^[13] 和贵州疣螈 (*Tylotriton kweichowensis*)^[14] 求偶过程中具有抱对行为,红瘰疣螈无抱对行为,可能是陆地生活的进一步发展使红瘰疣螈逐渐失去了求偶过程中的抱对行为。同属的棕黑疣螈^[13]、贵州疣螈^[14] 实验条件下在水中求偶和交配,文县疣螈^[8]、镇海棘螈^[10] 和海南疣螈 (*T. hainanensis*)^[15] 则在陆地上进行,红瘰疣螈虽然在水中也能求偶和交配,但求偶行为主要发生在潮湿的陆地上,介于两种类型之间,显示其求偶行为有在水陆之间转换的趋势。

大量的研究表明,有尾类主要由嗅觉系统通过信息素来识别异性^[16]。红瘰疣螈在野外求偶开始时似乎并不能识别求偶个体的性别,表现出追逐身边经过的任何同性和异性个体,显示红瘰疣螈在求偶之初可能是通过视觉来识别同种个体的。在求偶的过程中,雌雄两性的个体都经常使用吻部嗅异性或同性的泄殖腔,暗示泄殖腔可能与信息素有关。

红瘰疣螈与大多数疣螈属动物一样^[7-8,14],为体内受精,但这与同属的棕黑疣螈又有差异,后者除释放精包进行体内受精外,还通过释放精子或精包进行体外受精^[7,12]。一般而言,体外受精是原始的受精方式,体内和体外受精同时存在,提高了动物的适合度,也是动物

从水生向陆生过渡的表现,但我们并未观察到红瘰疣螈体外受精的情况。

3.3 产卵 红瘰疣螈产卵极为分散,这种产卵方式和贵州疣螈^[14] 非常相似,与文县疣螈^[8] 将卵集中产在固定位置的行为明显不同。野外见到同一个潮湿草丛中有多个雌性产卵,单个个体的卵集中形成卵团的情况较少,在同一地点常有新旧程度不同的卵粒同时存在,甚至在潮湿土洞内的旧卵被扒出并产有新卵,显示产卵位点出现明显的重叠。产卵位点的重叠可能是由于理想的产卵位点少、产卵场过窄等因素造成的^[17]。Grosse 报道红瘰疣螈产卵量仅为 80 枚^[18],我们记录到的为 27 ~ 223 枚,比饲养条件下记录到的最高 240 枚^[9] 要低。我们记录的平均数 (126 枚) 与贵州疣螈^[14] (121.5 枚) 和棕黑疣螈^[13] (116.8 枚) 都比较接近。

3.4 孵化 野外观察发现,红瘰疣螈的平均孵化期为 17.3 d (13 ~ 23 d),比实验条件下 (水温 20 ~ 22℃) 的 15 ~ 40 d^[19] 和 13 ~ 30 d^[9] 都要短,比水温 19.0 ~ 26.5℃ 时的室内孵化期^[5] 短近 6 d。野外条件下孵化期短可能受多种因素的影响,包括温度和降雨等。在红瘰疣螈的孵化阶段,栖息地的气温和水温具有明显的波动,水温最低时仅 10℃ 左右,而在连续的晴天,下午的最高水温可达 35℃ 以上,较高的水温加快了胚胎的发育。孵化的早晚也与产卵地点有关,稻田内受到水的浸泡,卵胶膜吸水膨胀,有利于幼体出膜;田埂上的卵常受温度和降雨的影响,卵胶膜内的胚胎在雨水的刺激下,活动性增强,可促使幼体快速从胶膜中挣脱出来,缩短孵化期。但田埂上的卵有时也会出现卵胶膜过分失水收缩的情况,特别是在连续晴天之后,幼体不容易出膜,孵化时间会推迟。孵化时间的弹性变化可能有利于红瘰疣螈在山地环境中避开不利的水环境因素,尤其是稻田水体彻底干涸而导致的孵化幼体全部死亡的命运。

致谢 感谢两位匿名审稿人提出的宝贵意见和建议。2006 级本科生杨汝祺和李飞参加了部分野外工作,在此特别致谢!

参 考 文 献

- [1] 杨大同, 利思敏, 刘万兆, 等. 云南两栖类志. 北京: 中国林业出版社, 1991: 33 - 35.
- [2] Nussbaum R A, Brodie E D Jr, Yang D T. A taxonomic review of *Tylotriton verrucosus* Anderson (Amphibia: Caudata: Salamandridae). *Herpetologica*, 1995, 51(3): 257 - 268.
- [3] 张明旺, 饶定齐, 余国华, 等. 从线粒体 Cyt *b* 基因探讨红瘰疣螈物种地位的有效性. *动物学研究*, 2007, 28(4): 430 - 436.
- [4] 李成, 李胜全. 红瘰疣螈产卵过程的初步观察. *两栖爬行动物学研究*, 2000, 8: 242 - 244.
- [5] 胡健生, 周桐, 陈明勇, 等. 红瘰疣螈胚胎及胚后发育的观察. *两栖爬行动物学研究*, 2002, 9: 10 - 17.
- [6] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 中国动物志: 两栖纲上卷: 总论 蚓螈目 有尾目. 北京: 科学出版社, 2006: 133 - 134.
- [7] Kuzmin S L, Dasgupta R, Smirina É M. Ecology of the himalayan newt (*Tylotriton verrucosus*) in Darjeeling himalayas, India. *Russian Journal of Herpetology*, 1994, 1(1): 69 - 76.
- [8] 龚大洁, 牟迈, 李晓鸿, 等. 文县疣螈繁殖初探. *动物学杂志*, 2008, 43(4): 48 - 55.
- [9] Ziegler T, Hartmann T, Van der Straetena K, et al. Captive breeding and larval morphology of *Tylotriton shanjing* Nussbaum, Brodie and Yang, 1995, with an updated key of the genus *Tylotriton* (Amphibia: Salamandridae). *Der Zoologische Garten*, 2008, 77(4): 246 - 260.
- [10] Sparreboom M, Xie F, Fei L. Reproductive behaviour of the Chinghai Salamander (*Echinotriton chinghaiensis*) (Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 2001, 22(3): 309 - 320.
- [11] Houston A I, Halliday T R, McFarland D J. Towards a model of the courtship of the smooth newt, *Triturus vulgaris*, with special emphasis on problems of observability in the simulation of behaviour. *Medical and Biological Engineering and Computing*, 1977, 15(1): 49 - 61.
- [12] 杨道德, 沈猷慧. 东方蝾螈繁殖生态的研究. *动物学研究*, 1993, 14(3): 215 - 220.
- [13] Roy D, Mushahidunnabi M. Courtship, mating and egg-laying in *Tylotriton verrucosus* from the Darjeeling district of the Eastern Himalaya. *Current Science*, 2001, 81(6): 693 - 695.
- [14] 田应洲, 孙爱群, 李松. 贵州疣螈繁殖生态的研究. *两栖爬行动物学研究*, 1995, 4 - 5: 167 - 173.
- [15] 叶昌媛, 费梁, 胡淑琴. 中国珍稀及经济两栖动物. 成都: 四川科学技术出版社, 1993: 1 - 412.
- [16] Woodley S K. Pheromonal communication in amphibians. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 2010, 196(10): 713 - 727.
- [17] 谢锋, 费梁, 叶昌媛, 等. 镇海棘螈产卵位点及其对繁殖成功率的影响. *动物学报*, 2002, 48(4): 554 - 557.
- [18] Grosse W R. Der gelbe krokodilmolch, *Tylotriton shanjing*: systematik, haltung und vermehrung. *Terraria*, 2007, 2(6): 48 - 51.
- [19] Mudrack W. *Tylotriton verrucosus* Anderson 1871, seine Pflege und Zucht. *Aquarien- u Terrar-Z*, 1971, 24(11): 388 - 390.