雌性凹耳蛙生育力与体型参数间相关性 及其配对模式

袁成 王生 刘姝文 金莹 张方*

安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000

摘要:为了探究雌性凹耳蛙(*Odorrana tormota*)生育力与体型参数之间是否存在相关性,测量了黄山 浮溪地区 23 只排卵后雌蛙的体重、体长、头长、头宽、前臂宽、前肢及指长、前肢长、后肢全长、胫 长等 9 个体型参数,并计数每只雌蛙的窝卵数。相关性分析显示,雌蛙的窝卵数和 9 个体型参数值均 呈正相关性(P < 0.05),体长和其他 8 个体型参数值均呈现正相关性(P < 0.05),以体长为控制变量,偏相关分析显示,窝卵数和体重呈正相关性(P < 0.05),故具有较长的体长、较重的体重特征的雌蛙,可以携带更多的卵,具有更强的生育能力。不同雌蛙个体间的窝卵数差异较大,平均窝卵数为 (646.5 ± 37.6)枚(590 ~ 706枚)。大个体雌蛙具有更强的生育力、更大的繁殖输出,可能是导致凹耳蛙两性间异形程度较大(雌大雄小)的重要驱动力。为了探究抱对雌、雄凹耳蛙之间的配对模式,测量了 21 对抱对雌、雄蛙的上述 9 个体型参数,分析显示,抱对雌、雄间 9 个体型参数值均不存在相关性(P > 0.05),未发现凹耳蛙在性选择的过程中采用选型配对模式,雌性凹耳蛙可能倾向雄蛙非体型的品质特征,比如鸣叫声等。

关键字: 凹耳蛙; 体型参数; 性选择; 配对模式

中图分类号: Q954.3 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2019) 01-30-07

Correlation Between Fertility and Body Characteristic Parameters of Female Frogs (*Odorrana tormota*) and Their Mating Patterns

YUAN Cheng WANG Sheng LIU Shu-Wen JIN Ying ZHANG Fang*

College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China

Abstract: We measured totally 9 types of body characteristic parameters of 23 female frogs (*Odorrana tormota*) including snout-vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), width of lower arm (WLA), length of lower arm and hand (LAHL), forelimb length (FLL), hindlimb length (HLL), tibia length (TL), body mass (BM) in Huangshan Fuxi area after they ovulating to explore whether there is a correlation between fertility and the body characteristic parameters. We found out that the 9 types of body characteristic

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 31640073,31872230),安徽师范大学研究生科研创新与实践项目(No. 2018kycx054);

第一作者介绍 袁成, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: 18355309026@163.com。

收稿日期: 2018-09-26, 修回日期: 2018-11-16 DOI: 10.13859/j.cjz.201901005

^{*} 通讯作者, E-mail: biologyzhf@126.com;

parameters frogs had significant positive correlation with clutch size (P < 0.05, Table 1). We also found out that SVL was also positively correlated with the rest 8 types of body characteristic parameters (P < 0.05, Table 2). By using the SVL as the control variable, we conducted a partial correlation analysis and got a positively correlation of the clutch size with BM (P < 0.05, Table 3). These results indicated those females who with longer SVL and heavier BM produced a larger clutch size and had a stronger fertility. The clutch size between female individuals was differences with average around 646.5 \pm 37.6 (590 - 706). The larger individual females have stronger fertility and larger reproductive output, which may be played an important role for the high degree sexual dimorphism of the concave-eared torrent female frogs. In order to explore what kind of mating patterns do male and female frogs choose, we measured and compared the 9 body characteristic parameters mentioned above from 21 mating paires and found out that the body characteristic parameters did not affect the female frogs selecting their matings (P > 0.05, Table 4). The fact means that the female frogs may prefer males with other quality characteristics, such as croaks.

Key words: Odorrana tormota; Body characteristic parameters; Sexual selection; Mating pattern

生育力是种群进化、发育的重要指标,生 育力研究是物种繁殖研究的重要内容(Roff 1993)。研究表明,生育力选择还是导致动物 两性异形(sexual dimorphism)的重要驱动力, 因为大个体的雌性具有更高的繁殖率, 生育力 选择会迫使雌性向大个体方向进化(Olsson et al. 2002, Nali et al. 2014)。两栖类物种适应的 繁殖环境范围广,繁殖模式多种多样,身体形 态可塑性高,一些物种甚至可以一年多次繁殖, 一直是研究动物生育力、繁殖模式的重点类群 (Olgun et al. 2001)。窝卵数是直观反应物种生 育力的重要参数之一,两栖类的窝卵数与海拔、 纬度、气温等存在相关性,因为在恶劣的自然 环境中, 卵需要携带更多的营养, 保证繁殖行 为高效的产出比率(Cummins et al. 1995)。不 同的两栖类物种, 窝卵数也存在巨大的差异, 比如,美国牛蛙(Rana catesbeiana)的窝卵数 可达 25 000 枚左右 (Ryan 1980), 中国林蛙 (R. chensinensis)的窝卵数在800枚左右(李 斌等 2004)。母体大小影响窝卵数、窝卵质量, 且体型较大的雌性个体可以携带更多和更高质 量的卵是普遍现象(Kozlowska 1971,Gibbons et al. 2015)。身体的局部形态特征和体长共同 进化,有利于减轻大个体带来的生存负担,也 为携带更多数量的卵提供了保障,比如,发达 的四肢利于躲避天敌和携带高重量的卵,更大的体腔利于储存更多的卵和营养物质等(Nauwelaerts et al. 2007,路庆芳 2008)。

动物的体型大小对繁殖配对行为有着重要 的影响(Gramapurohit et al. 2012, Fan et al. 2013)。在繁殖配对的过程中,物种倾向于选 择与自身体型相匹配的异性个体,是两栖类繁 殖过程中重要的选型配对模式 (Jiang et al. 2013)。有的采用以体长为基础的选型配对模 式,比如,银瞬红眼蛙(Agalychnis moreletii, Briggs 2008)、华西蟾蜍 (Bufo andrewsi, Liao et al. 2009)、中国林蛙等(Lu et al. 2010); 有的采用以局部形态特征为基础的选型配对模 式, 比如, 黑眶蟾蜍 (Duttaphrynus melanostictus) (郑方东等 2018)。目的是使 雌雄个体间的泄殖孔接近,提高受精率、抱对 更牢固等。选型配对模式并不适用于所有两栖 类,如无斑雨蛙(Hyla arborea,Friedl et al. 2005)、普通东方小蛙(Crinia signifera, Lemckert 2005)等,个体大小只是作为辅助性 的参考指标。

凹耳蛙(Odorrana tormota)是分布在中国安徽、浙江等地区的特有种(陈壁辉 1991),具有高度两性异形(雌大雄小)、低雌/雄性比、超声通讯等特征(Feng et al. 2006,陈旭等

2013)。每年 3~6 月是凹耳蛙的繁殖期,且其每年只繁殖一次(陈旭等 2013)。这种蛙通过叫声进行个体间交流,且叫声结构复杂、曲目多样(Feng et al. 2002,Zhang et al. 2017),其听觉系统和发声系统协同进化出了超声交流机制,并在性选择的过程中起着重要的作用(Feng et al. 2006)。低雌/雄性比,使得雌蛙具有较大的选择权,但是选择雄蛙的标准还不清楚。凹耳蛙是否采用了选型配对模式,也有待验证。雌蛙的体型参数是否与窝卵数存在相关性,以承受携带更多卵带来的生存、繁殖负担?如果存在相关性,是否因为体长与体型共同进化导致的?大个体的雌蛙是否具有更强的生育能力?这些问题都是本研究的内容。

1 材料与方法

1.1 材料

2017 和 2018 年每年的 3~6 月,在安徽省 黄山市汤口镇浮溪地区(30°5′1.6″N,118°8′44.8″E,海拔600 m,Zhang et al. 2017)捕获了23 对抱对凹耳蛙,放入标记的便携式饲养盒中,并在盒中加入少量溪水后带回实验室。整个实验结束后,将蛙放归捕获地点,并将受精卵放置在捕获地点的浅滩石缝中,用较大石块盖埋,防止被捕食和冲走。抱对凹耳蛙的遇见率非常低,2017 年获得繁殖阶段抱对雌、雄凹耳蛙10 对,2018 年获得13 对,测定了抱对雌、雄凹耳蛙的体型参数数据。

1.2 参数测量

卵受精后,雌雄个体自然分开,将受精卵放入带水的白瓷盘中,用镊子将其分离计数。利用游标卡尺(Spi2000 Wiha,Germany,±0.01 mm),测量 23 只抱对的雌蛙和 21 只相对应抱对雄蛙在测量过程中逃离)的体长(snout-vent length,SVL,吻端到泄粪腔间的长度)、头长(head length,HL,自吻端至上、下颌关节后缘的长度)、头宽(head width,HW,头两侧之间的最大距离)、前臂及指长(length of lower arm and hand,

LAHL,自肘关节至第三指末端的长度)、前臂宽(width of lower arm,WLA,前臂最粗的直径)、前肢长(forelimb length,FLL,肩关节至第 3 指末的长度)、后肢长(hindlimb length,HLL,自体后端正中部位至第四趾末端的长度)、胫长(tibia length,TL,胫部两端之间的长度)等 8 个体型参数值(费梁 2004,郑方东等 2018)。利用体重计(JY10001 良平,中国上海,±0.1 g),测量 23 只雌蛙排卵后的体重(body mass,BM)。在测量过程中,由于蛙的姿势会造成皮肤软组织的扭曲从而带来误差,故测量 3 次取其平均值,从而降低实验误差。

1.3 参数分析与数据统计

使用 SPSS Statistics 24 软件对 2017 年和 2018年测量的体型参数数据进行差异性分析, 利用 Shapiro-Wilk 和 Levene 检验,分别检验数 据的正态性和方差齐性,符合正态分布和方差 齐性的再进行独立样本 t 检验, 否则使用非参 数检验。利用 Shapiro-Wilk 检验, 检验体型参 数数据的正态性,当数据符合正态分布,利用 Pearson 相关性分析窝卵数与体型参数值的相 关性、体长与体型参数值的相关性、相对应抱 对雌和雄蛙个体之间体型参数值的相关性,否 则使用 Spearman 相关性分析。当体长、窝卵数 和体型参数值存在相关性,数据符合正态分布, 以体长为控制变量,偏相关性分析窝卵数和体 型参数值的相关性。描述性统计值用平均值 ± 标准差(范围)表示,显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ (郑方东等 2018)。

2 结果与分析

差异性分析结果显示,2017 年和 2018 年 测量的体型参数数据不存在差异性(P > 0.05),可以将其汇总后整体统计分析。

2.1 窝卵数与体型参数的相关性

23 只雌性凹耳蛙窝卵数 (646.5 ±37.6) 枚 (590~706 枚)。分析 23 只雌蛙的体型参数值 与窝卵数的相关性,窝卵数与体长、体重、头

长、头宽、前臂宽、前臂及指长、前肢长、后肢长、胫长等 9 个体型参数值均存在相关性 (P < 0.05,表 1)。

雌蛙体长与其他体型参数值间的相关性分析显示,体长和体重、头长、头宽、前臂宽、前臂及指长、前肢长、胫长、后肢全长共8个体型参数值均存在相关性(P<0.05,表2)。

以雌蛙体长作为控制变量,偏相关分析窝卵数与其他 8 项体型参数值的相关性,窝卵数与体重存在相关性(P < 0.05),但与其他体型参数值均不存在相关性(P > 0.05,表 3)。

2.2 抱对雌、雄蛙间体长相关性

分析 21 对抱对雌、雄蛙之间 9 个体型参数

值的相关性,抱对雌、雄蛙之间 9 个体型参数 值均不存在相关性 (P > 0.05,表 4)。

3 讨论

种群内具有更大和更强壮体型的个体,往往可以捕获更多的食物、占据更优质的繁殖资源,在捕食、繁殖、进化过程中处于优势地位(Peters 1983,LaBarbera 1986)。具有更大体型的母体,往往也具有更强的生育力,因为大个体母体在生育过程中存在三方面的优势,一是具有更好的储能能力,提供更多的能量;二是具有发达的四肢躲避天敌和捕食、更大的体腔携带卵;三是占据更多的自然资源、繁殖资

表 1 窝卵数和体型参数值统计及两者间的相关性分析

Table 1 Statistics and correlation analysis between clutch size and body characteristic parameters

形态特征 Morphological traits	雌性 Female (n = 23)	R	P
窝卵数 Clutch size	646.48 ±37.58 (590.00 ~ 706.00)	-	-
体长 Snout-vent length (mm)	$57.30 \pm 1.44 \ (54.30 \sim 60.20)$	0.687	0.001
体重 Body mass (g)	$14.75 \pm 0.84 \ (13.0 \sim 15.9)$	0.703	0.001
头长 Head length (mm)	17.57 ±0.59 (16.00 ~ 18.60)	0.532	0.009
头宽 Head width (mm)	15.65 ±0.46 (14.65 ~ 16.60)	0.602	0.002
前臂宽 Width of lower arm (mm)	$3.83 \pm 0.29 \ (3.30 \sim 4.50)$	0.638	0.001
前肢及指长 Length of lower arm and hand (mm)	30.64 ±1.34 (27.99 ~ 32.81)	0.592	0.003
前肢长 Forelimb length (mm)	33.92 ±1.39 (36.50 ~ 30.40)	0.587	0.003
胫长 Tibia length (mm)	$33.45 \pm 1.25 \ (31.30 \sim 35.40)$	0.509	0.013
后肢全长 Hindlimb length (mm)	$101.55 \pm 3.21 \ (94.40 \sim 108.35)$	0.537	0.008

表 2 体长与体型参数值的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of snout-vent length (SVL) and body characteristic parameters

形态特征 Morphological traits	样本量 Sample size (n)	R	P
体重 Body mass (g)	23	0.502	0.015
头长 Head length (mm)	23	0.771	0.001
头宽 Head width (mm)	23	0.789	0.001
前臂宽 Width of lower arm (mm)	23	0.676	0.001
前肢及指长 Length of lower arm and hand (mm)	23	0.506	0.014
前肢长 Forelimb length (mm)	23	0.566	0.005
胫长 Tibia length (mm)	23	0.584	0.003
后肢全长 Hindlimb length (mm)	23	0.606	0.002

表 3 窝卵数与体型参数值的偏相关系数统计表

Table 3 Partial correlation analysis of clutch size and body characteristic parameters

形态特征 Morphological traits	样本量 Sample size (n)	R	P
体重 Body mass (g)	23	0.570	0.006
头长 Head length (mm)	23	0.005	0.982
头宽 Head width (mm)	23	0.135	0.549
前臂宽 Width of lower arm (mm)	23	0.324	0.141
前肢及指长 Length of lower arm and hand (mm)	23	0.389	0.073
前肢长 Forelimb length (mm)	23	0.331	0.132
胫长 Tibia length (mm)	23	0.184	0.414
后肢全长 Hindlimb length (mm)	23	0.209	0.350

表 4 抱对雌雄蛙间体型参数值统计及相关性分析

Table 4 Statistics and correlation analysis of body characteristic parameters between amplectant male and female frogs

形态特征 Morphological traits	雌性 Female (n = 21)	雄性 Male (n = 21)	P
体长 Snout-vent length (mm)	57.28 ±1.51 (54.30 ~ 60.20)	32.15 ±0.97 (30.20 ~ 33.80)	0.746
体重 Body mass (g)	14.75 ±0.87 (13.00 ~ 15.90)	$2.70 \pm 0.25 \ (2.30 \sim 3.10)$	0.633
头长 Head length (mm)	17.55 ±0.61 (16.00 ~ 18.60)	$11.20 \pm 0.53 \ (10.00 \sim 12.40)$	0.763
头宽 Head width (mm)	15.67 ±0.47 (14.65 ~ 16.60)	11.15 ±0.84 (9.70 ~ 12.30)	0.190
前臂宽 Width of lower arm (mm)	$3.84 \pm 0.30 \ (3.30 \sim 4.50)$	$3.44 \pm 0.43 \ (2.50 \sim 4.10)$	0.336
前肢及指长 Length of lower arm and hand (mm)	30.46 ±1.26 (27.99 ~ 32.81)	$17.43 \pm 0.75 \ (15.83 \sim 18.71)$	0.580
前肢长 Forelimb length (mm)	33.78 ±1.37 (30.40 ~ 36.50)	$19.43 \pm 0.80 \ (18.00 \sim 20.90)$	0.800
胫长 Tibia length (mm)	33.31 ±1.21 (31.30 ~ 35.10)	$19.80 \pm 0.63 \ (18.60 \sim 20.70)$	0.844
后肢全长 Hindlimb length (mm)	101.05 ±2.84 (94.40 ~ 104.50)	59.52 ±1.05 (57.60 ~ 60.90)	0.627

测量过程中,2只对应抱对雄蛙逃离,故体型参数值相关性分析个体数是21只。

In the measurement process, two male frogs escaped, so the numbers of correlation analysis of body characteristic parameters was 21.

源等,这些优势利于高耗能、高风险、高投入的繁殖行为,利于抵抗恶劣的自然环境(Hedrick et al. 1989,李斌等 2004,Kyriakopoulou-Sklavounou et al. 2008,Angilletta et al. 2010)。相关性分析显示,窝卵数和体重、体长、头长、头宽、前臂宽、前肢及指长、前肢长、后肢全长、胫长存在相关性,但以体长为控制变量的偏相关分析显示,窝卵数仅与体重存在相关性,说明窝卵数与体长以外的体型参数间相关性的本质是体长与窝卵数存在相关性,其他局部形态特征和体长共同进

化造成的,故雌性凹耳蛙具有更长的体长、更重的体重,可以携带更多的卵,这和绝大多数蛙类一样,比如,虎蚊蛙(Tiger frog,林植华等 2005)、金线侧褶蛙(Pelophylax plancyi)和泽陆蛙(Fejervarya limnocharis)(寿鹿等2005),以及棘胸蛙(Quasipaa spinosa,路庆芳等2008)、黑眶蟾蜍(郑方东等2018)等。体长、体重与窝卵数存在正相关性,且体长和其他体型参数值存在相关性,是大个体雌性凹耳蛙可以携带更多卵的直接证据,说明雌蛙个体越大,生育能力越强。体型和体长共同进化,

大个体具有更发达的四肢、更宽的体腔, 是大 个体雌蛙携带更多卵的优势(Nauwelaerts et al. 2007, 路庆芳 2008), 因为具有更长的前臂及 指长、前肢长、后肢长、胫长, 更粗的前臂, 可以提供更强劲的跳跃力、支撑力,克服大个 体具有更重体重的负担, 高效地捕食、躲避天 敌等; 更宽的头宽、更长的头长可以发出更响 亮的叫声, 进行种间交流, 以及获取更大的食 物和能量(Schoener et al. 1982, 魏洁 2016)。 体重与窝卵数存在正相关性, 可能是为了携带 更多的能量,保证卵的营养,因为在抱对、怀 卵的过程中,携带的卵越多,需要的能量越多, 雌蛙可以通过皮下脂肪储存一些能量,来应对 高耗能的繁殖过程(林植华等 2005, Ugarte et al. 2007)。在两栖类中,90%的无尾目和60% 的有尾目物种表现出雌性比雄性大的两性异形 现象(Shine 1979),雌雄凹耳蛙两性异形程度 指数(即1-体型较小性别的平均体长/体型较 大性别的平均体长, Gibbons et al. 1990)为 0.418 (雌大雄小, 陈旭等 2013)。 窝卵数与 雌蛙个体大小、体重呈现正相关性,大个体雌 蛙具有更强的繁殖输出, 迫使雌蛙向大个体进 化,可能是造成凹耳蛙两性异形程度高的重要 原因之一。23 只雌性凹耳蛙窝卵数为(646.48 ± 37.58) 枚 (590~706枚), 个体间窝卵数具有 较大差异,是因为两栖类具有较强的体型可塑 性,不同个体的体型差异性较大(Kuhn 1994, 李斌等 2004)。

分析 21 对抱对雌、雄蛙的 9 个体型参数值的相关性,未发现抱对雌、雄蛙之间体型参数值存在相关性。一些蛙类对于体形的匹配度没有严格要求,属于非选型配对模式,更倾向于选择响亮的鸣叫、更高的等级地位等(Lemckert 2005, 寿鹿等 2005, Zhu et al. 2016),因为在特殊的生存环境中,一些独有的特征和技能会让个体更加优胜以及适应环境。雌、雄凹耳蛙没有采用以体长和某些局部形态特征为基础的选型配对模式,可能倾向于其他的品质特征。凹耳蛙是为数不多可以进行超声交流的溪流蛙类,声音结构复杂多变、曲目多样,发声和听

觉协同进化出比较高级的声交流机制(Feng et al. 2002,Zhang et al. 2017)。在繁殖期的夜晚,凹耳蛙会在溪流两侧进行响亮、频繁、大规模的种群合唱,已有的实验结果显示,声通讯在其种群繁殖交流的过程中起到了关键性作用,具有更高基频、更高声强、更长鸣声时长的雄蛙成为雌蛙倾向选择的对象(Feng et al. 2002,2006)。所以我们推测,虽然蛙类已经进化出了较高的夜视能力,但是夜间活动的特性,使得体形优势并不能被直观发现,而响亮、频繁的鸣叫声可以反应出自身实力,故雌性凹耳蛙可能将鸣叫声结构复杂、超声进化的现状。

参 考 文 献

- Angilletta M J, Sears M W. 2010. The metabolic cost of reproduction in an oviparous lizard. Functional Ecology, 14(1): 39–45.
- Briggs V S. 2008. Mating patterns of red-eyed treefrogs, *Agalychnis callidryas* and *A. moreletii*. Ethology, 114(5): 489–498.
- Cummins C P, Swan M J S. 1995. Variation in reproductive characteristics of the stream frog *Colostethus trinitatis* on the island of Trinidad. Journal of Tropical Ecology, 11(4): 603–618.
- Fan X L, Lin Z H, Ji X. 2013. Male size does not correlate with fertilization success in two bufonid toads that show size-assortative mating. Current Zoology, 59(6): 740–746.
- Feng A S, Narins P M, Xu C H, et al. 2006. Ultrasonic communication in frogs. Nature, 440(7082): 333–336.
- Feng A S, Narins P M, Xu C H. 2002. Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*. Naturwissenschaften, 89(8): 352–356.
- Friedl T W P, Klump G M. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes. Animal Behaviour, 70(5): 1141–1154.
- Gibbons J W, Lovich J E. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). Herpetological Monographs, 4: 1–29.
- Gibbons M M, Mccarthy T K. 2015. The reproductive output of frogs Rana temporaria (L.) with particular reference to body size and age. Journal of Zoology, 209(4): 579–593.
- Gramapurohit N P, Radder R S. 2012. Mating pattern, spawning behavior, and sexual size dimorphism in the tropical toad *Bufo melanostictus* (Schn.). Journal of Herpetology, 46(3): 412–416.

- Hedrick A V, Temeles E J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. Trends in Ecology & Evolution, 4(5): 136–138.
- Jiang Y, Bolnick D I, Kirkpatrick M. 2013. Assortative mating in animals. The American Naturalist, 181(6): 125–138.
- Kozlowska M. 1971. Difference in the reproductive biology of mountain and lowland common frogs, *Rana temporaria* L. Acta Biologica Cracoviensia Serie Zoologia, 14(1): 17–23.
- Kuhn J. 1994. Lebensgeschichte und demographie von erd-krätenweibchen *Bufo bufo bufo* (L.). Zeitschrift Für Feldherpetologie, 1(3): 3–87.
- Kyriakopoulou-Sklavounou P, Stylianou P, Tsiora A. 2008. A skeletochronological study of age, growth and longevity in a population of the frog *Rana ridibunda* from southern Europe. Zoology, 11(1): 30–36.
- LaBarbera M. 1986. Patterns and Processes in the History of Life.

 Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 69–98.
- Lemckert F. 2005. Body size of male common eastern froglets *Crinia* signifera does not appear to influence mating success during explosive breeding events. Acta Zoologica Sinica, 51(2): 232–236.
- Liao W B, Lu X. 2009. Sex recognition by male Andrew's toad Bufo andrewsi in a subtropical montane region. Behavioural Processes, 82(1): 100–103.
- Lu X, Chen W, Zhang L, et al. 2010. Mechanical constraint on size-assortative paring success in a temperate frog: an experimental approach. Behavioural Processes, 85(2): 181–184.
- Nali R C, Zamudio K R, Haddad C F, et al. 2014. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. The American Naturalist, 184(6): 727–740.
- Nauwelaerts S, Ramsay J, Aerts P. 2007. Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana* esculenta: no evidence for a design conflict. Journal of Anatomy, 210(3): 304–317.
- Olgun K, Miaud C, Gautier P. 2001. Age, growth, and survivorship in the viviparous salamander *Mertensiella Luschani* from southwestern Turkey. Revue Canadienne De Zoologie, 79(9): 1559–1567.
- Olsson M, Shine R, Wapstra E, et al. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. Evolution, 56(7): 1538–1542.

- Peters R H. 1983. The Ecological Implications of Body Size.

 Cambridge: Cambridge University Press, 45–54.
- Roff D A. 1993. The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis. British: Chapman and Hall, 5–10.
- Ryan M J. 1980. The reproductive behavior of the Bullfrog (*Rana catesbeiana*). Copeia, 1980(1): 108–114.
- Schoener T W, Slade J B, Stinson C H. 1982. Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus, Leiocephalus of the Bahamas. Oecologia, 53(2): 160–169.
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. Copeia, 1979(2): 297–306.
- Ugarte C A, Rice K G, Donnelly M A. 2007. Comparison of diet, reproductive biology, and growth of the pig frog (*Rana grylio*) from harvested and protected areas of the Florida everglades. Copeia, 2007(2): 436–448.
- Zhang F, Zhao J, Feng A S. 2017. Vocalizations of female frogs contain nonlinear characteristics and individual signatures. PLoS One, 12(3): e0174815.
- Zhu B, Wang J, Zhao L, et al. 2016. Bigger is not always better: females prefer males of mean body size in *Philautus odontotarsus*. PLoS One, 11(2): e0149879.
- 陈壁辉. 1991. 安徽两栖爬行动物志. 合肥: 安徽科学技术出版社, 135-137.
- 陈旭, 张方, 陈潘, 等. 2013. 凹耳蛙的两性异形. 四川动物, 32(1): 73-77.
- 费梁. 2004. 中国两栖动物检索及图解. 四川: 四川科学技术出版社,6-7.
- 李斌, 卢欣. 2004. 中国林蛙繁殖产量与雌体大小及年龄的关系. 武汉大学学报: 理学版, 50(4): 493-496.
- 林植华, 雷焕宗, 计翔. 2005. 虎蚊蛙储能器官的种群内变异和个体生育力//中国动物学会. 中国动物学会两栖爬行动物学分会 2005 年学术研讨会暨会员代表大会论文集. 长春: 吉林人民出版社, 148-154.
- 路庆芳,郑荣泉,刘春涛,等. 2008. 湖南平江棘胸蛙两性异形和雌性个体生育力. 浙江师范大学学报: 自然科学版, 31(2): 220-224.
- 寿鹿, 杜卫国, 舒霖. 2005. 金线侧褶蛙和泽陆蛙的两性异形与生育力. 生态学报, 25(4): 664-668.
- 魏洁. 2016. 同域分布饰纹姬蛙和泽陆蛙的繁殖特征及其蝌蚪反 捕食行为. 杭州: 杭州师范大学硕士学位论文, 22–30.
- 郑方东,王彦武,刘西,等. 2018. 黑眶蟾蜍的两性异形与选型配对模式. 动物学杂志,53(3):360-367.