

非人灵长类个体的迁移与扩散

王程亮, 齐晓光, 郗文忠, 朱紫瑞, 邢连喜, 李保国

(西北大学生命学院, 西安 710069)

摘要: 迁移现象在群居动物中普遍存在, 在非人灵长类中尤为突出。在非人灵长类中, 大多数的迁移表现出强烈的雄性偏向性和雌性不进行迁移的形式。在一些少数的物种中, 也存在雌雄双方都进行迁移以及雌性偏向性迁移而雄性不迁移的形式。群居种类、一夫一妻制种类、独居种类的迁移模式上各有特色且不尽相同, 这是动物社群结构多样性的体现。驱赶和异性的吸引是推动个体迁移的两大动力, 驱赶多发生在一雄多雌的社群中, 异性吸引多发生在无亲缘关系的个体之间。个体迁移过程, 是个体付出与收益的平衡。迁移不仅是非人灵长类动物生活史中的一个重要环节, 同时在不同种群间个体基因交流上也有明显的作用。

关键词: 非人灵长类; 迁移现象; 近亲交配; 生殖策略

中图法分类号: Q981 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3193 (2008) 03-0256-08

个体的扩散 (Individual dispersal) 在动物界中普遍存在, 尤其在运动能力较强的脊椎动物中表现出明显的扩散形式^[1], 这影响到个体的生活史、种群构成、延续与进化、地理分布等^[2]。作为了解物种的一个重要尺度, 扩散现象近年来日益受到关注, 特别是在鸟类和哺乳动物中, 成为动物生态学研究的核心问题之一, 其目的是通过个体扩散的时间和空间尺度来揭示物种在不同栖息地间选择和利用的规律^[3]。而在具有社会性的非人灵长类物种中, 个体扩散多出现在同一或相邻的几个社群间, 这种行为往往是定向且具有一定时间性^[4]。灵长类学家们习惯将这种具有社会和生态双重效用的短距离扩散称为个体的迁移 (migrate 或 transfer)^[5]。

早期灵长类学者曾认为非人灵长类社群是一个个孤立的单位, 随着野外观察研究的不断深入, 个体在社群间的迁移和变化才逐步被发现^[6]。基于对处在不同生境下非人灵长类物种的研究, 发现虽然具有不同的社会结构, 但非人灵长类个体的迁移扩散行为却有着广泛的共性与规律^[7-8]。社群中某一性别的个体总是在即将发育到性成熟时离开出生群, 加入到另一社会单元内, 而与其相对应的另一性别个体却终生留在出生群内^[5]。同时, 不同物种迁移的形式又具有其各自的特征, 迁移过程根据其社会结构的不同表现出很高的多样性^[9]。非人灵长类也因此被认为是在脊椎动物中具有很高扩散能力的一个类群^[10]。迁移与扩散不可避免地会为迁移者带来更高的被捕食、饥饿、被攻击等危险^[5], 那么为什么这么多非人灵长类物种都存在个体迁移这一制度? 个体迁移的动力和收益又是什么? 本文通过对有关非人灵长类动物扩散行为研究结果的回顾, 综述了非人灵长类迁移行为与年龄、性别、社会

收稿日期: 2007-09-06; 定稿日期: 2008-04-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30630016, 30570312 和 30770375); 日本 COSMO 石油环保卡基金资助项目

作者简介: 王程亮 (1981-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学和保护生物学研究。

通讯作者: 李保国, E-mail: baoguo@nwu.edu.cn

结构、栖息地质量、性竞争之间的关系,以期对国内相关方面的研究能有所借鉴与裨益。

1 非人灵长类个体迁移与扩散的术语定义

迁移与扩散(Dispersal and Emigration)是动物群或动物个体从一个区域或栖息地到另一个区域或栖息地的移动行为^[1]。而对不同的动物类群,研究人员往往是在不同的层面上来应用这一名词,根据形式与功能的分化,进行术语的定义。

1.1 长距离扩散与短距离扩散

长距离扩散(Long-distance dispersal, LDD),主要用来描述运动器官发达,能够进行长距离移动的动物的扩散^[3]。如生活在东非的角马(*Connochaetes taurinus*),在塞伦盖蒂(Serengeti)大草原上追逐牧草的迁徙,南北方向约200 km,东西方向约170 km^[1]。再如生活在北半球的迁移鸟类,每年定期穿越赤道进入南半球过冬,次年春天再飞回北半球^[1]。

短距离扩散(Short-distance Dispersal, SDD),是指没有长距离移动能力或不愿意进行长距离移动的动物的扩散^[3]。如体重只有250mg的大黄蜂(*Bombus terrestris*)只能迁移几百米的距离来完成生殖^[3]。非人灵长类个体的扩散就属于这种类型。大多数非人灵长类个体,会在同一或不同栖息地内的不同社群间迁移,尽管迁移的距离不长,却是大多数非人灵长类生活史中重要的一环。

1.2 出生迁移和次级迁移

Greenwood(1980)根据个体扩散出现时的身体发育阶段与功能,将鸟类与哺乳类个体的扩散划分为出生扩散(Natal Dispersal)和次级扩散(Secondary Dispersal)两类。而在非人灵长类物种中,这种扩散多表现为个体在不同社群中的迁移,灵长类学者又将这种扩散划分为出生迁移(Natal Emigration/Transfer)和次级迁移(Secondary Emigration/Transfer),以此对非人灵长类个体的迁移进行界定。

出生迁移(Natal Emigration/Transfer),是指个体初次从出生群或出生地中迁出,随后迁入另一个繁殖群的迁移过程。一些物种也表现为在离开出生群后暂时独立生存或加入某些特殊社群(如全雄群),经过一段时期后再加入繁殖群的过程^[11-12,5]。这种迁移现象在很多灵长类物种中都存在,而且经常发生在个体发育即将到达性成熟时的亚成年个体身上^[6,10]。

很多非人灵长类的生活史中,个体并不仅局限于单次的出生迁移,它们会在不同社群间反复移动,有时甚至还会回到原来的出生群中,这种迁移形式就是次级迁移。次级迁移,也叫生殖迁移(Secondary or Breeding Emigration/Transfer),是指个体进行出生迁移之后所有的迁移形式,也就是个体性成熟之后,在各社群间定向或不定向的各种迁移形式^[12,10]。

2 非人灵长类个体迁移与扩散的年龄和发育阶段

总的来说,非人灵长类个体的出生迁移的发生频率高于次级迁移的发生频率,而出生迁移多发生在个体亚成体时期。雄性个体会选择在初具交配能力的青春期前后迁移^[4],而雌性的迁移一般发生在首次出现性生理周期之后^[13]。对于某些特殊的物种,个体迁移发生时所处的年龄和发育阶段也存在变化,甚至在同一物种的不同种群间也存在着很大的差异^[5]。如雌性阿拉伯狒狒(*Protopithecus hamadrayas*),如果在性生理周期出现之前就被其他雄性诱拐,则

它们在发育至亚成体之前就会从出生群迁出^[14]；相反，雄性草原狒狒 (*Papio cynocephalus*) 则会在青春期之后的几年里才陆续迁出^[15, 15-17]。

造成个体迁移年龄和发育阶段差异的原因是多方面的，如社会结构、亲缘关系、个体存活状况等，而主要因素是非人灵长类社群社会组织形式的多样性。如社会组织形式为多雄多雌的白喉卷尾猴 (*Cebus capucinus*)，个体迁出的平均年龄是 4.5 岁^[4]，这与雄性草原狒狒 (*Papio cynocephalus*) 在青春期之后的几年里陆续迁出有明显不同。另外，在一些猕猴种类的社群中，雄性个体等级的高低是其在性选择中竞争力强弱的决定因素，而等级的高低又取决于雄性在群中生活时间的长短^[18]。在此情况下，亚成体雄性如果能尽早地迁移，那么这些个体在生殖群中就能够期望达到很高的社会等级，也就是能够取得很高的生殖成功^[19-21]。但是，并不是所有的物种都期望尽早地进行出生迁移。在长尾猴属 (*Cercopithecus*) 和狒狒属 (*Papio*) 的一些种类中，个体能够在很短的时间里迅速达到很高的社会等级，于是生殖成功率和群中的资历没有直接的相关性，因此，迁出的迟早在这些种类中就不明显^[9, 22]。

3 非人灵长类个体的迁移与扩散的模式

在非人灵长类中，除极少数一夫一妻制 (Monogamous) 和一妻多夫制 (Polygynous) 物种外，通常迁移与扩散行为只发生在雄性身上，而雌性则表现出对出生地和出生群的偏好 (Philopatry) 而不进行迁移^[10, 23-24]。这种只限于某一性别的迁移在具有社会性的群居物种中十分普遍，并且迁移的形式表现出多样性，这种多样性也同样体现在不同物种对出生地的偏好性程度上^[10]。尽管非人灵长类个体迁移形式纷繁复杂，但是迁移的模式却大同小异。

3.1 群居型 (Gregarious) 种类的迁移与扩散模式

与许多哺乳动物一样，大多数的非人灵长类，都是以群居的方式生活^[12]。这种生活群把动物个体有机的结合在一起，具有一定的结构和功能。在这样的生活群中，大多数的雄性表现出强烈的迁移趋向，而雌性则表现出对栖息地更强烈的依赖而不进行迁移^[10]。另一方面，这种迁移方式在群居的非人灵长类中并不是绝对的，它们中间也存在着雌性偏向性迁移，而雄性表现出对栖息地强烈的依赖和雌雄双性偏向性迁移。

3.1.1 雄性个体偏向性迁移模式

雄性个体偏向性迁移的种类主要发生在旧大陆猴 (Old World monkey species) 以及新大陆猴 (New World monkey species) 中的卷尾猴属 (*Cebus*) 和松鼠猴属 (*Saimiri*) 的一些种类中^[25-26]。雄性个体进行迁移，主要是进行出生迁移。出生迁移发生时，青年个体可能会受到出生群中优势等级的雄性的驱赶^[5]。因为青年个体的出生迁移一般发生在达到或者即将达到性成熟时，这就潜在的威胁到了优势等级雄性的生殖交配权。因此，优势等级雄性决不会容忍青年个体达到出生迁移年龄而在群中继续存在很长的时间，就会表现出驱赶行为，最终导致出生个体的出生迁移。

即将性成熟的出生青年雄性，会同群中的年龄相近的个体，或已经性成熟的兄弟，共同迁出或者进入到有着熟悉的雄性的群中，这就是平行迁移 (Parallel emigration)。平行迁移是指在非人灵长类同一社群内两个或两个以上有迁移倾向的个体组织在一起，共同迁移的形式^[4]。青年个体独自离开自己熟悉的出生地，势必会受到掠夺的风险，同种陌生个体的攻击，甚至饥饿等潜在的能量消耗^[27]。如果同自己的同胞一起外迁，这些风险会大大减小。

因此平行迁移可以使个体在迁移过程中依然保持着协作联合,可以降低迁移过程中的掠夺或同种个体之间的打斗,被天敌捕食等危险的发生概率^[27],并且进入到新的生殖群后能够形成一个潜在的联盟来对抗群中个体的敌视^[27-28]。因此平行迁移也被视为迁移个体减少潜在消耗的一种协调机制^[28]。

雄性参与到次级迁移当中,是为了寻求更高的生殖收益^[10, 29],或回避种内激烈的同性竞争的结果^[30, 34]。在环尾狐猴 (*Lemur catta*) 中,成年雄性迁入的生殖群,是经过挑选的,在被选中的生殖群中更有利于提高生殖收益^[31];在旧大陆猴中,成年雄性通过次级迁移,期望提高自己的等级地位^[7]。在这些非人灵长类的社群中,等级高低不但和生殖成功率的高低有着很明显的关系^[32],而且更是群内同性竞争的反映^[8]。在激烈的竞争中,处于不利地位的雄性得不到很高的等级地位,也就得不到很高的生殖收益。因此,他们只能参与到次级迁移当中,期望通过迁移,改变自己的等级序位,继而提高生殖收益^[33]。

3.1.2 雌雄两性个体偏向性迁移模式

雌雄双方都发生迁移,并不是雌雄双方进行迁移的概率相等(或“有相等的概率”)。在他们的迁移过程中,会表现出以某一性别为主^[5]。这种迁移方式是雌雄双方不同迁移目的的体现。如红吼猴 (*Alouatta seniculus*) 的种群中,雄性从出生群迁出后,会很规律地迁入一个已知的临近群;雌性从出生群迁出后,更喜欢同独居生活的雄性以及另外一些陌生雌性建立一个新的群^[17]。在不同的目的下,雌雄两性就会表现出迁移的差异。

雌雄个体从出生群中迁出后,雌性个体更期望在不同的生殖群之间进行次级迁移^[34-35]。如阿拉伯狒狒 (*Papio hamadrayas*),雄性个体从出生群迁出,会终生生活在出生地周围,从非出生群中诱拐未成年雌性来壮大自己的单元。雌性个体在初潮之前进行出生迁移,迁出的雌性个体会直接被自己出生地附近的雄性所收养。在随后的日子中,雌性还可能再次被其他雄性所收养,并且会在不同的生殖群或者栖息地间不断的转移,最终生活在陌生的生殖群中^[35]。

3.1.3 雌性个体偏向性迁移模式

与雄性个体普遍的迁移不同,雌性个体的迁移只是集中在一小部分的非人灵长类的种类中。雌性个体发生迁移并没有明显模式可循,迁移的原因同社群的物理环境改变或者社群中的突发事件有关。在绿疣猴属 (*Procolobus*) 中的一些种类中,如果社群发生了雄性替代,雌性就会迁移^[36]。在黄褐猕猴 (*Macaca ochreata*) 中,三只雌性在一次飓风后迁出^[37],这是因为栖息地的生存环境受到了重创。

雌性偏向性迁移的种类中,存在临时性迁移行为。雌性黑猩猩 (*Pan troglodytes*) 会在青春期间临时迁移到其他社群内^[9, 38],之后再返回到自己的出生群。但是,这样的过程也不是绝对的,迁出的雌性也可能在新的群中定居^[39]。在一个研究群中,九只迁出雌性中的六只最后又回到自己的出生群,并且成功繁殖;两只永久定居在其他群中,并且第一次怀孕也是在出生群之外^[39]。

3.2 一夫一妻制 (Monogamous) 种类的迁移与扩散模式

一夫一妻制的种类中,雌雄两性表现出相同概率的迁移倾向。但是迁出后的行为,雌性和雄性却有不同。雌性希望在群外与陌生雄性结合,雄性则希望能够取代某一个单元的生殖雄性。克氏长臂猿 (*Hylobates klossi*) 中的两只雌性和一只雄性在其亲代领地的邻近领地内分别成功生殖;两只迁出雄性生活在其亲代领地的外围,最终,一只离开了领地另谋生路,

另一只在自己的父亲死去后返回到出生群替代了自己的父亲^[40-41]。

3.3 独居 (Solitary) 种类的迁移与扩散模式

独居的非人灵长类个体表现出典型的雄性个体迁移的趋势。雄性个体会在青春期时迁出,寻找群外陌生雌性,完成生殖。大部分的雌性个体会在自己的出生地附近定居,和群外的陌生雄性相结合来完成生殖^[42]。

4 非人灵长类个体在社群间迁移的动力和收益

促进非人灵长类个体迁移的诸多因素中,驱赶 (Eviction) 和受群外异性吸引 (Attraction) 起着举足轻重的作用^[5]。个体达到或者即将达到性成熟时, 交配能力也日渐成熟。如果长时间停留在群中, 必定会潜在地威胁到亲代个体的交配权, 亲代的驱赶就会发生; 如果群外的成年雄性企图侵入生殖群来争夺交配机会, 在激烈打斗之后, 战败者, 会被驱赶出社群。

在非人灵长类的社群中, 个体总是希望能够提高自己的交配机会^[43]。但是群内有限的雌雄个体, 也就是有限的生殖资源, 并不能允许所有的个体完成交配。于是这些得不到交配机会的个体就会加入到次级迁移的行列中, 期望从群外寻找交配机会。另一些生殖机会与等级有关系的种类中, 当成年个体的等级由于新个体的加入而降低, 这意味着生殖机会的降低^[19-20]。激烈的同性竞争, 决定了成年个体只能选择次级迁移来改变不利的现状。非人灵长类个体在特定时间内的具体迁移原因到目前很难有定论, 但是一些与之相关的动力却毋庸置疑地影响着迁移的发生。

4.1 驱赶 (Eviction)

驱赶行为多发生在一雄多雌单元中主雄替换的情况下。一个群外成年雄性或者全雄群的个体进入到一雄多雌的单元中, 企图取代单元中的生殖雄性。单元中的生殖雄性和入侵者必定会有很激烈打斗, 伴随着明显的外伤^[5]。这样的打斗通常不会只发生一次, 并且入侵雄性和群中的生殖雄性都有可能发起这样的打斗^[44]。如果群中的生殖雄性最终胜出, 那么入侵者会自动离开; 如果入侵者胜出, 那么群中的生殖雄性单独或携同一部分成年雌性一同迁移。群中的亚成年雄性也会因为雄性的替换而加速自己的出生迁移^[5]。

多雄群中由于驱赶而导致的迁移虽然不常见, 但偶有发生。这种迁移通常和新等级序位的建立有关^[7, 27]。群中曾经的优势等级个体不甘心等级地位的下降, 必定会和新优势等级雄性发生激烈的打斗, 战败者会主动迁移出社群^[45]。新优势等级雄性确立地位后, 还会向未成年雄性攻击, 迫使亚成年雄性发生迁移。优势等级雄性还会防止青年个体接近他们的母亲, 一直逼迫青年个体在群的外围活动^[46]。在长尾猴属 (*Cercopithecus*) 的一个研究群中发现, 四只雄性个体的等级因新个体的加入而降低, 所以他们主动迁移; 同样在斯里兰卡猴 (*Macaca sinica*) 中, 由于有新的个体加入, 建立了新的等级次序, 三只成年雄性消失, 其中一只在消失前有明显的打斗伤痕^[45]。同时, 以上两个物种中, 未成熟雄性同样被驱赶出了出生群。

4.2 群外异性吸引 (Attraction to Extragroup Individuals)

促进非人灵长类个体迁移的另一强大动力是异性吸引作用。社群中的低等级个体和亚成年个体, 为了避免高等级个体的攻击或近亲繁殖, 他们不可能和本群中的异性发生太多的接触。为了能够得到生殖交配权, 群外的异性对这些个体就有很大的吸引力。另一方面, 非

人灵长类社群外的独居或是全雄群的个体, 由于生殖压力的作用, 也会被社会群内的非亲缘异性所吸引。如在黑猩猩 (*Pan troglodytes*) 群中, 几乎所有的青春期雌性在动情期中迁移到了邻近的群中^[39, 47]; 如果一个群中包含有动情的雌性时, 雄性狒狒 (*Papio anubis*) 会陆续迁入到此群中。

非人灵长类个体在迁移的过程中, 必定会面临更高的被捕食风险、同不熟悉的个体争斗、饥饿威胁、更高的能量消耗等代价^[48-49]; 但个体通过迁移却可以获得的更高的收益, 如与异性交配的机会^[5]、寻找到更好的或者未开发的资源^[11]、避免激烈的同性竞争与近亲交配等^[6, 42, 50]。从行为生态学与长期进化的角度讲, 个体的迁移过程是付出与收益的平衡, 也正因如此, 非人灵长类个体的迁移才会成为非人灵长类个体生活史中的重要一环。

综上所述, 迁移是非人灵长类的一个生存策略, 也是漫长进化过程中对自然生存机制的适应。通过迁移, 非人灵长类个体可以不通过正面的竞争, 而得到有限的资源(如食物、栖息地、生殖权利等)。同时, 非人灵长类个体能够通过迁移获得较高的收益, 改变自己目前不利的境况, 并且能够弥补因为参与迁移而付出的能量消耗。迁移不仅是动物生活史中的一个重要的阶段, 同时在不同种群间的个体基因交流上也有明显的作用。

参考文献:

- [1] 尚玉昌. 动物行为学[M]. 北京: 北京大学出版社, 2005.
- [2] Clobert J, Dhondt AA, Danchin E, *et al.* Dispersal Causes, Consequences and Mechanisms of Dispersal at the Individual, Population and Community Level[M]. Oxford: Oxford University Press, 2001.
- [3] Nathan R. The challenges of studying dispersal[J]. Trends in Ecology&Evolution, 2001, 16: 481-483.
- [4] Jack KM, Fedigan L. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. Part 1: patterns and causes of natal emigration[J]. Animal Behaviour, 2004, 4(67): 761-769.
- [5] Pusey AE, Packer C. Dispersal and Philopatry[A]. In Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, *et al.* Primate Societies[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1987.
- [6] Itani I. A preliminary essay on the relationships between social organization and incest avoidance in non-human primates[A]. In Poirier FE. Primate Socialization[M]. New York: Random House, 1972.
- [7] Henzi SP, Lucas JW. Observations on the intertroop movement of adult vervet monkeys (*Ceropithecus aethiops*) [J]. Folia Primatologica, 1980, 33: 220-235.
- [8] Jones KC. Intertroop transfer of *Lemur catta* males at Berenty, Madagascar[J]. Folia Primatologica, 1983, 40: 145-160.
- [9] Packer C. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis* [J]. Animal behaviour, 1979, 27: 1-36.
- [10] Greenwood PJ. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals[J]. Animal behaviour, 1980, 28: 1140-1162.
- [11] Howard WE. Innate and environment dispersal of individual vertebrates[J]. American Midland Naturalist, 1960, 63: 152-161.
- [12] Greenwood PJ, Harvey PH. The natal and breeding dispersal of birds[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1982, 13: 1-21.
- [13] Sterck EHM. Female dispersal, social organization, and infanticide in langurs: are they linked to human disturbance? [J]. American Journal of Primatology, 1998, 44: 235-254.
- [14] Abegglen JJ. On Socialization in Hamadryas Baboons[M]. Cranbury, NJ: Associated University Press, 1984.
- [15] Glander KE. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys [J]. American Journal of Physical Anthropology, 1980, 53: 25-36.
- [16] Jones CB. Seasonal parturition, mortality, and dispersal in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray [J]. Breenesia, 1980, 17: 1-10.
- [17] Crockett CM. Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition[A]. In Small MF. Female Primates: Studies by Women Primatologists[M]. New York: Alan R. Liss, 1984.

- [18] Walters JR, Seyfarth RM. Conflict and cooperation[A]. In Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RW, *et al.* Primate Societies[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1987.
- [19] Norikoshi K, Koyama N. Group shifting and social organization among Japanese monkeys[A]. In Kondo S, Kawai M, Ehara A, *et al.* Proceedings from the Symposia of the Fifth Congress of the International Primatological Society[M]. Tokyo: Japan Science Press, 1975.
- [20] Sugiyama Y. Life history of male Japanese monkey[A]. In Rosenblatt JS, Hinde RA, Shaw E, *et al.* Advances in the Study of Behavior[M]. New York: Academic Press, 1976.
- [21] Drickamer LC, Vessey S. Group changing in free-ranging *Macaca mulatta*[J]. Primates, 1973, 14: 359-368.
- [22] Strum SC. Agonistic dominance in male baboons: An alternative view[J]. International Journal of Primatology, 1982, 3: 175-202.
- [23] Chapais B. Matriline membership and male thesis reaching high ranks in their natal troops[A]. In Hinde RA. Primate Social Relationships: An Integrated Approach[M]. Oxford: Blackwell, 1983.
- [24] Jack KM, Fedigan L. Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus apuinus* Part2: patterns and caused of secondary dispersal[J]. Animal Behaviour, 2004, 4 (67): 771-782.
- [25] Tatter I. The primates of Madagascar lemur, *Lemur fulvus mayottensis*[J]. Journal of Mammalogy, 1982, 60: 314-323.
- [26] Terborgh J. Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology[M]. Princeton: Princeton University Press, 1983.
- [27] Cheney, DL. Proximate and ultimate factors related to the mechanism of male migration[A]. In Hinde RA. Primate Social Relationships: An Integrated Approach[M]. Oxford: Blackwell Scientific, 1983.
- [28] van Hooff, JARAM. Relationships among non-human primate males: a deductive framework[A]. In Kappeler PM. Primate Males: Causes and Consequences of Variation in Group Composition[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [29] Alberts SC, Altmann J. Balancing costs and opportunities: dispersal in male baboon[J]. American Naturalist, 1995, 145: 279-306.
- [30] Dobson FS. Competition for mates and predominate juvenile dispersal in mammals[J]. Animal behaviour, 1982, 30: 1183-1192.
- [31] Sussman RW. Male life history and intergroup mobility among ringtailed lemurs (*Lemur catta*) [J]. International Journal of Primatology, 1992, 13: 395-413.
- [32] Jack KM. Males on the move: evolutionary significance of secondary dispersal in male nonhuman primates[J]. Primate Report, 2003, 67: 61-83.
- [33] Cheney DL, Seyfarth RM. Non-random dispersal in free-ranging vervet monkeys: Social and genetic consequences[J]. American Naturalist, 1983, 122: 392-412.
- [34] Harcourt AH. Strategies of emigration and transfer by primates, with particular reference to gorillas[J]. Zeitschrift für Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology, 1978, 48: 401-420.
- [35] Sigg H, Stolba A, Abegglen JJ, Dasser V. Life history of hamadryas baboons: Physical development, infant mortality, reproductive parameters, and family relationships[J]. Primates, 1982, 29: 129-141.
- [36] Starin ED. Monkey moves[J]. Natural History, 1981, 90: 36-43.
- [37] Ali R. The ecology and social behavior of the Agastyamali bonnet macaque (*Macaca radiata diluta*) [D]. University of Bristol, 1981.
- [38] Kawanaka K. Infanticide and cannibalism in chimpanzees hile Mountains[J]. African Study Monographs, 1981, 1: 69-99.
- [39] Pusey, AE. Inbreeding avoidance in chimpanzees[J]. Animal Behaviour, 1980, 28: 543-582.
- [40] TenazaRR. Territory and monogamy among Kloss' gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut Island, Indonesia[J]. Folia Primatologica, 1975, 24: 68-80.
- [41] Tilson RF. Family formation strategies of Kloss' gibbons[J]. Folia Primatologica, 1981, 35: 259-287.
- [42] Waser P, Jones WT. Natal philopatry among solitary mammals[J]. Quarterly Review of Biology, 1983, 58: 355-390.
- [43] Wrangham RW. An ecological model of female-bonded primate groups[J]. Behaviour, 1980, 75: 262-300.
- [44] Hrdy SB. The Langurs of Abu[M]. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1977.
- [45] Dittus W. Population dynamics of the toque monkey *Macaca sinica*[A]. In Tuttle RH. Socioecology and Psychology of Primates [M]. The Hague: Mouton, 1975.

- [46] Mohnot SM. Peripheralization of weaned male juveniles in *Presbytis entellus*[A]. In Chivers DJ, Herbert J. Recent Advances in Primatology[M]. New York: Academic Press, 1978, (9): 481-483.
- [47] Pusey, AE. Intercommunity transfer of chimpanzees in Gombe National Park[A]. In Hamburg DA, McCown ER. The Great Apes [M]. Menlo Park, Calif.: Benjamin/Cummings, 1979.
- [48] Isbell LA, Cheney DL, Seyfarth RM. Are immigrant vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*, at greater risk of mortality than resident? [J]. Animal Behaviour, 1993, 45: 729-734.
- [49] Johnson ML, Gaines MS. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1990, 21: 449-480.
- [50] Moore J, Ali R. Are dispersal and inbreeding avoidance related? [J]. Animal Behaviour, 1984, 32: 94-112.

The Individual Dispersal in Non-human Primates

WANG Cheng-liang, QI Xiao-guang, XI Wen-zhong,
ZHU Zi-ru, XING Lian-xi, LI Bao-guo

(College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069)

Abstract: Dispersal in some group-living animals have been reported, especially in non-human primates. Most primates species show male dispersal and female philopatry in their habitat. In a small number of species also show both sexes dispersal or females dispersal rather than males. There are some special dispersal models in solitary specie, monogamous specie and gregarious specie. The different model reflects different social organization. Individuals are forced to dispersal as the result of eviction and sexual attraction. Eviction occurs in male in one-male group and sexual attraction occurs between unfamiliar mates. The process of individual dispersal is a balance of cost and benefit Not only dispersal is a very important step of animal life history, but also it contributes to individual gene intercourse between different populations.

Key words: Non-human Primate; Dispersal; Inbreeding; Reproductive strategy