

人工环境下棘胸蛙 (*Paa spinosa*) 繁殖期的 行为谱及活动节律

俞宝根, 叶容晖, 郑荣泉*, 周 妍, 刘春涛, 陈 希

(浙江师范大学生态研究所, 金华 321004)

摘要: 2007 年 4 月, 利用红外线摄像设备记录人工环境下的棘胸蛙行为活动, 采用扫描取样法和目标动物取样法对录像资料进行分析, 对人工环境下棘胸蛙的个体行为和活动节律进行了研究。结果表明: 人工环境下的棘胸蛙行为主要包括静止行为(休息、对视); 社会行为(打斗、追逐); 运动行为(游泳、鸣叫、跳跃); 捕食行为; 繁殖行为(求偶鸣唱、侵占、驱赶、撕咬、摔跤、抱对、错抱、拒绝行为、产卵)等。日变化规律变化表明: 棘胸蛙的静止行为占了多数, 其余多数行为集中在夜间, 在凌晨 03:00 ~ 05:00 间出现一个最高峰, 与此不同的是棘胸蛙的打斗行为在白天 06:00 ~ 07:00、08:00 ~ 09:00、11:00 ~ 12:00 多次出现高峰, 而在夜间 17:00 ~ 24:00 打斗行为时间分配很少。鸣叫行为在 06:00 ~ 07:00、13:00 ~ 14:00 出现两个高峰, 而在夜间 17:00 ~ 01:00 鸣叫行为时间分配很少。棘胸蛙的繁殖行为也主要发生在夜间, 在凌晨 02:30 ~ 04:30 为高峰, 其间抱对行为占到 67%, 其次为摔跤 17%, 撕咬 15%, 而其余所占很少。在行为描述的基础上, 对棘胸蛙的有关行为机制进行了探讨。

关键词: 棘胸蛙; 行为谱; 活动节律; 人工环境

文章编号: 1000-0933(2008)12-6371-08 中图分类号: 文献标识码: A

The ethogram and activity rhythm of captive *Paa spinosa* during breeding period

YU Bao-Geng, YE Rong-Hui, ZHENG Rong-Quan*, ZHOU Yan, LIU Chun-Tao, CHEN Xi

Institute of Ecology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6371 ~ 6378.

Abstract: We recorded behaviors of captive *Paa spinosa* using an infrared video camera, and analyzed the ethogram and activity rhythm of the frog with focal and scan sampling methods. The behaviors included stillness behavior (resting, staring), social behavior (fighting, chasing), playing behavior (swimming, calling, jumping), feeding behavior (foraging), and reproductive behavior (advertisement call, aggression, dislodge, bite, wrestle, amplexus, amplexus error, reject, oviposition). The frogs mainly kept still during the day time, but were active in the evening with a peak at the time of 03:00 – 05:00. There were three peaks of fighting behavior in the daytime: 06:00 – 07:00, 08:00 – 09:00, and 11:00 – 12:00, by contrast, fighting seldom appeared in the evening from 17:00 to 24:00. Calling mainly appeared at 06:00 – 07:00, and 13:00 – 14:00 in the day time, but little in the evening from 17:00 to 24:00. The reproductive behavior of *Paa spinosa* always took place in the evening, peaking at 17:00 – 01:00. The time budget of reproductive behavior was as following: amplexus(67%), wrestle(17%), and bites(15%). Based on the description of behavior, we also discussed the mechanism of behaviors. The changes of food resources, space and habitats had significant

基金项目: 浙江省科技攻关重点资助项目(2006C22031)

收稿日期: 2008-01-26; 修订日期: 2008-11-12

作者简介: 俞宝根(1984 ~), 男, 浙江绍兴人, 硕士生, 主要从事动物生态研究. E-mail: ybg-19840506@163.com

通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengrq@zjnu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Major Program of Science Technology Item of Zhejiang Province (No. 2006C22031)

Received date: 2008-01-26; **Accepted date:** 2008-11-12

Biography: YY Bao-Geng, Master candidate, mainly engaged in animal ecology. E-mail ybg-19840506@163.com

impacts on the behavior of captive *P. spinosa*.

Key Words: *Paa spinosa*; ethogram; activity rhythm; artificial environment

开展行为学定量研究的首要步骤是对行为的定义与描述^[1,2]。根据行为的形式或功能,动物的行为可以按照一定的组织构建行为目录。若该目录所记录的行为接近研究动物所能表现出的全部行为,该行为目录称为行为谱(ethogram)^[3]。动物的行为灭绝与保护养殖等有密切的关系,对诸多濒危野生动物的圈养实践证明,任何野生动物驯养和繁殖的成功均同对其行为的深刻认识和理解是分不开的^[4]。人工养殖环境下驯养动物的行为研究是进一步开展野外生态学及保护生物学研究的重要前提^[5]。在构建行为谱的基础之上,对动物的活动节律进行研究,可以提供动物的营养状况、社会地位和社会压力等重要的生物学信息,从而有效揭示动物个体和群体的状况^[6,7],为动物的保护及人工养殖提供基础资料。

棘胸蛙(*Paa spinosa*)分布于中国和越南,中国为主要分布区^[8]。因其具有较高的食用和经济药用价值,而受到较多关注^[9~11]。由于人为的捕杀和自然环境的恶化,野生棘胸蛙资源已经遭到严重破坏,现在被中国物种红色名录列为易危(VU)等级^[12]。在棘胸蛙生态习性和人工养殖的一些研究中,对其捕食和繁殖等行为有初步描述^[13~17],目前尚缺少对其行为深入系统的研究。鉴于棘胸蛙极高的经济保护价值,其行为生态的研究亟待加强。

本文通过对人工饲养下的棘胸蛙的行为的观察和记录分析,初步构建了棘胸蛙的行为谱,对其活动节律进行了初步研究,同时探讨了打斗,鸣叫,错抱等行为的机制。从而初步揭示人工环境下的棘胸蛙行为规律,为了解人工环境下的棘胸蛙群体状况及更好的开展人工养殖提供了基础资料。

1 研究地点及方法

1.1 研究地点

研究地点位于浙江省兰溪市朱家乡余粮山山宝石蛙养殖场,兰溪(北纬 29°12' 东经 119°28')属亚热带季风气候,温暖湿润,四季分明,雨量适中,无霜期长,夏季高温,冬春寒潮,梅雨伏旱显著,全年平均气温 17.7℃,冬季平均 5.4℃,历史最低温度 -8.2℃,夏季平均 29.8℃,历史最高 41.3℃,年平均降水量 1439mm,其中 5、6 月梅雨季节雨量集中。养殖环境仿棘胸蛙的野外生存环境。养殖池高 80cm,宽 2m,长 3m,养殖场建有围墙,以减少人为干扰。研究所用棘胸蛙捕自野外,并经过约 1a 的人工饲养,食物以黄粉虫(*Tenebrio molitor*)为主,其次是环毛蚓(*Pheretima tschiliensis*)每天喂 3 次。所观察的棘胸蛙已到繁殖期,雌雄比 1:1,放养密度为每池 15~20 只。

1.2 研究方法

2007 年 4 月,在研究区域内选定 10 只棘胸蛙为观察对象(性比 1:1)。依据其某些特征:如体色,体型大小,斑纹深浅,等进行个体识别,以及系不同颜色的丝带进行辨认。用阜而康红外线摄像设备(型号:YM-2100)拍摄棘胸蛙的全天 24h 的行为,录像资料经电缆传送至百米外的观察室的电脑上。摄像头的位置在养殖池的进水口的左上方,该位置可以观察到棘胸蛙活动的大部分水域。观察每天从凌晨 00:00 开始至当天 23:59。录像资料所记录行为的分析采用扫描取样法(scan sampling method)和目标动物取样法(target objective observation method)^[18]。首先采用扫描取样法确认正在发生行为频次最高的且离镜头最近的棘胸蛙为目标动物进行连续 15min 的观察,记录目标动物的各种行为、行为次数及行为持续时间。15min 钟后,再以同样方法选取目标动物继续观察,1h 取样 2 次。连续观察 10d。

录像资料通过 Observer version 5.0 进行分析,记录的行为接近棘胸蛙所能表达的全部行为,由此创建行为目录,构建棘胸蛙行为谱,记录分析时间段内各种行为的发生频次以及各种行为的时间分配及活动节律。依据长期养殖经验,选取繁殖产卵期内繁殖行为表现明显的时段,即 2007 年 4 月 11 至 4 月 16 日。对该时间段的各种繁殖行为与其余时间段行为做比较分析后,认定的繁殖行为接近棘胸蛙所能表达的所有繁殖行为,

并构建繁殖行为谱。一般无尾类的鸣叫行为都称为求偶鸣叫^[19~21]。本研究发现繁殖产卵期的鸣叫行为与其它时期的相比具有明显的吸引作用,为了区别这种差异,本研究将繁殖产卵期的鸣叫定义为求偶鸣叫。

2 结果

2.1 棘胸蛙的行为谱

2.1.1 静止行为

休息(resting) 一般整个头部或仅眼、鼻孔以外露姿态静静蹲在水中,后腿弯曲下蹲,前腿半弯曲置于水中,以此支撑整个身体。

对视(staring) 两蛙四目相对,且保持一种姿态较长时间不变。结果为一方退出对视离开,或不久两蛙发生打斗。

2.1.2 社会行为

打斗(fighting) 在游泳或跳跃状态时,一般是一只蛙即将接近另一只蛙时,突然跳向它,然后两者头部相对,前腿抱在一起,并不断地转圈。

追逐(chasing) 静止休息时,一只蛙跳跃或游泳去接触另一只蛙的身体,使得另一只蛙也随之跳跃或游走。有时表现为两者相互追逐,并排跳跃或游动。有些只是单纯的追逐,有些是为了打斗。

2.1.3 运动行为

游泳(swimming) 后腿的动作是推动身体前进的主要动力之一。它的主要动作环节可分为收腿、翻脚蹼、蹬夹水和滑行4个阶段,这4个环节是紧密相连的完整动作。通过后腿的用力蹬使蛙身体前进,前腿主要是配合后腿做划水动作。

鸣叫(calling) 发音之前,雄蛙会先吸一口气到肺部,并把肚子鼓起来,然后腹部缩小把肺部的气体送到咽喉,在此震动声带发出声音,最后声音及气体一起被送到喉部下方或侧面的鸣囊,气体将鸣囊鼓大成为声音的共鸣腔,并扩散出去。由于蛙类有鸣囊作为共鸣腔,所以蛙鸣就格外的响亮大声。

跳跃(jumping) 身体下蹲,然后后腿用力向上一蹬,借助这个力量使身体向前跳出。

2.1.4 捕食行为

捕食(preying) 将蚯蚓,黄粉虫等食物投放在岸边,蛙一般身体下蹲,眼睛直视食物,然后对准目标,迅速且非常有力地跳起,将食物吞入。

2.1.5 繁殖行为

求偶鸣唱(advertisement calling) 繁殖期,雄蛙为了吸引雌蛙通过鼓动声囊而发出的鸣叫。

侵占(aggression) 入侵的蛙驱赶原领地的蛙,占领其领地的行为。

驱赶(dislodging) 原领地雄性个体主动驱赶入侵雄性个体的行为。

撕咬(bite) 竞争关系下,雄蛙互相撕咬对方的行为。

摔跤(wrestling) 摔跤双方互相紧紧抓住对方的前肢,时而旋转,时而在水中僵持;大部分时间成僵持状态,即二者浮于水面上,用后肢站立于池底。

抱对(amplexus) 雄性用一只或两只前肢抱住雌蛙的后肢或者躯体上,使得雌雄蛙的泄殖腔相接近。

错抱(amplexus error) 雄性与另一雄性抱对的行为。

拒绝行为(rejecting) 雄蛙试图与雌蛙或雄蛙抱对或接近,该行为被拒绝。

产卵(oviposition) 棘胸蛙在抱对后产卵的行为。

2.2 棘胸蛙个体行为的日时间分配

将棘胸蛙的全天行为进行统计分析后,得出其各种行为占日观察时间的百分比:静止行为所占比例最大,为64.08%,其次为鸣叫行为(12.87%)和打斗行为(11.05%),而游泳行为(5.74%)、追逐行为(4.35%)、跳跃行为(1.91%)所占比例较少(图1)。摄食行为发生在人工投喂之后,所占时间很少,统计意义不大。

2.3 棘胸蛙几种主要行为的日变化规律

跳跃行为在白天(04:00~12:00)分配比较少,在夜间(19:00~24:00)分配较多。打斗行为在白天的

06:00~07:00、08:00~09:00、11:00~12:00 多次出现高峰,而在夜间 17:00~24:00 打斗行为时间分配很少。追逐行为在 02:00~03:00 出现了一个最高峰,在 17:00~18:00 出现一个最低峰。游泳行为基本上没有出现太大的波动。鸣叫行为在 06:00~07:00、13:00~14:00 出现两个高峰,而在夜间 17:00~01:00 鸣叫行为时间分配很少。休息时间在白天比较平均,其时间总和多于夜间。在凌晨(02:00~07:00),休息时间所占比例最小,而在夜间(19:00~23:00)其所占比例相对较高(图 2)。

2.4 棘胸蛙几种行为频率每天所占的比例

在统计的几种棘胸蛙的行为中,跳跃行为的频率百分比最高(27.31%),其次为追逐行为(23.59%),游泳行为(20.99%),鸣叫行为(19.74%),打斗行为所占最少(8.37%)(图 3)。

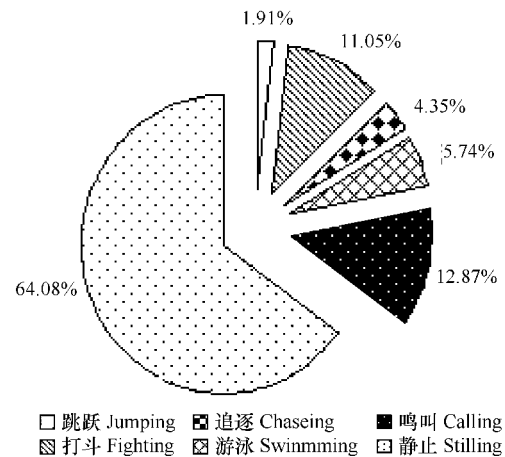


图 1 棘胸蛙各行为日时间分配图 ($n=10$)

Fig. 1 The behavior schedule of day time of *Paa spinosa* ($n=10$)

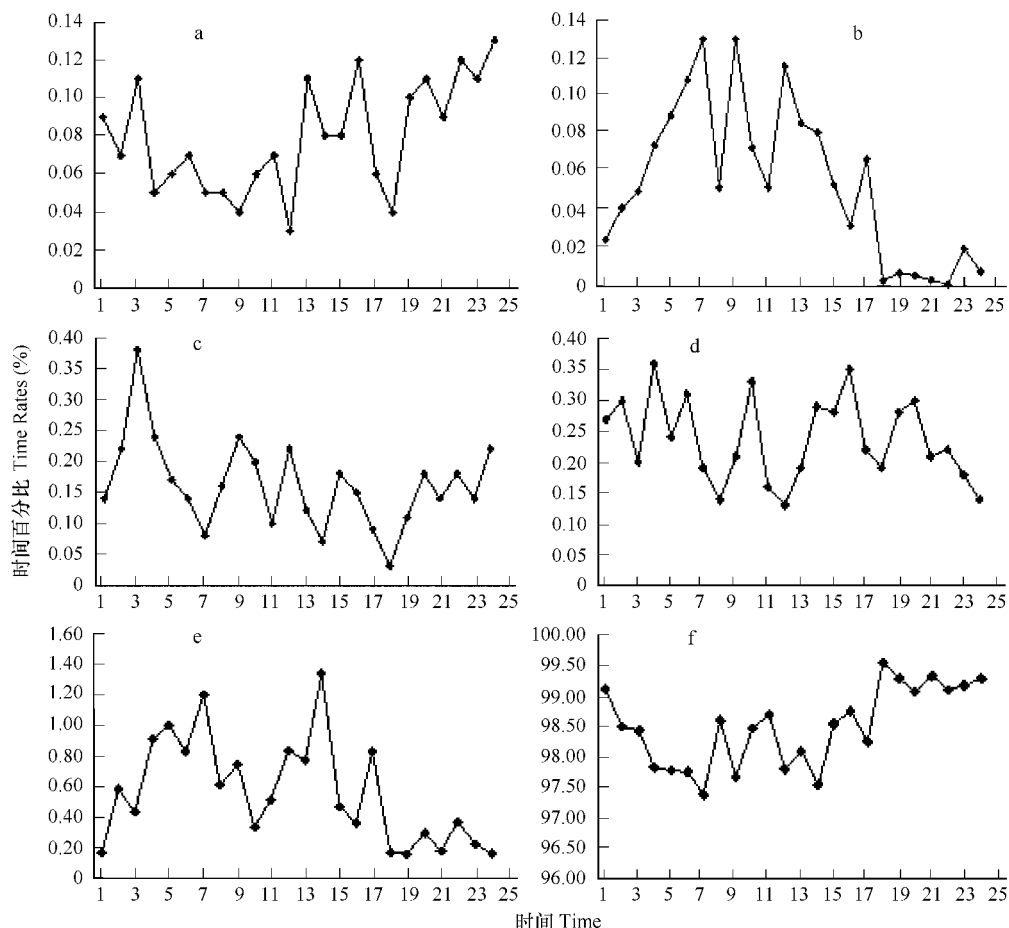


图 2 棘胸蛙各行为的时间分配百分比

Fig. 2 The time distribution rate of *Paa spinosa*'s every behavior ($n=10$)

a、b、c、d、e、f 分别表示跳跃、打斗、追逐、游泳、鸣叫、静止的时间分配百分比 ($n=10$) a、b、c、d、e、f show the time distribution rate of jumping, fighting, chasing, swimming, calling, stilling

2.5 棘胸蛙几种行为的日节律

从棘胸蛙全天的日活动节律图上,可以看到棘胸蛙几种行为的频率分配在1日内表现出一定的节律性。总体趋势而言,除打斗行为外,其他行为都具有一定的高低峰。活动时间主要集中在夜间,并在凌晨03:00~05:00间出现一个活动最高峰;而在17:00~18:00左右出现一个最低谷(图4)。

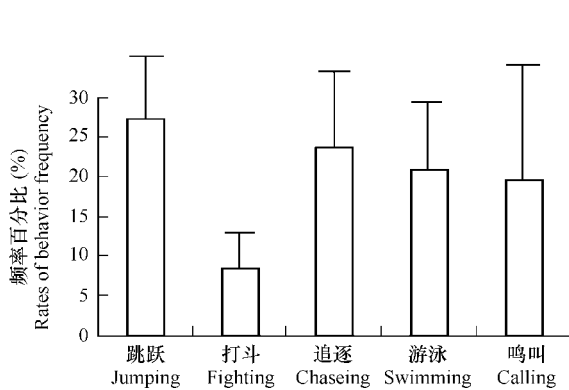


图3 棘胸蛙各行为频率百分比 ($n=10$)

Fig. 3 The behavior frequency rate of *Paa spinosa* ($n=10$)

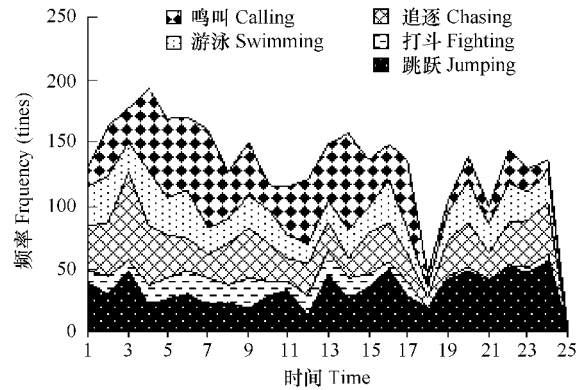


图4 人工饲养棘胸蛙行为的日节律 ($n=10$)

Fig. 4 The day time rhythm of *Paa spinosa* under artificial breeding condition ($n=10$)

2.6 棘胸蛙繁殖行为的日变化规律

据录像资料表明,蛙的首次产卵时间在4月14日清晨,记录4月11日至4月16日之间的各种繁殖行为进行统计分析。观察结果表明:棘胸蛙的繁殖活动时间主要是在夜间,其中在00:10~07:00这个时段最为活跃,白天10:00~20:00几乎不出现繁殖活动(图5)。

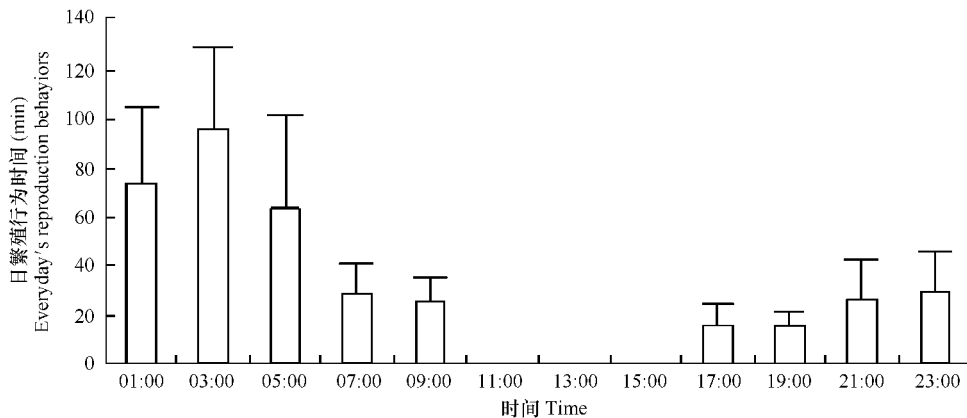


图5 棘胸蛙24h内的繁殖行为分布 ($n=10$)

Fig. 5 The distributing of the reproduce behavior of *Paa spinosa* during 24 hours ($n=10$)

2.7 棘胸蛙几种主要繁殖行为的时间分配

棘胸蛙繁殖行为主要发生在夜间至凌晨的00:30~04:30,观察发现该时间段前期是较为明显的过渡时期,繁殖行为的高峰在02:30~04:30期间,对该时间段的各种繁殖行为在总的繁殖行为中所占的比例进行统计分析表明:在该高峰期的整个繁殖行为中,抱对的时间占到67%,摔跤17%,撕咬15%,拒绝行为和驱逐侵占行为总共1%(图6)。由于错抱行为出现次数较少,不做统计。

5 讨论

行为谱的最主要用途是用于行为观察和研究中的定量分析,因此所记录的行为应该具有易于辨别、可重复记录的特点^[3]。通过对录像资料反复观察分析,权衡资料中信息及记录、分析的工作效率后,主要定义了

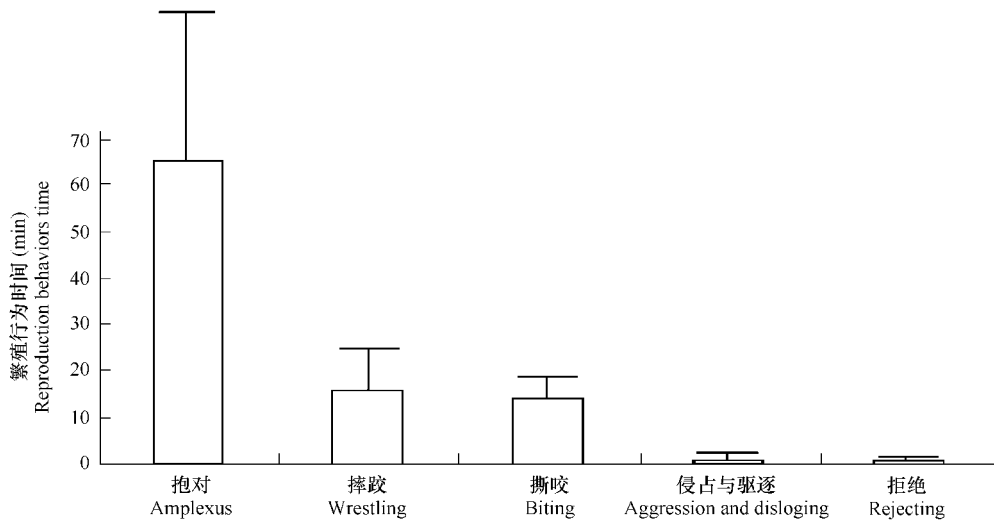


图6 棘胸蛙在02:30~04:30的各种繁殖行为分布 ($n=10$)

Fig. 6 The reproduction behavior of *Paa spinosa* between 02:30 ~ 04:30 ($n=10$)

具有明显特征,易于识别的行为。个体行为容易受到环境的影响^[22]。最近的研究表明,行为机制的改变同样会影响种群动态^[23,24]。因此,人工环境下对于棘胸蛙行为的研究具有双重意义。

与野生种群相比^[14,15],饲养条件下的棘胸蛙每天花在摄食行为上的时间很少,首先是因为长期的人工喂养已使棘胸蛙对投喂食物的时间和地点产生了条件反射,不需要像野生状态下那样花大量时间去寻找食物。其次,饲养条件下的棘胸蛙活动范围有限,能量消耗更少。

棘胸蛙的活动主要集中在夜间,在凌晨03:00~05:00间出现一个活动最高峰。在进入夜间活动频繁期之前的17:00~18:00出现一个最低谷,这可能是为了夜间的活动准备。休息时间白天多于夜间,繁殖行为主要发生在夜间至凌晨的02:30~04:30期间。这与野外环境下棘胸蛙昼伏夜出活动时间分配大致相同。可见棘胸蛙主要的活动时间并没有因圈养而改变。

棘胸蛙的打斗行为在白天06:00~07:00、08:00~09:00、11:00~12:00多次出现高峰,而在夜间17:00~24:00打斗行为时间分配很少。造成这种多次出现打斗高峰现象可能是受到空间和生境的影响。两栖类由于在暂时或者永久性的水域中产卵,资源、空间、配偶竞争等社会环境因素对其雄性间争斗和鸣叫等行为有明显影响^[25]。行为的弹性问题表明:当动物生存活动空间受到限制时,就会对动物的某些弹性行为表达产生一定的影响^[26,27]。在高密度圈养条件下,种群密度过大引起个体活动空间狭小,导致个体对抗行为增加如打斗行为增多^[28],这正是由于缺乏足够的逃逸空间所产生的结果。长期生活在人工环境下,棘胸蛙由于缺乏行为表达的空间,会导致许多弹性大的行为丧失,从而引起行为多样性的降低。另一方面,打斗行为的增多也会影响养殖环境下种群的有序和稳定,进而影响养殖效益。

棘胸蛙在长期的进化过程中形成了特定的行为模式以适应特定的栖息环境和食物资源。环境作为动物行为的一个要素,其多样性是诱导动物行为发育的条件之一。尽管观察池模拟自然环境建成,但仍然缺乏棘胸蛙自然环境中的种种要素。环境作用改变个体行为的时间并不一定很长,例如,Davidson等^[29]研究发现:泡蟾(*Physalaemus pustulosus*)在其繁殖期缺少合适的产卵环境时,它的产卵行为明显延迟。因此,长期的人工环境会导致与棘胸蛙生存和繁殖有关的一些行为不能正常发育,从而出现在白天多次出现打斗高峰等类似的情况。

鸣叫行为在06:00~07:00、13:00~14:00出现两个高峰,而在夜间17:00~01:00鸣叫行为时间分配很少。这种行为的时间分配可能也是受长期人工环境的影响。听觉信号是多数无尾类行为通讯的主要媒介,雄蛙通过求偶鸣叫吸引异性,通过鸣叫来保护领域或者求偶的场所^[30~32]。棘胸蛙的鸣叫作为一种听觉通讯行

为,也是个体间通讯与信息交流的重要工具之一。Michael 等^[33]研究发现:同一种群布罗雨滨蛙(*Litoria booroolongensis*)在不同繁殖期间求偶鸣叫的鸣叫时长和鸣叫频率存在着差别,这似乎也暗示了某些求偶鸣叫在不同时期可能存在着差别。本研究中雄性鸣叫行为日时间分配为 19.74%,表明雄蛙投入较多时间和能量用于领域的保护及占据求偶有利场所。繁殖产卵期雄性的求偶鸣叫所占时间较少,但具有明显的吸引异性的作用。本研究对于鸣叫行为的只做了初步探讨,对于不同时期鸣叫行为的鸣叫时长,鸣叫频率等定量研究有待深入。

繁殖期间,棘胸蛙的抱对行为在整个繁殖行为格局中占绝对优势,其时间分配占到繁殖高峰期的 67%。两栖类的抱对是求偶、交配和完成繁殖过程极重要的一步^[34]。刘春涛等^[35]研究发现,棘胸蛙的前肢存在两性异形,雄性棘胸蛙的前肢显著地长于雌性,有利于雄性更好地抱对。棘胸蛙偶尔会出现错抱行为。错抱行为在蛙类当中比较普遍,例如,在多疣狭口蛙(*Kaloula verrucosa*)交配季节,找不到配偶的雄蛙因周围环境的影响,也会产生择偶抱对的行为,会在它周围的雄蛙中寻找适合的对象进行抱对^[36]。错抱的方式也有多种,Barry 等^[37]就曾对尾蟾(*Ascaphus truei*)的错抱方式做出了细致的描述。棘胸蛙的错抱行为在产卵前后表现的特别突出,找不到配偶的雄蛙会在他周围的雄蛙中找一只“条件”较好的雄蛙作为配偶,然后试图与之抱对。错抱行为的出现具有一定的生物学意义,首先它具有抑制攻击的作用。由于在动物群体内部成员之间经常会产生一些对抗性攻击的行为,它对种群内部的安定团结以及整个种群的稳定发展是十分不利的^[28]。同时错抱行为能够促使动物多余能量释放,从而缓解其紧张。

References:

- [1] Lehner P N. Handbook of Ethological Methods (2nd edition). Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [2] Martin P M, Bateson P. Measuring Behavior, an introductory Guide (2nd edition). London: Cambridge University Press, 1993.
- [3] Xiao J Q, Wang D. Construction of ethogram of the captive Yangtze finless porpoises, *Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(3): 253—258.
- [4] Meng X X, Feng J C, Zhou Y J, et al. Descriptive studies on ethogram and behavior patterns of Musk Deer. Sichuan Journal of Zoology, 2007, 26(1): 46—50.
- [5] Wang L J, Yu F J, Hong M L, et al. Diurnal behavioral time budget and activity rhythm of reeves's butterfly lizard under artificial breeding condition. Sichuan Journal of Zoology, 2005, 25(1): 9—13.
- [6] Teser J R, Figala J. Effects of biological and environmental factors on activity rhythms of wild animals. In: Haynes D K, Pauly J E, Reiter R J. Chronobiology: Its Role in Clinical Medicine, General Biology and Agriculture. New York: Wiley, 1990, 341B: 809—819.
- [7] Berger A, Scheibe K M, Eichhorn K, et al. Diurnal and ultradian rhythms of behavior in a mare group of Przewalski horse (*Equus ferus przewalskii*), measured through one year under semi-reserve condition. Appl Anim Behav Sci, 1999, 64(1): 1—17.
- [8] Zhao E M. China red data book of endangered Animals- Amphibian. Beijing: Science Press, 1998.
- [9] Shu M A. An analysis of the nutritive compositions in muscle of *Paa spinosa*. Journal of Zhejiang University(Sciences Edition), 2000, 27(4): 433—437.
- [10] Zhu B Q. An analysis of the nutritive compositions of *Paa spinosa* David. Chinese Journal of Zoology, 2000, 35(3): 31—32.
- [11] Wen T, Xie F, Jiang J P. A study on mode of utilization of *Paa* resource in china. Modern Fisheries Information, 2006, 21(12): 14—16.
- [12] [Http://www.iucnredlist.org/](http://www.iucnredlist.org/)
- [13] Zou M Q, Zhong Y G. A investigation of zoology and artificial breeding condition of *Paa spinosa* David in the northwest of Fu Jian. Chinese Journal of Zoology, 1986, 21(3): 4—8.
- [14] Ling G H, Yu P C. A biological investigation of the reproduction of the *Paa spinosa* David. Journal of Jiang Xi University (Natural Science), 1990, 14(4): 64—70.
- [15] Yang W G, Zhou D S, Lin X P, et al. The biological condition and means of artificial breeding of *Paa spinosa* David. Journal of Biology, 1990, 4: 19—23.
- [16] Yang W G. A primary study of artificial breeding of *Paa spinosa* David. Chinese Journal of Zoology, 1992, 27(1): 12—14.
- [17] Yang W G. A study of reproduction of artificial breeding *Paa spinosa* David. Chinese Journal of Zoology, 1992, 27(3): 14—16.
- [18] Zhang F, Wu X B, Zhu J L, et al. Primary research on the activity rhythm and behavior coding of captive-bred chinses alligator in summer and autumn. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(5): 488—494.
- [19] Gerlinde H, H Carl G. Sources of selection on signal timing in a tree frog. Ethology, 2007, 113: 973—982.

- [20] Julia W, Simon D, Trevor J C B. Male advertisement call characters as phylogeographical indicators in European water frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2002, 77: 355—365.
- [21] Eliot A B, Gary J R. Female choice and plasticity of male calling behaviour in the pacific tree frog. *Animal behaviour*, 1999, 57: 1337—1342.
- [22] Beat E, Heinz-Z R. Choosy females and indiscriminate males: mate choice in mixed populations of sexual and hybridogenetic water frogs (*Rana lessonae*, *Rana esculenta*). *Behavioral Ecology*, 2001, 12(5): 600—606.
- [23] Som C, Anholt B R, Reyer H U. The effect of assortative mating on the coexistence of a hybridogenetic water frog and its sexual host. *Am Nat*, 2000, 156: 34—46.
- [24] Hellriegel B, Reyer H U. Factors influencing the composition of mixed populations of a hemiclinal hybrid and its sexual host. *J Evol Biol*, 2000, 13: 906—918.
- [25] Attilia H, Peter B P. Social environment and reproductive interference affect reproductive success in the frog *Rana latastei*. *Behavioral Ecology*, 2003, 14(2): 294—300.
- [26] Jiang Z G, Li C W, Peng J J, *et al.* Elasticity and diversity of animal behavior. *Biodiversity Science*, 2001, 9(3): 265—274.
- [27] Jirotkul M. Population density influence male-male competition in guppies. *Animal behavior*, 1999, 58: 1169—1175.
- [28] Maria I S, Henrik G, Smith. Female aggression in European starling during the breeding season. *Animal behavior*, 1997, 53: 13—23.
- [29] Davidson E H, Hough B R. Synchronous oogenesis in *Engystomys pustulosus*, a Neotropical anuran suitable for laboratory studie: localization in the embryo of RNA synthesized at the lampbrush stage. *J Exp Zool*, 1969, 172: 25—48.
- [30] Adolfo A, Lina C, Walter H. Auditory matching of male *Epipedobates femoralis* (*Anura: Dendrobatidae*) under field conditions. *Animal Behavior*, 2005, 70: 1377—1386.
- [31] Kime N N, Rand A S, Kapfer M, *et al.* Consistency of female choice in the túngara frog: a permissive preference for complex characters. *Animal Behavior*, 1998, 55: 641—649.
- [32] Julia W, Simon D, Trevor J C B. Male advertisement call characters as phylogeographical indicators in European water frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2002, 77: 355—365.
- [33] Michael J S, David H. Temporal and geographic variation in the advertisement call of the Booroolong Frog (*Litoria booroolongensis*; *Anura: Hylidae*). *Ethology*, 2005, 111: 1103—1115.
- [34] Shang Y C. *Behavioral Ecology*. Beijing: The Press of Beijing University, 1998.
- [35] Liu C T, Zheng R Q, Lu Q F, *et al.* Sexual dimorphism and female reproduction characteristics in the giant spiny frog, *Paa spinosa*. *Herpetologica Sinica*, 2007, 11: 160—165.
- [36] Zhou W, He J F, Li M H, *et al.* Behavior and morphologic adaptive selection of sexual partnership in a population of verrucous digging frog (*kaloula verrucosa*) from Kunming. *Zoological Research*, 2006, 27(2): 169—174.
- [37] Barry S, Paul V. Courtship and mating of the tailed frog (*Ascaphus truei*). *The Zoological Society of London*, 2003, 259: 15—22.

参考文献:

- [3] 肖建强, 王丁. 人工饲养环境下长江江豚的行为谱的构建. *水生生物学报*, 2005, 29(3): 253—258.
- [4] 孟秀祥, 冯金朝, 周宜君, 等. 麝类行为谱的初步建构及行为型的描述性定义. *四川动物*, 2007, 26(1): 46—50.
- [5] 王力军, 于丰军, 洪美玲, 等. 人工饲养条件下蜡皮蜥昼间行为时间分配及活动节律. *四川动物*, 2005, 24(1): 9—13.
- [8] 赵尔宓主编. 中国濒危动物红皮书——两栖动物分卷, 北京: 科学出版社, 1998.
- [9] 舒妙安. 棘胸蛙肌肉营养成分的分析. *浙江大学学报(理学版)*, 2000, 27(4): 433—437.
- [10] 朱柄全. 棘胸蛙营养成分的分析. *动物学杂志*, 2000, 35(3): 31—32.
- [11] 温涛, 谢锋, 江建平. 我国棘蛙(*Paa*)资源利用模式探悉. *现代渔业信息*, 2006, 12(12): 14—16.
- [13] 邹明泉, 钟贻光. 闽西北棘胸蛙的生态调查及人工试养观察. *动物学杂志*, 1986, 21(3): 4—8.
- [14] 林光华, 虞鹏程. 棘胸蛙的繁殖生物学研究. *江西大学学报(自然科学版)*, 1990, 14(4): 64—70.
- [15] 杨伟国, 周道三, 林溪平, 等. 棘胸蛙的生态习性与人工养殖方法. *生物学杂志*, 1990, 4: 19—23.
- [16] 杨伟国. 人工养殖棘胸蛙的初步研究. *动物学杂志*, 1992, 27(1): 12—14.
- [17] 杨伟国. 人工驯养棘胸蛙的繁殖研究. *动物学杂志*, 1992, 27(3): 14—16.
- [18] 张方, 吴孝兵, 朱家龙, 等. 夏秋两季饲养条件下扬子鳄的行为谱和活动节律初步研究. *水生生物学报*, 2005, 29(5): 488—494.
- [26] 蒋志刚, 李春旺, 彭建军, 等. 行为的结构、刚性和多样性. *生物多样性*, 2001, 9(3): 265—274.
- [34] 尚玉昌. *行为生态学*. 北京: 北京大学出版社, 1998.
- [35] 刘春涛, 郑荣泉, 路庆芳, 等. 棘胸蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *两栖爬行动物研究*, 2007, 11: 160—165.
- [36] 周伟, 贺佳飞, 李明会, 等. 多疣狭口蛙昆明种群雌雄配对行为及形态适应选择. *动物学研究*, 2006, 27(2): 169—174.