

同种竞争压力对小泡巨鼠贮藏油茶种子行为的作用分析

程瑾瑞^{1,2} 张知彬^{1*} 肖治术¹

(1 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) (2 中国科学院研究生院, 北京, 100039)

摘要: 2002年11~12月, 在四川省都江堰地区的亚热带常绿阔叶林内利用人工修建的半自然状态围栏进行实验, 研究了小泡巨鼠在有同种竞争者存在条件下对油茶种子的埋藏行为。结果表明, 小泡巨鼠在有竞争者存在条件下, 显著增加了埋藏油茶种子的量。这一结果支持了“竞争者的存在刺激鼠类埋藏”的假说。同时, 研究结果表明, 小泡巨鼠在有竞争者存在条件下, 显著增加了对埋藏种子的搬运距离, 每个贮藏点埋藏种子的数量也有所增加, 同时埋藏的生境更多地偏向于遮蔽较好的微生境(草丛底层、灌丛下层)中。这些行为策略有可能有利于种子被埋藏植物的种群扩散。在讨论中, 我们还通过比较鸟类和兽类在感觉器官上的差别, 分析它们在有无竞争者存在条件下所采取的不同贮食策略。

关键词: 同种竞争者; 小泡巨鼠; 贮食行为; 油茶; 种子

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2005) 02 - 0143 - 07

Analysis of the Effect of a Conspecific Competitor on the Caching of Oil Tea Seeds by Edward's Rats

CHENG Jinrui^{1,2} ZHANG Zhibin^{1*} XIAO Zhishu¹

(1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China)

(2 Graduate school of the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100039, China)

Abstract: Previous research work has shown that some birds cache fewer food items in the presence of a conspecific competitor, but some rats cache more. None of these studies paid attention to the dispersal distances of buried food and the microhabitats where the food was buried.

In order to examine the effect of the presence of a conspecific competitor on dispersal distances of buried food and microhabitats where food was buried, an experiment was conducted from November to December 2002. The experiment was performed in two enclosures that were built with bricks in secondary forest in Dujiangyan District, Sichuan Province, China. The climate is subtropical. The wall of the enclosures extended 1.3 m above and 0.5 m below ground to prevent subjects from escaping during the experiment. A piece of 8 cm mesh net covered each enclosure to isolate predators from the outside.

The subjects used in the experiment were Edward's rats (*Leopoldamys edwardsi*). The food provided for Edward's rats to eat and bury were oil tea seeds (*Camellia oleifera*). Each subject was given 50 seeds and 1 night to eat and bury the seeds. The next morning, the number of seeds eaten, buried and dispersed were recorded, as well as the dispersal distances of the buried seeds and their microhabitats. The results showed that in the presence of a conspecific competitor, Edward's rats cached more oil tea seeds, and the mean cache size increased. The dispersal distances of buried seeds was much larger in the presence of a conspecific competitor. Furthermore, in the presence of a conspecific competitor, Edward's rats cached a larger proportion of buried seeds under grass or under shrubs, and a smaller proportion in open ground.

We discuss the difference in caching behavior in the presence of a conspecific competitor between birds and rodents. The presence of a conspecific competitor promoted Edward's rats to bury more food, supporting the hypothesis that rats would bury

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G2000046802); 中科院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2 - SW - 105 和 KXCX2 - SW - 103); 中科院百人计划项目

作者简介: 程瑾瑞 (1977 -), 男, 博士研究生, 主要研究方向: 动物生态学. E-mail: chengjr@ioz.ac.cn

收稿日期: 2004 - 10 - 06; **修回日期:** 2004 - 12 - 25

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

more food in the presence of a competitor. When there were competitors, each rat would share fewer food items. In order to gain an advantage over the others, a subject would cache more food items for later use only by itself. Birds receive information from outside mainly by vision. Since the competitor would notice the cacher caching the food items, which would lead to loss of the buried food items, birds would cache fewer food items to avoid wasting their energy investment. Rodents receive information from outside mainly by olfaction, while vision performs less of a function, especially in secondary forest at night. When facing a competitor, rodents worried less about the loss of buried food items than birds, so they cached more food items. Edward's rats cached oil tea seeds more widely in the presence of a conspecific competitor, which brings an advantage to oil tea. Seeds were buried much farther away from where they were released (or where they dropped on the ground), causing the population of this plant to develop faster and more widely.

Key words: Caching behavior; Conspecific competitor; Edward's rat (*Leopoldamys edwardsi*); Oil tea; Seed

许多啮齿动物都有贮藏食物的行为 (Reichman *et al.*, 1985; Hurly and Lourie, 1997; Jenkins and Breck, 1998; Price *et al.*, 2000)。大多数学者 (Andersson and Krebs, 1978; Tamura *et al.*, 1999; Vander Wall, 2000) 认为, 在食物丰富的时期, 贮食动物将未食尽的食物埋藏起来, 以便在食物短缺时期再次利用所埋藏的食物。实际上, 贮食动物在进化过程中形成贮食行为, 也可能为在竞争中取得优势地位, 即较不埋藏食物的动物有更强的适应食物短缺期的能力。

有竞争者存在条件下, 动物贮食行为的变化, 对鸟类的研究较多 (Burnell and Tomback, 1985; Stone and Baker, 1989; Heinrich and Pepper, 1998; Lahti *et al.*, 1998), 而对哺乳动物的研究较少。Stone 和 Baker (1989) 通过对黑顶山雀 (*Parus atricapillus*) 的研究, 提出假设认为作为一种潜在的导致贮藏物损失的原因, 同种竞争者的存在致使贮食动物减少埋藏。Sanchez 和 Reichman (1987) 用 8 只白足鼠 (*Peromyscus leucopus*) 进行实验, 测定其分别在仅能感受同种个体气味和既有同种个体气味又能看到同种其他个体存在的两种条件下贮食行为的变化, 其结果表明两种条件下的白足鼠都明显增加了埋藏种子的数量; 并由此提出, 除了温度、光周期 (昼长) 等因素之外, 同种个体 (潜在的竞争者) 的存在, 也影响白足鼠的贮食行为。并提出了一些有待深入的问题, 为后面的工作提供了发展的方向。Mappes (1998) 报道, 繁殖季节末期, 在同种个体气味刺激下, 有更多的欧鼯 (*Clethrionomys glareolus*) 贮藏食物。这一实验结果支持了高密度刺激动物贮食行为的假说。在竞争者存在的条件下, 除增加种子埋藏数量外, 是否影响搬运距离、埋藏处的微生境等, 尚无报道。本研究的主要目的

是在围栏条件下, 检验“竞争者的存在刺激动物贮藏食物”的假说, 并测定小泡巨鼠 (*Leopoldamys edwardsi*) 对埋藏种子的搬运量、搬运距离和埋藏生境的选择等埋藏行为的变化, 探讨在竞争者存在条件下贮食动物的行为策略及其对植物的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地点和研究对象

本研究于 2002 年 11 ~ 12 月在四川省都江堰地区进行。该地区位于四川盆地西缘山地, 30°45' ~ 31°22'N, 107°25' ~ 103°47'E, 属从青藏高原向成都平原的过渡地带。气候属于中亚热带气候类型。年平均气温为 15.2℃ 左右, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温为 4 677.1℃。雨量充沛, 年降雨量 1 200 ~ 1 800 mm, 云雾多, 日照少 (年日照时数仅为 800 ~ 1 000 h), 湿度大 (年平均相对湿度 80% 以上) (陈昌笃, 2000a, 2000b)。研究地点选择在该地区的般若寺实验林场, 属中亚热带山地常绿阔叶林带, 海拔为 800 ~ 1 000 m (肖治术等, 2002)。

研究对象为小泡巨鼠, 属于啮齿目 (Rodentia) 鼠科 (Muridae) 长尾巨鼠属 (*Leopoldamys*), 俗称白腹巨鼠、崖鼠。这种鼠体型大, 体长约 250 ~ 300 mm, 尾长约 320 ~ 340 mm, 后足长约 50 ~ 52 mm, 耳长 31 ~ 36 mm, 体重一般在 200 ~ 500 g 左右。生活习性为夜间活动、白天多在巢内休息。该鼠主要栖息于中山及低山或丘陵区, 常在岩缝中营巢, 在丘陵区的农田、河谷等地带常发现其踪迹, 也发现其出没于农舍。小泡巨鼠以林木果实和种子、农作物、昆虫和其它无脊椎动物等为食 (胡锦涛和王西之, 1984)。实验选用 11 只 (4♂, 7♀) 作为研究对象, 都是在实验开始之前在研究地区用捕鼠笼活捕得到。捕获后立即称重、鉴定性

别，放入 29 cm × 21 cm × 22 cm 的饲养笼中喂养。饲养笼底部铺以锯末，并定期更换，笼内提供干燥的玉米叶或稻草作巢材。喂养期间，提供玉米作为主要食物，并辅以大白菜提供水分。

实验用的种子为油茶 (*Camellia oleifera*) 种子，在实验前采集于研究地区。油茶属山茶科 (Theoideae) 山茶属 (*Camellia* L.) (何方和何柏, 2002)，其树一般高 2~5 m，主要以乔木或灌木林生长形式分布于长江流域的山地丘陵地区，每年 10 月开花，花白色，以幼果越冬，次年 9~10 月果成熟，果仁含油率高达 59.4% (唐本安和唐敏, 2000)。油茶是研究地区的一种优势树种，也是较好的实验材料，相对于其它种子，油茶种子极少受到昆虫的侵袭，虫蛀率低，而且在预实验中，小泡巨鼠也表现出对油茶种子的偏好。

1.2 研究方法

实验在两个围栏中进行。围栏为 4 m × 4 m 的规则正方形，在研究地的一处山坡上依山势而建，以砖砌成。地下约 0.5 m，密集地插入砖块围成，以防小泡巨鼠从地下打洞逃走。其上再砌约 1.3~1.4 m 高的墙，内墙以水泥浆抹平使之光滑，并在内墙上层砌上一圈十分光滑的釉面地板砖防止鼠爬墙从围栏上方逃走。以光滑的镀锌铁皮将围栏内高于墙头的树木的树干包裹住，以防止鼠爬上树逃走。在围栏上方罩以网眼大小为 8 cm × 8 cm 的安全网，以防止天敌对围栏内小泡巨鼠的捕食。围栏内呈对角分布的两个墙角分别设置一个木质的巢箱 (17 cm × 20 cm × 30 cm)，箱内衬以铁皮防止鼠逃走，并人工铺以干稻草作巢材。尽可能保留围栏内的植被，再通过人工移栽一些芒萁 (*Dicranopteris dichotoma*)、冬青 (*Ilex chinensis*)、碎米莎草 (*Cyperus iria*)、梨叶悬钩子 (*Rubus pirifolius*)、山矾 (*Symplocos caudata*) 等当地次生林中常见植物以弥补建造围栏时对围栏内植被的破坏，并调整使得两个围栏之间在各种微生境面积上几乎一致，尽可能消除两个围栏之间在环境特征上的差异。一切都完成后，用红色油漆在围栏的四面墙壁上标上刻度，建立一个平面坐标系，以便于快速而准确地记录被移动种子的位置。

实验开始之前，在给小泡巨鼠喂食时加入一些油茶种子以让它们熟悉。为了快速地找到小泡巨鼠扩散、埋藏的种子，对准备放入围栏内供小泡巨鼠

取食、埋藏的种子采用拴金属片的方法 [具体的作法参见 Zhang (2000)] 进行标记。每一粒标记的种子在放入围栏之前都用精确度为 0.1 g 的电子秤准确称取重量并记录。

实验分为两种处理。一种是对照处理 (Control)，让实验鼠单独在围栏内不受干扰地埋藏；另一种是竞争处理 (Competition treatment)，即在围栏内放置另一只小泡巨鼠作为潜在的竞争者。对照处理的具体操作是，围栏内处于对角的两个巢箱，用铁丝网封住其中一个巢箱的入口，开放另一个巢箱供实验鼠休息、隐蔽。于 17:00 在封闭巢箱的墙角处放置一个 25 cm × 25 cm × 3 cm 的木质托盘，于托盘中集中放置用金属片标记的油茶种子 50 粒。托盘边放置高约 4 cm 的水杯，提供饮水给实验鼠任意饮用，而后放入实验鼠，任其在围栏内自由地活动一晚。次日 08:30 将实验鼠取出，以金属片为线索搜寻各种状态 (命运) 的种子。种子的状态定义为以下几种：原地未动的种子——仍在木质托盘中并且没有被取食的种子；被取食的种子——全部或大部分被取食的种子 (包括在木质托盘中被取食和被搬运到别处取食的种子)；扩散的种子——被搬离木质托盘散布在围栏表面但未被取食的种子；埋藏的种子——被搬离木质托盘并被埋藏于围栏内土层中的种子。在埋藏的种子当中，有些埋藏点内贮藏有 1 粒种子，有些埋藏点贮藏有多粒种子，我们将任意一个埋藏点内贮藏种子的个数定义为贮藏点大小。对于被取食的种子，统计其数量并利用已建立的平面坐标系分别记录各粒种子被取食的位置和生境及剩余的重量，对于扩散的种子和埋藏的种子，统计其数量并分别记录各粒种子所在的位置、生境。将围栏内的生境划分为以下 4 种：基质地——没有任何植被或仅有少量枯枝落叶；草丛底层——位于草本植物下方；灌丛下层——位于灌木下方；根部洞穴——位于树干基部根所形成的洞中。竞争处理的操作步骤，基本上与对照处理相同，不同之处是在释放标记种子和实验鼠之前，先将竞争者 (竞争者与实验鼠性别搭配情况如表 1，个体搭配为随机搭配) 关在对照处理实验中封闭的巢箱中，用铁丝网封住该巢箱口，避免竞争者进入围栏自由活动，而后将集中放种子的木质托盘放在竞争者巢箱的箱口前方并释放标记种子。这样，实验鼠在接近这些种子时就可以通过视觉和嗅觉感受到竞

争者的存在。其后的实验过程和记录方法基本同对照处理。实验选用 11 只 (4♂、7♀) 小泡巨鼠作研究对象, 每只都经历对照和竞争两种处理, 每只鼠每种处理都连续进行 2 次 (即两晚) 实验, 即每只鼠进行 4 次 (4 晚) 实验。每次实验在 18: 00、23: 00、07: 00 记录环境温度, 并取其平均值, 作为实验的环境温度。

表 1 竞争者与实验鼠的性别搭配情况

性别搭配 Paired arrangement considering of gender	♂♀*	♂♂*	♀♂*	♀♀*
对数 Pairs	2	2	3	4

* 前面为实验鼠 (cacher) 的性别, 后面为竞争者 (competitor) 的性别

* First symbol represents the gender of the cacher, second symbol the gender of the competitor

所有的实验数据最后都输入 SPSS10.0 统计软件包中, 并利用该软件包进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 数据预分析

在对结果进行分析之前, 对数据进行了预分析。由于每只实验鼠在每种处理下连续进行了两次 (两天) 的实验, 故采用 repeated measures GLM 方法分析每只鼠每处理的两次实验之间各变量的差异, 发现没有显著差异。因此, 将每只鼠每种处理的两次实验的数据合并进行分析。经检验, 不同性别个体在埋藏行为上同样没有差异, 所以 11 只实验鼠作为一组进行比较, 即 $n=11$ 。经过检验确认, 实验时的环境温度的变化 ($3.2^{\circ}\text{C} \sim 14.13^{\circ}\text{C}$) 对小泡巨鼠埋藏行为的影响并不显著。

2.2 埋藏、取食及扩散的种子的变化

对照处理、竞争处理下实验鼠对种子的埋藏、取食、扩散格局如图 1。

由于每只实验鼠都经历两个处理, 参照 Sanchez 和 Reichman (1987) 的方案, 采用非参两个相关样本 T 检验进行分析, 结果显示, 小泡巨鼠在埋藏数量 ($Z = -1.956, P = 0.05$)、埋藏重量 ($Z = -2.045, P = 0.041$) 上差异显著, 而在取食重量 ($Z = 0.044, P = 0.956$)、扩散数量 ($Z = -1.131, P = 0.258$)、扩散重量 ($Z = 0.534, P =$

0.594) 上差异不显著。竞争处理下小泡巨鼠埋藏数量和埋藏重量明显大于对照处理下的埋藏数量和埋藏重量。取食数量上, 对照处理下的取食量与竞争处理下的取食量差异不显著。扩散数量和扩散重量上, 竞争处理略高于对照处理, 但差异不显著。

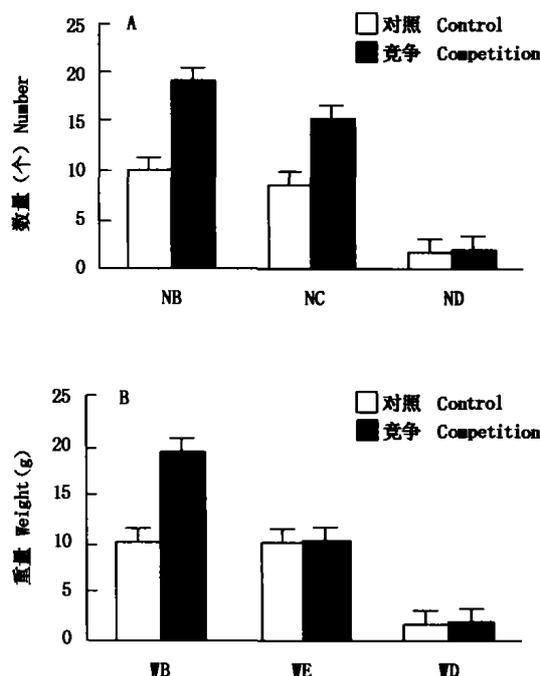


图 1 竞争处理对小泡巨鼠取食、埋藏行为的影响 (A. 埋藏数量 NB、贮藏点数量 NC、扩散数量 ND; B. 埋藏重量 WB、取食重量 WE、扩散重量 WD)

Fig. 1 Effects of competition on Edward's rats' eating and caching behavior. (A. NB: number of buried seeds, NC: number of cache, ND: number of dispersed seeds; B. WB: weight of buried seeds, WE: weight of eaten seeds, WD: weight of dispersed seeds)

2.3 贮藏点大小

小泡巨鼠在实验中的大部分埋藏点仅埋藏 1 粒种子, 即贮藏点大小为 1, 少部分埋藏点埋有 2~4 粒种子, 即贮藏点大小为 2~4。统计两种处理不同贮藏点大小和埋藏点的数量并计算出不同贮藏点大小在所有贮藏点中所占的比例 (图 2), 采用 Crosstabs 下的 Chi-square 分析 (由于贮藏点大小为 3 和 4 的贮藏点数量太少, 故将这两个贮藏点大小的贮藏点数合并后进行分析), 结果表明, 两种处理之间小泡巨鼠在贮藏点大小的差异显著 (Pearson $\chi^2 = 8.638, df = 2, P = 0.013$), 其平均值, 竞争处理的贮藏点大小 (mean = 1.2538) 大于对照处理的贮藏点大小 (mean = 1.184)。

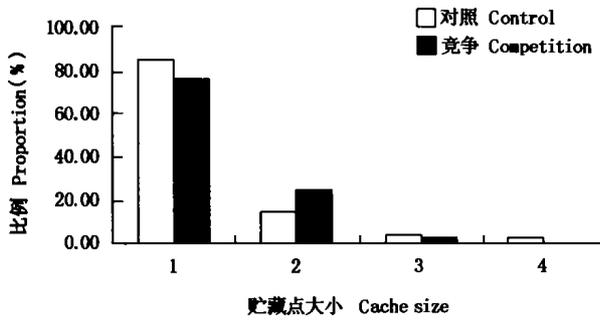


图2 小泡巨鼠埋藏种子的贮藏点大小分布

Fig.2 Proportion of different cache sizes made by Edwards' rats

2.4 埋藏种子的搬运距离

通过各粒被埋藏种子的坐标位置计算其被搬运的距离, 两种处理条件下, 埋藏种子的搬运距离分别作为一组数据 (图3), 进行非参两个独立样本 T 检验, 结果在埋藏种子搬运距离上两种处理之间差异极显著 ($Z = 3.195$, $P = 0.001$), 竞争处理下埋藏种子的搬运距离大于对照处理下的搬运距离。

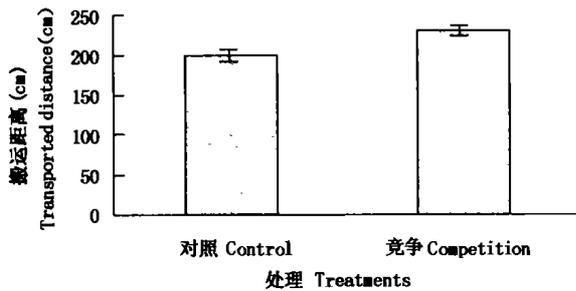


图3 小泡巨鼠埋藏油茶种子的扩散距离

Fig.3 Dispersal distances of oil tea seeds buried by Edward's rats

2.5 埋藏微生境选择

分别将两种处理条件下每一只鼠各次实验埋藏种子数量累加, 得到有竞争者存在和无竞争者存在条件下埋藏在各种微生境下的种子数量, 采用 Crosstabs 下的 Chi-square 分析, 两种处理间小泡巨鼠埋藏种子的生境选择无显著差异 ($\text{Pearson } \chi^2 = 5.626$, $df = 3$, $P = 0.131$)。将两种处理中埋藏于各种微生境下的种子数量分别除以该处理埋藏种子的总数, 得到各种处理下埋藏于各种微生境的种子比例, 结果如图4。虽然两种处理间在种子埋藏生境选择上没有显著差异, 但是, 竞争处理下, 小泡巨鼠减少了在基质的埋藏比例, 而相应地增加了在草丛底层、灌丛下层和根部洞穴中的埋藏比例。

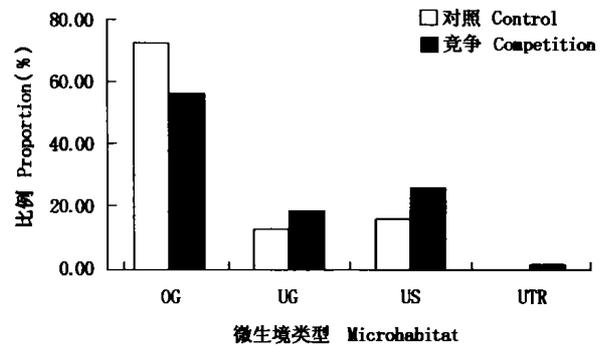


图4 埋藏种子的微生境选择 (OG为基质地, UG为草丛底层, US为灌丛下层, UTR为根部洞穴)

Fig.4 Proportion of seeds buried microhabitat selection (OG: open ground; UG: under grass; US: under shrub; UTR: in the hole under tree root)

3 讨论

3.1 小泡巨鼠在有竞争者存在条件下的贮藏策略

竞争者的存在, 意味着高种群密度的存在, 给埋藏者造成竞争压力; 此外, 埋藏者的埋藏活动可能完全暴露于竞争者的观察之下, 从而使得埋藏者埋藏的食物有可能被竞争者窃取, 埋藏者必须采取相应的行为策略来减少其埋藏的种子因被窃取而造成的损失。

结果显示小泡巨鼠在有竞争者存在时埋藏种子的量显著高于没有竞争者存在时的埋藏量。这一结果与 Mappes (1998)、Sanchez 和 Reichman (1987) 的结果相似, 支持了竞争者的存在刺激鼠类埋藏的假说。种群密度高, 意味着更多的个体参与对食物资源的竞争, 在食物资源有限的条件下, 每个个体能得到的食物就会相应减少。为了在有限的食物资源的竞争中取得优势, 动物会尽可能多地埋藏食物。当有竞争者存在时, 动物不仅要贮藏更多的食物, 而且必须尽快地将这些食物资源转移并隐藏起来, 使之真正为埋藏者所占有, 否则, 散布于地表的种子可能在动物还没有将其全部埋藏之前就被其它个体搬走。在我们的实验中, 大部分埋藏点都只埋藏有1粒种子。贮藏点大小, 在一定程度上反映出小泡巨鼠一次搬运种子的量。大多数贮藏点大小为1, 表明通常情况下小泡巨鼠一次只搬运1粒种子。在有竞争者存在时, 小泡巨鼠的贮藏点大小比无竞争者存在时要大, 说明在有竞争者存在时小泡

巨鼠增加了每次搬运种子的量。这种行为带来的直接好处就是更快地将地表的食物真正据为己有，从而使贮食动物能占有更多的食物资源，有利于度过食物短缺期，增加它们的适合度。

但是，一些对鸟类的研究结果却表明，鸟类在有竞争者存在时埋藏数量减少或者根本不埋藏 (Burnell and Tomback, 1985; Stone and Baker, 1989)。为什么鸟、兽在这一行为上会表现出截然相反的行为策略呢？从它们在发现埋藏种子的机制上或许能给出一些解释。众所周知，大多数鸟类视觉高度发达，而嗅觉退化，它们的觅食活动主要依赖视觉 (Suthers, 1978)，而兽类，尤其是夜行性兽类，如多数啮齿动物，则是嗅觉发达，视觉相对作用较小 (Howard *et al.*, 1968; Johnson and Jorgensen, 1981)。鸟类在进行贮食活动期间，如果有竞争者存在，其贮食活动全部暴露于竞争者，竞争者可以记下其埋藏的地点并在贮食者不在时取食这些埋藏的食物。这样必然给贮食者造成巨大的损失，其在埋藏食物时所进行的投资很有可能得不到回报或回报不足以弥补其投资。因此，它们在有竞争者存在时埋藏减少或不埋藏。

兽类主要依靠嗅觉寻找食物，但并不排除它们在找回埋藏食物过程中利用视觉上的记忆。对赤狐 (*Vulpes vulpes*)、北美灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 等都曾有利用视觉记忆找寻埋藏食物的报道。但是对于夜间活动的兽类，视觉所起的作用到底有多大，在这方面的研究很缺乏。虽然 Jacobs (1992) 发现梅氏更格卢鼠 (*Dipodomys merriami*) 能够通过记忆找到埋藏的食物，但是，这个实验是在室内的围栏中进行的，实验中为了进行录像一直都用红色灯泡提供照明，这样的照明必然给梅氏更格卢鼠带来视觉上的帮助，加之围栏并不大 (2 cm × 1 cm × 0.6 cm)，这些条件都给梅氏更格卢鼠运用视觉记忆找寻埋藏食物提供了可能。而当在自然环境中，这种通过视觉作用的找寻机制在梅氏更格卢鼠中起多大作用并不知道。我们的研究，是在野外次生林中就地建造的围栏中进行，由于次生林郁闭度较高，即使是在有较好的月光时，林内的能见度通常仍然很低。而实验结果显示，有竞争者存在时，小泡巨鼠埋藏的距离大于没有竞争者时的埋藏距离，并且，在埋藏微生境选择上也更偏向于有遮蔽的草丛底层或灌丛下层。埋藏距离增加以及微生

境选择的改变，说明小泡巨鼠在有竞争者存在时，埋藏食物要付出更多的能量和时间。对同种竞争者存在的条件下，鼠类埋藏距离和微生境选择的研究，国内外目前都还未见报道，我们对这方面的研究所得到的结果，一方面提示我们，视觉记忆在夜行性鼠类中可能起一些作用，否则小泡巨鼠消耗更多能量将种子埋藏得更远的行为意义不大；但是所起的作用也不会有多大，否则小泡巨鼠可能会像鸟类一样减少埋藏。这方面的进一步研究，将为解决鼠类找寻埋藏种子的机制及鼠类的贮食行为的进化意义提供重大帮助。另一方面，结果也表明，小泡巨鼠在有竞争者存在的条件下增加埋藏距离并改变微生境选择，可能是小泡巨鼠认为采取这些行为以后，在夜幕的掩护下竞争者观察到其埋藏种子位置的可能性很小了，才采取这一种行为策略。

3.2 被埋藏种子植物在这一关系中所获得的利益

在竞争条件下，动物埋藏种子的数量和埋藏距离的增加，还能为被埋藏种子植物带来益处。由于对贮食动物，尤其是对鼠类埋藏种子的总量知之甚少 (Vander Wall, 1990)，所以，我们假设在没有竞争者存在条件下，小泡巨鼠的埋藏量已经足够甚至多于其在食物短缺期所需要的消耗量。在此假设的前提下，可以预料，在竞争者存在（或高种群密度）的条件下，被埋藏种子植物也将从中获得更大的利益。在竞争者存在的条件下，小泡巨鼠埋藏数量增加，而其在食物短缺期消耗的种子不会明显变化，使得更多的被埋藏种子避免被小泡巨鼠或其它动物的取食，从而可能萌发成幼苗。捕食者的高种群密度，致使更多的植物种子被取食，但即使逃脱捕食而留在地表的种子，由于地表在湿度、温度等方面的条件劣于土层中，导致其萌发率低于被埋藏的种子 (Zhang, 2001; Zhang and Wang, 2001; 张知彬和王福生, 2001)。所以，对于被埋藏了种子的植物来说，在相同的种子产量下，其种子被埋藏所得到的利益要大于种子留在地表所得到的利益。

埋藏距离的增加，毫无疑问地增加了种子被扩散的范围。这些被扩散到更远处的种子，一旦萌发成幼苗，必然加快植物的种群发展，扩大其分布范围。本文的实验，由于围栏大小的限制，未能判断小泡巨鼠在有竞争者（高密度）条件下，所增加的埋藏种子的移动方向是随机选择还是选择朝向其巢穴或是其它特定的方向。若其方向选择是随机的，

则相对于向特定方向移动, 种子可能分布的范围相对更大, 更有利于植物种群的发展。对此有待于进一步的研究。

根据本文研究结果, 我们推测相对较高的小泡巨鼠密度, 可有利于油茶种群的发展。此假说还须进一步检验。

致谢: 感谢美国 University of Iowa Hospitals and Clinics 的 Stephanie D. Preston (Ph. D.) 协助修改英语摘要。感谢肖云发协助进行野外工作。

参考文献:

- Andersson M, Krebs J. 1978. On the evolution of hoarding behaviour. *Animal Behaviour*, **26**: 707 - 711.
- Burnell K L, Tomback D F. 1985. Stellar's jays steal grey jay caches: field and laboratory observations. *Auk*, **102**: 417 - 419.
- Heinrich B, Pepper J W. 1998. Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, **56**: 1083 - 1090.
- Howard W E, Marsh R E, Cole R E. 1968. Food detection by deer mice using olfactory rather than visual cues. *Animal Behavior*, **16**: 13 - 17.
- Hurly T A, Lourie S A. 1997. Scatterhoarding and larderhoarding by Red Squirrels: size, dispersion, and allocation of hoards. *Journal of Mammalogy*, **78** (2): 529 - 537.
- Jacobs L F. 1992. Memory for cache locations in Merriam's kangaroo rats. *Animal Behavior*, **43**: 585 - 593.
- Jenkins S H, Breck S W. 1998. Differences in food hoarding among six species of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, **79** (4): 1221 - 1233.
- Johnson T K, Jorgensen C D. 1981. Ability of desert rodents to find buried seeds. *Journal of Range Management*, **34**: 312 - 314.
- Lahti K, Koivula K, Rytönen S, Mustonen T, Welling P, Pravosudov V, Orell M. 1998. Social influences on food caching in willow tits: a field experiment. *Behavioral Ecology*, **9**: 122 - 129.
- Mappes T. 1998. High population density in bank voles stimulates food hoarding after breeding. *Animal Behaviour*, **55**: 1483 - 1487.
- Price M V, Waser N M, McDonald S. 2000. Seed caching by heteromyid rodents from two communities: implications for coexistence. *Journal of Mammalogy*, **81** (1): 97 - 106.
- Reichman O J, Wicklow D T, Rebar C. 1985. Ecological and mycological characteristics of caches in the mounds of *Dipodomys spectabilis*. *Journal of Mammalogy*, **66**: 643 - 651.
- Sanchez J C, Reichman O L. 1987. The effects of conspecifics on caching behavior of *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy*, **68** (3): 695 - 697.
- Stone E R, Baker M C. 1989. The effects of conspecifics on food caching black-capped chickadees. *Condor*, **91**: 886 - 890.
- Suthers R A. 1978. Sensory ecology of birds. In: Ali M A ed. *Sensory ecology: Review and perspectives*, New York: Plenum Publishing. 217 - 251.
- Tamura N, Hashimoto Y, Hayashi F. 1999. Optimal distances for squirrels to transport and hoard walnuts. *Animal Behaviour*, **58**: 635 - 642.
- 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. 1990. *Food hoarding in animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Zhang Z B. 2000. How rodent plant seeds of wild apricot, *Prunus armeniaca*. In: *Proceedings of 3rd symposium of Sino-Russia on animal diversity and regional sustainable development*, 103 - 121.
- Zhang Z B. 2001. Effect of burial and environmental factors on seedling recruitment of *Quercus liaotungensis* Koidz. *Acta Ecologica Sinica*, **21** (3): 374 - 384.
- Zhang Z B, Wang F S. 2001. Effect of burial on acorn survival and seedling recruitment of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) under rodent predation. *Acta Theriologica Sinica*, **21** (1): 35 - 43.
- 陈昌笃. 2000a. 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.
- 陈昌笃. 2000b. 都江堰生物多样性研究与保护. 成都: 四川科学技术出版社, 76 - 87.
- 肖治术, 王玉山, 张知彬, 马勇. 2002. 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*, **10** (2): 163 - 169.
- 张知彬, 王福生. 2001. 鼠类对山杏种子存活和萌发的影响. *生态学报*, **21** (11): 1761 - 1768.
- 何方, 何柏. 2002. 油茶栽培分布与立地分类的研究. *林业科学*, **38** (5): 64 - 72.
- 胡锦矗, 王西之. 1984. *四川资源动物志. 兽类*. 成都: 四川科技出版社.
- 唐本安, 唐敏. 2000. 利用土壤动物生态优化筛选最佳油茶林林地生境研究. *生态学报*, **20** (6): 1009 - 1014.