

捕食风险对红瘰疣螈幼体生长发育的影响

王本君, 刘娜, 何一帆, 敬凯*

(云南师范大学生命科学学院, 生物能源持续开发利用教育部工程研究中心, 昆明 650500)

摘要: 捕食风险是两栖动物幼体表型和生活史进化重要的选择压力之一。红瘰疣螈 *Tylostotriton shanjing* 为云南山地环境中典型的有尾两栖类, 山地环境水体水量的迅速减少常导致红瘰疣螈在幼体发育阶段捕食风险增加。本研究通过实验, 观察红瘰疣螈幼体的体长和体质量在不同捕食风险环境中的变化、变态时体型以及完成变态发育的时间差异, 探讨捕食风险对红瘰疣螈幼体个体早期发育的影响。实验设计 4 个不同的捕食风险处理: 无任何捕食者的无捕食组、有同种个体化学信号的同种异体组、有同种尾受伤个体化学信号的断尾组、有入侵物种——克氏原螯虾 *Procambarus clarkii* 信息的外来物种组。结果显示, 红瘰疣螈幼体在不同捕食风险环境中的生长发育过程不同。在生长发育前期, 所有处理组的幼体生长均相似, 而在中后期, 有捕食风险存在的 3 个处理组生长发育显著加快, 最终变态时的体长和体质量要比无捕食风险组更长和更重, 体型更大。幼体在有捕食风险存在的处理组完成变态的时间要比无捕食风险组显著更短。这表明, 红瘰疣螈幼体在面对捕食风险增加时, 通过在胚后发育后期加快生长和缩短发育时间, 尽快完成变态, 离开幼体发育水体来适应高捕食风险的水环境。

关键词: 红瘰疣螈; 捕食风险; 幼体; 变态

中图分类号: Q959.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7083(2017)05-0513-06

Effects of Predation Risks on Growth and Development of *Tylostotriton shanjing* Larvae

WANG Benjun, LIU Na, HE Yifan, JING Kai*

(Engineering Research Center of Sustainable Development and Utilization of Biomass Energy, Ministry of Education, School of Life Sciences, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China)

Abstract: Predation risk is one of the most important selective forces for the phenotype and life history of amphibian larvae during evolution. Water level fluctuation often increased the predation risks on the larvae of *Tylostotriton shanjing*, which is a typical caudate amphibian species in montane environment of Yunnan province, China. In this study, effects of predation risks on early ontogeny of *T. shanjing* had been explored by observing the variations of body length and body mass, as well as the differences of time at metamorphosis under different predation risk situations. Four treatments were designed to investigate the predation risk of *T. shanjing*: no predation treatment, conspecific individuals' treatment, injured individuals treatment, and invasion predators treatment. Finally, we observed that newt larvae showed different growth and development under different predation risk conditions. In the early stage of the development, the growth rates of the newt larvae in the four treatments were identical. However, significantly increased growth rate of newt larvae was observed at the middle and late stages in the predation risk treatment group. Body length and body mass of the newt larvae at metamorphosis stage after the predation risk treatment was much longer and heavier than those of the no predators treatment. Moreover, the time duration of metamorphosis stage of predation risk treated newt larvae were shorter than those of the no predation risk treatment. These results suggested that newt larvae adapt to high predation risk environment by speeding up the growth rate at late stage of embryonic development and shortening the time duration of metamorphosis.

Keywords: *Tylostotriton shanjing*; predation risk; larvae; metamorphosis

大多数两栖类动物具有水陆两相生活周期: 成体在陆上生活, 幼体在水中生活。水陆生活史的转换是个体对食物、捕食和水文条件变化等多种环境

压力权衡的结果。生活于临时性水体的两栖动物幼体常常面临被其他物种甚至同种的成体和幼体等多种捕食者捕食 (Vonesh, 2005) 的风险, 这种捕食风险

收稿日期: 2017-04-13 接受日期: 2017-08-11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31160427)

作者简介: 王本君, 女, 硕士研究生, 研究方向: 动物生态学, E-mail: 924534640@qq.com

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: dunlin@sina.com

促使其在表型、行为和生活史特征上出现适应性改变(Lardner, 2000), 两栖类幼体能在不同的时间和身体大小条件下变态离开水体上陆生活, 以提高个体的适合度。

两栖类在水生幼体阶段面临摄食和被捕食的矛盾。当捕食风险不存在或很小时, 个体增加摄食活动时间, 提高生长速率, 在较大体型时变态; 而在捕食风险较大时则减少活动时间, 降低生长速率, 并在较小体型时变态(Werner, 1986)。以更小的个体在更早的时间变态可以尽快离开水体, 避免水生生活阶段的高捕食风险(Orizaola & Braña, 2005)。即当捕食风险不同时, 幼体在表型和生长发育上表现出可塑性反应, 以此提高个体的生存机会。

在水生环境中, 许多两栖动物通过对周围环境化学信号的识别来探测捕食风险的存在(Cupp Jr., 1994)。在夜间、比较浑浊的环境或者是结构复杂的栖息地, 视觉线索往往非常有限, 化学信号更利于识别捕食者(Mathis, 2003; Saidapur *et al.*, 2009)。研究显示两栖动物幼体对化学线索的感知行为普遍存在(Chivers & Smith, 1997)。如将蟾蜍蝌蚪暴露于受伤的同类化学信号中时, 其个体表现不活跃, 可见化学信息起到了报警的作用(Mathis, 1998); 蝶螈在幼体阶段也使用化学信号来检测鱼类等肉食性捕食者(Petranka *et al.*, 1987)。复杂的捕食者刺激和受伤猎物的化学(报警)线索还会诱发两栖动物幼体形态的改变(Chivers *et al.*, 1999)。因此, 对捕食者化学信息的检测是两栖类幼体逃避捕食者的主要途径。

红瘰疣螈 *Tylototriton shanjing* 为云南山地环境中典型的有尾两栖类, 栖息于海拔 1 000 ~ 2 500 m 的山林及稻田附近。5—9 月为红瘰疣螈的繁殖季节(费梁等, 2006), 幼体在雨季来临后的稻田中生长发育, 完成变态后上陆生活。在稻田环境中, 红瘰疣螈幼体面临来自包括同种幼体在内的多种捕食者的捕食压力, 特别是在生长发育水体常常剧烈波动的山地环境中。红瘰疣螈在幼体生长发育过程中如何应对环境中捕食风险的变化, 以更好地增加个体的适合度, 是两栖动物生活史策略研究的重要问题。2016 年, 在室内对红瘰疣螈幼体在不同捕食风险下生长和发育的表型和变态时间的变异进行了研究, 以了解其在面临不同的捕食压力时生长和发育的可塑性响应有何不同, 为丰富两栖动物生活史进化理论提供依据。

1 方法

1.1 实验材料

红瘰疣螈采自云南省大理市漾濞彝族自治县。该地区位于云南省西部, 气候干湿分明, 昼夜温差大。在该地区, 红瘰疣螈于每年 6 月初雨季开始后求偶交配并在稻田产卵繁殖, 幼体于稻田的静水环境中发育。本研究于 2016 年 6 月初在大理苍山东坡于降雨后采集腹部饱满、泄殖腔孔肿大的红瘰疣螈雌性个体, 带回室内产卵。受到惊扰的雌性红瘰疣螈个体会终止产卵, 因此使用注射用绒促性素和促黄体素释放激素 A3 对个体进行药物促排卵。将新产的卵置于解剖盘中, 加入曝气水, 使水覆盖卵体积的 2/3, 并保持水位恒定, 等待幼体孵化。

1.2 实验设计

实验于 2016 年 6—10 月进行。挑选同一批孵化、生长发育处于前肢芽晚期、大小相近、体长为 $14.18 \text{ mm} \pm 0.10 \text{ mm}$ 的红瘰疣螈幼体进行实验。

在野外环境中, 红瘰疣螈幼体会受到同种幼体、异种包括本地的蜻蜓幼虫、半翅目昆虫等和外来物种如水生甲壳类克氏原螯虾 *Procambarus clarkii* 等多种捕食者的捕食, 因而本实验模拟红瘰疣螈在野外可能的捕食环境, 设置了无捕食、同种异体捕食、异种捕食和外来物种捕食 4 个实验组。红瘰疣螈幼体与大多数有尾两栖类一样, 具有同类相残的生活习性, 为防止红瘰疣螈幼体直接被捕食, 所有实验均采用捕食者的化学信息进行处理。同种异体代表了种内密度增加, 幼体的化学信息产生同类捕食(Collins & Cheek, 1983)的风险。断尾代表两栖动物同类相残或被其他物种捕食而产生的身体残缺, 幼体分泌化学信息让周围其他幼体感知直接的被捕食风险。克氏原螯虾作为入侵捕食者, 通常捕食两栖类的幼体, 以克氏原螯虾作为外来物种的代表来探索红瘰疣螈幼体对外来入侵捕食者的化学信息的反应。

实验的处理组设置为 4 个, 3 个有捕食风险, 1 个无捕食风险, 每组 20 只红瘰疣螈幼体。

(1) 无捕食组: 以直接曝气的自来水饲养红瘰疣螈幼体。

(2) 同种异体组: 使用饲养过其他红瘰疣螈幼体的水饲养处理组幼体。饲养水的获取如下, 以曝气水饲养非实验用红瘰疣螈幼体, 每 5 d 收集 1 次饲养用水, 经纱布过滤后使用。

(3)断尾组:使用饲养过有受伤红瘰疣螈幼体的水饲养。将6只非实验用红瘰疣螈幼体共同饲养于体积4.5 L、水量2 000 mL的塑料桶中,对每只幼体进行剪尾处理[红瘰疣螈的尾再生能力强,断尾对其生存没有影响(Polich *et al.*,2013),所有的断尾处理个体最后均完成了变态],每5 d收集1次饲养用水作为该处理组的饲养用水。

(4)外来物种组:以饲养过克氏原螯虾的曝气水饲养处理组的红瘰疣螈幼体,直至幼体变态。将以火腿肠饲喂的5只克氏原螯虾饲养于玻璃缸中,每5 d收集1次饲养用水作为该处理组的饲养用水。

所有实验个体都饲养于4.5 L的塑料桶中,水体体积恒定在1 000 mL/桶,水深4.7 cm,因红瘰疣螈幼体具有同类相残的习性,幼体均单独饲养,每个塑料桶放养1只,每隔5 d换水1次。实验开始后的第1周,每只实验个体每日饲喂从花鸟鱼市场购买的水蚯蚓1条,第2周每日2条,第2周之后每日7条,保证整个实验期间幼体的食物足量。

为了解红瘰疣螈的生长过程,实验组每隔3 d测量记录一次幼体的体长和体质量:体长的测量使用数显游标卡尺,精确到0.01 mm;使用电子天平测量幼体的体质量,精确到0.000 1 g。为了解红瘰疣螈的发育过程,实验期间每天检视记录红瘰疣螈幼体的发育时期,一旦幼体发育到新的时期,即对幼体进行体长和体质量的测量,并记录红瘰疣螈变态时的体长、体质量和变态时间。发育的分期以蓝尾蝶螈 *Cynops cyanurus* 早期发育(王朝芳等,1984)为准。

1.3 数据处理

Logistic 方程能很好描述动物的生长模式及特点,因此使用 Logistic 生长曲线方程来拟合红瘰疣螈幼体生长发育过程中体长和体质量变化。

Logistic 生长曲线模型为: $Y = A / (1 + Be^{-kt})$, Y 为体长或体质量, t 为发育时间。模型中有3种待定参数, A 表示终末体长或体质量, k 为瞬时相对生长率, B 为常数。

根据模型确定不同捕食风险下,红瘰疣螈幼体生长曲线的拟合度以及模型参数。根据模型参数计算红瘰疣螈幼体的相对生长发育速率。相对生长速率 $= k(1 - Y_t/A)$, 其中 Y_t 为特定时间幼体的体长或体质量。

实验数据先采用 SPSS 16.0 进行非参数 Kolmogorov-Smirnov 正态分布检验以及数据方差一致性检验,由于实验采用的样本量小,在发育过程中存在个体死亡现象,因此使用非参数独立样本 Kruskal-Wallis χ^2 检验不同捕食风险处理组个体在变态时体长、体质量和变态发育时间的差异, Wilcoxon Z 检验进行处理组之间的比较,其中 $P < 0.05$ 为差异有统计学意义, $P < 0.01$ 为差异有高度统计学意义。

2 结果

2.1 红瘰疣螈幼体的生长

在不同捕食环境中生长发育的红瘰疣螈幼体,无论体长(图1:a)还是体质量(图1:b)的变化都表现出不同。生长发育早期,4个处理组的体长和体质量均相似,但在中后期,同种异体组、断尾组和外来物种组的体长和体质量均高于无捕食组,同种异体组的体长和体质量最大。

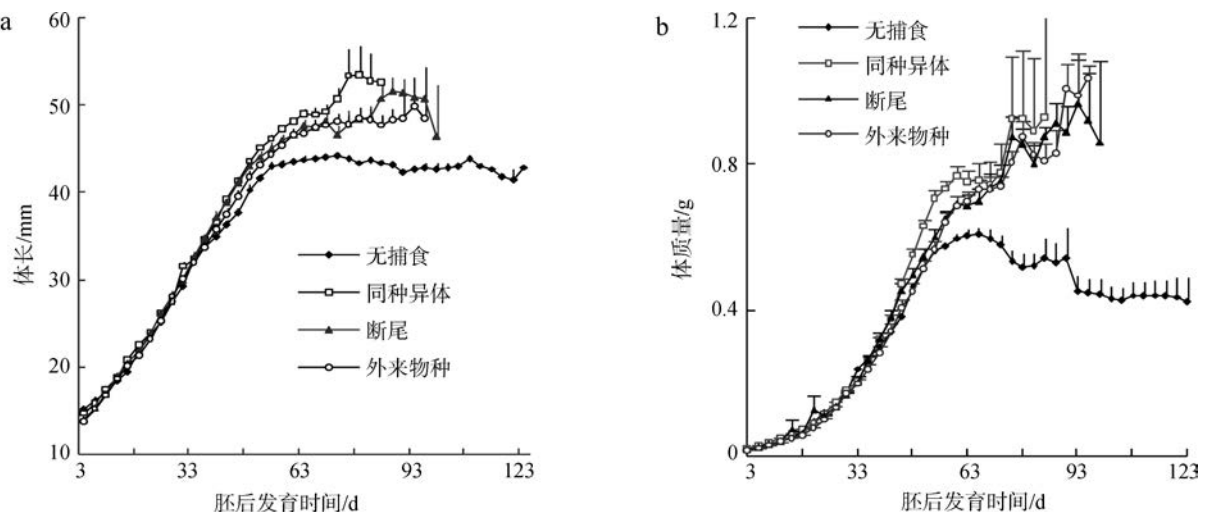


图1 不同捕食风险条件下红瘰疣螈幼体体长(a)和体质量(b)随时间的变化

Fig. 1 Body length (a) and body mass (b) changes of *Tylotriton shanjing* larvae with the development time under different predation risks

Logistic 生长曲线对红瘰疣螈幼体体长和体质量变化具有很高的拟合度(表 1)。无捕食组达到的最终体长和体质量(模型参数 A)均小于有捕食风险的 3 个处理组,但瞬时相对生长率(模型参数 k)却高于有捕食风险的 3 组。显示在无捕食风险的环境中,红瘰疣螈幼体最终体型小于有捕食风险存在生长发育环境的幼体。

在整个幼体生长发育过程中,相对生长速率不同。无捕食组的体长(图 2:a)和体质量(图 2:b)在发育早期相对生长速率快于其他各处理组,而在发育中后期低于其他各处理组。显示在捕食风险较高的环境中,红瘰疣螈幼体在胚后发育的中后期生长

速率明显加快。

2.2 变态时体长和体质量

在不同捕食风险环境中发育的红瘰疣螈幼体,变态时的体长差异有高度统计学意义(Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16.175, df = 3, P = 0.001$)。无捕食组的个体在变态时的体长比同种异体组(Mann-Whitney $U: Z = -3.334, n = 16, P = 0.001$)、断尾组($Z = -3.243, n = 15, P = 0.001$)和外来物种组($Z = -3.000, n = 13, P = 0.001$)个体体长极显著更短(图 3:a)。在 3 个有捕食风险的处理组中发育的幼体,变态时的体长差异无统计学意义(Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.996, df = 2, P = 0.608$)。

表 1 红瘰疣螈幼体体长和体质量 Logistic 生长曲线拟合参数估计和拟合度
Table 1 Parameter estimation and goodness of fit for the growth curves of body length and body mass of *Tylototriton shanjing* larvae

指标	处理组	终末体长/mm 或体质量/g A	常数 B	瞬时相对生长率 k	决定系数 R^2
体长	无捕食	43.76	3.12	0.067	0.980
	同种异体	56.54	3.65	0.050	0.996
	断尾	51.75	3.54	0.056	0.995
	外来物种	50.57	3.56	0.057	0.995
体质量	无捕食	0.51	153.23	0.148	0.914
	同种异体	0.91	75.83	0.098	0.989
	断尾	0.89	47.72	0.084	0.989
	外来物种	0.97	43.99	0.075	0.987

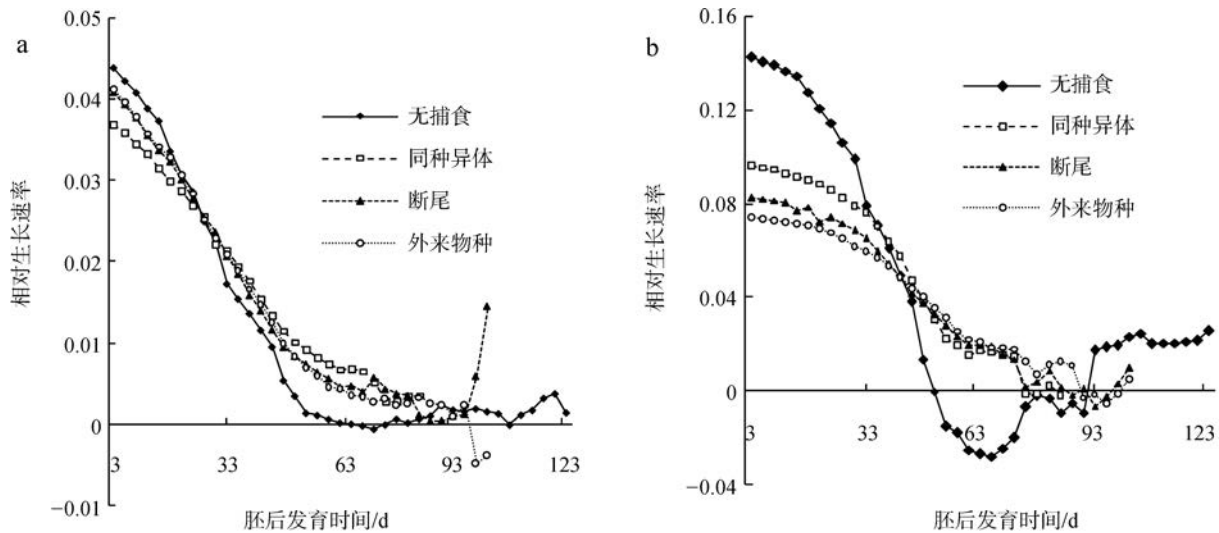


图 2 不同捕食风险条件下红瘰疣螈幼体体长(a)和体质量(b)的相对生长速率随时间的变化
Fig. 2 Variation of the relative growth rates in body length (a) and body mass (b) of *Tylototriton shanjing* larvae under different predation risks

在不同捕食风险环境中发育的红瘰疣螈幼体,变态时的体质量差异有高度统计学意义(Kruskal-Wallis $\chi^2 = 19.769, df = 3, P = 0.001$)。无捕食组的个体在变态时的体质量比同种异体组(Mann-Whit-

ney $U: Z = -3.334, n = 16, P = 0.001$)、断尾组($Z = -3.009, n = 15, P = 0.003$)和外来物种组($Z = -2.716, n = 13, P = 0.007$)个体的体质量极显著更低(图 3:b)。有捕食风险的 3 个处理组在变态时幼体

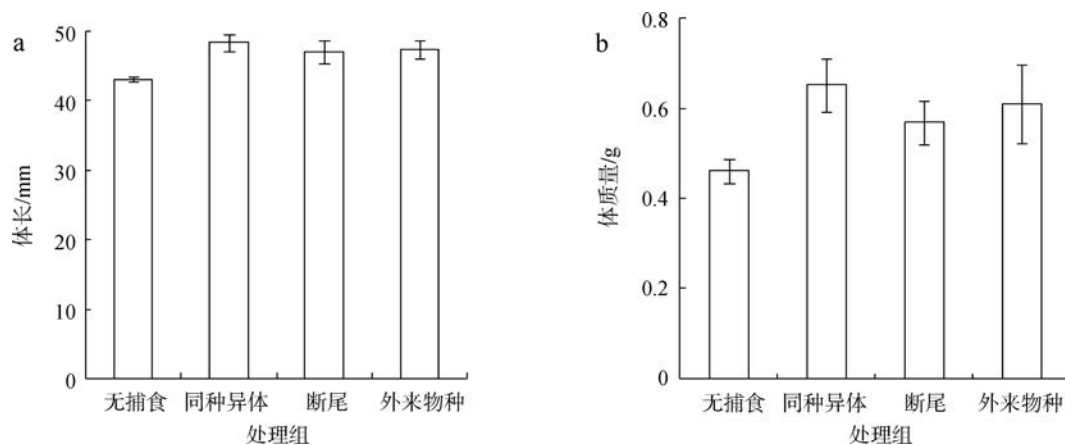


图3 不同捕食风险条件下红瘰疣螈幼体变态时体长(a)和体质量(b)的差异

Fig. 3 Body length (a) and body mass (b) difference at metamorphosis of *Tylotriton shanjing* larvae under different predation risks

的体质量差异无统计学意义 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 4.151, df = 2, P = 0.125$)。

2.3 发育时间

不同捕食风险中发育的红瘰疣螈幼体完成变态的时间差异有高度统计学意义 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16.175, df = 3, P = 0.001$)。无捕食组的个体完成变态需要的时间比同种异体组 (Mann-Whitney $U: Z = -3.159, n = 16, P = 0.001$)、断尾组 ($Z = -2.327, n = 15, P = 0.021$) 显著更长,但与外来物种组 ($Z = -1.146, n = 13, P = 0.252$) 差异无统计学意义 (图4)。有捕食风险的3个处理组的幼体完成变态的时间差异无统计学意义 (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 0.996, df = 2, P = 0.608$)。

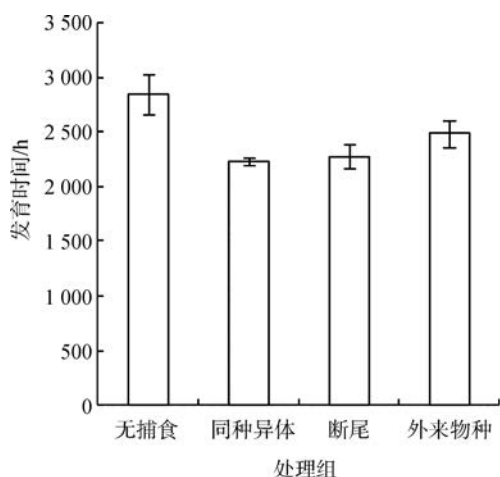


图4 不同捕食风险条件下红瘰疣螈幼体完成变态的时间

Fig. 4 Time duration of metamorphosis for the *Tylotriton shanjing* larvae under different predation risks

3 讨论

两栖动物在由水生向陆生环境转变的过程中,

捕食风险不仅影响幼体的生长和发育速度,而且影响其形态。面对捕食压力,两栖动物的幼体,特别是生活在临时性水体的种类,往往通过快速的生长以迅速达到不易被伤害的身体大小来应对不断累积的捕食风险 (Caldwell *et al.*, 1980; McCollum & Leimberger, 1997)。然而并不是所有的两栖类幼体在面对捕食风险时都能快速生长,如无尾两栖动物欧洲林蛙 *Rana temporaria* 的蝌蚪在面对捕食者时,表现出更大的身体大小和更晚的变态,但是大蟾蜍 *Bufo bufo* 则是更早达到变态 (Laurila *et al.*, 1998)。本研究对红瘰疣螈幼体在不同的捕食风险下生长发育的分析表明,无捕食压力的幼体在发育早期,体长和体质量的生长率要高于有捕食风险存在的幼体。在此阶段,无捕食风险幼体的体长和体质量以更快的速率生长,在发育的中后期,无捕食风险环境中的幼体体长和体质量的相对生长率则迅速降低,幼体体长和体质量的增长较有捕食风险的幼体更慢,在完成变态时,无捕食风险的幼体比有捕食风险的幼体体型更小。与无捕食风险的幼体相比,有捕食风险的幼体在发育时间上显著缩短。这可能是由于捕食风险在生长发育初期抑制了红瘰疣螈幼体的生长,但在中后期则促进了幼体发育。红瘰疣螈幼体在捕食风险下以更短的时间、更大的体质量完成变态,以更快的时间达到更大的体型,无疑增加了自身的竞争力。

与很多实验中两栖类在捕食压力下个体以更小的体型和更短时间变态不同 (Orizaola & Braña, 2005),本实验中红瘰疣螈幼体在捕食风险中以更大的体型在更短的时间内完成变态,这可能与幼体中后期在捕食压力下加快生长和发育率,同时又得到

了充足的食物有关。但在发育早期,由于捕食风险的存在,红瘰疣螈幼体只能减少取食活动,其生长速率低于无捕食风险组。这与高原林蛙 *Rana kukunoris* 在有捕食者存在时变态时大小增加模式相似 (Zhao *et al.*, 2014)。

入侵捕食者比土著捕食者对两栖类幼体早期阶段的生存以及生长和发育有更显著的影响 (Drake *et al.*, 2014)。在外来入侵捕食者克氏原螯虾的捕食风险下发育的红瘰疣螈幼体,与在同种异体和断尾捕食风险中发育的红瘰疣螈幼体在变态时的体长和体质量差异无统计学意义,但与无捕食风险的幼体在变态时的体长和体质量以及完成变态需要的时间上差异有统计学意义。这可能因为克氏原螯虾虽为外来入侵捕食者,但红瘰疣螈幼体仍能感知到其作为捕食者的捕食风险。红瘰疣螈幼体可能已初步具有了识别克氏原螯虾化学信息的能力。这类似于仙姑弹琴蛙 *Rana daunchina* 幼体在短时间内被克氏原螯虾捕食的情况,蛙的幼体虽然没有表现出对克氏原螯虾作为陌生捕食者的识别能力,但表现出了增加个体的藏匿行为 (戴强等, 2004)。两栖动物在幼体阶段的死亡率很高,因此两栖动物幼体常通过减少活动时间和改变对小生境的利用,表现出有利于自身存活的行为反应 (Cruz & Rebelo, 2005)。红瘰疣螈幼体在克氏原螯虾的捕食压力下以更短的时间加快生长发育可能也是这样一种应激性的行为反应。

参考文献:

- 戴强, 戴建洪, 李成, 等. 2004. 仙姑弹琴蛙蝌蚪对陌生捕食者克氏原螯虾的反捕反应 [J]. 生物多样性, 12(5): 481-487.
- 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 2006. 中国动物志 两栖纲 (上卷) 总论、蝾螈目、有尾目 [M]. 北京: 科学出版社.
- 王朝芳, 费梁, 叶昌媛. 1984. 蓝尾蝾螈早期发育的初步观察 [J]. 动物学杂志, 19(6): 4-7.
- Caldwell JP, Thorp JH, Jervey TO. 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders, and frogs [J]. *Oecologia*, 46(3): 285-289.
- Chivers DP, Smith RJF. 1997. Chemical alarm signaling in aquatic predator/prey interactions: a review and prospectus [J]. *Ecoscience*, 5(3): 338-352.
- Chivers DP, Kiesecker JM, Marco A, *et al.* 1999. Shifts in life history as a response to predation in western toads (*Bufo boreas*) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 25(11): 2455-2463.
- Collins JP, Cheek JE. 1983. Effect of food and density on development of typical and cannibalistic salamander larvae in *Ambystoma tigrinum nebulosum* [J]. *American Zoologist*, 23(1): 77-84.
- Cruz MJ, Rebelo R. 2005. Vulnerability of southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii* [J]. *Amphibia-Reptilia*, 26(3): 293-303.
- Cupp Jr PV. 1994. Salamanders avoid chemical cues from predators [J]. *Animal Behaviour*, 48(1): 232-235.
- Drake DL, Anderson TL, Smith LM, *et al.* 2014. Predation of eggs and recently hatched larvae of endemic ringed salamanders (*Ambystoma annulatum*) by native and introduced aquatic predators [J]. *Herpetologica*, 70(4): 378-387.
- Lardner B. 2000. Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans [J]. *Oikos*, 88(1): 169-180.
- Laurila A, Kujasalo J, Ranta E. 1998. Predator-induced changes in life history in two anuran tadpoles: effects of predator diet [J]. *Oikos*, 83(2): 307-317.
- Mathis A. 1998. Alarm responses to chemical stimuli from damaged conspecifics by larval anurans: tests of three neotropical species [J]. *Herpetologica*, 54(3): 402-408.
- Mathis A. 2003. Use of chemical cues in detection of conspecific predators and prey by newts, *Notophthalmus viridescens* [J]. *Chemoecology*, 13(4): 193-197.
- McCullum SA, Leimberger JD. 1997. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color [J]. *Oecologia*, 109(4): 615-621.
- Orizaola G, Braña F. 2005. Plasticity in newt metamorphosis: the effect of predation at embryonic and larval stages [J]. *Freshwater Biology*, 50(3): 438-446.
- Petranka JW, Kats LB, Sih A. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish [J]. *Animal Behaviour*, 35(2): 420-425.
- Polich RL, Searcy CA, Shaffer HB. 2013. Effects of tail-clipping on survivorship and growth of larval salamanders [J]. *Journal of Wildlife Management*, 77(7): 1420-1425.
- Saidapur SK, Veeranagoudar DK, Hiragond NC, *et al.* 2009. Mechanism of predator-prey detection and behavioral responses in some anuran tadpoles [J]. *Chemoecology*, 19(1): 21-28.
- Vonesh JR. 2005. Sequential predator effects across three life stages of the African tree frog, *Hyperolius spinigularis* [J]. *Oecologia*, 143(2): 280-290.
- Werner EE. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation [J]. *American Naturalist*, 128(3): 319-341.
- Zhao J, Yang Y, Xi X, *et al.* 2014. Artificial warming increases size at metamorphosis in plateau frogs (*Rana kukunoris*) in the presence of predators [J]. *Aquatic Ecology*, 48(4): 423-434.