

# 迁地保育林麝的侵犯性、等级序位及相互关系

肖晨瑶<sup>①</sup> 赵玉娇<sup>①</sup> 蔡永华<sup>②</sup> 程建国<sup>②</sup> 黎勇<sup>③</sup> 周密<sup>③</sup> 孟秀祥<sup>①\*</sup>

① 中国人民大学环境学院 北京 100872; ② 四川养麝研究所 都江堰 611830; ③ 兰州逢春麝业科技有限公司 榆中 730116

**摘要:** 侵犯性是动物个性的重要维度之一,体现了其主动挑衅和攻击其他个体的倾向。动物的侵犯性与其社会结构及等级序位存在紧密关系。本研究于2018年6月1日至7月31日对四川马尔康林麝繁育场的圈养林麝 (*Moschus berezovskii*) 进行了行为取样,计算林麝个体的侵犯性个性(侵犯性指数)和等级序位指数,分析圈养林麝的侵犯性和等级序位格局、影响因素及相互关系。结果表明,圈养林麝的侵犯性在性别间存在显著差异,雄性林麝的侵犯性 ( $0.45 \pm 0.09, n = 22$ ) 显著高于雌性 ( $0.22 \pm 0.06, n = 30$ ) ( $P < 0.05$ ), 年龄和驯养密度对其侵犯性的效应均不显著 ( $P > 0.05$ ), 说明林麝侵犯性的刚性较强; 圈养林麝等级序位的性别间差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 亚成体麝与成体麝的等级序位差异也未达显著水平 ( $P > 0.05$ ), 原因在于麝场的建群未区分年龄组; 圈养林麝个体的侵犯性与其等级序位显著正相关, 林麝个体的侵犯性越大, 其等级序位越高 ( $r = 0.73, P < 0.05$ ), 推测这与社群的序位等级构建和资源竞争有关。

**关键词:** 林麝; 圈养; 侵犯性; 等级序位

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 02-134-07

## Relationships between Aggressiveness and Hierarchy in Captive Forest Musk Deer (*Moschus berezovskii*)

XIAO Chen-Yao<sup>①</sup> ZHAO Yu-Jiao<sup>①</sup> CAI Yong-Hua<sup>②</sup>  
CHENG Jian-Guo<sup>②</sup> LI Yong<sup>③</sup> ZHOU Mi<sup>③</sup> MENG Xiu-Xiang<sup>①\*</sup>

① *School of Environment and Natural Resources, Renmin University of China, Beijing 100872;* ② *Sichuan Institute of Musk Deer Breeding, Dujiangyan 611830;* ③ *Lanzhou Fengchun Musk Deer Technology Co. Ltd., Yuzhong 730116, China*

**Abstract:** Aggressiveness is one important dimension of animal personality, measuring an animal's tendency to express provoking and attacking actively toward other individuals. Animal aggressiveness has crucial connection with the social structure and hierarchy. In this study, the focal sampling and all-occurrence recording were used to sample the conflict behavior of captive Forest Musk Deer (*Moschus berezovskii*) in the Maerkang Musk Deer Breed Center of Sichuan from June 1, 2018 to July 31, 2018, and the aggressiveness personality (aggressiveness index) and hierarchy index of individuals were calculated respectively. The

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31672300), 生态环境部生物多样性调查评估项目 (No. 2019HJ2096001006);

\* 通讯作者, E-mail: meng2014@ruc.edu.cn;

**第一作者简介** 肖晨瑶, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学及保护生物学; E-mail: 1219675366@qq.com.

收稿日期: 2019-10-09, 修回日期: 2020-01-03 DOI: 10.13859/j.cjz.202002002

aggressiveness and hierarchy pattern of captive forest musk deer were analyzed (Kruskal-Wallis and Mann-Whitney  $U$ ), and the influencing factors and interrelationships between aggressiveness and hierarchy were also explored (Spearman relationship test). The results showed that there existed significant difference in aggressiveness between gender, in which the male was significantly more aggressive ( $0.45 \pm 0.09$ ,  $n = 22$ ) than the female ( $0.22 \pm 0.06$ ,  $n = 30$ ) ( $P < 0.05$ ). Age and group density had no significant effect on aggressiveness ( $P > 0.05$ ) of captive forest musk deer, and age and gender had no significant effect on hierarchy ( $P > 0.05$ ). In addition, there was a significant positive correlation between the aggressive and hierarchy. The more aggressive the individual was, the higher the rank was in a group ( $r = 0.727$ ,  $P < 0.05$ ). It was speculated that this was related to the hierarchy construction and resource competition in the musk deer group.

**Key words:** Forest Musk Deer (*Moschus berezovskii*); In captivity; Aggressiveness; Hierarchy rank

个性是动物行为在不同时间和情景下表现出的一致性差异, 可对动物的行为策略、社群结构及等级序位等产生显著影响 (Sih et al. 2004)。侵犯性是动物个性的主要维度之一, 主要表现为个体主动挑衅和攻击其他个体的行为倾向性 (Carter et al. 2013, 孙太福等 2019), 动物个体在社群中主动表达侵犯行为的相对频度和强度是衡量其侵犯性强弱的关键指标。

群居型动物个体间具有等级序位的差异, 动物社群也因此存在等级结构, 如布氏田鼠 (*Microtus brandti*) (施大钊等 1999)、川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) (王晓卫等 2007) 以及黇鹿 (*Dama dama*) 和汤氏瞪羚 (*Gazelle thomsonii*) (Alados et al. 1992) 等兽类物种的野生和人工社群均有社群结构和序位等级的发育。动物个体在社群内的序位等级与打斗能力存在相关, 高序位个体主动发出的冲突行为往往要高于低序位个体 (李进华 1999, 王宏 2009)。李春旺等 (2001) 也报道, 有蹄类社群内的个体表达行为类型和强度与其等级序位密切相关。与之类似, 等级序位不同的雄性马鹿 (*Cervus elaphus*) 个体间的攻击性有差异, 其表达的攻击行为类型和强度会因冲突对象的不同而异 (Clutton-Brock et al. 1979, Freeman et al. 1992)。圈养雄性马麝 (*Moschus chrysogaster*) 社群的高序位个体可展现强度不同的各类侵犯行为, 而低序位个体仅展现强度较低的侵犯行

为 (Meng et al. 2012)。此外, 高序位动物还能通过限制从属个体与雌性接触, 提高自身繁殖成功率 (Kodric-Brown 1992)。有研究报道, 社会等级能够反应社群内资源的分配和占有次序, 序位较高个体掌握冲突行为主动权并且在资源分配上占优势, 而从属个体被动接受攻击行为, 在资源分配上处于不利地位 (Cant et al. 2001)。

动物的侵犯性是构成动物个性的主要维度之一, 可影响社群内的社会行为表达, 从而可对其社群的行为格局及种群增长等施加影响 (Kulik et al. 2015)。特别对营群居生活的动物, 个性特征的差异一致性还对社群结构形成和维持产生效应 (Biro et al. 2008), 如 Sandell 等 (1991) 的研究表明, 动物个体的攻击能力及其占据的资源决定了其在种群内的优势等级, 攻击性越强则在社群中越容易处于高序位和支配地位。

因历史上的过度利用和栖息地锐减等原因, 我国的麝类动物 (*Moschus spp.*) 已极度濒危, 现已被列为国家 I 级保护野生动物。自 1958 年起, 我国开始麝类驯养以实现濒危麝类的迁地保育及麝香资源的可持续利用, 其主要驯养麝种即为林麝 (*M. berezovskii*) (Yang et al. 2003)。孙太福等 (2019) 基于个性量表将圈养马麝的个性划分为 5 大维度, 侵犯性是圈养马麝最重要的个性维度之一。赵玉娇等

(2018)研究了圈养林麝的等级序位,发现不同序位林麝的行为类型和强度具有显著差异。迄今尚无研究探查圈养林麝的侵犯性与其等级序位的关系,而相关研究结果可加深对动物个性和序位等级形成的理解,并有助于濒危麝类动物的迁地保育和成功驯养。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点及研究对象

四川马尔康林麝繁育场(以下简称麝场)(31°53'48"N, 102°07'06"E, 海拔 2 600 m)位于四川西北阿坝州。麝场建于野生林麝的自然生境中。该地空气稀薄,辐射强烈,年日照时数 2 214 h,日照率 50%。年均温 2.5 °C,最热月(7月)极端高温 32.6 °C,最冷月(1月)极端低温 - 28 °C。平均昼夜温差 12~14 °C,年均降水 760 mm,多夜雨。

麝场现有存栏林麝 800 余头,均为自繁后代。麝场的饲养区由 5 个圈舍组成,每个圈舍均由 1 个活动场(100~200 m<sup>2</sup>)及 4 个小舍(2~3 m<sup>2</sup>)组成,活动场中央配有砖制隐蔽台。

本研究涉及圈养林麝 52 头(雄麝 22 头,雌麝 30 头),源于 10 个麝群,按圈养密度,可划分为低密度群(3 头/群,2 群共 6 头)、5 个中密度群(5 头/群,5 群共 25 头)和高密度群(7 头/群,3 群共 21 头),麝群的组建时间均为 2 月以上,属稳定麝群。

### 1.2 行为取样

2018 年 6 月 1 日至 7 月 31 日间,采用焦点取样(focal sampling)及所有事件记录方法(all-occurrences recording)(Altmann 1974)对圈养林麝个体的社会行为(含亲和行为、冲突行为)进行取样,取样时间为每日 06:30~11:00 时和 15:00~19:00 时。使用双筒望远镜(Bushnell XLT)协助肉眼进行,区分行为发起者和行为接受者,详细记录发生社会行为双方表达的行为类型以及行为频次。社会行为定义如下。

亲和(amicable interaction): 个体间发生

无明显攻击意向的身体接触。细分为互饰(mutual grooming,指两个体相互舔理毛被)、接触(mutual touching,指个体间非侵犯性的身体触碰)。

防御(defending): 在冲突发生时,受侵犯个体所采取的减少伤害等消极结果的反应。按强度由弱到强划分如下:防御姿态(defensive gazing),个体处于紧张状态站立,并瞪视其他个体;逃离(fleeing),在冲突中处劣势的个体逃离冲突现场;退却(retreating),一个体在其他个体出现或向其趋近时,离开其所在位置;反击(re-attacking),在受到攻击时,采取积极还击,行为直接指向攻击者。

追击(chasing): 冲突发生时,处劣势个体逃离,优势个体追赶并继续攻击逃离个体,该行为有大量体力消耗,但没有身体接触。

取代(displacing): 一个体直接趋向另一个体,取代其位置,后者退避。

进攻(attack): 个体间有明显的身体接触性侵犯。划分如下:口部进攻(mouth-attacking),个体用口部攻击另一个体;前蹄按打(foreleg-at-tacking),个体跃起,用前蹄按打另一个体。

威胁(threatening): 雄麝多表达此行为,个体颈直立、昂头、展露上犬齿,伴随唇部颤动并有鼓气声音,有时有泡沫产生,同时身体后部扭动,靠近被威胁个体。该行为类型属于攻击性的仪式化行为,行为强度最低(孟秀祥等 2007)。

### 1.3 侵犯性指数及等级序位指数计算

根据主动发出的侵犯行为频次计算林麝个体的侵犯性指数(aggresiveness value,  $V_A$ ),  $V_A = I/T$ , 式中,  $I$  代表个体主动发出的侵犯行为频次,  $T$  代表个体参与冲突的总频次(Carter et al. 2013)。个体的侵犯性指数越大,表征其侵犯性越高。根据林麝个体的侵犯性指数,区分林麝个体为高侵犯性(high-aggressive)( $0.75 \leq V_A \leq 1$ )、中侵犯性(middle-aggressive)( $0.25 < V_A < 0.75$ )及低侵犯性(low-aggressive)( $0 \leq$

$V_A \leq 0.25$ ) 3 组。

依据群内攻击-屈服行为组合, 采用 David 得分法 (David's score,  $S_D$ ) 计算林麝个体的等级序位指数 (de Vries et al. 2006), 计算公式为:

$$S_{Di} = \sum_{i=n} P_{ij} + \sum_{i=n} \left( P_{ij} \cdot \sum_{j=n} P_{ji} \right) - \sum_{i=n} Q_{ij} - \sum_{i=n} \left( Q_{ij} \cdot \sum_{j=n} Q_{ji} \right)$$

其中,  $S_{Di}$  指个体  $i$  的等级序位指数,  $P_{ij} = n/N$ ,  $Q_{ij} = 1 - P_{ij}$ ,  $n$  代表个体  $i$  战胜  $j$  的次数,  $N$  代表  $i$  和  $j$  冲突的总频次。指数越大, 代表等级序位越高。根据等级序位指数区间, 按 3 等分原则, 将林麝划分为高序位、中序位以及低序位 3 组。

#### 1.4 数据处理及分析方法

采用 Kolmogorov-Smirnov Test 检验数据的正态性, 若数据呈正态分布, 则用独立样本  $T$  检验分析性别和年龄对侵犯性以及等级序位的效应, 用单因素方差分析检验驯养密度对侵犯性的效应, 用 Pearson 相关分析探索等级序位与侵犯性间的关系。若数据及标准化后的数据均呈典型的非正态分布, 采用 Kruskal-Wallis 检验驯养密度对侵犯性的效应; 采用 Mann-Whitney  $U$  检验侵犯性在性别和年龄组间的差异; 采用独立样本  $T$  检验分析性别、年龄对等级序位的效应。Spearman 相关分析用于探索等级序位与侵犯性的相关程度, 线性回归判断二者的因果关系。显著水平设为  $\alpha = 0.05$ , 所有分析均利用 SPSS 21.0 软件进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 圈养林麝的侵犯性个性及影响因素

圈养林麝的侵犯性指数为非正态分布 ( $P < 0.05$ ), 转换之后数据仍为典型非正态分布 ( $P < 0.05$ )。高侵犯性林麝的侵犯性指数为  $0.93 \pm 0.02$  ( $n = 11$ ), 中侵犯性和低侵犯性林麝的侵犯性指数分别为  $0.48 \pm 0.05$  ( $n = 9$ ) 和  $0.07 \pm 0.01$  ( $n = 32$ )。

林麝的侵犯性在性别间具有显著差异 ( $Z = -1.923$ ,  $P < 0.05$ ), 雄性林麝的侵犯性 ( $0.45 \pm 0.09$ ,  $n = 22$ ) 显著高于雌性林麝 ( $0.22 \pm 0.06$ ,  $n = 30$ ); 划分年龄组, 亚成体林麝侵犯性 ( $0.31 \pm 0.05$ ,  $n = 47$ ) 略低于成体麝 ( $0.37 \pm 0.20$ ,  $n = 5$ ), 差异不显著 ( $Z = 0.203$ ,  $P > 0.05$ ); 不同密度麝的侵犯性 (高密度林麝:  $0.25 \pm 0.08$ ,  $n = 21$ ; 中密度林麝:  $0.33 \pm 0.09$ ,  $n = 17$ ; 低密度林麝:  $0.42 \pm 0.10$ ,  $n = 14$ ) 也无显著差异 ( $Z = 2.235$ ,  $df = 2$ ,  $P > 0.05$ )。

### 2.2 圈养林麝的等级序位

圈养林麝的等级序位指数呈正态分布 ( $Z = 0.591$ ,  $P > 0.05$ ), 高序位林麝的序位指数为  $10.45 \pm 1.11$  ( $n = 10$ ), 中序位林麝序位指数为  $-0.38 \pm 0.53$  ( $n = 31$ ), 低序位林麝序位指数为  $-8.90 \pm 1.07$  ( $n = 11$ )。

雄性林麝的序位指数 ( $1.68 \pm 1.47$ ,  $n = 22$ ) 略高于雌性 ( $-1.41 \pm 1.24$ ,  $n = 30$ ), 但差异不显著 ( $t = 1.610$ ,  $df = 50$ ,  $P > 0.05$ ); 亚成体麝的序位指数 ( $-0.05 \pm 1.06$ ,  $n = 47$ ) 略高于成体麝 ( $-0.60 \pm 1.06$ ,  $n = 5$ ), 差异也未达显著水平 ( $t = 0.167$ ,  $df = 50$ ,  $P > 0.05$ )。

### 2.3 侵犯性与等级序位的关系

不同侵犯性林麝的等级序位指数具有显著差异 ( $F = 33.169$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ), 高侵犯性林麝的等级序位指数 ( $9.23 \pm 1.39$ ,  $n = 11$ ) 极显著高于中侵犯性林麝 ( $1.57 \pm 0.81$ ,  $n = 9$ ) ( $P < 0.01$ ) 和低侵犯性林麝 ( $-3.78 \pm 0.89$ ,  $n = 32$ ) ( $P < 0.01$ ), 中侵犯性林麝等级序位指数显著高于低侵犯性林麝 ( $P < 0.01$ ) (图 1)。

侵犯性与等级序位呈正相关 ( $r = 0.73$ ,  $P < 0.01$ ), 线性方程  $Y = 0.04X + 0.324$  ( $R^2 = 0.58$ ,  $Y$  侵犯性,  $X$  等级序位) 对林麝侵犯性和等级序位间关系的拟合效果较好。

## 3 讨论

### 3.1 圈养林麝的侵犯性个性和影响因素

动物个性是个体间的行为差异, 具有时空和情景上的稳定性 (Sih et al. 2004)。本研究结

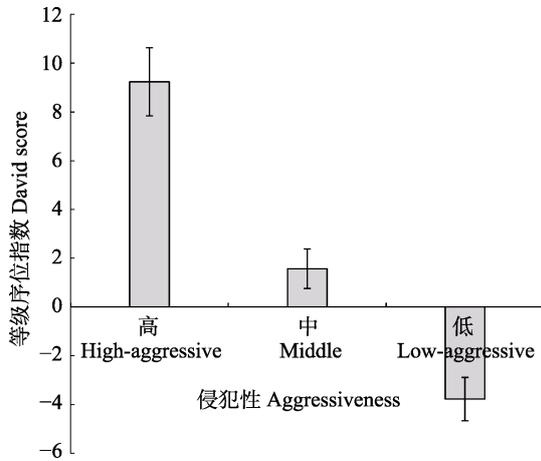


图1 圈养林麝侵犯性个性与等级序位的关系

Fig. 1 Relationships between aggressiveness and hierarchy in captive forest musk deer

果表明，圈养林麝的侵犯性个性与年龄无显著相关，林麝个体的侵犯性格局在亚成体和成体阶段无显著差异，说明作为个性维度的主要构成之一，林麝的侵犯性具有年龄上的稳定性，个体间的侵犯性差异具有年龄上的刚性。

另一方面，在本研究中，林麝的侵犯性存在显著的性别差异，雄麝侵犯性显著高于雌麝。类似结果见于其他学者对麝类动物打斗性、好斗性的性别差异的报道（王永生 2004），麝类驯养实践也说明，林麝和马麝雄体的好斗性和侵犯性均明显强于雌麝。这首先与雌雄麝的社会功能不同相关。动物在社群内的生态位即社会功能等均可对动物的个性及行为格局产生性别效应（Meder 1990），如王晓卫等（2007）报道，雌雄川金丝猴在猴群内的社会功能差异导致了其行为格局的性别间差异。在本研究的实施时间段（6至7月），林麝正处于产仔盛期及哺乳早期，雌麝较低的侵犯性将首先有助于雌麝分配更多的时间与能量用于分娩及育幼活动，而且有助于麝群内的亲和行为释放和互助繁殖，从而增加育幼成功率和繁殖适合度。此外，雌雄麝侵犯性的性别差异可能具有解剖基础，雄性林麝拥有发达的上犬齿、相对雌麝发达的运动系统及较高的活动率（王永生 2004）；

再则，动物的侵犯性等关键个性的性别差异往往也具有生理基础，动物个体发育过程中的类固醇激素对其个性和行为格局均可以产生效应，雄性个体相对较高的侵犯性和攻击性往往与其雄激素水平较高有关（Goy et al. 1972, Mitani et al. 1996）。在未来工作中，可进一步开展圈养麝类动物的侵犯性与类固醇激素水平的协同研究，以确定二者间是否存在紧密关系。

本研究表明，不同驯养密度下林麝的侵犯性无显著差异，说明现有的圈养密度及圈养条件尚未对林麝的侵犯性表达产生显著效应，这一方面说明了林麝个性稳定，刚性较强，另一方面也说明麝场目前的圈舍面积尚未影响麝的个性发育和冲突行为表达格局。马尔康麝场目前的圈舍面积平均为 100 m<sup>2</sup>，驯养 3~7 头林麝，基本能满足林麝的基本行为需求（赵玉娇等 2018）。因迄今未开展林麝群居驯养的最小面积和最大密度的相关研究，尚不了解可对林麝行为和侵犯性等个性发育产生显著效应的圈舍面积阈值及圈舍条件，加之考虑到圈舍环境异质性、刻板行为发育、正常行为表达与冲突行为及个性发育的复杂关系（孙太福等 2019），建议麝场继续合理增加圈舍面积，进行圈养环境丰富及适当减少圈养密度以优化林麝驯养。

### 3.2 圈养林麝侵犯性个性与等级序位和资源竞争的关系

动物表达的侵犯行为是动物个体的侵犯性个性的外显表现，与其等级序位结构密切相关，侵犯行为的发起者多为社群内的高序位个体，其侵犯性也较强（Meng et al. 2012, 赵玉娇等 2018）。动物的侵犯性、活跃性和胆量等个性特征与个体在社会等级结构中的位置一致，侵犯性高的动物序位较高，在冲突中往往趋于取胜（徐宏发等 1990, 陈永鹏等 2010）。

本研究中的圈养林麝个体间存在侵犯性差异，其侵犯性格局与其所在麝群的等级序位紧密相关，侵犯性较高林麝个体的等级序位也较高，侵犯性较低个体的等级序位相应较低。

Meng 等 (2012) 的研究表明, 圈养马麝存在类似格局, 马麝社群内存在多样化的打斗策略和攻击行为表达模式, 针对冲突对方的打斗力等的不同, 个体可表达不同的打斗模式、展现不同的打斗强度, 从而实现冲突能量的最小化和打斗利益的最大化。本研究中也观察到, 低侵犯性林麝在遇到高侵犯性林麝时往往趋于释放回避行为或亲和行为, 从而避免了直接的打斗。作为进化稳定对策, 类似策略广泛存在于其他哺乳类 (Laws et al. 2014)。基于以上发现, 大胆推测, 动物社群中个体的侵犯性个性的差异可利于社群结构的形成和等级序位的构建, 尤其是社群刚组建和社群结构的构建初期, 动物间可基于侵犯性个性的判断而实现打斗力的相互比较, 从而实现序位等级的确定。这可于后续研究中通过控制实验来验证。

已有研究表明, 动物的侵犯性个性与社群中的食物、水、隐蔽所及配偶等资源的分配和占据有关, 即动物的侵犯性个性可影响其适合度, 高侵犯性个体的适合度相对较高 (Honest et al. 2006)。此外, 高侵犯性动物相对更倾向于通过表达侵犯行为以干扰、中断及限制从属个体与异性的繁殖活动, 提高其自身的繁殖成效 (Kodric-Brown 1992)。在稳定的社群结构中, 序位较高的个体将优先获得资源, 如食物、隐蔽所和配偶等 (Clutton-Brock 1982)。本研究中的马尔康麝场对圈养麝实行饲料和水等资源的定时、限量和集中供给, 加之圈舍空间的相对有限, 林麝种群多有针对食物、空间等资源的冲突, 在此过程中, 林麝个体的侵犯性个性差异可能导致个体的资源竞争力的不均衡, 最终在麝群内形成稳定的等级序位。与我们的结果类似, 徐正强和徐宏发 (2002) 的研究也表明, 崇明岛半散放林麝群内, 社会等级较高的林麝个体的侵犯性也相对较高, 在妊娠和哺乳期间, 高序位雌麝个体受到源自其他个体的干扰较少, 其营养状况良好, 能够提供保证胚胎和幼仔正常发育所需的营养条件, 因此其子代存活率也较高, 而社会等级较低的个体子代

存活率则相对较低。

## 参 考 文 献

- Alados C L, Escós J M. 1992. The determinants of social status and the effect of female rank on reproductive success in Dama and Cuvier's gazelles. *Italian Journal of Zoology*, 4(2): 151–164.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49(3): 227–266.
- Biro P A, Stamps J A. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7): 361–368.
- Cant M A, Field J. 2001. Helping effort and future fitness in cooperative animal societies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1479): 1959–1964
- Carter K D, Seddon J M, Frère C H, et al. 2013. Fission-fusion dynamics in wild giraffes may be driven by kinship, spatial overlap and individual social preferences. *Animal Behavior*, 85(2): 385–394.
- Clutton-Brock T H. 1982. The function of antlers. *Behaviour*, 78(2/4): 108–125.
- Clutton-Brock T H, Albon S D, Gibson R M, et al. 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L). *Animal Behaviour*, 27(2): 211–225.
- de Vries H, Stevens J M G, Vervaecke H. 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71(3): 585–592
- Freeman L C, Freeman S C, Romney A K. 1992. The implications of social structure for dominance hierarchies in red deer, *Cervus elaphus* L. *Animal Behaviour*, 44(2): 239–245.
- Goy R W, Phoenix C H. 1972. The effects of testosterone propionate administered before birth on the development of behavior in genetic female rhesus monkeys. *UCLA Forum in Medical Sciences*, 15(5): 193–201.
- Honest P E, Marin C M. 2006. Behavioural and physiological aspects of stress and aggression in nonhuman primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(3): 390–412.
- Kodric-Brown A. 1992. Male dominance can enhance mating success in guppies. *Animal Behaviour*, 44(1): 165–167.
- Kulik L, Amici F, Langos D, et al. 2015. Sex differences in the

- development of aggressive behavior in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, 36(4): 764–789.
- Laws D, Hogendoorn D, Karl H. 2014. Hot adaptation: what conflict can contribute to collaborative natural resource management. *Ecology and Society*, 19(2): 39. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-06375-190239>
- Meder A. 1990. Sex differences in the behavior of immature captive lowland gorillas. *Primates*, 31(1): 51–63.
- Meng X X, Cody N, Gong B C, et al. 2012. Stable fighting strategies to maintain social ranks in captive male Alpine musk deer (*Moschus sifanicus*). *Animal Science Journal*, 83(8): 617–622.
- Mitani J C, Richards G L F. 1996. Sexual dimorphism, the operational sex ratio, and the intensity of male competition in polygynous primates. *The American Naturalist*, 147(6): 966–980.
- Sandell M, Smith H G. 1991. Dominance, prior occupancy, and winter residency in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29(2): 147–152.
- Sih A, Bell A, Johnson J C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7): 372–378.
- Yang Q S, Meng X X, Xia L, et al. 2003. Conservation status and causes of decline of musk deer (*Moschus* spp.) in China. *Biological Conservation*, 109(3): 333–342.
- 陈永鹏, 曹振东, 付世建. 2010. 锦鲤幼鱼的社群等级地位及其与标准代谢率、血糖和临界游泳能力的关系. *生态学报*, 30(7): 1940–1945.
- 李春旺, 蒋志刚, 曾岩. 2001. 雄性麋鹿的吼叫行为、序位等级与成功繁殖. *动物学研究*, 22(6): 449–453.
- 李进华. 1999. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社.
- 孟秀祥, 冯金朝, 周宜君, 等. 2007. 麝类行为谱的初步建构及行为型的描述性定义. *四川动物*, 26(1): 46–50.
- 施大钊, 海淑珍, 吕东, 等. 1999. 布氏田鼠洞群内社群结构变动与序位的研究. *兽类学报*, 19(1): 48–55.
- 孙太福, 王静, 黎勇, 等. 2019. 圈养马麝(*Moschus sifanicus*)的个性分类. *兽类学报*, 39(1): 27–34.
- 王宏. 2009. 笼养黑叶猴的等级行为和友好行为研究. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文.
- 王晓卫, 李保国, 吴晓民, 等. 2007. 依据取食优势判断秦岭川金丝猴群 OMU 的等级地位. *兽类学报*, 27(4): 344–349.
- 王永生. 2004. 麝香生产技术. 北京: 中国农业出版社.
- 徐宏发, Kumari K. 1990. 缅甸坡鹿(*Cervus eldi thamin*)雌性群等级序位的初步研究. *兽类学报*, 10(2): 97–103.
- 徐正强, 徐宏发. 2002. 圈养雌麝社会行为及其对后代的影响. *兽类学报*, 22(2): 155–158.
- 赵玉娇, 蔡永华, 程建国, 等. 2018. 圈养雄性林麝维持社会等级的冲突行为模式. *生态学杂志*, 37(10): 2989–2994.