

# 行为的结构、刚性和多样性

蒋志刚 李春旺 彭建军 胡慧建

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

**摘要:** 有关动物行为的定义、结构和多样性是一个被长期忽视的研究领域。然而,动物行为多样性不仅是一个生物多样性基础理论问题,也与濒危动物的成功保护有关。本文定义了动物行为以及行为的刚性与弹性,探讨了行为表达的空间条件以及生境因素与行为多样性之间的关系。我们发现雌雄大熊猫个体在较大的活动空间里的发情行为表现的频次及活动频率显著地高于那些在较小的空间里的雌雄个体,说明活动空间对雄性或雌性大熊猫的发情行为有显著影响。圈养空间影响麋鹿的社会行为、通讯行为和聚群行为。圈养在小圈中的麋鹿没有出现同性聚群现象,当圈养麋鹿野放后即表现出这种现象。圈养环境中长大的动物个体由于缺乏行为的表达空间,仅仅表现出刚性大的行为,丧失了许多弹性大的行为,从而导致动物行为的多样性下降。对那些生活在开阔草原和荒漠上的野生有蹄类动物实施迁地保护时,必须考虑其逃逸空间,为那些动物建立自然保护区时,则必须考虑其迁移空间。此外,动物行为的多样性与生境元素有关。我们应当给圈养动物提供复杂而多样的环境,以增加圈养野生动物表达寻找食物、建立领域、筑巢和避开不利环境等行为的可能性,维持濒危个体的行为多样性。

**关键词:** 行为, 弹性行为, 刚性行为, 行为多样性, 生境元素, 逃逸空间, 迁徙空间

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2001)03-0265-10

## Structure, elasticity and diversity of animal behavior

JIANG Zhi-Gang, LI Chun-Wang, PEN GJian-Jun, HU Hui-Jian

*Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080*

**Abstract:** The definition of behavior, the structure of behavior and diversity of behavior have been ignored by researchers for a long time. We defined the concepts of elasticity and inelasticity of animal behavior. We also studied the space requirements for animals to perform behavior. Based on these basic concepts, we discuss the relationship between habitat elements and behavioral diversity. We discovered that captive space affected the social behavior and communication behavior in Père David's Deer. Available space also had a profound impact on aggregation behavior. Père David's Deer that were kept in small pens showed no sign of sexual segregation. However, when the deer were released into the field, the stag left the hinds. Sexual segregation, which had been suppressed in the Père David's deer population held in small pens, was resurgent once the animals had more space. We also discovered that male and female giant panda living in a larger captive space had more courtship behaviors and spent more time on activities. Thus space had a profound impact on courtship behavior of male or female giant pandas. Animals living in captive environments for generations may only perform behaviors of high inelasticity and may lose behaviors of elasticity. Such a process will reduce behavioral diversity. Taking the saiga and Mongolian wild ass as examples, we point out that we should consider escape space and seasonal migration space requirements when we keep endangered ungulates in captivity or establish reserves for them. Diversity of animal behavior is not only a fundamental component of biodiversity but it is also relevant to the successful conservation of endangered species, particularly *ex situ* conservation. When we attempt to preserve endangered species in captivity, we should pay special attention to maintaining

\* 基金项目: 国家重大基础研究发展规划项目(G2000046805), 中国科学院知识创新工程和九五重大项目(编号: KSCX2-1-03; KZ-95A1-105; C2999082) 和国家杰出青年科学基金(No. 39725005) 资助项目。

收稿日期: 2001-05-31; 修改稿收到日期: 2001-07-15

作者简介: 蒋志刚, 男, 1957年出生, 中国科学院动物研究所首席研究员、博士生导师, 主要研究方向为动物生态与保护生物学。

E-mail 地址: jiangzg@panda.ioz.ac.cn

behavioral diversity of these animals, because behavioral diversity is an integral part of biodiversity. P

**Key words :** behavior , behavioral elasticity , behavioral inelasticity , behavioral diversity , environmental factors , flee space , migration space

动物行为是动物对环境的适应,动物生存环境的多样性决定了动物行为的多样性。有关动物行为研究的文献汗牛充栋,然而,我们却缺乏对行为的基础理论研究。例如如何定义行为?行为具有何种结构?这些基础研究是认识行为的本质,分解行为单元,量化行为,探讨行为多样性所必需的。“动如脱兔,静如处子”,这句话说明了动物行为的两个极端,即行为可以是一系列的动作,也可以是一个静止的姿势。我们需要一种能将在时间和空间中连续变化的行为分解为基本单元的方法,以进行行为的编码分析,探讨动物行为的多样性。动物完成行为时需要耗费和占用资源,如能量、时间和空间。人们研究过当个体占有能量和时间有限时动物行为的变化,但我们尚不清楚当动物生存空间资源有限时,动物的行为会发生什么变化?空间资源如何影响个体的弹性行为、聚群行为和逃逸行为?生态环境是动物行为表达的前提条件,生态环境由食物、植被、土壤基底、天敌、水体等构成。动物生境中各因素是如何影响动物行为的?这些都是本文试图探讨的问题。在保护生物学研究和实践中,行为生态学理论与方法正受到人们的重视(Gosling & Sutherland, 2000),本文以大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、麋鹿(*Elaphurus davidianus*)、蒙古瞪羚(*Procapra gutturosa*)和蒙古野驴(*Equus hemionus*)为例,综述本研究组在动物行为及多样性研究的方面的进展,结合一些学者的研究,探讨动物行为的多样性与圈养空间、逃逸行为与逃逸空间、迁徙与迁移空间以及人工圈养环境生境元素与动物行为发育之间的关系。

### 1 行为的定义与结构

动物行为的辨别、分类和编码是动物行为学研究的一项重要内容(Martin & Bateson, 1993; Lehrner, 1996)。在理解动物行为的生态学功能的基础之上,对动物行为进行辨别和分类,建立动物行为谱,系统地开展行为编码,有助于量化行为,探讨动物行为的功能以及行为之间的转化和相互关系。然而,目前散见于文献中有关动物行为的描述和归类

常常是不完整的,我们尚缺乏系统的动物行为分类系统。笔者从 20 世纪 80 年代中期开始研究鹿的行为,曾对美洲马鹿(*Cervis elaphus canadensis*)的采食行为进行过较系统的研究(Jiang & Hudson, 1993)。从 90 年代中期开始,我们在中国科学院“九五”重大项目“中国特有珍稀脊椎动物繁殖行为生态学研究”中开展了有关麋鹿行为的研究(蒋志刚,1999)。我们对麋鹿行为进行了系统观察,编制了麋鹿的行为谱,并通过辨识动物行为的基本单元,建立了以“姿势-动作-环境”为轴心的、以行为的生态功能为分类依据的麋鹿行为分类编码系统(蒋志刚,1999)。

#### 1.1 行为的定义与结构

动物行为指动物在一定环境条件下,为了完成摄食排遗、体温调节、生存繁殖以及满足其他生理需求而以一定姿势完成的一系列动作。行为有三个要素:姿势、动作和环境(图 1)。分别定义如下:

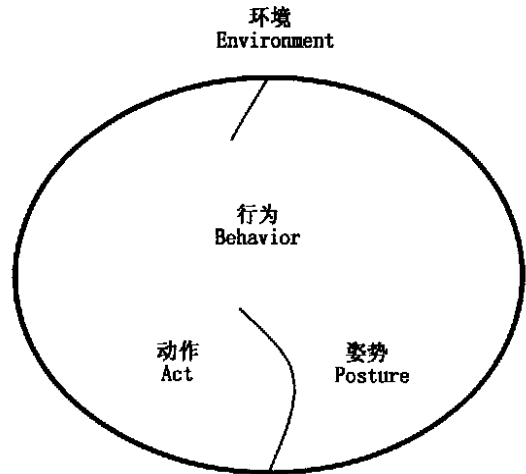


图 1 行为结构的三要素:姿势、动作和环境  
Fig. 1 Three structural components of behavior: posture, act and environment

**姿势:**指动物在一定的时间内,身体的主要结构部分保持一定的形状和位置。

**动作:**指在较短时间内,动物机体部分骨骼肌群运动,使得机体的部分结构运动、收缩、舒张、弯曲和位移。

**环境:**动物行为产生的环境包括生物环境(社会环境)和非生物环境,由食物、植被、土壤基底、天

敌、水体等构成。例如，同种个体之间的生物环境决定生物的性活动、繁殖、社会和育幼行为，植被是动物的生物环境之一，决定植食动物的采食、隐蔽和调温等行为活动。

动物行为是姿势和动作的组合，具有明显的环境适应机能。动物行为常常是在一定姿势基础之上完成的一系列动作，是较姿势和动作高一级的单元。动物的形态结构决定姿势和动作。动物行为则是动物与生态环境相互作用的结果。姿势决定行为的体位、指向和目的，动作除决定行为的指向和目的外，还决定行为的强度和频次。我们曾记录到有关麋鹿的姿势、动作和行为达 200 多种。动物行为的多样性决定了动物适应生态环境的能力。

### 1.2 行为的编码

针对行为的三个要素，我们提出了行为的三位编码系统：依动物的姿势、动作和环境建立 P 码、A 码和 E 码，将 P 码、A 码和 E 码组合，可以描述任何一种行为。PAE 编码为分解、标识动物行为，描述动物行为多样性提供了手段。

设 B, P, A, E 分别为研究对象的行为、姿势、动作和环境的集合， $p_i, a_i,$  和  $e_i$  分别是集合 P, A, E 的元素或子集。

行为  $b_i$  定义为：

$$b_i = p_i \quad a_i \quad e_i$$

$$p_i \subseteq P$$

$$a_i \subseteq A$$

$$e_i \subseteq E$$

### 2 行为的刚性

动物表现出的一定行为是为了达到一定的生理生态目的。动物行为的表达需要耗费和占用资源，如能量、时间和空间。动物维持姿势，完成动作需要耗费能量和时间，一些行为的表现则需要占有空间。

当个体占有的能量、时间和空间有限时，像经济学中所描述的那样，消费者的需求存在刚性和弹性 (Lipsey et al., 1982)，动物的行为亦存在着刚性与弹性。当动物的能量来源和生存空间受限制时，动物的一些行为如摄食、排遗等仍将表现出来，我们称这类行为的刚性强 (图 2)。而另一类行为如同性聚群行为、通讯行为和玩耍行为等，则不会表现出来或者表现频次低，我们称这类行为的弹性强。行为的

刚性与弹性是一对反概念：若某一行为的刚性强，则该行为的弹性弱；反之亦然。

我们研究圈养空间与麋鹿行为多样性时，定义行为的弹性 (behavioral elasticity, BE) 为：

$$BE = B_h / B_l$$

$B_l$  与  $B_h$  为低种群密度与高种群密度下观察到麋鹿的行为数目。上式亦可推广到计算其他资源对行为弹性的计算。若设行为的刚性为 BR，则：

$$BR = 1 - BE$$

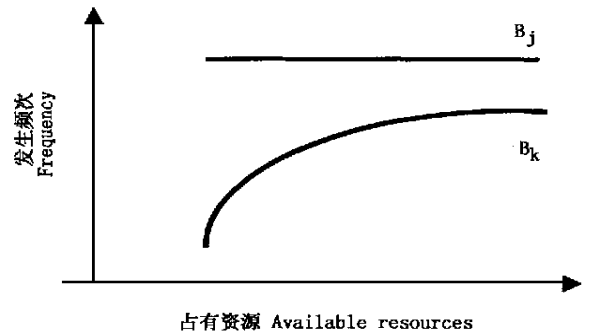


图 2 行为的弹性  
 $B_j$ , 刚性行为;  $B_k$ , 弹性行为  
Fig. 2 Elasticity of behavior  
 $B_j$ , low elasticity;  $B_k$ , high elasticity

### 3 行为的表达空间

空间是个体生存的必需资源之一。近代人口急剧增长，自然生态环境受到人类活动的强烈影响，野生动物的生境越来越少，野生动物的生存空间日益变小，生存空间已变成野生动物的稀缺资源。另一方面，那些人工繁育和因迁地保护而圈养的濒危动物，由于资源的限制，圈养空间十分有限，这种情形在人口稠密的发展中国家尤为突出。于是，不论在自然生态环境还是人工圈养环境，生存空间都可能成为动物行为的限制因子。

#### 3.1 圈养空间与大熊猫的发情行为

大熊猫在圈养状态下由于性成熟晚、繁殖率低和幼仔死亡率高，人工繁殖圈养大熊猫非常困难。另一方面，圈养出生的雄性大熊猫的性欲低，通常不能进行自然交配 (Penget al., 2001)。如何使圈养

蒋志刚, 1999. 行为的结构、刚性和表达空间与行为的多样性. 99 '昆明生命科学热点研讨会论文集  
蒋志刚, 1999. 行为的结构、刚性和表达空间与行为的多样性. 99 '昆明生命科学热点研讨会论文集  
Jiang Z and Li C, 2001. Living space and social behavior of the Père David's deer. *Biological Bulletin of Russian Academy of Sciences*. (In press)

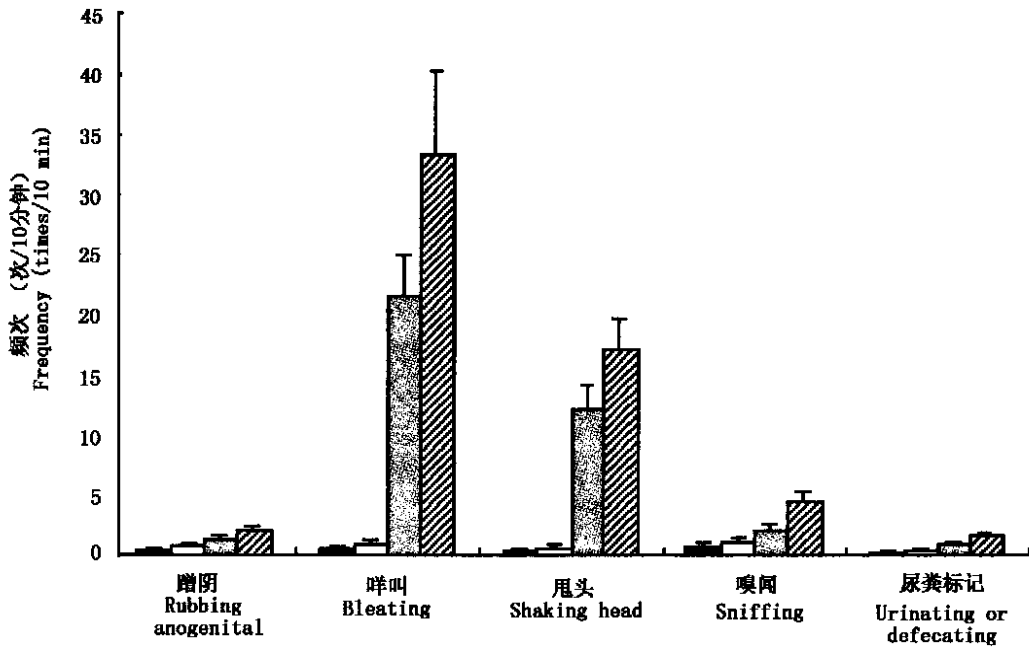


图3 活动空间大小对雄性大熊猫发情行为的影响 (次/10分钟)

注:从左至右黑色、白色、黑阴影和白阴影分别表示非发情期雄性个体关在兽舍中 (<12 m²) 和放到活动场 (>200 m²)、发情期雄性个体关在兽舍中 (<12 m²) 和放到活动场中 (>200 m²) 的行为频次

Fig.3 Effect of living space on rutting behavior of male giant pandas in captivity (times/10 min)

Note: The solid and open bars represent the behavioral frequencies of male giant pandas in the pen (<12 m²) and playground (>200 m²) outside the rutting season, respectively. The gray and hatched bars represent the behavioral frequencies of male giant pandas in the pen (<12m²) and playground (>200 m²) during rutting season, respectively.

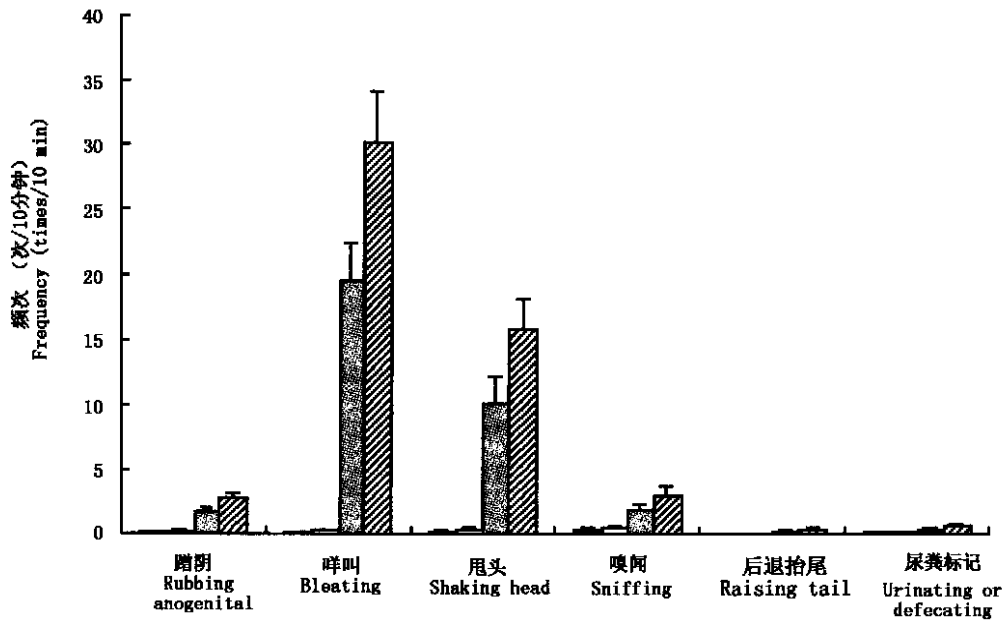


图4 活动空间大小对雌性大熊猫发情行为的影响 (次/10分钟)

注:从左至右黑色、白色、黑阴影和白阴影分别表示非发情期雌性个体关在兽舍中 (<12 m²) 和放到活动场 (>200 m²)、发情期雌性个体关在兽舍中 (<12 m²) 和放到活动场中 (>200 m²) 的行为频次

Fig.4 Effect of living space on estrous behavior of female giant pandas (times/10 min)

Note: The solid and open bars represent the behavioral frequencies of female giant pandas in pen (<12 m²) and playground (>200 m²) outside the estrous season. The gray and hatched bars represent the behavioral frequencies of female giant pandas in pen (<12 m²) and playground (>200 m²) during the estrous season.

出生的大熊猫个体成为繁殖者,尤其是如何提高大熊猫在圈养下的自然繁殖率,是扩增圈养大熊猫种群数量、建立一个自我维持的大熊猫圈养种群所必需解决的问题。我们从繁殖行为着手,分析和探讨了圈养状态下大熊猫发情受抑制的因素,提出了解决问题的办法。

动物表达行为需要一定的空间,若活动空间过小,虽然对刚性较大的行为(如摄食行为、排遗行为、休息行为)不会产生太大的影响,但会限制一些弹性较大的行为(如发情行为、社会行为、通讯行为、玩耍行为等)的表达。活动空间的大小是否会影响到大熊猫的发情行为呢?2000~2001年,我们分别以成都、北京和兰州动物园及成都大熊猫繁育基地的具有自然繁殖能力的11只健康成年雌性和3只健康成年雄性作为研究对象,比较了发情期雌雄大熊猫在不同大小活动空间里发情行为表现的频次及活动频率,结果发现,不同大小活动空间里大熊猫发情行为存在显著性差异( $P < 0.05$ )。在较大的活动空间里雌雄个体的发情行为表现的频次及活动频率显著地高于那些在较小的空间里的雌雄个体,说明活动空间对雄性或雌性大熊猫的发情行为有显著影响。当大熊猫被关在圈舍中时,由于活动空间较小( $< 12 \text{ m}^2$ ),其发情行为及活动就受到表达空间的限制,发情行为频次较低。一旦给圈养大熊猫以较大的活动空间,如将其放到活动场( $> 200 \text{ m}^2$ ),则其发情行为就会较好地表达出来。如果将大熊猫从活动场再次关回到圈舍中,则发情行为频次又降至较低的水平(图3,4)。圈养大熊猫发情行为的可逆性证明了活动空间对大熊猫发情行为有制约作用。这可能是大熊猫在圈养下发情交配困难的原因之一。因此,给圈养下的大熊猫提供较宽敞的活动空间,有助于其行为的充分表达,尤其是发情行为的表达。实验结果表明,每只大熊猫的活动空间至少应大于 $200 \text{ m}^2$ ,才能使其表达正常的行为。

### 3.2 圈养空间与麋鹿的社会行为

1997~1998年我们在江苏大丰国家级麋鹿自然保护区对麋鹿的行为进行了系统观察,将记录到的行为归为如下3大类:

(1) 生存行为(maintenance behavior):包括摄食行为(ingestive behavior)、排遗行为(eliminative behavior)、调节温度行为(thermo-regulatory behavior)、休息行为(resting behavior)、运动行为(locomotive behavior)和其

他杂项行为(miscellaneous behavior)。

(2) 繁殖行为(reproductive behavior):包括发情行为(rutting and estrous behavior)、交配行为(mating behavior)、分娩行为(parturition behavior)和育幼行为(parental behavior)。

(3) 社会行为(social behavior):包括对抗行为(agonistic behavior)、通讯行为(communication behavior)和分群行为(aggregation behavior)。

我们发现圈养空间影响麋鹿的行为。在 $1 \text{ km}^2$ 围栏中的麋鹿(密度 $59 \text{ 只}/\text{km}^2$ )群体中可以观察到比圈养在小圈麋鹿(密度 $1467 \text{ 只}/\text{km}^2$ )群体中更多的行为(表1)。麋鹿的一些行为,如休息行为、排遗行为和分娩行为的弹性低,在两种圈养密度下均可观察到。聚群行为和通讯行为频次在高密度种群中明显地下降。说明圈养空间对麋鹿的行为有显著的影响。

对不同圈养密度下麋鹿的社会行为进行比较,我们发现处于高圈养密度下雄鹿对抗行为增多。在小圈中,麋鹿冲撞、下颌压、站立踢、威胁、顶角及躲闪的频次明显地高于大围栏中的麋鹿种群。与小圈中的麋鹿相比较,大围栏中的雄鹿更多的是炫耀,很少进行真正的打斗。小圈中的雌鹿也较放养的大围栏中的雌鹿更具有攻击性,雌鹿的站立踢、冲撞和躲闪行为都较大围栏中多。

空间也影响麋鹿的通讯行为。1998年12月我们在江苏大丰麋鹿保护区进行了小规模麋鹿野放实验。麋鹿野放前在一个面积为 $0.06 \text{ hm}^2$ 的小圈圈养。小圈圈养的麋鹿基本不鸣叫,当8只圈养麋鹿释放到自然环境,原来的群体在野放初期在野外跑散,形成了相距 $1 \text{ km}$ 左右的两个小群。两个小群中麋鹿个体之间利用鸣叫、相互呼唤进行联系,10天后,这些麋鹿重新聚群。当两个小群聚合后,个体的鸣叫减少。说明麋鹿是为了通讯、定位而鸣叫。

### 3.3 空间与其他动物的行为

当空间有限时,个体密度升高,高密度会影响动物的行为。Jirotkul(1999)研究虹鳉(*Poecilia reticulata*)时发现,雄鱼的交配计策有明显的可塑性。密度增加时,雄鱼减少求偶炫耀;密度适中时,雄鱼的竞争和寻找配偶行为频次最高。种群密度对

彭建军,2001.圈养大熊猫发情行为受抑制的原因.北京:中国科学院动物研究所博士学位论文。

表 1 圈养空间对麋鹿的行为种类的影响

Table 1 Occurrence of behaviors of Père David's Deer with different sizes of captive space

行为类别 Behavior	观察到的行为种类 Number of behaviors observed		行为弹性 Behavioral elasticity
	小圈 (0.59 只/hm <sup>2</sup> ) Pen (0.59 inds./hm <sup>2</sup> )	围栏 Paddock (15 只/hm <sup>2</sup> ) Paddock (15 inds./hm <sup>2</sup> )	
生存行为 Maintenance behavior	51	60	0.85
摄食行为 Ingestive behavior	10	16	0.63
排遗行为 Eliminative behavior	5	5	1.00
调节温度行为 Thermo-regulatory behavior	6	7	0.86
休息行为 Resting behavior	6	6	1.00
运动行为 Locomotive behavior	11	12	0.92
杂项行为 Miscellaneous behavior	13	14	0.93
繁殖行为 Reproductive behavior	25	30	0.83
发情行为 Rutting and estrous behavior	12	14	0.86
交配行为 Mating behavior	3	5	0.60
分娩行为 Parturition behavior	6	6	1.00
育幼行为 Parental behavior	4	5	0.80
社会行为 Social behavior	28	44	0.64
对抗行为 Agonistic behavior	19	21	0.90
通讯行为 Communication behavior	5	11	0.45
分群行为 Aggregation behavior	4	12	0.33

总交配次数和交配后的配偶看护行为没有明显影响。各种密度下雌鱼都同样偏好选择深橙色的雄鱼。但是雄鱼被选择的机会与种群密度呈负相关,这可能是由高密度时雄鱼间竞争的减少引起的,与雌鱼的喜好关系不大(Jirotkul, 1999)。

邦加眼睛猴(*Tarsius bancanus*)雌猴在笼养中表现出的主要行为是睡眠,雌猴与雄猴间的关系也不紧密,而打斗行为频次却明显增加(Roberts & Kohn, 1993)。可见圈养空间的大小影响动物个体之间的社会交往行为。

苏格兰黑脸羊在 5 头/km<sup>2</sup> 的密度下采食时间较长,而在 20 头/km<sup>2</sup> 的密度下较短。可能由于草地上牧草的质量高,分布均匀,黑脸羊不排斥其他个体。取食时间与空间之间的关系可能反映了黑脸羊为了保证群体低密度时个体之间的紧密联系而增加了额外的活动(Sibbald et al., 2000)。

### 3.4 聚群行为

聚群生活是动物的一种社会行为(Berger, 1991)。有蹄类动物的同性别个体常常聚群。同性聚群或称“性聚群分离”(sexual segregation),指同性个体形成群体,在一起觅食、休息和运动。人们已经在许多有蹄类动物中发现了这种同性聚群现象,如马鹿(*Cervus elaphus*)、加拿大盘羊(*Ovis canadensis*)、驯鹿(*Rangifer tarandus*)、非洲野牛(*Syncerus caffer*)、美洲野牛(*Bison bison*)、白尾鹿

(*Odocoileus virginianus*)等(Clutton-Brock et al., 1987; Berger, 1991; Komers et al., 1993; LaGory, 1991; Nixon et al., 1991; Main & Coblenz, 1990; Main et al., 1996)。并发现在空间异质性高的环境中,同性聚群现象明显;而在空间异质性低的环境中,同性聚群现象不明显(Beier, 1987)。同性聚群现象还存在季节变化(蒋志刚等, 1999)。为什么这些动物存在同性聚群现象至今仍是一个谜。

Baldi et al. (1996)研究了阿根廷象海豹(*Mirounga leonina*),发现成年雌象海豹沿海滩聚群分布,个体间保持 1~2 个体长的距离。雌象海豹这种分布格局调节了种群的密度,吸引了雄象海豹,保证了大多数雄象海豹繁殖的机会,也提高了幼海豹的存活率。象海豹通过调节密度来增加他们繁殖成功的机会。

麋鹿也存在季节性同性聚群现象(蒋志刚等, 1999)。由于空间小,圈养在小圈中的麋鹿群体不存在两性分离现象。1998 年 10 月我们将圈养在小圈中的麋鹿野放。在野放的第 11 天,雄鹿离开雌鹿群活动。由于圈养面积小而无法表达的同性聚群现象,当麋鹿回归大自然后又表现出来了。

### 3.5 逃逸空间

对于动物生存而言,另一种重要的空间是逃逸空间。动物感到受威胁时,会逃离威胁源,直到离开威胁源一定距离后才会恢复安全感。生活在开阔草

原和荒漠上的野生有蹄类动物,其逃逸空间十分重要,因为它们在开阔草原和荒漠上很难找到隐身之处。圈养野生有蹄类动物需要很大的空间。美国圣地亚哥动物园有蹄类动物圈养场面积达 20 hm<sup>2</sup> (Dolan, 1987)。

高鼻羚羊 (*Saiga tatarica*) 原分布于我国,20 世纪在我国绝灭。从 1988 年开始,国家林业局甘肃濒危动物繁育中心先后从美国、德国分 4 批引入 12 只高鼻羚羊(王德忠等,1998)。1988~1992 年高鼻羚羊饲养在面积最大为 23 ×30 m<sup>2</sup> 的栏圈中。由于高鼻羚羊圈养在小圈中,没有逃逸空间,每当饲养人员给食、清扫圈舍时,高鼻羚羊都感到受到威胁,试图逃避。但因圈养的空间小,高鼻羚羊总是撞在墙上或围栏上,多次发生高鼻羚羊撞围栏受伤事故。1992 年 6 月将 13 只高鼻羚羊放入面积为 27 hm<sup>2</sup> 的饲养场后,再没有高鼻羚羊撞伤事故发生(罗宁等,1993)。1997 年,该种群曾达到 37 只,成为当时世界上最大的高鼻羚羊圈养种群。高鼻羚羊生活在开阔草原,善跑、胆小机警,在人工饲养环境中受到刺激后,会发生应激反应,轻则出现神经内分泌失调,食欲减弱、精神不振、机体抗病能力下降,或轻度撞伤,重则创伤致死。或者在受到刺激几天后猝死。所以,圈养场地面积是饲养高鼻羚羊成功的关键。

### 3.6 迁徙空间

有蹄类动物为了寻找食物,躲避恶劣的生存环境而进行长距离迁徙。蒙古瞪羚的分布区跨越中、俄、蒙三国,是季节性迁徙的动物。20 世纪 30 年代,蒙古大草原是蒙古瞪羚生活的核心地带,其数量在 400 万只以上。蒙古瞪羚曾经在蒙古东部与西部自由往来。那时,蒙古瞪羚遍布中国内蒙古全境,其分布区北达三江平原,南至河北南部(张自学等,1995)。随着人口北移、草原被开垦,蒙古瞪羚的栖息地日益萎缩。自从北京—乌兰巴托铁路建成以后,铁路两旁设置了高高的护路铁丝网,阻断了蒙古瞪羚的迁移通道,限制了蒙古瞪羚的迁移空间。20 世纪末,蒙古西部再也见不到蒙古瞪羚了(图 5, Milner Gulland & Lhagvasuren, 1998; Reading et al., 1998)。20 世纪 90 年代,中蒙边境全线开始设立铁丝网,阻挡了蒙古瞪羚的南下迁移路线。内蒙古草原上,蒙古瞪羚分布区越来越向北退缩。现在,蒙古瞪羚主要分布在蒙古共和国东方省。但是,在灾害的胁迫下,蒙古瞪羚会竭力拓展迁移空间。2000

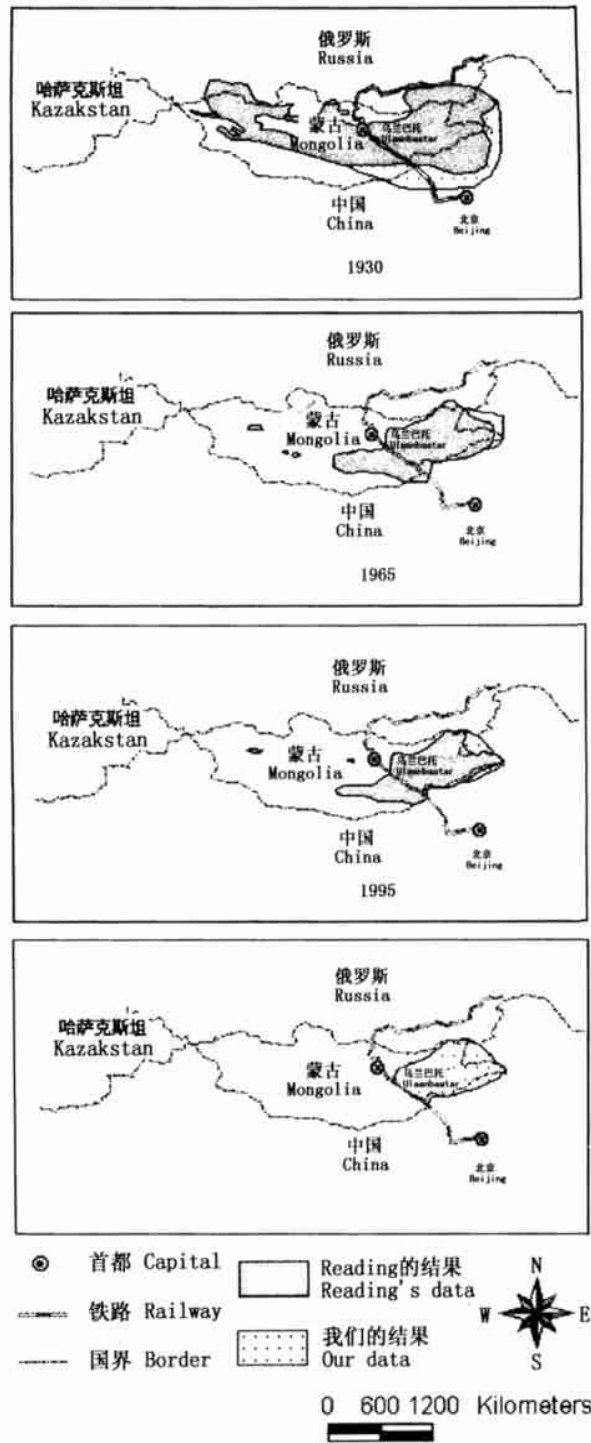


图 5 蒙古瞪羚历史与现实分布区

分布图综合 Milner Gulland & Lhagvasuren (1998), Reading et al. (1998 年),张自学等(1995)和我们 2000 年实地考察资料绘成  
Fig. 5 Historical and current distributions of Mongolian gazelle The distribution map was drawn based on the information from Milner Gulland & Lhagvasuren (1998), Reading et al., (1998), Zhang et al. (1995) and our own data.

年,我们与俄罗斯科学家一道在中蒙边境开展了蒙古瞪羚联合考察。在秋季,我们仅发现蒙古瞪羚以10~20只为小群,活动于内蒙古新巴尔虎左旗和新巴尔虎右旗的边境地区,蒙古瞪羚的大群体则生活在蒙古共和国境内。但是该年冬季,蒙古东方省发生大雪灾,大批蒙古瞪羚冲过边境线深入到内蒙古新巴尔虎左旗与新巴尔虎右旗、乌珠穆沁旗境内数十公里的地区。说明野生有蹄类动物为了躲避自然灾害和寻找食物,需要较大的生存空间。2000年7月中旬至8月上旬,大批蒙古野驴曾冲毁中蒙边界的铁丝围栏,从蒙古共和国进入我国内蒙古自治区巴彦淖尔盟乌拉特中旗和乌拉特后旗境内,也是野生有蹄类动物在自然灾害的压力下会发生长距离迁移的例子。如果说逃逸空间是濒危动物迁地保护时必须考虑的因素,那么,季节迁移空间则是设计野生动物自然保护区应当考虑的因素。

#### 4 行为与生境元素

在一些濒危动物的迁地保护设施中,人工圈养环境通常十分单调,缺乏动物自然生境中的种种元素。于是,生活在迁地圈养环境中的濒危动物常常发育了刻板行为,而动物生存与繁殖所必需的一些行为不能正常发育。环境作为动物行为的一个要素,环境中生境元素的多样性是诱导动物行为发育的条件之一。

野生动物在长期进化中形成了特定的行为模式以适应它们特定的栖息环境、食物资源和气候条件。迁地保护濒危物种时,圈养环境与自然环境是迥然不同的,动物必须重新适应有限的空间和单调的环境。自然环境中的野生动物通过行为改变它们与环境的关系,包括积极寻找有利的生存空间和主动避开不利的环境。但是在圈养情况下,动物对外来干扰的反应能力是有限的。圈养环境对动物有短期和长期的影响,并可能最终改变动物的行为模式甚至遗传结构(Carlstead, 1996)。

丰富圈养环境(environmental enrichment)指给圈养动物提供复杂而多样的环境,以增加圈养野生动物表达其野外行为的可能性,这些行为包括寻找食物、建立领域、筑巢和避开不利环境等。对动物行为表达而言,圈养环境的丰富性有时比空间大小更重要,高的环境异质性使得动物发育更多的行为,从而提高它们忍受周围紧张因素的能力(Carlstead, 1996)。

研究表明,在圈养条件下,野生动物的某些习性如寻找、采集和贮藏食物等行为的表达与笼舍环境的异质性有关。因此,人们为猕猴(*Macaca fascicularis*, Bryant et al., 1988)、狮尾猴(*Macaca silenus*, Smith et al., 1989)和美洲黑熊(*Ursus americanus pallas*) (Garshelis & Pelton, 1980)等提供类似于玩具的装置,使它们通过寻找获得食物,同时为它们提供用于贮藏食物的隐蔽点。这些方法无疑会使动物保持一些原始行为,从而有利于这些物种野生种群的恢复。

Hansen et al. (1999)研究发现,生活在常规饲养笼中的野兔(*Oryctolagus cuniculus*)个体表现出的啃咬笼子和额外修饰等行为频次比环境丰富笼中个体的高。但野兔的昼间活动和夜间休息时间长度在两种环境之间无差异。另外在环境复杂的笼中,一些雌兔还常把盛食物的盒子作为隐蔽所,站在盒子上警戒,说明丰富的环境给雌兔带来更多的好处。可见生存环境的丰富性影响笼养野兔的某些行为(如警戒行为),而对另一些行为(如生存行为)没有显著影响(Hansen et al., 1999)。对猩猩(*Pongo pygmaeus*)和大猩猩(*Gorilla gorilla*)的研究也表明,影响它们个体活动水平的因素不是笼舍的大小和结构,而是增加的静态或活动物体的数量(Wilson, 1982)。

Swaisgood et al. (2001)在卧龙大熊猫繁育中心进行了生境因素丰富与大熊猫行为发育的研究。他们利用下列物体或装置来丰富大熊猫的圈养生境:如可供大熊猫玩耍的塑料物体、装满稻草的麻袋、杉木枝、冻有苹果的大冰块或迷宫饲喂槽等。在长达两个半月的实验中,他们发现大熊猫在丰富生境行为实验中刻板行为显著减少,当大熊猫预计饲喂时而发生的讨食行为次数也减少了,而大熊猫在这些实验中与丰富生境物体或装置有关的行为增加,一些与丰富生境物体或装置无关的行为也增加了。在这些实验中,大熊猫活动的时间增长,行为的多样性增高。生境因素丰富实验对亚成体的影响比对成体更明显一些,当将那些生境元素移去后,生境丰富实验的影响依然会在那些大熊猫身上存在一段时间。

李春旺, 蒋志刚, 周嘉, 曾岩, 2001. 内蒙古巴彦淖尔盟蒙古野驴(*Equus hemionus*)的数量、分布和保护对策. 兽类学报(印刷中)。



圈养环境中长大的动物个体由于缺乏行为的表达空间, 仅仅表现出刚性大的行为, 许多弹性大的行为会丧失。从而导致动物行为的多样性下降。因而, 在保存濒危物种时必须充分考虑动物行为的刚性与弹性以及动物行为的表达空间, 以保证这些个体行为的正常发育。那些生活在自然环境的野生动物不仅需要刚性大的行为, 也需要弹性大的行为。所以, 那些将要放归自然的人工繁育的濒危动物个体, 必须诱导其弹性行为的发育, 以保证这些个体放归自然后能正常生存。在濒危动物的迁地保护时应注意维持濒危个体的行为多样性。行为多样性是生物多样性的有机组成部分。动物个体只有保留潜在的行为, 才能适应多变的生态环境。对于那些迁地保护的濒危动物, 如果保护的目的是为了重建有进化潜力的野生种群, 那么更应增大圈养空间, 增加生境多样性, 培养、保存圈养个体的行为多样性。

### 参考文献

- 蒋志刚, 刘丙万, 曾岩, 韩更新, 胡慧建, 1999. 同性相吸 异性相斥? 麋鹿的同性聚群行为. *科学通报*, **44**: 1803 ~ 1809
- 蒋志刚, 马克平, 韩兴国, 1997. 保护生物学. 杭州: 浙江科技出版社.
- 蒋志刚, 1999. 麋鹿的行为谱与行为的编码. *兽类学报*, **20** (1): 1 ~ 12
- 罗宁, 谷景和, 王德忠, 1993. 赛加羚羊再引入试验. *干旱区研究*, **9** (增刊): 61 ~ 65
- 王德忠, 罗宁, 谷景和, 1998. 赛加羚羊 (*Saiga tatarica*) 在我国原产地的引种驯养. *生物多样性*, **6** (4): 309 ~ 311
- 张自学, 孙静萍, 白韶丽, 王忠恩, 1995. 黄羊 (*Procapra gutturosa*) 在中国分布的变迁及其资源持续利用. *生物多样性*, **3** (2): 95 ~ 98
- Baldi R, Campagna C, Pedraza S and Boeuf B J, 1996. Social effects of space availability on the breeding behavior of elephant seals in Patagonia. *Animal Behaviour*, **51**: 717 ~ 724
- Beier P, 1987. Sex differences in quality of white-tailed deer diets. *Journal of Mammalogy*, **68**: 323 ~ 329
- Berger J, 1991. Pregnancy incentives, predation constrains and habitat shifts: experimental and field evidence for wild bighorn sheep. *Animal Behaviour*, **41**: 61 ~ 77
- Bryant C E, Pupniak N M J and Iverson S D, 1988. Effects of different environmental enrichment devices on cage stereotypic and autoaggression in captive cynomolgus monkeys. *Journal of Medical Primatology*, **17**: 257 ~ 269
- Carlstead K, 1996. Effects of captivity on the behavior of wild mammals. In: Kleiman D G, Allen M E, Thompson K V and Lumpkin S (eds.), *Wild Mammals in Captivity*. The University of Chicago Press, 317 ~ 333
- Clutton-Brock T H, Iason H G R and Guinness F E, 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology* (London), **211**: 275 ~ 289
- Dolan J, 1987. The saiga (*Saiga tatarica*), in captivity, with special reference to Zoological Society of San Diego. In: Soma H (ed.), *The Biology and Management of Capriconis and Related Mountain Antelopes*. Beckenham: Croom Helm, 41 ~ 50
- Garshelis D L and Pelton M R, 1980. Activity of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. *Journal of Mammalogy*, **61**: 8 ~ 19
- Gosling L M and Sutherland W J, 2000. Behaviour and Conservation. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hansen L T and Berthelsen H, 1999. The effect of environmental enrichment on the behaviour of caged rabbits, *Oryctolagus cuniculus*. *Applied Animal Behaviour Science*, **68**: 163 ~ 178
- Jiang Z and Hudson R J, 1993. Foraging postures of wapiti (*Cervus elaphus*). *Applied Animal Behavior Science*, **36**: 275 ~ 287
- Jiang Z, 1999. Age-dependent rut strategy in Milu. *Ethology*, **34** (Supplement): 168
- Jirotkul M, 1999. Population density influences male-male competition in guppies. *Animal Behaviour*, **58**: 1169 ~ 1175
- Komers P E, Messier F and Gates C C, 1993. Group structure in wood bison: nutritional and reproductive determinants. *Canadian Journal of Zoology*, **71**: 1367 ~ 1371
- LaGory K E, Bagshaw C III and Brisbin I L Jr., 1991. Niche differences between male and female white-tailed deer on Ossabaw Island, Georgia. *Applied Animal Behavioural Science*, **29**: 205 ~ 214
- Lehner P N, 1996. Handbook of Ethological Methods (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Lipsey R G, Purvis D D, Sparks G R and Steiner P C, 1982. Economics (4th ed.). New York: Harper & Row Publishers.
- Main M B and Coblenz B E, 1990. Sexual segregation among ungulates: a critique. *Wildlife Society Bulletin*, **18**: 204 ~ 210
- Main M B, Weckerly F W and Bleich V C, 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy*, **77**: 449 ~ 461
- Martin P and Bateson P, 1993. Measuring Behaviour, An Introduction Guide (2nd ed.). Cambridge: Cambridge Uni-

- versity Press.
- Milner-Gulland E J and Lhagvasuren B, 1998. Population dynamics of the Mongolian gazelle *Procapra gutturosa*: an historical analysis. *Journal of Applied Ecology*, **35**: 240 ~ 251
- Nixon C M, Hansen L P, Brewer P A and Chelvig J E, 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildlife Monographs*, **118**: 1 ~ 77
- Peng J, Jiang Z and Hu J, 2001. Status and conservation of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Folia Zoologica*, **50**: 81 ~ 88
- Peng J, Jiang Z, Liu W, Huang S, Zhang J and Wang W, 2001. Growth and development of the giant panda cubs in the Beijing Zoo. *Journal of Zoology* (London), **254**: 261 ~ 266
- Phole C, 1987. Experiences of keeping and breeding saiga antelope at Tierpark, Berlin. In Soma H (ed.), *The Biology and Management of Capriconis and Related Mountain Antelopes*. Beckenham: Croom Helm, 91 ~ 204
- Reading R, Mix P, Lhagvasuren H and Tsevenmyadag B, 1998. The commercial harvest of wildlife in Dornod Aimag, Mongolia. *Journal of Wildlife Management*, **62**: 59 ~ 71
- Roberts M and Kohn F, 1993. Habitat use, foraging behavior, and activity patterns in reproducing western tarsiers, *Tarsius bancanus*, in captivity: a management synthesis. *Zoo Biology*, **12**: 217 ~ 232
- Sibbald A M, Shellard L J F and Smart T S, 2000. Effects of space allowance on the grazing behaviour and spacing of sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, **70**: 49 ~ 62
- Smith A, Lindburg D G and Vehrencamp S, 1989. Effect of food preparation on feeding behavior of lion-tailed macaques. *Zoo Biology*, **8**: 67 ~ 75
- Swaisgood R R, White A M, Xiaoping Z, Hemin Z, Guquan Z, Rongping W, Hare V J, Tepper E M and Lindburg R G, 2001. A quantitative assessment of the efficacy of an environmental enrichment programme for giant pandas. *Animal Behaviour*, **61**: 447 ~ 457
- Wilson S F, 1982. Environmental influences on the activity of captive apes. *Zoo Biology*, **1**: 201 ~ 209

(责任编辑: 闫文杰)

## 生物多样性研究丛书

### 1 生物多样性研究丛书

- (1)《保护生物学》(蒋志刚/马克平主编) 38.00 元/本
- (2)《物种多样性研究与保护》(宋延龄、杨亲二等主编) 38.50 元/本
- (3)《中国动植物遗传多样性》(胡志昂/张亚平主编) 35.00 元/本
- (4)《遗传多样性研究的原理与方法》(季维智、宿兵主编) 38.80 元/本
- (5)《系统与进化植物学中的分子标记》(邹喻苹、葛颂等编著) 35.00 元/本
- (6)《中国重点地区与类型生态系统多样性》(马克平主编) 43.80 元/本
- (7)《中国森林多样性及其地理分布》(陈灵芝主编) 35.00 元/本

- (8)《人类活动对生态系统多样性的影响》(陈灵芝、王祖望主编) 42.00 元/本
- (9)《生物多样性与人类未来——第二届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集》 80.00 元/本
- (10)《面向 21 世纪的中国生物多样性保护》——第三届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集》 80.00 元/本

### 2 生物多样性译丛

- (1)《生物多样性译丛(三)》 41.00 元/本
- (2)《生物多样性公约指南》(又名《生物多样性译丛(四)》) 30.00 元/本

邮购请汇款到编辑部,并请另加书款 10% 的邮挂费。  
本刊 e-mail 地址: biodiversity@caf.forestry.ac.cn