

中国兽类种群生态学研究进展与展望

边疆晖^{1 2*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

(2 青海省动物生态基因组学重点实验室, 西宁 810001)

摘要: 兽类种群生态学是现代生态学的核心研究内容。Charles Sutherland Elton 在 20 世纪 20 年代发现小哺乳动物种群波动现象, 标志着现代种群生态学研究开始。什么因素调节种群波动的问题一直是现代种群生态学领域的研究热点。我国兽类种群生态学研究始于 20 世纪 50 年代, 迄今, 已走过了 70 年的发展历程, 并取得了重要成果。本综述基于 20 世纪 50 年代以来我国学者在主流中文期刊及科学引文索引 (Science Citation Index, 简称 SCI) 刊物发表的历史文献, 分别从种群波动格局、种群统计参数变化、种群内部和外部调节等不同层面评述了我国在鼠类和大型兽类种群生态学的研究历程及现状, 同时探讨了未来的研究方向。

关键词: 鼠类; 兽类; 种群数量; 种群调节

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2021) 05-0556-15

Research advances and perspectives on mammal population ecology in China

BIAN Jianghui^{1 2*}

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 Qinghai Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Xining 810001, China)

Abstract: Mammal population ecology is key component of model ecology. Charles Sutherland Elton's 1924 article on periodic fluctuations in animal populations marked the beginning of modern population ecological research. What factors regulate population fluctuation has always puzzled ecologists and many hypotheses were put forward to explain mechanism underlying population fluctuation, but there is no one hypothesis that can perfectly explain its mechanism. The study of mammal population ecology in China began in the 1950s, and has gone through 70 years of development, and has made some important achievements. In this paper, we summarize research findings and progress in rodent and other mammal populations during the past 70 years on various aspects, including pattern of population dynamics, changes in demography, effects of intrinsic and extrinsic factors, and interaction of those factors. Meanwhile, future research directions are suggested.

Key words: Rodent; Mammals; Population number; Population regulation

动物种群生态学是研究种群数量在时空上的变动规律及调节机制的一门分支学科。自 20 世纪 20 年代, 英国著名的动物生态学家 Charles Sutherland Elton 奠基动物种群生态学以来, 已经走过近百年的历程。20 世纪 50 年代末及 60 年代初, 寿振黄等 (1958)、夏武平 (1958) 和孙儒泳等 (1962a, 1962b) 等对鼠类种群数量变动的奠基性工作标志

着我国动物种群生态学研究的开始。

20 世纪 60—70 年代, 在夏武平先生的组织下, 中国科学院西北高原生物研究所在新疆开展长达 10 年的小家鼠 (*Mus musculus*) 种群数量变动趋势的研究 (朱盛侃等, 1981; 严志堂和钟明明, 1984)。20 世纪 80 年代, 对华北平原旱作区大仓鼠 (*Tscherskia triton*)、黑线仓鼠 (*Cricetulus*

基金项目: 国家自然科学基金 (31870397); 青海省自然科学基金 (2018-ZJ-906); 中国科学院青海省人民政府三江源国家公园联合研究专项课题 (LHZX-2020-01)

作者简介: 边疆晖 (1964-), 男, 研究员, 主要从事小哺乳动物种群生态学研究。

收稿日期: 2020-11-17; 接受日期: 2021-04-26

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: bjh@nwipb.cas.cn

barabensis), 黄土高原旱作区中华鼯鼠 (*Eospalax fontanieri*)、棕色田鼠 (*Lasiopodomys mandarinus*), 长江流域稻作区褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、黑线姬鼠 (*Apodemus agrarius*)、东方田鼠 (*Alexandromys fortis*)、大足鼠 (*R. nitidus*), 青海高寒草甸的高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)、高原鼯鼠 (*E. baileyi*) 的种群季节性及其波动等方面开展了较为系统的研究, 涉及种群调节机制以及数理统计模型在种群波动及预测中的应用 (王祖望和张知彬, 2001)。20 世纪 90 年代后, 随改革开放及国际学术交流的增加, 我国兽类种群生态学得到蓬勃发展, 并取得重要进展。在鼠类方面, 开始着重探讨种群调节的机制, 注重采用围栏实验方法, 从假设驱动性思路, 探讨兽类种群波动的生物学机理, 并从应激、免疫等内因角度, 结合外部因子及网络互作关系, 提出了整合应激效应假说 (Shang *et al.*, 2020)。同时, 研究方法得到进一步发展, 从铗捕法到标志重捕法和无线电遥测法, 并将种群统计参数用于构建种群模型。在大尺度气候种群波动领域取得了令人瞩目的成果, 提出关于种群爆发的厄尔尼诺—南方涛动 (El Nino/southern Oscillation, ENSO) 成因假说, 来解释鼠类等有害生物种群波动与 ENSO 的关系及作用机制 (张知彬, 1995; 张知彬和王祖望, 1998)。理论模型研究得到进一步的重视, 对历史数据重新进行分析, 提出了改变“捕食是引起雪兔—猞猁种群周期波动”传统认知的新观点 (Yan *et al.*, 2013a)。此外, 在捕食与寄生物互作的工作中, 也支持了捕食可通过增加猎物种群寄生物感染而导致猎物种群处于亚健康状态的观点, 从而改变了“捕食者通过淘汰老弱病残个体而净化猎物种群”的传统认知 (杨进荣等, 2017; Yang *et al.*, 2018; Shang *et al.*, 2019)。大型兽类种群的研究, 20 世纪 80 年代后有了长足的发展, 研究对象增多, 涉及海洋兽类、食肉类、灵长类及有蹄类动物, 对很多重点保护及濒危动物种群数量及时空动态进行了监测, 并就大熊猫的生活史特征、分布及数量变动进行了大尺度研究。

纵观 70 年来的研究进展, 我国兽类种群生态学研究从种群的描述性工作到机理性研究, 从野外观察到定位研究, 从野外种群监测到围栏实验种群再到统计模型构建, 从大尺度的气候调节到外部和内部因子再到生理生态层面的整合调节, 从单因子

效应到双因子互作, 从因子间的直接互作到因子间的网络互作, 从理论研究到实际应用, 新的学术思想和研究方法不断涌现, 反映了我国兽类种群生态学研究从起步到发展再到壮大的过程, 体现了我国兽类种群生态学家瞄准国际前沿及国家需求而不断努力奋进的科学探索与追求精神。但是也必须看到, 虽然兽类种群研究的对象涵盖了整个哺乳类动物, 但主要集中在鼠类种群, 大型兽类方面, 需要加强和关注种群数量的长期监测。

夏武平 (1984, 1989)、王祖望和张知彬 (2001) 及张知彬 (1996) 等就我国兽类种群方面的研究进展已有综述报道。本综述主要基于 20 世纪 50 年代以来, 在《兽类学报》、《动物学报》、《动物学杂志》、《灭鼠和鼠类生物学研究报告》等刊物发表的中文文献以及近期我国学者在 SCI 收录的刊物发表的英文文献, 分别从小型和大型兽类两个方面, 就我国兽类种群生态学研究现状及主要成果予以评述。

1 小型兽类种群生态学研究

1.1 种群波动

我国从 20 世纪 60 年代开始, 通过铗日 (夜) 法, 就新疆小家鼠和灰仓鼠 (*Cricetulus migratorius*) 种群进行了连续 10 年的长期监测 (朱盛侃等, 1981; 严志堂和钟明明, 1984)。20 世纪 80 年代后, 就华北地区的黑线仓鼠 (Yan *et al.*, 2013b; Shuai *et al.*, 2020)、布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (刘天驰等, 2000) 和长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) (董维惠等, 2004), 中南地区长江流域的东方田鼠、黑线姬鼠及褐家鼠 (王勇等, 2004; 张美文等, 2012; Zhang *et al.*, 2014), 以及西南地区小家鼠 (杨再学等, 2006)、褐家鼠 (赵芳等, 2015) 和黑线姬鼠 (杨再学等, 2015) 等分别进行长达 20 多年的监测。此外, 夏武平 (1958)、夏武平等 (1982) 对带岭林区采伐后 5 年鼠类数量变动及内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠种群动态进行了 4 年的工作, 张洁和钟文勤 (1979) 就内蒙古布氏田鼠种群进行了 4 年研究, 姜永进等 (1991) 通过标志重捕法对根田鼠 (*Alexandromys oeconomicus*) 种群进行了 3 年的监测。纵观上述研究结果, 没有发现类似于北美田鼠、北欧旅鼠及雪兔的种群周期性波动现象。小家鼠、褐家鼠、黑线姬鼠、黑线仓鼠及长爪沙鼠等呈不规则多

年波动。青藏高原地区根田鼠种群数量年间变动相对稳定。而洞庭湖地区东方田鼠种群动态则受“水位影响的栖息地变换”主导(王勇等, 2004)。虽然有研究认为, 东方田鼠种群数量高峰期相距约为 10 年, 低谷期和高峰期维持在 5 年左右(张美文等, 2012); 布氏田鼠高数量年份间隔时间为 5 年或 7 年(张洁和钟文勤, 1979; 樊振亚, 1988; 李仲来和刘天驰, 1999), 但是这两种鼠类种群是否具有周期性波动目前尚未有定论。另外, 我国鼠类数量年间波动可能存在一定的同步性(张知彬, 1996), 这对之后开展的气候变化研究奠定了基础。

我国主要鼠类种群的季节性波动规律性较明显。(1) 北方鼠类多呈单峰型波动, 并依据波动峰期出现的时间划分为前峰型(夏武平, 1958)、中峰型(王祖望等, 1973; 李春秋等, 1981; 严志堂等, 1982; 梁杰荣和戚根贤, 1989) 和后峰型(夏武平, 1958; 严志堂和钟明明, 1984)。年单次繁殖鼠类呈中峰型波动(王祖望等, 1973; 蔡桂全等, 1973)。(2) 南方鼠类呈双峰型波动(诸葛阳, 1962; 诸葛阳和陆传才, 1978; 祝龙彪和钱国桢, 1982; 郑智民和黄应修, 1988; 丁平等, 1994; 王勇等, 1997)。(3) 在北方地区有随海拔和纬度降低而出现双峰型波动现象, 如大仓鼠和黑线仓鼠(卢浩泉等, 1987; 张知彬等, 1990; 侯希贤等, 1993)。有些物种在北方呈单峰型, 在南方呈双峰型, 如黑线姬鼠(张洁, 1980)。我国鼠类季节性波动的峰期反映了不同地理区域上的繁殖适应。

1.2 种群波动过程中年龄、繁殖及死亡率参数变化

种群年龄结构与种群波动密切关联。20 世纪我国鼠类种群生态学研究的大部分工作主要集中在种群年龄结构变化。采用齿根分歧(红背䟽 *Myodes rutilus*, 寿振黄等, 1959)、上颌骨腭桥(高原鼠兔, 施银柱等, 1978)、上臼齿面咀嚼磨损程度(黑线仓鼠, 卢浩泉等, 1987; 小家鼠, 严志堂等, 1983)、体重(长爪沙鼠, 夏武平等, 1982; 黑线姬鼠, 张洁, 1989) 和顶嵴间宽(高原鼯鼠, 郑生武和周立, 1984), 以及性腺指标(布氏田鼠, 刘志龙和孙儒泳, 1993a) 为依据, 将个体划成幼体、亚成体、成体和老体, 并多见于季节性变化的研究。

在种群年龄结构的季节性变化中, 冬季种群主要由当年 7—8 月前后出生的未参加繁殖的亚成体及成体组成; 夏季种群则主要由当年出生的幼体、亚成体及越冬成体组成; 在秋季, 参加过繁殖的越冬鼠大量死亡, 种群以当年出生个体为主。无论北方还是南方, 绝大多数鼠类只能越冬一次, 来年繁殖结束后死亡, 种群每年更新一次。

我国鼠类繁殖呈现如下特点: (1) 地下鼠, 如中华鼯鼠(王祖望等, 1973), 以及冬眠鼠, 如达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*) (王廷正等, 1992), 每年繁殖一次, 且当年出生的个体不参加繁殖。绝大多数地上活动的鼠类一年多次繁殖, 且当年春季出生的个体大多可当年参与繁殖, 并且成为夏季—秋季期间的繁殖主体, 但是 7 月后出生的个体不参加当年繁殖。这与北欧非周期性波动种群类似(Gustafsson *et al.*, 1983)。(2) 北方鼠类的繁殖期大致在春季至秋季, 主要集中在春、夏两季, 一般冬季停止繁殖(夏武平, 1958; 寿振黄等, 1959; 张洁, 1989; 董维惠等, 1990; 刘志龙和孙儒泳, 1993; 宛新荣等, 2002; 殷宝法等, 2004; Liu *et al.*, 2009; 刘伟等, 2013)。(3) 南方鼠类可全年繁殖, 冬季繁殖与否与当年气候条件有关(王勇等, 1994), 并且每个繁殖期有两个繁殖高峰(诸葛阳和陆传才, 1978; 祝龙彪和钱国桢, 1982; 朱盛侃和秦知恒, 1991; 王勇等, 1994; 武正军等, 1996), 这种繁殖特征决定了此类种群季节性波动的双峰型特点。(4) 繁殖期长度随纬度的增加而缩短。青海省黄南州泽库县多福顿地区的纬度为 35°, 高原鼠兔繁殖期为 4—9 月, 海西州天峻县快尔玛地区纬度为 37°, 繁殖期 4—7 月(施银柱等, 1978)。长江流域的黑线姬鼠繁殖期为 2—11 月, 而北方地区的黑线姬鼠繁殖季节较短, 一般为 4—10 月(张洁, 1989); 黑线仓鼠在呼和浩特地区的繁殖期为 8 个月(3—10 月)(侯希贤等, 1993), 北京地区为 9 个月(2—10 月)(张洁, 1986), 安徽地区为 10 个月(2—11 月)(朱盛侃和秦知恒, 1991)。东方田鼠的繁殖期也有从南到北依次缩短的趋势(武正军等, 1996)。因此, 就全国范围看, 繁殖期随纬度增加而缩短(张知彬等, 1991)。(5) 胎仔数和怀胎率随年龄、体重的增加而增大。例如黑线姬鼠(诸葛阳和陆传才, 1978) 和褐家鼠(Wang *et al.*, 2011) 的繁

殖力随体重加大而增加,布氏田鼠越冬个体的胎仔数高于当年鼠(宛新荣等,2002),东方田鼠繁殖期强度则随年龄增长而递增(武正军等,1996),黑线仓鼠的年龄越大,雌鼠的繁殖力越高(卢浩泉等,1987)。(6)张知彬等(1991)通过研究中国啮齿类繁殖参数的地理变异发现,随纬度增加胎仔数有增加趋势,认为生活条件越恶劣对种群的生存越不利,需要较高的生殖力来补偿。此外,孙儒泳等(1977)提出了雄性繁殖强度的概念,分析了其在种群动态和数量监测等方面的意义,根据精巢长和储精囊长随体重的变化规律,确定雄性繁殖强度指标,并在数据统计中引入协方差方法。

种群死亡率方面,由于在20世纪大部分工作采用了铗捕法,无法连续性地获得同一个体的存活信息,因此,这方面的报道相对较少。就目前研究结果看,一年多次繁殖的鼠类,秋季的存活率最高(施大钊等,1998),冬季最低(施大钊等,1998; Liu *et al.*, 2009; Bian *et al.*, 2011),越冬个体数量对翌年种群数量波动起至关重要作用(朱盛侃等,1981; 姜永进等,1991; Shang *et al.*, 2020)。从夏季开始,越冬个体逐渐死亡,至秋季存活的个体很少(姜永进等,1991)。鼠类的生态寿命一般在一年左右。

种群的妊娠率和冬季死亡率直接影响种群数量的年间变动。例如,新疆小家鼠种群小爆发年份,8月以后妊娠率急剧下降,到11月未发现妊娠,冬季死亡率大,必然接踵而来的是低数量年份。在低数量年份,10月的妊娠率保持在50%以上,乃至11月还有一定的妊娠鼠存在,冬季死亡率明显小,翌年繁殖基数高(陈安国等,1981)。类似地,内蒙古地区布氏田鼠种群数量上升年份的妊娠率最高,而数量高峰年的繁殖率最低,表明密度因子对繁殖的反馈作用(张洁和钟文勤,1979)。此外,布氏田鼠种群数量上升期的冬季死亡率低于数量下降期(施大钊等,1998)。由此可见,探明种群不同波动阶段的种群统计参数变化机制,是揭示种群波动机理的重要途径之一。虽然国内对鼠类种群野外长期监测的研究较多,但对种群波动的深入分析不够,今后需加强这方面的工作。农田和草原鼠类大多被认为是有害鼠类,并就此开展了灭鼠后残存种群恢复的研究(梁杰荣等,1984; 董维惠等,1991; 张堰铭,1999)。

1.3 种群调节机制

20世纪20—70年代中期,种群生态学研究聚焦在现象的描述及数据收集。20世纪70年代中期后,北欧及北美学者开始探讨种群波动的生物学机制,提出了很多假说,涉及外部因子(如气候、捕食、食物、疾病)和内部因子(如行为、应激、遗传、母体效应)等。我国在该领域的研究始于20世纪80年代,并在90年代开始采用实验种群的研究方法分析影响种群波动的关键因子,以及通过数理统计模型对野外种群动态和历史数据进行大尺度的机制性研究,取得重大进展。这标志着我国兽类种群生态学,尤其是种群调节领域的研究进入新的阶段。

1.3.1 内部调节因子

1.3.1.1 密度制约效应

密度制约性繁殖在种群调节中起重要作用,也是目前被种群生态学家广泛认可的种群调节机制之一。早在20世纪60—70年代,朱盛侃等(1981)对新疆小家鼠种群爆发的研究认为,种群爆发后,由于种内斗争加剧,妊娠率降低,胎仔数减少,种群内部产生负反馈作用,继而降低翌年种群数量;并发现在10年的种群消长过程中出现了3次负反馈,每次发生这种特征时,紧接着次年就进入数量的低潮阶段;张洁和钟文勤(1979)对内蒙古布氏田鼠种群的研究也得出相同的结论。之后,分别在长爪沙鼠(夏武平等,1982),黑线仓鼠(朱盛侃和秦知恒,1991; Yan *et al.*, 2013b; Shuai *et al.*, 2020),布氏田鼠(周庆强等,1992; 李凤华等,2003),东方田鼠(Zhang *et al.*, 2010; 韩群花等,2015),黑线姬鼠(王勇等,1994),棕色田鼠(邵发道等,1998),根田鼠(边疆晖等,2008)及达乌尔鼠兔(*O. dauurica*)(Chen *et al.*, 2015)等种群均发现密度制约性繁殖现象。杨荷芳和王淑卿(1984)及边疆晖等(2008)从实验种群角度验证了密度制约性繁殖效应。

在密度制约的近因方面,发现高密度种群可降低个体的繁殖能力(中国科学院动物研究所生态室一组,1979; 杨幼凤等,1990)。边疆晖等(2008)和Shang等(2020)通过对根田鼠围栏种群控制实验,提出了密度应激可能是种群产生密度制约的近因之一的假设。李凤华等(2013)对布氏田鼠的研究表明,笼养高密度可降低个体免疫参

数及性激素水平。Du 等 (2016) 在围栏种群中进一步发现, 高密度可通过密度应激而降低根田鼠免疫能力, 首次在野外条件下验证了密度对免疫功能的抑制效应。近期, Liu 等 (2020) 的研究发现, 笼养高密度可引起个体应激反应并通过改变肠道菌群而影响个体的适合度, 首次阐明了密度制约性过程中肠道菌群的作用。Huang 等 (2020) 发现笼养高密度可引起个体应激反应并通过改变脑部的催乳素, 加大个体之间的攻击行为, 首次揭示了种群行为调节的神经生物学机制。

通过上述工作历程, 可清晰看出, 我国学者较早地发现了自然种群中的密度制约性繁殖现象及其在种群中的调节作用, 并且从应激、免疫、肠道菌群、神经生物学等方面阐释了其效应机理。但需指出的是, 我国学者的工作主要集中在直接的密度制约效应。迟滞性密度制约是种群产生波动的必要条件, 国内这方面的研究并不多见 (Bian *et al.*, 2015; 张宣等, 2018)。

1.3.1.2 母体效应

母体效应是指母体表型对子代适合度有长期的甚至不可逆的负效应, 被认为是最有潜力解释种群波动的假说之一, 也被 *Journal of Ecology* 列为 100 个基本生态学问题之一 (Sutherland *et al.*, 2013)。母体应激效应是指恶劣环境因子或种内紧张的社群关系直接作用于母体, 并通过改变母体应激激素或育幼行为及乳汁质量, 使子代表型或生活史特征产生的程序化效应。因此, 母体应激效应属于母体效应范畴。近年来, 我国学者在该领域开展了卓有成效的工作, 并引起国际同行的关注。Liang 等 (2004, 2007) 及 Liang 和 Zhang (2006) 对大仓鼠的研究表明, 母体妊娠期的食物限制降低了子代的适合度并且有代际传递效应。Bian 等 (2005a, 2005b) 对根田鼠研究发现, 母体捕食应激不仅影响子代交配行为及其生长发育, 同时改变了其性分化特征 (边疆晖等, 2004a, 2004b)。此外, Bian 等 (2015) 通过围栏实验研究了母体密度应激效应在根田鼠种群调节中的作用, 发现高密度母体种群可引起子代的应激反应, 使其糖皮质激素显著增加, 而子代糖皮质激素的增加又抑制了子代种群的繁殖能力, 并降低子代质量, 提出了当母体环境与子代环境不匹配时, 子代所表现出的非适应性繁殖抑制是产生迟滞性密度制约的重要因素的

观点。该研究通过完整的实验设计及对子代表型的长期测定, 首次直接阐明了母体应激引起的子代表型变化与当前子代密度的适应性关系, 为母体应激在脊椎动物种群调节中具有重要作用的假设提供了直接证据 (Sheriff, 2015)。

1.3.1.3 空间行为

空间行为是鼠类种群调节的关键内部因子, 是多态行为假设、远交繁殖假设、社会生物学假设等经典假设的核心问题。但国内这方面的工作仅见于对青藏高原高寒草甸地区根田鼠 (姜永进等, 1991; 聂海燕等, 1995) 及洞庭湖地区东方田鼠 (杨月伟等, 2007) 种群的研究。此外, 魏万红等 (2000) 研究了繁殖期高原鼠兔的攻击行为。然而, 种群不同波动阶段的攻击行为是否存在群体或个体化差异以及攻击行为是否具有可遗传性等问题, 迄今在国内未见研究。

1.3.1.4 应激效应

Christian (1950) 提出了应激假说。但是, 由于很多证据是基于笼养密度以及肾上腺重量反映应激状况, 因此, 该假说长期受到质疑。20 世纪 80 年代后, 随着激素测定方法的进步, 特别是无损粪便糖皮质激素测定方法的建立, 应激在哺乳动物种群调节中的作用又重新引起种群生态学家的注意。我国学者在 21 世纪初, 对根田鼠种群进行了大量研究, 主要集中在母体捕食应激和母体密度应激对子代适合度及其种群调节中的作用方面, 发现母体捕食应激可影响子代的基础皮质酮含量、性分化、交配行为及生长发育 (边疆晖等, 2004a, 2004b; Bian *et al.*, 2005a, 2005b), 并提出了母体密度应激是引起密度制约性繁殖的近因, 对种群波动有重要作用的观点 (边疆晖等, 2008; Bian *et al.*, 2011, 2015)。此外, 郝伟丽等 (2016) 发现, 越冬布氏田鼠的皮质醇水平高于当年鼠。

1.3.2 外部调节因子

1.3.2.1 食物因素

Elton (1942) 提出了食物假说以解释田鼠和旅鼠的周期性波动。20 世纪 70 年代后, 以 George Batzli 为代表的科学家就食物数量与质量在种群波动中的作用开展了大量的实验调控性研究 (Batzli and Pitelka, 1971; Cole and Batzli, 1978, 1979; Batzli, 1986)。我国早在 20 世纪 60 年代, 就注意到食物数量与种群波动的关系。孙儒泳等 (1962)

在柴河林区对啮齿动物种群数量的季节性消长的研究中提到, 高密度种群数量可能与前一年秋季的树木种子高产收获有关。20 世纪 80 年代后, 这方面的研究逐渐引起我国学者的关注, 周立 (1985) 采用模糊聚类方法分析灰鼠 (现称北松鼠) (*Sciurus vulgaris*) 种群数量年间变化与松籽产量的关系; 刘季科等 (1994) 通过围栏种群, 研究了食物对根田鼠种群波动的影响。Xiong 等 (2009) 研究了处于种群衰减期和低谷期的大仓鼠和黑线仓鼠身体状况与种群数量及食物间的关系, 验证了食物资源与鼠类密度存在阶段性相关的假设。殷宝法等 (2017) 通过在布氏田鼠围栏种群增加食物, 研究了食物数量与种群繁殖及存活率间的关系。由此看出, 我国在该领域起步早, 从现象到验证性调控实验, 工作较为全面深入。

1.3.2.2 捕食因素

捕食对鼠类种群的调节作用是种群生态学家极为关注的一个领域。Andersson 和 Erlinge (1977) 从捕食角度来解释鼠类种群的波动, 并在斯堪的纳维亚半岛和芬兰进行了大量研究。主要观点是特化捕食者可能是引起田鼠种群波动的主要原因。虽然我国在该领域研究较少 (刘季科等, 1994; 杨月伟等, 2007; Shang *et al.*, 2019), 但取得了一些重要成果。Zhang 等 (2007) 应用 Hudson 的 Bay 公司收购的皮毛数据, 采用统计模型对雪兔 (*Lepus timidus*)—猞猁 (*Lynx lynx*) 周期性进行了重新分析, 但没有发现捕食对猎物种群周期性波动的作用; 相反, 在雪兔与猞猁种群中发现了很明显的负自我调节或密度制约效应。近期的理论模型的研究也表明, 大尺度的气候变化是雪兔—猞猁周期性波动的必要条件 (Yan *et al.*, 2013a), 改变了捕食是导致猎物种群周期性波动的传统认知。此外, 有关捕食方面的工作更多集中在捕食风险, 分别在鼠类栖息地选择 (边疆晖等, 1999)、繁殖 (王振龙和刘季科, 2002; 魏万红等, 2004)、寄生物感染 (朱亚辉等, 2018) 等方面做了大量工作。针对芬兰学者提出的捕食风险可通过抑制繁殖而影响种群波动的假说 (Ylönen, 1989; Ylönen and Onkainen, 1994), Bian 等 (2005a) 在实验室通过模拟更符合野外具有时间格局的捕食风险模式, 得出急性或慢性暴露捕食风险可导致根田鼠截然不同的繁殖行为的结论。

1.3.2.3 寄生物因素

早在 20 世纪 40 年代, Elton 提出了寄生物可影响小哺乳动物种群波动的流行病假说 (Elton, 1942), 但直至 20 世纪 70 年代末的理论模型 (Anderson and May, 1978; May and Anderson, 1978) 及野外工作的陆续开展 (参见 Tompkins *et al.*, 2011 综述), 寄生物与种群调节才逐渐成为 21 世纪动物种群生态学领域的重要研究内容。在我国, 夏武平 (1984) 在“中国兽类生态学的进展”一文中就提到, 天敌或寄生物与动物的关系应该加强研究。然而, 目前有关寄生物在鼠类种群调节方面的工作仅见杜寅等 (2012)、杨彦宾等 (2015) 对高原鼠兔的研究。目前, 国内外研究均表明, 寄生物对宿主种群的影响有限 (张洁和钟文勤, 1979), 寄生物与其他因子的互作可对宿主种群波动产生深刻影响 (Pedersen and Greives, 2008)。Shang 等 (2019, 2020) 对根田鼠种群以及杨进荣等 (2017) 对长爪沙鼠种群的研究则进一步支持了这个观点。杨进荣等 (2017) 的研究发现, 长爪沙鼠种群密度和猛禽密度的升高均会增加长爪沙鼠肝毛细线虫感染率, 猛禽密度和长爪沙鼠密度之间还存在叠加效应, 猛禽的捕食作用会加快肝毛细线虫病的传播周期, 加重肝毛细线虫病疫情。Shang 等 (2019) 对根田鼠的研究则表明, 捕食风险可引起个体应激反应而降低免疫力, 而免疫力降低可导致寄生物感染的增加; 寄生物感染的增加又可通过降低宿主的反捕食能力而增加被捕食率, 继而, 当捕食者与寄生物共同作用于猎物 (宿主) 时, 可通过特征介导间接效应而对目标种群产生 $1+1>2$ 的非叠加性效应。这些研究表明捕食可通过增加猎物种群寄生物感染而导致猎物种群处于亚健康状态, 改变了“捕食者通过淘汰老弱病残个体而净化猎物种群”的传统观点。

1.3.2.4 气候因素

20 世纪 50 年代对东北带岭林区鼠类种群的研究中, 已经意识到种群波动与气候变化的关系, 因此, 气候是我国种群生态学研究重点关注的因素。在北方地区, 冬季降雪 (夏武平, 1958; 陈安国等, 1981; 宗浩等, 1986) 和暖冬 (Yan *et al.*, 2013a) 有利于鼠类的越冬存活; 但在青藏高原地区, 冬季雪灾对高原鼠兔种群可造成严重打击 (宗浩等, 1986), 这与高原鼠兔不在草层或雪被

下活动取食的特性有关。夏季降水与种群数量关系的研究结果并不一致。一些研究发现夏季降水对华东地区黑线姬鼠种群数量 (安徽省卫生防疫站, 1978), 华北地区黑线仓鼠 (Yan *et al.*, 2013b)、长爪沙鼠 (刘伟等, 2013) 和布氏田鼠种群数量呈负效应 (Zhang *et al.*, 2003); 而另一些研究则发现, 降水与华北地区的黑线仓鼠 (Shuai *et al.*, 2020) 及长爪沙鼠种群数量有正相关关系 (李仲来和张万荣, 1993)。Chen 等 (2015) 对达乌尔鼠兔的研究发现, 降雨与种群增长率是一种非线性关系。陈安国等 (1981) 对新疆小家鼠的研究中也有类似的观点, 认为降水与种群数量的关系很可能是一种类似抛物线的曲线关系, 并存在一定的阈值。

就气温而言, 平均气温与华南地区的黄毛鼠 (*R. losea*) 数量存在着非常显著的负相关关系 (郑智民和黄应修, 1988)。类似地, 当年的年平均气温与华北地区的黑线仓鼠妊娠率有负相关关系, 但与前一年的厄尔尼诺—南方涛动 (ENSO) 呈正相关 (Shuai *et al.*, 2020)。Chen 等 (2015) 则进一步发现, 气温增加可提高华北地区达乌尔鼠兔种群的补充率, 但存活率降低, 继而导致其种群的负增长率。

21 世纪, 我国学者开始关注种群密度和气候因子间的互作在种群调节中的作用。Shuai 等 (2020) 发现, 降水与鼠类的种群密度制约间有交互作用, 降水可减缓密度制约对种群的负效应; Yan 等 (2013b) 对黑线仓鼠的研究发现, 非繁殖期的低温增加了密度制约性效应。这些研究结果都暗示气候因子可影响兽类种群内部调节因子的作用。但是, 张洁和钟文勤 (1979) 及陈安国等 (1981) 对布氏田鼠和小家鼠种群的研究结果表明, 种群爆发后, 密度制约性负反馈起支配作用, 降水、气温等外部条件的影响被削弱, 并指出种群内部的密度制约性反馈作用是种群数量消长的根本原因。Chen 等 (2015) 在研究气候与密度对达乌尔鼠兔种群统计参数的非线性关系中也得出相同的结论。

事实上, 20 世纪 20 年代, 现代生态学奠基人之一 Charles Sutherland Elton 基于种群波动的同步性, 提出了气候假说 (Elton, 1924), 并建议气象学家和地球物理学家基于已知的种群波动收集气候

变化的数据。20 世纪 50 年代, 在美国冷泉港爆发了生物学派与气候学派的激烈争论。随全球气候变化, 当前极端天气事件频发, 鼠类种群的爆发与厄尔尼诺现象间的关系引起我国学者的高度关注。张知彬 (1995)、张知彬和王祖望 (1998) 提出了一个新的关于种群爆发的 ENSO 成因假说, 来解释种群爆发与 ENSO 的关系及作用机制, 认为 ENSO 关联下的气候变化在特定地区大范围内形成有利于鼠类繁殖、生存和扩散的外部环境条件, 从而造成鼠类种群的爆发; 并且由于长期的适应和进化, 某些鼠类有可能对 ENSO 具有先天性反应 (类似对光照周期的反应), 以利于扩大种群及生存空间, 取得竞争优势 (王祖望和张知彬, 2001)。该假说是 20 世纪 80 年代以来关于鼠类种群动态所提出的 2 个新假说之一, 也是我国学者首次在鼠类种群波动中提出假说。张知彬及其团队还发现欧洲的旅鼠和田鼠种群爆发与 ENSO 有关联 (Zhang, 2001), 南方厄尔尼诺指数月平均持续较高的年份与布氏田鼠种群爆发年份之间存在显著相关性, 而 ENSO 驱动的降水对东方田鼠密度的双重效应受时间制约 (Zhang *et al.*, 2010), 与我国鼠疫发生有关联 (Zhang *et al.*, 2007)。在厄尔尼诺年、拉尼娜年后 1 年或厄尔尼诺年后 2 年, ENSO 驱动的气候或植被因素往往会增加该地区许多同域鼠类物种的数量 (Jiang *et al.*, 2011), 北半球温度和北大西洋涛动指数通过其对降雨量的正效应和对雪的负效应对猞猁种群产生负面影响; 南半球涛动指数通过其对降雨量的负效应对猞猁种群产生积极影响 (Yan *et al.*, 2013a), 气候变化与人类活动对鼠类种群动态可能存在交互作用 (Yan *et al.*, 2013b)。这些工作表明, 大尺度气候调节作用成为近年来我国动物种群领域的研究热点, 并取得一批具有国际先进水平的重要成果。

1.3.2.5 肠道菌群因素

肠道菌群是当前生态学研究的重点领域, 涉及宿主的代谢、消化、免疫、行为等方面。近年, 王德华团队就肠道菌群对布氏田鼠冷环境引起的代谢适应、能量需求、体温调节、认知行为等方面做出了重要的成果 (Zhang *et al.*, 2018; Bo *et al.*, 2019, 2020; Khakisahneh *et al.*, 2020)。特别是 Li 等 (2018) 研究了放牧引起的鼠类食物变化对肠道菌群的影响, 这是我国首次从放牧—鼠类角

度,探讨肠道菌群对野生鼠类种群的影响。显然,这是今后在鼠类种群调节领域需着重开展并极具前途的研究领域。

1.3.3 多因子调节作用

鼠类镶嵌在复杂的食物网中,其种群数量必然受到多种因素以及这些因素彼此互作的影响。迄今没有发现单一因子可揭示种群波动机理。从多因子角度探讨种群波动是动物种群生态学的发展趋势之一。我国从20世纪80年代末到90年代初,开展了捕食与食物对根田鼠种群动态作用(刘季科等,1994)以及食物、捕食和种间竞争对东方田鼠种群动态作用(杨月伟等,2009)的研究。此外,Yan等(2013b)分析了气候因子与密度制约的互作对黑线仓鼠种群动态的作用,强调了人类活动通过与气候及内部因子互作对种群波动的影响。

在自然界中,影响种群动态的外部与内部因子可导致个体的慢性应激反应,而这种慢性应激反应可通过生殖轴系及免疫系统影响种群的繁殖与存活。因此,外部和内部因子通过个体应激反应影响种群波动的研究,成为21世纪我国动物种群调节领域的另一个研究热点。边疆晖团队通过种群围栏调控实验并结合他人工作,提出了整合应激效应假说(Integrative stress effects)(Shang *et al.*, 2020)。该假说认为,外部和内部因子可通过直接密度应激和间接母体应激影响个体繁殖,直接密度应激可产生密度制约性繁殖(Shang *et al.*, 2020),间接母体密度应激可产生迟滞性密度制约效应(Bian *et al.*, 2015)。另一方面,母体密度应激可降低子代的越冬存活(Bian *et al.*, 2011),尤其是母体密度应激与寄生物可通过应激—免疫—感染之间的恶性循环,增加寄生物的感染(Yang *et al.*, 2018),而寄生物的感染又可通过特征介导间接方式增加捕食者对猎物的捕获率(Shang *et al.*, 2019),降低种群越冬存活,加快越冬种群的衰减。鼠类越冬种群主要由当年出生的个体组成,其越冬存活率直接决定翌年种群的增长幅度(朱盛侃等,1981; Shang *et al.*, 2020),因此,应激系统可作为一个平台,外部和内部因子通过该平台及其下游效应,对种群统计参数及其动态产生深刻的作用。该假说试图从更普遍性的角度阐释动物种群波动机理,也是我国学者在鼠类种群波动中提出的第二个新假说。

2 大型兽类种群生态学研究

大型食肉目、灵长类、有蹄类及海兽类中,大部分是国家重点保护和濒危物种。因此,从大型野生兽类的管理和保护出发,工作主要集中在数量监测和时空动态变化以及影响种群数量的原因,如栖息地破坏、人类活动干扰等。但是,有关种群波动规律、特点及调节机制等方面的研究很少。

2.1 食肉目动物

有关食肉目物种的种群生态学研究主要集中在大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、东北虎(*Panthera tigris altaica*)、雪豹(*Panthera uncia*)等珍稀物种,就发表的文章看,对大熊猫种群的研究更为深入全面。自建国以来,国家林业局先后组织4次全国大熊猫调查,除了第二次调查的野生大熊猫种群数量下降了一半以上外,其他几次调查的种群数量稳定增长。对年龄结构(胡锦矗,1987)、生命表(许光瓚和魏辅文,1988;魏辅文等,1989;侯万儒,2000)及种群生存力(魏辅文和胡锦矗,1994;张泽钧等,2002)的研究表明,大熊猫种群可健康发展,仍具进化潜力。

由于受多种人为活动的影响,野生东北虎数量急剧减少,目前,通过多年野外种群监测,估计野生种群数量为23~27只(兰存子等,2015)。雪豹是仅分布于中亚高山地区的珍稀濒危大型猫科动物。早在20世纪80年代,青海省就开展了中美联合雪豹考察。但是,我国的雪豹种群数量迄今没有权威数据报道。

2.2 有蹄类动物

我国分布众多的有蹄类动物,研究对象涉及岩羊(*Pseudois nayaur*)(王小明等,1998)、盘羊(*Ovis ammon*)(龚明昊等,2007)、林麝(*Moschus berezovskii*)(王会志和盛和林,1988)、坡鹿(*Rucervus eldii*)(宋延龄和李寿元,1993)、驼鹿(*Alces alces*)(朴仁珠等,1995)、梅花鹿(*Cervus nippon*)(郭延蜀和郑慧珍,2005)、鹅喉羚(*Gazella subgutturosa*)(高行宜等,1996)、獐(*Hydropotes inermis*)(盛和林和陆厚基,1984)等,研究内容包括种群数量监测、种群结构、繁殖等。需着重提出的是,青藏高原分布着很多特有和重点保护的有蹄类动物,随着三江源国家公园的成立,大型有蹄类动物的保护及研究日益受到重视。然而,目前有关青藏高原地区有蹄类动物种群方面的研究现状令人

堪忧。普氏原羚 (*Procapra przewalskii*) 是我国特有的有蹄类动物, 仅分布于青海湖地区, 1996 年国际自然保护联盟物种存活委员会将普氏原羚列为极度濒危级 (蒋志刚等, 2001)。2003 年的专项调查结果表明, 普氏原羚现存 7 个种群, 数量为 602 只 (叶润蓉等, 2006)。由于草原网围栏及公路建设等人类活动的影响以及水资源分布的作用, 普氏原羚栖息地隔离化现象严重, 不同种群之间缺乏甚至已不可能进行基因交流, 现生种群过小, 有些种群甚至成为孤立群 (蒋志刚等, 1995; 叶润蓉等, 2006)。然而, 之后十几年普氏原羚种群数量如何, 未见学术报道。令人欣慰的是, 中国科学院西北高原生物研究所近期已组织开展了这方面的调查工作。藏羚 (*Pantholops hodgsonii*) 是青藏高原特有及代表性物种, 主要分布在青海三江源地区、西藏羌塘地区及新疆的阿尔金山地区。由于 20 世纪 80—90 年代疯狂的大规模盗猎, 藏羚种群数量急剧下降, 引起国内外高度关注。随着保护力度的加大, 种群数量明显得到恢复。然而, 有关藏羚种群数量的记载多见报刊电台零星报道, 在专业期刊鲜有专题研究, 更遑论种群统计参数等。就现有的资料报道看, 青藏高原藏羚种群数量的调查结果差别很大 (Schaller, 2007; 路飞英等, 2015; 吕植, 2019; 李欣海等, 2019; 蔡振媛等, 2019)。因此, 加大青藏高原地区大型有蹄类动物种群生态学的研究迫在眉睫。

目前, 有蹄类动物调查基本采用样线法, 但受地形、面积、迁徙路线、活动范围及观测人员主观因素的影响, 存在数据的不确定性。规范统一调查方法, 探索并建立新的可操作性及准确性高的调查手段, 是目前亟待解决的问题。在三江源国家公园建设的推动下, 出现了一些新的方法与手段, 如, 红外相机 (薛亚东等, 2019)、无人机自动监测 (吴方明等, 2019) 及高分辨率卫星图片方法的应用, 为大规模准确调查大型野生动物种群数量提供了可能。

2.3 灵长类和海兽类

灵长类研究的对象主要包括藏酋猴 (原称短尾猴) (*Macaca thibetana*)、猕猴 (*M. mulatta*)、黑叶猴 (*Trachypithecus francoisi*)、川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*)、滇金丝猴 (*R. bieti*)、黔金丝猴 (*R. brelichi*) 等, 研究内容多集中在社会组织

结构、行为、婚配制度等方面。种群生态学的研究主要涉及灵长类种群数量 (短尾猴, 王岐山等, 1994; 猕猴, 王骏等, 1996; 江海声等, 1998; 怒江金丝猴, 李光松等, 2014; 佛坪川金丝猴, He *et al.*, 2018; 黑叶猴, 李文华等, 2019)、繁殖特征 (短尾猴, 李进华等, 1994) 及年龄结构 (猕猴, 江海声等, 1998) 等方面。

有关海兽种群生态学研究主要涉及江豚。20 世纪 90 年代长江中下游长江江豚 (*Neophocaena asiaorientalis*) 数量估计是 2 700 头, 冬季数量最高, 夏季最低 (张先锋等, 1993), 鄱阳湖江豚数量为 100~400 头。21 世纪长江干流江豚种群数量急剧下降, 2006 年长江干流种群数量降低到 1 200 头 (Zhao *et al.*, 2008), 主要原因是人类活动的威胁, 如非法网具的大量使用, 与货船的碰撞, 水质污染和水利工程的建设等 (Zhao *et al.*, 2013)。渤海江豚的数量也不容乐观, 2016 年估计的数量均低于南黄海和日本海江豚的数量 (左涛等, 2018)。

在大型兽类种群生态学研究, 除了大熊猫种群外, 其余动物尤其是分布于青藏高原的大型保护兽类, 都存在一个共性: 由于受地域条件、统计方法和人力物力的影响, 种群数量及其时空变化没有开展长期监测及可比较性的大尺度研究, 迄今东北虎、雪豹、藏羚等无权威种群数量报道, 很多民间及非政府组织合作的研究结果, 多见非学术性报道。最近, Wan 等 (2019) 通过整理我国两千多年的历史资料, 特别是对明清时期资料的分析, 发现人类活动加剧以及极端气候均可导致大中型兽类的局域灭绝。随着多个国家公园的建设, 应将大型重点保护兽类的长期定位监测工作纳入国家公园及保护区工作中, 同时, 新方法和新技术也应尽快完善并应用到种群数量监测中。

3 问题与展望

长期以来, 中国科学院生态系统野外网络台站的中长期监测项目中, 忽视了对兽类尤其是小型兽类种群数量的监测, 导致不能完整地充分理解生态系统的结构、功能、演化及多样性维持机制。

当前群落结构与功能及生态系统多样性维持机制的研究, 必将促进兽类种群生态学的研究。兽类作为镶嵌在食物网中的一个组分, 如何采用多因子, 特别是基于生态互作网络, 从不同营养级物种

之间的直接和间接互作关系(如特征介导间接效应,密度介导间接效应等)及营养级联效应角度,基于最新的数理统计模型、拓扑及图论,对研究目标种群动态的作用尤为重要。

全球气候变化是当今面临的主要问题。已有研究表明,气候变化对兽类种群分布及数量产生重要影响,一些研究结果改变了传统的“气候变暖有利于生物灾害发生”的传统观点(Tian *et al.*, 2017)。然而,目前有关气候变化的研究主要集中在植物群落及土壤特性等方面,兽类种群数量及分布如何应答气候变化将是进一步开展的研究领域。在当前全球气候变化与人类活动影响的背景下,大尺度、长时间的兽类种群定位监测需引起足够的重视,厘清各种全球变化因子、人类社会活动及其与内部调控因子间的互作对兽类种群的驱动机制是未来发展趋势之一。

目前兽类种群研究中,不同地域所涉及的因子不同。这究竟是局域性特点还是研究者兴趣所决定的,尚未定论(Lindström *et al.*, 2001)。从局域尺度提升至区域乃至全球尺度,结合兽类种群监测的新型技术,强调种群统计参数与环境因子时空变化之间的相互作用,注重从进化和适应角度,阐明个体的行为和生活史策略与种群动态之间的相互作用以及种群波动的适应性,以寻找兽类种群波动的一般性规律与机制,对认识兽类种群波动机理、兽类种群管理及生物灾害防控有重要意义。特别是当前基因组学、蛋白组学、肠道微生物研究领域的兴起,为更深层次地从进化角度认识兽类种群波动的适应性机制提供了机遇,并提出新的问题与研究方向。

在兽类种群监测中,红外相机、卫星遥感、无人机、DNA 身份鉴定以及鼠类种群物联网监测等新技术与方法得到蓬勃发展,并进行了一系列尝试,使在大尺度甚至地理范围上,更加精准地监测并提升兽类种群数量变化的研究具有深远的意义。通过此类新技术,也必将对该领域提出新的问题与方向。然而,需正视的是,这些方法目前尚未完全成熟。大多数新型技术所面临的问题是:(1) 图片或影像资料的精确度和清晰度是否能满足鉴别到个体的要求,或其图片(影像)是否可通过人工智能识别系统精确地区分个体,继而通过数理统计模型,达到地理尺度上精确监测和估算种群数量的

目的。例如红外相机技术是否能鉴别到鼠类个体?高空拍摄的影像或图片是否能鉴别到大型兽类个体?在野外乃至地理尺度的研究中,鼠类种群物联网监测采用什么方法或途径,获得可精准识别个体的监控图像或影像资料?(2) 基层科技工作者是否能承受此类新技术的成本,继而是否在基层有推广应用的可能?(3) 红外相机及 DNA 身份鉴定是否能满足地理尺度的监控需求?这些都是需进一步验证和解决的问题。因此,基于技术、方法以及可应用性等问题,需尽快建立并完善具有大尺度、可靠可行的兽类种群调查及监控方法。

致谢: 中国科学院西北高原生物研究所尚国珍、连新明、刘明、吴学琴、杨元罡及陈慧青等帮助收集文献,特此感谢。

参考文献:

- Andersson M, Erlinge S. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, **29** (3): 591–597.
- Anderson R M, May R M. 1978. Regulation and stability of Host-Parasite population interactions. 1. Regulatory Processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 219–247.
- Batzli G O, Pitelka F A. 1971. Condition and diet of cycling populations of the California vole, *Microtus californicus*. *Journal of Mammal*, **52** (1): 141–163.
- Batzli G O. 1986. Nutritional ecology of the California vole: effects of food quality on reproduction. *Ecology*, **67** (2): 406–412.
- Bian J H, Wu Y, Liu J K. 2005a. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*). *Journal of Mammal*, **86** (5): 953–960.
- Bian J H, Wu Y, Liu J K. 2005b. Effect of predator-induced maternal stress during gestation on growth in root voles *Microtus oeconomus*. *Acta Theriologica*, **50** (4): 473–482.
- Bian J H, Wu Y, Getz L L, Cao Y F, Chen F, Yang L. 2011. Does maternal stress influence winter survival of offspring in root voles *Microtus oeconomus*? A field experiment. *Oikos*, **120** (1): 47–56.
- Bian J H, Du S Y, Wu Y, Cao Y F, Nie X H, He H, You Z B. 2015. Maternal effects and population regulation: maternal density-induced reproduction suppression impairs offspring capacity in response to immediate environment in root voles *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology*, **84** (2): 326–336.
- Bo T B, Zhang X Y, Wen J, Deng K, Qin X W, Wang D H. 2019. The microbiota-gut-brain interaction in regulating host metabolic adaptation to cold in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *The ISME Journal*, **13**: 3037–3053.
- Bo T B, Zhang X Y, Kohl K D, Wen J, Tian S J, Wang D H.

2020. Coprophagy prevention alters microbiome, metabolism, neurochemistry, and cognitive behavior in a small mammal. *The ISME Journal*, **14**: 2625–2645.
- Chen L J, Wang G M, Wan X R, Liu W. 2015. Complex and nonlinear effects of weather and density on the demography of small herbivorous mammals. *Basic and Applied Ecology*, **16** (2): 172–179.
- Christian J J. 1950. The adreno-pituitary system and population cycle in small mammals. *Journal of Mammal*, **31** (3): 247–259.
- Cole F R, Batzli G O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *Journal of Mamma*, **59** (4): 809–819.
- Cole F R, Batzli G O. 1979. Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois. *Journal of Animal Ecology*, **48** (2): 455–470.
- Du S Y, Cao Y F, Nie X H, Wu Y, Bian J H. 2016. The synergistic effect of density stress during the maternal period and adulthood on immune traits of root vole (*Microtus oeconomus*) individuals – a field experiment. *Oecologia*, **181**: 335–346.
- Elton C S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Journal of Experimental Biology*, **2** (1): 119–163.
- Elton C. 1942. *Voles, Mice and Lemmings*. Oxford University Press, Oxford.
- Gustafsson T, Andersson C B, Nyholm N E I. 1983. Comparison of sensitivity to social suppression of sexual maturation in captive male-bank voles, *Clethrionomys glareolus*, originating from populations with different degrees of cyclicality. *Oikos*, **41** (2): 250–254.
- Huang S L, Li G L, Pan Y L, Song M J, Zhao J D, Wan X R, Krebs C J, Wang Z X, Han W X, Zhang Z B. 2020. Density-induced social stress alters oxytocin and vasopressin activities in the brain of a small rodent species. *Integrative Zoology*, **16**: 149–159.
- He G, Guo S T, Jin X L, He S J, Li F F, Li C, Wu F, Hou R, Huang K, He X B, Liu X Y, Pan R L, Li B G. 2018. Dynamic status of Sichuan snub-nosed monkey in Foping National Nature Reserve, China. *Acta Theriologica Sinica*, **38** (3): 247–259.
- Pedersen A B, Greives T J. 2008. The interaction of parasites and resources cause crashes in a wild mouse population. *Journal of Animal Ecology*, **77**: 370–377.
- Jiang G, Zhao T, Liu J, Xu L, Yu G, He H, Krebs C J, Zhang Z. 2011. Effects of ENSO-linked climate and vegetation on population dynamics of sympatric rodent species in semiarid grasslands of Inner Mongolia, China. *Canadian Journal of Zoology*, **89** (8): 678–691.
- Khakisahneh S, Zhang X Y, Nouri Z, Wang D H. 2020. Gut microbiota and host thermoregulation in response to ambient temperature fluctuations. *mSystems*, **5** (5): e00514–20.
- Li G L, Li J, Kohl K D, Yin B F, Wei W H, Wan X R, Zhu B L, Zhang Z B. 2018. Dietary shifts influenced by livestock grazing shape the gut microbiota composition and co-occurrence networks in a local rodent species. *Journal of Animal Ecology*, **88** (2): 302–314.
- Liang H, Zhang J, Zhang Z. 2004. Food restriction in pregnant rat-like hamsters (*Cricetulus triton*) affects endocrine, immune function and odor attractiveness of male offspring. *Physiology and Behavior*, **82** (2): 453–458.
- Liang H, Zhang Z. 2006. Food restriction affects reproduction and survival of F1 and F2 offspring of Rat-like hamster (*Cricetulus triton*). *Physiology and Behavior*, **87** (3): 607–613.
- Liang H, Xiong W, Zhang Z. 2007. Effect of maternal food restriction during gestation on early development of F1 and F2 offspring in the rat-like hamster (*Cricetulus triton*). *Zoology*, **110** (2): 118–126.
- Lindström J, Ranya E, Kokko H, Lundberg P, Kaitala V. 2001. From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology. *Biological Reviews*, **76**: 129–158.
- Liu W, Wang G M, Wang Y N, Zhong W Q, Wan X R. 2009. Population ecology of wild mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Journal of Mammal*, **90** (4): 832–840.
- Liu J, Huang S L, Li G L, Zhao J D, Lu W, Zhang Z B. 2020. High housing density increases stress hormone- or disease-associated fecal microbiota in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Hormones and Behavior*, **126**: 104838.
- May R M, Anderson R M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology*, **47** (1): 249–267.
- Schaller G B. 2007. An antelope of fashion. *China's Tibet*, **6**: 46–51.
- Shang G Z, Zhu Y H, Wu Y, Cao Y F, Bian J H. 2019. Synergistic effects of predation and parasites on the overwinter survival of root voles. *Oecologia*, **191** (1): 83–96.
- Shang G Z, Yang Y G, Zhu Y H, Wu X Q, Cao Y F, Wu Y, Bian J H. 2020. A complex regulating pattern induced by the effects of predation and parasites on root vole (*Microtus oeconomus*) populations during the breeding season. *Journal of Mammal*, **101** (5): 1345–1355.
- Sheriff M J. 2015. The adaptive potential of maternal stress exposure in regulating population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **84**: 323–325.
- Shuai L Y, Wang L Q, Yang Y P, Zhang F S. 2020. Effects of density dependence and climatic factors on population dynamics of *Cricetulus barabensis*: a 25-year field study. *Journal of Mammal*, **101** (2): 507–514.
- Sutherland W J, Freckleton R P, Godfray H C J, Beissinger S R, Benton T, Cameron D D, Carmel Y, Coomes D A, Coulson T, Emmerson M C. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, **101** (1): 58–67.
- Tai F D, Zhao Z J, Wang T Z. 1998. Reproduction and density-dependent regulation in population of Mandarin vole (*Microtus mandarinus*). *Acta Theriologica Sinica*, **18** (3): 208–214.

- Tian H, Yan C, Lei X, Büntgen U, Zhang Z B. 2017. Scale-dependent climate drives of human epidemics in ancient China. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America USA*, **114** (49): 12970–12975.
- Tompkins D M, Dunn A M, Smith M J, Telfer S. 2011. Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **80**: 19–38.
- Wang D W, Lin C, Yue L F, Huang B Hn, Zhang J X, Wang Y, Li N, Liu X H. 2011. Seasonal variation in population characteristics and management implications for brown rats (*Rattus norvegicus*) within their native range in Harbin, China. *Journal of Pest Science*, **84**: 409–418.
- Wan X R, Jiang G S, Yan C, He F L, Wen R S, Gu J Y, Li X H, Ma J Z, Stenseth N C, Zhang Z B. 2019. Historical records reveal the distinctive associations of human disturbance and extreme climate change with local extinction of mammals. *Proceedings of the National Academy of the Sciences of the United States of America*, **116** (38): 19001–19008.
- Xiong W H, Liang H, Yu X H, Cong L, Zhang Z B. 2009. Food limitation and low-density populations of sympatric hamster species in North China. *Contributions to Zoology*, **78** (2): 65–75.
- Yan C, Stenseth N C, Krebs C J, Zhang Z B. 2013a. Linking climate change to population cycles of hares and lynx. *Global Change Biology*, **19** (11): 3263–3271.
- Yan C, Xu L, Xu T Q, Cao X P, Wang F S, Wang S Q, Hao S S, Yang H F, Zhang Z B. 2013b. Agricultural irrigation mediates climatic effects and density dependence in population dynamics of Chinese striped hamster in North China Plain. *Journal of Animal Ecology*, **82** (2): 334–344.
- Yang Y B, Shang G Z, Du S Y, Zhang X, Wu Y, Bian J H. 2018. Maternal density stress and coccidian parasitism: synergistic effects on overwinter survival in root voles. *Functional Ecology*, **32** (9): 2181–2193.
- Ylönen H. 1989. Weasels *Mustela nivalis* suppress breeding in cyclic bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Oikos*, **55** (1): 138–140.
- Ylönen H, Onkainen H R. 1994. Breeding suppression in the bank vole as antipredatory adaptation in a predictable environment. *Evolutionary Ecology*, **8** (6): 658–666.
- Zhang Y Y, Sukhchuluun G, Bo T B, Chi Q S, Yang J J, Chen B, Zhang L, Wang D H. 2018. Huddling remodels gut microbiota to reduce energy requirements in a small mammal species during cold exposure. *Microbiome*, **6**: 103.
- Zhang M W, Wang Y, Li B, Guo C, Huang G X, Shen G, Zhou X J. 2014. Small mammal community succession on the beach of Dongting Lake, China after the Three Gorges Project. *Integrative Zoology*, **9** (3): 294–308.
- Zhang Z B. 2001. National key laboratory of integrated management of pest insects and rodents in agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Relationship between El Niño /South Oscillation (ENSO) and population outbreaks of some lemmings and voles in Europe. *Chinese Science Bulletin*, **46**: 1067–1073.
- Zhang Z B, Pech R, Davis S, Shi D Z, Wan X R, Zhong W Q. 2003. Extrinsic and intrinsic factors determine the eruptive dynamics of Brandt's voles *Microtus brandti* in Inner Mongolia, China. *Oikos*, **100** (2): 299–310.
- Zhang Z, Tao Y, Li Z. 2007. Factors affecting hare-lynx dynamics in the classic time series of the Hudson Bay Company, Canada. *Climate Research*, **34** (2): 83–89.
- Zhang Z B, Xu L, Guo C, Wang Y, Guo Y W. 2010. Effect of EN-SO-driven precipitation on population irruptions of the Yangtze vole *Microtus fortis calamorum* in the Dongting Lake region of China. *Integrative Zoology*, **5** (2): 176–184.
- Zhao X, Barlow J, Taylor B L, Pitman R L, Wang K, Wei Z, Stewart B S, Turvey S T, Akamatsu T, Reeves R R, Wang D. 2008. Abundance and conservation status of the Yangtze finless porpoise in the Yangtze River, China. *Biological Conservation*, **141** (12): 3006–3018.
- Zhao X, Wang D, Turvey S T, Taylor B, Akamatsu T. 2013. Distribution patterns of Yangtze finless porpoises in the Yangtze River: implication for reserve management. *Animal Conservation*, **16** (5): 509–518.
- 丁平, 鲍毅新, 诸葛阳. 1994. 臭鼬种群相对数量季节变化的初步分析. *兽类学报*, **14** (4): 294–298.
- 王小明, 李明, 唐绍祥, 刘志霄. 1998. 春季岩羊种群生态学特征的初步研究. *兽类学报*, **18** (1): 27–33.
- 王廷正, 刘加坤, 邵孟明, 柳枢, 邹波. 1992. 达乌尔黄鼠种群繁殖特征的研究. *兽类学报*, **12** (2): 147–152.
- 王会志, 盛和林. 1988. 四川盆地西北缘林麝种群密度及保护与利用. *兽类学报*, **8** (4): 241–249.
- 王岐山, 李进华, 杨兆芬. 1994. 中国的短尾猴. *生物学通报*, **29** (6): 5–7.
- 王祖望, 李俊荣, 梁杰荣. 1973. 中华鼯鼠的数量变动与繁殖特点. 见: 青海省生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第一集. 北京: 科学出版社, 61–72.
- 王祖望, 张知彬. 2001. 二十年来我国兽类学研究的进展与展望: 1. 历史的回顾及兽类生态学研究. *兽类学报*, **21** (3): 161–173.
- 王勇, 陈安国, 李波, 郭聪, 李世斌. 1994. 洞庭平原黑线姬鼠繁殖特性研究. *兽类学报*, **14** (2): 138–146.
- 王勇, 陈安国, 郭聪, 李波, 李世斌. 1997. 洞庭湖稻区黑线姬鼠种群数量预测. *兽类学报*, **17** (2): 46–51.
- 王勇, 郭聪, 张美文, 李波, 陈安国. 2004. 洞庭湖区东方田鼠种群动态及其危害预警. *应用生态学报*, **15** (2): 308–312.
- 王振龙, 刘季科. 2002. 艾鼬气味对根田鼠社会行为和繁殖的影响. *动物学报*, **48** (1): 20–26.
- 王骏, 冯敏, 李艳红. 1996. 广西龙虎山猕猴种群生态特征. *兽类学报*, **16** (4): 264–271.
- 中国科学院动物研究所生态室一组. 1979. 布氏田鼠种群内部调节的研究—种群密度/肾上腺和生殖腺重量之间的相互关系. *动物学报*, **25** (2): 154–167.

- 左涛, 孙坚强, 时永强, 王俊. 2018. 渤海江豚种群现状初探. 兽类学报, 38 (6): 551-561.
- 卢浩泉, 李玉春, 张学栋. 1987. 黑线仓鼠种群年龄组成及其数量季节消长的研究. 兽类学报, 7 (1): 28-34.
- 叶润蓉, 蔡平, 彭敏, 卢学峰, 马世震. 2006. 普氏原羚的分布和种群数量调查. 兽类学报, 26 (4): 373-379.
- 兰存子, 田瑜, 靳勇超. 2015. 我国东北虎的保护现状与制约因素. 四川动物, 34 (5): 780-786.
- 边疆晖, 吴雁, 刘季科. 2004a. 根田鼠母体捕食应激效应与 Trivers-Willard 模型的关系. 兽类学报, 24 (2): 139-144.
- 边疆晖, 吴雁, 刘季科. 2004b. 根田鼠母体捕食应激对其雌性子代雄性化效应的研究. 兽类学报, 24 (3): 53-59.
- 边疆晖, 吴雁, 周抗抗. 2008. 繁殖期根田鼠种群密度对其种群统计参数及个体皮质酮水平的作用. 兽类学报, 28 (2): 135-143.
- 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, 19 (3): 3-5.
- 朴仁珠, 关国生, 张明海. 1995. 中国驼鹿种群数量及分布现状的研究. 兽类学报, 15 (1): 11-16.
- 吕植. 2019. 青海可可西里: 世界遗产与国家公园. 北京: 北京大学出版社.
- 朱亚辉, 尚国珍, 杨彦宾, 张鑫, 吴雁, 曹伊凡, 边疆晖. 2018. 捕食风险对越冬根田鼠肠道寄生虫易感性的影响. 兽类学报, 38 (5): 467-476.
- 朱盛侃, 陈安国, 严志堂, 李春秋. 1981. 新疆北部农业区鼠害的研究, (五) 新疆塔西河农业区小家鼠数量变动趋势. 见: 中国科学院西北高原生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第四集. 北京: 科学出版社, 48-68.
- 朱盛侃, 秦知恒. 1991. 安徽淮北农区大仓鼠和黑线仓鼠种群动态的研究. 兽类学报, 11 (2): 99-108.
- 刘天驰, 张春华, 张贵军. 2000. 1989-2000年布氏田鼠鼠疫态势分析. 中国地方病防治杂志, 15 (5): 295-297.
- 刘伟, 宛新荣, 钟文勤, 王建青. 2013. 长爪沙鼠种群繁殖的季节性特征. 兽类学报, 33 (1): 35-46.
- 刘志龙, 孙儒泳. 1993a. 布氏田鼠种群生理年龄结构的研究. 兽类学报, 13 (1): 50-60.
- 刘志龙, 孙儒泳. 1993b. 布氏田鼠种群繁殖特征研究. 兽类学报, 13 (2): 114-122.
- 刘季科, 苏建平, 刘伟, 王溪, 聂海燕, 李玉敏. 1994. 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动态作用的分析. 兽类学报, 14 (2): 117-129.
- 江海声, 练健生, 冯敏, 王骏, 李艳红. 1998. 海南南湾猕猴种群增长的研究. 兽类学报, 18 (2): 100-106.
- 安徽省卫生防疫站. 1978. 气候条件对黑线姬鼠种群数量的影响. 见: 青海省生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第三集. 北京: 科学出版社, 71-74.
- 许光瓚, 魏辅文. 1988. 利用大熊猫牙齿进行年龄鉴定的制片技术. 南充师院学报 (自然科学版), 9 (2): 114-117.
- 孙儒泳, 方喜叶, 高泽林, 张玉书. 1962a. 林杓柴河林区小啮齿类的生态学 I. 生态区系和数量的季节消长. 动物学报, 14 (1): 21-36.
- 孙儒泳, 方喜叶, 高泽林, 张玉书, 林杓. 1962b. 柴河林区小啮齿类的生态学 II. 垂直分布. 动物学报, 14 (2): 165-173.
- 孙儒泳, 张玉书, 方喜叶. 1977. 啮齿类繁殖生态学研究中性繁殖强度的意义. 动物学报, 23 (2): 180-200.
- 寿振黄, 王战, 夏武平, 李清涛. 1958. 红松直播防鼠害的研究. 北京: 科学出版社.
- 寿振黄, 夏武平, 李翠珠. 1959. 红背䟽种群年龄的研究. 动物学报, 11 (1): 57-66.
- 严志堂, 李春秋, 朱盛侃. 1982. 室内饲养小家鼠的一些生物学资料. 动物学研究, 3 (S2): 255-266.
- 严志堂, 李春秋, 朱盛侃. 1983. 小家鼠种群年龄研究及其对预测的意义. 兽类学报, 3 (1): 53-63.
- 严志堂, 钟明明. 1984. 灰仓鼠和小家鼠种群年动态分析. 兽类学报, 4 (4): 283-290.
- 杜寅, 曹伊凡, 景增春, 何慧, 边疆晖. 2012. 艾美尔球虫防治高原鼠兔实验及其对胚胎发育的影响. 兽类学报, 32 (3): 221-227.
- 李凤华, 王德华, 钟文勤. 2013. 密度因素对布氏田鼠体重增长及免疫功能的影响. 动物学报, 49 (4): 438-444.
- 李文华, 宋晴川, 黄蓉, 赵家新, 李友邦, 周岐海. 2019. 广西恩城保护区黑叶猴种群数量和保护现状. 兽类学报, 39 (6): 623-629.
- 李光松, 陈奕欣, 孙文莫, 王新文, 黄志旁, 李延鹏, 向左甫, 丁伟, 肖文, 李明. 2014. 中国怒江片马地区怒江金丝猴种群动态及社会组织初探. 兽类学报, 34 (4): 323-328.
- 李仲来, 刘天驰. 1999. 锡林郭勒草原布氏田鼠数量的周期性和啮齿动物群落的演替. 动物学研究, 20 (4): 44-47.
- 李仲来, 张万荣. 1993. 长爪沙鼠种群数量与气象因子的关系. 兽类学报, 13 (2): 131-135.
- 李进华, 王岐山, 李明. 1994. 短尾猴种群生态学研究 II. 繁殖方式. 兽类学报, 14 (4): 255-259.
- 李欣海, 郜二虎, 李百度, 詹祥江. 2019. 用物种分布模型和距离抽样估计三江源藏野驴、藏原羚和藏羚羊的数量. 中国科学: 生命科学, 49 (2): 151-162.
- 李春秋, 陈安国, 朱盛侃, 严志堂. 1981. 新疆北部农业区鼠害的研究 (七) 灰仓鼠 (*Cricetulus migratorius* Pallas) 的一些生物学资料. 见: 中国科学院西北高原生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第四集. 北京: 科学出版社, 49-104.
- 杨月伟, 刘震, 刘季科. 2009. 食物、捕食和种间竞争对东方田鼠种群动态的作用. 生态学报, 29 (12): 6311-6324.
- 杨月伟, 刘震, 刘季科. 2007. 食物、捕食和种间竞争对东方田鼠 (*Microtus fortis*) 种群攻击行为的作用. 生态学报, 27 (10): 3983-3992.
- 杨幼凤, 卢浩泉, 郑俐俐. 1990. 鲁西平原黑线仓鼠种群调节机理的研究——种群密度与肾上腺、性腺重量及血浆皮质醇值之间的关系. 生态学杂志, 9 (6): 1-6.
- 杨再学, 金星, 郭永旺, 雷邦海, 潘世昌, 周朝霞, 龙贵兴, 李恩涛. 2015. 贵州省不同地区黑线姬鼠种群数量动态分析. 山

- 地农业生物学报, 34 (1): 13-17.
- 杨再学, 潘世昌, 金星. 2006. 黔中地区小家鼠种群数量动态及预测预报模型. 植物保护学报, 33 (4): 428-432.
- 杨进荣, 刘志霄, 赛那, 孙长乐, 林荣凤, 师军, 王勇. 2017. 长爪沙鼠的肝毛线虫感染率与鼠类及猛禽密度的关系. 动物学杂志, 52 (6): 973-979.
- 杨彦宾, 杜寅, 曹伊凡, 堵守阳, 边疆晖. 2015. 艾美耳球虫对高原鼠兔繁殖的影响. 兽类学报, 35 (3): 312-320.
- 杨荷芳, 王淑卿. 1984. 鼠类种群密度、性比对其数量的调节作用 I. 不同密度、性比对雌小白鼠繁殖的影响. 兽类学报, 4 (4): 301-309.
- 梁杰荣, 周立, 魏善武, 王祖望, 孙儒泳. 1984. 高寒草甸灭鼠后鼠兔和鼢鼠数量恢复的数学模型. 生态学报, 4 (1): 1-11.
- 吴方明, 朱伟伟, 吴炳方, 赵新全. 2019. 三江源大型食草动物数量无人机自动监测方法. 兽类学报, 39 (4): 450-457.
- 宋延龄, 李善元. 1993. 海南坡鹿围栏种群动态与食物资源关系的初步分析. 兽类学报, 13 (3): 161-165.
- 张先锋, 刘仁俊, 赵庆中, 张国成, 魏卓, 王小强, 杨健. 1993. 长江中下游江豚种群现状评价. 兽类学报, 13 (4): 260-270.
- 张知彬, 王祖望. 1998. ENSO 现象与生物灾害. 中国科学院院刊, 13 (1): 34-38.
- 张知彬, 朱靖, 杨荷芳, 郝守身, 王淑卿. 1990. 大仓鼠种群季节动态的模拟模型. 动物学报, 36 (2): 136-143.
- 张知彬, 朱靖, 杨荷芳. 1991. 中国啮齿类繁殖参数的地理变异. 动物学报, 37 (1): 36-46.
- 张知彬. 1995. 生物灾害可能与厄尔尼诺现象有关. 见: 中国生态学会主编. 走向 21 世纪的中国生态学. 北京: 中国科学技术出版社, 232-233.
- 张知彬. 1996. 鼠类种群数量的波动及调节. 见: 王祖望, 张知彬主编. 鼠害治理的理论与实践. 北京: 科学出版社, 145-165.
- 张泽钧, 胡锦涛, 吴华, 侯万儒. 2002. 唐家河大熊猫种群生存力分析. 生态学报, 22 (7): 990-998.
- 张美文, 李波, 王勇, 郭聪. 2012. 洞庭湖区退田还湖过程中小型兽类的生态位特征. 应用与环境生物学报, 18 (2): 177-185.
- 张洁, 钟文勤. 1979. 布氏田鼠种群繁殖的研究. 动物学报, 25 (3): 250-259.
- 张洁. 1980. 北京地区黑线姬鼠种群年龄和繁殖的研究. 兽类学报, 9 (1): 41-48.
- 张洁. 1986. 北京大兴地区黑线仓鼠种群繁殖生态研究. 兽类学报, 6 (1): 45-56.
- 张洁. 1989. 北京地区黑线姬鼠种群年龄和繁殖的研究. 兽类学报, 9 (1): 41-48.
- 张宣, 张美文, 郭聪, 周训军, 王勇, 李波. 2018. 东方田鼠种群密度制约的迟滞效应. 兽类学报, 38 (5): 477-485.
- 张堰铭. 1999. 捕杀对高原鼢鼠种群年龄结构及繁殖的影响. 兽类学报, 19 (3): 204-211.
- 陈安国, 朱盛侃, 李春秋, 严志堂. 1981. 新疆北部农业区鼠害的研究, (六) 小家鼠种群数量消长同气候的关系. 见: 中国科学院西北高原生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第四集. 北京: 科学出版社, 69-93.
- 武正军, 陈安国, 李波, 郭聪, 王勇, 张美文. 1996. 洞庭湖区东方田鼠繁殖特性研究. 兽类学报, 16 (2): 142-150.
- 周立. 1985. 用模糊聚类方法分析灰鼠种群数量年间变化与松籽产量的关系并预报灰鼠种群数量. 兽类学报, 5 (1): 41-55.
- 周庆强, 钟文勤, 王广和. 1992. 密度因素在布氏田鼠种群调节中的作用. 兽类学报, 12 (1): 49-56.
- 郑生武, 周立. 1984. 高原鼢鼠种群年龄的研究 I. 高原鼢鼠种群年龄鉴定的主成分分析. 兽类学报, 4 (4): 311-319.
- 郑智民, 黄应修. 1988. 黄毛鼠种群数量季节性变动及其影响因素的研究. 兽类学报, 8 (3): 199-207.
- 宗浩, 夏武平, 孙德兴. 1986. 一次大雪对鼠类数量的影响. 高原生物学集刊, 5: 85-90.
- 宛新荣, 王梦军, 王广和, 刘伟, 钟文勤. 2002. 布氏田鼠标志种群的繁殖参数. 兽类学报, 22 (2): 116-122.
- 赵芳, 龙贵兴, 李蔚传, 彭忠勇. 2015. 大方县褐家鼠的种群数量动态及繁殖特征. 贵州农业科学, 43 (8): 114-117.
- 郝伟丽, 王大伟, 任飞, 胡祥发, 田林, 李宁, 刘晓辉. 2016. 粪便激素水平反映不同出生时期雄性布氏田鼠的繁殖策略. 兽类学报, 36 (4): 413-421.
- 胡锦涛. 1987. 从野外大熊猫的粪便估计年龄及其种群年龄结构的研究. 兽类学报, 7 (2): 81-84.
- 侯万儒. 2000. 大熊猫生命表及相关数据指标的修订. 动物学研究, 21 (5): 361-365.
- 侯希贤, 董维惠, 杨玉平, 周延林. 1993. 呼和浩特地区黑线仓鼠种群动态研究. 动物学研究, 14 (2): 153-149.
- 施大钊, 海淑珍, 郭喜红, 刘雪龙. 1998. 布氏田鼠种群不同变动期的季节存活率研究. 植物保护学报, 25 (3): 271-275.
- 施银柱, 樊乃昌, 王学高, 何新桥. 1978. 高原鼠兔种群年龄及繁殖的研究. 见: 青海省生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第三集. 北京: 科学出版社.
- 姜永进, 魏善武, 王祖望, 郑生武, 崔瑞贤, 孙儒泳. 1991. 海北高寒草甸金露梅灌丛根田鼠种群生产力的研究 I. 种群动态. 兽类学报, 11 (4): 270-278.
- 祝龙彪, 钱国桢. 1982. 黑线姬鼠种群的年龄结构及种群更新的研究. 兽类学报, 2 (2): 211-217.
- 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.
- 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 孙崇潞, 田云. 1982. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节的研究. 兽类学报, 2 (1): 51-71.
- 夏武平. 1958. 带岭林区采伐后短期内鼠类数量变动的趋势. 动物学报, 10 (4): 431-437.
- 夏武平. 1984. 中国兽类生态学的进展. 兽类学报, 4 (3): 223-238.
- 夏武平. 1989. 我国五十年来的兽类学. 动物学杂志, 24 (4):

- 45-49.
- 殷宝法, 王金龙, 魏万红, 张堰铭, 曹伊凡. 2004. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔的繁殖特征. 兽类学报, **24** (3): 222-228.
- 殷宝法, 李国梁, 宛新荣, 尚国珍, 魏万红, 张知彬. 2017. 大型野外围栏实验揭示增食对布氏田鼠种群动态的复杂效应. 中国科学: 生命科学, **47** (9): 997-1006.
- 高行宜, 许可芬, 姚军, 贾泽信. 1996. 新疆鹅喉羚的种群结构. 兽类学报, **16** (1): 14-18.
- 郭延蜀, 郑慧珍. 2005. 四川梅花鹿生命表和种群增长率的研究. 兽类学报, **25** (2): 150-155.
- 诸葛阳, 陆传才. 1978. 黑线姬鼠繁殖及数量动态的初步研究. 见: 青海省生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第三集. 北京: 科学出版社, 80-84.
- 诸葛阳. 1962. 杭州市郊区鼠类调查. 杭州大学学报 (自然科学版), **1**: 108-117.
- 龚明昊, 戴志刚, 曾治高, 张琼, 宋延龄. 2007. 新疆塔什库干自然保护区马可波罗盘羊种群数量和栖息地初步调查. 兽类学报, **27** (3): 317-324.
- 盛和林, 陆厚基. 1984. 舟山及其邻近岛屿璋种群初步研究. 兽类学报, **4** (3): 161-166.
- 梁杰荣, 戚根贤. 1989. 高原鼠兔种群年龄结构和动态. 兽类学报, **9** (3): 228-230.
- 董维惠, 侯希贤, 张鹏利, 周延林, 杨玉平, 薛小平. 1991. 灭鼠后布氏田鼠种群特征的研究. 生态学报, **11** (3): 274-279.
- 董维惠, 侯希贤, 杨玉平, 王梦龙, 郑双悦, 张卓然. 2004. 长爪沙鼠种群数量变动特征的研究. 中国媒介生物学及控制杂志, **15** (2): 88-91.
- 董维惠, 侯希贤, 张鹏利, 周延林, 杨玉平, 薛小平. 1990. 黑线毛足鼠种群数量结构和繁殖的研究. 兽类学报, **10** (3): 221-226.
- 蒋志刚, 冯祚建, 王祖望, 陈立伟, 蔡平, 李永波. 1995. 普氏原羚的历史分布与现状. 兽类学报, **15** (4): 241-245.
- 蒋志刚, 李迪强, 王祖望, 朱申武, 魏万红. 2001. 青海湖地区普氏原羚的种群结构. 动物学报, **47** (2): 158-162.
- 韩群花, 张美文, 郭聪, 沈果, 周训军, 王勇, 李波, 徐正刚. 2015. 种群密度效应对成年东方田鼠内脏器官的影响. 生态学报, **35** (3): 865-872.
- 路飞英, 石建斌, 张子慧, 苏旭坤, 吴娱, 董世魁, 李晓文, 张翔, 许东华, 高峰, 翁晋. 2015. 阿尔金山自然保护区藏羚羊、藏野驴和野牦牛的数量与分布. 北京师范大学学报 (自然科学版), **51** (4): 374-381.
- 蔡振媛, 覃雯, 高红梅, 吴彤, 迟翔文, 杨俊东, 苗紫燕, 张婧捷, 宋鹏飞, 连新明, 苏建平, 张同作. 2019. 三江源国家公园兽类物种多样性及区系分析. 兽类学报, **39** (4): 410-420.
- 蔡桂全, 梁杰荣, 张俊. 1973. 阿拉善黄鼠的生活习性与数量季节变动的研究. 见: 青海省生物研究所主编. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第一集. 北京: 科学出版社, 73-83.
- 樊振亚. 1988. 布氏田鼠鼠疫的研究. 见: 王淑纯, 宋延富主编. 鼠疫研究进展. 北京: 中国环境科学出版社, 47-54.
- 薛亚东, 李佳, 胡杨, 马莉, 钱卫强, 严频发, 杨明伟, 陈大祥, 吴波, 李迪强. 2019. 利用红外相机调查祁连山国家公园 (青海片区) 兽类和鸟类多样性. 兽类学报, **39** (4): 466-475.
- 魏万红, 曹伊凡, 张堰铭, 殷宝法, 王金龙. 2004. 赤狐气味对高原鼠兔繁殖的影响. 兽类学报, **24** (2): 145-151.
- 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.
- 魏辅文, 胡锦矗, 许光瓚, 江明道, 邓启涛, 钟肇敏. 1989. 野生大熊猫生命表初编. 兽类学报, **9** (2): 81-86.
- 魏辅文, 胡锦矗. 1994. 卧龙自然保护区野生大熊猫繁殖研究. 兽类学报, **14** (4): 243-248.