

非线性鸣声对雄性凹耳蛙应答的影响

王生 刘姝文 汪金梅 包家辉 张方*

安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000

摘要: 为了解非线性鸣声对凹耳蛙 (*Odorrana tormota*) 应答音的影响以及非线性鸣声是否能够增强鸣声的不可预测性, 本研究通过回放非线性鸣声和线性鸣声来刺激陌生雄性凹耳蛙, 并记录应答次数及统计分析应答音相关参数。结果表明, 回放非线性鸣声时会引起陌生蛙 ($n = 22$) 更多次数的应答, 但两种刺激引起的首次应答时间没有显著差异。对应答音相关参数分析表明, 线性鸣声引起的应答音在总时长上比非线性鸣声引起的应答音更长且具有显著差异, 而其他声音参数 (包括平均基频、最大基频、最小基频、主频) 均没有显著差异。推测当陌生雄蛙听到同类鸣叫时, 出于保护领地和资源的本能反应, 陌生蛙都会第一时间作出反应, 因此在两类声音的应答反应时间上并没有区别。而在应答次数上, 非线性鸣声引起了凹耳蛙更多次数的应答, 可能是由于鸣声中的非线性现象使得声音更加复杂, 包含更多信息, 容易提高声音接收者对这类声音的关注度。本研究结果表明, 凹耳蛙鸣声中包含的非线性现象能够增强其声音的不可预测性, 引起陌生蛙产生更多的应答次数。

关键词: 凹耳蛙; 非线性现象; 回放实验

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2020) 01-037-07

The Influences of Nonlinear Phenomena on the Vocal Responses of Male Concave-eared Torrent Frogs (*Odorrana tormota*)

WANG Sheng LIU Shu-Wen WANG Jin-Mei BAO Jia-Hui ZHANG Fang*

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

Abstract: In order to explore the influences of nonlinear phenomena (NLP) on the vocal responses in concave-eared torrent frogs (*Odorrana tormota*), and whether NLP can enhance the unpredictability of calls, strange male concave-eared torrent frogs were stimulated by replaying NLP and linear calls (Fig. 1). The numbers of evoked vocal responses were recorded and the spectral and temporal parameters of response calls were analyzed. The results revealed that NLP calls could cause more response calls in strange frogs ($n = 22$, $P < 0.05$, Table 2), but there was no significant difference in the first response latency ($P > 0.05$, Table 3) of two kinds of evoked response calls. We then employed Praat to divide the calls into different temporal segments and obtain various temporal and spectral parameters. Wilcoxon's signed rank test was used to determine

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 王生, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: 18726877275@163.com。

收稿日期: 2019-08-16, 修回日期: 2019-12-09 DOI: 10.13859/j.cjz.202001005

whether there was significant difference in sound parameters of two kinds of evoked response calls. The results showed that the total duration of response calls stimulated by linear calls was longer than that of NLP-stimulated ones, while other vocal parameters, such as average fundamental frequency, maximum fundamental frequency, minimum fundamental frequency and dominant frequency, showed no significant difference ($P > 0.05$, Table 4). It was possible that strange male frogs would respond to the conspecific calls instantly in order to protect their territory and resources, however, there were no differences in response time to NLP calls and linear calls. In terms of response call numbers, more responses were stimulated by NLP calls which contain more complicated information, and thus increase the attention of the receiver. The current study reveals that the NLP calls will enhance vocal unpredictability and cause more responses of strange male frogs.

Key words: *Odorrana tormota*; Nonlinear phenomena; Playback experiment

声通讯在动物的交流过程中起着重要作用, 主要体现在配偶选择、领地争夺、种间识别等行为中 (Ryan et al. 1985, Favaro et al. 2014)。动物通过声音信号展示年龄、身份等个体信息, 接收者可以解码声信号进行个体识别 (Xu et al. 1996, Bee 2012, Fan et al. 2019)。动物声通讯研究是动物学研究的重要方向, 对了解动物行为、通讯、繁殖、种群进化等具有重要意义 (Bohn et al. 2008)。

通过声音频谱图, 可以将声信号发生过程划分为不发声片段 (no phonation)、谐波片段 (harmonic phonation, Ha) 和非线性片段 (nonlinear phenomena, NLP) (Titze et al. 2008, Feng et al. 2009)。当发声系统中声带振动不同步, 产生高度复杂的声音, 以这种形式发出的鸣叫称为非线性鸣叫 (Wilden et al. 1998, Stoeger et al. 2011, 张亢亢等. 2015)。近年来, 动物鸣声中非线性现象的发现引发了相关学者的极大兴趣 (Marcela et al. 2015)。在非线性现象发现之前, 声音信号的复杂度是通过对频率的调制, 或者谐波之间的顺序组合来描述 (Bradbury et al. 1998), 而动物鸣声中非线性现象的发现成为了描述声音信号复杂度的新度量标准 (Fitch et al. 2002)。非线性现象主要包括 4 种类型, 即频率跳跃 (frequency jump, Fj)、半谐波 (subharmonics, Sh)、岔音 (biphonation, Bp) 和混音 (deterministic chaos, Ch) (Wilden et al. 1998, Riede et al. 2004)。不可预测性假说

认为, 一般类型的鸣声由于经常在同类个体之间传递, 已经变得可以预测并且容易被动物习惯, 而非线性现象增加了声音的个性化和多样化, 动物很难对这类声音做出准确预测 (Fitch et al. 2002, Townsend et al. 2011)。首先, 鸣声中出现的混音和频率跳跃, 其功能是增加声音信号接收者的紧迫感, 接收者需要更长的时间来适应这类非线性鸣声 (Karp et al. 2014)。此外, 非线性现象导致振幅和频率等声参数的改变加大了声音在环境中的传播距离和探测范围 (Bass et al. 2003)。最后, 非线性现象产生的不可预测性可能让声音的接收者更加难以忽视, 通常会导致行为反应 (例如觅食时间和警惕性等) 的改变, 最终阻止接收者习惯某些鸣叫类型 (Fitch et al. 2002, Blumstein et al. 2010)。

凹耳蛙 (*Odorrana tormota*) 鸣叫曲目多样, 存在超声通讯行为 (谐波成分的频率大于 20 kHz), 独特的声通讯机制使其成为两栖类动物研究的新热点 (Feng et al. 2002, Narins et al. 2004, Shen et al. 2008)。Suthers 等 (2006) 指出, 凹耳蛙的 t 型声带结构适合产生复杂的振动, 即其声带振动可以在不同的非线性模式之间突然转变, 从而导致其鸣声中包含大量非线性现象。Feng 等 (2009) 将相距 100 m 以上两区域的凹耳蛙定义为陌生蛙, 随后使用凹耳蛙长音对陌生蛙和邻居蛙进行回放实验, 实验结果显示, 凹耳蛙可以通过回放的鸣声来区分邻居蛙和陌生蛙, 并对陌生蛙的鸣声产生更多次

数的应答。那么回放鸣声中非线性现象和线性现象这两种组分哪种会引起陌生蛙较强烈的反应，根据声音的“不可预测性”假说，不可预测音会引起声音接收者更强烈的反应。我们预测：相比陌生蛙的线性鸣叫，凹耳蛙对非线性鸣叫的反应程度会更高，例如可能会引起更多的应答音，反应更加迅速。同时我们也将检验两类声音所引起的应答音在声参数上是否存在差异。

1 材料与方法

1.1 研究材料

2018年3至6月，在安徽省黄山市汤口镇浮溪猴谷地区（N30°05'01"，E118°08'44"，海拔600 m）开展鸣声回放实验，实验地温度10~20℃、相对湿度70%~100%。于凹耳蛙合唱高潮期（20:00~24:00时），在相隔距离500 m以上的两个区域，分别进行回放声音的录制、回放实验对象的采集（Feng et al. 2009）。

1.2 声音制备

凹耳蛙合唱高潮期（20:00~24:00时），使用便携式专业录音机（Sound Devices 702型，频率范围10 Hz~96 kHz）并连接话筒（AKG C417）记录雄性凹耳蛙的鸣声，采样率为96 kHz，精确度为16 bit。野外环境下，录取10只以上雄性凹耳蛙广告音，每只20声以上。将野外录取的凹耳蛙广告音用Selena（一种特制的声音分析软件）进行片段化，从中挑选出相对背景噪音较低（小于65 dB SPL）、声强相似且时长大于200 ms的非线性鸣声片段（图1 a）及线性鸣声片段（图1 b），随后将两类鸣声片段分别制作成5 min的音频（每分钟包含4个鸣声片段）用于回放实验，这是该物种的近似自然鸣叫率（Feng et al. 2009, Zhang et al. 2015）。

1.3 回放实验

为了探究非线性鸣声对陌生凹耳蛙应答音的影响，我们分别用非线性鸣声和线性鸣声对陌生凹耳蛙进行刺激，记录陌生蛙在两种类型

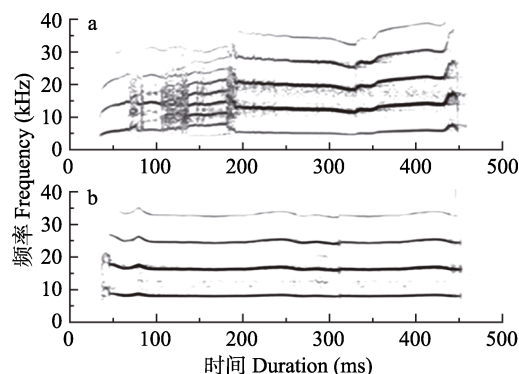


图1 回放实验中两类鸣声的语谱图

Fig. 1 The spectrograms of two types of call for playback experiment

a. 非线性鸣声片段；b. 线性鸣声片段。

a. Calls with nonlinear phenomena; b. Linear calls.

声音刺激下的应答情况。回放实验中，待测22只来自同一区域的雄性凹耳蛙都被单独放入透明塑料盒（长22 cm、宽22 cm、高15 cm）并被带到一个距离自然栖息地小于1 km的安静黑暗的房间（周围用海绵垫隔音的安静场所，避免外界声源干扰）进行实验。塑料盒的顶盖上有通风孔，便于声音传播，将宝丽来扬声器（频率范围22~120 kHz）放在三脚架上，并置于塑料盒上方12 cm处。将一个超声话筒放在独立的三脚架上，并位于扬声器上方10 cm处。

将之前制作的声音文件储存在播放单元上，回放实验期间，每只被测凹耳蛙放置在塑料盒中，并允许5 min的适应，待盒中变得安静后，开始播放声音文件，每只雄蛙进行3次回放测试，分别为无声音刺激（作为对照组）、非线性鸣声刺激和线性鸣声刺激。每种类型播放持续时间为5 min，为了防止凹耳蛙对声音类型产生习惯，每种类型之间有3 min间隔。回放刺激的声音在塑料盒底部被均衡到75 dB SPL，近似于2~4 m下自然鸣叫的声压级（Feng et al. 2009）。

1.4 数据统计与分析

参照Feng等（2009）分析方法，在声音回放过程中，统计了5 min内凹耳蛙发生的应答

次数及首次应答的时间。随后用 SPSS Statistics 24 软件对数据进行了 Friedman 检验，以确定凹耳蛙在 3 种实验条件下产生的声音应答次数是否有差异性。利用声音分析软件 Praat (Boersma et al. 2011) 分析凹耳蛙在受到非线性鸣声和线性鸣声刺激下共 95 声应答音的频谱和时阈参数，并通过 Wilcoxon's signed rank 检验，判断应答音的声音参数有无差异性。

2 结果

对 22 只雄性凹耳蛙进行声音回放实验。在 5 min 的对照组中，被测试凹耳蛙不会发声。在播放非线性鸣声和线性鸣声刺激时，凹耳蛙产生了声音应答，两种声音类型下产生的应答音均包含了大量的低频率调制音及少量单音节短音，这些低频调制音仅包含少量半谐波片段 (图 2)。分析应答音次数，非线性鸣声会引起凹耳蛙产生更多次数的应答，并且三种实验条件下的应答次数存在极显著差异性 ($P < 0.01$, 表 1)。三种条件下雄蛙应答次数两两比较均存

在显著差异 ($P < 0.01$, 表 2)。

雄蛙对非线性鸣声和线性鸣声首次应答时间无差异 (表 3)。在线性鸣声和非线性鸣声条件下首次应答时间的频数分布属于分散分布，但在应答次数上，线性鸣声条件下的频数分布比较集中，主要分布在 8 次以下 (100%)，而在非线性鸣声条件下的分布比较分散 (图 3)。

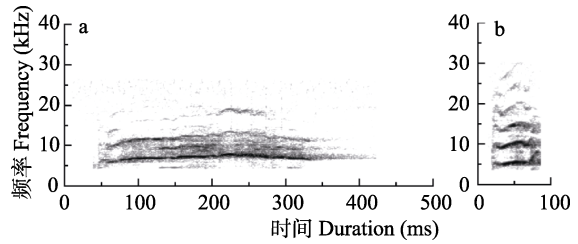


图 2 雄性陌生凹耳蛙应答音中的两类鸣声的语谱图

Fig. 2 The spectrograms of two types of evoked response calls in strange male concave-eared torrent frogs

a. 低频率调制音; b. 单音节短音。

a. Shallow-frequency modulated calls; b. Single-note short calls.

表 1 对照组、非线性鸣声、线性鸣声条件下应答次数的描述性统计和差异性分析

Table 1 Descriptive statistics and difference analysis of the numbers of response calls in the control group, nonlinear calls group and linear calls group

	样本量 Sample size (<i>n</i>)	平均值 Mean	标准差 Standard Error of Mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	秩平均值 Ranks
对照组 Control	22	0.00	0.00	0	0	1.0
非线性鸣声 Nonlinear calls	22	7.82	8.22	30	1	2.7
线性鸣声 Linear calls	22	2.82	1.71	6	1	2.3

Friedman 检验分析显示，三组数据之间存在显著差异性 (Chi-square = 36.07, $df = 2$, $P < 0.01$)。

Friedman test showed that there was a significant difference among the three groups (Chi-square = 17.76, $df = 2$, $P < 0.01$).

表 2 对照组、非线性鸣声、线性鸣声条件下应答次数两两配对分析

Table 2 Pair-wise comparisons of the numbers of response calls in the control group, nonlinear calls group and linear calls group

	对照组 vs 非线性鸣声 Control vs Nonlinear calls	对照组 vs 线性鸣声 Control vs Linear calls	线性鸣声 vs 非线性鸣声 Linear calls vs Nonlinear calls
Z	- 4.12 ^b	- 4.11 ^b	- 2.84 ^b
P	< 0.01	< 0.01	< 0.01

b 基于负值。b values based on negative ranks.

对比凹耳蛙在非线性鸣声和线性鸣声刺激下应答音的总时长与频谱参数（表 4），在线性鸣声刺激下应答音的总时长要高于在非线性鸣

声刺激下应答音的总时长 ($P < 0.01$)，其他声音参数包括最大基频、最小基频、平均基频都是在线性鸣声刺激下较高，而主频在非线性鸣

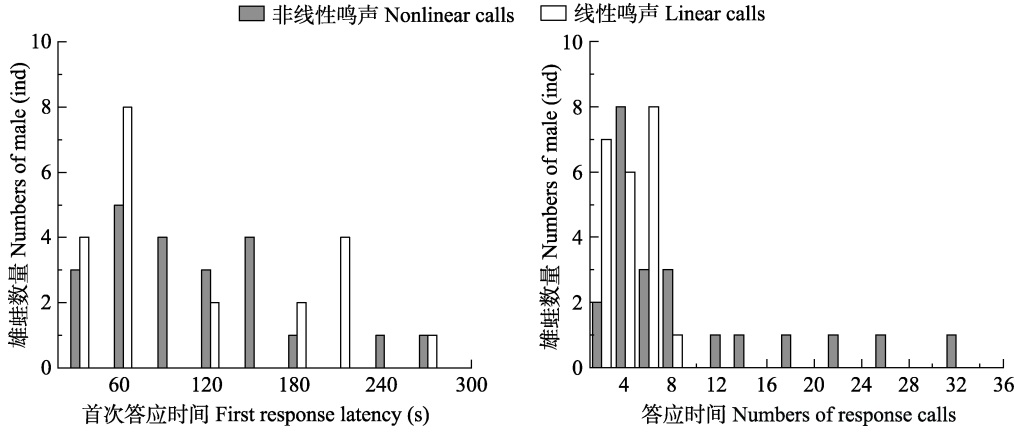


图 3 非线性鸣声、线性鸣声条件下首次应答时间和应答次数分布

Fig. 3 Distribution of first response latency and the numbers of response calls stimulated by nonlinear calls and linear calls

表 3 非线性鸣声、线性鸣声条件下首次应答时间差异性分析

Table 3 Difference analysis of first response latency stimulated by nonlinear calls and linear calls

	样本量 Sample size (<i>n</i>)	平均值 Mean (s)	标准差 Standard error of mean (s)	最大值 Maximum (s)	最小值 Minimum (s)	<i>P</i>
非线性鸣声 Nonlinear calls	22	95.86	61.60	235	23	0.82
线性鸣声 Linear calls	22	101.86	83.13	274	12	

表 4 非线性鸣声、线性鸣声条件下应答音各项参数的定量分析及其比较

Table 4 Quantitative analysis and comparison of the parameters of response calls stimulated by nonlinear calls and linear calls

声音参数 Sound parameters		非线性鸣声 Nonlinear calls (<i>n</i> = 51)	线性鸣声 Linear calls (<i>n</i> = 44)	<i>P</i>
总时长 (ms) Total duration	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	208.83 ± 102.75	268.72 ± 62.87	0.01
	范围 Range	55.50 ~ 373.00	92.00 ~ 363.67	
平均基频 (Hz) Average fundamental frequency	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	4 431.27 ± 611.66	4 474.28 ± 639.64	0.78
	范围 Range	2 983.37 ~ 5 913.39	3 358.92 ~ 5 820.41	
最大基频 (Hz) Maximum fundamental frequency	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	4 813.48 ± 736.92	4 935.13 ± 760.91	0.20
	范围 Range	3 262.93 ~ 6 411.01	3 464.36 ~ 6 384.68	
最小基频 (Hz) Minimum fundamental frequency	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	3 676.89 ± 491.87	3 704.28 ± 457.99	0.78
	范围 Range	2 633.33 ~ 5 106.68	3 183.07 ~ 5 108.92	
主频 (Hz) Domain frequency	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	5 429.04 ± 1 368.93	5 090.47 ± 507.38	0.69
	范围 Range	4 410.00 ~ 10 180.00	3 992.50 ~ 5 710.00	

声刺激下较高,但都没有显著性差异。

3 讨论

争夺地盘、占据更多领地,是动物的自然属性,无论是蛙类还是其他的类别,占据更加优势的交配区域,就意味着拥有更多的食物资源、繁殖资源等(Gerhardt et al. 2003, Penna et al. 2005, Jin et al. 2015)。本实验表明,非线性鸣声和线性鸣声在引起陌生蛙首次应答的时间上并没有显著差异,可能是因为外来蛙对领地的入侵会影响雄蛙自身对资源的占有,在听到陌生蛙的鸣叫后,都会在第一时间产生竞争反应,所以不论是线性鸣声还是非线性鸣声都会引起凹耳蛙的及时反应。但是在应答次数上,非线性鸣声引起了凹耳蛙更强烈的回应($P < 0.05$),我们推测鸣声中的非线性现象使得声音更加复杂,包含更多信息,更难以预测,从而更容易引起声音接收者的注意和反应。同时非线性现象有助于增加个体的特异性,突显自身的特征和个体信息,而突出的鸣叫声也会更高程度地刺激陌生蛙(Feng et al. 2009, Zhang et al. 2017)。所以雄蛙的反应更加强烈,这也说明非线性鸣声和线性鸣声所包含的声音信息是存在显著差异的。

在许多蛙类中,声音信号接收者对能够传递物种身份及个体信息的声音信号的分析能力会直接影响自身繁殖行为和生存(Bee 2012, Fan et al. 2019)。分析凹耳蛙对非线性鸣声的应答音及线性鸣声的应答音发现,线性鸣声情况下应答音的总时长为(268.72 ± 62.87) ms,非线性现象情况下应答音的总时长为(208.83 ± 102.75) ms,两者有显著差异($P < 0.01$),而两种刺激情况下产生的应答音在基频和主频上均没有显著差异。已有研究表明,当一只雄蛙鸣声参数发生改变时,会引起附近雄蛙鸣声的调整,主要表现在鸣叫时长和鸣叫率的变化,这种听觉上的相互作用,是避免声音重叠的最简单的机制(Jaime et al. 2001, Jones et al. 2015)。凹耳蛙生活在水流比较湍急的小溪周

围,背景噪音大,一般通过增加鸣叫时长、提高基频、增大声强来抵挡环境噪音对声通讯的遮蔽(Feng et al. 2006, Zhang et al. 2015)。

Blumstein等(2010)指出,黄腹土拨鼠(*Marmota flaviventris*)在受到含有非线性鸣声刺激后会减少觅食时间,将时间分配在反捕食行为(逃跑、躲藏、警惕)上。因此推测凹耳蛙听到非线性鸣声后,应答音总时长的减少可能也是为了抽出更多的时间用于其他行为,例如逃跑。

本研究用非线性鸣声及线性鸣声对陌生雄性凹耳蛙进行回放实验,结果显示,雄蛙在听到非线性鸣声后,在应答次数上会比听到线性鸣声时多,应答音的总时长会缩短,因此雄性凹耳蛙对具有非线性现象的声音类型反应更加强烈,该结果支持“不可预测性假说”

(Blumstein et al. 2010, Townsend et al. 2011)。目前,并不知道具体哪种非线性声音类型在凹耳蛙识别过程中起到关键性作用,所以还有待进一步探讨。另外,凹耳蛙在自然状态下发出的非线性鸣声是否能够引起不可预测性还需要进一步证实。

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和帮助!

参 考 文 献

- Bass A H, Mckibben J R. 2003. Neural mechanisms and behaviors for acoustic communication in teleost fish. *Progress in Neurobiology*, 69(1): 1–26.
- Bee M A. 2012. Sound source perception in anuran amphibians. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2): 301–310.
- Blumstein D T, Charlotte R. 2010. The sound of arousal: the addition of novel non-linearities increases responsiveness in marmot alarm calls. *Ethology*, 115(11): 1074–1081.
- Boersma P, Weenink D. 2011. PRAAT: doing phonetics by computer (Version 5.2.22). [CP/OL]. [2019-02-01]. <http://www.praat.org>.
- Bohn K M, Schmidt-French B, Ma S T, et al. 2008. Syllable acoustics, temporal patterns, and call composition vary with behavioral context in mexican free-tailed bats. *The Journal of the Acoustical*

- Society of America, 124(3): 1838–1848.
- Bradbury J W, Vehrencamp S L. 1998. Principles of Animal Communication. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 75–112.
- Fan Y, Yue X, Yang J, et al. 2019. Preference of spectral features in auditory processing for advertisement calls in the music frogs. *Frontiers in Zoology*, 16(1): 13.
- Favaro L, Briefer E F, Mcelligott A G. 2014. Artificial neural network approach for revealing individuality, group membership and age information in goat kid contact calls. *Acta Acustica united with Acustica*, 100(4): 782–789.
- Feng A S, Arch V S, Yu Z, et al. 2009. Neighbor-stranger discrimination in concave-eared torrent frogs, *Odorrana tormota*. *Ethology*, 115(9): 851–856.
- 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*. *The Science of Nature*, 89(8): 352–356.
- Fitch W T, Neubauer J, Herzel H. 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63(3): 407–418.
- Gerhardt H C, Huber F. 2003. Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 114(2): 559–559.
- Jaime B, Rafael M. 2001. Call timing in male-male acoustical interactions and female choice in the midwife toad *Alytes obstetricans*. *Copeia*, 2001(1): 169–177.
- Jin L, Yang S, Kimball R T, et al. 2015. Do pups recognize maternal calls in pomona leaf-nosed bats, *Hipposideros pomona*? *Animal Behaviour*, 100: 200–207.
- Jones D L, Jones R L, Ratnam R. 2015. The spatio-temporal analysis of male-male vocal interactions in chorusing frogs. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138(3): 1727–1727.
- Karp D, Manser M B, Wiley E M, et al. 2014. Nonlinearities in meerkat alarm calls prevent receivers from habituating. *Ethology*, 120(2): 189–196.
- Marcela F V, Johnston R E. 2015. Ultrasonic vocalizations in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) reveal modest sex differences and nonlinear signals of sexual motivation. *PLoS One*, 10(2): e0116789.
- Narins P M, Feng A S, Lin W, et al. 2004. Old world frog and bird vocalizations contain prominent ultrasonic harmonics. *Journal of the Acoustical Society of America*, 115(2): 910–913.
- Penna M, Pottstock H, Velasquez N. 2005. Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest. *Animal Behaviour*, 70(3): 639–651.
- Riede T, Owren M J, Arcadi A C. 2004. Nonlinear acoustics in pant hoots of common chimpanzees (*Pan troglodytes*): frequency jumps, subharmonics, biphonation, and deterministic chaos. *American Journal of Primatology*, 64(3): 277–291.
- Ryan M J, Brenowitz E A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist*, 126(1): 87–100.
- 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.
- Stoeger A S, Charlton B D, Kratochvil H, et al. 2011. Vocal cues indicate level of arousal in infant African elephant roars. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(3): 1700–1710.
- Suthers R A, Narins P M, Lin W Y, et al. 2006. Voices of the dead: complex nonlinear vocal signals from the larynx of an ultrasonic frog. *The Journal of Experimental Biology*, 209(24): 4984–4993.
- Titze I, Riede T, Popolo P. 2008. Nonlinear source-filter coupling in phonation: vocal exercises. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 123(4): 1902–1915.
- Townsend S W, Manser M B. 2011. The function of nonlinear phenomena in meerkat alarm calls. *Biology Letters*, 7(1): 47–49.
- Wilden I, Herzel H, Peters G, et al. 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics: the International Journal of Animal Sound and its Recording*, 9(3): 171–196.
- Xu J, Gooler D M, Feng A S. 1996. Effects of sound direction on the processing of amplitude-modulated signals in the frog inferior colliculus. *Journal of Comparative Physiology A*, 178(4): 435–445.
- Zhang F, Chen P, Chen Z, et al. 2015. Ultrasonic frogs call at a higher pitch in noisier ambient. *Current Zoology*, 61(6): 996–1003.
- Zhang F, Zhao J, Feng A S. 2017. Vocalizations of female frogs contain nonlinear characteristics and individual signatures. *PLoS One*, 12(3): e0174815.
- 张亢亢, 林洪军, 刘颖. 2015. 大足鼠耳蝠交流声波非线性现象. *动物学杂志*, 50(6): 830–838.