

# 工作记忆对雌性锯腿原指树蛙配偶选择的影响

周亚<sup>①②</sup> 邓可<sup>①</sup> 朱弼成<sup>①\*</sup> 崔建国<sup>①\*</sup>

① 中国科学院成都生物研究所 成都 610041; ② 中国科学院大学 北京 100049

**摘要:** 大多数无尾两栖类的配偶选择依赖声音通讯。为吸引雌性, 雄性可通过增加音节数量或鸣声复杂性的方式提升鸣声吸引力。工作记忆是指在进行复杂认知活动时对过去短时间内接收到的信息进行处理和储存的一种记忆程序。目前, 大多数无尾两栖类鸣声通讯研究侧重于揭示鸣声信号的功能, 但关于工作记忆对雌性配偶选择的影响及其在复杂求偶信号进化过程中的作用的研究十分匮乏。本研究以锯腿原指树蛙 (*Kurixalus odontotarsus*) 为实验对象, 利用趋声性实验测试雌性对不同复杂程度鸣声信号的工作记忆。雄性锯腿原指树蛙的鸣声主要包含 A 音节 (“呱”音) 和 B 音节 (“啾”音), 两类音节可以组成不同复杂程度的鸣声, 如简单的广告鸣叫 5A、复杂的组合鸣叫 5A2B 和 5A5B。实验过程中为雌蛙播放不同复杂程度的鸣声刺激对 (5A vs. 5A2B 及 5A vs. 5A5B), 然后进行不同时长安静处理 (0 s、5 s、10 s、15 s 和 30 s)。若安静处理后大部分雌蛙仍选择之前播放复杂鸣声的音箱, 则认为此次安静处理时长在雌性对复杂鸣声的工作记忆范围内。实验数据通过广义估计方程 (GEE) 和精确二项分布检验进行统计分析。研究结果表明, 相较于 5A, 雌性对组合鸣叫 5A2B 的工作记忆大约有 15 s, 对 5A5B 的工作记忆大约有 10 s; 而组间比较结果表明, 雌性对于 5A2B 和 5A5B 的工作记忆没有显著性差异。因此, 本研究认为复杂鸣声信号会通过工作记忆影响雌性的行为决策, 且工作记忆对复杂鸣声信号进化的影响可能具有物种特异性。

**关键词:** 鸣声复杂性; 工作记忆; 性选择; 求偶信号; 锯腿原指树蛙

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 04-481-10

## The Effect of Working Memory on Female Mate Choice in *Kurixalus odontotarsus*

ZHOU Ya<sup>①②</sup> DENG Ke<sup>①</sup> ZHU Bi-Cheng<sup>①\*</sup> CUI Jian-Guo<sup>①\*</sup>

① Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041;

② University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Most anurans primarily rely on sound communication for mate choice. To attract females, males might increase the number of syllables or signal complexity to enhance the attractiveness of calls. Working

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31772464), 中国科学院青年创新促进会项目 (No. 2012274), 生态环境部生物多样性保护与评估专项 (No. 2019HJ2096001006);

\* 通讯作者, E-mail: cuijg@cib.ac.cn, zhuc@cib.ac.cn;

**第一作者简介** 周亚, 女, 硕士研究生; 研究方向: 无尾两栖类声音通讯与性选择; E-mail: zhouya@cib.ac.cn.

收稿日期: 2021-02-09, 修回日期: 2021-04-29 DOI: 10.13859/j.cjz.202104001

memory refers to memory that involves storing and manipulating information for relatively short time when conducting complex cognitive tasks. Now many studies focus on the functions of the vocal signals, while pay less attention to the effects of working memory on female mate choice and the evolution of complex sexual signals. In this study, phonotaxis experiments were performed to test the working memory of female serrate-legged small treefrogs (*Kurixalus odontotarsus*, Fig. 1) for different advertisement calls. The treefrogs can produce different calls of graded complexity that contains broadband A note and / or narrowband B note, such as simple advertisement call 5A (a call that contains five A notes) and complex combined calls 5A2B (a call that contains five A notes plus two B notes) / 5A5B (a call that contains five A notes plus five B notes) (Fig. 2). During the experiments, females were exposed to different sound stimulating pairs (5A vs. 5A2B, 5A vs. 5A5B) and then treated with different silent periods (0 s, 5 s, 10 s, 15 s, 30 s) before choosing (Fig. 3). If most females still preferred the speaker that had broadcasted more complex call before, we considered that this silent time was within females' working memory for more complex call. In addition, the data were processed with generalized estimating equation (GEE) and exact binomial test in SPSS 25.0. As a result, we found that females' working memory for 5A2B was about 15 s (Fig. 4) and for 5A5B was about 10 s (Fig. 6) compared with 5A, but the comparison between groups showed that there was no significant difference between females' working memory for 5A2B and 5A5B. The latency of female choosing when broadcasting 5A vs. 5A2B before was significantly longer than that of broadcasting 5A vs. 5A5B before (Fig. 5, Fig. 7). In conclusion, this study demonstrates that working memory of female serrate-legged small treefrogs for complex vocal signals can influence the decision-making of female mate choice, but the effect of working memory on driving the evolution of complex mating signals may be species-specific.

**Key words:** Call complexity; Working memory; Sexual selection; Mating signals; *Kurixalus odontotarsus*

动物在自然界中的生存和繁殖与其承受的自然选择压力和性选择压力息息相关, 大多数物种在选择配偶时要权衡多方面因素, 以提高自身的广义适合度 (Kirkpatrick 1982, Andersson 1994)。性选择不仅表现为异性间的配偶选择, 还包括同性间为吸引配偶进行的激烈竞争。声音通讯在无尾两栖类的性选择中发挥重要作用, 雄性会聚集在一起通过群体合唱吸引雌性, 而雌性通常偏好发出复杂鸣声信号的雄性 (Rand et al. 1981, Wells et al. 1984, Ryan 1985, Zhu et al. 2017a)。因此, 雄性可能通过改变鸣声频率或鸣叫时长、增加鸣声中音节数量或音节种类提高鸣声信号的复杂性和吸引力, 获得与雌性交配的机会 (Narins et al. 1978, Greer et al. 1980, Bernal et al. 2009, Akre et al. 2011a, Zhu et al. 2017a)。主要有两种假说解释雌性的这种偏好行为: 信号质量假说 (the

quality hypothesis) 和感官认知偏见假说 (the sensory or cognitive biases hypothesis) (Hebets et al. 2004)。信号质量假说认为雄性产生的复杂求偶信号向雌性传递优秀的交配质量, 例如适合的体型、良好的觅食能力、更高的后代存活率, 因此被雌性接受 (Searcy et al. 2005)。感官认知偏见假说认为复杂的鸣声信号更容易刺激雌性的感官系统, 引起雌性的注意而受到偏好 (Ryan et al. 1990, Ryan 1998)。

大多数无尾两栖类利用鸣声信号进行通讯交流和配偶选择, 但鸣叫行为通常存在多种代价, 例如增加能量消耗 (Judge et al. 2001)、增加被捕食风险 (Ryan et al. 1983, Page et al. 2008) 及加速身体脱水, 因此大多数种类的合唱通常是不连续的 (Gerhardt et al. 2002)。对灰树蛙 (*Hyla versicolor*) 的研究表明, 雌性在配偶选择过程中需要一定时间对雄性进行评估和

判断 (Schwartz et al. 2004), 因此在鸣叫间歇阶段雌性若能记住优秀的求偶对象, 有助于减少其评估时间, 降低长时间评估为其带来的捕食风险以及长时间鸣叫为雄性造成的能量消耗。

工作记忆是指对过去短时间内接收到的信息进行加工和储存的一种记忆程序, 通常负责推理、理解或学习等复杂的认知任务 (Baddeley 2010), 比如在进行连续心算时, 需要暂时记住之前的计算结果以进行后续计算。在配偶选择过程中, 雌性对鸣声信号的工作记忆有助于雌性记住目标雄性, 减少评估时间。雄性泡蟾 (*Physalaemus pustulosus*) 的广告鸣叫包括仅含低频 whine 音节 (“哼” 音) 的简单鸣叫以及 whine 音节和高频 chuck 音节 (“咔” 音) 形成的组合鸣叫。相比于简单鸣叫 (whine), 雌性偏好更复杂的组合鸣叫 (whine + 1 chuck 或 whine + 3 chucks) (Ryan 1985)。安静处理 45 s 后, 雌性对 whine + 3 chucks 的偏好依然存在, 但是不再偏好 whine + 1 chuck, 这一结果表明雌性泡蟾对更复杂的鸣声信号有更长的工作记忆 (Akre et al. 2010)。目前无尾两栖类鸣声通讯的研究侧重于揭示鸣声信号的功能, 但关于工作记忆对雌性配偶选择的影响和在复杂求偶信号进化过程中的作用的研究十分匮乏。

锯腿原指树蛙 (*Kurixalus odontotarsus*, 图 1) 栖息于海拔 250 ~ 1 500 m 的灌木林地带, 主要在灌木枝叶或藤本植物和杂草叶片上鸣叫 (费梁等 2012)。雄性锯腿原指树蛙的鸣声主要由两类音节组成, 宽频的 A 音节 (“呱” 音) 和窄频的 B 音节 (“啾” 音) (Zhu et al. 2016a)。这两种音节可以组成不同类型的鸣叫, 由一个或多个 A 音节组成的广告鸣叫, 如 5A 由 5 个 “呱” 音组成; 由一个或多个 B 音节组成的争斗鸣叫, 如 5B 由 5 个 “啾” 音组成; 包含 A 音节和 B 音节的组合鸣叫, 如 5A2B 由 5 个 “呱” 音和 2 个 “啾” 音组成、5A5B 由 5 个 “呱” 音和 5 个 “啾” 音组成 (图 2)。前期实验证明, 广告鸣叫具有吸引雌性的作用, 且 A 音节数量

越多越受雌性青睐; 争斗鸣叫主要用于雄性竞争, 可抑制其他雄性的广告鸣叫; 包含两种音节的组合鸣叫 (如 5A2B) 相比于只包含一种音节的广告鸣叫 (如 5A) 复杂性更高, 也更吸引雌性 (Zhu et al. 2017a)。然而并不是鸣声越复杂性吸引力越高, 例如, 5A5B 与 5A2B 相比, 包含更多 B 音节, 鸣声复杂程度更高, 但雌性在二者之间并没有选择偏好 (Zhu et al. 2017a)。本实验的目的是测量锯腿原指树蛙对不同复杂度鸣声信号的工作记忆, 探究工作记忆在配偶选择和复杂求偶信号进化中的作用。



图 1 在叶片上鸣叫的雄性锯腿原指树蛙 (朱弼成摄)

Fig. 1 A calling male *Kurixalus odontotarsus* on the leaf (photographed by ZHU Bi-Cheng)

## 1 实验地点与方法

### 1.1 实验地点

本次实验研究地点位于海南省东南部的吊罗山国家级自然保护区 (18°43'12" N, 109°52'12" E, 海拔 933 m), 保护区内动植物资源丰富, 锯腿原指树蛙分布广泛, 数量较多。实验时间是 2018 年 8 月, 处于锯腿原指树蛙的繁殖阶段, 实验期间室外环境温度为 (20.8 ± 0.2) °C, 室外环境相对湿度为 90.9% ± 0.7%。

### 1.2 鸣声刺激

为测量雌性锯腿原指树蛙对鸣声信号的工作记忆, 本实验选择广告鸣声 5A、组合鸣声 5A2B 和组合鸣声 5A5B 分别代表不同复杂度鸣声刺激。音节数量和种类越多, 鸣声复杂性越高。单个广告鸣声 5A 时长约为 2 s, 组合

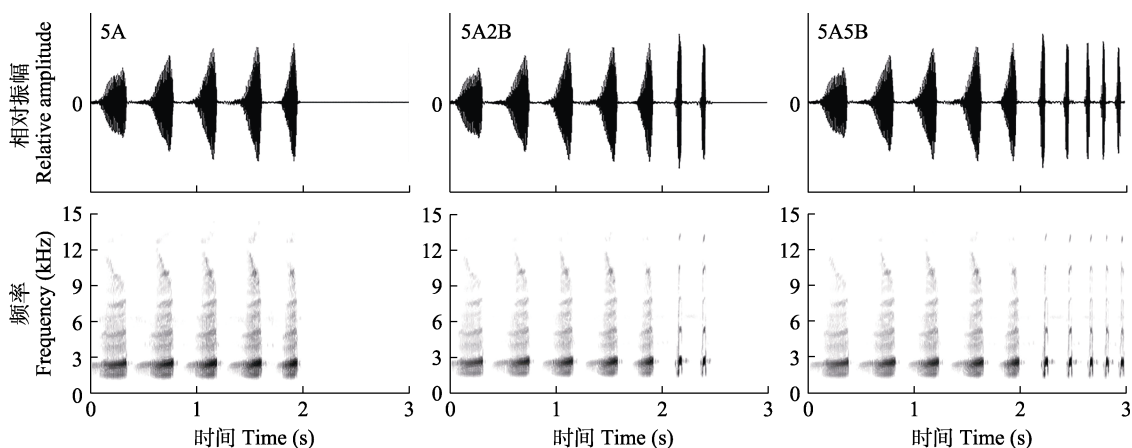


图 2 锯腿原指树蛙 5A、5A2B、5A5B 的波形图 (上) 和频谱图 (下)

Fig. 2 Amplitude-modulated waveforms (up) and spectrograms (bottom) of five A notes, five A notes plus two B notes, five A notes plus five B notes in *Kurixalus odontotarsus*

鸣声 5A2B 时长约为 2.4 s, 组合鸣声 5A5B 时长约为 3 s。制作鸣声刺激对时, 我们根据自然环境下雄性个体的鸣声间隔, 将两个鸣声刺激之间的间隔设置为 5 s。因此, 单次播放 5A vs. 5A2B 鸣声刺激对的时长约为 14.4 s, 包括 2 s 广告鸣声 5A、2.4 s 组合鸣声 5A2B、两个 5 s 鸣声间隔; 单次播放 5A vs. 5A5B 鸣声刺激对的时长约为 15 s。为避免雌蛙在选择过程中的固定位置偏好, 实验中播放复杂鸣声的音箱是随机选择的, 简单鸣声和复杂鸣声播放的先后顺序也是随机的。

### 1.3 行为学实验

本研究主要开展趋声性实验, 实验在隔音房中进行, 实验场地是用消音棉围成的一个 1.5 m × 1.5 m × 2.5 m 空间。用以播放声音刺激的两个可移动音箱 (SME-AFS, Saul Mineroff Electronics, Elmont, NY, USA) 相距 1 m 放置, 被试雌蛙的释放点距离两个音箱 1 m 且与二者形成 60° 夹角 (图 3)。用塑料材质的盒子 (24 cm × 24 cm × 23 cm, 顶部为网状) 将怀卵的雌蛙从野外带回实验基地, 在盒中有少量植物和水以模拟自然环境, 从而降低雌蛙的应激性。实验完成后做剪趾标记, 并于当晚放回原栖息地。参照在野外距离雄蛙 1 m 处收集的

声压, 在每次实验开始前, 于雌蛙释放位置用声压计 (AWA 6291, 杭州爱华仪器有限公司) 将两侧音箱的声压值校对至约 75 dB, 且左右音箱的误差保证在 0.5 dB 以内。实验期间隔音房室内温度为 (22.7 ± 0.2) °C, 室内相对湿度为 86.5% ± 0.6%。

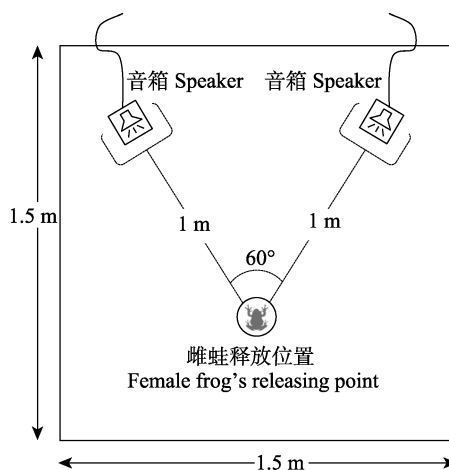


图 3 趋声性实验装置示意图

Fig. 3 The schematic diagram of phonotaxis test arena

评估工作记忆时长的一个经典方法是空间延迟反应任务 (the spatial delayed response

task), 即要求被试在短暂延迟后仍能记得之前放置食物的位置 (Rodriguez et al. 2009)。本实验中工作记忆测量过程包括四个阶段, 适应阶段、刺激阶段、安静处理和选择阶段。若大部分雌蛙在安静处理后的选择阶段, 仍然选择刺激阶段播放复杂鸣声的音箱, 即安静处理没有影响雌性对于复杂鸣声的偏好, 则认为此次选择结果受到雌性对复杂鸣声工作记忆的影响, 安静处理时长处于雌蛙对该复杂鸣声信号的工作记忆时长内。

实验分为两组, 每一组实验进行 5 次不同安静处理 (0 s、5 s、10 s、15 s 和 30 s)。第一组实验的目的是探究雌性对 5A 和 5A2B 的工作记忆。实验开始前, 用直径 12.8 cm 的透明塑料材质罩子将被试限制在释放位置。在适应阶段, 两个音箱轮流播放相同的广告鸣声 5A, 时长 60 s, 使雌蛙适应隔音房内的环境, 降低其应激性; 在刺激阶段, 两个音箱依次交替播放 5A vs. 5A2B 鸣声刺激对, 持续 60 s; 接下来停止播放声音刺激, 每一次实验对雌蛙进行不同的安静处理; 最后在选择阶段, 释放雌蛙, 同时两个音箱轮流播放与适应阶段相同的广告鸣声 5A, 持续一段时间, 让雌蛙进行选择。如果被试在选择阶段到达任意一个音箱的选择区域, 即雌蛙到达距离音箱 10 cm 的范围, 则记为一次选择, 记录其选择结果和选择时长, 选择时长即从释放雌蛙至雌蛙到达任意一个音箱选择区域的时长。根据过去的实验经验, 若雌蛙 10 min 内未做出选择, 或 5 min 内未离开释放位置, 或在选择阶段有沿边线爬行、向上爬壁等行为, 则表明被试实验状态不佳, 记为未选择, 根据雌蛙的状态等待一段时间后再次尝试或者放弃此蛙 (Zhu et al. 2016b, 2017a, Deng et al. 2019, Zhu et al. 2021)。第二组实验的目的是探究雌性对 5A 和 5A5B 的工作记忆。实验步骤与第一组实验相同, 刺激阶段播放的鸣声刺激对为 5A vs. 5A5B, 最后记录雌蛙的选择结果和选择时长。由于实验步骤相同, 两组实验同时进行, 每 1 只雌蛙完成多次测试。

## 1.4 数据分析

由于实验中大多数雌蛙需要完成多次测试, 考虑到同一个体重复测量得到的数据之间的相关性, 本实验运用广义估计方程 (generalized estimating equation, GEE) 中二元逻辑斯蒂模型分析不同时长的安静处理和不同复杂性的鸣声刺激对雌性选择结果的影响, 以及用 GEE 线性模型分析每一组实验中不同安静处理对于雌性选择时长的影响。通过模型中的连续邦弗伦尼检验 (sequential Bonferroni adjustments) 确定不同安静处理组之间的差异。利用二项分布检验分析每一组实验中不同安静处理后雌蛙的选择结果。用双尾配对  $t$  检验比较两组实验的选择时长。数据用平均值  $\pm$  标准误表示。由于不同处理组样本量不一致且部分数据相对偏少, 因此认为  $0.05 < P < 0.10$  具有边缘显著差异 (张驰等 2015, Pritschet et al. 2016),  $P < 0.05$  具有显著差异, 所有统计均在 SPSS 25.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 中完成。

## 2 实验结果

本研究共有 62 只雌蛙完成实验, 记录 328 次选择。第一组实验中, 安静处理 0 s 和 5 s 后, 大约 50% 的雌蛙选择原来播放 5A2B 的音箱 (精确二项分布检验, 0 s  $P = 0.864$ ,  $n = 34$ ; 5 s  $P = 1.000$ ,  $n = 21$ , 图 4); 然而安静处理 10 s 后, 选择原来播放 5A2B 音箱的比例上升至 66%, 与选择之前播放 5A 音箱的比例接近边缘显著差异 ( $P = 0.136$ ,  $n = 29$ ); 安静处理 15 s 后, 实验中 63% 的雌蛙选择原来播放 5A2B 的音箱 ( $P = 0.154$ ,  $n = 40$ ); 安静处理 30 s 后, 雌蛙选择原来播放 5A2B 音箱的比例减少为 35%, 与选择播放 5A 音箱的比例具有边缘显著差异 ( $P = 0.081$ ,  $n = 40$ )。归纳统计安静处理 10 s 和 15 s 的选择结果, 发现在安静处理 10 ~ 15 s 后, 64% 的雌蛙选择原来播放 5A2B 音箱, 与选择 5A 音箱的比例具有显著差异 (精确二项分布检验,  $P = 0.029$ ,  $n = 69$ )。广义估

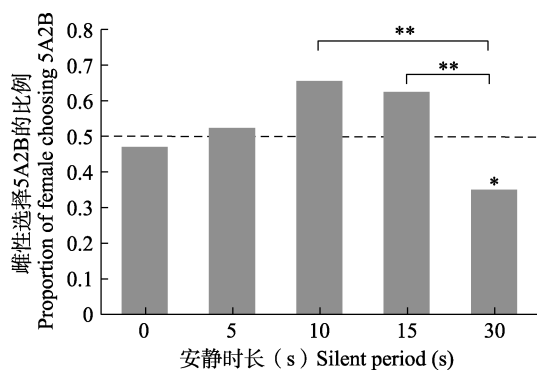


图 4 不同安静时长处理后雌性选择 5A2B 的比例

Fig. 4 Proportion of female choosing 5A2B after different silent periods

图中虚线表示假设雌性选择每个音箱的比例各为 50%。\*表示数据在统计学上具有边缘显著差异 ( $0.05 < P < 0.10$ )，\*\*表示数据在统计学上具有显著差异 ( $P < 0.05$ )。图中柱子上的\*表示相同安静时长处理后，雌蛙选择原来播放 5A2B 音箱的比例与选择 5A 音箱的比例具有边缘显著差异 (精确二项分布检验,  $0.05 < P < 0.10$ )；横线上的\*\*表示两组比较，不同安静时长处理后雌蛙选择原来播放 5A2B 音箱的比例具有显著差异 (广义估计方程,  $P < 0.05$ )。The dashed line shows the null hypothesis of 50% female choice for each speaker. A asterisk indicates statistically marginally significant difference ( $0.05 < P < 0.10$ ), two asterisks indicate statistically significant difference ( $P < 0.05$ ). The asterisk on a bar in the figure indicates that the proportion of female choosing 5A2B compares with choosing 5A after the same quiet treatment is marginally statistically different (exact binomial test,  $0.05 < P < 0.10$ ). Two asterisks on the horizontal line indicate that the proportion of female choosing 5A2B between two quiet treatment groups is statistically different (generalized estimating equation,  $P < 0.05$ ).

计方程 (GEE) 的二元逻辑斯蒂模型组内成对比较结果表明，安静处理 10 s 或 15 s 后选择原来播放 5A2B 音箱的比例显著高于安静处理 30 s 后的选择比例 (10 s vs. 30 s:  $P = 0.009$ ,  $n = 59$ ; 15 s vs. 30 s:  $P = 0.014$ ,  $n = 80$ )。GEE 线性模型表明，不同的安静时长处理对于雌性的选择时长有显著性影响 ( $P = 0.002$ ,  $n = 164$ )，安静处理 0 s 的选择时长为 ( $140.35 \pm 7.51$ ) s, 5 s 的选择时长为 ( $156.94 \pm 13.09$ ) s, 10 s 的选择时长为 ( $130.24 \pm 22.86$ ) s, 15 s 的选择时长为 ( $116.38 \pm 9.16$ ) s, 30 s 的选择时长为

( $118.78 \pm 11.44$ ) s (图 5)。组内成对比较发现，这种显著性影响主要表现为 0 s 和 15 s、5 s 和 15 s、5 s 和 30 s 之间的选择时长差异 (0 s vs. 15 s:  $P = 0.022$ ,  $n = 74$ ; 5 s vs. 15 s:  $P = 0.016$ ,  $n = 61$ ; 5 s vs. 30 s:  $P = 0.022$ ,  $n = 61$ )。

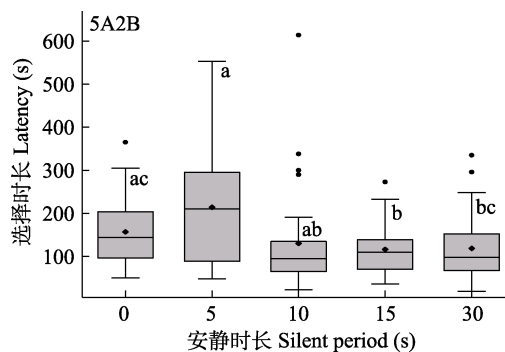


图 5 不同安静时长处理后雌性的选择时长

Fig. 5 Latency of female after different silent periods

图中标注的不同字母表示组间差异显著 (广义估计方程,  $P < 0.05$ )。

Different superscript letters in the figure show the significant difference between corresponding groups (generalized estimating equation,  $P < 0.05$ ).

第二组实验中，安静处理 0 s 后，实验中 56% 的雌蛙选择原来播放 5A5B 的音箱 (精确二项分布检验,  $P = 0.608$ ,  $n = 34$ )；安静处理 5 s 后，选择原来播放 5A5B 一侧音箱的比例上升至 71%，与选择先前播放 5A 音箱的差异边缘显著 ( $P = 0.078$ ,  $n = 21$ )；安静处理 10 s 后，雌蛙选择原来播放 5A5B 音箱的比例减少为 59% ( $P = 0.458$ ,  $n = 29$ )；安静处理 15 s 和 30 s 后，雌蛙选择原来播放 5A5B 音箱的比例为 50% 左右 (15 s  $P = 1.000$ ,  $n = 40$ ; 30 s  $P = 0.875$ ,  $n = 40$ )；图 6)。归纳统计安静处理 5 s 和 10 s 的选择结果，雌蛙在安静处理 5 ~ 10 s 后选择原来播放 5A5B 的音箱比例为 64%，与选择 5A 音箱的比例相比具有边缘显著差异 (精确二项分布检验,  $P = 0.065$ ,  $n = 50$ )。且 GEE 二元逻辑斯蒂模型组内成对比较结果表明，安静处理

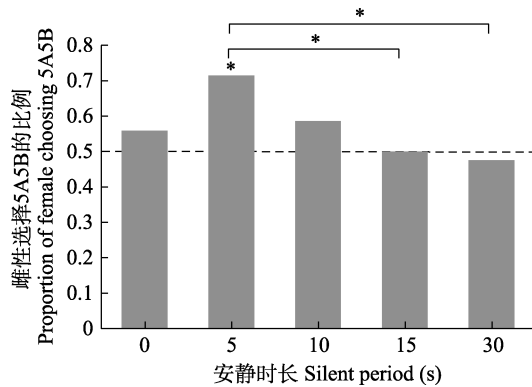


图 6 不同安静时长处理后雌性选择 5A5B 的比例

Fig. 6 Proportion of female choosing 5A5B after different silent periods

图中虚线表示假设雌性选择每个音箱的比例各为 50%。\*表示数据在统计学上具有边缘显著差异 ( $0.05 < P < 0.10$ )。图中柱子上的\*表示相同安静时长处理后, 雌性选择原来播放 5A5B 音箱的比例与选择 5A 音箱的比例具有边缘显著差异 (精确二项分布检验,  $0.05 < P < 0.10$ ); 横线上的\*表示两组比较, 不同安静时长处理后雌性选择原来播放 5A5B 音箱的比例具有边缘显著差异 (广义估计方程,  $0.05 < P < 0.10$ )。

The dashed line shows the null hypothesis of 50% female choice for each speaker. A asterisk indicates statistically marginally significant difference ( $0.05 < P < 0.10$ ). The asterisk on a bar in the figure indicates that the proportion of female choosing 5A5B compares with choosing 5A after the same quiet treatment is marginally significantly different (exact binomial test,  $0.05 < P < 0.10$ ). The asterisk on the horizontal line indicates that the proportion of female choosing 5A5B between two quiet treatment groups is marginally significantly different (generalized estimating equation,  $0.05 < P < 0.10$ ).

5 s 后选择原来播放 5A5B 音箱的比例边缘显著高于安静处理 15 s 后和 30 s 后的选择比例 (5 s vs. 15 s:  $P = 0.09$ ,  $n = 61$ ; 5 s vs. 30 s:  $P = 0.058$ ,  $n = 61$ )。GEE 线性模型表明, 不同安静时长处理对雌性的选择时长没有显著性影响 ( $P = 0.916$ ,  $n = 164$ ), 安静处理 0 s 的选择时长为 ( $119.66 \pm 6.06$ ) s, 5 s 的选择时长为 ( $114.21 \pm 65.72$ ) s, 10 s 的选择时长为 ( $123.62 \pm 19.75$ ) s, 15 s 的选择时长为 ( $124.18 \pm 12.91$ ) s, 30 s 的选择时长为 ( $116.58 \pm 9.89$ ) s (图 7)。组内成对比较结果表明, 不同安静处理之间选择时长没有显著性差异。

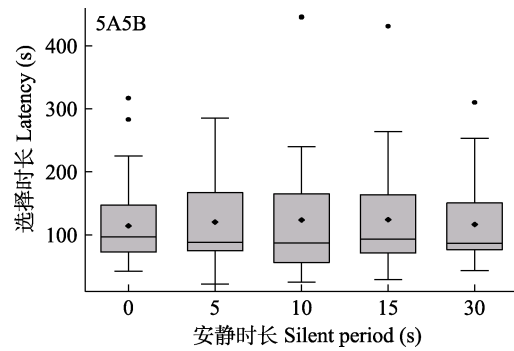


图 7 不同安静时长处理后雌性的选择时长

Fig. 7 Latency of female after different silent periods

为分析雌性对 5A2B 和 5A5B 的工作记忆差异, 利用 GEE 二元逻辑斯蒂模型进行组间比较, 相同安静处理后不同复杂程度鸣声对雌性的选择结果没有显著性影响 (0 s  $P = 0.510$ ,  $n = 68$ ; 5 s  $P = 0.272$ ,  $n = 42$ ; 10 s  $P = 0.561$ ,  $n = 58$ ; 15 s  $P = 0.243$ ,  $n = 80$ ; 30 s  $P = 0.290$ ,  $n = 80$ )。配对  $t$  检验结果表明, 对 5A5B 的选择用时显著少于 5A2B ( $P = 0.020$ ,  $n = 164$ ), 其中, 在安静处理 0 s 和 5 s 后, 组间差异更显著 (0 s  $P = 0.018$ ,  $n = 68$ ; 5 s  $P = 0.005$ ,  $n = 42$ )。

### 3 讨论

本文研究了雌性锯腿原指树蛙对于不同复杂程度鸣声信号的工作记忆。实验结果表明, 雌性对复杂鸣声的工作记忆会影响其随后的行为决策, 且在不同的安静时间处理后这种影响是动态变化的。随着安静处理时长的增加, 雌性选择之前播放复杂鸣声音箱的比例都呈现先上升后下降的趋势。在 5A vs. 5A2B 实验组中, 安静处理 10 ~ 15 s 后, 雌性仍然偏好之前播放 5A2B 的音箱, 且选择比例显著高于安静处理 30 s 后。因为安静处理 30 s 后, 雌性对鸣声信号的偏好发生逆转, 反而倾向于偏好之前播放 5A 的音箱。在 5A vs. 5A5B 实验组中, 雌性在安静处理 5 ~ 10 s 后依然偏好之前播放 5A5B 的音箱, 且选择比例边缘显著高于安静处理 15 s 后和安静处理 30 s 后的选择结果。本实验

证实了鸣声信号刺激经历在一段时间的安静处理后仍会影响雌性锯腿原指树蛙的配偶选择,而这种影响只在某段时间存在,随着安静时间延长,雌性对先前播放的复杂鸣声的偏好消失,甚至发生逆转。这与在泡蟾中的发现一致,安静处理 30~45 s 后,雌性泡蟾仍然偏好之前播放 whine + 3 chucks 的音箱,而随着实验中安静时间继续增加,泡蟾不再偏好之前播放复杂鸣声的音箱 (Akre et al. 2010)。此外,对蟋蟀 (*Teleogryllus oceanicus*) 的研究也证实了雌性会根据先前接收到的声音信息做出适应性决策,甚至改变过去的选择偏好 (Bailey et al. 2009); 果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 在配偶选择中也会根据过去的经历通过学习做出最佳择偶决策 (Dukas 2005)。通过研究雌性对于复杂鸣声信号的工作记忆,表明一些无尾两栖类在复杂的鸣声环境中也可能利用学习或模仿行为进行决策。

短时间安静处理后,雌性仍能够保持对复杂鸣声的偏好,这可能是受到雌性对鸣声信号的工作记忆的影响。两组实验结果表明,相对于 5A,雌性锯腿原指树蛙对 5A2B 的工作记忆在 15 s 左右,对 5A5B 的工作记忆则在 10 s 左右。记忆是雌性根据不同吸引力鸣声选择配偶的一种重要机制。通过在鸣叫间歇阶段记住目标对象发出的更具吸引力的鸣声,可以减少雌性评估配偶的时间,缓解长时间评估配偶为雌性带来的自然选择压力,例如捕食风险。尽管更长的评估时间有助于雌性更准确地了解潜在配偶,完成高质量的交配 (Sullivan 1994),然而,雌性和雄性同时也面临更大的风险。例如食蛙的蝙蝠可以通过泡蟾的鸣声进行定位和捕食,雌性泡蟾长时间评估和雄性泡蟾持续鸣叫行为均可能增加被蝙蝠捕食的风险 (Ryan et al. 1983, Akre et al. 2011b)。前期的实验发现,当两个音箱轮流播放 5A vs. 5A2B 时,雌性锯腿原指树蛙偏好 5A2B; 而当两个音箱轮流播放 5A vs. 5A5B 时,雌蛙却没有表现偏好行为 (Zhu et al. 2017a)。这可能与雌性对组合鸣叫的工作

记忆不同有关。当两个音箱交替播放鸣声刺激时,雌蛙再次听到组合鸣叫 (5A2B 或 5A5B) 大约需要间隔 12 s (包括 2 s 的广告鸣声 5A 和两个 5 s 的鸣声间隔)。本实验表明,雌蛙对 5A2B 的工作记忆时长大约为 15 s,因此,间隔 12 s 后,雌蛙仍然能够记住上一次播放组合鸣叫 5A2B 的音箱。而雌蛙对 5A5B 的工作记忆时长大约为 10 s,因此,间隔 12 s 后,雌蛙无法记住上一次播放组合鸣叫 5A5B 的音箱,进而无法进行比较和选择。以上结果再次证明,雌性的工作记忆会对其行为决策产生重要影响。此外,在设计趋声性实验时,应考虑鸣声刺激之间的间隔对雌性准确评估鸣声信号的影响。

然而,组间比较结果表明,在每一次安静处理后,先前播放的鸣声刺激对 5A vs. 5A2B 和 5A vs. 5A5B 对雌蛙后来的选择结果没有显著性影响,表明雌性锯腿原指树蛙对 5A2B 和 5A5B 的工作记忆没有显著性差异。因此,雌性的工作记忆并不能解释为何雄性锯腿原指树蛙会发出更加复杂的鸣声信号 (5A5B)。在锯腿原指树蛙中,包含 A 音节和 B 音节的组合鸣叫可能是广告鸣叫和争斗鸣叫之间的一种过渡类型,同时具有广告鸣叫和争斗鸣叫的作用。尽管 5A2B 和 5A5B 对雌性的吸引力没有差异,但对雄性的回放实验发现,与 5A2B 相比,5A5B 会刺激雄性产生更多的回应鸣叫,表明 5A5B 可能在竞争激烈的鸣声环境中由于具有更强的竞争力而更具优势 (Zhu et al. 2017b)。无尾两栖类的性选择不仅表现为雌性的配偶选择,还有雄性间为了成功交配进行的激烈争斗,雄性竞争中的优势或许是促进鸣声信号复杂性进化的重要因素 (Zhu et al. 2017b)。

当刺激阶段播放 5A vs. 5A2B 时,不同的安静处理对雌性的选择时长有影响;而在刺激阶段播放 5A vs. 5A5B 时,安静处理并没有影响雌性的选择时长。此外,组间比较结果表明,雌性在 5A vs. 5A5B 实验组中选择用时显著小于 5A vs. 5A2B 实验组。这可能与鸣声刺激对



中不同声音刺激的鸣声结构(如鸣声时长、音节数量)差异有关。选择时长与雌性对鸣声信号的评估时间相关,雌性与鸣叫雄性之间的距离、雄性鸣声结构的复杂性和背景噪音等都会影响雌性的分辨能力(Schwartz et al. 1989, Feng et al. 2000, Wollerman et al. 2002, Gupta et al. 2020),从而影响其评估时间。例如相较于面对鸣叫方式差异大的雄性时,雌性面对鸣叫时长和脉冲输出相似的雄性时所需的评估时间可能更长(Schwartz et al. 2004)。在本实验中,5A、5A2B 和 5A5B 对雌性而言都是具有高吸引力的鸣声信号,5A 和 5A2B 之间鸣声结构差异相对较小,雌性可能需要更长的时间进行评估,而雌性的这种谨慎选择行为在工作记忆影响时间内表现得更明显。

总而言之,本研究证实了复杂的鸣声信号在短时间的安静处理后仍能够影响雌性锯腿原指树蛙的选择结果,表明声音信号可能通过工作记忆影响雌性的行为决策。另一方面,尽管对泡蟾的研究表明,雌性对更复杂鸣声信号的工作记忆更长(Akre et al. 2010),而本研究发现雌性锯腿原指树蛙对于不同复杂程度组合鸣声的工作记忆却没有显著差异,表明工作记忆对复杂鸣声信号进化的影响可能具有物种特异性。此外,在锯腿原指树蛙多模求偶信号的研究中发现,相比于单模的声音信号,雌性对雄性的视听多模信号的工作记忆更长(Zhu et al. 2021),因此对于无尾两栖类中工作记忆与雌性行为决策的研究仍具有重要意义。

## 参 考 文 献

- Akre K L, Farris H E, Lea A M, et al. 2011b. Signal perception in frogs and bats and the evolution of mating signals. *Science*, 333(6043): 751–752.
- Akre K L, Ryan M J. 2010. Complexity increases working memory for mating signals. *Current Biology*, 20(6): 502–505.
- Akre K L, Ryan M J. 2011a. Female túngara frogs elicit more complex mating signals from males. *Behavioral Ecology*, 22(4): 846–853.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Baddeley A. 2010. Working memory. *Current Biology*, 20(4): 136–140.
- Bailey N W, Zuk M. 2009. Field crickets change mating preferences using remembered social information. *Biology Letters*, 5(4): 449–451.
- Bernal X E, Akre K L, Baugh A T, et al. 2009. Female and male behavioral response to advertisement calls of graded complexity in túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(9): 1269–1279.
- Deng K, Zhu B C, Zhou Y, et al. 2019. Mate choice decisions of female serrate-legged small treefrogs are affected by ambient light under natural, but not enhanced artificial nocturnal light conditions. *Behavioural Processes*, 169: 103997.
- Dukas R. 2005. Learning affects mate choice in female fruit flies. *Behavioral Ecology*, 16(4): 800–804.
- Feng A S, Ratnam R. 2000. Neural basis of hearing in real world situations. *Annual Review of Psychology*, 51(1): 699–725.
- Gerhardt H C, Huber F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*. Chicago: University of Chicago Press.
- Greer B J, Wells K D. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical American frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica*, 36(4): 318–326.
- Gupta S, Bee M. 2020. Treefrogs exploit temporal coherence to form perceptual objects of communication signals. *Biology Letters*, 16(9): 20200573.
- Hebets E A, Papaj D R. 2004. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(3): 197–214.
- Judge K A, Brooks R J. 2001. Chorus participation by male bullfrogs, *Rana catesbiana*: a test of the energetic constraint hypothesis. *Animal Behaviour*, 62(5): 849–861.
- Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 36(1): 1–12.
- Narins P M, Capranica R R. 1978. Communicative significance of the two-note call of treefrog *Eleutherodactylus coqui*. *Journal of Comparative Physiology A*, 127(1): 1–9.
- Page R A, Ryan M J. 2008. The effect of signal complexity on

- localization performance in bats that localize frog calls. *Animal Behaviour*, 76(3): 761–769.
- Pritschet L, Powell D, Horne Z. 2016. Marginally significant effects as evidence for hypotheses. *Psychological Science*, 27(7): 1036–1042.
- Rand A S, Ryan M J. 1981. The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a neotropical frog. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie*, 57(3/4): 209–214.
- Rodriguez J S, Paule M G. 2009. *Methods of Behavior Analysis in Neuroscience*. 2nd ed. Florida: CRC Press, 247–265.
- Ryan M J. 1985. *The Tungara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ryan M J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, 281(5385): 1999–2003.
- Ryan M J, Rand A S. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the Tungara frog, *Physalaemus pustulosus* (Sexual Selection for Sensory Exploitation). *Evolution*, 44(2): 305–314.
- Ryan M J, Tuttle M D. 1983. The ability of the frog-eating bat to distinguish among palatable and potentially poisonous prey using acoustic cues. *Animal Behaviour*, 31(3): 827–833.
- Schwartz J J, Gerhardt H C. 1989. Spatially mediated release from auditory masking in an anuran amphibian. *Journal of Comparative Physiology A*, 166(1): 37–41.
- Schwartz J J, Huth K, Hutchin T. 2004 How long do females really listen? Assessment time for female mate choice in the grey treefrog, *Hyla versicolor*. *Animal Behaviour*, 68(3): 533–540.
- Searcy W A, Nowicki S. 2005. *The Evolution of Animal Communication: Reliability and Deception in Signaling Systems*. Princeton: Princeton University Press.
- Sullivan M. 1994. Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. *Animal Behaviour*, 47(1): 141–151.
- Wells K D, Schwartz J J. 1984. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: advertisement calls. *Animal Behaviour*, 32(2): 405–420.
- Wollerman L, Wiley R H. 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. *Animal Behaviour*, 63(1): 15–22.
- Zhu B C, Wang J C, Brauth S E, et al. 2016a. The spectral structure of vocalizations match hearing sensitivity but imprecisely in *Kurixalus odontotarsus*. *Bioacoustics*, 26(2): 1–14.
- Zhu B C, Wang J C, Sun Z X, et al. 2017b. Competitive pressures affect sexual signal complexity in *Kurixalus odontotarsus*: insights into the evolution of compound calls. *Biology Open*, 6(12): 1913–1918.
- Zhu B C, Wang J C, Zhao L H, et al. 2016b. Bigger is not always better: females prefer males of mean body size in *Philautus odontotarsus*. *PLoS One*, 11(2): e0149879.
- Zhu B C, Wang J C, Zhao L H, et al. 2017a. Male-male competition and female choice are differentially affected by male call acoustics in the serrate-legged small treefrog, *Kurixalus odontotarsus*. *Peer J*, 5(6034): e3980.
- Zhu B C, Zhou Y, Yang Y, et al. 2021. Multisensory modalities increase working memory for mating signals in a treefrog. *Journal of Animal Ecology*, doi: 10.1111/1365-2656.13465.
- 费梁, 叶昌媛, 江建平. 2012. 中国两栖动物及其分布彩色图鉴. 成都: 四川科学技术出版社, 500–501.
- 张驰, 许英美, 陈斯琪, 等. 2015. 非独生大学新生心理健康状况. *中国健康心理学杂志*, 23(7): 1102–1107.