

## 서식지 특성에 따른 한국산 도롱뇽 유생의 body condition에 관한 연구

김 은 지 · 정 훈<sup>1,\*</sup>

삼육대학교 대학원 융합과학과, <sup>1</sup>삼육대학교 동물자원학과

## A Study on Body Condition by Habitat in Larvae Korea Salamander

Eun Ji Kim and Hoon Chung<sup>1,\*</sup>

Department of Convergence Science, Sahmyook University, Seoul 139-742, Korea

<sup>1</sup>Department of Animal Resource, Sahmyook University, Seoul 139-742, Korea

**Abstract** - Scientific study has investigated the body condition differences by habitat characteristics in larvae Korea salamander (*Hynobius leechii*) from March to April in 2012. To examine the sensitivity of external environment (predation risk), we divided two groups according to habitat characteristic; 1) Permanent pond and 2) Temporary pond. However, each larva was measured by head width at the level of the eye (HWE), largest head width (LHW) and snout-vent length, and we calculated the ratio of the head size by dividing HWE/LHW. As a result, larvae were larger in permanent pond group, had a faster growth rate than in temporary pond group. When exposed to the predator, larvae in permanent pond were smaller HWE/LHW than larvae in permanent pond. Therefore, these results indicate larvae in temporary pond more sensitive to the external environment.

**Key words** : Korea salamander *Hynobius leechii*, larval amphibians, polyphenism, chemical cue

### 서 론

양서류는 동일 종 내에서도 개체군 서식환경에 따라 생존율, 성장률, 발생시기, 몸 크기 등의 차이가 나타날 수 있다(Seale 1987). 특히 서식지의 수생 환경은 유생들의 발달과정에서 매우 중요하다(Wilbur and Collins 1973). 서식지의 수생환경은 물이 마를 수 있는 가능성에 따라 두 가지로 나눌 수 있다(Koskela 1973; Starrett 1973). 첫

째, 물이 마를 위험이 없는 서식지의 경우는 지속적으로 물이 공급되어 안정적인 습지환경을 가지며, 둘째, 물이 마를 위험이 있는 서식지는 겨울 동안 얼었던 얼음과 땅이 녹으며 생기거나, 강수를 통해 일시적으로 생겨나는 수생 환경으로 안정적이지 못하다. 물이 마를 위험이 없는 서식지의 유생들은 변태하여 육상으로 나가기 전에 물이 말라서 서식지가 없어지는 위험으로부터 안전하지만, 임시로 생겨난 서식지에 비하여 동종 및 타종의 경쟁과 상대적으로 높은 포식압에 의하여 자원획득이 감소한다는 단점이 존재한다(Woodward 1982, 1983; Morin 1983; Wilbur 1987; Wellboen *et al.* 1996; Laurila 1998). 반면 임시로 생겨난 서식지의 경우는 일시적으로 발생하

\* Corresponding author: Hoon Chung, Tel. 02-3399-1754,  
Fax. 02-3399-1761, E-mail. chungh@syu.ac.kr

는 무척추동물이 많기 때문에 동종 및 타종으로 인한 경쟁과 포식압이 감소하는 장점이 존재하며, 불안정한 수생환경에 따른 물리적 변화와 변태 후 육상으로 나가기 전에 서식지의 물이 말라버릴 수도 있다는 단점이 존재한다 (Tejedo and Reques 1994a, b; Loman 1999; Merilä *et al.* 2000). 이러한 서식지의 차이는 유생에게 직접적인 영향을 주게 되는데, 마를 위험이 없는 서식지의 유생은 마를 위험이 있는 서식지의 유생에 비하여 상대적으로 긴 유생시기를 보낸다 (Smith-Gill and Berven 1979; Patterson and McLachlan 1989; Tejedo and Reques 1994a, b). 따라서 서식지의 차이는 유생의 몸상태 (body condition)를 조절하는 중요한 요인 중 하나라고 할 수 있다.

최근 서식지에 따른 양서류의 폴리페니즘에 대한 연구가 관심을 받고 있다 (West-Eberhard 1992; Schlichtign and Pigliucci 1998; Hoffman and Pfenning 1999; Michimae and Wakahara 2001). 폴리페니즘은 환경에 의해 특정 동물종의 단일 유전자형에서 다른 표현형의 차이가 나타나는 것을 의미한다 (West-Eberhard 1989). 양서류 유생의 폴리페니즘은 유생간의 밀도, 먹이공급량, 친족의 비율, 포식압의 수준, 그리고 카니발리즘의 경험 유무에 따라 영향을 받는다 (Michimae and Wakahara 2001; Hwang and Chung 2010; Kim *et al.* 2012).

국내에서는 한국산 도롱뇽을 대상으로 폴리페니즘에 대한 연구가 다양하게 이루어졌다 (Hwang and Chung 2010; Kim *et al.* 2012). Kim *et al.* (2012)은 한국산 도롱뇽의 경우 직접적인 카니발리즘을 일으키지 않더라도 간접적인 카니발리즘을 경험하는 것 만으로도 폴리페니즘이 나타난다고 보고하였다. 하지만 서식지 차이에 따른 한국산 도롱뇽 집단간의 차이에 대한 연구는 부족하다. 따라서 우리는 한국산 도롱뇽의 지리적 격리에 의한 서식지의 차이가 동일 종 내 개체군에서 몸상태의 차이가 나타나는지, 그리고 외부요인에 의한 폴리페니즘 민감도 차이가 나타나는지에 대하여 알아보려고 한다. 한국산 도롱뇽은 국내에 고르게 분포하며, 물이 완만하게 흐르는 계류, 물이 고인 웅덩이나, 농경지의 수로 등 여러 환경에서 번식을 하고 (Yoon *et al.* 1996), 포식자에 의한 반응으로 폴리페니즘이 나타나기 때문에 연구에 적절한 종이다 (Hwang and Chung 2010).

## 연구 방법

### 1. 조사지역

2012년 3월 서울시 종로구 인왕산 (37° 35' 58" N, 126°

58' 09" E)과 경기도 광주시 (37° 23' 13" N, 127° 12' 24" E)의 웅덩이가 2곳에서 각각 8개, 6개의 알주머니를 채집하였다 (Fig. 1). 인왕산의 경우 1 km 정도의 물줄기가 이어지는 작은 계곡 중간에 위치한 웅덩이로써 계곡을 타고 지속적으로 물이 흘러 들어와 물이 마르는 경우가 거의 없는 곳이다 (Fig. 1A). 우리는 모니터링 조사를 통하여 도롱뇽 유생의 포식자가 되는 버들치, 각종 무척추동물들과 북방산개구리의 알을 다수 관찰하였다. 광주시의 경우 인가 주변 얕은 야산인근에 위치한 웅덩이로써, 번식기 동안 물이 완전히 건조되지는 않지만 수량의 변화가 심한 곳이다. 모니터링 조사결과 다양한 무척추동물들을 발견할 수 있었지만 다른 양서류의 알은 관찰하지 못하였다. 채집 시, 유생들의 부화시기를 일정하게 하기 위하여 발생이 시작되지 않은 알주머니들을 채집하였다 (Kim *et al.* 2012).

## 2. 실험 방법

### 1) 몸길이

서식지에 따른 집단간의 몸상태 차이를 알아보기 위한 요인으로 몸길이 (SVL: snout-vent length)를 측정하여 비교하였다. 채집된 알주머니들은 실험실로 옮겨져 서식지에 따라 나누어져 13°C의 염소가 제거된 상수도 85 L가 들어있는 탱크 (130 cm × 44 cm × 47 cm)에서 부화할 때까지 사육되었다. 도롱뇽 알들은 채집 후 16일부터 부화를 시작하였으며, 두 개체군 간의 차이는 없었다. 17일에서 18일 사이에 부화한 유생들을 무작위로 선택하여 서식지에 따라 (1) 마르지 않는 웅덩이 서식지 (서울), (2) 마를 위험이 있는 웅덩이 서식지 (광주)로 나누었다. 무작위로 선택된 유생 15마리는 3 L의 물이 들어있는 수조 (29 cm × 16 cm × 19 cm)로 옮겨졌다. 실험이 진행되는 동안 매일 오전 10시에서 오후 5시 사이에 먹이로 브라 인쉬림프를 부족하지 않게 충분히 제공하였으며, 수온은 13~15°C로 유지하고, 실험에 사용된 물이 오염되는 것을 방지하기 위하여 3일마다 100% 환수하였다. 성장률의 차이를 비교하기 위해서 실험이 진행되는 10일 동안 두 번에 걸쳐 SVL를 측정하였으며 (부화 첫날, 부화 후 10일째 되는 날), 디지털 버니어캘리퍼스 (Mitutoyo CD-20CPX)를 이용하여 소수점 둘째 자리까지 측정하였다.

### 2) 폴리페니즘

서식지에 따른 외부환경의 민감도를 알아보기 위한 요인으로 포식압을 이용하였다. 포식압의 차이는 폴리페니즘을 유발하기 때문에 각 서식지에 따라 나누어진 그룹을 포식압의 유무에 따라 두 그룹으로 나누었다. 포식

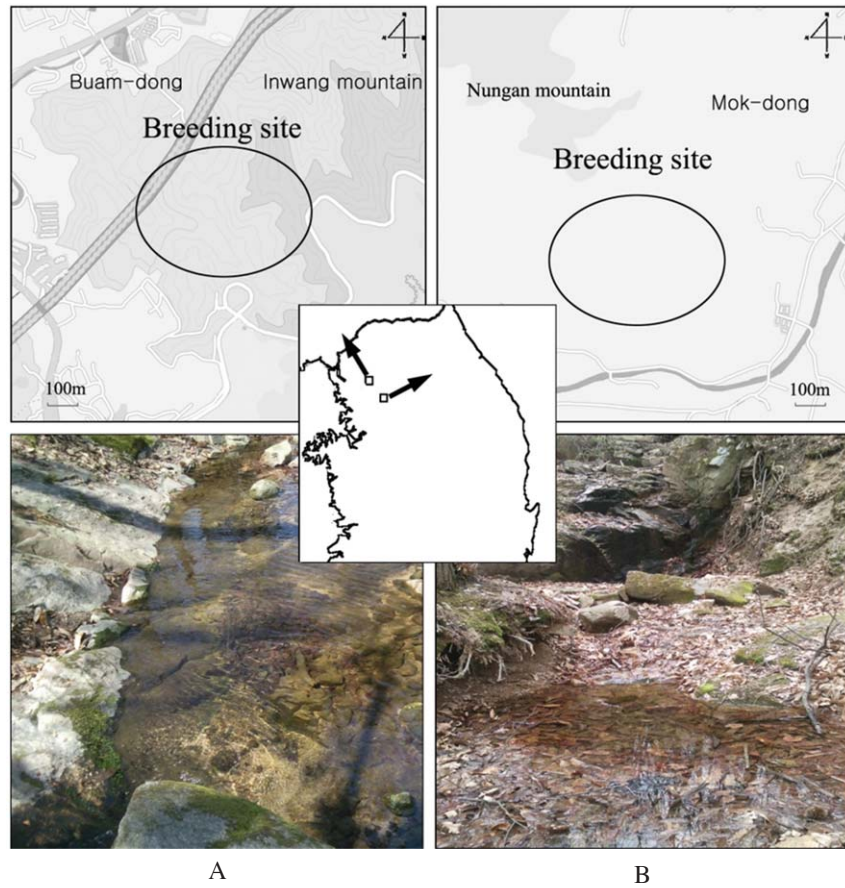


Fig. 1. Map of breeding site (permanent pond: A, temporary pond: B).



Fig. 2. Dorsal projections of landmark locations on *H. leechii* larvae reared in experiments.

압이 있는 수조에는 매일 30 mL의 케미칼 큐(포식자 큐 10 mL+동종의 부상 큐 20 mL)를 넣어주었으며, 포식압이 없는 수조는 케미칼 큐 대신 염소를 제거한 물 30 mL을 넣어 주었다. 서울과 광주 두 곳의 서식지에서 발견된 잠자리 유충을 포식자로 사용하였으며, 500 mL의 물에 잠자리 유충 한 마리를 24시간 동안 담가놓은 후, 그 물을 사용하였다. 동종의 부상 큐는 물에 도롱뇽유생을 갈아서 사용하였다(1마리/5mL). 매일 무작위로 오전

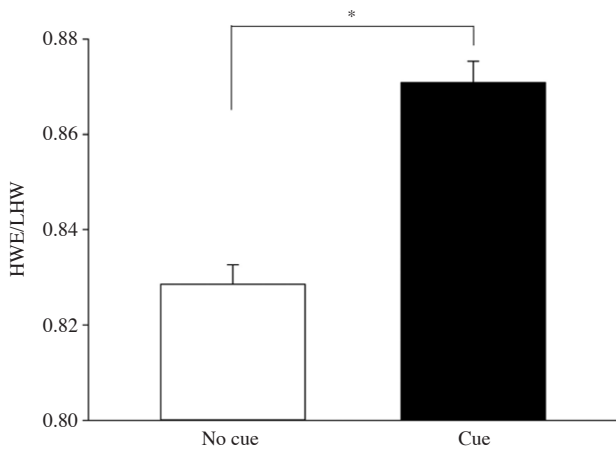
10시에서 오후 4시 사이에 한번씩 각 그룹에 맞는 케미칼 큐를 넣어주었다. Michimae and Wakahara (2001)는 선행연구에서 도롱뇽 유생의 폴리페니즘을 판단하기 위하여 유생의 눈이 위치한 부분의 넓이(HWE)와 머리에서 제일 넓은 곳의 길이(LHW)를 측정하여 HWE/LHW 비율을 사용하였기 때문에, 본 연구에서도 폴리페니즘을 알아보기 위하여 같은 방법을 사용하였다(Fig. 2). 부화 후 10일째 되는 날에 디지털 버니어 캘리퍼스(Mitutoyo

**Table 1.** Snout-vent length of larval according to habitat

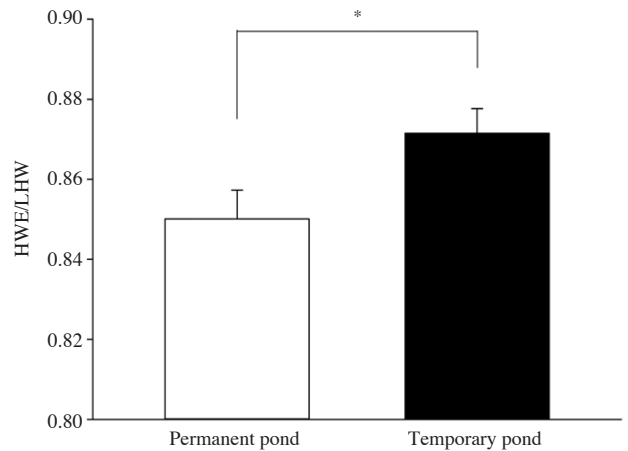
	Hatching day					After 10 days				
	No.	Mean	SE	t	p	No.	Mean	SE	t	p
Permanent habitat	90	10.6376	0.06155	4.668	<0.001	90	12.7849	0.08720	9.987	<0.001
Temporary habitat	90	10.2183	0.05967			90	11.5063	0.08632		

**Table 2.** HWE/LHW of larval according to habitat

	Hatching day					After 10 days				
	No.	Mean	SE	t	p	No.	Mean	SE	t	p
Permanent habitat	90	0.8578	0.00481	0.181	0.857	90	0.8271	0.00437	0.871	0.594
Temporary habitat	90	0.8565	0.00477			90	0.8333	0.00588		



**Fig. 3.** Head size proportion according to predation cue (mean+SE, n=180). Asterisk indicate statistically significant between the means.



**Fig. 4.** Head size proportion of predation cue treated larval according to habitats (mean+SE, n=90). Asterisk indicate statistically significant between the means.

CD-20CPX)를 이용하여 도롱뇽 유생의 HWE와 LHW 길이를 소수점 둘째자리까지 측정을 하였다. 측정상의 오류를 최소화 하기 위하여 모든 크기 측정은 한 사람이 측정하였다.

**3. 통계적 분석**

모든 분석은 SPSS Ver. 18.0 (SPSS, Chicago, IL, U.S.A) 을 사용하였다. 또한 t-test를 사용하여 각 그룹간의 차이를 비교, 분석하였다.

**결 과**

**1. 성장률 차이**

서울에서 채집한 도롱뇽 유생은 부화 당시부터 광주

에서 채집한 유생에 비하여 몸길이 (SVL)가 길었으며, 10일이 지난 후 몸길이의 성장률 또한 높게 나타났다 (Table 1).

**2. 외부자극에 대한 민감도 차이**

서식지에 따른 두 그룹간에 HWE/LHE의 비율은 부화 당시에는 유의한 차이가 나타나지 않았으며, 10일이 지난 후에도 두 그룹간의 차이는 유의하지 않았다 (Table 2). 하지만 포식압의 유무에 따라 그룹을 나누었을 경우에는 포식압이 존재하는 그룹이 포식압이 존재하지 않는 그룹보다 HWE/LHE 비율이 크게 나타났다 (t=6.936, p<0.001, Fig. 3). 또한 포식압이 있는 경우 마를 위험이 없는 서식지보다 마를 위험이 있는 서식지의 HWE/LHW 비율이 더 크게 나타났다 (t=2.257, p=0.032, Fig. 4).

## 고찰

양서류 유생의 성장은 수온, pH, 용존산소량, 포식압, 먹이의 질과 양, 동종 및 타종간 경쟁 등 여러 요소들에 따라 다양하게 차이가 난다 (Smith-Gill and Berven 1979; Griffiths 1991; Newman 1992; Kupferberg *et al.* 1994; Tejedo and Reques 1994a, b). 본 실험에서도 여러 환경의 변화에 따른 서식지 별 유생의 변화를 관찰 할 수 있었다. 실험실 내의 동일한 환경에서 유생을 사육하였을 시, 채집한 지역(물이 마를 위험이 없는 서식지: 서울, 물이 마를 위험이 있는 서식지: 광주)에 따라 유생의 몸크기 (SVL) 차이를 확인 했다. 서식지 환경에 따른 유생의 크기 차이는 산란 어미들의 유전적 혹은 영양상태의 차이 라고 생각된다. 물이 마를 위험이 없는 서식지(서울)의 경우 매년 도롱뇽, 북방산개구리 그리고 맹꽁이 등이 집단 번식하는 장소로 양서류가 서식하기에 최적의 장소 이기 때문에 물이 마를 위험이 있는 서식지(광주)보다 도롱뇽 어미들의 영양상태가 훨씬 좋았을 것이다. 따라서 물이 마를 위험이 없는 서식지(서울)의 도롱뇽 어미들이 물이 마를 위험이 있는 서식지(광주)의 도롱뇽 어미들보다 영양상태가 더 좋은 알을 산란하였을 것이다. 이러한 서식지에 따른 도롱뇽 어미의 영양상태가 두 지역간 유생의 차이를 유발한 것이라고 생각한다.

West-Eberhard (1989)의 환경에 따른 폴리페니즘의 연구를 시작으로 최근에 양서류의 폴리페니즘에 대한 연구가 활발하게 이루어 지고 있다. *Hynobius Retardatus*는 초기 유생시기에 유생의 밀도, 수온, 먹이량등의 변화에 따라 폴리페니즘이 나타나며, *Ambystoma tigrinum*의 경우 부화 후, 동종간의 촉각신호로 인하여 폴리페니즘이 유도된다고 보고하였다 (Nishihara 1996; Hoffman and Pfennig 1999). 우리의 연구결과에 따르면 포식자 유무가 도롱뇽 유생의 폴리페니즘 차이를 유발하는 것으로 나타났다. Hwang and Chung (2010)은 폴리페니즘이 포식압 수준에 따라 유도된다고 보고 하였는데 이러한 결과는 본 연구결과와도 일치한다. 하지만 Hwang and Chung (2010)의 연구에서는 포식자 큐를 배아시기부터 부화 후 일주일간 주입해 주었기 때문에 폴리페니즘을 나타나게 한 포식압이 배아상태에서 영향을 준 것인지, 초기유생에게 영향을 준 것인지 판단할 수 없다. *Rana sylvatica*는 배아시기에도 외부환경(포식자)에 대하여 인지하고 학습이 가능하다고 알려져 있다 (Ferrari and Chivers 2009). 반면, Kim *et al.* (2012) 실험에서 한국산 도롱뇽 유생의 부화 후 외부 자극은 폴리페니즘을 유도하였다. 즉, 일부 양서

류 유생들은 배아시기의 학습이 중요하지만, 한국산 도롱뇽 유생은 외부환경에 대하여 배아시기의 인식보다는 초기 유생시기의 인식이 더욱 중요하다고 생각된다. 따라서 한국산 도롱뇽 유생의 표현형 변화에 영향을 받는 민감기는 알에서 부화한 직후부터 시작된다고 생각된다.

선행연구에 따르면 도롱뇽 유생 머리크기 중 HWE와 LHW 두 곳의 비율은 카니발리즘형을 판단하기에 가장 적합하다고 보고 되어있다 (Michimae and Wakahara 2001). 우리는 서식지 환경 차이에 따라 HWE/LHW 비율이 차이가 난다는 것을 알 수 있었다. 이는 동종일지라도 같은 자극(포식압)을 주었을 때 폴리페니즘은 다르게 나타난다는 것을 의미한다. 서식지의 환경은 생물학적인 안정성과 물리적인 안정성으로 질을 파악할 수 있다. 생물학적인 안정성은 포식자와 경쟁자, 질병 등에 대한 요소로 판단하며, 물리적인 안정성은 수질과 관련된 수온, pH, 용존산소량 등과 건조의 위험을 포함한다. 물이 마르지 않는 웅덩이 서식지(서울)는 풍부한 수량과 안정적인 생태적 환경으로 인하여 다양한 생물이 서식하기 때문에 도롱뇽 유생의 생물학적인 안정성은 마를 위험이 있는 서식지(광주)보다 낮지만 물리적인 안정성은 상대적으로 높다. 반면, 물이 마를 위험이 있는 서식지(광주)는 생물학적인 안정성은 마를 위험이 없는 서식지(서울)에 비하여 높지만 외부 환경에 의한 수질의 변화가 심하기 때문에 물리적인 안정성은 상대적으로 낮다. 도롱뇽 유생은 생물학적인 요소와 물리적인 요소가 모두 적절할 경우 가장 높은 생존율을 보이지만, 생물학적인 요소보다는 물리적인 요소가 유생의 생존에 더욱 직접적인 영향을 미친다 (Alford 1999). 따라서 물리적인 안정성이 높은 물이 마를 위험이 없는 서식지(서울)의 경우 질이 좋은 서식지로 분류할 수 있으며, 물이 마를 위험이 있는 서식지(광주)를 질이 낮은 서식지라고 할 수 있다. 따라서 질 낮은 서식지에 사는 유생이 질 좋은 서식지에 사는 유생보다 포식압이라는 외부요인에 더욱 예민하게 반응했다고 생각한다.

양서류 유생의 생존과 성장은 서식지의 생물학적과 물리적 환경에 모두 영향을 받지만, 발생은 물리적 환경에 더욱 영향을 받는다 (Alford 1999). 본 연구는 도롱뇽 유생의 부화 후 10일만 진행되었기 때문에 유생의 발생 차이는 관찰하지 못하였다. 서식지 질에 따른 유생의 생존과 발생 차이는 추가적인 연구가 필요할 것으로 생각한다. 우리는 사육을 통하여 실험에 영향을 줄 수 있는 여러 요인들을 통제하며 데이터를 얻었지만, 실험실 내에서 얻어진 데이터를 자연상태에 직접 적용하는 것에는 무리가 있을 수 있다. 하지만 자연상태에서 양서류 유생

의 생태 및 행동학적 연구를 하는 것은 한계가 있기 때문에 본 실험은 연구적 가치가 충분하다고 생각된다.

## 적 요

본 연구는 서식지 특성에 따른 양서류 유생의 몸상태 변화를 알아보기 위하여 2012년 3월부터 4월까지 한국산 도롱뇽 유생을 대상으로 진행되었다. 우리는 물이 마를 위험이 없는 서식지와 물이 마를 위험이 있는 서식지로 나누어, 유생의 성장과 외부요인에 대한 민감도에 대하여 알아 보았다. 부화 10일 후, 각 유생의 머리에서 눈이 위치한 부분의 넓이(HWE)와 머리에서 제일 넓은 곳의 길이(LHW)와 코끝부터 항문까지의 길이(SVL)를 측정하였으며, 폴리페니즘을 알아 보기 위하여 HWE/LHW의 비율을 사용하여 분석하였다. 물이 마를 위험이 없는 서식지의 유생은 물이 마를 위험이 있는 서식지의 유생보다 큰 SVL를 가지고 태어났으며, 이후의 성장률도 더 빨랐다. 또한 같은 포식자에게 노출되었을 때, 물이 마를 위험이 없는 서식지 유생은 물이 마를 위험이 있는 서식지 유생보다 HWE/LHW가 더 작게 나타났다. 따라서 물이 마를 위험이 있는 서식지 유생은 물이 마를 위험이 없는 서식지 유생보다 외부요인에 대하여 더 민감하게 반응하는 것을 알 수 있었다.

## REFERENCES

- Alford RA. 1999. Ecology: Resource Use, Competition, and Predation. pp. 240-278. In Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae (McDiarmid RW and R Altig eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- Griffiths RA. 1991. Competition between common frog, *Rana temporaria*, and natterjack toad, *Bufo calamita*, tadpoles: the effect of competitor density and interaction level on tadpole development. *Oikos* 61:187-196.
- Hoffman EA, and DW Pfennig. 1999. Proximate causes of cannibalistic polyphenism in larval tiger salamander. *Ecology* 80:1076-1080.
- Hwang JH and H Chung. 2010. The different polyphenism by the level of predation risk and Habitat in larval salamander, *Hynobius ieechii*. *Korean J. Environ. Ecol.* 24:744-750.
- Kim EJ, JH Hwang and H Chung. 2012. Phenotypic difference by the indirect cannibalism in larvae of the salamander, *Hynobius leechii*. *Korean J. Environ. Ecol.* 26:342-347.
- Koskela P. 1973. Duration of the larval stage, growth, and migration in *Rana temporaria* L. in two ponds in northern Finland in relation to environmental factors. *Ann. Zool. Fennici.* 10:414-418.
- Kupferberg SJ, JC Marks and ME Power. 1994. Effects of variation in natural algal and detrital diets on larval anuran (*Hyla regilla*) life-history traits. *Copeia* 1994:446-457.
- Laurma A. 1998. Breeding habitat selection and larval performance of two anurans in freshwater rock-pools. *Ecography* 21:484-494.
- Loman J. 1999. Early metamorphosis in common frog *Rana temporaria* tadpoles at risk of drying: an experimental demonstration. *Amphibia-Reptilia* 20:421-430.
- Merilä J, A Lauria, M Pakkala, K Räsänen and AT Laugen. 2000. Adaptive phenotypic plasticity in timing of metamorphosis in the common frog *Rana temporaria*. *Ecoscience* 7:18-24.
- 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 salamander *Hyobobus Retardatus*. *Evolution* 56: 2029-2038.
- Morin PJ. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* 53:119-138.
- Newman RA. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience* 42:671-678.
- Nishihara A. 1996. Effects of density on growth of head size in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. *Copeia* 1996: 478-483.
- Patterson NW and AJ McLachlan. 1989. Larval habitat duration and size at metamorphosis in frogs. *Hydrobiologia* 171:121-126.
- Schlichting CD and M Pigliucci. 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Seale DB. 1987. Amphibia. pp. 467-552. In Animal energetics. Vol. 2 (Pandian TJ and EJ Vernberg eds.). Academic Press. New York.
- Smith-Gill SJ and KA Berven. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *Amer. Nat.* 113:563-585.
- Starrett PH. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. pp. 251-271. In Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems (Vial JL ed.). University of Missouri Press. Columbia.
- Tejedo M and R Reques. 1994a. Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos* 71:295-304.
- Tejedo M and R Rwques. 1994b. Does larval growth history determine the timing of metamorphosis in anurans; a field

- experiment. *Herpetologica* 50:113-118.
- Wellborn GA, DK Skelly and EE Werner. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:337-363.
- West-Eberhard MJ. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20:249-278.
- West-Eberhard MJ. 1992. Behavior and evolution. pp. 57-75. In *Molds, Molecules and metazoan: Growing points in evolutionary biology* (Grant PR and HS Horn eds.). Princeton University Press. Princeton.
- Wilbur HM and JE Collins. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182:1305-1314.
- Wilbur HM. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68:1437-1452.
- Woodward BD. 1982. Tadpole competition in a desert anuran community. *Oecologia* 54:96-100.
- Woodward BD. 1983. Predator-prey interactions and breeding pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology* 64:1549-1555.
- Yoon IB, SJ Lee and SY Yang. 1996. The Study on Prey Resource and Life History of *Hynobius leechii Boulenger* and *Onychodactylus Fischeri Boulenger*. *Korean J. Environ. Biol.* 14:195-203.

Received: 12 October 2013

Revised: 3 March 2014

Revision accepted: 5 March 2014