



物种濒危机制 和保育原理

李典谟 主 编
徐汝梅
马祖飞 副主编



科学出版社
www.sciencep.com

本课题受国家自然科学基金委员会重大项目 39893360 资助

物种濒危机制和保育原理

李典谟 徐汝梅 主编

马祖飞 副主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

物种是地球上生命存在的基本形式。它既是遗传多样性的载体,又是生态系统中最重要的组成成分。探索有效的物种保育途径,达到人类社会可持续发展已经成为全世界的共识。本书是国家自然科学基金重大项目的成果总结,是代表当前我国濒危物种保育研究水平的专著,是学习濒危物种保育原理和研究中国濒危物种现状的重要工具。

本书从理论和实践两个方面系统地介绍了物种濒危的特征、原因、机理、研究方法及其发展趋势,深入分析和探讨了我国有代表性十个物种的濒危机制和保育对策。理论方面包括:物种丧失的现状和原因,物种濒危的生态学、繁殖生物学、遗传学原理,集合种群动态与种群灭绝的关系,人类社会发展与物种灭绝,以及针对濒危物种保育的一般原理。实践方面则详细介绍了独兰花、银杉、微齿眼子菜、四合木、野生稻、小红珠绢蝶、川金丝猴、遗鸥、网蛱蝶和大熊猫等10个物种的濒危过程、种群衰退机制、保育原理和对策。

本书适合从事保护生物学、生态学、动物学、植物学研究的大专院校师生、科研人员及相关领域管理人员阅读。

图书在版编目(CIP)数据

物种濒危机制和保育原理/李典谟,徐汝梅主编. —北京:科学出版社, 2005

ISBN 7-03-015488-6

I. 物… II. ①李…②徐… III. 物种生态学 IV. Q145

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 044782 号

责任编辑:霍春雁 李久进 沈晓晶/责任校对:李奕莹
责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社编务公司排版制作

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005年9月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2005年9月第一次印刷 印张:24 3/4

印数:1~1 500 字数:566 000

定价:78.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

序

人类文明正在以科学技术进步为前导进入飞速发展的新纪元。分子技术使我们前所未有地接近生命的本质。外太空探索开辟了人类征服自然界的新领域。然而，文明发展的同时也对人类的智慧提出了新的挑战：如何利用有限的生态环境和自然资源，才能够保证高度发展的文明不会毁灭在文明创造者的手中？我国是生物多样性极其丰富的国家，同时也是经济、社会高速发展的发展中国家。所以我国的科技工作者面临着更加严峻的考验：为解决社会与自然和谐发展寻找一条可行的途径。

我国政府对生物多样性保护工作的重要性给予了高度的重视。经过各有关方面的努力，特别是在国家自然科学基金委员会的大力支持下，由我们主持了自然科学基金重大项目“中国关键地区生物多样性保育的研究”（执行期 1999~2003 年）。在数十家单位、上百名研究骨干的通力协作下，这一项目得以顺利完成，使我国生物多样性保育研究工作有了新的进展。如何科学地总结以期有效地利用这一项目实施过程中产生的大量科学成果，是实现该项目科学目标的重要环节。我们认为，通过以专著形式将分散的知识汇聚起来，是系统总结科学研究的结论、发展和提高学科理论水平的很好途径。

在生命进化的漫漫长路上，迄今人类的历史仅仅是其中短暂的一瞬。而地球上亿万年进化而来的物种正以空前的速度大量减少。揭示物种濒危机制是深刻了解人与自然关系的基础。探索有效的物种保护途径，达到人类社会可持续发展已经成为全世界的共识。

“我国关键地区物种濒危机制和保护原理研究”是上述项目的第二课题。课题主持人李典谟教授和徐汝梅教授具有很深的学术造诣，实践经验丰富，一直致力于生物多样性保育的学科前沿领域研究。本课题针对我国有代表性的 10 个濒危物种进行了深入研究，取得了丰硕的成果，这本专著就是对这些成果的总结。本书从理论和实践两个方面系统地介绍了物种濒危的特征、产生原因、形成机理、研究方法及其发展趋势，深入分析和探讨了针对我国代表性物种的濒危机制和保育对策。既有理论总结和创新，又有大量的研究实例。是一本代表当前我国濒危物种保育研究领域最新研究成果的好书，是学习濒危物种保育原理和研究中国濒危物种保育现状的不可缺少的工具。本书的出版，无疑将会对我国的保育生物学研究起到很大的推动作用。我们期待着本书的出版，并产生重要影响。

作为项目负责人，我们衷心感谢李典谟教授和徐汝梅教授及其课题组的同行们对整个项目工作的完成所做出的突出贡献。

马克平 孙儒泳

2005 年 6 月

前言

物种是地球上生物存在的基本形式。物种既是遗传多样性的载体，又是生态系统中最重要的重要组成部分，并且是生命世界与非生命世界联结的纽带。物种的灭绝是环境破坏最严重的后果之一。我们知道，群落可能发生退化或缩小，但只要所有的原始物种能够幸存，群落仍具有潜在的恢复能力；一个物种的遗传变异会随着环境和个体数量减少而变小，然而通过突变、自然选择和重新组合，物种同样具有恢复遗传变异的潜能。然而，一个物种一旦消失了，这个物种的种群将不可能恢复，该物种的 DNA 所蕴藏的特有的遗传信息和其所拥有的特征组合将永远不复存在。中国拥有丰富、宝贵的物种多样性资源；同时，在社会、经济高度发展的今天，也面临着大量物种的生存受到威胁的严重局面。基于此，1998 年在马克平、孙儒泳两位先生主持的国家自然科学基金委员会“九五”重大项目“中国关键地区生物多样性保育的研究”中列入了由李典谟、徐汝梅共同主持的第二课题“我国关键地区物种濒危机制和保护原理研究”。这个课题包括 10 个专题，它们分别是：独花兰濒危机制和保护对策的研究；银杉的濒危机制和保育原理；微齿眼子菜濒危机制与保育策略；四合木濒危机制与保护对策研究；野生稻濒危机制与保护对策研究；小红珠绢蝶濒危机制与保护原理研究；川金丝猴的栖息地需求、种群结构和生存力分析研究；遗鸥的濒危机制与保育原理研究；网蛱蝶的濒危机制与保护对策；大熊猫濒危机制与保育策略。参加的单位有：中国科学院动物研究所、中国科学院植物研究所、中国林业科学院森林生态研究所、北京师范大学、复旦大学、武汉大学和四川大学等。各专题主持人和主要参加者有：李典谟、徐汝梅、葛颂、谢宗强、李义明、郭中伟、马祖飞、何芬奇、徐庆、陈家宽、宋志平、郭友好、曾宗永等。

本书共分 18 章。前 8 章介绍物种濒危的现状、物种保育的意义及物种濒危机制研究的理论、原理和方法。后 10 章是上述 10 个专题对所研究的对象得到的直接的研究成果。很多成果都是原创性的，并第一次公开发表。本书可作为大专院校、科研院所从事生物多样性研究的师生和科技工作者的参考书。

通过 5 年的艰苦工作，以上每个专题都取得了比较丰富的研究成果，这在本书的内容上充分地反映出来。同时，不同学科之间的交流、交叉与合作，也使课题组的同仁们获益匪浅。五年的合作与交流，使我们的学识有了很好的进展，也使我们的友谊得到了发展。每年一度的“香山课题汇报会”都给我们留下了人生美好的回忆。在本书即将出版之际，作为课题负责人和本书的主编，我们非常感谢国家基金委对本项目的立项和执行中的支持，感谢项目主持人马克平先生和孙儒泳先生对本课题的支持。我们还要感谢各专题的负责人和参加者在课题执行中和本书编写过程中所付出的智慧、劳动和无私的合作。在本书初稿完成之后，我们还邀请了钱迎倩、陈灵芝、张树义、李典谟、徐汝梅、谢宗强、葛颂、李义明、马祖飞等先生分别对初稿各章进行了审定，他们提出了很多建设性的意见和建议。最后我们代表本书的作者，向所有为本书的出版做出贡献的专家、朋友表示衷心的感谢。

李典谟 徐汝梅 马祖飞
2005 年 4 月

目 录

序

前言

第一章 物种濒危的历史、现状及保育的意义	1
参考文献	6
第二章 物种灭绝的生态学机制与种群生存力分析	7
第一节 阿利效应与种群灭绝	7
第二节 自然种群灭绝过程中的随机干扰	13
第三节 种群生存力分析	19
参考文献	22
第三章 物种濒危的繁殖生物学原理	26
第一节 生殖发育异常引起的败育	27
第二节 交配系统及其对种群衰退的影响	30
第三节 环境因子对繁殖成功和种群更新的影响	34
参考文献	39
第四章 物种濒危的遗传学原理	42
第一节 濒危物种的遗传学特征	42
第二节 物种濒危的遗传学因素	45
第三节 濒危物种保护的遗传学原理和策略	53
参考文献	56
第五章 集合种群与种群灭绝	60
第一节 集合种群理论及其发展	60
第二节 环境破碎化与环境随机性对集合种群动态的影响	67
第三节 生境质量与集合种群承载力	70
第四节 集合种群灭绝与遗传多样性	71
参考文献	73
第六章 物种濒危的原因	75
第一节 栖息地破坏	75
第二节 过度利用	78
第三节 外来种入侵	81
第四节 环境污染	83
第五节 物种濒危原因的时空变异及物种的易灭绝特征	86
参考文献	89
第七章 社会经济发展与物种灭绝	95
第一节 物种的经济价值	95

第二节 物种的丧失与其经济价值的关系	98
第三节 物种经济价值的评估	99
第四节 直接经济价值评估方法	101
第五节 间接经济价值评估方法	103
第六节 过程-效益经济价值评价法	105
第七节 物种经济价值的评估实例	106
第八节 评价与保护的策略	117
第九节 结束语	122
参考文献	123
第八章 濒危物种及生物多样性的保护原理与方法	126
第一节 物种的濒危等级和优先保护次序	126
第二节 生物多样性保育的生态学理论	129
第三节 保护区与自然保护网络	134
第四节 全球生物多样性保育	142
第五节 结束语	145
参考文献	146
第九章 独花兰濒危机制和保护对策的研究	150
第一节 概述	150
第二节 独花兰的分类地位和地理分布	151
第三节 独花兰的基本生物学特性和群落特征	153
第四节 独花兰的繁育特性和传粉生态学	158
第五节 独花兰的形态变异	161
第六节 独花兰在不同空间尺度的遗传变异	166
第七节 独花兰的濒危机制初探及保护策略	172
参考文献	175
第十章 银杉的群落与种群动态及其保育对策	178
第一节 银杉的数量及分布	178
第二节 银杉的生境特征	179
第三节 银杉的群落特征及其演替趋势	180
第四节 银杉林的林窗更新	185
第五节 银杉的种群统计与年龄结构	189
第六节 银杉的濒危原因	193
第七节 保护对策与建议	196
参考文献	197
第十一章 微齿眼子菜的受危机制与保育策略	198
第一节 引言	198
第二节 地理分布与生境特点	199
第三节 异质生境中的种群数量特征与生物量动态	202
第四节 克隆生长及其构型	206

第五节 微齿眼子菜繁殖生物学特性	211
第六节 微齿眼子菜的遗传多样性分析	217
参考文献	224
第十二章 四合木濒危机制与保护对策研究	228
第一节 四合木的一般特征和自然地理概况	228
第二节 四合木濒危机制研究现状及进展	231
第三节 四合木种群的致濒趋势分析	234
第四节 四合木种群的生殖生物学特性与濒危的关系	240
第五节 四合木种群的传粉过程与濒危的关系	244
第六节 四合木的保护对策	247
参考文献	248
第十三章 野生稻濒危机制与保育策略	250
第一节 稻的野生基因库	250
第二节 我国野生稻的分布及现状	251
第三节 野生稻的遗传多样性	253
第四节 野生稻的濒危机制	256
第五节 野生稻的保育策略	259
第六节 结语	261
参考文献	261
第十四章 东灵山小红珠绢蝶种群濒危机制及保护原理研究	264
第一节 种群现状	264
第二节 致危原因	268
第三节 濒危机制分析	274
参考文献	279
第十五章 湖北神农架川金丝猴行为生态研究进展	281
第一节 引言	281
第二节 研究地区与猴群概况	282
第三节 研究进展	283
第四节 展望	286
致谢	288
参考文献	288
第十六章 气候变化对遗鸥繁殖种群及濒危状况的影响	291
第一节 遗鸥发现简史	291
第二节 遗鸥研究状况	291
第三节 遗鸥的繁殖分布与数量变化	293
第四节 遗鸥的迁飞与扩散	296
第五节 造成遗鸥数量波动的主要原因	297
第六节 遗鸥的受威胁状况	301
第七节 遗鸥的保护管理对策	303

第八节 结语	306
致谢	306
参考文献	306
第十七章 网蛱蝶的濒危机制及保护对策	310
第一节 种群的空间结构	310
第二节 中国在集合种群和生物保护方面的研究	312
第三节 野外调查与研究	313
第四节 网蛱蝶的种群结构及动态	317
第五节 网蛱蝶的濒危机制及保护对策	321
参考文献	330
第十八章 大熊猫种群数量估计和人类干扰对大熊猫的影响	334
第一节 引言	334
第二节 王朗概况和研究方法	336
第三节 结果	343
第四节 讨论	353
参考文献	367
附录	369
索引	376

第一章 物种濒危的历史、现状及保育的意义

30 亿年的进化历程使当代的生物多样性高于历史上任何地质年代。但同时，地球上的生物多样性也正以空前的速度消失。据统计，最严重的灭绝发生在热带森林。热带森林物种约占地球上所有生物物种的 50%~90%。现在每年被砍伐的热带森林约为 1700 万 hm^2 (这个面积约为瑞士的 4 倍)(世界资源研究所等 1993)，科学家们估计，按照这样的速度，在今后 30 年内，大约 5%~10% 的热带森林物种可能面临灭绝。温带森林的状况也好不了多少，世界范围内差不多与马来西亚同样面积的温带雨林也消失了。虽然整个北温带和北方地区森林面积近年内并没有很大改变，但是在许多地区丰富的物种和古老的森林不断地被次生林和人工林代替。

海洋和淡水系统中的生物多样性同样面临严重的丧失和退化。受到最严重冲击的可能是淡水生态系统，它们一直挣扎在长期污染和外来种侵入的逆境中。海洋生态系统也经历着许多特有种种群的丧失及全球生态环境变化的影响。

在生物多样性破坏中，最严重和最直接的就是物种的灭绝。物种是地球上生物存在的基本形式，它是遗传多样性的载体，又是生态系统中最重要的重要组成部分，它是生命世界与非生命世界连接的纽带。人们认识生物多样性的重要性首先是从物种多样性开始的，早在 20 世纪 80 年代，生物多样性的研究已在国际上引起关注，最初唤起人们警觉的是那些大型的濒危动物。当时，世界自然保护联盟(IUCN)提出的保育都是针对这些大型动物的，这些动物作为生物多样性保育的旗帜发挥了不可替代的作用。

世界上到底有多少物种，还没有人能做出精确的估计，目前已记录的生物物种为 140 万~170 万种，据 Wilson 于 1992 年统计，全球已记录的生物为 141.3 万种，其中昆虫 75.1 万种，其他动物 28.1 万种，高等植物 24.8 万种，真菌 6.9 万种，真核单细胞有机体 3.08 万种，藻类 2.69 万种，细菌等 0.48 万种，病毒 0.1 万种。物种在地球上的分布极不均匀，大部分已被鉴定的物种分布在热带地区，如占地球面积 7% 的热带森林中就包含了占全世界物种数 50% 左右的物种。中国的陆地面积虽然仅占地球陆地面积的 7% 左右，但由于其疆域跨越了热带、亚热带、温带、寒温带、寒带等多个气候带，并且地形复杂，因此拥有极为丰富的生物种类。中国的种子植物有 30 000 余种，仅次于世界种子植物最丰富的巴西和哥伦比亚，居世界第三位，其中裸子植物 250 种，是世界上裸子植物最多的国家。中国有脊椎动物 6300 余种，其中鸟类 1244 种，占世界总数的 13.7%；鱼类 3862 种，占世界总数的 20%，都居世界前列。此外，中国生物区系的重要特点是特有种丰富。已知脊椎动物有 667 个特有种，种子植物有 5 个特有科、247 个特有属、17 300 种以上特有种。如大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、白鳍豚(*Lipotes vexilolifer*)、银杏(*Ginkgo brloba*)、银杉(*Cathaya argyrophylla*)等被人们誉为“活化石”(“中国生物多样性国情研究报告”编写组 1998)。

迄今为止，地球上生存过的物种绝大多数已经灭绝了，据估计物种平均寿命短于 1000 万年(Raup 1988)。物种灭绝是自然现象。在生物进化史中，曾出现过五次物种大

灭绝事件(Sepkoski et al. 1986)。第一次发生在 5 亿年前的寒武纪末期,第二次发生在 3.5 亿年前泥盆纪末期,第三次和第四次分别发生在 2.5 亿年前的二叠纪末和距今 1.85 亿年前三叠纪末。历史上的第五次大灭绝是发生在 6500 万年前白垩纪后期。这一次伴随着许多海洋生物灭亡的同时,统治了地球近两亿年、已经适应地球上许多生境的爬行动物——恐龙(*Dinosauria*)灭绝了。

历史上每发生一次物种大灭绝,物种多样性要恢复到从前的水平需经历千百万年。二叠纪、三叠纪的大灭绝持续了大约 10 万年,经过了 1500 万年到 2000 万年的漫长过程,地球上的生物多样性才恢复到一个正常水平。关于历史上物种大规模灭绝的原因众说纷纭。人们提出了许多假说,试图加以解释,例如:有人推测白垩纪结束时恐龙灭绝的原因是“恐龙的体型过大”(蒋志刚等 1997);还有人提出陨石撞击说,认为一颗大陨石撞击了地球,产生了全球性尘埃,使依赖阳光生存的绿色植物无法生存,从而导致恐龙灭绝(Alvarez et al. 1980);也有人认为寒武纪后期,泥盆纪后期和白垩纪后期所发生的三次生物大灭绝事件均伴随着火山爆发、造山运动和海退现象等。也许是这些地球突发事件导致物种的灭绝,或者是这些事件引起了全球性气候变化,对环境造成了压力,使局部生态系统受到破坏,因而导致了部分物种的灭绝。

第六次物种大灭绝,也就是我们正在经历的这一次,大约从 1 万年前的更新纪开始,以岛屿型物种、大型哺乳动物和鸟类为标志,这一次物种大灭绝与人类活动密切相关。自 1600 年以来,已有 2.1% 的哺乳动物、1.3% 的鸟类灭绝。最高的物种灭绝速率发生在岛屿上,岛屿的面积虽然仅占地球表面积的一小部分,但从 1600 年到现在,所有已知灭绝的动植物中,几乎有一半是岛屿物种(见表 1.1)。相比之下,生活在广阔无垠的大海中的生物,只有 5 种灭绝了。但是,海洋的这些损失,其重要性可能比数字显示的要大得多,因为许多海洋哺乳动物是对海洋群落具有主要影响的顶极捕食者,它们的丧失,可能会对海洋生态系统带来深远的影响。

表 1.1 1600 年以来的灭绝记录(Primack et al. 2000)

分类阶元	灭绝记录 ^a				大约的物种数	灭绝所占比例/%
	大陆 ^b	岛屿 ^b	海洋	总计		
哺乳类	30	51	4	85	4000	2.1
鸟类	21	92	0	113	9000	1.3
爬行类	1	20	0	21	6300	0.3
两栖类 ^c	2	0	0	2	1200	0.05
鱼类 ^d	22	1	0	23	19 100	0.1
无脊椎动物 ^d	49	48	1	98	1 000 000+	0.01
显花植物 ^e	245	139	0	384	250 000	0.2

a. 大量的额外物种甚至没有被科学家记录到就可能已经灭绝了。b. 大陆地区指那些面积达到 100 万 km² 或更大的陆地(等于或大于格陵兰); 小于该面积的陆地被认为是岛屿。c. 两栖类的种群数量在最近的 20 年中已经有令人震惊的减少; 一些科学家相信许多两栖类物种正处于灭绝的边缘。d. 给出的数字仅仅代表了北美洲和夏威夷。e. 显花植物的数字也包括灭绝的亚种和变种

物种丧失的直接原因主要是生境丧失和破碎化、外来种的入侵、生物资源的过度开发、环境污染，以及全球气候变化等。但究其根本，人类活动是造成生物多样性以空前速度丧失的原因。

人口数量的增长，导致对自然资源需求的增加。在最近的 150 年中，人口数量由 1850 年的 10 亿增加到 2000 年的 65 亿。与此相应的物种的灭绝速率也大大增加，在 1600~1700 年间，鸟类和兽类的灭绝速率大约是每 10 年 1 种，但在 1850~1950 年间却上升到每年 1 种。

生境破坏被认为是物种受威胁的最重要原因(见表 1.2)。例如由于过度采挖，破坏生境，产冬虫夏草的蝠蛾(*Hepialus armoricanus*)数量急剧下降；著名的云南大理蝴蝶泉，因树木被砍伐和环境受污染，蝶类明显减少；四川贡嘎山的褐凤蝶由于寄主被挖作中药和过度滥捕，数量也锐减。

表 1.2 与一些灭绝和受灭绝威胁物种有关的因素(Primack et al. 2000)(单位：%)

分类	导致灭绝的各种因素 ^a					
	生境丧失	过度开发 ^b	外来种引入	捕食者	其他	未知
已灭绝类群						
哺乳类	19	23	4	1	1	36
鸟类	20	11	0	0	0	37
爬行类	5	32	0	0	0	21
鱼类	35	4	0	0	0	48
受灭绝威胁的类群 ^c						
哺乳类	68	54	6	8	8	—
鸟类	58	30	28	1	1	—
爬行类	53	63	17	3	3	—
两栖类	77	29	14	—	—	—
鱼类	78	12	28	—	—	—

a. 这些数据代表受给定因素影响的物种的比例。有些物种可能受一个以上的因素影响，因此有些行的数字相加可能超过 100%。b. 过度开发包括商业、运动和控制狩猎以及为某种目的捕捉活动物。c. 受威胁物种和亚种包括那些 IUCN 等级中的濒危、易危以及稀有种类

中华虎凤蝶(*Luehdorfia chinensis*)是我国二级保护动物，根据它的分布区可分为长江中下游低地类型和秦岭山脉高山类型。低地类型的寄主植物为杜衡，高山类型的寄主植物为细辛。这两种寄主植物都是中药材，人为采集药材造成中华虎凤蝶栖息地面积减少和质量下降(李典谟等 2000)。

红珠绢蝶(*Parnassius orleans*)在华北地区曾有分布，但近几年已经很少见到。1988 年曾在北京东灵山主峰采捕过，但由于近几年旅游业的发展，东灵山已成为北京市市民休闲旅游的好地方，高山缆车直达山顶，过多的旅游者破坏了红珠绢蝶的原始栖息地。此外，由于东灵山的放牧，红珠绢蝶寄主植物费菜(*Sedum aizoon* L.)数量的急剧下降，也是造成红珠绢蝶濒危的重要原因(李典谟等 2000)。

人类对物种的过度开发也是导致物种濒危的重要原因。在 1958~1970 年间，秘鲁鳃

(*Engraulidae ringens*)的过分利用使其种群数量和捕获率均急剧地减少。今天,亚洲的犀牛(*Rhinoceros spp.*)已经被捕杀到接近绝种的边缘(世界资源研究所等 1993)。在我国,作为人们食品的中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)因蟹苗被捕捞过度,资源大量减少。而云南高原滇池中国特产的两种螺蛳,因它们的肉和雄螺生殖腺味道鲜美,经济价值高,近年来由于过度捕捞而濒于灭绝。因食用和药用,其他受威胁的物种不胜枚举,例如黄羊(*Procapra gutturosa*)、狍(*Capreolus capreolus*)、大黄鱼(*Pseudosciaea crocea*)、鲟鱼(*Macrura reevesii*)等。

另一个例子是东南亚地区对龟类的大量消费需求,这个因素所带来的威胁甚至比栖息地的破坏更严重。东南亚几个国家对龟类的集中采集使得龟类的种群数量急剧减少,目前已有 67 种亚洲龟类和淡水龟被认为是濒危,并已经列入 IUCN 红色名录之中。而亚洲总共只有 90 种龟类和淡水龟,濒危的龟类超过了全部种类的三分之二。

外来种的入侵也是导致物种灭绝的原因之一,例如,从北疆的额尔齐斯河将河鲈(*Perca fulviatilis*)引入南疆的博斯腾湖而导致原分布于该湖的大头鱼(*Aspiorhynchus laticeps*)灭绝。小花假泽兰(*Mikania micrantha*)原产热带美洲,20 世纪 70 年代入侵香港,80 年代传入广东南部。在深圳内伶仃岛,该种植物像瘟疫般地滋生,攀上树冠,使大量树木因失去阳光而枯萎,从而危及岛上 600 只猕猴的生存。

物种的保育具有特殊意义。生态系统和群落可以退化和缩小面积,但只要所有的原始物种能够幸存,群落仍然具有恢复的潜在能力。同样,随着种群变小,一个物种的遗传变异会减少,但通过突变,自然选择和重新组合,物种具有恢复遗传变异的潜能。然而,一个物种一旦被消灭,其 DNA 中所蕴藏的特有的遗传信息和所拥有的特征组合将永远丢失。一个物种一旦走向灭亡,它的种群将不可能恢复,所具有的对人类的潜在价值将永远不会被认识。

物种健康是生态系统平衡的基础。地球上生活着数以百万计的物种,丰富多样的物种组成了各个功能复杂、不断演化而又自我调节趋向平衡的生态系统。然而,在过去的两个世纪里,作为自然资源的一部分,地球上的无数物种面临着巨大的毁灭。某些生态学家预言,根据目前物种消亡的速度,30 年内,1/4 的现有物种将会灭绝或者濒临灭绝;100 年后,这一数字将会达到 3/4(Stein 1999)。随之而来的是生物多样性的丧失和各种类型的生态系统发生退化,突出的表现是全球生物自然资源及相应产出萎缩,适宜人类生活的环境越来越少,饥饿和灾荒愈加频繁,人类可持续发展受到严重威胁。在这一过程中,作为生产者的植物物种的消失将直接产生最为严重的后果。生产者不仅是整个食物链的基础,而且其他营养层次上的物种得以正常生活、生长的环境条件往往来自于生产者,尤其是木本植物,经常在水土保持、土壤改良、提供食物、营巢基础等生态功能上起着关键作用。例如当今海岸湿地生态系统中唯一的木本植物物种类群——红树林(*Rhizophoraceae*),具有丰富的生态功能,在整个生态系统中起着关键的作用。红树林生长在陆海交界的滩涂上,以其为主体的生态系统是地球上物种多样性程度最高的生态系统之一。据对广西山口红树林区的调查,其蕴藏有 111 种大型底栖动物、104 种鸟类、133 种昆虫和 150 种以上的藻类。然而,随着红树林被砍伐,不仅大量物种资源受到威胁,而且引发一系列的生态灾难。有关专家认为,1998 年,广东海域发生大面积赤潮的主要原因之一是该地区红树林面积的急剧减少。由此可见,生态系统内关键种和旗舰种

的健康是维系整个系统持续动态平衡的基础。这些物种的种群数量下降甚至物种灭绝,将对生态系统产生毁灭性的影响。

濒危物种保育具有特殊的科学研究价值。一些珍稀物种具有不可替代的科学价值。在漫长的地球地质年代的演化过程中,物种始终处于不断更替变化的状态。随着全球气候、各类环境条件的变化,旧的物种逐渐消亡,新的物种不断出现。特别是经过巨大地质突变事件之后,往往发生大规模的物种交替。但是,总有一些古老的动植物物种,令人惊奇地从各类环境巨变中保存下来,甚至一直生活到现在。与同时期的其他近缘物种相比较,它们完成了独特的进化历程,成为真正意义上的“活化石”。如我国特有的裸子植物银杉和举世闻名的动物大熊猫。它们不仅具有极高的审美价值和象征意义,而且就物种进化过程中,适应的发生、选择的条件等重大科学问题的研究而言,也有着独特的科学价值。此外,物种是连接生态系统研究和个体研究的桥梁。当前,生态学在两个方向取得巨大进步:一方面,生态学家日益深刻地认识到生态系统结构、功能的复杂性,不遗余力地探求从系统发生、演化的观点更新我们对各个层次生物现象的理解;另一方面,随着分子技术的飞速发展,生物学家逐步掌握了生命个体运作的规律,从而提供了以个体为基础的研究生命发展变化的工具。而将目标物种作为研究对象正是完成从个体、种群的层次到复杂生态系统层次统一理解、实时监控目的的基础。在生态系统功能与生物多样性的关系研究当中,物种更是最基本的考察单元。特别是在人力、物力投入有限的前提下,以重要的濒危物种作为研究对象,深入考察其濒危机制和保护原理,为更深层次的研究提供了大量的科学实例和丰富的研究结果。

物种保育具有长远的社会经济价值。濒危物种保育的最为深远的意义在于其具有广泛而长远的社会价值和经济利益。科学的发现总是受到科学家和科学研究工作所处时代条件的限制。对任何物种的合理开发、持续利用只有随着科学技术和社会道德的不断进步才能逐步实现。然而相对于人类人口的爆炸式增长和生活消费水平的迅速提高,人类对于包括生物资源在内的自然资源的利用方式仍处于缺乏规划、浪费严重、带有典型掠夺特征的阶段。针对现状,生态学家最为紧迫的任务是将处于危险生存状态中的生物物种保护起来,为实现长远的社会经济价值和完全的持续利用提供基本的条件。

据统计,昔日的丛林之王——老虎的数量在以往的一个世纪中减少了 95% (<http://www.wwfchina.org> 2002)。刚刚过去的 20 世纪中,巴厘虎(*Panthera tigris balica*)、爪哇虎(*Panthera tigris sondaica*)及里海虎(*Panthera tigris virgata*)三个亚种全部灭绝。以老虎为动物源的相关产品有着悠久的历史。然而,当前人类已经不得不放弃传统的对这一动物资源的利用方式。

更为典型的例子是鲸鱼。截至目前,13 种巨鲸中有 7 种属于濒危或脆弱物种 (<http://www.wwfchina.org> 2002)。以国家为单位对鲸鱼资源的掠夺至今仍然存在。除此以外,鲸类正面临不断增加的新的威胁。海洋有毒物质污染、鲸类觅食地大规模的石油天然气的开采以及气候变化、栖息地破坏所带来的影响等,都在威胁着鲸类的生存。作为历史上具有代表性的大规模利用于工业、食品业和医药业的动物物种,鲸鱼为人类提供了无数巨大价值的动物产品。如果不立即采取更加富有成效的保护措施,鲸鱼将永远地从人类朋友的名单中消失。

以上两种动物具有极大的观赏价值,因此对它们采取保护措施所引起的直接经济损

失可以通过发展旅游观光加以补偿。但是,更多的濒危物种缺少此类可以立即产生经济效益的补充利用方式,甚至由于缺乏对其生物学的认识,其本身的经济社会潜在价值不被了解。20世纪30年代起,我国引入意大利蜂(*Apis mellifera*)。由于意大利蜂在蜂产品产量和生物学竞争方面的优势,至今,我国本地物种中华蜜蜂(*Apis cerana*)已经几乎在作为蜂产品主要产区的北方诸省灭迹。而近年来的研究证明,中华蜜蜂对大量零星蜜源具有独特的采集活动,同时其对采集温度的范围要求也比意大利蜂宽泛。已经发现一些重要的经济植物只能由中华蜜蜂完成授粉、酿蜜过程。随着生态学家对生态系统功能的认识逐渐加深,类似的发现将越来越多,而保护濒危物种成为挽救生物多样性潜在价值的关键内容。

(李典谟 马祖飞)

参 考 文 献

- 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 1997. 保护生物学. 杭州: 浙江科学技术出版社
- 李典谟, 郭中伟, 李欣海. 2000. 种群灭绝机制的探讨. 生态学报, 20(增): 24~28
- 世界资源研究所, 国际自然与自然资源保护联盟, 联合国环境规划署. 1993. 全球生物多样性策略. 北京: 中国标准出版社
- “中国生物多样性国情研究报告”编写组. 1998. 中国生物多样性国情研究报告. 北京: 中国环境科学出版社
- Alvarez L W, Asazo F et al. 1980. Extraterrestrial cause for the cretaceous-Tertiary extinction. Science, 208:1095~1108
- <http://www.wwfchina.org>, 2002-11-07
- Stein Kathleen. 1999年8月26日. IUCN 通讯, 第8/9期物种报告——防止种族灭绝计划
- Raup D M. 1988. Diversity crises in the geological past. In: Wilson E O, Peter F M. Biodiversity. Washington: National Academy Press. 51~57
- Richard Primack, 季维智. 2000. 保护生物学基础. 北京: 中国林业出版社
- Sepkoski J J, Raup D K. 1986. Periodicity in marine extinction events. In: Elliott D K. Dynamics of extinction. New York: John Wiley and Sons. 3~36
- Wilson E O. 1992. The diversity of life. Cambridge MA: Belknap Press of Harvard University Press

第二章 物种灭绝的生态学机制与种群生存力分析

对物种濒危的研究发现有两类不同的情况：一类是在通常的生态环境条件下，某些种群却显示出与其他种群不同的动态而走向濒危。这一现象更多地与特定物种的种群动态及其本身的生物学与生态学特性有关，我们称之为濒危的机制。另一类是在环境和人为干扰的压力下，很多种群趋于灭绝，一般而言，是多种不同来源的环境因素共同作用的结果，这种背景下，物种濒危的研究更多地集中在环境条件对种群的作用机理上，我们称之为濒危的原因。前者着重从种群动态的生态学机理揭示种群灭绝的原因，而并不考虑环境和人为活动长期胁迫的因素(Noss 1990)，这是本章论述的重点。而另有专门章节对环境和人为活动干扰引起大范围种群灭绝作阐述。此外，单种群的动态和集合种群动态也有很大的区别。后面专有一章论述集合种群动态和种群灭绝，本章将集中讨论单种群动态。从所针对的目标、研究途径和已取得的进展上来分析，这两个方面还可以大致地分别对应于小种群和下降种群。下降种群处于种群个体数目较大但动态趋于明确下降的状态。这也决定了针对下降种群的研究，首要的任务是做出受威胁程度的可靠判断。换言之，物种保护生物学家必须将确实受到威胁的种群从种群可能承受的合理波动(包括种群数量下降)中甄别出来。因此，鉴别下降种群的方法是最基本的问题。Caughley(1994)提出了鉴别下降种群的主要步骤和针对性保护的主要程序。但是，对下降种群的研究仍然是以经验性为主导的，缺乏完整的理论和系统的方法。因此，种群灭绝的生态学机制的重要理论主要包括以下几个方面：低密度下的种群动态规律、种群统计随机性的作用、环境随机性的影响、遗传因素的影响和集合种群的动态规律。在此基础上，发展出了成熟并富有活力的种群生存力分析方法。本章主要围绕上述灭绝机制和种群生存力分析等内容加以阐述。但是，遗传因素的影响和集合种群理论在本书中将有专门章节进行详细综述和深入探讨，本章不再赘述这两方面的问题。

第一节 阿利效应与种群灭绝

在生态学中，种群调节的密度制约法则是一条基本规律，它告诉我们当种群数量增长的时候，它以负反馈的方式控制种群的增长率，从而阻止种群数量过剩。然而种群调节的另一条规律——阿利效应(Allee effect)却长期被生态学家忽视。直到最近几十年来，由于人们对自然保护的重视，小种群是否能持续存活的问题日益受到关注；此外，行为生态学在保护生物学中的地位已越来越受到人们的关注，特别是同种相互之间的作用对种群存活的影响已越来越引起生态学家的兴趣，这时，阿利效应才重新成为生态学中的亮点(Philip 1999, Franck 1999)。

什么是阿利效应？Philip(1999)我们定义阿利效应为“个体适合度的任何一个成分和它们同种的数量或密度的正相关关系”。早在1931年，阿利发现金鱼在那些原先养过其他金鱼的水中生长会更快一些，进一步的实验表明在相当一些物种中，较大的

种群数量或者一定程度的聚集能促进繁殖,提高成活率,抵抗环境有毒物质,阿利把这种现象称为是“自动互助合作”。他认为在一个种群中有足够数量个体的存在所起的有益作用代表着生物学中的一个基本原理(Allee 1938)。其后,Odum(1981)在他的著作中指出:“过疏(undercrowding)或缺乏聚集和过密一样,都可能有限制影响,这就是阿利规律。”

追溯得更早,达尔文在他的名著中就曾提到:“在很多情形下,足够多的同种个体相对于一定数量的它的敌人来说为其生存是绝对必要的。”(Darwin 1872)

阿利效应对种群存活的影响,可以从以下几方面来理解:第一,如果捕食者数量不变,猎物数量增加,则每一个个体的被捕率会下降,有利于种群的存活;第二,种群数量增加会增加猎物发现捕食者的警觉性,从而提高对抗捕食者的能力(Donaldson 1993);第三,种群数量增加会提高种群改变周围环境的能力,以适应它们的生存(Ferson et al. 1990);第四,种群数量增加会减少近交的可能性,提高遗传多样性,以及提高种群对环境变化的适应能力,保持种群的存活。

一、阿利效应下的种群动态

Franck 等于 1999 年提出了一个含有阿利效应的修改的 Logistic 方程。

$$dN/dt = rN(1-N/K)(N/K - 1) \quad (2.1)$$

式中, N 是种群数量, K 是环境容纳量, r 是种群内禀增长率。

这时种群有两个平衡点: K 和 K_- 。种群小于 K_- 的行为显示了阿利效应,即平均个体的增长率随着种群数量的增加而增加;当种群下降到阈值 K_- 时,种群达到了一个新的平衡点,但这是一个不稳定的平衡点。当种群小于 K_- 时,平均个体的增长率会是一个负值。阈值 K_- 就是所谓的最小可存活种群(MVP),当种群低于这个阈值,就不可避免地被卷入灭绝的漩涡。

Stephens 等指出:区分组成成分的阿利效应(component Allee effect)和种群统计的阿利效应(demographic Allee effect)是非常重要的(Stephens 1999)。前者指适合度的任何一个成分所显示的阿利效应,而后者则是在整个适合度水平上显示的。组成成分的阿利效应和种群统计的阿利效应之间呈现着复杂的关系。组成成分阿利效应是否能在种群统计阿利效应上表现出来,还要受密度制约强弱的影响。例如种群数量的增加,会增加种群对捕食者的警觉,从而提高它的存活率,这是组成成分的阿利效应;然而个体之间对食物和空间的竞争,又对种群增长呈现负反馈的作用。因此,适合度和种群数量之间的整体关系可能是所有的组成成分的阿利效应和密度制约关系的累积效应。

很多学者通过实验观察后,发现支持阿利效应的数据很少(Dennis 1989)。例如 Fowle 和 Baker(1991)对大型哺乳动物的研究,Sxther 等人(1996)对鸟类的研究以及 Myers 等人(1995)对 128 个鱼类种群的研究都发现阿利效应不是很常见的,其中可能的原因是由于组成成分的阿利效应而导致种群统计的阿利效应的过程是很复杂的,这个过程可能会受到环境变异以及时滞等因素的影响,因此种群统计的阿利效应是很不容易观察到的。在实际工作中,确定组成成分的阿利效应的存在是十分重要的,因为它表明了种群统计的阿利效应的潜在存在性。

下面我们将举几个例子说明这种阿利效应的存在。最出色的例子是由 Kuussaari 等人