

# 藏羚行为的 PAE 编码系统

吴彤<sup>1,2</sup> 连新明<sup>1,5\*</sup> 苗紫燕<sup>3</sup> 李宏奇<sup>4</sup> 陈佳萍<sup>1,2</sup> 王东<sup>1,2</sup> 张同作<sup>1,5\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院西北高原生物研究所,高原生物适应与进化重点实验室,西宁 810001; <sup>2</sup>中国科学院大学,北京 100049; <sup>3</sup>青海省自然资源博物馆,西宁 810001; <sup>4</sup>青海省环境工程技术评估中心,西宁 810007; <sup>5</sup>青海省动物生态基因组学重点实验室,西宁 810001)

**摘要** 2017—2019年基于“姿势-动作-环境”(PAE)三要素并结合行为功能,在三江源国家公园长江源园区可可西里片区和羌塘国家级自然保护区记录并构建藏羚的行为谱,建立藏羚行为 PAE 编码系统,共描述记录了藏羚 12 种姿势、79 种动作和 10 种环境类型,最终确定 89 种行为,依据行为功能将其划分为摄食、排遗、调温、发情、交配、分娩、育幼、冲突、通讯、聚群、休息、运动和杂类等 13 大类。藏羚行为在季节、性别、年龄和功能类型发生比例间均存在差异。冷季和暖季藏羚采用不同的行为调节体温和获取食物及水分,而不同年龄的雄性藏羚在觅食及交配行为中存在差异。藏羚行为的发生与栖息环境和自身的生理状况密切相关。以往对藏羚行为的划分主要依赖于动物的身体姿势而忽略了同一姿势下不同动作的生物学功能差异,而 PAE 行为编码有效避免了此类问题,为将来深入研究藏羚行为学,挖掘行为的生物学功能,以及后续藏羚种群的动态监测提供了基础数据和科学参考。

**关键词** 藏羚; 行为谱; PAE 编码系统; 三江源国家公园; 羌塘国家级自然保护区

**Ethogram and PAE coding system for Tibetan antelope (*Pantholops hodgsonii*).** WU Tong<sup>1,2</sup>, LIAN Xin-ming<sup>1,5\*</sup>, MIAO Zi-yan<sup>3</sup>, LI Hong-qi<sup>4</sup>, CHEN Jia-ping<sup>1,2</sup>, WANG Dong<sup>1,2</sup>, ZHANG Tong-zuo<sup>1,5\*</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>Museum of Natural Resources of Qinghai Province, Xining 810001, China; <sup>4</sup>Environmental Engineering Assessment Center of Qinghai Province, Xining 810007, China; <sup>5</sup>Qinghai Provincial Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Xining 810001, China).

**Abstract:** Three key elements of behaviors for Tibetan antelope *Pantholops hodgsonii*, posture, act, and environment (PAE), were recorded in the Kekexili area of Sanjiangyuan National Park and Chang Tang National Nature Reserve from 2017 to 2019. Using the recorded behaviors, we established a PAE coding system for Tibetan antelope, including 12 postures, 79 acts, 10 environmental categories, and 89 behaviors. According to the behavioral functions, those behaviors were divided into 13 categories: ingestion, elimination, thermo-regulation, rutting and estrus, mating, parturition, parental behaviors, conflict, communication, aggregation, resting, locomotion, and miscellaneous. Behaviors varied across season, sex, and age. For example, Tibetan antelope used different behaviors to regulate body temperature and to obtain food and water in different seasons. There were differences in foraging and mating behaviors among male Tibetan antelope with different ages. The occurrence of Tibetan antelope behavior was closely related to their inhabiting environment and physiological condition. In previous studies, the classification of behaviors was largely dependent on body posture, with the potential differences between the function of acts in the same posture being overlooked. The PAE coding system established here could eliminate such uncertainties and provide a robust framework for effectively studying behaviors of Tibet-

©1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net  
青海省应用基础科学研究计划项目(2017-ZJ-724)、青海省重大专项“三江源区代表性动物基因资源保护和利用”项目、第二次青藏高原综合科学考察专题“第三极国家公园群建设”(2019QZKK040104)和中国科学院“西部之光”青年学者 A 类项目资助。

收稿日期: 2020-09-11 接受日期: 2021-01-29

\* 通讯作者 E-mail: lianxinming@nwipb.cas.cn(连新明); zhangtz@nwipb.cas.cn(张同作)

an antelope by accurately recording behavioral functions and conducting long-term population monitoring.

**Key words:** Tibetan antelope; ethogram; PAE coding system; Sanjiangyuan National Park; Chang Tang National Nature Reserve.

人类对动物行为的观察历史悠久,但对动物行为定义的确切描述相对较少。1904年,Weyssse在《Principles of Zoology》一书中给出了动物行为的定义,认为动物行为是动物对可能受到的各种刺激作出的有意识或无意识的反应,并且作为本能,动物在没有任何经验的情况下便可进行复杂协调的动作(Weyssse,1904)。随着动物行为学的确立和行为生理实验的发展,人类对动物行为的认识也在发生改变。诸多学者认为,行为是动物对外部刺激和个体自身需求所产生的应答(Weisz,1966; Alcock,1975)。但是,以上关于动物行为的定义仅关注了动物对刺激的反应,而事实上,行为还应包含动物的运动模式、发声和身体姿势以及在相互交流中可识别的变化,包括改变颜色或者气味等(Immelmann,1980)。因此,行为是物种与环境相互作用,为满足生存的生理需求而进行的高度组织化和综合化的活动模式(Villee et al.,1984)。2001年,蒋志刚等(2001)提出了新的行为概念,认为动物行为是动物个体在一定环境条件下,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。这一定义综合了行为的姿势、动作和环境三大要素,认为动物行为是姿势和动作的组合,且具有明显的环境适应机能(蒋志刚,2000)。

行为谱是对动物行为的观察和总结,通过归类具有相同或相似功能的行为类型(尚玉昌,1986),有助于了解行为的生态功能特征,也是行为学研究的基础(McDonnell,2003)。但是,动物行为的表现形式多样且多变,相同的动物姿势和动作在不同的环境条件下可能行使着不同的生物学功能,因此编制动物行为谱应考虑动物行为的姿势、动作和环境3个要素。蒋志刚(2000)提出基于“姿势(Posture)-动作(Act)-环境(Environment)”的PAE行为谱编码系统,受到了行为学领域研究者的关注。随后,动物行为学研究者陆续构建了多个类群物种的PAE编码行为谱,如褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricum*)(郝爱霞等,2014)、白琵鹭(*Platalea leucorodia*)(李秉书等,2014)、黑鹳(*Ciconia nigra*)(张振群等,2016)等

鸟类、猕猴(*Macaca mulatta*)(田军东等,2011)、岷山藏酋猴(*Macaca thibetana*)(肖俊等,2016)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)(罗欢等,2019)等灵长类动物,而在有蹄类中也已在麋鹿(*Elaphurus davidianus*)(蒋志刚,2000)、梅花鹿(*Cervus nippon*)(戚文华等,2010)、水鹿(*Rusa unicorn*)(张晋东等,2018)、岩羊(*Pseudois nayaur*)(王盼等,2018)等物种中得到使用。

藏羚(*Pantholops hodgsonii*)是分布于青藏高原地区的特有物种,也是国家I级重点保护野生动物。针对藏羚行为学的研究主要集中在集群行为(连新明等,2005)、行为时间分配(连新明等,2007)、活动节律(连新明等,2007)、求偶行为(Luo et al.,2018)以及对人类活动的干扰响应(夏霖等,2005;连新明等,2012)等方面。上述研究中藏羚行为的定义均为描述性的类别行为或某一具体行为,对行为发生的环境背景考虑较少。本文将基于“姿势-动作-环境”三要素构建藏羚的行为谱,通过总结藏羚行为的观察记录,为将来深入研究藏羚行为学,挖掘行为的生物学功能,以及后续藏羚种群的动态监测提供基础数据和科学参考。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

本研究在三江源国家公园长江源园区可可西里片区(35°24'N—36°16'N,89°24'E—94°34'E;简称:可可西里)和羌塘国家级自然保护区(32°12'N—36°29'N,79°59'E—90°26'E;简称:羌塘)两地开展。可可西里平均海拔为4540 m,气候寒冷,强风频繁,自然条件恶劣(李睿等,2015)。年均温度-9.0~-4.0℃,根据可可西里东部边缘的五道梁气象站记录,其年均温-5.1℃,最冷月为1月,平均温度在-10℃以下,而7月为最热月,均温也低于10℃。可可西里年平均降水量在150~450 mm,暖季(6—8月)降水量占年降水量的70%左右。可可西里的主要植被类型为高寒草原、高寒草甸和高寒荒漠,优势植被包括青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、小叶棘豆(*Oxytropis microphylla*)等。

羌塘位于西藏自治区北部,昆仑山、可可西里山以南,冈底斯山和念青唐古拉山以北,平均海拔 5000 m 以上。羌塘大部分区域年均温低于 0 ℃,7 月为最热月,其中海拔 4200~5000 m 的羌塘南部亚寒带地区,7 月均温为 6~10 ℃,而羌塘北部海拔 5000 m 以上的寒带地区 7 月平均温度仅为 3~6 ℃,羌塘地区最冷月平均气温均在-10 ℃ 以下。羌塘地区年降雨量为 50~460 mm,集中于暖季(6—8 月)(杜军等,2019)。羌塘地区的主要植被类型为高寒草原和高寒草甸,优势物种包括高山蒿草(*Kobresia pygmaea*)、紫花针茅、青藏苔草等。

可可西里和羌塘两地野生动物多样性丰富,且多为青藏高原特有物种,包括藏羚、藏原羚(*Procapra picticaudata*)、藏野驴(*Equus kiang*)、野牦牛(*Bos mutus*)等食草动物,还有狼(*Canis lupus*)、棕熊(*Ursus arctos*)、藏狐(*Vulpes ferrilata*)等食肉动物。

1.2 野外调查与数据收集

藏羚的行为观察主要沿可可西里和羌塘两个地区的道路沿线开展。调查时间通常为产羔季及前后(5—9 月)和交配季(12 月—翌年 1 月),于调查日 8:00—19:00,利用 8×10 倍双目望远镜直接观察或用数码相机拍摄藏羚的活动,同时记录藏羚的生境数据。

1.3 年龄性别及行为定义编码

藏羚为典型的性二型有蹄类,雄性体型比雌性大 30% 左右,且雄性有角而雌性无角(刘务林,2008)。由于调查通常在产羔季和交配季进行,因此结合藏羚的体型、角的大小及形状、毛色等,雄性藏羚可明显区分幼年、亚成体和成年 3 个年龄阶段,而雌性藏羚的年龄区分困难,仅能从体型上分辨当年出生的幼年个体和成年(即非幼体)两类,以交配季 12 月为时间节点,雄性藏羚各年龄阶段依次为雄性幼羚(<1.0 岁)、亚成体雄羚(1.5~2.5 岁)、成年雄羚(>2.5 岁),雌性藏羚则为雌性幼羚(<1.0 岁)和成年雌羚(≥1.0 岁)(苏建平,2003;连新明等,2005;苗紫燕等,2020)。

幼年雄性:通常<1 岁龄,角长<10 cm,体色为土黄色。

亚成体雄性:1.5~2.5 岁,角长 30~40 cm,背部毛色为土黄色,面部和四肢前侧呈淡灰黑色。

成体雄性:角长>50 cm,角的末端向前弯曲,其毛色为白色或灰白色,面部、四肢正前方及蹄子均为黑色。

幼年雌性:通常为当年出生个体,体型明显小于成体,体色为土黄色。

成年雌性:通常≥1.0 岁,体色土黄色。

参照以往研究及野外实地观察(蒋志刚,2000;连新明等,2007),将行为根据姿势、动作和环境进行划分,编制藏羚 PAE 行为编码分类系统。录像视频通过 Observer XT 软件处理并利用 SPSS 22.0 分析行为发生频次,各行为的出现频次按照性别-年龄分组中各行为发生频次占该性别-年龄分组中所有行为频次的百分比计算(田军东等,2011)。行为发生频次>10% 计做:++,0~10% 计做:+,未观察到该行为则留空。

藏羚分布海拔高,四季区分不明显,因此,行为发生时间主要根据藏羚的繁殖状态分为产仔哺乳期(6—8 月)、交配期(12 月—翌年 1 月)、非繁殖期(2—5 月和 9—11 月)以及全年 4 种时间类型。

2 结果与分析

本研究共观察藏羚集群 2040 群次,共计 13890 只次。藏羚的姿势共分为 12 种:站、立、卧、躺、行、跑、跳、顶、爬、游、跪、哺(表 1)。其中,立、顶、爬为

表 1 藏羚姿势编码(P 码)  
Table 1 Posture codes for Tibetan antelope

姿势 Posture	编码 Codes	定义 Definition
站 Standing	1	四肢支撑身体,四肢直立或弯曲 Supporting the body on all four legs, with either straight or bent legs
立 Rearing	2	后肢支撑身体,前肢悬空 Supporting the body on hindlegs, with forelegs raised off the ground
卧 Sitting	3	腹部垂直紧贴地面 Resting vertically on the ground with the abdomen
躺 Lying	4	身体侧面接触地面 Resting on the ground with the side of the body
行 Waling	5	四肢交替前进,始终接触地面 Moving forward with all four legs, keeping one or more hoof in contact with the ground
跑 Running	6	四肢快速交替前进,有时身体悬空 Moving forward quickly, sometimes with all four hooves off the ground
跳 Jumping	7	两前肢或两后肢用力,同时离地,身体向上或向前移动 Pushing off the ground with forelegs or hindlegs and propelling upwards
顶 Butting	8	两个体间用角或头部相抵 Butting other individuals with horns or heads
爬 Mounting	9	雄性从正后方将前肢搭在雌性背部 Male placing front legs on a females' back
游 Swimming	10	四肢交替划水 Moving forward through water with all four legs
跪 Kneeling	11	幼羚前肢弯曲,膝着地,后肢直立 Keeping hind-legs upright on straight whilst bending forelegs, touching the ground with both knees
哺 Nursing	12	雌性为幼羚喂奶 Females breastfeeding calves

表2 藏羚动作编码(A码)

Table 2 Act codes for Tibetan antelope

动作 Acts	编码 Codes	动作 Acts	编码 Codes
头颈部 Head and neck		四肢 Limbs	
摇头 Head shaking	1	直立 Stand	40
顶 Goring	2	踏步 Step	41
昂 Head up	3	前迈 Step forward	42
前伸 Extend forward	4	踢腿 Goose step	43
左转 Turing left	5	后退 Step back	44
右转 Turning right	6	侧迈步 Step diagonal	45
后转 Turning back	7	跑 Running	46
甩头 Swagging	8	跳 Jumping	47
蹭角 Rubbing horns	9	前肢伸直 Forelegs straight	48
回头 Head backward	10	单前肢伸直 A foreleg bend	49
低头 Lower head	11	后肢伸直 Hindlegs straight	50
嘴部 Mouth		前肢弯曲 Forelegs bend	51
啃 Gnaw	12	后肢弯曲 Hindleg( s) bend	52
扯 Pull	13	前后肢弯曲 legs bend	53
嚼 Chew	14	前肢踢 Forelegs kick	54
舔 Lick	15	刨 Paw	55
咬 Bite	16	挠 Scratch	56
张嘴 Open mouth	17	撑 Support	57
露齿 Show teeth	18	前肢开叉站立 Stand with forelegs apart	58
吐舌 Stick out tongue	19	后肢开叉站立 Stand with hindlegs apart	59
呵欠 Gape	20	腰荐腹部 Hindquarter	
咬齿 Gnash	21	直腰 Back straight	60
吞咽 Swallow	22	伸腰 Stretch	61
闭嘴 Close mouth	23	弯腰 Bend	62
吸 Suck	24	左转身 Turn left	63
擦嘴 Rubbing mouth	25	右转身 Turn right	64
吼 Roar	26	翘尾 Tail raised	65
鸣 Bleat	27	扫尾 Tail swapped	66
卷唇 Flehmen	28	尾拍打 Tail flapped	67
眼耳鼻部 Ear eye and nose		尾下垂 Tail down	68
闭眼 Close eyes	29	抖 Shiver	69
注视 Watch	30	排粪 Defecate	70
耳前转 Ears turn forward	31	排尿 Urinate	71
耳后转 Ears turn back	32	前冲 Thrust	72
耳侧立 Ears turn to aside	33	插入 Insert	73
鼻翼撑张 Nose-wing open	34	阴部红肿 Genital region swollen	74
呼气 Expire	35	产出胎儿 Birth	75
吸气 Inspire	36	排出胎盘 Placental expulsion	76
嗅 Sniff	37	勃起 Erect	77
触 Touch with muzzle	38	射精 Ejaculate	78
喷鼻 Spurting with nose	39	腹部收缩 Abdominal contraction	79

雄性独有姿势,哺与跪为雌性与幼羚间的哺乳姿势,其余均为雄性和雌性共有姿势。站、卧、躺、跪为动物静止姿势,其他均为运动姿势。

藏羚的行为根据身体发生部分的不同分为头颈部、嘴部、眼耳鼻部、四肢、腰荐腹部五类,共记录动作79种(表2)。藏羚的动作中,蹭角、擦嘴、吼、鼻

表3 藏羚环境编码(E码)

Table 3 Environment codes for Tibetan antelope

环境 Environment	生物环境 Biotic (E1)	非生物环境 Abiotic (E2)	编码 Codes
草地 Grassland		√	1
水体 Water body		√	2
雪地 Snowfield		√	3
雄性 Males	√		4
雌性 Females	√		5
亚成体 Sub-adult	√		6
幼体 Calves	√		7
雌性与幼体 Female and calves	√		8
混合群 Mixed group	√		9
独羚 Solitary animal	√		10

翼喷张、前肢踢、前冲、插入、勃起、喷鼻、射精 10 种动作为雄性特有,阴部红肿、产出胎儿、排出胎盘、腹部收缩 4 种动作为雌性独有,其余动作在雌雄中均可见。

藏羚环境编码分为生物环境和非生物环境两大类,其中生物环境以藏羚的性别、年龄、群体类型为分类依据,划分为雄性、雌性、亚成体、幼体、雌性与幼体、混合群、独羚 7 种类型,非生物环境则根据可可西里和羌塘地区的植被及地理环境,归为草地、水体、雪地 3 类(表 3)。

研究中共观察记录藏羚行为 89 种,按照行为功能依次分为摄食、排遗、调温、发情、交配、分娩、育幼、冲突、通讯、聚群、休息、运动、杂类等 13 大类,并将姿势编码、动作编码和环境编码整合成行为谱 PAE 编码系统(表 4)。

### 3 讨论

以往对藏羚行为谱的研究主要集中于行为功能的划分,将多种具有相同功能的行为统一为一种行为类型,从而比较不同行为类型之间的差异(连新明等 2007; 苗紫燕等 2020),或者研究某一具体的行为类型,如警戒行为(Lian *et al.* 2007)、木偶行为等(Luo *et al.* 2018)。上述研究中关于行为的划分主要依赖动物的身体姿势,并假定行为之间存在互斥性。但现实中在同一身体姿势情况下,动物往往表现出不同的动作,来实现不同的生物学功能。例如,常规行为谱中关于警戒行为的描述通常指站立姿势下的警戒,但实际上藏羚趴卧时也会表现出警戒的动作,而此时藏羚趴卧的姿势往往被定义为卧息行为。同样的道理,藏羚即便处于站立警戒的姿

表 4 藏羚行为的 PAE 编码系统  
Table 4 PAE codes systems for the behaviors of Tibetan antelope

行为 Behaviors	雄性 Male			雌性 Female		时期 Period	序码 code	PAE 编码 PAE code		
	成年 Adult	亚成体 Sub- adult	幼体 calves	成年 Adult	幼体 Calves			P 码	A 码	E 码
摄食行为 Ingestive behavior										
搜索食物 Searching	++	++	++	++	++	Y	1	5	4	1 3
站式采食 Feeding while standing	++	++	++	++	++	Y	2	1	12 ,13 ,14 ,16	1 3
刨式采食 Feeding while pawing	+	+	+	+	+	Y	3	1	12 ,13 ,14 ,16 ,55	1 3
行式采食 Feeding while walking	++	++	++	++	++	Y	4	5	12 ,13 ,14 ,16	1 3
卧式采食 Feeding while sitting	+	+	+	+	+	Y	5	3	12 ,13 ,14 ,16	1 3
咀嚼 Chewing	++	++	++	++	++	Y	6	1 3	14 ,30	1 3
站立反刍 Ruminating while standing	+	+	+	+	+	Y	7	1	14 ,21	1 3
卧式反刍 Ruminating while sitting	+	+	+	+	+	Y	8	3	14 ,21 ,30	1 3
饮水 Drinking	+	+	+	+	+	cl ,nb	9	1	24	1 2 3
啃冰 Gnawing ice	+	+	+	+	+	r ,nb	10	1	12	1 2 3
嚼冰 Chewing ice	+	+	+	+	+	r ,nb	11	1	14	1 2 3
舔冰 Licking ice	+	+	+	+	+	r ,nb	12	1	15	1 2 3
顶乳 Bunting breast			+		+	cl	13	1 ,11	2 ,24	1 3
吸乳 Sucking breast			+		+	cl	14	1 ,11	24 ,51 ,58	1
排遗行为 Elimination behavior										
站式排粪 Defecating while standing	+	+	+	+	+	Y	15	1	50 ,52 ,70	1 3
行式排粪 Defecating while walking	+	+	+	+	+	Y	16	5	70	1 3
站式排尿 Urinating while standing	+	+	+	+	+	Y	17	1	71	1 3
行式排尿 Urinating while walking	+	+	+	+	+	Y	18	5	71	1 3
调温行为 Thermo-regulation behavior										
聚群站立 Standing in groups	+	+	+	+	+	Y	19	1	30	1 3
聚群卧息 Sitting in groups	+	+	+	+	+	Y	20	1	29	1 3
颤抖产热 Shivering thermogenesis	+	+	+	+	+	r ,nb	21	1	69	1 3
水中避热 Standing in water			+	+	+	cl	22	1	30	1 3
发情行为 Rutting and estrous behavior										
地面磨角 Rubbing horns on ground	+					r	23	1	9	1 3
地面擦嘴 Rubbing mouth on ground	+					r	24	1	25	1 3
嗅阴 Anus-genital sniffing	+	+		+		r	25	5	37	1 3
嗅尿 Urine sniffing	+	+				r	26	1	37	1 3
紧贴 Close to female	+	+				r	27	1	3	1 3
推动 Pushing	+					r	28	5	3	1 3
试探 Touching by foreleg	+	+				r	29	1 5	54	1 3
圈群 Herding	+	+				r	30	5 6	4	1 3
追逐 Chasing	+	+				r	31	5 6	43	1 3
吼叫 Roaring	+					r	32	1	4 ,18 ,26	1 3
雌性发情 Oestrus in female				+		r	33	1 5	74	1 3
雌性逃离 Female escape				+		r	34	5 6	68	1 3
抬尾 Tail raised				+		r	35	1	65	1 3
卷唇 Flehmen	+	+				r	36	1	28	
交配行为 Mating behavior										
爬跨 Mounting	+					r	37	9	72	1 3
交配 Mating	+					r	38	9	72 ,73 ,77 ,78	1 3
静立 Ready to mount	+					r	39	1	30 ,77	1 3
分娩行为 Parturition behavior										
娩前准备 Prepare for birth				+		cl	40	1 3 4 5	79	1
产出幼崽 Giving birth				+		cl	41	1 3	59 ,75 ,79	1
排出胎盘 Placental expulsion				+		cl	42	1	76 ,79	1
舔仔 Licking calve				+		cl	43	1 3 ,12	15	1
舔肛 Licking anus				+		cl	44	3	15	1
育幼行为 Parental behavior										
舔毛 Licking coat				+		cl	45	1	15	1 8

续表 4

Table 4 Continued

行为 Behaviors	雄性 Male			雌性 Female		时期 Period	序码 code	PAE 编码 PAE code		
	成年 Adult	亚成体 Sub- adult	幼体 calves	成年 Adult	幼体 Calves			P 码	A 码	E 码
哺乳 Nursing				+		cl	46	12	30	1 8
护仔 Protecting calve				+		cl	47	1 5 6	30	1 8
顶仔 Butting calve				+		cl	48	5 10	2	1 8
拒仔 Refusing calve				+		cl	49	1 5 12	41 47	1 8
冲突行为 Conflict behavior										
威胁 Threatening				+		r	50	1	39 55	1 3
平行示威 Paralled walking	+					r	51	1	30	1 3
驱赶 Driving	+					r	52	6	2	1 3
顶角 Butting with horns	+					r	53	1 2 8	2 44 45	1 3
冲顶 Sprinting	+					r	54	6 8	2 11	1 3
逃走 Fleeing	+	+				r	55	6	63 64	1 3
通讯行为 Communication behavior										
寻母鸣叫 Calling for mother			+		+	cl	56	1 5	27	1 8
雌性鸣叫 Female calling				+		cl	57	1 5	27	1
跑动示警 Warning with running	+					Y	58	6 7	30	1 3
摇尾示警 Warning by wagging	+			+		Y	59	1	30 65	1 3
聚群行为 Aggregation behavior										
母子群 Mother-baby grouping			+	+	+	Y	60	P	10	8
混合群 Mixed grouping	+	+	+	+	+	Y	61	P		9
雄性群 Male grouping	+	+	+			Y	62	P		4 6 7
雌性群 Female grouping				+		Y	63	P		5
独羚 Solitary animal	+	+	+	+	+	Y	64	P		4 5 6 7
注意 Attention	+	+	+	+	+	Y	65	1 3 5 12	5 6 7 14 30 31 32 33	1 3
警戒 Vigilance	+	+	+	+	+	Y	66	1 3 4	5 6 14 30 31 32 33	1 2 3
休息行为 Resting behavior										
卧息 Sitting	+	+	+	+	+	Y	67	3	23 29 53	1 3
躺卧 Lying	+	+	+	+	+	Y	68	4	22 29 48 49 50	1 3
哈欠 Yawning	+	+	+	+	+	Y	69	1 3	17 20	1 3
站立打盹 Napping while standing	+	+	+	+	+	Y	70	1	23 29	1 3
木偶行为 Puppet resting behavior	+	+		+		Y	71	1	11 23	1 3
运动行为 Locomotive behavior										
缓步 Walking	+	+	+	++	++	Y	72	5	42	1 3
小跑 Trotting	+	+	+	+	+	Y	73	6	46	1 3
奔跑 Galloping	+	+	+	+	+	Y	74	6	46 47	1 3
驻足 Halt			+			Y	75	1	11 30	1 2 3
助跑 Run-up			+			Y	76	5	41 42	1 2 3
跳 Jumping	+	+	+	+	+	Y	77	7	47 62	1 2 3
惊跳 Alert jumping	+	+	+	+	+	Y	78	7	45 47	1 3
游泳 Swimming	+	+	+	+	+	cl	79	10	42	3
杂类行为 Miscellaneous behavior										
吐舌 Stick out tongue	+	+				Y	80	1	19	1 3
模仿 Imitating				+		r	81	7	57 60	1 3
玩耍 Playing	+	+	+	+		Y	82	5 8	42	1 3
角挠痒 Scratching with horns	+	+	+			Y	83	1	9 10	1 3
嘴挠痒 Scratching with mouth	+	+	+	+	+	Y	84	1 3	10 15	1 3
后肢挠痒 Scratching with hindleg	+	+	+	+	+	Y	85	1 3	4 5 6 10 52	1 3
尾巴扫动 Tail swapping	++	++	+	++	+	Y	86	1	41 66 67	1
站立伸腰 Standing stretch	+	+	+	+	+	Y	87	1	60 61	1 3
站立舒适 Standing comfort	+	+	+	+	+	Y	88	1	1 69	1 3
跑动舒适 Running comfort	+	+	+	+	+	Y	89	6 7	8 69	1 3

注: ++代表行为发生频次高, +代表频次低; 季节的划分中, Y 表示全年均会发生, cl, r, nb 依次表示产仔哺乳期、交配期、非繁殖期。

Notes: ++ indicates high frequency of the behavior, + indicates low frequency; Y indicates that the behavior occurs throughout the year, and cl, r, and nb indicate the childbirth and lactation season, the rutting season and the non-breeding season respectively.

势,同时也会发生反刍咀嚼食物的动作。在这种情况下,常规行为谱中关于行为的定义就会存在诸多限制,忽略了同时发生的多种动作所蕴含的诸多生物学功能。动物行为的 PAE 编码系统行为谱结合了动物的动作、姿势和环境 3 种因素,对行为的描述更加详细,且能够反映出行为的生态功能和环境背景。

动物行为受到生境时空异质性的影响较大。根据 PAE 编码结果,藏羚共表现出 89 种行为,少于麋鹿的 135 种(蒋志刚,2000)和四川梅花鹿的 136 种(戚文华等,2010),这与藏羚分布区的环境异质性较低密切相关。麋鹿和四川梅花鹿的非生物环境包括草地、灌丛、森林、泥地等 8 种,因此动物所表现出来对不同环境的适应性行为也更加丰富。藏羚生境仅包含草原、雪地、水体 3 种类型,因而藏羚不具备在森林或灌丛环境中发生的行为,同时藏羚的生境较为平坦广阔,也没有与攀岩相关的行为,这表明不同生境会造成物种行为的差异。同样,栖息于高山地带的日本鬣羚(*Capricornis crispus*)和 高山岩羚(*Rupicapra rupicapra*)会根据环境和季节的变化调整觅食行为策略(Puorger *et al.*, 2018; Takada *et al.*, 2019)。

藏羚的行为还与气候密切相关。可可西里和羌塘地区 9 月下旬至次年的 6 月初为漫长的冷季,而最冷的 1—2 月平均气温低于  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,风速最高可达  $24\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (李炳元等,1996;杜军等,2019)。除了更换绒毛等形态适应特征外,藏羚的行为策略也具有明显的气候适应特征。由于冷季气温低,降雪覆盖植被造成觅食困难,藏羚采用刨式采食,利用前蹄的刨踢扒开积雪获取食物,同时冷季的水源均为固态水,藏羚通过舔舐或啃咬坚硬的冰面,咀嚼碎的冰块来满足水分的摄入。同理,新疆卡拉麦里山地区的鹅喉羚(*Gazella subgutturosa*)在积雪导致觅食困难的冬季,也会选择刨开积雪采食雪下植物,通过调整觅食行为以适应觅食环境的改变(夏参军等,2010)。此外,可可西里和羌塘地区海拔高,暖季的日照辐射强度大,藏羚选择在水中静立的方式来避免体表温度过高,这与牦牛(*Bos grunniens*)河中避暑的行为类似(和占星等,2019)。

除了季节因素,藏羚行为也存在性别和年龄之间的差异。藏羚具有典型的性二型特征,并表现出明显的性别分离现象(Leslie *et al.*, 2008),因此,不同性别集群中的个体将会表现出与其性别相对应的行为。对于同一集群内不同年龄的藏羚个体,成年

雄羚的觅食行为时间比例在交配期少于亚成体雄羚,这和亚成体交配权少密切相关(苗紫燕等,2020)。在非交配季节的雄性藏羚集群中,幼年 and 亚成年个体存在相互顶角的玩耍行为,这可能是对成年个体打斗行为的学习模仿。这一行为在鹅喉羚中同样存在,是幼年动物消耗额外能量、积累实践经验的方式(Blank *et al.*, 2012)。此外,跨越水体、沟谷等路障时,不同年龄个体的行为表现也存在差异,幼年个体往往驻足观察许久,而成年个体则迅速一跃而过。

动物能够根据环境条件以及生理状况来调整行为,从而形成特定条件下的行为分配模式(Flannigan *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2014)。在藏羚行为时间分配的研究中,可可西里地区地上生物量低,藏羚的觅食行为时间分配可达 40% 以上,占比最高,其他如育幼、发情、交配等行为则占比很低(Schaller *et al.*, 2006; 连新明等,2007; 苗紫燕等,2020)。同样,在 PAE 编码系统中,藏羚搜索食物、站立采食、行式采食等摄食行为均占有很高的发生频次,而育幼、发情、交配等行为的频次较低,PAE 编码系统中行为的频次与行为时间分配的研究结果是相符的。在藏羚的行为时间分配研究中,藏羚腹部接触地面即被定义为卧息行为(苗紫燕等,2020),但在 PAE 编码系统中卧息则专指动物闭眼后趴卧姿势下的休息。通过比较两种行为定义,之前研究中的卧息行为涵盖了 PAE 编码中的卧式采食、卧式反刍、躺卧下的警戒、躺卧下的挠痒以及卧息、躺卧等多个行为,因此,PAE 编码通过分析行为功能的差异进而对行为进行更加细致地划分,避免混淆同一姿势下不同的行为功能,为将来深入研究藏羚行为学以及深入探讨行为的生物学功能均具有重要意义,同时,对藏羚种群的动态监测也能提供基础数据和科学参考。

#### 参考文献

- 杜军,石磊,次旺顿珠. 2019. 1971—2017 年羌塘自然保护区积雪对气候变化的响应. 中国农学通报, 35(25): 130–138. [Du J, Shi L, Ciwang DZ. 2019. Response of snow cover to climate change in Chang Tang Nature Reserve in 1971–2017. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 35(25): 130–138.]
- 郝爱霞,邓文洪. 2014. 笼养褐马鸡行为的 PAE 编码及行为谱特征. 北京师范大学学报(自然科学版), 50(6): 614–619. [Hao AX, Deng WH. 2014. PAE ethogram characteristics of captive Brown-eared Pheasant (*Crossoptilon man-*

- tchuricum*). *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, **50**(6): 614-619.]
- 和占星, 黄梅芬, 雷波, 等. 2019. 中国牦牛的生态行为研究进展. *家畜生态学报*, **40**(4): 1-9. [He ZX, Huang MF, Lei B, et al. 2019. Research progress on ecological behavior of Chinese Yaks. *Acta Ecologiae Animalis Domastici*, **40**(4): 1-9.]
- 蒋志刚, 李春旺, 彭建军, 等. 2001. 行为的结构、刚性和多样性. *生物多样性*, **9**(3): 265-274. [Jiang ZG, Li CW, Peng JJ, et al. 2001. Structure, elasticity and diversity of animal behavior. *Biodiversity Science*, **9**(3): 265-274.]
- 蒋志刚. 2000. 麋鹿行为谱及 PAE 编码系统. *兽类学报*, **20**(1): 1-12. [Jiang ZG. 2000. Behavior coding and ethogram of the Père David's deer. *Acta Theriologica Sinica*, **20**(1): 1-12.]
- 李秉书, 高智晟, 崔守斌, 等. 2014. 白琵鹭 (*Platalea leucorodia*) 繁殖期行为谱及 PAE 编码系统. *中国农学通报*, **30**(9): 259-265. [Li BS, Gao ZS, Cui SB, et al. 2014. Breeding season behavior ethogram and PAE coding system of Eurasian spoonbill (*Platalea leucorodia*). *Chinese Agricultural Science Bulletin*, **30**(9): 259-265.]
- 李炳元, 顾国安, 李树德. 1996. 青海可可西里地区自然环境. 北京: 科学出版社. [Li BY, Gu GA, Li SD. 1996. Physical Environment of Hoh Xil Region, Qinghai. Beijing: Science Press.]
- 李睿, 朵海瑞, 史林鹭, 等. 2015. 可可西里 1970—2013 年气候变化特征及其对景观格局的影响. *北京林业大学学报*, **37**(12): 59-68. [Li R, Duo HR, Shi LL, et al. 2015. Characteristics of climate change in Hoh Xil and its impact on landscape pattern during 1970-2013. *Journal of Beijing Forestry University*, **37**(12): 59-68.]
- 连新明, 苏建平, 张同作, 等. 2005. 可可西里地区藏羚的社群特征. *生态学报*, **25**(6): 1341-1346. [Lian XM, Su JP, Zhang TZ, et al. 2005. The characteristics of social groups of the Tibetan antelope (*Pantholops hodgsoni*) in the Kekexili region. *Acta Ecologica Sinica*, **25**(6): 1341-1346.]
- 连新明, 张同作, 曹伊凡, 等. 2007. 夏季雌性藏羚昼间行为时间分配及活动节律. *兽类学报*, **27**(1): 53-57. [Lian XM, Zhang TZ, Cao YF, et al. 2007. Diurnal behavior time budgets and activity rhythm of the females Tibetan antelope (*Pantholops hodgsoni*) in summer. *Acta Theriologica Sinica*, **27**(1): 53-57.]
- 连新明, 李晓晓, 徐图. 2012. 可可西里四种有蹄类动物对道路的回避距离及保护建议. *生态学报*, **31**(1): 81-86. [Lian XM, Li XX, Xu T. 2012. Avoidance distances of four ungulates from roads in Kekexili and related protection suggestions. *Chinese Journal of Ecology*, **31**(1): 81-86.]
- 刘务林. 2008. 西藏藏羚羊. 北京: 中国林业出版社. [Liu WL. 2008. Tibetan Antelope. Beijing: China Forestry Publishing House.]
- 罗欢, 肖雪, 李玉杰, 等. 2019. 利用红外相机建立川金丝猴的行为谱及 PAE 编码系统. *四川动物*, **38**(6): 646-656. [Luo H, Xiao X, Li YJ, et al. 2019. Establishment of PAE coding system and ethogram of *Rhinopithecus roxellana* using infrared camera. *Sichuan Journal of Zoology*, **38**(6): 646-656.]
- 苗紫燕, 吴彤, 陈佳萍, 等. 2020. 青藏铁路对雄性藏羚行为时间分配的影响. *兽类学报*, **40**(2): 135-142. [Miao ZY, Wu T, Chen JP, et al. 2020. Effect of the Qinghai-Tibet Railway on diurnal behavior time budgets in male Tibetan antelopes. *Acta Theriologica Sinica*, **40**(2): 135-142.]
- 戚文华, 岳碧松, 宁继祖, 等. 2010. 四川梅花鹿的行为谱及 PAE 编码系统. *应用生态学报*, **21**(2): 442-451. [Qi WH, Yue BS, Ning JZ, et al. 2010. Behavior ethogram and PAE coding system of *Cervus nippon sichuanicus*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **21**(2): 442-451.]
- 尚玉昌. 1986. 《动物行为学》讲座(一) 第一讲动物行为学概论. *生物学杂志*, (2): 34-38. [Shang YC. 1986. Lecture on Animal Behaviour (I) First session Introduction to animal behavior. *Journal of Biology*, (2): 34-38.]
- 苏建平, 连新明, 曹伊凡, 等. 2003. 爱羚: 第一只家养成功的藏羚. *兽类学报*, **23**(1): 83-84. [Su JP, Lian XM, Cao YF, et al. 2003. Ailing: The first domesticated Tibetan antelope. *Acta Theriologica Sinica*, **23**(1): 83-84.]
- 田军东, 王振龙, 路纪琪, 等. 2011. 基于 PAE 编码系统的太行山猕猴行为谱. *兽类学报*, **31**(2): 125-140. [Tian JD, Wang ZL, Lu JQ, et al. 2011. PAE coding system-based ethogram of Taihangshan macaque (*Macaca mulatta tcheliensis*), Jiyuan, Henan Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, **31**(2): 125-140.]
- 王盼, 李玉杰, 张晋东, 等. 2018. 卧龙国家级自然保护区野生岩羊行为谱及 PAE 编码系统. *四川动物*, **37**(2): 211-218. [Wang P, Li YJ, Zhang JD, et al. 2018. Ethogram and PAE coding system of wild *Pseudois nayaur* in Wolong National Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, **37**(2): 211-218.]
- 肖俊, 郑维超, 金贵祥, 等. 2016. 基于 PAE 编码的岷山藏酋猴 (*Macaca thibetana*) 行为谱. *四川林业科技*, **37**(5): 55-60. [Xiao J, Zheng WC, Jin GX, et al. 2016. Ethogram of *Macaca thibetana* in Minshan Mountains on the basis of PAE coding system. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, **37**(5): 55-60.]
- 夏霖, 杨奇森, 李增超, 等. 2005. 交通设施对可可西里藏羚季节性迁移的影响. *四川动物*, **24**(2): 147-151. [Xia L, Yang QS, Li ZC, et al. 2005. Disturbance of transportation facilities to seasonal migration of Tibetan antelopes in Hoh-xil National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, **24**(2): 147-151.]
- 夏参军, 徐文轩, 乔建芳, 等. 2010. 不同季节鹅喉羚昼间行为时间分配特征. *兽类学报*, **30**(2): 144-150. [Xia CJ, Xu WX, Qiao JF, et al. 2010. Diurnal behavioral time budgets of the Goitered gazelle across seasons in the Kalanli Mountain Ungulate Nature Reserve, Xinjiang. *Acta Theriologica Sinica*, **30**(2): 144-150.]
- 张晋东, 李玉杰, 黄金燕, 等. 2018. 利用红外相机建立野生水鹿行为谱及 PAE 编码系统. *兽类学报*, **38**(1): 1-11.



- [Zhang JD, Li YJ, Huang JY, *et al.* 2018. Behavior coding and ethogram of the sambar (*Rusa unicolor*) in field environment. *Acta Theriologica Sinica*, **38**(1): 1-11.]
- 张振群, 谷德海, 王姣姣, 等. 2016. 笼养黑鹳求偶行为谱及其PAE编码. 河北大学学报(自然科学版), **36**(3): 300-306. [Zhang ZQ, Gu DH, Wang JJ, *et al.* 2016. Courtship behaviour ethogram and PAE coding system of captive black stork. *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, **36**(3): 300-306.]
- Alcock J. 1975. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach.* Sunderland: Sinauer Associates.
- Blank D, Yang W. 2012. Play behaviour in goitered gazelle, *Gazella subgutturosa* (Artiodactyla: Bovidae) in Kazakhstan. *Folia Zoologica*, **61**: 161-171.
- Flannigan G, Stookey JM. 2002. Day-time time budgets of pregnant mares housed in tie stalls: A comparison of draft versus light mares. *Applied Animal Behaviour Science*, **78**: 125-143.
- Immelmann K. 1980. *Introduction to Ethology.* New York: Plenum Press.
- Leslie DMJ, Schaller GB. 2008. *Pantholops Hodgsonii* (Artiodactyla: Bovidae). *Mammalian Species*, **40**: 1-13.
- Li B, Lin GH, Zhao XX, *et al.* 2014. Diurnal time budgets and behavioral rhythms of White-Lipped Deer *Cervus albirostris* in the Qilian Mountains of Qinghai, China. *Pakistan Journal of Zoology*, **46**: 1557-1563.
- Lian XM, Zhang TZ, Cao YF, *et al.* 2007. Group size effects on foraging and vigilance in migratory Tibetan antelope. *Behavioural Processes*, **76**: 192-197.
- Luo YC, Wang L, Yang L, *et al.* 2018. Puppet resting behavior in the Tibetan antelope (*Pantholops hodgsonii*). *PLoS ONE*, **33**: e0204379.
- McDonnell S. 2003. *A Practical Field Guide to Horse Behavior: The Equid Ethogram.* Lexington: Eclipse Press.
- Puorger A, Rossi C, Haller RM, *et al.* 2018. Plastic adaptations of foraging strategies to variation in forage quality in alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*). *Canadian Journal of Zoology*, **96**: 269-275.
- Schaller GB, Kang A, Cai X, *et al.* 2006. Migratory and calving behavior of Tibetan antelope population. *Acta Theriologica Sinica*, **26**: 105-113.
- Takada H, Minami M. 2019. Food habits of the Japanese serow (*Capricornis crispus*) in an alpine habitat on Mount Asama, central Japan. *Mammalia*, **83**: 455-460.
- Villee AC, Walker WE, Barnes RD. 1984. *General Zoology.* New York: CBS College Publishing.
- Weisz PB. 1966. *The Science of Zoology.* New York: McGraw-Hill.
- Weyssse AW. 1904. *A Synoptic Text-Book of Zoology.* New York: Norwood Press.
- 
- 作者简介 吴彤男,1991年生,博士研究生,主要从事动物生态学研究。E-mail: luguiwutong@foxmail.com  
责任编辑 张敏
-