

种群生存力分析(PVA)的方法与应用*

田瑜¹ 邬建国^{1,2,3} 寇晓军¹ 王天明¹ Andrew T. SMITH² 葛剑平^{1,*}

(¹北京师范大学生命科学院生物多样性及生态工程教育部重点实验室,北京 100875; ²亚利桑那州立大学生命科学学院/全球可持续性科学研究所,美国亚利桑那州 85281; ³内蒙古大学生态、能源和可持续性科学研究中心,呼和浩特 010021)

摘要 随着人们对资源的加速利用,生境丧失和破碎化导致物种濒危问题日益严重.以岛屿生物地理学为理论起源的种群生存力分析(PVA),通过分析和模拟种群动态过程并建立灭绝概率与种群数量之间的关系,为濒危物种保护提供了重要的理论依据和研究途径.在过去的几十年中,种群生存力分析已成为保护生物学中一项重要的研究内容.目前种群生存力分析发展稳定,但对其实际预测能力和准确性尚存质疑,应用方面也有待进一步发展.种群生存力分析的进一步完善还需要在理论和方法上的创新,特别是籍于景观生态学和可持续性科学的理念,将空间分析手段、经济社会因素纳入到物种和种群的预测和管理上,从而使其具有更完整的理论基础和更高的实用价值.为此,本文对种群生存力分析的历史、基本概念、研究方法、模型应用和准确性进行了综述,并提出了有关的研究展望.

关键词 种群生存力分析 最小可存活种群 灭绝风险 种群动态

文章编号 1001-9332(2011)01-0257-11 **中图分类号** Q16 **文献标识码** A

Methods and applications of population viability analysis (PVA): A review. TIAN Yu¹, WU Jian-guo^{1,2,3}, KOU Xiao-jun¹, WANG Tian-ming¹, Andrew T. SMITH², GE Jian-ping¹ (¹Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ²School of Life Sciences/Global Institute of Sustainability, Arizona State University, Tempe, AZ 85281, USA; ³Sino-US Center for Conservation, Energy and Sustainability Science, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China). - *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(1): 257-267.

Abstract: With the accelerating human consumption of natural resources, the problems associated with endangered species caused by habitat loss and fragmentation have become greater and more urgent than ever. Conceptually associated with the theories of island biogeography, population viability analysis (PVA) has been one of the most important approaches in studying and protecting endangered species, and this methodology has occupied a central place in conservation biology and ecology in the past several decades. PVA has been widely used and proven effective in many cases, but its predictive ability and accuracy are still in question. Also, its application needs expand. To overcome some of the problems, we believe that PVA needs to incorporate some principles and methods from other fields, particularly landscape ecology and sustainability science. Integrating landscape pattern and socioeconomic factors into PVA will make the approach theoretically more comprehensive and practically more useful. Here, we reviewed the history, basic conception, research methods, and modeling applications and their accuracies of PVA, and proposed the perspective in this field.

Key words: population viability analysis; minimum viable population; extinction risk; population dynamics.

在过去的50万年里,伴随着行星撞击地球、火山喷发、气候变化、海平面变化和板块漂移,地球上

共发生了5次“物种大灭绝”事件.据统计,由于人类对自然的不断干扰,当前物种灭绝率比背景灭绝率高100~1000倍,导致了地质史上的“第6次物种大灭绝”^[1].1966年,美国濒危物种保护行动将加

* 国家科技基础性工作专项(2006FY210100)资助.

* * 通讯作者. E-mail: gejp@bnu.edu.cn

2010-07-22 收稿,2010-10-29 接受.

州秃鹫 (*Gymnogyps californianus*)、美洲鹤 (*Grus americana*)、黑脚貂 (*Mustela nigripes*) 和麋鹿 (*Elaphurus davidianus*) 等列为濒临灭绝的物种. 种群生存力分析 (population viability analysis, PVA) 以此为契机, 伴随着物种灭绝问题的日益加剧, 于 20 世纪 70 年代应运而生. 虽然 PVA 未能改变这些动物相继灭绝的命运, 但从一个侧面促进了自身的发展和广泛应用^[2].

PVA 理论的起源可以追溯到岛屿生物地理学理论, 该理论探讨了物种丰富度与生境面积以及隔离程度的静态和动态关系, 揭示了物种灭绝与生境面积的依赖关系, 为自然保护区设计原理和实践奠定了理论基础^[3-4].

20 世纪 70 年代, 预测美国黄石国家公园大灰熊 (*Ursus arctos horribilis*) 灭绝风险的公开辩论拉开了 PVA 研究的帷幕. Craighead 等^[5-6] 和 McCullough^[7-8] 分别采用计算模型和替代模型, 以公园的管理方式为背景预测灰熊的种群动态, 前者发现该管理方式会影响灰熊的死亡率, 并最终导致其灭绝; 而后者却得出了截然相反的结论. Shaffer 等^[9] 采用种群随机模型研究了黄石公园棕熊的种群生存力, 并首次提出了最小可存活种群 (minimum viability population, MVP) 的概念. Shaffer 的工作回答了 PVA 研究的两个关键问题: 一、确保关键种能够长期维持的最小种群数量 (MVP) 是多少; 二、如何前瞻性地评估种群大小与灭绝概率的关系. 从此, PVA 研究在数十年间迅速发展 (图 1).

20 世纪 80 年代, PVA 在理解物种灭绝的原因、模式和过程等方面取得了明显的发展, 但研究多是分析单种群的单随机性因素, 并且极少研究遗传随

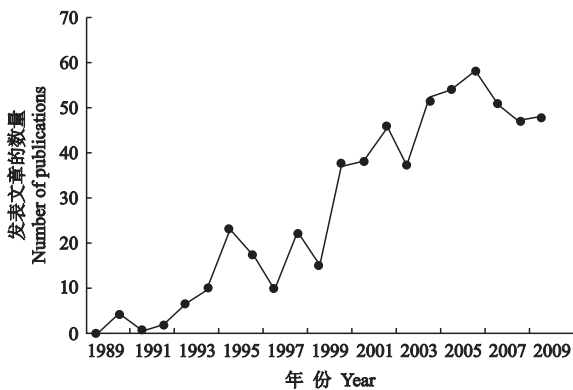


图 1 1989—2009 年 PVA 的文章数量 (数据来自 Web of Science, ISI)

Fig. 1 PVA publications from 1989 to 2009 (data sources: Web of Science, ISI).

机性的问题, 这主要源于数据不足和影响机制尚不确切^[10]. 大量的 PVA 研究涌现于 20 世纪 90 年代^[8,10], 随后大量的研究案例为物种保护计划提供了极大的科学和技术支持. 90 年代初, 邬建国将 PVA 概念引入国内, 并就其研究进展和应用进行了综述^[11-13].

随着 PVA 研究与应用的扩展和深入, 有人质疑 PVA 的准确性, 指出有滥用和误用之例^[10,14-16]. 然而, 保护生物学家普遍认为, 尽管 PVA 存在缺点和不足, 但在保护生物学中的价值是不容忽视的. 随着对物种生态学特征的深入理解, PVA 的研究方法不断创新和改进, 研究对象不断扩大^[17]. 将种群灭绝风险与生境的面积、质量、空间配置相结合的空间显式随机种群模型, 以及使人们得以详细描述个体在景观中迁移的基于个体模拟的 PVA 模型渐渐成为焦点^[4,18]. 本文通过对 PVA 研究的综述, 系统地介绍 PVA 概念的提出和发展, 列举常见的 PVA 研究方法, 并总结其优缺点, 举例说明目前 PVA 在大型食肉动物研究中的应用, 最后讨论 PVA 存在的问题, 提出有关的研究展望, 旨在促进对种群生存力分析概念的深入理解, 使其在濒危物种保护的实践中得以更为广泛而准确的应用.

1 种群生存力和最小可存活种群的概念

种群生存力分析 (PVA) 是通过数据分析或模型模拟确定物种在未来某一人为限定时间段内的灭绝风险^[10]. PVA 多用于识别以物种为中心的重要生态学过程, 预测灭绝概率, 找出致危因素, 为制定有效的保护管理措施提供科学的建议和支持^[4,19]. PVA 的概念有广义和狭义之分, 从定性的不含数学模型的分析手段到定量的空间显式随机模拟模型, 评估物种的灭绝风险和致危因子, 以及物种可恢复概率等问题的一系列方法都属于广义 PVA 的范畴^[3,10,20-22]; 而为更多科学家普遍接受的狭义概念则是采用数学模型和蒙特卡洛 (Monte Carlo) 方法模拟种群动态, 评估随机因素的作用机制, 预测种群未来的变化趋势 (增长/下降), 估算种群灭绝概率的定量模拟方法^[8,22-23].

PVA 最早研究物种灭绝问题的目标是计算“最小可存活种群” (minimum viable population, MVP). MVP 是指在多重随机干扰的情况下, 一个种群能够长期存活的最小个体数^[9]. Shaffer 进一步指出, 导致物种灭绝有多种随机因素, 包括种群统计随机性、遗传随机性、环境随机性和自然灾害. 在此基础上,

他提出了物种水平上确保种群长期存活的定量标准,即“对于任何物种,在可预见的种群统计随机性、遗传随机性、环境随机性和自然灾害的影响下有 99% 的概率能够存活 1000 年的最小的独立种群的个体数量”^[9]。鉴于 MVP 在孤立种群动态研究方面的价值,其概念一经提出,就受到了生态学家的重视,并迅速应用到保护区的设计中^[13,24-25]。

Franklin^[26]认为使物种能够短期(100 年)存活的有效种群(effective population size)不得低于 50 个个体,确保长期存活的有效种群大小则为 500 个,这两个数字后来被称为“魔术数字(magic number)”。根据 MVP 的概念,作用于种群的各种随机性因素、保护计划的时限和种群存活的安全阈值 3 个因素可以决定 MVP 的大小^[25]。在应用过程中,后两个因素由人为限定。因此, MVP 是可变的,并不存在某个“神秘的”种群大小,也不存在对所有种群都适用的 MVP^[4,18,27]。此外,后来的研究表明,由于计算 MVP 需要大量的种群统计学参数和环境参数,而且在取样中往往存在较大误差, MVP 不宜作为 PVA 研究的唯一目标^[8,10,24]。

2 PVA 研究方法

2.1 PVA 模型分类

PVA 的研究方法基本上都基于随机性模拟模型。最早的 PVA 模型是一类描述和分析各种随机因素对小种群灭绝时间影响的模型(类似于 MacArthur 和 Wilson 的岛屿生物地理学和出生-死亡过程模型)。此类模型多应用于单个随机影响因子,而没有综合考虑多种随机因子,因而结论往往具有局限性,仅适用于描述性地分析物种的濒危状况、检验模型假设或解析模型的敏感性。

模拟模型常常要采用蒙特卡洛的方法,结合多种随机因素来模拟种群灭绝风险。目前应用广泛的 PVA 软件,如 RAMAS、VORTEX、ALEX 等多是在模拟模型的基础上开发的。由于该类模型是通过模拟物种在多随机因素作用下生存、繁殖和死亡过程来对未来种群进行预测,模拟结果更可信;然而,正是由于其模拟物种的生命过程,所以对数据要求较高,并要对物种的生态学特点十分熟悉才能达到准确预测的目的。目前 PVA 模型的输出结果通常包括以下几种:

1) 期望种群增长速率(expected growth rates)或期望存活时间(expected persistence time)。

2) 未来某一时间段的种群数量及其变化趋势。

3) 灭绝概率或准灭绝概率:灭绝概率是指种群数量下降到零的概率;准灭绝概率是种群数量达到某一管理策略限定的阈值的概率,该阈值通常大于零,是根据管理政策或物种的生物学特点(包括阿利效应)定义的,当种群达到该阈值时,很难恢复。

4) 敏感性分析:不仅可以用来评估种群灭绝风险等输出的准确性,还可用于确定对种群的增长速率或灭绝风险影响最显著的参数,找出对模型敏感的年龄阶段或影响因子,为制定保护计划提供直接的科学依据。

2.2 常见的 PVA 模型

常见的 PVA 模型包括出生-死亡过程模型(birth-death process models)、矩阵模型(matrix models)、单一种群随机模型(single population stochastic models)、复合种群随机模型(metapopulation stochastic models)、空间显式随机种群模型(spatially explicit models)以及基于个体模拟模型(individual-based simulation models)。

2.2.1 出生-死亡过程模型 出生-死亡过程模型是最早计算种群统计随机性的数学方法,也是最简单的分析种群灭绝的方法。Richter-Dyn 和 Goel^[28]建立的出生-死亡过程模型为:

$$T_{(N)} = \sum_{x=1}^N \sum_{y=x}^{N_m} \frac{1}{y d_{(y)}} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{b_{(z)}}{d_{(z)}} \quad (1)$$

式中: $T_{(N)}$ 为具有 N 个个体种群的平均期望灭绝时间; N_m 为最大种群数量; $b_{(z)}$ 和 $d_{(z)}$ 分别为当个体数为 z 时的出生率和死亡率。

Goodman^[29]在 Richter-Dyn 和 Goel 模型基础上发展了出生-死亡过程模型,描述了种群统计学参数与期望存活时间的关系,即物种的生活史、环境变量与种群生存力的关系,其公式为:

$$T_{(N)} = \sum_{x=1}^N \sum_{y=x}^{N_m} \frac{2}{y[yV_{(y)} - r_{(z)}]} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{V_{(z)}z + r_{(z)}}{V_{(z)}z - r_{(z)}} \quad (2)$$

式中, Goodman 将式(1)中无现实依据的出生率和死亡率替换为含有 $r_{(z)}$ 和 $V_{(z)}$ 的表达式,其中 $r_{(z)}$ 和 $V_{(z)}$ 分别为种群数量为 z 时的种群增长速率和变异。由此,出生-死亡过程模型对影响最大种群数量、种群增长速率及其方差的因子(如各种随机因素)最为敏感。但是,该类模型没有考虑种群的年龄结构,而年龄结构很可能对种群的动态趋势有所影响,进而影响种群灭绝概率。

2.2.2 矩阵模型 最早的矩阵模型是 Leslie 矩阵模型,又称年龄模型^[30]:

$$L = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_3 & 0 \end{bmatrix} \quad (3)$$

式中： F 为不同生活史的个体繁殖率； S 为从一个生活史阶段到下一个生活史阶段的存活率。Lefkovich 矩阵模型是在 Leslie 模型的基础上发展起来的，可以看作是将几个具有相同繁殖率和存活率的生活史合并为一个龄级的更为复杂的矩阵模型。模型中，对于生活史长的物种，成年个体的存活率是一个非常关键的种群统计学参数；对于生活史较短的物种，繁殖率则起着决定性作用^[10]。矩阵模型是最基本的模拟种群生命过程的模型，也是现在广泛使用的许多复杂 PVA 模型的基础和核心。

2.2.3 单一种群随机模拟模型 Shaffer 应用单一种群随机模拟模型(图 2)模拟了美国黄石公园大灰熊种群的灭绝过程，首次考虑了环境随机性。虽然研究中没有考虑阿利效应(Allee effect)和其他社会行

为，而且种群统计随机性、遗传随机性、环境随机性和自然灾害 4 个随机性因素在种群灭绝过程中的作用机制也不得而知，但它仍在 PVA 研究方法中占据不容忽视的地位，不仅是随机模拟模型应用于实际问题的开端，更是 PVA 研究方法发展史上的里程碑。

2.2.4 复合种群随机模型 复合种群模型是一类研究生境状况对复合种群灭绝概率影响的模型(图 2)，可以看做是由多个单一种群构成的结构、功能网络。虽然各亚种群间的复杂关系使复合种群生存力的预测更加具有挑战性^[4,18]，然而复合种群生存力模型确是目前应用最为广泛的一类基础模型。最简单的复合种群模型是由 Levins^[31] 建立的斑块占有率(patch occupancy)模型，其公式为：

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep \quad (4)$$

式中： p 为斑块占有率，即被种群占据的生境斑块比例； c 和 e 分别为目标物种的定居系数和灭绝系数。

Levin 模型是确定性模型，不适于 PVA 研究。但

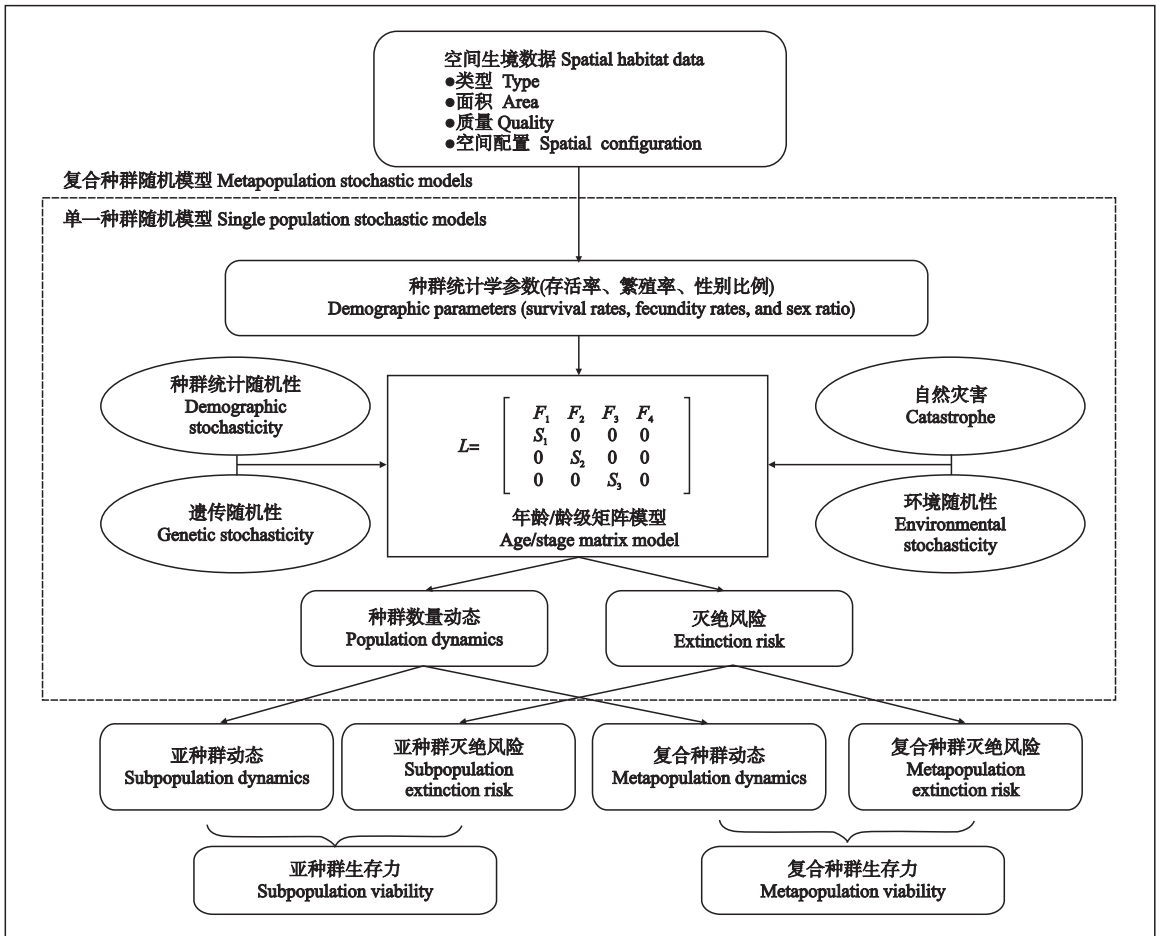


图 2 单—复合种群随机模型框架

Fig. 2 Framework of single population/metapopulation stochastic models.

在此基础上,有多种复合种群随机模型应运而生^[30,32-33]。如,关联函数模型(incidence function models)以生境适宜性评价为前提,通过调查分析不同格局下种群在斑块中存在的概率,模拟预测复合种群在每个斑块的存在与否、迁移状况和灭绝的可能性。有些研究采用逻辑斯蒂回归模型(logistic regression model),通过将物种在某一斑块中存在与否与栖息地变量建立多元回归,从而模拟、预测栖息地状况对种群的影响^[34]。复合种群模拟模型通常要求局部种群在景观上有明确的生境界限,其优点是数据容易获取,缺点是忽略了局部种群动态,且不能模拟种群大小和结构的波动^[30,33]。

2.2.5 空间显式随机种群模型 空间显式随机种群模型是一类将种群时空动态模拟与景观格局在时间和空间上的变化相结合的模型,它多用于复合种群,研究物种各生境斑块的空间结构和生态学过程对内在种群动态的影响,从而实现对生境破碎化的评估和种群影响因子的考察。空间显式随机种群模型可以评估生境的大小、质量、配置的影响,也可以进行种群结构的模拟,有助于为管理者提供选择保护优先级的决策支持;该模型的缺点是数据量较大,特别是环境、物种存活率和繁殖率等^[32,35]。

2.2.6 基于个体的模拟模型 基于个体的模拟模型是目前最为复杂(或详细)的种群动态模型,它依据个体的群体结构,通过模拟每个个体的基本行为(包括生存、交配、繁殖、扩散等活动)预测整个种群的动态(如种群数量、空间分布和灭绝风险)。这些模拟依赖于现存的栖息地、个体年龄、种群大小和群居特征等。该类模型对所模拟的物种具有选择性,而且对数据要求高,研究者须要深入了解每个物种的生物学和生态学特征,并据此为每个物种建模^[36]。

许多 PVA 计算机软件,如 GAPPS、INMAT、ALEX、RAMAS 以及 VORTEX 等已经广泛用于评价物种的灭绝风险,协助保护区设计和管理、森林资源管理,以及物种恢复和迁地保护等。通过对软件模拟结果和准确性的比较发现,GAPPS、ALEX、RAMAS 和 VORTEX 4 个软件的预测能力相似且模拟结果较准确^[37-39]。这 4 个软件模型的应用各有侧重,例如 ALEX 在预测遗传随机性方面较为突出,而 RAMAS/GIS 可与空间数据建立联系。VORTEX 模拟模型可以同时考虑统计随机性、环境随机性、遗传随机性和灾害等因素,国内近年的案例研究多采用该模型。但其不足之处是假设除灾害外的随机因子相对于存活

率是独立的,而且没有考虑密度制约因子等^[32]。Brook 等^[37]建议在研究实例中需要综合考虑多方面因素,对模型和方法进行选择,若能将几种模型的输入、输出统一化,将为 PVA 研究方法的发展、濒危物种的保护提供更为有效的支持。另外,Mills^[39]建议在 PVA 模拟中,至少设置一个不考虑密度制约的情景,以减少密度制约效应因模型差异对种群生存力的不同影响。

3 PVA 模型的应用

3.1 PVA 模型在濒危物种保护中的应用

PVA 作为保护生物学最主要的理论和研究方法之一,为理解物种生存与生境之间的关系、寻求自然资源的合理配置提供了探索研究的平台^[3]。PVA 已经越来越广泛地用于解决保护生物学的实际问题,在物种、种群和生态系统等级上均有广泛的应用。总体来说,PVA 既可以用于分析种群动态过程、评价影响因子的作用、评估物种灭绝风险,亦可为保护生物学管理,特别是濒危物种的保护措施和恢复策略提供科学支持。

PVA 自 20 世纪 90 年代引入国内后,国内的生态学家对其开展了大量的研究和应用,研究对象十分广泛,包括大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、长江江豚(*Neophocaena phocaenoides asiaorientalis*)、黄腹角雉(*Tragopan caboti*)、朱鹮(*Nipponia nippon*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、黑白仰鼻猴(*Rhinopithecus bieti*)、长臂猿(*Nomascus concolor jingdongensis*)等。但研究方法比较单一,多采用 VORTEX 模型,研究结果也只限于模拟和预测种群在未来某时间段内的动态和灭绝风险。

目前,PVA 的研究主要用于解决两大类问题,即种群生存力评估和管理决策^[2]。作为直接衡量物种濒危程度的标准,PVA 通过输入物种的生命特征参数(vital traits)以获得物种在未来某一时间段的灭绝概率或种群数量的变化趋势,这种方法既可用于单物种种群灭绝风险的评估,亦可用于多物种灭绝风险的比较,甚至可以扩展到生态系统脆弱性的研究,而目前更多研究着眼于破碎化生境中复合种群的灭绝风险。同时,种群生存力分析可用来预测(尤其是)小种群变化过程,进而理解物种的濒危机制,或用来探讨导致某一特殊物种下降/灭绝的影响因子、各影响因子之间的相互关系、影响程度等具有实际意义的科学问题。

服务于管理决策的 PVA 研究更为多见,大量研

究表明,PVA对于物种管理十分有效,并已在实际中得到广泛应用.管理决策很重要的一方面是保护区问题,PVA最早的研究目标是计算种群 MVP,通过分析 MVP 所需面积以确定自然保护区的面积,使生态系统的关键种得以维持,从而实现整个生态系统长期维持的目标.PVA可以通过预测物种的灭绝概率确定物种的濒危等级和保护的优先级.在减小或消灭入侵种方面,PVA通过对物种生命过程和影响因子的多情景模拟,将某段特殊的生活史作为目标,或将某种影响因素作为防控策略,控制入侵种的影响.PVA还可以用来确定引入种的最小个体数量,保证其在该数量的基础上能够长期维持健康的可持续种群.PVA在资源利用管理方面的应用主要体现在确定最大物种捕获量,使其在为人类提供一定资源的同时不至灭绝.通过比较多种因素对物种灭绝概率的影响,PVA可根据决策需要模拟多种情景,选择用于濒危物种管理的具体条件,帮助制定具体的保护措施和优先的管理方案.

3.2 PVA在大型食肉动物保护中的应用

人类的自身发展需要大量的土地资源,一系列的人为活动加速了土地利用的变化,导致野生动植物的生境逐渐丧失和破碎化,种群数量大幅下降,逐渐走向衰亡,甚至濒临灭绝.在保护生物学的实际研究中,采用PVA的研究方法定量刻画所有濒危物种的命运是不可行的,每次仅解救一个濒危物种更是没有意义,应该着眼于整个生态系统,从理解生境状况和种群大小、灭绝概率之间的关系入手,为管理提供更为准确、快速、有效的评估手段.生态系统的关键种为研究生态系统的可持续性提供了最佳途径,关键种通常是处于生态系统食物链顶端的食肉动物,它们的体型大、寿命长、繁殖慢,其种群变化往往会导致其他物种的变化,因此,其濒危程度既可以作为考察种群、群落,乃至生态系统敏感性的指标,亦可用于制定保护计划的标准^[22],也就是说生态系统中的关键种若得以维持,其他物种也就得到了保护.

最早采用PVA方法研究大型食肉动物的实例是美国黄石国家公园的灰熊,直至现今,以熊为研究对象的PVA也是最多的,研究问题广泛、数据较充分、时间序列长.特别是灰熊的研究,为PVA理论的深入做出了极大的贡献.根据Web of Science, ISI,以狼(*Canis lupus*)为研究对象的PVA研究约有27篇,数量位居第二,多涉及对影响因素的评估.这与狼的现状有关,因为多数狼种群并非濒危种群,仅为下降种群,因此,保护区等管理策略方面的研究不多见.

近几年,由于虎(*Panthera tigris*)、豹(*Panthera pardus*)的生存状况极为严峻,目前虎的分布区面积仅占其历史分布区的7%,并且由于人-虎矛盾,采伐、盗猎等因素,使其面临更糟的前景^[40-42],因此,以虎、豹为研究对象的PVA文章更多、更深入地分析了不同管理策略的作用.PVA在大型食肉动物中的发展和应用主要涉及以下几方面:

1) 种群濒危状况和影响因素研究

美国黄石国家公园灰熊的多情景模拟显示,其灭绝概率对种群统计随机性十分敏感,种群数量的降低与该因素有很大的关系.对种群统计学参数的敏感同时表现在模型的模拟结果容易受到取样误差的影响.越来越多的研究表明,种群的灭绝风险应该采用有效种群数量来衡量,而不是单纯地通过种群数量反映,因此遗传随机性逐渐成为PVA评估中不可缺少的重要一环.黄石公园灰熊的研究案例证明,虽然种群数量在一个较高的水平,但其遗传多样性相对较低,种群实际的状况较为脆弱^[43].

由于大熊猫的濒危现状,国内很多PVA方面的研究案例是根据其生活习性和生态学特征,模拟其种群未来100年内在多种情景下的存活概率,从而指导保护、放归、管理等方案^[44].侯万儒等^[45]根据黑熊种群的相关参数,采用旋涡模型软件对未来100年卧龙自然保护区、四川九顶山自然保护区和唐家河自然保护区的野生黑熊种群进行了多情景模拟,包括近亲繁殖、食物歉收和人类诱捕等,结果显示这些因素会对种群数量造成严重的影响,并提出了相应的保护性策略.

在以狼为研究对象的PVA研究中,尽管狼的种类各异,采用的具体模型不尽相同,但以探讨影响因素对灭绝概率或种群动态影响的例子居多.其影响因素包括狼种群的社会结构、捕杀、生境变化、猎物生物量、猎物种群动态、人类活动、疾病以及自然灾害事件^[46].遗传随机性方面的研究反映在基因多样性,特别是自交衰退的影响等^[47-48].

盗猎是虎、豹目前所面临的重大威胁.Kenney等^[49]采用基于个体的空间模拟模型详细分析了盗猎对尼泊尔孟加拉虎的严重影响.Chapron等^[50]比较分析了猎物匮乏和盗猎的影响,与前人的研究结果不同,认为与盗猎相比,食物匮乏对种群的影响更大;同时,采用评估种群可持续性模型比较了几种大型猫科动物的脆弱性,认为虎的种群生存力对种群统计随机性更为敏感.Wilkinson和O'Regan^[51]采用VORTEX模型,比较模拟了虎、豹灭绝概率的差异,

得出了与 Chapron 等相反的结论,认为虎比豹的存活能力更强。

2) 管理模式的模拟

以熊为研究对象的 PVA 在选择管理策略方面的应用较为完善,设置多重情景,包括控制捕杀、在考虑野生动物生境选择的前提下规划采伐和建设人工设施以及拟定合理的森林管理策略等,以此选择最佳的、能够缓解人-熊矛盾、达到保护目的的管理策略^[17,52]。另外,缓解人-熊矛盾的研究还包括迁移计划,这类研究在黑熊中较多,评估各影响因子对引入黑熊的定居、存活、繁殖和空间利用等方面的影响,评价引入项目的成功率^[53]。结合其他的分析方法,如决策分析、专家意见、权衡分析、多维方法和管理策略模型,可以弥补取样误差、缺乏验证等不足,提供更高效的管理模式^[54-55]。

Bull 等^[56]和 Chapron^[57]以狼为研究对象分别采用个体模型和种群统计随机性模型评价了多种管理方式的有效性,并提出了保护区设计方案。Fritts 和 Carbyn^[58]、Kojola 等^[48]定量分析了种群通过合理的保护区管理方式,在确保一定的生境连接度状况下可以确保长期存活的种群数量。Carroll 等^[59]采用空间显式随机种群模型,在大尺度上确定了种群恢复优先级,提出了较小尺度的区域引入策略。

Linkie 等^[60]模拟了亚种群在不同的管理模式情景下的生存力,揭示了控制捕杀、合理布局公路和建设生态廊道对种群维持的重要意义。McDonald-Madden 等^[61]和 Chauvenet^[62]等采用缺失信息的决策模型(information-gap decision theory)评估了用于减少虎的捕杀需要的资金投入,为 PVA 提供了更为广阔的应用空间。

3) 保护区的有效性

PVA 在保护区研究领域的贡献不仅体现在最初将 MVP 理论应用于评估保护区面积的合理性上^[63],还包括生境问题和生态系统脆弱性等问题。保护区生境质量是评价保护区有效性的重要指标,一方面可与非保护区生境做比较,另一方面可提供一个较为理想的环境,为种群的随机性研究提供条件。与此同时,保护区生态系统的脆弱性可以通过评价保护区面积和隔离程度得以实现,Gaines 等^[64]通过道路和砍伐对黑熊生境效率和容纳量的影响进一步证实了这一点。同样,无论在景观尺度或斑块尺度上,生境质量下降对灰熊种群灭绝率均有十分深远的影响^[65-68],而生境的连接度比面积更为敏感,生态廊道可以很大程度上减小种群的灭绝率^[69]。

Carroll 和 Miquelle^[59]结合了以脚印分布数据为依据的资源选择模型和空间显式随机种群模型,探讨了保护区和景观基底对种群维持的影响,验证了保护区网络对于防止整个区域灭绝的重要意义。

4 PVA 模型的准确性

4.1 对 PVA 准确性的评价

PVA 出现以来,由于其不可替代的实用价值,很快成为研究和保护濒危物种的重要方法,加上计算机应用技术的迅速兴起,使原本复杂的随机模拟过程变得简易而高效。然而,模型的普遍应用也产生了一些滥用和错用的案例。又因预测本身包含多重不确定性,使不少保护生物学家开始质疑其准确性。PVA 模型究竟能否用于预测种群未来的命运? PVA 的准确率究竟有多大? 如何衡量 PVA 模型的准确性? 这一系列问题成为人们在不断探索其应用的同时所关注的焦点。由此,生态学家们就 PVA 的准确性问题展开了一系列的研究与讨论。

批评者认为,由于数据量不足,PVA 模型的预测方法是不实用的。由于经验数据不可获得,用来评估物种灭绝概率的模型很难验证^[21];不同形式的输入和输出,可导致不同的预测结果;不同模型对不同生态学过程的敏感性不同,可导致结果具有较大差异^[39];短时间的数据和拟合不理想的模型均会导致预测准确性的降低^[15];野外调查获得的种群数量数据往往存在误差,也增加了模型的不确定性。Ludwig^[15]认为,由于这些不确定因素的存在,采用目前的可用数据预测物种灭绝概率是没有实际意义的。在 Ludwig 研究基础上,Fieberg 和 Ellner^[70]分析了 PVA 的准确性,提出两个问题:能否准确地计算灭绝概率? 如果可以,需要多少数据? 结果表明,预测长期的种群灭绝概率需要的数据量极大,并且很难实现。从目前模型的准确度和数据来看,只适用于预测小种群短期的命运,用于预测的原始数据的时长应该至少是模拟时长的 10% ~ 20%^[70]。Beissinger^[8]认为,导致 PVA 不准确的原因包括数据质量差以及在参数选择、模型验证和模型结构等方面的问题。

Brook 等^[38]在 21 个长期的种群生态学研究基础上,检验了多个模型的预测能力和准确性,包括 GAPPS、INMAT、RAMAS/Metapop、RAMAS/Stage 和 VORTEX 等。前一半数据用于模型参数的估计,后一半数据用于评估模型的预测能力,结果显示 PVA 的预测结果颇为准确,模型输出的种群下降风险与实

际观察结果一致;种群数量的预测值与实测数据的差异不显著;同时,5个预测模型的预测结果相似.此研究为PVA用于濒危物种管理的准确性提供了十分有利的支持.然而,该研究引起很大争议. Ellner等^[71]指出其不足之处为没有估计绝灭概率的置信区间、采用几组物种的平均灭绝概率来衡量模型的预测能力不足以代表每组物种的准确度等.他们建议在濒危物种研究中摒弃PVA而改用其他3个替代方法,即采用历史数据预测未来时间段内生境的丧失、种群变化趋势和遗传学方法. Coulson等^[72]也提出, Brook等^[38]研究存在主观性,采用的数据并非都是濒危物种的数据,其数据质量比现实常用的短时间、低质量的濒危物种数据好,不确定性小.

PVA研究实例可以为理论研究提供支持,包括濒危机制和影响因子的研究,特别是通过较长期的经验数据来验证模型的准确性. Wiegand等^[73]利用棕熊数据评价基于个体的空间显式随机种群模型对不确定性因素的模拟是否准确,结果显示校准模型可以实现准确的预测. Patterson和Murray^[74]采用模型重建法(reconstruction methods),以狼为研究对象分析了导致种群生存力产生错误的一个重要原因,即错误地估计种群密度将导致过于悲观的种群状况评估. Wabakken等^[75]利用物种的种群统计学参数,如死亡率和繁殖率,模拟了灰狼(*Canis lupus*)种群从1978到1998年的数量、分布变化和恢复状况,模拟结果与90年代中期的调查数据一致,论证了PVA模型的有效性.

多数的PVA研究是通过模型模拟来实现种群预测的,对于种群数据的准确性要求比较高,因此采用多种方法获取可靠数据用于PVA分析的研究越来越多. 虎、豹善隐蔽又很危险,通过红外相机技术获取的数据结合PVA的研究方法,成为新发展的的重要手段. Karanth等^[76]利用红外相机,采用捕获重捕法评估种群数量,以此数据进行了一系列的PVA分析,并对预测模型进行验证,结果显示此方法准确可行.

4.2 PVA研究须重视的准确性问题

为实现准确预测,谨慎使用PVA模型是十分必要的. PVA模型的有效性和实用价值依赖于所研究物种的生态学特征、所采用数据的准确性以及所关注的科学问题. 在实际应用PVA模型的过程中要注意以下几点:理解目标物种的生态学特性,如密度制约因素、各种影响因子的作用模式等;谨慎考虑各种生态因子、生态过程对物种的影响,对于模拟模型来

说,模型参数的选择与验证更为重要;统一并正规化不同模型的输入和输出,便于多模型比较研究,有利于补充各类模型软件的不足;没有普遍适用的模型,特别是对于面对不同濒危状况物种,根据具体科学问题和基本假设,选择合适的模型结构和尺度,并限定模型的应用范围尤为重要;注重数据的准确性,譬如,在参数化之前,先对数据进行分析、校正,以避免取样误差或参数化失误而导致预测错误;模型预测要有置信区间,以便用来评估其不确定性;检验模型时,必须包括系统参数的敏感性分析;勿将PVA作为直接计算MVP和种群特定的绝灭概率的简单工具,而应重点估计种群的相对绝灭率及其长期动态特征^[14,23].

保护生物学是一门应对和处理危机的学科,即使数据不够完美,仍需要快速而尽量准确地提出用于濒危物种保护的管理方案. PVA可以综合考虑影响种群持续确定因素(如生境丧失和对资源的过度开发)和随机性因素(如环境随机性、遗传随机性),是一个物种保护研究和实践的重要途径.

综上所述,PVA在保护生物学研究中具有十分显著的应用价值,可评估濒危/下降物种的生存力状况、分析它们的影响因子、比较不同的管理策略,甚至为保护区设计方案提供决策支持. PVA不仅对研究对象本身有实际价值,还为其他物种的研究提供了借鉴的实例. 关键种的濒危性在一定程度上也反映了整个生态系统的脆弱状态. 因此,PVA也有助于从生态系统和景观角度提出生物多样性管理策略和保护措施. 另外,这些研究实例也促进了PVA理论的深入,分析和验证PVA方法的准确性与复杂性,并为理论发展指明方向.

5 研究展望

自20世纪70年代起,PVA及其相关概念迅速发展、广泛应用,在80到90年代PVA成为生态学和保护生物学研究中的焦点之一. 此后,随着PVA在濒危物种中的“普及”,出现了很多错误的研究案例,由此,生态学家不断地强调要谨慎使用PVA. 作为评估随机事件影响的预测模型,PVA存在很多的不确定性. 再者,我们对于许多物种的生物学和生态学特征还不甚了解,在模拟过程中,物种生命特征参数不变这一假设也不尽合理. 而且,到目前为止仍然无法计算出自然界需要多少自然生境来维持生物多样性的可持续性,加之生境在不断地变化,预测种群动态就更加困难. PVA的理论研究并不完善,没有

哪一种种群动态模型可以同时综合所有类型的随机事件,以及这些随机事件对所有物种的影响,这都是PVA暂时存在的弊端。但PVA仍不失为保护生物学中不可替代的预测种群濒危状况、分析灭绝原因、评估管理策略的重要方法。

PVA是探究各种环境因子,特别是生境类型、面积、质量和格局是如何影响和控制物种命运的这一问题的最终表达,即寻求有限的土地资源能否维持特定的物种^[3]。自出现以来,PVA就不断地从理论和实际应用两个方面深入发展,一方面探讨物种的濒危机制,另一方面广泛应用于保护生物学中的实际问题。理论方面的进展为实际应用提供了科学依据,而实例研究又为理论发展提供了实验和验证的平台,两个方面相互促进、共同发展,使种群生存力分析迅速成为保护生物学中不可替代的重要研究手段。种群生存力分析目前正处于稳步发展状态,基于以往的研究,本文总结了种群生存力分析仍存在的一些尚待改进的问题,为种群生存力分析今后的发展和完善提供了契机与挑战。

理论方面,需要进一步理清各随机性因素对物种的影响机制,特别是遗传随机性的具体作用和影响有待深入研究。这不仅有待于遗传学方面的发展,更有待于生态学家在如何将遗传随机性量化到种群生存力分析方面的努力。与此同时,种群统计随机性、环境随机性、遗传随机性和自然灾害等4个因子的协同作用远远大于各因子独立作用的简单相加,应该综合考虑这些随机因素之间的关系和它们综合作用的结果。另外,数据的不确定性,如取样误差会直接或间接地影响评估种群生存力的准确性。对于随机模拟模型,要权衡考虑取样数据和预测结果的时长,短时间段的数据往往不足以用来预测长期的种群生存力。

应用方面,独立种群研究已经逐渐被复合种群研究取代,多物种对比研究也屡见不鲜,然而不能仅止步于此,生物多样性保护和生态系统管理要求从更高的尺度上理解物种的生态学过程,因此从生态系统角度对多物种生存力之间关系的研究将成为种群生存力研究的重要内容。用发展的眼光关注尚未解决的实际问题,如物种的相互关系,人为活动对物种生存、迁移和空间分布的影响,以及全球问题,包括气候变化、有毒物质对健康的影响(亚致死问题)、生物入侵等均是种群生存力分析发展的潜在研究问题。生境破碎化是濒危物种目前面临的重大问题之一,虽然短期内不会对种群造成显著影响,但

它增加了种群统计学参数的不确定性,导致孤立种群的遗传多样性降低,对种群的未来有着深远的影响,由此,生境在景观尺度上的空间格局和过程对种群的影响将是种群生存力分析研究的一个重要方向^[4]。

如果理解了物种,包括生态系统关键种的生存需要,那么就已经向理解适宜的生态系统空间需要迈进了一步,如此将有利于景观生态学的定量化,有助于实现空间资源的合理配置和土地利用格局的优化设计,满足当地居民生活与发展的需求,从而达到区域可持续发展的最终目标^[4,18]。同时,基于景观生态学和可持续性科学的理念,将空间分析手段、经济社会因素纳入到物种和种群的预测和管理上,更有利于濒危物种的生存和繁衍,有助于维持整个生态系统的生物多样性,从而使种群生存力分析具有更完整的理论基础和更高的实用价值。

参考文献

- [1] Sodhi NS, Brook BW, Bradshaw CJA. Causes and consequences of species extinction// Levin SA, ed. Princeton Guide to Ecology. Princeton: Princeton University Press, 2009: 514-520
- [2] Beissinger SR, McCullough DR. Population Viability Analysis. Chicago: University of Chicago Press, 2002
- [3] Shaffer ML. Population viability analysis determining nature's share// Meffe GK, Carroll CR, ed. Principles of Conservation Biology. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2009: 215-218
- [4] Wu J-G. Ecological dynamics in fragmented landscapes// Levin SA, ed. Princeton Guide to Ecology. Princeton: Princeton University Press, 2009: 438-444
- [5] Craighead JJ. A Computer Analysis of the Yellowstone Grizzly Bear Population. Missoula, Montana: Montana Cooperative Wildlife Research Unit, 1973
- [6] Craighead JJ, Varney JR, Craighead FC. A Population Analysis of the Yellowstone Grizzly Bears. Missoula: Montana Forest and Conservation Experiment Station, Bulletin 40, 1974
- [7] McCullough DR. Population dynamics of the Yellowstone grizzly bear// Fowler CW, Smith TD, ed. Dynamics of Large Mammal Populations. New York: John Wiley and Sons, 1981: 173-196
- [8] Beissinger SR. Population viability analysis: Past, present, future// Beissinger SR, McCullough DR, ed. Population Viability Analysis. Chicago: University of Chicago Press, 2002: 5-17
- [9] Shaffer ML. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 1981, **31**: 131-134
- [10] Boyce MS. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1992, **23**: 481-506
- [11] Wu J-G (邬建国). Nature conservation theory and MacArthur-Wilson model. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1990, **10**(2): 187-191 (in Chinese)
- [12] Wu J-G (邬建国). Nature conservation and conservation biology: Concepts and models// SinoEco, ed. Ad-

- vances in Modern Ecology. Beijing: Science and Technology Press, 1992: 174-186 (in Chinese)
- [13] Wu J-G (邬建国). Mathematical modeling and nature conservation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1992, **3**(3): 286-288 (in Chinese)
- [14] Beissinger SR, Westphal MI. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management*, 1998, **62**: 821-841
- [15] Ludwig D. Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*, 1999, **80**: 298-310
- [16] Taylor BL. The reliability of using population viability analysis for risk classification of species. *Conservation Biology*, 1995, **9**: 551-558
- [17] Boyce MS, Kirsch EM, Servheen C. Bet-hedging applications for conservation. *Journal of Biosciences*, 2002, **27**: 385-392
- [18] Wu J-G (邬建国). Changing perspectives on biodiversity conservation: From species protection to regional sustainability. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2008, **16**(3): 205-213 (in Chinese)
- [19] Morris WF, Bloch PL, Hudgens BR, et al. Population viability analysis in endangered species recovery plans: Past use and future improvements. *Ecological Applications*, 2002, **12**: 708-712
- [20] Akçakaya HR, Burgman MA, Ginzburg LR. Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises Using RAMAS EcoLab 2.0. Setauket, New York: Applied Biomathematics, 1999
- [21] Burgman MA, Ferson S, Akçakaya HR. Risk Assessment in Conservation Biology. London: Hapman and Hall, 1993
- [22] Doak DF, Finkelstein ME, Bakker VJ. Population viability analysis// Levin SA, ed. Princeton Guide to Ecology. Princeton: Princeton University Press, 2009: 438-444
- [23] Reed JM, Mills LS, Dunning JB, et al. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology*, 2002, **16**: 7-19
- [24] Soulé ME. Viable Populations for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 1987
- [25] Shaffer ML. Minimum viable population: Coping with uncertainty// Soulé ME, ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 1987: 69-86
- [26] Franklin IR. Evolutionary change in small populations// Soulé ME, Wilcox BA, ed. Conservation Biology: An Evolutionary Ecological Perspective. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1980
- [27] Gilpin ME, Soulé ME. Minimum viable population: Processes of species extinction// Soulé ME, ed. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1986: 19-34
- [28] Richter-Dyn N, Goel NS. On the extinction of a colonizing species. *Theoretical Population Biology*, 1972, **3**: 406-433
- [29] Goodman D. The demography of chance extinction// Soulé ME, ed. Viable Population for Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 1987: 11-34
- [30] Akçakaya HR, Sjögren-Gulve P. Population viability analyses in conservation planning: An overview. *Ecological Bulletins*, 2000, **48**: 9-21
- [31] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 1969, **15**: 237-240
- [32] Akçakaya HR. Linking population-level risk assessment with landscape and habitat models. *Science of the Total Environment*, 2001, **274**: 283-291
- [33] Hanski I. Metapopulations of animals in highly fragmented landscapes and population viability analysis// Beissinger SR, McCullough DR, ed. Population Viability Analysis. Chicago: University of Chicago Press, 2002: 86-107
- [34] Sjögren-Gulve P, Ray C. Using logistic regression to model metapopulation dynamics: Large-scale forestry extirpates the pool frog// McCullough DR, ed. Metapopulations and Wildlife Conservation. Covelo: Island Press, 1996: 111-137
- [35] Burgman MA, Possingham H. Population viability analysis for conservation: The good, the bad and the undescribed// Young AG, Clarke GM, ed. Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 97-112
- [36] Schiegg K, Walters JR, Priddy JA. Testing a spatially explicit, individual-based model of Red-cockaded Woodpecker population dynamics. *Ecological Applications*, 2005, **15**: 1495-1503
- [37] Brook BW, Burgman MA, Frankham R. Differences and congruencies between PVA packages: The importance of sex ratio for predictions of extinction risk. *Conservation Ecology*, 2000, **4**: 6
- [38] Brook BW, O'Grady JJ, Chapman AP, et al. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, 2000, **404**: 385-387
- [39] Mills LS. Factors leading to different viability predictions for a grizzly bear data set. *Conservation Biology*, 1996, **10**: 863-873
- [40] Dinerstein E, Loucks C, Wikramanayake E, et al. The fate of wild tigers. *Bioscience*, 2007, **57**: 508-514
- [41] Li Z-W (李钟汶), Wu J-G (邬建国), Kou X-J (寇晓军), et al. Land use pattern and its dynamic changes in Amur tiger distribution region. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(3): 713-724 (in Chinese)
- [42] Tian Y (田瑜), Wu J-G (邬建国), Kou X-J (寇晓军), et al. Spatiotemporal pattern and major causes of the Amur tiger population dynamics. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2009, **17**(3): 211-225 (in Chinese)
- [43] Miller CR, Waits LP. The history of effective population size and genetic diversity in the Yellowstone grizzly (*Ursus arctos*): Implications for conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, **100**: 4334-4339
- [44] Zhang Z-J (张泽钧), Hu J-C (胡锦矗), Wu H (吴华), et al. A analysis on population viability for Giant Panda in Tangjiahe. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(7): 990-998 (in Chinese)
- [45] Hou W-R (侯万儒), Ren Z-L (任正隆), Hu J-C (胡锦矗). A preliminary analysis on population viability for black bear in Tangjiahe. *Guangxi Sciences* (广西科学), 2003, **10**(4): 301-304 (in Chinese)
- [46] Smith DW, Bangs EE, Oakleaf JK, et al. Survival of colonizing wolves in the northern rocky mountains of the United States, 1982-2004. *Journal of Wildlife Manage-*

- ment, 2010, **74**: 620–634
- [47] Hagenblad J, Olsson M, Parker HG, *et al.* Population genomics of the inbred Scandinavian wolf. *Molecular Ecology*, 2009, **18**: 1341–1351
- [48] Kojola I, Kaartinen S, Hakala A, *et al.* Dispersal behavior and the connectivity between wolf populations in northern Europe. *Journal of Wildlife Management*, 2009, **73**: 309–313
- [49] Kenney JS, Smith JLD, Starfield AM, *et al.* The long-term effects of tiger poaching on population viability. *Conservation Biology*, 1995, **9**: 1127–1133
- [50] Chapron G, Miquelle DG, Lambert A, *et al.* The impact on tigers of poaching versus prey depletion. *Journal of Applied Ecology*, 2008, **45**: 1667–1674
- [51] Wilkinson DM, O'Regan HJ. Modelling differential extinctions to understand big cat distribution on Indonesian islands. *Global Ecology and Biogeography*, 2003, **12**: 519–524
- [52] McLoughlin PD, Taylor MK, Cluff HD, *et al.* Population viability of barren-ground grizzly bears in Nunavut and the Northwest Territories. *Arctic*, 2003, **56**: 185–190
- [53] Wear BJ, Eastridge R, Clark JD. Factors affecting settling, survival, and viability of black bears reintroduced to Felsenthal National Wildlife Refuge, Arkansas. *Wildlife Society Bulletin*, 2005, **33**: 1363–1374
- [54] Huber D, Kusak J, Majic-Skrbinsek A, *et al.* A multi-dimensional approach to managing the European brown bear in Croatia. *Ursus*, 2008, **19**: 22–32
- [55] Maguire LA, Servheen C. Integrating biological and sociological concerns in endangered species management: Augmentation of grizzly bear populations. *Conservation Biology*, 1992, **6**: 426–434
- [56] Bull J, Nilsen EB, Mysterud A, *et al.* Survival on the border: A population model to evaluate management options for Norway's wolves *Canis lupus*. *Wildlife Biology*, 2009, **15**: 412–424
- [57] Chapron G, Legendre S, Ferriere R, *et al.* Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies*, 2003, **326**: 575–587
- [58] Fritts SH, Carbyn LN. Population viability, nature reserves, and the outlook for gray wolf conservation in North America. *Restoration Ecology*, 1995, **3**: 26–38
- [59] Carroll C, Miquelle DG. Spatial viability analysis of Amur tiger *Panthera tigris altaica* in the Russian Far East: The role of protected areas and landscape matrix in population persistence. *Journal of Applied Ecology*, 2006, **43**: 1056–1068
- [60] Linkie M, Chapron G, Martyr DJ, *et al.* Assessing the viability of tiger subpopulations in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology*, 2006, **43**: 576–586
- [61] McDonald-Madden E, Baxter PWJ, Possingham HP. Making robust decisions for conservation with restricted money and knowledge. *Journal of Applied Ecology*, 2008, **45**: 1630–1638
- [62] Chauvenet ALM, Baxter PWJ, McDonald-Madden E, *et al.* Optimal allocation of conservation effort among subpopulations of a threatened species: How important is patch quality? *Ecological Applications*, 2010, **20**: 789–797
- [63] Wielgus RB. Minimum viable population and reserve sizes for naturally regulated grizzly bears in British Columbia. *Biological Conservation*, 2002, **106**: 381–388
- [64] Gaines WL, Lyons AL, Lehmkuhl JF, *et al.* Landscape evaluation of female black bear habitat effectiveness and capability in the North Cascades, Washington. *Biological Conservation*, 2005, **125**: 411–425
- [65] Benson JF, Chamberlain MJ. Space use and habitat selection by female Louisiana black bears in the Tensas River Basin of Louisiana. *Journal of Wildlife Management*, 2007, **71**: 117–126
- [66] Doak DF. Source-sink models and the problem of habitat degradation: General models and applications to the Yellowstone grizzly. *Conservation Biology*, 1995, **9**: 1370–1379
- [67] Horino S, Miura S. Population viability analysis of a Japanese black bear population. *Population Ecology*, 2000, **42**: 37–44
- [68] Howe EJ, Obbard ME, Schaefer JA. Extirpation risk of an isolated black bear population under different management scenarios. *Journal of Wildlife Management*, 2007, **71**: 603–612
- [69] Cushman SA, McKelvey KS, Schwartz MK. Use of empirically derived source-destination models to map regional conservation corridors. *Conservation Biology*, 2009, **23**: 368–376
- [70] Fieberg J, Ellner SP. When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology*, 2000, **81**: 2040–2047
- [71] Ellner SP, Fieberg J, Ludwig D, *et al.* Precision of population viability analysis. *Conservation Biology*, 2002, **16**: 258–261
- [72] Coulson T, Mace GM, Hudson E, *et al.* The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, **16**: 219–221
- [73] Wiegand T, Revilla E, Knauer F. Dealing with uncertainty in spatially explicit population models. *Biodiversity and Conservation*, 2004, **13**: 53–78
- [74] Patterson BR, Murray DL. Flawed population viability analysis can result in misleading population assessment: A case study for wolves in Algonquin Park, Canada. *Biological Conservation*, 2008, **141**: 669–680
- [75] Wabakken P, Sand H, Liberg O, *et al.* The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian Peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology*, 2001, **79**: 710–725
- [76] Karanth KU, Nichols JD, Kumar NS, *et al.* Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture sampling. *Ecology*, 2006, **87**: 2925–2937

作者简介 田 瑜,女,1981年生,博士研究生. 主要从事景观生态学和保护生物学研究. E-mail: yutian0725@gmail.com

责任编辑 孙 菊