

凉水自然保护区松鼠(*Sciurus vulgaris*)贮食生境选择

马建章, 宗 诚, 吴庆明, 邹红菲, 孙 岩, 郑 昕

(东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 2003 年 10 月 ~ 2004 年 4 月, 在黑龙江省小兴安岭凉水国家级自然保护区, 应用跟踪观察法、样线调查法、样方调查法等研究方法, 采用 Vanderploeg 和 scavia 选择系数 W_i 和选择指数 E_i 作为衡量指标, 对松鼠贮食红松种子生境选择进行了研究。研究表明, 松鼠贮食对生境具有选择性: 以主要林型为划分标准, 松鼠偏爱贮食生境依次为: 原始红松林, 云杉林, 人工云杉林, 针叶混交林, 人工落叶松林, 针阔混交林, 阔叶混交林, 次生白桦林和人工红松林。在原始红松林内, 松鼠对微生境的利用存在选择性差异: 松鼠对郁闭良好 (郁闭度大于 0.6)、灌丛密度中等、倒木和枯立木密度中等 (1 ~ 5 个)、盗食动物活动较弱 (大林姬鼠 *Apodemus peninsulae* 为主要盗食动物) 的原始红松林生境表现出较强的选择性 ($E_i > 0.2$); 而对坡度小于 5°、基质为霉菌土、倒木和枯立木密度较高 (大于 5 个)、草本盖度较高、盗食动物活动中等 (花鼠 *Eutamias sibiricus* 为主要盗食动物) 的原始红松林生境表现出较强的负选择性 ($E_i < -0.2$), 对阴坡表现出强烈的回避性 ($E_i = -0.5368$)。

关键词: 松鼠; 红松种子; 贮食生境选择; 贮食微生境利用

文章编号: 1000-0933(2006)12-3542-07 中图分类号: Q958.1 文献标识码: A

Hoarding habitat selection of squirrels (*Sciurus vulgaris*) in Liangshui Nature Reserve

MA Jian-Zhang, ZONG Cheng, WU Qing-Ming, ZOU Hong-Fei, SUN Yan, ZHENG Xin (School of Wildlife, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 3542 ~ 3548.

Abstract: Previous studies show that the successful regeneration of Korean pine forests present a "gap" pattern. Excluding the influence of environmental factors, such as light and temperature, will the scatter hoarding behavior of squirrels (*Sciurus vulgaris*) play a key role in such a spatial pattern? In this study, by counting the Korean pine cones that squirrels held in their mouths for hoarding then discarded when they had finished the hoarding behavior, and measuring microhabitat Characters index in original Korean pine forest in the Liangshui national Nature Reserve of the Lesser Xing'an Mountains of Northeast China, we investigated the habitat selection and microhabitat utilization for hoarding behavior of squirrels. Results showed that hoarding behavior of squirrels exist selectivity. The squirrels selected habitat order by major vegetation types is as follows: first original Korean pine forest; second natural fir forest; third manmade fir forest; fourth mix-conifer leaf forest; fifth manmade fallen leaves pine forest; sixth mix-conifer-broadleaf forest; seventh mix-broadleaf forest; eighth birch forest; finally manmade Korean pine forest. Compared with the result, using cache spots as an index, the order of habitat selection changed, revealing that the latter research should include more factors, such as pilfering by other animals and second dispersal by the squirrels themselves or other species, and so forth. The Vanderploeg and Scavia selectivity index, W_i and E_i , were used to evaluate the microhabitat utilization of squirrels in the original Korean pine forest. Results indicated that the squirrels had a significantly microhabitat utilization pattern: (1) Squirrels prefer to use the micro-habitat in original Korean pine forest with the high canopy, medium shrubby density, medium

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470235)

收稿日期: 2005-12-21; 修订日期: 2006-04-12

作者简介: 马建章 (1937 ~), 男, 辽宁阜新人, 教授, 主要从事野生动物生态与管理教学与研究工作. E-mail: jianzhangma@163.com

致谢: 本论文野外研究工作承蒙黑龙江凉水国家级自然保护区大力支持, 谨表谢意。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470235)

Received date: 2005-12-21; **Accepted date:** 2006-04-12

Biography: MA Jian-Zhang, Professor, mainly engaged in wildlife ecology and management. E-mail: jianzhangma@163.com

stub density, where pilfering animals are few ($Ei > 0.2$); (2) Squirrels did not like to utilize the micro-habitat in original Korean pine forest with a low slope degree, high density of fallen logs and stumps, high herbage cover and an abundance of pilfering animals ($Ei < -0.2$), and they show dislike for a shaded slope ($Ei = -0.5368$). This kind of selectivity of microhabitat utilization for hoarding behavior of squirrels play an important role in the Korean pine seedling spatial pattern.

Key words: squirrels; Korean pine seeds; hoarding behavior; habitat selection; microhabitat utilization

20 世纪 70 年代,野生动物与被取食植物协同进化(co-evolution)论点的提出引起了生物学家们的关注。在北半球的温带森林中,松鼠科的一些种类因其贮食坚果的习性而受到重视,一些学者将对其贮食行为(hoarding behavior)的研究作为动植物间协同进化关系研究的重要突破口,并把这种由于动物贮食行为而导致的植物种子扩散和实生幼苗建成的过程,看作是自然界互惠关系(mutualism)中重要的组成部分之一,称为贮食传播(endochory)^[1,2]。

国内的学者研究认为,红松的天然更新对动物有近乎绝对的依赖性^[3],但对松鼠所起的作用却存在分歧^[4,5]。红松幼苗“早年喜阴,后喜光”的生长特点,决定其天然更新的方式为“林窗(gap)”更新^[6,7],即只有分布在林窗边缘的红松幼苗才有可能更新成功。而松鼠所贮藏的红松种子在多大的程度上能满足红松天然更新的需要,相关研究却未见报道。为此,本研究拟通过对松鼠贮食生境选择行为的探讨,从生境利用的角度来分析松鼠贮食行为对红松更新的作用。

1 研究地概况

野外研究地点为东北林业大学所属黑龙江凉水国家级自然保护区(128°48'8"~128°55'46"E, 47°7'15"~47°14'38"N)。保护区总面积 6394hm²,其中原始红松林面积 2375hm²,保护区全境地貌属于低山,地形北高南低,最高峰为岭来东山,海拔 707.3m,最低海拔为 280m。相对高差一般在 100~200m 之间,平均坡度在 10~15°之间,最大坡度 40°。

保护区地带性植被是红松(*Pinus koariensis*)占优势的针阔混交林,分为山地和谷地植被两大类。主要乔木树种有红松、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、带岭云杉(*Picea dailingensis*)、冷杉(*Abies jezoensis*)、兴安落叶松(*Larix gemlini*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、榆树(*Ulmus propinqua*)、枫桦(*Betula costata*)、白桦(*Betula platyphylla*)等;林下灌木主要有忍冬(*Lonicera chrysantha*)、榛子(*Corylus heterophylla*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、绣线菊(*Spiraea dahuricum*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)等;林下草本种类繁多,主要有羊胡苔草(*Carex callitrichos*)、毛缘苔草(*Carex campylorhina*)、林间荆(*Equisetum silvaticum*)、蕨类植物等。

2 研究方法

2.1 贮食生境选择

通过预实验发现,松鼠发生贮食行为时需要携带红松球果,由于野外松鼠比较机警,以遇见率计算难以准确反映松鼠在生境中的贮食情况,但是松鼠在贮食完毕后,所携带的红松球果会遗留在该生境内,而且松鼠处理过的红松球果具有独特的特征,可明显区别于其他类型的被处理球果,故可以生境中遗留的被松鼠利用过的红松球果的数量作为生境选择指标。

利用选择性指数来分析松鼠对不同林型的生境选择性, $P_i = Nb/L^{[8]}$, Nb 为在某种林型内记录到的红松球果的密度,红松球果密度通过在同一林型内做 2 个 20m×20m 的样方,统计样方内的红松球果数量作为 Nb 的值。样方的设计规则是:在保护区全境人工随机布设样线,每条样线长 3km,单侧宽 50m,共设样线 16 条,在样线内,每遇到林型改变,即布设上述的样方 2 个,如果样线内有道路等干扰源,则样方分别布设在靠近和远离(>50m)干扰源的位置。 L 的值为所有样线内穿过某一林型的长度的总和,该数值应用 GPS 求距离的功能算出,即每遇到林型改变,则定点,两点之间的距离即是该种林型在该样线内的长度,爬坡和转弯不记实际距离,统一记直线距离。并在大样方中央设置 4m×4m 的小样方,记录小样方内贮点的数量,用上述公式分别求

算出以球果和贮点为指标的生态选择指数,比较两者的吻合程度。

根据凉水自然保护区森林调查资料,将保护区内森林分为天然林和人工林两大类。其中天然林分为:

红松林 在树种组成中,红松的蓄积量占林分蓄积量的 45 %以上;

针叶混交林 针叶树种(包括云杉、冷杉、红松)蓄积占林分蓄积的 65 %以上,同时单种针叶树种的蓄积不足 30 %;

阔叶混交林 阔叶树种(包括水曲柳、胡桃楸、黄檗、山杨(*Populus davidiana*)、枫桦、榆树、椴树、色木(*Acer costata*))的蓄积合计占林分蓄积的 65 %以上;

针阔混交林 达不到上述标准的,均称为针阔混交林。

白桦林 在树种组成中,白桦的蓄积量占林分蓄积量的 65 %以上;

云杉林 云杉(红皮云杉、鱼鳞云杉、带岭云杉)的蓄积量占林分蓄积量的 65 %以上。

人工林分为:

人工红松林(简称人红) 包括幼龄林(杂草灌丛)和中龄林(杂木灌丛);

人工落叶松林(人落) 包括各龄级的人工种植的兴安落叶松林;

人工云杉林(人云) 包括各龄级的人工种植的红皮云杉和鱼鳞云杉的统称。

2.2 原始红松林内贮食微生境利用分析

研究地点为保护区 19 林班原始红松林。

采用 Vanderploeg 和 scavia 选择系数 W_i 和选择指数 E_i 作为衡量指标^[8]。确定松鼠贮食微生境环境因子选择性:

$$W_i = (r_i/p_i) / \sum (r_i/p_i); \quad E_i = (W_i - 1/n) / (W_i + 1/n)$$

式中, i 为某特征的等级, n 为某特征的等级数, p_i 为具有 i 特征等级的贮点数占所有贮点数的比例, r_i 为具有 i 特征等级的贮点内松子粒数占全部贮点内松子粒数的比例。

E_i 值介于 -1 ~ 1 之间,如果 $E_i > 0$ 表示选择, $E_i = 1$ 表示特别喜爱; $E_i < 0$ 表示不喜爱, $E_i = -1$ 表示不选择; $E_i = 0$ 表示随机选择,接近于 0 时表示几乎随机选择。

在测量贮点的各项微生境因子时,采用随机样方法,具体取样方法是:以贮点为中心,设置 4m × 4m 的正方形样方,数据采集来自乔木层、灌木层、地表层和落叶层等不同层次,包括 19 个生境因子共 60 个项目。测定方法如下:

乔木类型 以红松林内 4m × 4m 样方伴生优势种命名,分为柞树红松林、椴树红松林、枫桦红松林(含杨桦、白桦)、云冷杉红松林;

灌木类型 以林下优势种命名,分为忍冬、榛子、珍珠梅、绣线菊、刺五加;

下草类型 以秋、冬季节林下常绿优势草本命名,分为羊胡子苔草、猴腿蹄盖蕨;

落叶类型 以当年落叶层组成命名,分为阔叶落叶层和针叶落叶层;

基质类型 以被埋藏松子所处的落叶层下土壤形态分类,分为粉状黑土和粘性霉菌土,查阅资料得之,以上两类形态土壤均为暗棕壤,粉状黑土较干燥,粘性霉菌土呈污白色、丝状、较潮湿;

乔木层郁闭度 为 4m × 4m 样方的郁闭度,分 0 ~ 0.3、0.3 ~ 0.6、0.6 以上 3 类;

海拔 为贮点 GPS 位点的海拔数值,分为 300m 以下、300m 以上;

坡度 分为 0 ~ 5°、6 ~ 15°、16 ~ 25°、25° 以上;

坡位 分为上、中、下、脊、平;

坡向 分为阴坡(N67.5°W ~ N22.5°E)、阳坡(S67.5°E ~ S22.5°W)、半阴半阳坡(N22.5°E ~ S67.5°E 和 S22.5°W ~ N67.5°W);

距母树距离 分为 4m 以内、4m ~ 10m、10m 以上;

距林窗距离 分为林窗内(0m)、林窗边缘(0 ~ 5m)、林窗外(5m 以上);

距林缘距离 分为 10 以内、10~50m、50m 以上；

倒木和枯立木密度:4m×4m 的正方形样方内枯立木和倒木(大于 12 个径阶)的数量,分为 0、1~5、5 以上；

灌丛密度 4m×4m 的正方形样方内灌丛密度,分为高(大于 20 株)、中(10~20 株)、低(小于 10 株)；

草本盖度 4m×4m 的正方形样方内草本盖度,分为高(大于 2m²)、中(1~2m²)、低(小于 1m²)；

人为干扰类型 包括采集松子和林副产品、旅游、巡山,分别对应强、中、弱；

贮食动物干扰类型 包括其他松鼠、星鸦 (*Nucifraga caryocatactes*)、普通鵙 (*Sitta europaea*) 活动情况(出现频次划分)。分为强、中、弱；

盗食动物干扰类型 包括野猪 (*Sus scrofa*) 拱食、花鼠 (*Eutamias sibiricus*)、大林姬鼠 (*Apodemus speciosus*) 等盗食昼夜活动情况等,分别对应强、中、弱。

2.3 数据统计方法

应用 Microsoft Excel2000 以及 SPSS10.0 统计软件进行数据处理。

3 结果

3.1 贮食生境(林型)选择

在设置的样线中共记录到红松球果的数量 3319 个,它们分布在 9 种主要的林型当中。松鼠贮食选择林型的顺序依次为:原始红松林,云杉林,人工云杉林,针叶混交林(主要是云、冷杉,红松),人工落叶松林,针阔混交林,阔叶混交林,次生白桦林和人工红松林(见表 1)。

同时在大样方(20m×20m)中央选取了小样方(4m×4m)进行了贮点数量调查,同样应用上述选择性指数估算了贮食动物对生境的选择性(见表 2)。

凉水自然保护区贮食动物总体(包括松鼠、星鸦、普通鵙)的贮食生境选择和松鼠的略有不同,偏爱的生境类型前四位的排序没有变化,依次是红松林、云杉林、人工云杉林和针叶混交林,但第五位却变成了次生白桦林(见表 2)。这种差异在一定程度上反映了松鼠与其他贮食动物(星鸦、普通鵙)贮食生境选择的差异,但两者之间详细的量化差异比较还需要进一步的研究。

3.2 松鼠贮食微生境利用

对 324 个贮食点内的不同微生境特征进行了统计,计算出松鼠对不同生境特征的选择指数 E_i (见表 3)。 E_i 值介于 -1~1 之间,如果 $E_i > 0$ 表示选择(用 P 表示), $E_i < 0$ 表示不喜爱(用 NP 表示), $E_i = 0$ 表示随机选择(用 R 表示),接近于 0 时表示几乎随机选择(用 AR 表示)。

从 E_i 值可以看出,松鼠对贮食微生境中的各环境因子具有一定的选择性,这种选择性和环境中的贮

表 1 凉水自然保护区松鼠贮食对林型的选择
Table 1 The preference for forest types by squirrels in Liangshui Reserve

生境类型 * Vegetation type	球果数量 Number of cone	样线面积 (hm ²)Length of transects	选择指数 (P_i) Preference index	选择排序 Rank of preference
次生白桦林 NBF	17	41	0.4146	8
阔叶混交林 BF	30	27	1.1111	7
人工红松林 MKPF	4	15	0.2667	9
人工落叶松林 MFPF	50	23	2.1739	5
人工云杉林 MFF	106	15	7.0667	3
原始红松林 OKPF	2468	182	13.5604	1
云杉林 NFF	72	10	7.2	2
针阔混交林 MCBF	76	64	1.1875	6
针叶混交林 SF	496	94	5.2766	4
总计 Total	3319	48		

* NBF 次生白桦林 Natural birch forest, BF 阔叶混交林 Broad-leaved forest, MKPF 人工红松林 Man-made Korean pine forest, MFPF 人工落叶松林 Man-made fallen-leaved pine forest, MFF 人工云杉林 Man-made fir forest, OKPF 原始红松林 Original Korean pine forest, NFF 云杉林 Natural fir forest, MCBF 针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest, SF 针叶混交林 Coniferous forest;下同 the same below

表 2 凉水自然保护区贮食动物对林型的选择
Table 2 The preference for forest types by hoarding animals in Liangshui Reserve

生境类型 * Vegetation type	贮点数量 Number of cache	样线面积 (hm ²)Length of transects	偏爱指数 (P_i) Preference index	选择排序 Rank of preference
次生白桦林 NBF	8	41	0.1951	5
阔叶混交林 BF	3	27	0.1111	7
人工红松林 MKPF	0	15	0	9
人工落叶松林 MFPF	1	23	0.0435	8
人工云杉林 MFF	11	15	0.7333	3
原始红松林 OKPF	169	182	0.9286	1
云杉林 NFF	8	10	0.8	2
针阔混交林 MCBF	9	64	0.1406	6
针叶混交林 SF	67	94	0.7128	4
总计 Total	276	480		

表 3 松鼠贮食微生境选择性参数

Table 3 The hoarding microhabitat selection parameters by squirrels

特征 Characters	特征值等级 <i>i</i>	<i>P_i</i>	<i>n_i</i>	选择系数 <i>W_i</i>	选择指数 <i>E_i</i>	选择情况 Use
乔木类型 Vegetation type	柞树红松林 Robur- Korean pine forest	0.2718	0.3306	0.2542	0.0324	AR
	椴树红松林 Bass- Korean pine forest	0.2104	0.1808	0.2512	- 0.0243	AR
	枫桦红松林 Birch Korean pine forest	0.4045	0.3077	0.2476	- 0.1745	NP
	云杉红松林 Spruce Korean pine forest	0.1133	0.1809	0.2498	0.1868	P
灌木类型 Brush type	忍冬 Honeysuckle	28.16	34.69	0.2214	0.0476	AR
	榛子 Filbert	33.98	29.91	0.2147	0.0244	AR
	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	12.94	13.32	0.1996	0.0002	R
	绣线菊 <i>Spiraea dahuricum</i>	13.27	12.82	0.2147	- 0.0244	AR
	刺五加 <i>Acanthopanax niticosus</i>	11.65	9.27	0.1642	- 0.1111	NP
下草类型 Undergrowth type	羊胡子苔草 <i>Carex callitrichos</i>	77.35	83.64	0.6447	0.1228	P
	猴腿蹄盖蕨 <i>Athyrium multidentatum</i>	22.65	13.36	0.3636	- 0.1628	NP
落叶类型 Fallen-leaved type	阔叶 Broad-leaved	64.08	74.00	0.6316	0.1196	P
	针叶 Coniferous	35.92	26.00	0.3684	- 0.1111	NP
基质类型 Base type	粉状黑土 Black soil	93.17	97.83	0.7143	0.1667	P
	粘性霉菌土 Mildew soil	6.83	2.17	0.2857	- 0.2536	NP
郁闭度 Canopy	0~0.3	15.53	8.40	0.1996	- 0.2453	NP
	0.3~0.6	30.42	22.23	0.2745	- 0.0993	AR
	0.6以上	54.05	69.37	0.5223	0.3326	P
	>300	38.83	33.13	0.4670	- 0.0476	AR
海拔 Elevation(m)	<300	61.17	66.87	0.5330	0.0319	AR
	0~5	31.72	18.39	0.1374	- 0.3158	NP
	6~15	30.10	32.44	0.2559	0.0016	AR
	16~25	18.12	18.97	0.2488	- 0.0011	AR
坡度 Slope degree (°)	>25	20.06	30.20	0.3578	0.1774	P
	阴坡 Shade slope	9.79	2.38	0.1007	- 0.5368	NP
	阳坡 Open slope	40.45	49.35	0.4547	0.1541	P
	半阴半阳坡 Half shade-open slope	49.76	48.27	0.4446	0.1431	P
坡位 Slope position	上 Up	20.06	18.18	0.1789	- 0.0557	AR
	中 Middle	28.16	36.09	0.2545	0.1199	P
	下 Below	16.50	19.39	0.2346	0.0796	AR
	脊 Chine	8.41	7.97	0.1889	- 0.0285	AR
	平 Plane	26.87	19.38	0.1431	- 0.1658	NP
距母树距离 Distance to main tree(m)	<4	47.58	39.90	0.2214	- 0.1183	NP
	4~10	40.45	40.92	0.3214	- 0.0183	AR
	>10	11.97	19.18	0.3571	0.1294	P
距林窗距离 Distance to gap	内 Inner	10.68	7.46	0.2593	- 0.0476	AR
	缘 Ridge	48.87	43.66	0.3333	0	R
	外 Exterior	40.45	44.53	0.4074	0.1959	P
距林缘距离 Distance to edge(m)	<10	29.77	21.36	0.4158	- 0.1333	NP
	10~50	45.63	41.20	0.2970	- 0.0476	AR
	>50	24.60	37.44	0.2871	0.1645	P
人为干扰 Disturb of human	强 Strong	29.13	18.18	0.2185	- 0.2080	NP
	中 Middling	30.42	25.78	0.2966	- 0.0583	AR
	弱 Feebleness	40.45	56.04	0.4849	0.1853	P
贮食动物干扰 Disturb of hoarding animals	强 Strong	66.02	78.28	0.4567	0.1562	P
	中 Middling	25.89	6.73	0.2223	- 0.2000	NP
	弱 Feebleness	8.09	14.99	0.3204	- 0.0198	AR
盗食动物干扰 Disturb of pilferage	强 Strong	17.80	9.86	0.2222	- 0.2000	NP
	中 Middling	28.48	15.41	0.2176	- 0.2678	NP
	弱 Feebleness	53.72	74.73	0.5595	0.2570	P
灌丛密度 Brush density	高 Bigger	22.33	12.82	0.2082	- 0.2358	NP
	中 Middling	42.39	60.61	0.5200	0.2196	P
	低 Lowness	35.28	26.57	0.2731	- 0.1003	NP
草本盖度 Grass coverage	高 Bigger	17.15	9.33	0.1950	- 0.2660	NP
	中 Middling	49.51	42.37	0.3498	- 0.0246	AR
	低 Lowness	33.33	48.30	0.4552	0.1563	P
倒木枯立木密度 Fallen log and stump density	0	8.09	5.86	0.3175	- 0.0247	AR
	1~5	67.64	76.54	0.4956	0.1979	P
	>5	24.27	10.35	0.1868	- 0.2873	NP

藏点的数量不完全一致。松鼠对郁闭良好、灌丛密度中等、倒木和枯立木密度中等、盗食动物活动较弱的原始红松林生境表现出较强的选择性 ($E_i > 0.2$)。对坡度小于 5° 、基质为粘性霉菌土、倒木和枯立木密度较高、草本盖度较高、盗食动物活动中等(花鼠为主要盗食动物)的原始红松林生境表现出比较强烈的负选择性 ($E_i < -0.2$);对阴坡表现出强烈的回避性 ($E_i = -0.5368$)。

4 讨论

在凉水自然保护区的 9 种主要林型中,松鼠对原始红松林的选择性指数最高 ($P_i = 13.5604$),但此结论只考虑了红松球果这一个间接因素,随后针对贮点的选择性指数(见表 2)得出了与其不同的结论,可能是因为后一种情况中考虑了其他贮食动物,如星鸦的影响。鲁长虎^[4]在凉水自然保护区的研究表明,松鼠主要在阔叶红松林、人工云杉林、人工臭冷杉林和人工兴安落叶松林内贮藏红松种子,且明显偏向红松母树林,并认为松鼠偏爱在红松母树林生境中贮藏红松种子。松鼠偏爱在针叶林中贮藏红松种子的结论,本文的研究给过与其基本一致。本文的研究表明松鼠的贮食生境包括保护区内所有林型,至于为什么会如此,目前还不清楚,也许结合贮食竞争和松鼠家域的研究会为这个问题找到满意的答案。

松鼠偏爱在红松母树林内贮藏红松种子,符合最优采食理论^[9-12]。一方面是由红松球果的特点决定的,由于成熟的红松球果鳞片翘起,松鼠无法直接搬运,必须就地将红松球果的鳞片处理掉以后,才能进行下一步的搬运和贮藏工作;另一方面,松鼠不具有颊囊,无法一次将处理过的红松球果内的种子全部运走,故只能携带红松球果进行贮藏;而以上两项工作均要求松鼠付出一定的时间和能量,并增加了其被天敌捕食的风险。在发现红松球果的地方就近埋藏一部分红松种子,既节约了处理时间,又对付出的能量有更高的回报,而且增加了随后松鼠携带红松球果进行长途搬运和贮藏的灵活性,同时也降低了其后的贮藏过程中红松球果被迫放弃的损失(笔者观察发现,由于红松林内取食红松种子的竞争非常激烈,松鼠经常会被迫放弃处理好的红松球果)。同时作为严格的树栖动物,松鼠具有一定的领域性^[4,5],原始红松林是松鼠活动和栖息的主要场所,其主要在领域内进行贮食活动,可以更好地照顾贮点,减少丢失;同时也方便其取食贮藏的红松种子,减少在地面活动的时间,从而减低被天敌捕食的风险。

经典的贮食传播理论认为,贮食距离是种子依靠贮食成功传播的决定性因素,并由此提出了如下 3 个假说:竞争逃逸假说、移居假说、定向假说^[1,11]。先前的研究认为,松鼠的贮食行为对红松的天然更新具有重要的、甚至是决定性的作用^[2-5,7]。但红松天然更新的“早年喜阴、后喜光”的特点,决定了不是所有被松鼠等动物所贮食后剩余而萌发的红松幼苗均能成功建成,林学界同仁的研究表明,建成红松是所谓的围空型“簇状”分布,即红松幼苗为“林窗”更新^[6,7]。

虽然本次研究限于条件,无法跟踪完整的松鼠贮食距离,但根据上述经典理论的要求和红松“林窗”更新的特点,对松鼠和红松来说,更关键的不是松鼠贮食的绝对距离,而是松鼠所贮藏的红松种子能在多大程度上满足红松这种“林窗”更新的要求。根据实地观察,综合考虑松鼠贮食回报和红松“林窗”更新的特点,将这种相对距离确定为距母树距离、距路(林)缘距离和距林窗距离 3 类,分别对应贮食竞争、人为干扰和天敌捕食 3 种情况,应用贮食微生境选择性指数分析了松鼠在红松母树林内传播红松种子的相对传播距离的意义。

松鼠倾向于选择距母树距离超过 10m 的地点进行埋藏(见表 3),这一选择符合逃避假说,并减低了母树下高密度的贮食竞争,对松鼠和红松均有利。但松鼠对适合红松天然更新的林窗边缘和林(路)缘却呈现出随机选择性,其更喜欢在远离上述两类地点的地方贮食,远离郁闭度较低林窗和林(路)缘,减低了其暴露给天敌的危险和相对频繁的人为干扰,这一点对其冬季重取贮点比较有利(笔者曾在冬季重复调查时,发现在林窗边缘重取贮点的松鼠被长尾林鸮^[2]成功捕食),但对红松种子到达适宜幼苗建成的“林窗”并不利,所以松鼠定向性传播的作用并不明显。日本学者的研究认为^[13],松鼠可以将种子扩散到远离母树 1.8km 的距离,鲁长虎^[4]在凉水的研究则认为松鼠的扩散距离一般不超过 500m,但不论哪种情况,正如前文所说,松鼠会在发现红松球果的地点处理并就近埋藏一部分种子,其使红松种子广泛扩散的移居功能也就只能部分表达。但如果考虑红松林内的二次或多次贮藏行为,也许会得出不同的结论^[14]。

在原始红松林内,松鼠不选择在阴坡贮藏红松种子,也许更多的是因为阴坡冬季积雪较深,雪下冻结程度较大,不方便重新取食(recovery)其埋藏的红松种子的缘故。而松鼠不喜欢在倒木和枯立木较多的地点贮食,也许是出于防盗食的原因,因为林内倒木和枯立木较多的地方,其他鼠类,尤其是花鼠的密度较大。花鼠是松鼠贮食点的主要盗食者。松鼠不喜欢在盗食动物活动较频繁的地点进行贮藏活动,也基本符合上述推论。当然,松鼠和原始红松林内其它取食红松种子的动物之间的关系,以及这种动物之间的相互关系对红松天然更新的影响均值得进一步的研究。

References:

- [1] Vander Wall S B. Food hoarding in animals. University of Chicago Press, Chicago, 1990.
- [2] Lu C H. The role of animals in seed dispersing. Northeast Forestry University Press, Harbin. 2003.
- [3] Tao D L, Zhao D C, Zhao S D, et al. Dependence of natural regeneration of Korean Pine on animals An out-closure experiment. Chinese Biodiversity, 1995, 3(3): 131 ~ 133.
- [4] Lu C H, Liu B W, Wu J P. Foraging and Dispersing of Korean Pine seed by animals in Broad-leaved Korean Pine forest. Journal of Northeast Forestry University, 2001, 29: 96 ~ 98.
- [5] Zaiharov S M. Effects of squirrels on natural forest regeneration of Pinus koraiensis. Lesovedenie, 1988, 6: 74 ~ 78.
- [6] Liu Q H, et al. Dispersing and regeneration of Korean Pine seed in Broad-leaved Korean Pine forest. Acta phytocologica sinica, 1988, 12(2): 134 ~ 141.
- [7] Li J Q, Li J W. Regeneration and restoration of broad-leaved Korean pine forests in Lesser Xing'an Mountains of Northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(7): 1268 ~ 1277.
- [8] Wei F W, et al. Habitat selection of Panda (*ailuropoda melanoleuca*) in Ma Bian Da Feng Ding Nature Reserves. Acta Theriologica Sinica, 1996, 16(4): 241 ~ 245.
- [9] Hayashida M. Seed dispersal by red squirrels and subsequent establishment of Korean pine. Forest Ecology and Management, 1989, 28: 115 ~ 129.
- [10] Lisa A L. Food caching and differential cache pilferage: a field study of coexistence of sympatric kangaroo rats and pocket mice. Oecologia, 2001, 128: 577 ~ 584.
- [11] Tamura, et al. Optimal hoarding by squirrels. Anim. Behav., 1999, 58(3): 635 ~ 642.
- [12] Lucia F J. The effect of handling time on the decision to cache by grey squirrel. Anim. Behav., 1992, 43: 522 ~ 524.
- [13] Miyaki M. Seed dispersal of the Korean pine by red squirrels. Ecology Research, 1987, 2: 147 ~ 157.
- [14] Vander wall S B. Diplochory: are two seed dispersers better than one? Trends in Ecology and Evolution, 2004, 19(3): 155 ~ 165.

参考文献:

- [2] 鲁长虎. 种子传播——动物的作用. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2003.
- [3] 陶大力, 等. 红松天然更新对动物的依赖性——一个排除动物影响的球果发芽实验. 生物多样性, 1995, 3(3): 131 ~ 133.
- [4] 鲁长虎, 等. 阔叶红松林中星鸦和松鼠对红松种子的捕食和传播. 东北林业大学学报, 2001, 29(5): 96 ~ 98.
- [6] 刘庆洪. 红松阔叶林中红松种子的分布与更新. 植物生态与地植物学报, 1988, 12(2): 134 ~ 141.
- [8] 魏辅文, 周昂, 等. 马边大风顶自然保护区大熊猫对生境的选择. 兽类学报, 1996, 16(4): 241 ~ 245.