

DOI: 10.5846/stxb202003040405

罗文慧,高春雨,李吉照,李春实,唐一鸣,王姣,姜广顺,华彦.山西铁桥山省级自然保护区华北豹及其猎物的时空动态研究.生态学报,2020,40(17):5949-5956.

Luo W H, Gao C Y, Li J Z, Li C S, Tang Y M, Wang J, Jiang G S, Hua Y. Spatiotemporal coexistence of North Chinese Leopard (*Panthera pardus japonensis*) and prey in Tie Qiao Shan provincial nature reserve. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 5949-5956.

山西铁桥山省级自然保护区华北豹及其猎物的时空动态研究

罗文慧¹, 高春雨¹, 李吉照¹, 李春实¹, 唐一鸣¹, 王 姣¹, 姜广顺¹, 华 彦^{2,*}

1 东北林业大学 野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040

2 广东省林业科学研究院森林培育与保护利用重点实验室, 广州 510520

摘要:生态位分化使时空资源利用重叠的物种实现共存,并且生态位研究在野生动物管理、种间关系和群落结构等方面有广泛应用和深远影响。放牧作为最主要的人为干扰之一,通过资源(食物、时间、空间等)竞争改变野生动物资源利用特征,甚至影响同域分布物种的生存。华北豹(*Panthera pardus japonensis*)是我国特有的珍稀野生动物,而其野生猎物种群数量会因与家畜资源竞争而减少,甚至直接或间接地影响华北豹种群生存。因此掌握保护区内家畜与野生动物的空间、时间利用情况,得以评估野生动物的生存状态。于2018年10月—2019年5月,通过架设62台红外自动相机获取铁桥山自然保护区4种哺乳动物活动数据,采用双物种单季节模型(Two-species single season model)和核密度估计(kernel density estimation)分析华北豹与猎物及其家畜在圈养、散养期的空间互作关系和活动规律,并且通过重叠系数(Coefficient of overlap)计算两物种间日活动时间重叠。结果表明:(1)家畜放养期间,华北豹-狗,华北豹-野猪的空间回避作用均比无家畜存在时减弱,可能是时间重叠程度增大的补偿机制。华北豹-牛的空间回避作用最强。(2)华北豹-牛时空重叠程度不大,牛-狗时空重叠程度较大,牛-野猪空间上共存而时间重叠程度较小。(3)日活动节律的结果说明狗为昼行性,野猪为晨昏活动。因探测到华北豹的次数有限,故关于其的日活动节律仍待考究。研究表明,放牧将影响华北豹与猎物的时间、空间资源利用情况,并有可能导致人-豹冲突加剧。

关键词:华北豹(*Panthera pardus japonensis*);家畜;双物种单季节模型;核密度估计;重叠系数

Spatiotemporal coexistence of North Chinese Leopard (*Panthera pardus japonensis*) and prey in Tie Qiao Shan provincial nature reserve

LUO Wenhui¹, GAO Chunyu¹, LI Jizhao¹, LI Chunshi¹, TANG Yiming¹, WANG Jiao¹, JIANG Guangshun¹, HUA Yan^{2,*}

1 School of Northeast Forestry university, Harbin 150040, China

2 Key Laboratory of Forest Cultivation, Conservation and Utilization, Guangdong Academy of Forestry Sciences, Guangzhou 510520, China

Abstract: Niche differentiation enables species with a spatial-temporal overlap to coexist, and a niche research has wide application and far-reaching influence in wildlife management, interspecific relationship and community structure. Grazing, which is one of the most important human disturbances, will change the characteristics of wildlife resource utilization through resource competition (such as food, time, and space) and even affect the survival of sympatric species. North Chinese leopard is a unique and rare wildlife species in China. Its wild prey population is decreasing due to the increasing resources competition between wild prey and livestock. Therefore, we should understand the characteristics of spatial-

基金项目:国家级大学生创新训练项目(201910225039)

收稿日期:2020-03-04; 网络出版日期:2020-07-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wildlife530@163.com

temporal utilization for domestic and wild animals to assess the survival of wildlife. In this study, 62 infrared automatic cameras were set up to obtain the activity data of four kinds of mammals in Tie Qiao Shan provincial nature reserve from October 2018 to May 2019. Two-species single season model and kernel density estimation were used to analyze the spatial interaction and diurnal rhythm between the leopard and prey in a captive breeding period and cage-free period, and the overlap of activity rhythm between the two species was calculated using the coefficient of overlap. The results showed that the spatial avoidance of leopard-roe deer and leopard-wild boar decreased during grazing, which may be the compensation mechanism for the increase in temporal overlap. North Chinese leopard-cattle had the strongest spatial avoidance. The spatial-temporal overlap of leopard-cattle was not significant. Moreover, it was large for cattle-roe deer, while that of cattle-wild boar was small. This study showed that the grazing affected the spatial-temporal coexistence relationship between the North Chinese leopard and prey, and may have led to the potential risk of intensified human-leopard conflict. The results of the daily activity rhythm showed that the roe deer were diurnal, while wild boars were crepuscular. Owing to the limited number of times the North Chinese leopard has been detected, its daily activity rhythm still needs further study.

Key Words: *Panthera pardus japonensis*; livestock; two-species single season model; kernel density estimation; coefficient of overlap

物种在群落中如何共存是群落生态学的关键问题,也是理解群落多样性的关键,其中种间关系(包括竞争、捕食等)是解释共存格局的因子之一^[1]。种间竞争的物种通常通过生态位分化(时间、空间、食物等)达到共存,而食肉动物在猎物丰富时,通过与猎物在空间、时间生态位的重叠提高捕食率^[2-3]。物种生态位分化的信息有助于理解同域分布物种的生存状况,为生物多样性管理与保护提供建议。放牧对同域分布的野生动物的影响是全球性保护问题^[4],高密度的家畜不仅增加竞争排斥,导致同域分布的食草动物数量减少^[5],并且对于放养的家畜与同域分布的食草动物而言,体型和觅食策略相似物种的相互作用可能会降低至少一个物种的适应度^[6-7],而当天然猎物降低到一定阈值,会使大型猫科动物捕食家畜的概率上升^[8]。野生动物捕食家畜,不仅让当地居民对野生动物容忍度降低^[9],甚至可能会引起对其产生报复性猎杀。目前,同域物种的生态位分化差异主要集中于关于植物群落研究,生态相似种的共存机制研究,或者对野生动物的单一资源生态位(时间、空间或营养)研究,尚缺乏综合时间和空间资源情况时家畜与野生动物的相互干扰、竞争研究^[10-12]。

华北豹(*Panthera pardus japonensis*)是仅分布于中国华北地区的豹亚种^[13],也是铁桥山省级自然保护区的主要保护对象。铁桥山自然保护区位于和顺县境内,该县 20 世纪 70 年代起就开始黄牛改良工作,至 21 世纪初,稳健增长的肉牛养殖业已成为发展农村经济的优势产业之一^[14]。家畜与华北豹野外猎物在资源利用上形成竞争,而竞争关系的物种会从空间、时间和食物进行资源划分,进而分化生态位,这有利于缓解同域生存压力^[2]。并且有研究表明,哺乳动物的资源选择利用情况会因人为干扰而改变^[6,15-16]。目前,华北豹相关研究主要为种群数量与分布、肠道真菌多样性和圈养种群饲养繁殖,仍缺少华北豹与猎物的资源选择利用情况,以及放牧对华北豹及其猎物种群的动态影响^[17-19]。

本研究基于红外触发相机捕捉数据分析放牧影响下华北豹及其猎物的空间共存和活动规律,期望到达以下目标:(1)通过占域模型分析不同时期物种之间空间共存关系;(2)再运用重叠系数综合分析不同物种的时空资源竞争、干扰情况;(3)通过核密度估计物种的日活动规律,探讨不同物种的时间分配。

1 研究地概况

山西铁桥山省级自然保护区地处太行山中段,地理坐标 113°05′—113°35′E,37°13′—37°34′N,占地面积为 38974 hm²。海拔高差约 900 m(海拔 900—1800 m)。保护区气候属暖温带大陆性季风气候,年平均气温为 6.3 ℃,年降水量 593 mm。保护动物包括华北豹在内 17 种国家重点保护野生动物,植被类型有油松林、辽东栎林、混交林,以及天然灌丛。

历史原因,保护区内现有约 9000 户居民,居住地涉及 2 个乡(镇)47 个村。保护区地处黄土高原地带,草坪面积较大,草料资源丰富,境内的和顺县也被列为“国家级黄牛改良基地县”,自 21 世纪初肉牛饲养量逐年增加^[14],并且部分农户为了减少人力成本甚至散养家畜。

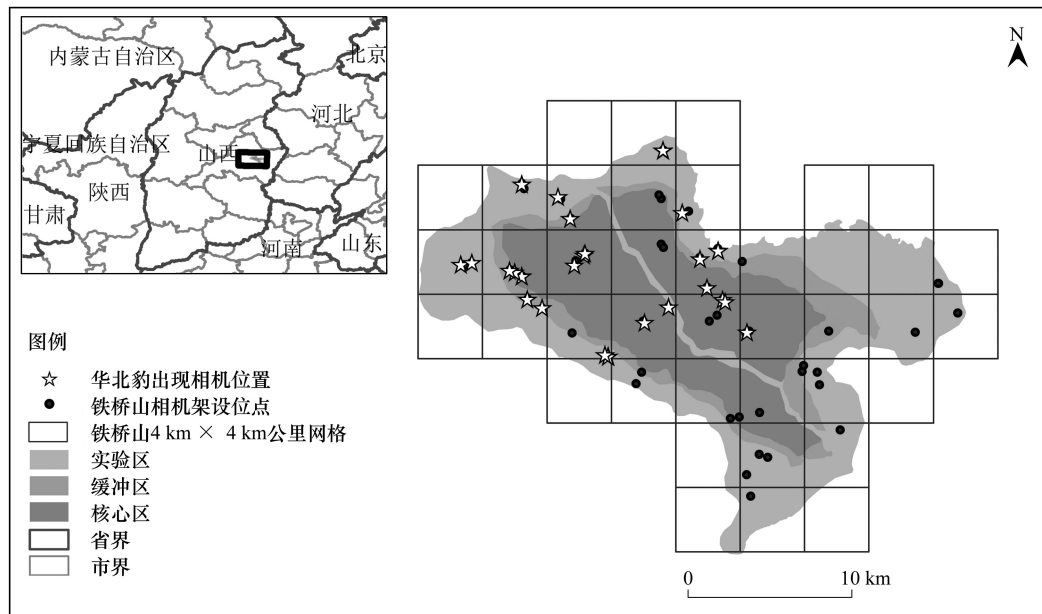


图 1 红外相机架设与华北豹拍摄位点示意图

Fig.1 Infrared camera erection and north China leopard shooting site diagram

2 研究方法

相机架设时间为 2018 年 10 月至 2019 年 5 月,红外相机型号为 Ltl Acorn-6210MM,在地理信息系统 (GIS)中用 4 km×4 km 的网格将保护区覆盖,以每个网格中 2 台相机的密度布设相机,每个样点在架设 3 个月时,更换 SD 卡和电池,保证相机能够正常连续工作。为减少相邻位置之间潜在的空间自相关,每台相机位点之间距离大于 300 m^[20],相机架设地点(图 1)一般选择山脊与水源附近,主要靠近动物活动路径的位置,所有相机陷阱均不放置任何诱饵。相机参数设置为照片(连拍 3 张)、时间间隔(30 s)、视频(10 s),为减少重复拍摄,设置灵敏度为低。

2.1 数据分析

2.1.1 物种间单季节模型

依据村民放牧习惯,将研究时期的 12 月至翌年 3 月划分为圈养期,研究期的其它月份为散养期。运用 Presence 软件的双物种单季节占域模型(Two-species single season model)^[21]分析比较不同时期物种间空间共存关系的差异。本研究通过将每个监测点的相机捕获时间以 15 d 构建探测历史,在有监测到动物出现的相机位点对应时间的单元格内填“1”,否则为“0”^[22]。根据最优模型($\Delta AIC < 2$)估计的 6 对物种分别在家畜的圈养期和散养期的物种互作因子(SIF, species interaction factor),可以反映出物种空间共存模式。其中, SIF=1 时表明物种间的空间分布独立发生(没有共存和回避); SIF>1 时表明物种对发生在同一地点的概率比预期的高,空间分布上趋向于共存;而 SIF<1 时表明物种对发生在同一地点的概率比预期的低,空间分布上趋向于回避^[23]。

2.1.2 日活动规律及时间重叠

动物日活动规律可以分为昼间活动、夜间活动和晨昏活动。当地日出与日落时间内保持活动被认为是昼间活动,而晨昏活动则是在黎明与黄昏有两个活动高峰,太阳落山后保持活动则是夜间活动。从红外自动相

机获取的影像文件中提取拍摄日期和时间。为了对华北豹及其猎物的日活动规律进行分析,以某物种潜在的连续活动分布的探测为随机样本,采用核密度估计法,描述了该物种在一天的任何特定时间间隔内探测到的概率^[24]。同时,根据红外自动相机记录的每一物种被探测到的时间,通过 R 语言程序中的“overlap”^[24]包绘制日活动节律,并且计算出曲线重叠的面积比 Δ^A ——0 表示完全分离,1 表示完全重合,曲线下总面积为 1。通过计算不同时期各物种对的重叠程度,探讨家畜对物种时间资源利用的影响。

3 研究结果

2018 年 10 月—2019 年 5 月,铁桥山自然保护区红外相机总捕获日为 12190 d。62 个相机位点中 53 个有效,其中 19 个位点拍摄到华北豹,网格占域率为 0.36。

3.1 物种间空间共存关系

双物种单季节占域模型结果(表 1)显示,在家畜散养期,华北豹-狍和华北豹-野猪的空间回避作用都比家畜圈养期弱,华北豹-牛空间回避作用最强。从家畜散放到圈养时期,狍-野猪的空间作用关系从共存转为空间回避。而牛-狍和牛-野猪的空间作用关系都为空间共存。

表 1 不同时期物种间共存关系结果

Table 1 The result of coexistence between species in different periods

物种对(A-B) specieA-B	圈养期 Captive breeding period				散养期 Cage-free period			
	ψ_A	ψ_{BA}	ψ_{Ba}	SIF $\pm$ SE	ψ_A	ψ_{BA}	ψ_{Ba}	SIF $\pm$ SE
华北豹-狍 North China leopard-roe deer	0.4809	0.7806	0.7806	0.8727 $\pm$ 0.3396	0.4413	0.7700	0.8339	0.9556 $\pm$ 0.2401
华北豹-野猪 North China leopard-sus scrofa	0.9798	0.1354	1.0000	0.8859 $\pm$ 0.1148	0.2877	0.9632	0.9746	0.9916 $\pm$ 0.2308
华北豹-牛 North China leopard-cow					0.8271	0.4404	1.000	0.8198 $\pm$ 0.2426
狍-野猪 Roe deer-sus scrofa	0.6222	0.7803	1.0000	0.9039 $\pm$ 0.0939	0.6626	0.9541	0.9397	1.0051 $\pm$ 0.1792
牛-狍 Cow-roe deer					0.5370	0.7922	0.5240	1.1858 $\pm$ 0.1359
牛-野猪 Cow-wild boar					0.5550	0.9595	0.8168	1.0708 $\pm$ 0.1410

ψ_A 物种 A 的占有率, ψ_{BA} 在物种 A 存在情况下, 物种 B 的占有率(BA) ψ_{Ba} 在物种 A 不存在情况下, 物种 B 的占有率(Ba) SIF $\pm$ SE. 物种相互作用因子 $\pm$ 标准误差

3.2 日活动节律

华北豹、家畜、西伯利亚狍(*Capreolus pygargus*)和野猪(*Sus scrofa*)在散养期的有效探测次数分别是 21、628、236 和 138 次;华北豹、西伯利亚狍和野猪在圈养期的有效探测次数分别是 38、176 和 54 次。

华北豹、狍都为昼间活动(图 2),并且两者在家畜圈养期的夜间活动有所增加。牛的日活动节律也为昼行性(图 2)。野猪在不同时期的日活动节律有较大变化,在家畜散养期,野猪活动节律为晨昏性,而家畜圈养期则为昼行性,并且夜间活动也较活跃(图 2)。

3.3 时间重叠

自家畜被散放到被圈养的两个时期里,三对物种间(无论是捕食还是竞争关系)日活动节律的重叠系数都变大,其中,狍和野猪变化最大(图 3,图 4,图 5),散养期两者的重叠系数 0.58(95%的置信区间为 0.57—0.66)。圈养期两者重叠系数为 0.70(95%的置信区间为 0.56—0.82)。华北豹与野猪重叠系数由散养期 0.69(95%的置信区间为 0.58—0.85)变化至圈养期 0.73(95%的置信区间为 0.56—0.84)(图 3,图 4)。华北豹与狍的重叠系数不同时期变化最小(散养期 0.62—圈养期 0.65)(图 3,图 4,图 5)。牛与狍的昼夜活动的重叠程度与其他物种间比都是最大的(重叠系数 0.81(95%置信区间为 0.74—0.86))(图 3,图 5)。捕食关系中,华北豹与牛日活动节律重叠最小(95%的置信区间为 0.39—0.75))(图 3,图 5)。总体来看,牛与野猪的重叠系数最小,两者在散养期只有 0.48(95%置信区间为 0.39—0.55)(图 3,图 5)。

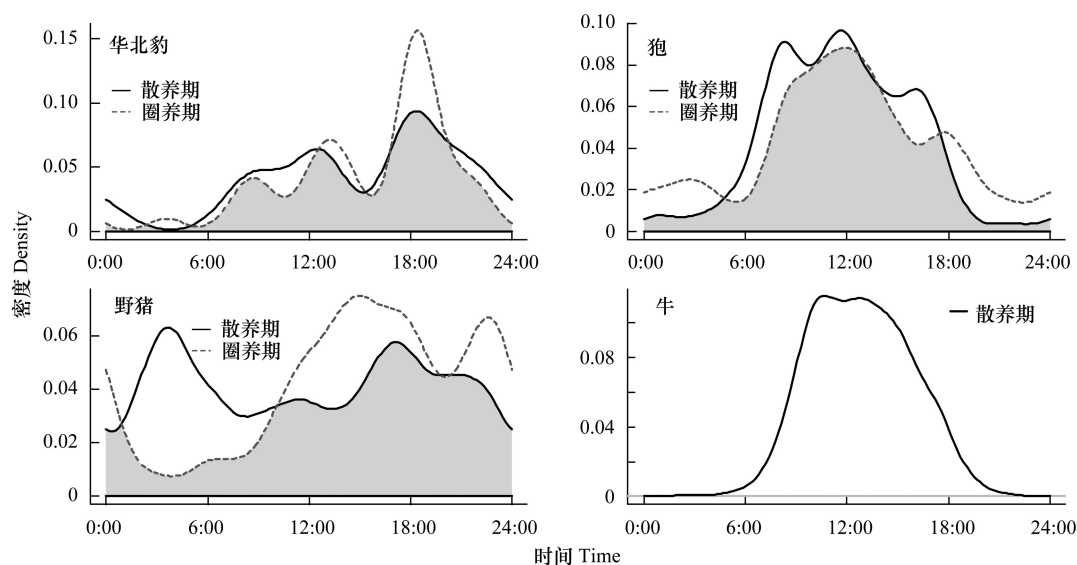


图 2 4 种哺乳动物日活动节律

Fig.2 The daily activity patterns of four kinds of mammals

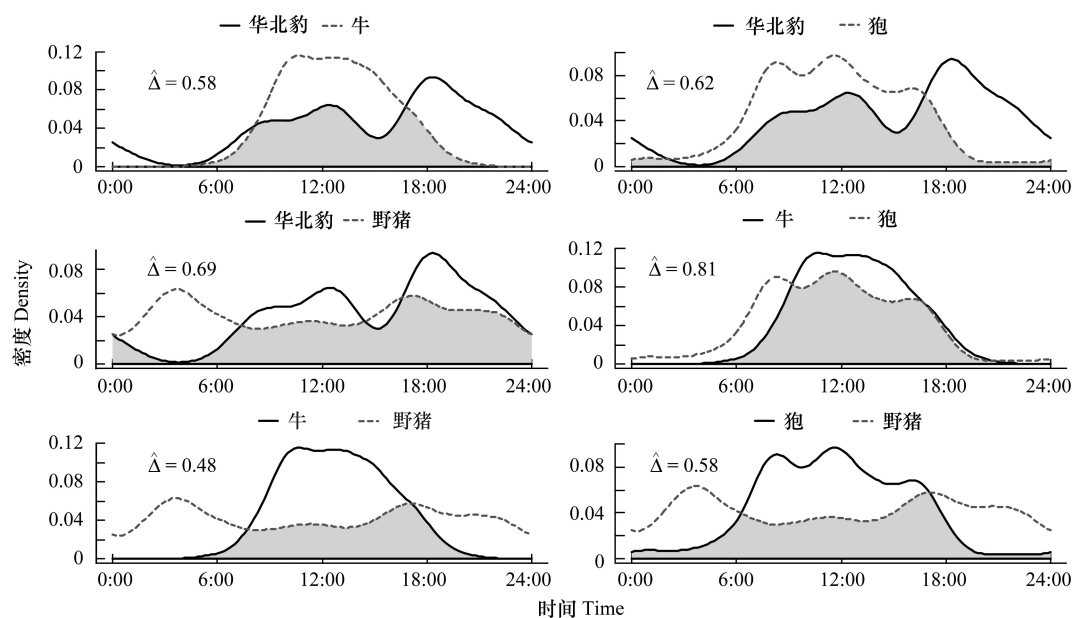


图 3 4 种哺乳动物在家畜散养期的日活动节律比较

Fig.3 Comparison of daily activity patterns of four kinds of mammals in Cage-free period

4 讨论

4.1 物种时空资源的利用动态

当同域分布的物种用同一方式利用同种资源时,会以相互补偿的机制反映在利用食物、空间、时间资源上的差异和竞争^[25]。家畜在保护区散养时期,华北豹-狗、华北豹-野猪的空间回避作用都比无家畜存在时弱,可能是时间重叠程度较圈养期小的补偿机制。成年肉牛体型大,故豹会较多地捕食小牛(一般为 5 月出生)。而本研究调查期间是 10 月—翌年 5 月,故可能造成华北豹与牛的空间、时间资源重叠都不高。并且也有研究

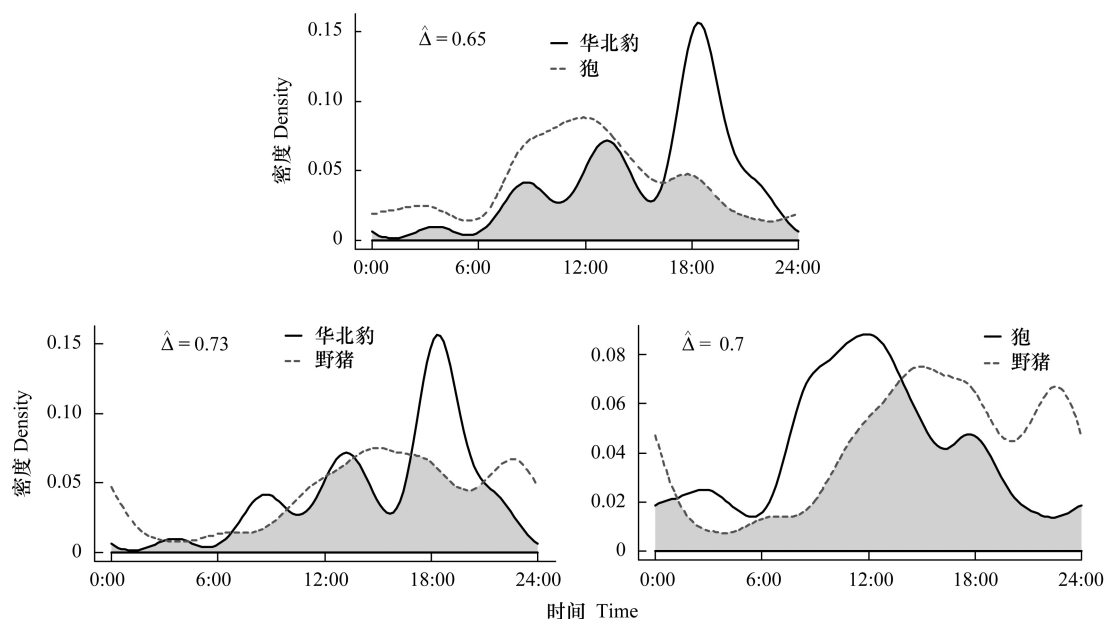


图4 4种哺乳动物在家畜圈养期的日活动节律比较

Fig.4 Comparison of daily activity patterns of four kinds of mammals in Captive breeding period

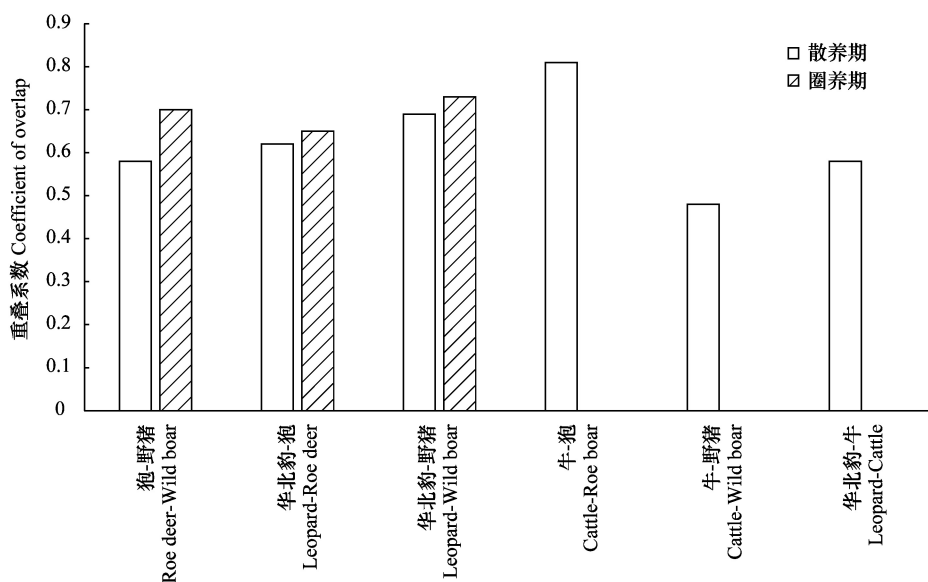


图5 不同时期物种间重叠系数

Fig.5 The coefficient of overlap for two species in different periods

显示家畜对大型食肉动物的出现没有显著影响,在 Siilkhem 国家公园,家畜对雪豹的空间占域没有影响^[26]。故家畜对大型食肉动物的影响仍待考究。

有蹄类动物在冬季极端天气影响下因食物资源匮乏,食性有较高重叠,而这种种间竞争就会干扰物种对其他资源的利用^[27]。故在食物匮乏的家畜圈养期,豹-野猪的空间互作呈现回避。而在食物资源丰富的家畜散养期,豹-野猪空间利用趋于重叠。根据最优取食理论分析,动物在食物量资源丰富时选择最优食谱,并且已有研究表明豹与野猪都偏好针阔混交林^[28-29],这就促使两者在空间资源利用上的重叠,然而豹与野猪却又以时间生态位的分化巧妙地缓解竞争。这一机制使同域分布的有蹄类动物实现共存。

家畜与豹的时间生态位有较高重叠,然而空间的共存愈发加重了种间竞争。高斯假说提出在资源有限时没有两个物种能在同一生态位共存,并且生态位重叠越多,竞争越激烈^[30]。相反,野猪-牛空间资源利用上虽有重叠,但野猪与豹的时间分化,进而使野猪与牛的日活动节律大致错开了活动高峰期,为两者的共存提供可能。但在高强度放牧下植被退化对野生动物的影响仍不容忽视^[31],研究表明体型大的家畜可减少灌木草本层的植物生物量,进而降低有蹄动物的生境质量^[32]。生境质量的优劣也会影响野生动物资源利用方式,对预测保护物种生存现状和未来潜在生存环境负荷量有重要意义。

4.2 物种日活动规律

本研究对华北豹的日活动节律进行分析,虽结果的稳健性仍待探究,但是也有研究显示豹为昼间活动,与虎的活动节律形成时间活动上的分离^[33],而历史上山西地区也有虎分布^[34]。而如今虽难觅虎的踪迹,但每一物种在长期的自然选择中都形成了利于自己的最适活动节律^[25],故华北豹一直保持着昼间活动。野猪的活动节律在家畜散养期表现为晨昏性,而在圈养期为昼行性,可能是圈养期正值冷季,夜间气温低,为减少不必要的能量散失,这结果与东北虎豹国家公园、秦岭观音山地区的研究结果相近^[35-36]。但同时研究也显示野猪在夜间有较高活动性,可能是人为因素干扰引起的改变^[31]。研究结果豹为昼间活动,而国内一些结果显示豹为晨昏性^[37-38],分析认为可能主要受种间竞争驱使,以生态位分化降低对资源的竞争。如贺兰山两种有蹄类动物在日活动节律的差异实现时间活动的分化,减少竞争^[3];植物通过物候期差异达到时间生态位分化实现共存^[11]。

豹与野猪在家畜圈养期的夜间活动都有所增加,可能在气候恶劣、食物资源缺乏等不利条件下,野生动物通过加大时间生态位宽度提高适温范围,得以增强资源利用能力和环境适应力^[39]。猫科动物活动模式的主要驱动力之一是猎物的可获得性,当猎物丰富时,捕食者和猎物在空间和时间维度上的同步性可以提高捕食概率^[40]。故华北豹在家畜圈养期的日活动节律也随猎物在夜间的活动有所增加。

综上所述,放牧作为最主要的人为干扰之一,对同域分布物种在资源上的竞争和干扰将会威胁野生动物的生存。生态位重叠反映了同域分布物种在资源利用上的相似性,重叠程度越大,竞争越激烈。而生态位分化通过减少对时间、空间等资源的竞争,使生态相似的物种得以共存。生态位理论的研究内容不仅为理解野生动物种间关系、了解野生动物种群现状提供依据,并且在群落结构和功能、生物多样性和保护区管理中有重要意义。

致谢:感谢国家林业和草原局猫科动物研究中心、山西铁桥山省级自然保护区和山西华北豹栖息地保护院士工作站给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 刘菊红,王忠武,韩国栋. 重度放牧对荒漠草原主要植物种间关系及群落稳定性的影响. 生态学杂志, 2019, 38(9): 2595-2602.
- [2] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. Science, 1974, 185(4145): 27-39.
- [3] 刘鹏,刘振生,高惠,李宗智,张致荣,滕丽微. 基于红外相机技术的贺兰山同域分布阿拉善马鹿和岩羊活动规律研究. 生态学报, 2019, 39(24): 9365-9372.
- [4] Berger J, Buuveibaatar B, Mishra C. Globalization of the cashmere market and the decline of large mammals in Central Asia. Conservation Biology, 2013, 27(4): 679-689.
- [5] Bagchi S, Mishra C, Bhatnagar Y V. Conflicts between traditional pastoralism and conservation of Himalayan ibex (*Capra sibirica*) in the trans-Himalayan mountains. Animal Conservation, 2004, 7(2): 121-128.
- [6] Acebes P, Traba J, Malo J E. Co-occurrence and potential for competition between wild and domestic large herbivores in a South American desert. Journal of Arid Environments, 2012, 77: 39-44.
- [7] Waddle J H, Dorazio R M, Walls S C, Rice K G, Beauchamp J, Schuman M J, Mazzotti F J. A new parameterization for estimating co-occurrence of interacting species. Ecological Applications, 2010, 20(5): 1467-1475.
- [8] Khorozyan I, Ghoddousi A, Soofi M, Waltert M. Big cats kill more livestock when wild prey reaches a minimum threshold. Biological Conservation, 2015, 192: 268-275.
- [9] Barua M, Bhagwat S A, Jadhav S. The hidden dimensions of human-wildlife conflict: Health impacts, opportunity and transaction costs. Biological

- Conservation, 2013, 157: 309-316.
- [10] 徐增让, 靳茗茗, 郑鑫, 魏子谦. 羌塘高原人与野生动物冲突的成因. 自然资源学报, 2019, 34(7): 1521-1530.
- [11] 潘元琪, 杜彦君, 陈文德, 赵袁. 植物物候是否能解释物种共存: 以浙江古田山亚热带常绿阔叶林为例. 中国科学: 生命科学, (2020-03-23) [2020-04-13]. <https://www.cnki.net/KCMS/detail/11.5840.Q.20200320.1352.002.html>.
- [12] Noor A, Mir Z R, Veeraswami G G, Habib B. Activity patterns and spatial co-occurrence of sympatric mammals in the moist temperate forest of the Kashmir Himalaya, India. Folia Zoologica, 2017, 66(4): 231-241.
- [13] Miththapala S, Seidensticker J, O'Brien S J. Phylogeographic subspecies recognition in leopards (*Panthera pardus*): molecular genetic variation. Conservation Biology, 1996, 10(4): 1115-1132.
- [14] 张永刚. 晋中市肉牛产业现状分析及发展对策[D]. 晋中: 山西农业大学, 2014.
- [15] Ohashi H, Saito M, Horie R, Tsunoda H, Noba H, Ishii H, Kuwabara T, Hiroshige Y, Koike S, Hoshino Y, Toda H, Kaji K. Differences in the activity pattern of the wild boar *Sus scrofa* related to human disturbance. European Journal of Wildlife Research 2013, 59(2): 167-177.
- [16] Gaynor K M, Hojnowski C E, Carter N H, Brashares J S. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. Science, 2018, 360(6394): 1232-1235.
- [17] 宋大昭, 王卜平, 蒋进原, 万绍平, 崔士明, 王天明, 冯利民. 山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群的红外相机监测. 生物多样性, 2014, 22(6): 733-736.
- [18] 华彦, 郎鹏飞, 王洪堂, 王姣, 曹和琴, 姜广顺. 基于高通量测序技术对野生和圈养华北豹肠道真菌多样性的分析. 野生动物学报, 2020, 41(1): 5-14.
- [19] 董建军, 刘冰许, 王恒瑞, 郭凌, 郝志香, 吴洪勇, 李宏建. 圈养华北豹的饲养繁殖. 河南林业科技, 2018, 38(1): 52-53.
- [20] Li S, McShea W J, Wang D J, Lu Z, Gu X D. Gauging the impact of management expertise on the distribution of large mammals across protected areas. Diversity and Distributions, 2012, 18(12): 1166-1176.
- [21] Mackenzie D I, Nichols J D, Lachman G B, Droege S, Royle J A, Langtimm C A. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. Ecology, 2002, 83(8): 2248-2255.
- [22] Mackenzie D I, Bailey L L, Nichols J D. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(3): 546-555.
- [23] Richmond O M W, Hines J E, Beissinger S R. Two-species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. Ecological Applications, 2010, 20(7): 2036-2046.
- [24] Ridout M S, Linkie M. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics, 2009, 14(3): 322-337.
- [25] 汪国海, 施泽攀, 李生强, 周岐海. 基于红外相机技术的赤麂活动模式分析. 广西师范大学学报: 自然科学版, 2015, 3(3): 117-122.
- [26] Rovero F, Augugliaro C, Havmoller R W, Groff C, Zimmermann F, Oberosler V, Tenan S. Co-occurrence of snow leopard *Panthera uncia*, Siberian ibex *Capra sibirica* and livestock: potential relationships and effects. Oryx, 2020, 54(1): 118-124.
- [27] 吕忠海, 冯源, 于沿泽, 张明海, 张玮琪. 高食性重叠度对同域物种生境分离的影响——以马鹿和狍为例. 东北林业大学学报, 2020, 48(2): 72-75.
- [28] 朱洪强, 葛志勇, 刘庚, 姜春艳, 张冬冬, 张香东, 常素慧, 毛之夏. 黄泥河自然保护区豹冬季卧息地选择. 生态学报, 2013, 33(7): 2054-2061.
- [29] 朱洪强, 葛志勇, 常素慧, 刘庚, 吴景才, 石晓军, 徐吉凤, 毛之夏. 黄泥河自然保护区野猪冬季栖息地利用. 生态学杂志, 2011, 30(4): 734-738.
- [30] 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 2006: 344-345.
- [31] 韦兰英, 韦启忠, 莫祝平, 童德文. 不同干扰方式对桂西北灌草植被物种多样性和生产力的影响. 水土保持研究, 2016, 23(4): 288-293, 299-299.
- [32] Wang T M, Royle J A, Smith J L D, Zou L, Lü X Y, Li T, Yang H T, Li Z L, Feng R N, Bian Y J, Feng L M, Ge J P. Living on the edge: opportunities for Amur tiger recovery in China. Biological Conservation, 2018, 217: 269-279.
- [33] Kafley H, Lamichhane B R, Maharjan R, Khadka M, Bhattarai N, Gompper M E. Tiger and leopard co-occurrence: intraguild interactions in response to human and livestock disturbance. Basic and Applied Ecology, 2019, 40: 78-89.
- [34] 程森. 清代山西虎患与生态环境问题. 农业考古, 2012, (6): 99-204.
- [35] 赵国静, 宫一男, 杨海涛, 谢冰, 王天明, 葛剑平, 冯利民. 东北虎豹国家公园东部的野猪生境利用和活动节律初步研究. 兽类学报, 2019, 39(4): 431-441.
- [36] 王长平, 刘雪华, 武鹏峰, 蔡琼, 邵小明, 朱云, Songer M. 应用红外相机技术研究秦岭观音山自然保护区内野猪的行为和丰富度. 兽类学报, 2015, 35(2): 147-156.
- [37] 胡磊. 基于红外自动相机技术的马鹿和狍活动节律与马鹿集群行为[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
- [38] 陈梦霄, 王晓玲, 穆丽光, 姜秀丽, 胡磊, 乌力吉, 王翠, 孟和达来, 鲍伟东. 内蒙古赛罕乌拉国家级自然保护区豹的日活动节律及其季节变化研究. 四川动物, 2019, 38(2): 214-219.
- [39] 王雨群, 王晶, 薛莹, 张崇良, 徐宾铎, 任一平. 黄河口水域主要鱼种的时空生态位宽度和重叠. 中国水产科学, 2019, 26(5): 938-948.
- [40] Foster V C, Sarmiento P, Sollmann R, Törres N, Jácomo A T A, Negrões N, Fonseca C, Silveira L. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. Biotropica, 2013, 45(3): 373-379.