

凉水自然保护区松鼠贮藏红松种子 距离的初步测量与分析

马建章 戎可 吴庆明 宗诚 王海京 姚志成 彭敏林

(东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040; 呼伦贝尔学院生命科学与化学学院 海拉尔 021008)

摘要: 2006年10月,应用线牌标记红松(*Pinus koreansis*)球果,采用人工放置实验和定点观察相结合的方法,对松鼠(*Sciurus vulgaris*)贮藏红松种子距离进行了初步研究与分析。结果表明,不同放置点的红松球果堆被松鼠发现并捕食的时间不一致,放置在人为干扰较强地点(旅游步道边)的红松球果最后被搬走,但各放置点的红松球果均在放置10 h内全部消失。新球果(2006年)和旧球果(2005年)均被松鼠捕食并贮藏,但松鼠优先选择搬运新球果。实验共放置人工标记的球果110枚,当场被取食的球果8枚,其中花鼠(*Eutamias sibiricus*)当场取食4枚新球果,松鼠当场取食4枚,均为旧球果;其余102枚球果被搬运并贮藏。以放置点为圆心,以300 m为搜索半径,共回收标志球果47枚,回收率为46.1%。

关键词: 松鼠; 红松球果; 贮藏距离

中图分类号: Q958.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2008)03-45-05

Seed Hoarding Distance of *Pinus koreansis* by *Sciurus vulgaris* in Liangshui Nature Reserve

MA Jian-Zhang RONG Ke WU Qing-Ming ZONG Cheng WANG Hai-Jing

YAO Zhi-Cheng PENG Min-Lin

(College of Wildlife Resource, Northeast Forestry University, Harbin 150040;

School of Life Science and Chemistry, Hulunbir College, Hailar 021008, China)

Abstract: We used field observation and manipulated experiment approach to study the hoarding distance of Korean Pine (*Pinus koreansis*) seeds removed by squirrels (*Sciurus vulgaris*) in October, 2006. Total of 110 cones were marked by label and placed in 6 spots, among those cones 8 were eaten and 102 were removed hours and hoarded within 10. Total of 47 removed and hoarded corns were found within a radius of 300 m from the point placed. The results indicated that the location of cone placed had influence on the duration being found, those cones placed in the sites with a high human disturbance (near tourist path) were removed later. New cones (in 2006) and old cones (in 2005) were all predated and hoarded. Squirrels prefer to remove new cones and all the cones were hoarded, but they also removed hoarded old cones partly eaten by *Eutamias sibiricus*.

Key words: Red Squirrels *Sciurus vulgaris*; Korean Pine Cone; Hoarding distance

贮食动物一般会将植物种子或果实搬离母树一段距离后贮藏。从贮食动物的角度考虑,这样做能有效降低贮食密度,避免食物被窃,从而增加了贮食动物在食物短缺季节的重取几率,有利于贮食动物的存活;从植物的角度考

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30470235);

第一作者介绍 马建章,男,中国工程院院士,博士生导师,教授;主要研究方向:野生动物生态与管理学; E-mail: jianzhangma@163.com.

收稿日期:2007-12-10,修回日期:2008-02-28

虑,这样做也有利于植物的成功扩散。研究表明,靠近母树的种子更容易被捕食,同时也面临着来自母树的竞争^[1,2]。贮食动物搬运种子和果实的距离变化很大。鸟类搬运种子和果实的距离较远,常达几千米^[3~6];而啮齿动物搬运种子和果实的距离相对较短,一些松鼠科的种类通常将坚果搬到平均距离为 10~30 m 的贮藏点,一般不超过 100 m^[7,8]。针对红松(*Pinus koreansis*)种子的研究显示,星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)贮藏红松种子的距离最远超过了 4 km^[4,5],日本学者记录到松鼠(*Sciurus vulgaris*)扩散红松种子的最远距离可能达到了 600 m^[8]。

在小兴安岭凉水自然保护区研究松鼠贮食行为时发现,一株母树下会有很多的松鼠前来拜访,其中的部分个体在距离母树较近的地点贮藏红松种子,另一部分松鼠则会将红松球果搬运至超过视线之外(>100 m)的地点进行贮藏,这一现象引起了我们的兴趣。2006 年 10 月,采用线牌标记结合定点放置红松球果的方法研究了松鼠贮藏红松种子的距离,试图揭示凉水自然保护区内松鼠贮藏红松种子的距离及影响松鼠贮藏距离的因素。

1 研究地区概况

野外研究地点为黑龙江凉水国家级自然保护区(128°48'8"~128°55'46"E, 47°07'15"~47°14'38"N)。保护区总面积 6 394 hm²,其中原始红松林面积 2 575 hm²。保护区全境地貌属于低山,地形北高南低,最高峰为岭来东山,海拔 707.3 m,最低海拔为 280 m。相对高差在 100~200 m 之间,平均坡度在 10~15 之间,最大坡度 40°。

保护区地带性植被是红松占优势的针阔混交林。主要乔木树种有红松、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)、冷杉(*Abies holophylla*)、兴安落叶松(*Larix gemlinii*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、榆树(*Ulmus pumila*)、枫桦(*Betula costata*)、白桦(*B. platyphylla*)等;林下灌木主要有忍冬(*Lonicera chrysantha*)、毛榛子(*Corylus heterophylla*)、瘤枝

卫矛(*Sorbaria sorbifolia*)、绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)等;林下草本种类繁多,主要有羊胡苔草(*Carex callitrichos*)、毛缘苔草(*C. campylorhina*)、林间荆(*Eguisetum silvaticum*)及蕨类植物等^[9]。

在凉水自然保护区,共有约 20 种动物取食红松种子,其中松鼠、星鸦、花鼠和普通鳾(*Sitta europaea*)具有分散贮藏红松种子的行为^[3~6]。

2 研究方法

针对松鼠携带红松球果进行贮藏的特点,应用线牌标记红松球果,通过定点放置观察的方法,对松鼠的贮藏距离进行测定。购买的实验用红松球果均为无破损的完整球果,无虫蛀、球果外包装的松油已经凝结,鳞片反翘。具体做法如下:线牌标记中所用的线和牌均为金属,线为普通的细钢丝;金属牌采用铝合金定制,规格为 1.5 cm × 5 cm,一端打孔,正面喷红、蓝、黄、浅蓝等 4 种颜色,并用阿拉伯数字 1~20 为金属牌编号。用约 10 cm 长的钢丝将合金牌固定在红松球果的果柄根部。

放置点均位于原始红松林内,共选定 6 个放置点,采用手持 GPS 进行定位。每 3 个放置点为一组。第 1 组按离干扰源(旅游步道)的远近放置,放置点 1~3 分别为离干扰源 10 m、110 m、210 m 的红松母树下;第 2 组按距松鼠巢树的远近放置,放置点 4~6 分别为距巢树 0 m(巢树为红松母树)、100 m、200 m 的红松母树下。松鼠具有领域性,巢树为领域的核心,松鼠对巢树上的球果保护得最好,离巢树越远,保护的力度越弱,故设立放置组 2,以检验领域性对松鼠贮藏距离的影响。

球果的放置和观察:每个放置点每次放置同种颜色标记的球果 10 枚,其中新、旧球果各 5 枚。新球果为 2006 年当年生的球果,旧球果为 2005 年采摘,已存放一年的球果,二者在颜色和气味上区别明显。隐蔽观察取食红松球果的动物种类及取食情况,待 10 枚球果均被取食或搬运后,再重新放置 10 枚球果,以合金牌上的编号表示放置的先后顺序。

搜索半径的确定:依据 Stapanion 和 Smith 的最优采食理论,确定松鼠的最优搬运距离为 $d = \sqrt{A}$,其中, d 为最优贮藏距离, A 为松鼠领域面积^[10]。根据无线电跟踪数据显示(未发表),凉水自然保护区松鼠的领域面积一般在 8 ~ 12 hm^2 之间,最优贮藏距离在 282 ~ 316 m 之间,因此选取 300 m 作为搜索半径。

贮藏距离的估算:观察显示,松鼠会在发现球果的地点当场处理球果的鳞片,一般会完全剥除球果上反翘的鳞片,露出红松种子。然后开始贮藏行为,即以红松球果为承装种子的载体,贮藏时将球果置于地表,从球果上窃取若干种子,在球果周围寻找到合适的埋藏点后,将种子贮藏于枯落物下面,完成一个贮点的埋藏,然后回到球果处重复上述行为,当松鼠中断埋藏贮点的行为,携带球果离开时,视为本次贮藏结束。而松鼠的整个贮藏过程,就是上述过程的累加。如果将松鼠的贮藏行为看作是一个等间距的累加过程,则松鼠一次贮藏的理论最远距离可用下式估算:

$$HD = \frac{CS \times (CD + CD)}{CHS \times HCH}$$

式中, HD 为贮藏距离, CS 为球果内种子粒数, CD 为球果间距, CCD 为贮点与球果距离, CHS

为贮点内种子粒数, HCH 为每次埋藏贮点数。

球果的搜寻:在放置点处隐蔽观察松鼠的贮藏行为,记录松鼠处理球果的时间、每次贮藏的贮点位置、贮点与球果的距离、每次贮藏时红松球果的间距。待放置点的所有球果均被搬运走后,以各放置点为圆心,以 300 m 为搜寻半径,进行全方位的搜索,并将找到的标记球果用 GPS 定位,确定其与放置点的实际方位和距离。

3 结果与分析

3.1 动物对红松球果的捕食与搬运(表 1)

在 6 个放置点共放置红松球果 120 枚,其中第一放置点第二次放置的 10 枚球果被游人拿走,故有效球果数量 110 枚。110 枚球果中,8 枚球果当场被取食,其中松鼠取食 4 枚,均为旧球果;花鼠当场取食 4 枚,均为新球果;另有 35 枚球果被花鼠部分取食,但仍被松鼠搬运。不同放置点的红松球果堆被松鼠发现并捕食的时间不一致,放置在人为干扰较强地点(旅游步道边)的红松球果最后被搬运走,但各放置点的红松球果均在放置 10 h 内全部消失。新球果(2006 年)和旧球果(2005 年)均被松鼠捕食并贮藏,但松鼠优先选择搬运新球果。

表 1 球果放置点及球果被处理情况

Table 1 The release point of cone and the cone dispersal by animals

	放置点 Release points					
	1	2	3	4	5	6
球果数量(个) Number of cone released	20	20	20	20	20	20
当场取食球果(个) Number of cone eaten by animals	完全取食 0 部分取食 8 (花鼠)	完全取食 0 部分取食 6 (花鼠)	完全取食 3 (花鼠 2, 松鼠 1 旧) 部分取食 5	完全取食 0 部分取食 4 (花鼠)	完全取食 4 (花鼠 1, 松鼠 3 旧) 部分取食 5(花鼠)	完全取食 1 部分取食 7 (花鼠)
搬运球果数量(个) Cones dispersed	10(10)*	20	17	20	16	19
平均消失时间(min) Average disappear time	560 ±12	443 ±13	525 ±19	316 ±17	328 ±8	415 ±12
回收球果数量(个) Cones recovered	1	5	11	16	11	2
回收率 Recovery rate (%)	10	25	64.7	80	68.8	10.5
拜访动物 Predator species	花鼠(取食) 松鼠(搬运) 普通鸚(取食)	花鼠(取食) 松鼠(搬运)	花鼠(取食) 普通鸚(取食) 松鼠(搬运)	松鼠(搬运) 花鼠(取食) 普通鸚(取食)	花鼠(取食) 松鼠(搬运) 普通鸚(取食)	花鼠(取食) 普通鸚(取食) 松鼠(搬运)

* 括号中数字为游人拿走的球果数量。 * The numbers of cones taken by visitors.

球果的拜访者包括松鼠、花鼠、普通鸫,这三种动物均为红松种子的分散贮藏者,但在本次实验中,只有松鼠表现出了分散贮藏的行为,其余两种动物均当场取食红松种子。除巢树下的放置点(放置点 4)外,各放置点球果的最初拜访者均为花鼠,它们在部分去除球果的鳞片后(约 1/6)即开始取食;普通鸫不具备剥除球果鳞片的能力,它们更多的是捡拾松鼠或花鼠遗落在地面的松子。松鼠完全剥除球果鳞片的时间为(277 ± 67) s ($n = 23$),松鼠完全取食球果内松子的平均时间为(2 988 ± 178) s ($n = 4$);花鼠部分剥除球果鳞片的时间为(178 ± 32) s ($n = 49$),花鼠完全取食球果内松子的平均时间为(9 644 ± 266) s ($n = 4$)。独立样本 t 检验表明,松鼠完全处理球果鳞片的时间与花鼠部分处理球果的时间差异显著($t = 10.398, P < 0.05$),松鼠与花鼠完全取食时间存在显著差异($t = -8.415, P < 0.05$)。

3.2 红松球果的贮藏距离 110 枚有效球果中,有 102 枚球果被搬运。以放置点为圆心,以 300 m 为搜索半径,共回收标志球果 47 枚,回收率为 46.1%,表明有超过 50% 的红松球果被搬运到 300 m 以外进行贮藏。各放置点回收率差异显著,位于松鼠巢树下的放置点 4 的回收率高达 80%,而位于旅游步道边的放置点 1 的回收率只有 10%(表 1)。91.5% 的回收球果在距放置点 150 m 以内。平均贮藏距离为(101.59 ± 7.65) m ($n = 47$, 范围:9.8 ~ 267 m)。

实验用红松球果平均含种子(97.0 ± 4.6)粒($n = 30$, 范围:65 ~ 140 粒)。松鼠每次贮藏时球果平均间距为(17.75 ± 1.85) m ($n = 38$, 范围:7.0 ~ 26.7 m),每次贮藏时埋藏的平均贮点数为(3.80 ± 0.35)个($n = 38$, 范围:2 ~ 7 个),每次贮藏时各贮点距球果的平均距离为(3.74 ± 0.24) m ($n = 126$, 范围:0.5 ~ 7.9 m),贮点内平均种子粒数为(3.02 ± 0.11)粒($n = 126$, 范围:1 ~ 16 粒)。理论上松鼠最远贮藏距离为:HD = [97/(3.02 × 3.80)] × (17.8 + 3.74) = 182 m。

3.3 不同放置点对松鼠贮藏距离的影响 为检验各放置组对松鼠贮藏距离的影响,将被搬

运的红松球果与各放置点的距离分为 4 个分布区间,分别是距放置点 0 ~ 100 m, 100 ~ 200 m, 200 ~ 300 m, 300 m 以上。松鼠搬运球果在各分布区间不相同,在 300 m 以内,随距离增加球果数量呈直线减少的趋势(图 1)。单因素方差分析表明,放置组 1(人为干扰组)差异不显著($t = 1.139, P = 0.269 > 0.05$),表明放置点距离人为干扰远近对松鼠的贮藏距离无影响;放置组 2(巢树组)差异不显著($t = -0.446, P = 0.662 > 0.05$),表明放置点距巢树距离对松鼠贮藏距离无影响。

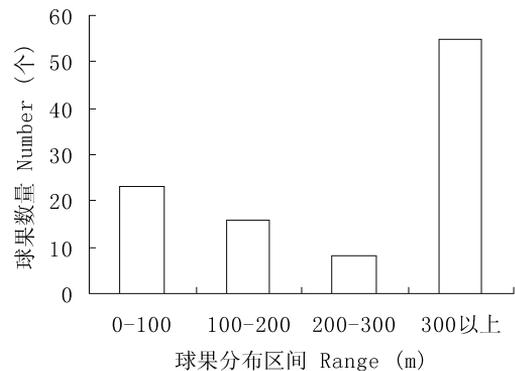


图 1 被搬运球果分布图

Fig. 1 Dispersal distance of cones

4 讨论

本次研究中,有超过 50% 的红松球果被搬运到距离放置点 300 m 以远的地方贮藏,表明对松鼠的贮藏能力需要重新认识。Elliott 曾报道,北美灰松鼠(*S. carolinensis*)搬运球果的距离与球果中的种子粒数有关^[11],它们倾向于将种子粒数多的松果搬运到更远的距离。红松球果中含有的种子数量多,埋藏的贮点数目也将增多,理论上将增加松鼠的贮藏距离,但这种理论数值也只有 180 m 左右,与实际中观察到的距离相去甚远。Stapanian 和 Smith 则认为巢区面积是搬运距离的决定因素^[10],即松鼠的贮藏距离最远在 300 m 左右,与实际观察结果也不符合。我们参考了这一推论,并设计了松鼠巢树放置组,单因素方差分析表明,其对松鼠贮藏距离没有显著影响。同时进行的旅游步道放置

组表明,旅游活动等人为干扰类型并不是决定松鼠贮藏距离的因素。考虑到松鼠贮藏红松种子是冬季生存所必需,将超过半数的红松种子贮藏到 300 m 之外,无疑将增加其冬季重取的能量消耗和增加暴露给天敌的危险,同样不符合最优采食理论^[12]。

排除了上述解释,我们推测,松鼠远距离搬运球果的现象可能与红松林内的人工采摘球果行为有关。由于人为采摘了绝大部分的红松球果,造成松鼠领域中的球果数量不足甚至绝收,迫使松鼠到其领域外的地点去搜寻球果,然后运回到其领域内进行贮藏。据 Ognev 报道,前苏联出现过由于食物缺乏导致的松鼠大规模迁徙,迁徙距离甚至超过了 100 km^[13],考虑到松鼠具有如此强的运动能力,超过 300 m 的搬运距离就很正常了。至于松鼠的贮藏距离最远能达到多少,则要结合松鼠种群生态学研究才能给以解答。而超过 50% 的红松球果被搬运到 300 m 之外,是否表明有超过半数的松鼠因人工采摘球果而致食物不足?值得进一步研究。

此外,松鼠的贮藏方式和贮食生境选择性可能是决定贮藏距离的一个主要因素。因为松鼠采用携带球果分次分散埋藏的方式贮食,并且松鼠对贮藏生境具有选择性,偏爱在郁闭度较高的常绿针叶林内贮食^[14,15]。在贮藏的过程中,可能会遇到大面积的不适宜生境,如人工落叶松林,导致其贮藏距离的增加。事实上,凉水自然保护区的生境斑块化非常明显,一般山脊或山坡上部为原始红松母树林,山坡中下部多为针阔混交林、人工落叶松林和次生白桦山杨林,山脚为云、冷杉林。而这种斑块化是 20 世纪人工采伐造成的。可以说,无论是那种原因,人为因素对松鼠贮藏距离的增加都产生了影响。

限于实验条件,那些被搬运到 300 m 以外的红松球果未被搜寻,松鼠的最远贮藏距离究竟为何?还需要进一步的研究。我们推测,由于林区内人工采摘红松球果因素的持续存在,

可能会使松鼠的贮藏距离达数公里远。

致谢 野外研究工作曾得到凉水自然保护区宣立峰、刘吉春、李文友等同志的全力帮助,深表感谢。

参 考 文 献

- [1] 蒋志刚. 动物贮食行为及其生态学意义. 动物学杂志, 1996, **31**(3): 47 ~ 49.
- [2] 蒋志刚. 贮食过程中的优化问题. 动物学杂志, 1996, **31**(4): 54 ~ 58.
- [3] 鲁长虎. 星鸦的贮食行为及其对红松种子的传播作用. 动物学报, 2002, **48**(3): 317 ~ 321.
- [4] Hutchins H E, Hutchins S A, Liu B. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koreansis*) regeneration dynamics. *Oecologia*, 1996, **107**(9): 120 ~ 130.
- [5] 鲁长虎, 刘伯文, 吴建平. 阔叶红松林中星鸦和松鼠对红松种子的捕食和传播. 东北林业大学学报, 2001, **29**(5): 96 ~ 98.
- [6] 粟海军, 马建章, 宗诚. 四种昼行性动物取食和贮藏红松种子的行为比较. 动物学杂志, 2007, **42**(2): 10 ~ 16.
- [7] Hayashida M. Seed dispersal by red squirrels and subsequent establishment of Korean pine. *For Ecol Manage*, 1989, **28**: 115 ~ 129.
- [8] Miyaki M. Seed dispersal of the Korean Pine by red squirrels. *Ecol Res*, 1987, **2**: 147 ~ 157.
- [9] 马建章, 刘传照, 张鹏. 凉水自然保护区研究. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1993.
- [10] Stapanian M A, Smith C E. Density-dependent survival of scatter-hoarded nuts: An experimental approach. *Ecology*, 1984, **65**: 1387 ~ 1396.
- [11] Elliott H. hoarding behavior of a central-place forager: field test of theoretical predictions. *Am Nat*, 1988, **131**: 159 ~ 174.
- [12] 蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社, 2004, 120 ~ 123.
- [13] Lurz P W, John M L. *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*, 2005, **769**: 1.
- [14] 马建章, 宗诚, 吴庆明等. 凉水自然保护区松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 贮食生境选择. 生态学报, 2006, **26**(11): 3542 ~ 3548.
- [15] 宗诚, 陈涛, 马建章等. 凉水自然保护区松鼠和星鸦贮食生境选择差异. 兽类学报, 2007, **27**(2): 105 ~ 111.