

生境破碎化对动物种群存活的影响

武正军, 李义明*

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要: 生境破碎是生物多样性下降的主要原因之一。通常以岛屿生物地理学、异质种群生物学和景观生态学的理论来解释不同空间尺度中生境破碎化的生态学效应。生境破碎化引起面积效应、隔离效应和边缘效应。这些效应通过影响动物种群的绝灭阈值、分布和多度、种间关系以及生态系统过程, 最终影响动物种群的存活。野外研究表明, 破碎化对动物的影响, 因物种、生境类型和地理区域不同而有所变化, 因此, 预测物种在破碎生境中的存活比较困难。研究热点集中于: 确定生境面积损失和生境斑块的空间格局对破碎景观中物种绝灭的相对影响, 破碎景观中物种的适宜生境比例和绝灭阈值, 异质种群动态以及生态系统的生态过程。随着 3S 技术的发展, 生境破碎化模型趋于复杂, 而发展有效的模型和验证模型将成为一项富有挑战性的任务。

关键词: 生境破碎; 生境丧失; 生物多样性; 绝灭阈值; 存活

Effects of habitat fragmentation on survival of animal populations

WU Zheng-Jun, LI Yi-Ming (Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China).
Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(11): 2424~2435.

Abstract: As one of major factors attributed to the loss of biodiversity, habitat fragmentation has become one of central issues in conservation biology and ecology. Although theories of island biogeography, metapopulation and landscape ecology have been developed to mainly explain effects of habitat fragmentation, it is still immature to get generally comprehensive insight on it. More recently, habitat fragmentation has mainly been used to strictly refer to the change in spatial configuration of fragmented patches. Simulation models and some statistical studies suggested that there might be a threshold in proportion of suitable habitat in landscape below which populations decrease very quickly. Distinguishing relative effects of habitat fragmentation and habitat loss on population extinction threshold has important implication for conservation, but empirical evidences are still of scarce in testing the effect of fragmentation on the population extinction threshold. Because edge effect, area effect and isolation effect can influence ecological relationships such as prey-predation relationship, parasite-host relationship and competition relationship among species in ecosystem, the effect of habitat fragmentation on population survival varies

基金项目: 国家重点基础研究发展规划“973”资助项目(G2000046805); 国家自然科学基金资助项目(30270264); 中国科学院知识创新资助项目(kscx2-sw-118; kscx3-ioz-02)

收稿日期: 2003-01-16; **修订日期:** 2003-09-20

作者简介: 武正军(1970~), 男, 侗族, 湖南靖州人, 博士生。主要从事动物生态学和保护生物学研究。E-mail: wuzj@panda.ioz.ac.cn

* 通信作者 Author for correspondence, E-mail: Liym@panda.ioz.ac.cn

Foundation item: Grants from the Ministry of Science and Technology of China (No. G2000046805), National Natural Science Foundation of China (No. 30270264) and CAS Innovation Program (kscx2-sw-118 and kscx3-ioz-02)

Received date: 2003-01-16; **Accepted date:** 2003-09-20

Biography: WU Zheng-Jun, Ph. D. candidate, main research field: animal ecology and conservation biology. E-mail: wuzj@panda.ioz.ac.cn

among species, habitats and regions. It is too early for predicting fate of populations in fragmented landscape. Future efforts will focus on relative effects of habitat loss and spatial configuration of fragmented patches on population survival, percentage of suitable habitat and population extinction threshold, metapopulation dynamics and ecological process of ecosystem under habitat fragmentation. With development of 3S technologies (global positioning system, geological information system and remote sensing), more data on habitat fragmentation will be available for spatially explicit models dealing with habitat fragmentation. However, working models are urgently needed and validation of models will become one of big challenges for understanding the effects of habitat fragmentation.

Key words: habitat fragmentation; habitat loss; biodiversity; extinction threshold; survival

文章编号:1000-0933(2003)11-2424-12 中图分类号:Q958 文献标识码:A

生境丧失和破碎是生物多样性降低的主要原因^[1~3]。生境破碎化是在人为活动和自然干扰下,大块连续分布的自然生境,被其它非适宜生境分隔成许多面积较小生境斑块(岛屿)的过程^[4,5]。生境破碎化可导致生态系统严重退化,在热带地区,65%的自然生境已消失^[6];在温带地区,原始的自然生境已不存在。大面积的水域已被分割。生境破碎化是许多物种濒危和绝灭的重要原因。据估计^[7],在现已确定绝灭原因的64种哺乳动物和53种鸟中,由于生境丧失和破碎引起19种和20种绝灭,分别占30%和38%。因生境丧失和破碎化而受到绝灭威胁的物种比例则更高,在哺乳动物和鸟中约占48%和49%,在两栖动物中则高达64%。

生境破碎化不仅导致适宜生境的丢失,而且能引起适宜生境空间格局的变化,从而,在不同空间尺度上,影响物种的扩散、迁移和建群,以及生态系统的生态过程和景观结构的完整性^[8,9]。在连续的生境中,种群内的个体通过扩散和迁移,寻找和开拓新的生境和资源,降低亲缘个体间的资源竞争,避免近亲繁殖,降低遗传漂变,增加不同种群间的遗传基因交流,从而,扩大物种的分布范围,增加个体和种群存活的机会。

在破碎的生境中,由于适宜的生境斑块周围分布着不适宜的生境,种群中的个体受到隔离效应(isolation effects)的影响^[2,3],正常迁移和建群受到隔离或限制。同时因适宜的生境斑块面积不断减少,种群的规模变小,各种随机因素对种群的影响随之增大,近亲繁殖和遗传漂变潜在的可能性增加^[10,11],种群的遗传多样性下降,影响到物种的存活和进化潜力。生境破碎化引起斑块边缘的非生物环境(如光照、温度和湿度)和生物环境的剧烈变化,从而导致边缘效应(edge effects)^[3,5,12,13],这进一步减少了适宜生境的面积,引起大量的外部物种入侵。伴随着生境破碎化,景观中非适宜生境的类型和面积不断增加,各种斑块的相互作用随之增加,这最终会改变斑块生境的物种丰富度、种间关系、群落结构以及生态系统过程,导致生态系统退化^[3,14~16]。因此生境破碎化研究对解释生物多样性降低和发展生物多样性保护原理具有重要意义。

生境破碎化是国际上生物多样性保护研究的热点之一^[8,17,18]。生物多样性保护研究中关于“SLOSS”(Single Large Or Several Small)(即:对于物种保护来说,是一个大保护区好,还是总面积之和等于大保护区的几个小保护区好)和“走廊”等的争论,均与生境破碎化密切相关。1980年以前,生境破碎化研究的重点是探索破碎化的“岛屿效应”,主要研究方法是岛屿生物地理学途径。除研究典型岛屿外,还在亚马逊热带雨林开展了“破碎”实验,以检验岛屿生物地理学“平衡”理论的正确性和适用范围。1980年以后,研究的重点转向探讨生境破碎化的非生物和生物环境变化以及它们的生态学效应,同时也考虑破碎化的生物地理学效应,主要研究方法是群落生态学、景观生态学和岛屿生物地理学相结合的途径。进入20世纪90年代,生境破碎化研究产生了许多新理论和新模型,异质种群(metapopulation)生物学逐渐成为研究重点。景观生态学、异质种群生物学和岛屿生物学相结合,产生出一门新学科分支——空间生态学(spatial ecology)。

目前,生境破碎化研究的重点类群集中在动物^[8,17],涉及动物的论文约占该类研究论文总数的75%。其中,有关陆生脊椎动物的约占论文总数的一半以上。比较生境面积损失和生境斑块的空间格局对破碎景观中物种绝灭的相对影响^[19~22],破碎景观中物种的适宜生境比例和绝灭阈值^[23~26],异质种群动态^[27]以及

生态系统的生态过程成为研究热点^[3,8,16,28]。生境破碎化研究的成果已广泛应用于发达国家的生态环境建设中,如交通建设中的野生动物通道设计和自然保护区的缓冲带设计及保护区间的生境廊道设计等。

自李义明和李典谟 1994 年在舟山群岛开展兽类自然栖息地的变化及其对物种绝灭的作用以来^[29],我国已陆续开展关于生境破碎化对动物种群影响的研究。主要集中于对动物种群的生境破碎化的评价^[30,31],以及破碎化对动物种群的繁殖^[32,33]、行为^[34]和生存状态^[31]的影响。我国生境的破碎化正在加剧。1978 年以前,生境破碎化主要来自于农业垦植和森林采伐。公路和铁路主要修建在生物多样性比较低的平原和发达城市,此类活动对生物多样性的影响相对较弱。1978 年以后,经济快速发展,特别是在发达的沿海地区、城市化程度已从改革开放前的 20% 发展到 70%。迅猛的城市化过程已把许多遥远的乡村连成一片,连续的大块自然生境被城市化所隔离。大规模的公路和铁路工程逐渐延伸到生物多样性比较丰富的山区和无人区,随之而来的是路旁大规模的森林采伐,阻断了野生动物的正常迁移和扩散过程,对野生动物的生存造成严重威胁。同时,原始的生态系统逐渐暴露在人类活动的影响下,造成生态系统的退化。随着我国经济的快速发展,城市化过程将成为我国广大农村未来发展的必然趋势,而大型工程建设将会越来越多,这些必然严重影响我国的生物多样性保护和生态环境。开展生境破碎化研究对保护我国的生物多样性,协调经济建设和生物多样性保护的关系以及社会经济的持续发展具有重要意义,同时也有利于我国的岛屿生物地理学、异质种群生物学和景观生态学等学科的建设。

1 破碎化研究的主要理论基础

1.1 岛屿生物地理学理论

岛屿生物地理学理论由 MacArthur 和 Wilson 于 1963 和 1967 年提出^[35,36],该理论有两点:一是“平衡理论”,即岛屿物种的迁入速率随隔离距离增加而降低,绝灭速率随面积减小而增加,岛屿物种数是物种迁入速率和物种绝灭速率平衡的结果;二是物种-面积关系($S=CA^Z$, S 表示物种数, A 表示面积, C 和 Z 均为常数),即某一区域的物种数量随面积的幂函数增加而增加。面积增大,种群愈大,种群的绝灭率随岛屿面积的减少而增加,即面积效应(area effects)。在利用岛屿生物地理学理论对生境破碎化进行研究时,有两点假设:(1)将斑块比喻成海洋中的“岛屿”或“生境岛屿”^[37];(2)斑块周围的环境对斑块中的有机体来说是非适宜的“海洋”。20 世纪 70~80 年代岛屿生物地理学理论得到了迅速发展。岛屿生物地理学主要研究生境破碎化对物种丰富度的影响,同时预测,由于绝灭概率与种群大小相关,破碎生境中密度最低的种群最先绝灭^[36]。Diamond^[38,39]等根据岛屿生物地理学“平衡理论”和物种-面积关系,提出了保护最大物种多样性的自然保护区设计原理。从而引起了著名的“SLOSS”辩论^[37,40]。1980 年前后,随着生态学家对广泛存在的局部绝灭的怀疑增加^[27],这一理论的应用有所下降。

1.2 异质种群生物学

异质种群概念由 Levins 于 1969 年^[41]提出,直到近 20a 后,才引起生态学家的广泛关注,并逐渐成为生境破碎化研究的重点。最初的异质种群理论有如下几个基本假定^[27]:(1)空间是离散的,空间分为适宜生境斑块和非适宜的周围环境,即基质(matrix),这与岛屿生物地理学相同;(2)生境斑块刚好可容纳能随机交配的(panmictic)局部种群;(3)生境斑块有相同的面积且相互隔离;(4)局部种群有完全独立的动态;(5)局部种群间的个体交流非常少,迁移对已存在的局部种群动态无实质影响,局部种群动态比异质种群动态变化更快。没有真实的异质种群完全满足这些条件^[27]。近些年来,很多学者对异质种群有更广义的理解,他们认为异质种群是在空间上占据非连续生境斑块的种群集合体,只要斑块间存在个体或繁殖体的交流,均可称为异质种群^[27],从而使异质种群理论得以广泛地应用到生境破碎化对动物种群影响的研究中。经典模型为: $dp/dt = cp(1-p) - ep$,式中 p 为斑块被占领的比例, c 、 e 分别为侵占和绝灭参数。在经典模型的基础上,又提出了结构化异质种群模型(structure metapopulation models)^[27]、两物种异质种群模型(two-species metapopulation models)^[27]、显空间异质种群模型(spatially explicit metapopulation models)^[42~44]和由异质种群模型与中性景观模型(neutral landscape models)相结合产生的模型^[24],以及最小可存活异质种群(minimum viable metapopulation)^[45]和破碎景观中异质种群容纳量的研究^[46],使异质种群理论不断得到完善,对破碎景观中种群的研究模型也更接近自然种群。一些经典的异质种群,如塘蛙(*Rana*

lessoniae)^[47]、水蚤(*Daphnia* spp.)^[47]、庆网蛱蝶(*Melitaea cinxia*)^[48]都是异质种群生物学应用于自然种群的最好例证。异质种群生物学充分考虑了斑块空间排列对种群的影响,它对空间环境的简化使其理论与实际应用能有效地结合在一起。异质种群生物学使生态学家和遗传学家统一到种群水平,遗传也成为异质种群的重要组成部分之一^[27]。异质种群生物学是迄今为止在理论应用于实际种群方面最为成功的^[49]。

1.3 景观生态学

岛屿生物地理学和异质种群生物学都是建立在空间格局的斑块-基质(patch-matrix)二元要素基础之上,而景观生态学从更为复杂的空间格局出发,将空间格局定义为马赛克结构来研究破碎生境中的种群动态,充分考虑了生境的空间异质性。景观生态学是研究由相互作用的一组生态系统组成的异质性区域的结构、功能和动态的一门学科,景观生态学的基本组成要素包括基质、斑块、廊道以及要素的空间配置形式^[50]。景观生态学主要包括以下4点基本假定^[27]:(1)景观中马赛克单元(斑块)的质量在时空上是连续变化的,而不是划分为适宜的生境斑块和非适宜的基质二种类型;(2)斑块边缘在控制和滤过空间上的有机体流、营养流和物质流时有重要作用;(3)景观斑块间的连接度(不仅包括廊道)对斑块间的相互作用和景观动态有重要作用;(4)斑块背景及斑块的位置和周围的结构对斑块质量起重要作用。在应用景观生态学指导保护区设计时,不仅考虑斑块面积对物种的影响,同时还考虑斑块异质性、空间格局、边缘效应的影响以及廊道的作用,并用“核心区面积”(斑块总面积减去边缘面积)替代总面积来精确计算物种需要的最小面积,使保护区的设计更趋合理。廊道在保护区设计中占有重要位置,它对不同斑块内种源间的生物交流有重要作用,但对廊道的作用仍有较大争议^[40]。

景观模型大致可分为两类:空间模型和非空间模型^[51]。在研究破碎景观中的动物种群动态时,用的是较多的是空间模型中的显空间模型(spatially explicit model),如:方格或细胞自动机模型(grid-based or cellular automata model)和个体行为模型(individual-based model)^[52]。显空间模型通过模拟动物个体在景观斑块间的活动(如:觅食、捕食、繁殖、迁移等),来研究生境破碎化对动物种群动态的影响。3S(遥感、全球定位系统、地理信息系统)技术的发展,使有关空间的数据和处理技术大大增加,为生态学家利用景观模型研究破碎化对种群动态的影响提供了强有力的工具。Heilman等^[18]应用3S系统评价了由于土地利用和公路发展导致的美国森林破碎化状况,为生态学家进一步研究森林破碎化的影响,提供了强有力的数据库和可借鉴的方法。陈利顶等^[30]利用GIS技术研究了卧龙自然保护区大熊猫的生境破碎化状况。这方面的研究仍方兴未艾。

2 破碎化对动物种群存活的主要影响

2.1 破碎化对动物种群遗传多样性的影响

生境破碎化使连续的生境被分割成许多小生境片段。许多研究证实,生存于小生境片段中的小种群具有很高的绝灭风险^[53~55]。在破碎的生境中,由于在适宜的生境斑块周围分布着不适宜的生境,使种群中的个体受到生境破碎化产生的面积效应和隔离效应的影响^[2,3],正常迁移和建群受到隔离或限制。同时因适宜的生境斑块面积不断减少,种群的规模变小,种群的基因交流受到了限制,近亲繁殖增加,种群遗传多样性下降,种群由于繁殖力下降而引起生存力下降^[11]。尽管种群统计学和环境因素可能是绝灭危险的基本因素,但近亲繁殖的影响也不可低估,特别是对有高度破碎化种群结构的物种^[56]。近亲繁殖将导致小而隔离的种群数量下降以至最终绝灭^[57,58]。被隔离的小种群受遗传漂变的影响,更易绝灭^[59,60],然而关于破碎种群近交衰退(inbreeding depression)及其它问题的证据仍较少^[61]。

2.2 绝灭阈值

2.2.1 破碎化对物种绝灭阈值的影响 绝灭阈值(extinction threshold)是特定物种种群在景观中存活所需的最小生境面积^[62]。模型研究对绝灭阈值的描述有两种方法:确定性模型将其描述为种群的长期繁殖率与死亡率之差为0时的最小生境面积;随机模型将其描述为种群存活概率=1时的最小生境面积^[63]。不同物种的绝灭阈值可能不同。预测绝灭阈值的模型也仅为某个物种的特定模型^[21]。实际测量绝灭阈值相当困难,需要长时间观察种群对生境丧失的反应,然而,在很多情况下,生境破坏发生的时间较短^[21]。尽管对某一种群的绝灭阈值还难以确定,但比较一致的观点是:生境破碎(空间格局改变)在某些条件下能提高种群

的绝灭阈值,亦即在破碎景观中,种群的存活需更多的栖息地^[1,24,64]。

2.2.2 决定破碎生境中物种绝灭阈值的关键因素 Fahrig^[21]利用个体行为模型研究繁殖率、迁移率、生境格局和基质质量对绝灭阈值的影响时,认为繁殖率影响最大,其他依次为迁移率、基质质量和生境格局,并提出保护对策首先是生境保护和恢复,其次为提高整个景观(包括基质在内的)的质量。With 和 King^[24]利用异质种群模型和中性景观模型相结合产生的模型,研究破碎景观中物种的绝灭阈值时,提出繁殖能力较扩散能力决定种群的存活更重要。但 Brooker 和 Brooker^[65]在研究澳大利亚西部农业破碎化景观中蓝胸小鸲鹀(*Malurus pulcherrimus*)时,发现斑块大小对蓝胸小鸲鹀的繁殖率并无影响,而决定种群存活的是斑块间的迁移成功率,斑块间连接好,迁移死亡率低。因此,提高斑块间的基质质量对蓝胸小鸲鹀的存活更为重要。Fahrig^[21]与 With 和 King^[24]所做的模型未考虑破碎生境中种间关系变化对种群的影响,但在自然种群中,这些都是不能忽视的因素。Fahrig^[21]模型中假定每个独立的方格与联成一片的方格中的繁殖率和死亡率一致,但在自然种群中,小斑块和大斑块的繁殖率和死亡率可能不同,因此 Fahrig^[21]模型应用到自然种群还有一定难度。

2.2.3 区分生境破碎(空间格局改变)和生境丧失对物种绝灭阈值影响的相对意义 最初的生境破碎概念既包括原始生境的面积丧失又包括斑块的空间格局改变^[8]。然而,近年来生态学家^[17,19,20]主张将生境丧失与空间格局的改变分开,把生境破碎的概念用于特指生境空间格局的改变,并从理论上将生境丧失与生境破碎对种群的影响分开^[19,20],尽管要将这两种影响截然分开还很难实现。将生境破碎和生境丧失对物种绝灭的相对影响分开,对于确定保护对策有重要作用^[9]。假如生境破碎对物种绝灭阈值有较大影响,那么对于物种保护,改变生境格局将是一个有效的方法^[15];若生境破碎相对于生境丧失的影响很小,那么保护物种的重点应放在阻止生境丧失和恢复生境上^[19]。关于破碎化对物种绝灭阈值的影响程度,尚无统一观点,也无实际研究来检测^[63],尚待进一步研究。

2.3 破碎生境中的适宜生境比例与物种分布

2.3.1 破碎生境中物种适宜生境的比例 在生境破碎化的最初阶段,栖息于原始生境中物种的种群大小下降与原始生境丧失的比例呈线性相关,即与随机取样假设(random sample hypothesis:小生境斑块就像是随机取自于大斑块的一部分,物种在斑块中出现的概率只与面积有关,物种数与面积有线性正相关关系^[66,67])所预测的一致,当达到某一阈值时,原始生境斑块的面积和隔离度都开始影响境斑块中种群的大小,因此,在这一阈值之下,斑块大小和隔离程度将增强生境丧失的影响,种群下降较随机取样假设所预测的要快^[23]。

野外调查数据和理论模型都预测,在生境破碎化过程中,景观中存在一个适宜生境比例阈值,小于这个阈值,动物种群将因为隔离效应而快速下降^[68]。Andrén^[23]通过分析群岛、农田景观中的森林斑块、森林景观以及其它景观中的 35 个鸟类和哺乳类种群,认为这个阈值可能在适宜生境面积的 10%~30%之间。Fahrig^[19,69]利用个体行为模型,通过模拟 500 个个体的种群,在不同生境比例(0~100%)不同破碎化程度(从聚集成块到完全分散)景观中的 500 次结果,从理论上证明,当繁殖栖息地小于景观面积的 20%时,繁殖栖息地的破碎将影响种群的存活,在这一阈值以上破碎对种群存活无影响。Flather 和 Bevers^[20]利用离散反应-扩散模型(discrete reaction-diffusion model)进行的研究认为,这个阈值在 30%~50%。一些实际结果也支持这样的阈值,例如:当原始森林的比例被减至 20%以下时,斑点猫头鹰(*Strix occidentalis caurina*)的种群将趋于绝灭^[70,71];林蛙(*Rana sylvatica*)和斑点蝾螈(*Ambystoma maculatum*)两种森林两栖类,在森林覆盖率小于 30%的破碎景观中消失,而红点水螈(*Notophthalmus v. viridescens*)在森林覆盖率小于 50%以下时消失^[25]。

但 Mönkkönen 和 Reunanen^[72]通过重新分析 Andrén^[23]所使用的数据后认为,实际的证据并不支持 Andrén^[23]的结论,对绝大多数物种,还不能精确预测在何种破碎水平下鸟类和哺乳类的生存会受到影响。同时,Mönkkönen 和 Reunanen^[72]认为在景观管理中,应谨慎使用普遍性的影响阈值,因普遍性的影响阈值更多的是反应常见种和广布种的要求,而应更多关注在生境破碎化过程中的敏感种。Andrén^[73]也承认,这个阈值可能在不同的景观类型、物种及物种类群之间有变化。一物种在斑块中的分布不仅依赖于景观中适

宜生境的比例,生境斑块大小及斑块间的距离,而且还依赖于其周围的生境类型(基质)^[73],这使预测该影响阈值变得异常艰难。

2.3.2 破碎生境中物种的分布 尽管一些理论模型预测生境破碎仅有负面影响,但实际研究显示,破碎化对物种的多度和分布亦有积极影响^[63]。这种影响依据具体的物种、生境结构、景观背景(基质)、捕食者群落、寄生的影响而不同^[74]。因此,不应对栖息地破碎的影响粗略地做出统一结论^[14]。一般地说,栖息于森林内部的面积敏感物种(area-sensitive species),以及狭食性物种、稀有种等,在破碎化景观中数量减少以至消失。而广食性物种、常见种等的分布和种群动态基本不受影响,有些物种甚至数量上升。稀有种比常见种更易受破碎过程的影响,这解释了为什么破碎生境中物种的出现不是随机的而是呈套子集(nested subset)分布^[68,75](套子集:物种较少岛屿的物种集合是其它物种较多岛屿的物种集合的子集^[76]),特别对于扩散能力较弱的物种如爬行类、两栖类,在破碎斑块中更易呈现选择性绝灭(selective extinction),即稀有种在小斑块中最先绝灭^[75,77]。

Donovan 和 Flather^[78]发现,北美的食虫鸣鸟(*Helminthos vermivorus*)和灶鸟(*Seiurus aurocapillus*) (面积敏感种,多栖息于森林内部)在连续景观中出现较多,而在破碎化景观中密度降低;但红衣凤头鸟(*Cardinalis cardinalis*)和雀科小鸣鸟(*Passerina cyanea*) (在边缘、次生林或城市化生境筑巢)在破碎化景观中比连续景观中密度更高。Laurance^[79]发现在澳大利亚破碎景观中的啮齿类和其它小哺乳类种群,由于不能忍受人类活动改变的生境而下降或消失;而那些出没于改变基质中的物种却数量稳定甚至上升。Crooks^[80]在加利福尼亚南部沿海的 29 个城镇生境和 10 个控制生境斑块,对食肉哺乳类对生境破碎化的相对敏感性进行研究时,发现对生境破碎化敏感的 6 种食肉动物:獾(*Taxidea taxus*)、长尾黄鼠狼(*Mustela frenata*)、斑点臭鼬(*Spilogale gracilis*)、高山狮(*Felis concolor*)、红猫(*Felis rufus*)、郊狼(*Canis latrans*),在斑块面积变小和斑块隔离程度增加时,易从生境中消失;而有 3 个种:家猫(*Felis catus*)、灰狐(*Urocyon cinereoargenteus*)、袋貂(*Didelphis virginiana*)的多度在破碎化景观中却有所增高;另有 2 个耐受破碎化影响的种:浣熊(*Procyon lotor*)、条纹臭鼬(*Mephitis mephitis*)的分布和多度则变化很小。对昆虫来说,泛化种(generalist)的丰富度和多度随景观多样性增加而上升^[26]。对亚马逊森林破碎化的研究显示,物种丰富度与斑块大小呈正相关,原始森林比破碎森林拥有更多的物种,一些对面积高度敏感的物种在破碎化的森林生境中消失,但一些种类的物种丰富度却在森林斑块隔离后保持稳定甚至上升,如蛙类和蝴蝶等^[3]。

2.4 边缘效应

生境破碎化引起斑块边缘非生物环境(如光照、温度和湿度)和生物环境的剧烈变化,从而导致边缘效应^[3,5,12,13]。不同动物对边缘的反应存在较大差异,有些反应积极而有些则消极。如在亚马逊破碎的森林景观中,白蚁、叶蝉、鳞翅目昆虫、蚜虫、喜蚜虫蚂蚁以及喜光蝴蝶、食果实蝙蝠、食虫的有袋动物等,由于边缘提供了适宜的生境或丰富的食物资源,种群数量上升;反应消极的动物,如苍蝇、蜜蜂、黄蜂、甲壳虫、蚂蚁、蝴蝶及一些在森林下层觅食的食虫鸟,在森林边缘数量下降^[3]。边缘效应的影响可深入到森林内 100m,甚至更远^[3],这进一步减少了适宜生境的面积,引起大量的外部物种入侵,导致捕食上升^[81]。边缘效应可对斑块内的物种丰富度和多度产生重要影响,Stevens 等^[82]报道,小哺乳类物种多样性从森林内部向边缘递减。此外,边缘效应可导致种群的遗传多样性下降,如我国北方农区的大仓鼠种群,其遗传多样性在分布区的中心区高,边缘区低,并与该种群离边缘区的距离呈显著正相关^[83]。

2.5 破碎化对种间关系的影响

2.5.1 捕食-猎物 由于生境破碎化,斑块的面积变小和隔离使捕食-猎物关系也发生相应变化,小斑块由于提供的庇护场所较少和边缘面积增加,猎物被捕获的机率增加,动物种群生存受到威胁。然而,有些猎物却并未因生境破碎而受到负面影响,如:塘蛙(*Rana lessonae*)在小池塘较在大池塘能更好的存活,因为大池塘中的狗鱼(*Esox lucius*)捕食蛙卵和蝌蚪,而小池塘中没有狗鱼^[84];Kareiva^[14]发现由于斑块化干扰了瓢虫(*Coccinella septempunctata*) (捕食者)的随机搜索和聚集行为,致使蚜虫(*Uroleucon nigrotuberculatum*) (猎物)局部暴发。因捕食者不同,不同破碎化景观中捕食率的变化也不同。如在美国中西部,森林鸟类的窝捕食(nest predation)率随森林覆盖率升高而降低,在破碎景观中窝捕食率上升^[85~87];然而,在蒙大拿西部

湖滨区, 窝捕食率在森林景观中较以农业为主的破碎景观高^[74]。导致这种结果的原因是: 在美国中西部、东北部及斯堪的纳维亚, 景观破碎化常伴随乌鸦(*Corvus macrorhynchos*)、浣熊(*Procyon lotor*)、臭鼬(*Mephitis mephitis*)和松鼠(*Sciurotamias davidianus*)等捕食者密度的上升^[85, 88], 而在蒙大拿西部湖滨区, 捕食者主要为红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*), 它的密度随森林覆盖率的上升而增高^[74]。

由生境斑块化导致的捕食率升高多发生在斑块边缘。在生态交错区, 幼鸟可能遭到更多捕食者的捕食, 而使幼鸟羽化率低于核心区。生境边缘的高捕食率可能是捕食者对高猎物密度作出的反应, 或是捕食者利用边缘作为迁移通道的结果^[89]。

2.5.2 寄生 生境破碎化通过改变斑块中寄主和宿主数量, 使稳定的寄生关系发生改变, 一些物种可能因寄生率升高而影响其生存, 一些寄主因生境破碎而在斑块中消失。棕头牛鹂(*Molothrus ater*)是北美很多雀形目的巢寄生(brood parasitism)者。尽管已有证据表明, 随森林覆盖率的下降和破碎化的升高, 棕头牛鹂的寄生率升高^[87]。但 Hahn 和 Hatfield^[90]以及 Tewksbury 等^[74]认为, 影响棕头牛鹂寄生率的主要影响因素是农业景观(房屋和农田)的多度及宿主的密度, 而不是森林覆盖率。Tscharntke 等^[91]在昆虫中也发现, 食豆科植物的昆虫, 其拟寄生物从生境破碎化中获得了好处; 为油菜传花授粉的甲虫, 其寄生物也显示出明显的边缘效应, 在靠近农作物的边缘密度升高。Brooker 和 Brooker^[92]发现在澳大利亚西部农业破碎化景观中, 蓝胸小鹟的巢寄生率与斑块大小呈正相关关系, 原因是青铜杜鹃(*Chrysococcyx basalis*)偏好宿主栖息的大斑块, 因为这将为它发现足够的鸟巢寄生提供更多的机会, 并认为在破碎景观中可能存在一个阈值, 面积小于阈值的斑块不适合青铜杜鹃寄生。

2.5.3 竞争 斑块化生境的形成, 使动物为食物资源而在斑块间迁移, 一些泛化种由此可能入侵新的生境, 使生境中本地种的生存受到威胁, 但有些物种由于竞争者的消失而数量上升。在英国, 松鼠利用的生境呈斑块化, 红松鼠(*Sciurus vulgaris*)和灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)利用相似的生境, 由于灰松鼠的竞争, 或传播一种红松鼠易感染而灰松鼠不敏感的疾病, 导致红松鼠数量下降^[93, 94]。在亚马逊森林破碎生境中, 吼猴(*Alouatta seniculus*)由于其他猴类的减少而密度升高; 森林爬行鸡(*Xiphorhynchus pardalotus*)由于无其他竞争者而独享斑块内的食物资源; 一些在林冠觅食的蜂鸟类群由于无竞争者或捕食者而在斑块内数量上升^[3]。

3 挑战与任务

3.1 生境破碎化研究所面临的挑战

在过去的 15a 中, 已有许多关于生境破碎生态影响的研究^[10, 23, 95], 包括野外观察、实验研究和数学及空间模型研究, 尽管如此, 对于破碎化导致的生境格局的改变与生态系统反应之间的连接机制仍知之甚少^[17]。指导生境破碎化研究的理论还处于发展当中, 尚待进一步完善。尽管生态学家已提出大量的理论模型对动物种群动态进行模拟, 但将这些模型应用于自然种群的研究才刚开始^[49]。为更接近自然种群, 模型还需进一步发展, 一些模型预测值如种群绝灭阈值, 还需进一步验证, 发展有效的模型和验证模型将成为一项富有挑战性的任务。

3.2 破碎化的空间尺度变化

尺度通常是指研究一定对象或现象时所采用的空间分辨率(resolution)或时间间隔, 同时又指某一研究对象在空间上的分布范围和时间上的发生频率^[51]。不同动物对尺度的认知不同, 一些动物只需几厘米就可繁殖, 而一些动物的家域却需几公里, 同一斑块可供一个较高密度动物种群的生存, 却可能只是某一动物个体家域的一部分。因此, 同一景观可能被视为破碎或连接, 不是因为生境特性和动物的扩散能力不同, 而是因为观察的尺度不同^[72]。对景观的观察尺度不一, 其表现的异质性也不同, 破碎化程度也会发生相应的变化。在较小尺度研究破碎化影响的模型可能有较准确的预测结果, 而在较大的尺度却不适用。实际上, 在不同的时空尺度范围内, 每个种群都将表现出斑块化和变异性, 因此定义常见种或稀有种是尺度依赖的^[96]。物种的绝灭阈值及破碎生境中的适宜生境比例, 因景观类型和尺度的分辨率而不同^[72]。因此, 针对不同的动物种群, 应选择相应的尺度研究破碎化对其生存的影响。

3.3 展望

野外调查、试验研究、建立模型仍将是研究生境破碎化对动物种群存活影响的主要方法。野外调查可选择具有不同生境面积、不同破碎化程度以及不同连接度的景观进行对比研究;而实验研究则可进行因素控制研究,如:固定景观中的适宜生境比例,研究不同破碎化程度下动物种群的存活;模型研究可利用野外调查和实验研究获得的参数,建立模拟模型,预测动物种群动态。随着相关理论及技术的发展,破碎化研究将得到进一步深化,研究模型将更趋复杂化。待解决的主要问题和研究热点为:①比较生境面积损失和生境空间格局对物种绝灭的相对影响^[19~22],确定在物种保护中是应以改变生境格局为主,还是以阻止生境丧失和恢复生境为主;②破碎景观中物种的适宜生境比例为多少时,斑块大小和隔离程度开始影响物种的存活^[23~26];③物种的绝灭阈值^[21];④异质种群动态^[27];⑤生态系统的生态过程^[3,8,16,28]。

References:

- [1] Burkey T V. Extinction rates in archipelagoes: implications for population in fragmented habitats. *Conservation Biology*, 1995, **9**:527~541.
- [2] Wilcove D S, Dubow J, Philips A, *et al.* Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 1998, **48**:607~615.
- [3] Laurance W F, Lovejoy T E, Vasconcelos H L, *et al.* Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 2002, **16**:605~618.
- [4] Wilcox D S, McLellan C H and Dobson A P. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soulé M E ed. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 1986. 257~285.
- [5] Lovejoy T E, Bierregaard R O, Rylands A B, *et al.* Edge effects and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Soulé M E ed. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 1986. 257~285.
- [6] McNeely J A, Miller K R, Reid W V, *et al.* Conserving the world's biological diversity. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, World Resources Institute, Conservation International, World Wildlife Fund-US, World Bank, 1990.
- [7] Reid W V and Kenton R M. Keeping options alive: the scientific basis for conserving biodiversity. World Resources Institute, Washington, D C., 1989.
- [8] Haila Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 2002, **12**:321~334.
- [9] Boutin S and Hebert D. Landscape ecology and forest management: developing an effective partnership. *Ecological Application*, 2002, **12**:390~397.
- [10] Saunders D A, Hobbs R J and Margules C R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 1991, **5**:18~32.
- [11] Couvet D. Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology*, 2002, **16**:369~376.
- [12] Malcom J R. Edge effects in Central Amazon forest fragments. *Ecology*, 1994, **75**:2438~2445.
- [13] Woodroffe R and Ginsberg J R. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 1998, **280**:2126~2128.
- [14] Kareiva P. Habitat fragmentation and stability of predator-prey interactions. *Nature*, 1987, **326**:388~390.
- [15] Kareiva P and Wennergren U. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 1995, **373**:299~302.
- [16] Laurance W F, Laurance S G, Ferreira L V, *et al.* Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 1997, **278**:1117~1118.
- [17] McGarigal K and Cushman S A. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 2002, **12**:335~345.

- [18] Heilman G E, Strittholt J R, Slosser N C, *et al.* Forest fragmentation of the conterminous United States: assessing forest intactness through road density and spatial characteristics. *Bioscience*, 2002, **52**:411~422.
- [19] Fahrig L. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Manage.*, 1997, **61**:603~610.
- [20] Flather C H and Bevers M. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *The American Naturalist*, 2002, **159**:40~56.
- [21] Fahrig L. How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 2001, **100**:65~74.
- [22] Schmiegelow F K A and Mönkkönen M. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications*, 2002, **12**:375~389.
- [23] Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 1994, **71**:355~364.
- [24] With K A and King A W. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*, 1999, **13**:314~326.
- [25] Gibbs J P. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology*, 1998, **13**:263~268.
- [26] Jonsen I and Fahrig L. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 1997, **12**:185~197.
- [27] Hanski I A and Gilpin M E. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, London, 1997.
- [28] Harrison S and Bruna E. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography*, 1999, **22**:225~232.
- [29] Li Y M, Li D M. Changes of natural habitats on Zhoushan Island and their effects on species extinction of mammals. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1994, **5**(3):269~275.
- [30] Chen L D, Liu X H and Fu B J. Evaluation on giant panda habitat fragmentation in Wolong Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(3):291~297.
- [31] Jia C X. Status of habitat fragmentation and survival of the blood pheasant in southern Gansu. In: Zheng G M ed. *The study on Chinese Ornithology*, Beijing: Chinese Forestry Press, 2000. 43~48.
- [32] Deng W H, Gao W, Song X D. Effect of forest patch size and isolation on reproductive success of Great Tit in fragmented secondary-forests. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, **12**(4):527~531.
- [33] Zhao J, Deng W H, Gao W. Effect of forest patch size on reproductive success of magpies in fragmented secondary-forest. *Zoological Research*, 2002, **23**(3):220~225.
- [34] Wan D M, Gao W, Wan Q Y, *et al.* Effects of habitat fragmentation on nesting site selection of red-crowned crane. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, **13**(5):581~584.
- [35] MacArthur R H and Wilson E O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 1963, **17**:373~387.
- [36] MacArthur R H and Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1967.
- [37] Whittaker R T. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, 1998.
- [38] Diamond J M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 1975, **7**:129~146.
- [39] Wilson E O and Willis E O. Applied biogeography. In: Cody M L and Diamond J M eds. *Ecology and Evolution of Communities*. The Beckrap Press of Harvard University, 1975. 522~534.
- [40] Li Y M, Li D M. Main principles and approaches of nature reserve design. *Chinese Biodiversity*, 1996, **4**(1):32~40.
- [41] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 1969, **15**:237~240.
- [42] Bowers M and Harris L C. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental

- change. *Ecological Modelling*, 1994, **72**:251~273.
- [43] Hanski I, Kuusari M and Nieminen M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 1994, **75**:747~762.
- [44] Heino M and Hanski I. Evolution of migration rate in spatially realistic metapopulation model. *American Naturalist*, 2001, **157**:495~511.
- [45] Hanski I, Moilanen A and Gyllenberg M. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, 1996, **147**:527~541.
- [46] Hanski I and Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 2000, **404**:755~758.
- [47] Harrison S. Local extinction in a metapopulation context: An empirical evaluation. In: Gilpin M E and Hanski I, eds. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press, 1991. 73~88.
- [48] Hanski I, Pakkala T, Kuussaari M, et al. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 1995, **72**:21~28.
- [49] Hanski I. Metapopulation Dynamics: Theory and Application. In: Zhang D Y, et al. eds. *Researches on Theoretical Ecology*. Beijing: High Education Press, 2000. 123~150.
- [50] Forman R T T and Godron M. *Landscape Ecology*. Wiley, New York, 1986.
- [51] Ge F, ed. *Modern Ecology*. Beijing: Science Press, 2002.
- [52] Beissinger S R and Westphal M I. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management*, 1998, **62**:821~841.
- [53] Schoener T W and Spiller D A. Effects of lizards on spider populations: manipulative reconstruction of experiment. *Science*, 1987, **236**:949~952.
- [54] Kindvall O and Ahlen I. Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket, *metrioptera bicolor* Philippi (Orthoptera: Tettigoniidae). *Conservation Biology*, 1992, **6**:520~529.
- [55] Hanski I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, **9**:31~135.
- [56] Saccheri I, Kuussaari M, Maaria kankare, et al. Inbreeding and extinction in butterfly metapopulation. *Nature*, 1998, **392**:491~494.
- [57] Frankham R. Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, 1995, **29**:305~327.
- [58] Frankham R. Inbreeding and extinction: a threshold effect. *Conservation Biology*, 1995, **9**:792~799.
- [59] Gavin T A, Sherman P W, Yensen E, et al. Population genetic structure of the northern Idaho ground squirrel (*Spermophilus bruneus bruneus*). *Journal of Mammalogy*, 1999, **80**:156~168.
- [60] Hanski I, Alho J and Moilanen A, et al. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulation. *Ecology*, 2000, **80**:239~251.
- [61] Harrison S. Metapopulations and Conservation. In: Edwards P J, Webb N R and May R M, eds. *Large-Scale Ecology and Conservation Biology*. Blackwell, Oxford, 1994. 111~128.
- [62] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, 1987, **130**:624~635.
- [63] Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Application*, 2002, **12**:346~353.
- [64] Hill M f and Caswell H. Habitat fragmentation and extinction thresholds of fractal landscapes. *Ecology Letters*, 1999, **2**:121~127.
- [65] Brooker L and Brooker M. Dispersal and population dynamics of blue-breasted fairy-wren, *Malurus pulcherrimus*, in fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. *Wildlife Research*, 2002, **29**:225~233.
- [66] Connor E F and McCoy E D. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 1979, **113**:791~833.
- [67] Haila Y. Land birds on northern islands: a sampling metaphor for insular colonization. *Oikos*, 1983, **41**:334~351.

- [68] Jansson G and Angelstam P. Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) in a boreal landscape. *Landscape Ecology*, 1999, **14**:283~290.
- [69] Fahrig L. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modeling*, 1998, **105**:273~292.
- [70] Lamberson R H, Mckelvey K S, Noon B R, *et al.* A dynamic analysis of northern spotted owl viability in a fragmented landscape. *Conservation Biology*, 1992, **6**:505~512.
- [71] Lande R. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia*, 1988, **75**:601~607.
- [72] Mönkkönen M and Reunanen P. On critical thresholds in Landscape connectivity: a management perspective. *Oikos*, 1999, **84**:302~305.
- [73] Andrén H. Habitat fragmentation, the random sample hypothesis and critical thresholds. *Oikos*, 1999, **84**:306~308.
- [74] Tewksbury J J, Hejl S J and Martin T E. Breeding productivity does not decline with increasing fragmentation in a western landscape. *Ecology*, 1998, **79**:2890~2903.
- [75] Li Y M, Niemelä J, Dianmo L. Nested distribution of amphibians in Zhoushan archipelago, China: can selective extinction cause nested subsets of species? *Oecologia*, 1998, **113**:557~564.
- [76] Petterson B D and Atmar W. Nested Subsets and structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1986, **28**:65~82.
- [77] Hecnar S J, Casper G S, Russell R W, *et al.* Nested species assemblages of amphibians and reptiles on islands in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Biogeography*, 2002, **29**:475~489.
- [78] Donovan T M and Flather C H. Relationships among north American songbird trends habitat fragmentation and landscape occupancy. *Ecological Applications*, 2002, **12**:364~374.
- [79] Laurance W F. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*, 1994, **69**:23~32.
- [80] Crooks K R. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 2002, **16**:488~502.
- [81] Andrén H and Angelstam P. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology*, 1988, **69**:544~547.
- [82] Stevens S M and Husband T P. The influence of edge on small mammals evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation*, 1998, **85**:1~8.
- [83] WANG Y Q, ZHANG Z B and XU L X. The genetic diversity of central and peripheral populations of ratlike hamster (*Cricetulus triton*). *Chinese Science Bulletin*, 2002, **47**(3):201~206.
- [84] Sjögren Gulve, P. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation case of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology*, 1994, **75**:1357~1367.
- [85] Andrén H. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology*, 1992, **73**:794~804.
- [86] Donovan T M, Thompson F R, Faaborg J, *et al.* Reproductive success of migratory birds in habitat sources and sinks. *Conservation Biology*, 1995, **9**:1380~1395.
- [87] Robinson S K, Thompson F R, Donovan T M, *et al.* Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 1995, **267**:1987~1990.
- [88] Faaborg J, Brittingham M, Donovan T M, *et al.* Habitat fragmentation in temperate zone. In: Martin T E and Finch D editors. *Ecology and management of neotropical migratory birds: a synthesis and review of critical issues*. Oxford University Press, New York, USA, 1995. 357~380.
- [89] Pasitschaniak Art M, Clak R G, Messier F. Duck nesting success in a fragmented prairie landscape: is edge effect important? *Biological Conservation*, 1998, **85**:55~62.
- [90] Hahn D C and Hatfield J S. Parasitism at the landscape scale: cowbirds prefer forests. *Conservation Biology*,

1995, 9: 1415~1424.

- [91] Tscharnike T, Dewenter I S, Kruess A, *et al.* Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscape. *Ecological Application*, 2002, 12: 354~363.
- [92] Brooker M and Brooker L. Breeding biology, reproductive success and survival of blue-breasted fairy-wrens in fragmented habitat in the Western Australian wheatbelt. *Wildlife Research*, 2001, 28: 205~214.
- [93] Reynolds J C. Details of the geographic replacement of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) by the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in eastern England. *Journal of Animal Ecology*, 1985, 54: 149~162.
- [94] Sainsbury A W and Gurnell J. An investigation into the health and welfare of red squirrels, *Sciurus vulgaris*, involved in reintroduction studies. *Veterinary Record*, 1995, 137: 367~370.
- [95] Debinski D M and Holt R D. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 2000, 14: 342~355.
- [96] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, 73(6): 1943~1967.

参考文献:

- [29] 李义明, 李典谟. 舟山群岛自然栖息地的变化及其对兽类物种绝灭影响的初步研究. 应用生态学报, 1994, 5(3): 269~275.
- [30] 陈利顶, 刘雪华, 傅伯杰. 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究. 生态学报, 1999, 19(3): 291~297.
- [31] 贾陈喜. 甘南血雉栖息地片段化及生存现状. 见: 郑光美编, 中国鸟类学研究. 北京: 中国林业出版社, 2000. 43~48.
- [32] 邓文洪, 高玮, 宋晓东. 破碎化次生林斑块面积及斑块隔离度对大山雀繁殖成功的影响. 应用生态学报, 2001, 12(4): 527~531.
- [33] 赵匠, 邓文洪, 高玮. 山地次生林破碎化对喜鹊繁殖功效的影响. 动物学研究, 2002, 23(3): 220~225.
- [34] 万冬梅, 高玮, 王秋雨, 等. 生境破碎化对丹顶鹤巢位选择的影响. 应用生态学报, 2002, 13(5): 581~584.
- [40] 李义明, 李典谟. 自然保护区设计的主要原理和方法. 生物多样性, 1996, 4(1): 32~40.
- [49] Hanski I. 集合种群动态: 理论与应用. 见: 张大勇等编, 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社, 2000. 123~150.
- [51] 戈峰. 现代生态学. 北京: 科学出版社, 2002.
- [83] 汪永庆, 张知彬, 徐来祥. 中心区和边缘区大仓鼠种群的遗传多样性. 科学通报, 2002, 47(3): 201~206.