

# 果子狸繁殖期行为的观察

贾志云 蒋志刚 王祖望

(中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

**摘要:** 描述了果子狸在繁殖期表现出的 17 种个体行为、14 种社群行为和交配模式。个体行为包括侧卧、侧环卧、趴、蹲、静立、双脚站立、食粪、理毛、抓痒、嗅闻、标记、发情叫、雄性鸣咽声、舔阴茎、咬阴部、食交配栓；社会行为包括仪式化格斗、雌性对雄性交配的抵抗、打斗、依偎、同性或异性之间彼此舔毛、雄性嗅闻雌性阴部及尿液、舔雌性阴部和错爬跨；交配行为主要在夜间进行，其交配模式为无锁结、(可能)多次插入、插入后抽动、一次性射精并在射精后保持插入状态，分属于 Dewsberry 和 Dixson 分类体系中的第 10 种和第 9 种类型。

**关键词:** 果子狸；繁殖期行为；交配模式

中图分类号: Q958.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-1050 (2000) 02-0108-08

交配模式在哺乳动物物种中变异很大，但在特定物种的不同个体中是固定的。交配模式的种间变异性与种内稳定性与物种的繁殖生理、形态特征和社会结构有关。理解物种交配模式之间的差异以及交配模式与物种其它特征之间的关系，将有助于理解行为和繁殖系统进化的过程和适应意义<sup>[1]</sup>。

根据是否有锁结、是否抽动、是否多次插入和多次射精，雄性哺乳动物的交配模式可分为 16 种类型，迄今已经发现了 11 种<sup>[2]</sup>，或依据是否有锁结、是否抽动、是否多次插入、插入状态的持续时间或射精后是否保持插入状态，也可分为 16 种类型<sup>[3]</sup>。

灵猫科是食肉目中最原始的一个类群<sup>[4]</sup>，对该类群的行为学研究有助于了解食肉类行为的进化。对灵猫科行为谱的研究仅见于非洲灵猫属<sup>[5]</sup>；尽管对其它食肉动物的繁殖行为有一些定性描述，但较为系统地定量研究交配模式的物种仅见于豹 (*Panthera pardus*)、雪豹 (*Uncia uncia*) 和虎 (*Panthera tigris*)<sup>[6]</sup>。

果子狸 (*Paguma larvata*) 无阴茎骨<sup>[7]</sup>，不同于其它所有食肉目动物（鬣狗例外）<sup>[8]</sup>，是研究食肉类动物行为模式的理想材料。国内学者对果子狸的繁殖行为曾作了描述<sup>[9]</sup>，但缺少足够的数据以划分该物种的交配模式类型。对该物种及同科其它物种的行为谱和交配模式尚无报道。我们对此进行了研究。

\* 基金项目：中国科学院九五院重大项目资助 (No. KZ951-A1-105) 和中国科学院创新青年科学家小组资助项目

作者简介：贾志云 (1963-)，男，博士，讲师。研究方向：行为生态学

收稿日期：1999-01-11；修回日期：1999-06-20

\* 通讯作者

## 1 材料和方法

每组实验动物饲养于1个笼(140cm×93cm×190cm,)中，每笼分活动室和暗室。每天08:00~10:00清理笼舍，15:00左右投放食物。实验用个体均捕自野外，在湖南农业大学养殖场驯养2年，均为具有性经历的健康成体，习惯于人类的存在。在2月下旬繁殖季节开始前10d，笔者每天晚上用至少6h进行预观察，使实验动物熟悉观察者的气味和存在。

所有观察均由同一人完成。于1997年1月完成目标动物的配组，在2~5月期间，每天17:00至次日09:00使用随机取样法(ad libitum sampling)和所有事件取样法(all-occurrence sampling)，利用本所研制的电子事件记录器<sup>[10]</sup>进行观察和记录，观察在15W红灯泡照明下进行；使用随机取样法和所有时间取样法，观察了10组共27头个体，其中3组为1雌1雄，5组为2雌1雄，2组为1雌2雄，共观察12头雄兽和15头雌兽。观察前将1个用竹片做成的框架放在交配场所，交配过程中产生的交配栓可通过竹片间的缝隙落到地面上。每天下午观察前根据落在地面上的交配栓统计在09:00~17:00发生的交配事件的次数。本文中所涉及的交配事件中的参数取自对9头雄兽在有效性比为1:1时，发生于活动室交配的观察。文中数据记为平均值±标准误(样本数)。使用One-way ANOVA统计技术分析不同性比时交配事件时间分布的差异。

## 2 结果

### 2.1 繁殖期的行为谱

#### 2.1.1 个体行为

侧卧：体侧接触基底，头尾呈直线。

侧环卧：体侧接触基底，头部埋于胸前，或头尾相连。

趴：下颌及腹面接触基底，前肢前伸。

蹲：前肢支撑身体，臀部接触基底。

静立：四肢支撑身体，静止不动。

双脚站立：后肢接触基质，身体直立。

食粪：仅在傍晚后在2雌1雄栏中观察到1次该现象。

理毛：舔或用牙齿啮咬体毛。见于交配或非交配期的雌雄两性。交配前后理毛较多。但是，连续交配若干次后，该行为消失。雄性理毛持续 $32\pm3$ (148)s，间隔 $18\pm3$ (67)s；雌性持续 $26\pm3$ (89)s，间隔 $33\pm24$ (14)s。

抓痒：用一侧后肢抓挠头颈部和体侧。雄性持续 $12\pm1$ (78)s，间隔 $117\pm54$ (11)s，雌性持续 $11\pm1$ (61)s。

嗅闻：雌、雄兽在发情期走动时，发出“噗噗”的声音。

标记：走动时身体后部下伏，肛区接触基底，并向前爬行，见于发情之雌、雄兽。

发情叫：傍晚后至24:00前，在同笼中没有发情异性个体时，发情之雌、雄个体

发出“gugu……”的叫声。雌性发情叫持续 $11\pm2$ (67)s，间隔 $26\pm5$ (52)s。

雄性鸣咽声：从交配后的不应期中恢复过来后，受到性打扰的雌性向雄性发出类似犬吠的叫声，后者发出低沉的咕哝声。

舔阴茎：多数雄猩(7/10)在交配爬跨间隔中低头舔阴茎；或者在射精后舔阴茎，通常先以坐姿低头舔，然后走到另一地点以斜卧姿势舔阴茎。舔阴茎持续 $26\pm4$ (121)s，间隔 $22\pm6$ (20)s。

咬阴部：交配后的雌性以坐姿或斜卧的姿势低头舔或啮咬阴门。少数个体(4/14)在爬跨间隔期间亦有该行为。持续 $34\pm4$ (77)s。

食交配栓：雄性首次爬跨交配后数分钟内，雌猩排出交配栓，大多为表面光滑的纺锤形、桔红色，偶见灰白色或表面有刺状突起；少量形状不规则。交配栓鲜重 $886\pm26$ (209)mg，干重 $228\pm7$ (208)mg。交配中的雌、雄兽或同栏其它的雌、雄猩都可能食之。

## 2.1.2 社会行为

### 2.1.2.1 对抗性行为

仪式化格斗：雄性爬跨前和在爬跨过程中与雌性有类似于互相撕咬的动作；爬跨过程中，雌性不断回头“对吻”，二者吻端互触对方吻端和两颊，并发出类似于“he……he……”的叫声；当雌性处于交配后的不应期时，雌性在对咬时发出类似于小狗的犬吠声。仪式化格斗偶见于雌性发出兴奋叫之后(1/231次)。持续 $5\pm2$ (30)s。

交配前雌性对雄性骚扰的反应：雌性不动情或处于交配后的不应期时，雄性的爬跨常招致雌性的反抗。对雄性的骚扰，雌性有3种反应：趴下、躺下(腹面朝上)或发出类似犬吠的叫声。最后一种反应常常伴随前二者之一，持续 $36\pm7$ (5)s，且“对咬”与这3种反应共同发生；被爬跨的雌兽常常主动“咬”雄兽，但雄兽有时也是该行为的发起者，持续 $9\pm1$ (18)s。

交配过程中雌性对雄性交配的抵抗：(1)趴下，腹部着地；(2)躺下，背部着地；(3)后肢着地，前肢抬起，做人立状；(4)雌性背部竭力向上弓起，前肢偶尔抬起。雄性通常以前肢抱住雌性，但当雌性躺下时，雄性试图趴在雌性腹面上，但之后仍然接受交配。

打斗：新放入一围栏的雌雄个体都受到相邻围栏同性个体的攻击。攻击者在咬新来者的同时，发出大声的犬吠声。也曾观察到一雄兽站在地面上，耳部有血，尾巴下垂，发出鸣咽声，另一雄兽站在高处，大声犬吠。显然发生过打斗，并确定了等级地位。在此后雌性发情时，前者有发情表现(发出喷鼻声)，没有参加交配。但在移出并与一发情雌兽配对后，能正常交配。交配后放回原处，能参加交配，但在高序位雄兽射精之后。

### 2.1.2.2 友好行为

休息时的雌雄依偎：发情期和非发情期均有2雌1雄、2雄1雌或1雄1雌栏中的个体彼此依偎的现象。(1)雄性腹部着地，雌性趴在雄性背部，头部在雄性头部正上方或在雄性臀部上方；(2)二者并肩而蹲，前肢撑地，头部靠拢；(3)相对而卧，头、颈放于对方颈部之侧；(4)雌性或蹲或趴，雄性趴在雌性背面，头部放与雌性颈侧，头部

同向；(5)一个个体侧卧，另一个体趴在其身上，二者身体呈交叉；(6)二者背靠背侧卧；(7)一个个体侧卧，另一个体头部放于前者腹面，亦侧卧；(8)一个个体或趴或侧卧，另一个体在前者尾后(或趴或侧卧)。

同性之间彼此舔毛：两只或两只以上雌性个体同栏时，发情期不同步。当一只雌性个体处于交配后的不应期或雌性都不处于发情状态时，彼此之间用舌舔毛，持续 $15\pm7$ (2)s；交配期的雄兽亦有此行为，持续 $19\pm4$ (16)s，间隔 $45\pm14$ (8)s。确定等级序位后，高位个体对低位个体有友善行为，即为其舔毛，每次持续 $9\pm2$ (6)s，每次间隔 $29\pm10$ (4)s。

### 2.1.2.3 发情行为

嗅阴：交配前雄性嗅雌性阴部，持续 $6\pm1$ (13)s。

嗅闻雌性尿液：交配前雄性嗅闻雌性尿液，持续 $8\pm2$ (3)s。

雄性舔雌性阴部：爬跨间隔中，在雌性啮咬阴门的同时，交配雄性舔其阴门， $6\pm1$ (13)s。

舔交配雌性的阴门：交配后的雌兽舔阴门或啮咬其阴部周围毛，持续 $34\pm4$ (77)s，未交配雌兽接近它并舔前者的阴门，持续 $14\pm4$ (3)s；交配雄性舔其阴门，持续 $8\pm1$ (13)s。交配雌性不反对此类行为。常常由发起者主动结束该种行为。

舔异性个体的体毛或脸毛：两性个体都可能是该种行为的发起者。雄性发情而雌性尚未发情时，雄性舔雌性毛持续 $16\pm2$ (28)s；或在交配前的“调情”过程中，彼此舔毛，持续 $21\pm3$ (39)s，间隔 $69\pm46$ (6)s。雄性在爬跨前舔雌兽脸毛或体毛，爬跨之后，偶尔舔其头部或体部的毛发；未交配时，雌兽舔雄兽头部或体部的毛，持续 $12\pm2$ (22)s。

错爬跨：在雄性爬跨间隔中，交配雌性挣扎逃走，有时爬跨未发情之雌兽，持续 $27\pm4$ (34)s，间隔 $25\pm11$ (10)s；或爬跨未交配雄兽；交配雄性在追逐雌兽时，爬跨另一雄性兽，持续 $14\pm5$ (13)s。

### 2.1.2.4 交配行为

交配姿势为哺乳动物中典型的腹—背式<sup>[3]</sup>。交配前雌雄性通常彼此舔毛，交配时雄兽从后面爬到雌兽背面，此时雌兽挣扎前趴，并不时回头作“咬”状—仪式化格斗。通常雄性需爬跨数次才能射精。不止一次爬跨并抽动，能清楚地听到两性生殖器官由于接触、摩擦而发出的声音。在每次的爬跨过程中，交配雌兽均发出纤柔、轻柔的愉悦叫声；接近结束时，发出大声的兴奋叫，其音调高低有个体差异。兴奋叫后，雄兽下跨之前，雌兽又发出短促、低音调的交配后鸣叫声。在此期间依然保持插入状态。交配后鸣叫结束之后，雄兽下跨；部分雄性(2/10)在雌性发出兴奋叫的同时，发出类似喉鸣的轻柔呻吟；1头雌性个体在兴奋叫之后，雄性下跨之前发出类似犬吠之声；1头雄兽在雌性兴奋叫时，发出类似犬吠之声。

雌兽发出兴奋叫以及雄性在下跨后的舔阴茎是雄性射精的标志。因为在下一次交配开始后不久，雌性排出交配栓。雌雄兽交配后容易分开，因此没有锁节。射精后的下跨由雄兽发起。雄兽下跨后，以坐姿舔阴茎，雌兽咬阴部。结束舔 嚼咬阴部后，二者进入交配不应期，此期内的主要活动是睡眠。不应期内，睡眠中的雄兽发出一、两次响亮

的喷鼻声，伴随着雄兽“咕咕”的叫声，通常跳起来或跳到雌兽身边。

## 2.2 雄兽的交配模式

### 2.2.1 交配行为的时间分布

共记录了不同有效性比（雄：雌）时的231次交配事件，其中1:1时为166次，1:2时为16次，2:1时为49次。按每1 h为1时间段分区，发现不同处理间交配的昼夜分布无差异 ( $P < 0.05$ )，故将所有交配事件结合起来以分析时间分布。假定交配事件在09:00~17:00之间平均分布。结果表明，交配事件主要发生于夜间（19:00~05:00, 71%），晨昏（05:00~06:00, 18:00~19:00, 16%）和白天（06:00~18:00, 16%）发生的频率相同。

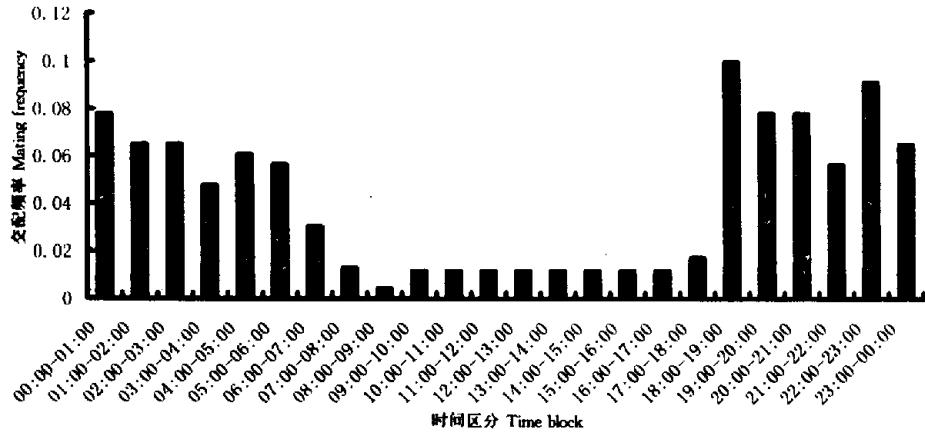


图1 果子狸交配事件的时间分布

Fig.1 Temporal distribution of mating events by masked palm civet

### 2.2.2 交配模式

爬跨次数、交配间隔、最后1次爬跨持续时间、下跨潜伏期（结束射精后至下跨时的时间间隔）等重要参数见表1。

表1 主要交配参数

Table 1 Key mating parameters

爬跨次数 MN	每次爬跨持续 时间 DFM (s)	交配持续时间 MD (min)	交配间隔 MI (min)	最后爬跨持续 时间 LMD (s)	下跨潜伏期 LD (s)
平均值 Mean	13.56	178.51	35	152	558
标准误 SE	1.24	12.42	2.18	11	24
最小值 Minimum	1	26	9	62	54
最大值 Maximum	68	747	146	730	1428
样本数 Sample size	118	123	130	118	128
					127

注 Note : MN : mounting numbers ; DFM : duration of each mounting ; MD : mating duration ; MI : mating interval ; LMD : duration for the last mounting with ejaculation ; LD : latency for dismounting

### 3 讨论

有关灵猫类行为的系统研究，仅查到一例报道<sup>[1]</sup>。雄性果子狸在标记时向前行走，同时身体后部下伏，肛区摩擦地面。此种行为不同于非洲灵猫 (*Civettictis*)，该属动物标记时以正常的四足站立姿势进行，摩擦后通常向后走行一、两步；也不同于非洲椰子猫属 (*Nandinia*) 和椰子猫 (*Paradoxurus*) 属，此两属物种在标记时以腺体原地摩擦；还不同于马岛 属 (*Cryptopcocta*)，该属雄性在标记时四足直立，以腹面摩擦凸出的物体<sup>[2]</sup>。由于 猫科与灵猫科的亲缘关系最近，且前者起源早于后者<sup>[11]</sup>，我们认为标记行为以 猫科为原始，灵猫类的标记行为较为进化。非洲椰子猫同样具有侧卧、侧环卧、蹲、双脚站立：后肢接触基质，身体直立等行为<sup>[3]</sup>，从行为学上表明了两科动物可能具有共同的祖先。

在研究中，通常将多次爬跨等同于多次插入。如果射精后 1 h 内配对的雌雄个体重新开始交配，则被认为属于多次射精类型<sup>[2]</sup>。果子狸的交配模式可能属于 Dewsbury 系统中的第 10 种类型，即无锁结、有抽动、多次插入和单次射精类型。该类型在食肉类中为首次发现。由于雄性果子狸的插入持续时间超过 3 min 并在射精后保持插入状态，故暂将其交配模式划归 Dixson 系统中的第 9 种类型，即无锁结、有抽动、多次插入并保持单次长时间插入状态<sup>[3]</sup>。此种划分在非灵长类动物交配模式的研究中为首次定位。

交配栓是否存在与交配模式有关。没有交配锁结的物种有交配栓<sup>[22]</sup>。交配栓的作用可能是防止精液倒流，加速精子运动、刺激子宫颈以诱导产生假孕 (pseudopregnancy) 或防止交配后的雌性再接受其它雄性精子的进入，以保证交配雄性的繁殖成功。在瑞氏黄鼠 (*Spermophilus richardsonii*) 中，推测交配栓的作用可能是防止精液外流<sup>[33]</sup>。防止精液倒流假说仅在鼠类中得到了证实<sup>[3]</sup>。

本研究不同于以前报道果子狸 “一日内可交配 20 余次，每次交配间隔仅 4~5 min，交配一次大约需 2 min 左右<sup>[4,15]</sup>，也不同于 ‘射精后 3~5 min 后下来’ 的报道<sup>[9]</sup>”。出现这些差别也许是由于观察技术和手段方面的原因。

灵猫科其它物种的交配模式未见报道。但非洲灵猫 (*Civettictis civetta*) 具阴茎骨，婚配制度为非单配制，其交配持续时间为 40 s 和 70 s<sup>[6]</sup>；豹、雪豹、美洲豹和虎的交配持续时间为 3~12.9 s<sup>[1]</sup>，交配模式为 Dewsbury 系统中的第 15 种类型（无锁结、无抽动、一次插入、多次射精）。以上持续时间皆为雄性个体交配持续时间。上述物种的交配模式不同于果子狸，而交配模式与生殖器官的结构、社会组织和交配制度有关<sup>[3,8,17]</sup>。果子狸具有阴茎刺，具有阴茎刺物种的雌性往往与不止 1 个雄性个体交配，且其交配模式具有多次插入或单次长时间插入或在射精后保持插入状态的特点<sup>[3,17]</sup>。非繁殖期的雄性果子狸独居，进入到繁殖期后，形成 1 雌 2 雄，1 雌 1 雄和 2 雌 1 雄的配种群<sup>[9]</sup>。上述这两个形态学和生态学的特征决定了在该物种的交配制度中，至少存在着多雄制的现象，即 1 头雌兽与多头雄兽交配，这决定了雄性之间存在着激烈的竞争，包括精子竞争在内。在精子竞争发生之前，阴茎骨存在与否有较大影响。因为阴茎骨起支撑作用，在交配过程中可以使精子较快到达授精部位<sup>[3,8]</sup>。但是，雄性果子狸的

交配持续时间长于某些具有阴茎骨食肉目动物的交配持续时间，这无疑是对性选择长期适应的结果。因为交配持续时间与交配栓的大小正相关（另文报道），而交配栓越大，则其防止精液外漏的功能可能就越强，越有利于交配雄性的繁殖成功。

作为对长期竞争配偶的适应，在个体水平上，果子狸雄性具有交配后守护配偶（mate guarding）的现象：（1）保持射精后的插入状态，这被认为是配偶守护的一种表现形式<sup>[1]</sup>；（2）结束舔阴茎后，雄兽与雌兽依偎而眠，并在此后的睡眠中，雄兽突然跳起，然后再回到雌兽身边。这也是守护配偶的表现形式之一。

致谢：承蒙湖南农业大学动物科技学院为本研究提供实验场地和实验动物，李文萍副教授和曲孝初副教授提供热情帮助，特此致谢。

### 参 考 文 献

- [1] Dewsbury D A. Patterns of copulatory behavior in male mammals [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1972, 47 (1): 1~33.
- [2] Dewsbury D A, Pierce Jr J D. Copulatory patterns of primates asviewed in broad mammalian perspective [J]. *American Journal of Primatology*, 1989, 17: 51~72.
- [3] Dixson A F. *Primate Sexuality* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- [4] Wozencraft W C. The phylogeny of the recent carnivora [A]. In: John L G ed. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* [C]. Ithaca: Cornell University Press, 1989. 410~436.
- [5] Wemmer C M. Comparative ethology of the large-spotted genet (*Genetta tigrina*) and some related viverrids [J]. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1977, 239: 1~93.
- [6] Lanier D L, Dewsbury D A. A quantitative study of copulatory behavior of large felidae [J]. *Behavioral Processes*, 1976, 1: 327~333.
- [7] 刘进辉, 刘自逵, 李文萍, 曲孝初, 张石蕊, 康梦松. 果子狸生殖器官的解剖研究 [J]. 湖南农业大学学报, 1997, 23 (1): 70~73.
- [8] Dixson A F. Baculum length and copulatory behavior in carnivores and pinnipeds (Grand Order Ferae) [J]. *Journal of Zoology*, 1995, 235: 67~76.
- [9] 张保良. 花面狸生态习性的观察 [J]. 经济动物学报, 1997, 1 (4): 36~41.
- [10] 蒋志刚. 动物行为的实时记录 [A]. 见: 中国动物学会主编. *中国动物科学研究* [C]. 北京: 中国林业出版社, 1999. 702~707.
- [11] Wayne R K, Benveniste R E, Janczewski D N, O'Brien S J. Molecular and Biochemical Evolution of the Carnivora [A]. In: John L G ed. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* [C]. Ithaca: Cornell University Press, 1989. 465~494.
- [12] Hartung T G, Dewsbury D A. A comparative analysis of copulatory plugs in muroid rodents and their relationship to copulatory behavior [J]. *Journal of Mammalogy*, 1978, 59 (4): 717~723.
- [13] Michener G R. Copulatory plugs in Richardson's ground squirrels [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1984, 62: 267~270.
- [14] 刘玉铉. 花面狸在人工饲养下的繁殖 [J]. 动物学杂志, 1959, 9: 425.
- [15] 王应祥. 灵猫科 [A]. 见: 高耀亭等编著. *中国动物志* [C]. 1987. 282~293.
- [16] Ray J C. Civettictis civetta [J]. *Mammalian Species*, 1995, 488: 1~7.
- [17] Dixson A F. Observations on the evolution of the genitalia and copulatory behavior in male primates [J]. *Journal of Zoology*, 1987, 213: 423~443.

## OBSERVATION ON THE BEHAVIORS OF MASKED PALM CIVET IN REPRODUCTIVE SEASON

JIA Zhiyun JIANG Zhigang WANG Zuwang

(Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080)

**Abstract :** Article described 17 individual behaviors, 14 social behaviors and copulatory pattern exhibited by masked palm civet (*Paguma larvata*). Individual behaviors included extended lateral reclining, semilateral semiextended reclining, ventral retracted-limb reclining, sitting with buttocks touching the substrate, quadrupedal standing, scats-consuming, hair-licking, scratching, sniffing, marking, oestrus vocalization, male's sobbing, penis-licking, genitalia-gnawing by female, consuming copulatory plug; social behaviors consisted of ritualized fighting, female resistance to male attempt to copulate, fighting, snuggling to other individuals, licking hair each other, male sniffing female genitalia and urine, licking female genitilia, licking hair of heterosexual individual and homosexual mounting. This species had a copulatory pattern with no lock, multiple-intromission, pelvic thrusting, single ejaculation and kept intromission after ejaculation, which belonged to copulatory pattern No. 10 in Dewsbury's and No. 9 in Dixson's system, respectively.

**Key words :** Masked palm civet (*Paguma larvata*); Behavior in reproductive season; Copulatory pattern