

动物与植物种子更新的关系

II. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系

李宏俊 张知彬*

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要:植物的繁殖体总是面临来自各类生物(如昆虫、脊椎动物、真菌)的捕食风险。因动物捕食引起的种子死亡率影响植物的适合度、种群动态、群落结构和物种多样性的保持。种子被捕食的时间和强度成为植物生活史中发芽速度、地下种子库等特征的主要选择压力,而种子大小、生境类型等因素也影响动物对植物种子的捕食。捕食者饱和现象被认为是植物和种子捕食者之间的高度协同进化作用的结果,是限制动物破坏种子、提高被扩散种子存活率的一种选择压力。大部分群落中的大多数植物种子被动物扩散。种子扩散影响种子密度、种子被捕食率、病原体攻击率、种子与母树的距离、种子到达的生境类型以及建成的植株将与何种植物竞争,从而影响种子和幼苗的存活,最终影响母树及后代植物的适合度。种子被动物扩散后的分布一般遵循负指数分布曲线,大多数种子并没有扩散到离母树很远的地方。捕食风险、生境类型、植被盖度均影响动物对种子的扩散。植物结实的时间和果实损耗的过程也体现了其对扩散机会的适应。许多动物有贮藏植物种子的行为。动物贮藏植物繁殖体的行为,一方面调节食物的时空分布,提高了贮食动物在食物缺乏期的生存概率,另一方面也为种子萌发提供了适宜条件,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关系,这种关系可能是自然界互惠关系(mutualism)的一种。影响幼苗存活和建成的因子包括种子贮藏点的微生境、湿度、坡向、坡度、林冠盖度等。许多果食性动物吃掉果肉后,再将完好的种子反刍或排泄出来。种子经动物消化道处理后,发芽率常有所提高。

关键词:种子捕食,捕食者饱和,种子扩散,种子埋藏,协同进化,互惠关系,幼苗建成

中图分类号:Q 948.12

文献标识码:A

文章编号:1005-0094(2001)01-0025-13

Relationship between animals and plant regeneration by seed II. Seed predation, dispersal and burial by animals and relationship between animals and seedling establishment

LI Hong-Jun, ZHANG Zhi-Bin*

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

Abstract: The propagules of plants are exposed to high risk of attack by natural predators, such as insects, vertebrates and fungi. Seed mortality due to predation by animals may affect plant fitness, population dynamics, community structure and maintenance of species diversity. The time and intensity of seed predation can be a major selective force in the evolution of life-history traits in plants, such as germination rates and production of a soil seed bank. Seed size and the type and patchiness of habitat affect seed predation by animals. Predator satiation is a highly coevolved behavior interaction of plant with seed predator, and has been proposed as a selective factor limiting the destructive abilities of animals and promoting the survival of dispersed seeds. Several hypotheses have been proposed to explain the spatial relationship between plant regeneration and seed dispersal. Seed dispersal can be regarded as a key process in the survival and distribution of plant species. Seeds are dispersed through a variety of ways. Seed dis-

persal affects the fitness of parent and offspring plants through its effects on seed density, the distance seeds are moved from the parent tree, and the habitat where seeds arrive. Difference in dispersal may influence early seed and seedling survival by affecting incidence of predation or attack by pathogens, the habitat into which seeds are dispersed, and the types of plants with which the developing plant will compete. Seed distribution generally exhibits a negative exponential function, most seeds are not dispersed very far from the parent plant. Predation risk, habitat type and vegetation cover are factors which affect animal dispersal of seeds. The fruiting season and fruit loss process of plants reflects adaptation to dispersal opportunities. A large number of animals hoard plant seeds. This behavior not only adjusts spatio-temporal distribution of food and enhances animal survival in times of food shortage, but also promotes plant dispersal. So, there is coevolutionary relationship between plant and animal which cache or hoard seeds. Seed dispersal by animals is one of the most important of mutualistic systems. Many factors affect the survival and establishment of seedling, such as microhabitat, humidity, slope, gradient, cover of the cache. Frugivorous animals usually consume the pulp and regurgitate or defecate the seeds intact. Seed treatment within the guts of seed-dispersers is contributive to seed emergence.

Key words: seed predation, predator satiation, seed dispersal, seed hoarding, coevolution, mutualism, seedling establishment

1 种子捕食及其影响因素

植物的繁殖体总是面临各类生物(如昆虫、脊椎动物、真菌)的捕食风险(Janzen, 1970; Harper, 1977)。动物捕食引起的种子死亡率影响植物的适合度、种群结构和群落的物种组成(Schupp, 1988b, 1990; Willson and Whelan, 1990)。动物捕食种子的时间和强度成为植物生活史中发芽速度、地下种子库产生等特征的主要选择压力(Louda, 1989)。在热带雨林中,动物捕食是种子死亡的主要原因,种子扩散前的损失达 10% (Janzen, 1969),而种子扩散后的死亡率通常超过 75% (Howe et al., 1985; Schupp, 1988a, b),有些种类甚至达 100% (Chapman, 1989)。因此,热带森林中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 and Clark, 1984),并对物种多样性的保持有作用(Janzen, 1970; Connell, 1971; Grubb, 1977)。在森林生态系统中,影响种子库命运的因素很多,鼠类被认为是种子库损失的主要原因(Shaw, 1968a, b; Kanazawa and Nishikata, 1976; Kikuzawa, 1988; Herrera, 1995)。在几乎所有情况下,大部分种子被鼠类破坏不能萌发(Sork, 1984; Miyaki and Kikuzawa, 1988; Herrera, 1995)。鼠类捕食被认为是小斑块或低密度森林中辽东栎更新失败的原因之一(Herrera, 1995; Santos and Telleria, 1997)。

1.1 种子雨

Houle(1998)在北美洲东北部寒温带森林的研究表明,种子雨的丰度变化很大,1992年高达24 765个种子/m²,1993年较低,为625个种子/m²。种子存活率与种子雨丰度呈正相关。种子雨每年的空间格局变化很大。虽然种子库的时间格局波动较大,但其空间格局比较稳定,通常在较大或较小坡度的种子库丰度值较低。如果扩散后的种子被捕食率较低,那么形成持续的种子库是可行的策略。如果扩散后的种子被捕食率较高,那么自然选择有利于种子迅速萌发而且不形成持续的种子库(Louda, 1989)。

1.2 地表种子消失速率

Shaw(1968b)发现,98%散落在地表的松果被啮齿类在48小时内取走。Ashby(1959)报道,3000枚榛子放置地表2天后消失了96%,证实了鼠类如小林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*)、欧鼯(*Clethrionomys glareolus*)、普通田鼠(*Microtus arvalis*)搬运种子的高效性。Radivanyi(1970)发现,云杉种子散落到地上后4个月内消失率达46%。在美国俄勒冈州,Gashwiler(1967)发现,小哺乳类动物的破坏使美国花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)种子的损失率达63%,仅有12%的种子在第二年的春天能萌发。Black(1969)发现,70%的杉树种子在4个星期内被啮齿类动物吃掉,跟踪标记表明,仅7%的种子能幸存到次年的5月份萌发。Franklin(1964)报道,道格拉斯松鼠(*Tamiasciurus douglasii*)吃掉了85%的松果。Sork(1984)报道,大部分榛子被就地吃掉,

存活率很低(仅 0.9%)。Herrera(1995)报道,放在地表的栎子在几个月内均被各种脊椎动物吃掉。无论放在树下或距树 100 m 外的地方,栎子的被捕食率均达 100%。即使是贮藏处的种子大部分也被吃掉(Price and Jenkins,1986)。

1.3 影响种子被捕食的因子

1.3.1 生境类型 在不同的微生境中,动物对种子的捕食率各不相同(Gill and Marks,1991;Wada,1993;Schupp,1995)。Vander Wall(1997)的试验结果表明,在同一年份内松树下种子的半存留期(动物移走半数种子所需时间)比灌丛和开阔地处种子的短,说明动物倾向于在利益最大的地点即树下地表处捕食种子。Jarvis(1964),Myster 和 Pickett(1993)观察得知,落叶覆盖层可提高栎子的存活率。鼠类对地表种子的捕食率比土层内种子的捕食率高得多(Shaw,1968b;Hulme,1994;Zhang et al.,1998)。Kollmann 和 Schill(1996)提出,不同生境中各种植物种子在地表的被捕食率总是最剧烈的,除了少数在湿草地中得以存活,其余未受保护的坚果完全消失,没有产生 1 株幼苗。

小哺乳动物捕食种子的空间格局受许多因素的影响,其中捕食风险可能是最重要的因素(Kotler,1984;Lima and Dill,1990)。鼠类的捕食风险与光照、气候指数(Drickamer and Capone,1977;Vickery and Bider,1981;Kotler et al.,1991;Fenn and MacDonald,1995)、地表覆盖类型及密度(Dueser and Shubart,1978;Brown,1988;Gill and Marks,1991;Bowers and Dooley,1993)、冠盖量(Cassini and Galante,1992;Lagos et al.,1995)、与植被边界的距离(Lima and Valone,1986;Kotler et al.,1991)相关。Manson 和 Stiles(1998)发现,地表覆盖、活动时间、与森林边缘的距离是影响种子被捕食方式的主要因素。月盈亏和云盖、降水、温度改变捕食者视觉和听觉能力,从而影响捕食风险及鼠类的活动。Herrera(1995)发现,埋在距栎树 100 m 以外开阔灌丛地的种子,都被以野猪为主的有蹄类吃掉,而在浓密的石楠灌丛下未发现大型哺乳动物活动的迹象,此地的种子主要被小型哺乳动物取食。Kollmann 和 Schill(1996)认为鼠类是草地中最重要的种子捕食者,因为鸦科鸟类和松鼠在草地中活动并不频繁。对土层 5~6 cm 深处种子的捕食最可能是鼠类所为,而不是鸟类。诱捕鼠类实验表明鼠类密度在

成熟灌丛地内最高,在先锋灌丛内较低,在荒草地中最低(Kollmann,1995;Schlund and Scharfe,1995)。随着与灌丛和森林边缘距离的增加,种子捕食率下降(Myster and Pickett,1993)。弃耕地内小哺乳动物对种子的捕食是剧烈的,可能影响树种向该生态系统入侵的速率、组成和空间分布。

1.3.2 生境大小 Santos 和 Telleria(1997)在栎林内的试验表明,生境片段化并不影响栎子的产量,并且在大小不同的林地内,树木大小、结实树木所占比例、栎子的产量均相似。鼠类的种子消耗量与林地大小呈负相关。1991 年小块栎林内栎子的消耗量比大块林地的高 33.7 倍,1994 年高 3.1 倍。这两年内,鼠类在小林地的种子消耗量比鸟类分别高 49 倍和 95 倍。在小块林地里,鼠类对栎子的消耗相当大,这是因为在这些小块残余地带的越冬鼠过分密集。一般说来,发育早期或受损森林生态系统中,种子库相对短缺,而啮齿动物数量往往偏高,对种子库的负作用要大些;而成熟的生态系统种子数量大,而啮齿动物数量小,它们对种子库的负作用可能要小一些(张知彬,1994)。

1.3.3 种子大小 从粉末状的兰花种子到巨大的椰子,植物种子的大小各不相同。Kelly(1995)在秘鲁对由动物扩散种子的 202 种热带植物的研究表明,哺乳动物比鸟类更适于捕食扩散大型种子。Harper 等(1970)提出大种子应该被择优取食,因为种子捕食者会得到较高的回报。最优采食理论(Charnov,1976)认为,捕食者应该喜食有最大净回报的种子。捕食的总回报通常随种子大小的增加而增加。所以,在相同的处理时间内,大种子应该比小种子更受偏爱。Boman 和 Casper(1995)发现,在美国东北部的阔叶林中,长度大于 1 cm 的种子比小于 1 cm 的种子的被捕食率高得多。Adler(1995)在笼内实验中发现,中美洲的托氏地棘鼠(*Proechimys semispinosus*)偏好取食大个种子。在弃耕地(Mittelbach and Gross,1984)和荒漠(Podolsky and Price,1990)的研究也支持了鼠类通常偏好大种子的论点。Sork(1987)指出,虽然大种子有利于在弱光条件下幼苗的建成,但同时增大了被脊椎动物捕食的风险。Putz 和 Appanah(1987)进一步认为,大种子与小种子相比不易被地表枯落物或土壤隐藏,因此更易被捕食者发现。

此外,同一种植物的种子对于不同的捕食者来

说,其净回报可能存在较大差别,因为捕食者身体的大小、力量和口的类型不同,导致处理种子的能力不尽相同。

同上述理论观点和实验结果相反,Blate 等(1998)在野外实验中发现,种子捕食者偏好较小的种子(种子鲜重 < 0.5 g),至少在所研究的 40 种植物(种子鲜重 0.1 g ~ 11.6 g)中结果如此。种子被捕食率与种子大小、种子外壳厚度和硬度成反比,当种子重量、种壳厚度和硬度增加时,种子被捕食率显著下降。实验中外壳软而薄的小种子消失率最高,而种壳厚而硬的大个种子被搬运的比例最低。大种子的被捕食率较低可能是因为在该研究地点很少有捕食者能咬穿大种子的坚硬外壳;大而软的种子被捕食率较低可能因为营养含量低或有化学物质的保护。在澳大利亚东北部的雨林中,Osunkoya(1994)对重量为 0.06 g ~ 35.2 g 之间的 12 种树木种子的研究表明,小个或中等大小的种子比大个种子有更高的被捕食率。

1.4 捕食者饱和现象

捕食者饱和被认为是植物和种子捕食者之间的高度协同进化作用的结果,是限制动物破坏种子、提高种子存活率的一种选择压力(Janzen, 1969; Smith, 1970; Howe and Smallwood, 1982; Clark and Clark, 1984)。捕食者饱和现象包括以下四个方面:一个果实、一株植物、一个种群或群落的所有种子不会被所有种子捕食者成员吃掉;种子的供应期仅维持较短的时间;有些动物是某些种子的专一捕食者;当种子持续短缺时,捕食者不再维持较高的种群密度。栎树每年的种子产量变化相当大,一般间隔 2 ~ 6 年出现一次种子高产年(mast year)。在种子高产年内,当种子产量远远超过捕食者群体的种子消费量时,可能出现种子捕食者饱和现象(Janzen, 1971; Silvertown, 1981; Jensen, 1985)。Jensen(1982)计算得出,高产年内栎林中鼠类对种子消耗量占地表种子总量的 14.2%,在山毛榉林中消耗量占 1.0% ~ 4.3%。而在其他年份,鼠类消耗量占地表种子量的 30% ~ 100%。Vander Wall(1997)报告,在松树种子高产年的种子消失率比低产年的慢,表明高产年下落的种子量较大,鼠类和鸟类的捕食迅速饱和。实验结果为,1993 年秋种子产量中等,11% 可食的种子落在地表,种子半存留期是 6 小时;1994 年秋种子高产,57% 可食种子落地,种子半存

留期是 18.6 小时。

1.5 相关假说

Janzen(1970)和 Connell(1971)最先从种子存活率的角度阐述植物更新与种子扩散在空间上的关系。Janzen 和 Connell(Janzen, 1970; Connell, 1971)认为母树附近种子和幼苗的存活率较低,主要因为种子死亡率受密度和距离的制约。许多研究结果支持了该假说。而 Hubbell(1980)认为,虽然母树附近的种子存活率很低,但那里的种子丰度很高,所以幼苗补充率仍很高。Howe(1989)却认为被成堆扩散的种子,种子捕食率不会受密度性制约,并且在母树附近的种子存活率较高。

Janzen-Connell 假说和 Hubbell 假说的共同之处在于,都认为种子存活呈负密度制约或正距离制约,但 Janzen-Connell 假说认为种子和幼苗的空间关系呈负相关,而 Hubbell 假说则认为呈正相关。受 Janzen-Connell 假说的推动,许多有关种子扩散后捕食的研究,侧重在评价捕食风险与种子密度或与种子源距离的关系上。

2 种子扩散

传统地,将种子扩散定义为种子离开母树的运动,是植物更新的关键阶段(Pijl, 1972; Howe and Smallwood, 1982)。大部分群落中的大多数植物种子被动物扩散。种子扩散影响种子密度、种子捕食率、病原体攻击率、种子与母树的距离、种子到达的生境类型以及建成的植株将与何种植物竞争,从而影响种子和幼苗的存活,最终影响母树及后代植物的适合度(Jordano, 1992; Willson, 1992; Schupp, 1988a, 1993)。扩散也意味着种子不会在母树树冠下发芽,因此避免了种内竞争,并且在母树以外的开阔地树荫较少,也为种子提供了更好的生长环境(Ovington and MacRae, 1960)。贮藏性动物对种子的扩散,明显利于种子存活和向开阔地移居。许多植物的种子较重,如果没有鸟兽协助扩散,种群是没有发展余地的。Hutchins 等(1996)发现,由于树荫浓密,自然条件下萌发的红松幼苗很少活过第 2 年。种子扩散对基因流动(Levin, 1981; Levin and Kerster, 1974)和植物种群的基因结构(Hamrick et al., 1993)也有贡献。

2.1 扩散机制

植物扩散被认为是决定植物物种存活和分布的

表 1 果实和种子的主要扩散机制(据 Howe 和 Smallwood ,1982)

Table 1 Summary of major dispersal syndromes of fruits and seeds (Howe and Smallwood ,1982)

扩散者及适应方式 Dispersal agent and general adaptation	变异情况 Modification	衍生物 Derivation	结论 Comment
动物 Animal			
肉质营养物 Fleshy nutrient	假种皮,果皮,果肉 Aril, pericarp, pulp	种皮或花部 Seed coat or floral parts	脊椎动物扩散 Vertebrate dispersal
化学引诱剂 Chemical attractant	油质体 Elaiosome	种子壁 Seed integument	蚂蚁扩散 Ant dispersal
附着结构 Clinging structures	钩,粘性物 Hooks, viscous material	通常花部 Usually floral parts	附着于皮毛或羽毛 Sticks to fur or feathers
模拟 Mimesis	颜色鲜艳的种皮 Colored seed coat	种皮 Seed coat	被鸟吃掉 Eaten by birds
风 Wind			
缩小尺寸 Size reduction	粉末状种子 Dustlike seed	种子 Seeds	达每株植物数百万个种子 Up to millions/plant
表面积/体积的高比值 High surface/volume ratio	翅,羽,球状物 Wings, plumes	种皮或果实 Seed coat or fruit	球型不常见 Balloons uncommon
风滚草型 Tumbleweeds	茎秆断裂松散 Shoot breaks loose	完全茎秆状 Entire shoot	分散的种子 Seeds scattered
水 Water			
抗沉降 Resistance to sinking	毛状或具粘液 Hairs or slime	种皮 Seed coat	水中的运输 Submerged transport
利用表面张力 Uses surface tension	个体小,防水 Small size, unwettable	种皮 Seed coat	湿前一直漂浮 Float until wetted
特有的轻重力作用 Low specific gravity	空气空间,木栓,油 Air spaces, cork, oil	种子或果实 Seed or fruit	远距离漂浮 Floats long distances
自我扩散 Self dispersal			
爆裂性果实 Explosive fruits	变化较大 Varied	果实 Fruits	通常为第 2 次运输 Secondary transport common
匍匐式繁殖单元 Creeping diaspores	吸水的毛状物 Hydroscopic bristles	果实 Fruits	出现在不同的湿度条件下 Occurs with varying humidity

关键阶段。种子靠不同的方式实现扩散(见表 1)。果实和种子的形态结构通常预示其扩散的方式,也体现了各种不同的适应,如营养丰富的果实适于吸引脊椎或无脊椎动物,有浮力的椰子可以漂浮数百或数千英里,一朵兰花可产生上亿粒粉尘状种子,轻巧的翅和羽使空中传播成为可能,炸裂式果实能将种子弹出几米远。不同的扩散适应各有不同的进化起源。

2.2 种子的扩散者

脊椎动物如鸟类(Vander Wall and Balda, 1977; Bossema, 1979)和哺乳动物(Stapanian and Smith, 1978; Vander Wall, 1993)通常是大型种子的有效扩散者。栎树(如 *Quercus rober* 和 *Q. petrea*)

由于不具备风媒扩散的形态结构,完全依赖动物扩散种子。几个世纪以来,一直承认鼠类贮藏种子,如栎子、山毛榉坚果或榛子,但先前侧重于研究鸟类(如鸦科鸟)对种子扩散的作用(Lingon, 1978; Vander Wall, 1988; Vander Wall and Balda, 1977, 1981; Bossema, 1979),关于鼠类对种子捕食和扩散过程的量化研究较少。Kollmann 和 Schill (1996)认为,栎和榛是荒草地中丰度最高的树种,是鸦科鸟类和小型鼠类对其有效的多阶段扩散所致。松鸦(*Garrulus glandarius*)和小型鼠类是栎子和榛子的主要扩散者。Vander Wall (1997)的实验结果提出,鼠类不仅是松树种子重要的扩散者,而且其作用与鸟类的作用根本不同。鼠类扩散种子的距离较

短,对于保持当地松树种群,使其向树林开阔地移居,向未受干扰地区移居起重要作用。星鸦(*Nucifraga caryocatactes*)是红松(*Pinus koraiensis*)最重要的种子扩散者,它的喙大而尖,很容易啄取种子,一次最多可运 62 枚种子(Hutchins et al., 1996)。

蚂蚁作为植物种子的扩散者对植物群落的动态起重要的作用,因为取食的工蚁把种子拖回穴中,这样使其逃脱了与母树的竞争和母树附近密度制约性的捕食,同时使种子处于有利于萌发的微生境中(Buckley, 1982; Holldobler and Wilson, 1990)。已知全世界有 60 个科的 3000 多种植物靠蚁类传播种子(Handel and Beattie, 1990)。蚂蚁扩散种子具有两种不同的方式。一种方式称作无损性蚁类传播(myrmecochory),主要针对那些具有吸引蚂蚁的附属结构——油质体的种子。工蚁把整个种子拖至巢中,而仅取食营养丰富的油质体部分(Handel and Beattie, 1990),而把完好的种子丢弃在巢中或废物堆中,因此种子有机会在此萌发。无损性蚁类传播是一种非特异性作用,因为具油质体的种子可以由不同种类的蚂蚁扩散(Buckley, 1982)。第二种方式是指有损性蚁类传播(dyszoochory),一般由专门取食种子的收获蚁来完成。虽然大部分运至巢中的种子被吃掉,但有一些可以逃脱捕食:有些在运输途中被漏掉,有些放在食物贮藏点后被遗忘,有的被完好地误放在废物堆中。有损性蚁类传播也属于非特异性作用,因为收获蚁通常在其活动范围内收集各种植物的种子(Gillon et al., 1984; Cerdan et al., 1986)。

2.3 扩散距离

种子被动物扩散后的分布一般遵循负指数曲线,大多数种子并没有扩散至距母树很远的地方(Cook, 1980; Willson, 1993)。Vander Wall (1997)在实验中发现,鼠类的种子贮藏点与源树距离小于 38.6 m,而鸦科鸟的扩散距离通常小于 1 km,蓝头松鸦(*Gymnorhinus cyanocephalus*)的扩散距离为 1~5 km,加州星鸦大于 10 km(Vander Wall and Balda, 1981)。Jensen 和 Nielsen (1986)用放射性物质标记榛子,发现第一次扩散距离最远达 34 m(平均 15.3 ± 8.2 m)。第二年夏天标记种子萌发的幼苗距榛树灌丛 4~37 m。Kollmann 和 Schill (1996)报道,小型鼠类对榛子和榛子的最大扩散距离约 10~20 m,估计鸦科鸟扩散距离可达几百米。Sork

(1984)发现,种子的分布遵循负指数曲线,据回归方程预测,距离种子源 20 m 以上的地方,种子数目趋近于 0。星鸦扩散红松种子的距离至少为 4 km,花鼠对红松种子的扩散距离小于 50 m(Hutchins et al., 1996)。不同植物的种子被扩散后的空间分布各不相同。风媒种子离开母本植物后,其密度随距离增大而持续下降;而一些动物扩散的种子可能被单个的分散扩散或成堆放置,均远离母树。

2.4 影响扩散的因子

研究表明,鼠类扩散种子的速率与植被盖度成正相关(Kikuzawa, 1988; Wada, 1993),放在浓密石楠灌下的榛子被迅速地取走。此外,随着与种子源距离增大,被扩散种子的相对密度(每平方米种子的数量)下降。鼠类在榛树林的空间分布也影响种子的扩散距离。假设种子的扩散距离就是食物贮藏点与源树的距离,那么它体现了鼠类个体家区的位置及家区内贮藏点的分布。在干旱生境中,风媒扩散植物的数量和比例相对较高,而湿润生境中依赖动物扩散种子的植物较多。

鸦类避免把种子扩散到开阔的地带,可能因为在那里有被鹰或其他捕食者捕食的危险(Glutz von Blotzheim and Bauer, 1993)。鸟类、鼠类和种子之间复杂的相互作用形成了扩散和捕食的微妙平衡。比如,鸦科鸟趋于将种子扩散到割过的草地,那里鼠类对种子捕食率虽然较低,但不利于种子萌发;而鼠类趋于将种子扩散至未割的草地内,这里种子被捕食率较高,但存活下来的种子更易萌发。

2.5 扩散的地理差异

大部分群落中的大多数植物种子由动物扩散。在热带森林中,至少有 50%,通常有 75% 或更多的树种产生鸟类和哺乳动物喜食的肉质果实。在温带群落中,虽然一些由鸟类和哺乳动物贮藏的植物(如榛树和山胡桃树)缺乏适应动物扩散的显著性变异特征,但是依赖脊椎动物扩散的树种比例同样很高(60%)。大多数温带的草本植物也由动物扩散。

2.6 扩散与结实的季节特征

在季节分明的湿润型森林中,风媒扩散的物种趋于在干旱季节结实,而由脊椎动物扩散的果实趋于产在最潮湿的季节。结实季节性特点是因为多风的气候有利于风媒扩散,潮湿的气候促进动物扩散。而在季节性不明显的森林中,结实的季节趋于

在种子萌发和幼苗建成的最佳时间(Howe and Smallwood, 1982)。温带的大多数植物在春季或夏季开花,随后结实。此外,果实产生和损耗的过程也体现了对扩散机会的适应。Thompson(1981)提出,春季结实的草本植物通常由蚁类扩散种子,而夏末和秋季的草本植物则利用迁飞的鸟类实现种子扩散。

Thompson 和 Willson(1979)及 Stile(1980)讨论了在美国落叶林中木本植物果实的产生与消耗的方式,发现大多数鸟类扩散的植物在夏末或秋初成熟,一些种子立刻被取走,另一些则持续整个冬季,逐渐地被越冬鸟吃掉。对于那些北方的候鸟和越冬鸟,这些植物显然是很重要的。只有少数树种的果实在初夏成熟、扩散。

2.7 扩散与结实的种间差异

在对热带鸟类觅食生态学的研究中,提出了有关植物竞争种子扩散者的假说。Snow(1971)认为,植物通过果实产量、展示方式和营养回报等适应性对策吸引尽可能多的各种扩散者。McKey(1975)提出热带植物有两种扩散对策竞争种子扩散者。一种是“低投资型”植物,它们对单个的种子和果实投入很少,而用巨大的产量来吸引那些在营养有限的条件下喜好利用过量食物的机会主义鸟类。而“高投资型”植物则限制果实产量,生产大型种子和丰富的果肉,将种子扩散局限于少数喜食富含营养的大型种子,并且具备找到少量种子的能力的鸟类。

此外,Howe 和 Estabrook(1977)提出,热带树木个体的最佳结实时间同样是一种适应性对策,以充分利用它们的种子扩散者集团。“低投资型树木”应集中于高峰展示期内生产过量的果实以吸引尽可能多的不同的动物扩散者。由于果实产量大,所以扩散者之间的竞争较小,于是促进了大量不同的竞争者将种子扩散到不同的生境中,并且不必依赖于特定的扩散者。“高投资型植物”则靠延长结实时间来避免特定扩散者的捕食饱和,从而促进有效取食者对种子的有效扩散。

3 种子贮藏

许多动物有贮藏植物种子的行为。哺乳动物中有几个科的动物扩散植物繁殖体。如松鼠科(Sciuridae)和刺豚鼠科(Dasyproctidae)动物在土壤中分

散埋藏坚果和种子;花鼠科(Tamias)与美洲黄鼠属(*Spermophilus*)、更格卢鼠科(Heteromyidae)和仓鼠科(Cricetidae)动物将植物种子集中埋藏在很浅的土层内,非常适于种子萌芽。囊鼠科动物(Geomyidae)则将种子埋入很深的隧道内,种子萌发的机会很少。鸟类中,加州星鸦和冠蓝鸦(*Cyanocitta cristata*)是常见的植物种子扩散者。它们分散埋藏针叶树种子、外壳较软的坚果和橡子(蒋志刚,1996)。昆虫中的蚁类常将植物种子贮藏在蚁穴中。

3.1 贮藏方式

根据贮藏食物的空间分布,动物贮食可分为分散贮藏(scatter hoarding)与集中贮藏(larder hoarding)两种方式(Hurly and Robertson, 1987)。动物分散贮藏时将食物分散埋藏在不同的地点,每个地点仅埋藏少量的食物;集中贮藏指动物将食物集中埋藏在一个地点。分散贮藏与集中贮藏是动物贮食的两种极端方式,在两者之间存在着许多中间类型。通常情况下,在洞穴中集中埋藏种子,在地面则分散埋藏种子。洞穴中集中贮藏的种子很难萌发生成新植株。小哺乳动物分散贮存种子减少了母树下种子的过分集中,也降低了种子被大型哺乳动物吃掉的可能性。大量而分散的贮藏点也减少了埋藏种子被偶然的捕食者吃掉的机会。与集中贮藏相比,分散贮藏意味着幼苗竞争较小,幼苗分布更均匀。Jensen(1985),Jensen 和 Nielsen(1986)调查表明,小哺乳动物通过在家区内分散贮存栎子和山毛榉坚果以备未来之需。Forget 和 Milleron(1991)观察发现,刺豚鼠以单个(single)或成堆(clump)的方式分散贮藏种子。Vander Wall(1997)报道,用同位素标记 595 枚种子,其中 11 枚(2%)在母树下被立刻吃掉,224 枚(38%)分散贮藏于土壤浅层,其余种子(60%)被贮藏在地洞中。

3.2 贮食的生态意义

许多动物在土壤中埋藏种子,扩大了植物的分布范围,影响着植物群落的结构和功能。种子的埋藏和分散减少了种子与捕食者相遇的机会,降低了种子被其他动物捕食的概率(Ovington and MacRae, 1960; Shaw, 1968b; Stapanian and Smith, 1984; Kikuzawa, 1988; Borchert et al., 1989)。研究表明,地表种子比埋入土层内的种子有更高的被捕食率(Shaw, 1968b; Zhang et al., 1998)。因为鼠类在很大程度上靠嗅觉引导寻找种子,所以当埋藏深度增

加或种子贮存量减少时,鼠类发现种子的能力就降低了(Reichman and Oberstein, 1977; Reichman, 1981; Vander Wall, 1990, 1998)。种子埋藏也排除了鹿等大型哺乳动物以及鸟对种子的消耗(Stapanian and Smith, 1984; Kollmann and Schill, 1996)。榛子易受低湿度、强光照、低温的影响(Vander Wall, 1990)。地表榛子与埋藏的榛子相比,胚根不易穿透地表,更易受过热和脱水的影响,且更易受霉菌侵袭(Griffin, 1971)。因此,埋藏种子可保护其免受不利环境因子的影响,提高种子发芽率。大多数鸟类和哺乳动物将种子埋在 0.5 ~ 10 cm 的土层深度,适于许多大型种子萌发(蒋志刚, 1996)。此外,埋藏的种子也有土壤湿度的优势,改善的湿度条件增强了种子的生命力,因此有利于萌发幼苗的存活(Vander Wall, 1990)。Shaw (1968) 提出,种子发芽率随其覆盖物的增加而提高。地表榛子的发芽率为 48%,而上覆一层枯落物的榛子发芽率升至 59%,埋在几厘米深土壤下的榛子发芽率为 63%。

Borchert 等(1989)发现,埋藏榛子的发芽率是地表种子的 2 倍。Griffin (1971) 观察发现,美国加州中部的两种榛树很难在地表自然萌发,小型哺乳动物的挖掘活动对这些树种的更新起关键作用。尽管被埋藏的种子只有很少一部分能萌芽生长,但对于植物来说,吸引贮食动物埋藏种子是一种有效的扩散机制。在进化中,许多植物发育了能吸引贮食动物的种子与繁殖体,例如高脂肪的坚果。

3.3 贮藏密度与深度

通常情况下,鼠类在每一贮藏点内贮存几枚种子,而鸟类则只贮存 1 枚种子。Jensen 和 Nielsen (1986) 在实验中经常发现幼苗成簇地从种子贮藏处萌发出来,这些贮藏点可能是捕食种子的鼠类所为。长出幼苗的贮藏点中,范围是 1 ~ 16 个种子,平均有 2.0 ± 2.2 个榛子。此外,贮藏点内种子密度随扩散距离的增大而降低。那么,贮食动物应以何种密度埋藏种子呢?埋藏密度太低,搬运种子消耗的能量增加,并且日后不易找回埋藏的种子。若埋藏密度太高会引起窃食者的注意。Stapanian 和 Smith (1978) 发现,黑松鼠保持最佳贮藏密度,恰好平衡了搬运核桃消耗的能量增长与埋藏种子丢失可能性的降低。放射性标记实验表明,鼠类最初也是单个贮存榛子,但后来它们可能将这些分散的种子集中搬运到较大的贮藏处。目前并不知道仲冬季节贮藏

点内的种子密度,仅了解春季萌发幼苗的贮藏点的平均密度每埋藏点仅为 2 枚种子。一般秋末贮藏点内的种子密度较大,冬季由于逐渐被动物利用而降低。大多数鸟类和哺乳动物将食物埋在 0.5 ~ 10 cm 的深度,对于许多坚果和大型种子而言,这种埋藏深度是适于种子萌发的。星鸦将红松种子埋在 2.5 ~ 3.0 cm 的土层内。Kollmann 和 Schill (1996) 报道,鼠类每次将几枚榛子埋在约 2 cm 深的土层内。

3.4 影响因子

种子被埋藏的比例受森林生境特征如植物丰度、森林年龄的强烈影响。Forget 和 Milleron (1991) 发现在稀疏的灌丛生境中,陆生动物埋藏了大量被扩散的种子。Jensen 和 Nielsen (1986) 发现,实验中放射性标记的榛子被鼠类分散贮存在整个巢区(home range)内,鼠类倾向于沿着鼠道将种子贮存在灌丛下的枯落物和矿砂之间。此外研究表明,鼠类偏好将种子放置在一种灌丛(*Empetrum nigrum*)下,可能与灌丛的内部构成有关。如果种子被埋在地表种子附近,则被吃掉的可能性较大。因为野猪发现地表种子后,会在附近翻拱寻找,从而发现了埋藏的种子。榛子被埋在距母树 100 m 以外的灌丛地内,大多被以野猪为主的有蹄类吃掉,少量剩余的榛子最终因脱水而不能萌发。

4 幼苗的存活与建成

动物虽然吃掉大量的贮存种子,但对许多幼苗的建成仍起着积极作用,因为许多贮藏点的种子数量与第二年此处的幼苗数量是相同的。幼苗的存活与建成受许多因素的影响。

4.1 贮藏点的微生境

不同的动物贮藏种子的地点各不相同。贮藏点的微生境是影响幼苗存活的主要因素。Drivas 和 Everett (1988) 认为灌丛是松树幼苗的保护植物。在灌丛下有许多鼠类的分散贮藏点(占 36%),那里的大部分幼苗在第一生长季末仍存活(占建成幼苗的 69%);而在开阔地的微生境中,很少有幼苗存活下来,说明种子在开阔地内更有可能被动物发现、吃掉,或者由于动物在春季的食草作用、高温、干旱以及紫外线辐射等原因,导致萌发的幼苗死亡率较高。Vander Wall 和 Balda (1981) 认为,鼠类可能比鸦科鸟类提供更有效的种子扩散。因为观察发

现鼠类通常将几枚种子贮藏在浓密的灌丛下,而鸦科鸟通常将单枚种子贮藏在开阔地或灌丛边,很少见其穿过浓密的灌丛,将种子贮于灌丛下。Borchert 等(1989)发现,在低海拔湿度较大的生境里,幼苗存活率与树冠盖度呈正相关,但在高海拔、低温的环境下,两者呈负相关。

4.2 林地生境大小

在大片林地内栎树的幼苗建成率比在小块林地内的高得多(Santos and Telleria,1997)。小林地内,有的年份甚至没有幼苗建成,有的年份虽有幼苗建成,但比大林地的少得多。如1994年,大林地样带内的幼苗平均数比小样地的高9.1倍。因为小块林地内的越冬鼠过分密集,所以鼠类捕食造成了小块林地内树木有性繁殖失败。

4.3 幼苗建成的时空格局

在北美洲东北部古老的寒温带森林中,Houle(1998)沿一坡度地形,对该地区的一代表树种(*Betula alleghaniensis*)的种子雨、种子库和幼苗补充情况进行了4年的调查,测定了生活史各阶段空间分布的一致性程度及其相互关系。实验发现,幼苗丰度在不同年份间变化很大,但同一年内不同位点间变化较小。不同年份内幼苗丰度的空间分布比较类似,如1991和1994年幼苗群在中等坡度位置出现峰值。但是,1992年幼苗丰度的空间分布与其他年份差别较大,主要反映了1991年种子雨丰度的空间模式,即沿坡度出现多个峰值。总体上,幼苗丰度的空间变化大于种子雨和种子库。幼苗与种子的比例在1991~1992年是0.018,但在1992~1993年(0.177)几乎高出1991~1992年的10倍,1993~1994年(0.126)为1991~1992年的7倍。

4.4 动物消化道处理对种子的作用

肉食性动物消化果实中的果肉,而把完好或部分完好的种子反刍或排泄出来(Ridley,1930)。种子经动物消化道处理后,对发芽时间和发芽成功产生重要的影响。作用途径包括:1)将种皮和果肉除去的同时将其中的发芽抑制物去除(Evenari,1949;Mayer and Poljakoff-Mayber,1975;Izhaki and Safriel,1990;Barnea et al.,1991;Witmer and Cheke,1991),同时减少了微生物和真菌的侵染(Ng,1983;Jackson et al.,1988);2)对种皮机械或化学的划割(Barnea et al.,1990;Izhaki and Safriel,1990);3)杀死一部分被消化的种子(如Izhaki and Safriel,1990

)。许多研究认为,肉食性动物消化种子的主要意义在于提高发芽率(Krefting and Roe,1949;Pijl,1972),研究发现排泄或反刍的种子比对照种子有更高的发芽率,至少在一些物种如此(Lieberman and Lieberman,1986;Lieberman et al.,1987;Barnea et al.,1990,1991;Izhaki and Safriel,1990;Bustamante et al.,1992;Clergeau,1992;Ellison et al.,1993;Murray et al.,1994;Izhaki et al.,1995)。而有些种类并未发现发芽率的提高(Lieberman et al.,1979;Debussche,1985;Lieberman and Lieberman,1986;Barnea et al.,1991;Izhaki et al.,1995)。仅在少量的研究中发现,排泄出的种子发芽率降低(Ellison et al.,1993;Nogals et al.,1995)。

各种肉食性动物对不同植物种子的影响也各不相同,主要有如下几个影响因素:1)种子大小影响其在消化道内的滞留时间。小种子很快被排出(Levey and Grajal,1991)。有研究报道,在消化道内滞留的时间越长,种子发芽率越低(Janzen,1982;Murphy et al.,1993;Murray et al.,1994);2)不同种子的种皮厚度变化很大。厚种皮的种子可能比薄种皮的种子需要更长的滞留时间,从而影响发芽(Barnea et al.,1990;Izhaki et al.,1995);3)果肉的化学成分;4)种子营养物的集中影响种子通过消化道的速率(Witmer,1996);5)其他因素:如鸟类砂囊中的粗砂(Clergeau,1992)、粪便中病原体出现情况。

Traveset 和 Willson(1997)提出,虽然动物消化道对种子的处理是衡量种子扩散有效性的一个方面,但动物扩散种子的意义更多的在于将种子从母树附近移开。

4.5 其他影响因子

湿度对种子萌发有正面影响(Kollmann and Schill,1996;Ovington and MacRae,1960;Zhang et al.,1998),所以土壤中的种子比地表种子的萌发率更高。实验中栎子在地表的萌发率为1%,而在土层内的萌发率为80%(捕食作用除外)。Borchert 等(1989)报道,在湿润年份里幼苗存活率平均值为0.48,而干旱年份为0.23。同一块样地在不同年份间幼苗成活率的相关性很小,这是因为每年的微生境都有所变化,而且种子捕食也不可预测。不同年份的栎子发芽率变化范围为28%~85%。Bor-

chert 等 (1989) 在实验中发现, 北向、栎树冠盖、草被组成与幼苗的存活密切相关。

参考文献

- 蒋志刚, 1996. 动物贮食行为及其生态意义. *动物学杂志*, **31**(3): 47 ~ 49
- 张知彬, 1994. 小型哺乳动物在生态系统中的作用. 见: 钱迎倩, 马克平 (主编), 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 210 ~ 216
- Adler G H, 1995. Fruit and exploitation by Central American spiny rats, *Proechimys semispinosus*. *Fauna Environment*, **30**: 237 ~ 244
- Ashby K R, 1959. Prevention of regeneration of woodland by field mice (*Apodemus sylvaticus* L.) and voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber and *Microtus arvensis* L.). *Quarterly Journal of Forestry*, **53**: 148 ~ 158
- Barnea A, Yom-Tov Y and Friedman J, 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, **57**: 222 ~ 228
- Barnea A, Yom-Tov Y and Friedman J, 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology*, **5**: 394 ~ 402
- Black H C, 1969. Fate of naturally seeded coniferous seeds. In: Black H C (ed.), *Wildlife and Reforestation in the Pacific Northwest: Proceedings of a Symposium*; 1968 Sept, 12 ~ 13; Corvallis, OR: Oregon State University, School of Forestry, 42 ~ 51
- Blate G M, Peart D R and 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
- Boman J S and Casper B B, 1995. Differential postdispersal seed predation in disturbed and intact temperate forest. *The American Midland Naturalist*, **34**: 107 ~ 116
- Borchert M I, Davis F W and Michaelsen J, 1989. Interaction of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, **70** (2): 389 ~ 404
- Bossema I, 1979. Jays and oaks: an ecoethological study of a symbiosis. *Behavior*, **70**: 1 ~ 118
- Bowers M A and Dooley J L, 1993. Predation hazard and seed removal by small mammals: microhabitat versus patch scale effects. *Oecologia*, **94**: 247 ~ 254
- Brown J S, 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**: 37 ~ 47
- Buckley R C, 1982. Ant-plant interactions: a world review. In: Buckley R C (ed.), *Ant-plant Interaction in Australia*. Junk, The Hague, 111 ~ 141
- Bustamante R O, Simonetti J A and Mella J E, 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologia*, **13**: 203 ~ 208
- Cassini M H and Galante M L, 1992. Foraging under predation risk in the wild guinea pig: the effect of vegetation height on habitat utilization. *Annde Zoologici Feenieh*, **29**: 285 ~ 290
- Cerdan P, Borel L, Palluel J and Delye G, 1986. Les fourmis moissonneuses et la vegetation de la Grau (Bouches-du-Rhone). *Ecology of Mediterranean*, **12**: 15 ~ 23
- Chapman C S, 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, **21**: 148 ~ 154
- Charnov E J, 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theory of Population Biology*, **9**: 29 ~ 136
- Clark D A and Clark D B, 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, **124**: 769 ~ 788
- Clergeau P, 1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologia*, **13**: 679 ~ 686
- 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. Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations*. Oosterbeek, 1970. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 298 ~ 312
- Cook R E, 1980. The biology of seeds in soil. In: Solbrig O T (ed.), *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell Scientific, Oxford, 107 ~ 129
- Drickamer L C and Capone M R, 1977. Weather parameters, trpability and niches separation in two sympatric species of *Peromyscus*. *The American Midland Naturalist*, **98**: 376 ~ 381
- Drivas E P and Everett R L, 1988. Water relations characteristics of competing singleleaf pinyon seedling and sagebrush nurse plants. *Forest Ecology and Management*, **23**: 27 ~ 37
- Dueser R D and Shubart H H Jr, 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology*, **59**: 89 ~ 98
- Ellison A M, Denslow J S, Loiselle B A and Brenes D M, 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology*, **74**: 1733 ~ 1749
- Evenari M, 1949. Germination inhibitors. *Botany Review*, **15**: 153 ~ 194
- Fenn M G and MacDonald D W, 1995. Use of middens by fox squirrels: risk reverses rhythms of rats. *Journal of Mammalogy*, **76**: 130 ~ 136
- Forget P M and Milleron T, 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, **87**: 596 ~ 599
- Franklin J F, 1964. Douglas squirrels cut pacific silver fir cones in the Washington Cascades. US Forestry Service, Pacific Northwest Forestry and Range Experiment Station, Research Note PNW-15
- Gashwiller J S, 1967. Conifer seed survival in Western Oregon clearcuts. *Ecology*, **48** (3): 431 ~ 438
- Gill D S and Marks P L, 1991. Tree and shrub seedling colonization of old-fields in central New York. *Ecological Monographs*, **61**: 183 ~ 205
- Gillon D, Adam F and Hubert B, 1984. Production et consommation de graines en milieu sahelo-soudanien au Senegal.

- Les fourmis. Messor galla. *Insects Socialbiology*, **31**: 51 ~ 73
- Glutz von Blotzheim U N and Bauer K M, 1993. Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Teil3: Passeriformes, Vol. 13, Aula Verlag, Wiesbaden.
- Griffin J R, 1971. Oak regeneration in the Upper Carmel Valley California. *Ecology*, **52**: 862 ~ 868
- Grubb P J, 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107 ~ 145
- Hamrick J L, Murawski D A and Nason J D, 1993. The influence of seed dispersal mechanism on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio*, **107**: 281 ~ 297
- Handel S N and Beattie A J, 1990. La dispersion des graines par les fourmis. *Pour la Science*, **156**: 54 ~ 61
- Harper J L, 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London, UK
- Harper J L, Lovell P H and More K G, 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**: 327 ~ 356
- Herrera J, 1995. Acorns predation and seedling production in a low-density of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, **76**: 197 ~ 201
- Holldobler B and Wilson E O, 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Houle G, 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology*, **79** (3): 807 ~ 818
- Howe H F, 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, **79**: 417 ~ 426
- Howe H F and Estabrook G F, 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist*, **111**: 817 ~ 832
- Howe H F, Schupp E W and Westley L C, 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, **66**: 781 ~ 791
- Howe H F and Smallwood J, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201 ~ 228
- Hubbell S P, 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, **35**: 214 ~ 229
- Hulme P E, 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*, **82**: 645 ~ 652
- Hurly T A and Robertson R J, 1987. Scatterhoarding by territorial red squirrels: a test of the optimal density model. *Canadian Journal of Zoology*, **65**: 1247 ~ 1252
- Hutchins H E, Hutchins S A and Liu Bo-wen, 1996. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics. *Oecologia*, **107**: 120 ~ 130
- Izhaki I, Korine C and Arad Z, 1995. The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in eastern Mediterranean habitats. *Oecologia*, **101**: 335 ~ 342
- Izhaki I and Safriel U N, 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology*, **78**: 56 ~ 65
- Jackson P S W, Cronk Q C B and Parnell J A N, 1988. Notes on the regeneration of two rare Mauritian endemic trees. *Tropical Ecology*, **78**: 56 ~ 65
- 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
- Janzen D H, 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology*, **63**(6): 1887 ~ 1900
- Jarvis P G, 1964. Interference by *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. *Oikos*, **15**: 56 ~ 78
- Jensen T S, 1982. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent population in deciduous forests. *Oecologia*, **54**: 184 ~ 192
- Jensen T S, 1985. Seed predator interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, **44**: 149 ~ 156
- Jensen T S and Nielsen O F, 1986. Rodents as seed dispersal in a heath-oak wood succession. *Oecologia*, **70**: 214 ~ 221
- Jordano P, 1992. Fruits and frugivory. In: Fenner M (ed.), *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, 105 ~ 156
- Kanazawa Y and Nishikata S, 1976. Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. *Journal of Japanese Forestry Society*, **58**: 52 ~ 56
- Kelly C K, 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in *Peruvian angiosperms*. *Oecologia*, **102**: 377 ~ 388
- Kikuzawa K, 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest I. disappearance. *Forest Ecology and Management*, **25**: 1 ~ 8
- Kollmann J, 1995. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Ecology*, **2**: 213 ~ 222
- Kollmann J and Schill H P, 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**: 193 ~ 205
- Kotler B P, 1984. Risk of predation and structure of desert rodent communities. *Ecology*, **65**: 689 ~ 701
- Kotler B P, Brown J S and Hasson O, 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology*, **72**: 2249 ~ 2260
- Krefting L W and Roe E I, 1949. The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecological Monographs*, **19**: 271 ~ 286
- Lagos V O, Contreras L C, Meserve P L, et al. 1995. Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a neotropical rodent. *Oikos*, **74**: 259 ~ 264
- Levey D J and Grajal A, 1991. Evolutionary implications of fruit processing limitations in Cedar Waxwings. *American Natu-*

- ralist*, **138**: 171 ~ 189
- Levin D A, 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Annual of Missouri Botanical Garden*, **68**: 233 ~ 242
- Levin D A and Kerster H W, 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, **7**: 139 ~ 220
- Lieberman D, Lieberman M and Martin C, 1987. Notes on seeds in the elephant dung from Bia National Park, Ghana. *Biotropica*, **19**: 365 ~ 369
- Lieberman M and Lieberman D, 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, **2**: 113 ~ 126
- Lima S L and Dill L M, 1990. Behavioral decision made under the risk of predation: a review and prospects. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619 ~ 640
- Lima S L and Valone T J, 1986. Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the grey squirrel. *Animal Behavior*, **34**: 536 ~ 544
- Lingon J D, 1978. Reproductive interdependence of pino jays and pinon pines. *Ecological Monographs*, **48**: 111 ~ 126
- Louda S M, 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L (eds.), *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, CA, 25 ~ 51
- Manson R H and Stiles E W, 1998. Links between microhabitat preference and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos*, **82**: 37 ~ 50
- Mayer A W and Poljakoff-Mayber A, 1975. The Germination of Seeds. Pergamon Press, Oxford
- McKey D, 1975. Coevolution of Animals and Plants. Austin: Univ. Texas. 159 ~ 191
- Mittelbach G G and Gross K L, 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia*, **65**: 7 ~ 13
- Miyaki M and Kikuzawa K, 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest 2. Scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, **25**: 9 ~ 16
- Murphy S R, Reid N, Yan Z G and Venables W N, 1993. Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effect on seedling establishment. *Oecologia*, **93**: 171 ~ 176
- Murray K G, Russell S, Picone C M, Winnett-Murray K, Sherwood W and Kuhlmann ML, 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, **75**: 989 ~ 994
- Myster R W and Pickett S T A, 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos*, **66**: 381 ~ 388
- Ng F S P, 1983. Ecological principles of tropical lowland rain forest conservation. In: Sutton SL, Whitmore T C, Chadwick A C (eds.), *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell, Oxford, 359 ~ 375
- Osunkoya O O, 1994. Postdispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species. *Australian Journal of Ecology*, **19**: 52 ~ 64
- Ovington J D and MacRae C, 1960. The growth of seedling of *Quercus petraea*. *Journal of Ecology*, **48**: 549 ~ 555
- Pijl Van der L, 1972. Principles of Dispersal in Higher Plants. (2nd edn), Springer Verlag, New York
- Podolsky R H and Price M V, 1990. Patch use by *Dipodomys deserti* (Rodentia: Heteromyidae): profitability, preference, and depletion dynamics. *Oecologia*, **83**: 83 ~ 90
- Price M V and Jenkins S H, 1986. Rodents as seeds consumers and dispersers. In: Murray D R (ed.), *Seed Dispersal*. Orlando: Academic Press. 191 ~ 235
- Putz F E and Appanah S, 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica*, **19**: 326 ~ 333
- Radivanyi A, 1970. Small mammals and regeneration of white spruce forests in west Alberta. *Ecology*, **51**: 1120 ~ 1125
- Reichman O J, 1981. Factors influencing foraging in desert rodents. 195 ~ 213, In: Kamil A C and Sagent TD (eds.), *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. Garland Press. New York. New York, USA
- Reichman O J and Oberstein D, 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology*, **58**(3): 636 ~ 643
- Ridley H N, 1930. The Dispersal of Plants Throughout the World. L. Reeve and Co.
- Santos T and 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
- Schlund W and Scharfe F, 1995. Kleinsauger in Halbtrockenrasen unterschiedlicher Sukzessionsstadien. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, **4**: 117 ~ 124
- Schupp E W, 1988a. Factors affecting post-dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica*, **19**: 326 ~ 333
- Schupp E W, 1988b. Seed and early predation in the forest understorey and in treefall gaps. *Oikos*, **51**: 71 ~ 78
- Schupp E W, 1990. Animal variation in seedfall, postdispersal, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, **71**: 504 ~ 515
- Schupp E W, 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, **107/108**: 15 ~ 29
- Schupp E W, 1995. Seed-seedling conflicts, habitats choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**: 399 ~ 409
- Shaw M W, 1968a. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. A preliminary study of acorn production. *Journal of Ecology*, **56**: 565 ~ 583
- Shaw M W, 1968b. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. Acorns losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology*, **56**: 647 ~ 660
- Silvertown J W, 1981. The evolutionary Ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of Linn Society*, **14**: 235 ~ 250

- Smith C C, 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs*, **40**: 349 ~ 371
- Snow D W, 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, **113**: 194 ~ 202
- 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
- Sork V L, 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology*, **68**: 1341 ~ 1350
- Stapanian M A and Smith C C, 1978. A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, **59**: 884 ~ 898
- Stapanian M A and Smith C C, 1984. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, **65** (5) : 1387 ~ 1396
- Stile E W, 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *American Naturalist*, **116**: 670 ~ 688
- Thompson J N, 1981. Elaiosomes and fleshy fruits: phenology and selection pressures for ant-dispersal seeds. *American Naturalist*, **117**: 104 ~ 108
- Thompson J N and Willson M F, 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution*, **33**: 973 ~ 982
- Traveset A and Willson M F, 1997. Effects of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforest of southeast Alaska. *Oikos*, **80**: 89 ~ 95
- 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: Univ. Chicago Press. 445
- Vander Wall S B, 1993. A model of caching depth: implication for scatter hoarders and plant dispersal. *American Naturalist*, **141**: 217 ~ 232
- 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, 1998. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology*, **79**(1): 233 ~ 241
- Vander Wall S B and 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 and Balda R P, 1981. Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **56**: 217 ~ 242
- Vickery W L and Bider J R, 1981. The influence of weather on rodent activity. *Journal of Mammalogy*, **62**: 140 ~ 145
- Wada N, 1993. Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. *Oecologia*, **94**: 403 ~ 407
- Willson M F, 1992. The Ecology of seed dispersal. In: Fenner M (ed.), *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB. International, Wallingford, 61 ~ 86
- Willson M F, 1993. Dispersal mode, seed shadows and colonization patterns. *Vegetatio*, **107/108**: 261 ~ 280
- Willson M F and Whelan C J, 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos*, **57**: 191 ~ 198
- Witmer M C, 1996. Do some bird-dispersed fruits contain natural laxatives? A comment. *Ecology*, **77**: 1947 ~ 1948
- Witmer M C and Cheke AS, 1991. The dodo and the tambalacoue tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos*, **61**: 133 ~ 137
- Zhang Z B, Hao S S, Wang F S, Wang S Q, Meng Z B and Wang Z W, 1998. Influence of rodents on regeneration of forests in the mountain regions near Beijing. *Bulletin of Russia Academy of Sciences*, **4**: 467 ~ 470 (in Russia)

(责任编辑:时意专)