



•综述• 中国猫科动物研究与保护专题

亚洲虎种群恢复的机遇与挑战

朱逸晓^{1,2,3}, 王大伟^{1,2,3}, 李治霖⁴, 冯佳伟^{1,2,3}, 王天明^{1,2,3*}

1. 东北虎豹国家公园保护生态学国家重点实验室, 北京 100875; 2. 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875; 3. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875; 4. 天津师范大学生命科学学院天津市动物多样性保护与利用重点实验室, 天津 300387

摘要: 虎(*Panthera tigris*)作为顶级捕食者, 对维持森林生态系统服务和结构完整性有着重要作用, 是研究和保护工作的旗舰物种。历史上, 虎曾广泛分布于亚洲大部分地区, 如今仅分布于南亚、东南亚和东北亚的破碎化栖息地, 各区域种群处于濒危或极度濒危状态。准确了解野生虎的种群状态和生态需求信息对于科学开展保护和恢复工作至关重要。本文通过综述近几十年的研究文献, 总结了野生虎种群现状和主要威胁因素, 评价了已有研究的重点与不足, 为未来亚洲虎种群的研究和保护提出了建议。目前与虎相关的研究主要集中在分布范围最广的孟加拉虎(*P. t. tigris*)和东北虎(*P. t. altaica*) 2个亚种, 而最急需关注的其他亚种仍研究不足。经过近十几年的努力和保护投入, 目前野生虎种群数量已从2010年的大约3,200只恢复到现在约4,500只, 但在越南、柬埔寨和老挝3个国家已经灭绝。虎面临的主要威胁包括持续的栖息地破坏和隔离、猎物缺乏、近交衰退、人虎冲突、贸易与盗猎和疾病威胁等。未来的研究和保护工作需要加强种群和栖息地连通性恢复、个体重引入、疾病管控以及加强跨境合作和反盗猎等。

关键词: 虎; 分布; 威胁因素; 食肉动物; 保护

朱逸晓, 王大伟, 李治霖, 冯佳伟, 王天明 (2022) 亚洲虎种群恢复的机遇与挑战. 生物多样性, 30, 22421. doi: 10.17520/biods.2022421.

Zhu YX, Wang DW, Li ZL, Feng JW, Wang TM (2022) Restoring tiger population in Asia: Challenges, opportunities and future prospects. Biodiversity Science, 30, 22421. doi: 10.17520/biods.2022421.

Restoring tiger population in Asia: Challenges, opportunities, and future prospects

Yixiao Zhu^{1,2,3}, Dawei Wang^{1,2,3}, Zhilin Li⁴, Jiawei Feng^{1,2,3}, Tianming Wang^{1,2,3*}

1 National Forestry and Grassland Administration Key Laboratory for Conservation Ecology of Northeast Tiger and Leopard, Beijing 100875

2 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Engineering, Beijing 100875

3 College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875

4 Tianjin Key Laboratory of Conservation and Utilization of Animal Diversity, College of Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387

ABSTRACT

Background & Aim: The tiger (*Panthera tigris*) may be the most charismatic and well-recognized flagship species in the world. As an ecological umbrella species and apex predator, the species symbolizes the well-being of the forest ecosystem. Tigers have lost 93% of their historical range and are experiencing rapid population declines. To enact effective conservation, it is important to understand the ecology and natural history of this globally endangered species. In this paper, we review previous articles related to tiger ecology and conservation research, summarizing the population dynamics and major conservation challenges in Asia in order to outline the actions required to conserve tigers and their ecosystems.

Review Results: We found that, while overall research about tigers was increasing, efforts focused primarily on the subspecies with the most remaining range (e.g., *P. t. tigris* and *P. t. altaica*) and neglected subspecies requiring urgent attention. Tiger population has increased over the past decade, with estimates increasing from 3,200 to 4,500 during 2010–2021. However, stressors such as habitat fragmentation and loss, hunting of tigers and their prey, illegal trade, and

收稿日期: 2022-07-22; 接受日期: 2022-09-21

基金项目: 国家自然科学基金(31971539)和国家科技基础资源调查专项(2019FY101700; 2021FY100702)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangtianming@bnu.edu.cn

human-tiger conflicts have isolated wild tigers in small populations across their ancestral range. Isolation, small territories, and disease further threaten the extant subspecies.

Perspectives: We suggest that establishing a long-term monitoring network is critical for the conservation of tigers. To achieve the goal of a large tiger meta-population across Asia we recommend extensive land use planning, restoring native ungulates, reducing anthropogenic disturbances, improving connectivity of tiger habitats, controlling disease, and extensive cooperation across territories. In landscapes lacking breeding females, we also recommend reintroduction of tigers as a means of increasing recovery speeds.

Key words: tiger; distribution; threats; carnivores; conservation

生物多样性下降已成为全球现象(Ripple et al, 2017; Ceballos et al, 2020), 尤其是陆地大型食肉动物(31种)由于栖息地丧失和破碎化、猎物缺乏和偷猎等, 超过75%的物种种群持续下降, 面临局部或完全灭绝的危险(Dirzo et al, 2014; Ripple et al, 2014b)。随着大型食肉动物的广泛衰退, 在众多生态系统产生了营养级联效应, 导致其所处生态系统的结构和功能发生变化(Estes et al, 2011; Ripple et al, 2014a; Winnie & Creel, 2017)。虎(*Panthera tigris*)是陆地生态系统体型最大的食肉动物之一和最濒危的大型猫科动物, 作为生物多样性保护的旗舰物种, 在维护生态系统功能和服务中发挥着关键作用。虎起源于距今300–200万年前, 但成为一个物种之后, 其有效种群数量持续下降; 在距今100–11万年间一直维持在5–8万只。从距今11万年前的末次冰期开始, 由于气候的往复波动以及7.5万年前印度尼西亚苏门答腊岛多巴火山的超级爆发, 亚洲部分地区的虎灭绝, 有效种群数量持续下降至今, 但同时也促成了虎从中国西南和东南亚一带向外扩散, 最终形成9个亚种(Liu et al, 2018)。虎位于食物链顶端, 必须有充足的大型猎物和大面积完整的栖息地才能满足其生存需要, 因此, 对栖息地丧失和破碎化等干扰非常敏感(Ripple et al, 2014b; Wolf & Ripple, 2017)。近1个世纪以来, 野生虎种群数量下降了96%, 仅存的种群分布在76个虎保护景观(Tiger Conservation Landscapes, TCLs, 面积118万 km²)中, 其面积不到历史范围的7%, 4个亚种野外灭绝, 幸存的5个亚种均面临不同程度的威胁或灭绝风险(Dinerstein et al, 2007; Seidensticker, 2010; Goodrich et al, 2015)。从20世纪70年代开始, 包括中国在内的多个国家开展了各种保护行动, 包括建立保护区、恢复栖息地、颁布捕猎禁令和反盗猎等, 进入21世纪, 各国的保护初见成效, 部分亚种数量有所回升, 但是大部分种群仍分布在较小的、隔离的

栖息地内, 已显示出明显的种群地理遗传结构(Kenney et al, 2014), 野生虎保护迫在眉睫。

虎具有很强的适应力, 能够适应广泛的气候条件、生态系统和猎物种类(Schaller, 1967; Sunquist, 2010), 曾经广布于亚洲大部分地区, 活动区域海拔可高达4,500 m (Tempa et al, 2019)。研究显示在减少人类干扰的前提下, 野生虎种群存在自行恢复的潜力(Harihar et al, 2009; Walston et al, 2010; Wikramanayake et al, 2011; Lamichhane et al, 2018)。正是在这个前提下, 2010年亚洲13个虎分布国在俄罗斯圣彼得堡召开世界虎峰会(Tiger Summit 2010), 制定了全球虎恢复“TX2计划”, 提出保护栖息地、打击盗猎和非法贸易、跨境合作执法、与当地社区合作、提升野生虎种群和栖息地管理有效性、历史分布地重引入6项主要保护措施, 并正式提出下一个虎年即2022年使全球野生虎数量翻倍的目标, 这一目标表明了改变野生虎命运所需要的最大的雄心和承诺(Global Tiger Initiative Secretariat, 2011)。

为了实现这一目标, Walston等(2010)提出了“6%解决方案”(the six percent solution), 认为恢复野生种群的关键在于景观中的“源点”(source sites), 这里的源点指的是能生存至少25只繁殖雌虎并且嵌入周边景观后能够支持至少50只繁殖虎种群的栖息地, 识别的42个源点仅占虎现存栖息地的6%(约90,000 km²), 却拥有近70%的野生虎(2,154只)。与Walston等(2010)的源点保护策略不同, Wikramanayake等(2011)提出实现野生虎数量翻倍的“景观保护策略”, 认为保护工作和资金应分配到所有的TCLs, 加强栖息地连通性和保护集合种群至关重要。由于所有TCLs中没有任何种群可繁殖的个体超过250只(Dinerstein et al, 2007), 当前保护工作的重点已从单一的保护区转向由质量和连通水平不同的栖息地组成的大尺度异质景观(Vasudev et al, 2017)。总之, 野生虎的恢复需要确保核心繁殖种

群或源点的安全, 同时保持源点和周围恢复区之间景观尺度上的连接 (Walston et al, 2010; Wikramanayake et al, 2011; Harihar et al, 2018), 所以二者保护的理念是一致的。

自2010年世界虎峰会召开已12年, 不同方案的保护成效如何? 虎还面临哪些新威胁? 在2022年中国农历虎年之际, 也是野生虎保护的重要时间节点上, 本文通过梳理近几十年的文献, 总结了野生虎每个亚种的研究进展、种群状态和主要致危因素, 评价了已有研究重点与空缺, 最后为未来亚洲虎种群的研究和保护提出了建议。

1 野生虎种群研究进展

我们使用“tigers (or *Panthera tigris*)”作为检索词在Web of Science数据库和谷歌学术搜索引擎进行检索, 共检索到1946年1月至2021年10月的各类文献2,246篇, 逐条删除与虎无关和无法找到原文或摘要的文献后, 筛选出1,584篇。按照研究对象分类, 去除未指明具体亚种的260篇和已灭绝亚种的10篇后, 以孟加拉虎(*P. t. tigris*)为研究对象的有576篇, 东北虎(*P. t. altaica*) 345篇, 苏门答腊虎(*P. t. sumatrae*) 90篇, 马来虎(*P. t. jacksoni*) 20篇, 印支虎(*P. t. corbetti*) 60篇, 华南虎(*P. t. amoyensis*) 41篇, 同时182篇研究对象多于1个亚种。以研究领域分类, 生理生化方向的119篇, 行为的52篇, 生态与保护的728篇, 圈养繁育的64篇, 遗传的170篇, 疾病的297篇, 其他154篇(图1)。

孟加拉虎具有较长的研究历史, 占文献总数的43.8%, 其次为东北虎, 而受制于分布国经济水平和战争等原因, 苏门答腊虎、马来虎和印支虎的相关研究都较少, 尤其是马来虎, 仅有20篇, 华南虎的研究数量少可能是因为这个亚种已野外灭绝, 仅有少数野外灭绝前的早期文献记录和针对圈养个体的研究。作为野生动物保护的明星物种之一, 虎的生态与保护方向的研究最多, 而其余的研究也多为保护和恢复服务, 例如遗传方向的许多文章关注亚种的基因多样性、种群间的基因流等。数量仅次于生态与保护的疾病方向和生理生化的研究大多数集中于动物园的圈养个体, 与圈养繁育方向有一定程度的重叠, 例如圈养动物之间的传染疾病、圈养动物的生理指标水平等。行为方向研究数量的稀

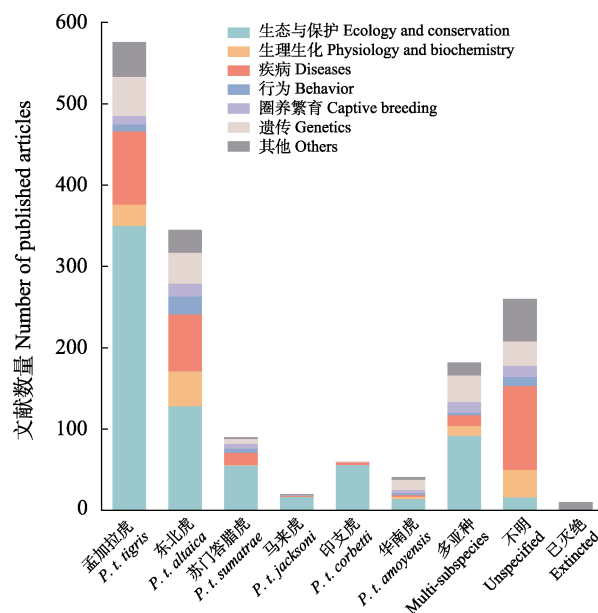


图1 20世纪40年代以来按亚种和类别发表的虎文献统计
Fig. 1 Number of published tiger (*Panthera tigris*) articles by subspecies and category since 1940s

少可能是因为野生虎密度低、行踪隐蔽, 同时作为独居的大型动物倾向于主动远离人类, 使野外种群的行为研究必须借助于项圈等设备, 存在一定难度和局限。

2 野生虎种群状态和分布

虎属于脊椎动物亚门哺乳纲食肉目猫科豹属 (*Panthera*), 最近共同祖先可追溯至大约11.2万年前的晚更新世, 自晚更新世以来存在两次主要扩散事件, 第一次是距今11–7万年前苏门答腊虎与大陆上的虎分离, 从中南半岛进入苏门答腊岛, 同时少数中国西南部避难种群进入华南地区; 第二次发生在距今5–1万年前, 是其他8个虎亚种主要的形成时期, 亚种间基因流程度低, 均具有独特的进化史 (Liu et al, 2018)。目前, 巴厘虎 (*P. t. balica*)、爪哇虎 (*P. t. sondaica*)、里海虎 (*P. t. virgata*) 和华南虎4个亚种于20世纪40–80年代相继野外灭绝。根据世界自然保护联盟 (International Union for Conservation of Nature, IUCN) 的估计, 2010年亚洲野生虎总数不足3,200只 (Goodrich et al, 2015), 但在俄罗斯圣彼得堡虎保护峰会上13个虎分布国将种群数量基线调整至3,633只, 并承诺到2022年种群数量达到5,845只 (附录1)。近期文献和各国评估报告显示目前全球5

个虎亚种的数量已增加到大约4,694只(图1, 附录1), 只有印度、不丹和俄罗斯完成了预期目标。2022年IUCN发布的红色名录显示全世界仅有4,485只虎(不包括幼崽)生活在野外(其中, 成年虎3,140只)(Goodrich et al, 2022), 虎在缅甸的大部分森林已经消失(Lynam et al, 2006), 在马来西亚种群数量也迅速减少(Darmaraj, 2019), 在越南、柬埔寨和老挝3个国家已经野外灭绝(O’Kelly et al, 2012; Rasphone et al, 2019)。虽然近年来没有确切的证据, 但朝鲜也可能有虎分布。尽管过去的12年中虎种群在部分保护区中逐步恢复, 但是由于非法盗猎、猎物减少和栖息地退化等威胁的持续存在, 保护区外种群下降趋势仍很明显, 大部分TCLs进一步破碎和退化, 特别是在东南亚地区(见后文)。Walston等(2010)识别的源点中, 有2个已经丧失, 其中一个来自泰国, 另一个来自老挝, 但是最初未被列入源点的不丹已经记录了> 50只的雌虎种群(Tempa et al, 2019)。Harihar等(2018)评估了研究和保护基础较好的18个源点的野生虎种群及其栖息地现状, 结果显示这18个点的野生虎数量仍未饱和(现共有165只, 有潜力容纳585只), 特别是其中15个点仍然处于虎数量恢复的初级阶段, 因为这些地区猎物的恢复需要30–50年。这是一个缓慢的过程, 这也表明其他国家将很难完成2022年预期目标。由于各亚种所处的地理环境不同, 猎物种类和密度差异极大, 以及人类的干扰导致虎的密度在不同亚种和国家间异质性非常高(表1, 附录2), 如猎物丰富的南亚超过10只/100 km², 而猎物密度低的东北亚不到1只/100 km²(附录2)。

2.1 孟加拉虎

现存5个亚种中孟加拉虎的数量最多, 大约占野生虎总数的70%, 主要分布在印度、尼泊尔、不丹和孟加拉国, 在缅甸和中国西南也有少量跨境分布。1758年, 孟加拉虎被瑞典自然学家卡尔·林奈定为虎的模式种, 20世纪由于栖息地丧失和盗猎等原因数量剧减至1,800只左右, 目前经过保护总数恢复至近3,500只, 最大的种群分布在印度, 约为2,967只, 其次为尼泊尔235只、不丹103只、孟加拉国114只(Dhakal et al, 2014; DoFPS, 2015; DNPWC & DFSC, 2018; Jhala et al, 2021)。印度的野生孟加拉虎种群平均密度在3.45 (0.19–14)只/100 km² (表1), 其中不同

分布区的密度存在极大差异, 每100 km²的孟加拉虎数量可能从不足1只到大于10只(Wildlife Institute of India, 2021) (附录2)。尼泊尔的野生孟加拉虎种群平均密度为2.43 (0.92–5.40)只/100 km², 其中最高密度曾出现在巴迪亚国家公园(Bardia National Park) (5.40只/100 km²), 最低的为帕萨国家公园(Parsa National Park) (0.92只/100 km²) (DNPWC & DFSC, 2018)。2014–2015年的调查显示不丹的种群密度在0.23只/100 km²左右(Tempa et al, 2019)。孟加拉国仅有的种群分布于和印度接壤的孙德尔本斯三角洲红树林, 孟加拉国在2015和2018年分别组织了两次调查, 显示当地孟加拉虎数量在这3年中上升了约8%, 目前总数在114只左右, 种群密度为2.55只/100 km² (Aziz et al, 2017b, 2019)。我国与印度接壤的西藏地区一直有孟加拉虎活动记录(张恩迪等, 2002; 王渊等, 2019)。王渊等(2019)于2013–2018年的调查显示, 墨脱县仅存1–3只孟加拉虎非定居个体, 但缺乏影像证据。直到2019年, Li等(2021)在西藏墨脱县第一次拍摄到孟加拉虎的影像, 之后其他研究者在藏南地区发现当地至少有11只虎, 这些信息表明中印边境可能存在一个小种群。

表1 不同国家和不同亚种虎密度(只/100 km²)估计
Table1 Summary of population density (ind./100 km²) of wild tigers (*Panthera tigris*) from various countries and subspecies

		平均值 Average	最大值 Max.	最小值 Min.	中位值 Median	标准误 Standard error
国家 Country						
孟加拉国	Bangladesh	4.14	7.00	2.40	4.20	0.59
不丹	Bhutan	1.70	3.70	0.24	1.42	0.82
中国	China	0.28	0.32	0.24	0.28	0.04
印度	India	3.45	14.00	0.19	2.20	0.39
印度尼西亚	Indonesia	1.67	2.80	0.74	1.56	0.44
马来西亚	Malaysia	1.28	1.95	0.61	1.28	0.67
缅甸	Myanmar	1.20	—	—	—	—
尼泊尔	Nepal	2.43	5.40	0.92	0.97	0.94
俄罗斯	Russia	0.42	0.60	0.25	0.42	0.10
泰国	Thailand	1.20	2.10	0.36	1.25	0.27
亚种 Subspecies						
孟加拉虎	<i>P. t. tigris</i>	3.37	14.00	0.03	2.39	0.33
东北虎	<i>P. t. altaica</i>	0.37	0.60	0.24	0.32	0.07
苏门答腊虎	<i>P. t. sumatrae</i>	1.67	2.80	0.74	1.56	0.44
印支虎	<i>P. t. corbetti</i>	1.20	2.10	0.36	1.20	0.23
马来虎	<i>P. t. jacksoni</i>	1.28	1.95	0.61	1.28	0.67

2.2 东北虎

东北虎是分布于最北部高纬度地区的一个亚种, 基因组中与脂肪代谢和能量生成相关的基因显示出正选择的迹象, 表明此亚种对寒冷环境的适应(Armstrong et al, 2021)。历史上, 东北虎广泛分布于我国东北、俄罗斯远东和朝鲜半岛, 仅100多年种群数量就从20世纪初的2,500多只骤降至2000年初的500只左右(田瑜等, 2009)。目前东北虎主要形成了3个相对独立的种群, 最大的种群位于俄罗斯远东的锡霍特-阿林山脉, 这里的种群在20世纪40年代仅剩20–30只(Henry et al, 2009), 截至2015年已恢复到至少500只(包括100只幼崽), 相比于2005年增长了15%(WWF-Russia & Vladivostok, 2016), 近十几年来多次监测到有个体从这个大种群扩散到我国的完达山(Qi et al, 2021)。东北虎的第2个种群位于犹太自治州(Jewish Autonomous Region)和阿穆尔州(Amur Region), 由俄罗斯自2013年起救助放归的野生个体组成, 目前这个成功重建的种群数量已超过20只(Rozhnov et al, 2021), 并已扩散到小兴安岭和大兴安岭(Zhou et al, 2022), 为该区域东北虎种群恢复提供了希望。我国境内的东北虎种群在2000年左右仅剩12–16只个体, 受益于黑龙江和吉林东部(老爷岭)中俄跨境种群的保护, 自2010年以来表现出明显的恢复趋势, 2012年8月至2014年7月期间, 北京师范大学在现在的东北虎豹国家公园东部共监测到至少26只东北虎(15只成体, 5只亚成体和6只幼崽)(Wang et al, 2016)。经与毗邻的俄罗斯豹地国家公园(Land of the Leopard National Park)联合监测显示, 中俄跨境小种群个体数量至少38只, 是东北虎的第3个主要种群(Feng et al, 2017); 尽管该种群正以每3年大约13 km的速度沿中俄边境向中国内部扩散(Ning et al, 2019), 但长期与俄罗斯的大种群隔离(Sorokin et al, 2016)。

Qi等(2021)的研究显示2013–2018年中国境内红外相机记录到野生东北虎个体数量至少54只(包括20只幼崽), 平均雌雄性比0.73, 低于大多数虎种群的1.5或2 (Sugimoto et al, 2012; Miquelle et al, 2015), 表明此种群以雄性个体为主。所有出现点的总占用生境面积约为4.8万km², 主要分布在老爷岭、张广才岭、完达山、小兴安岭4个景观斑块内, 但约90%的个体和全部的繁殖个体出现在老爷岭, 也

就是现在的东北虎豹国家公园。2014年以来, 我们记录到2只个体分别是从小兴安岭和完达山迁移到张广才岭, 表明景观之间的连通性对未来种群恢复的重要性(Wang et al, 2015)。东北虎豹国家公园东部沿中俄边境区虎密度为0.20–0.27只/100 km² (Xiao et al, 2016; Wang et al, 2018), 远低于俄罗斯锡霍特-阿林保护区稳定种群的1只/100 km² (Miquelle et al, 2015)。因此, 尽管在中国境内有广泛的栖息地, 并经过了10多年的集约化管理(清除猎套、猎物恢复、巡护和系统监测), 但虎密度仍然比俄罗斯稳定种群低, 制约东北虎种群在中国恢复和扩散的一个主要因素是大型有蹄类猎物(如梅花鹿*Cervus nippon*和马鹿*C. elaphus*)的空间分布不均, 猎物物种多样性较低(Wang et al, 2018; Qi et al, 2021)。

2.3 苏门答腊虎

苏门答腊虎仅分布于印度尼西亚苏门答腊岛的热带雨林中, 是苏门答腊岛3个虎亚种中仅存的1种, 另外2个亚种爪哇虎和巴厘虎均已灭绝。苏门答腊虎是所有虎亚种中体型最小的, 这有可能与苏门答腊岛上缺乏大型有蹄类猎物有关, 基因组数据显示与体型发育相关的*ADH7*基因已在该亚种中显示出强烈的正选择信号(Liu et al, 2018)。随着天然林的消失, 苏门答腊虎的种群数量不断减少, 20世纪70年代总数在1,000只左右(Borner, 1978), 到了2000年成年个体总数已经下降至742只, 2012年的调查显示成年个体总数约为618只, 分布于苏门答腊岛15个破碎的景观中(Luskin et al, 2017), 种群平均密度为1.67 (0.74–2.80)只/100 km² (表1)。

2.4 马来虎

马来虎是2004年从印支虎中独立出来的新亚种, 为马来半岛的特有物种, 主要分布在马来半岛中部和南部(Luo et al, 2004; Shevade et al, 2017)。20世纪中叶马来虎数量高达3,000只, 盗猎和栖息地丧失让这一亚种的数量剧减, 2014年前后调查显示马来虎的总数在250–340只, 其中可繁殖的成年个体数量约为80–120只(Kawanishi, 2015)。马来西亚早在2009年开始实施马来西亚国家虎保护行动计划(NTCAP), 其预期目标是到2020年使该国的虎数量增加到1,000只, 然而, 2016–2020年的全国种群调查显示当前马来虎总数不到150只(WWF-Malaysia, 2022)。极度濒危的马来虎正处于种群崩溃的中间阶

段, 未来10年存在高度的野外灭绝风险。

2.5 印支虎

印支虎曾经广泛分布于中南半岛, 但是目前已从东南亚大部分国家消失, 仅分布于泰国、缅甸和中缅边境。缅甸的印支虎种群从2010年的80只左右下降到目前仅约20只, 只分布在少数保护区内。近期在Htamanthi保护区的调查显示种群密度仅为0.81只/100 km² (Moo et al, 2018; Naing et al, 2019)。泰国是印支虎在东南亚最后的据点, 2010年泰国的印支虎数量为190–250只(Pisdamkham et al, 2010), 而2016年泰国政府调查报告显示数量仅为101–128只(DNP, 2016), 共2个存活种群分布于泰国与缅甸交界的西部森林景观综合体(25,000 km²) (western forest complex, WEFCOM)和东部的东巴耶延山–考爱山森林景观综合体(6,155 km²) (Dong Phrayayen-Khao Yai Forest Complex, DPKYCOM) (Ash et al, 2021b)。WEFCOM的核心区会卡肯野生生物保护区(Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, HKK) (19,000 km²) 是印支虎保护的核心区(> 55只), 2005–2012年这里的虎种群密度变化范围为1.27–2.09只/100 km² (Duangchantrasiri et al, 2016)。在过去的10年里, 已有虎开始从HKK向周边的保护区扩散, 表明这里已成为野生虎扩散的种源区。Phumanee等(2021)对WEFCOM北部的帽翁国家公园(Mae Wong National Park)和隆兰国家公园(Khlong Lan National Park)的调查共监测到10只成年虎(4雄和6雌)和6只幼崽, 至少有2只成体来自HKK, 密度约为0.36只/100 km²。Ash等(2020)对DPKYCOM的调查显示印支虎总数为20 (14–33)只, 密度为0.63 (0.32–1.21)只/100 km²。可见, HKK之外的保护区印支虎密度仍然非常低, 远低于东南亚常见的2只/100 km², 主要是因为大型猎物稀缺, 恢复缓慢。我国学者于2007年在西双版纳国家级自然保护区用红外监测相机拍下了野生印支虎的图像(冯利民等, 2013), 但是目前云南西南部和缅甸接壤的保护区内尚未有明确的调查统计。

3 野生虎种群致危因素

随着亚洲人口的快速增长和社会经济的发展, 人类对于自然资源的需求与日俱增, 森林采伐、毁林垦荒等活动对原始森林植被造成了严重的破坏,

直接导致了虎的栖息地的丧失和退化, 加上盗猎的影响, 自1997和2005年以来虎占域范围已分别下降了53%和20% (Goodrich et al, 2022)。破碎化的栖息地将野生虎分割为多个孤立的小种群, 缺乏基因交流使小种群面临遗传多样性下降和近交衰退的风险(Mondol et al, 2013; Kenney et al, 2014; Sorokin et al, 2016)。森林丧失和与家畜的竞争也使大型野生有蹄类猎物数量和空间分布快速下降, 造成了虎的猎物的缺乏(Feng et al, 2021a; Jornburom et al, 2020)。虽然各国均颁布了相关的法律和保护措施, 但是盗猎和非法贸易对虎及其猎物种群的威胁仍然存在。亚洲人口数量和道路密度的不断上升使人类及家畜与虎接触的机会显著增加, 使保护区管理、廊道建设和人虎冲突管理难度上升, 人虎的频繁接触亦使疾病(尤其是犬瘟热)在野生动物与家畜间蔓延(Inskip & Zimmermann, 2009; Goodrich, 2010; Kawanishi et al, 2014; Gilbert et al, 2020)。除此之外, 生态旅游的兴起也对野生虎种群产生新的干扰, 为保护工作带来新的挑战(Tyagi et al, 2019)。

3.1 栖息地丧失和退化

虎是典型的山地林栖物种, 栖息的生境从东北亚的温带落叶阔叶林和针阔混交林, 到南亚和东南亚的热带雨林、常绿阔叶林和红树林。栖息地的质量对于野生虎种群至关重要, 作为伏击型的捕猎者, 虎需要茂密的林下植被作为捕猎的掩护(Sunarto et al, 2012)。例如, 孙德尔本斯三角洲地区的孟加拉虎绝大多数的捕猎地点位于红树林而不是开阔的海岸(Khan & Chivers, 2007), 因此, 虎常对茂密的植被表现出明显的偏好, 避开开阔和植被受到破坏(如林下放牧导致的开阔生境)的区域(Wang et al, 2016; Bhattarai & Kindlmann, 2018; Sarkar et al, 2018)。在过去的100年里, 虎已经从亚洲西南部和中部、两个印尼岛屿(爪哇和巴厘岛)以及东南亚和东亚的大部分地区消失。亚洲是一个人口密集、发展迅速的地区, 这给虎生存所需的大片完整栖息地带来了巨大的压力, 而森林的持续破坏和转为农牧业用地、商业采伐、居民点和道路建设一直是虎栖息地丧失和破碎的主要原因, 目前破坏仍在继续, 甚至出现在过去很少受影响的亚洲高地(Yang et al, 2022)。2001–2014年间76个TCLs中约有8万km²的森林消失, 相比于2000年减少了7.7%, 其中位于保护

区内的森林减少2.2万km² (5.7%); 29个优先TCLs中约有5.8万km²森林消失, 相比于2000年减少6.9%; Walston等(2010)提出的6%解决方案中的源点已丧失1,676 km²的森林, 单个源点的森林丧失面积最大为435 km², 森林大面积的丧失导致至少400只虎失去潜在栖息地(Joshi et al, 2016)。受世界林产品市场和国家财政政策变化以及农业集约化和扩张的影响, 南亚和东南亚的虎栖息地丧失尤为严重(尤其是柬埔寨) (Dasgupta et al, 2014; Hu et al, 2021; Namkhan et al, 2021), 早在1996–2006年间已减少41% (Sanderson, 2006), 但在2001–2014年里, TCLs的森林又减少超过7万km², 远高于东北亚森林的丧失(约9,000 km²) (Joshi et al, 2016)。Forrest等(2011)关于TCLs内土地管理成效的研究显示, 只有21%的区域受到法律保护, 同时受到监管、预算和执行方面的限制, 保护区的管理效率普遍较差, TCLs的森林很大一部分有资源开采(木材、石油和天然气、矿产等)的特许经营权。

东南亚地区的毁林一直被认为是印支虎、马来虎和苏门答腊虎数量下降和灭绝的重要原因之一, 尤其是近期虎在越南、柬埔寨和老挝的灭绝(Dasgupta et al, 2014; Namkhan et al, 2021); 该地区是油棕(*Elaeis guineensis*)、橡胶(*Hevea brasiliensis*)等热带植物产品和木材的出口地区, 采伐和经济作物种植是导致原始森林植被减少和生物多样性丧失的主要原因(Wilcove et al, 2013)。2001–2019年间东南亚地区平均每年丧失3.22万km²森林, 且2010年后森林加速消失, 并从低地森林向更高海拔的陡坡地区转移, 有可能将热带森林转变为重要的净碳源(Feng et al, 2021b)。Luskin等(2017)对苏门答腊虎的研究发现, 2000–2012年间大约21.1%的天然林转为油棕林, 虎种群数量下降了16.6%, 密度下降了31.9%, 仅有2个景观繁殖虎的数量大于25只。如果森林持续转为人工林, 未来几十年或更短的时间内将很难有虎可持续生存(Poor et al, 2019)。

除了人类活动导致森林丧失和破碎化, 全球变暖也将影响森林进而影响虎的栖息地。例如, 横跨印度和孟加拉国的孙德尔本斯三角洲的红树林就是应对气候变化的脆弱区, 将对已适应红树林生态系统的接近200只孟加拉虎造成严重威胁(2.6万前与其他孟加拉虎种群分开, 有独特的单倍型) (Aziz

et al, 2022)。Mukul等(2019)的研究显示, 在2100年海平面上升38–73 cm或者52–98 cm的两种气候变化情境下, 该三角洲孟加拉虎的适宜栖息地将在2050年分别减少49.7%和96.2%; 除此之外红树林还遭遇毁林和污染的威胁, 这一独特的生态系统亦面临着消失的风险。

亚洲是受道路影响而导致局部濒危物种数量最多的地区之一(Ceia-Hasse et al, 2017; Quintana et al, 2022)。路网的全球扩张对野生动物存在多方面影响, 包括栖息地丧失和破碎化、阻碍个体扩散和基因交流, 以及带来的路杀和盗猎的风险, 另外道路的噪音、灯光会降低栖息地的质量等(Carter et al, 2020; Ash et al, 2021a; Quintana et al, 2022)。Quintana等(2022)评估了道路对所有顶级食肉动物的灭绝风险, 虎是仅次于懒熊(*Melursus ursinus*)的受道路威胁最大的物种之一, 主要的威胁包括遗传多样性的下降(Sorokin et al, 2016; Thatte et al, 2018)和非法盗猎的增长(Sharma et al, 2014)。Kerley等(2002)通过GPS项圈技术研究了道路对东北虎个体生存率的影响, 在为期9年的研究中, 在无道路地区活动的2只成年雌性个体全部存活, 而生活在一级道路地区的6只成年雌性全部死亡或者消失, 道路地区的幼崽成活率也显著低于无道路地区。目前在所有76个TCLs道路总长达13.4万km, 总密度达162.4 m/km², 大约43%的虎繁殖区和57%的TCLs处于道路影响严重的地区, 已导致虎和猎物的数量减少20%以上(Carter et al, 2020)。在中国“一带一路”倡议等重大投资项目的刺激下, 到2050年, 将有近2.4万km的新建道路位于TCLs内, 预期包括虎在内的更多物种会暴露在更高的道路密度影响下。目前, 根据IUCN的物种红色名录评估, 虎没有被列为受交通基础设施威胁的物种。Palmeirim和Gibson(2021)的研究显示南亚和东南亚现有421座水坝, 共淹没了13,750 km²虎的栖息地。随着水电基础设施在未来几十年的扩建, 在虎的分布区将有41座计划中的大坝准备开工, 大多数水坝都将建设于优先保护区内; 据估算, 这将至少影响已知全球野生虎种群的1/5 (占20.8%–22.8%, 729只虎)。

3.2 猎物缺乏

健康的大型有蹄类猎物是否充足与野生虎种群的生存最密切(Karanth et al, 2004), 尤其是大型

鹿科动物在虎的食谱中具有不可替代的地位, 几乎所有野生虎种群分布区域内均有一到多种大型鹿科动物生存(Sunquist et al, 1999; Hayward et al, 2012)。Hayward等(2012)对不同亚种食性的研究显示, 虎对于野猪(*Sus scrofa*)、水鹿(*Cervus unicolor*)、马鹿和沼鹿(*C. duvauceli*)存在显著的偏好。这些偏好猎物对虎种群生存力至关重要, 它们在提供充足食物的同时降低了虎的捕猎风险, 且能够满足雌虎喂养幼崽的需求(Miller et al, 2014)。但在不同区域, 虎捕食的大型猎物种类和偏好不同。在印度和尼泊尔, 虎主要的猎物包括白斑鹿(*Axis axis*)、水鹿、印度野牛(*Bos gaurus*)和野猪等(Bagchi et al, 2003; Bhattarai & Kindlmann, 2018; Aziz et al, 2020; Krishnakumar et al, 2022)。中俄边境东北虎小种群捕食最多的则是野猪和梅花鹿(Kerley et al, 2015)。在泰国的会卡肯野生生物保护区, 当地两种主要猎物印度野牛和爪哇野牛(*B. javanicus*)被捕食个体的平均体重分别是397.9 kg和423.9 kg, 成年野牛在虎的猎物中占到了近半数(Khaewphakdee et al, 2020)。

作为大型肉食动物, 虎对猎物的需求量较大, 以东北虎为例, 一只成年雄性平均每天需要的食物最少为5.2 kg, 非繁殖育幼期的成年雌性为每日3.9 kg, 而抚育4只幼崽的雌性每日需要的食物量约为11.4 kg (Miller et al, 2014)。Zhang等(2013)的研究发现, 当地猎物生物量低于195 kg/km²时便无法支持东北虎种群的生存。Sandom等(2017)在全球范围内的研究发现, 多种大型猫科动物的数量下降与当地猎物数量的减少存在强烈的正相关关系。Barber-Meyer等(2013)对尼泊尔TAL景观地区(Terai Arc Landscape)的研究也发现孟加拉虎种群的减少与猎物的缺乏存在显著的关系。Carter等(2019)的研究发现, 猎物减少导致孟加拉虎领地面积增加, 从而导致环境能承载的孟加拉虎总数减少; 同时领地面积增加意味着捕猎消耗的能量增加, 能导致死亡率上升。猎物数量的下降也会导致捕食者需要增加捕猎距离, 增加了与人发生冲突甚至遭遇路杀等事故的风险(Wolf & Ripple, 2016)。

Mahmood等(2021)对亚洲大型动物群的研究发现, 大型有蹄类动物的分布区域均在骤减, 即使在许多保护区中也出现了大型食肉动物缺失的情况。虎猎物缺乏的主要原因是人类砍伐森林导致的栖

息地丧失、盗猎以及放牧带来的竞争压力。Kawanishi等(2014)对马来虎的主要猎物水鹿的研究发现森林采伐直接导致了水鹿栖息地的丧失, 是其数量在20世纪下降的最主要因素, 而采伐修建的道路又为之后的盗猎提供了便利, 在21世纪盗猎成为水鹿的最大威胁。泰国西部森林景观复合体的研究显示, 当地的大型野生有蹄类, 包括水鹿、印度野牛和爪哇野牛的数量由于盗猎和栖息地破碎化大量减少, 仅少量分布于适宜栖息地, 即使在保护区的森林中, 由于大型有蹄类数量的下降, 虎种群数量难以增长(Jornburom et al, 2020)。Zhang等(2013)对完达山脉的调查发现, 2002–2008年间, 由于高强度的捕猎, 当地的3种有蹄类种群(马鹿、狍 *Capreolus pygargus*和野猪)数量下降了40%–45%, 严重威胁了东北虎的长期生存。放牧活动也可能导致家畜与野生有蹄类形成竞争, 导致虎的猎物种群数量下降(Chundawat et al, 1999; Nayak et al, 2013; Wolf & Ripple, 2016)。Wang等(2016)和Feng等(2021a)对东北虎和猎物的研究发现, 当地高强度的放牧活动与大型有蹄类猎物形成了较强的竞争, 作为东北虎主要猎物的野猪、梅花鹿和狍均对牛表现出了时空上的回避或多度下降。此外, 自2018年底以来, 亚洲爆发的非洲猪瘟疫情对野猪种群的生存产生了新的威胁, 而其对虎种群生存的影响需要今后的持续关注(Luskin et al, 2021)。

3.3 人虎冲突

人虎冲突(human-tiger conflicts)是指人与虎中任何一方对另外一方的不利影响, 当虎对当地社区的生计和安全造成威胁时, 就会发生人虎冲突(Pettigrew et al, 2012)。由于人类活动不断向森林深处扩张并挤压野生动物的生存空间, 虎攻击牲畜和人的事件呈现上升趋势, 并可能会导致邻近社区对虎的报复性捕杀, 给保护和恢复带来持续威胁(Inskip & Zimmermann, 2009; Goodrich, 2010)。人类活动对虎捕食的干扰导致虎需要更大的领地来满足捕猎的需求, 对孟加拉虎等多种野生动物的研究均显示, 即使猎物数量相似, 在人类干扰强度更高的地区, 动物的领地范围更大, 与人类相遇和发生冲突的几率随之增加(Carter et al, 2019)。人类活动造成的猎物缺乏可能导致虎转而捕食家畜, 促使人虎冲突进一步加剧。当野生猎物种群的生物量密度

低于 $812.41 \pm 1.26 \text{ kg/km}^2$ 时, 大型猫科动物倾向于攻击体型较大的家畜, 如家牛(*Bos taurus*), 当野生猎物生物量密度继续降低至 $544.57 \pm 1.19 \text{ kg/km}^2$ 以下时则开始攻击体型更小的牲畜, 如绵羊(*Ovis aries*)和山羊(*Capra aegagrus* var. *hircus*) (Khorozyan et al, 2015)。例如, 东北虎豹国家公园长期林下放牧活动显著降低了该地区有蹄类猎物的多度, 尤其是牛排除了虎最主要的猎物梅花鹿(Feng et al, 2021a), 猎物密度过低使虎转而捕食家畜, 已导致严重的人虎冲突, 2008–2014年间公园内就发生了超过370次虎捕食家牛的事件(Wang et al, 2016)。

人对冲突的感受会影响对野生动物的包容程度, 会决定人是否采取报复性猎杀行动(Lyngdoh et al, 2014)。在人口密度较高的南亚和东南亚地区, 例如, 印度、尼泊尔和印度尼西亚等国, 伤人和伤畜事件频发。1978–1997年间, 印度尼西亚的苏门答腊虎共致死146人, 致伤30人, 杀死至少870头家畜(Nyhus & Tilson, 2004); 尼泊尔奇旺国家公园(Chitwan National Park)的孟加拉虎在2007–2014年间共致死32人, 致伤22人, 杀死了至少351只家畜(Dhungana et al, 2018; Bhattarai et al, 2019); 2005–2011年间印度中部地区的孟加拉虎袭击人事件有103起(Dhanwatey et al, 2013)。即使是人口密度低的俄罗斯锡霍特-阿林山脉, 2000–2009年间平均每年也发生1.9起伤人事件(Goodrich et al, 2011)。大型野生动物的伤人和伤畜行为会带来经济损失, 当负面影响不断累积, 就会影响公众对动物保护工作的支持态度。当个体的态度在强度上达到一定程度, 就会做出相应的行为而影响动物, 如报复性猎杀(Khorozyan et al, 2015), 尤其是在经济较不发达、缺少政府补偿机制的地区。例如, 印度尼西亚Kerinci Seblat国家公园的调查显示, 2000–2005年间约有3只成年虎和4只幼虎死于捕捉牲畜时农民的驱赶以及报复性捕杀(Nugraha & Sugardjito, 2009)。另外, 人虎冲突可能促使村民加入盗猎或者为盗猎提供帮助, 获取报酬以弥补牲畜的损失(Bhattarai et al, 2019)。综上, 频发的伤人事件使得人虎冲突恶化, 盗猎和报复性捕杀对保护工作提出巨大挑战(Goodrich, 2010)。

3.4 盗猎

以虎的皮毛、骨头、肉和身体其他部位等的非

法交易为目的的偷猎是野生虎面临的主要威胁, 导致部分地区野生种群大量丧失甚至国家尺度上(如老挝)的灭绝(Goodrich et al, 2015; Rasphone et al, 2019)。亚洲大约有100万 km^2 潜在适宜栖息地没有虎定居(Sanderson et al, 2006), 表明偷猎是对野生虎种群及猎物的最大威胁之一(Chapron et al, 2008)。Robinson等(2015)的研究发现1992–2012年间盗猎是俄罗斯境内东北虎死亡的最主要原因, 造成每年种群数量减少17%–19%。马来西亚的Belum Temengor地区, 在2008–2019年间死亡的45只野生虎个体中, 有39只死于盗猎(Ten et al, 2021)。理论模型表明当繁殖雌性的年死亡率超过15%时, 它们就会灭绝, 即使有充足的猎物, 种群仍难以恢复(Chapron et al, 2008)。

目前, 非法盗猎对虎及其猎物和其他大型兽类的威胁仍然存在并且呈上升趋势, 在东南亚地区尤其严重(Lynam, 2010; Johnson et al, 2016; Gray et al, 2018; Benítez-López et al, 2019), 甚至保护区都无法杜绝(Risdianto et al, 2016; Aziz et al, 2017a)。盗猎的动机包括炫耀、彰显身份地位和有罪不罚、腐败、贫穷、野生肉类和医药产品的需求, 以及人兽冲突等(Harrison et al, 2016; Skidmore, 2022)。Campbell等(2019)对印度尼西亚Kerinci Seblat国家公园的研究发现, 2012–2015年间猎套数量和分布范围显著增加, 表明当地的盗猎活动日趋猖獗, 并由于经费的限制使得执法力度有限, 即使设立了保护区仍然不能将盗猎的威胁彻底清除。WWF 2021年发布的《无声的陷阱: 东南亚猎套危机》(*Silence of the Snares: Southeast Asia's Crisis*)显示(Belecky & Gray, 2020), 2005–2019年间在5个东南亚国家(柬埔寨、印度尼西亚、老挝、马来西亚、越南)的11个保护区共清除猎套371,856个(每年清除约53,000个), 据估计, 在柬埔寨、老挝、越南的保护区中猎套约有1,230万个, 密度超过110个/ km^2 。盗猎行为不但导致大型兽类快速消失, 推动空林(empty forest)形成(Benítez-López et al, 2019), 同时增加人兽冲突和人畜共患疾病的机会(Johnson et al, 2020)。

3.5 传染病

野生虎可能感染的病原体包括猫冠状病毒(feline coronavirus, FCoV)、猫细小病毒(feline parvovirus, FPV)、犬细小病毒(canine parvovirus,

CPV)、犬瘟热病毒(canine distemper virus, CDV)、弓形虫(*Toxoplasma gondii*)和脑囊尾蚴(*Cerebral cysticercosis*)等(Goodrich et al, 2012; McCauley et al, 2021; Nur-Farahiyah et al, 2021; Phuentshok et al, 2021)。以往认为传染病并不是常见的威胁虎种群长期生存的主要因素,但是近年来随着多个亚种感染CDV并致死案例的逐渐增加,该疾病成为威胁虎的又一重要因素,甚至危及到亚种的存亡。俄罗斯境内2000–2004年间在6只东北虎个体中检测出CDV,截止到2013年,CDV所造成的东北虎死亡数量已占总数量(大约450只)的1% (Seimon et al, 2013; Gilbert et al, 2014, 2020)。2019年以来马来虎已有2起CDV确诊病例被报道(Ten et al, 2021); Mulia等(2021)对1988–2016年间野外捕捉的21只苏门答腊虎进行了CDV检测,发现其中43%的个体为病毒中和抗体阳性,表明该亚种CDV暴露的时间很早。

CDV是一种近乎全球分布的多宿主单链RNA病毒,属于副黏病毒科麻疹病毒属(*Morbillivirus*),拥有较高的致死率,可在猫科、犬科、熊科、鼬科等动物之间传播,被认为是对包括虎在内的食肉动物威胁最大的一种高流行性病毒(Martinez-Gutierrez & Ruiz-Saenz, 2016; 吴桥兴等, 2021)。犬瘟热疫情爆发已经被证实与多种大型食肉动物的衰退或濒临灭绝有关,包括塞伦盖蒂狮(*Panthera leo*) (Roelke-Parker et al, 1996)和埃塞俄比亚狼(*Canis simensis*) (Gordon et al, 2015)。Robinson等(2015)研究发现1992–2012年间CDV是仅次于盗猎而造成东北虎死亡的重要原因。该病毒最初会引起呼吸道和胃肠道疾病,但可以进一步感染中枢神经系统,导致行为异常,例如失去对人的恐惧和方向感,并丧失捕猎的能力,野外已观测到虎感染CDV后被车辆撞死以及雌虎抛下幼崽离开的行为(Miquelle et al, 2015)。

CDV传播的主要路径是通过含有病毒粒子的呼吸道分泌物、其他体液、排泄物和分泌物(如尿液、粪便)等形成气溶胶,并通过呼吸道、眼结膜等途径进入易感动物体内,潜伏期约7 d,传染期可达60–90 d,病毒可在25℃存活48 h, 5℃存活14 d (Pollock, 1982),在家犬中较为盛行,例如,东北虎分布区中狗的CDV血清阳性率高达16%–41% (Gilbert et al, 2020)。强烈的人类干扰使家犬广泛侵

入虎的栖息地,包括保护地,极大地促进了CDV在家犬与食肉动物和有蹄类动物之间跨种传播并形成传染池,如狗獾(*Meles meles*)、貉(*Nyctereutes procyonoides*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)、紫貂(*Martes zibellina*)、梅花鹿和野猪等这些易感物种通过被捕食和直接接触等途径感染虎,病毒的多寄主特性和高变异性使得疾病爆发后往往难以得到控制,对小种群的危害最大(Gilbert et al, 2020)。种群生存力分析显示,在种群数量不大于25只的虎种群中,CDV造成其50年内灭绝的概率高达56% (Gilbert et al, 2014)。即使是稍大的种群也会面临风险,俄罗斯锡霍特-阿林保护区在1966年仅有虎3–4只,2005年恢复到38只,但截止到2012年数量又降至9只,其中2009–2011年间12只死亡的东北虎中,7只与CDV有关(Miquelle et al, 2015)。

3.6 旅游

虎的观光和旅游业是发展中国家重要的产业和经济来源,同时也是宣传野生虎保护和筹集资金的重要渠道(Thapa et al, 2017),但是以野生动物为主题的旅游产业一直充满争议,需要更充分的研究和谨慎的管理。首先,道路和其他相关设施的修建可能破坏野生动物栖息地, Bindra等(2010)和Rastogi等(2015)在印度科比特保护区(Corbett Tiger Reserve)的研究发现,旅游开发、基础设施建设和垃圾污染等对虎栖息地植被的破坏和生态廊道的阻断产生了负面影响。其次,人类噪音可能对动物产生干扰, Tyagi等(2019)对班达加(Bandhavgarh National Park)和坎哈(Kanha National Park)两个国家公园孟加拉虎粪便样本的糖皮质激素分析显示,在旅游高峰期,人声和车辆的干扰导致孟加拉虎应激水平显著上升,可能对虎的健康和种群状况产生影响。同样,非洲象(*Loxodonta africana*)的研究也表明游客和车辆导致了非洲象糖皮质激素分泌水平的上升和攻击、预警等行为的增加(Szott et al, 2019a, b)。短期的生理变化和行为改变经过长期积累可能对动物的活动如捕食和繁殖产生重要的影响,除此之外和人类的频繁接触同样会带来疾病的风险,以及路杀等问题(Higginbottom, 2004)。

3.7 小种群与近交衰退

近交(inbreeding)是指具有亲缘关系的个体之间交配繁殖。近交可导致个体成活率、繁殖力、种

群遗传多样性和健康下降, 从而降低物种适应环境变化的能力, 是导致物种濒危的重要遗传机制之一(魏辅文等, 2021)。自然界的物种存在从小到大的连续分布变化, 并具有不同的隔离程度, 但许多濒危兽类常以孤立小种群形式存在(Haddad et al, 2015), 同时还可能经历过严重的历史瓶颈, 加重近交衰退的危害。理论(Lande, 1994; Lynch et al, 1995)和实证研究(Burrows et al, 1994)都表明, 孤立小种群灭绝风险最大, 如非洲野狗(*Lycaon pictus*) (Woodroffe & Sillero-Zubiri, 2020)和埃塞俄比亚狼(Marino & Sillero-Zubiri, 2011)。保护生物学的小种群范式(small population paradigm)表明, 由于近交衰退和种群随机性, 孤立小种群有害等位基因固定的概率大, 易于进入灭绝旋涡(extinction vortex)的进程。近交个体能表达有害的、部分隐性的等位基因, 这些等位基因通过血缘关系从亲本遗传而来, 导致近交衰退(Charlesworth & Charlesworth, 1987), 降低种群的平均适合度, 最终导致种群规模缩小, 并可能导致灭绝(Keller & Waller, 2002)。

亚洲所有虎种群历史上都经历过严重的种群瓶颈, 基因组多态性水平较低(Luo et al, 2004, 2019)。随着栖息地破碎化和人类影响加剧, 当前虎种群自20世纪70年代以来一直处于隔离状态(Kenney et al, 2014), 大部分种群生活在破碎化的景观中(< 100个个体); 种群之间的基因流被人类干扰景观阻断, 面临遗传多样性下降、近交衰退和遗传漂变的威胁(Armstrong et al, 2021)。印度野生孟加拉虎种群的全基因组数据显示孤立小种群存在清除有害突变的机制, 然而, 如果种群长期处在数量比较小的状况下, 有害突变最终会逐渐累积, 能出现持续的近交衰退(Khan et al, 2021)。印度西北部伦滕波尔(Ranthambhor)国家公园内, 62只虎生活的保护区周围都是居民区, 由于长期没有其他个体输入新的基因流, 缺乏避开近亲繁殖的机制, 半数个体具有一个同样的母系祖先(Sharma et al, 2013; Armstrong et al, 2021)。即使是遗传多样性相对较高的孟加拉虎近期得到了恢复, 但在印度次大陆大部分种群仍分布在周边人口密度极高的隔离保护区, 近期显示出明显的遗传分化, 说明其具有明显的系统地理分布格局(Sharma et al, 2013; Armstrong et al, 2021)。Mondol等(2013)的研究显示, 印度次大陆的

孟加拉虎历史上存在大量线粒体DNA变异, 由于近代生境的持续破碎化和连通性下降, 93%的线粒体单倍型在现代种群中丢失, 导致了遗传变异的丧失和种群之间遗传分化的显著增加。

遗传变异低的小型孤立种群受遗传漂变的影响, 可快速发生表型进化。例如, 印度东部西密里波保护区(Similipal Natural Reserve)的虎祖先范围小, 并由于地理上长期与其他种群隔离, 遗传漂变和近亲繁殖导致*Taqpep*基因发生突变, 超过1/3个体发生伪黑化症(pseudomelanistic), 俗称黑虎(Sagar et al, 2021)。小种群的近交压力也与个体健康直接相关。东北虎从其他亚种中分出的时间最晚, 遗传多样性最低, 特别是位于俄罗斯滨海边疆区西南部以及我国老爷岭一带的跨境种群与俄罗斯锡霍特-阿林山脉的大种群长期隔离(Dou et al, 2016; Sorokin et al, 2016; Luo et al, 2019), 已呈现中等近交水平。近期对中国一侧的种群遗传分析显示种群中50%的个体为表亲或者半血亲, 23%的个体近交系数为中或高值, 近交系数和肠道寄生虫数量、肠道菌群均表现出了强烈的相关性(Ning et al, 2022)。

4 虎的研究和保护建议

虎是亚洲森林生态系统的旗舰物种, 它的未来取决于亚洲各国政府通过保护大片适宜的栖息地并保持栖息地的连通性来创造有效的TCLs。首先, 源点地区栖息地和猎物恢复以及虎源种群保护最为紧急(Walston et al, 2010), 这是因为源点地区承载了绝大多数的野生繁殖个体, 然而当前许多源点受到威胁, 极大地限制了种群的增长和扩散潜力(Harihar et al, 2018)。其次, 恢复源点地区(包括保护区)之间的连通性、扩大保护区面积、提升已有保护区的管理和执法水平、周边社区积极参与保护工作等对亚洲各国虎种群的恢复至关重要(Harihar et al, 2020; Goodrich et al, 2022)。最后, 消除虎及其猎物的偷猎和非法贸易、疾病管控、减少保护区内外栖息地的丧失和退化以确保TCLs间功能连通性和资金投入等都是实现成功保护的关键。

4.1 有蹄类猎物的恢复

亚洲有足够的森林栖息地支持野生虎数量翻倍(Joshi et al, 2016), 但这一潜力被大部分地区的猎物缺失所限制(Harihar et al, 2018; Mahmood et al,

2021)。虎平均每年吃掉其领地内10%的猎物(Sunquist, 1981; Karanth et al, 2004), 一只成年雄性每年需要4,000 kg的食物(55–60只中等大小有蹄类猎物, 下同), 而没有幼崽的雌性每年需要3,000 kg食物(40–45只) (Sunquist, 1981), 养育3只幼崽的雌性每年消耗4,500 kg食物(60–75只) (Sunquist, 1981; Karanth et al, 2004)。在缺乏大型猎物的情况下, 即使小型猎物物种相当丰富, 野生虎种群也无法长期维持和繁殖(Sunquist, 1981; Karanth & Sunquist, 1995)。亚洲部分景观已进行了多年有力的保护(如泰国东部的森林综合体和我国的东北虎豹国家公园) (Duangchantrasiri et al, 2016; Wang et al, 2016), 但保护区内外虎密度的差异表明, 野生虎种群在景观尺度上的恢复是一个缓慢的过程, 即使是在生态连通度很高的地区可能也需要几十年的时间才能实现。要将大部分景观的虎密度提高到与保护好的源点相匹配的水平(如2只/100 km²), 需要加强巡逻以限制偷猎, 以及更直接的干预措施来增加猎物, 如改善有蹄类动物的栖息地质量、减少林下大型家

畜过牧的竞争和加强非洲猪瘟疫情的控制等。对于东北虎的潜在栖息地, 应继续实施现有的保护措施(如反偷猎和清山清套活动、有蹄类猎物冬季的食物补充等), 以促进东北虎种群和大型猎物(如野猪、梅花鹿和马鹿)的恢复, 特别是在我国目前唯一的东北虎繁殖区老爷岭森林景观地区。只有恢复大型有蹄类猎物的种群数量, 才有可能增加虎种群的数量, 并促进个体向其他景观扩散和定居, 在这一方面尼泊尔野生虎种群成功恢复的案例为亚洲各国提供了可借鉴的经验(Lamichhane et al, 2018)。

4.2 栖息地连通性恢复和降低人类干扰

遗传变异对物种的生存和适应环境变化至关重要, 恢复和维持种群之间的基因连通性是避免近交衰退和局部灭绝的重要手段。模拟研究表明, 促进亚种内的基因流动可能比简单的鼓励本地种群扩张能够更有效地保存物种的遗传多样性(Bay et al, 2014; Thatte et al, 2018)。尤其是对于人口密度很高的印度次大陆和东南亚地区来说, 维持森林廊道是比恢复大片完整栖息地更现实和有效的手段

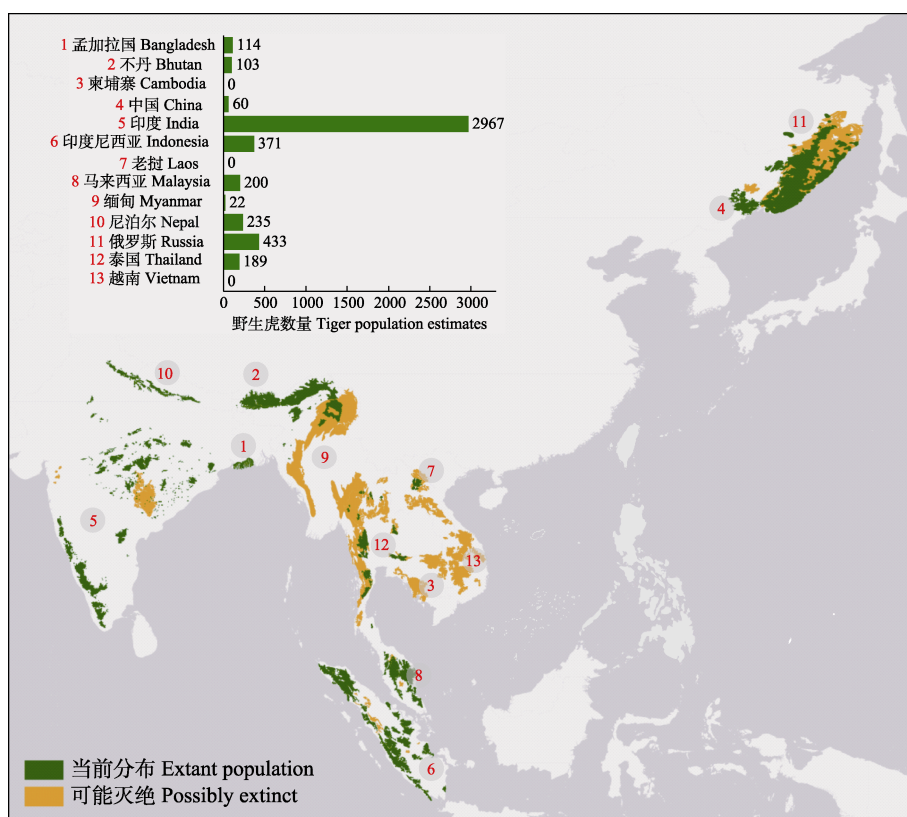


图2 亚洲野生虎的分布范围和种群数量(数据来源见附录1)。图中的数字代表不同的国家。

Fig. 2 Current geographic distribution and population estimates of wild tigers (*Panthera tigris*) in Asia (data sources are provided in the Appendix 1). The numbers in the figure represent various countries.

(Harihar et al, 2020)。印度中部生存着1,000多只孟加拉虎, 自2014年来增长了50%。这里分布的虎数量超过整个印度虎数量的1/3 (Jhala et al, 2020), 依靠森林廊道虎种群具有很高的历史和当代基因流率, 维持着很高的遗传多样性(Sharma et al, 2012; Natesh et al, 2017)。如果森林廊道遭到破坏, 将导致杂合度降低35%和保护区内虎平均灭绝概率提高56%, 在这种情况下, 增加虎数量仅会减少12%的灭绝概率(从56%减少到44%)。Walston等(2010)识别的42个潜在源点种群中, 超过70% (30)都处于小种群状态(繁殖雌虎 < 12), 另外, 76个TCLs中, 超过50%也处于小种群状态, 这些小种群可能已经处于近交灭绝阈值的早期阶段。模拟研究显示, 对于小种群即使每一代有1-4只扩散的雄虎也不能提高种群生存力, 30年内灭绝的可能性超过90% (Kenney et al, 2014)。因此, 为了减少局部灭绝的风险, 目前仍保有野生虎分布的国家需要做出长期的政策承诺, 保持森林覆盖以及保护区和周围景观之间的连通性以增加可繁殖种群的规模, 另外需要对破碎化的栖息地构建生态廊道以增加种群之间的基因交流。考虑到亚洲人口规模和未来持续的经济增长, 基础设施开发、大坝建设和其他类似的项目要进行详细的土地利用规划, 优先考虑包括虎在内的生物多样性的保护。同样, 我国东北虎种群亟需有效的管理措施以提高不同栖息地的生态连通性, 并将其纳入中俄跨境景观的发展规划, 虎才会恢复(Dou et al, 2016; Wang et al, 2016)。成功的保护依赖于人类干扰的大幅减少, 除了需要加大对盗猎的管控和执法力度之外, 需要为当地居民提供保护工作岗位以增加其从野生动物保护中获得的收益, 需要发展生态服务型经济以帮助牧民转业, 从而降低人虎冲突。

4.3 个体重引入

重引入(reintroduction)作为一种重要的保护手段, 可以有效地增加野生种群数量, 缓解近交繁殖压力, 如佛罗里达美洲狮(*Puma concolor coryi*)和猎豹(*Acinonyx jubatus*)种群恢复经验强调了重引入在种群管理中的重要作用(Johnson et al, 2010; Buk et al, 2018)。在虎局部灭绝的地区, 个体重新引入是一种可行的恢复方法, 虽然这绝非易事, 但在印度和俄罗斯已有成功的再引入案例(Anuradha et al, 2016; Sarkar et al, 2016)。类似的重引入计划可以帮助中

国、越南、柬埔寨、老挝、中亚等国家或地区进行野生种群的重建和恢复(Chestin et al, 2017; Gray et al, 2017)。然而, 大型食肉动物的重新引入往往是困难和有争议的。“问题动物”的失败很容易引发当地人的负面态度, 逆转已有的保护成果。消除偷猎、恢复猎物种群和当地社区的准备工作等是重引入的必要前提, 可能需要10-20年的努力。另外, 重引入后的种群恢复通常是一个缓慢的过程(Miquelle et al, 2015; Duangchantrasiri et al, 2016), 可能需要长达数十年的持续支持才能成功。因此, 重新引入计划必须考虑成功所需的长期财政、后勤和人力资源的需求(Gray et al, 2017)。同时在实施基因拯救之前, 对当地种群和重引入个体遗传背景的调查也是必要的, 一方面能够避免不同亚种之间不必要的基因污染, 另一方面以解决遗传多样性缺失和近交衰退问题为目标时可以考虑选取遗传背景最接近的另一亚种进行重引入, 需要对不同种群根据具体情况确定最有利于保护目标的政策。东北虎种群在中国的恢复前景尚不明朗, 老爷岭以外的景观中重引入东北虎雌性个体, 对于快速建立繁殖种群, 从而维持这些斑块中种群的生存意义重大, 所以对其重新引入的相关研究和准备可能是必要的。老爷岭景观内生存的东北虎已处于中等近交衰退阶段, 可考虑通过俄罗斯大种群的雌性个体再引入来降低有害突变的频率, 并增加有害等位基因位点的杂合度, 从而提高平均适合度。

4.4 疾病控制

栖息地和种群的破碎化极大地增加了人和家犬与野生动物接触的机率, 使得野生虎感染各种传染病的可能性大大增加(Gupta et al, 2021)。未来对于各种疾病, 尤其是CDV影响的研究应成为野生虎保育的重点方向之一。目前针对虎感染CDV的研究主要在中国和俄罗斯东北虎种群中展开, 针对其他地区的研究程度不一。考虑到不同亚种都不同程度地暴露于CDV, 首先, 亟需开展流行病学研究以确定虎的CDV宿主, 这对于制定适当的缓解战略, 包括为宿主物种或虎本身接种疫苗的可能性至关重要。Gilbert等(2020)的研究表明, 利用各种捕获机会为野生虎接种疫苗能够显著降低CDV导致的种群灭绝风险。其次, 需要建立结合CDV流行病学的种群生存力模型, 以探讨不同感染情景的影响, 并确

定处于高风险的种群。另外,对收集的尿液、死前样本(全血、血清、结膜拭子)和死后样本(包括脑组织、淋巴结、肺和膀胱)进行CDV检测应成为常规(Seimon et al, 2013)。最后,管控疾病的传播途径是必要的。以CDV为例,尽管家犬不是虎感染CDV的唯一途径,但是给家犬接种疫苗并避免进入保护区,可以减少传播途径,有效减少虎的CDV感染率(Gupta et al, 2021)。目前,已有圈养虎(Ten et al, 2021)、野生印支豹(*Panthera pardus fusca*) (Mahajan et al, 2022)和北美野生白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)等动物感染新冠病毒(SARS-CoV-2)的案例(Chandler et al, 2021),考虑到新冠病毒的全球流行趋势,该病毒是否也会成为野生虎一个潜在的威胁因素,需要密切监测。

4.5 反盗猎

偷猎不仅会直接导致野生虎数量下降,在未来很长的一段时间里也会影响其种群遗传多样性,而遗传多样性的降低将会使虎在面对疾病爆发、气候变化、生境丧失等问题时变得更加脆弱,增加其灭绝风险。禁猎法律的颁布是虎保护历史上重要的一步,苏联1947年的捕猎禁令是将东北虎从灭绝边缘拯救的关键(Chapron et al, 2008)。所有虎分布国在禁猎上已经达成共识(Global Tiger Initiative Secretariat, 2011),但是执法力度的缺失始终存在于保护工作中,尤其是经济较为落后的东南亚国家,所以亚洲各国政府必须改善国家的执法,加强立法,有效遏制猎套等行为,并探索应用现代技术提升自然保护地反盗猎管理能力。另外,组织社区居民广泛参与并共同开展反盗猎工作,同时提升当地经济水平也是减轻执法压力的途径之一(Mohsanin et al, 2013)。近年来,尼泊尔境内孟加拉虎种群恢复迅速,仅巴迪亚国家公园的虎数量就从2009年的18只增长到2018年的87只,这主要得益于十几年来尼泊尔在社区支持和反盗猎等方面的巨大努力(Rauniyar, 2021)。

4.6 跨境合作

跨境分布的个体在全球虎种群中占有重要的比例,除了苏门答腊虎,其他现存的4个亚种均存在跨境分布现象,例如中俄边境的东北虎种群、印度与尼泊尔和孟加拉国边境的孟加拉虎种群等。由于社会、经济、文化和政治上的差异,对跨境种群

采取孤立的保护方法不是适当的措施,所以促进所有跨境区域的生物多样性整体保护,减少基础设施建设(如道路)导致的栖息地破碎化、维护基因交流,对全球虎保护至关重要(Farhadinia et al, 2021)。许多国境线上布设了铁丝网、围墙等设施,有时也是交通运输设施较为密集的地带,这些人类设施可能对虎及其猎物的移动产生阻碍,所以,国家之间合作共同建立跨界廊道、跨境保护区、加强跨境研究与监测和资金投入等应成为综合保护和国际合作计划的关键组成部分(Liu et al, 2020)。跨境合作提高执法行动能力也能帮助打击跨国的盗猎和非法野生动物贸易。南亚和东南亚等国的边境地区如中-缅-老边境是生物多样性热点区,同时也是盗猎和非法贸易的重灾区,每年有数以吨计的非野生动物制品在该地区流通。尼泊尔通过与我国和印度的合作达到了虎、亚洲象(*Elephas maximus*)和独角犀牛(*Rhinoceros unicornis*)的“零盗猎”目标,证明不同国家的执法部门合作能够更好地打击盗猎和非法野生动物制品贸易活动(Acharya, 2016; Liu et al, 2020)。我国的虎种群恢复和保护计划同样依赖于国际合作。例如,最有希望恢复的东北虎很大程度上依赖于俄罗斯的源种群,2019年6月,中俄发表联合声明,已将东北虎跨界保护和廊道建设作为未来合作的重要组成部分。尽管国内孟加拉虎和印支虎分布数量极其稀少,且主要为非定居个体,但其热点分布区域均位于中国与周边国家的边界区域,通过跨境合作机制的建立,实施一定的生态保护措施,在恢复边境区域栖息地质量和猎物种群的同时,吸引境外个体向国内扩散并定居,逐渐恢复国内种群是存在很大可能性的。

4.7 加强种群监测和研究


濒危物种的重建和管理需要基于科学和证据的适应性方法,以识别和解决关键保护问题(Buk et al, 2018)。长期科学研究是保护虎的重要手段,能够帮助研究者了解目标种群的变化情况,掌握种群动态(存活率、增长率和补员等)、性比、食性、栖息地偏好等重要信息,为保护政策的制定和调整提供科学的指导(Majumder et al, 2017)。由于虎种群恢复缓慢但下降的速度可能很快,因此准确、实时的种群动态监测信息是有效保护的重要前提,我国东北虎的保护和恢复受益于有效的调查方法和基于红

外相机的长期监测平台的建设,特别是实时监测系统和人工智能的应用(王天明等, 2020)。目前印度、尼泊尔、不丹、孟加拉国、印度尼西亚和我国已经建立了长期监测体系,能够定期统计境内野生虎的种群数量(或占域),但是对其他国家的虎种群数量及其分布处于了解不足、数据缺失或者数据多年未更新的状况,亟需大量资金投入加强虎和同域分布的其他野生动物的监测和研究。今后,各国需将调查范围和调查方法标准化,以准确地评估种群的时间和空间变化趋势。在对虎及其猎物种群进行动态监测的同时,遗传信息的监测也是必要的,尤其是在如今野生虎种群普遍面临栖息地破碎化和近交衰退威胁的情况下,利用采集粪便等非损伤性的取样方法对种群的遗传多样性和近交程度的监测对保护工作的开展也具有重要的指导意义(Dou et al, 2016; Ning et al, 2022)。

另外,随着虎全基因组序列的破译,保护基因组学和保护宏基因组学研究也应作为研究的重点,以解析种群局域适应和适应性演化的分子机制,以及解析虎濒危的遗传学机制,提出更有效的保护管理建议(Liu et al, 2018; Luo et al, 2019)。为弥补当前研究的空白和帮助虎种群的重建,我们建议当前应加强的研究重点包括:大型有蹄类猎物恢复研究、人虎冲突管理、生态廊道设计、个体再引入技术和CDV疫苗研发等。

ORCID

李治霖  <https://orcid.org/0000-0001-6384-601X>

王天明  <https://orcid.org/0000-0003-3370-0209>

参考文献

Acharya KP (2016) A Walk to Zero Poaching for Rhinos in Nepal. Department of National Parks and Wildlife Conservation, Kathmandu. http://www.rhinoresourcecenter.com/pdf_files/149/1491549329.pdf. (accessed on 2022-07-10)

Anuradha RP, Ramesh K, Shekhar Sarkar M, Srivastava A, Bhavanishankar M, Shivaji S (2016) Significance of mate selection and adult sex ratio in tiger reintroduction/reinforcement programs. *Journal of Zoology*, 299, 132–141.

Armstrong EE, Khan A, Taylor RW, Gouy A, Greenbaum G, Thiéry A, Kang JT, Redondo SA, Prost S, Barsh G, Kaelin C, Phalke S, Chugani A, Gilbert M, Miquelle D, Zachariah A, Borthakur U, Reddy A, Louis E, Ryder OA, Jhala YV, Petrov D, Excoffier L, Hadly E, Ramakrishnan U (2021) Recent evolutionary history of tigers highlights contrasting

roles of genetic drift and selection. *Molecular Biology and Evolution*, 38, 2366–2379.

Ash E, Hallam C, Chanteap P, Kaszta Z, MacDonald DW, Rojanachinda W, Redford T, Harihar A (2020) Estimating the density of a globally important tiger (*Panthera tigris*) population: Using simulations to evaluate survey design in Eastern Thailand. *Biological Conservation*, 241, 108349.

Ash E, Kaszta Z, Noochdumrong A, Redford T, MacDonald DW (2021a) Environmental factors, human presence and prey interact to explain patterns of tiger presence in Eastern Thailand. *Animal Conservation*, 24, 268–279.

Ash E, Kaszta Z, Noochdumrong A, Redford T, Chanteap P, Hallam C, Jaroensuk B, Raksat S, Srinoppawan K, MacDonald DW (2021b) Opportunity for Thailand's forgotten tigers: Assessment of the Indochinese tiger *Panthera tigris corbetti* and its prey with camera-trap surveys. *Oryx*, 55, 204–211.

Aziz MA, Smith O, Jackson HA, Tollington S, Darlow S, Barlow A, Islam MA, Groombridge J (2022) Phylogeography of *Panthera tigris* in the mangrove forest of the Sundarbans. *Endangered Species Research*, 48, 87–97.

Aziz MA, Islam MA, Groombridge J (2020) Spatial differences in prey preference by tigers across the Bangladesh Sundarbans reveal a need for customised strategies to protect prey populations. *Endangered Species Research*, 43, 65–73.

Aziz MA, Kabir MJ, Shamsuddoha M, Ahsan MM, Sharma S, Chakma S, Jahid M, Chowdury MMR, Rahman SM (2019) Status of Tiger in the Sundarban of Bangladesh 2018. Bangladesh Forest Department, Wildlife and Nature Conservation Circle, Dhaka.

Aziz MA, Tollington S, Barlow A, Goodrich J, Shamsuddoha M, Islam MA, Groombridge JJ (2017a) Investigating patterns of tiger and prey poaching in the Bangladesh Sundarbans: Implications for improved management. *Global Ecology and Conservation*, 9, 70–81.

Aziz MA, Tollington S, Barlow A, Greenwood C, Goodrich JM, Smith O, Shamsuddoha M, Islam MA, Groombridge JJ (2017b) Using non-invasively collected genetic data to estimate density and population size of tigers in the Bangladesh Sundarbans. *Global Ecology and Conservation*, 12, 272–282.

Bagchi S, Goyal SP, Sankar K (2003) Prey abundance and prey selection by tigers (*Panthera tigris*) in a semi-arid, dry deciduous forest in western India. *Journal of Zoology*, 260, 285–290.

Barber-Meyer SM, Jnawali SR, Karki JB, Khanal P, Lohani S, Long B, MacKenzie DI, Pandav B, Pradhan NMB, Shrestha R, Subedi N, Thapa G, Thapa K, Wikramanayake E (2013) Influence of prey depletion and human disturbance on tiger occupancy in Nepal. *Journal of Zoology*, 289, 10–18.

Bay RA, Ramakrishnan U, Hadly EA (2014) A call for tiger management using “reserves” of genetic diversity. *Journal*

- of Heredity, 105, 295–302.
- Belecky M, Gray TNE (2020) Silence of the Snares: Southeast Asia's Snaring Crisis. <https://www.worldwildlife.org/publications/silence-of-the-snares-southeast-asia-s-snaring-crisis/>. (accessed on 2022-07-11)
- Benítez-López A, Santini L, Schipper AM, Busana M, Huijbregts MAJ (2019) Intact but empty forests? Patterns of hunting-induced mammal defaunation in the tropics. *PLoS Biology*, 17, e3000247.
- Bhattarai BP, Kindlmann P (2018) Human disturbance is the major determinant of the habitat and prey preference of the Bengal tiger (*Panthera tigris tigris*) in the Chitwan National Park, Nepal. *European Journal of Ecology*, 4, 13–21.
- Bhattarai BR, Wright W, Morgan D, Cook S, Baral HS (2019) Managing human-tiger conflict: Lessons from Bardia and Chitwan National Parks, Nepal. *European Journal of Wildlife Research*, 65, 34.
- Bindra PS (2010) Report on Impact of Tourism on Tigers and Other Wildlife in Corbett Tiger Reserve. <http://www.indiaenvironmentportal.org.in/content/304950/report-on-impact-of-tourism-on-tigers-and-other-wildlife-in-corbett-tiger-reserve/>. (accessed on 2022-07-11)
- Borner M (1978) Status and conservation of the Sumatran tiger. *Carnivore*, 1, 97–102.
- Buk KG, van der Merwe VC, Marnewick K, Funston PJ (2018) Conservation of severely fragmented populations: Lessons from the transformation of uncoordinated reintroductions of cheetahs (*Acinonyx jubatus*) into a managed metapopulation with self-sustained growth. *Biodiversity and Conservation*, 27, 3393–3423.
- Burrows R, Hofer H, East ML (1994) Demography, extinction and intervention in a small population: The case of the Serengeti wild dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 256, 281–292.
- Campbell K, Martyr D, Risdianto D, Clemente CJ (2019) Two species, one snare: Analysing snare usage and the impacts of tiger poaching on a non-target species, the Malayan tapir. *Biological Conservation*, 231, 161–166.
- Carter N, Killion A, Easter T, Brandt J, Ford A (2020) Road development in Asia: Assessing the range-wide risks to tigers. *Science Advances*, 6, eaaz9619.
- Carter NH, Levin SA, Grimm V (2019) Effects of human-induced prey depletion on large carnivores in protected areas: Lessons from modeling tiger populations in stylized spatial scenarios. *Ecology and Evolution*, 9, 11298–11313.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Raven PH (2020) Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 13596–13602.
- Ceia-Hasse A, Borda-de-Água L, Grilo C, Pereira HM (2017) Global exposure of carnivores to roads. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 592–600.
- Chandler JC, Bevins SN, Ellis JW, Linder TJ, Tell RM, Jenkins-Moore M, Root JJ, Lenocho JB, Robbe-Austerman S, DeLiberto TJ, Gidlewski T, Torchetti MK, Shriner SA (2021) SARS-CoV-2 exposure in wild white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2114828118.
- Chapron G, Miquelle DG, Lambert A, Goodrich JM, Legendre S, Clobert J (2008) The impact on tigers of poaching versus prey depletion. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1667–1674.
- Charlesworth D, Charlesworth B (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 237–268.
- Chestin IE, Paltsyn MY, Pereladova OB, Iegorova LV, Gibbs JP (2017) Tiger re-establishment potential to former Caspian tiger (*Panthera tigris virgata*) range in Central Asia. *Biological Conservation*, 205, 42–51.
- Chundawat RS, Gogate N, Johnsingh AJT (1999) Tigers in Panna: Preliminary results from an Indian tropical dry forest. *Riding the Tiger: Tiger Conservation in Human-dominated Landscapes*, 9, 123–129.
- Darmaraj MR (2019) Malayan Tiger Closer than Ever to Extinction. <https://www.thesundaily.my/opinion/malayan-tiger-closer-than-ever-to-extinction-LY1166629/>. (accessed on 2022-07-11)
- Dasgupta S, Hammer D, Kraft R, Wheeler D (2014) Vyāghranomics in space and time: Estimating habitat threats for Bengal, Indochinese, Malayan and Sumatran tigers. *Journal of Policy Modeling*, 36, 433–453.
- Dhakal M, Karki M, Jnawali SR, Subedi N, Pradhan NMB, Malla S, Lamichhane BR, Pokheral CP, Thapa GJ, Oglethorpe J, Subba SA, Bajracharya PR, Yadav H (2014) Status of Tigers and Prey in Nepal. Department of National Parks and Wildlife Conservation, Kathmandu.
- Dhanwatey HS, Crawford JC, Abade LAS, Dhanwatey PH, Nielsen CK, Sillero-Zubiri C (2013) Large carnivore attacks on humans in central India: A case study from the Tadoba-Andhari Tiger Reserve. *Oryx*, 47, 221–227.
- Dhungana R, Savini T, Karki JB, Dhakal M, Lamichhane BR, Bumrungsri S (2018) Living with tigers *Panthera tigris*: Patterns, correlates, and contexts of human-tiger conflict in Chitwan National Park, Nepal. *Oryx*, 52, 55–65.
- Dinerstein E, Loucks C, Wikramanayake E, Ginsberg J, Sanderson E, Seidensticker J, Forrest J, Bryja G, Heydlauff A, Klenzendorf S, Leimgruber P, Mills J, O'Brien TG, Shrestha M, Simons R, Songer M (2007) The fate of wild tigers. *BioScience*, 57, 508–514.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345, 401–406.
- DNP (2016) Practical Plan to Improve Tiger Population 2015–2035 (20 Years). Bangkok, Thailand.
- DNPWC, DFSC (2018) Status of Tigers and Prey in Nepal. Ministry of Forests and Environment, Kathmandu.

- DoFPS (2015) Counting the Tigers in Bhutan: Report on the National Tiger Survey of Bhutan 2014–2015. Department of Forests and Park Services, Ministry of Agriculture and Forests, Thimphu.
- Dou H, Yang H, Feng LM, Mou P, Wang TM, Ge JP (2016) Estimating the population size and genetic diversity of Amur tigers in Northeast China. *PLoS ONE*, 11, e0154254.
- Duangchantrasiri S, Umponjan M, Simcharoen S, Pattanavibool A, Chaiwattana S, Maneerat S, Kumar NS, Jathanna D, Srivathsa A, Karanth KU (2016) Dynamics of a low-density tiger population in Southeast Asia in the context of improved law enforcement. *Conservation Biology*, 30, 639–648.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pickett EK, Ripple WJ, Sandin SA, Scheffer M, Schoener TW, Shurin JB, Sinclair ARE, Soulé ME, Virtanen R, Wardle DA (2011) Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333, 301–306.
- Farhadinia MS, Rostro-García S, Feng LM, Kamler JF, Spalton A, Shevtsova E, Khorozyan I, Al-Duais M, Ge JP, MacDonald DW (2021) Big cats in borderlands: Challenges and implications for transboundary conservation of Asian leopards. *Oryx*, 55, 452–460.
- Feng LM, Shevtsova E, Vitkalova A, Matyukhina D, Miquelle D, Aramilev V, Wang T, Mu P, Xu R, Ge JP (2017) Collaboration brings hope for the last Amur leopards. *Cat News*, 65, 20.
- Feng LM, Wang LF, Wang B, Smith JL, Zhang L (2013) Population status of the Indochinese tiger (*Panthera tigris cobetti*) and density of the three primary ungulate prey species in Shangyong Nature Reserve, Xishuangbanna, China. *Acta Theriologica Sinica*, 33, 308–318. (in Chinese with English abstract) [冯利民, 王利繁, 王斌, Smith JL, 张立 (2013) 西双版纳尚勇自然保护区野生印支虎及其三种主要有蹄类猎物种群现状调查. *兽类学报*, 33, 308–318.]
- Feng RN, Lü X, Xiao W, Feng J, Sun Y, Guan Y, Feng LM, Smith JLD, Ge JP, Wang TM (2021a) Effects of free-ranging livestock on sympatric herbivores at fine spatiotemporal scales. *Landscape Ecology*, 36, 1441–1457.
- Feng Y, Ziegler AD, Elsen PR, Liu Y, He X, Spracklen DV, Holden J, Jiang X, Zheng C, Zeng Z (2021b) Upward expansion and acceleration of forest clearance in the mountains of Southeast Asia. *Nature Sustainability*, 4, 892–899.
- Forrest JL, Bomhard B, Budiman A, Coad L, Cox N, Dinerstein E, Hammer D, Huang C, Huy K, Kraft R, Lysenko I, Magrath W (2011) Single-species conservation in a multiple-use landscape: Current protection of the tiger range. *Animal Conservation*, 14, 283–294.
- Gilbert M, Miquelle DG, Goodrich JM, Reeve R, Cleaveland S, Matthews L, Joly DO (2014) Estimating the potential impact of canine distemper virus on the Amur tiger population (*Panthera tigris altaica*) in Russia. *PLoS ONE*, 9, e110811.
- Gilbert M, Sulikhan N, Uphyrkina O, Goncharuk M, Kerley L, Castro EH, Reeve R, Seimon T, McAloose D, Seryodkin IV, Naidenko SV, Davis CA, Wilkie GS, Vattipally SB, Adamson WE, Hinds C, Thomson EC, Willett BJ, Hosie MJ, Logan N, McDonald M, Ossiboff RJ, Shevtsova EI, Belyakin S, Yurlova AA, Osofsky SA, Miquelle DG, Matthews L, Cleaveland S (2020) Distemper, extinction, and vaccination of the Amur tiger. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 31954–31962.
- Global Tiger Initiative Secretariat (2011) Global Tiger Recovery Program 2010–2022. World Bank Group, Washington, DC.
- Goodrich JM (2010) Human-tiger conflict: A review and call for comprehensive plans. *Integrative Zoology*, 5, 300–312.
- Goodrich J, Lynam A, Miquelle D, Wibisono H, Kawanishi, K, Pattanavibool A, Htun S, Tempa T, Karki J, Jhala Y, Karanth U (2015) *Panthera tigris*. The IUCN Red List of Threatened Species. Mammalian species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T15955A50659951.en/>. (accessed on 2022-07-11)
- Goodrich JM, Quigley KS, Lewis JCM, Astafiev AA, Slabi EV, Miquelle DG, Smirnov EN, Kerley LL, Armstrong DL, Quigley HB, Hornocker MG (2012) Serosurvey of free-ranging Amur tigers in the Russian Far East. *Journal of Wildlife Diseases*, 48, 186–189.
- Goodrich JM, Seryodkin I, Miquelle DG, Bereznuik SL (2011) Conflicts between Amur (Siberian) tigers and humans in the Russian Far East. *Biological Conservation*, 144, 584–592.
- Goodrich J, Wibisono H, Miquelle D, Lynam AJ, Sanderson E, Chapman S, Gray TNE, Chanchani P, Harihar A (2022) *Panthera tigris*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T15955A214862019.en/>. (accessed on 2022-07-11)
- Gordon CH, Banyard AC, Hussein A, Laurenson MK, Malcolm JR, Marino J, Regassa F, Stewart AME, Fooks AR, Sillero-Zubiri C (2015) Canine distemper in endangered Ethiopian wolves. *Emerging Infectious Diseases*, 21, 824–832.
- Gray TNE, Hughes AC, Laurance WF, Long B, Lynam AJ, O’Kelly H, Ripple WJ, Seng T, Scotson L, Wilkinson NM (2018) The wildlife snaring crisis: An insidious and pervasive threat to biodiversity in Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation*, 27, 1031–1037.
- Gray TNE, Crouthers R, Ramesh K, Vattakaven J, Borah J, Pasha MKS, Lim T, Phan C, Singh R, Long B, Chapman S, Keo O, Baltzer M (2017) A framework for assessing readiness for tiger *Panthera tigris* reintroduction: A case study from eastern Cambodia. *Biodiversity and Conservation*, 26, 2383–2399.
- Gupta J, Dhar J, Sinha P (2021) Mathematical study of the

- influence of canine distemper virus on tigers: An eco-epidemic dynamics with incubation delay. *Rendiconti del Circolo Matematico di Palermo Series 2*, doi: <https://doi.org/10.1007/s12215-021-00667-x>.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King AJ, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls AO, Orrock JL, Song DX, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052.
- Harihar A, Chanchani P, Borah J, Crouthers RJ, Darman Y, Gray TNE, Mohamad S, Rawson BM, Rayan MD, Roberts JL, Steinmetz R, Sunarto S, Widodo FA, Anwar M, Bhatta SR, Chakravarthi JPP, Chang Y, Congdon G, Dave C, Dey S, Durairaj B, Fomenko P, Guleria H, Gupta M, Gurung G, Ittira B, Jena J, Kostyria A, Kumar K, Kumar V, Lhendup P, Liu P, Malla S, Maurya K, Moktan V, Van NDN, Parakkasi K, Phoonjampa R, Phumanee W, Singh AK, Stengel C, Subba SA, Thapa K, Thomas TC, Wong C, Baltzer M, Ghose D, Worah S, Vattakaven J (2018) Recovery planning towards doubling wild tiger *Panthera tigris* numbers: Detailing 18 recovery sites from across the range. *PLoS ONE*, 13, e0207114.
- Harihar A, Pandav B, Goyal SP (2009) Responses of tiger (*Panthera tigris*) and their prey to removal of anthropogenic influences in Rajaji National Park, India. *European Journal of Wildlife Research*, 55, 97–105.
- Harihar A, Pandav B, Ghosh-Harihar M, Goodrich J (2020) Demographic and ecological correlates of a recovering tiger (*Panthera tigris*) population: Lessons learnt from 13-years of monitoring. *Biological Conservation*, 252, 108848.
- Harrison RD, Sreekar R, Brodie JF, Brook S, Luskin M, O'Kelly H, Rao M, Scheffers B, Velho N (2016) Impacts of hunting on tropical forests in Southeast Asia. *Conservation Biology*, 30, 972–981.
- Hayward MW, Jędrzejewski W, Jędrzejewska B (2012) Prey preferences of the tiger *Panthera tigris*. *Journal of Zoology*, 286, 221–231.
- Henry P, Miquelle D, Sugimoto T, McCullough DR, Caccone A, Russello MA (2009) *In situ* population structure and *ex situ* representation of the endangered Amur tiger. *Molecular Ecology*, 18, 3173–3184.
- Higginbottom K (2004) *Wildlife Tourism: Impacts, Management and Planning*. Common Ground Publishing, Queensland.
- Hu XP, Huang B, Verones F, Cavalett O, Cherubini F (2021) Overview of recent land-cover changes in biodiversity hotspots. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19, 91–97.
- Inskip C, Zimmermann A (2009) Human-felid conflict: A review of patterns and priorities worldwide. *Oryx*, 43, 18–34.
- Jhala YV, Gopal R, Mathur V, Ghosh P, Negi HS, Narain S, Yadav SP, Malik A, Garawad R, Qureshi Q (2021) Recovery of tigers in India: Critical introspection and potential lessons. *People and Nature*, 3, 281–293.
- Jhala YV, Qureshi Q, Gopal R, Sinha PR (2020) Status of tigers, co-predators and prey in India, 2018. National Tiger Conservation Authority, Government of India, New Delhi & Wildlife Institute of India, Dehradun.
- Johnson A, Goodrich J, Hansel T, Rasphone A, Saypanya S, Vongkhamheng C, Venevongphet, Strindberg S (2016) To protect or neglect? Design, monitoring, and evaluation of a law enforcement strategy to recover small populations of wild tigers and their prey. *Biological Conservation*, 202, 99–109.
- Johnson CK, Hitchens PL, Pandit PS, Rushmore J, Evans TS, Young CCW, Doyle MM (2020) Global shifts in mammalian population trends reveal key predictors of virus spillover risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287, 20192736.
- Johnson WE, Onorato DP, Roelke ME, Land ED, Cunningham M, Belden RC, McBride R, Jansen D, Lotz M, Shindle D, Howard JG, Wildt DE, Penfold LM, Hostetler JA, Oli MK, O'Brien SJ (2010) Genetic restoration of the Florida panther. *Science*, 329, 1641–1645.
- Jornburom P, Duangchantrasiri S, Jinamoy S, Pattanavibool A, Hines JE, Arnold TW, Fieberg J, Smith JLD (2020) Habitat use by tiger prey in Thailand's Western Forest Complex: What will it take to fill a half-full tiger landscape? *Journal for Nature Conservation*, 58, 125896.
- Joshi AR, Dinerstein E, Wikramanayake E, Anderson ML, Olson D, Jones BS, Seidensticker J, Lumpkin S, Hansen MC, Sizer NC, Davis CL, Palminteri S, Hahn NR (2016) Tracking changes and preventing loss in critical tiger habitat. *Science Advances*, 2, e1501675.
- Karanth KU, Nichols JD, Kumar NS, Link WA, Hines JE (2004) Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 4854–4858.
- Karanth KU, Sunquist ME (1995) Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology*, 64, 439–450.
- Kawanishi K (2015) *Panthera tigris ssp. jacksoni*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T136893A50665029.en/>. (accessed on 2021-11-12)
- Kawanishi K, Rayan DM, Gumal MT, Shepherd CR, (2014) Extinction process of the sambar in Peninsular Malaysia. *Deer Specialist Group Newsletter*, 26, 48–59.
- Keller LF, Waller DM (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 230–241.
- Kenney J, Allendorf FW, McDougal C, Smith JLD (2014) How much gene flow is needed to avoid inbreeding depression in

- wild tiger populations? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281, 20133337.
- Kerley LL, Goodrich JM, Miquelle DG, Smirnov EN, Quigley HB, Hornocker MG (2002) Effects of roads and human disturbance on Amur tigers. Conservation Biology, 16, 97–108.
- Kerley LL, Mukhacheva AS, Matyukhina DS, Salmanova E, Salkina GP, Miquelle DG (2015) A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East. Integrative Zoology, 10, 354–364.
- Khaewphakdee S, Simcharoen A, Duangchantrasiri S, Chimchome V, Simcharoen S, Smith JLD (2020) Weights of gaur (*Bos gaurus*) and banteng (*Bos javanicus*) killed by tigers in Thailand. Ecology and Evolution, 10, 5152–5159.
- Khan A, Patel K, Shukla H, Viswanathan A, van der Valk T, Borthakur U, Nigam P, Zachariah A, Jhala YV, Kardos M, Ramakrishnan U (2021) Genomic evidence for inbreeding depression and purging of deleterious genetic variation in Indian tigers. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 118, e2023018118.
- Khan MMH, Chivers DJ (2007) Habitat preferences of tigers *Panthera tigris* in the Sundarbans East Wildlife Sanctuary, Bangladesh, and management recommendations. Oryx, 41, 463–468.
- Khorozyan I, Ghoddousi A, Soofi M, Waltert M (2015) Big cats kill more livestock when wild prey reaches a minimum threshold. Biological Conservation, 192, 268–275.
- Krishnakumar BM, Nagarajan R, Selvan KM (2022) Diet composition and prey preference of tiger, leopard, and dhole in Kalakkad-Mundanthurai Tiger Reserve, Southern Western Ghats, India. Mammal Study, 47, 141–153.
- Lamichhane BR, Pokheral CP, Poudel S, Adhikari D, Giri SR, Bhattarai S, Bhatta TR, Pickles R, Amin R, Acharya KP, Dhakal M, Regmi UR, Ram AK, Subedi N (2018) Rapid recovery of tigers *Panthera tigris* in Parsa Wildlife Reserve, Nepal. Oryx, 52, 16–24.
- Lande R (1994) Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. Evolution, 48, 1460–1469.
- Li X, Bleisch WV, Liu X, Jiang X (2021) Camera-trap surveys reveal high diversity of mammals and pheasants in Medog, Tibet. Oryx, 55, 177–180.
- Liu J, Yong DL, Choi CY, Gibson L (2020) Transboundary frontiers: An emerging priority for biodiversity conservation. Trends in Ecology and Evolution, 35, 679–690.
- Liu YC, Sun X, Driscoll C, Miquelle DG, Xu X, Martelli P, Uphyrkina O, Smith JLD, O'Brien SJ, Luo SJ (2018) Genome-wide evolutionary analysis of natural history and adaptation in the world's tigers. Current Biology, 28, 3840–3849.e6.
- Luo SJ, Kim JH, 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, e442.
- Luo SJ, Liu YC, Xu X (2019) Tigers of the world: Genomics and conservation. Annual Review of Animal Biosciences, 7, 521–548.
- Luskin MS, Albert WR, Tobler MW (2017) Sumatran tiger survival threatened by deforestation despite increasing densities in parks. Nature Communications, 8, 1783.
- Luskin MS, Meijaard E, Surya S, Sheherazade, Walzer C, Linkie M (2021) African Swine Fever threatens Southeast Asia's 11 endemic wild pig species. Conservation Letters, 14, e12784.
- Lynam AJ (2010) Securing a future for wild Indochinese tigers: Transforming tiger vacuums into tiger source sites. Integrative Zoology, 5, 324–334.
- Lynam AJ, Khaing ST, Zaw KM (2006) Developing a national tiger action plan for the union of Myanmar. Environmental Management, 37, 30–39.
- Lynch M, Conery J, Burger R (1995) Mutation accumulation and the extinction of small populations. The American Naturalist, 146, 489–518.
- Lyngdoh S, Shrotriya S, Goyal SP, Clements H, Hayward MW, Habib B (2014) Prey preferences of the snow leopard (*Panthera uncia*): Regional diet specificity holds global significance for conservation. PLoS ONE, 9, e88349.
- Mahajan S, Karikalan M, Chander V, Pawde AM, Saikumar G, Semmaran M, Lakshmi PS, Sharma M, Nandi S, Singh KP, Gupta VK, Singh RK, Sharma GK (2022) Detection of SARS-CoV-2 in a free ranging leopard (*Panthera pardus fusca*) in India. European Journal of Wildlife Research, 68, 59.
- Mahmood T, Vu TT, Campos-Arceiz A, Akrim F, Andleeb S, Farooq M, Hamid A, Munawar N, Waseem M, Hussain A, Fatima H, Khan MR, Mahmood S (2021) Historical and current distribution ranges and loss of mega-herbivores and carnivores of Asia. PeerJ, 9, e10738.
- Majumder A, Qureshi Q, Sankar K, Kumar A (2017) Long-term monitoring of a Bengal tiger (*Panthera tigris tigris*) population in a human-dominated landscape of Central India. European Journal of Wildlife Research, 63, 17.
- Marino J, Sillero-Zubiri C (2011) *Canis simensis*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T3748A10051312.en/>. (accessed on 2022-07-11)
- Martinez-Gutierrez M, Ruiz-Saenz J (2016) Diversity of susceptible hosts in canine distemper virus infection: A systematic review and data synthesis. BMC Veterinary Research, 12, 78.
- McCauley D, Stout V, Gairhe KP, Sadaula A, Dubovi E, Subedi S, Kaufman GE (2021) Serologic survey of selected pathogens in free-ranging Bengal tigers (*Panthera tigris*

- tigris*) in Nepal. *Journal of Wildlife Diseases*, 57, 393–398.
- Miller CS, Hebblewhite M, Petrunenko YK, Seryodkin IV, Goodrich JM, Miquelle DG (2014) Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) energetic requirements: Implications for conserving wild tigers. *Biological Conservation*, 170, 120–129.
- Miquelle DG, Smirnov EN, Zaumyslova OY, Soutyrina SV, Johnson DH (2015) Population dynamics of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik: 1966–2012. *Integrative Zoology*, 10, 315–328.
- Mohsanin S, Barlow ACD, Greenwood CJ, Islam MA, Kabir MM, Rahman MM, Howlader A (2013) Assessing the threat of human consumption of tiger prey in the Bangladesh Sundarbans. *Animal Conservation*, 16, 69–76.
- Mondol S, Bruford MW, Ramakrishnan U (2013) Demographic loss, genetic structure and the conservation implications for Indian tigers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20130496.
- Moo SSB, Froese GZL, Gray TNE (2018) First structured camera-trap surveys in Karen State, Myanmar, reveal high diversity of globally threatened mammals. *Oryx*, 52, 537–543.
- Mukul SA, Alamgir M, Sohel MSI, Pert PL, Herbohn J, Turton SM, Khan MSI, Munim SA, Reza AHMA, Laurance WF (2019) Combined effects of climate change and sea-level rise project dramatic habitat loss of the globally endangered Bengal tiger in the Bangladesh Sundarbans. *Science of the Total Environment*, 663, 830–840.
- Mulia BH, Mariya S, Bodgener J, Iskandriati D, Liwa SR, Sumampau T, Manansang J, Darusman HS, Osofsky SA, Techakriengkrai N, Gilbert M (2021) Exposure of wild Sumatran tiger (*Panthera tigris sumatrae*) to canine distemper virus. *Journal of Wildlife Diseases*, 57, 464–466.
- Naing H, Ross J, Burnham D, Htun S, MacDonald DW (2019) Population density estimates and conservation concern for clouded leopards *Neofelis nebulosa*, marbled cats *Pardofelis marmorata* and tigers *Panthera tigris* in Htamanthi Wildlife Sanctuary, Sagaing, Myanmar. *Oryx*, 53, 654–662.
- Namkhan M, Gale GA, Savini T, Tantipisanuh N (2021) Loss and vulnerability of lowland forests in mainland Southeast Asia. *Conservation Biology*, 35, 206–215.
- Natesh M, Atla G, Nigam P, Jhala YV, Zachariah A, Borthakur U, Ramakrishnan U (2017) Conservation priorities for endangered Indian tigers through a genomic lens. *Scientific Reports*, 7, 9614.
- Nayak S, Jena J, Dave C (2013) Impact of cattle grazing on wild ungulate habitat in Kanha-Pench Corridor, Madhya Pradesh. *World Journal of Zoology*, 8, 354–365.
- Ning Y, Kostyria AV, Ma J, Chayka MI, Guskov VY, Qi J, Sheremetyeva IN, Wang M, Jiang G (2019) Dispersal of Amur tiger from spatial distribution and genetics within the eastern Changbai Mountain of China. *Ecology and Evolution*, 9, 2415–2424.
- Ning Y, Roberts NJ, Qi J, Peng Z, Long Z, Zhou S, Gu J, Hou Z, Yang E, Ren Y, Lang J, Liang Z, Zhang M, Ma J, Jiang G (2022) Inbreeding status and implications for Amur tigers. *Animal Conservation*, 25, 521–531.
- Nugraha RT, Sugardjito J (2009) Assessment and management options of human-tiger conflicts in Kerinci Seblat National Park, Sumatra, Indonesia. *Mammal Study*, 34, 141–154.
- Nur-Farahiyah AN, Kumar K, Yasmin AR, Omar AR, Camalxaman SN (2021) Isolation and genetic characterization of canine parvovirus in a Malayan tiger. *Frontiers in Veterinary Science*, 8, 660046.
- Nyhus PJ, Tilson R (2004) Characterizing human-tiger conflict in Sumatra, Indonesia: Implications for conservation. *Oryx*, 38, 68–74.
- O’Kelly HJ, Evans TD, Stokes EJ, Clements TJ, Dara A, Gately M, Menghor N, Pollard EHB, Soriyun M, Walston J (2012) Identifying conservation successes, failures and future opportunities; assessing recovery potential of wild ungulates and tigers in Eastern Cambodia. *PLoS ONE*, 7, e40482.
- Palmeirim AF, Gibson L (2021) Impacts of hydropower on the habitat of jaguars and tigers. *Communications Biology*, 4, 1358.
- Pettigrew M, Xie Y, Kang A, Rao M, Goodrich J, Liu T, Berger J (2012) Human-carnivore conflict in China: A review of current approaches with recommendations for improved management. *Integrative Zoology*, 7, 210–226.
- Phuentshok Y, Choden K, Alvarez Rojas CA, Deplazes P, Wangdi S, Gyeltshen K, Rinzin K, Thapa NK, Tenzinla T, Dorjee D, Valitutto M, Gilbert M, Siriaronrat B, Jairak W, Piewbang C, Sharma PM, Dema T, Gurung RB (2021) Cerebral cysticercosis in a wild Bengal tiger (*Panthera tigris tigris*) in Bhutan: A first report in non-domestic felids. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 14, 150–156.
- Phumane W, Steinmetz R, Phoonjampa R, Weingdow S, Phokamane S, Bhumpakphan N, Savini T (2021) Tiger density, movements, and immigration outside of a tiger source site in Thailand. *Conservation Science and Practice*, 3, e560.
- Pisdamkham C, Prayurasiddhi T, Kanchanasaka B, Maneesai R, Simcharoen S, Pattanavibool A, Duangchantrasiri S, Simcharoen A, Pattanavibool R, Maneera S, Prayoon U, Cutter P, Smith JLD (2010) Thailand Tiger Action Plan 2010–2022. Department of National Parks, Wildlife and Plant Conservation Ministry of Natural Resources and Environment, Bangkok.
- Pollock RV (1982) Experimental canine parvovirus infection in dogs. *The Cornell Veterinarian*, 72, 103–119.
- Poor EE, Shao Y, Kelly MJ (2019) Mapping and predicting forest loss in a Sumatran tiger landscape from 2002 to 2050. *Journal of Environmental Management*, 231, 397–404.
- Qi J, Gu J, Ning Y, Miquelle DG, Holyoak M, Wen D, Liang X, Liu S, Roberts NJ, Yang E, Lang J, Wang F, Li C, Liang

- Z, Liu P, Ren Y, Zhou S, Zhang M, Ma J, Chang J, Jiang G (2021) Integrated assessments call for establishing a sustainable meta-population of Amur tigers in northeast Asia. *Biological Conservation*, 261, 109250.
- Quintana I, Cifuentes EF, Dunnink JA, Ariza M, Martínez-Medina D, Fantacini FM, Shrestha BR, Richard FJ (2022) Severe conservation risks of roads on apex predators. *Scientific Reports*, 12, 2902.
- Rasphone A, Kéry M, Kamler JF, MacDonald DW (2019) Documenting the demise of tiger and leopard, and the status of other carnivores and prey, in Lao PDR's most prized protected area: Nam Et-Phou Louey. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00766.
- Rastogi A, Hickey GM, Anand A, Badola R, Hussain SA (2015) Wildlife-tourism, local communities and tiger conservation: A village-level study in Corbett Tiger Reserve, India. *Forest Policy and Economics*, 61, 11–19.
- Rauniyar T (2021) Why Have Tiger Attacks Spiked in Nepal's Bardia National Park? <https://www.thethirdpole.net/en/nature/why-have-tiger-attacks-spiked-in-nepals-bardia-national-park/>. (accessed on 2022-07-11)
- Ripple WJ, Beschta RL, Fortin JK, Robbins CT (2014a) Trophic cascades from wolves to grizzly bears in Yellowstone. *Journal of Animal Ecology*, 83, 223–233.
- Ripple WJ, Chapron G, López-bao JV, Durant SM, Macdonald DW, Corlett RT, Darimont CT, Dickman AMYJ, Dirzo R, Dublin HT, Maisels F, Morrison JC, Nelson MP, Newsome TM, Painter L, Pringle RM, Sandom CJ, Terborgh J, Treves A, Valkenburgh BVAN (2017) Conserving the world's megafauna and biodiversity: The fierce urgency of now. *BioScience*, 67, 197–200.
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP, Schmitz OJ, Smith DW, Wallach AD, Wirsing AJ (2014b) Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343, 1241484.
- Risdianto D, Martyr DJ, Nugraha RT, Harihar A, Wibisono HT, Haidir IA, MacDonald DW, D'Cruze N, Linkie M (2016) Examining the shifting patterns of poaching from a long-term law enforcement intervention in Sumatra. *Biological Conservation*, 204, 306–312.
- Robinson HS, Goodrich JM, Miquelle DG, Miller CS, Seryodkin IV (2015) Mortality of Amur tigers: The more things change, the more they stay the same. *Integrative Zoology*, 10, 344–353.
- Roelke-Parker ME, Munson L, Packer C, Kock R, Cleaveland S, Carpenter M, O'Brien SJ, Pospischil A, Hofmann-Lehmann R, Lutz H, Mwamengele GLM, Mgasia MN, Machange GA, Summers BA, Appel MJG (1996) A canine distemper virus epidemic in Serengeti lions (*Panthera leo*). *Nature*, 379, 441–445.
- Rozhnov VV, Naidenko SV, Hernandez-Blanco JA, Chistopolova MD, Sorokin PA, Yachmennikova AA, Blidchenko EY, Kalinin AY, Kastrikin VA (2021) Restoration of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population in the northwest of its distribution area. *Biology Bulletin*, 48, 1401–1423.
- Sagar V, Kaelin CB, Natesh M, Reddy PA, Mohapatra RK, Chhattani H, Thatte P, Vaidyanathan S, Biswas S, Bhatt S, Paul S, Jhala YV, Verma MM, Pandav B, Mondol S, Barsh GS, Swain D, Ramakrishnan U (2021) High frequency of an otherwise rare phenotype in a small and isolated tiger population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2025273118.
- 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. A User's Guide. WWF, WCS, Smithsonian, NFWF-STF, Washington, DC–New York.
- Sandom CJ, Faurby S, Svenning J, Burnham D, Dickman A, Hinks AE, MacDonald EA, Ripple WJ, Williams J, MacDonald DW (2018) Learning from the past to prepare for the future: Felids face continued threat from declining prey. *Ecography*, 41, 140–152.
- Sarkar MS, Ramesh K, Johnson JA, Sen S, Nigam P, Gupta SK, Murthy RS, Saha GK (2016) Movement and home range characteristics of reintroduced tiger (*Panthera tigris*) population in Panna Tiger Reserve, central India. *European Journal of Wildlife Research*, 62, 537–547.
- Sarkar MS, Segu H, Bhaskar JV, Jakher R, Mohapatra S, Shalini K, Shivaji S, Reddy PA (2018) Ecological preferences of large carnivores in remote, high-altitude protected areas: Insights from Buxa Tiger Reserve, India. *Oryx*, 52, 66–77.
- Schaller GB (1967) *The Deer and the Tiger*. University of Chicago Press, Chicago.
- Seidensticker J (2010) Saving wild tigers: A case study in biodiversity loss and challenges to be met for recovery beyond 2010. *Integrative Zoology*, 5, 285–299.
- Seimon TA, Miquelle DG, Chang TY, Newton AL, Korotkova I, Ivanchuk G, Lyubchenko E, Tupikov A, Slabe E, McAloose D (2013) Canine distemper virus: An emerging disease in wild endangered Amur tigers (*Panthera tigris altaica*). *mBio*, 4, e00410-13.
- Sharma K, Wright B, Joseph T, Desai N (2014) Tiger poaching and trafficking in India: Estimating rates of occurrence and detection over four decades. *Biological Conservation*, 179, 33–39.
- Sharma S, Dutta T, Maldonado JE, Wood TC, Panwar HS, Seidensticker J (2013) Forest corridors maintain historical gene flow in a tiger metapopulation in the highlands of central India. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20131506.
- Sharma S, Dutta T, Maldonado JE, Wood TC, Panwar HS, Seidensticker J (2012) Spatial genetic analysis reveals high

- connectivity of tiger (*Panthera tigris*) populations in the Satpura-Maikal landscape of Central India. *Ecology and Evolution*, 3, 48–60.
- Shevade VS, Potapov PV, Harris NL, Loboda TV (2017) Expansion of industrial plantations continues to threaten Malayan tiger habitat. *Remote Sensing*, 9, 747.
- Skidmore A (2022) Exploring the motivations associated with the poaching and trafficking of Amur tigers in the Russian Far East. *Deviant Behavior*, doi: <https://doi.org/10.1080/01639625.2022.2045177>.
- Sorokin PA, Rozhnov VV, Krasnenko AU, Lukarevskiy VS, Naidenko SV, Hernandez-Blanco JA (2016) Genetic structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population: Are tigers in Sikhote-Alin and Southwest Primorye truly isolated? *Integrative Zoology*, 11, 25–32.
- Sugimoto T, Nagata J, Aramilev VV, McCullough DR (2012) Population size estimation of Amur tigers in Russian Far East using noninvasive genetic samples. *Journal of Mammalogy*, 93, 93–101.
- Sunarto S, Kelly MJ, Parakkasi K, Klenzendorf S, Septayuda E, Kurniawan H (2012) Tigers need cover: Multi-scale occupancy study of the big cat in Sumatran forest and plantation landscapes. *PLoS ONE*, 7, e30859.
- Sunquist M (1981) *The Social Organization of Tigers (Panthera tigris) in Royal Chitawan National Park, Nepal*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Sunquist M (2010) What is a tiger? Ecology and behavior. In: *Tigers of the World: The Science, Politics and Conservation of Panthera tigris* (eds Tilson R, Nyhus PJ). Elsevier, Oxford.
- Sunquist M, Karanth KU, Sunquist F (1999) Ecology, behaviour and resilience of the tiger and its conservation needs. In: *Riding the Tiger: Tiger Conservation in Human-dominated Landscapes* (eds Seidensticker J, Christie S, Jackson P). Cambridge University Press, Cambridge.
- Szott I, Pretorius Y, Ganswindt A, Koyama N (2019a) Physiological stress response of African elephants to wildlife tourism in Madikwe Game Reserve, South Africa. *Wildlife Research*, 47, 34–43.
- Szott I, Pretorius Y, Koyama N (2019b) Behavioural changes in African elephants in response to wildlife tourism. *Journal of Zoology*, 308, 164–174.
- Tempa T, Hebblewhite M, Goldberg JF, Norbu N, Wangchuk TR, Xiao W, Mills LS (2019) The spatial distribution and population density of tigers in mountainous terrain of Bhutan. *Biological Conservation*, 238, 108192.
- Ten DCY, Jani R, Hashim NH, Saaban S, Hashim AKA, Abdullah MT (2021) *Panthera tigris jacksoni* population crash and impending extinction due to environmental perturbation and human-wildlife conflict. *Animals*, 11, 1032.
- Thapa B, Aryal A, Roth M, Morley C (2017) The contribution of wildlife tourism to tiger conservation (*Panthera tigris tigris*). *Biodiversity*, 18, 168–174.
- Thatte P, Joshi A, Vaidyanathan S, Landguth E, Ramakrishnan U (2018) Maintaining tiger connectivity and minimizing extinction into the next century: Insights from landscape genetics and spatially-explicit simulations. *Biological Conservation*, 218, 181–191.
- Tian Y, Wu JG, Kou XJ, Li ZW, Wang TM, Mou P, Ge JP (2009) Spatiotemporal pattern and major causes of the Amur tiger population dynamics. *Biodiversity Science*, 17, 211–225. (in Chinese with English abstract) [田瑜, 郭建国, 寇晓军, 李钟汶, 王天明, 牟溥, 葛剑平 (2009) 东北虎种群的时空动态及其原因分析. *生物多样性*, 17, 211–225.]
- Tyagi A, Kumar V, Kittur S, Reddy M, Naidenko S, Ganswindt A, Umaphathy G (2019) Physiological stress responses of tigers due to anthropogenic disturbance especially tourism in two central Indian tiger reserves. *Conservation Physiology*, 7, coz045.
- Vasudev D, Nichols JD, Ramakrishnan U, Ramesh K, Vaidyanathan S (2017) Assessing landscape connectivity for tigers and prey species: Concepts and practice. In: *Methods for Monitoring Tiger and Prey Populations* (eds Karanth KU, Nichols JD), pp. 255–288. Springer, Singapore.
- Walston J, Robinson JG, Bennett EL, Breitenmoser U, Fonseca GAB da, Goodrich J, Gumal M, Hunter L, Johnson A, Ullas Karanth K, Leader-Williams N, MacKinnon K, Miquelle D, Pattanavibool A, Poole C, Rabinowitz A, Smith JLD, Stokes EJ, Stuart SN, Vongkhamheng C, Wibisono H (2010) Bringing the tiger back from the brink-the six percent solution. *PLoS Biology*, 8, e1000485.
- Wang TM, Andrew Royle J, Smith JLD, Zou L, Lü X, Li T, Yang H, Li Z, Feng R, Bian Y, Feng LM, Ge JP (2018) Living on the edge: Opportunities for Amur tiger recovery in China. *Biological Conservation*, 217, 269–279.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Ge JP, Li C, Smith JLD (2015) Long-distance dispersal of an Amur tiger indicates potential to restore the North-east China/Russian Tiger Landscape. *Oryx*, 49, 578–579.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Wu JG, Smith JLD, Xiao W, Yang H, Dou H, Zhao X, Cheng Y, Zhou B, Wu H, Zhang L, Tian Y, Guo Q, Kou X, Han X, Miquelle DG, Oliver CD, Xu R, Ge JP (2016) Amur tigers and leopards returning to China: Direct evidence and a landscape conservation plan. *Landscape Ecology*, 31, 491–503.
- Wang TM, Feng LM, Yang HT, Bao L, Wang HF, Ge JP (2020) An introduction to long-term tiger-leopard observation network based on camera traps in Northeast China. *Biodiversity Science*, 28, 1059–1066. (in Chinese with English abstract) [王天明, 冯利民, 杨海涛, 鲍蕾, 王红芳, 葛剑平 (2020) 东北虎豹生物多样性红外相机监测平台概述. *生物多样性*, 28, 1059–1066.]
- Wang Y, Liu WL, Liu F, Li S, Zhu XL, Jiang ZG, Feng LM, Li BZ (2019) Investigation on the population of wild Bengal tiger (*Panthera tigris tigris*) in Medog, Tibet. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 504–513. (in Chinese with English

- abstract) [王渊, 刘务林, 刘锋, 李晟, 朱雪林, 蒋志刚, 冯利民, 李炳章 (2019) 西藏墨脱县孟加拉虎种群数量调查. 兽类学报, 39, 504–513.]
- Wei FW, Ma TX, Hu YB (2021) Research advances and perspectives of conservation genetics of threatened mammals in China. *Acta Theriologica Sinica*, 41, 571–580. (in Chinese with English abstract) [魏辅文, 马天笑, 胡义波 (2021) 中国濒危兽类保护遗传学研究进展与展望. 兽类学报, 41, 571–580.]
- Wikramanayake E, Dinerstein E, Seidensticker J, Lumpkin S, Pandav B, Shrestha M, Mishra H, Ballou J, Johnsingh AJT, Chestin I, Sunarto S, Thinley P, Thapa K, Jiang G, Elagupillay S, Kafley H, Pradhan NMB, Jigme K, Teak S, Cutter P, Aziz MA, Than U (2011) A landscape-based conservation strategy to double the wild tiger population. *Conservation Letters*, 4, 219–227.
- Wilcove DS, Giam X, Edwards DP, Fisher B, Koh LP (2013) Navjot's nightmare revisited: Logging, agriculture, and biodiversity in Southeast Asia. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 531–540.
- Wildlife Institute of India (2021) All Elephant, Tiger and Leopard Estimation. https://www.wii.gov.in/all_india_elephant_tiger_leopard_estimation_2021/. (accessed on 2022-07-11)
- Winnie J, Creel S (2017) The many effects of carnivores on their prey and their implications for trophic cascades, and ecosystem structure and function. *Food Webs*, 12, 88–94.
- Wolf C, Ripple WJ (2016) Prey depletion as a threat to the world's large carnivores. *Royal Society Open Science*, 3, 160252.
- Wolf C, Ripple WJ (2017) Range contractions of the world's large carnivores. *Royal Society Open Science*, 4, 170052.
- Woodroffe R, Sillero-Zubiri C (2020) *Lycaon pictus* (amended version of 2012 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20201.RLTS.T12436A166502262.en/>. (accessed on 2022-07-09)
- Wu QX, Tang LB, Zhu QF, Jin XL, Jin YP (2021) Canine distemper and wildlife. *Acta Theriologica Sinica*, 41, 261–274. (in Chinese with English abstract) [吴桥兴, 唐流斌, 朱奇峰, 金学林, 金艺鹏 (2021) 犬瘟热与野生动物. 兽类学报, 41, 261–274.]
- WWF-Malaysia (2022) Status of Malayan Tigers. WWF Malaysia. https://www.wwf.org.my/tiger_facts/status_of_malayan_tigers/. (accessed on 2022-07-09)
- WWF-Russia (2016) The Amur Tiger Census in Russia, 2014–2015. WWF. <https://wwf.ru/en/resources/publications/booklets/the-amur-tiger-census-in-russia-2014-2015/>. (accessed on 2022-07-09)
- Xiao W, Feng LM, Mou P, Miquelle DG, Hebblewhite M, Goldberg JF, Robinson HS, Zhao X, Zhou B, Wang TM, Ge JP (2016) Estimating abundance and density of Amur tigers along the Sino-Russian border. *Integrative Zoology*, 11, 322–332.
- Yang C, Liu HZ, Li QQ, Wang XQ, Ma W, Liu CL, Fang X, Tang YZ, Shi TZ, Wang QB, Xu Y, Zhang J, Li XC, Xu G, Chen JY, Su M, Wang SY, Wu JJ, Huang LP, Li X, Wu GF (2022) Human expansion into Asian highlands in the 21st Century and its effects. *Nature Communications*, 13, 4955.
- Zhang C, Zhang M, Stott P (2013) Does prey density limit Amur tiger *Panthera tigris altaica* recovery in northeastern China? *Wildlife Biology*, 19, 452–461.
- Zhang ED, Schaller GB, Lü Z, Zhang H (2002) Tiger predation on livestock in Gedang, Medog, Southeast Tibet. *Acta Theriologica Sinica*, 22, 81–86. (in Chinese with English abstract) [张恩迪, 乔治·夏勒, 吕植, 张宏 (2002) 西藏墨脱格当乡野生虎捕食家畜现状与保护建议. 兽类学报, 22, 81–86.]
- Zhou S, Chen H, Zhang Z, Liu X, Li W, Liu D, Yang J (2022) From Amur tiger occurrence in the Greater Khingan Mountains to doing an overall conservation for its in China. *Conservation Science and Practice*, 4, e12770.

(责任编辑: 李晟 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 2010年俄罗斯圣彼得堡世界虎峰会和近期虎在13个分布国的种群数量估计

Appendix 1 Tiger populations of range countries as declared at the St. Petersburg Summit in 2010 and most recent estimates <https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022421-1.pdf>

附录2 不同国家与亚种虎的密度列表

Appendix 2 List of population density estimates of wild tigers (*Panthera tigris*) from various countries and subspecies <https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022421-2.xlsx>

附录1 2010年俄罗斯圣彼得堡世界虎峰会和近期虎在13个分布国的种群数量估计
Appendix 1 Tiger populations of range countries as declared at the St. Petersburg Summit in 2010 and most recent estimates

国家 Country	2010 年野生虎数量 Tiger population in 2010	近期野生虎数量 Tiger population in 2021	2022 年目标数量 TX2 target for 2022	参考文献 References
孟加拉国 Bangladesh	440	114	550	Jhala et al, 2020; Aziz et al, 2019
不丹 Bhutan	75	103	90	Global Tiger Forum, 2022
柬埔寨 Cambodia	20	0	50	Global Tiger Forum, 2022
中国 China	45	60	90	Global Tiger Forum, 2022
印度 India	1,411	2,967	2,100	Jhala et al, 2011, 2020
印度尼西亚 Indonesia	325	371	650	Global Tiger Forum, 2022
老挝 Laos	17	0	35	Global Tiger Forum, 2022
马来西亚 Malaysia	500	200	1,000	Global Tiger Forum, 2022
缅甸 Myanmar	85	22	120	Global Tiger Forum, 2022
尼泊尔 Nepal	155	235	310	DNPWC & DFSC, 2018
俄罗斯 Russia	360	433	500	Global Tiger Forum, 2022
泰国 Thailand	200	189	300	Global Tiger Forum, 2022
越南 Vietnam	未知	0	50	Global Tiger Forum, 2022
总计 Total	3,633	4,694	5,845	

参考文献

- Aziz MA, Kabir MJ, Shamsuddoha M, Ahsan MM, Sharma S, Chakma S, Jahid M, Chowdury MMR, Rahman SM (2019) Status of Tiger in the Sundarban of Bangladesh 2018. Bangladesh Forest Department, Wildlife and Nature Conservation Circle, Dhaka.
- DNPWC, DFSC (2018) Status of Tigers and Prey in Nepal. Ministry of Forests and Environment, Kathmandu.
- Global Tiger Forum (2022) Wild Tiger Conservation Across Tiger Range Countries: An Appraisal of Financial Shortfalls, 4th Asia Ministerial Conference (19–21 January, 2022), Kuala Lumpur.
- Global Tiger Initiative Secretariat (2011) Global Tiger Recovery Program 2010–2022. World Bank Group, Washington, DC.
- Jhala YV, Qureshi Q, Gopal R, Sinha PR (2011) Status of Tigers, Co-predators and Prey in India, 2010. National Tiger Conservation Authority, Government of India, New Delhi & Wildlife Institute of India, Dehradun.
- Jhala YV, Qureshi Q, Gopal R, Sinha PR (2020) Status of tigers, co-predators and prey in India, 2018. National Tiger Conservation Authority, Government of India, New Delhi & Wildlife Institute of India, Dehradun.