

DOI: 10.5846/stxb201409161837

丁国骅, 林植华, 樊晓丽, 魏洁, 胡英超. 不同程度的尾损伤对镇海林蛙 (*Rana zhenhaiensis*) 蝌蚪游泳速度的影响. 生态学报, 2016, 36(7): - .
Ding G H, Lin Z H, Fan X L, Wei J, Hu Y C. Effect of tail injuries of different severities on the swimming speed of larval *Rana zhenhaiensis* (Anura: Ranidae). Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(7): - .

不同程度的尾损伤对镇海林蛙 (*Rana zhenhaiensis*) 蝌蚪游泳速度的影响

丁国骅, 林植华, 樊晓丽, 魏洁, 胡英超

丽水学院生态学院, 丽水 323000

摘要: 无尾两栖类蝌蚪的尾巴通过产生强大的游泳速度在反捕食中起到了重要的作用。我们以镇海林蛙 (*Rana zhenhaiensis*) 蝌蚪为实验动物来评估断尾的运动代价。我们以 74 尾具有完整尾蝌蚪作为实验组, 通过截去不同尾长片段, 人为分成轻微尾损伤组 (< 30%) 和严重尾损伤组 (> 30%) 并测定两组蝌蚪在断尾前后的游泳速度。以 16 尾完整尾蝌蚪作为对照组在实验组断尾前后同时进行游泳速度的测定。实验结果显示断尾影响蝌蚪的游泳速度, 但仅在尾损伤程度达到尾长的 30% 以上时才产生不利的影响。这表明轻微尾损伤并不对镇海林蛙蝌蚪的游泳速度产生严重影响。在断尾前后实验组蝌蚪的游泳速度均与尾长呈正相关。在相同尾长状态下, 尾损伤蝌蚪的相对游泳速度明显快于完整尾蝌蚪。因此, 我们推断尾损伤的镇海林蛙蝌蚪可能通过改变尾和身体的摆动频次等方式在断尾后对游泳速度进行了一定的补偿。尾损伤在野外频繁发生于蝌蚪的尾远端, 据此推测镇海林蛙蝌蚪在自然条件下的尾损伤并不会产生严重运动代价。

关键词: 无尾类; 镇海林蛙; 蝌蚪; 尾损伤; 游泳速度

Effect of tail injuries of different severities on the swimming speed of larval *Rana zhenhaiensis* (Anura: Ranidae)

DING Guohua, LIN Zhihua*, FAN Xiaoli, WEI Jie, HU Yingchao

College of Ecology, Lishui University, Lishui 323000, China

Abstract: The tails of tadpoles of anuran amphibians play an important role in anti-predator behavior, as they can confer powerful swimming abilities or become a lure for shifting a predator's attack from the body to the tail. We used *Rana zhenhaiensis* (Anura: Ranidae) tadpoles in the Gosner stages from G26 to G29 as a model system to evaluate the locomotor cost of tail loss in tadpoles. Two experimental groups were created based on the degree of tail-removal, defined as the ratio between the length of the tail removed and length of the tail left intact. The first experimental group, with slight tail loss (tail loss group 1) comprised manipulated tadpoles with less than 30% tail loss, and a mean value of 22% (standard deviation [SD] = 0.06, N=30) tail loss; the other experimental group (tail loss group 2) comprised individuals with tail loss of more than 30%, and a mean value of 43% (SD=0.10, N=44) tail loss. The swimming speed of each individual was measured before and after tail removal. We used a digital video camera to record the swimming performance of each individual in a 50-cm straight lane. The video files were then examined using the software program Ulead Video Studio to determine the fastest swimming speed over a 10-cm interval. The control group, 16 individuals with intact tails, was measured for swimming speed to be compared to that of the tadpoles in the two experimental groups. We used repeated-

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30970435, 31270443); 浙江省自然科学基金 (LY13C030004); 丽水学院实验室开放基金项目 (2014-26-10); 丽水学院博士科研启动基金项目 (QD1301)

收稿日期: 2014-09-16; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhlin1015@126.com

measures ANOVA to analyze the swimming speed data, which indicated that tail loss affected the swimming speed of *R. zhenhaiensis* tadpoles, but only in some individuals with more than 30% tail loss. These results suggested that slight tail injury may not severely affect the swimming speed of *R. zhenhaiensis* tadpoles. Swimming speed positively correlated with tail length in individuals, both before and after tail-removal, and the swimming speed was significantly greater after tail loss. Therefore, we speculate that the swimming speeds of tadpoles with tail injuries may be partly compensated by increases in the frequency of tail and body twisting. Tail loss occurred more frequently in the distal portion of the tail tip in *R. zhenhaiensis* tadpoles collected from the field, and 47% of captured tadpoles had different levels of tail injury; moreover, we used the G-test to analyze different levels of tail injury in wild population of *R. zhenhaiensis* tadpoles, and found significant differences between our experimental groups with two different levels of tail injury. More than 94% of tadpoles have slight tail injuries, but not different among different developmental stages in the natural ponds. Thus, we conclude that *R. zhenhaiensis* tadpoles with tail injuries did not incur substantial locomotor costs in the wild.

Key Words: Anura; *Rana zhenhaiensis*; tadpole; tail injury; swimming speed

无尾两栖类蝌蚪在野外环境下当遭遇到各种水生捕食者(如:鱼类、水生昆虫等)的攻击时,其尾部通常会发生不同程度的损伤^[1-4]。尾损伤所带来的伤害往往比身体其他部位损伤所带来的伤害要相对较小,有利于个体的逃生,使个体不受到致命的伤害从而提高个体的存活率^[5-6]。无尾两栖类蝌蚪具有较长且显著的尾部形态特征可以起到引诱的作用^[2, 7-9],即吸引捕食者的注意力,分散捕食者对蝌蚪头部和躯干的重要部位的攻击,进而降低攻击致死的几率^[10],这种情况在具有较鲜艳尾部特征的蝌蚪中更为适用^[11];其次,蝌蚪尾部更容易被扯断,在尾部遭受攻击时的逃生概率远远大于头部或躯干遭受攻击时的逃生概率^[6]。蝌蚪的尾损伤事件在自然界中也是时常发生^[5, 12],尽管可降低被捕食时死亡的风险,但其也会蒙受因断尾而产生的一定代价,例如游泳能力的削弱、受损组织再生能耗的增加等^[4, 13-15]。

无尾两栖类蝌蚪游泳能力的研究显示其并不是持续耐久性的游泳者,在进行捕食或逃避敌害时通常采取提高瞬时加速度或增加快速转弯频次的方式来进行运动^[5, 14, 16-18];不论是何种方式的运动,其尾部都起到了至关重要的作用。尾部形态也会影响蝌蚪的游泳能力,例如较大的尾巴一度被证实能显著提高蝌蚪的游泳表现^[1, 6, 19-20],这些尾部的优点特征能降低蝌蚪的被捕食几率。但是,也有研究者认为蝌蚪缺乏被捕食时的防御反应机制^[1, 21],只有当尾部损伤达到一定程度时,才会影响其游泳能力,如灰树蛙(*Hyla chrysoscelis*)蝌蚪^[22]。

镇海林蛙(*Rana zhenhaiensis* Ye, Fei et Matsui, 1995)作为无尾目(Anura)蛙科(Ranidae)的中小型蛙类,为我国特有种,生活于近海滨的丘陵至海拔 1800 m 的山区,繁殖高峰期通常为 2—3 月份,其蝌蚪一般生活在较浅的静水水域内,多为底栖^[23]。前期实验室的研究工作发现断尾比例不低于全尾长的 50% 时会显著削弱镇海林蛙蝌蚪的游泳能力^[4]。本研究以镇海林蛙蝌蚪为模型动物,通过人为切除不同长度的尾部,检验尾损伤程度对蝌蚪游泳速度的影响来评价尾损伤的运动代价,并为探讨镇海林蛙蝌蚪尾损伤代价是否存在生态相关性,在抽样的野外种群中测定各蝌蚪发育期中不同程度的尾损伤频率,为该种野外种群的保护和人工养殖提供一定的参考。

1 材料与方法

1.1 蝌蚪的采集和尾损伤程度的鉴定

2013 年 4 月在浙江省丽水市郊(E118°41', N28°27')用塑料网兜在多个水塘内随机采集镇海林蛙蝌蚪。动物被带回两栖爬行动物实验室后,移入蝌蚪饲养塑料箱(长×宽×高=660 mm×400 mm×350 mm)内,箱子里盛放有曝气 24 h 的自来水(这些水来自 50 L 的储水池内),水深约 20 cm,水中放入水绵、水藻等水生植物以模拟蝌蚪的野外生境。

将捕获的蝌蚪逐个置于玻璃培养皿中,并在解剖镜下观察蝌蚪的发育期和尾部损伤情况。蝌蚪发育期的鉴定参考 Gosner^[24]的蝌蚪经典发育图谱。蝌蚪的整个尾部若无任何缺失的个体记作无损伤;尾部损伤程度小于尾全长 30%的个体记作轻微尾损伤;尾损伤大于尾全长 30%的个体则记作严重尾损伤^[22]。所观察的蝌蚪发育期位于 G26—G31 期,共计 485 尾,将观察完后的尾损伤个体放归原捕捉地,完整尾个体继续饲养在原塑料箱内。

1.2 蝌蚪的断尾处理和游泳速度测定

从所有剩余的完整尾蝌蚪中挑选出 90 尾大小均一没有尾损伤的并位于 G26—G29 期的镇海林蛙蝌蚪,单独饲养于 100 mm×50 mm×50 mm 盛有 200 mL 经 48 h 曝气水的塑料盒内,用 Mitutoyo 数显游标卡尺(精度 0.01 mm)测量每个个体的体长(body length, 吻端至肛门前端)和尾长(tail length, 肛门前端至尾尖端)。随后用数码摄像机(Panasonic NV-GS408)记录蝌蚪在 50 cm 的直形泳道上的游泳速度,水温控制在 20 °C。拍摄后的影像资料通过 Ulead Videostudio 8.0(Ulead Software Co., Canada)软件在计算机上读取,游泳速度以蝌蚪游过 10 cm 的最大速度表示。经过 6 h 后用手术刀片对其中 74 尾个体进行不同程度的断尾处理并测量断尾长度。以断下的尾长和原始尾长之比对断尾处理的蝌蚪进行分组,其中断尾比例小于 30%的为断尾组 1(Tail loss 1, TL1),平均断尾比例为 22 % (SD=0.06, N=30);断尾比例大于 30%的为断尾组 2(Tail loss 2, TL2),平均断尾比例约为 43% (SD=0.10, N=44);未进行断尾处理的为对照组(Control, C)。断尾之后的蝌蚪放回各自的饲养盒内进行 2 h 的伤口恢复,随后再对全部蝌蚪进行游泳速度的测定。实验结束后,实验蝌蚪继续饲养 2 d,若个体死亡则在后续分析过程中删除死亡个体的全部数据,之后全部放归原捕捉地。

1.3 数据统计

在作进一步统计分析前,用 Kolmogorov-Smirnov 和 Bartlett 方法分别检验数据的正态性和方差的同质性。用 G 检验分析野外镇海林蛙蝌蚪的尾损伤发生情况。用 2(轻微尾损伤 vs. 严重尾损伤)×6(G26—G31 期)联表和 G 检验分析尾损伤程度在蝌蚪发育期间的差异。用断尾处理为组间因子,断尾前后为组内因子的重复检验方差分析(repeated-measures ANOVA)分析各断尾处理间在断尾前后的尾长和游泳速度的差异。用线性回归(linear regression)分析断尾处理个体的尾长与游泳速度之间的关系。用尾长为协变量的协方差分析(ANCOVA)分析蝌蚪断尾前后游泳速度的差异。所获得的相关实验数据全部用 STATISTICA 统计软件包(verison 6.0)进行分析。所有统计值用平均值±标准误表示,多重比较均采用 Tukey 检验,显著性水平设为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果

所捕获的 485 尾镇海林蛙蝌蚪中,有 229 尾(47%)存在一定程度的尾损伤,野外蝌蚪的尾损伤频繁发生(tail injury vs. intact tail=47% vs. 53%; $G=1.50$, $df=1$, $P=0.220$)。G26—G31 期蝌蚪发生尾损伤的频率无显著差异($G=3.16$, $df=5$, $P=0.788$; 图 1A)。合并尾损伤的各期蝌蚪数据后发现,不同的蝌蚪尾损伤程度之间存在着显著的差异($G=201.27$, $df=1$, $P<0.0001$),轻微尾损伤个体约占尾损伤个体总数的 94%(216/229)(图 1B)。

所选取的 G26—G29 期蝌蚪的体长平均为(8.8 ± 0.1) mm,尾长平均为(16.9 ± 0.2) mm。各断尾处理间蝌蚪的尾长和游泳速度存在显著差异,测定时间间蝌蚪的尾长和游泳速度也存在显著差异,断尾处理和测定时间之间的交互作用也是蝌蚪尾长和游泳速度变异的主要来源(表 1)。在断尾之前,蝌蚪尾长和游速在三个处理组间均无显著差异(Both $P>0.05$);在断尾之后,尾长的变化呈现出 C 组明显大于 TL1 组,TL1 组明显大于 TL2 组,游泳速度则呈现出 C 组和 TL1 组明显大于 TL2 组(图 2)。蝌蚪游泳速度在断尾前和断尾后均与尾长呈正相关(both $P<0.0001$)。以尾长为协变量对断尾前后断尾后的游速进行协方差分析(ANCOVA),结果显示断尾前后的游速存在显著差异($F_{1, 145}=6.68$, $P<0.02$),在相同尾长下断尾后的蝌蚪游泳速度明显比断尾前的快 1.57 cm/s(图 3)。

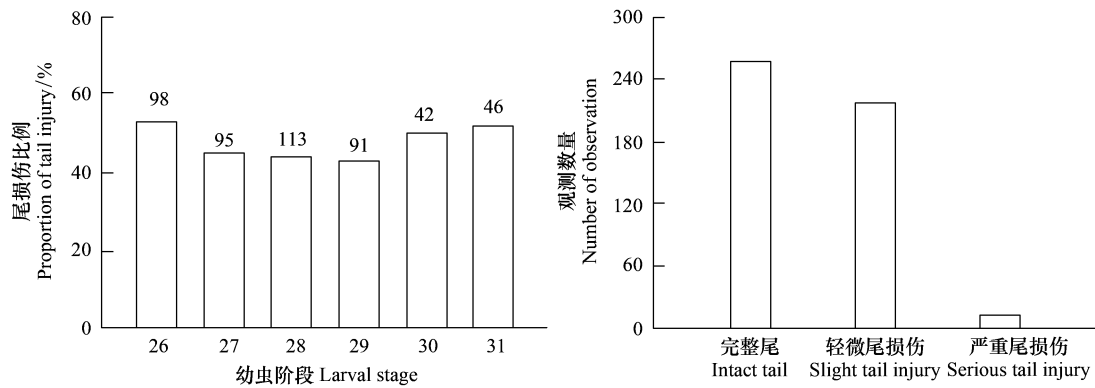


图1 野外镇海林蛙蝌蚪种群各发育期尾损伤情况(A)及不同尾损伤程度的频次分布(B). 图A中显示样本量

Fig. 1 Tail injury condition of different developmental stages

(A) and frequency distribution of different tail injured level in wild population of *R. zhenhaiensis* tadpoles. The samples were showed in Figure A.

表1 尾长和游泳速度的重复测量方差分析的结果

Table 1 Results of repeated-measures ANOVAs for tail length and swimming speed

效应 Effects	变量 Variables	
	尾长 Tail length	游泳速度 Swimming speed
对照组 vs. 实验组蝌蚪 Control versus experimental tadpoles	$F_{2, 87} = 25.98, P < 0.0001$ $C^a, TL1^b, TL2^c$	$F_{2, 87} = 12.68, P < 0.0001$ $C^a, TL1^a, TL2^b$
断尾前后 Before and after tail loss	$F_{1, 87} = 625.66, P < 0.0001$ BTL > ATL	$F_{1, 87} = 17.64, P < 0.0001$ BTL > ATL
交互作用 Interaction	$F_{2, 87} = 193.27, P < 0.0001$	$F_{2, 87} = 5.17, P < 0.01$

断尾前后为组内因子,对照组 vs. 实验组蝌蚪为组间因子. 用 Tukey 检验对具有差异的变量进行比较 ($a > b > c$). C: 完整尾蝌蚪; TL1: 0—30%断尾蝌蚪; TL2: 30—60%断尾蝌蚪. BTL: 断尾前, ATL: 断尾后.

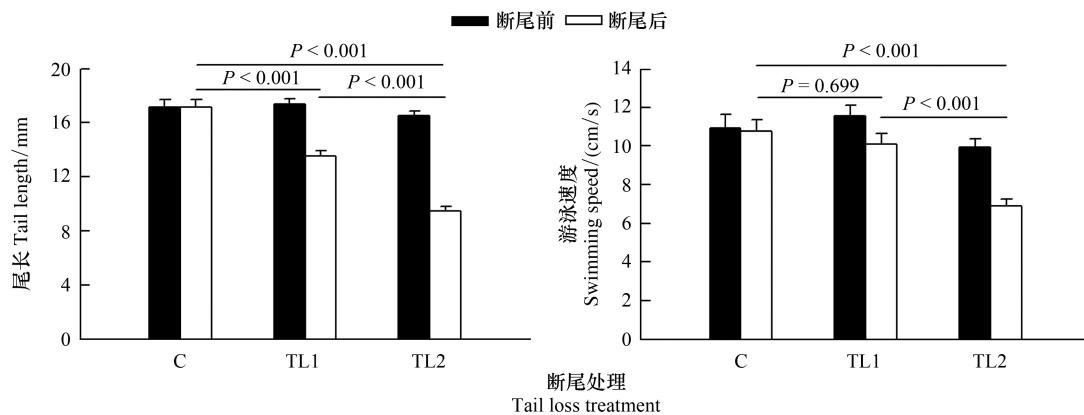


图2 不同断尾程度下镇海林蛙蝌蚪尾长和游泳速度的平均值 (+标准误)

Fig. 2 Mean values (+SE) for tail length and swimming speed of *R. zhenhaiensis* tadpoles in different levels of tail loss

用 Tukey 检验对断尾后的尾长和游泳速度进行比较. C: 对照组, TL1: 轻微尾损伤组; TL2: 严重尾损伤组.

3 讨论

研究期间所采集到的镇海林蛙蝌蚪发育期位于 G26–G31 期, 观察发现蝌蚪发生尾损伤的情况较为频繁 (47%; 图 1A), 表明镇海林蛙蝌蚪在野外会经常性遭受到水生捕食者攻击而发生一定程度的尾损伤。其中, 轻微尾损伤个体占尾损伤个体总数的 94% (图 1B), 表明在自然状态下镇海林蛙蝌蚪严重尾损伤个体出现的频率较低, 可能原因有 (1) 水生捕食者的攻击较弱, 无法造成蝌蚪的严重性尾损伤; (2) 严重尾损伤影响蝌蚪

的存活,蝌蚪或直接因损伤严重程度而直接死亡,或因无法抵御二次被捕食而间接死亡。Ding et al^[4]研究发现镇海林蛙蝌蚪在 50% 乃至 70% 尾损伤下均未发生个体死亡,故可排除严重尾损伤会造成镇海林蛙蝌蚪直接死亡这个可能因素。镇海林蛙蝌蚪生活在静水域内,除蝌蚪之外还生活了其他的水生生物,如蜻蜓幼虫、食蚊鱼等^[25]。前期研究显示在诸多捕食者中蜻蜓幼虫对蝌蚪的攻击性较强^[26]。例如,蜻蜓幼虫对发育后期大蟾蜍(*Bufo bufo*)蝌蚪进行捕食性攻击,不仅造成尾部的损伤,甚至会导致蝌蚪变态后后肢的残缺^[26]。此外,亦有研究发现在具有蜻蜓幼虫的生境中,75% 断尾蝌蚪的死亡率比完整尾个体的要高近 2 倍^[27]。故我们推测野外镇海林蛙蝌蚪发生频繁轻微尾损伤的原因更多是因严重尾损伤个体无法抵御二次被捕食而间接死亡造成的。但该观点是否与野外真实现象相符合,尚待进一步研究。由于研究期间所采集到的处于 G30—G31 期的蝌蚪数量有限($N = 45$),故本研究中采用发育期位于 G26—G29 期的蝌蚪为实验对象。

蝌蚪尾部的脆弱性使其在被捕食时容易被撕裂,故可帮助蝌蚪逃避捕食者并得以生存^[12]。无尾两栖类蝌蚪中由捕食者所引起的尾损伤如同蜥蜴等脊椎动物尾自切的反捕食策略,通过丢弃身体的非重要部位助其逃脱捕食者以获得生存^[15]。蝌蚪虽然通过尾损伤可直接产生生存利益,但尾损伤后的潜在代价却是巨大的,特别是产生一定的运动代价^[1, 4]。本研究发现镇海林蛙蝌蚪在经历不同程度的人为断尾后,剩余尾长呈递减趋势,但游泳速度的变化却并不一致(图 2)。TL2 组的蝌蚪游泳速度(6.9 cm/s)明显低于 TL1 组和 C 组的,而 TL1 组(10.1 cm/s)与 C 组(10.8 cm/s)的蝌蚪游泳速度却无显著差异(图 2)。早期研究显示 50% 断尾下蝌蚪游泳速度为 8.3 cm/s,该结果比本研究中的 TL2 组(30%—67% 断尾比例)要大 2.5 cm/s。尽管本研究中所采用的蝌蚪个体的平均体长和尾长与 Ding et al 中的相近,但蝌蚪发育期却并不处于同一时期^[4]。蝌蚪处于 G31—G34 期时,其后肢的生长和分化程度要明显高于 G26—G29 期^[24],而且蝌蚪游泳速度也会在早期阶段随着发育期的增长(≤ 41 期)而呈现一定的增长趋势^[28]。故我们认为在相同的断尾程度下处于相对靠后的发育期的蝌蚪仍具有较快的游泳速度,这可能与蝌蚪形态分化密切相关。发育前中期的蝌蚪尽管发生了严重的尾损伤,但其游泳速度可通过形态上的特点(如后肢的分化^[28])或其他行为方式^[29, 12](如躯体和尾巴的扭动频次^[12, 29])进行一定的补偿。其次,本研究也表明轻微尾损伤并不影响镇海林蛙蝌蚪的游泳速度,这与灰树蛙蝌蚪的研究结果相似^[22]。此外, G29—G31 期的灰树蛙蝌蚪在 50% 断尾下游泳速度的下降率(35%)也与 TL2 组镇海林蛙蝌蚪的游泳速度下降率(36%)相近,而且 TL2 组蝌蚪的断尾比例平均值为 43% (范围 31%—67%),由此我们推测相似的断尾比例对无尾两栖类蝌蚪所产生的运动代价效应具有相似性。

无尾两栖类蝌蚪游泳能力与其尾部形态特征密切相关,如较长较宽的尾部可显著提高蝌蚪的游泳速度^[14, 17-18, 20]。本研究发现镇海林蛙蝌蚪的游泳速度与尾长呈正相关(图 3),该结果符合前人的研究结论,这也表明尾长是镇海林蛙蝌蚪游泳速度的关键性因素之一。尽管尾损伤会给镇海林蛙蝌蚪带来一定的运动代价,但我们以尾长为协变量对断尾前后镇海林蛙蝌蚪的游泳速度进行协方差分析后,显示当尾损伤个体与完整尾个体具有相同的尾长时,尾损伤个体的相对游泳速度却要明显快于完整尾个体(图 3)。尽管尾损伤蝌蚪的绝对游泳速度低于完整尾蝌蚪;但在相对游泳速度上,镇海林蛙蝌蚪可能通过增加尾和身体的摆动频次等

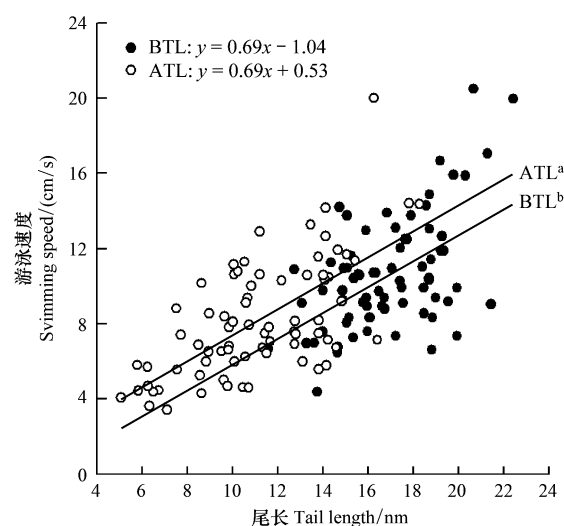


图 3 游泳速度和尾长的关系。回归线用共同斜率(0.69)对断尾前后数据进行矫正以便于数据比较。

Fig. 3 The relationship between swimming speed and tail length. Regression lines were adjusted for the data before and after tail loss with a common slope (0.69) to facilitate comparisons.

上标不同的处理组具有显著查差异(Tukey 检验, $\alpha = 0.05$, a > b). BTL:断尾前, ATL:断尾后。

方式在断尾后来进行一定的补偿。因此,我们推测即时的尾损伤对于镇海林蛙蝌蚪而言可能是刺激其努力游泳的因素之一。

综上所述,本文基本得出以下 3 个基本结论:(1)野外镇海林蛙蝌蚪种群中轻微尾损伤个体比例高于严重尾损伤个体比例;(2)轻微尾损伤(< 30%断尾)并不影响镇海林蛙蝌蚪的游泳速度;(3)去除尾长效应,断尾后镇海林蛙蝌蚪的即时游泳速度明显高于断尾前。据此推测,镇海林蛙蝌蚪在自然环境下的尾损伤并不会产生严重运动代价,这为镇海林蛙蝌蚪种群的野外保护和人工养殖提供了一定的基础数据。

参考文献(References):

- [1] Van Buskirk J, McCollum S A. Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation. *Journal of Experimental Biology*, 2000, 13(2): 336-347.
- [2] Van Buskirk J, Anderwald P, Lupold S, Reinhardt L, Schuler H. The lure effect, tadpole tail shape and the target of dragonfly strikes. *Journal of Herpetology*, 2003, 37(2): 420-424.
- [3] Wilson R S, Kraft P G, van Damme R. Predator-specific changes in the morphology and swimming performance of larval *Rana lessonae*. *Functional Ecology*, 2005, 19(2): 238-244.
- [4] Ding G H, Lin Z H, Zhao L H. Locomotion and survival cost of tail loss in two sympatric larval anurans, *Bufo gargarizans* (Anura: Bufonidae) and *Rana zhenhaiensis* (Anura: Ranidae), after partial tail loss. *Zoologia (Curitiba)*, 2014, 31(4): 316-322.
- [5] Wilbur H M, Semlitsch R D. Ecological consequences of tail injury in *Rana* tadpoles. *Copeia*, 1990, 1990(1): 18-24.
- [6] Doherty P A, Wassersug R J, Lee J M. Mechanical properties of the tadpole tail fin. *The Journal of Experimental Biology*, 1998, 201(19): 2691-2699.
- [7] Blair J, Wassersug R J. Variation in the pattern of predator-induced damage to tadpole tails. *Copeia*, 2000, 2000(2): 390-401.
- [8] Miner B G, Sultan S E, Morgan S G, Padilla D K, Relyea R A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20(12): 685-692.
- [9] Laurila A, Lindgren B, Laugen A T. Antipredator defenses along a latitudinal gradient in *Rana temporaria*. *Ecology*, 2008, 89(5): 1399-1413.
- [10] Kishida O, Trussell G C, Mougi A, Nishimura K. Evolutionary ecology of inducible morphological plasticity in predator-prey interaction: toward the practical links with population ecology. *Population Ecology*, 2010, 52(1): 37-46.
- [11] Van Buskirk J, Aschwanden J, Buckelmuller I, Reolon S, Rüttiman S. Bold tail coloration protects tadpoles from dragonfly strikes. *Copeia*, 2004, 2004(3): 599-602.
- [12] Nunes A L, Cruz M J, Tejedo M, Laurila A, Rebelo R. Nonlethal injury caused by an invasive alien predator and its consequences for an anuran tadpole. *Basic and Applied Ecology*, 2010, 11(7): 645-654.
- [13] Wassersug R J, Sperry D G. The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology*, 1977, 58(4): 830-839.
- [14] Van Buskirk J, McCollum S A. Influence of tail shape on tadpole swimming performance. *The Journal of Experimental Biology*, 2000, 203(Pt14): 2149-2158.
- [15] Maginnis T L. The costs of autotomy and regeneration in animals: a review and framework for future research. *Behavioral Ecology*, 2006, 17(5): 857-872.
- [16] Hoffk V S, Wassersug R J. Tadpole locomotion: axial movement and tail functions in a largely vertebraeless vertebrate. *American Zoologist*, 2000, 40(1): 62-76.
- [17] Teplitsky C, Plenat S, Léna J P, Mermet N, Malet E, Joly P. Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. *Journal of Experimental Biology*, 2005, 18(1): 180-190.
- [18] Arendt J. Morphological correlates of sprint swimming speed in five species of spadefoot toad tadpoles: comparison of morphometric methods. *Journal of Morphology*, 2010, 271(9): 1044-1052.
- [19] Van Buskirk J, McCollum S A, Werner E E. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution*, 1997, 51(6): 1983-1992.
- [20] Lardner B. Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. *Oikos*, 2000, 88(1): 169-180.
- [21] Luquet E, Léna J P, David P, Joly P, Lengagne T, Perrin N, Plénet S. Consequences of genetic erosion on fitness and phenotypic plasticity in European tree frog populations (*Hyla arborea*). *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 24(1): 99-110.
- [22] Figiel C R Jr, Semlitsch R D. Effects of nonlethal injury and habitat complexity on predation in tadpole populations. *Canadian Journal of Zoology*,

1991, 69(4): 830-834.

- [23] 费梁. *Rana Linnaeus* // 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 黄永昭, 编. 中国动物志 两栖纲 第三卷 (无尾目 蛙科). 北京: 科学出版社, 2009: 995-1000.
- [24] Gosner K L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 1960, 16(3): 183-190.
- [25] 赵丽华. 浙江丽水中华大蟾蜍和镇海林蛙繁殖地选择及蝌蚪生活史特征的比较研究[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2012.
- [26] Ballengée B, Sessions S K. Explanation for missing limbs in deformed amphibians. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 2009, 312B(7): 770-779.
- [27] Semlitsch R D, Harris R N, Wilbur H M. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: maintenance of population variation and alternative life history pathways. *Evolution*, 1990, 44(6): 1604-1613.
- [28] Huey R B. Sprint velocity of tadpoles (*Bufo boreas*) through metamorphosis. *Copeia*, 1980, 1980(3): 537-540.
- [29] Azizi E, Landberg T, Wassersug R J. Vertebral function during tadpole locomotion. *Zoology*, 2007, 110(4): 290-297.