

DOI: 10.5846/stxb201405301116

梁振玲, 马建章, 戎可. 动物分散贮食行为对植物种群更新的影响. 生态学报, 2016, 36(4): - .

Liang Z L, Ma J Z, Rong K. Animal scatter-hoarding behavior and its impact on the regeneration of plant populations. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(4): - .

动物分散贮食行为对植物种群更新的影响

梁振玲, 马建章, 戎 可*

东北林业大学, 野生动物资源学院, 哈尔滨 150040

摘要:分散贮食是许多动物取食行为策略的重要组成部分。对以植物种子为主要贮食对象的动物来说, 种子内营养物质含量、种子大小以及种子内次生化合物的含量等因素都直接影响动物的贮食行为。动物偏爱贮藏个体较大的种子, 大种子多被搬运并分散贮藏在远离种源的地方, 而小种子则多被就地取食, 以补充动物贮食过程中的能量消耗。贮食动物主要通过空间记忆、特殊路线以及贮藏点周围的直接线索等途径重新获取贮藏点内食物。在重取过程中, 一些贮藏点被遗忘, 其中的种子成为植物种群更新的潜在种子库。因此, 分散贮食动物不仅是种子捕食者, 还是种子传播者, 它们对植物种子的捕食、搬运和贮藏, 影响了植物种子的存活和幼苗的建成, 从而在一定程度上影响植物种群的更新、分布。植物种群为了促进种子的传播, 在进化过程中逐渐形成了形式多样的适应性策略, 降低种子的直接被捕食率, 提高种子的被贮藏率。研究动物分散贮食行为对植物种群更新的影响, 将有助于理解贮食动物与植物之间的互惠关系, 从而认识贮食动物种群在生态系统中的作用, 为生物多样性的保护提供科学依据。

关键词:分散贮食行为; 植物更新; 适应性策略; 互惠关系

Animal scatter-hoarding behavior and its impact on the regeneration of plant populations

LIANG Zhenling, MA Jianzhang, RONG Ke*

College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Scatter-hoarding is one of the most important foraging strategies for many animals. For animals whose hoarding targets are seeds, the hoarding behavior is directly affected by many factors relevant to seeds, including their size, the nutrient content, and secondary metabolites inside the seeds. Animals prefer larger seeds that are delivered and scatter-hoarded somewhere far away from the food sources. Smaller seeds are eaten on the spot by animals in compensation for the energy consumed during the hoarding process. Hoarding animals retrieve the food at the cache sites mainly according to the following: spatial memory, particular paths, and direct clues around the cache sites. During the retrieval process, some cache sites are forgotten or missed by the hoarding animals, and these seeds become potential pools for the regeneration of some plant populations. Therefore, scatter-hoarding animals play two roles in ecological systems: they are not only consumers, but also circulators, of seeds. The serial behavior of scatter-hoarding animals (i.e., retrieval, delivery, and storage), directly influence both the survival of seeds and creation of seedlings. Furthermore, to some degree, the regeneration and distribution of certain plant populations are affected by the behavior of scatter-hoarding animals. As for plant populations, the most urgent mission is to protect their own seeds. In other words, in order to avoid being consumed and to decrease the forage rate by animals, the plant populations have gradually formed multiple and various adaptive

基金项目:国家自然科学基金项目(31372209); 中央高校基本科研业务费专项资金(2572014CAY01); 黑龙江省自然科学基金项目(C201131)

收稿日期:2014-05-30; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: rongke@nefu.edu.cn

strategies during the evolutionary process. Following a brief statement of conception and research background of hoarding behavior, the main text of this paper comprises four parts. In the first part, the evolution of scatter-hoarding behavior is discussed. In the second part, the process of scatter hoarding is divided into four sections. First, we consider how hoarding animals select their hoarding targets, including (i) the determination of seed quality by hoarding animals, (ii) the effect of nutrients inside the seeds on animal hoarding, (iii) the effect of seed size on animal hoarding, and (iv) the effect of secondary metabolites inside the seeds on animal hoarding. Second, we consider the delivery and storage of seeds by animals. Third, we review the retrieval behavior of hoarding animals (e.g., spatial memory, particular path, and relevant direct clues). In the third part of the paper, we elaborate the influence of animal scatter-hoarding behavior on the regeneration of plant populations. A number of problems are discussed in detail (i.e., the dispersion effect of scatter-hoarding animals on plant seeds, the dispersion mechanism of plant seeds, the negative effects of scatter-hoarding animals on plant populations, and the adaption strategies of plant populations.) In the last part of this paper, the substantial content is thoroughly summarized. Specifically, this paper is focused on animal scatter-hoarding behavior and its impact on the regeneration of plant populations. These results should be helpful for understanding the mutualism that exists between hoarding animals and plant species, thereby revealing the species-specific functions of hoarding animals in ecological systems. Ultimately, this paper is intended to provide a scientific basis for the protection of biodiversity.

Key Words: scatter-hoarding behavior; plant regeneration; adaption strategies; mutualism

贮食行为 (Hoarding behavior) 是动物取食行为 (Foraging behavior) 的一种特殊形式, 在各个陆生动物类群中均有出现, 在鸟类和啮齿动物中尤为常见^[1]。集中贮食 (Larder-hoarding) 和分散贮食 (Scatter-hoarding) 是贮食行为的两种典型模式^[1-3]。集中贮食指动物将所有食物集中存放在一个或少数几个贮藏点 (Cache) 内的行为模式, 分散贮食动物则在其家域范围内建立众多贮藏点, 每个贮藏点内仅贮藏少量食物^[1-3]。以植物种子为贮藏对象的动物, 对相应植物的更新有着重要的影响^[1-4]。通常情况下集中贮藏的种子对植物更新几乎没有促进作用^[4-5], 而分散贮藏的种子在被动动物遗漏后, 可在合适的微生境下萌发形成幼苗, 进入植物更新的种子库^[4]。在长期的进化过程中, 一些植物与贮食动物形成了稳定的互惠关系 (mutualism)^[6], 由动物贮食行为导致的植物种子扩散和实生幼苗建成的过程, 被特称为贮食传播 (synzoochory)^[1]。动物的分散贮食行为对于植物的种子传播、种群更新、群落结构及生物多样性的维持具有积极的意义^[6-7]。

分散贮食行为一直是行为生态学的研究热点^[1], 分散贮食行为的行为特点^[1-3], 分散贮食行为的形成原因^[1,3]、影响动物贮食行为策略选择的主要因素^[8-9]、分散贮食行为对植物种群更新的影响^[4,6-7,10-16]等主题已经被系统地认识。本文旨在这些研究的基础上, 结合最新的研究成果, 从分散贮食行为的进化、分散贮食行为的过程及其对植物种群更新的影响三个方面进行讨论, 以期进一步认识动物分散贮食行为对动植物互惠关系的影响。

1 动物分散贮食行为的进化

分散贮食行为是贮食动物进化稳定策略的重要组成部分^[1,3]。目前在有关动物贮食行为进化的研究中, 关于分散贮食行为形成的原因主要有 4 种假说: 非适应性假说 (Non-adaptive hypothesis)^[17]、缺乏贮藏空间假说 (Lack of space hypothesis)^[18]、避免盗窃假说 (Pilfering avoidance hypothesis)^[19] 和快速隔离假说 (Rapid-sequestering hypothesis)^[20]。非适应性假说认为分散贮食没有适应性意义, 只是一种退化的、固定的活动模式^[17], 缺乏空间假说认为动物进行分散贮食的原因可能是缺少进行集中贮食的空间^[18], 避免盗窃假说认为分散贮食是动物因无力保护集中贮藏的食物而采取的一种贮食策略^[19], 快速隔离假说则认为分散贮食可能是动物快速占据丰富却短暂的食物资源的一种竞争性策略^[20]。

目前, 避免盗窃假说和快速隔离假说得到比较多的证据支持。“避免盗窃假说”的支持者认为盗取行为

在动物界是普遍存在的^[2,3,5,21],对于贮食者而言,贮藏点被盗意味着贮存的食物受损,尤其对于集中贮食者,可能丧失其所有的食物,这种灾难性的损失直接危及动物的生存^[3]。相反,动物分散贮藏食物于许多小的、隐蔽的贮藏点内,虽然可能会丢失部分食物,但却降低了丢失全部食物的可能性,动物在短期内的食物供应可得到保障^[2-3]。因此,降低贮藏点内食物被盗率可能是动物进行分散贮食的主要驱动力^[3,5,19,21]。“快速分散假说”的支持者认为食物资源丰富时,动物的贮食活动强烈^[5,7],以最短的时间获取更多的食物是贮食动物最主要的目的。因此,动物搜寻到食物后,在食源附近迅速的分散贮藏食物,其搬运距离小于集中贮藏,有效地缩短了动物单次贮食时间^[1-3],从而在单位时间内增加了贮食次数,提高了贮食效率,进而获得更多的食物资源。因此,分散贮食可能是贮食动物快速占据丰富却短暂的食物资源的一种有效的竞争性适应策略^[20]。

2 分散贮食的过程

动物的分散贮食包括贮藏和重取两个紧密相关的过程^[1]。贮藏过程是指贮食者对食物的选择、搬运、埋藏以及对贮藏点分布、大小的权衡等过程,重取是贮食动物重新利用所贮食物的过程^[10,22]。

2.1 贮食动物对贮藏对象的选择

食物选择是动物对取食生境中现存食物种类做出的选择,是一个复杂的生态适应过程,不仅与动物种群大小及环境中的食物可利用情况密切相关^[23],还与动物个体自身生理状态及食物本身的物理和生化特征有关^[8]。鸟类和啮齿动物贮藏的食物多以植物种子为主^[3,15]。一方面,相较于植物组织的其他部分,种子内含有较高的脂肪、蛋白质、碳水化合物等营养物质,是动物重要的能量来源^[15]。另一方面,种子可贮藏较长的时间,有利于动物日后食用。种子的品质、营养物质含量、种子大小以及种子内次生化化合物等因素影响贮食动物的食物选择^[7,24]。

2.1.1 贮食动物对植物种子品质的识别

动物在贮食过程中通常会选择优质的种子分散贮藏,而淘汰一些空壳、虫蛀、霉变的劣质种子^[5]。比如冠蓝鸦(*Cyanocitta cristata*)贮藏的种子 100%是饱满可食的^[12]。同样地,啮齿动物能准确鉴别虫蛀种子,即使在实验过程中增加虫蛀种子的比例,啮齿动物仍显著贮藏更多的饱满种子^[25]。目前认为鸦科鸟类主要根据种子的色泽、相对重量以及其在喙中声响来识别种子是否正常^[12],啮齿动物则主要靠嗅觉来识别劣质种子^[25]。

2.1.2 种子内营养物质对动物贮食的影响

脂肪和蛋白质是动物食物中重要的营养物质。脂肪是食物中富含能量的物质,动物摄入脂肪含量较高的种子,可满足自身能量的供应,同时,较多的脂肪含量可增加种子的适口性,因此,动物在贮食过程中偏好脂肪含量较高的种子^[24,26]。食物中蛋白质对动物生长、繁殖等具有重要作用,是动物维持机体生长发育的必要物质,但摄入过多的蛋白质含量可增加其新陈代谢负担,动物倾向于贮藏蛋白质含量适中的种子^[26]。

2.1.3 种子大小对动物贮食的影响

动物偏好贮藏大种子,且倾向于将大种子贮藏在远离种源的地方^[21,27]。对于该现象,主要有两种解释:

(1)大种子含有较多能量,有利于动物获得更高的适合度^[28]。一般认为,小种子所含有能量较少,不足以补偿动物贮食过程中投入的时间和能量^[28],而大种子具有较高的营养价值和能量,动物贮藏大种子可获得更多的净能量收益。

(2)贮藏在种源附近的大种子更易被竞争者发现。种源附近的贮藏点密度较大,贮藏点被盗率较高^[12],且埋藏有大种子的贮藏点更易被发现^[9],给贮食动物带来的损失更大,因此,贮食动物倾向于把大种子贮藏在远离种源的地方^[21,29]。不管是同种还是异种植物种子,大种子被搬运和分散贮藏的概率都大于小种子^[9,23,29]。如 Janson et al.发现啮齿动物贮藏同一物种植物种子时,大种子被搬运的速率较快,且搬运的距离较远^[9]。Wang Bo et al.选择四种不同物种的植物种子,来研究啮齿动物的贮食偏好。结果表明,啮齿动物只搬运和贮藏个体较大的 *Pinus armandii* 种子,而就地取食其他三种个体较小的植物种子^[23]。

2.1.4 种子内次生化合物对动物贮食行为的影响

次生化合物是植物产生的一类对自身无负作用,但对植食性动物具有一定毒性,降低或抑制其生理功能的化学物质^[26]。常见的植物次生化合物包括酚类、萜类及含氮类化合物等。其中,酚类化合物中的单宁酸被广泛研究^[15,26]。目前认为,种子内的单宁酸对贮食动物既具有负面效应,又有不可忽略的正面效应。负面作用主要体现在种子内的单宁酸影响了食种子动物的新陈代谢和生长发育,动物摄入一定浓度的单宁酸可降低自身对蛋白质的消化率,导致其体重降低,生长抑制^[15]。正面效应体现在种子内的单宁酸随着贮藏时间的延长可逐渐降解^[8],单宁酸含量较高的种子不易腐烂和虫蛀,且萌发时间滞后,可以贮藏更长的时间^[8,30]。贮食动物倾向于就地取食单宁酸含量较低的种子,而贮藏单宁酸含量较高的种子^[28]。

2.2 动物对种子的搬运和贮藏

贮食动物一般将种子搬离食源一段距离后贮藏,原因在于食源处的种子被捕食率较高,动物搬运一段距离后贮藏种子,可降低食物被盗率^[7,12]。食物资源丰富度影响动物对种子的搬运距离,种子产量大年时,动物倾向于在种源附近贮藏种子,因此,动物对种子的距离较短^[9]。与此相反,小年时匮乏的食物资源导致食种子动物竞争激烈,贮食动物为了降低食物被盗率,倾向于将种子搬运到较远的地方贮藏,增加了种子的搬运距离^[9]。此外,不同种类贮食动物搬运种子的距离变化很大,鸟类搬运种子的距离较远,可达几千米^[12]。啮齿动物搬运种子的距离相对较短^[7,10,31],这可能与啮齿动物的巢区有关,啮齿动物的贮藏点多分布在其巢区周围,因此种子的搬运距离取决于啮齿动物巢区到种源的距离^[32]。

动物搬运种子到达贮食区域后,贮藏点在空间中的分布状况对于贮食动物保护和重取贮藏点具有重要意义。最优贮藏空间模型(Optimal Cache Spacing Model, OCSM)认为,贮藏点在空间中的分布密度应满足既减少食物被盗的损失,又有利于动物自身重取成功^[27, 31-32]。贮藏点密度越大,贮食者重取成功率越高,但贮藏点被盗的概率也相应增大^[1,27]。在种子雨(Seed rain)时期,贮食动物为了在最短的时间内获取更多的食物,在食源附近快速贮藏食物,造成食源附近出现贮藏点密度较大的现象,这导致食源附近的贮藏点被盗率较高^[33]。鸟类和啮齿动物为了尽可能减少损失,倾向于将营养价值高的大种子贮藏在远离食源且贮藏点密度较低的地方^[32]。此外,贮食动物一般将贮藏点建立在较隐蔽的地方,如岩石裂缝、土层下、灌丛、枯枝落叶丛内等^[2, 11]。这些隐蔽的贮藏点在一定程度上降低了种子被其它竞争者捕食和盗取的几率。

每个贮藏点内贮藏的食物的多少被称为贮藏点大小(Cache size)。贮藏点大小一般和食物本身的大小有关,食物个体较大时贮藏量就少,食物个体较小时贮藏量就多^[2]。贮藏点大小影响贮藏点表面散发出的化学气味强烈程度,从而影响以嗅觉为重取途径的啮齿动物的重取成功率^[34]。尤其对于同一种类植物种子,贮藏点内种子数量越多,散发出的化学气味就越浓,也越容易被啮齿动物发现^[34]。

2.3 贮食动物的重取行为

重取是贮食动物找回贮藏点内食物,从而获得营养和能量的过程,贮食动物重取成功与否对于其生存和繁殖成功具有重要意义,直接关系到自身的适合度。分散贮食动物主要通过空间记忆^[35-37]、特殊路线^[38-39]及直接线索^[34, 40-41]等途径来找到贮藏点^[22]。

2.3.1 空间记忆

在重取过程中,贮食动物通过对贮藏点空间分布的记忆来重新获取食物,空间记忆对于鸟类和啮齿动物的重取成功都具有非常重要的作用^[35-37]。Balda 研究表明北美星鸦(*Nucifraga columbiana*)利用空间记忆可准确找到贮藏点,即使人为取走贮藏点内的食物,北美星鸦仍能准确找到贮藏点^[35]。Jacobs and Liman 发现灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)利用空间记忆找回自己的贮藏点数量明显大于找到其他个体的贮藏点数量^[36]。不仅如此,贮食动物还能记住贮藏点内容物,如黑冕山雀(*Parus atricapillus*)重取时优先选择埋藏偏好种子的贮藏点^[37]。动物对贮藏点的空间记忆不是永久性的,随着种子贮藏时间的延长,动物对贮藏点位置遗忘的概率将增大^[37]。因此,一些动物在空间记忆的基础上倾向于借助特殊路线或者贮藏点周围直接线索来重取食物。

2.3.2 特殊路线

动物贮食过程中遵循特殊路线,这些特殊路线是其经常活动的区域或者偏爱的生境,动物在这些区域内

贮藏食物,增大了重取成功率^[38-39]。Bossema and Pot 第一次提出松鸦(*Garrulus glandarius*)在贮食和重取过程中倾向于使用同一条路线,他们认为松鸦在贮食过程中会对贮藏点周围情景产生简单印象记忆,在重取过程中,利用这些印象寻找贮藏点^[38]。鸟类在其偏爱的固定微生境内贮藏食物,可提高重取成功率^[39]。啮齿动物的贮藏区域多在种源和巢区之间的连线上,因此,啮齿动物的重取路线是相对稳定的,总是沿着几条固定路线的两侧寻找贮藏点^[10]。

2.3.3 直接线索

尽管啮齿动物也可通过空间记忆来找回贮藏点,但发达的嗅觉可能对啮齿动物找到自己或其它个体的贮藏点更重要。啮齿动物根据贮藏点内种子散发出的化学气味,通过其灵敏的嗅觉能力,能够准确找回贮藏的食物^[34]。如雌性小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)在搜索埋藏的种子时,先用鼻子在沙土表面反复嗅闻,当遇到可疑的地方时则用嘴和前爪进行试探性的挖掘^[40]。种子的埋藏深度影响啮齿动物对种子的发现率,埋藏较浅的种子更易被重取。如小泡巨鼠几乎能找到埋藏在细沙浅表(0—1 cm)所有的种子,而很少能够找到埋藏在 6 cm 以下的种子^[40]。此外,贮藏点周围的标记物对于贮食动物准确重取也起着非常重要的作用。如贮藏点在 1—3 d 内被重取时,周围标记物的有无对更格卢鼠(*Dipodomys merriami*)重取行为无显著影响,间隔十天后被重取时,有标记的贮藏点被重取率远远高于未标记的贮藏点^[41]。

3 动物分散贮食对植物种群更新的影响

3.1 分散贮食动物对植物种子的传播作用

种子传播是指种子离开母树到达适宜其萌发和生长的生境的过程,种子的成功传播是实现植物更新的关键^[13]。植物种子可通过风力、蚂蚁、水力以及食果实、种子的鸟类和啮齿动物等传播^[42-43],但一些无翅、个体较大的植物种子,如红松种子,无法借助风力或其他力量传播,需借助食种子鸟类和脊椎动物的分散贮食行为实现传播^[11,43]。虽然贮藏的种子大部分会被动物消耗掉,但总有一部分种子逃脱被捕食的命运,进入种子库,建成幼苗^[5]。如北美花鼠(*Tamias amoenus*)分散贮藏 *Purshia tridentata* 种子后,53%的贮藏点会被重取,47%的贮藏点未被重取^[44]。可见,贮食动物对种子的分散贮藏是植物扩散和更新的一种有效途径。分散贮食动物作为种子的传播者,通过对种子捕食、搬运和贮藏影响着植物种子的命运,从而影响植物更新。

动物分散贮食对植物种子传播至少具有 4 方面的意义:(1)帮助种子逃避种源处的捕食和竞争^[31]。分布在种源处的种子被捕食率和因密度制约性死亡率都很高,不利于植物种群的更新。(2)有助于植物种群基因流动^[31]。动物搬运种子到达一个新的分布区,有助于植物种内和种间的基因流动。(3)动物分散贮藏的种子是定向传播的^[13,42]。贮食动物将种子搬运至能萌发的小生境内。(4)贮食动物对某些植物种子的选择性贮藏,影响了这些植物种子的特征进化,如种子大小、壳厚度及果实成熟期等,进而影响了这些植物种群的进化方向^[16]。

3.2 植物种子成功传播的机制

种子成功传播的机制主要体现在两方面。首先,种子被迅速搬运到远离母树的地方贮藏。种子成熟后,被贮食动物迅速搬运到远离母树的地方贮藏,不仅降低了种子的密度制约性和竞争性死亡率,还降低了种子自身霉变、腐烂的概率,保证了种子的完整性和萌发潜质^[9]。其次,种子被埋藏在土层里。埋藏在土层里的种子通常比地表的种子存活率和萌发率高^[31,40,42]。

埋藏在深度适宜的土层里的种子获得了较大的存活率和萌发率,主要有以下两个方面的原因:(1)埋藏在土层里的种子被捕食者发现和捕食的风险降低^[5]。种子被埋藏在土层下,减少了被其他动物取食的风险,并且,随着埋藏深度的增加,贮藏点表面散发出的化学气味信号强度逐渐变弱,以嗅觉觅食的动物获取种子的概率将降低^[40],一些未被获取的贮藏点内种子,在适宜的条件下建成幼苗。(2)埋藏在深度适宜的土层内的种子萌发率高于地表种子^[5,42]。埋藏在深度适宜土层里的种子,其周围的温度和湿度较地表种子波动范围小,具有相对温和,利于种子萌发的有利环境,更易建成幼苗。

3.3 分散贮食动物对植物种群产生的负效应

贮食动物在促进种子传播的同时,也给种子的存活和幼苗的建成以及植物种群更新带来了负面效应。如大年里约 50% 的蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 种子被动物取食,小年里被取食率接近 100%^[45]。可见,动物取食是栎属植物种群天然更新的主要限制因子^[45]。贮食动物微生境利用与植物生长所需微生境的匹配程度也影响植物种子的萌发^[4],一些贮食动物将种子贮藏在不利于萌发和生长的地方,如悬崖、峭壁、树干等,这些地方贮藏的种子萌发率都较低,很少能建成幼苗^[7, 12, 31]。

动物在贮食过程中对种子的处理同样影响了种子的成活率。一些啮齿动物为了延长种子的贮藏期,防止其在贮存期间萌发,切除了植物种子的胚胎组织^[46],这一行为破坏了种子的完整性,使其失去了萌发的潜质,无法建成幼苗。还有一些贮食动物在一个贮藏点内存放较多的植物种子,造成种子密度制约性死亡,失去萌发的机会^[4, 47]。

对于以上这些不利于植物更新的因素,植物种群在长期进化过程中逐渐形成了形式多样的适应性对策。对植物而言,一方面要吸引动物取食、扩散、埋藏其种子。另一方面,又要防止种子被过度捕食^[46]。种子植物为了吸引动物取食、搬运种子,通过生产营养价值较高的种子或者贮食者偏爱的大种子吸引动物取食和搬运^[5, 48-50]。在减少动物对种子的取食消耗方面,也形成了多种多样的防御机制,如形成坚硬的种皮、增加种子内次生物质的含量、种子产量大小年变化等^[24, 29, 43, 51, 54]。

3.4 植物种群的适应性策略

3.4.1 生产个体较大、能量较高的种子

在自然选择的压力下,植物种群为了延续后代,适应性地产生了大小不同的种子。种子的大小与种子被捕食、传播以及萌发等命运息息相关^[48]。大种子对植物种群更新的贡献更大^[5, 48-49],这是因为:(1)许多啮齿动物和鸟类偏爱搬运和分散贮藏大种子,促进了大种子的传播;(2)动物倾向于把大种子搬运到远离种源的地方分散贮藏,且通过多次贮藏来进一步降低贮藏点间的平均密度^[29],使扩散后的大种子具有较高的存活率和萌发率;(3)大种子内丰富的营养物质为种子萌发、幼苗建成等提供了充分的养分含量^[50]。因此,植物生产大种子,不仅促进了动物分散贮食行为,还为自身繁殖成功提供了有利的条件。

3.4.2 增加处理种子难度,迫使动物贮藏种子

在长期的进化过程中,植物主要通过物理障碍和化学防卫来降低种子被取食率,从而促进种子传播。物理障碍主要体现在一些植物种群为降低动物取食效率,生产了具有坚硬外壳的种子,动物在取食这些种子前需花费较长时间去除种壳,不仅降低了种子直接利用价值,还增加了动物被天敌捕食的风险^[24]。因此,动物避免就地取食处理难度较大的种子,而是选择贮藏此类种子^[24, 29, 43]。对植物而言,实现了种子的传播。

种子内的次生化合物是植物重要的化学防卫机制,食种子动物一次性摄入过多富含次生化合物的种子,轻则造成自身新陈代谢负担,重则危及生命^[15]。植物通过生产次生化合物含量较多的种子,来防御食种子动物的过度消耗,从而迫使其贮藏更多的种子。种子内的单宁酸是动物觅食过程中主要的阻遏剂^[15],显著影响动物对植物种子的捕食,主要表现在抑制动物取食频次和数量上^[51]。动物一般就地取食单宁酸含量较低的种子,而贮藏次生化合物含量较高的种子^[26]。这些现象表明,植物产生单宁酸含量较高的种子有利于植物种群的更新。

3.4.3 植物种子产量年际波动

植物种群在长期的适应性进化过程中逐渐形成了种子产量年际间波动的规律,即种子植物间隔 3—5 年同步生产大量种子,之后连续几年内产量骤减的现象^[52]。由于未来的不确定性,动物会在种子产量大年里,尽可能多贮藏食物^[32],其食物贮藏量往往大于其消耗量^[28],以致很多贮藏点被遗忘或抛弃,这部分贮藏点内种子可在合适的微生境下萌发,建成幼苗。大年植物种子的存活率较高的原因包括:(1)大年里,丰富的食物资源为贮食动物提供了更多可选择的食物,种子存活率增大^[9];(2)大年时,贮藏点盗取率降低,贮食动物对贮藏点管理频率减少,很少有二次贮藏^[53],这些有利条件使得种子在没有干扰的合适微生境下萌发并建成

幼苗。

植物种群通过种子产量年际间的波动来调控捕食者的种群大小,从而缓解种子被捕食的压力^[28]。植物种子产量小年时,匮乏的食物资源不能满足各种食种子动物的生存需求,动物种内和种间食物竞争激烈,导致许多弱势群体被淘汰,动物种群数量急剧下降^[15]。当种子产量大年来临时,动物种群大小不能迅速恢复,种子产量远远超过捕食者群体对种子的消耗量时,可能出现种子捕食者饱和现象^[5,31]。大年的种子消失率比小年慢的现象,即表明大年下落的种子量较大,鼠类和鸟类的捕食迅速饱和^[54]。捕食者饱和现象被认为是植物和食种子动物之间的高度协同进化作用的结果,是植物限制捕食者破坏种子、提高被扩散种子存活率的一种选择压力^[52]。

3.4.4 生产化学气味较弱的种子

植物通过产生化学气味较弱的种子来避免贮藏的种子被发现和重取。动物经过长期的进化逐渐形成了较为完善的贮食和重取能力,因而大部分被埋藏的种子会被再次取食,只有少数得以存留、萌发。研究发现,化学气味较浓烈的种子被以嗅觉为主要重取途径的啮齿动物发现的概率远大于化学气味较弱的种子^[28]。因此,植物生产化学气味较弱的种子可降低种子被发现率和重取率,从而增大种子的传播成功率。

4 结语

综上所述,动物分散贮食行为反映了动物对生存环境的适应,这种适应性行为经过长期的进化形成一种相对稳定的生存策略。动物贮藏植物繁殖体,不仅满足了自身生存需求,同时扩大了植物的分布范围,对植物种群的更新起到了非常重要的作用。因此,动物在贮食的过程中承担着捕食者和传播者的双重角色^[7],分散贮食行为对动物和植物物种的进化都有利。研究动物分散贮食行为及其对植物种群更新的影响,将有助于理解动物与植物之间的协同进化规律,了解生态系统演替过程中各组分之间的关系,认识动物种群在生态系统中的作用,进而为生物多样性保护提供科学依据。

致谢:杨慧硕士、刘蓓蓓硕士、聂家旭硕士、宗诚博士、程鲲博士对本文写作给予的帮助,特此感谢。

参考文献(References):

- [1] Vander Wall S B. Food Hoarding in Animals. Chicago: University of Chicago Press, 1990: 1-445.
- [2] 路纪琪, 肖治术, 程瑾瑞, 张知彬. 啮齿动物的分散贮食行为. 兽类学报, 2004, 24(3): 267-272.
- [3] Brodin A. The history of scatter hoarding studies. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 365(1542): 869-881.
- [4] 李宁, 王征, 潘扬, 白冰, 鲁长虎. 动物传播者对植物更新的促进与限制. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2602-2608.
- [5] Vander Wall S B. The evolutionary ecology of nut dispersal. The Botanical Review, 2001, 67(1): 74-117.
- [6] Theimer T C. Rodent scatter hoarders as conditional mutualists // Forget P M, Lambert J E, Hulme P E, Vander Wall S B. Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment. Oxfordshire: CABI Publishing, 2005: 283-295.
- [7] 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.
- [8] Wang B, Chen J. Seed size, more than nutrient or tannin content, affects seed caching behavior of a common genus of old world rodents. Ecology, 2009, 90(11): 3023-3032.
- [9] Jansen P A, Bongers F, Hemerik L. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. Ecological Monographs, 2004, 74(4): 569-589.
- [10] 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.
- [11] 鲁长虎. 星鸦的贮食行为及其对红松种子的传播作用. 动物学报, 2002, 48(3): 317-321.
- [12] 鲁长虎, 袁力. 食干果鸟对种子传播的作用. 生态学杂志, 1997, 16(5): 43-46, 66-66.
- [13] 朱琼琼, 鲁长虎. 食果鸟类在红豆杉天然种群形成中的作用. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1238-1243.
- [14] 鲁长虎, 吴建平. 鸟类的贮食行为及研究. 动物学杂志, 1997, 32(5): 48-51.
- [15] Lobo N. Conifer seed predation by terrestrial small mammals: A review of the patterns, implications, and limitations of top-down and bottom-up

- interactions. *Forest Ecology and Management*, 2014, 328: 45-54.
- [16] Muñoz A, Bonal R, Espelta J M. Responses of a scatter-hoarding rodent to seed morphology: links between seed choices and seed variability. *Animal Behaviour*, 2012, 84(6): 1435-1442.
- [17] Yahner R H. The adaptive significance of scatter hoarding in the eastern chipmunk. *Ohio Journal of Science*, 1975, 75: 176-177.
- [18] Lockner F R. Experimental study of food hoarding in the red-tailed chipmunk, *Eutamias ruficaudus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1972, 31(4): 410-418.
- [19] Macdonald D W. Food caching by red foxes and some other carnivores. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1976, 42(2): 170-185.
- [20] Hart E B. Food preferences of the cliff chipmunk, *Eutamias dorsalis*, in northern Utah. *The Great Basin Naturalist*, 1971, 31(3): 182-188.
- [21] 路纪琪, 张知彬. 啮齿动物分散贮食的影响因素. *生态学杂志*, 2005, 24(3): 283-286.
- [22] Kamil A C, Gould K L. Memory in food caching animals // Menzel R, Byrne J H, eds. *Learning and Memory: A Comprehensive Reference*, Volume I Learning Theory and Behaviour. Amsterdam: Elsevier, 2008: 419-439.
- [23] Wang B, Wang G, Chen J. Scatter-hoarding rodents use different foraging strategies for seeds from different plant species. *Plant Ecology*, 2012, 213(8): 1329-1336.
- [24] Xiao Z S, Wang Y S, Harris M, Zhang Z B. Spatial and temporal variation of seed predation and removal of sympatric large-seeded species in relation to innate seed traits in a subtropical forest, Southwest China. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1/3): 46-54.
- [25] 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): 312-321.
- [26] Wang B, Chen J. Effects of fat and protein levels on foraging preferences of tannin in scatter-hoarding rodents. *PloS One*, 2012, 7(7): e40640.
- [27] Stapanian M A, Smith C C. A model for seed scatter hoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, 1978, 59(5): 884-896.
- [28] Vander Wall S B. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1542): 989-997.
- [29] Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. Effects of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica*, 2005, 28(3): 221-229.
- [30] Smallwood P D, Steele M A, Faeth S H. The ultimate basis of the caching preferences of rodents, and the oak-dispersal syndrome: tannins, insects, and seed germination. *American Zoologist*, 2001, 41(4): 840-851.
- [31] Vander Wall S B, Beck M J. A comparison of frugivory and scatter-hoarding seed-dispersal syndromes. *The Botanical Review*, 2012, 78(1): 10-31.
- [32] Rong K, Yang H, Ma J Z, Zong C, Cai T J. Food availability and animal space use both determine cache density of eurasian red squirrels. *PloS One*, 2013, 8(11): e80632.
- [33] Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J, Houston A I. Density dependence and magpie food hoarding. *The Journal of Animal Ecology*, 1986, 55(1): 111-121.
- [34] Vander Wall S B. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. *Oikos*, 1995, 74(3): 533-537.
- [35] Balda R P, Kamil A C. Long-term spatial memory in clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour*, 1992, 44(4): 761-769.
- [36] Jacobs L F, Liman E R. Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behaviour*, 1991, 41(1): 103-110.
- [37] Sherry D. Food storage by black-capped chickadees: memory for the location and contents of caches. *Animal Behaviour*, 1984, 32(2): 451-464.
- [38] Bossema I, Pot W. Het terugvinden van verstopt voedsel door de vlaamse gaai (*Garrulus g. glandarius* L.). *De Levende Natuur*, 1974, 77: 265-279.
- [39] Vander Wall S B, Briggs J S, Jenkins S H, Kuhn K M, Thayer T C, Beck M J. Do food-hoarding animals have a cache recovery advantage? Determining recovery of stored food. *Animal Behaviour*, 2006, 72(1): 189-197.
- [40] 肖治术, 张知彬. 种子类别和埋藏深度对雌性小泡巨鼠发现种子的影响. *兽类学报*, 2004, 24(4): 311-314.
- [41] Barkley C L, Jacobs L F. Visual environment and delay affect cache retrieval accuracy in a food-storing rodent. *Animal Learning & Behavior*, 1998, 26(4): 439-447.
- [42] Waitman B, Vander Wall S, Esque T C. Seed dispersal and seed fate in Joshua tree (*Yucca brevifolia*). *Journal of Arid Environments*, 2012, 81: 1-8.
- [43] Yang Y Q, Yi X F, Niu K K. The effects of kernel mass and nutrition reward on seed dispersal of three tree species by small rodents. *Acta Ethologica*, 2012, 15(1): 1-8.
- [44] Vander Wall S B. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology*, 1994, 75(7): 1911-1926.
- [45] 孙书存, 陈灵芝. 动物搬运与地表覆盖物对辽东栎种子命运的影响. *生态学报*, 2001, 21(1): 80-85.
- [46] Cao L, Xiao Z S, Wang Z Y, Guo C, Chen J, Zhang Z B. High regeneration capacity helps tropical seeds to counter rodent predation. *Oecologia*,

- 2011, 66(4): 997-1007.
- [47] Sivy K J, Ostojia S M, Schupp E W, Durham S. Effects of rodent species, seed species, and predator cues on seed fate. *Acta Oecologica*, 2011, 37(4): 321-328.
- [48] Gómez J M, Puerta-Piñero C, Schupp E W. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of holm oaks. *Oecologia*, 2008, 155(3): 529-537.
- [49] Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in a subtropical broad-leaved evergreen forest. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195(1/2): 141-150.
- [50] Leishman M R, Wright I J, Moles A T, Westoby M. The evolutionary ecology of seed size // Fenner M, ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* 2nd ed. Wallingford, UK: CABI, 2000: 31-57.
- [51] 潘扬, 罗芳, 鲁长虎. 脊椎动物传播植物肉质果中的次生物质及其生态作用. *生态学报*, 2014, 34(10): 2490-2497.
- [52] Li H J, Zhang Z B. Effects of mast seeding and rodent abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Prunus armeniaca* (rosaceae). *Forest Ecology and Management*, 2007, 242(2/3): 511-517.
- [53] Vander Wall S B. Mast seeding in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology*, 2002, 83(12): 3508-3516.
- [54] Vander Wall S B. Dispersal of singleleaf piñon pine (*Pinus monophylla*) by seed/caching rodents. *Journal of Mammalogy*, 1997, 78(1): 181-191.