

扬子鳄幼鳄出壳前后的鸣声特征比较

陈媛媛 赵娟 张方*

安徽师范大学生命科学学院 芜湖 241000

摘要: 成年扬子鳄 (*Alligator sinensis*) 的声信号已经有过深入的研究, 然而其声音的个体发育, 特别是幼鳄出壳前后鸣声的时空特征至今还不为人所知。为了解扬子鳄声音的发育过程, 记录和分析了 21 只扬子鳄幼鳄的 260 个叫声, 结果表明, 幼鳄出壳前后的鸣声具有相似的特征, 即开始向上的频率调节和较长的向下的频率调节。出壳前和出壳后的两组叫声均包括持续叠加的多组谐波, 并且绝大多数的鸣声都是在第 3 谐波显示了最强的能量。分析了出壳前后鸣声的 9 个参数, 即总时长、向上调频的时长、向下调频的时长、基频的起始频率、最高频率、结束频率、向上调频的倾斜度、向下调频的倾斜度、主频。除了向上调频的时长, 出壳前后鸣声的其他时长参数均没有表现出显著差异。与之相反的是, 出壳前后鸣声的频谱参数, 特别是基频的最高频率和主频均表现出显著差异 ($P < 0.05$)。出壳前鸣声基频的最高频率为 (573 ± 103) Hz, 出壳后的声音最高频率 (460 ± 52) Hz, 出壳前比出壳后高 113 Hz; 出壳前的声音主频 ($1\ 359 \pm 229$) Hz, 出壳后的声音主频 ($1\ 123 \pm 216$) Hz, 前者比后者高 236 Hz。幼鳄发出主频较高的鸣叫有利于吸引附近母鳄的注意同时避免天敌的捕食。

关键词: 扬子鳄; 幼鳄; 鸣叫; 声特征

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 06-977-08

Spectrotemporal Characteristics of Vocalizations of Pre- and Post-hatching Yangtze Alligators (*Alligator sinensis*)

CHEN Yuan-Yuan ZHAO Juan ZHANG Fang*

College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China

Abstract: The vocal signals of adult Yangtze Alligators (*Alligator sinensis*) have been well characterized. The ontogeny of their vocalizations, however, is poorly understood and calls of pre-hatching and newly hatched alligators have never been described before. In present study, using a digital audio recorder and sound analysis software, we recorded and analyzed 260 calls of 21 pre- and post-hatching alligators. We found that the calls of both groups have similar spectrotemporal characteristics featuring an initial upward frequency modulation (FM) followed by a longer downward FM (Fig. 1). Calls of pre- and post-hatching alligators similarly contain a rich stack of harmonics with the third harmonic showing the strongest energy (Fig. 2 and

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31272326);

* 通讯作者, E-mail: biologyzhf@126.com;

第一作者介绍 陈媛媛, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物声通讯; E-mail: chenyan0564@126.com。

收稿日期: 2016-01-07, 修回日期: 2016-06-18 DOI: 10.13859/j.cjz.201606005

Fig. 3). Nine call parameters (total duration, duration of upward FM, duration of downward FM, initial fundamental frequency [F0], maximum F0, terminal F0, slopes of upward frequency modulation [FM] and of downward FM, and dominant frequency [DF]) were analyzed and compared between pre- and post-hatching alligators. Statistical tests (Independent-Samples T Tests) revealed that all temporal parameters, with the exception of the duration of upward FM, were not significantly different between the two groups. In contrast, all spectral parameters, most notably the maximum F0 and the DF, differed significantly between two groups ($P < 0.05$). The average maximum F0 for pre-hatching alligators (573 ± 103 Hz) was 113 Hz higher than that for post-hatching alligators (460 ± 52 Hz); the average DF for pre-hatching alligators ($1\ 359 \pm 229$ Hz) was 236 Hz higher than that for post-hatching alligators ($1\ 123 \pm 216$ Hz) (Fig. 1, Table 1). These results suggested that the higher dominant frequency of pre-hatching Yangtze Alligator calls is advantageous for calling the attention of nearby maternal alligator while avoiding predation by distal predators.

Key words: Yangtze Alligators, *Alligator sinensis*; Hatchings; Vocalization; Spectrotemporal characteristics

和鸟类相比, 鳄类的叫声更为简单, 因为它们只能发出短暂的单音节重复音 (王先艳等 2006, Vergne et al. 2009)。根据成鳄和幼鳄不同情景下的鸣叫, Vergne 等 (2009) 将幼鳄的叫声分为 4 种: 孵化鸣叫 (hatching calls), 联系鸣叫 (contact calls), 求救鸣叫 (distress calls) 以及威胁和干扰鸣叫 (threat and disturbance calls)。而成年鳄的叫声则分为吼叫 (bellows)、母性吼叫 (maternal growls) 和嘶嘶声 (hisses)。幼鳄的鸣叫虽然简单, 但在鳄生命活动的早期却起到很重要的作用, 特别是幼鳄和成体的相互交流 (Campbell 1973), 幼鳄的鸣叫可以在破壳前、破壳期间或破壳后发出, 因此又可分为出壳前鸣叫 (pre-hatching calls) 和出壳后鸣叫 (post-hatching calls) (Cott 1971, Magnusson 1979)。出壳前鸣叫通常是在临近孵出的数小时前或 1 ~ 2 d 前由胚胎发出 (Lee 1968, Chen et al. 2003), 有时胚胎会因为受到刺激而更早发出这种声音 (Vergne et al. 2008)。其功能主要是使得孵化同步 (Vergne et al. 2008) 以及呼唤成年母鳄打开巢穴 (Cott 1971, Pooley 1974)。出壳后鸣叫又称为联系鸣叫 (contact calls), 这种声音是由刚刚孵出的新生鳄或者由几天或几周大的幼鳄发出, 这种鸣声的功能目前在鳄类还不是很清楚 (Vergne et al. 2009), 现有的研究表明, 该鸣声除了加强种内联系 (group

cohesion) (Vergne et al. 2011), 也可以起到警告和提醒同伴的作用 (Campbell 1973)。出壳前鸣叫和联系鸣叫是幼鳄最常见的两种鸣声。目前对幼鳄这两类鸣声的研究还十分的有限 (Cott 1971, Pooley 1974, Vergne et al. 2008), 特别是这两类鸣声的声学结构和生物学功能, 在绝大多数的鳄类中还是空白 (Vergne et al. 2009)。

早期对密河鳄 (*Alligator mississippiensis*) 的研究中, Campbell (1973) 发现密河鳄并非只对本种的声音发生反应, 或许所有的鳄类可以共享相同的曲目 (repertoire) (Britton 2001)。动物的鸣声识别主要是基于声音的时频特征 (spectrotemporal characteristics) 来完成的 (Feng et al. 2009)。如果不同的鳄类可以共享相同的发声曲目, 那它们所发出的曲目可能具有一些共同的时间和空间特征。扬子鳄 (*A. sinensis*) (短吻鳄科) 和尼罗鳄 (*Crocodylus niloticus*) (鳄科) 分属于不同科, 在对尼罗鳄 (鳄科) 幼鳄出壳前后鸣叫音的研究中, 发现该种幼鳄出壳前的鸣叫音与出壳后的鸣叫音相比, 时长和基频的最高值都要低 (Vergne et al. 2009)。那么, 扬子鳄幼鳄出壳前后的鸣叫音具有怎样的声学特征? 其出壳前和出壳后鸣叫的时长和基频, 是否存在和尼罗鳄一样的差异? 以上问题对于我们了解鳄目不同科物种之间的

发声规律, 以及鳄类是否具有共享相同发声曲目的声特征基础都具有重要的意义。

1 材料与方 法

1.1 研究地点

本研究地点位于宣城扬子鳄研究中心孵化室内。录音期间, 环境温度和湿度始终保持在一致的范围 (温度约 31°C, 相对湿度约 90%, 见 Chen et al. 2003)。

1.2 声音录制

2014 和 2015 年连续两年, 在幼鳄孵化时采用 AKG C417 话筒 (AKG Acoustics, Vienna, Austria, 频率范围 20 Hz ~ 20 kHz) 和便携式专业录音机 (Sound Devices, Model 702, 频率范围 10 Hz ~ 96 kHz) 录制扬子鳄幼鳄在出壳前和出壳后的声音, 录音距离为 0.1 m。对出壳后的幼鳄录音之后, 用游标卡尺 (Spi2000, Wiha) 测量幼鳄体长 (精确到 0.02 mm), 用便携式电子天平 (JY10001, 上海良平) 称量幼鳄的体重 (精确到 0.1 g)。

1.3 声音和数据 分析

声音的语图 (spectrograms) 及对应的示波图 (oscillograms) 由 Selena 声学软件给出, 声学软件的采样频率均为 48.0 kHz。对幼鳄的声音特征参数进行定量分析, 与基频相关的声音参数包括起始频率 (initial fundamental frequency, $F0_{init}$)、最高频率 (maximal fundamental frequency, $F0_{max}$)、结束频率 (terminal fundamental frequency, $F0_{ter}$)。与时间相关的声音参数包括向上调频的时长 (duration of upward frequency modulation, DUR_{up})、向下调频的时长 (duration of downward frequency modulation, DUR_{down})、总时长 (total duration, DUR)。再通过以上参数计算下列两个变量: 向上调频的倾斜度 (slopes of upward frequency modulation, $SLOPE_{up}$) 和向下调频的倾斜度 (slopes of downward frequency modulation, $SLOPE_{down}$)。公式为, $a = (b - c) / d$, 式中, a 表示上调频的倾斜度 $SLOPE_{up}$, b

表示最高频率 $F0_{max}$, c 表示起始频率 $F0_{init}$, d 表示向上调频的时长 DUR_{up} ; $e = (f - b) / g$, 式中, e 表示向下调频的倾斜度 $SLOPE_{down}$, f 表示结束频率 $F0_{ter}$, g 表示向下调频的时长 DUR_{down} (图 1)。除了测量基频之外, 还用 Batsound Pro vs.3.31 (Elektronik, Uppsala, Sweden) 给出声音能谱图 (power spectrum), 用来测定幼鳄出壳前后声音的主频 (dominant frequency) (图 2), 同时与成鳄的叫声 (Wang et al. 2007) 进行对比。

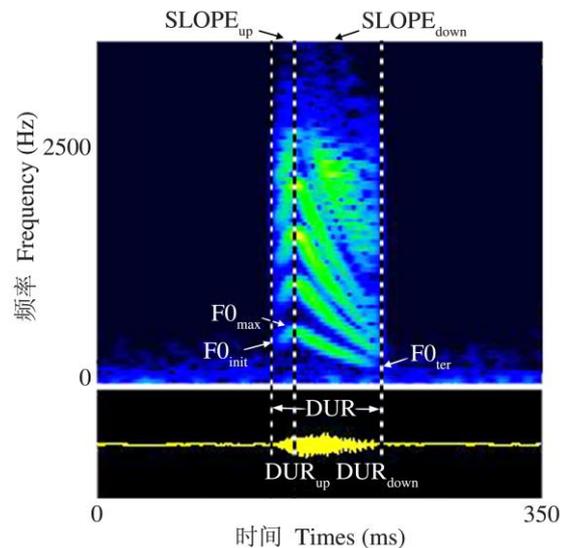


图 1 幼鳄孵化前的一个代表性叫声

Fig. 1 Shown is a representative call of pre-hatching Yangtze Alligators

上面为语图, 下面为示波图。声音分析采用 Selena 软件。 $F0_{init}$. 基频起始频率; $F0_{max}$. 基频最高频率; $F0_{ter}$. 基频结束频率; DUR_{up} . 向上调频的时长; DUR_{down} . 向下调频的时长; DUR . 总时长; $SLOPE_{up}$ 和 $SLOPE_{down}$. 向上调频和向下调频的倾斜度。

The top panel shows the spectrogram of the call, and the bottom panel its oscillogram. Selena software was used to generate this figure. $F0_{init}$. Initial fundamental frequency (F0); $F0_{max}$. Maximal fundamental frequency; $F0_{ter}$. Terminal fundamental frequency; DUR_{up} . Duration of upward frequency modulation; DUR_{down} . Duration of downward frequency modulation; DUR . Total duration; $SLOPE_{up}$ and $SLOPE_{down}$. Slopes of upward frequency modulation and of downward frequency modulation.

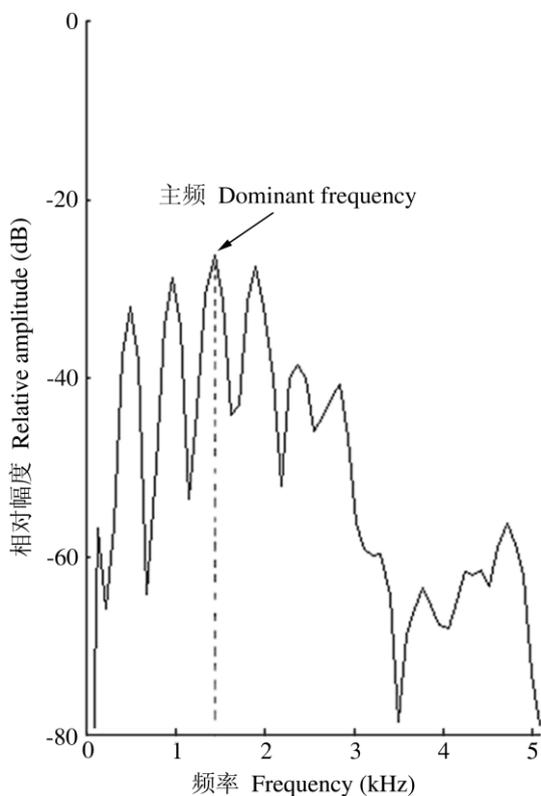


图 2 幼鳄出壳前代表性声音的能谱图

Fig. 2 Shown is the power spectrum of a representative call of pre-hatching Yangtze Alligators

对于出壳前和出壳后的两组幼鳄的声音，首先计算和比较声音各个参数在组内的变异系数 (within-group coefficients of variation) 和组间的变异系数 (between-group coefficients of variation), $C_V = (S_D / \bar{x}) \cdot 100$, 此公式中, C_V 表示变异系数, S_D 表示标准差, \bar{x} 表示平均值。组内变异系数利用分别计算出壳前和出壳后的两组幼鳄声音的平均值及标准差来计算, 组间变异系数利用总的平均值和标准差计算 (Bee et al. 2001)。之后再用独立样本 t 检验来确定声音参数在出壳前和出壳后是否存在显著差异, 显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

扬子鳄幼鳄的孵化时间一般是从 8 月中旬

到 9 月中旬。在孵化期幼鳄即将破壳时, 会发出短暂而微弱的叫声, 蛋壳破口之后, 卵壳内的幼鳄将会有较长一段时间不再发声。幼鳄所发出的鸣声会刺激其周围幼鳄的破壳孵化, 幼鳄完全出壳之后, 也会发出叫声, 并且也会影响到其他未出壳和已经出壳的幼鳄个体, 并引起它们共鸣。

实验共分析了 21 只幼鳄个体的 260 个鸣声, 收集到其中 10 只个体的出壳前鸣声 109 声, 以及 11 只个体出壳后的鸣声 151 声。声音的语图显示, 出壳前和出壳后两组鸣声均包括持续叠加的多组谐波, 并且绝大多数的鸣声都是在第 3 谐波显示了最强的能量 (图 3)。

幼鳄出壳前和出壳后的鸣声具有相似的时空特征, 即强烈的开始向上的频率调节和较长的向下的频率调节 (图 3)。出壳前鸣声比出壳后的向上调频时长要短, 而向下调频的时长则没有明显差异。出壳前鸣声比出壳后的向下调频的倾斜度要高, 而相对的, 其声音的持续时间也较短 (表 1)。

出壳前后的鸣声参数比较, 除了向上调频的时长, 时间参数均没有表现出显著差异。但出壳前个体和出壳后个体鸣声的频谱参数均表现出显著差异, 特别是基频的最高频率和主频。出壳前鸣声基频的最高频率比出壳后高 113 Hz; 出壳前鸣声的主频比出壳后高 236 Hz。除此之外, 向下调频的倾斜度在个体间表现出极显著差异 ($P < 0.001$) (表 1)。

统计幼鳄出壳前和出壳后鸣声参数的变异系数, 除了向上调频的倾斜度, 其他所有参数的组内变异系数均小于 25%, 向上调频的倾斜度相对变化最大, 与基频相关的频谱参数以及鸣声总的持续时间则相对变化较小。计算出的组间和组内变异系数的比值表明组内的变异总体小于组间的变异, 说明声音在组内相对稳定 (表 2)。

3 讨论

研究表明, 成年扬子鳄的鸣声具有较低的

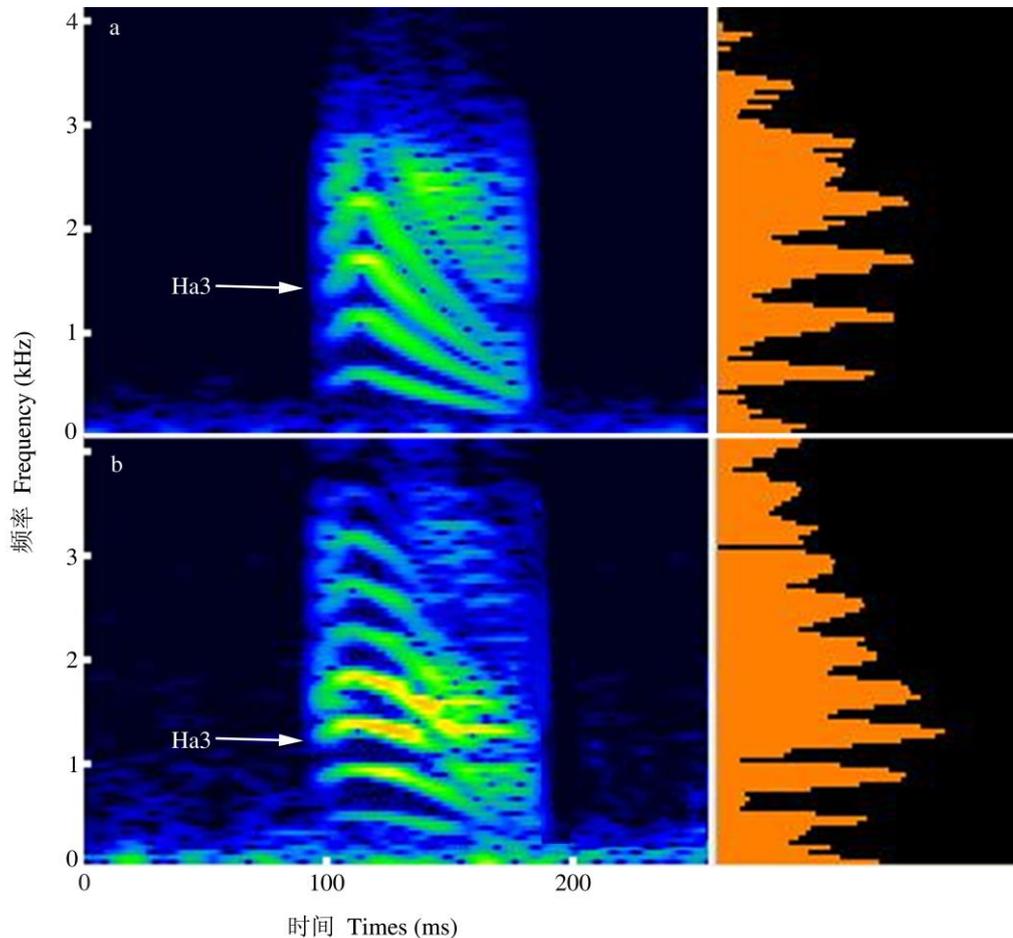


图 3 幼鳄孵化前后声音的语图和能谱图

Fig. 3 Spectrograms and instantaneous spectrums of representative calls of pre-hatching and post-hatching Yangtze Alligators

a. 孵化前叫声; b. 孵化后叫声。左侧为语图, 右侧为能谱图; Ha3. 第 3 谐波。

a. Pre-hatching call; b. Post-hatching call. Left panels are the call spectrograms, right panels are the instantaneous spectrum; Ha3. 3rd harmonic.

主频 (小于 500 Hz) (Wang et al. 2007)。但本研究的结果显示, 幼鳄的鸣声主频通常在 1 000 Hz 以上, 随着幼鳄的生长, 鸣声的主频会逐渐降低, 其可能的原因是随着体长的增加, 发声器官也会随之增大, 因此鸣声频率也会随之降低, 这种发声器官的大小与鸣声频率呈反比的关系在很多物种中都存在 (Gerhardt et al. 2002)。当然, 声音频率越低, 声音在传播过程中的衰减越慢, 声音传播的距离会越远 (Marten et al. 1977)。对于成年扬子鳄来说, 发出主频更低的的声音可能是为了更好地适应植被密集

的栖息地以及雌雄成鳄间的远距离通讯, 当然这种低频的声音也可能有利于繁殖期更好地与其他个体进行交流 (Wang et al. 2007)。

研究发现, 扬子鳄幼鳄出壳前和出壳后声音参数的时空特征很相似, 伴随着 4~6 组谐波以及强烈的频率调节。声音的基频从一个较低频率上升到最高点, 随之下降到一个相对更低的频率 (图 3)。扬子鳄与尼罗鳄幼鳄 (Vergne et al. 2009) 鸣声的频谱参数相比, 二者出壳前鸣声基频最高值的均值相差无几 (扬子鳄为 573 Hz, 尼罗鳄为 566 Hz)。但是, 出壳后的

表 1 幼鳄出壳前和出壳后的声音参数统计 (平均数 ± 标准差)

Table 1 Mean values and statistical comparisons of nine acoustic parameters of pre- and post-hatching alligators (Mean ± SD)

声音参数 Sound parameters	出壳前鸣声 Pre-hatching call (n = 109)	出壳后鸣声 Post-hatching call (n = 151)	P
基频起始频率 Initial fundamental frequency (Hz)	454 ± 85	329 ± 42	0.001
基频最高频率 Maximal fundamental frequency (Hz)	573 ± 103	460 ± 52	0.006
基频结束频率 Terminal fundamental frequency (Hz)	175 ± 22	218 ± 33	0.003
向上调频的时长 Duration of upward frequency modulation (ms)	15 ± 3	19 ± 4	0.012
向下调频的时长 Duration of downward frequency modulation (ms)	68 ± 13	74 ± 10	0.352
总时长 Total duration (ms)	83 ± 14	93 ± 10	0.083
向上调频的倾斜度 Slopes of upward frequency modulation (Hz/ms)	9.0 ± 4.7	7.6 ± 2.2	0.388
向下调频的倾斜度 Slopes of downward frequency modulation (Hz/ms)	- 6.0 ± 1.7	- 3.3 ± 0.6	< 0.001
主频 Dominant frequency (Hz)	1 359 ± 229	1 123 ± 216	0.025

“ - ” 表示声音的倾斜度向下。“ - ” indicates the inclination of the sound is down.

表 2 幼鳄出壳前和出壳后 9 种声音参数的组内和组间变异系数统计

Table 2 Within- and between- group coefficients of variation of nine sound parameters for pre- and post- hatching alligators

声音参数 Sound parameters	组内变异系数		组间变异系数 Between-group coefficients of variation	组间和组内的 比值 Ratio
	Within-group coefficients of variation			
	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	范围 Range		
基频起始频率 (Hz) Initial fundamental frequency	16.5 ± 4.5	13.4 ~ 19.7	17.0	1.03
基频最高频率 (Hz) Maximal fundamental frequency	15.4 ± 4.9	11.9 ~ 18.9	15.8	1.02
基频结束频率 (Hz) Terminal fundamental frequency	14.5 ± 1.6	13.4 ~ 15.7	14.6	1.01
向上调频的时长 (ms) Duration of upward frequency modulation	22.3 ± 0.1	22.2 ~ 22.3	22.3	1.00
向下调频的时长 (ms) Duration of downward frequency modulation	17.6 ± 4.2	14.7 ~ 20.5	17.5	0.99
总时长 Total duration (ms)	14.7 ± 5.0	11.2 ~ 18.3	14.5	0.99
向上调频的倾斜度 (Hz/ms) Slopes of upward frequency modulation	41.9 ± 18.0	29.2 ~ 54.6	43.0	1.03
向下调频的倾斜度 (Hz/ms) Slopes of downward frequency modulation	22.7 ± 7.8	17.2 ~ 28.3	24.4	1.07
主频 Dominant frequency (Hz)	18.1 ± 1.7	16.8 ~ 19.3	17.9	0.99

声音基频最高值是尼罗鳄 (622 Hz) 比扬子鳄 (460 Hz) 高。出壳后的基频最高值这种较大差异, 是因为两种幼鳄的体长差异所导致, 还

是物种差异, 还不得而知。从出壳前后声音基频的最高值来看, 尼罗鳄出壳后鸣声的最高基频比出壳前高 (Vergne et al. 2009), 扬子鳄却

是出壳后的声音基频最高值比出壳前低。扬子鳄幼鳄出壳前后声音频率的改变也许是为了给母鳄提供有关年龄和身体大小的信息, 允许母鳄根据个体声音特征对特定的幼鳄给予更加适合的关爱行为 (Vergne et al. 2007)。声音穿过蛋壳的传播距离与频率有关, 频率越高的声音损耗越大, 传播距离也越短 (Kinsler et al. 1999)。因此, 幼鳄在出壳前发出频率较高的鸣叫可以限制声音的传播距离。这种高频叫声不仅可以引起附近母鳄的注意, 例如呼唤母鳄帮忙打开紧密堆积的巢 (Thorbjarnarson et al. 2010), 带幼体入水 (Pooley 2009) 等, 同时近距离通讯也可以有效避免天敌的注意, 降低幼鳄被捕食的危险, 从而提高幼鳄的存活率。至于尼罗鳄出壳后的声音频率为什么会有所增加 (Vergne et al. 2009), 文章作者提出可能是因为蛋壳的过滤作用导致孵化前声音频率有所降低的观点, 但我们认为此观点值得商榷, 事实上是低频声音在穿过蛋壳时频率不会受到影响 (Kinsler et al. 1999)。

尼罗鳄幼鳄出壳后的声音持续时间显著长于出壳前 (Vergne et al. 2009), 虽然扬子鳄出壳后的鸣叫持续时间比出壳前的要长, 但是两者并没有表现出明显差异。成年扬子鳄的鸣叫时长, 最低为 (217 ± 4.9) ms, 最高能达到 $(10\ 306 \pm 119)$ ms (Wang et al. 2007), 幼鳄的鸣声时长小于 100 ms, 远低于成鳄。鸣叫是耗能过程, 鸣叫时间越长, 所需要的能量也越多 (Parris 2002)。随着个体的生长, 有更多的能量可以提供其鸣叫, 声音持续时间会随着个体的成长而增加, 此可以解释为什么成年扬子鳄的鸣声时长要远远高于幼鳄。

对尼罗鳄的回放实验表明, 当成年雌性尼罗鳄受到幼体出壳前鸣叫音的刺激时, 会引起其产生打开巢穴的行为 (Vergne et al. 2008)。而本研究仅仅分析了扬子鳄幼鳄个体出壳前后的鸣声特征, 并没有就母鳄对幼鳄的鸣声反应进行回放研究; 同时对幼鳄的求救音、威胁干扰音等的声特征也没有进行研究, 因此系统和

全面分析幼鳄的其他声信号将是下一步的主要研究目标。

致谢 安徽扬子鳄国家级自然保护区管理局永康科长、蒋宣清科长和汪仁平科长在幼鳄声音录制过程中给予指导与帮助, 美国伊利诺斯大学 Albert S. Feng 教授提供超声录音设备并在写作过程中给予指导和帮助, 在此一并致谢!

参 考 文 献

- Bee M A, Kozich C E, Blackwell K J, et al. 2001. Individual variation in advertisement calls of territorial male green frogs, *Rana clamitans*: implications for individual discrimination. *Ethology*, 107(1): 65–84.
- Britton A R C. 2001. Review and classification of call types of juvenile crocodylians and factors affecting distress calls//Grigg G C, Seebacher F, Franklin C E. *Crocodylian Biology and Evolution*. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty, 364–377.
- Campbell H W. 1973. Observations on acoustic behavior of crocodylians. *Zoologica*, 58(1): 1–11.
- Chen B H, Hua T M, Wu X B, et al. 2003. Research on the Chinese alligator. Shanghai: Education Press of Sciences & Technology, 248–258.
- Cott H B. 1971. Parental care in the crocodylia, with special reference to *Crocodylus niloticus*. IUCN Publ. New Series, Suppl. Paper, 32, 166–180.
- Feng A S, Riede T, Arch V S, et al. 2009. Diversity of the vocal signals of concave-eared torrent frogs (*Odorrana tormota*): Evidence for individual signatures. *Ethology*, 115(11): 1015–1028.
- Gerhardt H C, Huber F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Kinsler L E, Frey A R, Coppens A B, et al. 1999. *Fundamentals of Acoustics*. Fundamentals of Acoustics. 4th ed. Weinheim, Germany: Wiley-VCH, 560.
- Lee D S. 1968. Possible communication between eggs of the American alligator. *Herpetologica*, 24(1): 88.
- Magnusson W E. 1979. Hatching and creche formation by *Crocodylus porosus*. *Copeia*, 1980(2): 359–362.

- Marten K, Marler P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 2(3): 271–290.
- Parris K M. 2002. More bang for your buck: the effect of caller position, habitat and chorus noise on the efficiency of calling in the spring peeper. *Ecological Modelling*, 156(2/3): 213–224.
- Pooley A C. 1974. Parental care in the Nile crocodile. *Lammergeyer*, 21: 43–45.
- Pooley A C. 2009. Nest opening response of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. *Journal of Zoology*, 182(1): 17–26.
- Thorbjarnarson J, Wang X. 2010. *The Chinese Alligator: Ecology, Behavior, Conservation, and Culture*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Vergne A L, Alexis A, Samuel M, et al. 2007. Parent-offspring communication in the Nile crocodile *Crocodylus niloticus*: do newborns' calls show an individual signature? *Naturwissenschaften*, 94(1): 49–54.
- Vergne A L, Aubin T, Taylor P, et al. 2011. Acoustic signals of baby black caimans. *Zoology*, 114(6): 313–320.
- Vergne A L, Mathevon N. 2008. Crocodile egg sounds signal hatching time. *Current Biology*, 18(12): R513–R514.
- Vergne A L, Pritz M B, Mathevon N. 2009. Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biological Reviews*, 84(3): 391–411.
- Wang X, Wang D, Wu X, et al. 2007. Acoustic signals of Chinese alligators (*Alligator sinensis*): social communication. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 121(5): 2984–2989.
- 王先艳, 王丁, 吴孝兵, 等. 2006. 交配期扬子鳄合唱吼叫的集群作用及其生物学意义. *动物学报*, 52(4): 663–668.