

## 如何对濒危物种进行评估与拯救?\*

谢平<sup>1,2\*\*</sup>

(1: 中国科学院水生生物研究所东湖湖泊生态系统试验站, 武汉 430072)

(2: 云南大学生态与环境学院高原湖泊生态与治理研究院, 昆明 650500)

**摘要:** 物种的灭绝本是一个自然过程, 但人类的繁荣使数以百万计的生物物种的栖息地被蚕食, 很多物种以惊人的速度灭绝了(如长江中的白鱀豚和白鲟)或正在绝灭之中(中华鲟), 但却未伴随新物种的自然产生. 世界自然保护联盟虽然确定了物种濒危的等级标准, 但定量划分标准的象征意义大于实际意义, 因为不可能所有生物物种都能通过同一种种群动态模式去预测它们未来的命运. 关于物种的濒危机制, 人们提出了许多基于种群数量变动的理论概念(如最小生存种群、有效种群大小、种群瓶颈、奠基者效应、“阿利”效应、灭绝漩涡等), 但可操作性不强, 对保护生物学的实际指导意义不大. 本文提出了物种生存状态转化的概念模型, 物种生存状态主要取决于物种对外在环境的综合生存适合度  $f_{(s)}$  和灭绝风险  $R$ , 受到①物种生存空间的完整性、②生态过程的适宜性、③食物的可得性、④对人为致死或自然灾害的抵抗力等的影响.  $f_{(s)}$  由物种对若干决定性生存因子  $s_1, s_2, s_3, \dots$  的适合度之乘积所决定:  $f_{(s)} = f_{(s1)} f_{(s2)} f_{(s3)} \dots$ ,  $f_{(s)}$  取值 0~1, 1 表示最大的适合度(理想生存状态), 0 表示彻底丧失了适合度, 因此, 任何一个决定性生存因子的趋零, 都会导致该物种的灭绝(木桶效应). 物种的生存状态指数  $H_{(f, R)}$  由  $f_{(s)}$  和  $R$  联合决定. 可用  $f_{(s)}$  来评估与预测物种的灭绝风险(譬如, 可区分为 3~4 个风险等级), 突变临界点之前的动态过程可作为物种濒危的早期预警信号, 物种拯救临界点可作为保护性干预的最低目标. 当然, 这里只是提出了一个概念模型, 各个决定性生存因子的适合度函数  $f_{(s)}$  有待确定, 并需要以真实的物种为对象进行验证.

**关键词:** 濒危物种; 评估概念模型; 物种生存状态指数; 决定性生存因子的适合度; 木桶效应; 物种拯救临界点

## How to evaluate and rescue endangered species?\*

XIE Ping<sup>1,2</sup>

(1: Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R.China)

(2: Institute for Ecological Research and Pollution Control of Plateau Lakes, School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650500, P.R.China)

**Abstract:** Extinction of species is a natural process, yet human prosperity has eroded the habitats of millions of species, as a result, many species have disappeared (e.g., white-flag dolphin, Chinese paddlefish) or is going into extinction (e.g., Chinese sturgeon), but without coming of new species. Although the IUCN has established the quantitative standard of endangered species, it is more symbolic rather than practical, as it is impossible for all species to predict their future fates only through the same population dynamic model. On the endangered causes of species, there have many theoretical concepts based on the dynamics of population density (such as minimum viable population, effective population size, population bottleneck, founder effect, Allee effect, extinction vortex), which generally have poor operability, and thus is of little significance to the practical guidance of conservation biology. In this paper, a conceptual model of regime shift of species status is proposed. Species status depends on its composite survival fitness  $f_{(s)}$  and extinction risk ( $R$ ) to external environments, which are affected by integrities of living space and ecological processes, food availability, and resistance to fatal artificial or nature disasters.  $f_{(s)}$  is determined by the product of the fitness of several determinant survival factors ( $s_1, s_2, s_3, \dots$ ):  $f_{(s)} = f_{(s1)} f_{(s2)} f_{(s3)} \dots$ , and  $f_{(s)}$  takes values of 0-1, with 1 being the

\* 2020-01-25 收稿; 2020-01-28 收修改稿.

中国科学院战略先导科技专项(B类)(XDB31000000)资助.

\*\* 通信作者; E-mail: xieping@ihb.ac.cn.

maximum fitness (ideal status) but with 0 being complete absence of fitness. Therefore, zeroing of any determinant survival factor  $f_{(s)}$  would indicate species extinction (buckets effect). Index of species status  $[H_{(f, R)}]$  is determined by  $f_{(s)}$  and  $R$ .  $f_{(s)}$  can be used to assess and predict the extinction risk of species (e.g., it can be divided into 3-4 risk levels), the dynamics or processes before the critical point can be used as an early warning signal of species extinction, and the tipping point of species rescuing can be regarded as the lowest target of protective intervention. Of course, here is just a conceptual model, and each  $f_{(s)}$  still needs to be determined and tested by data from real species.

**Keywords:** Endangered species; conceptual model of estimation; index of species status; fitness of determinant survival factor; buckets effect; tipping point for species rescuing

物种并不是永生的,地质历史上的绝大多数物种都已灭绝.譬如,中国东部始新世时期的化石鱼类——鲤科、亚口鱼科、鲮科和鲈形目等都已绝灭<sup>[1]</sup>.物种灭绝是一种自然过程,历史上曾经灭绝的许多物种皆是如此,但这是一种漫长的过程,通常是在数十万年甚至更长的时间尺度上发生.物种自然灭绝的原因应该是多种多样的,但真正能够确认的并不多,譬如恐龙为何灭绝至今都没有定论.

如果一个物种正在走向灭绝之道,就称为濒危物种(endangered species).现代物种的濒危绝大多数起因于人类活动的干扰,譬如,栖息地的改变、破坏或丧失、过度捕杀以及环境污染等.根据世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature,简称IUCN)2012年的报告,全球共有3079种动物和2655种植物处于濒危状态.

在自然界,一些物种缓慢的灭绝,更多的物种缓慢的诞生.但是,人类的繁荣在很短的时间内给地球环境带来了巨大的变化,譬如,数以百万计的生物物种的栖息之地正在被人类挤压或占用,这些物种正在以惊人的速度灭绝或正在绝灭之中,但新物种却完全来不及产生.

非常遗憾的是,我们眼睁睁地看着很多物种灭绝或走上了不归之路,等我们意识到的时候,往往已回天乏术.长江的白鱀豚和白鲟(功能性)灭绝了,中华鲟也无力回天,江豚也正在垂死挣扎之中……而我们甚至不知道这些悲剧的真正原因,一些词藻华丽的保护生物学理论经常是南辕北辙.对物种生存状态(特别是濒危状态)的诊断与评估是物种保护与拯救的关键一步.

## 1 濒危物种评估发展简史

人类对物种濒危的关注可追溯至19世纪中叶的保护运动(conservation movement),由于农业的扩张和狩猎工具的进步,一些对英国文化和生态均具有重要意义的动物,如大鸨(*Otis tarda*)、海雕(*Haliaeetus albicilla*)和大海雀(*Pinguinus impennis*)等相继灭绝,这催生了世界上第一部自然保护法——1869年英国海鸟保护法诞生<sup>[2]</sup>.

进入20世纪,物种面临的形势日趋严峻.IUCN于1948年正式成立,并于1963年开始编制濒危物种红色名录(Red List of Threatened Species).1992年,在巴西里约热内卢举行的联合国环发大会上签署的《生物多样性公约》明确了各国政府对物种保护的法律责任<sup>[3]</sup>.

濒危评估的第一步就是对濒危状态进行等级划分,这种等级能够反映物种绝灭的发生机率,如极危>濒危>易危,不难理解,极危意味着物种灭绝的几率极高.

在IUCN 2012年公布的名录中,一共有3079种动物和2655种植物处于濒危状态.许多国家制定了法律来保护濒危物种,如禁止捕猎、限制土地开发或建立保护区等.

生物多样性丧失与保护,特别关注受威胁程度评估与物种红色名录和生态系统红色名录、物种灭绝速率、保护空缺分析、现状与保护进展评估指标等依然是现在生物多样性研究的热点<sup>[4]</sup>.

但是,如何通过一定的指标对物种的濒危程度进行定量评价却并不那么容易.即便如此,人们还是提出了一些判定标准.

## 2 物种濒危标准体系

1991年,英国学者梅斯(G. Mace)和兰德(R. Lande)提出了根据在一定时间内物种的灭绝概率来确定物种濒危等级的思想,据此制定了一套物种濒危标准(表1).

1994年11月世界自然保护联盟第40次理事会会议正式将经过修订的梅斯-兰德物种濒危等级标准作为新的世界自然保护联盟濒危物种等级标准系统。最高级别是绝灭,其次是野外绝灭;极危、濒危和易危3个级别统称“受危”;其他依次为依赖保护、接近受危和需予保护,这3个级别也称为低危。有些则缺乏数据或尚未评估(图1)。

表1 Mace-Lande 物种濒危等级标准  
Tab.1 Mace-Lande species endangerment criteria

	极危	濒危	易危
种群下降速率	10年下降85%	10年下降50%	10年下降20%
分布范围	<100 km <sup>2</sup>	<5000 km <sup>2</sup>	<20000 km <sup>2</sup>
种群数量	种群数量 $N < 250$ 存活数量 $N_s < 50$	种群数量 $N < 2500$ 存活数量 $N_s < 250$	种群数量 $N < 10000$ 存活数量 $N_s < 1000$
预计种群下降速率	3年下降25%	5年下降20%	10年下降10%
灭绝概率	10年为50%	20年为20%	100年为10%

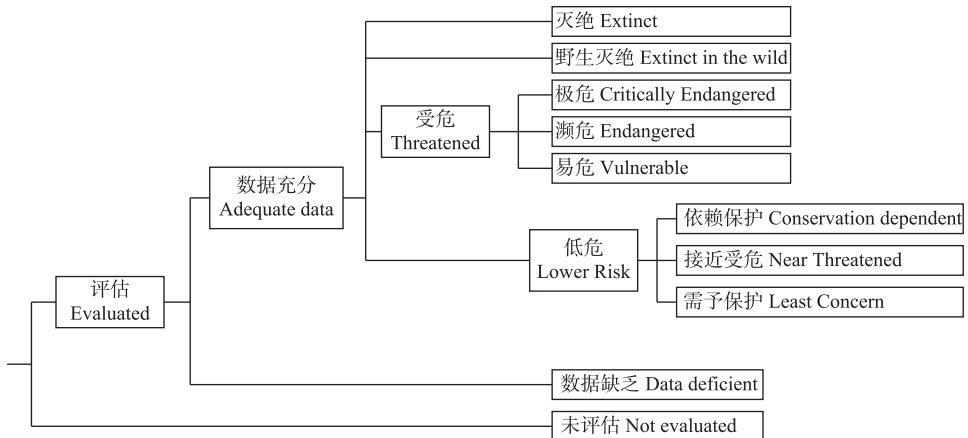


图1 世界自然保护联盟物种濒危标准体系  
Fig.1 World Conservation Union's standard category of endangered species

Mace-Lande 的物种濒危等级标准看似量化了,其实并非如此简单,适用的对象可能也十分局限。动物的生存范围可谓千差万别的——在淡水中,很多物种仅分布在一个不大的湖泊中(如鳊白鱼 *Anabarilius grahami*)就是云南抚仙湖的特有种,而抚仙湖的面积也只有 216 km<sup>2</sup>,而另一些水生动物(如中华鲟)活动范围巨大,且生活在水中不易被观察,种群数量的推测十分困难。试图制定一个普适性的定量划分标准是徒劳的,因为不可能所有生物物种都通过同一种种群动态模式去决定它们未来的命运。灭绝与种群规模有关,但也不是必然的关系。例如,个体稀少的物种不一定意味着马上灭绝,而个体众多的物种并不意味着没有绝灭的风险。依笔者之见,物种濒危的定量划分标准其象征意义大于实际意义。

### 3 关于物种濒危机制的理论探讨

为了对濒危物种进行有效拯救,人们必须知晓物种的灭绝机制。为此,人们提出了最小生存种群、有效种群大小、种群瓶颈、奠基者效应、“阿利”效应、灭绝漩涡等诸多概念。

#### 3.1 最小生存种群

如果能确定某一濒危种群得以生存下去的最低种群数量,对保护实践来说就具有重要意义。Shaffer<sup>[5]</sup>提出了最小生存种群(minimum viable population, MVP)的概念,指某个物种在野外能够长期生存下去的种群数

量下限(或最小生存种群),在此种群规模,物种不会因为自然灾害、统计随机性、环境随机性或遗传随机性而灭绝。需要指出的是,有些物种虽然在野生环境中灭绝了,但却被人工饲养着。

人们常常用基于计算机模拟的种群生存力分析(population viability analysis, PVA)来估算最小生存种群。种群生存力分析包括出生-死亡过程模型、矩阵模型、种群随机模型(单一种群、复合种群、空间显示)、以及基于个体的模拟模型等<sup>[6]</sup>。

人们亦以一定时间范围(如 100 年、500 年或 1000 年)中的生存概率(95%、99% 或任何百分比)来判定最小生存种群。但实际上确定这样的生存概率是非常困难的,因为对一个自然物种的灭绝过程进行超过 100 年以上的观测研究几乎是不大可能的。

即便如此,一些科学家还是大胆地提出了一些估计数字。譬如,对陆生脊椎动物而言,MVP 值一般是 500~1000,如果考虑到近交的效应,许多物种的 MVP 的估值为数千,譬如,Traill 等<sup>[7]</sup>通过对 200 多个物种的详细数据分析认为,大部分物种的长期最小生存种群值为 3000~5000,平均为 4169。

在一定的条件下,根据种群大小可以衡量一个物种的兴衰,因此,如果一个物种分布范围狭窄、仅占据稀有的特殊生境而且种群规模也很小的话,就比一般常见的种类更容易灭绝<sup>[8]</sup>。也就是说,一个物种的濒危可根据 MVP 来进行判断。

但是,现实情况远比上述理论复杂。譬如,在长江中下游生活的白鱀豚和江豚,虽然食物基本相同,但白鱀豚已经功能性灭绝,而江豚还有约 1000 头,虽然处于极危状态,这可能与它们不同的生态或行为习性等有关,即它们可能具有不同的最小生存种群,但如果它们的种群降低到各自的阈值之下,可能的“阿利”效应将使其进入灭绝漩涡。与陆生动物不同,水生动物由于难以直接观察,其最小生存种群更难确认,譬如白鱀豚、江豚、中华鲟等大型水生动物的活动范围跨越数千公里,种群数量的估算均十分困难,迄今为止,无人知晓它们的 MVP 应该是多大。

事实上,根据 MVP 对物种濒危的判断并不那么容易,因为有些物种虽然稀有,但可以长期存在下去,等到适宜的环境或机会来临,又会不断壮大起来,而有些所谓的优势物种,也许只要一个关键性限制因子的出现,就会使其快速衰落。譬如,20 世纪 70 年代,中华鲟的繁殖群体还有 1 万多尾,随着 20 世纪 80 年代初葛洲坝的修建,其种群迅速衰落,因在葛洲坝下适合其产卵之地寥寥无几,无论中华鲟原来的繁殖群体多大,都难逃绝灭之命。在这种情况下,所谓的 MVP 就毫无意义了。另一个物种——白鲟(图 2)比中华鲟更惨,早已不见踪迹。



图 2 已经绝灭的世界上最长的淡水鱼——白鲟(*Psephurus gladius*) (黄宏金等拍摄)

Fig.2 Extinct Chinese paddlefish, the longest fish in the world (photo from Huang HJ et al)

有一些生活在淡水生态系统中的物种,分布范围很小,容易灭绝。以白鱼属(*Anabarilius*)为例,该属共有 16 种,为我国特有,主要分布于云南的西北部和四川邛海,各个种类的分布范围比较狭小,常常 1 个种仅见

于 1 个湖泊之中, 譬如, 银白鱼 (*Anabarilius alburnops*) 仅见于云南滇池, 鱧白鱼仅见于云南抚仙湖. 这样的物种受到某种突发事件就会绝灭. 譬如, 大鳞白鱼 (*Anabarilius macrolepis*) 和异龙鲤 (*Cyprinus yilongensis*) 是仅分布于云南异龙湖的特有种 (图 3, 图 4), 但该湖于 1981 年 4 月遭遇罕见干旱, 致使全湖干涸达 20 天之久, 这两种鱼从此绝灭了<sup>[9-10]</sup>. 茶卡高原鳅 (*Triplophysa cakaensis*) 仅分布于青海省茶卡盐湖的一条入湖河流中 (图 5), 因该河于 20 世纪干涸而灭绝<sup>[11-12]</sup>. 濒危物种的地理分布并不均匀, 譬如, 云南勐腊县等 9 个县市分布的濒危动物多达 168 种, 占全国总数 (海生种类及仅分布于台湾和香港的特有种除外) 的 51.5%, 而土地仅为全国陆地总面积的 0.9%<sup>[13]</sup>.

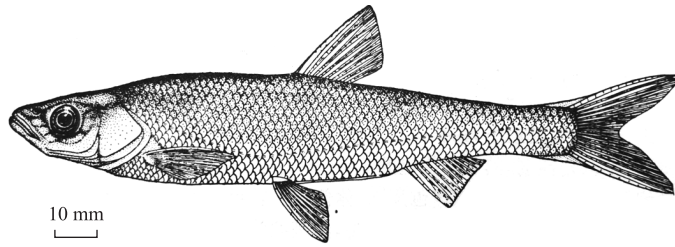


图 3 已经绝灭的大鳞白鱼<sup>[9]</sup>  
Fig.3 Extinct *Anabarilius macrolepis*<sup>[9]</sup>

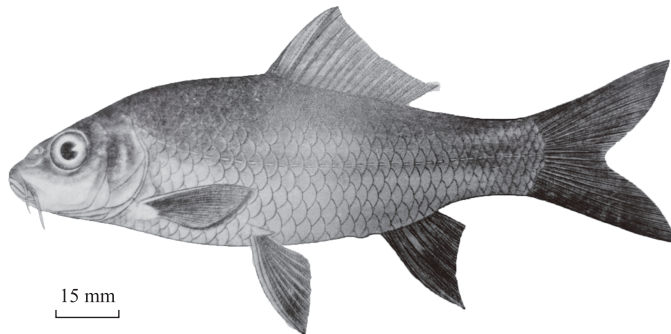


图 4 已经绝灭的异龙鲤<sup>[14]</sup>  
Fig.4 Extinct *Cyprinus yilongensis*<sup>[14]</sup>

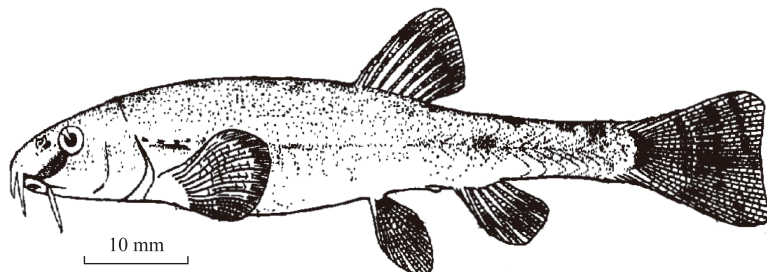


图 5 已经绝灭的茶卡高原鳅<sup>[15]</sup>  
Fig.5 Extinct *Triplophysa cakaensis*<sup>[15]</sup>

### 3.2 普适性的最小生存种群并不存在

从生态学上来说, 种群密度与身体质量是密切相关的, 即一定面积中能够栖息的物种的最大种群密度与身体的重量呈现很好的负相关关系, 在对数尺度上, 两者呈近乎直线的相关关系 (图 6). 道理很简单, 较

大的动物需要更多的食物和空间用于栖息、繁殖与生长. 例如一个狮群的领地面积从 20 到 400 km<sup>2</sup> 不等, 因此它们的种群数量注定会十分稀少, 而一些小型无脊椎动物, 如一些昆虫幼虫的活动范围可能局限于产卵地点几厘米范围之内, 但密度可能会高得惊人<sup>[16]</sup>.

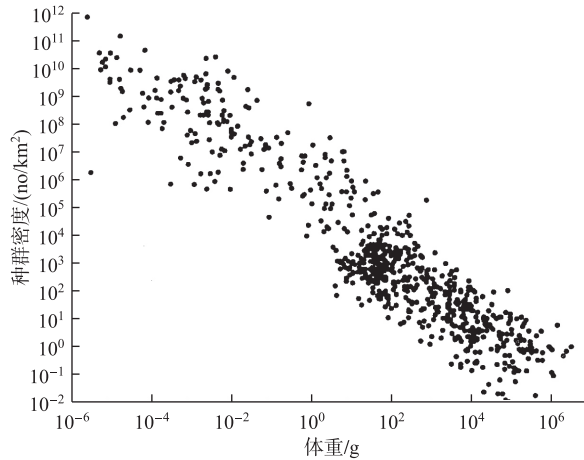


图 6 物种(从病毒到红杉、鲸鱼)的密度与身体质量之间的关系<sup>[17]</sup>

Fig.6 The relationship between density and body mass across species ranging in size from viruses to sequoia trees and whales (data from Damuth 1987)<sup>[17]</sup>

种群密度与身体质量的这种关系在生理上十分相似的种群中也是成立的, 而且无论食性如何, 虽然不同食性之间略有差别(图 7), 即同样的体重, 位于不同营养级的哺乳动物其种群密度也呈现出一定的趋势性差异: 牧食者 > 杂食者 > 肉食者, 其实这与它们对应的资源量是相吻合的, 即由于能量在营养级间大量损失, 高营养级生物的可利用资源量显著减少, 所能支撑的种群数量也就显著降低<sup>[16]</sup>.

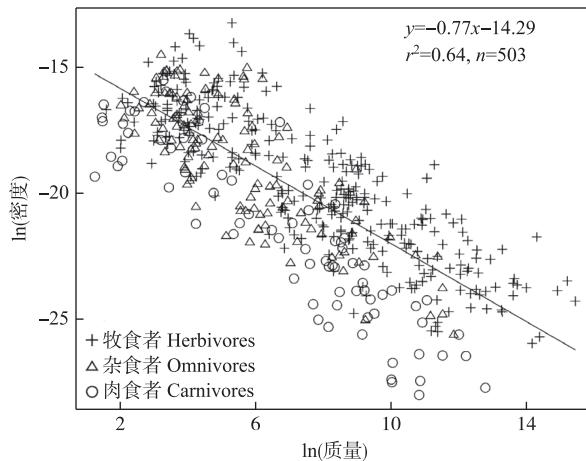


图 7 陆生哺乳动物密度 (no/km<sup>2</sup>) 的对数值与平均体重 (g) 的对数值之间的关系<sup>[18]</sup>

Fig.7 The log of population density (no/km<sup>2</sup>) plotted against the log of average body mass (g) for terrestrial mammals<sup>[18]</sup>

因此, 不可能存在一个普适性的最小生存种群, 不同物种之间可能会有天壤之别. 其实, 在生态学意义上的种群规模与身体质量密切相关, 大动物的种群数量与小动物不可比拟, 很显然, 大动物的个体需要大的



领地与资源,因此,这样的物种容易濒危或灭绝.

### 3.3 其它概念

有效种群大小(effective population size,  $N_e$ )指一个种群中能将其基因连续传递到下一代的个体平均数,相当于理想状态下的种群大小.由于种群中许多个体不能生育以及限制个体寻找配偶的社会结构等,均会导致  $N_e$  少于实际种群大小( $N$ ),而环境退化和片段化等均会引起并加重这些因素对有效种群大小的影响<sup>[19]</sup>.或许只有在物种行将灭绝的时刻,才有需要考虑这样的因素.

奠基者效应(founder effect)指当一些个体离开原种群而建立一个新的种群时,新种群的遗传变异性比原来较大种群低的现象.该概念可追溯至 Ernst Mayr 和 Sewall Wright<sup>[20-21]</sup>.大的种群虽然保有更多的遗传变异,但从地史时间尺度来看,新种群恰好能为物种分化带来新的契机.

种群瓶颈(population bottleneck)指当一个种群数量急剧减少、没有携带稀有等位基因个体的生存和繁殖而丢失这些等位基因时,等位基因的减少及杂合度的降低会使种群中个体的适合度降低的现象.但问题是个体的适合度并不仅仅是由杂合度所决定的,还取决于生存环境.此外,基因变异也不会歇息.

“阿利”效应(Allee effect):当种群大小和密度跌落到一定水平时,许多动物的社会系统和繁殖系统就会瓦解<sup>[22]</sup>.该概念可追溯至 20 世纪 30 年代美国生态学家 Warder Clyde Allee 利用金鱼(goldfish)所做的实验研究,他发现水族箱中有较多个体时,生长更快.这与密度制约效应是相反的观点,如果考虑群体捕食或群体防御,“阿利”效应不难理解.“阿利”效应也可视为一种正的密度依赖效应,或种群密度与个体适合度(fitness)之间的正相关关系<sup>[23]</sup>.

灭绝漩涡(extinction vortex):小种群的衰退直至灭绝就像一个漩涡,一旦被卷入,物种就不可避免地走向绝灭<sup>[24]</sup>.灭绝漩涡包括一系列的模型,保护生物学家、遗传学家和生态学家试图藉此来解析物种灭绝的过程与机理.

MVP、奠基者效应、种群瓶颈等都是所谓的小种群问题,如果某些物种的数量极其稀少,濒临灭绝,就称之为极小种群.一般认为,小种群或极小种群会出现适合度降低的现象,灭绝风险高.譬如,欧洲野牛(*Bison bonasus*) (图 8)在 20 世纪初差点灭绝了,现在存活的个体都是 12 头野牛的后裔,它们的遗传变异极低,人们担心会影响它们的繁殖能力<sup>[25]</sup>(表 2).



图 8 欧洲野牛

Fig.8 European bison

这些概念多是一些理论思考,可操作性不强,因此,对保护生物学的实际指导意义不大,有些逻辑也不一定成立.譬如,从地史时间尺度来看,任何新物种的诞生都源于小种群,因此,问题并不都在于小种群本身.

#### 4 物种生存状态的转换

既然基于种群数量来判断一个物种是否濒危存在诸多问题,可否基于一个物种在生态系统中的生存状态来予以评价? 众多物种可能共享一个这样的生态系统(譬如在长江中生活有近 400 种鱼类),但对每个物种来说,它们的生态位大小不一,在一定历史时期的生存状态可能差异很大(这决定了动物的区域性地理格局),而生态系统的人为扰动(如建坝)对不同物种的生态效应可能也会绝然不同。

在此,笔者借用 Scheffer 等<sup>[26]</sup>的生态系统稳态转化概念来描述物种的生存状态转化(Regime shift of species status)。这里,物种的生存状态主要取决于物种对外在环境的生存适合度  $S$  和灭绝风险  $R$ (图 9)。影响到物种生存的外在因素(灭绝外力)有多种多样的形式,譬如,①物种生存空间的完整性(如建坝对鲟鱼和胭脂鱼生殖洄游通道的阻断)、②生态过程的适宜性(如改变了中华鲟产卵的温度过程)、③食物的可得性(如江湖阻隔大大减少了长江干流中白鱃豚和江豚的饵料生物量)、④对人为致死(如江豚的误捕致死、螺旋桨致死等)或自然灾害的抵抗力,等等。某个灭绝外力越大,相应的物种适合度就越低。灭绝风险是物种对灭绝外力的遗传、生理、行为和生态等的综合响应,如果数量不足一定水平(类似于“最小生存种群”,但并非一个绝对数量),就可能步入“灭绝漩涡”。这里的灭绝漩涡指物种所处的一种无法挽救的生存状态,终点就是灭绝。

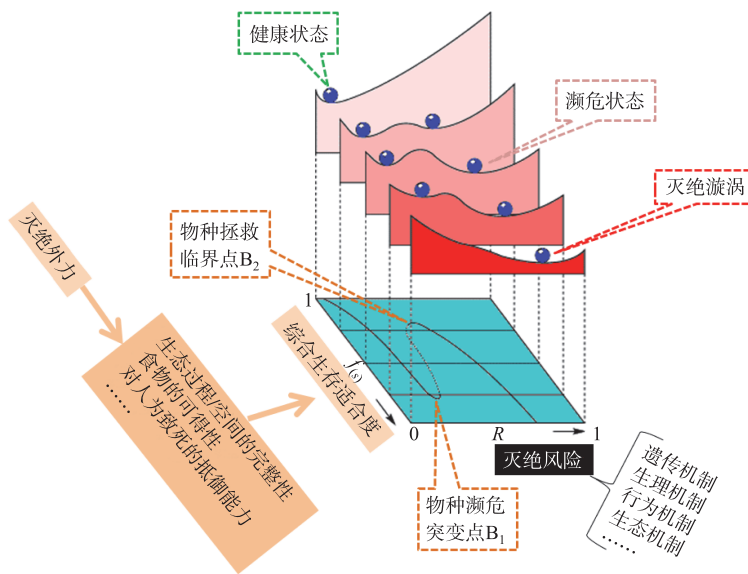


图 9 物种生存状态转换机制概念模型

Fig.9 Conceptual model for regime shift of species status

当灭绝外力很小时,物种生存适合度高,处于健康状态,随着灭绝外力的增加,生存适合度降低,物种灭绝风险逐渐增大。当综合生存适合度降低到  $B_1$  时,物种的生存状态出现突变,从健康状态进入濒危状态,如果灭绝外力进一步增大就使物种进入灭绝漩涡。假若我们在物种尚未完全绝灭之前采取有效的措施降低灭绝外力,有时我们必须使综合生存适合度恢复到  $B_2$  才能使物种从濒危状态恢复到健康状态,即存在时滞(hysteresis)现象。这里将  $B_1$  称为物种濒危突变点,  $B_2$  称为物种拯救临界点。在这种具有时滞的物种生存状态转化过程中,下降与恢复的轨迹并不完全相同,或者说,同样大小的扰动却无法使其反方向返回原来的状态轨迹,这种现象在生态系统稳态转化中十分常见。

为了定量评估灭绝外力,必须对多种性质不同的胁迫因子进行加权量化,因为任何一个物种都可能会承受多个因子的联合胁迫(如生态位压缩、过度捕捞、食物网破坏、生态过程缺损、生殖洄游通道阻断等)。此外,有些胁迫只有 0 或 1 两种状态,如葛洲坝对鲟鱼和胭脂鱼生殖洄游通道的阻断,无坝时胁迫就是 0,有坝



时胁迫就是 1, 这几种鱼在坝下均无法形成有效的产卵场, 可能因为坝下没有适合其产卵的砾石底质. 此外, 即便是同样的胁迫压力, 不同物种的灭绝风险  $R$  会有所不同.

因此, 为了定量计算一个物种的生存状态指数, 首先必须确定综合生存适合度  $f_{(s)}$ , 由物种对若干决定性生存因子 (determinant survival factor) 的适合度 (fitness) 之乘积所决定:

$$f_{(s)} = f_{(s_1)} f_{(s_2)} f_{(s_3)} \cdots \quad (1)$$

譬如, 某种鱼类的决定性生存因子  $S$  包括生殖洄游通路的畅通性 ( $s_1$ )、食物可得性 ( $s_2$ )、对人为致死 (如误捕致死、螺旋桨致死等) 或自然灾害的抵御能力 ( $s_3$ ) 等. 这些决定性生存因子也表征了相应的灭绝外力. 针对每个决定性生存因子的适合度取值 0~1, 1 表示最大的适合度 (理想生存状态), 0 表示彻底丧失了适合度. 因此, 任何一个决定性生存因子的趋零, 都会导致该物种的灭绝 (木桶效应). 而物种的生存状态指数  $H_{(f, R)}$  由  $f$  和  $R$  联合决定 (图 9).

当然, 笔者还只是提出了一个概念模型, 各个决定性生存因子的适合度函数  $f_{(s)}$  有待确定, 并需要以真实的物种为对象进行验证. 毫无疑问, 可用  $f_{(s)}$  来评估与预测物种的灭绝风险 (譬如, 可区分为 3~4 个风险等级), 突变临界点之前的动态过程可作为物种濒危的早期预警信号, 物种拯救临界点可作为保护性干预的最低目标. 此外,  $f_{(s)}$  还可用于对保护措施进行测试、评估与筛选. 这应该比基于数量、分布范围、种群下降速率对物种濒危进行划分的方法更为合理.

## 5 迁地保护

即便人们对小种群有这样那样的担忧, 但有些迁地保护却十分成功. 任何物种的规模都会经历从小到大的发展过程, 小种群也会发展成大种群, 大种群也能衰退到小种群甚至绝灭, 这主要是取决于生存环境的适宜性, 而不是种群数量本身或群体的遗传多样性.

迁地保护 (off site conservations) 就涉及奠基者效应, 一些物种因适宜的生存条件已不复存在, 因此种群数量极其稀少以致难以寻找到配偶, 需要将其迁出原地进行保护. 迁地保护有很多成功的案例, 如天鹅洲故道中的江豚, 已自然繁殖出数十头幼豚. 又如, 麋鹿 (*Elaphurus davidianus*) 原产于中国长江中下游沼泽地带, 在汉朝末年近乎绝种. 到 19 世纪时, 只剩在北京南海子皇家猎苑内一群, 后被八国联军捕捉并从此在中国消失, 1898 年被英国购买并繁殖到 255 头, 1983 年部分个体被送回中国, 2011 年在江苏盐城大丰湿地的麋鹿接近 1800 头, 2013 年在湖北石首市天鹅洲麋鹿保护区的麋鹿超过 1000 头 (图 10).



图 10 麋鹿

Fig.10 Large Chinese deer

迁地保护并不都能成功, 生态位的大小亦是重要的因素之一. 一般来说, 水生动物的迁地保护比陆生动物更难, 如有些种类生活史十分复杂, 既需要在海洋中肥育, 又需要溯河洄游到江河的淡水环境中去繁殖, 迁徙范围达数千公里, 中华鲟就是这样一个物种, 对中华鲟进行迁地保护就难以想象. 因此, 对中华鲟这样

的鱼类来说,生殖洄游通道的切断就意味着无可挽回的灭绝.

## 6 物种的濒危机制与拯救措施

围绕物种的濒危机制,虽然人们提出了很多概念与模型,但很难吻合每一个物种的情形,虽然有些成功,但不乏失败,特别是,珍稀水生生物的濒危与拯救尤其复杂与困难.下面以中华鲟为例来说明一个物种的濒危机制研究与有效的拯救是多么艰难的一件事(表2).

表2 中华鲟保护大事记\*

Tab.2 A chronicle of events for the conservation of Chinese sturgeon

时间	中华鲟保护大事
1982年	水利部批准成立三三〇二工程局水产处,1985年更名为中华鲟人工繁殖研究所,1993年更名为中华鲟研究所
1983年	国家明令禁止对长江中华鲟的商业性捕捞,严格限制人工繁殖科研用鱼
1984年	水产处工作人员将从坝下捕捞的成熟亲鱼运到黄柏河基地,利用雄鱼脑垂体催产成功,孵出20万尾育苗,开启了第一次放流
1985年	利用人工合成激素代替脑垂体进行催产获得成功,从此,不必为获得脑垂体而捕杀亲鱼.1984—1987年共放流各种规格的中华鲟77.7万尾
1988年	长江渔业资源管理委员会在上海崇明建立中华鲟暂养保护站
1989年	中华鲟被列为国家一级重点保护野生动物名录
1992年	在崇明保护站基础上成立了中华鲟幼鱼抢救中心
1996年	湖北省人民政府批准建立“长江湖北宜昌中华鲟省级自然保护区”
1997年	中华鲟被列入濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES)附录II保护物种
2000年	厦门市成立厦门中华鲟繁育保护基地 中华鲟活体无创伤取卵技术获得成功,结束了为繁殖而牺牲雌性亲鱼的历史,这些亲鱼在产卵康复后又可重回长江
2002年	上海市人民政府批准建立长江口中华鲟幼鱼自然保护区
2003年	上海市批准成立“上海市长江口中华鲟自然保护区” 开始实施长江禁渔制度
2004年	江苏省东台市建立中华鲟自然保护区
2005年	《上海市长江口中华鲟自然保护区管理办法》审议通过,最大保护区落户崇明岛,国务院三峡办、农业部、上海市联合放流中华鲟1512尾;农业部和在中国长江三峡工程开发总公司在宜昌市葛洲坝下游长江段放流中华鲟1万多尾
2006年	渔业局、中国渔政指挥中心和三峡办水库司放流中华鲟13.1万尾
2007年	宜昌放流62000多尾人工繁殖的中华鲟幼鱼
2008年	上海市长江口中华鲟自然保护区被列入国际重要湿地名录 中华鲟赴港,香港海洋公园参与中华鲟保育
2009年	武汉市举行的第6届国际鲟鱼养护大会,放流200尾1岁中华鲟 中华鲟研究所获得了第1尾全人工繁殖的子二代中华鲟
2010年	中华鲟被世界自然保护联盟(IUCN)升级为极危级(CR)保护物种 中华鲟等保护物种进驻北京市水生野生动物救治中心
2011年	全人工繁殖的子二代中华鲟开始用于增殖放流
2012年	全国水生野生动物保护分会、上海市长江口中华鲟自然保护区管理处联合举办保护中华鲟等珍稀水生生物公益活动 1200多尾中华鲟在长江三峡大坝下游湖北省宜昌市胭脂园放流,长江水产研究所规模化全人工繁殖中华鲟技术获得成功
2015年	农业部发布了《中华鲟拯救行动计划(2015—2030年)》
2016年	中华鲟保护救助联盟在上海成立,包括多家海洋水族馆、中华鲟养殖企业以及科研院所

\* 主要来源于文献[32-35].

20世纪80年代初,学术界围绕葛洲坝的救鱼展开了广泛的调查、研究与争论(见水电部驻葛洲坝代表处和长江水利委员会编辑的《葛洲坝工程重大技术问题论文集》,内部材料,1989年),提出了若干救鱼对象和措施的意见:

1)“中华鲟在葛洲坝下产卵和正常孵化是事实,已在坝下形成了新的产卵场,能在坝下江段依靠天然繁殖保持该物种”。这一结论主要是依据:①在下游的沙市江段、崇明岛附近共采集到了130尾中华鲟幼鱼,这两批幼鱼是大江截流后的1981年秋出生的;②11月1日至10日,在宜昌的十里红江段捕到了4批铜鱼共149尾,发现有46尾肠管中含有中华鲟鱼卵。在之后的很多年都能采到少量幼鱼及鱼卵,这是事实,但问题是,只有很小的繁殖规模,根本无法维持原来的自然种群。

2)“葛洲坝枢纽的救鱼对象,主要是中华鲟”,事实证明这并不完全正确,白鲟早就不见了踪影,可能已经灭绝了。

3)“葛洲坝枢纽的救护中华鲟措施,无论从可行性或从合理性来说,都是以人工繁殖放流为佳,建议采用这一措施”。1984年之后,每年都实施了人工放流,共计向长江中投放了数百万尾中华鲟幼鱼,但存活者似乎寥寥无几,丝毫没有阻挡住中华鲟野生种群衰退的趋势。

最近的研究关注到,三峡蓄水运行后,葛洲坝下中华鲟产卵场江段的水温在10—11月份上升了约2.7℃,导致中华鲟的自然繁殖日期推迟了近1个月。因此认为,如果通过梯级水库调度将10月22日前的水温降低到18~20℃,可将中华鲟野生种群数量恢复到葛洲坝截流后的水平<sup>[27-28]</sup>。且不说能否通过梯级水库调度将水温降低到目标水平,有何依据说中华鲟野生种群数量藉此就可以恢复到葛洲坝截流后的水平?事实上,葛洲坝截留与三峡大坝截留之间,中华鲟繁殖群体的数量已经大幅下降了,其衰落已接近尾声,关于之后的进一步下降是否与三峡大坝蓄水带来的秋季河水增温效应导致的繁殖时间推迟(从而认为抑制了中华鲟的产卵繁殖行为)之间具有真正的因果关系,应该还没有得到有效的论证。

在其它江河修筑水坝不会导致鲟鱼灭绝并不能保证世界上没有例外,在长江上修建葛洲坝对中华鲟看来就是一个例外。人工放流能拯救其它河流中的鲟鱼,但对长江中的中华鲟来说,似乎也是一个例外。为中华鲟修建鱼道也许的确无用,也许真不值得花费这个冤枉钱,但问题是在其它措施都不管用,这也就根本不值去炫耀了。依据过往经验进行推理所得出的判断并不都会是正确的,这无可非议,只是表述时不要坚信过分。葛洲坝建成后,坝下中华鲟性腺出现了退化,被认为与游程和流速有关,因其产卵场还需上溯1000 km,那里流速往往在3 m/s甚至达到6~7 m/s<sup>[29]</sup>,这也只是一种推测而已。其实,其它河流的水坝也有导致鲟鱼性腺退化的,如在伏尔加格勒下游,俄国鲟性腺被吸收的比例达16%,欧洲鳇达15%,在亚速海-黑海区域更加明显<sup>[30]</sup>。只是中华鲟性腺退化主要由增温直接引起的说法<sup>[28]</sup>需要谨慎。前车之鉴:对通过水温调节来拯救中华鲟亦不可期望太高。

葛洲坝水利枢纽从1969年提出修建、1981年建成、运行至今,已经过去了半个世纪。建坝前对如何保护中华鲟的问题也进行了详细的论证,建坝后也尽了最大的努力去拯救中华鲟(表2),仅中华鲟研究所从1984年至今就放流了60多次共500多万尾中华鲟,但依然收效甚微。通过对1996—1998年放流的全长在8~10 cm规格幼鱼的标记回捕试验,估算出这一规格的人工放流个体仅占长江口中华鲟幼鱼群体数量1.71%~3.03%<sup>[31]</sup>。

中华鲟野生种群的灭绝正在进入倒计时。农业部在2015年发布的《中华鲟拯救行动计划(2015—2030年)》中指出:“长江中华鲟繁殖群体规模已由20世纪70年代的10000余尾下降至目前的不足100尾。葛洲坝截流至今33年来,中华鲟繁殖群体年均下降速率达到约10%,情况令人担忧。如不采取有效措施,中华鲟自然种群将迅速走向灭绝”。

## 7 展望

像任何生命个体一样,物种也是生生死死,据估计,地球上诞生的物种99%以上都灭绝了,物种的平均寿命约为100~1000万年。就像每个物种的独特性一样,物种灭绝的原因(无论是自然的还是人为的)也是各不相同,有些复杂,有些简单,既有生态的,也有遗传的,等等。但问题是,地史上的物种灭绝(曾经出现过5次大的灭绝事件)往往可以伴随新物种的大量产生(如寒武纪生命大爆发),而现代灭绝(称之为第6次大灭

绝)却不能,因为灭绝速率太快,物种根本来不及适应。

关于现代灭绝,种群数量当然是物种兴衰的重要表征,当它寥寥无几时,人们开始惊呼它“濒危”,但人们往往很难觉察到濒危的早期信号,因为我们并没有经过实践反复检验过的准确的量化模型。有效的拯救不仅需要人们对濒危机制的透彻解析,譬如,需要了解完成生活史所需的时空(如江湖连通性)完整性、生态过程(如水文过程、温度过程)完整性,等等,还需要构建关于物种生存状态的定量预测模型,并不断在实践中测试与评估,对关键参数反复优化,确定可靠的物种濒危突变点、早期预警信号以及物种拯救临界点等,采取有效措施,及时阻止物种落入灭绝漩涡之中。

无论对物种濒危如何评估,人们对物种保护的并未歇息,如建立自然保护区、为野生动物栖息地立法以及设立生态系统红色名录等,其实,这些都与物种的生存状态息息相关。早在19世纪初,人类就开始了以珍稀濒危野生动植物物种保护为目的的现代自然保护区的建设。从实践上来说,保护区既有成功的,也有失败的。在过去的半个世纪,长江的生物多样性面临了很大的危机,但在长江设立的一些水生动物保护区并未起到预期的作用,譬如,几个白鱀豚保护区并未能拯救白鱀豚,几个中华鲟保护区也未能阻挡住中华鲟灭绝的步伐,与陆生动物相比,水生动物的保护任务似乎更为艰巨<sup>[36]</sup>。有效的保护实践离不开对物种濒危状态的准确评估以及对未来趋势与突变点的合理预判,否则可能会使物种拯救的宝贵时间丧失殆尽。另一方面,在很多情况下,人们过分信赖现状去制定对策,却忘记了对历史(特别是自然历史)的谨慎回溯,而也许正确的钥匙就匿藏在那里<sup>[37]</sup>。

## 8 参考文献

- [ 1 ] Chang MM, Zhou JJ. A brief survey of the Chinese Eocene Ichthyofauna. *Kaupia*, Darmstadter Beitrage zur Naturgeschichte, Heft, 2, 1993: 157-162.
- [ 2 ] Ma KP. Conservation biology, conservation ecology and biodiversity science. *Biodiversity Science*, 2016, **24**: 125-126. [ 马克平. 保护生物学、保护生态学与生物多样性科学. 生物多样性, 2016, **24**: 125-126. ]
- [ 3 ] Jiang ZG, Ma KP eds. The principles of conservation biology. Beijing: Science Press, 2014. [ 蒋志刚, 马克平. 保护生物学原理. 北京: 科学出版社, 2014. ]
- [ 4 ] Ma KP. Hot topics for biodiversity science. *Biodiversity Science*, 2016, **24**: 1-2. [ 马克平. 生物多样性科学的热点问题. 生物多样性, 2016, **24**: 1-2. ]
- [ 5 ] Shaffer ML. Minimum viable population sizes for conservation. *BioScience*, 1981, **31**: 131-134.
- [ 6 ] Tian Y, Wu JG, Kou XJ *et al.* Methods and applications of population viability analysis (PVA): a review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**: 257-267. [ 田瑜, 邬建国, 寇晓军等. 种群生存力分析(PVA)的方法与应用. 应用生态学报, 2011, **22**: 257-267. ]
- [ 7 ] Traill LW, Bradshaw JA, Brook BW. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 2007, **139**: 159-166.
- [ 8 ] Primack RB, Ma KP, Jiang ZG eds. Essentials of conservation biology. Beijing: Science Press, 2014. [ Primack RB, 马克平, 蒋志刚. 保护生物学. 北京: 科学出版社, 2014. ]
- [ 9 ] Chu XL, Chen YR *et al* eds. The Fishes of Yunnan, China. Part I Cyprinidae. Beijing: Science Press, 1989. [ 褚新洛, 陈银瑞等. 云南鱼类志(上册): 鲤科. 北京: 科学出版社, 1989. ]
- [ 10 ] Chen YR, Yang JX, Li ZY. The diversity and present status of fishes in Yunnan Province. *Biodiversity Science*, 1998, **6**: 272-277. [ 陈银瑞, 杨君兴, 李再云. 云南鱼类多样性和面临的危机. 生物多样性, 1998, **6**: 272-277. ]
- [ 11 ] Zhu SQ, Cao WX eds. Descriptions of two new species and a new subspecies of noemachelinae from Yunnan Province (Cypriniformes: Cobitidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1988, **13**: 95-100. [ 朱松泉, 曹文宣. 云南省条鳅亚科鱼类两新种和一新亚种(鲤形目: 鳅科). 动物分类学报, 1988, **13**: 95-100. ]
- [ 12 ] Cao L, Zhang E, Zang CX *et al.* Evaluating the status of China's continental fish and analyzing their causes of endangerment through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 2016, **24**: 598-609. [ 曹亮, 张鄂, 臧春鑫等. 通过红色名录评估研究中国内陆鱼类受威胁现状及其成因. 生物多样性, 2016, **24**: 598-609. ]
- [ 13 ] Chen Y, Chen AP, Fang JY. Geographical distribution patterns of endangered fishes, amphibians, reptiles and mammals and their hotspots in China: a study based on "China Red Data Book of Endangered Animals". *Biodiversity Science*, 2002, **10**: 359-368. [ 陈阳, 陈安平, 方精云. 中国濒危鱼类、两栖爬行类和哺乳类的地理分布格局与优先保护区域——基于《中国濒危动物红皮书》的分析. 生物多样性, 2002, **10**: 359-368. ]
- [ 14 ] Wu XW *et al* eds. Ichthyography of Cyprinidae in China (Volume II). Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Pub-

- lishers, 1982: 229-598. [伍献文等. 中国鲤科鱼类志(下卷). 上海: 上海科技出版社, 1982: 229-598.]
- [15] Cao WX, Zhu SQ. Two new species of the genus *Triplophysa* from Qinghai-Xizang plateau, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1988, **13**: 201-204. [曹文宣, 朱松泉. 青藏高原高原鳅属鱼类两新种(鲤形目: 鳅科). 动物分类学报, 1988, **13**: 201-204.]
- [16] Xie P ed. Scaling ecology to understand natural design of life systems and their operations and evolutions—Integration of ecology, genetics and evolution through reproduction. Beijing: Science Press, 2013. [谢平. 从生态学透视生命系统的设计、运作与演化——生态、遗传和进化通过生殖的融合. 北京: 科学出版社, 2013.]
- [17] Harvey PH, Pagel MD ed. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford University Press, 1991.
- [18] Brown J, Gillooly J, Allen A *et al.* Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, **85**: 1771-1789.
- [19] Alo D, Turner TF. Effects of habitat fragmentation on effective population size in the endangered Rio Grande silvery minnow. *Conserv Biol*, 2005, **19**: 1138-1148.
- [20] Templeton AR. The theory of speciation via the founder principle. *Genetics*, 1980, **94**: 1011-1038.
- [21] Provine WB. Ernst Mayr: Genetics and speciation. *Genetics*, 2004, **167**: 1041-1046.
- [22] Courchamp F, Berec J, Gascoigne J. Allee effects in ecology and conservation. Oxford, New York, USA: Oxford University Press, 2008.
- [23] Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP. What is the Allee effect? *Oikos*, 1999, **87**: 185-190.
- [24] Gilpin ME, Soulé ME. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: Soulé ME ed. Conservation biology: The science of scarcity and diversity. Sunderland, Mass: Sinauer Associates, 1986: 19-34.
- [25] Luenser K, Fickel J, Lehnen A *et al.* Low level of genetic variability in European bison (*Bison bonasus*) from the Bialowieza National Park in Poland. *Eur J Wildlife Res*, 2005, **51**: 84-87.
- [26] Scheffer M, Carpenter S, Foley JA *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, **413**: 591-596.
- [27] Huang ZL, Wang LH. Yangtze dams increasingly threaten the survival of the Chinese sturgeon. *Curr Biol*, 2018, **28**: 3640-3647.
- [28] Huang ZL. Drifting with flow versus self-migrating-how do young anadromous fish move to the sea? *iScience*, 2019, **19**: 772-785.
- [29] Ke FE, Hu DG, Zhang GL *et al.* Observation on gonadal degeneration of the spawning population of Chinese sturgeon below the Gezhouba Dam. *Freshwater Fisheries*, 1985, (4): 38-40. [柯福恩, 胡德高, 张国良等. 葛洲坝下中华鲟产卵群体性腺退化的观察. 淡水渔业, 1985, (4): 38-40.]
- [30] Ke FE, Hu DG, Zhang GL *et al.* Observation on gonadal degeneration of the spawning population of Chinese sturgeon below the Gezhouba Dam. In: The Representative Office of the Ministry of Water Resources and Electric Power and Changjiang Water Resources Commission of the Ministry of Water Resources eds. Collected Papers Discussing Major Technical Problems of Gezhouba Project (Fourth fascicle, Volume II): Fish Rescues. 1989: 290-298, unpublished manuscript. [柯福恩, 胡德高, 张国良等. 葛洲坝下中华鲟产卵群体性腺退化的观察. 见: 水利电力部驻葛洲坝代表处和水利部长江水利委员会编. 葛洲坝工程重大技术问题讨论文集第四分册(下册)——救鱼. 1989: 290-298(内部资料).]
- [31] Chang JB, Cao WX. History and prospect of conservation on Chinese sturgeon in the Yangtze River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1999, **23**: 712-720. [常剑波, 曹文宣. 中华鲟物种保护的历史与前景. 水生生物学报, 1999, **23**: 712-720.]
- [32] Wang YJ, Yuan MZ, Wu FL *et al.* Analysis on the progress, problems and countermeasures of the conservation of *Acipenser sinensis* in the Yangtze River. *Bulletin of Biology*, 2013, **48**: 1-5. [王有基, 袁明哲, 吴芳丽等. 长江流域中华鲟保育进展、存在问题及对策分析. 生物学通报, 2013, **48**: 1-5.]
- [33] Jiang W, Ren H, Li M. Chinese sturgeon: the modern journey of living fossil. *China Three Gorges*, 2017, (12): 84-87. [姜伟, 任红, 黎明. 中华鲟: 活化石的现代旅程. 中国三峡, 2017, (12): 84-87.]
- [34] Sun YF, Li YX. To protect this fish, the story telling is still on the road. *China Three Gorges*, 2018, (4): 68-73. [孙钰芳, 李雨潇. 保护这条鱼, 故事还在讲述. 中国三峡, 2018, (4): 68-73.]
- [35] China Three Gorges Editorial Office. Ten things about Chinese sturgeon. *China Three Gorges*, 2018, (4): 74-77. [《中国三峡》编辑部. 关于中华鲟的十件事. 中国三峡, 2018, (4): 74-77.]
- [36] Xie P. Biodiversity crisis in the Yangtze River: The culprit was dams, followed by overfishing. *J Lake Sci*, 2017, **29**(6): 1279-1299. DOI: 10.18307/2017.0601. [谢平. 长江的生物多样性危机——水利工程是祸首, 酷鱼乱捕是帮凶. 湖泊科学, 2017, **29**(6): 1279-1299.]
- [37] Xie P ed. Biodiversity crisis in the Yangtze River from point views of evolution and ecology. Beijing: Science Press, 2018. [谢平. 从历史起源和现代生态透视长江的生物多样性危机. 北京: 科学出版社, 2018.]