

黑眶蟾蜍的两性异形与选型配对模式

郑方东^① 王彦武^② 刘西^① 李树然^② 张永普^{②*}

① 浙江乌岩岭国家级自然保护区管理局 温州 325500; ② 温州大学生命与环境科学学院 温州 325035

摘要: 本研究以黑眶蟾蜍 (*Duttaphrynus melanostictus*) 为研究对象, 通过对比黑眶蟾蜍抱对个体的体长、头长、头宽、眼间距、鼓膜径、耳后腺长、眼径、前臂及手长、前肢长以及后肢长等形态特征, 分析雌性黑眶蟾蜍繁殖输出与其体型的关系, 探究黑眶蟾蜍两性异形模式及其与雌性生育力的关系; 同时通过对配对个体形态学特征的相关性分析探究了黑眶蟾蜍的配对模式。结果表明, 黑眶蟾蜍雌性体长和体重显著大于雄性; 两性的所有局部形态特征均与体长成正相关; 去除体长因素影响后, 雄性头长以及后肢长均明显大于雌性, 其余局部形态特征两性间则皆无显著差异。雌体的窝卵重、窝卵数均与其体长和体重成正相关关系。雌性成体的前肢长与抱对雄性成体的前肢长之间呈显著正相关, 其余形态特征两性间均无相关性。研究表明, 生育力选择是导致黑眶蟾蜍两性异形的重要驱动力; 黑眶蟾蜍的选型配对模式未表现在个体大小上, 而是体现在局部特征(前肢长), 这不仅为揭示两栖类配对模式的普遍性提供了参考, 还表明对两栖类选型配对的研究应以多个性状为对象。

关键词: 两栖动物; 生育力选择; 性选择; 自然选择; 配对模式

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2018) 03-360-08

Sexual Dimorphism and Assortative Mating Pattern in *Duttaphrynus melanostictus*

ZHENG Fang-Dong^① WANG Yan-Wu^② LIU Xi^① LI Shu-Ran^② ZHANG Yong-Pu^{②*}

① Management Office, Wuyanling National Nature Reserve in Zhejiang, Wenzhou 325500; ② College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China

Abstract: To detect the sexual dimorphism pattern and its relationship between female fecundity in anuran, we caught 45 pairs of mating *Duttaphrynus melanostictus* individuals from Huangqiao Conservation Station in Wuyanling National Nature Reserve in March 2015, and measured their morphological traits [snout-vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), interorbital space (IOS), tympanum diameter (TD), parotoid gland length (PGL), eye diameter (ED), length of lower arm and hand (LAHL), forelimb length (FLL), hindlimb length (HLL), body mass (BM)]. Then we collected female eggs to calculate their reproductive output (clutch mass and clutch size). We used linear regression to detect the relationship between morphological characteristics and SVL, the relationship between reproductive and body size, and the

* 通讯作者, E-mail: zhangypu@126.com;

第一作者介绍 郑方东, 男, 工程师; 研究方向: 生物多样性保护; E-mail: tszfd001@163.com。

收稿日期: 2017-11-29, 修回日期: 2017-12-29 DOI: 10.13859/j.ejz.201803005

relationship of morphology within mating pairs. Paired *t*-tests were used to compare SVL and BM between sexes. One-way ANCOVAs were used to compare other morphological traits between sexes with SVL as covariate. We found female *D. melanostictus* had larger body size than males (Fig. 1, Table 1). Other morphological traits were positively correlated with SVL in both sexes (Fig. 2). Head length and hindlimb length were greater in males than in females after removing the effect of SVL, but other morphological characteristics did not differ significantly between sexes (Table 1). Both clutch size and clutch mass were positively related with female SVL and BM (Fig. 3), indicating that females could increase their fertility through increasing body size. Thus, in *D. melanostictus*, the formation of size sexual dimorphism was dominated by fecundity selection, while sexual dimorphism in other traits might be influenced by sexual selection and natural selection. Furthermore, we found only forelimb length showed significant correlation within paired toads (Fig. 4), which indicated there was assortative mating by forelimb length in *D. melanostictus*. In conclusion, current study provided direct evidence that fecundity selection could shape sexual dimorphism pattern in anuran, but also indicated that sexual selection and natural selection could influence the evolution of sexual dimorphism. Moreover, our results provided case study on assortative mating pattern in amphibians, and highlighted the importance of detecting multiple traits in assortative mating research.

Key words: Amphibian; Fecundity selection; Sexual selection; Natural selection; Mating pattern

动物两性个体间在个体大小、形态、生理、行为等方面普遍存在着显著差异，即两性异形 (sexual dimorphism) 现象。绝大多数两栖动物的两性个体大小异形模式为雌性个体体型大于雄性 (Shine 1979)，已有研究表明，生育力选择是其形成的关键驱动力，因为较大的雌性繁殖输出更大，拥有更高的生育力 (寿鹿等 2005, 李春瑜等 2013, Nali et al. 2014)。此外，性选择和自然选择也是产生两性异形的重要原因。性选择会促进雌性青睐的或者能够提高争夺配偶能力的雄性特征的进化 (Darwin 1871, Andersson 1994)；自然选择通过减少两性间资源 (食物和空间) 的竞争，导致生境偏好、食性等生态位分离，进而可能促进相关的性状产生两性异形 (Shine 1989, Butler et al. 2000)。

两栖类在配偶选择中雌性的选择或者雄性的同性竞争，通常会导致雌雄交配中选型配对 (assortative mating) 现象的产生，即配对的雌雄个体表型或基因型存在正相关或负相关 (Jiang et al. 2013)。由于无尾目 (Anura) 两栖类在抱对过程中具有雌性背负雄性活动的特

性，个体大小对其配对模式具有重要影响，导致大多数研究往往只探究个体大小这一性状是否存在选型配对 (Böll et al. 1998, Gramapurohit et al. 2012, Fan et al. 2013)，而忽视其他性状的选型配对模式，例如一些研究未发现存在个体大小的选型配对，即认为该物种为随机配对 (Crump et al. 1990, Friedl et al. 2005)，这就容易导致对选型配对的普遍模式存在争议。因此对更多种类以及多个性状的选型配对研究就显得尤为重要 (刘鹏等 2013, 廖文波 2015)。

本文将通过测量配对黑眶蟾蜍 (*Duttaphrynus melanostictus*) 形态性状以及雌性繁殖输出，研究其两性异形模式及其与生育力之间关系；同时，通过对配对个体形态学的相关性分析，探究黑眶蟾蜍的选型配对模式。

1 材料及方法

1.1 材料采集

2015 年 3 月，在浙江乌岩岭国家级自然保护区黄桥保护站 (27°46'51"N, 119°47'53"E, 海拔约 325 m) 采集 45 对抱对黑眶蟾蜍，每对

个体分袋标记后, 带回实验室。

1.2 测量方法

用数显游标卡尺 (Master Proof IP54, Germany, ± 0.01 mm) 测量动物体长 (snout-vent length, SVL, 吻端至泄殖腔后缘的长度)、头长 (head length, HL, 吻端至上、下颌关节后缘的长度)、头宽 (head width, HW, 头两侧之间的最大距离)、眼间距 (interorbital space, IOS, 左右上眼睑内侧缘之间的最窄距离)、鼓膜径 (tympanum diameter, TD, 鼓膜最大的直径)、耳后腺长 (parotoid gland length, PGL, 耳后腺的长度)、眼径 (eye diameter, ED, 与体轴平行的眼之直径)、前臂及手长 (length of lower arm and hand, LAHL, 肘关节至第 3 指末端的长度)、前肢长 (forelimb length, FLL, 肩关节至第 3 指末端的长度)、后肢长 (hindlimb length, HLL, 体后端正中部位至第 4 趾末端的长度) 等形态指标。用电子天平 (Mettler Toledo ML204, Switzerland, ± 0.000 1 g) 测量其湿重即为体重 (body mass, BM)。

测量后解剖判定性别。取出雌性卵巢, 用电子天平称量窝卵重 (clutch mass, M_C), 取部分卵巢称重 (M_{C1}) 并计卵数 (N_1), 窝卵数 (clutch size, N) 按以下公式计算: $N = N_1 \cdot M_C / M_{C1}$ 。

1.3 数据分析

数据采用 Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., USA) 统计软件分析。采用 Kolmogorov-Smirnov 和 Bartlett 检验数据的正态性和方差同质性。用线性回归分析两性局部形态特征与体长的相关性, 配对雌雄形态特征之间的相关性, 以及窝卵数和窝卵重分别与雌性体长和体重的关系。用配对 t 检验 (paired t -test) 比较两性体长与体重的差异, 以体长为协变量的单因素协方差分析 (ANCOVA) 比较其余形态指标是否存在两性差异。描述性统计值用平均值 \pm 标准误 (范围) 表示, 显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 两性异形

黑眶蟾蜍雌性体长和体重均显著大于雄性 (图 1, 表 1), 但其中有两对抱对黑眶蟾蜍属于雄性大于雌性, 占总抱对数的 4.4%。黑眶蟾蜍雌雄头长、头宽、眼间距、眼径、鼓膜径、耳后腺长、前臂及手长、前肢长和后肢长等局部特征均与其各自体长呈正相关 (所有 $P < 0.05$, 图 2)。协方差分析中, 斜率一致性检验发现, 体长对两性的各局部特征的影响是平行的 (所有 $P > 0.05$); 在去除了体长影响后, 黑眶蟾蜍雄性的头长和后肢长显著大于雌性, 而其他特征均不存在显著的两性差异 (表 1)。

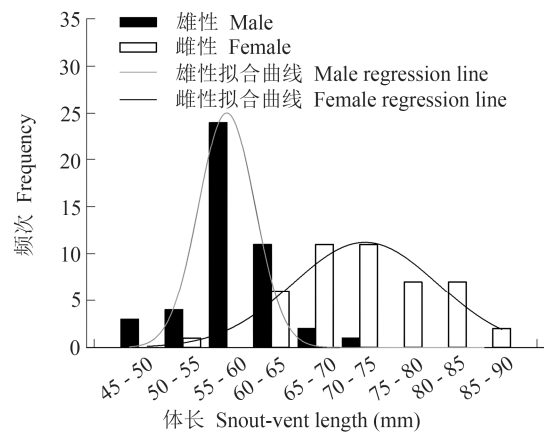


图 1 黑眶蟾蜍两性个体体长频次分布图

Fig. 1 Frequency distribution of snout-vent length (SVL) of both sexes in *Duttaphrynus melanostictus*

2.2 雌性繁殖输出与其个体大小的关系

45 只雌性个体中, 有 8 只已产过卵, 无法准确计算其繁殖输出。而对剩余 37 只怀卵雌性的分析表明, 雌性个体的窝卵重与其体长 ($F_{1,35} = 98.06, P < 0.01$; 图 3a) 和体重 ($F_{1,35} = 163.59, P < 0.01$; 图 3b) 均极显著正相关; 窝卵数与体长 ($F_{1,35} = 58.05, P < 0.01$; 图 3c) 和体重 ($F_{1,35} = 53.86, P < 0.01$; 图 3d) 也极显著正相关。

2.3 选型配对模式

相关性分析表明, 配对的黑眶蟾蜍体长、头长、头宽、前臂及手长、后肢长两性之间没有显著相关性 ($P > 0.05$), 但雌性个体的前肢

表 1 黑眶蟾蜍雌雄成体形态特征比较

Table 1 Comparison of morphological characteristics between sexes in adult *Duttaphrynus melanostictus*

形态特征 Morphological characteristics	雄性 Males (<i>n</i> = 45)	雌性 Females (<i>n</i> = 45)	统计结果 Statistical results
体长 (mm) Snout-vent length	58.85 ± 0.71 (48.11 ~ 72.68)	72.60 ± 1.12 (54.97 ~ 89.95)	$t = -11.09, P < 0.01$ M < F
体重 (g) Body mass	20.49 ± 0.73 (10.96 ~ 32.62)	47.28 ± 2.47 (19.33 ~ 96.02)	$t = -11.11, P < 0.01$ M < F
头长 (mm) Head length	14.36 ± 0.17 (11.41 ~ 17.18)	16.17 ± 0.21 (13.06 ~ 20.43)	$F_{1,87} = 4.50, P < 0.05$ M > F
头宽 (mm) Head width	20.06 ± 0.24 (17.33 ~ 24.56)	24.62 ± 0.42 (16.91 ~ 30.70)	$F_{1,87} = 0.09, P > 0.05$
眼间距 (mm) Interorbital space	8.50 ± 0.11 (6.42 ~ 10.29)	9.99 ± 0.15 (7.83 ~ 12.59)	$F_{1,87} = 0.84, P > 0.05$
眼径 (mm) Eye diameter	7.19 ± 0.09 (6.22 ~ 8.99)	7.98 ± 0.14 (5.82 ~ 10.56)	$F_{1,87} = 0.08, P > 0.05$
鼓膜径 (mm) Tympanum diameter	4.21 ± 0.08 (3.26 ~ 5.60)	5.01 ± 0.09 (3.65 ~ 6.87)	$F_{1,87} = 0.01, P > 0.05$
耳后腺长 (mm) Parotoid gland length	12.12 ± 0.17 (9.59 ~ 14.49)	14.98 ± 0.35 (11.21 ~ 20.39)	$F_{1,87} = 0.13, P > 0.05$
前臂及手长 (mm) Length of lower arm and hand	26.48 ± 0.31 (21.97 ~ 32.60)	31.73 ± 0.46 (24.67 ~ 38.58)	$F_{1,87} = 0.82, P > 0.05$
前肢长 (mm) Forelimb length	34.08 ± 0.60 (28.21 ~ 45.12)	40.26 ± 0.80 (30.86 ~ 54.67)	$F_{1,87} = 1.48, P > 0.05$
后肢长 (mm) Hindlimb length	72.05 ± 0.94 (61.37 ~ 88.63)	84.27 ± 1.37 (64.25 ~ 109.10)	$F_{1,87} = 3.99, P = 0.05$ M > F

数据以平均值 ± 标准误 (范围) 表示。F. 雌性, M. 雄性。

Data are expressed as Mean ± SE (range). F. Female; M. Male.

长与抱对雄性个体的前肢长之间呈显著正相关 ($F_{1,43} = 6.31, P < 0.05$) (图 4), 并且即使在去除体长的影响后, 这一关系仍然成立 ($F_{1,43} = 4.29, P < 0.05$)。

3 讨论

本研究发现, 雌性黑眶蟾蜍个体显著大于雄性, 这种雌性大于雄性的个体大小两性异形模式与无尾目大多数物种一致 (Liu et al. 2009, Liao et al. 2013, Zhang et al. 2013)。黑眶蟾蜍雌性个体体型越大, 窝卵重以及窝卵数也越大, 表明体型越大的雌性个体生育力更有优势。因此可以推测, 黑眶蟾蜍雌性个体具有较大体型的两性异形现象是生育力选择的结果。这在黑

斑侧褶蛙 (*Pelophylax nigromaculata*) (郑荣泉等 2002)、泽陆蛙 (*Fejervarya limnocharis*) (施林强等 2011)、海陆蛙 (*F. cancrivora*) (李春瑜等 2013) 等多种无尾目物种的相关研究中已被证实。虽然生育力选择能够解释雌性偏大的原因, 却无法解释雄性个体为何会偏小。雄性偏小的原因可能是小个体雄性在性选择中更有优势, 因为较小的雄性性成熟早, 能量消耗低, 搜寻配偶能力更强, 因而获得交配机会更多 (Blanckenhorn 2000, 廖灏泓等 2013)。然而雌性无尾目两栖类通常选择求偶鸣叫持续时间较长的雄性交配 (Welch et al. 1998), 且有研究发现黑眶蟾蜍雄性求偶鸣叫持续时间与体长呈正相关 (Wei et al. 2012), 但黑眶蟾蜍雌性是否

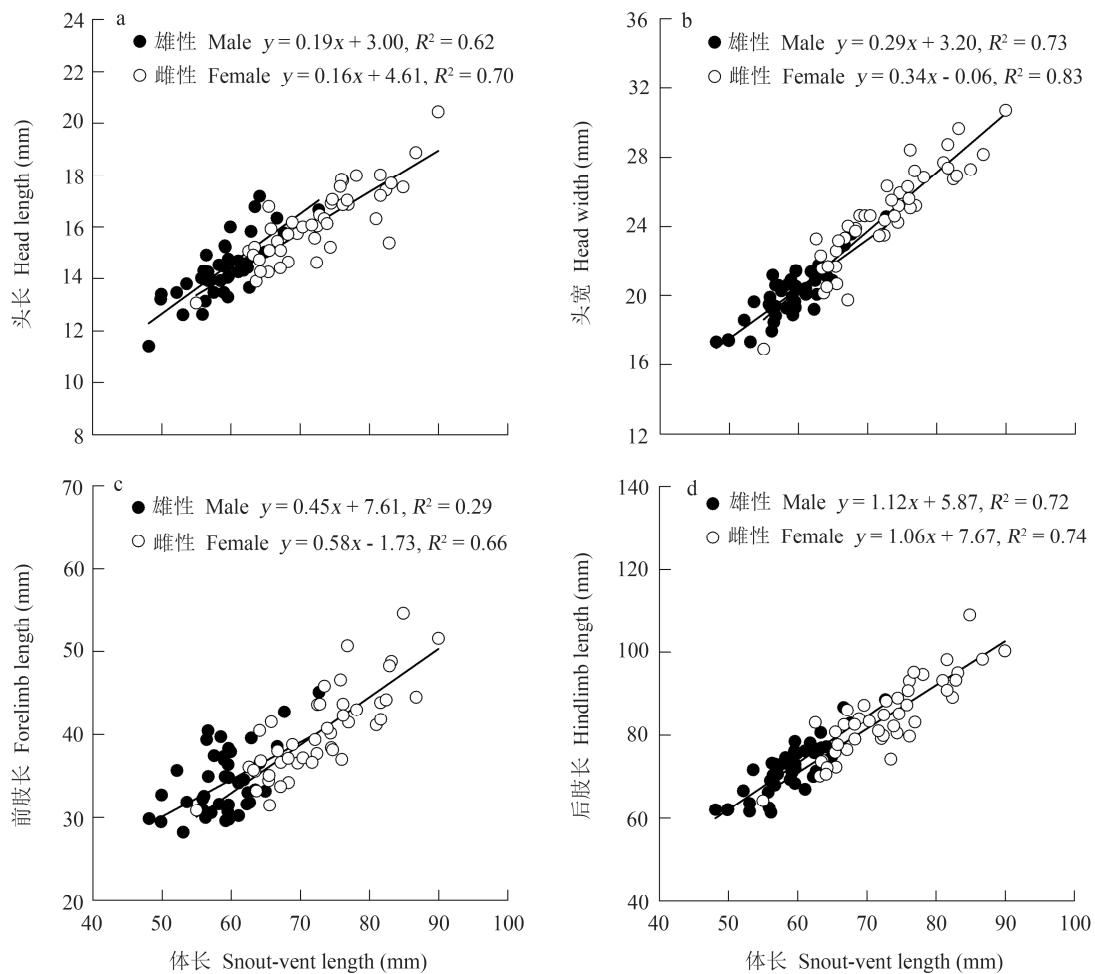


图 2 黑眶蟾蜍局部形态特征与体长的关系

Fig. 2 Relationship between some morphological traits and body length in *Duttaphrynus melanostictus*

a. 头长; b. 头宽; c. 前肢长; d. 后肢长。a. Head length; b. Head width; c. Forelimb length; d. Hindlimb length.

青睐鸣叫持续较长的雄性尚不清楚。因此，黑眶蟾蜍雄性个体偏小是否与雌性性选择有关，还需通过探究雄性黑眶蟾蜍个体大小与其繁殖成功率的关系，来进一步验证。

虽然雄性黑眶蟾蜍各项形态指标都小于雌性，但是在去除体长影响后，雄性头长和后肢长均明显大于雌性。具有较大的头部和较长后肢的雄性在配偶竞争中占有一定优势，譬如较大的头部意味着可以更高效地摄入食物进而获得更多能量 (Verwajen et al. 2002)，较长的后肢则具有更强的运动能力 (Gomes et al. 2009)，因而更容易获得雌性青睐，或者在与其他雄性

争夺配偶的过程中拥有更强的竞争力 (Katsikaros et al. 1997, 郑荣泉等 2002)。要判定雄性黑眶蟾蜍头长和后肢长在配偶竞争中是否具有优势，需要后续研究比较配对成功和配对失败雄性的头长和后肢长。此外，也有假说认为雌雄两性头部的差异是两性食性差异造成的 (Shine 1989)，但这一假说在无尾目中尚未得到证实 (Katsikaros et al. 1997, 林植华等 2005)。该假说在黑眶蟾蜍中是否成立，还需进一步比较黑眶蟾蜍两性食性是否存在差异，进而探究其与头部两性异形之间的关系。因此，黑眶蟾蜍两性异形的差异可能是生育力选择、

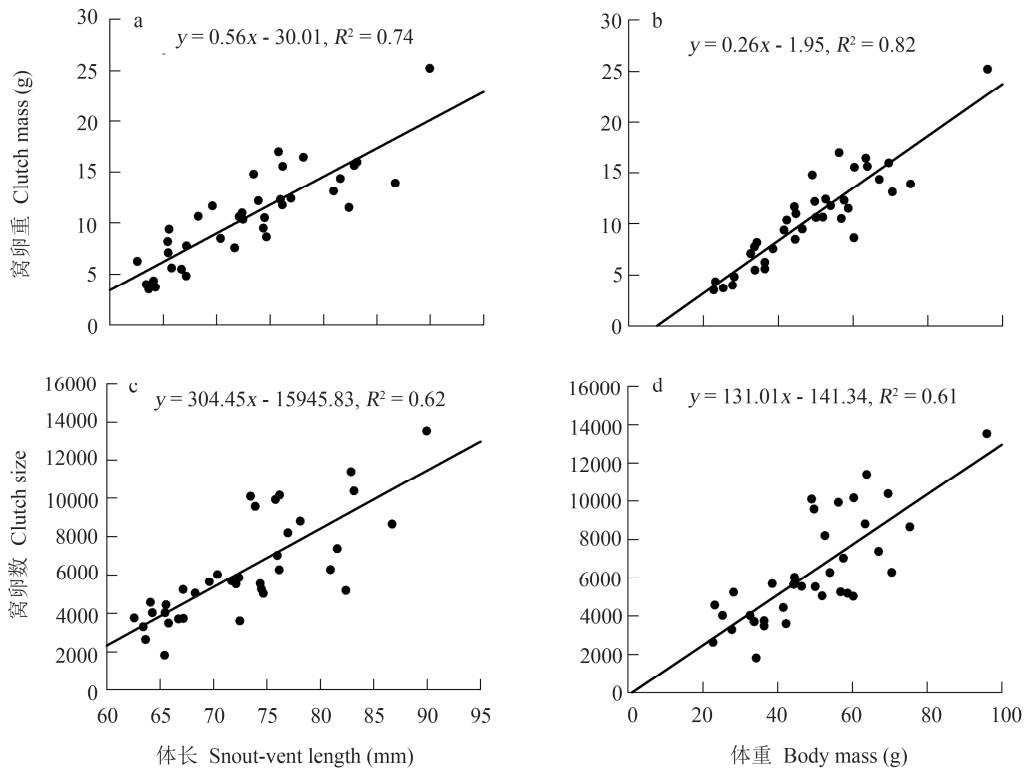


图 3 黑眶蟾蜍雌性繁殖输出与其个体大小的关系

Fig. 3 Relationship between reproductive output and body size in female *Duttaphrynus melanostictus*

a. 窝卵重与体长的关系；b. 窝卵重与体重的关系；c. 窝卵数与体长的关系；d. 窝卵数与体重的关系。

a. Relationship between clutch mass and snout-vent length; b. Relationship between clutch mass and body mass; c. Relationship between clutch size and snout-vent length; d. Relationship between clutch size and body mass.

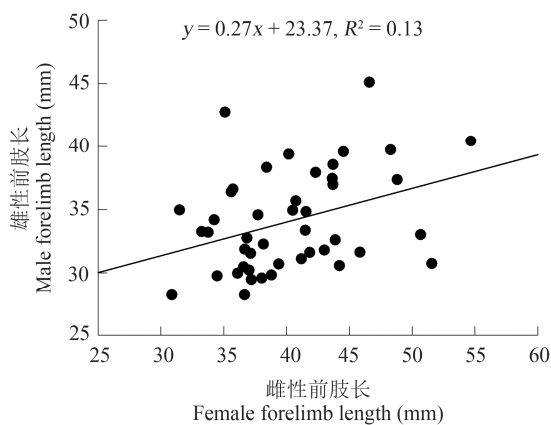


图 4 黑眶蟾蜍抱对个体两性间前肢长的关系

Fig. 4 Relationship of forelimb length in paired *Duttaphrynus melanostictus*

性选择与自然选择等共同作用的结果。

在本研究中，黑眶蟾蜍配对雌雄个体的体长、体重以及其他形态特征不存在相关性，而前肢较长的雌性黑眶蟾蜍，在交配时会选择具有较长前肢的雄性个体，这表明黑眶蟾蜍不存在个体大小的选型配对，但是存在前肢长的选型配对。这与 Gramapurohit 等（2012）对印度的黑眶蟾蜍，以及 Fan 等（2013）对浙江丽水的黑眶蟾蜍的相关研究结果不一致。Gramapurohit 等（2012）以及 Fan 等（2013）发现黑眶蟾蜍存在个体大小的选型配对，即配对雌雄个体体长和体重分别存在正相关。这表明，不同种群的黑眶蟾蜍在选型配对模式上可能存在差异。这种差异可能是由于种群间遗传

特征的差异造成的,也可能是受不同种群环境中的生态因子的影响,如种群有效性别比、温度以及降水等,这些因素能够影响雄性求偶行为(如鸣叫频率、攻击性)以及雄性配偶竞争的强烈程度,进而影响种群的选型配对模式(Briggs 2008, Liao et al. 2012, Vojar et al. 2015)。

在野外采样的过程中发现,抱对中的雄性黑眶蟾蜍常常面临其他雄性争夺配偶,因此雄性较长的前肢将有可能更牢固地抱住雌性,进而获得更多交配机会(刘鹏等 2013)。但是黑眶蟾蜍爬行的运动方式,使得前肢在移动过程中也发挥相当重要的作用。在抱对过程中,雌性不仅面临因怀卵而加重的生理负担,还要承担背负雄性的负担,因此较长的前肢可能弥补雌性在抱对中运动能力的下降,进而增加躲避被捕食风险的能力(Nauwelaerts et al. 2007, 林植华等 2007);而对于抱对的雄性,过长的前肢反而可能影响雌性前肢发挥移动与支撑作用。因此,雌雄两性的前肢长需要相适应,从而保证其在交配中尽可能保持稳定的抱对动作,同时又不至于影响雌性的活动。然而 Gramapurohit 等(2012)以及 Fan 等(2013)的研究并没有对黑眶蟾蜍体长、体重以外的其他形态特征进行分析,因此无法得知这两个黑眶蟾蜍种群在前肢长的选型配对上是否一致。对选型配对模式的研究不能仅仅集中在对单一性状的分析上,而应考虑探究多个特征的配对模式。同时,黑眶蟾蜍前肢长存在选型配对,但却不存在两性异形,这种不一致进一步表明,两栖类形态特征两性异形的形成是不同选择压力综合作用的结果。

参 考 文 献

- Andersson M B. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Blanckenhorn W U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, 75(4): 385–407.
- Böll S, Linsenmair K E. 1998. Size-dependent male reproductive success and size-assortative mating in the midwife toad *Alytes obstetricans*. *Amphibia-Reptilia*, 19(1): 75–89.
- Briggs V S. 2008. Mating patterns of red-eyed treefrogs, *Agalychnis callidryas* and *A. moreletii*. *Ethology*, 114(5): 489–498.
- Butler M A, Schoener T W, Losos J B. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean Anolis lizards. *Evolution*, 54(1): 259–272.
- Crump M L, Townsend D S. 1990. Random mating by size in a neotropical treefrog, *Hyla pseudopuma*. *Herpetologica*, 46(4): 383–386.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Fan X L, Lin Z H, Ji X. 2013. Male size does not correlate with fertilization success in two bufonid toads that show size-assortative mating. *Current Zoology*, 59(6): 740–746.
- Friedl T W P, Klump G M. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Animal Behaviour*, 70(5): 1141–1154.
- Gomes F R, Rezende E L, Grizante M B, et al. 2009. The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(5): 1088–1097.
- Gramapurohit N P, Radder R S. 2012. Mating pattern, spawning behavior, and sexual size dimorphism in the tropical toad *Bufo melanostictus* (Schn.). *Journal of Herpetology*, 46(3): 412–416.
- Jiang Y, Bolnick D I, Kirkpatrick M. 2013. Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, 181(6): E125–E138.
- Katsikaros K, Shine R. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(1): 39–51.
- Liao W B, Lu X. 2012. Variation in mating patterns in the Andrew's toad *Bufo andrewsi* along an elevational gradient in southwestern China. *Ethology Ecology & Evolution*, 24(2): 174–186.
- Liao W B, Zeng Y, Zhou C Q, et al. 2013. Sexual size dimorphism in anurans fails to obey Rensch's rule. *Frontiers in Zoology*, 10(1): 10.

- Liu X, Li Y M, McGarrity M. 2009. Geographical variation in body size and sexual size dimorphism of introduced American bullfrogs in southwestern China. *Biological Invasions*, 12(7): 2037–2047.
- Nali R C, Zamudio K R, Haddad C F, et al. 2014. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, 184(6): 727–740.
- Nauwelaerts S, Ramsay J, Aerts P. 2007. Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana esculenta*: no evidence for a design conflict. *Journal of Anatomy*, 210(3): 304–317.
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 1979(2): 297–306.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4): 419–461.
- Verwajen D, van Damme R, Herrel A. 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16(6): 842–850.
- Vojar J, Chajma P, Kopecký O, et al. 2015. The effect of sex ratio on size-assortative mating in two explosively breeding anurans. *Amphibia-Reptilia*, 36(2): 149–154.
- Wei L, Zhao L H, Ma X H, et al. 2012. Advertisement call variability in the black-spined toad *Bufo melanostictus* (Anura: Bufonidae) during the breeding season in Lishui, Zhejiang, China. *Asian Herpetological Research*, 3(2): 157–162.
- Welch A M, Semlitsch R D, Gerhardt H C. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science*, 280(5371): 1928–1930.
- Zhang L X, Lu X. 2013. Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evolutionary Biology*, 40(1): 84–91.
- 李春瑜, 洪美玲, 王力军, 等. 2013. 海陆蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *动物学杂志*, 48(1): 16–21.
- 廖灏泓, 徐峰, 杨维康. 2013. 两栖爬行动物两性大小异形研究进展. *生态学杂志*, 32(11): 3082–3093.
- 廖文波. 2015. 华西蟾蜍生活史特征演化. 北京: 科学出版社.
- 林植华, 计翔. 2005. 浙江丽水虎纹蛙形态特征的两性异形和食性. *动物学研究*, 26(3): 255–262.
- 林植华, 计翔, 张军, 等. 2007. 中华大蟾蜍成体的两性异形和配偶的形态相关性 // 计翔. 两栖爬行动物学研究: 第十一辑. 南京: 东南大学出版社, 53–62.
- 刘鹏, 刘恒, 张德成, 等. 2013. 东北林蛙的两性异形和抱对个体的形态相关性. *动物学杂志*, 48(2): 188–192.
- 施林强, 张秀琴, 马小梅. 2011. 泽陆蛙 (*Fejervarya limnocharis*) 两性异形的个体发育和雌体繁殖. *生态学杂志*, 30(4): 717–723.
- 寿鹿, 杜卫国, 舒霖. 2005. 金线侧褶蛙和泽陆蛙的两性异形与生育力. *生态学报*, 25(4): 664–668.
- 郑荣泉, 杜卫国, 寿鹿. 2002. 黑斑侧褶蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *动物学杂志*, 37(4): 14–18.