

森林破碎化对鼠类—种子互作网络的影响

赵清建^{1,2} 顾海峰¹ 严川¹ 曹科³ 张知彬^{1*}

(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, 北京 100049) (3 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

摘要: 森林碎片化严重威胁生态系统的健康, 导致物种多样性、生态系统稳定性的降低。鼠类和森林种子是一类重要的互作网络, 在生物多样性维持和生态系统服务功能上发挥着重要作用, 有关森林斑块大小及演替阶段对鼠类—种子互作网络的影响的报道较少。本研究以都江堰地区亚热带森林鼠类—种子互作系统为例, 选取 15 个不同大小和演替阶段的森林斑块, 结合红外相机监测和种子标记, 通过监测鼠类与种子的互作过程, 分析了斑块大小和演替阶段对鼠类—种子互作关系的影响, 并绘制了各斑块鼠类—种子互作网络图谱, 发现: 中斑块 (2–4 hm²) 森林中鼠类的物种数最多, 大斑块 (9–30 hm²) 最少; 演替后期 (20–40 yrs) 次生林的加权嵌套度 (Weighted-Interaction Nestedness Estimator, WINE) 显著地高于演替早期 (10–20 yrs) 次生林; 原始林网络内相关植物的植株总数和胸径 (DBH) 总和都要显著大于次生林。我们的结果说明森林破碎化对鼠类—种子互作网络的加权嵌套度有一定影响, 对其他网络参数影响不大, 可能与其种间关系泛化度较大有关。该结果对进一步研究种间互作关系及生态网络结构与功能具有一定的参考意义。

关键词: 森林破碎化; 斑块大小; 演替; 鼠类; 种子; 互作网络

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2016) 01–0015–09

Impact of forest fragmentation on rodent – seed network

ZHAO Qingjian^{1,2}, GU Haifeng¹, YAN Chuan¹, CAO Ke³, ZHANG Zhibin^{1*}

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

(2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

(3 College of Life Science Beijing, Normal University, Beijing 100049, China)

Abstract: Forest fragmentation is threatening the health and survival of ecosystems through reducing species diversity and sustainability of the ecosystems. As an important plant-animal network, plant-rodent interaction plays a significant role in maintaining biodiversity and function of a forest, but their functional response to habitat patch size and succession stage is seldom investigated. Here, we monitored seed predation by small rodents in 15 forest patches with different sizes and at different stages of succession in a subtropical forest in Dujiangyan, Sichuan Province. Based on a new method integrating IR camera monitoring with a seed tagging method, we measured species interaction strengths between seeds and rodents, and then illustrated the rodent-seed interaction network of different patches, so as to analyze the influence of size of the forest patch and succession stage on parameters of the networks. We found that rodent species richness was highest in medium patches (2–4 ha.), and lowest in large patches (9–30 ha.); Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE) in secondary forests was significantly higher in the patches of late succession stage (20–40 yrs) than that of early succession stage (10–20 yrs); the total number and sum of diameter at breast height (DBH) of plants in the seed-rodent network was significantly higher in the primary forests than the secondary ones. Our results suggest that forest fragmentation showed some influences on WINE of seed-rodent network, but not on the other network parameters, which is probably due to the interaction generality of the seed-rodent network. This study provides a basis for further research on species interactions between trees and rodents, and the structure and function of the seed-rodent network.

Key words: Forest fragmentation; Interaction network; Patch size; Rodents; Seeds; Succession

生境破碎化指由于人类活动或自然灾害等因素使得连续成片的原始森林或栖息地被不断分割成不同大小并处于不同演替阶段的次生林斑块 (Wilcox

et al., 1986; Lovejoy et al., 1986), 这一过程对森林动植物群落结构和功能都产生很大影响。一方面, 生境破碎化造成物种栖息地丧失、边缘效应、扩散

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (31330013); 中国科学院重点部署项目 (KJZD-EW-TZ-L01)

作者简介: 赵清建 (1988–), 男, 硕士研究生, 主要从事动植物关系研究。

收稿日期: 2015–04–29; **修回日期:** 2015–07–08

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

及迁徙路线的阻断等,改变了生物群落中各物种的数量及群落组成,并造成很多动物类群尤其是鸟类和哺乳类灭绝或濒危(Reid *et al.*, 1989);另一方面,生境破碎化亦可能对物种之间的相互作用产生影响,包括种间连接的数量与强度(Bascombe *et al.*, 2003)。研究表明,斑块大小可以对生物多样性、物种灭绝阈值等有重要影响(Schoener *et al.*, 1987; Lande *et al.*, 1987; With *et al.*, 1999);演替阶段对植物群落组成和多样性有影响(汪小雷等, 2004),不同演替阶段的森林鸟类群落组成与结构也会有所变化(常家传等, 1997)。

生物群落中的物种及其之间的互作关系构成了复杂的生态网络(Purves *et al.*, 2008)。因此,生态网络不仅包括了组成的物种,还具有很多不同的结构特征,比如嵌套性(Donatti *et al.*, 2011)、不对称性(Bascombe *et al.*, 2006)等。以往研究表明,群落组成及结构都对生态网络的稳定性具有显著的影响(Bascombe *et al.*, 2003; Vázquez and Aizen, 2004; 黄双全, 2007; Yan *et al.*, 2014)。生态网络已成为研究生物群落及动植物相互关系的一种重要研究方法。然而,关于生境破碎化对动植物互作及生态网络影响的研究仍然较少。生境破碎化形成了大小及演替阶段不等的斑块,可能改变或形成了新的种间互作关系。斑块大小与演替阶段如何影响种间互作网络少有报道。

鼠类—种子互作网络是森林生态系统中一类重要的互作网络。一方面种子作为鼠类主要的食物来源,对鼠类的生存与繁殖有着至关重要的作用;另一方面,鼠类通过贮藏搬运种子,从而促进林木更新与扩散(李宏俊和张知彬, 2000; 肖治术和张知彬, 2004)。以往有研究发现森林的破碎化对动物扩散种子的距离和有效性会有很大影响(Figueroa-Esquivel *et al.*, 2009)。目前,尚未见有关生境破碎化对鼠类—植物种子互作网络影响的研究报道。

本研究拟以鼠类—种子的互作关系为切入点,从森林斑块的大小和群落的演替阶段两个角度探讨生境破碎化对于鼠类—种子群落组成及互作网络结构的影响,为进一步探讨生物多样性形成和维持机制提供基础资料。

1 研究方法

1.1 研究地点

研究地点位于四川省都江堰地区,地处四川盆

地西侧,多山地、河流,是青藏高原向成都平原过度的区域;该区位于亚热带季风气候带,冬季气温较高,夏季雨水较多,气候条件温暖湿润(陈昌笃, 2000)。

由于各种地理因素的交汇,都江堰地区拥有丰富的和复杂的生物多样性。物种的分化与变异明显,具有众多的特有种和珍稀濒危动植物,是中国乃至全世界生物多样性热点地区之一。国家重点保护植物有珙桐(*Davidia involucreta* Baill)、银杏(*Ginkgo biloba*)、杜仲(*Eucommia ulmoides*)、鹅掌楸(*Liriodendron chinensis*)等。除此之外,本地区还有很多特有植物,例如,灌县槭(*Acer guanense*)、四川润楠(*Machilus sichuanensis*)和灌县花楸(*Sorbus guanxianensis*)等;同时,这里也有大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)、小熊猫(*Ailurus fulgens*)、川金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)、羚牛(*Budorcas taxicolor*)等中国特有动物的分布(陈昌笃, 2000)。近年来,由于人类活动的干扰和自然灾害等作用,本地区的原始森林遭到了极大破坏。尤其是在海拔较低地区,以前大面积的原始森林在经历了人类砍伐和自然灾害(如地震、泥石流等)的侵蚀后,被分割成大小不等的次生林斑块(肖治术和张知彬等, 2002)。

我们在都江堰般若寺国营实验林场(北纬 $31^{\circ}04'$,东经 $103^{\circ}43'$)及周边选取了15个森林斑块作为实验样地,样地类型根据面积大小和演替阶段来划分(表1)。

1.2 植物群落调查

为了解各斑块内植物群落组成和多样性差异,对各个斑块进行植物群落调查,方法如下:大斑块中选取4条样带,覆盖上坡位、中坡位、下坡位,其中下坡位选取两条;中斑块选取3条样带,分别覆盖上坡位、中坡位、下坡位;小斑块选取2条样带,分别位于上坡位和下坡位。为了确保随机性,样带要选在不同的生境并覆盖斑块的大部分区域。样带尽可能保持在同一海拔高度,并远离林缘至少10 m。每一条样带设置若干直径5 m的圆形样方,每相邻的两个样方之间的距离为5 m,中心距离为10 m,挂牌编号、调查样方中胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物,调查内容包括植物种类、胸径等信息,当所取植株数量达到100棵时,停止选取样方,所以,每条样带所测量的植株总数一般会大于100棵。

表 1 依据斑块面积和演替阶段划分斑块类型
Table 1 Patch types defined based on path size and stage of succession

| 演替阶段 Stage of succession | 斑块面积 Patchy size | | |
|----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| | 大 Large 9 – 30 hm ² | 中 Medium 2 – 4 hm ² | 小 Small 0.5 – 1.5 hm ² |
| 早期 10 – 20 年 Early 10 – 20 years | D, K | I, G, E | C, A |
| 后期 20 – 40 年 Late 20 – 40 years | F, L | J, N | M, H |
| 原始 100 年 Original 100 years | | B1, B2 | |

A, B1, B2, C, D, E, F, J, H, I, J, K, L, M, N 代表不同斑块

A, B1, B2, C, D, E, F, J, H, I, J, K, L, M and N represent different patch

1.3 种子雨调查

为了解各斑块内当年种子雨组成及产量情况, 进行种子雨收集和处理, 方法如下: 以孔径小 (2 mm × 2 mm)、遮光率高的致密黑色聚乙烯遮阳网作为种子雨收集器的制作材料, 其具有抗拉力强、耐老化、耐腐蚀、耐辐射、轻便等特点, 将其裁剪成边长略大于 1 m 的正方形, 置于植物群落调查中的样圆中心位置, 将遮阳网的四个角分别固定在光滑的竹竿或树枝上, 然后插入地下, 确保结实牢固, 并使遮阳网呈现松散的凹面, 凹面最低点距离地面约 80 cm, 确保遮阳网的四个角连线所组成的平面呈现边长为 1 m 的正方形。在每条样线的第一个样方开始, 每间隔一个样方设置一个种子雨收集器, 于 2013 年 8 月完成, 共 183 个。随后每两周收集种子雨一次, 每次收集确保 3 天内完成。每个种子雨收集器中的种子单独装入自封袋并标记样圆编号带回实验室, 将种子装入纸质信封, 放入烘箱 (DH-101-3BS), 温度为 60 °C, 连续烘干 12 h。对烘干后的样品进行分拣、鉴定、称量干重、并记录是否完好、受损、虫蛀等情况。

1.4 鼠类群落调查

为了解各斑块鼠类群落组成和多样性差异, 在各斑块进行鼠类群落调查, 方法如下: 在每个斑块选取面积为 4 000 m² 的调查样地, 布设 4 × 10 的铁丝网活捕笼 (30 cm × 12 cm × 13 cm) 矩阵, 相邻的活捕笼距离为 10 m, 以板栗为诱饵, 每日清晨查看活捕笼, 连续调查 5 d, 记录新捕获个体的性别、体重等信息, 并利用迪彩染发剂 (酒红色) 在其背部编号, 记录编号后原地释放个体。

1.5 鼠类—种子互作关系测定

红外相机在野生动物多样性监测中已得到广泛运用, 特别是对于大中型珍稀濒危物种的监测

(李治霖等, 2014; 肖治术, 2014), 但通过和种子标签法相结合, 红外相机也可用于鼠类等小型哺乳动物的种子取食和贮藏行为的监测。本研究中首次利用红外相机结合种子标签法, 定量测定了鼠类种子互作关系, 具体方法如下: 选取四川都江堰地区常见的 10 种森林植物种子 [硬壳柯 (*Lithocarpus hancei*)、麻栎 (*Quercus acutissima*)、枹栎 (*Quercus serrata*)、栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、大叶石柯 (*Lithocarpus megalophyllus*)、毛脉南酸枣 (*Choerospondias axillaris*)、油茶 (*Camellia oleifera*)、栲树 (*Castanopsis fargesii*)、瓦山栲 (*Castanopsis ceratocantha*)] 并随机编号。在各种种子的成熟季节, 收集完好的种子晾干备用。选用红色塑料标签 (3 cm × 1.5 cm, 小于 0.15 g), 利用种子标签法 (具体参见: 肖治术和张知彬, 2006) 对称量后的种子进行标记编号, 用于种子释放。每个斑块随机选取 10 个释放点, 单个释放点只放同种种子 10 粒, 每天在各个释放点随机释放不同种类种子, 连续释放 7 d, 布设红外相机 (Ltl-5210) 进行监测, 相机镜头与种子的距离约 50 cm。次日清晨, 查看并记录种子被搬走和取食的状况, 更换新的存储卡, 并根据时间、地点等编号信息, 系统地存储监测录像, 通过录像画面和编号信息确定被原地取食、搬运或原地存留的每一粒种子编号, 并以鼠类标志重捕为依据, 鉴定录像画面中取食或搬运种子的鼠类的具体物种类别, 并作记录。

1.6 数据分析

首先, 根据各斑块种子雨的情况, 确定各斑块当季结实的种子和相关植物的种类, 并计算各斑块相关种子的相对密度, 这些植物和种子是互作网络的基础和实际参与者; 根据鼠类群落调查和鼠类—

种子互作网络监测中的录像分析, 确定各斑块中发生相互作用的植物种子、鼠类以及相互作用强度, 以此构建各斑块的鼠类—植物种子互作网络。网络图谱的第一层代表网络监测中发生互作关系的植物种类, 其彩条的种类和水平长度, 分别代表同一时段种子雨收集到的实际种子种类和相对密度, 斑块中没有收集到的种子类别, 不出现在实际的互作网络中; 第二层代表网络监测中发生互作关系的动物种类, 其彩条种类和水平长度, 分别代表网络监测中发现的鼠类和相关鼠类的相对丰度, 个别斑块中有鸟类 (松鸦 *Garrulus glandarius*) 的参与; 发生互作的动植物以不同粗细的黑线链接, 线条的粗细代表相对互作强度。其中, 相互作用强度以鼠类对所释放的各类种子的相对访问强度来表示, 即 (被吃掉的种子数 + 被搬运的种子数) / 所释放种子总数 $\times 100\%$ (Vázquez *et al.*, 2005)。然后, 统计各斑块互作网络中的相关种子植物的物种数、植株总数、香农威纳指数 ($H' = -\sum_{i=1}^s p_i \ln(p_i)$, 其中 S 表示总的物种数, p_i 表示第 i 个种占总数的比例)、胸径总和; 互作网络中鼠类的物种数、总数量及香农多样性指数 (SHDI); 互作网络的特征参数统计如下:

(1) 连接度 = 实际连接数 / 可能的连接总数, 反映网络连接度强度, 其越高, 则连接强度越大 (Dunne *et al.* 2002);

(2) 物种平均连接数 = 连接总数 / 物种总数,

反映网络连接度强度, 其越高, 则连接强度越大 (Bersier *et al.*, 2002);

(3) 网络嵌套度, 反映网络的结构信息, 嵌套度高, 说明网络内的物种有更高的泛性, 具体计算方法参照 Rodriguez-Girones 和 Santamaría (2002);

(4) 加权嵌套度 (Weighted-Interaction Nestedness Estimator, WINE), 其不仅包含网络的所有标准拓扑信息, 还增加了互作强度信息, 具体计算方法参照 Galeano 等 (2007);

(5) 平均作用强度 = 作用强度之和 / 连接数 (Bersier *et al.* 2002);

(6) 作用强度的非对称性, 可以量化存在互作关系的物种间影响与被影响的平衡, 具体计算方法参照 Bascompte 等 (2006) 和 Blüthgen 等 (2007)。

通过广义线性模型, 以植物、鼠类及网络特征参数为应变量, 斑块大小和演替阶段为自变量, 分析以上网络参数对斑块大小和演替阶段两个因素及其交互作用的响应是否存在差异。所有数据分析都是通过 R 软件进行。

2 结果

2.1 鼠类—种子互作网络图谱

鼠类—种子互作网络图谱 (图 1-4) 可以直观地展示各斑块中实际互作网络中的鼠类种类、种子植物类别、各物种的连接数、互作强度、网络的复杂程度等信息。

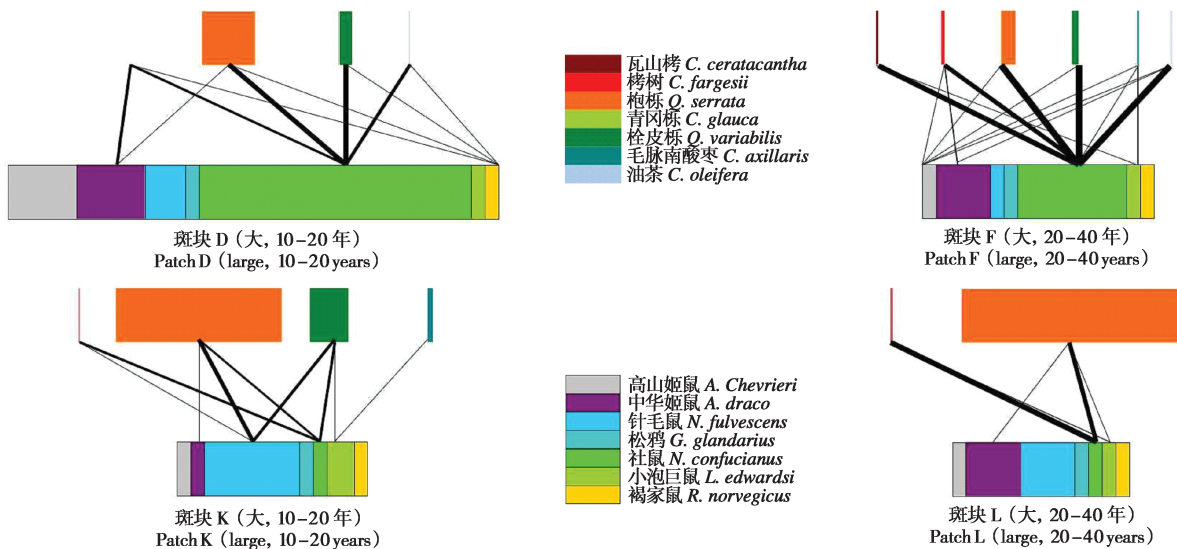


图 1 大斑块中的鼠类—种子互作网络

Fig. 1 Rodent-seed interaction network in the large patches

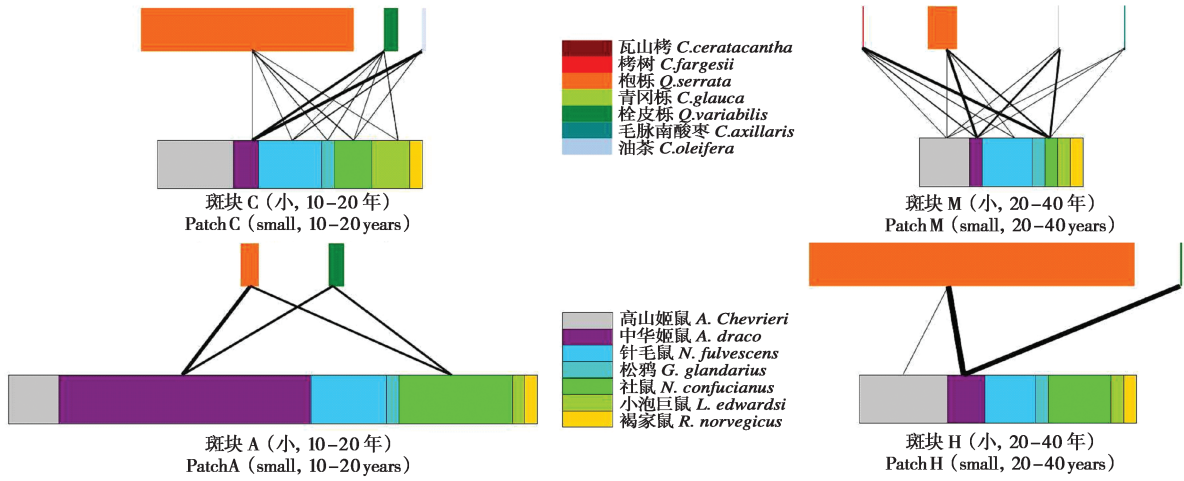


图2 小斑块中的鼠类—种子互作网络

Fig. 2 Rodent-seed interaction network in the small patches

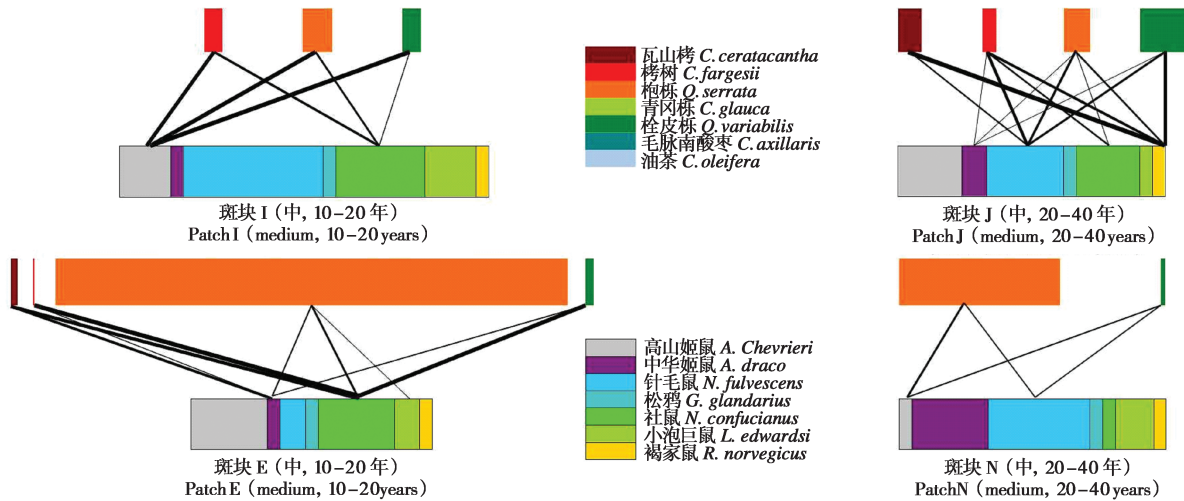


图3 中斑块中的鼠类—种子互作网络

Fig. 3 Rodent-seed interaction network in the medium patches

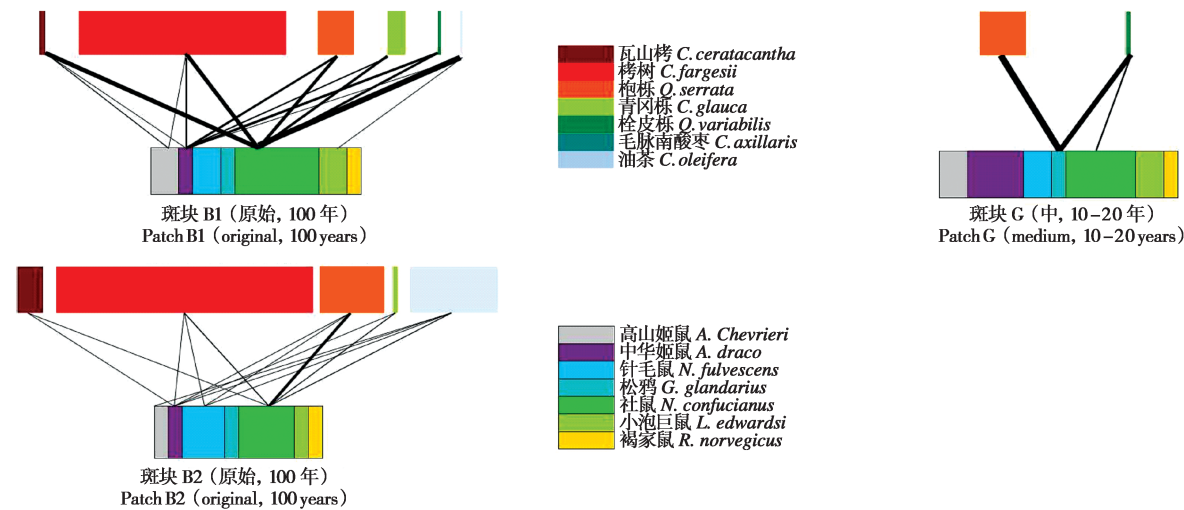


图4 原生林和中斑块 G 中的鼠类—种子互作网络

Fig. 4 Rodent-seed interaction network in the original patches and medium patch G

2.2 斑块大小对鼠类—种子互作网络参数的影响
斑块大小对群落中鼠类的多样性有比较明显的作用，对其他网络参数的影响不明显；大斑块森林

中鼠类的物种数显著少于中斑块；大斑块森林中鼠类的多样性显著低于中斑块和小斑块（表2）。

表2 斑块大小对网络参数的影响

Table 2 The influences of patchy size on network parameters

| 斑块面积 Patchy size | 鼠类物种总数 Rodent species richness | 鼠类香农多样性指数 SHDI | ... |
|-----------------------------|-----------------------------------|-------------------|-----|
| 中斑块 > 大斑块 Medium > Large | 0.020 * | 0.009 76 ** | ns |
| 小斑块 > 大斑块 Small > Large | ns | 0.021 18 * | ns |
| 小斑块 > 中斑块 Small > Medium | ns | ns | ns |

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ...: 其他参数; ns: 没有显著差异

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ...: other parameters; ns: not significantly different. SHDI: Shannon's diversity index

2.3 演替阶段对鼠类—种子互作网络参数的影响
演替后期次生林加权嵌套度显著高于演替早期；原始林网络中相关植物的总株数和总胸径都要

显著大于次生林；演替阶段对其他网络参数的影响则没有显著差异（表3）。

表3 演替阶段对网络参数的影响

Table 3 The influences of stage of succession on network parameters

| 演替阶段 Stage of succession | 加权嵌套度 WINE | 植株总数 Total number of plants | 胸径总和 Sum of DBH | ... |
|---------------------------------|---------------|--------------------------------|--------------------|-----|
| 原始林 > 高演替次生林 Original > Late | ns | 0.011 99 * | 0.000 833 *** | ns |
| 高演替次生林 > 低演替次生林 Old > Early | 0.022 3 * | ns | ns | ns |
| 原始林 > 低演替次生林 Original > Late | ns | 0.009 12 ** | 0.001 429 ** | ns |

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ...: 其他参数; ns: 没有显著差异

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ...: other parameters; ns: not significantly different; WINE: Weight-Interaction Nestedness Estimator

3 讨论

本研究首次建立了基于红外相机和标签法相结合的新方法，来研究森林破碎化对鼠类和植物种子互作网络的影响，初步发现演替后期次生林具有较高的加权嵌套性，中斑块具有较高的鼠类物种多样性，而大多的网络参数变化不大。研究结果说明，森林破碎化对鼠类和植物种子互作网络有一定影响，但总体看，对鼠类—种子网络参数的影响不大。

Haddad 等 (2015) 综合了近四十年五大洲关于生境破碎化影响的研究，发现破碎化的生境中很

多物种的多样性减少大于 50%。生境破碎化可以通过阻碍种子扩散来影响生物多样性，但具体机制还不清楚 (Levey *et al.*, 2005)。物种对斑块破碎化的响应复杂，涉及斑块面积、斑块形状、隔离效果、边缘效应等诸多因素的综合作用 (Didham *et al.*, 2012)。对植物群落的研究表明，在不同的空间尺度下，物种丰度分布的形成机制不同 (Cheng *et al.*, 2012)。斑块大小对动物的影响也比较复杂，比如，对于棕夜鸫 (*Catharus fuscescens*) 来说，生境破碎化的影响在一定空间尺度上可能具有正作用，在另一个空间尺度上就会变成负作用 (Smith *et al.*, 2011)。生境破碎化对蝴蝶的物种丰

富度也存在正作用 (Tschantke *et al.*, 2002)。本研究中, 我们发现生境破碎化显著影响了鼠类多样性、植物的生长及鼠类与植物种子连接之间的嵌套型。但是, 生境破碎化对连接度、物种平均连接数、平均作用强度、作用强度的非对称性等参数均无显著影响。这可能是生境破碎化未对鼠类群落进行有效隔离, 导致斑块效应对鼠类群落多样性和互作网络参数的影响不明显。另外的可能原因是鼠类植物互作网络是一个高度泛化的系统, 对人类干扰具有一定的韧性。

本研究中绘制的互作网络图不仅包含互作网络的拓扑结构信息, 同时还包含网络的互作强度。通过绘制鼠类—种子互作网络图谱, 可以看到不同鼠类与不同种子所建立的复杂种间关系等。鼠类具有高度的杂食性, 在大部分鼠类—种子互作网络图谱中, 一种鼠类可以与很多植物种子建立泛性连接, 一种种子也可以与多种鼠类建立泛性连接, 物种在网络中的作用具有较强的可替代性, 这种连接的多样性可能大大提高了生态网络的持久性 (persistence), 因而鼠类—植物种子对栖息地破碎化干扰体现了很强的抵抗力。在个别斑块中, 如斑块 G, 发现有松鸦等鸟类取食植物种子, 鸟类也是动植物互作网络的重要组成部分, 破碎化对鸟类扩散种子也有很大影响 (Sekercioglu *et al.*, 2007; Herrera and Garcia, 2009)。

Connell (1978) 提出中等干扰假说 (Intermediate Disturbance Hypothesis), 认为适度干扰可以增加物种多样性。很多研究结果都支持这一假说, 例如, 对于小型哺乳动物, 适当的人类干扰可以提高其多样性 (Sullivan *et al.*, 2000); 圭亚那地区中等干扰下的森林的物种丰富度最高 (Molino and Sabatier, 2001); 适度放牧也可提高草甸植物的多样性 (王长庭等, 2008)。我们的研究发现, 中斑块具有最高的鼠类物种多样性, 并且小斑块比大斑块有较高的多样性, 说明适度的人类干扰, 增加了鼠类的多样性。首先, 斑块在被分割的过程中, 增强了边缘效应 (Lovejoy *et al.*, 1986)。增加的边缘, 实际上大部分与农田、菜园等密切接触, 为鼠类提供很好的食物资源。另外, 鼠类的天敌对生存环境的要求更高, 斑块变小, 不利于天敌生存, 可能造成中小斑块为鼠类生存创造有利的条件。

本研究发现, 在次生林中, 随着时间的推移,

演替早期向演替后期推进的过程中, 互作网络变得更加稳定和复杂。随着群落演替的推进, 群落中各种群数量逐渐趋于稳定, 种间关系更加紧密和多样化, 所以网络的加权嵌套度显著提高。虽然连接度、作用强度等网络结构参数没有随着演替的推进而出现显著变化, 但是加权嵌套度在演替后期达到最高, 有利于提升网络的稳定性 (Galeano *et al.*, 2009)。

另外, 我们发现原始林在植株总数和胸径总和上明显高于次生林, 说明破碎化对植物也具有显著影响, 主要是影响植物的生长。

总之, 本研究结果表明斑块大小和演替阶段对鼠类—种子互作网络具有一定影响, 如嵌套性、多样性, 但总体看, 其对网络参数的影响并不如预期的显著和广泛。但是, 目前的分析主要基于互访频次。未来需要考虑鼠类和种子的更详细的生态学参数, 比如扩散、贮藏、萌发、存活等, 值得更深入的分析和研究。

致谢: 感谢中国科学院动物研究所肖治术研究员对实验方案的建议和野外工作的帮助, 感谢中国科学院植物研究所米湘成研究员对斑块选择和植物群落调查数据提供的支持, 感谢杨岩磊协助数据录入。野外工作还得到了都江堰市林业局、都江堰野外工作站以及杨锡福、谢文华、姚蓓、汪成强、汪训龙等人的帮助, 在此一并感谢。

参考文献:

- Bascompte J, Jordano P, Melián C J, Olesen J M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100** (16): 9383–9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen J M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, **312** (5772): 431–433.
- Bersier L F, Banasšek-Richter C, Cattin M F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, **83** (9): 2394–2407.
- Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, **17** (4): 341–346.
- Chang J C, Lu C H, Liu B W, Xu Q. 1997. Study of the birds community structure in different succession period of Korean pine forest. *Chinese Journal of Ecology*, **16** (6): 1. (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 Ecologica Sinica*, **20** (1): 28–34.

- (in Chinese)
- Chen E B. 2007. Progress of ecology decline and ecology reconstruction. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, **23** (4): 335 – 338. (in Chinese)
- Cheng J, Mi X, Nadrowski K, Ren H, Zhang J, Ma K. 2012. Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. *Oikos*, **121** (2): 236 – 244.
- Connell J H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199** (4335): 1302 – 1310.
- Didham R K, Kapos V, Ewers R M. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, **121** (2): 161 – 170.
- Donatti C I, Guimaraes P R, Galetti M, Pizo M A, Marquitti F, Dirzo R. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, **14** (8): 773 – 781.
- Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, **5** (4): 558 – 567.
- Figueroa-Esquivel E, Puebla-Olivares F, Godínez-Álvarez H, Núñez-Farfán J. 2009. Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, **18** (13): 3357 – 3365.
- Galeano J, Pastor J M, Iriondo J M. 2009. Weighted-interaction nestedness estimator (WINE): a new estimator to calculate over frequency matrices. *Environmental Modelling & Software*, **24** (11): 1342 – 1346.
- Haddad N M, Brudvig L A, Clobert J, Davies K F, Gonzalez A, Holt R D, Townshend J R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, **1** (2): e1500052.
- Herrera J, Garcia D. 2010. Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation Biology*, **24** (4): 1089 – 1098.
- Huang S Q. 2007. Studies on plant-pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science*, **15** (6): 569 – 575. (in Chinese)
- Huang W, Chen Y, Wen Y. 1995. Glires in China. Shanghai: Fudan University Press, 119 – 157. (in Chinese)
- Jiang X, Zhang W, Yang Z, Du G. 2004. Plant diversity variations in zokor-mound communities along a successional stage. *The Journal of Applied Ecology*, **15** (5): 814 – 818. (in Chinese)
- Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, **624** – 635.
- Levey D J, Bolker B M, Tewksbury J J, Sargent S, Haddad N M. 2005. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science*, **309** (5731): 146 – 148.
- Li H J, Zhang Z B. 2000. Relationship between animals and plant regeneration by seed. I. Object, methods and significance. *Chinese Biodiversity*, **8** (4): 405 – 412. (in Chinese)
- Li Z L, Kang A L, Lang J G, Xue Y M, Ren Y, Zhu Z Z, Ma J W, Liu P Q, Jiang G S. 2014. On the assessment of big cats and their prey populations based on camera trap data. *Biodiversity Science*, **22**: 725 – 732. (in Chinese)
- Lovejoy T E, Bierregaard Jr R O, Rylands A B, Malcolm J R, Quintela C E, Harper L H, Hays M B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *Conservation Biology*, **257** – 285.
- Molino J F, Sabatier D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, **294** (5547): 1702 – 1704.
- Purves D, Pacala S. 2008. Predictive models of forest dynamics. *Science*, **320** (5882): 1452 – 1453.
- Reid W V, Miller K R. 1989. Keeping options alive. The scientific basis for conserving biodiversity. Keeping options alive. The scientific basis for conserving biodiversity, 136.
- Rodríguez-Gironés M A, Santamaría L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *Journal of Biogeography*, **33** (5): 924 – 935.
- Schoener T W, Spiller D A. 1987. Effect of lizards on spider populations: manipulative reconstruction of a natural experiment. *Science*, **236** (4804): 949 – 952.
- Sekercioglu C H, Loarie S R, Brenes F O, Ehrlich P R, Daily G C. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology*, **21** (2): 482 – 494.
- Smith A C, Fahrig L, Francis C M. 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*, **34** (1): 103 – 113.
- Sullivan T P, Sullivan D S, Lindgren P M F. 2000. Small mammals and stand structure in young pine, seed-tree, and old-growth forest, southwest Canada. *Ecological Applications*, **10** (5): 1367 – 1383.
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, **12**: 354 – 363.
- Vázquez D P, Aizen M A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, **85** (5): 1251 – 1257.
- Wang A. 2004. Photosynthetic characteristics of birch during different succession stages in Great Xingan Mountain. *Acta Agriculturae Universitatis Jilinensis*, **27** (2): 190 – 193.
- Wang C T, Long R J, Wang Q L, Cao G M, Shi J J, Du Y G. 2008. Response of plant diversity and productivity to soil resources changing under grazing disturbance on an alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, **28** (9): 4144 – 4152. (in Chinese)
- Wilcove D S, McLellan C H, Dobson A P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology*, **6**: 237 – 256.
- With K A, King A W. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*, **13** (2): 314 – 326.
- Xiao Z S, Wang Y S, Zhang Z B, Ma Y. 2001. Preliminary studies on

- the relationships between communities of small mammals and habitat types in Dujiangyan Region, Sichuan. *Chinese Biodiversity*, **10** (2): 163–169. (in Chinese)
- Xiao Z S, Zhang Z B. 2006. Tin-tagging method, a powerful method for tracking seeds dispersed by rodents. *Chinese Journal of Ecology*, **25** (10): 1292–1295. (in Chinese)
- Xiao Z S. 2014. An introduction to wildlife camera trapping monitoring from Chinese Forest biodiversity Monitoring Network (CForBio). *Biodiversity Science*, **22** (6): 808–809. (in Chinese)
- 王长庭, 龙瑞军, 王启兰, 曹广民, 施建军, 杜岩功. 2008. 放牧扰动下高寒草甸植物多样性, 生产力对土壤养分条件变化的响应. *生态学报*, **28** (9): 4144–4152.
- 江小雷, 张卫国, 杨振宇, 杜国祯. 2004. 不同演替阶段鼯鼠土丘群落植物多样性变化研究. *应用生态学报*, **15** (5): 814–818.
- 李宏俊, 张知彬. 2000. 动物与植物种子更新的关系 I. 对象, 方法与意义. *生物多样性*, **8** (4): 405–412.
- 李治霖, 康霭黎, 郎建民, 薛延刚, 任毅, 朱志文, 马建章, 刘培琦, 姜广顺. 2014. 探讨基于红外相机技术对大型猫科动物及其猎物的种群评估方法. *生物多样性*, **22** (6): 725–732.
- 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.
- 肖治术, 张知彬. 2006. 金属片标签法: 一种有效追踪鼠类扩散种子的方法. *生态学杂志*, **25** (10): 1292–1295.
- 肖治术. 2014. 我国森林动态监测样地的野生动物红外相机监测. *生物多样性*, **22** (6): 808–809.
- 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.
- 陈恩波. 2007. 生态退化及生态重建研究进展. *中国农学通报*, **23** (4): 335–338.
- 黄文儿, 陈延熹, 温业新. 1995. 中国啮齿类. 上海: 复旦大学出版社, 119–157.
- 黄双全. 2007. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. *生物多样性*, **15** (6): 569–575.
- 常家传, 鲁长虎, 刘博文, 许青. 1997. 红松林不同演替阶段夏季鸟类群落研究. *生态学杂志*, **16** (6): 1–5.