

松鼠几项生态生理指标季节变化的比较

李俊生^{1, 2}, 马建章², 宋延龄^{1*}, 曾治高¹

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040)

摘要:研究了分布于我国大、小兴安岭林区松鼠体重、身体热值、脂肪含量、灰分含量以及水分含量的季节变化。松鼠体重存在明显的季节性变化和性别差异, 春季, 雄性松鼠体重明显小于雌性个体, 而其它季节, 雄性大于雌性。冬季体重最低(331.9~345.1g), 秋季体重最高(378.1~389.9g), 体重降低了 9.41%~14.07%。大、小兴安岭松鼠身体热值、脂肪含量和水分含量季节变动范围为 6.271~8.609kJ/g 和 6.891~8.413kJ/g, 8.81%~21.37% 和 9.47%~22.01%, 67.12%~73.38% 和 66.35%~71.73%; 灰分含量不存在季节差异, 大、小兴安岭年平均值分别为 12.04%±1.17% 和 11.27%±2.07%。环境温度、食物资源和繁殖状况是影响东北松鼠体重和身体组成季节性差异的主要因素。

关键词: 松鼠; 生态生理指标; 季节变化

Comparative Studies on the Seasonal Changes of Some Eco-physiological Indices of Red Squirrels, *Sciurus vulgaris mantchuricus*, in Northeast Forestry Region, China

LI Jun-Sheng^{1,2}, MA Jian-Zhang², SONG Yan-Ling^{1*}, ZENG Zhi-Gao¹ (1. Institutes of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1995~2000.

Abstract: A total of 107 red squirrels *Sciurus vulgaris mantchuricus* were captured year round from Fenling Nature Reserve and Huzhong Nature Reserve. The former locates in south part of the Xiao Xing'an Mountains (128°59'~129°15'E, 47°01'~47°19'N) with the mean temperature of -0.5 °C and the extreme temperature of 34.9 °C in summer and -41.5 °C in winter. While the later locates in middle part of D. Xing'an Mountains (122°39'~124°20'E, 48°06'~48°21'N), the mean tempreature there is -0.4 °C, and extreme temperatures is 31.5 °C in summer and -49 °C in winter. The eco-physiological indices of body condition, such as content of energy density, lipid contents, ash, water contents and weights of carcass were measured. There was a significant difference in the body weight between spring and summer. In spring the body mass of males was lighter than females (348.7 ± 11.3 VS. 357.7 ± 13.1 for Lesser Xing'an Mountains and 333.7 ± 12.2 VS. 348.6 ± 14.6 in Daxing'an Mountains), but in summer the males became heavier than females (340.8 ± 14.7 VS. 328.8 ± 0.0 in D. Xing'an Mountains). The Carcass mass peaked in autumn (378.1~389.9g) and was lowest in winter (331.9~345.1g) for both the study areas, the difference was 9.41%~14.07% between the two seasons. Energy density in biomass of animal bodies ranged seasonally from 6.271 to 8.609KJ/g in Daxing'an Mountains, from 6.891 to 8.413KJ/g in Xiao Xing'an Mountain. The seasonal variation in lipid content between the two regions were 8.81%~21.37% and 9.47%~22.01%, respectively. And the seasonal variations of water contents in the two regions were 67.12%~73.38% and 66.35%~71.73%, respectively. All eco-physiological indices (except water

基金项目: 黑龙江省自然科学基金资助项目

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: songyl@panda. ioz. ac. cn

收稿日期: 2001-10-26; 修订日期: 2002-18-18

作者简介: 李俊生, 男, 安徽巢湖人, 博士, 副教授。主要从事野生动物生态和管理学方面研究。

万方数据

content) declined as carcass mass reduced during winter. However, no significant seasonal changes were founded in ash contents, with the annually average of $12.04\% \pm 1.17\%$ and $11.27\% \pm 2.07\%$ in Daxing'an Mountain and Xiao Xing'an Mountain, respectively. The main factors that might influence the seasonal variation of carcass mass and composition were ambient temperature, food condition, and differences between the both sexes.

Key words: *Sciurus vulgaris mantchuricus*; eco-physiological indices; seasonality

文章编号:1000-0933(2002)11-1995-06 中图分类号:Q958 文献标识码:A

体重和身体组成成分的季节变化是反映动物种群营养状况的重要指标,对于动物的生存、繁殖和种群扩散均至关重要^[1~5],因此是植食性动物营养生态学的重要研究内容。国外有关小型植食性哺乳动物体重及身体热值、水分、脂肪含量的研究报道较多^[1~8],而国内对这方面的研究开展得尚少^[9~12]。有关寒温带森林生态系统中树栖啮齿动物体重和身体组成成分分析及其季节变化的研究尚无报道。

松鼠(*Sciurus vulgaris*)广泛分布于欧亚大陆温带和寒温带森林生态系统中,是典型的树栖食种子啮齿类动物,具有贮藏食物行为,并在森林生态系统的天然更新中起着重要的作用。由于大、小兴安岭地处寒温带地区,植被的物候变化明显,因此松鼠食物资源的可利用性和营养质量具有季节性变化特征,冬季降至最低,加之冬季的冷胁迫将消耗机体大量能量。根据松鼠的生态学习性,本文提出以下假设:在季节性环境中,面对能量需求增加(如哺乳和寒冷等)和食物质量降低等因素的胁迫,大、小兴安岭松鼠一些生态生理指标也将产生季节性的变化,以适应栖息地环境条件的改变。

1 研究地区自然概况

大、小兴安岭林区是我国东北松鼠(*Sciurus vulgaris mantchuricus*)主要分布区。野外采样工作是在分别位于大、小兴安岭林区内的黑龙江省呼中国家级自然保护区和丰林国家级自然保护区内进行。

丰林国家级自然保护区位于小兴安岭南段,地理坐标为东经 $128^{\circ}59' \sim 129^{\circ}15'$,北纬 $47^{\circ}01' \sim 47^{\circ}19'$,研究区总面积为 18165 hm^2 。本区为温带大陆性气候。冬季气候虽然比大兴安岭林区较暖和,但冬季气温仍然很低,极端低温为 -41.5°C ,夏季多雨而高温,极端高温为 34.9°C 。年平均气温为 -0.5°C 。无霜期为 $100 \sim 110\text{d}$ 。年降水量 $680 \sim 750\text{mm}$ 。地带性植被是以红松占优势的阔叶红松林,原生森林植物如红松(*Pinus koraensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、色木(*Acer mono*)、花楸(*Sorbus pohuashanensis*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、山杨(*P. davidiana*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)等乔木树种丰富;林下植物主要有毛榛子(*Corylus mandshurica*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)、黄花忍冬(*Lonicera chrysantha*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、光萼溲疏(*Deutzia glabrata*)、东北溲疏(*D. amurensis*)、刺腊李(*Ribes burejense*)、兴安杜鹃(*Rhododendron dahuricum*)等。

呼中国家级自然保护区位于大兴安岭中部,研究地区地理坐标为东经 $122^{\circ}39' \sim 124^{\circ}20'$,北纬 $48^{\circ}06' \sim 48^{\circ}21'$,研究区面积为 13635 hm^2 。全区属于寒温带大陆性季风气候,冬季漫长,酷寒干燥,极低温度 -49°C ,夏季气候温凉湿润,极端高温为 31.5°C 。年平均气温为 -4°C 。无霜期短,仅 $82 \sim 111\text{d}$ 。年降水量 $419 \sim 502\text{mm}$ 。全区以兴安落叶松(*Larix gmelinii*)占优势的明亮针叶林为主体。组成树种有兴安落叶松、白桦、山杨、樟子松(*Pinus sylvestris*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、钻天柳(*Chosenia arbutifolia*)等,乔木树种单纯。灌木层主要树种有狭叶杜香(*Ledum palustre*)、越桔(*Vaccinium vitisidaea*)、黑桦(*Betula dahurica*)、兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)等。

2 材料与方法

样本分春季(5月份)、夏季(7月份)、秋季(9月份)和冬季(12月份)4个季节采集。样本猎取当天,鉴别性别、用精确到 0.1g 的电子天平称体重、用精确到 0.1cm 的软尺测量体形特征指标后,按照小体动物解剖法剥去皮毛(耳片数据用作其它项目研究),称体重,然后在 60°C 恒温干燥箱内烘至恒重,用下式求出含水量:含水量 = (体重 - 恒重) ÷ 体重 × 100%。用小型粉碎机将烘干的整体粉碎后作待测样品。用 GR-3500 数

弹仪测能值,用索氏脂肪抽提法测定脂肪含量,用 600℃ 茂福炉煅烧法(煅烧 30min)测定灰分含量。

根据臼齿生长及磨损程度鉴定样本年龄^[13],发现仅秋季和冬季样本中有少量幼年个体,且秋季两个年龄组个体体重差异较大,故本次研究仅对成年组数据进行了分析。

所有数据均采用 SPSS 10.0 软件统计分析。在进行参数检验前,先用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max 分别检验数据正态性和方差均一性,并符合参数分析的条件。本研究涉及的参数统计方法为单因素方差分析(ANOVA)、*t* 检验等,显著性水平设置为: $\alpha=0.05$ 。

3 结果

3.1 体重变化

大、小兴安岭地区不同性别松鼠体重的季节变化数据统计于表 1。比较相同季节条件下松鼠体重的性别差异时,发现除秋季和冬季外,在春、夏季节,不同性别的松鼠个体间体重存在明显的差异,春季,雄性松鼠体重明显小于雌性个体,而夏季则相反,雄性明显大于雌性。由表 1 还可以看出,雌、雄个体的体重有明

表 1 雌雄松鼠体重季节变化的比较

Table 1 Comparisons of seasonal body mass of male and female red squirrels in two habitats

地点 Site	季 节 Season	体重 Body mass(g) (mean±SD)		<i>t</i> -检验 <i>t</i> -test
		雄性 Male (<i>n</i>)	雌性 Female (<i>n</i>)	
大兴安岭 Daxing'an Mountain	春季 Spring	348.7±11.3(3)	357.7±13.1(4)	3.28*
	秋季 Autumn	389.9±10.7(14)	382.3±9.6(5)	1.06
	冬季 Winter	345.1±12.5(8)	339.9±15.1(5)	1.09
小兴安岭 Xiaoxing'an Mountain	春季 Spring	333.7±12.2(7)	348.6±14.6(5)	3.02*
	夏季 Summer	340.8±14.7(4)	328.8±0.0(1)	3.49*
	秋季 Autumn	383.7±11.6(14)	378.1±9.8(13)	0.85
	冬季 Winter	331.9±14.4(15)	336.1±12.6(9)	1.79

* 代表差异显著 stand for significant difference, $P<0.05$

显的季节性差异(雌性:小 $F_{3,24}=6.26$, $P<0.01$;大 $F_{2,11}=6.93$, $P<0.01$;雄性:小 $F_{3,36}=5.38$, $P<0.01$;大 $F_{2,22}=6.07$, $P<0.01$),并且体重的季节性变化趋势也不同:冬末初春,雌性个体体重逐渐增大,到夏季则降低,到了秋季增至一年中的最高值,冬季下降至最低值,下降的幅度大兴安岭为 9.41%~12.85%、小兴安岭为 10.10%~12.16%;雄性个体体重从冬末初春到秋季一直呈增长趋势,但春季增长的速度较缓慢,秋季也是一年中体重最重的季节,冬季体重则大幅度下降,下降的幅度大兴安岭为 10.73%~12.28%、小兴安岭为 12.39%~14.07%。

3.2 松鼠身体热值的季节变化

大、小兴安岭松鼠身体热值的年平均值分别为 $7.168\pm0.118\text{kJ/g}$ 和 $7.496\pm0.203\text{kJ/g}$,小兴安岭地区松鼠身体热值稍高于生活在大兴安岭地区的松鼠,但差异不明显($t=1.03$, $P>0.05$)。

松鼠平均身体热值具明显的季节变化(大、小兴安岭分别为 $F_{2,36}=4.09$, $P<0.05$; $F_{3,64}=4.81$, $P<0.05$)(图 1),秋季最高,冬季最低,不同季节松鼠身体热值的季节变化趋势为:秋季>夏季>春季>冬季。相同的季节条件下,大兴安岭地区生活的松鼠除秋季身体热值大于小兴安岭地区的松鼠外,其它季节

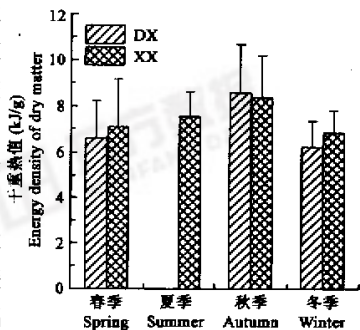


图 1 大小兴安岭松鼠生物量热值的季节变化

Fig.1 Seasonal changes of energy density in biomass of body for *Sciurus vulgaris* in Daxing'an Mountain and Xiaoxing'an Mountain

DX 代表大兴安岭地区的松鼠 stands for the red squirrels (*S. vulgaris*) lives in Daxing'an Mountain;SX 代表小兴安岭地区的松鼠(以下各图相同) stands for the red squirrels (*S. vulgaris*) lives in Xiaoxing'an Mountain(expression is same mean following figures)

除秋季身体热值大于小兴安岭地区的松鼠外,其它季节

则小于后者,但差异不明显($F_{2,99} = 1.27, P > 0.05$)。

3.3 松鼠身体脂肪含量和水分含量的季节变化

两个地区松鼠的脂肪含量季节性变化明显(大、小兴安岭分别为 $F_{2,36} = 4.33, P < 0.05$; $F_{3,64} = 4.18, P < 0.05$)(图 2),以秋季最大;而脂肪含量的区域性差异与生物量热值相似,相同的季节条件下,生活于小兴安岭地区的松鼠,其脂肪含量略高于生活于大兴安岭地区的松鼠,两者之间的差异不明显($F_{2,99} = 2.02, P > 0.05$)。

身体含水量也存在明显的季节变化(大、小兴安岭分别为 $F_{2,36} = 4.37, P < 0.05$; $F_{3,64} = 3.99, P < 0.05$)(图 3),冬季最高,夏季和秋季较低。在相同的季节条件下,大兴安岭地区生活的松鼠身体含水量大于小兴安岭地区的松鼠,但差异不明显($F_{2,99} = 1.68, P > 0.05$)。

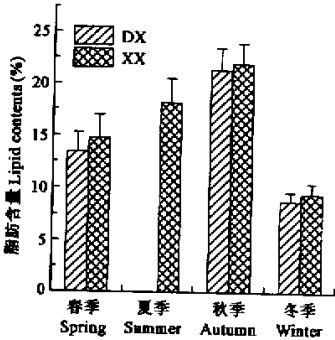


图 2 大小兴安岭松鼠脂肪含量的季节变化

Fig.2 Seasonal changes of lipid contents for *Sciurus vulgaris* in Daxing'an Mountain and Xiaoxing'an Mountain

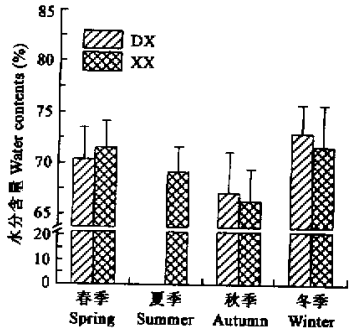


图 3 大、小兴安岭松鼠水分含量的季节变化

Fig.3 Seasonal changes of water contents for *Sciurus vulgaris* in Daxing'an Mountain and Xiaoxing'an Mountain

3.4 松鼠灰分含量的季节变化

松鼠身体中灰分含量在各季节中基本维持恒定(大、小兴安岭分别为 $F_{2,36} = 1.77, P > 0.05$; $F_{3,64} = 1.09, P > 0.05$)(图 4),大、小兴安岭松鼠身体灰分平均含量为 $12.34 \pm 1.09\%$ 和 $11.71 \pm 2.82\%$,差异不明显($F_{2,99} = 1.01, P > 0.05$)。

4 讨论

体重变化是动物内因(生理状况)和外因(环境条件)相互作用的综合反映。东北松鼠体重存在明显的季节变化和性别差异。能量代谢、繁殖状态、食物可利用性和质量、环境温度等均能影响动物体重的季节性变化^[1~6]。冬季是松鼠体重最低的季节,这与我国大、小兴安岭地区冬季寒冷,食物资源的可获得性和营养质量最低有关。因为对于许多北方非冬眠小型植食性动物来说,冷胁迫将消耗动物机体大量的能量,加之外源性可获得能量减至一年中的最低点,因此降低体重以减少总能量代谢是其各季主要生存对策之一^[14,15]。此外,自然光照长短与温度的高低呈一定的相关性关系, Hill^[16]认为冬季的短日照也可能是引起北方小型植食

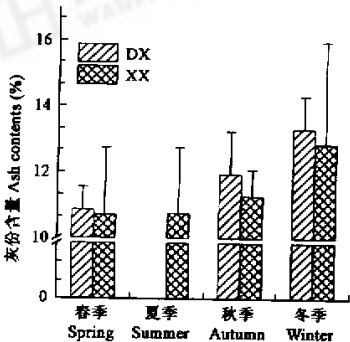


图 4 大、小兴安岭松鼠灰分含量的季节变化

Fig.4 Seasonal changes of Ash contents for *Sciurus vulgaris* in Daxing'an Mountain and Xiaoxing'an Mountain

性动物体重降低的外源性因素之一,但北方短日照的变化又与食物的营养质量季节变化相一致,因此松鼠体重季节性变化是内因和外因综合影响所致。

东北松鼠体重季节变化的性别差异与雌雄个体在繁殖季节中的角色有关。东北松鼠的繁殖期为 2~6 月份^[17],冬季是松鼠的交配季节,春季是雌性妊娠松鼠分娩和泌乳时期。雄性松鼠在交配季节具有明显的占区行为^[18],为了提高繁殖成功率,成年雄性个体可能因为扩大领域、追逐以及交配行为而消耗大量的能量,致使成年雄性松鼠的体重较低。而雌性松鼠无占区行为^[19],一般于繁殖前期贮备的营养物质和能量,以备妊娠和泌乳期的额外能耗,因而繁殖前期的营养状况较佳,脂肪含量较高^[20],体重也较大。到了夏季,雄性个体处于恢复后期,加之食物资源丰富,体重增长较快,而此时的成年雌性松鼠由于春季的妊娠和泌乳活动,能耗较大,体重恢复相对较慢。秋季是一年中食物资源数量和质量最好的季节,松鼠主要食物资源种子脂肪含量较大,雌性松鼠已完成泌乳期,而进入育肥期,另外,小型恒温哺乳动物安全越冬的另一对策是通过自身生理调节,如增加加入冬前脂肪组织、特别是褐色脂肪(brown adipose)的沉积^[8],以备冬季安全越冬,因此,秋季是松鼠体重最大的季节。此外,春季成年雄性松鼠体形大小与其在繁殖期的占区大小和交配成功率呈正相关关系,秋季迅速增加体重也是成年雄性松鼠繁殖策略之一^[20]。

生物量热值(每克鲜重热值)在生物能学研究中能对能量流的计算最为有用,动物或植物的热值是它们的遗传、营养状况和生活阶段的表现。许多研究发现,不同的季节,啮齿类动物身体热值存在明显的变化,且其季节差异也与动物的繁殖状况、气温、食物条件等有关^[3,6,9,10,12]。一般来说,动物于繁殖前期储备大量能量,以备繁殖额外能耗,因而繁殖前期机体的营养状况最佳,由于妊娠、哺乳时能量消耗较大,且明显高于非繁殖期,所以,随着长时期的繁殖活动(交配、妊娠、泌乳行为等),动物身体贮存的能量逐渐被消耗,能值便下降。但本次研究却发现分布于大、小兴安岭地区松鼠身体热值的季节变化与栖息于高山草甸的小哺乳动物^[9]和栖息于亚热带地区的几种啮齿动物^[12]不同,其的峰值并不在动物繁殖高峰期,而是在食物资源相对丰富的秋季,这可能与研究地区生存条件的变化有关。在大、小兴安岭地区,松鼠的交配妊娠期的气温仍然较低,为调节体温适应外界环境温度的变化,动物消耗了大量的能量,虽然松鼠为适应环境的季相变化,具有贮食越冬的生存对策,但在研究地区,由于松籽的大量非法采集,对松鼠食物资源的破坏性很大,使食物可获得量明显减少,因此松鼠秋季食物的贮藏量也随之减少,这样增加了个体冬季寻找食物时间,能量消耗较大。从本次捕获的标本中也发现冬季松鼠胃内容物中含量明显小于其它季节,同时冬季北方地区植物营养成分降至一年中的最低点,致使松鼠冬季能值最低;春季随着气温的回升,植物进入生长期,营养物质含量增加,动物身体通过大量采食幼嫩植物组织,摄取大量的营养物质,以补充冬季能量的消耗,但在春季正值繁殖期,能量消耗较大,因此春季整个种群的身体平均热值升幅并不大,夏季和秋季是松鼠食物最充盈的季节,而且食物中营养成分含量高,是松鼠主要育肥期,身体中热值较大,因此从季节变化来说,气温和食物条件的降低是影响松鼠身体热值季节变化的主要因素,在食物供应较好的条件下,繁殖状态对松鼠身体热值季节变化的影响较大^[21]。

脂肪含量的变化也是动物机体营养状况的指标之一。一般说,动物脂肪含量与身体热值呈正相关性关系,如高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)、根田鼠(*Microtus oeconomus*)、中华鼯鼠(*Myospalax fontanieri*)身体中脂肪含量与身体热值之间呈明显的正相关关系^[9]。这是因为一个动物的身体热值是与它们总的身体成分相联系的,由于脂肪的热值是蛋白质和碳水化合物的 2 倍,因此在很大程度上动物身体热值的变化取决于动物体内贮藏的脂肪含量。大、小兴安岭地区松鼠体内脂肪含量随季节而变化,且变化趋势与身体热值相一致,说明松鼠体内脂肪含量与热值之间也呈正相关关系,且受环境温度和食物条件的影响较大。

虽然大、小兴安岭气候和植被类型差异较大,但松鼠身体热值和脂肪含量的差异并不明显。Klenner 等^[22]也发现不同地区食物类型对松鼠种群密度和生物量的影响较大,而对种群中个体营养状况的影响并不明显,这可能与动物在适应不同的栖息环境过程中,形成各自不同的获能策略^[6,7]有关,如食物的获取和消化策略、改变繁殖时间等。

不同种啮齿动物含水量季节变化存在较大的差异。一些研究认为啮齿动物含水量以夏季最高^[6,9],而金华地区的社鼠(*Rattus niviventer confucianus*)和褐家鼠(*R. norvegicus*)却是秋、冬季高于春、夏季^[12]。

东北松鼠含水量却是冬季最高。杜卫国等^[12]认为动物含水量与脂肪含量呈显著的负相关性关系。由于东北松鼠冬季脂肪含量最低,所以其含水量最高。

参考文献

[1] Michener G R. Annual cycle of activity and weight changes in Richardson's ground squirrel, *Spermophilus richardsonii*. *The Canadian Field-Naturalist*, 1974, **88**: 409~413.

[2] Michener G R. Effect of age and parity on weight gain and entry into hibernation in Richardson's ground squirrels. *Can. J. Zool.*, 1978, **56**: 2573~2577.

[3] Innes D G L and Millar J S. Body weight, litter size, and energetics of reproduction in *Clethrionomys gapperi* and *Microtus pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.*, 1981, **59**: 785~789.

[4] Murie J O and Boag M A. The relationship of body weight to overwinter survival in Columbian ground squirrels. *J. Mammal.*, 1984, **64**: 688~690.

[5] Buck C L and Barnes B M. Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrels. *J. Mammal.*, 1999, **80**: 430~442.

[6] Gorecki A. Energy values of body in small mammals. *Acta Theriol.*, 1965, **10**: 333~352.

[7] Pucek M. Variability of fat and water content in two rodent species. *Acta Theriol.*, 1973, **18**: 57~80.

[8] Zuercher G L, Roby D D and Rexstad E A. Seasonal changes in body mass, composition, and organs of northern red-backed voles in Interior Alaska. *J. Mammal.*, 1999, **80**: 443~459.

[9] Zeng J X (曾缙祥), Wang Z W (王祖望), Han Y C (韩永才等), *et al.* Seasonal changes in caloric value and in water and fat contents of the body of small mammals in alpine meadow. *Acta Zoologica Sinica* (in Chinese) (动物学报), 1981, **27**(3): 292~298.

[10] Chen Y M (陈伊梅). Studies on some body components and energy value of four species of small rodents in the Silin river basin, Inner Mongolia. *Acta Theriologica Sinica* (in Chinese) (兽类学报), 1989, **9** (2): 146~153.

[11] Shi S D (施时迪), Jiang S R (姜仕仁), Ding P (丁平等), *et al.* Studies on relative water and lipid contents in *Apodemus agrarius*. *Life Scinces Study* (in Chinese) (生命科学研究), 1998, **2**(1): 28~33.

[12] Du W G (杜卫国), Bao Y X (鲍毅新), Shi L Q (施利强等), *et al.* Energy density of body, lipid and water contents in three species of rodents from Jinhua, Zhejiang. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报), 2000, **20**(1): 155~159.

[13] Zhu S K (朱盛侃), Luo M S (罗明树). On the age determination and age structure in the population of the squirrel, *Sciurus vulgaris*, at Wuying, Lesser Khing-An mountains. *Acta Zoologica Sinica* (in Chinese) (动物学报), 1979, **25** (3): 268~275.

[14] McNab B K. The ecological significance of Bergmans rule. *Ecology*, 1971, **52**: 845~854.

[15] Hansson L. Ultimate factors in the winter weight depression of small mammals. *Mammalia*, 1990, **54**: 397~404.

[16] Hill R W. Thermal physiology and energetics of *Peromyscus*: ontogeny, body temperature, metabolism, insulation, and microclimatology. *J. of Mammal.*, 1983, **64**: 19~37.

[17] Ma Y Q (马逸清) ed. *Mammalia fauna of Heilongjiang*. Harbin: Heilongjiang Scientific & Technological Press, 1986. 232 pp.

[18] Wauters L A and Dhondt A A. Spacing behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*: variation between habitats and the sexes. *Anim. Behav.*, 1992, **43**: 297~311.

[19] Lee T H. Mating behavior of the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) in Hokkaido, Japan. *Mammalia*, 2001, **65**: 131~142.

[20] Wauters L A and Dhondt A A. Body weight, longevity and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *J. Anim. Ecol.*, 1989, **58**: 637~651.

[21] Magris L and Gurnell J. Population ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a fragmented woodland ecosystem on the Island of Jersey, Channel Islands. *J. Zool., Lond.*, 2002, **256**: 99~112.

[22] Klenner W and Krebs C J. Red squirrel population dynamics I. The effect of supplemental food on demography. *J. Anim Ecol.*, 1991, **60**: 961~978.