

小果野芭蕉种子散布和不同时空尺度上 种子被捕食格局

孟令曾 高秀霞 陈 进*

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要 以分布在云南西双版纳地区的大型先锋草本植物小果野芭蕉 (*Musa acuminata*) 为研究材料, 研究其种子初次散布过程和不同时空尺度上种子被捕食格局。小果野芭蕉的成熟果实有 75% 在夜间被取食和传播, 在白天消失的果实则占 25%。蝙蝠是其最主要的种子传播者, 鸟类在其种子传播过程中也起到一定的作用。人工摆放种子试验结果显示小果野芭蕉种子的主要转移者是小型啮齿类(鼠类)和蚁类: 在开放处理下 3 d 后转移率为 86%, 排除蚁类(鼠类可进入)处理下种子转移率为 69% 以及排除鼠类(蚂蚁可进入)处理下种子被转移率为 56%。季节、地点和生境均显著影响人工摆放种子被转移强度: 雨季显著高于旱季($p < 0.001$), 野芭蕉生境显著高于与其相连的自然森林和荒地($p < 0.001$), 在人为干扰较少的补蚌自然保护区显著低于西双版纳热带植物园和新山, 而后两者之间并无显著差异($p > 0.05$)。同时, 地点和生境以及季节、地点和生境都有显著的交互作用。与相邻的森林和荒地相比, 野芭蕉群落中种子被鼠类捕食的强度最大且受蚁类二次转移的比例最少, 森林和荒地中种子被鼠类捕食的强度相对较小且蚁类对种子的二次转移比例较高, 从而更好地帮助种子逃避鼠类捕食。因此, 依赖于食果动物(主要是蝙蝠, 也包括鸟类)的初次散布是小果野芭蕉种子逃避捕食的关键。

关键词 小果野芭蕉 种子散布 种子转移 时空差异 蝙蝠 鼠类 蚁类 西双版纳

SEED DISPERSAL AND SPATIAL-TEMPORAL VARIATION OF SEED PREDATION OF *MUSA ACUMINATA* IN XISHUANGBANNA, SOUTHWEST CHINA

MENG Ling-Zeng, GAO Xiu-Xia, and CHEN Jin*

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China

Abstract Aims Seed dispersal and seed predation are important on mechanisms of forest maintenance and degeneration. Understanding them can enable effective conservation measures, especially in Xishuangbanna tropical rainforest in China which is suffering severe pressures.

Methods *Musa acuminata* is a large herbaceous plant in Xishuangbanna, Yunnan Province. We investigated seed dispersal and spatial-temporal variation of seed predation in three habitats (wild banana communities, virgin rainforest and open habitat) in three different sites of Xishuangbanna (XTBG, Xinshan and Bubeng). We used two treatments excluding ants and rodents and surveyed community structure of ants and rodents to explore the relationship between abundance of predators and intensity of seed predation.

Important findings Bats were the most important, effective seed disperser, and birds also played an important role in seed dispersal, with approximately 75% of the mature fruits of *M. acuminata* dispersed at night and about 25% during daytime. After primary dispersal, seeds of *M. acuminata* were mainly removed by small rodents and ants. This seed predation was significantly influenced by season, site and habitat. Seed predation was significantly stronger in rainy than dry seasons ($p < 0.001$). Seed predation in *M. acuminata* communities was the highest among the three habitats ($p < 0.001$), and seed predation in Bubeng Nature Reserve, which had the least disturbance, was significantly lower than the other two sites (which were not significantly different at $p > 0.05$). Seed removal was generally consistent with the abundance of rodents and ants in different seasons, habitats and sites. The interaction between sites and habitats and the interaction among seasons, sites and habitats had significant effects on seed predation. Compared to nearby forest and open habitats, *Musa* communities had the most abundant rodents and the highest seed predation and the lowest proportion of

收稿日期: 2006-11-03 接受日期: 2007-10-09

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-123)

中国科学院西双版纳热带植物园李维秀女士在整个野外试验过程中给予很大帮助, 思茅师范高等专科学校侯明忠先生、袁文忠先生、罗明海先生以及肖选兰女士帮助完成部分野外工作, 在此一并致谢

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: biotrans@hn.yn.cninfo.net

secondary seed dispersal by ants. In contrast, seed predation by rodents in forest and open habitat was relatively weak and a large proportion of post dispersal seed was removed by ants. Therefore, primary seed dispersal mostly by bats and birds is essential for *M. acuminata* seeds to escape seed predation.

Key words *Musa acuminata*, spatial-temporal variation, seed dispersal, seed removal, Xishuangbanna

种子散布是一个复杂并且多步骤的过程, 根据种子离开母株后所处的不同状态一般将种子散布划分为初次散布和二次散布两个阶段(van der Wall & Longland, 2004)。种子的最终命运是初次散布和二次散布共同作用的结果。

在热带地区, 约有 50% ~ 90% 的植物是通过投资果肉以吸引食果动物来帮助它进行种子的一次散布(Howe & Smallwood, 1982)。植物种子通过动物的散布得到何种好处一直是人们关注和争论的问题, 已有的解释种子散布的假说包括: 1) 逃避假说(Janzen, 1970; Connell, 1971): 种子散布的主要作用是帮助种子和幼苗逃避母树附近病原体、种子捕食者以及草食动物等密度依赖型因子所造成的高死亡率; 2) 生境占据假说(Baker, 1974): 适合种子萌发以及幼苗种群建立的生境是不断变化的, 动物将种子散布到可能适合植物生长的场所, 这有助于种群占领新的生境斑块; 3) 定向散布假说(Davidson & Morton, 1981): 种子散布不是随机的, 植物种子可以借助散布者定向传播到最适合种子萌发和种群建成的地点。

不论植物种子基于何种原因被食果动物散布到新的地方, 绝大多数种子都不可避免地受到地上动物的二次散布和捕食。种子被捕食通常是导致个体繁殖和种群建立过程中种子丢失的普遍原因(Hulme, 1993), 而种子被捕食程度又往往受不同的捕食者组合(Hulme, 1994)、季节(Myster, 2003)、地点(García-Castaño *et al.*, 2006)、种子密度(Allmen *et al.*, 2004)以及种子本身性状(Brewer, 2001)等诸多因素影响(Janzen, 1971)。

种子的二次散布是和种子捕食者同时存在的另一影响种子命运的重要过程(Wang & Smith, 2002)。已有研究表明, 种子的二次散布是种子最终逃避捕食的重要前提(van der Wall & Longland, 2004)。如一些蚂蚁(Levey & Byrne, 1993)、蜚螂(Shepherd & Chapman, 1998)对种子的二次散布能帮助其有效地逃避地面啮齿类动物的捕食。在一些情况下, 啮齿类动物又会扮演种子二次散布和种子捕食者的双重角色(Forget & Milleron, 1991)。种子的二次散布也同样受散布季节、地点、种子密度以及种子性状等的

影响。种子的最终命运往往是二次散布者和种子捕食者“军备竞赛”的结果(Benkman *et al.*, 2003)。

种子的二次散布和种子被捕食与种子的初次散布是相互联系的(van der Wall *et al.*, 2005)。首先, 不同的初次散布者因为不同的习性导致种子散布密度是不同的, 例如鸟类的摆放行为所导致的种子密度要低于经蝙蝠初次散布后的种子密度(Medellín & Gana, 1999); 其次, 由于散布动物对不同栖境的喜好所带来的种子散布位置也是不同的(Thomas *et al.*, 1988), 这对二次散布过程中种子能否被带到适合萌发的微生境具有关键作用。

由于种子散布过程的高度复杂性, 很多研究仅在特定尺度上集中研究散布的某个阶段, 并试图通过外推建立起与那些未被研究阶段之间的联系, 其结果对揭示整个散布过程是极其有限的(Schupp & Fuentes, 1995)。虽然目前已有新技术用于确定种子散布的规模和数量, 但要精确跟踪种子从母株到散布位置以及最终命运的过程还是有相当的困难(Wang & Smith, 2002), 因此探讨种子一次散布和时空差异对种子二次散布过程中被捕食和转移的影响, 仍然是研究种子散布的基本科学问题。

小果野芭蕉(*Musa acuminata*)是热带地区最为常见的一种大型草本先锋植物(Whitmore, 1984)。小果野芭蕉全年开花并单次结实(刘爱忠, 2001), 除进行种子繁殖外同时具有较强的克隆生长能力。小果野芭蕉往往通过种子传播实现对新生境的定居而通过根蘖繁殖实现对已进入地的占据(Simmonds, 1962), 在林窗、砍伐迹地及刀耕火种撂荒地等光照条件好的地方甚至能迅速形成以小果野芭蕉为主的单优群落。小果野芭蕉定居后形成斑块状聚集群落可能会明显地影响和改变群落的组成、结构和演替方向(Shugart, 1998; Robinson & Dickerson, 1987)。

有关小果野芭蕉种子散布和被捕食的系统研究尚未见报道。本项研究以小果野芭蕉为对象, 观察食果动物对其果实的取食及其对种子的初次散布, 进一步确定小果野芭蕉的种子初次散布者; 并通过人工摆放种子试验研究不同时间(季节)、不同空间(地点和生境)对种子二次散布的影响, 探讨二次散布过程中种子捕食强度的时空变化格局。本研究拟

回答的问题包括: 1) 自然条件下小果野芭蕉种子的初次散布者是哪些? 2) 不同时间和空间对种子二次散布有哪些影响? 3) 种子被转移程度与捕食和散布动物种群的组成和丰富度有无联系? 4) 小果野芭蕉种子的二次散布和命运如何受种子一次散布的影响?

1 研究地点与方法

1.1 研究地点概况

西双版纳位于云南省南部, 地处 21° 10′ ~ 22° 40′ N, 99° 55′ ~ 101° 50′ E, 海拔高度约为 470~ 2 400 m, 属西南热带季风气候, 干湿季节变化明显, 一年可分干、湿和雾凉 3 季。其中 3~ 5 月为干季, 气温高, 雨量小, 湿度低; 6~ 10 月为雨季, 全年 85% 的降水集中于此阶段; 11 月~ 翌年 2 月为雾凉季, 降雨量较低, 早晚浓雾弥漫, 可弥补此期间的降雨量不足。该区年均温为 20.5 ℃, 年均降水量为 1 725 mm。

该项研究在西双版纳野外 3 个地点进行, 具体

情况见表 1, 3 个地点间直线距离约为 70~ 100 km。补蚌自然保护区植被为原始热带雨林, 西双版纳热带植物园(简称植物园)为受干扰的沟谷雨林植被, 新山为次生林植被。

1.2 研究方法

1.2.1 种子初次散布试验

2004 年 4 月~ 2005 年 5 月, 在植物园沟谷雨林的野芭蕉群落里选择 24 株具有成熟果实的野芭蕉做好标记作为研究对象, 并进行如下处理: a) 对照处理 8 株(图 1); b) 攀缘动物排除处理, 在距地面 1 m 高处用 0.5 m 宽光滑铁皮环绕植株一周, 且下端上折, 共 8 株; c) 飞行动物排除处理, 用网眼小于 2 cm 的黑色尼龙网在枝梢上支撑处下垂 2 m, 共 8 株。每天 7: 00 和 19: 00 各观察 1 次, 记录果实的数目, 分析果实丢失时间和数量。平均每棵植株结果数为 (42±1) (N= 24), 共计 973 个成熟果实, a 处理有 325 个, b 处理有 307 个, c 处理有 341 个。

1.2.2 人工摆放种子试验

表 1 研究地点和概况
Table 1 Study sites and the general information

	地点 1 Site1	地点 2 Site2	地点 3 Site3
位置 Location	XTBG	XS	BB
经纬度 Latitude & Longitude	21° 56′ N, 101° 15′ E	21° 50′ N, 101° 33′ E	21° 37′ N, 101° 35′ E
海拔 Altitude (m)	570	960	680
野芭蕉群落面积 Area of <i>Musa</i> communities (hm ²)	2~ 3	3~ 4	4~ 5

XTBG、XS 和 BB 分别代表西双版纳热带植物园、新山和补蚌 3 个不同地点 XTBG, XS and BB represent Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Yaoqu Xinshan, and Bubeng Nature Reserve respectively

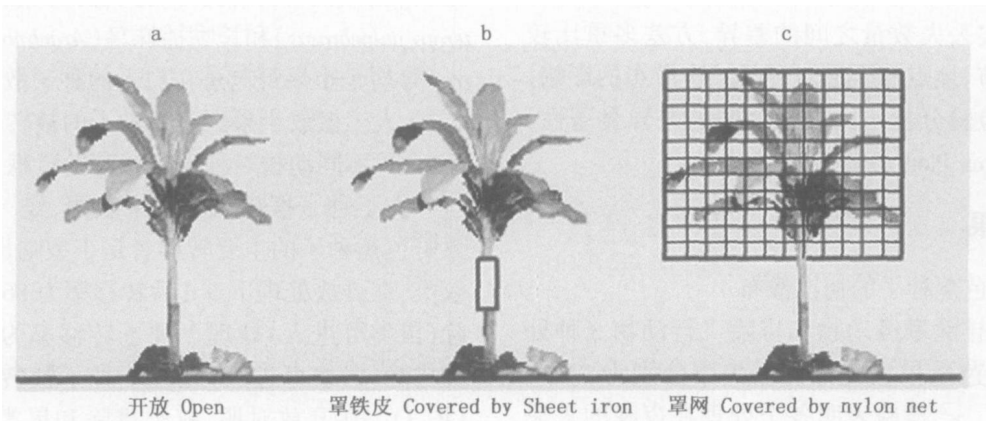


图 1 小果野芭蕉种子散布观察试验
Fig. 1 Illustration of the observation for seed dispersal of *Musa acuminata*
a: 对照 Control b: 排除攀缘动物 Climbing animal excluded c: 排除飞行动物 Aviate animal excluded

选择 3 个地点(具体特征见表 1) 的野芭蕉自然居群, 在每个点选择 3 种生境: 1) 连续的野芭蕉群落地; 2) 无野芭蕉的森林林下; 3) 无野芭蕉的荒地。3 种生境间距离 300~ 500 m, 每个处理放置 10 个重

复, 每个重复放置 10 颗种子, 种子放在朝上放置的培养皿($d = 12\text{ cm}$) 盖上。每 3 种处理的种子间隔 1 m 作为一个相对独立的单位, 与另外的单位之间间距要大于 5 m。

3 种处理的方法: 1) 对照处理, 将培养皿倒扣, 埋入土中, 底面与地面平齐; 2) 蚁类排除处理, 将培养皿倒扣摆放在地面上, 培养皿边缘涂上机械润滑黄油; 3) 鼠类排除处理, 将培养皿倒扣埋入土中, 底面与地面平齐, 周围用网孔小于 1 cm 埋入土中的钢丝网围住。从 2004 年 3 月 14 日~ 4 月 26 日, 在每天 8: 00 记录剩余种子数, 每 3 d 将所有剩余的种子取出然后重新摆放新鲜的种子, 在每个点共进行 4 次重复。2004 年 9 月 5 日~ 10 月 7 日, 进行雨季试验, 方法同上, 在每个点共进行 3 次重复。

1.3 不同地点和生境鼠类和蚁类群落调查

鼠类调查采用铗日法, 在 3 个不同地点的不同生境, 将 25 个鼠笼($23\text{ cm} \times 12\text{ cm} \times 10\text{ cm}$) 排成一条直线为一行, 间距约 5 m, 行距大于 25 m, 共布铗 100 个, 连续摆放 5 个昼夜, 共计 500 个铗日, 用花生米做诱饵, 每天 7: 00 和 19: 00 各检查 1 次。蚁类调查采用陷阱法(Pitfall trap), 在 3 个地点的不同生境随机选择 10 个取样点, 取样点间隔大于 5 m, 将 10 个直径为 7.5 cm 的塑料杯埋入地下, 杯口与地面平齐, 杯中装 1/3 的 10% 福尔马林溶液, 每 3 d 收集一次杯中的蚂蚁, 共收集 3 次。该试验与种子释放试验同时进行。

1.4 数据处理

所有数据输入 SPSS12.0 软件分析, χ^2 检验不同处理下果实丢失数量之间的差异, 方差多重比较分析不同季节、地点和生境对种子二次散布的影响, 采用常规 t 检验分析不同处理之间的差异显著性, 制图采用 Sigma Plot9.0 软件。

2 研究结果

2.1 小果野芭蕉种子的初次散布

在开放、排除攀缘动物和排除飞行动物 3 种处理情况下, 野芭蕉果实晚上的丢失率分别为 75%、81% 和 100%, χ^2 检验表明各个处理在夜晚的丢失率显著大于白天丢失率(图 2, $p < 0.001$)。小果野芭蕉种子的初次散布主要是在晚上进行的。用铁皮排除攀缘动物取食, 夜间初次散布占果实总数的 81%, 和对照无显著差异(t 检验, $p > 0.05$), 可见夜间散布小果野芭蕉种子的动物主要是以飞行类动物为主。在本试验地点也目击到犬蝠(*Cynopterus*

sphinx) 取食小果野芭蕉果实。

在罩网排除飞行动物的处理中, 几乎 100% 果实都被地面攀缘动物就地取食, 只剩果柄残留在植株上, 大量的果实碎屑散落在母树周围; 而在排除攀缘动物的处理中, 白天和夜间丢失的果实与自然对照均无显著差异(图 2, $p > 0.05$), 表明在自然条件下攀缘动物取食所占比例很低。

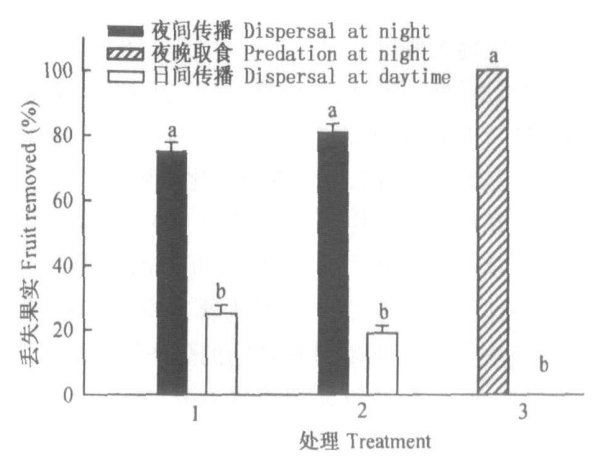


图 2 不同处理下果实在白天和夜晚的丢失比例
Fig. 2 Proportion of fruit removed under different treatment during day and night respectively

数据点为平均值±标准误 Data are means±SE (N= 8) 不同小写字母表示差异显著($p < 0.001$) Bars with different letters are significantly different ($p < 0.001$) 1. 对照 Control 2. 排除攀缘动物 Climbing animal excluded 3. 排除飞行动物 Aviate animal excluded

开放和排除攀缘动物处理下, 果实在白天的丢失率分别为 25% 和 19%。3 个白天(7: 00~ 19: 00)连续观察结果表明, 食果鸟类包括灰腹绣眼鸟(*Zosterops palpebrosus*) 和长嘴捕蛛鸟(*Arachnothera longirostra*) 等均是小果野芭蕉在白天的种子散布者。

2.2 人工摆放小果野芭蕉种子的被转移情况

2.2.1 不同动物对种子被转移的贡献

人工种子摆放试验结果表明, 经一次散布后小果野芭蕉种子的主要转移者是小型啮齿类(鼠类)和蚁类: 在开放处理下 3 d 后转移率为 86%, 在蚁类排除(鼠类可进入)处理下种子转移率为 69% 以及鼠类排除(蚂蚁可进入)处理下种子被转移率为 56% (图 3)。在开放对照、蚁类排除和鼠类排除的 3 种不同处理中, 小果野芭蕉剩余种子的比例之间均有显著差异($p < 0.05$)。野外观察表明, 鼠类喜就地取食, 取食后残留小果野芭蕉种子的碎屑, 表明鼠类对其该种子主要行使捕食作用。蚁类对小果野芭蕉种子主要行使转移和散布作用, 大多数经蚁类搬运过的种子保存完好。

2.2.2 种子丢失数量的时空差异

在开放处理状态下, 旱季小果野芭蕉种子剩余率为 27%, 雨季种子剩余率为 13.8%, 雨季种子丢失数量显著高于旱季(图 4a, $p < 0.05$)。不同地点因素对小果野芭蕉种子的二次散布也有显著影响($p < 0.05$), 植物园、新山和补蚌的种子剩余率分别为 17.5%、19.5%和 26.3%(图 4b)。植物园和新山之间没有显著差异($p > 0.05$), 两个地点的种子剩余率均要显著低于补蚌($p < 0.05$)。生境因素也显著影响种子二次散布, 野芭蕉群落生境种子剩余率最低仅 14%, 极显著低于森林的 29% ($p < 0.001$), 并显著低于荒地的 20% (图 4c, $p < 0.05$)。野芭蕉生境里种子被捕食和转移的数量最大, 森林里种子被捕食和转移的数量最小。

蚁类排除处理状态下, 小果野芭蕉种子剩余率受到不同地点因素的影响(表 3), 植物园和新山的种子剩余率分别为 38%和 32.5%, 要显著低于补蚌 50% 的种子剩余率(图 5a, $p < 0.05$)。不同生境下

种子剩余率也有显著差异, 在野芭蕉生境中种子剩余率为 30%, 要显著低于森林及荒地生境中 47.5%

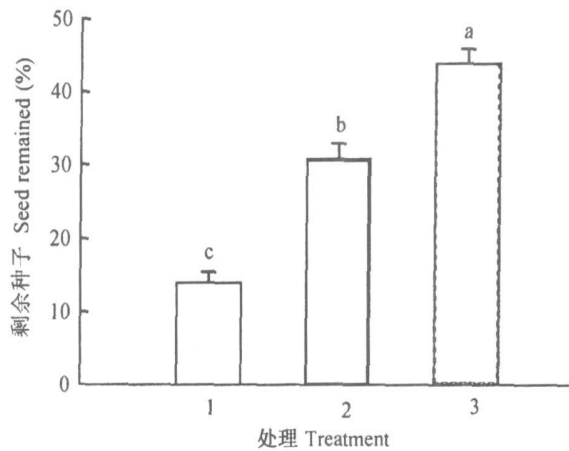


图 3 不同处理下种子剩余率
Fig.3 Percentage of seed remained under different treatment (indicated by the percentage of seed remained)
数据点为平均值±标准误 Data are means ± SE (N = 630) 不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$) Bars with different letters are significantly different ($p < 0.05$) 1. 开放对照 Open CK 2. 蚁类排除 Ants excluded 3. 鼠类排除 Rats excluded

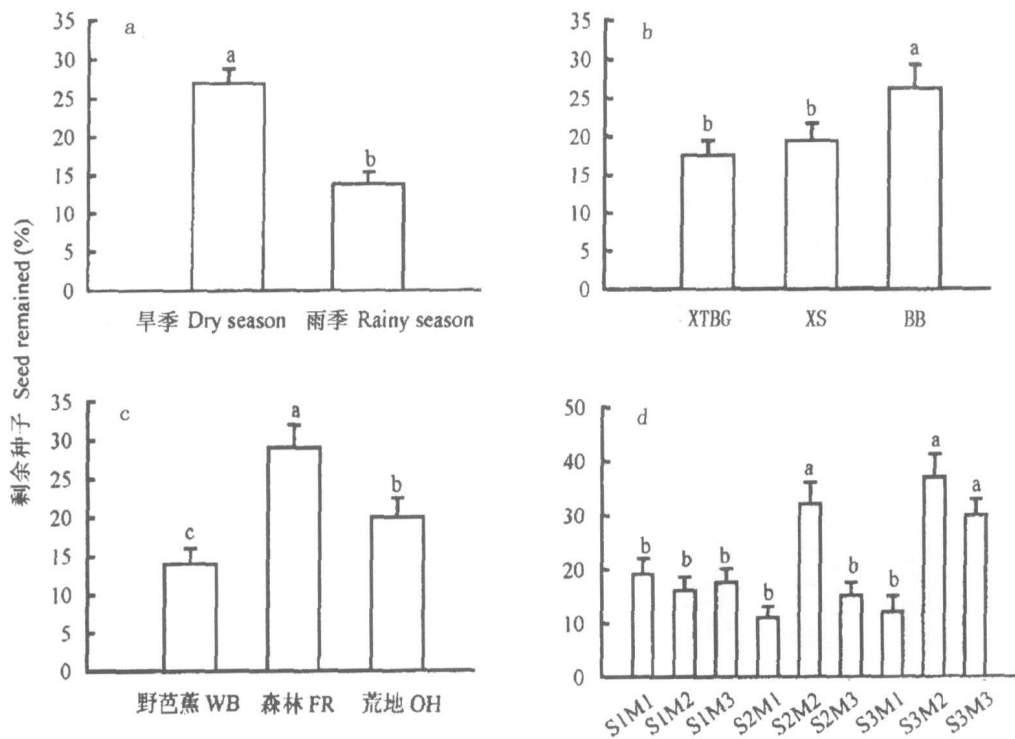


图 4 开放处理下不同季节(图 a: $N_{旱季} = 360$, $N_{雨季} = 270$)、不同地点(图 b: $N = 210$)、不同生境(图 c: $N = 210$)以及地点和生境的交互作用(图 d: $N = 70$)对小果野芭蕉种子二次散布的影响(用剩余种子百分数表示)
Fig.4 The effect of different season (Fig. a: $N_{dry\ season} = 360$, $N_{rainy\ season} = 270$), different site (Fig. b: $N = 210$), different habitat (Fig. c: $N = 210$) and the interaction between site and habitat (Fig. d: $N = 70$) on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under open treatment (indicated by percentage of seed remained)
数据点为平均值±标准误, 不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$) Data are means ± SE, bars with different letters are significantly different ($p < 0.05$) S 代表地点, 1、2 和 3 依次为西双版纳热带植物园(XTBG)、新山(XS)和补蚌(BB); M 代表生境, 1、2 和 3 分别为野芭蕉群落(WB)、森林(FR)和荒地(OH) S represents different site, 1, 2 and 3 means Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Xinshan and Bubeng respectively; M represents different habitat, 1, 2 and 3 means *Musa* community (WB), Forest (FR) and Open-habitat (OH)

表 2 开放处理下季节、地点和生境对种子二次散布影响的多因素方差分析
Table 2 MVA of the effects of season, site and habitat on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under open treatment

	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
季节 Season	1	274.667	31.286	0.000***
地点 Site	2	47.114	5.366	0.005**
生境 Habitat	2	111.905	12.746	0.000***
季节×地点 Season×site	2	0.879	0.100	0.905 ^{ns}
季节×生境 Season×habitat	2	11.804	1.344	0.261 ^{ns}
地点×生境 Site×habitat	4	43.776	4.986	0.001***
季节×地点×生境 Season×site×habitat	4	36.703	4.181	0.002**
误差 Error	612	8.779		
合计 Total	630			

*** : $p < 0.001$ ** : $p < 0.01$ ns: $p > 0.05$

表 3 排除蚁类处理下季节、地点和生境对种子二次散布影响的多因素方差分析
Table 3 MVA of the effects of season, site and habitat on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under ants excluded treatment

	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
季节 Season	1	35.493	3.112	0.078 ^{ns}
地点 Site	2	180.322	15.809	0.000***
生境 Habitat	2	188.358	16.513	0.000***
季节×地点 Season×site	2	170.986	14.990	0.000***
季节×生境 Season×habitat	2	47.431	4.158	0.016*
地点×生境 Site×habitat	4	196.191	17.200	0.000***
季节×地点×生境 Season×site×habitat	4	115.888	10.160	0.000***
误差 Error	612	11.407		
合计 Total	630			

*** : $p < 0.001$ ** : $p < 0.01$ ns: $p > 0.05$

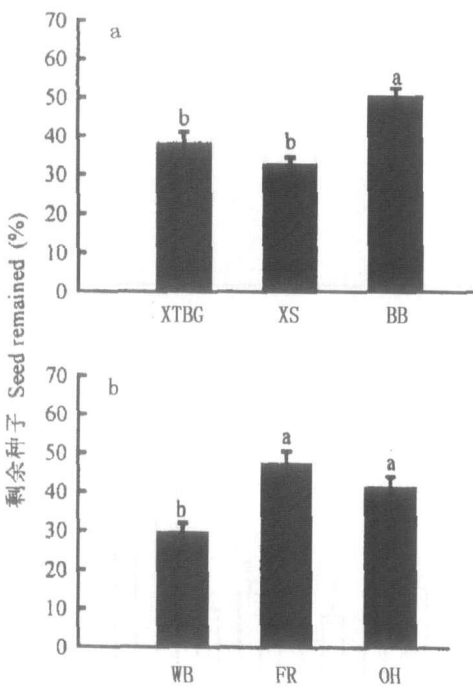


图 5 蚁类排除处理下,不同地点(图 a: $N = 210$)和不同生境(图 b: $N = 210$)对小果野芭蕉种子二次散布的影响(用剩余种子百分数表示)
Fig.5 The effect of different site (Fig. a: $N = 210$) and different habitat (Fig. b: $N = 210$) on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under ants excluded treatment (indicated by percentage of seed remained)
数据点为平均值±标准误,不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$) Data are means±SE. Bars with different letters are significantly different ($p < 0.05$) XTBG, XS, BB, WB, FR, OH: 见图 4 See Fig. 4

和 41.5% 的种子剩余率(图 5b, $p < 0.05$)。季节对蚁类排除处理下种子剩余率无显著影响(表 3, $p > 0.05$)。

鼠类排除处理状态下,不同地点种子剩余率不同,补蚌的种子剩余率为 61%,显著大于植物园的 47% 和新山的 45.2% ($p < 0.05$),而后两者没有显著差异(图 6a)。在 3 种不同生境中,野芭蕉群落的种子剩余率为 61%,显著大于森林中的 47% 和荒地中的 43% (图 6b, $p < 0.05$)。季节对鼠类排除处理下种子剩余率有显著影响(表 4, $p < 0.05$)。

开放处理下,地点和生境的交互作用对种子被捕食和转移有显著影响(图 4d, 表 2),补蚌的森林生境中种子剩余率最高达到 37%,其次为新山的森林生境为 32%,而新山的野芭蕉生境中种子剩余率最低仅 11%。在蚁类排除处理下,季节和生境以及地点和生境的交互作用对种子被捕食和转移也有显著影响(表 3),旱季森林、荒地和野芭蕉生境中种子剩余率依次降低,分别为 52.5%、40% 和 32%,雨季荒地生境中种子剩余率最高为 45%,而野芭蕉生境中最低为 25% (图 7b)。从 3 个不同地点的 3 种不同生境来看,补蚌的森林生境中种子剩余率最高达到 68%,而其野芭蕉生境中最低仅 17% (图 7c)。在鼠类排除处理的情况下,季节和地点、季节和生境以及地点和生境的交互作用对种子被捕食和转移都有

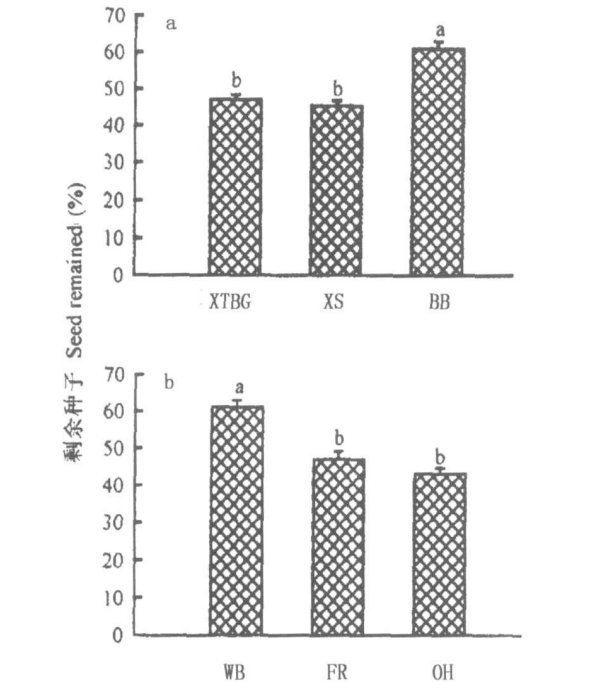


图6 鼠类排除处理下,不同地点(图 a: $N=210$)和不同生境(图 b: $N=210$)对小果野芭蕉种子二次散布的影响(用剩余种子百分数表示)

Fig. 6 The effect of different site (Fig. a: $N=210$) and different habitat (Fig. b: $N=210$) on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under rats excluded treatment (indicated by percentage of seed remained)

数据点为平均值±标准误,不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$) Data are means \pm SE, Bars with different letters are significantly different ($p < 0.05$) XTBG, XS, BB, WB, FR, OH: 见图4 See Fig. 4

显著影响(表4)。旱季补蚌的种子剩余率最高有66.5%,雨季植物园种子剩余率最低为40.5%(图7a);在3个不同生境中,雨季野芭蕉生境种子剩余率最高有61%,而雨季荒地生境中最低为35.5%(图7b);从3个不同地点的3种不同生境来看,新山荒地生境最低为37.5%,而补蚌野芭蕉生境中最高为70%(图7c)。

2.3 鼠类和蚁类的种类和数量

在3个不同地点的3种不同生境鼠类共9种,计捕获97只,其中有4个优势种。屋顶鼠(*Rattus rattus*)、社鼠(*Niviventer confucianus*)、针毛鼠(*Niviventer fulvescens*)和红刺鼠(*Rattus surfer*)分别占捕获数的36%、24%、18%和11%。在3个不同地点,补蚌鼠的种类和数量最多,分别达到7种35只个体;在3种不同的生境内,野芭蕉生境鼠的种类和数量最多,分别达到8种48只个体(表5)。

在3个不同地点的3种不同生境蚁类共计104种,捕获2600只,其中的伊大头蚁(*Pheidole yeeensis*)、菱结大头蚁(*Pheidole rhombinoda*)和横纹齿猛蚁

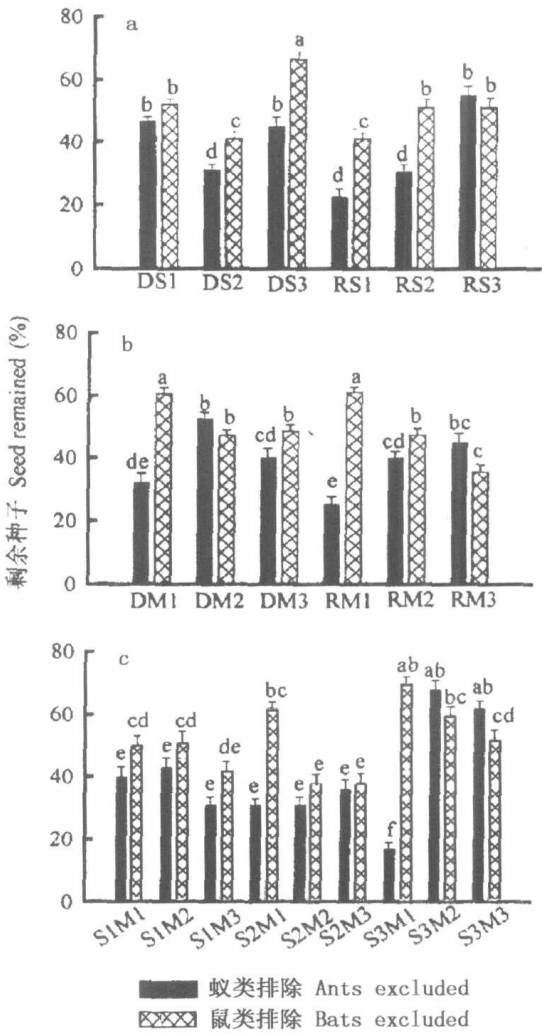


图7 蚁类排除和鼠类排除处理下,季节和地点的交互作用(图 a: $N_{旱季}=360, N_{雨季}=270$)、季节和生境的交互作用(图 b: $N_{旱季}=360, N_{雨季}=270$)以及地点和生境的交互作用(图 c: $N=70$)对小果野芭蕉种子二次散布的影响(用剩余种子百分数表示)

Fig. 7 The effect of season and site interaction (Fig. a: $N_{dry\ season}=360, N_{rainy\ season}=270$), season and habitat interaction (Fig. b: $N_{dry\ season}=360, N_{rainy\ season}=270$), site and habitat interaction (Fig. c: $N=70$) on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under ants excluded and rats excluded treatment (indicated by percentage of seed remained)

数据点为平均值±标准误,不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。D 代表旱季;R 代表雨季;S 代表地点,1、2 和 3 依次为西双版纳热带植物园(XTBG)、新山(XS)和补蚌(BB);M 代表生境,1、2 和 3 分别为野芭蕉群落(WB)、森林(FR)和荒地(OH) Data are means \pm SE, bars with different letters are significantly different ($p < 0.05$)。D and R represents dry and rainy season respectively; S represents different site, 1, 2 and 3 means Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Xinshan and Bubeng respectively; M represents different habitat, 1, 2 and 3 mean *Musa* community, forest and open habitat

(*Odontoponera transversa*) 个体数分别占总个体数的29%、11%和10%,为优势种;而中华大头蚁(*Pheidole sinensis*)和黄足厚结猛蚁(*Pachycondyla luteipes*)个体数分别占总数的7%和4%,为亚优势种。在不

同地点,新山蚁的种类和数量最多分别达到 64 种 1 310只;在 3 种不同生境,荒地内蚁的种类和数量最多,分别达到 61 种 1 698 只(表 5)。

在不同季节鼠的种数和个体数量基本相当,但不同季节鼠的优势种不同,两个季节鼠类群落 Jaccard 相似性系数为 0.333,说明种类有较大差异;蚁

的种数和个体数量则表现出一定差异,旱季蚁的种类和数量要远远大于雨季的种类和数量(表 5),不同季节蚁的优势种不同,两个季节蚁类群落相似性系数为 0.370,较之鼠类差异程度稍低。鼠类集中分布在野芭蕉生境中,而蚁类则集中分布在荒地生境中。

表 4 排除鼠类处理下季节、地点和生境对种子二次散布的多因素方差分析

Table 4 MVA of the effects of season, site and habitat on the secondary seed dispersal of *Musa acuminata* under rats excluded treatment

	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i> -value
季节 Season	1	29.484	2.506	0.039*
地点 Site	2	115.053	9.660	0.000***
生境 Habitat	2	167.416	14.057	0.000***
季节×地点 Season×site	2	113.519	9.531	0.000***
季节×生境 Season×habitat	2	43.911	3.687	0.026*
地点×生境 Site×habitat	4	29.142	2.447	0.045*
季节×地点×生境 Season×site×habitat	4	155.547	13.060	0.000***
误差 Error	612	11.910		
合计 Total	630			

*** : *p* < 0.001 ** : *p* < 0.01 ns: *p* > 0.05

表 5 不同季节、地点和生境鼠类和蚁类的群落调查结果

Table 5 Species number and amount of rats and ants in different season, site and habitat

种类 Species		旱季 Dry season	雨季 Rain season	XTBG	XS	BB	野芭蕉群落 <i>Musa</i> community	森林 Forest	荒地 Open habitat	合计 Total
鼠类 Rats	物种数 Number of species	8	5	6	5	7	8	4	4	9
	个体总数 Total amounts	47	50	32	30	35	48	42	7	97
蚁类 Ants	物种数 Number of species	72	53	46	64	49	41	49	61	104
	个体总数 Total amounts	1 778	822	469	1 310	821	491	411	1 698	2 600

XTBG、XS、BB: 见表 1 See Table 1

3 讨 论

在本项研究中,蝙蝠在小果野芭蕉种子的初次散布中占有重要地位,夜间被蝙蝠取食的成熟果实数量要远远大于鸟类在白天带走的数量(*p* < 0.001),果实特征会吸引不同的散布动物类群起基础性作用。小果野芭蕉浆果长约 9 cm,同一果序上果实从上至下在一至数周内依次成熟,果皮成熟时软化易撕裂并散发气味(作者野外观察结果),具有典型的适合果蝠散布种子的果实性状(van der Pijl, 1982)。

人工摆放种子试验展示了种子散布后被捕食时空格局强烈地受到捕食者类群、季节和生境因素的影响。鼠类的捕食强度要大于蚁类,旱季的捕食强度要小于雨季,野芭蕉生境中的捕食强度要大于森林和荒地;地点和生境,以及季节、地点和生境的交互作用都显著影响种子被捕食强度。研究结果支

持种子散布的逃避假说(Janzen, 1970; Cornell, 1971)。

雨季的丢失率要远远高于旱季,这是由于蚁类对干湿季节有不同的响应(干湿季蚁类 Jaccard 群落相似性系数为 0.370),旱季蚁的种类和数量要远远大于雨季,再加之这些不同的蚁类对野芭蕉种子可能有不同的取食偏好,导致了雨旱季种子剩余率的较大差异。虽然鼠类的强烈捕食作用导致了小果野芭蕉种子二次散布过程中的大量丢失,但由于蚁类对干湿的环境差异高度敏感(Basu, 1997),因此旱季蚁类对种子的搬运储藏避免了地面火烧、病原体侵袭等不利因素的影响(Leal& Oliveira, 1998),并帮助小果野芭蕉种子在二次散布过程中找到更加合适的微生境,一旦雨季来临,则大大提高了种子的萌发率,蚁类对小果野芭蕉种群在荒地生境中的扩散具有一定作用。野芭蕉生境中种子的丢失数量最大,要远远高于与其相连的自然森林和荒地,这是与该

生境内鼠类对种子的强烈捕食作用分不开的。

在蚁类和鼠类排除两种处理下, 不同生境之间种子被捕食强度的差异则进一步印证了不同的捕食动物类群对种子丢失的影响。在蚁类排除处理下, 野芭蕉生境中种子丢失数量最大。这是因为野芭蕉植被对鼠类既实施了掩护, 防止被天敌捕食, 又能为其提供丰富的食物资源, 导致鼠类种群的大规模集中。Hulme 和 Kollmann (2005) 则认为在高大浓密植被生境中较高的种子丢失数量主要是因为啮齿类逃避天敌的捕食风险所致, Fedriani 和 Manzaneda (2005) 的研究结果则进一步总结了在有遮避的生境中具有较高的种子丢失率是啮齿动物取食和避免被捕食风险相互平衡的结果。在本研究野芭蕉生境观测现场也发现了大量遗弃的种子碎屑, 进一步证明了集中分布在野芭蕉生境里鼠类的强烈捕食作用是造成种子丢失空间分布格局的主要原因; 在鼠类排除处理下, 荒地生境中种子丢失数量最大, 说明了该生境中蚁类也有一定作用, 但由于蚁类具分散储藏的行为, 对种子散布是积极的。陈帆等 (2004) 曾研究过蚂蚁对澜沧舞花姜 (*Globba lancangensis*) 种子散布的作用, 认为蚂蚁促进了种子的进一步分散, 降低了种子的聚集程度。从本项研究看来, 蚂蚁对经蝙蝠初次传播后的小果野芭蕉种子也具有类似的作用, 但考虑到蚂蚁搬运的数量较少以及可能的搬运机会, 在确定蚂蚁对小果野芭蕉居群的扩散方面还有待进一步研究。

不同地点和生境种子被捕食的程度往往被期望由捕食者的密度决定。本项研究中, 不同季节、生境和地点中捕食动物的组成和丰富度差异与种子丢失时空格局有一定联系。例如野芭蕉生境中鼠类和荒地生境中蚁类均有最大的丰富度, 这与其中最高的种子丢失率相吻合。虽然植物园蚁类的种数和个体数量最小, 但其种子丢失数量和新山并无显著差异 ($p < 0.05$), 而后者蚁的种数和个体数量最多。野芭蕉和森林生境中蚁的种数和个体数量无较大差异, 但种子丢失数量有较大差别。蚁类在不同生境和地点的丰富度差异并不能完全转化成种子丢失强度的差异, 说明捕食动物类群丰富度所造成的种子丢失空间格局可能还受到其它一些因素的影响。这与 Diaz (1992)、Manson 和 Stiles (1998) 等的研究结果相似。

在本研究中, 蝙蝠和鸟类几乎一次性带走了全部的成熟果实, 这避免了小果野芭蕉种子遭到地面攀缘类动物的传播前捕食, 并将种子带到各种不同

生境中。根据已有的研究和现场的观察, 犬蝠在取食小果野芭蕉时通常会迅速撕开果皮, 并带走一部分含有种子的果肉, 再返回栖息地吞食, 而在果枝上停留的时间较短, 并且在整个晚上重复几次这样的捕食行为 (Elangovan *et al.*, 1999)。犬蝠从取食地携带食物回栖息地的飞行过程中通常会丢失一部分果肉, 这样就将种子传播到荒地、森林、沟岸等各种不同生境。根据唐占辉等 (2005) 的研究结果, 估算取食和栖息地之间的距离大约在距母株 200 m 范围内。

综上所述, 虽然小果野芭蕉可以通过克隆来进行无性繁殖, 但其种群的扩展强烈依赖于食果动物 (主要是蝙蝠也包括鸟类) 对其种子的初次散布, 以逃避野芭蕉群落中鼠类对种子的高强度捕食; 二次散布过程中蚁类对种子的转移行为对种子成功散布起到一定补充作用。

参 考 文 献

- Allmen CV, Morellato LPC, Pizo MA (2004). Seed predation under high seed density condition: the palm *Euterpe edulis* in the Brazilian Atlantic Forest. *Journd of Tropical Ecology*, 20, 471– 474.
- Baker HG (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 1– 24.
- Basu P (1997). Seasonal and spatial patterns in ground foraging ants in a rainforest in the western Ghats, India. *Biotropica*, 29, 489– 500.
- Benkman CW, Parchman TL, Favis A, Siepielski AM (2003). Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. *The American Naturalist*, 162, 182– 194.
- Brewer SW (2001). Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos*, 92, 245– 255.
- Chen F (陈帆), Chen J (陈进), Liu ZQ (刘志秋), Zhang L (张玲), Liu Y (刘勇), Bai ZL (白智林) (2004). The role of ants in seed dispersal of *Globba lancangensis* and the spatial distribution of its seedlings. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 210– 217. (in Chinese with English abstract)
- Connell JH (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer BJ, Gradwell GR eds. *Dynamics of Population*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 298– 310.
- Davidson DW, Morton SR (1981). Mymecochory in some plants (*F. Chenopodiaceae*) of the Australian arid zone. *Oecologia*, 50, 357– 366.
- Diaz M (1992). Spatial and temporal patterns of granivorous ant seed predation in patchy cereal crop areas of central Spain. *Oe-*

- ecologia*, 91, 561– 568.
- Elangovan V, Marimuthu G, Kunz TH (1999). Temporal patterns of individual and group foraging behaviour in the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*, in South India. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 681– 687.
- Fedriani JM, Manzaneda AJ (2005). Pre- and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology*, 16, 1018– 1024.
- Forget PM, Milleron T (1991). Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, 87, 596– 599.
- García-Castaño JL, Kollmann J, Jordano P (2006). Spatial variation of post-dispersal seed removal by rodents in highland microhabitats of Spain and Switzerland. *Seed Science Research*, 16, 213– 222.
- Howe HF, Smallwood J (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201– 228.
- Hulme PE (1993). Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symposium of the Zoological Society of London*, 65, 269– 287.
- Hulme PE (1994). Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*, 82, 645– 652.
- Hulme PE, Kollmann J (2005). Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. In: Forget PM, Lambert JE, Hulme PE, van der Wall SB eds. *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seeding Establishment*. CABI Publishing, Wallingford, 9– 30.
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501– 528.
- Janzen DH (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465– 492.
- Leal IR, Oliveira PS (1998). Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in Cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 30, 170– 178.
- Levey DJ, Byrne MM (1993). Complex ant-plant interactions: rain-forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, 74, 1802– 1812.
- Liu AZ (刘爱忠) (2001). *Phylogeny and Biogeography of Musaceae* (芭蕉科植物的系统演化与生物地理学). PhD dissertation, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract)
- Manson RH, Stiles EW (1998). Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos*, 82, 37– 50.
- Medellín RA, Gaona O (1999). Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31, 478– 485.
- Myster RW (2003). Effects of species, density, patch type, and season on post-dispersal seed predation in a Puerto-Rican pasture. *Biotropica*, 35, 542– 546.
- Robinson JV, Dickerson JE Jr (1987). Does invasion sequence affect community structure? *Ecology*, 68, 587– 595.
- Schupp EW, Fuentes M (1995). Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 2, 267– 275.
- Shepherd VE, Chapman CA (1998). Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 199– 215.
- Shugart HH (1998). *Terrestrial Ecosystems in Changing Environments*. Cambridge University Press, Cambridge, 103– 143.
- Simmonds NW (1962). *The Evolution of the Bananas*. Longmans, Green & Co. Ltd., London.
- Tang ZH (唐占辉), Cao M (曹敏), Sheng LX (盛连喜), Liang B (梁冰), Zhang SY (张树义) (2005). Fruit consumption and seed dispersal of wild banana *Musa acuminata* by short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx*. *Acta Zoologica Sinica* (动物学报), 51, 608– 615. (in Chinese with English abstract)
- Thomas DW, Cloutier D, Provencher M, Houle C (1988). The shape of bird- and bat-generated seed shadows around a tropical fruiting tree. *Biotropica*, 20, 347– 348.
- van der Pijl L (1982). *Principles of Dispersal in Higher Plants* 3rd eds. Springer-Verlag, New York, 214.
- van der Wall SB, Kuhn KM, Gworek JR (2005). Two phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. *Oecologia*, 145, 282– 287.
- van der Wall SB, Longland WS (2004). Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 155– 161.
- Wang BC, Smith TB (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 379– 385.
- Whimore TC (1984). *Tropical Rain Forest of the Far East* 2nd edn. Oxford University Press, London.

责任编辑: 马克平 责任编辑: 刘丽娟