

不同种群密度下高原鼠兔的行为模式*

王金龙¹ 魏万红^{2**} 张堰铭¹ 殷宝法²

1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

2. 扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州 225009

摘要 在2003年高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 的繁殖初期、繁殖盛期、繁殖中期和繁殖末期, 采用目标动物取样法对其不同种群密度条件下的行为模式进行研究, 探讨高原鼠兔的行为变化和种群密度的相互关系。结果表明: 在繁殖盛期和繁殖中期, 低密度种群内雌性高原鼠兔的观望时间均显著高于高密度种群内, 而在其它两个时期内无明显不同; 雄性高原鼠兔的观望时间在不同密度间比较均无显著差异; 同一密度条件下, 雄性高原鼠兔的观望行为持续时间和发生频次均表现显著的季节性变化, 而雌性高原鼠兔无明显差异。高原鼠兔的地面活动时间在不同种群密度间比较无显著差异。低密度种群内, 雄性高原鼠兔的地面移动距离和频次均呈显著的季节性差异, 而雌性高原鼠兔的差异不显著; 高密度种群内, 雌、雄个体的地面移动距离和频次都具有显著的季节性差异。在高原鼠兔的社会行为中, 亲昵行为和攻击行为强度在不同种群密度间比较均无显著差异; 在同一密度条件下, 亲昵行为和攻击行为强度也没有表现出明显的季节性变化。以上结果说明高原鼠兔的行为变化与其繁殖期和性别有明显的关系, 而在密度间无明显的差异, 其主要原因是不同的繁殖期, 动物的繁殖投入不同, 导致行为模式产生差异 [动物学报 51(4): 598-607, 2005]。

关键词 高原鼠兔 行为 繁殖 种群密度

Behavior patterns of plateau pika *Ochotona curzoniae* at different population densities*

WANG Jin-Long¹, WEI Wan-Hong^{2**}, ZHANG Yan-Ming¹, YIN Bao-Fa²

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

2. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China

Abstract We investigated the behavior of plateau pika *Ochotona curzoniae* in populations of different density in 2003, using focal-animal sampling technique during the reproductive season, which included early stage, peak, middle and later stage of reproduction. Significant differences were shown in the observation times of females during the peak and the middle of the reproductive season at different densities. The observation time of the females was much longer in low density population than that in high density population. For males, there was no significant difference in observation time between or among population densities. At both low and high population densities significant seasonal variation was found in the duration and frequency of male plateau pikas' observation behavior, nor was that of females. There was no significant difference in surface activity times between or among populations of different density. No significant seasonal variation was observed in moving distance and moving frequency of female plateau pikas in low density population, whereas moving distance and frequency varied significantly for males. Significant seasonal variations were shown in both females and males in high density populations. No significant seasonal differences were observed in plateau pikas' aggressive and affiliative behaviors from either low or high density populations. Additionally, no significant differences existed between populations with different densities. This indicated that the behavior patterns of plateau pika were affected by the reproductive period and gender but not by population density. We concluded this behavioral variation was evoked by the different reproductive investments among different reproductive periods [Acta Zoologica Sinica 51(4): 598-607, 2005].

Key words Plateau pika, *Ochotona curzoniae*, Behavior, Reproduction, Population density

2004-12-10 收稿, 2005-05-10 接受

* 中国科学院知识创新工程试点项目 (No. KSCX2-1-0, No. KSCX2-SW-103) 和国家自然科学基金资助项目 (No. 39770106, No. 30270200) [This research was funded by the grants from Innovation Project (No. KSCX2-1-03, No. KSCX2-SW-103) and the National Natural Science Foundation of China (No. 39770106, No. 30270200)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: whwei@yzu.edu.cn

© 2005 动物学报 Acta Zoologica Sinica

动物的行为是长期进化的结果，具有固定的模式，但又具有较大的可塑性，受多种因素影响。不同生活环境、不同繁殖时期、不同性别的个体等均可以表现不同的模式，而行为模式变化亦可影响其周围环境 (Chitty, 1967; Smith et al., 1975; Charnov and Finerty, 1980; Christian, 1980; Ims, 1987; Dobson et al., 1998; Mougeot et al., 2003 a, b; 魏万红等, 2000, 2004)。作为环境的一个组成部分，种群密度对动物的行为模式具有重要的影响作用，当种群密度升高时，栖息地内单个动物的领域、食物等资源都会减少，为提高自身的生存和繁殖机会，动物必将改变其行为对策。随着适合栖息领域饱和度的变化，北美鼠兔 (*Ochotona princeps*) 后代在迁移和留居 (Philopatry) 间权衡，以提高自身适合度 (Smith, 1987)。密度较高的种群内，雌性小家鼠 (*Mus musculus*) 表现雄性化的攻击行为 (Chapman et al., 1998)。红松鸡 (*Lagopus lagopus scoticus*) 的攻击行为和领域行为强度增加后，种群年龄结构等发生变化，种群增长产生延迟效应，种群密度在第二年和第三年比对照方更低 (Mougeot et al., 2003 a, b)。小哺乳动物种群周期的不同阶段，种群密度不同，动物攻击行为水平不一致，攻击引起种群结构改变，最终甚至可能因此形成周期性的种群波动 (Chitty, 1967; Smith et al., 1975; Charnov and Finerty, 1980)。长期以来，学者们对动物行为变化和种群密度间的相互作用关系进行了大量研究 (Boonstra et al., 1994; Moss et al., 1996; Cowell et al., 1998; Mougeot et al., 2003 a, b)，然而其确切机制仍未得到完全了解。

高原鼠兔 (*O. curzoniae*) 是青藏高原高寒草甸生态系统中的优势小哺乳动物之一，最高密度可达到 300 只/hm²，最低趋近于 0 (刘季科等, 1980)。高原鼠兔长期生活在青藏高原高寒草甸生态系统，形成了独特的行为模式。多年来，国内外学者对高原鼠兔的行为进行了大量研究 (Smith et al., 1986; 王学高, 1990; 魏万红等, 2000, 2004; 张堰铭, 2002^a)，但涉及其不同种群密度下行为变化模式的研究尚未见报道。近几年，由于各种因素的作用，诸如综合治理、灭鼠、保护天敌动

物和恢复原有植被等，高原鼠兔的生境条件发生改变，种群数量明显下降，并呈斑块状分布。作为高寒草甸生态系统中的关键物种，高原鼠兔对于维持其栖息地生物多样性的稳定具有不可或缺的作用 (Smith and Foggin, 1999)，其种群密度必须得到合理控制，因此，研究高原鼠兔的种群密度变化机制势在必行。在新的密度较低的环境条件下，研究高原鼠兔的行为变化及行为变化对种群动态的影响，可以加深对其行为进化机制的了解，亦可为研究动物种群密度和行为模式之间关系的工作提供理论基础。本研究在野外自然条件下对不同密度种群内高原鼠兔的行为模式进行比较，主要探讨以下几个问题：1) 不同种群密度间动物的行为是否具有明显差异；2) 不同繁殖时期，不同性别间动物行为的变化趋势是否一致；3) 行为模式的变化能否影响种群密度变化。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

本研究于 2003 年 4 月初至 8 月底在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站 (北纬 37°29' - 37°45'，东经 101°12' - 101°33') 地区进行。该地区的自然状况、动植物群落结构及土壤类型已有报道 (杨福国, 1982; 刘季科等, 1982)。单子叶植物以矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、异针茅 (*Stipa aliena*)、垂穗披碱草 (*Elymus natans*)、小嵩草 (*K. pygmaea*)、早熟禾 (*Poa* spp.)、苔草 (*Carex* spp.) 等为主，双子叶植物以鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserine*)、雪白委陵菜 (*P. nivia*)、二裂委陵菜 (*P. bifurca*)、细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、萼果香薷 (*Elsholtzia calycocarpa*)、摩岭草 (*Morrina chinensis*)、大通风毛菊 (*Saussurea katochaete*) 等最为常见。该地区主要脊椎动物有大鸮 (*Buteo hemilasius*)、猎隼 (*Falco cherrug*)、雕 (*Bubo bubo*)、角百灵 (*Eremophila alpestris*)、白腰雪雀 (*Montifringilla taczanowskii*)、地鸭 (*Pseudopedoces humilis*)、根田鼠 (*Microtus oeconomicus*)、高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*)、喜马拉雅旱獭 (*Marmota himalayana*)、藏狐 (*Vulpes*

^a 张堰铭, 2002. 高原鼠兔社会行为特征及其对高寒极端环境的适应. 中国科学院动物研究所博士后研究报告.

Zhang YM, 2002. Behavior characteristics of plateau pika and adaptation to the extreme environment. A postdoctoral report of the Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences (In Chinese).

ferrilata)、香鼬 (*Mustela altaica*)、艾鼬 (*M. eversmanni*) 及家畜等, 其中大雕、雕、猎隼、藏狐、香鼬和艾鼬是高原鼠兔的主要天敌 (刘季科等, 1982; 魏万红等, 1994; 周文扬、魏万红, 1994, 1995)。

1.2 样方设置

2003 年 4 月初, 采用目测法 (施银柱, 1983) 在海北站地区选取高原鼠兔种群密度明显不同的两块样地, 两块地内的地形特征和植被类型基本一致, 一块样地位于口门子, 密度为 35 只/hm²; 另一块样地位于乱海子, 密度为 12 只/hm²。两块地相距约 10 km, 面积均达 50 hm² 以上。在每块样地的中央区域, 分别选取面积为 1 hm² (100 m × 100 m) 的样方用于行为学观察。每个样方内每隔 10 m 设立标志物, 将其划分为 100 个 10 m × 10 m 的方格。采用绳套捕捉法将样方内的高原鼠兔全部捕尽, 称重并确定性别, 采用耳标法、剪趾法和被毛染色法三重标志捕捉动物, 待标志完毕, 在原捕捉点释放。在高原鼠兔新生幼体开始地面活动时进行重捕和标志。首次活捕体重小于 40 g 的幼鼠, 仅将被毛染色, 以区分雌、雄, 并在下一个重捕期进行标志。整个繁殖期内共标志 4 次。2003 年 7 月, 在位于口门子地区, 且与密度为 35 只/hm² 样地相距约 2 000 m 的区域增加一块样地。三块样地周围的捕食者种类和数量基本相同, 且近距离 (100 m) 内没有电线杆, 围栏。为区别口门子地区的两块样方, 将 4 月初设置的第一块样方记为口门子 样方, 7 月份设置的第二块样方记为口门子 样方。

1.3 行为变量定义

所有行为变量均参照 Smith et al. (1986) 和王学高 (1990)、张堰铭 (2002) 的方法进行定义。本研究中涉及到的高原鼠兔行为共 17 种, 包括: 观望 (Observation)、移动 (Locomotion)、进洞 (Entering burrow)、出洞 (Exiting burrow)、坐立接触 (Sit in contact)、全身接触 (Whole body contact)、亲吻 (Kiss)、相互修饰 (Allogroom)、哺乳 (Nursing)、交配 (Mating)、跟随 (Follow)、接近 (Approach)、拳击 (Boxing)、摔跤 (Wrestle)、长距离追逐 (Long chase)、短距离追逐 (Short chase) 和殴斗 (Fight)。

统计分析时, 参照 Smith et al. (1986) 和张道川等 (2001) 的方法对高原鼠兔的社会行为进行归类合并, 其中坐立接触、全身接触、亲吻、相互

修饰、哺乳、交配、跟随、接近、拳击、摔跤合并为亲昵行为 (Affiliative behavior), 长距离追逐、短距离追逐和殴斗合并为攻击行为 (Aggressive behavior)。

1.4 行为的测定

本研究将高原鼠兔的繁殖季节分为繁殖初期 (5 月上旬前)、繁殖盛期 (5 月上旬至 6 月上旬)、繁殖中期 (6 月上旬至 7 月上旬)、繁殖末期 (7 月上旬至 8 月下旬)。在每一繁殖期内, 于高原鼠兔活动的高峰期 8: 00 - 11: 30 和 15: 00 - 18: 30 时, 采用目标动物抽样法 (Focal-animal sampling) 观察动物的行为。在样地内随机选取 1 个目标动物, 记录该动物的耳标颜色、性别及成幼, 用望远镜 (8 × 40) 在 30 m 外观察目标动物的行为过程, 记录各种行为发生的频次和持续的时间。每个动物的持续观察时间为 15 min。

1.5 数据分析

本研究中的数据呈非正态分布 (单个样本 K-S 检验), 统计分析时采用非参数检验。繁殖初期、盛期、中期仅有两个密度梯度, 采用 Mann-Whitney U 检验比较不同密度种群间的行为差异; 繁殖末期因为增加了一块样方, 采用 Kruskal-Wallis 检验比较三个密度种群间的行为差异。同一密度种群内不同繁殖时期行为的差异采用 Kruskal-Wallis 检验进行比较。所有分析均通过 SPSS for Windows 完成。文中数据均以 mean ± SE 表示, P < 0.05 表示差异显著。

2 结果

第一次标志结果表明, 口门子 样方内的种群密度为 35 只/hm², 乱海子样方内的种群密度为 12 只/hm²。口门子 样方内高原鼠兔的种群密度最高, 其增长量也最大, 从繁殖初期的 35 只/hm² 增加到繁殖末期的 89 只/hm²; 乱海子样方高原鼠兔的种群密度最低, 其增长量较小, 整个繁殖季节种群密度无大的变化; 中等密度的口门子 样方只调查了两个繁殖时期, 高原鼠兔的种群密度变化也不明显 (图 1)。

2.1 高原鼠兔观望行为持续时间和发生频次

在繁殖盛期和繁殖中期, 雌性高原鼠兔观望行为的持续时间在不同密度间的差异均达到极显著水平 (表 1), 密度最低的乱海子种群高于最高密度的口门子 种群; 在繁殖初期, 其差异接近显著, 已出现盛期和中期的趋势; 在繁殖末期, 其差异不

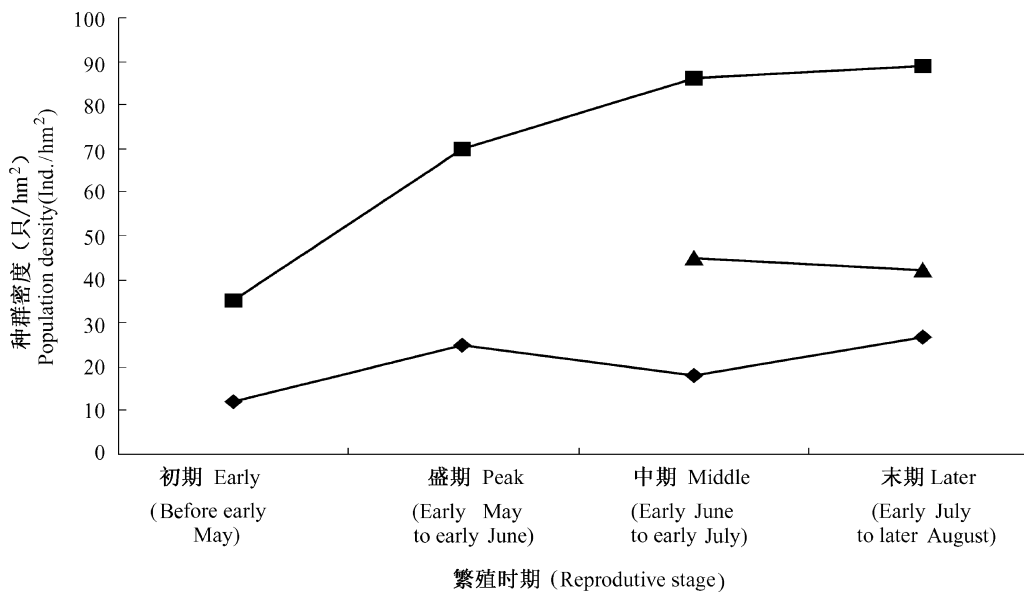


图 1 高原鼠兔种群密度的变化

■：口门子。▲：乱海子。◆：口门子。

Fig. 1 Changes in population density of plateau pikas

■：Koumenzi ▲：Luanhaizi ◆：Koumenzi

显著。雄性个体在不同的繁殖期内，其观望行为的持续时间在不同密度种群间均无显著差异。

在乱海子种群和口门子种群内，雌性个体观望的持续时间在整个繁殖季节内均没有显著的差异 ($\chi^2 = 6.133$, $df = 3$, $P = 0.105$, 乱海子; $\chi^2 = 6.607$, $df = 3$, $P = 0.086$, 口门子)，而雄性个体观望的持续时间均有显著的差异 ($\chi^2 =$

11.040 , $df = 3$, $P = 0.012$, 乱海子; $\chi^2 = 10.779$, $df = 3$, $P = 0.013$, 口门子)。对不同密度种群间个体观望行为的频次进行比较 (表 2)，在繁殖初期，雌雄个体观望的频次在不同密度间均有显著差异，乱海子种群内的个体高于口门子种群内的个体，而在其它三个繁殖期，雌雄个体的观望频次在不同密度间均无显著差异。

表 1 不同密度种群内高原鼠兔的观望持续时间 (s)

Table 1 Observation time of plateau pika in different density populations (second)

繁殖时期 Reproductive period	性别	乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	217.07 ±27.41 (40)	179.21 ±32.05 (42)	-	$Z = -1.799$, $P = 0.072$
	雄	247.64 ±26.95 (48)	208.08 ±27.81 (36)	-	$Z = -1.198$, $P = 0.231$
繁殖盛期 Peak	雌	330.57 ±61.21 (14)	185.58 ±22.43 (38)	-	$Z = -2.713$, $P = 0.007$
	雄	299.13 ±24.66 (25)	399.63 ±53.64 (19)	-	$Z = -1.174$, $P = 0.240$
繁殖中期 Middle	雌	260.66 ±29.82 (32)	142.24 ±20.19 (21)	-	$Z = -3.010$, $P = 0.003$
	雄	341.59 ±28.89 (39)	304.26 ±44.63 (17)	-	$Z = -0.772$, $P = 0.470$
繁殖末期 Later	雌	290.73 ±53.76 (11)	189.15 ±20.72 (31)	194.61 ±33.67 (14)	$\chi^2 = 3.447$, $P = 0.178$
	雄	294.28 ±47.03 (8)	289.00 ±176.00 (2)	429.53 ±56.07 (17)	$\chi^2 = 2.791$, $P = 0.248$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney U 检验；繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney U test was performed at early, peak and middle parts of the reproductive period. The Kruskal-Wallis test was performed at the late phase of the reproductive period. Sample sizes are indicated in parentheses.

表 2 不同密度种群内高原鼠兔的观望频次

Table 2 Observation frequency (cases/ 15 min) of plateau pika in different density populations

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	29.70 ±4.18 (40)	19.46 ±1.96 (42)	-	$Z = -2.590, P = 0.010$
	雄	31.64 ±2.47 (48)	19.89 ±2.62 (36)	-	$Z = -3.938, P < 0.001$
繁殖盛期 Peak	雌	29.57 ±4.83 (14)	31.39 ±2.71 (38)	-	$Z = -0.031, P = 0.975$
	雄	40.17 ±3.47 (25)	32.74 ±4.62 (19)	-	$Z = -1.480, P = 0.139$
繁殖中期 Middle	雌	23.81 ±2.06 (32)	31.10 ±3.22 (21)	-	$Z = -1.729, P = 0.084$
	雄	34.38 ±2.78 (39)	37.18 ±4.18 (17)	-	$Z = -0.437, P = 0.662$
繁殖末期 Later	雌	27.36 ±2.53 (11)	30.85 ±2.86 (31)	39.86 ±3.71 (14)	$\chi^2 = 5.491, P = 0.064$
	雄	25.33 ±5.41 (8)	31.00 ±2.00 (2)	21.94 ±3.45 (17)	$\chi^2 = 2.302, P = 0.316$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney *U* 检验；繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney *U* test was performed at early, peak and middle parts of the reproductive period. The Kruskal-Wallis test was performed at the late phase of the reproductive period. Sample sizes are indicated in parentheses.

对不同密度种群间个体观望行为的频次进行比较 (表 2), 在繁殖初期, 雌雄个体观望的频次在不同密度间均有显著差异, 乱海子种群内的个体高于口门子种群内的个体, 而在其它三个繁殖期, 雌雄个体的观望频次在不同密度间均无显著差异。

在乱海子种群内, 雌性个体观望行为的频次在整个繁殖季节内没有显著差异 ($\chi^2 = 1.440, df = 3, P = 0.696$), 而雄性个体观望行为的频次在整个繁殖季节内的差异达到显著水平 ($\chi^2 = 9.537, df = 3, P = 0.023$); 在口门子种群内, 雌雄个体观望行为的频次在整个繁殖季节内均具有极显著的差异 ($\chi^2 = 20.031, df = 3, P < 0.001$, 雌; $\chi^2 = 18.804, df = 3, P < 0.001$, 雄)。

2.2 高原鼠兔地面移动距离和移动频次

繁殖末期, 雌性高原鼠兔地面移动距离在不同

密度间具有显著差异, 口门子种群内的个体显著高于乱海子种群内的个体, 其它繁殖期内, 雌性高原鼠兔地面移动距离不同密度种群间均不具显著差异 (表 3), 雄性高原鼠兔的移动距离四个繁殖期也均没有表现出种群密度间的显著差异。

在乱海子种群内, 雌性个体的地面移动距离在整个繁殖季节内没有显著季节性差异 ($\chi^2 = 5.936, df = 3, P = 0.115$), 而雄性个体的地面移动距离在整个繁殖季节内的差异达到显著水平 ($\chi^2 = 8.103, df = 3, P = 0.044$); 在口门子种群内, 雌性个体的地面移动距离在整个繁殖季节内差异显著 ($\chi^2 = 15.023, df = 3, P = 0.002$), 雄性个体的地面移动距离在繁殖季节内差异也达到显著水平 ($\chi^2 = 10.165, df = 3, P = 0.017$)。

表 3 不同密度种群高原鼠兔的地面移动距离 (m)

Table 3 Moving distance of plateau pika in three density populations (m)

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	7.73 ±1.78 (40)	8.67 ±1.35 (42)	-	$Z = -1.071, P = 0.284$
	雄	20.57 ±2.99 (48)	12.22 ±1.75 (36)	-	$Z = -1.537, P = 0.124$
繁殖盛期 Peak	雌	8.32 ±2.09 (14)	11.58 ±1.61 (38)	-	$Z = -1.229, P = 0.219$
	雄	36.77 ±7.03 (25)	21.32 ±3.23 (19)	-	$Z = -1.101, P = 0.271$
繁殖中期 Middle	雌	13.23 ±2.29 (32)	15.37 ±3.31 (21)	-	$Z = -1.019, P = 0.308$
	雄	29.73 ±4.49 (39)	39.50 ±10.51 (17)	-	$Z = -0.321, P = 0.748$
繁殖末期 Later	雌	10.11 ±2.08 (11)	16.74 ±2.02 (31)	22.41 ±3.63 (14)	$\chi^2 = 6.739, P = 0.034$
	雄	11.00 ±5.44 (8)	43.25 ±9.25 (2)	11.13 ±2.56 (17)	$\chi^2 = 5.504, P = 0.064$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney *U* 检验；繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney *U* test was performed at early, peak and middle parts of the reproductive period. The Kruskal-Wallis test was performed at the late phase of the reproductive period. Sample sizes are indicated in parentheses.

对不同种群密度间高原鼠兔的地面移动频次进行比较(表4), 繁殖末期雌性个体地面移动频次在不同密度间差异显著, 口门子种群显著高于口门子种群, 其它繁殖时期雌性个体的地面移动频次在不同密度间均没有达到显著差异; 不同种群密度间, 雄性高原鼠兔的移动频次四个繁殖期均没有达到显著差异。

在乱海子种群内, 高原鼠兔雌性个体地面移动

的频次在整个繁殖季节内没有显著差异 ($\chi^2 = 7.685$, $df = 3$, $P = 0.053$), 而雄性地面移动距离的频次在整个繁殖季节内的差异达到极显著水平 ($\chi^2 = 12.704$, $df = 3$, $P = 0.005$); 在口门子种群内, 雌雄个体地面移动的频次在整个繁殖季节内的差异均达到极显著水平 ($\chi^2 = 22.276$, $df = 3$, $P < 0.001$, 雌; $\chi^2 = 12.696$, $df = 3$, $P = 0.005$, 雄)。

表4 不同密度种群高原鼠兔的移动频次

Table 4 Moving frequency (cases/15 min) of plateau pika in three density populations

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	4.32 ± 0.67 (40)	5.00 ± 0.55 (42)	-	$Z = -1.363$, $P = 0.173$
	雄	8.39 ± 0.90 (48)	6.25 ± 0.72 (36)	-	$Z = -1.337$, $P = 0.181$
繁殖盛期 Peak	雌	5.14 ± 1.00 (14)	7.42 ± 0.89 (38)	-	$Z = -1.202$, $P = 0.230$
	雄	14.50 ± 2.21 (25)	10.32 ± 1.46 (19)	-	$Z = -1.163$, $P = 0.245$
繁殖中期 Middle	雌	7.11 ± 0.92 (32)	9.21 ± 1.05 (21)	-	$Z = -1.667$, $P = 0.094$
	雄	15.56 ± 2.01 (39)	15.50 ± 3.41 (17)	-	$Z = -0.285$, $P = 0.775$
繁殖末期 Later	雌	7.23 ± 1.65 (11)	8.98 ± 0.78 (31)	13.18 ± 1.66 (14)	$\chi^2 = 7.719$, $P = 0.021$
	雄	5.89 ± 2.28 (8)	21.50 ± 3.50 (2)	6.03 ± 1.21 (17)	$\chi^2 = 5.040$, $P = 0.080$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney U 检验; 繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney U test was performed at early, peak and middle parts of the reproductive period. The Kruskal-Wallis test was performed at the late phase of the reproductive period. Sample sizes are indicated in parentheses.

2.3 高原鼠兔地面活动时间和进出洞频次

整个繁殖季节内, 乱海子、口门子、口门子种群内的高原鼠兔地面活动时间占全部观察时间的百分比分别为 82.46%、82.18%、74.20%, 动物的地面活动时间在不同密度种群间比较无显著差异 ($\chi^2 = 5.255$, $df = 2$, $P = 0.072$) (表5)。

对不同种群密度间高原鼠兔地面活动时间进行比较(表5), 繁殖初期, 口门子种群内雌性个体地面活动时间显著高于乱海子种群内, 繁殖季节中期, 口门子种群内雄性地面活动时间显著高于乱海子种群内, 其它繁殖时期没有显著差异。

表5 不同密度种群内高原鼠兔的地面活动时间

Table 5 Surface activity time of plateau pika in three density populations (second)

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	755.73 ± 19.62 (41)	806.55 ± 18.86 (42)	-	$Z = -2.122$, $P = 0.034$
	雄	797.24 ± 16.12 (50)	764.97 ± 20.28 (36)	-	$Z = -1.541$, $P = 0.123$
繁殖盛期 Peak	雌	749.29 ± 38.18 (14)	730.16 ± 22.00 (38)	-	$Z = -0.578$, $P = 0.563$
	雄	696.68 ± 34.65 (25)	757.89 ± 31.90 (19)	-	$Z = -1.090$, $P = 0.276$
繁殖中期 Middle	雌	644.06 ± 31.89 (32)	643.19 ± 32.56 (21)	-	$Z = -0.200$, $P = 0.841$
	雄	717.92 ± 21.66 (39)	798.39 ± 25.75 (18)	-	$Z = -2.275$, $P = 0.023$
繁殖末期 Later	雌	628.45 ± 54.40 (11)	662.74 ± 31.76 (31)	656.93 ± 45.65 (14)	$\chi^2 = 0.493$, $P = 0.781$
	雄	649.10 ± 38.87 (8)	557.00 ± 123.00 (2)	676.76 ± 44.04 (17)	$\chi^2 = 0.834$, $P = 0.659$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney U 检验; 繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney U test was performed at reproductive early, peak and middle. The Kruskal-Wallis test was performed at reproductive later. The sample size is indicated in the parentheses.

表 6 不同密度种群高原鼠兔的进洞频次

Table 6 Burrow entering frequency (cases/ 15 min) of plateau pika in three density populations

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	1.61 ±0.17 (41)	1.86 ±0.40 (42)	-	$Z = -0.784, P = 0.433$
	雄	1.84 ±0.17 (50)	2.58 ±0.27 (36)	-	$Z = -2.162, P = 0.031$
繁殖盛期 Peak	雌	2.07 ±0.54 (14)	3.05 ±0.49 (38)	-	$Z = -1.102, P = 0.270$
	雄	2.80 ±0.51 (25)	3.37 ±0.80 (19)	-	$Z = -0.640, P = 0.522$
繁殖中期 Middle	雌	2.50 ±0.36 (32)	3.55 ±0.46 (21)	-	$Z = -2.252, P = 0.024$
	雄	3.23 ±0.29 (39)	2.94 ±0.71 (18)	-	$Z = -1.587, P = 0.113$
繁殖末期 Later	雌	3.27 ±0.57 (11)	3.81 ±0.56 (31)	4.50 ±0.61 (14)	$\chi^2 = 2.196, P = 0.333$
	雄	2.10 ±0.28 (8)	5.50 ±2.50 (2)	3.12 ±0.40 (17)	$\chi^2 = 5.098, P = 0.078$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney U 检验；繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney U test was performed at reproductive early, peak and middle. The Kruskal-Wallis test was performed at reproductive later. The sample size is indicated in the parentheses.

在乱海子种群内，雌雄高原鼠兔地面活动时间均表现出明显的季节性差异 ($\chi^2 = 11.891, df = 3, P = 0.008$, 雌; $\chi^2 = 5.287, df = 3, P = 0.021$, 雄); 在口门子种群内，雌性高原鼠兔的地面活动时间在整个繁殖季节内差异极显著 ($\chi^2 = 24.576, df = 3, P < 0.001$), 而雄性高原鼠兔的地面活动时间在整个繁殖期内没有达到显著差异 ($\chi^2 = 4.534, df = 3, P = 0.209$)。

对高原鼠兔的进洞频次进行不同种群密度间的比较 (表 6), 繁殖初期, 口门子种群内雄性高原鼠兔的进洞频次显著高于乱海子种群的雄性, 繁殖中期, 口门子种群内雌性高原鼠兔的进洞频次显著高于乱海子种群内的雌性, 其它繁殖时期, 雌雄高原鼠兔的进洞频次在不同密度间比较均没有达到显著差异。

在乱海子种群内, 雌性高原鼠兔的进洞频次在

整个繁殖季节内比较具有显著的季节性差异 ($\chi^2 = 9.380, df = 3, P = 0.025$), 雄鼠进洞频次的差异达到极显著水平 ($\chi^2 = 14.084, df = 3, P = 0.003$); 在口门子种群内, 雌性个体进洞频次整个繁殖季节内的差异达到极显著水平 ($\chi^2 = 22.006, df = 3, P < 0.001$), 而雄性个体的差异不显著 ($\chi^2 = 2.871, df = 3, P = 0.412$)。

2.4 高原鼠兔亲昵行为

对高原鼠兔亲昵行为发生的频次进行不同密度种群间的比较 (表 7), 繁殖中期, 口门子种群内雌性个体亲昵行为的频次高于乱海子种群内的雌性, 繁殖初期, 口门子种群内雄性个体的亲昵行为发生的频次极显著高于乱海子种群内的雄性, 其它繁殖时期, 雌雄个体的亲昵行为发生的频次在不同密度种群间比较没有达到显著差异水平。

表 7 不同密度种群高原鼠兔亲昵行为频次

Table 7 Frequency (cases/ 15 min) of affiliative behavior of plateau pika in three density populations

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	1.24 ±0.39 (41)	0.33 ±0.09 (41)	-	$Z = -0.766, P = 0.443$
	雄	0.53 ±0.22 (51)	1.00 ±0.22 (35)	-	$Z = -2.785, P = 0.005$
繁殖盛期 Peak	雌	1.21 ±0.54 (14)	0.74 ±0.19 (37)	-	$Z = -0.372, P = 0.710$
	雄	1.92 ±0.88 (26)	0.89 ±0.43 (18)	-	$Z = -0.370, P = 0.711$
繁殖中期 Middle	雌	1.09 ±0.61 (32)	1.52 ±0.52 (32)	-	$Z = -2.146, P = 0.032$
	雄	1.60 ±0.41 (40)	2.44 ±0.87 (17)	-	$Z = -0.495, P = 0.620$
繁殖末期 Later	雌	0.17 ±0.11 (11)	0.94 ±0.37 (17)	1.50 ±0.47 (14)	$\chi^2 = 5.232, P = 0.073$
	雄	0.40 ±0.31 (10)	1.50 ±1.50 (2)	0.24 ±0.14 (17)	$\chi^2 = 1.683, P = 0.431$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney U 检验；繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney U test was performed at reproductive early, peak and middle. The Kruskal-Wallis test was performed at reproductive later. The sample size is indicated in the parentheses.

在乱海子种群内，雌性高原鼠兔亲昵行为的频次在整个繁殖季节内比较没有显著差异 ($\chi^2 = 2.861$, $df = 3$, $P = 0.414$)，而雄鼠差异显著 ($\chi^2 = 11.157$, $df = 3$, $P = 0.011$)；在口门子种群内，雌雄高原鼠兔亲昵行为发生的频次在整个繁殖期内均无显著差异 ($\chi^2 = 5.631$, $df = 3$, $P = 0.131$, 雌; $\chi^2 = 2.601$, $df = 3$, $P = 0.457$, 雄)。

2.5 高原鼠兔攻击行为

对高原鼠兔攻击行为发生的频次进行不同种群

密度间的比较 (表 8)，各个繁殖期均无显著差异。

在乱海子种群内，雌雄高原鼠兔攻击行为的发生频次在整个繁殖季节内均没有显著季节性变化 ($\chi^2 = 1.943$, $df = 3$, $P = 0.584$, 雌; $\chi^2 = 1.727$, $df = 3$, $P = 0.631$, 雄); 在口门子种群内，雌雄高原鼠兔攻击行为的发生频次整个繁殖时期内的差异同样未达显著水平 ($\chi^2 = 0.461$, $df = 3$, $P = 0.927$, 雌; $\chi^2 = 1.737$, $df = 3$, $P = 0.629$, 雄)。

表 8 不同密度种群高原攻击行为频次

Table 8 Frequency (cases/ 15 min) of aggressive behavior of plateau pika in three density populations

繁殖时期 Reproductive period		乱海子 Luanhaizi	口门子 Koumenzi	口门子 Koumenzi	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌	0.00 ±0.00 (41)	0.14 ±0.12 (41)	-	$Z = -1.423$, $P = 0.155$
	雄	0.20 ±0.10 (51)	0.36 ±0.14 (35)	-	$Z = -1.516$, $P = 0.130$
繁殖盛期 Peak	雌	0.00 ±0.00 (14)	0.03 ±0.03 (37)	-	$Z = -0.607$, $P = 0.544$
	雄	0.15 ±0.07 (26)	0.11 ±0.07 (18)	-	$Z = -0.468$, $P = 0.640$
繁殖中期 Middle	雌	0.03 ±0.03 (35)	0.03 ±0.03 (32)	-	$Z = -0.042$, $P = 0.967$
	雄	0.15 ±0.07 (40)	0.28 ±0.16 (17)	-	$Z = -0.519$, $P = 0.604$
繁殖末期 Later	雌	0.00 ±0.00 (12)	0.06 ±0.06 (17)	0.00 ±0.00 (14)	$\chi^2 = 1.444$, $P = 0.486$
	雄	0.00 ±0.00 (10)	0.00 ±0.00 (2)	0.00 ±0.00 (17)	$\chi^2 = 0.000$, $P = 1.000$

繁殖初期、盛期、中期采用 Mann-Whitney U 检验；繁殖末期采用 Kruskal-Wallis 检验。括号内的数字为样本量。

The Mann-Whitney U test was performed at reproductive early, peak and middle. The Kruskal-Wallis test was performed at reproductive later. The sample size is indicated in the parentheses.

3 讨论

观望行为是动物判别环境变化的一种本能反应。观望行为既包含动物对环境中捕食风险水平的评估，也包含个体社会关系识别、领域巡视以及食物选择等多方面的生物学意义 (McFarland, 1977)。动物提高观望行为强度，能增加对天敌的防御和领域的保护，可视作对繁殖、育幼的一种间接投资。在不同的繁殖时期，由于繁殖投入不同，动物将表现出不同的行为模式。本项研究中，不同密度种群的雄性高原鼠兔在整个生殖季节内的观望行为持续时间和频次均具显著或极显著差异，繁殖盛期和中期显著高于初期和末期，表现出明显的季节性变化，说明雄性个体在繁殖高峰期 (盛期和中期) 提高了自身的间接繁殖投入。而雌鼠可能通过提高直接繁殖投入来提高自身的繁殖成功率，因而没有表现出观望行为强度的季节性变化。

低密度种群内，由于单位面积内的动物个体相

对于高密度种群较少，在同等的捕食风险条件下，每一动物所承担的捕食压力更高 (尚玉昌, 2001)。捕食风险增加时，动物出于反捕食的目的，会在取食、育幼和观望等行为间进行权衡，增加反捕食行为时间而减少取食等行为的时间。在赤狐气味和天敌动物的数量增加后，高原鼠兔的观察频次明显增加 (魏万红等, 2004)。本项研究中，繁殖盛期和中期低密度种群的雌性高原鼠兔的观望行为时间显著高于高密度种群，印证了这一理论。低种群密度条件下，高原鼠兔面临着更高的捕食风险，雌性个体除了承担育幼任务外，也分担起雄性的监视天敌等任务，以利于自身和整个群体的存活。

地面移动频率及距离通常被认为是动物在领域内的活动强度，它与动物活动范围以及领域防卫密切相关 (张堰铭, 2002)。许多具有领域性的小哺乳动物，雄性在保卫空间、食物及配偶资源过程中，其活动范围和攻击入侵者频率可高出同领域雌性动物数倍 (Ims, 1987)。高原鼠兔的领域行为

主要表现在高频次的巡视领域边界及对入侵者积极的驱赶等方面。不同密度种群高原鼠兔的地面移动距离和频次季节性变化不一致说明：繁殖高峰期，雄性高原鼠兔为维持家族领域的稳定性，以使雌性个体能有一个安全和稳定的环境育幼和哺乳，必将投入大量的精力巡视领域，驱赶入侵者，故表现出移动距离和频次的季节性差异。高密度种群内，由于更高的社会冲突和应激，高原鼠兔雌性个体在繁殖高峰期（盛期和中期）也部分地参与到雄性的工作中，以保证在高强度的社会冲突压力下有一个稳定的领域。高密度种群内，雄性繁殖末期的移动距离和频次并没有随着繁殖结束而降低，反而高于前三个繁殖时期。笔者认为：繁殖末期，种群密度已经达到整个繁殖期的最高峰，且高原鼠兔第一胎雄性幼鼠到 8 月份时体重已经与成体没有差别，有时甚至超过成体（张堰铭，2002），由于雄性个体的高攻击性（魏万红等，2000），高密度种群内的社会冲突并不随着繁殖期的结束而显著降低，雄性个体为维持家族领域的稳定，不得不比前几个时期投入更多的努力，而低密度种群内由于种群密度相对低得多，社会冲突比较缓和，雄性就可以减少移动的距离和频次，这样既能节省能量消耗，也可以减少自身被捕食的机率。

Christian (1980) 认为，当哺乳动物种群密度增加时，社群压力会提高，并导致一系列的行为和内分泌反应，最终限制种群增长。小型哺乳动物不同种群密度时期，由于亲缘关系、杂合度、基因型等的不同，种群内的攻击行为强度将发生变化，并且这种行为的变化最终可能影响种群动态（Chitty, 1967; Smith et al., 1975; Charnov and Finerty, 1980）。本项研究中，不同密度种群间高原鼠兔亲昵行为和攻击行为并没有明显的差异，在部分繁殖时期高密度种群动物间的亲昵行为强度甚至高于低密度种群，表明在种群密度较高的条件下，高原鼠兔所承受的社群压力没有显著上升，因而没有产生明显的应激反应，并进一步抑制种群密度的增长。这种情况的出现，也可能与本项研究中动物种群密度较低及高原鼠兔本身的特点有关。高原鼠兔具有稳定的多种形式的家庭结构（梁杰荣，1981; Smith and Wang, 1991），当年出生的幼鼠一般不离开出生地，具有很强的恋家性（Smith et al., 1986; Dobson et al., 1998），亲代与子代亲昵行为发生频率很高，很少有追逐、殴斗等攻击行为出现（张堰铭，2002），因此，在家族的领域内，每一个

体周围的动物皆为自己的“亲戚”，而与陌生个体接触的机会较少，使动物之间的攻击行为很少发生。另外，对大量标记个体的观察表明，摄食在行为谱中占突出的地位，取食活动时间分配约为总活动时间的 63% - 78%，社会行为占整个行为时间的 13%（樊乃昌、张道川，1996）。这些特征决定了高原鼠兔社会行为数据取样的困难性，其社会行为差异在行为谱中不能得到很好的表达。

综上所述，高原鼠兔的行为差异主要表现在不同繁殖时期和雌雄个体间，而不同密度间比较，除观望行为持续时间和发生频次变化较明显外，亲昵行为和攻击行为并未表现出密度间的显著差异，从整体上看，行为与密度无关。本项研究结果说明，在种群密度较低的情况下，种群密度不能引起高原鼠兔的行为模式发生显著变化。

参考文献 (References)

- Boonstra R, Hochachka WM, Pavone L, 1994. Heterozygosity, aggression, and population fluctuations in meadow vole *Microtus pennsylvanicus*. *Evolution* 48: 1350 - 1363.
- Chapman JC, Christian JJ, Pawlikowski MA, Michael SD, 1998. Analysis of steroid hormone levels in female mice at high population density. *Physiol. Behav.* 64 (4): 529 - 533.
- Charnov EL, Finerty JP, 1980. Vole population cycle: a case for kin selection? *Oecologia* 45: 1 - 2.
- Chitty D, 1967. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. *Proc. Ecol. Soc. Australia* 2: 51 - 78.
- Christian JJ, 1980. Endocrine factors in population regulation. In: Cohen MN, Malpass RS, Klein HG ed. *Biosocial Mechanisms of Population Regulation*. New Haven, Connecticut, USA: Yale University Press, 55 - 115.
- Cowell GL, Larry BC, Thomas BK, 1998. Density-dependent prenatal androgen exposure as an endogenous mechanism for the generation of cycles in small mammal populations. *J. Theor. Biol.* 190: 93 - 106.
- Dobson FS, Smith AT, Wang XG, 1998. Social and ecological influences on dispersal and philopatry in the plateau pika *Ochotona curzoniae*. *Behav. Ecol.* 9 (6): 622 - 635.
- Fan NC, Zhang DC, 1996. Foraging behavior of *Ochotona curzoniae* and *Ochotona daurica* and their adaptation to habitat. *Acta Theriol. Sinica* 16 (1): 48 - 53 (In Chinese).
- Ims RA, 1987. Male spacing systems in microtine rodents. *Am. Nat.* 130 (4): 475 - 484.
- Liang JR, 1981. Family structure of plateau pika. *Acta Theriol. Sinica* 1 (2): 159 - 165 (In Chinese).
- Liu J K, Zhang YZ, Xin GW, 1980. Relationship of plateau pika number and damage grade. *Acta Zool. Sinica* 26 (4): 378 - 385 (In Chinese).
- Liu J K, Liang JR, Zhou XM, Li J H, 1982. Rodent community and number in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. *Alpine Meadow Ecosystem* 1: 34 - 43 (In Chinese).
- McFarland DJ, 1977. Decision making in animals. *Nature* 269: 15 - 21.
- Moss R, Watson W, Parr R, 1996. Experimental prevention of a population cycle in red grouse. *Ecology* 77: 1512 - 1530.
- Mougeot F, Redpath SM, Leckie S, Hudson PJ, 2003a. The effect of aggressiveness on the population dynamics of a territorial bird. *Nature* 421: 737 - 739.
- Mougeot F, Redpath SM, Moss R, Matthiopoulos J, Hudson PJ,

- 2003b. Territorial behaviour and population dynamics in red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. Population experiments. *J. Anim. Ecol.* 72: 1 073 - 1 082.
- Shang YC, 2001. Behavior Ecology. Beijing: Beijing University Press (In Chinese).
- Shi YZ, 1983. Study on the effect of grassland vegetation to density of plateau pika. *Acta Theriol. Sinica* 3 (2): 181 - 187 (In Chinese).
- Smith AT, 1987. Population structure of pika: dispersal versus philopatry. In: Chepko-Sade BD, Halpin ZT ed. *Mammalian Dispersal Patterns: the Effects of Social Structure on Population Genetic*. Chicago, USA: University of Chicago Press, 128 - 142.
- Smith AT, Foggin JM, 1999. The plateau pika *Ochotona curzoniae* is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. *Anim. Conserv.* 2: 235 - 240.
- Smith AT, Smith HJ, Wang XG, Yin XC, Liang JR, 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika *Ochotona curzoniae*. *Acta Theriol. Sinica* 6 (1): 13 - 43.
- Smith AT, Wang XG, 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas *Ochotona curzoniae*. *J. Mammal.* 72 (2): 231 - 247.
- Smith MH, Garten CT, Ramsey PR, 1975. Genic heterozygosity and population dynamics in small mammals. In: Marker CL ed. *Isozymes*. Genet. Evol. New York, USA: Academic Press, 85 - 102.
- Wang XG, 1990. Study on mating period and behavior pattern of plateau pika. *Acta Theriol. Sinica* 10 (1): 60 - 65 (In Chinese).
- Wei WH, Cao YF, Zhang YM, Yin BF, Wang JL, 2004. Influence of the predation risk on the behavior of the plateau pika. *Acta Zool. Sinica* 50 (3): 319 - 325 (In Chinese).
- Wei WH, Fan NC, Zhou WY, Yang SM, Cao YF, 2000. Aggressive behaviour of plateau pika in reproductive period. *Acta Zoologica Sinica* 46 (3): 278 - 286.
- Wei WH, Zhou WY, Fan NC, 1994. Habitat selection, feeding and caring for the young of alpine weasel. *Acta Theriol. Sinica* 14 (3): 184 - 188 (In Chinese).
- Yang FT, 1982. A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. *Alpine Meadow Ecosystem* 1: 1 - 8 (In Chinese).
- Zhang DC, Fan NC, Yin H, 2001. Comparative analysis of behaviour between *Ochotona daurica* and *Ochotona curzoniae* in the sympatric coexistence. *J. Hebei Univ.* 21 (1): 72 - 77 (In Chinese).
- Zhou WY, Wei WH, 1994. Study on population dynamic of polecat and its effective factors. *Acta Biologica Plateau Sinica* 12: 161 - 171 (In Chinese).
- Zhou WY, Wei WH, 1995. Activity rhythms and distribution of natal dens for red foxes. *Acta Theriol. Sinica* 15 (4): 267 - 272 (In Chinese).
- 樊乃昌, 张道川, 1996. 高原鼠兔与达乌尔鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. *兽类学报* 16 (1): 48 - 53.
- 梁杰荣, 1981. 高原鼠兔的家庭结构. *兽类学报* 1 (2): 159 - 165.
- 刘季科, 张云占, 辛光武, 1980. 高原鼠兔数量与危害程度的关系. *动物学报* 26 (4): 378 - 385.
- 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李建华, 1982. 高寒草甸生态系统定位站的啮齿动物群落与数量. *高寒草甸生态系统* 1: 34 - 43.
- 尚玉昌, 2001. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社.
- 施银柱, 1983. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. *兽类学报* 3 (2): 181 - 187.
- 王学高, 1990. 高原鼠兔交配期及交配行为模式的研究. *兽类学报* 10 (1): 60 - 65.
- 魏万红, 曹伊凡, 张堰铭, 殷宝法, 王金龙, 2004. 捕食风险对高原鼠兔行为的影响. *动物学报* 50 (3): 319 - 325.
- 魏万红, 樊乃昌, 周文扬, 杨生妹, 曹伊凡, 2000. 繁殖期高原鼠兔的攻击行为. *动物学报* 46 (3): 278 - 286.
- 魏万红, 周文扬, 樊乃昌, 1994. 香鼬的栖息地选择、觅食和育幼行为. *兽类学报* 14 (3): 184 - 188.
- 杨福国, 1982. 高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况. *高寒草甸生态系统* 1: 1 - 8.
- 张道川, 樊乃昌, 印红, 2001. 达乌尔鼠兔和高原鼠兔行为特征的比较分析. *河北大学学报* 21 (1): 72 - 77.
- 周文扬, 魏万红, 1994. 艾虎种群动态及其影响因素的研究. *高原生物学集刊* 12: 161 - 171.
- 周文扬, 魏万红, 1995. 赤狐的活动节律与产仔洞穴的选择. *兽类学报* 15 (4): 267 - 272.