

DOI: 10.20103/j.stxb.202502280429

黄义强, 胡强, 何廷美, 施小刚, 李红敏, 徐建英. 大熊猫国家公园卧龙片区大熊猫与放牧家畜活动的时空重叠性分析. 生态学报, 2025, 45(23):

Huang Y Q, Hu Q, He T M, Shi X G, Li H M, Xu J Y. Spatiotemporal overlap analysis of giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) and grazing livestock in Wolong National Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(23):

大熊猫国家公园卧龙片区大熊猫与放牧家畜活动的时空重叠性分析

黄义强¹, 胡强², 何廷美², 施小刚², 李红敏¹, 徐建英^{1,*}

1 首都师范大学资源环境与旅游学院, 教育部三维信息获取与应用重点实验室, 北京 100048

2 四川卧龙国家级自然保护区管理局, 阿坝 624000

摘要: 放牧活动已成为目前大熊猫栖息地面临的最常见且迅速扩展的威胁之一, 其核心因素是家畜与大熊猫活动的时空重叠。本研究以大熊猫国家公园卧龙片区为案例, 利用物种分布模型和核密度分析方法, 探讨了大熊猫与家畜的时空重叠特征, 并分析了导致重叠的原因。结果显示: (1) 大熊猫与家畜的活动节律重叠度在春季最高 ($\Delta=0.83$), 其次是冬季 ($\Delta=0.76$), 夏秋季最低 ($\Delta=0.65$)。除夏秋季外, 大熊猫与放牧家畜的活动节律不存在显著差异。 (2) 在空间分布上, 大熊猫与家畜的适宜生境具有较高的重叠性 (生态位重叠指数 $D=0.49, I=0.74$)。高重叠区域的面积为 61.26 km^2 , 主要分布于保护区的东北至东南部, 呈斑块状分布。 (3) 大熊猫生境预测中, 贡献较大的环境变量依次为海拔、植被类型、距居民点距离、坡度; 而在家畜的生境预测中, 贡献较大的环境变量依次为坡度、距公路距离、距水源距离、距居民点距离、平均温度日较差。综合分析表明, 大熊猫与家畜适宜生境重叠的主要原因在于两者生境选择上的相似性, 同时家畜适宜生境的环境变量范围较广, 大多能覆盖大熊猫适宜生境的环境变量范围。基于此, 建议保护区管理局划定并严管放牧缓冲区, 采取分时或分区放牧策略, 以减少放牧家畜和大熊猫活动的时空重叠。研究结果可为缓解大熊猫栖息地的放牧干扰提供科学依据, 也可类似保护地的管理提供了参考。

关键词: 大熊猫; 放牧家畜; 生境适宜性; 活动节律; 时空重叠; 卧龙国家级自然保护区

Spatiotemporal overlap analysis of giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) and grazing livestock in Wolong National Nature Reserve

HUANG Yiqiang¹, HU Qiang², HE Tingmei², SHI Xiaogang², LI Hongmin², XU Jianying^{1,*}

1 College of Resource, Environmental and Tourism, Capital Normal University, Key Laboratory of 3-Dimensional information Acquisition and Application, Ministry of Education, Beijing 100048, China

2 Wolong National Reserve Administration, Aba 624000, China

Abstract: Grazing activities had become one of the most common and rapidly expanding threats to giant panda habitats due to spatiotemporal overlap between livestock and panda activities. Taking Wolong National Nature Reserve as a case study, the manuscript studied the spatio-temporal overlap characteristics of giant pandas and livestock activity and examined the underlying causes by utilizing species distribution models and kernel density analysis. The results showed that: (1) The temporal activity overlap between pandas and livestock was highest in spring ($\Delta=0.83$), followed by winter ($\Delta=0.76$), and lowest in summer-autumn ($\Delta=0.65$). No significant differences were observed in activity patterns between giant pandas and grazing livestock except during summer-autumn; (2) Pandas and livestock exhibited a high degree of overlap in

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (42171276)

收稿日期: 2025-02-28; 网络出版日期: 2025-00-00

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

suitable habitats, with a niche overlap index of $D=0.49$ and $I=0.74$. The area with high overlap covered 61.26 km^2 , mainly distributed in a patchy pattern from the northeast to southeast of the reserve; (3) In giant panda habitat prediction, the environmental variables with the highest contributions were elevation, vegetation type, distance to settlements, and slope, in descending order. For livestock habitat prediction, the most influential variables were slope, distance to roads, distance to water sources, distance to settlements, and mean daily temperature range, ranked by contribution magnitude. Comprehensive analysis indicate the overlap in suitable habitats between giant pandas and livestock is attributed to their similarity in habitat selection. In addition, the range of environmental variable for livestock suitable habitats is broader, often covering the environmental variable range of giant panda suitable habitats. The study highlights the ecological implications of high spatiotemporal overlap, including potential competition for food resources, habitat fragmentation, and stress-related behavioral changes in pandas. The analysis of seasonal activity rhythms further revealed that both biological and anthropogenic factors contribute to overlap variation, with spring being the most critical period due to increased movement and feeding behavior in both species. From a conservation management perspective, the findings stress the importance of targeted spatial planning, such as excluding livestock from core panda habitats dominated by evergreen broad-leaved or coniferous forests. Furthermore, the response curve analysis showed that while pandas are limited to narrower environmental conditions, livestock exhibit a broader ecological niche, increasing the risk of encroachment. These insights contribute to the broader understanding of human-wildlife coexistence and underscore the urgency of integrating ecological data into adaptive management strategies. Ultimately, this study not only provides empirical evidence for refining grazing regulations but also supports policy-making aimed at balancing biodiversity conservation with community livelihoods.

Key Words: Giant panda; grazing livestock; habitat suitability; activity patterns; spatio-temporal overlap; Wolong National Nature Reserve

大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 作为中国特有的孑遗物种和世界生物多样性保护的旗舰物种, 其保护问题一直受到广泛关注^[1-2]。近年来, 自然保护区的建立和扩展以及“天然林保护工程”、“退耕还林工程”和“自然保护区建设工程”等生态建设工程的实施, 缓解了大熊猫栖息地的退化, 促进了其种群数量的增长^[3]。然而, 自然保护区和生态建设工程的实施并不能完全消除人为干扰的影响, 森林采伐、道路建设、药材采挖、旅游活动以及放牧活动等^[4-8]在自然保护区内依然存在, 因此识别这些人为干扰对大熊猫保护的影响方式和机制仍是学者关注的重点。

近年来, 随着保护区内外社区居民生计结构的改变, 畜牧业成为许多保护区周边社区经济的支柱产业, 放牧活动成为多个保护区内威胁大熊猫保护的典型人为干扰^[6], 影响了大熊猫的小种群^[9], 活动格局^[10]、生境利用^[11-12]及其同域物种^[13]等多个方面。从影响机制来看, 既有放牧家畜的不规则活动对大熊猫生境地的强烈扰动, 如放牧家畜践踏和啃食竹类等林下植被, 影响大熊猫的食物资源^[14-15]。也有放牧活动对大熊猫生境质量和结构的影响, 即侵占/压缩了大熊猫的适宜生境^[16], 削弱了生境连通性和小种群之间的基因交流^[9, 17]。从长期来看, 大熊猫也会对放牧活动产生适应性改变, 如大熊猫会避开家畜活动区域, 甚至迁徙至森林覆盖度低、坡度更陡的次适宜生境^[13]或者向高海拔地区移动^[18]。可见, 现有研究关注放牧活动对于大熊猫的影响和大熊猫对放牧活动的适应, 从生理生态学和动物行为学的视角阐明了影响方式和适应机制, 对于大熊猫保护有重要的理论和实践意义。

进一步来看, 放牧活动的影响和大熊猫的适应本质上是二者在活动节律和空间上的重叠、竞争和分离的结果, 源于二者在生境选择上的同域性和空间共享性, 因此研究大熊猫与放牧家畜共域共存的特征和机制, 对于揭示二者的联系和作用机制有重要意义。物种共域共存机制的分析是生态学的核心议题之一^[19], 已有研究表明, 时空重叠性作为物种活动节律分化与空间利用策略行为的核心生态位指标, 是研究物种共存机制的有效方法, 相关研究已在中小型食肉动物^[20]、大型食草动物^[21]及大型食肉动物^[22]等研究中运用, 有效揭示

了物种间的生态位关系与种间互动特征,实现时空分离与物种的长期共存。此外,放牧家畜和大熊猫之间的相互影响和适应关系也是社区居民社会经济发展需求与保护区生物多样性保护之间冲突的根源之一,因此探明放牧家畜与大熊猫生境共域共存的特征和机制对于保护区与社区的协调发展有一定的参考意义。基于此,本研究拟以大熊猫国家公园卧龙片区为例,针对放牧家畜与大熊猫活动空间的时空重叠性进行研究,包括如下三个方面:(1)基于大熊猫与放牧家畜活动节律和生境适宜性评估,探究二者时空重叠性的分布格局;(2)识别影响大熊猫与家畜活动时空重叠特征的关键环境因子,解析二者时空重叠的生态学机制;(3)基于研究结果提出相应的管理策略,以缓解放牧干扰对大熊猫的影响,促进物种的共存与保护区和社区的协调发展。

1 研究区域

大熊猫国家公园卧龙片区(以下简称卧龙片区或保护区),位于四川省阿坝藏族羌族自治州汶川县西南部($102^{\circ}52'—103^{\circ}24'E, 30^{\circ}45'—31^{\circ}25'N$),面积约为 2000km^2 。卧龙片区位于四川盆地西缘与青藏高原过渡的高山峡谷地带,海拔范围从 1150m 至 6250m ,山地垂直带谱完整,植被类型多样,包括常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、温性针叶林、温性针阔混交林、寒温性针叶林、高山灌丛、高山草甸和高山流石滩稀疏植被等^[14]。卧龙片区为众多动植物提供了栖息地,包括大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellana*)、羚牛(*Budorcas taxicolor*)以及珙桐(*Davidia involucrata*)等珍稀动植物,以野生大熊猫的保护最为突出^[23–24]。第四次全国大熊猫调查结果表明,保护区内现有野生大熊猫 104 只,约占全国野生大熊猫总数量的 6%^[25]。

卧龙片区包括两个镇,即卧龙镇和耿达镇,区内约有 5000 名居民,以从事农业为主,农业和畜牧业是其主要收入来源^[13]。放牧畜种包括黄牛、羊和牦牛等。近年来,随着天然林保护工程和退耕还林工程的实施,当地居民的生计结构发生明显变化,越来越多的居民生计依赖于畜牧收入,导致放牧活动增加,放牧范围扩大,更多的家畜进入大熊猫的森林栖息地^[26],放牧活动与大熊猫生境栖息地之间的矛盾和冲突成为当前保护区管理面临的主要问题之一^[18,27]。放牧家畜作为家养牲畜,其活动的时空分布特征既受到人为因素的影响,也受到自然环境因素的影响。研究表明,放牧家畜的生境利用策略具有显著的人为驱动特征,其初始活动区域的选择并非动物自主行为,而主要受牧主驱赶影响^[11]。但在适应放养环境后,个体会基于体型、群体规模及环境特征,逐渐形成规律性空间利用模式^[16]。因此,放牧家畜与大熊猫活动的时空重叠性是大熊猫、家畜和社区居民放牧行为等多个因子共同作用的结果,时空重叠特征及驱动机制的分析可以明确特定人为干扰对于大熊猫保护的影响程度、方式和机制,对保护区的管理有一定的借鉴作用。

2 材料与方法

2.1 数据收集与整理

为获取大熊猫及家畜的空间分布数据和活动规律,于 2021 年 9 月至 2022 年 11 月,布设了 248 台红外触发相机(图 1)。相机分布在 $1751—4584\text{m}$ 的海拔范围内,覆盖了落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林、灌丛、灌草丛、草甸草地和流石滩等不同植被类型。相机参数设置为:照片+视频模式,每分钟间隔,3 张连拍,灵敏度中等,24 小时连续监测。安装完相机后,清除拍摄区域前的杂草,以防止误拍和镜头被遮挡。完成相机布设后,记录安装时间、安装人员和 GPS 信息。每年进行两次维护检修,检查相机是否损坏、丢失或拍摄角度是否适当,同时更换电池,收集存储卡内的拍摄数据,并清除可能影响拍摄的障碍物,如新生的杂草。最后,将获得的物种照片进行整理与命名,记录照片编号、动物名称、拍摄位点、生境类型、拍摄日期、拍摄时间等信息,筛选出大熊猫和放牧家畜的相关信息以便分析。

为避免过高估计物种探测率,降低同一物种的照片相关性,将同一摄像机拍摄的同一物种 30 分钟内的照片或不同物种的连续照片定义为个体有效检测^[28–29]。本次调查累计 76942 个相机工作日,在 39 个样点捕获到大熊猫的影像,共获得 125 张大熊猫独立有效照片。在 64 个样点捕获到家畜的影像,共获得 1315 张放牧

家畜独立有效照片。

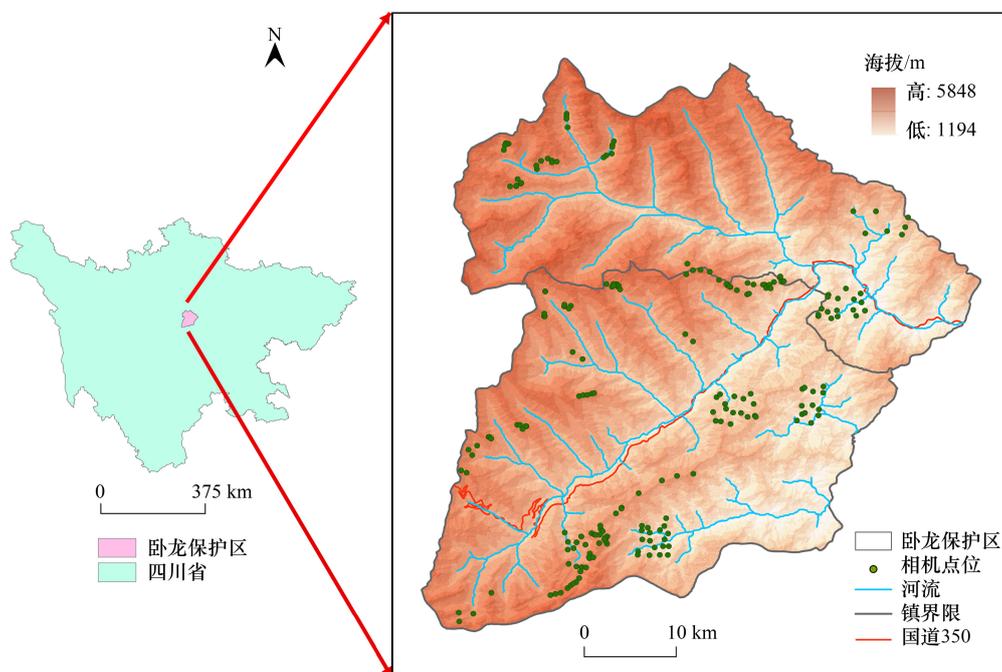


图1 研究区与相机布设点位

Fig.1 Research Area and Camera Deployment Points

2.2 时间重叠性分析

基于日活动节律模型来分析大熊猫与放牧家畜在时间生态位上的重叠程度和分化关系。采用核密度估计方法(Kernel Density Estimation, KDE)来建立二者的日活动节律曲线,并通过计算它们的重叠指数来量化二者日活动时间利用的重叠程度。使用R包“overlap”绘制物种核密度曲线图,并计算重叠指数^[30]。 Δ 取值范围从0(不重叠)到1(完全重叠),本研究对家畜和大熊猫的时间利用重叠程度进行了划分,当 $\Delta > 0.75$ 时为“高度重叠”, $0.5 < \Delta < 0.75$ 时为“中度重叠”, $\Delta < 0.5$ 时为“低度重叠”^[31–32]。使用R中的Activity包函数CompareCkern分析大熊猫与家畜日活动节律的差异性。将引导迭代的次数设置为1000次,显著性水平 p 值设为0.05^[33]。统计分析和制图均在R 4.3.2中进行^[34]。在时间重叠性特征的研究中,参照以往野外调查成果,将卧龙片区划分为三个生态季:春季(4—6月)、夏秋季(7—10月)和冬季(11月至次年3月)^[35–36]。

2.3 空间重叠性分析

2.3.1 物种出现点

物种记录位点数据来自红外相机检测及2015年发布的《四川省第四次大熊猫调查报告》中的大熊猫痕迹点^[37],为避免物种记录位点集中分布带来的模型过拟合^[38],使用R中的“ENMTools”包删除同一栅格(30 m × 30 m)内的重复出现点^[39]。最终保留64个放牧家畜和90个大熊猫的出现点位参与物种空间分布预测。

2.3.2 环境变量

基于以往研究结果及卧龙保护区的实地情况^[40–42],本研究选择了气候、地形、水源、植被和人为活动五大类共29个潜在影响家畜和大熊猫生境适宜性的环境变量,作为MaxEnt模型的备选变量。其中,气候变量共21个,来自世界气候数据库^[43],分辨率为1 km;地形变量包括海拔、坡向和坡度,提取自地理空间数据云平台的数字高程(DEM)数据,分辨率为30 m;NDVI数据提取自MODIS数据,因其全球覆盖、长期连续观测及产品质量稳定,通过线性插值与S-G平滑对逐像元NDVI提取年度最大值,分辨率为30 m。地表植被分类数据来源于“国家青藏高原科学数据中心”,分辨率为30 m;水源、居民点及公路数据来源于全国地理信息资源目录

服务系统中 1:25 万全国基础地理数据库,欧氏距离可度量像元到最近源的距离,在大熊猫与放牧家畜在栖息地适宜性模型与分布范围研究中普遍采用^[44-45],因此采用欧氏距离计算距水源、居民点及公路的距离。为保证不同来源环境变量的数据精度与空间分辨率一致,以便于模型输入和结果对比,所有变量均在 ArcGIS 10.8 中采用双线性插值法(Bilinear,针对连续型变量)和最近邻法(Nearest,针对离散型变量)统一重采样至 30 m 空间分辨率。

为了避免气候变量间较高的空间共线性对模型效率产生消极影响^[46],使用 Maxent 进行初步建模并计算各气候变量的相关性,当多个变量的相关系数绝对值大于 0.7 时,仅保留其中贡献率最高的一个。最终,筛选出 12 个环境变量(表 1)参与后续的 MaxEnt 模型分析。

表 1 Maxent 模型中使用的环境变量来源及描述

Table 1 Sources and descriptions of environmental variables used in the Maxent mode

环境变量 Environmental variables	来源 Source	变量类型 Type of variable	空间分辨率/m Spatial resolution
气候 Climate	气温年较差	连续变量	30
	温度季节性变化	连续变量	30
	平均温度日较差	连续变量	30
	最湿月降水量	连续变量	30
地形 Topography	海拔	连续变量	30
	坡度	连续变量	30
	坡向	分类变量	30
植被 Vegetation	归一化植被指数	连续变量	30
	植被类型	分类变量	30
水源 Water source	距水源距离	连续变量	30
人为活动 Human activities	距公路距离	连续变量	30
	距居民点距离	连续变量	30

2.3.3 模型构建

生境适宜性模型的构建和分析在 MaxEnt Version 3.4.1 软件中进行^[47]。将筛选后的物种出现点及环境变量导入软件,从物种出现点中随机选取 75% 作为模型训练集,剩余 25% 作为测试集。以 10 次计算结果的均值作为最终生境图层,得到生境适宜指数(habitat suitability index, HSI)。模型预测精度由受试者工作特征曲线下的面积值(Area under curve, AUC)进行评估,AUC 取值范围为 0—1,越接近 1 表明预测效果越好^[48]。

2.3.4 空间重叠特征分析

基于 MaxEnt 模型的生境预测结果,分析大熊猫和放牧家畜的空间重叠性。(1)大熊猫和放牧家畜的生境适宜性分析。潜在生境划分为 3 个等级:适宜区、次适宜区和不适宜区。分类阈值分别选择模型输出结果中的“最大训练敏感性和特异性”值(maximum training sensitivity plus specificity, MTSS)以及“平衡训练遗漏率、预测面积及阈值”(balance training omission, predicted area and threshold value, BTPT)。根据各栅格的适宜性指数(HSI)划分适宜等级:当 $HSI \geq MTSS$ 时,为高适宜区;当 $MTSS > HSI > BTPT$ 时,为次适宜区;当 $HSI \leq BTPT$ 时,为不适宜区。(2)生境重叠性分析。利用 ArcGIS 软件的空间分析工具对二者的生境适宜区进行叠加分析,并划定三个重叠等级:无重叠区(两者生境没有重叠)、低重叠区(两者生境有重叠且至少有一方为次适宜生境)、高重叠区(二者共同的高适宜区)^[49]。(3)生态位重叠度分析。用 R 中的“ENMTools”包计算二者的 Schoener'D(D)和 Hellinger's-based I(I)值^[39],用于表示生态位重叠度。D 值和 I 值的取值范围在 0—1 之间,值越接近 1,两物种的空间生态位分布越相似^[39]。(4)生境适宜性影响因素分析。使用刀切法(Jackknife Test)评估各环境因子对家畜和大熊猫分布模型的贡献率,以明确不同环境变量对于放牧家畜和大熊猫生境适宜性的影响程度。并且绘制环境因子响应曲线分析各环境变量对栖息地适宜性的影响模式。刀切法检验使用 MaxEnt Version 3.4.1 软件完成,响应曲线由软件导出数据后使用 Excel 绘制。

3 结果

3.1 大熊猫与放牧家畜时间重叠性

大熊猫与放牧家畜的日活动节律曲线和重叠度如图 2 所示,其中阴影部分表示大熊猫与放牧家畜活动节律的重叠区域。由图可见,大熊猫与放牧家畜的活动节律具有较高的重叠度($\Delta=0.89$)(图 2)。比较而言,春季的活动节律重叠度最高,达到高度重叠水平($\Delta=0.83$),大熊猫与放牧家畜的活动节律不存在显著差异($P=0.10$);冬季的重叠度较低,为中度重叠($\Delta=0.76$),大熊猫与放牧家畜的活动节律不存在显著差异($P=0.03$);夏秋季的重叠度最低,为低度重叠($\Delta=0.65$),大熊猫与放牧家畜的活动节律存在显著差异($P=0.00$)。

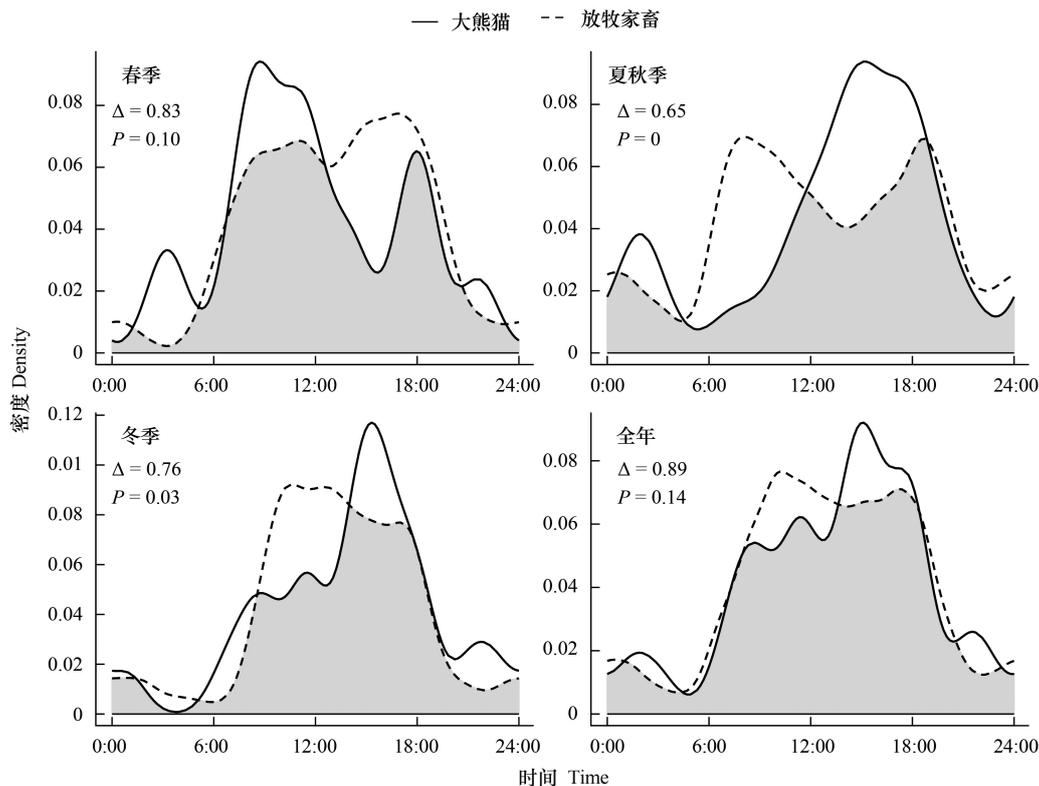


图 2 大熊猫与放牧家畜的日活动节律重叠图

Fig.2 Overlapping daily activity rhythms of giant pandas and grazing livestock

3.2 大熊猫与放牧家畜空间重叠性

3.2.1 大熊猫与放牧家畜空间重叠特征

10 次模型重复得到大熊猫与放牧家畜分布模型的 AUC 均值分别为 0.882 和 0.904,表明两者 MaxEnt 模型的预测效果达到了较好水平,其适宜生境预测的准确性较高。根据 MaxEnt 模型得到大熊猫的 MTSS 和 BTPT 值分别为 0.39 和 0.11,放牧家畜的 MTSS 和 BTPT 值分别为 0.48 和 0.10。采用上述阈值对大熊猫和放牧家畜的潜在生境进行重分类,最终得到二者在研究区域的适宜性分布图(图 3)。

大熊猫适宜生境面积为 1016.1km²,占保护区总面积的 50.68%,其中,高适宜区面积为 556.52km²,占保护区总面积的 27.76%(图 3);放牧家畜适宜生境面积为 1373.92km²,占保护区总面积的 68.52%,其中,高适宜区面积为 197.43km²,占保护区总面积的 9.85%(图 3)。大熊猫和放牧家畜的生态位重叠指数 D 和 I 值分别为 0.49 和 0.74,表明二者在空间生态位上具有中等偏高的重叠度。叠加分析结果显示,高重叠区域的面积为 58.85km²,分别占二者适宜生境的 5.79%和 4.28%;低重叠区域的面积为 674.48km²,分别占二者适宜生境的 66.38%和 49.09%(表 2)。在空间分布上,高重叠区域在保护区的东部广泛分布,呈现碎片化;低重叠区域则

主要分布在高重叠区的周围,此外在中部沿河流的地区也存在部分低重叠区域(图 3)。

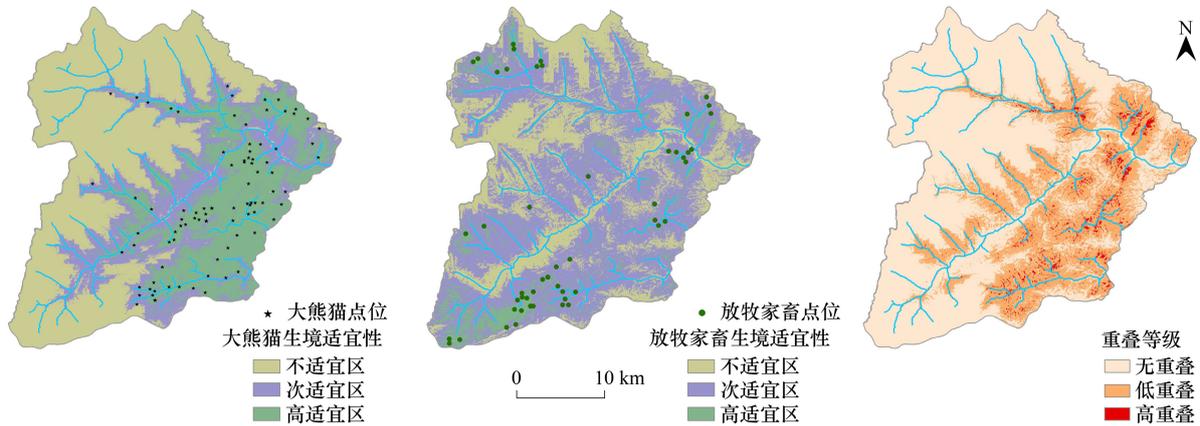


图 3 大熊猫与放牧家畜适宜生境分布及适宜生境重叠区

Fig.3 Distribution of suitable habitats for giant pandas and Grazing livestock, as well as overlapping areas of suitable habitats

表 2 大熊猫和放牧家畜适宜区重叠面积及占比

Table 2 Overlapping area and proportion of suitable areas for giant panda and Grazing livestock

重叠等级 Overlap level	面积/km ² Area	占大熊猫适宜区的比例/% Proportion of the total suitable area for giant pandas	占放牧家畜适宜区的比例/% Proportion of the total suitable area for Grazing livestock
高重叠 High overlap	58.85	5.79	4.28
低重叠 Low overlap	674.48	66.38	49.09

3.2.2 生境适宜性的影响因子

计算各环境变量对模型的贡献(表 3),结果表明对大熊猫生境预测贡献较大的环境变量依次为海拔、植被类型、距居民点距离、坡度,累积贡献率为 81.7%;对于放牧家畜的生境预测贡献较高的环境变量依次是坡度、距公路距离、距水源距离、距居民点距离、平均温度日较差,累积贡献率为 78.3%。这些生态因子的综合作用,使得大熊猫和放牧家畜在多个维度上共享生境,从而产生空间重叠。

表 3 大熊猫和放牧家畜生境适宜性的影响因子重要性分析

Table 3 Importance analysis of environmental variables to habitat suitability of giant panda and Grazing livestock

环境变量 Environmental variable		贡献性/% Percent contribution	
一级类 First class	二级类 Second class	大熊猫 Giant panda	放牧家畜 Grazing livestock
气候 Climate	气温年较差	1	3.1
	温度季节性变化	1.2	1.3
	平均温度日较差	4.7	9.8
	最湿月降水量	3	2.2
地形 Topography	海拔	49.8	1.6
	坡度	7.5	34.3
	坡向	2	3.5
植被 Vegetation	归一化植被指数	1.1	2.9
	植被类型	16.6	7.2
水源 Source of water	距水源距离	2.7	10.8
人为活动 Human activities	距公路距离	2.6	13.4
	距居民点距离	7.8	10

研究认为,当 HSI 大于适宜阈值 MTSS 时,认为适宜物种存在^[46,51]。综合大熊猫和放牧家畜的环境因子响应曲线和适宜阈值(图 4),可以获得二者对不同环境因子的适宜范围。从各气候因子来看,放牧家畜适宜的范围均大于大熊猫,其中气温年较差、温度季节性变化、最湿月降水量表现最明显,而平均温度日较差适宜

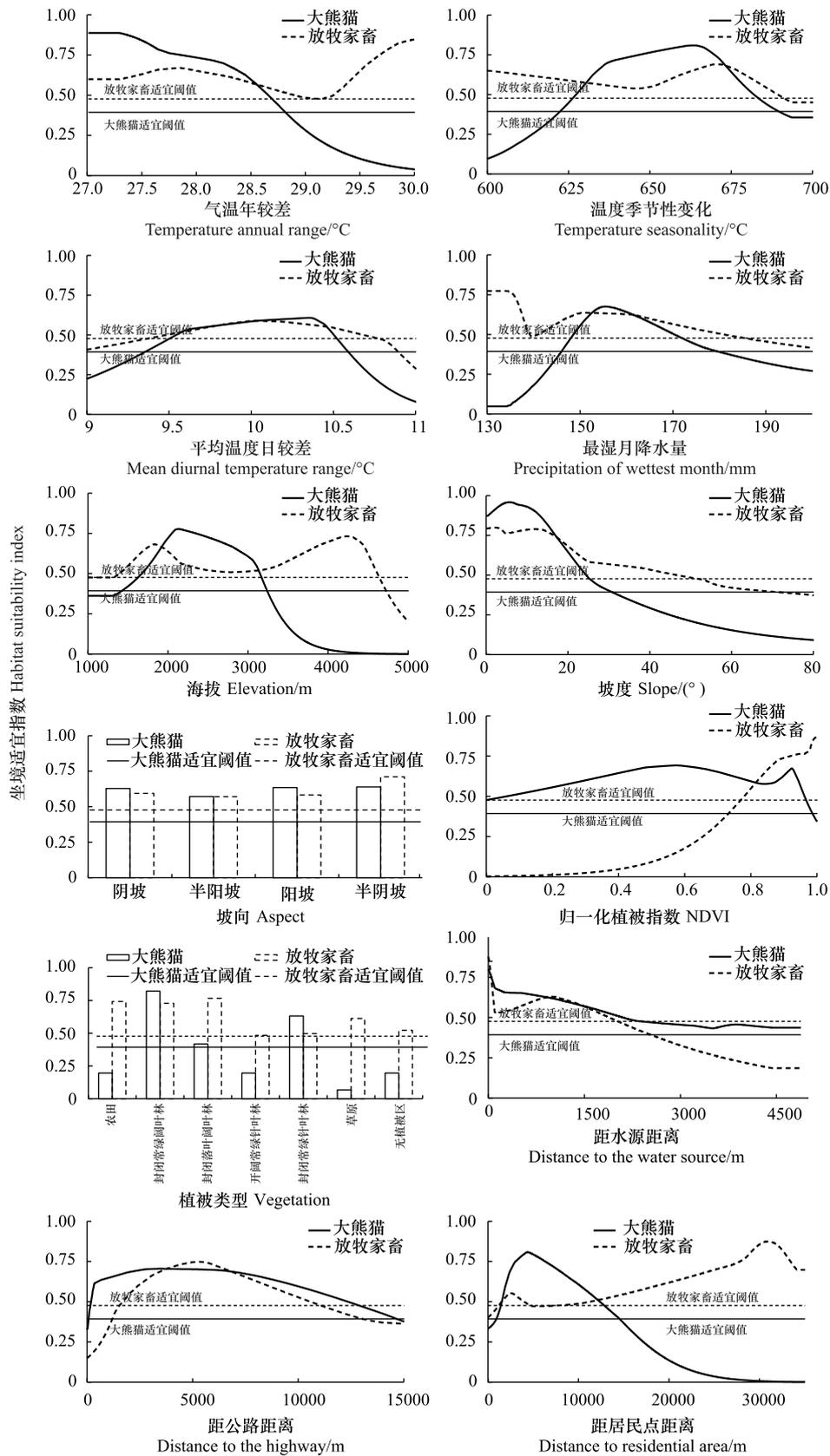


图 4 影响大熊猫和放牧家畜生境适宜性的环境变量响应曲线

Fig.4 Response curves of habitat suitability of giant panda and Grazing livestock to environmental variables

范围较为接近。在地形方面,放牧家畜适宜的海拔和坡度范围要大于大熊猫,家畜的适宜范围分别在 4500m 以下的海拔和 0—50°的坡度,而大熊猫仅适宜于约 1500—3200m 的海拔和低于 30°的坡度,在坡向上二者适宜范围一致。在水源距离方面,放牧家畜的适宜范围要小于大熊猫,大熊猫适宜的水源距离可延伸超过 4500m,而放牧家畜适宜的水源距离则为 2300m 以内。在植被类型方面,大熊猫主要分布于封闭常绿阔叶林、封闭落叶阔叶林和封闭常绿针叶林,而放牧家畜能利用所有植被类型。人类干扰方面,放牧家畜与大熊猫的适宜的距公路距离范围相似,均在 1000—14000m 之间;在距居民点距离方面差异明显,放牧家畜适宜范围要大于大熊猫,前者适宜范围为大于 1000m,而后者为 1000—15000m。

4 讨论

4.1 大熊猫和放牧家畜时间重叠的机制分析

研究发现大熊猫与放牧家畜的活动节律在春季重叠度最高($\Delta=0.83$),夏秋季最低($\Delta=0.65$),这种时间重叠特征的季节性差异是生物季节性活动和人为因素双重作用的结果。春季是营养价值高的竹笋生长期,也是野生大熊猫的发情繁殖高峰期,雌、雄大熊猫的活动范围和频率均明显扩大和提高^[36,51],为补充繁殖和日常活动的能量需求,大熊猫觅食(采食竹笋)的时间和频率也会相应延长和提高,繁殖驱动的寻偶行为和食物资源供给和需求的增加,使春季大熊猫日间活动频率和强度都达到全年最高。春季也是放牧家畜高频率活动期,此时放牧家畜处于发情交配期^[10],再加上山地牧场和林下植被开始返青,当地牧民往往在此时将牛、马、羊等家畜赶入大熊猫栖息地放牧,以利用新长出的牧草和竹林。因此,春季双方活动时间的重叠度最高。

夏秋季气温升高,大熊猫会向高海拔迁移,即趋向温度凉爽的区域度夏,同时追逐不同竹种的生长高峰^[52]。在其他研究区域,也发现大熊猫的类似行为,如在秦岭地区大熊猫每年夏季会上移,以取食高海拔竹种的新笋^[53]。同时大熊猫的活动趋于保守,范围和频率均有所降低^[36]。此时,放牧家畜可利用灌木、竹林及草本植物等食物资源提高,采食策略趋于广谱化,无需频繁移动;此外,人为补喂食盐和添加饲料等也进一步稳定了其取食场所,因而放牧家畜的活动范围相对固定,活动强度显著下降^[10,16,54],因此导致夏秋季节二者活动节律的重叠度最低。冬季,由于低温和食物资源不足的影响,大熊猫会延长觅食时间并集中在白天气温较高的时段,以提高采食效率、维持能量平衡^[36]。而除少量耐寒的牲畜(如牦牛)外,多数牲畜在 11 月后被赶回海拔较低的村庄圈养过冬,野外活动的家畜数量减少,且其活动也集中白天气温较高的时段,因此冬季正午前后双方的时间重叠度较夏秋季节略有提升。

由此可见,大熊猫和放牧家畜活动的时间重叠度是生物的季节性适应和人为放牧活动影响的结果,反映了三方(大熊猫、家畜、居民)对环境资源利用的时间策略。大熊猫和放牧家畜活动时间重叠度的季节差异实际是二者的生态位在时间维度的重叠和分离^[55]。生态位理论认为,生态位重叠维度越多,重叠度越高,二者的竞争越激烈。因此,有必要从多个生态位维度分析大熊猫和家畜活动的重叠性,探究二者和谐共存的对策。

4.2 大熊猫和放牧家畜空间重叠的机制分析

卧龙片区内的大熊猫适宜生境区域约 72%与家畜活动范围存在重叠,其中 5.79%为高重叠。生态位重叠指数 D 和 I 值分别为 0.49 和 0.74,表明大熊猫与家畜在空间生态位上存在中等偏高的重叠。生境适宜性的影响因子分析表明,放牧家畜在气候各因子、海拔、坡度、植被类型及距居民点距离等方面的适宜范围要大于大熊猫,说明放牧家畜的生态位宽度要大于大熊猫,且表现为放牧家畜生态位涵盖了大熊猫的生态位,即相对于放牧家畜的广适性,大熊猫的生态空间较为狭窄和单一。研究表明,物种的生态位宽度与其空间活动范围呈正相关,生态位窄、活动范围小的物种更为脆弱^[56],因此,分析各个环境因子对放牧家畜与大熊猫的影响机制,对于探究二者活动空间分离对策,减小放牧家畜对大熊猫的影响至关重要。

在气候方面,放牧家畜与大熊猫的平均温度日较差适宜范围较为接近,均倾向于温度日较差适中(约 9—10℃)的气候条件。这一现象或许与大熊猫在较低日较差下表现出更优的能量代谢效率有关^[57—58],而家畜则依赖于温度环境的稳定性以维持其正常生理功能^[59—60]。所以,二者在该维度的重叠较高,竞争比较激烈。

在植被类型方面,大熊猫的适宜生境为封闭常绿阔叶林和封闭常绿针叶林,而放牧家畜则适宜所有植被类型,这可能是由于大熊猫对竹类资源高度专一,封闭阔叶林和封闭常绿针叶林可以提供充足的食物来源和隐蔽环境^[17,41]。而放牧家畜多属于广谱食草动物,几乎适宜于所有植被类型。因此,广食性的放牧家畜的生态位宽度能够涵盖专食性的大熊猫的生态位宽度,如果家畜活动能够避开封闭的常绿阔叶林和封闭的常绿针叶林,则可以实现二者的生态位分离。在地形方面,大熊猫适宜的海拔和坡度均低于放牧家畜,局限在约 1500—3200m 的海拔和低于 30° 的坡度,可能是因为这些区域便于大熊猫移动且提供了较好的食物和庇护所^[61]。

人类干扰方面,距公路的距离对大熊猫和放牧家畜的影响相似,而距居民点距离对二者适宜范围影响有所不同。这可能是由于,家畜作为家养牲畜,与人类生活生产密切相关,因此其适宜范围对居民点距离不敏感。而大熊猫作为野生物种,其适宜范围对距居民点距离比较敏感,往往远离人为干扰源^[62-63]。公路作为另一种人为干扰源,对大熊猫和放牧家畜的影响相似,适宜范围也较为相似。对大熊猫而言,可能和其远离人为干扰源的生境选择行为相关,在其他地区也有相似的研究结果,如栗子坪保护区的研究表明,距离道路越近,大熊猫出现的概率越低,只有当距离公路超过约 1.2km 时,其出现概率才明显上升^[27]。而放牧家畜对于距公路的距离有一定的适宜范围,可能是由于其生境选择既受人为因素的影响,也受自然环境因子驱动。放牧家畜在牧民的引导下,沿着简易公路或山间小道进入特定区域,但在适应放养环境后,牲畜个体会基于体型、群体规模及环境特征,逐渐形成规律性空间利用模式^[16],不断向周边扩散,甚至进保护区核心区^[64],因此表现为距公路距离不太敏感。

综合自然因素和人为因素对大熊猫和放牧家畜生境适宜范围的影响,可以发现大熊猫作为野生物种,地形、植被等自然因素对其有一定的限制,使其适宜生境范围局限在一定的空间,但是家畜在放养的情况下,地形、植被等自然因素和人为干扰因素对其活动范围的限制较小,出现了大熊猫和放牧家畜活动空间的重叠,也使得原本隔离的大熊猫核心生境暴露于家畜的入侵之中,并进而影响了大熊猫的食物供给、生境质量和生境结构等。

4.3 对放牧管理的启示

本研究基于大熊猫和放牧家畜活动的时空重叠性分析,明确了二者重叠的时间、空间以及驱动机制,研究结果可为减小放牧活动对大熊猫的影响,缓解因为二者活动范围时空重叠导致的社区居民与生物多样性保护之间的冲突提供一定的启示:即通过政策引导,实现大熊猫与放牧家畜活动范围的时空分离。在空间方面,基于大熊猫与放牧家畜的空间重叠特征和机制,在东北—东南部的重叠区内,可依托关键环境因子实施精准空间管控:在植被类型上,将封闭常绿阔叶林和针叶林划为核心禁牧区,以保护大熊猫的竹源和隐蔽栖息地;同时引导牧民将家畜放牧至开阔草甸、灌丛等广适性植被区。在海拔方面,建议将放牧区限定在海拔 1500 m 以下的草场或 3200 m 以上的亚高山草甸,以减少放牧家畜与大熊猫的空间重叠。在时间方面,建议实施轮牧制度,在春季设立季节性休牧区或延迟放牧开始时间,以缓解放牧家畜对大熊猫繁殖和取食的干扰。从长远来看,应将限制放牧纳入保护区的管理之中,以减少放牧活动对大熊猫带来的威胁^[17],并促进大熊猫生境的重新恢复和利用。已有研究表明,如果在一些区域停止放牧,大熊猫可能会重新利用那些因家畜干扰而放弃的低海拔栖息地^[65]。对社区居民而言,建议通过减少放牧数量、改善圈养条件以及寻找替代生计等方式,降低居民生计对放牧家畜的依赖性。此外,为了降低由于放牧家畜和大熊猫之间的时空重叠而导致的社区居民社会经济发展需求与保护区生物多样性保护之间的冲突,建议通过生态补偿方式使居民从生物多样性保护中获益^[66],如聘请当地牧民成为护林员、向导或参与生态旅游等,以补偿由于生产限制导致的居民收入降低^[67],以实现放牧家畜与大熊猫保护、社区居民生计与生物多样性保护的协调发展。

参考文献 (References):

- [1] Swaisgood R R, Wang D J, Wei F W. Panda downlisted but not out of the woods. *Conservation Letters*, 2018, 11(1): e12355.
- [2] 朱立峰. 大熊猫肠道微生物在其放归中的应用. *中国科学: 生命科学*, 2023, 53(11): 1694-1696.
- [3] 唐小平, 贾建生, 王志臣, 张德辉, 遇宝成, 岳建兵, 龚明昊, 刘洋. 全国第四次大熊猫调查方案设计 & 主要结果分析. *林业资源管理*,

- 2015(1): 11-16.
- [4] Zeng Y W, Senior R A, Crawford C L, Wilcove D S. Gaps and weaknesses in the global protected area network for safeguarding at-risk species. *Science Advances*, 2023, 9(22): eadg0288.
- [5] Nightingale J, Gill J A, Pórisson B, Potts P M, Gunnarsson T G, Alves J A. Conservation beyond boundaries: using animal movement networks in protected area assessment. *Animal Conservation*, 2023, 26(6): 753-765.
- [6] 王晓, 张晋东. 放牧对大熊猫影响的研究进展. *四川动物*, 2019, 38(6): 714-720.
- [7] 尹铎, 卢薇, 朱竝. 游客与旅游地明星动物商品化的邂逅研究——以四川大熊猫基地为例. *地理学报*, 2024, 79(2): 534-548.
- [8] 龚明昊, 欧阳志云, 徐卫华, 宋延龄, 戴波. 道路影响下野生动物廊道的选址——以大熊猫保护廊道为例. *生态学报*, 2015, 35(10): 3447-3453.
- [9] 杨志娇, 马佳雯, 文菀玉, 王宇航, 刘刚, 李惠鑫, 高军, 杨振国, 闹九次仁, 加保次仁, 龚明昊. 放牧对甘肃多儿保护区大熊猫小种群形成的驱动探讨. *动物学杂志*, 2023, 58(2): 198-208.
- [10] 周世强, 张晋东, Vanessa HULL, 黄金燕, 刘焯, 周季秋, 孙萌萌, 张和民. 野生大熊猫与放牧家畜的活动格局比较. *生态学报*, 2019, 39(3): 1071-1081.
- [11] Hull V, Zhang J D, Zhou S Q, Huang J Y, Viña A, Liu W, Tuanmu M N, Li R G, Liu D, Xu W H, Huang Y, Ouyang Z Y, Zhang H M, Liu J G. Impact of livestock on giant pandas and their habitat. *Journal for Nature Conservation*, 2014, 22(3): 256-264.
- [12] 周世强, Vanessa HULL, 张晋东, 刘焯, 谢浩, 黄金燕, 张和民. 野生大熊猫与放牧家畜利用生境的特征比较. *生态环境学报*, 2023, 32(2): 309-319.
- [13] Zhang J D, Hull V, Ouyang Z Y, Li R G, Connor T, Yang H B, Zhang Z J, Silet B, Zhang H M, Liu J G. Divergent responses of sympatric species to livestock encroachment at fine spatiotemporal scales. *Biological Conservation*, 2017, 209: 119-129.
- [14] 黄金燕, 周世强, 谭迎春, 周小平, 王鹏彦, 张和民. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性研究: 丰富度、物种多样性指数和均匀度. *林业科学*, 2007, 43(3): 73-78.
- [15] 冉江洪, 刘少英, 王鸿加, 孙治宇, 曾宗永, 刘世昌. 放牧对冶勒自然保护区大熊猫生境的影响. *兽类学报*, 2003, 23(4): 288-294.
- [16] 周世强, Hull V, 张晋东, 黄金燕, 刘焯, 黄炎, 李德生, 张和民. 野生大熊猫与放牧家畜的空间利用格局比较. *兽类学报*, 2016, 36(2): 138-151.
- [17] Zhang H, Feng B, Qi D W, Zhang J D, Wang B, Yin H K, Mao Z E, Pu G H, Fu L Q, Hull V. Habitat status and feasibility of constructing corridors for a vulnerable population of giant pandas. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 54: e03190.
- [18] Wei W, Swaisgood R R, Dai Q, Yang Z S, Yuan S B, Owen M A, Pilfold N W, Yang X Y, Gu X D, Zhou H, Han H, Zhang J D, Hong M S, Zhang Z J. Giant *Panda* distributional and habitat-use shifts in a changing landscape. *Conservation Letters*, 2018, 11(6): e12575.
- [19] Pollock L J, Tingley R, Morris W K, Golding N, O'Hara R B, Parris K M, Veski P A, McCarthy M A. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(5): 397-406.
- [20] 孙捷, 章蜜, 罗伟, 顾杭敏, 张微微. 庐山国家级自然保护区同域分布的鼬獾和花面狸时空分布格局. *兽类学报*, 2025, 45(1): 60-69.
- [21] 韩一敏, 肖梅, 何梦楠, 李明富, 侯蓉, 吴鹏程, 何芳, 谌利民, 胡杰, 陈鹏. 唐家河国家级自然保护区同域分布六种偶蹄类动物的活动节律与空间利用. *兽类学报*, 2024, 44(5): 598-610.
- [22] 张常智, 马腾, 乌力吉, 刘晓敏. 甘肃祁连山脉雪豹及其同域分布大型食肉动物时间生态位关系. *兽类学报*, 2023, 43(1): 109-115.
- [23] 施小刚, 胡强, 李佳琦, 唐卓, 杨建, 李文静, 申小莉, 李晟. 利用红外相机调查四川卧龙国家级自然保护区鸟兽多样性. *生物多样性*, 2017, 25(10): 6.
- [24] 李晟. 中国野生动物红外相机监测网络建设进展与展望. *生物多样性*, 2020, 28(9): 1045-1048.
- [25] 四川省林业厅. 四川的大熊猫: 四川省第四次大熊猫调查报告. 成都: 四川科学技术出版社, 2015.
- [26] 王晓. 放牧对卧龙自然保护区大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 及其栖息地影响研究[D]. 西华: 西华师范大学, 2020.
- [27] Ruan T, Han H, Wei W, Qiu L, Hong M S, Tang J F, Zhou H, Zhang Z J. Habitat suitability evaluation for giant *Panda* in Liziping National Nature Reserve, Sichuan Province. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 30: e01780.
- [28] Seki Y, Hayama S I. Habitat selection and activity patterns of Japanese serows and Sika Deer with currently sympatric distributions. *Animals*, 2021, 11(12): 3398.
- [29] Kawanishi K, Sahak A M, Sunquist M. Preliminary analysis on abundance of large mammals at Sungai Relau, Taman Negara. *Journal of Wildlife and Parks*, 1999, 17: 62-82.
- [30] 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.
- [31] Monterroso P, Alves P C, Ferreras P. Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2014, 68(9): 1403-1417.
- [32] 江辉龙. 黑龙江穆稜林区梅花鹿、狍和野猪生态位的时空重叠研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.
- [33] Rowcliffe M. activity: Animal activity statistics. R package version 1.3.4. 2023 .
- [34] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. 2023
- [35] 胡锦涛, 夏勒. 卧龙的大熊猫. 成都: 四川科学技术出版社, 1985.
- [36] Zhang J D, Hull V, Huang J Y, Zhou S Q, Xu W H, Yang H B, McConnell W J, Li R G, Liu D, Huang Y, Ouyang Z Y, Zhang H M, Liu J G. Activity patterns of the giant *Panda* (*Ailuropoda melanoleuca*). *Journal of Mammalogy*, 2015, 96(6): 1116-1127.
- [37] 四川省林业厅. 四川的大熊猫-四川省第四次大熊猫调查报告. 成都: 四川科技出版社, 2015.
- [38] El-Gabbas A, Dormann C F. Improved species-occurrence predictions in data-poor regions: using large-scale data and bias correction with down-weighted Poisson regression and Maxent. *Ecography*, 2018, 41(7): 1161-1172.

- [39] Warren D L, Glor R E, Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 2010, 33(3): 607-611.
- [40] Schaller G, Jinchu H, Wenshi P, Jing Z. *The Giant Pandas of Wolong*. The University of Chicago Press. EEuu. 1985
- [41] Hull V, Zhang J D, Huang J Y, Zhou S Q, Viña A, Shortridge A, Li R G, Liu D, Xu W H, Ouyang Z Y, Zhang H M, Liu J G. Habitat use and selection by giant pandas. *PLoS One*, 2016, 11(9): e0162266.
- [42] 戎战磊, 周宏, 韦伟, 张晋东, 谌利民, 张泽钧. 基于 MAXENT 模型的唐家河自然保护区大熊猫生境适宜性评价. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2017, 53(2): 269-273, 278.
- [43] Fick S E, Hijmans R J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, 37(12): 4302-4315.
- [44] 施小刚, 岳颖, 卢松, 张成成, 杜丽娜, 金义国, 冯茜, 明杰, 胡强, 金森龙, 戴强. 卧龙国家级自然保护区雪豹与牦牛活动的时空关系. *应用与环境生物学报*, 2023, 29(3): 523-527.
- [45] 罗言云, 胡泽南, 王倩娜, 谭小昱. 气候变化背景下大熊猫生境适宜性时空演变——以大熊猫国家公园岷山片区为例. *生态学报*, 2024, 44(18): 8165-8174.
- [46] 杨楠, 马东源, 钟雪, 杨孔, 周志强, 周华龙, 周材权, 王彬. 基于 MaxEnt 模型的四川王朗国家级自然保护区蓝马鸡栖息地适宜性评价. *生态学报*, 2020, 40(19): 7064-7072.
- [47] Phillips S J, Dudík M, Schapire R E. Maxent software for modeling species niches and distributions http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. 2024.
- [48] Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [49] York P, Evangelista P, Kumar S, Graham J, Flather C, Stohlgren T. A habitat overlap analysis derived from maxent for tamarisk and the south-western willow flycatcher. *Frontiers of Earth Science*, 2011, 5(2): 120-129.
- [50] Zhao Z X, Feng X L, Wang Y J, Zhou Z X, Zhang Y B. Potential suitability areas of *Sitobion miscanthi* in China based on the MaxEnt model: Implications for management. *Crop Protection*, 2024, 183: 106755.
- [51] 周世强, 黄金燕, 张亚辉, 李德生, 黄炎, 周小平, 王鹏彦, 张和民. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性 V: 不同竹林的物种多样性. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(2): 180-187.
- [52] Connor T, Hull V, Liu J G. Telemetry research on elusive wildlife: a synthesis of studies on giant pandas. *Integrative Zoology*, 2016, 11(4): 295-307.
- [53] Wang M, Nie Y G, Swaisgood R R, Wei W, Zhou W L, Zhang Z J, Wang G M, Wei F W. Stable seasonal migration patterns in giant pandas. *Zoological Research*, 2023, 44(2): 341-348.
- [54] Wang F, McShea W J, Wang D J, Li S. Shared resources between giant *Panda* and sympatric wild and domestic mammals. *Biological Conservation*, 2015, 186: 319-325.
- [55] Li B V, Pimm S L, Li S, Zhao L J, Luo C P. Free-ranging livestock threaten the long-term survival of giant pandas. *Biological Conservation*, 2017, 216: 18-25.
- [56] Slatyer R A, Hirst M, Sexton J P. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecology Letters*, 2013, 16(8): 1104-1114.
- [57] Zhang Y K, Mathewson P D, Zhang Q Y, Porter W P, Ran J H. An ecophysiological perspective on likely giant *Panda* habitat responses to climate change. *Global Change Biology*, 2018, 24(4): 1804-1816.
- [58] Liu G, Guan T P, Dai Q, Li H X, Gong M H. Impacts of temperature on giant *Panda* habitat in the north Minshan Mountains. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(4): 987-996.
- [59] Mitchell D, Snelling E P, Hetem R S, Maloney S K, Strauss W M, Fuller A. Revisiting concepts of thermal physiology: predicting responses of mammals to climate change. *Journal of Animal Ecology*, 2018, 87(4): 956-973.
- [60] Turpenney J R, Wathes C M, Clark J A, McArthur A J. Thermal balance of livestock 2. Applications of a parsimonious model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 101(1): 29-52.
- [61] Liu J G, Ouyang Z Y, Taylor W W, Groop R, Tan Y C, Zhang H M. A framework for evaluating the effects of human factors on wildlife habitat: the case of giant pandas. *Conservation Biology*, 1999, 13(6): 1360-1370.
- [62] Kang D W. A review of the habitat restoration of giant pandas from 2012 to 2021: Research topics and advances. *Science of The Total Environment*, 2022, 852: 158207.
- [63] Hu L, Feng B, Zhang J D, Dong X, Tang J F, Zhou C Q, Qi D W, Bai W K. Impacts of land-use change on the habitat suitability and connectivity of giant *Panda*. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 53: e03019.
- [64] 刘明冲, 苟世兴, 王敏, 谭伟洪, 李文静. 四川卧龙国家级自然保护区畜牧业发展对大熊猫栖息地的影响研究. *林业调查规划*, 2021, 46(5): 36-39.
- [65] Tian H W, Zeng Y, Zhang Z J, Lu M, Wei W. Grazing-induced habitat degradation: challenges to giant *Panda* survival resulting from declining bamboo and soil quality. *Animals*, 2025, 15(2): 202.
- [66] 秦会艳, 王珂. 基于原住民满意度的生态补偿绩效评价——以东北虎豹国家公园东宁局为例. *国家公园(中英文)*, 2025(3): 195-206.
- [67] 申津羽, 岑映, 张涵, 段伟. 自然保护地生态保护与社区发展冲突对农户可持续生计的影响. *国家公园(中英文)*, 2025(2): 106-116.