

灌丛高度对啮齿动物贮藏和扩散辽东栎坚果的影响*

路纪琪^{1, 2**} 张知彬^{1***}

1. 中国科学院动物研究所, 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039

摘要 本文选择高、矮两类灌丛生境, 于2002年至2003年在其中释放标记的辽东栎坚果, 并连续记录释放坚果的命运, 以了解生境差异对啮齿动物搬运、取食和贮藏辽东栎坚果的影响以及啮齿动物对微生境的选择等。研究表明, 大林姬鼠等啮齿动物对辽东栎坚果的短期取食非常强烈, 而分散贮藏的量则相对较少; 啮齿动物对辽东栎坚果的搬运距离在矮灌丛生境中显著大于高灌丛生境; 啮齿动物倾向于选择灌丛边缘和灌丛下方取食或贮藏辽东栎坚果, 这类微生境也有利于埋藏坚果的萌发 [动物学报 51 (2): 195- 204, 2005]。

关键词 啮齿动物 生境 贮藏 扩散 辽东栎 东灵山

Effects of high and low shrubs on acorn hoarding and dispersal of Liaodong oak *Quercus liaotungensis* by small rodents*

LU Ji Qi^{1, 2**}, ZHANG Zhi Bin^{1***}

1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039

Abstract From 2002 to 2003, we artificially released acorns of Liaodong oak *Quercus liaotungensis*, within two habitats of high and low shrub in Donglingshan mountains area, to investigate the effects of habitats on acorns hoarding and dispersal by small rodents. The results of this study showed that: rodents such as large field mouse *Apodemus peninsulae* predated acorns of Liaodong oak intensively in relatively short-term and they scatter hoarded fewer acorns; the mean transport distance of acorns in low shrub was significantly greater than that in high shrub; when predated or hoarding acorns, rodents tended to cache acorns under shrub or at the shrub edge, which are favorable for germination and seedling establishment [Acta Zoologica Sinica 51 (2): 195- 204, 2005].

Key words Rodents, Habitat, Hoarding, Dispersal, *Quercus liaotungensis*, Donglingshan Mountains

植物的繁殖体 (包括种子、坚果、根茎、球茎等) 是许多啮齿动物的食物, 而动物通过其搬运、贮藏活动而成为植物种子或其它繁殖体的有效扩散者 (Willson and Traveset, 2000)。贮藏的方式可分为集中贮藏和分散贮藏 (Simth and Reichman,

1984; Vander Wall, 1990)。分散贮藏食物的动物经常把种子等食物搬离食物源, 并将种子埋藏于适宜其萌发的位点 (Vander Wall, 1990), 如果这些埋藏种子没有被贮藏或者其它个体取食, 当条件适宜时, 其中部分种子就有可能萌发 (Vander Wall,

2004-10-10 收稿, 2004-12-29 接受

* 科技部 973 项目 (No. G2000046802)、中国科学院重要创新方向项目 (No. KSCX2-SW-103) 和中国科学院百人计划项目资助 [This research was funded by the grants from Key Projects (No. G2000046802) of the Ministry of Science and Technology of China, Key Project (No. KSCX2-SW-103) of the Chinese Academy of Sciences, and the 'Bai Ren Ji Hua' Program of Chinese Academy of Sciences]

** 现工作单位: 郑州大学生物工程系, 郑州 450001 (Current address: Department of Bioengineering, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001)

*** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: zhangzb@ioz.ac.cn

动物学报 Acta Zoologica Sinica

1990; Price et al., 2000)。因而从幼苗建成和植物更新的角度来说, 分散贮藏可能起着更为积极和重要的作用 (Steele et al., 1996; Vander Wall and Joyner, 1998; Vander Wall et al., 2001)。植物成功更新是一个多阶段过程, 种子扩散则是其中的第一步, 进行分散贮藏的动物对于植物的更新和扩散作用在温带地区早已被证实 (Forget and Vander Wall, 2001)。

在植物的繁殖体被扩散和贮藏前后, 有许多因素如环境条件、动物的年龄、性别等都会影响到动物的食物贮藏行为 (Vander Wall, 1990) 和最终的幼苗建成 (Duncan and Chapman, 1999)。研究表明, 生境的异质性影响啮齿动物的分布和觅食活动, 并对种子的空间分布和存活产生一定的作用 (Kollmann and Schill, 1996; Russell and Schupp, 1998)。在植被覆盖较差的生境中, 动物把种子搬运较长的距离, 以找到相对安全的位点进行贮藏 (MacDonald, 1976; Vander Wall, 1990)。但是, 有关生境异质性对动物搬运和贮藏种子影响的专门研究却十分缺乏。

辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 是我国暖温带落叶阔叶林的优势树种之一, 在演替过程中也可形成灌丛群落。辽东栎广泛分布于黄河流域和辽东半岛等地区, 北京西部的东灵山地区接近其分布的中心 (马克平等, 1997)。辽东栎坚果于每年秋季 (9–10 月) 结实, 成熟之后掉落到地面, 形成种子雨。由于辽东栎的坚果含有淀粉等营养物质而成为动物尤其是啮齿动物取食的对象 (孙书存、陈灵芝, 2000)。有关东灵山地区辽东栎种子库 (孙书存、陈灵芝, 2000)、昆虫对辽东栎的寄生 (于晓东等, 2001)、脊椎动物对辽东栎的捕食与扩散 (王巍、马克平, 1999; 王巍等, 2000; Li and Zhang, 2003)、埋藏和环境因子对辽东栎种子被捕食、萌发、更新 (张知彬, 2001; 张知彬、王福生, 2001b) 等已有一些研究报道。但是, 尚未从啮齿动物食物贮藏的角度来研究生境的异质性对辽东栎坚果被扩散、贮藏、幼苗建成的影响。以往的研究表明, 自然条件下辽东栎的实生苗非常稀少, 原因可能是动物对辽东栎坚果的大量取食所致 (Li and Zhang, 2003)。本研究旨在探讨: 1) 生境异质性对啮齿动物搬运辽东栎坚果强度的影响; 2) 生境异质性对辽东栎坚果搬运距离的影响; 3) 生境异质性对辽东栎坚果贮藏微生境及幼苗建成的影响。为进一步了解动物和植物的相互作用, 促进退

化森林生态系统的恢复提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究在北京市门头沟区东灵山地区的梨园岭村 (40°00' N, 115°30' E, 海拔约 1 100 m) 进行。从 20 世纪 90 年代开始, 当地村民全部外迁。但是由于人类经济开发活动的长期干扰, 主要植物群落以灌丛和次生植被为主, 另有少量次生林群落, 生态系统正处于恢复之中。次生林群落中以辽东栎、华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*)、五角枫 (*Acer mono*)、山杏 (*Prunus armeniaca*) 等为主; 弃耕地次生群落中, 从春季到秋季依次有野青茅 (*Calamagrostis arundinacea*)、细叶苔草 (*Carex rigescens*)、白莲蒿 (*Artemisia gmelinii*) 等种类出现。

1.2 样点设置

选择灌丛群落, 并依植株高度把样地划分为两种生境类型: 1) 高灌丛 主要植物有裂叶榆 (*Ulmus laciniata*)、辽东栎, 植株平均高约 210.7 cm, 平均盖度为 76.3%; 坡向南偏西, 坡度约 30°–45°; 2) 矮灌丛 以土庄绣线菊 (*Spiraea pubescens*)、荆条 (*Vitex negundo*) 为主, 植株平均高约 79.6 cm, 平均盖度为 44.7%。坡向南偏西, 坡度约为 45°–50°。每块样地面积约 2 hm²。在两类样地内, 沿山坡走向, 各选择一条样带, 在每条样带上各选择 15 个样点 (间隔约 10 m), 作为辽东栎坚果的释放样点。记录各样点周围 1 m² 范围内的微生境状况, 包括植株高度、植被覆盖。两条样带间隔大于 50 m。

1.3 辽东栎坚果的标记和释放

在辽东栎坚果成熟季节 (2002 年 9 月下旬和 2003 年 9 月下旬), 收集成熟且完好的辽东栎坚果并阴干留备实验使用。辽东栎坚果呈卵圆形, 重约 1.00 ± 0.24 g ($n = 50$); 其长径、短径和厚度分别为 2.08 ± 0.14 ($n = 50$) cm、1.73 ± 0.11 ($n = 50$) cm 和 0.93 ± 0.01 ($n = 50$) cm。参照张知彬、王福生 (2001a) 方法标记种子。为避免损伤种仁, 在每个坚果基部端的种皮与种仁之间钻一小洞, 用长 4 cm 的细钢丝把一块长 3 cm、宽 1 cm 的金属牌系于此小洞。金属牌连同细钢丝重约 0.1 g, 相对于坚果的重量可以忽略不计。每一块标志牌上刻有一个惟一的编号, 代表了该坚果被释放的时间、生境类型、样点及坚果的序号。在研究中, 可

以通过标志牌来重新找到被啮齿动物搬运、取食以及埋藏的坚果。

于 2002 年秋季在所选定的每个样点释放已标记的辽东栎坚果各 40 枚, 共计 2 (生境) × 15 (样点) × 40 枚 = 1 200 枚。从坚果释放后的第二天起, 对每个样点进行检查以确定啮齿动物对辽东栎坚果的处理情况 (存留、取食、搬运), 并在距释放点 50 m 的范围内, 寻找被啮齿动物扩散的坚果 (取食、埋藏、置于地表)。一旦找到被扩散的坚果, 详细记录其标志牌上的编号、方位、距释放点的距离、坚果的状态及其所在位置 1 m² 范围内的微生境 (植株高度、植被覆盖度)。检查于每天上午进行, 持续 16 d。

上述实验于 2003 年秋季重复进行, 释放辽东栎坚果共计 2 (生境) × 15 (样点) × 40 枚 = 1 200 枚, 两年共释放标记辽东栎坚果 2 400 枚。

1.4 啮齿动物处理后辽东栎坚果状态的定义

参照 Li and Zhang (2003) 方法定义和记录不同位置的坚果状态。

1.4.1 释放点 存留: 坚果停留在释放点未动; **就地取食:** 坚果被啮齿动物在释放点取食, 仅留下带有标志牌的种皮。

1.4.2 扩散后 贮藏: 坚果被啮齿动物埋藏, 但标记牌可见; **搬运后取食:** 坚果被啮齿动物取食, 带有标志牌的种皮被弃置于地表; **丢失:** 坚果被搬运后未能找到; **地表:** 坚果被搬运并弃置于地表, 坚果及标志牌均完好。

1.5 扩散坚果位点的微生境

辽东栎坚果被啮齿动物扩散后所在的微生境可划分为 4 种类型, 参照 Li and Zhang (2003) 的研究对 4 种微生境定义如下。灌丛下方: 坚果被搬运至灌丛冠盖的正下方; 灌丛边缘: 坚果被搬运至灌丛冠盖下方的边缘; 草丛: 坚果被搬运至开阔的草丛中; 裸地: 坚果被搬运至没有植被覆盖的裸地。

因为上述 4 种微生境在自然条件下并非均匀分布, 因而需首先了解其在研究样地中的自然分布, 其结果作为比较时的期望值。调查方法参见 Li and Zhang (2003)。

1.6 啮齿动物的种类和相对密度调查

研究期间, 为了尽可能减少对研究样地中啮齿动物种群的影响, 选择与研究样地类似的两个生境, 采用标准木板夹, 以花生为饵, 进行啮齿动物种类和相对密度的调查, 方法参见张知彬和王福生 (2001a)。对捕获到的动物进行常规测量和记录。

在 2003 年, 为了进一步确定研究地区的啮齿动物种类, 于实验开始前 5 d, 在样地中以花生为饵, 进行活捕调查。每类样地中布放捕鼠笼 15 个, 间距约 10 m, 调查持续 5 d。每天清晨检查活捕笼, 对捕获到的啮齿动物称重并记录性别之后, 原地释放。

1.7 统计与分析

采用 SPSS for Windows (Version 10.0) 对有关数据进行统计分析。用存活分析 (Survival analysis) 对辽东栎坚果在释放样点处的存留动态进行分析。用 Mann-Whitney *U* 检验: 1) 被取食的辽东栎坚果在高、矮灌丛之间的差异; 2) 辽东栎坚果的搬运距离在两生境间的差异。用 Chi-square test 分析辽东栎坚果是否被动物随机地搬运至 4 种微生境中取食或贮藏。

2 结果

2.1 四种微生境的自然分布

在高、矮灌丛中各选择 100 个 1 m² 的小样方, 其中灌丛下方、灌丛边缘、草丛、裸地所占比例见表 1。

表 1 四种微生境的自然分布比例 (%)

Table 1 Proportional distribution of 4 categories of micro-habitat under natural conditions (%)

生境 Habitat	<i>n</i>	灌下 (US) Under shrub	灌边 (SE) Shrub edge	草丛 (G) Grass	裸地 (BG) Bare ground
矮灌丛 Low shrub	100	31	29	22	18
高灌丛 High shrub	100	26	37	19	18

2.2 取食辽东栎坚果的啮齿动物

室内饲喂实验的结果表明, 大林姬鼠 (*Apodemus peninsulae*)、社鼠 (*Niviventer confucianus*)、岩松鼠 (*Sciurotamias davidianus*) 均取食辽东栎坚果, 但是由于辽东栎的种皮薄而易碎, 从咬痕上几乎无法鉴别啮齿动物的种类。而研究样地中的活捕调查结果可以在一定程度上说明这一问题。在高、矮灌丛生境中所捕获的啮齿动物均只有大林姬鼠, 它也是研究地区啮齿动物的优势种。

2.3 辽东栎坚果在释放处的命运

2.3.1 原地存留 辽东栎坚果释放之后, 随着啮齿动物的搬运和就地取食, 在释放样点处坚果的存留量会逐渐减少, 其动态变化可用 SSPS 软件包中的存活分析来探讨。2002 年, 释放样点处辽东栎坚果的中位存留时间在高灌丛和矮灌丛生境中分别

为 9.05 d 和 5.43 d, 释放坚果在高灌丛中比矮灌丛中消失得慢, 两者之间具有显著性差异 ($df = 1, P < 0.001$) (图 1); 2003 年, 高、矮灌丛生境中辽东栎坚果的中位存留时间分别为 9.59 d 和

15.00 d, 释放坚果的消失情况与 2002 年相反, 即在矮灌丛中慢于高灌丛, 其差异也达到了显著性水平 ($df = 1, P < 0.001$) (图 1)。至调查结束时, 仍有部分坚果完好存留于释放样点。

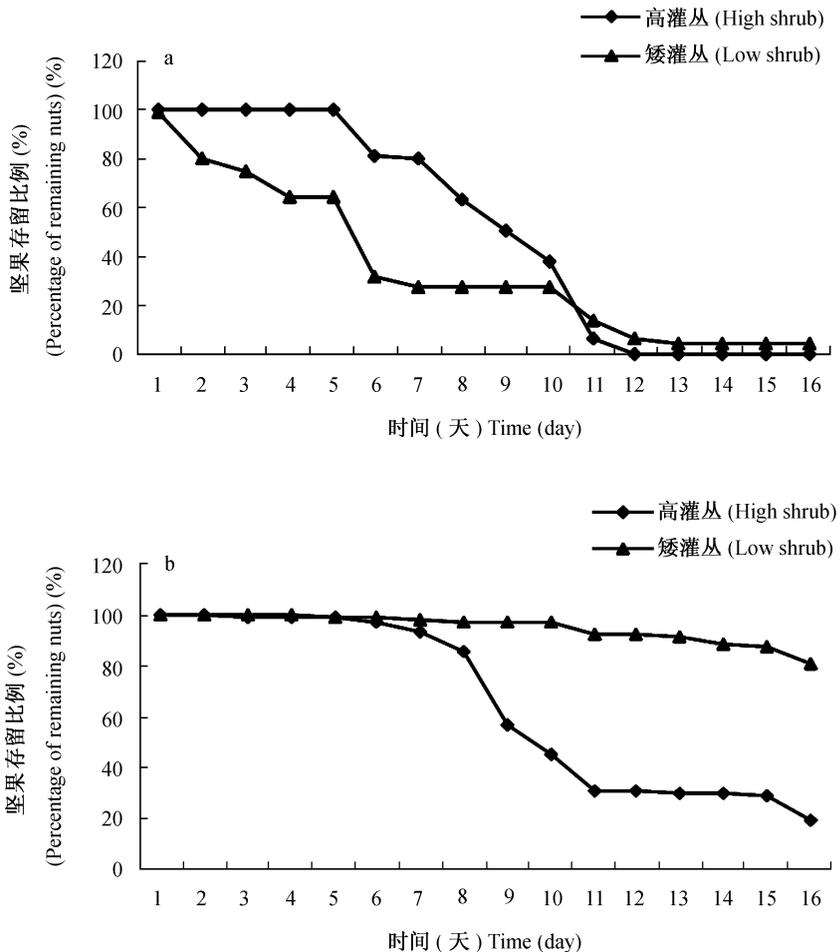


图 1 辽东栎坚果在释放样点处的存留动态

a. 2002 年。b. 2003 年。

Fig. 1 Survival dynamics of acorns of Liaodong oak in releasing plots

a. 2002. b. 2003.

2.3.2 就地取食 由于辽东栎坚果的种皮薄而脆, 啮齿动物会在释放处就地取食一部分坚果, 两年间的统计结果见表 2 所示。2002 年, 在矮灌丛被啮齿动物就地取食的辽东栎坚果为 432 枚, 占释放坚果总数的 72%, 明显多于高灌丛生境的被取食数 316 (占释放数的 52.67%) (Mann-Whitney U 检验, $n = 748, Z = -2.513, P = 0.012$); 2003 年, 在高、矮灌丛生境中被就地取食的坚果数分别为 67 枚和 38 枚, 占释放总数的比例分别为 11.17% 和 6.33%, 虽然在数量上有所不同, 但两者之间没有统计学上的显著差异 (Mann-Whitney U 检

表 2 辽东栎坚果在释放处被就地取食的统计 (枚)

Table 2 Statistic of nuts eaten on the spot of releasing plots of High and Low shrubs

年份 Year	生境 Habitat	n	取食数 Number of eaten nuts		平均值±标准差 Mean ± SD	范围 Range
			n	Number of eaten nuts		
2002	高灌丛 High shrub	15	316	21.07 ± 7.85	8-32	
	矮灌丛 Low shrub	15	432	28.80 ± 6.36	18-37	
2003	高灌丛 High shrub	15	67	4.47 ± 4.11	0-12	
	矮灌丛 Low shrub	15	38	2.53 ± 2.47	0-9	

两年间的统计检验结果没有统计学上的显著差异 (Mann-Whitney U 检验, $n = 105, Z = -0.981, P = 0.326$)。

There was no significant difference between 2002 and 2003 (Mann-Whitney U test, $n = 105, Z = -0.981, P = 0.326$).

验, $n=105$, $Z=-0.981$, $P=0.326$ 。

2.4 辽东栎坚果被搬运之后的命运

2.4.1 取食

啮齿动物在高、矮灌丛生境中对辽东栎坚果的取食结果统计如表 3 所示。从数量上来看, 在 2002 年的高灌丛生境中, 有 66 枚坚果被啮齿动物在搬运后取食, 占被搬运坚果 (埋藏+地表+搬运后取食+丢失=281 枚) 的 23.49%; 在矮灌丛生境中, 有 44 枚坚果被搬运后取食, 占搬运坚果 (埋藏+地表+搬运后取食+丢失=145 枚) 的 30.34%。2003 年, 在高、矮灌丛中, 搬运后取食的辽东栎坚果占搬运坚果的百分率分别为 53.81% (226/420) 和 14.29% (11/77)。这些被取食的辽东栎坚果的搬运距离的统计见表 4, 搬运距离的频次分布见图 2 所示。2002 年, 被取食坚果的平均搬运距离在高灌丛中 (2.22 m) 显著地较矮灌丛中 (7.43 m) 为短 (Mann-Whitney U 检验, $n=110$, $Z=-6.477$, $P<0.001$), 但最大的搬运距离见于高灌丛生境中 (表 4), 2003 年, 被取食坚果的搬运距离在高灌丛生境中 (1.66 m) 依然明显短于矮灌丛生境 (4.93 m) ($n=646$, $Z=-2.590$, $P<0.001$) (表 4)。由图 2 可以看出, 被取食的辽东栎坚果的搬运距离很短, 大多数被发现于距释放处 21 m 之内, 最远为 25 m。在高灌丛

表 4 不同状态辽东栎坚果的搬运距离统计 (m)

Table 4 Transport distance of acorns of Liaodong oak with different status after removal (m)

年份 Year	生境 Habitat	取食 Eaten		地表 Surface		埋藏 Buried	
		平均值±标准差	范围	平均值±标准差	范围	平均值±标准差	范围
		Mean±SD	Range	Mean±SD	Range	Mean±SD	Range
2002	高灌丛 High shrub	2.2±3.6 (66)	0.4-25.0	2.0±1.2 (6)	0.5-3.6	4.3±4.4 (21)	1.2-21.9
	矮灌丛 Low shrub	7.4±3.5 (44)	0.5-13.3	5.5±7.0 (5)	0.6-16.8	0	0-0
2003	高灌丛 High shrub	1.7±1.7 (226)	0.29-12.0	1.0±0.7 (15)	0.43-3.05	1.5±0.4 (2)	1.2-1.7
	矮灌丛 Low shrub	4.9±4.8 (11)	0.62-15.3	1.1±0.5 (5)	0.37-1.78	0	0-0

被取食坚果的搬运距离在高、矮灌丛生境间均达到显著性水平: 2002 年: Mann-Whitney U 检验, $n=110$, $Z=-6.477$, $P<0.001$; 2003 年: $n=646$, $Z=-2.590$, $P<0.001$ 。

There were no significant differences in transport distance of Eaten acorns in both 2002 (Mann-Whitney U test, $n=110$, $Z=-6.477$, $P<0.001$) and 2003 ($n=646$, $Z=-2.590$, $P<0.001$).

裸地取食坚果。

2.4.2 置于地表

在研究中, 还有一些辽东栎坚果被啮齿动物弃置于地表, 其数量统计见表 4。2002 年, 在高、矮灌丛生境中, 各有 6 枚和 5 枚被弃置于地表, 占被搬运坚果的比例分别为 2.14% (高灌丛: 6/281) 和 3.45% (矮灌丛: 5/145); 2003 年, 搬运之后被弃置于地表的辽东栎

生境中, 大部分坚果都集中于 3 m 之内, 而在矮灌丛生境中, 大部分坚果集中于 9 m 之内, 反映了生境差异对被取食坚果搬运距离的影响。

表 3 搬运之后不同命运辽东栎坚果的数量统计 (枚)

Table 3 Number of acorns of Liaodong oak with different fate after removal

年份 Year	生境 Habitat	埋藏 Buried	地表 Surface	取食 Eaten after removal	丢失 Missing
2002	高灌丛 High brush	21	6	66	188
	矮灌丛 Low shrub	0	5	44	96
2003	高灌丛 High brush	2	15	226	177
	矮灌丛 Low shrub	0	5	11	61

在实验中, 啮齿动物把一部分辽东栎坚果从释放处搬运到特定的微生境中取食, 被取食的坚果在 4 种微生境的比例分布见图 3。在高灌丛生境中, 啮齿动物并非随机地把坚果搬运到 4 种微生境中取食 (2002 年: $\chi^2=54.9398$, $df=3$, $P<0.001$; 2003 年: $\chi^2=46.7628$, $df=3$, $P<0.001$); 在矮灌丛生境中, 被取食的辽东栎坚果在 4 种微生境也呈非随机分布 (2002 年: $\chi^2=42.3212$, $df=3$, $P<0.001$; 2003 年: $\chi^2=22.4244$, $df=3$, $P<0.001$)。在两类生境中, 啮齿动物均倾向于把坚果搬运到灌丛下方或边缘进行取食, 而极少在草丛和

坚果占搬运坚果总数的比例在高、矮生境中分别为 3.57% 和 6.49%。

被置于地表的辽东栎坚果的搬运距离的统计值见表 4。两年中, 虽然地表坚果的搬运距离在高、矮灌丛生境之间有所不同, 但其间的差异均未达到显著性水平。在高灌丛生境中, 大部分坚果的搬运距离在 6 m 之内, 而在矮灌丛中, 大部分地表坚果

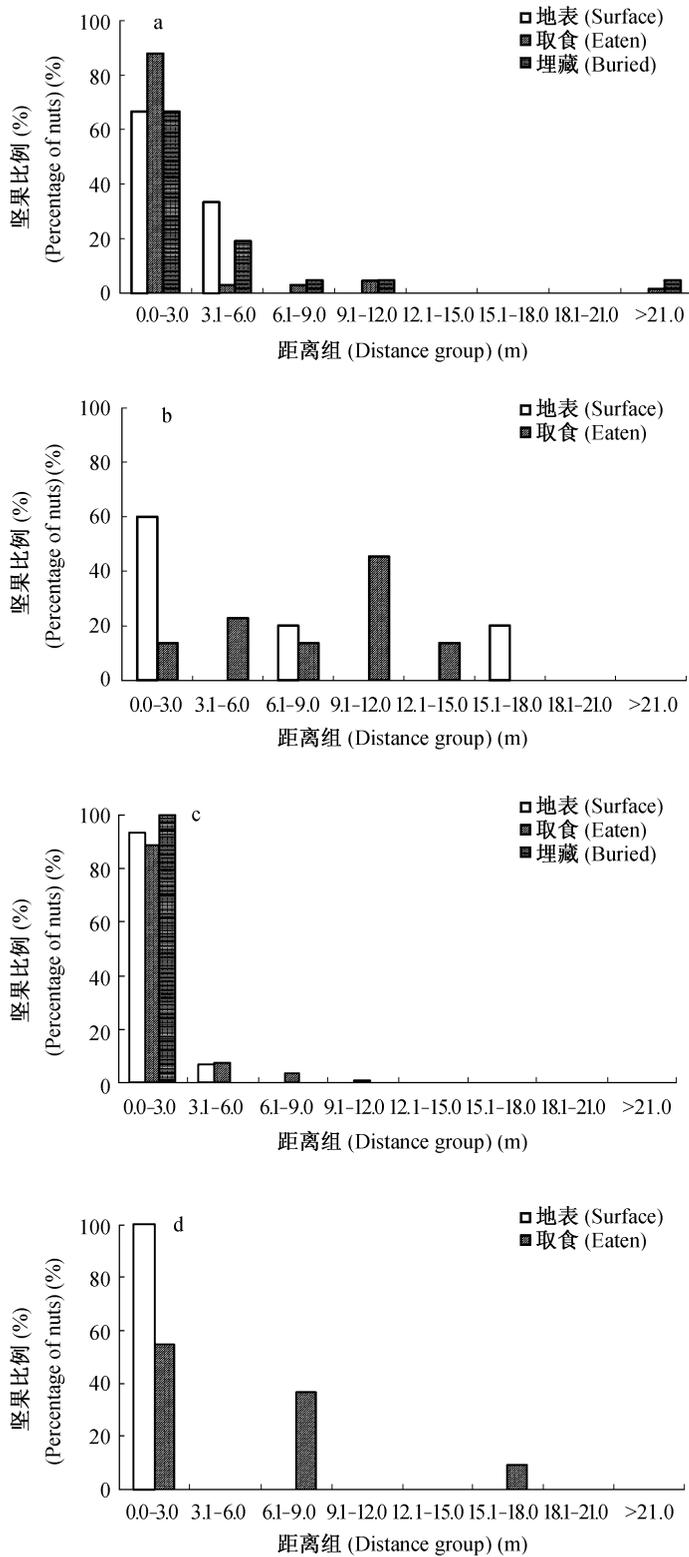


图2 不同状态的辽东栎坚果搬运距离的频次分布

a 2002年高灌丛。b. 2002年矮灌丛。c. 2003年高灌丛。d. 2003年矮灌丛。

Fig. 2 Proportional distribution of transport distances of acorns with different status

a High shrub in 2002. b. Low shrub in 2002. c. High shrub in 2003. d Low shrub in 2003.

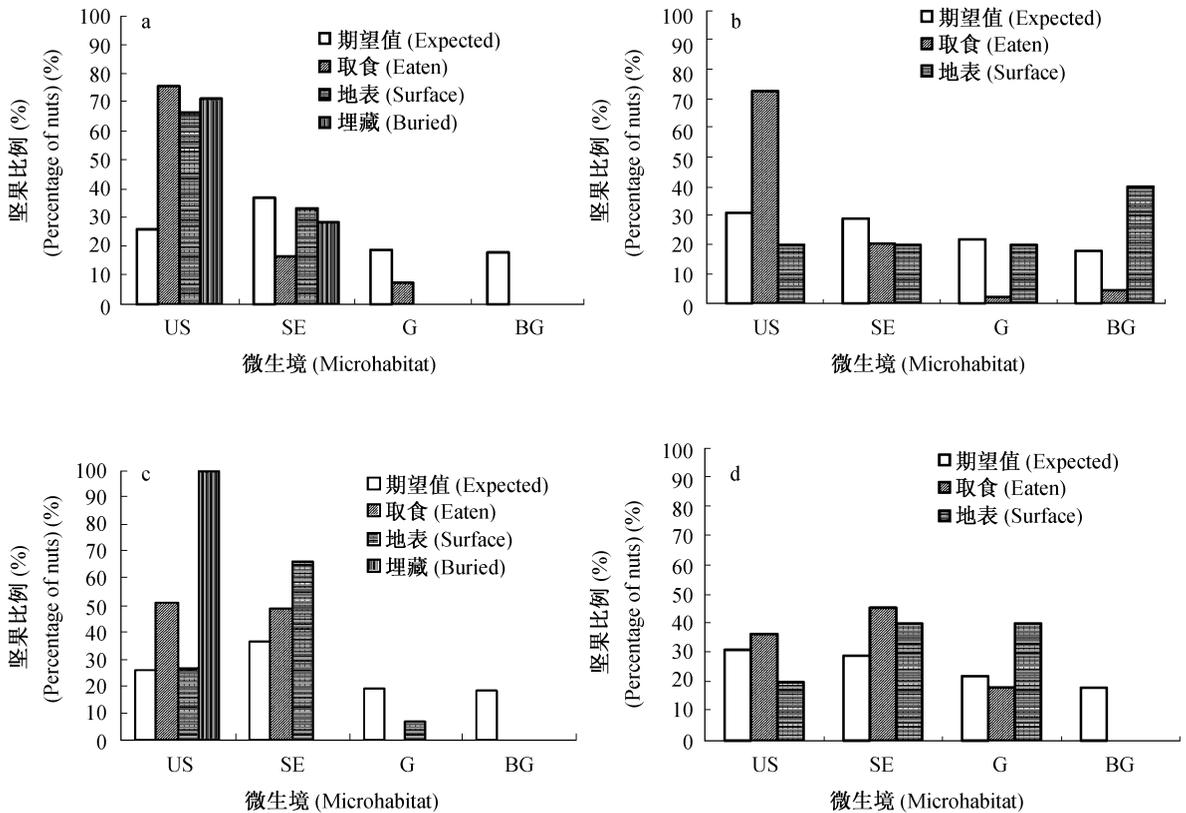


图3 搬运后不同状态的辽东栎坚果在4种微生境中的分布

a 2002年高灌丛 ($P < 0.001$)。b 2002年矮灌丛 ($P < 0.001$)。c 2003年高灌丛 ($P < 0.001$)。d 2003年矮灌丛 ($P < 0.001$)。

Fig 3 Proportional distribution of acorns with different status among 4 categories of microhabitats

a High shrub in 2002 ($P < 0.001$). b Low shrub in 2002 ($P < 0.001$). c High shrub in 2003 ($P < 0.001$). d Low shrub in 2003 ($P < 0.001$).

的搬运距离集中于3 m之内(图2)。由于数量较少,对于这部分坚果在4种微生境中的分布的差异性未做检验。但从图3中仍可看出动物对微生境选择的倾向。

2.4.3 埋藏 研究结果表明,在2002年,有21枚辽东栎坚果被发现埋藏于高灌丛中的灌丛下方和灌丛边缘两种微生境中,而在2003年仅有2枚坚果被埋藏于高灌丛中的灌丛下方。在矮灌丛生境中,两年间均未发现有被埋藏的辽东栎坚果,表明啮齿动物对生境的选择具有一定的倾向性。埋藏坚果搬运距离的统计见表4。埋藏坚果基本上集中于距释放处3 m之内,而最大的搬运距离为21.9 m,见于2002年(图2)。因为2003年埋藏的坚果数量极少,对其在4种微生境分布的随机性未做检验。但从2002年的情况来看,啮齿动物贮藏辽东栎坚果时,对微生境的选择表现出明显的偏好性($\chi^2 = 59.2671$, $df = 3$, $P < 0.001$) (图3)。在2002年和2003年,啮齿动物所完成的每个贮藏点

中只包含1枚辽东栎坚果(贮藏点大小)。

2.4.4 来自于埋藏坚果的幼苗建成 2003年春季,对2002年秋季啮齿动物所埋藏的辽东栎坚果进行了检查,几乎所有的埋藏坚果都已被动物取食。仅在高灌丛生境中(样点15号)的灌丛边缘发现1株由埋藏坚果而萌发的辽东栎幼苗,坚果上的标志牌尚存。2003年所贮藏的坚果被全部取食,无幼苗建成。

3 讨论

3.1 作用于辽东栎坚果的主要动物种类

本实验和以前的研究(Li and Zhang, 2003)都表明,从残留于被取食的辽东栎坚果壳上的咬痕来判断,其取食者是一些啮齿动物。本研究采用活捕方法对样地做了进一步的调查发现,在高、矮灌丛生境中进行地面觅食的主要小型啮齿动物均为大林姬鼠(*A. peninsulae*)。以前的一些研究认为,在研究地区有分布的几种鸟类如松鸦(*Garrulus glandarius*)、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)、环颈

雉 (*Phasianus colchincus*) 等也搬运和取食辽东栎坚果 (孟智斌、张知彬, 1997; 王巍、马克平, 1999, 2001)。本研究的结果表明, 从就地取食和搬运后取食的坚果咬痕和分散贮藏的特征来看, 几乎全部为啮齿动物所为。在高灌丛生境中的样点 1 附近, 确实发现了极少量被鸟类取食的辽东栎坚果, 其残留于坚果壳上的啄取痕迹显然不同于啮齿动物的咬痕。鸟类对于人工释放的辽东栎坚果远距离搬运和贮藏的影响尚难估计。

3.2 辽东栎坚果在释放处的动态

研究结果表明, 生境的异质性对辽东栎坚果在释放样点处的存留有明显的影响。2002 年, 辽东栎坚果在高灌丛中的中位存留时间较矮灌丛中为长, 或者说高灌丛中辽东栎坚果消失的速率较矮灌丛慢, 其差异达到了显著性水平; 2003 年, 辽东栎坚果在矮灌丛中的中位存留时间却较高灌丛中为长, 但差异并不显著。

从就地取食的情况来看, 2002 年, 在高灌丛生境中被就地取食的坚果明显多于矮灌丛, 分别占到释放坚果总数的 72% 和 52.67%。差异的原因可能在于两类生境中大林姬鼠相对密度的不同 (高、矮灌丛中的夹捕率分别为 4.0% 和 0.0%)。2003 年, 大林姬鼠的夹捕率分别为 0.0% (高灌丛) 和 4.0% (矮灌丛), 笼捕率分别为 4.0% (高灌丛) 和 13.4% (矮灌丛)。而就地对取食的坚果比例分别为 11.17% (高灌丛) 和 6.33% (矮灌丛), 不但比例降低了, 而且与不同生境中大林姬鼠的相对密度不一致, 不仅说明啮齿动物对辽东栎坚果的捕食的强度很大, 而且表明捕食强度在年间也有变化。根据研究地区啮齿动物群落的组成, 并考虑到搬运后的取食 (见 3.3), 本文认为, 在研究地区, 除了大林姬鼠之外, 可能还有其它鼠种如岩松鼠也参与了对辽东栎坚果的取食和搬运过程。作者在研究样地中也发现了岩松鼠的活动, 但是由于其个体较大, 不易上夹或进笼 (37 cm × 10 cm × 10 cm), 即使进笼往往能撞开笼门逃逸, 因而在夹捕或活捕结果中难以反映 (张知彬、王福生, 2001a)。

3.3 生境对辽东栎坚果贮藏和扩散的影响

3.3.1 搬运后取食和贮藏的选择 辽东栎坚果被啮齿动物搬离释放处之后, 仍然面临着较大的捕食压力。2002 年, 在高、矮灌丛中, 被啮齿动物在搬运后取食的辽东栎坚果分别为 66 枚和 44 枚, 分别占所搬运坚果的 23.49% 和 30.34%; 2003 年, 上述比例分别为 53.81% 和 14.29%。如果把这部

分坚果与释放处就地取食部分结合起来, 可以看到, 在两类灌丛生境中, 均有大量辽东栎坚果在短期内被啮齿动物取食。与此相应的是, 只有少量坚果被分散贮藏起来, 并且这种分散贮藏仅见于高灌丛生境中。啮齿动物做出这种取食与贮藏的行为决策, 可能受到几个因素的影响。首先是辽东栎坚果的形态和生理特征。辽东栎坚果壳薄而脆, 啮齿动物咬开它所需时间和能量消耗都很小; 其次, 辽东栎坚果对昆虫有极强的吸引力, 经常受到昆虫及微生物的侵害和寄生。东灵山地区辽东栎种子库的昆虫寄生率高达 45.4% (于晓东等, 2001), 作者发现, 有些外表完整的坚果放置一段时间后, 仍会有昆虫幼虫钻出。一旦被寄生, 辽东栎坚果就很容易腐烂或者变质 (孙书存、陈灵芝, 2000)。北美灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 对有昆虫寄生的栎实非常敏感并首先取食被寄生者 (Smith and Reichman, 1984)。本研究地区的啮齿动物可能对辽东栎坚果易腐烂这一特性也具有一定程度的敏感性, 所以会优先选择就地取食或搬运后取食。同时因为种子易于处理而使得觅食时所面临的捕食风险比较低 (Lima, 1998), 所以种子处理时间可能是影响觅食行为决策更为重要的因素 (Jacobs, 1992)。

3.3.2 搬运距离 从搬运后被取食坚果 (占被搬运坚果的大部分) 的搬运距离来看, 在两年的研究期间, 在矮灌丛生境的平均搬运距离均显著地大于高灌丛生境。弃置于地表的坚果的搬运距离也呈现上述趋势, 但差异并未达到显著性水平, 原因可能在于坚果的数量较少。总起来说, 辽东栎坚果的搬运距离都比较短, 但在矮灌丛中的搬运距离大于高灌丛生境, 反映了在矮灌丛中, 由于植被覆盖较差, 啮齿动物只有运动较大的距离才能找到相对安全的取食和贮藏位点。因此, 搬运距离实际上反映了高、矮灌丛生境中安全程度的差异。

3.3.3 啮齿动物对微生境的选择 研究结果表明, 无论是在高灌丛生境中还是在矮灌丛生境中, 啮齿动物都倾向于把辽东栎坚果搬运到灌丛下方和灌丛边缘取食或分散贮藏, 而对草丛和裸地则较少选择, 并且啮齿动物对微生境的选择偏好两个年份、两种生境中均达到了显著性水平。因此我们认为, 小型啮齿动物对辽东栎坚果的扩散结果进一步支持先前的发现 (Li and Zhang, 2003)。啮齿动物把坚果搬运到灌丛下方和灌丛边缘进行取食, 其主要的目的是为了降低进食时的捕食风险 (Li and Zhang, 2003), 灌丛的树冠能够为进行觅食活动的

啮齿动物提供一定程度的遮蔽作用, 而啮齿动物选择灌丛下方和灌丛边缘埋藏辽东栎坚果捕食风险上的权衡, 也是为了减少同种的或异种的其它个体发现贮藏坚果的机会, 防止贮藏食物的被盗, 以使自身能从贮藏食物获得最大的收益。与草地和裸地微生境相比, 由于灌丛的遮蔽作用, 灌丛下方土壤的水分和营养物质较为丰富, 但是由于和母体或其它植物的竞争, 这种微生境反而不利于埋藏坚果的萌发及幼苗建成; 而在灌丛边缘, 这种竞争作用较弱, 土壤中的水分和营养物质也好于草丛和裸地, 且容易接受较多的光照, 有利于埋藏坚果的萌发和幼苗建成 (张知彬, 2001)。分散贮藏时, 贮藏点大小均为 1 枚辽东栎坚果。

总之, 在研究地区, 小型啮齿动物对辽东栎坚果的扩散是一种定向扩散, 体现于动物对不同生境和微生境的选择。小型啮齿动物对辽东栎坚果的搬运和捕食是极为强烈的 (王巍、马克平, 1999, 2001; 王巍等, 2000; 孙书存、陈灵芝, 2000, 2001; 张知彬, 2001; 张知彬、王福生, 2001b; Li and Zhang, 2003; 马杰等, 2004), 分散贮藏的坚果几乎全部被动物取食, 仅有极少的坚果逃脱了被取食的命运, 这也是造成辽东栎自然更新较差的主要原因。在当地森林生态系统的保护和恢复进程中, 必须考虑啮齿动物特别是优势种类的作用, 在采取人工埋藏辽东栎坚果以促进更新的方法时, 则应该选择一些有利于坚果萌发和幼苗建成的微生境。

参考文献 (References)

- Duncan RS, Chapman CA, 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9 (3): 998–1008.
- Forget PM, Vander Wall SB, 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (2): 65–67.
- Jacobs LF, 1992. The effect of handling time on the decision to cache by gray squirrels. *Animal Behaviour* 43: 522–524.
- Kollmann J, Schill HP, 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193–205.
- Li HJ, Zhang ZB, 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak *Quercus liaotungensis* Koida. *Forest Ecology and Management* 176: 387–396.
- Lima SL, 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent development from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advance in the Study of Behavior* 27: 215–290.
- Ma J, Li QF, Sun RY, Liu DZ, 2004. Influence on seed bank of *Quercus liaotungensis* by birds and rodents in Dongling mountain. *Chinese Journal of Ecology* 23 (1): 107–110 (In Chinese).
- Ma KP, Chen LZ, Yu SL, Huang JH, Gao XM, Liu CR, 1997. The major community types in Dongling mountain region. In: Chen LZ, Huang JH ed. *Structure and Function of Warm Temperature Forest Ecosystem*. Beijing: Science Press, 56–75 (In Chinese).
- MacDonald DW, 1976. Food caching by red foxes and other carnivores. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 42: 170–185.
- Meng ZB, Zhang ZB, 1997. The birds and mammals, and characteristics of rodents community of mountain area in Beijing. In: Chen LZ, Huang JH ed. *Structure and Function of Warm Temperature Forest Ecosystem*. Beijing: Science Press, 76–78 (In Chinese).
- Price MV, Waser NM, McDonald S, 2000. Seed caching by heteromyid rodents from two communities: implications for coexistence. *Journal of Mammalogy* 81 (1): 97–106.
- Russell SK, Schupp EW, 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434–443.
- Smith CC, Reichman OJ, 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 329–351.
- Steele MA, Hadj-Chikh LZ, Hazeltine J, 1996. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: responses to weevil-infested acorns. *Journal of Mammalogy* 77: 305–314.
- Sun SC, Chen LZ, 2000. Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling mountain region. *Acta Phytocologica Sinica* 24 (2): 215–221 (In Chinese).
- Sun SC, Chen LZ, 2001. The effects of animal removal and groundcover on the fate of seeds of *Quercus liaotungensis*. *Acta Ecology Sinica* 21 (1): 80–85 (In Chinese).
- Vander Wall SB, Joyner JW, 1998. Reaching of Jeffrey pine *Pinus jeffreyi* seeds by yellow pine chipmunks *Tamias amoenus*: potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology* 76: 154–162.
- Vander Wall SB, Thayer TC, Hodge JS, Beck BJ, Roth JK, 2001. Scatter-hoarding behavior of deer mice *Peromyscus maniculatus*. *Western North American Naturalist* 61: 109–113.
- Vander Wall SB, 1990. *Food hoarding in animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wang W, Ma KP, 2001. Predation and dispersal of *Quercus liaotungensis* Koidz. acorns by animals in Dongling Mountain, Northern China I. Effects of rodents removal on loss of acorns. *Acta Ecology Sinica* 21 (2): 204–210 (In Chinese).
- Wang W, Ma KP, Gao XM, 2000. Spatial and temporal patterns of *Quercus liaotungensis* acorn predation by vertebrates in Dongling Mountain, Northern China. *Acta Botanica Sinica* 42 (3): 289–293 (In Chinese).
- Wang W, Ma KP, 1999. Predation and Dispersal of *Quercus liaotungensis* acorns by Chinese rock squirrel and Eurasian Jay. *Acta Botanica Sinica* 41 (10): 1141–1144 (In Chinese).
- Willson MF, Traveset A, 2000. The Ecology of Seed Dispersal. In: Fenner M ed. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edn. Wallingford, UK: CAB International, 85–110.
- Yu XD, Zhou HZ, Luo TH, He JJ, Zhang ZB, 2001. Insect infestation and acorn fate in *Quercus liaotungensis*. *Acta Entomologica Sinica* 44 (4): 518–524 (In Chinese).
- Zhang ZB, 2001. Effect of burial and environmental factors on seedling recruitment of *Quercus liaotungensis* Koidz. *Acta Ecology Sinica* 21 (3): 374–38 (In Chinese).
- Zhang ZB, Wang FS, 2001a. Effect of rodents on seed dispersal and survival of wild apricot *Prunus armeniaca*. *Acta Ecology Sinica* 21 (5): 839–845 (In Chinese).
- Zhang ZB, Wang FS, 2001b. Effect of burial on acorn survival and seedling recruitment of Liaodong oak *Quercus liaotungensis* under rodent predation. *Acta Theriologica Sinica* 21 (1): 35–43 (In Chinese).
- 马杰, 李庆芬, 孙儒泳, 刘定震, 2004. 啮齿动物和鸟类对东灵山地区辽东栎种子丢失的影响. *生态学杂志* 23 (1): 107–110.
- 马克平, 陈灵芝, 于顺利, 黄建辉, 高贤明, 刘灿然, 1997. 北京东灵山地区植物群落的基本类型. 见: 陈灵芝主编. 暖温带森

- 林生态系统结构与功能的研究. 北京: 科学出版社, 56- 75.
- 孟智斌, 张知彬, 1997. 北京山区的鸟兽及其生境和啮齿类动物群落特征. 见: 陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京: 科学出版社, 76- 87.
- 孙书存, 陈灵芝, 2000. 东灵山地区辽东栎种子库统计. 植物生态学报 24 (2): 215- 221.
- 孙书存, 陈灵芝, 2001. 动物和地表覆盖物对辽东栎种子命运的影响. 生态学报 21 (1): 80- 85.
- 王 巍, 马克平, 2001. 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. 生态学报 21 (2): 204- 210.
- 王 巍, 马克平, 高贤明, 2000. 东灵山地区脊椎动物对辽东栎坚果捕食的时空格局. 植物学报 42 (3): 289- 293.
- 王 巍, 马克平, 1999. 岩松鼠和松鸦对辽东栎坚果的捕食和传播. 植物学报 41 (10): 1 141- 1 144.
- 于晓东, 周红章, 罗天宏, 何君舰, 张知彬, 2001. 昆虫寄生对辽东栎种子命运的影响. 昆虫学报 44 (4): 518- 524.
- 张知彬, 2001. 埋藏和环境因子对辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koida) 种子更新的影响. 生态学报 21 (3): 374- 386.
- 张知彬, 王福生, 2001a. 鼠类对山杏 (*Prunus armeniaca*) 种子扩散及存活作用研究. 生态学报 21 (5): 839- 845.
- 张知彬, 王福生, 2001b. 人工埋藏植物种子对鼠类采食下辽东栎坚果存活及萌发率的影响. 兽类学报 21 (1): 35- 43.