

高原林蛙形态特征的海拔变异

陈静静¹, 郑海钱¹, 姜力瑜¹, 张永普^{1,2}, 李树然^{1*}

¹温州大学生命与环境科学学院, 浙江 温州

²温州大学生物多样性保护与利用研究所, 浙江 温州

收稿日期: 2025年5月30日; 录用日期: 2025年7月7日; 发布日期: 2025年7月15日

摘要

对于广域分布的动物, 其形态特征的地理变异是对不同区域环境条件的长期适应形成的。青藏高原特殊的地理位置和气候条件, 孕育了一大批独特的生物资源, 使其成为研究生物对高原环境适应性进化的热点地区。本研究以青藏高原不同海拔高原林蛙(*Rana kukunoris*)为研究对象, 对采自青海省4个海拔梯度(2000 m、2600 m、3200 m和3800 m)共计242个高原林蛙样本进行10项形态特征测定。结果表明, 雌性和雄性的高原林蛙3800 m种群的体型显著大于其他3个海拔种群, 符合伯格曼法则; 4个种群中均存在两性异形现象, 且雌性小于雄性, 主要集中在前肢长、后肢长、足长和体重4项特征。本研究为青藏高原两栖动物形态特征与两性异形的地理变异提供了数据支撑。

关键词

海拔, 高原林蛙, 两性异形, 形态特征

Altitudinal Morphological Variation in *Rana kukunoris*

Jingjing Chen¹, Haiqian Zheng¹, Liyu Jiang¹, Yongpu Zhang^{1,2}, Shuran Li^{1*}

¹College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou Zhejiang

²Institute of Biodiversity Conservation and Utilization, Wenzhou University, Wenzhou Zhejiang

Received: May 30th, 2025; accepted: Jul. 7th, 2025; published: Jul. 15th, 2025

Abstract

Geographical variation in morphological traits of widely distributed species stems from long-term adaptation to distinct regional environmental conditions. The Qinghai-Tibet Plateau, with its unique geographical position and climatic conditions, has fostered unique biological resources and represents a key region for studying high-altitude adaptation in organisms. This study examined the plateau

*通讯作者。

文章引用: 陈静静, 郑海钱, 姜力瑜, 张永普, 李树然. 高原林蛙形态特征的海拔变异[J]. 自然科学, 2025, 13(4): 782-788. DOI: 10.12677/ojns.2025.134082

brown frog (*Rana kukunoris*) across elevational gradients on the Qinghai-Tibet Plateau. We measured ten morphological traits in 242 specimens collected from four elevations (2000 m, 2600 m, 3200 m, and 3800 m) in Qinghai Province. Results showed that both female and male *R. kukunoris* from the 3800 m population exhibited significantly larger body sizes than those from lower elevations, consistent with Bergmann's rule. Sexual dimorphism occurred across all four populations, with females being smaller than males. This dimorphism was primarily expressed in forelimb length, hindlimb length, foot length, and body weight. Our findings provide foundational data for research on geographical variation in morphological traits and sexual dimorphism among Qinghai-Tibet Plateau amphibians.

Keywords

Altitude, *Rana kukunoris*, Sexual Dimorphism, Morphological Characteristics

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

对于广域分布的动物,其形态特征普遍存在随纬度或海拔梯度变化的现象,这种现象往往反映了不同种群之间对当地环境条件的适应。1847年,德国科学家贝格曼(Bergmann)首次在恒温动物中发现体型随纬度升高而增大的现象,称为贝格曼法则(Bergmann's Rule),即同一物种或近缘物种在寒冷地区的个体体型大于温暖地区。对于恒温动物,体型越大,表面积体积比越低,机体保温能力越强,因此,大多数恒温动物体型的地理变异遵循贝格曼法则。而变温动物由于缺乏有效的产热机制,主要依赖行为调节的方式使体温维持在一定范围内,因此,变温动物的体型地理变异格局较为复杂。研究表明,部分两栖动物、爬行动物的体型大小与年平均温度及纬度变化无明显相关性,并不完全符合贝格曼法则[1]。因此,还需更多研究探究不同纬度或海拔变温动物体型变化规律,以揭示变温动物体型变异的适应性机制。

动物体型除了存在地理变异,在同一种群中还普遍存在雌雄两性异形(Sexual size dimorphism, SSD)现象,即雄性和雌性的形态存在差异[2]。该现象源于两性在进化过程中面临的不同选择压力,其中性选择与繁殖力选择是动物两性异形现象形成的两大驱动力[3]-[5]。当雄性交配成功率与其体型呈正相关时,性选择压力将促进雄性大于雌性的SSD现象的产生;而另一方面,当雌性需要更大的腹腔以增大怀卵量时,个体大的雌性将具有更大的生育力,繁殖力选择将推动雌性个体向较大体型发展,从而形成雌性大于雄性的SSD现象[4][5]。而这些选择压力也会随着气候条件的地理差异而改变,例如,高海拔或高纬度地区较低的温度往往使动物的繁殖季节缩短,导致繁殖力选择压力增加,从而协同驱动SSD宏观格局的形成[6]。

青藏高原凭借其独特的地理格局与极端气候,孕育了一大批独特的生物资源,形成了丰富的生态系统类型,成为我国重要的生态安全屏障[7]。为适应这种极端环境,当地生物在长期的演化过程中,在形态特征上表现出显著的海拔梯度变异。这种基于海拔梯度的形态适应性进化,也使青藏高原成为研究生物对高原环境适应性进化的热点地区[8]。

高原林蛙(*Rana kukunoris*)属无尾目林蛙科蛙属,是青藏高原常见的一种两栖动物。海拔分布范围为2000~4400 m,背面皮肤较粗糙,呈灰褐色、棕褐色、棕红色或灰棕色。雌雄高原林蛙倾向于在洞穴较多的生境中运动和隐蔽,而雌性倾向于在草丛中运动和藏匿[9]。关于该物种两性异形的研究虽然之前有过报道,但是仅仅测量了头体长一项形态指标[10][11]。因此本研究以高原林蛙为研究对象,测量雌雄个体头体长、体重等10项形态指标,比较不同海拔高原林蛙种群的形态差异,并对不同海拔种群的两性异形

规律进行检验,为揭示高原林蛙适应高海拔环境的适应提供数据支撑。

2. 材料与方法

2.1. 实验动物采集

由于不同海拔种群繁殖期存在差异,为避免个体繁殖状态对形态的影响,本研究选择7月份各种群繁殖期均已结束时采集实验动物。2021年7月于青海省民和县巴州镇(36°21'N, 100°76'E, 海拔~2000 m; N=65; 雌: 36, 雄: 29)、海南藏族自治州共和县龙羊峡水库(36°13'N, 100°92'E, 海拔~2600 m; N=60; 雌: 30, 雄: 30)、共和县湖东种羊场(36°55'N, 100°66'E, 海拔~3200 m; N=57; 雌: 36, 雄: 21)和果洛藏族自治州玛沁县(34°44'N, 100°29'E, 海拔~3800 m; N=60; 雌: 26, 雄: 34)4个地点采集高原林蛙,测量形态后,将所有个体放回各自野外采集点。

2.2. 指标测定

用数显游标卡尺(Master Proof, 德国)测量以下形态指标: (1) 头体长(Snout-Vent Length, SVL), 即吻端至泄殖腔孔前缘间距; (2) 头长(Head Length, HL), 即吻端至鼓膜后缘间距; (3) 头宽(Head Width, HW), 即两个鼓膜后缘间距; (4) 眼间距(Interorbital Distance, IOD), 即两眼之间的距离; (5) 眼径(Eye Length, EL), 即眼直径的长度; (6) 吻长(Snout Length, SNL), 即吻端至眼前端间距; (7) 前肢长(Arm Length, AL), 即自肘关节至第3指末端的长度; (8) 后肢长(Leg Length, LL), 即伸直后肢泄殖腔孔到第三脚趾的长度; (9) 足长(Foot Length, FL), 即内趾突的近端至第四趾末端的长度; 用电子天平(JM-602, 浙江纪铭科技有限公司, 中国)测量; (10) 体重(Weight, W), 即个体的总重量。

2.3. 数据分析

使用IBM SPSS Statistics 26进行数据统计。采用双因素方差分析比较海拔和性别对高原林蛙头体长的影响; 由于所有形态指标与头体长均呈显著正相关, 以头体长为协变量, 采用双因素协方差分析比较海拔和性别对其他各形态指标的影响。多重比较采用LSD。显著性水平设置为 $\alpha=0.05$, 粗体统计结果表示差异显著。

3. 结果

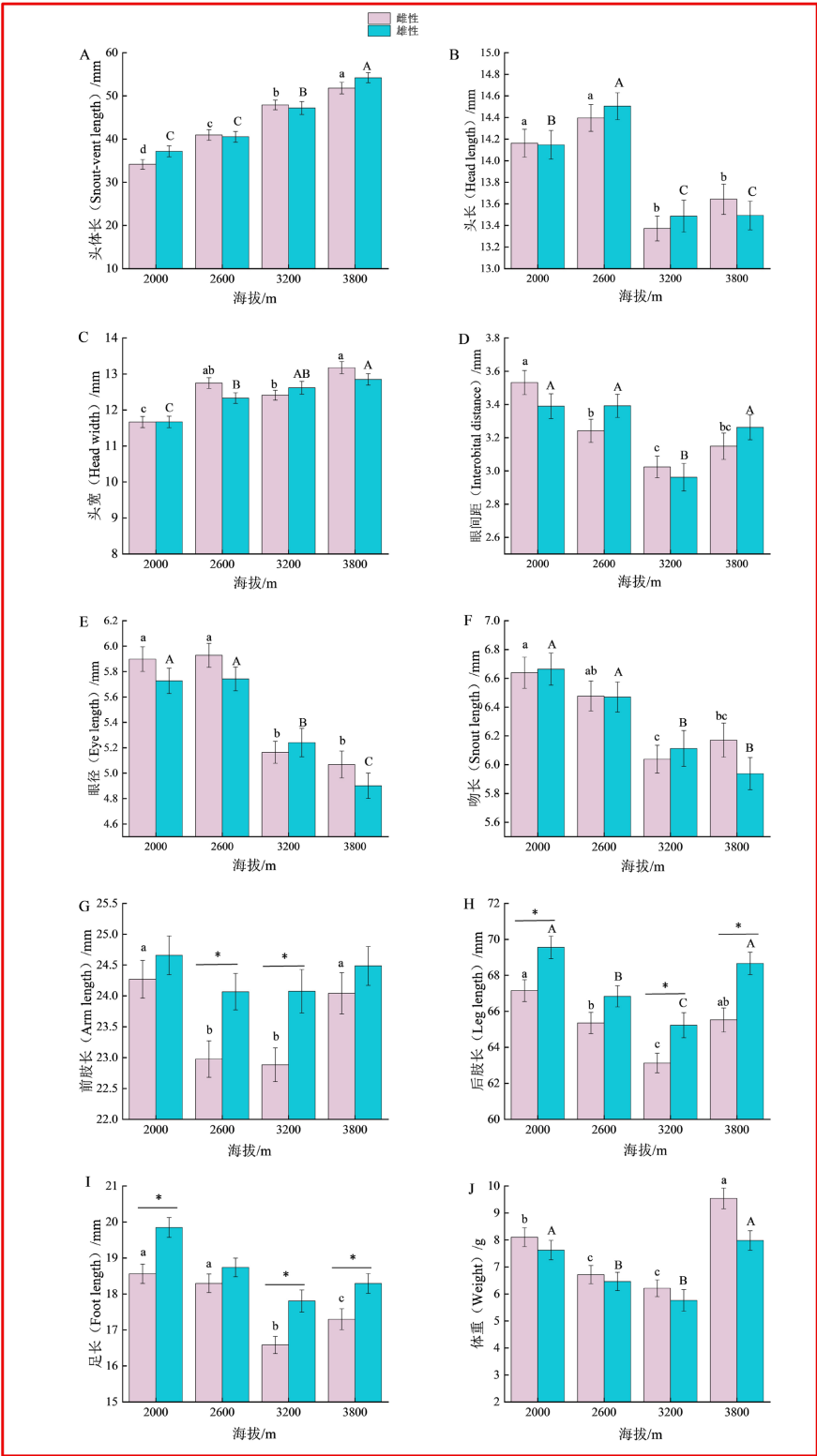
3.1. 不同海拔高原林蛙形态特征变异

3.1.1. 不同海拔雌性高原林蛙形态特征变异

对不同海拔形态特征进行比较发现, 10项形态特征存在显著海拔变异(表1)。对雌性高原林蛙形态特征进行多重比较分析发现, 不同种群头体长和头宽随着海拔的升高而增大, 其中3800 m种群最大(图1(A)、图1(C)); 而头长、眼间距、眼径、吻长、后肢长、足长等特征则随着海拔的升高而减小, 2000 m种群显著大于其余种群(图1(B)-(F)、图1(H)、图1(I)); 而体重和前肢长随纬度变异规律不明显, 但3800 m种群体重显著高于其余种群, 2000 m和3800 m种群前肢长显著大于其余种群(图1(G))。

3.1.2. 不同海拔雄性高原林蛙形态特征变异

对雄性个体的10项形态特征进行多重比较分析发现, 除前肢长外, 其余9项形态特征存在显著海拔变异其中, 头体长和头宽与雌性规律一致, 均随着海拔的升高而增大, 其中3800 m种群最大(图1(A)、图1(C)); 而头长、眼径、吻长、足长等特征总体而言, 较低海拔(2000 m和2600 m)种群显著大于较高海拔种群(3200 m和3800 m; 图1(B)、图1(E)、图1(F)、图1(I)); 眼间距、后肢长和体重则无明显变化规律(图1(D)、图1(H)、图1(J))。



注：头体长以平均值 ± 标准误表示，其余指标以边际平均值 ± 标准误表示，小写字母代表不同海拔雌性形态特征存在差异，大写字母代表不同海拔雄性形态特征存在差异，*代表同一海拔下性别存在差异。

Figure 1. Morphological characteristics of *Rana kukunoris* from different populations
图 1. 不同种群高原林蛙形态特征

Table 1. Statistical results of morphological traits of *Rana kukunoris* from different populations
表 1. 不同海拔高原林蛙种群形态特征统计结果

形态指标	海拔	性别	交互作用
头体长	$F_{3,234} = 76.038, P < 0.001$	$F_{1,234} = 1.441, P = 0.231$	$F_{3,234} = 1.154, P = 0.328$
头长	$F_{3,233} = 20.991, P < 0.001$	$F_{1,233} = 0.028, P = 0.868$	$F_{3,233} = 0.501, P = 0.682$
头宽	$F_{3,233} = 17.854, P < 0.001$	$F_{1,233} = 1.597, P = 0.208$	$F_{3,233} = 1.851, P = 0.139$
眼间距	$F_{3,233} = 11.473, P < 0.001$	$F_{1,233} = 0.093, P = 0.761$	$F_{3,233} = 2.081, P = 0.103$
眼径	$F_{3,233} = 24.081, P < 0.001$	$F_{1,233} = 2.848, P = 0.093$	$F_{3,233} = 0.849, P = 0.468$
吻长	$F_{3,233} = 8.896, P < 0.001$	$F_{1,233} = 0.219, P = 0.640$	$F_{3,233} = 0.596, P = 0.473$
前肢长	$F_{3,233} = 5.878, P = 0.001$	$F_{1,233} = 13.933, P < 0.001$	$F_{3,233} = 1.010, P = 0.389$
后肢长	$F_{3,233} = 16.166, P < 0.001$	$F_{1,233} = 30.395, P < 0.001$	$F_{3,233} = 0.699, P = 0.554$
足长	$F_{3,233} = 14.895, P < 0.001$	$F_{1,233} = 29.294, P < 0.001$	$F_{3,233} = 1.132, P = 0.337$
体重	$F_{3,233} = 26.118, P < 0.001$	$F_{1,233} = 8.255, P = 0.004$	$F_{3,233} = 1.555, P = 0.201$

注：粗体统计结果表示差异显著。

3.2. 不同海拔高原林蛙两性异形变异

在分析的 10 项形态特征中，足长和后肢长在 2000 m 群体、3200 m 群体和 3800 m 群体中存在两性异形(图 1(H)、图 1(I))，雌性个体显著小于雄性；前肢长在 2600 m 种群和 3200 m 群体中存在两性异形(图 1(G))，雌性个体显著小于雄性；体重仅在 3800 m 群体中存在两性异形，(图 1(J))雌性个体显著小于雄性。其余 6 项特征(头体长、头长、头宽、眼间距、眼径和吻长)在 4 个种群的两性间均未表现出显著差异(表 1)。

4. 讨论

4.1. 不同海拔高原林蛙形态特征变异

形态特征是物种适应环境压力的重要表型响应[12]。本研究发现，高原林蛙头体长、头宽在雌雄个体中均随着海拔的上升而增大。这表明高原林蛙体型随海拔变化规律符合贝格曼法则，这可能是由于随着海拔的升高，环境温度逐渐降低，高海拔种群可能通过延长发育时间或提高生长速率促进体型增大[16]。类似地，在泽陆蛙(*Rana limnocharis*) [13]和川西雨蛙(*Hyla annectans chuanxiensis*) [14]中也发现其体型随着海拔的升高变大。然而，也有研究表明低海拔的两栖动物的体型比高海拔的更大，如隆肛蛙(*Feirana quadramus*) [15]等；并且，Chen [11]等人在高原林蛙的研究结果指出在较高的海拔地区，雄性和雌性都倾向于变小，这种差异可能是由于不同种群个体年龄差异造成的。本研究中未对高原林蛙个体年龄进行鉴定，但本实验室前期研究表明，这 4 个种群中，高海拔种群成体平均年龄(3.2 ± 1.1)较低海拔大约不超过 1 年(2.4 ± 0.5) (张永普，未发表数据)，考虑到高海拔地区生长期较短，年龄差异可能不是导致各种群体型差异的主要原因，未来的研究可以通过同质园实验(Common Garden Experiment)探究各种群在相同条件下的生长速率差异以揭示高原林蛙体型地理变异的主要原因。而头部的增大(头宽)可能与鼻腔、口腔或咽喉腔的扩大有关，以增加空气吸入量和气体交换表面积，补偿高海拔较大的低氧压力[16]。剔除头体长影响后，各种群高原林蛙头长、吻长、足长等身体突出部位则随着海拔的升高而减小，这可能是为了减少身体表面积，从而减少单位体积散热量，以更好地适应高海拔地区的低温环境。

4.2. 不同海拔高原林蛙两性异形变异

两性异形在变温脊椎动物中广泛存在[17]。本研究揭示了不同海拔高原林蛙形态特征的两性异形变化。在 10 项形态指标中, 运动相关特征(如前肢长、后肢长、足长)和体重在部分种群中存在雌性小于雄性的两性异形现象, 其中肢体长度雄性较长, 可能与交配过程中方便雄性抱住雌性以提升交配成功率的两性选择压力有关[18]; 而体重仅在 3800 m 种群中表现出两性异形, 这可能是由于高海拔环境较短的活动时间, 以及消化食物的生理限制, 雌性为了保证一定的繁殖投入而限制了自身能量的分配[19]。而其余 6 项指标(头体长、头长、头宽、眼间距、眼径、吻长)在 4 个海拔种群的雌雄个体间均未表现出显著差异, 这一结果与 Fairbairn [20]提出的“保守功能假说”一致, 即与基础生存功能相关的形态特征(如感官器官、头部结构)可能因自然选择的稳定化作用而维持两性均型。

5. 小结

本研究综合分析了高原林蛙形态特征及两性异形的海拔梯度变异模式。结果表明高海拔高原林蛙的体型显著大于低海拔, 符合贝格曼法则。而运动相关特征(如前肢长、后肢长、足长)及体重存在雌性小于雄性的两性异形现象。本研究为青藏高原两栖动物形态特征与两性异形的地理变异提供了数据支撑。

基金项目

第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0501); 国家自然科学基金面上项目(31971419)。

参考文献

- [1] Velasco, J.A., Villalobos, F., Diniz-Filho, J.A.F., Poe, S. and Flores-Villela, O. (2020) Macroecology and Macroevolution of Body Size in Anolis Lizards. *Ecography*, **43**, 812-822. <https://doi.org/10.1111/ecog.04583>
- [2] Juarez, B.H. and Adams, D.C. (2021) Evolutionary Allometry of Sexual Dimorphism of Jumping Performance in Anurans. *Evolutionary Ecology*, **36**, 717-733. <https://doi.org/10.1007/s10682-021-10132-x>
- [3] Reeve, J.P. and Fairbairn, D.J. (1999) Change in Sexual Size Dimorphism as a Correlated Response to Selection on Fecundity. *Heredity*, **83**, 697-706. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00616.x>
- [4] 孙一佳, 李银波, 吴铁, 等. 斑腿泛树蛙两性异形和雌性繁殖能力及其影响因素[J]. 动物学杂志, 2023, 58(5): 734-741.
- [5] 樊晓丽, 毛岳松, 鲁成朴, 等. 浙江遂昌花臭蛙的两性异形和雌性生育力[J]. 生态科学, 2025, 44(1): 51-57.
- [6] Pincheira-Donoso, D., Harvey, L.P., Grattarola, F., Jara, M., Cotter, S.C., Tregenza, T., et al. (2020) The Multiple Origins of Sexual Size Dimorphism in Global Amphibians. *Global Ecology and Biogeography*, **30**, 443-458. <https://doi.org/10.1111/geb.13230>
- [7] 鲁春霞, 谢高地, 肖玉, 等. 青藏高原生态系统服务功能的价值评估[J]. 生态学报, 2012, 24(12): 2749-2755.
- [8] Gao, W., Fu, T. and Che, J. (2019) High-Altitude Adaptive Evolution in Amphibians and Reptiles: Status and Prospect. *Scientia Sinica Vitae*, **49**, 345-360. <https://doi.org/10.1360/n052018-00216>
- [9] 齐银, Felix, Z., 戴强, 等. 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, 2007(6): 974-981.
- [10] Feng, X., Chen, W., Hu, J., et al. (2015) Variation and Sexual Dimorphism of Body Size in the Plateau Brown Frog along an Altitudinal Gradient. *Asian Herpetological Research*, **6**, 291-297.
- [11] Chen, W., Yu, T.L. and Lu, X. (2011) Age and Body Size of *Rana kukunoris*, a High-Elevation Frog Native to the Tibetan Plateau. *Herpetological Journal*, **21**, 149-151.
- [12] Liu, W., Golovatch, S., Wesener, T. and Tian, M. (2017) Convergent Evolution of Unique Morphological Adaptations to a Subterranean Environment in Cave Millipedes (Diplopoda). *PLOS ONE*, **12**, e0170717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170717>
- [13] Liao, W.B., Lu, X., Shen, Y.W. and Hu, J.C. (2011) Age Structure and Body Size of Two Populations of the Rice Frog *Rana limnocharis* from Different Altitudes. *Italian Journal of Zoology*, **78**, 215-221. <https://doi.org/10.1080/11250001003639590>

-
- [14] Liao, W.B. and Lu, X. (2010) Age Structure and Body Size of the Chuanxi Tree Frog *Hyla annectans* Chuanxiensis from Two Different Elevations in Sichuan (China). *Zoologischer Anzeiger*, **248**, 255-263.
- [15] 金龙, 钟茂君, 罗怡, 等. 隆肛蛙体长及其两性异形的海拔变异研究[J]. 首都师范大学学报(自然科学版), 2018, 39(5): 40-44.
- [16] Storz, J.F. and Scott, G.R. (2019) Life Ascending: Mechanism and Process in Physiological Adaptation to High-Altitude Hypoxia. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **50**, 503-526.
- [17] Rohner, P.T., Teder, T., Esperk, T., Lüpold, S. and Blanckenhorn, W.U. (2017) The Evolution of Male-Biased Sexual Size Dimorphism Is Associated with Increased Body Size Plasticity in Males. *Functional Ecology*, **32**, 581-591. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13004>
- [18] Shine, R. (1989) Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *The Quarterly Review of Biology*, **64**, 419-461. <https://doi.org/10.1086/416458>
- [19] Morrison, C. and Hero, J.M. (2003) Geographic Variation in Life-History Characteristics of Amphibians: A Review. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 270-279.
- [20] Fairbairn, D.J. (1997) Allometry for Sexual Size Dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 659-687. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.659>