

맹꽁이 포접쌍의 개체크기와 연령구조^{1a}

고상범² · 고영민² · 이정현^{3*}

Body Size and Age Structure of Mating Couples in Boreal Digging Frog (*Kaloula borealis*)^{1a}

Sang-Beom Ko², Young-Min Ko², Jeong-Hyun Lee^{3*}

요 약

본 연구는 맹꽁이 포접쌍의 개체별 크기와 연령을 확인하기 위하여 수행하였다. 맹꽁이는 2013년 6월 제주도 성산읍 과 대정읍에 위치한 습지에서 총 23쌍을 포획하였으며, 각 개체별 크기를 측정하고 연령을 확인하였다. 채집한 23쌍의 체장(SVL, snout-vent length), 체중, 앞다리 길이, 뒷다리 길이를 분석한 결과 암컷이 수컷보다 체중이 더 나가며 체장과 뒷다리의 길이도 더 긴 것으로 나타났다. 앞다리 길이는 암수 사이에 유의한 차이를 보이지 않았다. 맹꽁이 포접쌍 가운데 수컷의 평균 연령은 5.17±0.26살, 암컷은 6.22±0.28살로 나타났으며, 암컷이 수컷보다 평균연령이 높은 것으로 확인되었다. 포접한 맹꽁이의 연령은 최소 3살부터 최대 10살까지 분포하였다. 맹꽁이 수컷은 연령과 체장이 양의 상관관계를 보였지만 암컷은 유의미한 차이를 보이지 않았다. 본 연구결과는 멸종위기종인 맹꽁이의 보호 및 복원전략 수립에 있어 중요한 기초자료로 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

주요어: 양서류, 습지, 무미류, 번식, 산란

ABSTRACT

This study was conducted to investigate the individual size and age of *Kaloula borealis*, a pair in amplexus. In June 2013, the total 23 pairs of *Kaloula borealis* were captured in the wetland located in Seongsan-eup and Daejeong-eup, Jeju Island. Size and age of each individual have been examined and as a result of analyzing SVL (snout-vent length), weight, length of forelimb and hindlimb of the collected 23 pairs, the females were shown to have the heavier weight and the longer SVL and hindlimb compared to males. No significant difference in the length of forelimb has been found between the female and the male. The average age of the male of the pair in amplexus was shown to be 5.17±0.26, whereas the female was shown to be 6.22±0.28, which indicates the higher average age in female compared to the male. The age range of *Kaloula borealis* was distributed from at least 3 years to 10 years at the maximum. A positive correlation was shown between age of the male and SVL; however, no significant difference was found in female. This study result expected to be utilized as an important base data in establishing the preservation and restoration strategy of endangered species, *Kaloula borealis*.

KEY WORDS: AMPHIBIA, WETLAND, ANURAN, REPRODUCT, SPAWNING

1 접수 2014년 3월 21일, 수정(1차: 2014년 4월 23일, 2차: 2014년 6월 12일), 게재확정 2014년 6월 13일
Received 21 March 2014; Revised (1st: 23 April 2014, 2nd: 12 June 2014); Accepted 13 June 2014

2 제주양서류생태연구소 Jeju amphibian ecology institute, Jeju 690-122, korea

3 국립습지센터 National Wetlands Center, National Institute of Environment Research, Changnyeong-gun 635-833, Korea

a 이 논문은 한국환경산업기술원 기술료사업 연구비에 의하여 연구되었음.

* 교신저자 Corresponding author: lee98511@korea.kr

서론

양서류에서 번식은 종족을 유지하기 위해 아주 중요한 일이다. 성공적인 번식을 위한 배우자 선택은 대단히 민감한 사항으로 많은 연구자들에게서 지속적이고 광범위하게 연구가 이루어지고 있다. 연구자들은 암수 간에 성공적인 짝짓기를 위한 몸의 크기, 울음소리에 따른 행동, 연령 등이 어떤 영향을 주는가에 대한 관련성을 관찰 및 실험을 통해서 찾고 있다(Gerhardt *et al.*, 1987; Telford *et al.*, 1989; Sullivan *et al.*, 1995; Marquez *et al.*, 2010). 이것은 양서류가 배우자를 선택하는데 몸의 크기나 앞다리 길이, nuptial-pad, 암컷을 유인하기 위한 울음 등에 많은 반응을 하기 때문이다(Bastos and Haddad 1996; Sullivan and Hinshaw 1992; Cherry 1993; Liao and Lu 2011). 양서류의 배우자 선택 과정에서, 암컷이 수컷을 선택한다는 연구에서는 울음소리나 몸의 크기, 구애행동 등 여러 요인들에서 상대적으로 우세한 능력을 갖는 수컷을 암컷이 선택한다는 것이다(Davies and Halliday 1979; Bastos and Haddad 1996; Taylor *et al.*, 2011). 수컷이 암컷을 선택하는 경우는 다수의 수컷들이 서로 경쟁하게 되고, 이러한 경쟁에서 우위를 차지한 수컷이 암컷을 선택할 기회를 얻는 것이다(Amtzen, 1999; Liao and Lu 2011). 암컷이 수컷을 선택하든지 수컷이 암컷을 선택하든지 방법에 따라 종마다 약간의 차이는 있지만 양서류 번식의 최종목표는 자연 상태에서 암컷과 수컷이 포접하여 체외수정에 성공하는 것이다.

양서류의 짝짓기에서 크기는 중요한 요인으로 작용한다. 몸이 크기가 큰 것은 작은 개체와의 경쟁에서 우위를 차지할 수 있는 요인으로 작용하며 경쟁에서 배우자를 선택할 수 있는 확률이 높아지기 때문이다. 일부 수컷 양서류가 짝짓기에 성공하는 요인으로는 연령과 몸의 크기에 상관관계가 있다는 연구결과가 있다(Trivers, 1972; Harrison *et al.*, 2009; Bell, 2010). 또 다른 연구에서도(Andersson, 1994; Byrne and Whiting, 2008) 몸이 크고 더 연령 많은 개체가 생존율이 높고 더 성적표현을 잘하기 때문에 어린개체보다 더 성공적으로 수정률을 높이는 것으로 기록되고 있다(Liao and Lu 2011).

우리나라에 서식하는 맹꽂이는 주로 낮은 지역의 민가 주변에 서식하는 종으로 알려져 있다. 비가 많이 내리는 기간인 5-8월 사이에 물이 고여 있는 웅덩이에 산란을 한다. 비가 많이 내리는 날 밤부터 다음날 까지 수컷들은 여러 마리가 동시에 큰 소리를 내어 울며, 웅덩이를 찾아온 암컷과 짝짓기를 한다. 맹꽂이의 울음주머니는 턱 아래 목 부위에 한 개의 울음 주머니가 크게 발달된 중앙후두형이며, 포접의 형태는 수컷이 암컷 앞다리 바로 뒤쪽을 껴안는 액포

형이다(Yang *et al.*, 2001). 본 연구는 멸종위기종인 맹꽂이를 보호하기 위한 것으로 맹꽂이가 짝짓기를 할 때 포접쌍의 개체별 크기와 연령을 확인함으로써 개체군을 효율적으로 관리할 수 있을 것으로 보여 진다. 따라서 향후 인공 증식시 산란률을 높일 수 있는 자료로 활용할 수 있고, 또한 개체군 증식 및 종 보존을 유지할 수 있을 것으로 판단되어 연구를 실시하게 되었다.

연구방법

1. 조사방법

맹꽂이 포접쌍의 크기와 연령구조 확인을 위하여 2013년 6월 제주도 성산읍 신산리와 난산리 습지에서 16쌍, 대정읍 하모리의 습지에서 7쌍을 포함하여 총 23쌍의 맹꽂이를 포획하였다. 성산읍 신산리 습지는 옛 신산중학교 부지 옆에 위치하고 있으며 과거에는 큰 연못이었으나 현재는 대부분 매립되어 일부만 습지로 남아있다. 성산읍 난산리 습지는 지방도 옆에 위치하고 있으며, 물이 얇게 고여 있는 습지이다. 대정읍 하모리 습지는 하모해수욕장 부근에 위치하고 있으며 항상 물이 고여 있는 습지이다. 맹꽂이의 포획은 손과 뜰채를 이용하여 채집하였고, 각 개체의 측정은 1% MS-222로 마취하여 수행하였다. 개체측정 부위는 체장(SVL: 주둥이 끝에서 총배설강 끝까지; to nearest 0.1 mm), 체중(BW: to nearest 0.1 g), 머리 길이(HL: 코끝에서 입끝까지), 머리 폭(HW: 양쪽 입끝 사이), 앞다리 길이(FLIMB: 앞다리 거드랑이에서 가장 긴 손가락 끝까지), 뒷다리 길이(HLIMB: 총배설강에서 뒷다리 가장 긴 발가락 끝까지)를 포함하여 총 6개 부위를 측정하였다. 맹꽂이 포접쌍의 연령 확인을 위한 지골은 각 개체의 뒷발가락 한 개를 0.3~0.5 mm 가량 외과용 가위로 절단하였으며, 포비돈으로 상처 부위를 소독하였다. 개체측정과 지골조직을 채취한 모든 개체는 포획한 장소에 모두 방사하였다.

맹꽂이는 환경부 멸종위기야생동물 II급 종으로 지정되어 보호받는 양서류로 이번 연구를 위하여 영산강유역환경청으로부터 연구를 위한 멸종위기야생동물 포획허가를 받아 연구를 실시하였다.

2. 뼈나이테 확인법

맹꽂이 포접쌍의 연령구조는 수집한 지골의 뼈나이테 수를 세어 확인하였다. 10% 포르말린 수용액에 고정된 지골은 Guarino등(1995)의 전형적인 조직학 실험법에 따라 뼈나이테 수를 측정하여 연령을 확인하였다. 절단한 지골은 흐르는 물에 24시간 동안 세척하여 조직의 포르말린을 제거

하고, 5% 질산에 2시간 동안 담가 조직을 연화하였고 다시 흐르는 물에 24시간 세척하였다. 전처리가 끝난 지골은 마이크로톰(Leica, RM2045)을 이용하여 10-14 μ m로 잘라 슬라이드글라스에 부착한 다음 hematoxylin (Mayer's acid hemalum)으로 30분간 염색하였다. 염색을 마친 슬라이드글라스는 봉입제를 이용하여 영구프레파라트를 제작하였다. 맹꽁이 지골에 나타난 뼈나이테는 광학현미경(Leica, DM500) \times 400 배율에서 그 수를 확인하였다.

3. 통계분석

맹꽁이 포접쌍의 총 6가지 외부형태 자료는 모두 비정규 분포 하는 것으로 확인되었으므로(Shapiro-Wilk's normality test, $p < 0.05$) 맹꽁이 포접쌍 암수의 외부형태 비교는 비모수 통계법인 Mann-Whitney U test를 이용하여 분석하였고, SVL과 다른 외부형태, 연령과 외부형태 사이에 상관관계는 비모수 통계법인 Spearman correlation으로 분석하였다. 모든 통계분석은 SPSS(statistical package for the social sciences, ver. 21.0)를 이용하였으며, 유의확률은 0.05 수준을 기준으로 유의성을 확인하였다. 본문에 제시된 모든 자료는 평균 \pm 표준오차(mean \pm SE)로 제시하였다.

결 과

포접한 맹꽁이 암수의 외부형태를 비교한 결과, 암컷은 수컷보다 체장, 머리 길이, 머리 폭, 뒷다리 길이가 길고 체중은 더 무거운 것으로 나타났다(Mann-Whitney U test, SVL: $U=426.5$, $p < 0.05$, HL: $U=497.0$, $p < 0.05$, HW: $U=395.0$, $p < 0.05$, HLIMB: $U=431.5$, $p < 0.05$, BW: $U=426.4$, $p < 0.05$). 포접한 맹꽁이의 앞다리 길이는 암수 사이에 유의한 차이를 보이지 않았다(Mann-Whitney U test, FLIMB: $U=296.0$, $p=0.48$, Table 1).

맹꽁이 수컷의 체장은 다른 5가지 외부형태 측정 부위와

모두 양의 상관관계를 보여 체장이 길수록 머리와 다리가 길고 체중이 더 무거운 것으로 나타났다(Spearman correlation, HL: $r=0.60$, $p < 0.05$, HW: $r=0.90$, $p < 0.05$, FLIMB: $r=0.61$, $p < 0.05$, HLIMB: $r=0.89$, $p < 0.05$, BW: $r=0.84$, $p < 0.05$). 암컷 맹꽁이는 SVL과 머리 길이, 머리폭, 뒷다리 길이, 체중 사이에는 양의 상관관계를 보였으나(Spearman correlation, HL: $r=0.55$, $p < 0.05$, HW: $r=0.43$, $p < 0.05$, HLIMB: $r=0.60$, $p < 0.05$, BW: $r=0.67$, $p < 0.05$, Table 2), 앞다리 길이는 유의한 상관관계가 나타나지 않았다(Spearman correlation, FLIMB: $r=0.01$, $p=0.97$, Table 2).

포접쌍별 암수의 체장 차이는 2.35 ± 0.55 mm($n=23$, range: $-2.03 \sim 9.20$)로 확인되었으며, 23쌍 가운데 18쌍은 암컷이 더 길고 5쌍은 수컷이 긴 것으로 나타났다. 암수의 체장 비율은 평균 $95.08 \pm 1.13\%$ ($n=23$, range: $82.05 \sim 104.02$)로 확인되었다. 맹꽁이 포접쌍별 암수의 체중 차이는 3.15 ± 0.56 g($n=23$, range: $-1.14 \sim 8.39$)로 확인되었으며, 23쌍 가운데 20쌍은 암컷이 수컷보다 무거웠고 3쌍은 수컷 더 무거운 것으로 나타났다. 암수의 체중 비율은 평균 $81.54 \pm 3.02\%$ ($n=23$, range:

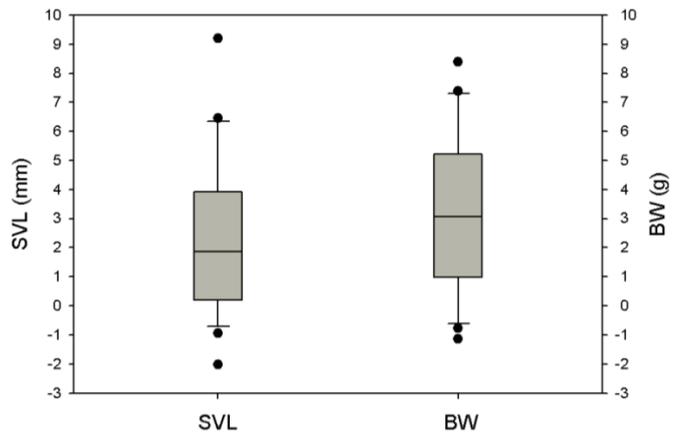


Figure 1. SVL and BW difference of mating couples in *Kaloula borealis*

Table 1. Morphological characteristics of male and female *Kaloula borealis* (mean \pm SE)

Sex	N	SVL (mm)	HL (mm)	HW (mm)	FLIMB (mm)	HLIMB (mm)	BW (g)
Male	23	45.7 \pm 0.81	9.3 \pm 0.26	13.3 \pm 0.19	19.7 \pm 0.29	44.9 \pm 0.37	13.6 \pm 0.67
Female	23	48.1 \pm 0.53	12.3 \pm 0.32	14.0 \pm 0.14	20.1 \pm 0.24	46.6 \pm 0.24	16.7 \pm 0.58

Table 2. Results of the Spearman correlation analysis of male and female *Kaloula borealis*

Sex		HL	HW	FLIMB	HLIMB	BW
SVL (M)	R	0.60	0.90	0.61	0.89	0.84
	P	$p < 0.05$				
SVL (F)	R	0.55	0.43	0.01	0.60	0.67
	P	$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p=0.97$	$p < 0.05$	$p < 0.05$

55.60~105.49)로 확인되었다(Figure 1).

빠나이트 확인법을 통한 포접한 맹꽁이의 연령은 hematoxylin에 의하여 진하게 염색된 LAG(line of arrested growth)의 수를 세어 측정하였다(figure 2), 수컷의 평균 연령은 5.17 ± 0.26 살 ($n=23$, range: 3~8), 암컷은 6.22 ± 0.28 살 ($n=23$, range: 4~10)로 나타났다. 포접한 맹꽁이 암컷의 연령은 수컷과 비교하여 더 높은 것으로 나타났으며(Mann-Whitney U test, $U=382.0$, $p<0.05$), 포접한 맹꽁이의 연령분포는 수컷은 최소 3살부터 최대 8살, 암컷은 최소 4살부터 최대 10살인 것으로 확인되었다(Figure 3). 각각의 맹꽁이 포접쌍별 암수의 연령 차이는 평균 1.04 ± 0.31 살 ($n=23$, range: 1~4)이었으며, 총 23쌍의 포접쌍 가운데 17쌍은 암컷의 연령이 많았고 6쌍은 수컷의 연령이 많은 것으로 확인되었다.

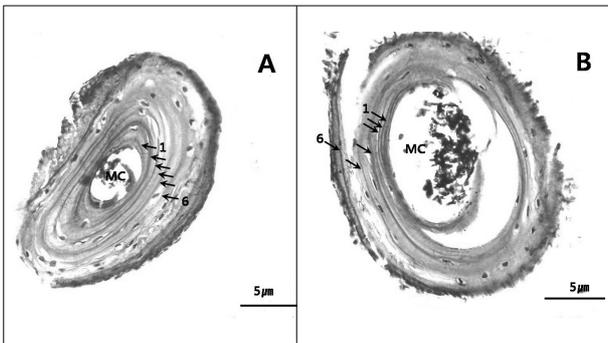


Figure 2. Cross-section of the phalanges of *Kaloula borealis*, 6 years old female (A), 6 years old male (B), MC=medullary cavity, scale bar = $5 \mu\text{m}$

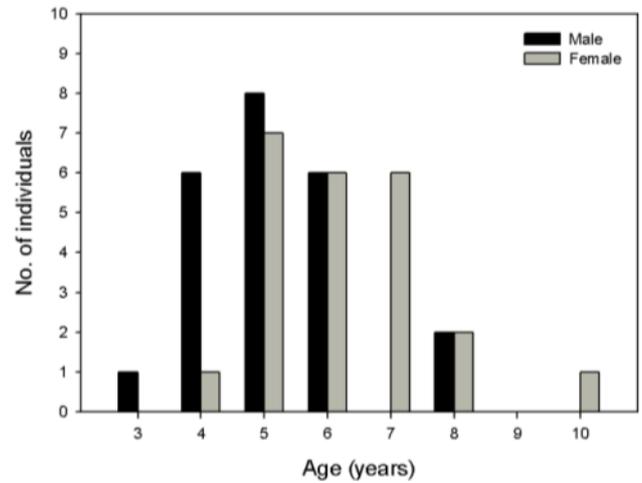


Figure 3. Age structure of *Kaloula borealis*

맹꽁이 연령과 체장의 상관관계를 분석한 결과, 수컷은 양의 상관관계가 확인되었지만(Spearman correlation, $r=0.77$, $r^2=0.65$, $p<0.01$), 암컷의 경우에는 통계적으로 유의한 상관관계가 나타나지 않았다(Spearman correlation, $r=0.39$, $p>0.05$, Figure 4).

고찰

본 연구는 맹꽁이 포접쌍 암컷과 수컷의 몸의 크기와 연령 구조를 알아보고자 수행하였다. 대부분의 양서류에서는 암컷이 수컷보다 몸이 크게 나타난다고 알려져 있다. 이전 맹꽁이 개체군 연구에서 보면 몸의 크기에서는 암컷이 수컷보다 유의미한 차이가 있게 크게 나타났고, 체중은 암컷이 수컷보다 무거운 경향을 보였다(Ko et al., 2011). 이번 조사에서도 서로

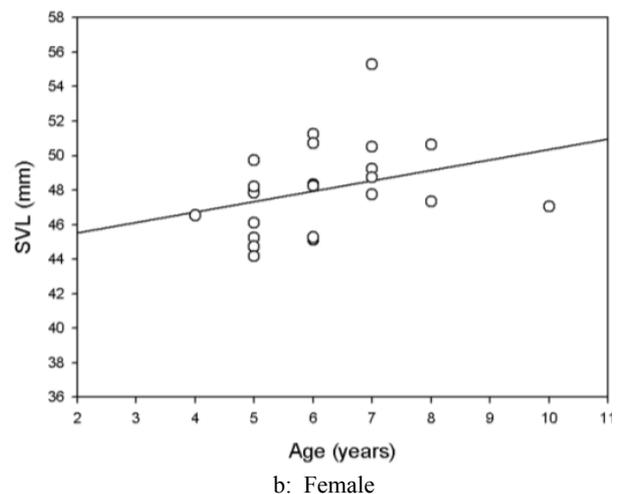
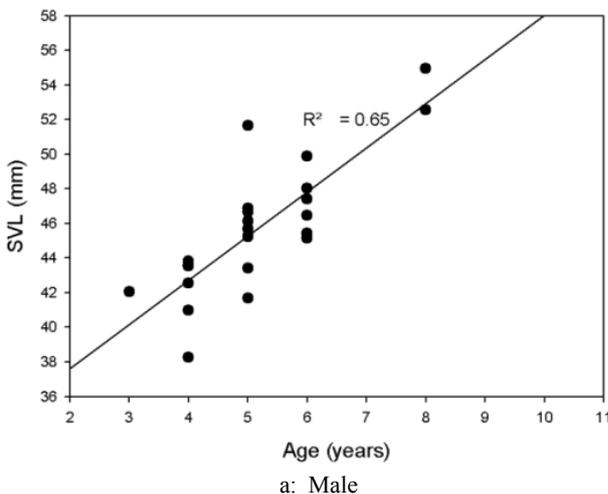


Figure 4. Relationship between age and snout-vent length (SVL) of *Kaloula borealis*

쌍을 이루는 암수의 체장과 체중의 비교에서 모두 암컷이 유의한 수준에서 크게 나타났다. 이는 수컷이 포접을 하기 위해 몸이 큰 암컷을 선택적으로 찾고 있는 것으로 보인다. 이러한 이유는 Wei 등(2006)의 *Kaloula verrucous* 포접쌍 연구에서 볼 수 있듯이 번식기가 매우 짧고 암컷이 무리지어 있는 경우, 수컷이 암컷을 선택하는 경향이 강하며 맹꽁이 역시 동일 속에 속한 종으로 같은 성 선택 전략을 택하고 있기 때문인 것으로 생각된다. 짝짓기 행동에서 수컷들이 몸이 큰 암컷을 선택한다는 것은 양서류의 종족 번식을 위해서 중요한 요인으로 작용하고 있다. 모든 양서류에서 암컷의 몸의 크기는 생식력과 연관되어 있기 때문에(Halliday and Verrell, 1988) 수컷들은 전략적으로 몸이 큰 암컷과 짝을 이루며, 이것은 암컷의 몸이 클수록 많은 알을 낳아 번식의 기회를 높일 수 있는 가능성이 있기 때문이다(Marco et al., 1998; Hettyei et al., 2005). 따라서 배우자 선택에서 몸의 크기는 짝짓기의 성공을 위한 중요한 요인이라고 할 수 있다. 맹꽁이는 뒷다리의 경우, 암컷이 수컷보다 길었지만, 앞다리는 큰 차이를 보이지 않았다. 짝짓기 행동에서 많은 양서류의 수컷은 앞다리로 암컷과 포접하기 때문에 앞다리 근육이 발달되어야 번식행동에 유리하게 작용한다. Yekta and Blackburn(1992)에 의하면 *Rana pipiens*의 암수의 앞다리 근육 연구에서 수컷이 암컷보다 몸의 크기가 작음에도 불구하고 수컷이 암컷보다 근육양이 많게 나타나며, 이는 짝짓기 동안 수컷이 암컷과 포접하고 있어야 하기 때문이다. 수컷은 암컷과 포접 후, 산란까지 수 시간에서 수주까지도 암컷과 포접해야 하고 일부 종에서는 다른 수컷과의 경쟁하거나 암컷과 포접한 수컷을 떼어 놓기 위해 앞다리를 사용하기도 한다(Duellman, 1992; Peters and Aulner, 2000). 이렇듯 개구리에서 앞다리는 번식행동에 중요한 신체 부위로 맹꽁이인 경우도 수컷이 앞다리를 이용하여 산란이 이루어질 때까지 계속 잡고 있어야 하기 때문에 앞다리의 근육이 발달되어야 하며 암컷보다 몸이 작아 다른 부위는 작음에도 불구하고 앞다리 크기에는 큰 차이가 없는 것으로 나타나고 있다.

맹꽁이 암수의 체장과 몸의 각 부분의 상관관계에서 머리 길이, 머리 폭, 체중, 뒷다리 길이는 암수 모두 상관관계가 높게 나오고 있으나, 암컷에서 앞다리 길이는 상관관계가 낮았다. 맹꽁이와 같은 속의 *K. verrucous*의 연구에서도 포접쌍들의 각 부위별 측정에서 머리 길이와 머리 폭, 체중, 뒷다리 길이에서는 상관관계가 높게 나오고 있고, 앞다리 길이는 상관관계가 낮게 나와(Wei et al., 2006) 본 연구와 동일하게 나타났다.

양서류 포접에 있어 암수의 체장과 체중의 차이는 번식 성공율을 높이는데 아주 중요하다. 암컷이 수컷에 비해 체장이 길고 체중이 무거우면 수컷과 포접을 이룰 때, 수컷 복부 부위 피부선의 길이, 배설강의 위치 등과 관련하여 체외수정의 성공률을 높이는데 유리하다(Wei et al., 2006). 이번 조사에서

맹꽁이 수컷의 체장 비율은 암컷의 95.1±5.4%이고 체중은 81.5±14.5%로 나타나, 동일한 속의 *K. verrucous*의 암·수 체장 비율 81.8%, 체중 비율 53.1%와 비교하여 암·수의 크기 차이가 크지 않은 것으로 나타났지만, 작은 수컷이 큰 암컷과 포접하는 동일한 경향을 확인할 수 있었다.

맹꽁이 연령분석에 대한 이전 연구에서는 산란지로 들어가는 맹꽁이의 연령구조는 2-10살로 나타났으며, 평균 연령도 암컷이 높게 나타났다(Ko et al., 2011). 이와 비교하여 본 연구에서는 짝짓기에 참여하는 맹꽁이 암수의 연령구조는 3-10살로 수컷은 최소 3살부터, 암컷은 최소 4살부터 짝짓기에 참여했다. 수컷이 암컷보다 1년 빠르게 번식에 참여한 것은 다른 많은 무미류 양서류에서 볼 수 있는 현상으로, 수컷의 성적성숙은 암컷에 비해 1년 정도 빠르기 때문이다(Ento and Matsui, 2002; Lee and Park, 2008). 이번 조사에서도 암컷이 수컷보다 연령이 높게 나타나고 있는데 이 역시 다른 양서류에서도 공통적으로 관찰되는 현상으로 결과적으로 수컷의 수명이 암컷보다 짧은 것을 의미한다. 수컷의 수명이 암컷보다 짧은 이유는 암컷을 차지하기 위한 수컷간의 경쟁과 싸움, 울음소리로 인하여 포식자에게 노출될 확률이 높기 때문이다(Shirose et al., 1993; Kyriakopoulou-Sklavounou et al., 2008). 포접한 개체가운데 4-6살에 해당하는 개체의 비율은 74%로 나타나 맹꽁이의 번식능력은 이 시기에 가장 왕성한 것으로 생각된다.

일반적으로 양서류의 성장곡선을 보면 성적성숙 이전까지는 에너지의 대부분을 성장에 이용하고 성적성숙 이후에는 대부분을 번식에 사용하기 때문에(Hemelaar, 1988) 성장률이 낮아지는 경향을 보인다. 맹꽁이의 경우에도 성적성숙이 완료되는 4-5살 이후에는 더 이상 성장률이 크게 증가하지 않는 경향이 나타났다. 따라서 암컷에 비해 1년 먼저 번식에 참여하고 최대 연령이 암컷보다 적게나오는 수컷에서는 연령과 체장이 유의한 상관관계를 보인 반면, 암컷은 성적성숙이 수컷에 비해 1년이 늦고 최고 10살 개체까지 번식이 가능하기 때문에 몸의 크기가 다른 나이대와 겹치는 경향이 많아 연령과 체장 사이에 유의한 상관관계가 나오지 않은 것으로 생각된다.

이번 연구를 통해 포접에 성공한 맹꽁이의 외부형태 특징과 연령 및 연령구조를 확인하였다. 이후에는 맹꽁이 번식지에 유도올타리와 함정을 매설하여 번식에 참여한 맹꽁이 개체군 전체를 대상으로 포접한 수컷과 포접하지 않은 수컷을 비교하여 포접 성공에 영향을 미치는 신체적, 환경적 요인을 분석할 예정이다. 본 연구는 멸종위기종인 맹꽁이 포접쌍에 대한 개체크기와 연령에 대하여 국내에서 최초로 이루어진 것이며, 향후, 멸종위기종인 맹꽁이의 효과적인 보호 및 복원전략의 수립, 인공증식을 통한 개체군 복원과 같은 복원 연구 등에 기초자료로 활용될 것으로 기대된다.

REFERENCES

- Andersson, M. (1994) Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
- Arntzen, J.W.(1999) Sexual selection and male mate choice in the common toad, *Bufo bufo*. *Ethology Ecology & Evolution* 11: 407-414.
- Bastos, R.P. and C.F. Haddad(1996) Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 30: 355-360.
- Bell, M.B.(2010) Sex and age influence responses to changes in the cost of cooperative care in a social carnivore. *Behavioral Ecology* 21: 1118-1123.
- Byrne, P.G. and M.J. Whiting (2008). Simultaneous polyandry increases fertilization success in an african foam-nesting treefrog. *Animal Behaviour* 76: 1157-1164.
- Cherry, M.I.(1993) Sexual selection in the raucous toad, *Bufo rangeri*. *Animal Behaviour* 45: 359-73.
- Davies, N.B. and T.R. Halliday(1979) Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Animal Behaviour* 27: 1253-1267.
- Duellman, W.E(1992) Reproductive strategies of frogs. *Scientific American* 267: 80-87.
- Ento, K. and M. Matsui(2002) Estimation of age structure by skeletochronology of a population of *Hynobius nebulosus* in a breeding season (Amphibia, Urodela). *Zoological Science* 19: 241-247.
- Gerhardt, H.C., R.E. Daniel., S.A. Perrill and S. Schramm(1987) Mating behaviour and male mating success in the green treefrog. *Animal Behaviour* 35: 1490-1503.
- Guarino, F. M., F. Angelini and M. Cammarota(1995) A Skeletochronological analysis of three syntopic amphibian species from southern Italy. *Amphibia-reptilia* 16: 297-302.
- Halliday, T.R. and P.A. Verrell(1988) Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology* 22: 253-265.
- Harrison, F., Z. Barta, I. Cuthill and T. Székely(2009) How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22(9): 1800-1812.
- Hemelaar, A.(1988) Age, growth, and other characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology* 22: 369-388.
- Hetteyi, A., J. Török and G. Hévizsi(2005) Male mate choice lacking in the agile frog, *Rana dalmatina*. *Copeia* 2: 403-408.
- Ko, S.B., J.H. Lee and H.S. Oh(2011) Age Structure Analysis of *Kaloula borealis*. *Korean society of environment and ecology* 25(6): 861-866. (in Korean with English abstract)
- Kyriakopoulou-Sklavounou, P., P. Stylianou and A. Tsiora(2008) A skeletochronological study of age, growth and longevity in a population of the frog *Rana ridibunda* from southern Europe. *Zoology* 111(1): 30-36.
- Liao, W.B. and X. Lu(2011) Male mating success in the Omei treefrog (*Rhacophorus omeimontis*): the influence of body size and age. *Belgian Journal of Zoology* 141: 3-12.
- Lee, J.H. and D.S. Park(2008) Effects of physical parameters and age on the order of entrance of *Hynobius leechii* to a breeding pond. *Journal of Ecology and Field Biology* 31(3): 183-191.
- Marco, A., J. M. Kiesecker, D.P. Chivers and A. R. Blaustein(1998) Sex recognition and mate choice by male western toads, *Bufo boreas*. *Animal Behaviour* 55: 1631-1635.
- Marquez, R., J. Bosch and X. Eekhout(2010) Intensity of female preference for call source level in midwife toads *Alytes cisternasii* and *A. obstetricans*. *Behaviour* 147(9): 1185-1199.
- Peters, S.E. and D.A. Aulner(2000) Sexual dimorphism in forelimb muscles of the bullfrog, *Rana catesbeiana*: a functional analysis of isometric contractile properties. *Journal of Experimental Biology* 203: 3639-3654.
- Shirose, L.J., R.J. Brooks, J.R. Barta and S.S. Desser(1993) Inter-sexual difference in growth, mortality, and size at maturity in bullfrogs in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2363-2369.
- Sullivan, B.K. and S.H. Hinshaw(1992) Female choice and selection on male calling behaviour in the grey treefrog *Hyla versicolor*. *Animal Behaviour* 44: 733-44.
- Sullivan B.K., M.J. Ryan and P.A. Verrel(1995) Female choice and mating system structure. In: Heatwole, Sullivan, B.K., (ed), *Amphibian biology*. Volume 2. Social behaviour. Chipping Norton (UK): Surrey Beatty & Sons, 469-517pp.
- Taylor, R.C., B.A. Klein, J. Stein and M.J. Ryan(2011) Multimodal signal variation in space and time: how important is matching a signal with its signaler? *Journal of Experimental Biology* 214: 815-820.
- Telford S.R., M.L. Dyson and N.I. Passmore(1989) Mate choice occurs only in small choruses of painted reed frogs *Hyperolius marmoratus*. *Bioacoustics* 2: 47-53.
- Trivers, R.(1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed), *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Publishing Co., Chicago, 136-179pp.
- Yang, S.Y., J.B. Kim, M.S. Min, J.H. Suh and Y.J. Kang(2001) *Monograph of Korean Amphibia*. Academy press, Seoul. (Korean)
- Yekta, N. and D. Blackburn(1992) Sexual dimorphism in mass and protein content of the forelimb muscles of the Northern leopard frog *Rana pipiens*. *Canadian Journal of Zoology* 70(4): 670-674.
- Wei, Z., H.E Jia-fei, L.I. Ming-hui and L.I. Wei(2006) Behavior and morphologic adaptive selection of sexual partnership in a population of verrucous digging frog(*kaloula verrucosa*) from Kunming. *Zoological Research* 27(2): 169-174.