

# 蛙类趋声行为的研究进展

杨萍<sup>①</sup> 刘洋<sup>②\*</sup>

① 上饶师范学院 上饶 334001; ② 成都动物园 成都 610081

**摘要:** 蛙类是典型的依赖声音通讯的物种, 具有季节性繁殖特点。繁殖季节雄性大多通过广告鸣叫竞争领地和吸引配偶, 雌性通过雄性鸣声来评价个体特征及其所占有的资源, 并以趋声行为完成配偶选择。趋声过程的行为学参数, 通常用于检验动物对声音信号的偏爱和行为响应的特征。本文通过对蛙类趋声行为相关研究的回顾, 总结其产生机制、评价方式及影响因素, 并结合当前发展趋势对蛙类趋声行为未来的研究方向进行了展望。

**关键词:** 趋声行为; 蛙类; 评价方式; 影响因素

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 02-298-13

## Advance of Phonotactic Behavior Study in Frogs

YANG Ping<sup>①</sup> LIU Yang<sup>②\*</sup>

① *Shangrao Normal University, Jiangxi, Shangrao* 334001; ② *Chengdu Zoo, Chengdu* 610081, China

**Abstract:** Vocal communication and seasonal breeding are typical characteristics of frogs. During the breeding season, males compete for territories and attract females by advertisement calls and females evaluate the individual of males by their characteristics and resources possession and mate choice was expressed by phonotactic behavior. Parameters of the phonotactic behavior were usually used to test the choice preference and behavioral response of the acoustic signal. Auditory and motor pathways are the basis of the neural mechanisms of the phonotactic behavior in frog (Fig. 1, 2). In the present study, we reviewed the related researches on the phonotactic behavior of frogs, and made a summarization on the mechanism, evaluation methods as well as the possible factors that may influence on the phonotactic behavior. At the end of this paper, we provided some suggestions for the future research on the phonotactic behavior.

**Key words:** Phonotactic behavior; Frogs; Evaluation methods; Influence factors

趋声行为是动物对声音刺激进行趋向（正趋声）或背向（负趋声）的定向行为活动, 对于声音通讯物种的生存和繁殖具有重要作用。许多物种通过同种个体发出的声音信号进行配

偶识别。例如, 昆虫、无尾两栖类和鸟类, 在雌性选择为主导的配偶选择中雄性通过鸣叫吸引雌性, 雌性根据信息对雄性做出评价并选择偏爱的雄性作为配偶 (Dunning et al. 2014)。例

**基金项目** 江西省教育厅科学技术研究项目 (No. GJJ170942), 上饶师范学院博士科研启动基金项目 (No. 001060);

\* 通讯作者, E-mail: 18782199355@163.com;

**第一作者介绍** 杨萍, 女, 博士; 研究方向: 动物行为及其神经机理; E-mail: yangpingsrnu@163.com.

收稿日期: 2018-06-13, 修回日期: 2018-11-30 DOI: 10.13859/j.cjz.201902017

如, 雄性蟋蟀 (*Gryllus lineaticeps*) 通过振翅发出声音 (Hedwig 2006), 雌性对偏爱的声音 (例如较高发声频率) 做出正趋声响应 (Wagner et al. 2000); 雄性蟋蟀也可以对模拟的声音刺激做出正趋声响应, 但趋声距离和角度相比雌性而言表现较弱 (McCarthy et al. 2013)。鸟类动物, 例如雌性蒲苇莺 (*Acrocephalus schoenobaenus*) 偏爱对复杂鸣叫做出正趋声响应 (Catchpole et al. 1984), 雌性白喉带鹀 (*Zonotrichia albicollis*) 则偏爱对较高输出 (较高鸣叫频率和较多音节数) 的鸣叫做出正趋声响应 (Wasserman et al. 1991)。雌性对特定鸣声的偏爱可能是通过学习和偏好的相互作用逐渐形成的 (Moseley 2014)。蛙类是季节性繁殖的声音通讯物种, 通过典型的跳跃行为对声音信号做出行为响应是保证其生存和繁殖的必要方式。趋声行为的完成可能与个体解剖结构、生理状态或所处环境密切相关 (Anthony 2000, Lailvaux et al. 2004)。本文分别从产生机制、响应方式、评价方式及影响因素等方面对蛙类趋声行为的研究进展进行了综述。

## 1 蛙类趋声行为的产生机制

大多数声音通讯物种对已录制好的广告鸣叫或合成的声音回放表现出趋声性 (Hedwig 2006, Narins et al. 2007, Byers et al. 2009)。趋声行为过程的参数, 例如响应方式、反应时间、单次跳跃距离、方位角、运动路线等, 可以反映动物对不同声音信号的偏爱, 以及对信号响应的行为学特征 (Shen 2008, 沈冰 2015)。因此趋声行为广泛应用于声音通讯物种的声音识别和配偶选择等相关研究 (Cui et al. 2010, Hedwig et al. 2017)。神经系统是动物感知、评估信息, 并进行行为决策的基础。声音信号经听觉传导通路传递至听觉中枢神经系统, 通过分辨声音信号的刺激事件, 将刺激事件类型与特定物种或个体相关联 (即分类) (Fang et al. 2015), 经中枢神经系统 (central nervous system, CNS) 的运动意向性分析, 最后通过

运动传导通路以特定的行为方式做出趋声定位响应。因此趋声行为大体分为三个主要部分: (1) 声音信号的传导; (2) 运动意向性分析; (3) 运动指令的传导和执行。

声音信号传递至动物个体, 除直接到达鼓膜的外侧, 还可通过动物体壁经肺向上到达声门、口腔和咽鼓管, 然后传递至鼓膜内表面 (Ehret et al. 1990), 从而使鼓膜受内外两侧压力差驱动获得声源的方向性 (由声波的相对幅度和相位决定) (Eggermont 1988)。例如绿树蛙 (*Hyla cinerea*) 在趋声接近过程中, 通过头部侧向扫描提高趋声精确性 (Rheinlaender et al. 1979), 这可能是由于抬高的声源相比于水平面而言, 两耳差异的变化较小, 因此头部侧向扫描行为可促进三维声源定位 (Gerh et al. 1982)。

Narins 等 (2007) 通过对已有研究工作的总结, 提出了较完整的蛙类听觉传导通路, 在上行听觉传导通路中, 声音信号激活第八神经使其兴奋, 经延髓背侧核 (dorsal medullary nucleus, DMN)、上橄榄核 (superior olivary nucleus, SON)、外侧丘系 (nuclei of the lateral lemniscus, NLL)、半规隆突的相关核团 (半规隆突层状核, laminar nucleus of the torus semicircularis, Tl; 半规隆突大细胞核, magnocellular nucleus of the torus semicircularis, Tm; 半规隆突主核, principal nucleus of the torus semicircularis, Tp), 以及间脑到达端脑相关区域 (内侧皮质, medial pallium, Pm; 纹状体, striatum, Str; 中隔, septum, Sep); 在下行听觉通路中, 来自端脑相关核团 (Sep; Str) 的控制信号, 经间脑、中脑半规隆突、外侧丘系 (NLL), 到达上橄榄核 (SON) 和延髓背侧核 (DMN) (图 1)。其中, 下行传导系统可能涉及到对声音诱发行为的调节, 如注意力、动机、启动和停止趋声和发声行为。来自端脑相关核团 Str 的下行信号调节半规隆突 (torus semicircularis, Ts) 的听觉处理过程, 并影响听觉诱发的行为, 如趋声和发声 (Endepols et al. 1999, 2001)。因此蛙

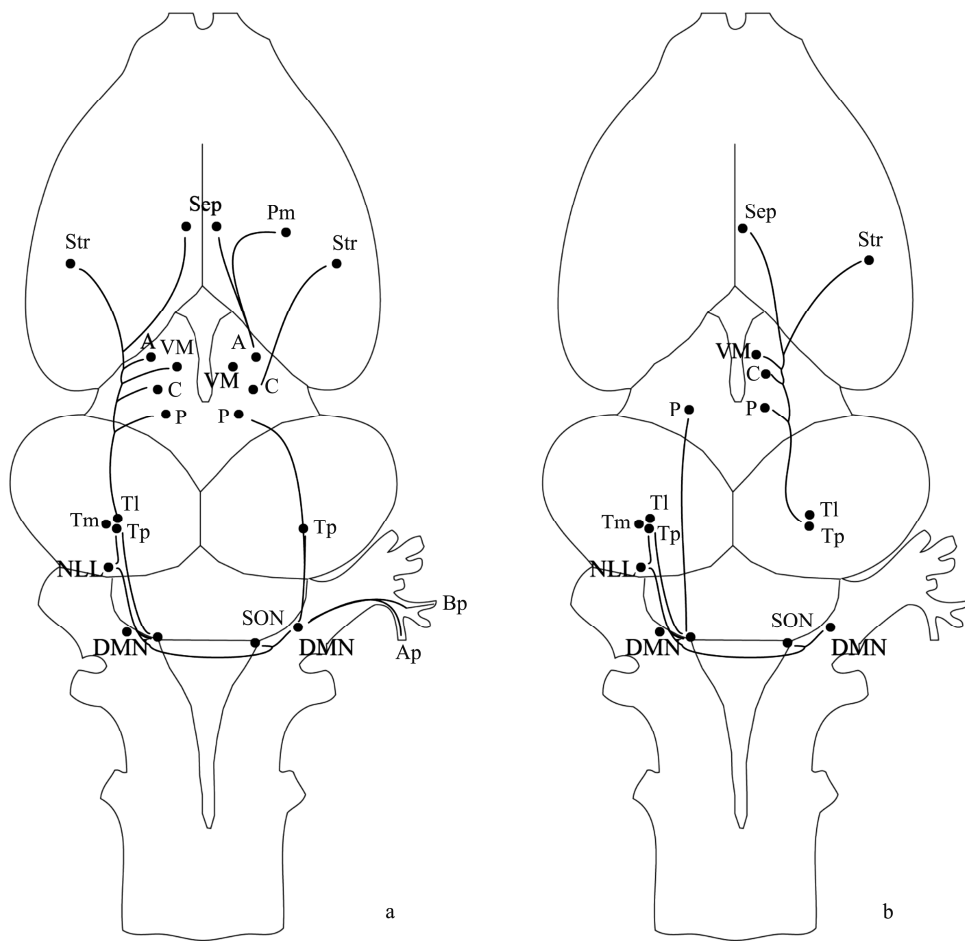


图 1 蛙类听觉通路示意图 (引自 Narins et al. 2007)

Fig. 1 Schematic drawing of auditory connections (from Narins et al. 2007)

a. 上行听觉通路; b. 下行听觉通路。a. Ascending auditory pathway; b. Descending auditory pathway.

A. 丘脑前核; Ap. 两栖乳突; Bp. 基底乳突; C. 中央丘脑核; DMN. 延髓背侧核; NLL. 外侧丘系; P. 丘脑后核; Pm. 内侧皮质; Sep. 中隔; SON. 上橄榄核; Str. 纹状体; Tl. 半规隆突层状核; Tm. 半规隆突大细胞核; Tp. 半规隆突主核; VM. 腹内侧面丘脑核。

A. Anterior thalamic nucleus; AP. Amphibian papilla; BP. Basilar papilla; C. Central thalamic nucleus; DMN. Dorsal medullary nucleus; NLL. Nucleus of the lateral lemniscus; P. Posterior thalamic nucleus; Pm. Medial pallium; Sep. Septum; SON. Superior olivary nucleus; Str. Striatum; Tl. Laminar nucleus of the torus semicircularis; Tm. Magnocellular nucleus of the torus semicircularis; Tp. Principal nucleus of the torus semicircularis; VM. Ventromedial thalamic nucleus.

类中脑 Ts 作为听觉传导通路的核心位点,既可以整合上行听觉信息和端脑下行输入,又可以作为听觉-运动交互平台传递低级脑干听觉区域和前脑目标区域的信息 (Narins et al. 2007)。Ts 对于繁殖状态个体的趋声性至关重要,损毁 Ts 将降低趋声响应的数量并显著增加响应时间

(Endepols et al. 2003)。从两耳输入中枢神经系统信号的对比是精确趋声定位的神经基础,例如牛蛙 (*Rana catesbeiana*) 的延髓背侧核 (DMN)、绿树蛙的上橄榄核 (SON) 及半规隆突 (Ts) 是双耳对感知声音信号汇聚的位点,这些核团对耳间声音信号强度差和时间差的敏

感性是趋声定位的神经基础 (Feng et al. 1976, 1978)。

趋声响应的跳跃动作是否执行, 以及执行的速度和方式, 属于个体对声音信号响应的运动意向范畴。运动意向是将要或正在发生的运动在大脑中的内部表征, 包含目的、执行方式及对结果的预测 (Brass et al. 2008)。为方便起见 Brass 等 (2008) 将运动意向分为三种主要成分: 内容 (what), 即自由选择做何动作, 包括运动肢体的选择及任务规则的选择; 时间 (when), 即个体根据自己的意愿自由决定何时

执行动作; 是否 (whether) 执行, 即自由选择动作的执行与否。运动意向的三个要素均需满足本体的需要, 且与外界情境相适应才能产生适当的动作。蛙类趋声行为的执行内容主要为跳跃, 执行时间和是否执行可能由声音刺激和自身因素等共同决定。

趋声行为执行的指令涉及运动传导通路, 无尾两栖类的运动传导通路如图 2 所示, 感觉信息首先投射到丘脑, 直接或间接地传递至纹状体, 最后经脑干、脊髓控制躯体运动 (Endepols et al. 2004, Maier et al. 2010)。蛙类

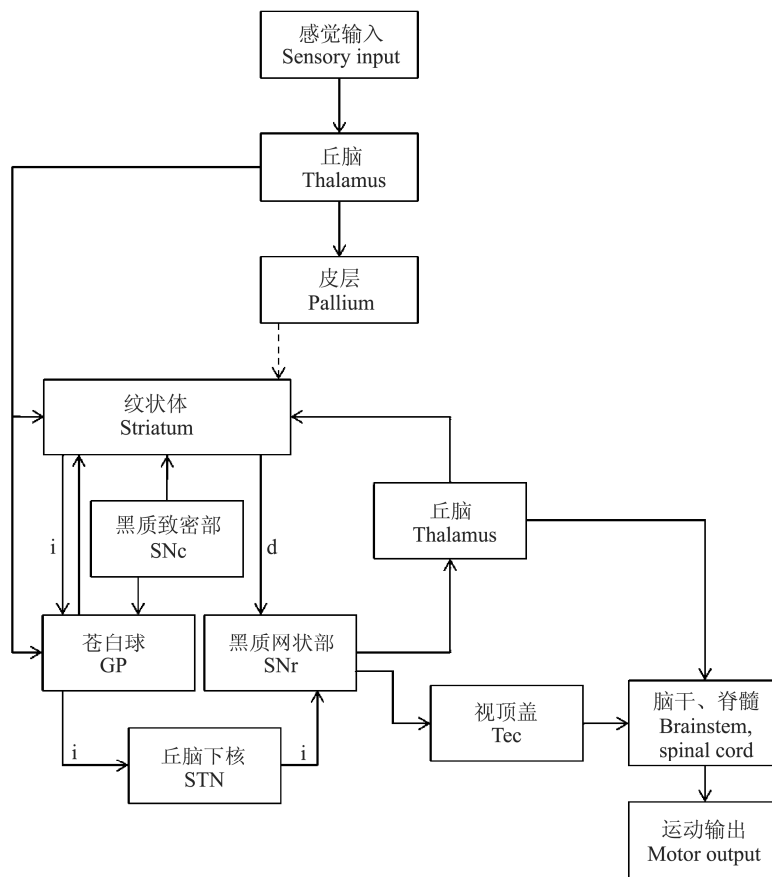


图 2 无尾两栖类基底神经节的运动神经传导通路 (引自 Maier et al. 2010)

Fig. 2 Diagram of the basal ganglia connections in anuran amphibians (from Maier et al. 2010)

实线箭头表示核团之间信息流的方向; 虚线箭头 (皮层投射至纹状体) 表示解剖连接关系较弱。i. 间接传导; d. 直接传导。

The solid arrow represents the information flow direction between nucleus. The dotted arrow (from pallium to striatum) represents weaker anatomical connection. i. Indirect; d. Direct.

GP. 苍白球; SNc. 黑质致密部; SNr. 黑质网状部; STN. 丘脑下核; Tec. 视顶盖

GP. Globus pallidus; SNc. Substantia nigra pars compacta; SNr. Substantia nigra pars reticulata; STN. Subthalamic nucleus; Tec. Optic tectum.

中脑具有感觉运动功能, 在声学信号认知及趋声性反应中发挥着重要的作用 (Wilczynski et al. 2007)。蛙类端脑在注意朝向、视觉感知、学习表现和运动中起主要作用, 而且在捕食行为中起着视觉-运动调节和嗅觉-运动调节的作用 (Ewert et al. 2001)。

## 2 蛙类趋声行为的响应方式

对于依赖声音通讯的陆生蛙类而言, 雌雄个体均可以通过正负趋声的跳跃行为对声音信号进行响应 (Gans et al. 1966)。当蛙类感知到声音信号, 首先对信号的定位、识别、关联, 然后通过跳跃做出正、负趋声或原地转向三种响应方式 (Xue et al. 2015)。跳跃是陆生蛙类主要的趋声响应方式, 这与其他陆生脊椎动物依赖多种运动方式 (爬行、行走和飞翔等) 不同, 其解剖结构更适于动物从水到陆的运动模式转化 (Wake 1997)。蛙类跳跃过程的动态参数 (例如, 不同动作阶段所消耗的时间) 是趋声响应动态过程的重要评价信息。当蛙对声音刺激做出响应时, 基于动物个体运动时身体及四肢的姿态和动作, 将跳跃过程分为三个阶段: ①起跳阶段, 从蹲踞姿势的准备状态开始到身体离开地面; ②腾空阶段, 从离开地面到再次接触地面; ③着陆阶段, 从接触地面到恢复至起跳准备状态 (Wang et al. 2008)。在不同的声音刺激下, 个体对声音刺激的趋声性, 应显示出递级反应, 不应是简单的“识别”, 例如靠近扬声器的快慢反应了声音信号对异性的吸引力强弱 (Shen 2008)。因此趋声行为的选择结果不是鉴定声音识别的唯一标准, 其过程的快慢、响应方式及运动路线均可以作为评价声音信号感知的重要因素。

雌雄两性个体在处理复杂多变的声学信号过程中, 声学信号的生物学意义能够对个体的趋声响应产生影响, 对同种高性吸引力广告鸣叫倾向于使用右耳进行声源定位, 而处理危险声音刺激时 (例如, 遭受捕食攻击时的惨叫) 倾向于使用左耳朝向声源进行定位 (Xue et al.

2015)。脑电 (electroencephalography, EEG) 研究发现仙琴蛙 (*Babina daunchina*) 在感知同种鸣叫时具有大脑左侧优势, 即右耳优势 (Fang et al. 2014a)。这可能源于左侧大脑半球专门对信息进行分类并对不变量和重复的特征做出反应, 而右侧大脑半球则是对新事件的反应以及对情绪状态的表达, 比如攻击性、逃避行为和恐惧 (Vallortigara et al. 2005, 2008, MacNeilage et al. 2009)。

## 3 趋声行为的评价方式

趋声性实验可在野外、半野外或室内条件下进行, 无论哪种条件都应基于趋声性测试的一般原则: (1) 声音刺激可由野外录制或利用软件合成, 因此在进行声音回放时应保证不同声音刺激的音节数或持续时间相同, 平均声压相等。考虑声音刺激会受到环境因素的影响, 包括大气衰减、信号吸收以及来自植被和基质的反射 (Forrest 1994, Luther et al. 2009), 因此①测试动物在实验场地释放位点的声压级, 确保所有被试个体感知到的声强一致 (Cui et al. 2012), ②动物可能会离开最初释放的位点, 导致每个动物感知的声压不一致, 则需测量声音刺激在实验场地不同位置的声压 (Christie et al. 2010); (2) 趋声性实验应在光照强度、空气温湿度和外界环境噪音相对固定的条件下进行, 以排除声音刺激以外的变量对趋声行为造成影响 (Tuttle et al. 1982, Dawson et al. 2012); (3) 所有被试动物都应保持相同的繁殖状态, 例如, 是否排卵、是否交配, 以排除个体间繁殖状态差异对趋声行为的影响 (Lea et al. 2000)。

趋声行为是蛙类对声源定位或声源信号感知分析的一种表现形式, 既可以通过行为学参数评价蛙类声源定位能力, 也可以通过生理学参数评价其对声源信号响应的内在机制。生理学方面, 评价蛙类的声源定位能力可通过激光振动测量技术检测鼓膜对不同方向声源响应特性 (Jørgensen et al. 1991)。行为学方面, 趋声

行为大多作为检验声音信号识别的行为学指标, 检测方式包括单向趋声(单刺激趋声性实验), 例如个体对单个音响回放鸣叫参数变化的偏好, 如鸣叫时长、速率等, 最终结果可获得趋声响应时间与鸣声参数相关性曲线(沈冰 2015); 双向趋声(二元选择趋声性实验), 例如物种识别、同一物种不同地域分布个体间、同一物种不同性别吸引力个体间的个体识别(Cui et al. 2012); 多向趋声(多元选择趋声性实验), 可用于检测对不同鸣叫类型或鸣叫成分的空间定位能力(Farris et al. 2002)。

趋声行为的实质是对鸣叫信息的辨别结合声源定位的行为表现, 涉及鸣叫识别和运动意向的一系列动态过程的评价。评价趋声响应的动态过程可以通过 5 种行为参数进行量化: ①响应方式: 即正、负趋声或原地转向; ②潜伏期, 即趋声行为响应与鸣叫播放之间的时间间隔; ③单次跳跃距离, 即动物个体响应鸣声信号时单次移动的距离(distance, D); ④方位角(d/D, d 为着陆点到起跳点与声源中心连线的垂直距离); ⑤直线指数(D/L, L 为起跳点与声源中心之间的距离), 直线指数越接近于 1, 说明趋声精确性越高(Shen 2008)。此外, 部分研究以水平面内趋向声源的跳跃角度误差来量化趋声精确性(Rheinlaender et al. 1979, Gerhardt et al. 1980, Klump et al. 1989)。然而很多蛙类的雄性个体在树上、水面上或水下进行广告鸣叫, 因此雌性面临的声源定位任务便处于三维空间内, 所以利用三维立体图像分析技术对趋声行为进行量化则更为精确(Gerh et al. 1982, Passmore et al. 1984)。此外, 为方便对夜行性动物鸣叫行为的时空结构进行分析, Mizumoto 等(2011)利用多个由麦克风和发光二极管构成的声-光转换装置(命名为“Firefly”), 同时采用摄像机将鸣叫行为的空间和时间动态可视化。在此装置基础上, 最新趋声可视装置利用多个分布的 Firefly 和一个安装在动物个体上的微型 LED 发光装置, 通过高清数字记录图像提供动物位点的自动跟踪, 同

时利用声音指示装置的照明模式可以区分多种声音来源, 这种实验手段可以广泛用于夜行性动物趋声行为的时空结构分析(Aihara et al. 2017)。

## 4 影响蛙类趋声行为的因素

蛙类趋声行为的发生过程和结果取决于内在自身因素(繁殖状态)和外在环境条件(声音刺激、环境温湿度、视觉信号)等综合作用。

### 4.1 繁殖状态

季节性繁殖活动受下丘脑-垂体-性腺轴(hypothalamic-pituitary-gonadal axis, HPGA)调控, 通过影响性激素生成及配子发生, 从而促进动物的繁殖活动(Revel et al. 2007, Lee et al. 2008)。在繁殖季节, 激素可以改变吸引配偶的器官形态、性信号的产生及对性信号响应的概率(Sisneros et al. 2004)。由于雌性在繁殖季节可能不止一次排卵, 两次排卵之间(2周到1个月)会有新的卵子成熟(Duellman et al. 1994), 且雌性会在卵子进入输卵管的几个小时内产卵, 即便没有雄性的情况也会如此(Murphy et al. 1996)。因此雌性在繁殖季节存在不同的繁殖阶段, 如排卵期、交配期(Lea et al. 2000)。

雌性在不同繁殖阶段对雄性鸣叫的偏爱有所不同, 例如相比未排卵阶段, 雌性产婆蟾(*Alytes muletensis*)在排卵期的鸣声偏爱比较固定, 而在交配过后虽然也会表现出趋声性, 但不同鸣声之间的选择并不稳定(Lea et al. 2000)。Witte 等(2000)分别对未交配和交配后的雌性蟋蟀蛙(*Acris crepitans blanchardit*)进行选择趋声实验, 结果发现交配后的雌蛙对雄性广告鸣叫的趋声响应比例显著高于未交配的雌蛙。当体内激素水平达到最高, 例如泡蟾(*Physalaemus pustulosus*)雌二醇和黄体酮水平达到最高时, 雌性个体会产生最高概率的趋声性反应(Lynch et al. 2005)。在非繁殖季节, 雌性灰树蛙(*Hyla versicolor*)受激素(黄体酮和前列腺素)诱导的趋声选择性反应, 与繁殖

季节野外求偶场采集的雌性个体相比，二者行为反应相似 (Gordon et al. 2009)。雌性绿树蛙趋声响应水平在接近排卵期时显著升高，并在排卵结束后显著下降，意味着雌性听觉系统对信号的响应取决于个体繁殖状态 (Miranda et al. 2009)。此外，基于激素对趋声行为的影响，还可通过行为响应判断动物个体的繁殖状态，例如在非繁殖状态下仙琴蛙会隐藏在约 10 cm 深的泥土中，因此不会对声音刺激做出行为响应，而注射促性腺激素释放激素 (gonadotropin-releasing hormone, GnRH) 后，雄性会发出广告鸣叫，而雌性则可以跳跃接近或远离回放广告鸣叫的音箱，以此来验证动物是否进入繁殖状态 (Cui et al. 2012, Fang et al. 2012, 2014a, b)。

## 4.2 声音刺激

蛙类是季节性繁殖的声音通讯物种，繁殖季节的雄性通过广告鸣叫竞争领地和吸引配偶，雌性通过雄性鸣声特征来评价个体特征及其所占有的资源，并以趋声行为完成配偶选择 (Pröhl et al. 1999, Narins et al. 2007)。

**4.2.1 鸣叫方式** 大部分蛙类在繁殖季节通过求偶场集群鸣叫的方式以提高繁殖成功率并降低被捕食风险 (Schwartz 1993)。对于一年中交配时间较短、爆发性繁殖的蛙类而言，其繁殖聚集地的形成依赖于环境温湿度度的变化，所以雄性个体对同种合唱的正趋声响应说明同种合唱可以作为短期聚集地的信号标志 (Bee 2007)。雄蛙参加夜晚合唱活动的次数与交配成功率显著正相关 (Sullivan et al. 1992)。一些种类的雌性偏爱对合唱中的主导鸣叫做出趋声响应 (Dyson et al. 1988)，一些则偏爱完全重叠的合唱 (Ibáñez 1993)。雌性芦苇蛙 (*Hyperolius marmoratus*) 在正式确定交配对象之前，可能会接近几个目标雄性，因此即便雌性已经开始对雄性鸣叫 (主、从鸣叫) 做出趋声响应，也会实时改变趋声方向，选择其偏爱的鸣叫 (Dyson et al. 1994)。

野外自然合唱环境下，雌性灰树蛙对繁殖

合唱的直接定向距离可达到 100 m，但在实验室回放实验中雌性对合唱的定向距离只有 32 m (Christie et al. 2010)。对于同域分布的不同种蛙类而言，如果两个物种的广告鸣叫完全重叠，则会使雌性趋声响应时间较长甚至不做响应，且会对异种信号响应，说明鸣声信号的重叠会降低雌性趋声行为的准确性，在两个物种鸣叫重叠度降低时会减少或消除声学干扰的负面影响 (Marshall et al. 2006)。

**4.2.2 时频特性** 鸣声特征中个体间鸣声的差异系数小于 5% 为静态参数 (基频、主频等)，大于 10% 为动态参数 (音节个数、鸣叫时长等) (Gerhardt 1994)。Castellano 等 (1998) 对绿蟾蜍 (*Bufo viridis*) 广告鸣叫的三个时域属性 (脉冲率、鸣叫持续时间和鸣叫间隔时间) 和一个频域属性 (基频) 进行趋声性分析，结果发现，对于动态属性 (鸣叫持续时间和鸣叫间隔时间) 而言，雌性更偏爱具有极值属性的鸣叫，即使这些值超过了种群的典型变化范围；对于静态属性 (脉冲率和基频) 而言，雌性更偏爱具有高于均值属性的鸣叫，说明对于雌性而言，广告鸣叫的动态和静态属性分别传递了不同信息：静态属性接近自然种群的平均值并用于物种识别，而动态属性接近自然种群的最大值并用于配偶选择，且不同物种间静态参数和动态参数存在差异。

雌性可以根据同种雄性个体的鸣叫持续时间进行趋声性选择，这是因为鸣叫持续时间可表征雄性在求爱时投入的精力，继而反应雄性的身体状况或占有资源情况 (Klump et al. 1987)。雄性则通过增加鸣叫重复频率使其更有竞争优势来吸引雌性 (Luddecke 2002)。雄性广告鸣叫中的每个音节表征了不同的含义，雄性泡蟾广告鸣叫的 whine 和 chuck 所表达的意义不尽相同，whine 代表鸣叫的识别即“是什么”，chuck 代表定位即“在哪里”，为雌性提供精准趋声定位的信息 (Farris et al. 2002)。仙琴蛙广告鸣叫的第一个音节相比其他时域成分可以传递更多信息 (Yue et al. 2017)。雄性泡

蟾广告鸣叫的基频与个体大小成显著负相关关系, 而雌性可以通过雄性广告鸣叫的频谱成分选择个体较大的雄性作为配偶 (Ryan 1980)。雄性箭毒蛙 (*Epipedobates femoralis*) 对低通噪声掩盖的人工广告鸣叫表现出趋声响应, 表明该物种的雄性趋声行为是由内耳的基底乳突 (basilar papilla, BP) 激活来促进的 (Hödl et al. 2004)。

在非洲树蛙 (*Hyperolius marmoratus*) 的二元选择实验中, 当声音刺激完全相同时, 相比于开阔地的声源, 雌性偏爱对模拟生境 (例如: 树栖) 中的声源做出趋声响应 (Passmore 1990)。行为学研究发现, 雄性仙琴蛙在繁殖季节可以发出两种广告鸣叫: 巢穴鸣叫 (inside-nest calls, 洞内鸣叫) 和开阔地鸣叫 (outside-nest calls, 洞外鸣叫)。鸣声特征反映洞的结构, 例如, 洞口的直径与鸣声的基频成负相关, 而洞的深度则与鸣声中每个音节 (note) 的持续时间成正相关 (Cui et al. 2012)。约 70% 的雌性偏爱洞内鸣叫, 这与洞内鸣叫表征了雄性所占有的资源信息有关, 即巢穴的结构信息, 这是因为巢穴的结构影响雌性的选择以及交配和繁殖成功率, 据此定义洞内鸣叫为高性吸引力鸣叫 (highly sexually attractive call, HSA call); 相对地, 洞外鸣叫为低性吸引力鸣叫 (low sexually attractive call, LSA call) (Cui et al. 2012)。无论雄性竞争还是雌性选择, 个体均偏爱对性吸引力高的鸣叫做出趋声响应 (Cui et al. 2012, Fang et al. 2014b)。说明趋声行为响应与鸣声的时频特性有关。

**4.2.3 雌性鸣声** 遗传耦合假说认为, 具有相似基因型的个体在声音信号的产生和识别机制中共享相同的环路 (Doherty et al. 1984)。因此雄性的行为表现与雌性的趋声偏爱表现出一致性 (Sullivan et al. 1992)。雌性配偶选择、雄性竞争和雌雄之间趋声策略的相互作用对性特征的变化存在潜在的影响 (Moreno-Gómez et al. 2015), 从而使得蛙类的鸣声特征被性选择塑造 (Gerhardt et al. 2006)。雌性的鸣叫同样可以诱

导雄性做出趋声定位响应。例如具有超声通讯能力的雌性凹耳蛙 (*Odorrana tormota*) 可以发出超声鸣叫, 以避免被低频背景噪音掩盖, 引导雄性表现出定位误差小于  $1^\circ$  (方位角) 的精确正趋声性 (Shen et al. 2008)。雄性非洲爪蟾 (*Xenopus laevis*) 和雄性峨眉仙琴蛙均被证实可以通过雌性发出的接受鸣叫对雌性进行正趋声响应 (Cui et al. 2010, Wang et al. 2010)。雄性泡蟾同样对雌性鸣叫做出趋声响应, 虽然随着趋声过程中鸣声时域信息的更新, 雄性与雌性一样会调整趋声策略, 但处理过程相比雌性较慢 (Baugh et al. 2010)。

#### 4.3 环境温湿度

长期进化模型认为, 变温动物在适宜活动的温度范围内行为表现最佳, 偏离这个范围会使活动能力下降 (Huey et al. 1989), 而无尾两栖动物蛙类尤其明显 (Tracy et al. 1993)。对于季节性繁殖的两栖动物而言, 出蛰及繁殖活动的开始与环境温度显著上升有紧密联系 (Asimakopoulos et al. 1990, Reading 2003)。且大多数蛙类在出蛰期的活动数量与气温呈显著的正相关 (Wei et al. 2013)。环境温湿度通过影响动物的鸣声特性, 继而影响趋声行为。随着栖息地温度的升高, 雄性蛙类的求偶鸣叫行为会随之增加 (Obert 1975), 且蛙类可以根据环境因素的变化 (温度、湿度等) 调整鸣叫策略提高繁殖成功率 (Cui et al. 2011)。由于温度会影响肌肉收缩及能量代谢, 因此支配蛙类发出鸣叫的主要鸣肌肌群会受环境温度或体温影响 (Feng et al. 2001)。尤为重要的是, 不同体温下的雌性偏爱对体温相同雄性所发出的交配鸣叫做出趋声响应 (Gerhardt 1978), 这种温度耦合现象与遗传耦合假说一致, 即模式产生系统和模式识别系统可能共享了相同或相似的神经网络 (Doherty et al. 1984)。此外, 环境温湿度还可通过影响动物的运动能力或对声音信号的认知, 继而影响动物趋声行为表现, 但目前此类研究相对较少。

#### 4.4 视觉信号



尽管蛙类通常利用声音信号进行信息交流,但视觉线索也会在社会交流中发挥重要作用。对于声囊明显的蛙类而言,雄性个体通过声囊充气过程的变化引起异性的视觉注意。例如雄性泡蟾膨胀声囊的反射性相比身体其他部位有显著差异,且繁殖状态的雌性视觉敏感度相比非繁殖状态更高 (Cummings et al. 2008)。在抬高目标的声源定位过程中,在跳跃动作发生之前,蛙类会通过视觉线索改变头部位置,从而提高趋声定位精确性 (Passmore et al. 1984)。灰树蛙对具有视觉提示的鸣叫表现出显著的趋声偏爱,且趋声精确性更高,说明利用视觉线索结合声音刺激可以改善对声学信号趋声定位的精准性 (Jessica 2015)。

## 5 展望

蛙类趋声行为的研究已有近 40 年的历史,既往研究为理解蛙类趋声行为提供了大量依据,研究大多通过对趋声行为参数的分析探讨蛙类声音通讯的行为机制、性选择以及鸣声识别等相关科学问题。

然而趋声行为适应环境变化的脑神经机制尚不清晰,例如趋声行为发生之前其运动意向的脑功能,趋声行为参数与神经电生理参数之间的相关性,诸如此类问题对于理解蛙类大脑功能的适应性进化具有重要的科学指导意义。

生态环境的变化对蛙类种群动态有诸多影响,例如生境破碎化会影响两栖动物的运动行为 (Janin et al. 2012),杀虫剂的长期接触除影响两栖动物的生长发育、抑制免疫以及降低生殖能力外,还会对其鸣叫和趋声行为产生影响 (Brown 2009)。因此随着生态环境的逐渐变化,趋声行为适应环境的响应方式及其适应性进化的行为机制有待深入探索。

目前繁殖状态对趋声行为的影响多关注于繁殖季节的交配期和排卵期,而非繁殖季节、繁殖季节的生殖配子发育状况和个体发育年龄等因素对趋声行为影响的研究相对较少,未来可以考虑针对这些因素进一步深入探讨。

温湿度是影响繁殖相关行为的重要环境因素,然而环境温湿度变化对趋声行为的过程(如反应时间、跳跃距离、方位角等)及结果(行为决策)方面的研究相对匮乏,无法完整揭示全球气候变化背景下,两栖动物趋声行为受温湿度调控的本质特征。结合行为和电生理实验,探讨不同环境温湿度下蛙类的趋声行为及其运动意向的神经基础,将为阐明环境因素影响动物趋声行为决策的动态过程和蛙类大脑功能适应性进化机制奠定理论基础。

此外,对于一些国家级重点保护野生动物而言,未来可能通过人工措施干预种群数量。通过特定的吸引机制,例如播放具有高吸引力的鸣叫或集群鸣叫,可作为濒危两栖动物栖息地恢复的有效途径,增加资源占有率和繁殖成功率 (James et al. 2015)。

## 参 考 文 献

- Aihara I, Bishop P J, Ohmer M, et al. 2017. Visualizing phonotactic behavior of female frogs in darkness. *Scientific Reports*, 7(1): 10539.
- Anthony F W. 2000. Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution*, 54(4): 1386–1395.
- Asimakopoulos B, Sofianidou T S, Schneider H. 1990. Reproductive and calling behavior of the greek frog *Rana graeca* (Amphibia: Anura) in Greece. *Zoologischer Anzeiger*, 225(3/4): 133–143.
- Baugh A T, Ryan M J. 2010. Temporal updating during phonotaxis in male túngara frogs (*Physalaemus pustulosus*). *Amphibia-Reptilia*, 31(4): 449–454.
- Bee M A. 2007. Selective phonotaxis by male wood frogs (*Rana sylvatica*) to the sound of a chorus. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(6): 955–966.
- Brass M, Haggard P. 2008. The what, when, whether model of intentional action. *The Neuroscientist*, 14(4): 319–325.
- Brown M H. 2009. The Effects of Pesticide Exposure on Gonadal Development, Phonotaxis, and Calling in the African Clawed Frog, *Xenopus laevis*. Ann Arbor: Umi Dissertation Publishing.
- Byers B E, Kroodsma D E. 2009. Female mate choice and songbird

- song repertoires. *Animal Behaviour*, 77(1): 13–22.
- Castellano S, Giacoma C. 1998. Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. *Animal Behaviour*, 56(2): 275–287.
- Catchpole C K, Dittami J, Leisler B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature*, 312(5994): 563–564.
- Christie K, Schul J, Feng A S. 2010. Phonotaxis to male's calls embedded within a chorus by female gray treefrogs, *Hyla versicolor*. *Journal of Comparative Physiology A*, 196(8): 569–579.
- Cui J G, Song X Y, Fang G Z, et al. 2011. Circadian rhythm of calling behavior in the Emei music frog (*Babina daunchina*) is associated with habitat temperature and relative humidity. *Asian Herpetological Research*, 2(3): 149–154.
- Cui J G, Tang Y Z, Narins P M. 2012. Real estate ads in Emei music frog vocalizations: female preference for calls emanating from burrows. *Biology Letters*, 8(3): 337–340.
- Cui J G, Wang Y S, Brauth S E, et al. 2010. A novel female call incites male-female interaction and male-male competition in the Emei music frog, *Babina daunchina*. *Animal Behaviour*, 80(2): 181–187.
- Cummings M E, Bernal X E, Reynaga R, et al. 2008. Visual sensitivity to a conspicuous male cue varies by reproductive state in *Physalaemus pustulosus* females. *Journal of Experimental Biology*, 211(8): 1203–1210.
- Dawson B, Ryan M J. 2012. Female preferences are not altered by early acoustic experience in the neotropical frog *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Herpetology*, 46(4): 535–538.
- Doherty J A, Gerhardt H C. 1984. Acoustic communication in hybrid treefrogs: sound production by males and selective phonotaxis by females. *Journal of Comparative Physiology A*, 154(3): 319–330.
- Duellman W E, Trueb L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press.
- Dunning J L, Santosh P, Aaron B, et al. 2014. Mate choice in adult female bengalese finches: females express consistent preferences for individual males and prefer female-directed song performances. *PLoS One*, 9(2): e89438.
- Dyson M L, Henzi S P, Passmore N I. 1994. The effect of changes in the relative timing of signals during female phonotaxis in the reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behaviour*, 48(3): 679–685.
- Dyson M L, Passmore N I. 1988. Two-choice phonotaxis in *Hyperolius marmoratus* (Anura: Hyperoliidae): the effect of temporal variation in presented stimuli. *Animal Behaviour*, 36(3): 648–652.
- Eggermont J J. 1988. Mechanisms of sound localization in anurans // Fritsch B, Ryan M J, Wilczynski W, et al. *Evolution of the Amphibian Auditory System*. New York, Chichester Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons, 307–336.
- Ehret G, Tautz J, Schmitz B. 1990. Hearing through the lungs: lung-eardrum transmission of sound in the frog *Eleutherodactylus coqui*. *Naturwissenschaften*, 77(4): 192–194.
- Endepols H, Feng A S, Gerhardt H C, et al. 2003. Roles of the auditory midbrain and thalamus in selective phonotaxis in female gray treefrogs (*Hyla versicolor*). *Behavioural Brain Research*, 145(1/2): 63–77.
- Endepols H, Roden K, Luksch H, et al. 2004. Dorsal striatopallidal system in anurans. *Journal of Comparative Neurology*, 468(2): 299–310.
- Endepols H, Walkowiak W. 1999. Influence of descending forebrain projections on processing of acoustic signals and audiomotor integration in the anuran midbrain. *European Journal of Morphology*, 37(2/3): 182–184.
- Endepols H, Walkowiak W. 2001. Integration of ascending and descending inputs in the auditory midbrain of anurans. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(12): 1119–1133.
- Ewert J P, Buxbaum-Conradi H, Dreisvogl F, et al. 2001. Neural modulation of visuomotor functions underlying prey-catching behaviour in anurans: perception, attention, motor performance, learning. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 128(3): 417–460.
- Fang G Z, Jiang F, Yang P, et al. 2014b. Male vocal competition is dynamic and strongly affected by social contexts in music frogs. *Animal Cognition*, 17(2): 483–494.
- Fang G Z, Xue F, Yang P, et al. 2014a. Right ear advantage for vocal communication in frogs results from both structural asymmetry

- and attention modulation. *Behavioural Brain Research*, 266(11): 77–84.
- Fang G Z, Yang P, Cui J G, et al. 2012. Mating signals indicating sexual receptiveness induce unique spatio-temporal EEG theta patterns in an anuran species. *PLoS One*, 7(12): e52364.
- Fang G Z, Yang P, Xue F, et al. 2015. Sound classification and call discrimination are decoded in order as revealed by event-related potential components in frogs. *Brain, Behavior and Evolution*, 86(3/4): 232–245.
- Farris H E, Rand A S, Ryan M J. 2002. The effects of spatially separated call components on phonotaxis in túngara frogs: evidence for auditory grouping. *Brain, Behavior and Evolution*, 60(3): 181–188.
- Feng A S, Capranica R R. 1976. Sound localization in anurans. I. Evidence of binaural interaction in dorsal medullary nucleus of bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Journal of Neurophysiology*, 39(4): 871–881.
- Feng A S, Capranica R R. 1978. Sound localization in anurans. II. Binaural interaction in superior olivary nucleus of the green tree frog (*Hyla cinerea*). *Journal of Neurophysiology*, 41(1): 43–54.
- Feng Z J, Ji L P. 2001. Effects of temperature on ATPase activity of muscular tissues in the toads *Bombina orientalis* and *Bufo gargarzians*. *Chinese Journal of Zoology*, 36(5): 14–17.
- Forrest T G. 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34(6): 644–654.
- Gans C, Parsons T S. 1966. On the origin of the jumping mechanism in frogs. *Evolution*, 20(1): 92–99.
- Gerh H C, Rheinlaen J. 1982. Localization of an elevated sound source by the green tree frog. *Science*, 217(4560): 663–664.
- Gerhardt H C. 1978. Temperature coupling in the vocal communication system of the gray tree frog, *Hyla versicolor*. *Science*, 199(4332): 992–994.
- Gerhardt H C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1): 293–324.
- Gerhardt H C, Bee M A. 2006. Recognition and localization of acoustic signals // Narins P M, Feng, A S, *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. New York: Springer, 113–146.
- Gerhardt H C, Rheinlaender J. 1980. Accuracy of sound localization in a miniature dendrobatid frog. *Naturwissenschaften*, 67(7): 362–363.
- Gordon N M, Gerhardt H C. 2009. Hormonal modulation of phonotaxis and advertisement-call preferences in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Hormones and Behavior*, 55(1): 121–127.
- Hedwig B. 2006. Pulses, patterns and paths: neurobiology of acoustic behaviour in crickets. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(7): 677–689.
- Hedwig B, Sarmientoponce E J. 2017. Song pattern recognition in crickets based on a delay-line and coincidence-detector mechanism. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 284(1855): 20170745.
- Hödl W, Amézquita A, Narins P M. 2004. The role of call frequency and the auditory papillae in phonotactic behavior in male Dart-poison frogs *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 190(10): 823–829.
- Huey R B, Kingsolver J G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(5): 131–135.
- Ibáñez D R. 1993. Female phonotaxis and call overlap in the neotropical glassfrog *Centrolenella granulosa*. *Copeia*, 1993(3): 846–850.
- James M, Stockwell M, Clulow J, et al. 2015. Investigating behaviour for conservation goals: Conspecific call playback can be used to alter amphibian distributions within ponds. *Biological Conservation*, 192: 287–293.
- Janin A, Léna J P, Joly P. 2012. Habitat fragmentation affects movement behavior of migrating juvenile common toads. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(9): 1351–1356.
- Jessica M. 2015. Do visual cues affect phonotaxis in female gray treefrogs? // *UW System Symposium for Undergraduate Research*. Milwaukee: University of Wisconsin, 71.
- Jørgensen M B, Gerhardt H C. 1991. Directional hearing in the gray tree frog *Hyla versicolor*: Eardrum vibrations and phonotaxis. *Journal of Comparative Physiology A*, 169(2): 177–183.
- Klump G M, Gerhardt H C. 1987. Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. *Nature*, 326(6110): 286–288.

- Klump G M, Gerhardt H C. 1989. Sound localization in the barking treefrog. *Naturwissenschaften*, 76(1): 35–37.
- Lailvaux S P, Herrel A, Vanhooydonck B, et al. 2004. Performance capacity, fighting tactics, and the evolution of life-stage morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271(1556): 2501–2508.
- Lea J, Halliday T, Dyson M. 2000. Reproductive stage and history affect the phonotactic preferences of female midwife toads, *Alytes muletensis*. *Animal Behaviour*, 60(4): 423–427.
- Lee V H, Lee L T, Chow B K. 2008. Gonadotropin-releasing hormone: regulation of the GnRH gene. *FEBS Journal*, 275(22): 5458–5478.
- Luddecke H. 2002. Male and female responses to call playback in the Andean frog *Colostethus subpunctatus*. *Amphibia-Reptilia*, 23(2): 141–150.
- Luther D A, Wiley R H. 2009. Production and perception of communicatory signals in a noisy environment. *Biology Letters*, 5(2): 183–187.
- Lynch K S, Wilczynski W. 2005. Gonadal steroids vary with reproductive stage in a tropically breeding female anuran. *General and Comparative Endocrinology*, 143(1): 51–56.
- MacNeilage P F, Rogers L J, Vallortigara G. 2009. Origins of the left & right brain. *Scientific American*, 301(1): 60–67.
- Maier S, Walkowiak W, Luksch H, et al. 2010. An indirect basal ganglia pathway in anuran amphibians? *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 40(1): 21–35.
- Marshall V T, Schwartz J J, Gerhardt H C. 2006. Effects of heterospecific call overlap on the phonotactic behaviour of grey treefrogs. *Animal Behaviour*, 72(2): 449–459.
- McCarthy T M, Keyes J, Cade W H. 2013. Phonotactic behavior of male field crickets (*Gryllus texensis*) in response to acoustic calls from conspecific males. *Journal of Insect Behavior*, 26(5): 634–648.
- Miranda J A, Wilczynski W. 2009. Female reproductive state influences the auditory midbrain response. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology*, 195(4): 341–349.
- Mizumoto T, Aihara I, Otsuka T, et al. 2011. Sound imaging of nocturnal animal calls in their natural habitat. *Journal of Comparative Physiology A*, 197(9): 915–921.
- Moreno-Gómez F N, Bacigalupe L D, Silva-Escobar A A, et al. 2015. Female and male phonotactic responses and the potential effect of sexual selection on the advertisement calls of a frog. *Animal Behaviour*, 104: 79–86.
- Moseley D L. 2014. *Vocal performance in songbirds: Territorial defense and the development of male song and female mating preferences*. Amherst: University of Massachusetts.
- Murphy C G, Gerhardt C H. 1996. Evaluating the design of mate-choice experiments: the effect of amplexus on mate choice by female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*. *Animal Behaviour*, 51(4): 881–890.
- Narins P M, Feng A S, Fay R R, et al. 2007. *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. New York: Springer Verlag.
- Obert H J. 1975. The dependence of calling activity in *Rana esculenta* Linné 1758 and *Rana ridibunda* Pallas 1771 upon exogenous factors (Ranidae, Anura). *Oecologia*, 18(4): 317–328.
- Passmore N I. 1990. Suitable approach perches affect female phonotaxis in an arboreal frog. *Herpetologica*, 46(1): 11–14.
- Passmore N I, Capranica R R, Telford S R, et al. 1984. Phonotaxis in the painted reed frog (*Hyperolius marmoratus*). *Journal of Comparative Physiology A*, 154(2): 189–197.
- Pröhl H, Hödl W. 1999. Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(4): 215–220.
- Reading C J. 2003. The effects of variation in climatic temperature (1980 - 2001) on breeding activity and tadpole stage duration in the common toad, *Bufo bufo*. *Science of the Total Environment*, 310(1): 231–236.
- Revel F G, Ansel L, Klosen P, et al. 2007. Kisspeptin: a key link to seasonal breeding. *Reviews in Endocrine & Metabolic Disorders*, 8(1): 57–65.
- Rheinlaender J, Gerhardt H C, Yager D D, et al. 1979. Accuracy of phonotaxis by the green treefrog (*Hyla cinerea*). *Journal of Comparative Physiology*, 133(4): 247–255.
- Ryan M J. 1980. Female mate choice in a neotropical frog. *Science*, 209(4455): 523–525.

- Schwartz J J. 1993. Male calling behavior, female discrimination and acoustic interference in the neotropical treefrog *Hyla microcephala* under realistic acoustic conditions. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 32(6): 401–414.
- Shen J X. 2008. A method for quantifying phonotaxis in the concave-eared torrent frog. *Nature Protocols*, doi: 10.1038/nprot.2008.90.
- Shen J X, Feng A S, Xu Z M, et al. 2008. Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls. *Nature*, 453(7197): 914–916.
- Sisneros J A, Forlano P M, Deitcher D L, et al. 2004. Steroid-dependent auditory plasticity leads to adaptive coupling of sender and receiver. *Science*, 305(5682): 404–407.
- Sullivan B K, Hinshaw S H. 1992. Female choice and selection on male calling behaviour in the grey treefrog *Hyla versicolor*. *Animal Behaviour*, 44(4): 733–744.
- Tracy C R, Christian K A, O'Connor M P, et al. 1993. Behavioral thermo regulation by *Bufo americanus*: the importance of the hydric environment. *Herpetologica*, 49(3): 375–382.
- Tuttle M D, Ryan M J. 1982. The role of synchronized calling, ambient light, and ambient noise, in anti-bat-predator behavior of a treefrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11(2): 125–131.
- Vallortigara G, Rogers L J. 2005. Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(4): 575–589.
- Vallortigara G, Snyder A, Kaplan G, et al. 2008. Are animals autistic savants? *PLoS Biology*, 6(2): e42.
- Wagner W E, Reiser M G. 2000. The importance of calling song and courtship song in female mate choice in the variable field cricket. *Animal Behaviour*, 59(6): 1219–1226.
- Wake M H. 1997. Amphibian locomotion in evolutionary time. *Zoology*, 100(3): 141–151.
- Wang M, Zang X Z, Fan J Z, et al. 2008. Biological jumping mechanism analysis and modeling for frog robot. *Journal of Bionic Engineering*, 5(3): 181–188.
- Wang Y S, Cui J G, Yu X D, et al. 2010. Male phonotropism and answer calls elicited by female vocalizations in the African clawed frog, *Xenopus laevis*. *Journal of Herpetology*, 44(3): 475–479.
- Wasserman F E, Cigliano J A. 1991. Song output and stimulation of the female in white-throated sparrows. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 29(1): 55–59.
- Wei J, Zeng X Z, Xu A L, et al. 2013. The effect of air temperature on diurnal activity of *Fejervarya limnocharis* during post-hibernation. *Ecological Science*, 32(1): 104–109.
- Wilczynski W, Endepols H. 2007. Central auditory pathways in anuran amphibians: the anatomical basis of hearing and sound communication // Narins P M, Feng A S, Fay R R, et al. *Hearing and sound communication in amphibians*. Berlin, Germany: Springer, 221–249.
- Witte K, Chen K C, Wilczynski W, et al. 2000. Influence of amplexus on phonotaxis in the cricket frog *Acris crepitans blanchardi*. *Copeia*, 2000(1): 257–261.
- Xue F, Fang G Z, Yang P, et al. 2015. The biological significance of acoustic stimuli determines ear preference in the music frog. *Journal of Experimental Biology*, 218(5): 740–747.
- Yue X Z, Fan Y Z, Xue F, et al. 2017. The first call note plays a crucial role in frog vocal communication. *Scientific Reports*, 7(1): 10128.
- 沈冰. 2015. 基于鸣声的棘胸蛙不同支系间识别和雌性选择偏好. 金华: 浙江师范大学硕士学位论文.