

# 东灵山地区动物对辽东栎坚果的捕食和传播 I. 排除啮齿目动物对坚果丢失的影响

王 巍, 马克平

(中国科学院植物研究所 植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

**摘要:** 动物对辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz.) 坚果的捕食被认为是影响辽东栎坚果命运的主要因素, 因此直接影响幼苗的建立和自然更新。在东灵山一个落叶阔叶林中调查了辽东栎坚果被脊椎动物转运和就地消耗状况。在排除部分小型啮齿目动物前后, 辽东栎坚果的丢失动态曲线不同。到实验结束时, 基本上所有放置的辽东栎坚果都消失了。排除动物前的曲线上有一个拐点, 而排除动物后的丢失曲线上有多个拐点。两曲线相似的地方是: 最初一两天辽东栎坚果的丢失非常迅速。排除小型啮齿目动物对辽东栎坚果的丢失有影响, 然而坚果尺寸和微生境条件对坚果的丢失没有影响。任意 2 个因子的交互作用以及 3 个因子的交互作用对辽东栎坚果的丢失也都没有影响。排除啮齿目动物和坚果尺寸对辽东栎坚果的就地消耗有影响, 微生境以及其它因子的交互作用对坚果的就地消耗没有影响。在 9 月份 3d 捕鼠的时间里, 共捕到啮齿目动物 3 种: 大林姬鼠 (*Apodemus speciosus*)、社鼠 (*Niviventer confucianus*) 和花鼠 (*Tamias sibiricus*)。研究结果表明, 尽管啮齿目动物的排除能够降低辽东栎坚果的丢失速度, 但它们(或者和其它的脊椎动物一起)有足够的能将辽东栎坚果捕食或搬运到其它地方分散埋藏或将它们搬运到它们的洞穴中用作漫长冬季的主要食物来源。

**关键词:** 辽东栎; 坚果丢失; 动物捕食

## Predation and dispersal of *Quercus liaotungensis* Koidz. acorns by animals in Dongling Mountain, Northern China I. Effect of rodents removal on loss of acorns

WANG Wei, MA Ke-Ping (Quantitative Vegetation Ecology Open Laboratory, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** Acorn predation and dispersal by vertebrate was regarded as a main factor influencing the fate of *Quercus liaotungensis* Koidz. acorns and hence the recruitment and establishment of seedling in the field. The loss of *Q. liaotungensis* acorns was experimentally examined in a broad-leaved deciduous forest in Dongling Mountain, Northern China. Both before trapping and after trapping rodents, the loss rates of acorns are very great in the beginning of acorn placement, with a inflexion in the loss curve before rodent removal and several inflexions after rodent removal. By the end of this experiment, almost all acorns disappeared. The loss of acorn was significantly greater before rodents removal than after rodents removal. However microhabitats and acorn size had no effect on acorn loss. The 2-way interactions between any two factors and the 3-way interaction had no effects on acorn loss. For the consumption of acorns *in situ*, the differences both between before rodents removal and after rodents removal, and between big and small acorns are significant. The effect of other factors and interactions are similar to that for acorn loss. Three ro-

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目 (39893360)。

致谢: 感谢黄建辉博士和两位匿名审稿人为本文初稿提出非常有价值的意见, 以及高贤明博士、于顺利博士、苏波博士、李庆康先生和赵永报先生在野外工作中给予的大力帮助。

收稿日期: 1999-02-09; 修订日期: 1999-08-20

作者简介: 王 巍, 男, 吉林镇赓人, 博士, 助理研究员。主要从事森林生态学研究。

dent species were trapped by acorn-baited snap traps randomly set up in the ground of the forest in september. These results suggested that small rodents were responsible in some degree for the acorns loss and they (together with other and birds) have the great capability to transport acorns to their nests or scatter-boarded in others places.

**Key words:** *Quercus liaotungensis* Koidz.; acorn loss; acorn predation

文章编号:1000-0933(2001)02-0204-07 中图分类号:Q948.S718.5 文献标识码:A

许多植物种子在分布前和分布后(Pre-and/or post-diaparsal)都要遭受非常严重的动物捕食,种子捕食者一般包括昆虫、哺乳动物和鸟类<sup>[1]</sup>。捕食者对种子的传播被认为是选择因素,能够限制动物的破坏并且能够促进传播后种子的存活<sup>[1~6]</sup>。种子最后的分布格局能够被动物对种子的捕食所调节<sup>[1,7~10]</sup>。考虑到种子分布后的捕食,种子最后的命运是不同的,它依赖于种子所在的生境,因为不同生境条件下,影响种子分布后捕食的因素是不同的<sup>[11]</sup>。Kikuzawa 曾报道,蒙古栎(*Q. mongolica*)坚果在不同类型的生境条件下(树冠茂密的林下、林中皆伐地、林中小路旁和贫瘠地)的消失速率不同<sup>[12]</sup>;Janzen 曾发现鸽子和其它脊椎动物对裸地上坚果的捕食比对邻近草地上坚果的捕食强烈<sup>[1]</sup>。

在森林地表,*Quercus* 的坚果通常在很短的时间里消失<sup>[13]</sup>。一些作者将如此快的消失归结为小型哺乳动物和鸟类的捕食和转运<sup>[14~19]</sup>。栎属坚果的大小存在很大差异<sup>[20,21]</sup>。一般情况下,栎树种子的尺寸大小和植物的生长相关联(例如,*Q. prinus* 和 *Q. rubra*)<sup>[22]</sup>。辽东栎(*Q. liaotungensis*)的坚果较大,在形态上同样存在很大的差异。坚果鲜重变化范围是 0.583~3.415g,长 1.470~2.288cm,宽 0.986~1.810cm。坚果含有丰富的营养,是鸟类和小型哺乳动物良好的食物资源。鼠类中的大林姬鼠(*Apodemus speciosus*),社鼠(*Niviventer confucianus*),大仓鼠(*Cricetulus triton*)和棕背 (*Clethrionomys rufocanus*),鸟类中的褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricus*),勺鸡(*Purasia macrolopha*),雉鸡(*Phasianus colchicus*)是辽东栎坚果最可能的捕食者。但这些推测并未得到证实。脊椎动物对辽东栎坚果的捕食、传播过程以及种子消失的数量动态人们几乎一无所知。

由于群落中微生境的差异,辽东栎的坚果成熟后将落到不同的微生境条件下。落在不同微生境条件下的坚果的命运可能存在不同。本实验的目的是检验不同尺寸辽东栎坚果的不同微生境条件下的丢失动态,以及小型啮齿类动物对辽东栎坚果丢失的影响。特别强调以下一些问题:(1)哪些小型啮齿动物可能是辽东栎坚果的捕食者和传播者?(2)辽东栎坚果在排除啮齿目动物前后消失动态如何?(3)不同因子(微生境条件,排除小型啮齿目动物以及坚果尺寸)怎样影响辽东栎坚果的丢失动态?

## 1 研究地点

本项研究在位于东灵山地区的中国科学院北京森林生态系统定位研究站(Beijing Forest Ecosystem Research Station, BFERS)进行,定位站(115°26'E, 39°58'N)距北京城 114km。该地区属太行山脉小五台山的余脉,为暖温带大陆性季风气候。东灵山地区年平均气温 5~11℃,最热月 7 月份,平均气温 18~25℃;最冷月 1 月份,平均气温 -4~-10℃。年降水量为 500~600mm。6、7、8 三个月的降水量约占全年降水量的 74%。东灵山地区的植被类型主要有落叶阔叶林,落叶阔叶灌丛,温性针叶林,寒温性针叶林和草甸。辽东栎在东灵山地区分布极为广泛,几乎所有群落中都有辽东栎的分布。

本实验在一个落叶阔叶林中进行。林龄为 50a,海拔 1250m,坡向 293°,坡度 21°,土层厚度 50cm。占优势的乔木树种有辽东栎、大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)和五角枫(*Acer mono*)。高度多在 8~10m,盖度为 85%。胸径大于 2cm 的乔木树种密度为 2840 株/hm<sup>2</sup>,其中 45%是辽东栎。辽东栎的基面积是 2254cm<sup>2</sup>/100m<sup>2</sup>。灌木层主要包括二色胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、六道木(*Abelia biflora*)和大花溲疏(*Deutzia grandiflora*),盖度 60%。林下草本丰富,主要包括展枝沙参(*Adenophora divaricata*)、三褶脉紫菀(*Aster agereatoides*)、野青茅(*Calamagrostis arundinacea*)、矮苔草(*Carex humilis* var. *nana*)、小红菊(*Thymus chanelii*)和银背风毛菊(*Saussurea nivea*)等,高度 10~45cm,盖度 90%。

## 2 研究方法

## 2.1 种子产量

在林中随机放置种子捕捉器(Seed trap),测量种子产量。种子捕捉器是由硬铁丝和孔径为 2mm 的纱布组成。硬铁丝被制成  $0.5\text{m}^2$  的方框,将  $1\text{m}\times 1\text{m}$  纱布缝到方框上。用小木杆将方框的 4 个角支起,使种子捕捉器距离地面 1m 左右。雨水很容易穿过捕捉器,但坚果和其它枯枝落叶被捕捉器收集。将捕捉器架起是为防止地面脊椎动物(特别是啮齿目动物)从地面收获坚果。但种子捕捉器不能排除鸟类对坚果的捕食。

1998 年,47 个种子捕捉器在辽东栎坚果成熟前到坚果全部落下后,被随机放置在林中。在坚果下落期间,每天检查捕捉器中的坚果。记录落下的坚果数量。因为辽东栎坚果在成熟下落前在树冠层可能就已经受到脊椎动物(尤其是鸟类)的捕食,所以种子捕捉器中收集到的壳斗的数量更能代表辽东栎种子实际进入生态系统的产量。

## 2.2 坚果丢失

在林中选择 3 种微生境,灌丛、草本层和空地,各 18 个位置。对每一种微生境,在 9 个位置上放置大坚果,大坚果的鲜重为  $3.3318\pm 0.3794\text{g}$ ,在另外 9 个上面放置小坚果,小坚果的平均鲜重为  $0.99095\pm 0.2693\text{g}$ 。堆与堆间的距离  $\geq 5\text{m}$ 。坚果放置 24h 后检查每处坚果的丢失情况,记录坚果丢失的数量和被脊椎动物就地消耗的数量。本研究定义坚果的丢失部分包括坚果被脊椎动物转运部分和坚果被脊椎动物就地消耗部分。就地捕食的数量由捕食后残留下来的坚果的果皮确定。实验从 1998 年 9 月 17 日开始到 25 日结束。在排除部分啮齿目动物的实验结束后,于 9 月 28 日再重新布置坚果,实验如前。但坚果的放置位置和原来坚果的距离  $\geq 2\text{m}$ 。

## 2.3 排除小型啮齿目动物

用木板夹调查捕食坚果的小型啮齿目动物,同时排除小型啮齿目动物。9 月 25 日早晨,90 个木板夹被随机放置在林中地表,任意两个木板夹之间的距离  $> 5\text{m}$ ,木板夹用辽东栎坚果作诱饵。26,27,28 日早晨检查木板夹,每次检查时记录被夹住的小型啮齿目动物的数量和种类,然后将捕获的小型啮齿目动物排除掉。每次检查完小型啮齿目动物后重新随机布夹,仍旧使任意两个木板夹之间的距离保持  $> 5\text{m}$ 。

## 2.4 数据分析

实验设计为完全随机化设计。微生境(灌丛、草丛和空地)、坚果尺寸(大小)和小型啮齿目动物的排除(排除前排除后)作为 3 个因子。用方差分析(ANOVA)来分析 3 个因子,每两个因子之间的交互作用,以及 3 个因子之间的交互作用对辽东栎坚果丢失和就地消耗的影响。

## 3 结果

### 3.1 种子产量

1998 年实验所在的落叶阔叶林中辽东栎种子的产量非常低(Non-masting)。通过调查 47 个种子捕捉器中的坚果和壳斗数量来估计这个落叶阔叶林中的辽东栎坚果的密度。在 47 个种子捕捉器中,共捕获有活力的坚果 5 个;壳斗 7 个;育的坚果 7 个;被昆虫侵害的坚果 2 个;被脊椎动物在树冠上直接捕食的坚果 4 个。相应的密度分别是:21 个/ $100\text{m}^2$ ,30 个/ $100\text{m}^2$ ,30 个/ $100\text{m}^2$ ,9 个/ $100\text{m}^2$ ,17 个/ $100\text{m}^2$ 。没有发现被真菌寄生的辽东栎坚果。

### 3.2 排除小型啮齿目动物

在 9 月份 3d 捕鼠的时间里,共捕到啮齿目动物 3 种,它们是大林姬鼠(*Apodemus speciosus*)、社鼠(*Niviventer confucianus*)和花鼠(*Tamias sibiricus*)。大林姬鼠和社鼠属于鼠科(Muridae),花鼠属于松鼠科(Sciuridae)。

### 3.3 坚果的丢失动态

在本次实验结束时,基本上所有放置的辽东栎坚果都被转运或被脊椎动物就地捕食。

在小型啮齿目动物排除前,辽东栎坚果的丢失速度非常迅速。9 月 17 日放置的辽东栎坚果,在前两天的时间里,差不多所有的坚果都丢失了(图 1)。从图中可以看出,在所有 3 种微生境条件下,大尺寸坚果的丢失速度要快于小尺寸坚果(图 1a,b,c),尽管两者之间的丢失在 8d 的时间里没有显著性不同。合并不同微生境条件下的辽东栎坚果,大尺寸坚果在试验最初两天,其丢失速度比小的辽东栎坚果的丢失速度快

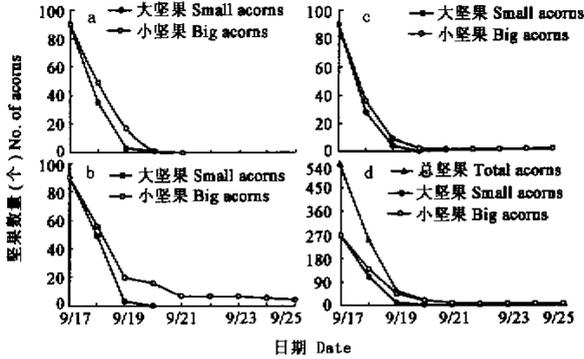


图 1 排除小型啮齿目动物前辽东栎坚果的丢失

Fig. 1 Loss of *Q. liaotungensis* acorns in a broad-leaved forest before rodent removal

a 代表灌丛下 represents shrub; b 代表草下 represents herb; c 代表空地上 represents open; d 代表放置的整个辽东栎坚果的总和 represent the total acorns placed in different microhabitats

(图 1d)。辽东栎坚果的丢失动态有一个非常明显的特征:在最初的两三天,辽东栎坚果的丢失非常迅速,反映在丢失曲线上是:曲线上有一个非常明显的拐点,即坚果放置后的前两天和以后的时间连接处(图 1a, b, c)。这个特征在图 1d,即合并不同微生境条件下辽东栎坚果的丢失曲线上,更加明显地表现出来。

在排除部分小型啮齿目动物后,辽东栎坚果的丢失动态曲线表现出和排除部分小型啮齿目动物前不太相同的丢失动态(图 2)。在坚果放置后的第一天,辽东栎坚果的丢失非常迅速。但是在试验所进行比较的 8 天时间里,小型啮齿目动物排除后的坚果丢失比小型啮齿目动物排除前慢。丢失曲线有几个拐点,不同微生境下的丢失曲线(图 2a, b, c)各个拐点的位置有一定的规律性,即在坚果放置后的第 1, 4, 6, 11 和 20d。从图 2d,能够发现小型啮齿目动物排除后的辽东栎坚果的丢失动态曲线和小型啮齿目动物排除前的辽东栎坚果的丢失动态有一点相似之处,那就是在坚果最初放置的很短的一段时间(1d)里,坚果的丢失速度非常迅速,以后的丢失减慢。

3.4 脊椎动物对坚果的就地消耗

就地消耗的辽东栎坚果是整个辽东栎坚果丢失的很小一部分,只占 10.1%(表 1)。从表 1 中可以看出,在排除小型啮齿目动物前动物就地消耗坚果的百分比要比排除小型啮齿目动物后大。脊椎动物对坚果的就地消耗受坚果尺寸的影响,大尺寸坚果

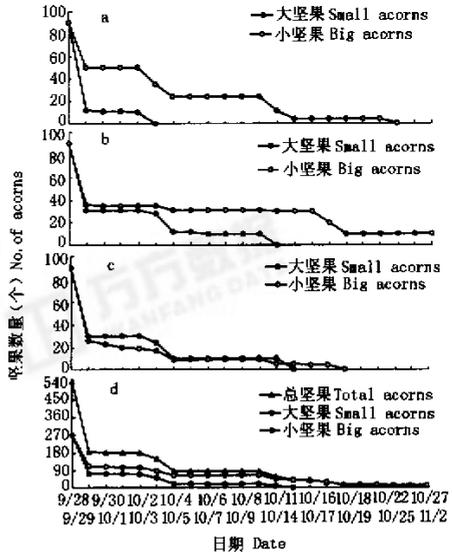


图 2 排除小型啮齿目动物后辽东栎坚果的丢失

a 代表灌丛下; b 代表草本下; c 代表空地上; d 代表放置在整个辽东栎坚果的总和

Fig. 2 Loss of *Q. liaotungensis* acorns in a broad-leaved forest after rodent removal

a represents shrub, b represents herb, c represents open, d represent the total acorns placed in different microhabitats

果的就地消耗无论在排除小型啮齿目动物前还是在排除小型啮齿目动物后都要比小尺寸小。在小型啮齿目动物排除前,脊椎动物对坚果的就地消耗占坚果丢失的 14.4%,在小型啮齿目动物排除后,脊椎动物对辽东栎坚果的就地消耗占坚果丢失的 5.7%。

表 1 东灵山一个落叶阔叶林中辽东栎坚果的丢失

Table 1 The loss of *Q. liaotungensis* in a broad-leaved deciduous forest in Dongling Mountain, Northern China

	小坚果 Small acorns				大坚果 Big acorns				坚果总和 Total acorns			
	放置 <sup>③</sup>	丢失 <sup>④</sup>	转运 <sup>⑤</sup>	就地消耗 <sup>⑥</sup>	放置	丢失	转运	就地消耗	放置	丢失	转运	就地消耗
排除前 <sup>①</sup>	270	264	200(75.8)	64(24.2)	270	270	257(95.2)	13(4.8)	540	534	457(85.6)	77(14.4)
排除后 <sup>②</sup>	270	260	233(89.6)	27(10.4)	270	270	267(98.9)	3(1.1)	540	530	500(94.3)	30(5.7)
总和 Total	540	524	433(82.6)	91(17.4)	540	540	524(97.0)	16(3.0)	1080	1064	957(89.9)	107(10.1)

① Before removal; ② After removal; ③ Placement; ④ Loss Transportation; ⑤ Consumption *in situ*

括号中的数字表示转运或就地消耗占辽东栎坚果丢失的百分比。①排除小型啮齿目动物前的实验时间是 8d, ②排除小型啮齿目动物后的实验时间是 35d。The number in the parentheses represent the percentage of disappeared acorns. It takes 43 days on the observation of acorn loss in this experiment, with ① 8 days before rodent removal and ② 35 days after rodent removal

### 3.5 不同因子对坚果丢失和就地消耗的影响

3 个试验因子对辽东栎坚果的丢失和就地消耗的影响见表 2。3 个因子中,排除部分小型啮齿目动物和坚果尺寸对辽东栎坚果的就地消耗有显著性影响,而微生境条件,任何两个因子之间的交互作用,以及 3 个因子之间的交互作用对坚果的就地消耗没有显著性影响。

## 4 讨论

Janzen 曾报道,食物的相对丰富程度强烈影响脊椎动物对种子的捕食<sup>[1]</sup>。在本实验中,辽东栎坚果的丢失速度非常快。1998 年实验所在的落叶阔叶林中辽东栎坚果的产量非常低,这可能是辽东栎坚果丢失速度快的主要原因。因为生活在森林中的脊椎动物为了生存要贮藏足够多的资源,用作漫长冬季的主要食物。虽然有些小型啮齿目动物也捕食核桃楸(*Juglans mandshurica*)、山杏(*Prunus armeniaca* var. *ansu*)、山桃(*Prunus davidiana*)和毛榛(*Corylus mandshurica*)等植物的坚果,但是辽东栎坚果较大,包含丰富的营养,所以是脊椎动物最佳的食物选择。

脊椎动物对栎树坚果的消耗非常大。在东南英格兰,脊椎动物对 *Q. robur* 坚果的净转移率(Net rate of acorn removal)特别高,实验放置的每堆最多达 1000 枚坚果,在放置后的 24h 基本上都被转移,甚至是在坚果产量的高峰期<sup>[19]</sup>。Horton 曾发现一个林鼠(Wood rat)巢穴中贮藏 9kg *Q. wislizenii* var. *frutescens* 坚果<sup>[23]</sup>。在本实验所在地 2km 的一个落叶阔叶林中,1998 年辽东栎种子产量是大年,但在坚果落完后,在地表很少能发现完好的种子。这也说明脊椎动物对辽东栎坚果的捕食非常严重。

脊椎动物就地消耗的辽东栎坚果很少,只占丢失坚果的 10.1%(表 1)。脊椎动物就地消耗坚果可能是检查坚果的质量好坏,因为自然产生的辽东栎坚果有 21.4%被虫子或真菌寄生,搬运这部分坚果势必给脊椎动物造成过多的体力投入。放置的坚果大部分被它们转运到其它地方。它们可能将坚果分散埋藏或将其搬运到它们的洞穴中贮藏起来,用作漫长冬季的主要食物来源。啮齿目动物对坚果的埋藏可分为两种主要方式:巢穴贮藏或贮藏室贮藏(Nest or larder-hoarding)和分散贮藏(Scatterhoarding)<sup>[1,24]</sup>。在另外一项实验中,观察到岩松鼠就地消耗部分很少,大部分被它们转运到很远的地方,另外还发现岩松鼠有分散埋藏坚果的行为。一些学者曾报道,啮齿目动物将坚果贮藏于远离种子源的地方,以后将它们吃掉,逃脱动物捕食的种子,如果贮藏地点生境条件合适,那么这些种子将会发芽<sup>[17,25]</sup>。动物对种子的捕食和传播是植物移地发育(Colonization)的重要阶段<sup>[16,26]</sup>。

Kikuzawa 曾报道,因为小型哺乳动物对蒙古栎坚果的强烈捕食,所以当小型哺乳动物数量很大时,栎树的更新便会受到限制<sup>[12]</sup>。脊椎动物对坚果的就地消耗部分在排除小型啮齿目动物前比排除啮齿目动物后大。可能的原因除了部分小型啮齿目动物后,啮齿目动物的数量下降,增加了鸟类对坚果捕食的可能性,而鸟类对坚果不进行就地消耗。在另外的一个实验中观察到松鸦对辽东栎坚果的捕食,它们只将辽

东栎坚果转运到其它地方,但没有发现它们就地消耗辽东栎坚果。

表 2 辽东栎坚果的丢失和就地消耗的方差分析

Table 2 ANOVA summary for number of acorns lost and acorns consumed *in situ* by vertebrate in a broad-leaved deciduous forest in Dongling Mountain, Northern China, for the effect of microhabitat types treatment, acorn size treatment and rodent removal

变异来源 Source of variation	自由度 DF	丢失		就地消耗	
		Loss		Consumption <i>in situ</i>	
		均方 MS	F	均方 MS	F
主影响 Main effects					
微生境(微) Microhabitat (M)	2	11.194	1.678	0.065	0.033
排除啮齿目动物(排) Rodent removal (R)	1	68.481	10.265**	17.926	9.143**
坚果大小(坚) Acorn size(A)	1	16.333	2.448	56.333	28.732**
二维作用 2-Way Interaction					
微×排 Mt×R	2	5.731	0.859	2.287	1.166
微×坚 M×A	2	4.528	0.679	2.194	1.119
排×坚 R×A	1	6.259	0.938	5.333	2.720
三维作用 3-Way Interaction					
微×排×坚 Mi×R×A	2	4.620	0.693	2.528	1.289

\*\*  $P < 0.01$

坚果被土壤的埋藏能够减少脊椎动物对坚果的捕食,例如 Crawley 和 Long 曾报道,脊椎动物对埋藏坚果的捕食要比地表放置的坚果慢 12~26 倍<sup>[19]</sup>;Kikuzawa 发现蒙古栎也有同样的现象<sup>[12]</sup>。除脊椎动物对坚果的捕食外,无脊椎动物也是影响坚果存活的一个非常重要的因子<sup>[19,27]</sup>。

在排除小型啮齿目动物后,在坚果放置后的第一天里,辽东栎坚果的丢失非常迅速(图 2)。但是在实验比较的 8d 时间里,小型啮齿目动物排除后的坚果丢失比小型啮齿目动物排除前慢。这是一个非常有趣,但也是一个出乎预料的结果,因为小型啮齿目动物排除后,预先设想的情况是:排除小型啮齿目动物后的辽东栎坚果的丢失要比小型啮齿目动物排除前慢。然而,在进行方差分析的 8d 实验时间里,坚果的丢失在小型啮齿目动物排除后要比小型啮齿目动物排除前慢。

辽东栎坚果的丢失动态有一个非常明显的特征:在最初的两天内,辽东栎坚果的丢失非常迅速,反映坚果的丢失曲线是:曲线上有一个非常明显的拐点,即坚果放置后的前两天和以后的时间连接处。这个特征在图 1d,即合并不同微生境条件下辽东栎坚果的丢失曲线上,更加明显地表现出来。这说明脊椎动物捕食辽东栎坚果可能具有密度依赖效应,一旦脊椎动物发现辽东栎坚果,那么它们会将其一网打尽。小型啮齿目动物排除后,坚果的丢失动态曲线上有几个拐点(图 2)。这种情况的发生可能和松鸦对辽东栎坚果的捕食有关,因为松鸦在试验所在的落叶阔叶林中的活动并不频繁,它们只是偶尔在林中捕食辽东栎的坚果。另外松鸦在此林中并不经常出现的原因可能和林中辽东栎的种子产量低有关,因为在距离实验所在地 2km 外的另外一个阔叶林中经常能观察到松鸦的觅食活动。

在排除小型啮齿目动物前后,辽东栎坚果的丢失都是大坚果比小坚果快(图 1d,图 2d)。这说明脊椎动物对辽东栎坚果有一定的选择性,在野外的实际观测过程中,发现被昆虫幼虫侵害和被真菌寄生的坚果更可能是小尺寸的坚果。所以脊椎动物更偏爱大尺寸的坚果。虽然这样,小尺寸的坚果最终还是被脊椎动物所捕食或转运,这可能是由于辽东栎坚果产量很低,脊椎动物未能得到满足(Predator satiation)<sup>[19]</sup>。

3 个因子中,只有排除部分小型啮齿目动物辽东栎坚果的丢失有显著性差异。这说明小型啮齿目动物对辽东栎结果的丢失有一定的影响。但是因为小型啮齿目动物强大的活动和觅食能力,以及鸟类对辽东栎坚果的捕食,使得大部分辽东栎坚果不可能逃脱脊椎动物的捕食,尽管实验所用的辽东栎坚果的数量相对大年的辽东栎的产量来说很少。

许多研究已经证明种子捕食的空间变异<sup>[8,9,11,28]</sup>。这种变异不仅表现在同一类型群落中的不同微生境的差异上,而且表现在不同尺度的群落间的差异上<sup>[11]</sup>。本实验只研究了一个阔叶林中辽东栎坚果的丢失动态。为全面揭示辽东栎坚果的丢失和脊椎动物对辽东栎坚果的捕食和传播,将在另外的文章中报道辽东栎

坚果在不同群落类型间的丢失和脊椎动物对辽东栎坚果捕食和传播的行为。

### 参考文献

- [ 1 ] Janzen D H. Herbivores and the number of species in tropical forest. *Am Nat.*, 1970, **104**:501~528.
- [ 2 ] Janzen D H. Seedling patterns of tropical trees. In: Tomlinson P. B., Zimmermann M. H. eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, 1978, 83~128.
- [ 3 ] Janzen D H. Seed predation by animals. *Annu Rev Ecol Syst.*, 1971, **2**:465~492.
- [ 4 ] Smyteh N. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am Nat.*, 1970, **104**:25~35.
- [ 5 ] Howe H F and Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst.*, 1982, **13**:201~228.
- [ 6 ] Clark D and Clark D B. Spacing dynamics of a tropical tree: evolution of the Janzen-Connell model. *Am Nat.*, 1984, **124**:769~788.
- [ 7 ] Herrera C M. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: Combined effects of Hawthorn, birds, mice and browsing ungulates. *Oecologia*, 1984, **63**:386~393.
- [ 8 ] Webb S L and Willson M F. Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia*, 1985, **67**:150~153.
- [ 9 ] Willson M F and Whelan C J. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos*, 1990, **57**:191~198.
- [ 10 ] Whelan C J, Willson M F, Tuma C A, et al. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Can J Bot.*, 1991, **69**:428~436.
- [ 11 ] Verdu M and Garcia-Fayos P. Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Oecol.*, 1996, **17**:379~391.
- [ 12 ] Kikuzawa K. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 1. Disappearance. *For Ecol and Manage.*, 1988, **25**:1~8.
- [ 13 ] Miyaki M and Kikuzawa K. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. *For Ecol and Manage.*, 1988, **25**:9~16.
- [ 14 ] Shaw M W. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. 2. Acorn losses and germination under field condition. *J Ecol.*, 1968, **56**:647~660.
- [ 15 ] Jensen T S. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, 1985, **44**:149~156.
- [ 16 ] Kollmann J. and Schill H P. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, 1996, **125**:193~205.
- [ 17 ] Jensen T S and Nielsen O F. Rodents as seed dispersers in wood succession. *Oecologia*, 1986, **70**:214~221.
- [ 18 ] Iida S. Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio*, 1996, **124**:39~43.
- [ 19 ] Crawley M J and Long C R. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J Ecol.*, 1995, **83**:683~696.
- [ 20 ] Negi A S, Negi G C S and Singh S P. Establishment and growth of *Quercus floribunda* seedlings after a mast year. *J Veg Sci.*, 1996, **7**:559~564.
- [ 21 ] Jones E W. Biological flora of the British Isles, *Quercus* L. *J Ecol.*, 1959, **47**:169~222.
- [ 22 ] Long T J and Jones R H. Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees*, 1996, **11**:1~8.
- [ 23 ] Horton J S and Wright J T. The wood rat as an ecological factor in southern California watersheds. *Ecology*, 1944, **25**:341~351.
- [ 24 ] Smith C C and Reichman O J. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annu Rev Ecol Syst.*, 1984, **15**:329~351.
- [ 25 ] Olmsted C E. Vegetation of certain sand plains of Connecticut. *Bot Gaz.*, 1937, **99**:209~300.
- [ 26 ] Kollmann J and Pirl M. Spatial pattern of seed rain of fleshy fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecol.*, 1995, **16**:313~329.
- [ 27 ] Andersson C. The effect of weevil and fungal attacks on the germination of *Quercus robur* acorns. *For Ecol and manage.*, 1992, **50**:247~251.
- [ 28 ] Brukey T V. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia*, 1994, **97**:533~540.