

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

张堰铭^{1,2} 张知彬^{2*} 魏万红¹ 曹伊凡¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

(2 中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

摘要: 采用直接观察法测定了高原鼠兔地面、洞道活动时间及进、出洞频率。结果表明, 在 07: 00 ~ 18: 00, 雄性和雌性高原鼠兔平均地面活动时间分别占总活动时间比例的 87.09% 和 85.22%。地面活动时间具有明显的季节性, 但两性个体间无显著的差异。繁殖早期, 成年雌体地面活动时间显著高于繁殖后期, 第 2 胎幼体地面活动时间显著低于第 1 胎幼体。不同年龄和性别的高原鼠兔进洞频率存在极显著差异, 5 月成年雌体进洞频率最高, 而成年雄体在 4 月进洞频率最低。研究结果验证了捕食风险可制约鼠兔属动物领域活动时间分配, 高风险环境能增加其利用洞道的时间及频率的特定假设。

关键词: 高原鼠兔; 领域; 时间分配; 捕食风险; 适应

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 04 - 0333 - 06

Time Allocation of Territorial Activity and Adaptations to Environment of Predation Risk by Plateau Pikas

ZHANG Yanming^{1,2} ZHANG Zhibin^{2*} WEI Wanghong¹ CAO Yifan¹

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001, China)

(2 Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China)

Abstract: Time allocation of activities on the surface and in burrows, and the frequencies of entering and emerging from burrows were compared by age and gender in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) using directly observations in the field. The results showed that from 07: 00 - 18: 00 males spent 87.09% and females spent 85.22% of total time on the surface. Although there were no significant gender differences in time spent on the surface, significant seasonal variations were found. In the early breeding season, adult females spent more time on the surface than they did during the later breeding season. The juveniles of the second litter spent much less time on the surface than did those of the first litters. The frequencies of burrow entering differed significantly depending on age and gender in the pikas. The highest burrow entering frequency was found in May for female adults, whereas, the lowest in April for male adults. Our results provide evidence to support the hypothesis that predation risk can restrain the territorial activity and time allocation and that living in a high risk environment will facilitate utilization of burrows by small mammals.

Key words: Adaptation; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Predation risk; Territory; Time allocation

领域空间 (space of territory) 是动物维系生命活动的重要资源, 亦是其进行社会、非社会行为以及繁衍后代的场所 (Sheridan and Tamarin, 1988; Clutton-Brock, 1989; Jonsson *et al.*, 2000)。许多穴居哺乳动物 (burrowing mammal) 的领域分为地面部分和洞道部分, 前者主要用于社会及非社会性活动等, 而后者则主要用于休息、躲避捕食者、以及繁殖和育幼等 (Ostfeld *et al.*, 1985; Brown *et al.*,

1988)。地面活动不仅可减少挖掘洞道消耗的能量, 同时为各种活动提供更大的空间 (Ferron and Quellet, 1989; Werner and Anholt, 1993; Righetti *et al.*, 2000)。然而, 频繁的地面活动可导致动物暴露于风险环境, 增加被捕食的概率 (Lima and Bednekoff, 1999; Jonsson *et al.*, 2000; Van Vuren, 2001; Beauchamp and Ruxton, 2003)。因此, 调节地面活动强度及利用洞道躲避捕食者、降低捕食风险是动物生存的重要

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170170, 30470311); 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2 - 1 - 03, KSCX2 - SW - 103)

作者简介: 张堰铭 (1964 -), 男, 博士, 主要从事行为生态学研究。

收稿日期: 2005 - 03 - 08; 修回日期: 2005 - 04 - 21

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: zhangzb@ioz.ac.cn

对策 (Lima and Dill, 1990; Rohner and Krebs, 1996; Thorson *et al.*, 1998; Banks *et al.*, 1999; Powell and Banks, 2004)。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 为青藏高原草甸、草原分布最广的植食性小哺乳动物, 是猛禽及哺乳类捕食者主要的食物资源 (Smith and Foggin, 1999)。该物种选择植被低矮的开阔生境 (施银柱, 1983), 具有典型的社会性 (梁杰荣, 1981; Smith and Wang, 1991)。一些研究 (曾缙祥等, 1981; 宗浩和夏武平, 1987) 表明, 此物种的生物节律为昼日型, 但该类结果仅反映其在特定时间的活动强度, 不能准确地显示其所处的空间位置。由于栖息环境的特殊性, 高原鼠兔在地面活动时极易被捕食者发现, 因此, 无论觅食或其它社会性活动均存在极大的捕食风险, 洞道作为其唯一可利用的隐蔽资源, 在反捕食活动中具有重要的作用。本研究主要探讨高原鼠兔对领域空间的活动强度、特点以及风险环境的耐受性等, 目的在于检验捕食压力可制约猎物领域活动的时间分配及利用模式, 捕食风险可导致其利用隐蔽环境的时间及频率增加的假设, 进而阐明植食性小哺乳动物对捕食风险的适应策略。

1 研究方法

1.1 研究地点

本项研究分别于 2001 年 5~8 月和 2002 年 4 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行。高原鼠兔种群 4 月进入繁殖期, 并持续到 8 月底。该时期种群密度逐月增加, 8 月最高密度可达 140 余只/hm², 家群成员亦由最初的 5~8 只增至 20 余只。

1.2 实验样地

实验样地设置于定位站东侧约 5 km 的矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸, 四季放牧, 无休牧期。样地面积 1 hm² (100 m × 100 m), 将其划分为 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。采用长 30~40 cm 细尼龙绳, 一端制成活扣, 置于高原鼠兔频繁出入的洞口, 另一端系于竹筷, 并将其插入草皮 5~10 cm。每间隔 5~10 min 检查 1 次, 以避免该动物长时间被套而窒息死亡。对捕获的高原鼠兔分别记录性别、年龄、体重及繁殖状况, 耳标和剪趾标记后, 于捕获地点释放。对首次活捕体重小于 40 g 幼体, 仅将被毛染色, 以区分性别, 待下月重捕期

进行剪趾及耳标。本研究分别于 2001 年 5、6、8 月及 2002 年 4 月标记样地内所有的高原鼠兔, 每一标记期为 3~5 d。

1.4 行为观察与测定

采用直接观察法测定高原鼠兔进、出洞道的时间和次数。各种行为变量的定义、记录方法作如下说明。

1.4.1 行为变量定义

进洞 (burrow entering): 由洞口进入地下洞道系统, 消失于地面。

出洞 (burrow exiting): 身体的任何一个部位显露于洞口。

1.4.2 行为测定

进洞和出洞: 随机选取 1 只标志动物, 观察 15 min, 记录目标个体进入洞道的时间和再次出现于洞口的时间, 由此估计进洞和出洞的次数, 根据总进洞和出洞时间, 计算目标个体在地面及洞内活动时间对观察时间的比例。

1.5 统计分析

以目标个体在地面和洞道内活动时间的强度为比例值, 以进洞频率为计数变量。根据数据是否符合正态分布, 选择适宜的统计学方法检验性别、年龄及观察时期之间的差异。所有统计变量均为非正态分布, 故采用 Kruskal-Wallis 检验分析总体间的差异。若总体差异显著, 则进一步用 Mann-Whitney *U* 检验分析相同观察时期性别间的差异及不同时期相同性别之间的差异。全部分析由统计软件 SPSS for Windows 10.0 完成。

2 结果

2.1 地面及洞内活动时间

在 07:00~18:00 的观察时间里, 雄体和雌体平均地面活动时间对总观察时间的比例 (表 1) 分别为 87.09% 和 85.22%, 洞内活动时间为 12.91% 和 14.78%。

在 4 个观察时期, 高原鼠兔地面活动时间占总时间的比例依年龄及性别而存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 31.740$, $df = 15$, $P < 0.001$)。相同观察时期, 除 6 月第 2 胎雌体与雄体之间的差异接近显著水平外 (Mann-Whitney *U*-test; $P = 0.050$), 其它时期两性个体间均无显著的差异 (Mann-Whitney *U*-test; $P > 0.05$)。说明高原鼠兔地面活动时间具有季节性特征, 但无明显的性别差异。

表 1 不同年龄及性别高原鼠兔地面及洞内活动时间分配

Table 1 Time allocation of territorial activity exhibited by plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	性别 Gender	样本数 Sample sizes	地面活动所占百分比 Percentages of activity on surface (%)		洞内活动所占百分比 Percentages of activity in burrow (%)	
2001	5 月 May	成体 Adult		51	90.28 ± 1.88		9.72 ± 1.88	
				50	89.16 ± 1.86		10.84 ± 1.86	
	6 月 June	成体 Adult		56	83.12 ± 2.28		16.88 ± 2.28	
				50	86.75 ± 2.07		13.25 ± 2.07	
		第 1 胎 First litter		39	90.31 ± 2.23		9.69 ± 2.23	
			34	90.15 ± 2.15		9.85 ± 2.15		
		第 2 胎 Second litter		9	78.77 ± 5.80		21.23 ± 5.80	
			9	89.57 ± 5.67		10.43 ± 5.67		
	8 月 August	成体 Adult		27	79.79 ± 3.50		20.21 ± 3.50	
				21	85.73 ± 3.86		14.27 ± 3.86	
		第 1 胎 First litter		33	84.03 ± 2.56		15.97 ± 2.56	
			47	79.01 ± 3.02		20.99 ± 3.02		
	第 2 胎 Second litter		12	80.70 ± 4.38		19.30 ± 4.38		
		10	82.21 ± 5.75		17.79 ± 5.75			
2002	4 月 April	成体 Adult		85	94.73 ± 0.92		5.27 ± 0.92	
				107	94.10 ± 1.02		5.90 ± 1.02	

雌性高原鼠兔不同年龄组之间地面活动时间比例差异极显著 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 43.601$, $df = 7$, $P < 0.001$)。表 2 结果显示, 4 月和 5 月, 成年雌体地面活动的时间比例差异不显著, 但均显著或极显著高于 6 月和 8 月, 6 月与 8 月间则无显

著的差异。6 月第 1 胎雌体地面活动比例显著高于第 2 胎, 8 月二者无显著的差异。说明繁殖早期成年雌体地面活动时间明显高于繁殖后期, 第 2 胎个体地面活动时间则低于同期的第 1 胎个体。

表 2 雌性高原鼠兔地面活动时间比例的 Mann-Whitney U 检验

Table 2 Mann-Whitney U-test for percentages of activity on surface exhibited by individuals of each age of female plateau pikas

序列 Order	年 Year	月 Month	年龄 Age	P (Mann-Whitney U-test)						
				2	3	4	5	6	7	8
1	2001	5	成体 Adult	0.041	0.802	0.011	0.007	0.042	0.011	0.056
2	2001	6	成体 Adult		0.037	0.300	0.316	0.966	0.469	0.000
3	2001	6	第 1 胎 First litter			0.021	0.008	0.031	0.012	0.194
4	2001	6	第 2 胎 Second litter				0.747	0.303	1.000	0.000
5	2001	8	成体 Adult					0.382	0.988	0.000
6	2001	8	第 1 胎 First litter						0.639	0.000
7	2001	8	第 2 胎 Second litter							0.000
8	2002	4	成体 Adult							

雄性高原鼠兔地面活动时间比例亦存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 31.740$, $df = 7$, $P < 0.001$)。Mann-Whitney U 检验 (表 3) 结果显示, 4 月成年雄体地面活动时间比例显著高于 5 月, 极显著高于 6 月和 8 月; 5 月显著高于 8 月,

但与 6 月的差异不显著。第 1 胎和第 2 胎个体在 6 月和 8 月均不存在显著的差异。说明 4 月成年雄体地面活动时间最长, 随后逐月降低。在相同时期不同胎次雄性个体的地面活动时间无明显的差别。

表3 雄性高原鼠兔地面活动时间比例的 Mann-Whitney *U* 检验Table 3 Mann-Whitney *U*-test for percentages of activity on surface exhibited by individuals of each age of male plateau pikas

序列 Order	年 Year	月 Month	年龄 Age	<i>P</i> (Mann-Whitney <i>U</i> -test)						
				2	3	4	5	6	7	8
1	2001	5	成体 Adult	0.254	0.731	0.728	0.455	0.014	0.220	0.029
2	2001	6	成体 Adult		0.185	0.366	0.954	0.123	0.523	0.000
3	2001	6	第1胎 First litter			0.895	0.370	0.012	0.186	0.116
4	2001	6	第2胎 Second litter				0.397	0.110	0.315	0.436
5	2001	8	成体 Adult					0.247	0.546	0.009
6	2001	8	第1胎 First litter						0.696	0.000
7	2001	8	第2胎 Second litter							0.015
8	2002	4	成体 Adult							

2.2 进洞频率

不同年龄及性别高原鼠兔进洞频率 (表4) 存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 162.263$, $df = 15$, $P < 0.001$)。

5月和6月成年雌体进洞频率显著高于雄体

(Mann-Whitney *U*-test; $P = 0.020$; $P = 0.043$), 4月和8月, 雄体略高于雌体, 但差异不显著。6月第1胎雄体进洞频率显著高于同期的雌体 (Mann-Whitney *U*-test; $P = 0.004$)。6月和8月, 第2胎雌体进洞频率高于同期的雄体, 但均未达到显著水平。

表4 不同年龄及性别高原鼠兔进洞频率 (次/min)

Table 4 Frequency (cases/min) of burrow entering exhibited by age, gender in plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	进洞频率 [#] Frequency of burrow entering [#]		
			2	3	
2001	5月 May	成体 Adult	0.57 ± 0.14 ^a (51)	0.29 ± 0.05 ^b (50)	
		6月 June	成体 Adult	0.44 ± 0.08 ^a (56)	0.30 ± 0.05 ^b (50)
	8月 August	第1胎 First litter	0.28 ± 0.06 ^a (39)	0.44 ± 0.06 ^b (34)	
		第2胎 Second litter	0.52 ± 0.10 ^a (9)	0.46 ± 0.10 ^a (9)	
		成体 Adult	0.23 ± 0.03 ^a (27)	0.25 ± 0.03 ^a (21)	
		第1胎 First litter	0.24 ± 0.03 ^a (33)	0.30 ± 0.04 ^a (47)	
	2002	4月 April	第2胎 Second litter	0.55 ± 0.12 ^a (12)	0.49 ± 0.09 ^a (10)
			成体 Adult	0.09 ± 0.01 ^a (85)	0.12 ± 0.01 ^a (107)

标有相同上标表示差异不显著 ($P > 0.05$); 具有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

不同观察时期雌体进洞频率差异极显著 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 80.447$, $df = 7$, $P < 0.001$)。表5结果说明, 4月成年雌体进洞频率与其它3个观察时期差异极显著。5月成年雌体进洞

频率显著高于6月, 极显著高于8月。6月与8月差异显著。第1胎与第2胎幼鼠在6月、8月均存在显著和极显著的差异。6月, 第1胎幼鼠显著低于成体。8月, 第2胎幼鼠极显著高于成年鼠。

表5 雌性高原鼠兔进洞频率的 Mann-Whitney *U* 检验Table 5 Mann-Whitney *U*-test for frequency of burrow entering exhibited by individuals of each age of female plateau pikas

序列 Order	年 Year	月 Month	年龄 Age	<i>P</i> (Mann-Whitney <i>U</i> -test)						
				2	3	4	5	6	7	8
1	2001	5	成体 Adult	0.026	0.016	0.738	0.002	0.006	0.755	0.000
2	2001	6	成体 Adult		0.015	0.106	0.034	0.023	0.102	0.000
3	2001	6	第1胎 First litter			0.012	0.620	0.523	0.002	0.000
4	2001	6	第2胎 Second litter				0.005	0.011	0.917	0.000
5	2001	8	成体 Adult					0.953	0.003	0.000
6	2001	8	第1胎 First litter						0.002	0.000
7	2001	8	第2胎 Second litter							0.000
8	2002	4	成体 Adult							

不同观察时期雄体进洞频率亦存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test; $\chi^2 = 81.378$, $df = 7$, $P < 0.001$)。Mann-Whitney U 检验 (表 6) 说明, 4 月与 5 月、6 月和 8 月成年雄体间存在极显著的差异, 而 5 月、6 月和 8 月间均无显著的差异。6 月, 第 1 胎与第 2 胎雄体之间差异不显著, 8 月, 二者差异显著。6 月, 第 1 胎和第 2 胎雄体均显著高于成年

雄体。8 月, 第 1 胎雄体与成年个体间无显著的差异, 而第 2 胎雄体显著高于成年雄体。

结果说明, 哺乳期, 雌体进洞频率高于雄体, 其它时期不同性别之间无明显的区别。成年雌体在 5 月进洞频率最高, 成年雄体 4 月进洞频率显著低于其它 3 个时期。

表 6 雄性高原鼠兔进洞频率的 Mann-Whitney U 检验

Table 6 Mann-Whitney U -test for frequency of burrow entering exhibited by individuals of each age of male plateau pikas

序列 Order	年 Year	月 Month	年龄 Age	P (Mann-Whitney U -test)						
				2	3	4	5	6	7	8
1	2001	5	成体 Adult	0.816	0.262	0.316	0.751	0.974	0.101	0.000
2	2001	6	成体 Adult		0.015	0.017	0.649	0.426	0.009	0.000
3	2001	6	第 1 胎 First litter			0.628	0.082	0.085	0.368	0.000
4	2001	6	第 2 胎 Second litter				0.063	0.062	0.661	0.000
5	2001	8	成体 Adult					0.790	0.013	0.000
6	2001	8	第 1 胎 First litter						0.021	0.000
7	2001	8	第 2 胎 Second litter							0.000
8	2002	4	成体 Adult							0.000

3 讨论

本研究结果表明, 尽管地面具有较高的捕食风险, 但在 07:00~18:00, 高原鼠兔 85%~88% 的时间用于地面活动, 洞内停留时间仅为 13%~15% (表 1)。说明高原鼠兔对高风险环境有很强的忍受性。

尽管成年高原鼠兔地面活动时间无明显的性别差异, 但繁殖早期均显著高于繁殖后期, 具有明显的季节性。在繁殖早期, 高原鼠兔地面活动频繁, 其主要原因是大多数捕食者经过严冬后, 种群数量处于最低, 幼体尚未出生或仍不具有捕食能力, 此时期对高原鼠兔的捕食压力最小; 在繁殖后期, 当年出生的捕食者已具备捕食能力, 且捕食能力和效率不断提高。捕食风险水平提高可能是导致猎物地面活动时间减少的重要因子之一 (Brown *et al.*, 1988; Jonsson *et al.*, 2000)。就穴居植食性小哺乳动物而言, 地面活动能够迅速发现并占有可交配 (available mate) 资源, 增加婚配成功率 (Imms, 1987)。高原鼠兔昼间地面活动时间比例显著高于洞内, 亦说明地面是该动物进行社会活动最主要的空间区域。植食性小哺乳动物空间利用亦与其家群结构及社会冲突密切相关。繁殖早期, 高原鼠兔家群成员较少, 群内个体间矛盾冲突水平相对较低。繁殖后期, 当年出生未离开出生地的个体与成年个

体组成庞大家族, 成员之间的社群关系复杂, 社会冲突剧烈。因此, 高原鼠兔减少地面活动时间亦是降低家族成员社群争斗 (social conflict) 的行为适应对策 (Smith and Ivins, 1986; Van Vuren, 2001)。然而, 高原鼠兔低密度种群 (20 只/hm²) 研究结果表明, 其成体地面活动时间占总时间的 74% (Smith and Wang, 1991), 明显低于本研究 (种群密度: 50 只/hm²) 的地面活动时间比例。说明家族成员相对较少, 社群关系简单, 其地面活动时间也较少。对于上述差别, 可解释为动物集群活动是降低捕食风险最有效的方式之一。尽管社群活动可增加个体之间的冲突, 但社群活动能更有效地发现和躲避捕食者, 所产生的利益是显而易见的 (Beauchamp and Ruxton, 2003)。本研究中, 繁殖早期高原鼠兔社群仅为 5~8 只成年个体, 常发现 2~4 只同性或异性个体集群, 彼此间关系融洽。显然, 适度集群是高原鼠兔增加地面活动时间的的主要原因; 伴随种群密度增加, 社群内部及其之间冲突加剧, 且许多冲突不可避免, 如领域入侵、配偶争夺等。高原鼠兔洞道系统呈网状结构, 入侵者进入洞道后, 驱逐难度极大 (梁杰荣, 1981)。领域防卫最有效的方式则是在地面驱赶。社群间的相互防卫, 也是地面活动增加的重要原因之一。此外, 植被地上部分可为高原鼠兔提供最主要食物资源, 增加地面活动时间, 可对有限的食物资源进行充分的

利用及保护。

高原鼠兔在单位时间内具有较高的进洞频率(表4),说明在其地面活动过程中,可频繁利用洞道降低捕食风险水平。5月和6月,高原鼠兔成年雌体进洞频率显著高于成年雄体,4月和8月则无显著差异。显然,此与成体在不同时期所进行的家群功能紧密相关。5月和6月是幼体出生的高峰期,由于多数兔形目动物产仔后即迅速交配,并在极短的时间内再次妊娠(Smith, 1988; Dobson *et al.*, 1998),能量消耗极大,为获取更多的食物和给幼体提供充足的养分,成年雌体被迫频繁地进、出洞道。就成年雌体进、出洞道频率的季节性动态而言,5月和6月进、出洞道频率在整个观察时期最高。因此,高原鼠兔进、出洞道频率与其特定时间内的能量需求、育幼投入等密切相关,是能量获取与育幼间负偶联(trade-off)的表现之一。

当年出生幼体的进、出洞道频率差异主要反映在不同胎次及幼体发育程度等。6月第1胎幼体体重接近成体,两性幼体的行为开始分化(Smith *et al.*, 1986),两性成体社群行为的差异是导致雄体进洞频率明显高于雌体。不同胎次幼体之间进洞频率亦存在显著性差异,该结果从侧面证明,高原鼠兔家族内部不同胎次幼体间存在激烈的社群冲突。

综括上述,高原鼠兔昼日大部分时间暴露于捕食风险水平较高的地面。频繁地进入洞道,减少每次暴露的时间,是此物种适应高风险环境的主要对策之一。其结果进一步验证了鼠兔属动物可增加隐蔽环境的滞留时间或利用频率来降低其捕食风险的假设。

参考文献:

- Banks P B, Hume I D, Crowe O. 1999. Behavioural morphological and dietary response of rabbits to predation risk from foxes. *Oikos*, **85**: 247 - 256.
- Beauchamp G, Ruxton G D. 2003. Changes in vigilance with group size under scramble competition. *The American Naturalist*, **161**: 672 - 675.
- Brown J S, Burt P K, Smith R J, William O W. 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, **76**: 408 - 415.
- Clutton-Brock T H. 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature*, **337**: 70 - 72.
- 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**: 622 - 635.
- Ferron J, Quillet J P. 1989. Temporal and intersexual variation in the use of space with regard to social organization in the woodchuck (*Marmota monax*). *Canadian Journal of Zoology*, **67**: 1642 - 1649.
- Ins R A. 1987. Male spacing systems in microtine rodents. *The American Naturalist*, **130**: 475 - 484.
- Jonsson P, Koskela E, Mappes T. 2000. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments. *Oecologia*, **122**: 487 - 492.
- Lima S L, Bednekoff P A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, **153**: 649 - 659.
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619 - 640.
- Ostfeld R S, Lidkcker W Z, Heske E J. 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use, and demography in a population of California voles. *Oikos*, **45**: 433 - 442.
- Powell F, Banks P B. 2004. Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour*, **67**: 753 - 759.
- Righetti J, Fox B J, Croft D B. 2000. Behavioural mechanisms of competition in small dasyurid marsupials. *Australian Journal of Zoology*, **48**: 561 - 576.
- Rohner C, Krebs C J. 1996. Owl predation on snowshoe hares: consequences of antipredator behaviour. *Oecologia*, **108**: 303 - 310.
- Sheridan M, Tamarin R H. 1988. Space use, longevity, and reproductive success in meadow voles. *Behavioral Ecological Sociobiology*, **22**: 85 - 90.
- Smith A T. 1988. Patterns of Pika (*Genus ochotona*) life history variation. In: Boyce M S ed. Evolution of life histories: Theory and patterns from mammals. Yale University Press, 233 - 256.
- Smith A T, Foggin 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, Ivins B L. 1986. Territorial intrusions by pikas (*Ochotona princeps*) as a function of occupant activity. *Animal Behavior*, **34**: 392 - 397.
- Smith A T, Smith H J, Wang X G, Yin X C, Liang J X. 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika. *National Geographic Research*, **2**: 57 - 74.
- Smith A T, Wang X G. 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas (*Ochotona curzoniae*). *Journal of Mammalogy*, **72**: 231 - 247.
- Thorson J M, Morgan R A, Brown J S, Norman J E. 1998. Direct and indirect cues of predatory risk and patch use by fox squirrels and thirteen-lined ground squirrels. *Behavioral Ecology*, **9**: 151 - 157.
- Van Vuren D. 2001. Predation on yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *American Middle Naturalist*, **145**: 94 - 100.
- Werner E E, Anholt B R. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, **142**: 242 - 272.
- 宗浩, 夏武平. 1987. 高原鼠兔似昼夜活动节律的研究. 兽类学报, **7** (3): 211 - 223.
- 施银柱. 1983. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. 兽类学报, **3** (3): 182 - 188.
- 梁杰荣. 1981. 高原鼠兔的家庭结构. 兽类学报, **1** (2): 159 - 165.
- 曾缙祥, 王祖望, 韩永才. 1981. 五种小哺乳动物活动节律的初步研究. 兽类学报, **1** (2): 189 - 198.