

麋鹿的配偶制度、交配计策与有效种群

蒋志刚, 李春旺, 曾 岩

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要:模拟分析了繁殖群体大小、繁殖偏倚和占群优势雄性数目对麋鹿的有效种群大小的影响。发现麋鹿占群优势雄性数目越少, 其有效种群越小。麋鹿的繁殖计策对遗传多样性的保存的作用十分有限。雄性繁殖后代数目的方差越大, 繁殖群体的有效种群越小。近交系数在封闭繁育种群中会上升。麋鹿有效种群越大, 近交系数上升越快。根据分析结果, 为了保存麋鹿种群中现有的遗传多样性, 应当采取如下措施: (1) 建立麋鹿繁殖群的遗传谱系档案, 检测参加繁殖的麋鹿的遗传结构, 记录繁殖的麋鹿的谱系; (2) 每个麋鹿繁育基地应建立两个以上的繁殖群, 组成繁殖群时, 应隔离亲缘关系近的繁殖公鹿和雌鹿; (3) 由于麋鹿的繁殖系统是后宫制, 组成的每个麋鹿繁殖群不宜太大, 繁殖公鹿和雌鹿数目应尽可能相等; (4) 组成迁地保护的奠基群体时, 应根据麋鹿繁殖群的遗传谱系档案注意保留原种群的遗传多样性以及奠基群体的遗传代表性。

关键词: 迁地保护; 保护繁育; 奠基群; 遗传多样性; 性选择; 麋鹿 (*Elaphurus davidianus*)

文章编号: 1000-0933(2006)07-2255-06 中图分类号: Q958.1, Q16 文献标识码: A

Mating system, mating tactics and effective population size in Père David's deer (*Elaphurus davidianus*)

JIANG Zhi-Gang, LI Chun-Wang, ZENG Yan (Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2255 ~ 2260.

Abstract: We simulated the impacts of breeding herd size, reproductive skew and numbers of breeding stags on the inbreeding coefficient of Père David's deer. We found coefficient of inbreeding will increase in close breeding populations. The smaller the effective population and faster the coefficient of inbreeding will increase. The fewer the dominant breeding stags, the smaller the effective population. The impact of mating tactics on maintaining genetic diversity in Père David's deer is limited. The big the variance of offspring produced, the smaller the effective population. Thus, we should adapt population management measures to preserve the genetic diversity in Père David's deer. Based on our simulations, we suggested (1) to check the genetic back ground of each breeding Père David's deer and to establish the genetic pedigree file for them; (2) At least two breeding herds should be maintained at each Père David's deer breeding base, we should isolate these deer with close relationship when establish breeding herds; (3) Because Père David's deer has a harem breeding system and the number of offspring each breeding individual have is not equal, each breeding herd should have approximately the same number of stags and hind and should not be too large; (4) We should pay special attention to maintain all genetic diversity in the source population while striving for have representativeness of genetic diversity in relocated population when we relocate Père David's deer.

Key words: ex situ conservation; conservation breeding; founder population; genetic diversity; sexual selection; Père David's deer

基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目 (CXTDS2005-4, KSCX2-SW-118); 国家自然科学基金资助项目 (30270206, 30430120)

收稿日期: 2006-01-08; **修订日期:** 2006-05-15

作者简介: 蒋志刚 (1957 ~), 男, 湖南人, 博士, 研究员, 主要从事保护生物学与行为生态学研究. E-mail: jiangzg@ioz.ac.cn

Foundation item: The project was supported by Knowledge Invention Projects of Chinese Academy of Sciences (No. CXTDS2005-4, KSCX2-SW-118); National Natural Science Foundation of China (No. 30270206, No. 30430120)

Received date: 2006-01-08; **Accepted date:** 2006-05-15

Biography: JIANG Zhi-Gang, Ph.D., Professor, mainly engaged in conservation biology and behavioral ecology. E-mail: jiangzg@ioz.ac.cn

麋鹿(*Elaphurus davidianus*)曾分布于东亚的中国、朝鲜和日本的平原湿地^[1]。随着气候变化和人类活动范围的扩大,麋鹿的湿地原生生境不复存在,导致了野生麋鹿最终在我国灭绝^[2]。19 世纪末,中国最后的麋鹿(*Elaphurus davidianus*),北京南苑皇家猎苑麋鹿种群,毁于接踵而来的洪灾和八国联军之役。这时,英国乌邦寺庄园的主人贝德福德侯爵从德国、英国、法国和比利时收集了当时世界上仅存的 18 头麋鹿组成繁殖群体。后来,这群麋鹿的繁殖后代被引种到世界各地^[3]。我国从 1985 年起从英国重新引入麋鹿,分别建立了北京和大丰两个麋鹿保护种群^[4]。

10 多年来,北京和大丰麋鹿种群适应了引入地的生态环境,种群稳步增长,梁崇岐、于长青等曾研究了麋鹿的光周期适应^[5]。Jiang 研究了麋鹿的系列占群后宫制^[7],李春旺等研究了麋鹿的内分泌激素与繁殖启动、雌性的隐性性选择^[8,9],吼叫行为、序位等级与成功繁殖^[10]。曾岩等研究了麋鹿幼仔的同性聚群倾向^[15]。蒋志刚等探讨了中国现生麋鹿种群增长的密度制约问题^[12]。杨戎生探讨了麋鹿的重引入与湿地生态系统恢复问题^[13,14]。江苏大丰自然保护区在黄海滩涂开展了恢复麋鹿野生种群的工作^[15]。石首麋鹿自然保护区从北京麋鹿苑引入了 94 头麋鹿进行野生放养^[16]。1998 年长江特大洪水期间,该保护区 48 头麋鹿(3 头雄鹿和 45 头雌鹿)泅渡长江,扩散到长江南岸的芦苇沼泽地,一直生活在野生状态下,成为真正的野生麋鹿。

由于麋鹿最初的奠基群仅 18 头个体代^[17],是一个高度近交的物种。Ryder 等,于长青发现麋鹿血浆蛋白多样性很低^[18,19]。Sternicki 等利用国际物种信息系统(International Species Information System, ISIS)登记的 2042 只麋鹿数据计算了麋鹿的近交系数,发现麋鹿的近交系数高达 0.2637,高于兄妹交配的近交系数^[20]。麋鹿在近代至少已经经历了 3 次遗传瓶颈效应。中国的麋鹿种群还会继续增长。对大型草食动物种群管理应考虑实施人工种群调控措施, Foose and Foose 和 Frankham and Briscoe 指出濒危物种的保育要实施遗传管理措施^[21,22]。将从麋鹿的配偶制度、交配计策和遗传多样性探讨麋鹿种群管理和进化潜力保存问题。

1 麋鹿的后宫制

动物的进化利益决定了两性的配偶数量^[23]。麋鹿是一种季节性发情交配的动物,其配偶制度是后宫制(Harem mating system)^[24],具有后宫制配偶制度的动物,优势雄性个体通常占有大群的雌性配偶。这一类动物有象海豹(*Mirounga leonina*)、马鹿(*Cervus elaphus*)、麋鹿等。

麋鹿一般在一年中最热的日子里开始发情^[9]。发情公鹿很少吃草,它在沼泽地里滚一身黑泥,不时发出短促的吼叫。将用鹿角挑起地上的青草和藤蔓挂在鹿角上。发情公鹿为了争夺配偶发生冲突^[25]。优势公鹿会驱逐其它企图靠近雌鹿群的公鹿。垄断了与交配雌鹿机会。雌鹿却仅在短短几个小时的发情期接受交配。由于占群公鹿的体力消耗大,占群公鹿常常被战胜“挑战者”取而代之。于是,在长达两个多月的发情期中,优势公鹿会一只接着一只占有“嫔妃群”,形成一种“系列占群后宫制”(图 1)。由于占群的优势公鹿有机会繁殖后代,这种“系列占群后宫制”有利于遗传多样性的保存。

在发情交配期,占群优势雄性公鹿的体力消耗后,被一只“挑战者”打败,战胜的“挑战者”称为新的“群主”。在一个发情繁殖季节,优势雄性公鹿轮流占群,形成了一个优势占群系列。

2 麋鹿的交配计策

在发情季节,雄麋鹿可区分为群主、挑战者和单身汉。群主是一头圈占控制雌鹿活动的优势雄性。挑战者在发情场附近地点展示炫耀。单身汉在繁殖季节不表现发情行为。群主、挑战者和单身汉用于维持生命的时间预算与用于发情的时间预算成反比,群主的绝大部分时间用于发情占群,而用采食、饮水的时间很少。单身汉则基本上没有发情行为。“挑战者”在发情行为与维持生命行为之间的时间则居于“群主”与“单身汉”之间。交配次数是偏态分布的,与雄性发情时间呈正比。麋鹿发情交配计策受到雄性个体的可利用时间与能量的限制^[24]。不同密度下和不同发情期时段中雄性麋鹿的繁殖计策有变化^[26]。麋鹿的交配计策有利于遗传多样性的保存。

动物的行为与其成功繁殖密切相关。麋鹿发情交配计策与公鹿年龄有关。一般的,2 龄以下的公鹿为单身汉;3 龄以上 5 龄以下的公鹿一般只能成为挑战者,只有 5 龄以上的公鹿才可能成为群主。一般的老龄公

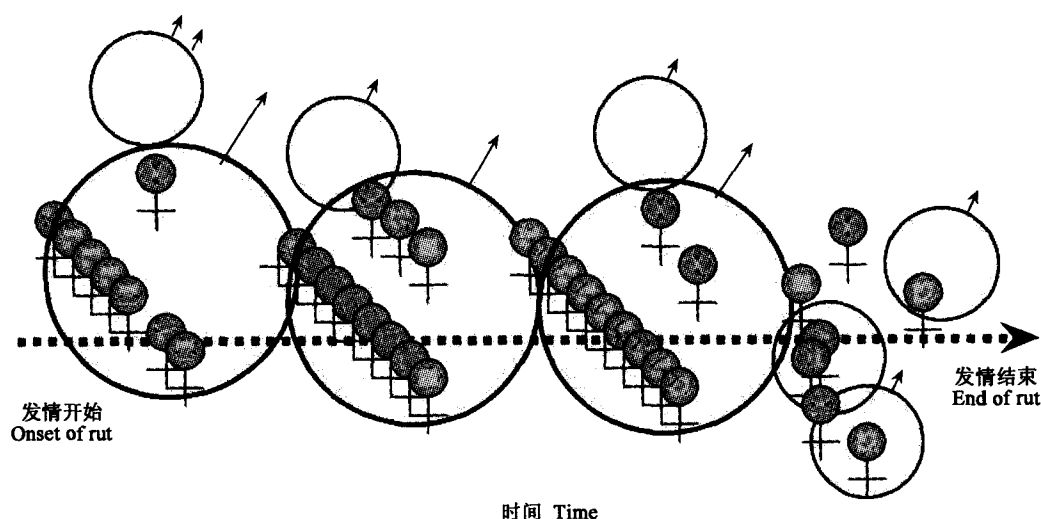


图 1 麋鹿的系列占群优势

Fig.1 The sequential heading dominance in Père David's deer

鹿又退居为挑战者,直到失去繁殖能力^[7]。与年龄有关的繁殖交配计策与麋鹿的系列占群优势后宫制,使得群体中父亲与女儿的繁殖价高峰期不同步,当女儿的繁殖价达到其一生中最高时期时,父亲繁殖价的高峰期已经过去,从而避免或减少了一种最糟糕的近交现象:父女交配(图 2)。

3 影响麋鹿有效种群大小的因素

除了栖息地变迁、人为活动干扰、自然灾变对濒危物种种群的影响之外,濒危物种的遗传学和种群生物学特征决定了迁地保护种群的有效种群大小^[28]。如果要保存麋鹿的进化潜力,保存现有遗传多样性十分重要。要保存麋鹿的遗传多样性,应使麋鹿的有效种群大小等于其实际种群大小。但是,有效种群大小与群体中参加繁殖的雌性与雄性个体数目比相关,与雄性个体繁殖的后代数及其方差有关,还与群体的最初近交系数和群体大小相关^[21]。

利用 Ballon 和 Foote 公式^[29] 计算麋鹿的有效种群大小:

$$N_e = \frac{4N_mN_f}{N_m + N_f} \quad (1)$$

式中, N_e 为有效种群大小, N_m 为种群中雄性个体数, N_f 为种群中雌性个体数。

假设在一个麋鹿繁殖群体中有 80 头可繁殖麋鹿,其性比为 1:1。但是由于麋鹿的后宫制,其有效种群远远小于 80 头,当只有 2 头优势雄鹿占群繁殖时,其有效种群大小为 7.62,当 4 头优势雄性占群繁殖时,其有效种群大小为 14.5,6 头优势雄性占群繁殖时,其有效种群大小为 20.9。所以后宫制使得麋鹿的有效种群变小(图 3)。而实际的情况是在一个后宫制麋鹿繁殖群体中,能占群繁殖的雄性最多只有 6~7 头。因此,在雌雄比例为 1:1 时,考虑到麋鹿的配偶制度,麋鹿的有效种群大小通常只有其实际种群大小的四分之一左右。

有效种群大小还与群体中个体后代数目及其方差有关。一般的,群体中个体繁殖的后代数目的是泊松分布的,后代平均数目 k 及其方差 Vks 为 1 的群体称之为理想群体。但是,许多物种的 Vks/k 值都大于 1。如圈养状态下蒙古野马 (*Equus caballus*) 的雄性个体的 k 为 1.18, Vks 为 23.44,雌性个体的 k 为 1.27, Vks 为 9.92;

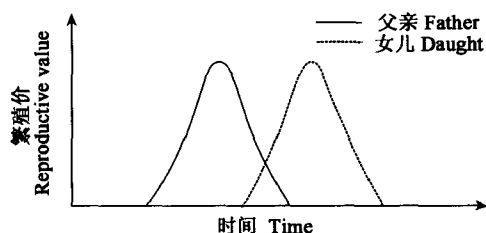


图 2 与年龄有关的繁殖交配计策使得群体父亲与女儿的繁殖价高峰期不同步,从而使麋鹿避免或减少了一种最糟糕的近交现象:父女交配

Fig.2 Maximum reproductive value of the daughter does not synchronized with that of the father because of the age-dependant rut tactics, thus avoid the worst case of inbreeding: father mates his daughter in Père David's deer

长角羚 (*Oryx gazella*) 的雄性个体的 k 为 1.48, V_{ks} 为 127.90, 雌性个体的 k 为 1.24, V_{ks} 为 10.44^[30]。这样, 一个繁殖群体中个体繁殖的个体数目是偏态分布的, 存在繁殖偏倚 (Reproductive skew)。通常, 雄性个体繁殖的个体数目的偏态分布比雌性的偏态分布更明显。

群体中个体繁殖的后代数目的方差 V_{ks} 与的有效种群大小 N_e 的关系如下:

$$N_e = \frac{4N - 2}{V_{ks} + 2} \quad (2)$$

式中, N 为种群大小; V_{ks} 为个体繁殖的后代数目的方差。

假设在一个麋鹿繁殖群体中有 80 头可繁殖麋鹿, 其性比为 1:1。当雄性繁殖后代数目的方差为 2 时, 群体的有效群体大小接近实际种群大小。当雄性繁殖后代数目的方差上升时, 群体的有效群体将小于实际种群大小。例如当雄性繁殖后代数目的方差为 32 时, 这个繁殖群体的有效群体只有实际种群大小的九分之一左右 (图 4)。

此外, 近交也会影响有效种群的大小。近交与有效种群的关系^[31]可表示为:

$$N_e = \frac{N}{1 + F} \quad (3)$$

式中, N 为实际种群大小, F 为近交系数。

若一个为 80 只的麋鹿种群的近交系数为 0.2637, 则由于近交的影响, 该种群的有效种群大小仅为其实际种群大小的 79.1%。

在一个封闭繁育的种群中, 世代 t 种群的近交系数 ∂Ft 为:

$$\partial Ft = 1 + \prod_{i=1}^t [1 - 1/(2N_{ei})] \quad (4)$$

式中, N_{ei} 为第 i 世代的有效种群大小。

模拟计算了一个近交系数为 0.2637, 种群大小为 80 只的麋鹿种群, 这个种群的有效种群大小为 63, 由于封闭繁育, 这个种群的近交系数会逐代上升。还模拟了当奠基群分别为这个有效种群大小为 63 种群的 1/2, 1/4, 1/8 和 1/16 之一时, 近交系数逐代上升的情形。注意到当有效种群大小为 3 时, 近交系数在第 8 代即上升到接近 1 (图 5)。说明, 目前中国多数小麋鹿种群是无法长期自我维持的。因此, 要降低种群的近交程度, 必须保持一个较大的繁殖种群。但是, 由于麋鹿的后宫制, 当繁殖群越大时, 也是雄鹿的繁殖偏倚越严重。于是, 组成繁殖群的时候, 既要考虑繁殖群大小对近交系数的影响, 也要考虑雄性繁殖偏倚对近交系数的影响, 还要考虑参加繁殖雄鹿的数目对近交系数的影响。

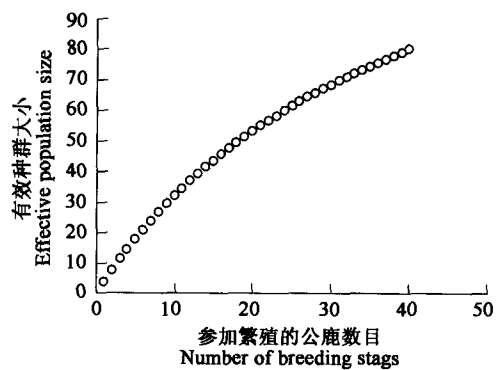


图 3 占群优势雄性数目与麋鹿有效种群大小之间的关系

Fig. 3 The relationship between number of dominant stags and effective population size in Père David's deer

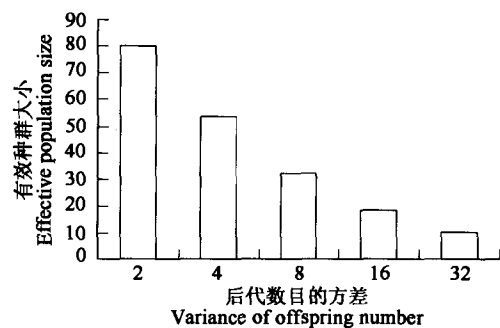


图 4 麋鹿繁殖的后代数与有效种群大小之间的关系

Fig. 4 Relationship between offspring produced by Père David's deer and its effective population size

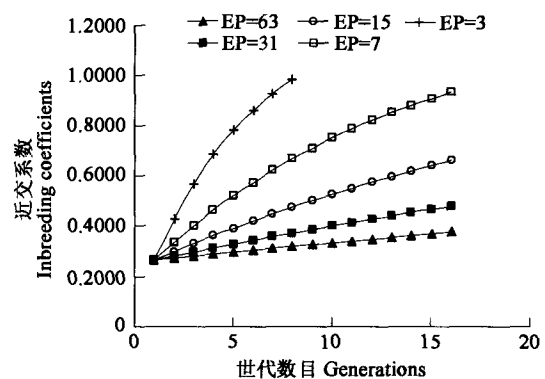


图 5 近交系数在不同大小的麋鹿有效种群中上升情形

Fig. 5 The increase of inbreeding coefficients in Père David's deer of different effective population sizes

EP: 有效种群 Effective population

4 麋鹿的遗传多样性管理

一个封闭繁育的迁地保育群体中近交系数会上升。因此,对麋鹿迁地种群进行遗传管理时,应尽量减缓群体近交系数上升的速率。采取的措施有:(1)在组成繁育群时,尽可能将亲缘关系较远的个体组成群体;(2)让每一对繁殖个体产生数目大致相当的后代;(3)保持繁殖群的相同性比。

利用亲缘系数(kinship coefficients)可以计算迁地种群中遗传重要性高的个体之间的亲缘关系^[32]。个体 i 平均亲缘系数 MK_i 为:

$$MK_i = \sum_j f_{ij} / N \quad (5)$$

平均亲缘系数没有考虑种群的年龄结构。种群中有些个体可能已经过了繁殖年龄,而另一些个体可能还没有性成熟。将种群中的某一年龄段个体 x 的繁殖价 V_{xj} 对其亲缘系数进行加权平均,可以得到这些个体的亲缘价(kinship value) Kv :

$$Kv = \sum_{N_j} f_{ij} V_{xj} / \sum_{N_j} V_{xj} \quad (6)$$

如果个体的亲缘价低,则表明个体的大多数近亲已经过了繁殖期,个体的遗传价值高。否则,个体的遗传价值低。组成麋鹿繁殖群时,应尽可能选择个体亲缘价低的个体组成繁殖群。

为了保存麋鹿种群中现有的遗传多样性,应进行如下操作,以防止麋鹿的遗传多样性进一步丢失:

(1)建立麋鹿繁殖群的遗传谱系档案,检测每一头参加繁殖的麋鹿的遗传结构,记录繁殖的麋鹿的谱系,开展谱系分析;

(2)每一个繁育基地应尽可能扩大防止群,建立两个以上的繁殖亚群,组成繁殖群时,应隔离亲缘关系近的繁殖公鹿和雌鹿,繁殖公鹿和雌鹿应尽可能相等;

(3)由于麋鹿的后宫制,优势雄性麋鹿繁殖的个体数目是偏态分布的,组成的每个麋鹿繁殖亚群不宜太大;

(4)组成迁地保护的奠基群体时,应分析麋鹿繁殖群的遗传谱系档案,注意保留原种群的遗传多样性和新建立的奠基群体的遗传代表性。

为什么麋鹿能从小群体繁衍,继而在世界各地建立可生存种群?从保存种群的遗传多样性的角度来确定物种保护时的最小可生存种群是否合理?麋鹿的保护过程对生物多样性保护的启迪是什么?麋鹿在野外绝灭后,当年存活于英国乌邦寺的麋鹿种群只有 18 头,明显低于 50 头这样一条最小有效种群大小标准。由于麋鹿的后宫式交配制度,其有效种群甚至小于 18 头。今天麋鹿已经在世界上 20 多个国家繁衍。从麋鹿的保护实例看,从种群遗传变异程度导出的最小可生存种群,可能并不是保证濒危物种存活的必要条件。另外,麋鹿的遗传多样性低,近交系数上升很快,但是,为什么目前世界的现存麋鹿没有表现明显的外在表型?一个解释是,麋鹿经历建群时的瓶颈时,种群的有害基因由于高度近交而纯和,于是淘汰了大部分有害基因,这一过程称之为“遗传清洗 Genetic purging”。但是,对有害基因的遗传清洗不可能是彻底的,例如,在北京麋鹿苑种群出现过下颌过短的初生仔鹿。麋鹿为保护生物学研究提供了一个模式动物。麋鹿的遗传多样性很低,为了保存麋鹿的进化潜力,保存麋鹿现有的遗传多样性显得十分重要。麋鹿的繁殖制度减低了麋鹿的有效种群,尽管麋鹿的繁殖计策有利于遗传多样性的保存,但是在一个封闭繁殖的小种群内,这种作用十分有限的。应特别重视通过种群管理措施来保护麋鹿的现有遗传多样性。

References:

- [1] Cao K Q, Qiu L Q, Chen B, Miao B M. Chinese Mi-deer. Shanghai: Xuelin Press, 1990.
- [2] Jiang Z G, Li D Q. Land cover change and conservation of *Przewalski's gazelle* and *Père David's deer*. *Journal of Natural Resources*, 1999, 14:334 ~ 339.
- [3] Beck B B, Wemmer C. The Biology and Management of an Extinct Species: *Père David's Deer*. Noyes Publications, New Jersey, 1983.
- [4] Jiang Z G, Feng Z J, Yu C Q, Zhang L Y, Xia J S, Ding Y H, Lindsay N. Reintroduction and recovery of *Père David's deer* in China. *Wildlife Society Bulletin*, 2000, 28: 681 ~ 687.
- [5] Liang C Q, Lu J, Sun D M, Ding Y H, Xu A H. Study on the adaptation of Milu herd to the photoperiod at Dafeng Reserve. *Forest Research*, 1993, 6 (6):650 ~ 653.

- [6] Yu C Q, Liang C Q, Lu J, Ding Y H, Shen H. The growth and breeding habit of milu (*Elaphurus davidianus*) in Dafeng Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 1996, 16(1): 19 ~ 24.
- [7] Jiang Z. Age-dependent rut strategy in Milu. *Ethology*, 1999, 34 (Suppl): 168.
- [8] Li C W, Jiang Z G, Zeng Y, Yan C. Relationship between Serum Testosterone, Dominance and Mating Success in Père David's deer Stags. *Ethology*, 2004, 110: 681 ~ 691.
- [9] Li C W, Jiang Z G, Jiang G H, Fang J M. Seasonal changes of reproductive behavior and fecal steroid concentrations in Père David's deer. *Hormones and Behavior*, 2001, 40: 518 ~ 525.
- [10] Li C W, Jiang Z G, Zeng Y. Bellowing, rank-class and mating success in Père David's deer Stags. *Zoological Research*, 2001, 22: 449 ~ 453.
- [11] Zeng Y, Jiang Z G, Li C W, Yan C E, Zhang L Y, Xia J S, Tang B T. Activity synchrony and aggregation tendency in Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) calves. *Acta Theriologica Sinica*, 2004, 24(1): 78 ~ 81.
- [12] Jiang Z G, Zhang L Y, Yang R S, Xia J S, Rao C G, Ding Y H, Shen H, Xu A H, Yu C Q. Density dependent growth and population management strategy for Père David's deer in China. *Acta Zoologica Sinica*, 2001, 47(1): 41 ~ 48.
- [13] Yang R S. Reintroduction of Milu to their natural habitat and the conservation of wetland ecosystem. *Journal of Hebei University*, 1996, 16: 62 ~ 65.
- [14] Yang R S, Zhang L Y, Tang B T, Zhong Z Y. Status of the Chinese milu (*Elaphurus davidianus*) population. *Chinese Journal of Zoology*, 2003, 38(2): 76 ~ 81.
- [15] Hu H, Jiang Z. Experimental release of Père David's deer in Dafeng Reserve, China. *Oryx*, 2002, 36: 196 ~ 199.
- [16] Yang D D, Jiang Z G, Cao T R, Wen S Z, Zhao K J, Gui X J, Xu Y X. Feasibility of reintroducing Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) to the Dongting Lake region, Hunan Province. *Biodiversity Science*, 2002, 10: 369 ~ 375.
- [17] Bedford, (12th) Duke of. Père David's deer; the history of the Woburn herd. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1951-52, 121: 327 ~ 333.
- [18] Rydel O A, Brisbin P C, Bowling A T, Wedemeyer E A. Monitoring genetic variation in endangered species. In: Scudder G, Raveil J, eds. *Proc. of the 2nd Int. Cong. on Syst. and Evol. Bio.* Pittsburgh: Hunt Inst. Documentation, 1981, 1981: 417 ~ 424.
- [19] Yu C Q. Status of genetic diversity and conservation strategy of Père David's deer in China. *Biodiversity Science*, 1996, 4: 130 ~ 134.
- [20] Sternicki T, Szablewski P, Swaczkowski T. Inbreeding effects on lifetime in David's deer (*Elaphurus davidianus*, Milne Edwards 1866) population. *Journal of Applied Genetics*, 2003, 44: 175 ~ 183.
- [21] Frankham R, Briscoe D A. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- [22] Foote T J, Foote E. Demographic and genetic status and management. In: Beck B B, Wemmer C, eds. *The Biology and Management of an Extinct Species Père David's Deer*. New Jersey: Noyes Publications, 1983. 133 ~ 186.
- [23] Halliday T R. Sex and evolution. In: Slater P J, Halliday T R, eds. *Behaviour and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 150 ~ 192.
- [24] Jiang Z G, Li C W, Zeng Y, Widemo F. "Harem defending" or "challenging": alternative individual mating tactics in Père David's deer under different time constraint. *Acta Zoologica Sinica*, 2004, 50: 706 ~ 713.
- [25] 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? —Sexual segregation in Pere David's deer. *Chinese Science Bulletin*, 2000, 45: 485 ~ 491.
- [26] Li C W, Jiang Z G, Zeng Y, You Z Q. Rutting tactics in Père David's deer stags under different population densities and during different rut periods. *Biodiversity Science*, 2005, 13: 424 ~ 431.
- [27] Jiang Z G. *Animal Behavior Principles and Species Conservation Methods*. Beijing: Science Press, 2004. 408 ~ 419.
- [28] Jiang Z G. Ex situ conservation of species. In: Jiang Z G, Ma K P, Han X G, eds. *Conservation Biology*. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1997. 148 ~ 167.
- [29] Ballon J D, Foote T J. Demographic and genetic management of captive populations. In: Kleiman D G, Allen M E, Thompson K V, Lumpkin S, eds. *Wild Mammals in Captivity*. Chicago: University of Chicago Press, 1996. 263 ~ 283.
- [30] Dobsin A P, Mace G M, Poole J, Brett R A. Conservation Biology: the Ecology and Genetics of Endangered Species. In: Berry R J, Crawford T J, Hewitt G M, eds. *Genes in Ecology*. Oxford: Blackwell, 1992. 405 ~ 430.
- [31] Li C C. *First Course in Population genetics*. Pacific Grove, CA: Boxwood, 1976.
- [32] Ebenhard T. Conservation breeding as a tool for saving animal species from extinction. *Trends in Evolution and Ecology*, 1995, 10: 438 ~ 443.

参考文献:

- [1] 曹克清, 邱莲卿, 陈彬, 缪柏茂. 中国麋鹿. 上海: 学林出版社, 1990.
- [2] 蒋志刚, 李迪强. 土地覆盖变化与普氏原羚和麋鹿的保护. *自然资源学报*, 1999, 14: 334 ~ 339.
- [5] 梁崇岐, 陆军, 孙大明, 丁玉华, 徐安红. 大丰麋鹿群对光周期适应的研究. *林业科学研究*, 1993, 6(6): 650 ~ 653.
- [6] 于长青, 梁崇岐, 陆军, 丁玉华, 沈华. 半自然条件下麋鹿的生长发育与繁殖习性. *兽类学报*, 1996, 16(1): 19 ~ 24.
- [10] 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: 449 ~ 453.
- [11] 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, 24(1): 78 ~ 81.
- [12] 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. 中国现生麋鹿种群的密度制约问题与种群发展策略. *动物学报*, 2001, 47(1): 41 ~ 48.
- [13] 杨戎生. 麋鹿回归与湿地生态系统的保护. *河北大学学报(自然科学版)*, 1996, 16: 62 ~ 65.
- [14] 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.
- [16] 杨道德, 蒋志刚, 曹铁如, 文仕知, 赵克金, 桂小杰, 徐永新. 洞庭湖区重引入麋鹿 *Elaphurus davidianus* 的可行性研究. *生物多样性*, 2002, 10: 369 ~ 375.
- [19] 于长青. 麋鹿的遗传多样性现状与保护对策. *生物多样性*, 1996, 4: 130 ~ 134.
- [26] 李春旺, 蒋志刚, 曾岩, 游章强. 不同密度下和不同发情期时段中雄性麋鹿的繁殖计策. *生物多样性*, 2005, 13: 424 ~ 431.
- [27] 蒋志刚. *动物行为原理与物种保护方法*. 北京: 科学出版社, 2004. 408.
- [28] 蒋志刚. 濒危物种的迁地保护. 见: 蒋志刚, 马克平, 韩兴国(主编). *保护生物学*. 杭州: 浙江科技出版社, 1997. 148 ~ 167.