

DOI: 10.5846/stxb201903090448

樊晓丽, 林植华. 黑斑侧褶蛙蝌蚪断尾后的补偿生长和发育研究. 生态学报, 2020, 40(6): 2141-2148.

Fan X L, Lin Z H. Compensatory growth and development of tail loss in *Pelophylax nigromaculatus* Tadpoles. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 2141-2148.

黑斑侧褶蛙蝌蚪断尾后的补偿生长和发育研究

樊晓丽, 林植华*

丽水学院生态学院, 丽水 323000

摘要: 动物在经历不利的生长条件或环境后往往出现补偿生长。研究了黑斑侧褶蛙 (*Pelophylax nigromaculatus*) 蝌蚪经历来自食蚊鱼 (*Gambusia affinis*) 捕食造成断尾损伤后的补偿生长模式、断尾损失对蝌蚪游泳能力以及变态时间与大小的影响。结果表明, 经历捕食压力后, 全尾组和 1/3 断尾组蝌蚪的体长显著大于 1/2 断尾组蝌蚪的体长, 全尾组和 1/3 断尾组之间的蝌蚪体长差异不显著; 第 19 天时, 1/2 断尾组蝌蚪经过补偿生长后体长显著大于全尾组蝌蚪, 1/3 断尾组与全尾组和 1/2 断尾组之间的蝌蚪体长差异均不显著; 三个实验组之间蝌蚪尾长差异不显著; 全尾组蝌蚪的疾游速显著大于 1/2 断尾组蝌蚪的疾游速, 1/3 断尾组蝌蚪的疾游速与全尾组和 1/2 断尾组之间差异不显著, 表明严重断尾对蝌蚪疾游速产生了消极影响。三个实验组蝌蚪的变态时间和变态前后形态差异均不显著。黑斑侧褶蛙蝌蚪能够在变态前调整生长轨迹补偿早期捕食风险造成的生长损失, 断尾损失并不影响变态时间与大小, 断尾超过一半的蝌蚪经过补偿生长后仍要付出一定的运动代价。

关键词: 蝌蚪; 断尾; 补偿生长; 疾游速; 捕食风险; 变态

Compensatory growth and development of tail loss in *Pelophylax nigromaculatus* Tadpoles

FAN Xiaoli, LIN Zhihua*

College of Ecology, Lishui University, Lishui 323000, China

Abstract: Many animals often undergo compensatory growth with adverse growth conditions or in hostile environments. We studied the growth trajectories of anuran tadpoles (*Pelophylax nigromaculatus*) with three tail length treatments, including full-tail, 1/3-tail loss and 1/2-tail loss inflicted by the predatory mosquitofish (*Gambusia affinis*). We also evaluated the effect of tail injury on the swimming performance and size and time at metamorphosis of the tadpoles. Our results showed that the body length of full-tail and 1/3-tail loss treatment tadpoles was significantly longer than that of the 1/2-tail loss tadpoles the day following predation stress, however, there were no significant differences between these two groups. On the 19th day, the body length of the 1/2-tail loss tadpoles was significantly longer than that of the full-tail tadpoles and there were no significant differences between the 1/3-tail loss and 1/2-tail loss tadpoles. No significant differences were found among groups in tail fin length of the tadpoles. The burst swimming speed of full-tail tadpoles was significantly faster than that of the 1/2-tail loss tadpoles and there were no significant differences in the swimming performance of tadpoles between the 1/2-tail and 1/3-tail loss groups. These results suggested that the performance in burst swimming of tadpoles was negatively affected when the tail is impaired seriously by the predators. The tadpoles from the three experimental groups almost synchronously achieved metamorphosis at a similar size. *P. nigromaculatus* tadpoles can adjust their growth trajectories to compensate for the growth loss caused by predator risk at the early development stage before metamorphosis. Although the

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31500329); 生态环境部南京环境科学研究所物种保护项目 (2019-2-4-6); 丽水市重点科技项目 (20151206, SH2017001, 2019RC06)

收稿日期: 2019-03-09; **网络出版日期:** 2019-12-17

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

tadpoles can compensate for the loss of almost half the tail, they must pay in locomotor costs.

Key Words: tadpoles; tail loss; compensatory growth; burst swimming speed; predation risk; metamorphosis

动物赖以生存的栖息地环境条件通常是可变的。当遭遇食物短缺、低温胁迫、有毒物质、捕食者等不良条件时,各种动物往往出现暂时的生长停滞或负增长的现象^[1-4]。为了弥补不利环境条件对早期生长发育所产生的消极影响,许多生物在达到特定发育阶段之前,往往发生补偿生长(Compensatory growth)。所谓补偿生长是指动物经过一段时间的生长抑制或其他各种不良环境条件胁迫后,一旦恢复有利生长条件而出现生长加速的现象^[5]。根据补偿程度的不同,可分为不能补偿生长、部分补偿生长、完全补偿生长和超补偿生长四类^[6]。具体途径包括延长幼体生长期^[7],提高食物同化率^[8],提高生长率^[9],改变营养物质分配策略^[10],降低代谢成本^[11],或对不同组织有选择地分配生长^[12]等补偿方式,是动物适应自然环境变化而采取的特殊生存策略。昆虫^[12]、鱼类^[9, 11]、两栖类^[2-4]、爬行类^[10]等生物在一定条件下都会出现补偿生长机制。

野外和实验室内均发现,食蚊鱼(*Gambusia affinis*)、克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)、蜻蜓幼虫(Dragonfly larvae)等水生动物在捕食过程中,往往会造成无尾类蝌蚪的尾不同程度损伤^[13-17]。反捕食理论推测一些无尾类蝌蚪通过引诱捕食者攻击其彩色明亮尾,而避免对头部和躯干这两个身体重要部分的致命攻击^[18-23]。蝌蚪通过尾鳍损伤可直接获得生存利益(成功逃避捕食者),但需要付出一定的生长发育代价。一方面,无尾类蝌蚪的游泳能力与其尾部形态特征密切相关,如较长较窄的尾能够显著提高蝌蚪的游泳速度^[24-25],当尾损伤严重到一定程度(如损伤程度超过 30%),就直接造成一定的运动代价(即游泳能力下降),从而使得身体的其他部位更容易受到攻击,最终降低存活率^[13, 19, 26]。另一方面,严重的尾损伤可能会导致蝌蚪受伤组织再生能耗的增加,生长受阻,从而使其生长率下降^[19, 27]。

捕食风险会随着时间推移而发生变化,例如,食蚊鱼等受口裂限制,蝌蚪个体越大,被捕食的风险越低^[17]。补偿生长可用来反映生物对早期捕食风险诱导所引起的生长抑制在后续一段时期内的发展变化^[11, 28]。因此,确认补偿生长的存在是捕食理论和建模的关键问题,因为它意味着当捕食风险逐渐消失时,与逃避捕食有关的生长损失可能被抵消。已有的研究表明,补偿生长更有可能发生在个体发育经历栖息地变化的物种中^[11, 29],生活史复杂的无尾两栖类幼体对环境条件变化高度敏感^[30-31],是研究补偿生长可塑性的适应意义以及其对生活史的影响的很好模型。

黑斑侧褶蛙(*Pelophylax nigromaculatus*)隶属于两栖纲(Amphibia)无尾目(Anura)蛙科(Ranidae)侧褶蛙属(*Pelophylax*),是我国的广布种,通常在每年的 3 月下旬出蛰,繁殖期为 4—6 月,主要产卵于稻田、池塘等静水域的岸边浅水处^[32-33]。其繁殖水体中共同生活蜻蜓幼虫、食蚊鱼、克氏原螯虾等各类捕食者,和尾部受伤的黑斑侧褶蛙蝌蚪。本研究通过捕食者食蚊鱼诱发黑斑侧褶蛙蝌蚪形成不同程度断尾,通过实验室内分组长期饲养,比较不同程度断尾组蝌蚪的体长与尾的变化、游泳能力、变态时间与大小等差异,旨在探讨:(1) 蝌蚪断尾损失后的生长轨迹变化,(2) 断尾损失对蝌蚪游泳能力的影响,(3) 早期阶段的断尾受损对变态时间与大小的影响,(4) 为无尾类蝌蚪的断尾补偿生长机制和种群野外保护提供一定的基础理论数据。

1 材料与方法

1.1 实验动物的采集

2014 年 4 月 2 日雨后清晨,在浙江丽水学院(28°27'N, 119°53'E)校园内的持久性池塘中采集 3 窝黑斑侧褶蛙蝌蚪的部分卵团,带回两栖爬行动物实验室,置于塑料箱(700×500×400 mm³, 200 mm 水深)中自然孵化,待蝌蚪长至能自由游泳的 Gosner 26-27 期^[34]时(Nikon XTS30 解剖显微镜下鉴定)进行实验。在同一水体中,用捞网人工捕获 5 条食蚊鱼带回实验室饲养备用。

1.2 实验设计与管理

2014 年 4 月 7 日 20:00,随机捞取 100 只大小相似的黑斑侧褶蛙蝌蚪放入同一只塑料箱内,同时放入 5 条

食蚊鱼。12 h 后,根据断尾程度将蝌蚪分成全尾组、1/3 断尾组和 1/2 断尾组,每组各 20 只,分别单独饲养在塑料碗内(口径 120 mm,水深 30 mm),每 48 h 用黑斑侧褶蛙粉质饲料按每只蝌蚪体重的 20% 充足喂食,每周递增,避免食物水平对蝌蚪发育的影响^[2]。每 96 h 用曝气 24 h 后的自来水进行完全换水,保证水位一致,同时按顺序调换塑料碗的位置以减少位置形成的温度差异影响。

每 48 h 连续跟踪拍摄测定 10 次形态。将蝌蚪放入底下有标尺的培养皿中,用 Sony DSC-T100 数码相机拍摄其俯视图,在电脑上用 ImageJ 1.44p 软件测定照片中蝌蚪的体长(从吻端到泄殖孔的距离)和尾长(从尾基部至末端的距离)。

以出现两只前肢(42 期)作为蝌蚪的变态标准,及时捞出变态个体,称取体重,量取体长,测定形态后,单独放移入塑料碗(保留 5 mm 水)内,碗口用网孔为 1 mm 的塑料网罩住,以避免幼蛙逃逸,待尾巴完全消失形成幼蛙(45 期),重新测取体重、体长、前肢长、后肢长、头宽^[35]。以实验开始到蝌蚪出现两只前肢所经历的天数作为变态时间。整个实验在 25℃ 气候室($\pm 0.1^\circ\text{C}$)内进行,光周期设为 12L:12D。

1.3 蝌蚪游泳能力与局部形态特征的测定

在实验的第 26 d,通过水迷宫视频跟踪分析系统(Morris 型,安徽正华生物仪器设备有限公司)每组蝌蚪的游泳能力。测试时,先让每只测试蝌蚪在游泳池内(水温设为 25℃)适应 1 min 后,再用柳树枝条轻轻触碰蝌蚪尾基部使其快速游动,由水迷宫内置软件记录蝌蚪在 1 min 内的疾游速(mm/s)、平均游速(mm/s)和总路程(mm)。

运动测定结束后,测定每只蝌蚪的尾侧面局部形态特征。将每只蝌蚪移入外侧贴有厘米纸的透明有机玻璃围成的长方体(80×30×60 mm³)中,拍摄其侧面图后用相同软件测定出蝌蚪的体长(从吻端到泄殖孔的距离)、体高(躯干最高处)、尾肌高(尾基部的肌肉高度)、尾高(尾部最高处)和尾长(从尾基部至末端的距离)^[25]。

1.4 数据分析

用 Statistica 统计软件包完成所有数据的统计分析。统计分析前,检验数据正态性(Kolmogorov-Smirnov test)和方差同质性(F-max test)。经检验,数据无需转换符合参数统计的条件。用单因素方差分析(One-way ANOVA)、单因素多变量方差分析(One-way MANOVA)及后续的 Tukey's 检验处理和比较相应的数据。描述性统计值用平均值±标准误(Mean±SE)表示,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果

2.1 断尾后蝌蚪的体长和尾长生长变化

食蚊鱼处理后,不同实验组黑斑侧褶蛙蝌蚪的体长和尾长的描述性统计见图 1。One-way ANOVA 显示,3 个实验组间的蝌蚪经历来自食蚊鱼捕食风险后的体长差异显著($F_{2,53}=7.33$, $P<0.002$),全尾组和 1/3 断尾组蝌蚪的体长显著大于 1/2 断尾组蝌蚪的体长,全尾组和 1/3 断尾组之间的蝌蚪体长差异不显著,全尾组、1/3 断尾组和 1/2 断尾组蝌蚪之间形成显著的尾长梯度差异($F_{2,53}=403.15$, $P<0.001$)。到第 19 天时,三个实验组蝌蚪体长出现反向的显著差异($F_{2,52}=4.31$, $P<0.018$),1/2 断尾组蝌蚪体长显著大于全尾组蝌蚪体长,1/3 断尾组与全尾组和 1/2 断尾组之间的蝌蚪体长差异均不显著。三个实验组之间蝌蚪尾长的差异不显著($F_{2,52}=0.19$, $P=0.828$)。

2.2 蝌蚪的游泳速度与形态特征

One-way ANOVA 显示,第 26 天黑斑侧褶蛙蝌蚪的疾游速组间差异显著(图 2, $F_{2,52}=4.89$, $P<0.045$),全尾组蝌蚪的疾游速显著大于 1/2 断尾组蝌蚪的疾游速,1/3 断尾组蝌蚪的疾游速与全尾组和 1/2 断尾组之间差异不显著。One-way MANOVA 显示,不同实验组之间的蝌蚪 1 min 内的游泳总路程、平均游速、蝌蚪的体长、体高、尾肌高、尾高和尾长差异不显著(Wilks' $\lambda=0.82$, $df=8$, 98, $P=0.283$,描述性统计见表 1)。

2.3 断尾处理对变态时间和大小的影响

所有实验组中黑斑侧褶蛙蝌蚪刚变态前后(Gosner 42-46 期)形态特征的描述性统计见表 2。One-way

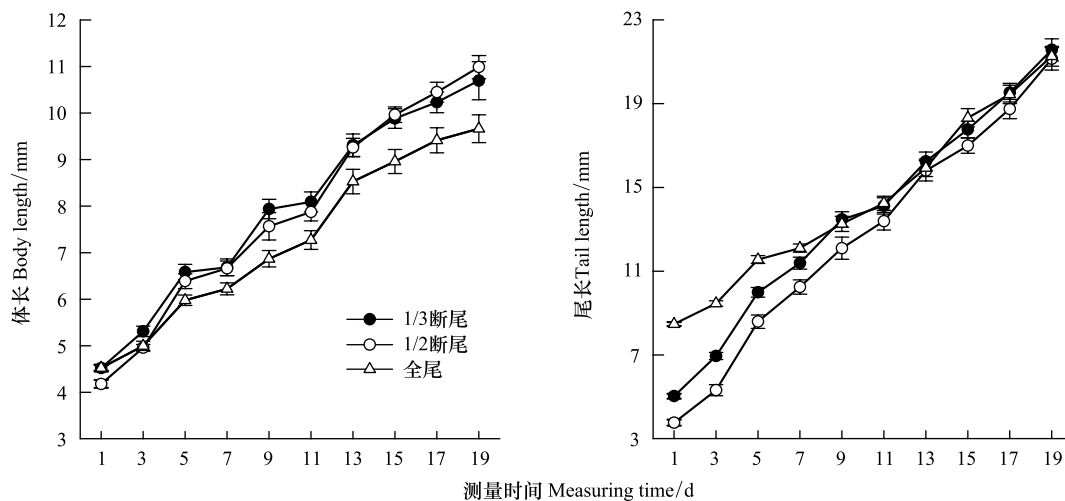


图1 不同断尾处理组黑斑侧褶蛙蝌蚪的生长变化

Fig.1 The growth change of *Pelophylax nigromaculata* tadpoles from different tail treatments

MANOVA 显示,实验组个体在变态时间、变态前后幼体的体重、体长、尾长、前肢长、后肢长、头宽等差异均不显著 (Wilks' $\lambda=0.73$, $df=8, 90$, $P=0.063$)。

3 讨论

动物个体发育早期所经历的环境条件会对后续发育阶段的个体适合度和表现产生强烈影响,处于不良环境压力下的生物如何补偿生长对于理解生活史策略的多样性和进化是至关重要的^[3]。通过补偿生长,最大限度地减少发育早期所经历的不良环境压力对生物体个体产生的负面影响^[3]。

3.1 断尾后黑斑侧褶蛙蝌蚪体长和尾长的补偿生长响应

本实验结果表明,在遭遇捕食者捕食断尾后,全尾组和 1/3 断尾组蝌蚪的体长显著大于 1/2 断尾组,而前两者无明显差异。造成这一情况,可能是由于 1/2 断尾程度造成蝌蚪个体大量失血和组织液流失或者抽样误差造成。

而 1/3 的断尾对于蝌蚪个体而言,可能造成的伤害较小,导致其体长与全尾组没有显著差异。已有研究表明,蓝尾石龙子 (*Eumeces elegans*) 有 1/3 以上的身体总脂肪含量在尾部,仅次于躯干的脂肪含量,故尾部是其重要的能量储存器官^[36]。当蜥蜴断尾后主要利用来源于糖原和油脂的能量,先在断尾截面利用组织液和血液凝结封闭伤口并结痂,随后启动尾再生机制,但尾再生会消耗大量的能量^[37]。

在蝌蚪恢复生长的第 19 天时,1/2 断尾组蝌蚪体长显著大于全尾组蝌蚪体长,出现了明显的反向差异现象,而 1/3 断尾组蝌蚪居中,且靠近 1/2 断尾组蝌蚪体长。这表明了经过一段无捕食压力时期后,这两组断尾组蝌蚪的生长率明显增加,且 1/2 断尾组蝌蚪的提高幅度更大些,表明断尾组蝌蚪发生了补偿生长。当捕食风险(食蚊鱼)消失后,且食物条件优越,蝌蚪的觅食活动并不受限于时空,大大增加了对其生长的能量投入,可能拥有更高的生长率或消化效率,从而降低了逃避捕食者所带来的生长代价,提高生长速率^[38-40],这与

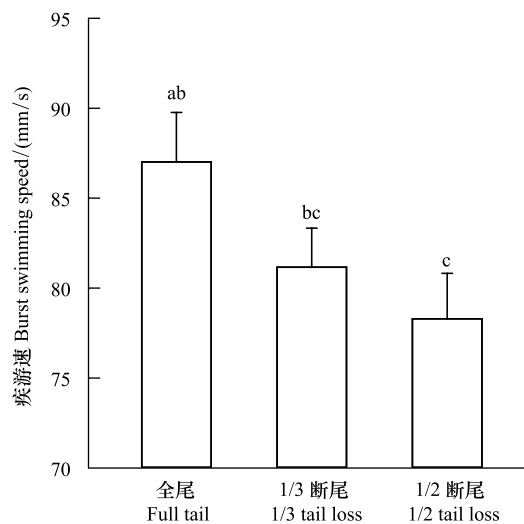


图2 不同断尾处理组黑斑侧褶蛙蝌蚪的疾游速

Fig.2 Burst swimming speed of *Pelophylax nigromaculata* tadpoles from different tail treatments

R. temporaria 蝌蚪生长轨迹不同^[2]。

表 1 黑斑侧褶蛙蝌蚪的平均游速与形态特征的描述性统计

Table 1 Average swimming speed and morphological characteristics of *Pelophylax nigromaculata* tadpoles

变量 Variables	未断尾 Full tail <i>N</i> = 17	1/3 断尾 1/3 tail loss <i>N</i> = 19	1/2 断尾 1/2 tail loss <i>N</i> = 19
平均游速/(mm/s)	29.76±3.39	28.89±3.49	29.30±5.72
Average swimming speed	(22.75—35.26)	(23.92—35.47)	(16.40—38.76)
总路程/mm	1774.30±49.53	1733.58±48.03	1758.06±78.73
Total distance	(1364.73—2115.47)	(1434.96—2128.05)	(985.13—2325.36)
体长/mm	14.88±0.64	15.68±0.64	14.96±0.62
Body length	(10.42—18.95)	(11.75—21.77)	(9.40—18.79)
体高/mm	7.60±0.26	7.89±0.33	7.73±0.26
Body height	(5.87—10.09)	(5.46—11.47)	(5.21—10.39)
尾肌高/mm	4.13±0.21	4.15±0.15	4.59±0.41
Tail muscle height	(3.08—6.44)	(3.02—5.44)	(3.08—11.53)
尾高/mm	9.57±0.45	8.98±0.26	10.46±1.61
Tail height	(6.20—12.44)	(6.68—11.55)	(6.21—39.15)
尾长/mm	32.52±1.40	29.35±0.76	32.10±1.17
Tail length	(24.35—45.03)	(24.40—37.47)	(19.21—39.79)

表 2 黑斑侧褶蛙蝌蚪变态前后的形态变化

Table 2 Morphological changes before and after metamorphosis of *Pelophylax nigromaculata* tadpoles

变量 Variables	未断尾 Full tail <i>N</i> = 16	1/3 断尾 1/3 tail loss <i>N</i> = 16	1/2 断尾 1/2 tail loss <i>N</i> = 18
变态时间 Time to metamorphosis	63.13±1.40 (55.00—73.00)	59.63±1.40 (51.00—70.00)	63.16±1.53 (53.00—79.00)
42 期蝌蚪 Tadpole			
体重/g	1.51±0.05 (1.18—1.86)	1.45±0.06 (0.96—1.76)	1.38±0.05 (0.90—1.64)
全长/mm	69.85±1.45 (57.34—79.31)	68.51±1.53 (54.38—77.35)	65.70±1.31 (52.00—72.90)
体长/mm	22.61±0.35 (18.87—24.65)	21.52±0.52 (18.09—25.70)	22.11±0.50 (17.69—25.21)
尾长/mm	47.04±1.08 (40.27—53.91)	45.22±1.24 (36.81—54.15)	42.40±1.03 (33.62—50.88)
46 期幼蛙 Froglet			
体重/g	0.98±0.03 (0.80—1.15)	0.96±0.04 (0.64—1.24)	0.92±0.03 (0.73—1.25)
体长/mm	20.53±0.38 (18.08—22.80)	19.93±0.34 (17.20—22.49)	18.84±0.30 (16.37—20.35)
前肢长/mm	11.74±0.20 (10.02—12.92)	10.64±0.27 (8.23—12.04)	10.46±0.19 (9.03—11.98)
后肢长/mm	32.22 ± 0.55 (26.40—34.60)	29.91±0.66 (24.39—33.48)	28.71±0.50 (23.86—31.47)
头宽/mm	8.89±0.18 (7.27—10.21)	8.58±0.17 (7.27—9.94)	8.20±0.12 (6.97—8.89)

本研究结果表明,1/2 组和 1/3 断尾组蝌蚪的尾经过捕食风险移除 19 天后恢复生长到全尾组蝌蚪的尾长相同长度。蝌蚪迅速地重新长出完整地尾部,对于蝌蚪修复捕食者对其尾部所造成的伤害至关重要^[41-42]。

3.2 断尾处理对蝌蚪游泳能力及尾局部形态特征的影响

关于无尾两栖类蝌蚪游泳能力的已有研究表明,蝌蚪通常不擅长于长时间地持续游泳,当逃避捕食者时,往往采取提高瞬时加速度或增加快速转弯频次的游泳方式^[19, 25, 42-44]。本实验结果表明,第 19 天,不同实验组蝌蚪的尾长差异不显著,但 1/2 断尾组蝌蚪的疾游速显著低于全尾组蝌蚪的疾游速。可能是由于断尾蝌蚪对伤口进行了修复,经过一段时间,长出再生尾,导致蝌蚪疾游速的降低。也有可能是再生尾的形态比原尾有

所改变,增大了水流对尾部的阻力,使蝌蚪的游速减小。又或者 1/2 的断尾对蝌蚪尾部的神经造成了严重伤害,在尾部再生的过程中,神经组织无法完全恢复,从而减弱了尾部的运动功能,降低了疾游速。已有研究表明,石龙子科(Scincidae)蜥蜴在断尾后运动速度下降 19%—35%,鞭尾蜥科(Teiidae)和角蜥科(Phrynosomatidae)物种下降 32%—42%,蜥蜴科(Lacertidae)部分物种下降 28%—48%^[36, 45]。闫东娟等人(2015)研究了宽鳍鱮(*Zacco platypus*)和鲫鱼(*Carassius auratus*)尾鳍缺失后的恢复生长对其快速启动游泳能力的影响,实验表明经过 20 d 的恢复生长,尾鳍面积恢复到切除前的 62%—64%,两者间尾鳍恢复生长的速度差异不显著;虽然两种鱼尾鳍面积没有完全恢复,但它们的快速启动运动能力却得到了全面恢复^[46]。这与本实验结果有所区别,可能是由于鱼类游动时主要依靠尾鳍和身体的摆动。对鱼类而言,虽然尾鳍在运动方面起着很大的作用,但身体的摆动作用也不容小觑,故游泳能力有了一定的分配,恢复起来较为容易^[46]。本研究结果与关于蝌蚪的已有大多数研究保持一致,蝌蚪的游动主要依靠尾鳍,当尾严重受损时,即使恢复原来的形态,在功能上也有了一定的缺失^[26]。例如,镇海林蛙(*Rana zhenhaiensis*)蝌蚪的游泳速度与尾长度呈正相关,即尾长是镇海林蛙蝌蚪游泳速度的关键性因素,超过 1/3 程度尾损伤会给镇海林蛙蝌蚪带来一定的运动代价^[26]。

3.3 断尾处理不影响变态时间和大小

无尾类生活史中变态时间与大小是其两个重要适合度指标。越来越多的证据表明,补偿生长更有可能发生在个体发育经历栖息地变化的物种中^[29-30]。因为变温动物在变态或迁徙时个体变小会造成显著的死亡率代价^[29],较大的变态个体活到成体的机会更多,且繁殖成功率更高^[30, 47]。

本研究结果表明,3 个实验组蝌蚪的变态时间差异不显著,即断尾后,蝌蚪饲养在消除不利条件的环境下,能与对照组蝌蚪在同一时间内完成变态发育,且变态前后幼体在形态特征上差异均不显著。这表明当捕食压力移除后,蝌蚪可通过补偿生长消除前期的生长损失对变态时间与大小的持续影响。例如,经历食物短缺的 *R. temporaria* 蝌蚪在恢复低剂量和高剂量饲养后,蝌蚪生长轨迹在变态开始前趋于同一水平,对食物限制所致的生长速率降低表现出完全的代偿性生长^[2]; *Fejervarya cancrivora* 蝌蚪从盐度胁迫中释放出来的高盐度组与低盐度组蝌蚪拥有相似的变态时间与大小,表现出完全的生长补偿^[48];瑞典林蛙的北方和南方种群受温度和食物诱导停止生长后,均可通过延长蝌蚪期表现出追赶式生长(Catch-up growth)响应,变态时的体重与对照组种群相同;追赶式生长是指生物在某一特定生命周期最终达到在没有经历限制生长条件下的相同大小^[5, 7, 48]。但是, Hector 等^[7]研究了发育早期的食物限制对褐树蛙蝌蚪(*Litoria ewingii*)变态前后的形态与适合度相关行为特征的影响,结果发现,与对照组蝌蚪相比,限定喂食组蝌蚪将延长 5 天变态,形成较大变态个体。也有学者发现,如果将变态前期的 *R. temporaria* 蝌蚪饲养在食物缺乏或高生理浓度的皮质酮环境中,则蝌蚪在发育阶段发育缓慢,出现前肢时体重明显低于对照组的蝌蚪,而在变态后的生长过程中,体重的增加明显高于对照组蝌蚪,出现追赶式生长的现象^[49]。严格意义的补偿生长是指经过一段时间的限制生长后,通过生理或行为改变直接提高增长率。例如,可通过摄入食物的消化和同化来提高增长率,消化道越长,食物运送时间越长,那么消化效率就会越高^[8-9, 38, 50]。

综上所述,黑斑侧褶蛙蝌蚪能够在变态前调整生长轨迹补偿早期捕食风险造成的生长损失,断尾损失并不影响变态时间与大小,断尾超过一半的蝌蚪经过补偿生长后仍要付出一定的运动代价。

致谢: 姜娜同学在野外采集和实验室饲养及原始数据收集方面提供帮助,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Mangel M, Munch S B. A life-history perspective on short- and long-term consequences of compensatory growth. *The American Naturalist*, 2005, 166(6): E155-E176.
- [2] Capell ne E, Nicieza A G. Non-equivalence of growth arrest induced by predation risk or food limitation: context-dependent compensatory growth in anuran tadpoles. *Journal of Animal Ecology*, 2007, 76(5): 1026-1035.

- [3] Orizaola G, Dahl E, Laurila A. Compensatory growth strategies are affected by the strength of environmental time constraints in anuran larvae. *Oecologia*, 2014, 174(1): 131-137.
- [4] Murillo-Rincón A P, Laurila A, Orizaola G. Compensating for delayed hatching reduces offspring immune response and increases life-history costs. *Oikos*, 2016, 126(4): 565-571.
- [5] Jobling M. Are compensatory growth and catch-up growth two sides of the same coin? *Aquaculture International*, 2010, 18(4): 501-510.
- [6] 陈建春, 叶继丹, 王和伟. 鱼类补偿生长的研究进展. *水产学杂志*, 2013, 26(3): 40-42.
- [7] Hector K L, Bishop P J, Nakagawa S. Consequences of compensatory growth in an amphibian. *Journal of Zoology*, 2012, 286(2): 93-101.
- [8] Stoks R, Swillen I, De Block M. Behaviour and physiology shape the growth accelerations associated with predation risk, high temperatures and southern latitudes in *Ischnura damselfly* larvae. *Journal of Animal Ecology*, 2012, 81(5): 1034-1040.
- [9] Skalski G T, Picha M E, Gilliam J F, Borski R J. Variable intake, compensatory growth, and increased growth efficiency in fish: models and mechanisms. *Ecology*, 2005, 86(6): 1452-1462.
- [10] Roark A M, Bjørndal K A, Bolten A B. Compensatory responses to food restriction in juvenile green turtles (*Chelonia mydas*). *Ecology*, 2009, 90(9): 2524-2534.
- [11] Ali M, Nicieza A, Wootton R J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries*, 2003, 4(2): 147-190.
- [12] Stevens D J, Hansell M H, Monaghan P. Developmental trade-offs and life histories: strategic allocation of resources in caddis flies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2000, 267(1452): 1511-1515.
- [13] 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.
- [14] Bowerman J, Johnson P T J, Bowerman T. Sublethal predators and their injured prey: linking aquatic predators and severe limb abnormalities in amphibians. *Ecology*, 2010, 91(1): 242-251.
- [15] 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.
- [16] Shulse C D, Semlitsch R D. Western mosquitofish (*Gambusia affinis*) bolster the prevalence and severity of tadpole tail injuries in experimental wetlands. *Hydrobiologia*, 2014, 723(1): 131-144.
- [17] Fan X L, Lin Z H. Vulnerability and behavioral responses of South Chinese anuran tadpoles to native dragonfly (*Pantala flavescens*) naiads and introduced western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Journal of Freshwater Ecology*, 2017, 32(1): 529-539.
- [18] Caldwell J P. Disruptive selection: a tail color polymorphism in *Acris* tadpoles in response to differential predation. *Canadian Journal of Zoology*, 1982, 60(11): 2818-2827.
- [19] Wilbur H M, Semlitsch R D. Ecological consequences of tail injury in *Rana* tadpoles. *Copeia*, 1990, 1990(1): 18-24.
- [20] McCollum S A, Van Buskirk J. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the Gray Treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution*, 1996, 50(2): 583-593.
- [21] McCollum S A, Leimberger J D. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia*, 1997, 109(4): 615-621.
- [22] Blair J, Wassersug R J. Variation in the pattern of predator-induced damage to tadpole tails. *Copeia*, 2000, 2000(2): 390-401.
- [23] Van Buskirk J, Aschwanden J, Buckelmueller I, Reolon S, Rüttiman S. Bold tail coloration protects tadpoles from dragonfly strikes. *Copeia*, 2004, 2004(3): 599-602.
- [24] 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 Biologists*, 2000, 13(2): 336-347.
- [25] Van Buskirk J, McCollum S A. Influence of tail shape on tadpole swimming performance. *Journal of Experimental Biology*, 2000b, 203(14): 2149-2158.
- [26] 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): 1840-1845.
- [27] Parichy D M, Kaplan R H. Developmental consequences of tail injury on larvae of the oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis*. *Copeia*, 1992(1): 129-137.
- [28] Metcalfe N B, Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecology & Evolution*, 2001, 16(5): 254-260.
- [29] Álvarez D, Nicieza A G. Factors determining tadpole vulnerability to predators: can prior experience compensate for a suboptimal shape? *Evolutionary Ecology*, 2006, 20(6): 523-534.
- [30] Day T, Rowe L. Developmental thresholds and the evolution of reaction norms for age and size at life-history transitions. *American Naturalist*, 2002, 159(4): 338-350.

- [31] Altwegg R, Reyer H U. Patterns of natural selection on size at metamorphosis in water frogs. *Evolution*, 2010, 57(4): 872-882.
- [32] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 黄永昭. 中国动物志 两栖纲(下卷) (无尾目 蛙科). 北京: 科学出版社, 2009: 1061-1071.
- [33] Fan X L, Lin Z H, Li X, Wei L, Ding G H. Effects of predation by invasive Western Mosquitofish (*Gambusia affinis*) on survival of eggs, embryos and tadpoles of *Pelophylax nigromaculatus* and *Duttaphrynus melanostictus* in South China. *Asian Herpetological Research*, 2016, 7(1): 46-52.
- [34] Gosner K L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 1960, 16(3): 183-190.
- [35] Fan X L, Lin Z H, Wei J. Effects of hydroperiod duration on developmental plasticity in tiger frog (*Hoplobatrachus chinensis*) tadpoles. *Zoological Research*, 2014, 35(2): 124-131.
- [36] 林植华, 樊晓丽, 陆洪良, 罗来高, 计翔. 断尾对蓝尾石龙子能量储存和运动表现的影响. *生态学报*, 2010, 30(10): 2541-2548.
- [37] Alibardi L. Histochemical, biochemical and cell biological aspects of tail regeneration in lizard, an amniote model for studies on tissue regeneration. *Progress in Histochemistry and Cytochemistry*, 2014, 48(4): 143-244.
- [38] Benavides A G, Cancino J M, Ojeda F P. Ontogenetic changes in gut dimensions and macroalgal digestibility in the marine herbivorous fish, *Aplodactylus punctatus*. *Functional Ecology*, 1994, 8(1): 46-51.
- [39] Dmitriew C, Rowe L. Resource limitation, predation risk and compensatory growth in a damselfly. *Oecologia*, 2005, 142(1): 150-154.
- [40] Stoks R, De Block M, Slos S, Doorslaer W V, Rolff J. Time constraints mediate predator-induced plasticity in immune function, condition, and life history. *Ecology*, 2006, 87(4): 809-815.
- [41] Doherty P A, Wassersug R J, Lee J M. Mechanical properties of the tadpole tail fin. *Journal of Experimental Biology*, 1998, 201(19): 2691-2699.
- [42] Hoff K V S, Wassersug R J. Tadpole locomotion: axial movement and tail functions in a largely vertebraeless vertebrate. *Integrative and Comparative Biology*, 2000, 40(1): 62-76.
- [43] Teplitsky C, Plenet 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.
- [44] 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.
- [45] Kapoor B G, Smit H, Verighina I A. The alimentary canal and digestion in teleosts. *Advances in Marine Biology*, 1976, 13: 109-239.
- [46] 闫东娟, 曹振东, 付世建. 尾鳍缺失和恢复生长对不同生境的两种鲤科鱼类快速启动游泳能力的影响. *生态学报*, 2015, 35(6): 1947-1954.
- [47] Burraco P, Valdés A E, Johansson F, Gomez-Mestre I. Physiological mechanisms of adaptive developmental plasticity in *Rana temporaria* island populations. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, 17(1): 164.
- [48] Hsu W T, Wu C S, Hatch K A, Chang Y M, Kam Y C. Full compensation of growth in salt-tolerant tadpoles after release from salinity stress. *Journal of Zoology*, 2018, 304(2): 141-149.
- [49] Dahl E, Orizaola G, Nicieza A G, Laurila A. Time constraints and flexibility of growth strategies: geographic variation in catch-up growth responses in amphibian larvae. *Journal of Animal Ecology*, 2012, 81(6): 1233-1243.
- [50] Relyea R A, Auld J R. Having the guts to compete: how intestinal plasticity explains costs of inducible defences. *Ecology Letters*, 2004, 7(9): 869-875.