

DOI: 10.5846/stxb201407151436

陈晓宁, 张博, 陈雅娟, 侯祥, 王京, 常罡. 秦岭南北坡森林鼠类对板栗和锐齿栎种子扩散的影响. 生态学报, 2016, 36(5): - .
Chen X N, Zhang B, Chen Y J, Hou X, Wang J, Chang G. Effect of forest rodents on predation and dispersal of *Castanea mollissima* and *Quercus aliena* seeds on south- and north-facing slopes of Qinling Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(5): - .

秦岭南北坡森林鼠类对板栗和锐齿栎种子扩散的影响

陈晓宁¹, 张博², 陈雅娟², 侯祥¹, 王京¹, 常罡^{1,2,*}

¹ 陕西省动物研究所, 西安 710032

² 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062

摘要: 森林鼠类的种子贮藏行为对植物的扩散及更新会产生积极的影响。2012 和 2013 年秋季, 分别在秦岭北坡的周至国家级自然保护区和南坡的佛坪国家级自然保护区, 调查了森林鼠类对板栗 (*Castanea mollissima*) 和锐齿栎 (*Quercus aliena*) 种子的取食和扩散差异。结果显示: 1) 秦岭南北坡的环境因素, 特别是植被因素, 对鼠类扩散板栗和锐齿栎种子具有重要的影响。南坡较为丰富的壳斗科植被种类, 导致 2 种种子在南坡存留时间均长于北坡, 而北坡的扩散取食和丢失率均高于南坡。2) 种子特征影响鼠类的取食或贮藏偏好。由于较高的蛋白、脂肪等营养含量, 鼠类更喜好取食或搬运贮藏板栗种子。然而, 低营养但高丹宁含量的锐齿栎种子仍然被鼠类大量贮藏。3) 2 种种子在南北坡的扩散历程在两个年份间有很大差异, 在食物相对匮乏的年份 (2012 年), 种子被扩散的速度更快且丢失的比率更高。这种差异反映了种子大小年现象对森林鼠类取食和贮藏策略的影响。4) 无论在秦岭南坡还是北坡, 营养价值含量 (如蛋白和脂肪) 较高的板栗种子的取食和贮藏距离都明显大于营养价值含量较低的锐齿栎种子, 这与最优贮藏空间分布模型的预测一致。

关键词: 贮藏行为; 种子特征; 种子扩散

Effect of forest rodents on predation and dispersal of *Castanea mollissima* and *Quercus aliena* seeds on south- and north-facing slopes of Qinling Mountains

CHEN Xiaoning¹, ZHANG Bo², CHEN Yajuan², HOU Xiang¹, WANG Jing¹, CHANG Gang^{1,2,*}

¹ Shaanxi Institute of Zoology, Xi'an 710032, China

² College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract: Scatter hoarding behavior of forest rodents has a positive effect on plant distribution and regeneration. Environmental factors, seed traits, and food abundance can affect the hoarding strategy of forest rodents. However, current research in this area has not been sufficiently comprehensive and little information is available on how major environmental factors, such as climate zone district, can affect seed dispersal by rodents. Predation and dispersal of *Castanea mollissima* and *Quercus aliena* seeds were investigated at the Zhouzhi National Nature Reserve on the north-facing slope of Qinling Mountains and at the Foping National Nature Reserve on the south-facing slope of Qinling Mountains in October 2012 and October 2013. Ten plots (1 m × 1 m), separated by a 15-m long transect line, were established as acorn stations in a deciduous broad-leaved forest. Twenty *C. mollissima* seeds and 20 *Q. aliena* seeds were placed at each station and seed fates were monitored at 7 d after initial release. During each visit, we searched the area around each station (radius <30m) for seeds that removed by rodents and recorded acorn fates. Environmental factors, especially vegetation, have a significant impact on seed dispersal. Because of *Fagaceae* abundance, the lifetime of seeds from both study species was longer on the

基金项目: 国家自然科学基金 (31100283); 西部之光人才培养计划 (2012DF04); 陕西省自然科学基金 (2014JM3066); 陕西省科学院科技计划项目 (2011K-07)

收稿日期: 2014-07-15; 网络出版日期: 2015-07-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: snow1178@snnu.edu.cn

south-facing slope than on the north-facing slope, while the feeding and loss rate of seeds from both species was higher on the north-facing slope than on the south-facing slope. Seed traits affected the eating and hoarding preference of rodents. Rodents preferred seeds of *C. mollissima*, due to their higher nutritional content, such as fat and protein than those of *Q. aliena* with low nutritional and high tannin content. The differences in the dispersal process of seeds from both study species were significant between the north- and south-facing slopes over the 2 years of study. In 2012, a year of food shortage, the distribution and loss rate was higher than that in 2013, which indicated that the eating and hoarding strategy of rodents might be affected by food abundance. Rodents preferred eating and hoarding seeds with low nutritional value (low protein and fat content) in short distance and those with high nutritional value (high protein and fat content) in long distance on both the north and south-facing slopes, results that supported the Optimal Cache Spacing Model. This study indicated that the dispersal process of seeds from both study species on the north and south-facing slopes of Qinling Mountains was different. Vegetation factors, seed traits, and food abundance affected the selection strategy of forest rodents. Forest rodents could identify different seeds and selectively consume them, a factor that might influence the dispersal and natural regeneration of *C. mollissima* and *Q. aliena* seeds.

Key Words: hoarding behavior; seed traits; seed dispersal

在自然条件下,植物的种子及果实被植食性啮齿动物捕食的风险很高,森林鼠类会捕食种子或将种子搬离原地并贮藏以应对食物短缺期。尽管被鼠类扩散的种子很大一部分会被鼠类所取食,但仍有部分分散贮藏的种子能最终躲避动物捕食和微生物破坏,并在适宜的环境中萌发,实现植物更新^[1-6]。因此,鼠类的分散贮藏行为可能会对植物幼苗的建成和更新产生积极的影响^[7-8]。然而,种子的扩散只是实现植物更新过程中的首个环节,其他因素,诸如种子的性状和环境因素也能够影响鼠类的贮藏行为及种子的幼苗成活率^[9-10]。

季节和生境(时间和空间)的变化是影响鼠类贮藏行为的两个重要因素。在温带地区,鼠类的贮藏行为主要集中在种子丰富的夏、秋季^[2]。生境的变化能够影响鼠类的觅食行为继而影响被扩散的幸存种子的空间格局^[11],如果栖息地环境不理想,鼠类就倾向于将食物搬运到更远的地方贮藏^[12]。Xiao 等(2006)研究发现,在原生或次生林生境中,种子被鼠类搬运的比率较高,而在灌丛生境中,种子被鼠类搬运的比率较低^[13]。然而,目前有关环境因素影响鼠类扩散种子的研究主要集中在小型生境(如森林、灌丛等)方面,有关大的环境因素(如气候带分区)如何影响种子的扩散还缺少相关研究。

不同种类的植物种子在大小^[14-17],种皮硬度^[18-19],营养成分^[18,20],次生物质(如单宁)^[16,21-23]等特征方面存在显著的差异,这些差异会对贮食动物的取食和贮藏策略产生非常重要的影响。例如,鼠类不喜好取食种皮硬度大的种子,因为啃食坚硬的种皮不仅增加搬运或取食种子所消耗的能量,而且会增加贮食者被捕食的风险^[19]。然而,以往的研究多单纯地探讨种子特征如何影响动物的觅食策略,种子特征与空间环境变化对鼠类扩散植物种子的综合影响尚缺乏研究。

锐齿栎(*Quercus aliena*)和板栗(*Castanea mollissima*)是分布于秦岭地区的优势落叶阔叶树种,它们的种子均为该地区森林鼠类的重要食物来源^[17,24]。秦岭为亚热带与暖温带的分界线,南坡为亚热带季风气候,北坡为温带季风气候。本研究旨在通过调查秦岭南北坡森林鼠类对板栗和锐齿栎种子扩散的差异,探讨不同的环境因素和种子特征对种子扩散的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地点

佛坪国家级自然保护区位于秦岭南坡中段,气候处于北亚热带向暖温带过渡区的北缘,年平均气温 11.4℃,年平均降水 943mm。本区植被可分为三个垂直自然带:低、中山典型落叶阔叶林带(海拔 2000m 以下),中山落叶阔叶小叶林带(海拔 2000-2500m)和亚高山针叶林带(海拔 2500m 以上)。本区常见的壳斗科

树种主要有,板栗(*Castanea mollissima*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、锐齿栎(*Q. aliena*)、小橡子树(*Q. glandulifera*)、多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)、小青冈(*C. engleriana*)等。其中,实验样地内的优势树种为板栗、锐齿栎、栓皮栎和小橡子树;本区分布的啮齿动物主要有小家鼠(*Mus musculus*)、甘肃仓鼠(*Cansumys canus*)、中华姬鼠(*Apodemus draco*)、大林姬鼠(*A. peninsulae*)、黑线姬鼠(*A. agrarius*)、高山姬鼠(*A. chevrieri*)、褐家鼠(*Rattus norvegicus*)、针毛鼠(*Niviventer fulvescens*)、社鼠(*N. confucianus*)、岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)、花鼠(*Eutamias sibiricus*)等^[25]。其中,中华姬鼠、岩松鼠和社鼠为优势鼠种^[26]。

周至国家级自然保护区位于秦岭北坡中段,气候属暖温带大陆性季风类型,年平均气温 6.4℃,年平均降水量 1000mm。本区植被为暖温带落叶阔叶林和温带针阔叶混交林,区内海拔高差较大,垂直分布明显,自下而上也分为三个林带:低、中山典型落叶阔叶林带(海拔 1000–2000m);中山落叶阔叶林带(海拔 2000–2500m)和亚高山针叶林带(海拔 2500m 以上)。本区常见的壳斗科树种主要有板栗、栓皮栎、锐齿栎、辽东栎(*Q. liaotungensis*)、麻栎(*Q. acutissima*)等。其中,北坡实验样地内的优势树种为板栗、锐齿栎和辽东栎;本区分布的啮齿动物主要有小家鼠(*Mus musculus*)、甘肃仓鼠、中华姬鼠、大林姬鼠、黑线姬鼠、高山姬鼠、褐家鼠、针毛鼠、社鼠、岩松鼠、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)、花鼠等^[27],其中,中华姬鼠、岩松鼠和社鼠为优势鼠种。

1.2 实验种子及标记方法

板栗属于壳斗科(Fagaceae)栗属(*Castanea*),落叶乔木,单性同株,花期 5—6 月,果熟期 9—10 月。壳斗球形,成熟时裂为 4 瓣;坚果半球形或扁球形,暗褐色,我国大部分气候适宜的地区均有分布^[28]。锐齿栎隶属于壳斗科(Fagaceae)栎属(*Quercus*),落叶乔木,单性同株,初夏开花,果熟期翌年 9–10 月。壳斗碗型,无环带,坚果卵圆型,广泛分布于我国的南北各地^[28]。

每年 9—10 月为板栗及锐齿栎种子成熟期,于野外收集完好的种子用于当年的实验。从收集的 2 种种子中随机各取出 50 粒测定鲜重及种皮厚度。种子化学成分则交由农业部谷物品质监督检验测试中心测定(表 1)。种子的野外扩散采用塑料片标记法进行标记,具体操作方法详见常罡和郇发道(2011)^[24]。通过野外及围栏的研究表明,塑料片和细钢丝对鼠类鉴别、搬运及埋藏种子没有显著影响^[13,29]。

1.3 实验设计

2012 年 10 月和 2013 年 10 月,在 2 个研究地区选取地势较为平缓的落叶阔叶林带作为实验样地,在实验样地内随机选择 10 个样点作为种子释放点,单个种子释放点大小约为 1 m × 1 m,样点间相距 15 m 左右。每个样点同时放入标记的板栗和锐齿栎种子各 20 粒。种子扩散的调查时间为释放后的第 1 至第 7 天,调查范围是以每个种子释放点为中心 30 m 以内。调查时记录每个样点所有种子的命运及扩散距离。种子命运分为以下 5 种:(1)存留:种子完好并保留在原释放点;(2)原地取食:种子于原释放点被取食;(3)扩散取食:种子被搬运后取食;(4)贮藏:种子被埋藏于地表;(5)丢失:种子在观察范围内失踪。

1.4 统计与分析

在 Microsoft Office Excel(Ver.2007)上以种子命运对应调查日的单日数量(贮藏数量为累计值)的平均值为纵坐标,以种子调查时间为横坐标,以标准误为误差线作图。所有数据统计均用 SPSS for windows 19.0 软件分析。广义线性模型用来比较不同地点、不同年份板栗和锐齿栎种子在原地存留、原地取食、扩散取食、贮藏

表 1 板栗和锐齿栎种子的特征

Table 1 Seed traits of the two tree species used in experiments

种子特征	板栗	锐齿栎
Seed traits	<i>Castanea mollissima</i>	<i>Quercus aliena</i>
鲜重 ^a Fresh weight	3.04± 0.12	1.45± 0.63
种皮厚度 ^b Seeds skin thickness	0.49± 0.01	0.42± 0.01
粗蛋白 ^c Crude protein	6.61	4.93
粗脂肪 ^c Crude fat	3.55	1.16
粗淀粉 ^c Crude starch	49.47	46.14
单宁 ^c Tannin	0.02	9.45

a Mean ± S.E. g, N=50

b Mean ± S.E. mm, N=50

c 种子化学成分由农业部谷物品质监督检验测试中心测定(NO. K120041-K120047)(Data of chemical compositions of dry nutmeat were provided by the Center of Grain Quality of Ministry of Agriculture, China)

和丢失上的命运差异;独立样本 T 检验用来比较 2 个年份南北坡板栗和锐齿栎种子在取食和贮藏距离上的差异。

2 结果

2.1 种子的命运

板栗种子留存的动态在地点与年份间存在显著的交互作用($F=12.22, df=1, P < 0.01$),板栗种子在南坡的留存时间明显长于北坡,这个现象以 2013 年尤为明显。板栗种子的原地被取食动态在地点与年份间没有显著的交互作用($F=0.02, df=1, P=0.88$),南北坡之间($F=1.40, df=1, P=0.24$)、不同年份间($F=1.41, df=1, P=0.26$)的板栗种子原地被取食动态均没有显著差异。板栗种子的扩散被取食动态在地点和年份间存在显著的交互作用($F=5.26, df=1, P < 0.05$),2013 年板栗种子在北坡被扩散取食的更多。板栗种子的贮藏动态在地点和年份间不存在显著的交互作用($F=2.45, df=1, P=0.12$),但在南北坡之间板栗种子的贮藏动态差异则显著($F=4.40, df=1, P < 0.05$),而不同年份间贮藏动态差异不显著($F=1.07, df=1, P=0.30$)。板栗种子的丢失动态在地点和年份间存在极显著的交互作用($F=24.87, df=1, P < 0.01$),北坡丢失的板栗种子数量显著高于南坡(图 1,2)。

锐齿栎种子原地留存动态在地点与年份之间具有极显著的交互作用($F=69.87, df=1, P < 0.01$),南坡的锐齿栎种子存留的时间相对较长,这个现象以 2013 年尤为明显。锐齿栎种子的原地被取食动态在地点与年份间不存在显著的交互作用($F=0.32, df=1, P=0.57$),同时南北坡之间($F=2.87, df=1, P=0.09$)和年份之间($F=0.76, df=1, P=0.38$)的实地被取食动态均没有显著差异。在锐齿栎种子的扩散被取食动态上,地点与年份之间存在显著的交互作用($F=18.95, df=1, P < 0.01$)。2012 年南坡种子扩散后被取食更多一些,而 2013 年则北坡种子的扩散后被取食数量较多。锐齿栎种子的贮藏动态在地点和年份之间不存在显著的交互作用($F=1.20, df=1, P=0.27$),但是南北坡的贮藏动态($F=4.22, df=1, P < 0.05$)存在显著差异。锐齿栎种子的丢失动态在地点与年份间存在极显著的交互作用($F=8.57, df=1, P < 0.01$),北坡丢失的锐齿栎种子数量显著高于南坡(图 1,2)。

通过地点、种子类型和年份三因素对种子扩散命运的分析显示,种子留存动态在三因素下存在显著的交互作用($F=7.04, df=1, P < 0.01$),而种子原地被取食动态($F=0.30, df=1, P=0.58$)、扩散被取食动态($F=1.85, df=1, P=0.17$)、贮藏动态($F=3.62, df=1, P=0.06$)和丢失动态($F=2.18, df=1, P=0.14$)则在三因素下不存在显著的交互作用。

2.2 种子扩散距离

在 2012 年,板栗种子在南坡的被取食平均距离是(5.67 ± 0.45) m,在北坡的被取食平均距离为(4.16 ± 0.26) m,二者间没有显著差异($t=0.871, P=0.391$);锐齿栎种子在南北坡的被取食距离分别为(4.25 ± 0.44) m 和(3.71 ± 0.29) m,二者间也没有显著差异($t=1.07, P=0.29$)。在 2013 年,板栗种子在南北坡的被取食距离分别为(5.87 ± 0.40) m 和(4.33 ± 0.39) m,二者存在差异极显著($t=3.27, P < 0.01$);锐齿栎种子在南北坡的被取食距离分别为(3.48 ± 0.20) m 和(3.80 ± 0.75) m,差异不显著($t=1.21, P=0.24$)。然而,在两个年份,无论南坡($t=3.85, P < 0.01$)还是北坡($t=2.65, P < 0.01$),板栗种子的被取食距离都明显大于锐齿栎种子,两种种子之间的平均取食距离存在极显著差异。

3 讨论

本研究的结果显示,板栗和锐齿栎种子在秦岭南、北坡的扩散历程有一定差别,尤其以 2013 年的差异最显著。2 种种子在南坡的存留时间均长于北坡,且在南坡所有观察日被扩散取食数量上均明显低于北坡。此外,2 种种子在北坡的丢失数量要明显高于南坡。然而,在贮藏动态上,2 种种子在南北坡的差别却截然相反,板栗种子在南坡的被贮藏数量明显高于北坡,而锐齿栎种子在北坡的被贮藏数量要明显高于南坡。通过对秦

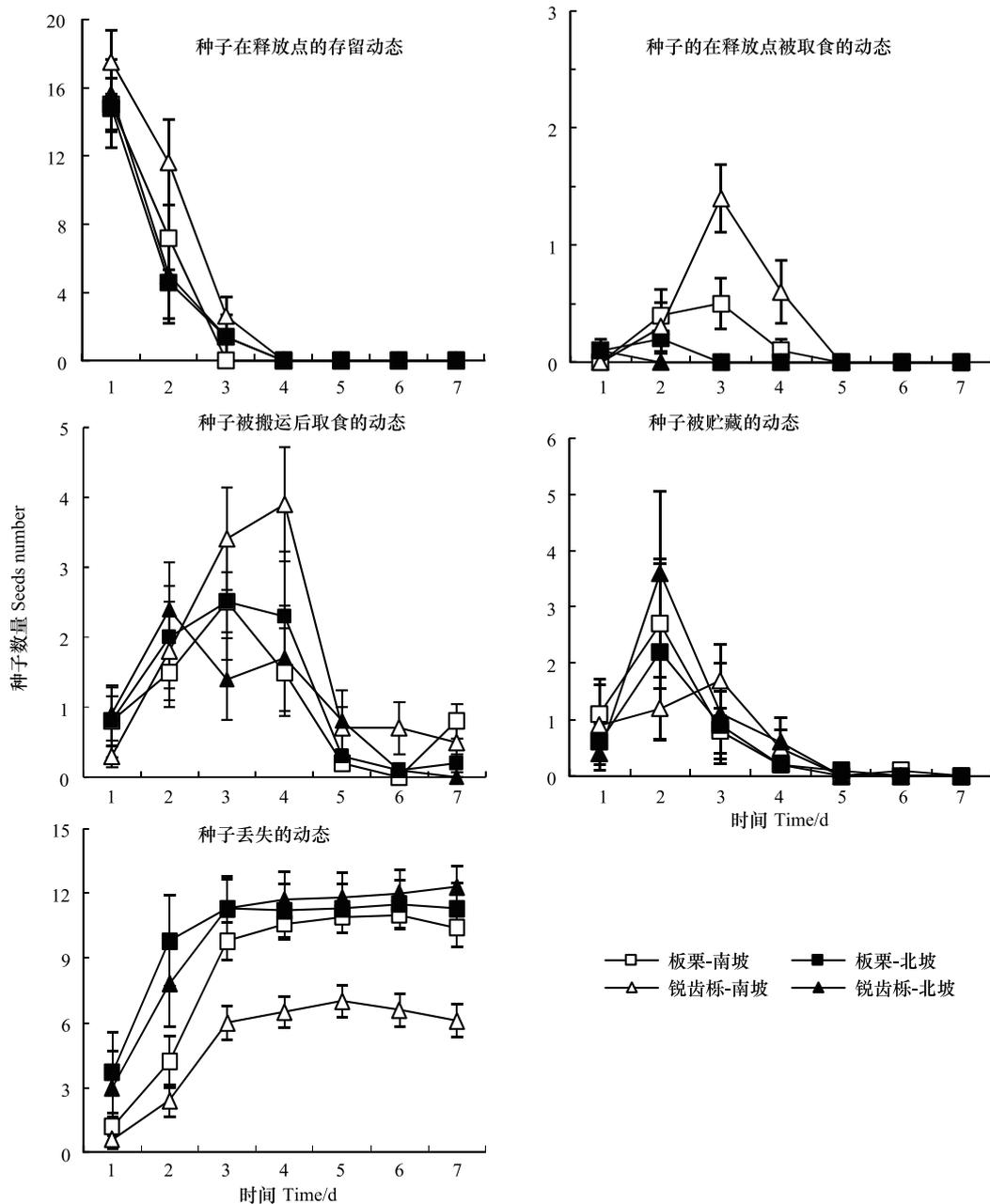


图 1 2012 年板栗种子和锐齿栎种子的命运动态

Fig. 1 Seed fate dynamic of *Castanea mollissima* seeds and *Quercus aliena* seeds in 2012

a. 种子在释放点的存留动态; b. 种子的在释放点被取食的动态; c. 种子被搬运后取食的动态; d. 种子被贮藏的动态; e. 种子丢失的动态。

岭南北坡几种壳斗科植物种子雨的调查发现,相同年份两个实验地点在实验期间内种子产量的差别并不大(北坡种子雨数据待发表)^[30]。结合地点与年份的交互作用分析,推测秦岭南北坡的生境差异可能对鼠类扩散种子产生重要的影响。秦岭南坡的壳斗科树种较北坡丰富(例如多脉青冈、小青冈等壳斗科树种在北坡均没有分布),鼠类在野外的食物选择范围较大,因此 2 种种子在南坡存留时间均长于北坡,而北坡的扩散取食和丢失率均高于南坡。南北坡 2 种种子贮藏命运的差异同样与实验样地的环境因素有着密切的关系。南坡实验样地内的优势树种为板栗(包括野生和人工嫁接)、锐齿栎、栓皮栎和小橡子树,而北坡实验样地内的优势树种为野生板栗、锐齿栎和辽东栎。因此,南坡的混合板栗林数量较多,这可能造成南坡板栗种子被贮藏量较高的原因。北坡分布的锐齿栎和辽东栎林数量较多,这也可能造成北坡锐齿栎种子被贮藏量较高的原因。

待每年实验结束后,通过活捕法,我们在南北坡实验样地内对鼠类群落结构进行了调查。2012 年北坡的

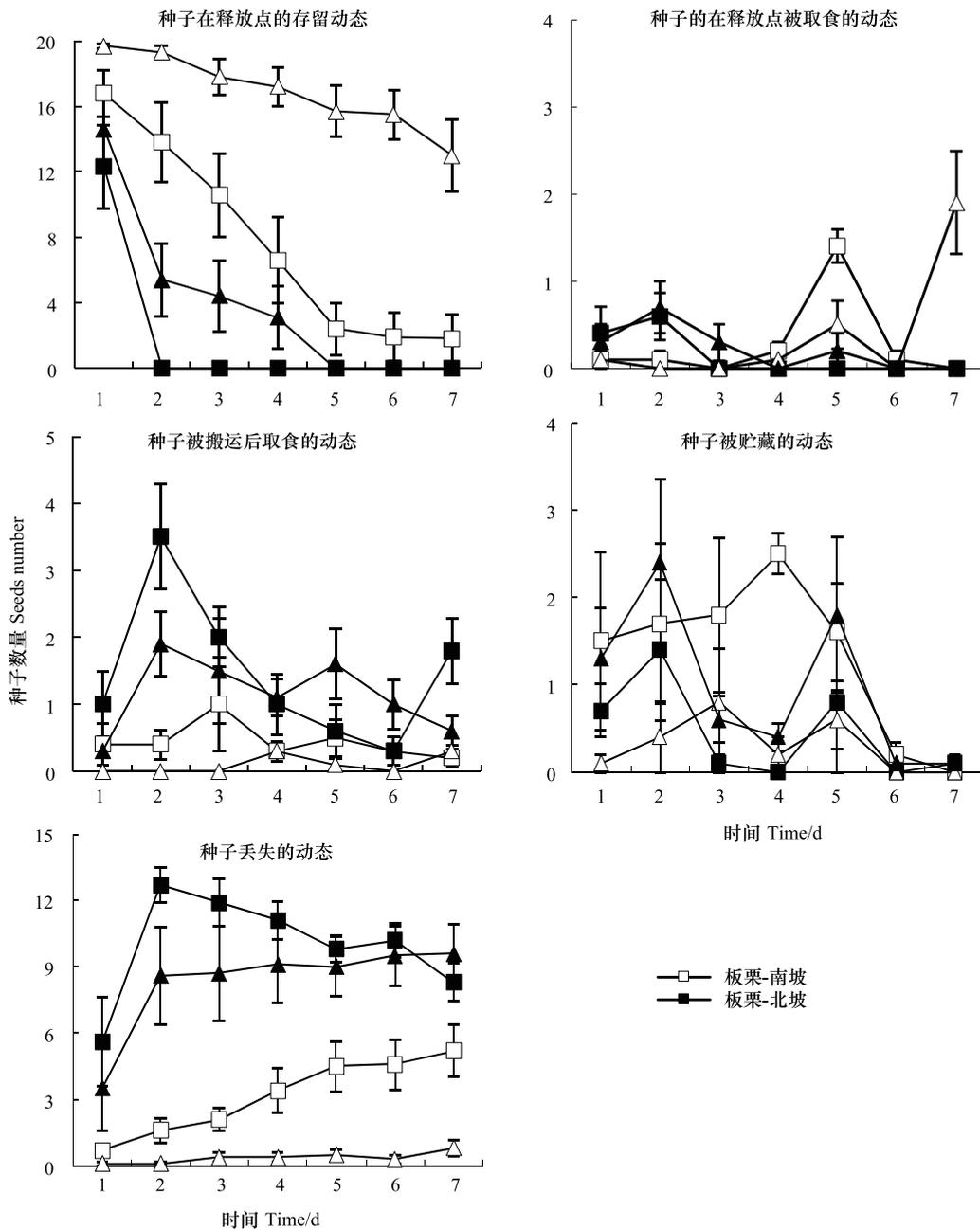


图2 2013年板栗种子和锐齿栎种子的命运动态

Fig. 2 Seed fate dynamic of *Castanea mollissima* seeds and *Quercus aliena* seeds in 2013

a. 种子在释放点的存留动态; b. 种子的在释放点被取食的动态; c. 种子被搬运后取食的动态; d. 种子被贮藏的动态; e. 种子丢失的动态。

鼠类总捕获率为 15.3%, 其中, 中华姬鼠捕获率为 10.21%, 社鼠捕获率为 5.06%, 岩松鼠捕获率为 0.03%; 南坡的鼠类总捕获率为 13%, 其中, 中华姬鼠捕获率为 9.40%, 社鼠捕获率为 3.22%, 岩松鼠捕获率为 0.38%。2013 年北坡鼠类总捕获率为 16.3%, 其中, 中华姬鼠捕获率为 10.17%, 社鼠捕获率为 5.97%, 岩松鼠捕获率为 0.16%; 南坡鼠类总捕获率为 10.5%, 其中, 中华姬鼠捕获率为 6.36%, 社鼠捕获率为 3.02%, 岩松鼠捕获率为 1.12% (岩松鼠在南北坡均是优势种, 由于捕鼠笼的限制而未能大量捕获)。从以上调查可以看出, 南北坡的鼠类群落结构和密度相差不大, 所以我们认为南北坡鼠类的数量和群落结构的差异对种子扩散的影响不大。此外, 对过对中华姬鼠、社鼠和岩松鼠的室内饲养, 发现三种鼠均取食锐齿栎和板栗种子, 且通过对比被取食种子的咬痕形态和残渣发现与实验样地野外观测到的种子咬痕和残渣基本一致, 由此可以确定实验样地的种

子扩散基本是由这几种鼠类完成的。

本研究的结果显示,鼠类更喜好取食或搬运贮藏营养价值较高的板栗种子。以秦岭南坡为例,2012 年板栗种子在释放后第 3 天就全部消失,而锐齿栎种子在第三天还有 8% 存留在原地。2013 年板栗种子在释放后第 3 天有 53% 存留原地,而锐齿栎种子则有 89% 存留在原地。对比 2 个年份的种子存留动态发现,板栗的存留时间明显较锐齿栎的存留时间短,说明鼠类更喜好取食或搬运板栗种子,这支持高营养假说的预测^[18,22]。对于以种子为食的森林鼠类来说,对种子的取食和贮藏策略决定了鼠类的存活能力。板栗种子在蛋白、脂肪等营养含量上都高于锐齿栎种子,因此,鼠类取食或搬运贮藏营养价值较高的板栗种子则能获得更高的回报^[13,17]。

本研究结果显示 2 种种子在南北坡的扩散历程在两个年份间有很大差异,2012 年种子的扩散速率更快且丢失的比例更高,而在 2013 年两种种子则有更高的贮藏比例。这个结果可能与 2 个年份的食物丰富度差异有关。已有研究表明鼠类对种子的扩散策略受到种子大小年现象的影响^[29-32]。对秦岭南北坡种子雨调查发现,在两个地点,2013 年种子产量相对丰富。例如,秦岭南坡的种子雨调查结果显示,2012 年是种子小年,高峰期完好种子的平均掉落密度分别为板栗 4.63 粒/m²和锐齿栎 9.5 粒/m²,2013 年是种子大年,高峰期完好种子的平均掉落密度分别为板栗 9.95 粒/m²和锐齿栎 20.25 粒/m²^[32]。北坡的种子产量调查结果与南坡类似,2012 年高峰期完好种子的平均掉落密度分别为板栗 4.26 粒/m²和锐齿栎 11.3 粒/m²,2013 年高峰期完好种子的平均掉落密度分别为板栗 10.25 粒/m²和锐齿栎 23.66 粒/m²。这个结果表明在种子小年,鼠类为了满足其日常的能量需求而大量快速的取食有限的种子。而在食物相对丰富的年份,有较为充足的食物能够满足鼠类日常能量需求,所以在种子释放后的一段时间仍有一定数量种子存留在原地。这与 Vander Wall(2002)的研究结果不一致,他们的研究发现,在种子大年,约弗松(*Pinus jeffreyi*)种子被鼠类搬运的比例显著大于种子小年^[33]。这个差异可能与两个研究地区的生境差异有密切关系。Vander Wall 的研究地区是北美荒漠的约弗松林,在该研究区域,约弗松是绝对的优势树种。因此,在种子大年,鼠类没有更多的食物选择,只能大量扩散(取食或贮藏)约弗松种子。而本研究所在的秦岭南北坡,壳斗科植物种类丰富(例如栓皮栎、小橡子树、辽东栎等),因此在种子大年鼠类有更多的食物选择。此外,2013 年 2 种种子贮藏动态的持续时间较长且被埋藏的比例更高,已有研究结果发现在产量相对高的年份种子的被埋藏比例更高^[34],这与我们的研究结果一致。

本研究发现绝大部分被贮藏种子在实验结束前会被鼠类所取食,仅 2013 年在秦岭北坡截至实验结束时仍有 2 粒种子被埋藏。这个结果可能与本实验的样本量较少有关,结合以往的相关研究结果可知,被埋藏的种子中有一部分会成功建成幼苗并存活下去^[35]。考虑到 2013 年是种子大年,种子产量相对丰富,自然条件下可能有更多被鼠类贮藏的种子能够躲避捕食,而后建成幼苗实现植物的更新。

取食距离和贮藏距离也能反映鼠类对种子的喜好程度。当鼠类发现一个种子时,它可以对其进行捕食或是将其搬离原地并埋藏起来以供将来食用,鼠类为了平衡搬运种子带来的能量消耗及避免其它动物盗食而将高价值食物搬运至更远的地方贮藏^[8,35-36]。根据最优贮藏空间分布模型的预测,动物喜好取食营养价值低的种子或将这些低价值种子埋藏在食物点附近,而将营养价值较高的种子搬运到远离食物点的地方取食或贮藏^[37]。已有研究结果表明,大种子有明显更远的扩散距离^[8,38],在本研究中,无论在秦岭南坡还是北坡,板栗种子的取食和贮藏距离都明显大于锐齿栎种子,这与最优贮藏空间分布模型的预测是一致的。同时,有研究发现,种子的扩散距离受食物丰富度的影响,种子产量大年的平均扩散距离显著低于小年^[31,34],本研究对种子扩散距离的研究结果也得出了相似结论,表明食物丰富度确实影响种子的扩散距离。

总而言之,秦岭南北坡的环境因素,特别是植被因素,对鼠类扩散板栗和锐齿栎种子具有重要的影响。南坡较为丰富的壳斗科植被,导致 2 种种子在南坡存留时间均长于北坡,而北坡的扩散取食和丢失率均高于南坡。种子特征影响鼠类的取食或贮藏偏好,由于较高的蛋白、脂肪等营养含量,鼠类更喜好取食或搬运贮藏板栗种子。此外,2 种种子在南北坡的扩散历程在两个年份间有很大差异,这种差异反映了种子大小年现象对

森林鼠类取食和贮藏策略的影响。

参考文献 (References):

- [1] Smith C C, Reichman O J. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1984, 15(1): 329-351.
- [2] Vander Wall S B. *Food Hoarding in Animals*. Chicago: University of Chicago Press, 1990.
- [3] Vander Wall S B, Joyner J W. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*, 1998, 76(1): 154-162.
- [4] 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.
- [5] Xiao Z S, Zhang Z B. Nut predation and dispersal of harland tanoak *Lithocarpus harlandii* by scatter-hoarding rodents. *Acta Oecologica*, 2006, 29(2): 205-213.
- [6] Schupp E W, Jordano P, Gómez J M. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 2010, 188(2): 333-353.
- [7] 李宏俊, 张知彬. 动物与植物种子更新的关系 II. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. *生物多样性*, 2001, 9(1): 25-37.
- [8] Jansen P A, Forget P M. Scatterhoarding rodents and tree regeneration // Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P M, Théry M, eds. *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest*. Netherlands: Springer, 2002: 275-288.
- [9] Steele M A, Hadj-Chikh L Z, Hazeltine J. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: Responses to weevil-infested acorns. *Journal of Mammalogy*, 1996, 77(2): 305-314.
- [10] Xiao Z S, Harris M K, Zhang Z B. Acorn defenses to herbivory from insects: Implications for the joint evolution of resistance, tolerance and escape. *Forest Ecology and Management*, 2007, 238(1): 302-308.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] Xiao Z S, Jansen P A, Zhang Z B. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management*, 2006, 233(1/3): 18-23.
- [14] Vander Wall S B. Effects of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents. *Oikos*, 2003, 100(1): 25-34.
- [15] Chang G, Xiao Z S, Zhang Z B. Hoarding decisions by Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*) and South China field mice (*Apodemus draco*): The responses to seed size and germination schedule in acorns. *Behavioural Processes*, 2009, 82(1): 7-11.
- [16] 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.
- [17] Chang G, Jin T Z, Pei J F, Chen X N, Zhang B, Shi Z J. Seed dispersal of three sympatric oak species by forest rodents in the Qinling Mountains, Central China. *Plant Ecology*, 2012, 213(10): 1633-1642.
- [18] Izhaki I. The role of fruit traits in determining fruit removal in east Mediterranean Ecosystems // Levey D J, Silva W R, Galetti M, eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Wallingford: CABI Publishing, 2002: 161-175.
- [19] Zhang H M, Zhang Z B. Endocarp thickness affects seed removal speed by small rodents in a warm-temperate broad-leaved deciduous forest, China. *Acta Oecologica*, 2008, 34(3): 285-293.
- [20] Smallwood P D, Peters W D. Grey squirrel food preferences: The effect of tannin and fat concentration. *Ecology*, 1986, 67(1): 168-174.
- [21] Xiao Z S, Chang G, Zhang Z B. Testing the high-tannin hypothesis with scatter-hoarding rodents: experimental and field evidence. *Animal Behavior*, 2008, 75(4): 1235-1241.
- [22] Chang G, Zhang Z B. Functional traits determine formation of mutualism and predation interactions in seed-rodent dispersal system of a subtropical forest. *Acta Oecologica*, 2014, 55: 43-50.
- [23] Wang Z Y, Cao L, Zhang Z B. Seed traits and taxonomic relationships determine the occurrence of mutualisms versus seed predation in a tropical forest rodent and seed dispersal system. *Integrative Zoology*, 2014, 9(3): 309-319.
- [24] 常罡, 郇发道. 季节变化对锐齿栎种子扩散的影响. *生态学杂志*, 2011, 30(1): 189-192.
- [25] 刘诗峰, 张坚. 佛坪自然保护区生物多样性研究与保护. 西安: 陕西科学技术出版社, 2003.
- [26] 常罡, 王开锋, 王智. 秦岭森林鼠类对华山松 (*Pinus armandii*) 种子捕食及其扩散的影响. *生态学报*, 2012, 32(10): 3177-3181.
- [27] 李保国. 陕西周至国家级自然保护区生物多样性研究与保护. 西安: 陕西科学技术出版社, 2013.
- [28] 国家林业局国有林场和林木种苗工作总站. 中国木本植物种子. 北京: 中国林业出版社, 1998.

- [29] 常罡. 鼠类扩散种子的几种标签标记法的比较. 生态学杂志, 2012, 31(3): 684-688.
- [30] 石子俊, 张博, 陈晓宁, 廉振民, 常罡. 秦岭壳斗科四种植物种子雨组成及其动态变化. 广西植物, 2014, 34(1): 51-55.
- [31] Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. The effect of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*, 2005, 177(2): 249-257.
- [32] 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.
- [33] Vander Wall S B. Mastings in animal dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology*, 2002, 83(12): 3508-3516.
- [34] 孙明洋, 马庆亮, 田澍辽, 王建东, 路纪琪. 种子产量对鼠类扩散栓皮栎坚果的影响. 兽类学报, 2011, 31(3): 265-271.
- [35] Cao L, Xiao Z S, Guo C, Chen J, Zhang Z B. Scatter-hoarding rodents as secondary seed dispersers of a frugivore-dispersed tree *Scleropyrum wallichianum* in a defaunated Xishuangbanna tropical forest, China. *Integrative Zoology*, 2011, 6(3): 227-234.
- [36] Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J. Density dependence and magpie food hoarding. *The Journal of Animal Ecology*, 1986, 55(1): 111-121.
- [37] Stapanian M A, Smith C C. Density-dependent survival of scatter hoarded nuts: an experimental approach. *Ecological Society of America*, 1984, 65(5): 1387-1396.
- [38] 肖治术, 张知彬. 都江堰林区小型兽类取食林木种子的调查. 兽类学报, 2004, 24(2): 121-124.