

# 啮齿类取食的物种偏好与时空格局

沈泽昊<sup>1</sup>, 唐圆圆<sup>1</sup>, 李道兴<sup>2</sup>

(1. 北京大学生态学系, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871;

2. 湖北省宜昌市大老岭自然保护区, 宜昌 435000)

**摘要:**通过强烈消耗土壤种子库, 动物取食种子对植物种群更新和群落动态产生深远的影响。一般认为种子被食概率的空间格局取决于种子密度和离母树的距离, 而环境(如地形)异质性的影响则一直没有得到足够的关注, 与此相关的机制及其影响程度亦不清楚。研究设计在野外埋放种子以模拟种子扩散后情形, 监测啮齿类对种子的取食, 以检验种子取食受埋藏生境、时间及动物对种子种类的偏好等因素的影响。结果表明, 经过 1a 实验, 8 种落叶阔叶树种子的累计取食概率为 0~48.25%, 平均值为 20%; 山顶部位的取食概率大致是其它部位概率的 3 倍; 埋放在凋落物层中的种子被食概率大约为埋放在土壤层中概率的 2 倍。利用 logistic 回归模型进行统计分析表明, 种子被食概率变化的 45% 可以被上述因素解释。其中, 物种偏好是影响种子被取食概率的首要因素, 其后依次是地形、埋藏时间和深度。啮齿类明显喜好较大的种子; 其取食行为在山脊部位明显较其它部位更频繁和剧烈; 对埋藏种子的取食从 3 月份开始加剧, 到 7 月份以后平息下来。种子埋放深度对啮齿类的取食概率有显著影响。

**关键词:**种子; 扩散后取食; 地形; 物种偏好; 动态; 埋放深度

文章编号: 1000-0933(2008)12-6018-07 中图分类号: 文献标识码: A

## Species preference and spatiotemporal patterns of predation by rodents

SHEN Ze-Hao<sup>1</sup>, TANG Yuan-Yuan<sup>1</sup>, LI Dao-Xing<sup>2</sup>

1 Department of Ecology, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

2 Mt. Dalaoling Nature Reserve, YiChang, Hubei Province, 435000, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(12): 6018 ~ 6024.

**Abstract:** By intensive consuming on soil seed bank, the post-dispersal seed predation has prominent impacts on population regeneration and the dynamics of plant community. The spatial variation of seed predation intensity has been generally linked with density and distance to the parent trees in modeling, while the impacts of environmental variations (e. g. topography) have received much less attention, the related contributions and mechanisms are still open. We buried seeds in the field, mimicing the post-dispersal condition, and monitored the seed predation by rodents, in order to test the effects of species preference, topography, time and depth of burial on the probability of predation. In a one year experiment, the cumulated average seed predation is 20%, range from 0 to 48.25% among eight deciduous tree species, the final probability of seed predation at hilltop is about 3 times as those at other topographic positions; the predation probability occurred to the seeds buried in plant litter layer were twice as those buried in soil. The interactions between the factors were analyzed, and a logistic regression model was fitted to estimate their contribution to the variation of seed predation

基金项目: 国家自然科学基金的资助(30000024, 30470313)

收稿日期: 2007-11-19; 修订日期: 2008-09-08

作者简介: 沈泽昊(1968~), 男, 北京人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学和景观生态学研究. E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

致谢: 感谢黄清钊先生在野外样品回收方面的帮助。

**Foundation item:** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30000024, 30470313)

**Received date:** 2007-11-19; **Accepted date:** 2008-09-08

**Biography:** SHEN Ze-Hao, Ph. D., Associate Professor, mainly engaged in plant ecology and landscape ecology. E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

probability. In result, about 45% of variation can be explained by the factors considered. In summary, species preference is a primary factor for the variation of predation, followed by topography, time and burial depth in contributions. Rodents significantly favor the species with larger seeds; their foraging activity seems to be much more intensive or frequent at ridge than other slope positions. Seed predation becomes more intensive since March, and turns down after July. The depth of burial has prominent effect on the efficiency of seed search by rodents.

**Key Words:** seed; post-dispersal predation; topography; species preference; dynamics; burial depth

种子扩散后往往大量被取食,比例达 75% 甚至更高<sup>[1~4]</sup>。关于热带和温带植被中种群更新的限制因子的研究普遍认为,这是扩散后种子高死亡率的主要原因<sup>[4~7]</sup>。因此,动物对种子的取食对于植物种群更新、群落动态及物种丰富度的维持等具有举足轻重的影响<sup>[8~11]</sup>。

“逃避假说”是关于种子取食的最早和最重要的假说之一,它认为“种子—母树距离”与种子被食概率之间存在负相关关系,这种关系被用来预测种子扩散概率的空间格局<sup>[8,9]</sup>。然而,在自然森林中,一个离某一株(或一种)母树较远的位置很可能离另一株(或一种)母树就较近;同时很多动物的食谱相当宽泛。因此,仅仅依据母树的位置和基于距离的种子扩散模型来预测群落动态的空间格局,其结果的可靠性会大大降低。

大量研究发现,种子密度及其与母树的距离<sup>[11,12]</sup>、种子特征(如大小、营养成分、种壳硬度等)<sup>[13~16]</sup>、林冠结构<sup>[7]</sup>、埋藏深度及覆盖物类型<sup>[17,18]</sup>、觅食者及其天敌的巢穴分布与觅食行为<sup>[19]</sup>等因素都影响了食种动物的偏好与效率,从而最终影响种子被取食的概率。然而,这些因素对种子被取食最终结果的贡献很少被量化和排序。另外,不同类型的取食者(如啮齿类、鸟类和蚂蚁等)的贡献也使得这种过程的最终结果更为复杂化<sup>[20,21]</sup>。

鉴于所有的种子取食者都在长期进化中适应了他们食物的特征,动物的觅食格局根本上取决于种子密度的分布。有研究发现不同地形部位上种子雨的密度和种类构成存在显著差异<sup>[22]</sup>。这是否会导致动物取食种子行为上的响应?即如果存在与地形相关的种子扩散分布格局,则应该在动物种子觅食行为中存在相关的格局。因此,本文目的就是探讨扩散后种子取食的时空格局,分析其影响因素,并检验前述假设。

## 1 研究方法和材料

### 1.1 材料

本文的实验采用了研究区域——湖北省宜昌市大老岭自然保护区内常见的 8 种落叶树种的种子。这些种类共存于我国亚热带山地的常绿落叶阔叶混交林中,包括雷公鹅耳枥(*Carpinus fargesii*)、短柄抱栎(*Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*)、青榨槭(*Acer davidii*)、四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)、连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、香椿(*Toona sinensis*)、青钱柳(*Platycarya strobilacea*)和漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)。全部种子都是 2005 年秋从研究区内的森林中收集得到的。

### 1.2 实验设计

实验采用方差分析法来设计,检验野外动物取食种子的 4 种可能因素的影响:种子的种类、埋放的时间、地形部位和深度(见表 1)。着重考虑啮齿类的取食影响。因此,为了避免鸟类取食的干扰或被昆虫(如蚂蚁)搬运,将同一物种的每 10 粒种子一起封装在一个 5 cm × 5 cm 大小的纱布包中(用两层棉纱制成)。

种子包沿着 3 条相邻的“阳坡-山脊-阴坡-谷底”地形梯度埋放以作为重复。在每一地点,种子包分别被埋放在两个不同的深度(表 1),来模拟种子扩散后在地表分布的垂直变化。在每一个地形 × 深度组合中,每一种的 6 个将被依次回收的种子包被按照矩形格局埋放,彼此距离相隔 1m。全部种子在 2005 年 11 月后期被同时埋下。然后每 2 个月将全部埋放条件下的每一种种子取出 1 份。在实验室里查数每一包种子的状态和数量,分 4 类统计:保存的、腐烂的、萌发的和被取食的(包内部间或留有残片)。

### 1.3 数据分析

实验发现,一旦某一种子包发生动物取食,其中的 10 粒种子或者全部被搬走,或者只留下少量种壳的残

表 1 种子取食实验采用的处理因子

Table 1 Factors of treatment applied in the seed predation experiment

因子 Factors	定义 Description
地形 Topography	R: 山脊 Ridge; S: 阳坡 Sunny slope; H: 阴坡 Shady slope; V: 沟底 Valley bottom
埋放深度 Depth of burial	L: 凋落物层(2cm 深) in little-fall layer; S: 土壤层(4 cm 深) in soil layer
时间 Time	自 1~11 月份, 埋藏种子每 2 个月被检查并取回 1 份 The buried seed samples were checked and one quota taken back in every two months from January to November ( $n = 1, 2, 3, 4, 5, 6$ )
物种 Species	Ad: 青榨槭 <i>Acer davidii</i> , 翅果 Samara; Cf: 雷公鹅耳枥 <i>Carpinus fargesii</i> , 小坚果 Nut; Cj: 连香树 <i>Cercidiphyllum japonicum</i> , 骨突果 Follicle; Dj: 四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i> , 核果 Tryma; Gg: 短柄抱栎 <i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i> , 坚果 Nut; Ps: 化香 <i>Platycarya strobilaceae</i> , 小坚果 Nut; Ts: 香椿 <i>Toona sinensis</i> , 蒴果 Capsule; Tv: 漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum</i> , 核果 Tryma

片。由于难以从种壳残片中估计被直接吃掉的种子比例, 将被搬运和就地取食的种子都算作被取食。因此, 每袋种子被取食的概率符合 Bernoulli 分布(即[0,1]分布)。用 GLM 模型——logistic 模型来评估 4 种因素对种子被取食可能性的影响。由于动物取食种子的物种偏好存在多种理由<sup>[16, 23]</sup>, 将种类本身作为一个类型变量纳入模型中。埋放时间、地形和埋藏深度均被当作类型变量加入模型。结合方差分析来评价各解释因子对模型响应变量的影响。全部分析在统计软件 R 2.4.1 中完成。模型对应的 R 命令如下:

```
glm(predation ~ factor(species) + factor(time) + factor(topography) + factor(burial), family = binomial(link = logit), data = pred)
```

## 2 结果

### 2.1 因子效应的趋势

图 1a~d 显示了对种子取食的单因子影响分析。在 4 个埋藏种子的地形部位, 山脊约有 30% 的种子被食(图 1a), 明显高于其他部位(8.00%~11.20%)。而凋落物层(19.20%)和土壤层(9.57%)中埋藏种子的被食率相差一倍(图 1b)。种子被食概率从 3 月以后有显著增加, 累计动态表明在 7 月以后基本停止, 全年全部埋藏种子的累计被食率约 20%(图 1c)。另外, 种子被取食的结果存在明显的种间差别(图 1d)。连香树 *Cercidiphyllum japonicum* 种子完全没有被食, 而短柄抱栎的种子被食率达 48.25%。在其它种, 这一比率介于 1.40%~28.67%。

### 2.2 种子取食的时空格局

不同地形和回收时间种子被食率数据分别反映了啮齿类觅食种子行为的时空格局, 而两者结合起来, 可以更详细地揭示觅食行为的规律(图 2)。

#### 2.2.1 地形格局

尽管凋落物层和土壤层中的种子被食概率差异显著, 但这种差异因不同地形部位而异。在山脊部位, 这两层的种子被食率几乎没有差异, 而在这一部位, 种子被食率总体上最高, 这意味着鼠类在这一部位的搜索活动最频繁, 从而提高了发现和取食种子的机率。

不同物种的种子被食率在不同地形部位间的差异与整体趋势基本一致, 但也存在差异。其中, 所有的连香树种子都未被食, 雷公鹅耳枥种子的被食率也几乎不存在地形变化, 表现了最强的物种效应。在阴坡, 化香被食最严重而青榨槭最轻; 在山脊, 有 7 种种子被食, 在阴坡、阳坡和山谷分别为 6、5、4 种, 意味着山谷是啮齿类觅食行为最稀少的地形部位。

在 4 个地形部位上, 埋藏种子被取食的动态基本相似, 即在 1 月以后才明显增加, 到 7 月份基本停止。比较 7、9、11 月份的概率散点图, 可见不同地形部位上的种子取食存在差异, 7 月份以后, 山脊部位种子被食仍陆续有发生, 而在山谷、阴坡、阳坡上几乎停止。

#### 2.2.2 种子被食动态

在两个埋藏深度上, 种子被食率动态存在明显差异。在凋落物层, 种子被食事件在 3 月已明显上升, 到 5 月份即已基本停止。但对埋在更深的土壤层中的种子, 觅食者的搜索发现过程似乎还在继续。因此埋藏深度

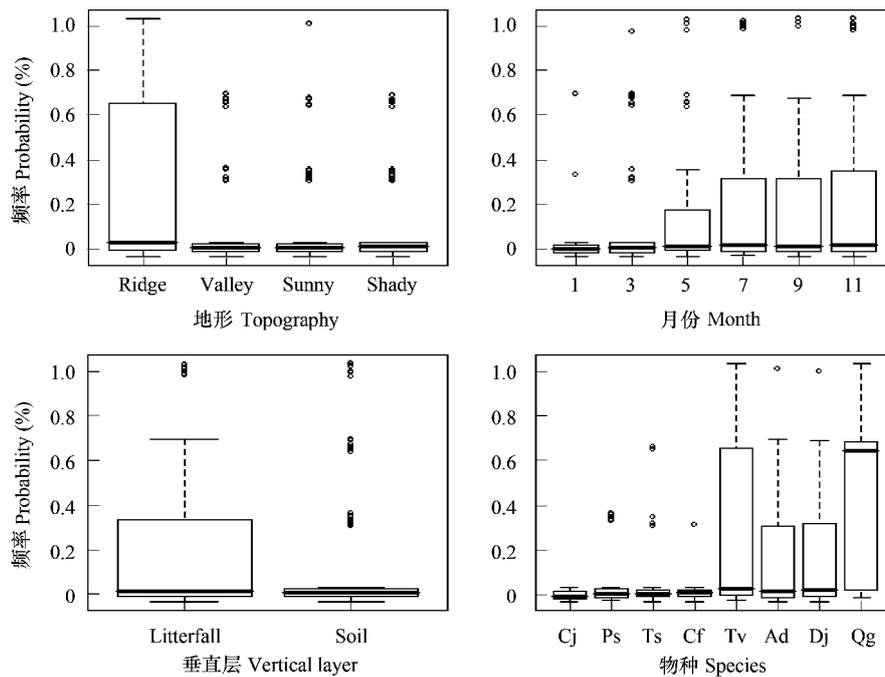


图 1 观测因子各水平上的种子被食率(物种拉丁名见表 1)

Fig. 1 Seed predation occurred on the multiple levels of the predictive factors(The latin names of species as in talbe 1)

对种子取食过程的机率或效率具有明显的影响。

种子被取食动态的差异也存在于物种之间。对大多数种子来讲,被取食概率的转折点在 5~7 月份之间,但时间效应对于连香树 *Cercidiphyllum japonicum* 不存在。取食过程对青榨槭 *Acer davidii* 和化香 *Platycarya strobilaceae* 3 月份结束,对香椿 *Toona sinensis*、漆树 *Toxicodendron vernicifluum*、短柄抱栎 *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata* 5 月份结束,而对四照花 *Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis* 和雷公鹅耳枥 *Carpinus fargesii* 则延续到 7 月份。

### 2.3 种子被食的影响因子贡献分析

Logistic 模型的方差分析为离差分析,变量的作用解释为对均质的偏离,并据此总结其对预测变量的贡献。对于均值的偏差,45%的贡献来自 4 个预测变量,其余 55%的残余偏差则可归因于其他隐伏变量,或动物觅食过程的随机性。对解释变量的影响强度排序(表 2),表明种子的种间差异最为重要,相当于其他 3 因素影响之和,然后是地形位置、时间,埋藏深度的影响最弱。

表 2 影响种子被食率因子的离差分析

Table 2 Analysis of deviance on the factors affecting seed predation probability

项目 Item	自由度 D. f.	离差 Deviance	残差 Resid. Df	残余自由度 Resid. Dev
中性模型 NULL			1141	939.77
物种 Species	7	218.67	1134	721.11
地形 Topography	3	92.26	1131	628.85
回收时间 Harvesting time	5	72.65	1126	556.20
埋放深度 Burial depth	1	39.59	1125	516.61

每个因子不同水平之间的效果差异可从 GLM 模型的参数估计及其检验结果看出(表 3)。由于所有因子均为分类变量,R 分析结果将每一因子的某一水平包含在截距对应的参数估计值中,其他水平的参数估计值为相对这一水平的差值。根据显著性水平检验可以看出,凋落物层与土壤层中的种子被食率差异显著( $p < 0.001$ );在 4 个地形部位之间,山脊部位的种子被食率与阳坡、山谷和作为对照的阴坡差异显著( $p < 0.001$ );

时间效应在 1 月份与其他月份之间差异显著,表明种子被食率从 3 月份开始骤升;关于种间差异,只有连香树 (Cj)和四照花(Dj)与对照的青榨槭(Ad)差异不显著,其他各种则显著不同。

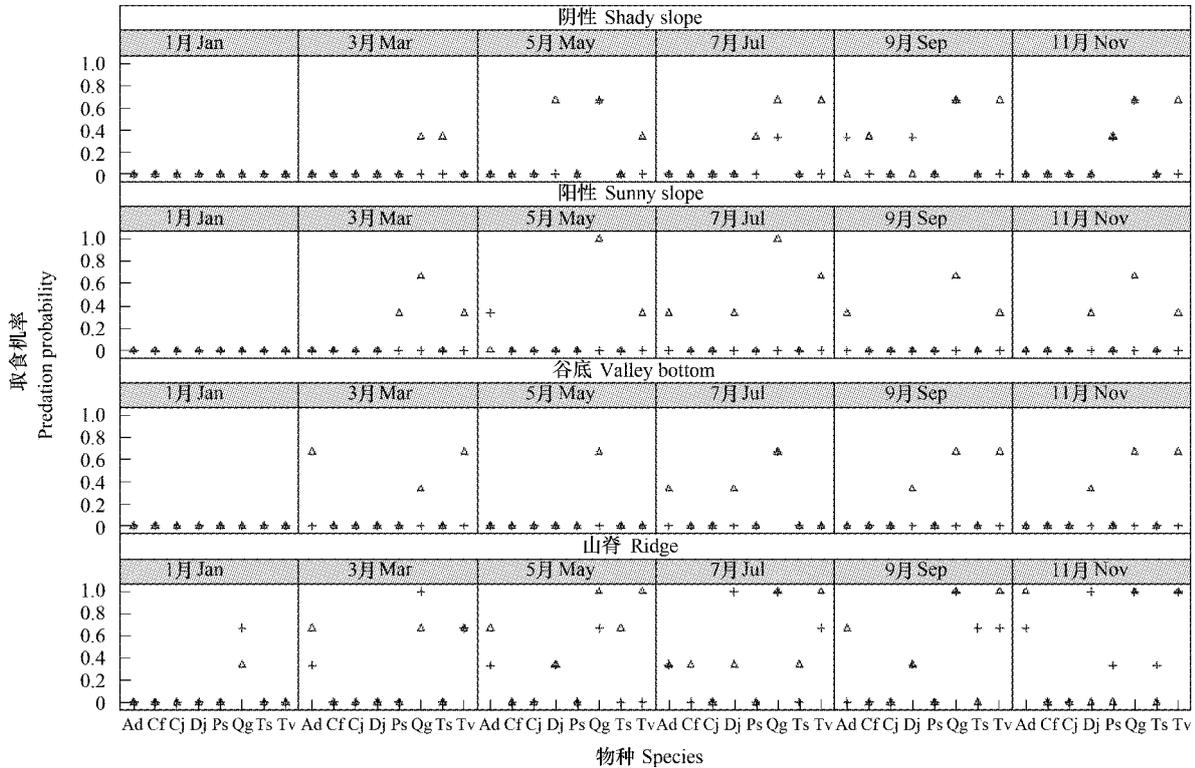


图 2 在地形和时间梯度上种子被食概率的联合格局(物种拉丁名同表 1)

Fig. 2 Joint patterns of seed predation on topographic and temporal gradients( the latin names of species as in table 1)

图中三角形表示凋落物层的种子被食概率;十字表示土壤中埋放种子的被食概率 The empty triangle indicates predation probability of seeds buried in the litter fall layer, the cross indicates those buried in the soil layer

表 3 Logistic 模型的参数估计与检验

Table 3 Parameter estimate and test for the Logistic model

项目 Item		Estimate	Std. Error	z value	Pr(>  z )
截距 Intercept		-5.3146	0.7590	-7.002	2.51 × 10 <sup>-12</sup> ***
物种 Species	Cf	-2.9678	0.7876	-3.768	0.000164 ***
	Cj	-18.0947	778.3842	-0.023	0.981454
	Dj	-0.1604	0.4008	-0.400	0.689043
	Ps	-1.9488	0.5633	-3.459	0.000541 ***
	Qg	2.5046	0.3673	6.818	9.21 × 10 <sup>-12</sup> ***
	Ts	-1.5446	0.5083	-3.039	0.002375 **
	Tv	1.2267	0.3638	3.371	0.000748 ***
回收时间 Harvesting time	Mar	2.9847	0.7071	4.221	2.43 × 10 <sup>-5</sup> ***
	May	3.4289	0.7035	4.874	1.09 × 10 <sup>-6</sup> ***
	Jul	3.9969	0.7030	5.685	1.31 × 10 <sup>-8</sup> ***
	Sep	3.8176	0.7027	5.432	5.56 × 10 <sup>-8</sup> ***
	Nov	4.1175	0.7078	5.817	5.98 × 10 <sup>-9</sup> ***
地形 Topography	R	2.2208	0.3175	6.994	2.68 × 10 <sup>-12</sup> ***
	S	-0.4701	0.3451	-1.362	0.173103
	V	-0.5360	0.3481	-1.540	0.123623
埋藏深度 Burial depth	soil	-1.4351	0.2410	-5.955	2.59 × 10 <sup>-9</sup> ***

显著性符号 Signif. codes: 0 \*\*\*, 0.001 \*\*, 0.01 \*; 物种拉丁名同表 1 the latin names as in table 1

### 3 讨论

#### 3.1 食种动物的物种偏好

动物取食种子的物种偏好,在本实验中构成影响种子被食概率的首要因素。类似结论也早有报道<sup>[24, 25]</sup>。对此一个常见的假说认为较大的种子面临较大的被食风险<sup>[7, 13]</sup>,但 Blate 等利用 40 种热带树种种子的检验发现,较大种子被啮齿类破坏的比率较小<sup>[14]</sup>。基于不同数据的综合分析,Moles 等发现在种子大小和扩散后被食风险之间只存在弱的正相关或不显著的关系,而扩散前的种子被食风险与种子大小完全没有相关性<sup>[4]</sup>。Shimada and Saitoh 综合他们自己的数据和已发表文献对一组栎属物种的种子的啮齿类取食研究结果,指出种子的营养成分与次生防御物质(如单宁等)的含量共同决定其可食性,并影响不同种类老鼠的选择偏好<sup>[16]</sup>。肖治术等和彭闪江也发现了养分与次生代谢物对觅食者种类选择的共同影响<sup>[26, 27]</sup>。鉴于觅食行为倾向于在能量支出和收获之间找到一个最优结果,种子所有的理化性状,如大小、壳的厚/硬度、养分和代谢防御物质含量应当共同影响其被食风险。本文涉及的 8 种落叶阔叶树,尽管可以共存于同一群落,它们的果实形态和种子大小存在显著的差异。其中被取食概率最大的,也是种子千粒重最大(4250g)的短柄枹栎(*Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*),而被取食概率最小的的连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)重量也最轻(0.75g),两者相差 5 个数量级。种子大小和化学成分对动物取食的影响将另行分析深入研究。

#### 3.2 地形效应

研究认为,种子扩散格局对种群更新和未来群落结构具有显著影响<sup>[6, 8, 11]</sup>。但种子扩散后,动物取食和其他因素会显著地改变种子初次扩散形成的格局,从而改变了以后的群落过程。那么这种改变有多大?就特定物种而言,一般认为种子被取食的风险与种子到同种母树的距离负相关。但在多物种的植物群落中,不同物种偏好不同的生境。一个地点离某一树种的母树较远,却可能离另一种母树较近;况且,种子取食者通常并没有一个特化专一的食谱,那么种子取食(在此指扩散后阶段)在整体上会有怎样的格局?哪一种假说能更好地预测复杂环境中种子被取食的格局呢?

在本文的实验中,山脊部位的埋藏种子具有显著较高的被取食机率,这一现象以前未曾被报道过。但“Janzen-Connell 假说”指出,由于同种竞争、动物觅食、微生物侵染等因素,种子的死亡率具有密度相关特征,种子扩散的进化正是为了逃避这一(与母树分布相关)死亡密度效应。沈泽昊等在同一地区关于种子雨分布的研究的确发现,山脊部位具有明显较高的种子雨密度<sup>[22]</sup>。尽管在本实验中,没有对不同地形部位的种子雨密度进行同步观测,但全部样点的埋藏种子数量一致。因此,山顶脊部位发生的种子取食机率最高只能被解释为:由于食物资源或其他原因,觅食者在这些地形上的觅食活动频度或强度最高。因此,种子取食的地形格局也从一个角度提供了对 Janzen-Connell 假说的支持。种子密度应该是复杂群落或生境中,动物取食种子强度格局的一个有效预测变量。

#### 3.3 觅食动态

一些关于温带森林种子雨的研究描述了年种子雨密度的单峰格局<sup>[28~30]</sup>。种子取食的暂时性饱和现象被认为是植物适应形成的一种针对性扩散策略,以期降低种子被动物消耗的风险<sup>[20, 31]</sup>。在本研究中种子被取食的机率显示了啮齿类动物取食行为的季节变化。从 3 月份起这一数值显著上升,可能意味着鼠类冬季活动相对平静,并随着气候转暖而趋于活跃。7 月份以后,针对埋藏种子的取食基本停止,则显然与新的种子雨季开始有关。当年落下的新鲜种子对鼠类显然更有营养,更具吸引力。故在此以后,尚未萌发的埋藏种子被食的风险进一步降低。

#### References:

- [ 1 ] Howe H F, Schupp E W, Westley L C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*) in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259—280.
- [ 2 ] Schupp E W. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos*, 1988, 51: 71—78.
- [ 3 ] Zhang Z B. Effect of burial and environmental factors on seedling recruitment of *Quercus liaotungensis* Koidz. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21: 374

—384.

- [ 4 ] Moles A T, Warton D I, Westoby M. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*, 2003, 84: 3148 — 3161.
- [ 5 ] Webb S L, Willson M F. Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia*, 1985, 67: 150 — 153.
- [ 6 ] Whelan C J, Willson M F, Tuma C A, Souza-Pinto I. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany*, 1990, 69: 428 — 436.
- [ 7 ] Boman J S, Casper B B. Differential postdispersal seed predation in disturbed and intact temperate forest. *American Midland Naturalists*, 1995, 134: 107 — 116.
- [ 8 ] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalists*, 1970, 104: 501 — 528.
- [ 9 ] Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR 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, 1971. 298 — 312.
- [ 10 ] Harper J L. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 1977.
- [ 11 ] Clark D A, Clark D B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: elevation of the Janzen-Connell model. *American Naturalists*, 1984, 124, 769 — 788.
- [ 12 ] Willson M F, Whelan C J. Variation in escape from predation of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos*, 1990, 57: 191 — 198.
- [ 13 ] Louda S M. Predation in the dynamics of seed regeneration. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL eds. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, London, 1989. 25 — 52.
- [ 14 ] Blate G M, Peart D R, Leighton M. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos*, 1998, 82: 522 — 538.
- [ 15 ] Xiao Z S, Zhang Z B. Effects of seed species and burial depth on seed recovery by female adult Edward's long-tailed rats. *Acta Theriologica Sinica*, 2004, 24: 311 — 314.
- [ 16 ] Shimada T, Saitoh T. Re-evaluation of the relationship between rodent populations and acorn masting: a review from the aspect of nutrients and defensive chemicals in acorns. *Population Ecology*, 2006, 48: 341 — 352.
- [ 17 ] Li Q K, Ma K P. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* Koidz. under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *Forest Ecological Management*, 2003, 176: 133 — 146.
- [ 18 ] Reed A W, Kaufman G A, Kaufman D W. Effect of plant Litter on seed predation in three prairie types. *American Midland Naturalists*, 2006, 155: 278 — 285.
- [ 19 ] Azc rate F M, Peco B. Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insects Society*, 2003, 50: 120 — 126.
- [ 20 ] Janzen D H. Seed predation by animals. *Annual Review in Ecology & Systematic*, 1971, 2: 465 — 492.
- [ 21 ] Munoz A A, Cavieres L A. A multi-species assessment of post-dispersal seed predation in the central Chilean Andes. *Annals of Botany*, 2006, 98: 193 — 201.
- [ 22 ] Shen Z H, Lü N, Zhao J, Li D X. Topographic pattern of seed rain in a mixed evergreen and deciduous forest in a subtropical mountain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24: 1981 — 1987.
- [ 23 ] Pons J, Pausas J G. Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. *Ecological Research*, 2006.
- [ 24 ] Hay M E, Fuller P J. Seed escape from heteromyid rodents: The importance of micro-habitat and seed preference. *Ecology*, 1981, 62, 1395 — 1399.
- [ 25 ] Holl K D, Lulow M E. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*, 1997, 29: 459 — 468.
- [ 26 ] Xiao Z S, Zhang Z B, Wang Y S. Observations on tree seed selection and caching by Edward's long-tailed rat (*Leopoldamys edwardsi*). *Acta Theriologica Sinica*, 2003, 23: 208 — 213.
- [ 27 ] Peng S J, Xu G L. Seed traits of *Castanopsis chinensis* and its effects on seed predation patterns in Dinghushan Biosphere Reserve. *Ecology and Environment*, 2005, 14: 493 — 497.
- [ 28 ] Hughes J W, Fahey T J. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. *Bulletin of Torrey Botany Club*, 1988, 115: 89 — 99.
- [ 29 ] Smith-Ramirez C, Armesto J J. Flowering and Fruiting Patterns in the Temperate Rainforest of Chiloe, Chile—Ecologies and Climatic Constraints. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 353 — 365.
- [ 30 ] Shen Z, Lü N, Zhao J, Li D, Wang G. Community Dynamics of Seed Rain in Mixed Evergreen Broad-leaved and Deciduous Forests in a Subtropical Mountain of Central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49: 1294 — 1304.
- [ 31 ] Waller D M. Models of mast fruiting in trees. *Journal of Theoretical Biology*, 1979, 80, 223 — 232.

#### 参考文献:

- [ 3 ] 张知彬. 埋藏和环境因子对辽东栎 (*Quercus liaotungensis* Koidz) 种子更新的影响. *生态学报*, 2001, 21: 374 ~ 384
- [ 15 ] 肖治术, 张知彬. 种子类别和埋藏深度对雌性小泡巨鼠发现种子的影响. *兽类学报*, 2004, 24: 311 ~ 314
- [ 22 ] 沈泽昊, 吕楠, 赵俊. 山地常绿落叶阔叶混交林种子雨的地形格局. *生态学报*, 2004, 24, 1981 ~ 1987
- [ 26 ] 肖治术, 张知彬, 王玉山. 小泡巨鼠对森林种子选择和贮藏的观察. *兽类学报*, 2003, 23: 208 ~ 213
- [ 27 ] 彭闪江, 徐国良. 鼎湖山锥栗种子特征及其对动物取食格局的影响. *生态环境*, 2005, 14: 493 ~ 497