

无尾目两性异形相关研究 进展

吴芳晨, 林珂, 裘林晨, 孙帆

浙江师范大学野生动物生物技术与保护利用省重点实验室, 浙江 金华

收稿日期: 2023年2月17日; 录用日期: 2023年3月9日; 发布日期: 2023年3月22日

摘要

两性异形普遍存在于两栖类动物中, 主要表现在体型、体色、声囊、婚垫、皮肤角质刺、鸣声、环境认知等方面, 上述差异在其生活史中都具有一定的作用。本文在外部形态特征、生理生化、分子层面综述了两栖类无尾目动物雌性、雄性之间差异, 并着重分析了无尾目、叉舌蛙亚科、棘蛙属的棘胸蛙两性异形的相关研究。

关键词

两性异形, 无尾目, 宏观, 生理, 分子

Advances in Studies Related to Sexual Dimorphism in Anura

Fangchen Wu, Ke Lin, Linchen Qiu, Fan Sun

Provincial Key Laboratory of Wildlife Conservation and Utilization Technology, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Feb. 17th, 2023; accepted: Mar. 9th, 2023; published: Mar. 22nd, 2023

Abstract

Sexual dimorphism is common in amphibians, mainly manifested in body shape, body color, voice capsule, marriage pad, skin keratin spines, song, environmental cognition, etc. These differences play a certain role in their life history. In this paper, the differences between females and males of Amphibian Anura are summarized in terms of external morphological characteristics, physiological and biochemical characteristics, and molecular level, with emphasis on the study of sexual di-

morphism in Anura, Dicroglossinae, *Quasipaa*, *Quasipaa spinosa*.

Keywords

Sexual Dimorphism, Anura, Macroscopic, Physiology, Molecule

Copyright © 2023 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

在进化到陆生动物的过程中,无尾目处于重要的位置,是进化过程中的过渡类群[1]。无尾目是两栖类动物中物种多样性最丰富的,大概占据了无尾目总数的 88% [2]。目前,被鉴定出具体物种的两栖类动物达到了 6741 种[3],共有 54 科 447 属。无尾目广泛分布于全球各地,除了南美洲之外,在其他各大洲的热带和亚热带生态环境都有其踪影[1]。因丰富的物种多样性及广泛的地理分布,无尾目两栖动物在适应性进化过程中产生了迥异的形态特征及生理生化变化。

两性异形(Sexual Dimorphism)也被称为性二态,最早由达尔文提出[4]。同一种群的雌雄个体在体型、形态特征、生理行为、生活习性等方面出现差异的情况称为两性异形[5] [6]。通常性选择是动物两性异形形成的主要原因[7]。繁殖选择则可以很好地解释两性异形中雌雄体型大小有差异的现象[8] [9]。另外,两性异形还与自然选择,雌雄个体在寿命、食物类别、生长类型等方面的不同有关,进而影响到雌雄个体外部形态特征等方面的不同[10] [11]。

2. 无尾目两性异性表型

2.1. 宏观层面

2.1.1. 测量及数据分析方法

目前,国内外在两栖类无尾目两性异形研究中,测量的形态特征根据不同的物种而选择测量的形态特征也不同,大部分学者测量的形态特征主要包括:体长、体质量、前臂及手长、足长、头长、后肢全长、跗足长、胫长、鼻间距、眼径、前臂宽、胫宽、上眼睑宽、眼间距、头宽、鼓膜径和吻长等 17 种形态特征指标,具体测量方法主要参照费梁[12]的标准。

数据统计分析主要使用 SPSS 软件进行统计分析。用于比较两性间局部形态特征的差异的方法主要为正态性检验,方差同质性检验,独立样本 t 检验和单因素协方差分析;线性回归分析、Pearson 及 Spearman 检验和一元线性回归分析等主要用于分析局部形态特征与体长的相关性。

2.1.2. 体型

两栖类动物中只有少部分物种的雄性体型是大于雌性的,而且在无尾目中有大约 90%的物种都是雌性体型大于雄性的。如中国林蛙(*Rana chensinensis*)和东北林蛙(*Rana dybowskii*)的雌性成体的体重大于其雄性成体,同时雌性主要是在躯干部分大于雄性,因为这样可以增加其腹腔容量,更适于卵巢发育以及增加产卵量,有利于雌性的繁殖[13]。还有如虎纹蛙(*Hoplobatrachus chinensis*),它的两性异形主要体现在体长上,雌性的体长与雄性相比更长,这与生育力选择作用有关[14]。

也有少部分例外,如叉舌蛙科棘胸蛙属的棘胸蛙(*Quasipaa spinosa*),它在体型大小的两性异形就表

现为雄性个体大于雌性个体。两栖类的抱对是其繁殖过程极为重要的步骤，体型更大的雄性棘胸蛙在繁殖期与同性竞争中更容易处于有利地位，具有更高的生育力和繁殖成功率。目前大部分观点认为形成雄性个体大于雌性情况的原因是由于性选择，在繁殖过程中往往体形更大，肢体更加发达(特别是用于抱住雌性的前肢)的雄性棘胸蛙能获得更大的交配权，这样的选择造成了棘胸蛙雄性体形向进一步增大的方向发展。

2.1.3. 体色

除了体型之外，无尾目的两性异形还表现在体色上。决定体色和斑纹的是色素细胞，主要位于表皮之下的疏松结缔组织的上层，来源于外胚层，由神经脊衍生而来。黑龙江林蛙雌蛙棕黄，雄蛙墨绿色或暗灰，色素细胞出现在真皮，表皮中也出现了色素细胞。

富裕[15]的研究表明，棘胸蛙的背部颜色变化不明显，均呈现为黝黑的状态。而腹部颜色变化则相对明显，从中区向两侧变深，正是因为腹部缺少了色素细胞和钙化斑。在两性个体中，雄性棘胸蛙背腹两面颜色差异更大，雌性四肢与腹部颜色变化交界处更为复杂，由于雄性胸部长有棘刺，因此雄性腹部颜色较雌性更深。

2.1.4. 声囊

大多数两栖雄蛙在咽部有突出的薄膜囊，通过观察舌的两侧或近颌角处是否有圆形或者长裂形的声囊孔，就可知是否有声囊。虎纹蛙和黑斑侧褶蛙的声囊在外型上能观察到，为外声囊，反之观察不到的是内声囊，例如花背蟾蜍、中国林蛙。声囊可对肺再充气来缩短鸣叫间隔，还可发生共鸣来扩大鸣声，对于某些蛙如泡蟾(*Physalaemus pustulosus*)来说，还起到性炫耀(sexual display)的作用，达到吸引雌蛙的目的。

熊谱成表明，沼泽绿牛蛙雌雄蛙咽喉呈现不同状态，雄蛙咽喉呈金黄色，雌性呈白色或黑色斑纹，前者有咽下内声囊，后者无内声囊，前者叫声响亮，后者叫声微弱。有的无尾两栖类则不具有声囊但也能发声，如大蟾蜍、日本林蛙等[16]。

2.1.5. 婚垫

婚垫的皮肤结构从深到浅依次为，真皮、基底层、颗粒细胞层、角质层。婚垫由四团瘤状物构成，位于性成熟雄性成体前肢第一指，近基部的两团较大，表面有婚刺，其色泽随季节略有变化，婚垫的发育依赖雄激素。杨纯[17]等人的研究表明中国林蛙颗粒细胞数量增多、体积增大、生发细胞增生可导致婚刺的形成，而脱落是由于被角质细胞包裹的颗粒细胞小体脱落，婚刺消退。中国林蛙雄性繁殖时有婚垫，指上有婚刺，雌性前肢第一指无婚垫形成，可能是因为雌性雌激素含量高、血清中睾酮含量低，雌性皮肤显微结构不随季节而发生变化。

2.1.6. 皮肤角质刺

一些无尾目种类在皮肤角质化上也存在两性异形，如角蟾科拟髭蟾属(*Leptobrachium*)的几种髭蟾，雄性雷山髭蟾(*Vibrissphora leishanensis*)在前肢比雌性更加粗壮的同时，雄性个体在上颌边缘左右两侧各有一对黑色的锥状角质刺，峨眉髭蟾(*Leptobrachium boringii*)的雄性个体在繁殖期相较于雌性个体除了背部后肢皮肤更厚前肢更粗，同时雄性在上颌边缘均匀排布了 10~16 个黑色锥状角质刺[18]，樊均德[19]等人认为，雄性峨眉髭蟾的角质刺是作为武器用来争夺领地的。

再如棘胸蛙，其两性异形除了体型上的差异之外，在繁殖期性成熟的雄蛙胸部具有密集且排列无序的圆疣，这些结构向前可达喉部，向后止于腹部前部，疣上长有一枚黑色角质刺，而雌蛙胸部没有棘刺且光滑。

2.2. 生理生化层面

2.2.1. 鸣叫

一般,蛙类通过使空气进入肺部,肺部气压升高呼出空气(压力泵呼气机制),引起喉部声带和杓状软骨的震动的方式产生声音,若蛙闭上口可通过声囊、皮肤或者其他部位传播声音,空气通过声门使声囊膨胀,经声囊扩大声音后,声音发出,或者张口让气流直接出去传播声音[20]。

因为扩张肌长度和宽度、喉的大小、细微结构和其他方面的不同,所以无尾目雌雄蛙鸣叫具有很大的差异。绝大多雌蛙具有相似的喉部结构,不能发声或发出较小的声音应答刺激雄性发声或使雄性产生趋声反应,而同样的,大多数雄性产生 100 Hz~5~6 kHz 之间的鸣声吸引雌性,以此获得交配权[21]。

部分无尾目鸣叫的声音类型较少,传达相对较少的信息,多数无尾目则是可传达多种,广告(向雌性和其他雄性公告自己的身体、繁殖状态和领地等信息)、释放(错报时,被抱雄性会发出释放鸣叫)、求爱(雄性向雌性求爱)、求救、争斗等生物信息。例如,Backwell 发现非洲南部的一种芦苇蛙,雄性发出一串快速的脉冲音符代表争斗,发出一组较长的颤音代表求爱等。除了鸣叫的差异,蛙类能够区分同类的叫声和噪声、雄蛙和雌蛙的叫声,且在听觉上也存在两性差异,如竖琴蛙(*Nidirana daunchina*) [22]。

蛙的鸣叫在识别、防御、繁殖等方面起着重要作用,也是棘胸蛙繁殖过程中极为重要的一环,棘胸蛙鸣叫行为有两个高峰期(06:00~07:00, 13:00~14:00),两个高峰期都是白天,可以占到棘胸蛙日时间的 12.87%,棘胸蛙在夜间的鸣叫行为很少[6]。雌性通过区别鸣叫差异偏好选择同支系同种,以保持不同种的繁殖隔离,可吸引雌性完成交配之外,还可以鉴别雄性质量,进行雄性间的竞争,还能揭示种群状态等。

2.2.2. 环境认知差异

一些蛙类两性之间对于空间位置乃至环境认知也存在差异。Liu [23]等人曾对泡蟾(*Physalaemus pustulosus*)进行研究,由于在繁殖过程中雄蛙总是在池塘中以固定位置发声,而雌性在返回到最佳配偶之前会接触许多雄性。通过实验发现虽然雄蛙和雌蛙在解决问题上有相似的动机,但雌蛙表现出更强的纠正错误行为的能力,因此雌蛙的学习能力得到了提升。发现相对于雄蛙、雌蛙可以更好地利用视觉线索来记忆空间中的位置。

2.3. 分子层面

一些研究也表明了两性异形在分子层面的差异。Alvaro 等人曾经做过季节性繁殖无尾两栖动物两性脑中 StAR protein、关键甾体生成酶和性激素受体基因表达的研究。在生殖期和生殖后期的两性青蛙脑中,基因表达存在显著差异。在生殖期,StAR 基因在雄性体内的表达增加,但在雌性大脑中没有增加,神经甾体生成酶 hsd3b1、hsd17b1、srd5a1 和 cyp19a1 基因表达水平的季节性波动发生在两性 D-M 区,且在生殖期水平较高。同时雄激素和雌激素受体的基因表达也出现与季节和性别相关的变化,雄性在生殖期的 ar 水平最高,在后生育阶段的 esr1 和 esr2 的水平达到最高,而在生殖期的雌性,ar、esr1 和 esr2 三个基因都达到了最高表达量。这样的结果首次证明了两栖动物神经甾体生成途径的基因表达的季节变化和两性差异[24]。再如 Wabnitz [25]等人曾对澳大利亚树蛙两性个体的脾分泌物做过研究,发现两种种肤只存在于雄性个体的脾叶分泌物中,其中一种是吸引异形的信息素,另一种则是广谱抗生素。

对于分子层面两性异形研究也启发了对于两性异形进化的分子机制的研究,形成两性异形现象根本原因是的基因在性别上的表达差异造成表观遗传层面的差异(环境因素可能会对于基因在性别上的表达差异会造成一定程度的影响[26])。如雄性棘胸蛙的皮肤角质刺,是基因在性别上的表达差异导致角质化蛋白表达量不同导致的,然而目前对于棘胸蛙这方面的研究较少。

3. 总结与展望

3.1. 总结

综上,两性异形在两栖类动物中十分常见,而关于两性异形的假说主要有:生育选择假说、性选择假说与生态位分离假说三种。在无尾目中,两性形态差异主要集中在体型、体色、皮肤角质刺、声囊及婚垫等,除在外表上的差异外,部分蛙类在鸣叫与认知方面也有明显的不同表现,而形成两性异形的根本原因是基因在性别上的表达差异造成。

棘胸蛙隶属于两栖纲,无尾目,叉舌蛙亚科,棘蛙属[27],其外形与棘侧蛙相似,但在繁殖期性成熟的雄性棘胸蛙胸部具有密集且排列无序的圆疣,而雌蛙胸部光滑无圆疣,两性之间在体型大小、形态学结构等有显著区别,其体型差异为雄性大于雌性,造成这一原因可能是拥有更大体型和发达四肢的雄性才能在交配权的竞争中占更大优势,具有较为典型的两性异形特征。其多生活在海拔 600 m 以上,且具有临时性水塘的环境中[28]。大部分蛙类胸腹部光滑,并不具有类似于棘胸蛙的棘刺结构,但在同属不同种的蛙之间也具有不同的棘刺,棘刺的存在是两性异性的一种明显表现,其形成可能是由上述所说的生育选择、性选择或者两种组合的选择压力导致的。

3.2. 展望

目前,国内外有关棘胸蛙的研究大多集中在养殖、疾病与形态特征等方面,有关棘胸蛙两性异形的文章报道较少。对特定物种的两性异形研究,有助于了解物种的生殖投入、生存压力等[29],不仅能进一步揭示物种进化的机制,了解两性差异形成的机理,还可以为基因的差异表达及激素对基因表达的影响提供线索和参考。结合上述两栖类无尾目两性异形的结构差异与棘胸蛙生存环境展开合理推测:1) 其棘刺数目在交配期间存在诸如增加抱对摩擦力等功能,提高在湿滑岩壁上抱对的成功率或避免雄性体型大于雌性造成的抱握不便。2) 其棘刺的形成是由不同时期基因的差异表达引起的。拟结合其生存环境及生殖期行为,采用焦点动物取样法和全事件取样法设计行为学实验,借助转录组技术从分子角度找出棘刺形成的机理及影响因素,综合探究棘刺在棘胸蛙抱对行为中的作用。

参考文献

- [1] 封彦杰. 现生无尾目两栖动物的分子系统发育与生物地理学研究[D]: [博士学位论文]. 广州: 中山大学, 2017.
- [2] Frost, D. (2014) Amphibian Species of the World: An Online Reference.
- [3] AmphibiaWeb (2017) Information on Amphibian Biology and Conservation. AmphibiaWeb, Berkeley. <http://amphibiaweb.org>
- [4] Darwin, C. (1871) The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. John Murray, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.24784>
- [5] Andersson, M. (1994) Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.
- [6] Fairbairn, D.J. and Roff, D.A. (2006) The Quantitative Genetics of Sexual Dimorphism: Assessing the Importance of Sex-Linkage. *Heredity*, **97**, 319-328. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800895>
- [7] Kratochvil, L. and Frynta, D. (2002) Body Size, Male Combat and the Evolution of Sexual Dimorphism in Eublepharid Geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **76**, 303-314.
- [8] Shine, R. (1988) The Evolution of Large Body Size in Females: A Critique of Darwin's "Fecundity Advantage" Model. *American Naturalist*, **131**, 124-131. <https://doi.org/10.1086/284778>
- [9] Williams, G.C. (1966) Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *American Naturalist*, **100**, 687-690. <https://doi.org/10.1086/282461>
- [10] Cooper, W.E. and Vitt, L.J. (1989) Sexual Dimorphism of Head and Body Size in an Iguanid Lizard: Paradoxical results. *American Naturalist*, **133**, 729-735. <https://doi.org/10.1086/284948>
- [11] Shine, R. (1991) Intersexual Dietary Divergence and the Evolution of Sexual Dimorphism in Snakes. *American Natu-*

- ralist*, **138**, 103-122. <https://doi.org/10.1086/285207>
- [12] 费梁. 中国两栖动物图鉴[M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 1999.
- [13] 宋涛, 王宏元, 张育辉. 中国林蛙两性异形及其与繁殖的适应[J]. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2012, 40(4): 65-69.
- [14] 林植华, 计翔. 浙江丽水虎纹蛙形态特征的两性异形和食性[J]. 动物学研究, 2005, 26(3): 255-262.
- [15] 富裕. 棘胸蛙(*Paa spinosa*)同生群雌雄两性亲体间形态体征选择对策的异同研究[D]: [硕士学位论文]. 舟山: 浙江海洋大学, 2016.
- [16] 熊洪林, 田璧瑞, 陈麟. 无尾两栖类鸣叫行为的生物学意义[J]. 黔南民族师范学院学报, 2010, 30(3): 50-53.
- [17] 杨纯, 张育辉, 崔慧婷. 中国林蛙婚垫的显微结构变化及其与睾酮的关系[J]. 动物学研究, 2005, 26(6): 638-644.
- [18] 张武元, 陆宇燕, 史静耸, 等. 雄性峨眉髭蟾“胡子”的组织结构特征[J]. 四川动物, 2019, 38(2): 186-193.
- [19] 樊均德, 许勤智, 沈正雄, 等. 峨眉髭蟾研究与保护现状[J]. 吉林农业 C 版, 2011(7): 246.
- [20] 赵娟. 雄性凹耳蛙在噪音环境下的短期适应策略及其雌蛙的声通讯[D]: [硕士学位论文]. 芜湖: 安徽师范大学, 2016.
- [21] 李丕鹏. 凹耳蛙及无尾两栖动物发声系统形态学研究进展[J]. 四川动物, 2010, 29(1): 151-155.
- [22] Shen, D., Fang, K., Fan, Y.Z., *et al.* (2020) Sex Differences in Vocalization Are Reflected by Event-Related Potential Components in the Music Frog. *Animal Cognition*, **23**, 477-490. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01350-x>
- [23] Liu, Y.X. and Burmeister, S.S. (2017) Sex Differences during Place Learning in the túngara Frog. *Animal Behaviour*, **128**, 61-67. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.04.002>
- [24] Santillo, A., Falvo, S., Di Fiore, M.M., *et al.* (2017) Seasonal Changes and Sexual Dimorphism in Gene Expression of StAR Protein, Steroidogenic Enzymes and Sex Hormone Receptors in the frog Brain. *General and Comparative Endocrinology*, **246**, 226-232. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2016.12.012>
- [25] Wabnitz, P.A., Bowie, J.H., Tyler, M.J., *et al.* (2000) Differences in the Skin Peptides of the Male and Female Australian Tree Frog *Litoria splendida*. The Discovery of the Aquatic Male Sex Pheromone Splendipherin, Together with phe8 Caerulein and a New Antibiotic Peptide Caerin 1.10. *European Journal of Biochemistry*, **267**, 269-275. <https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.2000.01010.x>
- [26] 徐伟, 楼钦钦, 魏无际, 等. 雌二醇短期暴露对非洲爪蟾性腺和输卵管形态及性二态基因表达影响的初步研究[J]. 生态毒理学报, 2015, 10(1): 263-270.
- [27] 彭英海, 周先文, 熊钢, 等. 棘胸蛙的繁殖及生物学特性研究进展[J]. 江西水产科技, 2017(1): 47-48.
- [28] 吴晓雯, 李晗慧, 焦振鑫, 等. 棘胸蛙两性形态特征在个体发育过程中的变化[J]. 滁州学院学报, 2014, 16(5): 33-36.
- [29] 胡一中, 代亚如, 程岩岩, 等. 华南湍蛙的两性异形[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2015, 38(1): 23-27.