



基于种群生存力分析的陕西铜川朱鹮再引入种群的可持续性及其保护对策

王华强¹, 仝艺玮², 张雅帅², 于晓平^{2*}

(1. 陕西省铜川市耀州区林业局, 铜川, 727100;

2. 陕西师范大学生命科学院, 西安, 710119)

稿件运行过程

收稿日期: 2023-07-19

修回日期: 2023-08-06



关键词: 朱鹮;

种群生存力分析;

环境容纳量;

死亡率;

扩散;

再引入;

漩涡模型

Key words: Crested ibis (*Nipponia*

nippon);

Population viability analy-

sis;

Carrying capacity;

Mortality;

Dispersal;

Reintroduction;

Vortex model

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号:

2310-1490(2024)-01-0075-09

DOI: 10.12375/ysdwxb.20240110

摘要

种群生存力分析(population viability analysis, PVA)虽然已经在濒危物种的保护管理中得到广泛应用,但目前面临的严峻挑战是如何采用PVA分析影响濒危物种种群长期维持的内外因子。经过数十年的保护,朱鹮(*Nipponia nippon*)野生种群的数量已经从7只增长到约4 400只,若干再引入计划也分别在中国、日本和韩国相继实施。过去的研究表明,种群统计随机性、灾害和种群性比等因素是影响朱鹮野生种群稳定增长的主要因素,然而,对影响朱鹮再引入种群长期稳定维持的因素却知之甚少,这严重阻碍了在释放地开展具有针对性的优先保护计划。本研究在野外收集了2014—2023年铜川朱鹮再引入种群的生活史监测数据,利用基于个体的Vortex模型(Version 10.0),将朱鹮移动的适应模式与环境容纳量、死亡率、扩散、性比和灾害频率相结合,预测该种群的生存能力。结果发现,铜川朱鹮种群在未来100年内的存活概率为99.10%,种群规模估计值为508只,种群遗传多样性估计值为0.9304。敏感性分析表明,种群大小和灭绝概率主要取决于环境容纳量、幼鸟死亡率和扩散存活率。因此,后续的保护措施应优先考虑如何提高与栖息地质量密切相关的环境容纳量、降低死亡率和提高扩散存活率。

Sustainability and Conservation Strategies of Reintroduced Crested Ibis Population in Tongchuan, Shaanxi Based on Population Viability Analysis

基金项目: 国家自然科学基金项目(31872245, 32270541)

第一作者简介: 王华强(1972—),男,高级工程师;主要从事野生动物保护管理。E-mail: 424243220@qq.com

*通信作者: 于晓平, E-mail: yuxp64@163.com

WANG Huaqiang¹, TONG Yiwei², ZHANG Yashuai², YU Xiaoping^{2*}

(1. Forestry Bureau of Yaozhou District, Tongchuan City, Shaanxi Province, Tongchuan, 727100, China;

2. College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an, 710119, China)

Abstract: Although population viability analysis (PVA) is widely used in the conservation management of endangered species, a daunting challenge of how to incorporate internal and external factors that affect the long-term maintenance of their populations still exists. After decades of conservation efforts, the wild population of the crested ibis (*Nipponia nippon*) has increased from seven to approximately 4,400 individuals. Several reintroduction programs have also been implemented in China, Japan and Korea, respectively. Previous study suggested that demographic stochasticity, catastrophes, and sex ratio were the main factors affecting the stable growth of the wild population of the crested ibis. However, assessing the long-term impacts from these variables on the reintroduced population is lacking, which adversely affects the implementation of conservation measures in the released areas. From 2014 to 2023, field data on the life history of the reintroduced crested ibis population in Tongchuan City was collected. An individual-based Vortex model (Version 10.0) was then used to predict the future viability of the population by incorporating adaptive patterns of ibis movement in relation to carrying capacity, mortality, dispersal, sex ratio and catastrophe frequency. Results showed that the survival probability of the reintroduced crested ibis population in Tongchuan City was 99.10% over the next 100 years. The population size was estimated to be 508, and the population genetic diversity was estimated to be 0.9304. Sensitivity analysis showed that population size and extinction probability were primarily dependent on carrying capacity, fledgling mortality and survival rate of dispersers. Therefore, subsequent conservation priorities should be the carrying capacity enhancement, increasing survival rate of dispersers and reducing mortality.

种群生存力分析 (population viability analysis, PVA) 是一种以物种历史生活史数据为依据, 运用计算机模型估计目标物种在未来一定期限内灭绝概率的定量模拟方法^[1], 可用于模拟种群未来发展趋势, 评估随机因素作用机制、人类活动影响以及物种灭绝风险, 可为濒危物种的保护管理提供科学支撑^[2]。PVA 对于再引入种群的建立与维持以及预测未来种群数量动态和遗传多样性变化同样至关重要^[3-4]。IUCN 物种生存委员会专家组曾围绕 PVA 指导迁地保护和再引入项目进行讨论, 认为 PVA 综合考虑了栖息地利用、人类影响、种群统计随机性以及土地利用等问题, 已经超越了 Shaffer^[5] 和 Boyce^[6] 所提出的对种群灭绝概率的量化分析, 可以用来预测迁地保护物种和再引入种群的发展趋势^[3,7]。

迄今为止, 朱鹮 (*Nipponia nippon*) 的保护取得了举世瞩目的成就, 具体表现在两个方面——就地保护和迁地保护。就地保护使得朱鹮野生种群的数量已经由发现时的 7 只增加到 2021 年的约 4 400 只^[8]。在迁地保护方面, 朱鹮的多个再引入计划相继在中

国、日本和韩国开展^[9-11]。虽然种群生存力分析是濒危物种保护的有效手段, 但是关于该方面的研究大多局限于野生种群, 如李欣海等^[12] 首次利用 PVA 分析了洋县朱鹮野生种群的灭绝风险与影响因素, 结果表明该种群 50 年内的灭绝概率为 98.5%, 种群波动对种群统计随机性较为敏感; 随后 Li 等^[13] 细化了模型参数, 预测表明朱鹮野生种群 100 年后的灭绝概率为 19.7%。李海洋^[14] 利用 1981—2010 年洋县野生朱鹮的种群数据通过 PVA 模型的预测结果表明, 该种群 50 年后灭绝的概率为 0, 性比是影响种群动态变化的重要因素。如上文所述, 虽然在东亚地区的中国、日本和韩国建立了若干朱鹮再引入种群, 但可能由于这些再引入种群建立的时间较短或者缺乏足够的用于 PVA 分析的生活史数据, 因此迄今为止关于朱鹮再引入种群生存力分析的研究仅涉及位于秦岭南坡东段的宁陕朱鹮再引入种群, 该种群于 2007 年建立, 目前已经处于较为稳定的自我维持阶段, 环境容纳量和性比是该种群长期发展的制约因素^[15]。所以位于环境质量较差的秦岭以北地区朱鹮

再引入种群的生存力分析将为我国北方地区朱鹮的迁地保护提供科学依据。

2013年铜川耀州区沮河流域朱鹮笼养个体的释放是该物种再引入工程在秦岭以北地区的首次实施。在释放后的第2年即形成繁殖配对并繁殖成功,而且之后具有较高的繁殖成功率^[16]。虽然适宜性的研究表明,铜川耀州区沮河流域比较适合朱鹮生存^[17],但是仍然缺乏关于该种群生存力及限制因素的研究。因此本研究旨在利用Vortex模型模拟该种群未来100年的种群动态,并通过敏感性分析确定影响种群生存的关键因素。

1 研究方法

1.1 研究地点

陕西省铜川市耀州区位于陕西省中部渭北高原和关中平原的过渡地带。区内河流属黄河水系渭河支流流域,其间河流纵横交错,适合涉禽觅食。朱鹮释放地点地处耀州区庙湾镇沮河流域柳林林场(35.047 7° N, 108.821 9° E; 海拔 856 m)。沮河是境内的第一大河流,流域面积 878.5 km²,流程 77 km,水流平缓,周边鱼塘、沼泽遍布,是朱鹮良好的觅食场所。适合朱鹮营巢的乔木种类主要有油松(*Pinus tabulaeformis*)、加拿大杨(*Populus canadensis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和国槐(*Sophora japonica*)等^[16, 18-19]。

1.2 Vortex 种群生存力分析模型构建与种群参数估计

采用 Vortex 10.0 (Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN) 构建 PVA 模型—漩涡模型(Vortex 模型)。该模型主要适用于寿命较长、繁殖力较低的脊椎动物。它基于个体生活史数据对种群进行全面分析,综合考虑影响种群的各种因素,如环境、遗传和灾害等。该模型模拟每个个体从出生到死亡以及基因世代传递的全过程,最大限度地预测小种群的动态^[20]。Vortex 模型最终通过灵敏度分析识别影响种群未来动态的关键因素^[21-24]。因此 PVA 是预测种群未来命运、评估濒危动物保护策略的有效工具,已在许多濒危物种的保护研究中得到应用^[25-27]。

1.2.1 模型基准参数

依据铜川朱鹮再引入种群 2013—2022 年的野

外监测数据拟定 Vortex 模型参数,对该种群未来 100 年的种群动态进行 500 次模拟。Vortex 模型需要的具体数据包括种群数量、性比和年龄组成;最大窝卵数以及不同窝卵数所占的比例;朱鹮再引入种群在铜川受灾害的概率以及灾害对朱鹮死亡率和繁殖率的影响;朱鹮各年龄组的死亡率;栖息地的环境容纳量等。朱鹮为单配制鸟类,因此当释放地仅存单一性别个体时视为该种群在此地已经灭绝。本研究仅针对铜川朱鹮再引入种群,所以种群数量设定为 1。

1.2.2 种群描述

铜川朱鹮再引入种群由 2013 年 7 月和 2015 年 4 月野化放归的 62 只(31♀, 31♂)笼养个体建立^[17]。经过 10 年的发展,部分个体已经扩散至西安周至、宝鸡千阳、渭南富平以及咸阳三原等地,目前种群数量约为 90 只。铜川朱鹮再引入种群雄性释放个体的平均年龄为(7.4±5.2)岁($n=27$),雌性个体为(7.5±5.8)岁($n=26$)。根据朱鹮生活史特征将其分为 3 个年龄组:幼体(0~1 岁)、亚成体(>1~2 岁)、成体(>2 岁)。截至 2023 年,3 个年龄组所占比例分别为 16.5%、20.6% 和 62.9%。种群自建立以来完全处于野生状态,因部分个体环志脱落、掉色或者无法环志以致少数野外出生个体的年龄无法准确判定,所以亚成体和幼体所占比例略偏低。

1.2.3 婚配制度

朱鹮为单配制鸟类,雌雄个体 2 龄即可达到性成熟^[28]。稳定的配偶关系可维持多年,15 龄后退出繁殖或繁殖成功率较低^[29],最长寿命可达 37 龄。朱鹮为具有繁殖领域的大中型涉禽,由于释放地内可提供的食物资源和栖息地资源有限,因此朱鹮再引入种群的增长会受到种群密度的制约,因此 Vortex 模型中采用公式^[30]

$$P(N) = \{P(0) - [(P(0) - P(K))(\frac{N}{K})^\beta]\} \frac{N}{N+A}$$

式中: K 为环境容纳量, $P(N)$ 指在种群大小为 N 时参与繁殖的雌性个体占全部成年雌性个体数量的比例; $P(K)$ 表示种群规模达到环境容纳量(K)时雌性繁殖个体占雌性个体总数的比例; $P(0)$ 指种群大小接近 0 时繁殖雌性个体占全部成年雌性个体的比例; A 为阿利效应 (Allee effect), 即种群数量极低时个体寻找配偶的难度增大,因而导致种群内的配对率降低。朱鹮再引入种群存在微弱的种群阿利效应^[17, 31-32], 因此根据阿利效应的强弱划分^[33]将 A 拟定

为0.25; B 表示 $P(N)$ 随 N 的变化强度,设定为2,因为当 $P(N)$ 为 N 的二次函数时,可以更好地模拟密度制约型种群的增长^[34]。本研究取耀州区首个繁殖季与次年繁殖季雌鸟所占比例作为相应的参数 $P(0)$,由表1得出 $P(0)=33.95\%$ 。对于营巢地点和食物来源有限的朱鹮而言,当种群规模接近其承载能力时,激烈的种内竞争可能会影响种群中雌性繁殖者的数量^[35]。因此假设 $P(K)$ 的理想值为50%。

1.2.4 繁殖率和性比

正常情况下朱鹮繁殖配对每年育雏1窝^[36],卵隔日产出,随着窝卵数增加,产卵间隔呈增大趋势。

2013年7月,30只笼养个体野化放飞,虽然在首个繁殖季形成2个繁殖对并成功飞出2只子代,但是此时种群尚未完全稳定,属于个例事件。根据2014—2023年的繁殖数据(表1),铜川种群平均每年参与繁殖的雌性比例为 (0.388 ± 0.100) ,成年雌性平均繁殖后代数为 (1.90 ± 0.51) 只。根据朱鹮再引入种群野外出飞个体的性比^[37],将新生幼鸟的性比设定为0.5。据统计,铜川朱鹮种群共有3个巢因第1次繁殖失败而更换地点重新产卵,所以该种群共计产卵108窝,最少窝卵数1枚,最多5枚,平均 (2.82 ± 0.80) 枚($n=108$)(表2)。

表1 铜川朱鹮再引入种群成年个体参加繁殖的数量及比例

Tab. 1 The number and proportion of the breeding adults in the reintroduced crested ibis population in Tongchuan City

年份 Year	参与繁殖雌鸟数 Number of the breeding females	雌鸟总数 Total number of the adult females	雄鸟总数 Total number of the adult males	繁殖雌鸟比例 Ratio of the breeding females	繁殖雄鸟比例 Ratio of the breeding males	雌鸟平均繁殖数 Mean fledgling number produced by females
2014	2	14	10	0.142	0.200	1.00
2015	6	14	11	0.429	0.545	2.33
2016	7	20	16	0.350	0.438	2.00
2017	7	21	17	0.333	0.412	2.29
2018	9	22	20	0.409	0.450	2.67
2019	12	27	26	0.444	0.462	1.25
2020	13	31	32	0.419	0.406	1.54
2021	17	33	35	0.515	0.486	1.82
2022	14	36	38	0.389	0.368	1.93
2023	18	40	42	0.450	0.429	2.17
总计Total	105	258	247	3.880	4.196	19.00
平均值Mean±SD	10.50±5.15	25.80±9.04	24.70±11.54	0.388±0.100	0.420±0.090	1.90±0.51

表2 铜川朱鹮再引入种群窝卵数的分布情况

Tab. 2 Clutch size distribution of the reintroduced crested ibis population in Tongchuan City

窝卵数 Clutch size	巢数 Nest number	占比(%) Percentage
1	5	4.63
2	27	25.00
3	61	56.48
4	12	11.11
5	3	2.78

1.2.5 死亡率

由于铜川朱鹮种群的初始种群均为笼养个体,

而且释放个体均为成体(>2岁),所以利用释放个体和野外出生个体的死亡率无法准确描述野外出生个体的死亡情况,故本研究以陕西北部朱鹮再引入种群各年龄段的存活率^[38]估算其最大死亡率,即成体死亡率参数设置为 $(5.90\pm 0.59)\%$,亚成体死亡率设置为 $(15.10\pm 1.51)\%$,幼体死亡率设置为 $(45.10\pm 4.51)\%$ 。

1.2.6 自然灾害

在设置种群生存力分析模型参数时,将干旱和寒冷作为主要灾害类型,并确定灾害的影响程度。旱灾通过减少湿地面积从而降低食物资源的丰富度,严重影响朱鹮觅食。有研究发现,陕西省干旱气候主要发生在陕北中部、关中西部以及陕西南部,将

特旱情况定义为旱灾,其发生频率达11%^[39]。还有研究表明,在不良环境(倒春寒)影响下,当年朱鹮存活率为0.868,巢存活率为0.893^[14,40]。因此设定86.8%的个体在灾难中存活,灾难发生的年份繁殖率减少了10.7%,即对存活率的影响为0.132,对繁殖率的影响为0.107。

1.2.7 交配垄断

Vortex 软件中的交配垄断模块涉及的3个参数包括繁殖雄性所占比例、每个繁殖周期产生可育后代的雄性所占比例和繁殖雄性每年的平均后代数。如表1所示,铜川种群参与繁殖的成年雄性个体所占比例的平均值为42.0%。模型中其余两个参数依据软件设定的泊松分布公式自动生成。

1.2.8 环境容纳量

依据 MaxEnt 模型可知,铜川市耀州区境内朱鹮适宜生境面积为262.82 km²,主要分布于沮河流域两岸及附近地区^[18]。动物的繁殖领域面积受食物种类、数量、获取食物难易程度以及食物分布的影响^[41-43]。在繁殖期食物需求量增大,因此繁殖领域面积更易受到食物资源的影响。耀州区境内朱鹮适宜生境狭长缺乏纵深,觅食地呈带状分布^[16]。亲鸟在繁殖期需要沿着河流远距离觅食,如一只佩戴卫星发射器的个体在繁殖期的活动区面积约为20 km²^[16]。朱鹮繁殖期具有领域性,求偶、筑巢和孵化等繁殖活动均在繁殖领域内完成,因为在其繁殖领域中缺乏足够的觅食地,因此繁殖个体大多时间需要在繁殖领域之外觅食^[44]。根据朱鹮野生种群繁殖配对的繁殖领域面积和食物丰富度,铜川朱鹮繁殖配对平均繁殖领域面积的估算值约为3 km²。由此估算耀州区境内朱鹮适宜生境大约可容纳85个朱鹮繁殖配对,以平均每巢出飞1.90只幼鸟计算(表1),铜川种群环境容纳量的估算值 $K=(508\pm 85)$ 只。

1.2.9 近亲繁殖

目前所有的朱鹮种群均为40年前洋县仅存的7只野生个体的后代,种群普遍存在近亲繁殖现象^[45-47]。近交衰退往往会出现个体生命力下降,生长繁殖退化,或者出现产仔畸形等情况,严重影响再引入朱鹮种群的长期维持。Feng等^[46]利用宏基因组测序分析了朱鹮遗传多样性的变化,研究得出朱鹮种群的近交系数约为0.2。基于此研究结果,假设由于近亲繁殖朱鹮的生存力降低了10%,即近亲繁殖的成本为

0.1,根据莫顿模型将目标种群中每个二倍体的致死当量设置为1.2。

1.2.10 迁移扩散

扩散既是生物有机体最基本的特征之一,也是生态行为学、进化生物学最主要的研究领域^[48]。前期的标记重捕(环志)研究已表明位于秦岭南坡的宁陕种群已通过自然扩散成为洋县野生朱鹮种群的卫星种群^[9]。秦岭以北的耀州种群与千阳种群间也通过个体的出生扩散形成了个体交流^[49]。2020年3月在耀州种群数量共计62只的情况下,个体024号成功扩散于千阳千湖湿地;2020年8月在耀州种群数量共计69只的情况下,个体032号被观测到成功扩散至千湖湿地,以此估算铜川朱鹮种群的扩散概率为0.0153,并估算得到扩散成功率为0.75。

1.2.11 人工捕获与补充

铜川朱鹮再引入种群是2013年和2015年分两次释放的62只笼养个体,此后除野外救助外,不存在个体的人为捕获和补充,因此模型中该参数设定为0。

2 结果

2.1 种群动态

在初始种群为69只的情形下,模型500次模拟的结果显示,耀州种群在未来100年内的灭绝概率极低。种群在目前的自然条件及稳定的年龄结构条件下,内禀增长率 $r_m=0.3395$,周限增长率 $\lambda=1.4042$,净生殖率 $R_0=6.2561$,世代更替时间 $T=5.40$ a。在环境容纳量为508只的情形下,100年后种群将维持在418只左右(SD为94.12),存活概率为0.9910,首次灭绝时间为56.00 a(SD为12.55),种群平均增长率为0.0854(SD为0.1536),基因多样性为0.9304(SD为0.0366),等位基因数为29.16(SD为7.63)。

2.2 最小可存活种群

通过对不同初始种群数量下铜川种群生存力的分析发现,随着初始种群数量的增加,种群存活概率逐渐增加。当初始种群数量达到16只时,种群存活概率为0.95,即最小存活种群数量为16只,首次灭绝时间为35.74 a(SD为18.93),种群数量将维持在466只左右(SD为92.24),种群平均增长率为0.1053(SD为0.1628)(表3)。

表3 不同初始种群数量下铜川朱鹮种群在未来100年的种群生存力

Tab. 3 Population viability of Tongchuan crested ibis population over the next 100 years based on different initial population size

初始种群数量 Initial population size	种群存活概率 Survival probability	平均种群数量 Mean population size(mean±SD)	种群增长率 Population growth rate(mean±SD)
14	0.93	457.24±93.54	0.1062±0.1635
15	0.94	465.65±93.21	0.1065±0.1631
16	0.95	465.69±92.24	0.1053±0.1628
17	0.96	461.67±85.10	0.1088±0.1602

2.3 参数灵敏度分析

对模型各参数与其对种群动态趋势变化展开分析,以确定不同参数因子对种群未来发展的影响^[2]。依据公式 $S_x = [(\Delta x/x) \div (\Delta p/p)]$ 计算模型灵敏度,式中: $\Delta x/x$ 代表种群大小变化率; $\Delta p/p$ 代表参数变化率。影响铜川朱鹮再引入种群动态参数灵敏度指数

见表4。

灵敏度分析可以有效确定影响种群动态的重要因素。灵敏度分析结果表明,铜川朱鹮再引入种群动态对环境容纳量变化最为敏感,其后依次为幼鸟死亡率、扩散存活率、新生雏鸟雄性占比和自然灾害频率,扩散率对种群动态几乎没有影响(表4)。

表4 铜川朱鹮种群动态因子参数灵敏度指数

Tab. 4 Sensitivity indices of different factors affecting dynamics of the crested ibis population in Tongchuan City

参数 Parameter	变化程度(%) Range	种群大小变化率 Variation rate of population size	参数变化率 Variation rate of parameter	灵敏度指数 Sensitive index
环境容纳量 Carrying capacity	+50	-0.52408	-0.5	0.4616
	-50	0.51192	0.5	1.0138
幼鸟死亡率 Fledgling mortality ratio	+10	0.06095	-0.1	-0.6095
	-10	-0.02640	0.1	-0.2640
扩散存活率 Survival rate of dispersers	+10	-0.00503	0.1	0.0503
	-10	-0.02640	-0.1	-0.2640
新生雏鸟雄性占比 Sex ratio of new-born males	+10	0.02734	-0.1	-0.2734
	-10	0.00741	0.1	-0.0741
自然灾害频率 Catastrophe frequency	+10	0.02350	-0.1	-0.2350
	-10	-0.00511	0.1	-0.0511
扩散率 Dispersal rate	+10	0.02714	-0.1	-0.2714
	-10	-0.00258	0.1	-0.2958

3 讨论

种群生存力分析(PVA)是保护生物学重要的研究方法之一,为物种再引入项目种群动态的研究提供了有效平台^[2,23]。然而PVA涉及的Vortex模型仅仅是一个随机模拟的计算机程序,其分析结果并非是关于某一物种种群命运的最终结论^[22]。Vortex模型受到广泛应用的优点是因为其允许短时间序列数据的输入设置,但是短时间序列数据的使用及各种生物学的假设可能会对模拟结果产生一定影响,因

此分析结果的应用具有一定程度的局限性^[24,50]。例如,关于朱鹮野生种群生存力的分析,3次建模预测的结果大相径庭,不同参数的设置导致关于野生种群未来灭绝概率和主要影响因素的预测出现较大偏差^[12-14]。为了降低因参数设置导致预测结果出现偏差,本研究一方面尽可能收集采用目标种群的生活史数据,如年龄结构、性比和迁移扩散率等;另一方面采用已经发表的朱鹮野生种群或再引入种群的经验数据,如死亡率、环境容纳量和近交系数等。

就朱鹮再引入种群而言,Zhang等^[15]和李敏^[17]先后对宁陕朱鹮再引入种群的生存力进行了模拟预测。由于种群参数如成体死亡率和致死当量设置的不同,预测的结果包括环境容纳量和最主要的影响因子也有所不同。本研究的研究对象——铜川朱鹮再引入种群建立已有10年历史,作为PVA分析的对象,种群数据的时间尺度对于长寿命的朱鹮而言似乎稍显不足,因此预测的结果需要根据后续的数据加以弥补和校正。尽管如此,本研究仍然按照模型敏感性分析的结果提出如下种群的保护管理建议。

铜川朱鹮再引入种群对环境容纳量的变化最为敏感(表4),而环境容纳量与适宜栖息地面积和空间格局密切相关。这就需要在实施朱鹮栖息地保护计划时特别注意与未来100年后的种群数量相匹配的栖息地面积。与秦岭南坡朱鹮野生或再引入种群栖息地不同的是,铜川沮河流域的栖息地湿地类型基本为单一的河流湿地,这就需要在维护河流生态的基础上尽量增加莲池、鱼池的面积,从而增加食物丰富度;此外,与秦岭南坡朱鹮营巢地多为次生林不同,当地朱鹮多在人工林中营巢繁殖,所以应该重点保护村落、河流附近适合朱鹮营巢(或停歇)的高大乔木;从气候、食物等条件考虑,铜川朱鹮种群的栖息地质量尤其是食物丰度无法与秦岭南坡相比,所以在食物缺乏的冬季开展适量的人工投食就是必不可少的人工干预措施。总之要从空间和营养容纳量两方面提高朱鹮栖息地的承载力。

幼鸟(0~1岁)和当年幼鸟的死亡率对铜川朱鹮种群未来的可持续性也会产生较大影响。提高巢中幼鸟成活率的方法包括繁殖期的人工投食和预防捕食者的侵扰;提高当年幼鸟存活率的措施包括食物补充以弥补冬季食物不足,野外巡护以减少人为干扰。

扩散率以及扩散过程中的死亡率也是影响种群延续的重要因素。与朱鹮野生种群不同的是,本研究种群属于相对隔离的再引入种群,介于黄土高原和关中平原(渭河谷地)之间,北部黄土高原气候干燥,湿地面积少,南部关中平原人为活动频繁,均不适合朱鹮生存。观察结果表明,该种群向东已经扩散至三原、富平等县地;还有研究表明,该种群经过西侧旬邑县的马栏河、千河等渭河支流已经扩散至宝鸡千湖国家湿地公园并与此处的另一个朱鹮再引入种群形成繁殖配对^[49]。所以在这些地区营造朱鹮

向外扩散的生态走廊是促进种群分布区扩大和种群之间基因交流的可行性措施。

致谢:铜川朱鹮种群的稳定发展得益于陕西省林业局、铜川市林业局和耀州区林业局的大力支持。特别感谢铜川市耀州区柳林国有生态林场在朱鹮保护中提供各种便利条件。感谢铜川市耀州区野生动物保护管理站的吴小曼、伍小路、王宁等在收集野外数据方面付出的辛勤劳动。

参考文献:

- [1] 李义明,李典谟.种群生存力分析研究进展和趋势[J].生物多样性,1994,2(1):1-10.
LI Y M, LI D M. Advance in population viability analysis [J]. Chinese Biodiversity, 1994, 2(1):1-10.
- [2] 田瑜,邹建国,寇晓军,等.种群生存力分析(PVA)的方法与应用[J].应用生态学报,2011,22(1):257-267.
TIAN Y, WU J G, KOU X J, et al. Methods and applications of population viability analysis (PVA): a review [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(1):257-267.
- [3] EWEN J G, ARMSTRONG D P, PARKER K A, et al. Reintroduction biology: integrating science and management [M]. Hoboken: Wiley-Blackwell, 2012:165-210.
- [4] WAKAMIYA S M, ROY C L. Use of monitoring data and population viability analysis to inform reintroduction decisions: peregrine falcons in the midwestern United States [J]. Biological Conservation, 2009, 142(8): 1767-1776.
- [5] SHAFFER M L. Minimum population sizes for species conservation [J]. BioScience, 1981, 31(2): 131-134.
- [6] BOYCE M S. Population viability analysis [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1992, 23: 481-506.
- [7] ARMSTRONG D, HAYWARD M W, MORO D, et al. Advances in reintroduction biology of Australian and New Zealand fauna [M]. Canberra: CSIRO Publishing, 2015:17-22.
- [8] 《朱鹮保护蓝皮书》编写组.朱鹮保护蓝皮书[Z].西安:陕西省林业科学院,2021:1-30.
The Crested Ibis Conservation Bluebook Compilation Group. Bluebook of crested ibis conservation [Z]. Xi'an: Shaanxi Academy of Forestry, 2021:1-30.
- [9] YU X P, LI X, HUO Z P. Breeding ecology and success of a reintroduced population of the endangered crested ibis *Nipponia nippon* [J]. Bird Conservation International, 2015, 25(2):207-219.
- [10] NAGATA H, YAMAGISHI S. Which factors affect post-release settlement of crested ibis *Nipponia nippon* on Sado Island, Japan? [J]. Ornithological Science, 2016, 15(2):181-189.
- [11] YOON H J, CHOI J Y. A study on the proper selection of ecological habitat for the wild radiation of crested ibis (*Nipponia nippon*) [J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2018, 151(1): 012011.

- [12] 李欣海, 李典谟, 路宝忠, 等. 朱鹮(*Nipponia nippon*)种群生存力分析[J]. 生物多样性, 1996, 4(2): 69-77.
LI X H, LI D M, LU B Z, *et al.* Population viability analysis for the crested ibis (*Nipponia nippon*) [J]. Chinese Biodiversity, 1996, 4(2):69-77.
- [13] LI X H, LI D M. Current state and the future of the crested ibis (*Nipponia nippon*): a case study by population viability analysis [J]. Ecological Research, 1998, 13(3):323-333.
- [14] 李海洋. 朱鹮(*Nipponia nippon*)种群生存力分析初步研究[D]. 北京:北京林业大学, 2013.
LI H Y. The population viability analysis for *Nipponia nippon* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013.
- [15] ZHANG Y S, WANG F, CUI Z X, *et al.* Can we reestablish a self-sustaining population? A case study on reintroduced crested ibis with population viability analysis[J]. Avian Research, 2021, 12(2): 131-140.
- [16] 王华强. 陕西铜川再引入朱鹮的繁殖状况[J]. 四川动物, 2016, 35(3): 471-474.
WANG H Q. Reproduction of reintroduced *Nipponia nippon* in Tongchuan, Shaanxi Province [J]. Sichuan Journal of Zoology, 2016, 35(3):471-474.
- [17] 李敏. 基于阿利效应、生境适宜性和种群生存力的朱鹮再引入种群保护生态学研究[D]. 西安:陕西师范大学, 2022.
LI M. Conservation ecology based on Allee effects, habitat suitability and population viability of reintroduced crested ibis populations[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2022.
- [18] 魏达. 陕西朱鹮再引入种群的栖息地适宜性评价[D]. 西安:陕西师范大学, 2020.
WEI D. Suitability assessment of habitats for reintroduced population of the crested ibis in Shaanxi[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2020.
- [19] 仝艺玮. 不同地区再引入朱鹮(*Nipponia nippon*)种群动态及其生存力分析[D]. 西安:陕西师范大学, 2023.
TONG Y W. Population dynamics and viability analysis of reintroduced crested ibis (*Nipponia nippon*) in different regions[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2023.
- [20] LACY R C. VORTEX: a computer simulation model for population viability analysis [J]. Wildlife Research, 1993, 20(1): 45-65.
- [21] MCCARTHY M A, BURGMAN M A, FERSON S. Sensitivity analysis for models of population viability[J]. Biological Conservation, 1995, 73(2): 93-100.
- [22] REED J M, MURPHY D D, BRUSSARD P F. Efficacy of population viability analysis[J]. Wildlife Society Bulletin, 1998, 26(2): 244-251.
- [23] AKÇAKAYA H R, SJÖGREN-GULVE P. Population viability analyses in conservation planning: an overview[J]. Ecological Bulletins, 2000, 48: 9-21.
- [24] MORRIS W F, DOAK D F. Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis[M]. Sunderland: Sinauer Associates, 2002:1-480.
- [25] 范鹏飞, 蒋学龙. 无量山大寨子黑长臂猿(*Nomascus concolor jingdongensis*)种群生存力[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 620-626.
FAN P F, JIANG X L. Population viability analysis for black crested gibbon (*Nomascus concolor jingdongensis*) in Dazhaizi at Mt. Wuliang, Yunnan, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(2):620-626.
- [26] 王昊, 李松岗, 潘文石. 秦岭大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)的种群活力分析[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2002, 38(6): 756-761.
WANG H, LI S G, PAN W S. Population viability analysis of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) in Qinling Mountains [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2002, 38(6):756-761.
- [27] 张先锋, 王丁, 王克雄. 漩涡模型及其在白鱔豚种群管理中的应用[J]. 生物多样性, 1994, 2(3): 133-139.
ZHANG X F, WANG D, WANG K X. VORTEX model and its application on the management of Chinese river dolphin (*Lipotes vexillifer*) population [J]. Chinese Biodiversity, 1994, 2(3): 133-139.
- [28] 翟天庆, 王中裕, 张宏杰. 两岁朱鹮(*Nipponia nippon*)繁殖生态的研究[J]. 生态学报, 1994, 14(1): 99-101.
ZHAI T Q, WANG Z Y, ZHANG H J. The study on the reproduction of two ages crested ibis [J]. Acta Ecologica Sinica, 1992, 14(1):99-101.
- [29] 于晓平, 路宝忠, 卢西荣, 等. 年龄对朱鹮繁殖成功率的影响[J]. 动物学报, 2007, 53(5): 812-818.
YU X P, LU B Z, LU X R, *et al.* Influences of age on the reproductive success of the crested ibis *Nipponia nippon* [J]. Acta Zoologica Sinica, 2007, 53(5):812-818.
- [30] LACY R C, MILLER P S, TRAYLOR-HOLZER K. Vortex 10 user's manual[Z]. Apple Valley: IUCN SSC Conservation Planning Specialist Group & Chicago Zoological Society, 2021.
- [31] 王璐. 基于配对限制的阿利效应对陕西宁陕朱鹮(*Nipponia nippon*)再引入种群的影响[D]. 西安:陕西师范大学, 2017.
WANG L. Effects of Allee effect based on mate limitation on reintroduced population of crested ibis (*Nipponia nippon*) in Ningshan, Shaanxi[D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2017.
- [32] 陈建鹏. 宁陕朱鹮(*Nipponia nippon*)再引入种群的夜宿集群、个体存活率、种群增长率与阿利效应[D]. 西安:陕西师范大学, 2018.
CHEN J P. Night-roosting aggregation, individual survival rate, population growth rate and Allee effects of the crested ibis (*Nipponia nippon*) population in Ningshan, Shaanxi [D]. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2018.
- [33] COURCHAMP F, CLUTTON-BROCK T, GRENFELL B. Inverse density dependence and the Allee effect [J]. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(10): 405-410.
- [34] RALLS K, BALLOU J D, TEMPLETON A. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals[J]. Conservation Biology, 1988, 2(2): 185-193.

- [35] HENLE K, SARRE S, WIEGAND K. The role of density regulation in extinction processes and population viability analysis[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2004, 13(1): 9–52.
- [36] 翟天庆, 卢西荣, 路宝忠, 等. 朱鹮的营巢、产卵、孵化和育雏[J]. *动物学报*, 2001, 47(5): 508–511.
- ZHAI T Q, LU X R, LU B Z, *et al.* Nest building, egg laying, hatching, and breeding of crested ibis (*Nipponia nippon*) [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2001, 47(5): 508–511.
- [37] LI Y F, YE X P, WANG M, *et al.* Survival rates of a reintroduced population of the crested ibis *Nipponia nippon* in Ningshan County (Shaanxi, China) [J]. *Bird Conservation International*, 2018, 28(1): 145–156.
- [38] WANG M, YE X P, LI Y F, *et al.* On the sustainability of a reintroduced crested ibis population in Qinling Mountains, Shaanxi, central China [J]. *Restoration Ecology*, 2017, 25(2): 261–268.
- [39] 郭梦, 张奇莹, 钱会, 等. 基于 SPEI 干旱指数的陕西省干旱时空分布特征分析[J]. *水资源与水工程学报*, 2019, 30(3): 127–132; 138.
- GUO M, ZHANG Q Y, QIAN H, *et al.* Analysis on the drought temporal-spatial distribution characteristics of Shaanxi Province based on SPEI [J]. *Journal of Water Resources & Water Engineering*, 2019, 30(3): 127–132; 138.
- [40] 丁长青. 朱鹮研究[M]. 上海: 上海科技教育出版社, 2004: 160–162.
- DING C Q. Research on the crested ibis [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House, 2004: 160–162.
- [41] MCINTYRE N E, WIENS J A. Interactions between landscape structure and animal behavior: the roles of heterogeneously distributed resources and food deprivation on movement patterns [J]. *Landscape Ecology*, 1999, 14(5): 437–447.
- [42] DEVAULT T L, REINHART B D, BRISBIN I L, Jr, *et al.* Home ranges of sympatric black and Turkey vultures in South Carolina [J]. *The Condor*, 2004, 106(3): 706–711.
- [43] EIDE N E, JEPSEN J U, PRESTRUD P. Spatial organization of reproductive Arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(6): 1056–1068.
- [44] 史东仇, 曹永汉. 中国朱鹮[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001: 101–105.
- SHI D C, CAO Y H. The crested ibis in China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2001: 101–105.
- [45] LI S B, LI B, CHENG C, *et al.* Genomic signatures of near-extinction and rebirth of the crested ibis and other endangered bird species [J]. *Genome Biology*, 2014, 15(12): 557.
- [46] FENG S H, FANG Q, BARNETT R, *et al.* The genomic footprints of the fall and recovery of the crested ibis [J]. *Current Biology*, 2019, 29(2): 340–349. e7.
- [47] FU C Z, GUANG X M, WAN Q H, *et al.* Genome resequencing reveals congenital causes of embryo and nestling death in crested ibis (*Nipponia nippon*) [J]. *Genome Biology and Evolution*, 2019, 11(8): 2125–2135.
- [48] WALTERS J R. Dispersal behavior: an ornithological frontier [J]. *The Condor*, 2000, 102(3): 479–481.
- [49] LI M, YE X P, DONG R, *et al.* Survival rates and reproductive ecology of a reintroduced population of the Asian crested ibis *Nipponia nippon* in Shaanxi Qianhu National Wetland Park, China [J]. *Bird Conservation International*, 2021, 31(3): 410–419.
- [50] 李义明. 种群生存力分析: 准确性和保护应用 [J]. *生物多样性*, 2003, 11(4): 340–350.
- LI Y M. Population viability analysis in conservation biology: precision and uses [J]. *Biodiversity Science*, 2003, 11(4): 340–350.