

凉水自然保护区松鼠与星鸦对红松种子 分散贮藏的特征分析

宗诚^① 刘凯^① 马建章^{①*} 宣立锋^② 吴庆明^①

(① 东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040; ② 黑龙江凉水国家级自然保护区 伊春 153106)

摘要: 2005年9月30日~10月8日在凉水保护区,通过野外分层抽样和系统抽样调查松鼠(*Sciurus vulgaris*)和星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)的贮点特征,初步估算了主要生境内的贮食密度和贮藏量。松鼠贮点的平均大小为(3.02±0.11)粒,平均深度为(2.67±0.08)cm;星鸦贮点的平均大小为(3.21±0.22)粒,平均深度为(2.73±0.15)cm。松鼠、星鸦的贮点大小和深度均无显著差异。原始红松林内的贮食密度和贮食量最大,这和松鼠的贮食行为密切相关。保护区内贮食动物的贮食总量为(11 876 757±812 304)粒,其中松鼠的贮食量为(8 686 312±683 360)粒,星鸦的贮食量为(3 190 444±410 377)粒。动物的贮食行为是影响红松天然更新的重要因子之一,对红松的天然更新有重要意义。

关键词: 松鼠;星鸦;贮食量;红松种子

中图分类号:Q958.1 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2007)03-14-06

The Hoarding Site Character of *Sciurus vulgaris* and *Nucifraga caryocatactes* in Liangshui Nature Reserve

ZONG Cheng^① LIU Kai^① MA Jian-Zhang^{①*} XUAN Li-Feng^② WU Qing-Ming^①

(① College of Wildlife Resource NEFU, Harbin 150040; ② Liangshui National Nature Reserve, Yichun 153106, China)

Abstract: The hoarding site characteristic and cache quantity of Squirrels (*Sciurus vulgaris*) and Eurasian Nutcrackers (*Nucifraga caryocatactes*) were investigated in Liangshui Nature Reserve during September 30th to October 8th in 2005. The average cache size of Squirrels was 3.02±0.1 and the depth was 2.67±0.08 cm; the average cache size and depth of Eurasian Nutcrackers was 3.21±0.22 and 2.73±0.15 cm respectively. No significant difference in cache size and depth was showed between Squirrels and Eurasian Nutcrackers. The cache density and cache quantity by Squirrels were most found in primal Korean Pine forest. The hoarding quantity of Squirrels and Eurasian Nutcrackers was 8 686 312±683 360 and 3 190 444±410 377 in the whole Nature Reserve yearly. The total hoarding quantity by the two species was 11 876 757±812 304. The hoarding behavior of Squirrels and Eurasian Nutcrackers would influence on the natural regeneration of Korean Pines.

Key words: *Sciurus vulgaris*; *Nucifraga caryocatactes*; Hoarding site character; Korean Pine seeds

贮食行为是动物采食行为的特化,是动物在资源丰富时期把食物贮藏起来,以供资源短缺时期食用的行为^[1]。动物对植物种子贮藏的同时又促进了植物的扩散。分布于我国东北林区的红松(*Pinus koraiensis*)其最重要的生态学特性之一,是它的天然更新对动物的依赖性^[2]。

基金项目 国家自然科学基金项目(No.30470235);

* 通讯作者, E-mail: jianzhangma@163.com;

第一作者介绍 宗诚,男,博士研究生,讲师;主要研究方向:野生动物生态学; E-mail: moredonkey@126.com

收稿日期 2006-11-14, 修回日期 2007-03-09

红松球果成熟时鳞片反翘,但种子不能自行从球果上脱落,加之红松种子大而无翅,无法借助风力传播,必须依靠贮食动物才能完成扩散过程^[3]。在原始红松林内,松鼠(*Sciurus vulgaris*)和星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)是主要的红松种子分散贮藏者^[4~8]①,普通鸦(*Sitta europaea*)偶尔会在红松种子丰产的年份分散贮藏红松种子^[4~9],它们的贮藏行为有利于红松的天然更新;而花鼠(*Eutamias sibiricus*)和大林姬鼠(*Apodemus peninsulae*)则在巢穴中集中贮藏红松种子,其贮藏行为对红松的天然更新没有直接作用^[8]。目前的研究集中在对单种动物贮食特征的描述上,缺乏对红松种子命运的深入跟踪报道。尤其是在贮食动物同域分布的小兴安岭红松针阔混交林中,尚缺乏对贮食动物贮食特征差异的定量比较分析。本研究拟从松鼠和星鸦所贮藏的红松种子的细部特征差异入手,应用大面积分层抽样技术,比较松鼠和星鸦的贮食特征差异,从而为进一步明确它们的贮食行为在红松天然更新中的作用积累基础资料。

1 研究地概况

野外研究地点为黑龙江凉水国家级自然保护区(128°48′08″~128°55′46″E,47°07′15″~47°14′38″N)。保护区总面积6394 hm²,其中原始红松林面积2575 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100~200 m,平均坡度10~15°,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,分为山地和谷地植被两大类。主要乔木树种有红松、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)、冷杉(*Abies jezoensis*)、兴安落叶松(*Larix gemlini*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、榆树(*Ulmus propinqua*)、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*

dahuricum)、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*)、林间荊(*Equisetum silvaticum*)及蕨类植物等^[10]。

2 研究方法

2.1 抽样调查法 外业调查主要采用样方法,采用分层抽样和系统抽样结合的方法调查保护区内松鼠和星鸦的贮点及其特征,并记录样方的相关生态因子。具体做法如下:在保护区随机布设18条样线,样线单侧宽40 m,每隔200 m设立20 m×20 m的大样方,并在大样方内随机设置4个2 m×2 m的小样方,在小样方内小心移除地表的枯落物,记录落叶层下贮点的数量并测量其特征参数和相关生境因子,然后将贮点的种子取出用密封袋独立保存,以便进行后续的实验室处理,确定该贮点的贮藏动物种类。本次实验共调查大样方365个,小样方1463个,其中有贮点的大样方170个。共获得贮点354个,其中松鼠埋藏的贮点263个,星鸦埋藏的贮点91个。

2.2 贮食生境划分 根据凉水自然保护区森林调查资料及实地观察将调查的生境分为8种主要类型。

①原始红松林(2575 hm²):在树种组成中,红松的蓄积量占林分蓄积量的45%以上;

②针叶混交林(1008 hm²):针叶树种(包括云杉、冷杉、红松)蓄积量占林分蓄积总量的65%以上,同时单种针叶树种的蓄积量不足30%;

③阔叶混交林(773 hm²):阔叶树种(包括水曲柳、胡桃楸、黄檗、山柎(*Populus davidiana*)、枫桦、榆树、椴树(*Tilia mandshurica*)、色木(*Acer mono*))的蓄积总量合计占林分蓄积的65%以上;

④针阔混交林(818 hm²):达不到上述三种标准的其他原生红松林型,均称为针阔混交林;

① 宗诚.凉水自然保护区松鼠贮藏红松种子行为观察.东北林业大学硕士论文.2004.6.

⑤人工针叶林(819 hm²):人工种植的针叶树种的蓄积量占林分蓄积总量的65%以上;

⑥云冷杉林(42 hm²):冷杉、云杉(红皮云杉、鱼鳞云杉)的蓄积量占林分蓄积量的65%以上;

⑦白桦林(119 hm²):在树种组成中,白桦的蓄积量占林分蓄积量的65%以上;

⑧其他(168 hm²):包括杂草灌丛、荒地、农地、内陆水域等其他生境。

2.3 内业处理

2.3.1 确定贮食动物种类 用软毛刷仔细清洗野外获得的红松种子表面,去除泥土及各种污物,使红松种子表面的齿痕能够清楚地显露,以此区分松鼠和星鸦贮藏的红松种子。因为松鼠是利用锋利的门齿咬住红松种子将其从包被较紧的红松球果鳞片内拽出,势必在红松种子表面留下齿痕,该齿痕在种子湿润时不明显,但干燥后清晰可辨,而星鸦没有牙齿,取食种子时是利用坚硬的鸟喙插入红松球果鳞片内,使球果鳞片松动,从而衔取出种子,所以不会在种子表面留下齿痕。

2.3.2 确定贮食密度 分层抽样的样本数量 n 由下列公式计算得出^[11]:

$$n = \frac{t^2 S^2}{\Delta^2}$$

其中, t 表示置信度, S 表示标准差, Δ 表示允许的绝对误差。根据实际情况,本次抽样调查置信度为95%,精度设定为70%,估计标准差4088粒/hm²。抽样数量达到要求。

贮食密度用下列公式进行估算^[11,12]:

$$D = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m d_i; \sigma^2 = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m d_i^2 - D^2;$$

$$\Delta = \frac{t_\alpha \sigma}{\sqrt{m-1}}$$

估计贮食密度为 $D_i = D \pm \Delta$;其中, m 为样本数, d_i 为 i 生境的样方密度。

不同生境内动物贮食量由下式进行估算:

$$M_i = D_i \times S_i, \text{ 式中 } M_i \text{ 为保护区中 } i \text{ 生境内的贮食量, } S_i \text{ 为保护区中 } i \text{ 生境的总面积。}$$

应用 Microsoft Excel 2003、SPSS for Windows

11.5 生成图表,应用独立样本 z 检验比较贮食动物的贮食特征差异。

3 结果与分析

3.1 贮点大小 本次调查记录松鼠的贮点263个,贮点中共有红松种子795粒,贮点中最多贮藏红松种子13粒,最少1粒,平均贮点大小为(3.02 ± 0.11)粒。贮点大小为3粒的贮点最多,有81个;大小为2粒的贮点65个;大小为1粒的贮点44个;大小为4粒的贮点37个。调查记录星鸦的贮点91个,贮点中共有红松种子292粒,贮点中最多贮藏红松种子11粒,最少1粒,平均贮点大小为(3.21 ± 0.22)粒。贮点大小为3粒的贮点最多,有29个;大小为2粒的贮点18个;大小为1粒的贮点17个;大小为4粒的贮点12个(图1)。松鼠和星鸦的贮点大小无显著差异($z = -0.86009, P = 0.389 > 0.05$)。

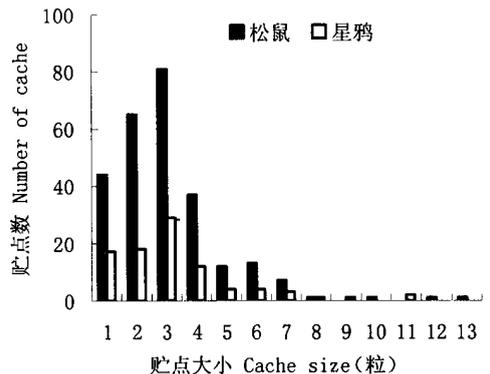


图1 松鼠、星鸦贮点大小比较

Fig. 1 The Comparison of cache size by Squirrels & Eurasian Nutcrackers

3.2 贮点深度 松鼠的263个贮点中,最大深度10.00 cm,最小深度0.50 cm,平均深度(2.67 ± 0.08)cm;星鸦的91个贮点中,最大深度7.00 cm,最小深度0.50 cm,平均深度(2.73 ± 0.15)cm(图2)。松鼠和星鸦的贮点深度($z = -0.29145, P = 0.771 > 0.05$)无显著差异。

3.3 贮食密度与贮藏量的初步估算 本次调查小样方1463个,共发现种子1087粒,小样方内种子最多为15粒,平均每个小样方内的种

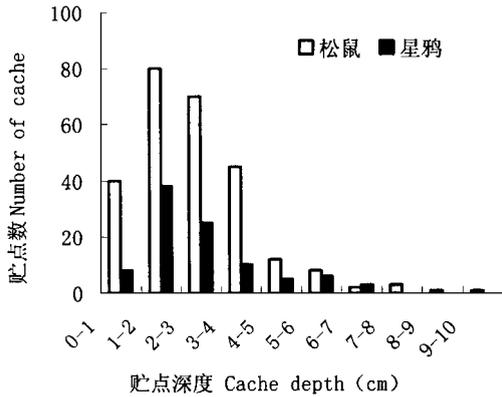


图 2 松鼠、星鸦贮点深度比较

Fig. 2 Comparison of cache depth by Squirrels and Eurasian Nutcrackers

子粒数 $d_i = (0.742\ 993\ 84 \pm 0.050\ 816\ 65)$ 粒。以 $2\ m \times 2\ m$ 的小样方为单位对松鼠和星鸦的总贮食量进行估算。保护区内贮食动物的贮食密度 $D_{\text{总}} = (1\ 858 \pm 127)$ 粒/ hm^2 , 估计保护区内动物的总贮食量 $M_{\text{总}} = D_{\text{总}} \times S_{\text{总}} = (11\ 876\ 757 \pm 812\ 304)$ 粒。

3.3.1 主要生境内贮食密度和贮食量 由于外业调查上的困难,部分生境内调查样本数量不足,不能满足统计要求,无法对其内的贮食密度和贮食量进行估算。只有部分主要生境内的贮食密度和贮藏量可以确定(表 1)。贮食动物在原始红松林内的贮食密度和贮藏量均显著多于其他生境。

表 1 主要生境内贮食密度和贮藏量

Table 1 The cache density and cache quantity in the major habitat

	原始红松林 Primal korean pine forest	针叶混交林 Coniferous forest	针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest	人工针叶林 Artificial coniferous forest	次生白桦林 Natural birch forest
种子数量(粒) Number of seeds (unit)	391	94	343	114	88
小样方数量 Number of mix-sample	316	224	513	149	153
大样方数量 Number of max-sample	79	56	128	37	38
样方面积 Sample area (hm^2)	3.16	2.24	5.12	1.48	1.52
贮食密度 Cache density (粒/ hm^2)	$3\ 093 \pm 329$	$1\ 049 \pm 223$	$1\ 672 \pm 220$	$2\ 065 \pm 411$	$1\ 438 \pm 377$
生境面积 Habitat area (hm^2)	2\ 575	1\ 008	818	891	119
贮食量(粒) Cache quantity (unit)	$7\ 816\ 902 \pm 831\ 217$	$1\ 057\ 500 \pm 224\ 530$	$1\ 367\ 320 \pm 179\ 591$	$1\ 840\ 109 \pm 365\ 788$	$171\ 111 \pm 44\ 801$

表 2 松鼠在部分主要生境内的贮食密度和贮食量

Table 2 The cache density and cache quantity in the major habitat by Squirrels

	原始红松林 Primal korean pine forest	针叶混交林 Coniferous forest	针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest	人工针叶林 Artificial coniferous forest	次生白桦林 Natural birch forest
种子数量(粒) Number of seeds (unit)	282	75	262	67	64
小样方数量 Number of mix-sample	316	224	513	149	153
大样方数量 Number of max-sample	79	56	128	37	38
样方面积 Sample area (hm^2)	3.16	2.24	5.12	1.48	1.52
贮食密度 Cache density (粒/ hm^2)	$2\ 213 \pm 276$	837 ± 199	$1\ 277 \pm 189$	$1\ 124 \pm 288$	$1\ 046 \pm 306$
生境面积 Habitat area (hm^2)	2\ 575	1\ 008	818	891	119
贮食量(粒) Cache quantity (unit)	$5\ 698\ 475 \pm 710\ 700$	$843\ 696 \pm 200\ 592$	$1\ 003\ 686 \pm 154\ 602$	$1\ 001\ 484 \pm 256\ 608$	$124\ 474 \pm 36\ 414$

3.3.2 松鼠和星鸦贮食密度与贮食量的差异比较 以 $2\ m \times 2\ m$ 的小样方为单位对松鼠和星鸦的贮食密度及贮藏量进行初步估算并进行

差异比较分析。保护区内松鼠所贮藏红松种子的样方密度 $D_{\text{总}} = D \pm \Delta = (1\ 359 \pm 107)$ 粒/ hm^2 , 估计松鼠总贮藏量 $M_{\text{总}} = D_{\text{总}} \times S_{\text{总}} =$

(8 686 312 ± 683 360) 粒。保护区内星鸦所贮藏红松种子的样方密度 $D_{\text{总}} = D \pm \Delta = (499 \pm 64)$ 粒/hm², 估计星鸦总贮藏量 $M_{\text{总}} = D_{\text{总}} \times S_{\text{总}} = (3 190 444 \pm 410 377)$ 粒。

松鼠在原始红松林内的贮食密度和贮食量明显多于其他类型的生境(表 2), 这与松鼠的贮食行为有关, 松鼠总是在发现球果的原始红松林内当场处理球果, 并埋藏一部分红松种子; 由于无法满足统计要求, 无法估算星鸦在各种生境内的贮食密度和贮食量。

4 讨 论

对于同域分布且均以红松种子为主要食物的松鼠和星鸦来说, 其对食物资源的竞争是不可避免的, 两种动物能共存于同一生境, 且具有相似的贮食行为, 表明它们均与红松之间形成了稳定的互利共生关系, 且两者之间形成了比较稳定的竞争共存格局。马建章等的研究表明, 松鼠和星鸦的贮食生境选择及微生境利用并无显著差异, 即两种贮食动物倾向于在同种生境内贮食^[13]。考虑到同域分布的野猪(*Sus scrofa*)、花鼠和大林姬鼠等对其贮点的盗食行为(个人观察, 未发表数据), 它们所贮食的贮点特征必将趋同, 否则将有一方受损而不能从贮食行为中获利, 从而无法形成现在的稳态共存格局。松鼠和星鸦的贮点大小和深度均无显著差异, 无疑是竞争趋同的结果。它们与其他取食红松种子的动物之间的这种贮食竞争关系及其对红松种子命运的影响, 将是未来研究的方向之一。

鲁长虎于 2001 年调查松鼠贮点的大小为 (2.9 ± 1.3) 粒^[6], 略低于本次调查的结果, 但两者之间差异不显著 ($z = 1.132 842, P = 0.074 > 0.05$); 宗诚于 2003 年调查松鼠贮点的平均大小为 (4.46 ± 0.50) 粒^①, 明显高于本次调查结果, 且差异显著 ($z = -13.256 7, P = 0 < 0.05$)。松鼠贮点大小的这种年度变化, 正好与保护区内红松种子产量的丰歉年一致, 2000 年和 2005 年都是红松种子采收的平年(产量较小), 而 2003 年是松子丰收年(产量很大)。分散贮食

的快速收获假说认为^[14, 15]: 松鼠等啮齿类动物之所以采取分散贮食的策略, 就是为了在有限的种子雨季节里收获尽可能多的植物种子, 待种子雨过后, 再重新将分散埋藏的植物种子取出并进行更为妥善的管理。由于丰年种子产量大, 松鼠为了在最短的时间内收获更多的种子, 也许会在贮点内埋藏更多的红松种子。另外, 调查时间的不一致, 也可能是造成这种差异的原因, 2000 年和 2005 年的调查是在 10 月上旬进行, 而 2003 年的调查是在 10 月下旬进行, 2003 年贮点内红松种子粒数较多, 也许是松鼠进行贮藏管理(或二次贮藏)的结果。

由于本次调查结束时, 树上尚留存少量的红松球果, 故实际贮藏密度和贮藏量应该大于本次调查的结果, 考虑到保护区内人工采集了绝大部分红松球果这一事实, 在自然无干扰状态下, 松鼠和星鸦的贮藏量应更为可观。松鼠和星鸦埋藏的红松种子数量如此巨大, 而这些种子并不会在当年被消耗殆尽, 未被利用的种子将进入种子库, 在有利条件下萌发。

关于松鼠和星鸦对红松天然更新的贡献, 鲁长虎和赵锡如等认为星鸦对植物的自然扩散更重要^[6, 7, 16], 而刘庆洪和李俊清等认为松鼠对红松天然更新起决定性的作用^[17-19]。本次调查表明, 松鼠在部分生境内的贮食密度和贮食量远大于星鸦, 不考虑红松幼苗的适宜建成生境对红松天然更新的影响, 单从贮藏量的角度, 松鼠对红松天然更新种子库的贡献远大于星鸦。松鼠对红松天然更新的实际贡献是否大于星鸦, 则需要结合保护区内两种动物的种群动态、贮食领域、贮食生境、贮食重取率等多方面因素, 进行长期的监测才能确定。

本次调查发现, 在凉水自然保护区, 松鼠的贮食对象不仅仅限于红松种子, 榛子、核桃等坚果和黄花忍冬浆果都在松鼠贮食的范围之内。之所以会如此, 也许和本年度红松种子数量不足有关, 也可能是松鼠对人工采集松子所采取的

① 宗诚. 凉水自然保护区松鼠贮藏红松种子行为观察. 东北林业大学硕士论文. 2004. 6.

一种对策反应,也有可能是松鼠一直都有贮藏这些植物种子的习性。不论是哪种情况,松鼠的贮食行为将不仅仅对红松的天然更新产生影响,而可能会惠及整个红松林生态系统,这有待进一步研究。

致谢 野外研究工作曾得到李晓平、韩艳、田艳、王海京、朱继军、许凯、张立恒、李杰、郭亮等同学的全力帮助,深表感谢。

参 考 文 献

- [1] Vander W S B. Food Hoarding in Animals. Chicago: University of Chicago Press, 1990, 178 ~ 193.
- [2] 陶大立,赵大昌,赵士洞等. 红松天然更新对动物的依赖性——一个排除动物影响的球果发芽实验. 生物多样性, 1995, 3(3): 131 ~ 133.
- [3] 鲁长虎. 动物对松属植物种子的传播作用研究进展. 生态学杂志, 2006, 25(5): 557 ~ 562.
- [4] Hutchins H E, Hutchins S A, Liu B. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. *Oecologia*, 1996, 107(9): 120 ~ 130.
- [5] 刘伯文, 李传荣, 倪乃萌. 小兴安岭食针叶树种子的鸟兽. 林业科技, 1999, 24(5): 26 ~ 29.
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] 邹红菲, 郑昕, 马建章等. 普通鹌鹑贮藏红松种子行为初步观察. 东北林业大学学报, 2005, 26(1): 131 ~ 133.
- [10] 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.
- [11] 高中信, 陈华豪, 陈化鹏等. 动物生态学实验与实习方法. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1991.
- [12] Moore D S (郑性厚译). 统计学的世界. 北京: 中信出版社, 2003, 9.
- [13] 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): 3 542 ~ 3 548.
- [14] Tenkins S H, Peters R A. Spatial patterns of food storage by Merriam's kangaroo rats. *Behavioral Ecology*, 1992, 3: 60 ~ 65.
- [15] 肖治术, 张知彬, 路纪琪等. 啮齿动物对植物种子的多次贮藏. 动物学杂志, 2004, 39(2): 94 ~ 99.
- [16] 赵锡如. 星鸦与红松更新的关系. 林业科技通讯, 1987, 9: 23 ~ 32.
- [17] 刘庆洪. 红松阔叶林中红松种子的分布与更新. 植物生态学与地植物学学报, 1988, 12(2): 134 ~ 141.
- [18] 刘庆洪. 落叶松人工林中红松种群发生的初步研究. 东北林业大学学报, 1986, 14(3): 27 ~ 33.
- [19] 李俊清. 阔叶红松林中红松的分布格局及其动态. 东北林业大学学报, 1986, 14(1): 33 ~ 37.