

海南南湾猕猴种群增长的研究^{*}

江海声 练健生^{**} 冯敏 王骏 李艳红

(华南濒危动物研究所, 广州, 510260)

摘 要

对海南南湾猕猴1965~ 1994年间的种群动态和雌性猴生命表的研究表明, 该种群年均增长率为9.7%, 1987年后种群增长率和繁殖率有所下降, 猴群中非成年猴比例已不足50%。半驯化雌性猴的逐年存活率到17岁仍达0.58, 通过对存活曲线和寿命期望曲线的分析, 南湾雌猴寿命可达33~ 38岁。婴猴死亡率较低, 成年猴死亡率较高, 存活曲线属I形即凸形。研究表明静态生命表编制方法不适于灵长类, 在建立标准化存活曲线时应考虑种群综合死亡系数。猕猴通过存活率、繁殖率、群体结构变化等社群调节机制达到种群平衡。对南湾猕猴近年内每年可捕捉利用100~ 150只左右, 10岁以上的猴应占50%以上, 在不影响种群遗传多样性水平上, 可适当多捕一些成年雄猴。

关键词 猕猴; 种群增长; 调节; 群体结构; 生命表

动物通过选择机制适应环境, 种群动态及生活史知识是认识其适应机制的基础(Paul等, 1988)。现代应用生态学的重要问题之一是用种群生态学的观点对待生物资源的科学利用(孙儒泳, 1987; 1993)。1975年美国国家研究院呼吁加强研究灵长类种群动态及环境容纳量的限制因子, 发展对灵长类种群持续收获的管理策略(Dobson, 1989)。在研究印度等地猕猴种群时发现, 由于受到现代发展计划的威胁种群濒于灭绝(Aurebach, 1985), 但尚未侧重于环境容纳量问题。生命表是描述种群死亡过程的有用工具(孙儒泳, 1987), 70年代后, 生命表成为灵长类生态研究的热点之一(江海声, 1990)。灵长类生命和繁殖周期较长, 其生命表编制有一定的特殊性(江海声, 1990), 但过去多用静态生命表方法。本文在原研究基础上(江海声等, 1988; 1989; Jiang等, 1991), 研究了南湾猕猴种群增长的影响因素、环境容纳量以及讨论灵长类生命表的编制及分析等诸问题。

材料与方 法

用江海声等(1988), Jiang等(1991)的方法调查南湾猕猴分布及种群数量。对11群次野生猴群进行冬季短期人工半驯化, 统计各猴群结构及繁殖率。对半驯化猕猴群中1980年前出生并作编号和年龄鉴定的雌性, 在已有生命表基础上(江海声等, 1989), 1987年开始继续跟踪记录其存活情况, 计算各年龄组的平均周年存活率 P_x 和逐年存活率 l_x (江海声等, 1989)。

^{*} 国家自然科学基金资助项目, 并得到美国国家地理学会基金资助
承海南省林业局及海南南湾省级自然保护区给予大力支持, 谨致深切谢意
^{**} 现在工作单位中国科学院南海海洋研究所
本文于1997年5月14日收到, 1998年3月12日收到修改稿

结果及分析

1. 种群数量及群体结构

表1是1965年以来南湾猕猴种群发展情况。该种群经历80年代的高速发展后，已进入缓慢发展时期，其种群增长曲线呈S型。1965~1994年29年间种群年均增长率为9.7%。

表1 南湾猕猴种群发展30年统计

Table 1 The development of rhesus population for 30 years at Nanwan

山体 Hill	项目 Items	1965	1981	1982	1983	1984	1987	1994
东段山 Eastern hill	种群数 Population	47	170	220	235	335	358	388
	增长率 Growth rate		9.8	10.6	10.7	11.8	10.6	8.5
	种群密度 Popul. dens. (ind./km ²)	9.0	32.7	42.3	45.2	64.4	68.8	74.6
西段山 Western hill	种群数 Population	68	358	444	496	595	842	912
	增长率 Growth rate		12.1	13.0	13.2	13.3	13.0	10.3
	种群密度 Popul. dens. (ind./km ²)	15.8	53.2	103.2	115.3	138.4	195.8	212.1
总计 Total	种群数 Population	115	528	664	731	930	1200	1300
	增长率 Growth rate		11.2	12.1	12.3	12.7	12.2	9.7
	种群密度 Popul. dens. (ind./km ²)	11.5	52.8	66.4	73.1	93.0	120.0	130.0
阶段年均增长率 Growth rate annually of the periods		1965~1981	1981~1984	1984~1987	1987~1994			
		11.2	24.3	10.4	2.7			

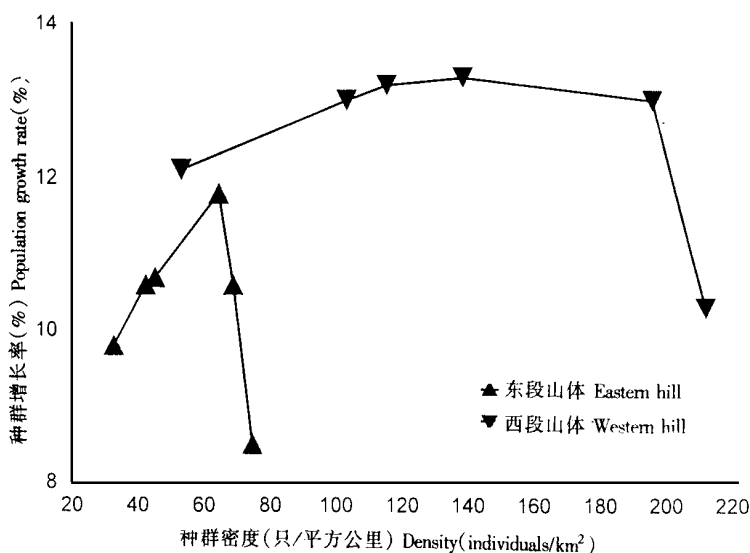


图1 猕猴种群年均增长率与种群密度的关系

Fig. 1 The relationship of population annual growth rate with population density of rhesus monkey

以表1中两段山体的种群密度为X轴，年均增长率为Y轴作图(图1)，可见种群密度较低时，种群增长率随着种群密度的提高而提高；当种群密度提高到一定程度时，种群增长率明显下降，这里暂将这时的种群密度称为种群增长率提高的峰值种群密度，东段山这个峰值种群密度为65~70只/km²，西段山的为140~200只/km²。

表2是3个阶段南湾野生猴群的群体结构及繁殖情况，它们的平均繁殖率、群内非成年猴平均比例有所降低，群体有所变小。

2. 雌性猴生命表

将江海声等(1989)原生命表与1987年以后的观察结果整理得南湾猕猴雌性生命表(表3)，南湾雌性猴的逐年存活率到17岁仍达0.58。

Gage等(1988)根据瞬时死亡函数模型 $M_t = a_1 e^{-b_1 t} + a_2 + a_3 e^{b_3 t}$ 研究了7种猴科动

物生命表, 提出“标准化存活率”概念, 其中 M_t 为瞬时死亡率, $a_1 e^{-b1t}$ 为未成年猴生理死亡系数, a_2 为与年龄及生理状况无关的综合死亡系数, $a_3 e^{b3t}$ 为老年猴生理衰老死亡系数。

表 2 南湾猕猴野生群体统计

Table 2 Estimate of rhesus monkey group unprovisioned at Nanwan

年份 Year	统计群数 Groups	繁殖率 Fertility	成年雄猴 Ad. mal. prop.	成年雌猴 Ad. fen. prop.	1~3岁猴 imm. prop.	新生猴 inf. prop.	群体大小 Gro. size
1982~1984	3	79.6 ± 3.2	10.0	30.1	36.0	23.9	36.2 ± 10.4 ^A
1985~1989	5	69.4 ± 15.4	11.6	30.7	33.2	24.5	
1990~1994	6	67.3 ± 35.5	10.1	38.8	24.4	23.1	31.4 ± 12.7 ^B

先通过变换式(1) 求出研究种群各年龄组的“标准化存活系数 $\log it(l_t)$ ”:

$$\log it(l_t) = 0.5 \ln(1 - l_t) / l_t \quad (1)$$

各年龄组的 $\log it(l_t)$ 与灵长类动物综合标准化存活系数 ($\log it(l_{st})$) (Gage 等, 1988) 作回归:

$$\log it(l_t) = a + b \log it(l_{st}) \quad (2)$$

求出回归系数 a 和 b 后, 再通过模型(3) 即可求得研究种群的“标准化存活率”(l_t):

$$l_t = (1 + e^{2a + 2b \log it(l_{st})})^{-1} \quad (3)$$

其中 t 为年龄(表1的 X), l_t 为存活率(表1的 l_x), a 为常数, 不同的综合死亡压力和存活曲线形状, a 和 b 值不同。Gage 等 (1988) 仅发现一种狒狒的 a_2 值(死亡函数模型中的 a_2) 有统计学意义, 但该值还是非常小, 因此建立 $\log it(l_{st})$ 时未考虑此项。

根据表1的 l_x 求得南湾雌猴的 l_x (图2), $a = 1^{-16}$, $b = 1.8 > 1$, 表明婴猴死亡率较低。

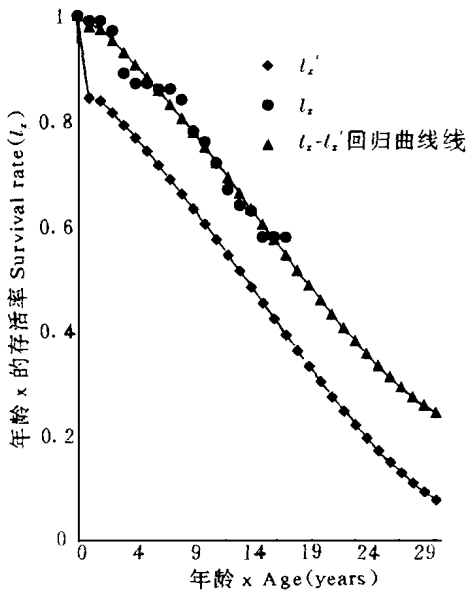


图 2 南湾猕猴的存活曲线

Fig. 2 Survival curve of rhesus monkey at Nanwan, Hainan

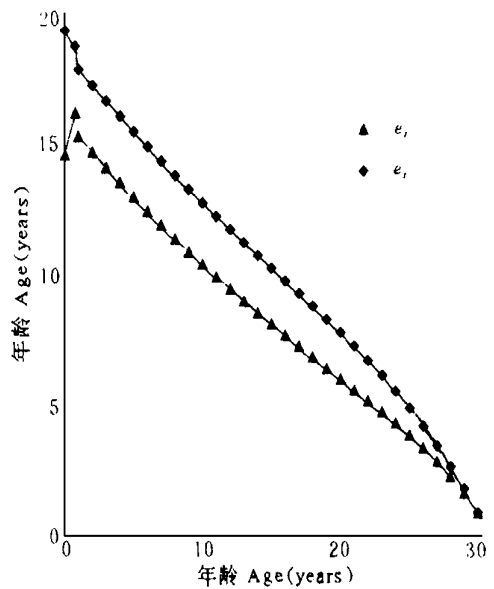


图 3 南湾猕猴的生命期望

Fig. 3 Life span expectation curve of rhesus monkey at Nanwan, Hainan

成年猴死亡率较高; 另外, 0~17岁的 l_x 曲线与 l_x 曲线走势基本一致, 但前者比后者向上平移了一段, 说明其综合死亡系数比标准的小。依 l_x 曲线求得当 $l_x = 0$ 时, 雌猴的年龄 X 为 37.8 岁; 进一步求得雌猴 e_x 经验曲线和 e_x 曲线(图3), 并求得当 $e_x = 0$ 时, 雌猴的年龄

X 为33.8岁, 由此可估计南湾猕猴雌性的最大寿命大约为33~ 38岁。

表3 南湾猕猴雌性生命表计算

Table 3 The calculation of the life-table of female rhesus monkeys at Nanwan

年龄 Age (X)	观察年数 Observ. years	个体 Indiv.	P_x	l_x	L_x	T_x	e_x	$\log (l_x \times 1\ 000)$
0	9	94	0.99	0.99	0.99	15.64	15.79	3.00
1	8	81	1.00	0.99	0.98	14.65	14.80	3.00
2	7	51	0.98	0.97	0.93	13.67	14.09	2.99
3	6	42	0.92	0.89	0.88	12.74	14.31	2.95
4	5	38	0.98	0.87	0.87	11.86	13.63	2.94
5	5	35	1.00	0.87	0.87	10.99	12.63	2.94
6	5	38	0.98	0.86	0.86	10.12	11.77	2.93
7	6	34	1.00	0.86	0.85	9.26	10.77	2.93
8	7	34	0.98	0.84	0.81	8.41	10.01	2.92
9	8	34	0.92	0.78	0.77	7.60	9.74	2.89
10	8	31	0.98	0.76	0.74	6.83	8.99	2.88
11	8	30	0.95	0.72	0.70	6.09	8.46	2.86
12	8	28	0.93	0.67	0.66	5.39	8.04	2.83
13	8	21	0.96	0.64	0.64	4.73	7.39	2.81
14	7	19	0.98	0.63	0.61	4.09	6.49	2.80
15	6	16	0.92	0.58	0.58	3.48	6.00	2.76
16	5	11	1.00	0.58	0.58	2.90	5.00	2.76
17	4	9	1.00	0.58	0.58	2.32	4.00	2.76
18	3	8	1.00	0.58	0.58	1.74	3.00	2.76
19	2	3	1.00	0.58	0.58	1.16	2.00	2.76
20	1	2	1.00	0.58	0.58	0.58	1.00	2.76
21		1						

讨 论

江海声等(1988)根据南湾猕猴1965~ 1984年种群增长情况,求得南湾环境容纳量 K 为1 850,内禀增长率 r 为0.13;练健生等(1995)根据1965~ 1994年该种群增长和捕捉情况,用Marquardt法求得 K 为1 921, r 为0.138。由此得出南湾猕猴种群 K 为1 900只左右, r 约为0.13。

南湾东段山面积比西段山大,但前者的种群密度、种群年均增长率和种群增长率提高的峰值种群密度都比后者的低,主要是由于东段山的植被总体上远比西段山的差。江海声等(1988)建立了该猕猴种群密度——增长率关系式,并得到增长率变化速率与种群密度间的一次方程;图1显示东段山猕猴种群密度达65只/ km^2 后,西段山达140只/ km^2 后,种群增长率开始下降,说明猕猴栖息地植被质量好坏直接影响猕猴种群密度,进而影响种群增长率。

南湾野生猴群与半驯化群一样(江海声等,1994),繁殖率和群内非成年猴比例有所降低,群体变小,而且与种群增长率相似,它们都随种群密度的提高有所下降,提示在这些种群特征间存在一种内在的种群调节作用;比较南亚未保护、半保护、完全保护状态的种群发现,完全保护的种群其繁殖率、新生猴死亡率、成年猴损失率都高于另两个种群,但其群中未成年猴比例却同时高于其它两个种群(Southwick等,1980),头巾猴(*M. sinica*)种群通过降低出生力和提高青少年猴死亡率达到种群平衡(Dittus,1975)。

80年代中期我们发现南湾猕猴患有呼吸道疾病(王韩生等, 1988), 最近调查发现南湾猕猴呼吸道病变主要是肺刺螨(*Pneumonyssus simicola* Banks)引起, 解剖病猴发现因肺刺螨感染引起肺部严重病变(另文报道), 根据以下三点我们认为在一定程度上南湾猕猴种群感染肺刺螨是由密度效应引起的: (1) 虽然在先后解剖的10多只猴子中未发现存在易感年龄的特征, 但明显看到随着年龄的增长感染程度趋向严重, 在调查中看到因严重感染肺刺螨, 导致呼吸困难而死亡的个体。(2) 在先后解剖的10多只猴子中全部发现感染肺刺螨, 即感染率为100%; 对来自广西、云南等地的猕猴属动物的检疫结果显示, 肺刺螨的感染率为20%左右(贾昆龙, 1978; 罗其胜等, 1991), 这些地区的猕猴种群密度远低于南湾的。(3) 肺刺螨主要传播途径是空气, 而且它在寄主体外的空气和泥土中存活时间可达7天, 因此肺刺螨在猴子间的传播极易发生。由于肺呼吸系统是一开放系统, 猴子在尘土飞扬的取食场取食更容易感染。南湾未发现猕猴有明显的天敌, 肺刺螨感染是否是南湾猕猴种群自然调节方式之一值得进一步研究, 我们认为上述研究结果“提供了非人灵长类种群调节的社群机制的线索”(Southwick等, 1980)。另外种群数量增加的同时猴群变小, 有利于猴子在高密度条件下减少个体间及群体间接触, 相对增大它们的距离, 以控制疾病的互相传播(Freeland, 1979)。

对生物资源的保护是为了更合理的利用, 对生物资源不加利用或不充分利用, 不一定能使资源增加, 而是徒然的浪费(孙儒泳, 1987; 1993)。南湾猕猴种群已达1 300只, 超过环境容纳量的一半, 应重视对该种群的合理利用。根据最大持续产量原理(Clarke, 1976), 1985~1994年南湾猕猴的捕捉量累计可达600只, 而实际仅捕捉了200只(练健生等, 1995), 其种群继续增加, 降低了种群增长率, 猴群结构变得相对不合理。因此, 应有计划地增大捕捉利用, 近年内每年可捕捉100~150只左右, 待种群稳定在900~1 000只左右时再降低年捕捉量; 在捕捉的猴子中, 10岁以上的猴子应占50%以上, 应适当多捕一些成年雄猴, 捕捉量限制在不影响种群遗传多样性水平上, 以免种群衰退。

多数灵长类生命表中对动物年龄组的划分是基于种群结构稳定的假设条件, 且给出的年龄跨度较大, 观察年限较短, 故对其可靠性有所怀疑(Dunbar, 1986)。观察时间较短, 猴子数量较少时, l_x 存在一定的误差, 考虑到静态生命表的缺陷(江海声, 1990)和多数灵长类动物生活史的特征, 将静态生命表编制方法用于灵长类是不可取的, 至少需小心处理和分析各种数据, 使其更为可靠(Dunbar, 1986)。一年的或一次性的生命表研究, 其意义有限, 对于了解和解释种群动态是很不够的, 应该研究生命表随时间的动态(孙儒泳, 1987)。图解生命表(Begon等, 1981)属动态生命表, 较真实地反映动物种群动态, 将其形式作一些修改应用到南湾猕猴群体结构分析(江海声等, 1989), 其结果与用静态生命表对同一群体结构分析的结果比较, 显示该图解生命表能更客观地反映南湾猕猴群体动态。

Tigges等(1988)研究了美国灵长类研究中心3群共763只猕猴生活史, 建立了其生命表, 结果显示猕猴的寿命可达35岁左右, 本文的预测结果(33~38岁)与此基本吻合。

南湾雌猴 l_x 曲线与 l_x 曲线从图形上看基本呈平行趋势(图1), 说明它们之间相差一常数; 瞬时死亡函数模型 a_2 项也是一常数, 为与年龄及生理状况无关的综合死亡系数, 但Gage等(1988)所给的 $\log it(l_{x+1})$ 表未考虑 a_2 项, 本文在该表基础上计算的南湾雌性猴 l_x 也未包含 a_2 项, 所以认为南湾雌性猴 l_x 曲线与 l_x 曲线间相差的这一常数正反映了 a_2 项的存在。本文 l_x 存活率曲线比 l_x 标准化存活曲线上移一段, 说明 l_x 比 l_x 高, 即其 a_2 项比标

准的低。因此建立标准化存活系数表时如考虑 a_2 项, 该表会具有更广泛的应用价值。

需要说明的是本文表3中11~14岁猴子的逐年存活率 l_x 小于原图解生命表(江海声等, 1989) 中对应年龄组的, 这是由于原表中11岁以后的猴子观察时间和观察数较少所致。本文表3中15~20岁各年龄组的 l_x 均为0.58, 我们认为其中有误差。17岁以后的各年龄组的观察时间少于5年, 观察个体少于10只, 因此计算 l_x 时有一定的误差, 这提醒我们, 在编制灵长类动态生命表时, 观察时间较短, 观察个体较少也是不可取的。本文在建立存活曲线模型时, 未将18岁以后的各年龄组数据计算在内, 而是用表1中的0~17岁的 l_x 计算求得 l_x 和 e_x 。根据图2标准化存活曲线模型估计南湾猕猴雌性18~20岁时的周年存活率分别为0.52, 0.49, 0.46。

参考文献

- 王韩生, 江海声, 刘振河, 袁喜才. 1988 海南岛南湾半岛野生猕猴疾病的调查 野生动物, (6): 30, 32.
- 江海声. 1990 灵长类生态学研究方法 生态学杂志, 9 (6): 59~63.
- 江海声, 王骏, 刘振河. 1994 旅游对南湾猕猴种群增长的影响 兽类学报, 14 (3): 166~171.
- 江海声, 刘振河, 袁喜才, 王韩生. 1988 海南岛南湾半岛猕猴 (*M. acaca mulatta*) 种群数量动态及分布 生态学报, 8 (1): 86~94.
- 江海声, 刘振河, 袁喜才, 梁耀坚. 1989 猕猴 (*M. acaca mulatta*) 生命表研究 动物学报, 35 (4): 409~415.
- 孙儒泳. 1987. 动物生态学原理 北京: 北京师范大学出版社, 503.
- 孙儒泳, 李博, 诸葛阳, 尚玉昌. 1993 普通生态学 北京: 高等教育出版社, 52
- 罗其胜, 王庆玲, 李松珍, 孟昆华. 1991. 猕猴呼吸系统和心血管系统疾病的病理学分析 上海实验动物科学, 11 (4): 254~256
- 练健生, 江海声. 1995 Logistic 种群增长曲线参数的生态学意义及其辨识 中山大学学报论丛, (3): 160~164
- 贲昆龙. 1978 实验猕猴的疾病防治 北京: 科学出版社, 3~127.
- Aurebach S I. 1985 科学年鉴(美)(罗伯特 O. 泽伦尼主编, 孙祥燮译). 北京: 科学出版社, (1986), 147~149.
- Begon M, Mortimer M. 1981. Population ecology: A unified study of animals and plants Blackwell Scientific Publication, 3~5
- Clarke C W. 1976 Mathematical Biometrics Wiley, New York
- Dittus W P J. 1975 Population dynamics of the toque monkey, *M. acaca sinica*. In: Tuttle R. H, editor Sociocology and psychology of primates, The Hague: Mouton, 125~151.
- Dobson A P. 1989. The population dynamics and conservation of primate populations *Conservation biology*, 3(4): 362~380
- Dunbar R IM. 1986 Demography and reproduction. In: Smuts B B et al, editors Primate Societies The University of Chicago Press 240~249.
- Freeland W J. 1979 Mangabey (*Cercocebus albigena*) social organization and population density in relation to food use and availability. *Folia Primatol*, 32: 108~124
- Gage T B, Dyke B. 1988 Model life tables for the large old world monkeys *Amer Journ Primatol*, 16: 305~320
- Jiang H s, Liu Z, Southwick C. 1991. Population ecology of rhesus monkeys (*M. acaca mulatta*) at Nanwan Nature Reserve, Hainan, China *Amer Journ Primatol*, 25: 207~217.
- Paul A, Kuester J. 1988 Life-history patterns of Barbary macaques (*M. acaca sylvanus*) at Affenberg Salem. In: Fa J E et al editor Ecology and behavior of food-enhanced primate groups, Alan R. Liss, Inc, New York, 199~228
- Southwick C H, Richie T, Taylor H, Teas J, Siddiqi F. 1980 Rhesus monkey population in India and Nepal: Pattern of growth, decline, and natural regulation. In: Cohen M N et al, editor Biosocial mechanisms of population regulation, Yale University Press, 151~170
- Tigges J, Gordon T, Clure H M c, Hall E, Peters A. 1988 Survival rate and life span of rhesus monkeys at the Yerkes

STUDIES ON POPULATION GROWTH OF MACACA MULATTA AT NANWAN, HAINAN

JIANG Haisheng LIAN Jiansheng FENG Min WANG Jun LI Yanhong

(South China Institute of Endangered Animals, Guangzhou, 510260)

Abstract

The rhesus monkey population dynamics and the life table of female rhesus were studied again with the observations of 16 years from 1978 to 1994 at Nanwan, Hainan. The results show that the population growth rate annually was 9.7% in 1965~ 1994, and that rate and birth rate seem to be decreasing since 1987. The proportions of immature members in the monkey group and their group size are declining now. The age-specific survival rate of 17 years old females are 0.58. The analysis results of standard survival and life span expectation suggested that their life span could reach 33 to 38 years of age. The survival curve belongs to type I or convex shape, and it indicated that the mortality of infants was low and that of adults was high. This paper recognized that it is unsuitable to apply the static life table to study primates. The constant hazard function should be considered in establishing standard survival rate. The rhesus monkeys are capable of keeping their population in balance by regulating survival and/or birth rate.

Key words Rhesus monkey (*Macaca mulatta*); Population growth; Regulation; Group composition; Life table