

啮齿动物对植物种子的多次贮藏*

肖治术 张知彬** 路纪琪 程瑾瑞

(中国科学院动物研究所农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要: 啮齿动物对种子的多次搬运和贮藏是极为复杂的行为过程, 既是对自己贮藏物进行管理、防御竞争者盗食的一种策略, 也是盗食其它个体贮藏物的一种食物利用方式。此外, 啮齿动物多次贮藏种子的过程实际上也是植物种子的多阶段扩散过程, 因而对植物更新产生重要影响。本文综述了啮齿动物对植物种子多次贮藏的研究进展, 分析了多次贮藏种子的原因, 并从啮齿动物与植物的相互关系上探讨其生态学意义。

关键词: 啮齿动物; 种子多次贮藏; 贮藏物管理; 盗食; 种子扩散; 植物更新

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)02-94-06

Repeated Caching of Plant Seeds by Small Rodents

XIAO Zhi-Shu ZHANG Zhi-Bin LU Ji-Qi CHENG Jin-Rui

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects & Rodents in Agriculture,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: Repeated transportation and caching (i.e., recaching) of seeds by rodents is a very complicated behavior, which may be a strategy for them to manage their own caches and to defend the pilferage, and which may also be a method to pilfer the caches made by other individuals. Moreover, the process of repeated caching is indeed the multistage dispersal of plant seeds, which may play a vital role in plant regeneration. However, little is known about the ecological implications of seed recaching by small rodents and its consequences. This paper reviews the process of seed recaching by rodents, analyses the causes, and discusses the ecological significance from the viewpoint of both rodents and plants.

Key words: Rodents; Seed recaching; Cache management; Pilferage; Seed dispersal; Plant regeneration

许多啮齿动物分散贮藏 (scatter-hoarding) 植物种子 and 果实^[1,2], 而其大部分常在数天或数周后消失^[3-5]。一些研究认为这些种子最后被动物取食了, 但近来的证据则表明, 从初始贮藏点消失的种子可能被啮齿动物反复贮藏^[6-9]。这种贮藏行为也见于鸟类^[10] 和蚁类^[11]。种子的多次搬运和贮藏对动物和植物都会产生重要影响。对动物而言, 种子的反复贮藏意味着动物对贮藏点的管理或竞争者的偷盗行为, 因此, 需要了解多次贮藏对贮藏者和竞争者的食物供应以及对贮藏物防御机制的影响。对植物而言, 多次贮藏意味着种子的多阶段扩散, 需要了解多阶段扩散对种子命运、贮藏点大小、扩散距离以及种子沉积 (seed deposition) 的微生物等的影响。本文综述了啮齿动物对种子多次贮藏的

研究进展, 分析其多次贮藏种子的原因和后果, 并从啮齿动物与植物的相互关系上探讨了其生态学意义。

1 对种子的多次贮藏

已贮藏的种子在被贮藏者或竞争者重新发现后, 会被搬运到一个新的地点贮藏起来。如此可发生数次

* 国家重点基础规划项目 (No. G2000046802), 中科院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-SW-105; KSCX2-SW-103);

** 通讯作者, E-mail: zhangzb@panda.ioz.ac.cn;

第一作者介绍 肖治术, 男, 31岁, 博士, 助理研究员; 主要从事动物生态学、生态系统功能等研究。

收稿日期: 2003-05-16, 修回日期: 2004-01-05

搬运和贮藏,直至种子被取食或萌发。动物对种子进行数次搬运和贮藏的活动被称为多次贮藏(recaching)^[9]。在啮齿动物贮藏行为的早期观察中,Cahalane 发现黑松鼠(*Sciurus niger rufiventer*)将坚果从标记的贮藏点搬到了新的贮藏点^[12]。1986年,Price和Jenkins提出了一个啮齿动物多次贮藏种子的种子命运途径模式^[13],描述了啮齿动物对种子命运及幼苗建成的影响。目前,已有不少实验室和田间观察证实了啮

齿动物多次贮藏种子的现象^[8,9,14-18]。需要特别指出的是,发现啮齿动物多次贮藏种子的现象离不开种子标记方法的改进和发展。先前的研究^[2,5,19]的标记方法不能识别每粒种子,因而不能确定种子是否发生多次贮藏。目前一些研究采用了数字编号的标记种子方法^[7,9,20,21],能够识别每个种子的来源和去向,从而准确地获得种子扩散、种子贮藏和相关的的环境信息等。

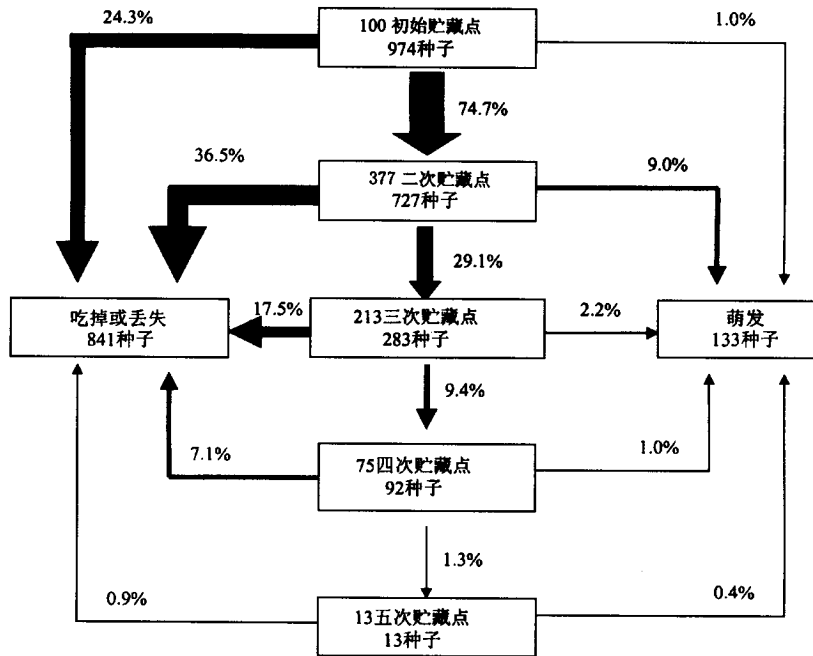


图1 黄松花鼠(*Tamias amoenus*)对约弗松(*Pinus jeffreyi*)种子的多次贮藏^[9]

箭头的宽度与通过某一路径的种子数成比例;图中各级贮藏点前的数字为找到贮藏点的数量

Vander Wall和Joyner^[9]用放射性的钪-46和数字编号标记方法研究了黄松花鼠(*T. amoenus*)对约弗松(*Pinus jeffreyi*)种子多次贮藏的过程。他们标记了1000粒约弗松种子,以这些种子建立彼此相隔2m的100个初始贮藏点(primary caches),且每个贮藏点内含10粒种子。然后,他们用便携式Eberline ASP-1计数器和SPA-3探测器(Eberline, Santa Fe, New Mexico)调查初始贮藏点和新发生的贮藏点。结果表明,部分约弗松种子被反复搬运和贮藏达四次之多(图1)。作者在都江堰林场的研究也表明,鼠类对油茶和一些壳斗科种子也进行了数次搬运和贮藏*。

2 多次贮藏的原因

啮齿动物贮藏种子的过程极为复杂,一些研究对

啮齿动物多次贮藏种子的动机提出了一些假说和推测。其中比较有说服力的假说有快速隔离假说(rapid sequestering)、反馈假说(feedback)、记忆假说(memory)和盗食假说(pilfering or robbery)等。

快速隔离假说认为,多次贮藏是贮藏者在食物丰富时减少竞争的一种策略。快速隔离假说最初用于解释动物分散贮藏食物的原因^[22]。在遇到一个丰富的、临时性食物源时,动物会将这些食物迅速分散,并贮藏在食物源周围,以防止其它动物对其利用。然后,贮藏者通过多次搬运和贮藏来降低食物源周围的食物密度,从而减少食物的丢失^[16]。这种通过多次贮藏来降低贮藏点密度并减少损失的策略可用Stapanian and

* 肖治术,都江堰地区小型兽类对森林种子命运及森林更新的影响,北京:中国科学院动物研究所博士论文,2003(后同)

Smith^[23,24] 和 Clarkson 等^[25] 的最优密度模型来解释^[17,26]。快速隔离假说预测食物初始搬运距离较近,而随后的搬运距离较远。对梅氏更格卢鼠 (*Dipodomys merriami*)^[16] 和灰噪鸦 (*Perisoreus canadensis*)^[27] 等的研究支持这一预测。鼠类对油茶种子的扩散实验表明,油茶种子到种子源的距离从初始贮藏点到随后的二次和三次贮藏点的距离逐渐增加*,与黄松花鼠等啮齿动物搬运和贮藏约弗松种子的结果^[9] 非常类似。啮齿动物可能主要通过增加与食物源的距离来降低食物密度,因为食物密度在远离食物源的地点可能很低。

反馈假说,主要用来解释灌丛鸦 (*Aphelocoma coerulescens*) 进行贮藏管理的机制^[10]。贮藏者常常依赖所贮存的食物度过食物短缺的时期。对食物条件的反馈有利于贮藏者的存活^[10]。然而,这很难解释啮齿动物多次贮藏种子的现象^[26]。首先,贮藏者在土壤浅表的种子通常不易腐败变质。其次,啮齿动物能够及时利用其贮藏的种子,不需对其贮藏的种子进行反复检查。

记忆假说认为,啮齿动物和其它动物一样,需要移动贮藏物来提高对贮藏位置的记忆。已有研究发现,空间记忆是许多啮齿动物^[28-30] 和鸟类^[31-33] 找回它们自己贮藏物的重要方式。同时,研究也表明,啮齿动物的记忆只能维持较短的时间^[28-30]。多次访问贮藏点将有助于提高它们的记忆。Vander Wall^[26] 则认为,啮齿动物通过直接访问贮藏位置就足以维持它们的记忆。

盗食假说认为,竞争者(同种或异种)对其它个体贮藏物的盗食是种子被反复搬运和贮藏的一个更有说服力的原因^[26]。尽管贮藏者对贮藏点的记忆使其在找到自己的贮藏物时优于其它个体,但许多啮齿动物都能利用嗅觉和随机挖掘来发现被埋藏的食物^[1]。因此,盗食其它个体的贮藏物可能是啮齿动物获得食物的一种重要方式。如果动物对食物源的快速隔离减少了竞争者对食物源的利用,那么贮藏物密集在食物源周围则可能增加食物被盜食的概率。在这种情况下,动物很容易遇到其它个体的贮藏物,那么它们将会挖掘这些贮藏物,然后将其转移到新的地点,因而也获得了对新贮藏点的记忆。如果这种情况能够发生,贮藏者将反复盜食彼此的贮藏物,从而产生了种子的多阶段扩散(图1)。研究表明,贮藏食物遭到盜食是极为普遍的^[15,34],但直接证据多来源于啮齿动物对人工贮藏物的搬运和贮藏^[23,35,36]。为了防止其它个体对贮藏物的盜食,贮藏者对自己的贮藏物进行保护和管理是必要的^[37]。

其它因素,如种子和果实的数量和质量^[10,38],贮藏者或竞争者的种类和数量,贮藏者或竞争者的领域行

为^[15],贮藏者的家区(特别是洞穴或巢)与食物源的距离^[17,18,39]等,也会影响贮藏者对种子的多次贮藏。Vander Wall^[38] 认为,在种子丰年,啮齿动物对种子的再次贮藏和消耗可能减少或增加种子的存活。

3 多次贮藏对啮齿动物的影响

以往的研究很少考虑种子的多次贮藏对贮藏者所产生的影响。因为研究者往往难于确定贮藏者自己或盜食者对所贮藏种子进行了再次搬运及贮藏。但是有两种情况是肯定存在的。首先,从贮藏者自身的利益来看,贮藏者应有一些技巧和能力来减少贮藏物的损失。例如,通过一定的贮藏策略,如对资源的快速隔离和随后的再次贮藏等,贮藏者能够确保自己对贮藏物的控制和利用。其次,竞争者是客观存在的。在资源有限的情况下,竞争者也同样发展了盜食其它个体贮藏物的能力。啮齿动物能够通过高度发达的嗅觉和随机挖掘来找到其它动物所贮藏的食物^[1,40]。啮齿动物可能破坏 80% 由星鸦 (*Nucifraga caryocatactes*) 所做的偃松 (*Pinus pumila*) 种子贮藏点^[1]。人工贮藏物遭到啮齿动物的盜食也证明这一点^[35,36]。

从经济学的角度来看,贮藏者自己或盜食者多次贮藏种子的意义是相同的——获得对有限资源的控制和利用,但是它们各自获得的利益是有差别的。一方面,贮藏者比竞争者更了解自己的贮藏点(位置和分布等),因此它们更容易找到这些贮藏点,并获得最大的利益。贮藏者对种子的再次贮藏能将贮藏物转移至较为安全的地点(地下洞穴或巢),或使食物源周围贮藏物的密度降低以减少贮藏物的丢失,但再次贮藏以及对新贮藏点的记忆、管理和重新挖掘会使贮藏物的成本逐渐增加。另一方面,由于缺乏对其它个体贮藏物的了解,竞争者或盜食者在找到这些贮藏物时所投入的成本应高于贮藏者。尽管盜食其它个体的贮藏点能够使盜食者获得一定的回报,但是将食物再次贮藏可能使这种回报的价值降低。因为竞争者同样需要对食物进行再次贮藏,并对新贮藏点进行记忆以利于重新找回等做进一步的投资,而且贮藏物也可能遭到其它个体的盜食。

在许多情况下,动物所贮藏的种子可能既包括自己直接贮藏的部分,也包括通过盜食其它动物贮藏物后再次贮藏的部分。但不管怎样,种子的多次贮藏改变了食物的时空分布,对以种子为食的啮齿动物和其它动物的种群动态、群落结构都会产生很大的影响。这也是今后研究的一个重要方向。

4 多次贮藏对植物更新的影响

对植物而言,啮齿动物对种子的多次搬运和贮藏就是多阶段的种子扩散过程,二者关系极为密切。多次贮藏对植物更新的影响表现在以下四个方面:种子命运、贮藏点大小、扩散距离以及种子沉积的微生境等。

4.1 种子命运 啮齿动物对种子命运的影响主要包括取食、再次贮藏以及多次贮藏后种子的命运等。100 个人工约弗松种子贮藏点经过黄松花鼠的多次搬运和贮藏后,大部分种子被吃掉(15.3%)或丢失(71.1%),但在各级贮藏点内仍有少部分种子(13.6%)最后逃脱啮齿动物的取食而在次年春季萌发^[9]。丢失的种子可能被啮齿动物搬运到了地下洞穴等地方集中贮藏,并被吃掉,因此这部分种子对植物更新没有意义^[9]。但如果这些丢失的种子被搬运到了较远的地方,并存活到萌发、生成幼苗,则可能增加植物的适合度^[7]。

4.2 贮藏点大小 在每个贮藏点内种子的数量,即贮藏点大小(cache size)从初始贮藏点到随后的贮藏点逐渐减少^[9]。在这一过程中,一些大的贮藏点被分割成几个小的贮藏点,从而产生更多的潜在幼苗建成地点。约弗松种子从初始贮藏点内的 974 粒种子减少到最后的 133 粒种子,约减少 86%,而贮藏点的数量从最初的 100 个减少到 84 个产生幼苗的地点,仅减少 16%^[9]。在油茶种子的扩散实验中,在 18 个种子点释放了 720 粒种子,在春季的最后一次调查中发现仍有 18 个贮藏点存活了 24 粒萌发的种子,种子和贮藏点的数量分别下降了 96.7% 和 0%^{*}。此外,在较小的贮藏点建成的幼苗竞争压力也较小,有利于幼苗的进一步存活^[41]。

4.3 扩散距离 多次贮藏使种子进一步远离母树或种子释放的地点,也使贮藏点之间的距离逐渐增加,并使贮藏点的分布更均匀^{[9]*}。啮齿动物扩散种子的距离常不足 100 m^[19,21,42]。但啮齿动物的多次贮藏能够进一步扩大种子的分布范围^[9,17]。这将有利于改变种群内种子域(seed shadow)的大小,并增加种子存活。

4.4 种子沉积的微生境 由于啮齿动物的贮藏位置并非固定不变,因此种子沉积的微生境也处于变化之中,并受啮齿动物生境选择的影响。由于受到捕食风险的压力或其它原因,啮齿动物通常倾向于选择较为安全的灌丛觅食或贮藏种子。黄松花鼠将大部分种子贮藏于灌丛下,并随贮藏点的次序而逐渐变化:48.2% 的二次贮藏点位于灌丛下或其边缘,反之从三次贮藏点到五次贮藏点有 64.6% 位于灌丛下或其边缘^[9]。都江堰林区鼠类贮藏的油茶种子也从初始贮藏点到三次贮藏

点逐渐向灌丛下或其边缘集中^{*};东灵山啮齿动物所贮藏的辽东栎种子也多发生在灌丛下^[43]。啮齿动物的多次贮藏使种子向灌丛集中可能影响种子的萌发以及幼苗的生长和存活。这需要进一步验证。

5 研究展望

综上所述,啮齿动物和其它动物对种子的多次贮藏是极为复杂的行为过程,既是对自己贮藏点进行管理、防御竞争者盗食的一种策略,也是盗食其它个体贮藏物的一种食物利用方式。在被取食或萌发前,许多种子可能经历了数次搬运和贮藏,并且部分种子能够在各级贮藏点萌发,并产生幼苗。这种多阶段的种子扩散过程可能非常普遍,并与动物的贮藏行为一起产生了进化性的相互作用。然而,目前的研究还远没有认识到贮藏者的多次贮藏所产生的生态学意义及其后果。

可从以下几个方面开展对啮齿动物多次贮藏种子的行为和生态学研究:(1)确定同一生态背景和不同生态背景下不同啮齿动物贮藏种子的行为差异;(2)竞争、捕食和其它环境因素对啮齿动物贮藏行为的影响;(3)种子的质量和数量对啮齿动物贮藏行为的影响;(4)植物种子与啮齿动物之间行为和特征的进化及适应关系。深入研究动物的贮藏行为与植物种子之间的相互关系,一方面有助于理解啮齿动物和其它动物之间在种内或种间的相互作用,以及它们共存和竞争的机制,另一方面有助于理解种子的多阶段扩散过程对植物更新的影响以及动植物间的协同进化关系。

参 考 文 献

- [1] Vander Wall S B. Food hoarding in animals. Univ. of Chicago Press, 1990.
- [2] 蒋志刚. 动物贮食行为及其生态学意义. 动物学杂志, 1996, 31(3): 47 ~ 49
- [3] Abbott H G, Quink T F. Ecology of eastern white pine seed caches made by small forest mammals. *Ecology*, 1970, 51: 271 ~ 278.
- [4] Jensen T S. Seed-predator interactions of European beech (*Fagus sylvatica*) and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, 1985, 44: 149 ~ 156.
- [5] Longland W S, Clements C. Use of fluorescent pigments in studies of seed caching by rodents. *Journal of Mammalogy*, 1995, 76: 1 260 ~ 1 266.
- [6] Hoshizaki K, Humle P E. Mast seeding and predator-mediated indirect interactions in a forest community: Evidence from post-dispersal fate of rodent-generated caches. In: Levey D, Silva

- W R, Galetti M, eds. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. CABI, Publishing, Wallingford, 2002, 227 ~ 239.
- [7] Jansen P A, Bartholomeus M, Bongers F, *et al.* The role of seed size in dispersal by a scatterhoarding rodent. In: Levey D, Silva W R, Galetti M, eds. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. CABI, Publishing, Wallingford, 2002, 209 ~ 225.
- [8] Vander Wall S B. Dynamics of yellow pine chipmunk (*Tamias amoenus*) seed caches: underground traffic in bitterbrush seeds. *Écoscience*, 1995, 2: 261 ~ 266.
- [9] Vander Wall S B, Joyner J W. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*, 1998, 76: 154 ~ 162.
- [10] DeGange A R, Fitzpat J W, Layne J N, *et al.* Acorn harvesting by Florida scrub jays. *Ecology*, 1989, 70: 348 ~ 356.
- [11] Hughes L, Westoby M. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, 1992, 73: 1 285 ~ 1 299.
- [12] Cahalane V H. Caching and recovery of food by the western fox squirrel. *Journal of Wildlife Management*, 1942, 6: 338 ~ 352.
- [13] Price M V, Jenkins S H. Rodents as seeds consumers and dispersers. In: Murray D R, ed. Seed dispersal. Sydney, Australia: Academic Press, 1986, 191 ~ 235.
- [14] Vander Wall S B. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellowpine chipmunks. *Ecology*, 1994, 75: 1 911 ~ 1 926.
- [15] Clarke M F, Kramer D L. The placement, recovery, and loss of scatter hoards by eastern chipmunks *Tamias striatus*. *Behavioral Ecology*, 1994, 5: 353 ~ 361.
- [16] Jenkins S H, Peters R A. Spatial patterns of food storage by Merriam's kangaroo rats. *Behavioral Ecology*, 1992, 3: 60 ~ 65.
- [17] Jenkins S H, Rothstein A, Green W C H. Food hoarding by Merriam's kangaroo rats: a test of alternative hypotheses. *Ecology*, 1995, 76: 2 470 ~ 2 481.
- [18] Daly M, Jacob L F, Wilson M I, *et al.* Scatter-hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. *Behavioral Ecology*, 1992, 3: 102 ~ 111.
- [19] Sork V L. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, 1984, 65: 1 020 ~ 1 022.
- [20] Iida S. Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio*, 1996, 124: 39 ~ 43.
- [21] Zhang Z B, Wang F S. Effect of rodents on seed dispersal and survival of wild apricot (*Prunus armeniaca*). *Acta Ecological Sinica*, 2001, 21: 839 ~ 845.
- [22] Hart E B. Food preferences of the cliff chipmunk, *Eutamias dorsalis*, in northern Utah. *Great Basin Naturalist*, 1971, 31: 182 ~ 188.
- [23] Stapanian M A, Smith C C. A model for seed scatterhoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, 1978, 59: 884 ~ 898.
- [24] Stapanian M A, Smith C C. Density-dependent survival of scatter-hoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, 1984, 65: 1 387 ~ 1 396.
- [25] Clarkson K, Eden S F, Sutherland W J. Density-dependence and magpie food hoarding. *Journal of Animal Ecology*, 1986, 55: 111 ~ 121.
- [26] Vander Wall S B. Secondary dispersal of Jeffrey pine seeds by rodent scatter hoarders: the roles of pilfering, recaching, and a variable environment. In: Levey D, Silva W R, Galetti M, eds. Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. Wallingford: CABI, 2002a, 193 ~ 208.
- [27] Waite T A, Reeve J D. Source-use decisions by hoarding gray jays: effects of local cache density and food value. *Journal of Avian Biology*, 1995, 26: 59 ~ 66.
- [28] Jacobs L F. Memory for cache locations in Merriam's kangaroo rats. *Animal Behavior*, 1992, 43: 585 ~ 593.
- [29] Jacobs L F, Liman E R. Grey squirrels remember the locations of buried nuts. *Animal Behavior*, 1991, 41: 103 ~ 110.
- [30] Vander Wall S B. Mechanisms of cache recovery in yellow chipmunks. *Animal Behavior*, 1991, 41: 851 ~ 863.
- [31] Kamil A C, Balda R P. Cache recovery and spatial memory in Clark's nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Proceeding*, 1985, 11: 95 ~ 111.
- [32] Sherry D F, Jacobs L F, Gaulin S J C. Spatial memory and adaptive specialization of the hippocampus. *Trends in Neurosciences*, 1992, 15: 198 ~ 303.
- [33] Vander Wall S B. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Animal Behavior*, 1982, 30: 84 ~ 94.
- [34] Preston S D, Jacobs L F. Conspecific pilferage but not presence affects Merriam's kangaroo rat cache strategy. *Behavioral Ecology*, 2001, 12: 517 ~ 523.
- [35] Vander Wall S B, Peterson E. Associative learning and the use of cache markers by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*). *Southwestern Naturalist*, 1996, 41: 88 ~ 90.
- [36] Vander Wall S B. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology*, 1998, 79: 233 ~ 241.

- [37] 蒋志刚. 动物保护食物贮藏的行为策略. 动物学杂志, 1996, **31**(5): 52 ~ 55.
- [38] Vander Wall S B. Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology*, 2002b, **83**: 3 508 ~ 3 516.
- [39] Kraus B. A test of the optimal density model for seed scatterhoarding. *Ecology*, 1983, 1983, **64**: 608 ~ 610.
- [40] 蒋志刚. 动物怎样找回贮藏的食物. 动物学杂志, 1996, **31**(6): 4 ~ 7.
- [41] Vander Wall S B. Establishment of Jeffrey pine seedlings from animal caches. *Western Journal of Applied Forest*, 1992b, **7**: 14 ~ 20.
- [42] Vander Wall S B. Dispersal of singleleaf piñon pine (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents. *Journal of Mammalogy*, 1997, **78**: 181 ~ 191.
- [43] Li H J, Zhang Z B. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *Forest Ecology and Management*, 2003, **176**: 387 ~ 396.