

文章编号: 1004-0374(2011)05-0519-06

长江江豚种群衰退机理研究进展

梅志刚^{1,2}, 郝玉江^{1,3}, 郑劲松^{1,3}, 王克雄^{1,3}, 李松海^{1,3}, 王 丁^{1,3*}

(1 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 2 中国科学院研究生院, 北京 100039;

3 中国科学院水生生物多样性与保护重点实验室, 武汉 430072)

摘要: 长江江豚 (*Neophocaena phocaenoides asiaorientalis*) 是生活于我国长江中下游的一种独特的淡水小型鲸类, 1996 年被收录为 IUCN 濒危物种。在过去的三十年间, 其种群数量呈快速下降趋势。数据显示, 20 世纪 90 年代以来, 其种群下降速率约为每年 6.3%。2006 年考察发现长江干流中其种群数量少于 1 200 头, 与 15 年前相比减少了 50% 以上。为了深入了解造成长江江豚种群快速衰退的机理, 课题组从种群生态学、生物声学 and 种群遗传学三个方面开展研究工作。综述了该项目的研究进展, 并对下一步的研究计划进行了展望。相关研究不仅能促进长江江豚保护生物学理论的发展, 也有助于深化对白鱈豚衰退和灭绝过程的反思, 并为其他长江水生生物资源的保护提供理论借鉴。

关键词: 长江江豚; 衰退机理; 种群生态学; 生物声学; 种群遗传学

中图分类号: Q959.841; Q347

文献标志码: A

Research progress on population decline mechanism of the endangered Yangtze finless porpoise

MEI Zhi-Gang^{1,2}, HAO Yu-Jiang^{1,3}, ZHENG Jin-Song^{1,3}, WANG Ke-Xiong^{1,3}, LI Song-Hai^{1,3}, WANG Ding^{1,3*}

(1 Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3 Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation of Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

Abstract: The Yangtze finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides asiaorientalis*), as a relatively isolated and unique freshwater population, is endemic to the middle and lower reaches of the Yangtze River, and is listed as an endangered species in IUCN Red List since 1996. Its population has been declining continually in the past three decades with a rate of about 6.3% per annum since early 1990s. The survey conducted in 2006 found that there were less than 1 200 individuals left in the main channel of the Yangtze River, which was less than half of the population size in the early 1990s. This project aims to explore the possible population decline mechanism of the Yangtze finless porpoise through aspects of population ecology, bioacoustics and population genetics. This paper reviews the research progress, and prospects research plans that will be carried out in the coming future. This project helps to develop the conservation biology theory of the Yangtze finless porpoise, and also helps to understand the decline and extinction mechanism of the probably extinct baiji (*Lipotex vexillifer*), another cetacean species once endemic to the Yangtze River. Moreover, this project could also provide some theoretical support for conservation of other aquatic animals in the Yangtze River.

Key words: Yangtze finless porpoise; population decline mechanism; population ecology; bioacoustics; population genetics

收稿日期: 2010-12-04; 修回日期: 2011-03-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(30730018); 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)(2007CB411600)

*通信作者: E-mail: wangd@ihb.ac.cn

中国是生物多样性资源非常丰富的国家,但同时也是生物多样性遭受破坏最严重的国家之一。在《濒危野生动植物种国际贸易公约》列出的640个世界性濒危物种中,中国就占了156种,其中高等野生动物有118种^[1]。近年来,受威胁物种种群的衰退机理研究逐渐成为生态学的一个热点。但是由于不同物种的进化历史、生物学特性和栖息环境等差别很大,其濒危衰退机制也不尽相同^[2],所以,选择典型生态系统中的重要受威胁物种开展相关研究对生态学和保护生物学的发展将具有显著和普遍的意义。长江流域是我国生物多样性最丰富的地区之一,也是经济发展、资源开发与生物多样性保护之间矛盾最为尖锐的地区。在长江淡水生态系统中选择重要的受威胁物种开展种群衰退机理研究对于该区域的生物多样性保护以及江湖生态系统结构和功能的恢复都具有重大的科学和现实意义。

长江中生活着两种珍稀的鲸类动物,即白鱀豚(*Lipotes vexillifer*)和长江江豚(*Neophocaena phocaenoides asiaorientalis*)。20世纪80年代早期,白鱀豚种群数量约为400头^[3-4],最近20多年来,由于人类频繁的经济活动,其种群数量急剧下降,已经迅速走到了灭绝的边缘^[5]。长江江豚是江豚属(*Neophocaena*)也是整个鼠海豚科(*Phocaenoides*)唯一的淡水种群,仅分布于长江中下游干流及其大型通江湖泊中^[6]。在过去的近30年中,长江江豚种群数量也呈现明显快速下降的趋势。2006年考察发现长江干流中种群数量已经不足1200头,与20世纪90年代早期相比减少了50%以上^[7-8]。

长江江豚尽管还有一定的种群数量,但是由于面临着与白鱀豚同样的生存威胁,生存状况也非常严峻,如果不尽快采取有效的保护措施,也将很快面临和白鱀豚同样的命运^[7-9]。因此,开展长江江豚种群衰退机理的研究,不仅对长江江豚的保护具有紧迫而现实的意义,也将有助于深化对白鱀豚衰退机理的认识和反思,并为其他长江生物资源的保护工作提供理论借鉴。

一般认为长江豚类的致危因素主要包括:过度的渔业活动、长江航运业的迅猛发展、大型水利工程建设以及长江水环境污染等四个方面^[10],但是目前关于各种环境因素对长江豚类种群的内在影响机制并不是十分清楚。本课题拟通过种群生态学的方法建模分析长江江豚的种群结构变化,探究导致种群快速衰退的内在因素;通过生物声学的方法,研究长江江豚声呐系统的生物学特性,尝试揭示船舶

等人为水下噪声如何影响长江江豚种群的生存和繁衍;通过种群遗传学手段,分析遗传多样性水平与种群衰退之间的关系,并探讨近交衰退等主要遗传因素对种群发展的影响;最终找到导致长江江豚种群快速衰退的主要因素并揭示其作用机理。

近期研究表明,长江江豚的种群性比结构可能发生了显著的变化。杨光等^[11]发现1993年以前收集的长江江豚样本雌雄性比为1.15:1,雌性略高于雄性。而我们课题组对收集于1993年至2004年的60头长江江豚样本的分析却发现,成年个体的雌雄性比为0.86:1,而幼体标本雌雄性比仅为0.33:1(待发表资料)。如果这些标本的性比结构基本反映了长江江豚自然种群的结构,那么有理由认为雌性出生率的降低可能是长江江豚数量减少的一个重要原因。杨光等^[11]通过生命表分析发现,中国水域江豚三个种群(长江种群、黄海种群和南海种群)的存活曲线均呈“L”型,即都属于Odum的C型存活曲线,而且发现两个海洋江豚种群幼体的死亡率略高于长江江豚种群,因此,他们推测幼体死亡率较高可能是决定其种群动态的重要因素。

多种环境因素都可能造成幼体死亡率升高,其中水下人为噪声对豚类的影响尤为值得关注。已有研究发现,过强的水下噪声可能会造成鲸类动物适应性的改变,严重的还能直接造成听力损伤,甚至死亡^[12-13]。声通讯和声探测能力在长江江豚的生存和繁衍过程中扮演着至关重要的角色^[14-15],因此,过强的水下人为噪声可能会对江豚的声通讯和探测活动产生干扰并造成障碍。此外,研究也发现新生长江江豚一般在出生后20d左右才能发出超声信号,其声纳能力的逐步完善可能还需要更长的时间^[16]。这说明在长江江豚声能力发展过程中可能存在某些敏感或关键期,如果在这些关键期受到一定强度的人为噪声干扰,就可能不仅对其声纳能力造成不可逆的影响,同时由于幼豚不具备声纳能力,噪声干扰还可能导致幼豚与母豚失去联系,从而使其生存能力降低,甚至直接导致死亡。

长江江豚的种群衰退还可能与其自身较低的遗传多样性有关。多项研究表明,珍稀濒危物种的遗传多样性通常都非常贫乏,而且单一的遗传背景可能会使物种的濒危状况进一步恶化^[17]。此外,随着长江江豚种群数量的不断下降,小种群遗传行为也可能加速其种群的衰退。在小种群中,各种环境因素以及种群自身的遗传因素会进一步降低物种的遗传多样性,从而使其面临更为严重的灭绝风险^[18-19]。

基于长江江豚种群迅速衰退的现实以及对其种群衰退原因的初步认识, 我们尝试从种群生态学、生物声学 and 种群遗传学三个方面开展长江江豚的衰退机理研究。以下介绍课题组在这三方面开展的主要工作及其进展情况。

1 长江江豚的种群结构变化

1.1 长江江豚的历史种群结构

根据课题组 1978—2008 年在长江中下游干流及洞庭湖和鄱阳湖收集到有完整记录的 213 头死亡长江江豚标本, 结合杨光等^[11]发表的 66 头长江江豚样本信息, 按照 Krebs^[20]的方法, 以 1993 年为界限分别建立了不同年代长江江豚种群的静态生命表。

研究结果显示, 两个不同年代种群的存活曲线均接近 Odum “I” 型曲线, 该结果与杨光等报道的 “L” 型存活曲线^[11], 也就是 Odum “III” 型曲线不同。“I” 型曲线也是哺乳动物最常见的存活曲线类型。曲线显示长江江豚种群数量在两个年代均出现了下降, 而且在 1993 年以后, 种群的下降速度更快。对种群动态参数进行计算, 发现 1993 年以后种群的下降速度为 6.3%/a, 约为 1993 年以前下降速度 (1.6%/a) 的 4 倍, 这也与通过生态考察方法获得的结果相一致^[8]。

通过对 1993 年前后分别构建的长江江豚生命表的比较分析发现, 在两个年代中种群的幼体死亡率均较高, 幼体死亡率高是导致长江江豚种群快速衰退的主要原因。杨光等^[11]曾构建了中国水域三个江豚种群生命表, 结果表明幼体死亡率高是导致三个江豚种群快速衰退的主要原因。幼体死亡率高在许多海洋哺乳动物中都有报道^[21-24], 幼体捕食能力和对外界环境的适应能力差, 易受人为活动干扰, 是导致幼体死亡率较高的主要原因。

另外, 我们对种群新生个体的性别比例进行了分析, 结果显示, 在 1993 年以前, 长江江豚种群的出生性比接近 1:1; 在 1993 年以后, 长江江豚种群新生个体性比与 1:1 的理论性比相比出现了显著性偏差 ($F:M=35:52$, $p<0.05$), 种群更偏向于产生更多的雄性后代。

1.2 现存长江江豚的种群结构

2008 年 3 月, 我们在湖北天鹅洲白鱔豚国家级保护区捕获 22 头长江江豚, 种群雄雌性比为 13:9; 在小于 6 龄的 13 头个体中, 雄雌性比为 2.25:1, 种群中雄性后代的出生率显著高于雌性后代。此外,

B 超检测显示 8 头成年雌性江豚中 5 头怀孕, 妊娠率超过 60%。

2009 年 2 月, 我们在江西鄱阳湖都昌水域捕获 29 头江豚, 其种群结构如图 1 所示。所捕获江豚的雄雌性比为 21:8, 雄性显著多于雌性。而且, 在大于 6 龄的个体中雄雌性比为 2:1, 在小于 6 龄的个体中雄雌性比为 3.7:1, 种群倾向于出生更多的雄性后代。此外, 在捕获的 8 头雌性江豚中, 有 5 头成年雌性, B 超检测全部怀孕, 妊娠率达到 100%。

两次野外长江江豚种群的调查结果非常接近, 主要体现了两个特点: (1) 种群的雄雌性比偏差, 两个江豚种群在过去 2 至 3 个繁殖周期中均产生了更多的雄性后代; (2) 雌性成熟个体的妊娠率都超过了 60%, 说明种群自身的繁殖率非常高, 与杨光等报道的长江江豚种群有较高的繁殖率的结果相一致^[11]。从而说明江豚种群的快速衰退可能主要受到两个方面因素的影响, 一是种群性比的偏移, 二是较高的种群死亡率。通过死亡曲线分析, 我们也发现江豚幼体和繁殖个体的死亡率明显高于其他年龄阶段的死亡率, 可能提示幼体及繁殖个体死亡率升高是长江江豚种群快速下降的一个重要原因。

2 长江江豚的声行为和行为发育规律及水下噪声的影响

2.1 新生长江江豚的声行为发育规律

课题组对中国科学院水生生物研究所白鱔豚馆

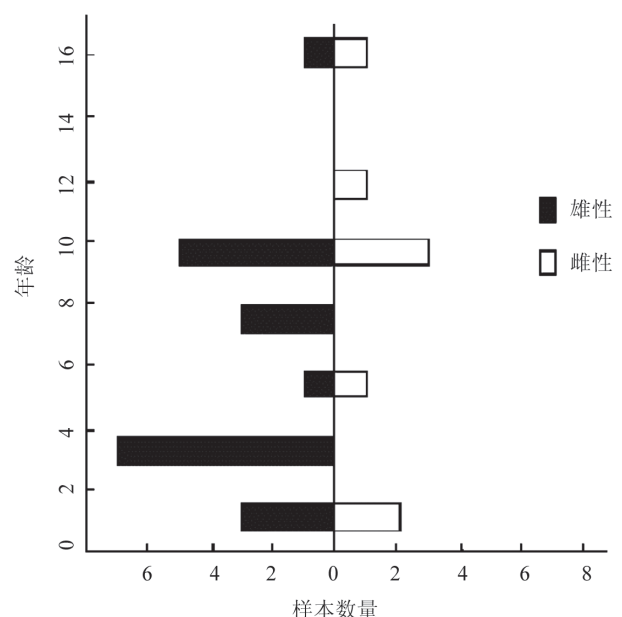


图1 2009年鄱阳湖捕获江豚种群结构图

出生的一头雄性幼年江豚进行了连续的声学观察,分析评估了幼年长江江豚声行为发育的过程。研究结果显示,初生长江江豚在出生后 20 d 内仅能够发出低频声信号 (2~4 kHz),持续时间 3~5 ms,接收声压级约 130~134 dB re 1 μ Pa(pp)^[25]。出生 20 d 后,幼年长江江豚声信号同时具有低频 (2~4 kHz) 和高频成分 (100~140 kHz)。低频信号与刚出生时的低频信号相似,只是声压级强度显著下降;高频回声定位信号已与成豚的声信号比较相似,具有典型的江豚回声定位信号的高频、窄带特征^[16]。

幼豚高频声信号脉冲串的最大脉冲重复频率、脉冲串持续时间以及脉冲串的脉冲数目随着年龄的增长而减少,直到出生后的 100 d 左右,幼豚高频声信号脉冲串的上述特征已经与成年江豚回声定位信号脉冲串的相应特征接近^[16]。因此,出生后的 100 d 可能是幼年长江江豚回声定位能力及其行为发展的关键时期,也是其生命脆弱期。

2.2 新生江豚的行为发育规律

课题组采用焦点动物跟踪法及连续记录法,对新出生的长江江豚进行了为期一年的行为观察,并构建了行为谱^[26]。结果显示:(1)所有幼豚都能表现出丰富多样且活跃的行为型式;(2)幼豚刚出生时,与存活攸关的行为型式最先出现;(3)具有玩耍和社群性质的行为型式在行为谱中占大部分;(4)幼豚大部分行为型式已与其他年龄段个体的相似;(5)大部分行为型式出现在生命的早期阶段。以上特征可能是这种动物对水生和群居社会生活的适应。幼豚出生后的最初 3 个月有 75% 的行为型式已出现,并在 3 个月左右首次观察到幼豚吞食小鱼,与声行为发展研究结果一致,这些结论说明幼豚出生后约 100 d 之内是其声纳系统和行为发育的关键时期。这一时期人类活动的干扰可能极易导致幼豚死亡。

2.3 长江主要环境噪声及对江豚的可能影响

课题组对长江航道主要的航运船舶进行了水下噪声测量,发现不同类型的船舶所产生的水下噪声能量有较大区别,产生噪声 (10 kHz) 能量最大的船舶是大型载重船。载重 4 000 t 的运煤船,在相距 205 m 时,噪声能量在水流噪声水平上增加 20 dB;其次是高速快艇,相距 200 m 时,噪声能量在水流噪声水平上增加 12 dB;而非载重的大型船舶噪声能量相对最小,相距 40 m 时,噪声能量在水流噪声水平上增加不足 10 dB。由于长江江豚的听觉能力最灵敏的频率范围为 45~139 kHz^[27],大型载重船

产生的频率超过 100 kHz 的高强度噪声对江豚的声纳系统可能会产生严重干扰。特别值得注意的是,新生长江江豚发出的 2~4 kHz 的低频声信号可能在维持母子联系中起着关键作用,而各种类型的船舶在行驶过程中都有可能对这种低频声信号产生干扰。

3 长江江豚的种群遗传学研究进展

3.1 长江江豚的线粒体遗传多样性

遗传变异是物种适应环境变化的结果,也是物种适应能力和进化潜力的体现。多项研究表明,珍稀濒危物种的遗传多样性通常非常贫乏,而且这种单一的遗传背景可能会使物种的濒危状况进一步恶化^[17]。Yang 等^[28-29]基于线粒体 DNA(mtDNA)控制区(D-loop)序列变异的研究发现,中国水域分布的 3 个江豚亚种均具有较低的遗传多样性,其中长江种群最低而黄海种群最高;此外,3 个种群之间存在显著的遗传结构差异,但主要存在于长江种群和黄海种群与南海种群之间;提出江豚的黄海起源假说,并推测它们在较近的历史时期发生种群分化。但此前的研究所用到的长江江豚样品较少,样品缺少代表性并且所分析的 DNA 片断较短。为了客观地评估长江江豚的遗传多样性水平,课题组选用线粒体 D-loop 全长作为遗传标记,对长江江豚自然种群的遗传多样性及其地理分布规律进行了研究。结果证实该种群的 net DNA 核苷酸多样性和单倍型多样性均很低,并且在江豚的 3 个亚种中最低,推测其在较近的历史时期发生过建群者事件并经历了瓶颈效应。长江下游的江豚群体表现出较中游群体更为丰富的遗传变异。该遗传分布格局很可能反映了长江江豚的海洋起源及在长江干流中的进化发展历程^[30]。此外,课题组基于线粒体细胞色素 B(Cytochrome B)的研究也基本支持上述研究结果(待发表研究资料)。

3.2 长江江豚的进化适应性遗传变异

主要组织相容性复合体(major histocompatibility complex, MHC)是一类与脊椎动物的免疫能力密切相关的基因家族,它们也是目前最为广泛使用的进化适应性遗传标记,普遍应用于濒危物种的种群遗传、分子生态和进化研究。

长江江豚的 mtDNA 遗传变异水平很低,那么该种群的进化适应性遗传变异水平如何? 2007 年 Xu 等^[31]通过单链构象多态性和测序的方法对中国水域江豚 MHC 基因的 3 个位点(DRA、DQB 和

MHC-I)进行了遗传变异分析, 结果发现 *DRA* 位点上的遗传变异很少, 而 *DQB* 和 *MHC-I* 位点表现出较多的等位基因序列和较丰富的遗传变异, 并且通过正向选择保持多态性; 长江种群在 *MHC-I* 位点上拥有最少的独特等位基因序列, 但等位基因序列之间的歧异度与其他两个海洋种群基本相当, 推测长江江豚在进入长江并适应长江淡水环境的过程中可能经历了遗传瓶颈^[31]。我们课题组采用克隆和随机测序的方法对长江江豚自然种群 *MHC* 基因的 *DQB* 位点进行了遗传变异分析, 发现长江种群具有较两个海洋种群更丰富的 *DQB* 等位基因和遗传多态性, 并体现出与 *mtDNA* 遗传变异完全相反的地理分布格局, 即 *DQB* 等位基因中游比下游丰富, 而 *mtDNA* 单倍型则中游低、下游高, 但由于 *MHC* 基因与 *mtDNA* 遗传多样性具有完全不同的产生和维持机制, 因而推测这两种遗传分布格局可能均反映了长江江豚由海入江及向长江内部扩张的种群历史和进化适应过程^[32]。此外, 对长江江豚自然种群 *MHC* 基因 *DRB* 位点遗传变异的研究也支持长江种群较其他两个海洋种群具有更丰富的等位基因和遗传多态性的结论(待发表研究资料)。综上所述, 长江江豚在多个 *MHC* 基因座位上具有丰富的等位基因, 并且表现出显著的正向选择, 从而表明较高的 *MHC* 多态性可能是该种群对长江淡水环境产生适应性的结果。

4 讨论与展望

长江江豚种群数量的快速下降受到多种因素的影响。目前已有的研究表明, 新生个体出生后约 100 d 内是其声讯号系统声生理和声行为发育的关键阶段, 这一时间受到长江中各种运输船舶的噪声的影响是最大的, 从而降低了它们的生存能力。生命表分析的结果也显示幼年期个体的死亡率很高, 这两部分的研究结果比较一致。因此, 由于外部环境因素造成的幼体死亡率偏高可能是长江江豚种群快速衰退的主要原因之一。但是船舶噪声如何影响长江江豚的声通讯能力, 以及船舶噪声的声压级水平在什么范围之内会对长江江豚造成伤害, 目前还没有相应的研究结果。接下来课题组将通过无伤害电生理的方法研究长江江豚的听觉阈值, 以期解决这些问题。

此外, 对长江江豚历史种群生命表的分析还发现繁殖期个体死亡率偏高的现象, 该现象在其他海洋哺乳动物中鲜见报道, 这也可能是该种群快速衰

退的重要原因之一。野外观测到长江江豚通常由 2~3 头个体组成基本单元或者核心单元, 而核心单元一般是由一母一仔、一母一幼或一雄一雌组成^[33-35]。繁殖期的雌性个体有护幼行为, 增加了其生存的风险, 而课题组在野外开展捕豚操作时也发现母子豚较为容易被捕捉(待发表研究资料)。哺乳期的雌性江豚对能量的摄入和需求更加旺盛^[36], 增加了其在渔业资源丰富区域的捕食时间, 而这些区域也是渔业活动频繁的区域, 导致母豚被捕鱼作业伤害的几率增加。加强对哺乳期长江江豚的保护, 不仅可以保护成熟的雌性个体, 还可以保护幼豚, 这在长江江豚的保护中显得尤为重要。国内学者对野外长江江豚的分娩季节进行了研究^[37-40], 尽管目前的研究结果并不完全一致, 但一般认为 4~6 月份是长江江豚的分娩季节, 因此, 在该季节加强对渔业和航运等活动的管理, 将可能有效减少动物的伤亡, 从而减缓长江江豚种群衰退的速度。

对历史种群和现存种群的分析都发现, 长江江豚新出生个体的性比可能发生了一种向雄性偏移的现象。尽管目前还没有直接的证据证明该现象与种群的快速衰退有关, 但是这种性别偏移必定会是种群发展的制约因素, 也有可能最终导致种群的最终灭绝。下一步的研究工作重点在于通过加大种群采样量证实这种性别偏移的真实性, 运用模型解释出现出生性比偏移的原因并提出相应的应对措施。

为了探索长江江豚的种群衰退与遗传因素之间可能存在的关系, 我们课题组采用了不同类型的遗传标记来评估长江江豚自然种群的遗传多样性, 并对其种群历史进行了初步分析。已有的研究表明, 虽然长江江豚具有非常低的 *mtDNA* 遗传多样性及中等程度的核微卫星遗传变异^[30], 但其拥有丰富的进化适应性遗传变异(*MHC* 基因)。推测长江江豚自海洋进入长江之后, 虽然建群者事件和瓶颈效应导致了其进化中性遗传多样性(*mtDNA* 和微卫星遗传变异)的部分丧失, 但其最终逐步适应了长江中的淡水环境。目前得到的数据尚不能肯定长江江豚种群的快速衰退与遗传多样性之间的相关性。此外, 近交衰退等遗传因素以及人为原因导致的生境破碎化和种群隔离等生态过程对长江江豚种群衰退的影响及其程度, 也还有待进一步的研究证实和评估。

[参 考 文 献]

- [1] 颜亨梅. 物种濒危的机制与保护对策. 生命科学研究,

- 1998, 2(1): 6-11
- [2] 蒋志刚, 葛颂. 探索长江流域物种濒危机制与保护对策. 生物多样性, 2005, 13(5): 367-75
- [3] 周开亚. 关于白鱀豚的保护. 南京师范大学学报: 自然科学版, 1982, 4: 71-4
- [4] 林克杰, 陈佩薰, 华元渝. 白鱀豚种群数量及资源保护. 生态学报, 1985, 5(1): 77-85
- [5] Turvey ST, Pitman RL, Taylor BL, et al. First human-caused extinction of a cetacean species? Biol Lett, 2007, 3: 537-40
- [6] 王丕烈. 江豚的形态特征和亚种划分问题. 水产科学, 1992, 11(11): 4-8
- [7] Wang D. Population status, threats and conservation of the Yangtze finless porpoise. Chn Sci Bull, 2009, 54: 3473-84
- [8] Zhao X, Barlow J, Taylor BL, et al. Abundance and conservation status of the Yangtze finless porpoise in the Yangtze River. Chn Biol Conserv, 2008, 141: 3006-18
- [9] 张先锋, 王克雄. 长江江豚种群生存力分析. 生态学报, 1999, 19(4): 529-33
- [10] Liu RJ, Wang D. Studies on population size and activities alternation regularities of *Lipotes vexillifer* and *Neophocaena phocaenoides* in the Yangtze River. IBI Rep, 1996, 6: 1-8
- [11] 杨光, 周开亚, 高安利, 等. 江豚生命表和种群动态的研究. 兽类学报, 1998, 18(1): 1-7
- [12] Malakoff D. A roaring debate over ocean noise. Science, 2001, 291(5504): 576-8
- [13] Foote AD, Osborne RW, Hoelzel AR. Environment: whale-call response to masking boat noise. Nature, 2004, 428: 910
- [14] Li SH, Wang KX, Wang D, et al. Echolocation signals of the free-ranging Yangtze finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*). J Acoust Soc Am, 2005, 117(5): 3288-96
- [15] Li SH, Wang KX, Wang D, et al. Sonar gain control in echolocating finless porpoises (*Neophocaena phocaenoides*) in an open water (L). J Acoust Soc Am, 2006, 120(4): 1803-6
- [16] Li SH, Wang D, Wang KX, et al. The ontogeny of echolocation in the Yangtze finless porpoise (*Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*). J Acoust Soc Am, 2007, 122(2): 715-8
- [17] 季维智, 宿兵. 遗传多样性研究的原理与方法[M]. 浙江: 浙江科学技术出版社, 1999
- [18] Hanski I, Alho J, Moikainen A, et al. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulation. Ecology, 2000, 80: 239-51
- [19] Couvet D. Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. Conserv Biol, 2002, 16: 369-76
- [20] Krebs CJ. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance [M]. 6th ed. San Francisco: Benjamin Cummings, 2009
- [21] Stolen MK, Barlow JA. Model life table for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Indian River Lagoon system, Florida, USA. Mar Mamm Sci, 2003, 19: 630-49
- [22] Chapman DG. A critical study of Pribilof fur seal population estimates. Fish Bull, 1964, 63: 657-69
- [23] Herzing DL. The life history of free-ranging Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*): age classes, color phases and female reproduction. Mar Mamm Sci, 1997, 13: 576-95
- [24] Scott MD, Wells RS, Irvine AB. A long-term study of bottlenose dolphins on the west coast of Florida [M]// Leatherwood S, Reeves RR. The bottlenose dolphin. San Diego: Academic Press, 1990: 235-44
- [25] Li SH, Wang KX, Wang D, et al. Simultaneous production of low-and high-frequency sounds by neonatal finless porpoises. J Acoust Soc Am, 2008, 124(2): 716-8
- [26] Xian Y, Wang KX, Jiang WH, et al. Ethogram of Yangtze finless porpoise calves (*Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*). Zool Res, 2010, 31(5): 523-30
- [27] Popov VV, Supin AY, Wang D, et al. Evoked-potential audiogram of the Yangtze finless porpoise *Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*. J Acoust Soc Am, 2005, 117: 2728-31
- [28] Yang G, Zhou KY, Ren WH, et al. Population genetic structure of finless porpoises, *Neophocaena phocaenoides*, in Chinese waters, inferred from mitochondrial control region sequences. Mar Mamm Sci, 2002, 18(2): 336-47
- [29] Yang G, Liu S, Ren WH, et al. Mitochondrial control region variability of baiji and the Yangtze finless porpoises, two sympatric small cetaceans in the Yangtze River. Acta Theriol Sin, 2003, 48: 469-83
- [30] Zheng JS, Xia JH, He SP, et al. Population genetic structure of the Yangtze finless porpoise *Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*: implications for management and conservation. Biochem Genet, 2005, 43: 307-20
- [31] Xu SX, Sun P, Zhou KY, et al. Sequence variability at three MHC loci of finless porpoises (*Neophocaena phocaenoides*). Immunogenetics, 2007, 59: 581-92
- [32] Du HJ, Zheng JS, Wu M, et al. High MHC DQB variation and asymmetric allelic distribution in the endangered Yangtze finless porpoise *Neophocaena phocaenoides asiaeorientalis*. Biochem Genet, 2010, 48(5-6): 433-49
- [33] 王丁, 赵庆中, 王克雄, 等. 长江圈养和饲养池中江豚行为的几点观察. 水生生物学报, 1997, 21(4): 306-11
- [34] 蒋文华. 半自然条件下群体江豚的养护与行为观察. 安徽大学学报: 自然科学版, 2000, 24(4): 106-11
- [35] 魏卓, 王丁, 张先锋, 等. 长江天鹅洲故道江豚的集群规模及其时空分布. 水生生物学报, 2004, 28 (2): 75-80
- [36] Cheal AJ, Gales NJ. Growth, sexual maturity and food intake of Australian Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in captivity. Aust J Zool, 1992, 40: 215-23
- [37] Chen PX, Liu RJ, Harrison RJ. Reproduction and reproductive organs in *Neophocaena asiaeorientalis* from the Yangtze River. Aquatic Mamm, 1982, 9 (1): 9-16
- [38] 姜新发. 江豚胎儿形态发生及生殖规律的研究. 水生生物学报, 1995, 19(3): 210-5
- [39] 杨健, 张先锋, 堀由纪子, 等. 江豚的分娩及相关行为观察. 海洋与湖沼, 1998, 29(1): 41-6
- [40] 张先锋. 江豚的年龄鉴定、生长和生殖的研究. 水生生物学报, 1992, 16(4): 289-98