

景观破碎化对东北虎主要猎物种群动态影响的模拟

国庆喜*, 王化儒, 高梅香

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:以完达山东部地区的现实景观为背景,采用空间直观种群模型 LAPS 和情景模拟相结合的“虚拟实验”途径,模拟了在 10 个不同破碎化程度的景观情景中东北虎的主要猎物于 1992—2011 年间的种群动态,评价了完达山东部地区当前的景观破碎化程度对东北虎主要猎物种群动态的影响。结果表明:LAPS 模型准确刻画了研究区东北虎主要猎物种群数量急剧下降的趋势,2002 年模拟的东北虎主要猎物的种群数量和实测值之间没有显著差异,马鹿、野猪和孢子的 P 值分别为 0.8651、0.9534 和 0.2836;不同生境类型的种群密度数据与实测值之间均没有显著差异,其中阔叶林生境中的马鹿、野猪和孢子的 P 值分别为 0.8521、0.9447 和 0.3152;在灌丛生境中的马鹿、野猪和孢子的 P 值分别为 0.8846、0.9576 和 0.2415。斑块类型和景观水平上的格局指标变化趋势表明由于农田扩张导致 10 个景观情景的破碎化程度逐渐增加,景观水平的破碎化程度低于斑块类型水平。方差分析显示 10 个景观情景中的种群数量没有显著差异,马鹿、野猪和孢子的 P 值分别为 0.8516、0.2624 和 0.7636,说明研究区当前的景观破碎化程度对种群动态影响并不显著。完达山东部地区存在盗猎等人为干扰,导致了东北虎主要猎物的数量远低于环境容纳量,景观破碎化虽然在局部地区较为严重,但完达山东部地区整体上景观破碎化并不强烈,该地区景观破碎化的效应尚未显现。认为控制盗猎等人为干扰是增加该地区东北虎主要猎物的数量、实现东北虎种群恢复所应优先采取的措施。

关键词:景观破碎化;空间直观种群模型;种群动态;完达山东部地区;LAPS

Simulation on the effect of landscape fragmentation on population dynamics of the main prey of Amur tiger

GUO Qingxi*, WANG Huaru, GAO Meixiang

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Population dynamics of the main prey of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) were simulated by the “Virtual Experiment” approach from 1992 to 2011 under 10 landscape scenarios with different fragmentation degrees in the Eastern Wanda Mountains (EWM). This approach used LAPS (Landscape-level Animal Population Simulator) to simulate scenarios and thus to study the effect of the present landscape fragmentation in EWM on prey population dynamics. The results showed that LAPS could satisfactorily depict the sharp decline of the prey populations in EWM. The simulated population sizes and densities in each habitat agreed well with observations in 2002. The changes of habitat in class-level (e. g., farmland or forest) and landscape-level metrics revealed that the fragmentation degrees of all 10 simulated landscape scenarios increased gradually because of the expansion of farmland in EWM, but the landscape-level fragmentation was slightly less than the class-level. The population sizes in each scenario were not significantly different from each other, indicating that the impact of the present landscape fragmentation in EWM on prey populations is not great. Anthropogenic activities such as hunting and poaching probably kept the prey populations much less than their environmental capacity; consequently the effect of landscape fragmentation was not significant. Therefore, the effective control of anthropogenic activities is probably currently more important than avoiding habitat fragmentation in order to enlarge the prey populations and restore the Amur tiger population in EWM.

基金项目:国家科技基础性工作专项资助项目(2006FY210100);中俄资源环境领域重大问题合作资助项目(2005CB724800)

收稿日期:2008-09-12; **修订日期:**2009-02-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqx@nefu.edu.cn

Key Words: landscape fragmentation; spatially explicit population model; population dynamics; the Eastern Wanda Mountains; LAPS

景观破碎化通常表现为在景观尺度上引入非适宜性生境斑块(如农田斑块)导致原来的生境斑块(如森林斑块)面积日益缩小、生境斑块组成及空间格局由简单到复杂的过程,被认为是许多物种濒危灭绝、生物多样性下降的主要原因之一^[1-2],景观破碎化对物种的影响已经成为保护生物学的热点领域。

由于动物种群动态是景观格局过程和许多其他人为干扰因素(如盗猎等)综合作用的结果,因此评价景观破碎化对动物种群动态的影响,需要排除这些人为干扰因素的作用。但这些因素在野外调查中不易确定,传统的研究手段(如调查比较不同破碎化程度的景观中种群动态差异)忽视了这些人为因素,难以客观评价景观破碎化对种群动态的影响^[3]。

空间直观种群模型将动物种群过程与景观格局结合起来,充分考虑了影响种群动态的空间要素和非空间要素,是探索景观格局与种群动态相互作用的新途径^[4-6]。在实际应用中,一般采用情景模拟方式设置不同的景观破碎化程度情景^[7-9],这样能通过情景设置控制野外调查中不易确定的因素,以“虚拟实验”^[10-11]的途径来考察景观破碎化对动物种群的影响。国外在这个领域研究较多,但景观破碎化情景通常是采用中性景观模型^[9,12]、地统计学模型^[13-14]或分形模型^[15-16]等方式设置的“假想”情景,注重理论探讨,却往往与现实脱节。而物种保护需要结合实际情况来评价景观破碎化对种群动态的影响。国内关于景观破碎化对动物影响的研究目前主要集中在评价景观破碎化对动物适宜生境影响等^[17-18],评价景观破碎化对动物种群动态影响,尤其结合现实景观、应用空间直观种群模型来进行研究,目前尚未见报道。

本研究采用“虚拟实验”的途径,依据完达山东部地区现实景观设置不同破碎化程度的景观情景,利用基于个体的空间直观种群模型 LAPS 针对东北虎(*Panthera tigris altaica*)的主要猎物——马鹿(*Cervus elaphus xanthopygus*)、野猪(*Sus scrofa ussurica*)和孢子(*Capreolus capreolus mantschuricus*)的种群动态进行模拟,同时利用景观格局指数来定量刻画完达山东部地区现实景观的破碎化过程,评价完达山东部地区当前景观破碎化程度对东北虎主要猎物种群动态的影响,探讨管理和保护东北主要猎物所应采取的有效措施,为我国的东北虎种群恢复决策提供科学依据。

1 研究地区与方法

1.1 研究区域

研究区位于黑龙江省的完达山东部地区(46°6′—47°12′N, 132°42′—134°5′E),它是一个独立完整的自然地理单元,与俄罗斯远东地区隔乌苏里江相望,是东北虎主要猎物集中分布的地区之一,也是我国东北虎种群恢复和增长最具潜力的地区^[19]。完达山主脉略呈东北至西南走向,整个地区属低山丘陵区,海拔高度为300—500m,平均坡度为10°—15°,森林覆盖率达80%以上,但由于农田从山区边缘沿沟谷地带呈树枝状向完达山深处侵入,原有的森林景观中出现了不同程度的破碎化(图1)。

1.2 研究方法

1.2.1 LAPS 模型简介及参数设置

LAPS 是结合东北虎的主要猎物习性长期研究的成果,在参照相关研究^[8,20-23]的基础上,集成数据库、遥感、GIS 和计算机建模等技术,采用基于个体的模拟途径构建的空间直观种群模型。LAPS 共包括7个模块:初始化模块、动物种群繁殖与集群分化模块、移动模块、死亡模块、生境干扰模块、生境恢复模块和结果输出模块等。LAPS 根据东北虎的主要猎物习性模拟了种群的繁殖与集群分化、个体死亡、动物个体取食和对生境的干扰以及集群的移动等,还模拟了不同月份生境的自然恢复过程。LAPS 细致刻画了动物种群与生境的空间结构、质量状况及空间配置之间的交互作用。LAPS 模型的具体结构见文献^[24]。

LAPS 所需的参数包括:动物种群参数、植被适宜性参数、单元格恢复参数和单元格容纳量参数等4类。动物种群参数中的集群最大个体数、集群平均个体数、繁殖开始年龄、繁殖结束年龄、每胎最大产仔数、每日最

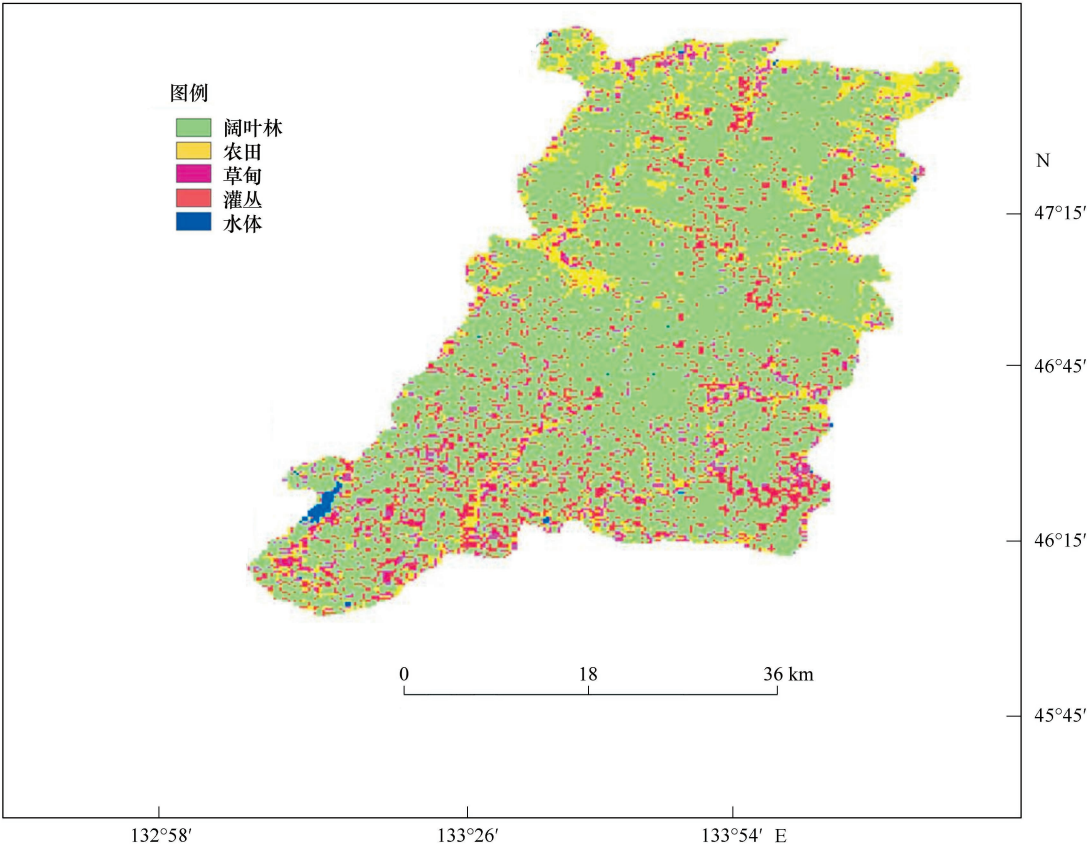


图1 研究区-完达山东部地区以及区域内景观格局
Fig.1 The study area, the Eastern Wanda Mountains, and its landscape pattern

大移动距离、最大年龄、植被适宜性参数、单元格恢复参数以及单元格容纳量参数的取值均来自已经发表的文献^[24]。根据在完达山东部地区、俄罗斯远东地区调查及与俄罗斯专家交流的基础上确定了三种东北虎主要猎物能够达到最大年龄($A_{\max}$)的生存概率 R ,使用 $U_0 = \frac{\ln R}{A_{\max} \times 365} \times 100\%$ 公式换算成如表 1 所示的每日意外死亡率参数^[24]。动物种群参数中的种群初始密度依据 1992 年调查数据^①进行设置。

1.2.2 破碎化景观情景设置及格局分析

使用 ERDAS 8.5 软件将覆盖完达山东部地区的两景 TM 合并,根据完达山东部地区的边界将研究区域从影像中裁剪出来,采用无监督分类的方法对生境斑块进行分类,分出阔叶林、草甸、灌丛、农田和水体等 5 种生境斑块类型,地面验证分类精度达 85.6%。根据模型需要,在 ARCGIS 8.3 下重采样生成 500m 空间分辨率的生境斑块类型图层(图 1)。

景观破碎化情景是以上述遥感分类所得的完达山东部地区当前景观为背景,在 ARCGIS8.3 软件下,从外围向中心地带以 2.5km 为间隔进行设置。首先将距离研究区边缘 2.5km 的界线所包围的内部区域中农

表 1 完达山东部地区东北虎主要猎物的每日意外死亡率
Table 1 Daily accidental mortality rate of the main prey of Amur tiger in the Eastern Wanda Mountains

物种 Species	每日意外死亡率 Daily accidental mortality rate
马鹿 <i>Cervus elaphus xanthopygus</i>	0.00074
野猪 <i>Sus scrofa ussurica</i>	0.00154
狍子 <i>Capreolus capreolus mantschuricus</i>	0.00065

① 张常智. 黑龙江省完达山地区东北虎猎物种群现状及东北虎生境利用研究. 哈尔滨:东北林业大学,硕士学位论文,2006:17—21.

田斑块的属性修改为森林,这样研究区中心地带的农田恢复为森林,农田仅存在于研究区边缘 2.5km 以内的区域,将其作为情景 I;将距离研究区边缘 5km 的界线所包围的内部区域中农田斑块的属性修改为森林,将其作为情景 II,较上一个情景,这个景观情景的农田又向中心地带扩展了 2.5km;以此类推,生成 9 个景观情景(I、II、…、IX);景观情景 X 为研究区当前的景观,当前景观是 10 个情景中农田向中心地带扩展最深的,破碎化程度也是最高的;这样共设置了农田由研究区边缘不断向中心地带扩展、破碎化程度逐渐加大的 10 个景观情景(图 2)。设置的这 10 个景观情景能体现出研究区的森林景观由边缘向深处逐渐破碎化的过程,以便于分析不同景观情景下种群动态的差异,阐明研究区景观破碎化对东北虎主要猎物种群动态的影响。

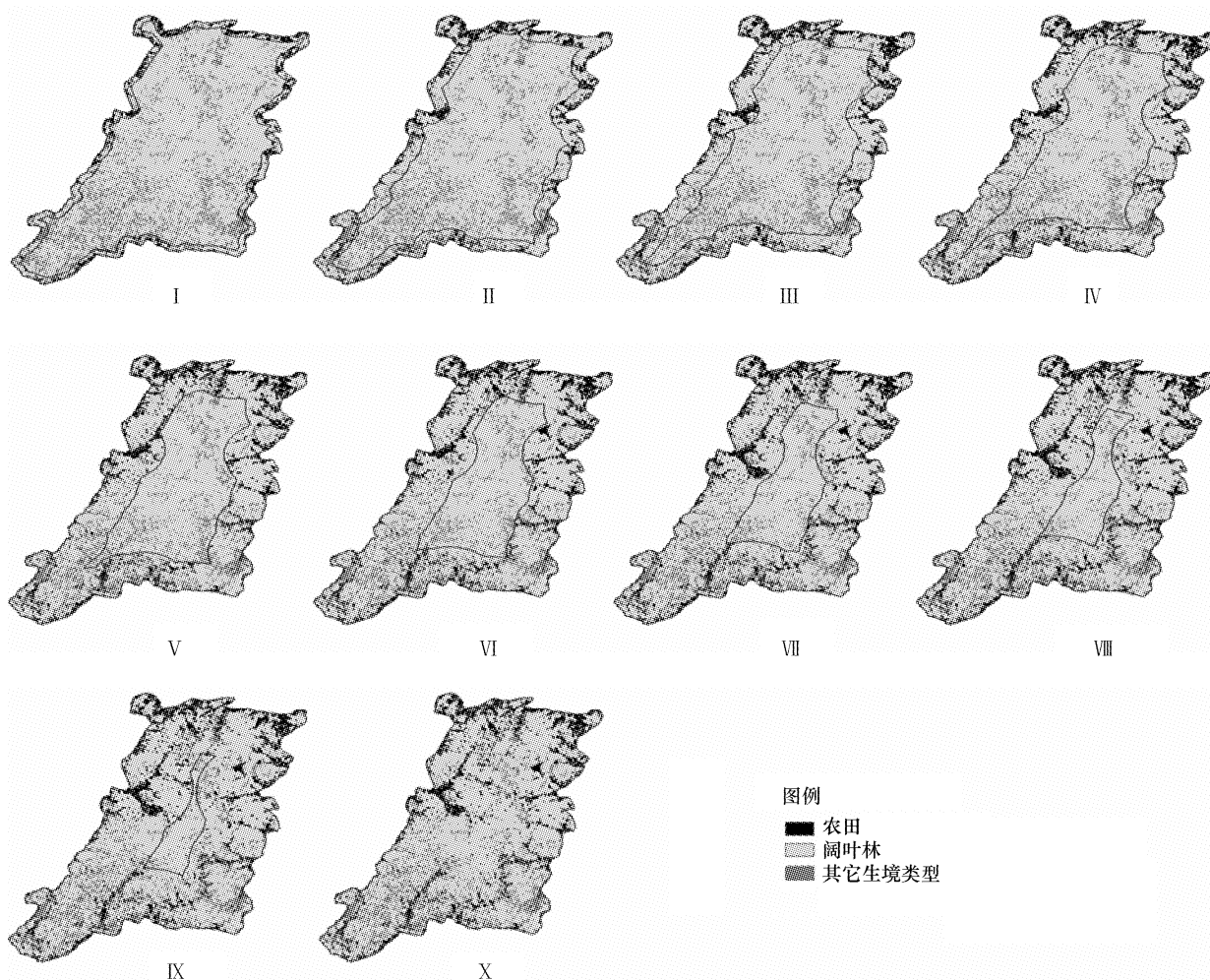


图 2 景观情景设置示意图

Fig. 2 Sketch map of the landscape scenarios

使用 Fragstats 软件,在景观水平和斑块类型水平这两个尺度上选取了一些景观格局指数,其中斑块类型水平是指研究区域中相同类型的斑块构成的一个整体如森林和农田,而景观水平则是研究区域中全部斑块构成的一个镶嵌体。具体地,在斑块类型水平上选取了阔叶林和农田两种斑块的总面积(CA)、斑块数量(NP)、最大斑块指数(LPI)、总边缘长度(TE)、平均斑块面积(AREA_MN)和平均形状指数(SHAPE_MN)6种指标,在景观水平上选取了斑块数量(NP)、边缘密度(ED)、平均斑块面积(AREA_MN)、景观形状指数(LSI)和 Shannon 多样性指数(SHDI)5种指标,分别从斑块的面积、数量、形状和空间分布等角度来描述完达山东部地区景观破碎化过程中的格局变化。这些指标都是分析景观格局变化的常用指标^[25-28],各指标的计算公式及具体含义见文献^[29]。

1.2.3 模型运行与数据分析

应用 LAPS 模型按上述参数设置在各个景观情景中进行模拟,每次模拟重复进行 20 次。数据分析使用 R2.60 软件进行。使用 t 检验比较模拟的 2002 年马鹿、野猪和孢子种群大小及在阔叶林和灌丛中的密度均值与调查数据的差异,对模型的模拟结果进行检验;使用不同的景观情景和时间作为因子进行有交互作用的双因素方差分析,比较不同破碎化程度的景观情景中马鹿、野猪和孢子种群大小的差异。

2 结果

2.1 LAPS 模型的运行结果

在表 1 的意外死亡率条件下,LAPS 模型模拟当前景观情景中 20a 间马鹿、野猪和孢子的种群动态(图 3),显示 20a 间这 3 种东北虎主要猎物的种群数量急剧下降,其中马鹿的个体数由 7105 头下降到 180 头,野猪由 5506 头下降到 1105 头,孢子由 8690 头下降到 951 头,马鹿的下降程度最大。与以往的研究^[30]进行比较表明,LAPS 模型模拟的种群变化趋势反映出了在完达山东部地区东北虎主要猎物急剧下降的实际情况。同时,采用 2002 年在完达山东部地区调查的动物种群数量^①同模拟均值相比较(图 4),结果显示马鹿($P = 0.8651$)、野猪($P = 0.9534$)和孢子($P = 0.2836$)的模拟结果和实测值的差异均不显著。模拟的动物空间集群分布(以 2002 年的马鹿为例)如图 5 所示,将 2002 年调查的不同生境类型的动物种群密度同模拟值对比(图 6),在阔叶林生境斑块中,马鹿($P = 0.8521$)、野猪($P = 0.9447$)和孢子($P = 0.3152$)的种群密度模拟值同实测值差异不显著;在灌丛生境斑块中,马鹿($P = 0.8846$)、野猪($P = 0.9576$)和孢子($P = 0.2415$)的种群密度模拟值和实测值差异也不显著。但这里所指的灌丛是通过 TM 数据遥感分类获得的,包括火烧迹地和采伐迹地等。由于研究区域中草甸稀少且分布零星,没有比较草甸中种群密度。

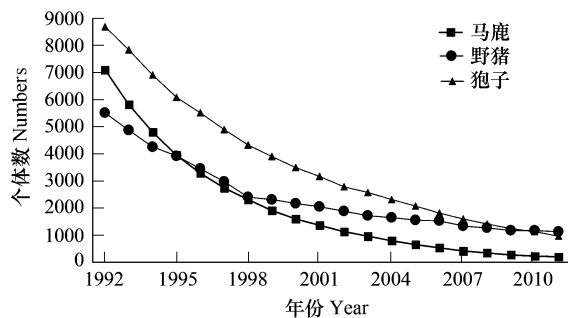


图 3 模拟的东北虎主要猎物 1992—2011 年种群动态

Fig. 3 The simulated population dynamics from 1992 to 2011

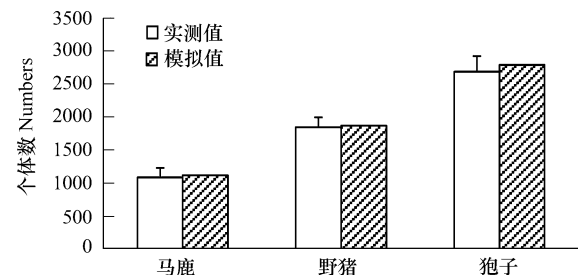


图 4 模拟的 2002 年种群个体数与实测数据比较

Fig. 4 Comparison of simulated population size with observation in 2002

2.2 景观破碎化对种群动态的影响

2.2.1 破碎化景观情景的格局分析

对 10 个破碎化景观情景进行格局分析,结果如表 2 所示。在斑块类型水平上,农田的总面积、斑块数量、最大斑块指数、总边缘长度和平均面积从情景 I 到情景 X 分别增加了 197.76%、229.95%、243.48%、235.98% 和 142.07%,而平均形状指数减少了 4.84%,表明在景观破碎化过程中伴随着农田面积的扩大,农田斑块形状趋于复杂。阔叶林的总面积和平均面积的变化趋势与农田相反,分别减少了 8.78% 和 12.29%,而斑块数目和总边缘长度分别增加了 132.35% 和 12.38%,表明阔叶林的破碎化在加剧,阔叶林的最大斑块指数由 78.26% 减小到 70%,说明阔叶林最大斑块逐渐被农田分割,但是其比例依然较大,仍是研究区域的优势斑块类型。在景观水平上,斑块数量、边缘密度、Shannon 多样性指数和景观形状指数分别增加了 24.79%、25.23%、30.23% 和 23.28%,平均面积减少了 19.87%,情景 I 到情景 X 的破碎化程度在景观尺度上也在增加,但不及斑块类型水平破碎程度严重。

2.2.2 破碎化情景中的种群动态

模拟结果显示这 10 个情景中,破碎化程度最低的景观情景 I 中马鹿种群的个体数由 7243 头逐渐下降到

表 2 完达山东部地区破碎化景观情景的格局指标

Table 2 The metrics of the fragmented landscape scenarios in the Eastern Wanda Mountains

水平 Level	指标 Metrics	情景 I Scenario I	情景 II Scenario II	情景 III Scenario III	情景 IV Scenario IV	情景 V Scenario V
农田斑块类型水平 Farmland class level	CA	23475	35225	44250	48775	54825
	NP	217	301	391	452	528
	LPI	0.23	0.35	0.58	0.58	0.58
	TE	1002000	1565500	1975500	2220500	2552500
	AREA_MN	442.84	694.59	1043.90	960.03	885.92
	SHAPE_MN	1.24	1.24	1.21	1.20	1.19
阔叶林斑块类型水平 Broad-leaved Forest class level	CA	528850	517250	508075	503550	497500
	NP	34	53	59	63	67
	LPI	78.26	75.88	73.91	73.22	72.30
	TE	6758000	6886000	7062500	7140500	7265500
	AREA_MN	525505.83	505045.85	487978.25	483259.59	476919
	SHAPE_MN	1.77	1.60	1.60	1.57	1.55
景观水平 Landscape level	NP	2065	2184	2272	2343	2419
	ED	10.5096	11.1108	11.6883	12.0096	12.2821
	SHDI	0.6719	0.731	0.7856	0.8118	0.8219
	AREA_MN	326.2107	308.4364	296.4899	287.5053	278.4725
	LSI	23.3146	24.5456	25.728	26.386	26.9438
水平 Level	指标 Metrics	情景 VI Scenario VI	情景 VII Scenario VII	情景 VIII Scenario VIII	情景 IX Scenario IX	情景 X Scenario X
农田斑块类型水平 Farmland class level	CA	60375	65150	67425	69675	69900
	NP	575	618	667	708	716
	LPI	0.58	0.79	0.79	0.79	0.79
	TE	2827500	3049500	3206500	3349500	3366500
	AREA_MN	855.62	1138.07	1103.55	1075.34	1071.98
	SHAPE_MN	1.20	1.20	1.19	1.18	1.18
阔叶林斑块类型水平 Broad-leaved Forest class level	CA	491950	487175	484900	482650	482425
	NP	70	76	78	79.00	79
	LPI	71.47	70.72	70.37	70.03	70
	TE	7341500	7417500	7507500	7581500	7594500
	AREA_MN	471176.30	465963.86	463494.68	461148.31	460923.45
	SHAPE_MN	1.53	1.50	1.49	1.49	1.49
景观水平 Landscape level	NP	2471	2503	2544	2564	2577
	ED	12.6235	12.8284	12.9998	13.0948	13.1609
	SHDI	0.8498	0.8617	0.8687	0.8726	0.875
	AREA_MN	272.6123	269.127	264.7897	262.7243	261.3989
	LSI	27.6429	28.0623	28.4134	28.6079	28.7432

CA:总面积 Class Total Area; NP:斑块数量 Number of Patches; LPI:最大斑块指数 Largest Patch Index; TE:总边缘长度 Total Edge Length; AREA_MN:平均斑块面积 Mean Patch Area; SHAPE_MN:平均形状指数 Mean Patch Shape Index; ED:边缘密度 Edge Density; SHDI:Shannon 多样性指数 Shannon's Diversity Index; LSI:景观形状指数 Landscape Shape Index

142 头;破碎化程度居中的景观情景 V 中马鹿种群的个体数由 7257 头逐渐下降到 195 头;破碎化程度最高的景观情景 X 中马鹿种群的个体数由 7105 头逐渐下降到 180 头,这些破碎化景观情景中马鹿种群的个体数均呈现出急剧下降的趋势(图 7),野猪和孢子在这些破碎化情景中种群动态同马鹿的类似,也都呈现出急剧下降的趋势。对 10 个不同破碎化程度的景观情景中马鹿、野猪和孢子种群的个体数进行方差分析,其结果表明这些景观情景中马鹿的种群动态没有显著差异($P=0.8516$),野猪($P=0.2624$)和孢子($P=0.7636$)的模拟结果也同马鹿的一致,没有显著的差异。由此可见,虽然 10 个景观情景中破碎化程度在逐步增加,但完达山东部地区当前的景观破碎化程度对于东北虎主要猎物的种群动态并没有造成明显的影响。

3 讨论

在完达山东部地区由于强烈的人为干扰,导致东北虎主要猎物种群数量急剧下降,以马鹿为例,1992 年调查个体数量为 7744 头,而到 2002 年仅为 1084 头^[30]。景观破碎化和其他人类干扰因素相交织,在较大的时空尺度上影响着动物种群的动态,传统研究手段难以评价景观破碎化对动物种群动态的影响^[3]。本研究通过空间直观种群模型 LAPS 和情景模拟相结合的“虚拟实验”途径,在控制其他人类干扰因素条件下评价了完达山东部地区景观破碎化对种群动态的影响,结果表明,由于农田的扩展导致了景观破碎化程度逐渐增加,但完达山东部地区当前的景观破碎化程度对东北虎主要猎物种群动态没有显著的影响。这一结论与许多前人研究的结果有所不同,以往的研究表明景观破碎化是动物生存所面临的主要威胁^[4,9,12,14,31-33]。

之所以在完达山东部地区景观破碎化对动物种群动态没有显著影响,主要有以下两点原因:(1)景观破碎化存在着尺度效应,景观格局指数结果分析表明,虽然完达山东部局部地区景观破碎化较为严重(如南部地区,图 1),但在整个景观的尺度上,农田面积仅占完达山东部地区的 10% 左右,当前景观破碎化程度并不严重,阔叶林斑块的优势地位没有改变;(2)在研究过程中,发现意外死亡率的微小变化会导致种群动态有明显的改变,以往的研究也有相似结论^[24],说明在完达山东部地区动物种群动态对意外死亡率的响应十分明显。由于盗猎等强烈的人为干扰,该地区动物种群的数量远没有达到环境容纳量,所以目前的景观破碎化程度对动物种群动态的效应还没有显现出来。

以上分析表明,研究区域东北虎主要猎物种群明显

下降的主要原因不是景观破碎化,而可能是盗猎等人为干扰导致的。刘群秀等人在完达山东部地区进行问卷调查的结果也得出了相同的结论^[30]。盗猎等违法事件具有随机性、隐蔽性的特点,这些因子和景观破碎化等交织在一起,在野外动物调查中难以把握,但这些因子对动物种群动态有较大的影响,评价景观破碎化对种群动态的影响时,如果忽略这些因子则容易得出错误的结论。而应用空间直观种群模型 LAPS 与情景模拟相结合的“虚拟”途径,可以通过控制这些不易确定的因子来模拟和预测景观破碎化对动物种群动态的影响。

此外,由于空间直观模型模拟的尺度通常在景观水平上,在这样大的空间尺度上缺乏长期监测数据,很难对空间直观模型进行验证^[34-35]。遥感所提供的大尺度监测数据使得空间直观模型的验证成为了可能,从遥感影像中却不能够获得动物种群的数量及分布信息,因此,由于当前野生动物调查数据的限制,暂时还不能对 LAPS 模型各个年度的模拟结果都进行完全的验证。LAPS 模型的结构分析在以往的文献中已经进行了说明^[24],同时本研究使用东北虎主要猎物的种群变化趋势、2002 年种群数量和各生境类型中的种群密度对模拟结果进行了验证,LAPS 模型的表现较为理想。可见,LAPS 模型能够模拟现实景观中东北虎主要猎物种群的变化趋势以及景观破碎化和其他人为干扰对东北虎主要猎物种群动态的影响。



图 5 2002 年马鹿集群的空间分布模拟

Fig. 5 The spatial distribution of red deer in 2002

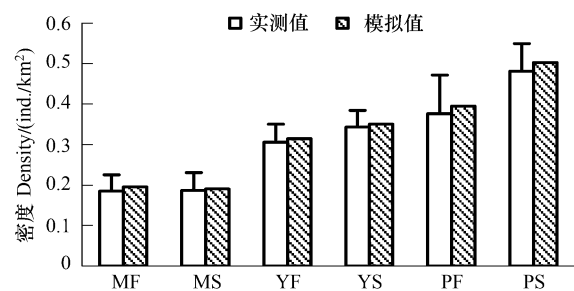


图 6 不同生境类型下模拟 2002 年种群密度与实测数据比较

Fig. 6 Comparison of simulated population density with observation in different habitat types in 2002

MF: 阔叶林中马鹿种群密度; MS: 灌丛中马鹿种群密度; YF: 阔叶林中野猪种群密度; YS: 灌丛中野猪种群密度; PF: 阔叶林中孢子种群密度; PS: 灌丛中孢子种群密度

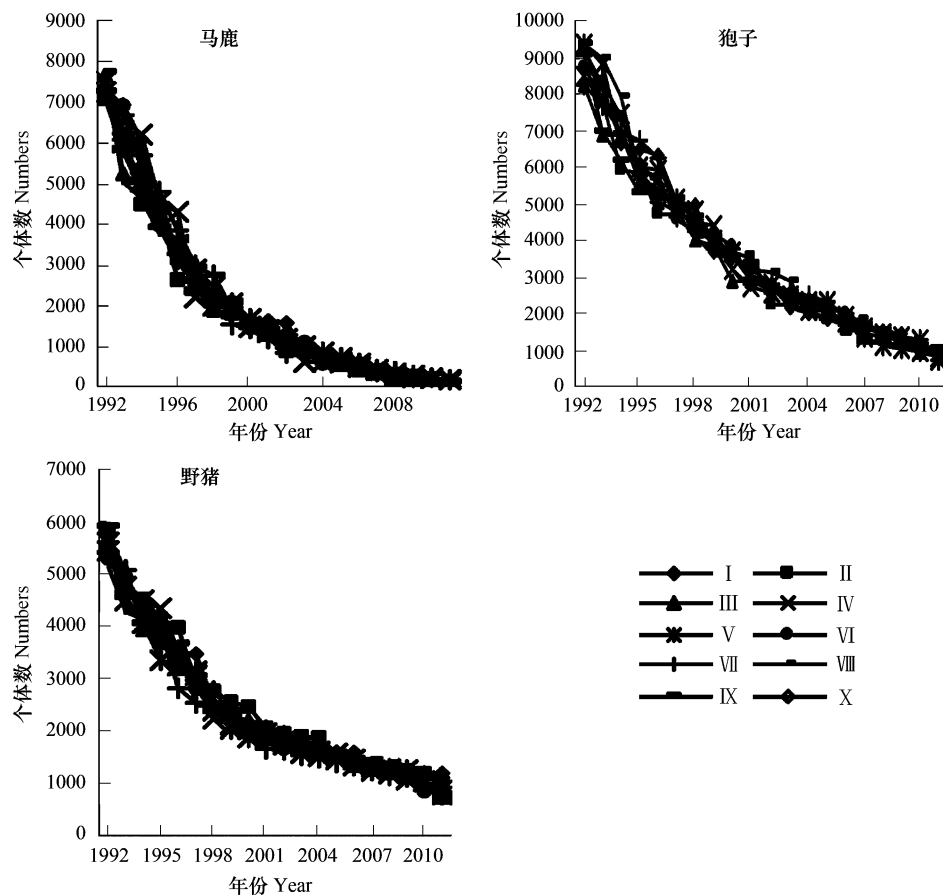


图7 破碎化景观情景中东北虎主要猎物的种群动态

Fig. 7 The simulated prey population dynamics in fragmented landscape scenarios

我国完达山东部东北虎主要猎物密度远远小于自然条件差异不大的俄罗斯远东地区^[36],这可能与盗猎等人为干扰有关。因此,东北虎的保护决策应该优先考虑采取严格有效的措施降低盗猎等人为干扰,保证东北虎主要猎物的生存和种群繁衍,进而实现该地区野生东北虎种群的恢复。

References:

- [1] Harrison S, Bruna E. Habitat fragmentation and large-scale conservation; what do we know for sure? *Ecography*, 1999, 22(3): 225-232.
- [2] Pimm S L, Raven P. Biodiversity: extinction by numbers. *Nature*, 2000, 403: 843-845.
- [3] Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34: 487-515.
- [4] Bascompte J, Sole R V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *The Journal of Animal Ecology*, 1996, 65(4): 465-473.
- [5] Pulliam H R, Dunning J B. Spatially explicit population models. *Ecological Applications*, 1995, 5(1): 2.
- [6] Turner M G, Arthaud G J, Engstrom R T, Engstrom R T, Hejl S J, Liu J, Loeb S, McKelvey K. Usefulness of spatially explicit population models in land management. *Ecological Applications*, 1995, 5(1): 12-16.
- [7] Jepsen J U, Baveco J M, Topping C J, Verboom J, Vos C C. Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal probability: a comparison of three spatially explicit modelling approaches. *Ecological Modelling*, 2005, 181(4): 445-459.
- [8] Kostova T, Carlsen T, Kercher J. Individual-based spatially-explicit model of an herbivore and its resource: the effect of habitat reduction and fragmentation. *Comptes Rendus Biologies*, 2004, 327(3): 261-276.
- [9] Wiegand T, Revilla E, Moloney K A. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology*, 2005, 19(1): 108-121.
- [10] Parysow P, Gertner G. Virtual experimentation: conceptual models and hypothesis testing of ecological scenarios. *Ecological Modelling*, 1997, 98(1): 59-71.
- [11] Southgate R, Possingham H. Modelling the reintroduction of the greater bilby *Macrotis lagotis* using the metapopulation model Analysis of the Likelihood of Extinction (ALEX). *Biological Conservation*, 1995, 73(2): 151-160.
- [12] Schneider M F. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38

- (4): 720-735.
- [13] Jager H I, King A W, Schumaker N H, Ashwood T L, Jackson B L. Spatially uncertainty analysis of population models. *Ecological Modelling*, 2005, 185(1): 13-27.
 - [14] Wiegand T, Moloney K A, Naves J, Knauer F. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *The American Naturalist*, 1999, 154(6): 606-627.
 - [15] Gardner R H, Gustafson E J. Simulating dispersal of reintroduced species within heterogeneous landscapes. *Ecological Modelling*, 2004, 171(4): 339-358.
 - [16] With K A, King A W. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography. *Biological Conservation*, 2001, 100(1): 75-88.
 - [17] Jiang G S, Zhang M H, Ma J Z. The fragmentation and impact factors of red deer habitat in Wandashan region, Heilongjiang Province, China. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 25(7): 1691-1698.
 - [18] Liu H Y, Li Z F, Li X M. Ecological effects on Oriental White Stork (*Ciconia boyciana*) with habitat loss in sub-Sanjiang Plain, China. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 27(7): 2678-2683.
 - [19] Sun H Y, Lu X D, Tian J L, Cheng S T, Li D F, Dong H T. The wild population monitor of Amur tiger in Heilongjiang Province. *Forest Science & Technology*, 2005, 30(6): 33-35.
 - [20] Ahearn S C, Smith J L D, Joshi A R, Ding J. TIGMOD: an individual-based spatially explicit model for simulating tiger/human interaction in multiple use forests. *Ecological Modelling*, 2001, 140(1/2): 81-97.
 - [21] Liu J. ECOLECON: An Ecological-economic model for species conservation in complex forest landscapes. *Ecological Modelling*, 1993, 70(1/2): 63-87.
 - [22] Moen R, Pastor J, Cohen Y. A spatially explicit model of moose foraging and energetics. *Ecology*, 1997, 78(2): 505-521.
 - [23] Wiegand T, Knauer F, Kaczensky P, Naves J. Expansion of brown bears (*Ursus arctos*) into the eastern Alps: a spatially explicit population model. *Biodiversity and Conservation*, 2004, 13(1): 79-114.
 - [24] Guo Q X, Gao M X, Wang H R. Simulation on spatio-temporal dynamics of the main prey populations of *Panthera tigris* in East Wanda Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(7): 1551-1558.
 - [25] Bu R C, Li X Z, Hu Y M, Chang Y, He H S. Scaling effects on landscape pattern indices. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(12): 2181-2186.
 - [26] Hargis C D, Bissonette J A, David J L. The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape Ecology*, 1998, 13(3): 167-186.
 - [27] Li X Z, Bu R C, Chang Y, Hu Y M, Wen Q C, Wang X G, Xu C G, Li Y H, He H S. The response of landscape metrics against pattern scenarios. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 24(1): 123-134.
 - [28] Shen W, Jenerette D G, Wu J, Gardner R H. Evaluating empirical scaling relations of pattern metrics with simulated landscapes. *Ecography*, 2004, 27(4): 459-469.
 - [29] McGarigal K, Marks B J. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Portland: Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351, 1995.
 - [30] Liu Q X, Ma J Z, Xie X C, Zhang M H. Impacts of poaching on wapiti population in Eastern Wanda Mountain, Heilongjiang. *Chinese Journal of Wildlife*, 2007, 28(2): 7-10.
 - [31] Aviron S, Kindlmann P, Burel F. Conservation of butterfly populations in dynamic landscapes: The role of farming practices and landscape mosaic. *Ecological Modelling*, 2007, 205(1-2): 135-145.
 - [32] Cushman S A. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 2006, 128(2): 231-240.
 - [33] Fuhlendorf S D, Woodward A J W, Leslie D M, Sherrod S K. Multi-scale effects of habitat loss and fragmentation on lesser prairie-chicken populations of the US Southern Great Plains. *Landscape Ecology*, 2002, 17(7): 617-628.
 - [34] Xu C G, Hu Y M, Chang Y, Li X Z, Bu R C, He H S. Validation of spatially explicit landscape model. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(6): 127-131.
 - [35] He H S, Hao Z Q, Larsen D R, Dai L, Hu Y, Chang Y. A simulation study of landscape scale forest succession in northeastern China. *Ecological Modelling*, 2002, 156(2-3): 153-166.
 - [36] Miquelle D G, Smirnov E N, Merrill T W, Myslenkov E, Quigley H B, Hornocker M G, Schleyer B. Hierarchical spatial analysis of Amur tiger relationships to habitat and prey. In: Seidensticker J, Christie S, Jackson P, eds. *Riding the tiger: Tiger conservation in human-dominated landscape*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 71-99.

参考文献:

- [17] 姜广顺, 张明海, 马建章. 黑龙江省完达山地区马鹿生境破碎化及其影响因子. *生态学报*, 2005, 25(7): 1691-1698
- [18] 刘红玉, 李兆富, 李晓民. 小三江平原湿地东方白鹳 (*Ciconia boyciana*) 生境丧失的生态后果. *生态学报*, 2007, 27(7): 2678-2683
- [19] 孙海义, 卢向东, 田家龙, 程守涛, 李德福, 董红雨. 黑龙江省东北虎野外种群监测研究. *林业科技*, 2005, 30(6): 33-35
- [24] 国庆喜, 高梅香, 王化儒. 完达山东部地区东北虎主要猎物种群的时空动态模拟. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1551-1558
- [25] 布仁仓, 李秀珍, 胡远满, 常禹, 贺红土. 尺度分析对景观格局指标的影响. *应用生态学报*, 2003, 14(12): 2181-2186
- [27] 李秀珍, 布仁仓, 常禹, 胡远满, 闫青春, 王绪高, 徐崇刚, 李月辉, 贺红仕. 景观格局指标对不同景观格局的反应. *生态学报*, 2004, 24(1): 123-134
- [30] 刘群秀, 马建章, 谢绪昌, 张明海. 黑龙江完达山东部林区偷猎对野生马鹿种群的影响. *野生动物*, 2007, 28(2): 7-10
- [34] 徐崇刚, 胡远满, 常禹, 李秀珍, 布仁仓, 贺红土. 空间直景观模型的验证方法. *生态学杂志*, 2003, 22(6): 127-131.