



封面: 东北虎(*Panthera tigris altaica*), 又称西伯利亚虎, 是俄罗斯远东、中国东北、蒙古东部以及朝鲜的关键种。近百年以来, 由于捕猎、生境丧失等多种人为干扰因素, 东北虎种群数量从一个世纪前的近3,000只减少到目前的约500只。田瑜等结合历史资料分析了东北虎种群的时空动态, 并提出了保护建议(见本期211–225页)。(摄影者: 徐建民)

东北虎种群的时空动态及其原因分析

田瑜¹ 邬建国^{1,2} 寇晓军¹ 李钟汶¹ 王天明¹ 牟溥¹ 葛剑平^{1*}

¹ (北京师范大学景观生态与可持续性科学研究中心, 北京 100875)

² (School of Life Sciences & Global Institute of Sustainability, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA)

摘要: 作者通过对广泛的历史资料的综合分析, 研究了东北虎(*Panthera tigris altaica*)种群在近一个多世纪以来的时空动态及其原因, 并从景观生态学和可持续性科学的角度对东北虎的保护提出了建议。东北虎是俄罗斯远东、中国东北、蒙古东部以及朝鲜的关键种。近百年以来的多种人为干扰因素使该种群从一个世纪前的近3,000只的历史最高纪录减少到目前约500只的低水平。现存种群主要分布在俄罗斯远东地区Sikhote山脉的一个大生境区域和两个靠近中俄边境孤立的小生境斑块, 少数个体零星分布在中国境内几个小而孤立的生境斑块中。威胁东北虎种群生存的两个最主要因素是捕猎、生境丧失和破碎化。此外, 食物匮乏、战争等因素也对东北虎的生存和繁衍有一定程度的影响。我们建议建立长期监测平台; 禁止盗猎并限制在东北虎潜在栖息地采伐、狩猎以及修筑道路等人类活动; 建立相互连通的保护区, 特别是建立中国与俄罗斯间跨国界的生态廊道。这些保护措施应该以景观生态学和可持续性科学为指导, 实现空间资源的合理配置和土地利用格局的优化, 同时考虑东北虎种群的生存和当地经济、社会发展的需求, 从而促进实现区域可持续发展的最终目标。

关键词: 东北虎, 种群历史动态和空间格局, 生境丧失和破碎化, 东北虎保护策略与措施, 景观生态学与可持续性科学

Spatiotemporal pattern and major causes of the Amur tiger population dynamics

Yu Tian¹, Jianguo Wu^{1,2}, Xiaojun Kou¹, Zhongwen Li¹, Tianming Wang¹, Pu Mou¹, Jianping Ge^{1*}

¹ Center for Landscape Ecology and Sustainability Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

² School of Life Sciences & Global Institute of Sustainability, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA

Abstract: Based on a comprehensive literature review, we analyzed the spatiotemporal pattern of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population dynamics during the past century, and proposed a set of strategies and measures for conserving this endangered species from the perspectives of landscape ecology and sustainability science. The Amur tiger is a keystone species in the region of Russia Far East, Eastern Mongolia, Northeastern China, and North Korea, and its population declined dramatically during the past century, from the historical record of 3,000 to the current low level of about 500 because of different kinds of anthropogenic disturbances. The extant tiger population is distributed mainly in the Russia Far East region, including one large habitat area along the Sikhote Mountain and two smaller habitat patches near the Russia-China border. A small number of tiger individuals are also found in several small isolated habitat patches in north-eastern China. The primary causes for the decline of the tiger population were poaching, habitat loss, and habitat fragmentation. The scarcity of prey and wars were also responsible for the decrease in the tiger population. To better conserve this endangered species, we propose the following strategies and measures: to establish a long-term monitoring platform; to strictly prohibit tiger poaching and restrict forest logging, hunting, and building roads and other artificial structures within the tiger distribution areas; and to build animal movement corridors among reserves and across the China-Russia border. To achieve these goals, large-scale land use planning and habitat pattern optimization are needed, and conservation goals must be integrated with

the overall goal of sustainable development in the region that simultaneously considers environmental, economic, and social factors based on the principles of landscape ecology and sustainability science.

Key words: the Amur tiger, historical dynamics and spatial pattern, habitat loss and fragmentation, conservation strategies and measures, landscape ecology and sustainability science

生物多样性是维持生态系统功能的前提,也是人类社会发展的保障(Wilson, 1988; Ehrlich & Wilson, 1991; Wu, 2008, 2009)。由于人类活动的影响,目前物种的灭绝速率已经超过了自然灭绝速率的几百甚至上千倍,并有继续加剧的趋势(Lawton & May, 1995; Primack, 2000)。作为生物多样性保护的一个重要内容,拯救和保护濒危物种已经成为一个世界性的重大任务。

虎已成为世界上最濒危的物种之一,目前在全球的分布区域仅占历史分布范围的7%左右(Sanderson *et al.*, 2006)。全球的虎通常分为8个亚种,即东北虎(*Panthera tigris altaica*)、华南虎(*P. t. amoyensis*)、孟加拉虎(*P. t. tigris*)、印支虎(*P. t. corbetti*)、苏门答腊虎(*P. t. sumatrae*)和分别在20世纪40年代、70年代和80年代相继灭绝的巴厘虎(*P. t. balica*)、里海虎(*P. t. virgata*)和爪哇虎(*P. t. sondaica*) (Matyushkin *et al.*, 1980; 高中信和马建章, 1996; 马建章和金崑, 2003)。Luo等(2004)利用分子标记技术对134只老虎的皮毛、血液、骨骼和其他残留物进行研究,将印支虎又分出一个“马来虎(*P. t. jacksoni*)”亚种。若此,全球的虎将为9个亚种。

东北虎,又称西伯利亚虎(Siberian tiger)或阿穆尔虎(Amur tiger),在9个虎亚种中体型最大,生存地理位置最北,曾广泛分布于欧亚大陆。但历经一个世纪,其数量从19世纪末20世纪初的近3,000只下降到目前的仅500只左右,且大多分布在俄罗斯远东南部地区,中国境内仅有19–23只(徐学良, 1999; Pikunov, 2005a; 孙海义等, 2005; Carroll & Miquelle, 2006; Darman *et al.*, 2006; 周绍春等, 2008)。因此,东北虎在IUCN的濒危物种红皮书中被列为濒危级(EN);在《濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES)》中被列入附录I,严禁进出口贸易。我国已于1989年将其列为国家一级保护动物(汪松, 1998)。

东北虎是俄罗斯远东、中国东北、蒙古东部以及朝鲜的关键种。由于其在食物网中的顶级地位及其对大面积连续性生境的要求,其种群现状在一定

程度上反映了该地区的生物多样性和生态系统功能。因此,保护东北虎有利于保护一系列与其相关的物种,进而有助于保护整个区域生态系统和景观的结构和功能(Dinerstein *et al.*, 2006)。目前,保护东北虎已成为一项十分紧迫的任务,急需开展系统地科学研究,制定可行的保护方案。但现有的关于东北虎种群动态的数据支离破碎、来源庞杂,常有众说不一的情况。因此,我们广泛综合了中、外文献资料,对近一个多世纪以来东北虎种群的时空动态及其影响因子进行了比较系统地分析,旨在为日后有关东北虎的研究和保护奠定基础。

1 中国境内东北虎种群动态

1.1 分布区的变化

历史上,东北虎在中国东北的山地和平原均有分布,最北的记录是与前苏联接壤的大兴安岭,西界曾到额尔古纳河沿岸,向东到达乌苏里江江畔,向南则延伸至燕山山脉北部(马逸清, 1983, 2005)。明代《朝鲜李朝世宗实录》记载的“獐,鹿居多,虎狼次之”的地点正位于今吉林省境内(马建章和金崑, 2003)。魏枢在《盛京通志》记载“边地猛兽如虎……常有”,在我国的东北“诸山皆有”(王晓峰和高启彬, 2001; 马建章和金崑, 2003)。20世纪20年代中期东北虎和亚洲南部虎的分布区分开,东部山区各流域的原始森林均有东北虎的分布,松花江流域最常见,长白山地区的密度最高(Baikov, 1925; 徐学良, 1999)。到了20世纪30年代,辽南、辽西地区已经没有了东北虎的踪迹(赫俊峰等, 1997; 马逸清, 2005)。50–60年代的10年间,原为东北虎分布区南缘的辉发河流域和浑江流域不再有东北虎生存,小兴安岭也不再是分布中心(谭邦杰, 1989; 马建章和金崑, 2003)。1975–1976年林业部组织的“全国珍稀野生动物调查”显示,东北虎的分布仅见于吉林省延边、吉林、通化三个市(州)的山林,以及黑龙江省牡丹江和松花江流域的部分区域,小兴安岭仅有4只,而大兴安岭和外兴安岭林区已经无虎(吴宪忠等, 1994; 赫俊峰等, 1997; 于孝臣等, 2000)。东北林

业大学在80年代的调查显示,小兴安岭的虎已经消失;长白山一带林区的原有虎分布区已经成为几个孤立的生境斑块(高中信和马建章,1996)。1998–1999年的调查表明,吉林省的分布区包括大龙岭、哈尔巴岭和张广才岭;而黑龙江省的东北虎局限在老爷岭的南部和北部、完达山的东部和张广才岭南部分4个孤立地区。至此,黑龙江省境内可能已经没有长久居住的个体和稳定的可繁殖亚种群(李彤等,

2001;王晓峰和高启彬,2001)。1998年和2003–2004年的调查显示东北虎已在黑龙江省老爷岭北部消失,2005–2006年重新发现了虎在该分布区的活动,而张广才岭分布区的虎则可能已经消失(孙海义等,2005;蒋劲松,2005;于孝臣,2005;周绍春等,2008;周晓禹,2008)。由此可见,一个多世纪以来,东北虎在中国的分布区域不断向东、向北压缩,并日趋破碎化(图1)。

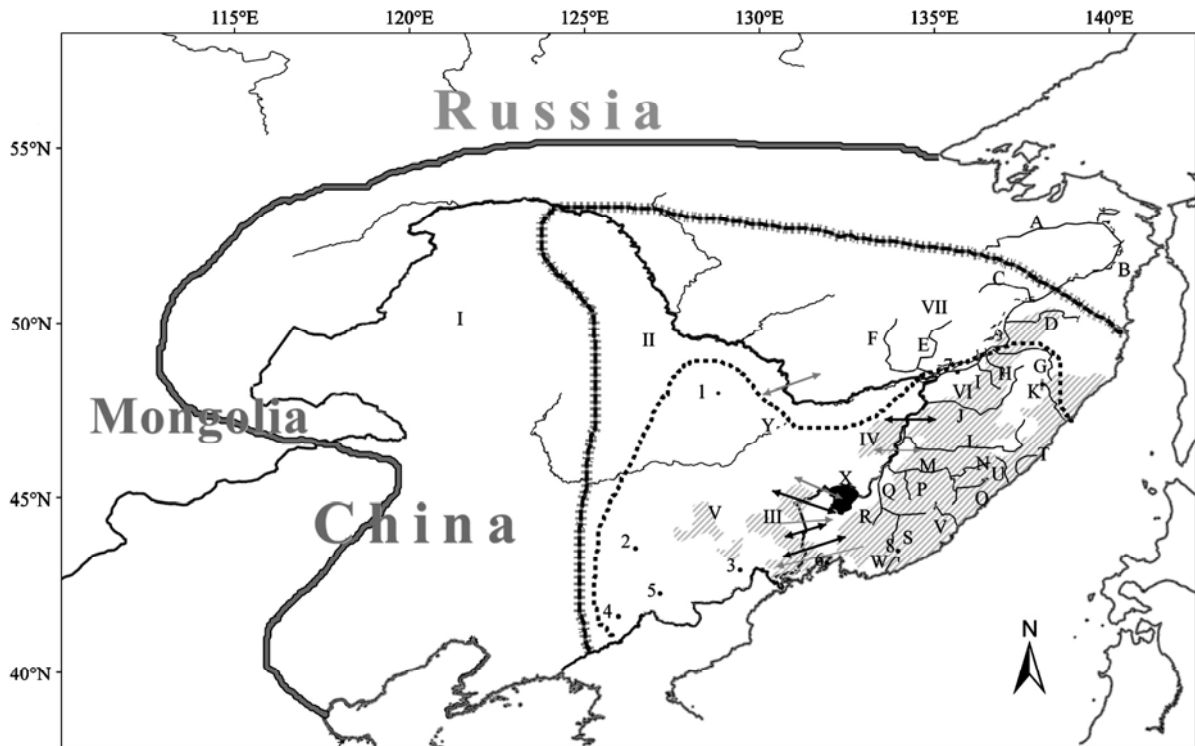


图1 东北虎种群分布区的时空变化及迁移通道(资料来源: Baikov, 1925; 马逸清, 1983, 2005; 谭邦杰, 1989; 高中信等, 1993; 吴宪忠等, 1994; Matyushkin *et al.*, 1996; 赫俊峰等, 1997; 于孝臣等, 2000; 李彤等, 2001; 马建章和金崑, 2003; 孙海义等, 2005; Miquelle *et al.*, 2006)。图中字母A–Y表示河流、湖泊, 数字1–8表示城镇, 罗马数字I–VII表示山脉。

Fig. 1 Spatiotemporal dynamics of the distribution and movement corridors of the Amur tiger (Data from: Baikov, 1925; Ma, 1983, 2005; Tan, 1989; Gao *et al.*, 1993; Wu *et al.*, 1994; Matyushkin *et al.*, 1996; He *et al.*, 1997; Yu *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2001; Ma & Jin, 2003; Sun *et al.*, 2005; Miquelle *et al.*, 2006). Letters A to Y denote the names of rivers and lakes, Arabic numbers 1 to 8 the names of cities and towns, and Roman numerals I to VII the names of mountains.

A: Amgun	N: Arum	1: 伊春 Yichun	I: 大兴安岭 Greater Hinggan Mountains	— 河流和湖泊
B: Amur	O: Kolumbe	2: 吉林 Jilin	II: 小兴安岭 Lesser Khingan Mountains	▬ Rivers and lakes
C: Gorin	P: Malinovkar	3: 延吉 Yanji	III: 长白山 Changbai Mountain	— 国界
D: Gur	Q: Ussuri	4: 通化 Tonghua	IV: 完达山 Wanda Mountain	— Borders between countries
E: Kur	R: Arsenyevka	5: 抚松 Fusong	V: 张广才岭 Zhangguangcai Mountain	➤ 20世纪50年代廊道
F: Urmi	S: Pavlovka	6: Vladivostok	VI: Malyi Khingan	➤ Corridors in 1950s
G: Anuiy	T: Maksimovka	7: Khabarovsk	VII: Bolshoy Khingan	➤ 目前廊道 Present corridors
H: Pikhtsa	U: Kema	8: Lazo		▬ 原始分布区
I: Mukhen	V: Serebryanka			▬ Origin distribution
J: Khor	W: Kievka			▬ 20世纪50年代分布区
K: Samarga	X: 兴凯湖			▬ Distribution area in 1950s
L: Bikin	Y: 松花江			▬ 20世纪70年代分布区
M: Bolshaya	Ussurka			▬ Distribution area in 1970s
				▬ 目前分布区 Current distribution

表1 中国境内东北虎种群数量的历史变化

Table 1 Historical changes in the population size of the Amur tiger in China

时间(年) Time (year)	东北虎种群数量(只) Amur tiger population size				资料来源 Data sources
	吉林 Jilin	黑龙江 Heilongjiang	中国 China	平均值 Average	
1890	-	-	1,200-2,400	1,800	Xu (徐学良), 1999
30 年代 1930s	-	-	500	500	He <i>et al.</i> (赫俊峰等), 1997
50 年代中期 mid-1950s	-	-	200	200	He <i>et al.</i> (赫俊峰等), 1997
1974-1976	70	81	151	151	Wu <i>et al.</i> (吴宪忠等), 1994; He <i>et al.</i> (赫俊峰等), 1997; Yu <i>et al.</i> (于孝臣等), 2000; Wang (王炳坤), 2004
1975	48	-	-	-	Li <i>et al.</i> (李彤等), 2001
1979	-	-	180-190	185	Ma (马逸清), 1983
1981-1984	12	18	30	30	He <i>et al.</i> (赫俊峰等), 1997; Li <i>et al.</i> (李彤等), 2001
1988-1991	6-8	10-14	16-22	19	Wu <i>et al.</i> (吴宪忠等), 1994; He <i>et al.</i> (赫俊峰等), 1997; Yu <i>et al.</i> (于孝臣等), 2000
1984-1985	-	-	20-30	25	Wang (王炳坤), 2004
1992	4-5	-	-	-	Li <i>et al.</i> (李彤等), 2001
1993	-	-	20-22	21	Wu <i>et al.</i> (吴宪忠等), 1994; Xu (徐学良), 1999
1998-1999	7-9	5-7	12-16	14	Li <i>et al.</i> (李彤等), 2001; Sun <i>et al.</i> (孙海义等), 2005; Jiang (蒋劲松), 2005; Yu (于孝臣), 2005
2001	-	8-12	-	-	Ma (马建章) & Jin (金崑), 2003
2003-2004	-	9-11	16-20	18	Sun <i>et al.</i> (孙海义等), 2005
2005-2006	-	12-14	-	-	Zhou <i>et al.</i> (周绍春等), 2008

“-”表示无数据。“-” means no data.

1.2 种群数量变化

东北虎的家域(home range)范围大, 善隐蔽, 对人易造成威胁, 野外直接估计数量有极大的困难。此外, 野外调查多限于自然保护区内, 而且不同时期的调查手段往往也不同, 而保护区外的数据多采用调查问卷或由其他数据间接估计等多种方式获得。因此, 不同研究者对虎的数量的估计也多有不同。所以, 在以下有关中国和俄罗斯境内东北虎种群动态的讨论中, 我们筛选了具有正式发表的文献支持的数据, 主要强调东北虎种群变化的趋势, 具体数据和来源在表1和表2中给出。

历史上, 东北虎在我国的分布区一直被视为“禁地”, 人类对东北虎的影响仅限于皇室狩猎。由于猎物丰富, 恢复时间较充足, 东北虎的数量一直比较稳定。《三国志·魏书》有记: “禁地...有虎大小六百头...”(马建章和金崑, 2003)。据俄罗斯科学家Kucherenko估计, 19世纪末, 东北虎总数大约是2,000-3,000只, 而中国约有1,200-2,400只(Matyushkin, 1998; 徐学良, 1999)。清朝的封禁政策在很大程度上限制了人们对东北虎的影响。但随着清朝覆灭, 禁区开放, 移民大量迁入, 开始了对东

北虎种群长达一个多世纪的严重干扰。到20世纪30年代, 东北虎的总数约为500只, 其中大部分仍分布于中国东北地区(赫俊峰等, 1997)。1953-1957年中国科学院动物研究所兽类组的野外调查表明, 东北虎在中国的数量不足200只^①(赫俊峰等, 1997)。70年代后, 我国数次大规模的野外调查明确记录了东北虎种群数量的锐减过程(表1)。2003-2004年的调查表明, 中国东北仅剩16-20只, 黑龙江省9-11只, 零散地分布在几个孤立的斑块中(孙海义等, 2005)。2005-2006年的监测表明, 黑龙江的东北虎增至12-14只(周绍春等, 2008)。这一系列的调查结果表明, 东北虎在中国已处于极度濒危的状态(详见表1和图2)。

2 俄罗斯境内东北虎的种群变化

2.1 分布区的变化

东北虎在俄罗斯的历史分布区面积广大, 向西曾远至外贝加尔的Yablonoviy山麓, 东部的Sakhalin Oblast, 北面的外兴安岭都有分布, 其南界

① 吉林省林业厅 (2000) 吉林省陆生野生动物资源调查报告

表2 俄罗斯境内东北虎种群数量的历史变化

Table 2 Historical changes in the population size of the Amur tiger in Russia

时间(年) Time (year)	东北虎种群数量 Amur tiger population size				中值或平均值 Median or average
	Darman <i>et al.</i> (2006)	Miquelle <i>et al.</i> (2006)	*WWF 专家 估计	Matyushkin (1998)	
1890	700	—	800	—	750
1900	—	—	—	600–800	700
1924	350	—	400	—	375
1927	100	—	110	—	105
1930	55	—	80	50–60	55
1935	50	—	60	—	55
1940	30	20–30	50	34–46	40
1945	50	—	60	—	55
1950	60	—	70	50–60	60
1952	—	—	—	40–45	43
1955	80	—	85	—	83
1957	—	58	—	—	58
1959	—	90–100	—	—	95
1960	105	—	100	90–100	100
1965	120	—	160	110	120
1968	—	—	—	128–156, 122–148	139
1970	150	149–151	180	130–132	150
1973	—	—	—	180–230, 150–180	185
1974	—	—	—	130–150	140
1975	250	—	260	200–250, 170	236
1976	—	160–170	—	—	165
1978	—	—	—	200	200
1979	—	206–229	—	—	218
1980	360	—	370	360–380	370
1985	460	240–250	465	460–480, 250–480	340
1987	450	—	380	—	415
1988	—	—	—	240–250	245
1990	430	349	430	408–430, 338–350	430
1993	450	—	350	250–300	350
1995	472	—	402	150–200	402
1996	—	415–476	—	—	445
1998	460	—	450	—	455
2000	435	—	450	—	443
2005	—	428–502	—	—	480

*数据来源于 Darman *et al.* (2006); “—”表示无数据。*Data from Darman *et al.* (2006); “—” means no data.

与中国的大兴安岭接壤(马逸清, 1983)。Baikov (1925)认为, 19世纪末尽管有些分散个体已越过 Gorin和Selendja河流域, 但东北虎分布区的北部界线在50°N。20世纪初, 东北虎在Sikhote-Alin山脉东麓的分布北界已到达Amgun河流域, 并沿Amur河左岸扩散到Urmi和Kur河流域, 从右岸到Anuiy、Pikhtsa和Mukhen等流域; Khor、Bikin和Bolshaya

Ussurka流域的分布也很多(Arsenyev, 1949; Rakov, 1965)。20世纪30年代时, 东北虎分布于Bolshaya Ussurka、Arum、Kolumbe、Maksimovka和Pavlovka河的上游, 以保护区为主。而Amur河左岸和Primorsky Krai南部已见不到东北虎(Kaplanov, 1948; Dubinin, 1949)。50年代开始, 东北虎种群开始恢复, 逐渐扩散到Ussuri河谷和Sikhote-Alin山西坡

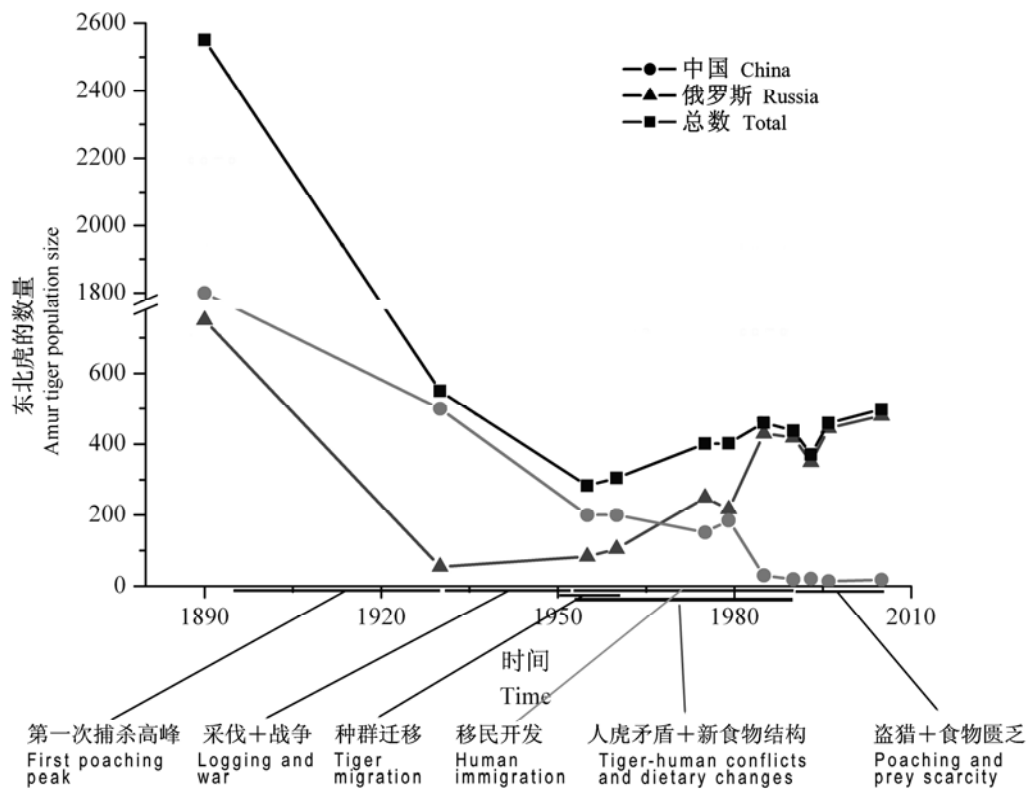


图2 1890–2005年期间中、俄东北虎以及总体种群变化趋势(数据来自于表1和表2的文献,图中数据是取表中数据的中值而绘。)

Fig. 2 Population dynamics of the Amur tiger in China, Russia, and the entire distribution region between 1890 and 2005 (curves drawn using the medium values in Tables 1 and 2).

(Dubinin, 1949)。分散的虎逐渐聚集在前苏联 Sikhote-Alin山脉,并向北延伸到Anuiy和Samarga河的上游,逐渐在Primorsky Krai的西南部定居。自此沿着Khor河的支流、Bikin河的上游和中段、日本海海岸以及从北部Samarga河到南部的Kievka河都是东北虎的分布区(Sludskii, 1966)。60年代以后,虽然东北虎种群数量恢复和增长很快,但分布区逐渐向南压缩。虎在阿穆尔州消失, Malyi Khingan也很少见(Abramov, 1974)。

对于东北虎分布区的北界, Abramov和Pikunov(1976)推测位于Khor河和Kema河流域;而Yudakov(1971)则认为是Maksimovka河。就东北虎分布区的南界而言,除了Prikhankaiskaya丘陵和Ussuri河谷的农田及城郊,虎几乎遍布整个Primorsky Krai(Yudakov & Nikolayev, 1973),而种群数量也表现出南部增加、北部减少的趋势(Abramov, 1970; Kazarinov, 1979)。前苏联境内的东北虎分布区到80年代时已经萎缩为原来的

1/3(Matyushkin *et al.*, 1980)。1984–1985年冬天的调查显示,几乎所有的虎都聚集在Sikhote-Alin山脉(Pikunov *et al.*, 1985)。90年代,虎种群继续向Primorsky Krai压缩,在Khanka湖西南地区出现(Mashkin, 1993)。1995–1996年、2005–2006年两次大规模的东北虎种群调查结果显示,俄罗斯的东北虎分为3个相互隔离的种群:沿Sikhote-Alin山脉的大种群和Primorsky Krai西南靠近中俄边境的两个小种群(Matyushkin *et al.*, 1996; Pikunov, 2005a; Miquelle *et al.*, 2006)。综上所述,俄罗斯境内的东北虎种群在20世纪40年代初降到最低点,此后一直在稳步恢复;但其分布区总面积一直在缩小,而且集中分布区不断向南压缩(图1)。

2.2 种群数量变化

俄罗斯远东地区东北虎种群在19世纪末20世纪初曾达到了600–800只,但到20世纪30年代仅剩50–60只(赫俊峰等, 1997; Matyushkin, 1998)。1936–1941年,前苏联的第一次东北虎的种群数量

调查显示东北虎总数大约是20–30只, 约有12–14只聚集在现在的Sikhote-Alin保护区一带(Kaplanov, 1948; Darman *et al.*, 2006)。20世纪50年代中期, 远东地区的两个主要的东北虎分布区, Khabarovsk Krai(哈巴罗夫斯克边疆区)和Primorsky Krai(滨海边疆区)各有虎约23只和35只(Abramov, 1960)。1958–1959年的冬季大面积调查结果表明, Primorsky Krai有虎55–65只, Khabarovsk Krai有虎35只, 总计90–100只(Abramov, 1961; Darman *et al.*, 2006)。1978–1979年由Abramov等专家组织的调查表明, Primorsky Krai有虎172–195只, Khabarovsk Krai为34只(Kazarinov, 1979; Pikunov, 1983)。从上述调查结果来看, 前苏联境内东北虎种群表现出南方增长多、北方增长少的不均衡现象。1984–1985年冬, Pikunov和Bragin组织了在Lazovski和Sikhote-Alin两个保护区的野外调查, 不同的专家对种群数量的估计相差很大(详见表2)。1986–1994年研究人员开展了一系列的问卷调查(表2), 随后又进行了两次大规模的野外调查, 范围几乎覆盖了东北虎在远东的整个分布区。根据近年来的调查结果(Matyushkin *et al.*, 1996; Miquelle *et al.*, 2006), 俄罗斯境内东北虎种群在1996年时约为415–476只, 2005年时约为428–502只(图2和表2)。

3 影响东北虎种群动态的主要原因

3.1 中国东北虎种群波动的原因及过程

捕杀是造成东北虎数量锐减的最直接原因。20世纪初, 随着清朝覆灭, 大量移民进入东北地区, 开始了长达数十年的高强度捕杀。到20世纪30年代, 东北虎数量由数千只锐减至500只左右(马逸清, 2005)(表1)。1949年以后, 由于人口增长和土地开发迅速, 人虎矛盾加剧, 虎伤人畜事件时有发生, 地方政府甚至倡导和奖励捕虎行为, 松花江地区所属各县均有打死老虎的记录(赫俊峰等, 1997)。这一时期图们江地区东北虎遭受的捕杀几率(被捕杀的数量与虎总数的比)就达32%, 此后捕杀几率高达90%(王振堂和申亨哲, 1996)。到1977年实行禁捕令前, 约有3,000只虎被杀(马逸清, 2005)。虎遭到捕杀的另一个很重要的原因是其巨大的经济价值。中国的传统观点认为, 虎的全身或多或少都有药用价值或其他使用价值。虎骨、虎胆、虎肾等器官都可入药, 而且这些药有着巨大的市场需求(Nowell, 2000; Nowell

& Ling, 2007)。90年代以后, 盗猎虎和走私虎产品的活动更加猖獗(Kenney *et al.*, 1994; Nowell, 2000)。

生境丧失和破碎化也是影响东北虎种群动态的一个重要因素, 对其种群的未来发展具有深远影响。由于技术落后、生产力低下等原因, 清末的移民开发活动对原始森林没有造成很大破坏, 森林总覆盖率在70%以上(李令福, 1999; 邓伟等, 2004; 张士尊, 2005)。1904年, 中俄签定的《伐木合同》导致中东铁路两侧20–30 km范围内的森林被砍伐殆尽(衣保中和叶依广, 2004)。1907–1916年, 日本财阀在东北的采伐活动使森林面积减少18%, 蓄积量减少14.3%(衣保中和叶依广, 2004; 马逸清, 2005)。日本和沙俄对东北的掠夺式采伐, 使东北地区的原始森林发生了根本性的变化, 许多地区转变为次生林或耕地。在中华人民共和国成立前后, 由于建设的需要, 共伐木材4亿m³, 消耗蓄积量达8亿m³(马逸清, 2005)。目前除了凉水、五营地区以外, 已没有大面积的原始红松林(高中信和马建章, 1996)。与此同时, 由于道路建设、居民区和工农业用地扩展等导致的生境破碎化, 使东北虎的活动范围受到限制, 导致了近亲繁殖的可能(高中信和马建章, 1996; 李彤等, 2001)。

食物来源日趋匮乏, 也对东北虎种群动态产生了重要影响。据估计, 每只东北虎每天需要大约5–6 kg肉(Sunquist, 1981; 周绍春等, 2008)。据黑龙江省野生动物研究所研究员孙海义介绍, 每5,000 km²的土地上每年有550–1,800只有蹄类被捕猎者套死, 即每100 km²每年大约失去11–36只(王炳坤, 2004)。另据报道, 现已发生多起东北虎被套子套死的事件。另外, 由于一系列的采伐活动, 东北虎猎物的森林生境面积减小, 森林构成和植被类型发生演变, 加之对有蹄动物的直接捕杀, 使其明显减少, 虎缺少食物, 则不得不四处游荡觅食, 不能定居, 无法繁殖(Pikunov, 2005b; Matthew *et al.*, 2006), 严重影响着东北虎种群的持续与稳定。。

战争对东北虎栖息地的破坏也起到了推波助澜的作用(马逸清, 2005)。自1900年八国联军侵华、前苏联出兵侵占东北开始, 先后爆发了日俄战争、山海关大战、日军攻占热河、东北地区的抗日战争及解放战争等。这些战争对东北虎生境造成了一定程度的破坏和干扰, 使其生存和繁殖受到影响。

近些年来, 东北虎的濒危状况得到了政府部门

和科研工作者的重视,并采取了一系列拯救措施,使其种群得到了维持和一定程度的恢复。1995年以来,完达山东部林区和凤凰山自然保护区多次发现东北虎雌虎繁殖的迹象或家族群(于孝臣, 2005)。吉林省黄泥河自然保护区于2000年5月建立,当时专家推测其中有3–4只野生东北虎(李彤等, 2001)。目前,位于中俄边境的吉林省珲春自然保护区是东北虎活动最频繁的地区,自2001年12月建立到2006年12月,监测到93次虎活动的信息,并通过安置在保护区内的触发式远红外相机,多次成功拍摄到了东北虎觅食的照片(周晓禹, 2008)。

3.2 俄罗斯东北虎种群波动的原因及过程

追溯到19世纪初,前苏联远东地区的状况和中国东北十分相似,人口稀少,几乎没有东北虎主动袭击、伤害人的记录(Baikov, 1925; Sysoyev, 1955)。19世纪末开始,大批移民进驻到远东地区的几个省,进行大规模的垦荒、狩猎活动(沈莉华, 2005),开始了长达一个多世纪的对东北虎种群的直接影响。20世纪初,前苏联远东地区的东北虎同样受到高强度的捕杀,直接造成了东北虎种群的锐减(见表3)。日俄战争过后,由于武器管理不善,枪支泛滥,捕杀活动更为猖獗(Hötte, 2006)。东北虎种群的数量在40年代初达到历史最低点,濒临灭绝。1947年,前苏联政府颁布了东北虎禁捕令,有效地阻止了东北虎种群的继续下降,并为此后种群的恢复奠定了基础(Darman *et al.*, 2006)。Pikunov(1994)认为 Sikhote-Alin 山脉的虎种群在1959–1970年的种群增长速度最快,同时也引发了人虎矛盾。Shishkin (1971)和Bragin(1989)分别指出,东北虎种群过快的增长和分布区面积的急剧萎缩,导致了虎入村庄袭击人和畜,捕虎事件频发(包括许多由政府组织的捕虎行为)。据记载,80年代时,在Sikhote-Alin保护区及周边地区,常见有虎行于公路之上或道旁,有些甚至不惧枪声;其食物的22%来自于家养狗(Smirnov, 1982)。显然,虎在人为影响下已经发生了行为变化(Yudin, 1987)。随后,捕杀虎的现象加剧(表3)。20世纪90年代,国际虎贸易升温,正值原苏联解体和俄罗斯实施对外开放政策,使大批偷猎者铤而走险,严重危及东北虎种群(Kenney *et al.*, 1994; Nowell, 2000)。1991–1992年间,平均每年有50只东北虎被捕杀运往国外(Pikunov, 2005a)。

生境的丧失和破碎化也是影响俄罗斯东北虎

种群数量的重要因素。火烧、土地开垦和森林大规模无计划采伐导致了东北虎分布区逐渐萎缩和生境质量的恶化。远东地区的林业开发长期未断,有近90%的森林受到采伐影响。1913–1965年间,远东地区共采伐木材1.75亿 m^3 ,且采伐量呈递增趋势。目前,远东地区每年非法采伐森林150–250万 m^3 ,主要集中在Primorsky Krai和Khabarovsk Krai(吴连胜等, 2001; 申高兹, 2006),而这些地区正是东北虎的主要栖息地。

猎物种群的密度也是影响俄罗斯东北虎种群数量的一个重要因素(Karanth & Stith, 1999; 李彤等, 2001; Karanth *et al.*, 2004)。Matyushkin(1984)认为,俄罗斯东北虎种群数量上升的原因不仅仅是因为保护方法得当,还与东北虎逐渐适应了次生林并调整了食物结构有关,很多专家的研究证明了这一点(表4)。原始红松林在受到采伐和火烧影响后,被次生林取代,与红松林分布密切相关的野猪不再是东北虎的主要食物来源,很多定居虎更依赖于马鹿等其他有蹄类动物(Matyushkin *et al.*, 1980)。俄罗斯科学院远东分院的Pikunov教授认为一个原因是由于东北虎分布区北部的森林遭受破坏后失去原有对雪的阻挡作用,因此雪的厚度在有些年份达到1 m以上,造成有蹄类动物大量死亡,留在北部地区或迁移过去的东北虎也常因找不到食物而丧生(个人通信, 2007)。

中俄两国边境长期以来存在着东北虎迁移的生态廊道。50年代早期,中国东北地区大规模的开发建设和捕虎运动,使许多虎穿过Strelnikova山脊、兴凯湖西侧的山脉和大兴安岭越过中俄边境迁移到前苏联的远东地区(Rakov, 1965; 马逸清, 1983; 赫俊峰等, 1997)。60–70年代,在萝北至嘉荫一带的中俄边界地区,有东北虎穿过黑龙江往返迁移(赫俊峰等, 1997)。Sikhote-Alin山的虎很多是来自中国,迁移在很大程度上促进了前苏联种群的恢复(Rakov, 1965; 赫俊峰等, 1997; Matyushkin, 1998)。1995年, Pikuov教授等通过在中国边境调查,认为发现的虎很可能来自于相邻的俄罗斯保护区(个人通信)。近年来,完达山东部饶河县北部西林子至西通,饶河南部大通河至虎林小木河地区,老爷岭南部的绥阳林业局三岔河至暖泉河林场,老爷岭南部的绥阳和穆棱林业局与吉林省以及老爷岭北部均发现通向俄罗斯的生态廊道(孙海义, 2006)。

表3 被捕杀的幼虎及成年虎的数量统计(根据Matyushkin, 1998)

Table 3 Numbers of cubs and adult tigers captured and poached in different time periods (cf. Matyushkin, 1998)

调查时间 Time	地区 Regions	捕获和死亡的数量及原因 Tigers killed (causes of death)		原始数据来源 Original data source
		幼虎 Cub	成年虎 Adult	
1911-1914	Primorsky Krai	-	80 (poached)	Tselishev, 1925
1920-1970	Bolshaya Ussurka river	97	-	Yudakov & Nikolayev, 1972
1920-1970	Primorsky Krai	130	-	Yudakov & Nikolayev, 1972
1940-1960	Union of Soviet Socialist Republics (USSR)	-	60 (poached)	Rukovskii, 1968
1955-1956	USSR	15 (captured); 13 (poached)	-	Abramov, 1958
1951-1970	Chuguevskiy	-	25 (poached)	Gorokhov, 1977
1951-1973	South of USSR	-	45 (poached)	Gorokhov, 1983
1960-1970	USSR	-	184 (poached)	Abramov, 1974
1961-1966	Primorsky Krai	11 (poached)	-	Kudzin, 1966
1961-1969	USSR	16-18 (captured); 10-12 (poached)	-	Kucherenko, 1970
1962-1981	Primorsky Krai	-	>100 (poached)	Pikunov <i>et al.</i> , 1984
1963-1964	B.U. river	14 (poached)	-	Matyushkin, 1966
1965-1970	Primorsky Krai	-	70(poached)	Yudakov & Nikolayev, 1973
1965-1970	Primorsky Krai	-	10 (poached each year)	Kucherenko, 1972
1965-1970	Primorsky Krai	10 (captured); 53 (poached)	-	Yudakov & Nikolayev, 1972
1966-1970	Chuguevskiy	-	14 (poached)	Gorokhov, 1977
1967-1986	USSR	53 (poached)	-	Spitsin <i>et al.</i> , 1987
1970-1992	Primorsky Krai	-	53 (poached)	Nikolayev & Yudin, 1993
early 80s	USSR	-	20 (poached each year)	Pikunov, 1988
1983-1985	Primorsky Krai	8 (poached)	15 (poached)	Nikolayev, 1985
1984-1985	USSR	-	30-40 (poached each year)	Pikunov, 1990
1986	Primorsky Krai	-	32 (poached)	Bragin & Gaponov, 1989
1991	Lazo	-	7 (poached)	Khramtsov, 1993
-1991	USSR	-	50-70 (poached)	Pikunov, 1992
1991-1992	USSR	-	100 (poached)	Kucherenko, 1993
1985-1990	USSR	-	82 (poached)	Matyushkin, 1992
1991-1996	Russia Far East	-	160 (poached)	Matyushkin, 1992
1992	Russia Far East	-	60 (poached)	赫俊峰等, 1997; Darman <i>et al.</i> , 2006

表中“-”表示“无数据”; 虎的捕杀分两类: 捕获和猎杀。

“-” denotes “no data”; in the parentheses tigers captured and poached were distinguished.

4 讨论

4.1 中俄两国影响东北虎种群动态原因比较

基于对各方面历史数据的综合分析, 我们认为人为捕杀以及生境丧失和破碎化是影响中俄两国东北虎种群动态最重要的两个原因。人为捕杀是导致东北虎数量下降的最直接的因素。进入20世纪之后, 在中国和前苏联发生的高强度的捕杀高潮是东北虎种群锐减到濒危水平的首要根源。生境丧失和破碎化, 尤其自20世纪50年代以来, 对东北虎种群的繁殖也起到了严重的限制作用(图2)。考虑到将来

再度发生大规模捕杀东北虎行为的可能性很小, 生境丧失和破碎化对东北虎种群生存的影响也会愈来愈重要。

从20世纪40年代末开始, 中、俄两国的东北虎种群动态呈现了极大的反差, 这与两国东北虎分布区土地利用和野生保护等政策紧密相关。在中国东北, 大规模农垦和经济建设活动占据了大量东北虎的适宜生境, 到70年代末80年代初, 东北地区城市发展迅速, 道路密集成网, 人口也达到了9千多万(路遇和滕泽之, 2006)。同时, 由于对人畜的威胁, 东北虎成为鼓励捕杀的对象。直到1977年, 相关部

表4 东北虎捕食的猎物比例的历史变化(根据Matyushkin, 1998)

Table 4 Historical changes in the species composition of the Amur tiger's prey (cf. Matyushkin, 1998)

调查时间(年) Time (year)	虎捕食的猎物的比例 Prey percent for the Amur tiger			调查方法 Methods	原始数据来源 Original data source
	野猪 Wild boar	鹿 Red deer	狍子 Roe deer		
1946–1947	主要 Primary	次要 Secondary	次要 Secondary	野外调查 Field survey	Rakov, 1970
1958–1963	主要 Primary	次要 Secondary	次要 Secondary	野外调查 Field survey	Rakov, 1970
1969–1971	56%	27%	6%	野外调查 Field survey	Kucherenko, 1972
1969–1973	54%	25%	–	野外调查 Field survey	Yudakov, 1974
1977–1978	次要 Secondary	主要 Primary	次要 Secondary	野外跟踪调查 4 只虎 Tracing 4 tigers in the field	Pikunov, 1983
1993	35%	50%	–	无线电项圈 Radiotracking	Miquelle <i>et al.</i> , 1993
1962–1977	–	72.6%	–	野外调查 Field survey	Matyushkin, 1992
1992–1994	29.5%	54.3%	–	无线电项圈 Radiotracking	Miquelle <i>et al.</i> , 1996
1993–1994	36%	57%	–	航空调查 Aerial survey	Myslenkov & Miquelle, 1997

表中“–”表示“无数据”。
“–” denotes “no data”.

门才宣布禁猎东北虎, 而前苏联政府早在1947年就下达禁捕令。远东地区人口一直很稀少, 仅少数几个沿海城市人口密度达到每平方公里3个人左右。虽然森林资源遭受过很大程度的破坏, 但该区域的森林覆盖率仍达63%, 总面积达2,806亿公顷(黄清, 2002), 是现存东北虎的主要栖息地, 数量在近30年来一直呈稳定增长的趋势(图2)。

4.2 种群的稳定性

在20世纪最初的几十年里, 东北虎种群动态的总体趋势是急剧减少; 前苏联的种群数量达到历史最低水平(20–30只), 而中国境内的东北虎种群数量也由上千只锐减到500只左右。在随后的几十年里, 前苏联的东北虎种群一直在稳步恢复, 种群年龄结构也比较合理(Miquelle *et al.*, 2006)。然而, 尽管种群数量在短期内似乎是稳定增长的, 但这一趋势能否持续下去却不容乐观。

东北虎的分布区在近一个世纪以来不断萎缩、生境破碎化, 生境质量下降, 生境恢复难度大。中国的东北虎曾遍布于整个东北地区的山林, 后逐渐压缩, 连原本是东北虎聚集的大兴安岭和长白山一带以及曾是东北虎分布中心的小兴安岭也再无虎之踪影。俄罗斯东北虎的分布区也不是原来的1/3。

此外, 雪灾、盗猎等因素对东北虎长期存活的威胁也不容忽视。俄罗斯科学院远东分院的Pikunov教授和Dunishenko教授认为, 生存在俄罗斯远东的东北虎现有数量已经达到饱和, 目前的分布区难以维持东北虎数量的继续增长(个人通信, 2007)。因此, 中国境内的东北虎自然生境的恢复和保护区的建设将会有重要意义。

近年来东北虎在中俄边境活动频繁, 有向中国扩散的迹象。例如, 位于中俄边境的吉林珲春自然保护区从成立之初到目前监测到多次东北虎的活动, 而且有逐年递增并向内地发展的趋势(李冰等, 2008)。这一现象有可能是由于俄罗斯的东北虎种群已达到了饱和状态而越境来寻找新的适宜生境, 也可能是由于中国实行了天然林保护工程以来东北虎的生境状况得到了改善, 更可能的是二者皆有之。这些猜测尚待进一步研究和检验。

4.3 数据的准确性

俄罗斯东北虎种群数量的估算结果存在着较大的差异, 这主要是由调查方法和估算依据不同造成的。早期东北虎种群数量的数据多来自对猎人的问卷调查, 但这种调查数据普遍偏低。在栖息地状况良好的地区, 人类是很难看到老虎的。一方面是

由于东北虎多躲避人类, 好的栖息地利于东北虎的隐蔽; 另一方面, 栖息地状况好, 猎物密度高, 东北虎获取食物容易, 不需要大范围走动, 被发现的几率很小。统计收购的毛皮等产品的数量也被用于估算东北虎的数目, 但只能作为辅助手段, 因为每年收购的虎皮等产品的数量并不能真实地反映东北虎死亡的数目, 也就无法直接估计种群数量。分布于中国的东北虎种群数量, 早期多为专家依据收集到的虎产品的数量信息估计而得到, 也并不十分准确。

20世纪30年代开始有了野外调查, 随着不断改进方法, 数据的准确性也不断提高。1995–1996年和2004–2005年, 俄罗斯远东分别进行的两次大规模的种群数量调查, 是迄今为止最为全面的。在中国, 继50年代中国科学院动物研究所的野外调查后, 直到70年代才又开展对东北虎的调查。而近30多年来的这几次的调查数据比较统一, 争议尚少。总而言之, 虽然不同时期的调查方法存在误差, 但东北虎种群动态的总体变化趋势是可靠的。

4.4 保护建议

通过分析东北虎种群在近一个多世纪的时空动态以及影响因子, 我们建议采取以下保护措施:

(1) 定期调查, 长期监测。定期进行野外种群调查, 掌握整个种群的动态变化和年龄结构。长期定位监测东北虎种群动向, 包括栖息地状况、猎物密度和生境斑块之间的迁移扩散现象, 以便确定东北虎种群的存活、繁殖和迁移情况, 为确定种群的动态、种群发展趋势以及保护计划的拟定提供可靠的数据。另外充分利用其他形式的有效信息资源, 比如利用当地居民的举报和先进的监测手段, 包括GPS定位仪, 触发式远红外照相机等。

(2) 严禁捕杀, 立法执法。盗猎仍然是威胁东北虎种群的重要因素之一。因此, 各级政府部门必须制定详细而周密的保护东北虎的法律法规, 而且要认真监督执行。同时, 还需要调动整个社会的力量共同关心东北虎, 抵制虎产品的销售, 打击东北虎交易的地下市场。

(3) 根据森林状况调整森林采伐制度。俄罗斯具有丰富的森林资源, 随着本国发展和周边各国对森林资源的需求日益扩大, 十分有必要调整其采伐机制(比如通过调整采伐格局, 在东北虎的分布区保证斑块间最大连接度), 有计划地利用资源。大规模

的破坏式采伐, 不仅不利于森林资源的有效利用, 短时间内也不易恢复, 从而造成了重大的损失。因此合理的采伐, 有效的利用, 不仅有利于实现森林资源的持续利用, 也在一定程度上有利于东北虎的保护。

(4) 调节人虎矛盾, 建立、完善补偿机制。目前, 由于争夺生存空间和食物资源, 中国和俄罗斯的人虎冲突都很严重。由于东北虎种群数量增加, 而其栖息地面积有限, 且猎物匮乏, 导致东北虎进入人类生活区域, 捕食牲畜, 甚至袭击当地的居民。不仅给当地居民造成了经济损失, 也使当地人对东北虎的态度消极, 不利于保护东北虎。因此, 建立完善的补偿机制是十分必要的, 而吉林省已经率先正式实施了东北虎捕食家畜的补偿。此外, 现在东北虎分布区的人口分散, 生活贫困, 理念和方式落后, 如果能够集中起来, 在远离东北虎栖息地的地区建立小城镇, 对老虎的影响会变小。

(5) 建立生态廊道, 实现保护区网络和跨国保护区网络。生境丧失和生境破碎化是导致生物多样性丧失的重要原因, 而廊道的建设则有利于减少这种影响, 有利于提高物种的维持能力, 通过防止遗传漂变和瓶颈作用, 确保物种基因的多样性(Hale *et al.*, 2001; Chetkiewicz *et al.*, 2006; Wu, 2008, 2009)。根据80年代中期的调查数据显示, 只有不到20%的东北虎存在于保护区内部(Nowell & Jackson, 1996), 而目前的保护区并不足以维持东北虎种群的长期生存和繁衍。因此, 建立相互连通的保护区域不仅能提高虎种群的生存能力, 而且对未来种群的分布也具有重要的意义(Carroll & Miquelle, 2006; 邬建国, 2007; Wu, 2008, 2009)。建立保护区间的廊道, 形成区域性保护区网络; 建立中、俄两国的生态通道, 促成东北虎跨国保护区网络。

(6) 将东北虎的保护和区域可持续发展结合起来。将保护濒危物种、自然保护区管理和区域可持续发展整合在一起是目前生物多样性保护研究和实践的一个重要的, 也是必要的发展方向(Lindenmayer *et al.*, 2008; Wu, 2008, 2009)。东北虎的保护尚要关注保护区外的整个景观现状和动态; 要在东北虎分布区实现空间资源的合理配置和土地利用格局的优化, 使其既有利于东北虎种群的生存和繁衍, 同时又能满足当地居民的生活与发展的需求, 从而实现可持续发展的最终目标。

致谢: 我们特别感谢内蒙古大学的Alexander Buyantuyev博士为我们将一些俄文文献翻译为英文, 同时也感谢俄罗斯科学院远东分院的Dmitri G. Pikunov教授和Yuri Dunishenko教授, 美国耶鲁大学的Chad Oliver教授和韩雪梅(博士研究生), 以及东北林业大学的国庆喜教授在本研究中所提供的帮助。

参考文献

- Abramov KG (1958) Preserve the tiger. *Hunting and Game Management*, (11), 23. (in Russian)
- Abramov KG (1960) Conservation of tiger in the Far East. In: *Bulletin of Commission on Nature Protection, Nature Conservation and Protection in USSR*, **5**, 92–95. USSR Academy of Sciences, Moscow. (in Russian)
- Abramov KG (1961) The Amur tiger: a unique natural “landmark” of the Far East. In: *Proceedings of the 1st All-Union Mammal Conference*, pp. 8–9. Moscow University Press, Moscow. (in Russian)
- Abramov VK (1970) Areal and population sizes of the Amur tiger (*Panthera tigris amurensis*) in the Far East. In: *Proceedings of the 9th International Congress of Biologists and Game Managers*, pp. 346–552. Moscow. (in Russian)
- Abramov VK (1974) Ussuriski region tiger and its preservation. In: *Proceedings of the Moscow Society of Naturalists, Zoology and Botany*, pp. 16–17. Moscow State University Press, Moscow. (in Russian)
- Abramov VK, Pikunov DG (1976) Rare predator species of the southern Far East of USSR. In: *Rare Mammal Fauna of USSR*, pp. 67–96. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Arsenyev VK (1949) *In the Ussuriski Region Wilderness*. Geographgiz, Moscow. (in Russian)
- Baikov NA (translated by Shevklavov A) (1925) *The Manchurian Tiger*. <http://www.tigers.ru/books/baikov/he1.html>
- Bragin AP (1989) Population characteristics of the Amur tiger in the eastern part of the Sikhote-Alin Mountain Range. In: *Proceedings of the All-Union Conference on Problems of Census and Assessment of Animal Populations*, pp. 151–153. Ufa. (in Russian)
- Bragin AP, Gaponov VV (1989) Problems of the Amur tiger. *Hunting and Game Management*, (10), 12–15. (in Russian)
- Carroll C, Miquelle DG (2006) 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*, **43**, 1056–1068.
- Chetkiewicz CLB, St. Clair CC, Boyce MS (2006) Corridors for conservation: integrating pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 317–342.
- Darman YA (Ю·А·达尔曼), Berezhnyk VE (В·Е·叶吉里留克), Fomenko PV (П·В·佛敏科), Mirknov YI (Ю·И·彼尔谢尼耶夫) (translated by Wang FK (王凤昆)) (2006) Current status and protection of the Amur tiger in Russia Far East. *Chinese Wildlife* (野生动物), **27**(2), 5–19. (in Chinese)
- Deng W (邓伟), Zhang PY (张平宇), Zhang B (张柏) (2004) *Reports of Northeastern Regional Development* (东北区域发展报告). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Dinerstein E, Loucks C, Heydlauff A, Wikramanayake E, Bryja G, Forrest J, Ginsberg J, Klenzendorf S, Leimgruber P, O’Brien T, Sanderson E, Seidensticker J, Songe M (2006) *A User’s Guide: Setting Priorities for the Conservation and Recovery of Wild Tigers: 2005–2015*. WWF, WCS, Smithsonian, and NFWF-STF, Washington D.C.
- Dubinin VB (1949) Mammal fauna of the epicenter of tick-borne spotted fever in Primorie. *Regional, Experimental and Empirical Parazitology*, **6**, 16–33. (in Russian)
- Ehrlich PR, Wilson EO (1991) Biodiversity studies: science and policy. *Science*, **253**, 758–762.
- Gao ZX (高中信), Ma JZ (马建章) (1996) Current status and protection of tigers in the world. *Chinese Wildlife* (野生动物), **17**(1), 3–7. (in Chinese)
- Gao ZX (高中信), Ma JZ (马建章), Ma YQ (马逸清) (1993) Historical changes of the Amur tiger distribution in China. In: *Mammal Evolution with the Effects of Human Activities* (人类活动影响下兽类的演化) (eds Xia WP (夏武平), Zhang J (张洁)), pp. 61–64. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese)
- Gorokhov GF (1977) Population size and structure of the Amur tiger in southern Sikhote-Alin. In: *Proceedings of the 2nd All-Union Conference: Rare Mammal Species and Their Preservation*, pp. 119–120. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Gorokhov GF (1983) Reasons for illegal hunting of the Amur tiger. In: *Proceedings of the 3rd All-Union Symposium: Rare Mammal Species and Their Preservation*, pp. 88–89. USSR Academy of Sciences, Moscow. (in Russian)
- Hale ML, Lurz PWW, Shirley MDF, Rushton S, Fuller RM, Wolff K (2001) Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations. *Science*, **293**, 2246–2248.
- He JF (赫俊峰), Yu XC (于孝臣), Shi YM (史玉明) (1997) Historical distribution changes and population dynamics of the Amur tiger. *Forestry Science & Technology* (林业科技), **22**(1), 28–30. (in Chinese)
- Hötte M (2006) *Amur Leopard and Tiger Conservation in a Social and Economic Context*. Zoological Society of London, Tigris Foundation, and Amur Leopard and Tiger Alliance. <http://www.amur-leopard.org/> (accessed in April 2009)
- Huang Q (黄清) (2002) Go to the Russia’s forested region. *Forestry Economics* (林业经济), (1), 20–22. (in Chinese)
- Jiang JS (蒋劲松) (2005) Tiger and leopard research in Jilin Province. In: *Recovery of the Wild Amur Tiger Population in China: Process and Prospect* (中国野生东北虎种群恢复进程和展望) (eds Zhang ED (张恩迪), Miquelle DG, Wang TH (王天厚)). China Forestry Publishing House, Beijing.
- Kaplanov LG (1948) Tiger of the Sikhote-Alin. *Moscow Soci-*

- ety of Naturalists, New series, **14**, 47–48. (in Russian)
- Karanth KU, Nichols JD, Kumar NS, Link WA, Hines JE, Orians GH (2004) Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 4854–4858.
- Karanth KU, Stith BM (1999) Prey depletion as a critical determinant of tiger population viability. In: *Riding the Tiger: Tiger Conservation in Human-Dominated Landscapes* (eds Seidensticker J, Christie S, Jackson P). Cambridge University Press, London.
- Kazarinov AP (1979) The Amur tiger. *Hunting and Game Management*, (11), 22–23. (in Russian)
- Kenney JS, Smith JLD, Starfield AM, McDougal CW (1994) Saving the tiger in the wild. *Nature*, **369**, 352.
- Khramtsov VS (1993) The state of the Lazovskii L.G. Kaplanov Nature Reserve and problems of preservation of its natural complexes. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*, **98**, 18–22. (in Russian)
- Kucherenko SP (1970) The Amur tiger (contemporary habitat and population size). *Hunting and Game Management*, (2), 20–23. (in Russian)
- Kucherenko SP (1972) On the ecology of the Amur tiger. *Hunting and Game Management*, (1), 18–20. (in Russian)
- Kucherenko SP (1993) Misfortunes of the Amur tiger. *Hunting and Game Management*, (10), 12–15. (in Russian)
- Kudzin K (1966) Tigers of Primorie. *Agricultural Production of Siberia and the Far East*, (8), 53. (in Russian)
- Lawton J, May RM (1995) *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford.
- Li B (李冰), Zhang ED (张恩迪), Zhang ZH (张振华), Liu Y (刘宇) (2008) Preliminary monitoring of Amur tiger population in Jilin Hunchun National Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **28**, 333–341. (in Chinese with English abstract)
- Li LF (李令福) (1999) Expansion of the agricultural area in Heilongjiang Basin during the Qing Dynasty. *Heilongjiang National Series* (黑龙江民族丛刊), (3), 72–76. (in Chinese)
- Li T (李彤), Jiang JS (蒋劲松), Wu ZG (吴志刚), Han XD (韩晓东), Wu JC (吴景才), Yang XJ (杨兴家) (2001) Survey on Amur tigers in Jilin Province. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **21**, 1–6. (in Chinese with English abstract)
- Lindenmayer D, Hobbs RJ, Montague-Drake R, Alexandra J, Bennett A, Burgman M, Cale P, Calhoun A, Cramer V, Cullen P, Driscoll D, Fahrig L, Fischer J, Franklin J, Haila Y, Hunter M, Gibbons P, Lake S, Luck G, MacGregor C, McIntyre S, Nally RM, Manning A, Miller J, Mooney H, Noss R, Possingham H, Saunders D, Schmiegelow F, Scott M, Simberloff D, Sisk T, Tabor G, Walker B, Wiens J, Woinarski J, Zavaleta E (2008) A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, **11**, 78–91.
- Lu Y (路遇), Teng ZZ (滕泽之) (2006) *Historical Human Demography of Chinese Provinces* (中国分省区历史人口考). Shandong People's Publishing House, Ji'nan. (in Chinese)
- Luo S-J, Kim J-H, Johnson WE, van der Walt J, Martenson J, Yuhki N, Miquelle DG, Uphyrkina O, Goodrich JM, Quigley HB, Tilson R, Brady G, Martelli P, Subramaniam V, McDougal C, Hean S, Huang SQ, Pan W, Karanth UK, Sunquist M, Smith JLD, O'Brien SJ (2004) Phylogeography and genetic ancestry of tigers (*Panthera tigris*). *PLoS Biology*, **2**, 2275–2293.
- Ma JZ (马建章), Jin K (金崑) (2003) *Research on the Tiger* (虎研究). Shanghai Scientific and Technological Education Press, Shanghai. (in Chinese)
- Ma YQ (马逸清) (1983) Historical changes in the distribution of the Amur tiger. *Territory & Natural Resources Study* (国土与自然资源研究), (4), 44–49. (in Chinese)
- Ma YQ (马逸清) (2005) Changes in numbers and distribution of the Amur tiger in Northeast China in the past century: A summary report. In: *Recovery of the Wild Amur Tiger Population in China: Process and Prospect* (中国野生东北虎种群恢复进程和展望) (eds Zhang ED (张恩迪), Miquelle DG, Wang TH (王天厚)). China Forestry Publishing House, Beijing.
- Mashkin S (1993) The Amur tiger: problems of preserving its population. *Bulletin of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences*, **49**, 121–122. (in Russian)
- Matthew L, Chapron G, Martyr DJ, Holden J, Leader-Williams N (2006) Assessing the viability of tiger subpopulations in a fragmented landscape. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 576–586.
- Matyushkin EN (1966) Tigers in the Sikhote-Alin. *Hunting and Game Management*, (1), 14–15. (in Russian)
- Matyushkin EN (1984) The Amur tiger. In: *Endangered Species List (Red book) of USSR, Rare and Endangered Species of Plants and Animals*, 2nd edn., pp. 47–48. Forest Industry Press, Moscow. (in Russian)
- Matyushkin EN (1992) Tiger and deer on sea-exposed slopes of the Middle Sikhote-Alin. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*, **97**, 3–20. (in Russian)
- Matyushkin EN (1998) *The Amur Tiger in Russia*. USAID, WWF, Moscow.
- Matyushkin EN, Pikunov DG, Dunishenko YM, Miquelle DG, Nikolaev IG, Smirnov EN, Salkina GP, Abramov VK, Bazylnikov VI, Yudin VG, Korkishko VG (1996) *Numbers, Distribution and Habitat Status of the Amur Tiger in Russian Far East: "Express-Report"*. USAID Russian Far East Environmental Policy and Technology Project.
- Matyushkin EN, Zhivotchenko VI, Smirnov EN (1980) *The Amur Tiger in the U.S.S.R.* IUCN, Gland.
- Miquelle DG, Pikunov DG, Dunishenko YM, Aramilev VV, Nikolaev IG, Abramov VK, Smirnov EN, Salkina GP, Seryodkin IV, Gaponov VV, Fomenko PV, Litvinov MN, Kostyria AV, Korkisko VG, Murzin AA (2006) *A Survey of Amur (Siberian) Tigers in the Russian Far East, 2004–2005*. Tigris Foundation. <http://www.savethetigerfund.org/> (ac-

- cessed in April 2009)
- Miquelle DG, Quigley HG, Hornocker MG (1993) The use of telemetry in the study of the Amur tiger. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*, **98**, 63–79. (in Russian)
- Miquelle DG, Smirnov EN, Quigley HG, Hornocker MG, Nikolaev IG, Matyushkin EN (1996) Food habits of Amur tiger in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation. *Journal of Wildlife Research*, **1**, 138–147.
- Myslenkov AI, Miquelle DG (1997) The study of prey density on individual territories of the Amur tiger. In: *Proceedings of the International Conference: Rare Mammal Species of Russia and its Neighboring Regions*, p. 65. Russian Academy of Sciences, Moscow. (in Russian)
- Nikolayev IG (1985) Tiger mortality during the last winter. *Hunting and Game Management*, (9), 18–19. (in Russian)
- Nikolayev IG, Yudin VG (1993) Tiger and man in a competitive environment. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*, **98**, 23–36. (in Russian)
- Nowell K (2000) *Far from a Cure: the Tiger Trade Revisited*. WWF, TRAFFIC International.
- Nowell K, Jackson P (1996) *Wild Cats: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Switzerland.
- Nowell K, Ling X (2007) *Taming the Tiger Trade: China's Markets for Wild and Captive Tiger Products since the 1993 Domestic Trade Ban*. TRAFFIC East Asia, Hong Kong, China.
- Pikunov DG (1983) The Amur tiger and its impact on wild ungulates of Primorie. In: *Proceedings of the 3rd All-Union Symposium, Rare Mammal Species of USSR and their Conservation*, pp. 128–129. USSR Academy of Sciences, Moscow. (in Russian)
- Pikunov DG (1988) Amur tiger (*Panthera tigris altaica*): present situation and perspectives for preservation of its population in the Soviet Far East. In: *Proceedings of the 5th World Conference on Breeding Endangered Species in Captivity*, pp. 175–185. Cincinnati Zoo and Botanical Garden Center. (in Russian)
- Pikunov DG (1990) Population size of tigers in the Far East of USSR. In: *Proceedings of the 5th Symposium of All-Union Theriological Society of the USSR Academy of Sciences*, pp. 102–103. USSR Academy of Sciences, Moscow. (in Russian)
- Pikunov DG (1992) Conservation strategy for rare animal species affected by the economic development of the Far East. In: *Ecological Aspects of Productive Forces' Development in the Far East*, pp. 82–92. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Pikunov DG (1994) Issues of conservation of tigers in the Russian Far East. In: *Proceedings of Natural Protected Terrestrial and Aquatic Systems of the Far East and Problems of Preservation of Biodiversity*, pp. 95–98. Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok. (in Russian)
- Pikunov DG (2005a) Status of the Amur tiger in Russia Far East. In: *Recovery of the Wild Amur Tiger Population in China: Process and Prospect* (中国野生东北虎种群恢复进程和展望) (eds Zhang ED (张恩迪), Miquelle DG, Wang TH (王天厚)). China Forestry Publishing House, Beijing.
- Pikunov DG (2005b) Overview of threats to the Amur tiger. In: *Recovery of the Wild Amur Tiger Population in China: Process and Prospect* (中国野生东北虎种群恢复进程和展望) (eds Zhang ED (张恩迪), Miquelle DG, Wang TH (王天厚)). China Forestry Publishing House, Beijing.
- Pikunov DG, Bazylnikov VI, Rybachyuk VV (1985) Study methods and ecological fundamentals of tiger preservation in the Primorie. In: *Studies and Conservation of Rare and Endangered Fauna Species in USSR*, pp. 70–74. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Pikunov DG, Bragin AI, Vakhreev GI (1984) The future of tigers of Sikhote-Alin. In: *Proceedings of the Applied Science Conference, Man and Nature in the Far East*, pp. 124–126. Vladivostok. (in Russian)
- Primack RB (2000) *A Primer of Conservation Biology*. Sinauer, Massachusetts.
- Rakov NV (1965) Contemporary habitation of the tiger in the Amur-Ussuriiski region. *Zoology Journal*, **44**, 433–441. (in Russian)
- Rakov NV (1970) Wild boar mortality factors and its interactions with predators in the Priamurie. *Zoology Journal*, **49**, 1220–1228. (in Russian)
- Rukovskii NN (1968) Some problems of the biology of the Amur tiger in relation to its conservation. *Zoology Journal*, **47**, 758–788. (in Russian)
- Sanderson E, Forrest J, Loucks C, Ginsberg J, Dinerstein E, Seidensticker J, Leimgruber P, Songer M, Heydlauff A, O'Brien T, Bryja G, Klenzendorf S, Wikramanayake E (2006) *Setting Priorities for the Conservation and Recovery of Wild Tigers: 2005–2015. The Technical Assessment*, WCS, WWF, Smithsonian and NFWF-STF, New York, Washington DC.
- Shen GZ (申高兹 AC) (2006) The potential of foreign cooperation for Russia Far East forestry complexes. *Siberian Studies* (西伯利亚研究), **33**, 22–23. (in Chinese with English abstract)
- Shen LH (沈莉华) (2005) Reflection of the issue on immigrants of China to the Far East of Russia. *Northeast Asia Forum* (东北亚论坛), **14**(4), 70–75. (in Chinese with English abstract)
- Shishkin IB (1971) Will the tiger survive in the Far East? *Priroda*, (8), 74–76. (in Russian)
- Sludskii AA (1966) Modern habitation and population size of tigers in the world. In: *Annals of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences and Kazakh SSR*, **26**, 212–261. (in Russian)
- Smirnov EN (1982) New features in the Amur tiger behavior in the Middle Sikhote-Alin. In: *Proceedings of the Conference on Conservation of Predator Mammals of the Far East*, pp. 86–96. Vladivostok. (in Russian)
- Spitsin VV, Romanov PN, Popov SV, Smirnov EN (1987) The

- Siberian tiger (*Panthera tigris altaica*) in the USSR: status in the wild and captivity. In: *Tigers of the World: the Biology, Biopolitics, Management and Conservation of an Endangered Species* (eds Tilson RL, Seal US), pp. 64–70. Noyes Publisher, Park Ridge, New Jersey. (in Russian)
- Sun HY (孙海义) (2006) The ecological corridor of the Amur tiger. *China Nature* (大自然), (5), 18–20. (in Chinese)
- Sun HY (孙海义), Lu XD (卢向东), Tian JL (田家龙), Cheng ST (程守涛), Li DF (李德福), Dong HY (董红雨) (2005) The wild population monitor of Amur tiger in Heilongjiang Province. *Forestry Science & Technology* (林业科技), **30**(6), 33–35. (in Chinese with English abstract)
- Sunquist ME (1981) *The Social Organization of Tigers (Panthera tigris) in Royal Chitawan National Park, Nepal*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Sysoyev VP (1955) *In the Far East Taiga (Memories of a Hunter)*. Geographgiz, Moscow. (in Russian)
- Tan BJ (谭邦杰) (1989) Comments on the survival problem of the Amur tiger. *Bulletin of Biology* (生物学通报), (8), 1–2. (in Chinese)
- Tselishev MI (1925) *Essays on Economics of the Far East*. Knizhnoe Delo, Vladivostok. (in Russian)
- Wang BK (王炳坤) (2004) Come close to the wild Amur tiger. *Green Leaf* (绿叶), (2), 36–39. (in Chinese)
- Wang S (汪松) (1998) *China Redbook of Endangered Animals (Mammals)* (中国濒危动物红皮书(兽类)). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wang ZT (王振堂), Shen HZ (申亨哲) (1996) Effects of human population pressure on the number of Amur tiger in Tumenjiang. *Chinese Journal of Zoology* (动物学杂志), **31**(5), 31–34. (in Chinese)
- Wang XF (王晓峰), Gao QB (高启彬) (2001) Threats and protection measures to the wild Amur tiger. *Heilongjiang Forestry* (黑龙江林业), (2), 11–12. (in Chinese)
- Wilson EO (ed.) (1988) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D.C.
- Wu JG (邬建国) (2007) *Landscape Ecology: Pattern, Process, Scale and Hierarch* (景观生态学: 格局、过程、尺度与等级), 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Wu JG (2008) Changing perspectives on biodiversity conservation: from species protection to regional sustainability. *Biodiversity Science* (生物多样性), **16**, 205–213.
- Wu JG (2009) Ecological dynamics in fragmented landscapes. In: *Princeton Guide to Ecology* (ed. Levin SA). Princeton University Press, Princeton. (in press)
- Wu LS (吴连胜), Feng ZZ (冯志忠), Liu YZ (刘云州), Shen HB (申洪斌) (2001) Several thoughts of exploitation to forest resources in Russia Far East. *Forest Engineering* (森林工程), **17**(3), 24. (in Chinese with English abstract)
- Wu XZ (吴宪忠), Zhang MH (张明海), Gao ZX (高忠信), Qu ZL (瞿中亮), Zhao YF (赵玉峰), Liu WX (刘伟新), Yu LG (于立国), Mu BG (慕保国) (1994) The current population size and distribution of the Amur tiger in Heilongjiang Province. *Chinese Wildlife* (野生动物), **15**(3), 17–20. (in Chinese)
- Xu XL (徐学良) (1999) The historical dynamics of the Siberia tiger population in China. In: *Proceedings of the 65th Anniversary Conference of the Zoological Society of China* (中国动物学会成立65周年年会), pp. 1002–1005. Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Yi BZ (衣保中), Ye YG (叶依广) (2004) The development of forest reserves in northeast China since the end of Qing Dynasty and its environmental cost. *Agricultural History of China* (中国农史), **23**(3), 115–123. (in Chinese with English abstract)
- Yu XC (于孝臣) (2005) A survey of the Amur tiger and Far Eastern leopards in eastern Heilongjiang Province, China, 1999. In: *Recovery of the Wild Amur Tiger Population in China: Process and Prospect* (中国野生东北虎种群恢复进程和展望) (eds Zhang ED (张恩迪), Miquelle DG, Wang TH (王天厚)). China Forestry Publishing House, Beijing.
- Yu XC (于孝臣), Sun BG (孙宝钢), Sun HY (孙海义), Guan GS (关国生), Zhou XB (周宣滨) (2000) Distribution and population number of the Amur tiger in Heilongjiang Province. *Chinese Wildlife* (野生动物), **21**(2), 14–16. (in Chinese)
- Yudakov AG (1971) Population size of tigers in the Far East. *Hunting and Game Management*, (11), 17–18. (in Russian)
- Yudakov AG (1974) The ecology of *Panthera tigris altaica*. In: *Proceedings of the 1st International Congress on Mammals*, pp. 354–355. VINITI, Moscow. (in Russian)
- Yudakov AG, Nikolayev IG (1972) The condition of the Amur tiger population in the Primorski Krai. In: *Zoological Problems of Siberia*, pp. 505–506. Nauka, Novosibirsk. (in Russian)
- Yudakov AG, Nikolayev IG (1973) Status of the Amur tiger population in Primorski region. *Zoology Journal*, **52**, 909–919. (in Russian)
- Yudin VG (1987) The evolution of tigers' behavior. *Hunting and Game Management*, (11), 16–17. (in Russian)
- Zhang SZ (张士尊) (2005) The distribution of the northeast tigers in the southern part of the Northeast in the 21st Year of Kangxi. *Manzu Research* (满族研究), (2), 96–100. (in Chinese)
- Zhou SC (周绍春), Sun HY (孙海义), Zhang MH (张明海), Lu XD (卢向东), Yang J (杨娇), Li L (李林) (2008) Regional distribution and population size fluctuation of wild Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in Heilongjiang Province. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **28**, 165–173. (in Chinese with English abstract)
- Zhou XY (周晓禹) (2008) Protection status of wild Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) and their conservation strategy. *Chinese Wildlife* (野生动物), **29**(1), 40–43. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 闫文杰)