

# 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

张洪茂<sup>1,2,3</sup> 张知彬<sup>1\*</sup>

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 100101)

2 (华中农业大学水产学院, 武汉 430070)

3 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 在北京东灵山地区半自然围栏内, 通过将核桃(*Juglans regia*)种子用塑料袋封闭处理减弱嗅觉信号和埋藏处理阻断视觉信号, 研究了岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)对置于地表、埋藏、封闭后置于地表和封闭后埋藏核桃种子的发现率, 以探讨岩松鼠找寻种子的主要方式; 同时还研究了岩松鼠对自己埋藏和其他个体埋藏种子的发现率, 以探讨空间记忆在岩松鼠找寻自己埋藏种子时是否有重要作用。岩松鼠对各组种子的发现率为: 埋藏组 $59.5 \pm 27.6\%$ , 地表组 $53.3 \pm 27.7\%$ , 封闭埋藏组 $31.0 \pm 27.2\%$ , 封闭地表组 $26.3 \pm 28.6\%$ ; 其中埋藏组与地表组较高, 差异不显著( $Z=-0.356$ ,  $P=0.722$ ), 封闭埋藏组和封闭地表组较低, 差异也不显著( $Z=-0.493$ ,  $P=0.622$ ), 即通过埋藏处理阻断视觉信号对岩松鼠的种子发现率没有显著影响; 埋藏组显著高于封闭埋藏组( $Z=-2.943$ ,  $P=0.003$ ), 地表组显著高于封闭地表组( $Z=-2.084$ ,  $P=0.037$ ), 即通过封闭处理减弱嗅觉信号显著减少了岩松鼠对种子的发现率; 当种子被封闭且埋藏时, 有31.0%的种子被找到, 即当通过封闭处理减弱嗅觉信号, 埋藏处理阻断视觉信号后, 岩松鼠仍能通过随机探索找到部分种子。自埋组( $57.9 \pm 21.8\%$ )和他埋组( $54.4 \pm 33.9\%$ )的种子发现率都较高, 且差异不显著( $Z=-0.157$ ,  $P=0.875$ ), 即岩松鼠在找寻自己埋藏的种子时没有明显优势。这些结果表明: 围栏条件下, 嗅觉在岩松鼠找寻贮藏种子时起主要作用, 然后随机探索也具有一定意义, 而视觉和空间记忆意义不大。

**关键词:** *Sciurotamias davidianus*, 种子发现率, 嗅觉, 视觉, 随机探索, 空间记忆

## Key factors affecting the capacity of David's rock squirrels (*Sciurotamias davidianus*) to discover scatter-hoarded seeds in enclosures

Hongmao Zhang<sup>1,2,3</sup>, Zhibin Zhang<sup>1\*</sup>

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070

3 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** Olfaction, vision, random search and spatial memory have been suggested to be important factors for hoarders to rediscover hoarded foods, but whether they work differently on different species is not clear. In this study, we studied the role of olfaction, vision, random search and spatial memory on seed discovery capacity of David's rock squirrels (*Sciurotamias davidianus*) in enclosures in the Dongling Mountain, north-western Beijing, China. We decreased the olfactory signal of the experimental seeds (cultivated walnut, *Juglans regia*) by sealing with plastic bags, and blocked the visual signal by burying the seeds in soil. We compared seed discovery rates of the following four treatments: (1) On ground (G): seeds placed on ground surface; (2) Buried (B): seeds buried in soil; (3) Sealed & placed on ground (S & G): seeds placed on ground surface sealed in plastic bags; and (4) Sealed & buried (S & B): seeds buried in soil sealed in plastic bags. We also compared seed discovery rates when *S. davidianus* discovered seeds buried by themselves

收稿日期: 2007-01-09; 接受日期: 2007-06-13

基金项目: 国家自然科学基金(30430130, 30500072 和 30570307)和中国科学院海外合作团队创新项目(CXTDS2005-4)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangzb@ioz.ac.cn

(Self-Buried, S-B) and by other individuals (Other-Buried, O-B). The ranking of the seed discovery rates of the four treatments were B (Mean  $\pm$  SD:  $59.5 \pm 27.6$  %) > G ( $53.3 \pm 27.7$  %) > S & B ( $31.0 \pm 27.2$  %) > S & G ( $26.3 \pm 28.6$  %); Seed discovery rates of B and G treatments ( $Z = -0.356$ ,  $P = 0.722$ ), and of S & B and S & G treatments ( $Z = -0.493$ ,  $P = 0.622$ ) were not significantly different. This suggests that the seed discovery capacity of *S. davidianus* was not significantly affected by blocking the visual signal. Seed discovery rates of G was significantly higher than S & G ( $Z = -2.084$ ,  $P = 0.037$ ), and B was significantly higher than S & B ( $Z = -2.943$ ,  $P = 0.003$ ). This suggests that the seed discovery capacity of *S. davidianus* was significantly decreased when olfactory signal of seeds was decreased. When seeds were both sealed and buried (S & B), 31.0 % buried seeds were discovered, which suggests that *S. davidianus* could discover some seeds with random search. Moreover, seed discovery rates of S-B ( $57.9 \pm 21.8$ %) and O-B ( $54.4 \pm 33.9$ %) were not significantly different, which suggests that an individual *S. davidianus* has no advantage in discovering seeds buried itself, as if there was no effect of spatial memory. These results suggest that olfaction is the key factor for *S. davidianus* to rediscover hoarded seeds, secondarily relying on random search. Vision and spatial memory seem to play a less important role.

**Key words:** David's rock squirrels (*Sciurotamias davidianus*), seed discovery rate, olfaction, vision, random search, spatial memory

食物贮藏(food hoarding)是一些动物应对食物短缺的一种适应行为(Smith & Reichman, 1984; Vander Wall, 1990), 贮藏方式可分为集中贮藏(larder hoarding)和分散贮藏(scatter hoarding)(Vander Wall, 1990)。对于分散贮食动物来说, 有效找回贮藏的食物对其生存至关重要, 这也是分散贮食行为的进化动力(Smith & Reichman, 1984; Vander Wall, 1990; Vander Wall & Jenkins, 2003; Vander Wall *et al.*, 2006)。分散贮食动物通过什么方式找回贮藏的食物, 是研究分散贮食动物找回贮藏食物机制的关键问题(Vander Wall, 1990)。一些研究表明: 嗅觉、视觉、空间记忆和随机探索可能在许多分散贮食啮齿动物找回贮藏食物的过程中发挥重要作用(Johnson & Jorgensen, 1981; McQuade *et al.*, 1986; Vander Wall, 1990, 2000; Rice-Oxley, 1993; Devenport *et al.*, 2000; Vander Wall *et al.*, 2006)。但是, 由于啮齿动物多数在夜间活动, 食物贮藏和找回过程难以跟踪, 在野外很难确定其具体的找回方式, 同时, 也难以确定贮藏的食物是被贮食动物自己找回还是被其他动物或个体找到(Vander Wall *et al.*, 2006), 这需要控制性围栏实验加以确证。

岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)属于松鼠科岩松鼠属, 为中国特有种。常见于华北地区, 营半树栖生活, 昼行性, 广泛分布于森林、灌丛、弃耕地、果园和住宅附近, 喜食油松(*Pinus tabulaiformis*)、核桃(*Juglans regia*)、山杏(*Armeniaca sibirica*)、辽东

栎(*Quercus wutaishanica*)等植物的种子和坚果并分散贮藏, 对这些树种的扩散和更新具有重要意义(Lu & Zhang, 2005)。

研究岩松鼠对分散贮藏种子的找寻机制, 有利于了解森林种子库动态和损失原因, 评估岩松鼠在种子扩散和树种更新中的意义。为此, 我们在北京东灵山地区研究了: (1)在不同处理条件下(种子被置于地表、埋藏、封闭后置于地表和封闭后埋藏)岩松鼠对核桃种子的发现率, 以探讨岩松鼠找寻种子的主要方式(嗅觉、视觉、随机探索); (2)岩松鼠对自己埋藏种子和其他个体埋藏种子的发现率, 以探讨岩松鼠能否凭借空间记忆在找寻自己埋藏的种子时具有明显优势。

## 1 研究地区概况

研究地点位于北京市门头沟区梨园岭村( $40^{\circ}00' N$ ,  $115^{\circ}30' E$ , 1,140 m ASL), 属太行山系东灵山地区( $39^{\circ}48' - 40^{\circ}00' N$ ,  $115^{\circ}24' - 115^{\circ}36' E$ )。暖温带大陆性季风气候, 年均气温  $11^{\circ}C$ , 年均降水量 500–650 mm, 年均无霜期约 195 d。该区森林受到较严重破坏后正处于逐渐恢复期, 次生林、灌丛和弃耕地是典型的生境类型, 辽东栎、山杏、核桃、山桃(*Amygdalus davidiana*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、荆条(*Vitex nugundo*)是常见乔木和灌木, 此外, 还有少量华北落叶松(*Larix principisruprechtii*)、油松零星分布(马克平等, 1999)。

核桃树广泛地分布在弃耕地、耕地和庭院住宅附近,是当地主要的经济树种之一,核桃种子9月初至9月底成熟散落,鲜重 $9.1 \pm 1.7$  g ( $n=50$ ),有木质化的内果皮,营养丰富,是岩松鼠重要食物资源。

## 2 研究方法

### 2.1 实验设计

实验1用于探讨岩松鼠找寻核桃种子的主要方式,分适应组、地表组、埋藏组、封闭地表组和封闭埋藏组,分别用于使实验鼠适应围栏和实验种子、对照以及检验视觉、嗅觉和随机探索在岩松鼠找寻核桃种子过程中的作用。种子处理方式分别为:

适应组(adaptation):种子被直接置于地表,让实验鼠适应围栏和种子,数据不纳入结果分析。

地表组(placed on ground, G):种子被直接置于地表,实验鼠可以通过嗅觉、视觉和随机探索找寻种子。

埋藏组(buried, B):种子以3.0 cm深度埋藏,视觉信号被阻断,实验鼠主要通过嗅觉和随机探索找寻种子。

封闭地表组(sealed and placed on ground, S & G):种子被封闭后置于地表,嗅觉信号被减弱,实验鼠主要通过视觉和随机探索找寻种子。

封闭埋藏组(sealed and buried, S & B):种子被封闭后以3.0 cm深度埋藏,视觉信号被阻断,嗅觉信号被减弱,实验鼠主要靠随机探索找寻种子。

每组实验分别提供25枚种子供实验鼠寻找,共使用了1,500枚种子。通过比较各组的种子发现率确定各种找寻方式的相对重要性。种子发现率=种子被找到数/提供找寻的种子数(25粒) $\times 100\%$ 。如果岩松鼠对封闭种子的发现率显著低于非封闭种子的发现率,说明嗅觉在种子找寻过程中具有重要意义;如果对埋藏种子的发现率显著低于对非埋藏种子的发现率,尤其是对封闭埋藏种子的发现率显著低于对封闭地表种子的发现率,说明视觉在种子找寻中具有重要意义;如果种子被封闭且埋藏后,仍有一部分被找到,说明随机探索在种子找寻中具有一定意义。

实验2用于探讨岩松鼠凭借空间记忆找寻自己埋藏的核桃种子时是否有明显优势。分自埋组(Self-Buried, S-B)和他埋组(Other-Buried, O-B),前

者让实验鼠找寻自己埋藏的种子,后者让实验鼠找寻其他个体埋藏的种子,比较二者的种子发现率。如果自埋组的种子发现率显著高于他埋组,说明岩松鼠能凭借空间记忆在找回贮藏种子时具有优势。

### 2.2 实验动物

在研究地区,以花生为诱饵,用活捕笼(长 $\times$ 宽 $\times$ 高:25 cm $\times$ 12 cm $\times$ 12 cm,钢丝笼)捕获岩松鼠21只(10♂,11♀),逐一称重编号后单独饲养于专用饲养笼(长 $\times$ 宽 $\times$ 高:80 cm $\times$ 50 cm $\times$ 40 cm,钢丝笼)内,饲养笼一角置一铁皮巢箱(长 $\times$ 宽 $\times$ 高:10 cm $\times$ 10 cm $\times$ 10 cm),内放适量棉花保暖。饲养期间提供适量花生、核桃、辽东栎、山杏等食物和充足饮水,饲养房保持通风和透光,维持自然温度和光周期,每2 d补充1次食物和饮水以减少饲喂活动对其干扰。饲养7-10 d后用于实验。选取其中12只(6♂,6♀,平均体重( $\pm$  SD):234.3 $\pm$ 32.4 g)健康(活跃、取食正常、毛色光滑)成年个体作为实验对象。在每组实验中,每只实验鼠只使用1次。

### 2.3 实验用种子的收集和标记

实验用核桃种子于2006年9月初收集,放于室内干燥通风处晾干备用。选取成熟完好种子用于实验。

为了便于追踪种子去向和清理实验围栏,利用金属片标记法对实验种子进行标记(Zhang & Wang, 2001),即在每粒种子的脊上钻一直径1 mm的小孔,用长3 cm钢丝将一带编号的金属片(3 cm $\times$ 1 cm)拴于此孔,实验时可以通过金属片追踪每粒种子的去向。钢丝和金属片重约0.1 g,与种子重量相比,可以忽略(Zhang & Wang, 2001; Lu & Zhang, 2005)。该方法对追踪被鼠类搬运的种子十分有效,而且对鼠类搬运种子没有明显影响(Xiao *et al.*, 2006)。此外,实验中封闭处理是指用无色、无味、透明的自封塑料袋(15 mm $\times$ 17 mm)将种子封闭(包括标记牌),封口处再用无色、无味、透明的胶带封闭,这样处理的种子可以减弱嗅觉气味,但不影响实验鼠通过视觉发现种子。

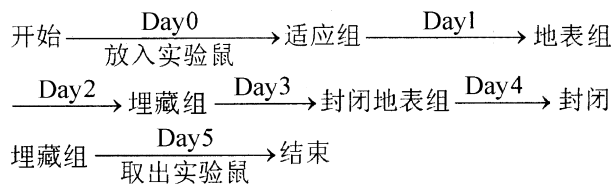
### 2.4 围栏设计与种子放置

在弃耕地内建造4个半自然围栏(9.0 m $\times$ 9.0 m)。围栏四周为约0.3 m厚、1.0 m高的砖墙,围栏内部地面铺约0.1 m厚的水泥后,其上再铺1层约0.2 m厚的砂土,围栏上方用铁丝网(网眼:1 cm $\times$ 1 cm)封盖,以防实验鼠逃走。围栏内自然生长了少量肥披

碱草(*Elymus excelsus*)、木香薷(*Elsholtzia stauntoni*)等弃耕地内常见的草本植物,盖度约30%。在围栏一角放一巢箱(长×宽×高: 30 cm×20 cm×20 cm)和饮水盘。为了方便定位种子贮藏位点,实验1中,将围栏划分为36个1.5 m×1.5 m方格,在方格交叉点放置或埋藏种子(25粒),种子间距为1.5 m×1.5 m(图1, 1-25为种子释放点);实验2中,以围栏中心为原点,将围栏划分为4个4.5 m×4.5 m的象限(图1, I-IV象限),并规定巢箱所在的区域为第II象限(Lu & Zhang, 2005),将40粒标记种子放置于围栏中心供实验鼠选择和埋藏,利用坐标定位埋藏种子的位置(Lu & Zhang, 2005)。

## 2.5 实验步骤

实验1于2006年9月进行。实验前1周内,为实验鼠喂食核桃种子,让其对实验种子有所适应。实验开始前清理围栏,翻新沙土,放置巢箱和饮水盘,然后开始实验。实验流程为:



首先按适应组要求放置实验种子,选取4只(1只/围栏)实验鼠于13:00放入围栏,随后依次完成适应组、地表组、埋藏组、封闭地表组和封闭埋藏组实验。实验鼠在每组实验中经历约24 h,一共在围栏内经历约120 h。每天(Day1-Day5) 12:00-13:00间(以避免实验鼠活动高峰时间)将实验鼠赶入巢箱,检查围栏,记录被岩松鼠找到的种子数量,清理围栏和巢箱,清除所有种子,使围栏尽量恢复原状,补充饮水,然后按各实验组要求重新放置实验种子进行相应组实验。从地表组实验开始,每天(Day1-Day4)在围栏内随机抛洒4-5粒花生作为补充食物,以平衡各组实验间实验鼠的饥饿水平。

该轮实验结束后(Day5)取出实验鼠,清理围栏和巢箱,并让围栏闲置1晚,然后选取另外4只实验鼠重复整个实验过程,直到一共做完12只鼠为止。

被挖开、搬离原地或塑料袋被咬破的种子视为被实验鼠找到。

实验2于2006年10月上旬进行,实验鼠仍为实

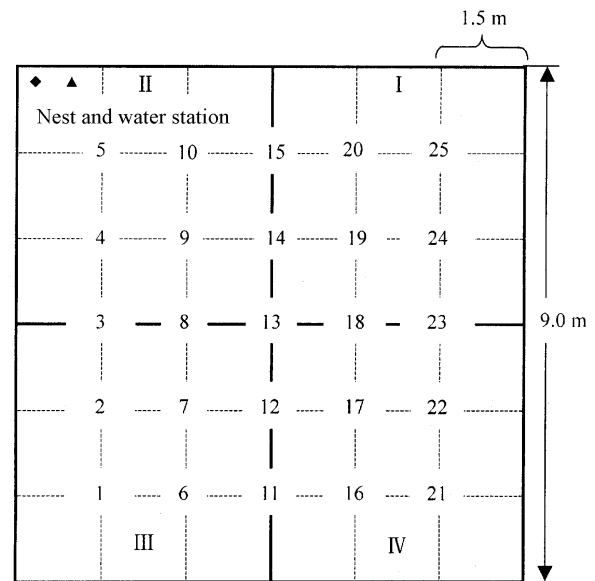
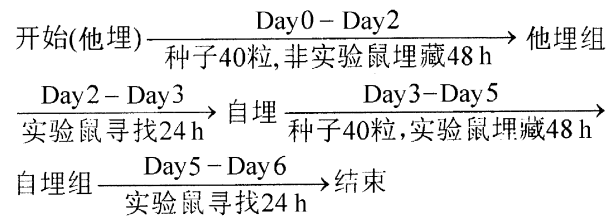


图1 实验围栏以及巢箱和种子在围栏内的分布(1-25为实验1的种子分布点, I, II, III, IV为实验2的4个象限)

Fig. 1 Illustraten of grids, nest location and seed stations in the experimental enclosure. The numbers from 1 to 25 are seed stations in Experiment 1 and I, II, III, IV are four quadrants in Experiment 2.

验1中使用的12只岩松鼠,整个实验流程为:



(1) 他埋组(Other-Buried, O-B): 实验开始时清理围栏,放置巢箱和饮水盘,并在围栏中心放置标记种子40粒,供实验鼠埋藏,然后选取4只(1只/围栏)健康成年岩松鼠(非实验1使用的实验鼠)于13:00放入围栏,48 h后(Day2)取出并检查围栏,搜寻并保留埋藏种子,记录埋藏种子的数量和位置,清理围栏和巢箱,补充饮水。随后从实验1使用的12只岩松鼠中选取4只作为实验鼠放入围栏(1只/围栏),让其搜寻前面4只鼠埋藏的种子,24 h后(Day3)将其赶入巢箱,检查清理围栏和巢箱,补充饮水。记录埋藏种子被找到数量。被挖开或搬离的埋藏种子视为被实验鼠找到。

(2) 自埋组(Self-Buried, S-B): 他埋组实验做完后, 4只实验鼠不取出, 接着进行自埋组实验。在围栏中心重新放置标记种子40粒供实验鼠选择和埋藏, 48 h后(Day5)将其赶入巢箱, 重复他埋组实验的搜寻记录种子和清理围栏巢箱过程, 随后让实验鼠找寻自己埋藏的种子, 24 h后(Day6)将其取出, 统计埋藏种子被实验鼠找到的数量。

两组实验做完后, 清理围栏和巢箱, 让围栏闲置1晚后, 针对另外4只实验鼠重复上述实验过程, 直到12只实验鼠全部做完为止。他埋组实验中为实验鼠埋藏种子的岩松鼠一共8只(3♀5♂)。每天给每只实验鼠投喂4~5粒花生, 以平衡饥饿水平。每次检查和清理围栏时间都在12:00~13:00间, 以避开实验鼠活动高峰时间。

## 2.6 数据分析

SPSS for Windows (13.0)用于数据统计分析。因为实验1各组使用相同的实验鼠, 各组间相互关联, 所以选用非参检验中的多个相关样本检验中的Friedmans H 法(Nonparametric-K related samples-Friedmans H test)检验各组间种子发现率在总体上的差异显著性, 若有差异, 再选用非参检验中的2个相关样本检验中的Wilcoxon 法(Nonparametric-2 related samples-Wilcoxon test)分别检验每两组间种子发现率的差异显著性。由于实验2自埋组和他埋组使用相同的实验鼠, Wilcoxon 法也用于检验两组间种子发现率的差异显著性。

## 3 研究结果

实验1中, 各实验组的种子发现率由高到低依次为埋藏组(平均数(±SD):  $59.5 \pm 27.6\%$ , 范围: 24.0~100.0%)、地表组( $53.3 \pm 27.7\%$ , 12.0~100.0%)、封闭埋藏组( $31.0 \pm 27.2\%$ , 0.0~80.0%)、封闭地表组( $26.3 \pm 28.6\%$ , 0.0~80.0%) (图2), 差异显著( $\chi^2=18.938$ ,  $df=3$ ,  $P < 0.001$ )。两两组间比较表明(表1): (1)埋藏组>地表组, 但差异不显著( $Z=-0.356$ ,  $P=0.722$ ), 封闭埋藏组>封闭地表组, 差异也不显著( $Z=-0.493$ ,  $P=0.622$ ), 说明埋藏处理阻断视觉信号, 对岩松鼠的种子发现率没有显著影响; (2)地表组>封闭地表组, 差异显著( $Z=-2.084$ ,  $P=0.037$ ), 地表组>封闭埋藏组, 差异显著( $Z=-2.228$ ,  $P=0.026$ ), 埋藏组 > 封闭地表组, 差异极显著 ( $Z = -2.936$ ,

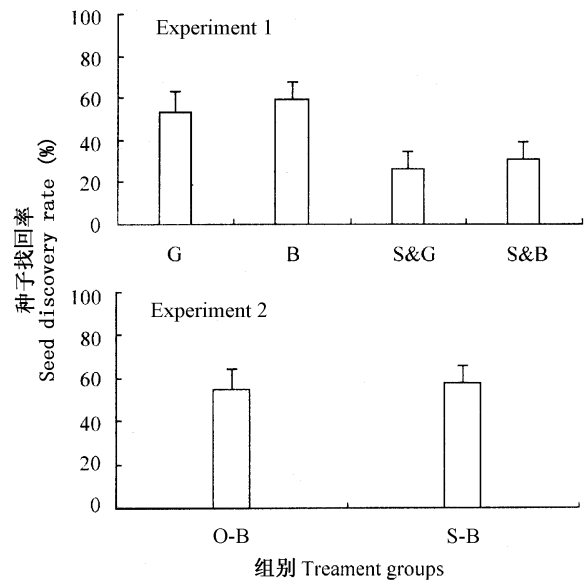


图2 岩松鼠在各实验组条件下对核桃种子的发现率(G: 地表组; B: 埋藏组; S & G: 封闭地表组; S & B: 封闭埋藏组; O-B: 他埋组; S-B: 自埋组)

Fig. 2 Seed discovery rates of *Juglans regia* by *Sciurotamias davidianus* in different treatments. G, Placed on ground; B, Buried; S & G, Sealed and placed on ground; S & B, Sealed and buried; O-B: Other-Buried; S-B: Self-Buried.

$P=0.003$ ), 埋藏组>封闭埋藏组, 差异也极显著( $Z=-2.943$ ,  $P=0.003$ ), 说明封闭处理减弱嗅觉信号, 显著降低了岩松鼠的种子发现率; 种子被封闭且埋藏后, 有31.0%的种子被找到, 说明岩松鼠可以通过随机探索找到部分种子。

实验2中种子发现率为自埋组( $57.9 \pm 21.8\%$ , 20.0~88.0%)>他埋组( $54.4 \pm 33.9\%$ , 7.7~100.0%) (图2), 但差异不显著( $Z = -0.157$ ,  $P=0.875$ ), 说明空间记忆在岩松鼠找寻埋藏种子时没有明显优势。

## 4 讨论

有效找回贮藏食物对分散贮食动物的生存至关重要, 也是分散贮食行为的进化动力(Smith & Reichman, 1984; Vander Wall, 1990; Vander Wall *et al.*, 2006)。嗅觉、视觉、随机探索或挖掘和空间记忆可能是许多分散贮食啮齿动物找回分散贮藏食物的重要方式 (Vander Wall, 1990, 1998, 2000; Rice-Oxley, 1993; Vander Wall *et al.*, 2006; Winterrowd & Weigl, 2006)。

我们的实验结果表明嗅觉在岩松鼠搜寻核桃

表1 实验1各组间岩松鼠对核桃种子发现率的差异显著性检验(Wilcoxon test)  
Table 1 Difference test (Wilcoxon test) of seed discovery rates of *Juglans regia* by *Sciurotamias davidianus* between each two treatments in Experiment 1

组别 Treatment groups	地表组 G	埋藏组 B	封闭地表组 S & G
埋藏组 B	$Z = -0.356, P = 0.722$		
封闭地表组 S & G	$Z = -2.084, P = 0.037^*$	$Z = -2.936, P = 0.003^{**}$	
封闭埋藏组 S & B	$Z = -2.228, P = 0.026^*$	$Z = -2.943, P = 0.003^{**}$	$Z = -0.493, P = 0.622$

G, Placed on ground; B, Buried; S & G, Sealed and placed on ground; S & B, Sealed and buried

种子时十分重要, 因为当核桃种子被封闭处理后, 嗅觉信号减弱, 被岩松鼠找到的比例显著降低。许多类似的研究也表明, 嗅觉在啮齿动物发现和找回种子中具有重要意义, 减弱嗅觉信号会使啮齿动物发现种子的比例降低。例如雌性小泡巨鼠 (*Leopoldamys edwardsi*) 很少找到埋藏深度 > 6 cm 的种子(肖治术和张知彬, 2004); 埋藏深度 0–5 cm 范围内, 花鼠 (*Tamias sibiricus*) 找到向日葵种子埋藏点的比例与埋藏深度呈显著负相关(张洪茂和张知彬, 2006); 埋藏于干燥基质中的美国榛 (*Corylus americana*) 种子, 仅有 25% 能被美洲飞鼠 (*Glaucomys valans*) 找回 (Winterrowd & Weigl, 2006)。相反, 增强嗅觉信号能够提高啮齿动物的种子发现率。例如, 由于潮湿的环境或食物会使嗅觉信号更强烈, 贮藏的食物更容易被黄松花鼠、拉布拉多白足鼠 (*Peromyscus maniculatus*) 找到 (Johnson & Jorgensen, 1981; Vander Wall, 1993, 1995, 1998, 2000)。然而, 对于贮食动物找回分散贮藏食物而言, 嗅觉的意义也受到置疑, 因为贮食动物在找回自己贮藏的食物时应该具有明显的优势, 以补偿食物贮藏的投入, 而嗅觉信息对贮食者和非贮食者的影响是相同的, 仅依靠嗅觉找回贮藏食物并不能体现食物贮藏的优势 (Vander Wall, 1990; Vander Wall & Jenkins, 2003; Vander Wall *et al.*, 2006), 贮食动物应该有某种优于非贮食动物的找寻方式。

一些研究认为, 空间记忆可能是贮食动物找回自己贮藏食物的重要手段和具有优势的重要原因, 因为只有贮食动物熟悉食物贮藏点 (Vander Wall, 1990; Jacobs & Liman, 1991; Vander Wall *et al.*, 2006), 但是我们的实验结果不支持这一观点, 因为岩松鼠对自己埋藏种子的发现率和对其他个体埋藏种子的发现率没有明显差异, 虽然它们对自己埋藏的种子可能具有空间记忆的优势。此外, 实验鼠

在围栏内连续放置 5–6 d, 如果空间记忆确实存在或具有重要作用, 那么随着对围栏和实验种子位点的熟悉, 岩松鼠的空间记忆会越来越强, 种子发现率也会越来越高, 时间靠后 (Day 4, 5) 实验组 (封闭地表组和封闭埋藏组) 的种子发现率应该大于或等于时间靠前 (Day 2, 3) 实验组 (地表组和埋藏组) 的种子发现率; 实验鼠找寻自己埋藏种子时 (自埋组), 已经在围栏内活动了 3 天, 对围栏环境已经非常熟悉, 对种子的发现率应该显著高于 3 天前的他埋组。然而, 实验结果并非这样, 时间靠前 (Day 2, 3) 实验组 (地表组和埋藏组) 的种子发现率反而显著高于时间靠后 (Day 4, 5) 实验组 (封闭地表组和封闭埋藏组) 的种子发现率; 自埋组的种子发现率和他埋组没有显著差异, 可见, 熟悉环境的个体找寻种子时并不具有明显优势, 围栏条件下, 空间记忆对岩松鼠找寻种子的影响有限。但是这一结果并不能说明在自然条件下岩松鼠找寻贮藏种子时是否具有空间记忆优势, 因为岩松鼠活动范围较大, 嗅觉发达, 9.0 m × 9.0 m 围栏可能太小, 24 h 内它们可能通过嗅觉和随机探索等方式发现埋藏种子, 从而体现不出空间记忆的优势。另一些研究也对啮齿动物的空间记忆能力和有效性提出置疑, 因为啮齿动物可能在短时间内 (几个晚上) 完成数百个贮藏点, 同时还盗食其他个体的贮藏点和搜寻其他食物, 仅依靠空间记忆能否记住所有贮藏点值得怀疑, 同时, 随着时间推移, 空间记忆能力也会逐渐下降 (Vander Wall, 1990; Daly *et al.*, 1992; Vander Wall *et al.*, 2006)。可见, 啮齿动物对贮藏食物的空间记忆能力和找回食物时的空间记忆优势需要更多的研究。

专门针对贮食动物利用视觉信息找回贮藏食物的研究并不多, 而是认为空间记忆与视觉信息相联系, 空间记忆依赖视觉线索 (Vander Wall, 1990), 例如, 北美灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 和梅氏更格

卢鼠(*Dipodomys merriami*) 能通过视觉线索记住食物埋藏点(Jacobs & Liman, 1991; Jacobs, 1992)。我们的实验结果认为视觉信息在岩松鼠寻找核桃种子时不起主要作用, 因为通过埋藏处理阻断视觉信号后, 岩松鼠对埋藏种子的发现率并不显著低于非埋藏种子, 相反它们对埋藏种子的发现率反而略高, 这可能是因为某些非埋藏种子已经被发现但是没有被搬动, 我们没法统计这部分种子。此外, 我们通过埋藏处理阻断种子的视觉信号, 但埋藏时也会减弱嗅觉信号, 可能使岩松鼠对埋藏种子的发现率降低。然而实验结果却显示岩松鼠对埋藏种子的发现率略高于对非埋藏种子的发现率, 差异不显著; 封闭地表组和封闭埋藏组的主要差异在于视觉信号的有无, 在这两种情况下, 岩松鼠对种子的发现率都较低, 且没有明显差异, 这说明视觉在岩松鼠寻找核桃种子过程中并不重要。

一些啮齿动物还可以利用随机探索和挖掘发现贮藏的食物, 但是找回食物的效率不高(Vander Wall, 1990)。我们的实验结果支持这一观点, 因为通过封闭埋藏减弱嗅觉信号和阻断视觉信号后, 仍有31.0%的核桃种子被岩松鼠找到, 这说明岩松鼠能够通过随机探索和挖掘找到部分埋藏种子, 但是与嗅觉信号没有减弱时(地表组, 埋藏组)相比, 发现率显著降低, 这说明岩松鼠利用随机探索找寻种子的效率不高。

贮食动物往往可以综合地运用各种机制找回贮藏食物, 而且各种机制可能相互影响(Vander Wall, 1990), 岩松鼠如何综合利用各种机制找回贮藏食物尚待深入研究。

**致谢:** 王威先生、仪垂贵先生、尚显印先生在实验中提供了帮助, 澳大利亚的Denise Hardesty博士、Cath Moran博士帮助修改了英文摘要, 在此一并致谢。

#### 参考文献

- Daly M, Jacobs LF, Wilson MI, Behrenda PR (1992) Scatter hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. *Behavioral Ecology*, **3**, 102–111.
- Devenport JA, Luna LD, Devenport LD (2000) Placement, retrieval, and memory of caches by thirteen-lined ground squirrels. *Ethology*, **106**, 171–183.
- Jacobs LF (1992) Memory for cache locations in Merriam's kangaroo rats. *Animal Behaviour*, **43**, 585–593.
- Jacobs LF, Liman ER (1991) Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behaviour*, **41**, 103–110.
- Johnson TK, Jorgensen CD (1981) Ability of desert rodents to find buried seeds. *Journal of Range Management*, **34**, 312–314.
- Lu JQ, Zhang ZB (2005) Food hoarding behavior of David's rock squirrel *Sciurotamias davidianus*. *Acta Zoologica Sinica*(动物学报), **51**, 376–382.
- Ma KP (马克平), Liu CR (刘灿然), Zhang ZB (张知彬), Huang YQ (黄永青), Yu SL (于顺利), Liu XJ (刘晓娟), Gao XM (高贤明), Ye WH (叶万辉), Ma KM (马克明), Meng ZB (孟志彬), Wang W (王巍), Huang YC (黄亦存) (1999) Ecosystem diversity of warm temperate deciduous broad-leaved forest in Dongling Mountain. In: *Ecosystem Diversity in Key Areas of China* (中国重点地区与类型生态系统多样性)(ed. Ma KP (马克平)), pp. 54–103. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese)
- McQuade DB, William EH, Eichenbaum HB (1986) Cues used for localizing food by the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Ethology*, **72**, 22–30.
- Rice-Oxley SB (1993) Caching behaviour of red squirrels, *Sciurus vulgaris*, under conditions of high food availability. *Mammal Review*, **83**, 93–100.
- Smith CC, Reichman OJ (1984) The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 329–351.
- Vander Wall SB (1990) *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vander Wall SB (1993) Seed water content and the vulnerability of buried seed to foraging rodents. *American Midland Naturalist*, **129**, 272–281.
- Vander Wall SB (1995) Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds. *Journal of Mammalogy*, **76**, 851–856.
- Vander Wall SB (1998) Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology*, **79**, 233–241.
- Vander Wall SB (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**, 544–549.
- Vander Wall SB, Jenkins SH (2003) Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior. *Behavioral Ecology*, **14**, 656–667.
- Vander Wall SB, Briggs JS, Jenkins SH, Kuhn KM, Thayer TC, Beck MJ (2006) Do food-hoarding animals have a cache recovery advantage? Determining recovery of stored food. *Animal Behaviour*, **72**, 189–197.
- Winterrowd MF, Weigl PD (2006) Mechanisms of cache retrieval in the group nesting southern flying squirrel (*Glaucomys volans*). *Ethology*, **112**, 1136–1144.

- Xiao ZS (肖治术), Zhang ZB (张知彬) (2004) Effects of seed species and burial depth on seed recovery by female adult Edward's long-tailed rats. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **24**, 311–314. (in Chinese with English abstract)
- Xiao ZS, Jansen PA, Zhang ZB (2006) Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management*, **223**, 18–23.
- Zhang ZB, Wang FS (2001) Effect of rodents on seed dispersal and survival of wild apricot (*Prunus armeniaca*). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**, 839–845.
- Zhang HM (张洪茂), Zhang ZB (张知彬) (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* (兽类学报), **26**, 398–402. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 闫文杰)