

VORTEX 模型及其在小种群保护中的作用

覃建庸¹, 陈名红², 向左甫^{1*}

(1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 湖南长沙 410004; 2. 云南民族大学化学与生物技术学院, 云南昆明 650031)

摘要 介绍了 VORTEX 模拟模型的产生和特点, 同时综述了国内在小种群保护上所做的一些工作。

关键词 VORTEX; 小种群; 保护

中图分类号 X176 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2008)20-08783-03

VORTEX Model and Its Function in Small Population Protection

QIN Jian-yong et al (College of Life Sciences and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha, Hunan 410004)

Abstract The production and characteristics of VORTEX model were introduced. Meanwhile, the works on small population protection in China were reviewed.

Key words VORTEX; Small population; Protection

小种群的保护是保护生物学中一个重要的问题,基本上所有濒危的动植物都是小种群。因为小种群的种群数量小,其自身数量变化的统计学随机性较大,而且更容易受到环境波动、灾害、遗传漂变和近交衰退的影响,所以更加容易灭绝。目前,种群生存力分析(Population Viability Analysis,简称PVA)在小种群的保护上已经形成了一套比较完备的理论和方法。其中,VORTEX模拟模型是目前应用最广泛的PVA模型之一,已应用于几十个物种的PVA。20世纪90年代以来,中国学者运用该模型对一些珍稀濒危物种进行了模拟,得到了一些对物种保护有重要意义的研究成果。

1 小种群

由于人类活动的影响,栖息地的破碎和片段化,使过去曾经广泛分布且占有大而连续栖息地的动物种群,如今被隔离为一个个小种群。这些孤立的小种群不仅受到人类活动、栖息地恶化和丧失的影响,而且面临着遗传漂变、近交衰退和自然灾害的威胁。在这些因素的作用下,小种群的数量进一步下降,遗传多样性进一步丧失,近亲繁殖率增加,后代对环境变化和灾害的抵御能力进一步降低,形成恶性循环。当一个种群的数量下降到将要进入灭绝旋涡时,这个种群称为最小可存活种群(Minimum Viable Population,简称MVP)。

现在的研究认为 MVP 包括 3 个要素:①作用于种群的各种随机效应;②保护计划中的时间期限;③种群存活的安全界限。其中第一个问题服从科学的解答,后 2 个问题与社会经济等关系密切。因此,MVP 的时间期限和存活概率的标准是可变的。不同的物种因为其种群特征、遗传学特征、所处的生态环境和受威胁的程度不同,MVP 的标准也不同。而且不同国家和民族、不同社会和经济条件对同一物种制定的 MVP 标准也不同。

一直以来,小种群的保护都是生物多样性保护中一个热点问题,原因主要有 3 点:①目标性。在同一时间内保护所有的物种是不可能的,明智的做法是把有限的人力、物力和财力投入到更容易灭绝的小种群上,首先防止它们的灭

绝;②困难性。小种群对环境随机性、遗传随机性、种群统计随机性和灾害随机性的抵御能力非常薄弱,种群越小,随机因素对种群的影响越大。即使没有任何人为干扰,小种群的命运依然主要操纵在随机事件手中。李欣海等对朱鹮的种群生存力分析显示,即使在最乐观的情况下,种群 50 年后的存活概率仍只有 48%^[1]。而且小种群由于研究困难,生态学和遗传学资料的缺乏也为其保护带来了很大的困难;③紧迫性。由于小种群极易灭绝,快速拯救是一项十分迫切的任务。

20 世纪 80 年代中期以后,随着全球保护意识的快速提高和保护生物学的迅猛发展,种群生存力分析(PVA)技术逐渐成为研究种群保护的主要手段,PVA 用计算机对种群在一定时间段内的灭绝概率进行分析和模拟,以期得到对种群存活概率产生重要影响的关键因子,为更加合理地保护和管理珍稀濒危物种提供科学依据。

2 VORTEX 模型及特点

2.1 VORTEX 模型的产生 VORTEX 模拟模型最初称为 SIMPOP,是 1989 年提出的,由 SPGPC 的 Basic 程序转化成 C 程序语言而成。IUCN 物种存活委员会保护繁育专家组(CB-SG)、美国渔业和野生生物署和波多黎各自然资源保护部组织的 PVA 研讨班首次应用 SIMPOP 进行灰蟾蜍的种群生存力分析,SIMPOP 随后应用到其他受威胁物种,每次应用均做不同的修改。1989 年在做模拟遗传过程时将其更名为 VORTEX(根据灭绝旋涡 VORTEX 命名);1990 年,将能模拟多种群的版本更名为 VORTICE。但能力较强的仍然是 VORTEX。

VORTEX 模拟模型由 27 个模块组成,应用蒙特卡罗随机取样法,将种群动态模拟为有一定发生概率的相互独立的序列事件,表现野生动物种群在多种确定性和随机性因素相互作用下的综合结局。它模拟生死过程和基因代代相传的过程,在一定的概率分布的制约下,通过产生随机数来确定每个个体的生死、雌体每年产子数量而后雌雄率,确定同一基因位点上 2 个等位基因中的哪一个传给子代。它也能模拟密度制约下的繁殖率变化趋势,环境容纳量的线性变化,从两项分布或正态分布中抽样确定出生率、死亡率和容纳量,模拟环境变异和灾害对种群灭绝概率的影响,还能模拟补充或收获个体的种群或亚种群动态。VORTEX 能输出种群平均增长率、种群灭绝概率、种群灭绝的平均时间、存活种

基金项目 中南林业科技大学引进人才经费资助(101-0654)。

作者简介 覃建庸(1973-),女,湖南长沙人,实验师,从事野生动植物保护研究。*通讯作者。

收稿日期 2008-04-18

群的平均大小和遗传多样性的损失。

2.2 VORTEX 模型的适用对象 不同的 PVA 模型有不同

的优点和缺点。VORTEX 模型不适用与适用对象的特点详见表 1。

表 1 VORTEX 模型不适用对象与适用对象比较

Table 1 Comparison of inapplicability object and applicability object in VORTEX model

VORTEX 模型不适用对象 Inapplicability object of VORTEX model	VORTEX 模型适用对象 Applicability object of VORTEX model	VORTEX 模型不适用对象 Inapplicability object of VORTEX model	VORTEX 模型适用对象 Applicability object of VORTEX model
高繁殖率	低繁殖率	一夫多妻制	一夫一妻或一夫多妻制
寿命短	寿命长	随机交配	某些成年个体不能参与繁殖
单倍染色体	双倍染色体	初始种群是稳定的年龄结构	初始种群不是稳定的年龄结构
种群存活不受遗传变异影响	遗传变异对种群存活具有重要影响	稳定不变的性比	不平衡的性比
局部种群数量大于 500	局部种群数量小于 500	对种群不进行任何管理	人为管理种群
不可以估计不同年龄的繁殖率和存活率	可以估计不同年龄的繁殖率和存活率	不能预测栖息地质量变化	能预测栖息地质量变化
固定的繁殖率和存活率	繁殖率和存活率因年龄不同而异	植物、无脊椎动物、鱼、两栖动物	鸟类、哺乳动物、爬行动物
种群存活不受灾害影响	灾害对种群存活具有重要影响	拥有大量的钱(购买软件)	拥有大量时间(收集数据)

2.3 VORTEX 模型的假设 任何一个模型都是建立在一定的假设基础上的,模型的假设是否合理是一个模型成功的关键。VORTEX 模型有 9 个重要的数学或生物学假设:

①当种群大小小于环境容纳量时,存活概率是密度独立的。当种群超过环境负载量时,附加的额外死亡率同等地影响所有的年龄和性别组;②假设有关种群大小变化与遗传变异间的关系仅存在于一个位点;③繁殖年龄的所有繁殖个体具有相等的繁殖概率;④种群的生活史特征(出生、死亡、迁移、收获和补充)被模拟为离散序列,并且是季节性事件;⑤假设近交对种群的影响仅有 2 种情况,即隐性致死和杂种优势;⑥个体繁殖和死亡率的概率从第一次繁殖到最大寿命均为常数;⑦灾害对种群的影响假定仅在事件发生的那年,不考虑灾害的滞留效应;⑧种群迁移速率不依赖于年龄和性别;⑨假设种间不存在相互作用关系。由此可见,几乎所有的假使在实际应用中都会遇到挑战,如果研究对象的生活史特征与上述假设有严重冲突,就不能选用该模型或需要对模型进行适当的修改。例如假设①,对具有领域性的物种来说,当环境容纳量达到饱和时,一般是必须迁移的性别的年轻个体受到的影响较其他个体大;假设②忽略了位于相同染色体的基因间的潜在复杂关系;假设③,对于群居并存在社会等级的物种可能就不太合适;假设④,将种群的生活史特征(出生、死亡、迁移、收获和补充)模拟为离散序列,显然与实际情况存在很大差距;假设⑤,对于不同物种近交对种群的影响是不同的,可能存在不止 2 种情况;假设⑥,个体繁殖和死亡率的概率在绝大多数物种中都不是常数;假设⑦,很多情况下灾害的影响是滞后的;假设⑧,对于多数动物,可能迁移的大部分都是年轻个体,而且迁移的性别依物种的不同而各有差异,如黑猩猩是雌性外迁,非洲狮则是雄性外迁,而黑长臂猿是雌雄两性都外迁;假设⑨,任何一个物种都不是孤立存在的,它们生活在环境之中,所以物种间的相互关系是十分复杂的。

2.4 VORTEX 模型需要的数据 根据 VORTEX 模型的要求,需要以下数据:种群数量;雌雄开始繁殖的年龄、最大繁殖年龄、每胎最大产子数及不同数量的分布频率,新生儿雌雄性比和近亲交配的致死当量;配偶制、种群的年龄结构和性比;每年参加繁殖的雌性比率;各个不同年龄阶段的死亡

率;配偶垄断程度及能成功繁殖的雄性比率;可能发生的灾害及灾害对存活率和死亡率的影响;收获和补充个体数及时间间隔;如果是研究复合种群动态还需要各亚种群之间的迁移率、迁移个体的性别、迁移死亡率;如果种群繁殖率是密度制约的,需要得到密度制约下的繁殖率变化趋势;如果环境容纳量不是固定不变的,需要给出环境容纳量的线性变化。

对于一个急需保护的物种来说,要收集到所有数据,是相当困难的,而且可能在收集到数据前种群已经灭绝^[2]。这就需要借已有的资料做合理的推测,借助亲缘种的有关资料或根据经验进行合理的估计,但是这种估计应在可能的条件下力求准确。

2.5 VORTEX 模型的优缺点分析

2.5.1 优点。VORTEX 模型的优点有以下几个方面。①VORTEX 模型全面概括了种群统计随机性、环境随机性、遗传随机性和灾害随机性,并引入了密度制约、年龄结构、性比、婚配方式和异质种群等因素的作用,而且还包括了栖息地变化、捕杀、释放等确定性过程,最大限度地模拟了种群的真实动态。②VORTEX 模型的用户界面十分友好,简单易用。只要使用过微软的视窗操作系统的用户,即使是初次使用,也并不困难。从数据的输入、模拟到结果的输出,整个过程都是视窗操作。如果遇到什么疑问可以很方便地从“帮助”中得到解答。而且软件还提供自动提示功能,当鼠标指向一个“按钮”或“图框”时软件自动显示该“按钮”或“图框”的有关信息。软件还提供图表输出功能,用户可以选择所需要的结果按要求制成所需的图表,方便地打印出来。并且软件可以随时输入报告,用户可以从记录中看到自己曾经输入的所有信息,并且这些信息可以很方便的打印出来。③VORTEX 模型提供密度制约下的繁殖率变化,环境容纳量的线性变化,从两项分布或正态分布中抽样确定出生率、死亡率和容纳量,环境变异和灾害对种群灭绝概率的影响的各种方程式,用户可以根据研究对象的特点选择适合研究对象的方程式。④灵敏度分析已经成为种群生存力分析的一个重要内容。利用 VORTEX 模型进行参数的灵敏度分析,是十分方便而且有意义的。通过对不同初始参数的设置和组合,得到种群的不同命运,了解危害种

群存活的关键因素、种群灭绝的过程、灭绝风险和存活的基本条件、不同人为管理措施对种群存活的意义。以此为理论基础,为管理决策者和政策制定者对种群的管理提供可靠的科学依据,从而更好地保护物种。张先锋等在介绍 VORTEX 模型时模拟了 *Lipotes vexillifer* 在不同的初始种群大小和不同的死亡率的情况下白鳍豚种群大小和绝灭率的变化^[3]。李欣海等分析了不同程度的密度制约、不同的灾害频率和不同的环境变化情况下朱鹮灭绝率的变化^[1]。李欣海等模拟了环境波动、灾害和栖息地变化对佛坪大熊猫种群的影响^[4]。郭建等对沱江地区大熊猫种群的灵敏度分析显示灾害和环境变化对种群存活概率具有很大影响^[5]。张先锋等分析了环境恶化、补充个体、自然灾害对长江江豚的影响^[6]。侯万儒等分析近交繁殖和灾害对卧龙自然保护区黑熊种群的影响^[7]。任文华等分析了近交衰退、灾害和捕杀对马边大风顶自然保护区大熊猫种群的影响^[8]。张泽钧分析了环境容纳量、补充个体、近亲繁殖、灾害和成功的迁移率等因素对唐家河大熊猫种群的影响^[9]。

2.5.2 缺点。VORTEX 模型的缺点有 2 个方面。①需要的参数多,难收集。VORTEX 模型需要的参数太多,有些数据很难收集,如异质种群间的迁移率,迁移过程中的死亡率,密度制约下的繁殖率变化趋势,灾害对种群的影响等,导致模型的应用受到了一定程度的限制。有些急需保护的小种群可能在收集到可供分析的数据之前已经灭绝。②每个物种都有其特殊性,任何一个模型都不可能适用于所有的物种。从理论上讲,每个物种的种群生存力分析都应该建立一个独特的模型,但由于时间和资金的限制,不可能达到这种目标。所以任何一个模型都不是完美的。VORTEX 模型同样如此,模型的假设可能对某些物种不太合适,如对于黑长臂猿一夫一妻和一夫二妻并存的这种配偶制度,模型就不能给出合理的解决办法。

3 VORTEX 模型在国内小种群保护中的应用

20 世纪 90 年代以来,国内的一些研究学者已经应用 VORTEX 模型对白鳍豚^[3]、大熊猫^[4-5,8-9]、朱鹮^[1]、长江江豚^[3]、黑熊^[7]、黑长臂猿^[10]和黄腹角雉^[11]的 PVA 进行了研究,并提出了相应的保护管理对策。

张先锋等利用 1993 年 6 月 1~4 日在南京召开的白鳍豚种群生存力评价学术讨论会上讨论和掌握的资料对 100 年内各种死亡率下白鳍豚的种群动态进行了模拟,并介绍了 VORTEX 模型的使用,结果显示:通过 VORTEX 模型预测的结果与他们对白鳍豚生态学十几年的研究结果是相符的^[3]。这在某种程度上也说明 VORTEX 模型预测种群的动态变化趋势是可行的。

李欣海等应用 VORTEX 模型模拟了佛坪大熊猫种群未来 100 年的种群动态,并分析了环境波动、近交衰退、灾害和迁移对种群长期存活的影响,结果显示:佛坪大熊猫种群未来 100 年内大体稳定,略有下降的趋势。近交衰退和灾害直接影响了种群的长期存活,而增加环境容纳量和迁移成功率有助于种群的长期存活。以此为依据他们提出佛坪大熊猫种群保护工作的关键是在控制灾害的同时,扩大栖息地,建立生态走廊,停止森林采伐,以及外迁保护区内

的居民,减少人为干扰^[4]。

李欣海等根据对唯一一个朱鹮野生种群 14 年的种群数据,利用 VORTEX 模型对其种群动态进行了预测,结果显示:按前十年的生存状况,朱鹮在 50 年内灭绝的可能性是 98.5%,平均灭绝时间是 15.72 年;灵敏度分析表明,灾害随机性和环境随机性对种群存活有明显的影响。根据分析的结果,他们提出朱鹮保护工作的重点是确保成体及幼体的存活,减少意外死亡,即加强对捕猎活动的管理和对天敌的控制,以及减轻污染,提高食物丰富度,保证朱鹮的体质,以抵御各种环境变化^[1]。

张先锋等运用 VORTEX 模型预测了未来 100 年长江江豚的种群动态,结果显示:长江江豚未来 100 年内灭绝的概率是 0.01,平均灭绝时间是 100 年;如果长江环境进一步恶化,其灭绝概率将大幅度提高、灭绝时间也将随之提前到 24~94 年;如果建立饲养种群并结合饲养种群对自然种群进行逐步补充,长江江豚有望存活 100 年以上;长江江豚对各种原因引起的幼龄死亡率增加、自然灾害的强度增加较为敏感;在假定的理想条件下,饲养种群的 MVP 至少应为 20 头;建议长江江豚保护的优先项目为建立饲养种群和改善长江江豚的生活环境^[6]。

侯万儒等分析近交繁殖和灾害对卧龙自然保护区黑熊种群的影响,结果表明:在没有近亲繁殖和食物欠收、人类诱捕等灾害影响的情况下,卧龙黑熊种群数量 100 年内可以稳步增长;而在加入近亲繁殖和灾害等因素的影响时,种群数量 100 年后下降到 36 只,但灭绝率为 0。为此他们提出了如下的保护措施:控制人类活动、加强亚种群间的交流、禁止捕捉野生黑熊、加强巡护,杜绝森林火灾和套猎的发生^[7]。

范鹏飞等借助漩涡模型(VORTEX9.14)对无量山大寨子地区黑长臂猿亚种群的动态进行了模拟分析,结果显示:如果每年有 1 只成年雄性和 1 只成年雌性被猎杀,该种群会在第 78 年灭绝,且灭绝概率为 100%。不同程度的死亡率对种群影响不大,但高死亡率明显延缓了种群到达环境容纳量的时间。但如果能使其栖息地周围的森林植被得到恢复,增加其栖息范围,将有利于该地区黑长臂猿的发展^[10]。

桂小杰等借助漩涡模型(VORTEX9.51)对黄腹角雉的笼养种群进行了模拟,结果显示:黄腹角雉降低成年雌性的死亡率、杜绝食物中毒和火灾等灾害的发生以及增加环境容纳量是该人工饲养种群长期存活和发展壮大的重要管理手段^[11]。

4 结语

VORTEX 模型在小种群的保护中发挥着重要的作用。通过对种群不同初始值的分析可以确定目标物种的 MVP。通过对不同环境容纳量的种群的影响的分析,确定种群生存和发展所需要的栖息地面积,为保护区面积的确定提供科学依据。Soule 等提出估计自然保护区最小面积的 3 个步骤:①鉴定目标种或关键种,它们的消失或灭绝会明显地降低保护区价值或物种多样性;②确定保证这些物种以较高概率存活的最小种群数量;③用已知密度估计维持最小种群数量所

(下转第 8787 页)

如维持空气质量、调节气候、控制侵蚀、控制人类疾病以及净化水源等调节性效益。笔者选取缓解旱涝灾害的能力(B_5)、净化空气的能力(B_6)、物种多样性(B_7)、病虫害发病频率(B_8)作为评价因子。生态系统的文化功能(A_3)是指通过丰富精神生活、发展认知、休闲娱乐以及美学欣赏等方式而使人类从生态系统获得的非物质效益。笔者选取保护区面积(B_9)、民族景区(B_{10})、旅游区个数(B_{11})、研究与教育基地(B_{12})作为评价因子。生态系统的支撑功能(A_4)是指生态系统生产和支撑其他服务功能的基础功能,如初级生产、制造氧气和形成土壤等。笔者选取森林面积(B_{13})、土地质量(B_{14})、水质情况(B_{15})、空气质量(B_{16})作为评价因子。

2.2 构造判断矩阵 选取 1,3,5,7,9 等 5 个等级标度,意义为:1 表示 B_i 与 B_j 同等重要;3 表示 B_i 较 B_j 重要一点;5 表示 B_i 比 B_j 重要得多;7 表示 B_i 比 B_j 更重要;9 表示 B_i 较 B_j 极其重要;而 2,4,6,8 表示相邻判断的中值,当 5 个等级不够用时,可以使用这几个数。结合所选鄱阳湖流域生态系统服务功能重要性评价指标体系,综合 5 名专家意见,笔者从最低层开始两两比较,得出指标项 B 层对评价指标组 A 的 4 个判断矩阵以及指标类 A 层对总目标层的 1 个判断矩阵^[4]。

2.3 层次单排序 层次单排序的目的是对于上层次中的某元素而言,确定该层次与之有联系的各元素重要性次序的权重值。它是该层次所有元素对上一层次某元素而言的重要性排序的基础。对于上节中构造的某一判断矩阵 B_m ,计算满足 $B_m W = \lambda_{\max} W$ 的特征根和特征向量。正交化后的特征向量即为对应元素单排序的权重值。

2.4 层次总排序 利用同一层次中所有层次单排序的结果,计算针对上一层次而言的该层次所有元素重要性的权重

(上接第 8785 页)

需要的面积,以此作为保护区的最小面积^[12]。20 世纪初建立的自然保护区一般只考虑了人类活动对物种的影响,并未考虑随机因素对物种灭绝的重用,通过 VORTEX 模拟模型可以分析各种随机因素对种群长期存活的影响,进而提出科学合理的保护措施。而且 VORTEX 模型目前正在发展可以适用于昆虫等无脊椎动物的模式,模型也在不断完善。

VORTEX 模型不是万能的,它只是一个模拟种群动态的工具,并给管理工作者的决策提供帮助,而不是对种群命运的结论^[13]。它本身还在不断的发展和完善当中。李欣海等对朱鹮种群动态的预测显示,按前 10 年的生存状况,朱鹮在 50 年内灭绝的可能性是 98.5%,平均灭绝时间是 15.72 年^[1]。但朱鹮种群发展势头良好,到现在已经有 130 多只。

参考文献

- [1] 李欣海,李典模. 朱鹮种群生存力分析[J]. 生物多样性,1996,4(2):69-77.
- [2] PARK S. Habitat-based population viability analysis for the Asiatic black bear in Mt. Chiri National Park, Korea[J]. CBM: S. Skriftserie, 2001(3): 149-165.

值。层次总排序需要从上到下逐层进行。对于最高层,其层次单排序也就是总排序^[5]。

2.5 一致性判断 各判断矩阵的一致性指标 CI 值和随机一致性比率 CR 值。经计算, CR 均小于 0.1,可以认为判断矩阵有满意一致性^[6]。

2.6 评价结果 通过计算,得到生态系统服务 4 大功能的权重值,即支持功能、调节功能、供给功能、文化功能的权重值分别为 0.405、0.373、0.156、0.056。由此可知,鄱阳湖地湖的支持功能和调节功能相对较强。

3 结论与讨论

采用层次分析法,分析鄱阳湖流域区块水平上核心生态系统服务功能。研究发现,鄱阳湖湖区有丰富的湿地资源,水流丰富,因此湖区的支持功能和调节功能相对较强。这也说明鄱阳湖区的生态系统功能有较大的开发潜力。因此,国家、省政府及相关工作部门要有针对性地制定鄱阳湖流域生态系统保护管理政策措施,促进生态系统服务的发展。

参考文献

- [1] 王为人,屠梅曾. 基于层次分析法的流域水资源配置权重测算[J]. 同济大学学报:自然科学版,2005,33(8):1133-1138.
- [2] 喻良,伊武军. 层次分析法在城市生态环境质量评价中的应用[J]. 四川环境,2002,21(4):38-40.
- [3] 刘普幸,李筱琳. 层次分析法在生态预警中的应用——以酒泉绿洲为例[J]. 干旱区资源与环境,2004,18(5):16-18.
- [4] 李文华,欧阳志云,赵景柱. 生态系统服务功能及其生态经济价值评价[J]. 应用生态学报,1999,10(5):635-640.
- [5] 刘普幸,李筱琳. 层次分析法在生态预警中的应用[J]. 干旱区资源与环境,2004(5):.
- [6] 王伟,陆健健. 生态系统服务功能分类与价值评估探讨[J]. 生态学杂志,2005,24(11):1314-1316.

- [3] 张先锋,王丁,王克雄. 旋涡模型及其在白鳍豚种群管理中的应用[J]. 生物多样性,1994(3):133-139.
- [4] 李欣海,雍严格. 佛坪大熊猪种群生存力分析的初步报告[J]. 动物学报,1997,43(3):285-293.
- [5] 郭建,胡锦涛. 治勒地区大熊猪种群生存力分析[J]. 南京林业大学学报,1999(5):27-30.
- [6] 张先锋,王克雄. 长江江豚种群生存力分析[J]. 生态学报,1999(4):529-533.
- [7] 侯万儒,张泽钧. 卧龙自然保护区黑熊种群生存力初步分析[J]. 动物学研究,2001(5):357-361.
- [8] 任文华,扬光. 马边大风顶自然保护区大熊猫种群生存力模拟分析[J]. 兽类学报,2002(4):264-268.
- [9] 张泽钧,胡锦涛. 唐家河大熊猫种群生存力分析[J]. 生态学报,2002(7):990-997.
- [10] 范鹏飞,蒋学龙. 无量山大寨子黑长臂猿(*Nomascus concolor jingdongensis*)种群生存力[J]. 生态学报,1999,27(2):620-626.
- [11] 桂小杰,向左甫,李立. 黄腹角雉(*Tragopan caboti*)人工种群生存力初步分析[J]. 动物学研究,2007,28(6):626-633.
- [12] SOULE M F, SIMBERLOFF D. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves[J]. Biol Conserv, 1986,35:19-40.
- [13] LACY R C, CLARK T W. Population viability assessment of the eastern Barred Bandicoot in Victoria[C]//CLARK T W, SEEBECK J H. Management and conservation of small population. Brookfield, Illinois: Chicago Zoological Society, 1990:131-145.