

# 鹅喉羚的求偶交配行为

连仲民<sup>1,2</sup>, 夏参军<sup>1</sup>, 杨维康<sup>1\*</sup>, David Blank<sup>1</sup>

(1. 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011;

2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 于 2009~2010 年研究了卡拉麦里山有蹄类自然保护区鹅喉羚 *Gazella subgutturosa* 的求偶交配行为。共记录 4 大类 17 种求偶交配行为。鹅喉羚的发情期分为 2 个阶段: 发情准备期和高峰期。从发情准备期开始, 雄羚开始沿雌羚每日移动路线建立领域并在整个白昼呆在领域内。高峰期持续时间较短, 但雄羚整个高峰期始终停留在领域内。排泄物标记是鹅喉羚采用最多的领域标记方式, 而角标记则持续时间更长。小跑是鹅喉羚圈雌时采用频率最高的步法, 其次是走动和奔跑, 走动步法持续时间最长, 不同步法的组合使用是圈雌成功率和能量节约的最优化权衡。鹅喉羚的求偶交配过程可分为 3 个阶段, 第一阶段为试探接近阶段, 若雌羚已作好交配准备, 则进入第二阶段, 雄羚以直立行走或碎步行走接近雌羚, 第三阶段为爬跨交配阶段。鹅喉羚的交配模式属于 Dewsbury 交配行为模式分类系统的第 13 类和 Dixson 分类系统的第 14 类。鹅喉羚成功交配后, 并不存在个体配偶看护, 而是通过守卫领域以提高总体配偶看护水平。

**关键词:** 鹅喉羚; 繁殖行为; 圈雌; 交配模式; 领域

**中图分类号:** Q959.8; Q958.1 **文章标志码:** A **文章编号:** 1000-7083(2014)04-0505-06

## Courtship and Mating Behaviors in *Gazella subgutturosa*

LIAN Zhongmin<sup>1,2</sup>, XIA Canjun<sup>1</sup>, YANG Weikang<sup>1\*</sup>, DAVID Blank<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Courtship and mating behaviors of goitered gazelle *Gazella subgutturosa* were observed in Kalamaili Nature Reserve from 2009 to 2010. Finally, a total of 17 behaviors were recorded. The rut consists of two stages: preparatory and basic. During the first stage, males would stay in their territory all day. During the second stage of the rut, the male keep remaining in his range both day and night. Goitered gazelles frequently used feces to mark their territory, while the horn's mark would keep longer duration. Trot behavior was frequently recorded, followed by walk and gallop, and the duration of walk was the longest gait when driving females. The combination use of different gaits was the optimal strategy to ensure the success of driving females and energy save. The courtship and mating processes of goitered gazelle can be divided into three steps. The first step is approaching followed by the second step, courtship performance, when the females are ready, and the male will walk upright and slowly walk towards the female. Then the third step is mating. The mating pattern of goitered gazelle belongs to the No. 13 of Dewsbury's system and No. 14 of Dixson's system for classifying copulatory patterns, respectively. Goitered gazelle improves the level of care by defending the whole territory rather than specially care by the female after copulation.

**Key words:** *Gazella subgutturosa*; breeding behavior; driving females; copulation pattern; territory

求偶交配行为是种群延续的基础, 动物能否成功繁殖, 关系到整个种群的生存与灭绝。影响动物繁殖成功的因素很多, 繁殖投入是其中一个重要因素 (Canton & Brown, 1996)。目前关于羚羊类物种

的繁殖行为研究十分有限, 谭锋等 (1994) 和邓强 (2000) 分别报道了圈养条件下赛加羚羊 *Saiga tatarica* 和岩羊 *Pseudois nayaur* 的繁殖行为; 而野外条件下的研究仅见普氏原羚 *Procapra przewalskii* (游章

收稿日期: 2014-01-15 接受日期: 2014-03-28

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U1303301); 中国科学院西部之光项目 (XBBS201308); 中国科学院外国专家特聘研究员计划 (2011T1Z42)

作者简介: 连仲民, 男, 硕士研究生, 研究方向: 动物生态学, E-mail: zhongminlian@126.com

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yangwk@ms.xjb.ac.cn

致谢: 野外调查过程中得到了新疆阿勒泰地区林业局初红军博士和卡拉麦里山有蹄类保护区保护站工作人员的大力支持, 在此表示衷心的感谢。

强,蒋志刚,2005;You *et al.*,2011)和鹅喉羚阿拉伯亚种(Blank,1998)。Blank(1998)研究了鹅喉羚发情期行为,但未建立鹅喉羚求偶交配行为谱,亦未能对其交配模式进行详细描述和分类。本文通过野外观察鹅喉羚完整的发情交配期行为,尝试解决以下3个问题:(1)建立鹅喉羚发情交配期雄性行为谱;(2)描述鹅喉羚交配模式,并对其交配模式进行系统分类;(3)通过量化对比不同发情期鹅喉羚行为,揭示不同发情阶段雄羚特征行为的变化。以期为鹅喉羚行为生态学研究 and 物种保护提供参考资料。

## 1 研究区域及研究方法

### 1.1 研究区域概况

研究区地处准噶尔盆地东北部的卡拉麦里山有蹄类保护区(北纬 $44^{\circ}38'$ ~ $46^{\circ}00'$ ,东经 $88^{\circ}30'$ ~ $90^{\circ}00'$ ),该保护区面积1.8万 $\text{km}^2$ ,平均海拔约1000 m。研究区气候条件严酷,1月平均气温在 $-20^{\circ}\text{C}$ 以下,极端低温 $-38^{\circ}\text{C}$ ,年均气温 $2.4^{\circ}\text{C}$ ,年均降水量159 mm,年蒸发量2090 mm。区内植被稀疏,主要由超旱生、旱生灌木、小半灌木及早生一年生、多年生草本和短命植物等组成。生活于该保护区的有蹄类动物主要有鹅喉羚、蒙古野驴 *Equus hemionus*、盘羊 *Ovis ammon* 以及放野的普氏野马 *Equus przewalskii* (刘伟等,2008;初红军等,2009)。该保护区是当地牧民的冬季牧场,每年冬季约有以绵羊为主体的20万头牲畜,停留3~5个月。近年来由于保护区内石油、煤炭开发和国道216线重修一级路面,使原为半封闭的保护区呈现开放状态(葛炎等,2003)。人类活动对该保护区的干扰日益强烈。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 行为观察方法** 作者于2009年11月至2010年1月开展了此项研究。野外行为观察借助普通8×和20×~60×高倍望远镜在不惊扰鹅喉羚的条件下远距离观察,采用焦点动物取样法对目标个体尽可能进行长时间连续观察(一般长于1 h)(Altmann,1974)。同时使用录音笔进行行为描述录音,记录观察时间段内目标动物的各种求偶交配行为及该行为持续时间,同时记录的数据还有观察日期、时间、天气状况、雄性鹅喉羚所圈雌性鹅喉羚个体数量等信息。如因观察对象离开视野或受其他因素干扰无法观察,则停止对该目标个体的行为观察,寻找下一个体进行观察。

**1.2.2 数据分析与统计** 野外观察录音,将所得音频文件通过播放软件转化成文字形式。为对比不同发情阶段的行为变化特征,作者量化了鹅喉羚发情交配期各种行为,用某种行为发生的总次数除以总观察时间来表示。采用单因素方差分析比较圈雌时鹅喉羚所采用步法平均持续时间;采用 $T$ 检验比较不同领域标记方式平均持续时间。统计分析使用SPSS 13.0 for Windows 软件完成。

## 2 结果

野外观察时间约92.78 h,其中准备期和高峰期观察领域雄羚只数和时间分别为46只,55.80 h和40只,36.98 h。

借鉴鹅喉羚阿拉伯亚种的发情期行为研究(Blank,1998)以及2008年预观察结果,将鹅喉羚的发情期划分为两个阶段:第一阶段雄羚开始占有领域,它们白昼呆在领域内,夜晚则跟随最后一批经过领域的雌羚回到休息区域,该阶段从11月初至12月初,大约持续一个月时间,这里将该阶段定义为准备期;第二阶段紧随第一阶段出现,从作者第一次观察到交配行为时开始,该阶段持续时间较短,仅10天左右,大部分交配行为都集中于该期出现,为鹅喉羚求偶交配行为的高峰期。

根据初步观察掌握的鹅喉羚发情期行为类型,以及借鉴以往羚羊类物种发情交配行为研究结果(Blank,1998;游章强,蒋志刚,2005),将鹅喉羚求偶交配行为分为以下4大类型:领域行为、冲突行为、发情求偶行为、交配行为。

### 2.1 领域行为及模式

**巡边:**领域雄羚沿领域边缘行走,当发现有其他雄羚接近自己领域则阻止其进入;当领域内雌羚欲离开领域时,则阻止其离开,期间常伴有鸣叫行为。

**警戒鸣叫:**领域雄性鹅喉羚鸣叫声音较为单一,警戒及驱赶鸣叫均发出清脆的“Mu”的声音。

**领域标记:**a)排泄物标记:雄羚在领域边缘用前蹄刨坑,然后将尿液与粪便排入坑内;b)角标记:用角在灌木上摩擦进行标记;c)眼腺标记:用眼腺分泌物在灌木上标记。

领域标记是雄羚保卫领域重要行为,其中排泄物标记是采用频率最高的标记行为(1.07次/h, $n=99$ ),不同发情阶段排泄物标记频率相异(准备期:1.20次/h, $n=67$ ;高峰期:0.81次/h, $n=32$ )。用角进行领域标记次之(0.66次/h, $n=61$ ),发情准备期

角标记频率高于发情高峰期(分别为 0.79 次/h,  $n = 44$ ; 0.46 次/h,  $n = 17$ )。眼腺标记很少观察到(准备期:  $n = 1$ ; 高峰期:  $n = 0$ )。在发情准备期用角进行领域标记时间显著长于排泄物标记(排泄物标记  $18.25 \text{ s} \pm 7.22 \text{ s}$ , 角标记  $35.11 \text{ s} \pm 34.19 \text{ s}$ ,  $t = 3.259$ ,  $P = 0.002$ ),而在高峰期两者无显著差异(排泄物标记  $21.34 \text{ s} \pm 10.84 \text{ s}$ , 角标记  $31.12 \text{ s} \pm 25.78 \text{ s}$ ,  $t = 1.495$ ,  $P = 0.151$ )。同一种标记方式在不同阶段所用时间均无显著差异(排泄物标记  $t = 1.465$ ,  $P = 0.150$ ; 角标记  $t = 0.495$ ,  $P = 0.623$ ) (图 1)。

在准备期,雄羚沿雌羚每日路线建立繁殖领域,并定期标记领域边界。在该期雄性对经过其领域的其余雄羚没有强烈的抵御或驱赶行为,但始终对其保持警戒行为直至该雄羚离开其领域。在高峰期,雄羚对每一次进入其领域甚至接近其领域边界的雄羚均表现出强烈的抵御行为,立即将进入领域的雄羚驱赶出领域。雌羚不占有领域,与其他季节相似,每日从夜间休息的区域移动采食至白昼采食、休息的场所。虽然雄羚尽量将雌羚留在领域内,但雌羚最终总能成功穿过雄羚领域,到达白昼采食、休息场所,黄昏时再返回夜间休息地。

2.2 冲突行为及模式

邀斗:将下颌向身体方向回收,低头,角斜向上,朝向对方;低头接近:双方低头向对方靠近,通常出现在顶角前;顶角:双方用角互相顶撞;冲顶:双方低头后退一定距离,然后借助惯性向对方猛冲;驯服:是指在角斗末期突然逃走,或角斗结束,后退几步,转身离开角斗地点。

发情期不同社群地位的雄羚相遇时行为表现亦不相同,领域雄羚与非领域雄羚冲突行为较为简单,往往是非领域雄羚刚一接触即表示驯服,一般不发生激烈的角斗行为。领域雄羚间的冲突行为则较为

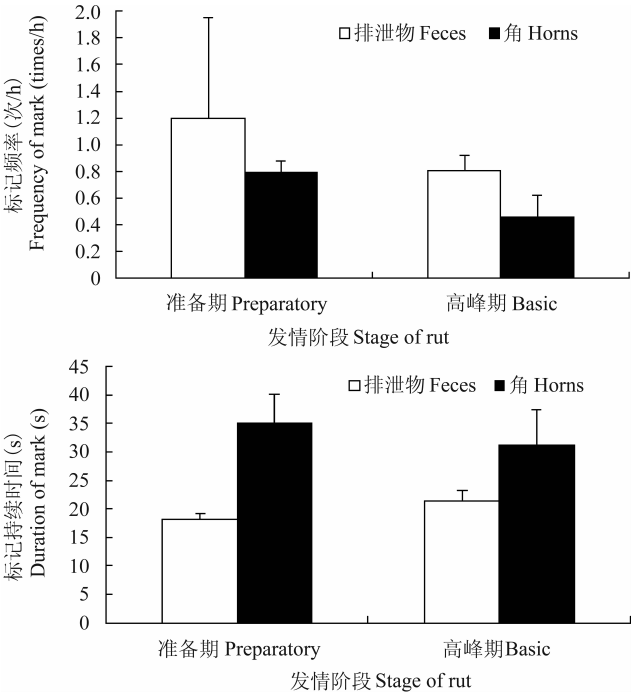


图 1 域雄性鹅喉羚标记频率及持续时间比较  
Fig. 1 Frequency and duration of marks of goitered gazelle territory males

复杂,一方或双方通过邀斗或低头接近等方式向对方示威,如果双方均不示弱或驯服,将发生争斗行为(图 2)。本研究在第一阶段(准备期)共记录 52 次冲突行为,其中角斗行为发生 4 次(7.69%),一方在刚一接触后即退走 41 次(78.85%),7 次(13.46%)在对方表现示威行为后驯服。作者观察到一次激烈的冲突行为(2009 年 12 月 20 日),双方自领域内部向边缘移动,在领域边缘遭遇,各自在领域内做出示威行为,互相注视片刻后,双方同时低头向后退,在自己领域内用角进行领域标记,此时一方主动向前,双方在更近的距离对视,后又同时用角标记,这时双方突然顶角:同时后退数步,突然加速进行冲顶,然后同时后退,转身回到自己领域内,冲突行为结束。

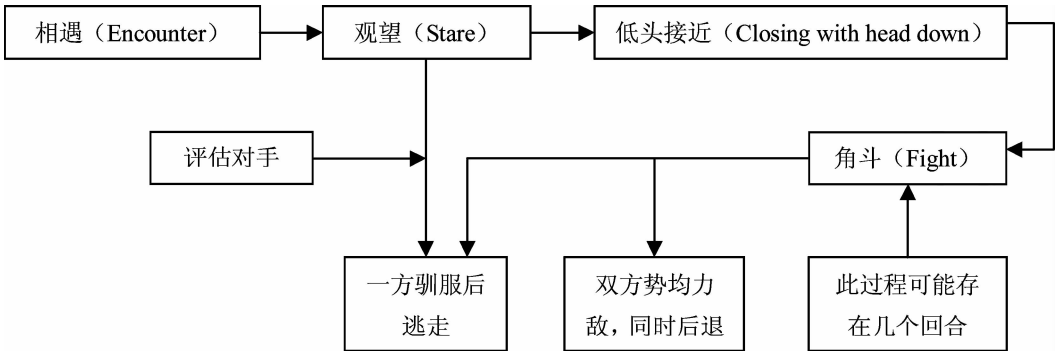


图 2 领域雄羚冲突行为模式  
Fig. 2 Fight pattern between territory males

2.3 发情求偶行为

嗅阴:雄羚嗅闻雌羚阴部,通过雌羚阴部气味判定雌羚的发情状态。

嗅尿:当雌羚排尿后,雄羚立即跑向雌羚,如果雌羚跑开,则雄羚转而嗅闻该雌羚所排尿液,通过尿液的变化来判断雌羚的发情状态。

圈雌:发情期内,领域雄性通常采取追逐方式将途经自身领域的雌羚尽可能长时间的约束在领域内。

求偶:雄羚碎步走动接近雌羚,在雌羚身体周围活动,同时观察雌羚的反应,如果此时雌羚已经发情,则双方进行交配。

每日清晨,雄羚通常在第一批雌羚进入领域前提前到达,采食、休息、重新标记领域,或观察已经到达其他领域的雌羚。雄羚一般在领域边界迎接雌羚,通常雌羚进入领域后继续沿固定路线行走试图穿越该领域。在此过程中雄羚展开求偶行为。求偶姿势有两种,一是雄羚伸长颈部,耳朵向后,颈部与耳朵几乎与地面平行,从雌羚身体后部接近(低姿势);另一种是高昂起头,鼻孔斜朝向天空,从雌羚身体后部接近,或者先从身体前部接近,再转而移动至身体后部(高姿势)。雄羚从远处接近雌羚时多采用高姿势,接近雌羚时则转换为低姿势。求偶时雄羚在发情准备期采用低姿势与高姿势的频率相近(高姿势 1.27 次/h,  $n = 71$ ; 低姿势 1.38 次/h,  $n = 77$ ;  $t = 1.201, P = 0.032$ ),在发情高峰期采用低姿势的频率(1.22 次/h,  $n = 45$ )高于高姿势(1.00 次/h,  $n = 45$ ;  $t = 0.986, P = 0.078$ ) (图 3)。

领域雄羚竭力将雌羚长时间留在领域内,以增加交配机会,该行为称为圈雌。圈雌雄羚通常采用三种步法:走动,小跑及奔跑。圈雌时雄羚一般从走动加速至小跑,然后奔跑;有时亦突然从静止直接加速至奔跑,后又突然停止,静止站立。无论发情准备期或高峰期,小跑均是采用最多的圈雌方式(3.58 次/h,  $n = 200$ ; 2.46 次/h,  $n = 84$ ),其次是走动(1.54 次/h,  $n = 86$ ; 2.27 次/h,  $n = 91$ ),采用最少的是奔跑(1.18 次/h,  $n = 66$ ; 1.08 次/h,  $n = 40$ )。发情准备期三种步法平均持续时间相似(分别为  $23.98 \text{ s} \pm 3.26 \text{ s}$ ,  $21.27 \text{ s} \pm 1.33 \text{ s}$ ,  $20.32 \text{ s} \pm 2.17 \text{ s}$ ; ANOVA:  $F = 0.617, P = 0.54$ ),发情高峰期走动的平均持续时间最长,奔跑次之,小跑最短(分别为  $23.46 \text{ s} \pm 4.10 \text{ s}$ ,  $17.18 \text{ s} \pm 1.88 \text{ s}$ ,  $13.26 \text{ s} \pm 1.19 \text{ s}$ ; ANOVA:  $F = 3.616, P = 0.029$ ) (图 4)。

在雌羚试图穿过领域到达白昼采食、休息场所

时,有时雄羚仅凭借鸣叫或走动至雌羚前方即可使雌羚改变行进方向继续留在领域内,而有时雄羚被迫长时间奔跑。当雄羚追逐雌羚时,雌羚可能突然改变奔跑路线,朝另一方向继续奔跑,在同一次追逐中,这种改变也可能发生多次,因此雌羚奔跑路线可能为“U”“Z”或“8”字形。雄羚可能追逐同一个雌羚几分钟,也可能在追逐一只雌羚时,突然转向另一只雌羚。雄羚在走动或小跑追逐雌羚时通常伴随着鸣叫,当转换成奔跑时则停止鸣叫。如果雌羚成功地穿过该领域,雄羚通常不会立即停止对雌羚的追赶,而是会进入相邻其他雄羚领域内试图将雌羚圈回自己领域。如果此时与该领域雄性遭遇则退回自己领域,但依旧会关注雌羚一段时间。当所有雌羚均穿越自己领域后,该领域雄性通常采食或卧息,以

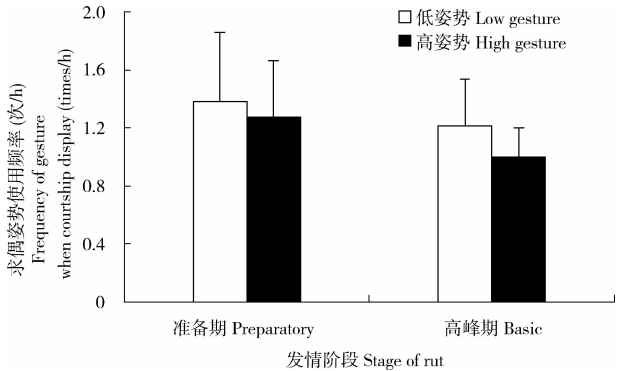


图 3 不同发情阶段求偶姿势发生频率比较  
Fig. 3 Frequency comparison of the posture of courtship display in different rut stage

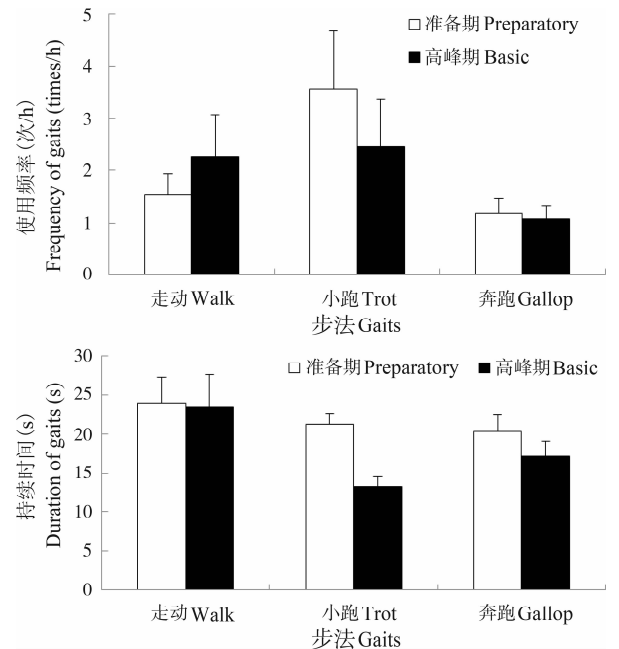


图 4 圈雌时不同步法使用频率和持续时间  
Fig. 4 Frequency and duration of gaits when driving females

获得必需能量为下一阶段圈雌和求偶做准备。

## 2.4 交配行为及模式

直立行走:当雄羚试图爬跨时,仅以后腿支撑身体向前行走。

爬跨:雄羚直立行走接近雌羚,生殖器外露,试图将前腿搭在雌羚臀背部。

交配:如果雌羚已发情,则站立不动等待雄性爬跨;雄羚将前腿搭在雌羚臀背后,臀部有向前推进的动作,将生殖器插入雌羚体内,一般交配过程很短,仅持续 1~2 s。

鹅喉羚的交配过程可分为试探、求偶表演及爬跨三个阶段。雄羚对雌羚的试探表现为雄羚向雌羚接近,此时雌羚一般有两种反应:一是走动或小跑远离雄羚,或继续采食等行为无视雄羚;二是面对雄羚追逐,不再躲避或无视雄羚,而是向前碎步走动,同时脖颈向上伸直,尾部摇摆几下后竖直向上。如果发生第二种情况则进入第二阶段,即雄羚求偶表演,此时雄羚以直立行走或碎步移动方式接近雌羚。第三阶段为爬跨交配阶段,雌羚通常在雄羚将前腿放在其臀背部时,碎步前行,但不远离,雄羚则重复前一动作,直至交配成功,有时爬跨动作可重复数十次。每一次交配过程中均包含多次爬跨,但只插入一次,且从不保持长时间的插入状态。每一次交配时爬跨持续时间不同(331 s 至 416 s, Mean = 376.5 s, n = 4),爬跨次数亦相异(26 次至 51 次, Mean = 38, n = 4),平均每分钟爬跨 4.7 次至 7.4 次(Mean = 6.1 次)。射精行为持续很短,仅 1~2 s。2009 年 12 月 21 日,作者观察到一次交配行为,雄羚在 6 min 内爬跨 51 次。交配完成后雌羚静静站立 5 min 后开始采食,雄羚开始求偶其他雌羚。

## 3 讨论

雄羚在求偶表演时多采用低姿势而较少采用高姿势(图 2),这与鹅喉羚阿拉伯亚种的研究结果相同(Blank, 1998)。鹅喉羚求偶行为只在发情交配期出现,雄羚通过该行为检查雌羚的发情状态(Estes, 1972),以期尽早与发情雌羚交配,提高繁育更多后代的几率。

Walther 等(1983)认为无外界因素干扰时,羚羊类动物成功交配前爬跨次数通常为 20~30 次,最多可达 164 次,交配中以成功交配结束的爬跨次数平均为 30~40 次。由于放牧活动直接干扰交配行为,普氏原羚每次交配时爬跨次数波动较大(14~89

次)(游章强,蒋志刚,2005)。李莹等(2010)通过 GIS 手段证实,在研究区放牧干扰是影响冬季鹅喉羚分布的主要因子,鹅喉羚通过选择保护区内植物营养质量较差的区域采食,以尽量避开放牧活动干扰(徐文轩等,2008)。同时这可能也是鹅喉羚在面对外界干扰时的一种主动回避,以保证发情交配的顺利完成。这一结论反映了动物面对环境因素干扰时具有的行为弹性特征(蒋志刚等,2001)。本研究区鹅喉羚每一次交配时爬跨次数变化范围(26~51 次)小于鹅喉羚阿拉伯亚种(22~103 次)(Blank, 1998),亦小于普氏原羚(游章强,蒋志刚,2005),基本符合 Walther 等(1983)描述的羚羊类动物成功交配的平均爬跨次数。

Dewsbury(1972)根据哺乳动物交配是否有锁结、是否多次插入、是否多次抽动及是否多次射精将哺乳动物交配模式分为 16 种类型。但很难判断在同一次插入中是否存在多次射精,因此 Dixon(1998)在此系统基础之上根据是否有锁结、是否多次插入以及是否长时间保持插入状态提出了新的分类系统,仍分为 16 种类型。实际研究中研究者通常将多次爬跨等同于多次插入(贾志云,2000)。据此作者认为鹅喉羚的交配模式应属于 Dewsbury(1972)分类系统的第 13 类:即无锁结、多次插入、无抽动、多次射精;Dixon(1998)分类系统的第 14 类:无锁结、多次插入、无抽动、无长时间保持插入状态。普氏原羚交配行为模式与鹅喉羚交配行为模式在 Dewsbury 和 Dixon 分类体系中的位置相同,均分属于两个系统中的第 13 种和第 14 种(游章强,蒋志刚,2005)。

领域雄性在无干扰时不会离开自身领域太远和太久,如黄麂 *Muntiacus reevesii* (Barrette, 1999)、麝 *Moschus sifanicus* 与 獐 *Hydropotes inermis* (Putman, 1981)及普氏原羚(游章强,蒋志刚,2005)等。繁殖期领域雄性的活动范围仅限于领域内,能否将雌性约束在领域内是成功交配的关键所在,是繁殖竞争在个体行为上的表现。雄性鹅喉羚通过圈雌将雌羚尽可能长时间的约束在自身领域内,在圈雌时不同步法的采用可能是鹅喉羚圈雌成效与能量分配之间的权衡。走动是最节约能量的步法,但成功率也较低,其最长持续时间也表明当采用走动步法圈雌成效低下。奔跑能快速将雌羚阻挡在自己的领域内,提高圈雌成功率,但同时能量耗费也较高。因此相对折中的小跑成为鹅喉羚使用频率最高的步法,在

圈雌时既能保证一定的成功率,又不至于消耗更多的能量(图 4)。在一次圈雌行为中,有时仅采用一种步法,有时 2 种或 3 种步法,以达到圈雌成功率和能量节约的最优化权衡。本研究结果与对鹅喉羚阿拉伯亚种的研究结果略有不同,该研究表明奔跑是鹅喉羚阿拉伯亚种在圈雌时采用频率最高的步法,小跑、走动次之(Blank,1998)。

将雌性尽可能长时间的约束在领域内是领域雄性繁殖竞争在个体水平上的体现,而交配后看守雌性是另一种重要的雄性繁殖竞争手段,即雄性通过监视已与之交配的雌性一段时间,以避免该雌性短时间内与其他个体进行交配(游章强,蒋志刚,2005)。已记录存在配偶看守行为的物种有果子狸(Jia *et al.*,2002)、普氏原羚(游章强,蒋志刚,2005)和其他一些灵长类物种(Dixon,1998)。普氏原羚雄性个体的配偶看护行为持续时间为交配结束后的 30 min,此后雌羚可自由离开。Walther 等(1983)则认为羚羊类物种交配后没有配偶看护行为。本研究支持了 Walther 等的观点。鹅喉羚成功交配后,雄羚并不看护配偶,而是严格守卫自己的领域,尽可能阻止其他雄羚进入该领域内与雌羚接触,同样达到了看护雌羚的效果。这可能是雄羚的一种权衡机制:单独看护刚与之交配的雌羚,可以增加看护的强度,但在看护期间,对整个领域及领域内其余雌羚的守卫强度将会降低。因此转而采用阻止其他雄羚进入领域的方式,能有效提高对整个雌羚群的看护效果。

#### 4 参考文献

初红军,蒋志刚,葛炎,等. 2009. 卡拉麦里山有蹄类自然保护区蒙古野驴和鹅喉羚种群密度和数量[J]. 生物多样性, 17(4): 414-422.

邓强. 2000. 岩羊的繁殖行为学研究[J]. 动物科学与动物医学, 17(30): 29-30.

葛炎,刘楚光,初红军,等. 2003. 新疆卡拉麦里山自然保护区蒙古野驴的资源现状[J]. 干旱区研究, 20(1): 32-35.

贾志云,蒋志刚,王祖望. 2000. 黑子狸繁殖期行为的观察[J]. 兽类学报, 20(2): 108-115.

蒋志刚,李春旺,彭建军,等. 2001. 行为的结构、刚性和多样性[J]. 生物多样性, 9(3): 165-274.

李莹,徐文轩,杨维康,等. 2010. 卡拉麦里山有蹄类自然保护区鹅喉羚生境适宜性评价[J]. 兽类学报, 30(4): 11-20.

刘伟,杨维康,徐文轩. 2008. 蒙古野驴的秋季食性分析[J]. 兽类学报, 28(1): 33-36.

谭锋,关超,张军,等. 1994. 赛加羚羊的分娩行为[J]. 药用动物研究, 17(10): 9-11.

徐文轩,乔建芳,刘伟,等. 2008. 新疆北部鹅喉羚的食性分析[J]. 兽类学报, 28(3): 280-286.

游章强,蒋志刚. 2005. 普氏原羚的求偶交配行为[J]. 动物学报, 51(2): 187-194.

Altmann J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods [J]. Behaviour, 49: 227-267.

Barrette C. 1999. Scent marking in captive muntjacs *Muntiacus reevesi* [J]. Animal Behaviour, 25: 536-541.

Blank DA. 1998. Mating behavior of the Persian Gazelle *Gazella subgutturosa* Gldenstaedt, 1780 [J]. Mammalia, 62: 499-519.

Canton D, Brown RE. 1996. Paternal investment and reproductive success in the California mouse *Peromyscus californicus* [J]. Animal Behaviour, 54: 377-386.

Dewsbury DA. 1972. Patterns of copulatory behavior in male mammals [J]. The Quarterly Review of Biology, 47(1): 1-33.

Dixon AF. 1998. Primate Sexuality [M]. Oxford: Oxford University Press: 525-532.

Estes WK. 1972. Interactions of signal and background variables in visual processing [J]. Perception & Psychophysics, 12: 278-286.

Jia ZY, Duan EK, Jiang ZG, *et al.* 2002. Function of copulatory plug in masked palm civet *Paguma larvata*: prevent semen leakage, sperm storage or enhance chastity? [J]. Journal of Mammalogy, 83: 1035-1038.

Putman RJ. 1981. Social system of deer: a speculative review [J]. Deer, 5: 186-188.

Walther FR, Mungall EC, Grau GA. 1983. Gazelles and their relatives [M]. Taxes: Noyes Publication.

You ZQ, Jiang ZG, Li CW. 2011. Location of rut stands vs. mating opportunities in Przewalski's gazelle: A field test of the "Resource-based Hypothesis" and "Female Traffic Version of the Hotspot Hypothesis" [J]. Current Zoology, 57(6): 701-708.