

千岛湖花臭蛙个体发育过程中的食性变化

吴 强 王彦平 丁 平*

浙江大学生命科学院 杭州 310058

摘要: 个体发育过程中的食性变化普遍存在于无尾目类群中。我们于 2012~2013 年,对千岛湖地区的花臭蛙 (*Odorrana schmackeri*) 进行抓捕采样,测量体长、体重以及头宽等身体指标,同时鉴定胃内食物并加以测量和分析。调查期间,共捕获花臭蛙 838 只,测量胃内食物 2 178 个。结果表明,花臭蛙食物种类丰富,食物类群隶属 78 科,但食谱宽度较窄。随着花臭蛙体长增加,其摄食的食物总体积和单个食物体积显著增加,但摄食食物数量显著减少。同时,不同体长的花臭蛙对不同食物的摄食频率也有不同。半翅目、膜翅目以及等翅目等小型食物的摄食频率随花臭蛙体长的增加而变小,而直翅目以及鳞翅目幼虫等大型食物的摄食频率随花臭蛙体长的增加而变大。综上所述,千岛湖地区花臭蛙在个体发育过程中存在食性变化,因此在以后无尾目类群的食性研究中,应将个体发育的因素考虑在内。

关键词: 个体发育变化; 食性; 食物选择; 花臭蛙; 千岛湖

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 02-204-10

Ontogenetic Shifts in Diet of the Piebald Odorous Frog *Odorrana schmackeri* in the Thousand Island Lake

WU Qiang WANG Yan-Ping DING Ping*

College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Diet change is well known in anurans ontogenetic, the diet composition and ontogenetic diet shifts were examined in piebald odorous frogs (*Odorrana schmackeri*) in the Thousand Island Lake during 2012 - 2013. Frogs were captured by hands, body indices (snout-vent length, weight and head width) were measured and gut contents were flushed by stomach flushing. All prey items were identified to lowest possible taxonomic level (usually Family). Schoener's overlap index was used to evaluate the diet composition overlap between sexes and different years. We used Spearman correlation analysis to test whether total prey volume, single prey volume, prey number and the frequency of six major prey items were dependent on snout-vent length (SVL). At last, a total of 838 frogs were captured and 2 178 prey items were documented. This frog had a great diversity of food items belonged to 78 families (Table 1). However, the diet breadth of this frog

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31210103908, 31100394);

* 通讯作者, E-mail: dingping@zju.edu.cn;

第一作者介绍 吴强, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: wuqiangstar@163.com.

收稿日期: 2014-06-27, 修回日期: 2014-10-18 DOI: 10.13859/j.cjz.201502006

was narrow. As the frog sizes increased, the total volume ($R = 0.522, P < 0.001$, Fig. 1a) and single volume ($R = 0.416, P < 0.001$, Fig. 1b) of prey items increased, but the number of prey ($R = -0.098, P = 0.011$, Fig. 1c) decreased. The frequency of small prey items, such as Hemiptera ($R = -0.649, P = 0.001$, Fig. 2a), Hymenoptera ($R = -0.593, P = 0.002$, Fig. 2b) and Isoptera ($R = -0.540, P = 0.006$, Fig. 2c), became lower with frog body size increase. In contrast, the frequency of large prey items, including Orthoptera ($R = 0.675, P < 0.001$, Fig. 2d) and Lepidopterous larvae ($R = 0.489, P = 0.015$, Fig. 2e) consumed by larger frogs was higher. Our results indicate that ontogenetic diet change occurs in piebald odorous frog and ontogenetic change should be considered in diet studies conducted in the future.

Key words: Ontogenetic change; Diet; Prey electivity; Piebald odorous frog (*Odorrana schmackeri*); Thousand Island Lake

食物组成是揭示物种特性、生态位以及同区域物种间竞争的基本要素 (Araújo et al. 2008, Landman et al. 2013)。动物摄食的食物类型、大小以及数量受多种因素影响, 包括其形态、生理、行为、繁殖状态以及栖息地选择等 (Pyke et al. 1977, Ryan et al. 1983, Godvik et al. 2009)。因此, 食性研究可作为了解动物的生存和繁殖状态以及动物与环境相互作用的一种基本手段 (Litcaitis 2000)。然而以往大量食性研究仅基于动物成体, 却很少考虑个体发育过程的食性变化 (Hirai 2002, Yu et al. 2009), 且群落结构内物种的相互关系以及生态位的相关研究中, 个体发育变化也鲜被提及, 进而往往会产生片面的结果 (Christian 1982, Lima et al. 1993)。

多项研究表明, 个体发育过程中的食性变化普遍存在于无尾目类群中 (Lima et al. 1993, Rodrigues et al. 2004, Silva et al. 2010), 其摄食的食物个体大小、数量及对不同食物类群的摄食频率等均有可能发生变化 (Hirai 2002, Blackburn et al. 2006, Valderrama-Vernaza et al. 2009, Trakimas et al. 2011)。同时, 物种的觅食活动和觅食模式 (Lima et al. 1993, 2000) 也可能在个体发育过程中发生变化。两栖类位于食物链中间位置, 是无脊椎动物的重要捕食者以及某些大型脊椎动物的重要食物 (Goin et al. 1978)。深入研究个体发育过程的食性变化对于全面揭示两栖类动物群落形成机制及其在食物

网络中的作用具有重要意义 (Post et al. 2007, Scheiever et al. 2013), 因此在研究两栖类动物的食物组成时应充分考虑个体发育的影响 (Christian 1982, Lima et al. 1993, Yu et al. 2009), 相关的科学问题也日益受到学者的关注 (Lima et al. 1993, Hirai 2002, Blackburn et al. 2006, Trakimas et al. 2011)。

花臭蛙 (*Odorrana schmackeri*) 广泛分布于中国中南部 (费梁等 2009), 近年来随着栖息地的开发以及破坏等因素, 其种群数量持续下降 (IUCN 2014)。目前对花臭蛙食性的研究相对较少, 王宇 (2012) 对其食物组成进行过初步研究, 但关于花臭蛙个体发育过程的食性变化还未有涉及。因此本研究目的为: 1. 提供较为详细的花臭蛙食物组成数据; 2. 探讨千岛湖地区花臭蛙在个体发育过程中所摄食食物的大小、数量以及食物类群等是否存在变化, 即是否随蛙体长变化。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

千岛湖位于浙江省杭州市淳安县 ($29^{\circ}22' \sim 29^{\circ}50'N$, $118^{\circ}34' \sim 119^{\circ}15'E$), 是 1959 年由于新安江大坝建设而形成的大型人工湖泊, 湖区面积 573 km^2 。水位 108 m 时, 面积大于 0.25 hm^2 的岛屿共有 1 078 个 (Wang et al. 2009)。千岛湖地区生境相似, 岛屿上植被多为次生林, 以马尾松 (*Pinus massoniana*) 阔叶林和灌丛为主,

如青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*)、欆木 (*Loropetalum chinense*)、短尾越橘 (*Vaccinium carlesii*) 等。千岛湖属典型的亚热带季风气候, 季节明显, 年平均气温 17℃, 冬季最低 -7.6℃, 夏季最高 41.8℃, 年均降雨量 1 430 mm (Wang et al. 2009)。花臭蛙在千岛湖地区为两栖类群落优势种 (王熙等 2012)。

1.2 野外采样

于 2012 年和 2013 年的 7~8 月份在千岛湖地区进行采样, 通过样线法徒手采集花臭蛙, 捕抓时间均在每天 20:00~23:00 时进行。将捕获的花臭蛙装于透气网兜内, 并于当晚带至野外生态站进行身体指标测量, 体长 (snout-vent length, SVL) 和头宽 (head width, HW) 用电子游标卡尺 (量程 0~200 mm, 精确到 0.01 mm, 上海恒量量具有限公司) 测定; 体重用电子天平 (YP5001N, 上海舜宇恒平科学仪器有限公司) 测定, 精确到 0.1 g。对体长大于 33 mm 的花臭蛙个体, 可通过第二性征 (婚垫等) 进行性别鉴定 (黄美华等 1987); 而对体长小于 33 mm 的个体则归为亚成体, 由于本研究采用无损害方法, 因此仅通过第二性征无法鉴定亚成体的性别。

花臭蛙的胃内容物用洗胃法提取 (Measey 1998, Wu et al. 2006), 将提取到的胃内容物储于装有 95% 酒精的离心管中带回实验室进行分析鉴定, 所有花臭蛙在获取胃内容物后的第 2 天被放回原采集地。参照《昆虫分类》(郑乐怡等 1999), 在标本鉴定室内将提取到的胃内容物置于体视显微镜 (SteREO Discovery V8, Carl Zeiss AG, Germany) 下进行鉴定。胃内容物中的食物残片鉴定至科, 对于少数无法鉴定至科的食物残片则鉴定至目。食物残片的长 (L) 和宽 (W) 用电子游标卡尺测量, 精确到 0.01 mm。

1.3 数据分析

选用食物体积来衡量食物残片的大小, 用椭圆方程来计算食物体积 (Magnusson et al.

2003): $V = (4/3\pi) \times (L/2) \times (W/2)^2$, 公式中, L 为食物残片长度, W 为食物残片宽度。

同时, 根据食物的重要值公式计算出每种食物的重要值 I (Biavati et al. 2004, Leavitt et al. 2009): $I = (F\% + N\% + V\%) / 3$, 公式中, N 表示某种食物类群的数量, V 表示该食物类群的体积, F 表示食物类群的出现频率。在分析食物差别时, 只分析重要值 I 大于 5% 的食物类群 (Biavati et al. 2004)。

食物的多样性或食谱宽度用 Levins 指数 (1968) 表示: $B = 1 / \sum_{i=1}^n P_i^2$, 其中, B 表示食谱宽度, n 表示食物类群种类的数量, i 表示某一食物类群, P_i 表示食物类群 i 占总食物类群的比例。 $B=1$ 表示仅仅利用一种食物, $B=n$ 表示所有食物类群被均等利用 (Quiroga et al. 2009)。

对于雌雄花臭蛙以及花臭蛙在两年度间食物重叠程度, 用 Schoener (1968) 重叠指数的方法计算: $O_{xy} = 1 - 1/2 \sum |P_{ix} - P_{iy}|$, 公式中, P_i 是食物类群 i 占有所有食物类群的比例, x 和 y 分别表示不同性别和年份。 O 值介于 0~1 之间, 等于 0 时表示食物组成完全不重叠, 等于 1 时表示完全重叠。

两栖类物种的体长 (SVL) 和体重相关 (Duellman et al. 1986), 但是体重指标敏感, 易受多种不定因素影响, 如摄食、排泄、繁殖状态等都会在短时间内影响蛙的体重 (Ryser 1989, Pough 2007), 因此在分析各食物类群与花臭蛙身体大小的关系时, 我们选取体长 (SVL) 作为花臭蛙身体大小的指标进行统计分析。为检验花臭蛙个体发育过程中食性的变化, 我们用皮尔森相关性检验来分析食物大小与花臭蛙身体大小的关系。用胃内食物残片数量 (N) 和胃内食物总体积 (V) 分别对蛙体长 (SVL) 做相关分析, 来检测食物数量和食物体积与蛙体长的关系; 同时为检测花臭蛙所摄食单个食物大小与蛙体长的关系, 用每只蛙摄食的所有单个食物的体积对蛙体长做相关分

析。所有体积数据均进行自然对数转换，以满足数据的正态分布要求。最后，检验花臭蛙个体发育过程中，对几种主要食物类群的摄取是否存在相对应的变化。采用 Hirai (2002) 的方法，将所有花臭蛙个体依据体长大小划分成不同等级，每 2.5 mm 为一组，计算主要食物类群在该组别内出现的频率。只有该组内花臭蛙样本量在 3 个以上时，才用以计算。之后用主要食物类群的出现频率对蛙体长进行相关分析，检测几种主要食物类群的摄取频率 (F) 在个体发育过程中随身体大小的变化趋势。以上所有统计运算均在 SPSS 19.0 中完成，数据采用平均值 \pm 标准差的方式描述，显著水平设定为 0.05。

2 结果

2.1 千岛湖地区花臭蛙的食物组成

本次研究共采集和分析千岛湖地区 838 个花臭蛙样本，其中 164 个样本 (19.57%) 是空胃。共测量胃内食物 2 178 个，其中可鉴定的胃内食物数量为 1 974 个。通过计算得出 2012 年与 2013 年花臭蛙的食物组成重叠度为 0.80，由于食性重叠较大，因此在分析花臭蛙食性变化时将两年的食物数据合并。每只蛙胃内平均食物个数为 (2.60 ± 4.01) 个 (0 ~ 37 个)，胃内食物平均体积为 $(142.47 \pm 1\ 427.56)$ mm³ (0.028 ~ 45 088.4 mm³)。食物类群隶属于 2 门 5 纲 18 目 78 科，其目级水平上的食物组成特征详见表 1。在食物数量上，花臭蛙主要食物类群为膜翅目 (主要为蚁科)，占食物总数的 31.61%，其次是等翅目 (主要为白蚁科)，占食物总数的 28.62%，以及鳞翅目幼虫，占食物总数的 7.70%。在食物体积上，摄食体积最多的食物类群为鳞翅目幼虫，占食物总体积的 73.33%，其次是直翅目类群，占食物总体积的 13.85%。在花臭蛙食物组成中，重要值大于 5% 的主要食物类群分别是鞘翅目、半翅目、膜翅目、等翅目、直翅目以及鳞翅目幼虫，这 6 类食物类群重要值之和占总食物类群的

88.27%。千岛湖花臭蛙种群的食物多样性指数即食物宽度为 $B = 4.52$ ，仅仅是预测最大值的 23.8% ($B_{\max} = 19$)，食谱宽度较为狭窄。对鉴定出性别的花臭蛙个体进行胃内食物分析，雌性和雄性的食物重叠度为 0.87。

2.2 花臭蛙在个体发育过程中的食性变化

本次所采集的花臭蛙样本，其体长变化范围是 25.9 ~ 87.3 mm。随着花臭蛙体长增加，花臭蛙个体所摄食的胃内食物总体积 ($R = 0.522$, $P < 0.001$, 图 1a) 和单个食物的体积 ($R = 0.416$, $P < 0.001$, 图 1b) 均随之显著增大；而花臭蛙所摄食的食物数量却随体长增加而显著减小 ($R = -0.098$, $P = 0.011$, 图 1c)。

各主要食物类群间，鳞翅目幼虫和其他食物类群有明显的差异，其体积是其他几类食物总和的 3.2 倍，占食物总体积的 73.33%。不同食物类群在胃内出现的频率随花臭蛙体长变化的趋势不同。如占摄食食物数量最多的膜翅目食物类群，在体长较小的个体 (体长 < 35 mm) 中出现频率为 46% ~ 66%，但是在体长较大的个体 (体长 > 60 mm) 中，其出现频率下降为 17% ~ 33%。同样，摄食数量较多的等翅目食物类群，在体长较小的个体 (体长 < 35 mm) 中出现频率为 13% ~ 33%，但是在体长较大的个体 (体长 > 60 mm) 中，其出现频率下降为 3% ~ 20%。经检测，半翅目 ($R = -0.649$, $P = 0.001$, 图 2a)、膜翅目 ($R = -0.593$, $P = 0.002$, 图 2b)、等翅目 ($R = -0.540$, $P = 0.006$, 图 2c) 食物类群的出现频率均与花臭蛙个体体长存在显著的负相关关系。而对于食物体积较大的类群则有不同的变化趋势，直翅目 ($R = 0.675$, $P < 0.001$, 图 2d) 和鳞翅目幼虫 ($R = 0.489$, $P = 0.015$, 图 2e) 与蛙体长存在显著的正相关关系。鞘翅目食物类群在花臭蛙个体发育过程中均有摄食且摄食频率无明显变化趋势 ($R = 0.242$, $P = 0.254$, 图 2f)，在体长较小的蛙个体 (体长 < 35 mm) 中出现频率为 5% ~ 3%，在体长较大的个体 (体长 > 60 mm) 中，

表 1 花臭蛙食物组成 ($n = 838$)
Table 1 Diet composition of *Odorrana schmackeri* ($n = 838$)

食物类群 Prey category	数量 Number		体积 Volume		频率 Frequency		重要值 <i>I</i> Importance value (%)
	数值 No.	比例 (%) Percentage	数值 No.	比例 (%) Percentage	数值 No.	比例 (%) Percentage	
节肢动物门 Arthropoda							
蛛形纲 Arachnida							
蜘蛛目 Araneida	74	3.75	1 192.23	0.40	68	7.11	3.75
盲蛛目 Opiliones	1	0.05	81.28	0.03	1	0.10	0.06
昆虫纲 Insecta							
蜚蠊目 Blattaria	4	0.20	737.96	0.25	4	0.42	0.29
鞘翅目 Coleoptera	116	5.88	7 246.38	2.43	104	10.88	6.39
蛭目 Corrodentia	1	0.05	0.99	0.00	1	0.10	0.05
革翅目 Dermaptera	12	0.61	319.05	0.11	11	1.15	0.62
双翅目 Diptera	22	1.11	314.19	0.11	17	1.78	1.00
半翅目 Hemiptera	154	7.80	9 781.57	3.28	101	10.56	7.21
膜翅目 Hymenoptera	624	31.61	4 597.80	1.54	231	24.16	19.10
等翅目 Isoptera	565	28.62	6 464.57	2.16	106	11.09	13.96
鳞翅目 Lepidoptera	47	2.38	4 037.01	1.35	43	4.50	2.74
鳞翅目幼虫 Lepidopterous larvae	152	7.70	218 981.98	73.33	120	12.55	31.19
螳螂目 Mantodea	5	0.25	1 551.36	0.52	5	0.52	0.43
蜻蜓目 Odonata	1	0.05	16.04	0.01	1	0.10	0.05
直翅目 Orthoptera	121	6.13	41 354.70	13.85	108	11.30	10.42
软甲纲 Malacostraca							
等足目 Isopoda	61	3.09	687.30	0.23	21	2.20	1.84
多足纲 Myriopoda	3	0.15	25.92	0.01	3	0.31	0.16
蜈蚣目 Scolopendromorpha	1	0.05	527.79	0.18	1	0.10	0.11
软体动物门 Mollusca							
腹足纲 Gastropoda							
中腹足目 Mesogastropoda	6	0.30	439.91	0.15	6	0.63	0.36
柄眼目 Stylommatophora	4	0.20	270.92	0.09	4	0.42	0.24

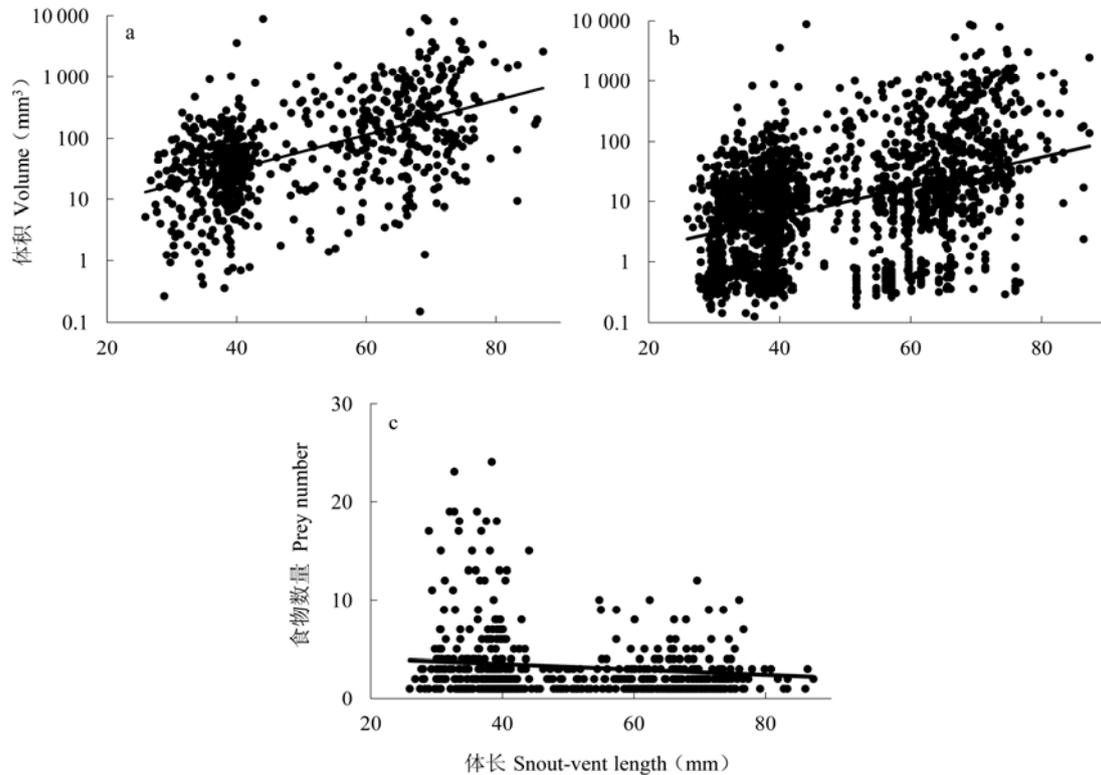


图 1 食物大小、数量与花臭蛙体长关系

Fig. 1 Prey volume, prey number in relation to snout-vent length

a. 食物总体积; b. 单个食物体积; c. 食物数量。

a. Total prey volume; b. Single prey volume; c. Prey number.

其出现频率为 0~50%。

3 讨论

3.1 千岛湖花臭蛙的食性组成

本研究首次较为详细地报道了千岛湖花臭蛙的食性组成。结果显示,花臭蛙以昆虫为主要食物,其食物种类丰富,食物类群隶属 2 门 5 纲 18 目 78 科,主要包括鞘翅目、半翅目、膜翅目、等翅目、直翅目以及鳞翅目幼虫等。但该地区花臭蛙食物多样性指数较低,即食谱宽度较窄,说明花臭蛙对所有食物资源的利用并不均衡 (Quiroga et al. 2009)。虽然食物分析鉴定表明花臭蛙食物种类丰富,但由于其食谱宽度较窄,从食物重要值推断其偏好几种主要食物类群 (表 1),因此我们推断花臭蛙并

不是严格意义上的多食性动物。

雌性和雄性花臭蛙食物重叠指数较大,说明雌雄花臭蛙在主要食物类群的选择上较为类似,雌雄两性个体之间可能存在食物资源的竞争。我们的研究结果与对塞尔维亚地区大蟾蜍 (*Bufo bufo*) 的研究相似, Crnobrnja-Isailović 等 (2012) 同样检测出雌雄个体食性重叠度较大,重叠度为 0.90,且该地区大蟾蜍的食谱宽度也较窄。千岛湖地区雌性和雄性花臭蛙之间存在食物资源的竞争,我们推测这可能与花臭蛙可利用的食物资源较为有限有关。但同时, Crnobrnja-Isailović 等 (2012) 指出蟾蜍分布地区广泛,且有明显的两性异形,雌雄蟾蜍可以在一定程度上选择不同大小的食物从而避免或降低种内竞争的程度。而千岛湖地区花臭蛙亦

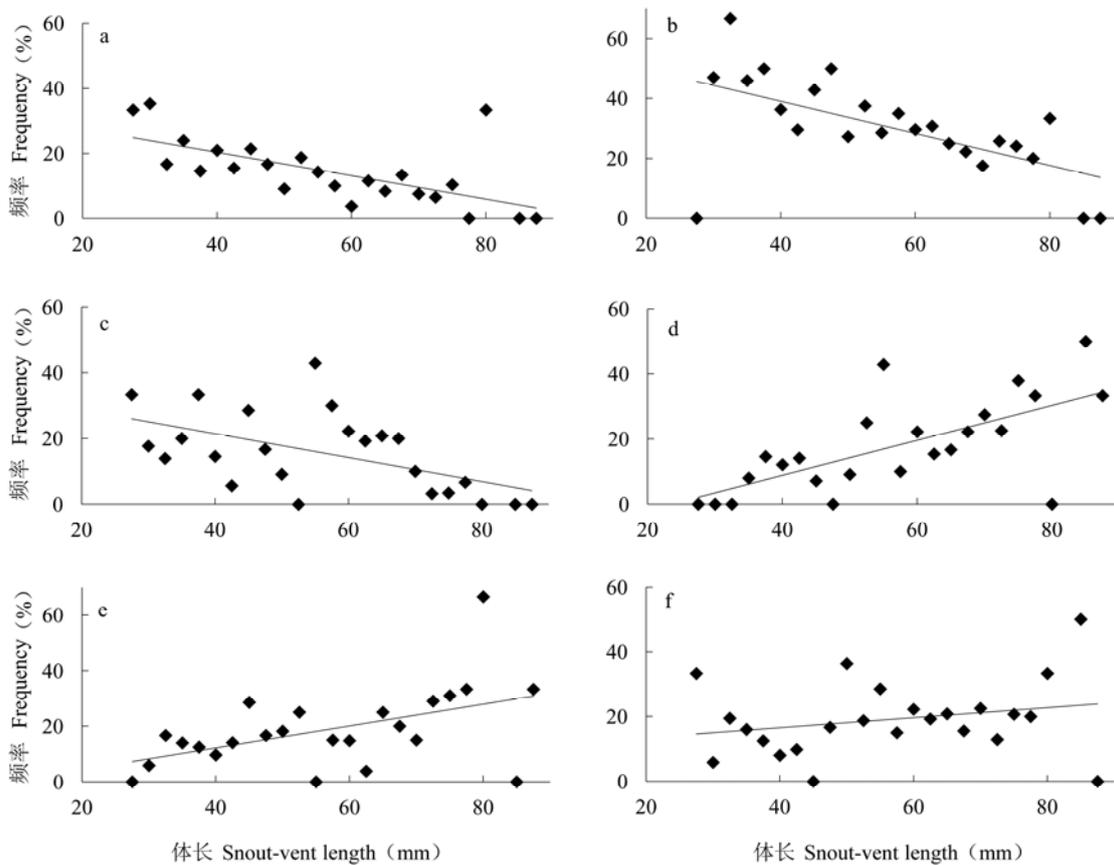


图 2 各主要食物类群出现频率与体长关系

Fig. 2 Frequency of major prey items in relation to snout-vent length

a. 半翅目; b. 膜翅目; c. 等翅目; d. 直翅目; e. 鳞翅目幼虫; f. 鞘翅目。

a. Hemiptera; b. Hymenoptera; c. Isoptera; d. Orthoptera; e. Lepidopterous larvae; f. Coleoptera.

有明显的两性异形特征，这有可能在一定程度上减轻两性间在食物资源上的竞争程度。

3.2 个体发育过程中的食性变化

个体发育过程中的食性变化普遍存在于无尾目动物中 (Lima et al. 1993)，并且身体或取食器官的大小是制约其摄食食物大小的重要因素 (Houston 1973, Toft 1980)。我们的研究证实千岛湖花臭蛙在个体发育过程中确实存在食性变化。随着发育过程进行，新陈代谢速率随之增加使得个体摄食更多的食物，同时将多余的能量存储并用于繁殖 (Hirai 2002)。但是随着花臭蛙体长的增加，相对的摄食增加并不简单意味着捕食更多数量的食物，而是通过摄食数量较少但体积更大的食物来实现，即随花臭

蛙体长的增加，摄食食物体积显著增加，但摄食食物数量却显著减少 (图 1)。Hirai (2002) 对日本地区黑斑蛙 (*Pelophylax nigromaculata*) 的研究同样证明了该现象。但同时我们应注意，本研究中食物数量与体长的显著负相关较为微弱，这种现象亦有可能是由于样本量过大而造成的。因此我们只能根据统计分析结果推断花臭蛙在个体发育过程中摄食的食物数量随体长增大而减小，若要真正确定食物数量与体长之间的关系，仍需日后做更详细的研究。

同时，摄食的食物类型也随着花臭蛙个体发育过程而变化。体长较大的花臭蛙很少捕食体型相对较小的膜翅目 (主要为蚁科) 和等翅目 (主要为白蚁科) 等食物，而是更倾向于捕

食体型较大的直翅目和鳞翅目幼虫等食物类群。膜翅目、等翅目以及半翅目昆虫体积相对较小，而体长较小的花臭蛙对这些食物类群摄食较多，其原因很有可能是受到身体大小以及取食器官的限制，使得其无法猎食较大体积的食物 (Houston 1973, Toft 1980)。同时根据最优觅食理论，体型较大的蛙类更倾向捕食较大的食物 (Schoener 1979, Lima et al. 1993)，而不倾向于捕食较小体型的食物的原因有可能是捕食小型猎物所获得的回报较小。通常认为小型节肢动物表面积与体积比相对较高，而且含有大量难以消化的几丁质，因此其所提供的能量较少 (Lima et al. 1993, Hirai 2002)。相比而言，鳞翅目幼虫和直翅目昆虫等大型食物所含蛋白质成分较多，营养丰富，而且表面积与体积比相对较低，含有的几丁质等物质较少，因此能为捕食者提供相对较高的能量 (Lima et al. 1993, 叶兴乾等 1998, 熊正英等 1999)。Lima (1998) 的研究证明无尾目类群的某些物种在个体发育过程中，其摄食的食物类群会发生变化，而这种变化和食物本身的大小无关。若要阐明花臭蛙对不同食物类群摄食频率的变化机制，即该变化是基于对食物类型的选择还是对食物大小的选择，需结合自然环境中的可利用食物资源等数据加以进一步的研究。

在无尾目 (Duellman et al. 1986, Larsen 1992) 以及其他动物类群 (McLaughlin 1989, Verwaijen et al. 2008, Pruitt 2010) 中，一般存在“积极觅食” (active foraging) 和“坐等觅食” (sit-and-wait foraging) 两种觅食模式。通常情况下，积极觅食类型的动物类群主要取食数量多、体积小、丰富度高的食物，如蚂蚁、白蚁等；而坐等觅食类型的动物类群则主要取食体积较大的单个食物，如直翅目昆虫、甲虫等 (Toft 1981, 1985, Lima et al. 1993)。Toft (1981) 指出物种对不同类型和不同大小的食物的摄食变化很可能是取决于觅食模式。我们推测千岛湖地区花臭蛙在个体发育过程中，有可能发生了觅食模式的变化。但 Lima 等 (2000)

的研究证明，仅仅用觅食模式来解释个体发育过程中的食性变化并没有足够的说服力。因此只有深入分析自然环境中的食物资源数据以及捕食行为等相关数据，才能真正揭示花臭蛙在发育过程中对不同类型和不同大小食物的摄食变化机制以及觅食模式的变化。

致谢 感谢浙江大学昆虫科学研究所唐璞博士参与昆虫鉴定，以及本实验室吴玲兵、刘超等在野外采样方面提供的帮助。感谢淳安县新安江开发总公司、淳安县林业局提供野外试验平台。千岛湖章庙元等渔民参与了部分野外工作，特此致谢！

参 考 文 献

- Araújo M S, Guimarães P R, Svanbäck R, et al. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7): 1981–1993.
- Biavati G, Wederhecker H, Colli G. 2004. Diet of *Epidobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, 38(4): 510–518.
- Blackburn D, Moreau C. 2006. Ontogenetic diet change in the arthropod frog *Schoutedenella xenodactyloides*. *Journal of Herpetology*, 40(3): 388–394.
- Christian K A. 1982. Changes in the food niche during postmetamorphic ontogeny of the frog *Pseudacris triseriata*. *Copeia*, 1982(1): 73–80.
- Crnobrnja-Isailović J, Ćurčić S, Stojadinović D, et al. 2012. Diet composition and food preferences in adult-common toads (*Bufo bufo*) (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Journal of Herpetology*, 46(4): 562–567.
- Duellman W E, Trueb L. 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill Book Corporation.
- Godvik I M R, Loe L E, Vik J O, et al. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90(3): 699–710.
- Goin C J, Goin O B, Zug G R. 1978. *Introduction to Herpetology*. 3rd ed. San Francisco: Freeman.
- Hirai T. 2002. Ontogenetic change in the diet of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *Ecological Research*, 17(6): 639–644.

- Houston W W K. 1973. The food of the Common frog, *Rana temporaria*, on high moorland in northern England. *Journal of Zoology*, 171(2): 153–165.
- IUCN. 2014. The IUCN red list of threatened species (version 2014.1). [EB/OL]. [2014-6-26]. <http://www.iucnredlist.org>.
- Landman M, Schoeman D S, Kerley G I H. 2013. Shift in black rhinoceros diet in the presence of elephant: evidence for competition? *PLoS One*, 8(7): e69771.
- Larsen L. 1992. Feeding and digestion // Feder M E, Burggren W W. *Environmental physiology of the Amphibians*. Chicago: Chicago University Press, 378–394.
- Leavitt D J, Fitzgerald L A. 2009. Diet of nonnative *Hyla cinerea* in a Chihuahuan desert wetland. *Journal of Herpetology*, 43(3): 541–545.
- Levins R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton University Press.
- Lima A P. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *Journal of Herpetology*, 32(3): 392–399.
- Lima A P, Magnusson W E. 2000. Does foraging activity change with ontogeny? An assessment for six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *Journal of Herpetology*, 34(2): 192–200.
- Lima A P, Moreira G. 1993. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephensi* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia*, 95(1): 93–102.
- Litcatis J A. 2000. Investigating food habits of terrestrial vertebrates // Boitani L, Tuller T K. *Research Techniques in Animal Ecology*. New York: Columbia University Press, 165–190.
- Magnusson W E, Lima A P, da Silva W A, et al. 2003. Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia*, 2003(1): 13–19.
- McLaughlin R L. 1989. Search modes of birds and lizards: evidence for alternative movement patterns. *American Naturalist*, 133(5): 654–670.
- Measey G J. 1998. Diet of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. *Journal of Zoology*, 246(3): 287–298.
- Post D M, Takimoto G. 2007. Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos*, 116(5): 775–782.
- Pough F H. 2007. Amphibian biology and husbandry. *ILAR Journal*, 48(3): 203–213.
- Pruitt J N. 2010. Differential selection on sprint speed and *ad libitum* feeding behaviour in active vs. sit-and-wait foraging spiders. *Functional Ecology*, 24(2): 392–399.
- Pyke G H, Pulliam H R, Charnov E L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52(2): 137–154.
- Quiroga L B, Snaabria E A, Acosta J C. 2009. Size- and sex-dependent variation in diet of *Rhinella arenarum* (Anura Bufonidae) in a wetland of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology*, 43(2): 311–317.
- Rodrigues D J, Uetamabaro M, Prado C P A. 2004. Seasonal and ontogenetic variation in diet composition of *Leptodactylus podicipinus* (Anura, Leptodactylidae) in the southern Pantanal, Brazil. *Revista Española de Herpetología*, 18: 19–28.
- Ryan M J, Bartholomew G A, Rand A S. 1983. Energetics of reproduction in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Ecology*, 64(6): 1456–1462.
- Ryser J. 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria*. *Oecologia*, 78(2): 264–268.
- Scheiever T A, Williams D D. 2013. Ontogenetic and individual diet variation in amphibian larvae across an environmental gradient. *Freshwater Biology*, 58(2): 223–236.
- Schoener T W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4): 704–726.
- Schoener T W. 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *The American Naturalist*, 114(6): 902–914.
- Silva F R, Rossa-Feres D C. 2010. Diet of anurans captured in forest remnants in southeastern Brazil. *Revista Española de Herpetología*, 24: 5–17.
- Toft C A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45(1): 131–141.

- Toft C A. 1981. Feeding ecology of panamanian litter anurans patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, 15(2): 139–144.
- Toft C A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1985(1): 1–21.
- Trakimas G, Jardine T D, Barisevičiūtė R, et al. 2011. Ontogenetic dietary shifts in European common frog (*Rana temporaria*) revealed by stable isotopes. *Hydrobiologia*, 675(1): 87–95.
- Valderrama-Vernaza M, Ramírez-Pinilla M P, Serrano-Cardozo V H. 2009. Diet of the Andean frog *Ranitomeya virolinensis* (Athesphatanura: Dendrobatidae). *Journal of Herpetology*, 43(1): 114–123.
- Verwajen D, van Damme R. 2008. Foraging mode and its flexibility in lacertid lizards from Europe. *Journal of Herpetology*, 42(1): 124–133.
- Wang Y P, Zhang J C, Feeley K J, et al. 2009. Life-history traits associated with fragmentation vulnerability of lizards in the Thousand Island Lake, China. *Animal Conservation*, 12(4): 329–337.
- Wu Z J, Li Y M, Murray B R. 2006. Insular shifts in body size of rice frogs in the Zhoushan Archipelago, China. *Journal of Animal Ecology*, 75(5): 1071–1080.
- Yu T L, Gu Y S, Du J, et al. 2009. Seasonal variation and ontogenetic change in the diet of a population of *Bufo gargarizans* from the farmland, Sichuan, China. *Biharean Biologist*, 3(2): 99–104.
- 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 2009. 中国动物志: 两栖纲 下卷 无尾目 蛙科. 北京: 科学出版社, 1283–1289.
- 黄美华, 金貽郎, 蔡春林, 等. 1987. 浙江动物志: 两栖类爬行类. 杭州: 浙江科学技术出版社, 70–72.
- 王熙, 王彦平, 丁平. 2012. 千岛湖两栖爬行类动物群落结构嵌套分析. *动物学研究*, 33(5): 439–446.
- 王宇. 2012. 生境片段化对花臭蛙食性、遗传结构及其偏性扩散的影响. 杭州: 浙江大学博士学位论文.
- 熊正英, 席碧侠, 张昆茹, 等. 1999. 四种蝗虫营养成分的分析与评价. *营养学报*, 21(4): 474–477.
- 叶兴乾, 胡萃, 王向. 1998. 六种鳞翅目昆虫的食用营养成分分析. *营养学报*, 20(2): 224–228.
- 郑乐怡, 归鸿. 1999. 昆虫分类. 南京: 南京师范大学出版社.