

DOI: 10.5846/stxb201312293054

刘国强, 刘长渠, 易现峰. 胡桃楸种子大小对鼠类分散贮藏行为的影响——基于无线电标记技术. 生态学报, 2015, 35(17): - .

Liu G Q, Liu C Q, Yi X F. Effect of seed size of *Juglans mandshurica* on scatter hoarding by small rodents: using radio telemetry technology. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(17): - .

胡桃楸种子大小对鼠类分散贮藏行为的影响 ——基于无线电标记技术

刘国强¹, 刘长渠¹, 易现峰^{1,2,*}

1 河南科技大学农学院, 洛阳 471003

2 江西师范大学生命科学院, 南昌 330022

摘要: 种子大小是影响鼠类对种子扩散和分散贮藏的一个重要因素, 但有关种子大小对分散贮藏影响的研究结果尚存在一定争议。2012 年 9 月, 在小兴安岭南麓带岭区东方红林场利用微型无线电标记技术研究鼠类对大、小胡桃楸种子的多次分散贮藏, 进一步探讨种子大小对种子扩散的影响。结果表明: 1) 胡桃楸种子大小并不影响鼠类对坚果的选择及分散贮藏偏好。胡桃楸大、小种子被扩散的比例分别为 100% 和 95.6%, 鼠类对两类种子的埋藏率也十分接近 ($\chi^2 = 0.045$, $df = 1$, $P = 0.831$); 2) 鼠类对胡桃楸大、小种子的扩散次数无显著差异 ($F = 2.710$, $df = 1$, $P = 0.103$), 大种子被鼠类扩散的平均次数为 1.67 ± 0.10 , 小种子为 1.91 ± 0.10 。3) 胡桃楸大种子的初次、次级扩散距离均显著高于小种子, 种子大小也显著影响扩散的净距离和总距离, 大种子比小种子扩散的较远。基于无线电标记技术, 我们的研究结果准确评价了种子大小对胡桃楸种子扩散距离的影响, 进一步支持了大种子扩散较远的假说。

关键词: 鼠类; 无线电标记; 胡桃楸; 种子大小; 多次扩散; 扩散距离

Effect of seed size of *Juglans mandshurica* on scatter hoarding by small rodents: using radio telemetry technology

LIU Guoqiang¹, LIU Changqu¹, YI Xianfeng^{1,2,*}

1 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China

2 College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

Abstract: Seed dispersal by food hoarding animals plays an important role in the successful seed-to-seedling transition and tree regeneration of many tree species bearing large-sized seeds. Small rodents, e.g., wood mice, chipmunks, and squirrels have been recognized as crucial seed dispersers in various ecosystems although they consume a large proportion of seeds. Studies have shown that seed traits (e.g., seed size, coat thickness, and nutrition) play important roles in seed dispersal. Moreover, the probability of seed survival and seedling establishment is largely dependent on the foraging behavior of animals in response to different seed traits, eventually determining plant community structure and dynamics. Seed size, one of the key seed traits, largely affects seed dispersal and scatter hoarding by food hoarding animals. However, studies on the impact of seed size on seed dispersal generate different results. In September 2012, we attached small radio transmitters (ATS R-1605) onto the nuts of *Juglans mandshurica* with contrasting seed sizes and tracked seed fate and dispersal distance of each nut with R-1000 receivers, to test the effect of seed size on seed dispersal of large and small seeds in the Dongfanghong Forest Park of Dailing District, Heilongjiang Province in the southern Xiaoxing'an Mountains. Seed

基金项目: 国家自然科学基金(31172101); 教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-12-0693)

收稿日期: 2013-12-29; **网络出版日期:** 2014-11-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yxfeng1975@126.com

dispersers were determined by using infrared digital cameras (Reconyx HyperFire Infrared Digital Game Camera HC600). In total, 45 large and 45 small nuts of *J. mandshurica* were presented to potential seed dispersers, and seed fates were tracked for 10 days after dispersal by small rodents. Our results showed that: 1) There was no significant preference of small rodents for seed selection and caching of large and small nuts of *J. mandshurica*. Small rodents removed all large nuts and 95.6% of small nuts, resulting in similar scatter hoarding rates of the two seed types ($\chi^2=0.045$, $df=1$, $P=0.831$); 2) There was no significant effect of seed size on the dispersal times of large and small seeds ($F=2.710$, $df=1$, $P=0.103$), with large and small seeds being dispersed 1.67 ± 0.10 and 1.91 ± 0.10 times by small rodents, respectively; 3) Large nuts of *J. mandshurica* were more likely to be transported further than small ones during the primary and secondary dispersal by small rodents. Moreover, both net dispersal distance and total dispersal distance of large nuts were higher than those of small nuts. Multiple dispersal processes and patterns of large and small seeds by small rodents were accurately recorded in our study. The radio telemetry technology seems to facilitate accurate evaluation of the effects of seed size on dispersal distances, further supporting the hypothesis that larger seeds are likely to be dispersed further than small ones.

Key Words: Rodent; Radio telemetry technology; *Juglans mandshurica*; seed size/mass; multiple dispersal; dispersal distance

种子特征,如大小、营养成分、种皮厚度等都会对啮齿动物的贮食行为产生影响^[1,2]。目前,国内外关于啮齿动物对不同大小种子的选择和扩散已有较多的研究^[3,4]。肖治术等对五种壳斗科种子的野外研究表明,种子的扩散距离随种子大小的增加而增加^[5]。Brewer 关于林棘鼠(*Heteromys desmarestianus*)对不同大小的星果棕(*Astrocaryum mexicanum*)种子扩散的研究表明,大种子被移动的距离大于小种子^[6]。陈帆等关于华山松(*Pinus armandii*)种子大小对鼠类贮藏行为影响的研究表明:大种子被贮藏的平均距离和最大距离均显著高于小种子^[7]。Jansen 等对长尾刺豚鼠(*Myoprocta acouchy*)分散贮藏大、小苦油楝(*Carapa procera*)种子的研究也有相似的结论^[8]。然而,Vander Wall 对 4 种松籽的研究结果不支持大种子扩散更远的观点^[9]。常罡等在围栏条件下测定小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)对大、小两种栓皮栎种子的贮藏行为差异,结果显示种子大小对扩散距离无显著影响^[10]。由此可见,种子大小对种子扩散距离的影响仍存在一定的不确定性。这种不一致性可能与不同的种子标记方法所导致的种子丢失率有关^[11,12]。

目前,在种子扩散生态学中,植物种子的标记方法主要有塑料牌数字编号标记法、直接观察法,同位素标记法、金属标记法,磁铁标记法和线标法等,但是这些方法都不可避免的遇到一个问题:种子的丢失率。所以,如何降低种子的丢失率是研究中要考虑的重要问题^[11,12]。目前,无线电标记技术被广泛应用于野生动物的迁徙和扩散研究中^[13]。近年来,无线电标记技术在种子扩散的研究中得到应用。Pons 和 Pausas 利用该技术研究了鸟类对西班牙栓皮栎(*Quercus suber*)和冬青栎(*Quercus ilex*)的扩散^[14];Hirsch 等研究了鼠类对棕榈种子(*Astrocaryum standleyanum*)的多次扩散^[15],证实了无线电标记技术对于调查大中型种子的扩散是非常可靠的。然而,国内采用无线电标记方法研究种子扩散还鲜有报道,另外,传统的种子标记方法使得部分种子无法彻底追踪,也影响了种子扩散距离的量化。为此,本实验选用无线电标记方法,追踪每一粒种子的多次扩散过程,进一步验证种子大小对种子扩散距离的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

本研究于 2012 年 9 月在黑龙江省伊春市带岭林业局东方红林场进行^[16]。该林场位于黑龙江省东北部、小兴安岭南坡($128^{\circ}57'16''$ — $129^{\circ}17'50''$ E, $46^{\circ}50'8''$ — $46^{\circ}59'20''$ N),多为缓坡,以低山地为主。最高海拔 1050 m,最低海拔 250m。全年平均气温 1.4°C ,月平均最低气温 -19.4°C ,极端气温 -40°C (1 月上旬),月平均最高气温 20.9°C (7 月),极端气温 37°C 。年 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 2156°C 。年降水量平均为 660 mm,全年无霜期 115 d。

主要优势树种或常见树种为白桦 (*Betula platyphylla*)、胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、红松 (*Pinus koraiensis*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、黄柏 (*Phellodendron amurese*) 和槭树 (*Acer mono*) 等,在树冠下方分布着平榛 (*Corylus heterophylla*)、毛榛 (*Corylus mandshurica*)、五味子 (*Schisandra sphenanthrea*) 和刺五加 (*Eleutherococcus senticosus*) 等构成的灌丛。小型啮齿动物有大林姬鼠 (*Apodemus peninsulae*)、棕背 (*Clethrionomys rufocanus*)、花鼠 (*Tamias sibiricus*) 和红松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 等^[16]。大林姬鼠、棕背 和红松鼠均取食胡桃楸种子^[16,17],但生境破碎化导致松鼠在该地区分布极少。

1.2 实验方法

1.2.1 实验种子和种子标记

胡桃楸 (*J. mandshurica*),隶属于胡桃科 (*Juglandaceae*),胡桃属 (*Juglans*),含有丰富的营养物质,是林内动物和一些鸟类的主要食物^[16,18]。当胡桃楸种子秋季成熟并开始降落到地表后,从地面或树上收集并挑选健康饱满的种子,用游标卡尺和电子天平分别对每个胡桃楸种子的长度、宽度和质量进行测定,选取大、小两类胡桃楸种子各 45 粒用于实验,确保 2 种类型种子大小差异显著(表 1)。在胡桃楸内果皮上打出一个直径约 0.3 mm 的孔,通过小孔用 10 cm 的柔软钢丝系上一个微型无线电发射器 (ATS R-1605,美国)。每个微型无线电发射器有各自唯一频率,可借助无线电接收器 (R-1000,日本) 进行准确定位^[14,15]。微型无线电发射器重量约 0.6 g,不足胡桃楸种子重量的 8%,其栓系方式与标签标记法相同^[16],因而我们推断其对鼠类的搬运影响较小。

表 1 不同大小核桃楸种子的特征

Table 1 Seed traits of large and small nuts of *Juglans mandshurica*

胡桃楸种子特征 Seed traits	平均值 (Mean±SD)		曼-惠特尼秩和检验 Mann-Whitney Test
	大种子 Large nuts (n = 45)	小种子 Small nuts (n = 45)	
长度 Nut length/mm	46.85±2.35	38.50±1.78	P<0.05
宽度 Nut width/mm	31.25±1.53	25.34±0.91	P<0.05
鲜重 Fresh mass/g	12.37±0.77	7.48±0.35	P<0.05

1.2.2 种子的释放和调查

在典型的阔叶混交林内选择 3 个种子释放点,种子释放点相互间隔 200 m 左右,由于受无线电发射器数量的限制,每个种子释放点放置大、小 2 种类型的胡桃楸种子各 15 粒。次日起,每天 8:00—14:00 对种子命运进行调查,记录种子取食和贮藏情况,并统计扩散距离、方位以及扩散次数。由于受无线电发射器寿命的限制,种子命运调查在释放点种子全部被扩散完毕后再调查两次结束,持续时间约为 10 d 左右;每次实验结束后,选取一个新的种子释放点,重复前述实验,共进行 3 次。种子方位和扩散距离分别用指南针 (SR104N,中国) 和激光测距仪 (GLM250VF, BOSCH, 德国) 测得。初级扩散距离是指鼠类首次建立的埋藏点 (初级埋藏点) 与对应种子释放站之间的距离;二次扩散距离是指鼠类改变初级埋藏点后与对应释放站之间的距离,以此类推。扩散总距离定义为:种子被鼠类多次搬运的距离之和,以欧氏距离法计算;扩散净距离定义为:种子的最终贮藏位点与对应释放点之间的距离。我们在种子释放点用红外相机 (Reconyx HyperFire Infrared Digital Game Camera HC600) 连续记录 3 d,调查参与扩散胡桃楸种子的动物组成。

1.3 数据分析

用 SPSS16.0 统计分析软件对有关实验数据进行分析。用 Mann-Whitney 检验来比较大、小两种胡桃楸种子特征之间的差异。用 Chi-square 检验分析大、小核桃楸种子埋藏率之间的差异;用 General linear model 中的 Univariate 分析大、小种子的扩散次数以及扩散距离之间的差异。

2 结果与分析

结果表明:访问种子站的动物主要是大林姬鼠,偶见棕背 ,没有发现花鼠和红松鼠。种子大小不影响鼠

类对胡桃楸种子分散贮藏的偏好,大、小胡桃楸种子的埋藏率接近($\chi^2=0.045$, $df=1$, $P=0.831$),且每个贮藏点都只含有一粒种子。大种子被扩散的平均次数为 1.67 ± 0.10 ,小种子为 1.91 ± 0.10 ,差异不显著($F=2.710$, $df=1$, $P=0.103$)。多次扩散使胡桃楸种子逐渐远离种子释放点,进一步扩大了胡桃楸种子的分布范围(图1)。大种子比小种子的分布范围更广,小种子多分布在距离种子释放点 20 m 左右的范围内,而大种子的贮藏点最远距种子释放点可达到 80 m(图2)。

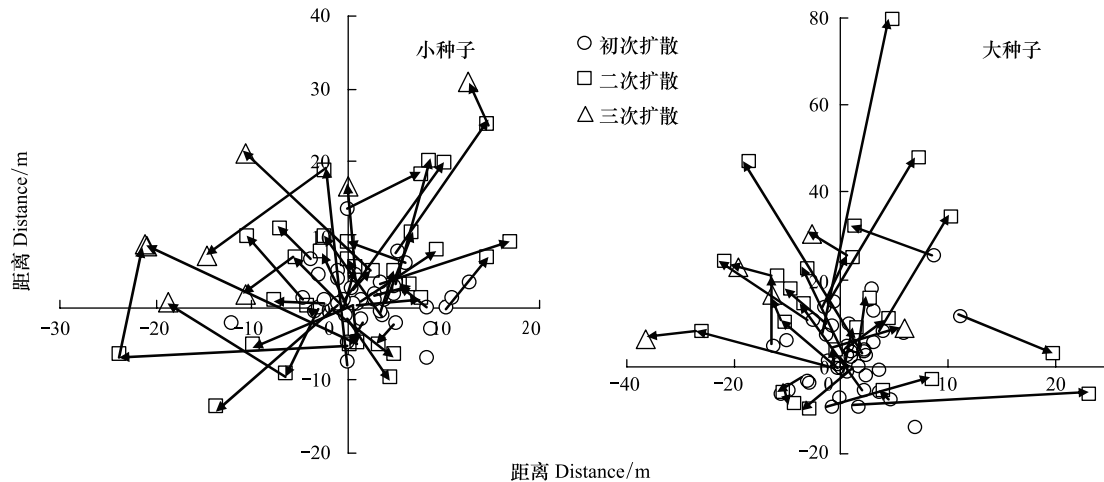


图1 鼠类对3个释放点胡桃楸种子的多次扩散(a:小种子,b:大种子)

Fig.1 Multiple dispersal of *Juglans mandshurica* nuts placed in the three seed stations by small rodents (a: small nuts, b: large nuts)

大种子初次扩散的平均距离为 (9.36 ± 0.97) m,而小种子为 (4.91 ± 0.55) m,二者之间差异极显著($F=16.222$, $df=1$, $P<0.01$)。大种子的第二次扩散平均距离为 (20.69 ± 3.34) m,小种子扩散平均距离是 (9.74 ± 1.12) m,差异极显著($F=12.240$, $df=1$, $P<0.01$)。大、小胡桃楸种子第三次扩散的平均距离分别为 (9.63 ± 1.17) m 和 (14.86 ± 2.33) m,差异不显著($F=2.795$, $df=1$, $P=0.123$)。

胡桃楸小种子的初次、第二次、第三次扩散的平均距离分别是 (4.91 ± 0.55) m、 (9.74 ± 1.12) m、 (14.86 ± 2.33) m,差异极显著($F=16.789$, $df=2$, $P<0.01$);第三次扩散的平均距离显著高于初次($P<0.01$)和第二次($P<0.05$)的平均扩散距离,第二次扩散的平均距离显著高于初次的平均扩散距离($P<0.01$)。大种子初次、第二次、第三次的平均扩散距离分别是 (9.36 ± 0.97) m、 (20.69 ± 3.34) m、 (9.63 ± 1.17) m,差异极显著($F=8.923$, $df=2$, $P<0.01$);大种子的第二次平均扩散距离显著高于初次($P<0.01$)和第三次($P=0.039$)的平均扩散距离,初次和第三次之间则无显著差异($P=0.957$) (图3)。

结果显示:尽管更多的胡桃楸小种子被多次分散贮藏(图3),但大种子分散贮藏后的平均扩散总距离还是大于小种子 (22.03 ± 2.64) m、 (14.70 ± 1.56) m($F=5.840$, $df=1$, $P=0.018$)。大、小胡桃楸种子分散贮藏后的平均净距离分别为 (19.79 ± 2.44) m 和 (11.94 ± 1.02) m,二者之间差异显著($F=9.104$, $df=1$, $P<0.01$)

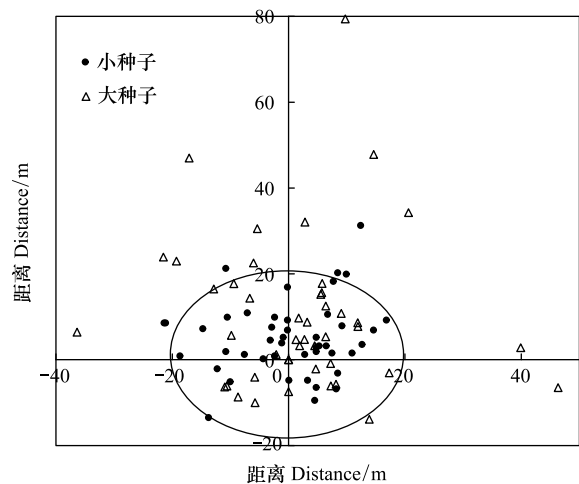


图2 大、小胡桃楸种子贮藏点的最终空间分布(3个释放点的数据)

Fig.2 The spatial distribution of large and small nuts of *Juglans mandshurica* after multiple dispersal by small rodents (Data from 3 seed stations)

(图 4)。

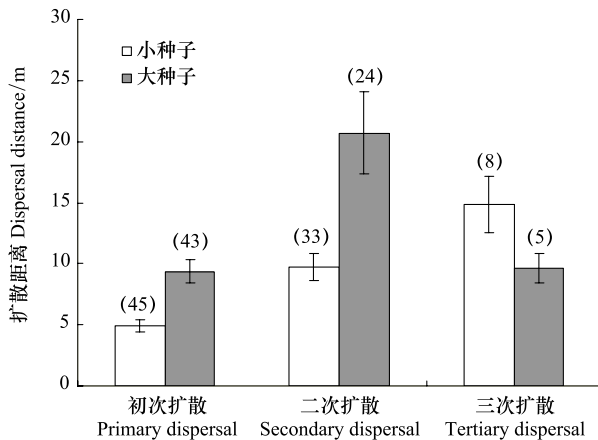


图 3 大、小胡桃楸种子被多次扩散后的平均距离(括号内数字为扩散的胡桃楸个数)

Fig.3 Dispersal distances of *Juglans mandshurica* nuts after multiple dispersal by small rodents (Numbers in parentheses indicate nuts that were dispersed)

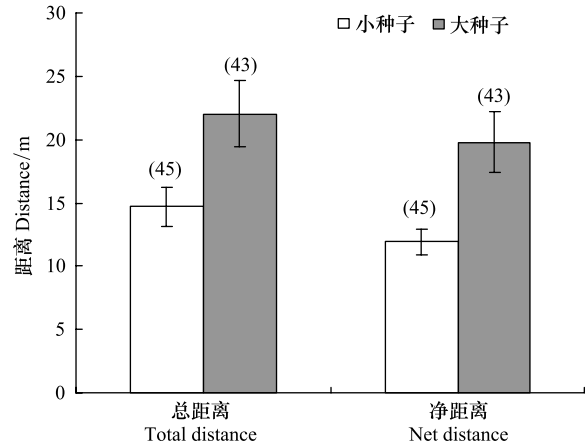


图 4 大、小胡桃楸种子多次扩散后的总距离和净距离(括号内数字为扩散的胡桃楸个数)

Fig.4 The accumulated distances and net distance of large and small nuts of *Juglans mandshurica* after multiple dispersal by small rodents (Numbers in parentheses indicate nuts that were dispersed)

3 讨论

鼠类取食和贮藏食物时,为了权衡贮藏过程中能量的投入和回报^[19],会优先选择贮藏营养价值高的大种子和取食营养价值低的小种子^[20,21]。本研究结果显示,鼠类对胡桃楸大、小种子没有选择偏好,这可能与大、小种子提供相近的营养回报率有关($16.75\% \pm 1.53\%$ 和 $14.34\% \pm 2.10\%$)^[22]。另外,被鼠类扩散的胡桃楸种子都被分散贮藏而非集中贮藏,且没有发现被取食的现象,这可能是由于胡桃楸种皮较厚,增加了鼠类处理种子的时间和潜在的捕食风险^[23]。由此也说明,本地区胡桃楸种子的主要分散贮藏者可能是大林姬鼠,而不是具有较强取食能力的松鼠或仅具有集中贮藏行为的棕背^[22],红外相机记录也支持了我们这一推断。

本研究表明,鼠类对大、小胡桃楸种子的扩散次数不存在显著差异。这可能是由于鼠类自身的大小、搬运、贮藏和处理食物的能力决定了种子的扩散和命运^[24]。当鼠类遇到一个丰富的食物源时,通常会先将这些食物迅速分散并贮藏在食物源附近,以降低其它动物发现种子的概率。然后鼠类通过多次搬运和贮藏,将食物转移到较为安全的贮藏点,从而减少食物的丢失^[25]。本实验表明,鼠类对大、小胡桃楸种子的初次、二次扩散距离都存在显著差异,说明鼠类投入较多的精力用于贮藏和管理营养价值较高的大种子,这进一步说明了大种子的扩散优势^[26]。鼠类在对胡桃楸种子的多次扩散过程中,初次扩散距离较近,而随后的扩散净距离逐渐增加,这种通过多次贮藏来降低贮藏点密度以减少食物损失的策略可用最优密度模型来解释。胡桃楸大种子的扩散净距离和总距离均大于小种子,这一结果支持营养价值高的种子会被啮齿动物搬运更远的假说^[27-31]。

本研究表明,种子大小是影响鼠类对种子多次扩散的一个重要因素。鼠类对种子的多次扩散显著影响种子的空间分布以及后续的幼苗建成和种群更新。另外,由于传统的种子标记方法无法实现对所有目标种子的有效追踪^[32],会对实验结果造成偏差和干扰。本实验在国内首次选用微型无线电标记技术标记植物种子,追踪每个种子的多次扩散过程,克服了其他标记方法种子丢失率较高的缺陷^[14]。需要指出的是,目前微型无线电发射器价格较高(800—1000元),电池使用时间较短。不过,可以通过更换电池的方法延长其使用寿命^[15],重复使用。尽管本研究中标记的种子总量较少,但提高了种子追踪效率,准确评价了每一粒种子的扩散轨迹和模式,结果更加可靠,进一步验证了大种子比小种子扩散的更远的假说^[2]。

致谢:黑龙江带岭区东方红林场提供研究场地,申圳、王光垒等人参与野外调查,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Vander Wall S B. The effects of seed value on the caching behavior of yellow pine chipmunks. *Oikos*, 1995, 74(3): 533-537.
- [2] Xiao Z, Zhang Z, Wang Y. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in a subtropical broad-leaved evergreen forest. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195(1/2): 141-150.
- [3] Theimer T C. Intraspecific variation in seed size affects scatter-hoarding behavior of an Australian tropical rain-forest rodent. *Journal of Tropical Ecology*, 2002, 19(1): 95-98.
- [4] 肖治术, 张知彬. 都江堰林区小型兽类取食林木种子的调查. *兽类学报*, 2004, 24(2): 121-124.
- [5] Xiao Z, Zhang Z, Wang Y. Effect of seed size on dispersal distance in five rodents-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica*, 2005, 28(3): 221-229.
- [6] Brewer S W. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos*, 2001, 92(2): 245-255.
- [7] 陈帆, 陈进. 华山松种子大小对啮齿动物贮藏行为的影响及其时空变化. *动物学研究*, 2011, 32(4): 435-441.
- [8] Jansen P A, Bartholomeus M, Bongers F, Elzinga, J A, Den Ouden, J, Van Wieren S E. The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent // *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation*. Wallingford: CABI Publishing, 2002: 209-225.
- [9] Vander Wall S B. Effects of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents. *Oikos*, 2003, 100(1): 25-34.
- [10] 常罡, 肖治术, 张知彬. 种子大小对小泡巨鼠贮藏行为的影响. *兽类学报*, 2008, 28(1): 37-41.
- [11] 肖治术, 张知彬. 食果动物传播种子的跟踪技术. *生物多样性*, 2003, 11(3): 248-255.
- [12] 肖治术, 张知彬. 金属片标签法: 一种有效追踪鼠类扩散种子的方法. *生态学杂志*, 2006, 25(10): 1292-1295.
- [13] 孙岳, 张雁云. 无线电遥测技术在动物学研究中的应用. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2009, 45(3): 268-274.
- [14] Pons J, Pausas J G. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia*, 2007, 153(4): 903-911.
- [15] Hirsch B T, Kays R, Jansen P A. A telemetric thread tag for tracking seed dispersal by scatter-hoarding rodents. *Plant Ecology*, 2012, 213(6): 933-943.
- [16] 于飞. 林鼠组成对小兴安岭林木种子扩散和命运的影响 [D]. 河南: 河南科技大学, 2011: 1-62.
- [17] 于飞, 牛可坤, 焦广强, 吕浩秋, 易现峰. 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*, 2011, 39(1): 11-13.
- [18] Yi X, Steele M A, Shen Z. Manipulation of walnuts to facilitate opening by the great spotted woodpecker (*Picoides major*): is it tool use? *Animal Cognition*, 2014, 17(1): 157-161.
- [19] Stapanian M A, Smith C C. A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, 1978, 59(5): 884-896.
- [20] Chang G, Xiao Z S, Zhang Z B. Hoarding decisions by Edward's long-tailed rats (*Leopoldamys edwardsi*) and South China field mice (*Apodemus draco*): the responses to seed size and germination schedule in acorns. *Behavioural Processes*, 2009, 82(1): 7-11.
- [21] Jansen P A, Hemerik L, Bongers F. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs*, 2004, 74(4): 369-389.
- [22] Yi X, Yang Y. Scatterhoarding of Manchurian walnut *Juglans mandshurica* by small mammals: response to seed familiarity and seed size. *Acta Theriologica*, 2011, 56(2): 141-147.
- [23] Zhang H, Zhang Z. Endocarp thickness affects seed removal speed by small rodents in a warm-temperate broad-leaved deciduous forest, China. *Acta Oecologica*, 2008, 34(3): 285-293.
- [24] Levey D J. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivorous. *The American Naturalist*, 1987, 129(4): 471-485.
- [25] Jenkins S H, Peters R A. Spatial patterns of food storage by Merriam's kangaroo rats. *Behavioral Ecology*, 1992, 3(1): 60-65.
- [26] 于飞, 史晓晓, 易现峰, 王得祥. 蒙古栎种子相对丰富度对小兴安岭 5 种木本植物种子扩散的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1531-1535.
- [27] Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J. Density dependence and magpie food hoarding. *Journal of Animal Ecology*, 1986, 55(1): 111-121.
- [28] Jenkins S H, Rothstein A, Green W C H. Food hoarding by Merriam's kangaroo rats: a test of alternative hypotheses. *Ecology*, 1995, 76(8): 2470-2481.
- [29] Stapanian M A, Smith C C. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, 1984, 65(5): 1387-1396.
- [30] Vander Wall S B. Secondary dispersal of Jeffrey pine seeds by rodent scatter hoarders: the roles of pilfering, recaching, and a variable environment// Douglas J. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation*. Wallingford: CABI Publishing, 2002: 193-208.
- [31] Zhang H, Chen Y, Zhang Z. Differences of dispersal fitness of large and small acorns of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) before and after seed caching by small rodents in a warm temperate forest, China. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(3/4): 1243-1250.
- [32] 常罡. 鼠类扩散种子的几种标签标记法的比较. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 684-688.