

亚热带林区啮齿动物对樱桃种子捕食和搬运的作用格局

曹林^{①②} 肖治术^{②*} 张知彬^② 郭聪^①

(^①四川大学生命科学学院 生物资源与生态环境教育部重点实验室 成都 610064 ;

^②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)

摘要 :在都江堰林区,通过在原生林、次生林和灌丛 3 类生境释放野生和栽培樱桃(*Cerasus pseudocerasus*) 的种子,研究了啮齿动物对樱桃种子的捕食及其对樱桃种群更新的作用。结果表明,啮齿动物对樱桃两类种子的搬运无显著差异,而啮齿动物对野生樱桃种子的收获则明显快于栽培樱桃种子,且在 3 类生境均有类似的趋势。这说明啮齿动物偏爱于收获具有较高收益(种仁重/种子重)的野生樱桃种子。啮齿动物在小于 10 d 的时间尺度收获了所有释放的樱桃种子,其中,70% 以上为啮齿动物所搬运。春季食物的匮乏可能是导致啮齿动物对樱桃种子有较大捕食压力的主要原因,而生境类型间的差异较小。因此,啮齿动物是都江堰林区樱桃地表种子的主要捕食者,它们对野生樱桃种子的选择性捕食和搬运能影响樱桃种子/果实的进化及其种群更新。

关键词 :啮齿动物 樱桃 扩散后种子捕食 种群更新

中图分类号 :Q958 文献标识码 :A 文章编号 :0250-3263(2006)04-27-06

Patterns of Seed Predation and Removal of *Cerasus pseudocerasus* by Rodents in a Subtropical Forest, Sichuan

CAO Lin^{①②} XIAO Zhi-Shu^② ZHANG Zhi-Bin^② GUO Cong^①

(^①Key Laboratory of Bio-resources and Eco-environment, Ministry of Education, College of Life Science, Sichuan University, Chengdu 610064 ;

^②State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract Seed predation and removal of wild and domestic cherry (*Cerasus pseudocerasus*) by rodents were monitored in three habitats (primary stand, secondary stand and shrubland) in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the Dujiangyan City of Sichuan Province, Southwest China. We investigated the differential selection by rodents on seeds produced by wild and domestic cherry and its impacts on natural regeneration of wild cherry.

The results showed that : 1) there was no difference in seed predation and removal between wild and domestic cherry, but seed harvest was significantly faster for wild cherry than domestic cherry in all the three habitats, which showed that rodents prefer harvesting the seeds of wild cherry with higher seed benefit (= kernel mass/seed mass); 2) all the seeds of both wild and domestic cherry were harvested by rodents within ten days, over 70% of seeds were removed. Poor seed availability in the spring (April-May) may be the main reason for high predation intensity of

基金项目 国家自然科学基金(No. 30500072, 30430130), 海外创新团队项目(No. CXTDS2005-4);

* 通讯作者, E-mail: xiaozs@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 曹林,男,硕士研究生,主要从事动物生态学研究。

收稿日期 2006-01-18, 修回日期 2006-04-26

cherry seeds, while the differences among habitats had less effect on the predation of cherry seeds. Thus, rodents were main post-dispersal seed predators to cherry seeds in the Dujiangyan forest, and their differential predation and removal for the seeds may play important role in the evolution of cherry fruits and seeds (e. g. seed benefit) and population regeneration.

Key words :Rodents ; Cherry (*Cerasus pseudocerasus*) ; Post-dispersal seed predation ; Population regeneration

根据种子扩散的媒介差异,许多植物可能经历初级扩散(primary dispersal)和次级扩散(secondary dispersal)2个扩散阶段,但人们很少研究这2个扩散阶段对植物种群更新和定居的潜在影响^[1,2]。对许多鲜果植物而言,食果鸟类等通过初级扩散能够将种子带入新的定居地点,从而使种子避免在母树下遭受种子捕食者的强烈捕食,以及与母树或姐妹间的竞争^[3]。但被鸟类扩散后的种子通常暴露在地表,易于遭受动物的捕食,且暴露在地表的种子也不利于萌发^[4]。通常,啮齿动物是扩散后种子的主要捕食者(post-dispersal seed predators),但许多啮齿动物亦分散贮藏植物种子,从而促进种子的进一步扩散(即次级扩散)^[1,2]。被分散贮藏的种子降低了与其他捕食者遭遇的风险,并且可能被置于一个条件温和而利于萌发的环境中^[4]。然而,鸟类和啮齿动物对不同种子的捕食与搬运有较大差异,且食物资源的丰富度在季节及生境间的变化能影响动物对种子的捕食、搬运和扩散^[5-8]。此外,种子的潜在价值,如种子大小、营养物质、物理和化学防御等也能明显地影响啮齿动物对种子的捕食和扩散^[8,9]。

蔷薇科的樱属(*Cerasus*)植物多为落叶乔木或小乔木,多生于山地阳坡或沟谷边缘^[10]。成熟果实为红色,是小而多汁的肉质核果,营养丰富,是许多动物的重要食物来源之一。从国外的研究来看,食果鸟类在樱属植物的种子扩散中具有重要作用^[11-13],但啮齿动物对樱桃果实或种子的捕食、扩散以及幼苗更新的作用却很少受到关注。

樱桃(*Cerasus pseudocerasus*)是分布于我国亚热带常绿阔叶林的重要鲜果植物之一,既有野生种群,也有历史悠久的栽培种群。栽培种群的果实、种子与野生种群相比均发生了许多

显著变化:果肉肥厚且果实较大,种仁相对退化(表1)。据初步观察,樱桃的野生种群主要依靠鸟类,如黑鹇(*Hypsipetes madagascariensis*)和白头鹇(*Pycnonotus sinensis*)等来传播其种子,但也发现啮齿动物捕食和搬运散落的樱桃果实及种子。因此啮齿动物也会影响樱桃果实及种子的命运,从而对其种群更新产生作用。在都江堰林区,通过在原生林、次生林和灌丛3类生境释放野生樱桃和栽培樱桃的种子,分析啮齿动物对樱桃种子的扩散作用,旨在测定:一,啮齿动物对野生樱桃种子和栽培樱桃种子选择的差异,揭示啮齿动物的选择对野生樱桃种子特征的作用;二,通过比较不同生境啮齿动物对樱桃种子的捕食和搬运的格局,探讨动物捕食压力对樱桃种群的潜在作用。

表1 野生和栽培樱桃果实/种子的特征参数

Table 1 Trait parameters (Mean ± SD) of fruits and seeds of wild and domestic cherry (n = 30)

特征参数 Trait parameter	野生 Wild	栽培 Domestic	t 检验 t-test (df = 58)	
			t	P
果实长度 (cm) Fruit length	0.81 ± 0.08	1.34 ± 0.15	-16.961	0
果实直径 (cm) Fruit diameter	0.77 ± 0.08	1.49 ± 0.14	-24.581	0
果实重 (g) Fruit mass	0.35 ± 0.08	2.01 ± 0.48	-18.690	0
种子重 (g) Seed mass	0.08 ± 0.01	0.17 ± 0.04	-10.976	0
种仁重 (g) Kernel mass	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.03	0.765	0.447
种子收益* Seed benefit	0.42 ± 0.05	0.20 ± 0.19	6.219	0

* 种子收益 = 种仁重/种子重。

* Seed benefit = kernel mass/seed mass.

1 研究地区概况

本研究于2005年4~5月在四川省都江堰

市般若寺国营实验林场(海拔为 700~1 000 m, 31°4'N, 103°43'E)内进行。都江堰地区属于四川盆地西缘山地,是青藏高原与成都平原的过渡地带^[4]。属中亚热带,年均温 15.2℃,年降水量 1 200~1 800 mm。

根据植被的年龄层次,选择间距为 500 m 以上的样地 3 块,且不同样地代表不同生境类型。样地 1 为原生林(90 年),面积约 3 hm²。乔木层在此样地有栲树(*Castanopsis fargesii*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、栲树(*Q. serrata*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、石栎(*Lithocarpus harlandii*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、灯台树(*Cornus controversa*)、梓叶槭(*Acer catalpifolium*)和楠木(*Phoebe zhennan*)等;灌木层有油茶(*Camellia oleifera*)、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)、海桐(*Pittosporum daphniphyloides*)等;草本层仅有零星分布,以芒箕(*Dicranopteris pedata*)为主。样地 2 为次生林(≈40 年),面积约 1 hm²。乔木层有栓皮栎、栲树、栲树和楠木等,灌木层以老鼠矢、冬青(*Ilex purpurea*)、铁仔(*Myrsine africana*)较多,草本层以芒箕为主。样地 3 为灌丛(>10 年),面积约 1.2 hm²。灌丛木本植物丰富,主要有栲树、栓皮栎、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、铁仔、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、冬青、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)等,大多数灌木已结果实。除木本植物外,芒箕分布也很广泛,在灌丛中占有绝对优势。

樱桃野生种群虽在上述 3 类生境中均有分布,但在次生林和灌丛较多,而栽培樱桃则零星分布在次生林和灌丛边缘或庭院内。据观察,在都江堰林区,樱桃于 2 月底至 3 月中开花,果实于 4 月下旬开始成熟,5 月上旬进入盛果期。在果实由绿变红的成熟过程中,多种鸟类吞食樱桃果实,种子通过它们的消化道能完好地排到周围的生境中。由鸟类扩散的樱桃种子和散落在母树下的果实和种子会遭到啮齿动物等的捕食和搬运。在研究地区,分布的啮齿动物有以下 10 种:小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)、针毛鼠(*Niviventer fulvescens*)、青毛鼠(*Berylmys*

bowersi)、社鼠(*N. confucianus*)、高山姬鼠(*Apodemus chevrieri*)、大耳姬鼠(*A. latronum*)、中华姬鼠(*A. draco*)、大足鼠(*Rattus nitidus*)、褐家鼠(*R. norvegicus*)及巢鼠(*Micromys minutus*)等^[15,16]。这些鼠种均可捕食樱桃种子,而贮藏种子的鼠种(如小泡巨鼠)也可能通过分散贮藏来扩散樱桃果实和种子。通过随机测量野生和栽培樱桃的果实和种子各 30 颗,发现野生樱桃的果实长度、直径、果实鲜重以及种子鲜重均显著小于栽培樱桃的(独立样本 *t*-检验, $P=0$),但种仁重没有显著差异($t=0.765$, $df=58$, $P=0.447$),而野生樱桃的种子收益(种仁重/种子重)则显著地大于栽培樱桃的种子收益($t=6.219$, $df=58$, $P=0$ 表 1)。这表明樱桃栽培种群尽管有较大的果实和种子,但其种仁却明显退化,有的种子甚至无种仁,相反,野生种群需要以种子来更新,其种仁饱满,不仅有利于种子萌发,也可能有利于吸引动物来扩散。

2 研究方法

2.1 啮齿动物种群估计 2005 年 4 月底,以花生仁为饵,采用标记重捕法估计啮齿动物种群数量。选取与上述样地类似的原生林、次生林和灌丛。根据样地的地形地貌,每块样地按 1 条或 2 条样线设置捕鼠笼,样线间距为 20 m,共置放捕鼠笼 40 只,笼间距为 10 m,连续设笼 3 d。次日检查进笼状况,对捕获的个体测定其体重、记录性别和繁殖情况,并以不同颜色的记号标记,原地释放。重捕的个体不重复计数,以捕获率表示种群数量。

2.2 啮齿动物捕食和搬运樱桃种子的测定 在樱桃果实成熟季节,从野生樱桃树采集果实若干,用于实验的栽培樱桃果实从市场购买。分离野生和栽培樱桃果实的果肉,将种子置于 4℃ 冰箱保存待用。

在所选原生林、次生林和灌丛 3 类生境内,沿山坡走向,各选择 1 条样带,在每条样带分别设立间距为 10 m 的 10 个样点,作为樱桃种子释放点。2005 年 5 月 8 日,在每个样点释放野生樱桃和栽培樱桃的种子各 10 粒。两类种子

间隔为 0.5 m。在种子释放后第 10 d,所有樱桃种子均被动物搬运或取食。调查次序为种子释放后第 1、2、3、4、6、8、10 d,测定并记录释放点种子的存留(remaining)被取食(eaten)或被搬运(removal)的格局。

2.3 统计与分析 采用 SPSS for Windows (Version 10.0)对有关数据进行统计分析。应用 2×2 析因方差分析 ANOVA 检验种子类型(野生与栽培)生境对释放点种子的存留时间以及动物对种子的搬运比例的独立作用及交互作用。Pearson Chi-Square Test 或 Fisher's Exact Test 分析动物的捕获率与生境因子的相关性。

3 结果

3.1 啮齿动物的种类及捕获率 研究期间,共捕获啮齿动物 6 种,16 只,总捕获率为 4.44%。在 3 类生境中,啮齿动物的捕获率以次生林最高,为 7.5%,原生林次之,为 4.16%,灌丛最低,仅为 1.67%(表 2)。Chi-Square 检验或 Fisher 检验表明,各生境间啮齿动物捕获率无显著差异(原生林与次生林, $P = 0.271$;原生林与灌丛, $P = 0.446$;次生林与灌丛, $P = 0.059$)。但生境间的鼠种组成存在一定差异:小泡巨鼠为原生林及次生林的优势种,而在灌丛中未曾捕获,在原生林另捕获了 2 只中华姬鼠,而在次生林则捕获了 2 只针毛鼠及大耳姬鼠和高山姬鼠各 1 只,而在灌丛仅捕获社鼠和大耳姬鼠各 1 只(表 2)。

表 2 3 类生境捕获啮齿动物的种类及捕获率(%)

Table 2 Species and trap success(%) of rodents trapped in the three sampled habitats: primary stand, secondary stand and shrubland

种类 Species	原生林 Primary stand	次生林 Secondary stand	灌丛 Shrubland
小泡巨鼠 <i>Leopoldamys edwardsi</i>	3	5	-
针毛鼠 <i>Niviventer fulvescens</i>	-	2	-
社鼠 <i>N. confucianus</i>	-	-	1
大耳姬鼠 <i>Apodemus latronum</i>	-	1	1
高山姬鼠 <i>A. chevrieri</i>	-	1	-
中华姬鼠 <i>A. draco</i>	2	-	-
捕获率 Trap success(%)	4.16	7.50	1.67

3.2 释放点樱桃种子的命运 释放后,野生栽培的樱桃种子在 3 类生境内均有较快的收获(搬走或取食)速率。樱桃种子的平均存留时间在生境间无显著差异($F_{2,594} = 0.344, P = 0.709$),生境与种子类型间的交互作用亦不显著($F_{2,594} = 2.847, P = 0.059$),但栽培樱桃的平均存留时间(2.39 d)明显长于野生樱桃(1.87 d)($F_{1,594} = 10.429, P = 0.001$),特别在次生林(栽培樱桃 2.43 d,野生樱桃 1.97 d)和灌丛(栽培樱桃 2.65 d,野生樱桃 1.64 d)(图 1)。

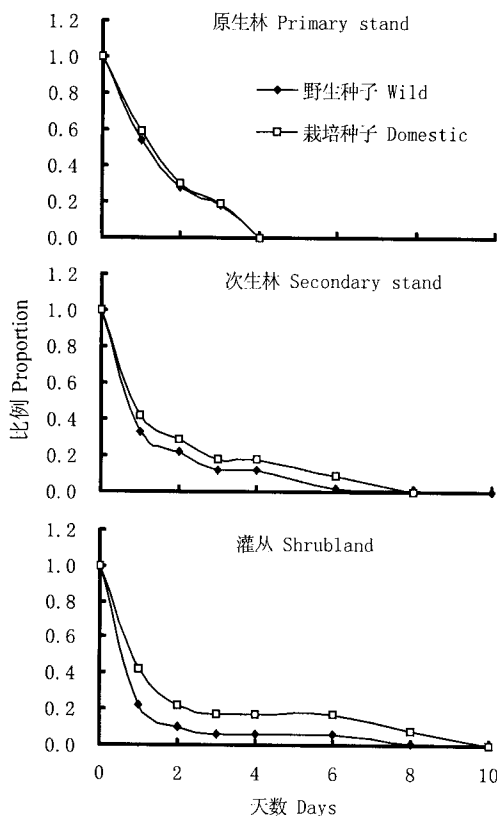


图 1 释放点两类樱桃种子的存留比例

Fig. 1 Survival rate of wild and domestic seeds of *Cerasus pseudocerasus* at seed stations

由于每个释放点内樱桃种子的搬运比例和取食比例之和均为 1,所以本文仅就搬运比例作方差分析。在释放后的第 10 d,啮齿动物利用了(或搬走或原地取食)所有释放的樱桃种子(图 1)。在 3 类生境,野生和栽培樱桃的种子均有较高的搬运比例(>70%),且搬运比例在

生境间 ($F_{2,54} = 0.123, P = 0.884$)、种子类型间 ($F_{1,54} = 0.236, P = 0.629$) 及其交互作用 ($F_{2,54} = 0.483, P = 0.620$) 均无显著差异 (图 2)。但总的来看,野生樱桃种子的搬运比例在灌丛略高于栽培樱桃种子,而在原生林和次生林则相反。

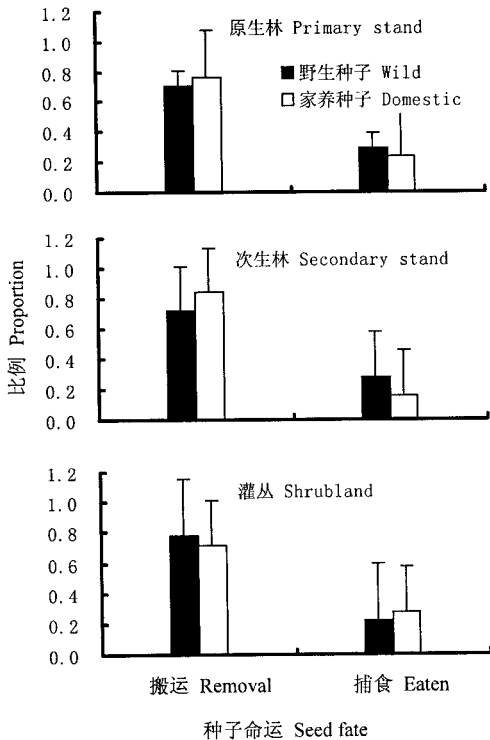


图 2 释放点内啮齿动物搬运及捕食樱桃种子比例

Fig. 2 Removal and eaten proportions of wild and domestic cherry seeds of *Cerasus pseudocerasus* at seed stations by rodents

4 讨论

4.1 啮齿动物对樱桃种子的选择 在研究地,通过对被取食樱桃种子的残片的观察表明:取食樱桃种子的动物是啮齿动物。

尽管啮齿动物对樱桃 2 类种子的搬运率和捕食率无显著差异 (图 2),但野生樱桃种子的消失速率明显较栽培樱桃种子快。这说明啮齿动物对樱桃 2 类种子存在明显的选择。通过野生樱桃与栽培樱桃的比较表明:栽培樱桃比野生樱桃产生较大的果实和种子,二者的种仁却

无明显差异,因而导致野生樱桃的种子收益(种仁重/种子重)显著高于栽培樱桃。我们的研究结果表明,啮齿动物偏爱于收获具有较高收益的野生樱桃种子。可见,种子的潜在价值可决定啮齿动物的收益。这一结果与以前的研究结果类似。在同一树种或相近的类群中,啮齿动物喜好取食、搬运和贮藏有较大价值的大种子^[8,9]。

4.2 啮齿动物对樱桃种子命运及种群更新的作用 在 3 类生境中,啮齿动物对樱桃种子均有较大的捕食压力,因为啮齿动物在小于 10 d 的时间尺度均消耗了所有樱桃种子。春季食物的匮乏可能是造成啮齿动物对樱桃种子有较大的捕食压力。在春季,樱桃为研究地内主要的结果树种,是啮齿动物等在春季的重要食物来源之一。然而由于樱桃种群较小,其果实和种子的产量极为有限,显然难以满足啮齿动物等的利用。且由于春季其他替代食物较少,故樱桃果实和种子面临较大的捕食压力。其他研究也表明食物资源丰富使种子存活增加,并降低捕食压力;而食物资源匮乏则增加动物对种子的捕食压力^[6-8,17]。樱桃种子在释放点的平均存留时间和搬运比例在生境间没有显著差异,因为在春季 3 类生境的食物均较为贫乏。此外,3 类生境啮齿动物种群数量的差异也较小。在同一研究地区,Xiao 等^[8]在原生林、次生林、灌丛和人工林等 4 类生境释放 6 种坚果的研究表明,啮齿动物对种子的捕食压力主要取决于种子的特征,而生境类型间的差异较小。

本文结果发现有 70% 以上的樱桃种子被啮齿动物搬运到它处取食或贮藏,表明啮齿动物可能是樱桃种子扩散的媒介。啮齿动物是否贮藏、扩散樱桃果实和种子尚无报道。在研究地区,小泡巨鼠等鼠种分散贮藏多种坚果,从而促进坚果树种的扩散和种群更新^[7,17,18]。因此,需要进一步研究啮齿动物对樱桃果实及种子的贮藏、扩散。

啮齿动物对野生樱桃种子的选择性捕食和搬运对樱桃种子及果实的进化,以及种群更新能产生重要影响。一方面,野生樱桃在自然选

择下显然需要饱满的种仁来增加种子萌发和幼苗建成以实现种群更新,而种仁的有无对栽培樱桃似乎并无大的作用。另一方面,种子(包括种仁)的变化对依赖动物来扩散种子的植物有重要作用。因为种子的潜在价值决定动物是否取食、搬运和贮藏^[4]。若种子或果实的食用价值较低,它们被动物扩散的机会则降低,因为动物很少选择此类种子或果实。相反,若其食用价值很高,它们则能被许多动物利用,从而增加被扩散的机会。当然,这些种子和果实也需要权衡被捕食和扩散的几率,以及由此产生的代价和收益,这样方可保证物种的存活和种群延续。

综上所述,在都江堰林区,啮齿动物是樱桃地表种子的主要捕食者,它们对樱桃种子的选择性取食和搬运可对野生樱桃的种群更新产生重要影响。然而,动物对樱桃果实和种子的扩散,以及扩散对樱桃种群更新的作用有待于进一步深入研究。

参 考 文 献

- [1] Vander Wall S B , Longland W S . Diplochory : are two seed dispersers better than one . *Trends in Ecology and Evolution* , 2004 , **19** : 155 ~ 161 .
- [2] Vander Wall S B , Kuhn K M , Gworek J R . Two-phase seed dispersal : linking the effects of frugivorous birds and seed-eating rodents . *Oecologia* , 2005 , **145** : 282 ~ 287 .
- [3] Janzen D H . Seed predation by animals . *Annual Review of Ecology and Systematics* , 1971 , **2** : 465 ~ 492 .
- [4] Vander Wall S B . *Food Hoarding in Animals* . Chicago : University of Chicago Press , 1990 .
- [5] Kollmann J , Coomes D A , White S M . Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons , years and sites . *Functional Ecology* , 1998 , **12** : 683 ~ 690 .
- [6] Lu J Q , Zhang Z B . Effects of high and low shrubs on acorn hoarding and dispersal of Liaodong oak *Quercus liaotungensis* by small rodents . *Acta Zoologica Sinica* , 2005 , **51** : 195 ~ 204 .
- [7] Xiao Z S , Zhang Z B , Wang Y S . The Effects of seed abundance on seed predation and dispersal by Rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) . *Plant Ecology* , 2005 , **177** : 249 ~ 257 .
- [8] Xiao Z S , Wang Y S , Harris M K , et al . 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** : 46 ~ 54 .
- [9] Moles A T , Warton D , Westoby M . Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species ? *Ecology* , 2003 , **84** : 3 148 ~ 3 161 .
- [10] 俞德浚 , 陆玲娣 , 谷碎芝等 . 中国植物志第三十八卷 : 被子植物门 , 双子叶植物纲 , 蔷薇科 (三) . 北京 : 科学出版社 , 1986 : 41 ~ 89 .
- [11] Guitian J , Fuentes M , Bermejo T , et al . Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds . *Oikos* , 1992 , **63** : 125 ~ 130 .
- [12] Jordano P . Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb* : patterns and consequences . *Oikos* , 1994 , **71** : 479 ~ 491 .
- [13] Jordano P , Schupp E W . Seed disperser effectiveness : the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb* . *Ecological Monographs* , 2000 , **70** : 591 ~ 615 .
- [14] 陈昌笃 . 都江堰地区——横断山北段生物多样性交汇、分化和存留的枢纽地段 . *生态学报* , 2000 , **20** : 28 ~ 34 .
- [15] 肖治术 , 王玉山 , 张知彬等 . 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* , 2002 , **10** (2) : 163 ~ 169 .
- [16] 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** : 121 ~ 124 .
- [17] Xiao Z S , Zhang Z B , Wang Y S . Impacts of scatter-hoarding rodents on restoration of oil tea *Camellia oleifera* in a fragmented forest . *Forest Ecology and Management* , 2004 , **196** : 405 ~ 412 .
- [18] 肖治术 , 张知彬 , 王玉山 . 小泡巨鼠对森林种子选择和贮藏的观察 . *兽类学报* , 2003 , **23** : 208 ~ 213 .