

地下鼠生物学特征及其在生态系统中的作用

张堰铭

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

刘季科*

(浙江大学生命科学学院, 杭州, 310027)

摘要: 地下鼠生活型、行为、种群结构的特殊性, 决定了此类动物对植被、土壤及生态系统作用的多样性。地下挖掘能改变土壤的物理环境, 导致土壤类型、发育速率、营养可利用性、微地形等的变化。地下啃食直接影响植物的形态、丰富度、种间竞争、植被类型和物种多样性、生物量及群落结构组成等, 植物对植食性动物的防御策略具有更明显的化学防卫特性。地下鼠与其他植食性动物种间竞争、空间利用等关系密切, 是食肉动物重要的食物资源。地下鼠对生态系统生产力、空间异质性、营养结构和循环、碳素储存以及微量气体释放等生物地球化学过程均能产生重要影响, 显示出有别于地面植食性动物的重要性和不可替代性。

关键词: 地下鼠; 生物学特征; 生态系统; 生物地球化学循环; 植物化学防卫

中图分类号: Q958.113 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1050(2002)02-0144-11

地下鼠 (subterranean rodents) 是一类终生营地下生活的植食性小哺乳动物^[1,2]。在全世界, 此类动物主要包括仓鼠科 (Cricetidae)、囊鼠科 (Geomyidae)、瞎鼠科 (Spalacidae)、竹鼠科 (Rhizomyidae)、八齿鼠科 (Octodontidae)、栉鼠科 (Ctenomyidae)、滨鼠科 (Bathyergidae) 等物种, 广泛分布于亚洲、非洲、美洲、欧洲大陆的热带草原、草原、干旱及半干旱灌丛^[2~4]。与大型有蹄类比较, 地下鼠体重相对较小, 但由于营地下生活, 因而, 对生态系统结构及功能的作用, 显示出有别于地面植食性动物的特征和不可替代性。Mielke 认为, 地下鼠是改变北美草地生物地球化学特征最直接的驱动力, 地下挖掘活动是其栖息地区土壤起源的重要原因^[4]。Grinnell 则指出, 若由于某种原因导致地下鼠种群灭绝, 那么生活在该地区植物生命的价值将会迅速贬值^[5]。

在不同的时、空尺度上, 地下鼠对生态系统生产力、空间异质性、营养结构可产生重要作用。地下鼠的挖掘活动不仅可改变土壤的物理环境, 同时, 又能导致与之相关的土壤类型、发育速率、营养可利用性、微地形等非生命环境的变化。地下啃食能直接影响植物的形态、丰富度、种间竞争、植被类型和物种多样性等。这些特征的改变, 更使

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30170170); 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (No. KSCX2-1-03, KSCX2-SW-103); 中国科学院海北高寒草甸生态系统开放站资助项目 (110981651)

作者简介: 张堰铭 (1964 -), 男, 博士, 主要从事动物生态学及进化生态学研究。

收稿日期: 2000-11-20; **修回日期:** 2001-08-20

*通讯作者

包括昆虫、小哺乳动物和大型有蹄类等植食性动物，在行为、种群密度等作出相应的变化。

1 地下鼠的生物学特征

地下鼠一般都有发达的前肢，利于挖掘；视觉退化，嗅觉及听觉发达。此类动物全年活动，分布于高纬度寒冷地区的种类无冬眠现象，而热带草原地区的种类也无夏眠现象^[6,7]。地下鼠主要通过挖掘获得食物，且在不同季节储存食物。地下鼠所有的行为及活动都是在其建造的洞道系统中完成。地下鼠有复杂而完善的洞道系统，洞道及地面土丘所占面积之和接近其栖息地表面积的 20% ~ 30%^[8~10]；建造洞道系统及维持系统畅通是极其耗能的过程，Vleck 估计，地下鼠每挖掘 1 单位长度所消耗的能量相当于体重相同地面鼠行走相同距离消耗能量的 360 ~ 3 400 倍^[11]。这种高耗能，使地下鼠对食物的选择受到严格的限制^[11,12]。作为草地初级消费者，尽管地下鼠体重较小（60 ~ 900 g），但由于其终年活动，且其活动必须依靠挖掘而支付高额能量，因而，需要更多的能量用于维持其基本的生命活动。Gettinger 计算，在 Chaparral 地区，通过地下鼠种群的能流为 2 200 MJ ha⁻¹ yr⁻¹^[13]；在北美高山草甸地区，通过地下鼠种群的能流至少为 1 100 MJ ha⁻¹ yr⁻¹^[12]。该能流值已超过栖息于同一地区其他地面活动的小哺乳动物，与某些大型有蹄类相近。

地下鼠食性具有明显的泛化特征。其取食的植物种类丰富而广泛，食物中含有一年生、多年生单子叶及双子叶植物的根、茎，亦有灌木、乔木的根^[9,12,14~17]。地下鼠依靠挖掘洞道接近可利用植物，在取食过程中，不仅啃食植物的地下根、茎，还将整株植物拖入洞内，取食植物的地上部分，偶而，也在洞道开口处取食植物的地上部分。尽管，地下鼠食性泛化，食物谱范围较广，但其在取食中对不同植物仍存在一定的选择性。土壤营养条件充分，初级生产力高是该类动物偏爱选取栖息的主要地区，该地区大多数植物为地下鼠的主要食物^[18~21]。许多实验表明，地下鼠对杂类草的喜食程度大于禾本科植物，而有多汁营养储存器官的双子叶种类则是其最喜食的植物^[15,16,22]。

全世界约有 30 余种营地下生活的啮齿动物^[7]，尽管在分类系统上隶属于不同的科、属，亲缘关系较远，广泛分布在低海拔的热带大草原、草原、干旱半干旱灌丛及高海拔的高山草原、矮草草原、高寒草甸等，环境差异极大。然而，由于生活型的相似性及基本相同的生存方式，这些动物的形态和行为学特征在进化中表现出高度的趋同现象。不同物种在不同地区，种群密度有较大差异。在北美草原，囊鼠（*Thomomys bottae*）种群密度最高可达 200 只/hm²，平均密度为 50 ~ 100 只/hm²^[22]；在高寒草甸地区，高原鼯鼠种群最高密度达 70 只/hm²，平均密度为 10 ~ 20 只/hm²^[23]。

地下鼠特殊的生活型、行为及种群结构，使其对植被、土壤及生态系统的作用存在明显的多样性。地下挖掘洞道、啃食植物、损伤植物根系，以及洞道内不断积累排泄物，这些活动在短时期或长时期内，直接或间接影响到植被、土壤和生态系统的其他组分。个体对栖息地不同程度的利用，个体间的强烈攻击行为，种群空间结构的聚集分布^[2,24]，都将对植被、土壤和生态系统结构的影响具有明显的时空动态。地下鼠活动引起环境异质性的变化对植物物种多样性的变异有着极为重要的作用^[18,19,21,25]。

2 地下鼠对土壤、植被的作用

地下鼠通过挖掘及将土壤推至地表形成土丘是此类动物对土壤最直接、最明显的影响。建造地下隧道系统和维持系统的畅通,地下鼠每年都将挖掘大量的土壤,推至地表,形成土丘。Andersen 报道,囊鼠推至地表的土量约为 $1 \sim 8.5 \text{ kg/m}^2 \cdot \text{yr}^{-1}$ ^[3], Grinnell 估计,在 Yosemite 国家公园,囊鼠形成的土丘总重至少为 $8\,000 \text{ T/yr}$ ^[5]。在高寒草甸地区,高原鼯鼠年推土量为 $1\,024 \text{ kg/ind}$ ^[26]。

土丘表面植物区系明显不同于其周围环境^[8,18,19,27,28]。不同年份及季节的土丘,植物群落组成也有明显差异^[27,29,30]。土丘表面植物群落的优势种常为杂类草或一年生植物^[18,19,21,25,28,31]。就地下鼠对植物群落多样性的影响而言,目前普遍认为,土丘的形成给许多所谓的“机会种”植物提供了入侵的空间和机会,在演替过程中这些植物能被其他植物逐渐替代^[18,27,32]。在不同的演替阶段,由于新斑块的形成,使不同生活型的植物得以共生。然而,这种解释尚未被严格的实验加以证实^[32]。

植物的竞争关系包括植物生活史特征的差异,如入侵能力^[33],以及对资源需求的不同等^[34,35]。与未干扰地区比较,地下鼠形成的土丘,土壤的物理和化学特性存在明显的差异,由于土丘斑块土壤营养资源的不同,在很大程度上,土丘有利于不同植物的生长。

土丘的土壤硬度、水分等特征也明显不同于其周围未受干扰的地区^[3,36]。在某些地区,土丘土壤氮、磷、钾等营养成分显著高于其周围环境^[37~39],而在另外一些地区,则明显低于周围环境的结果^[25,27,39,40]。Huntly 等认为,正是土丘营养成分的差异和植物生活史特征的不同,特别是植物迁移能力和混合生长能力,以及对资源竞争的差异,确立了不同植物在不同演替阶段的优势地位^[7]。

土壤营养成分是决定植被生产力及植物生长的关键因素。地下鼠的挖掘活动,可改变土壤的垂直分布,促使营养成分发生强烈变化。在北美 Cedar Creek 地区,土壤营养成分随土层深度迅速下降^[41]。囊鼠在取食中,将地下营养贫瘠的土壤推至地表,在土壤营养再分配的过程中,创造了新的营养成分低于周围环境的斑块。在高寒草甸地区,虽然土壤营养成分也随土层深度迅速下降^[42],但高原鼯鼠将土壤推至地面数月后,形成新的营养成分高于周围环境的土丘斑块^[43]。对此现象可解释为,高寒草甸地区,寒冷的气候条件不利于地下深层微生物的代谢活动和土壤的矿化作用^[44,45],推至地表的土壤,易受日光照射,表面温度升高;土壤疏松透气性良好,使微生物活性增强,促进了土壤的矿化作用。

地下鼠挖掘引起土壤营养成分垂直与水平方向的变化,在许多方面影响着植物对土壤营养资源的可利用性。营养成分水平方向的变化,可增加植物对土丘及土丘边缘氮素的利用效率;挖掘使土壤的垂直结构发生变化,使土壤营养成分的异质性显著增加;挖掘使光照条件、土壤营养成分以及限制植物生长的因子发生变化。

光照条件与土壤营养成分的改变,对促进植物生长,提高物种多样性有重要的意义。由于挖掘可解除植物对土壤营养资源和光可利用性的限制,因而,地下鼠挖掘是导致植物多样性增加的主要原因。在未干扰植被地区,土壤营养主要用于植物生长,形成植株高大和较高的地上生物量,导致光的穿透性减弱,使生活于群落下层的植物,对光

的可利用性降低，进而，增强对地下土壤营养成分的竞争。地下鼠通过挖掘活动，创立无植被或植被稀疏斑块，有利于解除植物在资源和空间竞争中的相互抑制作用。

地下鼠的栖息地区，不同植物对光和土壤营养成分的可利用性存在较大差异，但利用的水平明显高于未栖息地区。植物对光和土壤营养成分利用之间的负相关关系得到缓解，可使植物在更大范围内利用资源。即使不同植物对光和土壤营养成分的利用存在较大差异，仍能使更多物种共存，因此，在此类动物栖息地有较高的物种多样性^[34,35,46,47]。

地下鼠挖掘引起植物对不同资源可利用性的改变，进而影响植物地上生物量及群落的组成。Cedar Creek 地区，囊鼠土丘及土丘周围，一年生杂类草种类丰富度及物种多样性明显高于其他地区，而多年生禾草的生物量则显著下降^[40]。在高寒草甸地区，高原鼯鼠土丘植物种类明显不同于其他地区，但多样性指数低于未干扰地区，在土丘周围多年生禾草的生物量显著增加^[29,31,43]。显然，在高寒草甸地区，气候寒冷，植物生长期短，种子成熟率低^[48]，限制了植物在短时期内对裸露地的利用。

地下鼠的挖掘活动可改变植物群落的演替速率。由于早期演替的典型植物，生长速度快，迁移速率高，Tilman 由此认为，地下鼠能降低植被的演替速率^[35]。而 Andersen 等则认为，囊鼠的挖掘活动不仅增加土壤表面的营养成分，在提高环境异质性的同时，可加速植被的演替^[37]。在高寒草甸地区，高原鼯鼠挖掘造成禾草生物量显著下降，杂类草种群丰富度增加，演替停留于杂类草阶段^[49]。

在挖掘中，地下鼠并不是将所有的土壤都推至地表。其中，挖掘出的一部分土壤用于填堵旧洞道，维修洞道系统。这种填堵对洞道上方不同根系类型植物的生长具有重要的生态学意义^[20,50]。Andersen 等发现，在囊鼠的挖掘中，约有 41% ~ 87% 的土壤被用于填堵旧的洞道，填堵量为 30 000 cm²/d^[37]；土壤回填，使土壤容重、营养成分等发生显著的变化。

地下鼠挖掘、运送及混合土壤，使之以更多、更精细的途径对土壤发育产生强烈的作用。储存食物而又未利用的粮仓，洞道内排泄物的集中处，均可形成营养成分相对较高的土壤层，其可利用性明显高于周围环境的斑块。Zinnel 发现，囊鼠粮仓顶部至地表 60 cm 的土壤层的营养成分显著高于附近地区，地下生物量明显增加，地下根的分布更深^[17]。在长期的土壤发育过程中，地下鼠的挖掘对该过程有重要的促进作用。地面土丘的堆积，使地表微地形特征发生变化^[4,51~53]，土丘内部生态学特征明显不同于周围环境^[4,51,54]，土壤营养产生较大变化^[4,5,55,56]，植物群落组成、初级生产力明显增加或减少^[4,49,51,57]，同时，对其他植食性动物，特别是小哺乳动物的食物选择、栖息地利用、种间竞争等可产生一定的生态效应^[54,57]。

3 地下鼠对植物的消费及植物的化学防卫

许多研究表明，地下鼠的挖掘活动可增加其喜食植物的种群丰富度。一年生、多年生杂类草在地下鼠栖息地内迅速增加^[10,18,21,22,40,56]。在 Cedar Creek，植物群落演替的早期阶段，大多数物种都是囊鼠喜食的植物^[16,21]。囊鼠通过挖掘活动，有效地减缓了植被的演替速率^[19,21,58]，在某些特定条件下，地下鼠的活动能增加其环境中食物的可利用性^[7]。尽管，目前已有的实验数据支持这一理论假设，但其它地区的研究结论与该假

设并不完全一致，甚至相悖。

在高寒草甸地区，土丘早期演替阶段的植物，除少数物种外，大多数植物并不为高原鼢鼠所喜食，如兰石草 (*Lancea tibetica*)、乳白香青 (*Anaphalis lactea*)、细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、萼果香蒿 (*Elsholtzia calycocarpa*)、甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、柔软紫菀 (*Aster flaccidus*)、三裂叶碱毛茛 (*Halerpestes tricuspis*) 等。这些植物在入侵能力、对土壤营养成分和光的利用效率等生理学特性方面存在一定的差别^[29,31,59]，但具有一个共同的特点，植株内含有大量的次生化合物。过度放牧可导致高原鼢鼠种群增长^[60]，家畜过度啃食能严重地影响植物对光资源的竞争，光资源利用效率高的植物，生长发育受到抑制，植物地上部分的生长趋于低矮型，引起植物物理防卫特性增强。与此同时，植物种间对地下营养物质的竞争加剧，直根类植物在地下营养物质竞争中获得较大优势，但也可作为高原鼢鼠提供丰富的食物资源。高原鼢鼠种群增长过程中，直根类的地下根部分或全部被啃食后，其生活能力急剧下降，在与其他植物的竞争中处于明显的劣势，随演替进程的发展，逐渐被其他物种所替代。在高原鼢鼠栖息地区，细叶亚菊、萼果香蒿、甘肃马先蒿、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)、兰石草等为群落优势种。群落地上部分的冠层高度明显低于原生植被，上层的细叶亚菊、萼果香蒿、甘肃马先蒿等植株含有大量次生化合物，对家畜的适口性极差，家畜偶尔误食可引起强烈的中毒反应，下层的鹅绒委陵菜极耐践踏。地下部分浅层以细叶亚菊、甘肃马先蒿、鹅绒委陵菜的根茎为主。其中，细叶亚菊根分泌的单萜类次生化合物对单子叶植物种子萌发有显著的抑制作用^[61]，这有利于增强其在群落中的优势地位，同时可减少群落中植物的可利用性。细叶亚菊对高原鼢鼠取食量有显著的抑制作用，这种作用主要来源于其所含的单萜类次生化合物。显然，高原鼢鼠栖息地植物群落物种在发生重大更替的同时，植物的生理、生态学特征除光合效率高、吸收土壤营养能力较强外，在功能方面，其防御对策具有更明显的化学防卫特性。

4 地下鼠对全球变化的贡献

人类活动是引起全球变化的主要因素^[62,63]。在过去的几千年，各种社会经济活动，已完全改变农田、草原、森林的景观特征，动、植物群落结构及功能亦发生根本性的变化^[64,65]。就动物本身而言，在其自身活动中，通过呼吸、消化、排泄粪便等不断地向大气环境释放二氧化碳、甲烷等温室气体^[66,67]。动物个体大小、行为、食性特征等差异，在生态系统中构成不同的营养等级^[68,69]。动物通过处理土壤有机物、食草以及其他活动，如地下鼠挖掘洞道，海狸修筑水坝等，均对生态系统产生重要作用^[70]。植被的改变可引起动物群落的急剧变化，由此产生许多不可预测的生态后果。植物防卫及动物种间竞争所引起的动物种群数量的变动，对生态系统营养循环、碳素储存以及微量气体释放等有着极其重要的意义^[70]。

过度放牧是草地植被退化的基本原因之一，其对全球气候变化的影响也是巨大的^[70]。放牧不仅直接改变了植物群落的结构及功能，而且对动物调整种间竞争关系、选择新的栖息环境等产生不同程度的影响^[38]。在高寒草甸地区，高原鼢鼠种群数量与放牧强度呈显著的正相关关系^[60]。伴随高原鼢鼠种群数量增加，地下挖掘活动加剧，含有次生化合物的植物大量繁衍，进而有效地抵御高原鼢鼠的过度啃食。其中，以细叶

亚菊、萼果香薷等植物为优势种的群落能显著降低高原鼯鼠的取食量，达到抑制其剧烈的挖掘活动的目的。然而，细叶亚菊所含单萜类和萼果香薷所含薄荷类次生化合物^[71]就是重要的温室气体^[72]，在抵御高原鼯鼠啃食的同时，不断挥发、释放，从而增加大气层温室气体的浓度。另外，细叶亚菊所含单萜类次生化合物，具有加强土壤的反硝化，增加 N_2O 的排放量的作用^[73]。显然，高原鼯鼠的啃食在改变植物群落结构和防御功能的同时，植物成倍地增加了向大气排放次生化合物类的温室气体，促进了土壤 N_2O 的排放，在更深的层次对全球变化产生直接或间接的作用。

地下鼠挖掘活动对土壤生物地球化学特征的影响与任何地上食草动物无法比拟的。高原鼯鼠长期栖息地区，土壤有机质和水分含量显著减少，植被高度及盖度降低，表明地下挖掘活动对全球变化可产生明显的正反馈效应^[74,75]。地下啃食能改变植物根、叶的分配比例，促使地下根系向表层化发展。由于土壤表层温度相对较高，微生物活性强，因而，营养循环速率明显增加^[27]，最终导致碳素从土壤向大气流动的净流量，对全球气候变暖形成正反馈作用。在高寒草甸地区，高原鼯鼠地下挖掘不仅造成土壤干旱、肥力下降，长时期低植被盖度或裸露地可进一步导致土壤盐碱化，这种变化对全球气候变暖是否存在正或负反馈，目前尚不清楚。

5 地下鼠与其他动物的种间关系

长期以来，由于地下鼠对栖息地物理环境和植被的改变，因此，生态学家认为，地下鼠的挖掘活动对其他植食性动物种群密度、栖息地利用等有着重要的作用。地下鼠也是其他食肉类动物主要的食物资源。

在全世界，由于地下鼠频繁的活动常引起有害昆虫种群数量大爆发。在 Cedar Creek 地区，囊鼠土丘密度与蝗虫种群密度呈显著的正相关关系，而其他生物及非生物环境，如植物地上生物量、盖度、多样性以及土壤营养成分的变化等均不与蝗虫种群密度呈显著的相关关系^[71]。

实验证明，在 Cedar Creek，囊鼠与蝗虫种间存在着内在的紧密联系。伴随土壤肥力的增加，蝗虫种群迅速增长。但在非囊鼠分布区，种群密度则在达到高峰后，迅速下降。与此相反，在囊鼠分布地区，蝗虫可长时期维持于较高的种群密度。这种一个主要食草群对另一个主要食草群的纯粹的正反馈效应，表明囊鼠挖掘活动对物理环境条件的改变是调节 2 个种群间关系的关键因素。囊鼠挖掘地下洞道、在地面形成土丘，不断创立土壤、植被异质性斑块，这对蝗虫在自然界的生存发展有极大的益处。蝗虫偏爱产卵于裸露的土壤表面，大多数产于囊鼠土丘上的蝗虫卵可获得充足的营养^[76]，能极显著地提高其卵和幼虫的成活率^[77]。因此，囊鼠土丘能明显地增加蝗虫卵的孵化率及幼体的成活率，导致该地区种群密度高于其它地区。囊鼠和蝗虫在北美地区均被视作有害物种^[78]，二者这种相互促进的正反馈效应，对自然和农业生态系统能量、物质循环具有巨大的冲击作用。

植食性无脊椎动物与地下鼠之间也存在密切的关系。食地上或地下植物的无脊椎动物被化学杀虫剂灭杀后，该地区地下鼠的取食活动明显增加，说明作为食物的植物可利用性对调节植食性动物种间关系具有重要的作用。地下鼠取食活动显著增加，反映出其它植食性无脊椎动物去除后，植物生物量及可利用性等有着显著的提高^[79]。

地下鼠对其他脊椎动物行为、种群密度等也存在重要影响。地下鼠的废弃洞道通常被其他小型动物作为巢穴而利用,如两栖类、爬行类、鸟类以及某些小哺乳动物等^[80]。在高寒草甸地区,高原鼫鼠每年在挖掘新洞道的同时,都废弃大量的旧洞道。生活于该地区的一些鸟类和其他小哺乳动物,如褐背地鸦 (*Pseudopodoces humilis*)、高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)、甘肃鼠兔 (*Ochotona cansus*)、根田鼠 (*Microtus oeconomicus*) 等,均不同程度地利用废弃洞道作为其栖息和繁育后代的巢穴。利用高原鼫鼠废弃洞道,不仅可在筑巢过程节省大量能量,同时,可使不善于挖掘的物种,充分利用废弃洞道复杂的结构系统,有效地躲避天敌的袭击,既减小能量消耗,又增加其生存的安全性。地下鼠全年活动,在不同季节储存大量食物,而这些食物并非由其自身单独消耗。储存食物的很大一部分被一些鸟类、其他哺乳动物以及蛇类等所掠夺^[81~83]。地下鼠也是其他食肉动物重要的食物资源,北美地区囊鼠和其他小哺乳动物种群数量是猫头鹰、郊狼繁殖成功的重要因素^[82]。在高寒草甸地区,由于气候或灭鼠干扰作用,致使高原鼠兔种群数量急剧下降,栖息于该地区的艾虎 (*Mustel eversmanni*) 食物中高原鼫鼠的比例显著增加^[84]。

总之,由于地下鼠生活型的特殊性,其能量分配策略及在进化中形成的生活史特征完全不同于地面活动的植食性小哺乳动物;在不同的时、空尺度上,对生态系统生产力、空间异质性、营养结构和循环、碳素储存以及微量气体释放等生物地球化学过程均能产生重要影响,显示出有别于地面植食性动物的重要性和不可替代性;这些特征的改变,可对包括昆虫、小哺乳动物和大型有蹄类等植食性动物,在栖息地选择、斑块利用、种间竞争等产生强烈的作用。

参考文献:

- [1] Ellerman J R. The subterranean mammals of the world [J]. *Trans R Soc S Afr*, 1956, 35: 11 - 20.
- [2] Nevo A. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1979, 10: 269 - 308.
- [3] Andersen D C. Below - ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals [J]. *Q Rev Biol*, 1987, 62: 261 - 286.
- [4] Mielke H W. Mound building by pocket gophers (Geomysidae): their impact on soil and vegetation in North America [J]. *J Biogeogr*, 1977, 4: 171 - 180.
- [5] Grinnell J. The burrowing rodents of California as agents in soil formation [J]. *J Mammal*, 1923, 4: 137 - 149.
- [6] 周文扬, 龚丰满. 高原鼫鼠活动与巢区的初步研究 [J]. *兽类学报*, 1990, 10 (1): 31 - 39.
- [7] Huntly N, Louye R S. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms [J]. *Bioscience*, 1988, 38: 786 - 793.
- [8] Hobbs R J, Mooney H A. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance [J]. *Oecologia*, 1985, 67: 342 - 351.
- [9] Hooven E F. Pocket gopher damage on ponderosa pine plantations in southwestern Oregon [J]. *J Wildl Manage*, 1971, 35: 346 - 353.
- [10] Turner G T, Hansen R M, Rrid V H, Tietjen H P, Ward A L. Pocket gophers and Colorado mountain rangeland [A]. *Colorado State University Experiment Station Bulletin* [C], 554S, Fort Collins, 1973.
- [11] Vleck D. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae* [J], *Physiol Zool*, 1979, 52: 122 - 136.
- [12] Anderson D C, MacMahon J A. Population dynamics and bioenergetics of a fossorial herbivore, *Thomomys talpoides* (Rodentia: Geomyidae), in a spruce - fir sere [J]. *Ecol Monogr*, 1981, 51: 179 - 202.

- [13] Gettinger R D. Energy and water metabolism of free - ranging pocket gophers , *Thomomys bottae* [J] . *Ecology* , 1984 , 65 : 740 - 751.
- [14] Andersen D C. *Geomys bursarius* burrowing patterns : influence of season and food patch structure [J] . *Ecology* , 1987 , 68 : 1306 - 1318.
- [15] Bandoli J H. Factors influencing seasonal burrowing activity in the pocket gopher , *Thomomys bottae* [J] . *J Mammal* , 1981 , 62 : 293 - 303.
- [16] Behrend A F , Tester J R. Feeding ecology of the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) in east-central Minnesota [J] . *Prairie Nat* , 1988 , 20 : 99 - 107.
- [17] Zinnel K C. Telemetry studies of the ecology of plains pocket gophers in east-central Minnesota [D] . Ph. D. dissertation , University of Minnesota , Minneapolis , 1988.
- [18] Hobbs R J , Gulmon S L , Hobbs V J , Mooney H A. Effects of fertilizer addition and subsequent gopher disturbance on a serpentine annual grassland community [J] . *Oecologia* , 1988 , 75 : 291 - 295.
- [19] Inouye R S , Huntly N J , Tilman D , Tester J R. Pocket gophers , vegetation , and soil nitrogen along a successional sere in east central Minnesota [J] . *Oecologia* , 1987 , 72 : 178 - 184.
- [20] Reichman O J , Smith S C. Impact of pocket gopher burrows on overlying vegetation [J] . *J Mammal* , 1985 , 66 : 720 - 725.
- [21] Tilman D. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient [J] . *Oecologia* , 1983 , 60 : 285 - 292.
- [22] Williams L R , Cameron G N. Food habits dietary preferences of attwater s pocket gopher , *Geomys attwateri* [J] . *J Mamm* , 1986 , 67 (3) : 489 - 496.
- [23] 梁杰荣 . 灭鼠后高原鼠兔和中华鼯鼠的数量恢复 [A] . 见 : 夏武平主编 . 高寒草甸生态系统第 1 集 [C] . 兰州 : 甘肃人民出版社 , 1982 . 93 - 100.
- [24] 宗浩 , 樊乃昌 , 丁福溪 . 高寒草甸生态系统优势鼠种高原鼯鼠和高原鼠兔种群空间格局的研究 [J] . *生态学报* , 1991 , 11 (2) : 125 - 129.
- [25] Spencer S R , Cameron G N , Eshelman B D , Cooper L C , Williams L R. Influence of pocket gopher mounds on a Texas coastal prairie [J] . *Oecologia* , 1985 , 66 : 111 - 115.
- [26] 王权业 , 樊乃昌 . 高原鼯鼠的挖掘活动及其种群数量统计方法的探讨 [J] . *兽类学报* , 1987 , 7 (4) : 283 - 290.
- [27] McDonough W T. Revegetation of gopher mounds on aspen range in Utah [J] . *Great Basin Nat* , 1974 , 34 : 267 - 274.
- [28] Williams L R , Cameron G N. Effects of removal of pocket gophers on a Texas coastal prairie [J] . *The American Midland Naturalist* , 1986 , 115 : 216 - 223.
- [29] 张堰青 , 周兴民 . 鼯鼠土丘植物群落多样性和演替规律的研究 [J] . *生态学报* , 1994 , 14 , Supp . , 42 - 49.
- [30] Foster M A , Stubbendieck J. Effects of the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) on rangeland [J] . *J Range Manage* , 1980 , 33 : 74 - 78.
- [31] 王刚 , 杜国祯 . 鼯鼠土丘植被演替过程中种的生态位分析 [J] . *生态学杂志* , 1990 , 9 (1) : 1 - 6.
- [32] Hobbs R J , Hobbs V J. Gophers and grasslands : a model of vegetation response to patchy soil disturbance [J] . *Vegetatio* , 1987 , 69 : 141 - 146.
- [33] Shmida , Ellner S. Coexistence of plant species with similar niches [J] . *Vegetatio* , 1985 , 58 : 29 - 55.
- [34] Tilman D. Resource Competition and Community Structure [M] . Princeton : Princeton University Press , 1982 . 296.
- [35] Tilman D. Plant Strategies and the Structure and Dynamics of Plant Communities [M] . Princeton : Princeton University Press , 1988.
- [36] Grant W E , French N R , Folse L J. Effects of pocket gopher mounds on plant production in a shortgrass prairie ecosystem [J] . *Southwest Nat* , 1980 , 2 : 215 - 224.
- [37] Andersen D C , MacMahon J A. Plant succession following the Mount St. Helens volcanic eruption : facilitation by a burrowing rodent , *Thomomys talpoides* [J] . *Am Midl Nat* , 1985 , 114 : 62 - 69.
- [38] Grant W E , Mcbeayer J F. Effects of California as agents in soil formation [J] . *J Mammal* , 1981 , 4 : 137 - 149.

- [39] Koide R T, Huenneke L F, Mooney H A. Gopher mound soil reduces growth and affects ion uptake of two annual grassland species [J]. *Oecologia*, 1987, 72: 284 - 290.
- [40] Inouye R S, Huntly N J, Tilman D, Tester J R, Stillwell M A, Zinnel K C. Old-field succession on a Minnesota sand plain [J]. *Ecology*, 1987, 68: 12 - 26.
- [41] Inouye R S, Huntly N J, Tilman D. Response of *Microtus pennsylvanicus* to vegetation fertilized with various nutrients, with particular emphasis on sodium and nitrogen concentrations in plant tissues [J]. *Holarct Ecol*, 1987, 10: 110 - 113.
- [42] 乐炎舟, 左克成, 张金霞, 赵宝莲, 王在模, 郭建华. 海北高寒草甸生态系统定位站的土壤类型及其基本特点 [A]. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统第1集 [C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 19 - 33.
- [43] 王权业, 边疆晖, 施银柱. 高原鼫鼠土丘对矮嵩草草甸植被演替及土壤营养元素的作用 [J]. 兽类学报, 1993, 13 (1): 31 - 37.
- [44] 王启兰, 李家藻. 1991. 高寒草甸生态系统不同植被土壤真菌生物量的测定 [A]. 高寒草甸生态系统 [C]. 北京: 科学出版社, 1991. 267 - 274.
- [45] 王在模, 乐炎舟, 陈伟民. 高山草甸土氮挥发的研究 [A]. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统第3集 [C]. 北京: 科学出版社, 1991. 219 - 227.
- [46] Chabot B F, Mooney H A. Physiological of North American Plant Communities [M]. London: Chapman & Hall, 1985.
- [47] Tilman D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nutrient gradients [J]. *Ecol Monogr*, 1987, 57: 189 - 214.
- [48] 杨福国, 陆国泉, 史顺海. 高寒矮嵩草草甸结构特征及其生产量 [J]. 高原生物学集刊, 1985, 4: 49 - 56.
- [49] 肖运峰, 梁杰荣, 沙渠. 高寒草甸弃耕地内鼠类的数量配置及对植被演替的影响 [J]. 兽类学报, 1982, 2 (1): 73 - 80.
- [50] Laundre J W. Effects of small mammal burrows on water infiltration in a cool desert environment [J]. *Oecologia*, 1993, 94: 43 - 48.
- [51] Cox G W, Roig V G. Argentinian Mima mounds occupied by *ctenomyid* rodents [J]. *J Mammal*, 1986, 67: 428 - 432.
- [52] Cox G W, Lovegrove B G, Siegfried W R. The small atone content of mima - like mounds in the South African Cape region [J]. *Catena*, 1987, 14: 165 - 176.
- [53] Scheffer V B. Do fossorial rodents originate Mima-type microrelief [J]? *Am Midl Nat*, 1958, 59: 505 - 510.
- [54] Cox G W, Cakahu C G. Mima mound microtopography and vegetation pattern in Kenyan savannas [J]. *J Trop Ecol*, 1985, 1: 23 - 36.
- [55] Hole F D. Effects of animals on soil [J]. *Geoderma*, 1981, 25: 75 - 112.
- [56] Laycock W A, Richardson B Z. The long-term effects of pocket gopher control on vegetation and soils of a subalpine grassland [J]. *J Range Manage*, 1975, 28: 458 - 462.
- [57] Ross B A, Tester J R, Breckenridge W J. Ecology of mima-type mounds in northwestern Minnesota [J]. *Ecology*, 1968, 49: 172 - 177.
- [58] Huntly N, Inouye R S. Small mammal populations of an old-field chronosequence: successional patterns and associations with vegetation [J]. *J Mammal*, 1987, 68: 739 - 745.
- [59] 师生波, 贲桂英, 韩发. 矮嵩草草甸植物群落生长的初步研究 [A]. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统第3集 [C]. 北京: 科学出版社, 1991. 69 - 74.
- [60] 刘季科, 王溪, 刘伟, 聂海燕. 藏系绵羊实验放牧水平对啮齿动物群落作用的研究, I. 啮齿动物群落结构和功能的分析 [A]. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统第3集 [C]. 北京: 科学出版社, 1991. 9 - 22.
- [61] 白雪芳, 张宝琛, 甄润德, 顾立华. 生化他感作用与高寒草甸人工草场自然退化现象的研究, V. 细叶亚菊挥发油对垂穗披碱草种子萌发和幼苗酶活性的影响 [A]. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统第3集 [C]. 北京: 科学出版社, 1991. 63 - 68.
- [62] Ojima D S, Valentine D W, Mosier A R, Parton W J, Schimel D S. Effect of land use change on methane oxidation in temperate forest and grassland soils [J]. *Chemosphere*, 1993, 26: 675 - 685.

- [63] Ojima D S, Galvin K A, Turner B L. The global impact of land-use change [J]. *Bioscience*, 1994, 44: 300 - 304.
- [64] Clark W C, Richards J, Flint E. Human transformations of the earth's vegetation cover: past and future impacts of agricultural development and climatic change [A]. In Rozenzweig C, Dickinson R eds. *Climatic-Vegetation Interactions* [C]. Proceedings of a workshop held at NASA/ Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD, 27 - 29 January 1986. 54 - 59.
- [65] Houghton J T, Jenkins GJ, Ephraums J J. *Climate Change: The IPCC Scientific Assessment* [M]. New York: Cambridge University Press, 1990.
- [66] Jarvis S C, Lovell, Panyides R. Patterns of methane emission from excreta of grazing animals [J]. *Soil Biol Biochem*, 1995, 27: 1581 - 1588.
- [67] Lodman D W, Branine M E, Carnean B R. Estimates of methane emissions from manure of US cattle [J]. *Chemosphere*, 1993, 26: 189 - 199.
- [68] 张晓爱, 邓合黎. 生态系统的组织理论: 食物链动态论与互惠共生 - 控制论 [J]. *动物学研究*, 1996, 17: 429 - 436.
- [69] Cohen J. *Community Food Webs: data and theory* [M]. New York: Springer-Verlag, 1990.
- [70] Bridgham S C, Johnston C A, Pastor J, Updegraff K. Potential feedbacks of Northern Wetlands on Climate Change [J]. *Bioscience*, 1995, 45 (4): 262 - 274.
- [71] 杨永昌. 藏药志 [M]. 西宁: 青海人民出版社, 1991.
- [72] Lerdau M, Pamela M, Ray F, Russell M. Ecological controls over monoterpene emissions from Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) [J]. *Ecology*, 1995, 76 (8): 2640 - 2647.
- [73] 杜伊光, 李家藻, 师治贤, 杨涛. 高寒草甸生态系统土壤微生物反硝化作用引起氮素损失的研究 [A]. 见: 海北定位站主编. 高寒草甸生态系统第4集 [C]. 北京: 科学出版社, 1995. 219 - 227.
- [74] Harte J, Shaw R. Shifting dominance within a montane vegetation community: Results of a climate-warming experiment [J]. *Science*, 1995, 267 (5199): 876 - 800.
- [75] Harte J, Rawa A, Price V. Effects of manipulated soil microclimate on mesofaunal biomass and diversity [J]. *Soil Biol Biochem*, 1996, 28 (3): 313 - 322.
- [76] Goldberg R J. Goldenrod, grasshoppers, and the distribution of *Epicauta pennsylvanica* (Coleoptera: melidae) [D]. Ph. D. Dissertation, Minneapolis: University of Minnesota, 1986.
- [77] Dempster J P. The population dynamics of grasshoppers and locusts [J]. *Biol Rev*, 1963, 38: 490 - 529.
- [78] Capinera J I, Sechrist T S. Grasshoppers (Acrididae) of Colorado: identification, biology and management. Colorado State University Experiment Station Bulletin 584S, Fort Collins. 1982.
- [79] Shure D J. Insecticide effects on early succession in an old-field ecosystem [J]. *Ecology*, 1971, 52: 271 - 279.
- [80] Vaughan T A, Hansen R M. Experiments on interspecific competition between two species of pocket gophers [J]. *Amer Midland Nat*, 1964, 72: 444 - 452.
- [81] Franklin A B. Breeding biology of the great gray owl in southeastern Idaho and northwestern Wyoming [J]. *Condor*, 1988, 90: 689 - 696.
- [82] Fichter E G S, Sather J H. Some feeding patterns of coyotes in Nebraska [J]. *Ecol Monogr*, 1955, 25: 1 - 37.
- [83] Hisaw F L, Goyd H K. The bull snake as a natural enemy of onjurious rodents [J]. *J Mammal*, 1926, 7: 200 - 205.
- [84] 周文扬, 魏万红. 艾虎种群动态及其影响因素的研究 [J]. *高原生物学集刊*, 1994, 12: 161 - 171.

THE BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SUBTERRANEAN RODENTS AND THEIR ROLES IN ECOSYSTEM

ZHANG Yanming

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

LIU Jike

(College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310027)

Abstract : The modifications of ecosystem structure, function and chemical defense of plant dealing with the underground grazing of subterranean rodents were focused in this paper. Their biological characteristics in different areas were reviewed. The relationships among subterranean rodents, soil, vegetation, and other mammals were discussed and the potential strategies of plant defense and feedback to global change were explored. Subterranean rodents would cause dramatic changes in ecosystem structures and functions because of their particularity in life style, behavior and population structure in nature. With the physical environments of soil being intensively altered by their underground excavating in spacial and temporal scales, the type, development, nutrition availability and microgeography. The underground grazing directly caused many character changes of plants in morphology and life history, leading to the obvious differences such as population abundance, interspecific competition, vegetation, species diversity, biomass and community structure. The strategies of plant defense in community had distinct chemical defense properties. Subterranean rodents were closely connected with other herbivorous mammals in interspecific competition, especially in spacial availability. They were important food resources for other carnivores in food web. In short, the effects of subterranean rodents on the biochemistry process, which contained ecosystem productivity, spatial heterogeneity, nutrition structure and cycling, carbon deposition and trace gas releasing were so intensive that were essential and unsubstitutable in nature.

Key words : Subterranean rodents; Biological characteristics; Ecosystem; Biogeochemical cycling; Chemical defense of plant