

小天鹅行为谱的初步建立*

王会志 姚红** 虞快
(生物系)

提 要 动物行为谱的研究内容是行为型式(behavioural patterns)的描述,它的建立是一个十分复杂的过程.本文在对上海动物园自由生活小天鹅行为长达两年的观察基础上,对所遇见的主要行为用比较标准化的行为术语进行了定义、描述及分类.共区分和定义了32个行为型式,可分成静止、社会、梳理、取食、运动五大行为类型.

关键词 小天鹅;行为谱;行为型式;行为术语
中图法分类号 Q142.8

0 引 言

在中国越冬的小天鹅(*Cygnus colubianus jakowskii*)和分布于欧洲的小天鹅属同一亚种.由于该亚种在世界范围内数量稀少(约50 000只),而被列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录Ⅱ予以保护(Dirken and Beekman 1991;马鸣等1993).近年来,有关小天鹅的行为生态学研究越来越受重视(Earnst 1992, Scott 1980),但更深入的或称定量行为学(quantitative ecology)的研究前提是个体识别(王会志等1995)和各种行为的定义及描述(大卫、艾力斯等1988; D A Dewsbury 1974).于是,笔者于1991~1993年对上海动物园自由生活的14只小天鹅所表现出的主要行为进行定义、描述和分类,以期初步建立小天鹅的行为谱.

研究地点:上海动物园天鹅湖,它位于上海市西郊,园地面积约67 hm²,其中天鹅湖占地3 hm²,湖面开阔,湖水清澈,在湖的周围及湖中小岛上有柳、湖堤杉及芦苇等多种植物.天鹅湖分东、西湖区,以三孔桥相通(见图1).小天鹅白天主要在西湖区活动,东湖区则被鸳鸯占居;同时,东西湖区还生活着多种雁鸭类,如斑头雁、灰雁、豆雁、绿头鸭等.

研究对象:1991年为15只刚从野外捕回放养的小天鹅,其中12只同年4月来自江西南昌,3只购于上海崇明岛;1992年为14只,其中一只死于同年冬季.

研究方法:采用行为跟踪法(Behavior Sampling),发现新行为时用15×50°的望远镜跟踪观察,记录该行为的发生过程、内容和结果.在1992,1993年春季行为定量测定以前基本完成各种行为的描述.然后参照已发表过的这方面研究(大卫、艾力斯1988; Earnst 1992; David 1981),进行行为名词术语的规范化,并在行为研究期间给予补充.

收稿日期:1995-01-19

* 上海师范大学校基金资助,上海动物园协助完成.

** 92届毕业生

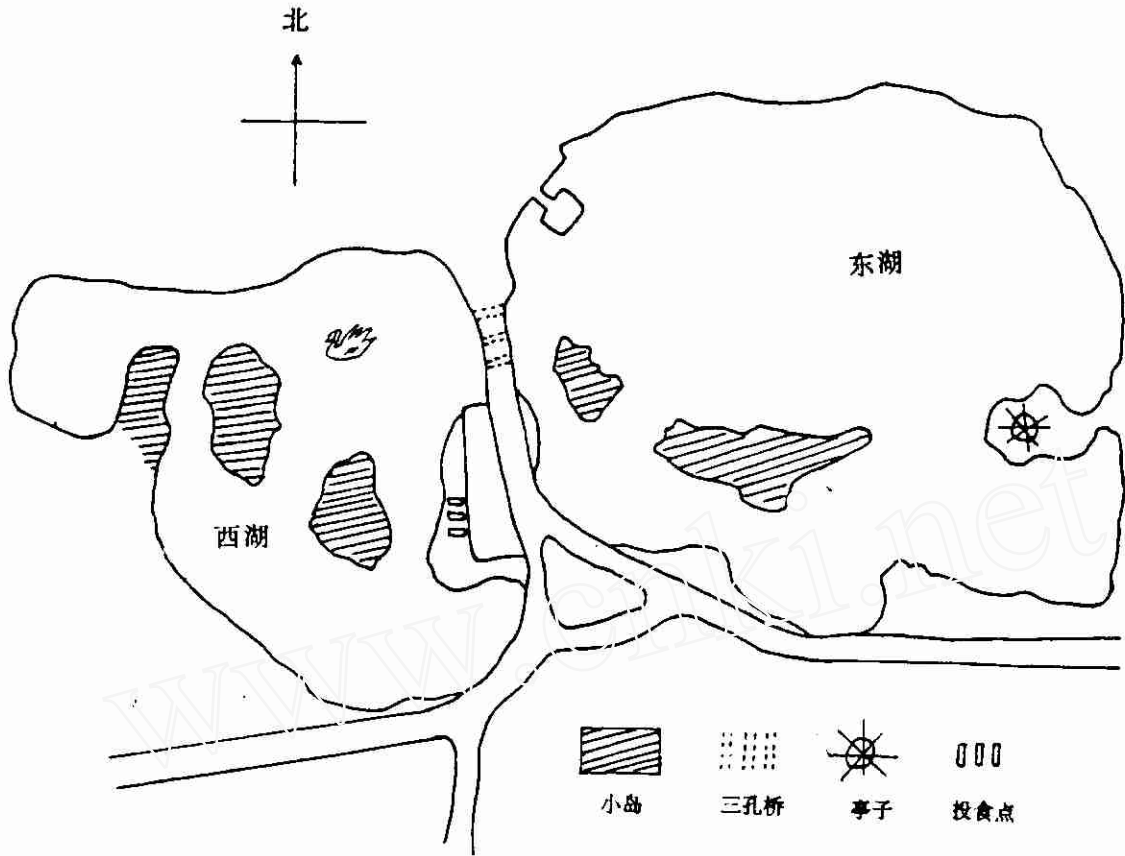


图1 上海动物园天鹅湖示意图

静止行为



卧



站立



睡眠

社会行为



友好



群叫



警觉

取食行为



摄食



觅食



饮水

梳理行为



理羽



抖翅



挺胸拍翅

运动行为



图2 小天鹅行为谱

1 行为谱

小天鹅的行为谱(图2)主要是由以下行为型式(behavioral patterns)构成的,其研究方法是对这些行为型式的描述.

1.1 静止行为(Motionless behavior)

1.1.1 卧(Lie)

双腿合拢,胸腹着地,颈伸直与身体几乎成垂直,呈观察状,但不属仪式化威胁行为.

1.1.2 站立(Stand)

(1) 双腿站立(Two-leg-stand): 双腿支持身体,头颈向上,双眼睁开.

(2) 单腿站立(One-leg-stand): 用一只脚支持身体,另一只脚抬起,通常放在腹胸部羽毛内,冬天较常见.

1.1.3 睡眠(Sleep)

分浅睡眠和深睡眠,具有以下3种类型.

(1) 垂头式睡眠(Head-drop-sleep): 多发生在水中,呈静泊状态,颈略弯曲,呈“S”状,喙下垂,有时达颈基部,眼时开时闭.

(2) 回头式观看(Head-tuck-watch): 头扭向背方,单腿站立或卧,一脚缩起置腹下,喙插入背部羽毛内或背部羽毛上,同时一或两只眼睁开,多发生在不稳定环境中.

(3) 回头式睡眠(Head-tuck-sleep): 与(2)相似,只是双目紧闭.

注: 后两种睡眠在水中也有发生.

1.2 社会行为(Social behavior)

指两个以上个体之间发生的行为.

1.2.1 友好行为(Affiliative behavior)

通过对鸣来表示好感,长颈上下大幅度快速一伸一屈,伸向对方,同时长时间发出响亮、短促的“ou-ou”声.

1.2.2 攻击行为(Aggressive behavior)

包括主动进攻和避让,这种行为种内发生频次很低.

(1) 进攻(Attack): 伸长颈部, 颈羽不同程度地竖起, 翅合起或展开, 用喙连续地啄被进攻者, 直至对方避让。

(2) 避让(Submit): 与攻击行为相反, 头低下, 作顺从状。值得注意的是, 威胁或称仪式化的进攻, 也会导致对方的避让, 而后一种情况在自然条件下更为常见, 如 Earnst (1992) 在研究北美小天鹅(*C. c. columbianus*) 时, 发现在觅食时, 社会行为发生最多的是身体较强或地位较高的个体通过威胁取代另一些较弱的个体。而在人工投食地摄食时, 很少发生上述取食换位现象(feeding displacement), 这可能与动物园内食物充足有关。

1.2.3 警觉行为(Alert behavior)

当意识到有危险临近或受外界干扰而中止其他行为, 伸长颈部, 头颈转动, 四处张望。此外, 在小天鹅的其他行为中常穿插有向四处张望或向某一处注视的行为, 由于这时并无任何危险迹象或其他因素干扰, 对其他行为发生影响不大, 而被列入静止、运动、取食等行为中去。

警觉行为是动物对危险信号的反应。不同的研究者在具体行为划分或行为时间分配测定时, 标准有所不同。Lazarus & Inglis (1978) 在研究粉脚雁(*pink footed goose*) 的警觉行为时, 认为头极度向上抬高(head-up) 即为警觉状态; Earnst (1992) 在研究自然条件下北美小天鹅的行为活动时, 规定颈部向上伸和体轴呈垂直状为警觉行为。根据我们观察, 动物园小天鹅由于对人的干扰有一定适应, 加之无天敌, 警觉行为发生的频次相对较低, 大多数抬头或伸颈行为并无警觉目的。

1.2.4 通讯行为(Communicative behavior)

这里指的主要是听觉通讯。视觉和嗅觉很难捕捉到。

(1) 惊叫声(Scream): 突然受干扰, 颈伸直、发出短促而响亮的“ou-ou”声。每一个个体对其他个体构成一种报警反应(Alarm responses)。

(2) 召唤声(Calling-call): 两者之间或离群个体与另一个个体之间的对应呼叫, 也发出“ou-ou”声。

(3) 群叫声(Group-call): 多指发生在游泳时群游群叫行为。颈略上下伸屈, 发出较低沉的“wu-wu”声, 此起彼伏, 有一定节奏。在陆地上, 有时可见到几只个体突然相遇, 双翅展开, 发出高亢、短促的“gu-gu”声, 称为凯旋仪式(Triumph ceremony)。

此外, 在取食或舒展时, 也常伴有较低的“gu-gu”或“ge-ge”声。小天鹅的多种叫声具有维持“家庭”和群体结构的功能(Johnsgard 1965)。

1.3 梳理行为(Cleaning and tidying behavior)

1.3.1 理羽(Preen)

以单腿或双腿支撑身体, 用喙梳理全身每一根不整的羽毛。

1.3.2 抹脂(Oil)

啄尾脂腺、擦嘴、润理体羽和相关的动作。

1.3.3 洗澡(Bathe)

可以洗去异物, 但更重要的目的可能是除去寄生物或完成其他生理需要, 主要包括以下4种动作模式。

(1) 嘴搅水(Bill-sloth): 浸于水中的喙来回搅水。

(2) 头颈蘸水(Head-neck-dip): 头颈插入水中, 再迅速拿出。

(3) 翅击水(Wing-thrash): 翅膀浸入水中剧烈拍打水。

(4) 翻滚(Roll-slosh): 在水面上, 身体快速滚动直至双腿朝天, 同时翅击水.

1.3.4 抖头(Head-shake)

嘴伸直几乎与颈轴平行, 以此为中心, 快速短暂地转动头部.

1.3.5 抖翅(Wing-shake)

体轴不转动, 仅翅膀同步在体侧大幅度地拍打, 以抖松、理顺飞羽.

1.3.6 抖羽(Ruffle-shake)

以身体长轴为中心, 快速左右转动身体, 然后抖松羽毛和合拢双翅, 常伴有抖翅发生, 二者合称为羽毛调整(feather setting) (Pettingil 1985).

1.3.7 摆尾(Tail-wag)

尾羽快速地左右扫动.

1.3.8 挺胸拍翅(Rise-flap)

头、颈、胸抬起, 翅膀前后大幅度拍打.

1.3.9 呵欠(Yawn)

非自觉地张开嘴, 上下颌相距较宽地张开, 并在此基础上继续伸张.

大卫、艾力斯等(1988)将这部分行为称为维持行为(Maintenance behavior), 再将维持行为中的理羽、抹脂、洗澡等称为关心体表(Care of the body surface), 而将抖头、抖翅、抖羽等行为划分为舒展动作(Comfort movement). Pettingil(1985)在《鸟类学》一书, 也采用了这种分法, 并认为舒展动作是由内部因素, 像肌肉的疲劳, 或由细微的体表因素, 像体羽的不整等引发的行为, 但同时指出“舒展动作”一词用得合适, 人们很难判断某一动作, 究竟使动物什么地方感到“舒适”. 我们以为这种分法人的主观成分太重, 比如, 动物的洗澡可能兼有关心体表(清洁)和使自身感到舒适的双重功效; 又比如抖头也未必仅仅为了舒适, 可能也有整理头羽的功能, 再者单单从“维持”二字看, 也很难理解它包含哪些行为. 因此, 我们建议用“梳理行为”来代替, 也不再区分是关心体表, 还是舒展行为.

1.4 取食行为(Feeding behavior)

1.4.1 摄食(Feed)

取食人工投放的混合饲料. 双腿站立, 颈略呈“S”状, 喙插入放饲料的槽中, 颈上下低幅快速运动, 啄数次后, 头抬起吞咽, 伴有甩嘴. 偶尔摄取游客的投食.

1.4.2 觅食(Forage)

用长颈浸入水中, 嘴略上翘, 滤食水表层的浮游生物或水边岩石旁啄食苔藓及刚毛属(Cladophora)植物, 偶尔抬头摘食柳树叶片.

在观察期间未见到陆地觅食行为发生, 如在野外挖取滩涂植物根茎和块茎的典型冬季觅食行为(Earnst 1992). 原因之一是岸上缺少天鹅喜食的植物; 二是白天游客较多, 长期这样, 就失去了原有的行为.

1.4.3 饮水(Drink)

喙或连头部插入水中, 将水饮入口中, 然后将头抬起, 喙快速张合.

1.5 运动行为(Motional behavior)

1.5.1 走(Walk)

在站的基础上, 双腿慢速交替移动, 至少有一只脚在地面上.

1.5.2 跑(Run)

多发生在陆地上有人或动物追赶时,步幅较大,常双脚同时离开地面,在野外仅有短距离的慢跑。

1.5.3 游泳(Swim)

二蹼足交替或单蹼足划水。

1.5.4 踏水拍翅奔跑(Run-flap in the water)

翅膀大幅度有力地上下剧烈拍打,二蹼足交替踏水,形如奔跑,体欲腾飞。偶尔也可以见到岸上拍翅奔跑及拍翅行走(Walk-flap)。这种行为被认是过渡性动作模式(Transitional Action Patterns),即目的性行为的前兆性动作。天气晴朗时,群游的小天鹅往往较骚动,表现在叫声频繁,踏水拍翅奔跑动作此起彼伏,这是迁飞前欲飞而不能的典型表现,动物园小天鹅的侧初级飞羽的剪去,造成了这些行为的频繁出现。

1.6 繁殖行为(Breeding behavior)

在4~6月小天鹅的繁殖期,有亲近(求偶、交配、对嬉等)、营巢、孵卵等有关行为出现。但上海动物园小天鹅在我们的观察期间未曾见到明显的繁殖前行为。至今为止,未有小天鹅在我国境内繁殖的报道,国内各动物园也无繁殖记录。

2 讨论与说明

行为描述是一项非常有意义的工作(大卫、艾力斯 1988, David 1981)。自 Makkink (1936) 在研究欧洲反嘴鹈中第一次使用行为谱的概念后,许多研究行为谱(ethogram)文献的相继出现,对动物行为学的研究起到了很大的推动作用,但在许多文献中,尤其是对同源行为的描述,由于语言的不规范化,给行为学研究带来了很大混乱(大卫、艾力斯 1988)。基于国内天鹅行为研究刚刚起步,有必要对其可能出现的主要行为的内容进行描述和定义,以建立和发展描述小天鹅行为动作的标准化术语,对进一步研究小天鹅的行为活动和其他生物学问题起到积极作用,同时,一旦被同行认同,国际间天鹅行为学研究上就有了可比性。

本文在仔细观察的基础上,本着客观、准确的原则对半自然条件下小天鹅主要行为进行了分类和描述,并附有照片。需要说明的是:①我们主要采用大卫、艾力斯等(1988)在鹈类个体行为研究中所使用的原则,即优先使用那些在出版物中多次出现的名词;中文名后皆附英文名,且要求英文的第一个字母大写,如果它是由两个或两个以上单词组成,单词之间用连接符号连接;②行为本身是一种极为复杂的现象,仅仅通过观察和语言描述往往难以做到十分准确,建议采用摄影和录像的方法,来捕捉常规观察容易被忽视的简单反射动作;另外,行为动作的功能和内涵都需要有一个完善的过程,本文仅是对小天鹅行为谱的初步研究;③我们的主要研究对象是上海动物园的14只小天鹅,尽管捕来的时间不长、行为自由,但由于人工投食、游客不同程度的干扰等人为因素的影响,可能导致某些行为的变形或消失,如前文所述陆地觅食和取食换位在动物园很少发生;警觉行为也与野外有所不同。因此,我们说饲养条件下小天鹅为我们提供了良好的观察条件,但需要野外观察来核实,两者的比较对饲养和驯化有一定的指导意义。

参 考 文 献

- 1 王会志,周初刚. 小天鹅的个体识别. 上海师范大学学报(自然科学版), 1995, 24(1): 60~65
- 2 马鸣等. 野生天鹅. 北京: 气象出版社. 1993
- 3 大卫、艾力斯等. 鹤类个体行为描述. 国际鹤类保护与研究, 北京: 中国林业出版社, 1988. 164~173
- 4 David M. The Oxford Companion to Animal Behavior, Oxford University Press, 1981
- 5 Dirken S, Beckman J H. Population Size, Breeding Success and Distribution of Bewick's Swans Wintering in Europe in 1986-87. Wildfowl Supplement, 1991, No. 1: 120~124
- 6 Earnst S L. Behavior and Ecology of Tundra Swans During Summer, Autumn and Winter. Ph D Dissertation, The Ohio State University, 1992. 196
- 7 Johnsgard P A. Handbook of Waterfowl Behavior. Cornell University Press, Ithaca, New York
- 8 Lazarus J, Inglis I R. The breeding behavior of the pink-footed goose, parental care and vigilant behavior during the fledging period. Behavior, 1978, 65: 62~88
- 9 Pettingill O S. Ornithology in Laboratory and Field. Fifth ed, Academic Press, Inc. Orlando et. 1985
- 10 Scott K. The behavior of bewick's swans at the Welney Wildfowl Refuge, Norfolk, and on the surrounding fens: a comparison. Wildfowl, 1980, 31: 5~18

A Preliminary Study on ethograms of chinese Bewick's Swans

Wang Huizhi Yao Hong Yu Kuai

(Department of Biology)

Abstract Ethogram is a descriptive compilation of behavioral patterns of a given species, which is another basic subject in animal behavior study besides individual identification. According to the two year (1991~1993) observations on captivity-free Chinese Bewick's swans (*Cygnus columbianus jankowskii* or *C. c. bewickii*) in the Swan Lake of Shanghai Zoo, this paper described and defined their general behavioral patterns consisting of thirty-two behaviors, e. g. "Lie", "Stand", "Sleep", etc.. Again, these behavioral terms have further been defined and standardized to promote the development of ethograms on swans.

Key words Chinese Bewick's swans; *Cygnus columbianus jankowskii*; *C. c. bewickii*; Ethogram; Behavioral patterns; Behavioral terms