

# 种群生存力分析 : 准确性和保护应用

李义明

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

**摘要:** 目前已提出了五类估计濒危物种绝灭风险的种群生存力分析模型, 即: 分析模型、单种群确定性模型、单种群随机模型、异质种群模型和显空间模型。模型的选择取决于物种的生活史特征和可用的数据。与用于保护实践的其他方法相比, 种群生存力分析(PVA)是相对准确的量化工具。然而, 一些濒危物种种群统计学数据质量差和种群动态的有关假说模糊不清可能影响到模型预测的准确性, 因此, 要谨慎地使用 PVA。在西方国家, PVA 在濒危物种保护计划和管理中应用越来越广泛。它主要用于 (1) 预测濒危物种未来的种群大小 (2) 估计一定时间内物种的绝灭风险 (3) 评估一套保护措施, 确定哪个能使种群的存活时间最长 (4) 探索不同假说对小种群动态的影响 (5) 指导濒危动物野外数据的搜集工作。我国的濒危物种很多, 然而开展 PVA 研究的濒危物种却很少。应大力发展适合于模拟我国特有濒危物种及其保护问题的 PVA 模型。

**关键词:** 保护生物学, 种群生存力分析, 濒危物种, 绝灭风险评估, 模拟模型

中图分类号: Q16      文献标识码: A      文章编号: 1005-0094(2003)04-0340-11

## Population viability analysis in conservation biology : precision and uses

LI Yi-Ming

*Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080*

**Abstract:** Five types of population viability analysis (PVA) models have been developed for estimating extinction risk of endangered species. They are analytic model, deterministic single-population model, stochastic single-population model, metapopulation model and spatially explicit model. The choice of PVA model types for endangered species depends on life history of the species studied and data available on the species. Compared with other tools in conservation practice, PVA is relatively precise and quantitative tool. However, poor quality of data and unclear assumptions on populations of some endangered species could influence precision of predictions of PVA models, therefore, PVA models should be used with cautions. PVA models have been increasingly used in conservation plans and management of endangered species in western countries. It has been used for (1) predicting future population size of endangered species; (2) evaluating extinction risk of endangered species in a given time; (3) assessing conservation options and determining which options will make endangered species persistence longer; (4) exploring effects of assumptions on small population demography and (5) guiding field data collection for endangered species. Few PVA studies have been conducted on endangered species in China, compared with the disproportionally high number of endangered species in China. There is an urgent need for building PVA models specifically for endemic endangered species and conservation issues in China.

**Key words:** conservation biology, population viability analysis, endangered species, extinction risk assessment, simulation model

### 1 引言

种群生存力分析 (population viability analysis,

简称 PVA) 是估计濒危物种种群大小和绝灭风险的一种方法 (Shaffer, 1981; Boyce, 1992)。它主要分析种群统计随机性 (demographic stochasticity)、环境

随机性( environmental stochasticity )、自然灾害( natural catastrophes )、遗传随机性( genetic stochasticity )、生境的空间结构、种群的空间结构、景观结构变化以及各种管理措施对濒危物种种群的影响,进而提出保护对策。种群生存力分析的范围包括质量模型、非模型的言语过程到数学精确的显空间个体随机模拟模型( spatial explicit , individual based simulation models ),但大多数研究把它限定在数学模型范畴内。

PVA 是保护生物学的基础理论( Boyce ,1992 ; Caughley ,1994 )。由于生物多样性面临危机 ,人们一直在寻找估计物种受威胁和绝灭风险的方法 ,这极大地促进了 PVA 的理论、模型和应用的发展。自 PVA 提出以来 ,相关的研究论文一直呈指数形式增长( Groom & Pascual ,1998 ;Beissinger & McCullough , 2002 )。近年来 ,计算机技术的发展对 PVA 的广泛应用起了重要的推动作用 ,软件界面的改进和软件的广泛散布 ,使得 PVA 软件易于获得 ,不需要掌握高深的数学和编程知识 ,生物学家也能使用这些软件。这就产生了软件的适用范围问题 ,模型被误用和滥用的潜在可能性随之增加。同时随着 PVA 基础理论的深入研究 ,许多观点正在改变( Dennis *et al.* , 1991 ; Boyce , 1992 ; Taylor , 1995 ; Ludwig , 1996a ,1996b ,1999 ; Beissinger & Westphal , 1998 ; Brook *et al.* , 2000 ; Fieberg & Ellner , 2000 ; Coulson , 2001 ; Reed *et al.* , 2002 ; Ellner *et al.* , 2002 ; Brook *et al.* , 2002 )。本文主要回顾 PVA 近 10 年的研究进展 ,讨论有关 PVA 模型预测准确性的争论和应用中存在的问题 ,总结目前 PVA 几个热点领域。

2 主要进展

2.1 PVA 模型的主要类型

Beissinger & Westphal( 1998 )把 PVA 种群统计学模型分为 5 类( 未包括遗传对野生种群的影响 ) , 它们是 :

( 1 )分析模型( analytic model ) :主要用于说明与绝灭有关的重要原理 ,已被广泛地用于检验模型的假设和确定模型参数的灵敏度。由于其公式简捷 ,可以阐明简单系统的一些主要行为。这些模型描述种群统计随机性、环境随机性和灾害随机性的一般行为( Goodman ,1987 ; Lande ,1993 ) ,描述绝灭时间的分布( Ludwig ,1996a )和异质种群动态( Lev-

ins ,1969 ,1970 )等。扩散理论通常用于估计这类模型的绝灭概率。

( 2 )单种群确定性模型( deterministic single-population models , DSP ) :是最为简单的 PVA 模型。它由一组不同的方程构成 ,最为常见的是矩阵模型 ,如 Leslie 模型。这类模型需要的数据量最少 ,只需要年龄( 或阶段 )、第一次繁殖的年龄( 或阶段 )以及不同年龄( 或阶段 )的存活率和死亡率数据。矩阵模型有比较成熟的商业软件 ,因而比较容易操作 ,同时 ,其灵敏度可以用几种方法进行分析 ,常用的是弹性分析( elasticity analysis )( de Kroon *et al.* , 1986 ) ,即检查矩阵中某一元素的比例变化对几何增长率比例变化的影响。弹性分析提出后 ,确定性的矩阵模型在种群管理中的应用快速增加( Beissinger & Westphal ,1998 ) ,矩阵模型已用于海龟( Cheloniidae )、沙漠龟( *Gopherus agassizii* )、植物、鸟类和大熊猫的保护中( Grand & Beissinger ,1997 ; Doak *et al.* , 1994 ; Zhou & Pan ,1997 )。

单种群确定性模型假定种群的繁殖率和存活率是常数或接近常数 ,而这个假设是不合理的。在正的种群增长率下 ,该模型会低估种群的绝灭风险。由于各种随机性的影响 ,即使是正的增长率 ,种群也会有绝灭的可能性( Shaffer ,1987 ; Lande ,1993 )。

( 3 )单种群随机模型( stochastic single-population models ) :该模型可能是最常用的 PVA 模型。目前广为流传的各种 PVA 软件包 ,都有模拟单种群随机动态的功能。这些模型用蒙特卡莱方法 ,从影响种群的各种变量的基本分布随机抽样 ,来预测种群大小和绝灭风险 ,产生的结果通常是概率结果。模拟的次数是 500 次到 1000 次。绝灭风险一般用准绝灭( quasi-extinction )( 如低于 25 个个体的比例 ) 概率表示。这类模型的数据需要量至少是确定性模型的两倍 ,除了需要各年龄组的平均繁殖率和存活率外 ,还需要它们的方差数据 ,以反映环境随机性的效应。模型也需要容纳量和方差以及灾害的频率和效应的数据。各种密度依赖关系可以包括在模型中。另外 ,种群统计随机性可以通过跟踪个体的繁殖和存活 ,从二项分布中取样结合到模型中。近交效应可以通过假定个体随机交配 ,模拟隐性致死等位基因在个体中的比例来实现。

( 4 )异质种群模型( metapopulation model ) :这类模型是单种群随机模型的多斑块版本 ,通常不包括

关联函数模型。常用的 PVA 软件包如 RAMAS/Metapop、VORTEX 和 ALEX 均具有该功能。模型包含有种群统计随机性、环境随机性和灾害随机性。模型通过个体的扩散把种群统计模型和生境斑块连接起来,形成异质种群结构。繁殖率和存活率可以因斑块而异,扩散过程通常与斑块的大小和斑块间的距离有关,模型的结果用最终的异质种群大小、整个异质种群的绝灭概率和时间、存活斑块的百分比和异质种群存活的最小斑块数和面积来表示。该模型可以模拟景观变化、走廊效应、斑块生境的破坏、质量变化和斑块间距离变化对种群存活的影响。

(5) 显空间模型( spatially explicit model ): 该类模型是目前种群生存力分析研究的热点。它们用 GIS( Geographic Information Systems ) 说明个体和种群在异质景观( heterogeneous landscape ) 的位置和生境斑块与周围其他生境的关系( Dunning *et al.* , 1995 )。异质种群模型不包含周围其他生境的特征,不能算作是完全的显空间模型。显空间模型主要有两大类( Dunning *et al.* , 1995 ; Gilpin , 1996 ) : 方格或细胞自动机( grid-based or cellular automata ) 模型和基于个体的模型( individual based model )。前者把种群大小或生境类型用单个方格( 或细胞 ) 表示,它假定每个方格大小相等,方格随时间变化,受相邻方格输入和输出的影响。该模型最适合丰盛度很高的植物、昆虫和啮齿动物。监测这些物种每个个体的运动和生死通常是极为困难的。该模型用种群的增长率来描述特定斑块的繁殖率和死亡率,而斑块间的运动由迁入率和迁出率决定( Dunning *et al.* , 1995 )。基于个体的模型要求监测景观中每个个体的位置,而适合度特征与它们占据的斑块有关。每一时间步,个体经历一个繁殖、扩散和死亡的循环,同时可以把捕食关系、取食和生长等因素结合到模型中。显空间模型提供了研究生态系统过程的技术,它可以预测种群和群落对土地利用变化、气候变化和各种管理方案的反应。显空间模型需要的数据量是巨大的,因而构建这类模型要花费很多的人力和物力。另外有关空间的数据有很多误差,会影响到模型的准确性。空间数据的误差来源主要有( Openshaw , 1989 ) : 目标位置不准确 ; 与目标相关的特征不准确 ; 假定的空间异质性和斑块边界 ; GIS 对空间数据处理的误差( 如数据转化和插值 ) 和概括数据的效应以及数据的时间变化。

上述模型因假设和结构不同,需要的数据量也不同( 表 1 )。特别是异质种群模型和显空间模型,需要的资料量是十分巨大的,往往搜集不到所有的数据,特别是有关扩散的数据和灾害的数据是难以收集的。因此应根据研究目标的实际数据量选用合适的模型进行 PVA 工作。另外一些其他类型的 PVA 模型如随机矩阵模型也在发展中( Fieberg & Ellner , 2001 )。随着计算机应用的普及,各种 PVA 模型被编制成了应用方便、功能强大、计算速度快的软件包,并广为流传。其中应用最为广泛的软件有 6 种 : GAPPS、INMAT、RAMAS/Metapop、RAMAS/Stage、VORTEX 和 ALEX( 表 2 ) , 这些软件由专门的保护机构或专家编写,经过严格的程序检查,编码错误很少,并定期地更新和维护,不断发布新的版本。它们已应用于多个濒危物种的保护研究( Brook *et al.* , 2000 )。因设计不同,它们的用途也不同,但均能模拟单种群的动态。各种模型在结构、数据输入和输出存在差异,每个模型均配有使用手册,供初学者使用。

## 2.2 PVA 的准确性和适用范围

尽管 PVA 已广泛地应用于制定保护对策,但对它的应用仍有不同的看法( Ellner , 2002 ; Ludwig , 1996a , 1996b ; Ludwig , 1999 ; Fieberg *et al.* , 2000 )。由于 PVA 包含了多种随机因素,很早就有人对 PVA 的预测能力表示怀疑( Caughly , 1994 ) , 主要的疑虑是 PVA 的结果不准确。不准确的主要原因有以下几点 :

( 1 ) 数据质量差、短时间序列数据导致绝灭概率估计无意义。Dennis *et al.* ( 1991 ) 用不同方法进行了 1 种哺乳动物和 6 种鸟的参数估计,发现对种群大小波动大的物种,参数估计有较大的不确定性,这会影响到 PVA 的准确性。Ludwig( 1996a ) 基于黄胸拟管舌鸟( *Loxioides bailleui* )、莱桑拟管舌鸟( *L. cantans* ) 和雪雁( *Anser caerulescens* ) 的 25 年、12 年和 9 年的种群动态数据,估计了准绝灭概率的置信区间,发现后两个物种准绝灭概率的置信区间为 0 ~ 1,说明该数据对计算绝灭概率是无意义的。他又用模拟的方法估计准绝灭概率的准确性和精确度,发现当观察数据有误差时,结果还是一样,置信区间为 0 ~ 1。准绝灭概率对模型的参数非常敏感( Ludwig , 1999 ) , 当时间序列数据的时间短或质量差时,准绝灭概率的置信区间变宽,数据的误差会进一步导致

表 1 几类种群生存力分析模型需要的参数及获得参数的难易程度  
Table 1 Data needs and difficulty degree of getting data of three types of PVA models

数据类型 Data type	需要的数据 Data needs	数据获得的难易 Difficulty degree of getting data	DSP	SSP	Meta	Space
种群统计学参数 Demographic	年龄或阶段结构	+	W	W	W	W
	Age or stage structure					
	第一次繁殖的年龄	+	W	W	W	W
	Age of first breeding					
	每年龄或阶段平均繁殖率	+	W	W	P	P
	Mean fecundity for each age or stage					
	每年龄或阶段平均存活率	+ +	W	W	P	P
	Mean survival for each age or stage					
	繁殖率方差	+ +		W	W	W
	Variance in fecundity					
	存活率方差	+ +		W	W	W
	Variance in survival					
	容纳量和密度制约	+ +		W	P	P
	Carrying capacity and density dependence					
	容纳量方差	+ + +		W	W	W
	Variance in carrying capacity					
	灾害的频度和大小	+ + + + +		W	W	W
景观参数 Landscape parameters	Frequency and magnitude of catastrophes					
	各统计参数的协方差	+ + + +		W	W	W
	Covariance in demographic rates					
	各统计参数的空间协方差	+ + + + +			P	P
	Spatial covariance in rates					
	斑块类型	+ +			P	P
	Patch types					
	斑块间的距离	+			W	W
	Distance between patches					
	斑块面积	+			W	W
扩散参数 Dispersal parameters	Area of patches					
	斑块的位置	+				W
	Location of patches					
	斑块类型间的转变	+ + +				W
	Transitions among patch types					
	基质类型	+				W
	Matrix types					
	扩散的数量	+ + + + +			P	P
	Number of dispersing					
	扩散的年龄和时间	+ + + + +			W	W
人类活动的维数	Age class and timing of dispersal					
	密度制约扩散或非密度制约扩散	+ + +			W	W
	Density-dependent or independent dispersal					
	扩散过程中的死亡率	+ + + + +			W	W
	Dispersal-related mortality					
	迁入的数量	+ + + + +			P	P
	Number of immigrating					
人类活动的维数	移动的规则	+ +				X
	Movement rules					
	偷猎或非法利用	+ + + + +	W	W	P	P
	Number poached or used illegally					

DSP :单种群确定性模型 ;SSP :单种群随机模型 ;Meta :异质种群模型 ;Space :显空间模型 ;W :整个种群的参数 ;P :斑块种群的参数 ;+ 表示参数在野外获得的难易程度 ,+ 多表示参数获得的难度大( 根据 Beissinger & Westphal ,1998 修改 )  
DSP ,deterministic single-population model ; SSP , stochastic single-population model ; Meta , metapopulation model ; Space , spatially explicit model .  
“ W ” indicates parameters for whole population ;“ P ” indicates parameters for a patch population . “ + ” represents difficulty degree of getting data , and difficulty degree of getting data increases with increasing number of “ + ” ( modified from Beissinger & Westphal ,1998 )

表 2 应用在 PVA 中的主要软件包及应用范围  
Table 2 Six types of PVA softwares and their scopes of use

软件包名称 Software	主要用途 Scope of use
INMAT	主要应用于检查近交衰退的短期效应 To examine the short-term effects of inbreeding
GAPPS	特别为大棕熊的 PVA 而设计 ,主要应用于大型哺乳动物 Designed for grizzly bears <i>Ursus arctos horribilus</i> and used in large mammals
RAMAS/Stage	基于一组预测矩阵 ,可储存比较大的种群 ,适合于模拟高繁殖率的物种如鱼类 Based on a cohort projection matrix that can handle very large population sizes , particularly suitable for simulating species with very high fecundities , such as fish
RAMAS/Metapop	由 RAMAS/space 发展而来 ,主要模拟异质种群动态 ,配有 GIS 功能( 显空间模型 ) Developed from RAMAS/space , and was primarily designed to incorporate metapopulation dynamics , also with GIS function ( spatially explicit model )
VORTEX	广泛应用的软件包 ,可以模拟异质种群动态 ,主要应用于脊椎动物的保护 Widely used package for endangered species , especially for vertebrate species , could also simulate metapopulation dynamics
ALEX	主要模拟生境动态和异质种群动态 Used primarily for habitat dynamics and metapopulation dynamics

置信区间扩大 ,以致于计算准绝灭概率变得没有意义。如果再考虑灾害的随机性 ,其结果会更糟。Fieber & Ellner( 2000 )进一步研究了 Ludwig 提出的问题 ,他们发现长期绝灭概率的可信预测可能会需要我们无法达到的数据量 ,只有短期的绝灭概率才可以准确预测。要准确地预测一个时间段内的绝灭概率 ,需要 5 ~ 10 倍的时间序列的数据量。他们用的是最简单的非结构种群动态模型 ,如果考虑数据测量误差和其他因素 ,需要的时间序列数据则更长。假定我们预测 50 年到 100 年的绝灭概率 ,需要 500 年到 1000 年时间序列的数据才能得出可信的结果。而这个数据量实际上是不存在的 ,也是不可能获得的。

( 2 )PVA 对模型的假设非常敏感。模型中有关增长形式、扩散模式和密度依赖等假设会严重影响 PVA 的结果。Ferson & Burgman( 1995 )发现在结构模型中 ,参数间的相关性对绝灭风险的估计有深刻影响。Mills *et al.*( 1996 )用 4 种不同的模型检验大棕熊( *Ursus arctos* )的准绝灭概率 ,发现确定性增长率的微小变化会导致整个随机模拟结果( 准绝灭概率和种群大小 )产生显著差异 ,小的密度依赖关系变化会引起预测结果的差异。密度依赖关系对种群存活的影响是非常关键的( Brook *et al.* ,1997 )。另外 ,其他一些假设对种群动态也有重要影响。

Taylor 研究了 Steller 海狮的 PVA 模型 ,发现绝灭概率对种群增长率的估计十分敏感。Li *et al.* ( 2003 )发现 ,模型结果对捕杀的模式非常敏感 ,确

定性捕杀、假定的正态分布随机捕杀和观察的捕杀模拟 ,尽管捕杀强度一样 ,对大熊猫( *Ailuropoda melanoleuca* )种群大小的影响有明显差异。有关种群动态的这些假设在生态学上是极难验证的 ,相关的数 据也非常难以获得。模型错误的假设往往导致结果不可信。

( 3 )PVA 的预测结果难以检验。随机模型难以验证是众所周知的( Ludwig ,1999 ;Fieberg & Ellner , 2000 ) ,再加上 PVA 包括多种随机变量 ,结构变得十分复杂 ,检验它就更加困难。Mills *et al.*( 1996 )发现即使用相同的数据 ,因各 PVA 软件包的输入和输出不同 ,也可能导致不同的预测结果 ,而结合密度依赖关系后 ,模型结果的差异则更大。这些结果导致 Mills 等得出结论 :在 PVA 研究时要应用多个 PVA 程序 ,至少应考虑一种密度依赖关系。Brook *et al.* ( 1997 )比较了 5 种 PVA 软件包的预测 ,发现它们的预测结果很相似 ,但基于生境面积的容纳量估计的结果可能过于乐观。

( 4 )模型结果的表述。以前的 PVA 研究主要是确定最小可存活种群( minimum viable population )和平均绝灭时间( Shaffer , 1981 , 1987 )。Ludwig ( 1996a )根据黄胸拟管舌鸟、莱桑拟管舌鸟和雪雁的种群动态数据估计了它们的准绝灭概率 ,发现最大似然法和 Bayes 法估计的结果差异较大 ,“ 点估计 ” 的不确定性很大 ,用来描述绝灭概率是不合适的 ,建议不用 MVP 这个概念。MVP 是过时的保护观念 ,对种群统计数据的小误差十分敏感 ,而目前的

模型还未准确到能够作出这样的预测( Reed *et al.* , 2002 )。种群存活时间的分布不是正态的( Ludwig , 1996b ) ,严重依赖于初始种群大小 ,大部分种群在短时间内绝灭 ,少数种群存活时间很长 ,因此用平均存活时间描述绝灭风险可能会误导管理者。平均绝灭时间通常大于中位绝灭时间 ,用中位绝灭时间可能更合适。用不确定性的概率语言来表述结果则更可信。

基于上述理由 ,Ludwig ( 1999 )和 Fieberg & Ellner ( 2000 )认为 PVA 是不准确的 ,试图估计物种绝灭概率将花费大量的人力和物力 ,其结果是徒劳无益的 ,他们强烈建议在保护研究中放弃使用 PVA。

Brook *et al.* ( 2000 )基于 21 套长期种群动态( 11 ~ 23 年 ,平均 13 年 )的数据 ,包括 8 种鸟、9 种哺乳动物( 11 个种群 )、1 种爬行动物和 1 种鱼 ,用回顾检验的方法和多个模型( INMAT ,GAPPS ,RAMAS/Stage ,RAMAS/Metapop 和 VORTEX )检验 PVA 模型的准确性。这是第一次综合的、可重复的 PVA 预测能力的检验。他们用每一套数据的前一半估计模型参数 ,用后一半数据评估模型的预测结果 ,结果发现 PVA 的预测出人意料地准确 ,模型预测的种群下降的风险与观察的结果( 后一半数据 )非常吻合 ,没有显著差异 ,种群大小的预测与观测数据也无显著差异 ,进而 5 个软件包的预测比较一致 ,它们的预测结果相关性非常高。因此 Brook 等认为 PVA 对划分和管理濒危物种是有效的 ,是非常准确的工具。

Brook 等的研究引起很大争议 ,Ellner *et al.* ( 2002 )指出 ,Brook 的结果没有估计绝灭概率的置信区间 ,因而其准确性不清楚。他们用的是一组物种 ,而非单个种群 ,他们的统计检验需要作进一步的分析。Ellner 等强烈地建议用其他方法研究濒危物种的保护。还有人认为 ,Brook 等人用的是受威胁种的数据 ,而没有用濒危物种的数据( Coulson *et al.* , 2001 ) ,而濒危物种的数据通常是短时间序列和低质量的。Coulson 等认为只有未来种群的繁殖率和存活率的平均值和方差与以前保持不变 ,并且未来的任何变化均被准确的预测时 ,PVA 才能作出准确的预测。但是 ,像灾害等因素是很难估计准确的 ,它会影响到模型的准确性。Coulson *et al.* ( 2001 )则怀疑人们是否有能力预测野生种群的未来状况。

针对上述不同意见 ,Brook *et al.* ( 2002 )提出了反驳意见。他们认为保护生物学是一门危机学科 ,

我们必须用有限的数据作出决策 ,尽管 PVA 没有达到我们期望的精度 ,但它是我们目前可用的最好的保护评估工具。其他的方法问题更多 ,根本不能取代 PVA。他们指出 ,Ellner *et al.* ( 2002 )提出的 3 种替代方案( 即历史资料预测未来生境损失、最近的种群趋势和遗传学考虑 )实际上是 PVA 使用的各种信息。Akacakaya & Sjogren-Gulve ( 2000 )总结了其他决策工具在保护中的应用 ,认为它们均有局限性 :保护区选择算法( reserve-selection algorithms )的应用范围比较窄 ,仅使用了空间发生率( occurrence )数据 ;生境模型和 GAP 分析( habitat model and GAP analysis )忽略了种群结构、动态和趋势的数据 ;规则和打分法( rule based and score based methods )仅能用于确定物种的保护优先性 ,但必须用 PVA 的估计结果才行 ,根据实见数据( sighting data )来估计物种绝灭概率冒着物种早已绝灭的风险 ,它实际上只利用了时间上的发生率资料 ;景观指数( landscape indices )如分形维数( fractal dimension )忽略了种群统计学资料 ,并且与物种的生存力有关 ;基于生态系统的方法( ecosystem based methods )虽有前途 ,但还在发展中 ,其结果不直观。Brook *et al.* ( 2002 )认为 ,反对把 PVA 用于保护决策的观点面临把婴儿和洗澡水一起泼掉的危险。

综合上述争论 ,我们可以看出 ,与其他的保护评估方法相比 ,PVA 是比较准确的。把 PVA 模型预测的准确性与应用于物理和化学中的数学模型的准确性相比是没有意义的 ,原因是物种保护问题涉及到多种不可预见的随机变量 ,物种所处的生态系统是十分复杂的。但是 ,PVA 仍能为保护实践提供量化的工具。不过 ,为防止错误地理解和应用 PVA ,减少 PVA 模型的误用和滥用 ,谨慎地使用 PVA 是必要的( Beissinger *et al.* , 1998 ; Brook *et al.* , 2002 ; Reed *et al.* , 2002 )。在应用中应注意 ( 1 )由于 PVA 是模型 ,它的有效性取决于模型的结构和数据的质量( Brook *et al.* , 2002 ) ( 2 )从简单的模型开始 ,选择数据支持的途径( Beissinger *et al.* , 1998 ) ; ( 3 )强调短期预测( Beissinger *et al.* , 1998 ) ( 4 )结果应以合理的置信估计方式展示( Brook *et al.* , 2002 ) ( 5 )模型的构建和结果需要严格的评估( Brook *et al.* , 2002 ) ( 6 )应该把模型的结构、输入和输出当作假说来检验( Brook *et al.* , 2002 ) ( 7 )对一个正规的模型 ,要限定模型的范围( Brook *et al.* , 2002 ) ( 8 )把

研究的重点放在了解密度制约的机制上( Brook *et al.* 2002 )( 9 )不用 PVA 确定最小可存活种群和特定的绝灭概率( Brook *et al.* 2002 ),应重点估计相对绝灭率( Beissinger *et al.* ,1998 );( 10 )谨慎地用模型判断种群下降的原因和检查潜在恢复的途径( Beissinger *et al.* ,1998 )( 11 )检查所有可行的方案( Beissinger *et al.* ,1998 )( 12 )尽量把种群统计效应和遗传效应分开( Beissinger *et al.* ,1998 )( 13 )对每个模型均必须进行参数的灵敏度分析( 14 )当缺乏必要的数据时,模型的重点是指导参数的收集( Martien *et al.* ,1999 )( 15 )在参数估计时,应排除各因素的相关性,避免重复估计某些变量的效应( Ferson & Burgman ,1995 ; Brook 2000 )

### 2.3 PVA 在保护生物学中的应用

在保护实践中,PVA 的应用越来越广泛( Morris *et al.* 2002 )。它在保护生物学中的应用包括 5 个方面( 1 )预测濒危物种未来的种群大小( 2 )估计一定时间内物种的绝灭概率( 3 )评估一套保护措施,确定哪个能使种群的存活时间最长( 4 )探索不同假说对小种群动态的影响( 5 )指导濒危物种野外数据的搜集工作。

自然保护联盟( IUCN )制定受威胁物种的等级标准以确定物种的保护优先次序,其主要方法是根据物种的绝灭概率来估计物种的受威胁程度。自 1994 年以来,IUCN 发布的物种受威胁等级和标准已有 7 个版本,最新版( 版本 3.1 )于 2002 年发布,所有这些版本均提倡用 PVA 定量方法分析和预测物种的绝灭概率。在西方发达国家,PVA 已广泛应用于濒危物种保护和恢复计划中。美国鱼类和野生生物署提倡恢复方案的制定者在制定恢复方案中使用 PVA 工具( Morris *et al.* 2002 )。例如,在已列入到美国濒危物种法案的物种中,有 931 种物种的恢复方案已得到美国鱼类和野生生物署批准,在这些方案中,有 14.4% 的方案应用了 PVA 的研究结果,24.3% 的恢复方案认为 PVA 的研究结果将有助于制定恢复计划,还有 31.1% 的方案指定要收集更多的有关 PVA 的信息。大多数方案规定了收集用于 PVA 分析的数据的任务,其中收集用于基于计数( count-based )的、年龄结构的、异质种群的和显空间的 PVA 分析的方案的方案的比例非常高,分别为 93.9% , 69.1% ,83.4% 和 83.4% 。

## 3 PVA 的发展趋势

### 3.1 显空间模型

显空间模型是 PVA 的未来发展趋势之一( Beissinger *et al.* ,2002 )。随着遥感技术( RS )、全球定位系统( GPS )和地理信息系统( GIS )的发展,有关空间的数据和处理技术大大增强了。显空间的 PVA 模型已广泛用于各种管理方案的评估( Drechsler & Wissel ,1998 )、多物种作用的生存力分析( Rushton *et al.* ,1997 ,2000a ,2000b )以及生境变化的效应( Lamberson *et al.* ,1994 ; Akcakaya & Atwood ,1997 ;Dunning ,1995 )。

### 3.2 近交衰退的效应

有人认为在自然种群中,近交衰退对种群存活的影响没有种群统计随机性和环境随机性重要( Lande ,1988 ; Boyce ,1992 )。但最近的研究显示,情况并非如此。Saccheri *et al.* ( 1998 )研究了近交衰退对大网蛱蝶( *Melitaea cinxia* )异质种群局部绝灭的影响,发现绝灭风险随遗传异质性减少而显著增加,幼虫的存活和成虫的寿命及卵孵化率受近交衰退影响明显。Frankham( 1998 )发现,岛屿特有种比非特有种绝灭速率高,近交系数也较高,说明近交衰退对岛屿物种绝灭有一定影响。

来自野外种群血缘关系的数据和分子生物学的研究显示,近交衰退的水平在不同类群、不同种群和不同环境中是变化的( Keller & Waller 2002 ),严重影响着个体和种群的行为。近交衰退能严重影响鸟类和哺乳类的出生体重、存活、繁殖、疾病抗性和对捕食及环境胁迫的反应,对植物种子的形态、发芽、存活和胁迫抗性有严重影响。遗传多样性的下降通常会降低种群增长,增加绝灭速率,而种群间的杂交则能够导致种群异质性增加并产生遗传拯救效应( genetic rescue effects ),可以弥补隐性致死突变固定的不利影响。增加破碎生境间的基因交流对保持近交衰退敏感的物种的存活是非常重要的。Hedrick & Kalinowski ( 2000 )认为,防止近交衰退是濒危物种管理和保护的重点,胁迫环境中的近交衰退现象尤其明显。如何把遗传学效应结合到 PVA 中是目前研究的一个难点。在模型里很难将遗传学变量用绝灭概率来表示( Beissinger ,1998 ; Reed *et al.* 2002 )。尽管一些 PVA 模型以不同的方式考虑了近交衰退问题( Lande ,1995 ; Lacy ,1997 ; Reed *et*

al. 2002),有关近交衰退对种群繁殖率和死亡率影响的综合数据仍然缺乏。另外,长期的遗传多样性变化对种群的环境适应能力和生存力的影响还不清楚。

3.3 植物的 PVA 模型

植物 PVA 模型仍在发展中( Reed *et al.* 2002 )。植物 PVA 研究受植物的生活史数据贫乏、间断性的种群自然增长、环境变异等因素的限制,在短期内收集这些资料是极为困难的( Menges 2000 )。计算植物的个体繁殖率很困难,许多植物种子有休眠特性,需要长期的野外实验来研究种子库动态。植物的休眠特性使得短期死亡率估计不准确,而种子库动态则需要多种方案进行模拟。即使有大量的监测数据,仍不足以发展可信的 PVA 模型。例如,有人用 11 年内 14 个永久样方的资料来研究植物种群存活问题( Warren *et al.* 1993 ;Frye 1996a ,1996b ),但仍显得数据量不足。模拟植物种群的环境变异也是个问题。一般的软件无法模拟处于干扰和周期恢复中的植物种群动态。尽管许多植物呈斑块状分布,但异质种群模型并不适合描述这些植物的种群动态,因为迁入和迁出速率很难确定,或扩散距离太短,以至于不能称其为异质种群。在某种情况下,发生率函数模型可能有用。植物的 PVA 模型还没有把种群统计学的生存力和遗传变异结合起来。有人发现,遗传变异高的种群生存力强( Menges &Dolan , 1998 )。收集充分的数据以及对生活史和生物学的全面了解,是发展可信的植物 PVA 模型的前提。

3.4 我国 PVA 研究的现状和未来趋势

我国的濒危物种很多,但应用 PVA 研究的物种却不多。我国的 PVA 研究开展较晚,20 世纪 90 年代初,国际自然保护联盟( IUCN )保护繁殖专家组( CBSG )将 VORTEX 模型带入我国<sup>①</sup>,用于制定大熊猫、白暨豚( *Lipotes vexillifer* )和华南虎( *Panthera tigris amoyensis* )的保护对策,PVA 开始受到国内同行的重视( 李义明,李典谟,1994a )。随后,VORTEX 模型还被用于海南坡鹿( *Cervus eldi hainanus* ) ( Song ,1996 ),朱鹮( *Nipponia nippon* ) ( 李欣海 , 1996 ),江豚( *Neophocaena phocaenoides* ) ( 张先峰,王克雄,1999 )和普氏原羚( *Procapra przewalskii* ) ( Li & Jiang 2002 )的种群保护中。同时国内学者还建立了一些 PVA 模型,用于獐( *Hydropotes inermis* )种群( 李义明,1993 )和大熊猫的生存力估计( Zhou &

Pan ,1997 ;Li *et al.* 2003 );而植物的 PVA 模型尚未见报道。

我国生物多样性受威胁的主要因素可能有别于西方国家。由于传统的医学和饮食文化发达,捕杀是威胁我国生物多样性的重要因素( 李义明,李典谟,1994b,1995 ;章克家,王小明,2000 ;Li & Li 1998 ;Li *et al.* 2000 ;许再富 2000 ;杨清等 2000 ;冉景丞等 2001 ;李义明 2001 )。国际上很少研究捕杀对种群动态的影响,通常把捕杀当作确定性过程来模拟( Kenney *et al.* ,1995 )。非法捕杀受黑市及捕杀过程的各种随机因素的影响,具有很大的随机性( Li *et al.* ,2003 )。国际上的 PVA 软件如 VORTEX 等不能模拟随机捕杀对濒危动物的影响( Li *et al.* , 2003 ),为此, Li *et al.* ( 2003 )建立了能模拟各种捕杀活动的 PVA 捕杀模拟模型。该模型是基于个体的随机模拟模型,它能模拟确定性捕杀过程、正态分布的随机捕杀过程和实际观察的随机捕杀过程。根据大熊猫 1987 ~ 1998 年皮张没收数据和 20 世纪 50 年代 ~ 90 年代以人工繁殖为目的的野外捕获大熊猫的数据,用捕杀模拟模型预测捕杀对大熊猫野外种群的影响,发现非法捕杀和以人工繁殖为目的的捕获活动均能严重地降低大熊猫的种群增长,建议控制以人工繁殖为目的的野外捕获活动和非法捕杀活动。

研究 PVA 的目的是发展濒危物种的保护原理。国际上的 PVA 研究主要是科学工作者与濒危物种管理者相结合,探讨适合管理实际的保护对策。我国的 PVA 研究主要限于科学研究。另外,我国在 PVA 应用上与发达国家差距显著。应大力发展适合于模拟我国特有物种和受威胁原因的 PVA 模型,加强科学研究和管理实践的结合,把不同的管理方案结合到 PVA 研究中去,发展适合于管理应用的保护措施,将是我国未来 PVA 研究和保护应用的重点。

参考文献

Akcakaya H. R. and Atwood J. L. 1997. A habitat-based metapopulation model of the California gnatcatcher. *Conservation Biology*, **11**: 422 – 434.  
Akcakaya H. R. , Burgman M. A. and Ginzburg L. R. 1997.

<sup>①</sup>吕植. 1992. 秦岭大熊猫的种群动态、活动类型和繁殖结构. 北京大学博士学位论文.



*Applied Population Ecology*. Setauket, New York.

Akcakaya H. R. and Sjogren-Gulve P. 2000. Population viability analysis in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins*, **48**: 9 – 21.

Beissinger S. and McCullough D. 2002. *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Beissinger S. and Westphal M. I. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management*, **62**: 821 – 841.

Boyce M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 481 – 506.

Brook B. W. 2000. Pessimistic and optimistic bias in population viability analysis. *Conservation Biology*, **14**: 564 – 566.

Brook B. W., Burgman M. A., Akcakaya R., O’Grady J. J. and Frankham R. 2002. Critiques of PVA ask the wrong questions: throwing the heuristic baby out with the numerical bath water. *Conservation Biology*, **16**: 262 – 263.

Brook B. W., Lim L., Harden R. and Frankham R. 1997. Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island Wooden *Tricholimnas sylvestris* (Sclater). *Biological Conservation*, **82**: 119 – 128.

Brook B. W., O’Grady J. J., Chapman A. P., Burgman M. A., Akcakaya, R. and Frankham R. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, **404**: 385 – 387.

Burgman M. A., Ferson S. and Akcakaya H. R. 1993. *Risk Assessment in Conservation Biology*. Chapman and Hall, London.

Burgman M. A. and Lamont B. B. 1992. A stochastic model for the viability of *Banksia cuneata* population: environmental, demographic and genetic effects. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 719 – 727.

Caughley G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, **63**: 215 – 244.

Chapman A. P., Brook B., Blutton-Brock T. H., Grenfell B. T. and Frankham R. 2001. Population viability analysis on a cycling population: a cautionary tale. *Biological Conservation*, **97**: 61 – 69.

Coulson T., Mace G. M., Hudson E. and Possingham H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 219 – 221.

De Kroon H., Plaiser A., van Groenendaal J. and Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, **67**: 1427 – 1431.

Dennis B., Mutholland P. L. and Scott J. M. 1991. Estimation of growth and extinction parameters for endangered species. *Ecological Monographs*, **61**: 115 – 143.

Doak D., Kareiva P. and Klepetka B. 1994. Modeling population viability for the desert tortoise in the western Mojave Desert. *Ecological Applications*, **4**: 446 – 460.

Drechsler M. and Wissel C. 1998. Trade-offs between local and regional scale management of metapopulations. *Biological Conservation*, **83**: 31 – 41.

Dunning J. B., Danielson B. J., Noon B. R., Root T. L., Lamberson E. and Stevens E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications*, **5**: 3 – 11.

Ellner S. P., Fieberg J., Ludwig D. and Wilcox C. 2002. Precision of population viability analysis. *Conservation Biology*, **16**: 258 – 261.

Ferson S. and Burgman M. 1995. Correlation, dependency bounds and extinction risks. *Biological Conservation*, **73**: 101 – 105.

Fieberg J. and Ellner S. P. 2000. When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology*, **81**: 2040 – 2047.

Fieberg J. and Ellner S. P. 2001. Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters*, **4**: 244 – 266.

Frye R. J. 1996a. Population viability analysis of *Pediocactus paradinei*. In: Maschinski J., Hammond H. D. and Holter L. (eds.), *Southwestern Rare and Endangered Plants: Proceedings of the Second Conference*. Fort Collins, Colorado, 39 – 46.

Frye R. J. 1996b. Environmental variability and population viability of a rare cactus. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **77**: 151.

Gilpin M. 1996. Metapopulations and wildlife conservation: approaches to modeling spatial structure. In: McCullough D. R. (ed.), *Metapopulations and Wildlife Conservation*. Island Press, Washington, USA, 11 – 27.

Gilpin M. E. and Soule’ M. E., 1986. Minimum viable populations, process of extinction. In: Soule’ M. E. (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associate, Sunderland, MA, 19 – 34.

Goodman D. 1987. The demography of chance extinction. In: Soule’ M. E. (ed.), *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 11 – 34.

Grand J. and Beissinger S. R. 1997. When relocation of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) nests becomes a useful strategy. *Journal of Herpetology*, **31**: 428 – 434.

Groom M. and Pascual M. 1998. The analysis of population persistence: an outlook on the practice of population viability. In: Fiedler L. and Karieva P. M. (eds.), *Conservation*

- Biology for Coming Decade*. Chapman and Hall, New York, USA.
- Hedrick P. W. and Kalinowski S. T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**: 139 – 162.
- Kenney J. S., Smith J. L. D., Starfeied A. M. and Mcdougal C. M. 1995. The long-term effects of tiger poaching on population viability. *Conservation Biology*, **9**(5): 1127 – 1133.
- Lacy R. C. 1993. VORTEX—a model for use in population viability analysis. *Wildlife Research*, **20**: 45 – 65.
- Lacy R. C. 1997. Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy*, **78**: 320 – 335.
- Lacy R. C., Hughes K. A. and Miller P. S. 1995. *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process: User's Manual. Version 7*. Conservation Breeding Specialist Group, World Conservation Union/Species Survival Commission, Apple Valley, Minnesota.
- Lamberson R. H., Noon B. R. and McKelvey K. S. 1994. Reserve design for territorial species: the effects of patch size and spacing on the viability of the northern spotted owl. *Conservation Biology*, **8**: 185 – 195.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**: 1455 – 1460.
- Lande R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology*, **9**: 782 – 791.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142**: 911 – 927.
- Levins S. A. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **15**: 237 – 240.
- Levins R. 1970. Extinction. In: Gerstenhaber M. (ed.), *Some Mathematical Problems in Biology*. Mathematical Society, Providence, Rhode Island, USA.
- Li D and Jiang Z. 2002. Population viability analysis of the Przewalsk's gazelle. *Russian Journal of Ecology*, **33**: 115 – 120.
- Li X-H(李欣海), Li D-M(李典谟) and Lu B-Z(路宝忠). 1996. Population viability analysis of *Nipponia nippon*. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), **4**(2): 69 – 77.
- Li Y-M(李义明). 2001. Advances in game hunting, wildlife trade and hunting sustainability. *Biodiversity Science*(生物多样性), **9**(4): 414 – 421.
- Li Y-M(李义明) and Li D-M(李典谟). 1996. The stochastic simulation model and its application on river deer (*Hydropotes inermis*) on Zhoushan Archipelago. In: Qian Y-Q(钱迎倩) and Zhen R-D(甄仁德) (eds.), *Proceedings of the First National Symposium on the Conservation and Sustainable Use of Biodiversity* (首届全国生物多样性保护与持续利用论文集). China Science and Technology Press, Beijing, 154 – 161.
- Li Y-M(李义明) and Li D-M(李典谟). 1994a. Advances in population viability analysis. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), **2**(1): 1 – 10.
- Li Y-M(李义明) and Li D-M(李典谟). 1994b. The disturbed status and causes of species diversity in mammlia in China: an analysis of 103 species and sub-species. In: Xia W-P(夏武平) and Zhang J(张洁) (eds.), *The Successional Changes of Mammals in China under the Influences of Human Activities*(人类活动影响下兽类的演变). China Science and Technology Press, Beijing, 177 – 184.
- Li Y-M(李义明) and Li D-M(李典谟). 1995. A preliminary study on the hunting activities for the four mammals on Zhoushan Islands. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), **3**(2): 79 – 83.
- Li Y. M., Guo Z. W., Yang Q. S., Wang Y. S. and Niemelä J. 2003. The implications of poaching for giant panda conservation. *Biological Conservation*, **111**: 125 – 136.
- Li Y. M. and Li D. M. 1996. A preliminary investigation on the status of the wildlife trade in Guangxi, China. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), **4**(supplement): 57 – 63.
- Li Y. M. and Li D. M. 1998. The dynamics of trade in live wildlife across the Guangxi border between China and Vietnam during 1993 – 1996 and its control strategies. *Biodiversity and Conservation*, **7**: 895 – 914.
- Li Y. M., Gao Z. X., Li X. H., Wang S. and Niemelä J. 2000. The illegal wildlife trade in Himalayan region of China. *Biodiversity and Conservation*, **9**: 901 – 918.
- Ludwig D. 1996a. Uncertainty and the assessment of extinction probability. *Ecological Applications*, **6**: 1067 – 1076.
- Ludwig D. 1996b. The distribution of population survival times. *American Naturalist*, **147**: 506 – 526.
- Ludwig D. 1999. Is it meaningful to estimate a probability of extinction. *Ecology*, **80**: 298 – 310.
- Marris W. E., Bloch P. L., Hudgens B. R., Moyle L. C. and Stinchcombe J. R. 2002. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements. *Ecological Applications*, **12**: 708 – 712.
- Martien K. K., Taylor B. L., Slooten E. and Dawson S. 1999. A sensitivity to guide research and management for Hectors dolphin. *Biological Conservation*, **90**: 183 – 191.
- McCarthy M. A., Lindenmayer D. B. 1999. Incorporating metapopulation dynamics of greater glider into reserve design in disturbed landscapes. *Ecology*, **80**: 651 – 667.
- Menges E. S. 2000. Population viability analysis in plants:

- challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 51 – 56.
- Menges E. S. and Dolan R. W. 1998. Demographic viability of population of *Silene regia* in midwestern prairies: relationship with fire management, genetic variation, geographic location, population size, and isolation. *Journal of Ecology*, **86**: 63 – 78.
- Middleton D. A. J. and Nisbet R. M. 1997. Population persistence time: estimates, models and mechanism. *Ecological Applications*, **7**(1): 107 – 117.
- Mills L. S., Hayes S. G., Baldwin C., Wisdom C. J., Citta J., Matison D. C. J. and Murphy K. 1996. Factors leading to different viability predictions for a grizzly bear data set. *Conservation Biology*, **10**: 863 – 873.
- Openshaw S. 1989. Learning to live with errors in spatial databases. In: Goodchild M. and Gopal S. (ed.), *Accuracy of Spatial Databases*. Taylor and Francis, London, UK, 253 – 276.
- Possingham H. P., Lindenmayer D. B. and Norton T. W. 1993. A framework for improved threatened species management using population viability analysis. *Pacific Conservation Biology*, **1**: 39 – 45.
- Reed J. M., Elphick C. and Oring L. W. 1998. Life history and viability analysis of the endangered Hawaiian Stilt. *Biological Conservation*, **84**: 35 – 45.
- Reed J. M., Mills L. S., Dunning J. B., Menges E. S., Mckelvey K. S., Frye R., Beissinger S. R., Anstett M. and Miller P. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology*, **16**: 7 – 19.
- Rushton S. P., Lurz P. W. W., Fuller R. and Garson P. J. 1997. Modeling the distribution of red and grey squirrel at the landscape scale: a combined GIS and population dynamics approach. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 1137 – 1154.
- Rushton S. P., Barreto G. W., Cormack R. M., Macdonald D. W. and Fuller R. 2000a. Modeling the effects of mink and habitat fragmentation on the water vole. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 475 – 490.
- Rushton S. P., Lurz P. W. W., Gurnell J. and Fuller R. 2000b. Modeling the spatial dynamics of parapoxvirus disease in red and grey squirrels: a possible cause of the decline in the red squirrel in the UK. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 997 – 1012.
- Shaffer M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, **31**: 131 – 134.
- Shaffer M. L. 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. In: Soule M. E. (ed.), *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Shaffer M. L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology*, **4**: 39 – 40.
- Song Y. L. 1996. Population viability analysis for two isolated Hainan Eld's deer populations. *Conservation Biology*, **10**: 1467 – 1472.
- Stacey P. B. and Taper M. 1992. Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecological Applications*, **2**: 18 – 29.
- Taylor B. L. 1995. The reliability of using population viability analysis for risk classification of species. *Conservation Biology*, **9**: 551 – 558.
- Thompson P. M., Wilson B., Grelhier K. and Hammond P. S. 2000. Combined power analysis and population viability analysis to compare traditional precautionary approaches to conservation of coastal cetaceans. *Conservation Biology*, **14**: 1253 – 1263.
- Xu Z-F(许再富). 2000. The effects of paying tribute to the imperial count in the history on rhinoceros's extinction and elephants endangerment in southern Yunnan. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **8**(1): 112 – 119.
- Yang Q(杨清), Chen J(陈进), Bai Z-L(白志林), Deng X-B(邓晓保) and Liu Z-Q(刘志秋). 2000. Trade of wild animals and plants in China-Laos border areas: status and suggestion for effective management. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **8**(3): 284 – 296.
- Zhang K-J(章克家) and Wang X-M(王小明). 2000. A preliminary research on the relationship between Tibetan Buddhism and wildlife conservation in Tibetan zone of Sichuan Province. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **8**(3): 314 – 316.
- Zhang X-F(张先峰) and Wang K-X(王克雄). 1999. Population viability analysis for Yangtze finless porpoise. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **19**(4): 529 – 533.
- Zhou Z. and Pan W. 1997. Analysis of the viability of a giant panda population. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 363 – 374.

(责任编辑:时意专)