



•综述• 中国猫科动物研究与保护专题

亚洲同域分布虎和豹竞争与共存关系概述

李治霖¹, 王天明^{2,3,4*}

1. 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; 2. 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875; 3. 东北虎豹国家公园保护生态学国家林草局重点实验室, 北京 100875; 4. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875

摘要: 虎(*Panthera tigris*)和豹(*P. pardus*)作为食物链的顶级捕食者对维持生态系统结构与功能稳定性起到重要作用。强烈的人为干扰已导致亚洲虎和豹种群(以下简称虎豹)分布呈现破碎化状态, 探究二者之间的相互作用对缓解人类威胁和濒危物种保护具有重要意义。尽管虎豹竞争和共存研究已持续几十年, 但多局限于区域性种群, 缺乏系统性研究。本研究梳理了1976–2021年间36篇涉及虎豹竞争性相互作用研究的文献, 涵盖中国、俄罗斯、泰国、马来西亚、印度、尼泊尔、不丹共7个国家26个区域, 系统阐述了虎豹目前在亚洲的主要分布以及它们之间的干涉型和资源利用型竞争的主要表现形式, 并分析了猎物与干扰因素对虎豹竞争与共存的影响。本研究提出了5个可能影响种间作用的猎物构成情况, 强调了不同大小有蹄类猎物的丰富度和多度以及人为干扰的空间分布对虎豹区域竞争和共存的调控作用。现有研究显示虎豹的空间利用取决于本地的生境、猎物和干扰等因素。豹相对于虎具有更强的行为可塑性, 虎豹之间在空间、时间和营养生态位等维度权衡生态机会(如容易捕获的猎物)与冲突风险(人或竞争者带来的风险)来促进共存。目前虎豹相互作用研究存在严重的亚种和区域不平衡性, 未来研究重点应关注各种生物和非生物类因素对虎豹种间竞争类型和作用强度的调控方式以及调控的生态阈值效应。

关键词: 虎; 豹; 食肉动物; 种间相互作用; 竞争; 生态位

李治霖, 王天明 (2022) 亚洲同域分布虎和豹竞争与共存关系概述. 生物多样性, 30, 22271. doi: 10.17520/biods.2022271.

Li ZL, Wang TM (2022) Competition and coexistence between tigers and leopards in Asia. Biodiversity Science, 30, 22271. doi: 10.17520/biods.2022271.

Competition and coexistence between tigers and leopards in Asia

Zhilin Li¹, Tianming Wang^{2,3,4*}

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

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

3 National Forestry and Grassland Administration Key Laboratory for Conservation Ecology in the Northeast Tiger and Leopard National Park, Beijing 100875

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

ABSTRACT

Background & Aim: As apex carnivores, tigers (*Panthera tigris*) and leopards (*P. pardus*) play critical roles in maintaining the structural and functional stability of Asian forest ecosystems. The populations and ranges of these two felids have declined due to human disturbance. To mitigate anthropogenic threats to endangered species in these ecosystems, it is essential that we understand how tigers and leopards interact. Although competition between tigers and leopards has been studied for several decades, most studies have taken place in the famous reserves like Nagarhole National Park and Chitwan National Park in South Asia, so it is unknown how their interactions differ elsewhere in their overlapping range. Here, we review 36 previous papers on competitive interactions between the two big cats from 1976 to 2021. We summarize the nature of both interference and exploitation competition between tigers and leopards in their current overlapping range, as well as how prey and human disturbance shapes this competition.

Review Results: We found that the most important factors affecting tiger-leopard competition and coexistence included species richness at various size classes of prey and also the spatial distribution of human disturbance. Local habitat,

收稿日期: 2022-05-17; 接受日期: 2022-08-18

基金项目: 国家自然科学基金(31971539)、科技部国家科技基础资源调查专项(2019FY101702)和天津师范大学校级科研项目(52XB2010)

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

prey composition, and disturbance factors affect tiger-leopard interactions by shaping the trade-off between ecological opportunities (e.g., easy prey) and the risk of escalating conflict with humans and other competitors across spatial, temporal, and dietary niches.

Perspectives: There is currently a significant regional bias in the study of tiger-leopard competition and coexistence, with most research focusing on the overlapping range in South Asia and neglecting these in Northeast and Southeast Asia. To more fully understand how tigers and leopards interact, future research should occur longitudinally throughout their shared range, with a focus on multiple ecological niches and fine spatial scales. Research on the biotic and abiotic factors affecting tiger-leopard competition should aim to identify their ecological thresholds and the regulation mechanisms by which these factors affect the intensity and types of competition.

Key words: tiger; leopard; carnivore; interspecific interactions; competition; ecological niche

生境丧失和退化、猎物资源短缺和人兽冲突的加剧不仅造成了全球范围内食肉动物种群的衰退和灭绝(Ripple et al, 2014), 更为它们的区域共存带来巨大挑战(Gallego-Zamorano et al, 2020)。在此背景下探究食肉动物如何通过不同生态位维度上的分化达到区域共存, 成为近年来保护生物学及生态学的热点问题。空间、时间和营养生态位是物种生态位构建中典型的3个维度, 描述了动物的生态位和资源使用情况(李治霖等, 2021)。当多个物种共存于同一个群落时, 它们在各个生态位维度上就不可避免地发生相互作用(Sand, 2016)。动物可以在种间竞争中通过适应或行为改变来调整它们在各个维度上的生态位宽度与范围, 在降低种间竞争的同时获取最大的生态收益(Schoener, 1974; Bruno et al, 2003)。食肉动物在空间、时间和营养生态位上的可塑性和适应是一种减缓竞争的演化结果, 可以促进不同物种的共存(Sand, 2016; de Satgé et al, 2017)。濒危物种虎(*Panthera tigris*)和豹(*P. pardus*)作为大型旗舰食肉动物, 对于维持群落结构和功能的稳定性起到重要作用(Ripple et al, 2014), 它们的生物学、生态学和行为学已经得到了很好的研究, 为我们提供了一个研究顶级捕食者之间竞争性相互作用及共存机制的机会。

过去100多年间, 处于亚洲森林生态系统食物链顶端的野生虎和豹种群分布范围严重衰减, 大部分呈现破碎化的小种群状态。虎种群分布范围减少了93% (Dinerstein et al, 2007), 豹种群分布范围只占到历史分布区的25%–37%, 且在不同亚种之间存在巨大差异。例如, 最濒危的东北豹(*P. p. orientalis*)、华北豹(*P. p. japonensis*)和阿拉伯豹(*P. p. nimr*)现存分布区只占历史分布区的2% (Jacobson et al, 2016)。在此情况下, 开展虎和豹(以下简称虎豹)

竞争与共存研究不仅有助于加深对野生动物群落结构和功能的理解, 同时可以为野生虎豹的种群保护和恢复提供科学建议。目前有关虎豹竞争与共存的研究大多只关注特定的区域或种群, 缺乏对亚洲尺度上虎豹竞争与共存驱动因素的综合评价。不同虎豹种群之间空间分布跨度较大, 在地形、植被、猎物和干扰等方面存在较高的异质性, 有关虎豹竞争和共存机制的解释也不尽相同。本研究系统概述了亚洲区域虎豹的种间竞争作用方式, 以期增加对虎豹竞争与共存的理解。

虎现存5个野外亚种, 分别是孟加拉虎(*P. t. tigris*)、东北虎(*P. t. altaica*)、印支虎(*P. t. corbetti*)、马来虎(*P. t. jacksoni*)和苏门答腊虎(*P. t. sumatrae*) (Goodrich et al, 2022; Liu et al, 2018); 豹现存9个亚种, 分别为非洲豹(*P. p. pardus*)、华北豹、东北豹、印支豹(*P. p. delacouri*)、印度花豹(*P. p. fusca*)、斯里兰卡豹(*P. p. kotiya*)、爪哇豹(*P. p. melas*)、阿拉伯豹和波斯豹(*P. p. saxicolor*) (Jacobson et al, 2016)。野生豹种群目前分布于非洲和亚洲, 而野生虎种群仅分布于亚洲, 虎豹成为彼此在亚洲区域最主要的生态竞争者(Carter et al, 2015)。目前野生虎豹种群主要共存于东北亚、东南亚和南亚3个区域(Goodrich et al, 2022; Stein et al, 2016)。东北亚地区现存有东北虎和东北豹, 主要分布在中国吉林省和黑龙江省东部的老爷岭以及俄罗斯滨海边疆区西南部(图1区域A)。该区域主要植被为以红松(*Pinus koraiensis*)为优势树种的针阔混交林和落叶阔叶林, 虎豹的主要有蹄类猎物为梅花鹿(*Cervus nippon*)、野猪(*Sus scrofa*)和狍(*Capreolus pygargus*)等(Sugimoto et al, 2016; Li et al, 2019)。在东南亚区域, 虎豹分布在中南半岛和马来半岛, 其中中南半岛分布的印支虎和印支豹主要共存于泰国与缅甸交界处的达瓦那-特纳瑟利姆

山脉(Dawna-Tenasserim Mountains, 图1区域C₁), 马来半岛的马来虎和印支豹则主要分布于泰国和马来西亚交界处的柏隆-德孟莪森林保护区(Belum-Temengor Forest Reserve, 图1区域C₂) (Steinmetz et al, 2013; Rayan & Linkie, 2016)。虽然IUCN的虎豹分布数据显示东南亚区域的越南、老挝、柬埔寨等国家有虎豹分布(图1), 但最新证据表明虎豹在越南和老挝均已功能性灭绝(Rostro-García et al, 2016; Rasphone et al, 2019; Sohl, 2021)。柬埔寨的虎也已经功能性灭绝, 只在东南部的博河野生动物保护区(Srepok Wildlife Sanctuary)分布有印支豹(Rostro-García et al, 2018)。东南亚区域虎豹栖息地主要植被类型为龙脑香林、常绿阔叶林和针阔混交林, 主要猎物为水鹿(*Rusa unicolor*)、印度野牛(*Bos gaurus*)、爪哇野牛(*B. javanicus*)、野猪、赤

麂(*Muntiacus vaginalis*)和南方赤麂(*M. muntjak*)等。在南亚地区, 孟加拉虎和印度豹共存于印度次大陆, 并分为3个相对独立的区域。在北部二者主要分布于印度、尼泊尔、不丹和中国西藏等喜马拉雅山麓区域以及印度与尼泊尔交界处的Terai Arc景观(图1区域B₁), 在中部虎豹主要分布于印度温迪亚山脉区域(Vindhya Range, 图1区域B₂), 在南部主要共存于印度西南部的西高止山脉(Western Ghats Mountains, 图1区域B₃)。南亚区域虎豹栖息地的主要植被类型包括亚热带阔叶林、亚热带高山针叶林、稀树草原和自然灌丛等(Wang & MacDonald, 2009; Kumar et al, 2020), 主要猎物为水鹿、白斑鹿(*Axis axis*)、印度野牛、蓝牛羚(*Boselaphus tragocamelus*)、野猪、赤麂、印度灰叶猴(*Semnopithecus entellus*)、斑鬃鹿(*Tragulus meminna*)

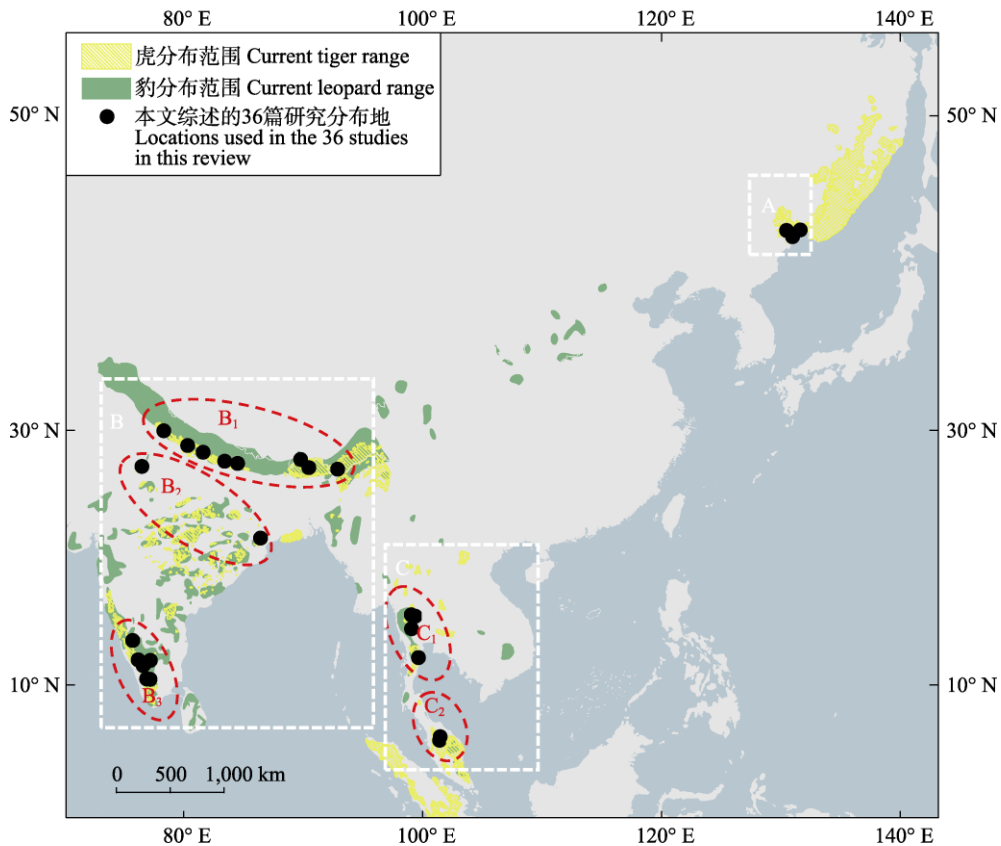


图1 亚洲虎豹分布范围和共存研究区域分布图。虎豹分布数据来源于IUCN, 黑色圆形表示自1976–2021年的虎豹共存研究地。图中A表示东北亚的虎豹分布区, B₁表示Terai Arc景观区, B₂表示温迪亚山脉区域, B₃表示西高止山脉, C₁表示达瓦那-特纳瑟利姆山脉区域, C₂表示柏隆-德孟莪森林保护区。

Fig.1 Current range of tigers and leopards, and locations of case studies about their competitions and coexistence (black dots) from 1976 to 2021. The range data of tigers and leopards were from IUCN. A is the range of tigers and leopards in Northeast Asia, B₁ is Terai Arc landscape, B₂ is Vindhya Range, B₃ is Western Ghats Mountains, C₁ is Dawna-Tenasserim Mountains and C₂ is Belum-Temengor Forest Reserve.

等(Joseph et al, 2007; Kumaraguru et al, 2011)。

虎豹的种间竞争包括干涉型竞争(interference competition)和资源利用型竞争(exploitation competition)(Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。干涉型竞争表现为虎豹个体之间的直接作用。由于虎的体重(180–245 kg)显著大于豹(45–65 kg),因此虎是优势竞争者并占据优质生态资源,虎种群密度的增加可以显著降低豹的种群密度或对豹产生空间排除(Harihar et al, 2011)。虎豹之间的资源利用型竞争主要表现在二者对于猎物的间接竞争。因为同域分布的虎豹需要在多个生态位维度上分享优质生境、猎物等限制性生态资源,因此资源利用型竞争在各虎豹分布区广泛存在。为了更好地理解食肉动物间存在的兼顾捕杀和资源竞争的特殊种间竞争关系,Holt和Polis(1997)提出了集团内捕食理论(Intraguild Predation Theory, IGPT)。该理论认为豹作为次要竞争者在对猎物进行资源利用型竞争时表现出更高的利用效率,而虎作为顶级捕食者则可通过干涉型竞争获得巨大生态收益。食肉动物群落中的不同物种面对干涉型竞争和资源利用型竞争表现出独特的优势性,从而促使集团内捕食关系长期处于一种稳定状态。此外,红外相机、GPS项圈和分子生物学技术的快速发展也极大促进了虎豹竞争和共存研究,但是目前缺乏亚洲范围内各区域虎豹共存机制的系统性评价。在此背景下,本研究使用“tigers (or *Panthera tigris*)” + “leopards (or *Panthera pardus*)” + “competition (or competitive interactions, coexistence, intraguild predation)” + “spatial (or temporal, spatiotemporal, dietary)”作为检索关键词在Web of Science和谷歌学术等数据库和搜索引擎进行检索,共检索到文献80篇。本综述确定竞争与共存研究文献的标准为该研究需要在空间生态位、时间生态位、营养生态位、种群多度和家域面积的一个或多个角度描述虎豹之间的竞争关系。对于同时探究虎豹和其他食肉动物(例如豺*Cuon alpinus*等)的竞争共存研究也给予保留。去除不满足要求的文献后,共保留自1976至2021年在中国、俄罗斯、印度、尼泊尔、不丹、泰国和马来西亚等国家26个区域开展的36篇虎豹竞争与共存研究论文;其中Karanth等(2017)探究了印度4个区域的虎豹种间关系,而Rayan和Linkie(2016)探究了马

来西亚两个区域的虎豹种间关系,所以本文先后共涉及到40项研究(表1)。通过梳理以上文献,本文从空间、时间和营养生态位概述了虎豹竞争和共存的规律和特点,同时强调了猎物和人为干扰因素的影响,并为今后虎豹区域共存研究的发展方向提出了建议。

1 空间生态位竞争与共存

空间生态位是理解食肉动物区域竞争和共存的基础。物种只有在一定空间范围内共存,才可能在时间和营养等生态位维度上潜在地发生相互作用(Farris et al, 2020)。集团内捕食作用和干涉型竞争可以对同域分布食肉动物的资源选择产生重要的调控作用,继而影响到各物种的空间关系和种群动态(Chase et al, 2002; Vanak et al, 2013)。处于高营养级的顶级捕食者会通过下行作用对次要竞争者进行生态限制(Fedriani et al, 2000; Jensen & Humphries, 2019)。例如,顶级捕食者会通过干涉型竞争来限制次要竞争者获取猎物,使得次要竞争者在捕食猎物的同时还要遭受被猎杀的风险(Brown et al, 1999; Ritchie & Johnson, 2009)。这种生态限制作用往往会导致次要竞争者的种群数量在优质生境中不断降低,甚至造成区域性的空间排除或灭绝(Fedriani et al, 2000; Linnell & Strand, 2000)。

本研究综述的文献中,有35%的研究报道了虎豹之间主要由干涉型竞争导致的种间相互作用现象,主要包括:(1)虎直接攻击并捕杀豹(Ramesh et al, 2012b);(2)虎种群密度上升导致豹种群密度下降(Harihar et al, 2011);(3)虎把豹排除至保护区周边的边缘生境(Kafley et al, 2019; Pokheral & Wegge, 2019)。当豹掠夺虎的猎物时,比较容易发生虎对豹的攻击。例如,泰国会卡肯野生动物保护区(Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand)工作人员目击到虎攻击并咬死豹的事件(Simcharoen et al, 2018)。而在印度穆杜马拉老虎保护区(Mudumalai Tiger Reserve, India)既发生过虎捕杀豹的事件,同时也在豹粪便中发现了幼虎的爪和毛发,表明豹对于幼虎也存在捕食作用(Ramesh et al, 2012b)。此外,虎豹空间干涉型竞争也是导致它们种群密度变化的重要原因之一。印度萨里斯卡保护区(Sariska Tiger Reserve)的虎在2005年之前发生区域性灭绝,

表1 本文综述的亚洲区域40项虎豹竞争与共存研究信息汇总。“√”表明在相应生态位维度上探究虎豹种间竞争关系。

Table 1 Overview of 40 researches about competition and coexistence between tigers and leopards in Asia. “√” indicated that the interspecific competitions were conducted along the corresponding niche dimension between tigers and leopards

序号 Code	研究文献 Research paper	研究地点 Research site	研究周期(年) Research period (year)	空间关系 Spatial correlation	时间关系 Temporal correlation	食性重叠 Dietary overlap
1	Seidensticker, 1976	奇旺国家公园, 尼泊尔 Chitwan National Park, Nepal	0.50	√		
2	Karanth & Sunquist, 1995	那伽拉霍雷国家公园, 印度 Nagarahole National Park, India	4			√
3	Karanth & Sunquist, 2000	那伽拉霍雷国家公园, 印度 Nagarahole National Park, India	6	√	√	
4	Andheria et al, 2007	本迪布尔虎保护区, 印度 Bandipur Tiger Reserve, India	0.08			√
5	Joseph et al, 2007	帕拉克卡德野生动物保护区, 印度 Parambikulam Wildlife Sanctuary, India	0.50			√
6	Wang & MacDonald, 2009	吉格梅 辛格 旺楚克国家公园, 不丹 Jigme Singye Wangchuck National Park, Bhutan	2			√
7	Ramesh et al, 2009	穆杜马赖虎保护区, 印度 Mudumalai Tiger Reserve, India	0.67			√
8	Odden et al, 2010	巴迪亚国家公园, 尼泊尔 Bardia National Park, Nepal	3	√		√
9	Kumaraguru et al, 2011	阿奈马莱虎保护区, 印度 Anamalai Tiger Reserve, India	3			√
10	Harihar et al, 2011	拉贾吉国家公园, 印度 Rajaji National Park, India	4			√
11	Ramesh et al, 2012b	穆杜马赖虎保护区, 印度 Mudumalai Tiger Reserve, India	2.30			√
12	Bhattarai & Kindlmann, 2012	奇旺国家公园, 尼泊尔 Chitwan National Park, Nepal	2			√
13	Mondal et al, 2012a	沙里斯卡虎保护区, 印度 Sariska Tiger Reserve, India	2			√
14	Mondal et al, 2012b	沙里斯卡虎保护区, 印度 Sariska Tiger Reserve, India	1.58	√	√	
15	Ramesh et al, 2012a	穆杜马赖虎保护区, 印度 Mudumalai Tiger Reserve, India	1.50	√	√	
16	Selvan et al, 2013	藏南虎分布区, 中国 Tiger Range of South Tibetan, China	2.50			√
17	Steinmetz et al, 2013	奎武里国家公园, 泰国 Kuiburi National Park, Thailand	0.58	√	√	
18	Lovari et al, 2015	滕格里国家公园, 尼泊尔 Shuklaphanta National Park, Nepal	1.50			√
19	Carter et al, 2015	奇旺国家公园, 尼泊尔 Chitwan National Park, Nepal	0.50	√	√	
20	Sugimoto et al, 2016	Primorskii Krai西南地区, 俄罗斯 Southwest Primorskii Krai, Russian	1			√
21	Rayan & Linkie, 2016	柏隆皇家公园, 马来西亚 Royal Belum State Park, Malaysia	0.67	√	√	
22	Rayan & Linkie, 2016	德孟莪森林保护区, 马来西亚 Temengor Forest Reserve, Malaysia	0.75	√	√	
23	Karanth et al, 2017	巴德拉野生动物保护区, 印度 Bhadra Wildlife Sanctuary, India	0.50	√	√	
24	Karanth et al, 2017	贾姆拉杰讷格尔地区, 印度 Biligiri Rangaswamy Temple, India	0.50	√	√	
25	Karanth et al, 2017	那伽拉霍雷国家公园, 印度 Nagarahole National Park, India	0.50	√	√	
26	Karanth et al, 2017	班迪普尔虎保护区, 印度 Bandipur Tiger Reserve, India	0.50	√	√	
27	Thinley et al, 2018	吉格梅-多吉国家公园, 印度 Jigme Dorji National Park, Bhutan	1	√		
28	Yang et al, 2018	瑯春自然保护区, 中国 Hunchun Natural Reserve, China	1	√	√	
29	Simcharoen et al, 2018	会卡肯野生动物保护区, 泰国 Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand	2	√		√
30	Li et al, 2019	长白山区, 中国 Changbai Mountains, China	1	√	√	
31	Pokheral & Wegge, 2019	滕格里国家公园, 尼泊尔 Shuklaphanta National Park, Nepal	0.83	√	√	
32	Lamichhane et al, 2019	奇旺国家公园, 尼泊尔 Chitwan National Park, Nepal	0.08	√	√	√
33	Kafley et al, 2019	奇旺国家公园, 尼泊尔 Chitwan National Park, Nepal	0.17	√	√	
34	Thapa et al, 2021	Terai Arc景观区, 尼泊尔 Terai Arc Landscape, Nepal	0.50	√		
35	Vinitpornsawan & Fuller, 2020	通雅纳瑞素野生动物保护区(东部), 泰国 Thung Yai Naresuan East Wildlife Sanctuary, Thailand	1.83	√	√	

表1 (续) Table 1 (continued)

序号 Code	研究文献 Research paper	研究地点 Research site	研究周期(年) Research period (year)	空间关系 Spatial correlation	时间关系 Temporal correlation	食性重叠 Dietary overlap
36	Steinmetz et al, 2021	奎武里国家公园, 泰国 Kuiburi National Park, Thailand	7			√
37	Kumar et al, 2020	那伽拉霍雷国家公园, 印度 Nagarahole National Park, India	0.50	√		
38	Charaspet et al, 2021	会卡肯野生动物保护区, 泰国 Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand	1.42	√	√	
39	Phumanee et al, 2021	湄王和孔兰国家公园, 泰国 Mae Wong and Khlong Lan National Parks, Thailand	0.83	√	√	
40	Palei et al, 2021	西姆里帕尔虎保护区, 印度 Similipal Tiger Reserve, India	0.75			√

在2008–2010年重引入虎之后豹的密度由 7.6 ± 0.6 (SE)只/100 km²下降到 3.1 ± 0.4 (SE)只/100 km², 占域率也从0.75下降至0.54 (Mondal et al, 2012b)。同样, 印度拉贾尼国家公园(Rajaji National Park)在2004–2008年重引入虎后, 虎种群密度由最初的 3.31 ± 1.51 (SE)只 /100 km²上升至 5.81 ± 2.26 (SE)只/100 km², 而豹密度则由 9.76 ± 3.50 (SE)只/100 km²下降到 2.07 ± 1.63 (SE)只/100 km² (Harihar et al, 2011)。空间限制和排除是虎豹干涉型竞争最主要的表现形式, 不同的生境条件和猎物质量导致各区域虎豹的空间共存模式存在较大差异。在尼泊尔的奇旺国家公园(Chitwan National Park)和巴迪亚国家公园(Bardiya National Park), 虎经常占据公园内部的优质生境而把豹排挤到猎物资源较差、靠近人类定居点的边缘生境(Odden et al, 2010; Bhattarai & Kindlmann, 2012)。而印度的那伽拉霍雷保护区(Nagarahole Natural Reserve)、泰国奎武里国家公园(Kuiburi National Park)和马来西亚的德孟莪森林保护区(Temengor Forest Reserve)的虎则并未对豹产生区域性的空间排除, 而豹只是在采样点等精细尺度和行为上对虎发生规避(Karanth & Sunquist, 2000; Steinmetz et al, 2013; Rayan & Linkie, 2016)。在中国东北, 虎豹既未发生区域性空间排除, 也未在相机点尺度发生空间回避, 而是通过在海拔分布上产生分化来促进区域共存(Li et al, 2019), 豹偏好高海拔的山脊活动, 而虎则偏好使用低海拔区域(Carroll & Miquelle, 2006; Wang et al, 2017)。

虎的空间分布主要受猎物可获得性通过上行作用的影响, 而豹的分布则受栖息地质量、竞争者空间分布、猎物可获得性等多因素共同驱动(Steinmetz et al, 2013)。各区域在栖息地质量和猎物可获得性方面的差异会导致虎豹表现出不同的共

存模式。猎物资源主要通过以下两种方式影响虎豹区域共存模式: (1)不同猎物在栖息地选择和对人类干扰的空间响应上存在较大差异(Bhattarai & Kindlmann, 2012; Costa et al, 2021), 猎物的空间分布差异可以通过影响虎豹的空间分布进而影响它们的区域共存模式; (2)猎物对虎豹区域共存模式的影响还表现在大型和中型猎物组成差异对虎豹空间作用的调控。虎豹共存研究中一般将猎物分为大型(> 175 kg)、中型(30–175 kg)和小型(< 30 kg), 其中大中型猎物的多度对虎豹空间关系具有重要的影响。本研究将大中型猎物的组成为5个水平(表2)。

第1个水平: 大型猎物与中型猎物的多度和多样性都很高。优质的猎物资源促进了虎豹之间的资源分割, 降低了虎豹之间的资源利用与干涉型竞争, 使得虎并不需要对豹产生区域性空间排除, 而只在小尺度或行为上限制豹(Karanth & Sunquist, 1995)。例如在印度的那伽拉霍雷国家公园和班迪普尔虎保护区(Bandipur Tiger Reserve)等区域, 丰富的大型猎物资源(印度野牛、水鹿、白斑鹿)承载了较高的虎密度(12.09 ± 0.91 (SE)只/100 km²), 同时也有效缓解了虎对豹的生态压制(Jhala et al, 2015)。

第2个水平: 该情况下中型猎物资源丰富而大型猎物资源并不丰富。虽然也可以使虎保持较高的密度, 但是大型猎物资源的短缺使得虎更多地捕食中型猎物进而增加与豹的资源利用型竞争; 而对于中型猎物的资源竞争也会增加虎豹之间的干涉型竞争, 此时虎对豹表现出区域性空间排除(Harihar et al, 2011)。例如尼泊尔的奇旺国家公园、印度的拉贾尼国家公园等(Seidensticker, 1976)。

第3个水平: 大中型猎物都不丰富。较低的猎物生物量使得虎密度往往不足1只/100 km² (Wang et al, 2018), 继而导致虎对于豹的生态限制能力丧失, 虎

表2 大中型猎物丰富度对虎豹区域共存的影响

Table 2 Effects of large and medium-sized prey abundance on coexistence of tigers and leopards

大型猎物 Large prey (>176 kg)	中型猎物 Medium-sized prey (31–175 kg)	虎豹区域共存 Regional coexistence	代表性分布区域 Representative distribution region
丰富 Rich	丰富 Rich	虎不会空间排除豹, 豹在小尺度或行为上躲避虎 Leopards will not be excluded by tigers but avoid in fine scale or behaviorally	那加拉霍雷国家公园, 印度 Nagarahole National Park, India
不丰富 Not rich	丰富 Rich	虎占据优质生境, 豹被空间排除至劣质生境 Tigers occupy prime habitat and exclude leopards to inferior habitats	奇旺国家公园, 尼泊尔 Chitwan National Park, Nepal
不丰富 Not rich	不丰富 Not rich	虎豹密度较低, 不能完全空间排除对方 Tigers and leopards have a low density and can not completely exclude each other	东北虎豹国家公园, 中国 Amur Tiger and Leopard National Park, China
匮乏 Scarcity	不丰富 Not rich	虎区域灭绝 Tigers regional extinction	博河野生动物保护区, 柬埔寨 Srepok Wildlife Sanctuary, Cambodia
匮乏 Scarcity	匮乏 Scarcity	虎豹区域灭绝 Tigers and leopard regional extinction	南埃普洛伊国家保护区, 老挝 Nam Et-Phou Louey National Protected Area, Laos

豹彼此不能完全空间排除对方, 因此达到区域共存(Steinmetz et al, 2013; Li et al, 2019)。例如泰国奎武里国家公园虎密度约为1只/100 km²(Steinmetz et al, 2013), 而中国东北虎密度只有0.20–0.27只/100 km²(Wang et al, 2018), 较低的密度使得虎无法对豹产生区域性空间排除, 也无法在精细尺度对豹进行限制(Steinmetz et al, 2013; Li et al, 2019)。

第4个水平: 大型猎物严重匮乏的同时中型猎物也不丰富, 该区域只能承载豹而虎灭绝。例如柬埔寨的博河野生动物保护区(Srepok Wildlife Sanctuary)(Rostro-García et al, 2018)。

第5个水平: 大中型猎物都严重匮乏, 此时虎豹均区域性灭绝。例如老挝的南埃普洛伊国家保护区(Nam Et-Phou Louey National Protected Area)因为严重的盗猎和生境退化而导致猎物资源不断丧失, 最终无法承载虎豹生存(Rasphone et al, 2019)。

2 时间生态位竞争与共存

时间生态位是指不同物种对资源利用在时间上的分化, 是生态位理论中的重要组成部分(Hutchinson, 1957, 1959)。时间也可以看作一种限制性资源, 为食肉动物提供了一种行为机制来降低物种之间的干涉型竞争并促进共存(Halle, 2000)。动物的活动节律是描述其时间生态位的主要方式, 也是描述一天中动物怎样分配活动时间的一种量化方式(Schoener, 1974)。活动节律是动物在长期进化过程中形成的一种较为固定的行为模式, 受到生物机体内在调节与外在因素的共同影响, 以适应自然环

境的周期性变化(Kronfeld-Schor & Dayan, 2003)。光照和温度是影响食肉动物和有蹄类猎物活动节律的重要因素(Nouvellet et al, 2012)。很多有蹄类猎物都表现出夜行性或晨昏活动的特点, 而在中午活动强度较低(Ramesh et al, 2012a)。这是因为夜间和晨昏时段可以增加有蹄类猎物活动时的隐蔽性, 此外夜晚较低的环境温度有利于散热, 这一特征在热带较为明显(Rahman & Mardiasuti, 2021)。顶级捕食者的活动节律一般与主要有蹄类猎物保持高度的同步性, 以提高它们的捕食成功率, 因此顶级捕食者多具有夜行性和晨昏活动的特点(Astete et al, 2017), 而次要竞争者的活动节律在与猎物保持较高一致性的同时, 还要避开顶级捕食者的活动高峰期。很多情况下次要竞争者的活动节律需要在接近猎物和躲避顶级捕食者之间进行权衡以获得最大的生态收益(Li et al, 2019)。食肉动物之间的时间生态位关系具有更大的灵活性和可塑性, 当次要竞争者在时间生态位遭受顶级捕食者的生态限制时, 可以迅速而灵活地改变活动方式以降低与顶级捕食者的相遇; 而当顶级捕食者的生态胁迫降低或消失时, 次要竞争者又可以迅速恢复原有的活动节律(Grassman, 1999)。

时间生态位分离是豹避免虎干涉型竞争最有效的方式(Ramesh et al, 2012a)。虎作为顶级捕食者, 它们的活动节律与大中型猎物具有高度的一致性, 在各分布区域总体表现出夜行性或晨昏活动的特点(Steinmetz et al, 2013; Karanth et al, 2017; Li et al, 2019), 同域分布的豹为避开虎则更多表现出昼行

性节律(Ramesh et al, 2012a; Rayan & Linkie, 2016)。在中国东北, 豹偏好白天活动以避免晨昏和晚上活动的虎, 但豹仍与主要猎物梅花鹿和狍的活动节律保持较高的一致性, 这是二者在此区域共存的重要机制之一(Li et al, 2019)。在泰国卡肯野生生物保护区, 虎偏好捕食的水鹿、野猪等大中型猎物具有夜行性和晨昏活动的特点, 而豹偏好捕食的赤鹿等小型猎物则偏好白天活动。昼行性活动的豹虽然与水鹿具有较低的时间生态位重叠程度($\Delta = 0.41$), 但却与赤鹿的活动规律具有较高的一致性($\Delta = 0.80$) (Vinitpornsawan & Fuller, 2020)。然而, 在虎缺失或密度较低的区域, 豹又会表现出夜行性与晨昏活动的特点(Grassman, 1999)。例如, 马来西亚的柏隆皇家公园(Royal Belum State Park)比附近的德孟莪森林保护区具有更高的虎和猎物密度, 该公园中的豹比德孟莪森林保护区内的豹表现出更强的昼行性活动节律(Rayan & Linkie, 2016)。因此虎豹之间的时间生态位分离可能既是它们为缓解种间干涉型竞争而导致的, 也可能是虎豹为缓解资源利用型竞争而选择不同活动节律的猎物的结果(Ramesh et al, 2012a)。

虎豹在活动时间相互避开的同时, 还要避免人类活动的高峰期。例如在尼泊尔的奇旺国家公园, 虎主要分布在人为干扰程度较低的公园内部, 具有夜行性活动特征。在公园外部人类活动较高且主要在白天进行生产活动, 这就使得豹在公园内部表现为昼行性以在时间生态位上躲避虎, 在公园外部则为夜行性以躲避人类(Carter et al, 2015)。由此可见, 豹的活动节律具有较高的灵活性和可塑性, 是猎物活动、人为干扰和虎生态胁迫权衡的结果(Ngoprasert et al, 2007)。豹作为一种机会主义捕食者, 在面对各种生态胁迫所表现出的容忍性能够提高豹对自然资源的利用效率, 从而促进豹更好地在人为干扰景观与虎进行区域共存(Ramesh et al, 2012a)。

3 营养生态位竞争与共存

营养生态位竞争是食肉动物在空间和时间生态位产生交互作用的基础, 对于促进食肉动物区域共存起到重要作用(李治霖等, 2021)。捕食者的食物组成和营养生态位宽度主要由它们的体型所决定,

此外季节、环境生产力、气候条件和猎物可获得性等因素也会影响捕食者食性(Soe et al, 2017; McCain et al, 2018; Lanszki et al, 2022)。不同物种在营养收益最大化的同时都会尽量降低与其他食肉动物的食性重叠来促进共存, 但不同营养级的食肉动物却表现出不同的竞争策略(Ramesh et al, 2009)。大型食肉动物群落中的顶级捕食者是大型猎物的专性捕食者, 而次要竞争者则表现出更为灵活的策略, 可以根据猎物资源变化而灵活选择猎物类型(Lanszki et al, 2019)。当猎物资源丰富时, 食肉动物种间资源利用型竞争程度较低, 各种食肉动物都会偏好捕食能量收益较大的大型有蹄类, 导致食肉动物之间的营养生态位宽度较窄而食性重叠程度较高; 当猎物资源匮乏时, 食肉动物种间的资源利用型竞争程度增高, 食肉动物会转为捕食能量收益较低的小型猎物, 导致食肉动物之间的营养生态位宽度变宽而食性重叠程度降低(Steinmetz et al, 2021)。因此猎物的种群多度和物种多样性对调控食肉动物营养生态位关系起到重要作用。当猎物资源匮乏时, 食肉动物个体需要平衡种内和种间竞争压力的增加, 结果就是在食肉动物种群水平表现为营养生态位宽度不断增加, 在群落水平表现为不同物种之间营养生态位不断分化。

虎豹食性选择差异既是种间竞争的主要体现, 也是促进它们区域共存的重要因素。虎豹捕食的大型猎物主要包括印度野牛、水鹿、蓝牛羚等, 中型猎物主要包括白斑鹿、梅花鹿、野猪等, 小型猎物主要包括赤鹿、狍、斑鬃鹿和灵长类等。虎豹对猎物体型大小的选择差异可以有效降低种间竞争强度, 虎偏好中大型有蹄类猎物, 而豹偏好中小型猎物(Mondal et al, 2012b; Ramesh et al, 2012b; Kerley et al, 2015; Sugimoto et al, 2016)。其次, 豹相较于虎具有更宽的营养生态位。虎是有蹄类猎物的专性捕食者, 大型鹿类和野猪的可利用性对于虎种群的维持具有决定性作用(Miquelle et al, 2010; Hayward et al, 2012)。豹属于机会主义捕食者, 除有蹄类猎物外还捕食小型食肉动物、灵长类、啮齿类、鸟类和爬行类等(Selvan et al, 2013; Simcharoen et al, 2018)。猎物因素对虎豹种间相互作用起决定性影响, 猎物多度可直接影响虎豹之间的资源利用型竞争, 同时也间接调控干涉型竞争和区域共存。虎豹可以从物

种、体型、年龄、性别等多角度对猎物进行选择捕食(Andheria et al, 2007), 多样性较高的猎物种群将更有利于虎豹区域共存(Karanth & Sunquist, 1995), 而在不同的猎物丰富度条件下虎豹会选择不同的捕食策略和共存模式(Steinmetz et al, 2021)。根据最优觅食理论, 虎豹体型的差异决定了其最佳猎物选择的差异。在尼泊尔的奇旺国家公园, 虎经常捕食体重为50–100 kg的猎物, 而豹捕食猎物体重范围为25–50 kg (Seidensticker, 1976)。然而, 当猎物丰富度很高时, 虎豹都会表现出倾向大中型猎物的“专性”食性策略, 此时虎豹捕获低价值的小型猎物所获得的收益要远小于捕获高能量大型猎物所获得的收益(Stephens et al, 2008)。因此, 猎物资源丰富时虎豹具有较窄的食性生态位宽度和较高的食性重叠。例如, 在猎物资源丰富的印度那伽拉霍雷自然保护区虎豹的食性重叠系数可高达0.94 (Karanth & Sunquist, 1995)。随着猎物资源的不断下降, 特别是大型猎物丰富度的降低, 可直接导致虎捕食效率降低和对豹资源利用型竞争的增强(Odden et al, 2010)。设虎豹捕捉大型猎物所获得收益为 $E/(s+h)$, 其中 E 表示猎物的能量含量, s 表示捕食者搜寻猎物所耗费的时间, h 表示处理猎物所需时间。在猎物资源丰富时, $E/(s+h) \approx E/h$, 随着猎物资源降低, 搜寻猎物所耗费的时间将不断增加。当 $E/(s+h) < E/h$ 时, 虎就会放弃大型猎物而选择稍小型猎物(Woodroffe et al, 2007)。研究表明, 当猎物生物量密度小于 $1,000 \text{ kg/km}^2$ 时, 虎会放弃捕食大型猎物而转向捕食中小型猎物(Karanth, 1995)。与此同时, 虎在低猎物密度时会增加搜寻强度, 导致虎豹遇见率增加, 继而增加虎豹干涉型竞争强度(Odden et al, 2010)。因此在猎物资源贫瘠的区域, 虎豹会表现出较大的食性生态位宽度和较低的食性重叠来降低种间竞争。例如在猎物资源匮乏的泰国奎武里国家公园, 虎豹食性重叠系数只有0.53, 此时豹放弃捕食印度野牛、水鹿等大型猎物而增加对猪獾(*Arctonyx collaris*)、椰子狸(*Paradoxurus hermaphroditus*)、帚尾豪猪(*Atherurus macrourus*)、食蟹猴(*Herpestes urva*)以及灵长类和爬行类的捕食, 使得豹表现出更加宽泛的营养生态位(Steinmetz et al, 2021)。这表明当猎物种群密度较低时, 物种多样性会在促进虎豹区域共存中发挥更大的作用, 因此

在进行虎豹分布区域生境修复时, 不仅需要提高猎物的种群密度, 更要优先恢复猎物的物种多样性。

4 人类干扰的影响

栖息地破碎化不仅导致了食肉动物种群的衰退, 更会改变物种之间原有的相互作用关系(Soulé et al, 2003)。人为干扰对食肉动物生态位分离影响主要有以下三种方式: (1)人为干扰抑制生态位分离, 导致食肉动物集团内竞争增加而使食肉动物群落的丰富度和多样性降低; (2)人为干扰使食肉动物生态位分离和集团内捕食变得不平衡, 继而影响群落稳定性; (3)人为干扰促进生态位分离, 使得食肉动物集团内竞争强度降低, 群落丰富度增加(Séque et al, 2020)。虽然大型食肉动物种群对人为干扰具有较强的敏感性, 但是人为干扰在影响食肉动物种间关系时对不同物种的影响作用却是不同的(Alberti et al, 2003)。顶级捕食者对人为干扰往往表现出回避, 而次要竞争者有时会把人为干扰作为避难所, 通过增加与人为干扰的生态位重叠继而降低与顶级捕食者的干涉型竞争(Deuel et al, 2017)。即同域分布的竞争性食肉动物在人类主导的系统中, 可以通过对人类活动忍受的差异性反应来重塑食肉动物之间的关系(李治霖等, 2021)。但过度的人为干扰也可以通过直接或间接作用降低食肉动物和猎物的种群密度, 最终减弱食肉动物种间竞争的强度(Li et al, 2019)。

亚洲区域的毁林、道路和居民点建设等各种人类生产设施降低了虎豹的生境适宜性, 同时也给虎豹区域共存带来了严峻挑战。研究表明各种类型的人为干扰可以对食肉动物的时空间利用、警戒行为、生境选择、移动策略和猎物选择产生影响继而潜在影响食肉动物的区域共存(Oriol-Cotterill et al, 2015)。例如, 道路和居民点等人工设施可以通过影响虎豹的空间分布而改变它们的种间关系。虎豹对于居民点经常都表现出明显的空间回避(Henschel et al, 2011; Wang et al, 2018), 因此虎豹共同出现的概率随着居民点密度的增高而降低(Penjor et al, 2022)。虽然道路会显著降低虎豹的种群密度和占域率, 但是虎有时也会将林间道路作为巡视领地的通道而豹则对道路表现出明显的空间回避(Qi et al, 2015; Wang et al, 2018)。例如东北虎频繁使用林中

的土路进行移动,而豹则偏好利用山脊的兽径,生境选择的差异是这两种大型猫科动物在有限空间内共存的重要因素(Li et al, 2019)。即便如此,仍不能忽视道路对虎的负面影响。在俄罗斯远东地区,道路会明显增大虎的捕猎难度并促使虎很快地放弃捕获的猎物,同时道路也会增加幼崽的死亡率(Kerley et al, 2002)。

除人工设施以外,林产品采摘、林下养殖、旅游等人类自身的活动也可以通过营造景观恐惧而改变虎豹的行为和活动方式继而直接影响它们的种间关系。当虎豹的空间关系受人类活动影响发生改变时,它们必然需要调整活动方式和捕食策略来促进区域共存。在南亚和东南亚等区域,虎对于人为干扰活动表现出较为严格的时空间回避,常为夜行性活动并占据干扰程度较低的优质生境(Kafley et al, 2019; Li et al, 2019),而豹在遭受来自于虎和人为干扰双重胁迫的同时具有较高的行为可塑性。例如,在尼泊尔奇旺国家公园和印度拉贾尼国家公园,虎占据公园内部的优质生境,而豹多分布于人类活动频繁的劣质生境(Harihar et al, 2011; Carter et al, 2015),该区域的豹多表现为夜行性活动以避免人类的活动高峰期,同时较多地捕食小型猎物和圈养的家畜(Bhattarai & Kindlmann, 2012)。而在东北亚区域,豹相比于虎对人类活动有着更为严格的空间回避(Wang et al, 2016),该区域豹表现为昼行性活动而虎则为夜行性活动(Li et al, 2019),因此在东北亚区域豹主要通过空间生态位的分化避免人类活动的影响,而虎主要通过时间生态位的分化降低与人类的相遇概率,但在强人类干扰下豹会降低白天的活动进而加剧与虎在时间生态位的竞争。不同区域的虎豹种群会采取不同的生态位策略来降低人类活动和干涉型竞争所带来的负面影响,选择不同的生态位策略需要跟当地环境背景和人为干扰类型相契合,以达到虎豹种群的收益最大化(李治霖等, 2021)。

人为干扰也可以通过影响猎物种群数量继而间接作用于虎豹种间关系和密度。目前家牛和其他牲畜已经占据了地表1/4的面积,放牧成为人类使用陆地最频繁的生产活动(Steinfeld et al, 2006)。家畜与有蹄类猎物之间的竞争导致猎物小型化,已成为限制虎豹种群增长的主要因素(Kumaraguru et al,

2011; Wang et al, 2016)。家畜可以从空间、时间和营养3个维度对虎豹进行生态影响,从而加剧虎豹之间的集团内捕食和干涉型竞争强度。在空间上,高放牧强度可以显著降低林下灌草层植物生物量,从而降低栖息地对大中型有蹄类猎物的承载力,并最终通过级联效应对虎豹产生空间排除作用(王乐等, 2019)。在尼泊尔的奇旺国家公园,放牧干扰产生的空间排除作用虽然会显著增加虎豹共同出现的概率,但并不利于虎豹长期稳定共存(Kafley et al, 2019)。在时间上,家畜多表现出昼行性活动特点,迫使同样昼行性活动的豹改变活动方式而增加晨昏和夜晚活动的强度,加剧虎豹时间生态位上的竞争(Li et al, 2019)。在营养生态位上,家畜可以和野生有蹄类猎物产生强烈的资源利用型竞争,继而降低虎豹栖息地的猎物资源质量,这不仅会加剧虎豹对野生有蹄类猎物的竞争,更会导致虎豹大量捕杀家畜,从而加剧人兽冲突(Bhattarai & Kindlmann, 2018)。即使在放牧强度区域,虎豹仍以野生有蹄类作为主要食物,例如,在印度萨里斯卡保护区,野生有蹄类猎物在虎豹食谱中分别占78.5%和71.8%,而家畜只占到19.4%和7.1% (Mondal et al, 2012a);在猎物资源丰富的印度阿纳马莱老虎保护区(Anamalai Tiger Reserve),虎豹则不会对家畜进行捕食(Kumaraguru et al, 2011)。因此,家畜并不能代替野生有蹄类来承载虎豹的区域共存,降低甚至消除放牧干扰对提高虎豹栖息地质量具有重要意义。除了放牧干扰,非法盗猎也已经成为全球范围内大型哺乳动物种群衰败的重要因素,严重干扰了虎豹等大型食肉动物的区域共存(Gallego-Zamorano et al, 2020)。高强度的盗猎使东南亚的越南、马来西亚、老挝、柬埔寨等国家已成为大型哺乳动物种群衰退的重灾区,这也是导致该区域虎豹种群大量灭绝的主要原因(Ben fez-López et al, 2019)。打击盗猎行为既是促进虎豹种群长期稳定共存的关键,也是各虎豹分布区管理工作的重点。此外,人类干扰还可能加剧传染病在虎豹及猎物种群中的传播,继而影响虎豹的种间竞争和区域共存(Mulia et al, 2021)。

5 总结与展望

亚洲不同区域的栖息地背景、猎物资源和人类

干扰存在较大差异, 导致了虎和豹在各个区域的相互作用模式不尽相同, 即虎豹共存和竞争没有单一的机理(Odden et al, 2010; Lovari et al, 2015)。虎豹生存都是取决于当地的生境状况、猎物资源和干扰等因素, 并在空间、时间和营养等生态维度上对生态机会和风险进行权衡以促进共存。技术的发展极大地促进了虎豹共存研究, 早期只能通过骑着大象对虎豹活动进行直接的目视观察(Seidensticker, 1976), 而如今虎豹等食肉动物共存研究已经成为一个结合项圈跟踪、人工智能、红外相机监测和分子生物学等多种技术的综合性研究领域(Kumar et al, 2020; 王天明等, 2020; Shao et al, 2021)。但目前虎豹区域共存研究仍存在一定空缺, 未来的研究应着重在以下各方面深入探索:

(1)虎豹共存研究存在严重的区域不平衡。本文综述的36篇研究中, 南亚占72%, 东南亚占20%, 而东北亚仅占8%。东北亚和东南亚虎豹共存研究较少, 一方面原因是该区域虎豹种群密度较低, 共域范围较为有限。例如, 在东北亚虎虽然有着近20多万平方公里的分布范围(Carroll & Miquelle, 2006), 但东北虎和东北豹共存的范围却不到1万km² (Vitkalova et al, 2018); 另一方面是东北亚和东南亚虎豹研究仍存在不全面、不系统的问题。例如, 至今未见到有关马来西亚的马来虎和印支豹在营养生态位关系方面的研究。虽然该区域的热带雨林气候增加了收集虎豹有效遗传样本的难度, 但可以通过长期的数据积累来弥补(Rayan & Linkie, 2016)。不同的虎豹分布区在地质结构、植被构成、猎物资源和人为干扰等方面存在较大差异, 因此在不同环境背景下探究虎豹种间竞争模式, 有利于增进对虎豹区域共存的综合理解(Li et al, 2019; Kumar et al, 2020)。在东南亚区域存在严重的盗猎和毁林现象(Ben fez-López et al, 2019), 在此背景下探究虎豹竞争与共存机制不仅可以丰富该区域虎豹的生物学研究基础, 更可以针对性地对大型食肉动物的群落管理和恢复提供科学支撑(Gallego-Zamorano et al, 2020)。虎豹共存研究的不平衡性还体现在具体的保护区方面。印度的那伽拉霍雷、尼泊尔的奇旺和泰国的奎武里保护区具有较高的科研关注度, 这些区域发表的相关研究占到本文综述的50%, 成为虎豹共存研究的明星区域。与此同时, 诸如不丹的吉格

梅-多吉国家公园(Jigme Dorji National Park)和马来西亚的柏隆皇家公园等区域的科研关注度较低, 造成该区域的虎豹共存研究基础十分薄弱。印度的蓬其国家公园(Pench National Park)、坎哈老虎保护区(Kanha Tiger Reserve)、班达迦老虎保护区(Bandhavgarh Tiger Reserve)等虎豹分布区目前还未发现有虎豹共存研究。科研关注度的不平衡可能导致保护力度和管理政策向明星保护区倾斜, 最终不利于以虎豹为旗舰物种的生物群落整体保护和稳定共存。

(2)缺乏多维度、多尺度虎豹竞争和共存的研究。虎豹种群需要根据具体的环境条件在空间、时间和营养生态维度进行适当的调整以促进区域共存。因此, 同时从多个生态位维度探究虎豹的种间竞争有利于增进对二者区域共存的理解。但本文综述的研究中绝大多数只从一维或者二维的时空间生态位分析虎豹竞争与共存机制, 而严重缺乏同时从空间-营养、时间-营养或空间-时间-营养等多维度的研究(表1)。从单一生态位维度去考虑物种关系势必会造成信息的丢失以及结果的片面性, 从多个生态位维度探究虎豹竞争与共存机制是未来工作的重点。

目前的研究大多从种群尺度探究它们的种间竞争和共存, 而少有研究能够从个体尺度来探究这一问题。同域分布的大型食肉动物个体除了面临其他物种所带来的集团内捕食和干涉型竞争的风险, 也要在家域面积、交配权和猎物资源等方面与同物种的其他个体产生竞争(Rich et al, 2012; Pilfold et al, 2014)。因此, 虎豹的区域共存也需要充分权衡种间和种内的生态竞争。在印度那伽拉霍雷保护区, 虎豹在同物种不同个体间的空间重叠程度要远低于种间的空间重叠, 表明虎豹种内的空间生态位竞争强度要远大于种间竞争(Kumar et al, 2020)。此外, 项圈数据表明该区域虎豹的不同个体在生境选择上存在巨大的差异, 更说明了从个体尺度探究虎豹竞争与共存研究的必要性。目前基于体侧花纹的形态学和基于粪便的分子生物学个体识别技术已经十分成熟, 这能为从个体尺度探究虎豹的竞争和共存提供支持(Dou et al, 2016; Wang et al, 2018)。目前能够从个体水平阐述虎豹竞争与共存机制的研究十分困乏, 本综述评价的研究中仅有1篇从个体尺

度探究了虎豹的空间生态位关系(Kumar et al, 2020), 而从个体尺度探究时间和营养生态位关系的研究还未见报道。本文综述的研究中约80%在评估虎豹时空间生态位关系时都使用了红外相机监测技术, 而使用项圈技术的只占约10%, 这极大限制了从个体尺度对虎豹竞争和共存进行更为精细化分析。研究表明, 使用红外相机数据进行物种时间生态位重叠程度评估会比使用卫星项圈数据得到更高的估计值(Lashley et al, 2018), 因此未来的研究需要引入多种监测方法并从不同尺度评估虎豹竞争和共存机制。近几年人工智能、环境DNA、高通量测序和宏条形码等技术的发展极大地促进了食肉动物的研究与监测, 应该在未来的虎豹竞争与共存研究中发挥更大的作用(Shao et al, 2021; 李治霖等, 2021)。

(3)开展长周期、大范围、量化的虎豹共存研究。受监测区域和监测技术的限制, 目前虎豹竞争与共存研究的周期普遍较短(1.53 ± 1.52 (SD)年, 表1)。野生动物的共存是一种相对稳定状态, 需要以动态的眼光去审视虎豹的区域共存, 因此开展长期的监测和研究有利于增进虎豹竞争和共存的动态理解(李治霖等, 2021)。在研究范围方面, 当前研究多关注单一的虎豹分布区或沿某一环境梯度变化下的几个区域, 少有研究能够从虎豹分布的全域范围对它们的共存机制进行分析和归纳(Karanth et al, 2017; Steinmetz et al, 2021)。虽然各区域的虎豹会因不同的生境和猎物情况而表现出不同的共存策略, 但大范围的虎豹共存研究更有助于我们识别调控虎豹区域共存的关键性生物和非生物因子, 从而更好地帮助管理者缓解人类威胁。未来的研究需要定量地探究亚洲区域虎豹种间竞争强度和生态位关系受猎物、干扰、环境和虎豹自身密度等因素的生态驱动方式, 重点需要关注虎豹种间相互作用受生物-非生物类因素影响的生态阈值效应。因此我们呼吁在未来开展更多的跨区域性和量化的整合研究, 使虎豹竞争与共存研究不断走向精细化、精准化和规范化。

(4)探究同域其他大型食肉动物对虎豹竞争和共存的影响。本综述共检索到与虎豹同域分布的其他大型食肉动物3科10属12种, 主要为棕熊(*Ursus arctos*)、亚洲黑熊(*U. thibetanus*)、马来熊(*Helarctos*

malayanus)、懒熊(*Melursus ursinus*)、豺、狼(*Canis lupus*)、亚洲胡狼(*C. aureus*)、条纹鬣狗(*Hyaena hyaena*)、金猫(*Catopuma temminckii*)、云豹(*Neofelis nebulosa*)、猞猁(*Lynx lynx*)、雪豹(*P. uncia*)等。豺作为南亚和东南亚的广布物种, 能对虎豹的共存产生较强的影响(Phumanee et al, 2021)。在虎、豹、豺同域分布的区域, 豺在受到虎生态压制的同时也会对豹产生较强的生态竞争作用。豺偏好捕食白斑鹿、赤麂等中小型有蹄类猎物, 在印度班迪普尔等猎物资源丰富的区域, 虎、豹、豺3者可以通过捕食不同大小猎物种类的分化来降低种间竞争以促进区域共存(Andheria et al, 2007)。而在泰国奎武里等猎物资源较差的区域, 虎会占据优势生境而把豹和豺排斥到劣质生境, 但具有较强生态竞争能力的豺又会反向把豹限制到虎的主要分布区, 从而增加虎和豹空间相遇的概率, 继而加剧虎豹之间的干涉型竞争, 此时豹只能增加昼行性活动强度来减少与虎的时间生态位重叠, 以降低二者之间的种间竞争(Steinmetz et al, 2013)。雪豹与虎、豹主要同域分布于喜马拉雅山南麓区域, 但由于雪豹多活动于海拔4,000 m以上区域, 而虎、豹、豺等食肉动物多分布于海拔4,000 m以下的区域, 因此, 雪豹对虎豹种间关系的影响较小(Thinley et al, 2018)。除此之外, 其余食肉动物对虎豹竞争与共存的研究还未见系统性评估, 需要在今后的研究中重点关注。

(5)探究疾病对虎豹竞争和共存的影响。近些年, 疾病已成为威胁食肉动物种群及其猎物的一个重要因素。犬瘟热是一种近乎全球分布的多宿主单链RNA病毒(Deem et al, 2000), 它的暴发已经被证实与几个野生动物种群的衰退或濒临灭绝有关, 包括狮子(*Panthera leo*) (Roelke-Parker et al, 1996)和埃塞俄比亚狼(*Canis simensis*) (Gordon et al, 2015)。目前, 犬瘟热已成为俄罗斯、印度等多个国家虎豹种群生存的新威胁(Miquelle et al, 2015; Gilbert et al, 2020; Mulia et al, 2021), 能够从猫科和犬科等小型食肉动物传染给野生虎豹(Kumbhojkar et al, 2021)。犬瘟热能够使虎豹小种群短期内有高的灭绝概率(Gilbert et al, 2014), 以此削弱和瓦解虎豹之间原有的集团内捕食关系, 并导致动物群落的营养级联效应。自2018年底以来, 亚洲暴发的非洲猪瘟疫情对当地猪种和社会经济安全构成了重大威胁, 一旦感

染几乎造成野猪100%的病死率, 亚洲特有的猪种数量和活动范围都非常小, 可能不足以抵御疾病最初的致命冲击(Luskin et al, 2021)。疾病可通过影响猎物种群而间接影响虎豹区域共存, 但犬瘟热和非洲猪瘟等病毒对虎豹种群及其区域共存的影响还不清楚, 需要今后的持续关注。

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

- Alberti M, Marzluff JM, Shulenberg E, Bradley G, Ryan C, Zumbrunnen C (2003) Integrating humans into ecology: Opportunities and challenges for studying urban ecosystems. *BioScience*, 53, 1169–1179.
- Andheria AP, Karanth KU, Kumar NS (2007) Diet and prey profiles of three sympatric large carnivores in Bandipur Tiger Reserve, India. *Journal of Zoology*, 273, 169–175.
- Astete S, Marinho-Filho J, Kajin M, Penido G, Zimbres B, Sollmann R, Jácomo ATA, Tôres NM, Silveira L (2017) Forced neighbours: Coexistence between jaguars and pumas in a harsh environment. *Journal of Arid Environments*, 146, 27–34.
- Ben fez-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 (2012) Interactions between Bengal tiger (*Panthera tigris*) and leopard (*Panthera pardus*): Implications for their conservation. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2075–2094.
- 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.
- Brown JS, Laundré JW, Gurung M (1999) The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80, 385–399.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119–125.
- Carroll C, Miquelle DG (2006) Spatial viability analysis of Amur tiger *Panthera tigris altaica* in the Russian Far East: The role of protected areas and landscape matrix in population persistence. *Journal of Applied Ecology*, 43, 1056–1068.
- Carter N, Jasny M, Gurung B, Liu JG (2015) Impacts of people and tigers on leopard spatiotemporal activity patterns in a global biodiversity hotspot. *Global Ecology and Conservation*, 3, 149–162.
- Charaspet K, Sukmasuang R, Khoewsree N, Plaard M, Paansri P, Keawdee B, Chanachai Y, Bhumpakphan N (2021) Spatial and temporal overlaps of top predators: Dhole, tiger and leopard, and their potential preys in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22, 580–592.
- Chase JM, Abrams PA, Grover JP, Diehl S, Chesson P, Holt RD, Richards SA, Nisbet RM, Case TJ (2002) The interaction between predation and competition: A review and synthesis. *Ecology Letters*, 5, 302–315.
- Costa HCM, Benchimol M, Peres CA (2021) Wild ungulate responses to anthropogenic land use: A comparative Pan-tropical analysis. *Mammal Review*, 51, 528–539.
- de Satgé J, Teichman K, Cristescu B (2017) Competition and coexistence in a small carnivore guild. *Oecologia*, 184, 873–884.
- Deem SL, Spelman LH, Yates RA, Montali RJ (2000) Canine distemper in terrestrial carnivores: A review. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 31, 441–451.
- Deuel NR, Conner LM, Miller KV, Chamberlain MJ, Cherry MJ, Tannenbaum LV (2017) Gray fox home range, spatial overlap, mated pair interactions and extra-territorial forays in southwestern Georgia, USA. *Wildlife Biology*, 2017(1), 1–10.
- 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.
- Dou HL, Yang HT, 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.
- Farris ZJ, Gerber BD, Karpanty S, Murphy A, Wampole E, Ratelolahy F, Kelly MJ (2020) Exploring and interpreting spatiotemporal interactions between native and invasive carnivores across a gradient of rainforest degradation. *Biological Invasions*, 22, 2033–2047.
- Fedriani JM, Fuller TK, Sauvajot RM, York EC (2000) Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125, 258–270.
- Gallego-Zamorano J, Ben fez-López A, Santini L, Hilbers JP, Huijbregts MAJ, Schipper AM (2020) Combined effects of land use and hunting on distributions of tropical mammals. *Conservation Biology*, 34, 1271–1280.
- 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 (2020) Distemper, extinction, and vaccination of the Amur tiger. *Proceedings of the National Academy of Sciences*,

- USA, 117, 31954–31962.
- 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 2022:e.T15955A214862019. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T15955A214862019.en>. (accessed on 2022-09-28)
- 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.
- Grassman LI (1999) Ecology and behavior of the Indochinese leopard in Kaeng Krachan National Park, Thailand. *Natural History Bulletin of the Siam Society*, 47, 77–93.
- Halle S (2000) Ecological relevance of daily activity patterns. In: *Activity Patterns in Small Mammals* (eds Halle S, Stenseth NC), pp. 67–90. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Harihar A, Pandav B, Goyal SP (2011) Responses of leopard *Panthera pardus* to the recovery of a tiger *Panthera tigris* population. *Journal of Applied Ecology*, 48, 806–814.
- Hayward MW, Jędrzejewski W, Jędrzejewska B (2012) Prey preferences of the tiger *Panthera tigris*. *Journal of Zoology*, 286, 221–231.
- Henschel P, Hunter LTB, Coad L, Abernethy KA, Mühlenberg M (2011) Leopard prey choice in the Congo Basin rainforest suggests exploitative competition with human bushmeat hunters. *Journal of Zoology*, 285, 11–20.
- Holt RD, Polis GA (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, 149, 745–764.
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. *Bulletin of Mathematical Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93, 145–159.
- Jacobson AP, Gerngross P, Lemeris JR Jr, Schoonover RF, Anco C, Breitenmoser-Würsten C, Durant SM, Farhadinia MS, Henschel P, Kamler JF, Laguardia A, Rostro-García S, Stein AB, Dollar L (2016) Leopard (*Panthera pardus*) status, distribution, and the research efforts across its range. *PeerJ*, 4, e1974.
- Jensen PG, Humphries MM (2019) Abiotic conditions mediate intraguild interactions between mammalian carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 88, 1305–1318.
- Jhala YV, Qureshi Q, Gopal R (2015) *The Status of Tigers, Copredators & Prey in India 2014*. National Tiger Conservation Authority, New Delhi.
- Joseph S, Thomas AP, Satheesh R, Sugathan R (2007) Foraging ecology and relative abundance of large carnivores in Parambikulam Wildlife Sanctuary, southern India. *Zoos' Print Journal*, 22, 2667–2670.
- Kafley H, Lamichhane BR, Maharjan R, Khadka M, Bhattarai N, Gompper ME (2019) Tiger and leopard co-occurrence: Intraguild interactions in response to human and livestock disturbance. *Basic and Applied Ecology*, 40, 78–89.
- Karanth KU (1995) Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*, 71, 333–338.
- Karanth KU, Srivathsa A, Vasudev D, Puri M, Parameshwaran R, Kumar NS (2017) Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20161860.
- Karanth KU, Sunquist ME (1995) Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology*, 64, 439–450.
- Karanth KU, Sunquist ME (2000) Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology*, 250, 255–265.
- 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.
- Kronfeld-Schor N, Dayan T (2003) Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 153–181.
- Kumar AV, Karanth KU, Jathanna D (2020) Tigers and leopards coexist despite similarities in space use and habitat selection. *Cat News*, 71, 20–23.
- Kumaraguru A, Saravanamuthu R, Brinda K, Asokan S (2011) Prey preference of large carnivores in Anamalai Tiger Reserve, India. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 627–637.
- Kumbhojkar S, Yosef R, Kosicki JZ, Kwiatkowska PK, Tryjanowski P (2021) Dependence of the leopard *Panthera pardus fusca* in Jaipur, India, on domestic animals. *Oryx*, 55, 692–698.
- Lamichhane BR, Leirs H, Persoon GA, Subedi N, Dhakal M, Oli BN, Reynaert S, Sluydts V, Pokhrel CP, Poudyal LP, Malla S, De Iongh HH (2019) Factors associated with co-occurrence of large carnivores in a human-dominated landscape. *Biodiversity and Conservation*, 28, 1473–1491.
- Lanszki J, Hayward MW, Ranc N, Zalewski A (2022) Dietary flexibility promotes range expansion: The case of golden jackals in Eurasia. *Journal of Biogeography*, 49, 993–1005.
- Lanszki J, Heltai M, Kövics G, Zalewski A (2019) Non-linear relationship between body size of terrestrial carnivores and their trophic niche breadth and overlap. *Basic and Applied*

- Ecology, 38, 36–46.
- Lashley MA, Cove MV, Chitwood MC, Penido G, Gardner B, DePerno CS, Moorman CE (2018) Estimating wildlife activity curves: Comparison of methods and sample size. *Scientific Reports*, 8, 4173.
- Li ZL, Duo L, Li S, Wang TM (2021) Competition and coexistence among terrestrial mammalian carnivores. *Biodiversity Science*, 29, 81–97. (in Chinese with English abstract) [李治霖, 多立安, 李晟, 王天明 (2021) 陆生食肉动物竞争与共存研究概述. *生物多样性*, 29, 81–97.]
- Li ZL, Wang TM, Smith JLD, Feng RN, Feng LM, Mou P, Ge JP (2019) Coexistence of two sympatric flagship carnivores in the human-dominated forest landscapes of Northeast Asia. *Landscape Ecology*, 34, 291–305.
- Linnell JDC, Strand O (2000) Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, 6, 169–176.
- 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.
- Lovari S, Pokheral CP, Jnawali SR, Fusani L, Ferretti F (2015) Coexistence of the tiger and the common leopard in a prey-rich area: The role of prey partitioning. *Journal of Zoology*, 295, 122–131.
- Luskin MS, Meijaard E, Surya S, Walzer C, Linkie M (2021) African swine fever threatens Southeast Asia's 11 endemic wild pig species. *Conservation Letters*, 14, e12784.
- McCain CM, King SR, Szewczyk T, Beck J (2018) Small mammal species richness is directly linked to regional productivity, but decoupled from food resources, abundance, or habitat complexity. *Journal of Biogeography*, 45, 2533–2545.
- Miquelle DG, Goodrich JM, Smirnov EN, Stephens PA, Zaumyslova OY, Chapron G, Kerley LL, Murzin AA, Hornocker MG, Quigley HB (2010) Amur tiger: A Case Study of Living on the Edge. *Biology and Conservation of Wild Felids*, Oxford University Press, Oxford.
- 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.
- Mondal K, Gupta S, Bhattacharjee S, Qureshi Q, Sankar K (2012a) Prey selection, food habits and dietary overlap between leopard *Panthera pardus* (Mammalia: Carnivora) and re-introduced tiger *Panthera tigris* (Mammalia: Carnivora) in a semi-arid forest of Sariska Tiger Reserve, Western India. *Italian Journal of Zoology*, 79, 607–616.
- Mondal K, Gupta S, Bhattacharjee S, Qureshi Q, Sankar K (2012b) Response of leopards to re-introduced tigers in Sariska Tiger Reserve, Western India. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 4, 228–236.
- 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.
- Ngoprasert D, Lynam AJ, Gale GA (2007) Human disturbance affects habitat use and behaviour of Asiatic leopard *Panthera pardus* in Kaeng Krachan National Park, Thailand. *Oryx*, 41, 343–351.
- Nouvellet P, Rasmussen GSA, MacDonald DW, Courchamp F (2012) Noisy clocks and silent sunrises: Measurement methods of daily activity pattern. *Journal of Zoology*, 286, 179–184.
- Odden M, Wegge P, Fredriksen T (2010) Do tigers displace leopards? If so, why? *Ecological Research*, 25, 875–881.
- Oriol-Cotterill A, Valeix M, Frank LG, Riginos C, MacDonald DW (2015) Landscapes of coexistence for terrestrial carnivores: The ecological consequences of being downgraded from ultimate to penultimate predator by humans. *Oikos*, 124, 1263–1273.
- Palei HS, Sahu HK, Nayak AK (2021) Competition versus opportunism: Diet and trophic niche relationship of two sympatric apex carnivores in a tropical forest. *Acta Ecologica Sinica*. Doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.10.004
- Penjor U, Astaras C, Cushman SA, Kaszta Ż, MacDonald DW (2022) Contrasting effects of human settlement on the interaction among sympatric apex carnivores. *Proceedings of the Royal Society: B*, 289, 20212681.
- Phumanee W, Steinmetz R, Phoonjampa R, Bejraburnin T, Bhumpakphan N, Savini T (2021) Coexistence of large carnivore species in relation to their major prey in Thailand. *Global Ecology and Conservation*, 32, e01930.
- Pilfold NW, Derocher AE, Richardson E (2014) Influence of intraspecific competition on the distribution of a wide-ranging, non-territorial carnivore. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 425–435.
- Pokheral CP, Wegge P (2019) Coexisting large carnivores: Spatial relationships of tigers and leopards and their prey in a prey-rich area in lowland Nepal. *Écoscience*, 26(1), 1–9.
- Qi JZ, Shi QH, Wang GM, Li ZL, Sun Q, Hua Y, Jiang GS (2015) Spatial distribution drivers of Amur leopard density in Northeast China. *Biological Conservation*, 191, 258–265.
- Rahman DA, Mardiasuti A (2021) Factors influencing the activity patterns of two deer species and their response to predators in two protected areas in Indonesia. *Therya*, 12, 149–161.
- Ramesh T, Kalle R, Sankar K, Qureshi Q (2012a) Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology*, 287, 269–275.
- Ramesh T, Kalle R, Sankar K, Qureshi Q (2012b) Dietary partitioning in sympatric large carnivores in a tropical forest of Western Ghats, India. *Mammal Study*, 37, 313–321.

- Ramesh T, Snehalatha KSV, Qureshi Q (2009) Food habits and prey selection of tiger and leopard in Mudumalai Tiger Reserve, Tamil Nadu, India. *Journal of Scientific Transactions in Environment and Technovation*, 2, 170–181.
- 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.
- Rayan DM, Linkie M (2016) Managing conservation flagship species in competition: Tiger, leopard and dhole in Malaysia. *Biological Conservation*, 204, 360–366.
- Rich LN, Mitchell MS, Gude JA, Sime CA (2012) Anthropogenic mortality, intraspecific competition, and prey availability influence territory sizes of wolves in Montana. *Journal of Mammalogy*, 93, 722–731.
- 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 (2014) Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343, 1241484.
- Ritchie EG, Johnson CN (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12, 982–998.
- 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.
- Rostro-García S, Kamler JF, Ash E, Clements GR, Gibson L, Lynam AJ, McEwing R, Naing H, Paglia S (2016) Endangered leopards: Range collapse of the Indochinese leopard (*Panthera pardus delacouri*) in Southeast Asia. *Biological Conservation*, 201, 293–300.
- Rostro-García S, Kamler JF, Crouthers R, Sopheak K, Prum S, In V, Pin C, Caragiulo A, MacDonald DW (2018) An adaptable but threatened big cat: Density, diet and prey selection of the Indochinese leopard (*Panthera pardus delacouri*) in eastern Cambodia. *Royal Society Open Science*, 5, 171187.
- Sand SJ (2016) Spatial and Temporal Distributions and Interactions in a Neotropical Ground-dwelling Animal Community. Master dissertation, Norwegian University, Trondheim.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Seidensticker J (1976) On the ecological separation between tigers and leopards. *Biotropica*, 8, 225–234.
- Selvan KM, Veeraswami GG, Lyngdoh S, Habib B, Hussain SA (2013) Prey selection and food habits of three sympatric large carnivores in a tropical lowland forest of the Eastern Himalayan Biodiversity Hotspot. *Mammalian Biology*, 78, 296–303.
- Séñaque A, Gentle LK, López-Bao JV, Yarnell RW, Uzal A (2020) Human disturbance has contrasting effects on niche partitioning within carnivore communities. *Biological Reviews*, 95, 1689–1705.
- Shao XN, Lu Q, Xiong MY, Bu HL, Shi XY, Wang DJ, Zhao JD, Li S, Yao M (2021) Prey partitioning and livestock consumption in the world's richest large carnivore assemblage. *Current Biology*, 31, 4887–4897.
- Simcharoen A, Simcharoen S, Duangchantrasiri S, Bump J, Smith JLD (2018) Tiger and leopard diets in western Thailand: Evidence for overlap and potential consequences. *Food Webs*, 15, e00085.
- Soe E, Davison J, Sild K, Valdmann H, Laurimaa L, Saarma U (2017) Europe-wide biogeographical patterns in the diet of an ecologically and epidemiologically important mesopredator, the red fox *Vulpes vulpes*: A quantitative review. *Mammal Review*, 47, 198–211.
- Soh YH, Carrasco LR, Miquelle DG, Jiang JS, Yang J, Stokes EJ, Tang JR, Kang AL, Liu PQ, Rao M (2014) Spatial correlates of livestock depredation by Amur tigers in Hunchun, China: Relevance of prey density and implications for protected area management. *Biological Conservation*, 169, 117–127.
- Sohl H (2021) Vietnam's wild tigers are extinct, but it still has a role to play in saving them. <https://southeastasiaglobe.com/vietnam-tiger-trafficking/>. (accessed on 2021-09-22)
- Soulé ME, Estes JA, Berger J, del Rio CM (2003) Ecological effectiveness: Conservation goals for interactive species. *Conservation Biology*, 17, 1238–1250.
- Stein AB, Athreya V, Gerngross P, Balme G, Henschel P, Karanth U, Miquelle D, Rostro S, Kamler JF, Laguardia A (2016) *Panthera pardus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e. T15954A50659089. Gland, Switzerland: IUCN.
- Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar TD, Castel V, Rosales M, Rosales M, de HC (2006) Livestock's long shadow: Environmental issues and options. Food & Agriculture Org.
- Steinmetz R, Seuaturien N, Chutipong W (2013) Tigers, leopards, and dholes in a half-empty forest: Assessing species interactions in a guild of threatened carnivores. *Biological Conservation*, 163, 68–78.
- Steinmetz R, Seuaturien N, Intanajitjuy P, Inrueang P, Prempre K (2021) The effects of prey depletion on dietary niches of sympatric apex predators in Southeast Asia. *Integrative Zoology*, 16, 19–32.
- Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC (2008) Foraging: Behavior and Ecology. University of Chicago Press, Chicago.
- Sugimoto T, Aramilev VV, Nagata J, McCullough DR (2016) Winter food habits of sympatric carnivores, Amur tigers and Far Eastern leopards, in the Russian Far East. *Mammalian Biology*, 81, 214–218.

- Thapa K, Malla S, Subba SA, Thapa GJ, Lamichhane BR, Subedi N, Dhakal M, Acharya KP, Thapa MK, Neupane P, Poudel S, Bhatta SR, Jnawali SR, Kelly MJ (2021) On the tiger trails: Leopard occupancy decline and leopard interaction with tigers in the forested habitat across the Terai Arc Landscape of Nepal. *Global Ecology and Conservation*, 25, e01412.
- Thinley P, Rajaratnam R, Lassoie JP, Morreale SJ, Curtis PD, Vernes K, Leki L, Phuntscho S, Dorji T, Dorji P (2018) The ecological benefit of tigers (*Panthera tigris*) to farmers in reducing crop and livestock losses in the eastern Himalayas: Implications for conservation of large apex predators. *Biological Conservation*, 219, 119–125.
- Vanak AT, Fortin D, Thaker M, Ogden M, Owen C, Greatwood S, Slotow R (2013) Moving to stay in place: Behavioral mechanisms for coexistence of African large carnivores. *Ecology*, 94, 2619–2631.
- Vinitpornasawan S, Fuller TK (2020) Spatio-temporal correlations of large predators and their prey in western Thailand. *Raffles Bulletin of Zoology*, 68, 118–131.
- Vitkalova AV, Feng LM, Rybin AN, Gerber BD, Miquelle DG, Wang TM, Yang HT, Shevtsova EI, Aramilev VV, Ge JP (2018) Transboundary cooperation improves endangered species monitoring and conservation actions: A case study of the global population of Amur leopards. *Conservation Letters*, 11, e12574.
- Wang L, Feng JW, Tseveen A, Yang LM, Huang CM, Li D, Zhu XL, Feng LM, Wang TM, Ge JP, Mou P (2019) Forest cattle grazing affects understory food resource of ungulates in the eastern part of the Northeast Tiger and Leopard National Park. *Acta Theriologica Sinica*, 39, 386–396. (in Chinese with English abstract) [王乐, 冯佳伟, Tseveen A, 杨丽萌, 黄春明, 李栋, 朱新亮, 冯利民, 王天明, 葛剑平, 牟溥 (2019) 森林放牧对东北虎豹国家公园东部有蹄类动物灌草层食物资源的影响. *兽类学报*, 39, 386–396.]
- Wang SW, MacDonald DW (2009) Feeding habits and niche partitioning in a predator guild composed of tigers, leopards and dholes in a temperate ecosystem in central Bhutan. *Journal of Zoology*, 277, 275–283.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Wu JG, Smith JLD, Xiao WH, Yang HT, Dou HL, Zhao XD, Cheng YC, Zhou B, Wu HY, Zhang L, Tian Y, Guo QX, Kou XJ, Han XM, Miquelle DG, Oliver CD, Xu RM, 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 TM, Feng LM, Yang HT, Han BY, Zhao YH, Juan L, Lü X, Zou L, Li T, Xiao WH, Mou P, Smith JLD, Ge JP (2017) A science-based approach to guide Amur leopard recovery in China. *Biological Conservation*, 210, 47–55.
- Wang TM, Royle JA, Smith JLD, Zou L, Lü XY, Li T, Yang H, Li ZL, Feng RN, Bian YJ, Feng LM, Ge JP (2018) Living on the edge: Opportunities for Amur tiger recovery in China. *Biological Conservation*, 217, 269–279.
- Woodroffe R, Lindsey PA, Romañach SS, Ranah SMKO (2007) African wild dogs (*Lycaon pictus*) can subsist on small prey: Implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, 88, 181–193.
- Yang HT, Zhao XD, Han BY, Wang TM, Mou P, Ge JP, Feng LM (2018) Spatiotemporal patterns of Amur leopards in Northeast China: Influence of tigers, prey, and humans. *Mammalian Biology*, 92, 120–128.

(责任编辑: 李晟 责任编辑: 闫文杰)