斑腿泛树蛙两性异形和雌性繁殖能力及其影响因素

孙一佳^{①②} 李银波^③ 吴铁^③ 沈雨黔^① 杨娴^① 马力^{①*}

① 丽水学院生态学院 丽水 323000; ② 凤山社区 余姚 315400; ③ 宁波市生态环境局慈溪分局 慈溪 315300

摘要: 研究两栖类物种雌雄间的形态差异, 不仅有助于理解物种两性异形的模式与机制, 而且对其繁殖策略、繁殖投入和进化选择压力的研究都具有重要意义。2020年4月至2021年8月以浙江省丽水市丽水学院校园永久池塘内的斑腿泛树蛙 (*Polypedates megacephalus*) 为实验对象, 共61只 (♀12, ♂49), 测量其头体长、头长、吻宽、前肢长、后肢长等12项形态特征及体重来研究该物种的两性异形, 并收集窝卵数和孵化数据分析雌性繁殖能力。结果表明: 斑腿泛树蛙具有显著的两性异形, 且雌性个体大于雄性个体; 眼径、胫长和鼻间距在两性间无显著差异, 头体长、头长、吻宽、吻长、眼间距、前肢长、后肢长、前臂及手长、足长和体重均具有显著差异; 斑腿泛树蛙雌性个体产卵和孵化率受季节影响显著, 其中4和5月窝卵数最多, 6月卵孵化率最高; 雌性怀卵数量与体长呈正相关关系。依据上述结果, 本研究推测生育力选择是造成斑腿泛树蛙两性异形的主要因素, 雌性个体通过增大个体体型来增加怀卵量, 从而提高繁殖输出; 斑腿泛树蛙繁殖期受季节影响, 为更好地适应雨季的提前或推迟, 在进化过程中形成了延长式繁殖的模式。

关键词: 斑腿泛树蛙; 两性异形; 雌性繁殖; 生育力选择

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 05-734-08

Sexual Dimorphism and Female Reproductive Ability of *Polypedates megacephalus* and Its Influencing Factors

SUN Yi-Jia^{①②} LI Yin-Bo^③ WU Tie^③ SHEN Yu-Qian^① YANG Xian^① MA Li^{①*}

① College of Ecology, Lishui University, Lishui 323000; ② Fengshan Community, Yuyao 315400;

③ Administration Bureau of Fujian Junzifeng Cixi Branch of Ningbo Ecological Environment Bureau, Cixi 315300, China

Abstract: [Objectives] Studying the morphological differences between male and female in amphibians not only helps to understand the patterns and mechanisms of sexual dimorphism in species, but also has important implications for the study of their reproductive strategies, reproductive investment, and evolutionary selection pressures. **[Methods]** In this study, we collected 61 individuals (12 females and 49 males) of *Polypedates*

基金项目 百山祖国家公园科研项目 (No. 2021KFLY01), 丽水市重点研发项目 (No. 2021ZDYF09, 2020ZDYF07);

* 通讯作者, E-mail: lima@lsu.edu.cn;

第一作者简介 孙一佳, 女, 本科; 研究方向: 生态学; E-mail: Sunyijia0112@163.com.

收稿日期: 2023-02-20, 修回日期: 2023-06-07 DOI: 10.13859/j.cjz.202305007

megacephalus from a permanent pond on the campus of Lishui College in Lishui City, Zhejiang Province, China, from April 2020 to August 2021, and measured 12 morphological characteristics including snout-vent length, head length, mouth width, forelimb length, hindlimb length, and weight to investigate sexual dimorphism in this species. We also collected data on clutch size and hatching success to analyze female reproductive ability. One-way ANOVA was used to test for differences in body weight and snout-vent length, and a one-way ANCOVA test using body length as a covariate to examine whether there were differences in head length, mouth width, mouth length, eye diameter, interocular length, forelimb length, hindlimb length, forearm-fingers length, tibia length, foot length, and internasal length between sexes. If differences were found, we further employed Tukey's multiple comparison test. We used the Kruskal-Wallis test to investigate whether there were differences in clutch size and hatching rate of *P. megacephalus* among different breeding months. We also performed a linear regression analysis to examine the linear relationship between maternal body length and clutch size. **[Results]** Our results showed that *P. megacephalus* exhibited significant sexual dimorphism, with females larger than males. Except for eye diameter, tibial length, and internasal length, all other morphological characteristics, including snout-vent length, head length, mouth width, mouth length, interocular length, forelimb length, hindlimb length, forearm-fingers length, foot length, and weight, were significantly higher in females than in males ($P < 0.05$) (Table 1, Fig. 1). The clutch size and hatching success of *P. megacephalus* females were significantly affected by season, with the highest clutch size occurring in April to May (Table 2) and the highest hatching success occurring in June (Table 2) The number of eggs carried by females was positively correlated with body length (Fig. 2). **[Conclusion]** Therefore, we speculate that fecundity selection is the main factor causing sexual dimorphism in *P. megacephalus*, with females increasing their individual size to increase their egg-carrying capacity and improve reproductive output. The reproductive period of *P. megacephalus* is influenced by season, and it has evolved a pattern of extended reproduction to better adapt to the early or delayed rainy season.

Key words: *Polypedates megacephalus*; Sexual dimorphism; Female reproduction; Fertility selection

两性异形 (sexual dimorphism, SD) 是动物界中普遍存在的现象, 主要体现在不同性别在个体大小、形态、体色等方面的差异 (姚冲学等 2019, 龙嘉航等 2021, Juarez et al. 2023)。自 Darwin (1871) 提出两性异形, 并用性选择理论对其进行解释以来, 动物两性异形的形成原因备受人们关注 (黄荣通等 2018)。对于两性异形形成原因的解释, 目前主要公认的假说有性选择理论假说、生育力选择假说和生态学分离假说三种 (廖灏泓等 2013)。性选择是一种通过增加雌性个体子代输出或雄性个体交配次数实现繁殖利益的自然选择压力, 又分为性内选择和性间选择两种类型 (赵亚军等 2002)。生育力选择假说表现为雌性的繁殖输出随雌性

个体的增大而增加, 因此个体越大的雌性在繁殖过程中就会越有优势 (Olsson et al. 2002)。生态位分离假说认为两性个体差异的增加, 有利于促进食物和栖息地等的生态学分离, 进而减少两性的生存竞争 (梁涛等 2015)。除此之外, 雌雄成体间性成熟的时间、食性、寿命和死亡率的差异等因素也能导致两性异形的产生 (寿鹿等 2005)。

两栖类是害虫的天敌, 也是环境变化的指示物种之一 (张继秀等 1996)。近年来, 随着人类活动和环境恶化, 两栖类物种数量急剧下降, 研究现有两栖类物种生活史特征对其保护显得尤为重要 (赖水发等 2020)。繁殖是产生同类的过程, 关系到物种的存续 (姚冲学等

2020)。通常情况下,繁殖输出能力与个体大小和怀卵量存在正相关关系 (Richard 1992, Goodman 2006)。研究表明,不同两栖类雌体的怀卵量和繁殖输出存在不同程度的差异,且具有明显的季节性 (赖水发等 2020)。分析特定两栖类物种雌雄间的形态差异,不仅有助于理解该物种两性异形的模式与机制,而且对其繁殖策略、繁殖投入和进化选择压力的研究都具有重要意义 (胡一中等 2015)。

斑腿泛树蛙 (*Polypedates megacephalus*) 隶属于两栖纲 (Amphibia) 无尾目 (Anura) 树蛙科 (Rhacophoridae) 泛树蛙属,体呈棕黄色或浅棕色,背面有“X”形深色斑;常栖息于稻田、水塘边,其繁殖期为 4 ~ 8 月 (费梁等 2012)。该物种广泛分布于中国南部、印度及越南等地 (徐宁等 2010)。本研究以斑腿泛树蛙为研究对象,通过测定和比较其雌雄形态特征和不同月份雌性个体繁殖及孵化数据,以揭示斑腿泛树蛙的两性异形、雌性繁殖能力及不同繁殖月份繁殖和孵化成功率的影响因素,为两栖动物两性异形机制、繁殖对策和保护的研究提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 实验材料和方法

2020 年 4 月至 2021 年 8 月,于浙江省丽水市莲都区丽水学院校园内永久池塘采集到成年斑腿泛树蛙共 61 只 (雌雄分别为 12 只和 49 只) 及蛙卵,采集后带回两栖爬行实验室开展后续实验。

用数显游标卡尺 (日本株式会社三丰,量程 200 mm,精度为 0.01 mm) 测量斑腿泛树蛙的头体长、头长、吻宽、吻长、眼径、眼间距、前肢长、后肢长、前臂及手长、胫长、足长、鼻间距共 12 项外部形态特征;用电子天平 (AL204,梅特勒-托利多集团,量程 200 g,精度为 0.001 g) 称量体重,测量方法详见丁国骅等 (2022)。

在斑腿泛树蛙繁殖期内,每天 7:00 至 8:00

时沿池塘四周寻找当天产下的泡沫卵,并将其带回实验室,放入底部有 10 cm 水的孵化盒 (60 cm × 40 cm × 35 cm) 内,置于室外进行孵化,记录捡卵日期并每日进行观察。从孵化出第 1 只蝌蚪起,每天投喂和换水 1 次,待孵化完成后用漏网捞出,置于另一盛水的孵化盒内,记录每窝卵的蝌蚪个数和未孵化卵个数。每天夜间沿池塘四周观察,若发现抱对个体,则将其置于有曝气水深约 5 cm 的带通气孔盖的饲养箱 (60 cm × 40 cm × 35 cm); 每个池塘未抱对个体每年仅捕捉 1 次;所有个体测量完形态、体重等数据后均放回原捕捉地。以窝卵数表示雌性繁殖输出能力,窝卵数为孵化蝌蚪个数和未孵化卵个数之和。孵化期为捡卵日期至孵化完成日期的天数。孵化成功率为孵化个数占总卵数的百分比。

1.2 数据处理

文中所有的数据均用 Statistica 8.0 (Tulsa, OK, USA) 软件统计分析。所有数据在统计分析之前均检验其正态性 (Kolmogorov-Smirnov) 和均质性 (Bartlett)。用单因子方差分析 (one-way ANOVA) 检验体重和头体长的两性差异,并以头体长为协变量,进行单因子协方差分析 (one-way ANCOVA),检验头长、吻宽、吻长、眼径、眼间距、前肢长、后肢长、前臂及手长、胫长、足长、鼻间距在两性间是否存在差异;若存在差异则用 Tukey's 多重比较进一步检验。用 Kruskal-Wallis 检验斑腿泛树蛙的窝卵数、孵化率在不同繁殖月份之间是否存在差异。用线性回归分析母体头体长与窝卵数的线性关系。所有的描述性统计值均用平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示,显著性水平设置为 $P = 0.05$ 。

2 结果

2.1 形态特征的两性异形

在 2020 年 4 月至 2021 年 8 月期间,共收集 61 只 (♀12, ♂49) 成体斑腿泛树蛙形态数据,其中雌性个体和雄性个体头体长最长分别

为 89.09 mm 和 54.69 mm (表 1)。斑腿泛树蛙具有显著的两性异形, 且雌性个体大于雄性个体。雌雄间眼径、胫长和鼻间距无显著差异(所有 $P > 0.05$), 头体长、头长、吻宽、吻长、眼间距、前肢长、后肢长、前臂及手长、足长和体重均具有显著差异(所有 $P < 0.05$) (表 1, 图 1)。

2.2 繁殖和孵化

共收集 74 窝卵(表 2)。其中, 有母体形态、体重的窝卵数有 11 窝卵。4 和 5 月、6 月以及 7 和 8 月三个时间段之间雌性个体所产卵的窝卵数具有显著差异 ($n = 74$, $H_2 = 20.56$, $P < 0.0001$), 且 4 和 5 月大于 6 月以及 7 和 8 月时间段, 而 6 月与 7 和 8 月两个时间段间窝卵数则无显著性差异(表 2)。三个时间段的孵化率, 6 月与 7 月和 8 月两个时间段之间具有

显著性差异, $H_{(2, n=68)} = 9.737$, $P < 0.01$, 其余时间段之间则无显著性差异(表 2)。用回归分析探讨母体头体长和窝卵数之间的线性关系, 斑腿泛树蛙雌性个体头体长与窝卵数具有正相关关系(图 2)。

3 讨论

3.1 斑腿泛树蛙的两性异形

两栖动物的两性异形按体型大小来分有雌性个体大于雄性个体、雌性个体小于雄性个体、雌雄同型三种模式(廖灏泓等 2013)。多数的无尾两栖类雌性个体明显大于雄性个体, 常见如黑斑侧褶蛙 (*Pelophylax nigromaculata*) (郑荣泉等 2002) 和黑眶蟾蜍 (*Duttaphrynus melanostictus*) (郑方东等 2018) 等, 雌性个体偏大的模式反映了雌性个体投入更多的能量,

表 1 斑腿泛树蛙形态特征的描述性统计值

Table 1 Descriptive statistics of morphological traits of *Polypedates megacephalus*

	雌体 Female (n = 12)	雄体 Male (n = 49)	统计结果 Statistical results
头体长 Body length (mm)	70.16 ± 2.36 60.54 - 89.09	48.66 ± 0.39 43.62 - 54.65	$F_{1, 58} = 4.35, P < 0.05$ ♀ > ♂
头长 Head length (mm)	21.56 ± 0.46 18.83 - 23.80	16.36 ± 0.17 12.96 - 18.65	$F_{1, 58} = 4.76, P < 0.05$ ♀ > ♂
吻宽 Mouth width (mm)	24.32 ± 0.66 20.65 - 28.57	17.27 ± 0.16 15.13 - 19.96	$F_{1, 58} = 7.76, P < 0.05$ ♀ > ♂
吻长 Mouth length (mm)	8.69 ± 0.24 7.17 - 10.14	7.10 ± 0.10 5.78 - 8.96	$F_{1, 58} = 4.35, P < 0.05$ ♀ > ♂
眼径 Eye diameter (mm)	7.33 ± 0.29 5.89 - 9.09	5.96 ± 0.088 4.96 - 7.40	$F_{1, 58} = 3.41, P > 0.05$
眼间距 Interocular length (mm)	15.46 ± 0.47 12.86 - 17.82	11.00 ± 0.13 9.24 - 12.87	$F_{1, 58} = 9.30, P < 0.01$ ♀ > ♂
前肢长 Forelimb length (mm)	42.03 ± 1.19 34.58 - 48.05	30.56 ± 0.37 21.72 - 37.68	$F_{1, 58} = 16.75, P < 0.001$ ♀ > ♂
后肢长 Hindlimb length (mm)	107.35 ± 1.91 96.32 - 118.34	75.58 ± 0.96 50.83 - 89.54	$F_{1, 58} = 11.48, P < 0.01$ ♀ > ♂
前臂及手长 Forearm-fingers length (mm)	32.54 ± 0.88 28.98 - 38.98	23.00 ± 0.27 18.38 - 28.86	$F_{1, 58} = 10.50, P < 0.01$ ♀ > ♂
胫长 Tibia length (mm)	35.25 ± 0.68 30.99 - 39.78	26.58 ± 1.58 21.68 - 102.00	$F_{1, 58} = 1.41, P > 0.05$
足长 Foot length (mm)	27.30 ± 1.02 21.08 - 33.91	19.69 ± 0.28 15.92 - 24.78	$F_{1, 58} = 7.61, P < 0.01$ ♀ > ♂
鼻间距 Internasal length (mm)	6.31 ± 0.19 5.40 - 7.65	4.84 ± 0.065 4.03 - 5.80	$F_{1, 58} = 3.52, P > 0.05$
体重 Body mass (g)	19.64 ± 1.72 12.67 - 35.60	6.03 ± 0.13 4.01 - 8.22	$F_{1, 58} = 5.44, P < 0.05$ ♀ > ♂

数据用平均值 ± 标准误和范围表示。Data are expressed as Mean ± SE and range.

图 1 斑腿泛树蛙形态特征和体重与头体长的线性回归关系

Fig. 1 Linear regressions of morphological traits and body mass on snout-vent length in *Polypedates megacephalus*

有利于提高其繁殖输出。有研究表明，当雄性不必负责保护时，雄性个体就不必增大体型(宋涛等 2012)。此外，基于生态位分离假说，雌

雄两性会在食物和栖息地等方面出现生态分离，进而减少两性的生存竞争，由此在进化过程中出现了两性异形现象 (Butler 2007)。本研

表 2 不同月份斑腿泛树蛙窝卵数和孵化成功率描述性统计值

Table 2 Descriptive statistics of clutch size and hatching success of *Polypedates megacephalus* in different months

	产卵时间 Egg-laying time			统计结果 Statistical results
	4 和 5 月 (n = 11) April and May	6 月 (n = 42) June	7 和 8 (n = 21) July and August	
窝卵数 Clutch size	589.8 ± 37.4 ^a 484 - 768	423.0 ± 85.9 ^b 92 - 3 204	373.0 ± 4.7 ^b 51 - 730	$H_{(2, n=74)} = 20.56, P < 0.000 1$
孵化成功率 Hatching success (%)	89.7 ± 5.0 ^{ab} 57.0 - 99.4	95.8 ± 1.5 ^b 42.8 - 100.0	87.4 ± 4.7 ^b 2.8 - 99.8	$H_{(2, n=68)} = 9.737, P < 0.01$

数据用平均值 ± 标准误和范围表示, 不同产卵时间的平均值上标不同字母表示其间差异显著 (Tukey's 多重比较, $P < 0.05, a > b$)。

Data are expressed as Mean ± SE and range. Mean values of different breeding months with different superscripts differ significantly (Tukey's test, $P < 0.05, a > b$).

图 2 斑腿泛树蛙的窝卵数与母体头体长的相关性

Fig. 2 Correlation between female snout-vent length and clutch size of *Polypedates megacephalus*

究中斑腿泛树蛙雌性个体显著大于雄性个体, 属于第一种模式, 与大部分的无尾两栖动物两性异形结果相一致 (李春瑜等 2013, Liao et al. 2013, 洪燕等 2019)。

斑腿泛树蛙眼径、胫长和鼻间距在两性间无显著差异, 但雌性头体长、头长、吻宽、吻长、眼间距、前肢长、后肢长、前臂及手长、足长和体重这些局部特征均显著大于雄性。这与黄荣通等 (2018) 对康县隆肛蛙 (*Feirana kangxianensis*) 的研究中提出雌性体型部分增大而非全身增大的结论相一致。推测雌性趋向于把能量投入到体型的增长上是为了能拥有更大容量的腹腔, 进而提高产卵率。实验结果中

雄性个体各项局部形态均小于雌性个体, 可能由能量投入权衡机制导致的。在繁殖季节来临时, 雄性个体为获得更多的交配机会, 把能量投入到求偶鸣叫和配偶寻找中而限制了个体生长 (Blanckenhorn 2000, Sarasola-Puente et al. 2011)。另一方面, 两栖类的抱对过程通常持续数个小时, 雄性个体减小在一定程度上减轻了雌性个体的承载压力, 使抱对个体在逆境中有更好的运动能力, 这在相关研究中已被证实 (郑方东等 2018, Juarez et al. 2023)。由此推测斑腿泛树蛙的两性异形是生育力选择、生态位分离、自然选择等多种因素综合作用的结果。

3.2 雌性繁殖期和孵化成功率

繁殖是动物生活史中的一个重要部分, 许多动物都有特定的繁殖季节, 其繁殖季节往往与当地的气候相关联 (赖水发等 2020)。丽水斑腿泛树蛙种群的繁殖也受到季节影响, 与北方狭口蛙 (*Kaloula borealis*) 等两栖类物种相似 (孙建梅等 2000)。本研究观察, 浙江的斑腿泛树繁殖期为 4 至 8 月, 这与四川 (叶昌媛等 1993) 和福建 (蔡明章 1979) 的斑腿泛树蛙繁殖期均为 4 至 8 月相一致。无尾两栖类的繁殖模式有延长式繁殖和爆发式繁殖两种, 其中延长式繁殖指繁殖时长超过 30 d, 而爆发式繁殖指繁殖时长只持续几天至几周 (Wells 1997)。本研究中斑腿泛树蛙繁殖期长达 5 个月, 其繁殖模式属于延长式繁殖。这可能是由于斑腿泛树蛙以陆栖为主, 通常在水塘边草丛

或是树上产卵,其泡沫卵可溶于水,繁殖跨度的延长有利于更好地适应雨季的提前或推迟,提高其后代孵化率和存活率,进而提升该物种的适合度。

在繁殖期内,斑腿泛树蛙分批次产卵,且4和5月的窝卵数显著大于6月及7和8月时间段的窝卵数,推测这与其能量分配和对环境中水分、湿度等生态因子的动态适应有关。斑腿泛树蛙采取 r -对策的繁殖策略,在降雨集中的4和5月间大量产卵,使卵泡顺利被雨水冲入池塘、湖泊等静水中,提高卵的孵化率。这与姚冲学(2020)提出大蹼铃蟾(*Bombina maxima*)通过雨季集中产卵和繁殖时间的延长来增加后代个体成活率的结论相符。

温度是影响变温动物早期胚胎发育的重要因素之一,它影响着胚胎发育的速度(Allsteadt et al. 1995, Packard et al. 2008, 陈雯等 2010)。有研究显示,两栖类的卵在孵化过程中受诸多因素影响,其中水环境的温度对其孵化率影响最大(陈慧丽等 2002)。本研究统计斑腿泛树蛙卵的孵化成功率均在85%以上,其中6月达到最高,其次为4和5月,7和8月最低,说明变化的外界温度能够对斑腿泛树蛙卵的孵化产生影响。这与孵化温度对中国林蛙(*Rana chensinensis*)孵化率有显著影响的结果相一致(王立志等 2007)。当外界环境温度达到一定范围时,孵化率随孵化温度的升高而升高,超过最适温度范围孵化率反而降低,因此在6月份时孵化率显著高于4和5月。7和8月间温度较高,很可能是卵泡表层的卵暴露在高温环境和强太阳光下引起失水快,致使其孵化率偏低,这与陈金玲(2003)对斑腿泛树蛙繁殖习性的观察结果相一致。此外,蛙卵的孵化率还可能受到光照、水分、天敌等诸多因素的影响,斑腿泛树蛙卵孵化率的具体影响因素还有待进一步研究。

3.3 雌性生殖力

怀卵量是判断雌性生殖力的一个重要指标,雌性个体较大有利于增加怀卵量,从而增

加繁殖输出(洪燕等 2019)。国内学者在海陆蛙(*Fejervarya cancrivora*)(李春瑜等 2013)、饰纹姬蛙(*Microhyla fissipes*)(姚冲学等 2020)、虎纹蛙(*Hoplobatrachus rugulosus*)(林植华等 2005)等无尾两栖类的研究中,均证实了雌性个体采用增加自身个体大小来增加腹腔的怀卵量的策略,提高其繁殖能力,进而提高繁殖适合度。本实验结果显示,斑腿泛树蛙雌性个体头体长与窝卵数呈正相关关系,表明体型大的雌性个体生育能力更强,这一结果符合生育力选择假说。由于造成雌雄两性异形的因素还有成体间的个体大小差异、性成熟的时间、食性、寿命和死亡率的差异等,故雌性体型大是否只与生育力选择有关尚可进一步研究。

参 考 文 献

- Allsteadt J, Lang J W. 1995. Incubation temperature affects body size and energy reserves of hatchling American Alligators (*Alligator mississippiensis*). *Physiological Zoology*, 68(1): 76–97.
- Blanckenhorn W U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small. *The Quarterly Review of Biology*, 75(4): 385–407.
- Butler M A. 2007. Vive le difference! Sexual dimorphism and adaptive patterns in lizards of the genus *Anolis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2): 272–284.
- Darwin C R. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Goodman B. 2006. The effects of maternal size on clutch traits in a tropical invariant-clutch lizard, *Carlia rubrigularis* (Scincidae). *Amphibia Reptilia*, 27(4): 505–511.
- Juarez B H, Moen D S, Adams D C. 2023. Ecology, sexual dimorphism, and jumping evolution in anurans. *Journal of Evolutionary Biology*, 2023, 6(5): 829.
- Liao W B, Zeng Y, Zhou C Q, et al. 2013. Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in Zoology*, 10(1): 10.
- Olsson M, Shine R, Wapstra E, et al. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56(7): 1538–1542.
- Packard G C, Tracy C R, Roth J J. 2008. *The physiological ecology*

- of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class reptilia. *Biological Reviews*, 52(1): 71–105.
- Richard S. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: Is reproductive investment constrained or optimize. *Evolution*, 46(3): 828–833.
- Sarasola-Puente V, Gosá A, Oromí N, et al. 2011. Growth, size and age at maturity of the agile frog (*Rana dalmatina*) in an Iberian Peninsula population. *Zoology*, 114(3): 150–154.
- Wells K D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25(25): 666–693.
- 蔡明章. 1979. 三十二种福建无尾两栖类繁殖习性的观察. 福建师范大学学报: 自然科学版, (1): 71–79.
- 陈慧丽, 计翔. 2002. 热环境对虎斑颈槽蛇卵孵化期、孵化成功率和孵出幼体特征的影响. *生态学报*, 22(11): 1850–1858.
- 陈金玲. 2003. 斑腿泛树蛙繁殖习性的观察. *生物学通报*, 38(12): 49–50.
- 陈雯, 俞宝根, 郑荣泉, 等. 2010. 温度对棘胸蛙胚胎发育及蝌蚪表型特征的影响. *贵州农业科学*, 38(1): 108–110.
- 丁国骅, 胡华丽, 陈静怡. 2022. 华东地区两栖动物野外识别手册. 北京: 中国农业科学技术出版社.
- 费梁, 叶昌媛, 江建平. 2012. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社.
- 洪燕, 郑荣泉, 吕卓云, 等. 2019. 棘腹蛙的两性异形及雌性繁殖特征. *浙江师范大学学报: 自然科学版*, 42(2): 174–178.
- 胡一中, 代亚如, 程岩岩, 等. 2015. 华南湍蛙的两性异形. *浙江师范大学学报: 自然科学版*, 5(1): 23–27.
- 黄荣通, 龚大洁. 2018. 康县隆肛蛙的两性异形. *四川动物*, 37(2): 149–155.
- 赖水发, 余正良, 陈上权, 等. 2020. 江西赣江源区域两栖动物的群落组成和物种多样性特征. *生态学报*, 40(21): 8005–8013.
- 李春瑜, 洪美玲, 王力军, 等. 2013. 海陆蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *动物学杂志*, 48(1): 16–21.
- 梁涛, 吕士鹏, 武开乐, 等. 2015. 旱地沙蜥的两性异形和雌性繁殖投入. *生态学杂志*, 34(6): 1602–1606.
- 廖灏泓, 徐峰, 杨维康. 2013. 两栖爬行动物两性大小异形研究进展. *生态学杂志*, 32(11): 3082–3093.
- 林植华, 计翔. 2005. 浙江丽水虎纹蛙形态特征的两性异形和食性. *动物学研究*, 26(3): 255–262.
- 龙嘉航, 侯金亮, 胡亚洲, 等. 2021. 棘胸蛙的两性异形及生殖力. *野生生物学报*, 42(3): 817–824.
- 寿鹿, 杜卫国, 舒霖. 2005. 金线侧褶蛙和泽陆蛙的两性异形与生育力. *生态学报*, 25(4): 664–668.
- 宋涛, 王宏元, 张育辉. 2012. 中国林蛙两性异形及其与繁殖的适应. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 40(4): 65–69.
- 孙建梅, 胡斌, 李宗芸, 等. 2000. 北方狭口蛙繁殖生态的研究. *四川动物*, 19(2): 77–78, 98.
- 王立志, 李晓晨. 2007. 温度对中国林蛙卵孵化和孵出热耐受性的影响. *动物学杂志*, 42(1): 121–127.
- 徐宁, 张景涿. 2010. 安龙仙鹤坪斑腿泛树蛙的形态特征研究. *安徽农业科学*, 38(7): 3508–3509.
- 姚冲学. 2020. 大蹼铃蟾两性异形及繁殖生态研究. 昆明: 云南大学硕士学位论文, 29–32.
- 姚冲学, 吕婷, 王方, 等. 2019. 大蹼铃蟾的两性异形. *四川动物*, 38(2): 194–199, 205.
- 姚冲学, 王智红, 王方, 等. 2020. 饰纹姬蛙的两性异形及雌性繁殖能力. *动物学杂志*, 55(3): 317–322.
- 叶昌媛, 费梁, 胡淑琴. 1993. 中国珍稀及经济两栖动物. 成都: 四川科学技术出版社, 329–331.
- 张继秀, 郭汉身, 朱丰雪, 等. 1966. 浙江省两栖纲动物食性的初步分析. *动物学杂志*, 8(2): 70–74.
- 赵亚军, 赵新全, 李保明, 等. 2002. 雌性根田鼠的亲属识别与配偶选择. *动物学报*, 48(4): 452–458.
- 郑方东, 王彦武, 刘西, 等. 2018. 黑眶蟾蜍的两性异形与选型配对模式. *动物学杂志*, 53(3): 360–367.
- 郑荣泉, 杜卫国, 寿鹿. 2002. 黑斑侧褶蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *动物学杂志*, 37(4): 14–18.