

文章编号:1000-2367(2020)04-0089-07

DOI:10.16366/j.cnki.1000-2367.2020.04.013

水栖性的棘胸蛙身体大小不随环境水热梯度及净初级生产力梯度而分化

陆鹏飞¹,陈美珠²,高帅²,周帅岭²,郭程²

(1.国家林业和草原局中南调查规划设计院,长沙 410014;2.中南林业科技大学 生命科学与技术学院,长沙 410004)

摘要:之前的研究发现不同地理种群棘胸蛙(*Quasipaa spinosa*)的身体大小随着环境生产力以及年最低温的降低而增大,因为更大的身体利于在生产力水平较低的环境中耐受饥饿并利于在寒冷的环境条件下保存热量.然而在种间水平上进行的相关研究发现:由于大部分时间生活在水体这种相对稳定的环境中,水栖性无尾类的身体大小并不受宏观水热波动的影响.为了更好地探究这个问题,我们以棘胸蛙为研究对象,在之前的基础上选择更多的研究地点及更多的环境因子,研究其身体大小的地理分化格局并探究潜在机制.与之前的发现不同,作为一种水栖性无尾类,棘胸蛙的身体大小并不受环境水热梯度以及净初级生产力梯度的影响.导致这种现象的原因可能是水栖性的生境偏好缓和了棘胸蛙受到的来自宏观环境水热波动的影响,所以它们并不通过改变身体大小来适应宏观环境梯度.此外由于棘胸蛙的肉食性,环境初级生产力并不能有效地衡量其食物供给,其身体大小是否受到食物供给的影响仍有待深入探究.

关键词:棘胸蛙;水栖性;地理分化;水热梯度;净初级生产力

中图分类号:Q954.1

文献标志码:A

地理分布较广的动物,其身体大小在环境温度或降水梯度的选择压力下可能会发生一定程度的地理分化^[1-2],这种时空分化是动物适应环境梯度的重要策略^[3].伯格曼规律是一个描述动物身体大小随着环境梯度而分化的地理规律:生活在寒冷地区的内温动物往往比生活在温暖地区的同种动物身体更大,因为大的身体更利于保存身体热量^[4].

鸟类和兽类等内温动物大多表现出一致的身体大小随环境温度降低而变大的趋势^[5].随后人们发现一些外温动物亦表现出伯格曼规律,并且环境温度同样是导致它们身体大小分化的主要原因^[6].针对无尾两栖类的研究发现在种间水平上,栖息在新北界的无尾类身体大小随温度降低而变大,这样有利于保存身体热量^[7],但是栖息在新热带界的无尾类身体大小则随降水减少而变大以利于保存水分^[8].此外具有不同生境偏好的类群表现出了不同的身体大小与环境梯度的联系:陆栖类群由于直接面对环境梯度的选择压力,所以其身体大小会发生相应的分化,但是水栖类群由于受宏观环境波动影响较小,所以其身体大小不随环境梯度而分化^[9].可见在两栖类中,身体大小与环境梯度的关系受到了它们所处环境背景及其自身生境偏好的影响.但是在种内水平上同时考虑物种所处宏观环境及它们生境偏好的研究仍然较少.此外由于性选择及生殖力选择的影响^[10],雌性和雄性面对相同的环境压力可能会表现出不同的身体大小与环境梯度的关系^[2,11-12].进一步的研究工作仍有待进行.

棘胸蛙(*Quasipaa spinosa*)是一种生活在东洋界的水栖性无尾类,为我们探究生活在单一宏观环境下的水栖性无尾类身体大小的地理分化格局提供了一个很好的材料^[13-14].之前对其的研究表明其身体大小随着环境降水和六月份平均温度的增高而变大(进而随着环境生产力梯度而变大),此外其身体大小亦随一月

收稿日期:2019-11-25;修回日期:2020-05-10.

基金项目:国家自然科学基金(31870509)

作者简介:陆鹏飞(1983-),男,湖南邵阳人,国家林业和草原局工程师,研究方向为动物地理学,E-mail:275264514@qq.com.

通信作者:郭程,E-mail:guocheng0310@163.com.

份的平均温度的降低而变大^[15].但是这个工作忽略了它们的水栖性生境偏好及所处环境背景可能对身体大小受环境梯度影响的作用^[8-9].为了更好地探究水栖性无尾类身体大小随环境梯度的分化格局,我们同样以棘胸蛙为代表,在更大的地理范围上选取更多的环境因子,分析不同地理种群棘胸蛙的身体大小与不同环境梯度的关系,探究其身体大小的地理分化现象及潜在机制.我们预测由于其水栖性的生境偏好,棘胸蛙并不会受到环境降水梯度的影响.由于水体极大的缓和了它们受到的来自宏观环境波动的影响,因此它们的身体大小亦不会受到宏观温度波动的影响.如果它们的身体大小随环境梯度发生了分化,则可能是因为它们生活的东洋界温度水平较高且波动较小但是降水波动较大,所以它们的身体大小更多的会受到降水梯度的影响^[8-9,13-14].

1 材料和方法

1.1 物种数据和环境因子数据

基于之前的研究并查阅资料(表1),选择了涵盖棘胸蛙分布范围的十个地理种群,整理其身体大小数据并通过地理坐标得到当地的几个可能作用于它们身体大小的环境因子数据,随后统计分析各环境梯度是否导致了它们身体大小的分化.我们选取体长作为衡量身体大小的指标^[20].本研究中体长数据来自成年个体,我们选取各地理种群身体大小的均值作为衡量身体大小的指标,这样可以反映其总体变化趋势^[20-21].

表1 采样地点以及雌性和雄性棘胸蛙的体长

Tab.1 Sampled locations and body size of male and female giant spiny frogs

采样地点	经度/(°)	纬度/(°)	雌性体长/mm	雌性样本量	雄性体长/mm	雄性样本量
浙江省金华市 ^[15]	119.33	29.32	91.2	40	93.4	46
浙江省丽水市 ^[15]	119.90	28.45	97.3	47	100.4	48
湖南省平江县 ^[15]	113.58	28.72	92.5	43	96.2	32
广东省阳山县 ^[15]	112.63	24.48	85.6	124	93.9	45
江西省井冈山 ^[15]	114.17	26.57	85.1	44	84.6	41
云南省河口县 ^[16]	103.77	22.83	84.0	2	91.9	7
广西壮族自治区猫儿山 ^[17]	110.48	25.78	N/A	N/A	125.0	10
福建省武夷山 ^[18]	117.81	27.66	130.8	10	123.0	20
湖南省炎陵县 ^[18]	113.92	26.15	82.0	48	88.5	37
安徽省黄山 ^[19]	118.52	30.92	104.4	10	98.0	10

注:N/A表示数据缺失.

基于之前的研究^[7-8,15,20-21],我们选取了8个可能导致其身体大小分化的环境因子并分析它们对棘胸蛙身体大小影响.分别为年均温度,温度的季节性,最冷月份平均温,最热月份平均温,年降水,降水的季节性,环境生产力(NPP/g·C·m⁻²·year⁻¹)以及水缺失(衡量环境干旱程度的指标).所有环境因子数据均以shapefile的格式下载自网络数据库并在arcgis10.0中读取.其中年均温度,温度的季节性,最冷月份平均温,最热月份平均温,年降水以及降水的季节性以0.16°×0.16°的分辨率从WorldClim网站上下载^[22],生产力数据以1°×1°的分辨率从Atlas of the biosphere网站上下载^[23],水缺失数据以0.5°×0.5°的分辨率首先从Atlas of the biosphere网站上下载年实际蒸发转移量和年潜在蒸发转移量^[23],然后通过年潜在蒸发转移量减去实际蒸发转移量计算得到其数据^[24].这些环境因子以1950至2000年之间50年的均值表现出来.虽然来自不同的数据库并各自具有不同的分辨率,但是各数据集可以反映不同环境因子的地理梯度^[20].

1.2 数据统计

首先通过相关分析探究棘胸蛙身体大小与各环境因子以及各环境因子之间的相互联系.其次以身体大小为因变量,环境因子为自变量,通过基于赤池信息准则(Akaike's information criterion:AIC)的最小二乘回归(OLS)建立多元回归模型.然后我们比较所有模型的赤池信息准则值,选取AIC值最小的模型作为最优拟合模型.同时我们还比较其他各模型与最优模型的 ΔAIC 值,如果 $\Delta AIC \leq 2$,我们认为该模型与最优模型具有相同的拟合度^[25].

由于雌性和雄性面对相同的环境压力可能会演化出不同的应对策略^[11-12],我们分别分析雄性和雌性.

此外为了与 Yu 等之前的结果以及在种间进行的研究比较^[7-8,15],我们以雌性和雄性的均值作为因变量进行相应的统计分析.显著性水平设置为 0.05,所有的分析在 R 软件中通过‘MuMIn’软件包进行运算^[26].由于不同环境因子之间可能存在的共线性,我们在回归分析中剔除了高度相关的环境因子($r > 0.7$),因此我们的回归模型仅包含最高温,最低温,降水,生产力以及水缺失(表 2).

表 2 雌性和雄性棘胸蛙身体大小与环境因子的相关性以及各环境因子之间的相关性

Tab.2 Correlation between body size of giant spiny frog and environmental predictors and relationship between each predictor

环境因子	雄性	雌性	年均温	温度的季节性	最高温	最低温	年降水	降水的季节性	净初级生产力	水缺失
年均温	-0.30	-0.36	1							
温度的季节性	-0.10	0.20	-0.77**	1						
最高温	-0.35	-0.12	-0.19	-0.76	1					
最低温	-0.18	-0.29	0.92**	-0.96**	-0.56	1				
年降水	0.52	0.54	-0.15	-0.29	-0.53	0.08	1			
降水的季节性	0.11	-0.04	0.81**	-0.94**	-0.70**	0.95**	0.20	1		
净初级生产力	0.28	-0.29	0.45	-0.40	-0.18	0.43	-0.02	0.40	1	
水缺失	0.43	0.40	-0.11	-0.49	0.61	0.33	-0.58	-0.39	-0.27	1

注: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

2 结 果

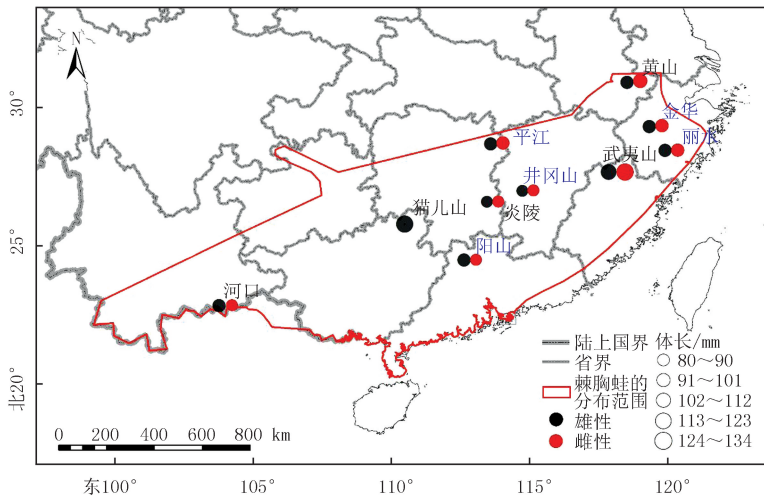
2.1 物种及环境数据

我们收集了涵盖棘胸蛙分布范围的 10 个地理种群的身体大小数据和当地的 8 个环境因子数据.其雌雄个体的身体大小都表现出了一定的地理分化现象(图 1),雄性身体大小范围为 84.6 mm 至 125 mm,雌性为 82 mm 至 130.8 mm(表 1);基于得自 WorldClim 的数据,其分布区域内的年均温为 16 °C 到 20.4 °C,年降水范围为 1 254 mm 至 2 033 mm.

2.2 身体大小与环境梯度的关系

虽然不同地理种群棘胸蛙表现出了身体大小的分化现象(图 1),但是无论雄性还是雌性棘胸蛙的这种身体大小的分化都不是相应的环境梯度所导致的分化,其身体大小的分化与我们选取的各个环境因子都没联系(表 2).

当进行进一步分析考虑不同因子之间的相互作用后,在所构建的 32 个模型中,我们发现对于雄性,最好的模型不包含任何环境因子,其身体大小不受我们选择的任何一个环境因子的影响(表 3;图 2).虽然第二好



注:蓝色地名代表Yu等的采样地点^[15];黑色地名代表本研究新增采样地点.

图1 棘胸蛙身体大小的地理分化格局

Fig.1 Geographic body size variation of *Quasipaa spinosa*

的模型包含了降水,但是其并没有统计学意义($\beta=0.04\pm 0.02, P=0.13$;表2;图2C).同样对于雌性以及雌雄身体大小的均值来说,最好的模型亦没有包含任何环境因子,第二好的模型虽然都包含降水,但是同样没有统计学意义($\beta=0.04\pm 0.02, P=0.19; \beta=0.037\pm 0.019, P=0.10$;表2;图2C).此外由于河口种群雌性样本量较少(表1),当我们剔除河口种群分析雌性身体大小与环境梯度的关系时,我们得到了相同的结果(结果未显示).

当进行进一步分析考虑不同因子之间的相互作用后,在所构建的32个模型中,我们发现对于雄性,最好的模型不包含任何环境因子,其身体大小不受我们选择的任何一个环境因子的影响(表3;图2).虽然第二好的模型包含了降水,但是其并没有统计学意义($\beta=0.04\pm 0.02, P=0.13$;表2;图2C).同样对于雌性以及雌雄身体大小的均值来说,最好的模型亦没有包含任何环境因子,第二好的模型虽然都包含降水,但是同样没有统计学意义($\beta=0.04\pm 0.02, P=0.19; \beta=0.037\pm 0.019, P=0.10$;表2;图2C).此外由于河口种群雌性样本量较少(表1),当我们剔除河口种群分析雌性身体大小与环境梯度的关系时,我们得到了相同的结果(结果未显示).

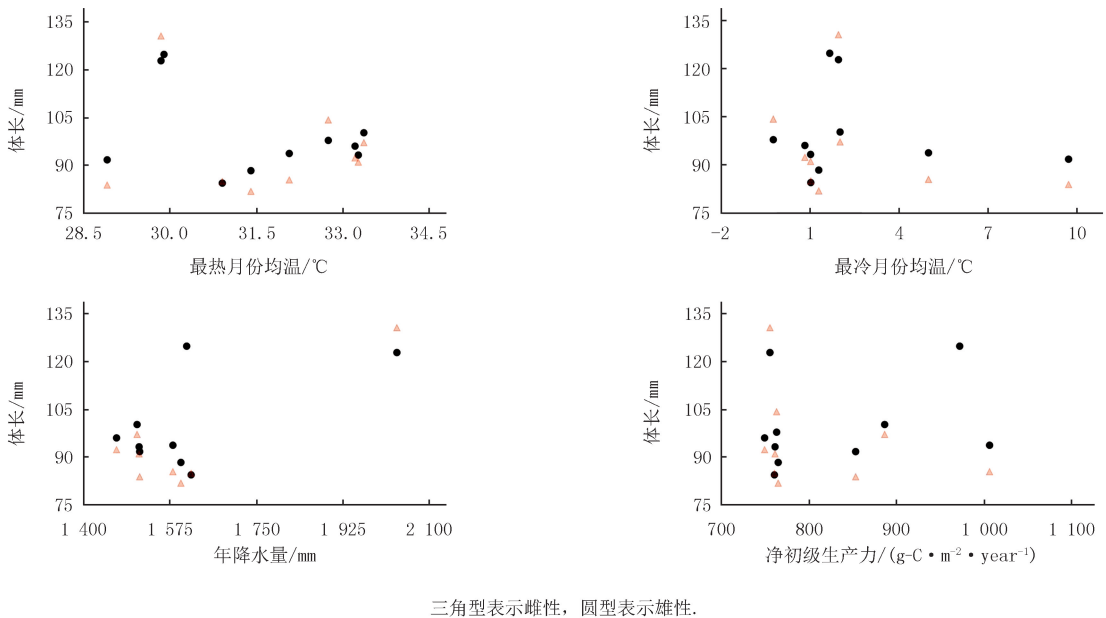


图2 棘胸蛙身体大小与4个环境因子之间的关系

Fig. 2 Correlation between body size of the frog and four environmental predictors

表3 棘胸蛙身体大小与各环境因子的多元回归模型

Tab.3 Multiple regression models for giant spiny frog body size and environmental predictors

性别	模型中的变量	r^2	p	AICc	$\Delta AICc$	W_i
雄性	N/A	N/A	N/A	85.4	0	0.372
	年降水	0.17	0.13	86.6	1.19	0.205
	水缺失	0.08	0.21	87.6	2.22	0.122
	最高温	0.13	0.32	88.3	2.98	0.084
雌性	N/A	N/A	N/A	79.6	0	0.468
	年降水	0.19	0.13	81.2	1.66	0.204
	水缺失	0.04	0.28	82.8	3.20	0.094
	最低温	0.04	0.45	83.6	4.00	0.063
雌雄均值	N/A	N/A	N/A	76.7	0	0.437
	年降水	0.25	0.10	77.7	1.07	0.257
	水缺失	0.08	0.23	79.5	2.85	0.105
	生产力	0.09	0.58	81.0	4.37	0.049

注: N/A 表示模型中没有环境因子.

3 讨 论

之前的一个研究发现,棘胸蛙的身体大小表现出了随着环境降水和年最热月份均温而变大的趋势,由于环境生产力受降水以及夏季温度的影响,所以棘胸蛙的身体大小主要受环境生产力梯度的影响.此外它们的身体大小还表现出随着最冷月份均温的降低而变大的趋势,表现出了贝格曼规律^[15].然而我们在更大空间尺度上对更多环境因子的研究表明,无论雌性还是雄性棘胸蛙的身体大小或者是雌雄身体大小的均值,皆不随着环境温度和降水梯度以及环境生产力梯度变化而分化.

棘胸蛙没有表现出身体大小与环境降水以及温度梯度的联系,可能是因为它们水栖性的生境偏好导致的.在之前的一些研究中,当考虑到物种的生活型时,不同物种表现出了不同的身体大小与环境梯度之间的关系^[9].由于不同两栖类物种具有不同的生境偏好(陆栖/水栖/树栖),它们受到的来自宏观环境的选择压力强度各不相同.大多数水栖无尾类都没表现出身体大小随着宏观环境梯度的分化,而多数陆栖无尾类却表现出了相应的分化格局^[9].

由于水体极大的缓和了外界环境波动对水栖动物的影响^[27],所以水栖无尾类受宏观环境波动的影响相较于陆栖无尾类以及树栖性无尾类更小^[9,28],其身体大小可能不会随着宏观环境梯度而发生相应的变化.针对生活在南美洲温带森林中的陆栖性的达尔文蛙(*Rhinoderma darwinii*)的研究发现,其身体大小受温度的季节性的影响发生了相应的地理分化^[20],而生活在巴西亚马孙到席拉多地区的小树蛙(*Dendropsophus minutus*)的身体大小则随降水的季节性梯度而分化^[21].这两种蛙类由于需要直接面对宏观环境波动,所以它们的身体大小发生了相应的分化来适应环境,而身体大小受不同环境因子的影响则是由它们所处宏观环境条件不同而导致的^[8,29].

棘胸蛙作为一种大部分时间都生活在水中或者水体附近的两栖类,生活中对水体的需求使得它们不会远离水体^[13].由于其时刻为水环境所围绕,宏观环境的干湿梯度对它们的影响相对较小,因此它们不需要通过增大身体来保存身体水分,继而环境降水梯度并未成为作用于它们身体大小的选择压力^[8,13].同时水体是一种很好的缓冲环境,可以极大地缓和外界温度波动对水栖性动物的影响^[27-28],所以作为一种水栖性无尾类,它们受到来自宏观温度波动的影响相较于陆栖以及树栖无尾类比如达尔文蛙和小树蛙更小,所以宏观环境的冷热梯度同样没有成为作用于它们身体大小的选择压力.而且水温的波动也相对更小^[27,28],生活在这样一个稳定的环境条件中,棘胸蛙不通过增大身体来保存身体热量.

此外水体的物理特性可能也是导致水栖性无尾类的身体大小没有表现出随宏观冷热梯度变化格局的原因.由于水体具有自然界最大的比热^[30],并且棘胸蛙为外温动物,其水栖性的生境偏好导致它们的体温更多的是受到水温的影响.而无论身体多大,其体温大都接近水温,所以水栖性无尾类不通过改变身体大小来保存身体热量.

与 YU 等^[15]的结论不同,我们并未发现棘胸蛙的身体大小受到环境生产力梯度的影响,导致这个现象的原因可能是他们的研究选取了环境降水和年最热月份均温作为间接衡量环境生产力的指标,但是这样无法准确衡量实际的环境生产力水平(表 2).而我们选择净初级生产力作为直接衡量环境生产力的指标,仍然没有发现其成为作用于棘胸蛙身体大小的选择压力^[15],可能是因为作为一种肉食性蛙类,棘胸蛙主要取食各种昆虫以及其他一些水生动物^[31-32],环境的初级生产力无法有效衡量棘胸蛙可取食的食物量.进一步的直接测量不同地点各种昆虫以及小型水生动物的生物量作为衡量棘胸蛙可取食食物数量的指标,可以为我们进一步探究其身体大小的地理分化提供更可靠的依据^[33].

虽然棘胸蛙并未表现出身体大小随着不同环境梯度而分化,但是不同地理种群确实发生了分化,可能是棘胸蛙的其他生活史特征比如生长率,年龄结构以及繁殖参数在环境压力下发生了分化^[1,11-12,34].这些生活史特征在相同的环境压力下,发生了相互联系相互制约的分化,但是并未以身体大小发生地理分化的形式表现出来.此外它们虽然不通过改变身体大小来适应环境梯度,但是它们却可能通过行为学以及生理学策略来适应,比如通过在水体中和岸上变换位置以调节体温^[35],以及不同的地理种群演化出了不同的温度适应范围来适应环境温度^[36].

结合对达尔文蛙以及小树蛙的研究,我们认为无尾类身体大小与环境梯度的关系主要受到其生活型的影响。水栖类群由于受外界环境波动影响较小,其身体大小与外接环境梯度关系较弱,而树栖类群和陆栖类群则由于直接面对波动的外界环境,其身体大小会随着环境水热梯度而分化。此外这些直面环境压力的类群,由于不同物种所处环境背景不同,导致其身体大小发生分化的主导因子也会存在差异^[8-9,20-21]。

总的来说,虽然不同棘胸蛙地理种群表现出了身体大小的分化现象,但是这个分化并不是因为受到了环境水热梯度或生产力梯度的选择压力而导致的,我们推测棘胸蛙的其他生活史特征在环境压力发生了相应的分化,并且相较于改变身体大小,它们更可能通过行为学以及生理学策略来适应环境的选择压力。由于其为肉食性动物,环境的净初级生产力不能很好地衡量其真实食物供给,食物因素对其身体大小的影响仍有待研究。

参 考 文 献

- [1] MORRISON C, HERO J M. Geographic variation in the life-history characteristics of amphibians: A review[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72(2): 270-279.
- [2] GUO C, GAO S, KRZTON A, et al. Geographic body size variation of a tropical anuran: effects of water deficit and precipitation seasonality on Asian common toad from southern Asia[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2019, 19(1): 208.
- [3] YOM-TOV Y. Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds[J]. *Proceeding of Royal Society London B-Biological Science*, 2001, 268: 947-952.
- [4] MAYR E. Geographical character gradients and climatic adaptation[J]. *Evolution*, 1956, 10(1): 105-108.
- [5] MEIRI S, DAYAN T. On the validity of Bergmann's rule[J]. *Journal of Biogeography*, 2003, 30(3): 331-351.
- [6] ASHTON K G, FELDMAN C R. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it[J]. *Evolution*, 2003, 57(5): 1151-63.
- [7] OLALLA-TÁRRAGA M Á, RODRÍGUEZ M Á. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(5): 606-617.
- [8] OLALLA-TÁRRAGA M Á, DINIZ-FILHO J A F, BASTOS RP, et al. Geographic body size gradients in tropical regions: water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado[J]. *Ecography*, 2009, 32(4): 581-590.
- [9] GUO C, LU X. Lifestyle-based approaches provide insights into body size variation across environmental gradients in anurans[J]. *Evolutionary Biology*, 2016, 43(2): 208-214.
- [10] TAMATE T, MAEKAWA K. Latitudinal variation in sexual size dimorphism of sea-run masu salmon, *Oncorhynchus masou* [J]. *Evolution*, 2006, 60(1): 196-201.
- [11] LI S, WU X, LI D Y, et al. Body size variation of odorous frogs (*Odorrana grahami*) across altitudinal gradients[J]. *The Herpetology Journal*, 2013, 23(6): 187-192.
- [12] HSU F H, HSIEH Y S, WU S H, et al. Altitudinal variation in body size and age structure of the Sauter's frog *Rana sauteri* in Taiwan[J]. *Zoological Study*, 2014, 53: 62.
- [13] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 中国动物志: 两栖纲[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [14] FEI L, HU S Q, YE C Y, et al. Fauna Sinica Amphibia, Anuran[M]. Beijing: Science Press, 2009.
- [15] IUCN. IUCN Red List of Threatened Species[EB/OL]. [2012-01-01]. [2020-01-01]. <http://www.iucnredlist.org>.
- [16] YU B G, ZHENG R Q, ZHANG Y, et al. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism in the giant spiny frog *Paa spinosa* (David, 1875) (Anura: Ranoidae)[J]. *Journal of Natural History*, 2010, 44(27/28): 1729-1741.
- [17] 杨大同. 云南两栖类志[D]. 北京: 中国林业出版社, 1991.
- [18] YANG D T. The Amphibia-Fauna of Yunnan[D]. Beijing: China Forestry Press, 1991.
- [19] 张玉霞, 温业堂. 广西两栖动物[D]. 桂林: 广西师范大学出版社, 1997.
- [20] ZHANG Y X, WEN Y T. Amphibians in Guangxi[D]. Guilin: Guangxi Normal University Press, 1997.
- [21] 沈猷慧. 湖南动物志[两栖纲][D]. 长沙: 湖南科学技术出版社, 2015.
- [22] SHEN Y H. The Fauna of Hunan[Amphibia]. Changsha: Hunan Science and Technology Press, 2015.
- [23] 周瑞龙. 安徽皖南山区棘胸蛙个体生殖力研究[J]. *水产养殖*, 2015, 36(9): 14-16.
- [24] ZHOU R L. Study on the individual fecundity of *Quasipaa spinosa* in southern Anhui[J]. *Aquaculture*, 2015, 36(9): 14-16.
- [25] VALENZUELA-SÁNCHEZ A, CUNNINGHAM A A, SOTO-AZAT, C. Geographic body size variation in ectotherms: effects of seasonality on an anuran from the southern temperate forest[J]. *Frontiers in Zoology*, 2015, 12(1): 37.
- [26] OYAMAGUCHI H M, OLIVEIRA E, SMITH T B. Environmental drivers of body size variation in the lesser treefrog (*Dendropsophus minutus*) across the Amazon-Cerrado gradient[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2017, 120(2): 363-370.
- [27] HIJMANS R J, CAMERON S E, PARRA J L, et al. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas[J]. *International*

- tional Journal of Climatology, 2005, 25(15): 1965-1978.
- [23] WILLMOTT C J, MATSUURA K. Terrestrial water budget data archive: monthly time series (1950-1999) [EB/OL]. [2019-06-11]. <http://www.sage.wisc.edu/atlas/maps.php?datasetid=58&includerelatedlinks=1&dataset=58>.
- [24] FRANCIS A P, CURRIE D J. A globally-consistent richness-climate relationship for angiosperms[J]. *American Naturalist*, 2003, 161(4): 523-536.
- [25] BURNHAM K P, ANDERSON D R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach [M]. New York: Springer Science & Business Media, 2002.
- [26] BARTON K. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.0 [EB/OL]. [2020-02-01]. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. Last accessed 25 January 2014.
- [27] MIDORI T, KUWAHARA T, YAMASHIKI N. Retardation of larval development in the salamander *Hynobius retardatus* in a permanent pond with abundant spring water [J]. *Limnology*, 2017, 18(3): 287-299.
- [28] GOUVEIA S F, CORREIA I. Geographical clines of body size in terrestrial amphibians: water conservation hypothesis revisited [J]. *Journal of Biogeography*, 2016, 43(10): 2075-2084.
- [29] HAWKINS B A. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness [J]. *Ecology*, 2003, 84(12): 3105-3117.
- [30] 崔克清. 安全工程大辞典 [M]. 北京: 化学工业出版社, 1995: 234.
- CUI K Q. Safety Engineering Dictionary [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 1995: 234.
- [31] 李少杰, 林炎生. 棘胸蛙 (*Rana spinosa* David) 的生态观察及人工饲养的初步调查 [J]. 中山大学学报论丛, 1998, 4: 94-98.
- LI S J, LIN Y S. Ecological observation and artificial feeding of *Rana spinosa* David [J]. *Journal of Zhongshan University*, 1998, 4: 94-98.
- [32] 肖调义, 赵玉蓉, 王红权, 章怀云. 桂东野生棘胸蛙食性的初步研究 [J]. 水利渔业, 2003, 23(5): 21-22.
- XIAO D Y, ZHAO Y R, WANG H Q, ZHANG H Y. Preliminary studies on the feeding habits of the wild frog *Rana spinosa* [J]. *Water conservancy and fishery*, 2003, 23(5): 21-22.
- [33] SEPÚLVEDA M, OLIVA D, DURAN L R, URRÁ A, PEDRAZA S N, MAJLUF P, GOODALL N, CRESPO E A. Testing Bergmann's rule and the Rosenzweig hypothesis with craniometric studies of the South American sea lion [J]. *Oecologia*, 2013, 171(4): 809-817.
- [34] 徐骁骁, 赵文阁, 刘鹏. 环境温度对东北林蛙不同地理种群繁殖期体温和胚胎发育的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(8): 2965-2973.
- XU J J, ZHAO W G, LIU P. Effect of environmental temperature on body temperature during reproductive period and embryonic development in different geographic populations of *Rana dybowskii* [J]. *ACTA ECOLOGICA SINICA*, 2018, 38(8): 2965-2973.
- [35] MUIR A P, BIEK R, MABLE B K. Behavioral and physiological adaptations to low-temperature environments in the common frog, *Rana temporaria* [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, 14(1): 110.
- [36] ZHENG R Q, LIU C T. Giant spiny frog (*Paa spinosa*) from different populations differ in thermal preference but not in thermal tolerance [J]. *Aquatic Ecology*, 2010, 44(4): 723-729.

Body size of aquatic *Quasipaa spinosa* does not change with environmental thermal, precipitation and net primary productivity gradients

Lu Pengfei¹, Chen Meizhu², Gao Shuai², Zhou Shuailing², Guo Cheng²

(1. Central South Inventory and Planning Institute of Forestry National and Grassland Administration of P.R. China, Changsha 410014, China; 2. College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China)

Abstract: Previous studies on geographic body size variation of giant spiny frog (*Quasipaa spinosa*) found that body size of the frog becomes bigger with the decreasing environmental primary productivity and minimum temperature gradients, because bigger body size helps to resist starvation and conserve body energy. However, interspecific studies on size variation of anurans found that body size of aquatic species shows no size variation along the macro thermal or precipitation gradients because water body buffers the selective pressure from macro environmental fluctuation. To have a better insight of this issue, taking giant spiny frog as a focal species based on a previous study, we selected more locations and more environmental predictors to explore the geographic body size variation of the frog and to explore the potential mechanism of observed patterns. We found that unlike the previous study, as an aquatic anuran, giant spiny frog shows a geographic body size variation, but such variation was not caused by environmental thermal or precipitation gradients, nor by primary productivity gradient. The observed pattern may arise due to the species' aquatic lifestyle, which shelters them from the climatic extremes and thus the selective pressures subjected by the external environment. Besides, the giant spiny frog is a carnivorous frog, primary productivity may not work as an estimate of real food supply of the frog, whether or not its body size suffers from the fluctuation of food supply needs further investigation.

Keywords: *Quasipaa spinosa*; aquatic anuran; geographic variation; thermal and precipitation gradients; net primary productivity

[责任编辑 王凤产 杨浦]