

# 松鼠生态学研究现状与展望

马建章 戎可 宗诚

( 东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040; 呼伦贝尔学院生命科学与化学学院 海拉尔 021008)

**摘要:** 松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 是一种广泛分布于欧亚大陆的树栖杂食性啮齿动物。在欧洲,由于入侵种北美灰松鼠 (*S. carolinensis*) 的引入,松鼠的数量急剧减少,松鼠的生态学研究受到广泛的关注。在中国,松鼠因贮食坚果的习性而受到重视。本文从个体生态学、种群生态学、种间关系和行为生态学的角度对松鼠生态学研究成果进行了综述。松鼠是哺乳动物生态学研究很好的模式种,以下 5 个方面的研究将成为松鼠生态学研究的新方向:(1) 不同分布区松鼠的比较生态学;(2) 与森林天然更新的关系;(3) 集合种群动态及其对生境破碎化的响应;(4) 分子系统地理学;(5) 作为景观管理的实验种。

**关键词:** 松鼠;生态学;保护生物学

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2008)01-159-06

## The Ecology of Eurasian Red Squirrels : Recent Advances and Future Prospects

MA Jian-Zhang RONG Ke ZONG Cheng

( College of Wildlife Resources , Northeast Forestry University , Harbin 150040 ;  
School of Life Science and chemistry , Hulunbeier College , Hailar 021008 , China)

**Abstract:** The Eurasian Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*), an omnivorous rodent in forests, distributes widely in Eurasia. In Europe, its population size decreased rapidly due to invading of Eastern Grey Squirrels (*S. carolinensis*). Therefore, the ecology of Eurasian Red Squirrels was concerned and intensively studied. In China, the ecological research on the Eurasian Red Squirrels focused on their hoarding behavior. This paper reviewed the achievements of ecological studies on autecology, population ecology, interspecific relationship and behavior ecology. Eurasian Red Squirrel can be used as a valuable model in mammalian ecological studies. For the further researches, the following fields should be focus on: (1) comparative ecology at different distribution regions, (2) role of Eurasian Red Squirrels in the natural forest regeneration, (3) metapopulation dynamics and its response to habitat fragmentation, (4) molecular phylogeography, and (5) as an experimental species in landscape management.

**Key words:** Eurasian Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*); Ecology; Conservation biology

松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 别名红松鼠、灰鼠,系啮齿目 (Rodentia) 松鼠科 (Sciuridae) 松鼠属 (*Sciurus*) 哺乳动物<sup>[1]</sup>,已记录的亚种超过 40 个,我国已报道分布有其中 5 个亚种<sup>[2]</sup>。

松鼠广泛分布于西至英伦诸岛,东至日本北海道的古北界温带和寒温带森林生态系统中,是典型的树栖杂食啮齿动物,贮食行为发达,在森林生态系统的天然更新中起着重要的

作用<sup>[3]</sup>。

近 60 年来松鼠在欧洲的分布区和种群数量急剧缩减<sup>[4,5]</sup>,已被 IUCN 红皮书列为近危种

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30470235);

第一作者介绍 马建章,院士,教授;主要从事野生动物生态学、管理教学与研究;E-mail: jianzhangma@163.com。

收稿日期:2007-12-01,修回日期:2007-12-26

(Near Threatened)。在我国,松鼠是东北地区数量最多的珍贵毛皮动物,近十多年来,种群数量急剧下降,目前吉林省已将其列入省重点保护野生动物名录<sup>[6]</sup>。松鼠广泛的分布及其在森林生态系统中的独特作用决定了其重要的生态学研究价值。本文从生态学的角度综述松鼠的研究成果,期望有助于松鼠的科学保护与管理,并为进一步的深入研究奠定基础。

## 1 个体生态学

**1.1 对生境利用与生境破碎化的影响** 已有的研究表明,松鼠主要分布在由松属(*Pinus*)、落叶松属(*Larix*)和云杉属(*Picea*)树种构成的针叶林<sup>[7]</sup>或针阔混交林中。由于食物来源相对较为丰富和稳定,松鼠在针阔混交林中可以维持较高的种群密度<sup>[8]</sup>,并可以利用城郊甚至城市中的小片林地<sup>[9]</sup>,成为伴人动物。

生境破碎化的影响是松鼠生态学研究的一个热点。生境破碎化导致松鼠局域种群遗传多样性<sup>[10]</sup>和个体性状<sup>[11]</sup>发生改变,增加了局域种群的灭绝风险<sup>[9,12]</sup>。林地大小、林地间隔程度和生境组成直接影响松鼠的分布<sup>[13,14]</sup>,成为其分布范围缩小和种群密度下降的重要原因之一<sup>[15]</sup>。也有研究关注松鼠种群基因多态与地理分布的关系<sup>[16]</sup>,特别是森林利用与管理对其种群遗传结构的影响<sup>[17]</sup>,并从地方种群的遗传管理<sup>[18]</sup>方面提出了有益的建议。

**1.2 食物与营养** 松鼠的主要食物包括浆果、真菌和坚果,也食用叶芽、花蕾、花、苔藓、无脊椎动物、鸟卵等<sup>[19,20]</sup>。随着食物的季节性变化,松鼠的体质和种群密度存在着明显的季节性波动<sup>[21,22]</sup>,年际存活率与秋冬季种子的可利用性直接相关<sup>[9,23]</sup>。营养不良、微量元素缺乏、钙磷失调等因素会导致其体质下降,易受病原生物感染而罹患各种疾病<sup>[1]</sup>,约75%~85%的新生个体在当年冬季死亡<sup>[23]</sup>。

## 2 种群生态学

**2.1 种群野外调查方法** 铁丝笼或木笼是常用的松鼠活捕工具<sup>[24]</sup>。佩戴耳标、尾毛修剪、

彩色颈圈<sup>[25]</sup>、无线电颈圈<sup>[26]</sup>等都是被成功使用的标记和追踪方法。标记重捕法、样线调查法、松塔遇见法、巢的调查与统计、毛发管技术、雪上足迹调查、贮点调查等种群调查方法被广泛采用。这些方法并不能精确反映松鼠的种群数量,但有助于评估松鼠的生境选择、生境利用和种群动态变化<sup>[27]</sup>。

**2.2 种群统计学** 松鼠种群性比随着被捕食强度和季节发生变化,但基本维持在1:1<sup>[1]</sup>。不同地区、不同林型、不同程度人为干扰下的松鼠种群密度差别很大<sup>[28]</sup>,同一地区同一林型的种群密度也会随着气候、坚果产量的年际变化而发生明显的改变<sup>[29]</sup>。通常春季生殖前的种群密度最低,而秋季达到密度高峰,个体死亡原因包括被捕食、饥饿、严寒和营养不良条件下可能的寄生虫感染和疾病<sup>[1]</sup>。

## 3 种间关系

**3.1 捕食者** 研究表明,松鼠的被捕食率很高,这是幼年鼠死亡的重要原因之一<sup>[30]</sup>。捕食者包括松貂(*Martes martes*)、欧林猫(*Felis silvestris*)、长耳鸮(*Asio otus*)、苍鹰(*Accipiter gentilis*)和普通鵟(*Buteo buteo*)等。此外,白鼬(*Mustela erminea*)可能会捕食幼鼠。松鼠在地面活动时,也会被狐狸(*Vulpes vulpes*)、家猫(*Felis catus*)和狗(*Canis familiaris*)等所捕食<sup>[9]</sup>。

**3.2 寄生与致病生物** 现有的报道表明,在松鼠体表发现多种蜱螨目(Acarina)、虱目(Anoplura)昆虫<sup>[31]</sup>,并传播螺旋体(Spirochaeta)等微生物病原<sup>[32]</sup>。已有报道,松鼠体内寄生虫包括多种蠕虫和球虫<sup>[33]</sup>。多种细菌、真菌、病毒也可以感染松鼠并导致疾病<sup>[34,35]</sup>。

**3.3 种间竞争** 大林姬鼠(*Apodemus peninsulae*)、花鼠(*Eutamias sibiricus*)、野猪(*Sus scrofa*)、普通鵟(*Sitta europaea*)和星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)是松鼠的主要贮食竞争者<sup>[27,36,37]</sup>。大林姬鼠、花鼠和野猪通过盗取或拱食松鼠的贮点而影响其冬季食物获取。花鼠、普通鵟和

星鸦则在秋季与松鼠同时同域争夺食物。

在欧洲,与引进的外来种北美灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)的种间竞争受到广泛的关注。北美灰松鼠快速取代松鼠的原因是多方面的。研究表明,由于北美灰松鼠对橡子的消化率高于松鼠<sup>[38]</sup>,导致秋季脂肪积累出现差异,在阔叶林中北美灰松鼠较之松鼠有明显的竞争优势<sup>[39]</sup>。而在针叶林中,北美灰松鼠会盗取松鼠贮藏的食物,导致松鼠冬季能量摄入不足,春季体重降低而影响生育<sup>[40]</sup>。此外,北美灰松鼠可能干扰和影响松鼠的生殖行为与个体发育过程<sup>[39,41,42]</sup>,两个物种对病毒和寄生虫感染的敏感性也不同<sup>[35]</sup>等,这些因素均导致松鼠分布区和种群密度明显缩小<sup>[43~45]</sup>。如何控制北美灰松鼠,保护松鼠种群成为保护生物学研究的热点和典型案例<sup>[5]</sup>。

## 4 行为生态学

**4.1 行为节律** 松鼠全年活动,不冬眠<sup>[20]</sup>,为日行性动物,每日开始活动时间与日出时间有关,而结束活动时间与日落时间无明显关联<sup>[1]</sup>。松鼠的日活动节律受气候条件的影响,大风、暴雨和严寒酷暑都会减少松鼠的活动时间<sup>[20]</sup>。觅食需要和留在巢中保存能量的权衡(trade off)影响着松鼠冬季的活动格局。冬季日活动节律呈单峰型<sup>[46]</sup>,在严寒天气条件下也会留在巢中几天不活动<sup>[20]</sup>。夏季则在上午和下午各出现一个活动高峰<sup>[1,46]</sup>。春季和秋季的日活动格局介于冬、夏之间。

**4.2 取食行为** 松鼠70%~80%的时间都用于觅食活动<sup>[46,47]</sup>,倾向于在针叶林中觅食和贮食<sup>[36,47]</sup>。秋季松鼠将坚果分散贮藏于地面,将真菌贮藏于树枝上<sup>[27,36,48]</sup>。秋季贮食有利于松鼠越冬和第二年的生育<sup>[49]</sup>。松鼠贮食微生境选择及贮食重取机制得到了深入的研究<sup>[27,36,50]</sup>,成为当前国内松鼠生态学研究的热点。

**4.3 社群行为** 松鼠大部分时间独居<sup>[1]</sup>。社群结构建立在同性间和两性间的优势序列基础上,优势个体体型通常较其他个体大<sup>[47,51]</sup>。等

级优势通常仅在生殖季节才得以体现<sup>[52]</sup>。

松鼠会用尿液和下颌腺的分泌物在树干和树枝上涂抹,以标记家域(home range)<sup>[11]</sup>。松鼠的家域大小与生境质量、季节、性活动及食物丰度相关,不同分布区家域大小差别很大,但通常雄性家域大于雌性,优势个体家域大于次级个体<sup>[8,42,53]</sup>。在食物丰富的地区,家域会出现小范围的重叠<sup>[53]</sup>。

**4.4 筑巢行为** 松鼠营巢居生活,也可以利用树洞和鸟巢。每个个体通常同时占有2~3个巢。由于杉树枝叶相对松树更为浓密,在人工林中,松鼠通常选择在杉树上营巢<sup>[8]</sup>。天然林中的巢址选择问题未见报道。巢大部分营建在距地面8~16 m的树枝上,靠近树干或者位于树枝分叉处,分为日间使用的休息巢和夜间使用的睡眠巢两种类型<sup>[52]</sup>,通常呈球形,直径约30 cm,外层由细枝、松针和树叶筑成,内径约12~16 cm,覆以苔藓、树叶、松针、干草和枝皮等柔软的材料<sup>[54]</sup>。冬季松鼠巢内形成一个微气候环境,温度能高出巢外20~30℃,从而减少了机体体温调节所消耗的能量,减少了暴露在巢外低温、大风中的时间,这是生活于北温带地区的松鼠冬季生存策略之一<sup>[55,56]</sup>。在寒冷的冬季,也会出现几只松鼠分享同一个巢以维持体温的现象<sup>[52]</sup>。

**4.5 繁殖行为** 松鼠的生殖状态与食物获取状况密切相关。每年可以有两次生育,分别在2、3月和7、8月交配,妊娠期约为38~39 d。但如果食物获取不足,则春季交配会被推迟或消失<sup>[23]</sup>。婚配制度是一雄多雌制或混交制<sup>[11]</sup>。交配前有求偶行为,通常优势雄鼠会拥有更多的交配机会<sup>[52]</sup>。

初生雌鼠通常第二年开始生育,其生殖能力与体重密切相关,只有超过一定体重阈的雌性松鼠才具备生育能力<sup>[9,51]</sup>,而且体重越大能够生育的后代越多<sup>[51]</sup>。幼仔由雌鼠单独哺育,哺乳期超过10周<sup>[23,57]</sup>。

**4.6 迁徙与扩散** 松鼠没有明显的迁徙,但有短距离的扩散行为,包括由越冬地向外的扩散和由出生地向外的扩散。本地竞争决定了种群

扩散距离<sup>[58]</sup>。研究表明,不同性别在扩散季节上存在差异,大部分雄性个体在春季扩散,而雌性通常在秋季扩散<sup>[58]</sup>。雌性个体的扩散受食物的影响,雄性的扩散则取决于雌性的分布。据 Ognev 报道,前苏联出现过由于食物缺乏导致松鼠的大规模迁徙<sup>[1]</sup>。

## 5 研究展望

松鼠具有生长周期短(平均仅 3 年)<sup>[1]</sup>、繁殖力强、分布广泛、易于发现和观察、生态学资料丰富等特点,非常适合作为哺乳动物生态学研究的模式动物(model animal),以探索动物生态学领域的基础问题或是验证动物生态学领域的理论和假设。

**5.1 比较生态学** 松鼠广泛分布于欧洲和东北亚地区,我国新疆、华北和东北也有分布。不同的地理和生态环境必然对其行为及生态适应产生不同的影响。目前积累的松鼠生态资料主要来源于欧洲,东北亚地区的松鼠生态研究工作相对开展较少,有必要开展相应的研究予以补充。其研究结果有助于探索同一物种对不同地理及生态环境的生态响应规律及其行为、生态进化规律。

**5.2 作为哺乳动物与植物协同进化研究的模式种** 动植物的协同进化是生态系统持续向前发展的基础和推动力量。啮齿动物的分散贮食行为一直是动植物协同进化研究关注的一个重点<sup>[59,60]</sup>。松鼠作为一个广泛分布、贮食对象多样的物种,在森林的天然更新中起着重要的作用,必将成为动植物间协同进化关系研究的重要突破口<sup>[27]</sup>。

**5.3 作为空间生态学研究的模式种** 生境破碎化是人类目前面临的重要生态问题之一。动物对生境破碎化的响应成为生态学研究持续关注的热点<sup>[61]</sup>。松鼠的生态特性适合于作为生境破碎化的指示物种<sup>[17]</sup>和研究的模式种<sup>[62]</sup>。

集合种群(metapopulation)理论是近年发展起来的空间生态学的主要研究途径之一,关注局域种群之间个体迁移的动力学后果,以及具有不稳定局域种群物种的区域续存的条件,

具有很好的发展前景<sup>[63]</sup>。基于明显的斑块分布、迁徙力弱的特点,传统的集合种群野外研究多以蝶类等无脊椎动物作为研究对象<sup>[64]</sup>,而很少将这一理论应用于哺乳动物。松鼠虽然分布广泛,但迁徙力弱,随着生境破碎化出现斑块状分布<sup>[17]</sup>,应用松鼠验证集合种群的理论假设和原理将成为松鼠生态学研究的新的方向。

**5.4 作为分子系统地理学研究的新材料** 随着生境破碎化的加剧,地理分隔的出现和持续,不同地理种群的遗传结构将发生变化。针对广泛分布的松鼠的生态遗传学研究,有助于探索动物地理分布与其遗传结构演变之间的一般规律,成为分子系统地理学研究的好材料<sup>[10,16]</sup>。

**5.5 成为景观管理的实验种** 景观管理是保护生物学研究的重要内容之一。松鼠种群数量相对较大,种群恢复相对较为容易,在不同地区受胁程度和原因各不相同,对森林依赖性较强的特点,使松鼠成为景观管理的实验种<sup>[11,17]</sup>,相关的研究将持续和深入下去,并为不同地区的景观管理和生态建设提供理论依据及实践指导。(封面照片:戎可 2007 年夏季摄于小兴安岭凉水自然保护区)

## 参 考 文 献

- [1] Lurz P W W, John G, Louise M. *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*, 2005, **769**: 1 ~ 10.
- [2] 黄文几, 陈延熹, 温业新. 中国啮齿类. 上海: 复旦大学出版社, 1995, 66 ~ 67.
- [3] 马建章, 鲁长虎. 鸟兽与红松更新关系的研究评述. 野生动物, 1995, (1): 7 ~ 10.
- [4] Tattoni C, Preatoni D, Lurz P, et al. Modelling the expansion of a Grey Squirrel population: Implications for squirrel control. *Biological Invasions*, 2006, **8**(8): 1 605 ~ 1 619.
- [5] Gurnell J, Lurz P W W, Shirley M D F, et al. Monitoring red squirrels *Sciurus vulgaris* and grey squirrels *Sciurus carolinensis* in Britain. *Mammal Review*, 2004, **34**(1 - 2): 51 ~ 74.
- [6] 赵正阶. 中国东北地区珍稀濒危动物志. 北京: 中国林业出版社, 1999, 574 ~ 576.
- [7] Gurnell J, Anderson M. Evolutionary links between squirrels and conifer seed phenology in high latitude forests. In: Mathias M L, Santos-Reis M, Amori G, et al. eds. *European Mammals*. Lisboa: Museu Bocage, 1996, 237 ~ 249.

- [ 8 ] Lurz P W W, Carson P J. Seasonal changes in ranging behaviour and habitat choice by red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in conifer plantations in northern England. In: Steele M A, Merritt J F, Zegers D A eds. Ecology and Evolutionary Biology of Tree Squirrels. Virginia Museum of Natural History 6: Special Publication, 1998, 79 ~ 85.
- [ 9 ] Magris L, Gurnell J. Population ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a fragmented woodland ecosystem on the Island of Jersey, Channel Islands. *Journal of Zoology*, 2002, **256**(1): 99 ~ 112.
- [ 10 ] Tamura N, Hayashi F. Five-year study of the genetic structure and demography of two subpopulations of the Japanese squirrel (*Sciurus lis*) in a continuous forest and an isolated woodlot. *Ecological Research*, 2007, **22**(2): 261 ~ 267.
- [ 11 ] Hale M L, Lurz P W W. Morphological changes in a British mammal as a result of introductions and changes in landscape management: the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Zoology*, 2003, **260**(2): 159 ~ 167.
- [ 12 ] Koprowski J L. The response of tree squirrels to fragmentation: a review and synthesis. *Animal Conservation*, 2005, **8**(4): 369 ~ 376.
- [ 13 ] Rodriguez A, Andren H. A comparison of Eurasian red squirrel distribution in different fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 1999, **36**(5): 649 ~ 662.
- [ 14 ] Rushton S P, Lurz P W W, South A B, et al. Modelling the distribution of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) on the Isle of Wight. *Animal Conservation*, 1999, **2**(2): 111 ~ 120.
- [ 15 ] Wauters L A. The ecology of red squirrels in fragmented habitats: a review. In: Gurnell J, Lurz P W W eds. The conservation of red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). London: People's Trust for Endangered Species, 1997, 5 ~ 12.
- [ 16 ] Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, et al. Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Molecular Ecology*, 2005, **14**(2): 469 ~ 481.
- [ 17 ] Hale M L, Lurz P W W, Shirley M D F, et al. Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations. *Science*, 2001, **293**(5 538): 2 246 ~ 2 248.
- [ 18 ] Rob O, Craig S, Ross M, et al. Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: a practical approach to regional conservation. *Conservation Genetics*, 2005, **6**(4): 511 ~ 525.
- [ 19 ] 周宏力, 张晓岚. 大、小兴安岭松鼠的食性. 东北林业大学学报, 2003, **31**(3): 44 ~ 46.
- [ 20 ] Wauters L A, Dhondt A A. Activity budget and foraging behaviour of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus 1758) in a coniferous habitat. *Zeitschrift für Säugetierkunde (Z. Säugetierkd)*, 1987, **52**: 341 ~ 353.
- [ 21 ] 李俊生, 马建章, 宋延龄等. 松鼠几项生态生理指标季节变化的比较. 生态学报, 2002, **22**(11): 1 995 ~ 2 000.
- [ 22 ] Wauters L A, Vermeulen M, Dongen S V, et al. Effects of spatio-temporal variation in food supply on red squirrel *Sciurus vulgaris* body size and body mass and its consequences for some fitness components. *Ecography*, 2007, **30**(1): 51 ~ 65.
- [ 23 ] Gurnell J. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review*, 1983, **13**(2-4): 133 ~ 148.
- [ 24 ] Gurnell J, Clark M J, Lurz P W W, et al. Conserving red squirrels (*Sciurus vulgaris*): mapping and forecasting habitat suitability using a geographic information systems approach. *Biological Conservation*, 2002, **105**(1): 53 ~ 64.
- [ 25 ] Rice-Oxley S B. Caching behaviour of red squirrels *Sciurus vulgaris* under conditions of high food availability. *Mammal Review*, 1993, **23**(2): 93 ~ 100.
- [ 26 ] Wauters L A, Preatoni D G, Molinari A, et al. Radio-tracking squirrels: performance of home range density and linkage estimators with small range and sample size. *Ecological Modelling*, 2007, **202**(3-4): 333 ~ 344.
- [ 27 ] 马建章, 宗诚, 吴庆明等. 凉水自然保护区松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 贮食生境选择. 生态学报, 2006, **26**(11): 3 542 ~ 3 548.
- [ 28 ] Wauters L A, Mathysen E, Adriaensen F, et al. Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Journal of Animal Ecology*, 2004, **73**(1): 11 ~ 25.
- [ 29 ] Wauters L A, Lens L. Effects of food availability and density on red squirrel (*Sciurus vulgaris*) reproduction. *Ecology*, 1995, **76**(8): 2 460.
- [ 30 ] Petty S J, Lurz P W W, Rushton S P. Predation of red squirrels by northern goshawks in a conifer forest in northern England: can this limit squirrel numbers and create a conservation dilemma? *Biological Conservation*, 2003, **111**(1): 105 ~ 114.
- [ 31 ] Dominguez G. North Spain (Burgos) wild mammals ectoparasites. *Parasite*, 2004, **11**(3): 267 ~ 272.
- [ 32 ] Humair P F, Cern L. Relationship between *Borrelia burgdorferi* sensu lato species, red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and *Ixodes ricinus* in enzootic areas in Switzerland. *Acta Tropica*, 1998, **69**(3): 213 ~ 227.
- [ 33 ] Bertolino S, Wauters L A, De Bruyn L, et al. Prevalence of coccidia parasites (Protozoa) in red squirrels (*Sciurus vulgaris*): effects of host phenotype and environmental factors. *Oecologia*, 2003, **137**(2): 286 ~ 295.
- [ 34 ] Duff J P, Higgins R, Farrelly S. Enteric adenovirus infection in a Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Veterinary Record*, 2007, **160**(11): 384.
- [ 35 ] Rushton S P, Lurz P W W, Gurnell J, et al. Disease threats

- posed by alien species: the role of a poxvirus in the decline of the native red squirrel in Britain. *Epidemiology & Infection*, 2006, **134**(3): 521 ~ 533.
- [36] 宗诚, 陈涛, 马建章等. 凉水自然保护区松鼠和星鸦贮食生境选择差异. 兽类学报, 2007, **27**(2): 105 ~ 111.
- [37] Schmitz L. Habitat selection by the Spotted Nutcracker (*Nucifraga c. caryocatactes*) in the even-aged Norway Spruce (*Picea abies*) stands. *Aves*, 2002, **39**(1): 3 ~ 21.
- [38] Kenward R E, Holm J L. On the replacement of the red squirrel in Britain: a phytotoxic explanation. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1993, **251**: 187 ~ 194.
- [39] Wauters L A, Gurnell J, Martinoli A, *et al.* Does interspecific competition with introduced grey squirrels affect foraging and food choice of Eurasian red squirrels? *Animal Behaviour*, 2001, **61**(6): 1 079 ~ 1 091.
- [40] Wauters L A, Tosi G, Gurnell J. Interspecific competition of grey on reds: do grey squirrels deplete tree seed cached by red squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2002, **51**: 360 ~ 367.
- [41] Wauters L A, Gurnell J. The mechanism of replacement of Red Squirrels by grey squirrels: a test of the interference competition hypothesis. *Ethology*, 1999, **105**(12): 1 053 ~ 1 071.
- [42] Wauters L A, Lurz P W W, Gurnell J. The interspecific effects of grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) on the space use and population dynamics of red squirrels (*S. vulgaris*) in conifer plantations. *Ecological Research*, 2000, **15**: 271 ~ 284.
- [43] Teangana D O, Reilly S, Montgomery W I, *et al.* Distribution and status of the Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*) and Grey Squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Ireland. *Mammal Review*, 2000, **30**(1): 45 ~ 56.
- [44] Lurz P W W, Rushton S P, Wauters L A, *et al.* Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach. *Landscape Ecology*, 2001, **16**(5): 407 ~ 420.
- [45] Luc A W, John G, Adriano M, *et al.* Interspecific competition between native Eurasian red squirrels and alien grey squirrels: does resource partitioning occur? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2002, **52**(4): 332 ~ 341.
- [46] 李俊生, 马建章, 宋延龄. 松鼠秋冬季节日活动节律的初步研究. 动物学杂志, 2003, **38**(1): 33 ~ 37.
- [47] Wauters L, Swinnen C, Dhondt A A. Activity budget and foraging behaviour of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology*, 1992, **227**(1): 71 ~ 86.
- [48] Lurz P W W, South A B. Cached fungi in non-native conifer forests and their importance for red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Journal of Zoology*, 1998, **246**(4): 468 ~ 471.
- [49] Wauters L A, Suhonen J, Dhondt A A. Fitness consequences of hoarding behaviour in the Eurasian Red Squirrel. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1995, **262**(1 365): 277 ~ 281.
- [50] 邹红菲, 韦启浪, 宗诚等. 圈养条件下东北松鼠对植物种子进食与贮藏的选择. 野生动物, 2007, **28**(2): 3 ~ 6.
- [51] Wauters L, Dhondt A A. Body weight, longevity and reproductive success in Red Squirrels (*Sciurus vulgaris*). *The Journal of Animal Ecology*, 1989, **58**(2): 637 ~ 651.
- [52] Wauters L A, Dhondt A A. Nest-use by red squirrels (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758). *Mammalia*, 1990, **54**: 377 ~ 389.
- [53] Lurz P W W, Carson P J, Wauters L A. Effects of temporal and spatial variations in food supply on the space and habitat use of red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Journal of Zoology*, 2000, **251**(2): 167 ~ 178.
- [54] Tittensor A M. Red squirrel dreys. *Journal of Zoology*, 1970, **162**: 528 ~ 533.
- [55] Wauters L A, Dhondt A A. The use of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) dreys to estimate population density. *J Zool*, 1988, **214**(1): 179 ~ 187.
- [56] Knee C. Squirrel energetics. *Mammal Rev*, 1983, **13**(2): 113 ~ 122.
- [57] 李俊生, 潘晖, 马伟. 笼养东北松鼠繁殖行为的初步观察. 野生动物, 1996, (1): 24 ~ 25.
- [58] Wauters L A, Dhondt A A. Immigration pattern and success in red squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1993, **33**: 159 ~ 167.
- [59] 肖治术, 张知彬. 啮齿动物的贮藏行为与植物种子的扩散. 兽类学报, 2004, **24**(1): 61 ~ 70.
- [60] 李宏俊, 张知彬. 动物与植物种子更新的关系. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. 生物多样性, 2001, **9**(1): 25 ~ 37.
- [61] Moilanen A, Wintle B A. The boundary-quality penalty: a quantitative method for approximating species responses to fragmentation in reserve selection. *Conservation Biology*, 2007, **21**(2): 355 ~ 364.
- [62] Gedeke V, Luc de B, Frank A, *et al.* Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology*, 2003, **18**(8): 791 ~ 805.
- [63] Nie L R, Mei D C. Fluctuation-enhanced stability of a metapopulation. *Physics Letters A*, 2007, **371**(1 - 2): 111 ~ 117.
- [64] Nowicki P, Pepkowska A, Kudlek J, *et al.* From metapopulation theory to conservation recommendations: Lessons from spatial occurrence and abundance patterns of Maculinea butterflies. *Biological Conservation*, 2007, **140**(1 - 2): 119 ~ 129.