

仙姑弹琴蛙蝌蚪对陌生捕食者克氏原螯虾的反捕反应

戴强 戴建洪 李成 刘志君 王跃招*

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 以峨眉山的仙姑弹琴蛙(*Rana daunchina*)蝌蚪作为猎物,该地区潜在的入侵物种克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)为捕食者,于冬季设计实验观察仙姑弹琴蛙蝌蚪对陌生入侵捕食者的反捕行为反应。实验按照 $3 \times 3 \times 2$ 因子设计,即捕食者状况3个水平(食植物的克氏原螯虾、食蝌蚪的克氏原螯虾和无捕食者),蝌蚪年龄组3个水平(31-35期的2.5龄蝌蚪、26-30期的1.5龄蝌蚪和25期的0.5龄蝌蚪),以及蝌蚪短期经验2个水平(有经验和无经验)。实验发现:有短期被捕食经验的蝌蚪的活动时间极显著低于无被捕食经验的蝌蚪,而静止时间以及隐蔽所利用时间却极显著地高于无经验的蝌蚪,短期经验和捕食者状况的交互效应对蝌蚪的活动时间有显著影响,而蝌蚪年龄、捕食者状况及其交互效应对蝌蚪的行为反应没有显著影响。这表明,有短期被捕食经历的仙姑弹琴蛙蝌蚪并未通过个体学习建立起对陌生捕食者克氏原螯虾的识别能力,而是表现出无针对性的活动性受抑、隐蔽时间增加的行为反应。如果自然条件下的仙姑弹琴蛙蝌蚪也有类似反应,在克氏原螯虾入侵初期,仙姑弹琴蛙蝌蚪则可能会由于无法识别新的捕食者而表现出过度的反捕行为反应,承受更大的亚致死作用,而对种群生存造成不利影响。

关键词: 反捕行为,被捕食经验,入侵物种

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:1005-0094(2004)05-0481-07

Anti-predator behavior of tadpoles of *Rana daunchina* to a novel crawfish (*Procambarus clarkii*)

DAI Qiang, DAI Jian-Hong, LI Cheng, LIU Zhi-Jun, WANG Yue-Zhao*

Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041

Abstract: We experimentally studied anti-predator behaviors of tadpoles of *Rana daunchina* to red swamp crawfishes (*Procambarus clarkii*), a potential invasive species of the lowlands of Mount Emei, Sichuan. Our experiment was a $3 \times 3 \times 2$ factorial design with predator presence (3 levels: no predator, vegetable-fed crawfish or tadpole-fed crawfish), tadpole age (developmental stages 25, 26-30 and 31-35) and tadpole short-term experience (with or without previous experience of being predated) as the main effects. Experienced tadpoles spent significantly less time in activity and significantly more time resting and hiding in refuges. The interaction effect of tadpole short-term experience and predators also had significant effect on activity of tadpoles. Tadpole age and predator presence had no significant effect on anti-predator behavior of tadpoles. Experienced tadpoles generally reduced activity and spent more time on resting and hiding, and showed no ability of learning to recognize crawfishes. This suggests that tadpoles of *Rana daunchina* may over-respond to the novel predator and thus may suffer high levels of sublethal effects once red swamp crawfish invades the lowlands of Mount Emei.

Key words: anti-predator behavior, predation experience, alien species

自20世纪70年代末以来,全球两栖类种群出现全面下降的现象(Alford & Richards, 1999; Collins

& Storfer, 2003),入侵物种,特别是入侵捕食者被认为是导致其下降的重要原因之一(Kats & Ferrer,

2003)。自然界中,多种鱼类和节肢动物均捕食蝌蚪,被捕食是许多种类的蝌蚪死亡的主要原因(Alford & Richards, 1999)。在捕食者-蝌蚪的长期协同进化过程中,捕食者建立起了一整套适于捕食蝌蚪的生理、行为机制,而蝌蚪也进化出了相应的反捕策略。根据反捕防御发生的时间, Sih (1987) 将蝌蚪的反捕策略分成两大类:遭遇前防御(pre-encounter defences)和遭遇后防御(post-encounter defences)。蝌蚪的遭遇前防御包括(1)通过捕食者散发在水体中的化学物质感知附近捕食者的存在(Wilson & Lefcort, 1993)(2)形成集群以降低被捕食风险;(3)改变活动水平(Laurila *et al.*, 1997), 改换微栖息地(Holomuzki, 1986), 改变昼夜活动节律(Petranka, 1989; Lawler, 1989), 甚至改变自身的体型、体色(McCollum & Leimberger, 1997), 以减少被捕食者捕杀的可能。而蝌蚪的遭遇后防御则有(1)通过产生具有一定毒性的化学物质,降低自身对捕食者的适口性(Formanowicz & Brodie, 1982)(2)释放化学物质警告同类(Hews, 1988)。

克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)原产美国南部和墨西哥北部,1929年由日本引入中国南京附近(薛俊增等, 1998)。近年来,克氏原螯虾作为食用虾在各地推广养殖,现已分布至十几个省市,并在河流、池塘、沟渠、水田等水体中建立了野外种群,在部分地区已成为优势种(吴岷, 2002)。克氏原螯虾为杂食性动物,取食水生植物、底栖动物、小鱼虾、蝌蚪、小蛙等(唐鑫生, 2001; 吴岷, 2002);在引入美国加州南部山区后,捕食肥渍螭(*Taricha torosa*)的卵和幼体,导致该地区肥渍螭种群下降(Gamradt & Kats, 1996; Gamradt *et al.*, 1997; Kats & Ferrer, 2003)。Gutierrez-Yurrita 等人(1998)在自然生态系统中的研究发现,克氏原螯虾主要以植物为食,但在24.9%的个体胃中发现有动物性食物,其中14%发现有东部食蚊鱼(*Gambusia holbrooki*)。

根据访查,克氏原螯虾在峨眉山尚无野外自然种群,但该地区市场和饭店已有贸易。又根据 Gil-Sánchez 和 Alba-Tercedor (2002) 的研究,克氏原螯虾在西班牙 Granada 省(36-37° N)分布最高可达海拔 820 m, 因此,克氏原螯虾有可能在峨眉山(29° 30' N)低海拔地区建立自然种群。也有可能捕食运动躲避能力相对较弱的两栖类蝌蚪,对峨眉山的两栖动物种群是一种潜在的威胁。

由于蝌蚪的反捕策略是在长期进化过程中与捕食者协同进化出现的,当面对全新的捕食者,蝌蚪又会表现出什么样的行为反应,能否在较短的时间内建立起反捕策略呢?为此,本研究选用峨眉山中低海拔分布(最低分布可到海拔 701 m,中国科学院成都生物所标本,野外号 5702450, 1957)的仙姑弹琴蛙(*Rana daunchina*)蝌蚪作为猎物,而在该地区尚无分布的克氏原螯虾作为捕食者进行实验,观察蝌蚪对陌生捕食者的反捕行为,通过回答以下问题,评估外来入侵捕食者对土著两栖类的危害(1)当克氏原螯虾存在时,蝌蚪活动方式是否会发生改变?(2)个体短期的被捕食经验是否会影响蝌蚪的反捕行为反应?(3)不同发育阶段的蝌蚪的行为变化是否存在差异?

1 材料方法

1.1 实验材料

仙姑弹琴蛙蝌蚪于 2003 年 12 月 29 日采自四川省峨眉山海拔 1420 m 的两个水塘中,水温 7℃。采回的蝌蚪于实验室内饲养于 1 个玻璃水族箱(70 cm × 30 cm × 30 cm)中,水深 10 cm。水温保持在 12-15℃。以烫熟的菠菜碎屑和市售金鱼饲料饲喂蝌蚪,每日投喂足量的饲料。不同年龄段的蝌蚪可以通过体长和发育阶段(Gosner, 1960)进行判断(刘承钊和胡淑琴, 1961; 谢锋等, 2000)。其中 0.5 年生个体发育阶段均为 25 期(Gosner, 1960), 体长 3.4 ± 4.0 mm, 1.5 年生个体为 26-30 期, 体长 5.0 ± 4.9 mm, 而 2.5 年生个体为 31-35 期, 体长 9.2 ± 13.1 mm。

实验开始前 2 周于市场购买雄性克氏原螯虾,分别饲养在 2 个白色塑料水箱(40 cm × 30 cm × 14 cm)中,水深 10 cm,水温保持在 12-15℃。每日投喂足量胡萝卜碎屑和菠菜碎屑作为食物。实验开始前 1 周,选择体长较为均匀的克氏原螯虾 20 只(平均体长 93.0 ± 4.8 mm),随意分为 2 组,每组 10 只。其中一组保持食物不变,另一组改为饲喂仙姑弹琴蛙蝌蚪。

峨眉山仙姑弹琴蛙的蝌蚪完成变态需要 3 年时间(刘承钊和胡淑琴, 1961),关于其蝌蚪越冬方式尚无详细报道。根据采集时的观察,水塘边偶有行人路过,仙姑弹琴蛙蝌蚪便会快速游动躲避,具有很强的活动性。对西班牙伊比利亚半岛的研究表明,

克氏原螯虾冬季冬眠,2月气温还低于 10°C 时克氏原螯虾就已经开始褪皮生长,4月即开始产卵(Guerra & Nino, 1995),而Huner和Bar(1991)的研究表明,克氏原螯虾在 12.8°C (55°F)下即有活跃的捕食行为。

根据成都生物所标本馆标本记录,1957年3月10日曾在峨眉山海拔750 m处溪流中采到仙姑弹琴蛙蝌蚪(野外标本号:570009-5700010),气温 18°C ,水温 11°C 。而1957年4月25日在海拔701 m处采到仙姑弹琴蛙(野外标本号:5702450),气温 18°C ,水温 16°C 。而实验于1月18日到2月19日进行,实验水温在 $12-15^{\circ}\text{C}$,略高于同期峨眉山海拔700-800 m处自然水温,而相当于3月中、下旬到4月中下旬的水温。因此,实验结果可能会与自然条件下的实际情况存在一定差异。

1.2 实验设计

实验按照 $3 \times 3 \times 2$ 因子设计,即:捕食者状况3个水平(食植物的克氏原螯虾、食蝌蚪的克氏原螯虾、无捕食者),蝌蚪年龄组3个水平(约为2.5年生、1.5年生、0.5年生),蝌蚪经验2个水平(有经验、无经验)。由于采集的2.5年生蝌蚪数量不足,2.5年生、有经验、食蝌蚪螯虾处理组和2.5年生、有经验、无螯虾处理组测试7次,而2年生、有经验、食蝌蚪螯虾处理组和1.5年生、有经验、无螯虾处理组测试9次。其余每种处理组合各测试8次。

实验于2004年1月18日开始,2月19日结束。测试前2 d将测试用蝌蚪分为2组,分别放入2个白色塑料水箱中饲养,每组18只。测试前1 d,其中一组水箱中放入2只预先饥饿1 d的克氏原螯虾,另一组水箱中则放入大小与克氏原螯虾相近的2块卵石。8 h后将克氏原螯虾和卵石取走,检查克氏原螯虾处理水箱中的蝌蚪,如有蝌蚪被捕食,则该组蝌蚪作为“有经验”的蝌蚪,而卵石处理的蝌蚪作为“无经验”的蝌蚪。如果没有蝌蚪被捕食,则更换蝌蚪重新准备实验。实验前一天晚上蝌蚪投喂足量饲料,测试中蝌蚪和捕食者均不投食。每只蝌蚪只用一次,且保证每次使用的蝌蚪与对应的克氏原螯虾在实验中只遭遇一次。

实验使用白色塑料水箱($40 \text{ cm} \times 30 \text{ cm} \times 14 \text{ cm}$),加入静止24 h、充气4 h后的自来水14 L,水深8 cm。克氏原螯虾和作为对照的卵石分别放入倒扣的椭圆形塑料篮(长径:17 cm,宽径:14 cm,高:5

cm)中,塑料篮网眼约 $0.1 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}$,塑料篮经纬杆直径约为 0.1 cm ,置于水箱一端中间,上压瓷砖2片,以防螯虾逃逸。将一片灰色塑料片($30 \text{ cm} \times 11.4 \text{ cm}$)固定在水箱另一端,距底部2 cm高,作为隐蔽所。

测试时每个水箱中放入1只蝌蚪。适应60 min后,放入克氏原螯虾,无捕食者组用大小相似的卵石作对照。气泵鼓气15 min,使捕食者信息传递到整个水体中(预先用高锰酸钾溶液做预备实验,表明鼓气10 min便足以让高锰酸钾溶液扩散到整个水体中)。再过5 min,开始观察并记录,每隔1 min扫描记录一次蝌蚪的行为,每轮扫描耗时40 s,共记录30 min。分类和记录以下3种行为:

(1)隐蔽:从水箱顶部垂直观察,蝌蚪身体没有任何部分露出隐蔽所则记录为“隐蔽”。

(2)活动:从水箱顶部垂直观察,蝌蚪位于隐蔽所外,身体有任何运动都记录为“活动”。

(3)静止:从水箱顶部垂直观察,蝌蚪位于隐蔽所外,且身体所有部位均无运动,记录为“静止”。

测试结束后移除蝌蚪和捕食者,清洗水箱,在整个研究过程中,特定食性的螯虾或者卵石固定使用一定的水箱,以防化学信息干扰。下次测试时更换水箱方向,以消除方向效应。

1.3 数据处理

计算每只蝌蚪每种行为频次占所有行为的比例,然后对其平方根求反正弦。转化后的数据使用MANOVA方法,以捕食者状况、蝌蚪经验、蝌蚪年龄为固定因子,考察三者及其交互效应对蝌蚪行为的影响。主效应不同水平间的差异使用最小显著差异法(LSD)分析。

2 结果

研究发现:有无被捕食经验对仙姑弹琴蛙蝌蚪的行为反应有极显著的影响,有经验蝌蚪利用隐蔽所的时间极显著地高于无经验的个体($F_1 = 10.942, P = 0.001$),而静止和活动的的时间则极显著地低于无经验个体(静止: $F_1 = 8.590, P = 0.004$;活动: $F_1 = 10.447, P = 0.002$) (表1,表2,图1)。

捕食者状况对蝌蚪行为没有显著性影响,且II类统计错误的概率较低(LSD,隐蔽时间:对照 vs. 食菠菜, $P = 0.740$;对照 vs. 食蝌蚪, $P = 0.973$;食菠菜 vs. 食蝌蚪, $P = 0.766$;静止时间:对照 vs. 食菠

表 1 不同实验条件下仙姑弹琴蛙蝌蚪行为变化多因素方差分析

Table 1 MANOVA table for examining the effects of predator, tadpole experience and tadpole age on *Rana daunchina* tadpole behaviors

实验条件 Source	自由度 df	Wilks' λ	F	P
捕食者状况 Predator	6, 248	0.941	1.285	0.265
蝌蚪经验 Tadpole experience	3, 124	0.901	4.544	0.005 **
蝌蚪年龄 Tadpole age	6, 248	0.925	1.654	0.133
捕食者状况 × 蝌蚪经验 Diet × tadpole experience	6, 248	0.929	1.558	0.160
捕食者状况 × 蝌蚪年龄 Diet × tadpole age	12, 328	0.929	0.769	0.682
蝌蚪经验 × 蝌蚪年龄 Experience × tadpole age	6, 248	0.976	0.514	0.797

** $P < 0.01$

表 2 不同实验条件下仙姑弹琴蛙蝌蚪行为变化单因素方差分析

Table 2 Summary of univariate analyses for the effects of predator, tadpole experience and tadpole age on *Rana daunchina* tadpole behaviors

行为反应 Response	条件因子 Factor	自由度 df	均方 Mean square	F	P
隐蔽 Refuge use	捕食者状况 Predator	2	0.013	0.067	0.935
	蝌蚪经验 Tadpole experience	1	2.196	10.942	0.001 *
	蝌蚪年龄 Tadpole age	2	0.106	0.526	0.592
	捕食者状况 × 蝌蚪经验 Predator × tadpole experience	2	0.294	1.467	0.234
	捕食者状况 × 蝌蚪年龄 Predator × tadpole age	4	0.054	0.267	0.899
	蝌蚪经验 × 蝌蚪年龄 Tadpole experience × tadpole age	2	0.020	0.101	0.904
	静止 Rest	捕食者状况 Predator	2	0.035	0.211
蝌蚪经验 Tadpole experience		1	1.406	8.590	0.004 **
蝌蚪年龄 Tadpole age		2	0.131	0.798	0.453
捕食者状况 × 蝌蚪经验 Predator × tadpole experience		2	0.142	0.869	0.422
捕食者状况 × 蝌蚪年龄 Predator × tadpole age		4	0.059	0.361	0.836
蝌蚪经验 × 蝌蚪年龄 Tadpole experience × tadpole age		2	0.014	0.083	0.920
活动 Activity		捕食者状况 Predator	2	0.029	1.036
	蝌蚪经验 Tadpole experience	1	0.292	10.447	0.002 **
	蝌蚪年龄 Tadpole age	2	0.014	0.502	0.607
	捕食者状况 × 蝌蚪经验 Predator × tadpole experience	2	0.104	3.720	0.027 *
	捕食者状况 × 蝌蚪年龄 Predator × tadpole age	4	0.017	0.596	0.666
	蝌蚪经验 × 蝌蚪年龄 Tadpole experience × tadpole age	2	0.002	0.087	0.917

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

菜 $P = 0.523$; 对照 vs. 食蝌蚪 $P = 0.679$; 食菠菜 vs. 食蝌蚪 $P = 0.822$; 活动时间: 对照 vs. 食菠菜 $P = 0.847$; 对照 vs. 食蝌蚪 $P = 0.185$; 食菠菜 vs. 食蝌蚪 $P = 0.256$ (表 1, 表 2, 图 1)。

蝌蚪年龄对蝌蚪行为没有显著性影响, 且 II 类统计错误的概率较低 (LSD, 隐蔽时间: 0.5 年组 vs. 1.5 年组 $P = 0.474$; 0.5 年组 vs. 2.5 年组 $P = 0.323$; 1.5 年组 vs. 2.5 年组 $P = 0.771$; 静止时间: 0.5 年组 vs. 1.5 年组 $P = 0.261$; 0.5 年组 vs. 2.5 年组 $P = 0.294$; 1.5 年组 vs. 2.5 年组 $P = 0.958$; 活动时间: 0.5 年组 vs. 1.5 年组 $P = 0.848$; 0.5 年组 vs. 2.5 年组 $P = 0.451$; 1.5 年组 vs. 2.5 年组:

$P = 0.342$ (表 1, 表 2, 图 1)。

捕食者状况和蝌蚪经验的交互效应对蝌蚪的活动性有显著影响 ($F_2 = 0.104$, $P = 0.027$), 有经验蝌蚪和无经验蝌蚪对于螯虾的出现行为反应并不相同, 无螯虾时两者的活动性差异更大, 而螯虾存在时两者活动性的差异反而缩小了 (表 2, 图 1)。

3 讨论

3.1 蝌蚪的经验、捕食者状况与蝌蚪年龄对蝌蚪反捕行为的影响

实验显示: 有被捕食经历的仙姑弹琴蛙蝌蚪表现出活动性下降、隐蔽所利用率上升的行为反应。

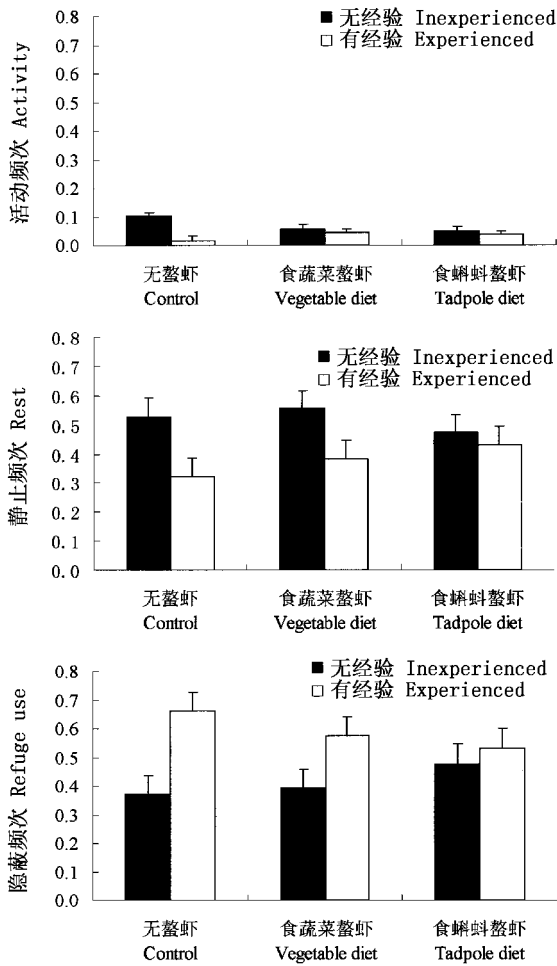


图 1 不同捕食者状况下有经验与无经验仙姑弹琴蛙蝌蚪的行为反应(合并不同年龄蝌蚪的数据)

Fig. 1 Responses of *Rana daunchina* tadpoles to different predator treatments. 1 SE are presented. Data from tadpoles of three age stages are pooled

这表明,仙姑弹琴蛙蝌蚪能够识别同种蝌蚪被捕食的视觉或者化学信号,并表现出反捕行为。但是,螯虾存在与否和螯虾的食性对仙姑弹琴蛙蝌蚪的行为均无显著影响($P=0.265$),这意味着仙姑弹琴蛙蝌蚪并没有建立起对陌生捕食者本身的识别能力,而是仅仅表现出了无针对性的反捕行为反应。这种非特异性的行为反应极可能只是一种应激反应。

捕食者状况和蝌蚪经验的交互效应对蝌蚪的活动时间有显著影响,但这仍然不足以说明蝌蚪建立了对螯虾的识别能力,因为这有可能仅仅是蝌蚪在经历过捕食胁迫后,对异常状况(如活动物体、异常气味)的反应发生变化。

理论模型(Werner & Anholt, 1993)和实际研究

(Laurila *et al.*, 1997)结果表明,当不同体型大小的蝌蚪的被捕食率不同时,它们的反捕行为水平也会有差异;而即使被捕食风险相同,不同年龄的动物在反捕食和生长之间的权衡也可能存在差异,从而导致行为水平的差异。本实验中,不同年龄和体型大小的蝌蚪行为水平并无显著差异,说明在面临一种尚不明确的被捕食压力时,不同年龄和体型大小的仙姑弹琴蛙蝌蚪具有相似的、无差别的反捕行为反应。

已有研究表明,某些种类的两栖类蝌蚪能够在相对较短的进化时间内(约 50 年)建立起对入侵捕食者的可遗传的识别能力和躲避行为(Kiesecker & Blaustein, 1997; Pearl *et al.*, 2003)。而蝌蚪如果能在很短的时间内通过个体的经验获得对入侵捕食者的识别能力,则意味着蝌蚪具有个体学习行为,可以在陌生捕食者入侵初期极大地减少捕食压力。这种行为在鱼类中已有大量报道(Kelley & Magurran, 2003)。虽然已有少量关于蝌蚪经验对反捕行为影响的研究(Semlitsch & Reyer, 1992; Sih & Kats, 1994; Laurila *et al.*, 1997),但仅有 Semlitsch 和 Reyer (1992)的研究表明,经过长达 30 d 的被捕食信息暴露,莱桑池蛙(*Rana lessonae*)和食用蛙(*R. esculenta*)蝌蚪的行为发生了改变。但由于这些实验中所采用的蝌蚪和捕食者均为进化史上长期共存的物种,无法排除长期进化过程中可能建立的固有反捕策略。因此,这些结论不能证明蝌蚪具备对捕食者识别的个体学习能力。而本实验亦未发现仙姑弹琴蛙蝌蚪具有这种个体学习能力。不过,本实验中的捕食暴露时间相对较短(8 h),更长时间的捕食暴露是否能够引发蝌蚪的学习行为、建立对克氏原螯虾的识别能力还有待进一步研究。此外,本实验测试的是被捕食暴露后 17.5 - 18.0 h 时间段内蝌蚪的行为反应,而这一时间间隔是否会对蝌蚪的反捕行为产生影响,至今还几乎没有文献报道,有待进一步研究。

3.2 外来捕食者对蝌蚪的生态影响

已有的研究表明,由于永久性水体中捕食者更为常见,故生活在永久性水体中的蝌蚪,一般均具有较强的识别本地捕食者的能力(Pearl *et al.*, 2003; Teplitsky *et al.*, 2003)。峨眉山的仙姑弹琴蛙蝌蚪一般生活在永久性水域中,需要 3 年才能完成变态;而在采集本实验所用蝌蚪的水塘中也发现大量蜻蜓

幼虫、龙虱等本地捕食者。由此推断,生活在有较多捕食者的永久性水体中的仙姑弹琴蛙蝌蚪也可能具有识别本地捕食者的能力。

由于反捕行为在降低了被捕食风险的同时也需付出一定的代价,比如:对蝌蚪取食、变态时的体型大小和存活率造成负面影响,最终导致其适合度降低(Berven, 1990; Lawler *et al.*, 1999; Nicieza, 2000)。这种代价被称为捕食的‘亚致死效应(Sublethal effect)’(Peckarsky *et al.*, 1993)。因此,对捕食者的识别能力有利于蝌蚪根据捕食者存在与否调节自己的反捕行为,减少不必要的亚致死作用。但是,经历过克氏原螯虾捕食胁迫的仙姑弹琴蛙蝌蚪,无论克氏原螯虾是否仍然存在,均表现出活动性降低、对隐蔽所利用增加的行为反应,这种无针对性的行为反应虽然可以降低被捕食率,但无疑也有着巨大的代价。如果这种情况在自然条件下也存在,那么在克氏原螯虾入侵初期而仙姑弹琴蛙建立起可遗传的行为适应之前,低海拔地区的仙姑弹琴蛙蝌蚪则可能会由于无法识别新的捕食者而表现出过度的反捕行为反应,承受更大的亚致死作用,对种群生存造成不利影响。但是,本研究采用的是极度简单、模式化的捕食者—隐蔽所环境,其结论有一定的局限性,有待在自然或半自然条件下进一步考察。

致谢:感谢李胜全老师帮助查询标本记录。感谢刘伟博士对本文提出宝贵修改意见。感谢徐世霞同学在实验中给予的帮助。

参考文献

Alford, R. A. and Richards, S. J. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**: 133 – 165.

Berven, K. A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology*, **71**: 1599 – 1608.

Collins, J. P. and Storer, A. 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*, **9**: 89 – 98.

Formanowicz, D. R. and Brodie, E. D. Jr. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia*, (1): 91 – 97.

Gamradt, S. C. and Kats, L. B. 1996. Effects of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology*, **10**: 1155 – 1162.

Gamradt, S. C., Kats, L. B. and Anzalone, C. B. 1997. Aggression by non-native crayfish deters breeding in California newts. *Conservation Biology*, **11**: 793 – 796.

Gil-Sánchez, J. M. and Alba-Tercedor, J. 2002. Ecology of the native and introduced crayfishes *Austropotamobius pallipes* and *Procambarus clarkii* in southern Spain and implications for conservation of the native species. *Biological Conservation*, **105**: 75 – 80.

Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183 – 190.

Guerra, J. L. and Nino, A. E. 1995. Ecology of red swamp crayfish (*Procambarus clarkii* Girard) in the central meseta of Spain. In: Romaire, R. P. (ed.), *Eighth International Symposium on Astacology*. Louisiana State University Printing Office, Baton Rouge, Louisiana (USA), 179 – 200.

Gutierrez-Yurrita, P. J., Sancho, G., Bravo, M. A., Baltanas, A. and Montes, C. 1998. Diet of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in natural ecosystems of the Donana National Park temporary fresh-water marsh (Spain). *Journal of Crustacean Biology*, **18**: 120 – 127.

Hews, D. K. 1988. Alarm response in larval western toads, *Bufo boreas*, release of larval chemicals by a natural predator and its effects on predator capture efficiency. *Animal Behaviour*, **36**: 125 – 133.

Holomuzki, J. R. 1986. Effect of microhabitat use on fitness components of larvae of tiger salamanders. *Oecologia*, **71**: 142 – 148.

Huner, J. V. and Barr, J. E. 1991. *Red Swamp Crawfish: Biology and Exploitation* (3rd edn.). Louisiana Sea Grant College Program, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana (USA), 128.

Kats, L. B. and Ferrer, R. P. 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity and Distributions*, **9**: 99 – 110.

Kelley, J. L. and Magurran, A. E. 2003. Learned predator recognition and antipredator responses in fishes. *Fish and Fisheries*, **4**: 216 – 226.

Kiesecker, J. M. and Blaustein, A. R. 1997. Population response of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*, **78**: 1752 – 1760.

Laurila, A., Kujasalo, J. and Ranta, E. 1997. Different anti-predator behaviour in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, **40**: 329 – 336.

Lawler, S. P. 1989. Behavioural responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Animal Behaviour*, **38**: 1038 – 1047.

- Lawler, S. P., Dritz, D., Strange, T. and Holyoak, M. 1999. Effects of introduced mosquitofish and bullfrogs on the threatened California red-legged frog. *Conservation Biology*, **13**: 613 – 622.
- Liu, C. C. (刘承钊) and Hu, S. C. (胡淑琴). 1961. *Tail-less Amphibians of China* (中国无尾两栖类). Science Press, Beijing, 193 – 195. (in Chinese)
- McCollum, S. A. and Leimberger, J. D. 1997. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia*, **109**: 615 – 621.
- Nicieza, A. G. 2000. Interacting effects of predation risk and food availability on larval anuran behaviour and development. *Oecologia*, **123**: 497 – 505.
- Pearl, C. A., Adams, M. J., Schuytema, G. S. and Neberker, A. V. 2003. Behavioral response of anuran larvae to chemical cues of native and introduced predators in Pacific Northwestern United States. *Journal of Herpetology*, **37**: 572 – 576.
- Peckarsky, B. L., Cowan, C. A., Penton, M. A. and Anderson, C. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology*, **74**: 1836 – 1846.
- Petranka, J. W. 1989. Response of toad tadpoles to conflicting chemical stimuli: predator avoidance versus “optimal” foraging. *Herpetologica*, **45**: 283 – 292.
- Semlitsch, R. D. and Reyer, H. U. 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 353 – 360.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot, W. C. and Sih, A. (eds.), *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, 203 – 224.
- Sih, A. and Kats, L. B. 1994. Age, experience and the response of streamside salamander hatchlings to chemical cues from predatory sunfish. *Ethology*, **96**: 253 – 259.
- Tang, X. S. (唐鑫生). 2001. Red swamp crawfish. *Bulletin of Biology* (生物学通报), **35** (9): 19. (in Chinese)
- Teplitsky, C., Plénet, S. and Joly, P. 2003. Tadpoles' responses to risk of fish introduction. *Oecologia*, **134**: 270 – 277.
- Werner, E. E. and Anholt, B. R. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist*, **142**: 242 – 272.
- Wilson, D. J. and Lefcort, H. 1993. The effect of predator diet on the alarm response of red-legged frog, *Rana aurora*, tadpoles. *Animal Behaviour*, **46**: 1017 – 1019.
- Wu, M. (吴岷). 2002. *Procambarus clarkii*. In: Li, Z. Y. (李振宇) and Xie, Y. (解焱) (eds.), *Invasive Alien Species in China* (中国外来入侵种). China Forestry Publishing House, Beijing, 63. (in Chinese)
- Xie, F. (谢锋), Fei, L. (费梁) and Zheng, Q. M. (郑全明). 2000. Preliminary study on the conservative biology of *Scutigera chintingensis* (Anura, Pelobatidae). In: Li, D. J. (李德俊) (ed.), *Cultum Herpetologica Sinica 8* (两栖爬行动物学研究第8辑). Guizhou Science and Technology Press, Guiyang, 293 – 298. (in Chinese with English abstract)
- Xue, J. Z. (薛俊增), Wu, H. X. (吴惠仙) and Zhang, L. P. (张丽萍). 1998. Study on the morphology and dissection of *Procambarus clarkii* for crustacean experiment. *Journal of Hangzhou Teachers College* (杭州师范学院学报), (6): 67 – 71. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑 : 闫文杰)