

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

宋玉成¹ 李鹏飞² 杨道德^{1*} 温华军² 张玉铭² 蒋志刚^{3*}

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, 湖北 434400)

3 (中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要: 为了探讨散养麋鹿(*Elaphurus davidianus*)种群密度制约的调控机制, 1993–2013年, 我们以湖北石首麋鹿国家级自然保护区围栏内的散养麋鹿种群为研究对象, 采用分区直接计数法统计麋鹿种群数量, 计算种群增长率、死亡率、存活率和产仔率等参数, 对麋鹿种群的发展是否受到密度制约影响以及作用于哪些种群参数进行了研究。结果表明: 石首麋鹿保护区散养麋鹿种群的发展过程可分为5个阶段, 分别为稳定增长阶段(1993–1997年)、快速增长阶段(1998–2006年)、缓慢增长阶段(2007–2009年)、迅速下降阶段(2010年)和种群恢复阶段(2011–2013年)。1993–1997年, 种群增长率为 $16.60\pm 3.10\%$, 而死亡率为 $4.34\pm 0.93\%$; 1998–2006年, 种群增长率增加为 $28.98\pm 3.62\%$, 死亡率为 $4.35\pm 2.31\%$; 2007–2009年, 种群的增长率下降为 $7.36\pm 1.64\%$, 而死亡率增加为 $6.32\pm 2.85\%$; 2010年种群暴发传染性疾病, 数量急剧下降; 2011–2013年, 种群增长率增加为 $10.95\pm 4.04\%$, 而死亡率下降为 $5.70\pm 2.03\%$ 。Pearson相关性检验结果显示: 种群密度与增长率呈极显著负相关($r=-0.612$, $P=0.005<0.01$), 与产仔率也呈极显著的负相关($r=-0.902$, $P=0.000<0.01$), 与死亡率的相关性不显著($r=0.425$, $P=0.062>0.05$)。独立样本 t 检验结果显示, 2010年之前(1993–2009年)和之后(2011–2013年)的成、幼体存活率分别为 $95.40\pm 1.56\%$ 、 $95.79\pm 1.80\%$ 和 $96.67\pm 0.92\%$ 、 $94.04\pm 2.20\%$, 两者差异不显著(成体: $t=-0.503$, $df=8$, $P=0.628>0.05$; 幼体: $t=0.558$, $df=8$, $P=0.592>0.05$), 这说明密度制约因素未对石首麋鹿保护区散放麋鹿种群的存活率产生明显影响。从2003年起, 种群受到密度制约机制的调控, 主要表现为产仔率下降, 同时也受到了洪水、疾病和人类干扰等环境因素的影响。针对目前石首麋鹿保护区散养麋鹿种群面临的密度制约和环境容纳量等问题, 我们提出了应对策略。

关键词: 麋鹿, 死亡率, 存活率, 产仔率, 物种重引入, 湖北石首麋鹿国家级自然保护区

Regulation of free-ranging Milu population in Shishou, Hubei, China: a density-dependent decrease in birth rate

Yucheng Song¹, Pengfei Li², Daode Yang^{1*}, Huajun Wen², Yuming Zhang², Zhigang Jiang^{3*}

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

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

3 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: To understand density-dependent processes in a reintroduced free-ranging Milu deer population, we monitored the Milu population in the Hubei Shishou Milu National Nature Reserve (SMNNR) from 1993 to 2013. We collected data on vital rates, including the mortality, survival and birth rate in the population (SMNNRP) using direct divisional counting. We used these data to explore how and if density-dependence regulates the SMNNRP. Our results showed: (1) Based on the annual rate of change of population size, the SMNNRP's development can be divided into five stages, that is, the stable growth stage (1993–1997), the

收稿日期: 2014-09-24; 接受日期: 2014-12-23

基金项目: 国家自然科学基金(31071946, 31472021)

* 共同通讯作者 Co-Authors for correspondence. E-mail: csfuyydd@126.com, jiangzg@ioz.ac.cn

rapid growth stage (1998–2006), the slow growth stage (2007–2009), the rapidly declining stage (2010) and the population restoration stage (2011–2013). (2) From 1993 to 1997, the population growth rate was 16.60 ± 3.10 (%), and the mortality rate was 4.34 ± 0.93 (%). From 1998 to 2006, the population growth rate was increased to 28.98 ± 3.62 (%), and the mortality rate was 4.35 ± 2.31 (%). From 2007–2009, the population growth rate decreased to 7.36 ± 1.64 (%), and the mortality rate increased to 6.32 ± 2.85 (%). In 2010, an infectious disease caused a significant decrease in population size. From 2011 to 2013, the population growth rate increased to 10.95 ± 4.04 (%), while mortality rate decreased to 5.7 ± 2.03 (%). (3) In SMNNRP, population density was negatively related with population growth rate ($r = -0.612$, $P = 0.005 < 0.01$), but was not positively related with the mortality rate ($r = 0.425$, $P = 0.062 > 0.05$). (4) Throughout all stages, SMNNRP adult and fawn survival rates were relatively stable, except in 2010. In 2010, a disease outbreak caused a spike in deaths, and the survival rates of adults and fawns were 65.05% and 0 respectively. Before and after the disease in 2010, adult survival was 95.40 ± 1.56 (%) and 96.67 ± 0.92 (%) respectively, and fawn survival was 95.79 ± 1.80 (%) and 94.04 ± 2.20 (%) respectively. Survival rates before 2010 did not differ from those after 2010 for either life stage (adult: $t = -0.503$, $df = 8$, $P = 0.628 > 0.05$; fawn: $t = -0.558$, $df = 8$, $P = 0.592 > 0.05$). (5) Neither adult nor fawn survival rates were related to population density in SMNNRP (adult: $r = -0.493$, $P = 0.124 > 0.05$; fawn: $r = -0.411$, $P = 0.209 > 0.05$). But there was a negative relationship between the population density and the birth rate ($r = -0.902$, $P = 0.000 < 0.01$). Our results implied that density dependence had affected SMNNRP through decreasing birth rates since 2003. The factors regulating this population were classified into density-dependent and environment factors, including flood, disease and human interference. Our study provides information that is useful for the protection and management of free-ranging Milu populations.

Key words: Milu, mortality rate, survival rate, birth rate, species reintroduction, Hubei Shishou Milu National Nature Reserve (SMNNR)

种群动态是指种群数量的时空波动, 是出生率、死亡率、迁入率和迁出率等种群参数时空变化的结果(Coulson *et al.*, 2001)。种群动态研究对生活史理论、种群生态学和保护生物学具有十分重要的意义(Guthery & Shaw, 2013)。影响种群动态的因素分为密度制约因素和非密度制约因素(Williams *et al.*, 2002), 两者在种群调控中的相对重要性和作用一直是生态学界关注和争论的焦点(Brook & Bradshaw, 2006)。其中密度制约过程通过多种作用机制调控种群(Lande *et al.*, 2002), 如出生率、死亡率、迁入率和迁出率等(Coulson *et al.*, 2001)。

有蹄类的种群波动是内部因素和外部因素共同作用的结果(Imperio *et al.*, 2012)。外部环境变化和密度制约是影响有蹄类种群动态的主要因素(Sæther, 1997), 如食物资源、生境质量、天气、疾病、寄生虫、种间竞争、捕食者、人类活动和种群密度等(Gaillard *et al.*, 1998), 其中食物资源被认为是调控有蹄类种群的首要限制因素(Sinclair, 1977)。种群的内部调控机制往往与外部环境变化相互加强(Wang *et al.*, 2006), 如气候因素与密度制约因素的共同作用可增强彼此对种群的影响(Myserud *et*

al., 2001; Aanes *et al.*, 2003)。

重引入物种种群能够在有限的种群密度变化范围内被研究, 且受外界环境的干扰相对较少(Armstrong *et al.*, 2005), 是研究密度制约在种群调控中作用的合适对象。栖息于岛屿和围栏等封闭环境中的种群, 个体的迁出行为为不可能发生, 密度制约的作用将更加明显(McCullough, 1999)。密度制约可通过食物季节性短缺得以表达(Skogland, 1985), 并可通过推迟雌性个体的初次产仔年龄、降低各个年龄段个体的存活率和成体产仔率(Gaillard *et al.*, 1998; Eberhardt, 2002)、影响新生幼仔的性比等方式对种群密度进行调控(Gaillard *et al.*, 1998)。

麋鹿(*Elaphurus davidianus*)为中国特有种, 在清末从中国消失, 1985年重引入中国并圈养或散养在封闭的区域内, 至2008年数量已超过2,000头(张树苗等, 2009)。研究发现北京麋鹿苑和江苏大丰麋鹿国家级自然保护区(蒋志刚等, 2001)以及湖北石首麋鹿国家级自然保护区(以下简称“石首麋鹿保护区”或“SMNNR”)麋鹿种群均出现了密度制约现象(杨道德等, 2007), 但麋鹿种群的调控机制尚未被深入地分析研究。1993–2013年, 我们以石首麋鹿保护

区散养麋鹿种群为研究对象, 通过对种群增长率、死亡率、存活率、产仔率的分析, 描述种群波动的时间规律, 探讨石首麋鹿保护区散养麋鹿种群的调控机制。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

石首麋鹿保护区位于湖北省石首市天鹅洲长江故道西南端, 地理坐标为112°32′–112°34′ E, 29°46′–29°49′ N。区内地势平坦, 海拔32.9–38.4 m, 围栏面积约1,167 ha(杨道德等, 2007)。属亚热带季风湿润气候区, 夏季炎热, 冬季干冷, 年均气温16.5℃, 年均降水量1,200 mm以上。区内水资源丰富, 东北部为天鹅洲故道, 每年汛期(5–9月)与长江相通。区内可供麋鹿取食的植物资源较丰富(杨道德等, 2002)。

石首麋鹿保护区于1993年和1994年分别从北京麋鹿苑引入30头和34头麋鹿, 建立了繁殖种群。2006年末保护区散养麋鹿数量达到522头(杨道德等, 2007); 2009年末数量达到600头以上; 2010年春季疾病暴发, 导致数量下降至300头左右; 2013年末数量恢复至348头。

1.2 数据获取

1993–2013年, 采用分区直接计数法统计麋鹿种群数量, 记录种群数、产仔数、性别、年龄、死亡数等数据。2000年以前的数据由石首麋鹿保护区管理处提供, 2000–2013年的产仔和死亡情况部分参考了保护区日常巡护记录。

麋鹿个体年龄和性别的划分参考丁玉华(2004)。因2000年之前的数量统计数据没有区分成体(3龄及以上)和亚成体(2龄), 故本研究中将亚成体归为成体。根据记录数据, 计算了种群增长率、产仔率、成体和幼体存活率等参数。因2003年以前的死亡数量未区分幼体和成体, 故仅将2003–2013年的成、幼体的存活率和雌体产仔率等参数纳入密度制约分析。种群增长率、存活率、死亡率和产仔率的计算方法如下: 本年种群增长率=(本年末种群数量–上年末种群数量)/本年末种群数量×100%; 存活率=上年末种群数量/本年末种群数量×100%; 死亡率=100%–存活率; 产仔率=本年度新生幼体数/二龄以上雌鹿数×100%。

1.3 统计方法

将上一年度末种群密度与本年度增长率和死亡率进行配对分析。采用独立样本 t 检验对存活率进行显著性检验。采用Pearson检验种群增长率和死亡率与种群密度的相关性。数据统计分析均使用Excel 2007和SPSS16.0软件完成。显著性水平设置为 $\alpha=0.05$, 双侧检验。数据均表示为Mean±SE。

2 结果

2.1 种群年变化趋势

石首麋鹿保护区散养麋鹿种群数量在1993–2009年基本上呈现增长的趋势, 1998年和2010年出现2次明显的下降。其发展过程大致可分为5个阶段(图1): (1)稳定增长阶段(1993–1997年), 种群数量稳定增加, 1997年达到118头; (2)快速增长阶段(1998–2006年), 1998年大洪水导致部分个体死亡或外逸(36头), 种群数量下降至84头, 此后种群快速增长, 2006年达516头; (3)缓慢增长阶段(2007–2009年), 增长率下降, 死亡率增加, 2009年增至638头, 已接近保护区环境容纳量(杨道德等, 2007); (4)快速下降阶段(2010年), 2010年4–5月, 因疾病暴发, 种群数量从年初的638头锐减到322头, 且当年无新生幼仔存活; (5)种群恢复阶段(2011–2013年), 种群增长率增加, 死亡率下降, 2013年末种群数量达438头。

2.2 增长率和死亡率

在发展过程中, 散养麋鹿种群增长率和死亡率

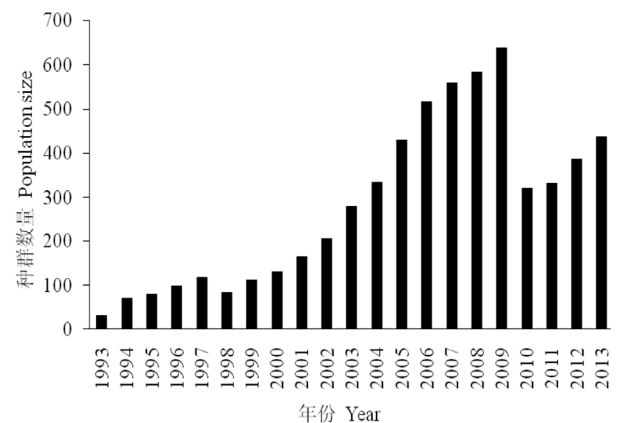


图1 石首麋鹿保护区散养麋鹿种群数量年变化趋势
Fig. 1 Annual size change of the free-ranging Milu population in Shishou Milu National Nature Reserve

均存在较大的波动(图2a, b)。1993–2013年, 种群增长率为 $14.38 \pm 4.07(\%)$, 死亡率为 $6.76 \pm 2.39(\%)$ 。(1) 1993–1997年, 种群增长率为 $16.60 \pm 3.10(\%)$, 死亡率为 $4.34 \pm 0.93(\%)$ 。(2) 1998–2006年, 种群增长率为 $28.98 \pm 3.62(\%)$, 死亡率为 $4.35 \pm 2.31(\%)$ 。其中, 1998年增长率仅为1.96%, 而死亡率高达22.22%。1994–1997年和1999–2002年, 种群增长率分别为 $16.60 \pm 3.10(\%)$ 和 $27.54 \pm 3.94(\%)$, 但差异不显著($t=-2.183$, $df=6$, $P=0.07 > 0.05$); 死亡率分别为 $4.34 \pm 0.93(\%)$ 和 $0.93 \pm 0.58(\%)$, 前者显著高于后者($t=3.098$, $df=6$, $P=0.02 < 0.05$)。 (3) 2007–2009年, 种群增长率为 $7.36 \pm 1.64(\%)$, 呈现下降的趋势(图2a), 而死亡率为 $6.32 \pm 2.85(\%)$, 呈现上升趋势(图2b)。(4) 2010年4–5月, 因疾病暴发导致散养麋鹿个体大量死亡。(5) 2011–2013年的种群增长率和死亡率分别为 $10.95 \pm 4.04(\%)$ 和 $5.70 \pm 1.17(\%)$, 与2007–2009年间差异均不显著(增长率: $t=-0.824$, $df=4$, $P=0.456$; 死亡率: $t=0.201$, $df=4$, $P=0.850$)。说明疾病暴发导致种群数量下降后, 散养麋鹿种群仍处于缓慢增长状态。

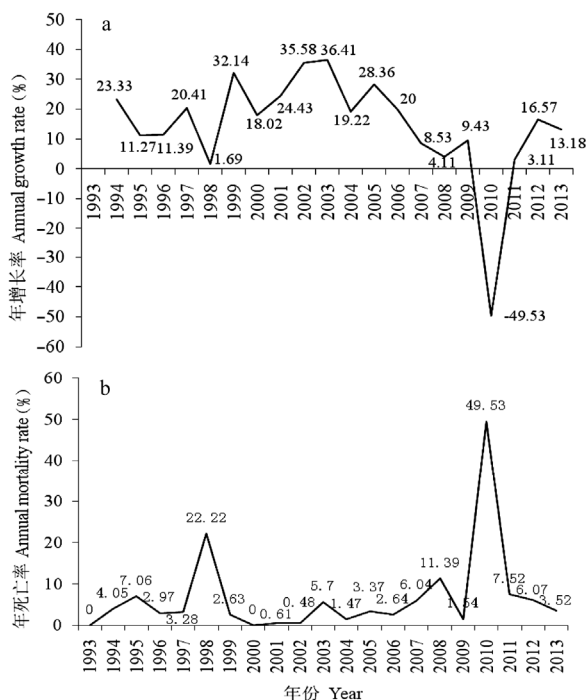


图2 石首保护区散养麋鹿种群年增长率(a)和死亡率(b)变化
Fig. 2 Annual growth rate (a) and mortality rate (b) change of the free-ranging Milu population in Shishou Milu National Nature Reserve

2.3 存活率与产仔率

2003–2013年间, 石首麋鹿保护区散养麋鹿种群的幼体存活率、成体存活率和产仔率分别为 $86.61 \pm 8.75(\%)$ 、 $92.99 \pm 2.97(\%)$ 和 $28.56 \pm 3.20(\%)$, 其变化趋势如图3所示。2010年成体存活率仅为65.05%, 幼体存活率为0。1993–2009年成体和幼体的存活率分别为 $95.40 \pm 1.56(\%)$ 和 $96.67 \pm 0.92(\%)$, 2011–2013年分别为 $95.79 \pm 1.80(\%)$ 和 $94.04 \pm 2.20(\%)$, 两者差异不显著(成体: $t=-0.503$, $df=8$, $P=0.628 > 0.05$; 幼体: $t=0.558$, $df=8$, $P=0.592 > 0.05$), 这表明密度制约因素未对个体存活率产生明显影响。

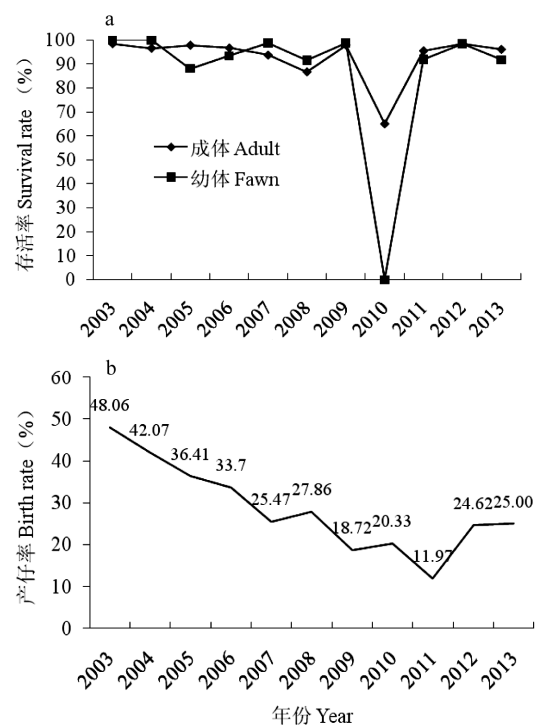


图3 散养麋鹿种群成、幼体存活率(a)和产仔率(b)年变化
Fig. 3 Annual adult and fawn survival rate (a) and birth rate (b) change on the free-ranging Milu population in Shishou Milu National Nature Reserve

产仔率在2003–2011年呈明显下降趋势, 此后上升(图3b), 基本符合密度制约下的变化趋势, 即密度制约下产仔率下降, 解除密度制约后产仔率上升。2010年疾病暴发的前后3年(2007–2009年和2011–2013年), 产仔率分别为 $24.02 \pm 2.74(\%)$ 和 $20.53 \pm 4.28(\%)$, 两者差异不显著($t=0.686$, $df=4$, $P=0.530$), 这表明种群产仔率在疾病后较疾病暴发前并没有显著地提高。

2.4 种群密度制约

石首麋鹿保护区散养麋鹿种群密度与年增长率呈极显著负相关($r=-0.612$, $P=0.005<0.01$)(图4a), 与死亡率呈正相关, 但不显著($r=0.425$, $P=0.062>0.05$)(图4b)。种群密度与成体、幼体的成活率均呈现负相关关系, 但不显著(成体: $r=-0.493$, $P=0.124>0.05$; 幼体: $r=-0.411$, $P=0.209>0.05$), 与产仔率呈现显著负相关关系($r=-0.902$, $P=0.000<0.05$)。表明石首麋鹿保护区散养麋鹿种群受到种群密度制约的影响, 增长率和产仔率随着种群密度的增加而下降(图4a, b)。

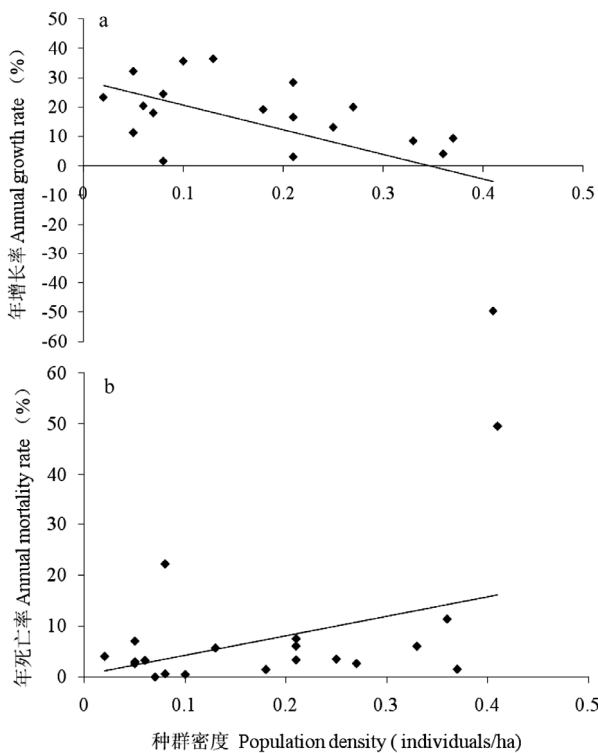


图4 散养麋鹿种群密度与年增长率(a)和死亡率(b)的相关性分析

Fig. 4 Correlation between the population density and annual growth rate (a) and mortality rate (b) of the free-ranging Milu population in Shishou Milu National Nature Reserve

3 讨论

3.1 密度制约对麋鹿种群发展的影响

密度制约研究主要是了解种群增长率与种群数量之间是否存在负相关关系, 但常常受到无法精确统计种群数量的限制, 尤其是在一个开放的种群中。若数量统计存在误差, 则研究结果很可能显示

出存在密度制约的假象(Abadi *et al.*, 2012)。石首麋鹿保护区散养麋鹿种群栖息于封闭的围栏内, 能很好地排除数量统计的误差, 因而其种群增长率和种群密度之间的负相关关系(图4a)可以证明该种群受到密度制约的影响。

物种对于空间、隐蔽场所、食物和繁殖机会等资源的竞争, 均能导致种群参数的密度制约变化(Nevoux *et al.*, 2011)。其中食物资源是重要的密度制约因素, 并且是调控有蹄类动物种群的主要因素(Sinclair, 1977)。石首麋鹿保护区散养麋鹿种群栖息于封闭围栏中, 随着个体数量的增加, 个体间对资源的竞争强度必然增加; 区内草场的退化也加剧了资源竞争(杨道德等, 2007), 故出现密度制约现象。

3.2 传染性疾病

在许多自然种群和群落动态中, 传染性疾病作为一种密度制约因素, 扮演着重要的角色(Lafferty & Holt, 2003), 常常导致种群死亡率的增加和产仔率的下降(Brearley *et al.*, 2013), 甚至抑制种群数量进一步增加(Robinson *et al.*, 2010)。因为宿主个体相互间的接触概率和疾病的扩散传染速度随宿主种群密度的增加而增加(Lloyd-Smith *et al.*, 2005), 传染性疾病的暴发频次和强度随宿主种群密度的增加而加强(Lindsey *et al.*, 2009)。另外, 高密度状况下宿主个体面临更大的生存压力, 体质和对疾病的抵抗力下降(Lindsey *et al.*, 2009)。宿主遗传多样性低也导致其对传染性疾病的免疫力下降(Fernández-de-Mera *et al.*, 2009)。

传染性疾病对石首麋鹿保护区散养种群也具有明显的调控作用, 如2010年疾病暴发导致麋鹿种群数量急剧下降, 缓解了种群面临的密度制约压力, 疾病暴发后种群的产仔率上升(图3b)。传染性疾病是石首保护区散养麋鹿种群面临的主要威胁之一。石首麋鹿保护区散养麋鹿种群栖息于封闭的围栏内, 遗传多样性较低(Zeng *et al.*, 2007), 并且冬季食物质量和数量下降, 资源竞争加剧, 增加了散放麋鹿感染传染性疾病的几率。

动物种群数量急剧下降后, 尤其是某个性别或年龄组个体数量的下降, 会破坏整个种群的繁殖体系, 导致种群需要长时间的恢复(Steinmetz *et al.*, 2010)。2010年疾病发生在4-5月(麋鹿产仔期), 导致怀孕雌性个体大量死亡, 种群产仔率虽然在疾病过后呈上升趋势(图3b), 但尚未恢复至疾病暴发前的

水平,仍处于缓慢的增长期。

3.3 种群调控特征

当动物种群数量接近饱和状态时,种群会表现出密度制约现象(Gaillard *et al.*, 1998; Eberhardt, 2002)。许多研究结果显示:密度制约或资源限制往往导致幼体存活率或成体产仔率的下降,而成体存活率受影响较小(Caughley, 1970; Sinclair & Norton-Griffiths, 1982; Sauer & Boyce, 1983)。Stearns(1992)认为:当资源的限制作用增加时,动物个体的生长发育更加迟缓且达到性成熟的时间会推迟。在大型草食动物中,密度制约能导致个体首次繁殖的年龄被推迟1-3年,如马鹿(*Cervus elaphus*)(Langvatn *et al.*, 1996)和大角羊(*Ovis canadensis*)(Festa-Bianchet *et al.*, 1995)等。另外,大型单胎草食动物的繁殖投入往往随着种群密度的增加呈线性下降,表现为产仔率的下降(Bonenfant *et al.*, 2009),如密度制约因素会影响雌性成体马鹿的身体状况和受孕率(Stewart *et al.*, 2005)。

动物可通过调整繁殖时间、产仔率和繁殖力来适应外界环境的变化,从而使繁殖成功率最大化(Bronson, 2009; Wang *et al.*, 2012)。石首麋鹿保护区散养麋鹿种群的密度制约调控主要表现为产仔率的变化,该结果与蒋志刚等(2001)对北京麋鹿苑和江苏大丰麋鹿国家级自然保护区散养麋鹿种群的研究结果相似。

推测是由于随着种群密度的增加,资源的限制降低了麋鹿的体质与繁殖投入或推迟年轻个体的性成熟时间。密度制约因素没有导致石首麋鹿保护区散养种群成体和幼体存活率下降,可能受到了其他人为干预的影响,如伤病个体的救治和冬季补饲等。这些措施均能提高个体的存活率,但对产仔率或怀孕率的影响不明显。

4 存在的问题与对策

石首麋鹿保护区散养麋鹿种群被放养于封闭的围栏内,类似于岛屿种群,因生存空间受限,更易受到天气和食物等因素的影响(Gates *et al.*, 1986)。封闭的围栏限制了麋鹿种群的发展,随着种群数量的增加势必造成密度制约现象,故如何缓解散养麋鹿种群的密度制约压力是石首麋鹿保护区面临的首要问题。

大型草食动物的种群数量在接近环境容纳量

时,种群增长将受到食物资源的限制(Skogland, 1985)。保护区内的沼泽草甸和沼泽浅水区能为散养麋鹿提供丰富的食物(杨道德等, 2013)。近年来,石首麋鹿保护区内生境退化现象严重,降低了保护区环境容纳量,更加剧了密度制约的效应,故如何抑制和改善目前保护区内生境退化也是石首麋鹿保护区面临的主要问题。

针对散养麋鹿种群的密度制约和生境退化等问题,建议石首麋鹿保护区采取以下对策:(1)建立麋鹿个体输出机制,当种群数量接近但未达到环境容纳量前,将部分个体迁出,以维持稳定的种群数量;(2)增加保护区围栏面积或采用建立新围栏的方式(可借鉴江苏大丰麋鹿国家级自然保护区的方式),以缓解现有生境压力;(3)进行人工湿地植被恢复,增加麋鹿的天然食物,从而提高生境质量,增加保护区环境容纳量;(4)当麋鹿食物资源匮乏时(尤其冬季和长江汛期),可采用人工投喂饲草的方式;(5)加强对疾病、寄生虫和麋鹿个体体质的监控,建立长效监测机制,防止疾病暴发造成大量个体死亡,避免2010年悲剧的重演。

参考文献

- Aanes R, Sæther BE, Solberg EJ, Aanes S, Strand O, Øritsland NA (2003) Synchrony in Svalbard reindeer population dynamics. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 103-110.
- Abadi F, Gimenez O, Jakober H, Stauber W, Arlettaz R, Schaub M (2012) Estimating the strength of density dependence in the presence of observation errors using integrated population models. *Ecological Modelling*, **242**, 1-9.
- Armstrong DP, Davidson S, Perrott JK, Roygard J, Buchanan L (2005) Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 160-170.
- Bonenfant C, Gaillard JM, Coulson T, Festa-Bianchet M, Loison A, Garel M, Loe LE, Blanchard P, Pettorelli N, Owen-Smith N, Toit JD, Duncan P (2009) Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, **41**, 313-357.
- Brearley G, Rhodes J, Bradley A, Baxter G, Seabrook L, Lunney D, Liu Y, McAlpine C (2013) Wildlife disease prevalence in human-modified landscapes. *Biological Reviews*, **88**, 427-442.
- Bronson FH (2009) Climate change and seasonal reproduction in mammal. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **364**, 3331-3340.
- Brook BW, Bradshaw C (2006) Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology*, **87**, 1445-1451.

- Caughley G (1970) Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in New Zealand. *Ecology*, **51**, 53–72.
- Coulson T, Catchpole EA, Albon SD, Morgan BJ, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Crawley MJ, Grenfell BT (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, **292**, 1528–1531.
- Ding YH (丁玉华) (2004) *Chinese Milu Research* (中国麋鹿研究). Jilin Science and Technology Publishing House, Changchun. (in Chinese)
- Eberhardt LL (2002) A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology*, **83**, 2841–2854.
- Fernández-de-Mera IG, Vicente J, Naranjo V, Fierro Y, Garde JJ, Fuente J, Gortazar C (2009) Impact of major histocompatibility complex class II polymorphisms on Iberian red deer parasitism and life history traits. *Infection, Genetics and Evolution*, **9**, 1232–1239.
- Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, Lucherini M, Wishart WD (1995) Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology*, **76**, 871–881.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 58–63.
- Gates CC, Adamczewski J, Mulders R (1986) Population dynamics, winter ecology and social organization of coats island caribou. *Arctic*, **39**, 216–222.
- Guthery FS, Shaw JH (2013) Density dependence: applications in wildlife management. *The Journal of Wildlife Management*, **77**, 33–38.
- Imperio S, Focardi S, Santini G, Provenzale A (2012) Population dynamics in a guild of four Mediterranean ungulates: density-dependence, environmental effects and inter-specific interactions. *Oikos*, **121**, 1613–1626.
- Jiang ZG (蒋志刚), Zhang LY (张林源), Yang RS (杨戎生), Xia JS (夏经世), Rao CG (饶成刚), Ding YH (丁玉华), Shen H (沈华), Xu AH (徐安红), Yu CQ (于长青) (2001) Density dependence growth and population management strategy for Père David's deer in China. *Acta Zoologica Sinica* (动物学报), **47**, 53–58. (in Chinese with English abstract)
- Lafferty KD, Holt RD (2003) How should environmental stress affect the population dynamics of disease? *Ecology Letters*, **6**, 654–664.
- Lande R, Engen S, Sæther BE, Filli F, Matthysen E, Weimerskirch H (2002) Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *The American Naturalist*, **159**, 321–337.
- Langvatn RS, Albon SD, Burkey T, Clutton-Brock TH (1996) Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 653–670.
- Lindsey E, Mehta M, Dhulipala V, Oberhauser K, Altizer S (2009) Crowding and disease: effects of host density on response to infection in a butterfly–parasite interaction. *Ecological Entomology*, **34**, 551–561.
- Lloyd-Smith J, Cross P, Briggs C, Daugherty M, Getz W, Latto J, Sanchez MS, Smith AB, Swei A (2005) Should we expect population thresholds for wildlife disease? *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 511–519.
- McCullough DR (1999) Density dependence and life history strategies of ungulates. *Journal of Mammalogy*, **80**, 1130–1146.
- Mysterud A, Stenseth NC, Yoccoz NG, Langvatn R, Steinheim G (2001) Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature*, **410**, 1096–1099.
- Nevoux M, Gimenez O, Arlt D, Nicoll M, Jones C, Norris K (2011) Population regulation of territorial species: both site dependence and interference mechanisms matter. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **278**, 2173–2181.
- Robinson RA, Lawson B, Toms MP, Peck KM, Kirkwood JK, Chantrey J, Clatworthy IR, Evans AD, Hughes LA, Hutchinson OC, John SK, Pennycott TW, Perkins MW, Rowley PS, Simpson VR, Tyler KM, Cunningham AA (2010) Emerging infectious disease leads to rapid population declines of common British birds. *PLoS ONE*, **5**, e12215. doi: 10.1371/journal.pone.0012215.
- Sæther BE (1997) Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 143–149.
- Sauer JR, Boyce MS (1983) Density dependence and survival of elk in northwestern Wyoming. *Journal of Wildlife Management*, **47**, 31–37.
- Sinclair ARE (1977) *The African Buffalo*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sinclair ARE, Norton-Griffiths M (1982) Does competition or facilitation regulate migrant ungulate populations in the Serengeti? A test of hypotheses. *Oecologia*, **53**, 364–369.
- Skogland T (1985) The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 359–374.
- Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York.
- Steinmetz R, Chutipong W, Seaturien N, Chirngsaard E, Khaengkhetkarn M (2010) Population recovery patterns of Southeast Asian ungulates after poaching. *Biological Conservation*, **143**, 42–51.
- Stewart KM, Bowyer RT, Dick BL, Johnson BK, Kie JG (2005) Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia*, **143**, 85–93.
- Wang G, Hobbs NT, Boone RB, Illius AW, Gordon IJ, Gross JE, Hamlin KL (2006) Spatial and temporal variability modify density dependence in populations of large herbivores. *Ecology*, **87**, 95–102.
- Wang GM, Getz LL, Linzey AV, Slade NA, Kesner MH (2012) Fast and slow dynamics of northern small mammal populations. *Ecological Modelling*, **225**, 95–102.
- Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San

- Diego.
- Yang DD (杨道德), Jiang ZG (蒋志刚), Cao TR (曹铁如), Wen SZ (文仕知), Zhao KJ (赵克金), Gui XJ (桂小杰), Xu YX (徐永新) (2002) Feasibility of reintroducing Père David's deer *Elaphurus davidiauns* to the Dongting Lake region, Hunan Province. *Biodiversity Science* (生物多样性), **10**, 369–375. (in Chinese with English abstract)
- Yang DD (杨道德), Ma JZ (马建章), He Z (何振), Li PF (李鹏飞), Wen HJ (温华军), Jiang ZG (蒋志刚) (2007) Population dynamics of the Père David's deer *Elaphurus davidianus* in Shishou Milu National Nature Reserve, Hubei Province, China. *Acta Zoologica Sinica* (动物学报), **53**, 947–952. (in Chinese with English abstract)
- Yang DD (杨道德), Li ZY (李竹云), Li PF (李鹏飞), Jiang ZG (蒋志刚) (2013) Diurnal activity time budget of Père David's deer in Hubei Shishou Milu National Nature Reserve, China. *Acta Ecologia Sinica* (生态学报), **33**, 1397–1404. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SM (张树苗), Liang BK (梁兵宽), Zhang LY (张林源), Li K (李坤) (2009) The population status and potential resource' utilization of *Elaphurus davidianus*. *Forest Inventory and Planning* (林业调查与规划), **34**, 41–45. (in Chinese with English abstract)
- Zeng Y, Jiang ZG, Li CW (2007) Genetic variability in relocated Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) populations: Implications to reintroduction program. *Conservation Genetics*, **8**, 1051–1059.

(责任编辑: 李义明 责任编辑: 闫文杰)