

DOI: 10.5846/stxb201811202512

许丹, 吴小清, 赵春霖, 朱文博, 赵天, 苏胜齐. 用功能生态学方法揭示峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蟾蝌蚪共存的原因. 生态学报, 2020, 40(1): 43-50.

Xu D, Wu X Q, Zhao C L, Zhu W B, Zhao T, Su S Q. Functional approach reveals niche differentiation between two coexisting tadpoles: *Leptobranchium boringii* and *Quasipaa boulengeri*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 43-50.

用功能生态学方法揭示峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蟾蝌蚪共存的原因

许 丹^{1,2}, 吴小清^{2,4}, 赵春霖^{2,5}, 朱文博^{2,3}, 赵 天², 苏胜齐^{1,*}

1 西南大学动物科技学院, 重庆 400715

2 中国科学院山地生态恢复与资源利用重点实验室 & 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 成都师范学院化学与生命科学学院, 成都 611130

5 西华师范大学生命科学学院, 南充 637000

摘要: 采用功能生态学的研究方法, 选取了 3 个指标(功能丰富度、功能定位和功能生态位的重叠程度)对峨眉山清音阁黑龙江中峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蝌蚪共存的原因进行了解析。结果表明, 峨眉髭蟾蝌蚪功能丰富度的实测值远远小于棘腹蛙蝌蚪。采用自助法随机抽样 15 和 51 个个体时, 峨眉髭蟾蝌蚪的功能丰富度值显著小于棘腹蛙蝌蚪。同时, 非参数多元方差分析的结果显示二者的功能定位存在显著差异。此外, 二者功能生态位重叠程度的实测值与采用自助法计算所得值均极低。以上结果表明二者的功能生态位存在明显分化, 表现为峨眉髭蟾蝌蚪个体较大, 开口较小, 眼间距较大, 尾部发达且多采用背腹弯曲的游泳模式; 而棘腹蛙蝌蚪开口较大, 眼睛间距较小, 尾部较为短小且多采用脊椎弯曲的游泳模式。鉴于功能性状可以反映生物体对生长环境的响应, 推测两种蝌蚪主要栖息地的微生境也存在分化。

关键词: 蝌蚪; 功能丰富度; 功能定位; 功能重叠; 生态位分化

Functional approach reveals niche differentiation between two coexisting tadpoles: *Leptobranchium boringii* and *Quasipaa boulengeri*

XU Dan^{1,2}, WU Xiaoqing^{2,4}, ZHAO Chunlin^{2,5}, ZHU Wenbo^{2,3}, ZHAO Tian², SU Shengqi^{1,*}

1 College of Animal Science and Technology, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 College of Chemistry and Life Science, Chengdu Normal University, Chengdu 611130, China

5 College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637000, China

Abstract: Understanding resource partitioning between species is crucial to describe the coexistence mechanisms between them, and to reveal the ecological functions they serve in ecosystems. Among existing approaches, functional morphology is widely used in aquatic animals, such as phytoplanktons, invertebrates, and fish, by explaining their foraging and swimming characteristics in water bodies. However, little attention has been paid to tadpoles, which may have important functional roles in freshwater ecosystems. Therefore, a functional approach was used, and three indices (i.e., functional richness,

基金项目: 国家自然科学基金项目(31700353); 中科院西部之光项目(2016XBZG_XBQNXZ_B_007); 环境保护部项目(生物多样性示范监测)

收稿日期: 2018-11-20; **网络出版日期:** 2019-10-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sushengqi@swu.edu.cn

functional identity, and functional overlap) were calculated in the present study to reveal the coexistence mechanism between *Leptobrachium boringii* and *Quasipaa boulengeri* tadpoles in Heilongjiang Stream of Qingyinge, Emei Mountain. Our results indicated that the observed functional richness of *L. boringii* tadpoles (12.59%) was lower than that of *Q. boulengeri* tadpoles (46.67%). Upon randomly selecting 15 and 51 individuals from the two tadpole populations (*L. boringii* and *Q. boulengeri*, respectively), the functional richness of *L. boringii* was observed to be significantly lower than that of *Q. boulengeri*. Moreover, functional identity was significantly different between the two tadpole species based on PERMANOVA analyses ($P < 0.001$). In addition, functional overlap between the two tadpole species was extremely low in both observed (1.47%) and bootstrap values (mean = 0.06% $\pm$ 0.19% SD when 15 individuals were randomly selected; and mean = 0.99% $\pm$ 0.55% SD when 51 individuals were randomly selected). All of these results suggested the existence of niche differentiation between the two tadpole species. Specifically, *L. boringii* tadpoles displayed larger bodies, smaller mouths, larger interocular distance, stronger tails, and their swimming types were some dorso-ventral flexion, with little lateral flexion. In contrast, *Q. boulengeri* tadpoles can have larger mouths, smaller interocular distances, smaller tails, and swimming behaviour were altered due to greater magnitudes of vertebral curvature. Since functional traits can be correlated with micro-environmental factors, habitat differentiation could also be expected between the two tadpole species.

Key Words: tadpoles; functional richness; functional identity; functional overlap; niche differentiation

物种竞争理论指出,共生物种的资源分配影响群落结构。因此,探讨物种与物种之间资源分配的程度(即物种间的生态位关系)是研究群落结构和物种共存的重要组成部分^[1]。Hutchinson 认为物种基本的生态位应当是一个多维超体积,而每一个维度都反映了物种对环境和资源的需求^[2]。因此,这些维度代表了物种所在环境中的生物和非生物变量。每一个物种在空间、时间和/或资源利用尺度上都占据着自己独立的生态位,而这种生态位的分化被认为是物种在群落中共存的主要机制^[3-5]。尽管 Hutchinson 提出的生态位概念被广泛用于探讨物种在时空尺度的重叠以及资源的竞争,但却无法了解物种对生态过程的影响^[6]。近二十年来,随着功能生态学的兴起,生态位的发展也被延伸至这一领域并提出功能生态位(functional niche)的概念^[6]。这种基于物种功能性状(即那些能够影响生物体机能进而影响生态系统功能的性状^[7])的生态学研究方法被认为能够用来解析物种在生态系统中的重要功能性作用^[8-9]。

同 Hutchinson 的生态位概念类似,功能生态位也是一个多维超体积,只是构成其的轴是多个功能性状。动物功能生态学研究主要采用物种的生态形态学性状作为其功能性状(如鸟类^[10]、鱼类^[11]、蝌蚪^[12]等等)。一方面因为这些性状能够在大量个体中较为容易的获取^[13],另一方面更重要的是因为这些性状与反映物种营养生态位的稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)存在显著的相关关系^[11],能够在某种程度上反映物种对资源的真实利用。因此,功能生态位是研究物种共存的潜在、有效和较准确的方法,已经被广泛应用于现有的研究。例如,Aneesh Kumar 等采用这种方法揭示了资源利用的分化是阿拉伯海东南部深海鱼类群落物种共存的原因^[14]。又如,Woodward 和 Hildrew 阐明了资源利用的分化和种内的捕食是英国布罗德斯通溪流中底栖无脊椎动物物种内不同发育阶段个体共存的原因^[15]。但已有的研究大都关注植物、浮游生物、无脊椎动物、鱼类和鸟类等,极少有研究采用功能生态位解析两栖动物,特别是其幼体蝌蚪共存的原因。

蝌蚪在水生生态系统中具有重要的角色和功能,特别在缺乏更高营养级生物(如捕食性鱼类等)的水生生态系统中表现得尤为明显^[16]。例如滤食性的蝌蚪(filtering tadpoles)可以改变藻类的丰度和物种组成,进而影响叶绿素 *a* 和初级生产力^[17],改善水体的浊度和富营养化程度等^[18-19]。而刮食性的蝌蚪(grazing tadpoles)可以通过在水体底部活动和摄食附生藻类来影响其他初级消费者^[20],进而改变淡水生态系统的结构和功能等。因此,揭示蝌蚪物种间共存的机制不仅能够帮助我们了解物种、环境和生态系统之间的关系,还能为两栖动物多样性和生态系统的保护提供基础数据和支撑。

在本研究中,我们以两种在森林溪流生境中共存的无尾两栖类蝌蚪(即峨眉髭蟾 *Leptobrachium boringii* 蝌

蚪和棘腹蛙 *Quasipaa boulengeri* 蝌蚪)为研究对象,通过计算两个物种在功能生态位中的分离程度(即功能丰富度 functional richness 和功能定位 functional identity),以及二者之间功能生态位的重叠程度(functional overlap)来揭示它们共存的主要原因。

1 材料与方法

1.1 模式动物和标本

峨眉髭蟾 (*Leptobrachium boringii*) 属于无尾目角蟾科髭蟾属,主要分布在四川峨眉和洪雅;棘腹蛙 (*Quasipaa boulengeri*) 属于无尾目叉舌蛙科棘胸蛙属,广泛分布在四川、重庆、湖南、湖北等多个省份^[21]。这两个物种的 IUCN 等级均为濒危(EN)^[22],在《中国生物多样性红色名录 2015 版》和《中国两栖动物受威胁现状评估》中均被列为易危种(VU)^[23],急需开展相关保护工作。前期在四川峨眉山的野外调查发现,这两个物种的蝌蚪主要大量共存于清音阁附近的黑龙江(103.3970°E, 29.5781°N;海拔 680m)中。为了不破坏野生资源,我们选择采用中国科学院成都生物研究所两栖爬行动物标本馆保存的峨眉山黑龙江共计 51 号峨眉髭蟾蝌蚪和 69 号棘腹蛙蝌蚪福尔马林浸制标本进行研究。这两批标本均在 1963 年 3 月用手抄网随机采集,能较为准确的代表在黑龙江共存的棘腹蛙蝌蚪种群和峨眉髭蟾蝌蚪种群。福尔马林浸制标本被广泛用于形态学^[24]、系统学^[25]、保护生物学^[26]和生态学^[12]研究,在全球生物多样性极速下降的背景下扮演着越来越重要的角色和作用。

1.2 数据获取

在实验室中结合游标卡尺和带有图像分析系统(Mc50-N)的体式解剖镜(JSZ8T,江南永新,中国)测量每一号蝌蚪标本的 10 个外部形态学性状并精确到 0.01mm。这些形态学性状包括全长、体长、体高、体宽、尾长、尾肌宽、尾高、口宽、眼间距、吻到出水孔距离(图 1)。同时采用电子天平测量每一号蝌蚪标本的体重并精确到 0.01g。测量工作由同一人完成以保证性状测量的一致性。

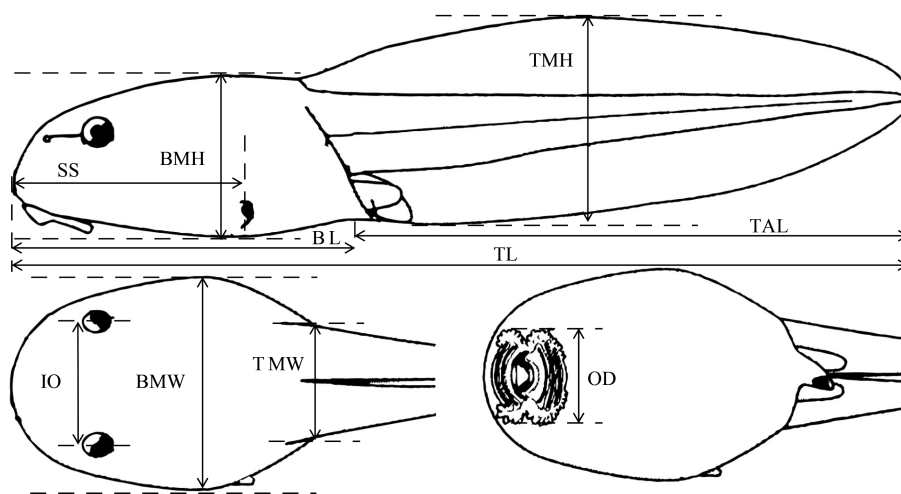


图 1 蝌蚪 10 个外部形态学性状测量图^[27]

Fig.1 The measurement of 10 external morphological traits of tadpoles^[27]

TL, 全长 Total length; BL, 体长 Body length; BMH, 体高 Body maximum height; BMW, 体宽 Body maximum width; TAL, 尾长 Tail length; TMW, 尾肌宽 Tail muscle width; TMH, 尾高 Tail muscle height; OD, 口宽 Oral disk width; IO, 眼间距 Interocular distance; SS, 吻到出水孔距离 Distance from tip of snout to opening of spiracle

对动物体来说,功能性状通常是通过生态形态学性状的测量和计算来获取的。这些性状尽管不是动物在生态系统中真实的功能表现,但仍然被广泛认为能用来评估动物在生态系统中的重要功能(如鱼类的运动和捕食^[28];鸟类的觅食和运动^[10]等等)。事实上,蝌蚪在淡水生态系统的重要功能跟鱼类相似,主要通过运动

和捕食来表现^[29]。因此,基于功能性状需要相对容易地在大批量样本中获取的准则^[13],并结合已有研究(表 1),我们用前期测量的形态学性状计算得出 10 个蝌蚪的功能性状,这些功能性状均为无单位的比值,因而排除了个体大小对形态学变动的干扰^[28,30]。具体来说,其中的 3 个功能性状与蝌蚪的摄食相关,包括了口器形状、口器位置和眼睛位置;另有 6 个功能性状与蝌蚪的运动相关,包括了尾部形状、尾部位置、尾部控制方式、身体形状、躯干弯曲形状和出水孔位置;而体重的对数值同时与摄食和运动相关(表 1)。每一个功能性状都具有其特有的生态学意义。例如,口器形状值越低,表明个体能捕获的食物越小,而该值越高则表明个体的口器大而圆,能捕获的食物也相应较大^[31]。又如,躯干弯曲形状揭示了蝌蚪的游泳方式和运动耐力,其值越低表明个体主要采用背腹弯曲的游泳方式,越高则表明个体主要采用大幅度脊柱弯曲的游泳方式^[32]。

表 1 与蝌蚪捕食和运动功能相关的 10 个功能性状

Table 1 List of the 10 functional traits associated with food acquisition and locomotion

功能性状 Functional traits	计算 Measure	生态学意义 Ecological meaning	参考文献 References
体重 Mass (F/L)	$\log(M+1)$	体积,肌肉重量	[33]
开口位置 Oral disk shape (F)	OD/BMW	水中捕食的位置	[16,31,34-35]
口器形状 Oral disk position (F)	OD/BL	主要食物及获取	[16,31,35]
眼睛位置 Eye position (F)	IO/BMW	发现食物的能力	[36]
尾部形状 Tail shape (L)	TMW/BW	流体力学和耐力	[37-39]
尾部位置 Tail position (L)	TAL/BL	耐力,加速度和/或机动性	[16,31,40]
尾部控制方式 Tail throttling (L)	TMH/BMH	推进和/或机动性	[16,31,40]
身体形状 Body section shape (L)	BMW/BMH	水体中的位置和流体力学	[34-35,40]
躯干弯曲形状 Trunk bending shape (L)	BL/TL	游泳方式和耐力	[32,35,41]
出水孔位置 Spiracle position (L)	SS/BL	游泳和流体力学	[31-32,34-35]

括号内的字母表示性状的主要功能(F:捕食;L:运动);TL,全长 Total length;BL,体长 Body length;BMH,体高 Body maximum height;BMW,体宽 Body maximum width;TAL,尾长 Tail length;TMW,尾肌宽 Tail muscle width;TMH,尾高 Tail muscle height;OD,口宽 Oral disk width;IO,眼间距 Interocular distance;SS,吻到出水孔距离 Distance from tip of snout to opening of spiracle

1.3 数据统计分析

为了赋予每个功能性状有相同的权重,在进行统计分析之前先将上述提及的 10 个功能性状进行离差标准化(均值为 0,方差为 1)^[42]。然后基于已标准化的每个个体的功能性状,采用主成分分析方法(PCA)构建多维功能生态位,并选择特征值大于 1 的主成分作为主轴。采用公式(1)分别计算两个物种的功能定位(FIde,即功能性状的丰度加权平均值)^[43]。

$$FIde = \sum_{i=1}^n P_i \times t_i \quad (1)$$

式中, P_i 表示物种 i 在群落中的相对丰度。 n 表示物种数, t_i 表示物种 i 的功能性状值。然后采用非参数的多元方差分析(permutational multivariate analysis, PERMANOVA)检验两个物种的功能定位是否存在显著性差异。接下来采用快速凸包算法(quickhull algorithm)计算了两个物种的功能丰富度的实际值(功能生态位大小,即两个物种所有个体在功能生态位中分别形成的凸多边形的体积)和二者之间功能生态位重叠程度的实际值^[44]。功能生态位重叠程度(FOve)的计算基于 Villéger 提供的方法^[45],采用公式(2)计算两个蝌蚪种群共享的功能丰富度的百分比:

$$FOve = FRic(leb \cap qub) / (FRic(leb) + FRic(qub) - FRic(leb \cap qub)) \quad (2)$$

式中,FRic(leb)是峨眉髭蟾蝌蚪种群所占据的凸多边形体积,FRic(qub)是棘腹蛙蝌蚪种群所占据的凸多边形体积,而 FRic(leb $\cap$ qub)是二者占据的凸多边形体积的交集。功能生态位重叠程度越接近 0 表明两个物种的功能相似性越低,越接近 1 则表明二者的功能相似性越高。

由于功能丰富度和功能生态位重叠程度通常会受到个体数的影响,因此采用自助法(bootstrap)从初始样本中重复 10000 次随机替换抽样,每次从峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蝌蚪中分别抽样 15 个个体(功能生态学研究

中通常在每个物种中测量 15 个个体来反映该物种的平均功能性状值^[28,46])和 51 个个体(峨眉髭蟾蝌蚪总数)并重新分别计算二者的功能丰富度和功能生态位重叠程度的随机抽样值,以及产生的平均值和 95% 置信区间,并比较两个物种功能丰富度的显著性差异。所有的计算和统计分析均在 R 软件中进行。

2 结果

共测量峨眉髭蟾蝌蚪 51 只,处于 Gosner 25—43 期之间,其全长的平均值为(60.27 ± 24.11) mm (SD)。而棘腹蛙蝌蚪标本共有 69 只,处于 Gosner 24—37 期之间,其全长的平均值为(38.03 ± 13.77) mm (SD)。PCA 分析中前 4 个主成分的特征值大于 1,解释了 80.04% 的总变异量(表 2),被选为构成多维功能生态位的 4 个主轴。其中,PC1 主要与解析蝌蚪运动的功能性状相关。随着 PC1 值的增加,蝌蚪个体表现为更重,多采取背腹弯曲运动的方式,因而游泳时的推进能力和灵活性较强,但耐力较差。PC2 主要与解析蝌蚪摄食的功能性状相关。因此,PC2 值越大,表明蝌蚪个体更轻,其口器大而圆,可选择捕食食物的范围较大。

表 2 前 4 个主成分与 10 个功能性状的 Pearson 相关系数分析

Table 2 Pearson correlation coefficients between the first four principal components analysis axes and the ten functional traits

功能性状 Functional traits	PC1 (32.27%)	PC2 (21.55%)	PC3 (16.03%)	PC4 (10.20%)
体重 Mass (F/L)	0.71 *	-0.39 *	0.18 *	0.30 *
开口位置 Oral disk shape (F)	0.23 *	0.79 *	0.47 *	-0.26 *
口器形状 Oral disk position (F)	0.12	0.89 *	0.21 *	-0.11
眼睛位置 Eye position (F)	0.76 *	-0.05	0.44 *	-0.03
尾部形状 Tail shape (L)	0.80 *	-0.29 *	0.29 *	0.09
尾部位置 Tail position (L)	0.65 *	0.23 *	-0.71 *	-0.11
尾部控制方式 Tail throttling (L)	-0.02	0.53 *	0.00	0.50 *
身体形状 Body section shape (L)	-0.52 *	0.27 *	-0.15	0.59 *
躯干弯曲形状 Trunk bending shape (L)	-0.64 *	-0.25 *	0.71 *	0.11
出水孔位置 Spiracle position (L)	0.58 *	0.16	0.02	0.47 *

* 数值表明二者存在显著的相关关系($P < 0.001$)

两个蝌蚪种群在四维功能生态位中的功能定位存在显著性差异(PERMANOVA, $P < 0.001$, 图 2)。峨眉髭蟾蝌蚪主要分布于 PC1 的正值和 PC2 的负值区域,而棘腹蛙蝌蚪主要分布于 PC1 的负值和 PC2 的正值区

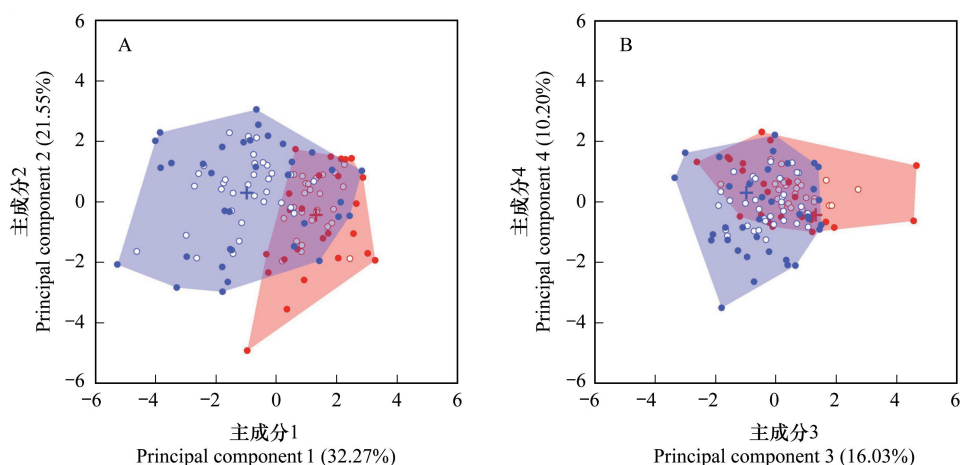


图 2 峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蝌蚪在功能生态位中的分布情况(红色圆点:峨眉髭蟾蝌蚪个体;蓝色圆点:棘腹蛙蝌蚪个体)

Fig.2 The distribution of *Leptobranchium boringii* and *Quasipaa boulengeri* tadpoles in the four dimensional functional niche (red and blue circles represent *Leptobranchium boringii* and *Quasipaa boulengeri* tadpoles, respectively)

(A) 构成四维功能生态位的 PC1 和 PC2 轴;(B) 构成四维功能生态位的 PC3 和 PC4 轴;彩色多边形代表峨眉髭蟾蝌蚪(红)和棘腹蛙蝌蚪(蓝)的功能丰富度(多边形面积);实心圆点代表两个物种分别在四维功能生态中形成的多边形的顶点

域。峨眉髭蟾蝌蚪种群功能丰富度的实测值为 12.59% ($n=51$), 而棘腹蛙蝌蚪种群功能丰富度的实测值为 46.67% ($n=69$) (表 3)。采用自助法计算所得的结果表明, 当从两个蝌蚪种群中分别随机抽样 15 个个体时, 峨眉髭蟾蝌蚪种群功能丰富度的平均值为 $2.08\% \pm 1.24\%$ (SD), 而棘腹蛙蝌蚪种群功能丰富度的平均值为 $7.40\% \pm 2.93\%$ (表 3)。比较二者的 95% 置信区间, 棘腹蛙蝌蚪种群功能丰富度的平均值显著高于峨眉髭蟾蝌蚪种群功能丰富度的平均值。当从两个蝌蚪种群中分别随机抽样 51 个个体时, 棘腹蛙蝌蚪种群功能丰富度的平均值为 $36.32\% \pm 3.90\%$ (表 3)。二者的 95% 置信区间表明棘腹蛙蝌蚪种群功能丰富度的平均值仍旧显著高于峨眉髭蟾蝌蚪种群功能丰富度的平均值。两个蝌蚪种群功能生态位重叠程度的实测值为 1.47%。当采用自助法从两个种群中分别随机抽样 15 个个体时, 二者功能生态位重叠程度的平均值为 $0.06\% \pm 0.19\%$ 。当从两个种群中分别随机抽样 51 个个体时, 二者功能生态位重叠程度的平均值为 $0.99\% \pm 0.55\%$ 。

表 3 峨眉髭蟾蝌蚪种群和棘腹蛙蝌蚪种群的个体数, 功能丰富度的实测值、自助法随机抽样值 (个体数为 15 和个体数为 51) 的 95% 置信区间
Table 3 Number of individuals in *Leptobranchium boringii* and *Quasipaa boulengeri* tadpole populations, observed and bootstrap functional richness values when considering 15 or 51 individuals (95% confidence interval)

种群 Population	功能丰富度 Functional richness			
	个体数 Individuals	实测值 Observed value	Bootstrapped _{n=15}	Bootstrapped _{n=51}
峨眉髭蟾蝌蚪 <i>L. boringii</i> tadpoles	51	12.59%	0.57%—2.72%	—
棘腹蛙蝌蚪 <i>Q. boulengeri</i> tadpoles	69	46.67%	5.35%—14.09%	28.00%—43.12%

3 讨论

本研究通过功能生态学的研究方法, 采用 3 个指标 (即功能丰富度、功能定位和功能生态位重叠程度) 来揭示峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蝌蚪共存的机制。结果表明, 峨眉髭蟾蝌蚪的功能丰富度显著低于棘腹蛙蝌蚪的功能丰富度, 二者的功能定位存在显著差异, 且二者功能生态位重叠程度极低。以上所有结果表明这两种蝌蚪的功能生态位存在显著分化。本课题组之前的研究表明功能性状和稳定同位素 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$) 之间存在显著的相关关系^[11], 而稳定同位素被广泛用于研究消费者和食物资源之间的关系^[47]。另一方面, 食物资源的分化被认为主要与物种捕食食物的大小和运动能力相关^[48]。因而本研究中峨眉髭蟾蝌蚪和棘腹蛙蝌蚪功能生态位的显著分化在某种程度上反映了二者利用的主要食物资源存在明显分化, 是促使二者共存的主要机制。类似的研究结果在两种大量共存的海洋鱼类 (*Psenopsis cyanea* 和 *Bembrops caudimacula*) 中也被发现, 支持了功能生态位重叠程度和群落中共存物种的丰度存在负相关关系的观点^[49]。即共存物种的丰度越高时, 功能生态位重叠程度越低, 功能生态位的分化程度越高。

本研究的结果还表明, 棘腹蛙蝌蚪和峨眉髭蟾蝌蚪功能生态位的分化主要是二者摄食和运动能力的分化。具体来说, 棘腹蛙蝌蚪主要分布于 PC1 的负值和 PC2 的正值区域。在该区域分布的蝌蚪表现为开口较大, 眼睛间距较小, 水面取食, 因此更多的利用浮游生物和较大的水生昆虫。同时, 这些蝌蚪的身体较为扁平, 尾部较为短小, 多采用脊椎弯曲的游泳模式, 游动速度快但耐力较差, 对生态系统自上而下的影响相对较小。而峨眉髭蟾蝌蚪主要分布于 PC1 的正值和 PC2 的负值区域, 表现为个体较大, 开口较小, 眼睛位置偏向于头部两侧, 水中或水底取食, 多利用水中的固着生物和底栖腐殖质。同时, 它们的尾部发达, 多采用背腹弯曲的游泳模式, 游动速度慢但耐力较强, 对生态系统自上而下的影响较为明显。这种共存物种之间功能性状的分化还被认为能在某种程度上反映其主要栖息地微生境的分化^[50]。因而我们推测棘腹蛙蝌蚪主要栖息于溪流中水流较缓、浮游生物和水生昆虫较为丰富、初级生产力较高的区域; 而峨眉髭蟾蝌蚪主要栖息于溪流中有一定流速、固着藻类和腐殖质较为丰富的区域。下一步的研究将围绕这两种蝌蚪对微生境的选择和食性分析来验证这一推测。

实际上, 功能生态位只是物种的基础生态位, 反映了物种在生态系统中具有的潜在的生物学功能^[51]。因而其能否真实准确的反映共存物种对资源利用的相似程度还存在一定的争议。例如, Pool 等^[52]利用北美洲

的鱼为模式动物揭示了群落中功能相似性和营养相似性之间的相关性很弱,占据较大功能生态位的鱼类也可能对单一食物具有较强的偏好。因此,单纯采用功能生态学的方法来阐明物种共存的原因存在一定的局限性。将来的研究可结合功能生态位和基于稳定同位素分析的营养生态位(即物种的真实生态位)来揭示物种间稳定共存的机制,以及具体哪些资源是降低共存物种间竞争的主要贡献者^[53]。

参考文献 (References):

- [1] Geange S W, Pledger S, Burns K C, Shima J S. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2011, 2(2): 175-184.
- [2] Hutchinson G E. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding Remarks, 1957, 22: 415-427.
- [3] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1974, 185(4145): 27-39.
- [4] Amarasekare P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 2003, 6(12): 1109-1122.
- [5] Kylafis G, Loreau M. Niche construction in the light of niche theory. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 82-90.
- [6] Rosenfeld J S. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 2002, 98(1): 156-162.
- [7] Díaz S, Purvis A, Cornelissen J H C, Mace G M, Donoghue M J, Ewers R M, Jordano P, Pearse W D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(9): 2958-2975.
- [8] Walker B H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 1992, 6(1): 18-23.
- [9] Walker B H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 1995, 9(4): 747-752.
- [10] Ricklefs R E. Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(36): 14482-14487.
- [11] Zhao T, Villéger S, Lek S, Cucherousset J. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(24): 4649-4657.
- [12] Zhao T, Li C, Wang X Y, Xie F, Jiang J P. Unraveling the relative contribution of inter- and intrapopulation functional variability in wild populations of a tadpole species. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(13): 4726-4734.
- [13] Dumay O, Tari P S, Tomasini J A, Mouillot D. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 2004, 64(4): 970-983.
- [14] Aneesh Kumar K V, Tuset V M, Manjebraayakath H, Sumod K S, Sudhakar M, Otero-Ferrer J L, Lombarte A. Functional approach reveals low niche overlap among common deep-sea fishes from the south-eastern Arabian Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2017, 119: 16-23.
- [15] Woodward G, Hildrew A G. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 2002, 71(6): 1063-1074.
- [16] Strauß A, Reeve E, Randrianiana R D, Vences M, Glos J. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology*, 2010, 10: 12.
- [17] Connelly S, Pringle C M, Bixby R J, Brenes R, Whiles M R, Lips K R, Kilham S, Huryn A D. Changes in stream primary producer communities resulting from large-scale catastrophic amphibian declines: can small-scale experiments predict effects of tadpole loss? *Ecosystems*, 2008, 11(8): 1262-1276.
- [18] 魏刚, 夏品华, 高喜明, 成刚, 徐宁, 张之全, 张景涿. 花姬蛙蝌蚪对藻类的捕食效应. *动物学杂志*, 2010, 45(6): 30-34.
- [19] 成刚, 李灿, 王治方, 谌璐, 吕敬才, 李相松, 徐宁, 魏刚. 中华蟾蜍指名亚种蝌蚪对降低饮用水浑浊度的影响. *贵州农业科学*, 2012, 40(9): 173-175.
- [20] Ranvestel A W, Lips K R, Pringle C M, Whiles M R, Bixby R J. Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology*, 2004, 49(3): 274-285.
- [21] 费梁, 叶昌媛, 江建平. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社, 2012.
- [22] IUCN. IUCN Red List of Threatened Species. (2016) [2018-11-14]. <http://www.iucnredlist.org/initiatives/amphibians>.
- [23] 江建平, 谢锋, 臧春鑫, 蔡蕾, 李成, 王斌, 李家堂, 王杰, 胡军华, 王燕, 刘炯宇. 中国两栖动物受威胁现状评估. *生物多样性*, 2016, 24(5): 588-597.
- [24] Arratia G, Quezada-Romegialli C. Understanding morphological variability in a taxonomic context in Chilean diplomystids (Teleostei: Siluriformes), including the description of a new species. *PeerJ*, 2017, 5: e2991.
- [25] Huang Y, Hu J H, Wang B, Song Z B, Zhou C Q, Jiang J P. Integrative taxonomy helps to reveal the mask of the genus *Gynandropaa* (Amphibia: Anura: Dicoglossidae). *Integrative Zoology*, 2016, 11(2): 134-150.
- [26] Parmesan C. Climate and species' range. *Nature*, 1996, 382(6594): 765-766.
- [27] Haas A, Das I. Describing east malaysian tadpole diversity: status and recommendations for standards and procedures associated with larval amphibian description and documentation. *Bonner Zoologische Monographien*, 2011, 57: 29-46.
- [28] Villéger S, Miranda J R, Hernández D F, Mouillot D. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 2010, 20(6): 1512-1522.
- [29] Hoff K V S, Wassersug R J. Tadpole locomotion: axial movement and tail functions in a largely vertebraeless vertebrate. *American Zoologist*, 2000, 40(1): 62-76.

- [30] Winemiller K O. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 1991, 61(4): 343-365.
- [31] Grosjean S, Strauß A, Glos J, Randrianiaina R D, Ohler A, Vences M. Morphological and ecological uniformity in the funnel-mouthed tadpoles of Malagasy litter frogs, subgenus *Chonomantis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2011, 162(1): 149-183.
- [32] Azizi E, Landberg T, Wassersug R J. Vertebral function during tadpole locomotion. *Zoology*, 2007, 110(4): 290-297.
- [33] Akin S, Winemiller K O. Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. *Acta Oecologica*, 2008, 33(2): 144-153.
- [34] Raharivololoniaina L, Grosjean S, Raminosoa N R, Glaw F, Vences M. Molecular identification, description, and phylogenetic implications of the tadpoles of 11 species of Malagasy treefrogs, genus *Boophis*. *Journal of Natural History*, 2006, 40(23/24): 1449-1480.
- [35] Randrianiaina R D, Raharivololoniaina L, Preuss C, Strauß A, Glaw F, Teschke M, Glos J, Raminosoa N, Vences M. Descriptions of the tadpoles of seven species of Malagasy treefrogs, genus *Boophis*. *Zootaxa*, 2011, 2021(1): 23-41.
- [36] Grosjean S, Randrianiaina R D, Strauß A, Vences M. Sand-eating tadpoles in Madagascar: morphology and ecology of the unique larvae of the treefrog *Boophis picturatus*. *Salamandra*, 2011, 47(2): 63-76.
- [37] Wassersug R J, Hoff K V S. The kinematics of swimming in anuran larvae. *Journal of Experimental Biology*, 1985, 119: 1-30.
- [38] Weihs D. Design features and mechanics of axial locomotion in fish. *American Zoologist*, 1989, 29(1): 151-160.
- [39] Liu H, Wassersug R, Kawachi K. A computational fluid dynamics study of tadpole swimming. *The Journal of Experimental Biology*, 1996, 199(6): 1245-1260.
- [40] Van Buskirk J, McCollum S A. Influence of tail shape on tadpole swimming performance. *The Journal of Experimental Biology*, 2000, 203(14): 2149-2158.
- [41] Eidiotis L. The tactile-stimulated startle response of tadpoles: acceleration performance and its relationship to the anatomy of wood frog (*Rana sylvatica*), bullfrog (*Rana catesbeiana*), and American toad (*Bufo americanus*) tadpoles. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 2006, 305A(4): 348-362.
- [42] Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [43] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, Mason N W H, Bellwood D R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3): 167-177.
- [44] Barber C B, Dobkin D P, Huhdanpaa H. The quickhull algorithm for convex hulls. *ACM Transactions on Mathematical Software*, 1996, 22(4): 469-483.
- [45] Villéger S, Grenouillet G, Brosse S. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 671-681.
- [46] Mason N W H, Lanoiselée C, Mouillot D, Wilson J B, Argillier C. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(4): 661-669.
- [47] Cucherousset J, Villéger S. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: new metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators*, 2015, 56: 152-160.
- [48] Papiol V, Cartes J E, Fanelli E, Rumolo P. Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: relationship with available food sources. *Journal of Sea Research*, 2013, 77: 53-69.
- [49] Mason N W H, Irz P, Lanoiselée C, Mouillot D, Argillier C. Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(2): 285-296.
- [50] Schoenfuss H L, Blob R W. The importance of functional morphology for fishery conservation and management: applications to Hawaiian amphidromous fishes. *Bishop Museum Bulletin in Cultural and Environmental Studies*. 2007, 3: 125-141.
- [51] Zhao T, Villéger S, Cucherousset J. Accounting for intraspecific diversity when examining relationships between non-native species and functional diversity. *Oecologia*, 2019, 189(1): 171-183.
- [52] Pool T K, Cucherousset J, Boulêtreau S, Villéger S, Strecker A L, Grenouillet G. Increased taxonomic and functional similarity does not increase the trophic similarity of communities. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(1): 46-54.
- [53] Nagelkerke L A J, Van Onselen E, Van Kessel N, Leuven R S E W. Functional feeding traits as predictors of invasive success of alien freshwater fish species using a food-fish model. *PLoS One*, 2018, 13(6): e0197636.