

贮藏点深度、大小及基质含水量对花鼠找寻红松种子的影响

刘长渠¹, 王振宇², 易现峰^{2,3}, 杨月琴^{1*}

(1 河南科技大学农学院, 洛阳 471003) (2 江西师范大学生命科学院, 南昌 330022)

(3 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)

摘要: 2012年8–10月, 在黑龙江省伊春市带岭林业局东方红林场, 通过人工围栏控制实验, 研究了贮藏点深度、大小及基质含水量对花鼠找寻红松种子的影响。发现: (1) 埋藏深度显著影响花鼠对贮藏点的找寻率, 埋藏深度为1 cm和2 cm的找寻率显著高于4 cm和6 cm。(2) 埋藏点大小对花鼠发现种子也有显著影响, 埋藏点越大, 花鼠发现贮藏点的比例越高。(3) 高的基质含水量利于花鼠找寻贮藏点。结果表明, 围栏条件下食物贮藏点深度、大小及基质含水量的改变能显著影响花鼠对贮藏点的找寻。

关键词: 花鼠; 埋藏深度; 埋藏点大小; 基质含水量; 贮藏点找寻

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2016) 01–0072–05

Effects of cache depth, cache size and soil moisture on cache discovery of *Pinus koraiensis* seeds by *Tamias sibiricus*

LIU Changqu¹, WANG Zhenyu², YI Xianfeng^{2,3}, YANG Yueqin^{1*}

(1 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China)

(2 College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China)

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

Abstract: Scatter-hoarders usually establish their caches containing one or several seeds across a wide area within their home range. Olfaction plays an important role in cache recovery by scatter-hoarding rodents. The depth and size of caches and water content of cache substrates are believed to affect seed odor emission and thus olfactory cues to food hoarding animals. We conducted enclosure experiments to study the effects of cache depth, cache size and soil moisture on cache discovery of *Pinus koraiensis* seeds by *Tamias sibiricus* in Dongfanghong Forest Dailing District of Heilongjiang Province during August–October, 2012. We found that: (1) The proportions of seed cache discoveries were reduced with the increase of burial depth; seeds buried at 1 cm and 2 cm deep were more likely to be discovered by *T. sibiricus* than were those at 4 cm and 6 cm. (2) Seed cache recovery rates were also significantly affected by cache sizes; large-sized caches were more likely to be discovered by *T. sibiricus* than were small ones. (3) High substrate water content facilitated small rodents discovery of the artificial caches. Our results suggest that *T. sibiricus* rely on olfaction to discover buried seeds under the artificial enclosures and olfaction might play an important role in finding their natural caches. Future work should consider seed odor emission under different substrate conditions.

Key words: Cache depth; Cache discovery; Cache size; Soil moisture; *Tamias sibiricus*

在许多森林生态系统中, 啮齿动物通过集中贮藏 (larder-hoarding) 和/或分散贮藏 (scatter-hoarding) 两种方式贮藏食物, 以应对未来食物资源短缺 (Smith and Reichman, 1984; Vander Wall,

1990)。贮食动物快速有效地找回分散贮藏的食物对其生存和繁衍至关重要 (Vander Wall and Jenkins, 2003; Vander Wall and Briggs, 2006)。研究表明, 视觉与空间记忆、嗅觉和随机探索等是贮食

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31470113) 和农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室开放课题 (ChineseIPM1404)

作者简介: 刘长渠 (1986–), 男, 硕士研究生, 主要从事动植物关系研究. E-mail: changqu1986@163.com

收稿日期: 2015–03–05; **修回日期:** 2015–10–24

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: yangyq@nwipb.ac.cn

动物找回分散贮藏食物的重要方式 (Vander Wall, 1998; 肖治术和张知彬, 2004)。星鸦 (*Nucifraga multipunctata*) 能够利用空间记忆找回埋藏的食物 (Vander Wall, 1982), 而嗅觉在啮齿动物找寻贮藏点的过程中具有重要作用。动物对食物贮藏点的找寻还常常受到众多环境因素干扰 (Vander Wall, 2000, 2003)。潮湿环境下贮藏点的气味信号会增强, 黄松花鼠 (*Tamias amoenus*) 更容易找到贮藏的食物 (Vander Wall, 1998); 而在干燥基质中, 美洲飞鼠 (*Glaucomys valans*) 只能发现少部分埋藏的美洲榛 (*Corylus americana*) 种子 (Winterrowd and Weigl, 2006)。张洪茂和张知彬 (2007) 的研究也表明: 包埋处理后, 减弱嗅觉信号, 岩松鼠找寻胡桃楸 (*Juglans mandshurica*) 种子的比例显著降低。这些研究表明, 气味信号变化显著影响啮齿动物对贮藏点的找寻 (Vander Wall, 1995a, 1998, 2000)。

Vander Wall (1993a, 1995a, 1998, 2000) 在内华达干旱条件下 (沙漠) 的研究表明: 基质含水量对鼠类找寻食物有显著影响。而在湿润半湿润气候条件下, 基质含水量对啮齿动物找寻食物有何种影响, 尚缺少实验证据 (Yi *et al.*, 2013)。为此, 本研究以小兴安岭地区常见的花鼠 (*Tamias sibiricus*) 为研究对象, 在人工围栏条件下研究贮藏点深度、大小及基质含水量对花鼠找寻红松种子的影响。本项目旨在阐明种子气味信号在动物找寻贮藏食物过程中的作用, 揭示植物种子与贮食动物间的化学通讯机制, 进一步丰富种子扩散生态学及协同进化理论。

1 研究方法

1.1 研究区域和研究对象

本研究于 2012 年 9 月在黑龙江省伊春市带岭林业局东方红林场进行。该林场位于黑龙江省东北部, 小兴安岭南坡 (东经 128°57'16" - 129°17'50", 北纬 46°50'8" - 46°59'20"), 以低山地为主, 多为缓坡。最高海拔 1 050 m, 最低海拔 250 m。全年平均气温 1.4℃, 月平均最低气温 -19.4℃, 极端气温 -40℃ (1 月上旬); 月平均最高气温 20.9℃ (7 月), 极端气温 37℃。年 ≥10℃ 积温 2 156℃。年降水量平均为 660 mm, 全年无霜期 115 d。常见树种为白桦 (*Betula platyphylla*)、胡桃楸 (*Juglans*

mandshurica)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、红松 (*Pinus koraiensis*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、黄柏 (*Phellodendron amurese*) 和槭树 (*Acer mono*) 等。树冠下方有平榛 (*Corylus heterophylla*)、毛榛 (*Corylus mandshurica*)、五味子 (*Fructus schisandrae*) 和刺五加 (*Acanthopanax senticosus*) 等灌丛。小型啮齿动物有大林姬鼠 (*Apodemus peninsulae*)、棕背鼯 (*Clethrionomys rufocanus*)、花鼠 (*Tamias sibiricus*) 和红松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 等 (焦广强等, 2011; Liu *et al.*, 2013)。

花鼠属于啮齿目 (Rodentia) 松鼠科 (Sciuridae) 花鼠属 (*Tamias*), 成年个体体长约 11 - 15 cm, 尾长 9 - 12 cm, 体重 70 - 120 g, 多以林木坚果或种子等为食。研究区域内, 布置活捕笼 (25 cm × 11 cm × 9 cm) 100 个 (10 × 10, 笼间距 5 m) 以花生为诱饵捕捉花鼠。将所捕花鼠逐一称重编号, 单独饲养于饲养笼 (50 cm × 35 cm × 20 cm), 内放适量木屑和棉花保暖。提供充足的红松种子和花生等食物和饮水, 饲养房昼夜平均气温约 20℃, 光周期 (白天 16 h, 夜间 8 h)。饲养一周后用于实验。

1.2 实验方法

1.2.1 围栏设计

在研究地区, 建立 9 个室内围栏 (120 cm × 50 cm × 60 cm); 围栏底部 15 cm 处插入一木工板, 置于 6 根立柱上, 形成夹层, 不留缝隙。木工板上均匀的钻出 18 个圆孔, 用于插挂玻璃杯 (杯子高 8 cm, 直径 5 cm), 杯中装满沙子后与木板平齐。木工板上部空间供花鼠活动 (图 1)。

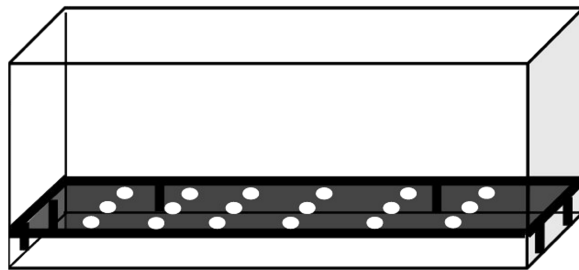


图 1 室内围栏示意图

Fig. 1 Illustration of indoor enclosure

1.2.2 实验设计与实验步骤

选用红松种子用于实验, 红松隶属松柏目 (*Pinales*) 松科 (*Pinaceae*) 松属 (*Pinus*)。实验种子采集于研究区域, 种子特征参数详见于飞等

(2011)。

实验一, 埋藏深度对花鼠找寻贮藏点的影响: 围栏内 18 个杯子装满沙子 (含水量约为 8%, 参照林中随机取得土壤样本相对湿度的平均值), 选择 16 个杯子平均分为 4 组, 每组随机设埋藏深度 1 cm、2 cm、4 cm、6 cm, 杯中各埋入 1 粒松子; 剩余 2 个杯子不做处理。放入 1 只实验鼠, 实验鼠均已饥饿处理 12 h, 2-3 h 后统计花鼠发现红松种子埋藏点的情况, 共 18 只成年花鼠 (4 ♂, 14 ♀, 平均体重 (mean ± SE): (74.82 ± 3.01) g 个体用于实验。

实验二, 贮藏点大小对花鼠找寻种子的影响: 围栏内 18 个杯子装满沙子 (含水量约为 8%), 选择 16 个杯子平均分为 4 组, 每组埋藏红松种子的数量设为 1 粒、2 粒、3 粒、4 粒, 埋藏深度 2 cm (模拟野外花鼠食物贮藏点的深度), 剩余 2 个杯子不做处理。放入 1 只实验鼠, 2-3 h 后统计花鼠发现红松种子埋藏点的情况, 共 27 只成年花鼠 (6 ♂, 21 ♀, 平均体重 (mean ± SE): (75.16 ± 2.10) g 个体用于实验。

实验三, 基质含水量对花鼠找寻贮藏点的影响: 将围栏内 18 个杯子分为两组, 参照林中随机取得土壤样本的相对湿度 (Yi *et al.*, 2013) 分别装入含水量约为 3% 和 14% 的沙子作为埋藏基质。模拟野外花鼠贮藏食物深度 (约 2 cm), 每个杯子内埋藏 1 粒红松种子。放入 1 只实验鼠, 2-3 h 后统计花鼠对两种埋藏点的挖掘比例。共 27 只成年花鼠 (6 ♂, 21 ♀, 平均体重 (mean ± SE): (75.16 ± 2.10) g 个体用于实验。

1.3 统计与分析

采用 SPSS for Windows (Version 16.0) 软件对实验数据进行统计分析。由于实验中雄性花鼠样本量少, 将雌雄花鼠样本合并分析。贮藏点发现率 (%) 经反正弦转换, 采用 One-way ANOVA 分析花鼠发现不同埋藏深度、大小及基质含水量贮藏点的概率是否有显著差异。

2 结果

当人工埋藏点深度为 1 cm、2 cm、4 cm 和 6 cm 时, 花鼠发现贮藏点的比例为 94.4% ± 3.2%、80.6% ± 7.2%、16.7% ± 5.7% 和 15.3% ± 5.8% (mean ± SE, $n = 18$) (图 2A)。随着埋藏

点深度增加, 花鼠发现贮藏点的比例逐渐降低 ($F = 44.413$, $df = 3$, $P < 0.01$)。组间两两比较表明, 埋藏点深度为 1 cm 和 2 cm 时种子被发现的比例明显高于 4 cm 和 6 cm ($P < 0.01$)。当人工埋藏点内种子为 1 粒、2 粒、3 粒和 4 粒时, 花鼠对红松种子的找寻率分别为: 36.1% ± 6.5%、30.6% ± 4.9%、36.1% ± 5.6% 和 63.0% ± 4.5% (mean ± SE, $n = 27$) (图 2B)。随着贮藏点大小的增加, 花鼠的找寻率显著升高 ($F = 7.253$, $df = 3$, $P < 0.01$)。组间比较表明: 花鼠对 4 粒红松种子贮藏点的找寻率分别高于 1 粒、2 粒和 3 粒 ($P < 0.01$)。在低含水量和高含水量基质中, 花鼠对贮藏点的找寻率分别为 45.3% ± 6.2% 和 74.4% ± 4.6% (mean ± SE, $n = 27$) (图 2C), 差异显著 ($F = 13.956$, $df = 1$, $P < 0.01$), 贮藏点的基质含水量高有利于花鼠找寻人工埋藏的种子。

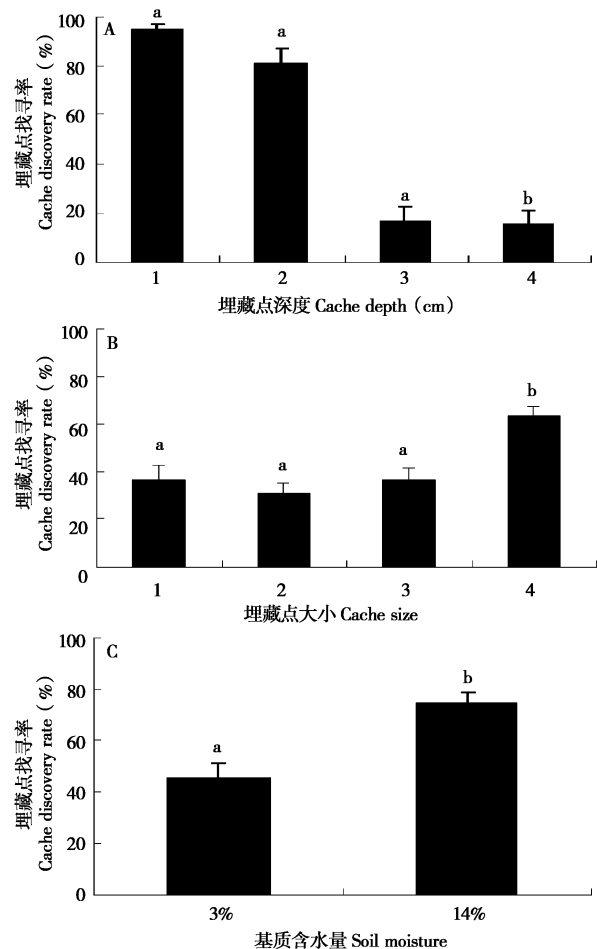


图2 人工埋藏深度、大小以及含水量对花鼠找寻种子的影响
Fig. 2 Effects of cache depth, cache size and water content of substrate on seed discovery by *Tamias sibiricus*

3 讨论

研究结果表明，花鼠发现贮藏点的比例与埋藏深度呈显著负相关，与种子数量和基质含水量呈显著正相关。分散贮食动物可以通过嗅觉、视觉、空间记忆或探索性挖掘等多种方式来重新找回贮藏的食物 (Vander Wall, 2000; Clarke and Kramer, 2003; Winterrowd and Weigl, 2006; Steele and Bugdal, 2011); 啮齿动物主要靠嗅觉来找寻食物贮藏点 (Stapanian and Smith, 1978; Vander Wall, 1990, 1998; 蒋志刚, 1996; 张洪茂和张知彬, 2007), 食物贮藏点所散发的化学信号强弱对依赖嗅觉找寻食物的动物有显著影响, 埋藏深的食物因气味信号减弱而不易被发现。随着贮藏点深度增加, 雌性小泡巨鼠 (*Leopoldamys edwardsi*) 和花鼠找到埋藏种子的难度加大 (肖治术和张知彬, 2004; 张洪茂和张知彬, 2006)。花鼠依靠嗅觉找寻种子的能力有限, 埋藏点深度超过 4 cm 时找回率明显下降。这可能与不同埋藏深度下种子气味散发特征有关。种子埋藏深度增加, 气味信号不易散发, 减弱了花鼠的嗅觉信号 (Vander Wall, 2003)。

本研究结果显示, 在相同埋藏深度条件下, 花鼠对大贮藏点 (4 粒) 的种子发现率显著高于小贮藏点 (1 粒、2 粒、3 粒)。由于大贮藏点中含有较多的种子, 能散发出较强的气味信号 (Johnson and Jorgensen, 1981), 有助于啮齿动物找寻贮藏点 (蒋志刚, 1996)。Vander Wall (1993a) 的研究认为, 在一定深度范围内, 啮齿动物发现较大食物贮藏点的概率通常高于较小的食物贮藏点。张洪茂和张知彬 (2006) 通过围栏实验同样证实, 花鼠发现向日葵种子的比例随埋藏点大小的增加而增加。这些研究表明, 贮藏点内种子数量增加, 可能为鼠类提供较强烈的嗅觉信号, 有助于其找寻贮藏点 (Rusch, 2011)。

花鼠在高含水量基质中对种子的找回率显著高于低含水量基质。贮藏点含水量改变可能影响花鼠的嗅觉信号, 从而影响其找寻食物的能力 (Vander Wall, 1994, 1995b; Vander Wall and Joyner, 1998; Yi *et al.*, 2013)。Vander Wall (1995b, 1998) 的研究表明, 干旱地区沙土湿度改变对啮齿动物成功找回贮藏点有明显的影

响; 湿度低, 找回率低。近期的一些研究还表明, 种子含水量不同也可以影响动物的嗅觉信号 (Hollander *et al.*, 2012; Paulsen *et al.*, 2013)。种子含水量高, 其内的挥发性物质释放量提高 (Jorgensen, 2001; Paulsen *et al.*, 2013), 使得贮藏点散发出较强烈的气味信号, 利于动物的找寻 (Johnson and Jorgensen, 1981; Vander Wall, 1993b; Paulsen *et al.*, 2014)。

我们的研究表明, 室内围栏条件下花鼠可能主要依靠嗅觉来发现和找寻埋藏的红松种子。无论在干旱条件下, 还是在湿润条件下; 埋藏点深度、大小和含水量等因素可能都是通过改变种子气味信号的强弱而影响花鼠找寻贮藏点。然而, 嗅觉信号对于同类啮齿动物贮食者和非贮食者的影响是相同的, 仅依靠嗅觉信号强弱找寻食物不能体现出食物贮藏的优势 (Vander Wall and Jenkins, 2003; Vander Wall *et al.*, 2006), 贮食者有可能通过特殊的气味信号来找寻食物。因此, 今后的研究应该放在埋藏基质如何调节种子挥发性气体组分的释放特征, 以及种子特异挥发性组分信号的强弱对鼠类找寻食物的影响上。

参考文献:

- Clarke M F, Kramer D L. 1994. Scatter-hoarding by a larder-hoarding rodent: intraspecific variation in the hoarding behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Animal Behaviour*, **48** (2): 299 - 308.
- Hollander J L, Vander Wall S B, Longland W S. 2012. Olfactory detection of caches containing wildland versus cultivated seeds by granivorous rodents. *Western North American Naturalist*, **72** (3): 339 - 347.
- Johnson T K, Jorgensen C D. 1981. Ability of desert rodents to find buried seeds. *Journal of Range Management*, **34** (4): 312 - 314.
- Jiang Z G. 1996. How animals recover their stored food? *Chinese Journal of Zoology*, **31** (6): 47 - 50. (in Chinese)
- Jiao G Q, Yu F, Niu K K, Yi X F. 2011. Effects of intra-and inter-specific interference competition on scatter-hoarding behavior of Siberian chipmunk (*Eutamias sibiricus*) in semi-natural enclosures. *Acta Theriologica Sinica*, **31** (1): 62 - 68. (in Chinese)
- Jorgensen E E. 2001. Emission of volatile compounds by seeds under different environmental conditions. *American Midland Naturalist*, **145** (2): 419 - 422.
- Liu C Q, Liu G L, Shen Z, Yi X F. 2013. Effects of disperser abundance, seed type, and interspecific seed availability on dispersal distance. *Acta Theriologica*, **58** (3): 267 - 278.
- Paulsen T R, Colville L, Kranner I, Daws M I. 2013. Physical dor-

- mancy in seeds: a game of hide and seek? *New Phytologist*, **198** (2): 496–503.
- Paulsen T R, Högstedt G, Thompson K, Vandvik V, Eliassen S. 2014. Conditions favouring hard seededness as a dispersal and predator escape strategy. *Journal of Ecology*, **102** (6): 1475–1484.
- Rusch U D. 2011. Scatter-hoarding in *Acomys subspinosus*: the roles of seed traits, seasonality and cache retrieval. MSc Thesis. University of Stellenbosch.
- Smith C C, Reichman O J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15** (1): 329–351.
- Stapanian M A, Smith C C. 1978. A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, **59** (5): 884–896.
- Steele M A, Bugdal M, Yuan A, Bartlow A, Buzalewski J, Lichti N, Swihart R. 2011. Cache placement, pilfering, and a recovery advantage in a seed-dispersing rodent: Could predation of scatter hoarders contribute to seedling establishment? *Acta Oecologica*, **37** (6): 554–560.
- Vander Wall S B, Briggs J S, Jenkins S H, Kuhn K M, Thayer T C, Beck M J. 2006. Do food-hoarding animals have a cache recovery advantage? Determining recovery of stored food. *Animal Behaviour*, **72** (1): 189–197.
- Vander Wall S B. 1982. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Animal Behaviour*, **30** (1): 84–94.
- Vander Wall S B. 1990. Food Hoarding in Animals. Chicago: University of Chicago Press.
- Vander Wall S B. 1993a. A model of caching depth: implications for scatter hoarders and plant dispersal. *American Naturalist*, **141** (2): 217–232.
- Vander Wall S B. 1993b. Seed water content and the vulnerability of buried seeds to foraging rodents. *American Midland Naturalist*, **129** (2), 272–281.
- Vander Wall S B. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology*, **75** (7): 1911–1926.
- Vander Wall S B. 1995a. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. *Oikos*, **74** (3): 533–537.
- Vander Wall S B. 1995b. Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds. *Journal of Mammalogy*, **76** (3): 851–856.
- Vander Wall S B. 1998. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology*, **79** (1): 233–241.
- Vander Wall S B, Joyner J W. 1998. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*, **76** (1): 154–162.
- Vander Wall S B. 2000. The influence of environmental conditions on cache recovery and cache pilferage by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology*, **11** (5): 544–549.
- Vander Wall S B. 2003. How rodents smell buried seeds: a model based on the behavior of pesticides in soil. *Journal of Mammalogy*, **84** (3): 1089–1099.
- Vander Wall S B, Jenkins S H. 2003. Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior. *Behavioral Ecology*, **14** (5): 656–667.
- Winterrowd M F, Weigl P D. 2006. Mechanisms of cache retrieval in the group nesting southern flying squirrel (*Glaucomys volans*). *Ethology*, **112** (11): 1136–1144.
- Xiao Z S, Zhang Z B. 2004. Effects of seed species and burial depth on seed recovery by female adult Edward's long-tailed rats. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (4): 311–314. (in Chinese)
- Xiao Z S, Zhang Z B. 2004. Effects of seed species and burial depth on seed recovery by female adult Edward's long-tailed rats. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (4): 311–314. (in Chinese)
- Yi X F, Liu G Q, Steele M A, Shen Z, Liu C Q. 2013. Directed seed dispersal by a scatter-hoarding rodent: the effects of soil water content. *Animal Behaviour*, **86** (4): 851–857.
- Yu F, Niu K K, Lu H Q, Yi X F. 2011. Effects of small rodents on seed dispersal of five tree species in Xiaoxing'an mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, **39** (1): 11–13. (in Chinese)
- Zhang H M, Zhang Z B. 2006. Effects of soil depth, cache spacing and cache size of sunflower (*Helianthus annuus*) seeds on seed discovery by Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus senescens*). *Acta Theriologica Sinica*, **26** (4): 398–402. (in Chinese)
- Zhang H M, Zhang Z B. 2007. Key factors affecting the capacity of David's rock squirrels (*Sciurotamias davidianus*) to discover scatter-hoarded seeds in enclosures. *Biodiversity Science*, **15** (4): 329–336. (in Chinese)
- 于飞, 牛可坤, 吕浩秋, 易现峰. 2011. 小型啮齿动物对小兴安岭5种林木种子扩散的影响. *东北林业大学学报*, **39** (1): 11–13.
- 肖治术, 张知彬. 2004. 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
- 张洪茂, 张知彬. 2006. 埋藏点深度, 间距及大小对花鼠发现向日葵种子的影响. *兽类学报*, **26** (4): 398–402.
- 张洪茂, 张知彬. 2007. 围栏条件下影响岩松鼠寻找分散贮藏核桃种子的关键因素. *生物多样性*, **15** (4): 329–336.
- 蒋志刚. 1996. 动物怎样找回贮藏的食物? *动物学杂志*, **31** (6): 47–50.
- 焦广强, 于飞, 牛可坤, 易现峰. 2011. 种内及种间干扰对围栏内花鼠分散贮藏行为的影响. *兽类学报*, **31** (1): 62–68.