

济源太行山区鼠类对三种林木种子的扩散和贮藏

王冲¹ 张义锋¹ 王振龙¹ 乔王铁² 路纪琪^{1*}

(1 郑州大学生物多样性与生态学研究所, 郑州 450001) (2 国有济源市愚公林场, 济源 454650)

摘要: 对取食种子的动物而言, 种子的选择、扩散以及随后的处理是一个复杂的过程。为了解济源太行山区鼠类对不同种林木种子的选择和扩散策略的差异, 于2011年9月10日至11月8日, 选取山杏、桃和栓皮栎3种林木种子, 将种子标记后, 释放于次生林中, 以5 d间隔, 调查并记录种子命运。结果表明: (1) 大林姬鼠和岩松鼠是该地区主要的种子取食者和扩散者; (2) 3种种子的扩散速率明显不同, 栓皮栎种子扩散速率最快(中位存留时间8.6 d), 其次为山杏种子(中位存留时间20.9 d), 桃种子扩散速率最慢(中位存留时间37.5 d); (3) 鼠类倾向于取食栓皮栎种子(55.0%), 埋藏山杏种子(62.0%), 但忽略桃种子(原地存留率99.0%); (4) 88.6%的山杏和78.8%的栓皮栎种子被贮藏灌丛下方、树干基部周围和石块旁边等生境中, 而仅有4.3%的山杏和9.1%的栓皮栎种子被贮藏于裸地中; (5) 鼠类将山杏种子搬运到更远(3.4 ± 2.1 m, mean ± SE, n = 63)处贮藏; 而栓皮栎种子的搬运距离则相对较近(2.5 ± 2.4 m, n = 57)。结果显示: 鼠类对不同种植物种子具有明显的取食、贮藏偏好和不同的贮藏策略。

关键词: 种子扩散; 种子取食; 种子贮藏; 贮藏策略; 鼠类

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2013)02-0150-07

Seed dispersal and hoarding of three species by rodents in the Mt. Taihangshan Area, Jiyuan, China

WANG Chong¹, ZHANG Yifeng¹, WANG Zhenlong¹, QIAO Wangtie², LU Jiqi^{1*}

(1 Institute of Biodiversity and Ecology, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China)

(2 State-owned Yugong Forestry Farm, Jiyuan 454650, China)

Abstract: Seed hoarders, such as small rodents, may adopt different eating and hoarding strategies for seeds of different plant species, and resulting in different plant seed dispersal patterns. At here, we tracked the seeds of three sympatric tree species: *Quercus variabilis*, *Prunus armeniaca*, *Prunus persica*, dispersed by small rodents in the Yugong State-owned Forestry Station, Jiyuan, Henan Province, Mt. Taihangshan area from September 10th to November 8th in 2011. We aimed to determine differences in harvest rates, seed fates, dispersal distances, cache sites and cache size among these seeds and understand the influence of rodents on seed dispersal of these sympatric tree species. The results showed that: 1) *Apodemus peninsulae* and *Sciurotamias davidianus* were mainly responsible for the consumption and hoarding of the tested seeds; 2) Seed harvest rates varied significantly among different seed species, *Q. variabilis* (median survival times (MST): 8.6 d) > *P. armeniaca* (MST: 20.9 d) > *P. persica* (MST: 37.5 d); 3) A total of 55.0% of *Q. variabilis* acorns were consumed, 62.0% of *P. armeniaca* seeds were scatter-hoarded (buried in soil), whereas almost all of *P. persica* seeds (99.0%) remained *in situ*; 4) Majorities seeds of *P. armeniaca* (88.6%) and *Q. variabilis* (78.9%) were hoarded either under shrubs, near the tree stems or near rock edges, whereas a few seeds of *P. armeniaca* (4.3%) and *Q. variabilis* (9.1%) were hoarded in the microhabitat of bare ground; 5) *P. armeniaca* seeds were dispersed farther from the seed sources (3.4 ± 2.1 m, mean ± SE, n = 63) than were *Q. variabilis* acorns (2.5 ± 2.4 m, n = 57). These results suggest that small rodents are likely to adopt different hoarding strategies for sympatric plant seeds, and subsequently result in different plant seed dispersal patterns.

Key words: Hoarding strategy; Rodent; Seed consumption; Seed dispersal; Seed hoarding

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2007CB109106); 郑州大学研究生科学研究基金(11L00404)

作者简介: 王冲(1987-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究.

收稿日期: 2012-11-07; 修回日期: 2013-02-23

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: lujq@zzu.edu.cn

在森林生态系统中，鼠类能将大量的林木种子搬离种子源，贮藏在巢穴（集中贮藏）或浅埋于不同地点（分散贮藏）（Vander Wall, 1990）。部分分散贮藏的种子能够逃脱动物捕食，在适宜的条件下萌发，最终建成幼苗，从而对林木更新具有积极作用（Price and Jenkins, 1986; Jansen and Forget, 2001）。食物贮藏行为受到多种因素的影响，贮藏林木种子的鼠类必须权衡能量收益、贮藏时间、捕食风险等多种因素以获取最大净收益（Vander Wall, 1990; Lima and Dill, 1990; Jacobs, 1992; Hadj-Chikh *et al.*, 1996; 路纪琪和张知彬, 2005a）。不同林木的种子特征差异较大，可对食种子动物的取食及贮藏等行为产生直接影响（Zhang and Zhang, 2008; Rusch *et al.*, 2013），例如种皮厚度对鼠类的种子选择、扩散速率及贮藏策略具有重大影响（Zhang and Zhang, 2008; 于飞等, 2011; Yang *et al.*, 2012）。种皮较薄的种子易被微生物或昆虫侵害而腐烂，因此鼠类会优先取食种皮较薄的种子而埋藏种皮较厚的种子（Jacobs, 1992; Hadj-Chikh *et al.*, 1996; Steele *et al.*, 1996; Sun and Chen, 2000; Zhang and Zhang, 2008）。也有研究表明，鼠类通常取食和贮藏营养物质含量较高的种子，以获取最大的收益（Jansen and Forget, 2001; Izhaki, 2002; Xiao *et al.*, 2006; Zhang and Zhang, 2008; 于飞等, 2011; Yang *et al.*, 2012）。

在同一地区往往存在多种在可食性和营养价值等方面有较大差异的林木种子可供鼠类利用，鼠类对不同种子会采取不同的取食和贮藏策略，这对其生存和繁殖会产生重要影响（Smith and Reichman, 1984; Vander Wall, 1990; Rusch *et al.*, 2013）。关于鼠类对不同种同域分布种子的取食和贮藏已有一些研究报道，但结果不尽一致。如在相对寒冷的北温带地区森林中，同域分布种子的差异性扩散与种皮厚度（Zhang and Zhang, 2008）、种子大小（Vander Wall, 2003）、营养物质含量（Vander Wall, 2001; Wood, 2005; Xiao *et al.*, 2008）等密切相关，但也有研究认为是种子的多种特征综合影响的结果（于飞等, 2011; Yang *et al.*, 2012），而与种子大小、单宁含量等并无显著相关性（Zhang and Zhang, 2008）；而另一些研究则表明，在相对炎热的亚热带地区，种子的差异性扩散与种皮硬度并无显著的相关性（王博和杨效东, 2007），且在不同的地区，鼠类对同一特征种子表现出不同的选择性和扩散策略（Chen and Chen, 2011）。因此，

关于鼠类对同域分布种子的选择、取食、贮藏及其对种子扩散的影响尚需进一步探讨。本文旨在通过调查温带地区（济源太行山区）鼠类对同域内种子的扩散与贮藏结果，进一步说明鼠类对同域分布种子的取食和贮藏策略及其对植物种子扩散的影响。我们推测鼠类对不同种林木种子表现出不同的取食和贮藏偏好及贮藏策略。

1 研究方法

1.1 研究地点

本研究在河南省国有济源市愚公林场（东经 $112^{\circ}16'$ ，北纬 $35^{\circ}12'$ ，平均海拔 600 m）进行。此地位于济源市西北约 40 km 处，地处太行山南端的王屋地区，属大陆性季风气候，年均气温 14.3°C ，年均降水量为 600 ~ 700 mm。植被可分为针叶林（如侧柏林 *Platycladus orientalis*）、阔叶林（如栓皮栎林 *Quercus variabilis*；刺槐林 *Robinia pseudoacacia*）和灌丛及灌草丛（如胡枝子 *Lespedeza bicolor*；黄栌 *Cotinus coggygria*；酸枣 *Ziziphus jujuba* var. *spinosa*；黄背草 *Themeda triandra* Forsk var. *Japonica*；荆条 *Vitex negundo* var. *heterophylla*；白羊草 *Bothriochloa ischaemun*）（宋朝枢和瞿文元, 1996; 赵雪峰等, 2009; 马庆亮等, 2010; 路纪琪和王振龙, 2012）。

1.2 样点设置

选择次生栓皮栎林为研究样地。该样地植被的建群种为栓皮栎，另有少量的刺槐、桃（*Prunus persica*）等树种，林下灌丛植被以荆条、黄刺玫（*Rosa xanthina*）、黄栌、酸枣、胡枝子等为主。样地面积约 2 hm^2 。

1.3 种子标记和释放

山杏（*Prunus armeniaca*）种子（种皮 [内果皮] 厚度： $1.5 \pm 0.03\text{ mm}$ ；种子重量： $1.0 \pm 0.04\text{ g}$ ；种仁重量： $0.3 \pm 0.01\text{ g}$ ， $\text{mean} \pm \text{SE}$ ， $n = 50$ ）、桃种子（种皮 [内果皮] 厚度： $5.0 \pm 0.06\text{ mm}$ ；种子重量： $3.8 \pm 0.11\text{ g}$ ；种仁重量： $0.4 \pm 0.01\text{ g}$ ， $n = 50$ ）和栓皮栎种子（种皮 [外果皮] 厚度： $0.8 \pm 0.04\text{ mm}$ ；种子重量： $3.1 \pm 0.17\text{ g}$ ；种仁重量： $2.8 \pm 0.31\text{ g}$ ， $n = 50$ ）是研究地区常见且被鼠类取食和扩散的林木种子。在种子成熟季节，采集这 3 种种子，在阴凉、通风条件良好的环境下阴干备用。种子标记参照张知彬和王福生（2001）、Xiao 等（2006）、Yi 等（2008）的方法进行。挑选健康饱满的种子，在远离子叶和胚处

钻一小孔 (直径 0.5 mm), 用长约 10 cm 的细钢丝将具有唯一编号的塑料标记牌 (2.5 cm × 3.5 cm) 系于小孔处, 通过追踪识别标记牌, 跟踪被鼠类扩散的种子。该标记法已被证明能有效跟踪被鼠类扩散的种子, 并被广泛使用。

实验于 2011 年 9 月 10 日至 11 月 8 日进行。在样地中选择一条长约 100 m 的样带, 在样带上设置 5 个种子释放点, 每个释放点分别放置 3 种种子各 20 粒。总共释放种子 300 枚 (20 枚 × 5 样点 × 3 种种子), 每隔 5 d 检查一次种子的扩散情况, 持续 60 d。每次检查时记录种子命运、扩散距离和分散贮藏点的微生境。

种子命运参照 Li 和 Zhang (2003) 的方法定义: (1) 原地存留 (Remained in situ, R); (2) 就地取食 (Eaten in situ, EI); (3) 扩散后取食 (Eaten after removal, ER); (4) 弃置地表 (Abandoned on the surface, AS); (5) 贮藏 (Buried, B); (6) 丢失 (Missing, M)。

贮藏点微生境定义为贮藏点周围约 1 m² 范围的微生境, 包括: (1) 灌木下 (Under shrub, US); (2) 石洞 (Cavern, C); (3) 石块旁 (Rock edge, RE); (4) 裸地 (Bare ground, BG); (5) 树干基部周围 (Near tree base, NB); (6) 灌木边 (Shrub edge, SE) 等 (Li and Zhang, 2003; Lu and Zhang, 2004)。

1.4 鼠类调查

2011 年 9 月 6 日至 9 月 9 日进行鼠类调查。选择与样地相隔 1 km 左右的 2 块样地 (与种子释放样地生境相近, 面积约 1 hm²), 使用活捕笼 (30 cm × 13 cm × 12 cm) 调查样地中鼠类的组成和相对密度。每个样地内设置 4 条长 100 m, 间隔 30 m 的样带, 每条样带放置活捕笼 20 个 (总计放置 80 笼), 笼间距 5 m, 笼开口方向一致。以花生为诱饵, 于早上 8:00 放置活捕笼后, 分别于当日 17:30 和翌日清晨 7:00 检查捕获情况, 记录所捕获鼠的种类、数量、性别等, 经标记 (背部剪一小块毛) 后原地释放, 活捕笼连续放置 3 d (计 240 笼日)。用笼捕率 (捕获数 / 笼日数 × 100%) 表示鼠类的相对密度。

1.5 数据分析

采用 SPSS for Windows (Version 16.0) 对数据进行统计分析。以 Kaplan-Meier 分析不同种子的生存曲线及中位存留时间; 用 One-Sample Kolmogorov-Smirnov 过程检验数据的分布类型, 如果数据呈

正态分布, 则用 One-Way ANOVA 分析不同林木种子的平均扩散距离和贮藏点大小间的差异, 否则, 用非参数检验中的 Wilcoxon Test 分析; 用 Wilcoxon Test 分析不同林木种子命运之间的差异; 用 Wilcoxon Test 分析不同林木种子间分散贮藏微生境的差异。数据以平均值 ± 标准误 (mean ± SE) 表示, 差异显著为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 鼠类的种类及捕获率

调查期间仅捕获大林姬鼠 (*Apodemus peninsulae*) 3 只、岩松鼠 (*Sciurotamias davidianus*) 10 只, 捕获率分别为 1.3% 和 4.2%。

2.2 种子命运

至野外调查结束时, 有 7 粒山杏和 3 粒栓皮栎种子原地存留, 而桃种子几乎全部存留于释放点 (仅丢失 1 枚) (图 1)。种子消失速率: 栓皮栎 (中位存留时间 8.6 d) > 山杏 (中位存留时间 20.9 d) > 桃 (中位存留时间 37.5 d), 3 种种子间差异极显著 ($\chi^2 = 131.859$, $df = 2$, $P < 0.001$) (图 1)。就地取食的种子比例: 栓皮栎 (35.0%) > 山杏 (0), 2 种间差异显著 ($Z = -2.041$, $df = 1$, $P < 0.05$); 扩散后取食的种子比例: 栓皮栎 (20.0%) > 山杏 (4.0%), 2 种间差异显著 ($Z = -2.032$, $df = 1$, $P < 0.05$) (图 2); 扩散后被弃置地表的种子比例: 山杏 (5.0%) > 栓皮栎 (3.0%), 2 种间没有显著性差异 ($Z = -0.552$, $df = 1$, $P > 0.05$) (图 2); 扩散后贮藏的种子比例: 山杏 (62.0%) > 栓皮栎 (36.0%), 2 种间

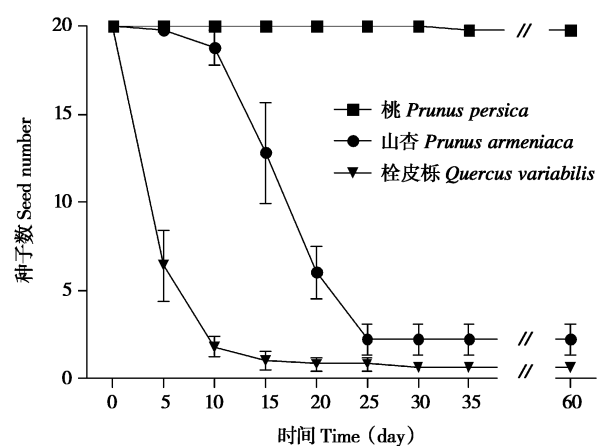


图 1 种子在释放点的存留动态

Fig. 1 Harvest dynamics of the released seeds by small rodents at seed stations

差异显著 ($Z = -2.023$, $df = 1$, $P < 0.05$) (图 2)。

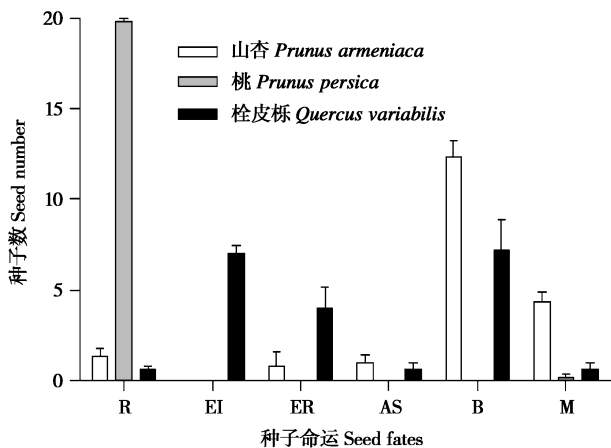


图 2 被鼠类扩散后种子的命运. R: 原地存留; EI: 就地取食; ER: 扩散后取食; AS: 弃置地表; B: 贮藏; M: 丢失

Fig. 2 The fates of the released seeds handled by rodents. R: Remained in situ; EI: Eaten in situ; ER: Eaten after removal; AS: Abandoned on the surface; B: Buried; M: Missing

2.3 贮藏点微生境

88.6%的山杏种子和 78.8%的栓皮栎种子被贮藏灌丛下方、树干基部周围和石块旁边, 11.4%的山杏和 21.2%的栓皮栎种子被贮藏于石洞、裸地及灌丛边缘, 但差异均未达到显著性水平 ($P > 0.05$) (图 3)。

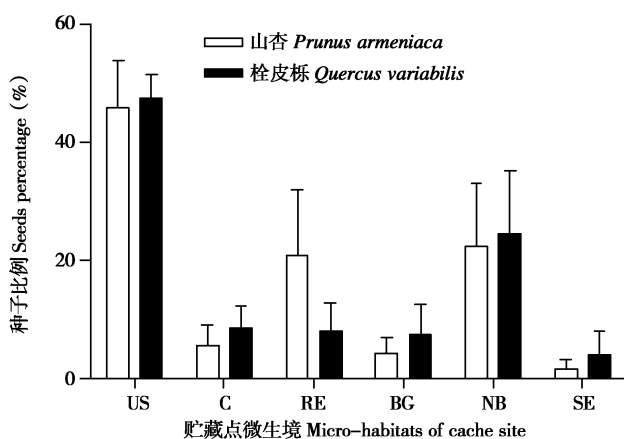


图 3 贮藏点的微生境. US: 灌木下; C: 石洞; RE: 石块旁; BG: 裸地; NS: 树干基部周围; SE: 灌木边

Fig. 3 Micro-habitat status of cache sites. US: Under shrub; C: Cavem; RE: Rock edge; BG: Bare ground; NB: Near tree base; SE: Shrub edge

2.4 种子扩散距离与贮藏点大小

绝大多数种子 ($> 95\%$) 的扩散距离小于 9.0 m。扩散距离 (mean \pm SE): 山杏 (3.4 ± 2.1 m, $n = 63$) $>$ 栓皮栎 (2.5 ± 2.4 m, $n = 57$), 两种种

子间差异显著 ($Z = -2.729$, $df = 1$, $P < 0.05$)。89.3%的山杏种子贮藏点含 1 枚种子, 10.7%的贮藏点包含 2 枚或 3 枚种子, 栓皮栎每个贮藏点均含 1 枚种子, 二者差异不显著 ($P > 0.05$)。

3 讨论

不同鼠类对种子等食物资源有着不同的选择方式和处理方式 (Cheng *et al.*, 2005; Lu and Zhang, 2008; Chang and Zhang, 2011), 鼠类的个体大小与其对种子的处理能力有直接关系 (Lu and Zhang, 2008; 路纪琪和王振龙, 2012), 如体型大的鼠类倾向于扩散大种子 (Tong *et al.*, 2012)。本研究捕获到岩松鼠和大林姬鼠, 岩松鼠体型较大 (231.21 ± 9.08 g), 对辽东栎、山杏和胡桃楸等多种种子均有扩散 (Lu and Zhang, 2008; Zhang and Zhang, 2008), 而大林姬鼠个体较小, 搬运和扩散胡桃楸、核桃等大型种子有一定难度, 而只扩散辽东栎和山杏等个体较小或种皮较薄的种子 (Lu and Zhang, 2008; Zhang and Zhang, 2008)。

鼠类取食和贮藏什么种子取决于对收益和投入间的权衡以及对捕食风险的权衡 (Jansen and Forget, 2001; Izhaki, 2002; Xiao *et al.*, 2006; Zhang and Zhang, 2008), 而种子处理时间 (Zhang and Zhang, 2008)、环境条件 (Lu and Zhang, 2004; 马庆亮等, 2010; 常罡和邵发道, 2011; Edelman, 2011) 等因素与捕食风险大小密切相关, 其综合作用决定了鼠类对某种种子的取食、贮藏或者放弃, 以及在何处贮藏等, 而动物选择取食或贮藏何种食物对其生存和成功繁殖是至关重要的 (Smith and Reichman, 1984; Vander Wall, 1990)。本研究结果表明: (1) 鼠类倾向于取食栓皮栎种子, 贮藏山杏种子, 忽略桃种子; (2) 鼠类优先选择扩散栓皮栎种子, 其次为山杏种子, 而不扩散桃种子。原因可能在于栓皮栎的种皮较薄, 便于取食, 且取食收益较大, 但却容易受环境、微生物、昆虫等的影响而变质 (如发芽、发霉等) (路纪琪和张知彬, 2004; 马杰等, 2008; Lu and Zhang, 2008; Zhang and Zhang, 2008); 山杏种子的种皮相对较厚, 更耐贮藏, 但不利于短时取食 (肖治术等, 2003; 路纪琪和张知彬, 2004; Lu and Zhang, 2008; Zhang and Zhang, 2008; 马庆亮等, 2010); 桃种子之所以不被鼠类扩散和取食, 可能与其种皮过厚和种子收益较小有关, 因为种皮厚度的增加往往会致鼠类取食时捕食风险的增加 (Jacobs, 1992; 肖

治术等, 2003; Zhang and Zhang, 2008; 于飞等, 2011); 也可能由食物资源替代作用引起, 如秋季食物资源相对丰富 (栓皮栎以及林下的矮小灌丛和草丛均会产生大量种子)、山杏和栓皮栎种子同时存在等, 以及鼠类对不同种子的选择和取食偏好 (王冲等, 另文发表)。

微生境的状况能对鼠类贮食点的选择产生直接影响 (González-Rodríguez and Villar, 2012), 鼠类倾向于把种子贮藏在灌丛下、树干基部、大石块旁, 而较少贮藏在裸地, 这与以往研究结果一致 (Lu and Zhang, 2004; 路纪琪和张知彬, 2005a, 2005b), 本文认为可从以下两个方面来解释: (1) 灌丛、树干基部、大石块等作为障碍物, 有利于降低鼠类食物贮藏或取食过程中被天敌捕食的风险 (Vander Wall, 1990; Li and Zhang, 2003); 亦可作为标记物, 有利于鼠类找回贮藏食物 (Vander Wall *et al.*, 2006; Winterrowd and Weigl, 2006); (2) 由于裸地缺少遮蔽物, 贮藏的种子很容易被其他鼠类盗食 (Lu and Zhang, 2004), 而在灌丛、树干基部周围、大石块周围等贮藏种子可能有助于减少其他动物盗食。从种子萌发的条件来看, 灌丛、草丛等环境更有利于种子的萌发, 因而对于林木更新具有积极的作用 (路纪琪和张知彬, 2005a, 2005b; Xiao *et al.*, 2006)。

鼠类将山杏种子搬运到较远的地方贮藏, 对栓皮栎种子的搬运距离则相对较近, 这与以往的研究结果一致 (路纪琪和张知彬, 2004; 赵雪峰等, 2009; 马庆亮等, 2010)。原因可能在于, 相对于栓皮栎而言, 山杏种子较不易于搬运, 且山杏种子的种皮相对较厚, 其内的种仁不易霉变; 同时为避免盗食, 鼠类倾向于将耐贮藏的种子搬运到距离食物源较远的地方贮藏, 为即将到来的寒冬储备食物 (路纪琪和张知彬, 2004; Laver *et al.*, 2007; Zhang and Zhang, 2008)。

贮藏点大小同时还受到多种内部和外部因素的影响, 能够反映鼠类对贮藏点的管理策略 (Vander Wall, 1990; 路纪琪和张知彬, 2005a)。如果贮藏者有较强的保护其所贮藏食物的能力, 就倾向于选择集中贮藏方式; 反之则趋向于以分散方式贮藏食物 (MacDonald, 1976; Smith and Reichman, 1984; Vander Wall, 1990; 路纪琪和张知彬, 2005c)。本研究中, 有 89.3% 的山杏种子的贮藏点包含 1 枚种子, 仅有 10.7% 的贮藏点包含 2 或 3 枚种子, 栓皮栎每个贮藏点均含有 1 枚种子, 两种种子在贮

藏点的数量均以 1 粒种子为主, 如此可以减少贮藏食物因为盗食而造成的灾难性损失 (Vander Wall, 1990; 蒋志刚, 1995; Preston and Jacobs, 2001)。这一现象与大林姬鼠和岩松鼠的贮食习性密切相关, 这两种鼠都兼具集中和分散两种食物贮藏方式, 并且分散贮藏是其主要食物贮藏方式 (Lu and Zhang, 2005, 2007)。随着冬季的临近, 鼠类通过分散贮藏可将种子快速隔离以避免被其他同种或异种个体捕食 (Hart, 1971; 栗海军等, 2006), 且鼠类对小的贮藏点的管理投入较少, 贮藏种子被全部盗食的几率也降低, 有利于贮藏者安全过冬。

综上所述, 在本研究地区, (1) 鼠类对同域内的不同种子有不同的选择和扩散策略; (2) 鼠类优先选择取食种皮较薄、取食收益较高的种子; (3) 优先选择贮藏种皮相对较厚、耐贮藏、取食收益相对较高的种子; (4) 鼠类对种皮过厚且取食收益极低的种子, 则避免选择和贮藏。研究结果显示, 鼠类对多种林木种子的选择性取食和扩散具有不同特征, 最终可能影响种子的命运及其幼苗的更新。

致谢: 本研究在野外工作期间得到国有济源市愚公林场王永红、孔茂才、刘金栋等的大力支持; Alfred M. Sichilima 博士对英文摘要作了修改, 在此致以诚挚的感谢。

参考文献:

- Chang G, Zhang Z B. 2011. Differences in hoarding behaviors among six sympatric rodent species on seeds of oil tea (*Camellia oleifera*) in Southwest China. *Acta Oecologica*, **37**: 165 - 169.
- Chang G, Tai F D. 2011. Effects of seasonal change on dispersal of *Quercus aliena* seeds. *Chinese Journal of Ecology*, **30** (1): 189 - 192. (in Chinese)
- Chen F, Chen J. 2011. Dispersal syndrome differentiation of *Pinus armandii* in Southwest China: key elements of a potential selection mosaic. *Acta Oecologica*, **37**: 587 - 593.
- Cheng J R, Xiao Z S, Zhang Z B. 2005. Seed consumption and caching on seeds of three sympatric tree species by four sympatric rodent species in a subtropical forest, China. *Forest Ecology and Management*, **216**: 331 - 341.
- Edelman A J. 2011. Kangaroo rats remodel burrows in response to seasonal changes in environmental conditions. *Ethology*, **117**: 430 - 439.
- González-Rodríguez V, Villar R. 2012. Post-dispersal seed removal in four Mediterranean oaks: species and microhabitat selection differ depending on large herbivore activity. *Ecological Research*, **27**: 587 - 594.

- Hadj-Chikh L Z, Steele M A, Smallwood P D. 1996. Caching decisions by grey squirrels: a test of the handling time and perishability hypotheses. *Animal Behaviour*, **52**: 941 – 948.
- Hart E B. 1971. Food preference of the cliff chipmunk, *Eutamias dorsalis*, in northern Utah. *Great Basin Naturalist*, **31**: 182 – 188.
- Izhaki I. 2002. The role of fruit traits in determining fruit removal in east mediterranean ecosystems. In: Levey D, Silva W R, Galetti M eds. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. CABI, Wallingford, 161 – 175.
- Jacobs L F. 1992. The effect of handling time on the decision to cache by gray squirrels. *Animal Behaviour*, **43**: 522 – 524.
- Jansen P A, Forget P M. 2001. Scatter-hoarding rodents and tree regeneration. In: Bongers F, Charles-Dominique P, Forget P-M, Théry M eds. Nouragues: Dynamics and Plant-animal Interactions in a Neotropical Rainforest. Kluwer Academic Pub Dordrecht, 275 – 288.
- Laver L A, Hopewell L, Caldwell C, Mallarky L. 2007. Audience effects on food caching in grey squirrels (*Sciurus carolinensis*): evidence for pilferage avoidance strategies. *Animal Cognition*, **10**: 23 – 27.
- Li H J, Zhang Z B. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koida). *Forest Ecology and Management*, **176**: 387 – 396.
- Li H J, Ma J Z, Zou H F, Wei Q L. 2006. A field study on retrieved-caches of squirrel (*Sciurus vulgaris*) and their survival strategy in winter in Liangshui National Nature Reserve, Northeastern China. *Acta Theriologica Sinica*, **26** (3): 262 – 266. (in Chinese)
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioral decision made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619 – 640.
- Lu J Q, Zhang Z B. 2004. Seed hoarding behavior of wild apricot and Liaodong oak by small rodents. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (2): 132 – 138. (in Chinese)
- Lu J Q, Zhang Z B. 2005. Influential factors on the scatter hoarding of rodents. *Chinese Journal of Ecology*, **24** (3): 283 – 286. (in Chinese)
- Lu J Q, Zhang Z B. 2005. Effects of high and low shrubs on acorn hoarding and dispersal of Liaodong oak *Quercus liaotungensis* by small rodents. *Acta Zoologica Sinica*, **51** (2): 195 – 204. (in Chinese)
- Lu J Q, Zhang Z B. 2005. Food hoarding behavior of Chinese White-bellied rat (*Niviventer confucianus*). *Acta Theriologica Sinica*, **25** (3): 248 – 253. (in Chinese)
- Lu J Q, Zhang Z B. 2004. Effects of habitat and season on removal and hoarding of seeds of wild apricot (*Prunus armeniaca*) by small rodents. *Acta Oecologica*, **26**: 247 – 254.
- Lu J Q, Zhang Z B. 2005. Food hoarding behaviour of David's rock squirrel *Sciurotamias davidianus*. *Acta Zoologica Sinica*, **51** (3): 376 – 382.
- Lu J Q, Zhang Z B. 2007. Hoarding of walnuts by David's rock squirrels (*Sciurotamias davidianus*) within enclosure. *Acta Theriologica Sinica*, **27** (3): 209 – 214.
- Lu J Q, Zhang Z B. 2008. Differentiation in seed hoarding among three sympatric rodent species in a warm temperate forest. *Integrative Zoology*, **3**: 134 – 142.
- MacDonald D W. 1976. Food caching by red foxes and other carnivores. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **42**: 170 – 185.
- Ma J, Yan W J, Li Q F, Sun R Y, Liu D Z. 2008. Insect infestation of *Quercus liaotungensis* acorns in Dongling Mountain of Beijing. *Chinese Journal of Ecology*, **27** (2): 282 – 285. (in Chinese)
- Ma Q L, Zhao X F, Sun M Y, Lu J Q, Kong M C. 2010. Seasonal variations of wild apricot seed dispersal and hoarding by rodents in rehabilitated land. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **21** (5): 1238 – 1243. (in Chinese)
- Preston S D, Jacobs L F. 2001. Conspecific pilferage but not presence affects Merriam's kangaroo rat cache strategy. *Behaviour Ecology*, **12**: 517 – 523.
- Price M V, Jenkins S H. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray D R ed. Seed Dispersal. Sydney: Academic Press, 191 – 235.
- Rusch U D, Midgley J J, Anderson B. 2013. Rodent consumption and caching behaviour selects for specific seed traits. *South African Journal of Botany*, **84**: 83 – 87.
- Steele M A, Hadj-Chikh L Z, Hazstine J. 1996. Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis*: responses to weevil-infested acorns. *Journal of Mammalogy*, **77**: 305 – 314.
- Smith C C, Reichman O J. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**: 329 – 331.
- Sun S C, Chen L Z. 2000. Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Phytoecologica Sinica*, **24**: 215 – 221.
- Tong L, Zhang Y F, Wang Z L, Lu J Q. 2012. Influence of intra- and inter-specific competitions on food hoarding behavior of buff-breasted rat (*Rattus flavipectus*). *Ethology Ecology & Evolution*, **24** (1): 62 – 73.
- Vander Wall S B. 1990. Food Hoarding in Animals. Chicago: University of Chicago Press.
- Vander Wall S B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review*, **67**: 74 – 117.
- Vander Wall S B. 2003. Effect of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents. *Oikos*, **82**: 25 – 34.
- Vander Wall S B, Briggs J S, Jenkins S H, Kuhn K M, Thayer T C, Beck M J. 2006. Do food-hoarding animals have a cache recovery advantage? Determining recovery of stored food. *Animal Behaviour*, **72**: 189 – 197.
- Wang B, Yang X D. 2007. Seed predation of *Apodemus latronum* on 18 plant species in Northwest Yunnan. *Zoological Research*, **28** (4): 389 – 394. (in Chinese)
- Winterrowd M F, Weigl P D. 2006. Mechanisms of cache retrieval in the group nesting southern flying squirrel (*Glaucomys volans*). *Ethology*, **112**: 1136 – 1144.
- Wood M D. 2005. Tannin and lipid content of acorns in scatterhoards

- and larderhoards. *Northeastern Naturalist*, **12** (4): 463–472.
- Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. 2003. Observations on tree seed selection and caching by Edward's long-tailed rat (*Leopoldamys edwardsi*). *Acta Theriologica Sinica*, **23** (3): 208–213. (in Chinese)
- Xiao Z S, Jansen P A, Zhang Z B. 2006. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management*, **223**: 18–23.
- Xiao Z S, Chang G, Zhang Z B. 2008. Testing the high-tannin hypothesis with scatter-hoarding rodents: experimental and field evidence. *Animal Behaviour*, **75**: 1135–1141.
- Yang Y Q, Yi X F, Niu K K. 2012. The effects of kernel mass and nutrition reward on seed dispersal of three tree species by small rodents. *Acta Ethologica*, **15**: 1–8.
- Yi X F, Xiao Z S, Zhang Z B. 2008. Seed dispersal of Korean pine *Pinus koraiensis* labeled by two different tags in a northern temperate forest, northeast China. *Ecological Research*, **23**: 379–384.
- Yu F, Niu K K, Jiao G Q, Lv H Q, Yi X F. 2011. Effect of small rodents on seed dispersal of five tree species in Xiaoxing'an Mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, **39** (1): 21–26. (in Chinese)
- Zhang Z B, Wang F S. 2001. Effect of rodents on seed dispersal and survival of wild apricot (*Prunus armeniaca*). *Acta Ecologica Sinica*, **21** (5): 839–845. (in Chinese)
- Zhang H M, Zhang Z B. 2008. Endocarp thickness affects seed removal speed by small rodents in a warm-temperate broad-leaved deciduous forest, China. *Acta Oecologica*, **34**: 285–293.
- Zhao X F, Lu J Q, Qiao W T, Tang F Y. 2009. Dispersal and hoarding on acorns of *Quercus variabilis* by rodents in different habitats. *Acta Theriologica Sinica*, **29** (2): 160–166. (in Chinese)
- 于飞, 牛可坤, 焦广强, 吕浩秋, 易现峰. 2011. 小型啮齿动物对小兴安岭5种林木种子扩散的影响. *东北林业大学学报*, **39** (1): 21–26.
- 马庆亮, 赵雪峰, 孙明洋, 路纪琪, 孔茂才. 2010. 啮齿动物作用下退耕地山杏种子扩散与贮藏的季节变化. *应用生态学报*, **21** (5): 1238–1243.
- 马杰, 阎文杰, 李庆芬, 孙儒泳, 刘定震. 2008. 东灵山辽东栎虫损种子调查. *生态学杂志*, **27** (2): 282–285.
- 王博, 杨效东. 2007. 大耳姬鼠对滇西北18种植物种子的捕食. *动物学研究*, **28** (4): 389–394.
- 宋朝枢, 瞿文元. 1996. 太行山猕猴自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 170–283.
- 肖治术, 张知彬, 王玉山. 2003. 小泡巨鼠对森林种子选择和贮藏的观察. *兽类学报*, **23** (3): 208–213.
- 张知彬, 王福生. 2001. 鼠类对山杏 (*Prunus armeniaca*) 种子的扩散及存活作用研究. *生态学报*, **21** (5): 839–845.
- 赵雪峰, 路纪琪, 乔王铁, 汤发有. 2009. 生境类型对啮齿动物扩散和贮藏栓皮栎坚果的影响. *兽类学报*, **29** (2): 160–166.
- 常罡, 邵发道. 2011. 季节变化对锐齿栎种子扩散的影响. *生态学杂志*, **30** (1): 189–192.
- 蒋志刚. 1995. 红松鼠的食物贮藏行为. 见: 张洁主编. 中国兽类生物学研究. 北京: 中国林业出版社, 185–190.
- 粟海军, 马建章, 邹红菲, 韦启浪. 2006. 凉水保护区松鼠冬季重取食物的贮藏点与越冬生存策略. *兽类学报*, **26** (3): 262–266.
- 路纪琪, 王振龙. 2012. 河南啮齿动物区系与生态. 郑州: 郑州大学出版社, 7–202.
- 路纪琪, 张知彬. 2004. 鼠类对山杏和辽东栎种子的贮藏. *兽类学报*, **24** (2): 132–138.
- 路纪琪, 张知彬. 2005a. 啮齿动物分散贮食的影响因素. *生态学杂志*, **24** (3): 283–286.
- 路纪琪, 张知彬. 2005b. 灌丛高度对啮齿动物贮藏和扩散辽东栎坚果的影响. *动物学报*, **51** (2): 195–204.
- 路纪琪, 张知彬. 2005c. 围栏条件下社鼠的食物贮藏行为. *兽类学报*, **25** (3): 248–253.