

食物诱导长爪沙鼠集群贮食的野外实验设计及其在社群研究中的应用

刘伟^{1,2} 宛新荣¹ 钟文勤^{1*}

(1 中国科学院动物研究所, 农业虫害综合治理研究国家重点实验室, 北京, 100080)

(2 中国科学院研究生院, 北京, 100039)

摘要: 长爪沙鼠为典型的群居性鼠类。在自然条件下该鼠的集群贮食活动随时可为人工投放的种子食物所引导。本文依据组群个体合作贮食的习性, 并结合剪趾和染毛双重标记的重捕跟踪方法设计了着重观测社群结构、群内个体序位、领域边界及相关社群行为的野外实验。据 2002 年 5 月对 4 个相邻洞群的观测结果分析表明, 应用此法便于在复杂的社群环境中直接确认组群成员及其属性, 亦便于分辨同一组群或不同组群成员之间发生的行为事件及相关过程, 且能在重复实验中得以验证。为在野外条件下定量研究长爪沙鼠社群行为提供了一种便捷可靠的观测方法。

关键词: 长爪沙鼠; 社群结构; 社群序位; 领域边界; 社群行为

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 02 - 0115 - 07

The Method of Group-hoarding Behavior Provoked in Nature and Its Application in Social Ecology of Mongolian Gerbils

LIU Wei^{1,2} WAN Xinrong¹ ZHONG Wenqin^{1*}

(1 State Key Lab of Integrated Management of Pest Insects and Rodent, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China) (2 Graduate School of Chinese Academy of Science, Beijing, 100039, China)

Abstract: Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) live in family groups. Under natural conditions, group-hoarding behavior among gerbils can be invoked by artificially supplying grain. All group members older than 20-day-old pups hoard grain by storing it in their burrows. During May 2002, we conducted mark-recapture experiments (double-marking individuals by toe-clipping as well as by dyeing fur) within a fenced pasture in Touzhijian township, Taibusi Banner, Inner Mongolia. We conducted two field experiments: (1) To induce hoarding and thereby identify the size and composition of each gerbil group, we supplied grain in four petri dishes placed randomly around the central burrow area, and (2) To determine individual social status and judge the location of territorial borders, we placed eleven dishes containing grain along a line that traversed adjoining territories, such that some dishes were within the territory of the subject gerbil group and others required trespassing onto neighboring territories for the subjects to access them. Supplying grain confirmed the existence of four neighboring groups which operated as social units by group hoarding. In our second experiment, gerbils displayed individual differences in both hoarding and chasing behavior within groups. Based on observations of these chases, we identified the dominant gerbils within each group as those individuals most motivated to chase strangers and defend their investments. Resident gerbils had clear priority of access to grain placed in their own territory, and chased other gerbils from these grain stations. We found that territorial borders had an overlap zone of 1 - 2 m. These experiments provided a straightforward and repeatable method to quantify the complex social behavior of free-ranging Mongolian gerbils.

Key words: Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*); Social structure; Social status; Territorial border; Social behavior

在自然条件下设计实验是研究啮齿动物种群生态和行为生态学的重要途径之一。如近几十年来发

展的围栏试验、人工去除种群中部分成员的社群实验, 或对野外种群进行补食, 或通过施肥、灌溉、

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370205); 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2 - SW - 103 ; KSCX2 - 1 - 03)

作者简介: 刘伟 (1972 -), 男, 助理研究员, 硕士, 主要从事鼠类种群和行为生态学研究。

收稿日期: 2004 - 07 - 29; **修回日期:** 2004 - 11 - 04

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

放牧和收割等措施改变鼠类生境的植被环境和食物条件以及模拟捕食风险等实验方法, 由于能够较系统地观测生态过程并具自然显示的特色, 一直为众多学者所重视 (Krebs 1966; Taitt and Krebs 1981; Brown and Munger, 1985; Wolff, 1985; Clinchy *et al.*, 2001; 钟文勤等, 1992; 聂海燕等, 1995; 王梦军等, 1997; 边疆晖等, 2001)。然而, 根据鼠类习性设计而便于野外条件下观测社群结构和社群行为的实验方法迄今尚不多见。

长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 为典型白昼活动的群居性鼠类。喜食种子, 具集群贮食习性, 在贮食过程中, 其组群 (group, 在繁殖期多为家群 family group) 成员将食物运回所居洞系中与窝巢相通的贮食仓库 (王梦军等, 1998)。这种集群贮食的合作行为是其群居性适应进化的重要特征, 有其物种稳定性 (Ebensperger, 2001)。据我们多年在内蒙古草原和农牧交错区观察, 无论是在春、夏繁殖期, 还是在越冬前期, 该鼠集群贮食活动均可被人工投放种子食物 (麦粒) 所导引。1987 年我们曾依此原理通过投食导引实验, 观测其领域和合作行为 (Ågren *et al.*, 1989)。为进一步扩展此类观测方法的应用, 2002 年 5 月针对该鼠组群大小、组群结构属性、群内成员序位以及判别洞群核心区等方面的观测问题开展研究, 并探索判别组群领域边界的改进方法。

2002 年 5 月我们在内蒙古太仆寺旗头支箭乡设立的围栏样地 (东经 $115^{\circ}17'$, 北纬 $41^{\circ}58'$) 内, 设计了 3 个系列实验。样地面积 0.5 hm^2 ($100 \text{ m} \times 50 \text{ m}$), 属该乡农牧交错地带中的放牧地, 植被类型为羊草 (*Aneurolepidium chinenes*)、糙隐子草 (*Clesitogenes squarrosa*)、苔草 (*Carex* spp.)、杂类草群落。样地四周邻接作物地和草地, 设有石棉板 (地上 40 cm, 地下 40 cm) 作标界, 据日常观察, 这一高度不能完全阻挡长爪沙鼠向外或向内爬越。观测期间的草群高度达 5 ~ 8 cm, 覆盖度不足 40%。实验前期 (3 月、4 月和 5 月中下旬) 采用剪趾和染毛双重标记方法对样地内的长爪沙鼠实施重捕跟踪, 首次捕获的个体均以切趾法进行个体永久标识, 同时每次将所有捕获的个体采用“一洗黑”染发剂在其头部、背部和臀部进行不同部位组合的染色标记, 以便在后续实验直接观察时确认身份。每个个体的编号是唯一的 (刘伟等, 2004),

此期围栏种群密度达 126 ~ 154 只/ hm^2 。下文以 5 月下旬样地内 D2 洞群及其周围 3 个洞群 (C3、E2、C0) 实验观测结果的分析, 探讨此类观测方法的应用及其在该鼠社群研究中的意义。

1 实验一, 识别洞群核心区和确认组群大小及成员属性

长爪沙鼠贮食行为及合作贮食过程有其明显特征: 当某个个体一旦发现在生境中具有丰富的种子 (如麦粒) 食物时, 会终止取食, 转为口腔含叼种子 (数粒或数十粒) 的方式迅速沿跑道将其送回洞群仓库。经 2 ~ 3 次如此往返的贮食活动, 组群中其他成员便会跟随发现者参与贮食合作。此时根据不同组群个体的贮运方向及其频繁出入的洞口和识别连通窝巢和仓库的洞口和区分不同组群的个体。

就该类鼠而言, 其所居洞群核心区及其领域内洞口类型 (核心区洞口即与窝巢、粮仓相通的洞口; 位于洞群外周的临时洞与窝巢不相通, 为中远距离活动时的避难洞) 比例的定量分析可以作为探讨种群个体或组群空间分布格局和防御天敌等能力的基础资料。同时, 社群大小及其构成的确认是深入分析社会行为生态学及种群生态学社群效应的关键问题。然而, 现有的标志重捕, 无线电遥测等很难在短期取样中将洞群中所有成员加以确认, 同时也难以确定那些偶然进入某洞群的个体的组群归属。

本实验针对上述问题, 在被试组群的洞群周围随意设置 4 个食盘, 直径为 9 cm 的培养皿, 盘内提供长爪沙鼠喜食的小麦 20 g。通过望远镜 (8 × 40) 观察并记录沙鼠贮食时进出的洞口和沿相同方向或路线进入同一核心区洞口的贮食个体染色编码, 重复 3 ~ 5 次, 确保所有成员均有遇到食物的机会。实验后计数所有贮食个体出入的洞口, 并对其位置进行坐标测量 (精确到 1 cm)。连接最外边的贮食出入洞口, 形成一个凸多边形, 确定该多边形为洞群的核心区, 其中心视为该洞群的中心位置。通过计算相邻洞群中心间距可确定洞群分布格局。将组群领域内的所有洞口计数 (包括核心区洞口和外周临时洞, 有关组群领域范围设定参见下文), 结合核心区洞口数可计算出该组群所利用的临时洞的比例 = 临时洞口数/领域内总洞口数, 为观测群间领域行为和空间分布格局奠定基础。同

时，实验后将不同贮食方向或进入不同洞群核心区的贮食个体加以分类，并以其染色编码对照前期标志重捕时的剪趾编码，由此获取所有贮食个体的性别、体重及性活动状况等生物学资料。并依此确定组群大小和成员构成。其中，如果发现未染色的个体（即前期标志重捕未捕获的个体），通过洞口布笼进行补充标志。

通过上述方法，本实验确定了4个组群D2、C3、E2和C0所居洞群的核心区和组群大小及其成员构成。图1显示了上述洞群核心区及其分布格局。从表1可知D2、C3、E2和C0洞群核心区洞口数分别为13、13、9和11，外周临时洞口数分别为23、34、23和19。由此计算其临时洞口比例分别为0.64、0.72、0.72和0.63，这些指标一定程度上反映出洞群密集程度以及组群躲避天敌的能力等。

图1、表1结果还显示出4个组群的大小及其成员构成：D2洞群N=7只，C3洞群N=6只，E2洞群N=4只，C0洞群N=2+(4)，其中(4)表示为4只 17 ± 1 日龄的幼鼠，它们的贮食行为表现少；这4只幼鼠，在实验前标志重捕时尚未捕获，实验后我们对其进行了笼捕标记（个体永久编号详见图2）。结果显示：该方法在一次实验中即可确定组群的全部成员。同时起到诱导沙鼠贮食和适应食盘的作用，并为判别组群内个体社群地位、界定

领域边界奠定了基础。

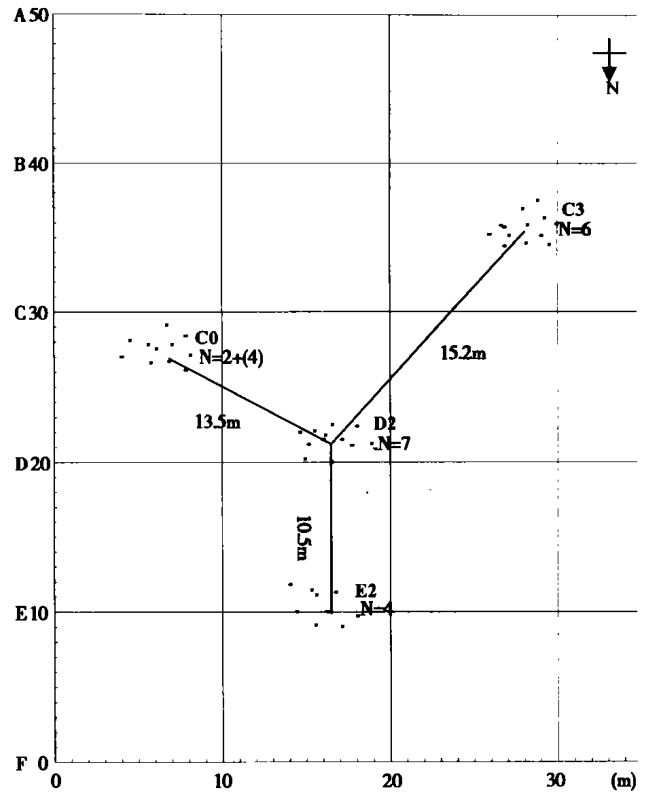


图1 4个观测洞群的空间分布格局

N表示组群成员数目（C0组群N=2+(4)其中(4)为4只 17 ± 1 日龄的幼鼠）。黑点表示与窝巢和粮仓相通的洞口。

Fig. 1 Spatial distribution pattern of the four study burrow groups N = group size. Group (C0 N=2+(4) = two adult subjects and four 17 (± 1)-day-old pups). Black dots represent entrances connected with nests and food chambers of burrow systems.

表1 洞群中组群大小及其成员构成的观测结果

Table 1 Size and composition of Mongolian gerbil groups in four observed burrow systems

洞群编码 Group Label	核心区洞口数 Entrances within the core burrow system	外周洞口数 Entrances within the periphery of the burrow system	组群大小 Group size	组群成员构成 Group composition			
				越冬鼠 Overwintering gerbils		当年鼠 Yearling gerbils	
				♂	♀	♂	♀
D2	13	23	7	1	0	6	0
C3	13	34	6	1	2	0	3
E2	9	23	4	1	0	2	1
C0	11	19	6	1	1	(1)	(3)

(1) 和 (3) 表示 4 只刚出巢活动且贮食行为表现很少的幼鼠 (17 ± 1 d)

(1) and (3) refer to four 17 (± 1)-day-old pups which exhibited a small amount of hoarding behavior

2 实验二，判别群内优势个体和从属个体

在明确了组群大小及成员构成的基础上进一步确认其成员地位将有助于识别群内不同属性个体的

社群行为模式及其社群作用。

本实验在两洞群连线的中点处设置一个食盘，然后在其两侧等距离依次设置食盘3个以上。盘的数目及盘间距离可根据洞群间距进行调整。但在同一洞群组对间设置的盘数和盘间距要保持统一，以

确保取样数据的可比性。我们设置了 11 个食盘, 食盘间距为 1 m。食盘设定后, 先给所有的食盘里提供等量的食物, 在实验 - 诱导熟悉的基础上, 两个组群的个体会在 10 ~ 30 min 内便开始贮食活动, 当两个组群同时均有个体贮食时开始记录。分别按不同食物点记录每只沙鼠相关行为发生的频次 (Frequency), 直到所有食盘的食物被贮尽。接着, 仅给中点一侧的食盘添加食物, 另一侧食盘不提供食物, 重复观测 3 次; 同样在另一侧依反转操作, 重复观测 3 次。主要记录的行为定义如下: (1) 贮食 (Hoard-

ing): 长爪沙鼠从食物点贮运食物回洞。(2) 驱赶 (Chases): 在食物点处, 不同组群个体相遇时攻击驱赶陌生鼠, 包括单向驱赶 (One-way chases), 即一方追击另一方逃跑; 双向驱赶 (Two-way chases), 即一方追赶另一方, 当逃跑者进入自己领域后又回返驱赶追击者。依据上面操作获得的数据, 分别计算各群内每个个体贮食和驱赶陌生鼠的频次, 通过 Chi-square 检验 (χ^2 -test) 比较个体间的差异, 经综合分析确定其在组群中的优势或从属地位。

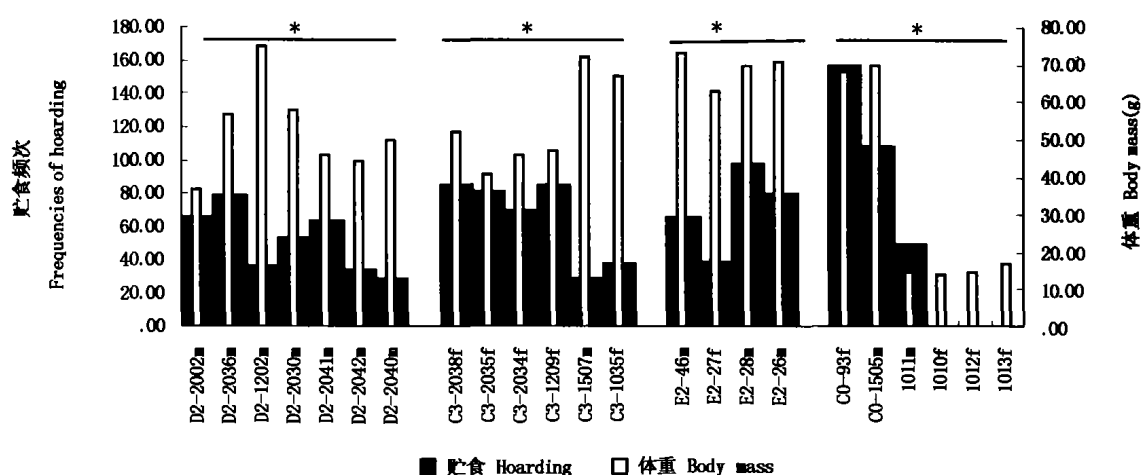


图2 群内个体间贮食频次差异及贮食频次与体重的关系

横坐标符号表示组群 - 个体标号 - 性别, 如 D2 - 2002m 表示 D2 组群 - 2002 号 - 雄鼠

Fig.2 Hoarding frequency and body mass among individual gerbils by group

Labels under the X-coordinate show group label - individual label - sex, e.g., D2 - 2002m indicates 2002 male gerbil living D2 burrow system. m = male, f = female. * indicates significant difference among individuals within the same group by Chi-square test (for details see text)

实验结果表明, 4 个组群中所有成员均参加贮食。各群内个体间的贮食行为差异显著 ($P < 0.05$, 图 2), Chi-square 检验结果显示 D2、C3、E2 和 C0 的 χ^2 值分别为 41.14 ($df = 6$)、48.92 ($df = 5$)、25.24 ($df = 3$) 和 54.65 ($df = 2$)。进一步分析表明贮食行为频次与体重并无关联, 经 Non-parametric Spearman's rho Correlations 检验, 相关系数 r_s 范围为 -0.49 ~ 0.50, P 值范围为 0.329 ~ 0.667。D2、C3、E2 和 C0 各群内贮食过程中驱赶陌生鼠的频次个体间差异显著, 其中驱赶鼠行为表现较强的个体体重均比群内其他个体大 (χ^2 值分别为 82.64, $df = 4$; 11.2, $df = 4$; 39.21, $df = 2$; 9.44, $df = 1$; $P < 0.05$, 图 3)。

从行为适应角度来分析, 一般来说, 在不同组群间发生资源竞争的过程中, 组群中的优势个体更

多的承担了保护资源的行为功能, 这与其在组群中最终获得的利益相一致, 它们在取食、交配等方面有优先权利 (Militzer and Reinhard, 1982; Smith *et al.*, 1994; Berdoy *et al.*, 1995)。对长爪沙鼠而言, Ebensperger (2001) 指出该物种属于资源 (尤其是食物资源) 保卫型群居性啮齿动物。在集群贮食过程中投入较多能量和时间来保护可贮食资源的个体应为优势鼠, 驱赶行为可以作为主要判定指标。据此, 本实例中确定 D2 - 1202♂、C3 - 1507♂、E2 - 46♂ 和 C0 - 1505♂ 分别为其各自相应组群内的优势鼠。对照实验前期标志重捕获得的体征资料, 发现这些护卫行为明显且体重较大的个体, 其腹下腺发育明显, 均可见分泌物。啮齿动物的体重和年龄在社群地位中起重要作用 (Smith *et al.*, 1994; Berdoy *et al.*, 1995), 长爪沙鼠腹下腺发育

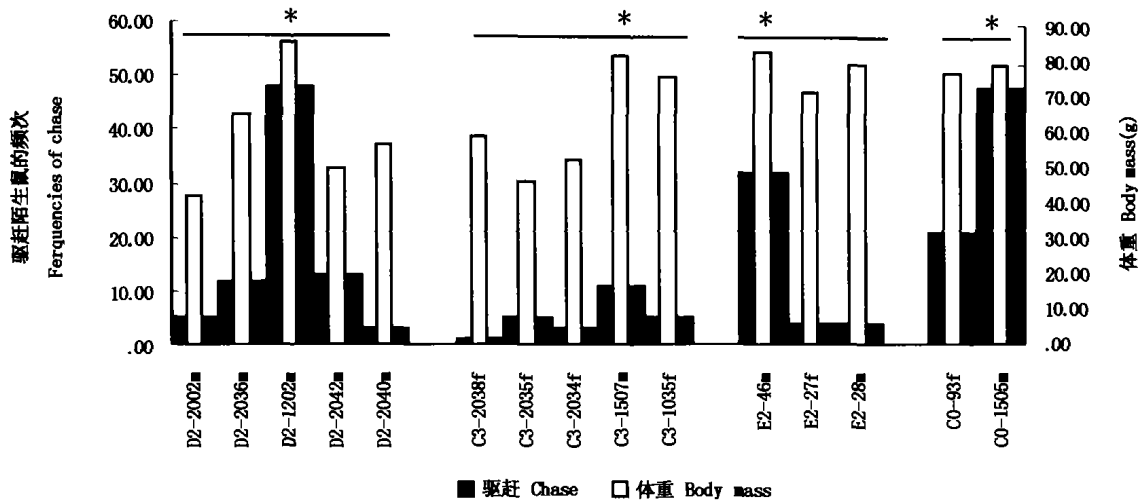


图3 群内个体间驱赶陌生鼠频次差异及驱赶频次与体重的关系
横坐标符号表示组群 - 个体标号 - 性别, 如 D2 - 2002m 表示 D2 组群 - 2002 号 - 雄鼠。

Fig.3 Chase frequency and body mass among individual gerbils by group

Labels under the X-coordinate show group label - individual label - sex, e. g. D2 - 2002m indicates 2002 male gerbil living D2 burrow system. m = male, f = female. * indicates significant difference among individuals within the same group by Chi - square test (for details see text).

状况可分 4 个等级 (0 级为腹下腺不可见; I 级为可见腺体雏形; II 级为腺体边缘轮廓明显; 表面光滑无毛; III 级为腺体可见分泌孔并有潮湿的分泌物), 其发育程度依赖于体内睾丸激素的分泌, 而睾丸激素和腹下腺分泌物与领域标记, 繁殖及社群等级密切相关 (Thiessen and Yahr, 1977; Payman and Swanson, 1980)。Swanson 和 Lockley (1976) 的研究也指出长爪沙鼠腹下腺发育状况是反映其社群地位的指标之一。上述实验结果分析显示, 仅据贮食行为尚难判定个体在群内的地位, 而依据 D2 - 1202♂、C3 - 1507♂、E2 - 46♂ 和 C0 - 1505♂ 长爪沙鼠在各自组群中驱赶陌生鼠行为指标的突出表现, 同时综合其体重和腹下腺发育程度指标, 可更合理地判定沙鼠在各自组群内处于优势地位, 这些个体既有明显的行为特征, 又有相应的形态和生理基础, 判定结果更可靠。

3 实验三, 确定组群领域边界

通过实验二获得的数据, 分析各食物点上贮食频次的群间差异 (Chi - square test), 可初步界定领域范围。我们做如下设定: 若某一组群在 X 贮食点上的贮食频次已超过两组群在该食物点总贮食频次的 55% 以上, 则将 X 点初步划归该组群领域。然后, 以此对照驱赶行为以及双向驱赶行为发起者与承受者发生角色转换的位点记录资料, 进一步验证位点的归属, 最终

确定领域边界过渡带的范围。实验时即将该范围的中点视为两洞群领域的无形边界点。

D2、C3、E2 和 C0 领域边界实验结果 (图 4) 分析显示, 没有一个组群能够在全部食物点均贮运过食物, 通过前述方法中所提到的贮食频次标准 (55% 以上) 所定义的领域边界范围: C3 - D2 在食物点 7 ~ 9 之间; E2 - D2 在 6 ~ 7 之间; C0 - D2 组群在食物点 4 ~ 5 之间。进一步经 Chi - square 检验, 结果显示: C3 - D2 两组群在食物点 8 ($\chi^2 = 0.013$, $df = 1$, $P > 0.05$) 的贮食频次群间差异不显著, 在食物点 1、2、3、4、5、6 和 7 处 C3 群显著高于 D2 群 (χ^2 值分别为 53.02、50.02、57.02、57.02、56.02、61.53 和 14.26, $df = 1$, $P < 0.01$), 而在 9、10、11 处 D2 群的贮食频次明显高于 C3 群 (χ^2 值分别为 36.00、46.02 和 44.02, $df = 1$, $P < 0.01$); E2 - D2 两组群各食物点 (1 ~ 11) 的贮食频次群间差异显著, E2 群在 1 ~ 6 食物点的贮食频次明显高于 D2 群 (χ^2 值分别为 51.02、52.02、52.02、51.02、17.36 和 13.35, $df = 1$, $P < 0.01$), 而 D2 群在食物点 7 ~ 11 的贮食频次显著高于 C3 群 (χ^2 值分别为 35.41、51.16、53.02、49.02 和 38.03, $df = 1$, $P < 0.01$); C0 - D2 两组群在食物点 4 贮食频次群间无显著差异 ($\chi^2 = 2.017$, $df = 1$, $P > 0.05$), 在其它食物点处差异明显 (食物点 1、2、3、5、6、7、8、9、

10、11 的 χ^2 值分别为 51.02、52.02、52.02、51.02、17.36、13.35、35.41、51.16、53.02、49.02 和 38.03, $df = 1, P < 0.01$), D2 群在食物点 5 ~ 11 处的贮食频次显著高于 C0 群。同时, 对照记录到的驱赶行为频次以及双向驱赶发起与承受者角色的转换位点, 可进一步确定上述组群对间的边界范围分别为食物点 7~8、6~7 和 6~7。由此, 显示各个组群边界约有 1~2 m 的过渡地带, 本文将其中间位置定义为两组群领域的最终边界点。

从图 4 C0 - D2 组群的结果看出, 通过贮食行为划定的领域边界范围与依驱赶行为划定的范围略有差异。主要是由于两组群贮食个体数量相差悬殊 (D2 = 7, C0 = 2), 在贮食时 D2 组群比 C0 组群有更多的机率贮运 C0 领域内靠近边界食物点的食物。同时从驱赶行为亦可以看出 D2 个体在这些地方遇

到的攻击也较明显, 所以我们认为通过贮食行为表现只能初步界定领域范围, 最终确定尚需对照驱赶行为 (包括单向和双向) 的发生位点。纵观 4 个组群的实验, 显然边界点确认的精确程度依赖于食盘的多少和食盘间距, 这可以根据实际情况来确定。以往设计 7 个食物点的研究结果显示领域边界过渡带为 1 ~ 4 m, 为能精确定位领域边界点, 研究者须在过渡带中点附近进行多次设立单一食盘的操作 (Ågren *et al.*, 1989)。本方法与之略有不同, 设计了 11 个食物点, 相对而言较密集的食物点缩小了组群间边界过渡带的范围 (1 ~ 2 m), 可直接将过渡带中点确认为领域边界点, 减少操作步骤。依此实验在界定某一组群与其四周组群的多个领域边界点后即可确定其领域范围。

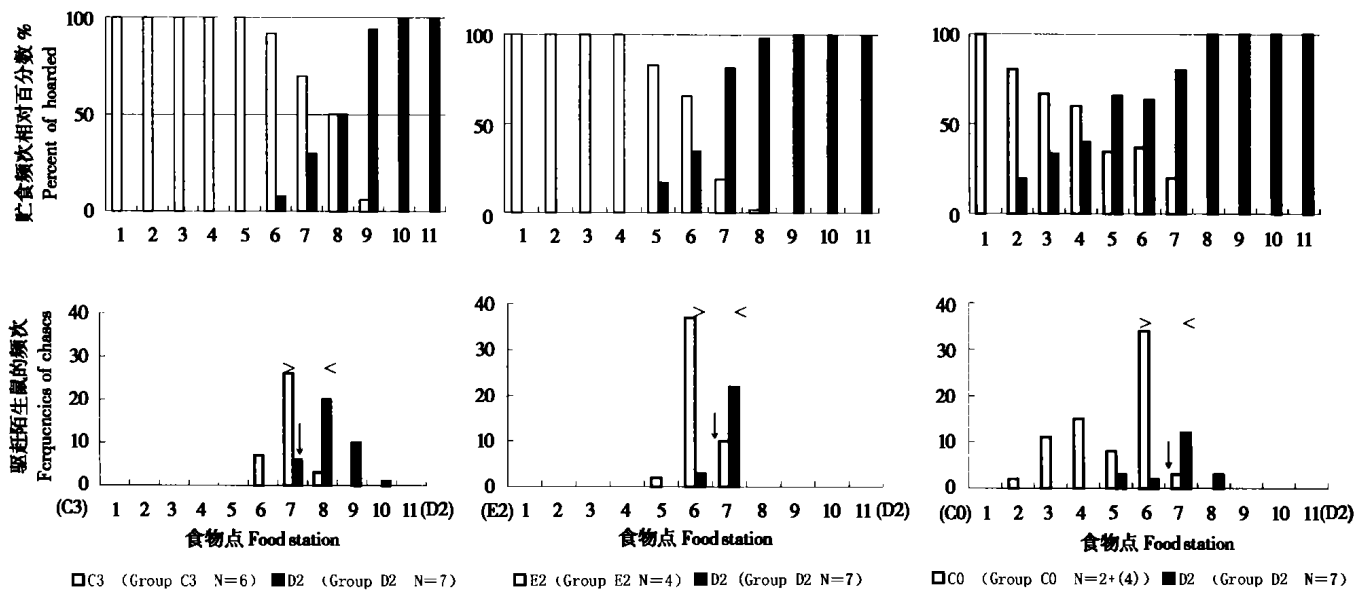


图 4 组群间领域边界定位结果

↓处表示通过比较各食物点群间的贮食和驱赶行为为差异后判定的领域边界位点: > < 表示发生双向驱赶行为为发起者与承受者转换位点, D2 - C3、D2 - E2 和 D2 - C0 组群组对发生的频次分别为 9、14 和 7 次。N 表示组群成员数目

Fig.4 Border location between different groups along a line of eleven-food stations

Arrows indicated the estimated border location based on the percentage of grain presented at each dish that was collected by members of each group (hoarding %), the number of chases started (chases frequencies), and the turning points of two-way chases (> <, the frequencies of which at each border, C3 - D2, E2 - D2 and C0 - D2 were 9, 14 and 7). N = group size

4 结语

长爪沙鼠是典型的群居性鼠类, 在其繁殖期明显表现为以家族个体为主的组群特征。因此, 对于此类啮齿动物的野外行为生态学研究, 首先必须明

确以下几个关键的观测问题: 1) 如何准确识别哪些洞口与窝巢或仓库相通? 哪些是不通窝巢的临时洞或避难洞? 2) 如何在空间上确认不同组群所居洞群的核心区? 3) 如何准确识别哪些个体分属于不同的组群? 这是深入研究该鼠分群或重组过程、

群内等级序位、组群领域范围和空间分布格局、婚配关系、扩散个体的空间动态以及多个体间同步发生的行为事件及其行为学意义的重要基础资料。本文从长爪沙鼠合作贮食的习性设计实验, 并结合剪趾和染色双重标志进行跟踪观测, 突出了该鼠群内结构和群间关系的自然显示, 且可重复验证。由此, 为在短时间内准确分辨不同组群的成员及其利用的洞口属性提供了一种简便而可靠的观测方法。此法在获取定量资料的准确性和可重复性方面显示的特点可以弥补标志重捕法、扫描观测法以及无线电遥测跟踪等方法的不足。

此外, 由于应用此法能够准确识别组群成员及其属性, 据此尚可进一步设计实验, 如在设置可对比的条件下, 人工去除某一类成员, 即改变组群结构来分析这一变化对组群发展的效应以及相邻组群对此变化的反应, 进而探讨社群关系变化与种群空间格局以及种群动态的关系等等。就上述方法的适用性而言, 经用小麦作食饵实验, 同样适用于布氏田鼠 (*Microtus brandti*)。在大沙鼠 (*Rhombomys opimus*) 邻近洞群间提供其喜食的梭梭, 研究相关问题也是可行的(戴昆, 个人交流)。因此, 该方法对类似长爪沙鼠适应特征(群居性, 具贮食习性, 白昼活动等)的其它鼠类的行为生态学研究亦有应用前景。

参考文献:

- Ågren G, Zhou Q, Zhong W. 1989. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot Inner Mongolia, China. *Anim Behav*, **37**: 11 - 27.
- Berdoy M, Smith P, Macdonald D W. 1995. Stability of social status in wild rats: age and the role of settled dominance. *Behav*, **132** (3 - 4): 193 - 212.
- Brown J H, Munger J C. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecol*, **66**: 1545 - 1563.
- Clinchy M, Krebs C J, Jarman P J. 2001. Dispersal sinks and handling effects: interpreting the role of immigration in common brushtail possum populations. *J Anim Ecol*, **70**: 515 - 526.
- Ebensperger L A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica*, **46** (2): 115144.
- Krebs C J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, **36**: 239 - 273.
- Militzer K, Reinhard H J. 1982. Rank positions in rats and their relations to tissue parameters. *Physiol Psychol*, **10**: 251 - 260.
- Payman B C, Swanson H H. 1980. Social influence on sexual maturation and breeding in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Anim Behav*, **28** (2): 528 - 535.
- Smith P, Berdoy M, Smith R H. 1994. Body weight and social dominance in anticoagulant-resistance rats. *Crop Protection*, **13**: 311 - 315.
- Swanson H H, Lockley M R. 1976. The Mongolian gerbil: scent gland size and marking behaviour as indices of fecundity and social status. *J Proceedings Soc Endocri*, **69**: 24.
- Taitt M J, Krebs C J. 1981. The effect of extra food on small rodent population II: voles (*Microtus townsendii*). *J Anim Ecol*, **50**: 125 - 137.
- Thiessen D, Yahr P. 1977. The gerbil in Behavioral Investigations. Austin: Univ. of Texas Press.
- Wolff J O. 1985. The effects of density food and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Can J Zool*, **63**: 2 657 - 2 662.
- 王梦军, 钟文勤, 王桂明, 王广和. 1997. 典型草原区草-鼠群落对放牧梯度的协同变化. 草原生态系统研究(第5集), 北京: 科学出版社, 32 - 42.
- 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 1998. 长爪沙鼠的生态学及控制对策. 见: 张知彬, 王祖望主编. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 221 - 238.
- 边疆晖, 景增春, 刘季科. 2001. 相关风险因子对高原鼠兔摄食行为的影响. 兽类学报, **21** (3): 41 - 52.
- 刘伟, 宛新荣, 王广和, 刘文东, 钟文勤. 2004. 不同季节长爪沙鼠同生群的繁殖特征及其在生活史对策中的意义. 兽类学报, **24** (3): 229 - 234.
- 钟文勤, 周庆强, 王广和, 孙崇璐, 周丕义, 刘文智, 贾永平. 1992. 围栏育草措施对布氏田鼠种群的生态效应. 草原生态系统研究(第4集), 北京: 科学出版社, 4: 199 - 203.
- 聂海燕, 刘季科, 苏建平. 1995. 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究: 食物可利用性和捕食对根田鼠种群空间行为的作用模式及其对种群调节的探讨. 兽类学报, **15** (1): 41 - 52.