

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2017.02.011

小熊猫育幼期间时间分配、活动节律以及育幼行为的研究

薛茵^{1,2}, 杨建东^{1*}, 冯菲菲², 陈超², 李有绪², 侯蓉², 张志和²
周材权³, 蒲春林⁴, 牟永强⁵, 齐敦武^{2*}

(1. 四川农业大学, 四川 成都 611130; 2. 成都大熊猫繁育研究基地四川省濒危野生动物保护生物学
省部共建实验室, 四川 成都 610081; 3. 西华师范大学生命科学学院, 四川 南充 637002;
4. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081; 5. 天全县林业局, 四川 雅安 625500)

摘要: 育幼期是动物生长发育和繁衍的关键期, 而产后 30 d 幼仔死亡率高发, 是为其存活的关键时期。通过研究母体育幼期间的时间分配, 活动节律以及育幼行为, 将有助于提高其成活率, 以及种群数量与质量。小熊猫的育幼期间的时间分配与活动节律缺乏系统的研究。本文采用瞬时扫描取样法和全事件记录法, 对 2013 至 2016 年期间 4 只育幼期小熊猫进行了研究。结果表明: 1) 休息行为 (58.32% ± 1.78%) 是主要表现形式, 其次为育幼 (20.43% ± 2.39%)、探究 (6.89% ± 0.71%), 运动 (6.27% ± 0.88%)、求适 (5.59% ± 0.69%)、摄食行为 (2.49% ± 0.56%); 2) 育幼行为仅在 01:00 ~ 5:00 较低, 摄食行为主要发生在 19:00 ~ 21:00 和 01:00; 3) 育幼与摄食、运动、求适和休息显著负相关 ($P < 0.01$); 而运动与摄食、求适行为显著性正相关 ($P < 0.05$); 4) 在育幼行为中, 舔仔的发生频率最高 (68.64% ± 3.02%), 其次为哺乳行为 (23.45% ± 2.71%)。

关键词: 小熊猫; 育幼期; 活动节律; 育幼行为

中图分类号: Q958.1 文献标识码: A 文章编号: 1003-5508(2017)02-0059-06

Behavioral Changes and Activity Rhythms of Red Pandas during Nursing Period

XUE Rui^{1,2} YANG Jian-dong^{1*} FENG Fei-fei² CHEN Chao², LI You-xu² HOU Rong²
ZHANG Zhi-he² ZHOU Cai-quan³ PU Chun-lin⁴ MU Yong-qiang⁵ QI Dun-wu^{2*}

(1. Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan Province, China;

2. Chengdu Research Base of Giant Panda Breeding, Sichuan Key Laboratory of Conservation Biology for Endangered Wildlife, Chengdu 610081, China;

3. College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637009, China;

4. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China; 5. Forestry Bureau of Tianquan County, Ya'an 625500, China)

Abstract: The nursing season is the key period for the growth and development of animals. The mortality of animal babies is really high during the first month after their birth, so the nursing season is especially important for their survival. By researches on the activity rhythms, time budget and nursing behaviors of endangered species during nursing season, the survival rate of the babies of endangered species can be enhanced, aiming to improve their population. As a companion of the giant panda, the red panda is also a

收稿日期: 2016-12-13

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31372223); 四川科技厅 (2017JQ0026); 成都市科技局项目 (2015HM0100265SF); 成都大熊猫繁育基金会项目 (CPF2013-17, 2014-11, 2014-03, 2015-19); 天全县光叶蕨和小熊猫极小种群拯救保护项目调查监测、生境营造及技术培训部分 (天政采招 [2014]27 号)。

作者简介: 薛茵 (1992-), 女, 硕士研究生, 主要从事动物生态学方面的研究。

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: yangjd@sicau.edu.cn; qidunwu@163.com。

competitive animal to the giant panda in food, in spite of its scarce quantity, gentle temperament, highly ornamental value, the researchers and animal keepers still pay little attention to the lovely species. Thus, studies were made of the time budgets, activity rhythms and nursing behaviors of four female red pandas in Chengdu Research Base of Giant Panda Breeding from 2013 to 2016, by using instantaneous scan sampling and all-occurrence recording methods. It was found that resting was the main activity of red pandas during nursing season, followed by nursing behaviors, exploring, moving, grooming and feeding. The average percent of nursing behaviors during one day was about 20%, except for 01:00 ~ 5:00 in the morning; Feeding behaviors occurred more frequently on 19:00 ~ 21:00 and 01:00 in the morning. Nursing behaviors had an extremely significant negative correlation to feeding and moving behaviors ($P < 0.05$) and a significant negative correlation to grooming and resting behaviors ($P < 0.01$); Moving behaviors had an extremely significant positive correlation to grooming and feeding behaviors ($P < 0.05$). As for the nursing behaviors, licking the cub occurred the most frequently, reaching up to 70%, and followed by lactating, which was made up to 24%. The results showed the activity rhythms, time budget and nursing behaviors of red pandas, therefore able to have a better understanding of the living habits of red pandas during nursing season, and improve the population of the endangered species.

Key words: Red panda, Nursing season, Activity rhythm, Nursing behavior

动物行为指动物在时间和空间的活动,包括从简单的肌肉收缩和腺体分泌到高级复杂的求偶和通讯,以及一些我们不能常常观察的现象,如分子和进化的过程,智力和认知的水平(蒋志刚,2004;Grier & Burk,1992)。动物活动与静止交替出现的昼夜周期,我们称之为昼夜节律,是动物对各种环境条件昼夜变化的一种综合性适应,比如夜行性的狐猴在控制光照的情况下,实验组的季节性发情比对照组提前了2周,昼夜节律也发生了明显的变化(孙儒泳,2001;Thomas et al,2015)。因此,通过对濒危珍稀动物活动节律的了解,有利于政策制定者和饲养员更好的了解动物的生活习性,以便更好的保护珍稀动物。

小熊猫(*Ailurus fulgens*)是一种高度特化的素食性食肉目动物,在生态学,系统发育以及生物多样性领域都有十分重要的研究意义(李明等,2002;魏辅文等,2002)。目前对小熊猫的研究主要集中在繁殖学(Beulah Budithi et al.,2016)、生物多样性(Velho et al.,2016)、地理分布(Dendup et al.,2016)以及疾病(Lynch et al.,2015)等方面,虽然刘雪卿等(2003,2004)对圈养小熊猫的繁殖行为以及育幼行为作了初步的研究,但是并没有完整关于圈养小熊猫全天活动记录的研究报道。

育幼期是动物繁殖和哺育后代的关键时期,自然种群的个体能够通过合适的繁殖计策来适应环境,繁衍后代来保证自己种群的延续。因此本研究采用全事件记录法和瞬时扫描取样法,以育幼期的

圈养小熊猫为实验对象,对圈养小熊猫日常育幼的行为变化以及活动节律进行研究,以期丰富对育幼期圈养小熊猫第一手的行为资料,为后续研究提供理论依据与技术支持。

1 材料与方法

1.1 实验地点与对象

成都大熊猫繁育研究基地,位于成都市北郊虎头山,长年饲养着大熊猫、小熊猫、黑颈鹤、白鹤等珍稀动物,本研究采集了2013年小熊猫个体一只(编号F1),2015年小熊猫个体1只(编号F2)以及2016年小熊猫个体两只(分别编号F3、F4),F1、F2、F3、F4的所有个体于观察期间都成功产仔并哺育幼仔(表1)。

表1 小熊猫育幼母猫个体信息

Tab. 1 The individual information of nursing red pandas

个体	出生时间(年)	产仔时间	是否初产	出生婴儿数量及性别
F1	不详	2013.7.1	不详	2仔
F2	不详	2015.6.18	不详	2仔
F3	2014	2016.5.30	是	1仔
F4	2010	2016.7.2	否	2仔

观察期间最高温度35℃,最低温度19℃,平均温度26.8℃;小熊猫兽舍分为室内产房和露天活动场,一共40.5 m²,1/4室内产房内铺有干草的育幼箱以及一个便于小熊猫攀爬的活动箱,3/4露天活动场有水池、花坛、以及便于攀爬的枯木枝。室内产

房内分别在房间顶部安装 1 台固定摄像头 (DS-2CD8253F-E10),活动箱内顶部 1 台固定摄像头 (DS-2CD8253F-E10),育幼箱内顶部 1 台固定摄像头 (DS-2CD8253-E10),以及露天活动场一台固定摄像头 (DS-2CD8253F-E10) 以达到无盲区观察,所有小熊猫监控记录均可在监控电脑前查看并拷贝。

1.2 实验观察与行为谱

本研究采用全事件记录法,对小熊猫产仔开始的一个月进行全天的实验观察与记录,采用瞬时扫描取样法每 10min 记录一次行为状态。小熊猫的很多行为习性与大熊猫具有相似性,因此参考胡锦涛等 (1985)、刘定震等 (1998、2002)、Snyder 等 (2003)、张志和魏辅文 (2006)、刘雪卿等 (2003) 对大熊猫以及小熊猫的行为定义与研究结果,将小熊猫育幼期的行为分为 6 种类型:

探究 (Exploring): 盯住并缓慢的走到某一物体前,嗅闻或张望,有时在兽舍内会爬栏张望;

摄食 (Feeding): 包括食用竹子、竹笋、窝窝头、苹果、水、蜂蜜和药物等食物;

求适 (Grooming): 动物先天获得性行为,以舔、舔毛(掌)、擦痒、抓痒为主的行为;

运动 (Moving): 包括刻板、走动、跑动、攀爬、游戏等行为;

育幼行为 (Brood Behavior): 叼仔、舔仔、嗅仔、哺乳、移仔、盯仔以及其他育幼行为;其中又具体分为以下 7 种类型:

叼仔 (Nibbling cub): 用嘴含住幼仔

舔仔 (Licking cub): 用舌头来回舔幼仔的身体

嗅仔 (Olfactory cub): 用鼻吻部嗅闻幼仔身体的某一部分

哺乳 (Lactating): 保存坐立姿势或者平躺姿势给幼仔喂奶,包括在喂奶时舔舐幼仔

移仔 (Moving cub): 用嘴或腿或者其他身体部位搬动幼仔,改变幼仔的姿势或者所处的位置

盯仔 (Gazing at cub): 保持 3s 以上的姿势一直盯住幼仔

其他育幼行为 (Other nursing behavior types): 除开以上育幼行为的其他与幼仔的交流与互动行为

休息: (Resting): 个体以各种姿势保持静止状态,眼闭合或不闭合;

其他: 包括排便等。

1.3 数据处理

根据小熊猫行为谱把探究、摄食、求适、运动、育幼行为、休息、其他等看作一个独立样本,采用瞬时

扫描取样法每 10 min 记录一次行为状态,记录为一次样本数据,统计每天小熊猫活动样本数据汇总,以某个体某种行为在该个体总的行为中所占比例表示该行为的发生频率。日活动节律以小熊猫每 2h 活动中的行为类型的频次来表示。在小熊猫一月龄育幼期的划分中,根据其死亡率与存活天数的关系 (刘雪卿等,2003;李春等,2007),将小熊猫产后一个月之类划分为 3 个时期,产后一周之内幼仔死亡率较高为前期,一月龄最后一周死亡率较低为后期,中间 2 周为中期。根据前期、中期、后期中不同育幼行为类型 (叼仔、舔仔、嗅仔、哺乳、移仔、盯仔以及其他育幼行为) 占育幼行为类型总数的百分比来比较不同时期母体对幼仔母性的差异。根据数据类型对小熊猫育幼期不同行为类型之间关系采用 Spearman 相关性检验 (非正态) 进行相关性分析,所有数据分析均在 SPSS 22 (李昕,张明明,2015) 中完成,数值用 Mean \pm SE 表示。

2 结果

2.1 时间分配

休息是主要行为 (58.32% \pm 1.78%, n = 148), 其次为育幼 (20.43% \pm 2.39%)、探究 (6.89% \pm 0.71%)、运动 (6.27% \pm 0.88%)、求适 (5.59% \pm 0.69%) 和摄食 (2.49% \pm 0.56%, 图 1)。

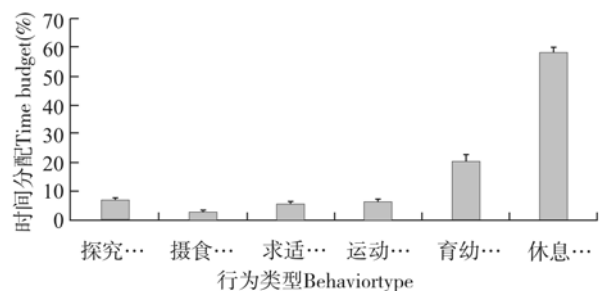


图 1 小熊猫育幼期行为类型的昼夜时间分配

Fig. 1 Time budgets of red pandas during the nursing period

2.2 行为节律

摄食行为主要发生在 19:00 ~ 21:00, 其次发生在 01:00; 育幼行为变化较小, 仅 01:00 ~ 5:00 较低; 求适行为主要发生在 10:00 ~ 12:00, 而探究行为发生在两个时段, 分别为 16:00 ~ 19:00, 8:00 ~ 10:00; 休息行为在 2:00 ~ 7:00 达到峰值 (图 2)。

根据相关性检验分析, 育幼行为与摄食、运动行为呈极显著负相关 ($P < 0.05$), 与求适、休息行为呈显著负相关 ($P < 0.01$); 运动行为与摄食、求适行为

呈极显著正相关($P < 0.05$, 表2)。根据4只圈养小熊猫育幼期的昼夜活动节律折线图, F3生育单胞胎

个体的育幼时间明显少于F1、F2、F4生育双胞胎个体的育幼时间(图3)。

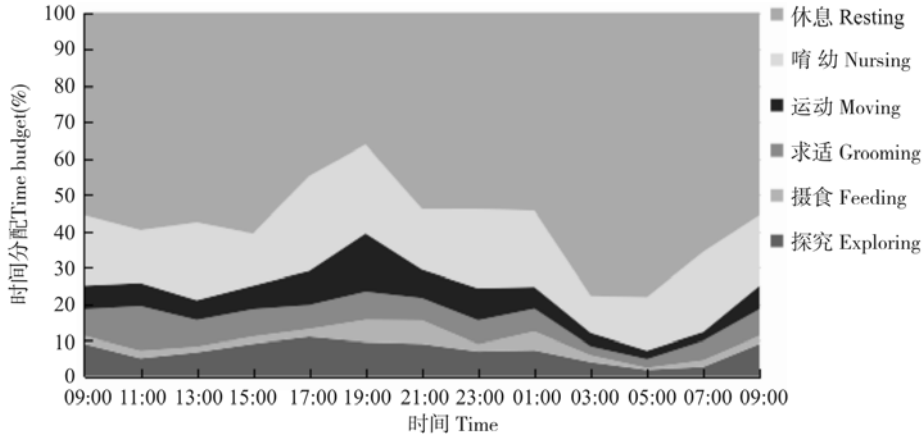


图2 小熊猫育幼期昼夜活动节律

Fig. 2 Activity rhythm of red pandas during the nursing season

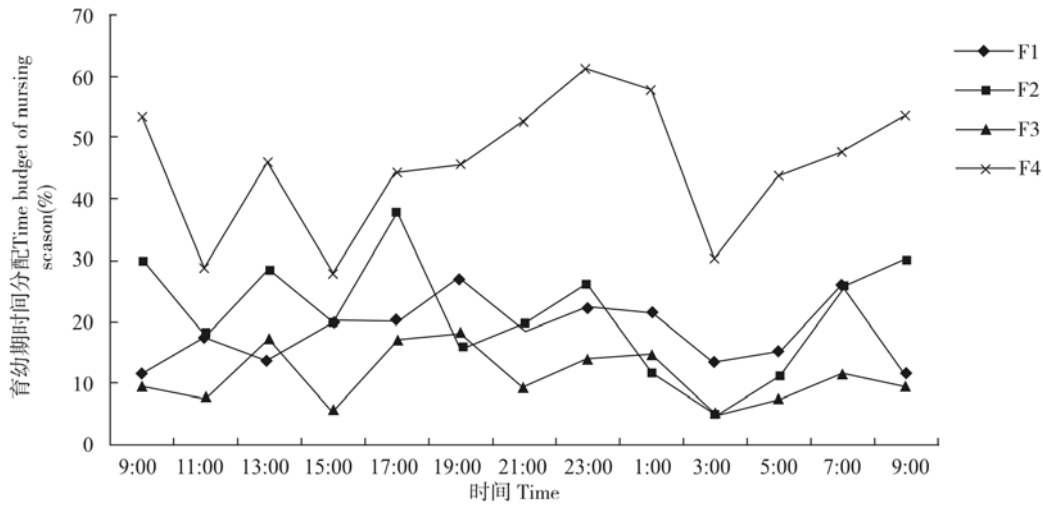


图3 4只圈养小熊猫育幼期的昼夜活动节律

Fig. 3 Daily activity rhythms of four captive red pandas during nursing season

表2 小熊猫育幼期不同行为类型的相关系数

Tab. 2 The correlation coefficient of behavioral types of red pandas during the nursing season

	探究 Exploring	摄食 Feeding	求适 Grooming	运动 Moving	育幼 Nursing	休息 Resting
探究 Exploring	1	0.169	0.268	0.293	-0.277	-0.248
摄食 Feeding	—	1	0.236	0.625**	-0.579**	0.194
求适 Grooming	—	—	1	0.519**	-0.491*	-0.053
运动 Moving	—	—	—	1	-0.643**	0.047
育幼 Nursing	—	—	—	—	1	-0.445*
休息 Resting	—	—	—	—	—	1

2.3 母性行为

小熊猫母体哺乳行为前期和后期占比较高, 中间较弱; 盯仔行为, 嗅仔行为以及叼仔行为在产后第一周发生频率较高, 舔仔行为中期发生频率较高, 而移仔行为后期发生频率较高(图4); 此外, 在所有的

育幼行为中, 舔仔行为的发生频率最高, 达到(68.64% ± 3.02%, n = 148), 哺乳行为的发生频率其次为(23.45% ± 2.71%, 表3)。

表3 小熊猫产后一个月育幼行为的比较

Tab. 3 Comparisons of nursing behaviors of red pandas among different periods in the first month after the birth

行为类型	前期	中期	后期	合计
叼仔 Nibbling cub	0.0400	0.0271	0.0314	0.0328 ± 0.00
舔仔 Licking cub	0.6533	0.7466	0.6592	0.6864 ± 0.03
嗅仔 Olfactory cub	0.0133	0.0090	0.0090	0.0105 ± 0.00
哺乳 Lactating	0.2533	0.1810	0.2691	0.2345 ± 0.03
移仔 Moving cub	0.0067	0.0045	0.0090	0.0067 ± 0.00
盯仔 Gazing at cub	0.0333	0.0226	0.0179	0.0246 ± 0.00
其他育幼行为 Other nursing behavior types	0.0000	0.0090	0.0045	0.0045 ± 0.00

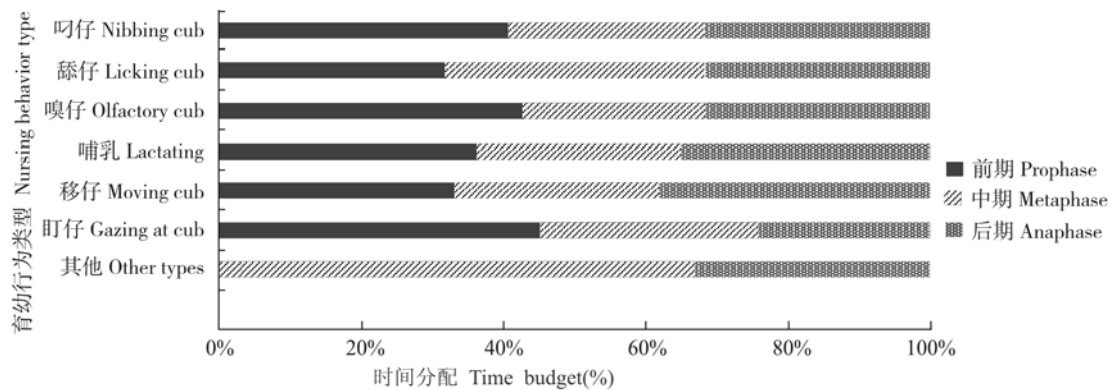


图4 小熊猫产后1月内育幼行为频次变化

Fig. 4 Comparisons of frequency of nursing behavior in red pandas among different periods in the first month after the birth

3 讨论

动物昼夜活动节律又叫日节律,是近代生物学研究中的一个十分活跃的领域,它主要研究动物在不同季节、不同时间的活动强度及变化规律(马建章,1999;孙儒泳,2001)。昼夜活动节律体现了动物对各种环境条件昼夜变化的综合性适应,圈养小熊猫和野生小熊猫相比,圈养小熊猫由于食物充足,无天敌干扰,并受限于环境活动领域相对较小,因此,休息行为明显高于其他行为。而与野生小熊猫(韩宗先,2006)相比,小熊猫都具有晨昏活动的习性,育幼期的圈养小熊猫于早晨 09:00 左右以及 18:00 ~ 20:00 处于活动高峰期,而野生小熊猫的活动高峰出现在 08:00 ~ 10:00 和 17:30 ~ 18:30,并根据兰存子等(2008)姚家坪小熊猫的相关数据:小熊猫在早晨 9:00 左右会出现一个活动高峰期,这种行为节律可能与光照时间长短有关;而在下午的活动高峰期会出现一到两个小时的偏差,可能与季节光照时间长短不同或者受限于圈养条件下饲养员的作息时间。摄食行为在 11:00 时有一个活动高峰,基本与饲养员投食时间相一致,而在凌晨 1:00 左右,小熊猫也出现了一个摄食高峰,说明圈养条件下的小熊猫保留了一部分野外夜行性外出觅食的习性。育幼过程中,小熊猫哺育单胞胎的个体 F1 育幼时间明显低于哺育双胞胎个体 F2、F3、F4 的时间,说明个体数和育幼时间长短可能呈正相关。

育幼行为是动物成功繁衍的重要环节,能提高子代存活率,增加亲代适合度(孙儒泳,2001)。舔仔是小熊猫育幼期主要育幼行为,舔仔可以帮助幼

仔自我修饰,清除幼仔身上的异味,以及对幼仔进行唾液标记(李文华,1998)。小熊猫产仔前期,幼仔初生时身体羸弱,哺乳、盯仔、嗅仔以及叼仔行为发生频率较高,有助于维护母仔关系并加深相互识别。而育幼后期,移仔行为发生频率较前期和中期高,幼体小熊猫被移出阴暗的巢穴并带到阳光照射的地方,不仅能杀菌还能促进机体合成维生素 D,有利于幼仔的身体健康。

参考文献:

- [1] 蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法[M]. 北京:科学出版, 2004:1~2.
- [2] 胡锦涛, Schaller GB, 潘文石, 等. 卧龙的大熊猫[M]. 成都:四川科学技术出版社, 1985.
- [3] 胡锦涛. 小熊猫的繁殖生物学研究[J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 1991, (1):1~5.
- [4] 韩宗先, 胡锦涛, 杨建东. 小熊猫夏秋季的昼夜活动节律[J]. 四川动物, 2006, 25(3):159~164.
- [5] 兰存子, 刘旭, 刁丽丽, 等. 圈养条件下小熊猫指名亚种早季的活动规律[J]. 野生动物学报, 2011, 32(4):191~193.
- [6] 李春. 小熊猫(*Ailurus fulgens*)通讯行为研究[D]. 华东师范大学, 2007.
- [7] 李明, 饶刚, 魏辅文, 等. 小熊猫种群遗传结构和地理分化[J]. 动物学报(Current Zoology), 2002, 48(4):480~486.
- [8] 李文华, 周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式[M]. 广东科技出版社, 1998.
- [9] 李昕, 张明明. SPSS 22.0 统计分析从入门到精通[M]. 电子工业出版社, 2015.
- [10] 刘定震, 张贵权. 大熊猫个体不同性活跃能力的行为比较[J]. Current Zoology, 1998, 44(1):27~34.
- [11] 刘定震, 张贵权, 魏荣平, 等. 性别与年龄对圈养大熊猫行为的影响[J]. 动物学报(Current Zoology), 2002, 48(5):585~590.
- [12] 刘雪卿, 张泽钧, 魏辅文, 等. 圈养小熊猫育幼行为的初步观

- 察[J]. 兽类学报, 2003, 23(4): 366 ~ 368.
- [13] 刘雪卿, 张泽钧, 魏辅文, 等. 圈养小熊猫繁殖行为变化及繁殖行为对策[J]. 兽类学报, 2004, 24(2): 173 ~ 176.
- [14] 马建章, 徐利, 张洪海, 等. 大兴安岭地区紫貂的活动节律[J]. 兽类学报, 1999, 19(2): 95 ~ 100.
- [15] 孙儒泳. 动物生态学原理(第三版)[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2001.
- [16] 魏辅文, 饶刚, 李明, 等. 邛崃和相岭山系小熊猫种群的遗传结构[J]. 兽类学报, 2002, 22(4): 241 ~ 247.
- [17] 张志和, 魏辅文. 大熊猫迁地保护理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [18] Beulah Budithi N R, Kumar V, Yalla S K, et al. Non-invasive monitoring of reproductive and stress hormones in the endangered red panda (*Ailurus fulgens fulgens*) [J]. Animal Reproduction Science, 2016, 172: 173 ~ 181.
- [19] Dendup P, Cheng E, Lham C, et al. Response of the Endangered red panda *Ailurus fulgens fulgens* to anthropogenic disturbances, and its distribution in Phrumsengla National Park, Bhutan [J]. 2016, 1 ~ 8.
- [20] Grier, JW & Burk T. Biology of animal behavior [M]. Mosby-Year Book, 1992.
- [21] Lynch M, Mccracken H, Slocombe R. Hyperostotic bone disease in red pandas (*Ailurus fulgens*) [J]. Journal of Zoo & Wildlife Medicine Official Publication of the American Association of Zoo Veterinarians, 2015, 33(3): 263 ~ 71.
- [22] Snyder RJ, Zhang AJ, Zhang ZH, et al. Behavioral and developmental consequences of early rearing experience for captive giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) [J]. Journal of Comparative Psychology, 2003, 117(3): 235 ~ 45.
- [23] Thomas LeTallec, Marc Théry, Martine Perret. Effects of light pollution on seasonal estrus and daily rhythms in a nocturnal primate [J]. Journal of Mammalogy, 2015, 96(2): 438 ~ 445.
- [24] Velho N, Srinivasan U, Singh P, et al. Large mammal use of protected and community - managed lands in a biodiversity hotspot [J]. Animal Conservation, 2016, 32(2): 345 ~ 346.

(上接第 102 页)

- [2] Wackernagel M, Onisto L, Bello P, et al. Ecological Footprints of Nations: How much nature do they use? How much nature do they have? [R]. Commissioned by the Earth council for the Rio + 5 Forum. International Council for Local Environmental Initiatives, Toronto, 1997.
- [3] GÖSSLING S, HANSSON C B, HÖRSTMEIER O, et al. Ecological footprint analysis as a tool to assess tourism sustainability [J]. Ecological Economics, 2002, 43(2/3): 199 ~ 211.
- [4] 张恒义, 刘卫东, 林育欣, 等. 基于改进生态足迹模型的浙江省域生态足迹分析[J]. 生态学报, 2009, 29(5): 2738 ~ 2747.
- [5] 张帅, 董泽琴, 王海鹤, 等. 基于“市公顷”模型的某县级市生态足迹分析[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(22): 11867 ~ 11870.
- [6] 张志强, 徐中民, 程国栋, 等. 中国西部 12 省(区市)的生态足迹[J]. 地理学报, 2001, 56(5): 599 ~ 610.
- [7] 张家其, 王佳, 吴宜进, 等. 恩施地区生态足迹和生态承载力评价[J]. 长江流域资源与环境, 2014, 23(5): 603 ~ 608.
- [8] 郭秀锐, 杨居荣, 毛显强. 城市生态足迹计算与分析—以广州为例[J]. 地理研究, 2003, 22(5): 654 ~ 662.
- [9] 刘自娟, 张文秀, 贾林平. 四川省可持续发展的生态足迹研究[J]. 中国生态农业学报, 2007, 15(2): 155 ~ 159.
- [10] 刘义军, 卢武强, 李荣. 湖北省生态足迹计算与分析[J]. 华中师范大学学报(自然科学版), 2004, 38(2): 259 ~ 262.
- [11] 蒋晓娟, 于兴丽. 时间序列年的生态足迹计算—以甘肃省 1990 ~ 2002 年生态足迹的计算为例 [J]. 国土与自然资源研究, 2006(4): 67 ~ 68.
- [12] 张爱菊, 张白汝, 向书坚. 中部 6 省生态足迹的测算与比较分析[J]. 生态环境学报, 2013, 22(4): 625 ~ 631.
- [13] 张桂宾, 王安周. 中国中部六省生态足迹实证分析[J]. 生态环境, 2007, 16(2): 598 ~ 601.
- [14] 徐瑶. 基于生态足迹模型的四川省可持续发展动态分析[J]. 西华师范大学学报, 2007, 28(2): 161 ~ 164.
- [15] 方建德, 杨扬, 叶堤, 等. 重庆市生态足迹时间序列动态特征及其驱动因子分析[J]. 生态环境学报, 2009, 18(4): 1337 ~ 1341.