

高原鼠兔家群空间领域的季节性动态格局

曲家鹏^{1,2} 李克欣^{1,2} 杨敏^{1,2} 李文靖^{1,2} 张堰铭^{1*} Andrew T. Smith³

(1 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001) (2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

(3 School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287 - 4501, USA)

摘要: 为探讨高原鼠兔家群空间领域的季节特征, 分别于 2005 年和 2006 年的 5~8 月, 在青海省玛沁县, 采用标志重捕法和最小多边形面积法对其家群巢区和核域进行了研究。结果表明, 不同季节, 高原鼠兔巢区和核域面积存在显著差异。5、6 月份, 成体巢区面积显著大于幼体, 但二者核域面积却无显著差异; 7 月份, 成体与第 1 胎幼体巢区及核域面积均显著大于第 2 胎。5、6 月份雄性成体巢区显著大于 7、8 月份, 6、7 月份雌性成体巢区显著大于 5 月和 8 月份。巢区及核域面积均与家群个体数呈极显著性正相关关系, 说明季节和家群结构均可对高原鼠兔空间领域产生重要作用。

关键词: 核域; 巢区; 高原鼠兔; 季节动态; 家群

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2007) 03 - 0215 - 06

Seasonal dynamic pattern of spacial territory in social groups of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*)

QU Jiapeng^{1,2}, LI Kexin^{1,2}, YANG Min^{1,2}, LI Wenjing^{1,2}, ZHANG Yanming^{1*}, Andrew T. Smith³

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

(3 School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287 - 4501, USA)

Abstract: From May to August of 2005 and 2006, the home range and core area within social groups of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) were studied in Maqin Country, Qinghai Province, by mark-recapture and minimum convex polygon methods. Home range and core area sizes were significantly different among different months. In May and June home range sizes of adults were significantly larger than those of juveniles, but there were no significant differences in core area sizes between them; in July, home range and core area sizes of adults and first-litter juveniles were significantly larger than those of second-litters. In May and June home range sizes of adult males were significantly larger than those in July and August; in June and July, home range sizes of adult females were significantly larger than those in May and August. There was a significant positive correlation between home range or core area sizes and the number of plateau pikas within social groups. The results indicated that season and social group structure each had a great effect on spacial territory.

Key words: Core area; Home range; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Seasonal dynamics; Social group

空间领域是动物获取食物资源、满足能量需求以及躲避捕食风险的重要场所, 同时, 亦是其吸引配偶、组建家群和繁衍后代的必要条件 (Buskirk, 2004)。巢区 (home range) 系指动物在其巢穴附近取食、生殖和育幼等日常活动的区域; 而其经常利用、且拒绝非同一家群个体侵入的区域, 称为核

域 (core area) (Burt, 1943), 二者均是度量动物空间领域活动的主要指标。由于巢区及核域是反映动物适应环境的重要特征, 因此, 该类研究始终是国内外学者探讨的热点问题, 研究对象广泛涉及昆虫 (Botto-Mahan *et al.*, 2005)、鱼类 (Jadot *et al.*, 2006)、鸟类 (Rhim, 2006; Franzreb, 2006)、哺乳类

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470311, 30670357); 国家科技部“十五”攻关资助项目 (2004BA528B); 西部之光联合学者资助项目; 青海省重大科技攻关项目 (2006 - N - 164)

作者简介: 曲家鹏 (1983 -), 男, 硕士研究生, 主要从动物生态学研究。

收稿日期: 2006 - 12 - 29; 修回日期: 2007 - 05 - 06

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: zhangym@nwpb.ac.cn

类 (King, 2002; Vonhof *et al.*, 2004; Mitchell and Powell, 2004; Wong *et al.*, 2004; Giuggioli *et al.*, 2005, 2006; Steinmann *et al.*, 2006) 等多种动物, 问题的焦点主要集中于个体巢区的结构及动态。

然而, 动物的巢区及核域是种群内部因素 (生理学、形态学、种群密度等) 和环境外部因素 (竞争、食物、气候、捕食风险等) 共同作用的结果 (Fisher and Owens, 2000; Giuggioli *et al.*, 2006)。巢区及核域不仅与动物的性别、年龄有关 (Smith and Wang, 1991; Steinmann *et al.*, 2006; Rhim, 2006), 同时, 还与其社会性、繁殖节律以及生理需求等均有密切的联系。多数社会性小哺乳动物的婚配制度、社群等级以及资源利用策略均可影响巢区及核域的形状及面积。因此, 探讨巢区及核域将有助于了解动物的空间活动范围, 社会组织进化及繁殖策略, 并为准确预测种群动态提供重要的理论基础 (Gaulin and FitzGerald, 1988; Smith and Wang, 1991; Bond and Wolff, 1999)。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是青藏高原最主要的优势小哺乳动物 (Smith and Foggin, 1999), 对高寒草地生态系统具有重要作用。该动物主要营家群式生活, 家群成员和巢区相对稳定, 具有护域行为, 雄性成体在领域防卫中较雌性成体承担更多的责任 (王学高和戴克华, 1990; Smith and Wang, 1991)。本研究拟通过对高原鼠兔家群巢区和核域的季节性特征以及与个体数的关系等分析, 探讨其面积影响因素, 以增进对该物种社群行为进化与适应的认识。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

本项研究于 2005 年和 2006 年 5~8 月, 在青海省玛沁县大武镇东侧 17 km 处 (34°24' N, 100°21' E) 进行。该地区海拔 3 846 m, 属典型的高原大陆性气候, 冷季长达 8 个月, 而暖季仅 4 个月, 年平均气温为 -4℃, 年均降水量 513.2 mm, 主要集中于 6~9 月 (王长庭等, 2004)。该地区植被类型为矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸, 单子叶植物以针茅 (*Stipa* sp.)、垂穗披碱草 (*Elymus unmanns*)、小嵩草 (*K. pygmaea*)、矮嵩草、线叶嵩草 (*K. capillifolia*) 为主; 常见的双子叶植物有细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、雪白委陵菜 (*Potentilla bifurca*)、摩苓草 (*Morina*

chinensis)、美丽风毛菊 (*Saussurea superba*)、麻花苳 (*Gentiana straminea*)、铁棒锤 (*Aconitum szechuanicum*) 等。研究区域地势平坦, 四季放牧, 无休牧期。高原鼠兔的主要天敌为大鸮 (*Buteo hemilasius*)、猎隼 (*Falco chernug*)、赤狐 (*Vulpes vulpes*) 及香鼬 (*Mustela altaica*) 等。

1.2 实验样地

本研究选取 4 hm² (200 m × 200 m) 的高寒草甸作为实验样地, 将其划分为 4 块 1 hm² (100 m × 100 m) 的样区, 设定为 A、B、C、D 区, 样地内每间隔 10 m 设立一固定标志物 (石块), 组成 100 个 10 m × 10 m 的网格。

1.3 高原鼠兔活捕与标记

采用绳套法捕捉高原鼠兔, 记录捕获位置、性别、年龄、体重及繁殖状况, 用耳环标记和剪趾法对捕获动物进行双重标记后, 释放于捕获地点。首次活捕体重小于 40 g 的幼体, 仅被毛染色, 以区分性别, 并在下一个重捕期进行标志。本研究分别于 2005 年和 2006 年 5~8 月标记样地内所有的高原鼠兔。

1.4 高原鼠兔年龄划分

参照 Smith 和 Wang (1991) 划分标准, 本研究将上年度越冬高原鼠兔确定为成体, 当年 5 月上旬出生个体定为第 1 胎幼体, 6 月上旬出生个体定为第 2 胎幼体。根据幼体日平均体重增长曲线 (聂海燕, 2005), 推算其出生日期。

1.5 数据处理

以捕获个体 95% 捕获点所构成的凸多边形 (Minimum convex polygon) 区域作为家群的巢区, 将 80% 捕获点构成的区域视为核域 (Vonhof *et al.*, 2004; Giuggioli *et al.*, 2006; Franzreb, 2006; Rhim, 2006)。采用地理信息系统软件 Arcview 3.2 分别计算巢区及核域面积 (Vonhof *et al.*, 2004; Wong *et al.*, 2004)。根据数据是否符合正态分布, 选择适宜的统计学方法检验不同月份雌、雄高原鼠兔巢区及核域面积的差异。所有统计变量均为非正态分布, 故采用 Kruskal-Wallis 检验总体间的差异。若总体差异显著, 则进一步用 Mann-Whitney U 检验月份、性别间的差异。采用相关分析法检验巢区、核域面积与家群个体数的关系。所有统计分析由 SPSS for Windows 11.5 完成。

2 结果

2.1 高原鼠兔巢区的季节性特征

高原鼠兔成体及幼体巢区面积依季节及性别均存在显著差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 17.526$, $df = 7$, $P < 0.05$; $\chi^2 = 23.530$, $df = 11$, $P < 0.05$) (表 1)。5、6月雄性成体巢区面积无显著差异 (Mann-Whitney test; $P > 0.05$), 但均显著大于 7、8月 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$); 6、7月雌性成体巢区面积最大, 且无显著差异 (Mann-Whitney

test; $P > 0.05$), 二者均显著大于 5月和 8月 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$); 第 2胎幼体 6月巢区面积显著大于 7月 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$)。7月, 雌性成体和第 1胎幼体巢区面积显著大于雄性 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$), 其它时期差异不显著 (Mann-Whitney test; $P > 0.05$)。

表 1 不同月份高原鼠兔巢区面积 (平均数 ±标准误)[#]

Table 1 Home range sizes of plateau pikas in different months (mean ±SE)[#]

月份 Month	性别 Gender	巢区面积 Home range size (m ²)		
		成体 Adult	第 1胎 First-litter	第 2胎 Second-litter
5		160.8 ±18.8 ^a (24)	110.1 ±25.7 ^b (21)	—
		136.3 ±23.4 ^a (24)	115.1 ±21.7 ^b (21)	—
6		169.9 ±25.2 ^a (21)	107.4 ±18.7 ^b (17)	105.9 ±17.1 ^b (13)
		173.8 ±26.9 ^a (20)	117.1 ±46.3 ^b (9)	113.4 ±15.3 ^b (16)
7		126.2 ±18.0 ^a (20)	112.8 ±17.4 ^a (14)	73.7 ±19.0 ^b (6)
		178.5 ±48.1 ^a (18)	160.2 ±41.9 ^a (17)	79.7 ±30.5 ^b (10)
8		151.3 ±20.6 ^a (14)	120.3 ±23.4 ^a (8)	—
		128.9 ±26.3 ^a (14)	106.0 ±37.5 ^a (12)	—

标有相同上标表示差异不显著 ($P > 0.05$); 不同上标表示差异显著 ($P < 0.05$); 括号内数字为样本数

With the same superscript not significant at $P > 0.05$; With a different superscript, significant at $P < 0.05$; Sample sizes in the parentheses

在高原鼠兔繁殖时期, 其巢区面积依年龄亦存在显著差异。5、6月份成体巢区均显著大于幼体 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$); 7月, 成体及第 1胎幼体巢区均显著大于第 2胎 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$)。

2.2 高原鼠兔核域的季节性特征

高原鼠兔成体核域面积依季节及性别存在显著

差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 20.186$, $df = 7$, $P < 0.05$) (表 2)。8月, 雄性成体核域面积显著小于其他月份 (Mann-Whitney test; $P < 0.05$), 雌性则无显著差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 2.186$, $df = 3$, $P = 0.535$)。幼体核域面积相对稳定, 不同月份间无明显的变异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 5.221$, $df = 11$, $P = 0.920$)。

表 2 不同月份高原鼠兔核域面积 (平均数 ±标准误)[#]

Table 2 Core area sizes of plateau pikas in different months (mean ±SE)[#]

月份 Month	性别 Gender	核域面积 Core area size (m ²)		
		成体 Adult	第 1胎 First-litter	第 2胎 Second-litter
5		91.4 ±13.3 ^a (24)	97.3 ±23.7 ^a (13)	—
		107.3 ±17.4 ^a (20)	88.8 ±16.4 ^a (19)	—
6		117.2 ±14.7 ^a (20)	86.4 ±12.3 ^a (17)	87.6 ±15.6 ^a (13)
		114.9 ±17.6 ^a (19)	117.9 ±35.3 ^a (8)	85.2 ±14.0 ^a (16)
7		101.3 ±6.9 ^a (22)	90.8 ±15.3 ^a (12)	77.4 ±14.9 ^b (5)
		95.8 ±20.9 ^a (21)	126.9 ±30.8 ^a (15)	76.1 ±28.6 ^b (7)
8		73.2 ±17.4 ^a (14)	95.5 ±24.8 ^a (8)	—
		83.7 ±11.3 ^a (13)	93.1 ±28.8 ^a (12)	—

标有相同上标表示差异不显著 ($P > 0.05$); 不同上标表示差异显著 ($P < 0.05$); 括号内数字为样本数

With the same superscript not significant at $P > 0.05$; With a different superscript, significant at $P < 0.05$; Sample sizes in the parentheses

高原鼠兔繁殖期, 核域面积依年龄而存在较大的差异。5、6月份成体核域面积与幼体无显著差

异 (Kruskal-Wallis test; $P > 0.05$), 7月份成体与第 1胎幼体核域面积显著大于第 2胎 (Mann-Whit

ney test, $P < 0.05$ 。

2.3 高原鼠兔巢区面积与家群个体数的关系

高原鼠兔每个家群内平均拥有个体的数量为 15.3 ± 0.6 只, 平均巢区面积为 $288.5 \pm 16.1 \text{ m}^2$ 。巢区面积与家群内的个体数呈极显著正相关关系 ($df=91$, $R=0.5285$, $P < 0.001$) (图 1)。

高原鼠兔每个家群平均雄性个体数为 6.9 ± 0.3 只, 巢区面积为 $210.9 \pm 15.6 \text{ m}^2$; 雌性个体数为 8.7 ± 0.4 只, 巢区面积为 $193.7 \pm 16.4 \text{ m}^2$ 。家群雌、雄性个体的巢区面积与其数量均呈极显著的正相关关系 ($df=87$, $R=0.3314$, $P < 0.001$; $df=87$, $R=0.5052$, $P < 0.001$) (图 2、3)。

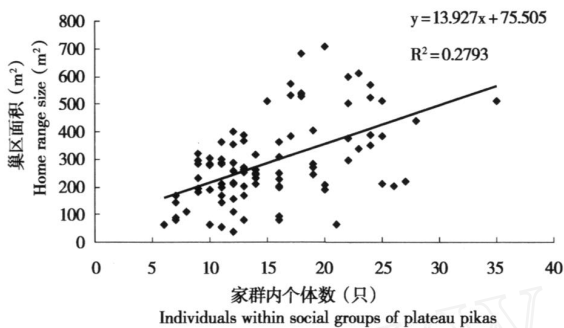


图 1 高原鼠兔巢区面积与家群内个体数相关分析

Fig. 1 The correlation between home range sizes and number of plateau pikas within social groups

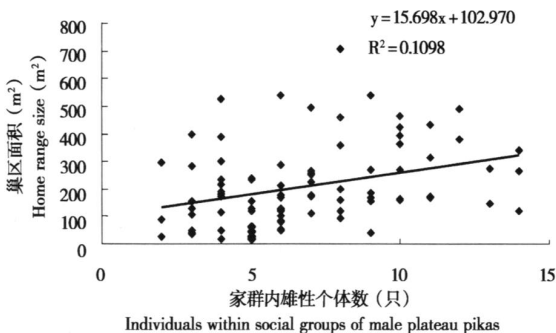


图 2 高原鼠兔巢区面积与家群内雄性个体数相关分析

Fig. 2 The correlation between home range sizes and number of male plateau pikas within social groups

2.4 高原鼠兔核域面积与家群个体数的关系

高原鼠兔每个家群平均核域面积为 $170.0 \pm 10.4 \text{ m}^2$ 。核域面积与家群大小呈极显著的正相关关系 ($df=91$, $R=0.4351$, $P < 0.001$) (图 4)。

雄性高原鼠兔核域面积为 $101.0 \pm 8.2 \text{ m}^2$; 雌性则为 $116.4 \pm 10.0 \text{ m}^2$ 。两性核域面积均与家群大小呈极显著的正相关关系 ($df=87$, $R=0.4742$, $P < 0.001$; $df=87$, $R=0.5342$, $P < 0.001$) (图 5、6)。

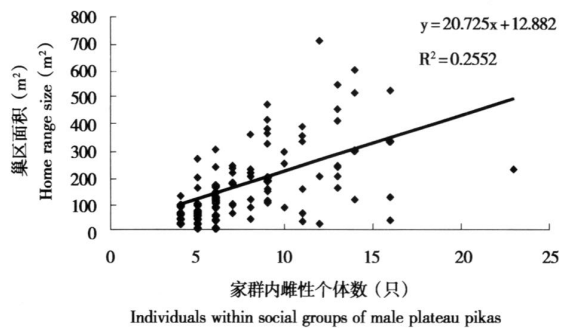


图 3 高原鼠兔巢区面积与家群内雌性个体数相关分析

Fig. 3 The correlation between home range sizes and number of female plateau pikas within social groups

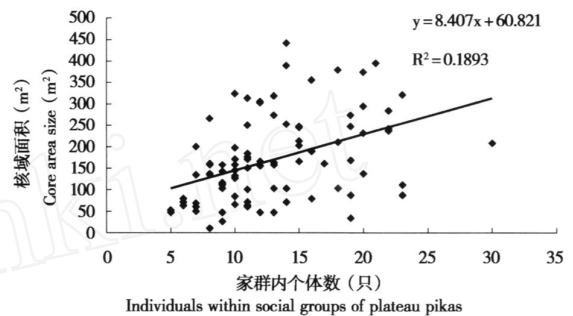


图 4 高原鼠兔核域面积与家群内个体数相关分析

Fig. 4 The correlation between core area sizes and number of plateau pikas within social groups

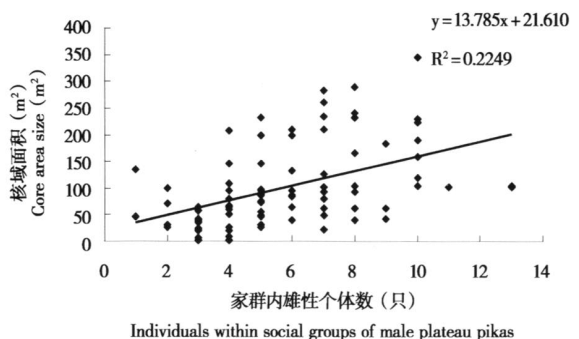


图 5 高原鼠兔核域面积与家群内雄性个体数相关分析

Fig. 5 The correlation between core area sizes and number of male plateau pikas within social groups

3 讨论

本研究结果表明, 高原鼠兔家群巢区和核域面积依繁殖季节、年龄及性别而存在显著差异 (表 1, 表 2)。繁殖早期雄性成体巢区及核域面积显著大于繁殖后期; 繁殖中期, 雌性成体巢区面积显著大于繁殖早期和后期, 说明该动物巢区及核域面积与其配偶竞争、领域防御、繁殖及育幼等密切相

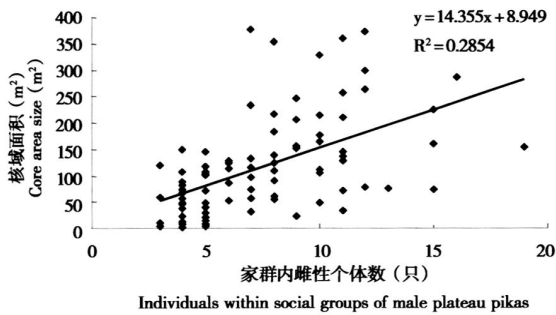


图 6 高原鼠兔核域面积与家群内雌性个体数相关分析

Fig. 6 The correlation between core area sizes and number of female plateau pikas within social groups

关。由于高原鼠兔家群内部个体可均等地利用空间、食物及洞道等资源（张堰铭等，2005），因此，家群的巢区及核域大小也是反映个体空间领域特征的重要矢量。

就能量需求及配偶竞争而言，繁殖时期，小哺乳动物对食物资源的消耗及配偶的竞争强度远远高于非繁殖期。因此，动物通过扩大巢区及活动范围，以获得足够的食物及配偶资源（Bilenca and Kravetz, 1998; 孙儒泳, 2001; Schradin and Pillay, 2006）。高原鼠兔繁殖期巢区及核域面积显著大于非繁殖期的结果说明，5、6月是高原鼠兔交配及繁殖的高峰期，雄性成体为保卫家群中雌性，获得最大的交配机会（Smith and Wang, 1991），其巢区及核域面积均达到繁殖时期最大值。对高原鼠兔雌性成体而言，6、7月是它们繁殖和育幼的主要时期，亦是能量消耗最高时期（张堰铭等，2005），其巢区及核域面积大于繁殖前期和后期，且显著大于同期雄性成体，说明该时期高原鼠兔雌性成体主要通过增加地面活动强度及范围，扩大巢区及核域，以满足繁殖和育幼时期的高能量需求。

5月和6月，高原鼠兔当年出生幼体开始进行地面活动，成体巢区显著大于幼体，但二者核域面积无显著差异，说明幼体主要在核域内跟随成体活动。7月，成体和第1胎幼体巢区显著大于第2胎，说明第1胎个体经生长和发育达到成体体重，活动范围明显扩大，并参与领域防卫，而第2胎仍处于幼年阶段（王学高和戴克华，1989; Dobson *et al.*, 1998; 聂海燕, 2005）。因此，巢区及核域的大小受动物生长时期及行为发育等因素的制约。

动物巢区及核域的面积与食物资源可利用性、种群密度及家群结构等密切相关，食物资源丰度越

高，巢区面积越小，反之亦然（Comp *et al.*, 1998; King and Gumell, 2005; Schradin and Pillay, 2006）。Dobson等（1998）指出，随家群个体数增多，动物巢区面积变大。本研究结果表明高原鼠兔家群巢区、核域面积与个体数均呈极显著正相关关系，说明家群结构及社会等级等亦是影响巢区及核域大小的重要因素。

综上所述，高原鼠兔家群巢区及核域面积受诸多因素的制约，动物自身生长、发育以及家群结构、社会等级等和食物、捕食风险等外部因素均可对其产生重要的影响。高原鼠兔巢区及核域是长期进化的结果，对调节种群数量、维持社群稳定具有重要意义。

参考文献：

- Bilenca D N, Kravetz F O. 1998. Seasonal variations in microhabitat use and feeding habits of the pampas mouse *Akodon azarae* in agroecosystems of central Argentina. *Acta Theriol*, **43** (2): 195 - 203.
- Bond M L, Wolff J C. 1999. Does access to females or competition among males limit male home range size in a promiscuous rodent? *Journal of Mammalogy*, **80** (4): 1243 - 1250.
- Botto-Mahan C, Cattani P E, Canals M, Acuña M. 2005. Seasonal variation in the home range and host availability of the blood-sucking insect *Mepraia Spinolai* in wild environment. *Acta Tropica*, **95**: 160 - 163.
- Burt W H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24** (3): 346 - 352.
- Buskirk S. 2004. Keeping an eye on the neighbors. *Science*, **306** (5694): 238 - 239.
- Comp N, Spalton A, Goman M L. 1998. The influence of rainfall on range in a female desert ungulate: the Arabian oryx (*Oryx leucoryx*) in the Sultanate of Oman. *Journal of Zoology*, **246** (4): 369 - 377.
- Dobson F S, Smith A T, Wang X G. 1998. Social and ecological influences on dispersal and philopatry in the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Behavioral Ecology*, **9** (6): 622 - 655.
- Fisher D O, Owens I P F. 2000. Female home range size and the evolution of social organization in macropod marsupials. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 1083 - 1098.
- Franzreb K E. 2006. Implications of home-range estimation in the management of red-cockaded woodpeckers in South Carolina. *Forest Ecology and Management*, **228**: 274 - 284.
- Giuggioli L, Abramson G, Kenkre V M, Paumenter R R, Yates T L. 2006. Theory of home range estimation from displacement measurements of animal populations. *Journal of Theoretical Biology*, **240**: 126 - 135.
- Giuggioli L, Abramson G, Kenkre V M, Suzán G, Marcé E, Yates T L. 2005. Diffusion and home range parameters from rodent population measurements in Panama. *Bulletin of Mathematical Biology*, **67**:

- 1135 - 1149.
- Gaulin S J C, FitzGerald R W. 1988. Home range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. *Journal of Mammalogy*, **69** (2): 311 - 319.
- Jadot C, Donnay A, Acolas M L, Comet Y, Bégout Anras M L. 2006. Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of *Sarpa salpa* (Teleostei: Sparidae) in the Mediterranean Sea. *Journal of Marine Science*, **63**: 128 - 139.
- King S R B. 2002. Home range and habitat use of free-ranging Przewalski horses at Hustai National Park, Mongolia. *Applied Animal Behaviour Science*, **78**: 103 - 113.
- King S R B, Gumell J. 2005. Habitat use and spatial dynamics of takhi introduced to Hustai National Park, Mongolia. *Biological Conservation*, **124**: 277 - 290.
- Mitchell M S, Powell R A. 2004. A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. *Ecological Modelling*, **177**: 209 - 232.
- Nie H Y. 2005. Study on the evolutionary ecology of small herbivorous mammals: life history strategy of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). Doctorate dissertation Zhejiang University, 44 - 54. (in Chinese)
- Rhim S J. 2006. Home range and habitat selection of hazel grouse *Bonasa bonasia* in a temperate forest of South Korea. *Forest Ecology and Management*, **226**: 22 - 25.
- Schradin C, Pillay N. 2006. Female striped mice (*Rhabdomys punilio*) change their home ranges in response to seasonal variation in food availability. *Behavior Ecology*, **17** (3): 452 - 458.
- Smith A T, Foggini M J. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau. *Animal Conservation*, **2**: 235 - 240.
- Smith A T, Wang X G. 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas (*Ochotona curzoniae*). *Journal of Mammalogy*, **72** (2): 231 - 247.
- Steinmann A, Priotto J, Sommaro L, Polop J. 2006. Spacing behaviour of juvenile common mice, *Calomys musculus*, at the beginning of the breeding period, in absence of adult males. *Acta Oecologica*, **29**: 305 - 310.
- Vonhof M J, Whitehead H, Fenton M B. 2004. Analysis of Spix's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Animal Behaviour*, **68**: 507 - 521.
- Wang C T, Wang Q J, Long R J, Jing Z C, Shi H L. 2004. Changes in plant species diversity and productivity along an elevation gradient in an alpine meadow. *Acta Phytocologica Sinica*, **28** (2): 240 - 245. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1989. Natural longevity of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **9** (1): 56 - 62. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1990. A study of breeding area and the territorial behavior in plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **10** (3): 203 - 209. (in Chinese)
- Wong S T, Servheen C W, Ambu L. 2004. Home range, movement and activity patterns, and bedding sites of Malayan sun bears *Helarctos malayanus* in the Rainforest of Borneo. *Biological Conservation*, **119**: 169 - 181.
- Zhang Y M, Zhang Z B, Wei W H, Cao Y F. 2005. Time allocation of territorial activity and adaptations to environment of predation risk by plateau pikas. *Acta Theriologica Sinica*, **25** (4): 333 - 338. (in Chinese)
- 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 景增春, 史惠兰. 2004. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究. *植物生态学报*, **28** (2): 240 - 245.
- 王学高, 戴克华. 1989. 高原鼠兔 *Ochotona curzoniae* 自然寿命研究. *兽类学报*, **9** (1): 56 - 62.
- 王学高, 戴克华. 1990. 高原鼠兔的繁殖空间及其护域行为的研究. *兽类学报*, **10** (3): 203 - 209.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理 (第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 279 - 288.
- 张堰铭, 张知彬, 魏万红, 曹伊凡. 2005. 高原鼠兔领域行为时间分配格局及其对风险环境适应的探讨. *兽类学报*, **25** (4): 333 - 338.
- 聂海燕. 植食性小哺乳动物种群进化生态学研究: 高原鼠兔种群生活史进化对策. 浙江大学博士学位论文. 2005. 44 - 54.