

近距离交流信号对雌性凹耳蛙抱对成功率的影响

刘姝文 袁成 汪金梅 王生 张方*

安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000

摘要: 繁殖期雌性凹耳蛙 (*Odorrana tormota*) 的声信号已有过深入的研究, 但目前国内对其交配行为研究较少, 近距离时, 雌性凹耳蛙如何与雄蛙交流并完成抱对尚不清楚。为探究繁殖期雌性凹耳蛙与雄蛙近距离交流、交配过程, 采用焦点动物取样法和全事件取样法对雌性凹耳蛙交配前行为进行记录。2013 至 2016 年及 2018 年记录并分析了 49 组雌雄蛙抱对过程和 42 组未抱对个体的视频数据。结果表明, 凹耳蛙雌蛙与雄蛙近距离交流过程涉及多种信号, 包括视觉信号 (眨眼、低头、腹部膨胀、脚趾震动、背转向雄蛙) 与声信号两类; 在每组雌蛙发出信号且抱对成功的实验中, 各视觉信号出现 1 或 2 次较多, 声信号出现 1 至 3 次较多, 眨眼、鸣声、腹部膨胀三种信号的总次数较多; 5 个繁殖期所记录的雌蛙交流信号中视觉信号所占的比例均高于声信号。统计分析结果显示, 同一只雌蛙在抱对成功与失败时所发出的眨眼、低头和腹部膨胀三种视觉信号的次数存在显著性差异 ($P < 0.05$), 声信号、腹部膨胀、脚趾震动和背转向雄蛙这四种信号仅在抱对成功时出现。因此, 推测这些信号在抱对前出现时, 有助于提高雌雄凹耳蛙抱对成功率。

关键词: 凹耳蛙; 抱对; 交流信号; 视觉信号; 声信号

中图分类号: Q954.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 05-652-07

Effects of Short-range Communication Signals on the Rate of Amplexus Success in Female Frogs (*Odorrana tormota*)

LIU Shu-Wen YUAN Cheng WANG Jin-Mei WANG Sheng ZHANG Fang*

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

Abstract: Female concave-eared torrent frogs (*Odorrana tormota*) are known to actively vocalize during the reproductive season. Their vocal signals have been well characterized, but the roles of their calls in intersexual mating and the overall mating behavior, in particular how females interact and communicate with males at short ranges, are poorly understood. In order to gain insights into these issues, we used focal animal and all occurrence samplings to record audio visually the behavior of the female (and the males) prior to forming an

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31640073, 31872230);

* 通讯作者, E-mail: biologyzhf@126.com;

第一作者简介 刘姝文, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: shuwliu@163.com。

收稿日期: 2019-03-21, 修回日期: 2019-05-25 DOI: 10.13859/j.cjz.201905005

amplexus. We performed 91 pairings over the span of five years (2013 - 2016; 2018) and, of these, 49 resulted in amplexus and 42 did not. Our audio visual data revealed that short-range intersexual communication in concave-eared torrent frogs involved female emitting multimodal communication signals, including visual signals (eye blink, head bob, belly inflation, toe tapping, back to the male) and acoustic signals. In pairings resulted in amplexus, all visual signals were emitted once or twice, and occasionally 3 - 4 times and acoustic signals was usually emitted 1 to 3 times (Fig. 1). The three most predominant signals were eye blink, vocal signal, and belly inflation. Visual signals were used more often than acoustic signals (Fig. 2). Females appeared to emit signals selectively as the frequencies of emission of eye blink, head bob and belly inflation by individual females differed significantly when pairing resulted in amplexus and when pairing did not produce amplexus (Wilcoxon's signed rank tests, $P < 0.05$), and vocal signal, belly inflation, toe tapping, and back to the male appeared only in pairing experiments resulting in amplexus. The differential occurrence of these signals suggests that emission of signals enhanced the probability of amplexus.

Key words: *Odorrana tormota*; Amplexus; Communication signal; Visual signal; Acoustic signal

夜行性蛙类和蟾蜍被普遍认为依靠声信号进行性交往 (Gomez et al. 2009, Sztatecsny et al. 2012), 因为声信号不仅可以展示发声者的质量, 也包含了物种的身份及繁殖动机等关键信息。近些年的研究发现, 其他模态信号 (如视觉信号) 也在雌雄两性间的求偶交流中发挥重要作用 (Sztatecsny et al. 2010, De Sá et al. 2016)。例如, 雌性欧洲树蛙 (*Hyla arborea*) 在择偶过程中偏爱那些可以展示独特的声囊运动和肋侧条纹的雄性个体 (Gomez et al. 2009), 这是因为两栖类已经进化出对低光照具有较高敏感度的视觉系统 (Cummings et al. 2008), 使得它们可以在微弱的光线下发现猎物以及潜在交配对象的某些活动 (Buchanan 1998)。此外, 许多两栖类不仅在色彩上具有性二型性 (Vásquez et al. 2007), 在交配期还会使用许多视觉信号传递求偶信息。例如, 雌性亚匹海诺蟾 (*Hylodes japi*) 仅在求偶期发出点头、身体摇晃以及特殊的脚趾动作等视觉信号 (De Sá et al. 2016); 雄性施氏趾蟾 (*Crossodactylus schmidtii*) 能发出踢腿、臂摇动和脚趾震动等视觉信号 (Caldart et al. 2014)。上述动物通常生活在噪音环境下 (Hödl et al. 2001)。

已有研究表明, 声信号在信息发出者和接受者之间的传递会受到生物或非生物噪音的影

响, 而视觉信号有助于吸引潜在配偶并提高信息传递的精准度 (Yu et al. 2012, Preininger et al. 2013, De Sá et al. 2016), 因此, 噪音环境下雌雄两性间可能会采用声信号与视觉信号相结合的方式进行交流 (Preininger et al. 2009)。无尾两栖类的抱对行为是完成求偶、交配和繁殖过程的关键环节, 该行为需要一种或多种感觉通道的参与 (Bowcock et al. 2008)。已有研究表明, 孔雀蜘蛛 (*Maratus volans*) 在交配前发出的视觉信号和振动信号能促进交配成功 (Girard et al. 2015)。因此, 探究动物求偶和交配前的信号有助于了解动物的交配行为、策略及其形成过程 (Montanarin et al. 2011)。

凹耳蛙 (*Odorrana tormota*) 为我国特有物种, 分布在浙江、安徽等地, 具有两性异形 (雌大雄小)、低雌/雄性比、趋声性等特征 (Shen et al. 2008, 陈旭等 2013)。研究表明, 在性选择过程中雌性凹耳蛙未采用选型配对模式, 而是倾向于雄蛙的鸣声特征 (袁成等 2019), 具备更高基频、更高声强、更长鸣声时长的雄蛙能获得更多的交配机会 (Feng et al. 2002, 2006)。同时, 怀卵的雌性凹耳蛙也会发出声信号吸引雄蛙交配 (Zhang et al. 2017)。野外观察发现, 雌性凹耳蛙对雄蛙具有选择性, 有些雄蛙与雌蛙抱对会被踢开, 而有些雌蛙会主动接近雄蛙

与之抱对。但雌雄凹耳蛙的近距离交配过程目前尚不明确 (Shen et al. 2011, Zhang et al. 2017)。本研究的目的是, 探究近距离时雌性凹耳蛙如何与雄蛙交流? 雌蛙如何将求偶信息传递给雄蛙? 除声信号外, 凹耳蛙是否也像某些溪流蛙一样使用视觉信号?

1 材料与方法

1.1 研究地点与材料采集

本实验研究地点位于安徽省黄山市汤口镇浮溪地区 (118°08'45" E, 30°05'02" N)。2013 至 2016 年以及 2018 年 5 个繁殖期 (3~6 月) 共捕获 28 对抱对雌雄凹耳蛙和 3 只怀卵未抱对雌蛙, 对雌性凹耳蛙交配前行为进行跟踪观测并记录抱对过程。实验期间, 实验地温度变化范围为 15~22 °C, 相对湿度为 70%~100%。

调查发现, 繁殖期雌性凹耳蛙求偶发声仅限于产卵前 2~3 d (Zhang et al. 2017), 此时雌蛙腹部膨胀明显, 而那些已经交配或已经产卵的雌蛙则不发声。此外, 雌蛙只有在雨季的傍晚和晚上 (17:30~21:00 时) 才会出现并发出声信号, 且无论附近是否有雄蛙发声。部分正在交配的雌雄蛙在浅水区的水下。多数单独的雌蛙分布在大石块或岸边的植被上。由于野外无法追踪雌雄蛙抱对, 且雌蛙野外遇见率非常低, 因此我们利用野外捕捉的抱对雌雄蛙和单独怀卵的雌蛙开展室内实验。一个实验周期结束后, 将所有雌蛙和雄蛙在原捕捉地释放。

1.2 抱对实验设计

本实验采用焦点动物取样法和全事件取样法记录雌性凹耳蛙交配前行为, 实验于 17:00~23:00 时进行, 涵盖雌蛙和雄蛙处于活跃状态的时间段。为了减少外界因素的干扰, 同时保证雄蛙在雌蛙的视觉范围内, 选择在便携式实验盒 (长度 30 cm, 宽度 20 cm, 高度 16 cm) 中进行抱对实验。首先, 将 1 只雌蛙放入实验盒中, 3 min 后雌蛙安静下来, 将较活跃的雄蛙放入实验盒, 2013 至 2016 年的实验放入 1 只雄蛙, 2018 年放入 2 只, 同时用高分辨率摄

像机 (佳能 HF M40) 记录雌蛙与雄蛙的近距离交流过程, 尤其是雌蛙发出的视觉信号和声信号。每次实验时长 20 min, 若 20 min 内雌雄蛙抱对成功, 则更换雌蛙和雄蛙进行新的实验; 若 20 min 内雌雄蛙没有抱对成功, 则更换雄蛙进行第二次实验。雌雄蛙抱对成功的标志是雄蛙婚垫抓住雌蛙腋下。每次只对 1 只雌蛙进行实验, 每天每只雌蛙实验次数不超过 2 次。由于雌蛙数量稀少, 在一个实验周期内会对 1 只雌蛙进行多次实验, 但每只雌蛙抱对成功次数不超过 2 次。

1.3 雌性凹耳蛙的近距离交流信号

逐帧分析抱对实验开始后 20 min 内的录像, 参考相关文献 (Caldart et al. 2014, De Sá et al. 2016) 并结合 2013 年以来的视频数据, 将雌性凹耳蛙的交流信号分为视觉信号和声信号两类。视觉信号包括眨眼、低头、腹部膨胀、脚趾震动、背转向雄蛙, 声信号即雌蛙发出的鸣声, 包括开口鸣叫和闭口鸣叫。

眨眼: 雌蛙上下眼睑闭合, 每闭合 1 下记作 1 次, 包括双侧眨眼和靠近雄蛙一侧的单侧眨眼, 雌蛙在剧烈运动 (如跳跃) 时的眨眼不做统计。

低头: 雌蛙头部相对于静止时微微下移, 身体其他部位基本保持不动, 下移 2 下以内都记作 1 次。

腹部膨胀: 雌蛙腹部轻微膨胀, 有时伴有腹部震颤, 膨胀后恢复正常。膨胀 1 下记作 1 次, 通常雌蛙会连续腹部膨胀 2 次。

脚趾震动: 雌蛙后脚趾上下快速摆动, 摆动幅度不超过 0.5 cm, 一个或多个脚趾同时震动。在一个连续的脚趾震动过程中, 雌蛙上下摆动不超过 10 下记作 1 次, 超过 10 下记作 2 次。

背转向雄蛙: 雌蛙主动转向, 把背部正对雄蛙 (便于雄蛙与其抱对), 一次完整的转向过程记作 1 次。

鸣声: 雌蛙发出叫声的次数, 包括开口鸣叫和闭口鸣叫, 鸣叫 1 声记作 1 次。

1.4 数据的统计与分析

对雌性凹耳蛙抱对前的交流信号使用视频播放器 (Corel VideoStudio X9) 进行逐帧分析, 并参照前人的分析方法处理数据 (Amézquita et al. 2004, De Sá et al. 2016)。预实验结果表明, 抱对成功前 5 min 内雌蛙最有可能发出视觉信号或声信号, 因此统计抱对成功时间点前 5 min 内各信号出现的次数。由于 2013 至 2016 年抱对失败实验视频缺失, 仅对 2018 年雌蛙抱对失败实验的信号做了统计。对同一只雌蛙在抱对失败实验中交流信号的统计, 是选择该蛙在上一次成功抱对时刻的前 5 min 各信号 (眨眼、低头、腹部膨胀) 出现的次数。视觉信号是眨眼、低头、腹部膨胀、脚趾震动、背转向雄蛙 5 种信号次数的总和, 声信号即雌蛙鸣声的次数。数据的统计分析使用 SPSS Statistics 24 软件完成, 利用 Shapiro-Wilk 检验, 检验数据的正态性, 数据不符合正态分布, 再用非参数检验 Wilcoxon's signed rank 检验, 分别比较在抱对成功与失败实验中同一只雌蛙发出的眨眼、低头、腹部膨胀信号次数是否具有显著性差异。

2 结果

2018 年观察并记录了 72 组抱对实验, 包括 30 组抱对成功实验 (占 41.7%) 和 42 组抱对失败实验 (占 58.3%)。在抱对成功的实验中, 有 25 组 (占 83.3%) 雌蛙发出了视觉信号或声信号, 有 5 组 (占 16.7%) 雌蛙没有发出信号。在抱对失败的实验中, 有 13 组 (占 31%) 由于雌蛙躲开或踢开雄蛙导致抱对失败。2013 至 2016 年, 由于抱对失败实验视频数据缺失, 无法统计抱对实验次数, 仅统计了 24 组抱对成功实验中抱对前 5 min 内雌蛙的交流信号。

2013 至 2016 年和 2018 年 5 个繁殖期共记录 46 只雌蛙 54 组抱对成功实验, 统计结果表明, 在每组雌蛙发出信号且抱对成功的实验中, 各视觉信号出现 1 或 2 次较多, 3 次及以上的情况较少, 声信号出现 1 至 3 次较多, 3 次以上的情况较少 (图 1)。5 个繁殖期所有雌蛙发

出眨眼信号次数最多, 共发出了 100 次, 鸣声和腹部膨胀两种信号次数也较多, 其余信号较少。2013 至 2016 年和 2018 年, 每个繁殖期所记录的雌蛙交流信号中视觉信号所占的比例均高于声信号 (2013 年 2 组, 2014 年 7 组, 2015 年 9 组, 2016 年 6 组, 2018 年 25 组, 总计 49 组, 不包括 5 组雌蛙没发出信号而抱对成功的实验)。2014 年和 2018 年, 视觉信号所占比例均达到 80% 以上 (图 2)。2018 年的数据结果表明, 同一只雌蛙在抱对成功实验中发出的眨眼、低头、腹部膨胀三种信号次数明显多

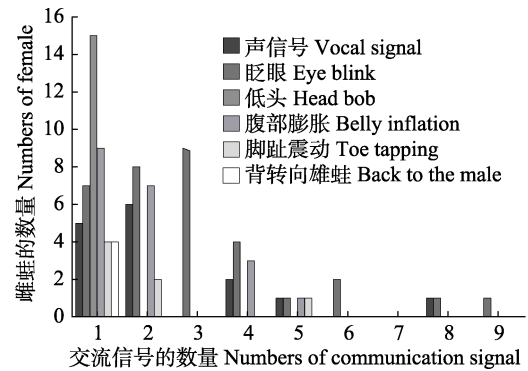


图 1 发出不同交流信号次数的雌蛙数量分布

Fig. 1 Number distribution of females *Odorrana tormota* with different numbers of communication signal

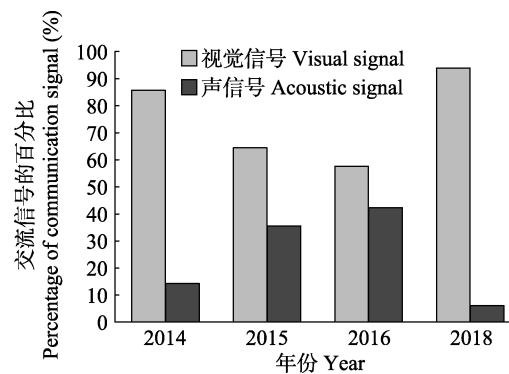


图 2 不同年份雌蛙发出视觉信号与声信号占总交流信号的百分比

Fig. 2 Percentage of visual and acoustic signal in communication signals performed by females *Odorrana tormota* in different years

于抱对失败实验中的次数（眨眼： $Z = -3.207$ ， $P < 0.05$ ， $n = 15$ ；低头： $Z = -2.449$ ， $P < 0.05$ ， $n = 6$ ；腹部膨胀： $Z = -2.460$ ， $P < 0.05$ ， $n = 7$ ）。

3 讨论

结果表明，雌雄凹耳蛙近距离交流是一个复杂的过程，涉及多种交流信号，包括声信号和视觉信号。雄性利用声信号吸引雌性是两栖类繁殖行为的重要方式，求偶声信号直接影响繁殖成功率（Lingnau et al. 2007）。本研究中雌性凹耳蛙同样利用声信号传递求偶信息。2018年野外观察并记录了一对雌雄凹耳蛙抱对过程，雄蛙在雌蛙附近等待，怀卵雌蛙多次发出声信号吸引雄蛙并转向雄蛙后，雄蛙与之抱对，这也进一步证实了雌性凹耳蛙声信号对于吸引雄蛙交配具有重要作用（Shen et al. 2008）。此外，本实验观察发现，只要雌蛙发出声信号，雄蛙都会在1 min内与雌蛙抱对。因此，我们认为雌性凹耳蛙的声信号能够提高抱对成功率。对于雌性凹耳蛙在抱对前发出的眨眼、低头和腹部膨胀3种视觉信号，同一只雌蛙在抱对成功时使用这3种视觉信号的次数显著多于抱对失败时（ $P < 0.05$ ），由此表明，当雌蛙选中1只优势雄蛙时会主动发出视觉信号，雄蛙接收到信号后与之成功抱对；而当雌蛙没有选中雄蛙时则不会主动发出视觉信号，即使雄蛙强行抱对，雌蛙也会试图躲开或踢开雄蛙。因此，我们认为除声信号外，雌性凹耳蛙可能也利用这几种视觉信号向潜在交配对象传递求偶信息，允许雄蛙交配。因为脚趾震动和背转向雄蛙2种视觉信号不常见，且数据量不够大，本文未对其统计分析，但这两种视觉信号仅出现在抱对成功的实验中，推测这两种视觉信号也可能是求偶的有效信号，该推测需要进一步研究验证。本实验中雌蛙使用两种及两种以上交流信号的实验次数占抱对成功实验总次数的比例为69.4%，因此，推测雌性凹耳蛙采用两种或多种交流信号时能更加准确地传递求偶信息，引起雄蛙的抱对行为。此外，在

抱对成功的实验中，有5组由于部分雄蛙非常活跃并且可能有交配经验，当雄蛙强行抱对时，雌蛙都试图用躲开或踢开雄蛙的方式摆脱，但未能成功摆脱雄蛙，最终导致雌雄蛙抱对成功（统计在抱对成功实验数据中），我们认为雄蛙的这种行为是偷袭，这是雌雄蛙抱对的一种特殊情况。

在无尾两栖类、昆虫类、鸟类和鱼类中，多种类型的信号被用于吸引配偶、保卫领地以及反捕食（Preininger et al. 2009, Starnberger et al. 2014）。信号的功能和策略是根据处于特定环境中接受者的偏好而长期演化形成的（Starnberger et al. 2014）。已有研究发现，闪光鱼的眼睛中共生着发光细菌，它们已经演化出多种行为机制，其中一种是当闪光鱼遇到食肉动物的威胁时，会通过有节奏地眨眼来吸引同伴的注意力，从而将危险信号传递给同伴（Haneda et al. 1971, Morin et al. 1975, Howland et al. 1992）。眨眼行为包括生理性眨眼和社交性眨眼，生理性眨眼几乎在所有的脊椎动物中普遍存在，其生理功能是润滑眼角膜（Blount 1927, Hideoki et al. 2013），是自然发生的；而社交性眨眼十分罕见，它是由意愿控制（Norman et al. 1977, Krupa et al. 1995），具有向接收者传递信息的功能（Vincze et al. 2011）。一直以来，人类被认为是唯一可以利用眨眼作为社交信号的物种，本研究发现蛙类也可能会利用眨眼作为社交信号，如果该信号在后期的视觉信号验证实验中得到进一步证实，则可以表明这种信号机制并非人类所特有，并且有可能在脊椎动物中广泛地存在。

本研究中，凹耳蛙交配过程是一个近距离（约30 cm）交流过程，该过程中雌蛙使用了视觉信号和声信号。有研究表明，声信号会受到背景噪音的限制，而视觉信号是噪声环境下的一种替代或互补的通讯方式，在无尾两栖类通讯中发挥着重要作用（Preininger et al. 2009, Grafe et al. 2012）。而将声信号与视觉信号相结合，前者扩大通信范围，后者用于准确定位，

使得信息接收者能在复杂的环境中快速、准确地接收信息 (Haddad et al. 1999, Taylor et al. 2011)。此外, 本研究发现近距离交流时雌性凹耳蛙更倾向于使用视觉信号而非声信号, 可能有以下两种原因, 一是无尾两栖类动物中的绝大多数雌性发声较为罕见, 即使处于繁殖期的雌性凹耳蛙也只有极少数会发出求偶鸣声 (沈钧贤 2008, Zhang et al. 2017); 二是视觉信号更适合短距离的私密通讯, 尤其是当周围环境较为嘈杂时。使用视觉信号能够避免声信号引起多个雄蛙之间的竞争 (崔建国 2013), 也能增强信息传递的有效性。在蛙类中, 雄蛙向雌蛙发出求偶信号以获得交配权较为常见, 这些求偶信号包括视觉、听觉、触觉等方面 (Guerra et al. 2008, Montanarin et al. 2011, Caldart et al. 2014, De Sá et al. 2016), 然而在本研究中, 雌性凹耳蛙发出的声信号和视觉信号也能够促进雌雄蛙抱对, 这些视觉信号是否就是雌蛙发出的求偶信号, 雄蛙能否识别这些信号, 每一种信号的功能是否有差异, 这些问题还需要通过一些模型 (机器蛙) 或视频回放进一步探究 (Narins et al. 2003, Grafe et al. 2007)。

致谢 感谢美国伊利诺斯大学 Albert S. Feng 教授在野外工作和论文写作过程中给予的指导与帮助!

参 考 文 献

- Amézquita A, Hödl W. 2004. How, when, and where to perform visual displays: the case of the Amazonian frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica*, 60(4): 420–429.
- Blount P W. 1927. Studies of the movements of the eyelids of animals: Blinking. *Quarterly Journal of Experimental Physiology*, 18(2): 111–125.
- Bowcock H, Brown G P, Shine R. 2008. Sexual communication in cane toads, *Chaunus marinus*: what cues influence the duration of amplexus. *Animal Behaviour*, 75(4): 1571–1579.
- Buchanan B W. 1998. Low-illumination prey detection by squirrel treefrog. *Journal of Herpetology*, 32(2): 270–274.
- Caldart V M, Iop S, Cechin S Z. 2014. Social interactions in a neotropical stream frog reveal a complex repertoire of visual signals and the use of multimodal communication. *Behaviour*, 151(6): 719–739.
- 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.
- De Sá F P, Zina J, Haddad C F. 2016. Sophisticated communication in the Brazilian torrent frog *Hylodes japi*. *PLoS One*, 11(1): e0145444.
- Feng A S, Narins P M, Xu C H. 2002. Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*. *Naturwissenschaften*, 89(8): 352–356.
- Feng A S, Narins P M, Xu C H, et al. 2006. Ultrasonic communication in frogs. *Nature*, 440(7082): 333–336.
- Girard M B, Elias D O, Kasumovic M M. 2015. Female preference for multi-modal courtship: multiple signals are important for male mating success in peacock spiders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1820): 20152222.
- Gomez D, Richardson C, Lengagne T, et al. 2009. The role of nocturnal vision in mate choice: females prefer conspicuous males in the European tree frog (*Hyla arborea*). *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1666): 2351–2358.
- Grafe T U, Preininger D, Szatecsny M, et al. 2012. Multimodal communication in a noisy environment: a case study of the Bornean rock frog *Staurois parvus*. *PLoS One*, 7(5): e37965.
- Grafe T U, Wanger T C. 2007. Multimodal signaling in male and female foot-flagging frog *Staurois guttatus* (Ranidae): an alerting function of calling. *Ethology*, 113(8): 772–781.
- Guerra M A, Ron S R. 2008. Mate choice and courtship signal differentiation promotes speciation in an Amazonian frog. *Behavioral Ecology*, 19(6): 1128–1135.
- Haddad C F B, Giaretta A A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 55(3): 324–333.
- Haneda Y, Tsuji F I. 1971. Light production in the luminous fishes *Photoblepharon* and *Anomalops* from the Banda Islands. *Science*, 173(3992): 143–145.
- Hideoki T, Yasuko O, Kumi H, et al. 2013. Eye-blink behaviors in 71 species of primates. *PLoS One*, 8(5): e66018.
- Hödl W, Amézquita A. 2001. Visual signaling in anuran amphibians.

- Washington: Smithsonian Institution Press, 121–141.
- Howland H C, Murphy C J, McCosker J E. 1992. Detection of eyeshine by flashlight fishes of the family Anomalopidae. *Vision Research*, 32(4): 765–769.
- Krupa D J, Thompson R F. 1995. Inactivation of the superior cerebellar peduncle blocks expression but not acquisition of the rabbit's classically conditioned eye-blink response. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 92(11): 5097–5101.
- Lingnau R, Bastos R P. 2007. Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae): repertoire and influence of air temperature on advertisement call variation. *Journal of Natural History*, 41(17/20): 1227–1235.
- Montanarin A, Kaefer I L, Lima A P. 2011. Courtship and mating behaviour of the brilliant-thighed frog *Allobates femoralis* from Central Amazonia: implications for the study of a species complex. *Ethology Ecology & Evolution*, 23(2): 141–150.
- Morin J G, Harrington A, Neelson K, et al. 1975. Light for all reasons: versatility in the behavioral repertoire of the flashlight fish. *Science*, 190(4209): 74–76.
- Narins P M, Walter H D, Grabul D S. 2003. Bimodal signal requisite for agnostic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(2): 577–580.
- Norman R J, Buchwald J S, Villablanca J R. 1977. Classical conditioning with auditory discrimination of the eye blink in decerebrate cats. *Science*, 196(4289): 551–553.
- Preininger D, Boeckle M, Freudmann A, et al. 2013. Multimodal signaling in the small torrent frog (*Micrixalus saxicola*) in a complex acoustic environment. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 67(9): 1449–1456.
- Preininger D, Boeckle M, Hödl W. 2009. Communication in noisy environments II: visual signaling behavior of male foot-flagging frog *Staurois latopalpmatus*. *Herpetologica*, 65(2): 166–173.
- 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.
- Shen J X, Xu Z M, Yu Z L, et al. 2011. Ultrasonic frogs show extraordinary sex differences in auditory frequency sensitivity. *Nature Communications*, 2(1): 342.
- Starnberger I, Preinger D, Hödl W. 2014. From uni- to multimodality: Towards an integrative view on anuran communication. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(9): 777–787.
- Szatecsny M, Preininger D, Freudmann A, et al. 2012. Don't get the blues: conspicuous nuptial colouration of male moor frogs (*Rana arvalis*) supports visual mate recognition during scramble competition in large breeding aggregations. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 66(12): 1587–1593.
- Szatecsny M, Strondl C, Baierl A, et al. 2010. Chin up: are the bright throats of male common frogs a condition-independent visual cue. *Animal Behaviour*, 79(4): 779–786.
- Taylor R C, Klein B A, Joey S, et al. 2011. Multimodal signal variation in space and time: how important is matching a signal with its signaler. *Journal of Experimental Biology*, 214(5): 815–820.
- Vásquez T, Pfennig K S. 2007. Looking on the bright side: females prefer coloration indicative of male size and condition in the sexually dichromatic spadefoot toad, *Scaphiopus couchii*. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 62(1): 127–135.
- Vincze L, Poggi I. 2011. Analysis of Verbal and Nonverbal Communication and Enactment. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 393–405.
- Yu T L, Sharma M D. 2012. Sex recognition and mate choice by male *Bufo gargarizans* in Central China. *Zoological Science*, 29(6): 347–350.
- Zhang F, Zhao J, Feng A S. 2017. Vocalizations of female frogs contain nonlinear characteristics and individual signatures. *PLoS One*, 12(3): e0174815.
- 陈旭, 张方, 陈潘, 等. 2013. 凹耳蛙的两性异形. *四川动物*, 32(1): 73–77.
- 崔建国. 2013. “金屋藏娇”的秘密—谈谈仙琴蛙的声音通讯. *大自然*, 2013(5): 36–39.
- 沈钧贤. 2008. 中国凹耳蛙用高频声进行种内通讯. *科技导报*, 26(22): 94–98.
- 袁成, 王生, 刘妹文, 等. 2019. 雌性凹耳蛙生育力与体型参数间相关性及其配对模式. *动物学杂志*, 2019(1): 30–36.