

海南坡鹿雄鹿发情期的吼叫行为 及其在繁殖中的意义*

曾治高 宋延龄**

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

李善元 张海龙 斌 吴强

(海南省大田国家级自然保护区管理处, 海南东方 572600)

摘要 1998年3~5月期间, 于海南省大田国家级自然保护区的养鹿场内共记录到7只半野生海南坡鹿 (*Cervus eldi hainanus*) 雄鹿发情期46次吼叫, 但未见到雌鹿发出吼叫的现象。记录到的所有吼叫均由年龄大于4.5岁的雄鹿发出, 其中1只雄鹿的吼叫达22次, 占47.8%。雄鹿的吼叫由连续的3~13声组成, 整个吼叫过程持续9~23 s, 吼叫频率为 [34.74 ± 6.90 (25)] 声/min。雄鹿每次的吼叫声数及持续时间存在显著的个体差异。雄鹿的吼叫在白天和夜间均能听见, 但主要发生于8:00~9:59及17:00~17:59两个时间段。吼叫是雄鹿繁殖活动的一个表现指标, 它与雄鹿的蹭角、泥浴、争斗胜利、交配成功或追逐发情雌鹿等优势行为显著正相关。因此, 我们认为吼叫是雄鹿发情行为中的一种优势炫耀行为, 具有明显的繁殖意义。

关键词 海南坡鹿 吼叫 优势炫耀行为 交配

坡鹿 (*Cervus eldi*) 分布于东南亚的印度、缅甸、泰国、柬埔寨、老挝、越南和中国, 为生活在热带的鹿科动物。它共有4个亚种, 包括印度的曼尼蒲尔 (Manipur) 亚种 (*C. e. eldi*), 泰国亚种 (*C. e. siamensis*), 缅甸亚种 (*C. e. thamin*) 和海南亚种 (*C. e. hainanus*) (Gee, 1961; 广东省昆虫研究所动物室等, 1983)。坡鹿的海南亚种只分布于我国的海南岛, 其野生种群目前仅见于海南岛东方市的大田地区。

雄鹿在发情期的吼叫见于许多鹿科动物中 (Schaller, 1967; Whitehead, 1972; Miura, 1984; Atkeson *et al.*, 1988; 蔡桂全等, 1992; Long *et al.*, 1998)。坡鹿海南亚种的雄性个体在发情期也具有明显的吼叫习性 (袁喜才等, 1988)。鹿的发声深受其亲代遗传背景的影响并具有种的特征 (Long *et al.*, 1998), 因此吼叫在同种动物的不同亚种间应该没有显著的差别。但是在文献中却没有提及曼尼蒲尔亚种和缅甸亚种的雄性坡鹿在发情期有吼叫行为 (Whitehead, 1972; Blakeslee *et al.*, 1979)。坡鹿的吼叫行为仅见于袁喜才等 (1988)

的报道, 但他对坡鹿的吼叫行为及其意义并没有进行系统的研究。国外学者认为马鹿 (*Cervus elaphus*) 的吼叫行为是雄性个体在繁殖期间耗能的炫耀行为之一, 雄性马鹿往往能根据竞争对手的吼叫炫耀来判断其争斗能力, 以避免进行不必要的高代价争斗 (Clutton-Brock *et al.*, 1979)。对坡鹿来说, 如果耗能的吼叫炫耀能威慑潜在竞争对手的话, 那么发生吼叫多的雄鹿进行交配的机会应该高于吼叫少的个体。为了阐明发情期雄鹿吼叫与交配成功度的关系, 我们在1998年对海南坡鹿在发情季节的吼叫行为进行了研究, 从吼叫个体的性别与年龄、吼叫的特征与时间、吼叫与其它性行为及成功交配之间的关联等方面探讨了海南坡鹿的吼叫及其在繁殖中的意义, 并讨论了在发情期没有记录到坡鹿曼尼蒲尔亚种和缅甸亚种发生吼叫的原因。

1 研究地点和方法

研究地点设在海南大田国家级自然保护区 (108°48' E, 19°05' N), 其植被状况、气候条件、地理特征和保护区面积已有报道 (宋延龄等, 1990;

2000-12-11 收稿, 2001-04-10 修回

* 中国科学院“九五”重大项目资助 (KZ951-A1-105)

** 通讯作者

第一作者简介 曾治高, 男, 32岁, 硕士, 助理研究员。研究方向: 动物生态学和保护生物学。E-mail: zengzhg@panda.ioz.ac.cn

1995)。本研究主要是在保护区内面积约为 19.7 hm^2 的养鹿场内进行。整个养鹿场由铁丝网围住并被分隔成 4 个面积分别为 4.6、4.8、5.0 和 5.1 hm^2 的大围栏和 1 个 0.2 hm^2 的小围栏。养鹿场有 2/3 的面积是自然植被，其余部分为人工牧草。围栏间设有通道，海南坡鹿（以下简称坡鹿）可在各围栏之间自由活动。围栏内的坡鹿处于半野生状态，其活动和采食不受人的干扰；饲养员仅在每日 17:00 左右以哨声把鹿召回到 0.2 hm^2 小栏内饲喂少量的红薯或新鲜的树叶。由于圈养场的面积相对较大，每次饲喂时至少有 1/3 左右的坡鹿不回小栏，也有的坡鹿从未回过小栏。

养鹿场放养的成年坡鹿共有 53 只，其中雄鹿 28 只（从 2 龄到 7 龄的雄鹿个体分别有 11 只、1 只、5 只、5 只、5 只和 1 只）、雌鹿 25 只。每只个体均用耳缺进行了永久性标记，可以用 10 \times 30 的双筒望远镜观察识别。每只标记的鹿均能从生产记录中查知年龄。每日观察坡鹿繁殖行为和吼叫的时间选在 06:00 ~ 20:00，一般在 07:00 ~ 8:00 和 12:00 ~ 13:00 期间各有 30 min 的休息时间。在晚间 20:00 ~ 23:00 期间进行坡鹿繁殖行为观察时，也记录了能够听到的坡鹿吼叫。由于坡鹿每次的吼叫通常由连续几声的吼叫组成，每声之间有短暂的间隔。因此，我们把连续若干声的系列吼叫记为一次吼叫，把一次吼叫中的每声吼叫记为一声吼叫。根据坡鹿吼叫时间短的特征，我们采用超过 1 min 作为划分两次吼叫的时间间隔。对雄鹿的每次吼叫采用所有事件取样法记录其吼叫的特征、持续的时间以及发声频率，并利用 SI-1 手持式多功能事件记录器（中国科学院动物研究所和北京海粒三特电子技术研究所研制）的单对象快频事件记录功能（蒋志刚，1999）记录了 1 次吼叫中雄鹿的发声频率和每声吼叫的持续时间。为了分析吼叫与繁殖行为的关系，我们同时采用了扫描取样法（时间间隔为 3 min）记录坡鹿雄鹿的繁殖行为，尤其对吼叫雄鹿的行为发生及其周围坡鹿的行为活动进行了细致的观察。除吼叫外，我们还对其它短时间内发生并结束的行为如角斗、交配等采用所有事件取样法连续观察记录。如果雌鹿在交配后出现卷尾并露出阴部，则计为成功交配。本文所有数据都是在 1998 年 3 ~ 5 月期间坡鹿的发情季节中记录收集的。

使用非参数检验中的 Kruskal-Wallis H 法检验雄鹿每次的吼叫声数及其持续时间在个体间的差异

显著性；用 Pearson 相关分析检验吼叫和繁殖行为之间的相关性。

2 结果

在研究期间内共记录到坡鹿的 46 次吼叫，均为雄鹿发出，未见到雌鹿吼叫的现象。因此，以下结果均为雄鹿。

2.1 吼叫与年龄的关系

养鹿场内经常置于观察视野内的 4.5 龄以上的雄鹿有 10 只。1998 年 3 月 4 日至 5 月 6 日期间共记录到 46 次雄鹿的吼叫，其中 7 只雄鹿（代号为 No. 1、No. 11、No. 19、No. 25、No. 31、No. 91 和 No. 95）累计吼叫 44 次，其余 2 次吼叫没有能够确认到个体。发生吼叫的雄鹿的年龄均在 4.5 龄以上，其中 3 只雄鹿（No. 1、No. 11 和 No. 91）发出的吼叫最多，累计 36 次，占吼叫总数的 78.3%。No. 1 雄鹿吼叫的次数最多，达 22 次，占吼叫总数的 47.8%。未观察到 4.5 龄以下的雄鹿发出吼叫。

从结果来看，每只雄鹿每天最多发生 2 次吼叫。对雄鹿的吼叫，其它坡鹿一般不会作出即时的应答或明确的反应。研究期间记录到的两只雄鹿吼叫的最短时间间隔为 1 min（No. 19 与 No. 1），其它记录都为较长的时间间隔 [48.8 ± 29.2 (8)] min，最长为 90 min（No. 1 与 No. 11），平均间隔为 [43.4 ± 31.6 (9)] min。此外，我们没有观察到由于某只雄鹿的吼叫而导致两只或多只雄鹿对吼的现象，也未见到雌鹿向吼叫的雄鹿聚集的情况。

2.2 吼叫姿势与发声特征

雄鹿吼叫时，头部仰起、颈脖伸长。吼叫声传播的距离远达 500 m 左右。吼叫从喉部发出，由启动时短促的 h \acute{a} 音，转变为长而逐渐递增升高的 \acute{a} 音，构成类似“喉讴——”的发声，且 \acute{a} 音升到最高处时突然中止。坡鹿吼叫时站立不动，没有观察到卧躺、行走、奔跑或采食的坡鹿发出吼叫的现象。

雄鹿每次吼叫 3 ~ 13 声 [9.37 ± 2.50 (46)]，频率为 [34.74 ± 6.90 (25)] 声/min，整个吼叫过程为 9 ~ 23 s [16.28 ± 3.68 (25)]。每声吼叫的持续时间为 1 ~ 3 s，两声之间的间隔时间约为 1 s。用记录器记录的 1 次 No. 11 的 7 声吼叫，频率为 21 声/min，从某一声吼叫开始到下一声吼叫开始的时间（即每声的吼叫时间与间隔时间之和）平均为 [2.86 ± 0.90 (7)] s。雄鹿两次吼叫之间的间隔为 169.7 ~ 218.8 min (7)，其最短的为 3 min（No. 19），最长为 571 min（No. 91）。在 No. 19 的

这次最短间隔吼叫中,其后一次的6声吼叫明显要比前一次的11声吼叫少。

雄鹿每次的吼叫声数存在显著的个体差异 ($H = 21.58$, $df = 6$, $P = 0.001$)。在吼叫数较多的两个个体中, No. 1 每次吼叫 8~12 声, 平均 10.55 ± 0.91 (22) 声, 其众数是 11 声; 而 No. 11 每次吼叫 5~8 声, 平均 $[6.44 \pm 1.01$ (9)] 声, 其众数是 7 声 (图 1)。每次吼叫的持续时间在雄鹿个体间也有显著差异 ($H = 8.91$, $df = 3$, $P = 0.031$)。No. 1 每次吼叫持续 14~23 s, 平均为 $[17.50 \pm 2.71$ (12)] s, 而 No. 11 每次吼叫持续 11~20 s, 平均为 $[14.29 \pm 4.07$ (7)] s。

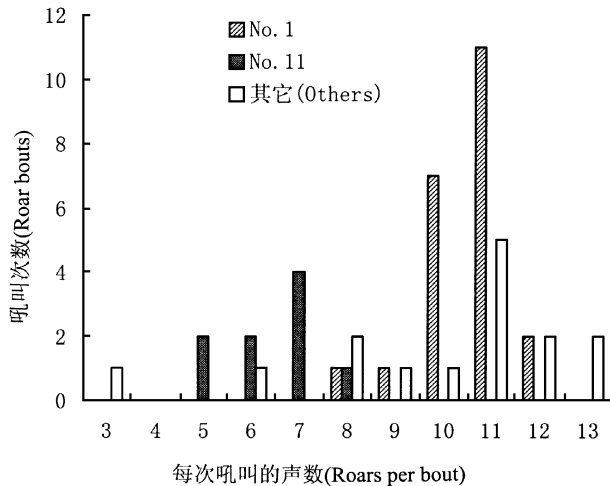


图 1 雄性坡鹿发情期不同吼叫声数的频次分布

Fig. 1 Frequency of different roars per bout by stags of Hainan Eld's deer during rut season

雄鹿每次的吼叫声数存在显著的个体差异 ($H = 21.58$, $df = 6$, $P = 0.001$); 在吼叫发生较多的两个个体中, No. 1 每次吼叫声数的众数是 11, No. 11 的则是 7 [Each roar bout emitted by the stags consisted of some roar sounds. There were significant difference among in individuals in the number of roar sounds ($H = 21.58$, $df = 6$, $P = 0.001$) Majority of roaring occurred in No. 1 and No. 11, the mode of roars per bout was 11 for No. 1, 7 for No. 11]

2.3 吼叫的时间变化

坡鹿的吼叫声在白天和夜间均能听见。观察记录到的 46 次雄鹿吼叫的时间及另外记录到的 7 次养鹿场外野生雄鹿吼叫的发生时间表明, 雄鹿主要在白天吼叫, 在 8:00~9:59 及 17:00~17:59 各有一个吼叫高峰期 (图 2)。坡鹿在这两个时间段内的吼叫次数达 33 次, 占总数的 62.3%。在夜间的 21:35 及 22:27 仅各听见 1 次坡鹿的吼叫, 但在中午的 12:00~13:59 及黄昏前后的 19:00~20:59 没有听见坡鹿的吼叫。

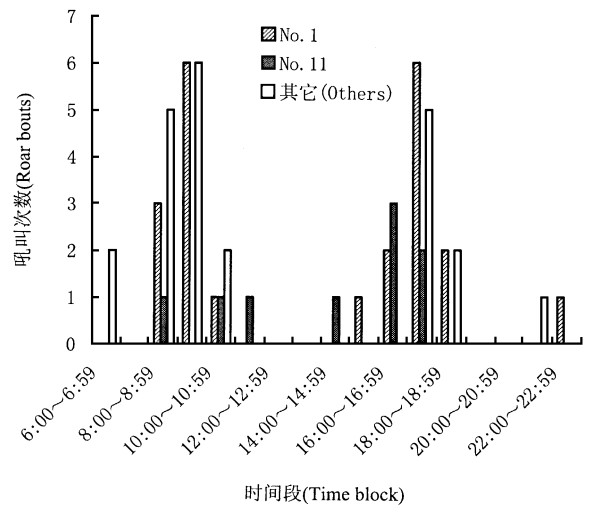


图 2 雄性坡鹿发情期吼叫次数的时间分布

Fig. 2 Temporal distribution of roar bout by stags of Hainan Eld's deer during rut season

雄鹿的吼叫高峰出现在 8:00~9:59 和 17:00~17:59 (Roaring peaks for stags occurred between 8:00~9:59 and 17:00~17:59)

2.4 吼叫与其它性行为的关系

雄鹿的吼叫常发生在其蹭角或泥浴结束后、角斗至停止追赶后、交配后的 5 min 内, 或发生在追逐雌鹿的停顿间歇中。在观察到的 44 次雄鹿吼叫中, 发生于上述情况下的吼叫有 34 次。每只雄鹿在这种情况下下的吼叫都在其总吼叫数中占有较大的

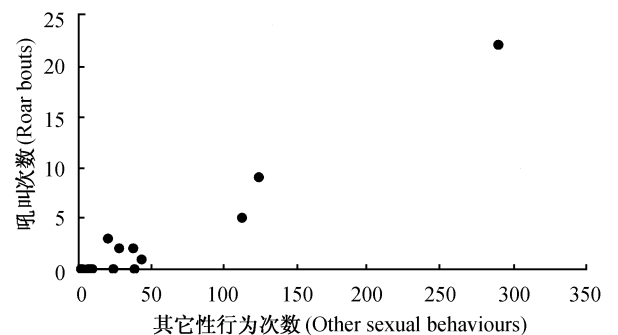


图 3 雄性坡鹿的吼叫次数与其它性行为之间的关系

Fig. 3 Correlation between roar bouts and other sexual behaviors for stags of Hainan Eld's deer

其它性行为包括蹭角、泥浴、激烈角斗、追逐雌鹿、爬跨和交配 (Other sexual behaviors include antler rubbing, wallowing, actual fight, pursuing the female, mounting and copulation)

数据正态分布 (One-Sample Kolmogorov-Smirnov 检验, $P > 0.05$) 吼叫与其它性行为显著正相关 (Pearson 相关检验, $r = 0.976$, $P < 0.001$, $n = 16$) [Data normally distributed (One-Sample Kolmogorov-Smirnov test, $P > 0.05$); frequency of roaring and other sexual behaviors was positively correlated (Pearson correlation, $r = 0.976$, $P < 0.001$, $n = 16$)]

比例, 平均为 $(77.56 \pm 19.67) \%$ (7)。

对 3 龄以上雄鹿的蹭角、泥浴、激烈角斗、追逐雌鹿、爬跨和交配 (简称其它性行为) 的次数与其吼叫次数进行 Pearson 相关检验, 发现吼叫与其它性行为之间显著正相关 (图 3)。结果表明, 其它性行为表现越多的雄鹿个体, 发生的吼叫也越多。由此可认为, 吼叫是雄鹿繁殖活动的一个表现指标。

2.5 吼叫与成功交配次数的关系

研究期间共记录到 43 次雄鹿的交配, 除 7 次交配是由从未吼叫过的 2 只 4.5 龄以上的雄鹿和 4 只 4.5 龄以下的成年雄鹿完成外, 其余 36 次交配均是由发生吼叫的雄鹿进行的。但在有吼叫记录的雄鹿中, No. 31 和 No. 25 未与雌鹿发生过交配。在所有 43 次交配中, 交配次数与雄鹿的吼叫次数显著正相关 (图 4)。No. 1 吼叫的次数最多 (22 次), 它与雌鹿交配的次数也最多 (17 次), 占总交配次数的 39.5%。

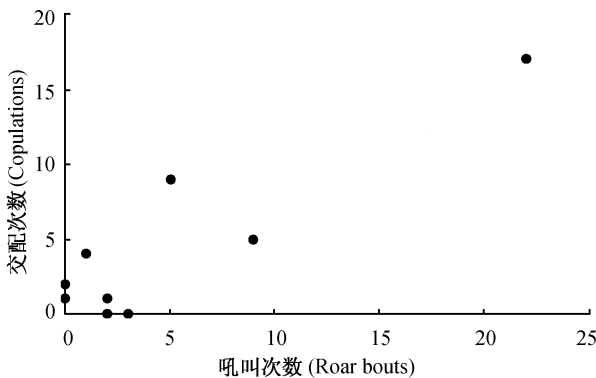


图 4 雄性坡鹿的交配次数与吼叫之间的关系

Fig. 4 Correlation between copulation numbers and roar bouts for stags of Hainan Eld's deer

数据正态分布 (One-Sample Kolmogorov-Smirnov 检验, $P > 0.05$) 雄鹿的交配与吼叫之间显著正相关 (Pearson 检验, $r = 0.907$, $P < 0.001$, $n = 13$) [Data was normally distributed (One-Sample Kolmogorov-Smirnov test, $P > 0.05$); frequency of copulation and roaring was positively correlated (Pearson's correlation, $r = 0.907$, $P < 0.001$, $n = 13$)]

3 讨论

本研究结果表明雄性坡鹿的成功交配次数与吼叫次数呈显著正相关。No. 1 个体发生吼叫次数最多, 在繁殖季节获得了最多的交配机会。这一结果说明发情期雄鹿吼叫与个体优势有关, 并具有一定的繁殖意义。虽然在本研究中未观察到其它雄鹿个体对吼叫作出明确反应, 但可以推论雄性坡鹿的吼

叫具有炫耀等级序位和威吓繁殖竞争雄鹿的作用。此外, 坡鹿雄鹿的吼叫还可能对雌鹿的繁殖有影响。雌性坡鹿的繁殖活动受雄鹿的影响, 雄鹿的存在能促进雌鹿发情 (Hosack *et al.*, 1998)。雄性马鹿的吼叫能够促进雌鹿提前排卵发情 (McComb, 1987)。但在本研究中没有观察到坡鹿雌鹿对雄鹿吼叫的任何明确反应。

本研究结果还表明雄性坡鹿的吼叫是其繁殖活动的一个表现指标。雄鹿蹭角泥浴、激烈角斗、追逐雌鹿和交配等其它性行为表现得越多, 发生的吼叫也就越多。雄鹿的吼叫大部分是在蹭角泥浴、争斗胜利、交配成功或追逐发情雌鹿等情况下发生。沼鹿 (*Cervus duvauceli*) 和马鹿的吼叫同样会发生于这些情况下 (Schaller, 1967; Walther, 1984)。蹭角泥浴使得雄鹿满身泥泞, 身体显得更为强壮彪悍, 且从身体表面散发出一股浓烈的臊腥气味, 这在视觉和嗅觉上给周围的其它鹿以鲜明的优势行为信号, 这些信号不能不对雌鹿产生影响。雄鹿间激烈的角斗、雌雄个体间的追逐交配在坡鹿群体中应该会受到其它个体的关注, 获得成功的个体自然会给其它个体留下优势的印象。因此, 我们认为雄性坡鹿的吼叫是其发情行为中的一种优势炫耀行为 (dominance display behavior), 是对雄鹿因蹭角泥浴、争斗胜利、交配成功等优势行为留下的视觉和嗅觉信号的听觉补充。作为一种优势炫耀行为的吼叫, 只有当存在潜在竞争对手或其优势地位受到挑战时, 才变得更为重要和具有意义。如果周围没有其它雄鹿存在的话, 雄鹿就无需发出耗能的吼叫。Blakeslee 等 (1979) 没有记录到圈养在美国华盛顿国家动物园的雄性缅甸坡鹿在发情期的吼叫现象, 可能是分别圈养的两个群体中均只有 1 只雄鹿而缺乏竞争者的缘故。

吼叫是雄性坡鹿在发情期才发生的主要发情行为之一。马鹿主要是看守雌鹿群体的雄性群主发出吼叫, 它明显比其它非群主雄鹿吼叫得多 (Clutton-Brock *et al.*, 1979)。在发情期吼叫的雄性斑鹿 (*Axis axis*), 至少有 96% 是角长大于 51 cm 的大型个体 (Schaller, 1967; Miura, 1981)。因此, 雄鹿的吼叫既表明了吼叫者的性别, 又宣扬了发情雄鹿特殊的心理和生理状态及其社会地位。本研究记录到的发生吼叫的坡鹿个体全部是年龄在 4.5 岁以上强壮雄鹿, 发生吼叫的雄鹿均是群体中在某一时期内或在某一场合占优势的个体。可见发情期雄性坡鹿的吼叫与以上鹿种具有相同特点。

雄鹿的吼叫特征与其繁殖策略有关。海南坡鹿不采用霸群方式进行繁殖,繁殖群体中可以有多只雄鹿,等级最高的雄鹿对发情的雌鹿拥有优先交配权。雄性坡鹿在发情期吼叫的频次很低(46/64 = 0.72 次/d),每只雄鹿每天最多吼叫 2 次。每次吼叫持续的时间也很短,仅为 9~23 s。在印度的曼尼蒲尔地区和缅甸未记录到坡鹿在发情期发出任何特别的叫声(Whitehead, 1972),就可能与雄性坡鹿的上述吼叫特征有关。斑鹿、沼鹿与坡鹿采用了同样的繁殖策略,它们的吼叫特征也非常相似。斑鹿每次吼叫 2~10 声,每声约 1 s;沼鹿每次吼叫 9~27 声,每声约 0.8 s (Schaller, 1967)。但斑鹿与沼鹿的雄性个体在发情期的吼叫常常能引起邻近其它雄鹿明确的吼叫反应(Schaller, 1967),而这种吼叫反应未在海南坡鹿中见到。袁喜才等(1988)报道过两只野生雄性坡鹿相互对吼的情形,但我们在研究期间没有见到同样的现象。

采用霸群方式进行繁殖的马鹿、麋鹿(*Elaphurus davidianus*)和白唇鹿(*Cervus albirostris*)等在发情期的吼叫与坡鹿有很大不同(Clutton-Brock *et al.*, 1979; 1982; 蔡桂全等, 1988; 1992),其雄鹿的吼叫是频繁发生的。雄性马鹿群主通常在其它雄鹿接近其看守的雌鹿群体时或在其它可能受到挑战的情况下会频繁地吼叫,甚至会与挑战者进行对抗性吼叫(roaring contest)。雄马鹿每次吼叫持续的时间达几分钟,但在进行对抗性吼叫时,双方吼叫的时间则大大加长,有时长达 20

min(Clutton-Brock *et al.*, 1979)。霸群鹿类的这种吼叫方式可能与它们在繁殖期内为了尽可能长时间地控制雌鹿群有关。因为采用吼叫这种耗能相对较低的方法能宣扬自身实力和优势地位,威吓潜在的竞争对手,并评价对手的强弱,从而避免不必要的争斗(Clutton-Brock *et al.*, 1979)。而雄性坡鹿由于在繁殖期不霸群,所接受其它雄性个体挑战的机会少,因此没有必要经常发出吼叫及采取对抗性吼叫。

年轻的雄性马鹿在霸群时很少吼叫,是为了避免引起有可能取代自己的大雄鹿的注意(Clutton-Brock *et al.*, 1979)。雄性马鹿群主在暂时远离雌鹿群体时,也很少发生吼叫(Clutton-Brock *et al.*, 1982)。这表明,在优势个体暂时不能守护雌鹿时,它们也会采用不吼叫的策略以减少其它雄鹿对缺乏守护的雌鹿的注意,降低偷袭者获得交配的机会。在本研究中有 3 只年龄超过 4.5 岁的雄鹿未见发生吼叫,其中 2 只雄鹿还分别成功地完成了 1 次交配,这说明非优势的雄性坡鹿个体亦会采用不吼叫的方式降低优势雄鹿对自己的注意,以获得更多的交配机会。然而,与发出吼叫的雄鹿获得的成功交配次数相比,这些采用偷情策略的雄鹿获得交配的机会还是很少的。

致谢 本研究工作得到海南省大田国家级自然保护区管理处的龙浦承、王文艺、文香和张恩彬等许多人员的大力支持,特此致谢!

参 考 文 献 (References)

- Atkeson, T. D., R. L. Marchinton and K. V. Miller 1988 Vocalizations of white-tailed deer. *The American Midland Naturalist* **120**: 194~200.
- Blakeslee, C. K., C. G. Rice and K. Ralls 1979 Behavior and reproduction of captive brow-antlered deer, *Cervus eldi thamin* (Thomas, 1918). *Saugetierkundliche Mitteilungen* **27**: 114~127.
- Cai, G. Q. and J. H. Xie 1988 Time budget and social behaviour of Mi-Lu (*Elaphurus davidianus*) in rutting season. *Acta Theriologica Sinica* **8** (3): 167~171. [蔡桂全, 谢家华 1988 麋鹿发情期主要活动时间的分配及行为研究. 兽类学报 **8** (3): 167~171.]
- Cai, G. Q. and Y. S. Liu 1992 Group activities of the *Cervus albirostris* in the mating season. *Acta Theriologica Sinica* **12** (2): 105~109. [蔡桂全, 刘永生 1992 白唇鹿交配季节的群体活动. 兽类学报 **12** (2): 105~109.]
- Clutton-Brock, T. H. and S. D. Albon 1979 The roaring of red deer and evolution of honest advertisement. *Behaviour* **69**: 145~170.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness and S. D. Albon 1982 Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes. Chicago: Univ. Chicago Press, 1~378.
- Gee, E. P. 1961 The brow-antlered deer of Manipur. *Oryx* **6** (2): 103~115.
- Hosack, D. A., K. V. Miller, R. L. Marchinton, C. M. Wemmer and S. L. Monfort 1998 Stag exposure augments urinary progesterone excretion in Eld's deer hinds *Cervus eldi thamin*. *Mammalia* **62** (3): 341~350.
- Jiang, Z. G. 1999 Real time recording of ethological data. In: China Zoological Society ed. Zoological Studies in China. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 702~707. [蒋志刚 1999 动物行为的实时记录. 中国动物学会主编: 中国动物科学研究. 北京: 中国科技出版社, 702~707.]
- Long, A. M., N. P. Moore and T. J. Hayden 1998 Vocalizations in red deer (*Cervus elaphus*), sika deer (*Cervus nippon*), and red x sika hybrids. *Journal of Zoology (Lond.)* **244**: 123~134.
- McComb, K. 1987 Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature (Lond.)* **330**: 648~649.

- Miura, S. 1981 Social behaviour of the axis deer during the dry season in Guindy Sanctuary, Madras. *Journal of the Bombay Natural History Society* **78** (1): 125 ~ 138.
- Miura, S. 1984 Social behaviour and territoriality in male sika deer (*Cervus nippon* Temminck 1838) during the rut. *Z. Tierpsychol* **64**: 33 ~ 73.
- Schaller, G. B. 1967 The Deer and the Tiger. Chicago: Univ. Chicago Press, 1 ~ 370.
- Song, Y. L. and S. Y. Li 1990 A study on the aggregate habit of Hainan Eld's deer (*Cervus eldi hainanus*). *Acta Theriologica Sinica* **10** (2): 104 ~ 109. [宋延龄, 李善元 1990 海南坡鹿 (*Cervus eldi hainanus*) 集群习性的研究. 兽类学报 **10** (2): 104 ~ 109.]
- Song, Y. L. and S. Y. Li 1995 Estimating carrying capacity of Hainan Datian National Nature Reserve for Eld's deer. *Acta Zool. Sin.* **41** (3): 275 ~ 281. [宋延龄, 李善元 1995 海南大田国家级自然保护区海南坡鹿容纳量的研究. 动物学报 **41** (3): 275 ~ 281.]
- Walther, F. R. 1984 Communication and Expression in Hoofed Mammals. Bloomington: Indiana University Press, 1 ~ 423.
- Whitehead, G. K. 1972 Deer of the World. London: Constable and Company Ltd., 118 ~ 120.
- Zoological Department in Guangdong Institute of Entomology and Biological Department in Zhongshan University 1983 The Birds and Mammals of Hainan Island. Beijing: Science Press, 398 ~ 401. [广东省昆虫研究所动物室, 中山大学生物学系 1983 海南岛的鸟兽. 北京: 科学出版社, 398 ~ 401.]
- Yuan, X. C., B. W. Lu and S. Y. Li 1988 Reproductive behaviour of brow-antlered deer, *Cervus eldi hainanus*. *Acta Theriologica Sinica* **8** (2): 89 ~ 94. [袁喜才, 卢柏威, 李善元 1988 海南坡鹿繁殖习性的研究. 兽类学报 **8** (2): 89 ~ 94.]

外 文 摘 要 (Abstract)

ROARING BEHAVIOR OF HAINAN ELD'S DEER (*CERVUS ELDI HAINANUS*) MALE DURING THE RUT AND ITS SIGNIFICANCE IN REPRODUCTION*

ZENG Zhi-Gao SONG Yan-Ling**

(Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

LI Shan-Yuan ZHANG Hai LONG Bin WU Qiang

(Datian National Nature Reserve, Dongfang 572600, Hainan, China)

The roarings of the semi-free ranging Hainan Eld's deer (*Cervus eldi hainanus*) males during the rut were recorded at the deer farm of the Datian National Nature Reserve (108°48' E, 19°05' N) from March to May 1998. The techniques of all occurrence sampling and scanning sampling with 3-minute interval were used in the study to collect data. Forty-six roar bouts of the deer were recorded in total. The female deer did not roar at all during the mating season. Roaring was one of the most obvious behavior patterns of rutting stags. The stags stood motionless when they were roaring. All the roarings were emitted by the stags over 4.5-year old. One stag contributed twenty-two roar bouts that amount to 47.8% of the total recorded roaring events. The roar bout consisted of 3 ~ 13 [9.37 ± 2.50 (46)] roar sounds and last 9 ~ 23 [16.28 ± 3.68 (25)] seconds. The rate of roaring was 34.74 ± 6.90 (25) roar per minute. Frequency of the roar bout was quite low compared to red deer (*Cervus elaphus*) and David deer (*Elaphurus davidianus*). The maximum roar bouts given by a particular stag were two in a day during this study. No contest roaring events were found among stags. The roaring of one stag could not elicit roaring response from others in the vicinity. The number of roar sounds per bout was significantly different among the stags (Kruskal-Wallis test, $H = 21.58$, $df = 6$, $P = 0.001$). Significant difference also existed in the duration of each bout among the stags ($H = 8.91$, $df = 3$, $P = 0.031$). Roaring could be heard both at daytime and at night, but most roaring (62.3%) occurred in the period of 8:00 ~ 9:59 and 17:00 ~ 17:59. No stags gave roaring during the period of 12:00 ~ 13:59 and 19:00 ~ 20:59 in this study. Roaring could be used as an exhibition index of the reproductive activity for the particular stags since it was positively

* The research was supported by the Key Project of The Chinese Academy of Sciences (No. KZ951-A1-105)

** Corresponding author

correlated to some dominant behaviors such as rubbing antler, wallowing, winning a fight, mating and pursuing an estrous female (Pearson correlation, $r = 0.976$, $P < 0.001$, $n = 16$). In those cases the stags often made roaring within 5 minutes after they finished such activities. It is reasonable to consider roaring as one of the dominant display behaviors for the rutting stags of Hainan Eld's deer. In addition, there was a strong correlation between roar bouts and success of copulation (Pearson correlation, $r = 0.907$, $P < 0.001$, $n = 13$). The majority of the successful copulation (36 times/43 times) were completed by the stags engaging in roaring during rut season. Those stags who gave more roar bouts would get more chance to mate successfully. Therefore, the roaring of Hainan Eld's deer male has obvious reproductive significance.

Key words Hainan Eld's deer (*Cervus eldi hainanus*), Roaring, Dominance display behavior, Copulation