

## 凹耳蛙及无尾两栖动物发声系统形态学研究进展

李丕鹏

(沈阳师范大学中国两栖爬行动物保护与繁育研究中心, 辽宁省生物进化与生物多样性重点实验室, 沈阳 110034)

**摘要:**两栖动物是最早应用声讯进行雌雄识别、繁殖和防御的脊椎动物,其发声器官包括喉部器官和(或)声囊。近来的研究表明我国特有两栖动物——凹耳蛙不仅具有非常复杂的鸣叫特点,而且能发出超声音频。本文总结了有关凹耳蛙的生物学特点、无尾两栖动物发声器官的研究进展,指出凹耳蛙在无尾两栖动物发声器官的生态和进化形态学研究中的重要地位。

**关键词:**两栖动物;凹耳蛙;发声器官;生态形态学;进化形态学

**中图分类号:** Q959.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7083(2010)01-0151-05

## Progress on the Sunken Ear Frog and Morphology of Sound Producing System in Anurans

LI Pi-peng

(Center for China Herp-breeding and Conservation Rerearch, Liaoning Key Lab of Biodiversity and Evolution, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

**Abstract:** Amphibians are among the first vertebrates to use sound communication in reproduction, defence and male-female identification. The sound production apparatus consists of the larynx and/or its vocal sacs. Recent studies showed that the Chinese frog *Rana tormotus*, which is endemic to China, produces countless and high-pitched vocalizations, some of which share features of birdsong. It is a phenomenon of adaption to torrent in the noisy setting of their natural habitats. In this review, we summarize the research being done on the *Rana tormotus* sound producing apparatus and suggest that this frog could be used as a model for sound production studies. And pointed out its important position in the discovery of the structures of sound producing apparatus from eco-morphology, evo-morphology and ontogeny in different taxa of frogs and toads.

**Key words:** amphibian; the sunken ear frog; sound production apparatus; eco-morphology; evo-morphology

动物的鸣叫在动物繁殖、识别、防御等方面具有重要的作用。无尾两栖类是最早应用鸣叫参与繁殖行为的脊椎动物,是其从水生演化到陆生的重要结果。无尾两栖动物的发声系统包括喉部器官(laryngeal apparatus)和(或)咽部的声囊(vocal sac)。喉部器官的形态结构特点、声囊的有无及形态类型、发声机制与调节决定了无尾两栖动物自身特有的鸣叫特征和规律。与其他无尾两栖动物不同,我国特有的一种小型溪流蛙(cascade frog)——凹耳蛙不仅能发出“吱、吱”类似昆虫的鸣声和婉如鸟鸣的叫声,而且最为奇特的是还能够发出超过 20 kHz(20 ~ 128 kHz, 超声范围)的高频鸣声。这一重大发现,揭示了凹耳蛙在声音通讯上的独特性以及无尾两栖动物声音通讯更为复杂多样的特点。因此凹耳蛙发声器官的结构基础、发育规律、调节机制、起源与演化等的研究在探讨两栖动物发声器官的生态和进化形态学方面具有重要价值。通过对凹耳蛙及其相关生境和系统发生类群发声器官的研究,不仅对认识凹耳蛙特殊鸣声产生的结构基础及其发育模式、趋同进化和趋异进化特点等方面具有重要意

义,对处于严重衰减中的蛙类保护生物学、繁殖生物学和行为学等研究也具有科学价值,对溪流生境的棘蛙类可持续利用中的人工科学繁育研究等也具有现实意义。

### 1 凹耳蛙的研究现状

凹耳蛙 *Rana tormotus* Wu, 1977 是一种生活于溪流中的小型蛙,因其鼓膜凹陷形成类似鸟类的外耳道而得名。这一独特特征与产于婆罗洲的另一种蛙 *Rana cavitympanum* (后改为 *Huia cavitympanum*, 种名 *cavitympanum* 的意思也是鼓膜凹陷)相类似(吴贯夫, 1977)。凹耳蛙间断性地分布于安徽黄山桃花溪和浙江建德县建德林场等地的溪流中,数量少,生活习性隐秘,常常是只闻其声而难觅其踪。雄蛙有一对咽侧下外声囊,发出“吱、吱”类似昆虫的鸣声(吴贯夫, 1977; 赵尔宓, 1998)或“婉如鸟鸣”的叫声(余祖林等, 2005)。赵尔宓(1998)认为“就目前所知,本种分布范围狭窄,数量不多,本种雄性鼓膜深陷形成外耳道,在蛙类中颇为特殊,很有研究价值,属于珍稀物种,应予保护”。

**收稿日期:** 2009-11-03 **接受日期:** 2009-11-15 **基金项目:** 本研究得到国家自然科学基金(No. 30470206, 30870276, 30970315); 辽宁省优秀人才培养计划及沈阳师范大学特聘教授科研专项经费的支持

**作者简介:** 李丕鹏(1963 ~), 男, 动物学博士, 教授, 博士生导师, 主要从事两栖爬行动物生物学、保护与繁育研究, E-mail: lipipeng@yahoo.com  
**致谢:** 感谢中国科学院成都生物研究所赵尔宓院士、王跃招研究员、吴贯夫教授和赵惠副研究员, 杭州师范学院顾辉清教授, 黄山学院吕顺清教授、黄松博士和唐鑫生教授等对开展凹耳蛙研究的支持和帮助!

但是,对这样一个非常特殊和重要的物种的研究却显得稀少。除对凹耳蛙食性、生境选择和生态习性的初步研究外,主要集中在对其分类地位的探讨方面(费梁等,1991;刘必融,华田苗,2001;吴海龙,吴孝兵,2002;唐鑫生等,2007;陈启龙等,2005;Cai *et al.*, 2007;Su *et al.*, 2007;Li *et al.*, 2008)。凹耳蛙原归隶于蛙科蛙属 *Rana* (吴贯夫,1977),费梁等(1991)推测其蝌蚪具有腹吸盘,将其归入湍蛙科湍蛙属 *Amolops*,但有学者对此观点表示质疑(Zhao *et al.*, 2000;GAA, 2005)。我们实验室对凹耳蛙进行了多次野外考察,通过对模式标本产地同域分布的 4 种蝌蚪的人工饲养和比较观察,发现凹耳蛙的蝌蚪与湍蛙的蝌蚪完全不同,不仅没有腹吸盘,也没有腺体,大小和形态特征与某些臭蛙的相似。结合对成体骨骼结构特征的分析,首先从形态学上排除了凹耳蛙隶属湍蛙属的可能性,并建议建立新属——吴蛙属 *Wurana*,Li, Lu and Lu, 2006 以辖之(李丕鹏等,2006)。近来基于分子水平的研究结果,有学者则提出将凹耳蛙归入蛙科臭蛙属 *Odorrana* (唐鑫生等,2007;Cai *et al.*,2007) 或另建新属(Su *et al.*, 2007)。无论从蝌蚪及成体形态特征和生态习性,还是分子系统发育方面,凹耳蛙与臭蛙属某些物种极为相似。2008 年,我们进一步对其蝌蚪的发育和变态、幼蛙及成体的生物学特性等进行了分析和研究(Li & Lu, 2008; Li *et al.*, 2008)。

凹耳蛙独特的声讯在国内外产生了很大反响,引起了学界的广泛关注和重视,开辟了两栖动物研究的一个新热点(沈钧贤,2006、2008;Arch *et al.*, 2008)。美国生物声学家 Albert Feng(冯士弘)教授等与我国科学家沈钧贤教授等人合作对凹耳蛙的声音通讯进行研究,首次发现凹耳蛙具有超乎寻常的发声和定位技能,能发出类似蝙蝠和鲸鱼等的高频鸣声(Feng *et al.*, 2002、2006;余祖林等, 2005)。2008 年,沈钧贤等进一步发现雌性凹耳蛙也能发出短促而高频的超声信号,且明显不同于雄蛙的鸣叫。通过回放记录的雌蛙叫声研究表明,雄蛙不仅增加了叫声活动,并趋近声源。他们认为凹耳蛙可能进化了这种高频超声系统,成为在嘈杂的栖息地进行精确通讯的一种方法(Shen *et al.*, 2008)。此外,进一步的研究还发现 *Huia cavitympanum* 也具有与凹耳蛙类似的发声特点(Arch *et al.*, 2008)。这两种蛙均属于溪流蛙类(cascade frogs),其产生超声的意义可能在于通过回避溪流中嘈杂的背景噪音来达到有效的通讯作用(Suthers *et al.*, 2006)。余祖林等(2005)认为:“也许像大山雀那样,凹耳湍蛙为避免环境噪音而‘进化’了高频鸣声。”对大山雀的研究也表明:“在嘈杂城市地区生活的大山雀 *Parus major* 以较高的最低频率歌唱,以避免低频为主环境噪音掩蔽它们的歌声,有利于个体间的声通讯”(Slabbekkoor & Peet, 2003;余祖林等, 2005)。上述研究提示这些蛙类所具有的高频鸣声特点是在进化过程中对溪流环境长期适应的结果,这一适应性的表现必然具有目前尚为人所不知的、与其他蛙类不同的特殊结构特点、调节机制和两性异型性的特征。

## 2 蛙类发声系统的形态学研究进展

鸣叫是动物的一种通讯本能,无尾两栖类是最早应用鸣

叫参与繁殖行为的脊椎动物,声音通讯在诸如防御、识别和繁殖等方面发挥着重要的作用。鸣叫是无尾两栖动物繁殖期最常见的一种生物学现象,是其成功繁殖的保障。雄性成年蛙类(为了描述方便,以下均以蛙类代表无尾两栖类)能够发出具有种间甚至种内不同居群间的独特交配鸣叫,不仅用于吸引繁殖期的同种异性,同时也具有与同域分布的其他物种保持繁殖隔离的机制(Royd, 1994;McClelland *et al.*, 1998; Kelley, 2004)。近年来,从生物声学和行为学角度对鸣叫的研究较多,但从个体发育和系统演化方面的比较形态研究则较少(Narins *et al.*, 2006)。

蛙类的发声系统包括喉部器官和(或)咽部的声囊,下面对其组成、结构以及神经调节的研究现状分别予以简述。

### 2.1 发声器官

蛙类和其他四足动物一样,喉部器官是产生声音的器官,其中最重要的发声结构是位于这一软骨性囊状结构中的声带(vocal cords)。喉部器官的形态结构特点、声囊的有无及形态类型、发声机制与调节决定了无尾两栖动物自身特有的鸣叫特征和规律。一般来讲,蛙类的这一发声器官位于口腔和肺之间,肺内空气的呼出引起声带和相关的软骨的震动而产生声音,而控制声门和声带的则是喉部的 3 对或 4 对肌肉(Gans, 1973; Duellman & Trueb, 1986;Shneider,1988; Gridi-Papp *et al.*, 2006)。无尾两栖动物不仅种类繁多,而且生态类型也多样,发声系统的类型和鸣叫特征更是多种多样,但研究却相对较少,仅涉及下列少数物种:*Acris crepitans*, *Bufo bufo*, *Bufo calamita*, *Bufo viridis*, *Bombina bombina*, *Bombina variegata*, *Colostethus palmatus*, *Hyla chrysoceles*, *Physalaemus pustulosus*, *Rana catesbeiana*, *Rana temporaria*, *Rana ridibunda*, *Rana esculenta*, *Rana pipiens* 和 *Xenopus laevis* 等(Schmidt, 1973、1978; Schneider, 1977; Drewry *et al.*, 1982; McClelland *et al.*, 1996、1998; Kelley, 2004)。研究表明不仅喉部器官的形态和声带等差异较大,而且构成喉部器官的杓状软骨和舒张肌、括约肌也在不同物种之间有很大差异,甚至在同种不同种群间也存在差异。但是,相对于复杂多样的两栖动物来讲,所研究的物种很少,尚不能从系统演化的角度了解蛙类发声器官的进化趋势和规律。

声带是发声的主要结构基础,蟾蜍科和蛙科鸣叫的巨大差别主要是因为声带的不同所致。蛙科的声带比较强健,多产生高亢嘹亮的叫声,而蟾蜍科的声带比较柔软松弛,在声带两端各有一对垫状结构,只能发出低弱的声音。Weber (1976)通过对蛙(*Rana temporaria*, *Rana ridibunda* 和 *Rana esculenta*)和蟾蜍(*Bufo bufo*, *Bufo calamita* 和 *Bufo viridis*)的声带施行部分或者全部的外科损坏或割除手术,结果导致林蛙失声或只能发出非典型性的鸣叫,其中部分破损手术致使林蛙的鸣声强度极大减小和鸣声节律的改变;而对蟾蜍的影响则比较少,只有在全部或部分割除声带后才导致明显的变化。这一结果表明不仅声带与发声有关,声带两端的垫状结构也参与发声过程,而且蟾蜍科和蛙科动物的发声机制不同。进一步通过对处于不同进化地位的 *Bombina bombina*、*Bombina variegata*、*Acris crepitans* 和 *Rana pipiens* 的研究表明,鸣声的一些特点(鸣叫长度、频率等)与喉部结构有关,声带

长度的差别是导致个体大小基本相等的 *Bombina bombina* 和 *Bombina variegata* 鸣声基础频率不同的主要原因 (Martin, 1972; Schmid, 1977)。而同等大小不同性别的 *Rana pipiens* 尽管发声结构的其他部分不同,但由于声带长度一致,所发出的声音的频率也相同 (McClelland & Wilczynski, 1989a,b),这说明声带的形态结构和大小直接与声波的频率相关,也提示我们在对凹耳蛙鸣叫的发生机制研究中,应从声带的大小、形状、组织结构特点等方面进行重点分析。声带是一种纤维样结缔组织,缺乏肌肉成分。对声带的研究多限于长度和宽度的测量和显微结构的基本观察,而缺乏对其超微结构的研究,尤其是没有对与振动有关的纤维的性质(如强度、大小、密度、空间分布和三维走向等)进行比较研究。Suthers 等 (2006) 对凹耳蛙的喉部结构作了初步研究。他们认为凹耳蛙的声带与其他已研究的蛙类不同,尤其是前、中、后各区域的差别与其发声特点有关。这些结构差异到底与凹耳蛙发出“吱、吱”类似昆虫或婉如鸟鸣的叫声有关,还是与高频鸣叫有关,则不清楚。

除声带之外,喉部软骨和其他结构不仅与声频有关,而且也与特殊声音的产生有着密切的关系。*Physalaemus pustulosus* 的喉支气管突背部的纤维样结构能够使雄蛙发出具有超常的低频率的复杂声音,声带的附属物也有类似的作用。Ryan 等认为低沉的哀鸣声由声带产生,而清脆的类似蟋蟀的“咯咯”声由附属物所产生。Gridi-Papp 等 (2006) 通过外科手术去除附属物证明了这一假设。Ryan 和 Drewes (1990) 认为软骨可能通过增加震动组织的体积来影响声频,其他结构也有类似的作用。McClelland 等 (1998) 对不同居群的 *Acris crepitans* 的研究进一步表明,所有与发声有关的结构在大体形态和组织学水平上都表现出显著的居群间差异,与居群间的鸣叫差异一致。但对声带及其附属物的细微结构特点和不同居群间的差异缺乏研究。这说明蛙类的鸣叫不仅与声带有关,也与喉部器官的其他结构有关。

雌雄两性差异:尽管绝大多数蛙的雌性不能发声,但也有少数能发出较小的声音,具有类似的喉部结构。尽管这方面的研究较少,但是对美国牛蛙的研究表明存在很大的性别差异。这种差异不仅表现在喉的大小和扩张肌的长度和宽度上,而且也表现在细微结构和其他方面。琥珀酸脱氢酶组织化学结果表明雄性反应强,具有更大的氧化酵解能力。组织学观察表明雄性的肌肉更发达,肌纤维更粗壮,属于快肌型 (Boyd *et al.*, 1999)。凹耳蛙的雌性不仅能发出较小的声音,也能发出超声 (Shen *et al.*, 2008);其雌、雄性喉部结构的差异也与其他蛙不同,雌性的喉体积较大,这与其他蛙正好相反 (Suthers *et al.*, 2006)。

总之,在蛙类发声结构的研究中,对声带及其附属物等的细微结构以及组成声带实质组织的纤维粗细、密度和走向等特点的研究尚属空白,而这些结构特点直接与发声有关。

## 2.2 声囊

声囊是蛙类特有的一种结构,是“大多数种类的雄性在咽部的囊状突起”(刘承钊,胡淑琴,1961),蛙类的鸣叫大多伴随着声囊鼓起 (Rosenthal *et al.*, 2004; Pauly *et al.*, 2006)。在不同物种有不同的结构和特点 (Duellman & Trueb, 1986),

“某些种类的声囊在外型上能观察到的为外声囊(如黑斑蛙),反之则为内声囊(如中国林蛙);舌的两侧或近颌角处有一圆形或者长裂形的孔称为声囊孔”(刘承钊,胡淑琴,1961)。声囊不仅通过对肺的再充气来缩短鸣叫间隔,或具有共鸣作用等,而且在某些蛙如 *Physalaemus pustulosus*,还具有性炫耀 (sexual display) 的作用,达到吸引雌蛙的目的 (Rosenthal *et al.*, 2004; Pauly *et al.*, 2006)。但是,一直缺乏对声囊及其相关结构的显微和超微结构特点和神经内分泌控制的研究。

## 2.3 神经、内分泌调控

蛙类的繁殖具有季节性,繁殖行为和第二性征均受到神经内分泌的调节。与繁殖有关的鸣叫受到神经内分泌调控的机制目前尚不清楚 (Kelley, 2004)。Girgenrath 和 Marsh (2003) 对北美灰树蛙 *Hyla chrysoscelis* 的研究表明,雄性激素可能在改变雄蛙与鸣叫有关的肌肉收缩性方面发挥着重要的作用,而雌蛙和非繁殖期的雄蛙则不具有这种作用。同时他们分析这种作用可能与不止一种激素的相互作用有关。对美国牛蛙的免疫组织化学研究表明雌、雄牛蛙喉部的扩张肌都含有雄性激素受体,但雄性的比雌性多 13% (Boyd *et al.*, 1999);对非洲爪蟾 *Xenopus laevis* 的研究也表明雄性的肌肉具有雄性激素受体 (Fischer & Kelley, 1991)。此外,Allison 和 Wilczynski (1991) 发现神经多肽-精氨酸催产素 (arginine vasotocin [AVT]) 可以增加北美灰树蛙鸣叫的长度和频次。对非洲爪蟾与发声有关的神经肌肉突触的研究表明,雄性喉肌纤维上的运动性神经元的突触很弱,而在雌性却很强。说明雄性微弱的突触可以产生颤音,对雄性鸣叫具有管制性的调控作用。进一步的研究表明雌性的突触是雌性激素作用的结果,因为雌性激素的作用是突触前性的,而发声运动神经元不具有雌性激素受体。对喉肌纤维上的雌性激素受体的免疫细胞化学和 mRNA 扩增也进一步验证了上述结果 (Tobias *et al.*, 1988, 1998; Wu *et al.*, 2001, 2003)。

## 3 凹耳蛙在无尾两栖动物发声系统生态和进化形态学研究中的重要地位

生物对环境的适应是生物界普遍存在的现象,也是生命特有的现象,一直是引人入胜的生物学研究内容 (张昀, 1998; Aerts *et al.*, 2000)。生物在与生态环境长期相互作用的过程中,形成了一些具有生存意义的特征,如形态特征、生理特征和行为特征等,其中形态特征是其其他特征的基础 (郑作新, 1965)。相似生态环境下相似形态的趋同进化是生物适应的重要例证,如蝙蝠、鸟和昆虫翼的独立进化 (Schluter, 2000; Herrel *et al.*, 2004) 和赵氏翔龙和飞蜥 *Draco* 翼膜的独立进化 (Li *et al.*, 2007);但是在有些情况下物种也不具有这种趋同性或仅有部分趋同性 (Leal *et al.*, 2002)。导致这种情况发生的原因是多方面的,包括历史性的偶然或限制的假设 (hypotheses of historical contingency or constraint) (Losos & Miles, 1994)。无尾两栖类是最早应用鸣叫参与繁殖行为的脊椎动物,发声系统及鸣叫在漫长的进化过程中势必也有着与环境相适应的特点。

两栖动物作为从水生到陆栖的过渡类群,尽管生活习性表现出与水环境的密切关系,但成体也表现出复杂多样的生

活类型,如水栖类型、陆栖类型和树栖类型,其中水栖类型又有静水型和流溪型等(费梁等,2009)。在发声系统的组成和鸣叫特征上,无尾两栖动物也同样表现出复杂的多样性。对无尾两栖动物发声系统的比较形态学研究不仅能为动物的生态形态和进化形态理论提供有力的证据,而且有助于了解无尾两栖动物的发声系统的进化规律。

但是,相对于生态类型和繁殖行为等复杂多样的无尾两栖动物而言,对其发声系统的形态学研究不仅涉及的代表性物种较少,缺乏发声器官-生态-繁殖类型及其个体发育和系统发生的比较,而且对背景噪音大的溪流蛙类的研究尚未受到重视。随着对两栖动物保护的重视和蛙类声学研究的深入,从个体发育、系统演化、生态适应、两性异型性和神经内分泌调节等方面开展蛙类发声系统的研究将会越来越受到学术界的重视。

凹耳蛙是我国特有的一种流溪生活的小型蛙,其因独特鸣声的发现而扬名海内外,有着“Chinese frog”之称,近年来在其声讯方面已经积累了丰富的研究成果。这些成果为探讨它及其他类群的流溪蛙类的发声系统的生态形态和进化形态提供了有益的基础。以凹耳蛙为主要研究对象,对不同类群的不同生活类型的代表性蛙类进行发声系统的比较研究势必成为声讯研究的重要内容,对认识蛙类发声系统和声讯的进化与适应等具有重要意义。

鉴于凹耳蛙鸣叫的独特性,我们认为随着对其声讯研究的不断深入,这种我国特有的流溪型小蛙将会成为研究无尾两栖动物发声系统及声讯的模式动物之一,在本领域的研究中发挥重要作用。

#### 4 参考文献

- 陈启龙,唐鑫生,吕顺清. 2005. 凹耳蛙 SOX 基因的 PCR-SSCP 分析[J]. 黄山学院学报, 7(6):76~78.
- 费梁,叶昌媛,黄永昭. 1991. 中国两栖动物检索[M]. 重庆:科学技术文献出版社重庆分社.
- 费梁,胡淑琴,叶昌媛,等. 2009 中国动物志——两栖纲(中卷):无尾目[M]. 北京:科学出版社.
- 李丕鹏,陆宇燕,吕顺清. 2006. 凹耳蛙的分类地位及蛙亚科一新属[J]. 四川动物, 25(2): 206~211.
- 刘必融,华田苗. 2001. 凹耳蛙(*Rana tormotus* Wu)生态学[J]. 生物学杂志, 17:27~28.
- 刘承钊,胡淑琴. 1961. 中国无尾两栖类[M]. 北京:科学出版社.
- 沈钧贤. 2006. 凹耳蛙声讯研究重要进展与启示[J]. 中国科学基金, 6:321~322.
- 沈钧贤. 2008. 中国凹耳蛙用高频声进行种类通讯[J]. 科学导报, 26(22):94~98.
- 四川省生物研究所(吴贯夫). 1977. 蛙属一新种——凹耳蛙[J]. 动物学报, 23:113~115.
- 唐鑫生,陈启龙,黄松. 2007. 基于 12S rRNA 基因序列探讨凹耳蛙(无尾目,蛙科)的分类地位[J]. 动物分类学报, 33:738~742.
- 吴海龙,吴孝兵. 2002. 凹耳蛙的生境选择及其食性分析[M]. 两栖爬行动物学研究, 9:123~126.
- 余祖林,邱强,徐智敏,等. 2005. 凹耳湍蛙的声讯及听力初探[J]. 两栖爬行动物学研究, 10:266~268.
- 张昫. 1998. 生物进化[M]. 北京:北京大学出版社.
- 赵尔宓. 1998. 中国濒危动物红皮书:两栖类和爬行类[M]. 北京:科学出版社.
- 郑作新. 1965. 动物分类学的方法和原理[J]. 北京:科学出版社.
- Aerts P, Van Damme R, Vanhooydonck B, et al. 2000. Lizard locomotion: how morphology meet ecology[J]. Netherlands Journal of Zoology, 50 (2): 261~277.
- Arch VS, Grafe TU, Narins PM. 2008. Ultrasonic signalling by a Bornean frog[J]. Biol Lett, 4: 19~23.
- Bolt JR, Lombard RE. 1985. Evolution of the amphibian tympanic ear and the origin of frogs[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 24: 83~99.
- Boyd SK, Wissing DK, Heinsz JE, et al. 1999. Androgen Receptors and Sexual Dimorphisms in the Larynx of the Bullfrog[J]. Gen Comp Endocrin, 113: 59~68.
- Cai HX, Che J, Pang JF, et al. 2007. Paraphyly of Chinese *Amolops* (Anura, Ranidae) and phylogenetic position of the rare Chinese frog, *Amolops tormotus*[J]. Zootaxa, 1531: 49~55.
- Feng A, Narins PM, Xu CH. 2002. Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*[J]. Naturwissenschaften, 89: 352~356.
- Feng AS, Narins PM, Xu CH, et al. 2006. Ultrasonic communication in frogs[J]. Nature, 440: 333~336.
- Fischer LM, Kelley DB. 1991. Androgen receptor expression and sexual differentiation of effectors for courtship song in *Xenopus laevis*[J]. Seminars in Neuroscience, 3: 469~480.
- Gans C. 1973. Sound Production in the Salientia: Mechanism and Evolution of the Emitter[J]. American Zoologist, 13: 1179~1194.
- Global Amphibian Assessment(GAA). 2005. Global Amphibian Assessment-*Amolops tormotus*. An online reference [OL]. <http://www.globalamphibians.org>
- Girgenrath M, Marsh RL. 2003. Season and testosterone affect contractile properties of fast calling muscles in the gray tree frog *Hyla chrysoscelis* [J]. Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol, 284: R1513~R1520.
- Gridi-Papp M, Rand AS, Ryan MJ. 2006. Animal communication: complex call production in the tungara frog[J]. Nature, 441: 38.
- Herrel A, Vanhooydonck B, Van Damme R. 2004. Omnivory in lacertid lizards: adaptive evolution or constraint[J]. J Evol Biol, 17: 974~984.
- Kelley DB. 2004. Vocal communication in frogs[J]. Current Opinion in Neurobiology, 14: 751~757.
- Leal M, Knox AK, Losos JB. 2002. Lack of convergence in aquatic anolis lizards[J]. Evolution, 56: 785~791.
- Li PP, Gao KQ, Hou LH, et al. 2007. A gliding lizard from the early cretaceous of China[J]. PNAS, 104: 5507~5509.
- Li PP, Lu YY, Li A, et al. 2008. The tadpole of a little-known frog, *Rana tormotus* Wu, 1977[J]. Asaitic Herpetological Research, 11: 69~73.
- Li PP, Lu YY. 2008. The Biology and Taxonomic Status of the Sunken Ear Frog (*Rana tormotus* Wu, 1977) [J]. Asaitic Herpetological Research, 11: 55~59.
- Losos JB, Miles DB. 1994. Adaptation, constraint and the comparative method: phylogenetic issues and methods[A]. In: (PC Wainwright & SM Reilly (eds). Ecological Morphology[M]. Chicago: University of Chicago Press; 60~98.
- McClelland BE, Wilczynski W, Ryan MJ. 1998. Intraspecific variation in

- laryngeal and ear morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*) [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 51 ~ 67.
- McClelland BE, Wilczynski W, Ryan MJ. 1996. Correlations between call characteristics and morphology in male cricket frog (*Acris crepitans*) [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 199: 1907 ~ 1919.
- Mergell P, Fitch WT, Herzl H. 1999. Modeling the role of nonhuman vocal membranes in phonation [J]. *J Acoust Soc Am*, 105: 2020 ~ 2028.
- Narins P, Feng A, Popper AN, *et al* (Eds). 2006. *Hearing and Sound Communication in Amphibians* [A]. *Springer Handbook of Auditory Research* [M]. Springer-Verlag, New York.
- Pauly GB, Bernal XE, Rand AS, *et al*. 2006. The Vocal Sac Increases Call Rate in the Tu'ngara Frog *Physalaemus pustulosus* [J]. *Physiol Biochem Zool*, 79: 708 ~ 719.
- Rosenthal GC, Rand AS, Ryan MJ. 2004. The vocal sac as a visual cue in anuran communication: an experimental analysis using video playback [J]. *Animal Behaviour*, 68: 55 ~ 58.
- Royd D. 1994. Development of hearing in vertebrates with special reference to anuran acoustic communication [J]. *J Biosci*, 19: 629 ~ 644.
- Schmid E. 1978. Contributions to the morphology and histology of the vocal cords of central European anurans (Amphibia) [J]. *Zool Jahrb Anat*, 99: 133 ~ 150.
- Schmidt RS. 1973. Vocal Cord Mechanisms of Release Calling in Northern Leopard Frog [J]. *Copeia*, 3: 624 ~ 627.
- Schneider H. 1988. Peripheral and central mechanisms of vocalization [A]. In: B Fritsch, MJ Ryan, W Wilczynski, *et al*(eds). *The Evolution of the Amphibian Auditory System* [M]. New York: John Wiley & Sons; 537 ~ 558.
- Shen JX, Feng AS, Xu ZM, *et al*. 2008. Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to female courtship calls [J]. *Nature*, 453: 914 ~ 916.
- Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation* [M]. Oxford University Press.
- Stuart BL. 2007. The phylogenetic problem of *Huia* (Amphibia: Ranidae) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 49 ~ 60.
- Su X, Wu XB, Yan P, *et al*. 2007. Rearrangement of a mitochondrial tRNA gene of the concave-eared torrent frog, *Amolops tormotus* [J]. *Gene*, 394: 25 ~ 34.
- Suthers RA, Narins PM, Lin WY, *et al*. 2006. Voices of the dead: complex nonlinear vocal signals from the larynx of an ultrasonic frog [J]. *J Exp Biol*, 209: 4984 ~ 4993.
- Tobias ML, Tomasson J, Kelley DB. 1998. Attaining and maintaining strong vocal synapses in female *Xenopus laevis* [J]. *J Neurobiol*, 37: 441 ~ 448.
- Tobias ML, Kelley DB. 1988. Electrophysiology and dye coupling are sexually dimorphic characteristics of individual laryngeal muscle fibers in *Xenopus laevis* [J]. *J Neurosci*, 8: 2422 ~ 2429.
- Vorobyeva E, Smimov S. 1987. Characteristic features in the formation of anuran sound-conducting systems [J]. *Journal of Morphology*, 192: 1 ~ 11.
- Wu KH, Tobias ML, Kelley DB. 2001. Estrogen and laryngeal synaptic strength in *Xenopus laevis*: opposite effects of acute and chronic exposure [J]. *Neuroendocrinology*, 74: 22 ~ 32.
- Wu KH, Tobias MT, Kelley DB. 2003. Estrogen receptor expression in laryngeal muscle in relation to estrogen dependent increases in synaptic strength [J]. *Neuroendocrinology*, 78: 72 ~ 80.
- Zhao EM, Chang HW, Zhao XL. 2000. Taxonomic bibliography of Chinese amphibia and reptilian, including karyological literature [M]. Kaohsiung Fu-Wen Publishing Co. Ltd, Taiwan, China. *Herpetological Series* 11: 215 ~ 238.