

栖息地破碎化与鸟类生存

邓文洪

(北京师范大学生命科学学院,生物多样性与生态工程教育部重点实验室,北京 100875)

摘要:栖息地破碎化给野生动物带来的不良后果是全球生态学家和保护生物学家共同关心的问题。自从提出栖息地破碎化是导致生物多样性丧失的关键因素之一的论点后,近20年来,栖息地破碎化研究一直是生态学和保护生物学最活跃的前沿研究领域之一。栖息地破碎化是一动态过程,可在多尺度上发生并蕴涵着复杂的空间模式变化。栖息地破碎化对鸟类的生态学效应主要体现在面积效应、隔离效应和边缘效应等。这些效应影响着鸟类的分布、基因交流、种群动态、扩散行为、种间关系和生活史特征等,最终影响着鸟类的生存。介绍和总结了栖息地破碎化过程、研究的理论依据及栖息地破碎化对鸟类生存产生的诸多影响。

关键词:栖息地破碎化;面积效应;隔离效应;边缘效应;鸟类生存

文章编号:1000-0933(2009)06-3181-07 中图分类号:Q145,Q958 文献标识码:A

Habitat fragmentation and bird life

DENG Wen-Hong

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Sciences and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 3181~3187.

Abstract: The negative effects of habitat fragmentation on wildlife are focused by global ecologists and conservation biologists. As one of major factors attributed to the loss of biodiversity, habitat fragmentation has become one of frontier and active issues in conservation biology and ecology in recent twenty years. Habitat fragmentation is a dynamic process including a wide range of spatial patterns of environments that may occur on many spatial scales. The ecological effects of habitat fragmentation on birds may show area, isolation and edge effects which will affect bird life finally. In this paper, I summarized habitat fragmentation process, theoretical models and its effects on bird life.

Key Words: habitat fragmentation; area effect; isolation effect; edge effect; bird life

栖息地破碎化(habitat fragmentation)是指在自然干扰或人为活动的影响下,大面积连续分布的栖息地被分隔成小面积不连续的栖息地斑块的过程^[1]。这种干扰可以形成多种空间模式,从栖息地被小范围的中断到残余斑块在已经转变了的基质中的零星散布,都属于栖息地破碎化。因此,栖息地破碎化既可以理解为栖息地斑块的空间模式,也可以理解为产生这种模式的过程。最初的栖息地破碎化概念既包括原栖息地面积的丧失也包括栖息地空间格局的动态变化,近年来,多数学者主张将栖息地丧失与空间格局的变化这两个概念分开,主要原因是栖息地丧失与空间格局变化的物理结果不一样,并且二者对野生动物的生态学效应存在着一定的差异,栖息地破碎化概念用于特指栖息地空间格局的改变^[2]。

保护生物学家和生态学家普遍认为栖息地破碎化有各种各样的消极后果^[3~10]。栖息地破碎化除了缩小原有栖息地的总面积外,栖息地斑块的面积也会逐渐减少,致使栖息地斑块广泛的分离,临近边缘的栖息地比

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670343);霍英东教育基金资助项目(101021)

收稿日期:2008-03-03; 修订日期:2008-06-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dengwh@bnu.edu.cn

例增加,边缘也变得越来越分明。由于面积效应的作用,致使野生动物的种群数量减少,最终导致某些种类在小面积的斑块中消失,同时还可增加栖息地斑块中种群对干扰的敏感性^[11]。由于栖息地斑块的孤立和隔离,致使局部灭绝后的重新建群变得缓慢。有些物种如大型捕食者和留鸟对这些效应的高度敏感性会导致物种多样性的减少和群落结构的变化^[12]。由于边缘效应的作用,残余森林斑块内的种群和群落动态受捕食、寄生和物理干扰等因素的控制。另外,这些变化通常伴随着潜在的间接效应。例如,栖息地破碎化如果影响了昆虫的分布和丰富度,食虫鸟的资源基础就会发生改变。如果大型捕食动物减少,小型食草动物的丰富度就会增加,增加了对植物的破坏力,从而改变了供鸟类利用的栖息地结构^[11]。

国内学者从种群和生物多样性总结了栖息地破碎化的效应^[13,14],本文从面积效应、隔离效应、边缘效应和综合物理效应等方面阐述栖息地破碎化对野生鸟类效应。这些效应影响着鸟类的分布、基因交流、种群动态、扩散行为、种间关系和生活史特征等,最终影响着鸟类的生存。

1 栖息地破碎化过程

1.1 栖息地破碎化是一动态过程

栖息地的破碎化可定义为对连续性栖息地的扰动过程,而这种扰动又可产生一系列的空间格局,无论是过程还是格局都处于动态之中^[15]。在理解栖息地破碎化时首先要界定什么样的栖息地是破碎的和什么样的栖息地不是破碎的,图1描述了栖息地破碎化过程及其不同阶段的空间格局,可以从图中看出哪些栖息地是未破碎的、哪些栖息地是破碎的以及哪些栖息地是严重破碎的,即栖息地破碎化程度的梯度变异。以往的研究经验告诉人们破碎化程度可以通过测量斑块面积和隔离度而获得,这种研究方式随着景观生态学的渗透理论的应用而得到补充和加强。在具体问题研究过程中,往往将未破碎的栖息地称为同质的栖息地,并于尺度关系密切,栖息地破碎化格局随着研究尺度的改变而变化^[11]。图1中所描述的梯度是连续的,而不是单独的

以隔离度为基础任意地分为“已破碎的”和“未破碎的”,因为栖息地破碎化是一连续的动态过程。

动物种群对栖息地破碎化过程的不同阶段有着不同的反应,即动物种群对栖息地破碎化的反应受时间动态的影响。在栖息地破碎化初期,由于对某一地段的习惯,有些个体对栖息地的变化不会立即做出反应^[8,16],这一现象容易隐藏和掩盖破碎化效应,从而对某些动物种群形成“生态陷阱”^[7,17]。另外,在栖息地破碎化过程中,个体间的替代作用和种群中的漂泊者会产生类似的效果。有些物种对栖息地破碎化的反应是快速地进入残余的栖息地斑块中,所以残余的栖息地斑块中暂时增加了物种丰富度和个体密度^[12]。在破碎化栖息地中,群体的社会吸引力也能改变个体的分布模式从而在对栖息地变化的反应上产生时滞^[18,19]。然而,随着栖息地破碎化过程的持续和时间序列的变化,破碎化效应对动物种群的各种不良后果会相继出现。

1.2 尺度的重要性

空间和时间尺度包含于任何生态系统的过程中,对于自然现象的描述与选择的尺度有很大关系,在不同尺度上,生态系统模式的表现过程往往不一致^[20]。例如,在地中海区域,有些鸟类的空间分布格局在细小尺度上可以表现为均匀型而在较大尺度上又表现为聚集型^[21]。尺度越大,生态系统的成分就越复杂,但其变异性往往随着尺度的增大而缩小,可预测性增强。相反,小尺度下的生态系统尽管成分相对简单,但由于随机现象的增加,使生态系统变得不可预测。Van Turnhout^[22]等在不同空间尺度上对荷兰的繁殖鸟类多样性进行了25a的监测,发现在不同尺度下,鸟类物种多样性的表现模式并不一样,他们的实验结果证实了在较大尺度上

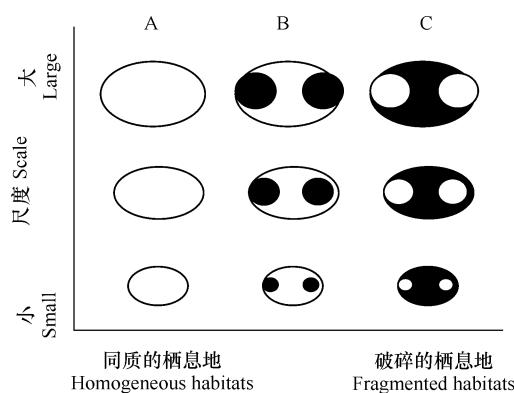


图1 栖息地破碎化过程

Fig. 1 The process of habitat fragmentation

A. 未破碎化的栖息地;B. 破碎化的栖息地;C. 严重破碎化的栖息地 A indicates homogeneous habitat; B indicates fragmented habitat; C indicates seriously fragmented habitat

鸟类多样性的分布模式具有更强的可预测性。

尺度的变化可能会影响人们对栖息地破碎化的理解,不应该试图决定哪一种尺度是最合理的,而应该把工作重点放在理解和认识研究对象在不同尺度上的发生规律。最佳生态尺度的选择随着研究对象和研究问题的不同而发生变化^[23]。例如,一片面积为 100 hm² 森林破碎成 10 个森林斑块,对领域面积相对较小的白喉林莺 (*Dendroica cerulea*) 来说,必须面临着一种选择,即正确的判断哪些斑块是适合生存的,哪些不是,如果判断有误,可能带来灭顶之灾。而这种破碎化对领域面积较大苍鹰 (*Accipiter gentilis*) 似乎不产生影响,这 10 个斑块只是苍鹰栖息地中细密的纹理 (Fine-grained)。生态尺度的选择还与研究的焦点是动物个体还是动物种群密切相关^[11]。对于同一种鸟类而言,研究种群的尺度往往大于研究个体的尺度。例如,一只雄性松鸡 (*Tetrao urogallus*) 在繁殖季节需要 20~50 hm² 的森林作为领域,一个松鸡繁殖种群往往需要 10000 hm² 的林地作为繁殖场所^[24]。另外,同一物种在不同的区域领域面积差异较大,在选择研究尺度时应该加以区别,例如,斑点林鸮 (*Strix occidentalis*) 个体的年领域范围在不同的区域从 500 hm² 到 5000 hm² 不等^[25]。

1.3 栖息地破碎化研究的理论基础

到目前为止,有关栖息地破碎化研究的理论基础主要有岛屿生物地理学理论、景观生态学中的结构与功能原理和集合种群理论。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:一是将斑块比喻成海洋中的岛屿;二是假设斑块周围的异质环境对斑块中的有机体来说是难易逾越的“海洋”。然而,事实并非如此。栖息地斑块之间的通透性远远大于真正的岛屿。斑块动物种群受周围环境的影响较大,这些影响有时甚至大于斑块内部的结构效应^[26,27]。所以,岛屿生物地理学理论在研究栖息地破碎化时受到了一定的局限。景观生态学的结构与功能原理从复杂的空间格局出发,将空间格局定义为基质、斑块和廊道等元素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。结构与功能原理强调环境的复杂物理结构,探求不同空间尺度上异质物理环境所产生的种群、群落与生态系统水平上的生态后果,由于这种复杂性,所以数学建模和量化分析困难重重。集合种群理论充分考虑了斑块空间格局对种群的影响,对空间环境的简化使其理论内涵与实际应用能有效地结合在一起。经典的集合种群理论由 Levins 于 1969 年提出,在随后的几十年里 McCullough、Schwartz、Hanski 等学者对该理论进行了完善和补充,提出了状态转换模型、多种群模拟模型和关联函数模型等^[28~30]。Pulliam^[31] 及 Pulliam 和 Danielson^[32] 提出了源种群、汇种群以及相应的源生境、汇生境的概念,为集合种群理论增添了新的活力,并使集合种群理论得以广泛地应用到栖息地破碎化对动物种群影响的研究中。

2 面积效应

栖息地破碎化最直接的后果就是导致原有栖息地面积减少。这种面积效应不但会影响鸟类物种的多样性和增加原有鸟类种群的局域灭绝概率,还会对某些鸟类的分布模式、种群密度、群落结构、配对成功率、巢址选择和巢成功率等产生不同程度的影响。Stratford 和 Stouffer 调查巴西热带雨林中的食虫鸟发现,74% 的鸟类物种在破碎化的栖息地中发生了局域灭绝^[33]。他们还发现在大面积的斑块包含相对多的鸟类物种,在小于 1 hm² 的小斑块中,鸟类出现的概率极低。McIntyre 的工作也证实了面积较大的栖息地斑块比面积较小的同质栖息地斑块拥有更多的鸟类物种^[34]。Winter 和 Faaborg 发现,分布在草原上的草原松鸡 (*Tympanuchus cupido*) 和高原鹬 (*Bartramia longicauda*) 不在小于 77 hm² 的栖息地斑块内繁殖^[35]。Gutzwiller 和 Barrow 利用 3a 时间对美国德克萨斯州沙漠地带的鸟类群落进行了详细的调查,他们的结果显示不同面积的栖息地斑块内鸟类种群密度和群落组成均有差异,他们还发现当地留鸟和迁徙鸟对面积效应的敏感程度有所不同^[36]。橙顶灶鹤 (*Seiurus aurocapillus*)、棕林鹤 (*Hylocichla mustelina*) 和斑姬鹤 (*Ficedula hypoleuca*) 是典型的面积敏感种 (Area sensitive species),在面积较大栖息地斑块内有着较高的幸存率、配对成功率和巢成功率^[37~40]。Deng 和 Zheng 对黄腹角雉 (*Tragopan caboti*) 在不同面积斑块中的分布模式和出现概率进行了调查,结果表明斑块面积越大黄腹角雉出现的概率越高,小于 10 hm² 的栖息地斑块中几乎没有黄腹角雉的分布^[41]。然而,有些工作并没有检测到面积效应对鸟类有影响,这可能归因于某些鸟类的自身生活史特征及面积效应存在着一定

的时滞^[11]。

大面积的栖息地斑块比小面积的栖息地斑块包含更多的栖息地类型,同时包括相对大的核心区域,边缘地区的物理环境变化和生物环境变化不易影响到核心区域,这对某些鸟类物种的生存是至关重要的,尤其是对那些面积敏感物种。而在小面积的栖息地斑块中,生态系统的动态主要受外部因素的控制,栖息地内部环境结构的作用较小。这种情况下增加了系统的不稳定性,同时降低了系统的抗干扰能力,从而使斑块内的鸟类物种更易发生局域灭绝。尽管“最小生存面积(Minimum viable area, MVA)”和“最小可存活种群”(Minimum viable population, MVP)等概念在生态学和保护生物学中已广为接受,然而在实践中难以应用。是到目前为止人们并不知道生态系统能够维持物种多样性的限度和保持物种组成稳定的最小面积。但有一点可以肯定,栖息地斑块的面积越大,生存于其中的物种数量可能越大,也越不容易灭绝^[42]。另外,大种群比小种群有较高的杂合性(heterozygosity),目前的观点普遍认为杂合性是有利的。小面积斑块中的物种由于种群小而处于基因瓶颈阶段,需要种群中的个体在斑块间扩散和迁移才能得以维持^[18],有关面积效应对种群生存的影响仍在广泛的讨论之中。

3 隔离效应

在破碎化栖息地中,由于原有栖息地被分割成若干栖息地斑块,斑块周围被非适宜生境所包围,动物种群受到隔离效应的影响,正常的迁移、扩散和建群受到限制。隔离的时间、斑块间的距离和斑块间的通透性均会影响到鸟类的生存。在栖息地破碎化初期,由于鸟类对某一地段的习惯,有些个体对破碎化效应不会立即做出反应^[19],这会影响隔离效应的出现。在这个时期,栖息地斑块内的物种数可能超出其容纳量,超出的部分将会随着破碎化效应的逐步体现而消失^[18]。长期的隔离和孤立,栖息地斑块内的种群会增加近亲繁殖和遗传漂变潜的概率,种群的遗传多样性下降,影响到物种的存活和进化潜力^[43]。

Major 等的研究结果显示,成年的红头鸲鹟(*Petroica goodenovii*)极少穿越大于 100 m 宽的隔离带,穿越隔离带的往往是当年出生的幼鸟,在隔离带附近红头鸲鹟的死亡率远远高于森林内部^[44]。对黄腹角雉而言,1000 m 的非适宜生境隔离是其难以穿越的障碍^[41]。橙顶灶鹛的配对成功率在隔离度小的斑块中明显高于在隔离度较大的斑块里^[45]。需要指出的是,由于物种的扩散能力差异很大,所以一定距离的隔离对某些物种会有较大的影响而对于另外一些物种影响可能很小。即使是同一物种的扩散距离也会随着栖息地功能的改变而变化。例如,具有中等扩散距离的普通䴓(*Sitta europaea*),在比利时高度破碎化的栖息地中的扩散距离是在德国森林覆盖良好区域散布距离的两倍^[11]。最近的研究结果显示,相对高的迁移率应该抵消部分的栖息地破碎化效应,而那些非迁移物种和当地特有物种对栖息地破碎化显示出较大的脆弱性^[2,46]。这暗示着隔离效应对扩散能力较差的鸟类影响更大。

Simberloff 和 Cox 指出在破碎化栖息地中非适宜环境一方面对某些物种产生隔离效应,另一方面则是另外一些物种的扩散通道,即景观生态学中的廊道(corridor)^[47]。然而,物种依赖于廊道运动的证据是不充分的^[48]。有些物种利用廊道运动,例如冠蓝鸦(*Cyanocitta cristata*)运用树篱作为从森林到冬季食物储存处的运动通道^[49];与之相反,路边的树篱成为歌吸蜜鸟(*Lichenostomus virescens*)运动的障碍^[11]。显然,如果没有物种个体运动的信息来讨论廊道的价值是不现实的。

4 边缘效应

栖息地破碎化使斑块边缘的非生物环境(如光照、温度和湿度)和生物环境发生变化,从而导致边缘效应(edge effects)。一般而言,栖息地斑块有 3 种类型的边缘效应:(1)非生物效应,包括环境条件的变化,起因于临近结构相异的基质;(2)直接的生物效应,包括物种分布和丰富度的变化,直接由边缘附近物理条件变化引起(例如通过干燥、风流、植被生长),这个变化取决于物种对边缘条件的生理耐受度;(3)间接的生物效应,主要包括物种相互关系的变化,例如捕食、竞争和巢寄生等^[50]。

边缘效应对鸟类种群或群落的影响模式通常是不一样的。例如,在瑞典的森林砍伐区域鸟类物种多样性在边缘的地带比较低^[51],然而在美国的东北部的砍伐区域的边缘地带鸟类物种多样性较高^[52]。不同的鸟类

物种对边缘的反应也不一样,例如,暗冠蓝鸦(*Cyanocitta stelleri*)和斯氏夜鸫(*Catharus ustulatus*)在边缘地带的密度较高,而美洲旋木雀(*Certhia americana*)、北美纹霸鹟(*Empidonax difficilis*)和杂色鸫(*Ixoreus naevius*)几乎不出现于边缘地带^[53]。另外,边缘效应具有正负两方面的作用,可导致边缘地带生物多样性增加;也可导致边缘地带巢捕食和巢寄生率的增加,降低繁殖功效,对某些鸟类形成“生态陷阱”,Gates 和 Gysel 的工作证实了这点。他们调查了森林和农田边缘区域以及森林内部的鸟类物种多样性及种群密度,并对 21 种雀形目鸟类的窝卵数、出雏数、卵损失率、雏鸟死亡率、成鸟死亡率、巢密度、巢成功率等生活史参数进行了记录,同时比对森林内部和边缘地带的上述生活史参数。实验结果表明,在边缘地带鸟类的物种多样性、种群密度、巢密度均高于森林内部。然而,边缘地带的卵损失率、雏鸟死亡率和成鸟死亡率远高于森林内部。目前普遍的观点认为边缘地带对鸟类的生存是不利的,主要原因是边缘地带有着较高的巢捕食率和巢寄生率^[54~56]。此外,对洞巢鸟而言,边缘地带对巢洞的激烈竞争也会导致某些鸟类繁殖成功率的下降^[57]。边缘效应有时还会出现连锁反应,从而间接的影响鸟类的生存。例如,边缘的产生影响了昆虫的分布和丰富度,食虫鸟的食物资源发生改变,影响着食虫鸟的分布格局和种群密度。边缘往往导致大型捕食动物减少,在这种情况下,小型食草动物的丰富度就会增加,增加了对植物的破坏力,从而改变了供鸟类利用的栖息地结构,尤其对地面营巢的鸟类影响较大^[58]。

边缘的产生还可带来一定程度的物理效应。边缘地带的能量辐射和风流会发生一定的变化,这种变化对斑块中的鸟类产生不同程度的影响。例如,自然植被被砍伐取而代之的是农作物,这种变化使地表在白天吸收太阳的辐射能增加,从而导致斑块内温度升高。温度的升高减少了短嘴黑凤头鹦鹉(*Calyptorhynchus funereus*)的取食时间,从而导致了局域灭绝^[59]。栖息地破碎化后,斑块内的风力会有所增强,这种变化给在树冠筑巢的鸟类带来较大的负面影响,巢被风损坏的概率显著增加^[60]。风力的增强对某些鸟类的取食行为也会产生一定的影响,例如,卡罗山雀(*Parus carolinensis*)和北美风头山雀(*Parus bicolor*)是在树干上取食昆虫的鸟类,在破碎化栖息地中由于风力的增强,两种鸟类的取食位置高度明显下降^[61]。风力的变化对小型鸟类的代谢水平也会产生一定的影响^[62]。

5 存在的问题

栖息地破碎化被称为“生物多样性的最大威胁”^[42]。在澳大利亚西部,从欧洲人定居后 93% 的自然植被已严重破碎化^[18],有 41 种鸟(接近区系种类的 30%)的分布范围和个体丰富度正在减少^[11]。印度尼西亚东部地区森林破碎化后,大多数鸟类密度下降,39% 的鸟类物种密度下降到原来的二分之一^[63]。

近 20a 来有关栖息地破碎化的研究,已取得了诸多成果。尽管如此,对于破碎化导致的栖息地格局变化与野生动物种群之间的连接机制仍知之甚少,已经建立的理论框架很难应用于保护实践之中。总结几十年来的研究结果,并没有发现能指导人们保护和管理破碎化栖息地的统一原则。在这个阶段,不管栖息地破碎化的研究有多少,在确定是否有“破碎化法则”时还是犹豫不决。根据经验的破碎化效应是不科学的,许多来自于温带农田景观中的栖息地破碎化结论并不适合热带地区。目前,掌握的鸟类种群对栖息地破碎化如何做出反应的数据仅局限在少数物种,大多数的这方面的信息是从已知的温带物种对破碎化的敏感度延伸而出。经验性的知识要发展成为一个有普遍意义的破碎化效应法则,还需要做大量的研究工作。Wiens 介绍了一个保护斑点鸮的例子,即 50-11-40 法则。具体的含义是,在破碎化栖息地中一个保护单元的周围应该有 50% 的林地面积,树木的平均胸径不低于(28cm),树冠盖度不低于 40%。尽管这个法则在对斑点鸮的保护和管理中取得了成功,但并不一定适合于其它鸟类的保护^[11]。

在解决这些问题的过程中,建立自然保护区来保护破碎化栖息地中的物种是有效的手段之一。实现这个目标的途径是保持有代表性的生态系统和群落类型,并使其尽可能的恢复到破碎化以前的面貌。做这项工作之前应该了解这些物种或群落的分布情况,并由此确定能典型代表它们的区域。

保护破碎化栖息地中的物种不但要对斑块内部的生态系统进行长期的检测,还要关注斑块周围生态系统的动态。对大面积的栖息地斑块而言,管理重点应放在斑块内部的动态,例如干扰的性质和关键物种的种群

动态。对于小面积斑块,管理应直接调控外部因素的影响^[18]。对破碎化栖息地的保护和管理还要具有整体的思维方式,若干个斑块结合到一起可能形成一个鸟类种群栖息和取食的整体系统,将这些斑块的特征结合到一起进行自然保护和管理是十分必要的。如果在这个联合系统中失去一个斑块就可能影响其它斑功能,这样斑块中的某些濒危鸟类物种就可能消失。

References:

- [1] Lord J M, Norton D A. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology*, 1990, 4: 197–202.
- [2] Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2003, 34:487–515.
- [3] Fahrig L, Merriam G. Habitat patchy connectivity and population survival. *Ecology*, 1985, 66:1762–1768.
- [4] Wilcove D S. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology*, 1985, 66:1211–1214.
- [5] Crooks K R, Soulé M E. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 1999, 400:563–566.
- [6] Robinson S K, Thompson III F R, Donovan T M, et al. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 1995, 267:1987–1990.
- [7] Schlaepfer M A, Runge M C, Sherman P W. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17:474–479.
- [8] Lens L, Dongen S V, Norris K, et al. Avian persistence in fragmented rainforest. *Science*, 2002, 298:1236–1238.
- [9] Castellon T D, Sieving K E. Landscape history, fragmentation, and patch occupancy: Models for a forest bird with limited dispersal. *Ecological Applications*, 2006, 16: 2223–2234.
- [10] Ewers R M, Didham R K. The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology*, 2007, 21: 926–936.
- [11] Wiens J A. Habitat fragmentation: Island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis*, 1994, 137: 97–104.
- [12] Bierregaard R O, Jr. Lovejoy T E, Kapos V, et al. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *Bioscience*, 1992, 42:859–866.
- [13] Wu Z J, Li Y M. Effects of habitat fragmentation on survival of animal populations. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (11): 2424–2435.
- [14] Yang F, He D A. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ecologic Science*, 2006, 25(6): 564–567.
- [15] Vance M D, Fahrig L, Flather C H. Effect of reproductive rate on minimum habitat requirements of forest-breeding birds. *Ecology*, 2003, 84:2643–2653.
- [16] Boulinier T Y, Nichols J D, Nines J E, et al. Higher temporal variability of forest breeding bird communities in fragmented landscapes. *Proceedings of National Academy Science of USA*, 1998, 95: 7497–7501.
- [17] Gates J E, Gysel L W. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, 1978, 59:871–883.
- [18] Saunders D A, Hobbs R J, Margule C R. Biological conservation of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 1991, 5:18–32
- [19] Brooks T M, Pimm S L, Oyugi J O. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, 1999, 13: 1140–1150.
- [20] Donovan T M, Jones P W, Annand E M, et al. Variation in local-scale edge effects: Mechanisms and landscape context. *Ecology*, 1997, 78:2064–2075.
- [21] Coreau A, Martin J L. Multi-scale study of bird species distribution of their response to vegetation change: a Mediterranean example. *Landscape Ecology*, 2007, 22:747–764.
- [22] Van Turnhout C A M, Foppen R P B, Leuven R S E W, et al. Scale-dependent homogenization: Changes in breeding bird diversity in the Netherlands over a 25-year period. *Biological Conservation*, 2007, 134:505–516.
- [23] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, 73: 1943–1967.
- [24] Rolstad J, Wegge P. Distribution and size of Capercaillie leks in relation to old forest fragmentstion. *Oecologia*, 1987, 72: 389–394.
- [25] Carey A B, Horton S P, Biswell B L. Northern Spotted Owls: Influence of prey base and landscape character. *Ecological Monograph*, 1992, 62: 223–250.
- [26] Wiens J A, Rotenberry J T, Van Horne B. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: The effects of spatial scale. *Oikos*, 1987, 48: 132–147.
- [27] Moore R P, Robinson W D. Artificial bird nests, external validity, and bias in ecological field studies. *Ecology*, 2004, 85: 1562–1567.
- [28] McCullough D R. Metapopulations and wildlife conservation. Washington DC: Island Press, 1996.
- [29] Schwartz MW. Conservation in highly fragmented landscapes. New York: Chapman & Hall, 1997.
- [30] Hanski I. *Metapopulation Ecology*. New York: Oxford University Press, 1999.
- [31] Pulliam H R. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 1988, 132:652–661.
- [32] Pulliam H R, Danielson B J. Sources, sinks, and habitat delection; a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 1991, 137:50–66.
- [33] Stratford J A, Stouffer P C. Local extinction of terrestrial insectivorous birds in a fragmented landscape near Manaus, Brazil. *Conservation Biology*,

- 1999, 13: 1416—1423.
- [34] McIntyre N E. Effects of forest patch size on avian diversity. *Landscape Ecology*, 1995, 10: 85—99.
- [35] Winter M, Faaborg J. Patterns of area sensitivity in grassland-nesting birds. *Conservation Biology*, 1999, 13: 1424—1436.
- [36] Gutzwiller K J, Barrow Jr W C. Does bird community structure vary with landscape patchiness? A chihuahuan desert perspective. *Oikos*, 2002, 98: 284—298.
- [37] Burke D M, Nol E. Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *Auk*, 1998, 115: 96—104.
- [38] Huhta E, Jokim ki J, Rahko P. Distribution and reproductive success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to forest patch size and vegetation characteristics; the effect of scale. *Ibis*, 1998, 140: 214—222.
- [39] Weinberg H J, Roth R. Forest area and habitat quality for nesting Wood Thrushes. *Auk*, 1998, 115: 879—889.
- [40] Ortega Y K, Capen D E. Effects of forest roads on habitat quality for Ovenbirds in a forest landscape. *Auk*, 1999, 116: 937—946.
- [41] Deng W H, Zheng G M. Landscape and habitat factors affecting cabot's tragopan *Tragopan caboti* occurrence in habitat fragments. *Biological Conservation*, 2004, 117: 25—32.
- [42] Soulé M E. Viable populations for conservation. London: Cambridge University Press, 1987.
- [43] Couvet D. deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology*, 2002, 16: 369—376.
- [44] Major R E, Christie F J, Gowing G, et al. Age structure and density of red-capped robin populations vary with habitat size and shape. *Journal of Applied Ecology*, 1999, 36: 901—908.
- [45] Villard M A, Martin P R, Drummond C. Habitat fragmentation and pairing success in the ovenbird (*Seiurus aurocapillus*). *Auk*, 1993, 110: 759—768.
- [46] Sekercioğlu C H, Ehrlich P R, Daily G C, et al. Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 2002, 99: 263—267.
- [47] Simberloff D S, Cox J. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology*, 1987, 1: 63—71.
- [48] Hobbs R J. The role of corridors in conservation: Solution or bandwagon? *Trends in Ecology and Evolution*, 1992, 7: 389—392.
- [49] Johnson W C, Adkisson C S. Dispersal of beech nuts by Blue Jays in fragmented landscapes. *American Middle Naturalist*, 1985, 113: 319—324.
- [50] Murica C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10: 58—62.
- [51] Hansson L. Bird numbers across edges between mature conifer forest and clearcuts in central Sweden. *Ornis Scandinavica*, 1983, 14: 93—103.
- [52] Rudnicki T C, Hunter ML Jr. Reversing the fragmentation perspective: effects of clearcut size on bird species richness in Maine. *Ecological Applications*, 1993, 3: 357—366.
- [53] Brand L A, George T L. Response of passerine birds to forest edge in coast redwood forest fragments. *Auk*, 2001, 118: 678—686.
- [54] Ford H A, Barrett G W, Saunders D A, et al. Why have birds in the woodlands of Southern Australia declined? *Biological Conservation*, 2001, 97: 71—88.
- [55] Beier P., Drielen M V, Kankam B O. Avifaunal collapse in west African forest fragments. *Conservation Biology*, 2002, 16: 1097—1111.
- [56] Chalfoun A D, Thompson III F R, Ratnaswamy M J. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology*, 2002, 16: 306—318.
- [57] Deng WH, Gao W. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. *Biological Conservation*, 2005, 125: 592—598.
- [58] Angelstam P. Predation on ground-nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos*, 1986, 47: 365—373.
- [59] Saunders D A. The breeding behavior and biology of the short-billed form of the Black Cockatoo *lyptorhynchus funereus*. *Ibis*, 1982, 124: 422—455.
- [60] Reville B J, Tranter J D, Yorkston H D. Impact of forest clearing on the endangered seabird, *Sula abbotti*. *Biological Conservation*, 1990, 51: 23—38.
- [61] Dolby A S, Grubb Jr T C. Effect of winter weather on horizontal and vertical use of isolated forest fragments by Bark-foraging birds. *Condor*, 1999, 101: 408—412.
- [62] Wolf B O, Walsberg G E. Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology*, 1996, 77: 2228—2236.
- [63] Thiollay J M. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology*, 1992, 6: 323—328.

参考文献:

- [13] 武正军,李义明. 生境破碎化对动物种群存活的影响. *生态学报*, 2003, 23 (11): 2424—2435.
- [14] 杨芳,贺达汉. 生境破碎化对生物多样性的影响. *生态科学*, 2006, 25(6): 564—567.