

大袋鼠格斗行为的种内种间差异分析

陈实¹, 白亚丽², 马晓萍², 濮燕群²

(1. 南京大学生命科学学院, 江苏 南京 210093)
(2. 南京红山森林动物园, 江苏 南京 210028)

[摘要] 探讨了在接近自然状况下赤大袋鼠和灰大袋鼠格斗行为是否存在种内和种间差异及其影响因素. 结果表明两种大袋鼠格斗行为并不一致, 种群内中年龄结构是导致不同格斗行为发生的主要因素. 这一研究结果对大袋鼠的人工繁育和种群保护有一定的指导意义.
[关键词] 赤大袋鼠, 灰大袋鼠, 格斗行为, 种间种内比较
[中图分类号] Q958. 12 + 2. 2 [文献标识码] A [文章编号] 1001-4616(2006)03-0095-04

Intraspecific-Interspecific Analysis of Agonistic Behavior in Two Macropus(*M. rufus* & *M. giganteus*)

Chen Shi¹, Bai Yali², Ma Xiaoping², Pu² Yanqun

(1. School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China)
(2. Nanjing Hongshan Zoological Park, Nanjing 210028, China)

Abstract In this research the agonistic behavior of two Macropus : *M. rufus* and *M. giganteus* is studied and analyzed in order to discuss whether this behavior is intraspecifically and interspecifically different. The result shows that this behavior varies between species and within species. Moreover, the age structure is the main factor leading to the different agonistic behaviors. These results would be of help for the artificial breeding and population conservation for the Macropus.
Key words *Macropus rufus*, *Macropus giganteus*, agonistic behavior, Intraspecific-Interspecific comparison

0 引言

袋鼠作为澳洲的象征已经在全世界各地的动物园得到了广泛的引进. 赤大袋鼠(*Macropus rufus*)和灰大袋鼠(*Macropus giganteus*)是最常见的有袋动物, 前人对这两种有袋动物进行的研究也最多, 经典的有 Newsome 和 Kirsch 对它们进行的综合研究^[1, 2]. 尽管对于袋鼠生理结构, 功能以及其他生物学特性的研究已经比较透彻, 但是在袋鼠行为这一方面还是有所欠缺. 鉴于对袋鼠行为的研究可以为袋鼠保护繁育和种群维系提供有力资料, 本项研究主要关注于大袋鼠(*Genus Macropus*)格斗行为. 在这一领域中 Russell 做了先驱性的工作^[3], 但是这些研究在数据收集和分析上有所缺乏; 国内对动物行为学的研究可见于文献 [4], [5]; 本项研究希望能弥补资料的不足, 并且对两种大袋鼠的雄性个体格斗行为在种间和种内做比较.

1 观测材料与观测方法

1. 1 观测对象

研究对象为动物园中放养的赤大袋鼠和灰大袋鼠. 南京红山动物园于 1980 年从澳大利亚引进, 经过

收稿日期 : 2005-09-28.
作者简介 : 陈实, 1969—, 博士研究生, 主要从事动物学的学习与研究. E-mail : Chenshinju@gmail.com
通讯联系人 濮燕群, 女, 1959—, 高级工程师, 主要从事动物园管理和野生动物保育的研究. E-mail : njhszoo@163.com
万方数据

20 多年的繁育现已有近 30 只的种群(包括从其他动物园交换来的),基本达到了进行行为观测的要求。大袋鼠只需 1 年左右即可达到性成熟,故本项研究中称 1 岁以下的为幼年袋鼠,1 岁以上的为青年袋鼠。袋鼠体重和年龄成正相关^[5],种群中一只最大最重的袋鼠称为 α -male 头领袋鼠以区别于其它青年袋鼠;另有一只体型很大的袋鼠称为 β -male 头领袋鼠。

赤大袋鼠种群中共有幼年雄性袋鼠 4 只,青年雄性袋鼠 4 只,头领雄性袋鼠 2 只;灰大袋鼠种群有幼年雄性袋鼠 3 只,青年雄性袋鼠 2 只,头领袋鼠 2 只。

1.2 观测时间

根据 Kangaroo Management Options^[6]一书的说明,可以确定红山动物园园养大袋鼠状态和野外基本一致,采取的观测措施也和野外观测相一致:只在袋鼠活动频繁的上午 8:00~10:00 进行不间断观测(袋鼠偶尔也在下午活动,但是次数太少,不计入结果统计中),主要以肉眼观察为主。

1.3 行为记录

从 1 月 27 日到 2 月 16 日连续 20 d 在上午 8:00~10:00 记录两种大袋鼠的格斗行为,其中 10 d 天气晴好大袋鼠活动频繁,选取这 10 d 的数据进行分析。

1.4 行为数据分析

对采集到的数据进行统计分析以确定大袋鼠的格斗行为是否存在种内及种间差异。

2 结果

2.1 定性观察

2.1.1 等级制度及格斗阶段划分

据观测,两种大袋鼠中都存在明显的等级制度,这一制度是靠体型(年龄)维系的。在大袋鼠之间的格斗中,从未发现跨年龄层次的格斗,都是同等体型和年龄层次的大袋鼠互相打斗。

格斗阶段:两种大袋鼠的格斗有一定的共同点,都分为五个阶段:相遇,试探,攻击,停止,离去。据观测,通常的行为模式是,一只大袋鼠接近另一只大袋鼠的领域,并伸出前肢试探对方。如果对方没有反应或者直接离开,便不会发生格斗。但如果对方也同样伸出前肢并且站立起来表示恐吓,则接着一般会发生互相攻击。互相攻击是格斗行为的核心部分,攻击的模式多种多样,下文会详细描述。当一方停止攻击并且离去后,一次格斗才算完成。经常发现一对格斗的大袋鼠在停止攻击行为后如果不离去会很快进行下一次攻击。这也成为记录格斗时间的一项依据。因此,一次格斗行为可以包括若干次互相攻击。下面详细描述不同体型的大袋鼠攻击行为的区别。

2.1.2 不同年龄的袋鼠格斗表现

2.1.2.1 幼年袋鼠

经过观察,大袋鼠格斗行为并不是完全的本能行为,而是学习的产物。幼年袋鼠经常在成年袋鼠的看护和指导下进行玩闹式的格斗。(雌性大袋鼠不会相互格斗,更不会与雄性格斗,但是她们可以教幼小袋鼠格斗的技巧)幼年袋鼠每次格斗时间很短,而且极少用脚踢对方,大多数情况都是蹲着互相攻击。但它们格斗次数比较多而且攻击模式已经和更年长的袋鼠没有什么区别:一只幼年袋鼠会伸出前爪抓住对方的脖子并且试图将对方掀倒,对方会将头向后仰以闪避,同时伸出前爪回击攻击者。

2.1.2.2 头领袋鼠

头领袋鼠的格斗行为也很简单。通常也是玩闹式的,类似幼年袋鼠的行为:每次时间短,动作轻,多为仪式性。在头领袋鼠格斗完成后还观察到了准头领袋鼠为头领袋鼠舔毛的现象。

2.1.2.3 青年袋鼠

青年袋鼠格斗行为时间持续最长,最为复杂并且往往带有伤害性。它们在互相攻击时经常站立起来(这样看起来体型更大,更可怕)扭打,而且会用粗壮的后肢猛踢对方的腹部。密歇根大学的动物多样性博物馆宣称这些袋鼠体重约为 40~60 kg,后肢的力量惊人,弹跳力约为 5 m/次,因此遭到对方后肢的重击绝对不是“仪式性”的,而是真正的伤害性格斗。在我们记录的最惊人的一次格斗中,两只中型赤大袋鼠在 33 min 内共向对手的腹部进行了 275 次重击。

另外,青年大袋鼠格斗行为不但在力量上远远超过其他两型袋鼠,而且在格斗策略上更加成熟机智。

在一次攻击结束后有时一方会佯装退却,趁对手转身的时候突然发动第二波攻击;另外还观察到诈降行为:在第一次攻击中处于下风的青年袋鼠会俯下身去表现出屈从的姿态,就在胜利者放松警惕时原来俯下身的袋鼠突然跳起攻击原先的胜利者。这种采取策略的攻击导致格斗时间显著延长,往往一次格斗可以包含若干次攻击,而这种行为模式在两种年幼和头领大袋鼠上都没有观测到过。

2.2 格斗行为数据定量分析

本项研究采集两种大袋鼠不同年龄段个体平均格斗次数,平均格斗时间,格斗强度进行分析(见下表1~4)。由于用后肢相互攻击对方是格斗发生到后期出现的攻击方式并且这种方式往往带有很强的伤害性,我们认为格斗的强度可以用蹬踢的次数来衡

表1 赤大袋鼠/灰大袋鼠格斗行为描述统计

观察对象	平均格斗次数/(次/只)	平均格斗时间 \bar{T} /s	格斗强度/(蹬踢/次)
幼年赤大袋鼠	8	23	0
幼年灰大袋鼠	10	33	1
青年赤大袋鼠	10	322	30
青年灰大袋鼠	12	188	32
头领赤大袋鼠	<1	5	0
头领灰大袋鼠	<1	35	0

量:一次格斗中双方用后肢攻击的次数越多格斗则越猛烈。另外在观测中大袋鼠似乎从来不对这种猛烈攻击进行逃避,因此可以认为攻击总是“有效”的。定义平均格斗次数为每只袋鼠与其它袋鼠格斗的平均次数,平均格斗时间 \bar{T} 为格斗时间的平均值,格斗强度为每次格斗的蹬踢攻击次数。

由于幼年袋鼠的观测比较困难而头领袋鼠数据太少,它们种内或者种间的行为分析与青年袋鼠相比较为困难。本项研究中我们关注于两种成年雄性大袋鼠的行为是否有差异。在这里不需要对所得数据除以袋鼠只数进行平均,我们只是要得到整个类群的格斗参数。基于收集到的数据可以对其进行统计分析(见表2)。

表2 青年赤大袋鼠/灰大袋鼠格斗时间差异性分析

观察对象	\bar{T} /s	var	df	STD	F	$P(F \leq f)$	t Stat	$P(T \leq t)$
赤大袋鼠	322.67	213415	29	462	—	—	—	—
灰大袋鼠	187.83	330603	22	182	—	—	—	—
统计检验值	—	—	—	—	6.45	1.49×10^{-5}	1.46	7.6×10^{-2}

(符号说明:var 方差;STD 标准值; $P(F \leq f)$ F 检验双样本方差分析单尾 P 临界值; $P(T \leq t)$ 双样本异方差假设单尾 P 临界值)

表3 青年赤大袋鼠/灰大袋鼠格斗强度差异性分析

观察对象	强度	var	df	STD	F	$P(F \leq f)$	t Stat	$P(T \leq t)$
赤大袋鼠	29.93	3228	29	57	—	—	—	—
灰大袋鼠	25.57	1015	22	32	—	—	—	—
统计检验值	—	—	—	—	3.18	3.4×10^{-3}	0.35	0.36

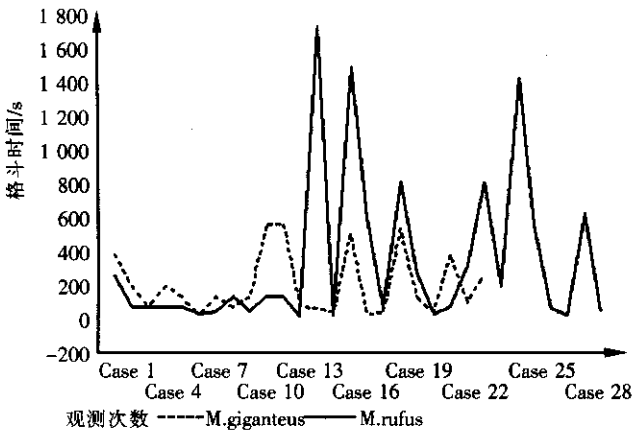


图1 青年赤大袋鼠/灰大袋鼠平均格斗时间比较图

3 讨论

3.1 种间比较

两种幼年大袋鼠在格斗行为上没有明显区别,它们极少采取猛烈攻击的方法.更多的时候是一种玩闹式的游戏.事实上,很难区别幼年袋鼠究竟是在玩闹还是在格斗.更多的情况下它们打了不到几秒就停止相互攻击了.这种打斗并没有计算在内,但确实占了幼年袋鼠日常生活的重要部分:它们的格斗其实是为日后成长做的准备,学习一些格斗的技巧,没有必要打得头破血流.

类似的,对两种头领袋鼠格斗行为——即使数据偏少——依然可以肯定头领袋鼠不会贸然格斗.它们在种群中有绝对的权威,占有大部分资源.据观察,两种头领袋鼠格斗时都会发出很明显的吼叫声,Huntingford 解释为这是一种威吓种群其他个员,巩固自己统治地位的方法^[7].我们对这种说法表示同意.

最复杂的是青年袋鼠的行为.根据表 1、表 3 和图 1、图 2,尽管灰大袋鼠在格斗时强度相对差一些,但是当两只灰大袋鼠接近时几乎必然发生猛烈格斗,这不同于赤大袋鼠.两只赤大袋鼠格斗时有时相当猛烈,但有时却并不发生猛烈格斗,甚至没有攻击行为的出现.因此两种袋鼠格斗的强度并不存在明显的差异($p>0.05$).另一方面,两种青年袋鼠的格斗时间则存在着差异.尽管 $p=0.07$,但表 3 显示二者的方差差异极大.这也反映了两种袋鼠的种间特异性.

3.2 种内比较

对于两种不同大袋鼠而言,青年袋鼠的行为都极大不同于其他年龄的成员.据认为,在袋鼠的种群内青年袋鼠需要得到雌性袋鼠的认可,就必须向雌性展示其健壮的体格^[8].因为跨等级的格斗很少见,向其他青年袋鼠挑衅并且发生格斗就成了它们的必然选择.在长期的对抗下青年袋鼠学会了各种格斗的技巧,所以我们很少发现一边倒的格斗,往往二者要纠缠很久才能暂时分出高低,甚至打到二者都不能再进行攻击时才停止.另外,由于雌性袋鼠的怀孕期很长,为了争得交配权,青年袋鼠不得不大打出手,让对手彻底丧失与自己竞争的能力.这也是尽管幼年袋鼠进行格斗次数最多,但给人们留下最深刻印象的都是那些个头中等的青年雄性大袋鼠.

至此我们已经完成了大袋鼠格斗行为在种间和种内差异性的讨论并且得到了有意义的结论.但是在很罕见的情况下,头领袋鼠,也就是种群中的首领会平息青年袋鼠的格斗.这种行为的产生机制究竟如何还需要我们认真研究.另外,在观测发现两种大袋鼠的活动时间也有所差异,并且都明显受到气候条件等环境因素的影响.这些问题值得进一步分析和研究.

致谢:在这篇文章的成文过程中,我们得到了红山动物园的大力支持和协助,感谢袋鼠饲养员给予的实践信息,感谢参加江苏省动物学会的同事们和我们进行的富有建设性的讨论.

[参考文献]

[1] Newsome. Ecology of red kangaroos[J]. Australian Zoologist , 1971 , 16(1) 32 - 50.

[2] Kirsch , Poole. Taxonomy and distribution of the grey kangaroos , *Macropus giganteus*[J]. Australian Journal of Zoology , 1972(3) 315 - 39.

[3] Russell. Agonistic interactions in the red kangaroo (*Megaleia rufa*) [J]. J of Mammalogy , 1970 , 8 51 - 80.

[4] 濮燕群. 猴类逃笼行为与诱捕技术研究 [J]. 南京师大学报·自然科学版 , 1995 , 18(动物学专集) :111 - 113.

[5] 徐麟木. 南京养殖东北虎 40 年成就 [J]. 南京师大学报·自然科学版 , 1995 , 18(动物学专集) :106 - 110.

[6] Ron Hacker , Steve McLeod , John Druhan. Brigitte Tenhumberg and Udai Pradhan. Kangaroo Management Options[M]. Australia : Murray-Darling Basin Commission , 2004.

[7] Huntingford , Turner. Animal Conflict[M]. London : Chapman and Hall , 1987.

[8] 尚玉昌. 行为生态学 [M]. 北京 : 北京大学出版社 , 2003.

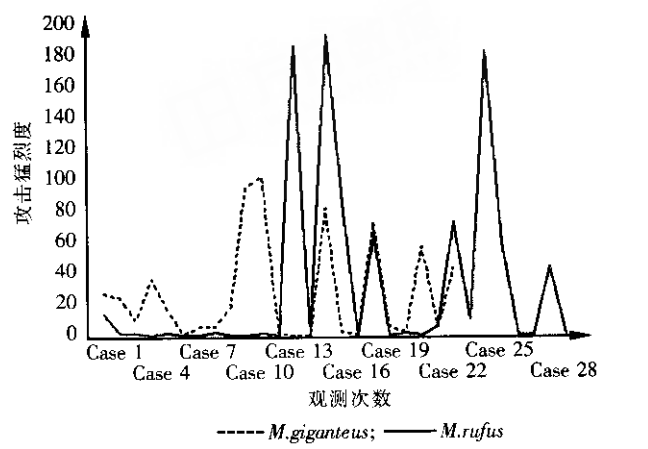


图 2 青年赤大袋鼠/灰大袋鼠格斗强度比较图