

541-547

6141(12)

第16卷第5期

生态学报

Vol. 16, No. 5

1996年10月

ACTA ECOLOGICA SINICA

Oct., 1996

原始老龄林内兴安落叶松种子 命运的试验研究

班 勇

徐化成

S791.222

(中国林业科学研究院林业研究所, 北京, 100091) (北京林业大学资源环境学院, 北京, 100083)

A

摘要 兴安落叶松土壤种子库的支出主要有3个方面: 种子萌发、动物取食和生活力丧失。兴安落叶松种子在6月份迅速萌发, 占全年总萌发量的90%。7月中下旬, 土壤中已经不存在有生活力的种子。在生长季初期, 鼠类对种子取食率仅1%, 到生长季中后期接近20%。然而, 此时幼苗发生基本结束, 被食种子大部分为生活力很弱或丧失生活力者。红背鼯是主要的食种子者, 落叶松在时间上逃避了鼠类取食种子。一般, 鼠类仅就地取食10%的落叶松种子, 90%的种子为其所散布。蚁类几乎把所遇到的落叶松种子全部散布出去。鸟类与落叶松土壤种子的关系不密切。种子在6月萌发有几个有利条件: 1) 土壤的温度和含水量适宜; 2) 动物密度小, 红背鼯密度仅0.7% (8月份达5.7%); 3) 种子在土壤内存留时间短。这样, 种子的死亡率就低, 也便于幼苗在短暂的生长季结束前迅速生长, 顺利度过严冬。

关键词: 兴安落叶松, 种子命运, 生活史对策, 种子萌发和死亡, 动物取食和散布, 老龄林。

EXPERIMENTAL STUDIES ON FATE OF *LARIX GMELINI* SEEDS IN THE SOIL IN OLD-GROWTH LARCH STANDS

Ban Yong

(Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing, China, 100091)

Xu Huacheng

(College of Resources and Environment, Beijing Forestry University, China, 100083)

Abstract The germination, herbivore foraging and viability losing are major output of *Larix gmelini* seeds in the soil from seed dispersal to seedling establishment. Most of seeds germinated under the suitable condition in June, accounting for 90% of the total germination. Then, only through a short period of time, the ungerminated seeds died. The animals relevant to soil seed are as following: rodents, ants and birds. Foraging rate at early growing season is only at 1%, about 20% at the following seasons. *Clethrionomys rutilus* is the major herbivorer. So, *Larix gmelini* escape rodent's peak period temporally. Rodents which have close relationship with *Larix gmelini* seed disperse 90% of seeds, only forage 10%. Ant almost disperse all met *L. gmelini* seeds. Birds are not closely related to soil seeds. Rapid seed germination at the be-

• 国家自然科学基金资助项目。

收稿日期: 1994-11-05, 修改稿收到日期: 1995-01。

gining of the growing season should be attributed to those factors: (1) suitable soil temperature and soil moisture, otherwise, seeds will not germinate or loss their viability owing to high temperature and moisture in the soil. (2) low rodent abundance (0.7% in May but 5.7% in August for *Clethrionomys rutilus* rodent), (3) short growing season, which select seeds that germinate rapidly when the conditions are favorable in order that seedlings may be adequately established by the end of the short growth season.

Key words: *Larix gmelini*, seeds fate, life history strategy, germination and mortality, herbivore forage and dispersal of seeds, old-growth forests.

种子数量的时空格局复杂多样,具有重要的生态和进化意义。土壤种子命运是土壤种子库研究的重要内容^[1,2],然而人们对它知道得却很少^[3,4]。在特定时间和特定地点,一个种的种子种群大小依赖于种子雨的补充,种子迁出和侵入,种子萌发,以及由于死亡和动物取食造成的种子损失^[2]。在原始林内某个地点,种子的迁出和侵入基本上是平衡的,这一项可以忽略。大兴安岭林区是我国最主要的林区之一,该区优势种是兴安落叶松,种子更新是落叶松更新的唯一方式。种子发育成为幼苗的概率对落叶松种群动态具有重要影响。种源和安全立地相配合,种群的发展才会成为可能。

绝大多数种子命运的研究是着眼于物理环境对种子萌发和休眠的影响。实际上,生物因素(如动物取食种子和种子病害)对种子的作用同样很显著^[2,5,6]。在大兴安岭,落叶松种子的取食者为鼠类、蚁类和鸟类。鼠类对落叶松种子取食压力相当大^[7,8]。

本文主要以人工撒播种子,并按照一定间隔时期定期取样的方式研究落叶松种子的命运及其影响因素,最后概括该种在种子阶段适应于环境和生物因素的生活史对策。

1 自然概况和研究方法

1.1 自然概况

研究地区位于大兴安岭北部的满归林业局。该区属寒温带大陆性季风气候区,年均气温 -5°C ,最高和最低气温分别是 31°C 和 -48.3°C ,平均降水量445 mm,集中在7~8月份,早霜始于9月中旬,晚霜止于6月初。

研究样地设在杜香落叶松原始老龄林内,海拔530 m,坡向北偏西,坡度 5° ,该林分土层薄,仅8~10 cm。土壤根系盘结层密集,厚度达6~8 cm。死地被物多处于半分解状态。成林树种为兴安落叶松(*Larix gmelini*)。林下以小灌木狭叶杜香(*Ledum palstre* var. *angustum*)和越桔(*Vaccinium vitis-idea*)为主,散生少量杜鹃(*Rhododendron dahuricum*)。林木郁闭度0.5。林内小型哺乳动物有花鼠(*Eutamias sibiricus*)、红背鼯(*Clethrionomys rutilus*)和棕背鼯(*C. rufocanus*)等。

该地区1989年是落叶松种子年。种子于9月初开始散落,翌年4月种子基本上脱落完毕。但是到5月底或6月初仍有少量种子脱落。

1.2 研究方法

1.2.1 人工撒种的土壤种子命运试验 1990年5月19日种子撒播到面积为 $20\text{ cm} \times 20\text{ cm}$ 的样方内。为了避免与天然种子混淆,人工撒种前,先将样方内土壤中的天然种子拣净,然后使枯枝落叶层恢复到原来状况。撒播的种子无翅,发芽率36%。1990年6月8日初次取样,之后每20 d取一次样,直至8月27日,共取5次样品。将每一次取样作为一种

处理。每种处理设 4 个重复,试验设计采用随机区组排列的方式。每个样方撒 100 粒种子。样品取出后,根据外形及试验室发芽试验结果将种子命运分为下述 5 种类型:①已萌发;②保持生活力(种子外形未变,经检验能发芽);③鼠类取食;④腐烂;⑤其余的丧失生活力的种子(原本无生活力或生活力已丧失,但尚未腐烂)。种子生活力测定同时采用实验室发芽试验法和四唑染色法。

1.2.2 食种子动物的鉴别 实验的目的是鉴别鼠类、鸟类和蚁类三者中哪一类是落叶松种子的主要取食者。随机区组设计,分为 5 种处理:(1)只有鼠类能取食种子;(2)只有鸟类能取食种子;(3)只有蚁类能取食种子;(4)鼠鸟蚁都能取食;(5)鼠鸟蚁都不能取食。在每个处理中种子都置于一个直径 12 cm 高 1 cm 的玻璃食盘内,盘内薄薄撒一层细土。将 50 粒种子均匀地摆放在土壤表面。试验共 4 个重复。

处理 1 的具体做法是,把食盘粘合到木条的一端,木条另一端插入土内,食盘距地面 5 cm 高。将盘底和侧壁以及木条四周涂上松脂,以防蚁类进入。食盘外罩一个直径 25 cm、高 30 cm 的网罩,网眼 1 cm×1 cm。网罩底部四周贴地表处均匀地开 6 个 2 cm×3 cm 的孔,便于鼠进出,网罩底部埋好。在处理 2 中仍保留上述排除蚁类的措施,所不同的是,网的顶部完全敞开,而底部不开孔。在网的四周上方加厚的塑料布,避免鼠类越入网内。所围的塑料布高度为 1.2 m,在其内侧等间隔地将 4 根细木棍插到地上,起支撑作用。在处理 3 中食盘平放在地面上,将盘的四周支上几根小树枝,以便于蚁类进出食盘。外面加罩网,并且网顶部不敞开,底部不开孔。处理 4 中的食盘直接放在地面,不加任何限制,使鼠鸟蚁均可取食种子。处理 5 的做法是,把上述排鼠、排鸟、排蚁的方法集中起来,检验各种排除方法的有效性。

实验在无大风、无雨的天气条件下设置,4 个重复,随机区组设计。两次试验分别在 1990 年 6 月 12~17 日和 8 月 7~12 日,每次延续 6 d,逐日观察记录各处理的取食后遗迹和种子损失量,并补足遗损部分。

1.2.3 鼠密度的季节变化 研究杜香落叶松老龄林 1 年内春夏秋 3 个时期鼠密度的变化,以及各时期鼠类对种子的取食压力。采用铗日法捕鼠,样线法布铗。每段时期捕鼠设 5~7 条样线,每 3 d 换一条线,每条样线布 20 盘铗。每天早晨换铗。大风大雨等恶劣天气下的调查数字仅作参考。对捕获的鼠辨明种类,解剖检验胃含物。初次捕鼠 5 月 20 日开始,有效捕鼠时间 18 d。第 2 次 7 月 1 日开始,有效时间 17 d。第 3 次 8 月 1 日开始,有效时间 15 d。共计 1000 个铗日。

2 研究结果

2.1 人工撒种种子命运

野外观察,落叶松种子萌发始于 5 月 27 日。据图 1,首先可以看到,种子萌发主要发生于 6 月,每样方达 29 粒,占全年总萌发数量的 90%。6 月以后种子几乎不再萌发。其次,在 7、8 月份具有生活力的种子一般不复存在。第三,鼠对种子取食压力随时间而逐渐增大。8 月份以前各时期鼠类取食量的差异不显著,对种子的取食量也不过 1%,7 月下旬至 8 月上旬只 7%。到 8 月中旬和下旬则猛增到 20%,此时的种子虽无生活力但种仁仍可食用。第四,随着时间的推移,种子逐渐开始腐烂,最初很少只有 1%,6 月中旬至 7 月中旬的 40 d 内种子腐烂数量有了一些增长,在 7%左右,此后 20 d 内猛增到 17%,之后又复减少。

2.2 鉴别主要的食种子动物

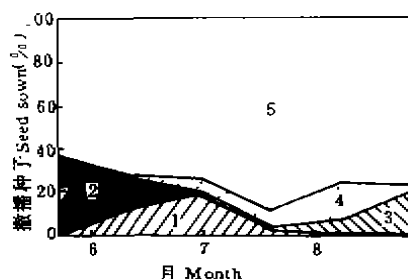


图1 落叶松土壤种子的命运

①萌发的种子; ②保持生活力的种子;

③鼠类取食的种子; ④腐烂的种子;

⑤其余丧失生活力的种子

Fig. 1 Fate of *Larix gmelini* seeds in the soil

① Germinating seeds; ② Seeds remaining viable;

③ Seeds foraged by rodents; ④ Decayed seeds;

⑤ Seeds without viability

选择与种子均有密切关系的鼠类、鸟类和蚁类为研究对象。1990年6月设置第1次试验,发现鼠鸟蚁对各处理中的种子取食量都很小,鼠鸟蚁取食量的相对比例为69:3.3:1.7。同年8月设置的第2次试验则不同,试验记载了消失种子数,种子残壳数和鼠粪数3项观察内容,后两项反映动物尤其是鼠类对种子的就地食用量。

对第2次试验内容通过方差分析检验防动物处理、观察内容和观察时间及其两两交互作用的差异显著性。结果表明观察项目、防动物处理、观察时间各自间以及观察内容与防动物处理和观察时间之间差异均极显著(表1),对差异显著者的平均数进一步做多重比较(表2)。由表2可见,各种处理下种子消失数平均值达32.9粒/样方,种子残壳数与鼠粪数的总平均数相近,分别为5.7和3.2粒/样方,反映出种子的消失与就被食和排泄关系不紧密,相反,取食和排泄之间却存在密切关系。通过胃含物分析,鼠胃内纯白色食糜

为种子,也表明鼠只食用种仁部分,不吃种皮,种子残壳几乎均是鼠食掉种子后留下的。蚁不就地食用种子。从消失种子这项观察内容来看,6次观察之中第1次观察与差不多以后多次观察差异显著,据此推测,试验初次设置后动物对它们要有个适应过程。

对观察内容×防动物处理分析表明,从种子消失数来说,以第1种处理最多,达45.6粒/样方,其次为第2种处理,达31粒/样方,第3种处理最小,仅9.3粒/样方。这恰恰说明鼠类的作用最大,其次为蚁,鸟类对种子的作用最小。种子残壳均为鼠类取食种子后所残留。

在只有鼠能取食种子的处理中,去掉49.5这个过高值后,种子残壳的平均数为7.1粒,鼠就地食用的种子仅占撒播数(50粒)的10%多。该处理中消失种子数是45.6粒,显然,近90%的种子均通过鼠类散布而转移到其它地点,蚁不就地食用种子,它们以传播种子为主,鼠传播种子45粒/样方,蚁传播31粒/样方。鸟不论取食还是传播,作用都不很大,共占9粒/样方。

表1 动物鉴别第2次试验的方差分析

Table 1 Variance analysis of the second identification of foraging seed by main animals

变异来源 Variance source	自由度 Degree of freedom	F 统计量 F statistics	F _{0.01}
区组间 Block	3	2.39	3.88
观察内容 Observing item	2	301.47**	4.71
防动物处理 Treatment against animals	3	42.11**	3.88
观察时间 Observing data	5	8.38**	3.11
内容×处理 OI×TAA	6	11.91**	2.89
内容×时间 OI×DD	10	6.64*	2.41
处理×时间 TAA×OD	15	1.66	2.17

注:观察内容包括消失种子数,种子残壳数和鼠粪数。防动物的处理有防鼠、防鸟、防蚁,同时防鼠鸟蚁和同时不防鼠鸟蚁5种处理。

* * 表示在0.01水平下差异极显著。

表 2 第 2 次动物鉴别试验结果(粒/样方)

Table 2 Results of the second identification experiment (gains/sample plot)

日期 Date	消 失 种 子 Disappearing seed					种 子 残 壳 Seed shell					鼠 粪 Rodent excrement				
	鼠 Rodent	蚁 Ant	鸟 Bird	鼠蚁鸟 r+a+d	平均 Mean	鼠 Rodent	蚁 Ant	鸟 Bird	鼠蚁鸟 r+a+d	平均 Mean	鼠 Rodent	蚁 Ant	鸟 Bird	鼠蚁鸟 r+a+d	平均 Mean
8 月 7 日	24.8	0	0	36.3	15.3OP	8.0	0	0	9.3	4.3P	1.0	0	0	6.0	1.8P
8	49.5	36.8	9.3	37.3	33.2LM	1.8	0	0	8.0	2.5P	2.3	0	0	5.3	1.9P
9	50.0	50.0	9.3	50.0	39.8LM	12.0	0	0	7.5	4.9P	7.3	0	0	14.8	5.5P
10	50.0	49.3	24.5	49.8	43.4L	7.8	0	0.5	3.8	3.0P	5.3	0	0	9.0	3.6P
11	49.5	0	0	50.0	24.9NO	6.0	0	0	6.3	3.1P	3.5	0	0	9.5	3.3P
12	49.8	50.0	12.5	49.5	40.5LM	49.5	0	0.5	16.3	16.6P	3.8	0	0	9.5	3.3P
平均 Mean	45.6A	31.0B	9.3C	45.5A	32.9X	14.2CD	0D	0.2D	8.5CD	5.7Y	3.9CD	0D	0D	9.0CD	3.2Y

注:(1) 每次观察后重新放置种子,每个样方 50 粒。

(2) 表中字母表示多重比较结果的显著性。X、Y、Z 示观察项目间的比较, A、B、C、D 示项目 × 处理组合间的比较, L、M、N、O、P 示项目 × 时间之间的比较

(3) 0.01 水平检验。

(4) 处理类目中“鼠”表示只有鼠能取食的处理,其余依此类推。

由上述分析可见,鼠类与落叶松种子的关系最密切,其次为蚁,鸟居最后。鉴于鼠对于种子的重要作用,有必要进一步探讨不同林型中鼠密度及其食性的年内变化特点。

2.2 鼠密度的季节变化

从捕获结果看,杜香落叶松林中的鼠类有 4 个种,分别是红背鼯、棕背鼯、

花鼠、和普通鼯鼠(*Sorex araneus*),其中普通鼯鼠主要捕食昆虫。因此,下面着重讨论红背鼯、棕背鼯和花鼠。

对鼠密度进行统计分析,结果(表 3)表明,季节之间和鼠种之间鼠类数量差异均极显著。对其数量均值进一步作多重比较(表 4)。据表 4,5 月下旬至 6 月上旬鼠密度最低为 0.6%,与 8 月的 2.5%相差大,7 月为 2.1%,7、8 两个月鼠密度相差不大。3 种主要的食种子鼠类中红背鼯的密度为 3.0%,显著高于其它 2 个种(各为 1.1%、0.2%)。3 种鼠中红背鼯密度最高,其中 5 月份为 0.7%,8 月份猛增到 5.7%。

3 讨论

3.1 兴安落叶松种子的命运

兴安落叶松的种子落到地面后,构成土壤种子库。种子库的支出主要分为 3 个方面:种子萌发、被动物取食和种子腐烂死亡(由真菌感染造成)。

兴安落叶松有发芽力的种子在 5 月下旬至 6 月下旬出苗,7 月上旬可能还出一些苗。到 7 月中下旬,土壤中已经不存在有生活力的种子。兴安落叶松种子的萌发基本上是在 6

表 3 鼠密度方差分析

Table 3 Variance analysis of rodent density

变异来源 Variance source	自由度 Degree of freedom	F 统计量 F statistics	$F_{0.01}$
重复 Repetation	19	1.03	2.03
季节 Season	2	5.21**	4.75
鼠种 Rodent species	2	34.76**	4.75

注:“*”表示在 0.01 水平下差异极显著。

月份完成的。种子在这个时期萌发有几个有利条件：1) 土壤的温度和含水量适宜。种子在适宜的季节环境中萌发，否则不予萌发。种子拥有在风险最低的时期萌发的能力。2) 动物

表 4 杜香落叶松老龄林主要鼠类捕获率(%, 1990 年)

Table 4 Seasonal variation of the density of main rodents in *L. gmelini-ledum palustre* old-growth forest in 1990

种 类 Species	日 期 Date			平均 Mean
	5 月 20 ~ 6 月 10 日	7 月 1 ~ 7 月 21 日	8 月 1 ~ 8 月 18 日	
红背鼯 [*]	0.7	2.7	5.7	3.0A
棕背鼯 ^{**}	1.0	1.4	1.0	1.1AB
花鼠 ^{***}	0	0	0.7	0.2B
平均 Mean	0.6c	1.4bc	2.5abc	1.5

注：(1) 表中字母表示多重比较结果的显著性。A、B 示鼠种之间的比较，a、b、c 示季节之间的比较

(2) 字母相同则表明比较项之间差异不显著

(3) 0.01 水平检验

(4) *Clethrionomys rutilus*, ** *C. rufocanus*,

*** *Eutamias sibiricus*

密度小，不会对种子构成多大威胁。特别是在现实中，相当数量的落叶松种子位于地被物及枯落物层中，掩盖着种子。更何况落叶松种子短时间内就散落完毕，种子粒小数量多，种子颜色与枯落物接近，逃避动物取食。3) 萌发前，种子在土壤内留存时间短。这样的话，种子的死亡率就低，也便于幼苗在短暂的生长季结束前迅速生长，顺利渡过严冬。还有一个好处是该物种能迅速占领裸地。现在普遍认为，植物种的生活史对策由竞争、环境不确定性、干扰和植食动物取食等多维选择压所决定^[5,9-11]。可见，落叶松也以多种方式对

付自然环境和生物因素对种子的损害。

7 月份及 8 月份，种子急剧丧失生活力，达 25% 左右。土壤病害的存在加速了种子死亡的进程^[3]。鼠害也是种子损失的一个去向。但是这多发生于 7 月下旬和 8 月。实际上，此时土壤中也并没有多少有生活力的种子了。

3.2 动物与种子的关系

种子与动物的关系对许多森林生态系统均具有意义。关于大兴安岭的森林动物与种子的关系以前未曾作过研究。本文的研究表明，与土壤种子有关的动物主要有 3 类：鼠类、蚁类和鸟类。其中，关系最大者是鼠类，其次是蚁类。取食土壤种子的鼠类以红背鼯和棕背鼯为主。这两种鼠的生态习性相近。在落叶松原始林下红背鼯是优势种，棕背鼯处于劣势，后者主要栖息在空旷地。丛桦落叶松林和赤杨落叶松林的红背鼯显著多于杜香落叶松林。就食物来说，棕背鼯主要取食植物绿色部分，也取食种子。红背鼯却喜食种子^[12]。看来，红背鼯与落叶松种子的关系最密切。绿色食物是作为维持生命的食物，而种子则是促使鼠大量繁殖的食料^[13]。在生长季初期落叶松种子数量多鼠密度却小，对种子取食率仅 1%。经过 2 个月的繁殖，到生长季中后期鼠密度显著增大，对种子取食率接近 20%。然而，此时幼苗发生基本结束，被食种子大部分为生活力很弱或丧失生活力者。落叶松在时间上逃避了鼠类取食种子。

以上是在种子年发生的情形。然而在非种子年的 1988 年(1983 年是种子年)，人工撒播种子后鼠取食了大量种子，严重影响了幼苗发生和种子保存^[7,8]。在种子年，结实量大，植食动物对种子种群的破坏作用相对较小，通常，幼苗建成获得成功只有在种子产量大的年份才能实现。

在种子与动物的相互关系中，取食和散布是共存的。对动物来说是取食种子，对植物而言则带来种子散布机会。鼠类取食落叶松种子的现象已为人们熟知，但是本项研究表明鼠类也是种子的散布者却是很有意思的事。试验研究表明，鼠类仅就地取食了 10% 的落叶

松种子, 90% 的种子为其所散布。许多啮齿类贮藏种子靠日后食用, 在携带过程中或埋藏后丢失, 种子散布则获得成功。

蚁通常分布于极地和高海拔之处的几乎各个生态系统^[14,15], 森林生态系统中每公顷可能有 6~10 万个蚁群^[16]。由于形体小, 其作用常被忽视。蚁类是重要的种子散布者, 与脊椎动物不同, 蚁只能把种子埋在距其寻觅到种子处 35~75 cm 的距离内^[1,17~19], 一般置于养分丰富的微生境, 比如散布到腐烂的倒木上。在这一点上蚁类较其它种类的散布者更具优势。除养分丰富外, 通常蚁巢上的种子比其它地方的种子所处的位置高得多^[20], 减少了未来植株与其它植物的竞争。大兴安岭林区蚁的数量十分庞大。据试验研究结果, 在落叶松林内蚁类几乎把所遇到的种子全部散布出去。可见落叶松种子能有效地适应蚁类的散布, 然而对蚁类的散布机制还不清楚。由于鸟类主要在地上较高位置处活动, 落叶松种子粒又较小, 故与落叶松土壤种子的关系不密切。

总的来说, 落叶松靠风力传播种子, 动物的作用是对风播种子的再传播。将种子进一步散布到有利于种子萌发和幼苗成长的地方。在总的散布机制中, 动物起多大的作用, 有待于进一步研究。

参 考 文 献

- 1 Sarukhan J. Studies on plant demography, *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. reproductive strategies and seed population dynamics. *J. Ecol.* 1974, **62**: 151~177
- 2 Warkinson A R. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata* I. The dynamics of seed population. *J. Ecol.* 1978, **66**: 35~44
- 3 Solbrig O T. et al. *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press, New York. 1979. 35~62
- 4 Solbrig O T. Demography and natural selection. In: (O. T. Solbrig ed.) *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell Scientific Publications. 1980, 1~20
- 5 Harper J L. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London. 1977. 98~106
- 6 Janzen D H. Seed predation by animals. *An. Rev. Ecol. Syst.* 1971. **2**: 465~492
- 7 郭中凌, 于汝元, 徐化成. 兴安落叶松种子在土壤中生活力变化的研究. 北京: 林业大学学报, 1990, **12**(增 3): 26~29
- 8 徐化成, 郭中凌, 于汝元. 大兴安岭落叶松幼苗发生条件的研究. 北京: 林业大学学报, 1990, **12**(增 3): 15~25
- 9 Cohen D. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. Theor. Biol.* 1966. **12**: 119~129
- 10 Grime J P. *Plant Strategies and vegetation Process*, John Wiley and Sons, Chichester. 1979. 118~205
- 11 Wilbur H M. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepias*. *J. Ecol.* 1976, **64**: 223~240
- 12 李清涛, 朱盛侃. 几种鼠类采食行为的观察. 动物学杂志, 1959. **9**: 395~397
- 13 孙儒泳等. 柴河林区小啮齿类的生态学. I. 生态区系和数量的季节消长. 动物学报, 1962, **14**(1): 21~35
- 14 Pisarski B. Comparison of various biomes. In: (M. V. Brian. ed.) *production Ecology of Ants and Termites*. Combridge Univ. Press, NY. 1978. 179~206
- 15 Savolainen R, Vepsäläinen K and Wuorenmaa H. Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia* 1989. **81**: 481~486
- 16 Culver D C and Beattie A J. Myrmecochory in viola: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia Species. *J. Ecol.* 1978. **66**: 53~72
- 17 Howe H F. and Wstley L C. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. Oxford University press. new York. 1988. 131~160
- 18 Janzen D H. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *Am. nat.* 1977, **111**: 691~713
- 19 Roth I. *Stratification of a Tropical Forest as Seen in Dispersal Types*. dr. W. Junk Publishers, Dordrech. 1978, 24~25
- 20 Keeler K H. Ant-plant interaction. In: (W. G. Abrahamson ed.) *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill Book Company, New York. 1989, 207~242