半散养东北虎繁殖期 PAE 编码行为谱的构建*

乔征磊[1,3**] 张洪海[2] 马建章[3] 韦钦国[4]

([1] 牡丹江师范学院生命科学与技术学院, 黑龙江牡丹江 157011; [2] 曲阜师范大学生命科学学院, 山东曲阜 273165; [3] 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040; [4] 潍坊工商职业学院生物工程系, 山东诸城 262200)

摘 要 2006—2007 年,采用全事件记录法、目标动物取样法和行为取样法对泰山东北虎园半散养东北虎繁殖期的各种行为进行了观察。基于以"姿势-动作-环境"(posture-act-environment, PAE)为轴心,以行为生态功能为依据的 PAE 编码系统,对半散养东北虎的行为进行分类和系统编码并构建 PAE 行为谱。研究结果区分和定义了 14 种姿势、47 种动作和 98 种行为型;并将所区分、命名和编码的所有行为型归类于摄食、排遗、调温、发情、交配、分娩、冲突、育幼、通讯、聚群、休息、运动和杂类等 13 类;由此构建了基于 PAE 编码系统的半散养东北虎首个繁殖期行为谱。

关键词 生态功能; 行为型; PAE 编码系统

中图分类号 Q958.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)3-0736-08

PAE coding ethogram in breeding of semi-free-ranging Amur tiger (***Panthera tigris altaica***). QIAO Zheng-lei[1,3**], ZHANG Hong-hai[2], MA Jian-zhang[3], WEI Qin-guo[4] ([1] *College of Life Science and Technology, Mudanjiang Normal University, Mudanjiang* 157011, *Heilongjiang, China*; [2] *College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu* 273165, *Shandong, China*; [3] *College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*; [4] *Department of Biological Engineering, Weifang Business Vocational College, Zhucheng* 262200, *Shandong, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(3): 736-743.

Abstract: Observations on behaviors of Amur tiger in breeding seasons were made in a semi-free-ranging area at Taishan Amur Tiger Park from 2006 to 2007 with all-occurrence recording, focal-animal sampling and behavior sampling methods. Behavioral data were collected and coded following the "posture-act-environment" (PAE) coding system that concerns with posture, act, environment and ecological function of behaviors. A total of 14 postures, 47 acts and 98 behaviors were recognized and defined in our study. Based on ecological function of each behavior, all of the recorded behaviors were categorized into 13 groups including foraging, eliminating, thermoregulatory, paring, mating, parental, agonistic, affiliative, aggregation, communication, resting, locomotive and miscellaneous behaviors. The first behavior ethogram of semi-free-ranging Amur tiger in breeding season was then established following the PAE coding system.

Key words: ecological function; behavior pattern; PAE coding system.

在进行实际的行为取样及所有事件记录时,要求结合行为功能和行为的表达特征等,对行为进行快速的辨识和记录(孟秀祥等,2007)。辨识行为即意味着要理解和区分各种行为,确定每种行为类型所属的行为类别,否则会直接影响行为研究的进度、结果和价值。动物正常行为的全部或主要行为目录称为行为谱,是理解和区分各种动物行为时极其重要的参考工具。国内外对行为谱进行了许多研究,Hanlon 等(1999)编制和描述了皮氏枪乌贼(*Loligo pealei*)的行为谱,并对其中身体姿势的构成要素和 11 种姿势进行了描述;肖建强等(2005)所构建的长江江豚(*Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*)行为谱中区分和定义了 8 个类别 40 种行为;孟秀祥等(2007)制定了圈养麝类(*Moschus* spp.)动物的所有

* 国家自然科学基金项目(30370218)、教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-07-0472)和牡丹江师范学院科研项目(QG2014005)资助。

** 通讯作者 E-mail: swxqzl@126.com

收稿日期: 2014-08-24 接受日期: 2014-11-13

事件记录行为谱(ethogram for all-occurrence recording)、扫描取样行为谱(ethogram for behavioral scanning sampling)、刻板行为的行为谱(ethogram of stereotypic behavior)和冲突行为谱(ethogram of conflict behavior);Macnulty 等(2007)通过与包含 5 个其他狼种群和 7 个其他物种的分类和定义研究结果相比,对狼(*Canis lupus*)的行为谱进行了修正,并对行为谱的应用性进行了测验;Ransom 等(2009)建立了野马(*Equus caballus*)的行为谱,并把野马的行为分为 4 大类 13 小类;田丽等(2009)通过对 17 只圈养金钱豹(*Panthera pardus*)的行为观察,建立了包含 29 种行为的金钱豹行为谱;Campbell(2011)根据对白鲸(*Delphinapterus leucas*)的录像分析,建立了包含 17 类 81 种行为的行为谱;Dinesh 等(2013)根据笼养蚡灰蝶(*Spalgis epius*)产卵行为的观察构建了产卵行为谱(oviposition behavior)。以上这些行为谱对所研究的各种动物行为进行了分类、命名和描述性定义,都属于描述性行为谱。

蒋志刚(2000)建立了以"姿势、动作和环境"为轴心,以生态功能为分类依据的麋鹿行为谱及 PAE 编码分类系统,区分和命名了麋鹿的姿势、动作和行为达 200 多种,还区别了各种行为在雄性、雌性和幼体之间的相对发生频次及发生季节。这种 PAE 编码行为谱与描述性行为谱相比,由于它只介绍构成行为的最基本的元素即姿势、动作和环境,没有添加任何修饰性的词语,减少了因不同学者对同一行为不同的修饰性描述造成的理解偏差,同时使研究者能根据各种行为的环境、姿势和动作等行为三要素来理解行为的真实特征和生态学功能,降低了理解难度,这为后续的相关研究提供了方便。因此,从这一时期开始,国内开始出现了许多 PAE 编码行为谱,如龙帅等(2008)建立的矮岩羊(*Pseudois schaeferi*)行为谱及 PAE 编码系统,戚文华等(2010)建立的四川梅花鹿(*Cervus nippon sichuanicus*)行为谱及 PAE 编码系统,田军东等(2011)基于 PAE 编码系统建立的太行山猕猴行为谱(*Macaca mulatta tcheliensis*),李勇等(2013)建立的滇金丝猴(*Rhinopithecus bieti*)的行为谱及 PAE 编码系统。

近几年国内外对虎的研究主要集中在生境分布和种群数量方面(曲艺等,2010;陈九屹等,2011;张常智等,2011;Miller *et al.*,2011;张常智等,2012;Rathore *et al.*,2012;Joshi *et al.*,2013;Zhang *et al.*,2013),对虎的行为研究虽然也不少(张明海等,2006;仲阳康等,2006;Tkachenko,2012;Gour *et al.*,2013),但所列举的虎的行为都不全面,分类、命名和定义也不尽相同,更缺乏专门的虎行为谱研究。这无疑增大了不同"虎"研究者之间交流的难度,也增大了后续相关研究参考的难度。为此,建立一个分类和命名统一、种类包含完整的虎 PAE 编码行为谱势必能增加理解虎各种行为的准确性,降低参考虎行为谱时的选择难度,为后续虎的相关研究提供极大方便。

1 材料与方法

1.1 研究对象

2006 年 6 月—2007 年 11 月,对泰山东北虎园的 7 只(3 雌 4 雄)有过繁殖史的东北虎的繁殖行为进行了研究。该园位于泰山山麓,园区占地面积 20000 m^2,地理坐标为 117°36′E、36°10′N。属于暖温带半湿润季风气候,年均日照时数 2527.9 h,年平均气温 13.0 ℃,平均降水量 675.3 mm。8:30—9:00 虎开始被放到活动场供参观,16:30—17:30 开始收回圈中饲喂。本研究中的 7 只东北虎个体均于 2002 年引自中国横道河子猫科动物饲养繁育中心,编号(表 1)为出生地所起。观察:1)雌虎 247 号与雄虎 212 号、214 号的交配,观察期间还有另外 2 只未参与交配的雄虎在同一个活动场内;2)雌虎 216号与雄虎246号的交配,观察期间在这2只虎

表 1 研究对象概况
Table 1 Data on experimental subjects

编号	性别	年龄	发情交配期	交配对象	育幼期	产崽数
247	雌	5	2006.9.12—9.23	212 号和 214 号	2007.1.11—4.20	3
216	雌	5	2006.9.25—10.6	246 号	2007.1.17—4.26	3
226	雌	6	2006.12.31—2007.1.10	214 号和 210 号	2007.4.25—8.2	4
246	雄	5	同 216 号	216 号		
212	雄	5	同 247 号	247 号		
214	雄	5、6	同 247 号和 226 号	247 号和 226 号		
210	雄	6	同 226 号	226 号		

的活动场内没有其他虎;3)雌虎226号和雄虎214号、210号交配,观察期间也有另外两只未参与交配的雄虎在一起,研究对象具体信息见表1。

1.2 研究方法

1.2.1 行为观察方法 观察分2个阶段,第一阶段为预观察期,2006年6月9日—10日对216号和246号进行观察,6月11日—13日对另外5只东北虎进行观察。采用全事件取样法观察并记录东北虎的各种行为,熟悉和掌握东北虎的行为类型和活动规律,并根据性别、体型、毛色、条纹和活动方式等对个体进行识别(刘振生等,2003)。

第二阶段为正式观察期,从2006年6月14日—2007年11月30日(2007年8月3日后为非繁殖期),观察时间共334 d,累计3026 h,共观察到各种行为95461次。采用全事件取样法、目标动物取样法和行为取样法观察,根据观察的行为将观察时间分繁殖期和非繁殖期两个阶段。繁殖期的划分和定义在参考了滕丽微等(2003)基础上加上自己的实际观察区分如下:

发情交配期:从雌雄虎开始发情(雌虎首次出现发情行为)到交配结束(雌雄虎都不再出现交配行为)的过程;半散养东北虎发情交配持续时间一般为9~14 d,其中发情期一般为4~5 d,交配期一般为5~9 d。

妊娠期:雌性东北虎从交配结束(不再出现交配行为)到开始分娩(分娩行为出现)的过程,时间一般为102~105 d。

分娩期:雌性东北虎从开始分娩(分娩行为出现)至产下最后一个幼崽的过程;根据产崽数量不同持续时间不同,一般每产一个幼崽需要1 h左右。

育幼期:从母虎产下最后一个幼崽到母幼分离的过程;由于人工饲养虎的母幼分离由人为控制,通常为100 d左右,期间哺乳一直进行,所以常把人工饲养虎的这段育幼期称为哺乳期。

发情交配期周期短,每天都进行观察(限白天),因有些发情交配行为的发生具有时间短、变化快等特点,所以采用录像机(索尼NP-F750)在活动场周围跟踪录像,采用行为取样法对发情行为和交配行为进行连续摄录以便反复回放统计;因录像机内存和电量有限,除这两类行为外的其他行为采用记录表记录。妊娠前期因故没有记录;为防止错过对分娩行为的观察,从妊娠后期(本实验为妊娠90 d,此时母虎不再被放到室外活动场,仅在室内活动)时开始采用目标动物取样法利用室内闭路监视系统进行24 h不间断监控。哺乳期前期(从分娩结束到产后30 d,期间为保证母虎及时哺乳,白天也限制其在室内),为准确了解母虎的产后状况及哺乳情况,仍进行24 h不间断监控。哺乳后期(产后30 d至母幼分离)每5 d观察一次(限白天),因有些育幼行为同样具有时间短、变化快的特点,所以对育幼行为仍采用连续摄录以便回放统计,其他行为仍采用记录表记录,整个育幼期也采用行为取样法记录。

1.2.2 行为分类和定义方法 行为的分类根据Dewsbury(1972)提出的动物行为共包括摄食、排遗、调温、发情、交配、分娩、冲突、育幼、通讯、聚群、休息、运动和杂类等13大类行为,其中摄食、排遗和调温属于生存行为,发情、交配、分娩和育幼属于繁殖行为,冲突、通讯和聚群属于社会行为,休息、运动视为个体行为。本研究中东北虎行为的命名和PAE编码主要参考了蒋志刚(2000)对麋鹿行为谱及PAE编码系统的研究,分娩行为同时还参考了张明海等(2006)的产仔行为谱,交配行为参考了仲阳康等(2006)的华南虎交配行为谱,在此基础上结合自己的长时间实际观察,将东北虎的行为类(behavior category)和行为型(behavior pattern)(孟秀祥等,2007)进行了区分和编码(表5)。

2 结果与分析

2.1 东北虎姿势编码

本研究共分辨和记录到东北虎的14种姿势:“站”、“立”、“行”、“跑”、“半蹲”、“蹲”、“坐”、“趴”、“卧”、“躺”、“仰”、“跳”、“爬跨”、“游”。其中,前12种是成年雄性、成年雌性和幼虎共有姿势;爬跨是成年雄性常见姿势。“站”、“立”、“半蹲”、“蹲”、“坐”、“趴”、“卧”、“躺”、“仰”属于静止姿势,“行”、“跑”、“跳”、“爬跨”、“游”属于运动姿势。各种姿势的定义和编码(表2)如下:

站:四肢直立承重。

立:后肢直立承重。

行:身体随着前后肢左右交错着地而缓慢向前移动。

跑:身体随着前后肢快速左右交错着地而快速向前移动。

半蹲:站立但臀部略下倾,远离地面。

蹲:半站立且臀部下倾严重,靠近地面。

坐:臀部直接接触地面。

趴:胸腹朝下,前肢向前,后肢或压于胸腹下或向后伸直。

卧:前肢朝前,后肢朝向一侧,腹部接触基底,头部抬起不接触基底。

躺:四肢伸向身体一侧,体侧和头部接触基底。

仰:背部朝下,四肢朝上。

跳:两前肢或两后肢同时撑地,同时着地,身体向前发生移动。

爬跨:一只虎骑跨在另一只虎的背上。

游:四肢在水中运动。

表 2 东北虎姿势编码

Table 2 Posture codes for Amur tiger

姿势	编码	姿势	编码
站	1	趴	8
立	2	卧	9
行	3	躺	10
跑	4	仰	11
半蹲	5	跳	12
蹲	6	爬跨	13
坐	7	游	14

表 3 东北虎动作编码

Table 3 Act codes for Amur tiger

部位	动作	编码	部位	动作	编码
头颈部	顶	1		刨	23
	低头	2		前迈	24
	前伸	3		摆动	25
	触	4		跑步	26
嘴部	扯	5		直立	27
	嚼	6		前肢伸直	28
	吞咽	7		挠	29
	含	8		抬腿	30
	吸	9		跳	31
	吐舌	10		踏步	32
	吼	11		前肢擦	33
	咬	12	腰荐	排粪	34
	舔	13	腹部	排尿	35
	衔	14		翘尾	36
	露齿	15		尾下垂	37
	呵欠	16		插入	38
眼鼻耳部	注视	17		前冲	39
	闭眼	18		多次插入	40
	嗅	19		射精	41
	搜索	20		收缩	42
	瞪目	21		产出胎儿	43
四肢	四肢弯曲	22		露乳	44
	刨	23		喷尿	45
	前迈	24		蹭	46
	摆动	25		伸腰	47
	跑步	26			

表 4 东北虎行为发生环境编码

Table 4 Environment codes of behaviors occurring for Amur tiger

环境	生物(E1)	非生物(E2)	编码
草地		V	1
灌丛		V	2
树林		V	3
泥地		V	4
雪地		V	5
室内		V	6
水池		V	7
雄性	V		8
雌性	V		9
幼体	V		10
雌性与幼体	V		11
成体群	V		12
单一个体	V		13

2.2 东北虎动作编码

依动物的嘴部、眼部、鼻部、耳部、头颈、四肢、腰腹荐尾部,分辨和记录到 47 种动作,对其编码如表 3。

2.3 东北虎行为发生环境编码

研究中分辨和记录到行为发生的环境 13 种,包括生物环境和非生物环境,对这些环境编码如表 4。

2.4 东北虎行为的 PAE 编码

研究中,共观察到东北虎 98 种行为类型,分列于摄食、排遗、调温、发情、交配、分娩、育幼、冲突、通讯、聚群、休息、运动和杂类等 13 大类行为之下,将姿势编码、动作编码和环境编码综合为 PAE 要素编码,加上行为发生的性别、年幼和季节编制成 PAE 编码行为谱(表 5)。

3 讨 论

3.1 对行为划分的说明

关于行为划分中“类”的问题,Lehner(1996)将动物行为划分为 6 个层次,其中最高的层次为“行为的类”,如冲突行为;第二位的是“行为的型”,如冲突行为中的攻击行为。本文所构建的行为谱即是建立在这 2 个层次上。

一种行为常有多种作用,如水中卧息,既有调温的作用,也有休息的功能,如何划分,应看这种行为的主要生态功能是什么。由于卧息多数都发生在水池外,说明虎进入池中卧息这一行为的主要作用是为了降温,所以这种行为型应归为调温行为而非休息行为。行为谱中的“跟随”行为,是成群的东北虎

表 5 东北虎的 PAE 编码行为谱
Table 5 PAE coding ethogram for Amur tiger

行为	成年雄性	成年雌性	幼体	季节	序码	PAE 码		
						P 码	A 码	E 码
摄食行为								
采食	+	+	+	Y	1	8	5,6,7	E1,E2
吮乳			++	Y	2	8	8,9	1,2,3,5,6,9
顶乳			+	Y	3	8	1	1,2,3,5,6,9
争乳			+	Y	4	8	1	1,2,3,5,6,11
争食			+	Y	5	8	1	1,2,3,5,6,10
站立饮水	+	+	+	Y	6	1	9	1,6,7
趴卧饮水	+	+	+	Y	7	8	22	1,6,7
排遗行为								
排便	+	+	+	Y	8	5	23,34	E1,E2
排尿	+	+	+	Y	9	6	35	E1,E2
调温行为								
水中站立	+	+		S	10	1	17	7
水中蹲坐	+	+		S	11	6	17	7
水中趴卧	+	+		S	12	8	17	7
水中躺卧	+	+		S	13	10	17	7
水中行走	+	+		S	14	3	24	7
阴处站立	+	+	+	S	15	1	17	1,2,3,E1
阴处趴卧	+	+	+	S	16	8	17	1,2,3,E1
阴处躺卧	++	++	++	S	17	9	17	1,2,3,E1
阴处侧卧	+	+	+	S	18	10	17	1,2,3,E1
阴处仰卧	+	+	+	S	19	11	17	1,2,3,E1
阴处睡眠	+	+	+	S	20	10,11	18	1,2,3,E1
吐舌	+	+	+	S	21	1,10	10	1,2,3,E1
发情行为								
打滚	+	++		Y	22	10,11	25	1,2,3,5,8
嗅阴	+	+		Y	23	1,9	19	1,2,3,4,5,8,9
裂唇嗅反应	+	+		Y	24	1	19	1,2,3,4,5,8,9
露阴	+	+		Y	25	1,9	36	1,2,3,4,5,8,9
频尿	++	++		Y	26	1	36,35	1,2,3,4,5,8,9
交配行为								
邀配				Y	27	8	37	1,2,3,5,8
爬跨	++	+		Y	28	13	38	1,2,3,5,9
抽动	++	+		Y	29	13	39	1,2,3,5,9
多次插入	++	+		Y	30	13	40	1,2,3,5,9
自发射精	++	+		Y	31	13	41,11	1,2,3,5,9
咬颈	++	+		Y	32	13	12	1,2,3,5,9
逃离	++	+		Y	33	4	26	1,2,3,5,9
追随	++	+		Y	34	3	24	1,2,3,4,5,7,9
分娩行为								
站式努责		+		Y	35	1	42	6,13
蹲式努责		+		Y	36	6	42	6,13
趴卧努责		+		Y	37	8	42	6,13
侧卧努责		++		Y	38	10	42	6,13
仰卧努责		+		Y	39	11	42	6,13
站式生产		+		Y	40	1	42,43	6,13
蹲式生产		+		Y	41	6	42,43	6,13
躺卧生产		+		Y	42	9	42,43	6,13
咬断脐带		+		Y	43	6	12	6,10
拽断脐带		+		Y	44	1,3	27,24	6,10
舔食胎衣		+		Y	45	6	2,13,30	6
舔食羊水		+		Y	46	6	2,13,30	6
育幼行为								
侧卧哺乳		++		Y	47	10	44	1,2,3,5,6,10
躺卧哺乳		+		Y	48	9	44	1,2,3,5,6,10
舔崽		+		Y	49	1,9,10	13	1,2,3,6,10
舔母			+	Y	50	1,2	13,27	1,2,3,6,9
嗅崽		+		Y	51	1,8,9,10	19	1,2,3,5,6,10

续表 5
Table 5 Continued

行为	成年雄性	成年雌性	幼体	季节	序码	PAE 码		
						P 码	A 码	E 码
教崽		+		Y	52	1,3,4,12	5,19,26,31	1,2,3,4,5,6,10
护崽		+		Y	53	1,2,3	15,28	1,2,3,4,5,6,10
叼崽		+		Y	54	1,2,3	14	1,2,3,4,5,6,10
藏崽		+		Y	55	1	14	1,2,3,5,6,10
拱崽		+		Y	56	1,3,9	13,29	1,2,3,5,6,10
盯崽		+		Y	57	1,3,8,9,10	17	1,2,3,5,6,10
寻崽		+		Y	58	1,3,4	20	1,2,3,4,5,6
避让		+		Y	59	9,10,11	30	1,2,3,4,5,6,10
冲突行为								
前肢刨斗	+	+	+	Y	60	2	23,29	E2,8,9,10
咬			+	Y	61	1	12	1,2,3,4,5,6,10
露犬齿	+	+	+	Y	62	1,3,8,9,10,11	15	E2,8,9,10
潜伏	+	+	+	Y	63	8	2	1,2,3,5,6
通讯行为								
吼叫	+	+	+	Y	64	P	11	E2
察看	+	+	+	Y	65	1,2,8	21	E2
标记	+	+		Y	66	1,2	45,46,29	E2
嗅闻	+	+	+	Y	67	1,8,9,10	19	E2
聚群行为								
雄性群	+			Y	68	P	A	1,2,3,4,5,7
雌雄群	+	+		Y	69	P	A	1,2,3,4,5,7
母幼群		+	+	Y	70	P	A	1,2,3,4,5,6
幼体群			+	Y	71	P	A	1,2,3,4,5,6
跟随	+	+	+	Y	72	3	24	E2
休息行为								
趴卧	+	+	+	Y	73	8		E2
躺卧	+	+	+	Y	74	9		E2
侧卧	+	+	+	Y	75	10		1,2,3,5,6
仰卧	+	+	+	Y	76	11		1,2,3,5,6
侧睡	+	+	+	Y	77	10	18	1,2,3,5,6
仰睡	+	+	+	Y	78	11	18	1,2,3,5,6
趴睡	+	+	+	Y	79	8	18	1,2,3,5,6
打盹	+	+	+	Y	80	8,9	18	1,2,3,5,6
站立	+	+	+	Y	81	1		E2
蹲坐	+	+	+	Y	82	6		E2
哈欠	+	+	+	Y	83	1,9,10,11	16	E2
站立伸腰	+	+	+	Y	84	1	47	E2
行走伸腰	+	+	+	Y	85	3	47	E2
运动行为								
直立	+	+	+	Y	86	2		E2
走动	+	+	+	Y	87	3		E2
小跑	+	+	+	Y	88	4	26	1,2,3,4,5,6
奔跑	+	+	+	Y	89	4	26,31	1,2,3,4,5
接近	+	+	+	Y	90	3	24	E2,E1
离开	+	+	+	Y	91	3	24	E2,E1
游泳	+	+		S	92	14	32	7
跳	+	+	+	Y	93	12	31	E2
杂类行为								
梳理	+	+	+	Y	94	1,8,9,10,11	13,33	E2
后肢挠	+	+	+	Y	95	9	29	E2
玩耍	+	+	+	Y	96	P	A	E2,E1
碰头	+	+	+	Y	97	1,3,9	3,4	E2,E1
搓眼	+	+	+	Y	98	8	18,33	1,2,3,5,6

+ 行为可能发生,+ 越多表示发生频次越高;Y 为全年发生,sp,s,a 或 w 分别代表春季,夏季,秋季或冬季发生。

饲养在一起时,常相互跟在一起活动或休息。这种行为虽然也起到了运动的作用,但其主要功能是为了"聚群",所以应归为聚群行为而非运动行为。这一点类似于"哺乳",它既有使幼虎允乳的育幼功能,也有休息的作用,但不能将哺乳归为休息行为,而列为育幼行为。因此,本行为谱中对东北虎跟随行为的划分和蒋志刚(2000)对麋鹿跟随行为的划分不同。另外,雄虎的"追随"行为是一种在交配时雄虎为争取优先或较多的交配权(尤其在一雌多雄的交配模式下)而产生的一种紧紧跟随雌虎的行为,它既有类似于"跟随"行为的聚群作用,更是一种为交配服务的行为,所以将它与跟随区分开并作为一种交配行为对待。

东北虎存在"站立着,臀部对准某一物体,尾上翘,快速排出少量尿液"的行为,这种行为既有通讯的作用也有排出尿液的功能,但由于其排尿量非常少,是虎常用的领域标记方式之一,因此应将其归为通讯行为里的一种标记行为,无需单独作为一种行为型来对待,更不能当作排遗行为。

3.2 对几种姿势和行为型的说明

东北虎排尿和排便臀部下倾差别较大,因此我们将这两种姿势区分开,排尿时臀部下倾严重的姿势称为"蹲",排粪时臀部略微下倾的姿势称为"半蹲",而臀部直接触地的姿势成为"坐"。

滕丽微(2001)指出,卧息是个体保持一种放松的静卧方式或状态,且眼不闭合。卧息是虎最主要的休息方式,对其包含的行为类型,不同的研究者区分不同。刘丹(2003)称其为躺卧,包括侧卧、仰卧和趴卧;刘振生等(2003)分为"趴"和"卧"2种,将卧又分侧卧和仰卧2种;将本研究与二人的定义对比发现,对"趴卧"和"仰卧"的命名和定义没有异议,对"侧卧"定义差别较大。刘丹(2003)和刘振生等(2003)将其定义为"东北虎四肢伸向身体的一侧,体侧接触基底",而研究中发现东北虎有一种特别常见的卧息姿势是"前肢伸向前,后肢伸向身体一侧,体侧不完全接触基底,主要是腹部和后胸接触,头部和前胸抬起不接触基底",这明显与二人定义的不一致。本文参考了蒋志刚(2000)对"躺"的定义"四肢伸直,身体一侧卧地",同时为了和"侧卧"中虎的头部接触基底这一特征区分开,将"东北虎四肢伸向身体的一侧,体侧和头部接触基底"的姿势命名为"躺",将其构成的行为型称为"侧卧";将"前肢向前,后肢伸向身体一侧,体侧接触基底,头部抬起不接触基底"的姿势命名为"卧",它构成的行为型称为"躺卧"。

蒋志刚(2000)将雌性麋鹿哺乳的姿势命名为"哺"。本研究发现,虎哺乳的姿势和卧、躺和仰3种姿势完全重叠,不需要单独将其作为一种"姿势"对待。

3.3 描述性行为谱和PAE编码行为谱的对比

描述性行为谱和PAE编码行为谱因编制方法不同,具有不同的特点。前者中的行为都由描述性语言介绍,通俗易学,但不同的制定者对同一行为的语言描述可能会有差异,这种行为谱适合虎行为的初学者参考。后者中的行为都由一定的PAE码编制而成,要理解其中的行为,必须要与P(姿势)、A(动作)和E(环境)3种编码表对照,并理解编码表中各编码的含义;这种行为谱减少了因不同学者在建立行为谱时区分和命名不同带来的分歧,也降低了后来研究者参考时的选择难度,因此,这种行为谱更适合用来参考,无论是对初学者还是对虎行为已有了解的研究者来说。由于PAE编码行为谱比较复杂,因此它的构建和修改也比较麻烦,一旦作为编码系统基础的3种编码表中的编码顺序发生变动,则可能需要对PAE编码表中很多行为的PAE编码进行重新调整,这也是此类行为谱的一个致命缺点。这就要求在初始构建P(姿势)、A(动作)和E(环境)3种编码表时,必须非常严谨和全面地进行分类、命名和编码,以使这种编码表在以后的发展中尽可能地减少变动。当然,一种"标准"或"规定"的制定,通常在以后的发展过程中都需要对其进行补充和完善;本文的行为谱也同样如此,肯定存在不足,需要以后对其进行不断的完善。

参考文献

陈九屹, 那顺得力格尔, 孙全辉, 等. 2011. 吉林珲春自然保护区东北虎及其猎物资源调查. 动物学杂志, **46**(2): 46-52.

蒋志刚. 2000. 麋鹿行为谱及PAE编码系统. 兽类学报, **20**(1): 1-12.

李 勇, 任宝平, 李艳红, 等. 2013. 滇金丝猴的行为谱及PAE编码系统. 四川动物, **32**(5): 641-650.

刘 丹. 2003. 半散养东北虎产仔行为的研究(硕士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.

刘振生, 李 枫, 滕丽微, 等. 2003. 饲养条件下东北虎交配行为的观察. 动物学杂志, **38**(1): 49-52.

龙 帅, 周材权, 王维奎, 等. 2008. 矮岩羊(*Pseudois schaeferi*)行为谱及PAE编码系统. 生态学报, **28**(11): 5632-5640.

孟秀祥, 冯金朝, 周宜君, 等. 2007. 麝类行为谱的初步建构及行为型的描述性定义. 四川动物, **26**(1): 46-50.
戚文华, 岳碧松, 宁继祖, 等. 2010. 四川梅花鹿的行为谱及 PAE 编码系统. 应用生态学报, **21**(2): 442-451.
曲 艺, 栾晓峰. 2010. 基于最小费用距离模型的东北虎核心栖息地确定与空缺分析. 生态学杂志, **29**(9): 1866-1874.
滕丽微, 刘振生, 李 枫, 等. 2003. 半圈养条件下东北虎繁殖期的行为时间分配. 生态学杂志, **22**(6): 53-56.
滕丽微. 2001. 笼养条件下东北虎行为模式的研究(硕士学位论文). 哈尔滨: 东北林业大学.
田 丽, 周材权, 吴孔菊, 等. 2009. 圈养金钱豹行为谱. 四川动物, **28**(1): 107-110.
田军东, 王振龙, 路纪琪, 等. 2011. 基于 PAE 编码系统的太行山猕猴行为谱. 兽类学报, **31**(2): 125-140.
肖建强, 王 丁. 2005. 人工饲养环境下长江江豚的行为谱的构建. 水生生物学报, **29**(3): 253-258.
张常智, 张明海, 姜广顺. 2012. 中国野生东北虎数量监测方法有效性评估. 生态学报, **32**(19): 5943-5952.
张常智, 张明海. 2011. 黑龙江省东完达山地区东北虎猎物种群现状及动态趋势. 生态学报, **31**(21): 6481-6487.
张明海, 张常智, 刘 丹. 2006. 半散放东北虎产仔行为的初步观察. 兽类学报, **26**(3): 255-261.
仲阳康, 裴恩乐, 熊成培, 等. 2006. 圈养华南虎交配行为的初步观察. 兽类学报, **26**(3): 307-310.
Campbell CA. 2011. Comprehensive Video Ethogram on Beluga (*Delphinapterus leucas*) Behavior (*Doctoral dissertation*). Texas: Texas A&M University.
Dewsbury DA. 1972. Patterns copulatory behavior in male mammals. *Quarterly Review of Biology*, **7**: 1-33.
Dinesh AS, Venkatesha MG. 2013. A quantified ethogram for oviposition behavior and oviposition preference in the hemipterophagous butterfly (*Spalgis epius*) (Westwood) (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Ethology*, **31**: 71-77.
Gour DS, Bhagavatula J, Bhavanishankar M, *et al*. 2013. Philopatry and dispersal patterns in tiger (*Panthera tigris*). *PLoS ONE*, **8**: e66956.
Hanlon RT, Maxwell MR, Shashar N, *et al*. 1999. An ethogram of body patterning behavior in the biomedically and commercially valuable squid (*Loligo pealei*) off Cape Cod, Massachusetts. *The Biological Bulletin*, **197**: 49-62.
Joshi A, Vaidyanathan S, Mondol S, *et al*. 2013. Connectivity of tiger (*Panthera tigris*) populations in the human-influenced forest mosaic of Central India. *PLoS ONE*, **8**: e77980.
Lehner PN. 1996. Handbook of Ethological Methods. London: The Press Syndicate of the University of Cambridge.
Macnulty DR, Mech LD, Smith DW. 2007. A proposed ethogram of large-carnivore predatory behavior, exemplified by the wolf. *Journal of Mammalogy*, **88**: 595-605.
Miller A, Leighty KA, Maloney MA. 2011. How access to exhibit space impacts the behavior of female tigers (*Panthera tigris*). *Zoo Biology*, **30**: 479-486.
Ransom JI, Cade BS. 2009. Quantifying Equid Behavior: A Research Ethogram for Free-Roaming Feral Horses [EB/OL]. [2014-11-07]. http://digitalcommons.unl.edu/usgspubs/26
Rathore CS, Dubey Y, Shrivastava A, *et al*. 2012. Opportunities of habitat connectivity for tiger (*Panthera tigris*) between Kanha and Pench national parks in Madhya Pradesh, India. *PLoS ONE*, **7**: e39996.
Tkachenko KN. 2012. Specific features of feeding of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) (Carnivora, Felidae) in a densely populated locality (with reference to Bol'shekhekhtsirskii Reserve and its environs). *Biology Bulletin*, **39**: 279-287.
Zhang CZ, Zhang MH, Stott P. 2013. Does prey density limit Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) recovery in northeastern China? *Wildlife Biology*, **19**: 452-461.

作者简介 乔征磊,男,1980 年生,博士研究生,讲师,主要从事动物生态与管理、野生动物资源保护与利用方面的研究,发表论文 3 篇,主编专著 1 部。E-mail: swxqzl@126.com
责任编辑 张 敏