

地松鼠亚科的起源与演化研究进展

郑方东, 包其敏, 林莉斯, 章书声, 刘 西

(浙江乌岩岭国家级自然保护区 管理局, 浙江 泰顺 325500)

摘要: 归纳总结了地松鼠亚科 Xerinae 的起源和演化研究进展。现生地松鼠种类繁多、地理广布是由陆桥协助祖先类群扩散和生境变化导致祖先类群发生适应性演化共同作用的结果。化石和分子证据都表明地松鼠起源于早渐新世的欧亚大陆。地松鼠起源后很快分化出 3 支: 第 1 支在 19 Ma 左右, 即非洲—欧亚陆桥第 1 次连接时扩散到非洲, 在缺乏树栖松鼠竞争的情况下演化成现生的非洲树松鼠族 Protoxerini; 第 2 支在欧亚大陆向地栖生活演化的同时, 部分类群在 14 Ma 左右扩散到非洲, 并演化出非洲地松鼠族 Xerini 的 *Xerus* 和 *Atlantoxerus*; 第 3 支是旱獭族 Marmotini 的祖先, 在欧亚大陆演化出岩松鼠属 *Sciurotamias* 的同时, 于中新世通过白令陆桥扩散到北美, 并在北美草原化的大背景下演化出花鼠属 *Tamias*, “黄鼠属” ‘*Spermophilus*’, 旱獭属 *Marmota*, 土拨鼠属 *Cynomys* 等。花鼠属、“黄鼠属”和旱獭属于中新世扩散回欧亚大陆, 其中“黄鼠属”和旱獭属在欧亚大陆发生适应性演化。伴随生境变化而发生形态、行为等适应性演化, 是地松鼠繁盛的重要原因。演化过程中, 旱獭属、土拨鼠属、“黄鼠属”等地栖型松鼠的体型显著增大, 尾巴显著变短, 而半地栖型和树栖型的体型瘦长, 尾巴变长。图 2 参 53

关键词: 动物学; 地松鼠; 起源; 演化; 综述

中图分类号: S718.6; S959.837

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2015)05-0797-06

Origin and evolution of Xerinae

ZHENG Fangdong, BAO Qimin, LIN Lisi, ZHANG Shusheng, LIU Xi

(Management Office, Wuyanling National Nature Reserve, Taishun 325500, Zhejiang, China)

Abstract: The origin and evolution of Xerinae, a subfamily of squirrels, were chronicled revealing that their high biodiversity and wide distribution were due to the Africa-Eurasia Land Bridge and the Bering Land Bridge which facilitated dispersal and adaptive radiation. Both fossil and molecular evidence showed that Xerinae originated in Eurasia around the early-Oligocene epoch and soon evolved into three clades. Clade 1 dispersed to Africa via the Africa-Eurasia Land Bridge when it was first formed about 19 million years (Ma) ago. Since there was no competition from tree squirrels, Clade 1 gradually evolved into the Protoxerini. Clade 2 dispersed to Africa with the second formation of the Africa-Eurasia Land Bridge about 14 Ma evolving into *Atlantoxerus* and *Xerus*. Clade 3 was the ancestor of the Marmotini tribe; it evolved into *Sciurotamias* in Eurasia and simultaneously dispersed to North America via the Bering Land Bridge around the mid-Oligocene epoch. Following emergence of grass-dominated ecosystems in North America, this clade evolved into *Tamias*, ‘*Spermophilus*’, *Marmota*, and *Cynomys*. *Tamias*, ‘*Spermophilus*’, and *Marmota* re-occupied Eurasia in the Miocene period, and then ‘*Spermophilus*’ and *Marmota* underwent their adaptive radiation in Eurasia. Xerinae thrived mainly because of morphological and behavioral variations that aided in adaptation to environmental change. During this course of evolution, ground dwellers like *Marmota*, *Cynomys*, and ‘*Spermophilus*’ developed larger bodies with shorter tails; whereas, forest dwellers maintained slim bodies with relatively longer tails. [Ch, 2 fig. 53 ref.]

Key words: zoology; Xerinae; origin; evolution; review

收稿日期: 2014-06-25; 修回日期: 2015-01-06

作者简介: 郑方东, 从事生态学研究。E-mail: tszfd001@163.com。通信作者: 刘西, 从事生态学和生物进化等研究。E-mail: liuxiliushi@163.com

生物的起源和演化是生物学领域的重要研究课题。分子系统学,即利用分子数据推断类群间系统发育关系和分歧时间,是当前研究生物演化最为常用的方法之一,并随着分子数据“爆发式”积累,生物的系统发育之谜逐渐被解开^[1]。分子系统学本身存在缺陷,因为,基于分子数据的分析不仅不能反映已灭绝类群,也不能反映现生种类的形态、行为、地理分布等信息。因此整合分子系统学、化石记录、形态特征、生境变化等多种信息,综合研究生物的演化历史是一种更为恰当的方法^[2]。在现生哺乳动物中,松鼠科 *Sciuridae* 动物是演化最为成功的类群之一,为啮齿目 *Rodentia* 第三大支系^[3]。其中地松鼠亚科 *Xerinae*(下文简称地松鼠)是松鼠科中最大的一个亚科,具有古老、单系性、种类多、分布广、形态和行为差异显著等特点^[4-5]。地松鼠的起源可追溯到早渐新世^[6-7],演化至今有 130 个种,广布非洲、欧亚和北美大陆。地松鼠栖息地多样,包括热带、亚热带的森林、稀树草原、荒漠和温带的草原、荒漠甚至寒带的苔原^[8]。其生态型可大致分为树栖型、地栖型及半地栖型^[9]。树栖类群社群结构简单^[10],地栖类群,特别是旱獭属 *Marmota* 和土拨鼠属 *Cynomys* 常组合成结构复杂的社群^[11-12]。此外,生活在全北区的地松鼠有冬眠习性^[13-14]。基于以上原因,地松鼠成为探讨生境变迁对小型哺乳动物演化影响的理想对象,其系统发生吸引着众多研究者的兴趣^[15-22]。为此,我们将归纳前人在地松鼠起源和演化方面的最新研究进展。

1 地松鼠的系统发育关系

地松鼠亚科隶属于啮齿目 *Rodentia* 松鼠科 *Sciuridae*,是松鼠科 5 个亚科(巨松鼠亚科 *Ratufinae*,南美松鼠亚科 *Sciurillinae*,松鼠亚科 *Sciurinae*,丽松鼠亚科 *Callosciurinae* 和地松鼠亚科)中最大的一个亚科。地松鼠亚科早期分类体系的建立主要基于形态特征和地理分布,1923 年,Pocock^[23]首次使用 *Xerinae*(地松鼠亚科)这个词,后经 Simpson, Moore, Black, Gromov, Emry 和 Thorington 等^[24-28]的探讨,基本形成 3 族 15 属的分类体系。随着分子系统学介入,经过 Mercer 和 Roth, Harrison, Thorington 和 Hoffmann 等的修订完善,Helgen 最终将原“黄鼠属”(加引号特指包括黄鼠属在内的 8 个新属的统称)拆分成包括黄鼠属 *Spermophilus* 在内的 8 个新属,最终形成现在 3 族 22 属 130 个种的分类系统^[29](图 1)。

地松鼠是松鼠科向地栖生活演化的一大类群,包括 3 个族:非洲地松鼠族 *Xerini*(3 属),非洲树松鼠族 *Protoxerini*(6 属)和旱獭族 *Marmotini*(13 属)。非洲地松鼠族营地栖生活,包括 *Xerus*(4 种),*Atlantoxerus*(1 种)和 *Spermophilopsis*(1 种);非洲树松鼠族营树栖生活,包括 *Epixerus*(1 种),*Funisciurus*(9 种),*Heliosciurus*(6 种),*Myosciurus*(1 种),*Paraxerus*(11 种)和 *Protoxerus*(2 种);旱獭族包括岩松鼠属 *Sciurotamias*(2 种),花鼠属 *Tamias*(25 种),羚黄鼠属 *Ammospermophilus*(5 种),旱獭属 *Marmota*(14 种),土拨鼠属 *Cynomys*(5 种),黄鼠属 *Spermophilus*(14 种),*Callospermophilus*(3 种),*Ictidomys*(3 种),*Notocitellus*(2 种),*Otospermophilus*(3 种),*Poliocitellus*(1 种),*Urocitellus*(12 种)和 *Xerospermophilus*(5 种),其中花鼠属和岩松鼠属营半地栖,羚黄鼠属、旱獭属、土拨鼠属和“黄鼠属”等营地栖生活。

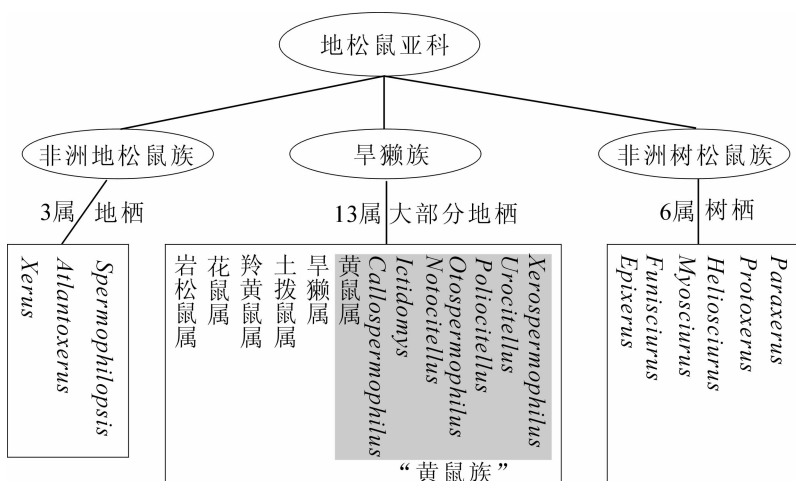


图 1 地松鼠亚科 3 族 22 属

Figure 1 The 3 tribes and 22 genera of Xerinae

2 地松鼠的起源和扩散

基于光间受体视黄类物质结合蛋白基因(*IRBP*)，12S 核糖体 DNA(12S rDNA)，16S 核糖体 DNA(16S rDNA)和细胞色素b(*Cytb*)构建的系统发育树，并利用化石标记对现生种类的分歧时间进行推断，其结果显示地松鼠于早渐新世(约 38 Ma)开始演化。基于以上分子数据进行的祖先起源地分析表明：地松鼠欧亚大陆起源的可能性为 70.35%。地松鼠在欧亚大陆起源后很快分化出 3 个分支，它们分别为现生非洲地松鼠族、非洲树松鼠族和旱獭族的祖先。其中第 1 支在 19 Ma 左右扩散到非洲，并演化成现生非洲树松鼠族；第 2 支在欧亚大陆演化的同时，部分类群在 14 Ma 左右扩散到非洲，并演化成现生非洲地松鼠族的 *Xerus* 和 *Atlantoxerus*；第 3 支在欧亚大陆演化出岩松鼠属的同时，于中渐新世通过白令陆桥扩散到北美，并在北美演化出花鼠属、“黄鼠属”、旱獭属、土拨鼠属等旱獭族成员。花鼠属、“黄鼠属”和旱獭属又于中新世扩散回欧亚大陆，其中“黄鼠属”和旱獭属在欧亚大陆适应演化出许多种类。

地松鼠的化石记录和陆桥变迁也佐证了地松鼠欧亚起源后向非洲和北美扩散的假说。目前已知最早的地松鼠化石发现于欧洲，时间为早渐新世。非洲在中新世以前没有化石，直至非洲—欧亚路桥第 1 次连接(20.4~16.0 Ma)后，才出现少量树栖松鼠的化石，而非洲地栖松鼠的化石则在非洲—欧亚陆桥第 2 次连接(13.8~11.6 Ma)后才大量出现^[30-31]。北美的地松鼠化石从中渐新世开始呈现出较高的属级多样性，其中 4 个欧亚北美共有属(*Protospermophilus*，花鼠属，“黄鼠属”和旱獭属)在北美演化后扩散回了欧亚大陆。

3 地松鼠演化的驱动因子

陆桥是小型陆栖非飞行哺乳动物大陆间扩散的主要通道^[32]，陆桥上覆盖的植被类型及周边环境对大陆间陆栖动物扩散起着“过滤性”作用，间接影响着这些动物的扩散。非洲—欧亚陆桥和白令陆桥对现生地松鼠的地理分布格局形成和物种多样性有重大影响。非洲—欧亚大陆自新生代以来发生过数次连接^[33-34]，其中第 1 次(20.4~16.0 Ma)和第 2 次连接(13.8~11.6 Ma)与地松鼠的扩散密切相关。非洲—欧亚陆桥的植被类型发生了从森林到草原、再到荒漠的演变的历程。第 1 次连接时，陆桥及周边覆盖着森林，有利于树栖型的非洲树松鼠族祖先扩散到非洲。而陆桥第 2 次形成时，植被已经演替成草地，有利于地栖型的非洲地松鼠族祖先扩散到非洲。欧亚与北美自新生代以来长期通过白令陆桥相连^[35-36]。白令陆桥的植被演化类似非洲—欧亚陆桥，由森林逐渐向草原过渡。白令陆桥长时间的存在促成了地松鼠在欧亚和北美之间的广泛交流。与非洲—欧亚陆桥的单向扩散模式(欧亚到非洲)不同，地松鼠在欧亚和北美的物种交换是双向的，早期主要体现在半地栖型种类的交换(如花鼠)；后期主要体现在地栖型种类的交换(如“黄鼠”和旱獭)。

除了陆桥的影响，全球气候变化对地松鼠的辐射演化也产生了巨大影响。辐射演化常常与板块内局部生境发生的复杂变化相联系^[37]。新生代是一个全球大气二氧化碳浓度逐渐降低，同时全球均温逐步下降，最后进入冰期和间冰期的时代^[38-39](图 2)。在这个过程中，主导陆地生态系统的裸子植物和爬行动物逐渐被子植物和哺乳动物取代，松鼠科的祖先就是在这样的大背景下起源和演化的。原始松鼠适应树栖生活，但也有少量类群向开阔生境演化，地松鼠就是其中的一支。在森林生境占主导地位的渐新世，地松鼠祖先类群的生存空间很有限，他们或占领森林下层空间，或利用有限的开阔生境。

由于板块运动、海退事件等原因，古地中海逐渐消退，使得中亚地区变得干燥^[40]，非洲地松鼠族的祖先开始向开阔生境适应演化。全球均温的变化，特别是 15 Ma 以来全球均温的持续下降，伴随着森林大面积被草原替代^[41-43]，为地松鼠的演化提供更为广阔的空间，这可能是旱獭族地栖类群(羚黄鼠属、“黄鼠属”、旱獭属、土拨鼠属等)兴起和繁盛的重要原因。由于草主导的生态系统在北美大陆出现比欧亚大陆早^[44-45]，因此旱獭族地栖类群首先在北美兴起和繁盛，并于中新世扩散回欧亚得到进一步发展。

4 地松鼠的适应性演化

地松鼠在演化过程中其形态、行为等方面发生了一系列的适应性变化。形态主要反映在体型和尾长上。树栖型体型较小、尾长较长，而地栖型体型较大、尾巴较短^[46]。地松鼠祖先性状重建显示地松鼠的

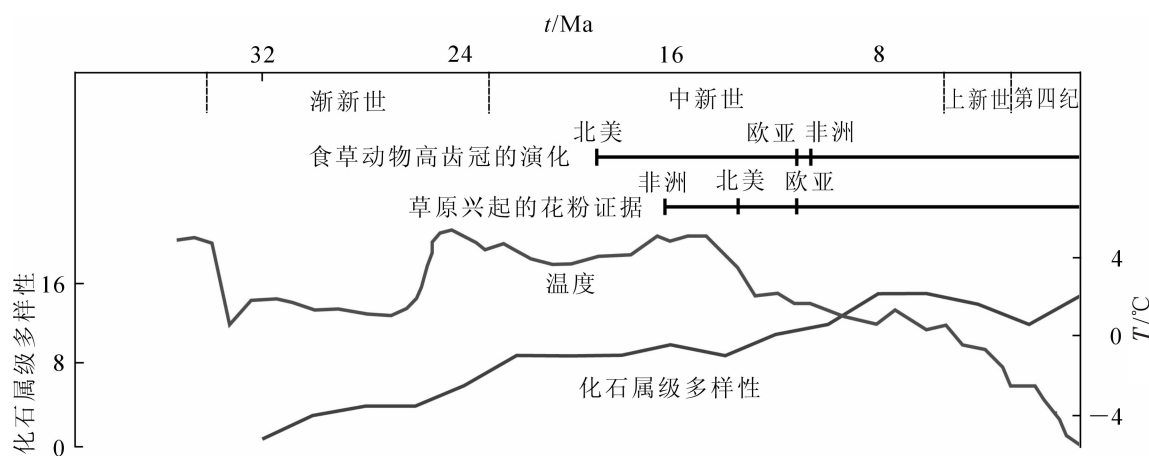


图 2 全球气温变化、草原兴起及地松鼠化石属级多样性

Figure 2 Change of global temperature, the emergence of grass-dominated ecosystems and the fossil diversity of Xerinae

祖先类似于半地栖型的岩松鼠(中等体型中等尾长), 非洲树松鼠族的祖先进入非洲后, 在缺乏树栖松鼠竞争的情况下向树栖生活演化, 体型变小, 尾巴变长; 而向地栖生活演化的大多数种类体型增大, 尾巴显著变短。除形态变化外, 地栖类群还逐渐演化出了地栖、群居、警报、冬眠等一系列适应开阔生境的行为^[47]。

在开阔生境中, 较大体型有利于个体存储更多的皮下脂肪组织、控制资源、种间竞争、抵抗天敌、消化粗糙食物、应对不良气候^[48-50]。由于地栖生活, 地松鼠尾巴保持身体平衡的作用下降, 因而自然选择淘汰了那些体型小尾巴长的个体。群居、警报可降低个体被捕获的风险^[51-52], 穴内集体冬眠减少热量消耗可帮助小型恒温动物度过北半球中高纬度的漫长冬季^[53], 地松鼠在适应开阔生境过程中逐渐演化出了这些适应性行为。

5 展望

地松鼠演化历史的复原具有一定的难度, 化石是研究其演化的主要材料之一, 但化石记录本身残缺不全。此外, 化石记录的详细与否与人为挖掘和研究的努力程度有关, 例如发达的欧洲和北美出土的地松鼠化石较发展中国家多。这种人为的不均匀挖掘及研究, 可能会让基于化石的研究结论产生偏差。分子系统学是研究现生地松鼠的有效方法, 能够推测其祖先类群, 但不能反映已灭绝类群。因此, 化石记录和分子系统学两者在某种程度上能够相互验证, 同时互为补充, 两者的结合有利于揭示出更多的地松鼠演化细节。随着地松鼠新化石的发现、分子手段的进步、非洲类群的深入研究、古地理和古气候的复原, 地松鼠的演化历程将更为清晰。

6 参考文献

- [1] HEDGES S B. The origin and evolution of model organisms [J]. *Nat Rev Genet*, 2002, **3**(11): 838 - 849.
- [2] PAGEL M. Inferring the historical patterns of biological evolution [J]. *Nature*, 1999, **401**(6756): 877 - 884.
- [3] WILSON D E, REEDER D M. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference* [M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005: 745 - 2142.
- [4] HOFFMANN R S, NADLER C F. Chromosomes and systematics of some North American species of the genus *Marmota* (Rodentia: Sciuridae) [J]. *Experientia*, 1968, **24**(7): 740 - 742.
- [5] GIBOULET O, CHEVRET P, RAMOUSSE R, et al. DNA-DNA hybridization evidence for the recent origin of marmots and ground squirrels (Rodentia: Sciuridae) [J]. *J Mamm Evol*, 1997, **4**(4): 271 - 284.
- [6] VIANEY-LIAUD M. *Palaeosciurus goti* nov. sp., ecureuil terrestre de l'oligocene moyen du Quercy. Donnees nouvelles sur l'apparition des sciurides en Europe [J]. *Ann Paleont*, 1974, **60**: 101 - 124.
- [7] ZIEGLER R, FAHLBUSCH V. Kleinsauger-Faunen aus der basalen Oberen Susswasser-Molasse Niederbayerns [J]. *Zitteliana*, 1986, **14**: 3 - 58.

- [8] International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. *The IUCN Red List of Threatened Species* [EB/OL]. [2014-04-25]. <http://www.iucnredlist.org/>.
- [9] GE D Y, LIU X, LÜ X F, *et al.* Historical biogeography and body form evolution of ground squirrels (Sciuridae: Xerinae) [J]. *Evol Biol*, 2014, **41**(1): 99 – 114.
- [10] NOWAK R M. Family Sciuridae [M]// NOWAK R M. *Walker's Mammals of the World*. 6th ed. London: Johns Hopkins University Press, 1999: 1246 – 1306.
- [11] GOUAT P, YAHYAOU I E. Reproductive period and group structure variety in the Barbary ground squirrel *Atlantoxerus getulus* [C]// *Proceedings of the 8th International Symposium on African Small Mammals*. Paris: IRC, 1999.
- [12] ARMITAGE K B. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels [J]. *Oecologia*, 1981, **48**(1): 36 – 49.
- [13] BLUMSTEIN D T. The evolution, function, and meaning of marmot alarm communication [J]. *Adv Study Behav*, 2007, **37**: 371 – 401.
- [14] GOODWIN H T, MICHENER G R, GONZALEZ D, *et al.* Hibernation is recorded in lower incisors of recent and fossil ground squirrels (*Spermophilus*) [J]. *J Mamm*, 2005, **86**(2): 323 – 332.
- [15] CARDINI A. The geometry of the marmot (Rodentia: Sciuridae) mandible: phylogeny and patterns of morphological evolution [J]. *Syst Biol*, 2003, **52**(2): 186 – 205.
- [16] HARRISON R G, BOGDANOWICZ S M, HOFFMANN R S, *et al.* Phylogeny and evolutionary history of the ground squirrels (Rodentia: Marmotinae) [J]. *J Mamm Evol*, 2003, **10**(3): 249 – 276.
- [17] HERRON M D, CASTOE T A, PARKINSON C L. Sciurid phylogeny and the paraphyly of Holarctic ground squirrels (*Spermophilus*) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2004, **31**(3): 1015 – 1030.
- [18] MERCER J M, ROTH V L. The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny [J]. *Science*, 2003, **299**(5612): 1568 – 1572.
- [19] PIAGGIO A J, SPICER G S. Molecular phylogeny of the chipmunk genus *tamias* based on the mitochondrial cytochrome oxidase subunit ii gene [J]. *J Mamm Evol*, 2000, **7**(3): 147 – 166.
- [20] PIAGGIO A J, SPICER G S. Molecular phylogeny of the chipmunks inferred from mitochondrial cytochrome B and cytochrome oxidase ii gene sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2001, **20**(3): 335 – 350.
- [21] STEPPAN S J, AKHVERDYAN M R, LYAPUNOVA E A, *et al.* Molecular phylogeny of the marmots (rodentia: Sciuridae): Tests of evolutionary and biogeographic hypotheses [J]. *Syst Biol*, 1999, **48**(4): 715 – 734.
- [22] STEPPAN S J, STORZ B L, HOFFMANN R S. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from *c-myc* and *rag1* [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2004, **30**(3): 703 – 719.
- [23] POCOCK R I. The classification of the Scinridae [J]. *Proc J Zool Soci*, 1923, **93**(2): 209 – 246. doi: 10.1111/j.1096-3642.1923.tb02184.x
- [24] SIMPSON G G. The principles of classification and a classification of mammals [J]. *Bull Am Mus Nat Hist*, 1945, **85**(1): 1 – 114.
- [25] MOORE J C. Relationships among living squirrels of the Sciurinae [J]. *Bull Am Mus Nat Hist*, 1959, **118**(4): 153 – 206.
- [26] BLACK C C. A review of the North American Tertiary Sciuridae [J]. *Bull Mus Comp Zool*, 1963, **130**: 109 – 248.
- [27] GROMOV I M, GUREEV A A, NOVIKOV G A, *et al.* *Mammals of the Fauna of the USSR* [M]. New York: Academy of Sciences Press, 1963: 1 – 640.
- [28] EMRY R J, THORINGTON R W J R. *The Tree Squirrel Sciurus (Sciuridae, Rodentia) as a Living Fossil* [M]. New York: Springer Verlag, 1984: 23 – 31.
- [29] HELGEN K M, COLE F R, HELGEN L E, *et al.* Generic revision in the Holarctic ground squirrel genus *Spermophilus* [J]. *J Mammal*, 2009, **90**(2): 270 – 305.
- [30] CIFELLI R, IBUI A, JACOBS L, *et al.* A giant tree squirrel from the Late Miocene of Kenya [J]. *J Mammal*, 1986, **67**(2): 274 – 283.
- [31] BLACK C. New species of *Heteroxerus* (Rodentia, Sciuridae) in the French Tertiary [J]. *Verh Nat Gese Basel*, 1965, **76**(1): 185 – 196.
- [32] STEWART C B, DISOTELL T R. Primate evolution - in and out of Africa [J]. *Curr Biol*, 1998, **8**(16): R582 – R588.
- [33] HALLAM A. *An Outline of Phanerozoic Biogeography* [M]. New York: Oxford University Press, 1994: 1 – 246.
- [34] RÖGL F. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview) [J]. *Geol Carp*, 1999,

- 50(4): 339 – 349.
- [35] GLADENKOV A Y, OLEINIK A E, MARINCOVICH L Jr, *et al.* A refined age for the earliest opening of Bering Strait [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2002, **183**(3): 321 – 328.
- [36] MARINCOVICH L, GLADENKOV A Y. Evidence for an early opening of the Bering Strait [J]. *Nature*, 1999, **397**(6715): 149 – 151.
- [37] STEBBINS G L. Coevolution of grasses and herbivores [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1981, **68**(1): 75 – 86.
- [38] BOGGS S. Petrography and geochemistry of rhombic, calcite pseudomorphs from mid-tertiary mudstones of Pacific-Northwest, USA [J]. *Sedimentology*, 1972, **19**(3/4): 219 – 235.
- [39] ZACHOS J, PAGANI M, SLOAN L, *et al.* Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present [J]. *Science*, 2001, **292**(5517): 686 – 693.
- [40] BRUCH A A, ZHILIN S G. Early miocene climate of Central Eurasia - evidence from Aquitanian floras of Kazakhstan [J]. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*, 2007, **248**(1): 32 – 48.
- [41] JANIS C M. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1993, **24**: 467 – 500.
- [42] WEBB S D. A history of savanna vertebrates in the New World. Part 1: North America [J]. *Ann Rev Ecol, Evol Syst*, 1977, **8**: 355 – 380.
- [43] WEBB S D. *Ten Million Years of Mammal Extinctions in P S Martin, and R G Klein, North America* [M]. Tucson: University of Arizona Press, 1984: 189 – 210.
- [44] EDWARDS E J, OSBORNE C P, STROMBERG C A E, *et al.* The origins of C-4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science [J]. *Science*, 2010, **328**(5978): 587 – 591.
- [45] OSBORNE C P, BEERLING D J. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C-4 plants [J]. *Philos Trans Roy Soc B Biol Sci*, 2006, **361**(1465): 173 – 194.
- [46] HAYSEN V. Patterns of body and tail length and body mass in Sciuridae [J]. *J Mamm*, 2008, **89**(4): 852 – 873.
- [47] SHELLEY E L, BLUMSTEIN D T. The evolution of vocal alarm communication in rodents [J]. *Behav Ecol*, 2005, **16**(1): 169 – 177.
- [48] BROWN J H, MAUER B A. Body size, ecological dominance and Cope's rule [J]. *Nature*, 1986, **324**(6094): 248 – 250.
- [49] CUTHILL I C. *The study of function in behavioral ecology* [J]. *Anim Biol*, 2005, **55**(4): 399 – 407.
- [50] MACFADDEN B J. Terrestrial mammalian herbivore response to declining levels of atmospheric CO₂ during the cenozoic: evidence from north American fossil horses (family Equidae) [J]. *Ecol Stud*, 2005, **177**: 273 – 292.
- [51] EDGE E R. Burrows and burrowing habits of the Douglas ground squirrel [J]. *J Mamm*, 1934, **15**(3): 189 – 193.
- [52] PANUSKA J A, WADE N J. The burrow of *Tamias striatus* [J]. *J Mamm*, 1956, **37**(1): 23 – 31.
- [53] JOHNSON G E. Hibernation in Mammals [J]. *Q Rev Biol*, 1931, **6**(4): 439 – 461.