

种子大小对小泡巨鼠贮藏行为的影响

常罡^{1,2} 肖治术¹ 张知彬^{1*}

(1 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

(2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 以小泡巨鼠为研究对象, 在围栏条件下, 测定小泡巨鼠对大小两种栓皮栎种子的贮藏行为差异, 以检验最优贮藏空间模型的两个预测: (1) 大种子 (高价值食物) 的贮藏率大于小种子 (低价值食物); (2) 大种子的贮藏距离远于小种子。结果表明: 大种子的搬运比例 (39%) 多于小种子 (21.5%), 多数的小种子 (53%) 被取食, 大种子的贮藏比率 (16%) 远大于小种子 (7%), 上述结果支持模型的预测 (1)。但是, 不同大小种子在贮藏距离上没有显著差异, 因而预测 (2) 没有被支持。实验结果表明种子价值对鼠类的取食和贮藏行为有十分重要的影响, 但围栏空间可能影响对模型预测 (2) 的检验。

关键词: 贮藏行为; 最优贮藏空间模型; 种子价值; 种子大小

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2008) 01-0037-05

Effect of seed size on hoarding behavior of Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*)

CHANG Gang^{1,2}, XIAO Zhishu¹, ZHANG Zhibin^{1*}

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: We used Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*) and Cork oak (*Quercus varialilis*) seeds with different seed size, a dominant granivore and tree species in the experimental forest of Dujiangyan City, Sichuan Province, to test the two predictions of the Optimal Cache Spacing Model in a semi-natural enclosure: (1) The caching proportion of big seeds (high value) should be higher than that of small ones (low value); and (2) the big seeds will be cached at a longer distance from their source sites than will the small ones. The experimental results supported prediction (1): the removal proportion of big seeds (39%) was higher than that of small ones (21.5%), and the caching proportion of big ones (16%) was also higher than that of small ones (7%). But, there were little difference between big seeds and small ones in dispersal distance of cached seeds, so prediction (2) was not supported. Our results suggested that seed value had significant effect on hoarding behavior of rodents, but enclosure effect might prevent falsifying the prediction (2).

Key words: Hoarding behavior; Optimal Cache Spacing Model; Seed value; Seed size

由于种子大小、营养成分、次生物质和种皮硬度等的差异, 种子的潜在价值对贮食动物的取食和贮藏策略有着非常重要的影响 (Smith and Reichman 1984; Vander Wall, 1995)。Stapanian 和 Smith (1978) 及 Clarkson 等 (1986) 分别提出了最优贮藏空间模型 (Optimal Cache Spacing Model, OC-SM) 来预测分散贮食的动物如何贮藏食物, 如贮藏点在时间和空间上的分布以及对贮藏点的动态管

理等。他们提出的模型均预测营养价值较低的食物贮藏点分布在资源附近, 而营养价值较高的食物则被贮藏在远离资源的地点。

许多研究都对此类模型进行了检验。Hurly 和 Robertson (1987) 发现, 相对于营养价值低的赤松 (*Pinus sylvestris*) 种子, 红松鼠 (*Tamiasciurus hudsonicus*) 更喜好将营养价值高的厚壳松 (*Pinus resinosa*) 种子搬运到较远的距离进行分散贮藏。

基金项目: 国家科学基金资助项目 (30430130, 30500072 和 30570307); 中国科学院海外合作团队创新项目 (CXTDS2005-4)

作者简介: 常罡 (1978-), 男, 博士研究生, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2007-04-25; **修回日期:** 2007-08-12

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: zhangzb@ioz.ac.cn

Vander Wall (1995) 研究表明, 黄松花鼠 (*Tamias amoenus*) 对营养价值高的约弗松 (*Pinus jeffreyi*) 种子的埋藏比率显著高于低价值的三齿苦木 (*Purshia tridentata*) 种子; 同时, 对约弗松种子的平均搬运距离也显著大于三齿苦木种子。

小巨鼠 (*Leopoldamys wardi*) 隶属于啮齿目 (Rodentia), 鼠 (Muridae), 长尾巨鼠属 (*Leopoldamys*)。主要分布在我国长江以南的多数省份, 国外见于缅甸、越南、马来西亚和印尼的苏门答腊以及印度东北部等地 (胡锦矗和王西之, 1984)。小泡巨鼠是都江堰亚热带常绿阔叶林内的优势鼠种之一 (肖治术等, 2002), 取食多种坚果, 如栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、枹栎 (*Q. serrata*)、栲树 (*Castanopsis fargesii*)、石栎 (*Lithocarpus harlandii*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*) 和油茶 (*Camellia oleifera*) 等 (肖治术等, 2003, 肖治术和张知彬, 2004a)。实验围栏研究表明小泡巨鼠分散贮藏上述多种坚果 (肖治术等, 2003), 而且是该研究地区鼠类中分散贮藏种子的主要鼠种 (Cheng *et al.*, 2005)。此外, 埋藏深度、种子类别以及同种竞争等因素也会影响小泡巨鼠对种子的利用 (肖治术和张知彬, 2004b; 程瑾瑞等, 2005)。野外释放和追踪标记种子的研究表明, 上述坚果种类均能被鼠类有效扩散 (Xiao *et al.*, 2004a, 2004b, 2005, 2006a, 2006b, 2006c)。因此, 小泡巨鼠可能是都江堰亚热带常绿阔叶林中坚果树种扩散和种群更新维持的重要鼠种。

种子大小的变化在植物界是一种非常普遍的现象, 它不仅广泛存在于种间水平, 而且还存在于种内个体之间 (Michaels *et al.*, 1988; Vaughton and Ramsey, 1998)。大种子通常具有较高的营养价值, 而种子的营养价值又直接影响着动物的觅食策略 (Vander wall, 2003; Xiao *et al.*, 2004a)。因为不同种类植物的大小种子在营养物质含量 (如脂肪含

量、蛋白含量、淀粉含量等) 方面存在很大的差异, 很难判断究竟哪种因素影响鼠类的取食和贮藏行为, 所以我们选用同种但不同大小的栓皮栎种子作为研究对象, 探讨种子营养价值对鼠类取食和贮藏行为的影响, 检验最优贮藏空间模型的两个预测: (1) 高价值食物 (大种子) 的贮藏比率大于低价值 (小种子) 食物; (2) 高价值食物 (大种子) 的搬运距离大于低价值食物 (小种子)。

1 研究方法

1.1 研究地点

本研究于 2005 年 10~12 月在四川省都江堰市般若寺实验林场内进行, 该地区 (30°45' ~ 31°22' N, 107°25' ~ 103°47' E) 气候属于中亚热带, 年平均气温 15.2℃ 左右, 雨量充沛, 年降水量 1 200 ~ 1 800 mm, 湿度大, 云雾多, 日照少。

1.2 实验动物

所有实验鼠均从野外捕获, 称重、鉴定性别后放入 45 cm × 30 cm × 25 cm 的饲养笼内单独喂养。本次实验共选择了 14 只健康成年小泡巨鼠 (平均体重 396.3 ± 24.5 g, 雌雄各半)。

1.3 实验种子

当栓皮栎种子在秋季成熟后, 从地面或母树上收集若干种子, 从中选取饱满的大小两种种子用于实验。我们将种子的营养价值定义为种子的直径、长度和鲜重这 3 个参数 (因为对同种种子而言, 它们的各种营养物质含量是一致的, 唯一的差别在于种子大小, 大种子的相对营养物质含量要高于小种子, 所以我们以衡量种子大小的 3 个参数代表种子的营养价值)。

我们从收集的种子中随机抽取大小各 60 粒种子进行参数测定, 大小种子在这 3 个方面的差异极显著 ($P < 0.01$) (表 1)。

表 1 大小栓皮栎种子的特征

Table 1 Traits of big and small Cork oak (*Quercus variabilis*) seeds

种子特征 Seed traits	平均 Mean ± SD		Mann-Whitney Test (P)
	大种子 Big seeds ($n = 60$)	小种子 Small seeds ($n = 60$)	
直径 Diameter (mm)	18.4 ± 1.7	13.5 ± 0.7	$P < 0.01$
长度 Length (mm)	20.8 ± 2.4	16.7 ± 1.5	$P < 0.01$
鲜重 Fresh weight (g)	4.84 ± 0.08	1.92 ± 0.03	$P < 0.01$

1.4 围栏设计

实验在 4 个 10 m × 10 m 的半自然围栏内进行。围栏以砖石砌成，四周围墙向地面下延伸 0.5 m，地面上方高约 1.5 m，内墙以水泥抹平使之光滑，并在内墙上层镶一圈边长约 0.25 m 的正方形瓷砖，以防止实验鼠从围栏上方逃走。围栏的顶棚为一张 11.5 m × 11.5 m 的以铁管骨架支撑的 PVC 板，防止一些鸟类和天敌的干扰。围栏内移植了一些常见灌木和草本，植被覆盖面积大约为 20%。在围栏内一角放置一个 18 cm × 18 cm × 40 cm 的木质巢箱，内衬铁皮并铺以干稻草作为巢料。

1.5 种子标记

为了方便在围栏内快速找到被实验鼠埋藏的种子，我们采用塑料片标记法来标记实验种子。具体操作方法是：在种子的子叶部分用电钻打出一个约 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，以便区别每一种种子。通过野外及围栏的研究表明，塑料片对鼠类搬运及埋藏种子没有显著影响（Xiao *et al.*, 2006a）。

1.6 实验设计及步骤

实验的第 1 天下午将实验鼠放入围栏，同时放入少许鼠饲料。第 2 天下午将完好且已标记的不同大小栓皮栎种子各 20 枚放入围栏中央释放点，任实验鼠自由活动一晚。第 3 天上午将实验鼠移出，调查并记录所有种子命运（包括取食和埋藏）。调查结束后全面清理围栏，再放入其他的实验鼠继续实验。

1.7 统计与分析

所有数据都在 SPSS for Windows 软件上进行分析。用 Mann-Whitney 检验来比较大小两种栓皮栎种子特征之间的差异；Wilcoxon 检验用来比较大小种子取食和贮藏之间的差异；One-way ANOVA 用来检验大小种子扩散距离之间的差异；将实验围栏分为 4 个区域（图 3），用 Chi-square 检验来检验大小种子的贮藏点在围栏内是否随机分布。

2 结果

小泡巨鼠取食了 53% 的小种子和 33% 的大种子（ $Z = -2.513$, $P = 0.012$ ），而且多数的小种子是在原地被取食的。小泡巨鼠埋藏了 16% 的大

种子和 7% 的小种子，二者之间达到了显著差异水平（ $Z = -1.963$, $P = 0.050$ ）（图 1）。

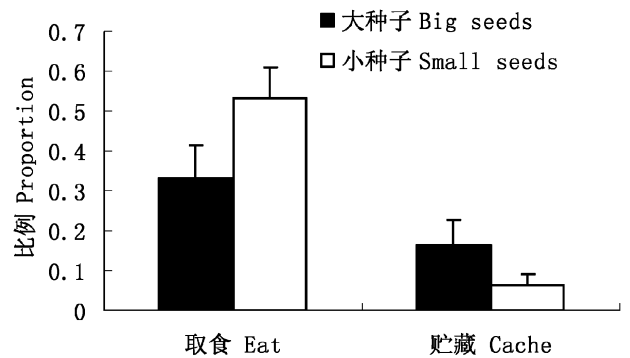


图 1 大小种子命运

Fig.1 Fate of big and small seeds handled by 14 Edward's long-tailed rats

无论是大种子还是小种子，小泡巨鼠都倾向于将其搬运到远离食物点的位置埋藏（图 2）。大种子被分散贮藏的平均距离是 4.89 ± 0.36 m，小种子被分散贮藏的平均距离是 5.42 ± 0.51 m，二者之间没有显著差异（ $F = 0.845$, $df = 1$, $P = 0.364$ ）。同时，大种子被扩散后取食的平均距离是 4.40 ± 0.32 m，小种子被扩散后取食的平均距离是 4.75 ± 0.39 m，二者之间同样没有显著差异（ $F = 0.474$, $df = 1$, $P = 0.494$ ）。

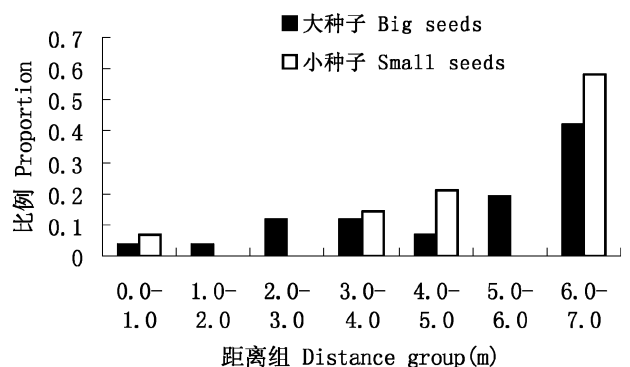


图 2 大小种子的贮藏距离分布

Fig.2 Percentage distribution in caching distance of big and small seeds

大小种子都被分散贮藏远离巢箱的位置，大种子的贮藏点在整个围栏内的分布是随机的（ $\chi^2 = 4.0$, $df = 3$, $P = 0.261$ ），除了一个贮藏点包含 2 枚种子外，其他的贮藏点都仅仅只含有单个种子。小种子的贮藏点在围栏内也是随机分布的（ $\chi^2 = 1.0$, $df = 2$, $P = 0.607$ ），绝大多数的贮藏点（78.6%）也仅仅只含有单个种子（图 3）。

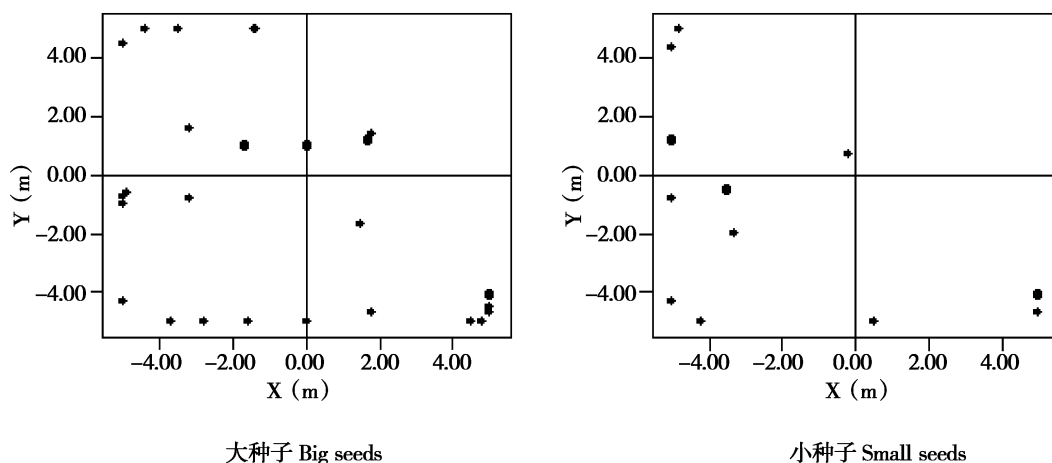


图3 大小种子贮藏点在围栏内的分布 (巢箱坐标: 5, 5)

Fig. 3 Cache distribution of big and small seeds in enclosure (Nest coordination: 5, 5)

3 讨论

当鼠类发现一个种子后, 它会面临两种选择: 首先, 是否吃这个种子; 其次, 如果决定吃这个种子, 是原地取食还是将它搬运到其他地方贮藏以备将来食用。因此, 鼠类对种子的喜好也可以分为两种, 即取食喜好和搬运或贮藏喜好 (Shimada, 2001)。实验结果显示小泡巨鼠喜好取食小种子, 而将更多精力投资于贮藏营养价值相对较高的大种子, 这些数据都支持了最优贮藏空间模型的预测 (1)。鼠类为了平衡搬运、贮藏过程中的能量消耗和获益, 会尽可能将高价值食物搬运到远离食物点的位置分散 (低密度) 贮藏, 从而避免被同种或异种其它动物盗食 (Stapanian and Smith, 1978, 1984; Clarkson *et al.*, 1986)。Xiao 等 (2004a) 对大小两种枹栎 (*Quercus serrata*) 种子的野外扩散研究发现, 大种子明显具有较远的扩散距离、较长的埋藏存活时间和较高的幼苗萌发率; Jansen 等 (2002) 对长尾刺豚鼠 (*Myoprocta acouchy*) 分散贮藏不同大小苦油楝 (*Carapa procera*) 种子的研究也得出了相似的结论。

我们的结果显示, 大小种子在扩散距离上没有显著差异, 而且小种子的平均扩散距离还大于大种子, 因此不支持最优贮藏空间模型的预测 (2)。这与 Leaver 和 Daly (1998) 的研究结果相一致。他们通过夹板木盒观察了梅氏更格卢鼠 (*Dipodomys merriami*) 的贮藏行为, 发现其对于喜好食物 (黑麦) 的贮藏比率远远大于非喜好食物 (绿豆), 但在扩散距离上二者之间没有显著差异。

然而, 野外研究表明五种壳斗科种子的扩散距离随种子大小的增加而增加 (Xiao *et al.*, 2005), 同样的结论也存在于同一物种的大小两种种子 (Brewer, 2001; Theimer, 2003; Xiao *et al.*, 2004a, 2004b)。本文实验结果与最优贮藏空间模型的预测及上述野外研究结果不一致可能是由于围栏与野外实验条件的差异所致。首先, 围栏的狭小空间限制了实验鼠的活动范围 (Leaver and Daly, 1998)。实验中多数种子都被埋藏在墙边或墙角 (图3), 说明实验鼠具有很强的搬运能力, 如果空间允许, 种子将会被搬运到更远的位置 (Jacobs and Liman, 1991)。随着搬运距离的增加, 考虑到搬运过程中的能量消耗与收益, 实验鼠可能会尽量多搬运大种子。其次, 野外实验的持续时间相对较长, 在这个过程中鼠类有可能对初次埋藏的种子进行多次的再搬运和再埋藏 (Vander Wall, 1990; Leaver and Daly, 1998), 这样无形中就会增加种子的贮藏距离。而围栏实验仅仅进行一天, 没有考虑动物的多次搬运和埋藏。最后, 野外的环境条件非常复杂, 竞争、捕食等因素强烈地影响着鼠类扩散和贮藏植物种子的行为。

尽管大小种子的贮藏点在整个围栏内的分布都是随机的, 但是它们之间还是有一定的差别 (图3)。大种子贮藏点之间的最小平均邻近距离为 1.62 m, 小种子贮藏点之间的最小平均邻近距离为 0.47 m。由此可见, 大种子被埋藏的更为分散一些, 这也符合最优贮藏分布模型的预测。

我们的研究显示大种子具有较高的贮藏比例, 这表明种子营养价值对小泡巨鼠的贮藏行为有着非

常重要的影响。同时，这也支持了最优贮藏空间模型的预测。

致谢：感谢都江堰市林业局在野外调查中的大力支持；感谢都江堰市花溪村肖云发、汪训龙、周怀国等人在野外实验鼠捕获和种子收集过程中的大力帮助。

参考文献：

- Brewer S W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos*, **92**: 245 – 255.
- Cheng J R, Xiao Z S, Zhang Z B. 2005. Seed consumption and caching on seeds of three sympatric tree species by four sympatric rodent species in a subtropical forest, China. *Forset Ecol Manage*, **216**: 331 – 341.
- Cheng J R, Zhang Z B, Xiao Z S. 2005. Analysis of the effect of a conspecific competitor on the caching of oil tea seeds by Edward's rats. *Acta Theriologica Sinica*, **25** (2): 143 – 149. (in Chinese)
- Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J. 1986. Density dependence and magpie food hoarding. *J Anim Ecol*, **55**: 111 – 121.
- Hurly T A, Robertson R J. 1987. Scatter-hoarding by territorial red squirrels: A test of the optimal density model. *Can J Zool*, **65**: 1247 – 1252.
- Jacobs L F, Liman E R. 1991. Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behavior*, **41**: 103 – 110.
- Jansen P A, Bartholomeus M, Bongers F, Elzinga J A, Den Ouden J, Van Wieren S E. 2002. The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. In: Levey D, Silva W R, Galetti M eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, Wallingford, 209 – 225.
- Leaver L A, Daly M. 1998. Effects of food preference on scatter-hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*). *Behaviour*, **135**: 823 – 832.
- Michaels H J, Benner B, Hartgerink A P, Lee T D, Rice S, Willson M F, Bertin R I. 1988. Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evol Ecol*, **2**: 157 – 166.
- Shimada T. 2001. Hoarding behaviors of two wood mouse species: different preference for acorns of two Fagaceae species. *Ecological Research*, **16**: 127 – 133.
- Smith C C, Reichman O J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Ann Rev Ecol Syst*, **15**: 329 – 351.
- Stapanian M A, Smith C C. 1978. A model for seed scatterhoarding: co-evolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, **59**: 884 – 898.
- Stapanian M A, Smith C C. 1984. Density-dependent survival of scatter-hoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, **65**: 1387 – 1396.
- Theimer T C. 2003. Intraspecific variation in seed size affects scatter-hoarding behavior of an Australian tropical rain-forest rodent. *J Trop Ecol*, **19**: 95 – 98.
- Vander Wall S B. 1990. Food hoarding in animals. Chicago: University of Chicago Press.
- Vander Wall S B. 1995. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. *Oikos*, **74**: 533 – 537.
- Vander Wall S B. 2003. Effects of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents. *Oikos*, **100**: 25 – 34.
- Vaughton G, Ramsey M. 1998. Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *J Ecol*, **86**: 563 – 573.
- Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. 2004a. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in subtropical evergreen broad-leaved forest. *Forest Ecol Manag*, **195**: 141 – 150.
- Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S, Cheng J R. 2004b. Acom predation and removal of *Quercus serrata* in a shrubland in Dujiangyan Region, China. *Acta Zoologica Sinica*, **50**: 535 – 540. (in Chinese)
- Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. 2005. Effect of seed size on dispersal distance in five rodents-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica*, **28**: 221 – 229.
- Xiao Z S, Wang Y S, Zhang Z B, Ma Y. 2002. Preliminary studies on the relationships between communities of small mammals and habitat types in Dujiangyan Region, Sichuan. *Biodiversity Science*, **10** (2): 163 – 169. (in Chinese)
- Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. 2003. Observations on tree seed selection and caching by Edward's long-tailed rat (*Leopoldamys edwardsi*). *Acta Theriologica Sinica*, **23** (3): 208 – 213. (in Chinese)
- Xiao Z S, Zhang Z B. 2004a. Small mammals consuming tree seeds in Dujiangyan forest. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (2): 121 – 124. (in Chinese)
- Xiao Z S, Zhang Z B. 2004b. Effects of seed species and burial depth on seed recovery by female adult Edward's Long-tailed Rat. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (4): 311 – 314. (in Chinese)
- Xiao Z S, Jansen P A, Zhang Z B. 2006a. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecol Manage*, **223**: 18 – 23.
- Xiao Z S, Wang Y S, Harri M, Zhang Z B. 2006b. Spatial and temporal variation of seed predation and removal of sympatric large-seeded species in relation to innate seed traits in a subtropical forest, south-west China. *Forest Ecology and Management*, **222**: 46 – 54.
- Xiao Z S, Zhang Z B. 2006c. Nut predation and dispersal of Harlang *Tanoak Lithocarpus harlandii* by scatter-hoarding rodents. *Acta Oecologica*, **29**: 205 – 213.
- 肖治术, 王玉山, 张知彬, 马勇. 2002. 都江堰地区小型哺乳动物群落与生境类型关系的初步研究. *生物多样性*, **10** (2): 163 – 169.
- 肖治术, 张知彬, 王玉山. 2003. 小泡巨鼠对森林种子选择和贮藏的观察. *兽类学报*, **23** (3): 208 – 213.
- 肖治术, 张知彬. 2004a. 都江堰林区小型兽类取食林木种子的调查. *兽类学报*, **24** (2): 121 – 124.
- 肖治术, 张知彬. 2004b. 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*, **24** (4): 311 – 314.
- 胡锦涛, 王西之主编. 1984. 四川资源动物志—兽类. 成都: 四川科学技术出版社.
- 程瑾瑞, 张知彬, 肖治术. 2005. 同种竞争压力对小泡巨鼠贮藏油茶种子行为的作用分析. *兽类学报*, **25** (2): 143 – 149.