

温度对中国林蛙卵孵化和孵出热耐受性的影响

王立志^{①②} 李晓晨^①

(^①陕西师范大学生命科学院 西安 710062; ^②陕西教育学院生命科学系 西安 710061)

摘要: 为了解中国林蛙 (*Rana chensinensis*) 卵的孵化率、发育起点温度、发育有效积温、孵化后蝌蚪的成活率和蝌蚪的热耐受性, 将当天产出的中国林蛙卵采集回实验室, 分别置于 5 个不同温度(10℃、15℃、20℃、25℃和 30℃)下孵化, 观察和测量记录卵的孵化率、孵化 3 d 后蝌蚪的成活率、全长及每个温度下卵的发育历期。利用温度梯度装置观察记录孵化 10 d 后蝌蚪的最适温度、逃避温度和致死温度。光照周期设为 14L:10D, 湿度设为 85%。结果表明, 温度对中国林蛙卵的孵化率影响显著, 孵化 3 d 后蝌蚪的成活率随着温度的升高而降低, 30℃ 下孵化的蝌蚪在 2 d 之内全部死亡, 温度对中国林蛙卵孵化 3 d 后蝌蚪全长的影响极显著, 蝌蚪的全长随着温度的升高而增加; 应用直线回归法和直接最优化法计算中国林蛙卵的发育起点温度和有效积温, 分别为 0.51℃、65.29 日度和 0.38℃、65.52 日度, 直接最优化法优于直线回归法。经过 4 个不同温度(10℃、15℃、20℃和 25℃)孵化 10 d 后蝌蚪的最适温度分别为(13.2 ± 1.6)℃、(15.7 ± 1.9)℃、(17.3 ± 2.1)℃和(19.5 ± 2.3)℃, 逃避温度分别为(28.8 ± 1.4)℃、(30.2 ± 1.6)℃、(31.6 ± 1.3)℃和(33.1 ± 1.8)℃, 致死温度分别为(32.9 ± 1.7)℃、(33.8 ± 1.5)℃、(35.2 ± 1.2)℃和(36.7 ± 0.9)℃。经过不同温度孵化 10 d 后蝌蚪的最适温度、逃避温度和致死温度都存在显著差异。

关键词: 中国林蛙 孵化 温度 最适温度 逃避温度 致死温度

中图分类号: Q494 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2007)01-121-07

Effect of Temperature on Incubation and Thermal Tolerance of the Chinese Forest Frog

WANG Li-Zhi^{①②} LI Xiao-Chen^①

(^① College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062;

^② Department of Life Sciences, Shaanxi Institute of Education, Xi'an 710061, China)

Abstract: Eggs of the Chinese Forest Frog (*Rana chensinensis*) collected from the wild immediately after they were laid out and were incubated at five different temperatures, 10℃, 15℃, 20℃, 25℃, and 30℃ in the condition of photoperiod 14L:10D, and 85% moisture. The cultivation period lasted 10 days. Incubation periods at each temperature level, incubation ratio, thermal threshold of development, accumulative temperature, survival rate, preferred temperature, avoidance temperature and lethal thermal temperature of tadpole incubated were recorded after 3 days incubation. Linear regression methods and direct optimum methods were used to calculate the thermal thresholds of development and accumulative incubation temperature. The incubation ratio was significantly influenced by temperature, and the survival rate decreased with the increase of incubation temperature. The body-tail length of tadpoles was significantly influenced by the incubation temperature. The thermal thresholds of development were

基金项目: 陕西省自然科学基金项目(No. 98H16) 陕西师范大学研究生培养创新基金资助项目;

第一作者介绍: 王立志, 男, 研究方向: 动物生态学; E-mail: lj_wl@stu.snnu.edu.cn.

收稿日期: 2006-03-30; 修回日期: 2006-08-25

0.51℃ or 0.38℃. Accumulative temperature for the incubation were 65.29℃·day or 65.52℃·day. The result of direct optimum method is better than that of linear regression method. The preferred temperature of the Chinese Forest Frog tadpoles incubated 10 days under incubation temperature were 13.2±1.6℃, 15.7±1.9℃, 17.3±2.1℃ and 19.5±2.3℃; avoidance temperature were 28.8±1.4℃, 30.2±1.6℃, 31.6±1.3℃ and 33.1±1.8℃, lethal thermal temperature were 32.9±1.7℃, 33.8±1.5℃, 35.2±1.2℃ and 36.7±0.9℃, respectively. The preferred temperature, avoidance temperature and lethal thermal temperature of tadpoles derived from eggs incubated for 10 days at 10℃, 15℃, 20℃ and 25℃ were significantly influenced by temperature.

Key words: The Chinese Forest Frog; Incubation; Temperature; Preferred temperature; Avoidance temperature; Lethal thermal temperature

胚胎期是卵生两栖爬行类动物生活史上最脆弱的时期,受许多环境因子的影响。在所有可能影响胚胎发育的环境因子中,温度显然是最重要的因子之一。许多研究表明孵化热环境影响孵化成功率、胚胎代谢率以及孵出幼体的一些热可塑性特征(如大小、形态、功能表现和行为等)^[1-4]。

从原生动物到哺乳类,所有动物都会逃避极端低温和极端高温,表现出偏爱温度适中区。在一个有温度梯度的热环境中,能够运动的动物都会向一个较窄的最适温度范围集中。这种现象称作行为热调节或温度选择^[5]。这种最终适温被赋予以下定义:在一个温度梯度中,一个给定种的所有个体最终都会向某一温度聚集,而不管它们在被置于这一存在温度梯度的热环境之前的热经历如何,这一温度称作最终适温^[6]。热选择反映了诸如新陈代谢、运动、繁殖和生长等生理过程所要求的最适温度^[7-12]。事实上,动物常常将生长、繁殖和觅食等能够提高适合度的活动集中在一个较窄的温度范围内^[13,14]。显然,动物在最适温度范围内能最有效地完成那些能提高适合度的活动。有关上、下限临界温度的研究给动物提供了一个生态指标^[15,16]。

有关孵化温度对卵的孵化率和孵化后幼体成活率影响的研究主要集中在爬行类等外温动物^[17-19]。对于中国林蛙卵的研究主要集中在养殖方面^[20-22],有关温度对中国林蛙(*Rana chensinensis*)卵影响的研究很少报道。本文就温度对中国林蛙卵的孵化率、孵出蝌蚪的成活率和全长的影响、卵的发育起点温度、有效积温及

孵化 10 d 后蝌蚪对温度的耐受性等进行了研究。

1 材料与方法

1.1 材料 2005 年 3 月 2 日,中国林蛙的卵采自秦岭北麓瀉河边的池塘中,池塘位于 36°06' 916"N, 108°54'455"E,海拔 420 m,池塘的水温约为 0~5℃,pH 为 6.6~6.8。用来实验的卵产自同一种群的 10 个不同中国林蛙的雌蛙,于采集当日带回实验室。实验用水均为采自原生境中的天然河水,pH 为 6.8。实验容器为半径 15 cm 的塑料盆,高约 15 cm。

1.2 方法 将采集回来的中国林蛙卵分别放在 5 个相同塑料盆中,每个盆中均放 100 枚卵(每个雌蛙的卵各 10 枚),水深 5 cm。于采集当天把装有中国林蛙卵的塑料盆分别放在 30℃、25℃、20℃、15℃ 和 10℃ 的恒温恒湿培养箱(LRH-250-S)中,相对湿度均为 85%,光照 14L:10D。每个温度下重复 2 次。每天换水 2 次(保证提供卵呼吸所需的氧气),并清除水中杂质。

观察和记录每个温度下中国林蛙卵的孵化天数、孵化个数及孵化后 3 d 的成活个体数,用游标卡尺测量每个温度下卵孵化后 30 d 蝌蚪的全长。根据孵化天数和孵化温度计算中国林蛙卵的发育起点温度和有效积温。根据孵化个数和成活个体数计算孵化率和成活率。孵化率用孵出卵数/孵化卵数表示;成活率用经过特定时间段 3 d 后存活个体在原总个体数中所占的比例表示。中国林蛙卵的发育起点温度和有效积温的计算采用直线回归法^[23]和直接最优化法^[24]两种方法。

1.2.1 直线回归法 用直线回归法推算中国林蛙卵的发育起点温度(C)和有效积温(K), 所用公式如下:

$$C = \frac{\sum V^2 \sum T - \sum V \sum VT}{n \sum V^2 - (\sum V)^2}$$

$$K = \frac{n \sum VT - \sum V \sum T}{n \sum V^2 - (\sum V)^2}$$

式中, T 为温度($^{\circ}\text{C}$), n 为处理数, V 为发育速率。

1.2.2 直接最优化法 应用直接最优化法计算中国林蛙卵的发育起点温度(C)和有效积温(K), 所用公式如下:

$$C = \frac{\sum_{i=1}^n D_i^2 T_i - \bar{D} \sum_{j=1}^n D_j T_j}{\sum_{i=1}^n D_i^2 - n \bar{D}^2}$$

$$K = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n D_i (T_i - C)$$

式中, D 为发育历期, T 为温度($^{\circ}\text{C}$), i 为处理数。

经过不同温度孵化 10 d 后中国林蛙蝌蚪的最适温度用温度梯度槽测量。槽由金属构成, 内盛有蒸馏水, 槽长 500 mm, 高 30 mm, 宽 40 mm。槽中水深 25 mm。槽的一端与一有温度调节装置的热水器相连, 另一端浸没在 0°C 的冰水中, 并使其保持 $0 \sim 60^{\circ}\text{C}$ 的温度梯度。温度梯度上任何一点的温度用英国 YSI 公司生产的 401 型热电偶温度计测量。受试动物个体用滤网转移到温度梯度槽内的蒸馏水中并让其自由游泳或运动。受试个体遇到不适温度时会调转运动方向, 并且在一定的温度区间内停止不动或徘徊。动物调转身体运动方向处的水温被认为就是它们的逃避温度。但是, 有少数个体遇到不适温度时不是采用定向调转身体改变运动方向的方式来逃避, 而是乱撞、乱窜或表现出其他一些神经质的运动, 这时它们所处位置的水温也被认为是逃避温度。动物如果在某一温度区间停留的时间最长或出现的频率最高, 那么这个区间的平均温度被认为就是受试动物的最适温度。在测量致死温度过程中, 当受试

动物在某一温度时先是剧烈挣扎, 然后身体逐渐伸展, 最终静止不动, 并在 30 min 内对外界刺激(如针刺)失去反应, 则动物就被认为已经死亡, 此时的温度就是致死温度。整个实验过程中, 每次实验只用一个动物, 测量其最适温度、逃避温度或致死温度。

数据统计前, 对所有的数据进行正态分布检验。对孵化率和成活率的百分数经过反正弦转化, 使其符合正态分布。在 SPSS 10.0 统计软件中用线性回归将同窝数合并, 再利用单因素方差分析(one-way ANOVA) t -检验(双样本等方差假设)和多重比较(DUNCAN)对数据进行统计处理。描述性统计值均用平均值 \pm 标准差表示, 显著性水平设在 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 孵化温度对孵化率的影响 孵化温度对中国林蛙卵孵化率的影响差异极显著($F = 68.388, P < 0.01, df = 4$)。不同孵化温度下中国林蛙卵的孵化率都在 95% 以上(表 1), 并且孵化率随着孵化温度的升高而升高。 30°C 下的孵化率最高, 达到 $99.17\% \pm 0.28\%$; 10°C 下的孵化率最低, 为 $96.08\% \pm 0.36\%$ 。孵化率和孵化温度成线性关系, 其表达式为:

$$Y = 0.0016X + 0.9424$$

$$(r = 0.99, P < 0.01, n = 15)$$

其中, Y 表示孵化率, X 表示孵化温度。

2.2 温度对孵化后蝌蚪成活率的影响 温度对中国林蛙卵孵化后蝌蚪成活率的影响差异极显著($F = 206.303, P < 0.0001, df = 4$)。不同温度下中国林蛙卵孵化 3 d 后蝌蚪的成活率差别很大(表 1), 孵化后蝌蚪的成活率随着温度的升高而降低。 30°C 下孵化后蝌蚪在 2 d 之内全部死亡, 25°C 下孵化后蝌蚪的成活率仅为 $42.35\% \pm 1.8\%$; $20 \sim 10^{\circ}\text{C}$ 下孵化后蝌蚪的成活率都在 95% 以上, 10°C 下孵化后蝌蚪的成活率最高, 达到 99.5%。中国林蛙卵孵化后蝌蚪的成活率和温度成二次多项式的关系。其表达式为:

表 1 不同孵化温度下中国林蛙卵的孵化率、发育历期、蝌蚪的成活率及全长 ($n = 3$)

Table 1 The incubation ratio, length of incubation periods, percentage survival and the body-tail length of the Chinese Forest Frog's tadpoles at different hatching temperatures

孵化温度(°C)	孵化率(%)	发育历期(d)	成活率(%)	全长(mm)
Hatching temperature	Incubation ratio	Length of incubation periods	Percentage survival	Body-tail length
30	99.17 ± 0.28 ^a	2.23 ± 0.06 ^a	0 ^a	0 ^a
25	98.28 ± 0.25 ^a	2.70 ± 0.12 ^a	42.35 ± 1.80 ^b	6.89 ± 0.65 ^b
20	97.35 ± 0.26 ^b	3.40 ± 0.09 ^a	96.35 ± 0.52 ^c	6.24 ± 0.72 ^b
15	96.42 ± 0.53 ^b	4.50 ± 0.17 ^b	99.03 ± 0.27 ^c	5.78 ± 0.67 ^c
10	96.08 ± 0.36 ^b	6.67 ± 0.15 ^c	99.50 ± 0.35 ^c	5.17 ± 0.52 ^c

各个指标数值后的字母相同表示差异不显著,不同表示差异显著($P = 0.05$)。

Means sharing the same letter are not significantly different; means sharing the different letter are significantly different($P = 0.05$).

$$Y = -0.0039X^2 + 0.1032X + 0.3464$$

($r = 0.986$, $P < 0.01$, $n = 15$)

式中, Y 表示成活率, X 表示温度。

2.3 温度对孵化后蝌蚪全长的影响 温度对中国林蛙卵孵化后蝌蚪全长的影响极显著($F = 17.404$, $P < 0.0001$, $df = 4$)。中国林蛙卵孵化3 d后蝌蚪的全长随着温度的升高而增加(表1),两者存在明显的线性关系,其关系式为:

$$Y = 0.1124X + 4.053$$

$$(r = 0.99, P < 0.01, n = 380)$$

其中, Y 表示孵化3 d后蝌蚪的全长, X 表示温度。25°C下孵化3 d后蝌蚪的全长最大,为(6.89 ± 0.65) mm;10°C下孵化3 d后蝌蚪的全长最小,为(5.17 ± 0.52) mm。

2.4 孵化温度对发育历期的影响 孵化温度对中国林蛙卵发育历期的影响极显著($F = 429.107$, $P < 0.0001$, $df = 4$)。在不同孵化温度下中国林蛙卵发育历期的长短各不相同(表1)。孵化温度越高,卵的发育历期越短。30°C下卵的发育历期需要2.23 d,10°C下则需要6.67 d。中国林蛙卵的发育历期和孵化温度成乘幂的关系,其表达式为:

$$Y = 66.358X^{-0.9951}$$

$$(r = 0.9997, P < 0.01, n = 15)$$

其中, Y 表示发育历期, X 表示孵化温度。

2.5 发育起点温度和有效积温 应用直线回归法和直接最优化法计算中国林蛙卵的发育起点温度和有效积温,结果各不相同。应用直线

回归法求得中国林蛙卵的发育起点温度为0.51°C,有效积温为65.29日度;应用直接最优化法求得的中国林蛙卵的发育起点温度为0.38°C,有效积温为65.52日度。

2.6 孵化10 d后蝌蚪的最适温度 经过不同温度孵化10 d后中国林蛙蝌蚪的最适温度各不相同(图1)。在10°C、15°C、20°C和25°C下孵化10 d后中国林蛙蝌蚪的最适温度分别是(13.2 ± 1.6)°C、(15.7 ± 1.9)°C、(17.3 ± 2.1)°C和(19.5 ± 2.3)°C。单因素方差分析表明,经过不同温度孵化10 d后的中国林蛙蝌蚪的最适温度有着显著差异($F = 22.402$, $P < 0.001$, $df = 3$, $n = 120$)。孵化10 d后的中国林蛙蝌蚪的最适温度随着孵化温度的增加而增加,两者存在明显的线性关系,其关系式为:

$$Y = 0.41X + 9.25$$

$$(r = 0.997, P < 0.01, n = 120)$$

其中, Y 表示孵化10 d后蝌蚪的最适温度, X 表示温度。

2.7 孵化10 d后蝌蚪的逃避温度 经过不同温度孵化10 d后中国林蛙蝌蚪的逃避温度各不相同。在10°C、15°C、20°C和25°C下孵化10 d后中国林蛙蝌蚪的逃避温度分别是(28.8 ± 1.4)°C、(30.2 ± 1.6)°C、(31.6 ± 1.3)°C和(33.1 ± 1.8)°C。单因素方差分析表明,经过不同温度孵化10 d后中国林蛙蝌蚪的逃避温度有着显著差异($F = 176.606$, $P < 0.001$, $df = 3$, $n = 120$)。孵化10 d后中国林蛙蝌蚪的逃避温度随着孵化温度的增加而增加,两者存在明显



图 1 不同温度下中国林蛙卵孵化 10 d 后蝌蚪的最适温度

Fig.1 Preferred temperatures of the Chinese Forest Frog tadpoles derived derived from eggs incubated for 10 days in different temperatures

的线性关系,其关系式为:

$$Y = 0.286X + 25.92$$

$$(r = 0.999, P < 0.01, n = 120)$$

其中, Y 表示孵化 10 d 后蝌蚪的逃避温度, X 表示孵化温度。

2.8 孵化 10 d 后蝌蚪的致死温度 经过不同温度孵化 10 d 后中国林蛙蝌蚪的致死温度各不相同。在 10℃、15℃、20℃和 25℃下孵化 10 d 后中国林蛙蝌蚪的致死温度分别是(32.9 ± 1.7)℃、(33.8 ± 1.5)℃、(35.2 ± 1.2)℃和(36.7 ± 0.9)℃。单因素方差分析表明,经过不同温度孵化 10 d 后中国林蛙蝌蚪的致死温度有着显著差异($F = 178.917, P < 0.001, df = 3, n = 120$)。孵化 10 d 后中国林蛙蝌蚪的致死温度随着孵化温度的增加而增加,两者存在明显的线性关系,其关系式为:

$$Y = 0.256X + 30.17$$

$$(r = 0.994, P < 0.01, n = 120)$$

其中, Y 表示孵化 10 d 后蝌蚪的致死温度, X 表示孵化温度。

3 讨论

两栖类动物的卵在不同水热环境中孵化,水环境的温度有很大程度的变化。孵化水环境的热变化究竟在多大程度上影响卵的孵化和幼

体对热的耐受性。本研究的结果表明温度对中国林蛙卵的孵化率、发育历期、孵化后蝌蚪的成活率和全长及孵化后蝌蚪的热耐受性都有显著影响。由于孵化成功率决定种群内新增加的个体数并直接与母体的繁殖成功率有关,孵化期决定孵出幼体在当年越冬前的生长期,这些指标显然是重要的^[25]。随着温度的升高,卵的孵化率也随着升高。当水温低于 20℃时,卵的孵化时间较长,且此时正是水霉最适宜的生长水温,容易因某一颗“太阳卵”而引起一大片的水霉孳生,从而造成孵化率的下降^[26]。因此,在低温下孵化中国林蛙卵的时候,应注意经常换水,避免水霉对卵生长发育的影响,造成孵化率的下降。

温度对中国林蛙卵孵化后蝌蚪成活率的影响很大。随着温度的升高,卵孵化后蝌蚪的成活率随着下降。水温越高孵化时间越短,但生长发育越快,死亡率越高,尤其是水温 25 ~ 30℃时,中国林蛙蝌蚪往往在孵化后第二天就开始死亡,原因可能是此时正好是中国林蛙蝌蚪神经系统发育的时期,对温度很敏感。而在 10 ~ 20℃水温的水体中孵化出的中国林蛙蝌蚪的成活率很高,达到 95% 以上。因此,中国林蛙卵孵化后蝌蚪的饲养水体温度不能超过 20℃。据报道,在 5℃的水温下饲养的中国林

蛙蝌蚪不能完成生长发育过程^[27]。因此,有关中国林蛙卵孵化后蝌蚪饲养水体的温度下限有待进一步的研究。

在一定的温度范围内,动物的生长发育速率和温度成正比。温度是影响变温动物胚胎发育的关键因素之一,它能够影响胚胎发育的快慢^[28,29]。在 10~30℃ 的温度范围,中国林蛙卵都能发育成蝌蚪,并且中国林蛙卵的生长发育速率随着孵化温度的升高而加快,这一结果和张耀光^[30]报道“中华大蟾蜍胚胎在 6~29℃ 范围内均能发育,在一定温度范围内,水温升高,胚胎发育速度加快”的结果基本一致。在 10~25℃ 的温度下,中国林蛙卵孵化后蝌蚪的全长随着温度的升高而增加,这一结果和张耀光^[30]报道“在适宜的发育温度范围内,中华大蟾蜍胚体增长速度和温度与发育速度的增加成正比”的结果一致。

发育起点温度(C)和有效积温常数(K)是根据日平均发育速度和日温间的近似直线关系外推计算出来的,对于中国林蛙卵的生长发育而言,实验中温度变化的方式或温度梯度设置的不一致,均可导致估计的 C 、 K 值有差异。本文应用直线回归法和直接最优化法计算得到中国林蛙卵的发育起点温度在 0~1℃ 之间,有效积温在 65~66 日度之间。以孵化期发育起点温度之间的方差值为依据,对这 2 种计算方法的精确性进行比较,可以看出,直接最优化法($s^2 = 2.16$)优于直线回归法($s^2 = 3.24$)。从生态学上看,中国林蛙喜低温阴湿的环境,早春温度下卵的发育速度缓慢。因此,中国林蛙卵的发育起点温度较低,所需的有效积温量较大,这样中国林蛙在卵的发育上必须消耗较多的能量。本文推算出的发育起点温度和有效积温常数符合实际情况。

自 Mendelsohn^[31]对动物热适应的开拓性研究以来,已有一系列温度梯度装置被用来研究各种动物的温度选择。然而,对不同生长阶段两栖类的温度选择方面的研究报道不多。作者曾报道了有关在野外自然条件下孵化的中国林蛙和大蟾蜍蝌蚪的热适应^[32]。

经过不同温度孵化 10 d 后的中国林蛙蝌蚪的最适温度、逃避温度和致死温度都有着显著差异,并且随着孵化温度的升高而升高,中国林蛙蝌蚪的最适温度分布仅有一个峰值。这一结果和作者以前的研究结果^[32]一致,说明水温能够影响中国林蛙蝌蚪的最适温度、逃避温度和致死温度。在较高水温驯化下的中国林蛙蝌蚪,其最适温度、逃避温度和致死温度都有所提高。这一结果为中国林蛙在南方高温环境下成功饲养提供了实验依据。

参 考 文 献

- [1] Ji X ,Du W G .The effects of thermal and hydric environments on incubating eggs and hatching traits in the cobra ,*Naja najaatra* . *J Herpetol* ,2001 ,**35** :186 ~ 194 .
- [2] Ji X ,Du W G .The effects of thermal and hydric environments on hatching success ,embryonic use of energy and hatching traits in a colubrid snake ,*Elaph ecarinata* . *Comp Biochem Physiol Part A* ,2001 ,**129** :461 ~ 471 .
- [3] Du W G Ji X .The effects of incubation thermal environments on size ,locomotor performance and early growth of hatching soft-shelled turtles ,*Pelodiscus sinensis* . *J Thermal Bio* ,2003 ,**28** :279 ~ 286 .
- [4] Lin Z H Ji X ,Luo L G ,*et al* .Incubation temperature affects hatching success ,embryonic expenditure of energy and hatching phenotypes of a prolonged egg-retaining snake ,*Deinagkistrodon acutus* (Viperidae) . *J Thermal Bio* ,2005 ,**30** :289 ~ 297 .
- [5] Reynolds W W ,Casterlin M E . Behavioral thermoregulation and the “ final preferendum ” paradigm . *Am Zool* ,1979 ,**19** :211 ~ 224 .
- [6] Fry F E J .Effects of the environment on animal activity . *Uni Toronto Stud Biol Ser* ,1947 ,**48** :1 ~ 62 .
- [7] Jobling M . Temperature tolerance and the final preferendum-rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures . *J Fish Biol* ,1981 ,**19** :439 ~ 455 .
- [8] Kellog R L , Gift J J . Relationship between optimum temperatures for growth and preferred temperatures for the young of four fish species . *Trans Amer Fish Soc* ,1983 ,**112** :424 ~ 430 .
- [9] McCauley R W ,Casselman J M . The final preferendum as an index of the temperature for optimum growth in fish . In :Tiews K ed . Proceedings of the Symposium on Aquaculture in Heated Effluents and Recirculation Systems . Berlin :Heinemann ,1981 ,81 ~ 93 .

- [10] Hadfield S. Observations on body temperature and activity in the toad *Bufo woodhousei fowleri*. *Copeia* ,1996 (4):581 ~ 582.
- [11] Smith G C. Ecological energetics of three species of ectothermic vertebrates. *Ecology* ,1976 **57** :252 ~ 264.
- [12] Lillywhite H B. Behavioural thermoregulation in the bull frog *Rana catesbiana*. *Copeia* ,1970 (1):58 ~ 168.
- [13] Brett J R. Some principles in the thermal requirements of fishes. *Quart Rev Biol* ,1956 **31** :75 ~ 86.
- [14] Hutchison V H. Factors influencing thermal tolerance of individual organisms. In :Esch W G ,McFarland ,W R eds. Thermal Ecology II. US National Technical Information Service ,Springfield , 1976 :10 ~ 26.
- [15] Andrewartha H G ,Birch L C. The Distribution and Abundance of Animals. Chicargo , USA : University of Chicargo Press , 1954 :26 ~ 235.
- [16] Magnuson J J ,Crowder L B ,Medvick P A. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* , 1979 **19** :331 ~ 343.
- [17] 计翔 ,章朝华. 水热环境对中国石龙子孵化卵、孵化成功率及孵出幼体特征的影响. *动物学报* ,2001 **48** (1):35 ~ 43.
- [18] 杜卫国 ,计翔. 孵化温度对灰鼠蛇卵孵化期、孵化成功率和孵出幼体特征的影响. *生态学报* ,2002 **22** (4):548 ~ 553.
- [19] 陈慧丽 ,计翔. 热环境对虎斑颈槽蛇孵化期、孵化成功率和孵出幼体特征的影响. *生态学报* ,2002 **22** (11):1 850 ~ 1 858.
- [20] 杨富亿 ,邵庆春 ,李景林等. 长白山林区蛙野外封沟养殖技术. *水利渔业* ,2000 **20** (3):16 ~ 18.
- [21] 纪文录 ,王星文 ,梁慧香. 中国林蛙全人工养殖技术 (I). *辽宁林业科技* ,2004 (5):39 ~ 41.
- [22] 纪文录 ,王星文 ,王兴奎等. 中国林蛙全人工养殖技术 (II). *辽宁林业科技* ,2004 (6):42 ~ 44.
- [23] 丁延钦. 昆虫种群数学生态学原理和应用. 北京 :科学出版社 ,1980 :214 ~ 223.
- [24] 胡冠芳 ,王克兰 ,张新瑞等. 变温条件下禾谷缢管蚜发育起点温度和有效积温的研究. *昆虫知识* ,1996 **33** (1):10 ~ 13.
- [25] 张永普 ,计翔. 火赤链游蛇卵孵化的进一步研究兼评孵化水环境的影响. *动物学报* ,2002 **48** (1):35 ~ 43.
- [26] 吕耀平. 水温对石蛙人工孵化影响的试验研究. *水产学杂志* ,2001 **14** (2):69 ~ 71.
- [27] 王立志 ,李晓晨 ,张春博. 大蟾蜍蝌蚪与中国林蛙蝌蚪生长发育的温度效应. *四川动物* ,2005 **24** (3):355 ~ 358.
- [28] Pan J ,Liang D. Studies of the early embryonic development of *Ranarugulosa wiegmanni*. *Asiatic Herpetological Research* , 1990 (3):85 ~ 100.
- [29] 梁淡茹 ,潘淦. 蛙蛙早期胚胎发育研究. *华南师范大学学报* ,1997 (1):55 ~ 61.
- [30] 张耀光. 不同温度对中华蟾蜍早期胚胎发育的影响. *动物学杂志* ,1990 **25** (2):22 ~ 23.
- [31] Mendelsohn M. Ueber den thermotropismus einzelliger organismen. *Pflüger 's Arch Ges Physiol* ,1895 **60** :1 ~ 27.
- [32] 王立志 ,李晓晨 ,孙涛. 中国林蛙蝌蚪和大蟾蜍蝌蚪的最适温度、逃避温度和致死温度. *动物学杂志* ,2005 **40** (2):23 ~ 27.