



兽类学报

ACTA THERIOLOGICA SINICA

种壳厚度对鼠类种子扩散行为及种子命运的影响

朱云龙, 杨锡福, 顾海峰, 滕雨薇, 张知彬

引用本文:

朱云龙, 杨锡福, 顾海峰, 滕雨薇, 张知彬. 种壳厚度对鼠类种子扩散行为及种子命运的影响[J]. 兽类学报, 2021, 41(6): 667–675.
ZHU Yunlong, YANG Xifu, GU Haifeng, TENG Yuwei, ZHANG Zhibin. Effects of seed coat thickness on rodents' seed dispersal behavior and seed fate[J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2021, 41(6): 667–675.

相似文章推荐 (请使用火狐或IE浏览器查看文章)

Similar articles recommended (Please use Firefox or IE to view the article)

围栏条件下同域分布三种鼠对两种种子的贮藏行为差异

Seed-hoarding behaviours of three sympatric rodent species on two tree species under semi-natural enclosure conditions

兽类学报. 2016, 36(2): 207–214 <https://doi.org/10.16829/j.slx.201602009>

森林破碎化对鼠类—种子互作网络的影响

Impact of forest fragmentation on rodent–seed network

兽类学报. 2016, 36(1): 15–23 <https://doi.org/10.16829/j.slx.201601002>

围栏条件下中华姬鼠和北社鼠对完好和虫蛀锐齿槲栎种子的取食和贮藏行为差异

Differences in feeding and hoarding behaviors between intact and weevilinfested seeds of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* by *Apodemus draco* and *Niviventer confucianus* under enclosure conditions

兽类学报. 2020, 40(4): 390–397 <https://doi.org/10.16829/j.slx.150331>

食物源距离对中华姬鼠贮藏策略的影响

Effect of food source distance on hoarding strategy of *Apodemus draco*

兽类学报. 2017, 37(2): 146–151 <https://doi.org/10.16829/j.slx.201702005>

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

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

兽类学报. 2016, 36(1): 72–76 <https://doi.org/10.16829/j.slx.201601008>

种壳厚度对鼠类种子扩散行为及种子命运的影响

朱云龙^{1,2} 杨锡福¹ 顾海峰¹ 滕雨薇^{1,2} 张知彬^{1,2*}

(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 中国科学院大学中国科学院生物互作卓越创新中心, 北京 100049)

摘要: 种子扩散是植物更新和扩大分布区的一种重要途径。鼠类采取不同的种子扩散和贮藏策略, 以应对食物短缺, 同时也促进了植物种子扩散。为应对鼠类对植物种子的过度取食, 种子进化出了一系列物理、化学等防御特征。其中种壳厚度作为一种物理防御策略, 是影响鼠类贮藏行为和种子命运的关键因素。本研究拟通过去除天然栓皮栎 (*Quercus variabilis*) 种子的外壳, 再在种仁外包被 1、2、4、6 不同层数的聚乙烯薄膜, 模拟种壳厚度, 准确控制种壳厚度。2020 年 10 月—2021 年 1 月, 在四川都江堰森林生境中释放人工种壳包被的种子, 研究人工种壳厚度对鼠类介导的种子扩散和命运的影响。结果表明: (1) 鼠类优先扩散种壳较薄 (1 层薄膜包被) 的人工种子; 随着种壳厚度的增加, 扩散速率逐渐降低, 种壳最厚 (6 层薄膜包被) 的种子扩散最慢 ($P < 0.001$); (2) 鼠类喜好分散贮藏 1 层、2 层薄膜包被的种子; 当种壳厚度增加至包被 4 层、6 层薄膜时, 分散贮藏比例显著降低 ($P < 0.05$); (3) 鼠类偏好集中贮藏 4 层薄膜包被的种子 ($P < 0.05$); (4) 不同种壳厚度的种子扩散距离无显著差异 ($P > 0.05$); (5) 种壳较薄 (1 层薄膜包被) 的种子分散贮藏率在 3 m 范围内比例较高。采用聚乙烯薄膜包被是模拟种子外壳的可行方法, 并可用于评估种壳厚度对鼠类种子贮藏行为和种子命运的影响等相关研究。

关键词: 人工种壳; 种壳厚度; 种子命运; 鼠类; 栓皮栎

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2021)06-0667-09

Effects of seed coat thickness on rodents' seed dispersal behavior and seed fate

ZHU Yunlong^{1,2}, YANG Xifu¹, GU Haifeng¹, TENG Yuwei^{1,2}, ZHANG Zhibin^{1,2*}

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

(2 CAS Center for Excellence in Biotic Interactions, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Seed dispersal is an important strategy for seed regeneration and distribution expansion of plants. Rodents adopt different seed dispersal and hoarding strategies in response to food shortages, which also promote seed dispersal. Seeds have evolved a series of traits, such as physical and chemical defenses in response to overfeeding by rodents. Seed coat thickness, as a physical defense strategy, is a key factor affecting the hoarding behavior of rodents and seed fates. However, there is still a lack of effective methods to artificially simulate seed coat thickness. In this study, by removing the coat of natural *Quercus variabilis* seeds, and then wrapping the seed kernels with different layers of polyethylene plastic, we aimed to accurately control the artificial seed coat thickness of the seed coats. The effects of seed coat thickness on seed dispersal and seed fate of artificially simulated seeds were investigated in the forests of the Dujiangyan region, Sichuan Province of China, from October 2020 to January 2021. We found that: (1) rodents preferred to disperse artificial seeds with the thinner coat (covered with 1 layer of polyethylene film); with the increase of seed coat thickness, the seed removal rate gradually decreased; the seeds with the thickest coat (covered with 6 layers of polyethylene film) had the slowest removal rate ($P < 0.001$); (2) Rodents preferred to scatter-hoard seeds with 1 and 2 layers of polyethylene film. When the coat thickness increases to 4 and 6 layers of polyethylene film, the proportion of scatter-hoarded

基金项目: 国家自然科学基金 (32001123); 国家重点研发计划项目 (2017YFC0503802)

作者简介: 朱云龙 (1995–), 男, 硕士研究生, 主要从事动植物种间关系研究. E-mail: 1647900344@qq.com

收稿日期: 2021-04-21; **接受日期:** 2021-06-08

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

was significantly reduced ($P < 0.05$); (3) Rodents preferred to larder-ward seeds with 4 layers of film, compared to seeds covered with the other layers of polyethylene film ($P < 0.05$); (4) There was no significant difference in seed dispersal distance among seeds with different seed coat thickness ($P > 0.05$); (5) Seeds with thinner coat thickness (1 layer of film) had a higher proportion of scatter-warding within 3 m. The use of polyethylene film wrapping is a feasible method for simulating the seed coat, and could be used to evaluate the impact of the thickness of the seed coat on the hoarded behavior of rodent seeds and the fate of seeds.

Key words: Artificial seed coat; Seed coat thickness; Seed fate; Rodents; *Quercus variabilis*

鼠类对种子的分散贮藏植物的扩散和更新过程中具有重要作用 (Zhang *et al.*, 2015)。鼠类的分散贮藏行为有助于植物种子远离母树, 扩散到适宜的生态中, 对种子扩散、植株更新具有重要意义 (张知彬, 2019)。在热带、亚热带、温带森林中, 鼠类常以植物种子为食, 同时其贮藏行为促进了植物种子的扩散 (Wenny, 1999; Theimer, 2001; Sone *et al.*, 2002; Li and Zhang, 2003; Lu and Zhang, 2004; Xiao *et al.*, 2005a, 2005b; Liu *et al.*, 2013)。鼠类搬运种子时, 会取食部分种子, 但仍有残留的部分种子在适宜的环境条件和良好的自身条件下萌发、长成幼苗 (Li and Zhang, 2003; Lu and Zhang, 2004)。

在长期的协同进化中, 鼠类与种子植物之间形成了互利—捕食关系。种子植物既需要鼠类帮助其扩散种子, 同时, 植物进化出了防御措施, 以避免鼠类因过度取食而使其无法进行正常更新 (Zhang *et al.*, 2016; 张知彬, 2019)。种子的许多特征影响鼠类的贮藏行为及种子命运。种子的扩散模式是由多种性状而非单一的某种性状决定, 如种子大小、种壳厚度及化学防御物质、种子丰富度和能量状况等 (Xiao *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2021)。鼠类对种子扩散和选择常取决于对种子的吸引与防御特征的权衡, 防御主要分为物理防御 (如种壳厚度) 和化学防御 (如单宁含量) (Zhang *et al.*, 2016)。

在种子防御方面, 种壳厚度常作为一种有效的物理防御手段, 增加鼠类取食的时间和成本 (Jacobs, 1992; Zhang and Zhang, 2008), 同时筛选不具备分散贮藏能力的鼠类, 保留专一种子有效扩散者, 以减少资源的过度损耗和鼠类的过度捕食 (Rusch *et al.*, 2013)。种壳厚度影响鼠类的扩散时间和命运 (Hadj-Chikh *et al.*, 1996; Zhang and Zhang, 2008), 例如鼠类偏向于原地取食种壳较薄的小种子, 扩散和埋藏种壳较厚的大种子 (路纪琪

和张知彬, 2004; Vander Wall, 2010; Lei *et al.*, 2012)。鼠类在野外取食具较厚种壳的种子, 不仅需花费更多的时间和能量 (Sundaram *et al.*, 2015), 增加鼠类在野外被捕食的风险 (Sherry, 1985; Vander Wall, 2010); 而且影响鼠类搬运的速度和数量, 不利于种子扩散及后续的幼苗建成 (Yi *et al.*, 2015)。有研究发现, 物理防御过高的种子, 如北京东灵山地区山桃 (*Quercus wutaishanica*) 和胡桃楸 (*Juglans mandshurica*) 因果壳过厚而被中小型鼠类拒绝, 因此被搬运和贮藏的比例偏低, 种子扩散适合度也相对较低; 高营养的核桃 (*Juglans regia*) 和低物理防御的辽东栎 (*Quercus wutaishanica*) 种子因被鼠类过度取食, 造成种子资源不足, 最终影响植株正常更新; 而吸引和物理防御较为均衡的山杏 (*Armeniaca sibirica*) 种子, 被大多数鼠类扩散和贮藏, 种子扩散适合度高, 更新能力较强, 在东灵山地区广泛分布 (Zhang and Zhang, 2008)。

过去的研究主要基于自然种子间的比较, 然而, 自然种子之间差异极大, 涉及的因素很多, 如种子大小、营养成分、次生物质、萌发时间、虫蛀、种子气味等, 难以区分各个因素 (包括种壳厚度) 的独立作用 (Steele *et al.*, 2001, 2006; Xiao *et al.*, 2006; Yi *et al.*, 2016)。基于人工种子, 可以评估种子大小、种子形状、单宁含量、营养成分等对鼠类介导的种子扩散的影响 (Wang and Chen, 2008; Terborgh, 2012)。Wang 和 Chen (2008) 用胶泥模拟, 研究了种子大小对鼠类扩散的影响。人工种壳多用于种胚萌发、抗菌性、保水性等研究 (Ara *et al.*, 2000)。有关人工模拟种壳厚度用于鼠类种子扩散尚未见研究报道。

准确控制种壳厚度而不影响其大小或重量等特征的难度很大。本研究尝试用聚乙烯塑料膜包裹种子, 在四川都江堰森林生态系统中, 研究了人工种壳厚度对鼠类种子贮藏行为及种子命运的影响, 以期今后深入研究种子物理防御特征对

鼠类—植物互作和协同进化奠定基础。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于四川省都江堰市般若寺附近林区(北纬 30°45' ~ 31°45', 东经 107°25' ~ 103°47'), 海拔 700 ~ 1 000 m。都江堰地区为多种动植物分区的过渡带, 具有丰富的生物多样性, 是动植物研究的重要地区。年均温度 15.2℃左右, ≥ 10℃的年积温为 4 677.1℃。雨量丰沛, 年降水量为 1 200 ~ 1 800 mm, 日照少, 云雾多, 湿度大, 年平均相对湿度 80% 以上(陈昌笃, 2000)。

野外研究样地内植被以栓皮栎等壳斗科植物为主。常见的壳斗科植物有栓皮栎 (*Q. variabilis*)、栲栎 (*Q. serrata*)、栲树 (*Castanopsis fargesii*)、板栗 (*C. mollissima*)、青冈 (*Q. glauca*)、东南石栎 (*Lithocarpus harlandii*)、短刺米槠 (*C. carlesii*)。该地区主要的啮齿类动物有中华姬鼠 (*Apodemus draco*)、社鼠 (*Niviventer confucianus*)、针毛鼠 (*N. fulvescens*)、小泡巨鼠 (*Leopoldamys edwardsi*)、高山姬鼠 (*A. chevrieri*)、大耳姬鼠 (*A. latronum*)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、黑腹绒鼠 (*Eothenomys melanogaster*)、大足鼠 (*R. nitidus*)、小家鼠 (*Mus musculus*) 和巢鼠 (*Micromys minutus*) 等(杨锡福等, 2014; Yang et al., 2018, 2020)。其中, 小泡巨鼠和中华姬鼠是都江堰林区植物种群扩散的关键种, 社鼠、针毛鼠也参与种子扩散; 成年小泡巨鼠喜欢搬运体积较大、种壳较厚的种子, 而中华姬鼠喜欢搬运和贮藏体积较小、种壳较薄的种子(常罡等, 2008)。

1.2 方法

1.2.1 研究对象

根据四川都江堰地区的自然环境和实验条件, 选取栓皮栎为研究对象, 栓皮栎种子采自般若寺附近的自然散落在地面的完好种子。采集种子时, 挑选新鲜、无明显破损和昆虫取食痕迹的种子。将种子置于通风阴凉处自然风干 1 周, 以防种子萌发和发霉。

1.2.2 人工种子的制作

选用 Poly-Ethylene 聚乙烯 (PE) 薄膜作为人工种壳的制作材料。人工种壳包被种子的制作工序: 将栓皮栎种子浸入水中, 除去漂浮水面或悬浮水中的种子后, 将种子捞出, 置于阴凉处晾干, 挑

选表面无明显虫蛀的种子, 用细剪刀将栓皮栎外壳剥去, 留下完整饱满的栓皮栎种仁。在剥壳过程中, 如发现其中有虫体、虫卵、虫粪或其他虫类活动的痕迹, 则弃置不用。用聚乙烯塑料薄膜完整地包被种仁, 为保证人工种壳包被的完整性, 用烧热的剪刀剪下接缝处, 重复以上操作, 得到 1、2、4、6 层薄膜包被的人工种子(图 1)。因都江堰地区较为潮湿, 且栓皮栎种子为非休眠种子, 若完全去除自然种壳, 而不包被薄膜, 种子易萌发, 易受霉菌侵染, 从而影响鼠类对种子的选择。为此, 在半自然围栏中, 通过预实验, 比较了鼠类对自然和薄膜包被栓皮栎种子取食。结果显示, 鼠类破坏自然种壳, 取食种仁的时间介于 2、4 层薄膜包被的种子间。因此, 设置 1、2、4、6 层塑料薄膜可较为合理地模拟栓皮栎自然种壳。为防止外壳脱落, 将包被好的种子在蜡烛火焰上烘烤, 使聚乙烯外壳充分包被种仁。包被的种子外观无破损, 且无明显松动才可用于实验。



图 1 栓皮栎种仁 (a) 和聚乙烯薄膜包被的不同壳厚人工种子 (b)
Fig. 1 Oak Kernel (a) and artificial seeds covered by different layers of polyethylene (b)

1.2.3 人工种子的标记

人工种子标记参考 Xiao 等 (2006) 的方法。白色塑料标签的大小为 3.5 cm × 2.5 cm, 标签上方有一圆孔, 可用于拴铁丝与固定。该方法已被国内外同行广泛使用, 且对种子命运无显著影响。

1.2.4 种子释放与调查

2020年11月—2021年1月, 在四川都江堰般若寺附近的山林中, 选择间隔超过 2 km 的两块鼠类密度适中的样地。每块样地设置一条样线, 每条样线上布置 10 个种子释放点 (方格大小: 1 m × 1 m), 共计 20 个种子释放点, 各释放点之间间隔至少 20 m。用小铲子除去释放点上的枯枝落叶等杂物, 再轻轻拍打地面, 铺平地面, 形成 1 m × 1 m 的种子释放点。将标签标记的 4 种不同种壳厚度的种子 (各 10 粒) 围成一个方形, 均匀放置在释放点中, 共计 800 粒。选择释放点附近的树木放置红外相机以追踪种子的动态扩散情况, 红外相机的视野能覆盖所有种子。若周围无合适的树木放置红外相机, 则在种子释放点附近 10 cm 处, 插入粗木棒, 再放置红外相机。

待种子释放后, 每隔 1 d, 对释放点进行调查, 清理落叶, 统计释放点的种子扩散情况, 并持续追踪记录被搬运种子的命运。前期连续调查 10 d, 其后每隔 2 d 调查种子扩散情况。待其释放点中的种子扩散稳定后, 每隔 1 周调查记录种子, 连续调查 3 周。种子被搬离释放点后, 追踪记录释放点附近 30 m 范围内种子; 若在该范围内有小型洞穴, 则铲去表面土, 用手电筒照射观察洞穴, 以确认洞穴中的种子情况。

1.3 种子命运记录

种子命运记录参考 Li 和 Zhang (2003) 的方法。种子命运记录分别为: (1) 搬运后取食 (Eat after removal, EAR), 种子被搬离释放点后, 被取食; (2) 原地取食 (Eat in situ, EIS), 种子在释放点被取食; (3) 扩散后弃置地表 (Intact after removal, IAR), 种子被搬离释放点后, 弃置于地表; (4) 集中贮藏 (Larder-hoarded, LH), 种子被搬离释放点后, 集中贮藏在土壤或巢穴中; (5) 分散贮藏 (Scatter-hoarded, SH), 种子被搬离释放点后, 分散贮藏在浅层土壤或枯枝落叶下; (6) 丢失 (Missing, M), 部分种子被搬离释放点后未能及时找到, 而无法确定种子命运, 常被认为搬运到洞穴贮藏或被鸟类等动物远

距离搬运 (Li and Zhang, 2003; Yang *et al.*, 2020)。

1.4 数据统计与分析

统计不同壳厚种子扩散时间、种子命运的比例, 种子扩散后距离种子释放点的距离、各距离分布频次, 计算不同贮藏方式的占比。采用 SPSS 17.0 for Windows 进行数据统计分析。采用 Cox Proportional Hazards Model 分析不同壳厚种子存留动态差。使用 General Linear Model-Univariate 分析不同壳厚种子间的命运差异, 以及 4 种壳厚种子扩散距离间的差异。种子命运比例数据在进行分析前均进行反正弦转换以满足正态分布。种子命运比例、种子扩散距离以及存留比例数据均采用平均值 ± 标准误 (mean ± SE) 表示, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著。

2 结果

2.1 种子存留动态

结果显示, 1 层壳厚的种子在释放 12 d 后被完全扩散, 2 层和 4 层壳厚的种子在释放 14 d 后被完全扩散, 6 层壳厚的种子在释放 16 d 后被完全扩散 (图 2)。4 类人工种子在调查初期扩散较快, 随着时间的推移, 扩散速度逐渐减慢。Cox 回归分析表明, 鼠类对不同壳厚的种子具有明显的选择倾向 ($n = 800$, $Wald = 71.248$, $df = 3$, $P < 0.001$)。

2.2 种子命运随种壳厚度的变化

从种子的分散贮藏率来看, 随着壳厚的增加, 鼠类分散贮藏种子呈先增加后逐渐下降的趋势 (图 3)。

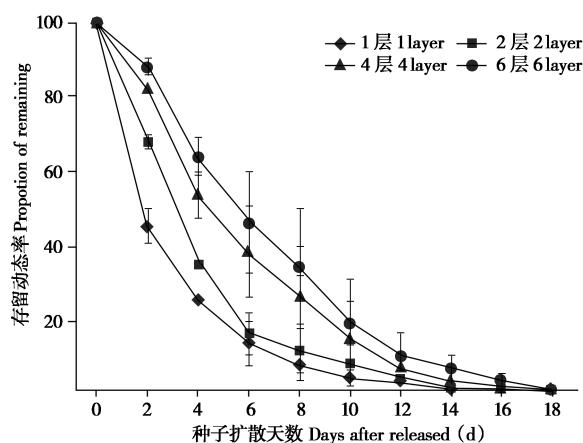


图 2 不同种壳厚度的人工种子在释放点存留动态

Fig. 2 Survival dynamics of seeds with different artificial coat thickness in releasing plots

鼠类对1层(29.5%)、2层(33%)壳厚人工种子的分散贮藏率较高,对4层(13.0%)、6层(12.5%)壳厚人工种子的分散贮藏率相对较低;1层、2层壳厚种子分散贮藏率接近,4、6层壳厚种子分散贮藏率接近;1、2层壳厚与4、6层壳厚的差异显著($P < 0.01$),其中1层壳厚种子与2、6层壳厚种子差异显著($P = 0.015, P = 0.017$),2层壳厚种子与4、6层种子差异显著($P = 0.004, P = 0.005$);种子分散贮藏率在不同壳厚种子间差异显著($F = 4.959, df = 3, P = 0.003$)。

鼠类对不同壳厚的种子集中贮藏率差异较大(图3)。种壳厚度为4层时,种子的集中贮藏率最大(27.0%);种壳厚度增加至6层时,集中贮藏率显著下降至11.0%($P = 0.014$);种壳厚度从4层降至2层时,集中贮藏率也显著下降至13.0%($P = 0.029$);1层壳厚种子的集中贮藏率为17.5%;集中贮藏率在不同壳厚种子间差异不显著($F = 2.542, df = 3, P = 0.063$)。

随着种壳厚度的增加,种子被鼠类弃置地表率总体呈现上升趋势(图3)。1层(12.5%)、2层(13.5%)、4层(12.5%)壳厚种子弃置率类似,6层壳厚种子弃置率最高(17.5%);弃置地表率在不同壳厚种子间差异不显著($F = 0.174, df = 3, P = 0.914$)。

鼠类原地取食率极低,仅有少部分种子被原地取食(图3)。1层、4层壳厚原地取食率仅为1.0%、0.5%,未发现2层、6层种壳厚度的种子在原地被取食;原地取食率在不同壳厚种子间无显著差异($F = 1.267, df = 3, P = 0.292$)。

搬运后取食率随种壳厚度增加而呈现上升趋势(图3)。6层(28.5%)、4层(27.5%)壳厚种子搬运后取食率接近,2层壳厚种子搬运后取食率最低(19.5%),1层壳厚种子搬运后取食率为23.5%;搬运后取食率在不同壳厚种子间无显著差异($F = 0.731, df = 3, P = 0.537$)。

在种子丢失率上,6层(30.5%)壳厚种子丢失率最高,1层(16.8%)、2层(21.4%)、4层(19.9%)壳厚的种子丢失率接近;丢失率在不同壳厚种子间无显著差异($F = 2.211, df = 3, P = 0.088$)(图3)。

2.3 不同壳厚人工种子扩散距离

4层壳厚的种子被鼠类扩散最远(6.4 m ± 0.5 m),其次为1层壳厚的种子(6.0 m ± 0.5 m)和6层

壳厚种子(5.9 m ± 0.5 m),扩散最近的为2层壳厚的种子(5.6 m ± 0.5 m);不同壳厚的栓皮栎种子扩散距离间无显著差异($F = 0.390, df = 3, P = 0.761$)(图4)。

2.4 不同壳厚人工种子分散贮藏距离

鼠类倾向于近距离分散贮藏种子。在0~3 m的距离组中,1层壳厚的分散贮藏比例最高(14.5%);在种壳厚度增加至2层时,贮藏比例达到最低(6.5%),差异不显著($P = 0.068$);壳厚增加至4层、6层时,分散贮藏比例再次升高,分别

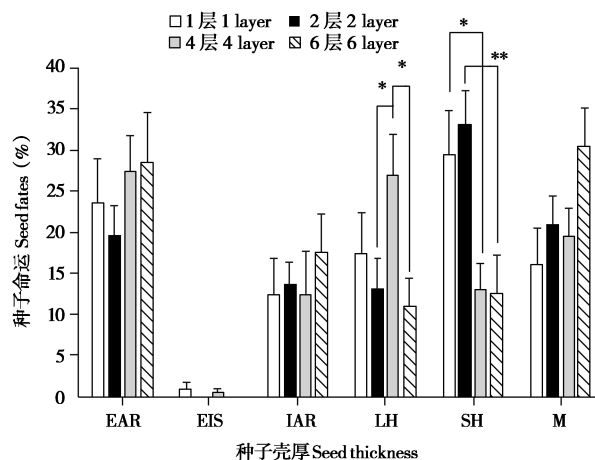


图3 不同种壳厚度的人工种子命运. EAR: 搬运后取食; EIS: 原地取食; IAR: 弃置地表; LH: 集中贮藏; SH: 分散贮藏; M: 丢失
Fig. 3 Seed fates with different artificial coat thickness. EAR: Eat after removal; EIS: Eat in situ; IAR: Intact after removal; LH: Larder-hoarded; SH: Scatter-hoarded; M: Missing

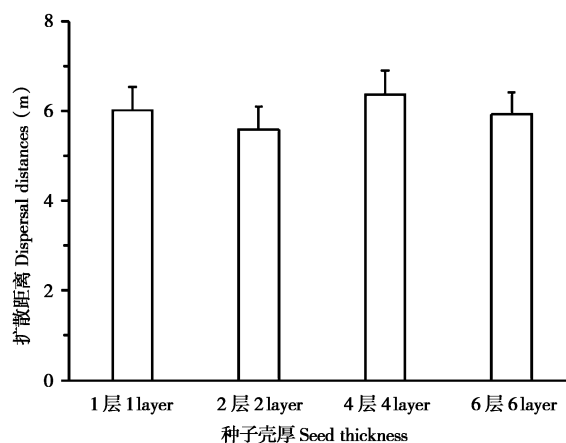


图4 不同种壳厚度人工种子首次扩散距离
Fig. 4 The first dispersal distance of seeds with different artificial coat thickness

为11.0%、12.0%，差异不显著 ($P > 0.05$) (图5)。

在3~6 m的距离组中，总体比例较低，1层壳厚种子比例最低 (1.5%)，随着壳厚的增加，分散贮藏比例分别为5.0%、6.5%、6.5%；1层与4层、6层壳厚间分散贮藏比例差异显著 ($P = 0.043, P = 0.042$) (图5)。

在6~9 m的距离组中，分散贮藏率均较低，呈现由高向低的趋势，1层、2层、4层、6层壳厚的比例分别为5.0%、3.5%、4.0%、2.0%，差异不显著 ($P > 0.05$) (图5)。

在大于9 m的距离组中，2层壳厚种子比例最高 (11.0%)，随着壳厚的增加或减少，种子的分散贮藏率均降低，1层、4层、6层壳厚种子分别降至8.5%、7.5%、5.0%，差异不显著 ($P > 0.05$) (图5)。

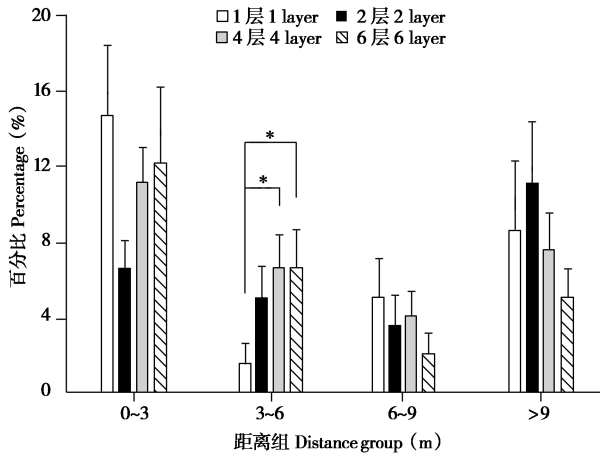


图5 不同种壳厚度人工种子分散贮藏距离的频次分布
Fig. 5 Distribution frequency of scatter-boarding distance of seeds with different artificial coat thickness

2.5 人工种子命运随种子厚度的变化

种子在被鼠类搬运离开种子扩散点后，分别以集中贮藏方式和分散贮藏方式进行贮藏，同时会有部分种子被弃置于地表。1层 (49.6%)、2层 (55.5%) 壳厚的种子被分散贮藏的比例较高，4层 (23.9%) 和6层 (30.5%) 壳厚的种子被分散贮藏的比例较低。在集中贮藏上，4层壳厚种子比例最高 (49.5%)，其次是1层壳厚 (29.4%)、6层壳厚 (26.8%)；2层壳厚种子比例最低 (21.8%)。6层壳厚种子的弃置地表面比例 (42.7%) 远高于其他3种种子，其他3种壳厚的种子占比均在30%以下 (图6)。

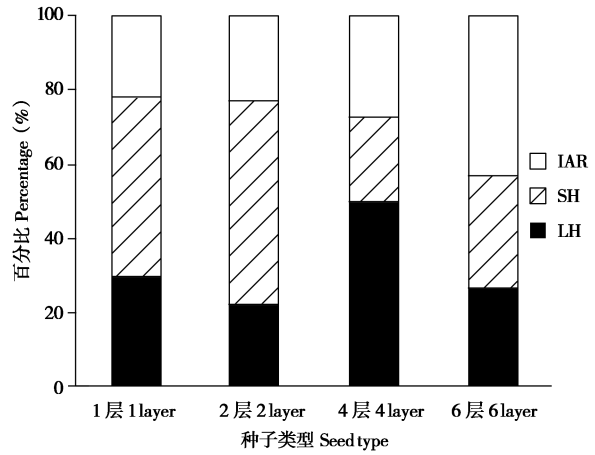


图6 不同壳厚人工种子搬运后丢弃和贮藏的百分比。IAR: 弃置地表面; SH: 分散贮藏; LH: 集中贮藏
Fig. 6 Percentage of discarding and hoarding after removal of seeds with different artificial coat thickness. IAR: Intact after removal; SH: Scatter-boarding; LH: Larder-boarding

3 讨论

本文首次使用人工种壳研究了种壳厚度对鼠类种子扩散行为及种子命运的影响。研究发现，鼠类偏好优先扩散人工种壳较薄的种子，人工种壳最厚的种子扩散最慢，种壳厚度与种子扩散速率呈负相关关系，与许多基于自然种子的研究结果一致 (Zhang *et al.*, 2016, 2017)。Zhang 等 (2017) 发现鼠类优先扩散种壳较薄的核桃种子，较晚扩散种壳较厚的胡桃楸种子；王冲等 (2013) 发现河南太行山区的鼠类优先扩散种壳最薄的栓皮栎种子，中等壳厚的山杏种子次之，种壳最厚的山桃种子几乎不扩散；但在相对炎热的滇西北地区，种壳厚度与种子差异性扩散并无显著相关性 (王博和杨效东, 2007)。较薄的种壳意味着相对较短的处理时间和较低的被捕食风险，鼠类倾向于快速扩散较易处理的种子，将易处理的种子分散隔离，减少同域分布鼠类的竞争；但是当种壳厚度过大时，动物打开种壳花费的时间和消耗的能量过高，甚至有些动物无法打开坚硬的种壳，影响动物介导的种子扩散速率和数量，从而影响植物的更新 (Zhang *et al.*, 2005; Zhang and Zhang, 2008)。

本研究发现鼠类倾向于分散贮藏1层、2层壳厚的种子，偏好集中贮藏4层壳厚的种子。Zhang 等 (2021) 研究表明种壳过厚或过薄，均不利于种

子的分散贮藏和集中贮藏。许多依赖动物分散贮藏来扩散的种子, 常具高度木质化的坚硬外壳, 如石栎 (*Lithocarpus glaber*)、山杏等 (Vander Wall, 2001; Zhang and Zhang, 2008)。坚硬的纤维化外壳增加了动物取食的难度, 增加了打开种壳的时间, 使动物倾向于搬运, 而非就地取食 (Vander Wall, 2010)。许多研究也表明了鼠类喜好就地取食种壳较薄的种子, 而分散贮藏种壳较厚的种子 (Vander Wall, 2010; 张知彬, 2019)。坚硬外壳常可以有效防止无扩散能力动物的取食, 减少种子的无效损耗 (张知彬, 2019)。在湿度较大的地区, 栓皮栎种子极易受昆虫和霉菌的侵害而发生变质或霉变 (Zhang *et al.*, 2016)。野外实验过程中, 也发现人工种壳较薄的种子, 更容易受到霉菌的侵染而变质, 影响种子萌发和存活。因此, 中等壳厚的种子, 可能更有利于鼠类分散贮藏。相较于集中贮藏, 分散贮藏常被认为更有利于植物种子的传播和植株更新, 并最终有利于植物种群的更新换代 (Zhang and Zhang, 2008; Yang *et al.*, 2020)。

壳厚 1 层的人工种子分散贮藏比例随距离的变化而波动较大, 较为集中分布在 3 m 范围内, 密度较高, 而随着种壳厚度的增加, 种子分散贮藏比例的波动趋于平缓。最优贮藏空间模型 (Optimal cache-spacing hypothesis) 预测, 价值低的种子的贮藏密度高, 反之, 价值高的种子贮藏密度低 (Stapanian and Smith, 1978)。本研究发现鼠类对不同壳厚种子的搬运距离并无差异, 可能是因为 4 种模拟种子的营养价值基本一致。鼠类常将植物种子弃于地表, 这被认为可能是对食物资源的快速占据。弃置地表的种子易被同种或异种动物发现, 并经历多次扩散。6 层壳厚种子弃置与贮藏比值远高于其他 3 组, 可能是 6 层种壳的厚度过大, 中小型鼠类无法快速打开种壳, 故将其弃于地表。

采用聚乙烯薄膜材料作为人工种壳具有以下 5 点优势: (1) 聚乙烯材料具有高度可塑性, 经火焰高温烘烤, 聚乙烯塑料可牢牢地吸附在种子表面, 不易脱落; (2) 聚乙烯材料具有较强的疏水性, 都江堰地区湿度大, 而具较强疏水性的聚乙烯材料可较好模拟自然种壳, 有效减少水分的进入, 避免种仁受潮; (3) 聚乙烯材料无毒, 物理化学性质稳定, 不会导致野生鼠类误取食而死亡; (4) 成本低, 可批量制造, 效率高, 便于大规模实验;

(5) 适用范围广, 耐高低温, 在 $-45^{\circ}\text{C} \sim 80^{\circ}\text{C}$ 不流淌、不变形、不脆裂、寿命长。然而, 聚乙烯薄膜仍存在以下 4 个方面的缺点: (1) 在自然界中难以分解, 对环境产生一定影响; (2) 有一定的误食概率导致鼠类消化道堵塞而造成死亡; (3) 聚乙烯薄膜虽有一定韧性, 但本身硬度不够, 增加层数仅能增加鼠类破坏种壳的时间, 提高取食成本, 未能完全模拟自然栓皮栎种子, 后续实验可考虑采用硬化聚乙烯塑料以增加硬度; (4) 聚乙烯薄膜本身有不透水、不透气的特性, 影响栓皮栎种子的萌发, 并影响嗅觉异常灵敏的鼠类对种子的选择。今后的研究中将继续完善该方法。

栓皮栎种子作为硬壳种子, 具有不透水的栅栏层, 可调节水分进入。在自然条件下, 种子常需要借助中午高温及夜间低温所产生的热胀冷缩或动物的部分取食, 将种壳打破, 进而打破种子的休眠 (Baskin *et al.*, 2014; 刘慧娜等, 2020)。都江堰地区野外潮湿的林地中, 种壳较薄的种子, 更易接触水分和空气, 有利于种子的萌发。因此, 鼠类有可能基于这些信息, 调整对种子的扩散策略。

综上, 本次研究提出的人工种壳制作方法切实可行, 可用于分析种壳厚度对鼠类介导的种子扩散和种子命运的影响等相关研究。

参考文献:

- Ara H, Jaiswal U, Jaiswal V S. 2000. Synthetic seed: prospects and limitations. *Current Science India*, **78** (12): 1438-1444.
- Baskin C C, Baskin J M, Yang F, Huang Z Y. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego, Elsevier, 33-77.
- Chang G, Xiao Z S, Zhang Z B. 2008. Effect of seed size on hoarding behavior of Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*). *Acta Oecologica*, **28** (1): 37-41. (in Chinese)
- Chen C D. 2000. The Dujiangyan Region-Pivot sector of assemblage, differentiation and maintenance of biodiversity in northern part of Hengduan Mountain. *Acta Ecology Sinica*, **20** (1): 28-34. (in Chinese)
- Hadji-Chikh L Z, Steele M A, Smallwood P D. 1996. Caching decisions by grey squirrels: a test of the hoarding time and perishability hypotheses. *Animal Behaviour*, **52** (5): 941-948.
- Jacobs L F. 1992. Memory of cache locations in *Memom kangaroo* rats. *Animal Behavior*, **43** (4): 585-593.
- Lei J, Shen Z, Yi X F. 2012. Pericarp thickness and seed size determine acorn dispersal of five rodent-dispersed oak species. *Acta*

- M, Lamber T J E, Hulme P E, Vander Wall S B eds. *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seeding Establishment*. Oxfordshire: CABI Publishing, 269-282.
- Zhang Z B, Yan C, Zhang H M. 2021. Mutualism between antagonists: its ecological and evolutionary implications. *Integrative Zoology*, **16** (1): 84-96.
- Zhang Z B, Wang Z Y, Chang G, Yi X F, Lu J Q, Xiao Z S, Zhang H M, Cao L, Wang F S, Li H J, Yan C. 2016. Trade-off between seed defensive traits and impacts on interaction patterns between seeds and rodents in forest ecosystems. *Plant Ecology*, **217** (3): 253-265.
- 王冲, 张义锋, 王振龙, 乔王铁, 路纪琪. 2013. 济源太行山区鼠类对三种林木种子的扩散和贮藏. *兽类学报*, **33** (2): 150-156.
- 王博, 杨效东. 2007. 大耳姬鼠对滇西北 18 种植物种子的捕食. *动物学研究*, **28** (4): 389-394.
- 刘慧娜, 张克亮, 赵大球, 孙静, 孟家松, 陶俊. 2020. 种子休眠与萌发综述. *分子种子育种*, **18** (2): 621-627.
- 杨锡福, 谢文华, 陶双伦, 李俊年, 肖治术. 2014. 笼捕法和陷阱法对森林小型兽类多样性监测效率比较. *兽类学报*, **34** (2): 193-199.
- 张知彬. 2019. 森林生态系统鼠类与植物种子关系研究: 探索对抗者之间合作的秘密. 北京: 科学出版社, 9-31.
- 陈昌笃. 2000. 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*, **20** (1): 28-34.
- 常罡, 肖治术, 张知彬. 2008. 种子大小对小泡巨鼠行为的影响. *兽类学报*, **28** (1): 37-41.
- 路纪琪, 张知彬. 2004. 鼠类对山杏和辽东栎种子的贮藏. *兽类学报*, **24** (2): 132-138.