

DOI: 10.5846/stxb201302210289

戚文华, 蒋雪梅, 杨承忠, 郭延蜀. 四川梅花鹿繁殖行为. 生态学报, 2014, 34(22): 6548-6559.

Qi W H, Jiang X M, Yang C Z, Guo Y S. Reproductive behavior of Sichuan sika deer (*Cervus nippon sichuanicus*). Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6548-6559.

四川梅花鹿繁殖行为

戚文华¹, 蒋雪梅², 杨承忠³, 郭延蜀^{4,*}

(1. 重庆三峡学院生命科学与工程学院, 重庆 404100; 2. 重庆三峡学院化学与环境工程学院, 重庆 404100;

3. 重庆师范大学生命科学学院, 重庆市动物生物学重点实验室, 重庆 400047; 4. 西华师范大学生命科学学院, 南充 637009)

摘要: 2006 年 4—12 月和 2007 年 3—11 月在四川省铁布自然保护区观察和统计了野生梅花鹿的繁殖行为, 包括发情交配、产仔、发情吼叫、爬跨及其昼夜节律行为等。结果表明, 四川梅花鹿为季节性发情动物, 发情交配行为发生在 9 月上旬至 12 月中旬, 集中在 10—11 月 (占 $(86.99 \pm 3.24)\%$)。四川梅花鹿发情交配日期最早见于 9 月 8 日, 最晚为 12 月 16 日, 跨度约 90—100 d (± 6 d, $n=90$)。雌鹿交配日期与其繁殖经历具有低度正相关性 (Kendall's tau-b 和 Spearman's rho, $0.3 < r < 0.5$, $P < 0.05$), 成体雌鹿交配日期稍微早于初次配种雌鹿。雄鹿发情吼叫和爬跨行为具有明显的昼夜节律性, 各有 2 个高峰期 (05:00—08:00 和 18:00—21:00), 夜间有小节律的发情吼叫和爬跨时期。U-test 检验表明发情吼叫频次和爬跨频率在昼夜间有极显著差异 ($P < 0.01$)。雄鹿吼叫行为与其交配行为具有高度正相关性 (Kendall's tau-b 和 Spearman's rho, $0.8 < r < 1.0$, $P < 0.05$), 主雄、次雄和群外单身雄鹿的昼夜吼叫次数有极显著差异 ($P < 0.01$)。雌鹿产仔期从 4 月下旬开始到 7 月下旬结束, 集中在 5—6 月 (占 $(91.51 \pm 4.96)\%$), 产仔日期最早见于 4 月 29 日, 最晚为 7 月 28 日, 跨度约 80—90 d (± 5 d, $n=130$)。梅花鹿产仔日期与其分娩经历具有低度正相关性 (Kendall's tau-b 和 Spearman's rho, $0.3 < r < 0.5$, $P < 0.05$), 成体雌鹿产仔日期早于初次繁殖雌鹿。雌鹿每胎产 1—2 个幼仔, 单双胎率分别为 $98.86\% (\pm 6.96\%, n=129)$ 和 $1.01\% (\pm 0.07\%, n=1)$ 。妊娠期和哺乳期梅花鹿采食行为分配占较大比率, 其次是卧息和移动, 哺乳期采食行为分配低于妊娠期, 这与妊娠期正逢冬季, 食物资源相对匮乏有关, 而哺乳期恰逢夏季, 植物生长旺盛, 食物资源相对丰富。

关键词: 四川梅花鹿; 繁殖季节; 繁殖行为; 铁布自然保护区

Reproductive behavior of Sichuan sika deer (*Cervus nippon sichuanicus*)

QI Wenhua¹, JIANG Xuemei², YANG Chengzhong³, GUO Yanshu^{4,*}

1 School of Life Science and Engineering, Chongqing Three Gorges University, Chongqing 404100, China

2 School of Chemistry and Environmental Engineering, Chongqing Three Gorges University, Chongqing 404100, China

3 Chongqing Key Laboratory of Animal Biology, College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 400047, China

4 School of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637009, China

Abstract: Sika deer (*Cervus nippon*) is an endangered species, which has been listed on the IUCN Red List of Threatened Species and the Appendices of the CITES. In addition, Sika deer is also classified as a Category I key species under the Wild Animal Protection Law in China. Reproductive behaviors of Sichuan sika deer (*C.n.sichuanicus*), including rutting and copulating, fawning season, circadian rhythms of estrous roar and mounting behavior, etc., were observed and recorded from April to December 2006 and from March to November 2007 in Tiebu Natural Reserve, Zoige County, Sichuan Province, China. The results indicated that Sichuan sika deer was seasonal estrus animal. The behaviors of estrus and copulation were observed from early September to the middle of December, with a higher frequency ($(86.99 \pm 3.24)\%$)

基金项目: 国家 973 项目 (2012CB722207); 重庆三峡学院人才引进项目 (12RC03)

收稿日期: 2013-02-21; **网络出版日期:** 2014-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ys.guo@tom.com

occurring between October and November. The earliest rutting and mating behaviors occurred at 8 September and the latest in 16 December, covering a period of 90 —100 d (± 6 d, $n=90$). There was a low positive correlation between the mating date of female deer and their mating experience (Kendall's tau-b and Spearman's rho, $0.3 < r < 0.5$, $P < 0.05$), and the mating date for the adult females were slightly earlier than that for the first breeding ones. The behaviors of estrous roar and mounting in males have noticeable circadian rhythms, in which each have two peak periods (05:00—08:00, 18:00 —21:00) and several low rhythm at night. U-test showed that the roar frequency and mounting rate were significantly different between daytime and night ($P < 0.01$). The roar behaviors in males were high positive related to their mating behaviors (Kendall's tau-b and Spearman's rho, $0.8 < r < 1.0$, $P < 0.05$), and there were statistically significant differences in the frequency of circadian roar among dominant males, subordinate males and single males ($P < 0.01$). Hinds fawning took place from the end of April to the end of July, and most frequently ($91.51 \pm 4.96\%$) between May and June ($P < 0.01$). The earliest calving happened on 29 April and the latest on 28 July, covering a period of 80 —90 days d (± 5 d, $n=130$). There was a low positive correlation between the fawning date of females and their parturition experience (Kendall's tau-b and Spearman's rho, $0.3 < r < 0.5$, $P < 0.05$), and the fawning date in adult females was slightly earlier than the first breeding females. Its litter sizes ranged from one to two fawns once, and single and twinning rate were 98.86% ($\pm 6.96\%$, $n=129$) and 1.01% ($\pm 0.07\%$, $n=1$), respectively. Among all behaviors, feeding behavior has a largest proportion, followed by the resting and moving behaviors during pregnancy and lactation. The proportion of feeding behavior during lactation lower than it would be during pregnancy, which is related to the different situation of food resources in the two periods. Food resources were relatively scarce in winter (pregnancy period), and rich in summer (suckling period).

Key Words: Sichuan sika deer; reproductive season; reproductive behavior; Tiebu Natural Reserve

梅花鹿 (*Cervus nippon*) 是东亚季风区特产的珍贵经济动物之一, 为我国 I 级重点保护动物, IUCN 将其列为濒危物种^[1]。根据梅花鹿的化石以及现存种类, 我国学者将其划分为 9 个亚种^[2], 包括: 新竹亚种 (*C. n. sintikuensis*)、台湾亚种 (*C. n. taiouanus*)、葛氏亚种 (*C. n. grayi*)、东北亚种 (*C. n. hortulorum*)、华北亚种 (*C. n. mandarinus*)、山西亚种 (*C. n. grassianus*)、四川亚种 (*C. n. sichuanicus*)、江南亚种 (*C. n. kopschi*)、越南亚种 (*C. n. pseudaxis*)。目前, 我国现存的野生梅花鹿仅有四川亚种、江南亚种和东北亚种。由于长期滥猎和栖息地的破坏, 野生梅花鹿的数量已十分稀少, 我国仅残存 1500 只左右^[2]。四川梅花鹿 (*C. n. sichuanicus*) 是 20 世纪 70 年代才被发现的^[3], 分布于四川省若尔盖县的铁布、包座自然保护区以及与之相邻的甘肃省迭部县和四川省九寨沟县的部分区域^[4]。2006 年 10 月在四川铁布自然保护区及其周边地区共统计到梅花鹿 1050 余只, 这是目前世上最大的野生梅花鹿种群。繁殖是动物生活史的重要组成部分, 是动物维持种群的重要策略。繁殖行为是动物适应环境的具体表现, 也是其内在生殖功能的外在表现, 一直是动物生态学的重要研

究内容^[5-10]。迄今关于野生梅花鹿繁殖行为的研究还很薄弱^[11-13], 为此, 于 2006 年 4—12 月和 2007 年 3—11 月在四川若尔盖铁布自然保护区对野生梅花鹿的繁殖行为进行了研究, 以期对四川梅花鹿种群的扩增和保护提供基础资料。

1 研究地点概况与研究方法

1.1 研究地点概况

研究地点设在四川省若尔盖县铁布自然保护区中的冻列乡, 该乡有冻列、石松、卡机岗、供玛、然多、则隆和达莫 7 个藏村/寨, 研究区面积约 7205.38 hm^2 。其境内地貌属中切割山原, 谷底海拔约 2450 m, 最高可达 4000 m。气候受西风环流及东南季风的影响, 夏秋季温凉、冬春季寒冷、干湿季明显, 属山地温带气候。河滩及沟谷边为高山柳 (*Salix* spp.)、高丛珍珠梅 (*Sorbaria arborea*) 等组成的灌丛, 阳坡为由小檗 (*Berberis* spp.)、沙棘 (*Hippophae rhamnoides*)、锦鸡儿 (*Caragana* spp.)、四川扁桃 (*Prunus tangutica*)、栒子 (*Cotoneaster* spp.)、亚菊 (*Ajania* spp.)、白羊草 (*Hothrisetum flaccidum*)、短柄草 (*Brachypodium sylvaticum*) 等组成的灌丛草甸和山坡

灌丛,局部地段有紫果云杉(*Picea purpurea*)林、青杉(*P. wilsonii*)林,该植被带是四川梅花鹿主要栖息生境。保护区内农田呈块状相嵌在阳坡的灌丛草甸中,藏寨之间有道路相连。保护区内常年放养有牛、羊、马、猪等动物。研究期间冻列乡约有梅花鹿 318 只(其中成年雄鹿 52 只、成年雌鹿 150 只、亚成体 61 只、幼鹿 55 只),分成 19 个繁殖群。

1.2 研究方法

为了便于观察,在研究区内设定了观察点和小道网。由于四川梅花鹿群体较小,各繁殖群有固定的活动范围,因此根据四川梅花鹿的体形、体长、体高、毛色以及角的形状和大小,可识别成体、亚成体和幼体(包括刚出生的幼仔)。成年雄性角粗大,4 叉;成年雌性无角,体长和肩高仅次于成年雄性;亚成体的体长约为成体的 $2/3$,介于成体和幼体之间,雄性有角但未分叉;幼体无角,体长约为成体的 $3/5$,远距离不能区分雌雄性。另外,成体雌鹿具有多次交配和产仔经历(次数 ≥ 2),而初次繁殖的雌鹿首次交配且翌年首次产仔(次数 ≤ 1)。郭延蜀、Endo 和 Doi 把雄鹿划分为主雄、次雄鹿和单身雄鹿^[14-15]。主雄鹿占有雌鹿群;次雄鹿活动于雌鹿群周边,有挑战主雄的行为;单身鹿为远离雌鹿群的雄鹿,等级序位最低^[11]。

2006 年 9—12 月和 2007 年 8—11 月,对四川梅花鹿的发情交配行为进行了系统的观察。白昼观察时间为 06:00—20:00,夜间借助满月前后较强的月光,观察时间为 20:00 至次日 06:00;采用连续记录法和扫描取样法,用望远镜扫描观察记录梅花鹿的发情交配行为(主要包括泥浴、吼叫、嗅阴、卷唇、爬跨和交配等行为),每次扫描持续 10 min,间隔 5 min,并辅以时间取样法^[5]。在发情交配期,用望远镜直接观察雄鹿交配过程,识别交配过程中的雄鹿是主雄还是次雄,记录爬跨次数,共观察了 32 只雄鹿的发情交配过程。

2006 年 4—9 月和 2007 年 3—10 月,观察了四川梅花鹿产仔、妊娠、育幼等行为,并统计 1 至 9 周龄幼鹿的采食、移动、休息、吮乳以及其他行为的变化。白昼观察时间为 06:00—20:00,夜间观察时间为 20:00 至次日 06:00。把四川梅花鹿的行为分为 5 类:(1)采食,指梅花鹿取食植物(包括植物的茎、叶、花、果实)、饮水以及舔土等行为;(2)移动,

指梅花鹿通过四肢的运动完成身体的位移,包括走动、奔跑和跳跃;(3)休息,指梅花鹿躺卧在地面上,多以腹部着地呈侧卧状态,身体所处状态不发生改变的行为,包括卧息时的反刍行为;(4)吮乳,指幼鹿站立在母鹿身旁或腹下,嘴部拱向母鹿腹部,嘴和头部触动乳房而后衔住乳头吮吸乳汁;(5)其他行为,包括排遗、梳舔、玩耍等行为。

1.3 统计分析方法

利用 SPSS18.0 统计软件(SPSS Inc., Chicago, Illinois)进行数据处理,数值为 $\text{Mean} \pm \text{SD}$,显著性水平设为 $P < 0.05$,极显著水平设为 $P < 0.01$ 。采用 U-test 分析爬跨次数在主雄之间的差异性,并且使用此方法检验爬跨频率和发情吼叫频次在昼夜之间是否有差异性。为了分析不同等级序位雄鹿的吼叫频次,先采用单因素方差分析方法(One-Way ANOVA)确定平均值间的差异,然后采用 Duncan's Multiple Range Test 比较不同等级序位雄鹿的吼叫频次有无差异性。也采用 One-Way ANOVA 分析繁殖行为发生频次在主雄、次雄和单身雄鹿间是否有差异性,然后利用 Tukey HSD test 进行多重比较。变量相关分析采用 Kendall's tau-b 和 Spearman's rho 两种方法检验变量之间的相关性,相关性水平设为: $|r| = 1.0$ 为绝对相关; $0.8 < |r| < 1.0$ 为高度相关, $0.5 < |r| < 0.8$ 为中度相关, $0.3 < |r| < 0.5$ 为低度相关, $0.0 < |r| < 0.3$ 为不相关, $|r| = 0.0$ 为绝对不相关。样本容量少于 5 的变量采用 Fisher's exact test 进行分析。

2 结果

2.1 四川梅花鹿发情期的行为

2.1.1 发情交配季节性

根据野外观察,四川梅花鹿为季节性发情动物。四川梅花鹿发情交配行为一般发生在 9 月上旬至 12 月中旬,高峰期在 10 月(占 $(53.49 \pm 3.99)\%$),其次是 11 月(占 $(33.51 \pm 2.32)\%$),9 月和 12 月交配行为发生比率较少,各月份交配行为发生率相比均有极显著差异($P < 0.01$,图 1)。在研究期间,四川梅花鹿发情交配行为最早见于 2007 年 09 月 08 日,最晚见于 2007 年 12 月 16 日,跨度约 90—100 d(± 6 d, $n = 90$)。雌鹿交配日期与其繁殖经历具有低度正相关性(Kendall's tau-b, $r = 0.345$, $P < 0.05$; Spearman's rho, $r = 0.368$, $P < 0.05$),成体雌鹿交配日期稍微早

于初次配种雌鹿。不同年度间梅花鹿交配季节分布无显著差异 (Fisher's exact test, $P > 0.05$)。四川梅花鹿的交配期结束后,未观察雌鹿有交配行为,直到翌年秋末冬初重新发情交配。

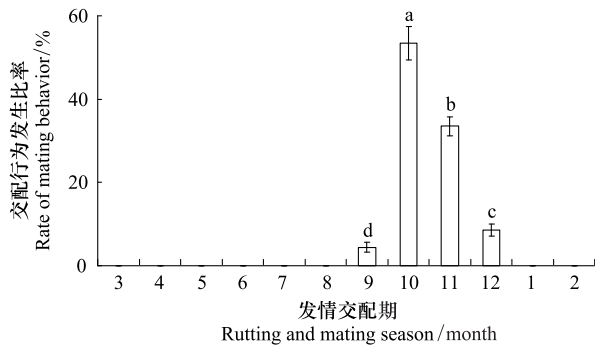


图 1 四川梅花鹿发情交配行为季节分布

Fig.1 Seasonal distribution of rutting and mating behavior in Sichuan sika deer

数值为平均值±标准差表示,标注不同字母表示相互之间差异显著 ($P < 0.05$)

2.1.2 雄鹿发情交配行为

根据野外观察,雄鹿发情交配期常见行为如下:

泥浴 在发情交配期,雄鹿在求偶过程中用前蹄刨出泥土,先在泥土上排尿,然后在其上翻滚,使得雄鹿满身泥泞,散发出浓烈的臊腥气味,以便吸引雌鹿。

吼叫 在发情交配期,吼叫是雄鹿主要发情行为之一,而雌鹿无此行为。雄鹿吼叫时,头部仰起,颈脖伸长。雄鹿吼叫 1 声包括一个前长音和一个尾长音,其中前长音洪亮,似口哨声,尾长音低沉,似哭泣声。

圈群 雄鹿从 4 岁龄开始占有雌鹿群,10 岁龄以后就失去了曾占有的雌鹿群。在发情交配期,雄鹿

占有一定的雌鹿群。若雌鹿欲逃离群体,雄鹿在其后狂奔追赶,控制雌鹿在其领域内活动。

追雌 在发情交配期,雄鹿靠近雌鹿时,低头欲嗅闻雌鹿生殖部位,雌鹿走开或跑开,雄鹿在其后追逐。

梳舔 在求偶过程中,雄鹿主动接近雌鹿,梳舔雌鹿头部、面部、颈部及耳部的毛发,这些求偶行为有利于促进雌鹿发情。

嗅阴 雄鹿行走到雌鹿身边,低头嗅闻雌鹿生殖部位,随后雌鹿走开或跑开,雄鹿伴随有卷唇行为发生。

爬跨 雌鹿站立不动或稍微下蹲,雄鹿两后肢直立着地,两前肢压在雌鹿背部。此行为多发生在雄鹿梳舔雌鹿生殖部位之后。

交配 交配时雄鹿的前足搭于雌鹿背上,后足站立,臀部左右扭动,交配通常以雌鹿向前走动而告终。在一次动情期内,雌鹿与同一雄鹿发生多次交配行为。

采用 One-way ANOVA 分析雄鹿泥浴、吼叫、追雌、嗅阴、爬跨、交配等行为平均发生频次的高低,结果表明,雄鹿发情吼叫频次较高,其次为追雌和爬跨行为,交配行为发生频次较低。Tukey HSD test 比较泥浴、吼叫、追雌、嗅阴、爬跨、交配等行为发生频次在主雄、次雄和单身雄鹿间是否有差异性,结果表明,这些繁殖行为频次在主雄鹿和单身雄鹿之间有显著差异 ($P < 0.05$),仅有发情吼叫和追逐雌鹿行为频次在主、次雄鹿之间有显著差异 ($P < 0.05$)。除了泥浴行为外,其他行为频次在次雄鹿和单身雄鹿之间有显著差异 ($P < 0.05$, 表 1)

表 1 雄鹿发情交配期行为频次比较

Table 1 The comparison of behavioral frequencies during mating period in male sika deer

类型 Type	泥浴 Mud bath	发情吼叫 Estrous roar	嗅阴 Genital sniffing	卷唇 Flehmen	追雌 Chasing Female	爬跨 Mounting	交配 Copulation
主雄鹿 (DM)	0.07±0.02	1.55±0.15	0.10±0.04	0.21±0.08	0.43±0.18	0.16±0.09	0.03±0.02
次雄鹿 (SB)	0.06±0.02	1.04±0.04	0.07±0.02	0.16±0.03	0.25±0.07	0.11±0.03	0.02±0.01
单身雄鹿 (SN)	0.05±0.02	0.16±0.01	0.02±0.02	0.09±0.08	0.05±0.07	0.02±0.01	0.003±0.006
$P > DM \times SB$	0.570 ^{ns}	0.000 ^{**}	0.254 ^{ns}	0.461 ^{ns}	0.038 [*]	0.445 ^{ns}	0.346 ^{ns}
$P > DM \times SN$	0.015 [*]	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.012 [*]	0.000 ^{**}	0.004 ^{**}	0.001 ^{**}
$P > SB \times SN$	0.461 ^{ns}	0.000 ^{**}	0.021 [*]	0.335 ^{ns}	0.045 [*]	0.039 [*]	0.044 [*]

(1) 表中数值为平均值±标准差,行为发生频次单位:次/5min;采用 Tukey HSD 多重检验法; * $P < 0.05$; * * $P < 0.01$; ns; 无显著差异; (2) $P > DM \times SB$, 主、次雄鹿之间差异的显著性概率; $P > DM \times SN$, 主雄鹿、单身雄鹿之间差异的显著性概率; $P > SB \times SN$, 次雄鹿、单身雄鹿之间差异的显著性概率; Dominant male deer (DM), subordinate male deer (SB); single male deer (SN)

雄鹿爬跨前通常有求偶行为,包括圈群、嗅闻、梳舔雌鹿毛发及其生殖部位等。若雄鹿求偶成功,雌鹿不再跑开,随后雄鹿发生爬跨行为。爬跨方式为后面爬跨,雄鹿爬跨过程中,雌鹿不停走动,因此会发生多次爬跨行为。在雌鹿动情期内,主雄鹿平均爬跨次数约为 7.9 次,范围为 3—34 次($n=17$),次雄鹿平均爬跨次数约为 6.7 次,范围为 2—15 次($n=15$)。主雄鹿和次雄鹿爬跨行为发生频率无显著差异($n=32$, U-test, $U=277.5$, $z=-0.217$, $P>0.05$)。

通过野外观察表明,雄鹿的爬跨行为具有明显的昼夜节律,主要出现在晨昏和夜间。清晨和黄昏各有一个爬跨行为高峰期(05:00—08:00 和 18:00—21:00),而夜间出现 2—3 个小节律的爬跨行为阶段(图 2)。雄鹿爬跨行为发生频率在白昼和夜间具有极显著的差异性($n=32$, U-test, $U=130.0$, $z=-5.09$, $P<0.01$),夜间出现频率显著高于白昼。交配时雄鹿的前足搭于雌鹿背上,后足站立,臀部左右扭动,交配通常以雌鹿向前走动而告终。交配后,雄鹿多卧息,少数静立不动或自舔跨阴,而雌鹿多数走动,少数站立或卧息。

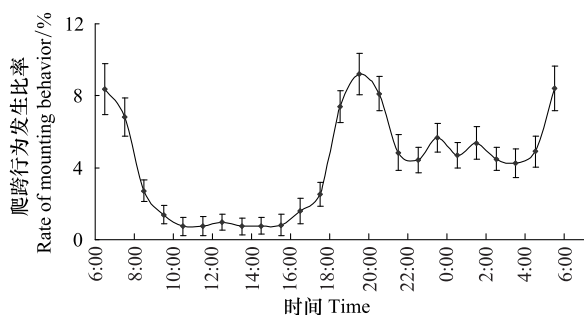


图 2 雄鹿爬跨行为昼夜分布

Fig.2 Day and night distribution of mounting behavior in male sika deer

在发情交配期,雄鹿的吼叫声具有明显的昼夜节律性,主要出现在晨昏和夜间。清晨和黄昏各有一个发情吼叫高峰期(05:00—08:00 和 18:00—21:00),而夜间出现 1—2 个小节律的发情吼叫期(图 3)。雄鹿发情吼叫频率在昼夜间具有极显著的差异性,夜间吼叫频次极显著高于白昼(U-test, $U=20.0$, $z=-2.83$, $P<0.01$)。在繁殖群中,雄鹿发情吼叫次数与其在繁殖群中的等级序位有关,主雄、次雄和群外单身鹿的昼夜吼叫次数分别为(431.14 ± 29.58)/d、(297.21 ± 27.55)/d 和 (44.57 ± 2.23)/d ($n=32$),这 3 个等级雄鹿的发情吼叫频次存在极显著差

异(One-way ANOVA, $P<0.01$)。雄鹿吼叫行为与其交配行为具有高度正相关性(Kendall's tau-b, $r=0.816$, $P<0.05$; Spearman's rho, $r=0.835$, $P<0.05$)。每年 9 月为发情初期,雄鹿吼叫次数较少,平均为 150 次/d,极少发生交配行为,平均为 1—2 次/d。10—11 月为发情高峰期,雄鹿吼叫次数较多,平均为 250 次/d,交配行为发生率为 6—13 次/d。12 月为发情末期,雄鹿吼叫次数明显减少,平均为 130 次/d,交配行为发生率也减少(1—3 次/d)。在非发情期,雄鹿吼叫声逐渐减少,甚至消失。

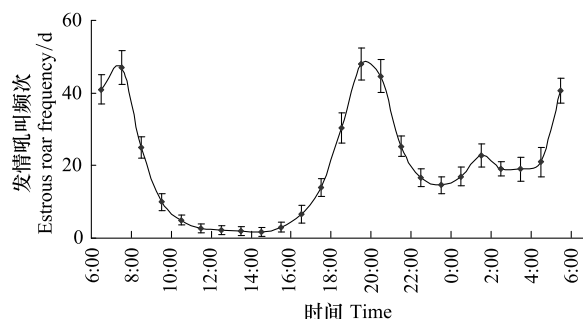


图 3 雄鹿发情吼叫频次昼夜分布

Fig.3 Day and night distribution of estrous roar frequency in male sika deer

2.1.3 雌鹿发情交配行为

在发情初期,雄鹿尾随雌鹿,嗅闻雌鹿生殖部位,并发出断断续续的低沉鸣叫声,雌鹿不接受雄鹿嗅闻而走开或跑开;到发情高峰期,雌鹿采食频率降低,站立不安,频繁走动,主动接近雄鹿,并且接受雄鹿嗅闻以及梳舔生殖部位,翘起臀部接受雄鹿爬跨和交配;发情末期,雌鹿采食频率逐渐恢复正常,雄鹿尾随雌鹿并试图嗅闻其生殖部位,而雌鹿拒绝嗅闻、爬跨以及交配等行为。雌鹿发情一次持续时间约为 24—56 h,如果雌鹿发情一次未交配成功,间隔 12—18 d 会再次发情。雄鹿之间为了争夺配偶会发生角斗行为,主雄鹿之间角斗时间明显长于主雄与次雄或次雄与次雄角斗时间。在一次动情期内,雌鹿与同一雄鹿发生多次交配行为,交配时间较短,一般在 10 s 以内。若无雄鹿爬跨时,雌鹿之间会发生爬跨行为。在发情交配期,雌鹿鸣叫声类型明显增多,会发出多种低沉的鸣叫声,由于这种鸣叫声较低沉,超过 100 m 就很难采集到。

2.2 四川梅花鹿妊娠期的行为

妊娠期成体雌雄鹿采食时间分配分别为

(684.28 ± 52.96) min/d 和 (615.26 ± 38.14) min/d, 无显著差异 ($P < 0.05$)。由于成体雌鹿在妊娠期, 每天采食次数增多, 累计采食时间长, 而成体雄鹿此时处于发情交配末期, 逐渐恢复正常采食, 因此, 妊娠期成体雌雄鹿采食时间基本一致。妊娠期成体雌雄鹿采食行为发生比率分别为 (49.33 ± 2.16)% 和 (43.35 ± 2.03)%, 成体雄鹿采食行为比率稍微较低。亚成体梅花鹿采食行为累计时间为 (613.62 ± 29.80) min/d (占 (42.73 ± 2.25)%), 而其移动累计时间为 (203.40 ± 17.8) min/d (占 (14.48 ± 1.36)%)。Ono-way ANOVA 检验表明, 亚成体与成体雌鹿采食时间分配有显著差异, 而亚成体与成体雄鹿采食时间分配无明显差异 ($P > 0.05$)。成体雌鹿移动时间 (175.97 ± 17.20) min/d, 占 (12.22 ± 0.85)% 显著低于成体雄鹿移动时间 (218.31 ± 19.40) min/d, 占 (15.16 ± 0.93)%, 它们之间有显著差异 (Ono-way ANOVA, $P < 0.05$)。妊娠期亚成体与成体雄鹿卧息时间分别为 (2.60 ± 33.73) min/d 和 (8.40 ± 41.30) min/d ($P > 0.05$), 与成体雌鹿卧息时间 (520.70 ± 44.40) min/d 有明显差异 (One-way ANOVA, $P < 0.05$)。亚成体和成体雌鹿卧息行为比率 (35.63 ± 3.28 % 与 (36.16 ± 2.61)%) 高于成体雄鹿 (33.52 ± 3.11)%)。

雌鹿在分娩前 70 d 卧息及运动时间分配见图 4, 随着分娩期的进程, 雌鹿卧息时间逐渐增加。在分娩前 7 d, 雌鹿白昼卧息时间达到了高峰, 而与此

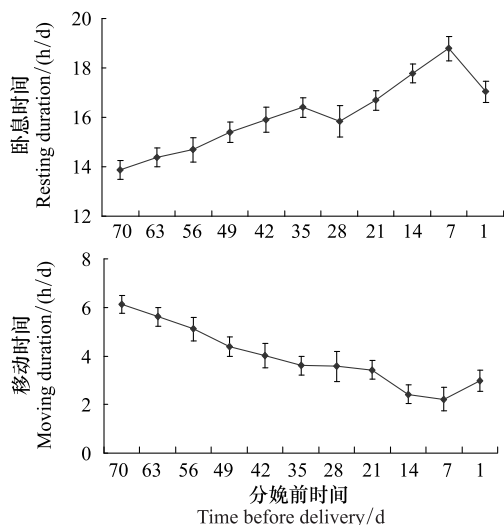


图 4 雌鹿妊娠期分娩前 70 d 卧息和运动时间变化

Fig.4 The patterns of resting and run duration of female deer at 70 days before delivery

相反的是, 妊娠期雌鹿的运动时间逐渐减少, 在分娩前 7 d, 运动时间相当于非妊娠期的 30%。妊娠期卧息和运动时间与非妊娠期相比, 有显著差异 (ANOVA, $P < 0.05$, 图 4)。妊娠期雌鹿卧息时容易进入睡眠状态, 表现为头部贴近地面, 眼睛紧闭, 身体自然放松躺卧。雌鹿白昼睡眠时间约为 4—10 min/次, 随着妊娠期的进程, 睡眠次数逐渐增多, 临近分娩时睡眠次数又明显下降 (表 2)。分娩前 63 d 雌鹿平均睡眠时间为 5.6 min/次, 随着分娩期的进程, 平均睡眠时间稍微增加, 分娩前 35 d 平均睡眠时间达到顶峰 (6.6 min/次), 分娩前 7 d 平均睡眠时间稍微减少 (表 2)。

表 2 雌鹿分娩前 63 d 睡眠时间变化

Table 2 The change of sleep time of female deer at 63 days before delivery

时间 Time	分娩前时间 Days before delivery				
	63 d	49 d	35 d	21 d	7 d
睡眠 Sleep/(min/d)	56	82	85	80	89
睡眠比率 Sleep rate/%	3.9	5.8	6.1	6.2	6.2
睡眠次数 Sleep times	9	12	14	18	10
平均睡眠时间/min Average sleep time	5.6	6.4	6.6	6.3	5.9
最长睡眠时间/min The longest sleep time	8	9	9	8	10

2.3 雌鹿产仔期的行为

2.3.1 雌鹿产仔季节性

在研究期间, 四川梅花鹿最早产仔日期见于 4 月 29 日, 最晚产仔日期为 7 月 28 日, 高峰期在 5—6 月 (图 5)。通过野外观测数据统计表明, 四川梅花鹿 4 月产仔率占 (1.18 ± 0.76)%, 5 月产仔率较多 (占 (54.30 ± 3.62)%), 其次是 6 月 (占 (37.21 ± 4.52)%), 7 月产仔率占 (7.30 ± 2.21)%, 各月份产仔率相比较有极显著差异 ($n = 130$, Fisher's exact test, $P < 0.01$, 图 5)。四成梅花鹿产仔日期与其分娩经历具有低度相关性 (Kendall's tau-b, $r = 0.36$, $P < 0.05$; Spearman's rho, $r = 0.39$, $P < 0.05$), 初次繁殖雌鹿和成体雌鹿最早产仔日期分别为 5 月 10 日和 4 月 29 日, 而最晚产仔日期分别为 7 月 28 日和 7 月 9 日, 跨度约 80—90 d (± 5 d, $n = 130$)。四川梅花鹿单胎率为 98.86% (± 6.96 %, $n = 129$), 双胎率为 1.01% (± 0.07 %, $n = 1$), 通过 Fisher's exact test 分析单双胎率之间有极显著差异性 ($U = 0.00$, $z = -1.985$, $P < 0.01$)。

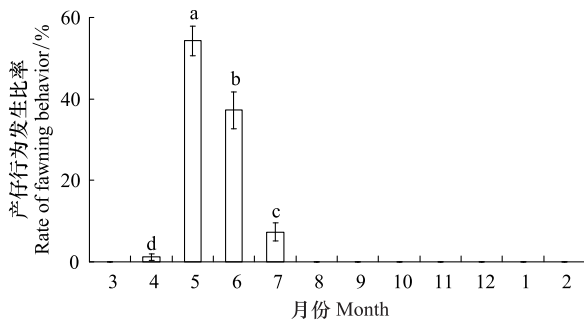


图5 雌鹿产仔季节分布

Fig.5 Distribution of fawning season in female sika deer

数值为平均值±标准差表示,标注不同字母表示相互之间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3.2 雌鹿产仔行为

雌鹿较早产仔年龄为3—4岁,较晚产仔年龄为11—12岁。雌鹿产仔时,一般选择在针叶林、阔叶林、针阔混交林以及灌丛草甸等生境,这4种生境具有较高隐蔽性,不易被高山兀鹫等天敌发现。雌鹿临近分娩时,时而卧息时而走动,卧息后会伸颈梳舔生殖部位和腹部,并频繁收缩腹部,从雌鹿卧下到分娩出胎儿约持续90—430 min ($n = 12$),初次繁殖雌鹿分娩持续时间较长 ((220.37 ± 52.65) min, $n = 5$),而成体雌鹿分娩持续时间较短 ((115.28 ± 26.71) min, $n = 7$),初次繁殖雌鹿分娩前较成体雌鹿走动频繁且难产现象多。排出胎儿后,雌鹿梳舔其全身毛发,直至舔净幼鹿身上的胎膜和粘液为止,然后伸头拉拽胎盘,并采食其胎盘。雌鹿分娩有3种方式:站式、卧式和站卧交替式,大多数为站卧交替式,这种方式有利于胎儿的排出。

2.4 四川梅花鹿哺乳期的行为

哺乳雌鹿和未哺乳雌鹿采食时间分配分别为 (692.35 ± 59.60) min/d 和 (588.60 ± 42.72) min/d, t 检验表明有极显著差异 ($P < 0.01$)。雄鹿和亚成体采食时间均少于哺乳雌鹿,分别为 (593.40 ± 56.46) min/d 和 (603.84 ± 60.84) min/d。哺乳和未哺乳雌鹿采食行为比率 ($(48.08 \pm 2.14)\%$ 与 $(40.86 \pm 1.73)\%$) 存在显著差异 (Fisher's exact test, $P < 0.05$),雄鹿和亚成体采食行为比率明显少于哺乳雌鹿,分别为 $(41.26 \pm 1.62)\%$ 和 $(41.95 \pm 1.93)\%$ (Fisher's exact test, $P > 0.05$)。哺乳雌鹿和亚成体鹿移动累计时间 ((204.62 ± 23.40) min/d 与 (211.82 ± 26.50) min/d) 稍微高于雄鹿和未哺乳雌鹿移动时间 ((198.430 ± 24.80) min/d 与 (196.85 ± 27.60) min/d),无明显差

异 ($P > 0.05$)。由于成体雌鹿在哺乳期需要提供更多的营养物质给幼鹿,每天采食行为所占的比率高出未哺乳雌鹿、雄鹿和亚成体,采食时间也较长。另外,哺乳雌鹿为获取更多的食物,也增加了在食物基地和隐蔽地之间移动所占的比率 ($(14.09 \pm 1.02)\%$)。哺乳期雄鹿和亚成体卧息时间 ((492.05 ± 48.60) min/d 与 (491.33 ± 56.80) min/d) 与未哺乳雌鹿卧息时间 ((504.42 ± 61.60) min/d) 与其基本一致,它们之间无显著差异 (One-way ANOVA, $P > 0.05$),而哺乳雌鹿卧息时间较少 ((416.73 ± 46.20) min/d),与雄鹿、亚成体以及未哺乳雌鹿卧息时间有显著差异 (One-way ANOVA, $P < 0.05$)。

幼鹿吮乳时,大多数为站立式,先用头和嘴触动乳房,然后衔住乳头吮乳,吮乳时用前肢交替踢打乳房,偶尔会发出低沉的 mei-mei 叫声。幼鹿吮乳后,在隐蔽处卧息,母鹿则在其不远处卧息或采食,母幼关系属于隐蔽类型。在初生后1周内,幼鹿吮乳时间较长,为 (12.53 ± 3.84) min/次,幼鹿吮乳时间随着周龄的增加而逐渐缩短,到9周龄时,其吮乳时间约 (1.82 ± 0.81) min/次 (图6)。母幼鹿联系时间随着幼鹿日龄的增加呈下降趋势,9周龄时母幼联系时间约 (15.85 ± 3.78) min/d (图7)。幼鹿出生后休息行为占

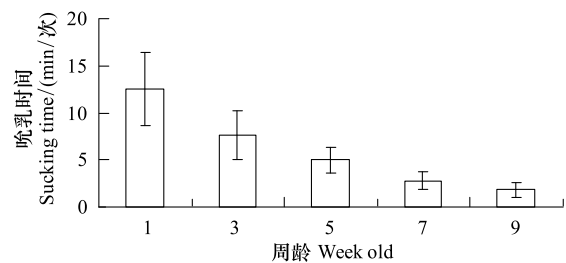


图6 1—9周龄幼鹿吮乳时间变化

Fig.6 The change of fawn sucking time aged 1—9 weeks in Sichuan sika deer

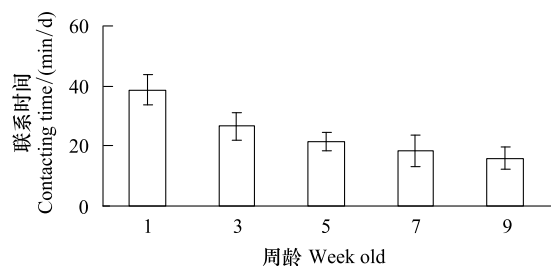


图7 1—9周龄母幼鹿联系时间变化

Fig.7 The change of mother-fawn contacting time aged 1—9 weeks in Sichuan sika deer

较大比率,随着周龄增加其休息行为逐渐减少,而移动、吮乳、采食以及其他行为逐渐增多,并发育完善(表3)。幼鹿活动具有较强的昼夜节律,主要有晨

昏两个高峰期(6:00—8:00和17:00—21:00),吮乳、摄食以及母幼联系与这两个高峰期同步,昼夜活动存在显著差异($P<0.05$)。

表3 不同周龄幼鹿行为的变化/%

Table 3 The behaviors change of fawn deer in the different week old

周龄 Week old	休息 Resting	移动 Moving	吮乳 Sulking	采食 Feeding	其他行为 Others
1	96.03±3.94	1.95±0.81	1.85±0.83	0.00±0.00	1.27±0.71
2	94.56±2.65	2.67±1.13	2.49±1.11	0.00±0.00	1.58±0.91
3	89.02±3.74	4.2±1.21	3.03±1.23	0.00±0.00	4.35±1.11
5	85.18±2.91	5.97±1.13	3.96±1.51	1.84±0.61	4.75±1.31
7	76.62±2.51	9.83±1.91	2.93±0.81	6.42±1.51	5.21±1.95
9	63.42±2.61	13.99±2.33	1.92±0.82	10.67±2.23	10.06±2.15

3 讨论

根据鹿科动物在地球上的分布可将其分成两大类^[16-17]:一类是寒温带北方类群,包括马鹿(*Cervus elaphus*)、白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)、黇鹿(*Dama dama*)、梅花鹿和狍(*Capreolus capreolus*)等;另一类是热带类群,包括水鹿(*Cervus unicolor*)、豚鹿(*Axis porcinus*)、鬣鹿(*Cervus timorensis*)、斑鹿(*Axis axis*)和麂(*Muntiacus reevesi*)等。鹿发情季节的形成是通过生理变化和环境变化相关联而实现的,同时,一些与环境相关的自然信号(尤其是光信号)间接的成为季节发情过程的标示,对发情过程的启动与控制起着重要的作用^[18]。在繁殖的生理机制上,光周期的变化与鹿发情季节性有着密切的关联,成为启动鹿季节性发情的关键因素。光周期主要作用机制表明,短日照的光周期变化将引起鹿松果体分泌褪黑激素的变化,从而影响机体生殖内分泌系统的变化,激发生殖系统的活动,使鹿进入发情季节^[19-20]。寒温带鹿一般是在短日照周期时发情交配^[20]。圈养东北梅花鹿在吉林省发情交配从9月中旬开始至11月下旬结束,高峰期为10月(79.80%, $n=956$),其次为11月(13.36%, $n=160$)^[21]。东北梅花鹿引种在四川省圈养时,其发情交配期为每年8月至翌年3月,高峰期在9—11月^[22]。野生华南梅花鹿发情交配高峰期为每年8月下旬至9月下旬^[23]。在本研究中,四川野生梅花鹿发情交配期为9月上旬至12月中旬,高峰期为10—11月。由上述可知,野生或圈养梅花鹿具有明显的发情季节性,而不同地区梅花鹿发情

季节有一定的差异性,这与鹿科动物分布的纬度差异有密切的关系,分布于寒带和温带环境的鹿科动物发情呈明显的季节性,分布纬度越高其发情季节越明显^[17]。这种季节性发情方式在鹿的进化和遗传中得到了继承,现今生存的鹿科动物表现出相似的发情季节性^[17]。同时,在其移居其他地方仍然保持着相似的发情季节性。

雄鹿的发情行为早于雌鹿,表现出追逐、泥浴、吼叫、嗅阴、爬跨、交配等行为变化,这些行为可促进雌鹿发情的开始,反过来雌鹿的发情又可进一步刺激雄鹿,使雄鹿快速发情^[24]。在一个发情季节,雌鹿表现出周期性的发情规律,受孕成功的雌鹿将终止周期性的发情;反之,在发情季节雌鹿会表现出多个发情周期,因物种不同而有一定差异。鹿科动物发情周期一般可分为2大类^[25-27]:一类是短周期(10—12 d);另一类是长周期(18—25 d)。一些鹿科动物在发情初期通常会表现出一个短的发情周期,这与孕激素的含量短暂迅速升高有关,例如黇鹿^[25]、驯鹿(*Rangifer tarandus*)^[26]、台湾梅花鹿(*C.n. taiouanus*)^[28]、马鹿^[29-30]。就整个发情季节而言,马鹿^[31]、黇鹿^[25]、驯鹿^[32]、麋鹿(*Elaphurus davidianus*)^[33]和坡鹿(*Cervus eldi thamin*)^[34]一般表现出长的发情周期(19.5—22.4 d),这可能与这些鹿科动物的群居特性有关^[35]。在本研究中,四川梅花鹿发情周期为12—18 d,属于长发情周期。

繁殖季节性是动物长期适应自然环境形成的,有利于其在自然条件下繁衍后代。自然条件改变时,虽然它们仍可保持季节性繁殖,但其繁殖季节性

有一定差异。圈养东北梅花鹿在吉林省产仔期为5月上旬至9月中旬,集中在5月中旬至6月上旬^[36],而东北梅花鹿在四川省圈养时,其产仔期为每年5—7月,高峰期为6月^[22]。野生华南梅花鹿产仔期为5月中旬至6月下旬^[23]。日本圈养梅花鹿产仔也具有明显季节性,Honshu 岛上圈养梅花鹿产仔期为4月下旬至9月上旬,Kushu 岛上圈养梅花鹿产仔期为4月下旬至8月上旬,这2个圈养梅花鹿种群产仔高峰期均在5月^[37]。在本研究中,四川野生梅花鹿产仔期为4月下旬至7月下旬,高峰期为5—6月。由上述可知,野生或圈养梅花鹿均具有明显的产仔季节性,而不同地区梅花鹿产仔季节有一定的差异。Clutton-brock 等报道:野生雌鹿分娩期有离群现象,仔鹿出生后1—2周内也与鹿群分离,躲避在隐蔽性高的地方,这种隐蔽性行为是为了躲避人和天敌的发现^[38]。四川梅花鹿主要栖息在针阔混交林、针叶林、次生落叶阔叶林和灌丛草甸^[4],在这些生境中,隐蔽性高是减少被天敌捕食的生存对策^[39]。一些动物靠与环境相近的体色和减少活动来逃避天敌,也有些雌性动物吞食其幼体粪便以减少天敌发现幼体的线索^[40]。Walther 和 Ralls 等指出,隐蔽型与跟随型幼体的主要区别在于,隐蔽类型的幼体与其母体卧息时相隔一段距离,而跟随型幼体与其母体则接近^[41-42]。根据野外观察发现,四川梅花鹿幼体出生后1月龄内与其母体相距约15 m处卧息,幼鹿主动联系其母体较少,并且母幼联系频率低,主要在晨昏联系;1月龄后幼鹿常跟随其母体活动,联系频繁,卧息时相距较近。因此,幼鹿在出生后1月龄内应属于隐蔽型,而1月龄后应属于跟随型。雌性梅花鹿主要有3种保护幼体的策略:(1)卧息地分离,以减少被天敌发现的机会。(2)母幼联系频率少,Byers 等认为隐蔽策略能否减少幼体被捕食的效果至少一部分取决于母体传递给捕食者有关幼体藏身地的信息^[43]。因此,如果母幼接触频繁,可增加幼体被捕食的机会。(3)母鹿具有诱离天敌的行为,以降低幼体被捕食的压力。母幼卧息地分离和联系频率少有利于提高母体的采食效率和幼体的休息时间,若母幼卧息在一起,母体采食会受到幼仔的阻碍;若母幼联系频繁,母体只能在其幼体卧息周围进行采食,限制了采食质量,这对哺乳期母体需求较高能量来说是不利的,同时也会影响幼体的正常生长。

这些护幼策略在林麝(*Moschus berezovskii*)中也有发现^[44]。

动物行为时间分配的外界影响因素主要有食物资源、气候条件、集群大小、捕食风险等,其内部影响因素主要有年龄、性别、繁殖状态等^[45-47]。为了获取足够的食物以满足生存的需求,野生动物一般采食时间分配较多^[48-49]。在内外因素的影响下,动物可根据能量需求优化行为时间分配^[50]。马鹿和白尾鹿在食物资源缺乏时,采食时间超过50%^[47,51],雌性扭角林羚(*Tragelaphus strepsiceros*)在高温环境下采食时间高达63%^[52]。可可西里雌性藏原羚(*Procapra picticaudata*)在夏季采食时间占(42.02±2.22)%^[53],而同地区具有集群迁徙产仔习性的藏羚(*Pantholops hodgsoni*)采食时间分配高达59.12%^[54]。本研究中,妊娠期成体雌鹿的采食行为时间也占较大比率((49.33±2.16)%),其次依次是卧息((34.16±2.61)%) and 移动((12.22±0.85)%),与散养条件下春季(妊娠期)东北梅花鹿行为时间分配次序基本一致^[55]。Liu 等研究表明散养条件下妊娠期(春季)东北梅花鹿采食时间分配占49.14%,卧息(包括反刍)时间分配占40.08%,移动时间分配占4.44%^[55]。刘振生等研究表明春季雌雄梅花鹿卧息行为时间分配((14.35±3.25)%与(18.88±2.89)%)存在显著差异($P<0.05$),移动行为时间分配((2.91±2.36)%与(7.04±1.77)%)有极显著差异($P<0.01$)^[56]。在本研究中,春季(妊娠期)成体雌雄鹿卧息时间分配之间或移动时间分配之间也有显著差异(Ono-way ANOVA, $P<0.05$),这与春季雌鹿正处在妊娠晚期有关,妊娠晚期雌鹿行动比往常迟缓,卧息增加,移动减少,而春季也是雄鹿的生茸期,需求较高的能量,需要增加移动时间,减少卧息时间来寻找更多的食物资源,供其采食以便满足机体需求,这在刘振生等人的研究中已得到证实^[56]。在本研究中,春季成体雌雄鹿移动时间分配分别占(12.22±0.85)%和(15.16±0.93)%,远远高于散养东北梅花鹿移动时间比率,这主要由于散养梅花鹿被提供了一定的食物资源,较少通过移动来寻找食物,导致移动时间分配减少,而野生梅花鹿需要通过移动来寻找食物资源以便采食更多的食物,使野生梅花鹿移动时间分配高于散养梅花鹿移动时间。哺乳期四川梅花鹿采食行为时间低于妊娠期采食时间,这可能

与妊娠期正逢冬季,植被枯萎,食物资源相对匮乏,梅花鹿采食的大部分植物数量减少,尤其是可食植物的营养水平降到最低点。另外,妊娠期雌鹿营养需求增加,寻找食物也增加了能量的消耗,迫使梅花鹿利用更多的时间采食植物来满足机体的需求。而哺乳期恰逢夏季,植物生长旺盛,食物资源相对丰富,在铁布保护区梅花鹿种群又未超过负载量,无食物竞争现象,并且夏季食物营养水平高,梅花鹿减少了采食时间,增加了卧息及其它行为的时间分配。

致谢:感谢西华师范大学宁继祖、四川省若尔盖县林业局米军、左林、熊远清及铁布自然保护区阿旺、俞文兰、龚军等对写作的帮助。

References:

- [1] Wemmer C. Deer, status survey and conservation action plan. Gland Switzerland, and Cambridge, UK: IUCN/SSC, 1998: 63-63.
- [2] Guo Y S, Zheng H Z. On the geological distribution, taxonomic status of species and evolutionary history of sika deer in China. Acta Theriologica Sinica, 2000, 20(3): 168-179.
- [3] Guo Z F, Chen E Y, Wang Y Z. A new subspecies of Sika deer from Sichuan-*Cervus nippon sichuanicus* subsp. nov. Acta Zoologica Sinica, 1978, 24(2): 187-192.
- [4] Guo Y S. Distribution, numbers and habitat of Sichuan Sika deer (*Cervus nippon sichuanicus*). Acta Theriologica Sinica, 2000, 20(2): 81-87.
- [5] Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods. Behavior, 1974, 49(3-4): 227-267
- [6] Dewsbury D A. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. The Quarterly Review of Biology, 1982, 57(2): 135-159.
- [7] Snyder N R F, Derrickson S R, Beissinger S R, Wiley J W, Smith T B, Toone W D, Miller B. Limitations of captive breeding in Endangered Species Recovery. Conservation Biology, 1996, 10(2): 338-348.
- [8] Whitten P L, Brochman D K, Stavisky R C. Recent advances in noninvasive techniques to monitor hormone-behavior interaction. American Journal of Physical Anthropology, 1998, 107(S27): 1-23.
- [9] Gesquiere L R, Wango E O, Alberts S C, Altmann J. Mechanisms of sexual selection: Sexual swellings and estrogen concentrations as fertility indicators and cues for male consort decisions in wild baboons. Hormones and Behavior, 2007, 51(1): 114-125.
- [10] Haufe C. Sexual selection and mate choice in evolutionary psychology. Biology and Philosophy, 2008, 23(1): 115-128.
- [11] Ning J Z, Guo Y S, Zheng H Z. Vocalization behaviour of Sichuan Sika deer (*Cervus nippon sichuanicus*) during rut. Acta Theriologica Sinica, 2008, 28(2): 187-193.
- [12] Yang C Z, Zhang X Y, Yue B S, Guo Y S, Qi W H, Hao H B. The vocal behavior of *Cervus nippon sichuanicus* during fawning and velvet-growing season. Sichuan Journal of Zoology, 2012, 31(1): 10-16.
- [13] Fu Y Q, Hu J C, Zhu H B, Liu W H, Wang Y S. Preliminary study on vocal communication behavior of South China Sika deers. Sichuan Journal of Zoology, 2008, 27(2): 266-268.
- [14] Guo Y S, Hu J C, Luo D H, Se K, Ren S P, Zou H F. Studies on the social behavior of *Cervus nippon sichuanicus*. Acta Theriologica Sinica, 1991, 11(3): 165-170.
- [15] Endo A, Doi T. Multiple copulations and post-copulatory guarding in a free-living population of Sika deer (*Cervus nippon*). Ethology, 2002, 108(8): 739-747.
- [16] Asher G W, Fisher M W, Fennessy P F. Environmental constraints on reproductive performance of farmed deer. Animal Reproduction Science, 1996, 42(1): 35-44.
- [17] Whitehead G K. Deer of the World. New York: Springer-Verlag, 1972.
- [18] Tian C Y. Study on the Change of the Normal Reproductive Hormones of Female Sika Deer in Reproductive Season [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2004.
- [19] Barrell G K. How daylight affects reproduction in sheep. New Zealand Veterinary Journal, 1983, 31(8): 137-138.
- [20] Lincoln G A. Biology of seasonal breeding in deer // The Biology of Deer. New York: Springer, 1992: 565-574.
- [21] Song X G. Preliminary study on estrus pattern of female sika deer. Chinese Journal of Animal Science, 1986, (4): 31-32.
- [22] Zhou S L, Wu S Z. Observation on reproductive physiology and reproductive performance of Sika deer in Sichuan. Chinese Journal of Zoology, 1981, (3): 18-21.
- [23] Yang J, Ding T M, Hu P X. A preliminary study on the ecology of Southern China Sika Deer (*Cervus nippon kopschi*). Chinese Journal of Wildlife, 1990, (3): 17-19.
- [24] Lincoln G A, Guinness F E. The sexual significance of the rut in red deer. Journal of Reproduction and Fertility, 1973, 19: 475-489.
- [25] Asher G W. Oestrous cycle and breeding season of farmed fallow deer, *Dama dama*. Journal of Reproduction and Fertility, 1985, 75(2): 521-529.
- [26] Shipka M P, Rowell J E, Sousa M C. Steroid hormone secretion during the ovulatory cycle and pregnancy in farmed Alaskan reindeer. Journal of Animal Science, 2007, 85(4): 944-951.
- [27] McCorkell R, Woodbury M, Adams G P. Ovarian follicular and luteal dynamics in wapiti during the estrous cycle. Theriogenology, 2006, 65(3): 540-556.

- [28] Liu B T, Cheng S P, Huang M C, Yu J Y. Serum progesterone changes in luteal cyclicity and duration of estrous cycle in Formosan Sika deer (*Cervus nippon taiouanus*) hinds. *Zoological Science*, 2002, 19(9): 1033-1037.
- [29] Asher G W, O'Neil K T, Scott I C, Mockett B G, Fisher M W. Genetic influences on reproduction of female red deer (*Cervus elaphus*) (1) Seasonal luteal cyclicity. *Animal Reproduction Science*, 2000, 59(1-2): 43-59.
- [30] McCorkell R, Woodbury M, Adams G P. Ovarian follicular and luteal dynamics in wapiti during seasonal transitions. *Theriogenology*, 2007, 67(7): 1224-1232.
- [31] García A J, Landete-Castillejos T, Garde J J, Gallego L. Reproductive seasonality in female Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Theriogenology*, 2002, 58(8): 1553-1562.
- [32] Ropstad E. Reproduction in female reindeer. *Animal Reproduction Science*, 2000, 60-61: 561-570.
- [33] Curlewis J D, Loudon A S I, Coleman A P M. Oestrous cycles and the breeding season of the Père David's deer hind (*Elaphurus davidianus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 1988, 82(1): 119-126.
- [34] Monfort S L, Wemmer C, Kepler T H, Bush M, Brown J L, Wildt D E. Monitoring ovarian function and pregnancy in Eld's deer (*Cervus eldi thamin*) by evaluating urinary steroid metabolite excretion. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1990, 88(1): 271-281.
- [35] Pereira R J G, Polegato B F, de Souza S, Negrão J A, Duarte J M B. Monitoring ovarian cycles and pregnancy in brown brocket deer (*Mazama gouazoubira*) by measurement of fecal progesterone metabolites. *Theriogenology*, 2006, 65(2): 387-399.
- [36] Sun J L. Preliminary study on reproductive pattern of female Sika deer. *Special Wild Economic Animal and Plant Research*, 1983, (1): 47-48.
- [37] Koizumi T, Hamasaki S I, Kishimoto M, Yokoyama M, Kobayashi M, Yasutake A. Reproduction of female sika deer in western Japan // McCullough D R, Seiki T, Koichi K, eds. *Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations*. New York: Springer, 2008: 327-344.
- [38] Clutton-Brock T H, Guinness F E, Albon S D. *Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1982.
- [39] Lent P C. Mother-infant relationships in ungulates // Geist V, Walther F, eds. *The Behavior of Ungulates and Its Relation to Management*. Morges, Switzerland: IUCN, 1974: 14-55.
- [40] Fitzgibbon C D. Anti-predator strategies of immature Thomson's gazelles: hiding and the prone response. *Animal Behaviour*, 1990, 40(5): 846-855.
- [41] Walther F R. Das Verhalten der hornträger (bovidae). *Handbuch der Zoologie*, 1979, 10(30): 1-184.
- [42] Ralls K, Kranz K, Lundrigan B. Mother-young relationships in captive ungulates: variability and clustering. *Animal Behaviour*, 1986, 34(Pt1): 134-145.
- [43] Byers J A, Byers K Z. Do pronghorn mothers reveal the locations of their hidden fawns?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1983, 13(2): 147-156.
- [44] Du W G, Sheng H L. Mother-infant relationships in penned forest musk deer (*Moschus moschiferus berezovskii*). *Acta Theriologica Sinica*, 1996, 16(2): 89-94.
- [45] Hopewell L, Rossiter R, Blower E, Leaver L, Goto K. Grazing and vigilance by Soay sheep on Lundy island: influence of group size, terrain and the distribution of vegetation. *Behavioural Processes*, 2005, 70(2): 186-193.
- [46] Pfister J A, San Martin F, Rosales L, Sisson D V, Flores E, Bryant F C. Grazing behaviour of llamas, alpacas and sheep in the Andes of Peru. *Applied Animal Behaviour Science*, 1989, 23(3): 237-246.
- [47] Pépin D, Renaud P C, Dumont B, Decuq F. Time budget and 24-h temporal rest-activity patterns of captive red deer hinds. *Applied Animal Behaviour Science*, 2006, 101(3): 339-354.
- [48] Klein D R, Fairall N. Comparative foraging behaviour and associated energetics of impala and blesbok. *The Journal of Applied Ecology*, 1986, 23(2): 489-502.
- [49] Dumont B, Boissy A. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*, 2000, 49(3): 131-138.
- [50] Hamel S, Côté S D. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Animal Behaviour*, 2008, 75(1): 217-227.
- [51] Sorensen V A, Taylor D H. The effect of seasonal change on the group size, group composition, and activity budget of white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *The Ohio Journal of Science*, 1995, 95(5): 321-324.
- [52] Owen-Smith N. How high ambient temperature affects the daily activity and foraging time of a subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *Journal of Zoology*, 1998, 246(2): 183-192.
- [53] Lian X M, Li X X, Yan P S, Zhang T Z, Su J P. Behavioural time budgets and diurnal rhythms of the female Tibetan gazelles in the Kekexili National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(3): 663-670.
- [54] Lian X M, Zhang T Z, Cao Y F, Cai Z Y, Su J P. Diurnal behavioral time budgets and activity rhythm of the female Tibetan antelope (*Pantholops hodgsoni*) in summer. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27(1): 53-57.
- [55] Liu Z S, Zhou X Y, Teng L W, Wang X M. Behavioral ecology of sika deer in spring in semi-natural area. *Journal of Forestry Research*, 2001, 12(3): 205-208.
- [56] Liu Z S, Wu J P, Teng L W. Time budget and behavior pattern of semi-free *Cervus nippon* in spring. *Chinese Journal of Ecology*,

2002, 21(6): 29-32.

参考文献:

- [2] 郭延蜀, 郑慧珍. 中国梅花鹿地史分布、种和亚种的划分及演化历史. 兽类学报, 2000, 20(3): 168-79.
- [3] 郭倬甫, 陈恩渝, 王西之. 梅花鹿的一新亚种——四川梅花鹿. 动物学报, 1978, 24(2): 187-192.
- [4] 郭延蜀. 四川梅花鹿的分布、数量及栖息环境的调查. 兽类学报, 2000, 20(2): 81-87.
- [11] 宁继祖, 郭延蜀, 郑慧珍. 四川梅花鹿发情期的几种发声行为. 兽类学报, 2008, 28(2): 187-193.
- [12] 杨承忠, 张修月, 岳碧松, 郭延蜀, 戚文华, 郝海邦. 四川梅花鹿产仔换茸期声行为的研究. 四川动物, 2012, 31(1): 10-16.
- [13] 付义强, 胡锦矗, 朱欢兵, 刘武华, 王业生. 华南梅花鹿声音通讯行为的初步研究. 四川动物, 2008, 27(2): 266-268.
- [14] 郭延蜀, 胡锦矗, 罗代华, 色科, 任树培, 邹洪富. 四川梅花鹿的社群行为研究. 兽类学报, 1991, 11(3): 165-170.
- [18] 田长永. 繁殖季节雌性梅花鹿主要生殖激素变化规律的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2004.
- [21] 宋晓光. 梅花母鹿发情规律的初步探讨. 中国畜牧杂志, 1986, (4): 31-32.
- [22] 周世朗, 伍善志. 梅花鹿在四川的生殖生理和繁殖性能观察. 动物学杂志, 1981, (3): 18-21.
- [23] 杨晶, 丁铁明, 胡平喜. 梅花鹿南方亚种生态研究初报. 野生动物, 1990, (3): 17-19.
- [36] 孙继良. 梅花母鹿繁殖规律的初步探讨. 特产研究, 1983, (1): 47-48.
- [44] 杜卫国, 盛和林. 圈养林麝母幼关系的初步研究. 兽类学报, 1996, 16(2): 89-94.
- [53] 连新明, 李晓晓, 颜培实, 张同作, 苏建平. 夏季可可西里雌性藏原羚行为时间分配及活动节律. 生态学报, 2012, 32(3): 663-670.
- [54] 连新明, 张同作, 曹伊凡, 蔡振媛, 苏建平. 夏季雌性藏羚昼间行为时间分配及活动节律. 兽类学报, 2007, 27(1): 53-57.
- [56] 刘振生, 吴建平, 滕丽微. 散放条件下春季梅花鹿行为时间分配的研究. 生态学杂志, 2002, 21(6): 29-32.