

贵州疣螈繁殖生态

李林芝 陈浒* 王存璐 张红梅 陈静 郭城 魏强

贵州师范大学喀斯特研究院, 国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心 贵阳 550001

摘要: 贵州疣螈 (*Tylototriton kweichowensis*) 为中国特有种, 国家 II 级重点保护野生动物, 对生境变化具有重要指示意义。2018 年 9 月至 2019 年 10 月, 在贵州省毕节市撒拉溪石漠化综合治理示范区, 对贵州疣螈栖息地、形态特征、繁殖行为进行了野外观测。调查显示, 贵州疣螈栖息于山塘、山泉、蓄水池、临时性积水坑(塘)等水域, 个体全长、尾长和体重雌螈均显著高于雄螈。贵州疣螈于 4 月 18 日雷雨天气后破眠外出活动, 繁殖始于 4 月 29 日, 最晚见于 8 月 8 日, 高峰期 5 至 6 月; 繁殖期贵州疣螈的性比总体上偏雄, 但在产卵期性比偏雌; 雌、雄螈抱对时间几分钟到 40 min 不等; 抱对结束后开始排精、纳精; 产卵活动在纳精后的 1~2 d 进行, 卵产于繁殖场水底、草或石头上; 卵的孵化率为 55%, 平均孵化期 8 d, 幼体完成变态发育需 130 d。研究表明, 贵州疣螈的繁殖与发育受降雨、水量、温度变化的影响较大, 且繁殖场所相对较为固定, 容易受到人类活动的干扰。因此, 在石漠化治理和生态修复时注重贵州疣螈的栖息地保护, 必要时应人工新建稳固繁殖场, 保障其生态繁衍。

关键词: 贵州疣螈; 栖息地; 繁殖生态; 保护

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 03-306-11

Reproductive Ecology of *Tylototriton kweichowensis* in Guizhou

LI Lin-Zhi CHEN Hu* WANG Cun-Lu ZHANG Hong-Mei
CHEN Jing GUO Cheng WEI Qiang

Karst Research Institute of Guizhou Normal University, National Karst Rocky Desertification
Control Engineering Technology Research Center, Guiyang 550001, China

Abstract: *Tylototriton kweichowensis* is an endemic species in China and was listed in Grade II of National protected wildlife. It has important guiding significance for environmental changes. From September 2018 to October 2019, using field observations were made on the habitats, morphological characteristics, and reproductive behavior of *T. kweichowensis* in the demonstration area for comprehensive management of rocky desertification in Salaxi, Bijie City, Guizhou Province. The results show that, *T. kweichowensis* lives in mountain ponds, springs, reservoirs, and temporary puddles. As shown in Table 1, the total length, tail length and weight of females are higher than that of males. *T. kweichowensis* went out after a thunderstorm on April 18. The species began to breed on April 29, and finished their breeding at the latest on August the reproductive

基金项目 国家“十三五”重点研发计划课题 (No. 2016YFC0502601);

* 通讯作者, E-mail: gy_chenhu@163.com;

第一作者简介 李林芝, 女, 硕士研究生; 研究方向: 喀斯特区域经济与生态环境保护; E-mail: 877519292@qq.com.

收稿日期: 2019-12-12, 修回日期: 2020-04-01 DOI: 10.13859/j.cjz.202003004

peak was May-June. As shown in Fig. 3 and Fig. 4, the operational sex ratio of *T. kweichowensis* in breeding period is bias to male, but it is more female in spawn periods temporarily; female and male amplexant time ranges from a few minutes to 40 minutes. After the end of the female and male amplexant, they start to spermatophore transportation. Egg-laying behavior is carried out in 1 - 2 d after, and the eggs are produced on the bottom of the breeding ground, grass or stone. The hatching rate of eggs is 55%, the average hatching time is 8 d, and the larvae can complete metamorphosis at 130 d. These studies have shown that, the reproduction and development of *T. kweichowensis* are greatly affected by changes in rainfall, water volume, temperature, and the breeding habitat are relatively fixed and more susceptible to human activities. Therefore, we should pay attention to the habitats protection of *T. kweichowensis* in the process of rocky desertification control and ecological restoration. If necessary, we should build a stable breeding habitats manually to ensure its ecological reproduction.

Key words: *Tylotriton kweichowensis*; Habitat; Reproductive ecology; Protection

贵州疣螈 (*Tylotriton kweichowensis*) 隶属两栖纲有尾目 (Caudata) 蝾螈科 (Salamandridae) 疣螈属, 为中国特有种, 国家 II 级重点保护野生动物, IUCN 和中国物种红色名录易危种 (vulnerable, VU) (蒋志刚等 2016, IUCN 2019)。该物种主要分布在贵州七星关、大方、赫章、织金、威宁、水城、安龙及云南永善、彝良等县区 (王延斌等 1995)。由于贵州疣螈具有一定的药用价值, 遭到一定程度的捕猎使得野外种群呈下降趋势 (胡思玉等 1996); 同时因采石和煤矿业的影响使得贵州疣螈的栖息生境遭受不同程度破坏。此外, 由于喀斯特环境独特的地表和地下两大空间地域系统紧密结合的二元结构, 使得地表水流失严重 (杨明德 1982), 这给贵州疣螈的生存和繁殖造成影响。

目前, 对贵州疣螈的研究主要集中于对其野外繁殖群体和夏季习性的观察 (辜永河等 1994, 胡思玉等 1996)、野外调查和室内饲养相结合的繁殖行为研究 (王延斌等 1995, 田应洲等 1997, 徐艳玲 1998), 以及室内观察或解剖实验对贵州疣螈的消化和骨骼系统研究 (余平静等 2007, 白建梅 2008) 等方面, 而对贵州疣螈的野外繁殖生态报道较少。本文以毕节撒拉溪石漠化综合治理区贵州疣螈为研究对象, 于 2018 年 9 月至 2019 年 10 月实地观测

其繁殖栖息地及其形态特征和繁殖行为, 以便为贵州疣螈及栖息地保护提供依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省毕节市撒拉溪石漠化综合治理示范区 (27°11' ~ 27°17'N, 105°01' ~ 105°08'E), 该区石漠化等级主要以潜在至轻度为主, 海拔 1 800 ~ 2 100 m, 年平均气温 15 ~ 25 °C, 雨季集中在 4 至 9 月, 年降水量 900 ~ 1 000 mm (肖华等 2016)。根据前期调查结果, 该地区植被主要有响叶杨 (*Populus adenopoda*)、滇杨 (*P. yunnanensis*)、青冈 (*Cyclobalanopsis* 等乔木, 西南栒子 (*Cotoneaster franchetii*)、扁刺峨眉蔷薇 (*Rosa omeiensis*)、贵州金丝桃 (*Hypericum kouytchense*) 等灌丛, 间布水蓼 (*Polygonum hydropiper*)、灯芯草 (*Juncus effusus*)、白车轴草 (*Trifolium repens*)、长蔓通泉草 (*Mazus longipes*) 等草被。该区水环境主要有山塘、沼泽、山泉、地表和洞穴溪流、蓄水池、丰水期临时性积水坑等, 这些水环境不同程度地栖息有中华蟾蜍 (*Bufo gargarizans*)、红点齿蟾 (*Oreolalax rhodostigmatus*)、云南小狭口蛙 (*Calluella yunnanensis*)、昭觉林蛙 (*Rana chaochiaoensis*)、华西雨蛙 (*Hyla annectans*)、贵州疣螈等。由于与示范区东北

部紧邻的娃娃塘及其附近生态环境条件较好,也是贵州疣螈栖息的良好场所,因此将其纳入本研究区。

1.2 繁殖栖息地及繁殖行为观察

2018年9月至11月和2019年4月至10月通过野外调查和实地走访,确定研究区贵州疣螈繁殖栖息地,具体调查路线如图1所示。2019年4月在研究区设立5条样线,样线涵盖了繁殖期贵州疣螈所在的繁殖池,样线长度因环境而异,样线无重合,每条样线中繁殖池个数不一。每月进行两次调查,调查期间每天查看一条样线,并设立2个繁殖行为的观察点(图1),通过肉眼观察和尼康相机(COOLPIX P900s)记录贵州疣螈的繁殖行为,包括求偶、抱对、排精、纳精、产卵、孵化及幼体的变态发育。同时使用美国DAVIS公司的Vantage Pro2有线自动气象站监测了研究区域的降雨量,使用便携式温度计测量了该区域的气温及贵州疣螈繁殖池的水温,使用卷尺测量繁殖池水面至水体最深处的垂直距离。

1.3 性别与性比确定

贵州疣螈性别以泄殖腔形态为依据进行判断。雄性泄殖腔狭长且扁平,不隆起突出,但在繁殖季会细微隆起,肛裂纵裂较长,肛裂内壁具乳状突起;雌性泄殖腔狭小,隆起突出,在繁殖期表现明显,肛裂短或略呈圆形,外壁有疣粒分布,其内壁无乳状突起,肛裂外壁皮肤具辐射状的沟纹(王延斌等 1995, 胡思玉 1994)。在2019年4至7月的繁殖期,在研究区域对其进行了样线调查和标志重捕(红色尼龙绳, GPS 定位)(宋鸣涛 1996),记录并统计雌雄成体的数量,然后获得其性比。

1.4 形态测量

使用直尺(精度0.1 cm)和便携式电子天平(精度0.01 g)对贵州疣螈个体头长(head length, HL)、头体长(snout-vent length, SVL)、尾长(tail length, TL)、尾高(tail height, TH)、全长(total length, TOL)及体重(weight, W)、泄殖腔孔长(cloaca Length, CL)以及纳精时

雌螈的高度等形态指标进行了测量(费梁等 2006)。

1.5 数据处理

使用描述统计,先检验数据是否符合正态分布,由于数据符合正态分布,使用独立样本 t -检验分析雌雄形态特征差异,所有分析均使用SPSS 22.0,文中数据用平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE)表示,显著性水平(α)设为0.05。使用ArcGIS 10.2绘制调查路线图和贵州疣螈栖息地分布图。用Origin 2017分别绘制贵州疣螈在繁殖期以及繁殖期中三个时段的个体数量和性比变化,4月底至6月繁殖高峰时段的抱对组数与降雨量和平均气温的关系图,以及观察较为仔细的5月24日至28日繁殖时段的雌、雄螈个体数与抱对组数随时间变化的关系图。

2 结果

2.1 栖息地分布

2018年9月至11月,初步确定贵州疣螈的活动区域,并于2019年4月至10月进行繁殖期活动地点的补充观察,得出研究区贵州疣螈栖息地分布(图1)。贵州疣螈主要分布于研究区的北部、东北部及中部,海拔为1 800~2 068 m,广栖于山塘、山泉、蓄水池、临时性积水坑(塘)等水域,以静水环境为主,水深多为10~150 cm,水温为13~26 °C,平均气温为13.0~25.5 °C,水体pH在6.42~7.62之间,栖息地植被以草本植物为主。

2.2 形态特征

对35尾雌螈和59尾雄螈形态指标的测量和独立样本 t -检验分析发现,雌雄两性的形态特征存在明显差异,雌螈个体的尾长、全长和体重均显著高于雄螈(表1)。繁殖期间,雌、雄螈的泄殖腔孔形状和肿胀程度有明显区别,雄性泄殖腔孔外形呈裂缝状,扁平狭长,呈开合状,长度为0.5~1.3 cm;雌性泄殖腔呈圆形或扁核桃状,泄殖腔周围呈波纹状,抱对后泄殖腔孔壁出现肿胀并伸出体外,以便纳精,其长度为0.1~0.3 cm,高度为0.1~1.0 cm。

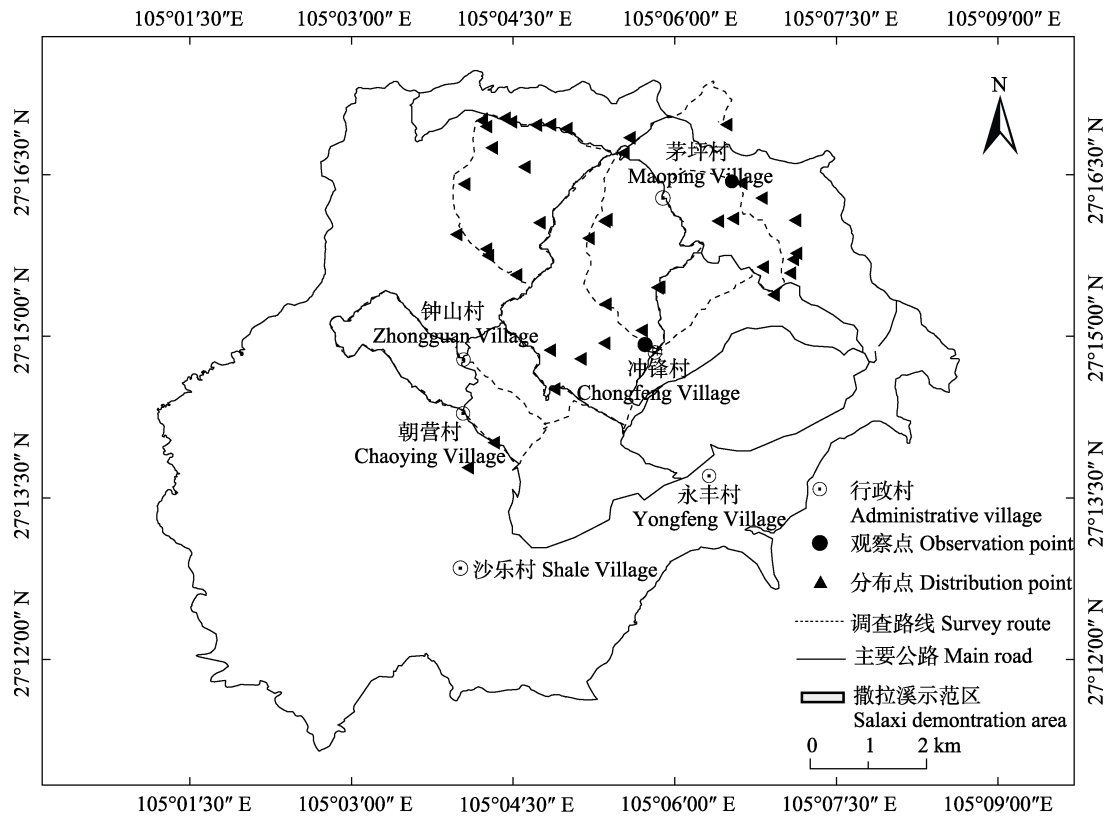


图 1 研究区调查路线及贵州疣螈栖息地分布图

Fig. 1 Survey route and habitat distribution map of *Tylototriton kweichowensis* in research area

表 1 贵州疣螈雌雄两性形态特征及相对值比较

Table 1 Comparison of morphological characteristics and relative values of male and female of *Tylototriton kweichowensis*

形态特征及相对值 Comparison of morphological characteristics and relative values	雌性 Female (n = 35)	雄性 Male (n = 59)
头长 Head length, HL (cm)	2.02 ± 0.07	2.02 ± 0.06
头体长 Snout-vent length, SVL (cm)	8.35 ± 1.70	9.45 ± 0.37
全长 Total length, TOL (cm)**	17.63 ± 0.28	16.24 ± 0.14
尾长 Tail length, TL (cm)*	7.64 ± 0.21	7.33 ± 0.10
尾高 Tail height, TH (cm)	1.43 ± 0.14	1.52 ± 0.05
泄殖腔孔长 Cloaca length, CL (cm)	0.23 ± 0.03	1.13 ± 0.05
体重 Weight, W (g)**	28.04 ± 1.37	20.06 ± 0.46
头体长/全长 Snout-vent length/Total length, SVL/TOL	0.55	0.55
头长/全长 Head length/Total length, HL/TOL	0.11	0.12
尾长/全长 Tail length/Total length, TL/TOL	0.44	0.44

雌雄两性间比较, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$. Compare female and male, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

对贵州疣螈各形态特征的相对值比较（表 1）发现，头体长占全长比例雌螈和雄螈均为 55%；雌螈的头长占全长 11%，雄螈占 12%；雌螈和雄螈尾长占全长均为 44%，总体上雌雄的形态特征相对比值没有显著差异。

2.3 性比

基于标志重捕结果，2019 年 4 至 7 月共记录贵州疣螈成体 997 尾，包括雌性 346 尾、雄性 651 尾，♂/♀ 总性比为 1.88 : 1。不同月份，雄螈个体数也多于雌螈（图 2）。

但在 4 月 30 日至 5 月 5 日、5 月 24 日至 27 日和 6 月 22 日至 25 日三个时间段的观察发现（图 3），繁殖期不同时段贵州疣螈的雌、雄螈性比有变化，具体表现为，求偶抱对期性比偏雄，产卵期偏雌的特点。繁殖时段是指降雨过后贵州疣螈迁入繁殖场出现繁殖行为（包括求偶、抱对、排精、纳精、产卵）的时段，一般求偶抱对期为降雨后的 1~3 d，由于雄螈具有求偶抱对的竞争压力，在此阶段数量上雄螈占优；排精、纳精结束后，雄螈逐渐迁离繁殖场，雌螈则需要留下产卵，此时雌螈数量占优，所以在繁殖时段的后期出现雌螈多于雄螈的现象。

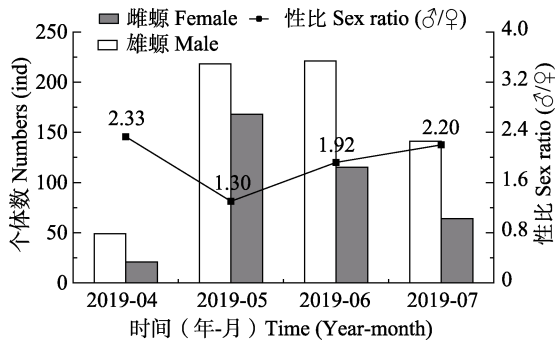


图 2 繁殖期贵州疣螈种群性比变化

Fig. 2 The operational sex ratio changes of *Tylototriton kweichowensis* during the breeding period

2.4 繁殖行为

2.4.1 繁殖时段 观察发现，4 月 18 日雷雨天气后，贵州疣螈结束越冬开始外出活动，主要出现在山塘、山泉、蓄水池、临时积水坑（塘）

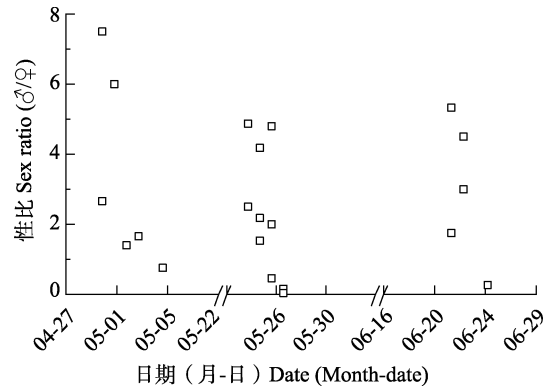


图 3 贵州疣螈繁殖期三个时间段性比的变化

Fig. 3 Changes of sex ratio of *Tylototriton kweichowensis* in three breeding periods

等水域，或者在水域周边的草地活动。贵州疣螈最早的繁殖活动见于 4 月 29 日，最晚见于 8 月 8 日，5 至 6 月为贵州疣螈繁殖高峰期，期间有 4 个繁殖高峰时段，分别在 4 月 29 日至 5 月 5 日、5 月 24 日至 28 日、6 月 7 日至 13 日和 6 月 20 日至 25 日。从 4 个繁殖高峰时段繁殖场贵州疣螈抱对组数与平均气温（图 4a）和降雨量（图 4b）的关系发现，繁殖场中贵州疣螈的抱对组数与平均气温相关性不明显，而受降雨影响较大，降雨带来的湿度变化是繁殖的启动因子，但其不仅仅有利于抱对，还有利于繁殖迁徙和后期卵的发育和孵化。此外，观察发现贵州疣螈在繁殖场活动的适宜水温为 13.0~24.5℃，而水温在 13℃ 以下和 24.5℃ 以上时繁殖场中的个体数量较少，且没有求偶抱对行为。

在上述 4 个繁殖高峰时间段中，观察和分析了 5 月 24 至 28 日繁殖场中贵州疣螈雌雄个体数和抱对次数随时间变化关系（图 5）。在 5 月 24 日 16 时至 18 时降雨后，雌、雄螈个体陆续迁入繁殖场。一般雌、雄螈出现在繁殖场时不会立即发生追逐求偶和抱对行为，而是在次日早晨 6 时之后才会出现此活动，且一直持续到 13 时，13 时至 18 时抱对较少，18 时至 23 时又会出现求偶抱对，但抱对数量少于早晨，24 时后只有追逐求偶而无抱对行为。26 日早晨还会出现抱对，但数量少于前一日早晨，随之

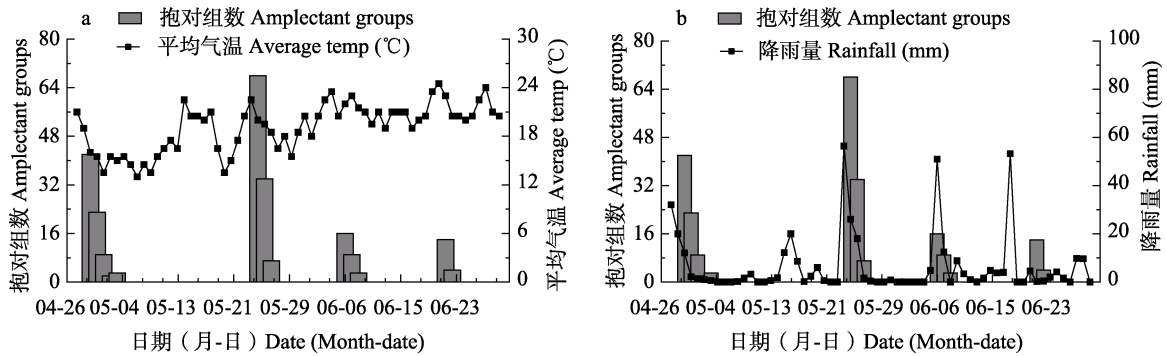


图 4 贵州疣螈抱对组数与平均气温 (a)、降雨量 (b) 的关系

Fig. 4 Relationship of amplexant groups of *Tylotriton kweichowensis* with average temperature (a) and rainfall (b)

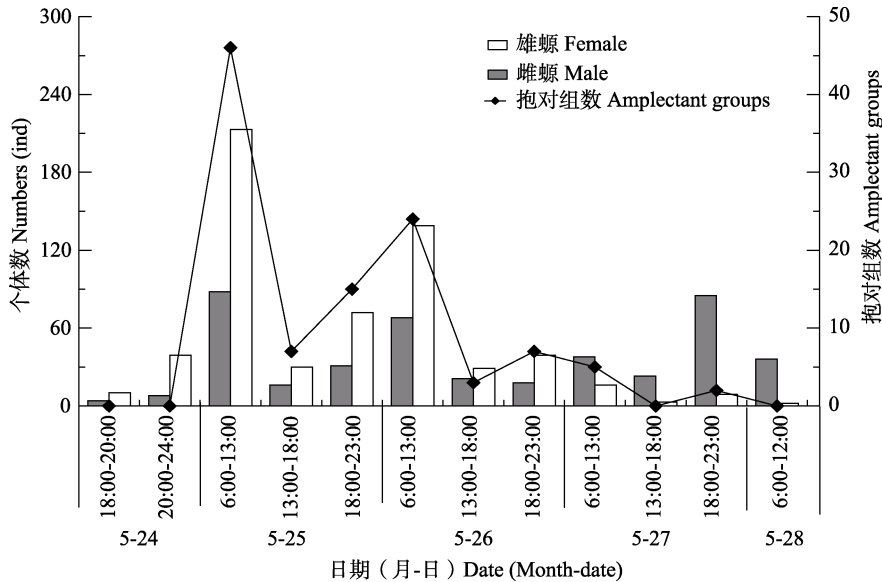


图 5 5 月 24 ~ 28 日繁殖场贵州疣螈个体数和抱对组数在时间上的变化

Fig. 5 Changes of numbers and amplexant groups of *Tylotriton kweichowensis* in breeding sites in May 24 to 28

日渐减少。

2.4.2 求偶 求偶过程中，雄螈主动，一般 1 只雌螈有 3 ~ 5 只雄螈求偶，但雌螈对雄螈的求偶行为具有选择性，最终只与 1 只雄螈进行抱对。根据直接观察和视频记录，可以把贵州疣螈求偶行为分为以下几个阶段：①雄螈主动靠近雌螈，并在前方拦住雌螈去向，尾部轻微摆动；②雌螈接受求偶，雌、雄螈双方将头部轻轻相互触碰，然后各自身体慢慢按顺时针方向移动，让头部侧面相靠，头后则向相反方向

弯曲，整体形成“S”型；③之后雄螈用背部贴近雌螈尾下腹，向雌螈头部方向爬行，形成抱对；④如果雌螈不接受，会在第 2 阶段离开，或在第 3 阶段雄螈靠近尾下腹时弯曲头部至尾部与雌螈撕咬，之后立即分开。分开后，双方各自寻找别的对象。

2.4.3 抱对 贵州疣螈结束求偶阶段后，雌雄双方开始抱对。抱对时，雌上雄下，雄螈前肢弯曲，雌螈前肢勾住雄螈前肢，雄螈掌控方向，在塘中或绕着水塘四周游动，正常抱对时间为

15~40 min。抱对时容易受到其他雄螈的干扰，当其他雄螈只是围绕在抱对疣螈四周则不会打断抱对行为；若其他雄螈从抱对中的雌螈腹部用力向前顶爬，则抱对行为中断，抱对只持续 (373.3 ± 54.36) s ($n = 14$)，被中断的雄螈将会重新寻找别的雌螈进行求偶抱对。

2.4.4 排精、纳精 抱对结束后，雌、雄螈马上进入排精、纳精阶段，这一过程一般在浅水区进行。在观察到的 18 组排精、纳精过程中，一般是雄、雌螈头部相向轻触，然后两者头后身体侧弯并按顺时针方向缓慢转圈进行排精、纳精。雄螈排精时尾部向左右轻颤，每转动一圈排一粒精包，所排精包呈短条状附着在水草上，精包最初透明，遇水后逐渐变成白色。转圈过程中，雄螈每排完一粒精包后，待雌螈转到雄螈排精处进行纳精。纳精时，雌螈尾部微微向上抬起并轻微摆动，泄殖腔孔向外伸长，当伸至 0.5~1.0 cm 时进行纳精。每组排精、纳精时间为 (549 ± 72) s ($n = 14$)，雄螈排精包 4~9 枚，雌螈纳入 1 或 2 枚，未被纳入的精包呈“C”或“S”型弯曲。排精、纳精后雄雌螈分开，雄螈会继续在繁殖场活动，雌螈则隐蔽在繁殖场水底、岸边水草或石缝中。当排精、纳精过程受到其他雄螈的干扰时，该过程会被迫中断。

2.4.5 产卵 雌螈纳精完成后会根据繁殖场的环境而有不同决策，若繁殖场水底有水草或石缝，雌螈会藏入其中；若繁殖场水底没有水草或石缝，雌螈会爬向岸边草丛中隐藏，1~2 d 后再在繁殖池中产卵。产卵时间主要集中在 7:30~12:00 时和 20:00~23:00 时。产卵时，雌螈腹部隆起且泄殖腔孔向外凸出，尾部轻颤。产卵过程不连续，每产完一粒卵后会间隔 3~15 min 再继续产卵，卵产于水塘水底、草或石头上，卵粒数为 (104 ± 25.8) 枚 (41~180 枚， $n = 4$)。

2.4.6 孵化与变态发育 受精卵最初为两层透明圆球，在与水接触过程中逐渐变大，卵膜外表颜色会变成乳白色或黄褐色，待 8 d 后孵

化成幼体，孵化率为 $55\% \pm 15\%$ (47%~56%， $n = 4$)。观察其中 2 窝 69 尾贵州疣螈幼体从卵到变态的形态特征变化，各日龄变化及发育特征见表 2。

3 讨论

3.1 栖息地与繁殖迁徙

贵州疣螈栖息地主要分布于研究区贵州毕节撒拉溪石漠化综合治理示范区的北部、东北部及中部，繁殖池是其繁殖行为的固定场所。在调查过程中发现，繁殖池干涸会导致未完成变态发育的贵州疣螈幼体死亡。本研究区处于近高原面上，喀斯特峰丛洼地地貌广布，地表地下二元结构明显，大部分繁殖场位于低洼地的积水坑(塘)，此类积水坑(塘)在无水源持续补给条件下水量不稳定(杜文鹏等 2019)。为保障贵州疣螈繁殖成功，应在低洼地的积水坑(塘)附近或其他山泉点人工新建稳固繁殖场，形成天然集水点，以保持水量稳定。构建繁殖场时尽量在其繁殖活动前，尤以贵州疣螈开始越冬后最佳，如此可使新建繁殖场有足够的生境恢复和固定时间；人工繁殖场应参考天然繁殖场，在水底和岸边种植草本植物，池底和池壁打造石缝或石洞环境，并设计相应的浅水区和斜坡，以供雄、雌螈排精、纳精以及繁殖成体和变态幼体的迁入和迁出。

此外，在海拔 2 000 m 左右的茅坪村，有煤矿开采和煤矸石裸露，附近其他区域还有采石场，受这两地影响的水域(小溪流、临时性积水坑)中均未发现贵州疣螈活动，表明生境污染和破坏对贵州疣螈的栖息造成了影响，使其栖息地数量减少甚至丧失。降雨过后的公路上或路边发现有贵州疣螈活动，且发现有贵州疣螈被过往车辆压死的痕迹。因此认为在贵州疣螈分布区一是应避免人为开采和建设活动对其栖息地的影响，二是在贵州疣螈出现的公路路段(特别是繁殖生境附近)设立警示牌提醒过往车辆，避免对贵州疣螈造成直接伤害。

表 2 不同日龄贵州疣螈幼体变态发育特征

Table 2 Metamorphic developmental characteristics of larvae of *Tylototriton kweichowensis* at different ages

日龄 Age of days	从受精卵起的发育 时间 Developmental time from days of fertilized eggs (d)	本期发育 时间 Developmen tal time (d)	发育特征 Developmental characteristics	全长 Total length (cm)	繁殖池水温 Breeding pool water temp (°C)
0	8	8	头部黄色透明, 体表黄褐色并伴有灰褐色斑点, 眼后下方两侧各有一条平衡枝, 并有 3 对黄褐色的羽状外鳃 The head is yellow and transparent, the body surface is yellow brown with gray brown spots, there is a balance branch on both sides of the lower back of the eye, and there are 3 pairs of yellow brown feathery external gills	1.66 ± 0.17	16.2 ± 1.7
6	14	6	前肢芽比后肢芽先发育, 颜色呈黄褐色并伴有灰褐色斑点, 头部及外鳃颜色较身体部分偏浅, 呈浅黄色, 肢芽透明 Forelimb buds develop earlier than hind limb buds, with a yellow-brown color with gray-brown spots. The head and external gills are lighter in color than the body parts and are pale yellow in color	2.33 ± 0.23	17.7 ± 3.7
10	18	4	前肢芽分叉早于后肢芽, 身体整体灰褐色, 身体及尾部有斑点, 且尾部斑点较明显, 头部和身体纹路明显, 前后肢芽及 4 指透明 The bud of the forelimb bifurcates earlier than that of the hind limb. The whole body is grayish brown with spots on the body and tail, and the spots on the tail are obvious. The lines of head and body are obvious, the buds of front and rear limbs and 4 fingers are transparent	2.64 ± 0.20	19.4 ± 3.0
20	28	10	后肢芽逐渐分叉, 一般前肢芽 4 指发育完全后, 后肢芽分叉到 2、3 趾, 体色与 10 日龄相同, 4 指及 5 趾透明 The buds of the hind limbs gradually bifurcate. Generally, the buds of the hind limbs bifurcate to 2 or 3 toes after the 4 fingers of the forelimb buds are fully developed. The color of the body is the same as that of 10 days old, and 4 fingers and 5 toes are equally transparent	3.10 ± 0.30	20.5 ± 3.4
50	58	30	前肢芽和后肢芽 5 趾分叉逐步发育完成, 体色逐渐呈棕褐色, 肢芽出现灰褐色斑点, 鳃丝深黄褐色, 尾部斑点密集 The 5-digit branching of the forelimb bud and the hind limb bud is gradually completed, the body color is gradually brown, the limb bud appears gray brown spots, the gill filament is dark yellow brown, and the tail spots are dense	4.3 ± 0.26	20.5 ± 2.00
115	115	65	4 指 5 趾处于完全发育状态, 身体整体颜色和 50 日龄差别不大, 但条纹颜色发育明显, 且外鳃逐渐退化 4 fingers and 5 toes are fully developed. There was no significant difference between the whole body color and the age of 50 days, but the stripe color developed obviously, and the external gills degenerated gradually	5.80 ± 0.25	21.0 ± 2.8
130	138	15	外鳃消失, 疣粒突出, 背脊条纹发育逐渐明显, 呈棕褐色与棕黑色相间分布, 尾部为橙黄色 The external gills disappeared, the wart grains were prominent, the striations of the back ridges were gradually obvious, which were brown and brown black, and the tail was orange yellow	7.00 ± 0.11	16.4 ± 2.4

动物为适应气候变化及确保繁殖成功常会在繁殖地与越冬地进行季节性定向迁徙移动 (Hurlbert 1969, 张晓翠等 2014), 但不同物种的雌雄个体迁入迁出繁殖场的时间具有差异

(Douglas 1979, Beneski et al. 1986), 或是同种的雌雄之间迁入迁出也存在不同, 这种差异主要与生殖策略有关 (张晓翠 2014)。雌性个体数量往往是雄性繁殖成功的限制性资源,

因而雄蝾先于雌蝾迁入繁殖场, 如繁殖期大凉疣蝾 (*T. taliangensis*) 雌雄性比为 0.03 ~ 0.10, 雄蝾比雌蝾提前 10 d 进入繁殖场, 在求偶、抱对结束后, 雄蝾继续在繁殖场中停留 2 ~ 3 周, 雌蝾在产卵 2 ~ 4 d 后离开 (龚宇舟等 2019)。而贵州疣蝾雌雄性比为 0.43 ~ 0.77, 雌、雄蝾在迁入时间上基本一致, 都是在降雨 1 ~ 2 h 后陆续迁入繁殖场, 但迁出时间不同, 抱对结束后雄蝾陆续迁出繁殖场, 雌蝾则留下产卵, 待产卵活动结束后再迁离。

3.2 繁殖活动

分布地纬度和海拔影响着该地的降雨时间、温度, 从而使得分布在不同地区的蝾螈科动物在破眠活动和繁殖时间上存在差异 (Beebee 1995, Dervo et al. 2016)。本研究观察贵州疣蝾 4 月 18 日在雷雨伴有冰雹的天气情况下结束冬眠开始外出活动, 与成冬梅等 (2013) 观察到贵州疣蝾 4 月 6 日结束越冬外出活动具有时间上的差异, 也与文县瑶蝾 (*Yaotriton wenxianensis*) 3 月底出蛰 (龚大洁等 2008)、大凉疣蝾第一次下水时间为 4 月 25 日 (龚宇舟等 2019) 有所不同。繁殖期上, 首次观察到的贵州疣蝾求偶抱对时间为 4 月 29 日, 最晚见于 8 月 8 日, 这与田应洲等 (1997) 在贵州水城县观察到贵州疣蝾的首次繁殖时间和最晚时间不同。贵州疣蝾繁殖高峰期 5 ~ 6 月, 这与同属的红瘰疣蝾 (*T. verrucosus*) (李骏等 2012)、大凉疣蝾 (龚宇舟等 2019) 相近; 而瑶蝾属中的细痣瑶蝾 (*Y. asperrimus*) (费梁等 2006)、海南瑶蝾 (*Y. hainanensis*) (王慧颖等 2013) 的繁殖期在 3 ~ 5 月。

观察发现, 贵州疣蝾求偶抱对与降雨在很大程度上具有高度一致性, 这与 Ziegler 等 (2008) 通过模拟人工降雨成功地诱导了红瘰疣蝾的求偶交配的情况相似。通过皮肤呼吸是蝾螈科动物的重要特征, 然而渗透性的皮肤在过渡干燥环境下不利于水分储存, 为保持体内水分的平衡, 此类动物必须不断从栖息环境中摄取水分 (何一帆 2018)。产卵活动是蝾螈科

动物繁衍生息的基础, 而卵的孵化和幼体的变态发育需要以水为载体, 因此雨季贵州疣蝾在水栖中完成求偶、抱对、排精、纳精和产卵等繁殖活动。但在前期无降雨情况下的 7 月 16 日和 8 月 8 日两个晴天, 也曾观察到贵州疣蝾抱对的情况。降雨是繁殖启动的机制, 也和降低繁殖迁徙中的失水风险以及后代卵的孵化风险相关。当空气中湿度较大时 (特别是雨季), 也能进行迁徙和繁殖, 并不一定必须有降雨。

环境温度也是蝾螈科动物繁殖活动的影响因子。贵州疣蝾繁殖活动的适宜温度为 13 ~ 24.5 °C, 出没时间主要集中在早晨和夜晚, 温度高于 27 °C 或低于 13 °C 时繁殖场中很少发现活动痕迹, 这与红瘰疣蝾在温度低于 14 °C 时不再活动相似 (何丽娟等 2010)。

3.3 繁殖行为

贵州疣蝾雌、雄蝾身体接触后通过嗅觉系统识别信息判断是否进行求偶抱对 (Cogalniceanu 1994), 求偶、抱对过程在水塘中完成, 这点与棕黑疣蝾 (*T. verrucosus*)、大凉疣蝾相似 (费梁等 2006, Gong et al. 2018), 而文县瑶蝾 (龚大洁等 2008)、镇海棘蝾 (*Echinotriton chinhaiensis*) (Sparreboom et al. 2001)、欧蝾 (*Triturus vulgaris*) (Houston et al. 1977) 的求偶交配场所大多在潮湿阴暗的陆地, 且无抱对行为。贵州疣蝾为体内受精, 雄蝾排精后雌蝾再纳精, 雄蝾所排精包为 4 ~ 9 枚, 雌蝾纳精数为 1 或 2 枚, 而未被纳入的精包呈“C”或“S”型弯曲, 这与东方蝾螈 (*Cynops orientalis*) 精包弯曲呈“S”型相似 (杨道德等 1993), 但与田应洲等 (1997) 在室内所观察贵州疣蝾雄蝾的精包若未被雌蝾纳入时, 精包不发生弯曲有差异, 这种差异性是否由繁殖场环境变化引起还待进一步研究揭示。由于雌蝾分泌的激素影响着雄性对于交配对象的识别 (Verrell 2003), 因此在求偶、抱对、排精和纳精过程中出现了一雌多雄的现象, 且这些过程当新加入雄蝾干扰程度大时中断, 中断后的雌蝾会迅速离开, 雄蝾重新选择新的个体, 这一现象在红

瘰疣螈的求偶交配过程中也有发生(李骏等 2012)。

野外贵州疣螈雌螈的产卵活动在纳精后的 1~2 d 进行, 而室内条件下雌螈在纳精后 3~4 h 即可(应洲等 1997)。其产卵点与海南瑶螈、黑斑肥螈(*Pachytriton brevipes*)、无斑肥螈(*P. labiatus*)、呈贡蝶螈(*C. chenggongensis*) 等相似(费梁等 2006), 卵产于繁殖场水底、草或石头上。胡思玉(1994)曾观察到, 在人为干扰强的情况下, 贵州疣螈也会在繁殖场岸边潮湿的陆地上产卵。

蝶螈科动物的幼体变态发育受温度影响较大(费梁等 1986, 吴萍民等 2013)。一方面, 温度影响幼体变态发育的时长, 野外贵州疣螈幼体变态发育所需时间为 130 d, 而室内饲养只需要 105 d(田应洲等 1997), 这可能与室内饲养条件下食物充足且温度适宜有关。另一方面, 温度过低时会导致幼体发育停滞于某阶段, 观察发现, 当冬季栖息水域温度低于 9.7 °C 时, 贵州疣螈无法完成变态, 未完成变态的幼体需在翌年 5~8 月陆续完成变态。因此应实时监测繁殖场水温的变化, 当水温低于 10 °C 左右时, 及时对繁殖场的卵和幼体进行转移保护, 以保障卵的孵化和幼体的变态发育。

参 考 文 献

- Beebe A R. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature*, 374(6519): 219-220.
- Beneski J T, Zalisko E J, Larsen J H. 1986. Demography and migratory patterns of the eastern long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum columbianum*. *Copeia*, 1986(2): 398-408.
- Cogalniceanu D. 1994. The relative importance of vision and olfaction in mate recognition in male newts (*Genus Triturus*). *Herpetologica*, 50(3): 344-349.
- Dervo B K, Magnus B K, Jostein S, et al. 2016. Effects of temperature and precipitation on breeding migrations of amphibian species in Southeastern Norway. *Scientifica*, 2016: 1-8.
- Douglas M E. 1979. Migration and sexual selection in *Ambystoma jeffersonianum*. *Canadian Journal of Zoology*, 57(12): 2303-2310.
- Gong Y Z, Shu G C, Huang F, et al. 2018. Courtship behaviour and male sexual competition of the Taliang crocodile newt, *Liangshantriton taliangensis*. *Amphibia-Reptilia*, 39(3): 275-288.
- Houston A I, Halliday T R, Mcfarland D J. 1977. Towards a model of the courtship of the smooth newt *Triturus vulgaris*, with special emphasis on problems of observability in the simulation of behaviour. *Medical & Biological Engineering & Computing*, 15(1): 49-61.
- Hurlbert S H. 1969. The Breeding Migrations and Interhabitat Wandering of the vermilion-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecological Monographs*, 39(4): 465.
- IUCN. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. [EB/OL]. [2019-09-17] <http://www.iucnredlist.org/>.
- Sparreboom M, Xie F, Fei L. 2001. Reproductive behaviour of the Chinghai Salamander (*Echinotriton chinghaiensis*) (Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 22(3): 309-320.
- Verrell P. 2003. Population and species divergence of chemical cues that influence male recognition of females in Desmognathine salamanders. *Ethology*, 109(7): 577-586.
- Ziegler T, Hartmann T, van der Straeten K, et al. 2008. Captive breeding and larval morphology of *Tylostotriton shanjing* Nussbaum, Brodie & Yang, 1995, with an updated key of the genus *Tylostotriton* (Amphibia: Salamandridae). *Der Zoologische Garten*, 77(4): 246-260.
- 白建梅. 2008. 贵州疣螈化学成分及消化系统蛋白酶活性的研究. 贵阳: 贵州大学硕士学位论文.
- 成冬梅, 王延斌. 2013. 贵州疣螈越冬生态的观察. *农技服务*, 30(10): 1104-1107.
- 杜文鹏, 闫慧敏, 甄霖, 等. 2019. 西南岩溶地区石漠化综合治理研究. *生态学报*, 39(16): 5798-5808
- 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 2006. 中国动物志两栖纲: 上卷: 总论 蚓螈目 有尾目. 北京: 科学出版社, 133-360.
- 费梁, 叶昌媛. 1986. 蓝尾蝶螈繁殖生态的研究. *生态学报*, 8(3): 41-49.
- 龚大洁, 牟迈, 李晓鸿, 等. 2008. 文县疣螈繁殖初探. *动物学杂*

- 志, 43(4): 48–55.
- 龚宇舟, 王刚, 黄峰, 等. 2019. 大凉螈繁殖生态. *生态学报*, 39(9): 3144–3152.
- 辜永河, 尚源. 1994. 贵州疣螈夏季生态研究. *贵州师范大学学报: 自然科学版*, 12(3): 1–5.
- 何丽娟, 敬凯, 王政昆, 等. 2010. 红瘰疣螈的体温调节. *动物学杂志*, 45(6): 133–140.
- 何一帆. 2018. 云南8种无尾两栖类呼吸和水分调节器官的环境适应性研究. 昆明: 云南师范大学硕士学位论文.
- 胡思玉. 1994. 贵州疣螈繁殖行为初步观察. *毕节学院学报: 综合版*, (4): 8–10.
- 胡思玉, 陈永祥, 王延斌. 1996. 贵州疣螈繁殖群体的初步调查. *贵州农学院学报*, 15(2): 37–41.
- 蒋志刚, 江建平, 王跃招, 等. 2016. 中国脊椎动物红色名录. *生物多样性*, 24(5): 501–551, 615.
- 李骏, 刘安柱, 李湘, 等. 2012. 红瘰疣螈的繁殖生态. *动物学杂志*, 47(2): 8–15.
- 宋鸣涛. 1996. 两栖爬行动物标记方法介绍. *动物学杂志*, 31(2): 25–28.
- 田应洲, 孙爱群, 李松. 1997. 贵州疣螈繁殖习性的观察. *动物学杂志*, 32(1): 20–23.
- 王慧颖, 廖常乐, 王合升, 等. 2013. 鹦哥岭保护区海南疣螈分布、种群与栖息地生境特征研究. *四川动物*, 32(3): 434–437.
- 王延斌, 陈永祥, 胡思玉. 1995. 贵州疣螈繁殖习性的观察. *四川动物*, 14(3): 126–128.
- 吴萍民, 杨国辉, 王志强. 2013. 温度对红瘰疣螈胚胎发育的影响. *四川动物*, 32(6): 879–882+796.
- 肖华, 熊康宁. 2016. 小流域石漠化综合治理技术空间优化配置——以毕节撒拉溪示范区为例. *中国人口·资源与环境*, 26(增刊 2): 236–239.
- 徐艳玲. 1998. 温度对贵州疣螈胚胎发育的影响. *毕节师范高等专科学校学报*, (1): 78–78.
- 杨道德, 沈猷慧. 1993. 东方蝾螈繁殖生态的研究. *动物学研究*, 17(3): 215–220.
- 杨明德. 1982. 论贵州岩溶水赋存的地貌规律性. *中国岩溶*, (2): 81–91.
- 余平静, 赵尔宓. 2007. 贵州疣螈骨骼系统的研究. *四川动物*, 26(1): 133–136, 140.
- 张晓翠. 2014. 云南新平哀牢山红瘰疣螈的繁殖迁徙. 昆明: 云南师范大学硕士学位论文.
- 张晓翠, 敬凯. 2014. 两栖类的繁殖迁徙研究概述. *四川动物*, 33(6): 943–953.