

雄性凹耳蛙的争斗鸣声及其打斗行为

章平 金莹 张方*

安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000

摘要: 2017年4月17日,在黄山浮溪完整地记录了2只雄性凹耳蛙 (*Odorrana tormotus*) 之间争夺领地的打斗过程、争斗鸣声以及其中一只蛙打斗后的鸣声,并用摄像机记录了此行为的过程。争斗大约持续了8 min,并产生了一个胜利者和一个失败者。实验共录了胜利蛙的争斗鸣声17声,打斗后鸣声7声,失败蛙的争斗鸣声6声,其中两只蛙同时鸣叫了1声。随后通过Praat语音软件获取鸣声的时域参数和频谱参数,并利用 T 检验来判断两只蛙争斗鸣声参数是否具有显著差异,以及胜利蛙打斗时与打斗后的鸣声参数是否具有显著差异。对两只蛙争斗鸣声的时域和频谱参数分析发现,胜利蛙以多音节鸣叫为主,其平均基频($8\,150 \pm 1\,305$) Hz、最大基频($9\,741 \pm 1\,283$) Hz、最小基频($5\,809 \pm 1\,139$) Hz以及最大最小基频差($3\,932 \pm 1\,122$) Hz都高于失败蛙,尤其是平均基频和最大基频($P < 0.05$),而最小基频以及最大最小基频差二者差异并不显著($P > 0.05$),但是胜利蛙的主频却要略低于失败蛙($P > 0.05$);失败蛙的鸣声中非线性片段时长占总时长的百分比更大,甚至超过50%。将胜利蛙的争斗鸣声与打斗后鸣声进行比较,发现总时长、非线性片段时长和平均基频在争斗后都有明显减小($P < 0.05$),最大基频、最小基频有略微减小($P > 0.05$),而音节间隔时间占总时间的百分比和大小基频差都有所增大($P > 0.05$),这可能是为了在争斗过程中更快地击退对手。因此,推测胜利蛙获取胜利的原因可能是因为其具有较高的鸣叫率以及较低的主频。本文描述了雄性凹耳蛙争斗过程中的鸣声特征,可对凹耳蛙雄性之间的竞争过程有更进一步的了解。

关键词: 雄性凹耳蛙; 争斗鸣声; 打斗行为

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2018) 06-841-08

Combat Calls and Fighting Behavior of the Male *Odorrana tormotus*

ZHANG Ping JIN Ying ZHANG Fang*

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

Abstract: We recorded the calls of two male *Odorrana tormotus* and video-taped their interactions during a territorial combat at Fuxi, Mount Huangshan on 17 April, 2017. The combat lasted about eight minutes, and produced a winner and a loser. The winner emitted 16 calls during the combat and 7 calls after the combat. The loser uttered 5 calls during the combat. At one instant during the territorial encounter, both frogs emitted a call simultaneously. For this study, we used the software Praat to obtain various temporal and spectral

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;

第一作者介绍 章平,女,硕士研究生;研究方向:动物生态学;E-mail: zp511849146@163.com。

收稿日期: 2018-05-03, 修回日期: 2018-06-25 DOI: 10.13859/j.cjz.201806002

parameters, and sheng employed *T* test to determine whether there was a significant difference in parameter of each call during the combat between two frogs. The winner produced multi-note calls mostly and his calls was with an average fundamental frequency of $8\ 150 \pm 1\ 305$ Hz; the maximum and minimum fundamental frequency was $9\ 741 \pm 1\ 283$ Hz and $5\ 809 \pm 1\ 139$ Hz. The difference between the maximum fundamental frequency and the minimum fundamental frequency was $3\ 932 \pm 1\ 122$ Hz. All the values above was higher than those of the loser's made, especially on average fundamental frequency and the maximum fundamental frequency ($P < 0.05$). However, the differences in minimum fundamental frequency and maximum fundamental frequency and the in the minimum fundamental frequency were not significant ($P > 0.05$). But the dominant frequency produced by the winner was significantly lower than loser's ($P > 0.05$). The total call durations of winner and loser were 0.57 ± 0.09 s and 0.51 ± 0.11 s, respectively. The time duration of calls of this species was longer than the duration of advertisement calls of non-combat *O. tormota*. Comparing to the winner the loser's calls contained more abundant nonlinear phenomena (NLP); the duration of NLP segments was $> 50\%$ longer for the loser than for the winner. The total duration and NLP duration of combat and post-combat calls for the winner were shorter ($P < 0.05$) than the loser, the average fundamental frequency was significant decrease ($P < 0.05$), the maximum fundamental frequency and the minimum fundamental frequency were all lower after winning the combat ($P > 0.05$), but the break duration was longer. The difference between the maximum fundamental frequency and the minimum fundamental frequency was greater ($P > 0.05$). It appeared that winner increased the call rate as well as the dominant frequency in order to fight off the opponent. This article described the calling characteristics of male *O. tormotus* during a territorial combat. It increases our knowledge of signal plasticity in this species.

Key words: Male *Odorrana tormotus*; Combat call; Fighting behavior

声通讯是无尾类交流最常用的方式之一 (Gerhardt et al. 2002)。声信号反映了个体的大小、性别、健康状况、战斗力等身份信息 (Ryan 2001), 发声者通过这些信息来进行种间识别以及吸引异性、占据领地、击退敌人等 (Wells 1977, 呼广雷 2015), 所以有效的声通讯对于无尾类动物的繁殖和生存有着至关重要的作用 (Ryan 1988)。目前研究最多的就是广告鸣叫, 不同个体发出的声音都有一定的差异, 美国牛蛙 (*Rana catesbeiana*)、敏林蛙 (*R. dalmatina*) 和青铜蛙 (*R. clamitans*) 能够利用声音和位置线索去辨别是可接受的邻居还是要攻击的“敌人” (Bee 2004), 这种陌生-邻居识别现象在凹耳蛙 (*Odorrana tormotus*) 中也存在 (Feng et al. 2009a)。此外, 在不同的背景环境下, 两栖类个体发出的声音具有不同的作用, 可以将其分为广告鸣声、示警鸣声、争斗鸣声等 (王玉胜等 2010)。对于一些领地性极强的无尾类来

说, 如黄金箭毒蛙 (*Anomaloglossus beebei*), 在繁殖抱对期会发出响亮的广告鸣声来吸引雌性进入其领地 (Pettitt et al. 2012)。对于领域性较强的动物, 争夺领地就是争夺领地内的资源, 对于提高繁殖成功率有重要意义 (Stamps 1998); 一些物种为了捍卫自己的领地通常会与同种发生争斗(鸣声争斗和行为争斗)(Hutter et al. 2013)。

在许多蛙类中, 雄性的领地防御就是通过雄性间直接互动或争斗鸣叫行为进行的 (Vilaça et al. 2011)。在野外自然环境下, 很难观察和记录到完整的打斗过程, 所以有关蛙类雄雄竞争的完整过程少有报道, Pettitt 等 (2012) 对黄金箭毒蛙争斗鸣声的研究, 仅录制了 8 个争斗鸣声并对其进行了分析, 发现相比于其他类型的鸣声, 争斗鸣声具有更多的脉冲, 而且声音之间的间隔时间更长。Hutter 等 (2013) 对红斑玻璃蛙 (*Nymphargus grandisonae*) 的领域

权、鸣声及相互争斗进行了详细分析。Rios-Soto 等 (2017) 分析了两只玻璃蛙 (*Centrolene prosoblepon*) 打斗过程中其中一只的一声求救音。雄性凹耳蛙是一种领域性比较强的蛙 (Feng et al. 2009a), 其声音中包含很多复杂的叫声曲目, 并且存在较强的频率调节以及非线性组分, 包括半谐波、混音、岔音及频率跳跃 (陈潘 2013)。它们能够区分“邻居”和“陌生者”的声音, 从而进行一些行为反应 (Feng et al. 2009a)。野外实验发现, 雄性凹耳蛙所发出的单音节长音, 通常与性广告和领域保卫有关 (沈钧贤 2008)。有关凹耳蛙雄雄竞争中的声音特征及其行为研究, 由于野外很难记录到完整的过程, 因此一直未见报道。本文对野外记录到的两只雄性凹耳蛙在领地争夺时的争斗鸣声及其行为进行报道, 研究结果对凹耳蛙雄雄竞争的过程有个初步的认识。

1 研究方法

1.1 研究地点

本研究地点位于安徽省黄山市汤口浮溪地区 (30°05'N, 118°08'E), 海拔 550 ~ 650 m, 年平均降水量 2 390 mm (Feng et al. 2002)。凹耳蛙主要在溪流边或水流周围的灌木丛中鸣叫, 发现打斗的两只蛙位于茶树上。

1.2 声音的录制

2017 年 4 月 17 日, 19 时到 21 时是蛙鸣叫最为集中的时段, 偶然发现两只正在低矮茶树上争斗的雄蛙。利用便携式专业录音机 (Sound Devices 702 型, 美国威斯康星州, 频率范围 10 Hz ~ 96 kHz) 并连接话筒 (AKG C417) 录音, 将话筒固定在一根长度可变的伸缩杆上, 录音时话筒与凹耳蛙之间的距离大约 20 cm。在录音的同时用温湿度计 (LW-5, 上海) 测量当时的温度和湿度, 用声级计 (TES-1357, 台湾泰仕) 测量鸣叫点的噪声并记录。录音时使用数码摄像机 (Canon HF-M40, 日本) 拍摄两只雄蛙争斗过程中的行为。

1.3 鸣声分析

利用声音分析软件 PRAAT (Boersma et al. 2011) 分析所录制两只蛙鸣声的频谱和时阈参数, 测量鸣声中谐波片段 (harmonic) 的平均基频 (average fundamental frequency) 和时间, 半谐波 (subharmonic)、混音 (deterministic chaos)、岔音 (biphonation) 片段的时长以及总时长 (duration), 利用 Batsound 3.31 软件分析两只蛙打斗时鸣声的主频 (dominant frequency)。根据之前的研究, 将小于 200 ms 的无蛙声片段认为是一个声音的音节间隔, 如果超过 200 ms 就视为两个声音, 如果没有超过 200 ms 的话就称为两个音节, 同一个声音可能会出现多个音节, 则被称为多音节 (Feng et al. 2009b)。此外, 若是声音的持续时间超过 200 ms, 则称为长音 (陈潘等 2013)。由于雄性凹耳蛙的长音含有明显的非线性片段, 即由非周期性的声带振动所产生的声音中包含的片段, 如半谐波、岔音、混音和频率跳跃 (Tokuda et al. 2002), 变化大, 因此我们主要研究的是两只蛙的长音。随后, 利用 SPSS 对两只蛙在打斗时、胜者打斗时和打斗后的各项鸣声参数进行 *T* 检验, 判断是否具有显著差异。

2 结果

发现上述打斗行为地点当时气温为 15 °C, 相对湿度为 90%, 测得噪音值为 62.5 dB。观察发现, 两只雄蛙在茶树上争斗了将近 7 min 30 s, 期间, 两只蛙利用声音进行争斗, 一只获得胜利, 另一只失败逃走。失败蛙共发出 6 声鸣叫声, 胜利蛙共发出 17 声鸣叫声, 其中, 两只蛙同时鸣叫一声 (共 2 声), 由于同时鸣叫的鸣声频谱图中谐波交错在一起, 故不计入分析。对获得的 21 声单独的鸣声进行了定量分析。这些声音中包含很多非线性现象 (图 1), 如半谐波、混音、频率跳跃 (frequency jump) 和岔音, 两只蛙的争斗鸣声在时阈参数和频谱参数上存在着一定的差异 (图 1)。其中胜者的争斗鸣声 (图 1c, d) 与其求偶期的广告音即打斗后的鸣声也有明显不同 (图 2)。

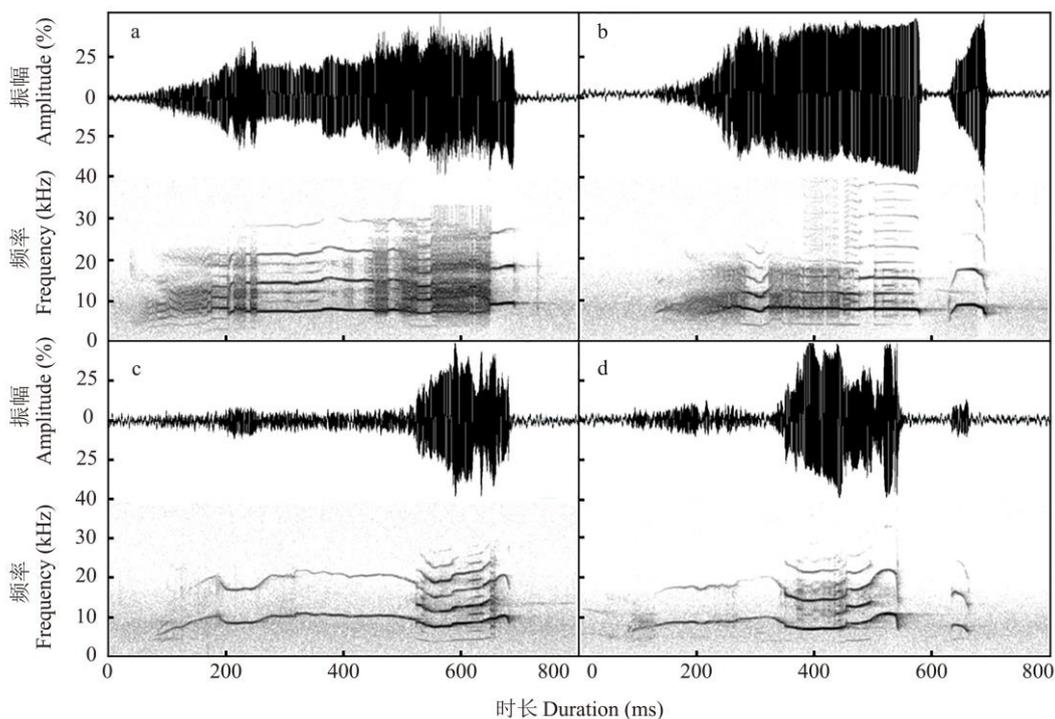


图 1 两只蛙打斗时的单音节、双音节鸣声示波图和频谱图

Fig. 1 The oscillograms and spectrums of single-note call and double-note call of two frogs in combat

a. 败者单音节; b. 胜者双音节; c. 胜者单音节; d. 胜者双音节。

a. Single-note call of loser; b. Double-note call of loser; c. Single-note call of winner; d. Double-note call of winner.

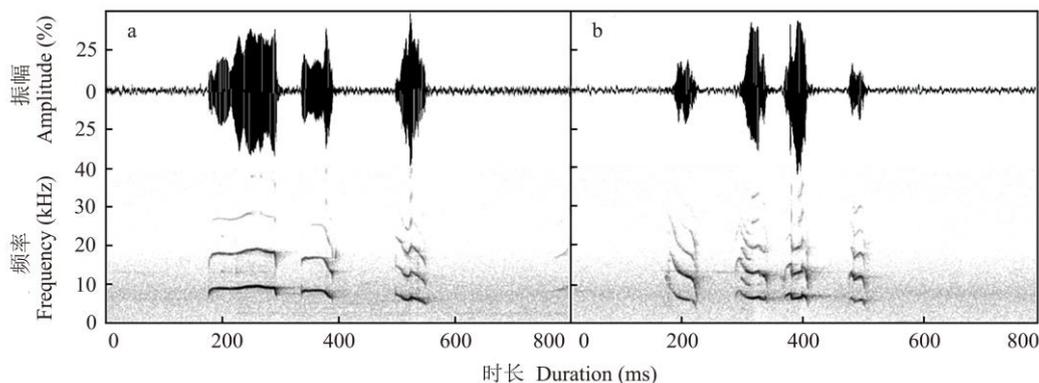


图 2 胜者广告音的示波图和频谱图

Fig. 2 The oscillograms and spectrums of advertisement calls of winner

a. 三音节; b. 四音节。 a. Three-note call; b. Four-note call.

2.1 两只蛙打斗时的行为

在录制位于茶树上一只蛙（败者）的声音时，另一只蛙（胜者）突然从茶树的侧面枝干爬上来，两只蛙首先利用鸣声进行争斗。前 3 min

内两只蛙鸣声次数不相上下，两只蛙各鸣叫 4 声，当两只蛙几乎同时鸣叫 1 声后，胜者就占据优势，其连续鸣叫 5 声后败者才鸣叫 1 声，此后失败蛙一直没有再鸣叫。从两只蛙争斗过

程中的鸣声音节数, 可以看出胜者以多音节鸣叫为主(表 1), 因此其音节间隔时间要远高于败者的。两只蛙开始腹部对腹部不停地鸣叫, 接近 6 min 时(以音频为主), 胜者有明显的后肢脚趾震动的行为, 并且扑到败者的背部, 而败者毫无反抗动作, 被压在下面, 此时胜者后肢脚趾震动明显, 后期一直都是呈现胜者压住败者的状态(图 3), 胜者伴随着鸣叫, 最后发出一声五音节鸣声和一声双音节鸣声, 败者摆脱胜者的压制跳走。

2.2 两只蛙的争斗鸣声比较

表 1 是两只蛙争斗鸣声的各项参数: 鸣声数、音节数、总时长、各非线性片段的相对时长以及频谱特征的定量描述。两只蛙的鸣声总



图 3 两只蛙打斗

Fig. 3 Aggressive interaction of the two frogs

上面: 胜者; 下面: 败者。Above: winner; Below: loser.

表 1 两只蛙争斗鸣声各项参数的定量分析及其比较(平均值 ± 标准差)

Table 1 Quantitative analysis and comparison of the parameters of combat calls from the two frogs (Mean ± SD)

	败者 Loser	胜者 Winner	<i>P</i>
鸣声数 Number	6	17	
单音节 One-note call	3	2	
音节数 Number of syllables	2	7	
双音节 Two-note call	2	7	
三音节 Three-note call	1	3	
四音节 Four-note call	0	4	
五音节 Five-note call	0	1	
总时长 Total duration (s)	0.57 ± 0.10	0.51 ± 0.11	> 0.05
谐波时长 Harmonic duration	42.4 ± 19.1	57.2 ± 18.6	> 0.05
非线性片段时长 Nonlinear segment duration	54.9 ± 16.5	23.5 ± 15.6	< 0.05
相对时长 (%) Relative duration			
半谐波时长 Subharmonic duration	25.0 ± 13.8	17.7 ± 9.6	> 0.05
混音时长 Chaotic duration	29.9 ± 18.8	5.4 ± 9.6	< 0.05
岔音时长 Biphonic duration	0.0 ± 0.0	0.4 ± 1.2	< 0.05
音节间隔时长 Break duration	2.7 ± 4.0	19.3 ± 16.0	< 0.05
平均基频 Average fundamental frequency	6 792 ± 1 029	8 150 ± 1 305	< 0.05
频谱特征 (Hz) Spectral characteristics			
主频 Domain frequency	8 531 ± 1 768	7 553 ± 1 027	> 0.05
最大基频 Maximum fundamental frequency	8 317 ± 1 413	9 741 ± 1 283	< 0.05
最小基频 Minimum fundamental frequency	5 201 ± 1 176	5 809 ± 1 139	> 0.05
基频差 Maximum fundamental frequency - Minimum fundamental frequency	3 116 ± 1 798	3 932 ± 1 122	> 0.05

相对时长表示谐波片段、各非线性片段以及音节间隔占总时长的百分比。

Relative durations represent the percentage of the harmonic segments, the various NLP segments, and the signal break in the calls, relative durations = 100 (duration of each segment/total duration).

时长及谐波片段占总时长的比例略有不同，胜者的鸣声总时长略低于败者的，而谐波片段的相对时长却要略高，但是这两个鸣声参数在两只蛙间的差异并不显著 ($P > 0.05$)，而非线性片段的时长占总时长的比例有显著差异 ($P < 0.05$ ，表 1)，并且败者的要明显高于胜者的，尤其是混音片段和半谐波片段的相对时长 ($P < 0.05$)，如败者的混音片段时长占总时长的 $29.9\% \pm 18.8\%$ ，而胜者只占 $5.4\% \pm 9.6\%$ 。

对比两只蛙鸣声频谱参数的定量数值 (表 1)，胜者的平均基频和最大基频都要显著高于败者的 ($P < 0.05$)，其他各项频谱参数包括最小基频、最大与最小基频差，都是胜者的高于败者的，但是并不显著 ($P > 0.05$)，而胜者的主频却要小于败者的 ($P > 0.05$)。

2.3 胜利蛙打斗时鸣声与打斗后鸣声差异

在将近 7 min 30 s 的打斗后，败者被胜者

击退后跳走，随后录制了胜者在无竞争对手时的鸣声 (广告音)，共 7 声，对其鸣声的时间和频率进行了定量分析 (表 2)，打斗后的鸣声总时长明显缩短 ($P < 0.05$)，非线性片段 (半谐波、混音) 所占的比例显著降低 ($P < 0.05$)，鸣声中有 4 个三音节鸣声和 3 个四音节鸣声，音节间隔时间所占的比例也显著增大 ($P < 0.05$)。

打斗后，胜者在自己的领地鸣叫时，与打斗时的鸣声比较，平均基频显著减小 ($P < 0.05$)，最大基频和最小基频都有所减小但不显著 ($P > 0.05$)，而主频、最大与最小基频差都有所增加 ($P > 0.05$)。

3 讨论

雄性凹耳蛙的声信号是高度变化的 (Feng et al. 2009b)，个体内与个体间均存在差异，个

表 2 胜者打斗时和打斗后鸣声的各项参数的定量分析及其比较 (平均值 \pm 标准差)

Table 2 Quantitative analysis and comparison of the parameters of calls during and after combat from winner (Mean \pm SD)

	打斗中 During combat	打斗后 After combat	<i>P</i>
鸣声数 Number	16	7	
总时长 Total duration (s)	0.51 \pm 0.11	0.37 \pm 0.07	< 0.05
谐波时长 Harmonic duration	57.2 \pm 18.6	51.8 \pm 10.3	> 0.05
非线性片段时长 Nonlinear segment duration	23.5 \pm 15.6	6.8 \pm 1.10	< 0.05
相对时长 (%) Relative duration			
半谐波时长 Subharmonic duration	17.7 \pm 9.6	5.5 \pm 11.2	< 0.05
混音时长 Chaotic duration	5.4 \pm 9.6	0.0 \pm 0.0	< 0.05
岔音时长 Biphonic duration	0.4 \pm 1.2	1.3 \pm 3.4	< 0.05
音节间隔时长 Break duration	19.3 \pm 16.0	42.0 \pm 5.5	< 0.05
平均基频 Average fundamental frequency	8 150 \pm 1 305	7 040 \pm 667	< 0.05
频谱特征 (Hz) Spectral characteristics			
主频 Domain frequency	7 553 \pm 1 027	7 705 \pm 1 558	> 0.05
最大基频 Maximum fundamental frequency	9 741 \pm 1 283	9 395 \pm 783	> 0.05
最小基频 Minimum fundamental frequency	5 809 \pm 1 139	4 859 \pm 911	> 0.05
最大最小基频差 Maximum fundamental frequency - Minimum fundamental frequency	3 932 \pm 1 122	4 536 \pm 1 230	> 0.05

相对时长表示谐波片段、各非线性片段以及音节间隔所占总时长的百分比。

Relative durations represent the percentage of the harmonic segments, the various NLP segments, and the signal break in the calls, relative durations = 100 (duration of each segment/total duration).

体本身处于不同的环境下声信号也是不同的。Dautel 等 (2011) 对偶然发现的打斗中的玻璃蛙 (*Centrolene lynchi*) 进行研究时发现, 争斗鸣声与一般的广告音存在很大的差别, 玻璃蛙打斗时发出包含两个脉冲的短单音节鸣声, 其主频要比一般广告音的低, 并且没有频率调节。本研究两只凹耳蛙鸣声在时间和频率参数上也存在差异, 虽然两只蛙的争斗鸣声在总时长方面并没有明显差异 ($P = 0.305$), 但是败者的鸣声中, 非线性片段总时间所占比例高于胜者的, 而胜者在打斗时鸣叫率更高, 这种耗能的鸣声方式表明它有充足的能量储备, 个体更强壮, 并且拥有高质量的资源 (Sullivan 1992)。因此推测在领地争夺中, 蛙的鸣叫率是一个重要的因素。已有研究表明, 鸣叫率越高, 意味着需要消耗更多的能量, 同时需要其自身更快速地调整发声状态 (Parris et al. 2009)。从打斗期间的鸣声个数来看 (表 1), 胜者明显要优于败者。另一个重要因素可能是声音主频的高低, 在许多物种中, 声音主频与动物个体大小呈负相关, 也就是说, 同种中, 较大体型的动物其主频相对低一些 (Wagner 1989)。因为这个关系, 许多雄性在争斗时会根据主频的高低来评估对手的大小, 从而选择攻击还是撤退 (Arak 1983)。本研究中胜者鸣声的平均基频为 ($8\ 150 \pm 1\ 305$) Hz, 败者为 ($6\ 792 \pm 920$) Hz, 即胜者具有更高的基频, 但是胜者的主频 [$(7\ 644 \pm 1\ 062)$ Hz] 却低于败者的主频 [$(8\ 188 \pm 1\ 791)$ Hz], 同之前的研究相符合。此外, 对于其他各项频率参数而言, 胜者的都要高于败者的, 这种身体直接接触的雄雄竞争是否和雄雄鸣叫竞争有着不同的策略, 有待于进一步研究。本次研究的争斗鸣声与 Feng 等 (2009b) 非打斗期雄性凹耳蛙广告音的鸣声参数对比发现, 两只打斗的雄蛙鸣声的平均总时长都大于 0.5 s, 略长于一般的广告音的鸣声总时长 (0.26 ~ 0.49 s), 非线性片段所占的比例也高于正常情况下广告鸣声中所含的非线性片段的比例 (7.2% ~ 35.8%), 而平均基频和最大基频以及最大最小基频的差

值都在之前对凹耳蛙广告音研究的结果 (平均基频: 5 493 ~ 8 327 Hz; 最大基频: 6 916 ~ 10 425 Hz; 最大最小基频差: 2 478 ~ 5 585 Hz) 范围内, 仅最小基频要高于之前研究的大部分个体的最小基频 ($< 5\ 000$ Hz), 可能是处于争斗过程中为了更好地击退对手。至于两只蛙在有身体接触情况下的竞争, 是否依靠鸣声频率还不清楚, 但是鸣叫率是一个很好的依据, 已有的研究指出, 鸣叫率越高, 越耗能, 说明个体越强壮, 这样在竞争中就容易取胜 (Mitchell 2001)。

本研究完整地录制了胜者打斗中和打斗后的鸣声, 分析发现鸣声在时间和频率参数上有一定差异。即打斗后的鸣声总时长、各非线性片段时长占总时长的百分比都要小于打斗时的鸣声各片段时长 ($P < 0.05$), 也许是在没有竞争对手的情况下, 为了减少能量的消耗。争斗后的音节间隔时长增加, 导致一定时间内鸣叫数即鸣叫率降低, 这同样与节约能量有关。此外, 争斗期鸣声的平均基频、最大基频以及最小基频也都要高于争斗后的鸣声。此次争斗行为的整个过程, 更多的是两只蛙的争斗鸣叫 (没有身体的接触), 这样的鸣声互动为双方评估对方实力提供可能, 主要是减少打斗中能量的消耗及身体损伤的风险 (Hutter et al. 2013)。此前我们在对凹耳蛙的研究中, 并未发现较为完整的打斗过程。此次是第一次对雄性凹耳蛙竞争的完整记录, 虽然仅仅分析了一对完整的打斗过程, 但是这种打斗行为在野外很难遇到, 国外研究者也曾仅仅就少量打斗时的鸣声进行了分析 (Rios-Soto et al. 2017)。本文的分析为以后的研究提供了基础资料, 希望在以后的研究中能够发现更多, 为凹耳蛙的行为研究提供更多的理论依据。

参 考 文 献

- Arak A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. *Nature*, 306(5940): 261–262.
- Bee M A. 2004. Within-individual variation in bullfrog vocalizations:

- Implications for a vocally mediated social recognition system. *Journal of the Acoustical Society of America*, 116(6): 3770.
- Boersma P, Weenink D. 2011. PRAAT: doing phonetics by computer (Version 5.2.22) [Computer program]. Retrieved Feb 1, from <http://www.praat.org>.
- Dautel N, Maldonado A L S, Abuza R, et al. 2011. Advertisement and combat calls of the glass frog *Centrolene lynchi* (Anura: Centrolenidae), with notes on combat and reproductive behaviors. *Phyllomedusa Journal of Herpetology*, 10(1): 31–43.
- Feng A S, Arch V S, Yu Z, et al. 2009a. Neighbor-stranger discrimination in concave-eared torrent frogs, *Odorrana tormota*. *Ethology*, 115(9): 851–856.
- Feng A S, Narins P M, Xu C H. 2002. Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*. *The Science of Nature*, 89(8): 352–356.
- Feng A S, Riede T, Arch V S, et al. 2009b. Diversity of the Vocal Signals of concave-eared torrent frogs (*Odorrana tormota*): evidence for individual signatures. *Ethology*, 115(11): 1015–1028.
- Gerhardt H C, Huber F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. Chicago and London: University of Chicago Press, 545–546.
- Hutter C R, Esobar-Lasso S, Rojas-Morales J A, et al. 2013. The territoriality, vocalizations and aggressive interactions of the red-spotted glassfrog, *Nymphargus grandisonae*, Cochran and Goin, 1970 (Anura: Centrolenidae). *Journal of Natural History*, 47(47/48): 3011–3032.
- Mitchell N J. 2001. Males call more from wetter nests: effects of substrate water potential on reproductive behaviours of terrestrial toadlets. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1462): 87–93.
- Parris K M, Veliklord M, North J M A. 2009. Frogs call at a higher pitch in traffic noise. *Ecology & Society*, 14(1): 124.
- Pettitt B A, Bourne G R, Bee M A. 2012. Quantitative acoustic analysis of the vocal repertoire of the golden rocket frog (*Anomaloglossus beebei*). *Journal of the Acoustical Society of America*, 131(6): 4811–4820.
- Rios-Soto J, Ospina L A M, Basto-Riascos M C, et al. 2017. Description of the distress call in *Espadarana prosoblepon* and the post-amplexus vocal display in *Centrolene savagei* (anura: centrolenidae). *Herpetology Notes*, 10: 27–29.
- Ryan M J. 2001. *Anuran Communication*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 145–155.
- Ryan M J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication // Fritsch B, Ryan M J, Wilczynski W. *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. New York: Wiley.
- Stamps J. 1998. Territorial behavior, overview // Ernst K, Neill J D. *Encyclopedia of Reproduction: Volume 4*. Massachusetts: Academic Press, 750–755.
- Sullivan B K. 1992. Sexual selection and calling behavior in the american toad (*Bufo americanus*). *Copeia*, 1992(1): 1–7.
- Tokuda I, Riede T, Neubauer J, et al. 2002. Nonlinear analysis of irregular animal vocalizations. *Journal of the Acoustical Society of America*, 111(6): 2908–2919.
- Vilaça T R A, Mirco S. 2011. Vocalization and territorial behaviour of *Phyllomedusa nordestina* Caramaschi, 2006 (Anura: Hylidae) from southern Bahia, Brazil. *Journal of Natural History*, 45(29/30): 1823–1834.
- Wells K D. 1977. The courtship of frogs // Taylor D H, Guttman S I. *The Reproductive Biology of Amphibians*. New York and London: Plenum Press, 233–262.
- Wagner W E. 1989. Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 25(6): 429–436.
- 陈潘. 2013. 凹耳蛙、武夷湍蛙、花臭蛙声特征比较. 芜湖: 安徽师范大学硕士学位论文.
- 呼广雷. 2015. 自然噪声和白噪声对凹耳蛙高频听觉反应特征影响的胞外电生理学研究. 厦门: 厦门大学硕士学位论文.
- 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.
- 王玉胜, 丁利, 崔建国, 等. 2010. 雄激素对无尾两栖类鸣叫行为的调控及机制. *四川动物*, 29(5): 647–651.