

圈养豚鹿的昼间日常行为与时间分配

胡婧^{①②} 余建秋^③ 王强^③ 周材权^{①*} 胡锦矗^①

① 西华师范大学生命科学院珍稀动植物研究所 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室
四川省环境科学与生物多样性保护重点实验室 南充 637009;

② 四川广元市林业和园林局 广元 628000; ③ 成都动物园 成都 610000

摘要:豚鹿 (*Axis porcinus*) 是一种分布于中国南部且极度濒危的小型有蹄类,有关该物种的生态学数据极其稀缺。2006年3~12月,运用目标取样法和瞬时取样法观察圈养于成都动物园的16只豚鹿行为。通过预观察,定义并描述了16种行为,并按照PAE进行编码。结果显示,休息行为、取食行为、站立行为、运动行为与其他行为是豚鹿昼间时间格局的主要行为,分别占有所有行为的56.06%、21.15%、17.10%、4.61%、1.08%。Mann-Whitney *U* 和 Kruskal-Wallis *H* 检验分析不同年龄阶段个体的行为格局,不同的性别年龄组个体之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。采用 Wilcoxon 检验分析温度、湿度、光照强度3种外界环境因子对上述5种主要行为的影响,除秋季光度因子与各主要行为均显著相关外,其他外部环境因子与昼间时间格局均无显著相关。

关键词:成都动物园;圈养;豚鹿;行为分配

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)05-55-06

Behavior and Diurnal Time Budget of Captive Hog Deer

HU Jing^{①②} YU Jian-Qiu^③ WANG Qiang^③ ZHOU Cai-Quan^{①*} HU Jin-Chu^①

① Institute of Rare Animal and Plants College of Life Sciences, China West Normal University, Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation (Ministry of Education), Sichuan Provincial Key Laboratory of Environmental Science and Biodiversity Conservation, Nanchong 637009;

② Bureau of Forestry in Guangyuan, Guangyuan 628000; ③ Chengdu Zoo, Chengdu 610000, China

Abstract: Hog Deer (*Axis porcinus*) is an endangered ungulate that is only recorded south part of Yunnan in China. However, its biological and ecological knowledge is very limited. We made observation on 16 Hog Deer in Chengdu Zoo from March to December, 2006 to study the diurnal time budget by scan sampling focal animals every 30 s in daily time from 7:00 to 19:00. We recognized 16 different behaviors and feeding, resting, standing, and locomotion were basic behavior that make up 56.06%, 21.15%, 17.10%, and 4.61% of the diurnal time budget. The other 12 behaviors only took 1.08% of the time budget, respectively. No difference in behaviors between male and female was found, while significant difference was found between age group in locomotion and other behaviors. Temperature and humidity did not produce influence on behavior, but light

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30570275, 30770256), 四川省杰出青年学术技术带头人后续资助计划项目 (No. 2011JQ0056), 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (教技函[2009]07号, NCET08-0906), 四川省重点学科重点项目 (No. SZD0420);

* 通讯作者, E-mail: drcqzhou1@163.com;

第一作者介绍 胡婧, 女, 硕士; 研究方向: 野生动物保护管理; E-mail: irene928@163.com.

收稿日期: 2011-05-03, 修回日期: 2011-07-03

intensity in autumn did show its influence on behaviors.

Key words: Chengdu Zoo; Captive breeding; Hog Deer (*Axis porcinus*); Time budget

豚鹿 (*Axis porcinus*) 又名芦蒿鹿, 其分类地位属于偶蹄目 (Artiodactyla) 鹿科 (Cervidae) 豚鹿属, IUCN 将其列为濒危级 (EN), 在 CITES 列入附录 I 中, 是世界濒危保护动物, 我国将其列为 I 级保护动物。豚鹿分布范围狭窄, 在我国仅分布于云南西南部的耿马 (孟定县) 和东盟, 国外见于巴基斯坦、印度、尼泊尔、不丹、缅甸、泰国、老挝、越南以及柬埔寨^[1]。目前对豚鹿的研究很少, 国内的研究主要涉及到病理学^[2]、饲养管理与繁殖^[3]; 国外的研究主要涉及到栖息地选择^[4-5]、生理生化^[6-8]、遗传分类^[9]。由于豚鹿的数量稀少且分布狭窄, 至今对豚鹿行为生态学的研究仍为空白。动物的行为时间分配和活动节律可以认为是其栖息地食物的可利用程度、自然生态环境特征及物种的行为学特征的间接反应^[10], 同时也反映动物个体的营养状态与社会地位以及生存压力等信息。2006 年 3 ~ 12 月, 笔者在成都动物园对豚鹿的行为谱和时间格局进行了研究, 以期为进一步的研究提供基础资料, 为动物园对豚鹿圈养种群饲养条件的改善和技术的提高以及保护对策的制定提供帮助^[11]。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点概况 本研究在四川省成都动物园小鹿苑内开展。豚鹿被圈养于两间通过狭窄通道相连的圈舍, 中间隔有金属栅栏, 总面积近 400 m²。2 个圈舍均设有水泥水槽 1 个, 木质食槽 2 个, 为动物提供水和饲料。周围圈舍均圈养有蹄类动物, 但隔有高 1 m 左右的水泥墙。圈舍内外均生长有法国梧桐 (*Platanus hispanica*), 光照及遮阳条件良好。

1.2 研究方法

1.2.1 行为观察方法 成都动物园共圈养了 16 只豚鹿。根据动物园记录, 按照个体的形态特征和年龄将所有个体命名并划分为成体组 (≥ 2 岁)、亚成体组 (> 1 岁, < 2 岁) 和幼体组

(≤ 1 岁) 3 个年龄段 (表 1)。

2006 年 3 ~ 12 月, 运用目标取样法和瞬时取样法对 16 只豚鹿进行了连续取样。按照每个个体在一个月内在各个时间段取样强度相同的原理, 每个观察日从 7:00 ~ 19:00 时每隔 30 s 对目标个体进行瞬时扫描取样。整个研究期内, 使用固定且相对隐蔽的观察点, 与圈养群保持 5 m 左右距离, 以减少观察活动对动物行为节律的影响。

表 1 个体识别特征及年龄
Table 1 Individual recognition
of observed Hog Deer

名称 Name	性别 Gender	组别 Type
大双角 Dashuangjiao	♂	成体 Adult
小双角 Xiaoshuangjiao	♂	亚成体 Subadult
大角桩 Dajiaozhuang	♂	成体 Adult
小角桩 Xiaojiaozhuang	♂	成体 Adult
小粗角 Xiaocujiao	♂	亚成体 Subadult
无标 Wubiao	♀	成体 Adult
右标 Youbiao	♀	成体 Adult
左缺 Zuoque	♀	成体 Adult
右缺 1 Youque 1	♀	成体 Adult
右缺 2 Youque 2	♀	成体 Adult
右缺 3 Youque 3	♀	成体 Adult
小仔 Xiaozai	♀	亚成体 Subadult
小新 Xiaoxin	♀	幼体 Calf
小小 Xiaoxiao	♂	幼体 Calf
小乖 Xiaogui	♀	幼体 Calf
仔仔 Zaizai	♀	幼体 Calf

1.2.2 环境数据收集 本研究中使用照度计和温湿度计对光照强度以及温度、相对湿度有规律地进行测量和记录 (从整点开始, 每 30 min 记录一次)。根据当地气候情况, 将 3 ~ 5 月确定为春季, 6 ~ 8 月确定为夏季, 9 ~ 11 月确定为秋季, 12 月确定为冬季。对以上 3 种参数, 每个季节都进行了系统规律地收集并与所有个体的时间节律数据相匹配。

1.2.3 数据处理方法 所有记录数据均录入 Excel 2003, 通过 K-S 检验对数据正态性进行验证, 由于数据不符合参数检验的要求, 所有统计

均使用 SPSS 11.0 非参数统计法进行分析。其中,性别间的行为节律比较使用 2 个相关样本的 Wilcoxon 检验,各年龄段间的比较使用 2 个独立样本的 Mann-Whitney *U* 检验,不同年龄段的比较用 *K* 个独立样本的 Kruskal-Wallis *H* 检验,温度、湿度、光照强度分别对休息行为、取食行为、站立行为、运动行为以及其他行为这 5 种主要行为的影响,采用 2 个相关样本的 Pearson 检验。

2 结 果

本研究共对 16 只豚鹿进行了 1 820 h 的有效观察,并收集了 218 400 条数据。

2.1 行为谱 2006 年 3 月,在原有预观察的基础上,耗时 10 d,累积达 60 h 的描述记录,参照蒋志刚的 PAE(姿势、动作、环境)编码^[12],制定以下行为谱。

走动(walking, W):豚鹿前后肢左右交错着地,身体向前发生位移。

站立(standing, S):豚鹿四肢直立承重,不发生位移。

跑动(trotting, T):豚鹿前后肢快速左右交错着地,身体向前发生位移。

站式采食(feeding by standing, FS):豚鹿的四肢直立承重的同时进食。

跪式采食(feeding by lying, FL):豚鹿四肢向后弯曲或前肢伸直向前,四肢、腹部着地的同时进食。

饮水(drinking, D):豚鹿上下唇协同运动,把饮水进行吞咽的过程。

跪式卧息(kneeling and sitting, KAS):豚鹿四肢均向后弯曲,腹部着地。

单肢前伸式卧息(sitting which a foreleg stick forward, SWS):豚鹿两后肢向后弯曲,一前肢向后弯曲,一前肢伸直向前,腹部着地。

双肢前伸式卧息(sitting which both forelegs stick forward, SWB):豚鹿两后肢向后弯曲,两前肢均伸直向前,腹部着地。

反刍(ruminating, R):豚鹿在站立或者卧息时,对食物进行逆呕、再咀嚼、再吞咽等的过

程,能清楚地看到食物团在食道中的上下运动。

排便(defecating by standing, DS):豚鹿的四肢直立承重的同时,排便。

排尿(urinating by standing, US):豚鹿的四肢直立承重的同时,排尿。

角搔身体(scratching body by antlers, SWA):雄性豚鹿在站立或者卧息时,主动用角去搔身体的一种主动求适行为。

后肢搔身体(scratching body by handoff, SWH):豚鹿在站立或者卧息时,主动用后肢搔痒的一种主动求适行为。

舔(licking, L):豚鹿在站立或者卧息时,用舌去接触身体以达到舒服的一种主动求适行为。

嗅闻(sniffing, SN):豚鹿在站立或者卧息时,用鼻靠近某源物进行嗅闻的行为,一般距嗅源物的距离小于 10 cm。

2.2 昼间行为格局 对 16 只豚鹿昼间行为时间格局进行了取样分析(图 1),并对不同性别年龄组的行为比例格局分别进行分析(表 2)。在进行统计分析时,将跪式卧息全部归为休息,其中包括伴随在跪息过程中的反刍行为。休息行为在日常行为时间分配格局上所占比例最大,占有所有行为的 56.06%(图 1)。把行为记录中的站式采食、跪式采食以及饮水行为都统计为取食行为。取食行为在豚鹿日常行为时间分配格局中的比例仅次于休息行为,占有所有行为的 21.15%(图 1)。站立行为是豚鹿昼间时

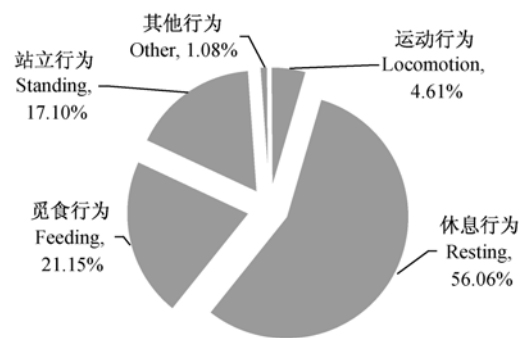


图 1 豚鹿昼间时间分配格局

Fig. 1 Diurnal time budget of captive Hog Deer

表 2 豚鹿各个年龄性别组主要行为在时间格局中所占比例 (Mean ± SD, %)

Table 2 The percents of five behaviors in time budget of Hog Deer

行为类型 Behavior	雄性成体 Adult male (n = 3)	雌性成体 Adult female (n = 6)	雄性亚成体 Sub-adult male (n = 2)	雌性亚成体 Sub-adult female (n = 1)	幼体 Calf (n = 4)
休息行为 Resting	57.44 ± 8.64	53.65 ± 10.35	59.92 ± 9.17	54.03 ± 9.08	58.97 ± 9.98
取食行为 Feeding	21.64 ± 6.39	21.19 ± 8.00	21.44 ± 6.47	23.11 ± 7.22	20.60 ± 7.96
站立行为 Standing	15.79 ± 4.94	19.89 ± 7.69	13.34 ± 4.55	17.35 ± 6.72	13.85 ± 6.28
运动行为 Locomotion	3.94 ± 2.44	4.79 ± 3.18	4.18 ± 2.54	4.66 ± 3.64	5.86 ± 4.38
其他行为 Other	1.26 ± 0.80	1.30 ± 1.23	1.11 ± 0.61	0.852 ± 0.48	0.75 ± 0.25

间分配格局居第三位的行为, 占有所有行为的 17.10% (图 1)。豚鹿是晨昏活动的动物, 活动集中在晨昏, 但运动比率不大, 仅占有所有行为的 4.61% (图 1)。由于角搔身体、后肢搔身体、舔等行为所占时间很短, 在统计分析时, 把这些行为归结为其他行为, 其仅占有所有行为的 1.08% (图 1)。

2.3 性别对昼间行为时间格局的影响 对不同性别的豚鹿进行了 2 个相关样本的 Wilcoxon 检验。雌性和雄性之间 5 种主要行为都存在显著性差异 (表 3)。

2.4 年龄对昼间行为时间格局的影响 对不

同年龄阶段豚鹿昼间的行为时间分配格局分别用 2 个独立样本的 Mann-Whitney *U* 检验进行比较分析 (表 4)。成体与亚成体的休息行为、取食行为、站立行为以及其他行为均没有显著差异, 而运动行为则差异显著 ($P < 0.05$); 成体与幼体则在运动行为、其他行为上均存在显著差异 ($P < 0.05$), 而另外 3 种行为却没有明显差异。Kruskal-Wallis *H* 检验表明, 不同年龄段的豚鹿在休息、取食、站立 3 种行为上差异不显著, 而在运动行为以及其他行为上却有明显的差异性 ($P < 0.05$)。

表 3 豚鹿性别对时间格局的影响 (Wilcoxon 检验, $n = 16$)

Table 3 Wilcoxon test in sex of Hog Deer

性别 Gender		休息行为 Resting	取食行为 Feeding	站立行为 Standing	运动行为 Locomotion	其他行为 Other
雄性-雌性 Male-Female	<i>Z</i>	-11.18	-11.00	-8.34	-11.18	-5.14
	<i>P</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

表 4 年龄对豚鹿时间格局影响 ($n = 16$)

Table 4 Mann-Whitney *U* and Kruskal-Wallis *H* Test on age group of Hog Deer

行为类型 The type of behavior	Mann-Whitney <i>U</i> 检验						Kruskal-Wallis <i>H</i> 检验	
	成体-亚成体 Adult-subadult		成体-幼体 Adult-calf		亚成体-幼体 Subadult-calf		不同年龄阶段 Age group	
	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>	<i>Z</i>	<i>P</i>
休息行为 Resting	-1.43	0.15	-1.24	0.21	-0.13	0.89	2.05	0.35
取食行为 Feeding	-1.32	0.18	-0.15	0.87	-1.21	0.22	2.03	0.36
站立行为 Standing	-1.06	0.28	-1.17	0.24	-0.44	0.65	2.01	0.36
运动行为 Locomotion	-3.18	0.00	-2.15	0.03	-0.01	0.99	11.71	0.00
其他行为 Other	-0.86	0.38	-2.64	0.00	-1.82	0.06	9.99	0.00

2.5 外部环境因子对昼间时间格局的影响

在春季、夏季、冬季,3种外界环境因子与休息行为、取食行为、站立行为、运动行为以及其他行为均没有显著性相关($P > 0.05$)。在秋季,光照强度与以上5种行为均呈显著相关($P < 0.05$);温度、湿度2种环境因子与各种主要行为都没有显著相关性($P > 0.05$)。

3 讨 论

3.1 圈养条件对豚鹿的昼间时间格局的影响

在野生或散放状态下,有蹄类的活动空间很大,用于取食的时间最多。为了获得能够维持生存所必须的能量,常常需要不停地更换取食地点来获得食物,而较少的时间用于休息^[12]。在圈养条件下,豚鹿却将最多的时间用于休息,相对少的时间用于取食。这是因为在圈养条件下豚鹿的活动空间明显缩小,每天定时投喂的食物已能够满足其对能量的需求,因此用于取食的时间相对较少,取而代之的是休息的增加。这与刘振生等^[13]对圈养岩羊(*Pseudios nayaur*)和王力军等^[14]对海南坡鹿(*Cervus eldi hainanus*)的行为观察结果一致。在行为记录过程中,数次观察到豚鹿遇险而卧的应激反应,即使是很小的响声都能引起其警觉,推测是其个体矮小和灌丛生活的习性在圈养条件下的体现。

3.2 性别、年龄对豚鹿的昼间时间格局的影响

性别因素对行为产生的影响是与其所担当的性别角色紧密联系的,由于两性基因上的差别,使雌雄在生理结构和性激素的分泌上有所不同,雌性在发情、交配到妊娠、产仔、育幼的过程中需要付出更多的投资,雄性仅在发情、交配时付出较少的投资,这种差异必然通过其外部行为体现出来^[15]。豚鹿在产仔期和育幼期(3~5月份)的取食时间、休息时间明显降低,站立、运动和其他行为明显增加。研究认为,有蹄类的站立行为可以认为是提供警戒的一种方式^[16-17]。个体的能量是有限的,雌体通过减少产仔育幼期的取食、休息时间,提高警戒行为付出,这应该是对繁殖机会和个体存活机会的权

衡,以达到适合度最大化。

国内外的研究者对有蹄类非繁殖期的性间隔离(sexual segregation)形成过程有较多的探讨,近年来更多的研究者对使用时间格局的性间差异解释性间隔离的假说给予了特别的关注^[18]。我们对圈养条件下豚鹿昼间时间格局的差异显著性检验表明,豚鹿的各种行为在两性间均表现出显著差异,雌雄个体的时间分配模式的这种差异性可能导致性间隔离。但是,据此是否能推断豚鹿在野生状态下雌雄个体是以各自分离的社群存在的结论,仍需要野外数据的支持。豚鹿的发情高潮期为9~10月份,在此期间,雄性的取食和休息行为减少,运动、站立和其他行为增加。Pelletier等认为有蹄类的雄性个体会因发情诱导而产生维护行为和繁殖相关行为的投入权衡^[18],导致取食和休息行为减少。显然,本研究的结果支持了这个观点。

动物行为的发育是一个连续渐进的过程,许多独立事件的发生,如繁殖、断乳等,是这个阶段的标志性事件^[19]。对于不同生长发育阶段的豚鹿,行为的发育需要一个从不完善、不成熟到逐渐完善、成熟的过程。可以推测,不同的行为丰富程度和行为的不同步性,将导致行为时间分配和活动规律上的差别。我们的研究发现,豚鹿成体与亚成体仅仅在运动行为上存在显著性差异,这是由于亚成体在体重、体长等外部特征方面均已经接近成体,只是还不完全具有繁殖能力。玩耍行为和学习行为也是动物行为发育过程中的必然经历,本研究未单独对玩耍行为及学习行为进行辨别,因此,玩耍行为及学习行为在幼体和亚成体间的时间格局的分析和探讨需要进一步的观察。

3.3 外界环境因子对豚鹿昼间时间格局的影响

豚鹿的5种主要行为与外界环境因子的关系是:除秋季以外,豚鹿的各种主要行为与光照强度、温度以及湿度均没有显著相关性。这种现状可能是圈养条件下的豚鹿已经适应了人工圈养的生存条件,外界环境因子难以对其行为造成影响。秋季是豚鹿的繁殖季节(9~10月份),光照强度在很大程度上影响了其行为模

式,5种行为与其均呈显著相关。光因子对于动物繁殖的影响一直很受生态学和生理学工作者的重视^[20]。至于在圈养条件下,豚鹿为何仅在繁殖期表现出对光因子的偏好而在非繁殖期却没有,其具体机制需进一步的研究,其中机制的阐明将有助于圈养动物的管理。

动物对低温环境的适应,最直接的方式就是降低热传导或者增加隔热性^[20]。冬季的日照时间短,光照强度也相对较弱,温度较低,豚鹿通过增加冬季取食强度以获得更多的食物来增加产热维持体温,同时豚鹿加强运动来维持体温。而在夏季,日照时间长,光照强度较强,圈舍内没有专门的降温设备,豚鹿常常用四肢均前伸卧息的方式让腹部完全接触水泥地面,增加散热面积,以此来提高降温效率,或者是为减少自身机体产热,减少活动量,增加休息,或增加饮水的频次,通过自身蒸发失水来带走热量。

3.4 管理及保护建议 豚鹿是生活于亚热带区域的小型有蹄类,原产地的植被特点以低矮灌丛为主。建议动物园在经费充裕的情况下,通过人工种植低矮蒿草及增设人工水塘来丰富豚鹿圈舍环境的多样性。这样将有助于豚鹿正常行为的表达,也有利于圈养种群的复壮。

参 考 文 献

- [1] 汪松. 中国濒危动物红皮书. 北京: 科学出版社, 1998: 250 - 252.
- [2] 潘秀文, 马强, 魏迎涛, 等. 豚鹿混合感染 A 型魏氏核菌及病原性大肠杆菌病例. 上海畜牧兽医通讯, 2001, (2): 44 - 45.
- [3] 陈红卫, 李洪文, 吴孔菊, 等. 豚鹿的饲养管理与繁殖. 四川动物, 2006, 25(3): 617 - 619.
- [4] Odden M, Wegge P, Storaas T. Hog deer *Axis porcinus* need threatened tallgrass floodplains: a study of habitat selection in lowland Nepal. *Animal Conservation*, 2005, 8(1): 99 - 104.
- [5] McCarthy A J, Dissanayake S B. Status of the hog deer in Sri Lanka. *Oryx*, 1994, 28(1): 62 - 66.
- [6] Tuntasuvan D, Mimapan S, Sarataphan N, et al. Detection of *Trypanosoma evansi* in brains of the naturally infected hog deer by streptavidine-biotin immunohistochemistry. *Veterinary Parasitology*, 2000, 87(2/3): 223 - 230.
- [7] Rajapaksha W R A K J S, Thilakarathne I D S I P, Chandrasiri A D N, et al. Development of PCR assay for differentiation of some important wild animal meat of Sri Lanka. *Journal of Veterinary Medicine: Series B*, 2002, 49(7): 322 - 324.
- [8] Butcher P D. Kinetics of the *in vitro* gelation of a sickling haemoglobin from hog deer (*Axis porcinus*). *Biochim Biophys Acta*, 1979, 579(2): 432 - 441.
- [9] Lian H, Yu J Q, Ge Y F, et al. Nine novel microsatellite markers for the hog deer (*Axis porcinus*). *Conservation Genetics*, 2009, 10(3): 681 - 683.
- [10] 蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社, 2004.
- [11] 于智勇, 杨林, 吕慎金, 等. 青藏公路沿线藏羚羊、藏野驴和藏原羚的行为比较. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2008, 29(4): 10 - 13.
- [12] 蒋志刚. 麋鹿行为谱及 PAE 编码系统. 兽类学报, 2000, 20(1): 1 - 12.
- [13] 刘振生, 王小明, 曹丽荣. 圈养条件下岩羊冬季昼间的行为及活动规律. 东北林业大学学报, 2005, 33(1): 41 - 43.
- [14] 王力军, 洪美玲, 陈兴军. 不同饲养条件下海南坡鹿幼体春季昼间行为时间分配及活动节律. 兽类学报, 2005, 25(1): 9 - 13.
- [15] 何利军, 丁由中, 夏述中, 等. 圈养条件下白唇鹿行为观察. 动物学杂志, 2000, 35(2): 27 - 31.
- [16] 刘丙万, 钱执强, 张博, 等. 内蒙古达赉湖地区蒙原羚繁殖期及其前后昼间行为时间分配及能量平衡策略. 动物学研究, 2009, 30(6): 694 - 698.
- [17] Lima S L, Bednekoff P A. Back to the basics of antipredatory vigilance: can nonvigilant animals detect attack? *Animal Behaviour*, 1999, 58(3): 537 - 543.
- [18] Pelletier F, Mainguy J, Côté S D. Rut-induced hypophagia in male Bighorn Sheep and Mountain Goats: foraging under time budget constraints. *Ethology*, 2009, 115(2): 141 - 151.
- [19] Drickamer L C, Vessey S H, Jakob E M. *Animal Behavior: Mechanisms, Ecology, Evolution*. 5th ed. New York: McGraw-Hill Companies, 2002.
- [20] 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 1991.