

啮齿动物对锐齿槲栎坚果的取食模式及坚果命运

王中磊^{1,2}, 高贤明^{1,*}

(1. 中国科学院植物研究所数量植被生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 啮齿动物对栎属坚果的捕食和传播是栎林能否进行实生苗成功进行更新的关键因子。2002 ~ 2003 年, 通过对锐齿槲栎 (*Quercus aliena* var. *acuteserrata*) 坚果进行烧焦炭化、2 种胶带包裹、系绳、染色、埋藏、放置背景颜色的 4 种改变、切半和对照 12 种处理, 观测坚果的留存与啮齿动物就地捕食和搬运等作用下的变化动态及其最终数量或比例, 以研究啮齿动物对坚果的捕食、搬运、丢弃、埋藏等作用以及最终留存的数量与特点, 测定完好坚果的比例在啮齿动物捕食前和捕食后的变化, 结果发现: (1) 丢弃坚果中非完好的比例较捕食前有显著的增加 ($p > 0.05$), 表明啮齿动物咬开坚果后才能识别坚果是否完好并进一步确定是否继续捕食。(2) 与对照比较, 坚果的命运可分为 4 类: 简单埋藏、放置黑色纸上的坚果命运没有显著改变, 说明啮齿动物对坚果周围环境简单变化的敏感性低, 且更加适应黑色背景。系绳、染色、切半、以白、绿、红纸为背景放置坚果的处理, 就地捕食的速率显著降低, 持续时间不变; 与对照相比, 搬运的速率早期相同, 后来略有升高, 搬运持续时间也相应增加, 最终被搬运的比例增加而就地捕食的比例降低, 留存的坚果为 0。说明坚果的附着物、颜色、完整程度、放置背景等改变后, 有助于提高啮齿动物对捕食风险的估计, 并相应采取减少就地捕食的策略。烧焦坚果就地捕食和搬运的开始速率接近 0, 至第 4 ~ 5 天, 速率提高至最大值, 然后再降低至 0, 结果就地捕食和搬运的比例都明显的下降, 留存的坚果比例为 49.6%, 其中就地捕食的比例相对于搬运的比例明显减低, 说明啮齿动物对坚果气味的变化同样采取减少就地捕食的策略, 从而增加了留存; 而搬运速率由开始时极低逐渐升高的现象, 表明啮齿动物对于食物气味的变化可能采取试探的策略, 经过试探再加快搬运速率。胶带包裹处理的坚果, 啮齿动物就地捕食的开始速率接近 0, 在第 4 天上升为最大值, 随后开始下降, 结果坚果留存为 0, 就地捕食的比例低于 5%, 搬运的比例增加。啮齿动物对坚果气味和状态共同的变化同样采取减少就地捕食的策略, 而对搬运同样采取试探的策略, 说明啮齿动物对坚果的感知可能属于视觉和嗅觉混合作用的模式。

关键词: 锐齿槲栎; 啮齿动物; 坚果; 取食策略; 感知; 视觉

文章编号: 1000-0933(2006) 11-3533-09 **中图分类号:** Q143, Q948, S718.5 **文献标识码:** A

The predating behavior of rodents and its effects to acorns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata*

WANG Zhong-Lei^{1,2}, GAO Xian-Ming^{1,*} (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11): 3533 ~ 3541.

Abstract: The effects of rodents to forest dynamics are highlighted in many ecological researches. In 2002 and 2003, a series of experiments were conducted to investigate the predating behavior of rodents to acorns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* under 12 different treatments respectively: burnt fully, enwrapped in plastic tapes, dyed with black carbon ink, buried in soil surface, set on different colors of papers, attached with strings, cut into halves and in control. The count numbers of acorns that were left

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KSCX1-07-01-02); 国家自然科学基金资助项目 (39970136)

收稿日期: 2005-07-12; **修订日期:** 2006-02-06

作者简介: 王中磊 (1975 ~), 男, 甘肃民乐人, 硕士生, 从事森林生态系统恢复和演替研究. E-mail: daoistwang@hotmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xmgao@ibcas.ac.cn

致谢: 动物数据由中国科学院动物研究所王玉山博士提供, 谨此致谢。

Foundation item: The project was financially supported by Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX1-07-01-02) and the National Natural Science Foundation of China (No. 39970136)

Received date: 2005-07-12; **Accepted date:** 2006-02-06

Biography: WANG Zhong-Lei, Master candidate, mainly engaged in restoration ecology. E-mail: daoistwang@hotmail.com

intact, predated *in situ* or removed away were examined and documented in detail, as well as the ratios of acorns with infestation before predation and after. It was found that: (1) the ratios of acorns with infestation before predation and after were significantly different ($p > 0.05$), suggesting that rodents could detect the infestation of acorns. (2) the effects of rodents predation to acorns could be classified into 4 classes: acorns that were simply buried, or set on black paper were not distinguishable from the control, suggesting that rodents don't respond to the small changes of odor concentration resulted from burying and might be more adapted to the black other than else background. Acorns attached with strings, dyed with black ink, cut into halves or set on white/green/red papers were predated *in situ* with decreased rate and removed away with the same rate in the first day of observation when compared with those of the control, but the removal lasted longer time. The final ratio of removal was increased, and that of predation *in situ* was decreased, and none was left intact. This might suggest that rodents have higher predating risk expectation to acorns under the change of their status, colors, completeness or background, and adopted a kind of "less predation *in situ*" strategy. Acorns burnt fully were neither predated *in situ* nor removed in the first day, but both rates were increased to the peak in the forth or fifth day, and then begun to decline. Consequently, the final ratio of predation *in situ* and removal decreased greatly with 50% acorns left intact. This suggests that rodents use the "less predation" or "less activities" strategy to respond to substantial change of acorn odor concentration, and, as a result, much more acorns were remained intact. Acorns enwrapped were rarely predated *in situ*, but the removal remained unchanged at the beginning, then reduced to near zero in the second day, and kept increasing after that until reaching the peak at the fourth day; the final ratio of predation *in situ* was lower than 5% with none left intact, and therefore, the removal was greatly increased. It is supposed that rodents take the "less predation *in situ*" strategy under the condition of substantial change in both odor and states of acorns, since the dual change might indicates higher predation risk and causes rodents to predate less *in situ*. As is proved here that the detection to the predation risk was critical to rodents' behavior, it is reasonable to suppose that the eyes of rodents could play a much more important role in rodents' predating behavior than previously expected.

Key words: shaptooth oak (*Quercus aliena* var. *acuteserrata*); rodents; acorns; predation strategy; sight; detect.

自 20 世纪初期以来,动物对栎林更新的影响一直是生态学和林学随关注的研究课题。栎属(*Quercus*)有 400 多种,其中有很多种是温带和亚热带植物群落中的优势种^[1]。锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)广泛地分布于我国辽宁、陕西、甘肃、山东、河南、湖北、湖南、江苏、四川等省,朝鲜半岛和日本也有分布^[2]。其坚果较大,内含丰富的营养,是许多鸟类和哺乳动物的良好食物资源。虽然啮齿动物取食树木种子的大部分^[3],但它们在种子的第 2 次扩散中扮演重要的角色^[4]。关于动物对坚果的捕食和传播、贮藏或者沉积的影响,动物活动和环境因子、捕食风险的关系,动物对虫蛀种子的识别等研究国内已有很多研究报道^[5~14]。啮齿动物通常对坚果进行捕食、搬运、丢弃、留存、贮藏等,这些活动都可能受环境因子及坚果状态等条件的影响。动物通过什么行为模式感知这些影响?又采取何种取食策略来应对这些变化?这对坚果的命运又有何影响?这方面国内的研究报道较少。

本研究通过实验试图阐明,经过对坚果本身的多种处理和坚果周围环境的改变,观测在动物捕食压力下锐齿槲栎坚果的命运,对比自然条件下坚果的一般命运和动物对坚果捕食与搬运,以了解啮齿动物对锐齿槲栎坚果的取食模式。

通过在油松林、针阔混交林、灌丛等不同林型内用笼子捕捉和野外观察,结果表明本研究地区取食锐齿槲栎坚果的动物主要属啮齿目(Rodentia)鼠科(Muridae),种类有:社鼠(*Niveventer excelsior*)、褐家鼠(*Rattus norvegicus*)、大足鼠(*Rattus nitidus*)、龙姬鼠(*Apodemus draco*)、高山姬鼠(*Apodemus chevrieri*)、田鼠科大耳姬鼠(*Apodemus latronum*)、奇岚绒鼠(*Eothenomys inez*)和松鼠科岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)等。

1 研究方法

1.1 自然概况^[15]

四川茂县地区位于我国的西南部,位于 102°56'~104°10'E,31°25'~32°16'N,本区域的山脊为岷江流域和

涪江流域的分水岭。植被、土壤垂直带谱明显:海拔 < 1500 m 主要为新积土,以农田为主;海拔 1500 ~ 2100 m 为褐土,主要分布着锐齿槲栎、枹栎 (*Quercus serreta*)、川榛 (*Corylus heterophylla* var. *sutchuenensis*) 等落叶阔叶林或锐齿槲栎萌生丛等自然植被;海拔 2100 ~ 2800 m 为棕壤,主要有云杉 (*Picea* sp.)、油松 (*Pinus tabulaeformis*)、日本落叶松 (*Larix kaempferi*) 等人工林。本地区的气候为高原型季风气候,干燥多风,干燥度 1.74,干湿季节交替明显,11 ~ 翌年 4 月份为干季,5 ~ 10 月份为湿季,降雨量的 80 % 左右在湿季。年均温 11 ℃,年降水量 484.8 mm,年蒸发量 1355.7 mm,光照较足,日照率为 35 % ~ 55 %。

1.2 样地设置

根据四川省茂县干旱河谷中上游植被的代表性和典型性,共设 5 个样地对啮齿动物与锐齿槲栎坚果之间的关系进行调查,其中,在茂县光明乡马蹄村设 3 个样地,在位于茂县的中国科学院成都生物研究所茂县生态站所管辖的地段设置 2 个样地。样地植被现状及环境状况等见表 1。

表 1 样地基本信息

Table 1 The basic features of the plots

地点 Sites	样地 Plots	放置坚果数(粒) Acorns number(ind.)	面积 Area (m ²)	乔/灌木层盖度 Arbor/Brush coverage (%)	主要植物种类 [*] Dominant plants [*]
马蹄村 Mati village	林窗 Gap	16 ×20	400	15/20	CS + R + P
	林缘 Forest edge	16 ×20	400	50/40	QA + IP + R
	林窗 Gap	16 ×10	520	20/30	F + QA
生态站 Ecological station	山棚地旁山坡 Slope beside the Shanzha field	12 ×10 ×25	800	10/90	QA + R + CH
	瓦窑沟 Wuyao valley	12 ×10 ×25	1200	30/70	PA + CH + FA

CH = 川榛 *Corylus heterophylla* var. *sutchuenensis*; CS = 马桑 *Cariaria nepalensis*; F = 蕨类 ferns; PA = 华山松 *Pinus armandi*; FA = 箭竹 *Fargesia* sp.; IP = 冬青 *Ilex purpurea*; P = 梨 *Pyrus* sp.; QA = 锐齿槲栎 *Quercus aliena* var. *acuteserrata*; R = 蔷薇 *Rosa* sp.

1.3 坚果处理、放置及观测

2002 年 9 月 26 日开始,在马蹄村的 3 个样地中随机设置 48 个点,每个点上放置 10 枚锐齿槲栎坚果,其中未处理(对照)和用 50 cm 长的黄色细塑料绳穿洞于坚果尾部并固定各 5 枚。放置后第 3 天观测并统计各种命运坚果的数量等,收集被动物啃蚀后丢弃在林中的坚果(“丢弃”),剖开观察是否有虫害、霉烂、病菌等所有可能影响萌发的情况,如果有则视作非完好坚果,随机收集 400 枚坚果,统计其中非完好坚果和绳子被咬断等数量和比例。

在生态站设置的 2 个样地中,从 2003 年 11 月 13 日开始,随机收集若干坚果,进行如下 12 种处理: 用火烧焦坚果使其炭化,但不破坏其基本形状; 用透明胶带完全包裹坚果; 用黄色不透明胶带完全包裹坚果;

用透明塑料绳在坚果底部穿洞并固定,用记号笔在绳上做上标记以识别其放置的地点; 将坚果放置于约 20 cm ×20 cm 大小的白纸上; 将坚果放置于约 20 cm ×20 cm 的绿纸上; 将坚果放置于约 20 cm ×20 cm 的红纸上; 用凋落物和土壤将坚果埋藏 2 ~ 3 cm; 用黑色碳素墨水浸泡坚果进行染色; 将坚果放置于约 20 cm ×20 cm 的黑纸上;⑪将坚果切为两半,并以半粒为计数单位;⑫不做任何处理(对照)。一种处理的坚果 10 粒为 1 个单元,由 12 种处理的坚果各 1 个单元组成一组处理,共 25 组。在山棚地旁山坡和瓦窑沟 2 个样地中再进行重复,因此 12 种处理共放置 12 ×10 ×25 ×2 = 6000 粒坚果。各单元每天进行详细观测,记录留存、被就地捕食、搬运的坚果数量,直至坚果全部消失或数量没有任何变化。最后在每个放置点周围搜寻系有绳子的坚果,记录其离原始放置点的距离、方位以及埋藏和绳子被咬断的数量。

1.4 数据分析

以放置后的时间长度为横坐标,以坚果命运的相应数量为纵坐标,做出带有 95 % 置信区间的动态曲线。用 SPSS 的 one-way ANOVA 分析坚果日变化速率及最终的数据在处理之间的差异,并作多重比较。计算非完好坚果的平均比例。统计坚果被搬运后的命运及相应的距离和方位等信息。

2 结果与分析

2.1 处理对坚果命运的影响

对 12 种处理的坚果,就其留存、就地捕食和搬运等 3 种命运做出动态曲线(图 1)。分析曲线的变化趋势,尤其是变化最大的第 1 天的速率(开始速率),可以得到如下结果:

(1) 留存 12 种处理的开始速率之间表现出极显著差异 ($F = 28.816, df = 11, p < 0.01$)。多重比较表明:按留存数量从大到小的顺序对各种处理排序得到一个梯度: {1} >> {2, 3} > {4, 5, 6, 7} > {8, 9, 10, 11} > {12}。其中, {} 代表一组,组内处理之间没有区别;“>>”前面的组和“>>”后面的组之间都有显著差异;用“>”直接连接的两个组之间没有差异,其它的组之间都有显著差异,以下同。从速率上来看,用火烧焦的坚果(处理 1)的消失速率最慢,其次为用胶带包裹处理的坚果(处理 2 和 3)的消失速率;消失速率最快的是作为对照的坚果(处理 12),其在一天之内就所剩无几,其余处理的坚果消失速率也有所下降。消失速率的变化呈现出逐步下降的趋势,而且,除了 1、2 和 3 处理外,其它处理的该类变化趋势呈“双曲线”。

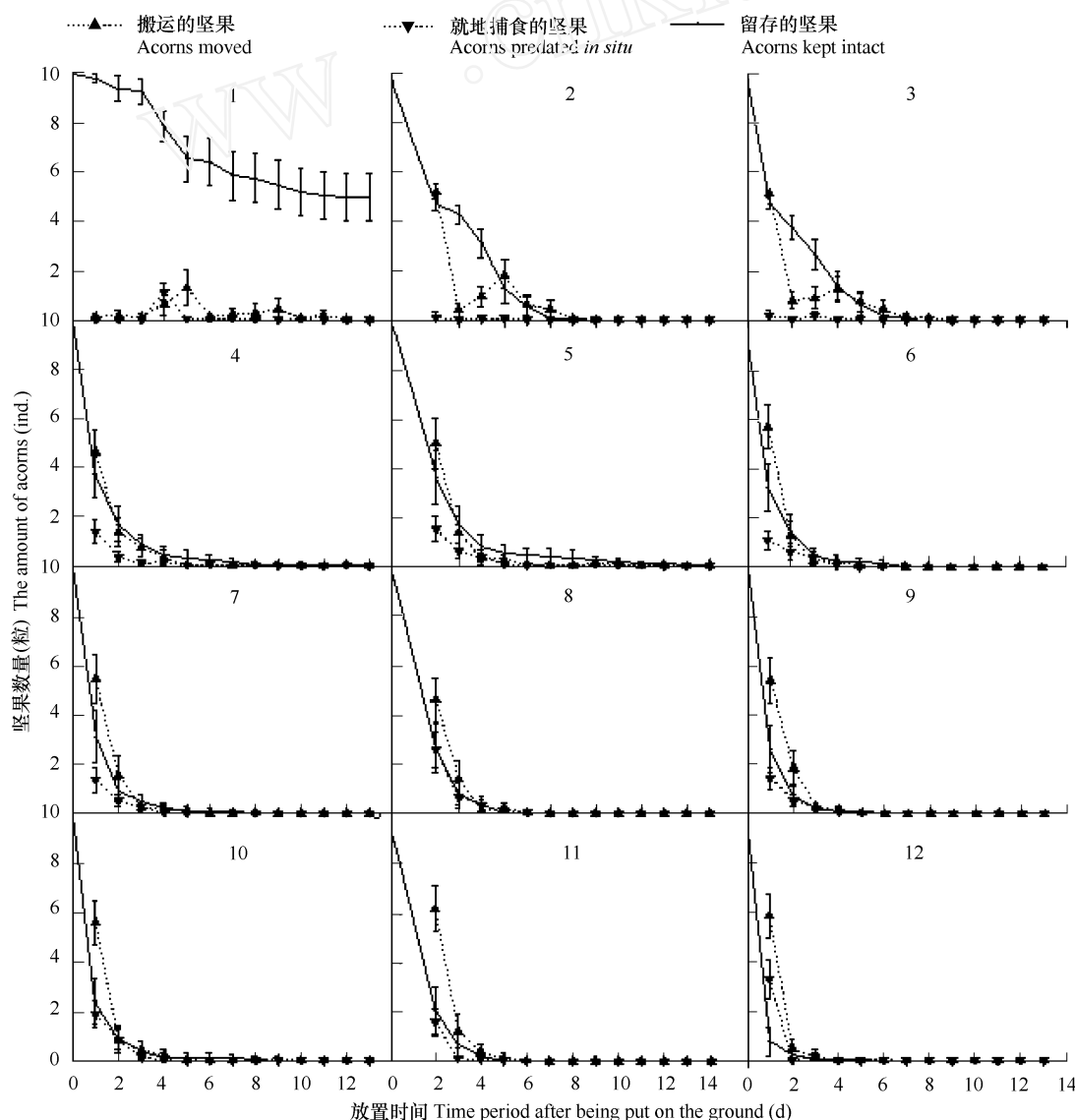


图 1 锐齿槲栎坚果 12 种不同处理的命运对比

Fig. 1 Comparison of the fates of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* acorns dealt with 12 methods

*1 完全烧焦的坚果 acorns completely burned; 2 用透明胶带包裹的坚果 acorns wrapped with translucent plastic tape; 3 用黄色胶带包裹的坚果 acorns wrapped with yellow plastic tape; 4 系上绳子的坚果 acorns attached with string; 5 放在白纸上的坚果 acorns put on white paper; 6 放在绿纸上的坚果 acorns put on green paper; 7 放在红纸上的坚果 acorns put on red paper; 8 简单埋藏的坚果 acorns buried simply; 9 墨水染色的坚果 acorns dyed with black carbon ink; 10 放在黑色纸张上的坚果 acorns put on black paper; 11 被切出的一半坚果 half of an acorn; 12 未处理(作为对照)的坚果 acorns as control; 下同 the same below

(2)就地捕食 动物就地捕食开始速率在 12 种处理的坚果之间表现出极显著差异 ($F = 16.074, df = 11, p < 0.01$)。多重比较表明:按就地捕食数量从大到小的顺序排列, $\{12, 8\} > \{10\} > \{4, 5, 6, 7, 9, 11\} \gg \{1, 2, 3\}$, 即:作为对照的(处理 12)和简单埋藏处理的坚果(处理 8)被就地捕食的数量最大,其次是放置在黑色纸上的坚果(处理 10),而烧焦的和胶带包裹处理的(处理 1、2 和 3)则都最低,其它的中等。就地捕食的速率逐步下降,去除 1、2 和 3 处理,其它处理的该变化呈“双曲线”。在 5d 后各处理坚果都几乎没有被就地捕食。其中烧焦的坚果在第 4 天又有一个被就地捕食的高峰。

(3)搬运 动物搬运的开始速率在 12 种处理的坚果之间表现出极显著差异 ($F = 15.364, df = 11, p < 0.01$)。多重比较表明:按搬运数量从大到小来排序, $\{2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12\} \gg \{1\}$ 。搬运速率的变化呈现出逐步下降的趋势,而且,除 1、2 和 3 处理外,其它处理的该类变化趋势呈“双曲线”。除烧焦处理的(处理 1)外,其它处理的坚果在第 1 天均显示了强烈的搬运作用,而烧焦的坚果被搬运数量为最少,接近 0,但是在第 5 天有一个高峰,用胶带包裹的坚果速率在第 2 天下降,然后逐步上升,到第 4 天有一个高峰。

经过啮齿类动物搬运和就地捕食,最终仍然有一些坚果在原地得以留存(表 2)。

表 2 不同命运坚果的数量与比例
Table 2 Amounts (Ratios) of acorns of different fates

地点 Sites	处理 * Treatment *	搬运数量 (比例 %) Acorns moved	就地捕食数量 (比例 %) Acorns predated in situ	搬运/就地捕食的比例 Acorns moved/predated	留存坚果数量 (比例 %) Acorns left intact in situ
生态站 (14 d 后无变化的结果) Results in the Ecological Station after 14 days of observation	1	3.78 (37.8)	1.26 (12.6)	3.00	4.96 (49.6)
	2	9.72 (97.2)	0.28 (2.8)	34.70	0
	3	9.58 (95.8)	0.42 (4.2)	22.80	0
	4	7.74 (77.4)	2.26 (22.6)	3.42	0.02 (0.2)
	5	7.38 (73.8)	2.62 (26.2)	2.82	0
	6	7.76 (77.6)	2.24 (22.4)	3.46	0
	7	7.78 (77.8)	2.22 (22.2)	3.50	0
	8	6.22 (62.2)	3.78 (37.8)	1.65	0
	9	7.69 (76.9)	2.30 (23.0)	3.34	0.02 (0.2)
	10	7.02 (70.2)	2.98 (29.8)	2.36	0
	11	8.16 (81.6)	1.84 (18.4)	4.43	0
	12	6.48 (64.8)	3.52 (35.2)	1.84	0
总平均 # Total average #		7.87 (78.7)	2.14 (21.4)	3.68	0.004 (0.04)

* 数字含义同图 1 The meaning of the number is the same as in the legend of figure 1; # 该平均不包括烧焦的坚果的数据 This data did not include that of acorns being burned

对最终留存数量进行多重比较,结果是: $\{1\} \gg \{2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12\}$;对最终搬运数量进行多重比较,坚果为: $\{2, 3\} \gg \{4, 5, 6, 7, 9, 11\} \gg \{12, 10, 8\} \gg \{1\}$;对最终就地捕食数量进行多重比较,坚果: $\{2, 3\} \ll \{1\} \ll \{4, 5, 6, 7, 9, 11\} \ll \{12, 10, 8\}$ 。从最终留存数量来看,烧焦处理的坚果留存最多,在观测结束时还有接近一半的坚果留存;其它处理的坚果在第 10 天以后,几乎没有任何留存。

2.2 动物取食前后坚果完好比例和丢弃坚果萌发率

在 2002 年,坚果非完好比例平均为 30 % ($N = 400$),捕食后丢弃坚果中非完好的比例平均为 82 % ($N = 74$),说明动物选择性捕食和搬运导致丢弃坚果非完好的比例显著增加。2003 年共收集丢弃坚果 266 颗,在适宜的发芽条件下(湿润)无一萌发,即萌发率为 0 ($N = 266$)。因为栎树坚果落地后湿润情况下即可以萌发^[15],所以这些没有萌发的坚果已丧失生活力,而导致坚果失去发芽能力的主要原因是其胚受到破坏。

在马蹄村(放置后第 3 天观测)发现就地捕食坚果的比例为 31.6 %,搬运为 37.6 %。而所有搬运的坚果中,搬运距离超过 5 m 的为 82.3 % ($N = 334$),对其命运没有追踪;在距放置点 5 m 范围内的坚果中有 42.4 % ($N = 59$)异地捕食,18.6 %藏在距地面 1 m 的悬崖上洞内,剩余的 39.0 %坚果完好地洒落在林中。在系绳处理的坚果中有 6.25 % ($N = 240$)所系的绳子即使没有缠绕他物也被咬断,表明在搬运过程中绳子对动物的搬运行为有妨碍,所以这些动物倾向于将其咬断再搬运。

在生态站发现的坚果搬运现象有所不同,因为该处的观测是一直持续到坚果的命运不再发生变化为止。从表 2 中可以得出:绝大多数(78.66%)的坚果被搬运,少数(21.43%)被就地捕食,而仅有极少数的得到留存(0.04%)。

跟踪生态站样方内坚果所系的绳子,可以得到坚果搬运距离和命运(图 2)。

从图 2 中可以看出,坚果在 6 m 范围内非定向的被搬运或者埋藏。其中 28.5%搬运后不埋藏,其余的 71.5%($N = 41$)是埋藏的。在 500 粒系绳子处理的坚果中,有 77.0%($N = 385$)的系着绳子的坚果其绳子被就地或者异地咬断,有 8.2%的绳子没有被咬断,其余的 14.8 粒没有找到。这说明动物对绳子比较敏感。

3 讨论

3.1 坚果处理和环境等变化对啮齿动物捕食行为影响

第 1 天搬运的速率只有烧焦处理的和对照存在显著差异,而第 1 天就地捕食的速率则除简单埋藏和放黑纸处理外,其他的都与对照存在显著差异。说明坚果的留存、动物的就地捕食和搬运数量的变化过程是独立的,各种处理对动物上述 3 类行为的影响不同。因为在影响动物觅食策略的诸多环境因子中,捕食风险无疑起着重要作用,在动物的觅食过程中风险随时存在^[16]。

所以在捕食风险条件下觅食时,动物必然在效益与风险间进行权衡(trade-off),并最终做出行为上的改变。Vázquez 发现达尔文叶耳鼠(*Phyllotis darwini*)在捕食风险条件下觅食时,趋向于寻找避护所并在斑块生境的中心部分觅食^[17]。王振龙和刘季科认为,捕食风险对根田鼠(*Microtus oeconomus*)的觅食行为有阻滞作用,并使其取食时间缩短^[18]。

动物搬运食物主要考虑的是食物资源的可利用性,而就地捕食则主要考虑取食地点的安全性与食物资源的可利用性等捕食风险因素。因此,在本研究中,坚果烧焦、包裹、系绳、染色、切半,以及放置环境改变等处理,也会对啮齿动物的搬运和捕食行为产生不同的影响。

埋藏及置于黑纸上的处理与对照的结果完全一致。虽然 Johnson 等发现,随着埋藏深度的增加,所有啮齿动物种类找到贮藏点的能力明显降低^[19],但在本研究用 2~3 cm 凋落物和土壤等覆盖这样的简单埋藏,对动物没有什么区别。因此,啮齿动物发现埋藏种子的能力,只在埋藏到达一定深度后才可能下降。

放置在黑纸上的坚果其命运与对照无差异,而与其他 3 种颜色纸张做背景的坚果存在显著差异。说明动物对纸张带来的变化的感知主要是色彩。可能暗示了啮齿动物在长期的进化中更加适应黑色的背景。国外研究认为,种子的颜色在种间是多变的,且棕色和黄色占据优势^[20],地面背景变化使动物表现出不同的适应性,从而导致种子颜色改变的进化趋势^[21]。这说明动物对背景改变能够产生适应性对策,以应对捕食风险的压力。

系绳、染黑、切半、放置在白、绿、红纸上等处理的坚果被啮齿动物就地捕食的速率显著降低,搬运的速率开始缓慢后来加快,搬运持续的时间相应增加,最终搬运的比例增加而就地捕食的比例降低,留存坚果为 0。说明坚果的附着物、颜色、完整程度及背景等状态改变,而坚果的气味没有改变(即食物资源的质量没有下降)时,动物会相应地提高对捕食风险的估计,采取减少就地捕食比例的策略。

烧焦处理由于改变了坚果的气味,但尚未完全炭化,因此,啮齿动物第 1 天活动(就地捕食和搬运)速率降低且接近 0,至第 4~5 天,才达到峰值,然后逐步降低为 0,最后留存为 49.6%,其中就地捕食坚果相对于搬运比例的减低。坚果气味的减弱,既代表捕食风险的增加,又代表食物资源质量的明显下降。因此,为对付风险

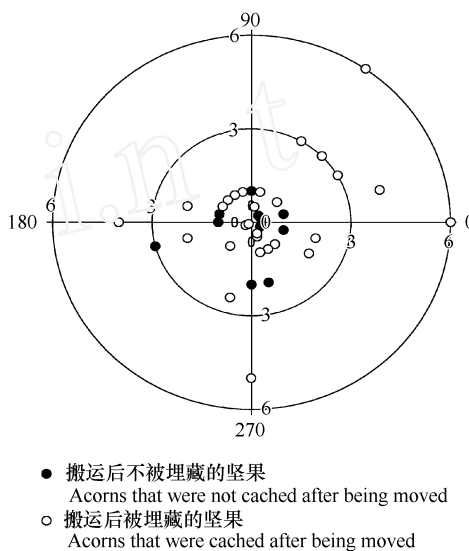


图 2 坚果搬运距离及其命运

Fig. 2 Sketch map of the fortunes of acorns moved by rodents

的增加,啮齿动物调整取食活动的高峰时间,使取食速率经历了开始为 0 然后逐步上升又下降的过程,这可以看作是啮齿动物的对食物资源质量变化的一种试探性策略,同时采取减少就地捕食比例;而对于后者,留存的坚果显著增加,则说明它们也采取减少取食活动(包括捕食和搬运)的策略来适应食物资源质量下降问题。结果气味减弱的程度应有阈值,例如,简单埋藏所导致的气味变化,就不足以促使其调整取食活动。

胶带包裹处理的坚果就地捕食的速率一直接近 0;开始搬运速率无变化,但在第 2 天下降至接近 0,后上升到第 4 天的峰值,然后又下降;最后坚果留存仍为 0,就地捕食的比例低于 5%,搬运的比例增加。这说明坚果气味和状态共同的变化同样首先意味着严重的取食风险,啮齿动物先采取试探策略:表现为搬运速率经历逐步上升,然后下降的过程,相应的,啮齿动物采取减少就地捕食比例的策略,且减少的程度较对比状态和背景等处理产生的更大。搬运速率开始时无变化可能是包裹对气味的屏蔽有差异,啮齿动物先搬运屏蔽较轻微的坚果。同样,气味的减弱还意味着食物质量的下降。但毕竟包裹对气味的屏蔽,远不如烧焦所带来的变化大。本研究结果支持 Howard 和 Cole 关于动物是以灵敏性高度发展的嗅觉来实现对种子进行探测的有关报道^[22,23]。试验中,尽管胶带包裹能够遮蔽坚果的味道,但最后坚果依然没有逃脱被捕食的命运,进一步证实啮齿动物嗅觉的高度灵敏性。

动物对捕食风险的变化,一般采取减少就地捕食比例的策略,有研究认为捕食风险促使动物缩短捕食时间,我们的研究结果支持这一结论。而在感知捕食风险的过程中,动物无疑也利用嗅觉以外的其他感官,对背景颜色、坚果完整性和附着状态的感知就依赖视觉。一般认为啮齿类主要以靠 3 种方法重新发现贮点:一是空间记忆,二是嗅觉,三是视觉^[24,25]。Pyare 等认为跳鼠(*Dipodomys merriami*)是靠嗅觉和视觉共同确定食物贮藏点的^[26]。

本文结论和上述学者的研究结果一致,说明视觉对啮齿动物的重要性。正由于有视觉参与,当觉察到坚果物理状态和所处背景的变化后,啮齿动物在取食活动改变的同时,将坚果上的绳子咬断(咬断的绳子在两年的试验中分别占 6.3%和 77.0%),使动物对绳子标记的坚果消失速率减低和绳子被咬断的现象就很容易得到解释。啮齿动物的这一取食活动属于视觉和嗅觉共同作用的模式。

3.2 动物对地面坚果健全程度的判断

Jerome 等发现啮齿动物似乎不能在地面上直接分辨坚果是否有虫的或发育不良^[27],其他研究也认为小型哺乳动物不能鉴别虫蛀种子和饱满种子^[28~31]。如在新泽西州,由北美灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)埋藏的 136 粒欧洲七叶树(*Aesculus hippocastanum*)种子中有 11%完全腐烂,57%部分腐烂^[32]。试验中,丢弃坚果和未被动物取食坚果的非完好比例分别为 82%和 30%,说明在一般情况下,动物在咬开并捕食后才发现坚果非完好,因而将其丢弃,所以非完好坚果的比例随之显著增加(82%)。因为动物对坚果的存在是高度敏感的,坚果气味的微量存在即可被感知^[33]。然而,这种微量存在对不同动物也存在不同的阈值。如果是类似本文中烧焦处理所产生的那种微量,则可能促使啮齿动物减低对非完好种子的取食,从而在一定的意义上有助于在地面上对坚果质量进行识别。但也有研究认为取食种子的哺乳动物和鸟类对虫蛀种子和饱满种子有很高的鉴别力,从而避免取食虫蛀种子^[34]。

3.3 动物对坚果的作用与栎林的天然更新

本研究中,在自然状态下留存下来的坚果非常少,仅为 0.04%。由于动物对坚果的取食活动受随机生境、坚果状态和取食风险判断等的影响,且锐齿槲栎结实量大,植株成熟早,少量的幼苗即可完成更新,所以留存坚果的比例和对栎林更新难以确定。但极低的坚果留存率和丢弃坚果不能萌发,动物对栎树坚果的搬运可能是影响栎林更新的主要途径之一。

在 2003 年观测结束时 78.66%($N=5500$)的坚果被啮齿动物搬运,就地捕食占 21.32%。丢弃坚果没有萌发,从而否定捕食后残余坚果萌发的可能性。根据茂县生态站的数据,搬运的坚果中有 71.5%($N=51$)是埋藏的,28.5%被完整地丢弃在搬运过程中;而马蹄村的数据显示,在放置点周围 5 m 范围内,搬运坚果的 18.6%($N=59$)被埋藏,42.4%被异地捕食,39.0%的坚果被完整地丢弃在搬运过程中。无论是丢弃还是埋藏,

都使得坚果离开了母树,从而有助于坚果的传播,而埋藏更有助于坚果的萌发^[35]。因此,通过将坚果埋藏或丢弃在适于更新的微生境中,动物对栎树坚果的搬运有利于栎林的更新。在野外栎林常由下向上连续或跳跃式扩展,由于坚果都很沉重,这种现象主要是动物搬运的结果。但只有在坚果产量高,被动物消耗的比例低而搬运埋藏的比例上升,埋藏的坚果不被再发现和消耗的数量就会增多的情况下,动物埋藏才有助于森林更新^[36~38]。

相当比例的异地捕食说明动物对捕食地点的选择,在野外发现动物对坚果进行异地捕食的地点都是在具有一定隐蔽性的高燥坡崖,导致这种行为可能的原因是动物对捕食地点的安全性具有一定的要求,进一步说明啮齿动物的捕食活动对风险的敏感性。

总体来说,啮齿动物对栎树幼苗建成的作用,既有大量消耗其种源不利的一面,又有将其扩散到适于发芽和幼苗建成的安全地点有利的一面,二者处于一种益损权衡(Trade-off)状态^[36,35],其平衡状态依据各因素的不同而有差异。搬运是动物影响森林更新的主要途径。搬运埋藏并得以留存的坚果是一个小概率事件,不同生境对坚果的命运、对动物的活动的不同影响是未来研究中很重要的论题。

References:

- [1] Yue M, Ren Y, Gu T Q. A preliminary study of *Quercus glandilifera* var. *brevipetiolata* forest in Foping Natural Reserve. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica*, 2001, 21(1): 146 ~ 153.
- [2] Cai Y L, Fang Q Y, Zheng D G. Interspecific correlation of deciduous broad-leaved forest in the north slope of Dabie Mount. *Journal of Biomathematics*, 1994, 9(4): 156 ~ 162.
- [3] Ye Y Z, Weng M, Yang X. Studies on the diversity of *Quercus* communities in Funiu Mt. *Chinese Bulletin of Botany*, 1995, 12:79 ~ 84.
- [4] Ju T Z. A quantitative study of the interspecific association of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* community in Xiaolongshan Mountain of Tianshui. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica*, 1995, 15(3): 250 ~ 253.
- [5] Wang W, Ma K P. Predation and dispersal of *Quercus liaotungensis* acorns by Chinese rock squirrel and eurasian jay. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(10): 1142 ~ 1144.
- [6] Wang Y S, Xiao Z S, Zhang Z B. Seed deposition patterns of oil tea *Camellia oleifera* influenced by seed-caching rodents. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(7): 773 ~ 779.
- [7] Zhang Z B, Wang F S. Effect of burial on acorn survival and seedling recruitment of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) under rodent predation. *Acta Theriologica Sinica*, 2001, 21(1): 35 ~ 43.
- [8] Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. Rodent's ability to discriminate weevil-infested acorns: Potential effects on regeneration of nut-bearing plants. *Acta Theriologica Sinica*, 2003, 23(4): 312 ~ 320.
- [9] Ma J, Li Q F, Sun R Y, Liu D Z. Influence on seed bank of *Quercus liaotungensis* by birds and rodents in Dongling Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(1): 107 ~ 110.
- [10] Xiao Z S, Zhang Z B. Hoarding behavior of rodents and plant seed dispersal. *Acta Theriologica Sinica*, 2004, 24(1): 61 ~ 70.
- [11] Zhang Z B. Effect of burial and environmental factors on seedling recruitment of *Quercus liaotungensis* Koidz. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(3): 374 ~ 384.
- [12] Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S, Cheng J R. Acorn predation and removal of *Quercus serrata* in a shrubland in Dujiangyan Region, China. *Acta Zoologica Sinica*, 2004, 50(4): 535 ~ 540.
- [13] Sun S C, Chen L Z. The effects of animal removal and groundcover on the fate of seeds of *Quercus liaotungensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(1): 80 ~ 85.
- [14] Lu J Q, Zhang Z B. Predation risk and its impact on animal foraging behavior. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(2): 66 ~ 72.
- [15] Wang Z L, Gao X M. The regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata*: acorn status, seedling pool and size structure. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 986 ~ 993.
- [16] Lima S L, Dill L M. Behavioral decision made under the risk of predation: A review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 1990, 68: 619 ~ 640.
- [17] Vázquez R A. Assessment of predation risk via illumination level: Facultative central place foraging in the cricetid rodent: *Phyllotis darwini*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994, 34: 375 ~ 381.
- [18] Wang Z L, Liu J K. Effects of Silver Fox odor on breeding and foraging of Root Voles. *Acta Theriologica Sinica*, 2001, 22(1): 22 ~ 29.
- [19] Johnson T K, Jorgensen C D. Ability of desert rodents to find buried seeds. *J. Range Mgmt*, 1981, 34: 312 ~ 314.
- [20] Grime J P, Mason G, Curtis A V. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.*, 1981, 69: 1017 ~ 1059.

- [21] Ove Nystrand, Andres Granstrom. Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla* spp.: ground substrate affects selection for seed color. *Oecologia*, 1997, 110:353 ~ 359.
- [22] Howard W E, Cole R E. Olfaction in seed detection by deer mice. *J. Mammal.*, 1967, 48: 147 ~ 150.
- [23] Hansson L. Fatty substances as attractants for *Microtus agrestis* and other small rodents. *Oikos*, 1973, 24: 417 ~ 421.
- [24] Lu C H. Effects of rodents on seed dispersal. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(6):56 ~ 58.
- [25] Jacobs L F, Liman E R. Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behavior*, 1991, 41:103 ~ 110.
- [26] Pyare S, Longlan W S. Seedling-aided cache detection by heteromyid rodents. *Oecologia*, 2000, 122:66 ~ 77.
- [27] Jerome S Horton, John T Wright. The wood rat as an ecological factor in southern California watersheds. *Ecology*, 1944, 25:341 ~ 351.
- [28] Horton J S, Wright J T. The wood rat as an ecological factor in southern California watersheds. *Ecology*, 1944, 25:341 ~ 351.
- [29] Semel B, Andersen D C. Vulnerability of acorn weevils (Coleoptera:Curculionidae) and attractiveness of weevils and infested *Quercus alba* to *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. *Am Midl Nat*, 1988, 119:385 ~ 393.
- [30] Stiles E W, Dobi E T. Scatter-hoarding of horse chestnuts by eastern gray squirrels. *Bull N J Acad Sci*, 1987, 32:1 ~ 3.
- [31] Weckerly E W, Nicholson K E, Semlitch R D. Experimental test of discrimination by squirrels for insect-infested and non-infested acorns. *Am Midl Nat*, 1989, 122:412 ~ 415.
- [32] Stiles E W, Dobi E T. Scatter-hoarding of horse chestnuts by eastern gray squirrels. *Bull N J Acad Sci*, 1987, 32:1 ~ 3.
- [33] Howard W E, Cole R E. Olfaction in seed detection by deer mice. *J. Mammal.*, 1967, 48: 147 ~ 150.
- [34] Steele M A, Hadj-Chikh L Z, Hazwltine J. Caching and feeding decisions by *Sciurus oarolinensis*: Responses to weevil-infested acorns. *J Mamm*, 1996, 77:305 ~ 314.
- [35] Guo K, Li R, Marinus J A Werger. Effect of acorn burying depth on germination, seedling emergence and development of *Quercus aliena* var. *acuteserrata*. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(9): 974 ~ 978.
- [36] Dalling J W, Hubbell S P. Seed size, growth rate and gap micro site conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. of Ecology*, 2002, 90(3): 557 ~ 569.
- [37] Philip E Hulme. Post-dispersal seed predation and establishment of vertebrate dispersed plants in *Mediterranean scrublands*. *Oecologia*, 1997, 111: 91 ~ 98.
- [38] Manson R H, Stiles E W. Links between microhabitat preference and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos*, 1998, 82: 37 ~ 50.
- [39] Price M V, Jenkins S H. Rodents as seed consumers and dispersers. In: (D. R. Murray ed.) *Seed Dispersal*: Academic Press, Sydney, 1986. 191 ~ 235.

参考文献:

- [1] 岳明,任毅,辜天琪. 佛坪国家级自然保护区短柄枹栎林初步研究. *西北植物学报*, 2001, 21(1): 146 ~ 153.
- [2] 蔡永立,方其英,郑冬宫. 大别山北坡落叶阔叶林种间相关的研究. *生物数学学报*, 1994, 9(4): 156 ~ 162.
- [3] 叶永忠,翁梅,杨修. 伏牛山栎类群落多样性的研究. *植物学通报*, 1995, 12:79 ~ 84.
- [4] 巨天珍. 天水小陇山锐齿枹栎群落种间关系定量分析. *西北植物学报*, 1995, 15(3): 250 ~ 253.
- [5] 王巍,马克平. 岩松鼠和松鸦对辽东枹栎坚果的捕食和传播. *植物学报*, 1999, 41(10): 1142 ~ 1144.
- [6] 王玉山,肖治术,张知彬. 贮藏种子的啮齿动物对油茶种子沉积形式的影响. *植物学报*, 2004, 46(7): 773 ~ 779.
- [7] 张知彬,王福生. 人工埋藏植物种子对鼠类采食下辽东枹栎坚果存活及萌发率的影响. *兽类学报*, 2001, 21(1): 35 ~ 43.
- [8] 肖治术,张知彬,王玉山. 啮齿动物鉴别虫蛀种子的能力及其对坚果植物更新的潜在影响. *兽类学报*, 2003, 23(4): 312 ~ 320.
- [9] 马杰,李庆芬,孙儒泳,刘定震. 啮齿动物和鸟类对东灵山地区辽东枹栎种子丢失的影响. *生态学杂志*, 2004, 23(1): 107 ~ 110.
- [10] 肖治术,张知彬. 啮齿动物的贮藏行为与植物种子的扩散. *兽类学报*, 2004, 24(1): 61 ~ 70.
- [11] 张知彬. 埋藏和环境因子对辽东枹栎(*Quercus liaotungensis* Koide) 种子更新的影响. *生态学报*, 2001, 21(3): 374 ~ 384.
- [12] 肖治术,张知彬,王玉山,程瑾瑞. 都江堰地区灌丛内枹栎橡子的捕食和搬运. *动物学报*, 2004, 50(4): 535 ~ 540.
- [13] 孙书存,陈灵芝. 动物搬运与地表覆盖物对辽东枹栎种子命运的影响. *生态学报*, 2001, 21(1): 80 ~ 85.
- [14] 路纪琪,张知彬. 捕食风险及其对动物觅食行为的影响. *生态学杂志*, 2004, 23(2): 66 ~ 72.
- [15] 王中磊,高贤明. 锐齿枹栎的天然更新——坚果、幼苗库和径级结构. *生态学报*, 25(5): 986 ~ 993.
- [16] 王振龙,刘季科. 银狐气味对根田鼠繁殖和觅食的影响. *兽类学报*, 2001, 22(1): 22 ~ 29.
- [17] 鲁长虎. 啮齿类对植物种子的传播作用. *生态学杂志*, 2001, 20(6): 56 ~ 58.