

# 高原鼠兔间断性移动模式与反捕食对策分析

张堰铭<sup>1,2</sup> 张知彬<sup>2\*</sup> 魏万红<sup>1</sup> 曹伊凡<sup>1</sup>

(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:** 本文采用直接观测法, 测定了高原鼠兔地面移动频率及每次移动距离。结果表明, 高原鼠兔地面移动频率和每次移动距离依繁殖时期、年龄及性别而存在极显著的差异。繁殖早期, 成年雄体地面活动频率大于成年雌体。繁殖后期, 第1胎雄性幼体大于同年龄的雌体。繁殖早期, 成年雌体地面活动频率高于繁殖后期, 而幼体与成体之间无显著的差异。繁殖初期雄体每次移动距离大于雌体, 其它时期雌、雄体之间则无明显的差别。雄体每次移动距离逐月降低。雌体每次移动距离无显著的季节性差异。研究结果进一步验证了暴露于风险环境中的植食性小哺乳动物, 主要采取间断性移动模式, 增加反捕食时间投入, 降低风险的假设。

**关键词:** 高原鼠兔; 移动; 间断性; 捕食风险

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 03 - 0242 - 06

## Characteristics of Discontinuous Locomotion with Respect to Anti-predator Behavior of Plateau Pikas

ZHANG Yannming<sup>1,2</sup> ZHANG Zhibin<sup>2\*</sup> WEI Wanghong<sup>1</sup> CAO Yifan<sup>1</sup>

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

(2 Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 10080, China)

**Abstract:** We measured the frequency of locomotions above-ground and within burrows, as well as the distance of each movement, of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) using direct field observations. Locomotion rates and distances differed significantly by sex and age of pikas, as well as by month of the year. Prior to the breeding season, adult male pikas moved significantly more frequently above-ground than did females. Locomotion frequency of adult females was higher during the breeding period than after it. We observed no significant differences in locomotion rates of adults vs. juveniles during the breeding season. Males traveled greater distances during each locomotion than did females early in the breeding season, but no gender difference was observed during other time periods. Among males, distances traveled during each locomotion bout tended to decrease gradually from April to August. In contrast, we observed no discernible seasonal patterns among females. Our results were in accord with predictions that small herbivores living with high predation risk would adopt a discontinuous mode of locomotion and increase their investment in anti-predators behaviors.

**Key words:** Discontinuous locomotion; Locomotion; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Predation

动物在其领域内觅食、资源防卫及其它活动常伴随一定的空间位置移动。就大多数动物而言, 此类移动均具有非连续性 (discontinuity), 在特定行为活动过程中, 可出现多次停顿 (O'Brien *et al.*, 1990; Blumstein *et al.*, 2001; 2004)。该移动模式不仅导致动物加速或减速运动消耗更多的能量, 增加风险环境的暴露时间, 且极大地限制其最大奔跑速度 (Ydenberg and Drill, 1986; Kenagy and Hoyt, 1989; Avery, 1993)。动物在付出高昂代价的同时, 是否亦能从中获得利益? 间断性移动是否是动物在

进化过程中选择的一种安全模式? 上述问题已引起行为生态学家及进化生态学家的关注, 并先后针对有袋类、鹿类及小型哺乳类开展相关的研究 (Underwood, 1982; Elgar, 1989; Martel and Dill, 1995)。结果表明, 间断性移动与这些动物反捕食特征密切相关 (Gendron and Staddon, 1983; Bowers *et al.*, 1993; Clarke *et al.*, 1993; McAdam and Kramer, 1998; Giffin and Evans, 2003)。

青藏高原是世界海拔最高的地区, 由于气候恶劣, 分布于该地区的植食性小哺乳动物种类稀少,

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, 副研, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2005 - 03 - 08; 修回日期: 2005 - 04 - 11

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

大多数食肉类主要依捕食高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）维持生存（Smith and Foggin, 1999）。在长期的捕食者——猎物系统进化过程中，高原鼠兔社会、非社会行为及栖息地选择等形成诸多有效的反捕食对策（Smith *et al.*, 1986；施银柱, 1983；苏建平, 2001）。已有研究表明，高原鼠兔社群结构复杂，觅食活动中警觉性极强（Smith and Wang, 1991），对环境改变具有强烈的行为反应（边疆晖等, 1999）。在上述研究基础上，本文主要探讨高原鼠兔地面移动的模式、季节性特征，确定其地面移动模式，以及与反捕食行为的关系；并检验间断性移动是鼠兔类动物对高风险环境适应的特定假设。

1 研究方法

1.1 研究地点

本项研究于 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。

1.2 实验样地设置

实验样地置于定位站东侧约 5 km 的矮嵩草（*Kobresia humilis*）草甸，四季放牧，无休牧期。样地面积为 1 hm<sup>2</sup>（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，记录性别、年龄、

体重及繁殖状况，耳环及剪趾标记后，于捕获地点释放。首次活捕体重 < 40 g 的幼体，仅被毛染色，以区分雌、雄，待下一重捕期标记。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，随机选取 1 只标志动物，观察 15 min，记录目标个体每次地面移动前后在网格中的位置及时间，以累加法计算其在观察时间内的总移动次数，采用矢量法计算每次移动距离，并根据单位时间的移动次数计算移动频率。

1.5 统计分析

由于地面移动频率和距离数据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，分析相同观察时期的性别差异，以及不同时期同性别个体间的差异。全部分析由统计软件 SPSS for Windows 10.0 完成。

2 结果

2.1 地面移动频率

在 4 个观察时期，高原鼠兔不同年龄及性别的地面移动频率（表 1）存在极显著的差异（Kruskal-Wallis test； $\chi^2 = 83.519$ ，*df* = 15，*P* < 0.001）。

表 1 不同年龄及性别高原鼠兔地面移动频率（次/min）（M ±1SE）

Table 1 Frequency (cases/min) (Mean ±1SE) of locomotion on surface exhibited by age, gender and month in plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	地面移动频率 <sup>#</sup>	
			Frequency of locomotion <sup>#</sup>	
			雌（ ）	雄（ ）
2001	5 月	成体	0.36 ±0.06 <sup>a</sup>	0.64 ±0.24 <sup>b</sup>
	May	Adult	(51)	(50)
	6 月	成体	0.56 ±0.09 <sup>a</sup>	0.62 ±0.08 <sup>a</sup>
	June	Adult	(56)	(50)
		第 1 胎	0.37 ±0.04 <sup>a</sup>	0.48 ±0.07 <sup>a</sup>
		First litter	(39)	(34)
		第 2 胎	0.30 ±0.05 <sup>a</sup>	0.44 ±0.11 <sup>a</sup>
		Second litter	(9)	(9)
	8 月	成体	0.64 ±0.07 <sup>a</sup>	0.58 ±0.09 <sup>a</sup>
	August	Adult	(27)	(21)
	第 1 胎	0.65 ±0.10 <sup>a</sup>	0.88 ±0.09 <sup>b</sup>	
	First litter	(33)	(47)	
	第 2 胎	0.79 ±0.19 <sup>a</sup>	0.85 ±0.22 <sup>a</sup>	
	Second litter	(12)	(10)	
2002	4 月	成体	0.28 ±0.03 <sup>a</sup>	0.47 ±0.07 <sup>b</sup>
	April	Adult	(85)	(107)

# 数据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 insignificant at *P* > 0.05；With a different suprscrip<sup>t</sup>, significant at *P* < 0.05；Sample sizes in the parentheses

雄体地面移动频率与雌体的差异极显著 (Mann-Whitney  $U$ -test;  $P=0.003$ )。4 月和 5 月成年雄体均显著高于成年雌体 (Mann-Whitney  $U$ -test; 4 月,  $P=0.015$ ; 5 月,  $P=0.018$ )。8 月, 第 1 胎雄性个体亦显著高于同期雌体 (Mann-Whitney  $U$ -test;  $P=0.034$ )。结果表明, 繁殖早期成年雄体地面活动频率大于雌体。繁殖后期, 第 1 胎雄性个体大于同年龄的雌体。

雌体在不同观察时期地面移动频率差异极显著

(Kruskal-Wallis test;  $\chi^2 = 36.971$ ,  $df = 7$ ,  $P < 0.001$ )。Whitney-Mann  $U$  检验结果 (表 2) 表明, 4 月和 5 月, 成年雌体地面移动频率无显著差异, 但显著高于 6 月, 极显著高于 8 月。6 月和 8 月, 第 1 胎雌体地面移动频率与第 2 胎雌体间均无显著差异。第 1 胎和第 2 胎雌体与同时期的成年雌体之间亦无显著差异。说明繁殖早期成年雌鼠地面活动频率高于繁殖后期, 而不同胎次个体间及幼体与成体间无明显差异。

表 2 雌性高原鼠兔地面移动频率的 Mann-Whitney  $U$  检验

Table 2 Mann-Whitney  $U$ -test for frequency (cases/min) of locomotion exhibited by individuals of each age of female plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	序列 Order	P (Mann-Whitney $U$ -test)						
				2	3	4	5	6	7	8
2001	5	成体 Adult	1	0.079	0.162	0.671	0.000	0.003	0.068	0.587
2001	6	成体 Adult	2		0.568	0.459	0.048	0.158	0.152	0.010
2001	6	第 1 胎 First litter	3			0.435	0.002	0.053	0.149	0.037
2001	6	第 2 胎 Second litter	4				0.002	0.098	0.219	0.527
2001	8	成体 Adult	5					0.471	0.845	0.000
2001	8	第 1 胎 First litter	6						0.603	0.000
2001	8	第 2 胎 Second litter	7							0.019
2002	4	成体 Adult	8							

雄性高原鼠兔地面移动频率在不同时期亦存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test;  $\chi^2 = 38.615$ ,  $df = 7$ ,  $P < 0.001$ )。Mann-Whitney  $U$  检验结果 (表 3) 表明, 4 月和 5 月, 成年雄性高原鼠兔地面移动频率差异不显著, 但均显著高于 6 月和 8 月。

6 月和 8 月则无显著的差异。第 1 胎和第 2 胎个体在 6 月和 8 月均不存在显著的差异。8 月, 第 1 胎个体显著低于成体。该结果说明繁殖早期成年雄体地面活动频率大于其繁殖后期, 不同胎次雄性个体间无显著的差异。

表 3 雄性高原鼠兔地面移动频率的 Mann-Whitney  $U$  检验

Table 3 Mann-Whitney  $U$ -test for frequency (cases/min) of locomotion exhibited by individuals of each age of male plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	序列 Order	P (Mann-Whitney $U$ -test)						
				2	3	4	5	6	7	8
2001	5	成体 Adult	1	0.031	0.523	0.526	0.043	0.000	0.013	0.673
2001	6	成体 Adult	2		0.247	0.478	0.954	0.012	0.182	0.016
2001	6	第 1 胎 First litter	3			0.988	0.271	0.001	0.054	0.547
2001	6	第 2 胎 Second litter	4				0.476	0.019	0.133	0.519
2001	8	成体 Adult	5					0.023	0.217	0.028
2001	8	第 1 胎 First litter	6						0.700	0.000
2001	8	第 2 胎 Second litter	7							0.006
2002	4	成体 Adult	8							

2.2 地面移动距离

4 个观察时期, 不同性别及年龄高原鼠兔平均每次地面移动距离 (表 4) 存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test;  $\chi^2 = 37.213$ ,  $df = 15$ ,  $P = 0.001$ )。

4 月, 雄体每次移动距离显著高于雌体

(Mann-Whitney  $U$ -test;  $P=0.013$ ), 其它 3 个观察时期, 每次移动距离的性别差异不显著 (Mann-Whitney  $U$ -test;  $P>0.05$ )。

不同观察时期, 雌体每次地面移动距离无显著差异 (Kruskal-Wallis test;  $\chi^2 = 11.123$ ,  $df = 7$ ,  $P = 0.133$ )。

表 4 不同年龄及性别高原鼠兔每次移动距离 (m) (M ±1SE)  
Table 4 Distance (m) (Mean ±1SE) of locomotion on surface exhibited by age , gender , and month in plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	每次移动距离 <sup>#</sup> Distance of locomtion <sup>#</sup>	
			雌 ( )	雄 ( )
2001	5 月 May	成体 Adult	1.8 ±0.2 <sup>a</sup> (42)	1.8 ±0.2 <sup>a</sup> (42)
	6 月 June	成体 Adult	1.5 ±0.1 <sup>a</sup> (50)	1.8 ±0.2 <sup>a</sup> (43)
	8 月 August	第 1 胎 First litter	1.7 ±0.2 <sup>a</sup> (35)	2.1 ±0.3 <sup>a</sup> (30)
		第 2 胎 Second litter	1.5 ±0.2 <sup>a</sup> (8)	1.6 ±0.2 <sup>a</sup> (8)
		成体 Adult	1.8 ±0.3 <sup>a</sup> (27)	1.5 ±0.1 <sup>a</sup> (21)
		第 1 胎 First litter	1.3 ±0.1 <sup>a</sup> (31)	2.2 ±0.4 <sup>a</sup> (45)
		第 2 胎 Second litter	2.4 ±0.8 <sup>a</sup> (11)	1.5 ±0.1 <sup>a</sup> (10)
2002	4 月 April	成体 Adult	2.2 ±0.3 <sup>a</sup> (68)	2.6 ±0.2 <sup>b</sup> (101)

# 数据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 insignificant at  $P>0.05$  ; With a different superscript , significant at  $P<0.05$  ; Sample sizes in the parentheses.

在不同时期雄体每次地面移动距离存在极显著的差异 ( Kruskal-Wallis test ;  $\chi^2 = 20.007$  ,  $df = 7$  ,  $P = 0.006$  ) 。 Manr-Whitney  $U$  检验 (表 5) 结果表明 , 4 月成年高原鼠兔地面移动距离显著大于 5 月 , 极显著大于 6 月和 8 月。第 1 胎和第 2 胎个体在 6 月和 8 月均不存在显著的差异 , 且与同期的成

体亦无显著的差异。  
以上结果说明 , 仅在繁殖初期雄体每次移动距离大于雌体 , 其它时期雌、雄体间则无明显的差别。雄体每次移动距离具有逐月降低的趋势。雌体每次移动距离较稳定 , 不同时期无显著差异。

表 5 雄性高原鼠兔每次移动距离的 Manr-Whitney  $U$  检验  
Table 5 Manr-Whitney  $U$ -test for distance of each locomotion exhibited by individuals of each age of male plateau pikas

年 Year	月 Month	年龄 Age	序列 Order	$P$ (Manr-Whitney $U$ -test)						
				2	3	4	5	6	7	8
2001	5	成体 Adult	1	0.611	0.685	0.969	0.613	0.685	0.953	0.011
2001	6	成体 Adult	2		0.874	0.620	0.194	0.068	0.583	0.007
2001	6	第 1 胎 First litter	3			0.739	0.280	0.253	0.656	0.067
2001	6	第 2 胎 Second litter	4				0.649	0.471	0.897	0.118
2001	8	成体 Adult	5					0.840	0.693	0.003
2001	8	第 1 胎 First litter	6						0.291	0.004
2001	8	第 2 胎 Second litter	7							0.051
2002	4	成体 Adult	8							

3 讨论

地面移动频率及距离被认为是动物在领域内的活动强度 , 它与领域大小及防卫密切相关。然而 , 动物在其领域内的活动强度及模式 , 亦受捕食压力的制约 (Blumstein *et al.* , 2004) 。间断性移动是动物对高风险环境适应的有效策略 (McAdam and

Kramer , 1998 ; Giffin and Evans , 2003) 。  
本研究结果表明 , 高原鼠兔地面移动主要采取间断性移动模式 , 且繁殖早期雄体地面移动频率显著高于雌体 , 两性均显著高于繁殖后期 (表 1) 。每次地面移动距离除 4 月雄体与雌体之间存在显著差异外 , 其余 3 个观察时期差异不显著 (表 4) 。尽管高原鼠兔间断性移动直接影响其奔跑速度 , 增

加能量消耗,但采用这种模式亦可获得更多的利益。高原鼠兔在移动过程中出现多次停顿,使其拥有更多的时间评价环境风险,提高其对天敌的察觉能力。由于捕食者更容易发现或识别处于运动状态的猎物,因此,停顿可使其选择静止 (motionlessness) 观望的对策来降低被捕食者发现或识别的可能性。高原鼠兔栖息于开阔生境,停顿可使其视野内物体处于静止状态,分辨能力明显高于运动状态,进而提高视觉的敏锐性。停顿还可减少自身运动对其听力的干扰,更好地察觉捕食者。高原鼠兔高速奔跑是典型的需氧性 (aerobic) 运动,停顿还可明显减少体内乳酸的分泌,有利于排解肌肉内的乳酸物质,进而增加地面移动的最大距离以及奔跑的忍耐性 (endurance),使其地面活动具有可持续性。

在繁殖早期,高原鼠兔具有极高的活动强度,雄体不仅单位时间内活动次数多,且活动的范围亦较大。雌性高原鼠兔在不同时期每次地面移动距离差异不显著,说明成年雌体主要通过增加移动次数改变活动范围,在此特征上,雌体与雄体有明显差异。繁殖早期大范围的活动与以下因素有关。大多数捕食者在高原鼠兔繁殖早期种群密度最低,捕食压力最小,而繁殖后期,伴随捕食者种群数量增加,且当年出生的捕食者已具备或完善捕食能力,栖息环境的捕食风险水平明显提高 (Brown *et al.*, 1988; Jonsson *et al.*, 2000)。高原鼠兔繁殖早期,食物条件匮乏,增加移动频率可在较大的范围内获得更多的食物资源。Smith 和 Ivins (1986) 对北美鼠兔 (*Ochotona princeps*) 觅食行为的研究结果表明,食物的丰富度与觅食中心 (central place foraging) 距离呈显著的负相关关系。本研究也表明,活动范围与捕食风险及觅食策略等密切相关。

繁殖早期雄性高原鼠兔移动频率高,每次移动距离大,说明雄体在领域防卫中较雌体有更多的付出。Ims (1987) 指出,许多具有领域性的植食性小哺乳动物,雄体在保卫空间、食物及配偶资源分配过程中,其活动范围和攻击入侵者的频率大于同领域雌体的数倍。8 月,高原鼠兔第 1 胎雄性个体体重与成体已无差别,部分个体甚至超过成体。这些个体已参与家族领域的防卫,其移动频率显著大于同期雌体 (表 4)。

高原鼠兔幼体地面移动频率和每次移动距离与同时期的成体之间无显著的差异 (表 2, 表 3, 表 4)。当年出生的幼体具有极强的恋巢性 (philop-

atry), 且与成体关系亲密 (Dobson *et al.*, 1998)。成体在移动中,常伴有幼体跟随,其活动以成体为中心。因而,在幼体生长发育早期,其移动频率和距离与成体无明显的差别。幼体出生 45 天后的体重接近成体,社会行为特征亦与成体基本相似 (Smith *et al.*, 1986)。因此,幼体的快速生长使其与成体在移动频率及距离等无明显的差异。

综上所述,由于多种捕食者的作用,在长期进化过程中,高原鼠兔形成在地面短距离奔跑,多次停顿的移动特征。此模式可增加其反捕食时间的投入,有效地提高对天敌的抵御能力。本文研究结果亦进一步验证了间断性移动是鼠兔属动物对高捕食风险环境适应的假设。

### 参考文献:

- Avery R A. 1993. Experimental analysis of lizard pause-travel movement: pause increase probability of prey capture. *Amphib Reptil*, **14**: 423 - 427.
- Blumstein D T, Runyan A, Seymour M, Amanda. 2004. Locomotor ability and wariness in yellow-bellied marmots. *Ethology*, **110**: 615 - 634.
- Blumstein D T, Daniel J C, Bryant A A. 2001. Anti-predator behavior of Vancouver Island marmots: using congeners to evaluate abilities of a critically endangered mammal. *Ethology*, **107**: 1 - 14.
- Bowers M A, Jefferson J L, Kuebler M G. 1993. Variation in giving-up densities of foraging chipmunks (*Tamias striatus*) and squirrels (*Sciurus carolinensis*). *Oikos*, **66**: 229 - 236.
- 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.
- Clarke M F, Burke S K, Lair H, Pocklington R, Kramer D L, McLaughlin R L. 1993. Site familiarity affects escape behaviour of the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Oikos*, **66**: 533 - 537.
- 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.
- Elgar M A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Review*, **64**: 13 - 33.
- Gendron R P, Staddon J E R. 1983. Searching for cryptic prey: the effect of search rate. *The American Naturalist*, **121**: 172 - 186.
- Giffin A S, Evans C S. 2003. Social learning of antipredator behaviour in a marsupial. *Animal Behaviour*, **66**: 485 - 492.
- Ims 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.
- Kenagy G J, Hoyt D F. 1989. Speed and time-energy budget for locomotion in golden-mantled ground squirrels. *Ecology*, **70**: 1834 - 1839.

- Martel G, Dill L M. 1995. Influence of movement by coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) parr on their detection by common mergansers (*Mergus merganser*). *Ethology*, **99**: 139 - 149.
- McAdam A G, Kramer D L. 1998. Vigilance as a benefit of intermittent locomotion in small mammals. *Animal Behaviour*, **55**: 109 - 117.
- O'Brien W J, Browman H I, Evans B I. 1990. Search strategies of foraging animals. *American Scientist*, **78**: 152 - 160.
- 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.
- Underwood R. 1982. Vigilance behaviour in grazing African antelopes. *Behaviour*, **79**: 81 - 107.
- Ydenberg R C, Dill L M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advantage of study Behaviour*, **16**: 229 - 249.
- 边疆晖, 景增春, 樊乃昌, 周文扬. 1999. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响. *兽类学报*, **194**: 212 - 210.
- 苏建平. 2001. 高原鼠兔和甘肃鼠兔栖息地选择的比较研究. 中国科学院西北高原生物研究所博士论文, 2001.
- 施银柱. 1983. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. *兽类学报*, **34**: 182 - 188.