

动物搬运与地表覆盖物对辽东栎种子命运的影响

孙书存, 陈灵芝

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 东灵山的辽东栎成熟林内尽管每年有大量种子散落, 但实生苗极少, 种群天然更新主要依赖于萌蘖。为确定影响种子命运和种子库动态的主要因素, 调查统计了不同试验条件下的种子命运。结果发现: (1) 动物搬运和取食是影响种子命运和种子库动态的主要因素, 在没有该因素的影响下, 辽东栎能够完成从种子到幼苗的过程; (2) 被啮齿动物贮藏的种子大多被取食, 极少存活; (3) 地表覆盖物能减少动物搬运、取食的影响, 但尚不足以导致新生幼苗出现。

关键词: 东灵山地区; 辽东栎; 种子命运; 动物搬运; 地表覆盖物

The effects of animal removal and groundcover on the fate of seeds of *Quercus liaotungensis*

SUN Shu-Cun, CHEN Ling-Zhi (Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: There are few seedlings from seeds of *Quercus liaotungensis* in mature *Q. liaotungensis* forests in Dongling mountain region. The natural population regeneration of *Q. liaotungensis* depends on basal sprouting, although a large number of seeds drop every year. To determine the main factors influencing the fate of seeds and the seed bank dynamics, we investigated the fate of the seeds under some experimental conditions. The results show that removal and predation *in situ* by animals is the most important factor affecting the fate of seeds, and *Q. liaotungensis* could grow into seedlings from seeds without this factor. Most of the seeds scatterhoarded by rodents were consumed, and very few survived. Groundcover reduced the removal and predation *in situ* by animals, but was not effective enough to result in seedling emergence.

Key words: Dongling mountain region; *Quercus liaotungensis*; the fate of seed; removal by animals; groundcover

文章编号: 1000-0933(2001)01-0080-06 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

存活的种子或处于休眠状态, 或发芽, 或衰老后死亡, 或被动物取食、搬运等, 它们的不同命运对种群更新和群落演替非常重要^[1]。不同植物种子命运差异很大, 早熟禾(*Poa* spp.) 的种子散布后大部分很快萌发, 很少进入休眠期; 而柳叶菜(*Epilobium hirsutum*)、灯心草(*Juncus* spp.) 等散发的种子大多具有休眠特性; 因此它们的种子库也具有不同组成特征^[2~4]。栎属植物, 如辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、蒙古栎(*Q. mongolica*) 等, 因为种子没有休眠特性, 种子库短暂而断续; 又因为橡实中含丰富营养, 是多种动物取食对象, 在种子库动态、种子散布和动物对种子的贮藏, 以及地表覆盖物对动物取食的影响等方面已有广泛的研究: 如 Kikuzawa 对蒙古栎的研究和 Crawley 对红栎的研究, 他们都认为取食压力始终是影响温带森林栎属植物种子库动态的主要因子^[5~8]; Bossema 和 Kollmann 发现取食橡实的鸟和啮齿动物能将种子搬运

基金项目: 中国科学院重点资助项目(KZ951-SI-21)

收稿日期: 1998-04-04; 修订日期: 2000-04-03

作者简介: 孙书存(1969-), 安徽桐城人, 博士, 副教授。主要从事植物种群生态学与生态系统生态学研究。

较远距离,对种群更新和扩散具有重要意义^[9,10]。

辽东栎是我国暖温带落叶阔叶林的主要优势种之一。遍布于黄河流域和辽东半岛等广大地区,东灵山接近其分布中心。野外调查发现:辽东栎成熟林内种群的天然更新主要依赖于萌蘖,实生苗极少,尽管每年都有大量的种子散落,能形成一个极为短暂的种子库。那么影响种子命运和种子库动态的主要因子是什么?为探索其原因,我们调查统计了不同试验条件下的种子命运,试图确定:(1)动物搬运、取食是否为影响种子命运和种子库动态的最重要因子;(2)被啮齿动物贮藏的橡实命运如何;(3)地表覆盖物是否影响动物的搬运、取食和种子的命运。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本研究在北京森林生态系统定位研究站完成。该站位于北京市门头沟区小龙门林场,其地理坐标为 $115^{\circ}56'E$, $39^{\circ}58'N$,处于小五台山支脉东灵山范围内。东灵山地区为温带半湿润季风气候,年平均气温 $2\sim 7^{\circ}C$, $>0^{\circ}C$ 年积温 $2300\sim 3600^{\circ}C$,年日照 $2600h$;年降水 600 mm 左右,多集中在 $6\sim 8$ 月,约占全年降水的 75% ,无霜期 $160d$ 以下。

研究样地设在辽东栎成熟林和幼林内。成熟林所在山坡坡向 $N40^{\circ}E$,坡度 31° ,海拔 $1250m$ 。土壤为山地棕壤。群落组成:乔木层主要有辽东栎,相对密度和相对盖度都达 80% 以上,平均高度达 $7m$ 左右,平均胸径约 12 cm ,绝大多数都已成熟结实。另有一些五角枫(*Acer mono*)、棘皮桦(*Betula dahurica*)、大叶白蜡(*Fraxinus phychophylla*)等;灌木层主要有六道木(*Abelia biflora*)、大花溲疏(*Deuzia grandiflora*)等,平均盖度约 30% 左右;草本层有苔草(*Carex* spp.)及其它一些中生草本植物。

辽东栎幼林所处位置海拔与辽东栎成熟林相差不到 $50m$,坡向 $N65^{\circ}E$,坡度 26° 。林内辽东栎占有绝对优势,相对密度和相对盖度都在 90% 以上,平均高度约 $5m$ 左右,平均胸径不足 $8cm$ 。大多数尚未结实,林内其它植物同成熟林相似。

1.2 土壤种子的命运

从辽东栎成熟林的研究样地内收集成熟饱满、中等大小的种子 750 粒分成 15 份,随机分散放置于林内,每处密度为 50 个/ $0.25m^2$,上面盖好尼龙网后再覆盖表土约 $2cm$ 。为避免人为干扰的影响,减少了观察次数,在 1996 年放置后的每 $30\sim 50d$ 不等和 1997 年 4 月上旬分别调查种子的数量和存活状况,细心将腐烂种子捞出,再用表土覆盖好,恢复原状。

1.3 除动物搬运、取食外的种子命运

在种子雨初期收集饱满成熟种子 450 个,将其放置在随机选好的林内样方内,分成 9 个地点分别均匀放置,每样方内种子密度为 50 个/ $0.25m^2$ 。并覆盖表土 $2cm$ 左右,再用铝框逐个罩上,框眼 $1\times 1cm^2$,以防鸟类及啮齿动物的取食。为避免人为干扰引起种子发芽、出苗、成苗过程受阻,仅在 1997 年夏天调查种子的命运,统计成苗数,出苗数和腐烂数;并根据腐烂种子本身的痕迹判断其腐烂前是否已经发芽。

1.4 啮齿动物种子贮藏点的调查

在 10 月下旬,即地面种子库消失将尽时,细心挖出辽东栎成熟林固定样地内发现的 11 个种子贮藏点。将辽东栎的种子与其它杂物分离开,统计种子的存活数、发芽数、被啃食过数和腐烂数,并根据种皮残留量确定被取食的种子数。

1.5 地表覆盖物与种子命运

辽东栎成熟林内,不同地点的草本层盖度差异很大。为避免种子雨的影响,在辽东栎幼林(绝大多数尚未结实)选取 13 个 $1\times 1m^2$ 的样方,其中 6 个样方草本层盖度在 15% 以下(假设为裸地), 7 个样方草本层盖度在 85% 以上,作为两组试验,以模拟辽东栎成熟林内不同盖度的地表覆盖物,确定其对种子命运的影响。为此,种子雨初期,将收集的 1300 粒种子随机放置于 13 个样方中,每样方内种子密度为 100 个/ m^2 。放置后的每 $20\sim 50d$ 不等调查 1 次,记录种子的存活数、发芽数、腐烂数和动物当场取食数。动物搬运种子数由种子存在两种数据调查种子存活数之差来估计。为准确反映地表覆盖物的作用,还持续揭去裸地样方上枯枝落叶等覆盖物。

2 结果

2.1 土壤种子的命运

动物搬运、河流搬运沉淀、人类活动都可能使种子进入土壤。这样使种子小生境和地表环境有了很大差异,温湿度大小和波动幅度、光照条件,以及通气状况、 O_2/CO_2 都明显不同;对动物的取食行为也有不同程度的影响。因此种子的命运也可能不同于地表种子库。

因为种子埋藏深度仅 2~5cm,地表的水分很容易渗透到,即使地表温度很高,也不易被蒸发、干燥,相对湿度较为稳定。1996 年 9~10 月东灵山地区的月平均气温在 $10^{\circ}C$ 左右,对种子发芽也极为有利。第一次调查发现,90% 以上的种子都已发芽,少数可能因为真菌感染或蠕虫侵害致死腐烂,也有个别种子至最后一次调查时才腐烂(图 1)。结果还显示了光照不是种子发芽的必要条件,表土覆盖对种子发芽是有利的。

发芽后的种子大都能很快生根,但是否能够存活则依赖于所处的土壤特征。如遇到石块阻挡或土壤过于结实,生根过程受阻;如土壤过于疏松,根在伸长过程中则得不到足够的矿质营养;最为不利的可能是土壤覆盖致使湿度过高、通气不畅,呼吸作用受阻;最终都会引起种子死亡腐烂。因此最后一次调查时腐烂数显著增加,达到当时种子总数的 41%。

土壤覆盖给动物寻找食物带来了困难,使动物必需花费更多的能量来取食;同时种子雨期间带来的大量的地表种子对土层中种子起到了保护作用。因此早期调查表明动物取食对土壤种子库影响较小,种子雨结束后,地表种子库数量减少,个别样方的土壤种子几乎全部遭到搬运、取食,但平均损失量较小。待到 12 月中旬统计时,地表种子库数量已经很少。土壤种子成了动物取食的主要来源。因此,除了极少存活的已发芽的种子,剩下的都已腐烂,将近种子总数的 60% 被搬运移走或被当场取食。动物取食仍是影响种子库命运的决定因子。埋在土层中的种子,由于温湿度波动减小,湿度持续较高,通气条件较差,再者土壤中的病原微生物及无脊椎动物的活动也是损害种子活力的因素,因此死亡腐烂数较多。

总的看,将近 60% 的种子被动物搬运或当场取食,40% 左右的种子最终腐烂。土壤对种子的保护非常有限,至 12 月时,仅有 10% 左右的种子能发芽生根,但后期调查并未发现一株幼苗,估计为土壤动物

(如蠕虫)所侵食。野外种子发芽试验还表明即使生根出苗后仍逃脱不了被取食的命运。

如果鼠类取食时对发芽和未发芽的种子没有选择性,则最后约有 90% 以上种子发芽,再按上推算,则其中 55% 的种子为动物取食,35% 左右发芽后腐烂,未发芽即腐烂的很少。从而说明辽东栎的饱满成熟的种子具有较高的发芽率,种子发芽不会成为种群更新的限制阶段。

2.2 除动物搬运、取食外的种子的命运

铝框内种子很明显受到了保护,在最后一轮的统计中,其种子的总数在 9 个样方中均与试验之初相等。但种子的死亡率仍然较高(50% 左右),种子损失的可能原因主要有:(1)因为温度不高,湿度较大,土壤微生物活动旺盛,而种子缺乏休眠期,如在高湿度、呼吸作用受阻的情况下,易受感染而死亡。(2)土壤中的许多蠕虫或蚂蚁、臭虫、甲虫等偏爱辽东栎种子萌发后的芽,生根过程中,芽被不断地取食和再生长,直至最后死亡,并开数据过程中也同样遭此命运,直接以种子为食物的很少。

土层中环境是种子萌发的适宜场所,种子萌发率达 87%。其它极个别可能是因为种子萌发前就已死亡

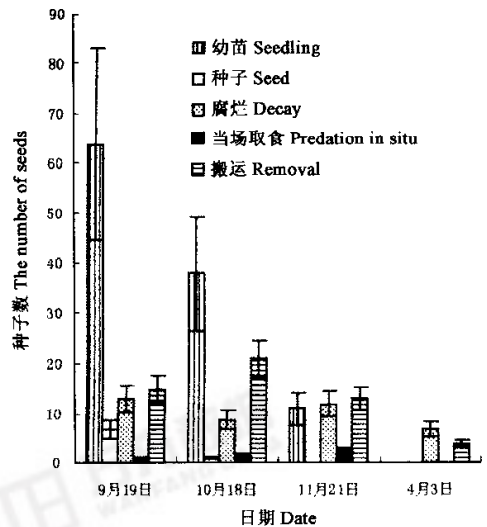


图 1 辽东栎土壤种子的命运

Fig. 1 Fate of the soil seeds of *Quercus liaotungensis*

或种子衰老失去萌发能力所致。发芽后种子的成苗数,占 49%,其它或出苗后受蠕虫侵食死亡,或生根过程中因各种原因而死亡(38%);13%的种子未发芽即腐烂,死亡的种子最终都已腐烂,这可能与土壤中长期的高湿度有关。

2.3 啮齿动物种子贮藏点的调查

啮齿动物将种子搬运后,有的将其分散埋藏起来,每埋藏点的种子数不等;也有的将其堆积集中后取食。埋藏的地点因不同动物的习性也不一致,松鼠喜欢在林缘、路边活动,其它鼠类则喜在林内活动。在调查的辽东栎成熟林内种子贮藏点,发现绝大多数种子已被取食(81.6%),少数已发芽(9.6%);发芽的种子中有部分种皮已被剥掉,有的曾被啃食过,只是胚未受到大的损伤;极少数已腐烂(5.2%),仍保持存活状态的有 3.6%。与地表样方内不同的是,发芽的种子具有长根,已扎入土壤层中,而且埋藏的深度不大,多在 5~10cm,应有长成幼苗的可能性。但第二年春天林内一株也未能观察到。是否发芽后仍为动物取食,或被蠕虫侵害,不得知。

2.4 地表覆盖物与种子的命运

种子的命运同土壤表面状况有密切关系。地表覆盖物的存在改变了地表温湿度,从而影响种子发芽;地被物还改变了动物取食的环境。因此,种子在不同地被物样方中的命运有着巨大差异。

草本丛中的种子,因为受到遮蔽、保护,大大减少了动物,特别是一些白天活动的鸟类动物的取食,同时也增加了啮齿动物取食的难度,因此,在整个调查过程中的绝大部分时间内,无论是被搬运数还是当场取食数的比例,有地表覆盖物的都远小于裸地组(表 1),在受到枯枝落叶的覆盖后更是如此。在 1996 年的最后一次统计时,裸地样方中种子的存活数仅有 10%,对照组为 16%。相对来说,当场取食数很小,所占比例不到 15%,而搬运数在裸地组占 64%,在地表覆盖物组也占 62%,这可能是动物的取食习性所致。但第二年春天冰雪融化后,除为数不多已腐烂的种子外,在两组样方里,都未发现一颗存活的种子或新生幼苗。

表 1 地表覆盖物对辽东栎种子命运的影响

Table 1 Effects of ground-cover on the fate of seeds of <i>Quercus liaotungensis</i>						
调查日期	盖度	幼苗	存活种子	腐烂	当场取食	搬运
Investigating date	Coverage(%)	Seedlings	Seed survival	Decay	Predation in situ	Removal
Sept. 8	<15	4±2	32±8	11±4	10±3	43±14
	>85	15±4	49±8	9±3	±4	21±7
Oct. 10	<15	11±3	6±4	6±2	4±2	9±3
	>85	27±5	7±3	14±5	4±3	12±5
Dec. 10	<15	7±4	3±2	1±1	1±1	5±3
	>85	15±7	1±1	7±3	0	11±5
Apr. 3	<15	0	0	3±2	0	7±4
	>85	0	0	3±1	1±1	12±6

实验的种子最终不是被动物当场取食或搬运移走,就是死亡后腐烂。种子的死因不同,其命运也不同。干燥致死的种子因营养未完全散失,仍是动物取食的对象。在最后腐烂的种子中,未发芽即腐烂和发芽后腐烂都有;裸地样方大多是因干燥死亡后腐烂;有地被物覆盖的样方则多是湿度过大引起真菌感染致死腐烂。蠕虫侵害引起的死亡在两类样方中都不是主要的,未作统计。总的看来,最终的种子腐烂数在有地被物的样方中较高,达 33%,裸地为 21%。估计与阴雨天气较多有关。

3 讨论

3.1 动物取食与种子命运

辽东栎的种子含丰富的营养物质,是多种动物的取食对象。散布前,甲虫、蚂蚁、蛾的幼虫、啮齿动物和鸟等能直接从母株上侵害或取食种子;散布后,野兔、啮齿动物是种子的主要取食和搬运者。据孟智斌等和李世纯等的研究结果,啮齿动物中的大林姬鼠(*Apodemu speninsulae*)、社鼠(*Niviventer confucianus*)、黑线姬鼠(*A. agrarius*)、巨松鼠(*Cricetulus triton*)和棕背鼠(*Clethrionomys rufocanus*)和鸟类中褐马鸡(*Crossop-tilon mantchuricus*)、勺鸡(*Purasia macrolopha xanthospila*)、雉鸡(*Phasianus colchicus karpawoi*)等是辽东

栎种子的可能取食者^[11,12]。相对而言,啮齿动物在东灵山地区数量大、活动猖獗^[11]。所以本研究在了解动物搬运的基础上,还调查了啮齿动物在辽东栎成熟林内的种子埋藏点。

动物取食对种子命运的影响与其生活习性密切相关。孟知斌等在东灵山观察发现松鼠取食种子时先将橡实搬运至另一地点堆积后再享用(未报道);Murton 等发现有些动物取食时只是将种子密度减少至某一范围内,并未将其全部取食,而且取食强度具有密度效应特点,即对种子密度高的取食强度大^[13];还有研究认为动物有取食满足特点,即种子的取食数量和贮藏数量达到一定程度后,对余下种子很少或不再取食^[8]。Reader 发现动物取食明显偏好于大的种子^[14]。本研究发现动物的当场取食量很小,而且并不一定都是关键部位,绝大多数被搬运转移;在所调查的样方中,尽管试验初期密度相同,但取食强度相差很大,有的样方内种子几乎被完全搬运、取食,有的种子损失很少,未能观察到密度效应现象;在几类试验的初期被搬运取食的比例都较高,但随后降低,说明有一定的取食满足特点,但也可能由于取食困难增加引起。

搬运后的种子并未被完全取食,很大一部分被贮藏起来,松鼠和田鼠都有这种习性。如 Kikuzawa 发现田鼠贮藏了所搬运的 49% 的蒙古栎种子^[6]。本文的调查显示鼠类将多数种子藏于离地表 5~10cm 的土层,每处 1 到几十粒不等,土壤的覆盖对种子萌发当然是有利的,而且有的种子种皮被剥去;未被取食的大都已经发芽。但不能对埋藏点内已发芽的辽东栎种子过分乐观。因为许多动物,如取食橡实的鸟和松鼠具有高超的空间记忆能力,并对气味十分敏感^[15,16]。Kkuzawa 发现贮藏的蒙古栎种子 99% 都将被啮齿动物所重新发现和取食^[6];而一种林鼠能将绝大多数由埋藏的松树(*Pinus* spp.) 种子形成幼苗从根拔起或杀死^[17]。

动物取食对栎属植物种子库压力往往很大,红栎随大小年有一定差异,大年约 50% 被取食,小年内将近 100%^[7,8];本研究表明即使有表土覆盖或地表覆盖物的存在,也有将近 60% 以上的种子为动物所搬运或取食,可见动物搬运、取食是种群天然更新的主要限制因子。

比较被保护组与对照组(土壤种子)可发现被保护组有 50% 左右的种子能最终完成到成苗的过程,这其中当然也避免了其它动物如野兔、鸟的取食,但对照组却连活着的种子都不曾留下。由此可见,动物取食和搬运对辽东栎的种子库动态的影响确是最关键的;也说明是辽东栎种群在东灵山地区是可以完成种子种群更新的。也可以预见:如果动物搬运、贮藏、取食后遗留下存活的种子或幼苗,则有成苗的可能性。

最后,如何评价动物取食对种群更新的影响? 有人认为啮齿动物引起的种子散失损失巨大,与有效的种子扩散不能相提并论;但也有人认为动物取食对种群扩散非常重要。Bossema 的研究发现取食橡实的鸟能将种子搬运至 20km 以外,啮齿动物能将橡实以 35m/a 速度搬向稀树草原^[9];Kallmann 也发现鸟散布橡实的距离大约为几百米,啮齿动物为 10~20m,而且它们都喜欢把种子搬运到林缘、灌木丛或草地内贮藏^[10]。虽然没有直接观察鸟、啮齿动物对橡实的传播,但观察到路边和林缘零星分布有辽东栎的幼苗,也许就是某些动物传播的结果。某种意义上间接说明了动物大量取食的同时,对种群扩散还有有利的一面。因此作者认为辽东栎具有极强的萌蘖能力,能适应频繁的人为干扰,成熟林内部的种群更新主要依赖于萌生苗;种群的扩散则依赖于动物搬运和取食。

3.2 地表覆盖物与种子命运

因试验开始于种子雨早期,叶与种子的凋落几乎同时进行,所以本研究中的地表覆盖物包括活的草本地被层和死的枯枝落叶。

地表覆盖物是通过改变种子微生境来改变种子命运的。Burton 等发现地表覆盖物能使地面温湿度波动减小,提高种子发芽率,还可减少水分散失,避免干旱影响,延长寿命^[18];有的还发现覆盖物释放的氮素能促进种子萌发^[19]。地表覆盖物在本研究中的确提高了发芽率,但也增加了真菌感染、蠕虫侵害的机会,致使种子腐烂的比例增加。

覆盖物对成苗却是一个物理障碍,影响是负作用的,因为种子发芽后需花费更多的能量进入土层^[20];Myster 发现红栎的凋落物大大减少自身种子的出苗率^[21];Reader 发现移去覆盖物能大大提高出苗率^[13]。本研究中的两期数据都未发现出苗,这是动物搬运和取食的结果,并非受覆盖物的作用。

覆盖物的存在无疑增加了动物取食的难度。动物取食偏好于大的种子,而大的种子由于重力作用易透

过覆盖物进入内部,因此覆盖物能大大减少动物取食和搬运的程度。试验早期,有覆盖物的样方中种子被搬运和取食数都显著小于对照组,后期仍相对较低,裸地在 1996 年底就已无存活种子;但有覆盖物的一组经过一个冰雪覆盖的冬天后也颗粒无存。这与 Kikuzawa 的结果一致,他认为地表覆盖物为啮齿动物的活动提供了场所,特别在寒冷季节里^[7]。

由于对出苗和动物取食的不同效应,很难评价地表覆盖物的净贡献。

参考文献

- [1] Harper J L. *Population Biology of Plants*. London:Academic press. 1977,83~147,458~482.
- [2] 张志权. 土壤种子库. 生态学杂志,1996. **15**(6):36~42
- [3] Thompson K,Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrast habitats. 1979. *J. Ecol.* ,**67**:893~921.
- [4] Cavers P B. Seed demography. *Can. J. Bot.* ,1983. **61**:3578~3590.
- [5] Kikuzawa K. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns is a broad-leaved deciduous forest:1. disappearance. *Forest Ecology and Management*,1988,**25**:1~8.
- [6] Kikuzawa K. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns is a broad-leaved deciduous forest:2. scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*,1988,**25**:9~16.
- [7] Crawley M J. Seed predators and plant population dynamics. In:Fenner,M. eds. *Seed,the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI,Wallingford. 1992. 157~192.
- [8] Crawley M J,Long C R. Alternate bearing,predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. 1995. *J. Ecol.* ,**83**:683~696
- [9] Bossema I Jays and oaks:an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*,1979. **70**:1~118.
- [10] Kollmann J,Schill,Hans-Peter. Spatial patterns of dispersal,seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*,1996. **125**:193~205.
- [11] 孟智斌,张知彬. 北京山区的鸟 兽及其生境和啮齿类动物群落特征. 见:陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社,1997. 76~87.
- [12] 李世纯,刘喜悦,王 丽,等. 北京小龙门森林鸟类群落结构及物种多样性研究. 见:陈灵芝主编,暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社,1997. 88~103.
- [13] Murton R K,Isacson A J,Westwood N J. The relationships between wood pigeons and their clover food supply and the mechanism of population control. *J. Appl. Ecol.* . 1966,**3**:55~93.
- [14] Reader R J. control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *J. Ecol.* ,1993,**81**:169~175.
- [15] Stiles E W. Animals as seed dispersal. In :Fenner,M. eds. *Seed,the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI,Wallingford. 1992,87~104.
- [16] Stapanian M A,Smith C C. Density-dependent survival of scatterhoarded unts:an experimental approach. *Ecology*, 1984,**65**:1387~1396
- [17] Abbott H G,Quink T F. Ecology of eastern white pine seed saches made by small forest mammals. *Ecology*,1970. **51**:271~278.
- [18] Burton P J,Bazzaz F A. tree seedling emergence on interactive temperature and moisture gradients and in patches of old-field vegetation. *Amer. J. Bot.* ,1991. **78**:131~149.
- [19] Pons T L. Breaking of seed dormancy by nitrate as a gap detection mechanism. *Annal of Botany*,1989. **49**:45~59.
- [20] Hamrick J L,Lee J M. Effect of soil surface topography and litter cover on the germination survival and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *Amer. J. Bot.* ,1987,**74**:451~457.
- [21] Myser R W. Contrasting litter effects on old field tree germination and emergence. *Vegetatio*,1994. **114**:169~174.