食果动物传播种子的跟踪技术

肖治术 张知彬*

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

摘要: 研究食果动物传播种子的主要问题之一是难以跟踪种子命运和估计种子域。到目前为止,已有不少方法用于研究食果动物与种子扩散和种子命运的关系,如直接观察法、同位素标记法、金属标记法、磁铁标记法、荧光染料法、微粒体标记法、线标法和遗传技术等。近年来,一些研究将数字编号用于种子标记,并已成为发展的主流。本文综述了以往跟踪种子命运和估计种子域的一些重要方法,并讨论了它们各自的优缺点及其应用。

关键词: 食果动物 种子扩散 种子命运 数字编号

中图分类号: Q948.12+2.6 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2003)03-0248-08

How to trace seeds and fruits dispersed by frugivorous animals : a review

XIAO Zhi-Shu , ZHANG Zhi-Bin *

State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects & Rodents in Agriculture , Institute of Zoology , Chinese Academy of Sciences , Beijing 100080

Abstract : One of the most important obstacles to studying seed dispersal by frugivorous animals is the difficulty in tracking seed fates and estimating seed shadows. So far , many tracing techniques have been applied to study the relationships between frugivorous animals and seed dispersal and seed fates , e. g. direct observation , radioisotope labeling , metal or magnet tagging , fluorescent powders or microspheres , line-marked method , and genetic techniques. More recently , there is a preference for tracing techniques using numbered codes to label seeds and fruits. The present paper reviews some important techniques for tracing seed fates and estimating seed shadows influenced by frugivorous animals , and discusses their advantages , disadvantages and applications.

Key words : frugivorous animals , seed dispersal , seed fates , numbered codes

植物生产的种子或果实并不都能直接在母树下或其附近存活、萌发,并成功建成,相当一部分种子和果实通过食果动物(如脊椎动物和蚁类等)的取食、搬运和贮藏等活动,被扩散到了远离母树的地点。其中少数种子沉积到适宜的地点,最终逃脱了动物捕食和其他危险因素而成功萌发和建成幼苗,实现种群更新。食果动物传播种子和果实的研究历来受到生态学家们的重视(Howe & Smallwood, 1982; Vander Wall, 1990; Howe & Miriti, 2000; Wang & Smith, 2002),但由于种子扩散过程的复杂性,在时间和空间上确定种子命运的难度很大(Chambers & MacMahon, 1994; Vander Wall, 1994;

Levey & Sargent, 2000),而跟踪技术的局限性也制约了人们对种子命运及其传播途径的了解。到目前为止,已有不少跟踪技术用于记录食果动物对种子命运及种子散布途径的影响(表1,表2)。近年来,一些研究将数字编号方式应用于种子标记,并已成为发展的主流。这些方法的运用加深了人们对食果动物传播种子和果实的认识,从而推动了种子扩散生态学、植物更新生态学和其他相关学科的进一步发展。下面就以往研究食果动物传播种子和果实的一些主要方法作简要介绍,并讨论它们各自的优缺点及其应用。

基金项目:国家重点基础研究发展规划项目(G2000046802)和中科院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-105 和 KSCX2-SW-103)

收稿日期:2003-01-03;接受日期:2003-03-10

作者简介:肖治术,男,1972年出生,在读博士,主要从事动物生态学、生态系统功能等研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangzb@panda.ioz.ac.cn

1 直接观察法(direct observation)

直接观察法 ,即用肉眼、望远镜、夜视镜(配合无线电技术 ,见 Daly *et al.* ,1992)或摄像机等直接观察目标动物取食、收集、搬运和贮藏种子和果实。白天活动的食果鸟类(Herrera *et al.* ,1994 ;Wenny

& Levey ,1998 ;Jordano & Schupp ,2000)、灵长类 (Kaplin & Lambert ,2002 ;Lambert ,2002)、蚁类 (Hughes & Westoby ,1992 ;Böhning-Gaese *et al.* ,1999)以及许多日出性啮齿动物(Cahalane ,1942 ;Thompson & Thompson ,1980)等通常是直接观察的理想对象。夜视镜和全息摄像机的应用 ,有助于获

表1 各类种子标记法的优缺点及其应用
Table 1 Advantages ,disadvantages and applications of some seed-labeled methods

种子标记法 Seed-marked method	优点 Advantage	局限性 Limitation	种子类型 Seed type	动物种类及文献来源 Animal species and references
直接观察法 Direct observation	简单有效、成本低廉、应用广泛 ,对日出性动物观察十分有效 Very simple and inexpensive , widely used and especially suitable for observing diurnal animals	耗时、劳动强度大、受环境限制 Time- and labor- consuming , and restricted by environments	几乎所有动物取食的种子和果实 Nearly all seeds and fruits that can be eaten by animals	食果鸟类(Herrera <i>et al.</i> ,1994 ;Jordano & Schupp ,2000)、灵长类(Kaplin & Lambert ,2002 ;Lambert ,2002)、蚁类 (Hughes & Westoby ,1992 ;Böhning-Gaese <i>et al.</i> ,1999)以及小型啮齿动物(Cahalane ,1942 ;Stapanian & Smith 1978 ,1984 ;Thompson & Thompson ,1980) Frugivorous birds , primates , ants , and small rodents
同位素标记法 Radioisotope-labeled method	效率高 ,应用广泛 ,能同时标记足够的种子样本 Very effective , widely used to mark large samples of seeds	放射性同位素的安全性和环境污染 Safety of radioisotope and environmental pollution	可用于小种子或果实 Small seeds or fruits (e. g. <i>Pinus</i> spp.)	小型啮齿动物 Small rodents (Abbott ,1961 ;Radvanyi ,1966 ;Abbott & Quink ,1970 ;Abbott & Quink ,1970 ;Jensen ,1985 ;Jensen & Nielsen ,1986 ;Vander Wall ,1992 ,1993 ,1994 ,1995a ,1995b ,1997 ;Vander Wall & Joyner ,1998)
金属标记法 Metal-tagged method 磁铁标记法 Magnet-tagged method	易操作 ,发现率高 Easy to operate and high discovery rate	成本高 ,对种子造成伤害 Expensive and damage to seeds	大种子和果实 Large seeds and fruits (e. g. <i>Quercus rubra</i> ; <i>Astrocaryum alatum</i> ; <i>Bactris gasipaes</i>)	小型啮齿动物 Small rodents (Sork ,1984) 小型啮齿动物 Small rodents (Alverson & Diaz ,1988 ;Iida ,1996)
荧光染料法 Fluorescent-pigment method	成本低廉 ,能详细了解动物的活动路径 Inexpensive , and detailed records of paths by animals	应用不广 Not widely used	小种子 Small seeds (e. g. <i>Oryzopsis hymenoides</i>)	小型啮齿动物 Small rodents (Longland & Clements ,1995)
微粒体标记法 Microsphere-marked method	能够通过动物的排泄物了解种子的来源 Trace seed sources by searching for fecal material of animals	田间效果不理想 Not powerful in the field	含小种子的果实 Fruits with small seeds	食果鸟类 (Levey & Sargent ,2000) Frugivorous birds
线标法 Line-marked method	简单有效、成本低廉 ,应用广泛 ,能标记大量的种子样本 Very simple and effective , inexpensive , and widely used to mark large samples of seeds	对种子有部分损伤 Part damage to seeds	大种子和果实 Large seeds and fruits	小型啮齿动物 (Forget ,1990 ,1991 ;Theimer ,2001 ;Wenny ,1999 ;Zhang & Wang ,2001) Small rodents
遗传技术 Genetic techniques	可以了解长距离的种子扩散事件 Finding long-distance seed dispersal events	费用高且需专业技术 Expensive and requiring professional techniques	几乎所有的种子和果实、幼苗 Nearly all seeds , fruits and seedlings	Dow & Ashley ,1996 ;Schnabel <i>et al.</i> ,1998 ;Godoy & Jordano ,2001

得一些夜行性动物如梅氏更格卢鼠(*Dipodomys merriami*)(Daly *et al.* , 1992)和多种热带啮齿动物(Jansen *et al.* , 2002)对种子和果实取食和搬运的直接资料和数据。通过直接观察,可以了解具体的目标动物(如鸟类)的种类、处理种子或果实的行为方式,同时能够了解目标动物搬运种子的距离、收集和贮藏种子的数量以及贮藏点的生境或微生境(Kawamichi , 1980 ;Wenny , 1999 ;Jadono & Schupp , 2000)。然而,这种方法要求观察者有识别动物种类的经验 and 全神贯注的观察,因而比较耗时、劳动强度大(李宏俊, 张知彬, 2000 ;Longland & Clements , 1995 ;Levey & Sargent , 2000),而且由于受目视距离的限制,观察范围往往仅限于目标动物容易被观察到的位置,很难记录到长距离的种子散布事件。此外,夜视镜和摄像机等仪器的成本较高。

2 同位素标记法(radioisotope-labeled method)

同位素标记法,即用含放射性同位素的盐溶液浸泡种子,然后用放射性探测器(如GM-探测器)(Jensen & Nielsen , 1986)、盖格尔计数器和SPA-3 探测器(Vander Wall & Joyner , 1998)搜索那些被动物贮藏或取食的种子或种子残片,是目前定量研究种子命运的一种比较有效的方法。常用于标记种子的放射性同位素有钷-46 (半衰期 84.5 天)(Abbott & Quink , 1970 ;Vander Wall , 1992)、铯-134 (半衰期 2.1 年)和碘-131 (半衰期 8.5 年)(Jensen & Nielsen , 1986)。Lawrence & Rediske (1959)用同位素钷-46 来标记播种的美国花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)种子,以此来了解小型兽类对其种子命运的影响。此后,同位素标记法被广泛用于动物的贮藏行为与种子命运关系的研究(Abbott & Quink , 1970 ; Vander Wall , 1994 , 1997)。Vander Wall (1995a)和 Vander Wall & Joyner (1998)将数字编号的方法与同位素标记法结合起来。例如, Vander Wall & Joyner (1998)先在约弗松(*Pinus jeffreyi*)种子的种皮上进行数字编号,然后用放射性同位素钷-46 再次标记,从而发现约弗松种子被黄松花鼠(*Tamias amoenus*)等啮齿动物反复贮藏达 4 次之多。使用同位素标记可同时获得足够的种子样本,特别是当一些种子(如许多松树的种子)因体积较小而不宜采用线标法、金属标记法和磁铁标记法等方法时,采用

同位素标记显然是理想的选择。而且当标记过的种子被动物反复收获和埋藏时,仍能找到它们的位置,也能通过种子残片来获得有关种子死亡的数量信息(Vander Wall , 1995a ; Vander Wall & Joyner , 1998)。需要注意的是,尽管同位素发出的射线对处理和取食标记种子的动物无害,但此法仍可能带来放射性同位素的安全性和环境污染等问题,因此使用时需特别注意安全。

3 金属标记法(metal-tagged method)

金属标记法,即用金属探测器来搜寻那些被研究者或贮藏动物浅埋的、已被插入铝片或其他金属片的种子。Sork (1984)用金属(如小钉)标记种子的方法来调查脊椎动物对红槲栎(*Quercus rubra*)种子的扩散和种子命运。她以 5 m²/h 的搜索速度找回了 80% 的被动物放置在地表或埋在地下 3 cm 深的橡子。Hallwachs 在哥斯达黎加用类似的方法研究了多种兽类对种子的扩散,指出在以 63 m²/h (160 h/hm²)的搜索速度下被标记种子的发现率较高(Alverson & Diaz , 1988)。金属标记法的优点是易操作,但金属探测器的成本较高,且插入金属片容易对种子造成伤害,使其不能萌发。

4 磁铁标记法(magnet-tagged method)

磁铁标记法是在金属标记法的基础上发展起来的种子标记方法,只是用磁铁取代了金属片,用磁力探测器取代了金属探测器。Alverson & Diaz (1988)发现用该方法能找回 99.5% 的标记种子,即使被埋藏在地下 10 cm 甚至 40 cm 深的土壤中的种子,用较大的磁铁也可以全部探测到。在搜索时间上这种方法比金属标记法更少,每公顷仅需 20 ~ 40 小时就能找到大约 99% 的标记种子。尽管在发现率和搜索时间上优于金属标记法,但磁铁标记法仍未克服对种子造成的破坏,且因磁铁较重(0.25g ~ 2.2g),增加了种子重量,影响了动物对种子的识别。另外,金属废物、土壤矿化和磁性岩石也会影响到磁力探测器的探测效果,并且磁力探测器价格较贵(500 ~ 800 美元/台),磁铁也需 1 ~ 2 美元/个,因此应用并不广泛,其他的报道仅见于 Iida (1996)。Iida 用带数字编号的小磁片切入枹树(*Quercus serrata*)和 *Q. acutissima* 橡子中,然后用磁力探测器搜索种子,结果找回了 60% 的橡子,并且发现少数橡子被

啮齿动物贮藏了 2~3 次。他认为用此法标记种子较为繁琐,工作量大,难以同时标记较大数量的种子样本。但将数字编号应用到磁铁标记法中,显然是一个重要的改进。

5 荧光染料法 (fluorescent-pigment method)

荧光染料法,即先用粉末状的荧光染料标记种子,然后借助紫外光搜寻种子。荧光染料原来被广泛用于记录小型哺乳动物的运动 (Graves *et al.* , 1988 ; Goodyear , 1989 ; Hovland & Andreassen , 1995) 和社会关系。Longland & Clements(1995)首次将荧光染料法用于研究啮齿动物的贮藏行为与种子命运的关系。通过追踪用荧光染料标记的种子,一方面可以获得被动物贮藏的种子的位置、命运、扩散距离和相关的微环境信息;另一方面,由于这种染料容易在其所接触的表面之间扩散,啮齿动物在处理种子的同时也容易被染料标记,因此可以通过追踪被标记的动物足迹而了解动物搬运种子所经历的路径及其洞穴的位置。这种染料毒性较低,价格便宜,并能在环境中保留较长的时间 (Halfpenney , 1992 ; Longland & Clements , 1995)。Longland & Clements(1995)认为此法也可用于了解啮齿动物对贮藏点的重新发现和多次贮藏,但未见有关报道。

6 微粒体标记法 (microsphere-marked method)

微粒体标记法,即用荧光微粒体(直径为 15 μm)标记果实,然后在动物的排泄物中找到这些果实的种子。Levey & Sargent (2000) 在实验条件下观察了蜡翅鸟(*Bombycilla cedrorum*)取食用荧光微粒体标记的 *Ilex rotunda* 果实的过程。结果表明:1) 微粒体的发现率较高;2) 所有包含种子的排泄物中都含有微粒体,而在不含种子的排泄物中微粒体的数量则相对较少;3) 微粒体的存在不影响动物对果实的选择。另外,他们在田间用 5 种植物 (*Rhus copallina* , *R. toxicodendron* , *Myrica cerifera* , *Cornus florida* 和 *Ilex opaca*)果实的实验也证实,附着在果实上的微粒体不影响果实被动物消化,也不破坏果实,而且微粒体能够在野生鸟类的排泄物中找到。用微粒体标记的果实通常在被鸟类或其他动物消化后其种子仍完好无损,因此在确定了果实的来源后

通过搜寻含微粒体的动物排泄物就能了解动物(通常为食果鸟类)对种子命运和种子域(seed shadow)的潜在影响。Levey & Sargent (2000) 认为微粒体标记法的局限性主要表现在 3 个方面:1) 在全光照和高温下发生的光降解作用 (photodegradation) 会影响微粒体的寿命以及对微粒体的检测。所以微粒体标记法最适合在冷而阴暗的环境中进行,例如可以用来标记下层林分的果实;2) 用微粒体标记的果实的种子必须通过动物的排泄而不是被动物吐出。因为微粒体主要附着在果皮上,而吐出的种子通常含很少的微粒体,所以此法最适用于能被从母树树冠迅速搬走的含小种子的果实;3) 搜寻动物的排泄物有一定的难度,因此在那些动物经常活动的地点容易找到微粒体,如巢区、栖息处和动物炫耀处。用荧光粉标记果实也可以替代微粒体标记法,因为荧光粉对小型哺乳动物无害,并能在动物的粪便中找到 (Stapp *et al.* , 1994 ; Hovland & Andreassen , 1995)。

7 线标法(line-marked method)

线标法,即用棉线、尼龙线、达可龙标签或金属丝等标记种子,然后借助肉眼而不是仪器来搜寻种子。除同位素标记法以外,线标法是另一种得到广泛应用的种子标记方法,所需费用相当低廉,能够获得足够的种子样本。在南美和澳洲的热带雨林中多用于了解食果动物(常常是啮齿动物)对一些大种子(重量常在 0.5 g 以上)植物 (Forget , 1991 , 1992 , 1993 ; Theimer , 2001)的种子命运的影响。因线的材料、长短和线末端的附加物(如编号的彩带和金属片等)不同,线标法的类型也多种多样(表 2)。在这里需特别强调的是,最近的线标法突出了对每个种子的数字化编号,从而能识别每个种子的来源和去向,并能详细了解啮齿动物的多次贮藏及其对种子命运和种子扩散的影响 (Zhang & Wang , 2001 ; Jansen *et al.* , 2002 ; Hoshizaki & Hulme , 2002)。

8 遗传技术(genetic techniques)

遗传技术是指通过测定种群之间遗传变异的程度或通过多种基因型的比较来确定种子或幼苗与母本植株之间的相关关系,从而揭示种子被扩散的距离(如一些长距离扩散事件)和微生境的信息。近年来,遗传技术已开始用于研究植物的种子扩散

表 2 线标法的类型
Table 2 Types of line-marked method

类型 Type	线的材料 Line material	线的长度 Line length	附加物 Tagger	文献来源 References
直接拴线法 Direct-thread method	棉线或尼龙线 Cotton or nylon thread	50 ~ 60 cm or more	无 No taggers	Forget , 1990 , 1991 , 1992 , 1993 , 1994 , 1996 ; Forget & Milleron , 1991 ; Wang & Ma , 1999
线团法或线轴法 Line-and-spool method	棉线 Cotton thread	小的线轴 a small bobbin of thread (1.5 cm × 4 cm , c. 4 g)	无 ,但种子被编号 No taggers , but seeds are numbered	Theimer , 2001
达可龙标签法 Dacron-tag method	达可龙标签 Dacron tag	60 ~ 200 cm	无 ,但在标签上进行数字编号 No taggers , but the tags with coded number	Hallwachs , 1986 ; Brewer & Rejmanek , 1999 ; Brewer , 2001
彩带拴线法(1) Colored-tape method	鱼线、棉线或单丝线 Fishing-line , dental floss or monofilament line	20 ~ 100 cm	带子 Flagging tape (8 ~ 10 cm or 50 ~ 75 cm long)	Wenny , 1999 ; Pizo , 2002 ; Jansen <i>et al.</i> , 2002 (with numbered codes on the thread marks)
彩带拴线法(2) Colored-tape method	铁丝 Wire	40 cm	彩带 ,并且种子被编号 Colored tape , and seeds are numbered	Hoshizaki & Humle , 2002
金属片拴线法 Tin-tagged method	铁丝 Wire	5 ~ 10 cm	数字编号的金属片 Coded tin-tags (3 ~ 4 cm × 1 cm , weight < 0.1 g)	Zhang & Wang , 2001 ; Li & Zhang , 2003

(Dow & Ashley , 1996 ; Schnabel *et al.* , 1998 ; Godoy & Jordano , 2001)。 尽管遗传技术不能跟踪种子散布的过程 ,但可以通过确定种子或幼苗与母树之间存在的空间格局了解动物或其他扩散方式对植物种群空间分布的相对影响。 该方法的不足之处是劳动强度大、费用昂贵 ,并需要专业技术和进行预备实验等。

9 其他方法

也有许多其他的种子标记方法用于了解种子扩散和种子命运。 如 Herrera (1995) 用油漆标记 *Quercus suber* 的种子 ,调查了啮齿动物对种子的捕食以及幼苗的生产 ;Hoshizaki *et al.* (1999) 用防水墨水标记 *Aesculus turbinata* 的种子 ,然后通过挖掘当年生幼苗来了解啮齿动物的搬运和贮藏对幼苗补充的影响 ;Tamura *et al.* (1999) 用小型的无线电发射器(重 4.0 g ,SR-43SW , Nakane studio)标记 *Juglans airanthifolia* 的种子 ,每个无线电发射器有不同的频率 ,然后用一个接收器(FT-690 , Yaesu Co. Ltd , Japan)来跟踪种子的命运 ,以此了解日本松鼠(*Sciurus lis*) 的贮藏行为。 此法也可用于了解种子扩散和种

子命运(Sone & Kohno , 1996 ; Tamura *et al.* , 1999) ,但不能同时标记较大数量的种子样本。 另外 ,此法追踪种子命运时有一定的难度和强度 ,要求种子足够大(如 *Juglans airanthifolia* 的种子 ,重约 4.3 ~ 14.8 g)。

模型分析(model analysis)(Murray , 1988 ; Clark *et al.* , 1999) 也被用来分析种子扩散的生态学意义。 模型分析利用扩散种子的动物(主要为食果鸟类)的运动形式和种子在动物肠道内的停留时间来估计种子被扩散的距离和所沉积的生境类型 ,但模型分析倾向于进行多种猜测 ,其结果依赖于动物每种运动的频次和距离以及种子在动物肠道内停留时间的频次分布。 此外 ,Wang & Smith (2002) 提出用稳定同位素分析(stable isotope analysis)可以推断种子、幼苗、幼树或成树的母树位置 ,因而也可用于种子扩散的研究。 常见的稳定同位素有 C-13、N-15、S-34、D 和 Si-87 等 ,已被用于追踪营养物质(如蛋白质等)的来源和动物(如昆虫、龟类、鸟类和蝙蝠类等)的迁徙或迁飞等(Hobson , 1999)。 稳定同位素可通过营养吸收而进入到植物的组织(如种子或果实)内 ,然后通过取食这些植物组织的动物传播开

来。因此,稳定同位素分析能够检测一些低频率的长距离扩散事件,但目前尚未见有关此法的研究报道。

纵观上述动物传播种子和果实的跟踪技术,直接观察、同位素标记法和线标法等应用广泛,微粒体标记法或荧光染料法则可能有较大的应用前景。此外,模型分析、遗传技术和稳定同位素分析等为研究动物传播种子和果实提供了新的理论和方法,特别是能够增加对长距离种子扩散事件的了解。可以根据不同的目标动物以及不同的植物种子和果实来选择具体的跟踪技术(表 1)。如:同位素标记法和微粒体标记法等比较适合于小种子的植物种类;金属或磁铁标记法和线标法等则主要用于大种子的植物种类,而稳定同位素分析适应的植物种类则可能更多。通过直接观察就能了解蚁类对种子的取食、搬运和贮藏等过程,而且十分有效(Hughes & Westoby, 1992),但是直接观察食果鸟类传播种子常常受到环境的制约:一般情况下能够观察到食果鸟类对种子和果实的取食、收获和贮藏,并粗略地估计其扩散种子的数量、扩散后种子域的大小以及种子沉积的生境或微生境,但很难准确了解鸟类传播种子的方式对种子的最终命运的影响。因为许多鸦科鸟类的贮藏点常常遭到许多啮齿动物的盗食(Vander Wall, 1990),从而影响了其传播种子的效率。

从研究动物的种类来看,直接观察、荧光染料法或微粒体标记法、模型分析、遗传技术和稳定同位素分析比较适合于研究食果鸟类;直接观察也可用于研究蚁类、灵长类和一些日出性啮齿动物(使用夜视镜或全息摄像机则可以观察夜出性啮齿动物的活动);金属或磁铁标记法、荧光染料法、同位素标记法和线标法等主要用于研究啮齿动物。

值得提出的是,数字编号已开始广泛应用于动物传播种子的研究(Lida, 1996; Vander Wall & Joyner, 1998; Zhang & Wang, 2001; Jansen *et al.*, 2002),从而改变了以往跟踪技术不能识别种子来源的问题,使定量研究种子扩散和种子命运变得更准确有效,并较为详细地获得了动物(主要为啮齿动物)对种子的取食、搬运和贮藏后的种子命运。数字编号方法的应用为研究动物的贮藏行为与植物种子扩散之间的相互关系提供了有力的工具,同时深化了人们对动物传播种子和果实的认识,如动物的多次贮藏行为对种子命运和幼苗建成的影响等。

参考文献

- Abbott H. G. 1961. White pine seed consumption by small mammals. *Journal of Forestry*, **59**: 197–201.
- Abbott H. G. and Quink T. F. 1970. Ecology of eastern white pine seed caches made by small forest mammals. *Ecology*, **51**: 271–278.
- Alverson W. S. and Diaz A. G. 1988. Measurement of the dispersal of large seeds and fruits with a magnetic locator. *Biotropica*, **21**: 61–63.
- Böhning-Gaese K., Gaese B. H. and Rabemanantsoa S. B. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology*, **80**: 821–832.
- Brewer S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos*, **92**: 245–255.
- Brewer S. W. and Rejmánek M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 165–174.
- Cahalane V. H. 1942. Caching and recovery of food by the western fox squirrel. *Journal of Wildlife Management*, **6**: 338–352.
- Chambers J. C. and MacMahon J. A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263–292.
- Clark J. S., Silman M., Kern R., Macklin E. and Hillerislambers J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**: 1475–1494.
- Daly M., Jacobs L. F., Wilson M. I. and Behrends P. R. 1992. Scatter-hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. *Behavioral Ecology*, **3**: 102–111.
- Dow B. D. and Ashley M. V. 1996. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of samplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology*, **5**: 615–627.
- Forget P. M. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 459–468.
- Forget P. M. 1991. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by *Proechimys* in French Guiana comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology*, **32**: 155–167.
- Forget P. M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica*, **24**: 408–414.
- Forget P. M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia*, **94**: 255–261.
- Forget P. M. 1994. Regeneration pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae), a rodent-dispersed tree species in French Guiana. *Biotropica*, **26**: 420–426.
- Forget P. M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **12**: 751–761.
- Forget P. M. and Milleron T. 1991. Evidence for secondary dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, **87**: 596–599.

Godoy J. A. and Jordano P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology*, **10**: 2275 – 2283.

Goodyear N. C. 1989. Studying fine-scale habitat use in small mammals. *Journal of Wildlife Management*, **53**: 941 – 946.

Graves S., Maldonado J. and Wolff J. O. 1988. Use of ground and arboreal microhabitats by *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology*, **66**: 277 – 278.

Halfpenney J. C. 1992. Environmental impacts of powdertracking using fluorescent pigments. *Journal of Mammalogy*, **73**: 680 – 682.

Hallwachs W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of quapinol (Hymenaea courbaril: Leguminosae). In: Estrada A. and Fleming T. H. (eds.), *Frugivores and Seed Dispersal*. Junk, Dordrecht, 285 – 304.

Herrera C. M., Jordano P., Lopez-Soria L. and Amat J. A. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monograph*, **64**: 315 – 344.

Herrera J. 1995. Acorns predation and seedling production in a low-density of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, **76**: 197 – 201.

Hobson K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, **120**: 314 – 326.

Hoshizaki K. and Humle P. E. 2002. 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. and Galetti M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI, Publishing, Wallingford, 227 – 239.

Hoshizaki K., Suzuki W. and Nakashizuka T. 1999. Evaluation of secondary dispersal in a large-seeded tree *Aesculus turbinata*: a test of directed dispersal. *Plant Ecology*, **144**: 167 – 176.

Hovland N. and Andreassen H. 1995. Fluorescent powder as dye in bait for studying foraging areas in small mammals. *Acta Theriologica*, **40**: 315 – 320.

Howe H. F. and Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201 – 228.

Howe H. F. and Miriti M. N. 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 434 – 436.

Hughes L. and Westoby M. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, **73**: 1285 – 1299.

Iida S. 1996. Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio*, **124**: 39 – 43.

Jansen P. A., Bartholomeus M., Bongers F., Elzinga J. A., Den Ouden J. and Van Wieren S. E. 2002. The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. In: Levey D., Silva W. R. and Galetti M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI, Publishing, Wallingford, 209 – 225.

Jensen T. S. 1985. Seed-predator interactions of European beech (*Fagus silvaica* L.) and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, **44**: 149 – 156.

Jensen T. S. and Nielsen O. F. 1986. Rodents as seed dispersers in a heather-oak wood succession. *Oecologia*, **70**: 214 – 221.

Jordano P. and Schupp E. W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monograph*, **70**: 591 – 615.

Kaplin B. A. and Lambert J. E. 2002. Effectiveness of seed dispersal by cercopithecus monkeys: implications for seed input into degraded areas. In: Levey D., Silva W. R. and Galetti M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI, Publishing, Wallingford, 351 – 364.

Kawamichi M. 1980. Use of fluorescent pigments to study social interactions in a small nocturnal rodent, *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy*, **70**: 171 – 174.

Lambert J. E. 2002. Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit processing and post-dispersal seed fate. In: Levey D., Silva W. R. and Galetti M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI, Publishing, Wallingford, 365 – 379.

Lawrence W. and Rediske J. H. 1959. Radiotracer technique for determining the fate of broadcast Douglas-fir seed. *Society of American Foresters of Proceeding*, **1959**: 99 – 101.

Lawrence W. and Rediske J. H. 1962. Fates of sown Douglas-fir seed. *Forest Science*, **8**: 210 – 218.

Levey D. J. and Sargent S. 2000. A simple method for tracking vertebrate-dispersed seeds. *Ecology*, **81**: 267 – 274.

Li H-J (李宏俊) and Zhang Z-B (张知彬). 2000. Relationship between animals and plant regeneration by seed. I. Object, methods and significance. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **8** (4): 405 – 412. (in Chinese)

Li H. J. and Zhang Z. B. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *Forest Ecology and Management*, **176**: 387 – 396.

Longland W. S. and Clements C. 1995. Use of fluorescent pigments in studies of seed caching by rodents. *Journal of Mammalogy*, **76**: 1260 – 1266.

Murray K. G. 1988. Avian seed dispersal of three Neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monograph*, **58**: 271 – 298.

Pizo M. A. 2002. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. In: Levey D., Silva W. R. and Galetti M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI, Publishing, Wallingford, 129 – 143.

Radvanyi A. 1966. Destruction of radio-tagged seeds of white spruce by small mammals during summer months. *Forest Science*, **12**: 307 – 315.

Schnabel A., Nason J. D. and Hamrick J. L. 1998. Under-

- standing the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology*, **7**: 819 – 832.
- Sone K. and Kohno A. 1996. Application of radiotelmimetry to the survey of acorn dispersal by *Apodemus mice*. *Ecological Research*, **11**: 187 – 192.
- Sork V. L. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, **65**: 1020 – 1022.
- Stapanian M. A. and Smith C. C. 1978. A model for seed scatter-hoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. *Ecology*, **59**: 884 – 898.
- Stapanian M. A. and Smith C. C. 1984. Density-dependent survival of scatter-hoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, **65**: 1387 – 1396.
- Stapp P., Young K., Vandewoude S. and Vanhorne B. 1994. An evaluation of the pathological effects of fluorescent powder on deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Mammalogy*, **75**: 704 – 709.
- Tamura N., Hashimoto Y. and Hayashi F. 1999. Optimal distances for squirrels to transport and hoard walnuts. *Animal Behavior*, **58**: 635 – 642.
- Theimer T. C. 2001. Seed scatter-hoarding by white-tailed rats: consequences for seedling recruitment by an Australian rain forest tree. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 177 – 189.
- Thompson D. C. and Thompson P. S. 1980. Food habits and caching behavior of urban grey squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, **58**: 701 – 710.
- Vander Wall S. B. 1990. *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vander Wall S. B. 1992. The role of animals in dispersing a “wind-dispersed” pines. *Ecology*, **73**: 614 – 621.
- Vander Wall S. B. 1993. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia*, **96**: 246 – 252.
- Vander Wall S. B. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology*, **75**: 1911 – 1926.
- Vander Wall S. B. 1995a. Dynamics of yellow pine chipmunk (*Tamias amoenus*) seed caches: underground traffic in bitterbrush seeds. *Ecoscience*, **2**: 261 – 266.
- Vander Wall S. B. 1995b. Sequential patterns of scatter hoarding by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*). *American Midland Naturalist*, **133**: 312 – 321.
- Vander Wall S. B. 1997. Dispersal of singleleaf piñon pine (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents. *Journal of Mammalogy*, **78**: 181 – 191.
- Vander Wall S. B. and Joyner J. W. 1998. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*, **76**: 154 – 162.
- Wang B. C. and Smith T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 379 – 385.
- Wang W. (王巍) and Ma K-P (马克平). 1999. Predation and dispersal of *Quercus liaotungensis* acorns by Chinese rock squirrel and Eurasian jay. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**: 1142 – 1144. (in Chinese)
- Wenny D. G. 1999. Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, **15**: 481 – 496.
- Wenny D. G. and Levey D. J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, **95**: 6204 – 6207.
- Zhang Z-B and Wang F-S. 2001. Effect of rodents on seed dispersal and survival of wild apricot (*Prunus armeniaca*). *Acta Ecological Sinica*, **21**: 839 – 845.

(责任编辑：时意专)