

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

刘 伟¹ 宛新荣¹ 王广和¹ 刘文东² 钟文勤^{1*}

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

(2 内蒙古太仆寺旗植保站, 太仆寺旗, 027000)

摘要: 通过剪趾和染毛双重标志的重捕跟踪途径, 结合行为观测研究了栖息于内蒙古农牧交错区草地生境的长爪沙鼠种群繁殖格局。按同生群分组分析的结果显示春季 (4~5 月) 出生的雄鼠当年能达到性成熟的个体仅占 34.6%, 性成熟发育历期为 3 个月, 其繁殖平均结束时间比越冬鼠早近 1 个月。6 月以后出生的雄鼠当年达不到性成熟。达到性成熟的当年雄鼠在繁殖期结束前多数又转入性休止状态。当年雌性性成熟历期约 2.5 月龄, 初次产仔时间在 3.5 月龄左右。6 月份以后出生的雌鼠当年不参加繁殖。各同生群雌鼠 1 年中最多产仔次数有差异, 越冬鼠可产 3~4 窝。4~5 月份出生的雌鼠当年可产 1 窝。长爪沙鼠当年生雌、雄鼠非同步发育以及由性成熟的当年鼠与越冬鼠构成的繁殖格局有利于维持家群个体的适合度, 是该鼠生活史对策的重要特征之一。

关键词: 长爪沙鼠; 野外种群; 同生群; 标志重捕; 性成熟; 繁殖格局

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2004)03-0229-06

Reproductive Pattern of Cohort and Its Adaptation in Life History of Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*)

LIU Wei¹ WAN Xinrong¹ WANG Guanghe¹ LIU Wendong² 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)

(2 Plant Protection Station, Taipusi Banner, Inner Mongolia, 027000)

Abstract: Capture-mark-recapture method and directly behavioral sighting techniques were used to census wild population of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) in grassland in Inner Mongolia, China. The reproductive patterns were analyzed based on cohort. Results revealed that 34.6% of male gerbils born in April and May could reach sexual maturation, which was indexed by scrotal testis and their ventral scent glands had definite outline or larger visible pores, some or much secretion at about 3 months old. Only a few matured newborn males, but the most of overwinter males, could remain sexual active status across the whole breeding season. Our results also detected that female born in April and May could reach sexual maturation, which was indexed by vagina opening, at 2.5-month-old and firstly brood at more 3-month-old. The number of litters was different among the different age females: overwinter females could breed 3 or 4 litters, and those born in early spring time (in April or May) could breed 1 times during current year. The data indicated that it was nonsynchronous in sexual maturation between young male and female Mongolian gerbils, and the reproductive strategies were different between newborn and overwinter gerbils. These results suggested the characteristic of life history strategies of Mongolian gerbil born in different season.

Key words: Mongolian gerbil; Wild population; Cohort; Capture-mark-recapture method; Sexual maturation; Reproductive pattern

长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 是我国北方
干旱半干旱农牧交错区的重要害鼠。以往有关该鼠

种群繁殖动态研究都是基于夹捕资料的分析^[1~3],
而对一些需依赖重捕跟踪才能获得的种群繁殖参数

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370205); 中科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, 硕士, 主要从事鼠类种群和行为生态学研究。

收稿日期: 2003-10-06; 修回日期: 2003-12-25

* 通讯作者, E-mail: zhongwq@ioz.ac.cn

如不同季节出生个体的性成熟历期、当年雌鼠初次产仔日龄、繁殖次数等,迄今尚乏确切认识。为此,在2001年3月至2002年10月,我们通过标志重捕并结合扫描—行为事件观测法^[4]对内蒙古太仆寺旗农牧交错区的一个野外种群进行了跟踪调查,并采用同生群(Cohort)分组方法取得各种同生群的繁殖参数,以期探讨它们在不同季节的动态特征及其在生活史对策中的意义,并为分析该鼠种群动态生命表及数量预测指标提供基础资料。

1 研究样地

研究地点在内蒙古太仆寺旗头支箭乡的农牧交错地段(E 115°17', N 41°58')。标志重捕样地原为撂荒地,自1995年开始撂荒,经5年的植被演替进程,样地内的植物群落已接近相邻草地的羊草(*Aneurolepidium chinenses*)、小禾草(主要包括 *Cleistogenes* spp., *Carex* spp., *Koeleria* spp.)、杂类草(主要包括 *Potentilla* spp., *Heteropappus altaicus*, *Serratula centauroides*)群落类型。样地面积为0.5 hm² (100 m × 50 m),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。样地内除长爪沙鼠外,还有少量达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*)、黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)、草原鼯鼠(*Myospalax aspalax*)和麝鼯(*Scaptochirus moschatus*)栖居。

2 研究方法

2001年和2002年,每年3月至10月对样地内的长爪沙鼠进行标志重捕跟踪,重捕取样时间跨度为28 d左右。每月的中下旬用U型铁丝笼,以花生米为饵料,每天从06:00~19:00在洞群周围采取同心圆法布笼捕鼠^[5~7],每隔1 h查看1次(夏季11:00~15:00暂时关笼,以避免炎热导致取样个体损失),连续诱捕3~5 d。在取样过程中,记录捕获鼠编号、捕获位置及一些体表特征信息;称体重,并确认性别;判别雄鼠睾丸下降与否,并依据Payman和Swanson^[8]提出的腹下腺发育程度判别指标确认发育等级(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级腺体可见分泌孔并有潮湿的分泌物);记录雌鼠腹部特征、生殖孔状态和

乳头特征。然后将捕获鼠在原捕获点释放。凡首次捕获的个体均以切趾法进行个体标识,并采用“一洗黑”染发剂在沙鼠的头部、背部或臀部进行不同部位组合的染色标记,以便在后续直接观察实验时确认身份。每个个体的编号是唯一的。

长爪沙鼠主要营白昼活动,标志重捕后接下来的两周,对其交配、争斗、领域标记等行为进行实验观察。此法可获得诸如雌雄鼠交配日期等重要信息,这些信息为分析判断当年鼠性成熟等提供可靠依据。

当年生幼鼠一般在15日龄左右即可出洞活动,且绝大多数时间在其母鼠的领域内活动。对当年鼠发育的研究,若以上述每月1次取样,间隔较大,势必导致相关指标较大的估算误差,因此,我们采取从初次观测或捕获上述个体起,间隔5~6 d进行1次重捕调查,这样取样操作上可行,且个体间相关发育指标估计值最大误差仅为4 d。本研究详细记录了2001年4月和5月出生的18只当年鼠的性成熟历期和雌鼠初次产仔日龄。

许多研究表明^[8,9]长爪沙鼠位于腹部中线处的腹下腺发育与繁殖、领域标记密切相关,完全受控于睾酮(Testosterone)。处于繁殖状态的个体,腹下腺分泌旺盛,在确认睾丸下降的基础上,其腺体发育程度可作为较准确判断个体性成熟和可进行繁殖的指标,故本文雄鼠性成熟以睾丸下降且腹下腺发育达II级以上状态为标准。

雌鼠性成熟时间以阴道开口日龄作为判别指标^[10]。判断其产仔日期主要依据以下信息:(1)观察到交配,(2)腹部明显膨大,(3)乳头特征,(4)分娩前后体型(主要是腹部)的变化,(5)体重大幅度下降,(6)幼鼠出现的时间和相应的洞群位置,(7)幼鼠的体重。其中(2)、(3)、(5)、(7)依标志重捕获得,(1)、(4)、(6)可依观察获得。根据上述7种信息的顺序进行综合分析即可准确地判断每只标志雌鼠是否产仔及相应的分娩日期。雌鼠产仔日期等同于幼鼠出生日期,是推算幼鼠绝对日龄的基本依据。

在上述标志重捕和行为观测基础上,即可获得各种同生群的睾丸下降,腹下腺发育等级,交配日期等相关繁殖参数。其中,根据雌体整个繁殖期的连续追踪情况,综合分析雌鼠的各项信息可确定其在整个繁殖期的繁殖次数。

本文将标记长爪沙鼠划分为越冬鼠和当年鼠同生群，其中，越冬鼠为上一年出生的个体，记为 L_{ow} 。当年鼠包括出生于 4、5、6、7、8 月的长爪沙鼠，分别记为 L_4 、 L_5 、 L_6 、 L_7 、 L_8 。下文以越冬鼠和当年春季出生个体 ($L_4 \sim L_5$)、夏季出生个体 (L_6)、夏末秋初出生个体 ($L_7 \sim L_8$) 为统计群，分析繁殖特征的格局及其适应意义。

数据分析用 SPSS 10.0 统计软件包中的 t -test 比较当年生雌、雄鼠性成熟的历期差异；采用 χ^2 检验按月比较各同生群的繁殖状态是否相同。显著水平为 $\alpha = 0.05$ 。

3 结果

本文通过睾丸下降且腹下腺发育达 II 级以上时的日龄估算雄鼠完全性成熟时间，结果显示 10 只 $L_4 \sim L_5$ 雄鼠中有 5 只腹下腺已达 II 级以上的日龄分别为 82 d、87 d、91 d、91 d 和 95 d，平均为 89.2 ± 2.2 d ($n = 5$)，其它个体腹下腺发育在当年未能达 II 级以上。由此推算当年雄鼠性成熟在 3 月

龄左右。

对雌鼠而言， $L_4 \sim L_5$ 雌鼠阴道开孔日龄平均为 76.3 ± 2.5 d ($n = 8$ ，范围 65 ~ 91 d)，以此估算其性成熟时间为 2.5 月龄。比较雌、雄的这两个指标，结果表明雌鼠性成熟明显较雄鼠早 (t -test, $t = 3.543$ ， $df = 11$ ， $P < 0.05$)。

此外，行为观察记录到 2 只当年雌鼠的交配日龄均为 76 d；重捕及观测记录到 4 只当年雌鼠的首次产仔日龄分别为 99 d、101 d、106 d、112 d，扣除 25 ± 1 d 的妊娠期^[9]，推算出最早交配受孕平均日龄为 79.3 ± 3.0 d ($n = 4$)。

从表 1 可知，2001 年和 2002 年各月的降水量和月平均气温均无显著差异，另外，两年间各月长爪沙鼠种群密度基本相同 ($t = 0.874$ ， $df = 7$ ， $P > 0.05$)。由此，在统计分析时，可以忽略种群密度和主要气候因素导致同生群各项繁殖参数的年间差异，而将两年中各同生群的标志重捕数据合并，然后比较不同季节各同生群的繁殖特征差异。

表 1 太仆寺旗地区 2001 ~ 2002 年的月平均气温和月降水量
Table 1 The monthly mean temperature and monthly precipitation in Taipusi Banner in 2001and 2002

月份 Month	月平均气温 () Monthly mean temperature		月降水量 (mm) Monthly precipitation	
	2001	2002	2001	2002
1 月 Jan.	- 17. 80	- 19. 10	10. 30	7. 00
2 月 Feb.	- 11. 60	- 15. 30	2. 60	1. 70
3 月 Mar.	- 5. 20	- 3. 50	0. 90	1. 10
4 月 Apr.	5. 00	3. 40	12. 50	14. 90
5 月 May	12. 80	11. 60	8. 20	2. 70
6 月 Jun.	18. 40	18. 00	45. 60	24. 40
7 月 Jul.	20. 50	21. 20	35. 40	55. 60
8 月 Aug.	17. 50	17. 00	67. 40	123. 00
9 月 Sep.	12. 60	12. 30	31. 90	20. 20
10 月 Oct.	5. 10	2. 40	27. 40	7. 60
11 月 Nov.	- 5. 90	- 8. 90	11. 80	9. 10
12 月 Dec.	- 16. 40	- 12. 80	3. 90	2. 40
配对 t 检验 Pair t -test	$t = 1. 225$ ， $df = 11$ ， $P > 0. 05$		$t = - 0. 895$ ， $df = 11$ ， $P > 0. 05$	

从表 2 显示的雄鼠中可繁殖个体的百分率变化趋势可知，越冬鼠在整个繁殖季节保持较高的性活

动状态，而当年鼠中仅 $L_4 \sim L_5$ 个体能达到性成熟。逐月比较各同生群繁殖状态是否一致，结果表明，越冬鼠在种群各月繁殖中均明显占优（ χ^2 检验， $\chi^2 = 7.97 \sim 68.21$ ， $df = 1 \sim 3$ ， $P < 0.05$ ），是种群的繁殖主体。进一步分析发现尽管 9 月中下旬处

于繁殖状态的当年雄鼠和越冬雄鼠比例相差不明显，但是到了 10 月中下旬当年鼠和越冬雄鼠上述指标分别为 0.0 % 和 20.0 %，两者差异显著（ χ^2 检验， $\chi^2 = 7.97$ ， $df = 3$ ， $P < 0.05$ ）。由此可见当年鼠的繁殖结束时间比越冬鼠早 1 个月左右。

表 2 不同月份长爪沙鼠各种同生群雄鼠繁殖个体的百分率（%）比较*

Table 2 Seasonal fluctuations of the percentage of reproductive male Mongolian gerbil in different cohort

同生群组 Cohort	取样时间（月） Sampling (date /month)							
	25 ~ 31/3 月	21 ~ 26/4 月	21 ~ 27/5 月	17 ~ 23/6 月	15 ~ 21/7 月	18 ~ 23/8 月	19 ~ 23/9 月	19 ~ 24/10 月
	Mar.	Apr.	May.	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.
L_{ow}	36.2 (47)	58.5 (41)	90.0 (30)	95.2 (21)	92.9 (14)	87.5 (8)	33.3 (3)	20.0 (5)
$L_4 \sim L_5$		0.0 (10)	0.0 (13)	0.0 (38)	16.7 (42)	34.6 (26)	13.6 (22)	0.0 (18)
L_6				0.0 (14)	0.0 (13)	0.0 (13)	0.0 (8)	0.0 (6)
$L_7 \sim L_8$					0.0 (2)	0.0 (8)	0.0 (22)	0.0 (15)
χ^2 检验		$\chi^2 = 8.83$	$\chi^2 = 27.71$	$\chi^2 = 68.21$	$\chi^2 = 37.57$	$\chi^2 = 22.23$	$\chi^2 = 6.695$	$\chi^2 = 7.97$
χ^2 test		$df = 1$	$df = 1$	$df = 2$	$df = 3$	$df = 3$	$df = 3$	$df = 3$
		$P < 0.01$	$P < 0.01$	$P < 0.01$	$P < 0.01$	$P < 0.01$	$P > 0.05$	$P < 0.05$

* 可繁殖的个体为睾丸下降且腹下腺发育程度达 II 级以上者；括号内数据为 2001 年和 2002 年相应月份跟踪个体合计后样本数

Mongolian gerbil that could reproduce means gerbil with scrotal testis and ventral scent glands have definite outline or larger visible pores; Numbers in parentheses indicated the sample size, the summation of mark-recaptured gerbils in the same month of two years (2001 and 2002). L_{ow} was over-winter cohort

表 3 是各同生群雌鼠的最大繁殖能力统计结果。以往的研究显示^[1,3]，在同样生境条件下的长爪沙鼠自然种群，8 月底以后幼鼠的捕获量极少，本研究的重捕和观测资料也发现 9 月以后该种群很少有繁殖，因此，可将 8 月底作为长爪沙鼠草地种群进行有效繁殖的最后期限。同时，为避免一些育龄雌鼠因过早死亡而对潜在繁殖能力估算的影响，列入表中的统计样本均为经个体跟踪确认至少存活

到 8 月底的越冬鼠和当年鼠。结果显示，各种同生群雌鼠在一年中产仔次数差异明显，繁殖越冬鼠可产 3 ~ 4 窝， $L_4 \sim L_5$ 同生群雌鼠能产 1 窝，而 $L_6 \sim L_8$ 在当年不参加繁殖。 χ^2 检验显示，种群中能产 1 胎的越冬雌鼠和 $L_4 \sim L_5$ 雌鼠百分率差异明显，前者显著高于后者（ $\chi^2 = 18.48$ ， $df = 1$ ， $P < 0.01$ ）。综合各项观测数据表明，在野外条件下，栖息于草地的长爪沙鼠雌鼠在其整个繁殖期能产 4 窝。

表 3 长爪沙鼠各种同生群雌鼠每年产仔次数百分比（%）

Table 3 The percent of litters per year of female Mongolian gerbil in different cohorts

同生群组 Cohort	样本量 Sample size	产 1 胎 1 litter	产 2 胎 2 litters	产 3 胎 3 litters	产 4 胎 4 litters
L_{ow}	16	100	62.5	43.7	31.25
$L_4 + L_5$	21	23.8	0.0		
L_6	7	0.0			
$L_7 + L_8$	23	0.0			

表中所示样本系经跟踪确认至少已存活到 8 月底的个体。 L_{ow} 表示越冬鼠， L_4 、 L_5 、 L_6 、 L_7 和 L_8 系当年出生于 4、5、6、7 和 8 月份的长爪沙鼠，样本量为 2001 及 2002 年的合并数据

All sampled gerbils live at least in the last ten days of August. L_{ow} were over-winter gerbils, and L_4 , L_5 , L_6 , L_7 or L_8 gerbils were born in this April, May, June, July or August, respectively. Sample size includes merged data in 2001 and 2002

4 讨论

本文在野外条件下以睾丸下降且腹下腺发育达Ⅱ级以上状态 and 阴道开口为指标分别确认性成熟雄鼠和雌鼠，结果显示春季（4、5 月份）出生的雄鼠可参与繁殖的时间较雌鼠的时间晚近半个月。6、7、8 月份出生的雌雄个体在当年均不能发育到性成熟。长爪沙鼠是典型的群居性鼠种，在繁殖期和越冬期具有相对稳定的家群结构，雌、雄幼鼠发育速度不同步，在很大程度上减少了家群中当年出生的同胞或亲代母体与子代个体之间发生近亲交配的机会，这对增加个体适合度以及维持和发展种群有利。

另外，性成熟的当年雄鼠仅有部分个体可成功参加繁殖，大部分随即转入性休止状态，性活动结束后较越冬雄鼠早近 1 个月，表明性成熟的当年雄鼠与越冬雄鼠在繁殖策略上的差异。许多研究指出^[11-14]雄体的成功繁殖不是简单地决定于它产生精子的能力，更重要的是决定于雄体战胜其他雄体，获得优势地位的生理状况及吸引雌体的能力；而当年生雄体很难在以上方面与那些体型较大、体力强壮、性经验丰富的经年或越冬雄体进行有效的交配竞争。就长爪沙鼠而言，已有研究^[4]显示在繁殖盛期，繁殖雄鼠的护域行为表现强烈，对入侵其领域的陌生雄鼠（尤其是处于性活动状态的雄鼠）攻击明显。因此，在繁殖期，个体巢区已经确立的情况下，多数当年性成熟长爪沙鼠雄体采取性活动休止对策，既减少或避免了与越冬雄鼠在竞争配偶和交配过程中无效的繁殖投资，又在一定程度上降低了繁殖雄鼠对它们攻击造成的伤害或死亡，从而提高它们的存活机会，增加在下一个繁殖季节中成功繁殖的几率，最终保证其获得较大的繁殖收益。

上述繁殖对策的差异不仅表现在雄鼠间，同样反映在当年生雌鼠与越冬雌鼠之间。在栖息于草地生境的长爪沙鼠种群中，越冬鼠整个繁殖期获益最多，可产 3~4 窝；春季（4、5 月）出生的当年个体可产 1 窝；6、7、8 月份出生的个体当年不参加繁殖。从草地种群当年有效繁殖的最后期限即 8 月底左右，并结合当年雌鼠性成熟指标（阴道开口和首次交配日龄）以及初次产仔日龄的分析可看出，越冬雌鼠在产第 4 窝以及春季出生的当年雌鼠产第 1 窝时已基本接近上述种群有效繁殖的最后期限。

而在这一期限以后，该鼠即将进入秋季贮粮以备越冬这一重要的生活史阶段^[1,15]，沙鼠在觅食贮粮过程中要投入大量的时间和能量。此时沙鼠若继续繁殖显然对其自身及其子代未来生存不利。有研究指出^[5,16,17]，不同年龄组的最大繁殖潜能在一定程度上取决于后代的生存力，自然选择有利于那些能获得最大收益的繁殖策略。由此也可以阐释 L_6 、 L_7 、 L_8 个体采取当年不参加繁殖的策略对其避免无益的繁殖耗损有利，在进化适应上的意义是提高个体适合度。此类繁殖对策也见于同域分布的布氏田鼠（*Microtus brandti*）以及分布于北美大陆相同纬度地区的一些鼠类^[5,17]。

综上所述，长爪沙鼠当年生雌、雄鼠非同步发育以及由性成熟的当年鼠与越冬鼠构成的种群繁殖格局有利于提高家群个体的适合度，反映出该鼠生活史适应对策的重要特征。

此外，根据 2 年来跟踪 271 只标志鼠的重捕记录，存活时间不超过 18 个月的个体占 99%，由此推测栖息于农牧交错区的长爪沙鼠种群中绝大多数个体寿命不超过 1.5 年。显然，当年鼠是翌春种群的繁殖主体。因此，了解当年鼠在秋季（9~10 月）种群中的比例是预测翌年种群数量发展的重要指标。

参考文献：

- [1] 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 孙崇璐, 田云. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节研究 [J]. 兽类学报, 1982, 2 (1): 51 - 69.
- [2] 秦长育. 长爪沙鼠的一些生态资料 [J]. 兽类学报, 1984, 4 (1): 43 - 51.
- [3] Zhou Qinqiang, Zhong Wenqin, Sun Chunlu. Comparison of population characteristics of *Meriones unguiculatus* in farm land and grassland North of the Yin Mountains, Inner Mongolia [A]. In: Kawamichi T ed. Contemporary mammalogy in China and Japan [C]. Japan: The Mammalogical Society of Japan, 1985. 10 - 14.
- [4] Agren G, Zhou Q, Zhong W. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot Inner Mongolia, China [J]. *Anim Behav*, 1989, 37: 11 - 27.
- [5] 宛新荣, 王梦军, 王广和, 刘伟, 钟文勤. 布氏田鼠标志种群的繁殖参数 [J]. 兽类学报, 2002, 22 (4): 116 - 122.
- [6] 宛新荣, 钟文勤. 群居性啮齿动物重捕取样笼方式比较 [J]. 动物学杂志, 2000, 35 (4): 34 - 37.
- [7] 刘伟, 宛新荣, 王广和, 钟文勤, 刘文东. Jolly-Seber 法估算长爪沙鼠种群参数的适用性探讨 [J]. 兽类学报, 2004, 24 (1): 36 - 41.

- [8] Payman B C, Swanson H H. Social influence on sexual maturation and breeding in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Anim Behav*, 1980, **28** (2): 528 - 535.
- [9] Thiessen D, Yahr P. The Gerbil in Behavioral Investigations [M]. Austin: Univ. of Texas Press, 1977.
- [10] Clark M M, Spencer C A, Galef B G Jr. Reproductive life history correlates of early and late sexual maturation in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) [J]. *Anim Behav*, 1986, **34**: 551 - 560.
- [11] O Donald P. Genetic models of sexual selection [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1980.
- [12] Miltzer K, Reinhard H J. Rank positions in rats and their relations to tissue parameters [J]. *Physiol Psychol*, 1982, **10**: 251 - 260.
- [13] Solomon N G. Body size and social preferences of male and female prairie voles *Microtus ochrogaster* [J]. *Anim Behav*, 1993, **45** (5): 1031 - 1033.
- [14] Berdy M, Smith P, Macdonald D W. Stability of social status in wild rats: Age and the role of settled dominance [J]. *Behavior*, 1995, **132** (3 - 4): 193 - 212.
- [15] 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 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 [C]. 北京: 海洋出版社, 1998. 221 - 238.
- [16] 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. 156 - 161.
- [17] Negus N C, Berger P J, Brown B W. Population dynamics in a predictable environment [J]. *Can J Zool*, 1986, **64**: 785 - 792.