

DOI: 10.5846/stxb201408251680

宋玉成, 杨道德, 邹师杰, 李鹏飞, 张 鸿, 温华军, 蒋志刚. 洞庭湖区自然野化麋鹿种群的偏性扩散行为. 生态学报, 2015, 35(13): 4416-4424.

Song Y C, Yang D D, Zou S J, Li P F, Zhang H, Wen H J, Jiang Z G. Sex-biased dispersal in naturally re-wild Milu in the Dongting Lake Region, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(13): 4416-4424.

洞庭湖区自然野化麋鹿种群的偏性扩散行为

宋玉成¹, 杨道德^{1,*}, 邹师杰¹, 李鹏飞², 张 鸿³, 温华军², 蒋志刚⁴

1 中南林业科技大学野生动植物保护研究所, 长沙 410004

2 湖北石首麋鹿国家级自然保护区管理处, 石首 434400

3 湖南东洞庭湖国家级自然保护区管理局, 岳阳 414000

4 中国科学院动物研究所, 北京 100101

摘要: 大多数鹿科动物表现出偏向雄性的扩散行为。麋鹿 (*Elaphurus davidianus*) 于 20 世纪初在中国灭绝, 1985 年被重引入中国。1998 年长江流域特大洪水导致部分麋鹿个体从湖北石首麋鹿国家级自然保护区围栏内外逸, 最终在洞庭湖区形成自然野化种群。野化麋鹿是否也存在偏性扩散行为? 1995—2012 年, 采用样带调查法、分区直数法、特殊个体识别法和访问调查法, 按性别组成将扩散群分为雄性群、混合群和雌性群, 对洞庭湖区自然野化麋鹿种群的扩散行为进行了研究, 共记录到 118 次扩散。其中, 有 65 次扩散可确认扩散群的类型; 60 次可确认扩散群准确的个体数。结果显示: (1) 雄性麋鹿较雌性更倾向于扩散。雄性群的扩散频次高于雌性群和混合群; 50% 的雄性扩散群仅由单一成年雄体组成。(2) 雄性麋鹿的扩散能力最强, 雄性群、混合群和雌性群的平均扩散距离分别为 (13.73 ± 8.74) km、 (11.05 ± 4.16) km 和 (8.95 ± 2.16) km, 但三者之间的差异不显著 ($\chi^2 = 1.896$, $df = 2$, $P = 0.387$)。雌性群和混合群的扩散距离均短于 25 km, 而 5.88% 的雄性群扩散距离长于 25 km。(3) 雄性群的平均个体数与混合群的差异显著 ($F = 5.324$, $df = 24$, $P = 0.00 < 0.05$), 与雌性群的差异不显著 ($F = 9.830$, $df = 35$, $P = 0.813$), 而混合群与雌性群之间的差异显著 ($F = 48.085$, $df = 55$, $P = 0.00 < 0.05$)。 (4) 50.00% 的雄性群和 53.57% 的混合群选择芦苇草地作为扩散目的地的生境。洞庭湖区自然野化麋鹿种群与其他野生鹿科动物一样, 也存在“雄鹿较雌鹿更倾向于扩散”的现象, 雄性的扩散能力比雌性强, 雌性的扩散可能依赖于雄性。以上结果对麋鹿的野外放归和自然野化种群的管理与保护具有重要的意义。

关键词: 麋鹿; 扩散行为; 扩散距离; 自然野化种群; 物种重引入; 灭绝物种重建

Sex-biased dispersal in naturally re-wild Milu in the Dongting Lake Region, China

SONG Yucheng¹, YANG Daode^{1,*}, ZOU Shijie¹, LI Pengfei², ZHANG Hong³, WEN Huajun², JIANG Zhigang⁴

1 Institute of Wildlife Conservation, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China

2 Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, Shishou 434400, China

3 Hunan East Dongting Lake National Nature Reserve, Yueyang 414000, China

4 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Most male cervids are more prone to dispersal, and disperse over greater distances than that covered by females. Milu (Père David's deer, *Elaphurus davidianus*) is a large cervid, endemic to China; it was extinct in the wild in the early 20th century, and was reintroduced to China in 1985. Several dozen Milu escaped from the fenced area of the Hubei Shishou Milu National Nature Reserve during the heavy flood of the Yangtze River in 1998, and formed naturally re-wild Milu

基金项目: 国家自然科学基金 (31071946, 31472021)

收稿日期: 2014-08-25; 修订日期: 2015-04-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: csfuydd@126.com

populations in the Dongting Lake Region. It was unknown whether the re-wild male Milu are also prone to dispersal. We investigated the dispersal behavior of the naturally re-wild Milu in the Dongting Lake Region, China by monitoring populations from 1995 to 2012. Dispersal groups of Milu are classified as male, female, or mixed groups. We recorded 118 dispersal events, of which 26 were mixed groups, three were female groups, and six were male groups. For the recorded groups, we possessed accurate age structure and sex ratio records for 60 groups (23 mixed groups, 3 female groups, and 34 male groups). The results showed that dispersal frequency was higher in the male groups than in the female groups or the mixed groups. Fifty percent of the male dispersing groups contained a single, solitary stag. Dispersal distances in the male, female, and mixed groups were (13.73 ± 8.74) km, (8.95 ± 2.16) km, and (11.05 ± 4.16) km, respectively. However, the three types of groups did not differ significantly in dispersal distances ($\chi^2 = 1.896$, $df = 2$, $P = 0.387$). The dispersal distances of the female groups were < 15 km, but 89.28% of dispersals by mixed groups and 5.88% by male groups were > 25 km. The three types of dispersal groups also differed in size. Mixed groups contained 26.39 ± 15.97 individuals; female groups contained (2.33 ± 1.15) , and the male groups contained (2.74 ± 2.86) individuals. The mixed groups were significantly larger than the female or the male groups (female: $F = 48.085$, $df = 55$, $P < 0.05$; male: $F = 5.324$, $df = 24$, $P = 0.00 < 0.05$), but the male and female groups did not differ significantly in size ($F = 9.830$, $df = 35$, $P = 0.813$). The male groups showed three dispersal peaks, in March, June, and November each year; the mixed groups showed four dispersal peaks, in January, March, July, and November; the female groups showed two dispersal peaks, in March and November. In conclusion, the male Milu is more prone to dispersal than the female. The dispersal ability of males is stronger than that of females, which may rely on males to disperse. The findings shed light on the management of naturally re-wild Milu populations.

Key Words: *Elaphurus davidianus*; dispersal behavior; dispersal distance; naturally re-wild population; reintroduction; restoration of extinct species

扩散能影响野生动物种群的基因交流、疾病传播和分布范围扩展等许多生态学过程,已受到广泛的关注^[1]。扩散是指野生动物个体或其后代离开家域或栖息过的区域,并建立新家域的单向移动行为^[2-3],可分为临时性扩散和永久性扩散^[4],前者是指扩散个体或群体在监测阶段回到原种群,后者指扩散个体或群体在监测阶段未回到原种群。扩散发生的原因主要有生境变化^[5]、近亲繁殖压力^[6]、亲缘竞争^[7-8]、局部资源竞争^[9]和局部配偶竞争^[8,10]等;扩散距离与导致扩散的原因有关^[10],也受到景观结构^[11]和个体特征(性别、体型等)^[12]等因素的影响。

偏性扩散是指扩散行为倾向于发生在某一性别的个体,而另一性别的个体更倾向于留守^[9]。偏性扩散存在于许多哺乳动物中,可能与雄性个体的交配策略有着紧密的关系^[6,10,13],如白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)^[9-10]和马鹿(*Cervus elaphus*)等^[14]。在一雄多雌制的哺乳动物中,雄性的适合度主要受配偶可获得性的限制,往往倾向于发生扩散;雌性承担孕育后代的任务,受食物资源的限制,更倾向于留守^[9-10,15]。亲缘竞争和避免近亲繁殖之间的权衡可能决定偏性扩散的频率和程度^[6]。采用一雄多雌制繁殖策略的有蹄类,往往表现出偏雄扩散^[16],雄性个体的扩散率通常高于雌性个体^[5,9,17],且扩散距离亦长于雌性个体,如黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)^[9,18]。

麋鹿(*Elaphurus davidianus*)为中国特有的大型群居性鹿科动物^[19],于20世纪初在中国灭绝,1985年被重引入中国。1998年长江流域特大洪灾导致部分麋鹿个体从湖北石首麋鹿国家级自然保护区围栏内外逸^[20],最终在洞庭湖区形成自然野化种群。目前对该野化麋鹿种群的行为学研究较少,主要涉及生境选择^[21]、行为时间分配^[22]和繁殖行为^[23]等方面,而未见对其扩散行为的研究。麋鹿采用一雄多雌制繁殖策略^[19],且面临严重的近亲繁殖压力^[24],自然野化麋鹿种群是否也存在偏性扩散行为?为此,本研究在湖北石首麋鹿国家级自然保护区逃逸种群的扩散区,对自然野化麋鹿种群进行了长期监测。

1 研究方法

1.1 研究区域

研究区域被长江荆江段分割为南、北两部分(图1),总面积大约 19801 km²。南部和北部的面积比约为 7:1,南部包括湖南省的华容县、岳阳县、湘阴县、汨罗市、临湘市、汉寿县、沅江县以及湖北省的公安县和石首市位于长江南岸部分,属洞庭湖区^[25];北部包括湖北省的监利县和石首市长江北岸部分,属江汉平原。因大部分研究区域属于洞庭湖区,本文将研究区域统称为洞庭湖区。研究区域属亚热带季风湿润气候区,年均气温 16.5 ℃,年均相对湿度 80%,年降雨量 1200—1400 mm,年均蒸发量 1270 mm,无霜期 259—277 d。区域内平均海拔 40 m,土地平坦而肥沃,河流、湖泊密布,水资源丰富,是中国重要的产粮区和淡水鱼类产区^[25]。洞庭湖区水患频发,每年 5—10 月为洪水泛滥期^[26-27]。

1.2 研究对象

目前,洞庭湖区自然野化麋鹿种群主要包括三合垸亚群、杨波坦亚群和东洞庭湖亚群,分别栖息在相对独立的生境斑块中^[23,28](图1)。三合垸亚群栖息在紧邻长江南岸的三合垸湿地和南碾子湿地,总面积 5.39 km²,植被以人工种植的芦苇(*Phragmites australis*)为主,西、南两侧被农田和居民区包围,东、北两侧被长江包围。三合垸湿地与南碾子湿地由江堤防护林带相连通,每年冬季和春季部分麋鹿个体在两地之间进行规律性的迁移。2010 年初,三合垸亚群个体数达到 200 头左右。杨波坦亚群栖息于紧邻长江北岸的杨波坦湿地,面

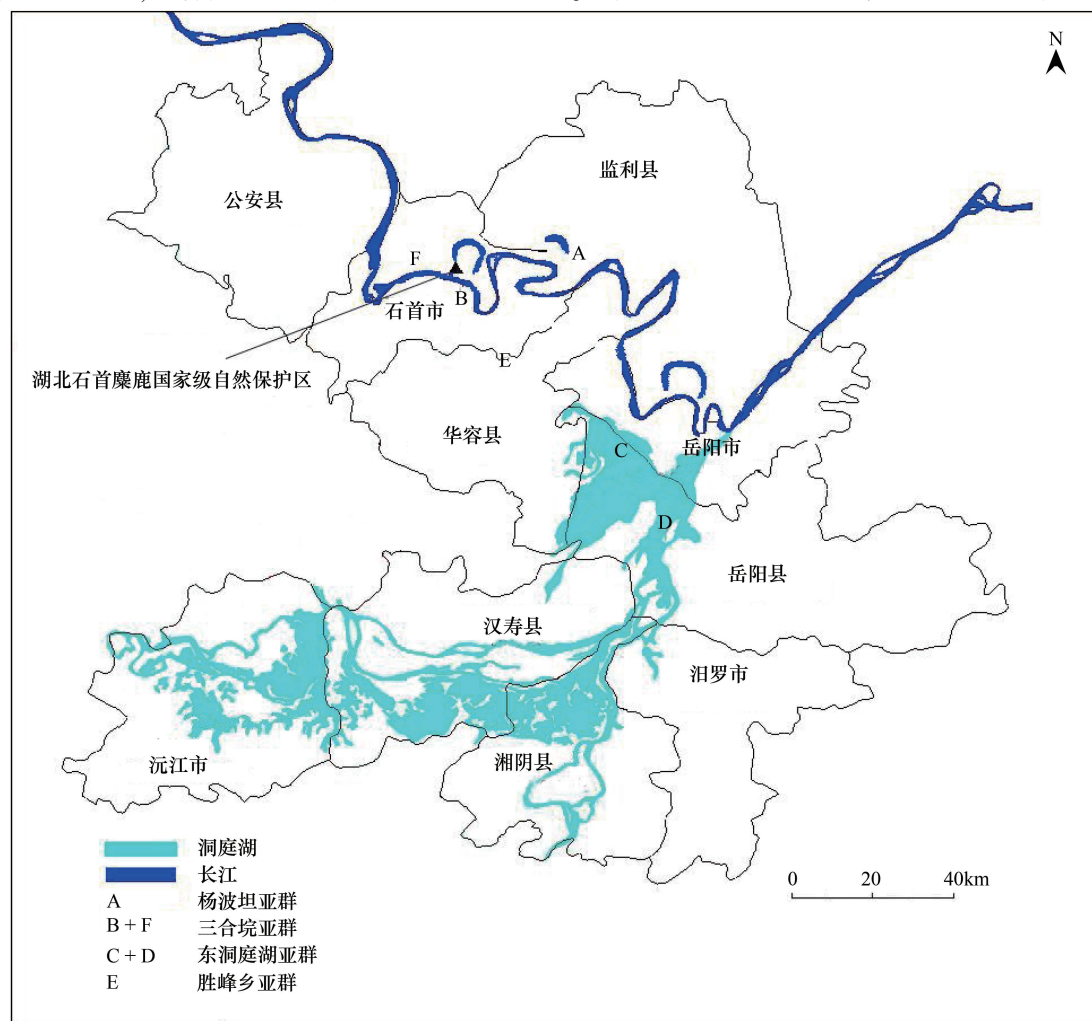


图1 研究区域的位置及洞庭湖区自然野化麋鹿种群的地理分布

Fig.1 Location of the study area and the distribution of the naturally rewild Milu in the Dongting Lake Region

积 21.19 km^2 , 植被以人工种植的芦苇为主, 东、西和北面均被农田和居民区所包围, 该亚群个体数约 100 头。东洞庭湖亚群栖息于湖南东洞庭湖国家级自然保护区内的注滋河湿地和红旗湖湿地, 个体总数约 70—80 头。本文将这两处湿地合称为东洞庭湖湿地。东洞庭湖湿地与三合垸湿地相距 50 km 以上, 两者之间被农田和居民区相隔离。红旗湖湿地和注滋河湿地均呈半岛状分布, 两者被白湖水面相互隔离, 枯水期相互连通。红旗湖湿地仅南侧与农田接壤, 注滋河湿地仅西侧与农田和居民区接壤。

1.3 野外调查

1.3.1 调查时间

调查监测时间为 1995—2012 年。中南林业科技大学野生动植物保护研究所从 2000 年开始, 每月对整个研究区域开展 1 次麋鹿种群调查与监测; 湖北石首麋鹿国家级自然保护区从 1995 年开始, 每月开展一次调查与监测, 调查区域包括湖北省石首市、监利县和公安县; 湖南东洞庭湖国家级自然保护区从 1998 年末开始, 分别在 3、6、9 月和 12 月对保护区内的自然野化麋鹿开展 1 次调查与监测。

1.3.2 调查方法

采用样带调查法、分区直数法、特殊个体识别法和访问调查法, 调查和记录扩散个体或群体的位置、个体数、时间、群结构和生境类型等。因麋鹿易与当地牛、马等家畜区分, 且麋鹿在扩散过程中往往对农作物造成损害, 使得受损农民对麋鹿出现的时间、地点等信息均有清晰的记忆, 故访问调查获得的信息可靠。在访问调查的基础上进行实地调查监测, 通过麋鹿的实体和活动痕迹来追踪麋鹿的扩散动向, 判断扩散个体或群的扩散终点。群体的识别根据麋鹿群体的结构、个体数量和雄性个体的鹿角结构进行识别^[29]。扩散距离是指起点到距起点最远活动点的直线距离^[30]。扩散终点生境类型划分为林地、农田、芦苇地(湿地)。

按性别组成, 将野化麋鹿扩散群分为雌性群(含母仔群)、雄性群(含雄仔群)和混合群 3 种类型^[31-32]。1 龄以下的麋鹿个体因没有明显的性别特征, 自然状态下性别不易判断, 且跟随母体活动, 故不记入雄性个体数或雌性个体数中, 亦不作为判别扩散群类型的参考依据。

选择湖北石首麋鹿国家级自然保护区($29^{\circ} 47' 30.80'' \text{ N}$; $112^{\circ} 33' 29.89'' \text{ E}$)、杨波坦湿地、三合垸湿地、注滋河湿地和红旗湖湿地等 5 个扩散起点, 通过对栖息于杨波坦湿地、三合垸湿地和东洞庭湖湿地的 3 个野化麋鹿亚群进行持续的监测和扩散途径的反向追踪, 判断扩散个体或群的扩散起点。记录扩散群个体数、雄性个体数和雌性个体数(均仅统计成体和亚成体)、扩散群类型、扩散月份、扩散年份和扩散起点。

1.4 数据分析

本文将扩散群离开栖息的生境斑块视为发生扩散的依据, 将成功建立了新家域的扩散视为一次永久性扩散, 否则视为临时性扩散。共记录到 118 次扩散。其中, 65 次扩散可确认扩散群的类型; 60 次可确认扩散群准确的个体数。利用 DIVA-GIS (Version 7.1.7, <http://www.diva-gis.org>) 软件制作研究区域图和野化麋鹿地理分布图; 地理信息数据来自于 <http://www.diva-gis.org/Data> 数据库。扩散起点为原栖息的生境斑块的地理中心点, 扩散终点为新家域的中心点或距原生境斑块最远位点。扩散频次是指单位时间内的扩散发生次数, 扩散频率=扩散频次/该类型扩散群总扩散频次。借助 Google earth 软件计算扩散距离, 即将获得的扩散起点和扩散终点的地理坐标均输入 Google earth, 计算出两点之间的直线距离(km)。采用 Kruskal-wallis 检验扩散距离的差异性; 采用 Independent-sample *T* 检验不同类型扩散群规模的差异性; 选择扩散群规模、雄性个体数、雌性个体数、扩散群类型、扩散年份、扩散月份和扩散起点等 7 个影响扩散距离的因子, 进行主成分分析。以上数据的检验分析均通过 SPSS19.0 完成。显著性差异水平设置为 $P=0.05$, 文中数据为 $\text{mean} \pm \text{SD}$ 。

2 研究结果

2.1 扩散频次

自然野化麋鹿不同类型扩散群的扩散频次和高峰期不同(图 2)。雄性群扩散频次最高(34 次), 混合群次之(28 次), 雌性群最低(3 次)。雄性群的扩散存在 3 个高峰期, 分别在 3 月、5—6 月、11—12 月; 混合群的

扩散存在 4 个高峰期,分别在 1 月、3—4 月、7—8 月、11 月;雌性群的扩散存在两个高峰期,分别在 3 月、10 月。

2.2 扩散距离

雄性群、混合群和雌性群的平均扩散距离分别为 (13.73 ± 8.74) km、 (11.05 ± 4.16) km 和 (8.95 ± 2.16) km (图 3),但三者之间的差异不显著($\chi^2 = 1.896$, $df = 2$, $P = 0.387$)。因记录的雌性群扩散频次样本量较小(仅 3 次),可能会影响检验结果,故对扩散距离的分布进行了统计分析。结果显示(图 4):100%的雌性群和 89.28% 的混合群的扩散距离均短于 15 km,10.72% 的混合群的扩散距离长于 15 km 且短于 25 km;94.12% 的雄性群扩散距离短于 25 km,而 5.88% 的雄性群的扩散距离均长于 25 km。

扩散距离影响因素的主成分分析结果显示(表 1, 表 2):前 3 个主成分的累计贡献值达到 77.13%,故选择前 3 个主成分进行分析。第一成分的特征值为 2.737,贡献值达到 39.10%。其中绝对值较大的权系数出现在扩散群规模、雄性个体数和雌性个体数上,反映出这 3 个种群结构特征因子对扩散距离的影响较大。

2.3 扩散群规模

洞庭湖区自然野化麋鹿不同类型扩散群的种群大小不同。混合群、雌性群和雄性群的种群规模分别为 (26.39 ± 15.97) 头($n = 23$)、 (2.33 ± 1.15) 头($n = 3$)和 (2.74 ± 2.86) 头($n = 34$)。雄性群与混合群之间的大小差异显著($F = 5.324$, $df = 24$, $P = 0.00 < 0.05$),而与雌性群之间的差异不显著($F = 9.830$, $df = 35$, $P = 0.813$);混合群与雌性群之间的差异显著($F = 48.085$, $df = 55$, $P = 0.00 < 0.05$)(图 5)。50% 的雄性扩散群由单一成年个体组成,说明雄性麋鹿表现出单独扩散的趋势。

2.4 扩散终点生境

在记录的 118 次扩散行为中,44.83% 的扩散群选择芦苇草地作为扩散终点生境,选择农田的占 37.07%,选择林地的仅 18.1%。雄性群和混合群首选芦苇作为扩散终点生境(图 6),分别占 50.00% 和 53.57%;对次选的扩散终点生境类型,雄性群为农田生境(38.24%),而混合群为林地(28.57%)。

3 讨论

3.1 扩散原因分析

动物发生扩散是多种因素共同作用的结果^[33]。种群密度、资源竞争和近亲繁殖压力等种群内部因素是导致扩散的根本原因;而生境作为外部因素,如食物可利用性的季节变化、洪水和人为干扰等,是导致扩散的

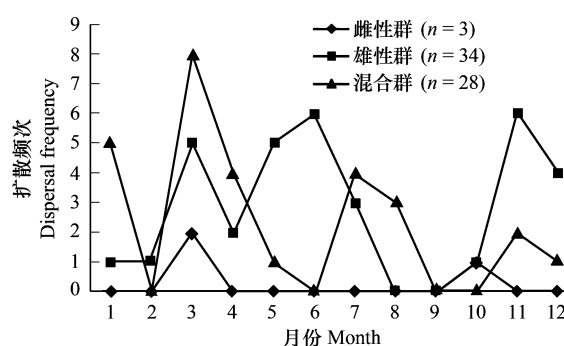


图 2 自然野化麋鹿不同类型扩散群的月扩散频次

Fig. 2 Monthly dispersal frequencies in male groups, female groups and mixed groups of the naturally re-wild Milu

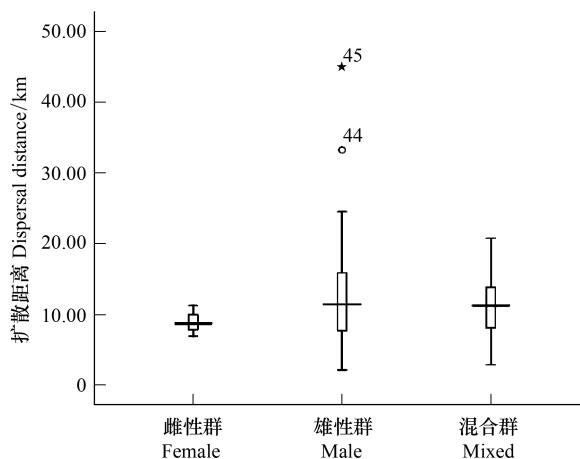


图 3 自然野化麋鹿不同类型扩散群的扩散距离

Fig. 3 Dispersal distances in male groups, female groups and mixed groups of the naturally re-wild Milu

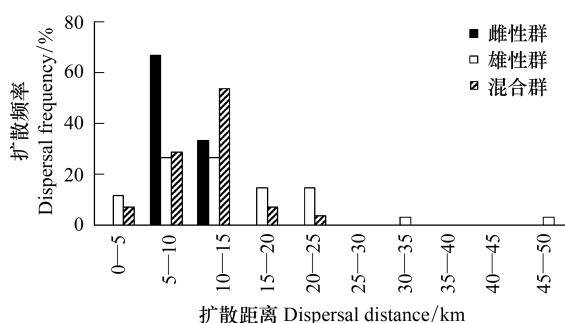


图 4 自然野化麋鹿不同类型扩散群扩散距离的分布

Fig. 4 Dispersal distances in male groups, female groups and mixed groups of the naturally re-wild Milu

直接原因^[11]。

表 1 自然野化麋鹿扩散距离影响因素总成分的公因子方差分析

Table 1 Total variance explained by seven influence factors to dispersal distances of the naturally re-wild Milu						
成分 Components	初始特征值 Initial eigenvalues			提取的平方和负载量 Extraction sums of squared loadings		
	特征值 Total	所解释方差的百分比 % of Variance	累计百分比 Cumulative/%	特征值 Total	所解释方差的百分比 % of Variance	累计百分比 Cumulative/%
扩散群规模 Size of the dispersed group	2.737	39.099	39.099	2.737	39.099	39.099
雄性数 No. male	1.636	23.377	62.476	1.636	23.377	62.476
雌性数 No. female	1.026	14.657	77.133	1.026	14.657	77.133
扩散群类型 Dispersal group type	0.951	13.592	90.725			
扩散月份 Dispersal month	0.390	5.571	96.296			
扩散年份 Dispersal year	0.258	3.679	99.975			
扩散起点 Start point of dispersal outset	0.002	0.025	100.000			

表 2 自然野化麋鹿扩散距离的 7 个影响因子主成分分析

Table 2 Principle components of seven factors of dispersal distance of the naturally re-wild Milu			
主成分 Principle components	1	2	3
扩散群规模 Size of the dispersed group	0.979	-0.041	0.107
雄性数 No. male	0.773	-0.082	0.487
雌性数 No. female	0.920	-0.016	-0.106
扩散群类型 Dispersal group type	-0.494	-0.067	0.799
扩散月份 Dispersal month	-0.230	0.490	-0.094
扩散年份 Dispersal year	0.190	0.891	-0.119
扩散起点 Dispersal outset	0.036	0.768	0.324

对鹿科动物而言,春季是年轻雄性个体扩散的高峰期,如獐(*Capreolus capreolus*)^[34]和白尾鹿^[35],且这种扩散与避免近亲繁殖的机制有关。在一雄多雌制的哺乳动物中,雄性的交配机会主要依赖于雄性之间的争斗^[36]。在交配期或交配前期,优势雄性个体的驱逐行为常常导致处于劣势的雄性个体发生扩散,尤其是对年轻的雄性个体^[37]。洞庭湖区自然野化麋鹿的发情期为 5—9 月份^[29],发情期雄性麋鹿存在严格的序位等级^[38],成年雄性之间为争夺交配权而争斗,雄性群主会主动驱逐靠近繁殖群的其它雄性个体,处于弱势的雄性个体在发情初期被排斥在繁殖群外而倾向扩散。一雄多雌制的交配策略是导致野化麋鹿雄性群在 5—6 月出现扩散高峰期的主要原因。

洞庭湖区自然野化麋鹿不同类型扩散群在春季均出现扩散高峰期(图 3),这表明除避免近亲繁殖外,还可能受到隐蔽场所减少、人为干扰等其他因素的影响。野化麋鹿主要栖息在开放的芦苇草地内,每年冬季收割芦苇导致麋鹿的隐蔽场所大面积减少,故对野化麋鹿春季的隐蔽造成了明显的影响;春季又是芦笋采挖期,人为干扰强度明显增大,由此导致野化麋鹿不同类型扩散群在春季均出现扩散高峰期。

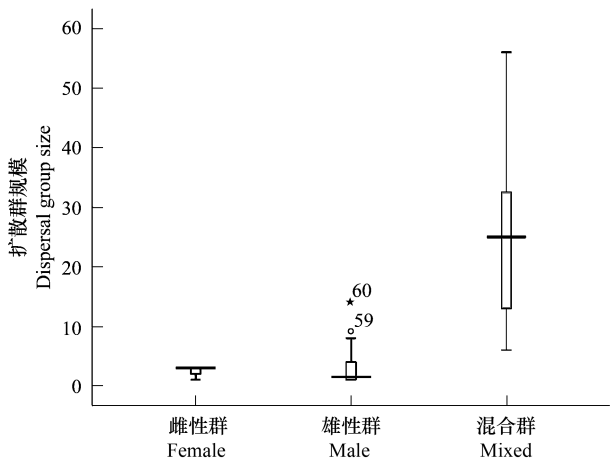


图 5 自然野化麋鹿不同类型扩散群的种群规模

Fig. 5 Group sizes in different dispersal-group types of the naturally re-wild Milu

麋鹿在 7 月份处于交配高峰期^[29],大多数雌性个体和幼体均加入到繁殖群中,导致雌性群的个体数减少而混合群(繁殖群)和雄性群(单身汉群)的个体数增加,故麋鹿交配期(5—9 月),仅有混合群和雄性群发生扩散。7 月份是洞庭湖区汛期的高峰期,麋鹿的大部分生境被洪水淹没^[20],汛期导致混合群在 7 月份出现扩散高峰期。冬季食物匮乏和砍伐芦苇等人为干扰加剧,导致野化麋鹿在冬季出现扩散高峰期。

3.2 扩散性别倾向

监测自然野化麋鹿的扩散具有随机性,扩散群越大,被监测到的概率越大。发现混合群的概率最大,而雄性群和雌性群的概率相对较小。雌性群扩散频次仅记录到 3 次,明显地低于其他扩散群的扩散频次,表明雌性群实际扩散频次可能低于其他两个类型的扩散群。扩散频次和扩散距离表明,雄性群的扩散频次和最远扩散距离均大于混合群,而雌性群的实际扩散频次可能更高,而扩散距离也可能更远。

洞庭湖区自然野化麋鹿雄性的扩散倾向和扩散能力均强于雌性,同其他野生鹿类一样,也表现出“雄鹿较雌鹿更倾向于扩散”的偏雄扩散特征,这也许表明自然野化麋鹿种群正逐渐恢复野性。洞庭湖区自然野化麋鹿雄性群的扩散频次远高于混合群和雌性群,与江苏大丰半野生麋鹿集群行为的研究结果“混合集群的出现频率(47.12%)分别大于雄性群(25.88%)和雌性群(24.25%)”^[31]不同,这表明洞庭湖区自然野化麋鹿的雄性个体具有更强的扩散倾向;而雌性群的扩散频次最低(3 次),可能表明雌性的扩散在某种程度上依赖于雄性个体的存在。

为了生存繁衍和保护后代,野生动物必须时刻保持警戒性,但个体的警戒行为往往影响到其他重要的行为。当警戒行为需要付出巨大的代价时,群居性动物可能会依赖于同伴^[39]。已有研究表明:动物集群规模越大,每个个体越受益,且警戒行为的投入越小^[40];群居性有蹄类的雌性个体更易受到外界干扰的影响,而雄性个体往往无视面临的威胁,更可能发生扩散行为^[39,41]。洞庭湖区自然野化麋鹿单雄扩散群的高比例存在也证明了这一点。混合群包含的麋鹿个体数最多,扩散频率也多于雌性群,这说明雌性个体更倾向于以混合群的方式扩散,从而降低了麋鹿个体在扩散过程中警戒行为的代价。

3.3 扩散距离

洞庭湖区自然野化麋鹿在扩散频率上表现出雄性高于雌性的现象,尽管不同类型扩散群的扩散距离的差异不显著,但雄性群的平均扩散距离最远,且 5.88% 的雄性群的扩散距离长于 25 km,雌性群和 89.28% 的混合群的扩散距离均短于 15 km,且全部短于 25 km,仍说明洞庭湖区自然野化麋鹿雄性群的扩散能力强于雌性群和混合群。

短距离扩散能缓解资源竞争压力,而避免近亲繁殖往往需要远距离扩散^[7]。扩散距离越远,越能有效地降低资源竞争程度,但扩散的代价也随之增加,如增加了扩散个体的死亡率^[7]。扩散距离的分布格局决定种群空间扩展的速度^[42-43],进而影响到种群的维系^[10]。已有研究表明哺乳动物的扩散距离与体型大小有关,即体型越大预示扩散能力越强^[10,44]。在獐(*Capreolus capreolus*)等草食动物中,体型越大预示着更高的扩散倾向和更远的扩散距离^[12]。麋鹿是典型的两性异型动物,雄性体型大于雌性^[38],与獐和马鹿一样^[12,45]。尽管洞庭湖区自然野化麋鹿不同类型扩散群的扩散距离没有显著的统计学差异,但扩散距离的分布状况仍显示雄性麋鹿的扩散能力强于雌性(图 5),有 5.88% 的雄性群的扩散距离长于 25 km,而雌性群和混合群的扩散距离均短于 25 km。

参考文献(References):

- [1] Nathan R. Dispersal biogeography // Levin S A, ed. Encyclopedia of Biodiversity. San Diego: Academic Press, 2001: 127-152.
- [2] Lidicker W Z. The role of dispersal in the demography of small mammals // Golley F B, Petrusiewicz K, Ryszkowski L, eds. Small Mammals: Their

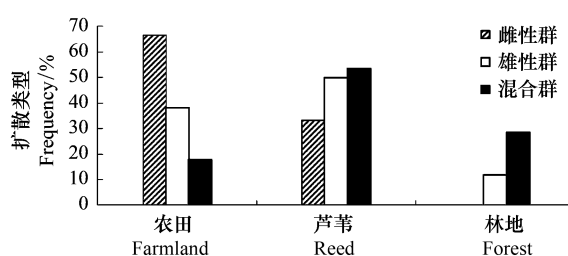


图 6 自然野化麋鹿不同类型扩散群的扩散终点生境类型

Fig.6 Habitat type of the dispersal destinations of the naturally re-wild Milu

- Productivity and Population Dynamics. London: Cambridge University Press, 1975: 103-128.
- [3] White G C, Garrott R A. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data. San Diego: Academic Press, 1990: 121-132.
- [4] Linklater W L, Cameron E Z. Social dispersal but philopatry reveals incest avoidance in a polygynous ungulate. *Animal Behaviour*, 2009, 77(5): 1085-1093.
- [5] Van Valen L. Group selection and the evolution of dispersal. *Evolution*, 1971, 25(4): 591-598.
- [6] Perrin N C, Mazalov V. Local competition, inbreeding and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist*, 2000, 155(1): 116-127.
- [7] Hamilton W D, May R M. Dispersal in stable habitats. *Nature*, 1977, 269(5629): 578-581.
- [8] Rousset F, Gandon S. Evolution of the distribution of dispersal distance under distance-dependent cost of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, 2002, 15(4): 515-523.
- [9] Greenwood P J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 1980, 28(4): 1140-1162.
- [10] Sutherland G D, Harestad A S, Price K, Lertzman K P. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology*, 2000, 4(1): 16-16.
- [11] Long E S, Diefenbach D R, Wallingford B D, Rosenberry C S. Influence of roads, rivers and mountains on natal dispersal of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 2010, 74(6): 1242-1249.
- [12] Debeffe L, Morellet N, Cargnelutti B, Lourtet B, Bon R, Gaillard J M, Hewison A J M. Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*, 2012, 81(6): 1327-1327.
- [13] Lawson Handley L J, Perrin N. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*, 2007, 16(8): 1559-1578.
- [14] Loe L E, Mysterud A, Veiberg V, Langvatn R. Negative density-dependent emigration of males in an increasing red deer population. *Proceedings of the Royal Society B*, 2009, 276(1667): 2581-2587.
- [15] Dechmann D K N, Kalko E K V, Kerth G. All-offspring dispersal in a tropical mammal with resource defense polygyny. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2007, 61(8): 1219-1228.
- [16] Clutton-Brock T H, Guinness F E, Albon S D. Red Deer: Behavior and Ecology of Two Sexes. Chicago: University of Chicago Press, 1982: 261-283.
- [17] Lambin X, Aars J, Pieltney S B. Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a view of the empirical evidence // Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, Nichols J D, eds. Dispersal. Oxford: Oxford University Press, 2001: 110-122.
- [18] Bunnell F L, Harestad A S. Dispersal and dispersion of black-tailed deer: models and observations. *Journal of Mammalogy*, 1983, 64(2): 201-209.
- [19] Schaller G B, Hamer A. Rutting behavior of Père David's deer (*Elaphurus davidianus*). *Der Zoologische Garten*, 1978, 48: 1-15.
- [20] 宋玉成, 李鹏飞, 杨道德, 温华军, 张玉铭, 蒋志刚. 湖北石首散养麋鹿种群的调控机制: 密度制约下种群产仔率下降. *生物多样性*, 2015, 23(1): 33-40.
- [21] 邹师杰, 宋玉成, 杨道德, 李鹏飞. 湖北石首麋鹿国家级自然保护区麋鹿冬季栖息地微生境选择. *生态学杂志*, 2013, 32(4): 899-904.
- [22] 杨道德, 李竹云, 李鹏飞, 蒋志刚. 湖北石首麋鹿日间活动时间分配. *生态学报*, 2013, 33(5): 1397-1404.
- [23] 徐建宁, 张玉铭, 杨道德, 宋玉成, 温华军, 李鹏飞. 湖北石首麋鹿发情期群主行为. *生态学杂志*, 2013, 32(5): 1277-1282.
- [24] Sternicki T, Szablewski P, Szwaczkowski T. Inbreeding effects on lifetime in David' deer (*Elaphurus davidianus*, Milne Edwards 1866) population. *Journal of Applied Genetics*, 2003, 44(2): 175-183.
- [25] Du Y, Xue H P, Wu S J, Ling F, Xiao F, Wei X H. Lake area changes in the middle Yangtze region of China over the 20th century. *Journal of Environmental Management*, 2011, 92(4): 1248-1255.
- [26] Lai X J, Huang Q, Jiang J H. Wetland inundation modeling of Dongting Lake using two-dimensional hydrodynamic model on unstructured grids. *Procedia Environmental Sciences*, 2012, 13: 1091-1098.
- [27] Xue L Q, Hao Z C, Liu X Q, Li Y K. Numerical simulation and optimal system scheduling on flood diversion and storage in Dongting basin, China. *Procedia Environmental Sciences*, 2012, 12: 1089-1096.
- [28] 杨道德, 马建章, 何振, 李鹏飞, 温华军, 蒋志刚. 湖北石首麋鹿国家级自然保护区麋鹿种群动态. *动物学报*, 2007, 53(6): 947-952.
- [29] 丁玉华. 中国麋鹿研究. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004: 113-123.
- [30] Long E S, Diefenbach D R, Rosenberry C S, Wallingford B D, Grund M D. Forest cover influences dispersal distance of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 2005, 86(3): 623-629.
- [31] 陆军, 于长青, 丁玉华, 沈华. 半野生麋鹿集群行为的初步研究. *兽类学报*, 1995, 15(3): 198-202.
- [32] Jiang Z G, Liu B W, Zeng Y, Han G X, Hu H J. Attracted by the same sex, or repelled by the opposite sex?. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45(6): 485-491.

- [33] Gandon S, Michalakis Y. Multiple causes of the evolution of dispersal // Clobert J, Danchin E, Dhondt A A, Nichols J D, eds. Dispersal. Oxford: Oxford University Press, 2001: 155-167.
- [34] Wahlström L K, Liberg O. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). Journal of Zoology, 1995, 235(3): 455-467.
- [35] Long E S, Diefenbach D R, Rosenberry C S, Wallingford B D. Multiple proximate and ultimate causes of natal dispersal in white-tailed deer. Behavioral Ecology, 2008, 19(6): 1235-1242.
- [36] Corlatti L, Caroli M, Pietrocini V, Lovari S. Rutting behaviour of territorial and nonterritorial male chamois: Is there a home advantage?. Behavioural Processes, 2013, 92: 118-124.
- [37] Wahlström L K. The significance of male-male aggression for yearling dispersal in roe deer (*Capreolus capreolus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 1994, 35(6): 409-412.
- [38] 李春旺, 蒋志刚, 曾岩. 雄性麋鹿的吼叫行为、序位等级与成功繁殖. 动物学研究, 2001, 22(6): 449-453.
- [39] Treves A. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. Animal Behaviour, 2000, 60(6): 711-722.
- [40] Quenette P Y. Functions of vigilance behaviour in mammals: a review. Acta Oecologia, 1990, 11(6): 801-818.
- [41] Childress M J, Lung M A. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics?. Animal Behaviour, 2003, 66(2): 389-398.
- [42] Kot M, Lewis M A, van den Drissche P. Dispersal data and the spread of invading organisms. Ecology, 1996, 77(7): 2027-2042.
- [43] Clark J S, Lewis M, Horvath L. Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. The American Naturalist, 2001, 157(5): 537-554.
- [44] Wolff J Q. Behavioral model systems // Barrett G W, Peles J D, eds. Landscape Ecology of Small Mammals. New York: Springer-Verlag, 1999: 11-40.
- [45] Catchpole E A, Fan Y, Morgan B J T, Clutton-Brock T H, Coulson T N. Sexual dimorphism, survival and dispersal in red deer. Journal of Agriculture, Biological and Environmental Statistics, 2004, 9(1): 1-26.