

季节变化对锐齿栎种子扩散的影响*

常 罡^{1,2,3} 邰发道^{1,*}

(¹陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062; ²陕西省动物研究所, 西安 710032; ³农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 季节变化是影响鼠类扩散植物种子的一个主要环境因素。2008年9—11月(秋季)和2009年3—4月(春季)分别在秦岭南坡的佛坪国家级自然保护区内调查了森林鼠类对锐齿栎种子的扩散,并与种子大小年假说的预测进行了比较分析。结果表明:春季锐齿栎种子的扩散速度比秋季快,平均扩散距离(取食距离和贮藏距离)也比秋季远,该结果与种子大小年假说的预测相反;春季锐齿栎种子的贮藏率比秋季低,该结果与种子大小年假说的预测相同。

关键词 锐齿栎; 季节变化; 种子大小年; 种子贮藏; 扩散距离

中图分类号 Q958.12 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2011)1-0189-04

Effects of seasonal change on dispersal of *Quercus aliena* seeds CHANG Gang^{1,2,3}, TAI Fadao^{1,*} (¹College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; ²Shaanxi Institute of Zoology, Xi'an 710032, China; ³State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Beijing 100101, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(1): 189–192

Abstract Seasonality is a key environmental factor affecting the seed dispersal by rodents. From September to November (autumn) in 2008 and from March to April (spring) in 2009, investigations were made on the dispersal of *Quercus aliena* seeds by forest rats in the Foping National Nature Reserve on south slope of Qinling Mountains, and the results were compared with the prediction from mast seeding hypothesis. It was shown that 1) the seed dispersal speed was significantly faster in spring than in autumn, and the mean dispersal distance (eating distance and hoarding distance) was also farther in spring than in autumn, being contrary with the prediction from mast seeding hypothesis, and 2) the hoarding proportion was significantly lower in spring than in autumn, which was consistent with the prediction from mast seeding hypothesis.

Key words *Quercus aliena*; seasonal change; mast seeding; seed hoarding; dispersal distance.

种子是多数植物实现更新的主要途径 (Vander Wall 1990; 肖治术等, 2003)。种子成熟后散落于母体植物之下, 将面临与母体植物的资源竞争以及同种个体间的高密度竞争, 此外还可能会遭受较高水平的捕食以及出现一些与高密度相关的流行病学问题等 (李宏俊和张知彬, 2000, 2001; Stelis 2000)。因此, 种子的扩散过程是植物更新的关键阶段 (Howe & Smallwood, 1982)。许多动物在植物种子

的扩散过程中扮演着重要的角色 (Vander Wall 1990), 它们一方面以种子为食; 另一方面又对种子起传播作用。在哺乳动物中, 啮齿类是植物种子的主要捕食者和传播者。绝大多数啮齿动物取食植物的种子或果实, 并将部分种子或果实搬运到远离母树的地点, 集中或分散贮藏在土壤浅表、草堆、落叶下或洞穴等地方, 以度过食物短缺的时期, 或为了交配、繁殖后代而储备食物和能量 (Smith & Reichman, 1984; Vander Wall 1990)。这种贮藏行为对植物种子的扩散非常有利 (Vander Wall 1990), 它减少了种子被其他动物捕食的概率, 降低了种子个体之间的资源竞争, 扩大了植物的分布范围, 影响着植物群落的结构和功能 (Stapanian & Smith 1984

* 中国博士后科学基金项目 (20090451366)、中央高校基本科研业务费专项 (GK200902035)、农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室开放研究基金项目 (Chinese IIM 1004) 和陕西师范大学青年科技项目 (200901008) 资助。

** 通讯作者 E-mail: taifadao@snnu.edu.cn

收稿日期: 2010-05-07 接受日期: 2010-10-21

Kikuzawa 1988)。

许多因素影响着鼠类对植物种子的传播,例如种子特征、环境变化等。时间和空间因素的变化是影响鼠类贮藏行为的 2 个主要环境因素 (Lu & Zhang 2004)。许多研究表明,种子大小年现象影响着鼠类对植物种子的扩散策略 (Jansen & Forget 2001; VanderWall 2001, 2002; Kelly & Soak 2002)。例如, VanderWall (2002) 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。然而,目前有关时间变化对鼠类贮藏行为的影响研究主要集中在年际间的变化方面,很少有研究关注年内季节变化对动物扩散种子的影响。通常来说,秋季对于鼠类而言是食物丰盛的季节(类似于种子大年),而春季则属于食物贫瘠的季节(类似于种子小年),究竟鼠类在年内不同季节的贮藏策略是否与年际间的变化相同尚缺乏一定的研究。结合种子大小年假说的研究发现,本文提出以下 3 个预测: 1) 春季种子的扩散速度比秋季慢; 2) 春季种子的贮藏比例比秋季低; 3) 春季种子的扩散距离比秋季短。

在北半球,橡子是野生动物的重要食物资源,许多鼠类都将橡子作为过冬和繁殖期所需的食物来源 (王巍等, 2000; VanderWall 2001; Shimada & Saitoh 2006)。锐齿栎 (*Quercus aliena*) 是分布在秦岭山地的一类优势落叶阔叶树种,在生态环境保护、减少水土流失等方面发挥着重要的作用。本研究调查森林鼠类在不同季节对锐齿栎种子的扩散策略变化,以期对锐齿栎林的自然更新和生态系统恢复提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地点及物种

本研究在秦岭南坡的佛坪国家级自然保护区 (33°33'N—33°46'N, 107°41'E—107°55'E) 内进行。该保护区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 943 mm。本区植被可分为 3 个垂直自然带: 低中山典型落叶阔叶林带 (海拔 2000 m 以下, 栎林带)、中山落叶阔叶小叶林带 (海拔 2000~2500 m, 桦林带) 和亚高山针叶林带 (海拔 2500 m 以上, 巴山冷杉林带)。本研究在低中山典型落叶阔叶林带内进行。锐齿栎是本区分布的优势壳斗科树种,其他壳斗科树种还包括板栗 (*Castanea mollissima*)、茅栗 (*C. seguinii*)、栓

皮栎 (*Q. variabilis*)、小橡子 (*Q. glandulifera*)、多脉青冈 (*Cyclobalanopsis multinervis*)、小青冈 (*C. engleriana*) 等; 本区分布的啮齿动物主要有小家鼠 (*Mus musculus*)、中华姬鼠 (*Apodemus draco*)、大林姬鼠 (*A. peninsulae*)、黑线姬鼠 (*A. agrarius*)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、社鼠 (*Niviventer confucianus*)、针毛鼠 (*N. fulvescens*)、岩松鼠 (*Sciurotamias davidianus*) 和花鼠 (*Eutamias sibiricus*) 等,其中以社鼠、岩松鼠和中华姬鼠最为常见 (刘诗峰和张坚, 2003; 张凤臣等, 2007)。

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。

1.2 种子标记方法

为了方便快速找到被实验鼠扩散的种子, 采用塑料片标记法来标记实验种子。具体操作方法是: 用手电钻在种子的子叶部分打出一个约 0.7 mm 大小的小孔, 然后用长约 15 cm 的细钢丝将种子和一个很轻的白色塑料片 (3 cm × 1 cm, < 0.15 g) 连接起来。虽然种子部分受到破坏, 但其胚部分是完整的, 从而不会影响种子的萌发。每个塑料片上都用记号笔标上数字, 以便区别每一粒种子。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 (肖治术和张知彬, 2006; Xiao et al., 2006)。

1.3 实验设计及步骤

2008 年 9—11 月 (秋季), 在低中山典型落叶阔叶林带内随机选择 20 个样点作为种子释放点, 每个样点同时放入 50 粒锐齿栎种子。种子扩散的调查时间为释放后的第 1、2、3、4、10、21 天。调查时记录每个点所有种子的命运及扩散距离 (丢失的种子未作统计分析), 种子命运被分为以下 4 种: 1) 存留。种子在释放点完好保留, 未被取食或移动; 2) 原地取食。种子在释放点被取食; 3) 扩散取食。种子被搬运后取食; 4) 贮藏。种子被埋藏于地表或草丛中。调查范围以每个种子释放点为中心 30 m 以内。2009 年 3—4 月 (春季) 重复上述实验。

1.4 统计与分析

所有数据都在 SPSS for Windows (Ver 16.0) 软件上进行分析。百分比数据均先经过反正弦-开平方根转换后用于统计分析。Cox Regression (Wald

值)用来比较 2 个季节种子在释放点存活动态的差异; Two-way ANOVA 用来比较 2 个季节种子在被原地取食、扩散取食和贮藏时间动态上的差异; Independent Samples T Test 用来比较 2 个季节种子在扩散距离上的差异(取食距离和贮藏距离)。

2 结果与分析

锐齿栎种子在 2 个季节的存留动态存在显著差异 ($Wald = 5.050$ $df = 1$ $P = 0.025$)。在春季,所有的种子在释放后的第 2 天就全部消失(被取食或贮藏);而在秋季,种子的存留时间相对较长,第 21 天后仍然有 2% 的种子存留在释放点(图 1a)。2 个季节种子在原地被取食的情况没有显著差异 ($F = 0.655$ $df = 1$ $P = 0.421$),但是在被扩散取食 ($F = 17.033$ $df = 1$ $P < 0.001$)和贮藏 ($F = 122.824$ $df = 1$ $P < 0.001$)上却存在极显著的差异(图 1b, c, d)。

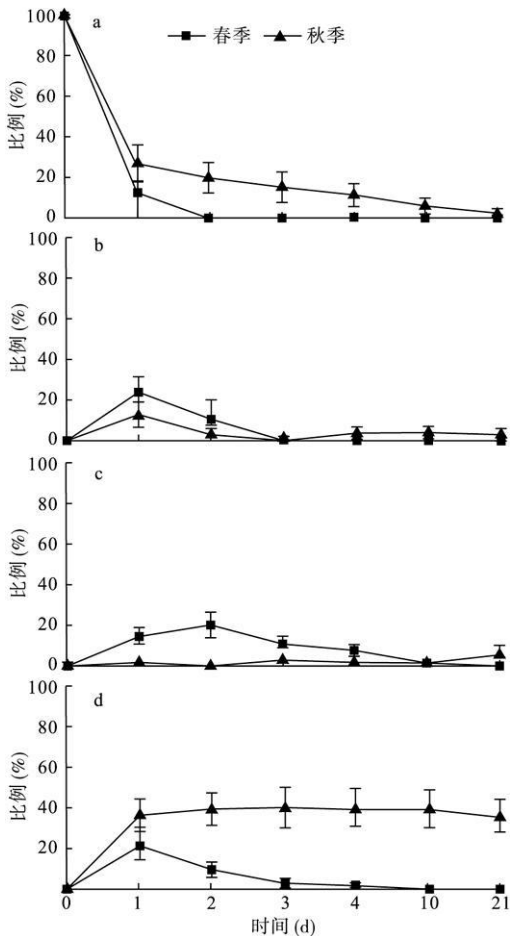


图 1 锐齿栎种子的命运动态

Fig 1 Dynamics of *Quercus aliena* seeds fate

a. 种子在释放点存留的动态; b. 种子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。

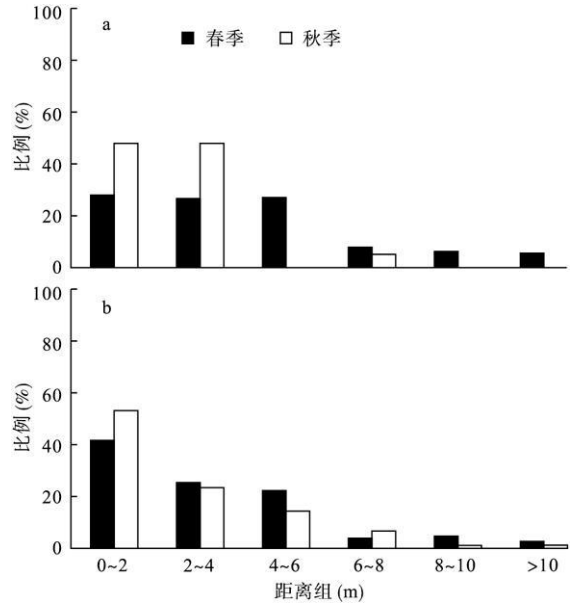


图 2 锐齿栎种子被取食和贮藏的距离分布

Fig 2 Percentage distribution of *Quercus aliena* seeds in different eating and hoarding distance

a. 取食距离分布; b. 贮藏距离分布。

锐齿栎种子在春季被取食的平均距离是 $4.36 \text{ m} \pm 0.31 \text{ m}$, 在秋季被取食的平均距离是 $2.41 \text{ m} \pm 0.32 \text{ m}$, 二者之间存在极显著的差异 ($T = 4.394$ $df = 1$ $P < 0.01$) (图 2a)。锐齿栎种子在春季被分散贮藏的平均距离是 $3.33 \text{ m} \pm 0.28 \text{ m}$, 在秋季被分散贮藏的平均距离是 $2.54 \text{ m} \pm 0.21 \text{ m}$, 二者之间也存在显著的差异 ($T = 2.364$ $df = 1$ $P = 0.019$) (图 2b)。

3 讨论

本研究显示,春季锐齿栎种子的扩散速度非常快,释放后第 2 天所有的种子都被取食或贮藏,而种子在秋季的扩散速度则相对较慢(图 1a),这个结果与种子大小年假说的预测恰恰相反(预测 1)。例如, Vander Wall (2002) 研究发现,在种子大年,约弗松等松科种子的扩散速度要远远快于种子小年。本研究的结果却与捕食者饱和假说 (predator satiation hypothesis) (Silvertown 1980; Ings 1990) 的预测相一致,即种子的扩散率在种子小年相对较快,而在种子大年相对较慢。一些学者的研究也同样支持捕食者饱和假说 (Jansen & Forget 2001; Xiao et al., 2005)。由此可见,种子大小年对鼠类扩散策略的影响还存在很大的争议,正如 Xiao 等 (2005) 所解释的那样,其他一些因素,如绝对种子丰富度(样本量)、栖息地差异、其他食物资源等,都会对实验结果产生重

要的影响。

在春季,锐齿栎种子的贮藏率非常低,所有初次贮藏的种子在4 d之后都被鼠类重新找回而取食。而在秋季则不然,仅仅21.4%初次贮藏的种子被鼠类重新找回再取食,4.4%初次贮藏的种子被二次贮藏,而74.2%初次贮藏的种子仍然保持初次贮藏状态,贮藏率较高(图1d),这个结果与种子大小年假说的预测是相一致的(预测2)。Vander Wall (2002)与Jansen和Forget(2001)等研究发现,在种子大年,贮藏种子被鼠类重新找回的比例相对较低,贮藏时间相对较长。啮齿动物在春季和秋季的贮藏行为差异可能与动物的长期适应有关(Vander Wall 1990)。例如,在春季,有些动物刚刚出蛰,根本没有储藏食物的必要;而秋季则不然,动物为了应付寒冷的冬季和冬眠,需要储藏大量食物。

在春季,无论是平均的取食距离还是贮藏距离,都比秋季远,这个结果与种子大小年假说的预测也是相反的(预测3)。例如,Vander Wall(2002)研究发现,种子的平均贮藏距离在种子大年是相对增加的。究其原因,可能是本研究没有考虑二次贮藏的距离。根据最优贮藏空间模型(optimal cache spacing model, OCSM)(Stapanian & Smith, 1978, 1984; Clarkson *et al.*, 1986)的预测,食物埋藏首先开始于资源点的附近,随后贮藏点与资源点之间的距离不断增加。在本研究中,由于春季的种子在初次贮藏后几乎全部都被取食,没有二次贮藏的距离数据,所以本研究没有统计二次贮藏的距离。如果考虑到秋季的一些种子被二次甚至多次搬运贮藏,那么秋季的贮藏距离可能会大于春季。

综上所述,本研究发现,春季锐齿栎种子的扩散速度比秋季快,平均扩散距离(取食距离和贮藏距离)也比秋季远,该结果与种子大小年假说的预测相反;但春季锐齿栎种子的贮藏率却比秋季低,该结果与种子大小年假说的预测相同。本研究结果与种子大小年假说预测的差异可能受到绝对种子丰富度(样本量)、栖息地差异、其他食物资源、二次贮藏距离等其他因素的影响。

参考文献

- 李宏俊,张知彬. 2000. 动物与植物种子更新的关系. I. 对象、方法与意义. 生物多样性, 8(4): 405-412
 李宏俊,张知彬. 2001. 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, 9(1): 25-37
 刘诗峰,张坚. 2003. 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.

- 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
 肖治术,张知彬,王玉山. 2003. 以种子为繁殖体的植物更新模型研究. 生态学杂志, 22(4): 70-75
 肖治术,张知彬. 2006. 金属片标签法: 一种有效追踪鼠类扩散种子的方法. 生态学杂志, 25(10): 1292-1295
 张凤臣,杨兴中,巩会生. 2007. 陕西佛坪自然保护区啮齿动物群落结构研究. 野生动物杂志, 28(1): 13-17
 Clarkon K, Eden SF, Sutherland W J. 1986. Density dependence and magnetic food hoarding. *Journal of Animal Ecology*, 55: 111-121
 Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228
 Ings RA. 1990. On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy. *American Naturalist*, 136: 485-498
 Jansen PA, Forget PM. 2001. Scatter-hoarding rodents and tree regeneration // Bongers F, Charles-Dominique P, Forget PM, eds. *Nouragues Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest*. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 275-288
 Kelly D, Sork VL. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427-447
 Kuzawa K. 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad leaved deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 25: 1-81
 Lu JQ, Zhang ZB. 2004. Effects of habitat and season on removal and hoarding of seeds of wild apricot (*Prunus ameniaca*) by small rodents. *Acta Oecologica*, 26: 247-254
 Shimada T, Saitoh T. 2006. Re-evaluation of the relationship between rodent populations and acorn masting: A review from the aspect of nutrients and defensive chemicals in acorns. *Population Ecology*, 48: 341-352
 Silvertown JW. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 235-250
 Smith CC, Reichman O J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 329-351
 Stapanian MA, Smith CC. 1978. A model for seed scatterhoarding: Coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, 59: 884-898
 Stapanian MA, Smith CC. 1984. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: An experimental approach. *Ecology*, 65: 1387-1396
 Stelis EW. 2000. Animals as seed dispersers // Fenner M, eds. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. New York: CABI Publishing, 111-124
 Vander Wall SB. 1990. *Food Hoarding in Animals*. Chicago: University of Chicago Press
 Vander Wall SB. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Review*, 67: 74-117
 Vander Wall SB. 2002. Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology*, 83: 3508-3516
 Xiao ZS, Jansen PA, Zhang ZB. 2006. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management*, 223: 18-23
 Xiao ZS, Zhang ZB, Wang YS. 2005. The effect of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology*, 177: 249-257

作者简介 常罡,男,1978年生,博士,助理研究员。主要从事动物行为生态及动植物相互关系的研究。E-mail: snow1178@snnu.edu.cn
 责任编辑 刘丽娟