

鸟类的扩散行为研究进展

刘 阳, 张正旺*

(北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要:扩散是生物个体之间相互远离的单线性运动, 是生物的基本特征之一, 对种群的分布、动态及遗传结构等方面均有重要影响。扩散有出生扩散和繁殖扩散等主要形式。动物发生扩散的主要原因包括: 避免近亲繁殖、减少竞争、改变繁殖地点等。近年来, 扩散已经成为鸟类学研究的前沿领域。评述了鸟类扩散行为的性别差异、体质对于扩散的影响, 阐述了扩散的基本过程及栖息地选择、长距离扩散等内容, 同时介绍了环志标记、无线电遥测、分子生物学等研究鸟类扩散的主要方法。展望了鸟类扩散研究的发展趋势, 认为新技术和新方法的应用将成为扩散生态学家关注的重要问题, 未来研究将更加重视对鸟类扩散理论问题的探讨, 而对鸟类扩散行为的研究成果也会更广泛地应用于濒危物种及其栖息地的保护工作中。

关键词: 鸟类; 扩散; 扩散距离; 出生扩散; 繁殖扩散

文章编号: 1000-0933(2008)04-1354-12 中图分类号: Q959.7 文献标识码: A

Research progress in avian dispersal behavior

LIU Yang, ZHANG Zheng-Wang*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Sciences and Ecological Engineering, College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1354 ~ 1365.

Abstract: Dispersal, defined as a linear spreading movement of individuals away from others of the population is a fundamental characteristic of organisms in nature. Dispersal is a central concept in ecological, behavioral and evolutionary studies, driven by several forces such as avoidance of inbreeding depression, density-dependent competition and the need to change breeding locations. By effective dispersal, organisms can enlarge their geographic range, and adjust the dynamic, sex ratio and genetic structure of a population. Birds are one of the groups that are studied intensively by human beings. Due to their diurnal habits, diverse life history strategies and complex movement, birds are also ideal models with which to study dispersal behaviors. Such studies on avian species represent a new frontier of ornithological research.

Dispersal is distinguished between natal dispersal and breeding dispersal. The former refers to the movement between the natal area and the first breeding site. Breeding dispersal is the movement between two successive territories. The main objective of avian dispersal research is to obtain the proximate and ultimate perspectives in a diversity of bird species. Certain topics of avian dispersal including sex-biased, asymmetric dispersal caused by differences in body conditions, dispersal processes, habitat selection and long distance dispersal are discussed here. To collect data of parameters of

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目(30330050)

收稿日期: 2007-01-20; 修订日期: 2007-09-17

作者简介: 刘阳(1980~), 男, 北京市人, 博士生, 主要从事鸟类生态学研究. E-mail: yangliubnu@gmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzw@bnu.edu.cn

致谢: 感谢郑光美先生对本工作的指点, 英国爱丁堡大学 Russell Galt 先生对英文摘要进行了润色, 在此一并致谢。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30330050)

Received date: 2007-01-20; **Accepted date:** 2007-09-17

Biography: LIU Yang, Ph. D. candidate, mainly engaged in ornithological ecology. E-mail: yangliubnu@gmail.com

dispersal like distance and rate, it is sensible to mark individuals. Bird-banding or marking, radio-telemetry and genetic markers are useful tools widely applied in many studies. Moreover, satellite-tracking, stable isotope analysis and hormone examination are methodologies currently underway.

A number of empirical studies on avian dispersal have been published in recent years, proving it to be an active field in ornithology. The challenges that surround theories and methodologies impel scientists to continue their studies by following three aspects: (1) furthering methodological advances, (2) strengthening theoretical research, and (3) applying research into the conservation efforts for threatened birds and the management of their habitats.

Key Words: birds; dispersal; dispersal distance; natal dispersal; breeding dispersal

扩散 (dispersal) 是物种的一种运动形式, 是生物的基本特征之一, 也是生态学、行为学和进化生物学等学科的一项重要研究内容^[1,2]。扩散使种群扩大了分布区, 调整了种群的年龄结构与性别结构, 改变了遗传结构^[3~6]。扩散还避免了近交、种内竞争以及近缘个体之间的竞争^[2,4,7]。在 20 世纪 40 年代之后, 一些生物学家开始对动物的扩散行为进行研究^[8]。近年来, 扩散成为生态学研究的一项重要内容, 并且逐渐形成了生态学的一个新的分支学科——扩散生态学 (dispersal ecology)^[9]。

由于大部分鸟类为昼行性, 易于观察, 因此成为生物界中研究得最为深入的类群之一。鸟类也是开展扩散生态研究的很好的对象^[10]。在北美鸟类学家联合会 (American Ornithologists' Union) 第 115 届和 121 届年会中, 都有关于鸟类扩散的专门研讨^[10,11]。国际著名鸟类学期刊《Condor》分别于 2000 年和 2004 年以专栏形式发表了一系列有关鸟类扩散的论文。从近年来发表的论文看, 扩散已经成为鸟类学研究的最新的前沿领域之一^[10,11]。

1 扩散行为的定义和原因

1.1 扩散的概念与分类

早在 20 世纪 60 年代, Howard 将扩散定义为: 动物个体从出生地到繁殖地之间的持久运动^[12]。随后 Greenwood & Harvey 等对这个定义进行了拓展, 认为扩散是指个体相互远离的单线性过程, 包括出生地和繁殖地之间的扩散 (出生扩散 natal dispersal) 以及不同繁殖地之间的扩散 (繁殖扩散 breeding dispersal)^[8,13]。扩散的程度往往用迁移的直线距离来表示。与鸟类迁徙活动相比, 扩散一般没有确定的距离和方向, 此外扩散个体也不一定要返回其出发地^[2,4]。

除了上述扩散类型外, Newton 还提出了“非繁殖扩散 (non-breeding dispersal)”的概念, 即动物在连续两个越冬地之间的迁移^[4]。上述 3 种扩散是相互联系的, 其中出生扩散的主体是幼鸟或亚成体, 繁殖扩散和非繁殖扩散则主要是成鸟。

动物不仅在其繁殖地或者出生地出现, 在日常活动中亦拥有一定的活动区 (home range)^[14]。鸟类的活动区是鸟类经常活动和游荡的区域^[15]。为了全面理解扩散的概念, 有人提出应将 Greenwood 的扩散定义与活动区的概念相结合, 将动物不同生活史阶段的活动区联系在一起^[16,17] (图 1)。从图 1 可以看出, 动物扩散可分如下形式: 出生后扩散 (ex-natal dispersal): 即动物从其出生地到出生后第一个稳定的活动区之间的运动; 远离出生地扩散 (extra-natal dispersal): 从出生后第一个活动区到首个越冬区之间的运动; 配对前扩散 (pre-nuptial dispersal): 在繁殖早期, 从越冬区到繁殖地之间的运动; 繁殖间扩散 (post-nuptial dispersal): 两次配对或者两次繁殖之间的运动。

如果综合考虑年龄、性别及生活史的差异, 认为鸟类的扩散还包括以下一些形式: 成鸟的扩散, 即成鸟在两个连续活动区之间的单线性运动, 可以发生在越冬地与繁殖地之间或同一繁殖季两个繁殖地之间; 亚成鸟的扩散, 指鸟类个体在首次繁殖之前, 于两个连续活动区之间的单线性运动, 包括幼体出生地与离巢后活动区、越冬地与首个繁殖地以及多年性成熟鸟类的亚成体度夏地与越冬地之间的扩散等。

1.2 扩散的原因

相对于定居的个体,扩散者由于移动至陌生环境而更容易被天敌捕食,从而导致死亡率增加^[18],或者需要耗费更多能量^[19]。既然扩散行为降低了动物个体的适合度,那么为什么扩散行为在动物界中十分普遍呢?目前主要有如下3种解释:

(1) 避免近亲繁殖假说 (inbreeding avoidance hypothesis)

Begon、Motro 等人认为,近亲繁殖导致动物后代发生近交衰退、后代畸形率和死亡率上升等不利的结果,是一些物种的亚成体发生扩散的选择压力^[2,20]。近交的后代携带隐性有害等位基因的概率远比无亲缘关系个体交配所产生的后代的高^[21],这些有害等位基因的纯合会给后代带来高死亡率的风险,进而直接导致后代平均适合度的降低^[22]。这方面在鸟类中已有一些报道,如大山雀 (*Parus major*)^[23] 和歌带鹀 (*Melospiza melodia*)^[24] 等。为此,自然选择“倾向”于那些能够减少近亲繁殖的行为,如亲缘识别、扩散等。鸟类不同性别扩散能力的差异,符合避免近亲繁殖假说。例如, Cockburn 等报道了澳洲的华丽细尾鹩莺 (*Malurus cyaneus*) 的偏雌性扩散。华丽细尾鹩莺是一种合作繁殖的鸟类,未成熟的雄性个体及其它非繁殖个体充当“助手 (helper)”,以提高亲属的繁殖成功率。当雄性配偶意外死亡或者具有亲缘关系的“助手”地位升高时,原来参与繁殖的那只雌性便会扩散到较远的地方。这是华丽细尾鹩莺避免发生近亲繁殖的一种机制^[25]。

(2) 避免竞争假说 (competition avoidance hypothesis)

如果自然界中的资源 (如食物) 是以斑块的形式分布的,根据最优觅食理论,动物个体会根据斑块的质量决定其在斑块内停留的时间^[5]。对种群中不同个体而言,它们会依据斑块的质量分布,以达到个体的平均净收益最高,即最优斑块里的觅食者数量最多,次好斑块里的数量次之。每一个斑块中觅食者的数量最终都会达到平衡状态,这种状态被称为“理想自由分布 (Ideal Free Distribution, IFD)”^[26]。IFD 模型的前提条件是种群中不同个体的竞争能力相同且斑块的可利用性随斑块内个体数量的增加而降低。实际上,不同个体的竞争能力不可能完全一样,处于竞争强势的个体相比弱势个体能得到更多的净收益,造成不同个体在资源利用上不符合 IFD 模型^[27]。动物个体在时间、空间上的聚集以及不同个体竞争能力的差异会引起剧烈的种内竞争或种间竞争,其直接的结果会导致密度制约性的扩散行为 (density-dependent dispersal) 发生^[28,29]。在种群数量增加而食物、巢址匮乏的年份,鸟类个体会扩散到较远的地方^[30]。种内竞争压力的变化会影响扩散的距离^[31],例如,幼鸟在种群密度高的年份就比种群密度低的年份扩散的距离更远^[23,32];在食物 (巢址) 缺乏的年份比在资源充足的年份扩散更远^[33~35]。Waser 认为,在繁殖期内鸟类对一些稀缺资源的竞争可能是其扩散的动力^[36]。Newton 和 Marquiss 也认为,当出生地的资源较差时,扩散者往往比不扩散者能获得更高的收益^[37]。

亲缘竞争 (kin competition) 引发的扩散可视为动物避免种内竞争的一种特殊情况。Hamilton & May 的模型诠释了这种影响:在稳定的环境中,种群中持扩散对策者相比留守对策者的适合度更高^[38]。在北噪鸦 (*Perisoreus infaustus*) 等社会性鸟类中,同巢后代 (siblings) 之间经常发生冲突,此时竞争强势个体会留在出生地而等级较低的个体则发生扩散^[39]。

(3) 改变繁殖地点假说 (changing the breeding locations hypothesis)

鸟类对繁殖地具有不同程度的偏好和忠诚度 (site fidelity)^[40]。一些鸟类在进入下个繁殖季之前往往会换一个地方营巢,而另一些个体则会回到原来的巢址繁殖。这种现象在鸟类中十分普遍。对一些鸟类繁

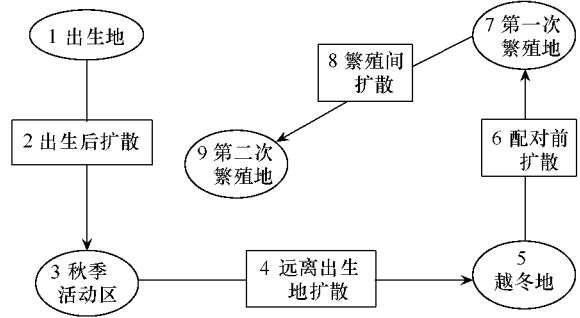


图1 结合了活动区概念后的扩散模型 (仿 Kenward 等^[17])

Fig. 1 Definitions of dispersal motioned by “home-range” model

1. The natal place; 2. ex-natal dispersal; 3. Autumn home range; 4. extra-natal dispersal; 5. The wintering ground; 6. pre-nuptial dispersal; 7. The first breeding site; 8. post-nuptial dispersal; 9. The second breeding site

殖扩散的研究发现,种群中某些个体反映出对巢址的忠诚,另一些个体则发生了扩散;扩散者可能是经历了繁殖失败或繁殖成功率过低,继而需要扩散以选择更适合的栖息地或配偶^[41~43]。

个体扩散对种群的遗传结构和社群成分都有显著影响。但是目前对于扩散的进化机制还不十分清楚^[44]。要解决这一问题,必须从扩散行为对种群间的基因流和适应性以及扩散者的生活史对策对于种群动态的影响入手^[7]。在同一种群中,扩散和不扩散的个体之间在形态、行为和遗传基因上可能存在差别,这种差别在多大程度上影响个体的适合度尚未被搞清^[45]。

2 鸟类扩散行为研究的主要内容

鸟类扩散行为的研究主要在于揭示影响扩散行为的近因(proximate factors)和远因(ultimate factors)。鸟类扩散的方式多种多样,产生的原因也各不相同。可以肯定的是在长期的进化过程中,不同物种受到的选择压力不同,因而具有种间特异性^[45];同时亲缘种之间存在一定的相似性^[34,46]。目前扩散研究的重点集中在寻找驱动动物扩散选择的因子上^[47],包括性别^[48]、年龄^[49]、种群密度^[50]、体重^[51]、社群等级^[52]、景观和栖息地^[53]、食物^[54]、体表寄生虫^[55]、气候变化^[56]等。

2.1 扩散的性别偏倚

种内不同性别的鸟类个体扩散能力亦不相同。Greenwood 及 Greenwood 和 Harvey 在总结前人的工作时发现:鸟类的扩散能力存在着性别偏倚,在已研究的鸟类中,绝大多数种类的雌性扩散能力要强于雄性,仅有 4 种雁形目鸟类是雄性偏倚的^[8,13]。Greenwood 对此的解释是:扩散的性别偏倚是鸟类中不同婚配制度造成的,根本原因仍是避免近交,即发生扩散的性别从中获益^[28]。Clarke 等人总结了更多鸟种的扩散模式,除了以扩散距离为尺度,还以扩散个体占种群的比例作为参照标准,结果支持“鸟类主要是偏雌扩散”的观点,同时也发现了更多雄性偏倚的鸟种。此外他们还认为,鸟类雌性偏倚扩散的模式并不是一成不变的^[57]。

鸟类扩散行为的很多研究都是以 Greenwood 的理论为依据,进而讨论不同婚配制度对扩散的性别偏倚的影响。如松鸡科(Tetraonidae)鸟类在全球共有 17 种,婚配制度类型较多。在雄性保卫领域或资源的婚配制度中,雌松鸡往往依靠扩散来选择没有血缘关系的配偶以避免近交发生。在黑琴鸡(*Tetrao tetrix*)^[58]、披肩榛鸡(*Bonasa umbellus*)^[59]等具有这种婚配制度的鸟类中,雌性扩散的距离一般比雄鸟要远。在单配制的花尾榛鸡(*Bonasa bonasia*)中,雄性的扩散距离则要比雌性远^[60]。对一些具有合作繁殖习性的鸟类(如鸦科)的扩散研究后发现,黑喉鸦(*Calocitta formosa*)等种类的扩散偏雄^[61],丛鸦(*Aphelocoma coerulescens*)等另一些种类则偏雌^[62]。Yaber & Rabnold 的研究表明,不管扩散发生在哪个性别,不扩散性别采取的策略总是保护自己的领域或者保护自己在社群中的等级,以便和更多的异性交配;扩散的性别则需要巩固自己在新社群中的地位,并借机和社群中的异性交配,这就构成了合作生殖中两性之间的平衡,此机制的动力仍是避免近亲繁殖^[63]。

2.2 体质对于扩散的影响

扩散运动是消耗能量的过程,该过程可能造成动物死亡率增加;动物在建立新领域的过程中也面临着同其他个体的竞争。因此个体的体质在决定动物扩散的倾向(扩散或不扩散)、扩散时间(早或晚)、扩散距离(长或短)等方面扮演重要角色^[64,65]。自然选择一般倾向于让那些储存了足够能量、生长达到一定体型的个体扩散。这会提高动物扩散的成功率,增加扩散的距离^[66]。Barbraud 等人以体重和跗蹠长度作为大火烈鸟(*Phoenicopterus ruber*)体质特征指标,发现体质较好的个体可做长距离扩散^[67]。对沼泽山雀(*Parus palustris*)幼鸟扩散时间的研究则发现,扩散起始时间与体重成正比^[64]。在西美角鸮(*Otus kennicottii*)中,社群等级较高的个体往往比等级低的个体扩散时间早,扩散距离更长^[68]。也有一些完全相反的实例,即体质较弱的个体的扩散时间较早,扩散距离较远^[31]。这可能是由于体质较好的个体竞争能力强,从而迫使体质弱的个体进行扩散,自己并不扩散或者仅做短距离扩散^[69]。

在生理特征对鸟类扩散的影响方面也有一些研究。例如,Belthoff 与 Dufty 对西美角鸮和长耳鸮(*Otus asio*)的研究表明,其肾上腺皮质激素——血浆中的皮质酮,在受到内源性和外源性因素的影响增加到一定水

平时,会刺激个体的进食欲望并增强其活动性。那些体质较好的个体在皮质酮增加到一定的水平后即开始扩散^[66]。对西班牙白肩雕(*Aquila adalberti*)不同个体血浆中的尿素和尿酸水平进行测定,发现那些体质较差的、扩散较晚的个体这两项指标均较高^[70]。

2.3 扩散的过程及栖息地选择

早期的研究十分关注扩散的直线距离,对扩散过程却关注很少。但扩散的具体过程是非常复杂和重要的^[2]。在扩散过程中,鸟类可以选择有利的栖息地从而提高存活率和繁殖成功率^[7,71,72]。鸟类的扩散过程可划分为迁出、转移、迁入3个阶段,一个有效扩散需完成上述全部阶段^[5]。从种群生态学角度考量,迁出意味着失去原有的栖息地,迁入则获得了新栖息地,而转移则连接了前后两个阶段^[73]。对于迁出的机制,即导致扩散的原因及其影响因素,前文已做讨论。动物在后两个阶段需要重新选择栖息地、争取繁殖的机会^[74]。由于没有得到重视或者研究方法所限,目前对后两个阶段的研究仍较欠缺^[74~76]。有关转移过程的研究主要集中在生理因素(如动物的感官)以及景观和微栖息地因素上^[2,77]。例如:彭岩波和丁平对白颈长尾雉(*Syrnaticus ellioti*)的春季扩散进行了研究,认为灌木种数、灌木枝下高、坡度和灌木数量等与障碍有关的因子是影响白颈长尾雉扩散活动的重要因素^[78]。动物迁入阶段由搜索、进入、试探、定居等步骤组成,同种相互吸引和栖息地印记(habitat imprinting)构成了迁入的近因^[74]。Serrano 和 Tella 对西班牙东北部黄爪隼(*Falco naumanni*)扩散行为的研究表明,迁入者选择栖息地定居时一般是根据局部种群的数量而不是斑块面积,因为该区域的栖息地的质量较高^[79]。Davis 和 Stamps 在比较了动物界多个类群出生扩散的栖息地选择机理后认为:动物在出生扩散中的栖息地选择是一种印记行为,与幼体阶段受到的出生地环境因子的刺激密切相关,被称为“出生栖息地偏好诱导”(Natal Habitat Preference Induction, NHPI)^[80]。

2.4 长距离扩散

在鸟类中,长距离扩散常发生在一些受食物资源、巢址资源的年间变化较大的鸟类中,如水鸟、猛禽、食谷鸟类等。例如,北美草原的潜鸭类繁殖于长久性、较深的水体中,因此它们对繁殖地的忠实性较强,河鸭类的繁殖地则是浅的、暂时性的水体^[81]。在干旱的年份,针尾鸭(*Anas acuta*)可迁到北极圈内繁殖,繁殖扩散的距离长达上千公里^[82]。长耳鸮(*Asio otus*)、鬼鸮(*Aegolius funereus*)等一些夜行性猛禽以及啄木鸟和某些雀类由于巢址资源(主要是树洞)的奇缺、食物减少可能会导致一些个体或者某一性别的个体出现长距离扩散的现象^[83,84]。一项采用核 DNA 等位酶基因和线粒体 DNA 位点对钟鹊(*Gymnorhina tibicen*)遗传多样性的研究证明,在距离超过 1599km 的地理种群间尚存在着基因交流,因此推测钟鹊亚成鸟可能比以前所报道的扩散距离更远^[85]。

3 鸟类扩散行为的研究方法

鸟类扩散的研究一般需要对目标动物进行标记。研究者借助对标记动物的观察,系统地收集研究对象出现或者消失的数据,不仅能够反映动物的迁入率,而且可以估计每代的扩散距离^[86]。

3.1 环志

环志技术(banding 或 ringing)首先对鸟类个体进行标记,然后通过研究者的观察和脚环回收进行记录。该技术主要用于研究鸟类的迁徙路线^[87]。一只被环志的鸟类个体在异地被目击、被发现死亡或被重捕,有关位点信息可以用来反映鸟类的运动,因此环志也是鸟类扩散研究中最早采用的一种方法^[7,34]。其优点在于:操作简便,可以标记的样本量很大。如果环志数量达到一定的程度(如 100~1000 只),而回收率也达到一定程度(0.04% 以上)的话,就可以利用计算机软件来计算鸟类的存活率和扩散,常用的软件有 MARK、M-SURGE 等^[88,89]。由于鸟环重量通常要小于鸟类体重的 1%,因此环志对于鸟类的生存和正常行为不会造成明显影响^[90]。而由金属环衍生出的彩环标记(color-ringing),可以通过多种颜色(或组合)来标记个体,从而更加方便于个体的野外识别。Nice 最早采用彩环标记了歌带鸫(*Melospiza melodia*),并研究了其生活史,发现每年在所标记的鸟类中有 47% 的个体发生了扩散或者死亡^[91]。自此之后,大量的有关扩散的研究均将环志作为基本的研究手段,如:Reed 和 Oring 通过 18 年的环志回收工作,掌握了斑腹矶鹬(*Actitis macularia*)的扩

散模式和存活率,探讨了长距离繁殖扩散对于鸕鹚类的意义^[92]。Chernetsov 等对白鸕(*Ciconia ciconia*)波兰种群长达 25a 的环志回收资料进行了多元回归分析,发现白鸕扩散的平均距离在 94km,扩散距离主要受扩散个体的性别和幼体出生年份的影响^[93]。

虽然环志技术简便易用,但是其缺陷也十分明显。首先,该方法仅限于在较小区域内使用^[4],比如环志的回收只能通过重捕或者捡到死亡个体,利用彩环通常也只能在有限的距离内进行观测(小于 2km),地形和植被容易影响观察结果^[17];其次,环志个体被再次目击或者回收的概率很低,而且耗费的人力和物力较大,往往需要很长的研究周期。据统计,鸭雁类的回收率约为 25%,雀形目鸟类的回收率仅为 1% 左右。即便是在欧洲分布较广的、伴人生活的家麻雀(*Passer domesticus*),其回收率也仅为 1% ~ 2%^[90]。

3.2 无线电遥测

无线电遥测(radio-telemetry)是通过在动物身上安装小型无线电发射器,利用接收其发射的电波来确定动物位置并收集有关信息的一种方法。无线电遥测技术用于回答野生动物“在哪里”(位置或者活动区)、“怎么样”(生理及存活)、“在干什么”(行为)等问题^[94]。相比于环志技术,无线电遥测不依赖于标记个体的重捕,而是研究者主动获得其位点数据^[94]。该技术能够在相对较大的地理尺度上被应用,也可每日监测标记动物的活动。更重要的是,环志技术测得的是直线距离,无线电遥测则更能反映出个体的运动路径,能相对准确地使研究者获悉扩散开始的时间。对于一些扩散能力较强的鸟类,无线电遥测是研究扩散行为常用的方法之一,特别是对于雉类和猛禽^[16,17,94]。例如,Caizergues 和 Ellison 对黑琴鸡(*Tetrao tetrix*)的出生扩散进行了长达 9a 的遥测研究后发现:幼年雌性的出生扩散倾向远大于幼雄,出生扩散主要发生在秋季^[58];通过 Kaplan-Meier 模型计算亚成体的死亡率,雌性的死亡率并未因扩散而比雄性高,说明了“扩散并不会造成个体适合度降低”^[95]。刘小如通过无线电遥测并结合彩环标记的方法对兰屿角鸮(*Otus elegans botelensis*)的移动及扩散模式进行了检验,结果认为角鸮在兰屿岛内做季节性移动,个体扩散与否与鸟类的年龄和性别有关^[96]。

目前无线电遥测是鸟类扩散研究中最常采用的方法之一,但这种方法仍存在局限性。首先,由于受到研究动物体型大小和发射器重量的相互制约,无线电遥测较难应用于小型鸟类。其次,无线电发射器可能会对动物正常行为造成影响。虽然目前尚无直接证据表明发射器对扩散活动产生显著影响,但对鸟类存活率的影响是客观存在的^[16]。在一项苍鹰(*Accipiter gentilis*)的研究中,Reynolds 比较了采用尾夹法(tail-mount)、背袋法(backpack)为鸟类佩戴发射器对其存活率的影响,结果证实尾夹法显著降低了雄性苍鹰的存活率^[97]。此外,无线电遥测技术的精度、操作规范和成本等亦是研究者在实际操作中需要考虑的问题。

3.3 分子生物学研究方法

分子生物学方法的优点不仅在于它能够获得大量样本,以弥补直接方法在样本量上的不足;而且更重要的是它能够探讨历史上的扩散活动对当代种群遗传结构的影响^[4,98]。随着分子生物学技术的发展,研究者可以通过同工酶、线粒体 DNA、随机扩增多态性 DNA(RAPD)、小卫星 DNA、微卫星 DNA 技术等一些分子标记来研究种群的扩散模式,使得在更大时间尺度上研究扩散成为了现实^[99,100]。

分子生物学方法通过比较种群内被捕获个体和其他个体的遗传相似度,并结合“标记-重捕”数据对被捕获个体是否从其它地方迁入做出推测,继而研究扩散模式^[98,101,102]。Peterson 在研究北美不同婚配制度的鸭类的扩散模式时,发现不同种类微卫星 DNA 的异质性和其扩散距离之间有一定的正相关,表明了扩散距离对种群遗传结构的影响^[103]。Wang 和 Trost 通过 RAPD 分析,对黄嘴喜鹊(*Pica hudsonia*)的出生扩散模式进行了研究,发现部分成年雄性留在出生地而雌性发生了扩散。对成年繁殖个体的遗传亲缘度进行测定的结果表明,雄性个体之间的遗传距离较近而雌性较远^[104]。造成这种现象的原因是在社群中雄性与雌性之间、雄性与雄性之间的等级不同;高等级的雄性排斥低等级的雄性和雌性,使后者扩散到其他地方。分子标记还能发现宏观标记难以发现的扩散模式,如 Edward 以 mt DNA 为分子标记,研究了澳洲到新几内亚分布的灰冠弯嘴鹑(*Pomastostomus temporalis*) 12 个局部种群的扩散模式。以往环志研究认为这种鸟类的扩散能力较弱,但是作者证实了在相距 1390km 的两个种群之间存在着基因交流^[105]。

在鸟类扩散研究方面采用分子生物学方法的另一思路是:测定同一物种不同地理种群内和种群间的遗传差异。利用分子标记测定不同地理种群之间的种群配对遗传差异(F_{ST} 值),种群的遗传差异(F_{ST})越小,意味着地理种群间存在基因流,种群间发生扩散的倾向越大;反之亦然^[106]。这种方法在测定相互隔离的局部种群之间曾经历的扩散活动、基因流及种群历史方面得到了应用^[4]。例如:Austin 等对澳大利亚东南部的短尾鹱(*Puffinus tenuirostris*) 11 个繁殖地的遗传多样性进行了研究,结果表明个体之间的遗传差异很小,有一些单倍型(haplotypes)几乎出现在所有的群体中,进而推测历史上该物种的分布区有限,然后经历了分布扩张的过程^[107]。仙锯鹱(*Pachyptila turtur*)在南太平洋的分布很广,其遗传多样性很低。作者认为这一方面反映了该种群对于繁殖地的忠实性;另一方面则可能是该种曾经历了“瓶颈事件(bottleneck event)”或者“奠基者效应(founder effect)”^[108]。

3.4 其它方法

研究鸟类扩散的方法还包括卫星追踪、同位素示踪、激素等。有些鸟类的活动范围很大,如一些迁徙性的水鸟或者猛禽,因此需要在更大的地理尺度上研究其扩散行为。卫星追踪是研究这些鸟类扩散行为的最适合的方法。卫星追踪获得的位点较为精确,但是成本昂贵^[17],目前只在一些大型的珍稀鸟类研究中得到了应用,如黑脸琵鹭(*Platalea minor*)^[109]、白鹤(*Grus leucogeranus*)^[110]、虎头海雕(*Haliaeetus pelagicus*)^[111]等。此外 Rempel 等还介绍了利用带有全球定位系统的接收器(Global Positioning System, GPS)测定动物活动位点的方法^[112]。Weimerskirch 等以这种方法研究了南太平洋的漂泊信天翁(*Diomedea exulans*)的扩散行为^[113]。近年来,稳定性同位素分析(stable-isotope analysis)逐渐成为进一步认识生物与其生存环境间相互关系的有力工具^[114]。分析动物不同组织内的同位素组成,可以获得不同时间的活动区域及迁移信息。例如,借助北美鸟类羽毛中存在的 δD 推断鸟类换羽的大概地理位置,为通过同位素示踪的方法研究个体在纬向上的运动提供了依据^[115]。通过比较乌克兰切尔诺贝利核电站受 1986 年核泄漏事故污染地区的种群和这些地区 1986 年之前采集的家燕(*Hirundo rustica*)羽毛样本的 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 的含量,雌性个体稳定同位素的变异值较雄性高,说明雌性个体来自于不同的地理种群,揭示了家燕扩散的雌性偏倚;切尔诺贝利地区种群的稳定同位素值相比对照区亦有较高的变异,说明该亚种群在和附近种群构成的“源-汇种群(source-sink population)”中扮演“汇”的角色^[116]。分析体内的激素变化已逐渐成为鸟类行为学研究的重要手段之一^[117]。有些学者采用测定激素的方法,例如 Belthoff 和 Duffy 的研究证明了皮质酮水平可以直接影响西美角鸮亚成体的出生扩散活动^[66]。上述方法因为操作、费用上的原因目前还没有得到广泛应用,但可以预见它们会有很好的应用前景。

4 展望

自 20 世纪 90 年代以来,有关鸟类扩散行为的研究论文的数量和质量逐年增加^[118]。目前鸟类扩散的经典研究很多是通过抽样选取个体进行标记,来研究诸如“谁在扩散,什么时候扩散,扩散多远”等问题,以此获得扩散在个体和种群水平上的生态效应,例如扩散对于鸟类个体存活率和繁殖的影响,对于种群动态的调节作用等^[28~39]。这些研究往往揭示的是鸟类扩散的近因。鸟类扩散对于种群的遗传结构、动态空间和地理分布、群落乃至生态系统的影响显然需要更适合的研究手段还拓展时间和空间的尺度^[119,120]。随着技术的不断改进,更精确的宏观标记方法以及一些间接的研究方法(如:分子标记、稳定同位素)将会较好地解决上述问题。预计未来将会有大量经验研究采用宏观和微观相结合的方法来开展。此外,现有的一些鸟类研究手段如何适应扩散研究的需求也是值得探讨的问题。

观察、实验、理论是生态学研究的 3 个主要途径。理论的价值体现在解释观察到的模式并做出进一步能够检验的预测^[121]。在近年召开的北美鸟类学家联合会所提交的 317 篇论文中,仅有约 4% 的研究工作涉及到模型的研究,可见理论研究在鸟类学研究中还很薄弱。从 20 世纪 90 年代开始,大量的野外实验关注于鸟类扩散的距离、扩散模式、扩散过程,由此解释影响鸟类扩散的近因和远因。这些研究揭示了许多鸟类扩散的行为规律。但鸟类物种繁多,生活史多样,而且目前的经验研究仍有相当的问题,制约了理论研究的发展^[7]。因此,未来在对鸟类扩散行为经验研究继续发展的同时,还应注重鸟类扩散的理论研究。选取模式物种,并以

数学模型为有力的工具,可以精确描述和预测鸟类扩散的模式。例如,以最优化理论(optimization approach)来预测适合度最高的扩散距离;以进化稳定对策(ESS)比较种群中扩散者和留守者的适合度差异,从而揭示扩散的远因等。另外,目前的经验研究往往专注于单一物种,应用多个物种的扩散资料所进行的比较研究(comparative studies)还很少,而这类研究有助于揭示扩散在物种之间的变异,进而将可探讨扩散的一般规律等宏观进化的问题。

人类活动导致了栖息地变化,全球气候变暖以及外来物种入侵等作为新的选择压力,势必会对鸟类的扩散行为的起因、过程和结果带来显著影响,相关的研究正成为本领域的热点^[120]。特别是栖息地的丧失和退化导致种群的迁移、扩散受到限制,进而导致种群适合度和进化潜力的衰退^[122],遗传多样性和有效种群数量下降,已成为许多物种致危的重要原因^[21]。扩散使物种的分布区扩大,可在一定程度上抵消栖息地片断化带来的负面影响,对濒危物种的保护有着重要意义^[123]。由于局部种群之间的动态和基因交流依赖于个体在栖息地斑块之间的扩散,因此扩散行为在维持集合种群的动态平衡方面亦起到关键作用^[3]。扩散生态学研究工作还应与濒危物种的保护、栖息地的管理等实践工作紧密结合起来。例如:可通过生境重建(habitat recreation)、建立廊道(corridors)等措施来增强物种的扩散能力^[124]。

以往我国学者对鸟类扩散的研究关注较少。2004年由郑光美主持的国家自然科学基金重点项目“中国珍稀濒危雉类遗传亲缘度及扩散模式研究”正式启动。该项目以我国的马鸡属(*Crossoptilon*)、角雉属(*Tragopan*)、长尾雉属(*Syrnaticus*)和锦鸡属(*Chrysolophus*)珍稀濒危雉类为研究对象,运用宏观生态学、分子生态学及生物地理学的理论和方法,研究各类群雉类的遗传亲缘度和系统演化关系,探讨扩散行为的基本模式及其影响因素。目前,该项目已经取得了一些阶段性成果,对推动我国鸟类的扩散行为研究发挥了重要作用。预期,未来我国将会在鸡形目鸟类乃至雀形目鸟类中涌现出更多有关扩散行为的研究工作。

References:

- [1] Ferriere R, Galiard J L. Invasion fitness and adaptive dynamics in spatial population models. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, *et al.*, eds. Dispersal. Oxford: Oxford University Press, 2001. 57—82.
- [2] Begon M, Townsend C R, Harper J L. Ecology: from individuals to Ecosystems(4th ed.). Boston: Blackwell Publishing Ltd., 2006. 163—185.
- [3] Hanski I, Gilpin M E. Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution. San Diego: Academic Press, 1997.
- [4] Newton I. The speciation and biogeography of birds. London: Academic Press, 2003. 471—507.
- [5] Lester S E, Ruttenberg B I, Gaines S D, *et al.* The relationship between dispersal ability and geographic range size. Ecology Letters, 2007, 10: 745—758.
- [6] Sugden A, Pennisi E. Where to go, where to stop? Science, 2006, 313: 775.
- [7] Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, *et al.* eds. Dispersal. Oxford: Oxford University Press, 2001. xvii.
- [8] Greenwood P L, Harvey P H. The natal and breeding dispersal to birds. Annual Reviews of Ecology and Systematics, 1982, 13: 1—21.
- [9] Bullock J M, Kenward R E, Hails R S, eds. Dispersal Ecology. Oxford: Blackwell Publishing, 2002. 1—441.
- [10] Clark R G, Hobson K A, Nichols J D, *et al.* Avian dispersal and Demography: Scaling up to the landscape and beyond. Condor, 2004, 106: 717—719.
- [11] Walters J R. 2000. Dispersal behavior: an ornithological frontier. Condor, 2000, 102: 479—481.
- [12] Howard W E. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. American Midland Naturalist, 1960, 63: 152—161.
- [13] Greenwood P J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behavior, 1980, 28: 1140—1162.
- [14] Burt W H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mammalogy, 1943, 24: 346—352.
- [15] Zheng G M, ed. Ornithology. Beijing: Beijing Normal University Press, 1995. 220—221.
- [16] Kenward R E. A manual for wildlife radio tagging. London: Academic Press, 2001. 1—256.
- [17] Kenward R E, Rushton S R, Perrins C M, *et al.* From marking to modeling: dispersal study techniques for land vertebrates. In: Bullock J M, Kenward R E, Hails R S, ed. Dispersal Ecology. Oxford: Blackwell Publishing, 2002. 50—71.
- [18] Smith A T. The distribution and dispersal of pikas: consequences of insular population structure. Ecology, 1974, 55: 1112—1119.
- [19] Belichon S, Clobert J, Massot M. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? Acta Oecologica,

- 1996, 17:503—517.
- [20] Motro U. Avoiding inbreeding and sibling competition: the evolution of sexual dimorphism for dispersal. *American Naturalist*, 1991, 137: 108—115.
- [21] Frankham R, Ballou J D, Briscoe D A. *A Primer of Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 1—11.
- [22] Keller L F, Waller D M. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17: 230—241.
- [23] Greenwood P J, Harvey P H, Perrins C M. Inbreeding and dispersal in the Great Tit. *Nature*, 1978, 271: 52—54.
- [24] Keller L F, Arcese P, Smith J M, *et al.* Selection against inbred Song Sparrow during a natural bottleneck. *Nature*, 1994, 372: 356—357.
- [25] Cockburn A, Osmend H L, Mulder R A, *et al.* Divorce, dispersal and incest avoidance in the cooperative breeding super fairy-wren *Malurus cyaneus*. *J. Animal Ecology*, 2003, 72: 189—202.
- [26] Fretwell S D, Lucas H L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds-I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 1970, 19: 16—36.
- [27] Harper D C. Competitive foraging in Mallards: “ideal free” ducks. *Animal Behavior*, 1982, 30: 575—584.
- [28] Lambin X, Anars J, Pieltney S B. Dispersal intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, Nichols J D, eds. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press, 2001. 110—122.
- [29] Sutherland W J, Gill J A, Norris K. Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences. In: Bullock J M, Kenward R E, Hails R S, eds. *Dispersal Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing, 2002. 131—151.
- [30] Lack D. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press, 1954. 1—343.
- [31] Arcese P. Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in song sparrows. *Animal Behavior*, 1981, 38: 958—979.
- [32] Nilsson J A. Causes and consequences of natal dispersal in the marsh tit, *Parus palustris*. *J. Animal Ecology*, 1989, 58: 619—636.
- [33] Löfgren O, Hörmfeldt B, Carlsson B G. Site tenacity and nomadism in Tengmalm’s Owl (*Aegolius funereus*) in relation to cyclic food production. *Acta Oecologia*, 1986, 69: 321—326.
- [34] Delestrade A, McCleery R H, Perrins C M. Natal dispersal in a heterogeneous environment: the case of the Great Tit in Wytham. *Acta Oecologia*, 1996, 127: 519—529.
- [35] Newton I. Age and site fidelity in female sparrowhawk and population regulation in sparrowhawk. *Ibis*, 1993, 133(suppl): 76—78.
- [36] Waser P M. Does competition drive dispersal? *Ecology*, 1985, 66: 1170—1175.
- [37] Newton I, Marquiss M. Dispersal of sparrowhawks between birthplace and breeding place. *J. Animal Ecology*, 1993, 52: 463—477.
- [38] Hamilton W D, May R M. Dispersal in stable habitats. *Nature*, 1977, 269: 578—581.
- [39] Ekman J, Eggers S, Griesser M. Fighting to stay: the role of siblings rivalry for delayed dispersal. *Animal Behavior*, 2002, 64: 453—459.
- [40] Alcock J. *Animal behavior: an evolutionary approach* (8th edition). Sunderland: Sinauer Association, Inc. Publishers, 2005. 1—556.
- [41] Dow H, Fredga S. Breeding and natal dispersal of Goldeneye *Bucephala clangula*. *J. Animal Ecology*, 1983, 52: 681—694.
- [42] Gavin T A, Bollinger E K. Reproductive correlates of breeding-site fidelity in Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ecology*, 1988, 69: 96—103.
- [43] Dale S, Lunde A, Steifetten. Longer breeding dispersal than natal dispersal in the Ortolan Bunting. *Behavioral Ecology*, 2004, 16: 20—24.
- [44] Johnson M L, Gaines M S. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1995, 21: 449—480.
- [45] Gaines M S, McGlenaghan L R Jr. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 163—196.
- [46] Negro J J, Hiraldo F, Donazar J A. Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *J. Animal Ecology*, 1997, 66: 640—648.
- [47] Kenneth A N. Leaving home—Animal Dispersal: Small Mammals as a Model. *Bioscience*, 1993, 43: 170—71.
- [48] Blums P, Nichols J D, Hines J E, *et al.* Estimating natal dispersal movement rates of female European ducks with multi-state modeling. *J. Animal Ecology*, 2003, 72: 1027—1042.
- [49] Pyle P. Age at first breeding and natal dispersal in a declining population of Cassin’s Auklet. *Auk*, 2001, 118: 996—1007.
- [50] Cam E, Oro D, Pradel R, *et al.* Assessment of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multi-state capture recapture models. *J. Animal Ecology*, 2004, 73: 723—736.
- [51] Garant D, Kruuk L B, Wilkin T A, *et al.* Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature*, 2005, 433: 60—64.
- [52] Baglione V, Canestrari D, Marcos J M, *et al.* Kin selection in cooperative alliances of Carrion crows. *Science*, 2003, 300: 1947—1949.
- [53] Breininger D R. Florida scrub-jay demography and dispersal in a fragmented landscape. *Auk*, 1999, 116: 520—527.

- [54] Coles C F, Petty S J, Mackinnon J L, *et al.* The role of food supply in the dispersal behaviour of juvenile Tawny Owls *Strix aluco*. *Ibis*, 2003, 145: 59—68.
- [55] Brown C R, Brown M B. 1992. Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff Swallows. *Ecology*, 1992, 73: 1718—1723.
- [56] Walls S S, Kenward R E, Holloway. Weather to disperse? Evidence that climatic conditions influence vertebrate dispersal. *J. Animal Ecology*, 2005, 74:190—197.
- [57] Clarke A L, Saether B E, Roskaft E. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos*, 1997, 79:429—438.
- [58] Caizergues A, Ellison L E. Natal dispersal and its consequences in Black Grouse *Tetrao tetrix*. *Ibis*, 2002, 144:178—187.
- [59] Small R J, Rusch D H. The natal dispersal of ruffed grouse. *Auk*, 1991, 106:72—79.
- [60] Moss R, Picozzi N, Catt D C. Natal dispersal of capercaillie *Tetrao urogallus*. *Wildlife Biology*, 2006, 12: 227—232.
- [61] Langen T A. The mating system of the white-throated magpie-jay *Calocitta formosa* and Greenwood's hypothesis for sex-biased dispersal. *Ibis*, 1996, 138: 506—513.
- [62] Woolfenden G E, Fitzpatrick J W. Sexual asymmetries in the life history of the Florida Scrub Jay. In: Rubenstein D, Wrangham R. W, eds. *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton: Princeton University Press, 1986. 87—107.
- [63] Yaber M C, Rabenold K N. Effects of sociality on short-distance, female-biased dispersal in tropical wrens. *J. Animal Ecology*, 2002, 71: 1042—1055.
- [64] Nilsson J A, Smith H G. Effect of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in the marsh tit (*Parus palustris*). *J. Animal Ecology*, 1998, 57:917—928.
- [65] Dufty A M Jr, Belthoff J R. Proximate mechanisms of dispersal: the role of hormones and body condition. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, *et al.*, eds. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press, 2001. 217—229.
- [66] Belthoff J R, Dufty A M Jr. Corticosterone, body condition, and locomotor activity: a model for natal dispersal. *Animal Behavior*, 1998, 54:405—415.
- [67] Barbraud C, Johnson A R, Bertault G. Phenotypic correlates of post-fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. *J. Animal Ecology*, 2003, 72:246—257.
- [68] Ellsworth E A, Belthoff J R. Effects of social status on the dispersal behavior of juvenile western screech-owls. *Animal Behavior*, 1999, 57:883—892.
- [69] Gese E M, Ruff R L, Crabtree R L. Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Animal Behavior*, 1996, 52:1025—1043.
- [70] Gonzalez L M, Heredia L M, Gonzalez L, *et al.*. Juvenile dispersal of Spanish Imperial Eagles. *J. Field Ornithology*, 1989, 60:369—379.
- [71] Wheelwright N T, Mauck R A. Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of Savannah Sparrows. *Ecology*, 1998, 79:755—767.
- [72] Altwegg R, Ringsby T H, Saether, B E. Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *J. Animal Ecology*, 2000, 69: 762—770.
- [73] Andreassen H P, Stenseth N C, Ims R. A. Dispersal behaviour and population dynamics of vertebrates. In: Bullock J M, Kenward R E, Hails R S, eds. *Dispersal Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing, 2002. 237—256.
- [74] Doerr E D, Doerr A J. Dispersal range analysis: quantifying individual variation in dispersal behaviour. *Acta Oecologia*, 2005, 142: 1—10.
- [75] Stamps J. Habitat selection by dispersers: proximate and ultimate approaches. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, *et al.*, eds. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press, 2001. 230—242.
- [76] Kenward R E, Rushton, S R, Perrins C M, *et al.* 2002. From marking to modeling: dispersal study techniques for land vertebrates. In: Bullock J M, Kenward R E, Hails R S, eds. *Dispersal Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing, 2002. 50—71.
- [77] Gundersen G, Andreassen H P. Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. *Animal Behavior*, 1998, 56:1355—1366.
- [78] Peng Y B, Ding P. Factors Affecting Movement of Spring Dispersal of Elliot's Pheasants. *Chinese J. Zoological Research*, 2005, 26:373—378.
- [79] Serrano D, Tella J L. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *J. Animal Ecology*, 2003, 72:400—410.
- [80] Davis J M, Stamps J A. The effect of natal experience on habitat preference. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19:411—416.
- [81] Johnson D H, Grier J W. Determinants of breeding distributions of ducks. *Wild Monograph*, 1988, 100:1—37.

- [82] Smith R I. Response of Pintail breeding populations to drought. *J. Wildlife Management*, 1970, 34:943—946.
- [83] Ferral D P, Edward J W, Armstrong A W. Long-distance dispersal of Red-cockaded Woodpeckers. *Wilson Bulletin*, 1997, 109:154—157.
- [84] Schloss W. Ringfunderdes Fichten kreuzschnabels (*Loxia curvirostra*). *Auspicium*, 1984, 7:257—284.
- [85] Baker A M, Mather P B, Hughes J M. Evidence for long-distance dispersal in a sedentary passerine, *Gymnorhina tibicen* (Artamidae). *Biological J. Linnean Society*, 2001, 72: 333—343.
- [86] Lensink R. Range expansion of raptors in Britain and the Netherlands since the 1960s; testing an individuals-based diffusion model. *J. Animal Ecology*, 1997, 66:811—826.
- [87] Zhang F Y, Yang R L. Bird migration research of China. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997. 1—364.
- [88] White G C, Burnham K P. Program MARK for survival estimation. *Bird Study*, 1999, 46(Suppl.):120—139.
- [89] Choquet R A, Reboulet M, Pradel R, *et al.* M-SURGE: an intergrated software for multistate recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2004, 27: 207—215.
- [90] Walters M A. Concise History of Ornithology. New Haven: Yale University Press, 2003. 164—175.
- [91] Nice M M. Studies in the life history of the Song Sparrow. *Transactions of the Linnean Society*, 1937, 4: 1—247.
- [92] Reed J M, Oring L W. Behavioral constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends Ecol Evol*, 1993, 8:253—256.
- [93] Chernetsov N, Chromik W, Dolata P T, *et al.* Sex-related natal dispersal of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Poland: How far and where to? *Auk*, 2006, 123: 1103—1109.
- [94] Kenward R E. Radio-tagging. In: Sutherland W J, Newton I, Green R E. *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Technique*. Oxford: Oxford University Press, 2004. 141—160.
- [95] O'Riain M J, Jarvis J M, Faulkes C G. A dispersive morph in the Naked Mole-rat. *Nature*, 1996, 380: 619—621.
- [96] Severinghaus L L. The movement and dispersal of Lanyu Scope Owl (*Otus elegans botelensis*). *Raptor research of Taiwan*, 2003, 1:1—10.
- [97] Reynolds R T, White G C, Joy S M, *et al.* Effects of radio-transmitters on Northern Goshawks: do tail-mounts lower survival of breeding males? *J. Wildlife Management*, 2004, 59:25—32.
- [98] Waser P M, Strobeck C. Genetic signatures of inter-population dispersal. *Trends Ecol Evol*, 1998, 13:43—44.
- [99] Dobson F S. Measures of gene flow in the Columbian Ground Squirrel. *Acta Oecologia*, 1994, 100:190—195.
- [100] Horn P L, Rafalski J A, Whitehead P J. Molecular genetic (RAPD) analysis of breeding Magpie Geese. *Auk*, 1996, 113:552—557.
- [101] Kendall W L, Nichols J D. On the estimation of dispersal and movement of birds. *Condor*, 2004, 106:720—731.
- [102] Powell L A. A multistate capture-recapture model using a posterior classification to enhance estimation of movement rates. *Condor*, 2004, 106:761—767.
- [103] Peterson A. T. Philopatry and genetic differentiation in the Aphelocoma jays (Corvidae). *Biological J. Linnean. Society*, 1992, 47:249—260.
- [104] Wang X H, Trost T H. Dispersal pattern of Black-billed Magpies (*Pica hudsonia*) measured by molecular genetic (RAPD) analysis. *Auk*, 2001, 118:137—146.
- [105] Edwards S V. Long distance gene flow in a cooperative breeder detected in genealogies of mitochondrial DNA sequences. *Proceeding of Royal. Society London Series B*, 1997, 252:177—185.
- [106] Slatkin M. Gene flow and geographic structure in nature populations. *Sciences*. 1987, 263:787—792.
- [107] Austin J J, White R W, Ovenden J R. Population-genetic structure of a philopatric, colonially nesting seabirds, the short-tailed Shearwaters (*Puffinus tenuirostris*). *Auk*, 1994, 111: 18—28.
- [108] Ovenden J R, Wurt-Saucy A, Bywater R, *et al.* Genetic evidence for philopatry in a colonially nesting seabird, the Fairy Prion (*Pachyptila turtur*). *Auk*, 1991, 110:234—239.
- [109] Ueta M, Melville D M, Yang W, *et al.* Discovery of the breeding sites and migration routes of Black-faced Spoonbills *Platalea minor*. *Ibis*, 2002, 148:340—343.
- [110] Kanai Y, Ueta M, Germogenov N *et al.* Migration routes and important resting areas of Siberian cranes (*Grus leucogeranus*) between northeastern Siberia and China as revealed by satellite tracking. *Biological Conservation*, 2001, 106:339—346.
- [111] Meyburg B U, Lobkov E G. Satellite tracking of a juvenile Steller's sea eagle *Haliaeetus pelagicus*. *Ibis*, 1994, 136:105—106.
- [112] Rempel R S, Rodgers A R, Abraham K F. Performance of a GPS animal location system under boreal forest canopy, *J. Wildlife Management*, 1995, 59:543—551.

- [113] Weimerskirch H, Akesson S, Pinaud D. Postnatal dispersal of wandering albatrosses *Diomedea exulans*: implications for the conservation of the species. *J. Avian Biology*, 2006, 37:23—28.
- [114] Maguas C, Griffiths H. Applications of stable isotopes in plant ecology. *Progress Botany*, 2003, 64:472—505.
- [115] Hobson K A. Stable isotopes and the determination of avian migratory connectivity and seasonal interactions. *Auk*, 2005, 122:1037—1048.
- [116] Miller A P, Hobson K A, Mousseau T A, *et al.* Chernobyl as a population sink for Barn Swallow: tracking dispersal using stable-isotope profiles. *Ecol. Applications*, 2006, 16: 1696—1705.
- [117] Schwagmeyer P L, Schwabl H G, Mock D W. Dynamics of biparental care in house sparrow: Hormonal manipulations of paternal contributions. *Animal Behavior*, 2005, 69:481—488.
- [118] Nathan R. Seeking the secret of dispersal. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18: 275—276.
- [119] Nathan R. The challenges of studying dispersal. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16:481—483.
- [120] Kokko H, Lopez-Sepulcre A. From Individual Dispersal to Species Ranges: Perspectives for a Changing World. *Science*, 2006. 789—791.
- [121] Zhang D Y. Research on theoretical ecology. Beijing: China Higher Education Press, Beijing and Springer-Verlag Heidelberg, 2000. 1—20.
- [122] Ferrière R, Dieckmann U, Couvet D eds. *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004. 1—428.
- [123] Simberloff D. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecol. and Systematics*, 1988, 19: 473—511.
- [124] Macdonald D W, Johnson D P. Dispersal in theory and practice: consequences for conservation biology. In: Bullock J M, Kenward R E, Hails R S, eds. *Dispersal Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing, 2002. 358—372.

参考文献:

- [15] 郑光美主编. 鸟类学. 北京:北京师范大学出版社, 1995. 220~221.
- [78] 彭岩波, 丁平. 白颈长尾雉春季扩散活动的影响因子. *动物学研究*, 2005, 24:373~378.
- [87] 张孚允, 杨若莉. 中国鸟类迁徙研究. 北京:林业出版社, 1997. 1~364
- [96] 刘小如. 兰屿角鸮的移动与扩散. *台湾猛禽研究*, 2003, 1:1~10.
- [121] 张大勇. 理论生态学研究. 北京:高等教育出版社, 海德堡:施普林格出版社, 2000. 1~20.