

羚牛防御行为的观察^{*}

曾治高 宋延龄

(中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

摘 要

1995年8月到1996年8月对陕西佛坪自然保护区境内的72群次羚牛(独牛31只次, 羚牛群41次)的防御行为进行了观察。羚牛的防御行为包括发现、警觉、示警、御敌4种方式。羚牛通过视觉、嗅觉和听觉发现异常情况, 但其听觉更为敏锐。羚牛十分警觉, 稍有异常就会进入警觉状态, 警觉行为持续的时间为 18.26 ± 18.08 s。所有的羚牛个体均能通过声音和动作向同伴进行示警, 但3龄以下的个体发出的示警行为往往不能得到重视。御敌行为包括聚集、威吓、护幼、攻击、逃跑。逃跑是羚牛躲避敌害的主要手段, 在72群次中逃跑的羚牛占95.8%。羚牛逃跑时往往进行长距离的迁移并具有分群的现象, 但仍会返回原地。群体的大小对羚牛的分群行为有影响, 群体越大, 分群逃跑的可能性也越大。羚牛具有明显的护幼行为, 当群体中有幼仔时羚牛的攻击性增大。独牛攻击人的可能性要比群牛大。

关键词 羚牛; 防御行为; 警觉; 示警; 逃跑; 分群; 护幼; 攻击

羚牛 (*Budorcas taxicolor*), 体型庞大, 近年来在秦岭山区常有羚牛在路上撵人或下山闯入农舍撞人。在一些论文中对羚牛的防御行为只零星地进行过报道 (Schaller, 1985; 田星群, 1985; 葛桃安, 1988, 1989; 吴家炎等, 1966, 1990; 肖红等, 1991), 为此笔者在1995年8月至1996年8月对配戴无线电信号发射器的羚牛进行监测的同时, 仔细观察并记录了72群次羚牛对接近的人的防御行为 (其中独牛有31只, 群牛41群), 现将资料整理报道。

工作地区概况

本项工作在陕西省佛坪国家级自然保护区内进行。该保护区位于秦岭中段南坡, 地貌类型复杂, 由各类中山和亚高山组成, 西北高东南低, 地表起伏很大。最高峰2 904 m, 最低点只有1 080 m, 保护区总面积为35 000 hm²。区内生物资源丰富, 有植物2 000余种, 动物中有兽类62种, 鸟类183种, 两栖爬行类30种。羚牛主要活动地区的植被为中山针阔叶混交林带 (1 080~ 2 200 m)、亚高山针叶林带 (2 200~ 2 904 m) 和山顶开阔地带的灌丛草甸。

研究方法

——在野外羚牛与人相遇的形式有3种: (1) 双方在毫无准备的情况下突然遭遇; (2) 人

* 陕西省佛坪国家级自然保护区和纽约野生动物保护协会 (Wildlife conservation society, New York) 资助项目

野外工作得到巩会生、蒲春举等同志的积极协助, 谨此致谢
本文于1996年11月26日收到, 1997年10月13日收到修改稿

先发现羚牛并主动接近；(3) 羚牛先发现人。本文采用所有事件取样法记录了这3种情况下，羚牛对人出现的反应，如嗅闻、静听、观望、警觉、示警、威吓、逃跑、分群逃跑、护幼、攻击等各种防御行为及其持续的时间。同时记录羚牛群体的大小、最先作出反应的羚牛与人的最近距离，羚牛的分群逃跑（包括直接看见的羚牛受惊后的分群及用无线电追踪观察带颈圈的羚牛逃跑后的分群情况），并跟踪羚牛逃跑时留下的脚印及利用无线电接收器接收的信号来获得羚牛防御迁移的距离。

结 果

1. 羚牛的防御行为模式

(1) 发现行为：指羚牛通过视觉、嗅觉和听觉察觉到异常情况后的行为。在野外共记录了静听、嗅闻、观望3种。

静听：是羚牛通过听觉辨别异常情况的行为。行为模式是羚牛站立不动，耳朵向不同的方向摆动，捕捉各种声响。

嗅闻：是羚牛通过嗅觉辨别异常情况的行为，可单独发生，也与静听、观望行为同时或交替发生。行为表现是羚牛不断抽动鼻子，向各个方向嗅闻。

观望：是羚牛用视觉辨别异常情况的行为，常与嗅闻行为同时发生。表现是站到高处向周围观望，常见于行走中的羚牛听到异常响声或闻到异常气味时。

(2) 警觉行为：指羚牛发现异常情况警觉地观察并判断危险性的行为。表现是羚牛站立不动，抬头盯视目标。此时羚牛十分警觉，稍有动静就会迅速作出反应。如目标不动，羚牛会继续先前的活动。

(3) 示警行为：是羚牛发现威胁因素后向同伴发出危险警告信号的行为，分为3种。

喷鼻：通过鼻腔发出类似“味味- -”的声音，与威胁源越近，“味味- -”的声音越响。

突发性动作：成群的羚牛中有一个个体发现危险后会通过突发性动作，如迅速转身或突然跑动，发出声响，示警同伴。

徘徊：见于二龄亚成体及幼仔，当其在稍远距离（25 m 左右）发现危险后会彷徨不安，并在原地徘徊。

(4) 御敌行为：指羚牛发现危险并示警后的行为反应。

聚集：在同伴示警后稍远处的其他羚牛全部停止采食，慢慢拢聚在一起。

护幼：当群牛中有亚成体及幼仔时，遇到危险而又不能迅速逃脱时雄牛会守卫在外围并向具有威胁性的异类进逼，亚成体及幼仔或母牛带领亚成体及幼仔先逃走，公牛最后逃走。

威吓：羚牛近距离发现人后一般都会通过发出粗重的“味味- -”的喷鼻声进行威吓。如果在突然察觉到危险且又与其距离较近时，羚牛会与其对峙，有时作出进攻姿态进行威吓，同时发出粗重的喷鼻声。

攻击：其行为是主动迅速地向人冲去，一般沿一个方向冲撞后逃走。群牛受惊逃走后仍被继续跟踪时，羚牛也会主动攻击人。

逃跑：是羚牛躲避危险的主要行为，表现是羚牛迅速反身或向下坡沿一个方向或分几个方向逃跑。

2 观察结果

在野外羚牛依赖视觉、听觉和嗅觉发现异常情况。在记录到的40次发现行为中，静听占70% ($n=28$)，每次静听持续的平均时间为 14.67 ± 12.70 s；嗅闻与观望各占15% ($n=6$)，嗅闻与观望持续的平均时间分别为 31.17 ± 19.24 s 和 31.67 ± 13.44 s。羚牛对静止的物体十分不敏感，曾多次来到离观察者10 m 左右的地方（共11次，最近1次仅有1.5 m）而未发现观察者。但羚牛对于活动的物体十分敏感，在视野开阔的地方往往会首先发现100 m 外行走的人而及时躲避。观察者往往只能在远距离看见羚牛逃跑消失于密林中，或听见羚牛在密林中向下坡的方向奔跑的声音。羚牛的听觉十分发达，观察者借助隐蔽物接近到离专心采食的羚牛20~30 m 时，尽管未见到人，但羚牛却停止采食进入警觉状态 ($n=23$)；在顺风时，羚牛的嗅觉也很灵敏，它即使不见到人也能通过嗅闻到的异常气味来确定危险的存在，从而逃离活动区域 ($n=5$)。此外，袁重桂等（1990）还观察到羚牛饮水时的防御姿态，羚牛常抬头四处张望，若突然听见异常声音，并不立即逃走，而是抬头凝神静听，努力判断是否对自己构成威胁。

羚牛在发现了异常情况或见到人后，会立刻进入警觉状态，观察记录到的34次中，有6次是羚牛近距离发现了观察者，5次通过嗅觉发现观察者的存在，23次听到了观察者的脚步或说话声而开始警觉。警觉行为持续的时间为 18.26 ± 18.08 s ($n=34$)。

示警行为是在野外常见到的行为。当人突然与羚牛遭遇，人逐渐接近羚牛至20 m 左右或羚牛来到离静止不动的观察者10 m 以内突然发觉人时，最先发现异常情况的羚牛会通过鼻腔发出“味-”声音，向羚牛群中的其它个体报警。报警信号持续的时间和强度与当时的情形相关，羚牛每一喷鼻声所持续的时间为 1.70 ± 0.76 s ($n=34$)。当与人的距离较远（10~30 m）或听到异常的响声而见不到人时，羚牛会发出短促但响声较大的吼声并迅速逃走。听到这种警报后，其它羚牛也会马上逃跑。在遇到的41次成群的羚牛中，这种情形出现了25次。但当羚牛在离人很近突然发现人时（ <10 m），羚牛会发出连续的喷鼻声，味- - ，味- - ，味- - - ，声音响而急促 ($n=3$)。此时稍远处的其它羚牛会进入警觉状态，向报警的羚牛处张望，同时慢慢靠拢聚在一起。此外，受惊的独牛也会在逃跑的同时发出“味- - ”的喷鼻声。在遇到的31只独牛中，这种情形只出现过6次，远低于在羚牛群中出现的频率（28·41）。

除了声音外羚牛还会通过动作报警。当群体中的某一个体发出突发性动作时，其它羚牛会立即进入警觉状态。一天黄昏后的夜幕下，一群羚牛在松花竹林中往观察者隐蔽处专心采食而来，其中一只雌性羚牛最先来到距观察者1.5 m 远的地方，通过嗅觉发现异常，它突然转身，其余的羚牛随之进入警觉状态。

所有的羚牛均可以通过示警行为将危险信号传递给群体内的其它个体，但不同的年龄个体发出的示警行为的效果却存在着明显的差异。在遇到的41群次的羚牛群中，37次由成年个体首先发现并发出示警行为（28次喷鼻示警），4次是幼仔或亚成体先发现并示警。但是只有3龄以上的羚牛的示警行为会得到其它羚牛的重视和响应，而幼仔和2龄亚成体的示警行为往往得不到足够的重视（表1）。

不论是见到、听到或是嗅闻到，羚牛发现异常情况时，通常是主动地逃离现场。在野外与羚牛相遇72次，有69次是羚牛主动地逃离，占95.8%（其中有26次在逃走的同时发出示警信号；有5次在逃跑前作出了攻击的姿态但未攻击人）；只有3次对人进行威吓和攻击，仅占4.2%。

羚牛逃跑时一般就近消失于下坡的密林中，但往往也进行较长距离的迁移。我们曾用

无线电信号接收器测定了2群羚牛逃跑的距离,分别是4.42 km 和5.51 km。另外我们还跟踪一群受惊逃跑的羚牛的足迹,测定其移动的距离为3.94 km。肖红等(1991)在秦岭的太白山平河梁地区对羚牛进行的观察也得出了相同的结论。羚牛在逃离其经常活动的地区后仍会返回原地。有一带无线电颈圈的羚牛曾3次与观察者相遇,2次逃离原地,但分别于22天和3天后返回。

表 1 不同年龄的羚牛的示警行为与结果的比较

Table 1 Response of takin group to alarms generating from takins in different ages

序号 Order	羚牛数 Group sizes	报警的羚牛* Takin generating alarm first	距离(米) Dist from observer	示警行为 Alarming behaviors	结果 Responding behaviors																												
1	8	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	1.5	喷鼻并退却 Snorting and retreating 喷鼻同时逃跑 Snorting and fleeing	其它羚牛警觉, 但未逃跑 Other takins alert, but don't flee 其它羚牛跟随逃走 Other takins flee following																												
		成体 Adult	6			2	> 12	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	9	迅速逃走 Fleeing quickly 喷鼻同时逃跑 Snorting and fleeing	其它羚牛警觉, 后恢复采食 Other takins alert, then return to browse 群牛逃跑 Herd flee	三龄亚成体 Subadult of 3 years old	9	3	4	幼仔 Young	25	徘徊 Wandering 徘徊 Wandering 喷鼻逃跑 Snorting and fleeing	其余牛仍正常活动 Other takins ignored the alarms 其余牛仍正常活动 Other takins ignor the alarms 群牛逃跑 Herd flee	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	25	三龄亚成体 Subadult of 3 years old	20	4	11	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	1.5	喷鼻退却 Snorting and retreating 警觉 Alerting	群牛继续采食 Herd continue to browse 群牛继续采食 Herd continue to browse	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	6	5**	> 10
2	> 12	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	9	迅速逃走 Fleeing quickly 喷鼻同时逃跑 Snorting and fleeing	其它羚牛警觉, 后恢复采食 Other takins alert, then return to browse 群牛逃跑 Herd flee																												
		三龄亚成体 Subadult of 3 years old	9			3	4	幼仔 Young	25	徘徊 Wandering 徘徊 Wandering 喷鼻逃跑 Snorting and fleeing	其余牛仍正常活动 Other takins ignored the alarms 其余牛仍正常活动 Other takins ignor the alarms 群牛逃跑 Herd flee	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	25			三龄亚成体 Subadult of 3 years old	20			4	11	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	1.5	喷鼻退却 Snorting and retreating 警觉 Alerting	群牛继续采食 Herd continue to browse 群牛继续采食 Herd continue to browse	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	6	5**	> 10	成体 Adult	1.5	突然转身 Turning round suddenly	群牛警觉随后迅速逃跑 Herd alert, then flee quickly
3	4	幼仔 Young	25	徘徊 Wandering 徘徊 Wandering 喷鼻逃跑 Snorting and fleeing	其余牛仍正常活动 Other takins ignored the alarms 其余牛仍正常活动 Other takins ignor the alarms 群牛逃跑 Herd flee																												
		二龄亚成体 Subadult of 2 years old	25																														
		三龄亚成体 Subadult of 3 years old	20																														
4	11	二龄亚成体 Subadult of 2 years old	1.5	喷鼻退却 Snorting and retreating 警觉 Alerting	群牛继续采食 Herd continue to browse 群牛继续采食 Herd continue to browse																												
		二龄亚成体 Subadult of 2 years old	6																														
5**	> 10	成体 Adult	1.5	突然转身 Turning round suddenly	群牛警觉随后迅速逃跑 Herd alert, then flee quickly																												

* 按发现人的先后次序排列; 年龄分组参照葛陶安(1989)

According to the order that takin found people; Age classification refer to GE Taoan (1989)

** 另有36群羚牛均为成体先发现人并示警, 表中未一一列出

Another 36 herds in which the adult found human first and alarmed is not necessarily listed here

群牛在逃跑时具有分群现象。在41群中有8群羚牛在逃跑时沿不同方向分成几群。羚牛逃跑的行为(分群与不分群)和群体大小有一定的关系。羚牛群体越大, 分群逃跑的可能性就越大。当群体较小时(< 10只), 羚牛一般不分群逃跑。

羚牛的攻击行为多发生羚牛无法迅速逃跑的情况下, 羚牛群在无法摆脱观察者的继续跟踪时, 也会表现出攻击行为。在野外遇到的3次攻击, 有2次是单独的羚牛与人在距离不足5m的地方遭遇; 另一次是逃跑的羚牛群被继续跟踪时, 当时羚牛与人的距离不足20m。与成群的羚牛相比, 单独活动的羚牛攻击人的可能性更大, 尤其是当距离危险源很近时(< 5m)。

羚牛群逃跑时仍表现出较强的群体防御意识。在群体中有幼仔时,往往是母牛携带着幼仔一起逃走。当带有幼仔的羚牛群与观察者的距离较近而羚牛感到强烈的威胁时,公牛和健壮的母牛会站在羚牛群的外围警惕地注视人的动静,并表现出威吓的行为。此时幼仔与亚成体先逃走,母牛随后,公牛最后离开 ($n=2$)。在群中没有公牛时,母牛也表现出较强的护幼习性。一母牛、一亚成体和两幼仔与观察者在近距离相遇,母羚牛不是立即逃跑,而是迅速用头把两牛仔拨向一侧,然后紧盯视着人并向前跨步作出进攻姿态 ($n=1$)。邓其祥 (1984)、葛桃安 (1988)、吴家炎 (1990) 在羚牛的研究工作中都曾报道过相似的护幼行为。

讨 论

羚牛是以集群方式生活在亚高山地区的森林生境中,与其生活在同一环境中的豹 (*Panthera pardus*) 和豺 (*Cuon alpinus*) 是其主要天敌 (胡锦涛, 1984; 葛桃安, 1989; 吴家炎, 1990)。羚牛对环境的长期适应形成了其特有的防御行为,如灵敏的听觉、高度的警觉性、示警、迅速在森林中向下坡逃散、威吓、攻击和护幼等行为。

与开阔的草原和植被稀疏的石山相比,森林中的可见度较低,生活在森林中的动物往往更多地依赖听觉,而不是依赖视觉和嗅觉来发现异常情况。这一点已在对羚牛的观察中得到了证实,在记录到的发现行为中,静听占70%,嗅闻和观望各占15%。灵敏的听觉可以使羚牛能够在较远的距离发现异常情况,及时躲避。羚牛发展了更加灵敏的听觉(相对于视觉和嗅觉),是对其生存环境的适应。虽然我们曾在离羚牛1.5 m处对羚牛进行观察(表1),但那是观察者处在上风头,预先等待的情况下发生的。

羚牛的示警行为使其可以将危险信号快速传递给群体中的其它个体,以减少天敌对群体内个体的威胁,对物种的生存具有重要意义,因此,所有的羚牛个体均具有通过声音、动作进行示警的行为。但是羚牛群对不同年龄的个体发出的示警信号的反应存在着差异,成年个体及性基本成熟的三龄亚成体发出的示警信号会产生其它羚牛迅速逃走的结果,但是幼仔和二龄亚成体发出的示警信号往往只能引起其它羚牛的警觉行为。因此笔者推测示警行为的发展与完善和年龄有关,该推测是否正确还有待今后进一步验证。

逃离危险区域是羚牛的主要防御策略,只有在无法迅速摆脱威胁因素时羚牛才对人进行威吓和攻击。人与羚牛(特别是独牛)的距离越近,受到攻击的可能性就越大。因此只要不对羚牛紧追不放,羚牛不会对人的安全构成威胁。田星群 (1985) 通过对羚牛的观察,也认为羚牛不会主动袭击人。因此应该对在羚牛分布区活动的居民进行教育和引导,使他们能够在与羚牛相遇时,约束自己的行为,确保羚牛和其自身的安全。

羚牛的奔跑能力很强,常常可以迅速通过坡度大于60°的地段,进入林中躲藏。较大的羚牛群还具有分群沿不同方向逃跑的习性,这一行为可以分散捕食者的注意力而增加羚牛存活下来的概率,是羚牛遇敌害求生存的一种策略。此外,羚牛的较大体型也使得它们获得了攻击敌害的能力。因此,当羚牛的群体受到严重的威胁时,尤其当群体内带有幼仔时,成年的羚牛个体会表现出强烈的护幼行为。羚牛是性成熟较迟(4岁)、繁殖力低(1年胎,每胎1仔)、寿命长(>20岁)的物种,后代存活率对种群生存状况具有重要的影响。因此,羚牛在长期进化中发展了护幼行为,以保障种群的生存和繁衍。

羚牛的防御行为与某些偶蹄动物,如狍 (*Capreolus capreolus*)、麝牛 (*Ovibos moschatus*),有许多相似之处。虽然羚牛与狍分属不同的科,个体差异也很大,但它们均在森林中

生活, 具有高度的警觉性及能通过声音与动作来报警。集群生活使它们对敌害变得更为警觉, 且有非常相似的警觉姿态, 如抬起头, 两耳耸立, 两眼张开向着危险处等 (Danilkin, 1996)。在分类上与羚牛属于同一亚科的麝牛, 也会通过动作来报警, 它对狼群接近的最初反应是抬头作出一种报警姿态 (Gray, 1983)。野生偶蹄动物的一个显著特征是对人类和捕食者天生的警觉和害怕, 如狍遭遇到捕食者时, 常常采用被动防御的方式——躲避逃跑, 即使是健壮的雄狍在领域受到侵犯时也很少对其它偶蹄动物或对人进行威吓与攻击 (Danilkin, 1996)。羚牛和麝牛的体型粗壮, 个体均较大, 也同样是采用逃跑的方式来逃离危险区域。麝牛遭到狼群的袭击时, 群体会集结在一起, 臀部对臀部形成一个严密的圆圈式防御体系。若受到狼群捕食, 麝牛群体会冲撞狼群, 以此来把狼群赶走 (Gray, 1983)。Gray 认为, 在群体防御与反捕食斗争中, 麝牛群中的许多雌雄个体在一起协作防御狼群攻击的形式是独一无二的。但在野外观察到羚牛群体白昼卧躺休息时, 围成一圈, 其角在外, 7~ 8只成体在周围警戒, 雌牛及幼牛在中央 (葛桃安, 1988, 1989), 这表明羚牛具有与麝牛相类似的圈式防御体系。羚牛同麝牛一样具有很强的群体防御意识, 群体的防御职责也是由许多雌雄个体共同担任。

参 考 文 献

- 邓其祥 1984 天全县蜂子河羚牛生态调查 动物学杂志, (6): 30~ 33
- 葛桃安 1988 扭角羚的御敌与护幼 野生动物, (4): 30~ 31.
- 葛桃安, 胡锦矗, 江明道, 邓启涛 1989 唐家河自然保护区扭角羚的兽群结构及数量分布 兽类学报, 9 (4): 262 ~ 268
- 胡锦矗, 王西之主编 1984 四川资源动物志第二卷: 兽类 成都: 四川科学技术出版社, 164~ 166
- 田星群 1985 羚牛行为的观察 野生动物, (6): 49
- 吴家炎, 吕宗宝, 郑永烈, 邵孟明 1966 秦岭太白山山区羚牛生态的初步观察 动物学杂志, (3): 107~ 108
- 吴家炎等著 1990 中国羚牛 北京: 中国林业出版社, 97~ 100
- 肖红, 朱洵美, 吴家炎 1991 平河梁地区羚牛种群特征及活动规律的研究 西北大学学报, 21 (增刊): 105~ 110
- 袁重桂, 胡锦矗, 吴毅, 魏辅文, 江明道, 邓启涛 1990 唐家河自然保护区冬季独栖羚牛及其习性 动物学研究 11 (3): 203~ 207.
- Danilkin A., Hewison A J M. 1996 Behavioral ecology of Siberian and European roe deer Chapman and Hall, London, New York 149~ 199.
- Gray D R. 1983 Interactions between wolves and muskoxen on Bathurst Island, N. W. T., Canada *Acta Zoologica Fennica*, 174: 255~ 257.
- Schaller G B. 1985 Talking of takin. *Animal Kingdom*, 88 (5): 22~ 29.

OBSERVATIONS ON DEFENDING BEHAVIORS OF THE GOLDEN TAKIN

ZEN G Zhigao SONG G Yanling

(Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080)

Abstract

Observations on defending behaviors of golden takin (*Budorcas taxicolor*) were con-

ducted whenever it is possible in the Foping National Natural Reserve in the Shaanxi Province located in $33^{\circ}32' \sim 33^{\circ}43' N$, $107^{\circ}40' \sim 107^{\circ}55' E$. Four basic ways of defending behaviors were recorded, in general detecting, alerting, alarming, and defending, from 31 solitary and 41 groups of takins encountered in the field from August 1995 to August 1996.

Takins detect dangers from their visual, olfactory, and auditory sense, but they much more rely on their hearing ability comparing to visual and olfactory sense (28 vs 12) since they inhabit in the forests. The golden takins are very sensitive to any unusual sounds and objectives and show an alerting behavior in which they stand still and erect their ears. Duration of alerting behavior was 18.26 ± 18.08 s ($n=34$). All individuals can make a strong noise, sound like “fu- -”, from their nose and/or make an action to deliver alarm signals when they encounter enemies, but alarms from calves, yearlings, and two year subadults are often ignored by others within the same group.

Defending behavior is composed of 5 specific behaviors, getting closer, threat, attack, antipredation, and flight. Among 72 cases of encountering takins in the field, 69 of them are running away. Takins will sometimes leave their home range for a while (from a few hours to 22 days) and travel as long as 5 kilometers about when they are threatened, but they will come back after. Group splitting can be observed if the group is formed by more than 10 individuals when they take flight. The possibilities of group splitting will be increase as the group size getting larger. Takins will show an antipredation behavior if calves are in the groups when they are threatened in the field. The solitary takin is more dangerous than those in group.

Key words Golden takin (*Budorcas taxicolor*); Defending behavior; Alert; Alarm; Flight; Group splitting; Antipredation; Attack