DOI: 10.20103/j.stxb.202411222866
任义军,赵雨梦,王立波,刘彬,彭顿,俞晓鹏,侯立冰,汪培嘉,王娅玲.发情期雌性麋鹿集群及稳定性分析.生态学报,2026,46(2):1126-1134.
Ren Y J,Zhao Y M,Wang L B,Liu B,Peng D,Yu X P,Hou L B,Wang P J,Wang Y L.Analysis of cluster and group stability in female Père David's deer during the rutting season.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):1126-1134.

发情期雌性麋鹿集群及稳定性分析

任义军[1,*],赵雨梦[2],王立波[1],刘　彬[1],彭　顿[3],俞晓鹏[3],侯立冰[1],汪培嘉[1],王娅玲[1]
1 江苏省大丰麋鹿国家级自然保护区管理处,盐城　224136
2 南京大学动物行为与保护课题组,南京　210023
3 盐城市麋鹿研究所,盐城　224136

摘要:研究于 2023 年和 2024 年,对大丰麋鹿国家级自然保护区中圈养、散养和野生群麋鹿的繁殖群数量、雌性集群数量和群体稳定性进行了系统调查。研究总计观察到麋鹿繁殖群 304 个,其中圈养群 99 个、散养群 109 个、野生群 96 个,利用非参数统计方法对群间数据进行比较,并通过比较群内雌性数量、行为-生境偏好来探究三种类型群的群体稳定性与繁殖策略差异。研究结果显示:(1)繁殖群内雌性平均数为(30.94±26.45)头/群,三种类型群内雌性数量差异显著($P=0.034$)。(2)圈养、散养、野生群的群体稳定性均存在差异,高稳定性的群体显著多于中、低稳定性群体($P<0.01$)。(3)行为状态层面,多数雌性在被观察期间处于卧息状态,处于此状态的雌性数量显著多于处于采食和移动状态的雌性($P=0.036$)。(4)群体生境偏好差异显著,圈养群与散养群($P=0.006$)、圈养群与野生群($P<0.001$)、散养群与野生群($P<0.001$)生境偏好均存在显著差异,这表明不同类型群体对生境的依赖程度不同。雌性的微生境选择多倾向于草丛、裸地和沟塘($P<0.001$),裸地内繁殖群数量最多,这可能是由于裸地利于群主对雌性的管理,相较于其他生境更利于群主的发情交配。研究结果表明,三种野放状态下,麋鹿繁殖群群内雌性数量、行为状态和栖息地生境选择均存在差异。此外,繁殖群状态的稳定性关系到群主繁殖交配的成功率,因此,(不同野放状态下)群内雌性数量的差异也反映了麋鹿繁殖策略的适应性调整。基于此,研究建议在麋鹿重野放过程中,需要考虑合理的生境配置、提供多样的生境选择、足够的空间,通过渐进式的软释放,实施麋鹿野生种群恢复工作。研究针对散养、圈养、野生麋鹿群体,从繁殖群雌性数量的角度探讨了麋鹿群体繁殖策略选择,并提供了大量基础数据,以期为野生麋鹿种群恢复工作提供科学依据。

关键词:麋鹿; 繁殖群; 群内雌性; 行为状态; 群体稳定性; 生境选择

Analysis of cluster and group stability in female Père David's deer during the rutting season

REN Yijun[1,*],ZHAO Yumeng[2],WANG Libo[1],LIU Bin[1],PENG Dun[3],YU Xiaopeng[3],HOU Libing[1],WANG Peijia[1],WANG Yaling[1]
1 *Jiangsu Milu National Natural Reserve in Dafeng*, *Yancheng* 224136, *China*
2 *Lab of Animal Behavior & Conservation*, *School of Life Sciences*, *Nanjing University*, *Nanjing* 210023, *China*
3 *Yancheng Milu Research Institute*, *Yancheng* 224136, *China*

Abstract: From 2023 to 2024, this study conducted a systematic study on the number of wild, semi-range, and free-range Père David's deer, as well as the number of females in 304 harem groups during the rutting season in Dafeng National Nature Reserve. 99 semi-range groups, 109 free-range groups, and 96 wild groups were observed. Non-parametric statistics analysis was used to compare the three group types, exploring group stability and reproductive strategies differences by

基金项目:国家自然基金(32471564);江苏省林业科技创新与推广项目(LYKJ[2019]49,LYKJ[2024]13)
收稿日期:2024-11-22;　　**网络出版日期**:2025-10-27
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yijunmilu@126.cn

comparing the number of females and behavioral and habitat preferences. The results showed: (1) The mean number of females within harem groups was (30.94±26.45) per group, with significant differences among semi-range, free-range, and wild groups ($P=0.034$). (2) The three group types differed in terms of group stability. The number of groups with the highest group stability ($N=159$, $P<0.01$, 35.21±26.11 females per group) was greater than those groups with medium or low group stability. (3) Most females were resting during our observations, and there were significantly more females in the resting status than in the foraging or moving status ($P=0.036$). Behavioral conditions may be a response to the reproductive strategy of the two sexes. (4) There were significant differences in habitat preferences between semi-range groups & free-range groups ($P=0.006$), semi-range groups & wild groups ($P<0.001$), and free-range groups & wild groups ($P<0.001$), suggesting the significant differences in preferred habitats among the three group types. Females in harem groups favored grasslands, bare lands, and ponds than other habitats ($P<0.001$), with the highest number of groups preferring bare lands. This may be because bare lands may facilitate harem management by the α-male and are more conducive to rutting and mating than other complex habitats. In summary, the results suggested that the number of harem groups differed in behavioral status and preferred habitats during the rutting season. Furthermore, since the group stability during the rutting season can predict the mating and reproductive rates of the α-male, the stability of the number of females also reflects adaptive adjustments in Père David's deer breeding strategies, particularly those of the α-males. Three rewilding types of groups differed in group stability, the number of females in the harem group, behavioral status, and habitat selection. Therefore, we recommend that the rewilding of Père David's deer takes into account a reasonable habitat configuration and adequate space, as well as the restoration of wild populations through a gradual staged approach. This study explored the breeding strategies of semi-range, free-range, and wild groups in Père David's deer from the perspective of female numbers in harem groups and the group stability during the rutting season. Aim of this study is to provide scientific recommendations for the recovery of Père David's deer populations.

Key Words: Père David's deer; rutting season; harem group; group stability; behavioral status; habitat choose

动物婚配制度可以分为四种:单配制(一雄一雌)、一雄多雌制、一雌多雄制、混交制[1—2]。不同的婚配制度是动物个体在长期适应竞争以达到最大繁殖潜能的结果[3],即合适的配偶选择有利于提高个体适合度。影响婚配制度的因素包括外部环境因子,如资源分布、自然选择压力,及物种、性别比例、繁殖成本、社会结构等多种内在因素[4—5]。

与大多数有蹄类动物类似,麋鹿(*Elaphurus davidianus*)属典型的一雄多雌制配偶系统[6—8]。发情期成体雄性通过打斗行为彼此竞争,优势雄性成为主雄(α-雄性),通过圈群控制发情雌性[6—10];雌性与主雄聚群形成稳定的繁殖群,雌性集群能显著提高种群的繁殖成功率。雌性集群的成因或收益主要有以下几种:(1)提高种群繁殖成功率:"主雄控制理论"认为,雌性被动集群,即雌性群体稳定性主要受到主雄控制力影响,稳定的雌性集群有利于降低婚外配事件的发生,繁殖群内雌鹿数量越多、行为越稳定,种群繁殖成功率越高[11—12]。在马鹿(*Cervus elaphus*)[13—15]、梅花鹿(*Cervus nippon*)[16]等鹿科动物存在类似的研究结论。(2)雌性自身的适合度收益:雌性集群有利于协作育幼和集群觅食。研究表明麋鹿育幼期与繁殖期高度重叠,雌性协作育幼(或称"异亲抚养",隶属合作繁殖系统)有利于节约亲本雌性看护时间,提升后代成活率[17—20]。与此类似,雌性驯鹿(*Rangifer tarandus*)偶尔会通过喂养彼此的幼崽获取适合度收益[21]。(3)群体适合度收益:集群状态下,雌性能通过感知群体中其他个体的发情状态(即激素水平变化),同步调整自身发情时间;减少两性在发情交配上的能量损耗,提升种群繁殖率[13, 22]。此外,"群体增强假说"认为,雌性集群有利于促进雌性间的种群抚养,包括异乳和协同育幼行为),提高幼崽存活率,如异乳行为(哺乳非亲子代)能改善幼崽免疫的收益,提高幼崽存活率[23—24]。(4)生活环境存在天敌的情况下,发情期集群还有利于降低天敌捕食率。综上,多数有蹄类动物雌性个体集群活动对育幼与繁殖均具有重要意义。

麋鹿是中国特有的湿地大型鹿科动物。由于人类活动、气候变化和历史变迁等因素,麋鹿于 1900 年在中国野外灭绝(IUCN),少数个体流落海外[16, 25—26]。苏北沿海滩涂 1986 年从英国重引入 39 头麋鹿,开启了麋鹿在江苏的引种扩群、行为再塑和野化放归等历程[27—29]。目前发情期麋鹿圈群后群体稳定性研究仍待阐明[12, 30]。基于此分析大丰麋鹿发情进程中,圈养、散养、野生群雌性集群数量、生境选择、行为偏好,从多角度探究麋鹿繁殖群稳定性,揭示不同生境状态下的麋鹿繁殖策略差异。

本研究拟解决:繁殖群内雌性的数量差异;群体稳定性、繁殖期生境选择、行为偏好的差异。大丰麋鹿国家自然保护区的环境容纳量有限,将麋鹿引入国内其他适生区,是未来麋鹿扩群的必由之路[16]。本文旨在分析雌性麋鹿群体的繁殖策略,对麋鹿的进一步野放、新生境选择与行为适应都具有一定意义。

1 研究区概况

江苏省大丰麋鹿国家级自然保护区(北纬 32°59′—33°03′,东经 120°47′—120°53′,见图 1)位于江苏省盐城市东南部沿海,总面积 2666.7 hm^2。该地区属于典型的黄海滩涂湿地生态系统,有种子植物 60 科 197 属 284 种,植被类型从海滨向内陆由盐沼植被、盐土植被、杂草-灌丛-疏木植被到撂荒地植被过渡。光、热和降水充沛,年平均日照 2667.4 h,常年降水量 1068 mm,63%年降水集中在 6—9 月,无霜期 217 d,常年平均气温 14.1℃[26, 31]。

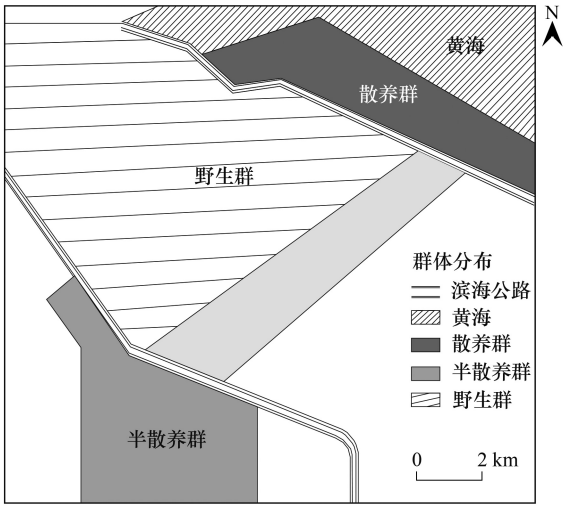

图 1 江苏大丰麋鹿国家级自然保护区位置

Fig.1 The location of the Dafeng National Nature Reserve in Jiangsu

2 研究方法

2.1 数据收集

本次研究涉及 3 种类型麋鹿群体:圈养群(Semi-range deer,SD):常年开展人工补饲;其中麋鹿 1216 头,雌雄比约为 3:1,密度 2.90 头/hm^2。野生群(Wild deer,WD):不受围栏约束,约 1000 头麋鹿,雌雄比约为 2:1,密度约 0.07 头/ hm^2。散养群(Free-range deer,FD):该区域无围网栏护,群体常年接受人工补饲,此区域与周边野生麋鹿相流通,约 1000—1200 头麋鹿,雌雄比约为 2:1,密度 1.00—1.20 头/ hm^2。

本研究于 2023、2024 年的 6 月 15 日至 8 月 15 日开展,每月调查 3 次(5 日、15 日和 25 日),时间段为 07:00—17:00。借助双筒望远镜(Nikon prostaff 10×42)、单筒望远镜(Bosma ED 25-50×82)、相机(Canon 5D 24-70mm)和小型无人机(DJI Mavic2)等设备追踪麋鹿信息。每发现一个群停留观察 15min,记录聚群数量(N)和聚群强度、行为表达、群体分布位点、调查时间、日期、天气、微生境类型等。

“群体稳定性”分为三个等级。等级Ⅰ:群内雌鹿以主雄为中心活动,处于相对稳定的状态,群体稳定性最高。等级Ⅱ:群内雌鹿活动分散,与主雄活动不一致,群体聚集性一般,稳定性中等。等级Ⅲ:群内多个雄性个体,或群主离群,群处于不稳定状态,稳定性较差。本研究同时加入了群体雌性数量的分析。

本文将麋鹿发情期微生境分为草丛、沟塘、树林、裸地和其它 5 种类型。其中,草丛为灌木或湿地常见禾本科植物的小片区域;沟塘包括人工或天然形成的水渠、沼泽、河流、小湖泊;裸地包括滩涂在内的无植被生长的裸露地面;树林为植被类型主要是乔木的林地区域;其它包括不属于以上生境类型的区域,如补饲点、小土坡、农田、路道等。

发情期雌性麋鹿行为采集包括:卧息,个体躺卧地面,四肢伸展或半伸展;静息站立;个体位移;采食,进食植被或食槽中人工投喂的食物[32]。

2.2　数据处理与统计分析

采用 SPSS 17.0 进行统计分析和绘图。经 Shapiro-Wilktest 检验原始数据均为非正态分布,用 Kruskal-Wallis 检验分析不同类型群体间差异;若总体差异显著则进一步采用 Mann-Whitney 进行组间两两比较,采用卡方 x^2检验比较不同类型群间微生境和雌鹿行为比例差异。数据以平均值±标准差(Mean±SD)方式呈现,$P<0.05$ 为差异显著。

3　结果与分析

3.1　发情期聚群数量及群体稳定性

本文共收集发情期的集群 304 个(间距均大于 50m),包含圈养群 99 个、散养群 109 个和野生群 96 个,且群体数量差异显著($x^2=15.800$, $df=2$, $P<0.01$)。

发情期稳定性等级最高的集群数量最多(等级Ⅰ,$N=159$),稳定性中等的群体次之(等级Ⅱ,$N=112$),稳定性低的群体最少(等级Ⅲ,$N=33$)。等级Ⅰ的群体数显著多于等级Ⅱ、Ⅲ的群体数($Z_{Ⅰ-Ⅲ}=-3.702$,$P<0.010$; $Z_{Ⅰ-Ⅲ}=-2.342$,$P=0.019$);等级Ⅱ和Ⅲ间的群体数($Z_{Ⅱ-Ⅲ}=0.505$,$P=0.617$)差异不显著。

不同野放类群麋鹿发情期集群数量差异表现为(图 2):(1)圈养群稳定性不同的群间数量差异显著($x^2=9.656$, $df=2$,$P=0.008$),等级Ⅰ的群体数少于等级Ⅱ的群体数($Z_{Ⅰ-Ⅱ}=-2.957$,$P=0.031$);等级Ⅰ、Ⅱ的群体数与等级Ⅲ的群体数($Z_{Ⅰ-Ⅲ}=-1.538$,$P=0.126$;$Z_{Ⅱ-Ⅲ}=0.505$,$P=0.547$)差异不显著。(2)散养群稳定性不同的群间数量差异显著($x^2=6.161$, $df=2$, $P=0.045$),等级Ⅰ的群体数显著多于等级Ⅱ的群体数($Z_{Ⅰ-Ⅱ}=2.418$,$P<0.050$);等级Ⅰ、Ⅱ的群体数与等级Ⅲ的群体数无显著差异($Z_{Ⅰ-Ⅲ}=-1.280$,$P=0.016$;$Z_{Ⅱ-Ⅲ}=0.618$,$P=0.203$)。(3)野生群稳定性不同的群间数量无显著差异($x^2=3.273$, $df=2$, $P=0.194$)。

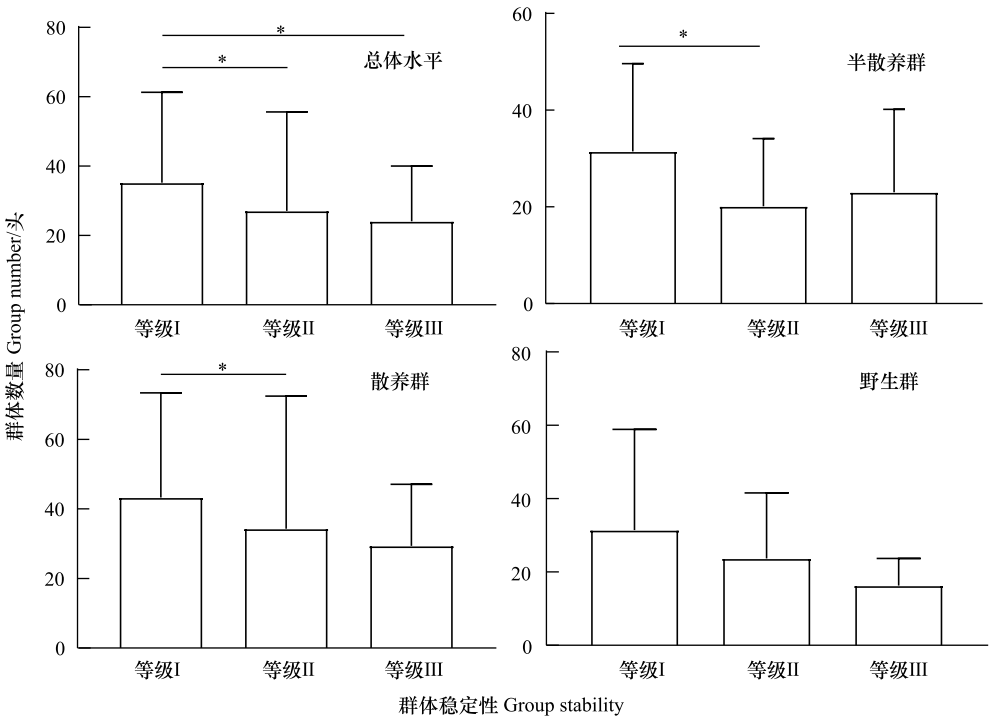

图 2　三种野放类群的群体稳定性差异比较

Fig.2　Group stability level for three types of groups during the rutting season

*: $P<0.05$

3.2 雌性数量及行为偏好

在 304 个繁殖群中,群内雌性数量平均数为(30.94±26.45)头,最大群 226 头,最小群 4 头。圈养群内雌性数量均值为(27.47±18.69)头/群(N_{max} = 95 头,N_{min} = 7 头),散养群内雌性数量(37.27±32.94)头/群(N_{max} = 226 头,N_{min} = 7 头),野生群群内雌性数量(27.52±23.82)头/群(N_{max} = 160 头,N_{min} = 4 头)。三种类型的群间雌性平均数差异显著(x^2 = 6.774, df = 2, P = 0.034),其中,散养群雌性数显著高于野生群(Z_{FD-WD} = −2.444, P = 0.015)、圈养群与散养群(Z_{SD-FD} = −1.994, P = 0.059),圈养群与野生群比较,差异均不显著(Z_{SD-WD} = −0.561, P = 0.510),见图 3。

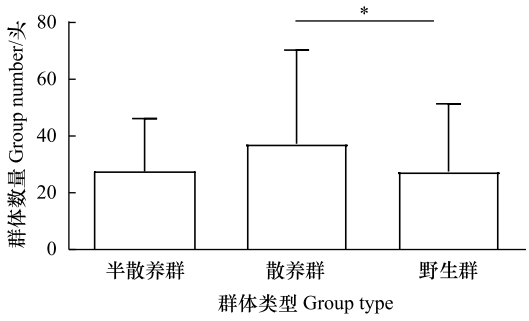

图 3 三种类型群体雌性数量

Fig.3 Number of females in three types of groups during the rutting season

α-雄性:本文发情圈群稳定后,主雄的日常行为对后宫雌性数量差异影响不显著(x^2 = 5.210, df = 3, P = 0.157),组间比较仅卧息-采食($Z_{卧-采}$ = −2.225, P = 0.027)差异显著,其它比较均差异不显著($Z_{卧-移}$ = 1.298, P = 0.228;$Z_{卧-站}$ = −1.209, P = 0.181;$Z_{移-采}$ = −1.770, P = 0.077;$Z_{站-移}$ = −0.346, P = 0.729;$Z_{站-采}$ = −1.349, P = 0.228)。

群内雌性:集群期雌性间存在明确的行为一致性(x^2 = 8.562, df = 3, P = 0.036)。如群内处于卧息状态的雌性数多于处于移动、采食行为的雌性数($Z_{卧-移}$ = −2.294, P = 0.022;$Z_{卧-采}$ = −2.227, P = 0.026),其余行为比较差异均不显著($Z_{卧-站}$ = −0.974, P = 0.332;$Z_{移-采}$ = −0.938, P = 0.349;$Z_{站-移}$ = 0.512, P = 0.621;$Z_{站-采}$ = −0.087, P = 0.934),见图 4。

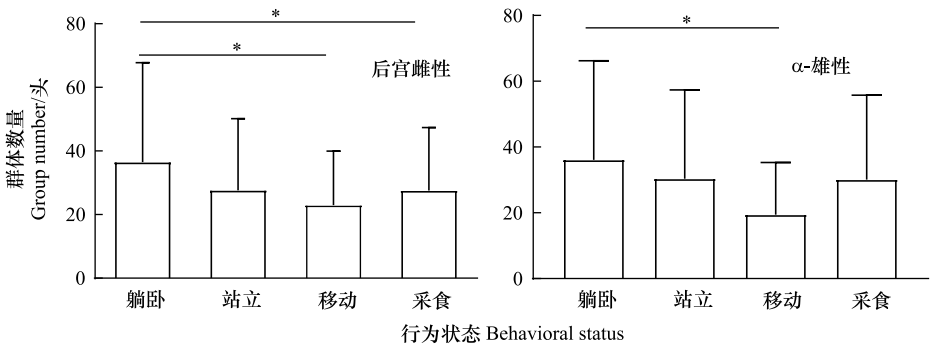

图 4 不同行为状态下的后宫雌性与群主雄性

Fig.4 Behavioral conditions of females and α-males during the rutting season

3.3 微生境偏好

群体微生境选择偏好(图 5):草丛、裸地、沟塘+裸地、沟塘+草丛、沟塘、树林、其它(排序从高到低)。三种群对生境选择的偏好都存在极显著差异(x^2 = 69.00, df = 12, P < 0.001)。组间比较结果显示,圈养群与散养群(x^2 = 17.95, df = 6, P = 0.006)、圈养群与野生群(x^2 = 37.83, df = 6, P < 0.001)、散养群与野生群(x^2 = 48.55, df = 6, P < 0.001)生境偏好均存在极显著差异。

雌性对微生境的偏好依次为(图 5):裸地、沟塘+裸地、其它、草丛、沟塘+草丛、沟塘、树林(按微生境内雌性数量由多到少排序)。整体上差异显著(x^2 = 14.49, df = 6, P = 0.025),各生境间比较差异显著的:裸地与草丛(Z = 2.304, P = 0.0214)、裸地与沟塘(Z = −2.663, P = 0.008)、裸地与树林(Z = −2.960, P = 0.0031)、其它与树

林($Z=-0.659$,$P=0.032$)和草丛与树林($Z=-2.139$,$P=0.033$),其它组间比较差异均不显著。

圈养群雌性微生境偏好(图 5):其它、裸地、沟塘、沟塘+草丛、草丛、沟塘+裸地、树林。不同生境间雌性数量差异显著($x^2=13.45$,$df=6$,$P=0.037$),其中,裸地与沟塘+裸地($Z=-1.644$,$P=0.035$)、裸地与树林($Z=-2.598$,$P=0.010$)、其它与树林($Z=-2.268$,$P=0.028$)、沟塘与树林($Z=-2.139$,$P=0.036$)差异显著,其它组间比较差异均不显著。

散养群雌性微生境偏好(图 5):沟塘+裸地、裸地、草丛、沟塘+草丛、沟塘、其它。不同生境间雌性数量差异显著($x^2=13.45$,$df=6$,$P=0.037$),其中,裸地与沟塘($Z=-2.268$,$P=0.028$)、沟塘+裸地与沟塘($Z=-2.833$,$P=0.005$)、沟塘+裸地与草丛($Z=-2.252$,$P=0.025$)、草丛与沟塘($Z=-2.266$,$P=0.024$)差异显著。由于树林与其它两种生境少于 2 个样本未进行组间比较,其它组间比较差异均不显著。

野生群雌性微生境偏好(图 5):裸地、沟塘+裸地、沟塘+草丛、草丛、沟塘、树林、其它。不同生境间雌性数量差异不显著($x^2=0.754$,$df=6$,$P=0.980$)。

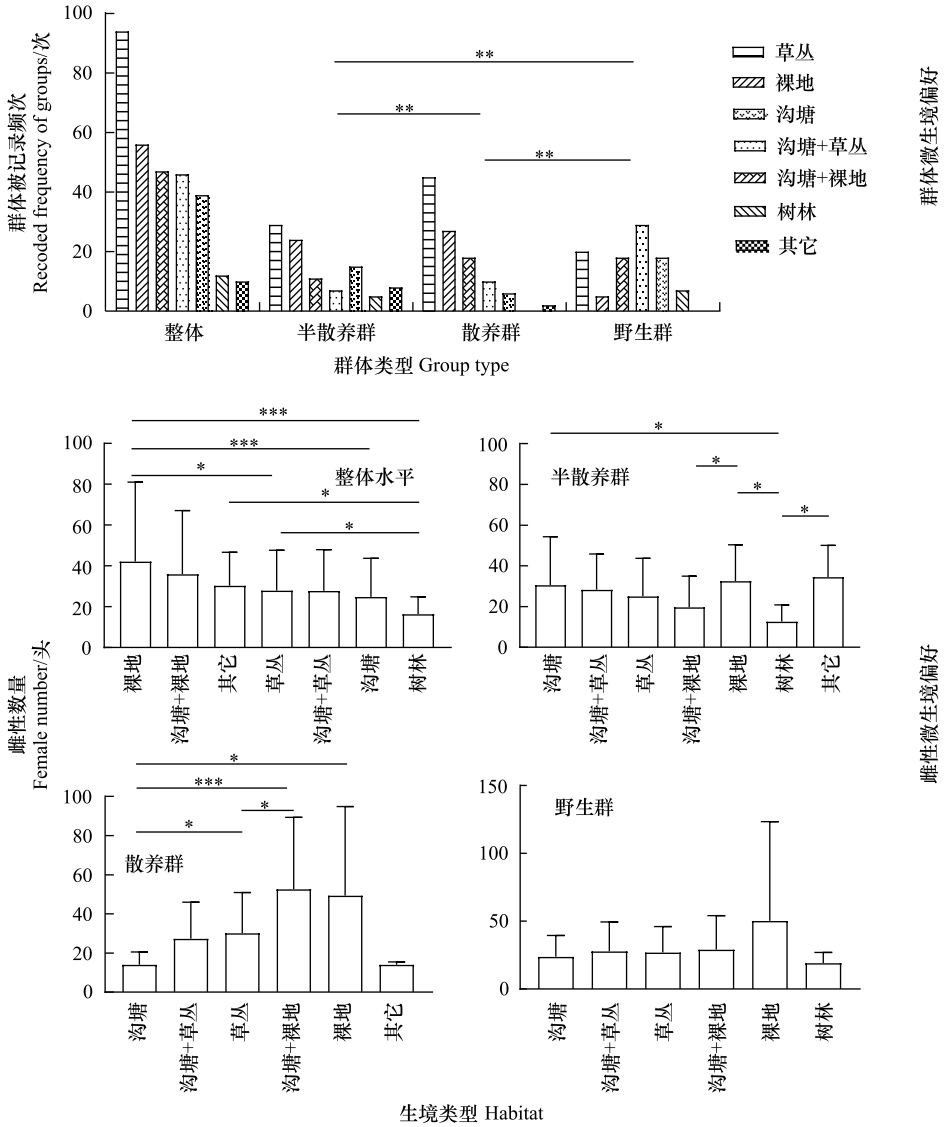

图 5　繁殖期群体及雌性微生境选择

Fig.5　Habitat chose of different group types and habitat chose of females

*:$P<0.05$;**:$P<0.01$;***:$P<0.001$

4 讨论

本研究中三种野放状态下,群内平均雌性数为(30.94±26.45)头,这与陆军等[33]报道基本一致。但麋鹿群体总数超过 3000 头,远高于以往研究[34],陆军等研究麋鹿总数少于 100 头。本研究麋鹿群内雌性数最多达 226 头,这刷新了历史记录中繁殖群群内雌性的最大值。而群内雌性的平均数量较前期研究未发生显著变化,这表明尽管随着麋鹿数量大幅增大,保护区环境容纳量有限导致种群密度增加,但平均群大小仍然保持在较为稳定的水平,这在一定程度上有利于群体维系,保证两性繁殖成功率。

繁殖群数量层面,散养群(109 个)多于圈养群(99 个),圈养群多于野生群(96 个),不同区域群体数量差异可能受到环境限制和人为干扰的协同影响。由于保护区野生群分布区域里村庄、路道、沟塘、渠道等人类用地交错,人为活动极大地影响野生麋鹿活动,尤其近年来苏北滩涂大规模互花米草治理后海堤外滩涂生境泥炭化和浅水化[25],麋鹿只能游走于海堤内侧,这些因素限制了麋鹿聚集活动。而圈养区内,麋鹿数量相对较少,围网和群体数量均限制雌性麋鹿的集群大小。保护区散养群没有围网限制,人为干扰少,较为均质的环境资源能够吸引更多个体参加繁殖,因此麋鹿数量较圈养群、野生群更多,且更易形成稳定的繁殖群。

研究结果表明散养群雌性显著多于半散养群和野生群,这可能与群体所处环境的资源丰度有关[35]。麋鹿在由圈养群过渡到散养群,再过渡到野生群的过程中,可能存在环境适应性的集群数量变化。食物资源层面,繁殖期雌性非常依赖食物资源以为自身提供能量[36],由于散养群处于圈养到野放的过渡阶段,因此保护区统一为所有群体较为集中的地方,提供大量食物资源(补饲);圈养群食物投放较为分散,而野放群完全依赖野外食物资源,相对而言可能食物资源竞争更剧烈。空间利用层面,圈养群、野生群毗邻城市、农田,而散养群位于海滨区域(图 1),除图 1 中所划定区域外,周边的滨海湿地丰富的食物资源和生存空间供给群内更多个体利用,群内雌性更多。麋鹿能够根据所处环境调节群大小,这一定程度上说明了动物对保护区环境良好的适应性[37],但这也提示由于环境承载量有限和麋鹿数量增多带来的人兽冲突、资源利用与生物多样性保护冲突等问题[38],也同样值得深究。

与群大小的影响因素类似,群体稳定性不仅受资源丰度制约,还受到优势雄性适合度的影响。雌性麋鹿集群数量多且稳定性高,反映了主雄控制力强且雌性群凝聚力高;反之,雌性集群数量少、稳定性低,则表明主雄控制能力低、雌性凝聚力低。三种群体中,稳定性高(等级Ⅰ)的群体均数量最多,中稳定群(等级Ⅱ)、低稳定群(等级Ⅲ)数量次之;圈养群中不稳定群体稍多,而散养群和野放群中,稳定、中稳定、低稳定群体数量依次下降,实现了较为良好的过度。一方面,圈养群和散养群都有一定的食物补给干预,补饲点附近由于资源密度大,成为发情期聚集地,发情群之间距离相近且相互干扰,这可能导致不稳定状态的群体增多;而野生麋鹿自由活动觅食,各群之间的影响远小于圈养和散养群,因此群体稳定性差异不显著。另一方面,在繁殖期竞赛中,适合度水平决定了个体配偶数量,适合度高的雄性通常能占据更多雌性[7, 33—34]。群体内部,优势雄性公鹿会轮流占群形成一个优势占群系列[8]。集群情况反映了发情期主雄对雌性的控制维系能力和群体稳定性。结果可能说明生存空间会显著影响群内雌性数量,从而进一步影响发情雄性个体占群、圈群等繁殖策略[8]。

与以往的研究结果一致[34,39],成体雌性摄食时间较多,多因发情期前经历过怀孕产仔及发情中哺乳仔鹿需要足够的营养补充和休息恢复。研究结果亦显示与采食、移动行为相比,成体雌性多处于卧息状态,主雄往往伴卧其中,但休息时间远远少于成体雌鹿。可能的原因是,雌性处于卧息静态状态,更倾向于聚集在一起,某种程度可能更有利于主雄对雌性的控制和发情识别交配;成体雌性处于动态移动和采食状态,由集中趋于分散,群体活动范围扩大,雌性近距离接触其它单身雄性,从而增加“偷情”机会,增加主雄控群难度,也会造成群体雌鹿的流失[13]。此外,雌性的集群卧息能够通过形成空间接近网络,提高雌性群体凝聚力[40]。高凝聚力的雌性群利于发情期同步发情和产仔期同步分娩[22, 41],也有利于雌性间的种群抚养,从而提高幼崽存活率,提高个体、群体的广义适合度。

发情期不同类型群雌性集群的生境偏好有所不同,这与麋鹿对生境资源的利用策略有关。早先研究发现撂荒地常作为麋鹿发情场地,多因这种地块存在丰富食源且空旷易警觉避险[42]。本研究中雌性集群倾向于选择草丛、裸地和沟塘等生境作为栖息地。发情期雌性需要大量食物资源,草丛生境具备较高的食源性、一定的隐蔽性和舒适性,因此通常被优先选择。目前,保护区内植被退化严重,植被低矮,生物量较低,麋鹿采食投入的时间也随之增加,因此草丛替代了撂荒地功能。麋鹿发情期能量消耗巨大,沟塘生境可为麋鹿提供水源、降温避暑。此外,本研究调查中发现,视野开阔的裸地生境中雌性集群数量庞大,这可能是由于裸地生境有利于主雄对雌性的管理,也是理想的交配场地。生境选择可能是繁殖策略的另一投射,对不同生境的选择反映了个体对环境的适应性。

本研究可能对于保护区麋鹿及环境管理有如下三点启示:(1)开展麋鹿保护工作时,需要依据生境、资源丰度配置合理的群体规模,并适时进行种群调控;(2)科学的生境配置不可或缺,繁殖期需要为麋鹿提供一定的发情繁殖交配空间;(3)“渐进式的软释放”是实施恢复麋鹿野生种群恢复工作的良好策略。多数有蹄类动物繁殖期也具有雌性集群习性[43],研究启示同样适用野生动物技术管理,包括种群调控、生境配置及野外放归策略等。同时,研究还存在着一定的不足,由于保护区及周边范围过大、麋鹿群体数量过多,难于实施对每个群体的实时跟踪观察、了解群体的动态变化,记录群间个体交换有较大难度。期望这些不足能够随着野外定点监控、遥感跟踪技术的日益成熟,得以在未来的研究中予以弥补。

5　结论

麋鹿发情期雌性集群数量受生存状态和栖息地生境影响;群内个体会依据资源状况调整自身行为适应性。雌性集群群体的稳定性,也关系到主雄繁殖、交配的成功率,因此麋鹿繁殖期内雌性集群数量变化反映了麋鹿繁殖策略适应性调整。繁殖期大丰雌性麋鹿最大集群数和平均集群数量,散养群远远多于野生群和圈养群,散养群是麋鹿种群发展过渡阶段,散养群或许是最为理想的。大丰麋鹿种群最终目标是在沿海滩涂恢复麋鹿的野生种群。目前,人类活动干扰因素日益成为大丰野生麋鹿种群发展的瓶颈。只有在沿海滩涂统筹规划,科学管理适宜生境及人为活动,才能推动野生麋鹿种群科学发展。

参考文献(References):

[1] 尚玉昌, 动物行为研究的新进展(七):动物的婚配体制. 自然杂志, 2013, 35(4): 258-263.

[2] Carranza J, Female attraction by males versus sites interritorial rutting red deer. Animal Behaviour, 1995, 50(2): 445-453.

[3] Emlen S T, Oring L W, Ecology sexual selection and the evolution of mating systems. Science, 1977, 197(4300): 215-223.

[4] Parker G A, Birkhead T R, Sperm Competition and Mating Systems, in *Behavioural ecology: An evolutionary approach* (J.R. Krebs, N.B. Davies, Editors), 1997, Blackwell Scientific Publication, Oxford, 214-244.

[5] Randall J A, Hekkala E R, Cooper L D, Barfield J, Familiarity and flexible mating strategies of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*. Animal Behaviour, 2002, 64(1): 11-21.

[6] 蒋志刚, 丁玉华, 大丰麋鹿与生物多样性. 2011, 北京,中国: 中国林业出版社.

[7] 任义军, 王立波, 俞晓鹏, 郜志鹏, 原宝东. 休情状态下圈养麋鹿昼间冲突行为初步分析. 四川动物, 2018, 37(1): 1-7.

[8] 蒋志刚, 李春旺, 曾岩, 麋鹿的配偶制度、交配计策与有效种群. 生态学报, 2006, 26(7): 2255-2260.

[9] Clutton-Brock T H, Guinness F E, Albon S D, Red deer: Behavior and ecology of two sexes, 1982, The University of Chicago Press, 58: 592-593.

[10] 于长青, 梁崇歧, 陆军, 半自然条件下麋鹿的生长发育与繁殖习性. 兽类学报, 2006, 16(1): 19-24.

[11] Jiang Z, Liu B, Zeng Y, Han G, Hu H, Attracted by the same sex, or repelled by the opposite sex? Sexual segregation in Père David's deer. Chinese Science Bulletin, 2000, 45(6): 485-491.

[12] Li C, Jiang Z, Zeng Y, Yan C, Relationship between serum testosterone, dominance and mating success in Père David's deer stags. Ethology, 2004, 110(9): 681-691.

[13] Li C, Jiang Z, Zeng Y, You Z, Rutting tactics in Père David's deer stags under different population densities and during different rut periods. Biodiversity Science, 2005, 13(5): 424-431.

[14] Li C, Jiang Z, Zeng Y, Bellowing, rank-class and mating success in Pere David's deer stags. Zoological Research, 2001, 22(6): 449-453.

[15] Wilson A J, Morrissey M B, Adams M J, Walling C A, Guinness F E, Pemberton J M, Clutton-Brock T H, Kruuk L E B, Indirect genetics effects and evolutionary constraint: an analysis of social dominance in red deer, *Cervus elaphus*. Journal of Evolutionary Biology, 2011, 24(4): 772-783.

[16] Jiang Z, Kaji K, Ping X, The tale of two deer: Management of Père David's deer and sika deer in anthropogenic landscape of eastern Asia. Animal Production Science, 2016, 56(6).

[17] Lukas D, Clutton-Brock T, Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2012, 279(1736): 2151-2156.

[18] David-Barrett T, Dunbar R I M, Cooperation, behavioural synchrony and status in social networks. Journal of Theoretical Biology, 2012, 308: 88-95.

[19] Clutton-Brock T H, Social evolution in mammals. Science, 2021, 373: 6561.

[20] Ben Mocha Y, Dahan T, Zou Y, Griesser M, Markman S, Evidence for a reproductive sharing continuum in cooperatively breeding mammals and birds: Consequences for comparative research. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2023, 290(2006): 20230607.

[21] Engelhardt S C, Weladji R B, Holand Ø, Røed K H, Nieminen M, Evidence suggesting that reindeer mothers allonurse according to the direct reciprocity and generalized reciprocity decision rules. PloS One, 2023, 18(12): e0295497.

[22] 马泽芳, 王玉龙, 贺俊峰, 雷振中, 鹿的同期发情技术研究进展. 东北林业大学学报, 2000, 28(2): 71-73.

[23] Kokko H, Johnstone R A, Clutton-Brock T H, The evolution of cooperative breeding through group augmentation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2001, 268(1463): 187-196.

[24] Kingma S A, Santema P, Taborsky M, Komdeur J, Group augmentation and the evolution of cooperation. Trends in Ecology & Evolution, 2014, 29(8): 476-484.

[25] Li Z, Sex-age related rumination behavior of Père David's deer under constraints of feeding habitat and rainfall. PLoS One, 2013, 8(6): e66261.

[26] 蒋志刚, 张林源, 杨戎生, 夏经世, 饶成刚, 丁玉华, 沈华, 徐安红, 于长青, 中国麋鹿种群密度制约现象与发展策略. 动物学报, 2001, 47(1): 53-58.

[27] 杨戎生, 张林源, 唐宝田, 钟震宇, 中国麋鹿种群现状调查. 动物学杂志, 2003, 38(2): 76-81.

[28] 张付贤, 孟庆辉, 蒋志刚, 孟秀祥, 程志斌, 宋苑, 白加德, 丁玉华, 温华军, 麋鹿沧桑命运与未来保护展望. 生态学报, 2022, 42(1): 1-10.

[29] 丁玉华, 朱梅, 任义军, 苏北滨海湿地麋鹿恢复种群的研究. 兽类学报, 2006, 26(3): 249-254.

[30] Shi X, Li Z, Do social rank and food supplementation affect grooming behavior? A test in Père David's deer. Acta Theriologica Sinica, 2017, 37: 53-58.

[31] 赵小雷, 凌云, 张光富, 解生彬, 华卫建, 丁玉华, 大丰麋鹿保护区不同生境梯度下滩涂湿地植被的群落特征. 生态学杂志, 2010, 29(2): 244-249.

[32] 蒋志刚, 麋鹿行为谱及 PAE 编码系统. 兽类学报, 2000, 20(1): 1-12.

[33] 陆军, 丁玉华, 半野生麋鹿集群行为的初步研究. 兽类学报, 1995, 15(3): 198-202.

[34] 游章强, 蒋志刚, 动物求偶场交配制度及其发生机制. 兽类学报, 2005, 24(3): 254-259.

[35] 范韦莹, 基于 MaxEnt 模型的石首麋鹿国家级自然保护区生境适宜性评价[D]. 中国科学院大学. 2021.

[36] Taborsky M, Cant M A, Komdeur J, The evolution of social behaviour. Cambridge, UK ed. 2021, Cambridge, UK: Cambridge University Press.

[37] 韩一敏, 肖梅, 何梦楠, 李明富, 侯蓉, 吴鹏程, 何芳, 谌利民, 胡杰, 陈鹏, 唐家河国家级自然保护区同域分布六种偶蹄类动物的活动节律与空间利用. 兽类学报, 2024, 44(5): 598-610.

[38] 刘彬, 安玉亭, 薛丹丹, 孙大明, 王立波, 刘德元, 任义军, 沈华, 人类活动对野化麋鹿生存的影响及保护对策. 四川动物, 2021, 40(2): 176-182.

[39] 曾岩, 蒋志刚, 李春旺, 阎彩娥, 张林源, 夏经世, 唐宝田, 麋鹿幼仔的活动同步性与同性聚群倾向. 兽类学报, 2004,(1):78-81.

[40] Zhao Y, Yan Y, Zhou K, Fu C, Yan X, Yu X, Zhu Q, Li Z, Social tolerance plays a key role in shared leadership. Animal Behaviour, 2025, 222(2025), 123126.

[41] 孟庆辉, 柏超, 宋苑, 单云芳, 李俊芳, 张树苗, 白加德, 钟震宇, 张成林, 孟秀祥, 重引入对麋鹿种群分娩定时及同步化的影响. 兽类学报, 2022, 42(4): 379-386.

[42] 任义军, 孙大明, 甄军爱, 王立波, 赵雨梦, 沈华, 刘彬, 陈玉清, 江苏大丰麋鹿国家级自然保护区麋鹿死亡分析. 兽类学报, 2022, 42(6): 741-748.

[43] Zhu Q, Guan J, Lei T, Kun X, Guo S, Zhao Y, Fu C, Yang L, Li Z, Sexually differentiated decision-making involves faster recruitment in the early stages for the Tibetan antelopes *Pantholops hodgsonii*. Current Zoology, 2024, 26: 1-12.