

种群生存力分析研究进展和趋势^{*}

李义明 李典谟

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要 种群生存力分析(PVA)是正在迅速发展的新方法,已成为保护生物学的热点。它主要研究随机干扰对小种群绝灭的影响,其目的是制定最小可存活种群(MVP),把绝灭减少到可接受的水平。随机干扰可分四类:统计随机性,环境随机性,自然灾害和遗传随机性。确定 MVP 的方法有三种:理论模型,模拟模型,模拟模型和岛屿生物地理学方法。理论模型主要研究理想或特定条件下随机因素对种群的影响;模拟模型是利用计算机模拟种群绝灭过程;岛屿生物地理学方法主要分析岛屿物种的分布和存活,证实分析模型和模拟模型。已有大量的文献研究统计随机性,环境随机性和自然灾害的行为特征,但遗传因素与种群生存力之间的关系还不清楚。建立包括四种随机性的综合性模型,广泛地检验 PVA 模型,系统地研制目标种的遗传和生态特性以及 MVP 的实际应用是 PVA 的发展趋势。

关键词 种群生存力分析,最小可存活种群,模型,岛屿生物地理学

Advance in population viability analysis/Li Yiming, Li Dianmo // CHINESE BIODIVERSITY. — 1994, 2 (1): 1~10

Population viability analysis (PVA) is a quickly developing new technique and has become a central issue of conservation biology. It mainly probes into effects of extinction for small populations by stochastic perturbations and its goal is to establish a minimum viable population that reduces risk of an extinction to an acceptable level. The stochastic perturbations can be classified into four kinds: demographic stochasticity, environmental stochasticity, natural catastrophes and genetic stochasticity. There are three approaches to determining MVP: theoretical models, simulation models and island biogeography method. The theoretical models mainly analyze effects of stochastic perturbations on MVP under ideal or given conditions. The simulation models use computer to simulate the extinction processes for populations, and the island biogeography method analyzes distribution and survival of species on islands, and testifies theoretical models and simulation models. There are a great number of literatures that study behavior characteristics of demographic stochasticity, environmental stochasticity and natural catastrophes. But the relationships between genetic factors and population viability are not clearly known. The developmental trend of population viability analysis is to build a comprehensive model that includes four kinds of stochasticity, widely to test PVA models, systematically to study genetic and ecological characteristics of target species and explore PVA's application in conservation practices.

Author's Address Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080

Key words population viability analysis, minimum viable population, models, island biogeography

1 种群生存力分析(PVA)和最小可存活种群(MVP)

结合分析和模拟技术,估计物种以一定概率存活一定时间的过程叫种群生存力分析,简称 PVA(Population Viability Analysis)。PVA 研究物种绝灭问题。它的目标是制定最小可存活种群(Minimum Viable Population 简称 MVP)^[1],把绝灭减少到可接受的水平。广义的 MVP 概念有两种^[2],一种是遗传学概念,主要考虑近亲繁殖和遗传漂变对种群遗传变异损失和适合度下降的影响。

响,即在一定的时间内保持一定遗传变异所需的最小隔离的种群大小;另一种是种群统计学概念,即以一定概率存活一定时间所需的最小隔离的种群大小。MVP 的最初研究认为^[3],短期存活的种群有效种群大小不得低于 50,长期存活的种群有效种群大小应该是 500,这两个数字后来被称为神秘的数字^[4]。现在的研究认为 MVP 包含三个要素^[5]:①作用于种群的各种随机效应;②保护计划中的时间期限;③种群存活的安全界限。只有第一个问题服从科学的解答,后两个问题与社会经济等关系密切。因此,MVP 的时间期限和存活概率标准是可变的。不同物种因其种群特性、遗传学特征,所处的生态环境和受威胁程度不同,MVP 不同。不同国家和民族,不同社会和经济条件对同一物种制定的 MVP 标准也不同。不存在某个神秘的种群大小,不存在对所有种都适用的 MVP^[1,6]。存活概率的标准可以是 50%、95%或 99%,保持遗传多样性的标准可以是 90%,95%或更高,而存活时间可定为 50 年、100 年或 1000 年。通常把低于 100 年的存活时间称短期存活,把 100 年的存活时间定为中期存活,而把 1000 年或 1000 年以上的存活时间称长期存活^[5]。

绝灭有两种划分法。一种是把绝灭分为系统压力和随机干扰^[7],或确定性绝灭和随机绝灭^[1]。系统压力或确定性绝灭通常由不可避免的强制性的变化和力引起,如历史上的冰河时期和栖息地损失,就是由无法改变的气候变化和人类活动引起。它可导致许多物种绝灭。随机绝灭是由正常的随机变化和干扰引起,它一般不毁灭种群,但削弱种群,使种群绝灭概率增加。系统压力和随机干扰往往联合起作用。在许多情况下,系统压力并不直接导致物种绝灭,而是把物种推到随机事件很容易发生作用的种群大小范围,由随机干扰促使物种绝灭。随机干扰分为四类^[7,5]:①统计随机性(Demographic Stochasticity),同一定数量个体存活和繁殖中的随机事件产生;②环境随机性(Environmental Stochasticity),由环境容纳量,气候,以及种群间的竞争、捕食、寄生和疾病随时间变化而引起;③自然灾害(Natural Catastrophes),如洪水、大火、干旱等以随机时间间隔的方式发生;④遗传随机性(Genetic Stochasticity):由奠基者效应(Founder Effect),随机固定(Random Fixation)或近亲繁殖的基因频率变化引起。这种划分没有包括不适应的社会行为(Social Dysfunction)和阿利效应(Allee Effect)对物种绝灭的影响^[4],如低密度时未考虑寻找配偶困难。一些物种以小组的方式交配和抵御入侵者,捕杀能增加它们的绝灭概率等。Soule 和 Simberloff^[8]把导致物种绝灭的力和因素分为外在的和内在的。外在因素包括与其它种的有害相互作用(竞争、寄生、捕食和疾病增加、共生作用下降)和有害事件或栖息地和物理环境的有害变化;内在因素包括物种遗传特征的随机变化以及这些特征与环境的相互作用,包括统计随机性、不适应的特征或行为对种群造成的不利影响,近亲繁殖带来的遗传退化,遗传漂移和其它因素。这两种划分法从不同角度概括了绝灭因子,但目前常用的还是 Shaffer 的划分法。

确定性绝灭往往无法避免,因此,PVA 一般研究随机干扰对种群的影响^[7,5]。不同的种群大小对随机干扰的反应是不同的。在没有系统压力下,大种群对随机干扰不敏感,种群不易绝灭,而小种群对随机干扰极为敏感,种群易绝灭。PVA 主要研究小种群的随机绝灭问题。PVA 研究的是一些对生态系统、遗传学以及政治经济等有重大意义的物种。这些物种包括^[6]:①其活动为其它几个种创造关键栖息地;②其行为增加其它种的适合度;③调节其它种群的捕食者,而且他们的消失会导致物种多样性下降;④对人类有精神、美学和经济价值;⑤稀有种或濒危种。

PVA 研究历史很短,但其思想起源却很早^[6]。保护主义者想保护整个自然系统——生态系统,群落,栖息地和物种的健康和多样性,为此,本世纪早期发展了保留面积(Setting Aside of Areas)技术——建立自然保护区。但随着人口增加,可利用的土地越来越少,建立保护区就越来越困难。这迫使生物科学家探索自然系统生存力的最小条件是什么。解答这个问题的途径有两条,一条是群落生态学家研究系统生存力的最小面积(如 Moore^[9]),岛屿生物地理学研究为此做出了重要贡

献。另一条途径是种群生态学家研究目标种的最小种群大小(如 Franklin^[3], Shaffer^[7])或密度。现在发现,系统关键种的生存力研究是定义系统生存力的最适用途径^[8,6]。种群生存力研究的系统工作可追溯到种群的生死过程研究。1980 年以前,人们主要研究种群在恒定或周期环境的短期存活问题,1980 年以后生物学家开始考虑流行病,灾害和遗传漂变对种群长期存活的影响。近十几年, PVA 的研究文章呈指数增长^[6]。PVA 已成为保护生物学的研究焦点之一^[10]。PVA 研究的迅速发展与美国国会给其林业部门颁布的法令“保持每个国家森林所有脊椎动物物种能生存”有关^[1]。80 年代 PVA 和 MVP 研究对象是脊椎动物,尤其是哺乳动物和鸟类,进入 90 年代,此研究已扩展到无脊椎动物和植物中。

根据最近的研究进展, PVA 主要从三方面来研究种群绝灭过程:分析模型,模拟模型和岛屿生物地理学分析。分析模型主要是一些数学模型,一般考虑理想条件或特定条件下绝灭过程;模拟模型用计算机模拟种群真实动态;而岛屿生物地理学方法则是研究岛屿物种分布和存活,证实分析模型和模拟模型的正确性。

2 理论模型

2.1 统计随机性和环境随机性

统计随机性和环境随机性对种群绝灭影响的特点主要表现在:小种群对绝灭的敏感程度高于大种群;环境干扰增加,种群绝灭的概率增加。

2.1.1 Goodman 模型 早期的统计随机性模型是生死过程模型^[11]。但此模型定义的平均出生率和死亡率与我们实际测定的统计出生率和死亡率不完全一致^[12], Goodman 提出了原始种群大小为 N 的期望存活时间公式:

$$T_{(N)} = \sum_{x=1}^N \sum_{y=x}^{N_m} \frac{2}{y(yV_{(y)} - r_{(z)})} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{V_{(z)}Z + r_{(z)}}{V_{(z)}Z - r_{(z)}}$$

这里 $r_{(z)}$ 和 $V_{(z)}$ 分别是种群大小为 z 时每个个体平均增长率和平均增长率方差。此式中 $V_{(N)} = V_0 + V_1/N$, V_1 是由一个个体组成的种群情况下 r 的平均方差,由个体间 r 的遗传差异引起,不随时期和种群大小变化而变化。 V_0 对 $V_{(N)}$ 的变化起主要作用。Goodman 分析了模型的数值解答:①只考虑个体方差,忽视环境方差,逻辑斯谛密度制约和非密度制约条件下, $T_{(N)}$ 随 N_m 呈接近指数形式增长。密度制约条件下, $T_{(N)}$ 小于非密度制约条件下的 $T_{(N)}$ 几个数量级;②考虑环境方差,忽略个体方差,非密度制约种群 $T_{(N)}$ 随 N_m 呈低于(或小于)线性方式增长;③环境方差是决定种群平均绝灭时间的关键因素。存活时间的概率分布是负指数分布。有人用小哺乳动物实际种群动态资料研究了模型的行为^[13],结果显示:期望存活时间对种群增长率方差的变化很敏感,方差越小,期望存活时间越长。密度制约条件下(其它条件相同)种群的存活时间短于非密度制约条件下种群的存活时间。Goodman 模型有几个优点^[13]:①增长率参数和方差参数在野外易于观察;②模型包含了统计随机性和环境随机性;③适合于各种增长形式的种群动态。其缺点是需要提供种群密度从一个个体到最大种群数量范围内的增长率和方差。已有人用岛屿生物地理学资料证实 Goodman 模型^[14],不过,他的研究有需商讨之处^[5,13]。

2.1.2 其它模型 Salla(见 Ginzburg et al^[15])认为模型计算的绝概率取决于模型是否包含密度制约因子,有密度制约的种群比没有密度制约的种群波动小。Ginzburg 等^[15]用年龄结构模型和 Richer 函数研究鳕(*Gadus morhua*)在随机环境中密度制约对种群准绝灭(准绝灭包括种群下降和绝灭)的影响,在中等或低密度制约下,种群准绝灭概率低于非密度制约下的准绝灭概率。

从理论上说,有密度制约的种群一般比较稳定,受环境随机干扰较小,种群绝灭概率可能较低。因此,在分析模型时,确定种群密度和种群增长率及增长率方差之间接的关系,对模型的分析结果是至关重要的。

2.2 灾害

灾害对物种存活的影响以随机时间间隔方式发生作用的。Ewens 等^[2]从遗传变异的损失和统计学两方面探讨了灾害对种群存活的影响。

2.2.1 灾害的遗传学模型 Ewens 等引用 Kimura 和 Matuyama 1980 年的灾害模型分析灾害对遗传多样性的影响。设种群有 nN 个个体,分成大小为 N 的 n 个亚种群。每一代有 K 个亚种群随机绝灭(灾害的结果),重新占居这样的亚种群是来自剩余的 $n-k$ 个亚种群中的任一个,此过程是独立的和随机的,每个亚种群的绝灭过程和再定居过程是种群基因库的随机样本。研究结果表明,遗传变异的损失取决于亚种群内的随机遗传漂移速率和其它亚种群子代替代绝灭亚种群的速率,两者的较大者将控制遗传变异的最终速率。如果亚种群间存在迁移, nN 较大,即使是亚种群间迁移速率很小,也能够有效地长期保持整个种群的遗传变异及亚种群的遗传变异。

2.2.2 灾害的统计学模型 灾害过程的数学模型极端复杂难解。Ewens 研究了一个近似解,他们得出的结论是灾害对种群的影响与灾害的危害程度和频率有关,平均存活时间取决于原始种群大小的对数形式,仅较弱地依赖于原始种群大小。

Shaffer^[5]总结了统计,环境和灾害随机性的行为特征。统计随机性表现为平均存活时间随种群大小增加呈几何数增长,这说明统计随机性只对很小的种群(数量在几十至几百)有重要危害。这种关系取决于种群增长率,增长率越低,平均存活时间随种群增加越慢,但超过中等种群大小或增长率后,平均存活时间就变得很长;统计随机性表现为平均存活时间随种群大小增加呈线性增长。这种形式主要取决于种群增长率和增长率的变异性。灾害曲线表现为平均存活时间随种群大小的对数形式增加而增长,这种关系不仅依赖于种群增长率,而且依赖于灾害的严重程度和频率。根据三者对种群绝灭影响的特征,我们可以得出结论,灾害对种群存活的重要性大于环境随机性和统计随机性,环境随机性对种群存活的重要性大于统计随机性。Shaffer 认为这三种曲线形式只是一般规律,存在一些特殊情况,如在某些情况下,环境随机性重要性可能大于灾害等。

2.3 遗传随机性

2.3.1 小种群对种群遗传退化的影响 小种群对种群遗传退化的影响主要包括三个方面:①近亲繁殖可能性增加^[16,8],近亲繁殖增加遗传基因的同质性,同质性的增加使有害隐性基因表达的机会增加,后代间的变化性降低,后代度过突然环境变化而存活的机会减少。近亲繁殖在鸟类和兽类的自然种群中是极为罕见的。鸟兽个体间存在着避免近亲交配的行为学机制和地理隔离机制。长期的野外调查表明,鸟兽的近亲交配率一般低于随机交配所期望的近亲交配值。个体间存在着认识亲属的能力,并且近亲间存在着空间隔离;②异质性变小,在杂合性的远系繁殖(Outbreeding)的物种中,较多异质基因的个体比较少异质基因的个体更能适应环境^[8,17]。异质性增加了个体的存活和抗病能力,增加生长速率和发育稳定性。物种的进化潜力依赖于它所含有的遗传变异量,较低遗传变异的种群对新环境的胁迫较敏感。在动物和植物中,物种所拥有的遗传变异与其适合度是正相关的^[17,18];③遗传漂移对物种长期进化产生的深刻影响,遗传漂移导致遗传变异的损失,损失速率与有效种群大小有关,每代遗传变异的损失速率为 $1/2N_e$, N_e 是有效种群大小,即具有相同遗传变异损失速率和近亲繁殖速率的理想种群大小称真实种群的有效种群大小^[19]。在非自然选择条件下,种群的遗传变异损失主要来自遗传漂变。要阻止遗传变异损失,种群应足够大,使得由突变产生的新遗传变异量和遗传漂移损失的遗传变异量相等^[8],这个种群大小主要取决于遗传变异种类,各种

变异的突变速率以及作用在这些变异上的自然选择类型。

2.3.2 有效种群大小与种群短期存活和长期存活 动物育种者发现,家养动物1%的近亲繁殖率对种群产生的不利影响很小^[3,20]。根据这一事实,Franklin 和 Soule 认为1%的近亲繁殖率是一般种群能够忍受的近亲繁殖水平。根据近亲繁殖率公式 $1/2N_e=1\%$,可知 $N_e=50$ 。这就是说,要使近亲繁殖系数低于1%,有效种群大小必须等于或大于50。但是 $N_e=50$ 的种群并不能阻止遗传漂变产生的遗传变异的缓慢损失,在不到100代内将损失绝大部分遗传变异,剩余的遗传变异已低于一般种群生存所需的遗传变异量。因此, Frankl in 和 Soule 认为有效种群大小为50只能作为物种短期存活的 MVP。目前,人类活动对自然生态系统干扰严重,全球气候变化加剧,一个物种要长期生存,必须有足够的遗传变异量以适应变化的环境,这就要求物种由突变产生的遗传变异量至少应与遗传漂变损失的变异量相等。Franklin 和 Soule 根据果蝇刚毛物特征突变的数据,估计这个有效种群大小应该是500^[3,21],它能满足种群的长期存活要求。但是, Frankl in 和 Soule 考虑的只是非自然选择下的遗传变异平衡^[4]。Lande 和 Barrowclough^[22]系统地总结了保持遗传变异平衡所需的有效种群大小(表1)。对于数量遗传性状,有效种群大小为500,可保持遗传变异的损失与突变产生的遗传变异输入平衡。但单个位点的中性基因,有效种群大小为 $10^5\sim 10^6$,才能保持遗传变异平衡。 $N_e=500$ 的实际种群大小一般在几百~几千范围内,而在环境随机性和自然灾害下,保持95%的概率存活100年或1000年的种群大小往往超出此范围,换句话说,仅仅从遗传学考虑而得出的 MVP 并不能保证种群的长期存活要求。值得注意的是,虽然保持遗传变异对保持个体适合度和种群生存力至关重要,但种群遗传变异保持水平和种群生存力之间的数量关系仍不清楚^[5]。要准确地估计 MVP,必须综合地考虑四种随机因素以及它们之间的相互作用对种群的影响。

表1 突变保持遗传变异平衡所需的有效种群大小^[22]
Effective population sizes necessary for mutation to maintain significant quantities of genetic variation at equilibrium

遗传变异类型 Type of variation	选 择 类 型 Nature of selection	所需有效种群大小 Necessary effective population size	恢复时间(世代) Recovery time (Generations)
数量性状 Quantitative	中 性	~500	$10^2\sim 10^3$
数量性状	稳定或波动最优化	~500	$10^2\sim 10^3$
单基因位点 Single-locus	中 性	$10^5\sim 10^6$	$10^5\sim 10^7$
单基因位点	有 害 的 (不完全隐性)	独立于 N_e 。(除非近亲繁殖,总是表现)	10^2

2.3.3 有效种群大小的计算 由于有效种群大小决定了遗传异质的损失速率,因此确定种群在不同条件下的有效种群大小,对防止近亲繁殖和保持种群遗传多样性有一定的意义。这方面的研究包括世代不重叠种群^[22],世代重叠种群^[24],世代重叠且扩散种群^[19],以及波动种群等^[22]的有效种群大小计算。

2.3.4 异质种群(Metapopulation) 由几个斑块种群或亚种群(Subpopulation)组成的种群^[25],或组间个体迁移小于亚种群内个体迁移的一组亚种群叫异质种群^[4]。异质种群的一个重要特点是具有亚种群结构,亚种群间存在个体流(Individual Flow)。个体流对亚种群动态和遗传变异保持有重大影响^[25]。亚种群间的迁移能大大增加种群的稳定性,延长种群的存活时间^[26~29]。即使是暂时存活的亚种群,也能延长异质种群和其他亚种群的存活时间^[30]。异质种群的绝灭取决于亚种群的绝灭^[31,32],亚种群的绝灭与其受到的环境干扰,亚种群大小,亚种群间的个体迁移速率、距离等有关。

虽然在亚种群内近亲繁殖增加,遗传变异减少,但有亚种群结构的异质种群拥有的遗传多样性多于相同大小的非亚种群结构的种群遗传多样性^[25,2],原因是:①各亚种群也许固定了不同的等位基因;②不同亚种群经历的选择压力可能不同,不同亚种群包含了适应不同选择压力的遗传变异。前面提到的遗传变异的灾害模型也是一种异质种群模型,有亚种群结构的种群能保持种群的遗传变异。

异质种群在自然界中很常见。栖息地分布的差异,气候差异,以及人为干扰的差异都能造成种群的斑块分布,在某种程度上都能称为异质种群。曾有人认为栖息地破碎(Fragmentation)而形成的异质种群会使种群绝灭概率(见 Simberloff^[4])和近亲繁殖增加^[9],但大多数研究认为,斑块间的隔离能阻止自然灾害如流行病和火灾等的蔓延^[4,8],斑块种群间的个体迁移对种群存活和遗传多样性保持很有意义。由于破碎会造成栖息地的大面积损失,所以,我们并不希望栖息地破碎。从理论上来说,可利用异质种群来增加种群存活和保持遗传多样性,但随着人为干扰加重,斑块栖息地间的隔离将不断增加,斑块间的个体迁移越来越困难,许多物种将不得不借助于人为措施来完成斑块间的个体迁移,所花费的人力物力十分惊人,因此,这种途径很难被人们接受。

2.3.5 涡漩模型(Vortex model) Gilpin 和 Soule^[1]提出了物种绝灭的涡漩模型:即任何环境变化都能建立生物和环境相互作用的正反馈,这些反馈会进一步损害种群,有可能导致种群绝灭,这一系列事件称绝灭涡漩。Gilpin 和 Soule 把涡漩划分四种:R 涡漩,种群数量 N 的偶然降低和增长率方差 $\text{Var}(r)$ 的偶然增加,会使脆弱的种群进一步扰动,从而进一步减小 N ,增加 $\text{Var}(r)$,构成一个涡漩,加速种群绝灭;D 涡漩, N 的降低和 $\text{Var}(r)$ 的增加能改变种群的空间结构,增加种群的斑块(Patchiness)。而较破碎的分布,会进一步增加局部斑块种群的绝灭概率和斑块间的隔离,降低有效种群大小。这些后果同样能再次降低 N ,增加 $\text{Var}(r)$,形成一个涡漩;F 涡漩,如果小的有效种群大小 N_e 。持续许多代,能引起近亲繁殖和遗传变异损失,损害种群的大多数表现型,如新陈代谢效率,增长率,繁殖生理和抗病性的变化,从而降低出生率,增加死亡率。而较低的 r 和 N 进一步减少 N_e ,构成一个涡漩;A 涡漩, N_e 的降低减少定向选择的效率,增加种群表现型和环境间的不协调,这会减少 r 和 N ,从而进一步降低 N_e ,形成一个涡漩。每个涡漩均能诱发和加重其它涡漩。涡漩现象是物种绝灭的一个特征。

3 模拟模型

3.1 Shaffer 的模拟模型

Shaffer 1978 年^[33]用计算机模拟美国黄石公园大灰熊(*Ursus arctos* L.)种群的绝灭过程,使用的是 1959~1970 年的种群动态数据。他的模拟模型运用了离散时间离散数量公式,考虑了种群的性比、年龄结构、死亡率和繁殖率和密度制约关系。离散个体模型包含有统计随机性,通过伪随机数字发生器产生个体,确定其存活和繁殖。用死亡率方差和繁殖率方差表示环境随机性。MVP 定义为 95% 概率存活 100 年的种群大小。模拟结果显示 50~90 个个体能满足此 MVP。类似的研究见 Suchy 等^[34]的工作。他们用黄石公园大灰熊 1975~1982 年的种群动态资料,模拟环境随机性和统计随机性对大灰熊 MVP 的影响,发现死亡率对种群的影响大于繁殖率,以 95% 的概率存活 100 年的 MVP 是 125 个个体。Shaffer 和 Samon 比较模拟模型和分析模型的特点,他们认为分析模型过高估计了种群的存活概率和存活时间,而模拟模型则真实可靠。不过 Shaffer 的模拟模型未考虑遗传随机性和灾害等因素,而这两点对种群绝灭起重要作用。

3.2 VORTEX 模拟模型

VORTEX 模拟模型是 Lacy 等从 1987 年编制的种群动态随机模拟程序,模拟离散时间连续事

件的种群过程。模型考虑了统计随机性、环境随机性、遗传随机性和灾害等因素。该模型是目前种群生存力分析比较流行的模拟模型。它已用于许多物种的 PVA 研究^[35,36],现在仍在改进中。VORTEX 只是真实种群动态的简化模型,还有不足之外,如除灾害外,假定环境变化和出生率、死亡率是相互独立的,没有考虑密度制约因子等。

4 岛屿生物地理学分析方法

研究 PVA 的经典岛屿生物地理学方法有两种^[37,7]:发生率函数(Incidence Function)^[38]和岛屿模型(见 Samson et^[37]),但这两种方法均不适用于连续分布的物种,如许多大陆的脊椎动物。

Belovsky^[14]用岛屿生物地理学资料证实了 PVA 的 Goodman 模型。他比较了 Brown^[39]和 Patterson^[40]有关旱生哺乳动物在美国西南部山顶分布和存活状况与 Goodman 模型的预测,发现预测结果和观察结果很一致。有人建议,应广泛地运用岛屿生物地理学资料检验 MVP 模型^[5]。Berger^[41]研究美国西北部 122 个地点大角羊(Bighorn Sheep)种群存活情况,这些种群在地理上是隔离的。研究结果表明:①小于 50 个个体的种群在 50 年内全部绝灭;②超过 100 个个体的种群存活了 70 年;③种群快速绝灭不是由食物短缺、恶劣气候、捕食、种间竞争引起。种群大小是种群存活的标志。Berger 的研究可以看成是探索 MVP 的实验途径。

从近几年的研究来看,岛屿生物地理学分析对 PVA 研究有重要意义,它是研究 MVP 的有效实验途径,可以证实 MVP 模型,同时帮助我们理解 PVA 研究中异质种群的作用。

5 展 望

到目前为止,还没有人提出包含四种随机性的综合性模型^[5,42]。分析模型只考虑某一种或几种不确定性,如 Goodman 模型只考虑了统计随机性和环境随机性。VORTEX 随机模拟程序,虽然把四种随机性都考虑进去,但未能把它们综合起来,因而确定出保持遗传多样性的 MVP 标准和统计学的 MVP 标准^[35,36]。Gilpin 和 Soule 的漩涡模型综合考虑了四种不确定性,但它是一个图解模型。综合性模型关键取决于建立种群遗传变异损失与种群增长率,增长率方差、死亡率和死亡率方差以及种群适合度之间的关系。这需要对种群遗传变异与种群参数及环境变化之间关系作长期的研究,需要遗传学家和生态学家的协作研究。

获取种群和环境的准确参数依赖于对种群进行长期系统观察并编制出生命表。绝大多数濒危动物的 PVA 研究缺乏有效资料。美国黄石公园大灰熊研究只有 12 年种群动态资料^[33]。佛罗里达礁鹿的 PVA 研究缺乏方法一致的种群动态观察资料,并且有关灾害、遗传变异、近亲繁殖方面的资料缺乏。巴厘燕八哥的 PVA 研究绝大部分资料是估计或猜测的。参数缺乏或不准确,影响到模型结果的准确性。然而,收集种群参数要化费巨大的人力、物力和时间^[5]。编制大型长寿动物的生命表,通常需要数年,而获取灾祸对种群影响的数据需要的时间就更长了。必需长期系统地研究目标种的种群参数和环境参数,以保证模型结果的准确性。

目前,绝大多数 PVA 模型缺乏验证,这大大影响了模型的实际应用。模型一般预测几十~几百年的种群存活状态,直接地验证要花费一个人一生或更长时间,这几乎是不可能的。较为间接的方法是用岛屿生物地理学资料检验模型^[4]。岛屿物种分布提供了各种随机因素对种群作用的综合结果,应大力开展这方面的研究^[5]。

MVP 虽然没有一个统一的为所有保护学家承认的数字,但对 MVP 的数量级认识却逐渐趋于一致。大小为 10~100 的种群太小,遗传变异将快速损失,统计随机性很快促使种群绝灭。Soule 和 Simberoff^[8]认为有效种群大小在几百至几千才能达到保护要求。Soule^[43]猜测以 95% 的概率存活几

百年的 MVP 应在较低的几千比较适合。Thomas^[44]通过种群动态研究提出种群大小为 1000 能达到正常波动的种群中期和长期存活要求,种群大小为 10000 能保证种群波动极大的鸟兽中期和长期存活。种群几何平均值至少为 5500 才能符合一个完整栖息地中种群的保护目标。从这些研究可以看出种群的数量级在 10^3 以上能达到一般物种以较高概率中期和长期存活。

MVP 是设计自然保护区的一个重要准则^[8]。Newmark^[45]检查了美国西北部 8 个公园和公园系统,发现只有 1 个能支持广分布的哺乳类种群,其它 7 个公园和公园系统面积都不足以维持有效种群大小 MVP=50 的种群。Shonewald-cox^[46]报道美国 55% 的国家公园对大多数脊椎动物和长寿植物很少提供保护,即使最大的公园,也难以保护繁殖较慢和高度特化的物种长期存活。Belovsky^[14]比较当今世界各国的公园面积和哺乳动物存活所面积,他的计算表明,在自然条件下,有 0~20% 的公园,大型的食肉动物(10~100kg)能期望存活 100 年,但没有一个公园大到能保证最大的食肉动物存活 1000 年。有 4~100% 的保护区将允许最大的食草动物存活 100 年,有 0~22% 的保护区将允许其存活 1000 年。Belovsky 建议我们应重新评价保护区工作和管理方针。

MVP 理论和实践之间存在巨大的差异,原因有两个:①绝大多数自然保护区的建立早于 MVP 的产生和发展,因而缺乏科学的设计和指导;②现存许多保护区扩大困难,可用于自然保护区的土地越来越少。

尽管 PVA 尚有许多问题未解决,MVP 的理论和实践差距很大,PVA 还是在快速发展,因为许多物种正面临着绝灭的危险,一些物种很可能在我们能收集到完全的种群参数和建立完备的理论前就绝灭了。因此,我们必须以现有的资料和不怎么完备的理论给物种保护提供理论指导,这是 PVA 工作的紧迫性所在。

PVA 对生物多样性保护有重要意义。通过 PVA,可以估计保护区所需面积大小^[8]。以前的保护区设计原则^[47]只能给出保护区越大越好的指导方针,并不能得出具体的保护区面积。本世纪初建立的保护区,只排出了人为活动对生物多样性的影响,并未考虑随机因素对物种绝灭的作用。而 PVA 就是研究随机因子对物种的影响,它能告诉我们,一定面积或一定大小的种群在一定时间内的存活概率,因此它是自然保护区设计的重要依据。PVA 还可分析出各种因素对物种绝灭的影响和物种存活的条件,从而为物种受威胁等级划分^[48]和具体的保护措施提供理论依据。目前,保护生物学有两个相对的发展趋势^[49]:①特殊物种的个体生态学和种群生存力研究成为重点,②整个群落、生态系统、景观和地区作为保护关心的焦点。而探索绝灭过程和阐明物种存活的必要条件已成为保护生物学的中心课题^[10],PVA 则是研究绝灭的有力工具。PVA 是一种新的、正在发展的、涉及到复杂问题其经验、实验和理论知识还不完备的技术,因而还没有成熟的方法论和可被广泛接受的准则。然而 PVA 正得到生物学家和野生生物管理者的承认和接受,并应用到保护实践中去。

参 考 文 献

- 1 Gilpin M E, Soule M E, Minimum viable population: the processes of species extinctions 13~34, in *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity* edited by M E Soule Sinauer Associates. Sunderland. Mass, 1986
- 2 Ewens W J, Brockwell P J, Gani J M et al., MVP size in the presence of catastrophe 59~78, in *Viable Population for Conservation* edited by M E Soule. Cambridge University Press. Cambridge, 1987
- 3 Franklin I A, Evolutionary change in small populations 135~49, In: M E Soule and B A Wilcox(eds) *Conservation, Biology: an Evolutionary-Ecological Perspective*, Sinauer Associates, Sunderland, Mass, 1980
- 4 Simberloff D, The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1988 **19**:473~511
- 5 Shaffer M L, Minimum, viable populations; coping with uncertainty. 69~86, in *Viable Population for Conserva-*

- tion edited by M E Soule. Cambridge University Press. Cambridge. 1987
- 6 Soule E M, Introduction 1~9, in *Viable Population for Conservation* edited by M E Soule, Cambridge University Press. Cambridge. 1987
 - 7 Shaffer M L., Minimum population sizes for species conservation *BioScience*, 1981, **31**(2):131~134
 - 8 Soule M E, D Simberloff, What do genetics and ecology tell us About the design of nature reserve? *Biological Conservation* 1986, **35** 19~40
 - 9 Morre N W, The heaths of dorset and their conservation, *J. Ecology* 1962, **50**:369~91
 - 10 Shaffer M L, Population viability analysis. *Conservation Biology* 1990, **4**(1) 39~40
 - 11 Richter-Dyn N, Goel N S, On the extinction of a colonizing species. *Theor. Pop. Biol.* 1972, **3**:406~23
 - 12 Goodman D, The demography of chance extinction 11~34, in *Viable Population for Conservation* edited by M E Soule. Cambridge University Press. Cambridge, 1987
 - 13 Burgman M, Cantoni D, Vogel P, Shrews in suburbia: an application of Goodman's extinction model. *Biological Conservation* 1992, **61**:117~123
 - 14 Belovsky G, Extinction models and mammalian persistence 35~57, in *Viable Population for Conservation*, Cambridge University Press. Cambridge. 1987
 - 15 Ginzburg L R, Fersin S, Akcakaya H R, Reconstitubility of density dependence and the conservation assessment of extinction risks. *Conservation Biology*, 1990, **4**(1):63~70
 - 16 Ralls K, Harvey P H, Lyles A M, Inbreeding in natural populations of birds and mammals 35~56, in *Conservation Biology: An Science of Scarcity and Diversity* edited by M E soule Sinauer Associates, Sunderland, Mass. 1986
 - 17 Allendorf F W, Leary R E, Heterozygosity and fitness in natural population of animal 57~76. in *Conservation Biology: An Science of Scarcity and Diversity* edited by M E Soule Sinauer Associates Sunderland. Mass, 1986
 - 18 Ledig F T, Heterozygosity, heterosis, and fitness in outbreeding plants. 77~104, in *Conservation Biology: An Science of Scarcity and Diversity* edited by M E Soule, Sinauer Associates, Sanderland. Mass, 1986
 - 19 Koenig W D, On determination of viable population size in birds and mammals. *Wildl. Soc. Bull.* 1988, **16**:230~234
 - 20 Soule M E, Thresholds for survival: Maintaining fitness and evolutionary potential. 111~124, in *Conservation Biology: an Evolutionary Ecological Perspective* edited by Soule, M E and Wilcox, B A Sunderland, MA; Sinauer. 1980
 - 21 Frankel O H, M E Soule, Conservation and Evolution. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press. 1981, 327
 - 22 Lande R, Barrowclough G G, Effective population size, genetic variation, and their use in population management 87~123 in *Viable Population for Conservation* edited by M E soule. Cambridge University Press. Cambridge, 1987
 - 23 Lacava J, Hughes J., Determining minimum viable population levels. *Wild, Soc. Bull.* 1984, **12**:370~376
 - 24 Reed J M, Doerr P D, Walters J R, Determining minimum ppopulation sizes for birds and mammals *Wildl. Soc. Bull* 1986, **14**:225~261
 - 25 Gilpin M E, Spatial structure and population vulnerability 125~139, in *Viable Population for Conservaton* edited by M E Soule. Cambridge University Press. Cambridge, 1987
 - 26 Reddingius J, Boer P J D, Simulation experiments illustrating stabilization of animal numbers by spreading of risk *Oecologia*(Berl.) 1970, **5**:240~284
 - 27 Roff D A, The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment *Oecologia*(Berl.) 1974, **15**:259~75
 - 28 Roff D A, Spatial heterogeneity and the persistence of population. *Oecologia*(Berl.) 1974, **15**:245~258
 - 29 Murphy D D, Preas K E, Weiss S B, An environment-Metapopulation approach to population viability analysis

- for a threatened invertebrate. *Conservation Biology*, 1990, **4**(1):41~51
- 30 Howe R W, Davis G J, The demographic significance of "sink" population. *Biological Conservation* 1991, **57**: 239~255
- 31 Ehrlich P R, The population biology of the butterfly *Euphydryas Editha*. II, the structure of the Jasper ridge colony *Evolution* 1965, **19**:327~336
- 32 Ehrlich P R, White R R, Singer M C, Checkerspot butterflies: a historical perspective *Science*. 1975, **188**:221~28
- 33 Shaffer M L, Samson F B, Population size and extinction: a note on determination critical population sizes *Am. Nat.* 1985, **125**:144~152
- 34 Suchy W J, McDonald L L, Strickland M D, New estimates of minimum viable population size for grizzly bears of the yellowstone ecosystem. *Wildl. Soc. Bull.* 1985, **13**(3):223~228
- 35 Seal U S, The Workshop Participants, *Bali Starling viability analysis and species survival plan workshop report* Captive Breeding Specialist Group Species Survival Commission/IUCN, 1990
- 36 Seal U S, Lacy R C, The Workshop Participants. *Florida key Deer population viability assessment*. Captive Breeding Specialist Group Species Survival Commission/IUCN, 1990
- 37 Samson F B, Pevez-Trejo F, Salwasser H. et al., On determining and managing minimum population size *Wildl. Soc. Bull.* 1985, **13**(4):425~433.
- 38 Diamond J M, Assembly of species communities 342~444, in *Ecology and Evolution of Communities* edited Cody M L and Diamond J M. The Beckrap Press of Harvard University, 1975
- 39 Brown J H, Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *Am. Nat.*, 1971, **105**:467~78
- 40 Patterson B D, Atmar W, Nested subsets and structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Buological Journal of the Linnean Society*. 1986, **28**:65~82
- 41 Berger J, Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in Bighorn Sheep *Conservation Biology* 1990, **4**(1):91~98
- 42 Grumbine R E, Viable population reserve size, and federal lands management: a critique. *Conservation Biology*. 1990, **4**(2):127~134
- 43 Soule M E, Where do we go from here? 175~183, in *Viable Population for Conservation* edited by Soule M E Cambridge University Press, Cambridge, England, 1987
- 44 Thomas C D. What do real population dynamics tell us about minimum viable population sizes. *Conservation Biology*, 1990, **4**(3):324~427
- 45 Newmark W D, Legal and biotic Boundaries of Western North American national parks: a problem of congruence *Biological Conservation*, 1985, **33**:197~208
- 46 Schonewald-cox C M, Guidelines to management: a beginning attempt. 415~45, In: C M shouewald-cox, et (eds) *Genetics and Conservation* Benjamin Commings, Menlo Park, Calif, 1983
- 47 Diamond J M, The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* 1975, (7):129~146
- 48 Mace G M, lande R, Assessing extinction threats: toward a reevaluation of IUCN threatened species categories. *Conservation Biology* 1991, **5**(2):148~157
- 49 Noss R F, Can we maintain biological and ecological integrity? *Conservation biology*, 1990, **4**(3):241~243