

## 黑龙江省圈养狼交配行为的初步观察

沙未来<sup>1, 2, 3</sup> 张洪海<sup>2\*</sup> 孔繁繁<sup>5</sup> 陈磊<sup>2, 4</sup> 张承德<sup>2</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001) (2 曲阜师范大学生命科学学院, 曲阜 273165)

(3 中国科学院研究生院, 北京 100049) (4 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040)

(5 山东轻工业学院化学工程学院, 济南 250353)

**摘要:** 2005年10月至2006年4月, 采用焦点动物取样法和全事件扫描取样法, 对黑龙江省哈尔滨北方森林动物园4对圈养狼交配活动进行了观察, 以期了解无人干扰下圈养狼的交配过程及其交配模式。观察时间共计25 d, 225 h, 实际录像时间为126 h, 记录到爬跨741次, 成功交配46次, 成功爬跨交配占总爬跨次数的6.2%。狼在交配过程中有锁结现象, 雄狼通常在一次爬跨、多次抽动后出现射精。交配行为一般发生在8:00~10:00和14:00~16:00。雌性具有明显的邀配模式, 一旦邀配成功, 雌狼站立不动, 尾巴偏向一侧, 腰部微下躬, 配合雄狼爬跨。对交配参数进行单因素方差分析, 4只雄狼的抽插时间没有差异 ( $P=0.827$ ), 而其锁结行为的时间差异极其显著 ( $F=71.43, P<0.001$ ), 交配期持续5~14 d, 交配平均持续时间为  $534 \pm 402$  s, 最长达1 588 s, 最短只有28 s。

**关键词:** 交配行为; 狼; 交配

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2010)04-0384-06

## Mating behavior of captive wolves (*Canis lupus*) in Heilongjiang, China

SHA Weilai<sup>1, 2, 3</sup>, ZHANG Honghai<sup>2\*</sup>, KONG Fanfan<sup>5</sup>, CHEN Lei<sup>2, 4</sup>, ZHANG Chengde<sup>2</sup>

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu 273165, China)

(3 Institute of Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

(4 College of Wildlife Resource, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

(5 Shandong Institute of Light Industry, Jinan 250353, China)

**Abstract:** In order to better understand mating patterns and processes of captive wolves (*Canis lupus*), we observed 4 pairs in the Harbin North Forest Zoo for about 25 days (225 hours in total) from October 2005 to April 2006. We used focal animal sampling and all occurrence recording. Mating behaviors usually occurred during 8:00 - 10:00 am and 14:00 - 16:00 pm. Among 741 mounts recorded, 46 copulations were observed (6.2%). The mating period lasted for 5 - 14 days. We observed copulatory locks during copulations. After copulatory lock and several repeated twitches, male wolves would ejaculate. Female wolves displayed obvious sexual solicitations and acted in concert with male mounts by standing still with their tails to one side, and haunches bent forward. There were no differences in the twitching times ( $P=0.827$ ), but we did observe differences in the durations of copulatory locks (one-way ANOVA,  $F=71.43, P<0.001$ ) among the four male wolves. The mean mating duration was  $534 \pm 402$  seconds, with the longest 1 588 seconds and the shortest 28 seconds.

**Key words:** Copulation; Mating behavior; Wolf (*Canis lupus*)

繁殖是动物生活史的重要组成部分, 动物的繁殖从发情交配到成功妊娠产仔, 在不同的阶段有着不同的行为表现。繁殖行为研究是动物生态学的重要研究内容之一, 能为制定广泛的保护计划提供有

效的动物繁殖参数等信息 (Kerley *et al.*, 2003)。动物交配行为的进化是繁殖生物学的核心问题, 是理解动物婚配制度和性选择的关键 (李保国等, 2005)。交配行为是动物在进化过程中形成的基本

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (30370218); 新世纪优秀人才支持计划 (NCET-07-0507); 山东省优秀中青年科学家奖励基金 (2005BS02005, 2008BS09011); 曲阜师范大学校级课题 (XJ201001)

**作者简介:** 沙未来 (1969-) 男, 博士研究生, 主要从事动物行为学研究。

**收稿日期:** 2010-01-29; **修回日期:** 2010-05-05

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhanghonghai67@126.com

特征之一，对动物种群的繁衍和发展具有极其重要的作用（刘振生等，2003）。交配模式在哺乳动物物种中变异很大，交配模式的种间变异性和种内稳定性与物种的繁殖生理、形态特征和社会结构有关。理解物种交配模式之间的差异以及交配模式与物种其它特征之间的关系，将有助于理解动物行为和繁殖系统进化的过程和适应意义（Dewsbury, 1972）。

狼（*Canis lupus*）的繁殖一般在每年的1~4月份（Mech, 2002）。雌狼是单次发情的动物，发情周期持续5~15 d。妊娠期持续60~63 d，窝仔数4~6只，5~8周断乳。狼仔断乳后狼群中所有的成年个体都担当起喂养狼仔的责任（Mech, 1970a; Kleiman and Malcolm, 1981; French and Solomon, 1996）。狼繁殖期有关行为的研究主要分为性选择、性冲突和交配模式三个方面（Asa, 1987; Wayne *et al.*, 1989）。狼的繁殖期可分为繁殖前期（雌性个体身体的变化、雌雄个体的行为变化）、交配期（爬跨、交配频次和持续时间、间隔时间、抽动的次数、锁结、射精次数和持续时间）、妊娠期（雌性的孕期反应、孕期持续时间）和哺乳期（雌性生产的过程以及雄性的反应，雌雄个体共同育幼以及育幼行为的变化，幼狼的生长发育过程以及行为进化，以及各个时期雌雄个体的昼夜活动规律）（Mech, 1970a）。这些研究目前缺乏定量数据。国内仅限于对狼的产仔行为做过简单描述，包括狼哺乳期的部分观察描述（李秀云和焦燕芬，2002）。

本文对圈养的雌雄狼，在不受人为干扰下的交配行为和交配模式进行了研究。重点观察了繁殖期主要行为变化，分析了4对狼交配的行为数据，建立了基本的交配参数，为圈养狼的管理提供基本的数据。通过对雌雄狼各项交配参数的分析，旨在全面了解狼在自然状态下的交配过程，完善并明确圈养狼的交配模式。并为在其交配期采取更加合理的管理措施提供科学依据。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点和研究对象

本研究在哈尔滨北方森林动物园（北纬45°31′，东经126°51′）进行。动物园占地8480 km<sup>2</sup>，年均气温3.6℃，年平均降雨量532.3 mm。冬季降雪一般为20 d，年均无霜期143 d。狼被饲养在哈尔滨北方森林动物园的狼园内，狼园拥有近1 km<sup>2</sup>的圈养区和近6 km<sup>2</sup>的散放区，成年狼24只，部分是在内蒙古和新疆捕捉的野生狼，还有在动物园内出生的，最大8岁，最小两岁。

在研究中选择圈养的5、7、9、10号圈的4对狼作为研究对象（表1）。圈养区每个圈舍由约2 m<sup>2</sup>的内圈和约15 m<sup>2</sup>的活动场地组成。内圈封闭可供狼遮风避雨和休息，活动场地开放，由高约3 m的铁丝网围成，可供狼在其中活动玩耍。圈舍之间有可以启闭的圈门，每个圈舍饲养1对狼。本研究的4对狼是管理员为了繁殖而人为搭配的4对繁殖对。4只雌狼分别标记为F1、F2、F3、F4，4只雄狼为M1、M2、M3、M4。

表1 研究对象

Table 1 Wolves used for study

录像号 Video No.	圈号 Pen number	编号 Number	组别 Family name	名称 Name	性别 Sex	年龄 Age	繁殖史 Reproduction
2	7	F1	新疆雌狼圈 Xinjiang female pen	新疆雌狼 Xinjiang F	Female	8	6
		M1		内蒙雄狼1 Nei Monggol male 1	Male	3	
1	5	F2	二狼王圈 King female pen	原二狼王雌 Second king female	Female	3	1
		M2		三条腿雄狼 Three legs male	Male	4	
4	10	F4	佳木斯雌狼圈 Jiamusi female pen	佳木斯雌狼 Jiamusi female	Female	3	1
		M4		野生小雄狼 Wild young male	Male	2	
3	9	F3	三条腿雌狼圈 Three legs female pen	三条腿雌狼 Three legs female	Female	7	6
		M3		内蒙雄狼2 Nei Monggol male 2	Male	3	

## 1.2 研究方法

采用焦点动物取样法和全事件扫描取样法(盛和林和徐宏发, 1992), 对圈养狼在活动场地的交配行为进行记录, 记录从狼出现邀配行为开始, 到当次交配完全结束雌雄狼分离时结束, 无论邀配后是否发生爬跨都将此记为一个行为事件。为熟悉观察环境和观察对象, 我们在2005年10~11月, 预观察4个星期, 每周观察3d。正式观察期从2005年12月至2006年2月, 每天6:00~17:00, 对4对圈养狼(4雌, 4雄)的行为进行观察记录, 并通过体形、毛皮颜色和花纹等外部特征进行个体识别。为避免在繁殖期对狼的影响, 在每一个狼舍安装了一体化彩色变焦摄像机SS-810监控设备。观察期间, 将视频信号引入工作室, 导入微机内, 使用软件监控并进行24h硬盘刻录。这样可以保证存储所有的数据, 在分析时可以反复观看录像确定数据的准确性。行为记录采用事后录像分析的方法, 利用实验计时工具进行统计分析。

依据录像资料, 根据参考文献的描述(Kleiman, 1967; Silver and Silver, 1969; Packard, 2003;)对狼的交配行为进行定义。

**邀配:** 雌狼主动从前面拦截雄狼, 接近并以鼻吻部轻触雄狼颈部, 频繁地在雄狼左右转动身体等, 以引起雄狼注意, 在雄狼面前将尾巴翘向一侧, 暴露阴部, 呈待配姿势等待雄性爬跨。

**跟随:** 雌狼发出邀配吸引雄狼注意后, 雄狼尾随雌狼等待机会爬跨。

**嗅阴:** 雄狼交配前嗅雌性阴部。

**爬跨:** 雌狼尾巴翘向一侧或上举, 暴露阴部呈待配姿势, 雄狼从后面爬到其背上, 后肢用力蹬地, 后躯前躬, 身体带动臀部, 将阴茎插入雌狼阴道。

**抽动:** 雄狼将阴茎插入雌狼阴道后, 臀部前后运动, 不停地抽送阴茎。

**射精:** 雄狼阴茎在雌狼阴道内抽动后伴随身体的剧烈抖动, 射出精液。

**锁结:** 雄狼从雌狼背上爬下时, 生殖器官不能分离而呈臀部触合姿势。

**咬:** 射精后, 雄狼从雌狼背部反转滑下, 偶尔出现雌狼回头撕咬雄狼臀部现象。

**分离:** 锁结结束, 雄狼性欲进入低潮, 雌狼阴道的节律性收缩减弱, 阴茎从阴道抽出, 并缩入包皮内, 至此雌雄狼分开。

**舔阴:** 交配分离后, 雌雄狼分别舔饰自己阴

部, 一般持续数秒钟。

根据录像内容, 按不同个体及交配期对狼的交配持续时间、锁结、爬跨、抽动等主要交配行为进行统计, 形成单一个体的目标动物取样结果, 摘录出相关内容; 通过录像回放, 统计出每一行为发生的时间长度, 行为数据记录后, 输入计算机通过Excel和SPSS 10软件进行统计, 用单因素方差分析比较不同个体在各交配参数间的差异。如果没有特别标注, 则为双尾检验, 显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。数据记录为平均值 $\pm$ 标准误(Mean $\pm$ SE)。

## 2 结果

观察8只(4雌, 4雄), 观察时间共计25d, 225h, 实际录像时间为126h, 观察到爬跨741次, 记录到46次成功交配, 成功爬跨交配占总爬跨次数的6.2%。

### 2.1 交配行为

交配通常由雌狼先发起邀配, 在雌狼呈待配姿势后, 雄狼靠近雌狼反复嗅闻雌狼阴部后再进行爬跨。爬跨时, 雌雄狼往往会变换各自的姿势, 彼此配合争取成功交配, 在找到一种适宜的姿势后, 雄狼用前肢紧抱雌狼髋部, 前躯后躬, 后肢用力蹬地, 后腹部用力贴紧雌狼, 在数秒钟的试探性插入后, 猛然臀部前推, 伴随而来的是数秒钟的由缓而急的抽动, 直至雄狼射精, 在短暂的停顿后, 雄狼从雌狼背部滑下。抽动时间为 $26 \pm 5$ s。雄狼射精后雌狼偶尔会回头呈攻击状面对雄狼嚎叫或张口咬雄狼。交配锁结是犬科动物的常有现象, 狼也不例外。在雄狼从雌狼背部滑下后身体反转180度, 与雌狼呈尾对尾的反向对立状, 此时进入锁结状态, 锁结持续时间为 $509 \pm 403$ s。交配结束后, 雌雄狼常蹲卧一边舔饰生殖器或阴部。偶尔雌狼显示较兴奋, 表现为围绕雄狼欢快跳跃, 以鼻吻部轻触雄狼头面部或体侧等, 偶尔也出现反爬跨现象。上一次交配成功到下一次成功交配的发生需要经过一段时间的休息和恢复。观察发现, 狼的交配多发生在8:00~10:00和14:00~16:00, 一般每天2次成功交配, 两次成功交配的时间间隔是 $14\ 368 \pm 9\ 975$ s。

### 2.2 雄狼的交配参数

对4对狼交配参数比较可发现, 交配平均持续时间为 $534 \pm 402$ s, 最长达1588s, 最短只有28s。对交配参数进行单因素方差分析, 4只雄狼锁结行为的时间差异极其显著( $F = 71.43, P < 0.001$ ),

抽插时间没有差异 ( $P = 0.827$ )。交配的总持续时间也显示出显著差异 (表 2)。

表 2 四只雄性狼交配行为的持续时间 (平均值  $\pm$  SE) (单位: 秒)

Table 2 Duration of mating behaviors of male four wolves Mean  $\pm$  SE (Unit: Sec.)

名称 Name	交配持续时间 Mating duration	锁结 Locking	爬跨间隔 Mounting interval	抽动 Deep thrust
M1	32 $\pm$ 11 (7)	314 $\pm$ 108 (7)	546 $\pm$ 161 (4)	9 $\pm$ 3 (7)
M2	15 $\pm$ 4 (8)	584 $\pm$ 241 (8)	806 $\pm$ 156 (2)	6 $\pm$ 2 (8)
M3	15 $\pm$ 4 (11)	1062 $\pm$ 288 (11)	806 $\pm$ 156 (5)	6 $\pm$ 2 (11)
M4	15 $\pm$ 4 (20)	243 $\pm$ 71 (20)	806 $\pm$ 156 (7)	6 $\pm$ 2 (20)
总计 Total	26 $\pm$ 12 (46)	509 $\pm$ 403 (46)	644 $\pm$ 204 (18)	8 $\pm$ 3 (46)

括号内数字为行为观察次数

The number in parentheses indicated the time of behaviors that observed

### 2.3 交配的发生时间

观察发现, 狼的日交配时间分布 (表 3) 主要在两个时间段 8:00 ~ 10:00 和 14:00 ~ 16:00。所观察的 4 对狼的交配持续期分别为 4 d、11 d、6 d、13 d (表 2), 4 对研究对象中, 第 4 对的交配时间开始的最早, 持续时间最长。从 1 月 27 日至 2 月 8 日 13 d 的时间内 F4 与 M4 共计交配 20 次, 其中交配次数最多的 1 天为 4 次, 其他为 1 ~ 2 次不等。

F1 与 M1 的交配持续时间从 1 月 29 日至 2 月 8 日为 9 d, 在这期间共计交配 8 次, 除 1 天没发生交配行为外, 其余 8 天 1 天 1 次。F3 与 M3 交配时间从 1 月 29 日至 2 月 3 日共计 6 d, 交配 11 次, 除 1 天交配 1 次外, 其余每天 2 次。F2 与 M2 交配时间从 2 月 5 日至 2 月 8 日共计 4 d, 交配 7 次, 除 1 天没有发生交配行为外, 其余 3 d 分别为 2 次、2 次、3 次。

表 3 交配行为的日时间分布

Table 3 Diurnal time budget of mating behavior

时间 Time	6:00 - 8:00	8:00 - 10:00	10:00 - 12:00	12:00 - 14:00	14:00 - 16:00	16:00 -
发生次数 Frequency of mating bouts	5	12	7	7	11	4
交配次数百分比 Mating percent (%)	10.9	20.7	15.2	15.2	23.9	8.7

### 2.4 交配行为异常

观察期间, 位于 10 号圈的佳木斯雌狼 F3 和野生小狼 M3 在交配过程中出现交配行为反常现象, 在所观察到的 20 次交配中有 7 次交配总持续时间不足 60 s, 锁结持续时间不足 10 s, 最短的锁结持续时间只有短短的 2 s。

## 3 讨论

犬科动物基本的社会单元是一夫一妻制, 营群居生活的狼也是如此。通常, 狼的家庭单位是由 1 对雌雄头狼和他们年轻的后代组成 (Mech, 1970), 在一个社群中, 居于最高地位的为  $\alpha$ , 一对  $\alpha$  夫妻狼是整个群体的基础, 而且通常是唯一繁殖的狼 (Mech, 1970a, 2002; Christie, 1971)。红狼 (*Canis rufus*)、郊狼 (*Canis latrans*)、狼都是季节性繁殖的动物, 每年产仔一次 (Kleiman and Eisenberg, 1973; Kleiman, 1977; Kleiman and Malcolm, 1981; Geffen and Macdonald, 1992)。犬

科动物都有复杂的交配模式, 包括雄性追赶雌性。在野生条件下求偶可能远在雌性进入高潮的数月前就开始了, 繁殖对可能会保持一生。

交配结束会发生锁结, 锁结时间  $508.76 \pm 402.56$  s, 与野生条件下的狼锁结持续时间一般是 15 ~ 30 min (Mech, 1970b) 有明显差异, 这可能与人工饲养下不可避免的人类干扰有密切关系。

在长期的进化过程中, 动物往往会进化出有利于种群繁衍的生殖策略, 许多动物的雌性可能会主动与同一个或不同雄性发生多次交配 (Ginsberg and Huck, 1989; Hunter *et al.*, 1993; 刘晓明等, 2002)。观察发现圈养狼具有多次交配的现象, 在我们观察的 4 对圈养狼中交配日从 4 d 到 13 d 不等。当然, 由于是人工隔离条件, 圈养在同一舍内的雌雄狼不可能与其他异性个体发生交配行为。同时我们也观察了散放条件下的狼群, 在交配期, 只有狼王进行了成功的交配, 并且是与 3 只雌狼进行了成功交配, 其他企图交配的雌雄狼均因遭到狼王和已

经取得交配权的雌狼的干预而失败，这与野生条件下情况基本一致 (Mech, 1970b)。

4对狼在成功交配次数和爬跨次数等方面都显示出差异。M4的交配次数虽然高于其它3对狼，但是其交配持续时间却远低于其它3对狼，分析原因可能是与雄狼的性功能差异有关，M4来源于野外捕获，表现出了较高的性功能，但是由于是野外捕获，对抗人类干扰的能力较低，因此一直表现胆小怯懦，平时风吹草动即会躲避到内圈里。在交配时可能因为外界干扰而草草终止交配。因此其它3对狼的交配数据更能说明人工饲养条件下的交配状况。我们分析认为，个体交配行为的差异，也可能来自个体性功能的差异，这种差异与年龄的关系有待于我们进一步研究确认。

人工饲养条件下狼的繁殖基本维持了野生狼的繁殖习性，国外对于野生狼的研究发现其交配行为主要发生在晨昏 (Mech, 1970b)。而我们对于圈养狼的观察发现在46次交配中有32次发生在10:00之前和14:00之后，占69.6%。

雌狼在交配中扮演着积极的邀配角色，是交配行为的积极发动者，偶尔雄狼也表现出一定的邀配行为，主动亲近雌狼，嗅闻或舔雌狼外阴部，围绕雌狼后侧不停转动身体，一旦雌狼站立不动，后肢微躬，尾巴抬起或偏向一侧时，雄狼即行爬跨。本次调查共记录到46次成功交配，共观察到爬跨741次，成功的爬跨交配占总爬跨次数的6.2%，如此低的爬跨成功率，对于圈养狼的繁殖应该是一个不利因素。因为持续的爬跨，会给雌雄狼带来更大的能量消耗，这在野外条件下显然是一个不利条件。我们分析，野外条件下的狼在繁殖上不会出现这种情况，从繁殖策略上来看，野外狼会选择以最低的能量消耗获得最大的繁殖成功机会。圈养狼爬跨的低成功率可能是受两个方面的因素所致：一是人为干扰。在人工饲养条件下，虽然动物园在远离村落等人口密集区，但是仍然难以避免来自人类对于动物的干扰和影响，这种影响在平时可能不显著，但在狼进入繁殖期这样一个敏感时期，可能构成的影响会增强。二是来自同类的影响。前已叙述，北方森林动物园的狼园由散放区和圈养区联合构成，有互相可视的铁丝网相隔，无疑这种格局对于领域行为强烈的狼来说，负面的干扰可能远大于彼此的情感交流成分。这种干扰会在繁殖期加大。表现在具体的繁殖行为上，就是在进行交配时，会随时因为来自邻舍同类的打扰而强行中断。我们的

观察也印证了这一点。对干扰最敏感的F3、M3几乎每次爬跨的中断都是由于邻舍的干扰。每一次成功爬跨交配后，进入锁结阶段时，F3都会拖拽着本来就胆小的M3，做企图攻击邻舍状，这是对抗邻舍其他狼干扰的表现。因此邻舍的干扰可能比人类的干扰影响更大。

**致谢：**本研究得到哈尔滨北方森林动物园黄首华及全体管理员、饲养员的大力支持，在此深表谢意。

#### 参考文献：

- Asa C S. 1987. Reproduction in carnivores and ungulates. In: Crews D ed. *Psychobiology of Reproductive Behavior: An Evolutionary Approach*. Prentice-Hall: Englewood Cliffs, NJ. LIFE. 258 - 290.
- Christie D W, Bell E T. 1971. Some observations of the seasonal incidence and frequency of oestrus in breeding bitches in Britain. *Journal of Small Animal Practice*, **12** (3): 159 - 167.
- Dewsbury D A. 1972. Patterns of copulatory behavior in male mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **47** (1): 1 - 33.
- Geffen E, Macdonald D W. 1992. Small size and monogamy: spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana*. *Animal Behaviour*, **44** (6): 1123 - 1130.
- Ginsberg J R, Huck U W. 1989. Sperm competition in mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, **4** (3): 74 - 79.
- Hunter F M, Petrie M, Otronen M, Birkhead T, Møller A P. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male? *Trends in Ecology and Evolution*, **8** (1): 21 - 26.
- French J A, Solomon N G. 1996. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, 139 - 149.
- Kerley L L, Goodrich J M, Miquelle D, Smimov E, Quigley H B, Hornocker M G. 2003. Reproductive parameters of wild females Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*). *Journal of Mammalogy*, **84** (1): 288 - 298.
- Kleiman D G. 1967. Some aspects of social behavior in the Canidae. *American Zoologist*, **7** (2): 365 - 372.
- Kleiman D G, Eisenberg J E. 1973. Comparisons of canid and fetid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behavior*, **21**: 637 - 659.
- Kleiman D G, Malcolm J R. 1981. The evolution of male parental investment in mammals. In: Gubernick D J, Klopfer P H eds. *Parental Care in Mammals*, New York: Plenum Press, 347 - 387.
- Kleiman D G. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, **52** (1): 39 - 69.
- Li B G, Zhao D P. 2005. Female multiple copulations among wild Sichuan snubnosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling, China. *Chinese Science Bulletin*, **50** (10): 1052 - 1054. (in Chinese)
- Li X Y, Jiao Y F. 2002. Observation on behaviors during delivery in wolf. *Heilongjiang Journal of Animal Science and Veterinary Medicine*, **8**: 38. (in Chinese)

- Liu Z S, Li F, Teng L W, Liu D, Su W L. 2003. Mating behavior of captive amur tigers (*Panthera tigris altaica*). *Chinese Journal of Zoology*, **38** (1): 49 - 52. (in Chinese)
- Liu X M, Li M, Wei F W. 2002. Mechanisms and the evolution of female multiple mating behavior. *Acta Theriologica Sinica*, **22** (2): 136 - 143. (in Chinese)
- Sheng H L, Xu H F. 1992. Field Research Methods for Mammals. Beijing: China Forestry Press, 161 - 169. (in Chinese)
- Mech L D. 1970a. The Wolf. New York: Natural History Press, 78 - 83.
- Mech L D. 1970b. The Wolf: The Ecology and Behavior of An Endangered Species (11th printing 2003 ed.). Minneapolis, MN: University of Minnesota Press, 111 - 148.
- Mech L D. 2002. Breeding season of wolves, *Canis lupus*, in relation to latitude. *J Canadian Field-Naturalist*, **116** (1): 139 - 140.
- Packard J M. 2003. Wolf behavior: reproductive, social and intelligent. In: Mech L D, Boitani L eds. *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. Chicago: University of Chicago Press, 35 - 65.
- Silver H, Silver W T. 1969. Growth and behavior of the coyote-like canid of northern New England. *Wildlife Monographs*, **17**: 3 - 41.
- Wayne R K, Benveniste R E, Janczewski D N, O'Brien S J. 1989. In: Gittleman J L ed. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Ithaca, New York: Cornell University Press, 465 - 494.
- 刘振生, 李枫, 滕丽微, 刘丹, 苏伟林. 2003. 饲养条件下东北虎交配行为的观察. *动物学杂志*, **38** (1): 49 - 52.
- 刘晓明, 李明, 魏辅文. 2002. 雌性动物多次交配行为的机制及进化. *兽类学报*, **22** (2): 136 - 143.
- 李秀云, 焦燕芬. 2002. 狼产仔期行为观察初探, *黑龙江畜牧兽医*, **8**: 38.
- 李保国, 赵大鹏. 2005. 雌性秦岭金丝猴的多次交配行为. *科学通报*, **50** (10): 1052 - 1054.
- 盛和林, 徐宏发. 1992. 哺乳动物野外研究方法. 北京: 中国林业出版社, 161 - 169.