

红耳龟在其原产地的行为生态学研究

马凯^{1,2}, 史海涛^{1,3*}, 李闯¹

(1. 海南师范大学生命科学学院, 海口 571158; 2. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875;

3. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 红耳龟 *Trachemys scripta elegans* 是一种入侵到全世界六大洲 70 多个国家和地区的半水栖杂食性爬行动物, 现已广泛分布于我国野外环境。在国外, 由于红耳龟潜在的生态危害和对人类健康的影响而受到特别关注, 但在我国的重视程度却不够。本文从活动节律、取食行为、晒背行为、迁移行为与恋巢性、通讯行为、攻击行为、求偶与交配行为、筑巢行为等 8 个方面综述了红耳龟行为生态学的研究成果。期望有助于红耳龟在入侵地的科学研究、防治与管理。

关键词: 入侵物种; 红耳龟; 行为生态学; 科学防治

中图分类号: Q958.6; Q958.1 文献标志码: A 文章编号: 1000-7083(2015)01-0155-06

The Behavioral Ecology of Red-Eared Slider in its Native Range

MA Kai^{1,2}, SHI Haitao^{1,3*}, LI Chuang¹

(1. College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China;

2. College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

3. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: The red-eared slider *Trachemys scripta elegans*, a semi-aquatic omnivorous reptile, invades more than 70 countries and regions across six continents, and has been widely distributed in the wild of China. The worldwide ecological researches are especially focused on red-eared slider due to their potential threat on ecology and human health. In this review, the achievements of behavioral ecological studies on activity rhythm, foraging behavior, basking behavior, migratory behavior and nest fidelity, communication behavior, aggressive behavior, courtship and mating behavior, nesting behavior were summarized, which may contribute to the scientific research, prevention and management of red-eared slider in invasive ranges.

Key words: invasive species; *Trachemys scripta elegans*; behavioral ecology; scientific control

红耳龟 *Trachemys scripta elegans* 别名巴西龟, 系龟鳖目 Testudines 龟科 Emydidae 纹龟属 *Trachemys* 中小型半水栖龟类, 是纹龟 *Trachemys scripta* 的一个亚种 (Seidel, 2002)。

红耳龟原产于美国中东部的 19 个州 (亚拉巴马州、阿肯色州、佛罗里达州、乔治亚州、伊利诺伊州、印第安纳州、爱荷华州、堪萨斯州、肯塔基州、路易斯安那州、密西西比州、密苏里州、内布拉斯加州、新墨西哥州、俄亥俄州、俄克拉荷马州、田纳西州、德克萨斯州和西弗吉尼亚州) 和墨西哥东北部的 2 个州 (新莱昂州和塔毛利帕斯州) (van Dijk *et al.*, 2011), 凭借其广泛的生态耐受性 (Willmore & Storey, 2005)、杂食性 (Collins, 1982) 和强大的扩散能力 (Burke *et al.*, 1995) 已成功入侵欧洲、非洲、大洋洲、亚洲和其原产地以外的美洲 (Kraus, 2009), 在全世界 70 多个国家和地区已有其野外分布记录 (van Dijk *et al.*, 2011), 被 IUCN 列为世界上最危险的 100 个

外来入侵物种之一 (Lowe *et al.*, 2000)。

20 世纪 80 年代, 红耳龟经香港引入我国内陆 (Shi *et al.*, 2008), 现已在我国 22 个省市的 104 个野外点被发现分布, 覆盖面积约 300 万 km² (刘丹等, 2011)。已有的研究表明, 红耳龟不仅可以通过自身的竞争优势和生殖干涉 (reproductive interference) 对入侵地的本土龟类构成潜在的威胁 (Lee, 2005; Gröning & Hochkirch, 2008; Wang *et al.*, 2013; 马凯等, 2013), 而且也是副伤寒沙门氏菌的主要携带者, 造成人类健康隐患 (Williams, 1999; Shen *et al.*, 2011; Gong *et al.*, 2014)。红耳龟的入侵是一个世界性的问题, 在国外许多国家都已受到高度重视, 但在我国的关注程度却不够 (史海涛等, 2009)。

目前积累的红耳龟行为生态学资料基本来源于其美国原产地, 入侵地区的红耳龟行为生态学研究工作开展得极少。对红耳龟在原产地行为的深入分析有助于对比该物种

收稿日期: 2014-05-11 接受日期: 2014-09-25

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目 (No. 30910103916); 国家自然科学基金项目 (No. 31372228)

作者简介: 马凯 (1988—), 男, 博士研究生, 主要从事种群与行为生态学研究, E-mail: swxjmakai@163.com

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: haitao-shi@263.net

在各入侵地区之间的行为特征差异。研究其生活史变异,探索红耳龟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,也有助于开展关于红耳龟行为机制的全境性研究(whole-range studies),即采用同样的研究方法,在同一时间尺度下对红耳龟在原产地和入侵地的行为表现和与其他物种间的行为互作(behavioral interactions)进行研究,从而有效检验生物入侵机制的理论和假说,深入阐明红耳龟入侵的机制。本文从行为生态学的角度综述了红耳龟在原产地的研究成果,期望有助于红耳龟在入侵地的科学防治与管理,并为进一步深入研究该物种的入侵生态学奠定基础。

1 活动节律

红耳龟基本上是昼行性的,夜间停在水底或浮于水面上休息(Ernst & Lovich, 2009)。Cagle(1950)诱捕实验表明,该种的捕食活动集中在清晨,但是在一天中的所有时间都能够被诱捕到。在实验室条件下,无论是普通的室内条件还是 12 h:12 h 的亮暗周期条件下,幼龟的昼夜活动节律均没有表现得很完善。将幼年红耳龟暴露于紫外光下 12 h 后接着给予 12 h 的黑暗处理,其昼间活动会增加(Cloudsley-Thompson, 1982)。Gopar-Canales 等(2010)总结发现红耳龟幼体的活动既不是外源性的也不是昼夜节律性的。相反, Jarling 等(1989)发现成年红耳龟在不同光照周期下的温度选择是基于内源的昼夜节律性。

红耳龟在其原产地分布区的南部能整年活动,但在北部或高海拔地区的冬季则必须冬眠(Ernst & Lovich, 2009)。在新墨西哥州,红耳龟的活动季节为 4 月初至 10 月底(Degenhardt & Christiansen, 1974),在肯塔基州通常为 4—11 月(Ernst & Lovich, 2009),而伊利诺伊州的种群直到水温上升至 10 ℃ 及以上才活动,但在除 1 月以外的所有月份均可见到红耳龟晒背(Cagle, 1950)。类似的,在路易斯安那州,除 1 月份以外的任何水温不低于 20 ℃ 的情况下均能诱捕到红耳龟(Ernst & Lovich, 2009)。另外,虽然有报道称曾在德克萨斯州中北部的一条草原溪流中观察到红耳龟在只有 2.4 ℃ 的冷水中游泳,有些甚至在冰下游泳(Lardie, 1980),但普遍认为红耳龟的最低活动水温为 10 ℃(Hutchison *et al.*, 1966)。当环境温度低于 10 ℃ 时,红耳龟就需要冬眠,可能在麝鼠洞、树洞或其他隐蔽处越冬,冬眠的个体有时会结冰(特别是冬天水干涸时),导致早春季节在湖泊、河流的岸边可见到大量死龟(Cagle, 1950; Bodie & Semlitsch, 2000)。

以夏季为中心的活动模式多数见于背甲长小于 14.4 cm 的龟,更大的个体在一年内的活动频率较为平均(Ernst & Lovich, 2009)。不同性别间的周年活动有所不同,雌性的活跃时期多在产卵季节(5—7 月)且拥有较多的晒背行为,而雄性整年都很活跃但更集中于春季和秋季(可能是由于繁殖需要)(Thomas *et al.*, 1999)。

2 取食行为

红耳龟是一种机会主义的杂食性动物(Ernst & Lovich,

2009),其取食行为会随年龄而改变(Clark & Gibbons, 1969; Ernst & Barbour, 1972; Hart, 1983)。幼龟为高度肉食性,随着年龄的增长,它们会摄取更多的植物。路易斯安那州的幼年红耳龟基本捕食昆虫(主要是半翅目昆虫和蜻蜓稚虫),但随着腹甲长度的增加逐渐转变为以植物为主食(主要是水蕴草和浮萍)(Hart, 1983)。随着食性的改变,红耳龟的取食生境也从浅水(平均 81 cm)转为深水(平均 95.5 cm)。Webb(1961)认为红耳龟的杂食性是由于水位升降导致食物资源变化而产生的适应。

红耳龟在水温 18 ℃ 以上开始进食,当水温超过 37 ℃ 时会停止摄取食物(Parmenter & Avery, 1990)。在德克萨斯州北部的觅食期从 3 月初到 11 月初,生长期长达 248 d(Lardie, 1980),而在密苏里州东北部,其生长期只从 5 月到 9 月初(Kofron & Schreiber, 1987)。红耳龟通常在白天进食,常选择在浅水(<3 m)和有丰富水生植被的区域活动,幼龟比成龟的觅食水域更浅(Hart, 1983)。稚龟从巢穴中出土后很快便开始觅食,在伊利诺伊州稚龟甚至在还有卵黄囊时,其消化系统中就已经有了食物(Cagle, 1946)。在觅食过程中,红耳龟主要靠视觉,辅以嗅觉来搜寻食物,通常会缓慢游动,周期性地将头部探入植被中,或许是想冲出隐藏的食物。它们会追逐小鱼、蝌蚪和蛙类。当捕捉到猎物时,则会依食物大小来选择进食方式,如果食物较小会整个吞下,而较大的则会用颌和前爪撕碎(Parmenter & Avery, 1990)。

红耳龟除了在水中觅食外,有时也会选择在其生活水域周边的陆地上寻找食物,特别是在食物资源匮乏的时期(Gibbons, 1970)。Cagle(1944)最早观察到红耳龟在陆地上取食禾本科植物的行为,但缺乏更多细节性的描述。Carr(2008)在路易斯安那州和阿肯色州对红耳龟的陆地觅食行为进行了深入观察。发现成年红耳龟在傍晚时偶尔会爬上河岸坡撕扯禾本科植物的叶片并将它们含在口中,然后返回水域,将头部浸在水中以完成吞咽动作,整个过程通常不超过 30 min,并且取食地点距水源不会太远。

3 晒背行为

晒背行为(basking behavior)是红耳龟日活动中最显著的部分,是其最主要的行为性体温调节(behavioral thermoregulation)方式(Janzen *et al.*, 1992)。Auth(1975)研究了佛罗里达种群的晒背行为,当日平均水温达到 28.5 ℃ 时暴露在空气中的晒背(atmospheric basking)时间达到高峰,而当水温达到 31.5 ℃ 时浮在水面晒背(aquatic basking)的时间达到高峰。晒背个体的体温可比近表层水温高 10 ℃。晒背时间随光照强度、气温和水温的降低而增加,但在多云天气时会减少。晒背时间也与背甲长度有关,小于 10 cm 的个体比更大的个体拥有更加频繁的晒背活动。有些个体每天晒背 5 次,但有一部分个体即使最佳条件下也并非每天晒背。在 8、9 月的晴天,晒背行为最早从 8:00 开始,于 10:00—11:00 达到高峰,而在 10—11 月间的晒背行为起止时间会推迟。在伊利诺伊州

的早春,较小个体的晒背活动在 13:00—14:00 达到高峰,而中等体型的红耳龟则整日晒背(Dreslik & Kuhns,2000)。

Hammond 等(1988)在实验室研究了消化率、驯化温度、性别和季节对红耳龟晒背行为的影响。结果表明:在春季和夏季,进食与非进食、雌性与雄性个体间的晒背时长在除 35 ℃外的所有驯化温度下都具有显著的统计学差异;进食雌龟比进食雄龟的晒背时间更长,并且进食个体比非进食个体的晒背时间更长,这种差异在 10 ℃ 和 20 ℃ 时最大,但在 30 ℃ 时也有显著差异。在秋季和冬季,进食与非进食、雌性与雄性的晒背时长无显著差异。总体上,红耳龟的晒背时长在 4 个驯化温度(10 ℃、20 ℃、30 ℃ 和 35 ℃)之间都具有显著差异。红耳龟晒背活动的季节差异可能与该行为的内源节律、环境变化或在实验室条件下长时间的人工饲养有关;而在特定条件下,进食后的红耳龟通过更多的晒背活动以维持较高的选择体温,表明体温的提高有助于代谢率的提高并进而增加对所摄取食物的同化效率;同时,晒背活动的性别差异可能与繁殖有关,在繁殖季节晒背可能会促进雌龟体内发育卵泡的成熟;此外,驯化温度对晒背活动的影响可能并不与消化率或体温调节有关,红耳龟的晒背活动并不是驯化温度越低则晒背时间越长,而是在驯化温度为 20 ℃ 时晒背

时间最长,在 10 ℃ 和 30 ℃ 时的晒背时间较少,在 35 ℃ 时则极少有晒背。因此,红耳龟的晒背是一个复杂的行为,受到营养状态、驯化温度、季节和个体性别的共同影响。

4 迁移行为与恋巢性

Gibbons 等(1990)报道了他们在南卡罗莱纳州的一个海湾对红耳龟长达 20 年监测的研究结果,深入分析了影响红耳龟移动的潜在因素(表 1),并对迁移行为进行了分类,探讨了迁移的原因和所获得的利益(表 2)。整体上,红耳龟的迁移并非随机性,而是在不同年份具有高度的方向性和一致性。

表 1 影响红耳龟移动的潜在因素
Table 1 General factors potentially influencing movements of red-eared slider

环境因子 Environmental factors	种群动态 Population dynamics	个体差异 Individual differences
日温度、光照格局	种群密度	性成熟程度
季节温度、光照格局	性别比例	生理状态
天气状况	年龄结构	性别
生境类型和条件	空间格局	身体大小

表 2 红耳龟个体迁移的分类及其目的和所获得的利益
Table 2 Categories and purposes of the individual movements, and benefits gained from moving

类型 Type	目的 Purpose	利益 Primary benefits potentially gained by moving
种群内(短距离) Within population (short distance)	取食	生长、脂肪储存
	晒背	增加活动性、增强消化力、减少体外寄生虫
	求偶和交配(仅成体)	成功繁殖
	隐匿、休眠	逃避天敌或极端环境
种群外(长距离) Between populations (long distance)	寻找食物资源	生长、脂肪储存
	筑巢(仅雌性)	直接增加适合度
	寻找配偶(仅雄性)	直接增加适合度
	越冬迁移	存活
	幼龟离巢	初始生长
	离开不适宜的栖息地	存活

在密西西比州对红耳龟迁移和扩散规律的一项为期 8 年的研究中,发现红耳龟的年均迁移率从 18% 上升到 61%,推测可能是某个水塘中使用了除藻剂所导致的(Parker, 1984)。在密西西比州的另一项为期 5 年的研究中,监测了红耳龟在 1 个新挖的池塘和周围 5 个已经有红耳龟建立种群的池塘之间的迁移情况。结果表明,红耳龟只在单个水塘停留的时间与性别和年龄有关,超过 40% 的雄性成体在所研究的某个池塘中仅停留 1 年,雄性非性成熟个体和雌性则相对稳定。新挖池塘中的红耳龟数量在 3 年之后达到峰值(26 只),然后在接下来的 2 年中略微下降。成龟的更新率比非性成熟个体高,而新建种群比已建种群高(Parker,1990)。稚龟和幼龟能像成龟一样迁移,Tucker(2000)在伊利诺伊州研究了 84 只稚龟的体型与移动的关系,其中 48 只(57%)在释放地以外的水域被重捕,而较大(重)的个体更多地被捕获表明,也许体型较大的个体具有更强的活动能力和逃避天敌的

能力。

Tucker(2001)检验了雌红耳龟在伊利诺伊州中西部的河岸生境中所展示出来的巢域忠诚度(nesting-area fidelity)。结果显示,在 7 个巢区的 2111 只龟被捕捉到了 2913 次。多数龟(374 只)被重捕 1 次,但是 105 只龟被重捕 2 次,37 只龟被重捕 3 次,还有 23 只龟被重捕 4 次或更多次。有些龟 1 年被重捕超过 1 次是因为大多数雌龟每年产卵超过 1 次。所有巢区的龟共被重捕了 802 次,这些被重捕的龟中,40(5.0%)只来自与其原来不同的巢区。总体上,改变巢区的雌龟仅占 1.1%~8%。因此,红耳龟具有较强的恋巢性。相对高的巢域忠诚度表明这种返回到先前巢域的能力是重要的。也许雌龟倾向于返回到它们在之前的年份建巢成功的地点。或许这些雌龟返回到它们的出生巢域,雌龟返回到它的出生巢域就是返回到 1 个成功繁育出至少 1 只稚龟(它自己)的地点。

5 通讯行为

红耳龟个体间的信息交流主要是通过触觉通讯 (tactile communication) 来实现的, 表现为利用前爪进行的“抓挠行为 (titillation or foreclaw display behavior)” (Ernst & Lovich, 2009)。红耳龟的“抓挠行为”是普遍存在的, 已在成年雄性 (Taylor, 1933; Cagle, 1950; Jackson & Davis, 1972)、成年雌性 (Lovich *et al.*, 1990a) 和幼体 (Cagle, 1955; Morris, 1976; Kramer & Burghardt, 1998) 中发现表达和接收这种“抓挠行为”的现象。

Thomas 和 Altig (2006) 对红耳龟成年个体间表现出的“抓挠行为”进行了研究, 主要是为了解雌龟的“抓挠行为”所表达的意图。假设雌龟的“抓挠行为”是一种求偶信号 (courtship signal), 那么该行为至少应该包含以下两个特征: 1) 雌龟面对成年雄龟做出“抓挠行为”比面对雌性时更频繁; 2) 雌龟对来自成年雄龟的“抓挠行为”做出回应的频次高于对雌性的回应。但结果发现雌龟朝向同性别其他个体产生“抓挠行为”的频次显著高于朝向黑化的 (melanistic) 或非黑化 (nonmelanistic) 雄龟做出同类行为的频次; 雌龟对其他雌性个体的“抓挠行为”做出回应的频次显著高于对黑化的或非黑化雄龟的“抓挠行为”做出回应的频次。因此, 红耳龟雌龟的“抓挠行为”并不是表达求偶信号的过程, 而更可能是一种个体识别信号 (individual recognition signal) 或对出现在其面前的未知个体所表达的冲突消解信号 (conflict resolution signal)。类似的, 黑化雄龟的“抓挠行为”也不产生求偶通讯的功能, 但对非黑化雄龟而言, “抓挠行为”也许具有求偶信号的功能 (Thomas, 2002)。这是因为红耳龟的雌龟并不是求偶活动的发起者, 其“抓挠行为”本身就不存在传递求偶信息的作用; 此外, 黑化雄性个体比非黑化雄性个体的体型更大、年龄更老, 可能在通讯行为的表达上更有经验, 能够传递包含多层次意图的信号, 而非简单的传递求偶交配需求的信息 (Lovich *et al.*, 1990b)。所以, 红耳龟的通讯行为所表达信号的功能具有性别差异并可能随个体发育 (年龄改变) 而改变 (Thomas & Altig, 2006)。

6 攻击行为

红耳龟有时会相互攻击, 黑化的雄龟尤其更具攻击性。在俄克拉荷马州的观察显示, 生活于溪流深潭的红耳龟种群中, 通常会有一只黑化的雄龟占据优势地位 (Lovich *et al.*, 1990b)。在实验室条件下, 黑化个体会通过撕咬、推挤、撞击等方式攻击同等大小的同种或异种的其他个体, 黑化个体在求偶时相比其他雄性也占据优势, 表现为拥有更多的撕咬和追逐行为 (Lardie, 1983; Thomas, 2002)。

Lindeman (1999) 利用望远镜在肯塔基州的湖泊中观察研究了包括红耳龟在内的 4 种淡水龟在争夺晒背场所时所表现出的攻击行为。红耳龟会用嘴撕咬, 脖颈撞击, 前、后肢推挤, 以及爬跨到其他个体背甲等方式来进行攻击。当红

耳龟个体间展开争斗时, 通常是较大个体获胜, 较小个体被推挤到一边、掉落水中或主动选择逃避。红耳龟主动攻击优雅伪龟 *Pseudemys concinna* 的获胜概率为 80%, 优雅伪龟主动攻击红耳龟的获胜概率为 67%; 红耳龟主动攻击镰斑图龟 *Gratemys pseudogeographica* 的获胜概率为 85%, 镰斑图龟主动攻击红耳龟的获胜概率为 67%; 红耳龟主动攻击矩斑图龟 *G. ouachitensis* 的获胜概率为 67%, 而矩斑图龟未表现出主动攻击红耳龟的行为。整体上, 红耳龟的攻击性及攻击能力均强于其他 3 种龟, 并且在争斗中大个体更占优势。

7 求偶与交配行为

Carr (1952), Ernst 和 Barbour (1972), Jackson 和 Davis (1972) 已对红耳龟的求偶、交配行为进行了详细描述。其高度仪式化的求偶活动在水中进行, 并且是随着雄性找到雌性开始的。当一只雌龟被发现, 雄龟便开始尾随雌龟并嗅闻其泄殖孔, 然后游到这只雌龟前方, 面向雌龟, 伸展前臂, 前足外翻。随后, 雌龟停留下来, 雄龟开始用它的长爪去抓挠雌龟头一侧靠近眼睛的部位。雌龟缩回头并闭上眼睛。一段时间后, 雄龟停止抓挠雌龟的脸, 移动到雌龟的背后并骑在雌龟的背上。雌性红耳龟在整个求偶过程中是被动的, 表现为缓慢沉入水底。一个复杂的求偶活动由以下部分组成: 1) 雄龟伸展、转动前爪使之与其颈部平行; 2) 雄龟将前爪移动到雌龟眼睛前方; 3) 雄龟用前爪靠近或接触到雌龟头部进行抓挠; 4) 雄龟将前爪停留在雌龟眼睛前方并停止步骤 3; 5) 雄龟的前爪离开雌龟的眼眶区域。交配时雄龟降下它的尾部, 经过雌龟背甲后缘与其尾部交缠, 二者的泄殖腔口相对。然后雄龟缩回其头部和前肢直至二者的角度合适, 为保持姿势有时雄龟会划动前肢。射精后尾部很快分开, 雄龟伸展头部和四肢, 然后迅速游到水面, 整个交配过程可能长达 15 min。

8 筑巢行为

在美国原产地有对红耳龟的巢址选择和筑巢行为的详细描述。Cagle (1937) 在田纳西州对红耳龟产卵习性的研究中发现 1 只雌龟沿着一条 15 m 的小路挖了 6 个不同的洞穴才找到 1 个合适的巢址, 这是因为在筑巢过程中往往会遇到石块、植物根系或其他异物, 因此雌龟通常会挖数个洞穴。红耳龟的产卵巢址通常坐落在土壤不泥泞并且有一些杂草保护的、阳光可以照射到的陆地中且距水源最近的地点, 但有些雌龟会移动到离水域环境 1.6 km 远的地方去寻找一个适合的产卵场所 (Cagle, 1950)。在佛罗里达州, 雌龟很少会移动到距水源超过 180 m 的地方去筑巢, 因为公路、稠密植被等障碍物导致产卵地集中于水边 (Carr, 1952)。在路易斯安那州, 由于大面积的沼泽中很少有合适的产卵地, 雌龟可能需要移动数千米去寻找理想的巢址, 堤岸、水沟和铁路路基通常会集中的产卵地 (Ernst & Barbour, 1972)。

红耳龟的筑巢行为多发生在清晨或黄昏 (Cagle, 1937)。雌龟利用后肢挖掘巢穴, 如果地表太硬, 雌龟会排尿来润湿

(Taylor, 1935)。巢穴的大小由雌龟体型决定, 实际形状则受土壤类型的限制, 在松软湿润的土地上, 其巢穴呈卵圆形, 洞口直径约为洞深的四分之一; 在坚硬的土地上, 其巢穴呈球形, 洞口直径相对更小(Carr, 1952)。挖掘巢穴的过程会持续 26~187 min (Cagle, 1950)。产卵时间间隔约 40 s (Cahn, 1937), 产卵完毕后雌龟用后肢和腹甲将松土推回巢穴, 然后再次排尿后返回水中(Cagle, 1950)。

参考文献:

- 刘丹, 史海涛, 刘宇翔, 等. 2011. 红耳龟在我国分布现状的调查[J]. 生物学通报, 46(6): 18-21.
- 马凯, 李闯, 史海涛, 等. 2013. 海南万泉河琼海段外来物种红耳龟与本地种中华条颈龟家域的比较研究[J]. 动物学杂志, 48(3): 331-337.
- 史海涛, 龚世平, 梁伟, 等. 2009. 控制外来物种红耳龟在中国野生环境蔓延的态势[J]. 生物学通报, 44(4): 1-3.
- Auth DL. 1975. Behavioral ecology of basking in the yellow-bellied turtle, *Chrysemys scripta scripta* (Schoepff) [D]. Florida: University of Florida.
- Bodie JR, Semlitsch RD. 2000. Spatial and temporal use of floodplain habitats by lentic and lotic species of aquatic turtles[J]. *Oecologia*, 122(1): 138-146.
- Burke VJ, Greene JL, Gibbons JW. 1995. The effect of sample size and study duration on meta-population estimates for slider turtles (*Trachemys scripta*) [J]. *Herpetologica*, 51(4): 451-456.
- Cagle FR. 1937. Egg laying habits of the slider turtle (*Pseudemys troostii*), the painted turtle (*Chrysemys picta*), and the musk turtle (*Sternotherus odoratus*) [J]. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 12(1): 87-95.
- Cagle FR. 1944. Home range, homing behavior and migration in turtles [M]. Ann Arbor: University of Michigan Press: 1-34.
- Cagle FR. 1946. The growth of the slider turtle, *Pseudemys scripta elegans* [J]. *American Midland Naturalist*, 36(3): 685-729.
- Cagle FR. 1950. The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troostii* (Holbrook) [J]. *Ecological Monographs*, 20(1): 31-54.
- Cagle FR. 1955. Courtship behavior in juvenile turtles [J]. *Copeia*, (2): 307-308.
- Cahn AR. 1937. The turtle of Illinois [J]. *Illinois of Biological Monographs*, 35(1): 12-20.
- Carr AF. 1952. Handbook of Turtles: The Turtles of the United States, Canada, and Baja California [M]. New York: Cornell University Press: 99-506.
- Carr JL. 2008. Terrestrial foraging by two species of semiaquatic turtles (Testudines: Emydidae) [J]. *The Southwestern Naturalist*, 7(4): 748-752.
- Clark DB, Gibbons JW. 1969. Dietary shift in the turtle *Pseudemys scripta* (Schoepff) from youth to maturity [J]. *Copeia*, (4): 704-706.
- Cloudsley-Thompson JL. 1982. Rhythmic activity in young red-eared terrapins (*Pseudemys scripta elegans*) [J]. *British Journal of Herpetology*, 6(2): 188-194.
- Collins JT. 1982. Amphibians and Reptiles in Kansas (2nd ed) [M]. Kansas: Lawrence University Press: 356-357.
- Degenhardt WG, Christiansen JL. 1974. Distribution and habitats of turtles in New Mexico [J]. *The Southwestern Naturalist*, 19(1): 21-46.
- Dreslik MJ, Kuhns AR. 2000. Early season basking in the red-eared slider, *Trachemys scripta* [J]. *Transactions of the Illinois State Academy of Science*, 93(2): 215-220.
- Ernst CH, Barbour RW. 1972. Turtles of the United States [M]. Lexington: University of Kentucky Press: 176-179.
- Ernst CH, Lovich JE. 2009. Turtles of the United States and Canada (2nd ed) [M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press: 111-635.
- Gibbons JW, Greene JL, Congdon JD. 1990. Temporal and spatial movement patterns of sliders and other turtles [M] // Gibbons JW. Life History and Ecology of the Slider Turtle. Washington DC: Smithsonian Institution Press: 202-215.
- Gibbons JW. 1970. Terrestrial activity and the population dynamic of aquatic turtles [J]. *American Midland Naturalist*, 83(2): 404-414.
- Gong SP, Wang FM, Shi HT, et al. 2014. Highly pathogenic *Salmonella* Pomona was first isolated from the exotic red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) in the wild in China: Implications for public health [J]. *Science of the Total Environment*, 468-469(2014): 28-30.
- Gopar-Canales KL, Miranda-Anaya M, Moreno-Sáenz E, et al. 2010. Circadian locomotor activity in the juvenile red eared turtle *Trachemys scripta elegans*: free running and entrainment [J]. *Biological Rhythm Research*, 41(4): 305-312.
- Gröning J, Hochkirch A. 2008. Reproductive interference between animal species [J]. *Quarterly Review of Biology*, 83(3): 257-282.
- Hammond KA, Spotila JR, Standora EA. 1988. Basking behavior of the turtle *Pseudemys scripta*: Effects of digestive state, acclimation temperature, sex, and season [J]. *Physiological Zoology*, 61(1): 69-77.
- Hart DR. 1983. Dietary and habitat shift with size of red-eared turtles (*Pseudemys scripta*) in a southern Louisiana population [J]. *Herpetologica*, 39(3): 285-290.
- Hutchison VH, Vinegar A, Kosh RJ. 1966. Critical thermal maxima in turtles [J]. *Herpetologica*, 22(1): 32-41.
- Jackson CG, Davis JD. 1972. A quantitative study of the courtship display of the red-eared turtle, *Chrysemys scripta elegans* (Wied) [J]. *Herpetologica*, 28(1): 58-64.
- Janzen FJ, Paukstis GL, Brodie ED III. 1992. Observations on basking behavior of hatchling turtles in the wild [J]. *Journal of Herpetology*, 26(2): 217-219.
- Jarling C, Scarperi M, Bleichert A. 1989. Circadian rhythm in the temperature preference of the turtle, *Chrysemys (=Pseudemys) scripta elegans*, in a thermal gradient [J]. *Journal of Thermal Biology*, 14(4): 173-178.
- Kofron CP, Schreiber AA. 1987. Observations on aquatic turtles in a northeastern Missouri Marsh [J]. *The Southwestern Naturalist*, 32(4): 517-521.
- Kramer M, Burghardt GM. 1998. Precocious courtship and play in emydid turtles [J]. *Ethology*, 104(1): 38-56.
- Kraus F. 2009. Alien Reptiles and Amphibians: A Scientific Compendium and Analysis [M]. Dordrecht: Springer: 58-75.
- Lardie RL. 1980. Winter activity of *Chrysemys scripta elegans* (Wied-

- Neuwied) in north central Texas[J]. Bulletin of the Oklahoma Herpetological Society, 4(1): 72-76.
- Lardie RL. 1983. Aggressive interactions among melanistic males of the red-eared turtles, *Pseudemys scripta elegans* (Wied)[J]. Bulletin of the Oklahoma Herpetological Society, 8(1): 105-177.
- Lee DS. 2005. Reptiles and amphibians introduced into the Bahamas; a potential conservation crisis[J]. Bahamas Journal of Science, 12(2): 2-6.
- Lindeman PV. 1999. Aggressive interactions during basking among four species of emydid turtles[J]. Journal of Herpetology, 33(2): 214-219.
- Lovich JE, Garstka WR, Cooper WE. 1990a. Female participation in courtship behavior of the turtle *Trachemys s. scripta* [J]. Journal of Herpetology, 24(4): 422-424.
- Lovich JE, Garstka WR, McCoy CJ. 1990b. The development and significance of melanism in the slider turtle[M]// Gibbons JW. Life History and Ecology of the Slider Turtle. Washington DC: Smithsonian Institution Press: 233-254.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, et al. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species; A Selection from the Global Invasive Species Database[M/OL]. Auckland, New Zealand; IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG), 1-12. [2012-08-10]. <http://www.issg.org/publications.htm#worst100>.
- Morris MA. 1976. Courtship-like behavior of immature turtles[J]. Herpetological Review, 7(1): 110-111.
- Parker WS. 1984. Immigration and dispersal of slider turtles *Pseudemys scripta* in Mississippi farm ponds[J]. American Midland Naturalist, 112(2): 280-293.
- Parker WS. 1990. Colonization of a newly constructed farm pond in Mississippi by slider turtles and comparisons with established populations [M]// Gibbons JW. Life History and Ecology of the Slider Turtle. Washington DC: Smithsonian Institution Press: 216-222.
- Parmenter RR, Avery HW. 1990. The feeding ecology of the slider turtle [M]// Gibbons JW. Life History and Ecology of the Slider Turtle. Washington DC: Smithsonian Institution Press: 257-266.
- Seidel ME. 2002. Taxonomic observations on extant species and subspecies of slider turtles, genus *Trachemys* [J]. Journal of Herpetology, 36(2): 285-292.
- Shen L, Shi HT, Wang RP, et al. 2011. An invasive species red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) carrying *Salmonella* Pathogens in Hainan island[J]. Molecular Pathogens, 2(4): 28-32.
- Shi HT, Parham JF, Fan ZY, et al. 2008. Evidence for the massive scale of turtle farming in China[J]. Oryx, 42(1): 147-150.
- Taylor EH. 1933. Observations on the courtship of turtles[J]. University of Kansas Science Bulletin, 21(2): 269-271.
- Taylor EH. 1935. Arkansas amphibians and reptiles in the Kansas University Museum[J]. University of Kansas Science Bulletin, 22(2): 207-218.
- Thomas RB, Altig R. 2006. Characteristics of the foreclaw display behaviors of female *Trachemys scripta* (Slider Turtles) [J]. Southeastern Naturalist, 5(2): 227-234.
- Thomas RB, Vogrin N, Altig R. 1999. Sexual and seasonal differences in behavior of *Trachemys scripta* (Testudines: Emydidae) [J]. Journal of Herpetology, 33(3): 511-515.
- Thomas RB. 2002. Conditional mating strategy in a long-lived vertebrate: ontogenetic shifts in the mating tactics of male slider turtles (*Trachemys scripta*) [J]. Copeia, (2): 456-461.
- Tucker JK. 2000. Body size and migration of hatchling turtles: inter- and intraspecific comparisons [J]. Journal of Herpetology, 34(4): 280-293.
- Tucker JK. 2001. Nesting red-eared sliders (*Trachemys scripta elegans*) exhibit fidelity to their nesting areas[J]. Journal of Herpetology, 35(4): 661-664.
- van Dijk PP, Iverson JB, Shaffer HB, et al. 2011. Turtles of the world, 2011 update; annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status[M/OL]// Rhodin AGJ, Pritchard PCH, van Dijk PP, et al. Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises; A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs No. 5, pp. 000.165-000.242, doi:10.3854/crm.5.000. checklist.v4.2011. <http://www.iucn-tftsg.org/cbfit/>.
- Wang J, Shi HT, Hu SJ, et al. 2013. Interspecific differences in diet between introduced red-eared sliders and native turtles in China[J]. Asian Herpetological Research, 4(3): 190-196.
- Webb RG. 1961. Observations on the life histories of turtles (genus *Pseudemys* and *Gratemys*) in Lake Texoma, Oklahoma[J]. American Midland Naturalist, 65(1): 193-214.
- Williams T. 1999. The terrible turtle trade [J]. Audubon, 101(2): 46-48.
- Willmore WG, Storey KB. 2005. Purification and properties of the glutathione s-transferases from the anoxia-tolerant turtle, *Trachemys scripta elegans* [J]. FEBS Journal, 272(14): 3602-3614.