

DOI:10.3969/j.issn.1000-7083.2014.06.025

## 地下啮齿动物扩散研究的现状、挑战及展望

楚彬<sup>1,2</sup>, 花立民<sup>1,2\*</sup>, 纪维红<sup>2,3</sup>, 周延山<sup>1,2</sup>, 刘丽<sup>1,2</sup>

(1. 甘肃农业大学草业学院, 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学-新西兰梅西大学草地生物多样性研究中心, 兰州 730070; 3. 新西兰梅西大学, 北帕默斯顿 11222)

**摘要:** 地下啮齿动物由于其独特的栖息环境, 在农田、森林和草原生态系统中占有重要的位置。地下啮齿动物繁殖、选择栖息地以及危害环境与其扩散密切相关。扩散是动物扩大分布区域, 进行基因交流和促进生物进化的重要机制。研究地下啮齿动物扩散对控制危害和保护生物多样性有着重要意义。但是, 地下啮齿动物栖息于地下, 对研究扩散增加了难度。本文根据目前国内外已有的部分地下啮齿动物扩散研究, 评述了发生扩散的原因, 扩散的群体, 扩散的时间以及扩散的方式等内容, 并展望了新技术和新方法对研究地下啮齿动物扩散的可能性, 以期研究高原鼯鼠扩散提供理论参考和技术借鉴。

**关键词:** 地下啮齿类; 扩散; 高原鼯鼠; 生态学

**中图分类号:** Q959.837 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7083(2014)06-0954-07

## A Review on the Dispersal of Subterranean Rodents: Status, Challenge and Perspective

CHU Bin<sup>1,2</sup>, HUA Limin<sup>1,2\*</sup>, JI Weihong<sup>2,3</sup>, ZHOU Yanshan<sup>1,2</sup>, LIU Li<sup>1,2</sup>

(1. College of Rangeland Science of Gansu Agriculture University, Lanzhou 730070, China;

2. Gansu Agriculture University-Massey University Grassland Biodiversity Research Center, Lanzhou 730070, China;

3. Massey University, Palmerston North 11222, New Zealand)

**Abstract:** The subterranean rodents play key roles in the cropland, grassland and forest ecosystems because of their unique habitats. The dispersal of the rodents is closely related to the reproduction, habitat selection, as well as the environment damage. The dispersal is the mechanism of animals that extend distribution, transfer gene and improve evolution. Studying dispersal of the subterranean rodents is very useful for pest control and biodiversity conservation. However, it's difficult to study the dispersal of subterranean rodents because they live underground. This paper reviewed the dispersal of the subterranean rodents in term of causes, individual, time and ways based on the completed studies in the world. The new technologies and approaches were also proposed in this paper. The purpose was to provide some references for studying the dispersal of plateau zokor in China.

**Key words:** subterranean rodents; dispersal; plateau zokor; ecology

生物扩散是指生物在某个时间尺度上通过某种方式从出生地向另一个地点的被动或主动的运动。各种生物都能通过不同的扩散方式扩大栖居范围和分布区域。扩散还可以促进生物群落的演替, 增加物种的多样性。大范围的扩散结合地理隔离是物种分化的重要条件, 新的环境意味着不同的自然选择机制, 对个体、种群、群落和生态系统有着重要的影响, 因此扩散是促进生物进化的重要因素 (Daly *et al.*, 1990; 刘阳, 张正旺, 2008)。生物扩散包括主动扩散和被动扩散, 缺乏行动能力的微生物和植物大多靠被动扩散, 动物则多是主动扩散。动物主动扩散的类型有出生扩散、繁殖扩散和非繁殖扩散 (Greenwood, 1980)。扩散不仅可以影响生

物的分布区域, 还可以改变种群的遗传结构以及促进种群间的基因交流。然而, 动物扩散必然会有一些的风险和代价, 比如会被捕食、能量耗费以及在新领地遭遇新的疾病。但同时也能够得到潜在利益, 比如较高的资源丰富度、较低的种群密度以及繁殖适合度的增加等 (肖治术, 张知彬, 2006)。近年来, 扩散研究已经是生态学研究中的一个热点领域, 并且逐渐形成了生态学的一个新的分支学科——扩散生态学 (Bullock *et al.*, 2002)。

啮齿类包含了啮齿目和兔形目动物, 是哺乳动物中种类最多和分布范围最广的一个类群 (Meng & Wyss, 2001; Meng *et al.*, 2003)。其中地下啮齿动物约占 30 多种, 包括囊鼠科

收稿日期: 2014-04-15 接受日期: 2014-07-24

基金项目: 甘肃省科技厅国际合作项目 (No. 1304WCGA174); 农业部公益性行业科研项 (No. 201203041) 资助

作者简介: 楚彬 (1991 ~), 男, 硕士研究生, 主要从事草地保护研究

\* 通讯作者 Corresponding author, 男, 副教授, 主要从事草地保护研究, E-mail: hualm@gsau.edu.cn

Geomyidae、仓鼠科 Cricetidae、松鼠科 Sciuridae、栉鼠科 Ctenomyidae、竹鼠科 Rhizomyidae 和滨鼠科 Bathyergidae 等物种,广泛分布于除大洋洲和南极洲的草原、农田及森林(杜央威等,2006)。地下啮齿类栖居于地下,在陆地生态系统中有重要的生态位置和功能,是生物多样性的重要组成部分(刘锦上等,2011)。但是地下啮齿动物的挖掘活动能改变土壤的物理环境,采食影响植物的群落结构,特别是当种群密度超出环境容量时,地下啮齿动物成为有害生物并威胁着生态环境安全(乌日娜等,2005)。相比地上啮齿类,地下啮齿类栖居于地下,难于观察,目前对其扩散研究相对较少。扩散研究的匮乏直接影响着对地下啮齿动物种群数量动态变化,栖息地选择等诸多方面的研究(周雪荣等,2010)。如果我们研究并发现地下啮齿类动物扩散机理,就可以掌握其扩散时间、扩散通道以及栖息地选择等重要信息,这对实现科学控制地下啮齿动物危害并保护生物多样性有着重要意义。基于此,本文对国内外地下啮齿动物扩散进行了综述,总结现有的科研成果,分析研究地下啮齿类扩散面临的挑战,同时对其应用研究进行了展望。

## 1 扩散的原因

不同生物扩散原因各异,但归纳起来,扩散假说主要有以下几种。

### 1.1 资源竞争和种群密度增长假说

随着种群密度增加,而个体对环境资源的需求相似时,每个个体必然要控制尽量多的资源来满足自己生存和繁殖的需要。因此在资源有限的条件下,个体与个体之间会出现攻击行为,导致个体的适合度下降,从而增加了扩散者的数量。例如食物资源。最适觅食理论(Fretwell & Calver, 1969; Lester *et al.*, 2007)包含了最适食谱和最适食物类型,到什么地方去取食,选择怎样的觅食路线等都决定着个体对资源获取的多少。但是在同一环境生存的个体的竞争力必定是不同的,这样就会导致竞争力较弱的个体被迫迁出原有的栖息地(Bélíchon *et al.*, 1996; Quirici *et al.*, 2011)。Clobert 等(2001)认为动物发生扩散的主要因素可能就是食物资源,符合这一假说。而种群密度的增长作为一种间接因素也会导致个体发生扩散,吴雁等(2006)以地面鼠-根田鼠 *Microtus oeconomus* 为对象,研究发现根田鼠的扩散与种群密度呈正相关关系。

### 1.2 避免近交假说

近亲交配指交配双方在 3 代内有共同的祖先,由于增加了基因的纯合性和不良的隐性基因导致交配成功率下降,产生近交衰退、种系退化和生活力下降(Bengtsson, 1978; Ralls *et al.*, 1979)。因此,在长期进化过程,生物种群中性未成熟的个体会发生扩散。Williams 和 Cameron (1984)通过对囊鼠 *Geomys attwateri* 的研究认为其扩散的原因也可能是为了避免近亲繁殖。Armitage (2011)认为土拨鼠 *Marmota flaviventris* 扩散的原因符合避免近亲繁殖假说,

### 1.3 饱和-未饱和扩散假说

Lidicker(1975)认为饱和扩散是小哺乳动物种群中次优势社群个体对社群压力和资源限制的一种响应,而这些个体主要是竞争力弱、攻击水平低的幼体及老体,当种群密度过高,种内攻击水平上升,它们通过扩散来提高自己的存活率。而未饱和扩散是在资源尚未出现匮乏前的低种群密度的个体迁出,与饱和扩散不同,这种扩散是适合度较高的成体或亚成体主动选择的过程(Tamarin, 1978)。此类扩散的个体能够成功将基因在新栖息地之间进行传递,因此更具有进化意义。

### 1.4 社群凝聚假说

Bekoff (1977)认为决定扩散的主要限定因子是社群间的亲缘程度,与社群缺乏紧密联系的个体是主要的扩散者,产生的社群等级使较小的同类群具有较高的扩散率。此假设强调了个体的回避行为而不是攻击行为。

### 1.5 综合原因

避免近交假说是从遗传角度解释了雌雄两性在漫长的自然选择过程所形成的不被淘汰的进化稳定对策。资源竞争假说,饱和-未饱和假说以及社群凝聚假说解释了种群密度变化以及亲缘关系对扩散的影响。越来越多的研究表明,发生扩散的原因是多种多样的,很难用某个假说来解释,并且同一物种在不同的生存压力下的扩散原因是可变的。Gandon 和 Michalakis(2011)就认为扩散假说不是独立存在的,而是有着综合原因,各因素之间存在着一定的关联。

## 2 扩散研究的主要内容

### 2.1 扩散对象和扩散性别

**2.1.1 扩散对象** 目前的研究发现大多数扩散的哺乳动物是幼体(Nicolaus *et al.*, 2012; Marjamäki *et al.*, 2013)。但是对于地下啮齿类动物,其扩散对象各异。研究发现,囊鼠主要的扩散者是两性中的年轻个体(幼体和亚成体),在性成熟前或繁殖期前就可能扩散(Vaughan, 1962; Williams & Baker, 1976; Lacey *et al.*, 2000)。同样 Fairbairn(1978)采用去除区和扩散区的方法来观察鹿鼠 *Peromyscus maniculatus* 的扩散行为,发现扩散者随着季节的变化而不同。体重轻、未繁殖的雄性亚成体在春季和夏季扩散,幼体和已繁殖的雄性个体在繁殖期末发生扩散。Le Galliard 等(2007)在对根田鼠研究中也发现该种群中幼体的扩散最为常见。但并不是所有地下啮齿动物都存在幼体扩散。McGuire(1993)在研究土拨鼠时发现超过一半的扩散者在离开出生巢域前就已经有繁殖能力,也就是说大多数是成体扩散。同样, Hazell 等(2000)通过研究发现成体鼯鼠 *Cryptomys damarensis* 是主要的扩散者。

**2.1.2 扩散性别** Greenwood(1980)认为在小型哺乳动物中一般是雄性扩散,从而避免近亲交配。Bollinger(1993)将同巢后代和非同巢后代的草原田鼠 *Microtus pennsylvanicus* 划分为两个样区,通过研究发现同巢后代的雄性个体扩散程度更高。对地下啮齿动物来讲,两性扩散是一个普遍现象

(Daly *et al.*, 1990; Olson, 2011)。国外在研究囊鼠、鼯鼠时, 都发现这些地下鼠存在两性扩散 (Malizia *et al.*, 1995; Olson, 2011)。但 Mora 等 (2010) 研究发现栉鼠 *Ctenomys australis* 有偏雄性扩散现象, 张堰铭 (1993) 对高原鼯鼠 *Myospalax baileyi* 的 3 年重捕标记数据表明, 雄性重捕率低于雌性, 特别是在春季, 说明高原鼯鼠可能是偏雄性扩散。

## 2.2 扩散时间

国内外对于地下啮齿类动物的扩散时间研究并不是很多。Rado (1992) 对鼯鼠的研究发现年轻个体在 3~4 月扩散到毗邻母亲巢域的新领域。Fairbairn (1978) 采用去除取样法研究了鹿鼠的扩散, 发现在不同的季节都有扩散发生。张堰铭 (1993) 通过标志流放法对高原鼯鼠种群进行了 3 年研究发现, 高原鼯鼠在每年 5 月份的重捕率都低于 10 月份的重捕率, 因此得出其扩散时间可能出现在 10 月以后, 但由于未证明扩散的个体在当地繁殖成功, 所以此结论值得商榷。周文扬和窦丰满 (1990) 利用无线电遥测技术在 10 月中下旬发现几只标记鼠迁出后, 均于 11 月初在大地封冻之前完成了新洞道系统维修及冬季贮粮活动, 初步推测高原鼯鼠在秋末冬初完成扩散。

## 2.3 扩散方式

关于地下啮齿动物扩散的另一个重要问题就是它们是如何扩散, 是通过地下扩散还是地上扩散? 地下扩散虽然安全, 但由于消耗较多的能量, 只能移动很短的距离。有报道称一些地下啮齿动物是通过地上扩散 (Braude, 1991; Malizia *et al.*, 1995; Zenuto & Busch, 1998; Hazell *et al.*, 2000)。周文扬和窦丰满 (1990) 在研究中指出, 10 月标记的 10 只高原鼯鼠, 其中 7 只雄鼠及幼鼠全部通过地面离巢迁出, 但并未通过数据或证据予以证实。此外, 魏万红 (1997) 的研究发现高原鼯鼠从公路一侧的活动区向另一侧实施过灭鼠的区域扩散, 进而推测高原鼯鼠是经地面活动穿越公路迁入。高原鼯鼠进行地上扩散比通过地下挖掘洞道速度快, 距离远, 有更多的机会寻找适宜的栖息地环境, 所消耗的能量也远远低于通过地下掘土进行扩散时所消耗的能量。但是地上扩散往往也会付出巨大的代价, 崔庆虎等 (2003) 在研究大鸮 *Buteo hemilasius* 和雕鸮 *Bubo bubo* 的食物资源时, 发现高原鼯鼠是这些鸟类的主要食物之一, 雕鸮是夜行性鸟类, 它的活动节律与高原鼯鼠一致, 也许可以捕捉到夜间地面行走的高原鼯鼠, 但大鸮是日行性猛禽, 如何捕获高原鼯鼠并无深入研究。鸟类不能掘洞捕捉高原鼯鼠, 这是否与高原鼯鼠在地面扩散过程中被捕食有关系尚待进一步研究。但是地下啮齿动物是否一开始是地下扩散然后进行地上扩散进而离开自己的出生地还有待一步验证。

## 2.4 扩散距离

扩散代价与扩散距离呈线性关系, 若栖息地环境较稳定, 则易发生短距离扩散, 反之亦然 (Murrell *et al.*, 2002)。关于长距离扩散的数据很少, 大多数都是短距离扩散, 而短距离扩散被认为是个体在家区附近的移动。有研究表明当根

田鼠从出生地迁出后, 都会生活在亲代巢域附近的地方 (Andreassen *et al.*, 1998)。Steen (1994) 对已标记的 18 只雄性根田鼠, 利用无线追踪技术, 发现超过一半的雄性个体的扩散距离平均为 722 m。同时 Harris 和 Leitner (2005) 观察到雄性地松鼠 *Spermophilus mohavensis* 的扩散距离为 1520 m, 雌性为 505 m, 而且他们认为成体发生长距离扩散有可能是要穿越被认为是边界的栖息地。国外已经利用微卫星标记的方法通过对空间距离相关曲线的比较以及距离与遗传距离分析法探讨地下鼠的扩散距离 (Mora *et al.*, 2010), 研究结果表明栉鼠在 4 km 范围以内的空间尺度下, 扩散没有受到限制, 雄性扩散距离比雌性远。

## 3 扩散的研究方法

### 3.1 无线电追踪技术

由于地下啮齿动物营地下生活, 不利于直接观测, 而无线电追踪法是近年来发展的一门新型技术, 可以解决所研究对象在哪里 (位置或活动区)、怎么样 (生理及存活)、在干什么等问题 (Kenward, 2001)。这种方法对研究地下啮齿类动物的扩散活动有很大的帮助, Steen (1994) 通过该方法研究了根田鼠的扩散距离、扩散后的存活率等问题。Cutrera 等 (2006) 利用了无线电追踪技术对栉鼠的巢域及日活动节律进行了定量研究。该技术能够在相对较小的地理尺度上被应用, 也可每日监测标记动物的活动, 通过每日对地下啮齿动物活动的监测, 借助某些辅助制图工具可宏观地表现出其活动轨迹。

### 3.2 标志重捕法

通过对地下啮齿动物进行定期重捕, 以期来研究扩散对象、扩散时间以及迁入栖息地的生境质量等。张堰铭等 (1993) 采用了标志重捕法研究了高原鼯鼠种群迁出、迁入率等种群特征。王利清等 (2012) 利用标志重捕法研究了不同生境中鼠类栖息地的选择特性。而标志重捕法首先需要对动物进行个体标记, 而以往对啮齿动物的标记方法主要是剪趾法、染毛法和耳标法 (Flowerdew, 1976; Wan & Zhong, 2000; Wan *et al.*, 2007)。这些方法可能会影响标记动物的生理状态和行为表现, 而且标记物有易脱落等缺点。目前, 被动式电子标签 (passive integrated transponder, PIT) 的应用已慢慢扩展到两栖类、爬行类、鸟类及小型哺乳动物。而且该技术准确率高, 让每个标记的动物个体有唯一的 ID 号。杨慧 (2013) 在花鼠 *Eutamias sibiricus* 种群动态研究中表明了被动式电子标签的可行性。

被动式电子标签是基于射频识别技术的标签, 每个标签都有国际唯一的编码, 可以在专用的阅读器下传回储存信息。标签可通过注射或简易手术放置于动物的皮下或体内, 表层具有防移动涂层, 有不易丢失的特点。

### 3.3 分子生物学研究方法

分子生物学的核心内容是通过了对蛋白质、核酸等生物大分子的结构和功能以及分子间信息的传递和调控研究来探

索生命现象的本质科学(蒋明德,曾维政,1996)。分子生物学技术使人们对动物生态学,包括种群遗传分化,种群间的扩散关系,以及生殖策略等众多问题获得了更深入的认识。随着分子生物学技术的发展,研究者可以通过同工酶、线粒体 DNA、随机扩增多态性 DNA(RAPD)、小卫星 DNA、微卫星 DNA 技术等一些分子标记来研究种群的扩散模式,使得在更大时间和地理尺度上研究扩散成为了现实(Dobson, 1994; Horn *et al.*, 1996)。

Steinberg 和 Patton(2000)通过微卫星位点分析栉鼠科两个不同种群的扩散现象时,发现在两个种群内雌性个体的亲属结构更加显著,即种群的个体扩散偏雄性。同时根据 Zenuto 和 Busch(1998)通过 DNA 指纹技术对栉鼠种群的研究,表明种群扩散中亚成体的扩散最为常见。唐利洲等(2010)利用线粒体细胞色素 b 基因作为分子遗传标记来研究种群间基因流动情况,研究表明,平均每 100 世代高原鼯鼠迁出或迁入的数量只有 1~12 只左右。Patzenhauerová 等(2010)利用微卫星标记分析了鼯鼠的婚配制度以及亲缘结构。Van Daele 等(2007)在对非洲滨鼠科的系统地理学的动态研究中,通过对滨鼠科线粒体 12S rRNA 和细胞色素 b 的序列的分析,推测出种群的扩散历史。

#### 4 挑战

无损伤活捕技术不过关。地下啮齿动物独特的地下生活习性给研究扩散带来了挑战,采用标志重捕法或无线电追踪技术研究地下啮齿类扩散时,首先面临的一个挑战是对地下啮齿动物的活捕。目前,国外在研究囊鼠、鼯鼠等地下啮齿类时,采用活捕笼进行捕获(Yagci & Asan, 2007; Connio & Risch, 2009)。但是,每个地下啮齿动物生活习性和形态特征各异,各种活捕器之间通用性较差。国内在研究地下啮齿类时,无损伤活捕技术尚未过关,影响到后期的标志重捕或无线电发射器佩戴,进而阻碍了对扩散的研究。

无线电追踪技术的局限性。研究者建议佩戴的无线电发射器不得大于目标动物体重的 4%~5%(张正旺, 1990; Desrochers *et al.*, 2003),这就需要发射器的小型化和轻量化。因为发射器越重,电池容量越大,使用寿命就越长。但是发射器太重则会影响动物的正常生命活动。特别对地下啮齿动物,穿透土壤需要高强度的发射功率,潮湿低温的环境需要密封的机体和长寿命的电池,这些都为使用无线电追踪技术研究扩散带来挑战。而且,无线电发射器可能会对动物正常行为造成影响。虽然目前尚无直接证据表明发射器对动物活动产生显著影响,但对地下啮齿类动物存活率的影响还是客观存在的(Kenward, 2001)。还有,无线电追踪技术追踪个体数量有限,有时难以用于统计学分析。这些都影响到无线电追踪技术在扩散研究中的应用。

分子生物学研究的挑战。尽管分子生物学方法近年来在种群数量动态和遗传多样性研究中发挥了重要作用,但文献报道主要集中在欧美国家(Sutherland *et al.*, 2002; Pilot

*et al.*, 2010; Gladyshev *et al.*, 2011; Zhou *et al.*, 2012),国内通过该方法对地下啮齿动物扩散及种群动态研究的报道不是很多(蔡振媛等, 2007)。制约因素主要是技术应用存在局限性、实验成本较高、操作过程中对实验技术的要求较高等,使得用于种群遗传学研究的方法很少。其次,随着越来越多分子标记技术的出现,如何利用计算机和网络信息对复杂数据进行处理也将成为一项挑战。最后,仅依靠分子生物学技术还不能全面透彻地解决地下啮齿动物的扩散机理等问题,应与其他方法结合从而促进扩散研究的发展。

扩散的系统性研究不足。动物扩散分为出生扩散和繁殖扩散(Greenwood & Harvey, 1982; Johnson & Gaines, 1990)。出生扩散是动物的遗传特性之一,是为了避免近亲繁殖的风险(Cockburn *et al.*, 1985)。而繁殖扩散更多受种群密度或资源限制等外界因素的影响。但是,从目前对地下啮齿动物扩散研究来看,尚无一个关于地下啮齿动物完整的出生扩散和繁殖扩散的系统研究,导致地下啮齿动物的扩散机理尚不明晰,从而影响到其基础生态学的研究。

#### 5 展望

扩散是动物在环境斑块或栖息地之间的运动。我国学者已经认识到地下啮齿类栖息地选择研究的重要性,主要集中在栖息地植被特征、土壤状况和种间竞争等(颜忠诚,陈永林, 1998)。这些研究主要集中在已定居的地下啮齿类栖息地的食物要素和种间竞争等方面,并没有研究其扩散过程寻找适合于栖息的生境要素。扩散的地下啮齿类在移居的生境能否顺利生存和繁殖;新生境的食物资源和空间资源,与其他啮齿动物的种间竞争和天敌压力;新生境配偶资源的可获得性;以及微生境(巢区)的选择等,都是决定扩散是否成功的关键。当前草地鼠害治理方向,已经从注重减低鼠害种群数量,转变到改变草原害鼠最适生境进而减少鼠害发生几率(钟文勤,樊乃昌, 2002)。因此,研究地下啮齿类栖息地选择要素,可以从降低或破坏其栖息地适合度,进而降低或减少高原鼯鼠的草地危害,又可实现生物多样性保护的(周建伟等, 2013)。

地下鼠扩散研究由于其地下栖息习性,难于观察而面临很多挑战。但是随着科学技术的发展,将分子生物学和无线电追踪结合,已经应用到地下啮齿动物研究中(Urrejola *et al.*, 2005; Mora *et al.*, 2010; Tassino *et al.*, 2011; Hadid *et al.*, 2013)。无线电追踪技术早在 20 世纪 60 年代就被应用到动物学研究中,随着电池的小型化和发射功率的增大,国外已用无线电追踪技术研究地下鼠的活动节律、巢区面积等内容。分子生物学技术的发展为动物行为生态学提供了新的研究手段。动物的扩散是种群间基因交流的主要机制。性别扩散特征,种群中扩散个体的比率及扩散距离都有其遗传效应。近年来简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)DNA 位点已被有效地应用于研究动物的偏性扩散(Ji *et al.*, 2001)。新型的第二代分子标记,特别是微卫星 DNA 位点在行为学上的应

用及现代遗传数据分析方法,更是为研究难以直接观察的动物类群的扩散机制(Clutton-Brock & Lukas,2012)及影响动物扩散的因素提供了先进的研究手段(Solmsen *et al.*,2011; Messier *et al.*,2012)。如采用微卫星 DNA 位点,通过对不同性别个体间亲缘关系和相隔空间距离的相关曲线的比较和距离与遗传隔离(isolation by distance,IBD)分析法,探讨地下啮齿类的偏性扩散及扩散距离。因此,将分子生物学技术和动物无线电追踪技术相结合,可以为地下啮齿类扩散研究提供很好的研究思路。

大多数啮齿动物扩散发生在种群增长期(Gaines & McClenaghan,1980),与种群密度呈正相关关系,与种群增长率也有正的关联(边疆晖,2005)。作为我国青藏高原两大优势鼠种之一的高原鼢鼠,近年来,其危害区域和面积呈扩大趋势,这与其扩散行为密切相关。但是,高原鼢鼠扩散是受种群密度制约,还是受环境资源限制,并无系统研究。如果我们深入了解高原鼢鼠扩散机理,研究扩散与种群密度的关系、扩散鼠的年龄结构,就能相应采取控制措施有针对性地采取控制措施,对指导高原鼢鼠防治具有重要意义。

## 6 参考文献

- 边疆晖. 2005. 根田鼠种群密度制约扩散的生态学过程级遗传效应[D]. 杭州: 浙江大学博士学位论文: 7-43.
- 蔡振媛, 张同作, 慈海鑫, 等. 2007. 高原鼢鼠线粒体谱系地理学和遗传多样性[J]. 兽类学报, 27(2): 130-137.
- 崔庆虎, 连新明, 张同作, 等. 2003. 青海门源地区大鸺和雕鸮的食性比较[J]. 动物学杂志, 38(6): 57-63.
- 杜央威, 李金钢, 赵新全. 2006. 地下啮齿动物视觉系统的形态结构与机能进化[J]. 兽类学报, 26(1): 76-83.
- 蒋明德, 曾维政. 1996. 分子生物学技术[J]. 西南国防医药, 6(4): 250-253.
- 刘锦上, 张卫国, 江小雷, 等. 2011. 高原鼢鼠洞道空间对高寒草甸植被性状的影响[J]. 草地学报, 19(6): 927-932.
- 刘阳, 张正旺. 2008. 鸟类的扩散行为研究进展[J]. 生态学报, 28(4): 1354-1365.
- 唐利洲, 于龙, 王俊杰, 等. 2010. 高原鼢鼠种群间基因流研究[J]. 安徽农业科学, 38(10): 5123-5124.
- 王利清, 武晓东, 付和平, 等. 2012. 阿拉善地区不同植被生境中鼠类栖息地选择的特性[J]. 中国草地学报, 34(1): 37-42.
- 魏万红, 王权业, 周文扬, 等. 1997. 灭鼠干扰后高原鼢鼠的种群动态与扩散[J]. 兽类学报, 17(1): 53-61.
- 乌日娜, 苏布道, 白梦兰. 2004. 地下鼠对农业生态系统的影响[J]. 畜牧与饲料科学, 25(6): 104-106.
- 吴雁, 边疆晖, 刘季科. 2006. 根田鼠母体捕食应激对其子代运动及探究行为的作用[J]. 兽类学报, 26(3): 235-240.
- 肖治术, 张知彬. 2006. 小议动物扩散[J]. 生物学通报, 41(7): 27-28.
- 颜忠诚, 陈永林. 1998. 动物的生境选择[J]. 生态学杂志, 17(2): 43-49.
- 杨慧, 马建章, 戎可. 2013. 被动式电子标签用于花鼠种群动态研究的可行性[J]. 生态学报, (20): 6634-6642.
- 张堰铭, 周文扬, 樊乃昌, 等. 1993. 高原鼢鼠种群生态学研究[J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 4(5): 359-361.
- 张正旺. 1990. 无线电追踪技术在鸟类生态研究中的应用[J]. 野生动物, 53(1): 6-8.
- 钟文勤, 樊乃昌. 2002. 我国草地鼠害的发生原因及其生态治理对策[J]. 生物学通报, 37(7): 1-4.
- 周建伟, 花立民, 左松涛, 等. 2013. 高原鼢鼠栖息地的选择[J]. 草业科学, 30(4): 647-653.
- 周文扬, 窦丰满. 1990. 高原鼢鼠活动与巢区的初步研究[J]. 兽类学报, 10(1): 31-39.
- 周雪荣, 郭正刚, 郭兴华. 2010. 高原鼠兔和高原鼢鼠在高寒草甸中的作用[J]. 草业科学, 27(5): 38-44.
- Andreassen HP, Hertzberg K, Ims RA. 1998. Space-use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*[J]. Ecology, 79(4): 1223-1235.
- Armitage KB, van Vuren DH, Ozgul A, *et al.* 2011. Proximate causes of natal dispersal in female yellow-bellied marmots, *Marmota flaviventris* [J]. Ecology, 92(1): 218-227.
- Bélichon S, Clobert J, Massot M, *et al.* 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? [J]. Acta Oecologica, 17(6): 503-517.
- Bekoff M. 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes[J]. American Naturalist, 111(980): 715-732.
- Bengtsson B. 1978. Avoiding inbreeding: at what cost? [J]. Journal of Theoretical Biology, 73(3): 439-444.
- Bollinger EK, Harper SJ, Barrett GW. 1993. Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole[J]. Ecology, 74(4): 1153-1156.
- Braude S. 1991. The behavior and demographics of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*[D]. PhD thesis, University of Michigan.
- Bullock JM, Kenward RE, Hails RS, *et al.* 2002. Dispersal Ecology, 42nd Symposium of the British Ecological Society [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 241-247.
- Clobert J, Danchin E, Dhont AA, *et al.* 2001. Dispersal [M]. Oxford: Oxford University Press: 146-149.
- Clutton-Brock TH, Lukas D. 2012. The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals [J]. Molecular Ecology, 21(3): 472-492.
- Cockburn A, Scott MP, Scotts DJ. 1985. Inbreeding avoidance and male-biased natal dispersal in *Antechinus* spp. [J]. Animal Behaviour, 33(3): 908-915.
- Connir MB, Risch TS. 2009. Live trap for pocket gophers[J]. Southwestern Naturalist, 54(1): 100-103.
- Cutrer AP, Antinuchi CD, Mora MS, *et al.* 2006. Home-range and activity patterns of the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum*[J]. Journal of Mammalogy, 87(6): 1183-1191.
- Daly JC, Patton JL. 1990. Dispersal, gene flow, and allelic diversity between local populations of *Thomomys bottae* pocket gophers in the coastal ranges of California[J]. Evolution, 44(5): 1283-1294.
- Desrochers A, Hanski IK, Selonen V. 2003. Siberian flying squirrel responses to high and low contrast forest edges[J]. Landscape Ecology,

- 18(5): 543-552.
- Dobson FS. 1994. Measures of gene flow in the Columbian ground squirrel [J]. *Oecologia*, 100(1-2): 190-195.
- Fairbairn DJ. 1978. Dispersal of deer mice, *Peromyscus maniculatus* [J]. *Oecologia*, 32(2): 171-193.
- Fretwell SD, Calver JS. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds [J]. *Acta biotheoretica*, 19(1): 37-44.
- Flowerdew J. 1976. Chapter 4: Ecological methods [J]. *Mammal Review*, 6(4): 123-159.
- Gaines MS, McClenaghan LR. 1980. Dispersal in small mammals [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1): 163-196.
- Gandon S, Michalakis Y. 2001. Multiple causes of the evolution of dispersal [M]//Clobert J, Domchin E, Dhondt AA, et al. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press: 155-167.
- Gladyshev VN, Zhang GJ, Wang J. 2011. The naked mole rat genome: understanding aging through genome analysis [J]. *Aging*, 3(12): 1124.
- Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals [J]. *Animal Behavior*, 28(4): 1140-1162.
- Greenwood PJ, Harvey PH. 1982. The natal and breeding dispersal of birds [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1): 1-21.
- Hadid Y, Tzur S, Pavlicek T, et al. 2013. Possible incipient sympatric ecological speciation in blind mole rats [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(7): 2587-2592.
- Harris HJ, Leitner P. 2005. Long-distance movements of juvenile mohave ground squirrels, *Spermophilus mohavensis* [J]. *Southwestern Naturalist*, 50(2): 188-196.
- Hazell RWA, Bennett NC, Jarvis JUM, et al. 2000. Adult dispersal in the co-operatively breeding Damaraland mole-rat (*Cryptomys damarensis*): a case study from the Waterberg region of Namibia [J]. *Journal of Zoology*, 252(1): 19-25.
- Horn PL, Rafalski JA, Whitehead PJ. 1996. Molecular genetic (RAPD) analysis of breeding Magpie Geese [J]. *The Auk*, 113(3): 552-557.
- Ji W, Sarre SD, Aitken N, et al. 2001. Sex-biased dispersal and a density-independent mating system in the Australian brushtail possum, as revealed by minisatellite DNA profiling [J]. *Molecular Ecology*, 10(6): 1527-1537.
- Johnson ML, Gaines MS. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1): 449-480.
- Kenward R. 2001. A manual for wildlife radio tagging [M]. New York: Academic Press: 10-104.
- Lacey EA, Patton JLC, Cameron GN. 2000. Life underground: the biology of subterranean rodents [M]. Chicago: University of Chicago Press: 449-452.
- Le Galliard JF, Gundersen G, Steen H, et al. 2007. Mother-offspring interactions do not affect natal dispersal in a small rodent [J]. *Behavioral Ecology*, 18(4): 665-673.
- Lester SE, Ruttenberg BI, Gaines SD, et al. 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size [J]. *Ecology Letters*, 10(8): 745-758.
- Lidicker W. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals [M]//Golley FB, Petruszewicz K, Ryskosvski L. *Small mammals, their productivity and population dynamics*. London: Cambridge University Press: 103-128.
- Malizia AI, Zenuto RR, Bush C. 1995. Demographic and reproductive attributes of dispersers in two populations of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco) [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 73(4): 732-738.
- Marjamäki PH, Contasti AL, Coulson TN, et al. 2013. Local density and group size interacts with age and sex to determine direction and rate of social dispersal in a polygynous mammal [J]. *Ecology and Evolution*, 3(9): 3073-3082.
- McGuire B, Getz LL, Hofmann JE, et al. 1993. Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(5): 293-302.
- Meng J, Hu Y, Li C. 2003. The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): implications for phylogeny and evolution of Glires [J]. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 275: 1-247.
- Meng J, Wyss AR. 2001. The morphology of *Tribosphenomys*: phylogenetic implications for basal Glires [J]. *Journal of Mammalian Evolution*, 8(1): 1-71.
- Messier GD, Garant D, Bergeron P, et al. 2012. Environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent [J]. *Molecular Ecology*, 21(21): 5363-5373.
- Mora MS, Mapelli FJ, Gaggiotti OE, et al. 2010. Dispersal and population structure at different spatial scales in the subterranean rodent *Ctenomys australis* [J]. *BMC genetics*, 11(1): 9.
- Murrell DJ, Travis JMJ, Dytham C. 2002. The evolution of dispersal distance in spatially-structured populations [J]. *Oikos*, 97(2): 229-236.
- Nicolaus M, Michler SP, Jalvingh KM, et al. 2012. Social environment affects juvenile dispersal in great tits [J]. *Journal of Animal Ecology*, 81(4): 827-837.
- Olson GS. 2011. *Mazama pocket gopher occupancy modeling* [M]. Washington: Washington Department of Fish and Wildlife: 1-46.
- Patzenhauerová H, Bryja J, Sumner R. 2010. Kinship structure and mating system in a solitary subterranean rodent, the silvery mole-rat [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(5): 757-767.
- Pilot M, Dabrowski MJ, Jancewicz E, et al. 2010. Temporally stable genetic variability and dynamic kinship structure in a fluctuating population of the root vole *Microtus oeconomus* [J]. *Molecular Ecology*, 19(3): 2800-2812.
- Quirici V, Faucher S, Hayes LD, et al. 2011. The influence of group size on natal dispersal in the communally rearing and semifossorial rodent, *Octodon degus* [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(4): 787-798.
- Rado R, Wollberg Z, Terkel J, et al. 1992. Dispersal of young mole rats (*Spalax ehrenbergi*) from the natal burrow [J]. *Journal of Mammalogy*, 73(4): 885-890.
- Ralls K, Brugger K, Ballou J. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in

- small populations of ungulates[J]. *Science*, 206(4422): 1101-1103.
- Solmsen N, Johannesen J, Schradin C. 2011. Highly asymmetric fine-scale genetic structure between sexes of African striped mice and indication for condition dependent alternative male dispersal tactics [J]. *Molecular Ecology*, 20(8): 1624-1634.
- Steen H. 1994. Low survival of long distance dispersers of the root vole (*Microtus oeconomus*) [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 31(2): 271-274.
- Steinberg EK, Patton JL. 2000. Genetic structure and the geography of speciation in subterranean rodents, opportunities and constraints for evolutionary diversification [M]//Lacey EA, Patton JL, Cameron GN. *Life Underground, the biology of subterranean rodents*. Chicago: University of Chicago Press: 301-331.
- Sutherland WJ, Gill JA, Norris K. 2002. Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences [C]. *Dispersal Ecology: the 42nd Symposium of the British Ecological Society*.
- Tamarin RH. 1978. Dispersal, population regulation, and K-selection in field mice [J]. *American Naturalist*, 112(985): 545-555.
- Tassinio B, Estevan I, Garbero RP, et al. 2011. Space use by Rio Negro tuco-tucos (*Ctenomys rionegrensis*): Excursions and spatial overlap [J]. *Mammalian Biology*, 76(2): 143-147.
- Urrejola D, Lacey EA, Wiczorek JR, et al. 2005. Daily activity patterns of free-living cururos (*Spalacopus cyanus*) [J]. *Journal of Mammalogy*, 86(2): 302-308.
- Van Daele PA, Faulkes CG, Verheyen E, et al. 2007. African mole-rats (Bathyergidae): a complex radiation in tropical soils [M]. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag Press: 357-373.
- Van Daele PA, Verheyen E, Brunain M, et al. 2007. Cytochrome sequence analysis reveals differential molecular evolution in African mole-rats of the chromosomally hyperdiverse genus *Fukomys* from the Zambesian region [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1): 142-157.
- Vaughan TA. 1962. Reproduction in the plains pocket gopher in Colorado [J]. *Journal of Mammalogy*, 43(1): 1-13.
- Wan XR, Zhang XJ, Liu W, et al. 2007. Social hierarchy and its seasonal changes of marked *Lasiopodomys brandtii* population [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 26(3): 359-362.
- Wan XR, Zhong WQ. 2000. A revised convenient toe clipping system for rodent species [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 35(4): 22-24.
- Waser PM. 1985. Does competition drive dispersal? [J]. *Ecology*, 66(4): 1170-1175.
- Williams LR, Cameron GN. 1984. Demography of dispersal in Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*) [J]. *Journal of Mammalogy*, 65(1): 67-75.
- Williams SL, Baker RJ. 1976. Vagility and local movements of pocket gophers (Geomyidae: Rodentia) [J]. *American Midland Naturalist*, 96(24): 303-316.
- Yagci T, Asan N. 2007. A live trap model for subterranean mole rats [J]. *Mammalia*, 71(1-2): 98-99.
- Zenuto R, Busch C. 1998. Population biology of the subterranean rodent *Ctenomys australis* in a coastal dunefield in Argentina [J]. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63(6): 357-367.
- Zhou R, Li Y, Li JQ, et al. 2012. Seasonal changes in the genetic diversity of two rodent populations, midday gerbil (*Meriones meridianus*) and northern three-toed jerboa (*Dipus sagitta*), detected by ISSR [J]. *Biochemical Genetics*, 50(5-6): 350-371.