

南京野生长江江豚行为谱及 PAE 编码系统

陈炳耀¹, 孟祥垚¹, 刘 杉², 彭婷婷², 张 俊²

(1.南京师范大学生命科学学院, 江苏 南京 210023)

(2.南京长江江豚省级自然保护区管理站, 江苏 南京 210019)

[摘要] 行为谱是依据对动物行为的辨识、分类等编制而成的行为目录, 是深入开展动物行为生态学研究的重要基础和科学依据。2019—2023 年, 在南京长江江豚自然保护区开展了 112 d 船只调查和 10 d 无人机定点监测, 记录江豚出水 4 258 次。本文构建了长江江豚的行为谱和 PAE(姿势-动作-环境)编码系统, 共定义 P 码 13 种, A 码 26 种, E 码 10 种, 总计 61 种行为, 归为 10 类: 游动方式、生理功能行为、鳍肢行为、躯体行为、跳跃行为、社会行为、母子豚行为、捕食行为、交配行为和吐水行为。与铜陵半自然水域长江江豚相比较, 有 47 种相同的行, 多数是江豚的基本生命活动所需, 14 种仅在南京江豚发生的行可能是长江江豚对繁忙的航运产生的适应性对策, 41 种仅在铜陵半自然水域中发现的行如冲突、滑行、悬挂等, 可能与人工喂食等相关。部分行在枯水期和丰水期、不同风力条件下出现的频率有显著差异, 可能与育幼和环境适应性相关。本研究构建了野生江豚的行为谱和第一个 PAE 编码系统, 对物种的保护与管理提供了重要参考。

[关键词] 捕食行为, 长江江豚, PAE 码, 行为谱, 游动方式

[中图分类号] Q958.1 [文献标志码] A [文章编号] 1001-4616(2024)02-0063-13

The Behavior Ethogram and PAE Coding System of Wild Yangtze Finless Porpoise in Nanjing

Chen Bingyao¹, Meng Xiangyao¹, Liu Shan², Peng Tingting², Zhang Jun²

(1.School of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

(2.Nanjing Yangtze Finless Porpoise Provincial Nature Reserve Management Station, Nanjing 210019, China)

Abstract: The behavior ethogram is a behavior catalog compiled based on the identification and classification of animal behaviors, which is an important foundation and scientific basis for further research on animal behavior ecology. From January 2019 to December 2023, 112 d vessel-based survey and 10 d land-based drone monitoring in Nanjing Yangtze Finless Porpoise provincial nature reserve were conducted. The study recorded 4 258 times of porpoises' surfacing, and constructed behavior ethogram and PAE (Posture-Act-Environment) coding system. 13 P codes, 26 A codes and 10 E codes were defined and formed 61 behaviors, all these were divided into 10 general categories, swimming mode, physiological function behavior, fin limb behavior, body behavior, jumping behavior, social behavior, mother child dolphin behavior, predation behavior, mating behavior and spiting behavior. Comparing with porpoise in the semi natural waters of Tongling, 47 behaviors were same, most of which were necessary for the basic life activities. 14 behaviors occurred only in nature habitat of Nanjing, that may be adaptive strategies for busy shipping traffic, 41 behaviors, such as conflict, sliding, and hanging, were only found in Tongling, that might be related to artificial feeding in semi natural waters. There were significant differences in the frequency of some behaviors occurring during dry and flood seasons, as well as under different wind conditions, which might be related to parenting and environmental adaptability. The present study constructed the behavior ethogram and first PAE coding system of wild Yangtze Finless Porpoise in China, providing important reference for species protection and management.

Key words: feeding behavior, Yangtze Finless Porpoise, PAE code, behavior ethogram, swimming mode

收稿日期: 2023-07-07.

基金项目: 南京长江江豚省级自然保护区长江江豚活动习性和栖息地环境研究与评价项目 (2022-JT-005-02).

通讯作者: 陈炳耀, 教授, 研究方向: 鲸类种群生态学、毒理生态学和保护生物学. E-mail: chby2632@163.com

行为谱(Ethogram)是依据对动物行为的辨识、分类等编制而成的行为目录^[1]。其编制与研究是深入开展动物行为学和行为生态学研究的重要基础和科学依据^[2]。在进化过程中,动物为了适应不同的环境,形成了不同类型、性质的固定动作模式^[3],所以根据不同的环境,对动物的不同行为进行分类和编码是十分必要的^[4]。蒋志刚根据“姿势(Posture, P)–动作(Action, A)–环境(Environment, E)”3 个层次对麋鹿(*Elaphurus davidianus*)的行为谱进行了细致划分,建立了动物行为的 PAE 编码系统,有助于从机能上区分行为的成因,从而更好地理解行为的生理生态功能,为探讨行为的适应意义奠定基础^[5]。之后 PAE 行为谱也在两栖类如中国大鲵(*Andrias davidianus*)^[6],哺乳类如猕猴(*Macaca mulatta tcheliensis*)^[7]、藏羚(*Pantholops hodgsonii*)^[8]、野生豹猫(*Prionailurus bengalensis*)^[9]和长江江豚^[10]等多种物种中得到应用。

目前有一些长江江豚行为谱的研究。2005 年,肖建强和王丁对人工饲养的长江江豚进行行为谱的构建,从活跃的水面行为、玩耍、索食、社群行为、休息、摩擦和杂类 7 个方面进行研究^[11]。先义杰等 2010 年对一头人工饲养的幼年长江江豚进行了行为谱的构建,从呼吸、游泳、表面和潜水、互动、空中行为、平稳状态、嘴、头、躯干、尾巴动作、其他行为这 11 类行为进行分类^[12]。陈燃等^[13]2014 年构建了铜陵水域半自然饲养的长江江豚的行为谱,分为非社会性行为和社会性行为,在非社会性行为中,又分为头、尾部动作、出水、游动、姿势、生理活动六小类,社会性行为中分为出水、身体接触行为、无身体接触行为、母幼行为四小类,同时区分了成年与幼年江豚,分别对其记录行为发生频率。陈燃等^[10]和魏垚麟^[14]在 2015 年构建了长江江豚 PAE 编码行为谱,分别从摄食、运动、休息、警戒、社会、母幼联系、聚群、交配、冲突、生理、杂类这 11 类行为进行构建,真正系统地展示了半自然条件下长江江豚的行为。

目前对野生长江江豚行为的研究较少,且分散、不成体系,尚未建立野生长江江豚 PAE 系统编码的行为谱。本研究通过 2019—2023 年在南京长江江豚自然保护区内开展的船基野外调查和岸基无人机巡航,对长江江豚的行为进行了分类和 PAE(姿势–动作–环境)编码,构建行为谱,并与半自然状态下的长江江豚行为进行了比较。

1 研究方法

1.1 研究区域及样线设置

本研究主要在南京长江江豚自然保护区中进行。保护区位于长江南京段,上游与马鞍山市接壤,下游止于南京长江大桥,呈南北向。地理坐标范围为东经从 118°28′39.14″至 118°44′38.35″,北纬从 31°46′34.83″至 32°7′3.81″。保护区总面积 86.92 km²,其中核心区面积为 30.25 km²,占总面积的 34.80%;缓冲区面积为 23.66 km²,占总面积的 27.22%;实验区面积为 33.01 km²,占总面积的 37.98%。

通过野外船基截线抽样调查和岸基无人机定点拍摄,记录和拍摄江豚视频,分类各种行为,构建行为谱。

船基截线抽样调查,是国际通用的鲸类调查方法,已经在如座头鲸(*Megaptera novaeangliae*)^[15]、蓝鲸(*Balaenoptera musculus*)^[15]、瓶鼻海豚(*Tursiops truncatus*)^[16]、真海豚(*Delphinus delphis*)^[17]、中华白海豚(*Sousa chinensis*)^[18]、长江江豚^[19]等上广泛应用。截线抽样法,经过考察设计、野外考察和数据分析 3 个层面进行周密的设计,可以较好地开展长江干流长江江豚截线抽样法考察,获得比较可靠的结果。

截线调查样线如图 1 所示:样线 1 从大胜关大桥(原长江三桥)往上游,直到新生洲洲头;样线 2 从新生洲洲头至大胜关大桥;样线 3 从大胜关大桥往下游,直到中国长航金陵船厂下游;返航至大胜关大桥为样线 4(图 1)。每天调查走上游或下游的其中 2 条路线,按一天上游,一天下游的顺序交替进行。两天完成一遍完整调查。

1.2 野外船只调查方案

在天气晴朗、风力小于 3 级的时候,3~6 名人员乘坐测量船(中型船只),以南京大胜关大桥(原名南京三桥)为起点,按样线调查。

调查船以 10~15 km/h 的速度尽量按匀速向前行驶(经过桥梁等地,或周围船只过多时,速度按要求降低)。一旦发现长江江豚,立刻使用佳能 EOS 1DX MARK II 进行拍照,以及索尼 DV 4K HDR FDR-AX700 进行视频录制。天气允许时,还需要起飞无人机(大疆精灵 4 pro 2.0,或者大疆 Mini 2),从空中进行拍照、录像。从垂直、斜角以及水平等不同角度进行拍摄。

其余人员用手持式 GPS 记录发现位点(当时船的位点,若条件允许,稍后会开到发现江豚时的位置,

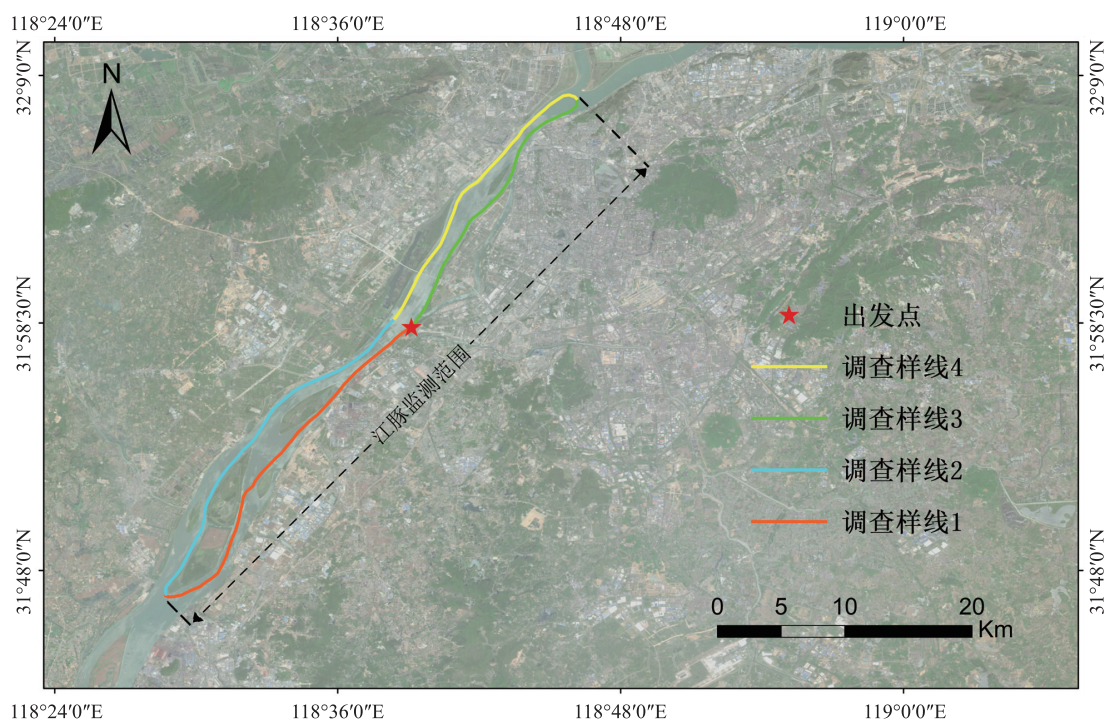


图1 南京长江江豚调查样线

Fig. 1 The survey lines designed for Yangtze Finless Porpoise in Nanjing Provincial Nature Reserve

记录下江豚的真实位点)、长江江豚到调查船的距离、角度(以船头为 0°),以及水深、温度、离岸距离、周围船只情况等各项环境数据。同时,也要记录长江江豚的出水间隔,最大、最小及最可能的数量、有无幼崽,并判断江豚的主要行为以及对周围船只的反应。每次观察以发现江豚为开始,直到完全看不见江豚超过 5 min 为止。但为了保护和不影响江豚正常栖息活动,每次观察时间一般不超过 0.5 h,最多 40 min。

1.3 岸基定点观察

在天气晴朗及风力不超过 3 级时,选取以往调查中发现江豚较多的位点——大胜关大桥和潜洲(即中山码头附近),操控无人机空中拍摄。

搜寻时,尽量避免水面反光、太阳光照射等因素干扰。无人机镜头以水平向下 30° 左右倾斜,尽量保证较大的视野。当发现目标后,立即飞往目标所在地,尽量从垂直、斜 45° 角度拍摄江豚。高度不宜过低,以防干扰江豚正常活动,当光线较好、水面浑浊度不高,且长江江豚入水不深时,可长时间进行跟踪拍摄,尽可能地拍摄到水下行为。以全事件记录方法记录所发生的行为^[20-21],当江豚长时间入水且无法判断下次出水位置时,结束本次观察,升高高度,调整云台镜头角度,重新开始新一轮搜寻,直至下一次发现目标。

1.4 行为学数据处理方法

参考长江江豚^[10-13]、中华白海豚^[22]、南瓶鼻海豚^[23]等鲸类动物行为谱构建方法,对野外 DV、相机、无人机拍摄的照片和视频进行观看分析。每当视频中出现江豚时,记录江豚的数量、每只江豚的具体行为,若有 2 只及以上的江豚,则还需记录多只江豚出水的关系,例如同时出水还是先后出水,又或是贴游等。同时记录视频日期、编号、时间等信息,根据时间对应目视记录表,找到当时的天气、风力、风向、浪高、江豚所在位置水深等信息,方便后续分析。同时按照 PAE 编码的步骤进行行为的层次划分^[2],对长江江豚的行为进行编码,依据行为的功能进行分类,并参考^[10,14,22]等研究的分类方法,构建长江江豚的 PAE 编码系统行为谱。某些情况下,江豚出水速度过快,或因数量过多、距离较远等无法准确判断时,需逐帧观看,并由多名研究人员讨论得出结论。无法具体分辨的行为,归为相应行为大类中(如跳跃行为又分为矮跳、弓跳、僵直跳跃等,若某一次行为发生时无法具体分辨属于哪种跳跃,则直接记录跳跃)。若存在实在无法分辨的行为,则舍弃此次数据,不做记录。

对所有整理出的行为进行统计分析(SPSS 22.0),统计不同天气、风力、风向、浪高等因素下不同行为的发生频率,找出行为与自然因素之间是否存在一定的联系。

2 结果与讨论

2019—2023 年,开展 112 d 野外船只调查,发现江豚 274 次,定点无人机摄像 10 d,共记录长江江豚出水 4 258 次.

2.1 长江江豚的行为定义

共计定义了生理功能行为、鳍肢行为、躯体行为、跳跃行为、社会行为、母子豚行为、捕食行为、交配行为、吐水行为等 10 种主要行为. 其中,游动方式包括出水、斜泳、竖直出水、破浪、顺/逆时针转圈、S 型转弯、深潜等 20 种具体行为;生理功能行为包括呼吸、喷汽和连续喷汽 3 种行为;鳍肢行为包括露尾入水、上摆尾、尾拍水、胸鳍划水等 13 种行为;躯体行为仅 S 型扭动 1 种行为;跳跃行为包括跳跃、弓跳、矮跳、僵直跳跃、侧跳、水平僵直跳跃 6 种行为;社会行为包括滞后出水、贴游、分散、无序出水、嬉戏等 9 种行为;母子豚行为包括母子贴游、护带、幼豚爬背 3 种行为;捕食行为包括捕食、合作围捕和争抢 3 种行为;交配行为仅 1 种;吐水行为包括吐水和连续转圈并吐水 2 种行为. 共计 61 种具体行为(表 1).

表 1 南京野生长江江豚行为谱
Tabel 1 The behavior ethogram of wild Yangtze Finless Porpoises in Nanjing

行为	定义
(1)游动方式	
出水	只要是浮出水面的都算出水,为野外江豚观察时最基本的行为. 但如果有其他行为,一般不记录出水. 不属于其他任何行为的,或无法判断的,则记录为出水.
矮出水	江豚出水很少一部分,只露出气孔及周围少量身体,大部分在水下不可见. 只能看见一个小黑点或一条黑线.
缓慢出水	缓慢露出水面,并缓慢下潜. 时间比普通出水略长. 推测在长江江豚未受到旁边船只或其他人为活动打扰时,或(且)自身休息(睡眠)时多出现此行为,是一种江豚较为放松的表现.
连续出水	同一头个体入水后短时间内再次出水,一般间隔在 2 S 以内. 一般在捕食或者较长距离旅行且受到周边船只影响时常出现此行为,推测这样江豚呼吸间隔变短,增加气体交换频率,使其能满足在短时间内快速移动的目的.
原地出水	长江江豚出水时不往前移动. 推测可能与水流有关.
斜泳	入水时位置在出水时头部朝向的斜前方,推测可能因为垂直于水流方向出水,加之水流湍急,被水流推动所致. 或可能是出水时沿身体纵轴向某一侧略微转动,导致入水时方位较头部方向有所偏差.
翘头	出水后将头向上一拱翘起,类似摩托车杂技中的翘头. 推测可能是逆水流方向前进,导致出水时头部被水流推动导致;或是气孔周围有少量的水,影响呼吸,翘头使气孔周围的水流向别处.
竖直出水	江豚出水时身体几乎垂直于水面,类似僵直跳跃,但速度相对较慢,且出水高度较低.
仰泳	出水后背部先入水,类似仰泳动作.
破浪	江豚在靠近水面的地方直线快速前进,但不露出水面.
顺/逆时针转弯	江豚游动时沿顺/逆时针方向转变方向,一般不超过 180°.
顺/逆时针转圈	江豚在水中逆时针转弯,几乎达到或超过 360°.
连续顺/逆时针转圈	连续在水平面方向转圈多次.
顺/逆时针滚筒	江豚沿身体纵轴方向顺/逆时针方向滚动,一般大于等于 180°.
顺/逆时针竖直滚筒	与普通滚筒行为不同,普通滚筒江豚身体纵轴仍平行于水面,而竖直滚筒是江豚身体纵轴垂直于水面,并沿着身体纵轴逆时针转圈,犹如水中芭蕾.
连续顺/逆时针竖直滚筒	连续进行顺/逆时针竖直滚筒行为.
S 型转弯	江豚先逆时针转向,再顺时针转向,在水中的运动轨迹呈“S”型.
深潜(逃离)	江豚受到船只(多为快艇)或其他的干扰,迅速潜入水中,进行逃离.
休息(睡眠)	江豚长时间在离水面很近的地方原地不移动(但尾巴持续缓慢摆动),偶尔原地缓慢浮出水面呼吸后再次原地下潜,下潜深度很浅. 一共发现 2 次,但两次很有可能为一次完整的休息,只是拍摄时以为目标丢失而移走,很有可能是一次超过 1 min 的睡眠.
前滚翻	江豚向上抬起尾巴及躯干,并翻转,类似前滚翻状态,躺平于水面后,沿身体纵轴旋转,恢复成腹面朝下姿态.
(2)生理功能行为	
呼吸	出水时明显看到气孔张开. 在野外由于天气、距离和拍摄相机、录像机、无人机等像素低的原因,不是每次呼吸都能被分析记录,只有在天气较好且距离较近的时候,才容易分辨出气孔是否张开,即记录的呼吸次数远少于真实呼吸次数.
喷汽	出水呼吸时喷出水雾. 实际上喷汽属于呼吸中的一种,只是可能在气孔周围有水时,或呼吸较急促时会带动水汽喷出. 在江豚快速运动时,喷汽的频率会有所增加. 同理,由于天气等原因的影响,喷汽被分析记录的次数远低于真实次数.
连续喷汽	短时间内连续多次出水喷出水汽. 最多一次记录到连续喷汽 5 次.

续表 1 Table 1 continued

行为	定义
(3) 鳍肢行为	
露尾入水	江豚入水时尾巴抬起. 分为普通露尾、右偏露尾入水和左偏露尾入水. 普通露尾仅在入水时能看到尾巴; 左/右偏露尾入水出水时尾巴朝左/右偏, 旋转角度一般小于或等于 90°.
小露尾	入水时仅露出一一点尾部.
上下摆尾	入水时上下摆动尾巴.
上摆尾	向上扬起尾巴, 但并非深潜, 且摆动幅度不大.
左右摆尾	快速左右摆动尾部.
左/右翻转摆尾	朝左/右侧翻转, 并上下(以江豚自身为参照, 若以水平面为参照, 则为平行于水面摆动)摆尾.
尾拍水	入水时尾巴拍打水面, 溅起较大水花.
顺/逆时针甩尾	江豚入水前在水平面方向顺/逆时针旋转, 并甩动尾巴.
左/右偏甩尾入水	入水时向左/右侧偏转并向上甩动尾巴, 偏转幅度不大, 一般不超过 90°.
左/右偏露尾	与左/右偏露尾入水不同, 江豚身体并未出水面, 仅露出尾巴.
快速摆尾	快速且多次摆动尾巴. 此行为只出现过一次, 是为了摆脱尾巴上带的垃圾.
胸鳍划水	胸鳍前后摆动划水.
胸鳍拍水	抬起胸鳍向下拍打水面, 溅起水花.
(4) 躯体行为	
S 型扭动	左右蛇形扭动自己的身体和尾巴.
(5) 跳跃行为	
跳跃	江豚腾空跃起, 身体大部分离开水面, 并激起浪花.
弓跳	江豚腾空跃起, 在空中身体弯曲成弓状, 身体几乎都离开水面, 激起浪花.
矮跳	跳跃的一种, 但并非全身都离开水面, 一般只有上半身出水, 下半身在水中不可见, 同样会激起浪花.
僵直跳跃	江豚跳跃出水, 但身体和水面近乎垂直.
侧跳	江豚朝侧向跃出水面.
水平僵直跳跃	江豚跃出水面, 身体呈僵直状态, 且身体纵轴与水面平行.
(6) 社会行为	
滞后出水	一头豚出水, 身体进入或即将进入水面后, 另一头(或几头)才开始出水, 两者间隔时间不长, 一般不超过 2~3 s.
同步出水	两头或多头豚同时出水. 并不一定是完全同步, 在前一头没入水前另一头出水, 也算同步出水.
贴游	两头豚紧贴出水.
分散	多头豚在同一地方(距离较近)出水, 但游向不同方向.
合并	多头豚从不同方向出水, 但入水时朝同一点. 推测可能在觅食同一位置的食物.
无序出水	多头江豚出水时头部朝向不一致, 且不形成圆形等几何图形, 无规律. 与分散不同, 出水时位置不集中, 较散乱.
缠绕	两头江豚紧贴出水后, 缠绕在一起, 并进行左右位置互换, 类似 DNA 双螺旋结构.
嬉戏	几头江豚个体间不断改变位置, 相互间有肢体接触.
旅行	多只江豚朝某一方持续移动, 速度较快.
(7) 母子豚行为	
母子贴游	分为两种. 母左子右贴游和母右子左贴游. 母亲和幼豚紧贴在一起出水, 一般多为同步出水, 即使滞后, 时间上也十分接近.
护带	母亲和幼豚同步或滞后出水, 两豚有一定的距离, 无身体接触. 分为母左子右护带和母右子左护带, 即母亲和幼豚的左右位置不同.
幼豚爬背	幼豚主动想爬到母亲背上.
(8) 捕食行为	
捕食	江豚对鱼进行捕食.
合作围捕	多头江豚合作进行捕食.
争抢	几头江豚对食物进行互相抢夺, 场面较为混乱.
(9) 交配行为	
交配	长江江豚交配时, 两豚身体互相接触紧贴.
(10) 吐水行为	
吐水	游动时朝前方吐出一口水.
连续转圈并吐水	连续绕圈并在结束时向斜上方吐水.

2.2 长江江豚 PAE 行为谱

(1) 姿势 P 编码

发现并定义长江江豚的 13 种姿势: “游” “浮” “跳” “直立” “侧立” “背向弓曲” “腹向弓曲” “侧向弓曲” “悬” “躺” “趴” “冲” 和 “倒立” (表 2, P1~P13).

(2) 动作 A 编码

发现并定义了长江江豚的 26 种动作, 根据不同部位进行划分, 头部 (Head) 动作 2 种、口鼻部 (Nose

and mouth) 动作 4 种、尾鳍(Tail fin) 动作 7 种、胸鳍(Pectoral fin) 动作 4 种和躯干(Trunk) 动作 9 种(表 3, A1~A26).

表 2 长江江豚姿势编码
Table 2 Posture codes for the Yangtze Finless Porpoises

姿势	定义	编码
游	指长江江豚依靠尾巴或鳍肢的摆动和身体的扭动,使身体向前或向其他方向产生位移	1
浮	指江豚身体以自然状态背部朝上浮出水面,或在水面停留一段时间	2
跳	长江江豚上半身或大部分身体在尾鳍和身体的推动下露出水面,速度快,力量强	3
直立	江豚头在上尾在下,身体纵轴垂直于水面,上半身立于水中或空中	4
侧立	江豚体横轴不与水面平行,成一定夹角	5
背向弓曲	长江江豚的身体向背面弯曲	6
腹向弓曲	长江江豚的身体向腹面弯曲	7
侧向弯曲	长江江豚向身体左/右侧弯曲	8
悬	江豚头部朝上,悬在水中至少几秒钟	9
躺	长江江豚身体纵轴平行于水面,腹部向上	10
趴	江豚趴着或附着在其他豚或物体上	11
冲	江豚快速向前冲刺	12
倒立	江豚头朝下入水. 多发生于深潜的时候	13

表 3 长江江豚动作编码
Table 3 Act codes for the Yangtze Finless Porpoises

动作	编码	动作	编码
头部		胸鳍	
昂头	1	摆动胸鳍	14
低头	2	平贴胸鳍	15
口鼻部		胸鳍碰触	16
呼气	3	胸鳍驮举	17
吸气	4	躯干	
喷汽	5	平伸	18
吐水	6	弓曲	19
尾鳍		摆动	20
上下摆动	7	左转身	21
左右摆动	8	右转身	22
尾鳍翘起	9	翻滚	23
尾鳍翻转	10	骑压	24
尾鳍拍水	11	触碰	25
尾鳍搅水	12	蠕动	26
甩尾	13		

(3)环境 E 编码
定义了 10 种行为发生时的环境(表 4),其中 5 种是自然环境(E1~E5,浅水区、深水区、空中、水面、水下),另外 5 种是社会环境(E6~E10,幼体、成年、母子、单一个体、群体).

表 4 环境编码
Table 4 Environment codes for the Yangtze Finless Porpoises

环境	自然环境(E1)	社会环境(E2)	编码	环境	自然环境(E1)	社会环境(E2)	编码
浅水区(≤10 m)	√		1	幼体		√	6
深水区(>10 m)	√		2	成年		√	7
空中	√		3	母子		√	8
水面	√		4	单一个体		√	9
水下	√		5	群体		√	10

基于上述 3 种编码,建立南京野生长江江豚 PAE 行为谱,包括 10 种大的行为 61 种具体行为,如表 5 所示.

表 5 自然条件下南京野生长江江豚 PAE 编码系统

Table 5 PAE coding system for the behaviors of the wild Yangtze Finless Porpoise in nature habitat

行为	成年	幼体	次数占比/%	时期	序号	PAE 码		
						P 码	A 码	E 码
游动方式								
出水	+++	+++	15.24	Y	1	1,2,7	1,2,7,18,19	1,2,4,6,7,9
矮出水	+++	+	8.76	Y	2	1,2	18	1,2,4,6,7,9
缓慢出水	+++	+	3.99	Y	3	1,2,7	1,2,7,18,19	1,2,4,6,7,9
连续出水	++		1.27	Y	4	1,2,7	1,2,7,18,19	1,2,4,6,7,9
原地出水	+		0.14	F	5	2,7	1,2,19	2,4,7,9
斜泳	+		0.05	F	6	1,5	10,18	2,4,7,9
翘头	+		0.16	Y	7	6	1,19	2,4,7,9
竖直出水	+		0.12	D	8	4	1,18	2,4,7,9
仰泳	+		0.07	D	9	1,10	1,7,18,19	1,2,4,7,9
破浪	+		0.02	D	10	12	7,18	1,5,7,9
顺/逆时针转弯	+		0.97	Y	11	1,8	8,21,22	1,2,4,5,7,9
顺/逆时针转圈	+		0.42	Y	12	1,8	8,21,22	1,2,4,5,7,9
连续顺/逆时针转圈	+		0.02	D	13	1,8	8,21,22	1,2,4,5,7,9
顺/逆时针滚筒	++		0.24	Y	14	1,5	23	1,2,4,5,7,9
顺/逆时针竖直滚筒	+		0.04	D	15	1,9	1,18,23	2,5,7,9
连续顺/逆时针竖直滚筒	+		0.02	D	16	1,9	1,18,23	2,5,7,9
S 型转弯	+		0.09	D	17	1,8	8,21,22,26	1,5,7,9
深潜(逃离)	+		0.02	Y	18	7,13	2,9,19	2,5,7,9
休息(睡眠)	+		0.09	D	19	2	1,7	4,9
前滚翻					20	7,5	2,9,23	4,7,9
生理功能行为								
呼吸	+	+	0.49	Y	21	2	3,4	1,2,4,6,7,9
喷汽	++	++	1.97	Y	22	2	3,4,5	1,2,4,6,7,9
连续喷汽	+		0.02	D	23	2	3,4,5	1,2,4,7,9
鳍肢行为								
露尾入水	+++	+	1.48	Y	24	1,5,6	9,10,13,21,22	1,2,4,6,7,9
小露尾	+		0.12	Y	25	1,5,6	9	1,2,4,7,9
上下摆尾	+	+	0.14	Y	26	1,6,7	7	1,2,4,6,7,9
上摆尾	+		0.07	Y	27	1,6	9	1,2,4,7,9
左右摆尾	+		0.42	D	28	1,8	8	1,2,4,7,9
左/右翻转摆尾	+		0.12	Y	29	1,5,6,7	7,10,21,22	1,2,4,7,9
尾拍水	+		0.16	F	30	1,6,7	11	1,2,4,7,9
顺/逆时针甩尾	+		0.09	D	31	1,6,7,8	13,21,22	1,2,4,7,9
左/右偏甩尾入水	+		0.07	D	32	1,5,6,7	10,13,21,22	1,2,4,7,9
左/右偏露尾	+		0.03	D	33	1,5,6,7	10	1,2,5,7,9
快速摆尾	+		0.02	D	34	1,6,7	7	1,2,4,7,9
胸鳍划水	+		0.02	D	35	1	14	1,2,4,7,9
胸鳍拍水					36	1,5	14,15	4,7,9
躯体行为								
S 型扭动	+		0.21	D	37	1,8	20,26	1,5,7,9
跳跃行为								
跳跃	+++	+++	15.76	Y	38	3,7,13	19	1,2,3,6,7,9
弓跳	++		1.08	Y	39	3,7,13	2,19	1,2,3,7,9
矮跳	+++	+++	12.45	Y	40	3,7	2,19	1,2,3,4,6,7,9
僵直跳跃	+		0.02	F	41	3,4	18	2,3,7,9
侧跳					42	3,5	19,21,22	3,7,9
水平僵直跳跃					43	3	18	3,7,9
社会行为								
滞后出水	+++	+++	14.49	Y	44	1	7	1,2,4,6,7,10
同步出水	+++	+++	11.86	Y	45	1	7	1,2,4,6,7,10
贴游	++		1.27	Y	46	1	25	1,2,4,5,7,10
分散	+	+	0.42	Y	47	1	7	1,2,4,6,7,10
合并	+	+	0.12	Y	48	1	7	1,2,4,6,7,10
无序出水	+		0.21	Y	49	1	7	1,2,4,7,10
缠绕	+		0.02	D	50	1,11	7,19,24,25	1,4,5,7,10
嬉戏	+		0.02	D	51	1,8,11	7,19,24,25	1,2,4,5,7,10
旅行	+		0.02	D	52	1,3,12	7	1,2,3,4,7,10
母子豚行为								
护带	+++	+++	2.84	Y	53	1,2	7	1,2,4,5,8
母子贴游	++	++	1.83	Y	54	1,2,11	16,17,24,25	1,2,4,5,8
幼豚爬背	+	+	0.02	D	55	1,2,11	1,24,25	1,4,8

续表 5 Table 5 continued								
行为	成年	幼体	次数占比/%	时期	序号	PAE 码		
						P 码	A 码	E 码
捕食行为								
捕食					56	1,12	7	1,2,6,7,9
合作围捕					57	1,12	7	1,2,7,10
争抢					58	1,6,7,8	7,8,25	1,2,7,10
交配行为								
交配					59	6,7,11	7,12,13,25	4,10
吐水行为								
吐水	+		0.40	D	60	2	1,6	1,4,7,9
连续转圈并吐水	+		0.03	D	61	1,2,7,8	1,6,8,21,22	1,4,5,7,9

注:(1)“+”代表行为发生的频率,“+”越多表示行为发生的频率越高。
(2)时期中 Y 代表该行为全年(Year)都发生,W 代表该行为只在丰水期(Flood season)发现过,D 代表只在枯水期(Dry season)发现。

2.3 行为发生频率差异

对不同行为发生的频率(次/h)进行比较,如图 2 所示。在游动方式行为中,普通出水、矮出水和缓慢出水

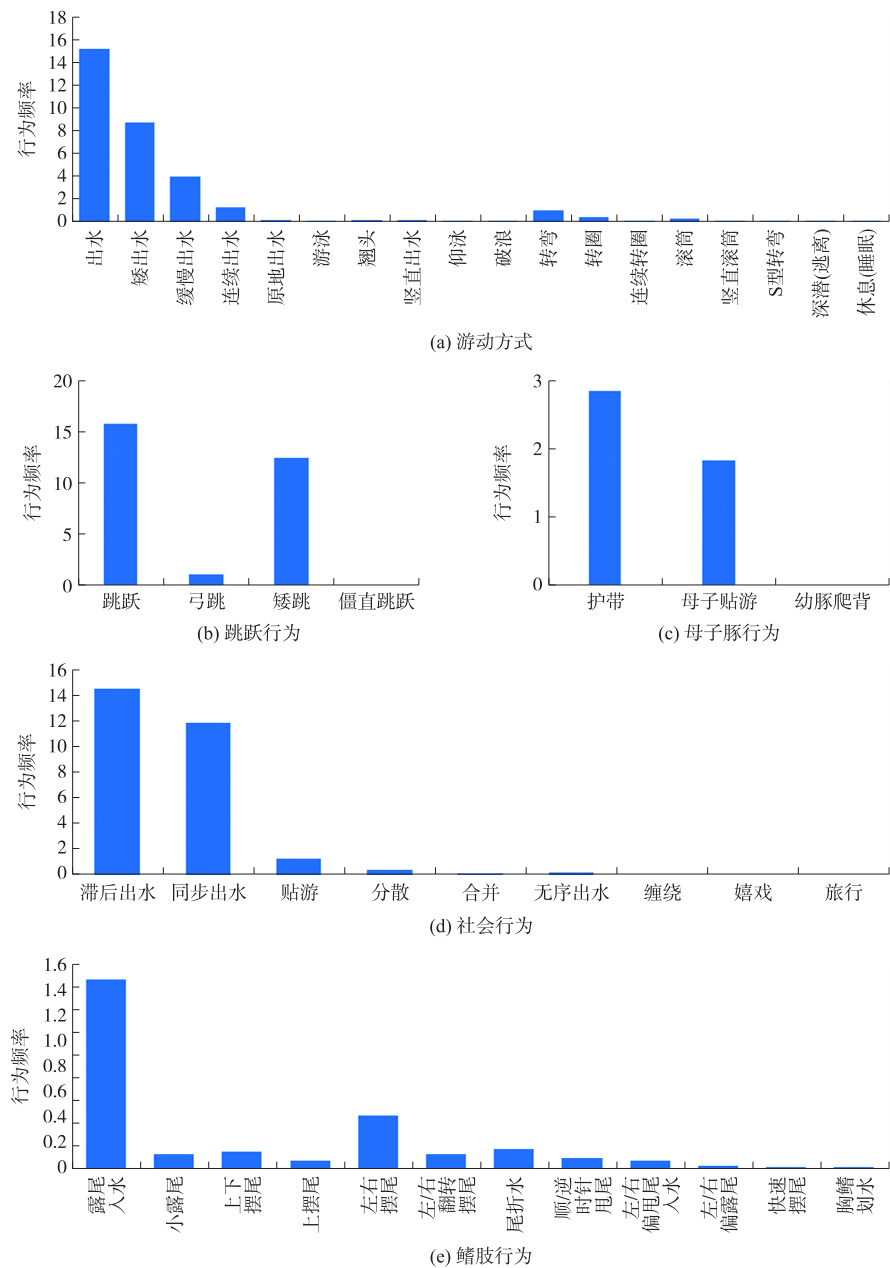


图 2 南京长江江豚的各类行为发生频率

Fig. 2 The occurrence frequency of various behaviors of Yangtze Finless Porpoises in Nanjing

的次数比较多(图 2a),不同行为之间的频率具有极显著差异($\chi^2 = 164.6, P < 0.001$)。跳跃行为中,跳跃和矮跳占比很高(图 2b),显著高于弓跳行为和僵直跳跃($\chi^2 = 25.89, P < 0.001$)。而母子豚行为中母子贴游要略少于护带行为($\chi^2 = 2.62, P > 0.05$)(图 2c)。社会行为中,同步跟随和滞后出水两者相差不大,要显著多于其他行为($\chi^2 = 83.1, P < 0.001$)(图 2d)。在鳍肢行为中,虽没有统计学上的差异($\chi^2 = 8.0, P > 0.05$),但是露尾入水行为要明显多于其他行为(图 2e)。捕食、吐水、交配和躯体行为由于次数较少,未进行统计检验。

2.4 丰水期和枯水期行为频率差异

选取丰水期(Flood season,每年 5 月至 10 月)和枯水期(Dry season,每年 11 月至次年 4 月)中发生次数较多的行为进行对比,由于在两个时期追踪观察时间不同,故将行为发生的次数除以对应时期的追踪时间,算出平均每分钟行为发生的次数,进行对比,结果如图 3 所示。枯水期的缓慢出水显著高于丰水期($\chi^2 = 11.69, P < 0.001$),丰水期的跳跃行为明显高于枯水期($\chi^2 = 7.86, P < 0.001$)。矮出水、母子贴游行为在枯水期发生的次数高于丰水期,其余行为丰水期均略高于枯水期,但均无显著性差异($P > 0.05$)。

2.5 不同风力的行为频率差异

统计不同风力下一些出水和跳跃行为的频率(次数/min)。总体来看,除缓慢出水外,其他行为出现的频率都随风力的升高而升高(图 4)。但是,只有跳跃行为出现显著性差异($\chi^2 = 4.34, P < 0.05$)。

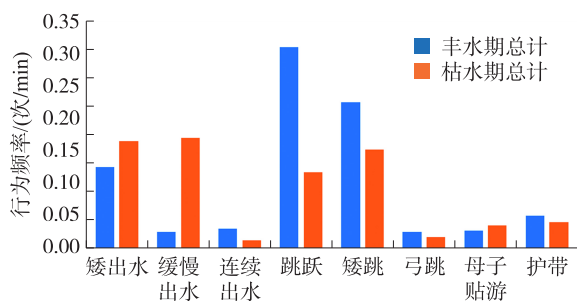


图 3 丰水期和枯水期不同行为频率(次/min)的比较

Fig. 3 The comparisons of behaviors' frequency (times/mins) of Yangtze Finless Porpoises in flood and dry seasons

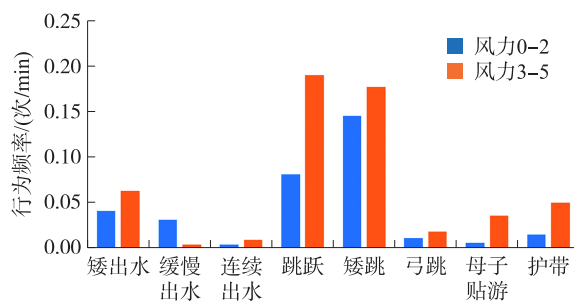


图 4 不同风力下不同行为频率(次/min)的比较

Fig. 4 The comparisons of behaviors' frequency (times/mins) of Yangtze Finless Porpoises under different wind forces

2.6 讨论

2.6.1 与以往研究的对比

以往对野生长江江豚行为研究较少,且大多是只对某一具体行为的观察。其中,魏卓等在 2002 年曾对长江八里江江段的野生长江江豚进行过行为学考察,并定义了集群(Schooling)、摄食(Feeding)、逃避(Escaping)、发情与交配(Oestrus and mating)、抚幼(Care-giving)、歇息(Resting)、玩耍(Playing)共七大类行为^[24]。鄱阳湖中有六大类:集群、摄食、逃避、抚幼、歇息、玩耍^[25]。而天鹅洲只有三大类:集群、摄食、逃避^[26]。这些行为都是大类行为,未能细分,可能将几种行为合并所致,如魏卓等^[24]根据周围环境中有无鱼群或鸟类捕食来判断江豚是否在摄食,根据两头江豚行为激烈、尾部紧贴等判断交配行为,还将跳跃、乘浪等都归于玩耍行为。而本研究对行为的分类更加细致,共定义十大类 61 种行为,远多于以往对野生江豚行为的研究。

在半自然长江江豚的行为研究中,蒋文华和于道平曾对铜陵半自然水域中的长江江豚春季昼间活动节律进行观察^[27],主要对其摄食、玩耍、移动和休息行为发生的时间占比进行分析,并对母幼长江江豚呼吸行为进行了初步观察^[28]。陈燃等定义了本能性行为和社会性行为两大类,共 45 种行为^[13],于 2015 年构建了 PAE 编码的行为谱^[10],列出了 46 种行为,但未进行分类。魏垚麟 2015 年对 10 头半自然状态下的长江江豚进行行为研究,记录 11 大类 83 种(如以本研究为标准,则为 88 种),基本包括上述以往研究中的所有行为。与本研究野生长江江豚的行为相比,47 种行为是二者兼备的,有些在命名上有小的差异(具体见表 6)。14 种行为是在半自然中的长江江豚未记录,也有可能被归为其他行为中,如矮出水、转圈等;41 种行为是在半自然长江江豚中有但未在野生长江江豚中观察到的,如一些捕食行为和跳跃行为。可能是因为半自然水域江豚很少有船只和人为干扰,且常会进行人工喂食,同时观察员也容易靠近拍摄,所以发现了更多的捕食行为。各种跳跃行为在半自然江豚中出现频率不高,可能是铜陵水域水流较缓所导致。

表 6 野生与半自然长江江豚的行为频率对比

Table 6 Comparison of behaviors' frequency between wild and semi-natural Yangtze Finless Porpoises

长江江豚行为	野生长江江豚行为频率(南京)	半人工饲养江豚行为频率(铜陵)
仰泳	+	+
逃离(深潜)	+	++
呼吸	+	+++
喷汽(包括打喷嚏)	++	+
跳跃(包括拜风)	+++	+
弓跳	++	+
矮跳	+++	++
僵直跳跃	+	+
滞后出水	+++	+
同步出水	+++	+
贴游	++	++
母子贴游(包括驼举)	++	++
护带	+++	+++
滚筒(翻转游)	+	+
翻转露尾(侧游)	++	+
破浪(冲浪)	+	+
竖直出水(直立出水、伸头、观望)	+	+
分散(离开)	+	++
合并(接近)	+	++
嬉戏(伴游)	+	+
吐水(喷水)	+	+
幼豚爬背(趴浮)	+	+
上摆尾(竖尾)	+	+
旅行(巡游)	+	+
所有鳍肢行为(除翻转露尾核上摆尾, 共 11 种)	+	+
出水(背部出水)	+++	+
缓慢出水	+++	++
连续出水	++	+
转弯	+	+
(连续) 转圈	+	+
无序出水	+	+
捕食行为(仅包括捕食, 合作围捕, 争抢 3 种)	频率未知	++
交配(摩擦)	频率未知	+
捕食(除捕食, 合作围捕, 争抢, 共 9 种)		++
其他交配行为(除摩擦, 共 7 种)		+
滑行		+++
悬挂		+
缓游		+++
漂流		+
漂浮		+
漫游		++
探测		+
带领		++
社会性行为		+
控制		+
排泄		+
水面发声		+
所有冲突行为(共 10 种)		++
操纵物体		+

续表 6 Table 6 continued

长江江豚行为	野生长江江豚行为频率(南京)	半人工饲养江豚行为频率(铜陵)
操纵气泡		+
拱水		+
矮出水	+++	
原地出水	+	
斜泳	+	
翘头	+	
(连续)竖直滚筒	+	
S 型转弯	+	
休息	+	
S 型扭动	+	
缠绕	+	
连续转圈并吐水	+	
前滚翻	频率未知	
侧跳	频率未知	
水平僵直跳跃	频率未知	

注:括号里的名称为魏垚麟(2015)中的名称,背部出水、近距等几种行为在本研究中被归为其他行为中,并未单独列出,但也是本次观察到的。

2.6.2 丰水期与枯水期的不同

部分行为在丰水期和枯水期发生的频率有所差异。一些行为是利用无人机拍到的特有行为,在以往的调查中,因 DV 和相机拍摄角度等问题并未记录到。缓慢出水行为在枯水期发生的次数远高于丰水期。缓慢出水行为是较为放松的行为,因为江豚生性胆小敏感,而此行为运动速度较慢,若受到干扰,江豚多会采取躲避、甚至深潜的行为快速逃离此处^[24,29]。在枯水期时,长江水位低,长江江豚喜爱栖息的岸边位置水深较浅,可能 5 m 以下,不适合绝大多数船只的航行,没有了船只的干扰,江豚能以更放松的姿态生活,所以更多出现缓慢出水的行为。在丰水期,长江中间水流湍急,而岸边水流缓和^[30],船只为了减少油耗,提高速度,一般多喜靠岸边行驶,对长江江豚有一定的干扰,故江豚减少了缓慢出水的次数。

矮出水行为出水幅度不大,消耗能量较少,是江豚在水流平缓的枯水期,采用较多的出水方式。而丰水期水流较为湍急,浪潮较大,矮出水不足以使其气孔露出水面,只能采用更高的出水方式。同样,由于丰水期船只影响等人为活动的干扰,加之水流湍急,跳跃、矮跳以及弓跳等行为,既能快速地进行移动,又能使躯体全部或大半部分滞于空中,可以减少水流对其的阻碍,加快了长江江豚的移动速度。长江江豚属于快呼吸鲸类,在快速运动时,氧气消耗较大,需要在短时间内多次出水呼吸^[31],所以需要连续出水呼吸。

对于母子豚行为,母子豚贴游行为和护带行为在枯水期和丰水期差异不大。推测是由长江江豚的繁殖时期决定的,每年的 3—6 月繁殖期^[32],新出生幼崽集中在 2—5 月^[33-35],刚好是枯水期和丰水期的分界线,所以差异不大。

2.6.3 不同风力和浪高下行为频率的对比

曾有许多文章和新闻都报道过江豚有“拜风(Wind jumping)”行为,即当长江江面上出现风力较大的天气时,长江江豚会出现迎风跳跃的行为,且多为群体行为^[14]。本研究发现在风力较大的情况下,长江江豚确实跳跃行为频率有所增加(图 4)。

与之相同的是母子贴游和护带行为,在大风天气也有所增加。可能是大风天气多伴随大浪,幼豚更需要母亲的保护。缓慢出水行为则与之相反,在大风天气频率减少,说明大风天气不利于江豚的休息。

2.6.4 不足与展望

本研究虽然记录了 61 种行为,但仍显不足。有少数行为十分相似,如“背部出水”,与其他出水行为有重叠,故未列入行为谱。有些行为定义与以往有所差异;“近距”行为在文献[14]中的定义为多头江豚彼此距离不远,将其归为滞后出水、同步出水以及其他一些社会互动行为中的体现;某些行为,如观望、伸头、巡

游,归为竖直出水 and 旅行行为;“玩耍”和“打喷嚏”行为属于喷汽行为,只是声音的有无,且根据调查经验,喷汽时基本都会发出声音,只是可能有时距离较远,声音较小而未被察觉;“拜风”行为为江豚迎风跳跃,在视频中难以看出,在野外条件下也较难判定,故本研究中将它们分别归于其他跳跃行为中。

本研究的观察以水平 DV 拍摄为主,无人机拍摄相对偏少,因此有些行为可能没有准确地被发现。例如,滑行、悬挂、漂流、缓游、漂浮行为,在水平方向 DV 拍摄的画面中均显示身体舒展不动,而无人机观察时间较短,有时捕捉不到。

捕食行为、交配行为、排泄等在野生长江江豚中肯定有发生,甚至所观察到的一些行为很有可能就属于这两类行为中,但本研究本着客观的原则,未发现明显咬鱼的动作的都不算作捕食行为,所有未发现生殖器露出的均不算交配行为,这会产生一些偏差。南京江豚志愿者拍摄到了捕鱼与交配的视频和照片,将其归入本研究的行为谱中,但频率无法科学统计。

3 结论

通过船只调查和无人机拍摄等方法,第一次编制野生长江江豚行为的 PAE 码系统,共定义 P 码 13 种,A 码 26 种,E 码 10 种,共 61 种行为,归为十类:游动方式、生理功能行为、鳍肢行为、躯体行为、跳跃行为、社会行为、母子豚行为、捕食行为、交配行为和吐水行为 PAE。野生江豚的行为少于半自然水域江豚的 83 种行为,可能是生存环境的不同所导致的。不同行为的出现频率在枯水期和丰水期以及不同风力条件下表现出一定的差异性。

[参考文献]

- [1] GRILER J W. Biology of animal behavior[M]. Mosby:St Louis Times Mirror,1984.
- [2] 蒋志刚. 动物行为学原理与物种保护方法[M]. 北京:科学出版社,2004.
- [3] MCFARLAND D J. The Oxford companion to animal behavior[M]. New York:Oxford University Press,1987.
- [4] LEHNER P N. Handbook of ethological methods[M]. Second edition. Cambridge:Cambridge University Press,1996.
- [5] 蒋志刚. 麋鹿行为谱及 PAE 编码系统[J]. 兽类学报,2000,20(1):1-12.
- [6] LUO S,WANG P,ZHANG Y,et al. Ethogram of the Chinese giant salamander during the breeding period based on the PAE coding system[J]. Animals,2023,13(23):3632.
- [7] 彭东,申剑,黄凯,等. 基于 PAE 编码的西藏猕猴行为谱研究[J]. 普洱学院学报,2020,36(6):5-12.
- [8] 吴彤,连新明,苗紫燕,等. 藏羚行为的 PAE 编码系统[J]. 生态学杂志,2021,40(5):1449-1457.
- [9] 刘玲,肖爱刚,赵铁建,等. 基于红外相机技术的野生豹猫行为谱和 PAE 编码系统[J]. 兽类学报,2023,43(3):270-279.
- [10] 陈燃,魏垚麟,吴亮,等. 基于 PAE 编码系统构建的半自然条件下长江江豚行为谱[J]. 兽类学报,2015,35(1):40-47.
- [11] 肖建强,王丁.人工饲养环境下长江江豚的行为谱的构建[J]. 水生生物学报,2005,29(3):253-258.
- [12] 先义杰,王克雄,蒋文华,等. 幼年长江江豚的行为谱[J]. 动物学研究,2010,31(5):523-530.
- [13] 陈燃,李进华,项鹰.半自然水域长江江豚行为谱的构建[J]. 野生动物学报,2014,35(4):388-393.
- [14] 魏垚麟. 半自然水域长江江豚行为谱[D]. 安徽:安徽师范大学,2015.
- [15] CALAMBOKIDIS J,BARLOW J. Abundance of blue and humpback whales in the Eastern North Pacific estimated by capture-recapture and line-transect methods[J]. Marine mammal science,2004,20(1):63-85.
- [16] BARCO S G,SWINGLE W M,MLELLAN W A,et al. Local abundance and distribution of bottlenose dolphins (Tursiops truncatus) in the nearshore waters of Virginia Beach,Virginia[J]. Marine mammal science,1999,15(2):394-408.
- [17] FORNEY K A,BARLOW J. Seasonal patterns in the abundance and distribution of California cetaceans,1991-1992[J]. Marine mammal science,1998,14(3):460-489.
- [18] CHEN B Y,ZHENG D M,ZHAI F F,et al. Abundance, distribution and conservation of Chinese white dolphins (Sousa chinensis) in Xiamen, China[J]. Mammalian biology,2008,73(2):156-164.
- [19] ZHAO X,BARLOW J,TAYLOR B L,et al. Abundance and conservation status of the Yangtze Finless Porpoise in the Yangtze River, China[J]. Biological conservation,2008,141(12):3006-3018.
- [20] ALTMANN J. Observational study of behavior:sampling methods[J]. Behaviour,1974,49(3):227-267.
- [21] RHINE R J,FLANIGON M. An empirical comparison of one-zero, focal-animal, and instantaneous methods of sampling

- spontaneous primate social behavior[J]. Primates, 1978, 19(2): 353-361.
- [22] 李怡婷. 广东省江门市海域中华白海豚(*Sousa chinensis* Osbeck, 1765)行为谱的构建和行为模式的初步研究[D]. 济南:山东大学, 2017.
- [23] 吴福星,王先艳,闫晨曦,等. 抗风浪海水网箱中南瓶鼻海豚行为谱的初步构建[J]. 应用海洋学学报, 2012, 31(4): 523-529.
- [24] 魏卓,王丁,张先锋,等. 长江八里江江段种群数量行为及其活动规律与保护[J]. 长江流域资源与环境, 2002, 11(5): 427-432.
- [25] 胥左阳. 鄱阳湖重点水域长江江豚种群现状、行为特征及其保护研究[D]. 南昌:南昌大学, 2015.
- [26] 杨健,陈佩薰. 湖北天鹅洲故道江豚的活动与行为[J]. 水生生物学报, 1996, 20(1): 32-40.
- [27] 蒋文华,于道平. 半自然水域中长江江豚春季昼间活动节律的观察[J]. 动物学杂志, 2006, 41(3): 54-58.
- [28] 蒋文华,于道平. 半自然水域中母仔长江江豚呼吸行为的初步观察[J]. 动物学杂志, 2006, 41(4): 97-99.
- [29] 董首悦,董黎君,李松海,等. 江西鄱阳湖湖口水域船舶通行对长江江豚发声行为的影响[J]. 水生生物学报, 2012, 36(2): 246-254.
- [30] 李雨,李薇,裴丁彦,等. 定点式雷达波测流优化方案研究及适用性分析[J]. 水文, 2021, 41(5): 53-58.
- [31] 朱林. 鲸类氧气利用重要环节的水生适应性初探[M]. 南京:南京师范大学, 2019.
- [32] 华元渝,项澄生,董明,等. 长江江豚的交配行为和摄食行为的研究[J]. 长江流域资源与环境, 1994, 3(2): 141-146.
- [33] CHEN P X, LIU R J, HARRISON R J. Reproduction and reproductive organs in *Neophocaena asiaorientalis* from the Yangtze River[J]. Aquatic mammals, 1982, 9(1): 9-16.
- [34] 张先锋. 江豚的年龄鉴定、生长和生殖的研究[J]. 水生生物学报, 1992, 16(4): 289-298.
- [35] 常青,周开业. 长江种群和黄海种群江豚的生长和生殖[J]. 南京师大学报(自然科学版), 1995, 18(Z1): 114-124.

[责任编辑:黄 敏]