

# 간접적인 카니발리즘경험에 의한 한국산 도롱뇽 유생의 표현형의 변화<sup>1a</sup>

김은지<sup>2</sup> · 황지희<sup>3</sup> · 정훈<sup>4\*</sup>

## Phenotypic Difference by the Indirect Cannibalism in Larvae of the Salamander, *Hynobius leechii*<sup>1a</sup>

Eun-Ji Kim<sup>2</sup>, Ji-Hee Hwang<sup>3</sup>, Hoon Chung<sup>4\*</sup>

### 요 약

본 연구는 한국산 도롱뇽 유생(*Hynobius leechii*)을 대상으로 간접적인 카니발리즘 경험이 표현형에 어떠한 영향을 미치는지 알아보기 위하여 2011년 3월부터 4월까지 수행되었다. 우리는 유생의 생활사 초반에 개체 주변에서 발생하는 동종의 카니발리즘(간접적인 카니발리즘 경험)을 통하여 나타날 수 있는 폴리페니즘에 대하여 조사하였으며, 폴리페니즘의 발생 요인을 알아보기 위하여 간접적인 카니발리즘을 경험하는 그룹과 그렇지 아니한 그룹으로 나누어 실험하였다. 두 그룹의 도롱뇽 유생의 머리 중 가장 넓은 곳의 길이(LHW), 눈이 있는 부분의 길이(HWE), 코끝부터 항문(SVL)까지의 길이를 측정하였다. 또한 HWE를 LHW로 나누어 비율을 구한 후 통계처리를 하였다. 그 결과 유생의 생활사 초반에 간접적인 카니발리즘에 노출될 경우 그렇지 못한 그룹보다 머리카기의 비율(HWE/LHW)이 의미 있게 증가하는 것을 볼 수 있었다. 이러한 결과를 통하여 도롱뇽유생은 주변의 다른 개체들로부터 전달되는 화학신호에 민감하게 반응하는 것을 알 수 있었다.

주요어: 카니발리즘, 폴리페니즘, 표현형적응성, 한국산도롱뇽

### ABSTRACT

This study was conducted to demonstrate the relationship between experience of cannibalism and difference of phenotype in the Korean salamander *Hynobius leechii* from March to April 2011. We examined whether the different polyphenism of larval salamander is induced as a result of indirect cannibalism in early life cycle. We divided into two groups(one group continuously exposed to the indirect cannibalism and the other group never exposed to the cannibalism). We measured the head width at the level of eyes(HWE), the largest head width(LHW) and snout-vent length(SVL) of the each larva then calculated the ratio of the head size by dividing HWE by LHW. We found that exposure of indirect cannibalism in early life cycle cause the different polyphenism. Our result means the larval salamander responded to the chemical cue from conspecific.

**KEY WORDS: CANNIBAL MORPH, POLYPHENISM, PHENOTYPIC PLASTICITY, KOREAN SALAMANDER**

1 접수 2012년 4월 18일, 수정(1차: 2012년 6월 20일), 게재확정 2012년 6월 21일

Received 18 April 2012; Revised(1st: 20 June 2012); Accepted 21 June 2012

2 삼육대학교 대학원 융합과학과 행동과학연구소 Department of Convergence Science, Sahmyook University, Seoul(139-742), Korea(ninano1987@naver.com)

3 삼육대학교 대학원 융합과학과 행동과학연구소 Department of Convergence Science, Sahmyook University, Seoul(139-742) Korea(clxkh86@nate.com)

4 삼육대학교 동물자원학과 Department of Animal Resource, Sahmyook University, Seoul(139-742), Korea(chungh@syu.ac.kr)

a 이 논문은 2011년도 삼육대학교 학술연구비 지원으로 연구되었음.

\* 교신저자 Corresponding author(chungh@syu.ac.kr)

## 서론

본 카니발리즘은 동종간의 포식행동을 의미하는 것이며, 일부 동물계에서 특이적으로 발생한다(Poils, 1981; Jones, 1982; Elgar and Crespi, 1992). 특히 카니발리즘은 일부 양서류의 유생 간에 자주 나타나는 현상으로 알려져 있다(Blaustein and O'Hara, 1982; Pfennig and Collins, 1993; Maret and Collins, 1994; Gibbons *et al.*, 2003; Zhang *et al.*, 2003). 특정 환경에서 카니발리즘은 개체의 성장 발달, 생존율, 그리고 번식성공에 있어서 유리하다고 보고되어 있다(Wulbur, 1972; Fox, 1975; Heyer *et al.*, 1975; Reese, 1975; Poils, 1981; Ziemba *et al.*, 2000). 하지만 카니발리즘이 개체의 생활사에 항상 유리한 것만은 아니다. 카니발리즘은 개체의 높은 적응가(Fitness cost)를 요구한다는 이론들이 보고되어 있다(Walls and Roudebush, 1991; Elgar and Crespi, 1992; Pfennig *et al.*, 1998; Pfennig 2000). 양서류의 유생에서 카니발리즘 행동이 불리한 측면을 세 가지로 나누어 볼 수 있다. 첫째, 카니발리즘의 과정은 항상 부상의 위험이 존재한다(Elgar and Crespi, 1992). 둘째, 유전적 유사성 때문에 질병 감염의 기회가 높아진다(Pfennig *et al.*, 1998). 셋째, 친족관계의 카니발리즘으로 인해 간접적인 개체 적응도(Fitness)를 감소시킬 수 있다(Hamilton, 1964; Waldman, 1988; Walls and Roudebush, 1991). 따라서, 개체의 카니발리즘은 주위 환경에 따라 민감하게 나타날 수 있다(Reev, 1989; Waldman, 1991; Hokit *et al.*, 1996).

카니발리즘이 나타나는 양서류 중에서 모든 개체가 카니발리즘 행동을 하는 것은 아니다. 카니발리즘 행동을 하는 특정 양서류 유생들은 폴리페니즘이 나타난다(Polis, 1981; Crump, 1992). 폴리페니즘은 환경에 의해 특정 동물종의 단일 유전자형에서 다른 표현형의 차이가 나타나는 것을 의미한다(West-Ebrnard, 1989). 일반적인 도롱뇽 유생에서 카니발리즘은 빈번하게 발생하며, 카니발리즘을 일으키는 개체는 폴리페니즘이 나타난다. 카니발형의 도롱뇽유생은 동종과 타종의 유생을 포식하는 경향이 강하며, 일반형 도롱뇽유생은 저서무척추동물과 같은 작은 수중생물을 먹는다. 카니발형의 도롱뇽유생은 일반적으로 일반형에 비하여 빠른 성장과 발달을 보이며, 큰 머리형태가 나타난다. Michimae and Wakahara(2002)는 도롱뇽 유생머리의 특정한 두 곳인 유생의 눈이 위치한 곳의 길이(HWE)를 머리에서 가장 넓은 부위의 길이(LHW)로 나눈 결과를 이용하여 일반형과 카니발형을 정의하였다.

선행연구들은 카니발리즘의 발생요인에 대하여 밝혀내기 위해 노력하였다(Collins and Cheek, 1983; Lannoo and Bachmann, 1984; Wakahara, 1995; Nishihara, 1996; Michimae and Wakahara, 2001; Park *et al.*, 2005; Hwang

and Chung, 2010). Hoffman and Pfennig(1999)은 Tiger salamander(*Ambystoma tigrinum*)의 카니발형태의 표현형이 나타나는 원인을 찾기 위하여 감각 신호(sensory cue)를 이용하였다. Michimae and Wakahara(2001)는 한정된 공간에서의 도롱뇽유생간의 밀도, 먹이, 친족의 비율, 그리고 포식압 수준은 카니발리즘의 표현형에 영향을 준다고 보고하였다(Michimae and Wakahara, 2001; Hwang and Chung, 2010). 하지만 아직까지 카니발리즘 표현형에 영향을 주는 요인에 대한 정확한 자료가 없기 때문에 현재까지도 많은 연구자들은 관심을 가지고 있다. 특히 우리나라에서는 한국산 도롱뇽 (*Hynobius leechii*) 유생을 대상으로 카니발리즘에 대해서 연구가 진행되고 있다.

한국산 도롱뇽은 동북아시아(한국, 일본, 중국)에서 서식하는 특산종으로써 국내에 고르게 분포하며, 물이 완만하게 흐르는 계류, 물이 고인 웅덩이 또는 농경지의 수로에서 번식하는 유미양서류이다. 또한 한국산 도롱뇽의 유생은 살아있는 먹이를 선호하며, 동종에 대한 포식성이 강한 종이다(Yoon *et al.*, 1996). 또한 이러한 카니발리즘 행동에 대한 반응으로 머리크기 비율의 차이를 보이는 폴리페니즘이 나타난다(Park *et al.*, 2005; Hwang and Chung 2010). Hwang and Chung(2010)은 이러한 폴리페니즘이 나타나는 요인에 대해 서식지와 케미칼큐를 이용하여 접근하였다. 하지만 아직까지 폴리페니즘에 관한 요인을 분석하기 위한 다양한 연구가 진행되지 않고 있다. 따라서 우리는 사육상태에서 정확한 통계 방법을 통하여 도롱뇽 유생의 폴리페니즘의 발생 요인에 대한 기초자료를 제공하고자 한다. 본 연구에서 우리는 한국산 도롱뇽 유생의 생활사 초반에 개체 주변에서 발생하는 동종의 카니발리즘(간접적인 카니발리즘 경험)을 통하여 나타날 수 있는 폴리페니즘에 대하여 알아보하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 실험동물

2011년 3월 17일 서울특별시 종로구 부암동에 위치한 인왕산의 백사실계곡(37° 35' 58.0" N, 126° 58' 09.3" E)에서 27개의 알주머니를 채집하였다. 백사실계곡 일대는 물줄기를 따라 매우 많은 수의 도롱뇽이 집단번식을 하는 장소로서, 알을 채집하기에 적당한 장소이다. 또한 유생들의 부화시기를 일정하게 하기 위하여, 발생이 시작되지 않은 알주머니들을 대상으로 채집하였다. 채집된 알주머니들은 실험실로 옮겨져 두 그룹으로 나누어, 각각 85L의 염소가 제거된 상수도가 들어있는 탱크(130cm×44cm×47cm)에서 부화할 때까지 사육되었다.

우리는 유생들의 크기차이에 의하여 카니발리즘이 유도된다는 점을 이용하여 카니발리즘을 일으키는 크기가 큰 그룹과 카니발리즘을 당하는 크기가 작은 그룹으로 나누었다(Maret and Collins, 1994). 그룹간의 크기 차이를 유도하기 위해 알 상태에서 수온의 차이를 이용하였다. 일반적으로 양서류의 유생은 수온에 따라 발생속도를 조절할 수 있는데, 적정범위 내에서 수온이 높을수록 발생 속도가 증가하여 빨리 부화를 하게 된다(Laugen *et al.*, 2003). 그래서 우리는 크기가 큰 그룹은 13~15°C에서 사육하였고, 크기가 작은 그룹은 8~10°C에서 사육하였다. 그 결과 크기가 큰 그룹의 유생들이 크기가 작은 그룹의 유생들보다 평균 5일 먼저 부화하였고, 개체들의 몸 크기가 자연스럽게 성장할 수 있도록 하였다.

## 2. 실험 방법

실험은 크기가 작은 그룹의 유생들이 부화를 시작한지 24시간이 경과한 후 시작되었다. 우리는 유생들을 두 그룹((1)간접적인 카니발리즘을 경험하는 그룹, (2)경험하지 못하는 그룹)으로 나누어 10일 이후의 크기변화를 관찰하였다. 그리고 실험의 편의를 위해 개체를 분리할 수 있는 두 개의 케이지((1)유생들이 카니발리즘을 일으키지 않고, 오직 카니발리즘을 간접적으로만 경험하게 하기 위한 케이지, (2)카니발리즘이 전혀 일어나지 않게 하기 위해 개체를 분리할 수 있는 케이지)를 제작하였다. 케이지(15cm×12cm×10cm)는 각 20개와 11개의 칸이 불투명한 플라스틱 메쉬망(0.1cm×0.1cm)으로 분리되어 있어, 모든 칸들은 서로간의 화학신호(chemical cue)를 교류할 수 있게 하였다. 간접적인 카니발리즘 경험 그룹에게 사용된 케이지는 10마리의 크기가 작은 그룹에서 무작위로 선택된 focal 유생들을 개체 별로 한 마리씩 분리할 수 있는 칸(3cm×3cm×10cm) 10개(focal zone)와 크기가 큰 그룹에서 무작위로 선택된 유생 5마리와 크기가 작은 그룹에서 무작위로 선택된 유생 5마리가 한꺼번에 놓여 자연스럽게 카니발리즘이 유도되는 칸(15cm×6cm×10cm) 1개(stimul zone)로 구성되었다(Figure 1a). 또한 카니발리즘을 경험하지 못하는 그룹이 사용하는 케이지는 크기가 작은 그룹에서 무작위로 선택된 10마리의 focal 유생들을 개체 별로 한 마리씩 분리할 수 있는 칸(3cm×3cm×10cm) 10개(focal zone)와 크기가 큰 그룹에서 무작위로 선택된 유생 5마리와 크기가 작은 그룹에서 무작위로 선택된 유생 5마리가 카니발리즘이 일어나지 못하게 개체마다 각각 분리되는 칸(3cm×3cm×10cm) 10개(stimul zone)로 이루어져 있다(Figure 1b). 이렇게 만들어진 실험용 케이지는 3L의 염소를 제거한 상수도가 들어있는 플라스틱 수조(29cm×16cm×19cm)에 놓여져 모든 개체가 서로의 화학신

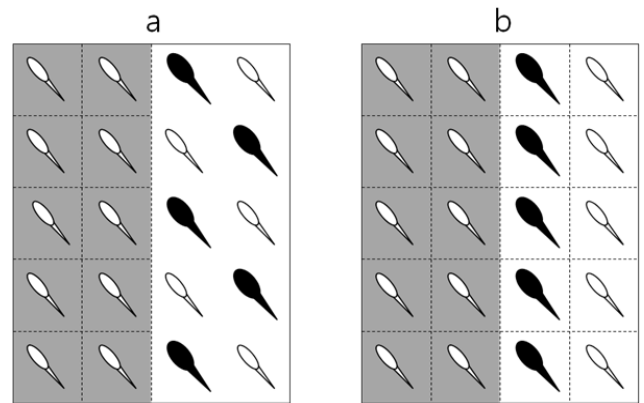


Figure 1. Design of experiment. Twenty randomly selected larvae were reared separately in 11 cells(3.5 cm×3.5cm×10cm)(a) or 20 cells(b) partitioned with plastic mesh in a medium-sized tank(29 cm×16cm×19cm) filled with 3L of dechlorinated tap water. Gray part is focal animals which experienced indirect cannibalism(a), and which not experienced cannibalism(b)

호를 교류하는데 지장이 없도록 하였다. 즉 각 그룹 당 15개씩 총 30개의 케이지가 사용되었다. 또한 우리는 유생 몸에서 세 곳의 길이 측정을 하였는데, 유생의 머리에서 미간사이의 길이(HWE)와 머리에서 제일 넓은 곳의 길이(LHW) 그리고 코 끝부터 항문까지의 길이(SVL)를 측정하였다. 길이측정은 실험이 진행되는 10일간 두 번에 걸쳐 측정되었으며(부화 첫날, 부화 후 10일 되는 날), 디지털 버니어 캘리퍼스(Mitutoyo CD-20CPX)를 이용하여 소수점 둘째 자리까지 측정하였다.

실험에 사용된 유생들은 무작위로 선택되었으며, 크기가 큰 그룹의 유생(SVL=12.86±0.78mm)은 크기가 작은 그룹의 유생(SVL=10.99±0.53mm)보다 SVL가 의미 있게 길었다(Mann-whitney's U test,  $z=13.753$ ,  $p<0.001$ ). 따라서 간접적인 카니발리즘이 발생하는 그룹에서는 카니발리즘이 빈번하게 발생하였다. 우리는 매일 오전 10시에서 오후 5시 사이에 브라인쉬림프를 충분히 급여하였으며, 수온은 13-15°C로 유지하였다. 카니발리즘 과정에서 발생한 동종의 사체 찌꺼기 혹은 남은 먹이가 부패하는 것을 방지하기 위하여 실험에 사용된 모든 물은 3일마다 100% 환수를 하였다.

매일 오전 10시 간접적인 카니발리즘을 경험하는 그룹에서 카니발리즘을 통하여 먹힌 유생의 수를 측정한 후, 동종으로부터 포식당한 개체의 수만큼 새로운 유생(크기가 작은 그룹으로부터 무작위로 선택된 유생)을 채워 넣었다. 3일 이상 카니발리즘이 발생하지 않은 수조는 실험에서 제외하였다(간접적인 카니발리즘을 경험하는 그룹의 15개 수조 중 3개의 수조가 제외).

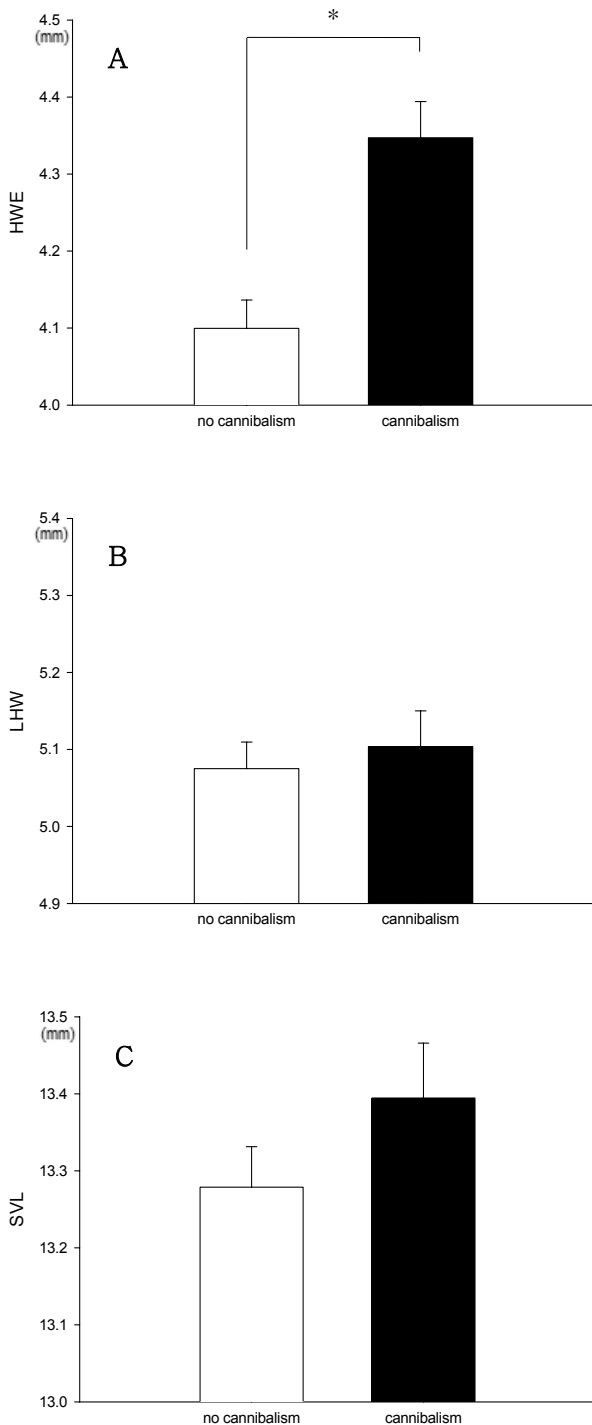


Figure 2. Comparison of the HWE(A), LHW(B) and SVL(C) according to indirect cannibalism experience (mean±SE). Asterisk indicate statistically significant between the means

### 3. 통계적 분석

카니발리즘을 경험하는 그룹과 경험하지 못한 그룹간의 각 크기(HWE, LHW, SVL)의 차이를 분석하기 위하여, 우리는 Mann-whitney's U test를 사용하였다. 모든 분석은 SPSS Ver. 18.0(SPSS, Chicago, IL, U.S.A)을 사용하였다

### 결과

간접적인 카니발리즘을 경험하는 그룹에 해당하는 12개의 수조에서 총 227번의 카니발리즘이 발생하였다. 그 결과 간접적인 카니발리즘을 경험하는 그룹의 유생들이 그렇지 못한 그룹 유생들 보다 HWE가 더 큰 것으로 나타났다( $z=4.149$ ,  $p<0.001$ ). 하지만 그룹 간에 LHW와 SVL의 차이는 나타나지 않았다(LHW:  $z=0.585$ ,  $p=0.558$ , SVL:  $z=1.401$ ,  $p=0.161$ , Figure 2). 또한 그룹 간 HWE를 LHW로 나눈 비율(HWE/LHW)을 비교해 본 결과 유의한 차이가 나타났다( $p<0.001$ , Figure 3).

### 고찰

도롱뇽유생의 카니발리즘은 일반적인 먹이자원보다 크기가 크고 영양적인 가치가 높은 동종의 유생을 포식하는 카니발리즘 과정에 대한 적응결과로 나타난다(Michimae and Wakahara, 2001). 하지만 카니발리즘을 일으키지 않더라도 다양한 요인들에 의하여 카니발리즘이 발현되기도 한다. Tiger salamander(*Ambystoma tigrinum*)의 경우 직접적인 카니발리즘 경험 없이도 동종 유생들간의 서로 몸이 닿는

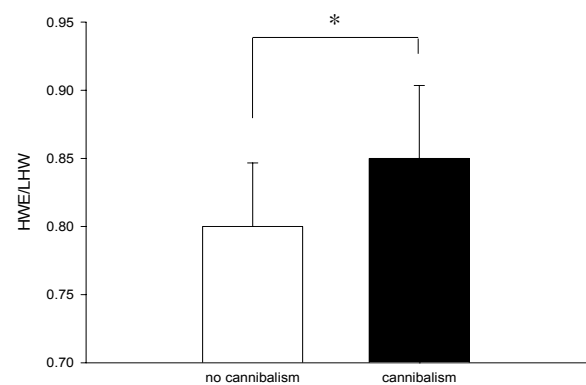


Figure 3. Comparison of the HWE/LHW according to indirect cannibalism experience(mean±SE). Asterisk indicate statistically significant between the means

촉각신호만으로도 카니발리즘형이 유도된다고 보고하였다 (Hoffman and Pfennig, 1999).

Nishihara(1996)의 연구에서 Ezo salamander (*Hynobius retardatus*) 유생은 직접적인 카니발리즘을 경험하지 않았지만 좁은 공간에 갇히는 조건만으로도 카니발형이 나타난다고 하였다. 이는 직접적인 카니발리즘을 경험하지 못한 도롱뇽유생들도 머리가 커진다는 본 연구결과와 비슷하다. 우리는 한국산 도롱뇽(*Hynobius ieochii*) 유생의 개체가 직접적인 카니발리즘에 노출되지 않더라도 주변의 다른 개체들간의 카니발리즘으로 인한 즉, 간접적인 화학신호만으로도 머리가 커진다는 결과를 얻었다. 이는 직접적인 카니발리즘이 없더라도 카니발형이 유도된다는 선행 연구의 결과를 뒷받침 할 수 있으며 도롱뇽유생들은 주변에서 일어나는 동종간의 카니발리즘에 대해 민감하게 반응한다는 것을 알 수 있다.

선행연구에서 도롱뇽 유생 머리크기의 HWE와 LHW의 비율은 카니발리즘형을 판단하기에 가장 적합하다고 보고 되어있다(Michimae and Wakahara, 2001). 본 연구에서 한국산 도롱뇽에도 HWE와 LHW의 비율로 카니발리즘형을 판단하였다. 그 결과 주변개체들간의 카니발리즘으로 인한 간접적인 카니발리즘에 노출된 개체들은 그렇지 않은 개체들보다 HWE/LHW가 의미있게 증가한 것으로 나타났다. 그리고 그룹간 HWE의 크기는 두 그룹간에 의미있는 차이가 나타났지만, LHW의 크기는 통계적으로 차이를 보이지 않았다. 이러한 결과는 유생의 전체적인 머리 크기의 차이가 아닌 형태의 차이가 카니발리즘형에서 중요하다는 것을 보여준다. 즉, 간접적인 카니발리즘을 경험한 그룹이 그렇지 못한 그룹보다 입 크기가 크다고 할 수 있다.

Clouded salamander(*Hynobius nebulosus*)의 유생은 동종을 포식할 때 머리부터 통째로 삼키는 방법을 사용한다고 보고하였다(Kusano *et al.*, 1985). 한국산 도롱뇽 역시 Clouded salamander와 비슷한 포식행동이 나타난다. 따라서 유생의 포식활동에 있어서 입 크기는 매우 중요한 요인이 될 수 있다. 이러한 변이는 미래의 먹이경쟁에서 중요한 역할을 할 것으로 생각된다.

선행연구들은 HWE/LHW가 큰 카니발리즘형들은 큰 SVL을 가진다고 보고하였다(Michimae and Wakahara, 2001; Hwang and Chung, 2010). 하지만 본 연구결과에서 간접적인 카니발리즘에 따른 그룹 간 유생들의 SVL에 대한 유의한 차이를 발견할 수 없었다. 이것은 우리의 연구가 유생의 생활사 중 부화 직 후 초반의 시기만 관찰하였기 때문이라고 생각된다. 도롱뇽 유생의 경우 부화 후, 5~6일이 지나야 먹이활동을 시작한다고 알려져 있는데, 이는 최초의 카니발리즘 또한 부화 후 최소한 5~6일이 지나야 한다는 것으로 판단할 수 있다(Nishihara, 1996; Michimae and Wakahara,

2001). 따라서 간접적인 카니발리즘에 노출된 그룹은 그렇지 않은 그룹보다 최초의 먹이 활동 전에 입 크기를 발달시킴으로써 이후의 포식활동에서 지속적인 우위를 차지하게 되는 것으로 보인다. 따라서 최초의 포식활동 이후 지속적인 포식활동의 우위로 인하여 SVL가 증가하게 되는 것으로 생각된다. 유생의 생활사 중 극 초반인 10일 이전의 시기에는 유생의 발달과정에 있어 SVL를 증가시키는 것 보다 입 크기를 발달시키는 것이 유생의 생존에 있어 더욱 중요한 요인이라고 생각된다.

## 인용문헌

- Blaustein, A.R. and R.K. O'Hara(1982) Kin recognition in *Ranascadae* tadpoles. *Behav Neuralboil* 36: 77-87.
- Collins, J.P. and J.E. Cheek(1983) Effect of food and density on development of typical and cannibalistic salamander larvae in *Ambystoma tigrinum nebulosum*. *American Zoologist* 23: 77-84.
- Crump, M.L.(1992) Cannibalism in amphibians. in Elgar MA, Crespi BJ(ed). *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford university press, Oxford, pp. 256-276.
- Elgar, M.A. and B.J. Crespi(1992) *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*. Oxford University Press, Oxford.
- Fox, L.R.(1975) Cannibalism in natural populations. *Annu Rev Ecol Syst* 6: 87-106.
- Gibbons, M.E., M.A. Ferguson, D.R. Lee and R.G. Jaeger(2003) Mother-offspring discrimination in the red-backed salamander may be context-dependent. *Herpetologica* 59: 322-333.
- Hamilton, W.D.(1964) The genetical evolution of social behavior. I and II. *J. Theor. Biol* 7: 1-52.
- Heyer, W.R., R.W. McDiarmid and D.L. Weigmann(1975) Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7: 100-111.
- Hoffman, E.A. and D.W. Pfennig(1999) Proximate causes of cannibalistic polyphenism in larval tiger salamanders. *Ecology* 80: 1,076-1,080.
- Hokit, D.G., S.C. Walls and A.R. Blaustein(1996) Context-dependent kin discrimination in larvae of the marbled salamander, *Ambystoma opacum*. *Anim Behav* 52: 322-333.
- Hwang, J.H. and H. Chung(2010) The different polyphenism by the level of predation risk and Habitat in larval salamander, *Hynobius ieochii*. *Kor. J. Env. Eco* 24(6): 744-750.
- Jones, J.S.(1982) Of cannibals and Kin. *Nature* 299: 202-203.
- Kusano, T., H. Kusano and K. Miyashita(1985) Size-related cannibalism among larval *Hynobius nebulosus*. *Copeia* 1985(2): 472-476.
- Lannoo, M.J. and M.D. Bachmann(1984) On flotation and air

- breathing in *Ambystoma tigrinum* larvae: stimuli for and the relationship between these behaviors. *Canadian Journal of Zoology* 62(1): 15-18.
- Laugen A.T., A. Laurila and J. Merila(2003) Latitudinal and temperature-dependent variation in embryonic development and growth in *Rana temporaria*. *Oecologia* 135: 548-554
- Maret, T.J. and J.P. Collins(1994) Individual responses to population size structure: the role of size variation in controlling expression of a trophic polyphenism. *Oecologia* 100: 279-285.
- Michimae, H. and M. Wakahara(2001) Factors which the occurrence of cannibalism and the broad-headed 'cannibal' morph in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Behav Ecol Sociobiol* 50: 339-345.
- Michimae, H. and M. Wakahara(2002) A tadpole-induced polyphenism in the salamander *Hynobius Retardatus*. *Evolution* 56(10): 2,029-2,038.
- Nishihara, A.(1996) Effects of density on growth of head size in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Copeia* 1996: 478-483.
- Park, S.R., J.Y. Jeong and D.S. Park(2005) Cannibalism in the Korean Salamander(*Hynobiusleechii*: Hynobiidae, Caudata, Amphibia)Larvae. *Integrative Biosciences* 9: 13-18.
- Pfennig, D.W., H.K. Reeve and P.W. Sherman(1993) Kin recognition and cannibalism in spadefoot toad tadpoles. *Anim behave* 46: 87-94.
- Pfennig, D.W. and E.A. Hoffman(1998) Pathogen transmission as a selective force against cannibalism. *Anim Behav* 55: 1,255-1,261.
- Pfennig, D.W.(2000) Effect of predator-prey phylogenetic similarity on the fitness consequences of predation: a trade-off between nutrition and disease? *American Naturalist* 155: 335-345.
- Polis, G.A.(1981) The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annu Rev Ecol Syst* 12: 225-251.
- Reese, R.W.(1975) The "cannibals" of the tiger salamander. *Bull. Maryland Herp Soc* 11: 180-184
- Reeve, H.K.(1989) The evolution of conspecific acceptance thresholds. *Am net* 133: 407-435.
- Waldman, B.(1998) The ecology of kin recognition. *Annu Rev Ecol Syst* 19: 543-571.
- Walls, S.C. and R.D. Roudebush(1991) Reduced aggression toward siblings as evidence of kin recognition in cannibalistic salamander. *Am Nat* 138: 1,027-1,038.
- Wakahara, M.(1995) Cannibalism and resulting dimorphism in larvae of a salamander *Hynobius retardatu*, inhabited in Hokkaido, Japan. *Zool Sci* 12: 467-473.
- West-Eberhard, M.J.(1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.
- Wilbur, H.M.(1972) Competition, predation, and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* communication. *Ecology* 53: 3-21.
- Yoon, I.B., S.J. Lee and S.Y. Yang(1996) The Study on Prey Resource and Life History of *Hynobius leechii* Boulenger and *Onychodatyus Fischeri* Boulenger. *Korean society of environmental biology* 14(2): 195-203.
- Zhang, F.C., X.F. Sun, X.Y. Wang, J.K. Chen and J.H. Wu(2003) Effects of size class and group size structure on cannibalism in basin-raising larval salamander, *Hynobius amjiensis*. *Zool Res* 24: 407-412.
- Ziemba, R.E., M.T. Myers and J.P. Collins(2000) Foraging under the risk of cannibalism leads to divergence in body size among tiger salamander larvae. *Oecologia* 124: 225-231.