

荒漠生态系统鼠类对土壤和植被的扰动效应*

蒋慧萍^{1,2} 杨维康^{1**} 胡祚均³

(¹ 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ² 中国科学院研究生院, 北京 100039; ³ 新疆林业学校, 乌鲁木齐 830011)

摘要 干扰形成的斑块对荒漠生态系统时空异质性的维系和发展具有重要意义。鼠类作为生物干扰的重要代表, 是荒漠生态系统斑块形成的主要来源, 它们已从生理、形态、行为进化出一系列特点适应了荒漠生态系统的严酷环境, 同时其挖掘、采食行为也深刻影响着荒漠生态系统的环境。本文主要从鼠类活动对土壤(包括土壤发生过程、土壤斑块的形成、土壤理化性质)和植物群落(包括物种多样性、生产力、植物种子)的扰动效应做了归纳总结, 旨在阐明鼠类在荒漠生态系统中的作用。

关键词 鼠类; 荒漠生态系统; 扰动; 土壤; 植物群落

中图分类号 Q142 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2007)04-0561-06

Disturbance effect of rodents on soil and vegetation in desert ecosystem. JIANG Hui-ping^{1,2}, YANG Wei-kang¹, HU Zuo-jun³(¹ *Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China*; ² *Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*; ³ *Xinjiang Forestry School, Urumqi 830011, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(4): 561–566.

Abstract: Disturbance-caused patch is of significance in the development and maintenance of temporal and spatial heterogeneity in desert ecosystem, while rodents are the important representatives of bio-disturbance, being a major source of patch formation in desert ecosystem. Rodents have evolved a series of physiological, morphological, and behavioral characteristics to adapt the asperity of desert environment, and their excavating and feeding activities also deeply affect the environment of desert ecosystem. This paper summarized the disturbance effect of rodents on soil (pedogenesis, patch formation, and physical and chemical properties) and vegetation (species diversity, productivity, and seed dispersion), aimed to illustrate the contributions of rodents activities to desert ecosystem.

Key words: rodent; desert ecosystem; disturbance; soil; vegetation.

1 引言

荒漠生态系统(desert ecosystem)是地球上最为干旱的地区, 一般年降水量只有 50~150 mm, 年蒸发量却在 2 500~3 000 mm, 最热月平均温度达 40℃, 最高温度高达 46℃~57℃。植物群落以梭梭(*Haloxylon ammodendrom*)、白梭梭(*Haloxylon persicum*)等超旱生小乔木以及半木本植物, 如霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)、盐节木(*Halocnemum strobil-*

laceum)等为优势物种, 超旱生草本植物和短命植物也具有一定的季节优势。生物种类极度匮乏, 种群密度稀少, 植被丰富度极低(蔡晓明, 2001)。经典生态学观点认为, 环境胁迫和气候变化是决定荒漠生态系统植物群落物种组成和植物丰富度的基本因素(Beatley, 1974)。然而, 在过去的 20 年中, 更格卢鼠(*Dipodomys spectabilis*)、八齿鼠(*Octodon degus*)及吐科吐科鼠(*Ctenomys* sp.)的掘洞和采食行为显著影响着植被演替、群落生产力和物种丰富度(Moroka *et al.*, 1982; Chew & Whitford, 1992; Guo, 1996; Gutiérrez *et al.*, 1997; Campos *et al.*, 2001)。另一些研究发现, 囊鼠科(Geomyidae)、更格卢鼠的掘洞行为对土壤的形成、透气和混合、增加水分向土壤的渗

* 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-343)和中国科学院西部之光资助项目(20034020)。

** 通讯作者 E-mail: yangwk@ms.xjb.ac.cn

收稿日期: 2006-06-15 接受日期: 2006-12-09

透性、养分分布等都有辅助作用(Mielke, 1977; Andersen & Kay 1999; Kerley *et al.*, 2004), 这对维护荒漠生态系统的功能均起到重要作用。Chew 等(1970)对灌木荒漠生态系统中小型哺乳动物能流量分析表明, 能流有 55% 通过更格卢鼠, 22% 通过食草的长耳兔(*Lepus*), 6.5% 通过以昆虫为食的鼠类传递。可见, 在荒漠生态系统的能流过程中, 鼠类起着至关重要的作用。

鼠类活动对土壤性质、植物群落结构和物种组成的影响在北美 Chihuahuan 荒漠(Guo, 1996; Kerley *et al.*, 2004)、南美智利的海岸(Contreras & Gutiérrez, 1991)以及阿根廷(Branch *et al.*, 1996; Campos *et al.*, 2001)已研究较多。另外, 澳大利亚开展了其它啮齿类, 如: 欧洲兔(*Oryctolagus cuniculus*)对荒漠植被影响的研究(Eldridge & Myers, 2001)。欧亚温带荒漠开展了大沙鼠(*Rhombomys opimus*)掘洞对植物群落的影响(杨维康等, 2006)。此外, 国内还开展了高原鼢鼠(*Myospalax baileyi*)对高寒草甸生态系统植被(张堰铭和刘季科, 2002a, 2002b)、土壤硬度(王权业和樊乃昌, 2000)的影响, 以及森林生态系统啮齿类对植物种子扩散、更新的影响(张知彬, 2001; 路纪琪等, 2004; 肖治术和张知彬, 2004; 程瑾瑞和张知彬, 2005)。基于此, 本文综述了荒漠鼠类活动对土壤和植被的扰动效应, 以及对荒漠生态系统特性和过程的影响, 旨在阐明鼠类在荒漠生态系统中的作用。

2 荒漠鼠类的生物学特性

荒漠生态系统环境条件极端严酷, 但是, 在自然选择压力下, 荒漠鼠类已从生理、形态、行为等诸多水平表现出相应的适应特征。为应对荒漠地区高温, 大沙鼠在夏季避开炎热正午, 活动表现出双峰型(孙儒泳, 2001)。此外, 大沙鼠还能浓缩尿, 尿的含盐量可达 23%, 粪便极干燥(蔡晓明, 2001)。更格卢鼠洞穴内的空气相对湿度几乎接近饱和状态, 这极有利于鼠类维持体内水分平衡(Kay & Whitford, 1978)。荒漠鼠类大脑中普遍存在的多核细胞可能与调节水分代谢的抗利尿激素有关, 其调控机制有助于减少水分丧失(Mares, 1993)。

荒漠鼠类通常具有发达前肢, 利于挖掘, 它们挖掘复杂完整的洞道系统, 尤其是地下鼠, 其洞道及地面土丘所占面积之和接近栖息地表面积的 20% ~ 30%(Whitford & Key, 1999)。沙鼠(*Meriones hurria-*

nae)还将洞穴和洞道系统作为卸载自身体内热量的“库”(Prakash, 1997)。荒漠鼠类可在洞道中应对季节性火灾, 更格卢鼠甚至能躲避原子弹爆炸(Anderson & Allred, 1964)。荒漠鼠类还利用土丘和洞道侦查、预防天敌(King, 1959)、贮藏食物(Chew & Whitford, 1992)、繁殖育幼(Jones, 1984)和通讯交流(Randall *et al.*, 2000)等。

3 荒漠鼠类对土壤的扰动(pedoturbation)效应

3.1 荒漠鼠类对土壤发生过程的影响

荒漠鼠类通过挖掘将土壤推至地表形成土丘, 这是对土壤最直接、最明显的影响方式。为建造地下通道系统并维持其畅通, 以及取食植物的块茎、块根等地下部分, 鼢八齿鼠(*Spalacopus cyanus*)每年都将挖出 3.2 t 土壤推至地表, 形成土丘, 占地 92.4 m²。据推测, 按照这个速度, 几十年后便可将智利 Fray Jorge 国家公园地表的土壤翻新替换(Contreras *et al.*, 1993)。甘肃鼢鼠(*Myospalax cansus*)种群密度较高时, 挖掘的土丘面积占中国西北部整个灌丛干草原地表的 40%(Hongo, *et al.*, 1993)。塔尔沙漠的沙鼠(*Tatera robusta*)群每天运移达 1.04×10^6 kg · m⁻² 的土壤(Fitzwater & Prakash, 1969)。

荒漠鼠类的挖掘活动, 可导致土层中形成很多大小不同的洞穴, 这对土壤的透水性、通气性和紧实度均有很大影响。而且, 鼠类以及其它掘土动物可能是将可溶物(土壤养分)从 10 ~ 200 cm 深度运移至地表, 也是将不溶物推至地表风化的惟一机制(Abaturrov, 1972)。更格卢鼠能分选出 2 ~ 6 cm 直径的钙质结砾岩并推至地表, 导致钙素富集(Johnson, 1990)。每只囊鼠(*Thomomys bottae*)每年能从洞道中挖掘并推出 1.05×10^5 kg · hm⁻² 土壤至地表(Cox, 1990)。鼠类的这种挖掘过程可使土层上下翻动, 一方面机械地混合了土壤的物质组成; 另一方面造成地表微地形的改变, 从而使土壤中的水、气、热量状况和物质转化都受到很大影响, 进而使土壤组成和性质发生变化(Mielke, 1977; Whitford & Key, 1999), 并影响植物生长和微生物分布格局(Abaturrov, 1972)。

3.2 荒漠鼠类对土壤斑块(patchiness)形成的影响

Forman 和 Godron(1981)在观察和比较各种不同景观的基础上, 认为斑块(缀块)是泛指与周围环境在外貌或性质上不同, 并具有一定内部匀质性的空间单元。荒漠鼠类的挖掘过程充分混合了土壤,

增加了土壤内部匀质形,其贮藏食物、排泄粪便的过程影响了洞区土壤的水分和养分分布(Moroka, *et al.*, 1982)。在上述因素的共同作用下,可在洞区形成各剖面水分、养分、盐分含量均与周围基质存在差异的土壤斑块(Desmet & Cowling, 1999)。

荒漠生态系统土壤相对贫瘠,土壤氮素含量是制约荒漠植物生长的关键因素(Mun & Whitford, 1990)。更格卢鼠贮藏食物、排泄粪便导致洞区土壤有机质和氮素含量显著增高(Guo, 1996)。地下鼠的挖掘更是释放了土壤营养物质,改变了土壤的垂直结构,使土壤营养物质的异质性显著增加(张堰铭和刘季科, 2002c)。上述过程不但为1年生草本定居创建了有利条件,而且促进了1年生植物的生长(Guo, 1996)。此外,更格卢鼠创建的大小不等的土壤斑块由于有机质含量丰富、温度适宜,也成为微生物生存和繁衍的良好场所(Hawkin & Nicoletto, 1992; Hawkin, 1996)。

斑块的结构特征对生态系统的生产力、养分循环和水土流失等过程都有重要影响。景观中不同类型、不同大小的斑块可导致物种丰富度、生物量在空间分布上不同(郭建国, 2000)。鼠类扰动亦影响沉积物质输送以及土壤侵蚀,进而可能在较大尺度上改变地貌(Whitford & Key, 1999)。但是,目前在该领域的工作多为小尺度短期研究,缺乏中、大尺度上的中、长期研究(Whitford & Key, 1999)。

3.3 荒漠鼠类对土壤理化性质的影响

许多研究表明,鼠类挖掘洞穴混合土壤的过程,能有效改变土壤质地和结构、水分渗透、矿物质在土壤层次的分布、有机质的矿化率、地表径流等(Mielke, 1977; Andersen & Kay, 1999; Kerley, *et al.*, 2004)。

Mielke(1977)在北美的研究表明,囊鼠科鼠类的栖息地多为沙壤土,同一区域,无鼠类扰动的对照区中壤土占较大比例。土壤质地的变化,直接影响土壤的持水力和含水量,进而影响植物生长。Ross等(1968)认为,即使囊鼠洞区存在少量有机质,也能够促进其形成较多土壤团聚体,有良好团聚体结构的土壤,具有高度的蓄水保肥能力,在植物生长期间能不断调节植物对水分、养分、空气、温度的需要。Andersen和Key(1999)在分析更格卢鼠对荒漠草地土壤的扰动效应后,表明洞区样方和对照样方土壤穿透能(penetrability)存在显著差异,鼠类适度扰动的区域所需穿透能最小,对照区所需土壤穿透能较

高,这可能由于鼠类扰动导致土壤容重降低所致。Grinnell(1923)发现,在过度放牧地区,囊鼠挖掘、置换表土和亚表土的过程,有助于疏松土壤。

Carlson和White(1987, 1988)发现,黑尾草原犬鼠(*Cynomys ludovicianus*)洞区土壤pH值升高,是由于它们将深层含石灰质的土壤搬运至地表所致,磷素含量也高于周围地区,这主要源于其粪便以及死后骨骼的分解导致磷素积累。艾氏林鼠(*Hodomys alleni*)排泄的粪便,使得洞区土壤溶解盐(Ca^{2+} 、 HCO^+ 、 NO_3^-)高于无鼠区域(Greene & Reynard, 1932)。然而,也有研究表明,鼠类活动与土壤的化学性质没有必然联系。Contreras等(1993)研究发现,鼯八齿鼠洞区和对照区的pH值、N、P、有机质含量并无显著差异。Kerley等(2004)对比分析了囊鼠洞区样方和对照样方土壤的pH、电导率、Mg、Ca、Na离子的吸附率、有机碳含量、硝酸氮含量、P、K的含量。结果表明,洞区样方土壤中Mg、Ca、K、硝态氮浓度虽然高于对照样方,但是除了K元素含量有显著差异外,其余则无显著差异。由此,他们认为,囊鼠的扰动属于短期干扰(short-term disturbance),对改变土壤的性质不起作用或者仅起较小作用,而短期扰动和长期扰动(long-term disturbance)所导致的结果之间存在明显差异(Whitford & Key, 1999)。Mun和Whitford(1990)在墨西哥的研究也证实,更格卢鼠世代居住的洞系、短期居住及无鼠类扰动的区域,其土壤性质明显不同。

可见,荒漠鼠类的活动深刻影响着土壤的许多理化性质及成土过程,其影响程度依赖于鼠类活动的时间、程度等因素。鼠类扰动形成的土壤斑块,其容重、水分渗透率及持水量、养分含量等均存在差异,会进一步影响其它生物群落的结构和组成。

4 荒漠鼠类对植物群落的扰动效应

4.1 荒漠鼠类对植物群落物种丰富度和多样性的影响

干扰对生物群落物种丰富度、多样性影响的研究已有很多(Boeken *et al.*, 1998; Branch *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2001)。生物因素和非生物因素的共同作用为逃逸种(refuge species)创建了新的机遇,从而在大的空间区域上导致更多的物种共存(Denslow, 1980)。荒漠鼠类以及其它小型哺乳动物主要通过2种方式影响植物群落:1)挖掘释放扰动区域内部现存资源,并促进扰动区内部植物繁殖体

(地下芽)的更新(Contreras & Gutiérrez, 1991);2)利用洞穴截获扰动区外部资源(风力和地表径流带来的水分、养分、种子),并为种子的萌发、生长提供适宜场所(Boekon *et al.*, 1998)。

Guo(1996)在北美 Chihuahuan 荒漠的研究表明,更格卢鼠在洞区所造就的微环境维系了独特的植物群落,经扰动后的植物物种多样性明显提高。Gutiérrez 等(1997)在智利的研究发现,八齿鼠的挖掘、采食活动将使当地灌木盖度降低,1年生植物的竞争力提高,其多样性和生产力也明显增加。尽管多数研究表明,荒漠鼠类掘洞有益于1年生植物的生长(Wood, 1969; Moroka *et al.*, 1982; Guo, 1996),不利于灌木的生长,但 Chew(1992)在 Chihuahuan 荒漠研究表明,更格卢鼠对杂酚丛(*Larrea tridentate*)灌木的生长、开花、结实和存活均产生了有益的影响,掘洞不但没有导致灌木衰败,反而使其更加茁壮。Branch(1996)在南美大草原研究表明,平原鼯(*Lagostomus maximus*)灭绝后,植物物种多样性也随之改变。>30%的景观格局由以多种开阔的非禾本草植物转变为以针茅属(*Stipa*)为主的丛生禾草(Branch, 1996)。可见,鼠类对当地植物群落的结构、组成、物种多样性、丰富度等特征有重要影响。Schiffman(1994)在加州的研究表明,大更格卢鼠(*Dipodomys ingens*)的挖掘和采食行为导致地中海型杂草的入侵及本地1年生植物的消亡。因此,在恢复退化生态系统及制定管理措施时,有必要处理好鼠类扰动和植物入侵的关系(Whitford & Key, 1999)。

4.2 荒漠鼠类对植物群落生产力的影响

荒漠鼠类的挖掘使光照条件、土壤营养成分以及限制植物生长的因子发生变化,因此不仅改变了植物群落的物种组成、物种丰富度,也解除了植物对土壤营养资源和光利用性的限制(张堰铭和刘季科, 2002c)。Contreras(1991)在智利对鼯八齿鼠的研究表明,洞区植物总生物量比无扰动对照区高60%。但是,该鼠类采食的地下鳞茎植物与周围环境无鼠类扰动的区域比较,其生物量并未减少,究其原因,虽然鼯八齿鼠采食该植物,但其挖掘却促进了该地下鳞茎植物种子的萌发,这是对该物种造成伤害的一种和谐补偿(Contreras & Gutiérrez, 1991)。Mun 和 Whitford(1990)在墨西哥的研究表明,春季更格卢鼠洞区和对照区的1年生植物地上生物量分别为(133.3 ± 5.9) $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和(25.6 ± 6.3) $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,

夏季分别为(172.7 ± 7.3) $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和(98.4 ± 2.3) $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,均显著高于对照区。春季和夏季洞区的地下生物量也显著高于对照区,而且洞区植物根系比对照区植物根系深。然而,更格卢鼠的挖掘活动却显著降低了多年生植物的地上生物量。

4.3 鼠类对植物种子的影响

种子从离开母体到建成幼苗的过程始终受动物活动的影响。鼠类对植物种子的作用,既有大量取食消耗不利的一面,又有将其扩散到适于发芽、建成幼苗地点的有利一面(路纪琪, 2004; 程瑾瑞和张知彬, 2005)。扩散后种子的命运各异,有些种子在扩散后就被立即取食,有些种子在扩散后被遗弃在地表,而另一些种子则被埋藏在洞穴中,部分被贮藏的种子最终逃脱动物的取食和微生物的破坏,从而萌发,建成幼苗。动物贮食可分为分散贮藏和集中贮藏,与集中贮藏相比,分散贮藏对植物繁殖体的扩散更为有利(肖治术和张知彬, 2004)。可见,鼠类贮藏种子,一方面能调节食物的时空分布,提高其在食物缺乏期的生存概率;另一方面能为种子萌发提供适宜条件,促进植物扩散。于是,植物与贮食动物形成了一种协同进化关系(肖治术和张知彬, 2004)。

以上研究表明,鼠类通过挖掘、采食以及贮藏等对荒漠生态系统植物群落的结构、物种组成、生产力等特征产生深远影响。这一过程实现的原因,Guo(1996)认为有3点:1)空间异质性。鼠类扰动形成的独特土壤斑块,为当地植物提供了有效的养分、水分等因素,促进了植物的生长;2)适度干扰假说。鼠类过度扰动和无扰动区域,植物物种多样性较低,但适度扰动区域,物种多样性最高;3)鼠类采集食物的同时,促进了植物种子的萌发和生长,其结果导致二者形成稳定的共存关系(Contreras & Gutiérrez, 1991),鼠类贮藏种子的过程,促进了植物的扩散,二者又形成稳定的协同进化关系(程瑾瑞和张知彬, 2005)。

5 荒漠鼠类对其它生物群落的扰动效应

鼠类建造的精巧而复杂的洞穴还为在荒漠生态系统生存的其它脊椎、无脊椎动物提供了生存空间(Ceballos *et al.*, 1999)。黑尾草原犬鼠的洞穴正是许多哺乳动物、鸟类、爬行动物、两栖动物、节肢动物躲避天敌的“庇护所”(Sharps & Uresk, 1990),与此同时,对大多数猛禽和食肉兽而言,黑尾草原犬鼠也是食物链的关键环节(Koford, 1958; Sharps & Uresk,

1990; Ceballos *et al.*, 1993)。Ceballos 等(1993)对比分析了黑尾草原犬鼠洞穴内外小型哺乳动物的物种丰富度,结果表明,1种食谷动物(*Perognathus flavus*)和3种食草动物(*Spermophilus spilosoma*、*Sigmodon fulviventer*和*Neotoma albigula*)仅仅出现在该鼠洞穴内。Kinlaw(1999)认为,穴居动物之间可能存在共生关系(commensal),并将其进一步分为严格共生(obligate)和非严格共生(non-obligate)。鼠类活动和真菌在其洞区的大量出现有重要联系(Hawkin, 1996)。更格卢鼠洞区的某些真菌,能够产生大量的抗生素,使该鼠类免遭寄生虫侵扰。某些真菌大量寄生在被贮藏的种子里,改变了食物的营养成分(Frisvad *et al.*, 1987),产生了鼠类生长所需的维生素(Domsch *et al.*, 1980)和其它营养物质。Hawkin(1996)推测,更格卢鼠和某些真菌可能也存在共生关系。鉴于黑尾草原犬鼠的生态学地位,许多学者将其视为“关键种”(keystone)(Miller *et al.*, 1994)和“生态系统工程师”(ecosystem engineer)(Weltzin *et al.*, 1997)。

6 结 语

综上所述,荒漠鼠类挖掘洞穴绝非仅在地表增添“土丘”和“洞口”,实则对整个荒漠生态系统和荒漠景观产生深远影响。对荒漠生态系统诸多物种而言,它们是一种巨大且重要的资源(Kinlaw, 1999)。本文针对近期荒漠鼠类的活动对荒漠生态系统土壤、植被的扰动效应做一简要总结,以期为将来国内开展该领域的研究工作提供启示和参考。目前,国内外在该领域开展的研究工作多为短期和小地理尺度上的研究,缺乏长期和中、大地理尺度上的分析。为深入理解鼠类对荒漠生态系统生态过程和景观功能的扰动效应,有必要在该领域开展长期、大地理尺度的观测,尤其是鼠类对荒漠成土过程和土壤营养循环的影响,值得深入研究。

参考文献

- 蔡晓明. 2001. 生态系统生态学. 北京:科学出版社: 262 – 265.
- 程瑾瑞, 张知彬. 2005. 啮齿动物对种子的传播. 生物学通报, **40**(3): 11 – 13.
- 路纪琪, 肖治术, 程瑾瑞, 等. 2004. 啮齿动物的分散贮食行为. 兽类学报, **24**(3): 267 – 271.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理(第3版). 北京:北京师范大学出版社: 97.
- 王权业, 樊乃昌. 2000. 高原鼢鼠的挖掘行为及其与土壤硬度的关系. 兽类学报, **20**(4): 277.

- 邬建国. 2000. 景观生态学——格局、过程、尺度与等级. 北京:高等教育出版社: 13 – 16.
- 肖治术, 张知彬. 2004. 啮齿动物的贮藏行为与植物种子的扩散. 兽类学报, **24**(1): 61 – 70.
- 杨维康, 乔建芳, 蒋慧萍, 等. 2006. 大沙鼠掘洞对准噶尔荒漠植物群落的小尺度影响. 干旱区地理, **29**(2): 219 – 224.
- 张堰铭, 刘季科. 2002a. 高原鼢鼠挖掘对植物生物量的效应及其反应格局. 兽类学报, **22**(4): 292 – 298.
- 张堰铭, 刘季科. 2002b. 高原鼢鼠对高寒草甸植被特征及生产力的影响. 兽类学报, **22**(3): 201 – 210.
- 张堰铭, 刘季科. 2002c. 地下鼠生物学特征及其在生态系统中的作用. 兽类学报, **22**(5): 144 – 154.
- 张知彬. 2001. 埋藏和环境因子对辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koide)种子更新的影响. 生态学报, **21**(3): 374 – 384.
- Abaturov BD. 1972. The role of burrowing animals in the transport of mineral substances in the soil. *Pedobiologia*, **12**: 261 – 266.
- Anderson AO, Allred DM. 1964. Kangaroo rat burrows at the Nevada Test Site. *Great Basin Naturalist*, **24**: 93.
- Andersen MC, Kay FR. 1999. Banner-tailed kangaroo rat burrow mounds and desert grassland habitats. *Journal of Arid Environments*, **41**: 147 – 160.
- Beatley JC. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology*, **55**: 856 – 863.
- Boekon B, Lipchin C, Gutterman Y. 1998. Annual plant community to density of small-scale soil disturbances in the Negev desert of Israel. *Oecologia*, **114**: 106 – 117.
- Branch LC, Villarreal D, Hierro JL, *et al.* 1996. Effects of local extinction of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) on vegetation of the semi-arid scrub of central Argentina. *Oecologia*, **106**: 389 – 399.
- Branch LC, Hierro JL, Villarreal D. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments*, **41**: 173 – 182.
- Campos CM, Giannoni SM, Borghi CE. 2001. Changes in Monte Desert plant communities induced by a subterranean mammal. *Journal of Arid Environments*, **47**: 339 – 345.
- Carlson DC, White EM. 1987. Effects of prairie dogs on mound soils. *Soil Science Society of America Journal*, **51**: 389 – 393.
- Carlson DC, White EM. 1988. Variations in surface-layer color, texture, pH, and phosphorus content across prairie dog mounds. *Soil Science Society of America Journal*, **52**: 1758 – 1761.
- Ceballos G, Mellink E, Hanebury L. 1993. Distribution and conservation status of prairie dogs (*Cynomys mexicanus* and *C. ludovicianus*) in Mexico. *Biological Conservation*, **63**: 112 – 115.
- Ceballos G, Pacheco J, List R. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*, **41**: 161 – 172.
- Chew RM. 1970. Energy relationship of mammals of a desert shrub community. *Ecological Monographs*, **40**: 1 – 21.
- Chew RM, Whitford WG. 1992. A long-term positive effect of Kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*) on creosotebushes (*Larrea tridentata*). *Journal of Arid Environments*, **22**:

- 374 – 386.
- Contreras LC, Gutiérrez JR. 1991. Effects of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on herbaceous vegetation in arid coastal Chile. *Oecologia*, **87**: 106 – 109.
- Contreras LC, Gutiérrez JR, Valverde V, *et al.* 1993. Ecological relevance of subterranean herbivorous rodents in semiarid coastal Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, **66**: 357 – 368.
- Cox GW. 1990. Soil mining by pocket gophers along topographic gradients in a Mima moundfield. *Ecology*, **71**: 837 – 843.
- Denslow JS. 1980. Pattern of plant species diversity during successions under different regions. *Oecologia*, **46**: 18 – 21.
- Desmet PG, Cowling RM. 1999. Patch creation by fossorial rodents: A key process in the revegetation of phytotoxic arid soils. *Journal of Arid Environments*, **43**: 35 – 45.
- Domsch KH, Gams W, Anderson TH. 1980. Compendium of Soil Fungi. New York: Academic Press; 859.
- Eldridge DJ, Myers CA. 2001. The effect of warrens of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) on soil and ecological processes in a semi-arid Australian woodland. *Journal of Arid Environments*, **47**: 325 – 337.
- Fitzwater WD, Prakash I. 1969. Burrows, behavior and home range of the Indian desert gerbil, *Meriones hurrianae* Jerdon. *Mammalia*, **33**: 598 – 606.
- Forman RTT, Godron M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*, **31**: 733 – 740.
- Frisvad JC, Filtenborg O, Wicklow DT. 1987. Terverticillate penicillia isolated from underground seed caches and cheek pouches of banner-tailed kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Canadian Journal of Botany*, **65**: 765 – 773.
- Greene RA, Reynard C. 1932. The influence of two burrowing rodents, *Dipodomys spectabilis spectabilis* (kangaroo rat) and *Neotoma albigula albigula* (pack rat) on desert soils in Arizona. *Ecology*, **13**: 73 – 80.
- Grinnell J. 1923. The burrowing rodents of California as agents in soil formation. *Journal of Mammalogy*, **4**: 137 – 149.
- Guo Q. 1996. Effects of banner-tail kangaroo rat mounds on small-scale plant community structure. *Oecologia*, **106**: 247 – 256.
- Gutiérrez JR, Meserve PL, Herrera SL, *et al.* 1997. Effects of small mammals and vertebrate predators on vegetation in the Chilean semiarid zone. *Oecologia*, **109**: 398 – 406.
- Hawkin LK, Nicoletto PF. 1992. Kangaroo rat burrows structure the special organization of ground-dwelling animals in a semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*, **20**: 199 – 208.
- Hawkin LK. 1996. Burrows of kangaroo rat mounds are hotspots for desert soil fungi. *Journal of Arid Environments*, **20**: 199 – 208.
- Hongo A, Matsumoto S, Takahashi H, *et al.* 1993. Effect of mounds of the Cansu mole-rat (*Myospala xcasus* Lyon) on shrub-steppe vegetation in the Loess Plateau, North-west China. *Journal of Japanese Society of Grassland Science*, **39**: 306 – 316.
- Johnson DL. 1990. Biomantle evolution and the redistribution of earth materials and artifacts. *Soil Science*, **149**: 84 – 102.
- Jones WT. 1984. Natal philopatry in bannertailed kangaroo rats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**: 151 – 155.
- Kay FR, Whitford WG. 1978. The burrow environment of the banner-tailed kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis*, in south-central New Mexico. *American Midland Naturalist*, **99**: 270 – 279.
- Kerley G, Withford WG, Kay FR. 2004. Effects of pocket gophers on desert soils and vegetation. *Journal of Arid Environments*, **58**: 155 – 166.
- King JA. 1959. The social behavior of prairie dogs. *Scientific American*, **201**: 128 – 140.
- Kinlaw A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, **41**: 127 – 145.
- Koford CB. 1958. Prairie dogs, whitefaces, and blue grama. *Wildlife Monographs*, **3**: 6 – 78.
- Mares MA. 1993. Desert rodent, seed consumption, and convergence. *Bioscience*, **43**: 125 – 143.
- Mielke HW. 1977. Mound building by pocket gophers (Geomysidae): Their impact on soils and vegetation in North America. *Journal of Biogeography*, **4**: 171 – 180.
- Miller B, Ceballos G, Reading R. 1994. The prairie dog and biotic diversity. *Conservation Biology*, **8**: 677 – 681.
- Moroka N, Beck R, Pieper RD. 1982. Impact of burrowing activity of the banner-tail kangaroo rat on southern New Mexico desert rangelands. *Journal of Range Management*, **35**: 707 – 710.
- Mun H, Whitford WG. 1990. Factors affecting annual plant assemblages on banner-tailed kangaroo rat mounds. *Journal of Arid Environments*, **18**: 165 – 173.
- Prakash I. 1997. Ecology of desert mammals. *Current Science*, **72**: 31 – 34.
- Randall JA, Rogovin KA, Shier DM. 2000. Antipredator behavior of a social desert rodent: Footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**: 110 – 118.
- Ross BA, Tester JR, Breckenridge WJ. 1968. Ecology of mima-type mounds in Northwestern Minnesota. *Ecology*, **49**: 172 – 177.
- Schiffman PM. 1994. Promotion of exotic weed establishment by endangered giant kangaroo rats (*Dipodomys ingens*) in a California grassland. *Biodiversity and Conservation*, **3**: 524 – 537.
- Sharps JC, Uresk DW. 1990. Ecological review of Black-tailed prairie dogs and associated species in Western South Dakota. *Great Basin Naturalist*, **50**: 339 – 345.
- Weltzin JF, Archer S, Heitschmidt RK. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate savanna. *Ecology*, **78**: 751 – 763.
- Whitford WJ, Kay FR. 1999. Biopedturbation by mammals in desert: A review. *Journal of Arid Environments*, **41**: 203 – 230.
- Wood JE. 1969. Rodent populations and their impact on desert rangelands. *New Mexico State University Agricultural Experiment Station Bulletin*, **555**: 17.

作者简介 蒋慧萍,女,1981年生,硕士研究生。主要从事荒漠生态学领域的研究。E-mail: jianghp04@mails.gucas.ac.cn
责任编辑 刘丽娟