

# 动物与植物种子更新的关系 I. 对象、方法与意义\*

李宏俊 张知彬\*\*

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

**摘要** 大多数植物靠种子库来更新。种子从离开母体到建成幼苗的过程中始终受动物活动的影响。动物对种子既有取食消耗的不利一面,又有将其扩散到适于发芽的安全地点的有利一面,二者处于一种利弊权衡状态。研究动物与植物种子更新的关系,有助于揭示种群动态的机制,理解动物和植物之间协同进化的规律,了解生态系统演替及其组分之间的关系,认识取食种子的动物在生态系统中的作用,进而为生态系统维持和生物多样性保护提供科学依据及有效措施。目前对动物与森林更新关系的研究主要以栎、松等代表树种为研究对象。已知鼠类和鸟类是大型种子主要的捕食者和扩散者。

**关键词** 种子捕食,种子扩散,植物更新,协同进化,互惠关系,群落演替,生态系统功能,生物多样性

**Relationship between animals and plant regeneration by seed I. Object, methods and significance/LI Hong-Jun, ZHANG Zhi-Bin**

**Abstract** Most plants regenerate by seed bank. Animal activities affect seed fate from their departure from the parent plants to the establishment of seedlings. Animals play dual roles in plant regeneration, including consuming seeds and dispersing seeds to suitable sites for seedling recruitment. These two roles are trade-off. Studying the relationship between plant regeneration and animals will help to understand population dynamics, coevolution between animals and plants, community succession, the role of animals in ecosystem function and biodiversity. In recent studies, oaks and pines have been extensively studied species. It is well known that rodents and birds are the chief predators and dispersers for large seeds.

**Key words** seed predation, seed dispersal, plant regeneration, coevolution, mutualism, community succession, ecosystem function, biodiversity

**Author's address** Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

## 1 关于种子命运的一般模型

Chambers 和 MacMahon(1994)提出一个模型来描述种子离开母体后的运动及命运(图1)。第一扩散阶段是指有萌发力的种子从植物体到地表的运动,通常借助风的力量下落,炸裂式果实将种子弹出,或动物取食果实后将种子排泄在地表。运动的结果是使种子到达母树附近的某一位置。第二扩散阶段指种子到达地面后的水平或垂直运动,受非生物因子和生物因子的影响。种子形态、地表特征以及各种物理作用等非生物因子影响第二扩散阶段中种子的扩散距离和运动方式。生物因子主要是指来自动物(如哺乳动

\* 本研究受国家基金重大项目(39893360)、国家重点基础研究发展规划项目(G200046802)和中国科学院重大项目(K2951\_B1\_106, K\_2952\_S1\_197)资助

收稿日期 2000-06-27;修改稿收到日期 2000-10-16

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

物、鸟类、昆虫)的影响。动物扩散种子一般有两种方式:一种是被动扩散,即种子挂在动物体表皮毛上或动物食入果实后,果肉在体内被消化而种子随粪便排到新的位置,从而实现种子扩散;另一种是主动扩散,即动物捕获果实后将种子贮藏在巢穴或其他地方。此外,动物的掘地、挖洞活动也影响种子运动。

大部分种子到达地表后就进入种子库,随后处于活性或休眠状态。具有生理活性的种子可能立即萌发,或保持非休眠状态直至出现适宜的环境条件,或者进入休眠状态。种子库中的种子始终处于动态变化中,如受到动物、风或其他物理作用而移动;因动物取食或病原体侵染而被破坏,失去萌发能力;种子生理状态的变化;因衰老而丧失发芽能力。有些种子最终成功地建成幼苗,成为能够独立进行光合作用的新的植物个体,完成了植物更新的过程。

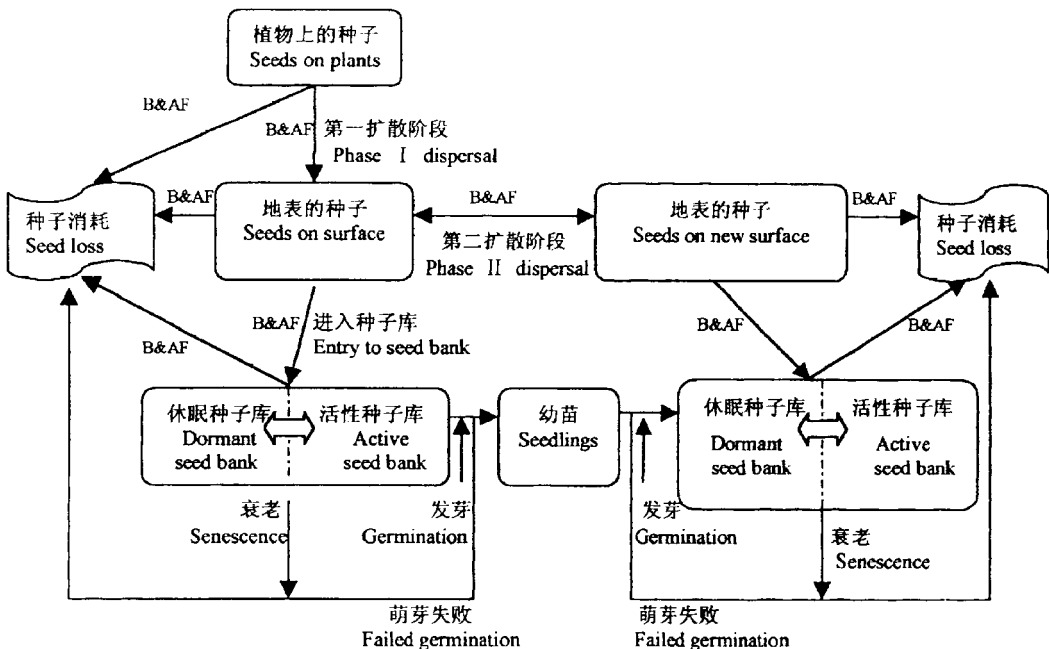


图1 种子命运的一般模型(据 Chambers 和 MacMahon, 1994)(B & AF 表示生物因子和非生物因子)  
 Fig. 1 A general model of the fates of seeds (Chambers & MacMahon, 1994) (B & AF means biotic and abiotic factors)

## 2 种子扩散的生态意义

有关种子扩散的生态学意义有以下3个假说:

### 2.1 “逃逸假说”(Escape Hypothesis)(Janzen, 1970; Connell, 1971)

该假说认为扩散的意义在于避免与母树的竞争、幼苗之间的竞争以及母树附近的密度制约性死亡率。母树附近种子密度高。母树附近的种子或幼苗的密度制约性死亡率可能是因为昆虫或鼠类的捕食、病原体的侵袭、幼苗竞争或者种子捕食者受距离制约仅在母树附近寻找食物,而忽视了几米以外的种子和幼苗。所以,远离母树的种子与母树附近的种子相比,出苗成功率较高。

## 2.2 “移居假说”(Colonization Hypothesis)(Baker, 1974)

该假说认为扩散的意义在于使种子到达空间和时间上随机的、新的适宜微生境。生境随时间变化,母树的“目的”是广泛地散布种子,使得一些种子能够有机会遇到合适的条件,或者在土壤和下层林木等处等待,直到树木倒下、山崩、火灾或其他干扰活动允许幼苗建成和生长。无论从向顶级群落演替还是森林内物种丰度和分布的连续性流动的角度看,移居假说都适用于演替中的群落。

## 2.3 “定向假说”(Directed Hypothesis)(Davidson & Morton, 1981)

该假说认为扩散的意义在于使种子到达非随机的、特定的适于幼苗建成和生长的微生境。例如,被蚂蚁运至蚁穴的种子比随机放在地表或单个放在土层下的种子有更高的发芽率,鸟类将坚果埋藏在适于种子萌发的几厘米深的土层中。

逃逸、移居和定向假说三者互不排斥,无法割裂。母树下密度制约性的幼苗死亡率支持逃逸假说,但同时幼苗离开母树移居至光隙处才得以满足生长所需的光的条件,也支持移居假说。同样,种子被定向扩散至蚁穴的同时,也逃脱了母树附近的捕食。因此,没有必要强调三者各自的优势,而应侧重研究在不同系统中各种优势的相对重要性。

## 3 捕食种子的动物种类

大量的植物种子被动物吃掉(Janzen, 1971)。对于较大的树木种子,鼠类和鸟类是主要的捕食者和扩散者。

### 3.1 鼠类

先前的研究(Thompson & Thompson, 1980; Kawamichi, 1980; Fox, 1982; Kikuzawa, 1988; Hutchins et al., 1996; Jensen & Nielsen, 1986; Borchert et al., 1989)表明如下鼠类捕食种子:大林姬鼠(*Apodemus speciosus*)、黑线姬鼠(*A. agrarius*)、社鼠(*Niviventer confucianus*)、大仓鼠(*Cricetulus triton*)、岩松鼠(*Sciurotamias davidianus*)、花鼠(*Tamias sibiricus*)、小家鼠(*Mus musculus*)、褐家鼠(*Rattus norvegicus*)、棕背䟽(*Clethrionomys rufocanus*)、黑松鼠(*Sciurus niger*)、林姬鼠(*A. sylvaticus*)、黄喉姬鼠(*A. flavicollis*)、欧䟽(*C. glareolus*)、博塔囊鼠(*Thomomys bottae*)。

在中国,捕食和传播红松种子的鼠类有棕背䟽、红背䟽(*C. rutilus*)、大林姬鼠、花鼠、松鼠(*S. vulgaris*),它们对红松的传播及更新起关键作用(陈灵芝,王祖望,1999)。在美国北部,大约有25种啮齿类动物经常出没于松林中,可能取食松树种子(Burt & Grossenheider, 1964; Hall, 1981)。在内华达州西部,有4种贮藏种子的鼠类:大盆地小囊鼠(*Perognathus parvus*)、巴拿明更格卢鼠(*Dipodomys panamintinus*)、皮农鹿鼠(*Peromyscus truei*)、拉布拉多白足鼠(*P. maniculatus*)对松籽的捕食和扩散有影响。Hutchins等(1996)发现红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*)和花鼠是红松种子的主要扩散者。

### 3.2 鸟类

鸟类对树木种子的捕食和扩散也起非常重要的作用。自20世纪70年代中期,已开始研究鸟类对松林扩散的重要作用(Christensen & Whitham, 1991, 1993; Ligon, 1978; Vander Wall, 1988; Vander Wall & Balda, 1977, 1981)。

鸟类不仅扩散松树种子,而且在某些情况下还参与同松树协同进化的互惠关系(Li-

gon, 1978 ;Vander Wall, 1990 ;Vander Wall & Balda, 1981 )。

捕食栎子的鸟类包括褐马鸡( *Crossoptilon mantchuricum* )、勺鸡( *Pucrasia macrolopha* )、雉鸡( *Phasianus colchicus* )、灌丛鸦( *Aphelocoma coerulescens* )、珠颈翎鹑( *Lophortyx californicus* )、吐绶鸡( *Meleagris gallopavo* )、苍头燕雀( *Fringilla coelebs* )、斑尾林鸽( *Columba palumbus* )、欧亚鸽( *Erithacus rubecula* )、松鸦( *Garrulus glandarius* )、山雀科( *Paridae* )、鹎科( *Sittidae* )、鸦科( *Corvidae* )的鸟类( 王巍, 马克平, 1999 ;Crawley & Long, 1995 ;Borchert et al., 1989 ;Santos & Telleria, 1997 )。

捕食松籽的鸟类包括星鸦( *Nucifraga caryocatactes* )、松鸦、普通鹎( *Sitta europaea* )、黑头鹎( *Sitta villosa* )、红交嘴雀( *Loxia curvirostra* )、蓝头松鸦( *Gymnorhinus cyanocephalus* )、灌丛鸦、暗冠蓝鸦( *Cyanocitta stelleri* )、加州星鸦( *Nucifraga columbiana* ) ( 李清涛, 1959 ;Ligon, 1978 ;Vander Wall, 1990 ;Vander Wall & Balda, 1981 ;Hutchins et al., 1996 )。

### 3.3 其他种类

捕食种子的哺乳类动物还包括野猪( *Sus scrofa* )、黑尾鹿( *Odocoileus hemionus* )、马鹿( *Cervus elaphus* )、黇鹿( *C. dama* ) ( Santos & Telleria, 1997 ;Borchert et al., 1989 ;Herrera, 1995 )。一些昆虫也捕食植物种子。蚂蚁是植物种子重要的捕食者和扩散者。Beattie ( 1983 )列举了已知扩散种子的 80 多种蚁类。Griffin ( 1980 )报道, 由于美国榛实象( *Curtulio occidentis* )的侵染造成的栎子死亡率高达 21%。

## 4 有关研究的树种

目前, 对于森林更新的研究主要以栎、松等代表树种为研究对象, 也有一些关于灌木和草本植物的研究。栎属( *Quercus* )包括 400 多种, 是许多温带和亚热带植物群落中的优势种( Kaul, 1985 )。由于许多栎树自然更新率极低, 所以生态学家非常关注影响栎树更新的因子, 特别是动物因素。栎树的坚果较大, 内含丰富的营养, 是许多鸟类和哺乳动物的良好食物资源( 王巍等, 2000 )。一般情况下, 栎树的坚果成熟落地后立即开始发芽, 坚果里种子的胚根长出后, 由于地表枯落物的阻碍作用或地表土壤干燥, 得不到足够的水分和营养而枯死。这种情况由于脊椎动物对坚果的埋藏得到解决( 王巍, 马克平, 1999 )。所以, 脊椎动物对坚果的作用, 既有取食消耗的不利一面, 又有将其扩散到适于发芽和建成功幼苗的安全地点的有利一面, 二者处于一种利弊权衡状态( trade\_off ) ( Price & Jenkins, 1986 ;Vander Wall, 1990 )。鼠类捕食是造成小块林地内栎树有性繁殖失败的主要原因, 无性繁殖可能是小块栎林普遍的繁殖方式( Santos & Telleria, 1997 )。

红松( *Pinus koraiensis* )种子在球果内被果鳞包着, 球果成熟后, 果鳞并不裂开, 即使在风和球果落地的重力作用下也不散落开来, 因此种子不易散布。根据陶大立等( 1995 )的试验, 球果在地表枯落物中埋藏 2 年后, 仅球果两侧的种子可以萌发出芽, 但胚根均受鳞片的阻挡, 不能与土层接触, 未能成活。因此, 红松种子的传播和从球果中脱离出来是不能靠其自身或借助自然物理作用的。动物是红松种子的主要取食者, 松鼠、花鼠与其他一些小型啮齿类喜食红松种子( 寿振黄等, 1958 )。还有一些食谷和杂食性鸟类, 如星鸦、松鸦、普通鹎、黑头鹎、交嘴雀等也啄食松籽( 李清涛, 1959 )。这些动物在消耗种子的过程中, 也常会遗失一些种子于地被物中, 有时它们还会把红松球果拖至离母树较远的地方去

取食,这种取食行为起到扩散红松种子的作用。此外,松鼠、星鸦和松鸦等几种动物具有分散埋藏和贮存食物的习性,可能把一些埋藏的松籽遗留在地被物中,使它们获得萌发的机会。

## 5 研究方法

有关动物扩散种子机制的研究进展缓慢,除了因为扩散机制本身非常复杂外,研究方法的限制也是主要的瓶颈之一。以下介绍几种测定种子命运的常用方法。

最直接的方法是观察动物收集和贮存食物的过程,测定种子扩散距离及贮藏种子的比率(Kawamichi,1980;Stapanian & Smith,1978)。这种方法虽然可以提供有关贮食比率和扩散距离的详细数据,但它的缺点在于要求观察者进行周密而广泛的观察,并且动物最好活动在易于观察的地点。因此,对于那些白天活动在没有高植被或其他视觉障碍环境中的动物,直接观察是最有效的方法。

Sork(1984)提出用金属标记种子的方法来调查哺乳动物扩散种子及种子最终命运。用手钻给完好的榛子钻孔,然后插入一枚小钉,使种子表面无突出部分。金属片的分布提供了种子运动的信息,利用金属探测器可搜寻种子的位置。这种方法的优点是成本低,易操作,但破坏了种子的萌发。此外,Herrera(1995)在实验中用油漆标记种子。Forget和Milleron(1991)在实验中用拴线法标记种子测定种子命运。

Longland和Clements(1995)提出用粉末状的荧光染料标记种子,然后借助紫外光搜索种子位置。它的优点是可以通过查找地面的染料粉末找到动物贮藏种子的地点。而且动物在扩散种子的时候也很容易被这种染料标记。这样,通过追踪被标记的动物足迹可以了解动物运输种子的沿途路径及其洞穴的位置。此外,这种染料毒性较低,价格便宜。

目前,比较有效的方法是用放射性同位素标记种子,然后用探测器搜索种子的位置(Quink et al.,1970)。该方法最大的优点在于当埋藏的种子被动物再次扩散时,仍能够找到它的位置。此外,通过这种方法可以找到种壳残片,从而提供种子被消耗的信息。但它的缺点是放射性同位素的安全性和环境污染问题。Vander Wall(1997)用放射性物质钷<sub>46</sub>标记种子,采用手提式ASP\_1和SPA\_3探测器搜索种子的位置。Jensen和Nielsen(1986)采用放射性同位素铯<sub>134</sub>(半衰期2.1年)和碘<sub>131</sub>(半衰期8.5年)标记榛子,采用GM\_探测器搜寻榛子。

最近,张知彬<sup>①</sup>提出一种新方法:将种子一端拴上一个金属薄片,在每个金属片上打印一个号码。通过直接搜索,能够找到20%左右的拴有金属薄片的种子。这一方法解决了先前方法不能识别每个种子的问题,从而能够获得有关种子扩散、存活等更详尽的关于种子命运的信息。

## 6 研究的目的是和意义

植物更新包括无性繁殖和有性繁殖两种途径。大多数植物是靠种子库来更新的。许

<sup>①</sup> 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

多动物喜食植物种子的习性对种子库有着不利的影 响,但动物在取食过程中将种子贮存在洞穴中或埋藏在地下的习性又有利于植物种子的萌发。此外有些植物的种子较重,没有动物协助扩散,会导致近亲繁殖及无法开拓新的生存环境。可见,动物对植物的更新既有有害的一面,又有有益的一面。

研究动物与植物种子更新的关系,有助于揭示种群动态的机制。许多植物种子扩散后被动物吃掉(Janzen, 1971)。作为动物的食物资源,植物种子成为影响动物种群数量波动的主要因素。同时,动物对植物种子的采食压力也影响植物种子库的动态。鼠类和鸟类是大型树木种子的主要捕食者和扩散者。在我国伊春林区,害鼠每三年大发生一次,据认为与红松种子的三年丰欠周期有关(舒凤梅等, 1975)。周立(1985)用模糊聚类方法分析发现,在大多数年份,灰鼠(*Chinchillula sahamae*)数量变化与食物条件(松籽产量)变化相一致。

研究动物与植物种子更新的关系,有助于理解动物和植物之间协同进化的规律。动物的贮食行为是一种特化的采食行为。许多鸟类和哺乳动物贮存植物种子。植食动物贮藏植物繁殖体,一方面调节了食物的时空分布,提高了贮食动物在食物缺乏期的生存概率,另一方面也促进了植物的扩散。于是,植物与贮食动物形成了一种协同进化的关系。虽然动物扩散植物种子是自然界互惠关系(mutualism)中最重要的组成部分之一(Bronstein, 1994),但是对其生态及进化的结果,目前仍缺乏详尽的了解(Howe & Smallwood, 1982; Jordano, 1992; Willson, 1992)。

研究动物与植物种子更新的关系,有助于深入地 了解群落演替及其组分之间的关系。动物扩散植物种子,使其有机会在新的适宜的 生境萌发生长,扩大了植物的分布范围。动物对于植物演替的方向和速率都产生很大的影响(Reynolds, 1950; Tevis, 1958)。

研究动物与植物种子更新的关系,有助于了解取食种子的动物在生态系统中的作用,为生态系统的维持、生物多样性的保护提供科学依据及有效的干预措施。许多动物喜食植物种子,因为同等重量的种子比茎叶根含有更多的能量与蛋白质,所以对种子的取食具有放大作用。种子数量的减少既降低了植物的生产量,又改变了植物群落的组成。种子捕食极大地影响了植物个体的繁殖、种群的空间分布、植物群落的多样性(Janzen, 1969, 1970; Connell, 1971; Howe & Smallwood, 1982)。种子捕食对种群动态(Harper, 1977)和自然选择(Janzen, 1971)起重要作用,可能也影响群落结构(Clark & Clark, 1984),并对物种多样性的保持有作用(Janzen, 1970; Connell, 1971; Grubb, 1977)。Blate等(1998)提出,分散的单个种子扩散后的捕食速率可能强烈影响雨林中树木的种群动态和生活史进化。

研究动物与植物种子更新的关系,不仅具有重要的理论意义,还有重大的实践意义。在森林生态系统中,大部分森林是靠种子库来更新的,所以研究自然或人工播种状态下的种子命运,测定种子损失以及评价各影响因子的作用是十分必要的,也有助于完善直接播种的造林措施。目前关于鼠类对森林更新的作用仍存在争议,因此有必要深入研究鼠类对树木种子的取食压力,散布作用及对萌发的影响,搞清鼠类对树种的影响,寻找减轻鼠类危害的方法,提出控害增益及加速森林植被恢复和更新的对策与具体措施。

## 参 考 文 献

- 李清涛, 1959. 小兴安岭带岭林区的鸟类初步调查. 动物学杂志, **3**(11): 19 ~ 21
- 寿振黄, 王战, 夏武平, 李清涛, 1958. 红松直播防鼠害之研究. 北京: 科学出版社
- 舒凤梅, 杨习兴, 郭明江, 刘益康, 田凤兰, 李春阳, 1975. 伊春林区鼠害与预报意见. 动物学报, **21**(1): 9 ~ 17
- 陶大立, 赵大昌, 赵士洞, 郝占庆, 1995. 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, **3**(3): 131 ~ 133
- 王巍, 马克平, 1999. 岩松鼠和松鸦对辽东栎坚果的捕食和传播. 植物学报, **41**(10): 1141 ~ 1144
- 王巍, 马克平, 高贤明, 2000. 东灵山地区脊椎动物对辽东栎坚果捕食的时空格局. 植物学报, **42**(3): 289 ~ 293
- 周立, 1985. 用模糊聚类方法分析灰鼠种群年间变化与松籽产量的关系, 并预测灰鼠种群数量. 兽类学报, **5**(1): 41 ~ 55
- Baker H G, 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 1 ~ 24
- Beattie A J, 1983. Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderb. Naturwiss Ver Hamb*, **7**: 249 ~ 270
- Blate G M, Peart D R, Leighton M, 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos*, **82**: 522 ~ 538
- Borchert M I, Davis F W, Michaelsen J, 1989. Interaction of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, **70**(2): 389 ~ 404
- Bronstein J I, 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology*, **69**: 31 ~ 51
- Burt W H, Grossenheider R P, 1964. A Field Guide to the Mammals. Boston: Houghton Mifflin Company, 284
- Chambers J C, MacMahon J A, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263 ~ 292
- Christensen K M, Whitham T G, 1991. Indirect herbivore mediation of avian seed dispersal in pinyon pine. *Ecology*, **72**: 534 ~ 542
- Christensen K M, Whitham T G, 1993. Impact of insect herbivores on competition between birds and mammals for pinyon pine seeds. *Ecology*, **74**: 2270 ~ 2278
- Clark D A, Clark D B, 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, **124**: 769 ~ 788
- Connell J H, 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer P J, Gradwell G R (eds.), *Dynamics of Populations*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 298 ~ 312
- Crawley M J, Long C R, 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, **83**: 683 ~ 696
- Davidson D W, Morton S R, 1981. Myrmecochory in some plants (e. g. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia*, **50**: 357 ~ 366
- Forget P-M, Milleron T, 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, **87**: 596 ~ 599
- Fox J F, 1982. Adaptation of gray squirrel behavior to autumn germination by white oak acorns. *Evolution*, **36**(4): 800 ~ 809
- Griffin J R, 1980. Animal damage to valley oak acorns and seedlings, Carmel Valley. In: Plumb T R (ed.), *Proceedings of the Symposium on the Ecology Management and Utilization of California Oaks*. United States Forest Service Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. General Technical Report PSW-44, 242 ~ 245
- Grubb P J, 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Review*, **52**: 107 ~ 145
- Hall E R, 1981. The mammals of North America. New York: John Wiley & Sons, **1**: 1 ~ 600, **2**: 601 ~ 1181
- Harper J L, 1977. Population biology of plants. London: Academic Press
- Herrera C M, 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical, determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 705 ~ 727
- Howe H F, Smallwood J, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201 ~ 228

- Hutchins H E , Hutchins S A , Liu Bo\_wen , 1996. The role of birds and mammals in Korean pine ( *Pinus koraiensis* ) regeneration dynamics. *Oecologia* , **107** : 120 ~ 130
- Janzen D H , 1969. Seed\_eaters versus seed size , number , toxicity and dispersal. *Evolution* , **23** : 1 ~ 27
- Janzen D H , 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* , **104** : 501 ~ 528
- Janzen D H , 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* , **2** : 465 ~ 492
- Jensen T S , Nielsen O F , 1986. Rodents as seed dispersal in a heath\_oak wood succession. *Oecologia* , **70** : 214 ~ 221
- Jordano P , 1992. Fruits and fruigivory. In : Fenner M ( ed. ) , *Seeds : the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford : CAB International , 105 ~ 156
- Kaul R B , 1985. Reproductive morphology of *Quercus* ( Fagaceae ). *American Journal of Botany* , **72** : 1962 ~ 1977
- Kawamichi M , 1980. Food , food hoarding , and seasonal changes of Siberian chipmunks. *Japanese Journal of Ecology* , **30** : 211 ~ 220
- Kikuzawa K , 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 1. disappearance. *Forest Ecology and Management* , **25** : 1 ~ 8
- Ligon J D , 1978. Reproductive interdependence of pinon jays and pinon pines. *Ecological Monographs* , **48** : 111 ~ 126
- Longland W S , Clements C , 1995. Use of fluorescent pigment in studies of seed caching by rodents. *Journal of Mammalogy* , **76** ( **4** ) : 1260 ~ 1266
- Price M V , Jenkins S H , 1986. Rodents as seeds consumers and dispersers. In : Murray D R ( ed. ) , *Seed Dispersal*. Orlando : Academic Press , 191 ~ 235
- Quink T F , Abbott H G , Mellen W J , 1970. Locating tree seed caches of small mammals with a radioisotope. *Forest Science* , **16** : 147 ~ 148
- Reynolds H G , 1950. Relation of Merriam kangaroo rats to range vegetation in southern Arizona. *Ecology* , **31** : 456 ~ 463
- Santos T , Telleria J L , 1997. Vertebrate predation on Holm Oak , *Quercus ilex* , acorns in a fragmented habitat : effect on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* , **98** : 181 ~ 187
- Sork V L , 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak , *Quercus rubra* ( Fagaceae ) , using metal\_tagged acorns. *Ecology* , **65** ( **3** ) : 1020 ~ 1022
- Stapanian M A , Smith C C , 1978. A model for seed scatter\_hoarding : coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology* , **59** : 884 ~ 898
- Tevis L Jr , 1958. Interrelations between the harvesters ant *Veromessor pergandei* ( Mayr ) and some desert ephemerals. *Ecology* , **39** : 695 ~ 704
- Thompson D C , Thompson P S , 1980. Food habits and caching behavior of urban grey squirrels. *Canadian Journal of Zoology* , **58** : 701 ~ 710
- Vander Wall S B , 1988. Foraging of Clark's nutcrackers on rapidly changing pine seed resources. *The Condor* , **90** : 621 ~ 631
- Vander Wall S B , 1990. Food hoarding in animals. Chicago : University Chicago Press , 445
- Vander Wall S B , 1997. Dispersal of singleleaf pinon pine ( *Pinus monophylla* ) by seed\_caching rodents. *Journal of Mammalogy* , **78** ( **1** ) : 181 ~ 191
- Vander Wall S B , Balda R P , 1977. Coadaptation of the Clark's nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monographs* , **47** : 89 ~ 111
- Vander Wall S B , Balda R P , 1981. Ecology and evolution of food\_storage behavior in conifer\_seed\_caching corvids. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* , **56** : 217 ~ 242
- Willson M F , 1992. The Ecology of seed dispersal. In : Fenner M ( ed. ) , *Seeds : the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford : CAB International , 61 ~ 86