

DOI: 10.5846/stxb201706071041

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. 生态学报, 2018, 38(8): - .

Xu X X, 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*. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(8): - .

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

徐骁骁, 赵文阁, 刘 鹏*

哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025

摘要: 全球气候变暖对两栖类的影响是生态学关注的热点问题。作为变温动物, 两栖类能够从外界获取热量, 并具有一定的体温调节能力。以东北林蛙(*Rana dybowskii*)作为实验对象, 测量不同环境温度下伊春种群、白山种群和尚志种群繁殖期的体温和胚胎发育速度。结果表明: 东北林蛙的体温和胚胎发育速度均与环境温度正相关; 不同地理种群的选择体温、体温调节能力不同, 由高到低依次为尚志种群、白山种群和伊春种群; 尚志种群、白山种群和伊春种群完成胚胎发育的时间依次延长, 且三者的差距随着胚胎发育的进行越来越明显; 环境温度升高后, 不同发育阶段完成的时间并不是等比例的减少, 胚胎发育的第 2 阶段和第 3 阶段以及第 4 阶段的第 21 期(开口期)经历的时间显著缩短; 与成体相比, 胚胎发育过程更容易受到温度的影响, 从而导致东北林蛙某些器官形态结构和功能的改变。

关键词: 东北林蛙; 体温调节; 发育时期; 发育速度; 地理变异

Effect of environmental temperature on body temperature during reproductive period and embryonic development in different geographic populations of *Rana dybowskii*

XU Xiaoxiao, ZHAO Wenge, LIU Peng*

College of Life Sciences and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

Abstract: How global warming affects amphibians is a current hot topic because temperature is the most important and variable climatic factor that affects many biological processes and is strongly related with temporal variation. Amphibians are ectotherms, which means that they receive heat from external sources and can control their temperature through their bodies or behavior. The Dybowski's frog (*Rana dybowskii*) is a cold-resistant species found in Northeast Asia with an extensive geographic variation in life-history traits. In this paper, the specimens were taken from Yichun, Baishan, and Shangzhi to measure body temperature and embryonic development speed. The results showed that body temperature was positively correlated with environmental temperature, and that heat increased the rate of growth, while cold temperature slowed it. The species showed higher selected body temperature, stronger temperature regulation ability, and faster embryo development speed in the hot environment than in the cold environment. There were significant differences among the three geographic populations of *R. dybowskii* in the selected body temperature. The crossing point temperature at which the linear regression equation intersects with isothermal line ($y = x$) was the lowest in the Yichun population (18.51°C for males and 21.74°C for females), and was the highest in the Shangzhi population (20.00°C for males and 23.06°C for females). The body

基金项目: 哈尔滨市科技创新人才研究专项资金项目(2014RFQXJ169); 黑龙江省自然科学基金项目(C2016035)

收稿日期: 2017-06-07; 网络出版日期: 2017-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liupeng111111@163.com

temperature of the Yichun population was the lowest, while that of the Shangzhi population was the highest among the three populations under the low temperature conditions (8—22°C for males and 8—26°C for females). In contrast, body temperature of the Yichun population was the highest, while that of the Shangzhi population was the lowest under high temperature conditions (24—30°C for males and 28—30°C for females). Thermoregulation ability of the Shangzhi population was the strongest, followed by the Baishan population, and the Yichun population was the weakest among the three populations. The embryonic development time of the Shangzhi, Baishan, and Yichun populations increased successively and the gaps among the three populations were becoming increasingly obvious with the development of embryos. The development completion time of different stages was not reduced in proportion with the increasing of ambient temperature. The second and third stage of embryonic development, and the 21st phase (mouth open stage) of the fourth stage were significantly shortened. This indicates that different embryo development stages have different sensitivity to temperature, and that heating can accelerate the developmental rate during certain developmental periods of this species. Thus, tadpoles and developing frogs are more susceptible to temperature than adults. This may lead to changes in morphological structure and functions in some organs. In summary, body temperature and embryonic development are different among the three geographic populations of *R. dybowskii*, which is a type of adaptive evolution to the environment. The temperature rise has an effect on all populations under the background of global warming. We conclude that different geographic populations have different adaptation strategies to cope with the change of environmental temperature. This study provides a basis for the artificial breeding of amphibians and the adaptation mechanism to climate change in the future.

Key Words: *Rana dybowskii*; thermoregulation; developmental stage; developmental speed; geographic variation

全球气候变化不但影响生态系统、农业生产和人类生活等各个方面,也给野生动物的生存带来了严重的影响^[1-2]。作为变温动物,两栖类对气候变化的反应更为敏感,气候变暖可以导致两栖类种群数量下降,甚至某些物种的灭绝^[3-5]。为了降低环境温度变化造成的不利影响,两栖类具有一定的自我调节能力,通过行为调节寻找合适的环境或通过生理调节来适应不同的温度^[6-7]。体温的高低能够决定新陈代谢的强度和特点,反映机体能量分配的最终结果^[8],因此,在不同环境温度下,两栖类的体温与环境温度之间的关系十分复杂,并不是简单的线性关系。当环境温度升高时,两栖类体温也升高,但需要通过体温调节降低自身的温度,使体温低于环境温度;当环境温度降低时,两栖类的体温也下降,但需要通过体温调节升高自身的温度,使体温高于环境温度,这种体温调节能力是两栖类满足不同生长、发育、繁殖等生活史特征能量需求的具体表现^[9]。

全球气候变化对不同地区物种的影响程度存在差别,通常认为低纬度地区物种的体温已经接近最适温度,对温度变化相对敏感,而高纬度地区的物种具有较大的耐受范围,且生活在比最适温度更低的环境中,气候变暖可以提高其适合度^[10-11]。此外,不同地理种群两栖类的胚胎发育速度也存在一定的变化,在适宜的环境温度条件下,胚胎对卵内物质和能量具有较高的利用率。随着温度的升高,两栖类胚胎发育的速度加快,发育时间缩短^[5,12-13]。但寒冷地区的有些种类也会通过加快胚胎发育速度来适应时间较短的生长期^[14]。由于两栖类不同种群的生活史特征、形态大小、繁殖特征等方面均存在一定的地理变异,因此,在判断全球气候变化对两栖类的影响时,应该分析和比较不同种群的进化策略和适应机制。

东北林蛙(*Rana dybowskii*)属两栖纲无尾目蛙科林蛙属,主要分布在我国东北地区及蒙古、朝鲜、日本和俄罗斯远东地区,每年4月初冰雪刚开始融化时出蛰繁殖,受精卵在水温4.4—14.3°C条件下即可发育^[15],对寒冷气候条件具有较强的适应能力。东北林蛙不同地理种群的体温及昼夜节律变化不同^[9],因此是进行两栖类热生态学和对气候变化反应研究的理想物种。近年来,为了保护日益减少的野生资源,在东北地区开展了东北林蛙人工养殖方面的尝试和研究,而养殖地点的温度条件对养殖的成功与否至关重要^[16]。为了探讨东北林蛙不同地理种群对环境温度的需求及温度升高对胚胎发育的影响,在实验室条件下,采用定量分析的方法设置不同环境温度,分析东北林蛙繁殖期体温与环境温度之间的关系,比较不同环境温度下胚胎的发育

速度,为两栖类的人工养殖和对气候变化的适应机制研究提供依据。

1 研究方法

1.1 实验动物采集及栖息地概况

在 2016 年 4 月(东北林蛙繁殖期),从黑龙江省伊春市(48°09'N, 128°37'E,海拔 342m)、尚志市(45°07'N, 128°23'E,海拔 257m)和吉林省白山市(42°35'N, 127°50'E,海拔 650m)获得东北林蛙成体的有效样本各 100 只(雌、雄各 50 只),共 300 只(雌、雄各 150 只)。

伊春市位于黑龙江省中北部的小兴安岭,尚志市位于黑龙江省南部的张广才岭,白山市位于吉林省东南部的长白山,3 个地区均属于温带大陆性季风气候,气温的月波动和日波动范围较大。通过比较 3 个地点 2013—2015 年各月的日平均气温可以看出(数据来自天气网 <http://lishi.tianqi.com/>),尚志的日平均气温高于伊春的日平均气温,白山的日平均气温在冬季时高,夏季时低(图 1)。2015 年 4 月,尚志的日平均最高气温最高,为(13.20±0.76)℃,白山其次,为(13.01±0.77)℃,伊春最低,为(11.43±0.76)℃;尚志的日平均最低气温最高,为(1.31±0.50)℃,白山其次,为(-0.48±0.46)℃,伊春最低,为(-0.91±0.52)℃;尚志的日平均气温最高,为(7.26±0.62)℃,白山其次,为(6.27±0.59)℃,伊春最低,为(5.26±0.62)℃。

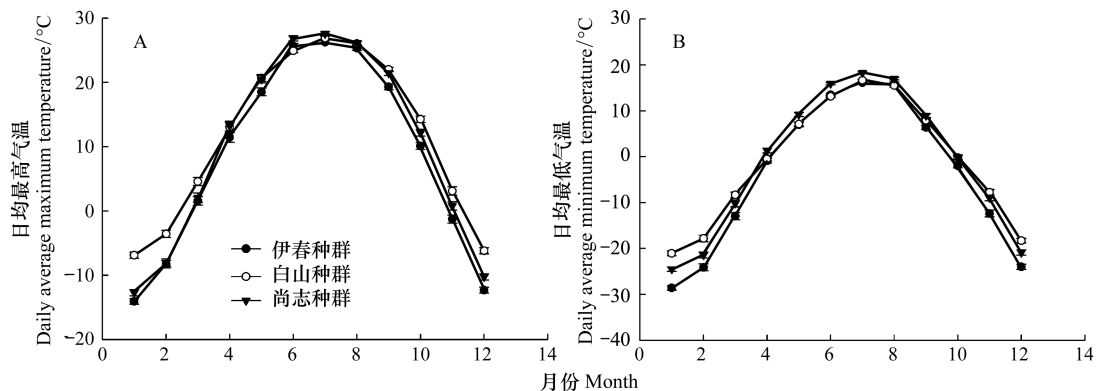


图 1 东北林蛙不同地理种群 2013—2015 年各月的日平均气温

Fig.1 The daily average temperature of each month in different geographic populations of *Rana dybowskii* from 2013 to 2015

1.2 东北林蛙选择体温的测量

选取伊春、白山和尚志 3 个种群的东北林蛙各 60 只(雌、雄各 30 只),在温度为(20±2)℃的室温条件下驯养 24h 后,分别测量每个个体的选择体温。在大小为 95cm×45cm×50cm(长×宽×高)的玻璃缸底部铺上 1cm 厚的湿纱布,一端上方悬挂 400W 铝合金加热板,形成高温端,加热 1h 后在玻璃缸内形成 20—45℃的温度梯度。将待测量的东北林蛙放入玻璃缸中央,让其自由运动选择合适位置进行体温调节,1h 后用数字温度计(上海医疗仪器厂,型号 UT325)测量东北林蛙的体温(泄殖腔内 0.4cm 处的温度),即为该个体的选择体温。将选择体温测量值(小数保留 1 位)四舍五入后,统计每个数值对应的个体数量。

1.3 东北林蛙体温的测量

选取伊春、白山和尚志 3 个种群的东北林蛙各 30 只(雌、雄各 15 只),将同一地点和同一性别的 15 只东北林蛙为一组,每只放在 1 个塑料盒(长、宽、高分别为 30、20、18cm)中,每个盒内的水深为 2cm,盒盖上面均匀设置 30 个透气小孔。共设置 12 个恒温条件,分别为 8、10、12、14、16、18、20、22、24、26、28、30℃。首先将 15 个塑料盒同时放入温度为 8℃的光照恒温培养箱(LRH-250-G 型)中,3h 后测量每个个体的体温(1min 内完成),测量后将该塑料盒放回原来的恒温培养箱中,待该温度条件下所有个体全部测完后,将培养箱升高 2℃,3h 后按上述步骤重复测量,然后再将培养箱升高 2℃,直至完成所有设定温度条件下东北林蛙体温的测量。

1.4 东北林蛙胚胎发育时间和速度的测量

选取伊春、白山和尚志 3 个种群东北林蛙各 10 只(雌、雄各 5 只),同一地区的 10 只个体放在 1 个玻璃缸

(45cm×35cm×35cm)中。抱对繁殖后,为了消除不同母体之间的差异,每个种群选取1个受精卵团,分成3份后放入水深为5cm的塑料盒(23cm×15cm×6cm)中,再将其分别放入温度为12、18、24℃的3个恒温培养箱中。随机选取30个胚胎放在显微镜下观察,当60%以上的胚胎出现某一时期的典型特征时,则确定此时间为该发育阶段的起始时间^[17],早期胚胎发育的时期划分参照Gosner的分期方法^[18]。记录不同温度下完成前25个胚胎发育时期所需时间,比较不同种群在不同温度下的胚胎发育速度。

1.5 数据处理和分析

采用SPSS 20.0和SigmaPlot 10.0软件进行数据统计分析和制图,分析前检验数据具有正态性(Kolmogorov-Smirnov test)和方差同质性(F -max test)。用相关分析、回归分析、单因素方差分析和多重比较分析进行处理和比较相应的数据。所得数据用平均值±标准误表示,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 东北林蛙成体选择体温的地理变异

东北林蛙成体两性间的选择体温无显著差异(尚志种群: $F_{1,59}=0.148, P=0.702$;白山种群: $F_{1,59}=0.123, P=0.727$;伊春种群: $F_{1,59}=0.010, P=0.920$),故而将两性选择体温的数据合并进行比较。结果表明,东北林蛙的选择体温存在显著的地理变异($F_{2,178}=33.380, P=0.000$),尚志种群的选择体温最高,为(23.95±0.13)℃,白山种群的选择体温为(22.95±0.14)℃,伊春种群的选择体温最低,为(22.28±0.16)℃(图2A);3个种群的选择体温均呈正态分布,代表在种群中该选择体温个体数量较多的峰值分别为24℃(尚志种群)、23℃(白山种群)和22℃(伊春种群),尚志种群选择体温的范围为21—25℃,白山种群选择体温的范围为22—26℃,而伊春种群选择体温的范围较广,为20—25℃(图2B)。

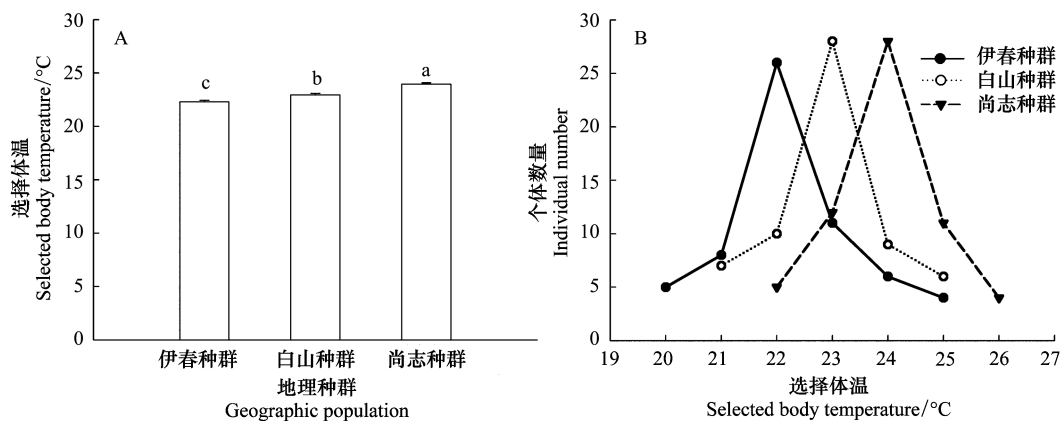


图2 东北林蛙不同地理种群的选择体温及其数量分布

Fig.2 The selected body temperature and quantitative distribution in different geographic populations of *Rana dybowskii*

不同小写字母表示多重比较的结果, a>b>c

2.2 不同环境温度下东北林蛙体温的地理变异

东北林蛙的体温随环境温度的升高而升高,呈线性正相关,但不同地理种群回归方程的斜率不同,伊春种群的斜率最高,尚志种群的斜率最低;同一种群中,雄性的斜率大于雌性的斜率;回归方程与等温线($y=x$)的交点温度不同,伊春种群的交点温度最低(雄性为18.51℃,雌性为21.74℃),尚志种群的交点温度最高(雄性为20.00℃,雌性为23.06℃)(图3)。

不同地理种群东北林蛙的体温存在显著地理变异,低温条件下(雄性为8—22℃,雌性为8—26℃),伊春种群的体温最低,尚志种群的体温最高;高温条件下(雄性为24—30℃,雌性为28—30℃),尚志种群体温最低,伊春种群的体温最高(图3,表1)。

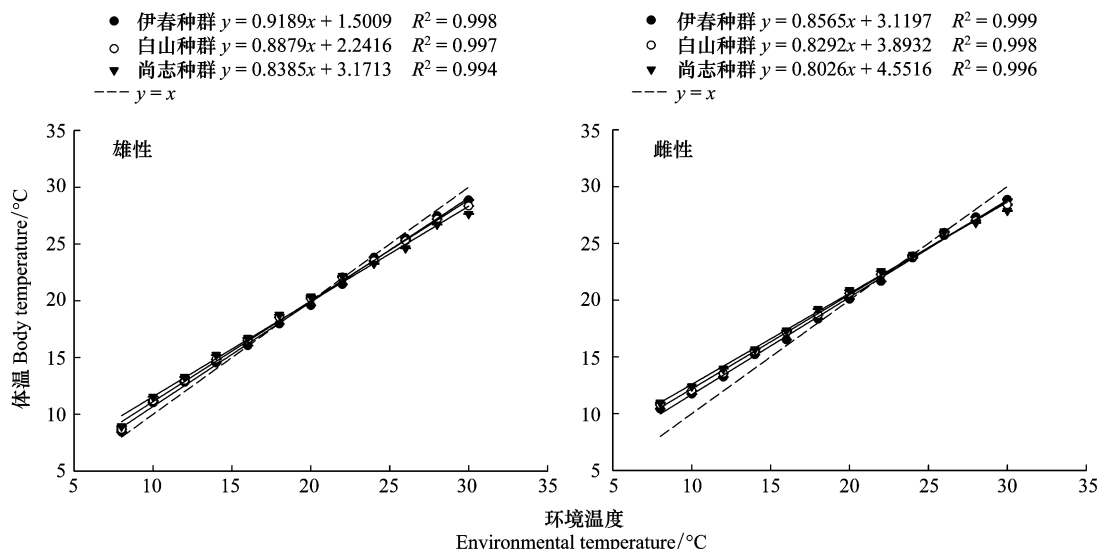


图 3 东北林蛙不同地理种群的体温与环境温度的关系

Fig.3 Relationship between body temperature and environmental temperature in different geographic populations of *Rana dybowskii*

表 1 东北林蛙 3 个地理种群在不同环境温度下的体温/°C

Table 1 Body temperature of *Rana dybowskii* with different environmental temperature in three geographic populations

环境温度/°C Environmental temperature	雄性 Male			雌性 Female		
	伊春种群 Yichun population n = 15	白山种群 Baishan population n = 15	尚志种群 Shangzhi population n = 15	伊春种群 Yichun population n = 15	白山种群 Baishan population n = 15	尚志种群 Shangzhi population n = 15
8	8.45±0.04c	8.67±0.05b	8.94±0.04a	10.43±0.02c	10.79±0.03b	10.97±0.02a
		$F_{2,43} = 31.942, P = 0.000$			$F_{2,43} = 128.735, P = 0.000$	
10	11.02±0.04c	11.20±0.03b	11.54±0.02a	11.73±0.02c	12.02±0.03b	12.40±0.02a
		$F_{2,43} = 87.864, P = 0.000$			$F_{2,43} = 186.724, P = 0.000$	
12	12.82±0.04c	12.98±0.03b	13.29±0.03a	13.23±0.04c	13.55±0.03b	13.95±0.02a
		$F_{2,43} = 58.529, P = 0.000$			$F_{2,43} = 144.552, P = 0.000$	
14	14.53±0.02c	14.84±0.01b	15.21±0.02a	15.19±0.01c	15.49±0.03b	15.66±0.02a
		$F_{2,43} = 367.362, P = 0.000$			$F_{2,43} = 133.483, P = 0.000$	
16	16.06±0.02c	16.52±0.03b	16.73±0.03a	16.51±0.03c	17.16±0.02b	17.32±0.03a
		$F_{2,43} = 144.050, P = 0.000$			$F_{2,43} = 289.232, P = 0.000$	
18	17.97±0.01c	18.55±0.04b	18.76±0.01a	18.33±0.01c	18.71±0.03b	19.21±0.02a
		$F_{2,43} = 261.111, P = 0.000$			$F_{2,43} = 402.671, P = 0.000$	
20	19.59±0.02c	20.21±0.04b	20.38±0.05a	20.09±0.03c	20.59±0.02b	20.86±0.02a
		$F_{2,43} = 124.338, P = 0.000$			$F_{2,43} = 321.198, P = 0.000$	
22	21.43±0.03c	22.07±0.02b	22.17±0.02a	21.64±0.02c	22.26±0.02b	22.55±0.01a
		$F_{2,43} = 235.083, P = 0.000$			$F_{2,43} = 508.609, P = 0.000$	
24	23.81±0.05a	23.49±0.03b	23.26±0.05c	23.71±0.02c	23.87±0.03b	23.98±0.03a
		$F_{2,43} = 37.189, P = 0.000$			$F_{2,43} = 24.818, P = 0.000$	
26	25.51±0.05a	25.29±0.04b	24.61±0.03c	25.68±0.03c	25.95±0.03b	26.03±0.03a
		$F_{2,43} = 147.707, P = 0.000$			$F_{2,43} = 45.008, P = 0.000$	
28	27.47±0.03a	27.18±0.03b	26.70±0.03c	27.32±0.04a	26.99±0.04b	26.81±0.03c
		$F_{2,43} = 139.573, P = 0.000$			$F_{2,43} = 57.269, P = 0.000$	
30	28.87±0.03a	28.34±0.03b	27.64±0.04c	28.86±0.04a	28.40±0.06b	27.87±0.04c
		$F_{2,43} = 348.107, P = 0.000$			$F_{2,43} = 192.367, P = 0.000$	

不同小写字母表示多重比较的结果, a>b>c

2.3 不同环境温度下东北林蛙胚胎发育时间的地理变异

环境温度影响东北林蛙胚胎发育所需时间,随环境温度的升高,胚胎发育完成的时间缩短,环境温度为12℃时胚胎发育的时间最长,环境温度为24℃时胚胎发育的时间最短;不同地理种群东北林蛙胚胎发育所需时间不同,尚志种群的发育时间最短,白山种群其次,伊春种群的发育时间最长(图4)。在环境温度为12℃时,在胚胎发育时期经历时间较长的地方出现4个高峰,分别为第8期(囊胚晚期)、第11期(原肠晚期)、第18期(肌肉效应期)和第21期(开口期),当环境温度升高后,所有发育时期经历的时间均缩短,但第21期经历的时间缩短更明显,该峰值逐渐消失(图5)。

由于胚胎发育过程的第8期、第11期和第18期所经历的时间明显比相邻时期经历的时间长,因此,这3个时期将胚胎发育的时间曲线分成4个阶段,第1阶段为第1—7期,第2阶段为第9—10期,第3阶段为第

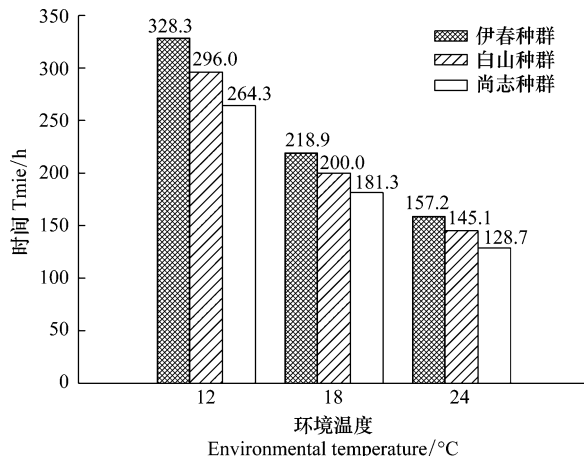


图4 东北林蛙不同种群在3个温度下完成胚胎发育的时间
Fig.4 Embryonic development time with three environmental temperatures in different populations of *Rana dybowskii*

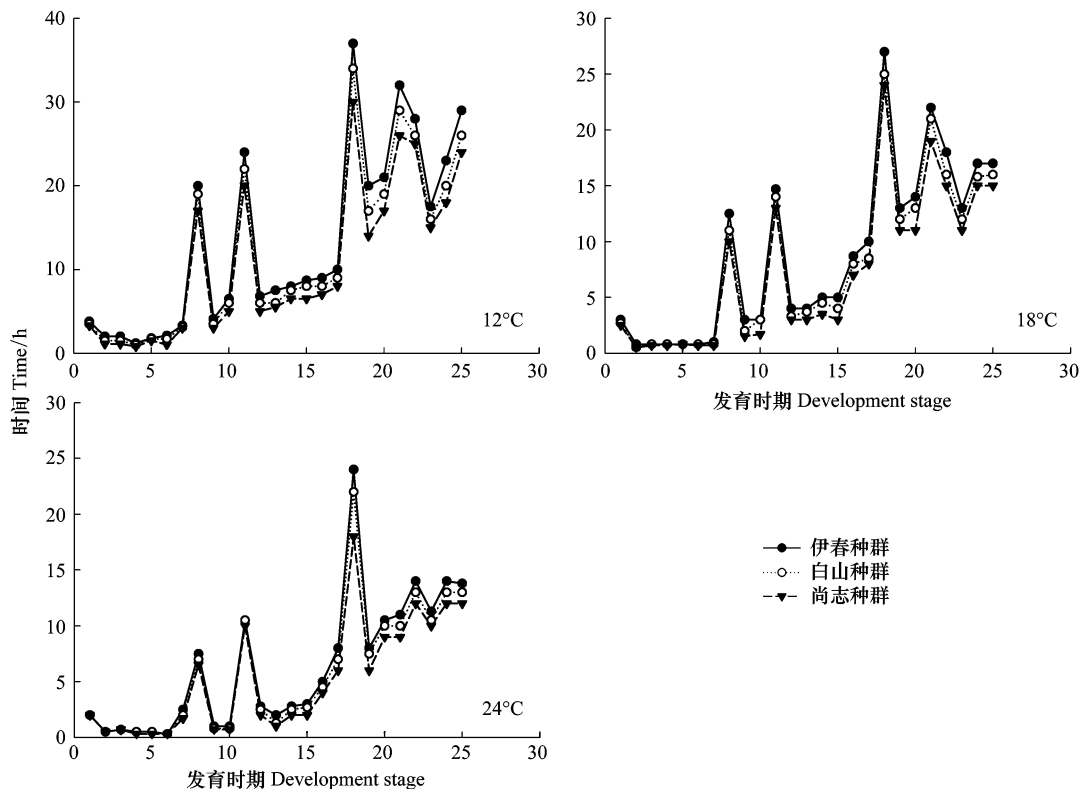


图5 东北林蛙不同种群在3个环境温度下每个发育时期的时间

Fig.5 The time of each development stage with three environmental temperatures in different populations of *Rana dybowskii*

12—17期,第4阶段为第19—25期,每个阶段胚胎发育的速度依次减慢;温度升高对各个时期经历的时间并不是等比例缩短的,3个温度条件下胚胎发育的时间曲线形状发生变化,第2和第3阶段各个时期经历的时间缩短更加明显;随着胚胎发育时间的推移,伊春、白山和尚志种群的时间曲线逐渐分离,越往后分离越明显(图6)。

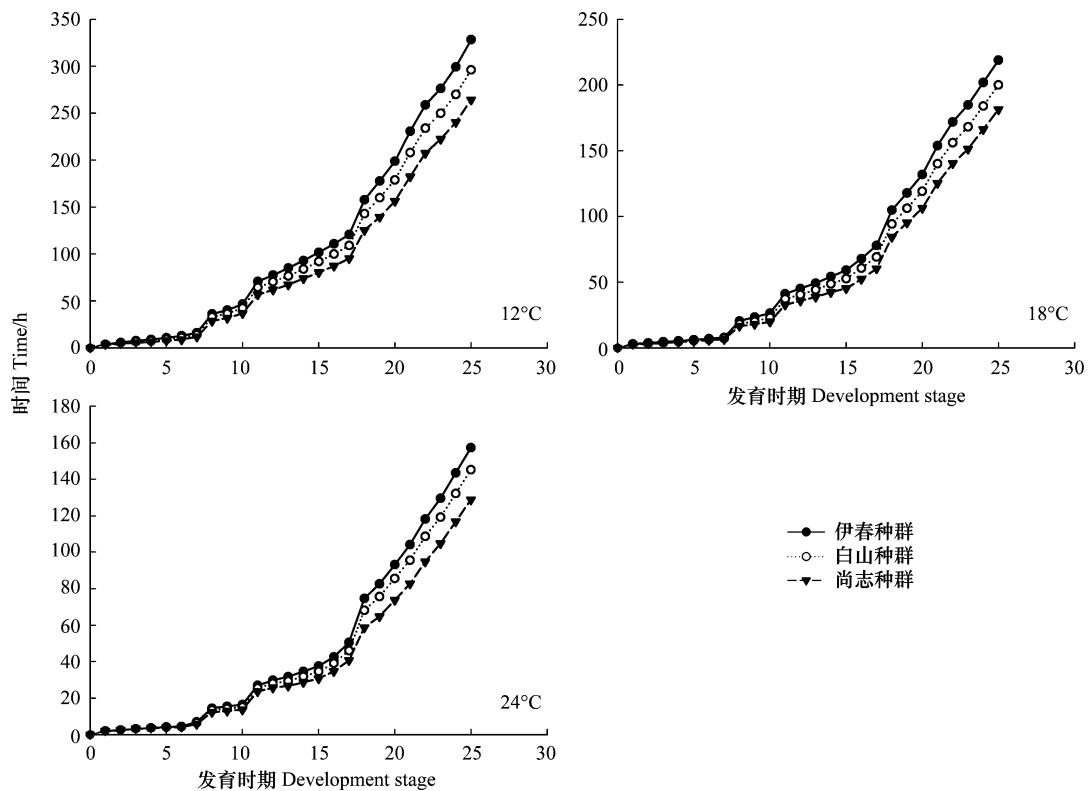


图 6 东北林蛙不同种群在 3 个环境温度下胚胎发育的时间曲线

Fig.6 The time curves of embryonic development with three environmental temperatures in different populations of *Rana dybowskii*

3 讨论

环境温度对两栖类生活史特征的各个方面均有十分重要的影响,过高的环境温度可能会导致两栖类皮肤的保水能力下降,体内水分流失,过低的环境温度使得两栖类的运动能力下降,从而影响两栖类逃避天敌、捕食和寻找配偶等行为^[6-7]。在存在环境温度梯度的条件下(20—45℃),东北林蛙通过主动选择最适的温度条件,将自身的体温控制在 20—26℃ 之间,表明两栖类可以通过行为调节将体温维持在一定的范围^[19-20]。但是,不同地理种群的东北林蛙选择体温不同,由高到低依次为尚志种群、白山种群和伊春种群,这与繁殖期 3 个种群栖息地的温度由高到低的排列顺序相同,即栖息地环境温度高的种群,其选择体温也高,这是东北林蛙对栖息地不同纬度、海拔下水热条件适应的结果^[21-23]。

与恒温动物不同,两栖类的体温在很大程度上取决于环境温度,当外界环境温度升高时,其体温也随之升高,当这种体温变化去除了行为调节能力的影响时,其体温升高的程度就是其生理体温调节能力的具体表现^[9]。以往的研究表明,体温与环境温度之间的线性回归方程中的斜率能够反映体温调节能力的大小,方程与等温线的交点温度是体温和环境温度之间的一个重要参数,如果环境温度低于交点温度,则体温高于环境温度,如果环境温度高于交点温度,则体温低于环境温度^[9]。因此,这两个指标有助于对两栖类体温与环境温度之间的相互关系进行定量分析,真正理解体温和环境温度之间的关系^[24-26]。

在本研究中,东北林蛙不同种群的斜率和交点温度存在地理变异,其中尚志种群的交点温度最高,斜率最小,体温调节能力最强,有一定的恒温性(具体表现为低温环境时,尚志种群的体温最高,高温环境时,尚志种群的体温最低),推测当环境温度变化时,该种群将更多的能量用于生理体温调节,使自身的体温不会产生很大变化;而伊春种群的交点温度最低,斜率最大,体温调节能力最弱,体温不恒定,更接近于环境温度,具有较大的波动性(具体表现为低温环境时,伊春种群的体温最低,高温环境时,伊春种群的体温最高),推测当环境

温度变化时,该种群将表现出更明显的行为调节或者体温日节律变化^[9]。由此可知,全球变暖对东北林蛙的影响与温度升高的程度以及不同地理种群的体温调节能力有关,对不同地理种群都会有一定的影响,只是影响的方面可能不同,对于高温环境下的种群,温度升高主要影响能量的分配,对于低温环境下的种群,温度升高主要影响行为的改变。

受激素水平、个体大小等自身生理条件的影响,两栖类不同性别之间的体温和体温调节能力也存在一定的差异^[9]。本研究结果表明,东北林蛙的雌性比雄性具有更强的体温调节能力,当环境温度变化时,雌性体温的波动范围较小,从而有利于卵在体内的发育^[27]。两栖类的个体发育过程也与环境温度有关^[28-29],东北林蛙不同地理种群的胚胎发育速度不同,地处高温气候条件下的尚志种群发育速度最快,地处低温气候条件下的伊春种群发育速度最慢。升温可促使3个种群的胚胎发育速度均显著加快,且对3个种群的影响没有显著差异,即在低温条件下发育时间较长的阶段,在高温条件下也需要较长的发育时间。但升温对有些发育时期产生的影响更为显著,其中第2阶段、第3阶段以及第4阶段的第21期(开口期)经历的时间显著缩短,这些胚胎发育阶段主要和原肠、神经、眼、口、鳃丝、体表等器官的形成有关^[30]。因此,全球变暖将对两栖类的一些重要器官的结构和功能产生更大的影响^[31]。东北林蛙的性腺发育和性别分化与温度的关系十分密切,这对东北林蛙的生长发育和人工养殖十分重要^[32-34]。所以,在人工繁育过程中,应关注东北林蛙的产卵时间及胚胎发育速度,寻找合适的时间点改变和控制温度,减少畸形率和死亡率,保证胚胎正常发育的同时增加雌性个体的比例,从而提高人工养殖的经济效益。

4 结论

综上所述,环境温度对东北林蛙不同地理种群繁殖期的选择体温、体温调节能力和胚胎发育速度均有显著影响,高温环境下,选择体温高,体温调节能力强,胚胎发育速度快。不同胚胎发育阶段对温度的敏感性不同,升温能够加快某些发育时期的发育速度,从而影响一些器官和结构的形成。因此,在全球气候变暖的背景下,温度升高对东北林蛙不同地理种群的体温和胚胎发育均有影响,而不同种群可能会有不同的适应策略来应对环境温度的变化,这需要从形态、生理、行为和遗传等方面进行深入探讨。

参考文献(References):

- [1] Tekalign W, Balakrishnan M. Effects of global climate change on wildlife: a review. *Civil and Environmental Research*, 2016, 8(6): 1-13.
- [2] 马瑞俊, 蒋志刚. 全球气候变化对野生动物的影响. *生态学报*, 2005, 25(11): 3061-3066.
- [3] Beebee T J C. Amphibian breeding and climate. *Nature*, 1995, 374(6519): 219-220.
- [4] Li Y M, Cohen J M, Rohr J R. Review and synthesis of the effects of climate change on amphibians. *Integrative Zoology*, 2013, 8(2): 145-161.
- [5] 王刚, 冯学运. 气候变化对两栖动物的影响. *大自然*, 2013, (3): 7-9.
- [6] Ruiz-Aravena M, Gonzalez-Mendez A, Estay S A, Gaitún-Espitia J D, Barria-Oyarzo I, Bartheld J L, Bacigalupe L D. Impact of global warming at the range margins: phenotypic plasticity and behavioral thermoregulation will buffer an endemic amphibian. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(23): 4467-4475.
- [7] Muir A P, Biek R, Mable B K. Behavioural and physiological adaptations to low-temperature environments in the common frog, *Rana temporaria*. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, 14: 110.
- [8] 马爽, 谢惠春, 李晓晨. 两栖类和爬行类体温调节的神经生物学研究进展. *四川动物*, 2008, 27(3): 464-467, 477-477.
- [9] 孙清琳, 徐骁骁, 刘鹏, 赵文阁. 环境温度对东北林蛙(*Rana dybowskii*)体温的影响. *野生动物学报*, 2016, 37(3): 266-270.
- [10] Gerick A A, Munshaw R G, Palen W J, Combes S A, O'Regan S M. Thermal physiology and species distribution models reveal climate vulnerability of temperate amphibians. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(4): 713-723.
- [11] Deutsch C A, Tewksbury J J, Huey R B, Sheldon K S, Ghalambor C K, Haak D C, Martin P R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(18): 6668-6672.
- [12] Wheeler C A, Bettaso J B, Ashton D T, Welsh Jr H H. Effects of water temperature on breeding phenology, growth, and metamorphosis of foothill yellow-legged frogs (*Rana boylei*): a case study of the regulated mainstem and unregulated tributaries of California's trinity river. *River Research and Applications*, 2015, 31(10): 1276-1286.

- [13] 陈雯, 俞宝根, 郑荣泉, 俞丹娜. 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, 2010, 38(1): 108-110.
- [14] Oromi N, Camarasa S, Sanuy I, Sanuy D. Variation of growth rate and survival in embryos and larvae of *Rana temporaria* populations from the pyrenees. Acta Herpetologica, 2015, 10(2): 85-91.
- [15] 赵文阁, 刘鹏, 陈辉. 黑龙江省两栖爬行动物志. 北京: 科学出版社, 2008.
- [16] 赵文阁, 曹良, 田秀华. 东北林蛙养殖实用技术. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2009.
- [17] 陶娟, 杨杰, 陈晓虹. 太行隆肛蛙的早期胚胎发育及生态适应性. 动物学杂志, 2010, 45(5): 39-46.
- [18] Gosner K L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 1960, 16(3): 183-190.
- [19] Köhler A, Sadowska J, Olszewska J, Trzeciak P, Berger-Tal O, Tracy C R. Staying warm or moist? Operative temperature and thermal preferences of common frogs (*Rana temporaria*), and effects on locomotion. Herpetological Journal, 2011, 21(1): 17-26.
- [20] Navas C A, Gomes F R, Carvalho J E. Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary implications. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2008, 151(3): 344-362.
- [21] Vences M, Galán P, Vieites D R, Puente M, Oetter K, Wanke S. Field body temperatures and heating rates in a montane frog population: the importance of black dorsal pattern for thermoregulation. Annales Zoologici Fennici, 2002, 39(3): 209-220.
- [22] Pollister A W, Moore J A. Tables for the normal development of *Rana sylvatica*. The Anatomical Record, 1937, 68(4): 489-496.
- [23] Tracy C R, Christian K A, Tracy C R. Not just small, wet, and cold; effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. Ecology, 2010, 91(5): 1477-1484.
- [24] Zheng R Q, Liu C T. Giant spiny-frog (*Paa spinosa*) from different populations differ in thermal preference but not in thermal tolerance. Aquatic Ecology, 2010, 44(4): 723-729.
- [25] 王丽文. 环境温度对东北小鲵体温及热能代谢的影响. 辽宁大学学报: 自然科学版, 1994, 21(2): 80-84.
- [26] 王丽文, 梁传成, 黄薇, 彭霞. 环境温度对爪鲵体温及能量代谢的影响. 动物学报, 2008, 54(4): 640-644.
- [27] 赵文阁, 于小龙, 翟小彤. 温度对哈士蟆胚胎发育的影响. 野生动物学报, 1990, (3): 31-33.
- [28] 夏玉国, 王念民, 赵文阁. 中国林蛙与黑龙江林蛙温度生态比较研究 // 周开亚, 计翔. 中国动物学会两栖爬行动物学分会 2005 年学术研讨会暨会员代表大会论文集. 长春: 吉林人民出版社, 2005: 171-176.
- [29] 樊晓丽, 雷焕宗, 林植华. 虎纹蛙选择体温和热耐受性在个体发育过程中的变化. 生态学报, 2012, 32(17): 5574-5580.
- [30] 施林强, 赵丽华, 马小浩, 马小梅. 泽陆蛙和饰纹姬蛙蝌蚪不同热驯化下选择体温和热耐受性. 生态学报, 2012, 32(2): 465-471.
- [31] Reading C J, Clarke R T. Impacts of climate and density on the duration of the tadpole stage of the common toad *Bufo bufo*. Oecologia, 1999, 121(3): 310-315.
- [32] 李新红, 赵文阁, 郭玉民, 薛建华. 中国林蛙性腺的发育及温度对其性别分化的影响. 动物学研究, 2001, 22(5): 351-356.
- [33] 田秀华, 赵文阁, 柏永明, 段玉宝. 东北林蛙人工养殖存在问题及发展对策. 野生动物杂志, 2009, 30(4): 214-216.
- [34] Merilä J, Laurila A, Laugen A T, Räsänen K. Heads or tails? Variation in tadpole body proportions in response to temperature and food stress. Evolutionary Ecology Research, 2004, 6(5): 727-738.