

潮汕蝾螈的求偶行为

龚宇舟^{①②} 谢 锋^{①*}

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: 潮汕蝾螈 (*Cynops orphicus*) 是我国特有的濒危有尾两栖类, 繁殖季节始于 5 月中旬。对其求偶行为观察发现, 该蝾螈求偶模式表现出与东方蝾螈 (*C. orientalis*) 相似的特点, 但雄性扇尾和潜行时间 (25 ~ 37 s) 较东方蝾螈 (10 ~ 20 s) 更长; 雄性在一次求偶中多次排精, 雌性亦可多次纳精, 精子囊形态与东方蝾螈类同; 雌性纳精后, 雄性反转咬住其腹部, 被咬雌性呈现植物态。纳精过后, 雌性出现暂时的冷漠或恐惧, 不再接受雄性求偶。该蝾螈成功纳精在累次求偶行为中占比不高 (2.7%), 但较东方蝾螈 (1.1%) 成功率高。雄性之间存在求偶过程中的竞争和干扰行为。

关键词: 潮汕蝾螈; 求偶行为; 行为模式; 精子囊

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 06-985-08

Courtship Behaviour of the Dayang Newt, *Cynops orphicus*

GONG Yu-Zhou^{①②} XIE Feng^{①*}

① Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041; ② University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Dayang Newt (*Cynops orphicus*) is an endangered species and endemic to China, there's no any report on its reproductive ecology. The breeding season of Dayang Newt starts in the middle of May, we paired female newt with multiple males in aquariums to observe interaction of them and record duration or frequency of different sexual movements. The sexual behavior of this species resembled that of Chinese Fire-bellied Newt (*C. orientalis*), but male *C. oriphicus* had longer tail-fanning and creeping duration (25 - 37 s) than *C. orientalis* (10 - 20 s, Table 3), female might pick up more than one spermatophore if male deposited several in his courtship. The spermatophore shape is similar to *C. orientalis*. Males bit the belly after her pick-up spermatophore and she remained stationary (Fig. 1d). Female did not show any interest and even frightened in male once she was inseminated. The successful proportion of spermatophore picking-up was relatively rare (2.7%, Table 2), but slightly higher than that recorded in *C. orientalis* (1.1%). The competitions and interferences behaviors were found from potential male rival during courtship.

Key words: Dayang Newt (*Cynops orphicus*); Courtship behavior; Behavior pattern; Spermatophore

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30770316);

* 通讯作者, E-mail: xiefeng@cib.ac.cn;

第一作者介绍 龚宇舟, 男, 硕士研究生; 研究方向: 两栖爬行动物系统进化与保育; E-mail: gongyz@cib.ac.cn

收稿日期: 2016-03-07, 修回日期: 2016-05-28 DOI: 10.13859/j.cjz.201606006

潮汕蝾螈 (*Cynops orphicus*) 隶属蝾螈科 (Salamandridae) 蝾螈属, 为我国特有的有尾两栖类, 其分布仅限于广东揭西、潮州、汕头及福建德化等地。潮汕蝾螈形态上与东方蝾螈 (*C. orientalis*) 相似, 但腹面黑斑或多或少连续且橘红色在腹中线形成纵条纹, 根据这一区别, 费梁等 (2006) 将采自福建德化山区原定东方蝾螈的标本改订为本种。Dubois 等 (2009) 将中国所有的蝾螈属 (*Cynops*) 物种划入滇螈属 (*Hypselotriton*), 变更潮汕蝾螈的学名为 *Hypselotriton orphicus*。本文在此仍采纳费梁等 (2012) 和 Sparreboom (2014) 的分类观点, 将其作为蝾螈属的成员。

潮汕蝾螈因分布区狭窄, 深受生境严重破碎化、基础设施建设及旅游开发带来的栖息地减少和质量降低的影响, IUCN 红色名录 (Lau et al. 2004) 已将其列为濒危 (EN) 物种, 并指出目前无保护区与本种分布范围重叠, 呼吁紧急开展针对性保护行动。为此, 我们开展了相关的室内保护性繁育研究。

关于蝾螈属其他近缘物种的繁殖行为学研究国内外已有较多报道: 如剑尾蝾螈 (*C. ensicauda*) (Kawamura et al. 1959, Sparreboom et al. 1995)、东方蝾螈 (*C. orientalis*) (曲韵芳等 1964, 杨道德等 1993, Sparreboom et al. 1997) 及蓝尾蝾螈 (*C. cyanurus*) (费梁等 1988)

等, 而对潮汕蝾螈这一珍稀濒危物种则缺乏相关研究。本文依据 2002 年 5~6 月的观察记录, 对其繁殖行为进行了探索, 旨在为潮汕蝾螈这一我国特有有尾两栖类的保护和管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验动物为 2001 年采集于广东潮州的 7 只潮汕蝾螈, 5 雄 2 雌。

1.2 方法

1.2.1 个体识别 依据背腹部色斑差异, 同时结合体长及体重等数据 (表 1) 识别不同个体并编号, 性别识别则按泄殖腔形状及背鳍褶明显程度进行判断。

1.2.2 实验方法 观察时将动物放入长 × 宽 × 高为 35 cm × 20 cm × 20 cm 的两个长方体玻璃缸, 缸中水深 15 cm, 上覆黑色遮盖布, 以制造动物适应的阴暗环境。雌雄分别置于两缸中, 彼此可见。动物在早晨 7:00~9:00 时和晚上 23:00~1:00 时较活跃, 又由于喂食时间在早晨 9:00 时左右, 于是当动物泄殖腔呈现繁殖期特征, 即雄螈泄殖腔区域明显隆起, 泄殖腔内壁绒毛状突起显著时, 按一雌多雄搭配, 每天上午 9:00~11:00 时喂食后观察记录其活动。在开始观察前 15 min 将雄性放入雌性所在缸

表 1 潮汕蝾螈个体编号及体征、性别记录

Table 1 Morphological characteristics of treated Dayang Newt

编号 Code.	特征 Characters	体重 (g) Weight	全长 (mm) Total length	头体长 (mm) Snout-vent length	性别 Sex
1	肚大, 深褐色 Big belly, dark brown	4.6	91.5	46.8	♀
2	体小, 背部斑点 Small size with dorsal spots	2.2	70.9	34.5	♂
3	肚大, 浅黄色 Big belly, light yellow	3.0	78.9	44.4	♀
4	中等体型, 浅灰色 Medium size, light grey	2.6	73.0	40.7	♂
5	中等体型, 褐色 Medium size, brown	2.4	73.0	40.5	♂
6	中等体型, 深褐色 Medium size, dark brown	2.5	69.0	37.5	♂
7	体小, 浅灰色 Small size, light grey	2.2	72.5	38.4	♂

中, 使其熟悉适应环境。行为记录使用 Sony TRV45E 摄像机。

1.2.3 分析方法 行为模式参照 Sparreboom 等 (1997) 进行描述, 不同的相遇方式和行为过程都有各自的特点, 并有一些例外行为和稀少行为出现。完整的求偶序列从雌性主动接近雄性开始到雌性从雄性的咬拽中逃离或雌雄自然分离为止。实验获得行为数据计算频率后再行比较。

2 结果与分析

2.1 行为模式

2.1.1 雌性对雄性的行为

靠近: 一般发生在刚放入雄性时, 雄性不活动而雌性缓慢爬行主动接近雄性。

吻触: 雌性靠近雄性后用吻端接触雄性吻端、脖子、泄殖腔或尾部。推测该行为具有性别和个体识别及表示友好的意义。

静止: 当雄性开始主动接近雌性时, 雌性保持静止不动。特别是雄性欲吻触时, 雌性身体不动, 只是转头与之吻触。

离开: 雌性爬开或游开, 远离雄性, 或钻出水面呼吸, 或顶着水缸边缘游动寻求避所。一般发生在雄性扇尾, 雌性不予应答或交配完成后。

尾随: 雄性在雌性头前扇尾后边扇尾边向前爬行, 雌性如果对此作出应答便会尾随扇尾雄性并用其吻部接触雄性正在扇动的尾部。此时雌性感受到了雄性释放的化学刺激。

纳精: 雌性尾随扇尾雄性一段距离后, 雄性排出精子囊, 雌性抬升泄殖腔, 扩张泄殖腔孔, 整个泄殖腔比平时外伸, 将精子囊吸入其中。有时雌性尾部抬高与身体成 $40^{\circ} \sim 60^{\circ}$ 来辅助纳精。观察中发现, 有时雄性并没有排出精子囊, 甚至未做出任何举动, 雌性也发生类似纳精行为, 可能由于水中含有的雄性信息素等化学刺激所致。

攻击: 当雌性对接近雄性没有兴趣时, 可能发生咬的攻击行为, 有时甚至将雄性头部咬

在嘴中, 但此行为较罕见。

2.1.2 雌性自身的行为

植物态: 当雄性咬住雌性后, 雌性呈木然状态, 待其被放开后, 仍保持该状态 $0.5 \sim 1.0 \text{ min}$, 然后才因外界影响或自身原因苏醒。

纳精异常: 雌性如未完整纳精, 即纳入整个精子囊的一部分, 其余部分漂荡在泄殖腔外未能纳入时, 有转头、弯起身子、倾斜或用头部击打泄殖腔的行为。推测这是雌性在利用机械刺激方法补救本次纳精, 或将未完整纳入的精子囊抛弃以便下次纳精。另外, 雌性偶尔吞食沉于水底或粘附在其脚上的精子囊。

2.1.3 雄性对雌性的行为

逼近: 雄性在雌性首次吻触后变得活跃, 常主动从背后或侧面游向雌性, 迅速达到与雌性平行或超出的位置。

吻触: 雄性追逐雌性过程中常出现的行为 (图 1a)。雄性用吻端碰触雌性吻端、脖子、尾部及泄殖腔, 甚至爬跨到雌性身上对其头颈部进行吻触, 此行为可以持续 $2 \sim 60 \text{ s}$ 。

阻挡: 雄性吻触雌性时, 若雌性欲逃跑, 雄性常斜插在其面前进行阻拦。

追逐: 在雄性与雌性接触过程中雌性常会从雄性身边游离, 此时雄性往往迅速追赶雌性。追逐行为与逼近行为的主要区别在于追逐过程中两螈不停游游, 且雄性运动速度比逼近时更快。

扇尾: 吻触过后若雌性没有逃离, 雄性则设法将尾部对准雌性头部, 尾端或与雌性吻端接触, 或与雌性头部保持约 1 cm 距离。雄性尾部在近尾基部 (约尾长 $1/5$ 处) 折叠, 尾尖贴于泄殖腔侧面, 身体贴于玻璃缸底部。扇尾前雄性常将整个身体与雌性前进路线垂直 (图 1b), 也有呈 30° 或 60° 的情况, 随即以一定频率间歇性地快速振动尾端。

潜行: 在数厘米范围内, 雄性边扇尾边转身向前移动, 并总是把扇动的尾部置于雌性头前。雄性身体保持直行, 尾部则呈波浪式摆动 (图 1c)。



图 1 潮汕蝾螈的求偶行为

Fig. 1 Courtship behavior of Dayang Newt

a. 雄蝾螈对雌蝾螈进行吻触 (左♂右♀); b. 雄蝾螈的扇尾行为; c. 雄蝾螈潜行中, 雌蝾螈尾随; d. 雄蝾螈咬住雌蝾螈腹部, 雌蝾螈呈现植物态。

a. Male Dayang Newt (left) sniffs at a female; b. The tail-fanning behaviour of male Dayang Newt; c. Female Dayang Newt follows the creeping male; d. Male Dayang Newt bites the female and female remains stationary.

排精: 雄性停止爬行并等待雌性接触其扇动的尾部, 而后轻轻抬起尾及泄殖腔, 排出精子囊。一只雄性一次观察中最多可以排精 6 次, 但只见到 3 个精子囊, 后面的几次排精行为并无精子囊产出, 此似乎与雌性发生纳精行为却并不实际纳入精子囊的情况对应。

继续潜行: 排精之后, 雄性继续向前爬行, 雌性则继续尾随并用吻端碰触雄性尾端。如雌性尾随缓慢或者游开, 雄性会停止爬行, 但继续较缓慢地小幅度扇尾数秒。

咬住: 雌性成功纳精之后, 或是仅表现纳精行为但并未纳精, 雄性均停止扇尾, 转身欲咬雌性。雌性或逃脱, 或被咬住。咬的部位有腹部 (图 1d)、背部一侧或尾部接近泄殖腔处。雄性咬住雌性持续数分钟, 偶尔拖拽雌性, 尝试咬得更深更紧, 有时还欲将雌性翻转使其腹

面朝上。期间雄性不断用前肢或后肢扒擦雌性, 尤其是雌性泄殖腔附近区域。

2.1.4 雄性对雄性的行为

争夺: 两只雄性同时游在雌性身后, 均试图靠近雌性头部。

干扰: 当一只雄性扇尾潜行, 雌性尾随其后时, 另一雄性可能突然插到扇尾雄性尾部与尾随雌性头部之间, 阻断前者与雌性间正常的排精、纳精行为, 以使自己获得更多的潜在求偶机会。

驱赶: 求偶过程中雌性离开, 而另一雄性的意欲接近该雌性时, 原求偶雄性会进行阻挡, 用吻部推拱另一雄性, 有时伴随咬的攻击行为。

2.2 求偶序列

雄性依靠视觉及嗅觉发现雌性, 无论雌性是否在视线范围内, 雄性均能在水缸中感知雌

性的存在, 随后开始以短暂的冲刺性游动表达兴奋, 这种兴奋常在雌性主动靠近并与之吻触后表现得更为明显。通常, 雌性只在前几次相遇时, 主动吻触雄性, 并停留数秒才离去。雄性之间的吻触往往只限于吻端, 几秒之后大多迅速弹开, 而雌雄之间的吻触, 通常包括吻端、头部、颈脖、泄殖腔及尾部等区域的接触, 并且持续时间更长, 最长将近 2 min。然后, 雄性试图占据雌性头前的位置, 以便对雌性扇尾。通常雌性朝前移动忽视雄性的存在, 或者游到水缸的另一角落。刚开始时, 雄性常暂停追求雌性, 在原地静止不动。

一次相遇吻触后, 求偶行为是否继续发展, 取决于雌雄双方的性兴奋度是否匹配, 任何一方的不合作, 都可能导致序列中断。数次吻触之后, 只有一次可达扇尾阶段, 扇尾行为有长有短 (2 ~ 14 s), 频率一定 (6.3 beats/s)。

扇尾过后, 当雌性转头触碰雄性扇动的尾部时, 雄性开始潜行。观察中约 2/3 几率雌性尾随扇尾雄性。雌性尾随行为会因其他雄性干扰或外界条件影响而中断, 此时雄性求偶序列必须从吻触重新开始。若无干扰, 行为继续, 雄性排精, 雌性纳精。无论纳精是否成功, 雄

性均转身欲咬雌性, 雌性或被咬住约 5 min, 或当即逃脱。此后雌性需经 2 ~ 7 min 间隔, 才会重新应答新一轮求偶行为。

2.3 行为分析

实验以一雌多雄搭配为主, 但统计时锁定一对雌雄。现将 9 d 定时观察中潮汕蝾螈模式求偶行为按频次统计于表 2 中。

雄性逼近后有 65.5% 几率发生吻触; 34.5% 的求偶可以进行到扇尾阶段; 雌性有 32.5% 的可能响应雄性扇尾; 雄性成功排精及雌性成功纳精在观察到的所有求偶意图中分别占比 4.0% 及 2.7%; 雄性排精后回身咬拽雌性的几率为 88.9%。

潮汕蝾螈整个求偶过程以若干模式行为顺序出现为特点, 但观察中雌性成功纳精次数少, 即求偶成功率低。从雄性的逼近到咬放后雌性离开, 一个完整的求偶序列最多耗时约 10 min。其求偶行为序列, 尤其就雄性个体而言呈现多样性的特点。对比一雌多雄与一雌一雄的搭配, 发现前一种情况下雄性排精需时更短, 且排精次数更多, 说明竞争使雄性表现更为活跃并力图在更短时间内完成交配, 推测竞争中雄性的求偶策略是更高效地完成求偶,

表 2 潮汕蝾螈求偶过程中模式行为记录

Table 2 Frequency of consecutive acts in Dayang Newt's courtship sequence

日期 (月-日) Date (Month-date)	5-28	5-29	5-30	5-31	6-01	6-02	6-03	6-04	6-05	次数 总计 Counts
室温 Temperature (°C)	28	29	27	28	28	29	27	25	26	
逼近 Approaching	17	23	23	9	22	8	51	56	14	223
吻触 Sniffing	11	19	15	6	15	5	44	19	12	146
扇尾 Fanning	9	3	10	1	10	1	19	18	6	77
行为(次) Action frequency										
雌性尾随 Female following the creeping male	6	0	0	1	1	0	11	3	3	25
排精 Spermatophore deposition	1	0	1	0	0	0	3	3	1	9
雌蝾纳精 Spermatophore picking-up	1	0	1	0	0	0	1	2	1	6
咬拽 Biting	3	0	0	0	0	0	3	0	2	8

并设法破坏其他雄性的求偶过程。

3 讨论

求偶过程中的咬住行为在蝾螈科其他物种和类群中被广泛发现，包括东方蝾螈 (Sparreboom et al. 1997)、红腹蝾螈 (*C. pyrrhogaster*) (Tsutsui 1931, Arnold 1972)、剑尾蝾螈 (Kawamura et al. 1959, Sparreboom 1994)、理纹欧螈 (*Triturus marmoratus*) (Sparreboom et al. 1990)、德氏瘰螈 (*Paramesotriton deloustali*) (Rehák 1984)、中国瘰螈 (*P. chinensis*) (Sparreboom 1991)、比利牛斯山溪螈 (*Calotriton asper*) (Thiesmeier et al. 1990) 及南条带螈 (*Ommatotriton vittatus*) (Raxworthy 1989)。潮汕蝾螈雄性排精后反身欲咬雌性，雌性被咬住几率极高。被咬住雌性并不挣扎，全身呈放松状态，完全不理睬其他前来吻触的雄性。如果人为用手指模仿雄性咬住雌性，雌性同样表现出不挣扎的放松状态，换作雄性则反抗挣脱。当雄性放开雌性后，雌性依然保持植物态 30 s 至 1 min，而后因外界干扰或自身原因苏醒，沿缸壁不断游动，5 min 内不会对雄性产生兴趣。可见咬住这一行为能

够保证雌性在移动或接受其他雄性求偶之前更完整地纳入精子囊，可以理解为雄性争夺交配权，提高交配成功率的竞争行为。本文认为，上述行为是蝾螈科中具有相似求偶行为模式的部分类群进化出的一普遍行为。但普通欧螈 (*T. vulgaris*) 却是例外，该螈精子交接完成后，雄性往往以尾推开纳精雌性，而非咬住 (Halliday 1977)。

雄性潮汕蝾螈求偶行为模式上与东方蝾螈最接近，但在扇尾、潜行时间等多个方面仍表现出一定差异。比较蝾螈科部分物种雄性的求偶行为特征可知 (表 3)，潮汕蝾螈与同属近缘物种相比，其扇尾频率更低，潜行时间较短。

扇尾可将雄性泄殖腔排出的信息素传递给雌性。一雌多雄搭配时，当某一雄性扇尾过后，其余雄性也表现得更为活跃，说明雄性个体分泌的信息素不仅能催化雌性繁殖应答，同时也会提高繁殖场中同性的兴奋程度。与东美螈属 (*Notophthalmus*) 及欧螈属 (*Triturus*) 物种的性别识别机制不同 (Dawley 1984, Cogalniceanu 1994)，除嗅觉外，雄性潮汕蝾螈亦能利用视觉感知雌性，在有玻璃分隔的水族箱中分开饲养时，观察到一次雄性努力翻越隔

表 3 几种蝾螈的雄性繁殖行为数据比较

Table 3 Comparison of male sexual behaviour among different Newt species

物种 Species	扇尾时间 (s) Fanning bout duration	扇尾频率 Fanning frequency (beats/s)	排精次数 No. of spermatophores per sequence	最长潜行时间 (s) Maximum creep duration	数据来源 References
剑尾蝾螈 <i>Cynops ensicauda</i>	3.2	7.5	2 ~ 11	420	Kawamura et al. 1959, Sparreboom 1994
红腹蝾螈 <i>C. pyrrhogaster</i>	5 ~ 10	—	2 ~ 4	98	Kawamura et al. 1959, Arnold 1972
东方蝾螈 <i>C. orientalis</i>	1 ~ 11	8.8	1 ~ 2	9	Sparreboom et al. 1997
蓝尾蝾螈 <i>C. cyanurus</i>	2 ~ 5	—	1 ~ 5	1 200	费梁等 1988
潮汕蝾螈 <i>C. orphicus</i>	2 ~ 14	6.3	1 ~ 5	23	本研究
高山鱼龙螈 <i>Ichthyosaura alpestris</i>	1 ~ 6	3 ~ 4	1 ~ 4	—	Halliday 1977, Arntzen et al. 1989

“—”表示数据缺乏。“—” means lack of data.

板向雌性示爱的举动, 而雌性未有回应。

雄性在繁殖过程中可以排出多个精子囊, 其在多次排精过后 (一般为 3 次), 排出精子团外无包膜包裹, 稀而细, 雌性一般不会纳入。连续求偶几天之后, 雄性似乎表现出性冷淡, 减少排精。此现象在其他蝾螈繁殖行为观察中尚无提及, 是因为雄性生殖力需要时间恢复, 还是雄性感受到雌性纳精后自发的短暂行为抑制, 尚需进一步证明。

雌性常选择背面颜色深浅与自身相似, 体型稍大且较活跃的雄性作为配偶。这种选择倾向一般在吻触后才产生, 说明吻触除了辨识性别外, 还能鉴别个体。经过几天配对后, 熟悉的雌雄性间相互停止观望的时间和扇尾前吻触的次数均减少, 这与雌性东方蝾螈只在求偶序列开始时吻触雄性的情况类同 (Sparreboom et al. 1997)。

参 考 文 献

- Arnold S J. 1972. The evolution of courtship behavior in salamanders. Michigan: University of Michigan Ph.D. thesis.
- Arntzen J W, Sparreboom M. 1989. A phylogeny for the old world newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. *Journal of Zoology*, 219(4): 645–664.
- Cogalniceanu D. 1994. The relative importance of vision and olfaction in mate recognition on male newts (Genus *Triturus*). *Herpetologica*, 50(3): 344–349.
- Dawley E M. 1984. Identification of sex through odors by male red-spotted newts, *Notophthalmus viridescens*. *Herpetologica*, 40(2): 101–105.
- Dubois A, Raffaelli J. 2009. A new ergotaxonomy of the family Salamandridae Goldfuss, 1802 (Amphibia, Urodela). *Alytes*, 26(1/4): 1–85.
- Halliday T R. 1977. The courtship of European newts: an evolutionary perspective // Taylor D H, Guttman S I. *The Reproductive Biology of Amphibians*. New York: Plenum Press, 185–232.
- Kawamura T, Sawada S. 1959. On the sexual isolation among different species and local races of Japanese newts. *Journal of Science of the Hiroshima University. Series B, Division 1 (Zoology)*, 18(1/2): 17–30.
- Lau W N M, Chan B. 2004. *Hypselotriton orphicus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 3.1. [EB/OL]. [2016-01-21]. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Raxworthy C J. 1989. Courtship, fighting and sexual dimorphism of the banded newt, *Triturus vittatus ophryticus*. *Ethology*, 81(2): 148–170.
- Rehák I. 1984. A study on *Paramesotriton deloustali* in captivity, with descriptions of the egg, the larva, the juvenile and the adult (Amphibia: Caudata: Salamandridae). *Věstník Československé Zoology Společnosti*, 48(1): 118–131.
- Sparreboom M. 1991. Aquarienbeobachtungen am Chinesischen Warzenmolch *Paramesotriton chinensis* (Gray 1859) // Herrmann H J. *Amphibienforschung und Vivarium*. Schleusingen: Naturhistorisches Museum Schloss Bertholdsburg, 89–92.
- Sparreboom M. 1994. On the sexual behaviour of the sword-tailed newt, *Cynops ensicauda* (Hallowell, 1860). *Abhandlungen und Berichte fuer Naturkunde*, 17(1): 151–161.
- Sparreboom M. 2014. *Salamanders of the Old World: the Salamanders of Europe, Asia and Northern Africa*. The Netherlands: KNNV Publishing, 180–198.
- Sparreboom M, Faria M M. 1997. Sexual behaviour of the Chinese fire-bellied newt, *Cynops orientalis*. *Amphibia-Reptilia*, 18(1): 27–38.
- Sparreboom M, Ota H. 1995. Notes on the life-history and reproductive behaviour of *Cynops ensicauda popei* (Amphibia: Salamandridae). *Herpetological Journal*, 5: 310–315.
- Sparreboom M, Teunis B. 1990. The courtship display of the marbled newt, *Triturus m. marmoratus*. *Amphibia-Reptilia*, 11(4): 351–361.
- Thiesmeier B, Hornberg C. 1990. Zur Fortpflanzung sowie zum Paarungsverhalten der Gebirgsmolche, Gattung *Euproctus* (Gen. n., im Terrarium, unter besonderer Berücksichtigung von *Euproctus asper* (Dugès, 1852). *Salamandra*, 26(1): 63–82.
- Tsutsui Y. 1931. Notes on the behaviour of the common Japanese newt, *Diemyctylus pyrrhogaster* Boie. I. Breeding habit // *Kyoto Imperial University. Memoirs of the College of Science*, Kyoto

- Imperial University. Series B(7). Kyoto: Kyoto Imperial University Press, 159–178.
- 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. 2006. 中国动物志: 两栖纲(上卷). 北京: 科学出版社, 342–345.
- 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, 126–127.
- 费梁, 叶昌媛. 1988. 蓝尾蝾螈繁殖生态的研究. *生态学报*, 8(3): 233–241.
- 曲韵芳, 张继秀, 郭汉身, 等. 1964. 东方蝾螈 *Cynops orientalis* (David) 排精和纳精的初步观察. *动物学杂志*, (2): 77–78.
- 杨道德, 沈猷慧. 1993. 东方蝾螈繁殖生态的研究. *动物学研究*, 14(3): 215–220.