

小叶藤黄(*Garcinia cowa*)种子传播、种子被捕食及幼苗空间分布

刘 勇 陈 进 白智林 邓晓保 张 玲

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要 1999年8月至2001年2月,对热带雨林树种小叶藤黄(*Garcinia cowa*)种子的初级传播、二次传播、种子被取食及幼苗空间分布进行了研究。结果表明:林上拜访动物主要有猕猴(*Macaca mulatta*)、花面狸(*Paguma larvata*)、赤腹松鼠(*Callosciurus erythraeus*)、蓝腹松鼠(*C. pygerrhous*)、小花鼠(*Tamias macclellandi*)等5种。有86.5%±4.9%(1999年)和91.4%±8.2%(2000年)的成熟果实被林上动物所取食,使得36.0%±15.0%(1999年)和22.8%±10.4%(2000年)的种子被林上动物转移,猕猴可能对种子的远距离传播起着重要作用。中华姬鼠(*Apodemus dracorex*)对落到地面的种子进行分散埋藏,平均转移距离为3.6±2.9 m,埋藏深度为0.82±0.58 cm。地面和埋藏种子还受到材小蠹(*Xyleborus* sp.)的危害,离母树10 m以内的埋藏种子受危害程度明显高于15 m及其以外的种子。幼苗距母树5~7 m处分布最多,Morista指数 $I_0^2=1.34$,呈弱聚集分布。幼苗分布格局受种子雨、中华姬鼠转移及材小蠹危害等综合影响。小叶藤黄可能形成了以果肉吸引猕猴类动物及以种子来吸引鼠类动物搬运两种策略来实现种子的传播。

关键词 小叶藤黄 食果动物 种子传播 种子被捕食 幼苗空间分布

SEED DISPERSAL, SEED PREDATION, AND SEEDLING SPATIAL PATTERN OF *GARCINIA COWA* (GUTTIFERAE)

LIU Yong CHEN Jin BAI Zhi_Lin DENG Xiao_Bao and ZHANG Ling
(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract Seed dispersal is a multi-step process, which may include fruit removal, seed dissemination, post-dispersal seed predation, potential secondary dispersal, seed germination, and seedling establishment. Previous studies often focused on only one or a few of these stages. In this study, we demonstrate the complexity of the seed dispersal process of *Garcinia cowa*, a common climax undercanopy tree in seasonal rain forests of SW China. We attempted to answer the following questions: (1) who were the primary dispersers, secondary dispersers, and seed predators of *Garcinia cava*? (2) to what extent do frugivores influence the spatial pattern of seedlings compared to predators? The study was conducted during August 1999 to February 2001 in Nan-gong Mountain, the buffer area of the Mengla National Nature Reserve (101°20′_101°37′ E, 21°15′_21°25′ N, total area 93000 hm²), Yunnan province of China. 1) Field investment of *G. cava* fruit's visitors: A daily continual observation (7:00-19:30) with binoculars was conducted in fruiting season at a distance of about 20-50 m away from the adult tree. Nine-day observations were obtained for both 1999 and 2000. For nocturnal frugivores, crumbs and feces left by the visitors were identified, and other relevant evidence was used, developed from the fourth author's (X. B. Deng) field experiences. The identification of ground predators was based on captured specimens. Behavioral observations of monkey feeding on fruits was based on two captive monkey individuals. We supplied fruits to the monkeys (10 fruits per every second day, with a total of five replicates), recorded the feeding behavior, collected the uneaten seeds after 8 h, and collected the feces after 24 h and 48 h. 2) Removal of fruits by arboreal frugivores: Three crisscross seed traps (1 m by 1 m and slightly longer than the crowns of the trees), were placed under maternal trees, with the maternal tree located at the center of the trap. Fruits and crumbs that fell in the seed traps were collected every second day during the fruiting season of 1999 and 2000. 3) Seed predator and secondary dispersal by ground animals: Twenty-five seeds were placed, either on the surface of the soil or buried in the soil within a area of 0.5 m × 0.5 m. The seed groups were arranged at the distance of 1, 2.5, 5, 10, 15, 20, and 25 m from the maternal tree, with three duplica-

收稿日期: 2001-06-26 接受日期: 2001-12-04

基金项目: 中国科学院特别支持项目(STZ_98_1_08)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2_SW_105)

感谢陶国达先生鉴定植物标本, 杨大荣、杨效东先生和张丽霞女士鉴定昆虫标本。

E-mail: Chlbio@hn.yn.cninfo.net

tions. Among those seeds on soil surface, five seeds were marked by nylon line with different marker at the end indicating the different distance to the maternal tree. On the soil surface seeds were checked weekly, by counting the missed or damaged seeds, and the distance the seeds were transported was measured. The buried seeds were checked after 18 weeks. 4) Seedling distribution pattern: A 50 m × 50 m plot was intensively investigated. The exact location, height, DBH, or radical diameter (for seedling < 2.5 m in height or DBH < 1 cm) of each seedling was recorded. The Morisita index (I_{δ}) was adopted to describe the distribution of *G. cava* seedlings. The fruits of *G. cava* presented a typical monkey dispersal syndrome with bright yellow color, heavy hush (0.78 cm in thickness), sweetish_sour succulent pulp and a size of 5.5 cm in diameter, 73 g in weight. The seed weighed 2.3 g. Five arboreal frugivores were recorded; monkey (*Macaca mulatta*), raccoon dog (*Paguma larvata*), and three squirrels (*Callosciurus erythraeus*, *C. pygerthru* and *Tamias maclellandi*). Most fruits (86.5% ± 4.9% in 1999 and 91.4% ± 8.2% in 2000) were consumed by arboreal frugivores. Seeds dropped by arboreal consumers composed the main source of intact seeds that had fallen to the ground (73.0% ± 5.2% in 1999 and 84.6% ± 13.7% in 2000). *G. cava* also showed a between_year variation in yield. The proportion of fruit removed and seed predation also varied in response to different fruit production. *Apodemus draco orestes*, a kind of rodent about 50 g in weight, was the seed predator and also most important secondary disperser. With total number of 105 seeds marked in different distances from maternal trees, 13 (12.4%) seeds were found to be scatter_hoarded by the rodents, with the transported distance of 3.6 ± 2.9 m and buried depth of 0.82 ± 0.58 cm. Both the seeds on the ground and in soil were consumed by moth larvae (*Xyleborus* sp.). The artificially buried seeds located less than 10 m to the maternal tree were more moth eaten than seeds more than 15 m away. The transportation and scatter_hoarding of seeds by *Apodemus draco orestes* may reduce larval predation of some seeds. The seedlings are slightly clumpy distributed with the Morisita Index of 1.34. The highest density of seedlings appears 5_7 m from adult trees. The seedling distribution pattern might be a result of a complex interaction among arboreal frugivores, rodents on the ground, and the moth larvae under canopy. The study demonstrated a multiple_animal seed dispersal process. We suggest that the fruit of *G. cava* might develop bi_strategies to attract dispersers, using fruit pulp to attract monkeys and other mammals and seeds to attract rodents.

Key words *Garcinia cava*, Frugivores, Seed dispersal, Seed predation, Seedling spatial pattern

植物通过可食的果实吸引动物取食的同时实现了种子传播。在热带森林中, 有 50% ~ 90% 的植物果实适合作为动物的食物, 通过动物的取食(或贮食)进行种子传播(Howe & Smallwood, 1982)。尽管有关植物种子为何要远离母株的解释尚存在争议, 包括逃避母树依赖型天敌(Janzen, 1970; Connell, 1971), 占领新的生境斑块(Howe & Smallwood, 1982), 散布至存活率特别高的地方(Wenny & Levey, 1998)等多种假说。但食果动物对种子的传播客观上改变了种子及幼苗生长环境的空间分布格局(Nathan & Muller_Landau, 2000)。

种子传播是多步骤的过程(Chambers & MacMahon, 1994; Wenny, 2000)。动物对未成熟种子的取食、种子的初级传播、二次传播、种子被取食、种子萌发及幼苗建成等过程均会影响种子、幼苗的空间分布和它们的命运(Howe, 1989; Chambers & MacMahon, 1994)。以往的大量工作主要关注种子传播的某一阶段, 而对种子传播中各个阶段如何影响种子、幼苗的命运及它们之间相互影响的综合研究并不多(Herrera *et al.*, 1994; Wenny, 2000)。

小叶藤黄(*Garcinia cava*)是藤黄科(Guttiferae)木本乔木, 在西双版纳热带季节性雨林及山地雨林

中均有分布, 在一些群落中可成为优势种(朱华, 1993)。我们通过研究小叶藤黄果实拜访者对其种子的初级传播、二次传播、种子被取食及幼苗空间分布的影响来试图回答以下问题: 1) 小叶藤黄种子的初级传播者、二次传播者及种子捕食者有哪些? 2) 小叶藤黄的种子传播、种子被捕食等过程如何影响种子的命运和幼苗的空间分布?

1 研究方法

1.1 研究材料及研究样地概况

成熟的小叶藤黄树高 8~12 m, 胸径 15~20 cm。树枝细长, 密集于树干顶端, 平伸。雌雄异株, 花期 3~5 月, 果期 8~10 月。在我国主要分布于云南南部等地海拔 150~1300 m 沟谷和潮湿的密林中(中国科学院昆明植物研究所, 1991)。

实验样地设在西双版纳州勐腊自然保护区(101°20' ~ 101°37' E, 21°15' ~ 21°25' N, 面积 9.3 万 hm^2) 内的南贡山上。样地海拔 950 m, 年平均降雨量为 1500 mm, 年均温 21.0 °C。样地分为果实收集区和动物拜访观察区两处, 相距 100 m, 被垄沟自然相隔; 两处均为西坡, 动物观测区坡度为 24°, 果实收集区坡度 27°。样地乔木层主要树种有: 银柴树

(*Aporosa octandra*)、水团花(*Metadina trichotoma*)、盆架树(*Winchia calophylla*)、小叶藤黄、乌墨蒲桃(*Syzygium cumini*)、红梗润楠(*Machilus rufipes*)等, 灌木及幼苗层主要有红花木樨榄(*Olea rosea*)、红椗(*Anneslea fragrans*)、密花树(*Rapanea nerrifolia*)等。森林类型为热带季节性雨林。

1.2 林上拜访动物种类及取食习性

调查拜访小叶藤黄果实动物种类的方法有: 1) 走访当地有经验的猎人; 2) 分别于果实成熟初期、盛果期及成熟后期进行连续 3 d (每天观察时间 07:00~19:30) 的直接观察; 3) 通过粪便以及果皮、种皮上留下来的痕迹来判断动物大致种类; 4) 以小叶藤黄种子作为诱饵, 用捕鼠笼进行捕捉; 5) 对昆虫直接进行捕捉(连续 3 个白天和晚上), 采集标本进行鉴定。

猕猴(*Macaca mulatta*) 是小叶藤黄果实的重要拜访者。为进一步了解猕猴的取食习性, 我们用植物园驯养了两年的两只猕猴做果实喂食实验: 每隔 1 d 喂食 10 个小叶藤黄果实, 对猕猴取食行为进行连续观察 1 h, 8 h 后收集遗弃的种子, 24 h 及 48 h 后检查猕猴粪便内完好小叶藤黄种子数目。将收集到的种子进行萌发实验(以湿沙为介质)来检验种子活力。

1.3 单株结果量及果实残留物的收集

在果实收集区里标出 30 株胸径(DBH, 距地面 1.2 m 高处测量) 大于 10 cm 的成熟单株, 单株结果量估算的方法是: 单株结果量 = 枝条数 × 每枝平均果实数 × 平均果实重。

根据我们过去的观察, 绝大多数林上拜访者取食果实时将果皮遗弃, 而小叶藤黄果皮占果实重量的比例是可以测定的。因此, 可以利用同株的果实统计出单个果实的平均重量、平均果皮重和平均种子数, 再利用收集到的果皮总重量来推导出动物取食的果实个数和动物取食这些果实所含种子数。

收集网制作方法: 以母树为中心, 沿东、西、南、北 4 个方向用 40 目的尼龙网在距地面 1 m 高处架设, 1 m 宽, 略长于树冠。收集网架设得过多过密, 可能会影响食果动物的拜访。我们在果实收集区的上(海拔约 970 m), 中(海拔 950 m), 下(海拔约 920 m) 3 处选择 3 株母树, 在树下布置收集网。每两天收集落果及果实残留物 1 次, 进行分类登记(完好果实、果皮、完好种子、保存率 > 50% 的残余种皮等), 直到果实落完为止。

收集网中的种子来源包括完好果实和果皮所代

表的果实中所含种子等两部分。种子的去向可以分为 3 部分: 1) 林上就地消耗(收集到的保存率 > 50% 的残余种皮); 2) 完好种子落到树下(包括完好果实及动物取食果实时遗弃的完好种子); 3) 转移的种子。计算公式如下: 种子总数 = 果皮对应的果实所含种子数 + 完好果实所含种子数

林上就地消耗种子数 = 保存率 > 50% 的残余种皮数

落到地面的完好种子数 = 散落的完好种子数 + 完好果实内所含种子数

转移种子数 = 种子总数 - 林上就地种子消耗数 - 落到地面的完好种子数

1.4 种子投放实验

用控线法标记观察地面传播者对种子传播的距离及埋藏情况, 在一些研究中已有运用(Forget & Milleron, 1991; 王巍等, 1999)。本实验中我们用锥子在小叶藤黄种子中部钻 1 小孔, 用 50 cm 长尼龙细线穿入并拴牢, 在尼龙线另一端打结做标记, 结所对应的相应的组数, 标明该种子准确的初始位置。

在动物观察区选择 3 株落果刚刚结束的母树, 母树与最近的结果母树相距 60 m 以上, 3 株母树之间相距 150~200 m。分别在母树基部 1, 2.5, 5, 10, 15, 20, 25 m 处 0.5 m × 0.5 m 正方形范围内均匀布置 25 粒种子, 在四角钉 30 cm 高的木桩作为标志, 分置地表和埋于表土 1 cm 深两种处理, 3 个重复。放置于地表的种子每组放置 20 粒不拴线和 5 粒拴线种子, 开始每周观察 1 次, 4 周后每两周观察 1 次, 记录种子转移情况, 寻找拴线种子并做标志, 直到种子全部被转移或种子已经被蛀得完全空瘪为止。埋入土壤中的拴线种子可能会发霉变质, 故埋藏的 25 粒种子全部为不拴线种子。当地面上的种子全部转移后(18 周) 将埋藏种子从埋藏处重新挖出, 记录每组的剩余种子数、完好种子数及虫蛀种子数。

1.5 小叶藤黄幼苗空间分布

在动物观察区中心作 50 m × 50 m 的种群调查样方, 用样方绳将调查样方划分成 5 m × 5 m 的小样方。记录每株小叶藤黄胸径(DBH, 距地面 1.2 m 高处测量) 和基径(地面 10 cm 高处测量) 并进行定位。扩散型指数(即 Morisita 指数 I_s , 公式见丁岩钦(1994)) 作为种群分布型判别标志。

幼苗空间分布的统计方法参照 Clark 和 Clark (1984)、Zag 和 Werger (1997) 介绍的方法, 将小叶藤黄幼苗分成幼苗(DBH < 1 cm) 和小树(1 cm ≤ DBH <

5 cm) 两个径级, 统计距最近的母树不同距离范围内幼苗占该径级幼苗总数的百分比。

2 结果与分析

2.1 林上和地面主要拜访动物

小叶藤黄果实的林上拜访动物主要有猕猴、花面狸 (*Paguma larvata*)、赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus*)、蓝腹松鼠 (*C. pygerrhus*)、小花鼠 (*Tamias maclellandi*) 等 5 种哺乳动物。

猕猴为群居性动物, 经常来实验样地的一群猕猴有 13~ 18 只, 在小叶藤黄树上取食时间长 (1 h), 取食量大。我们在动物观察区范围内收集了 (人工拾) 两次猴群取食后的遗落物。第一次收集到果皮 22.2 kg, 种子 2.5 kg (424 粒); 第二次收集到果皮 13.2 kg, 种子 0.34 kg (54 粒)。通过统计单个果实的平均果皮重和平均种子数估算出猴群两次带走的种子数分别是 855 粒和 706 粒, 占被取食果实中种子总数的 66.8% 和 92.9%。家养猕猴取食小叶藤黄果实时, 先将果实扳开把带果肉的种子放到颊囊内, 约 10 min 后将颊囊中的种子一粒粒地回吐至“掌上”, 有时只吃果肉而将种子遗弃, 有时也取食种子。供试的 50 个果实 (约含 200 粒种子) 中, 猕猴总共遗弃了 147 粒完好种子, 约占种子总数的 73.5%; 在粪便中共找到 5 粒种子, 约占种子总数的 2.5%; 嚼碎了 48 粒左右种子, 约占种子总数的 24%。粪便中的 5 粒小叶藤黄种子均能萌发。

花面狸是夜间活动动物, 对其取食习性了解不多, 收集到的花面狸粪便中未发现有完好的小叶藤黄种子, 但当地猎人认为花面狸取食果肉时连同种子一起吞食, 花面狸对小叶藤黄的种子传播作用需进一步研究。

我们观察到赤腹松鼠、蓝腹松鼠和小花鼠将果实搬运走, 但它们的贮食地多是树洞或树裂隙等处 (杨德华, 1993), 这些地方不适合小叶藤黄种子的生存与萌发。同时, 它们也取食未成熟的果实, 占结实量的 15% ~ 25%。这三种松鼠可能是小叶藤黄的种子捕食者。

果实落到地面后, 开始时主要是一些小型昆虫如毛蠅 (*Chaetospinia* sp.)、原萨蠅 (*Prosadiya* sp.) 和斑蠅 (*Neostylpyga* sp.) 等对果肉的取食。待果肉基本腐烂后 (落到地面后约 10~ 15 d), 材小蠹 (*Xyleborus* sp.) 能钻入种子内部取食种子胚, 并在种子内繁衍后代 (11 月) 和越冬 (12~ 2 月)。材小蠹为圆柱状小型蛀虫, 体长 2~ 3 mm, 有一定的迁飞能力。

材小蠹还是埋入土壤中小叶藤黄种子的主要寄生昆虫。

中华姬鼠 (*Apodemys draco orestes*) 是地面取食小叶藤黄种子的主要动物, 重 17~ 30 g, 体长 70~ 113 mm, 尾长 83~ 121 mm, 以洞穴居住, 洞穴简单。中华姬鼠主要是通过对种子的分散埋藏来传播种子。

2.2 种子的初级传播和取食

1999 年有 15 株结果, 单株平均结果量 33.1 kg; 2000 年有 10 株结果, 平均结果量为 23.7 kg。

1999 年和 2000 年的遗落物收集表明, 收集网中果皮占收集物总重的 70.4% ± 6.6% (1999 年, means ± SD, 下同) 和 73.7% ± 9.8% (2000 年)。将果皮换算成完好果实计算的话, 有 86.5% ± 4.9% (1999 年) 和 91.4% ± 8.2% (2000 年) 的果实被林上拜访者所取食。种子总数、完好种子落到地面、被就地消耗及被林上动物转移的种子百分比见表 1。2000 年比 1999 年结果量要少, 落到地面和被转移的种子比例减少, 而林上取食的比例增加。

落到地面的完好种子以林上动物取食果实时遗弃的种子为主, 而以完好果实的形式降落到地面的种子数仅占地面种子总数的 27.0% ± 5.2% (1999 年) 和 15.4% ± 13.7% (2000 年)。从林上散落的种子直接落在母树下方, 而完好果实落到地面后会因重力的作用沿坡面滚动一定的距离, 在一些障碍物处 (如倒树、土坑等) 果实堆积得较多。在母树下方的种子密度最大, 种子高度聚集于母树周围。

2.3 种子的二次传播和取食

地表布置的 105 粒拴线种子中, 共找到了 13 粒分散埋藏的拴线种子 (表 2), 占总数的 12.4%。它

表 1 完整种子落到地面、林上就地消耗及被转移的种子比例
Table 1 Proportion of seeds that falling to seed trap, consumed, and transported by animals

年 Year	种子总数 Total number	落到网袋 Falling to seed trap (%)	林上被取食 Consumed seed (%)	被转移 Transported seed (%)
1999	792 ± 420	50.7 ± 17.1	13.3 ± 3.5	36.0 ± 15.0
2000	367 ± 295	43.2 ± 13.8	34.0 ± 7.1	22.8 ± 10.4

表 2 找回的 13 棵拴线种子转移距离
Table 2 Transport distance of the 13 recovered marked seeds

离母树距离 Distance to mother tree (m)	数量 Number	搬运距离 Transporting distance (m)
5	2	6.0, 7.8
10	1	8.5
15	2	1.9, 6.9
20	4	0.8, 1.7, 2.7, 4.5
25	4	0.3, 1.0, 1.1, 3.4

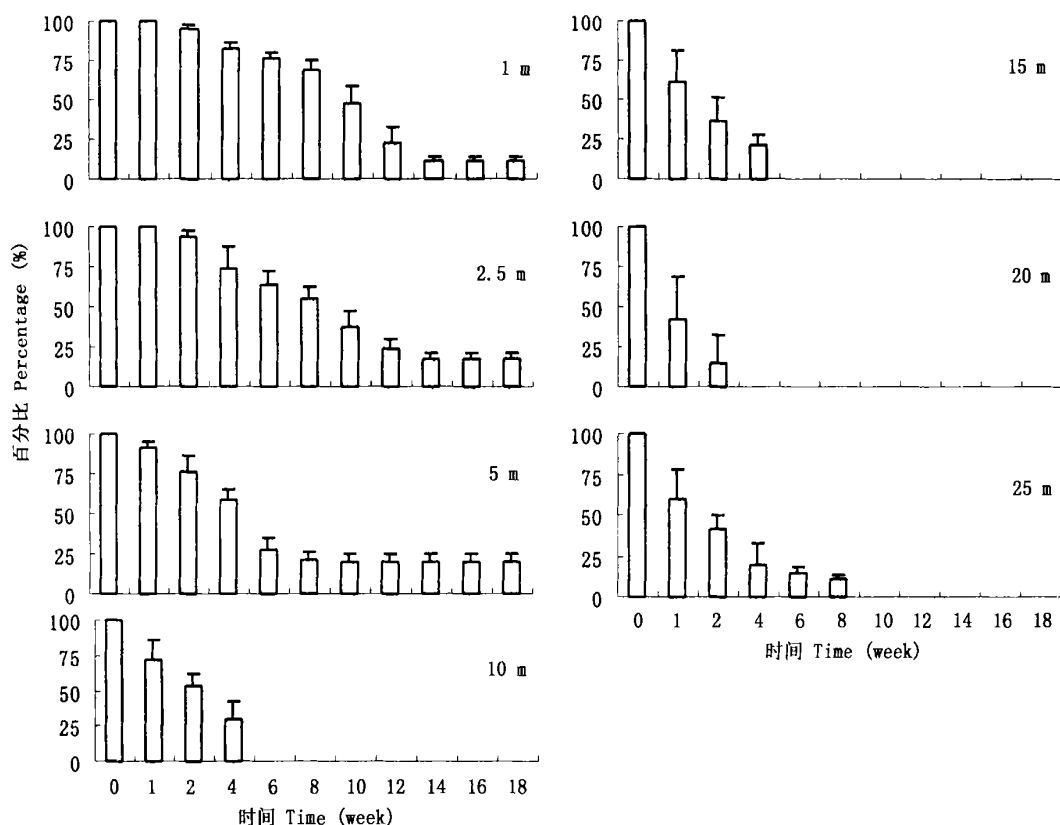


图1 不同距离下地面放置种子剩余情况
Fig.1 Placed seeds remain at original place at different distances from maternal tree

们均为单粒分散埋藏,埋藏深度为 0.82 ± 0.58 cm,最大转移距离为 8.5 m,平均转移距离为 3.6 ± 2.9 m;有限的数字似乎显示,在母树近处(5 m, 10 m)对种子的转移距离比远处(20 m, 25 m处)要远些。在20 m, 25 m处寻找到的拴线种子要多些,可能是因为转移距离近,更容易发现。找到了41根被咬断的尼龙线,占总数的39.5%,主要分布于距种子源的0~5 m范围内,可能是中华姬鼠在取食或搬运过程中将线咬断了。有61粒拴线种子无法找到,可能分布得更远更分散,也可能被中华姬鼠拖入洞穴。

在地面共布置了525粒种子,不同距离种子消失情况见图1。种子消失顺序是20, 15, 10, 25, 5, 2.5, 1 m。中华姬鼠常将巢穴建在距小叶藤黄母树15~20 m处的林下灌木丛中,20 m处距中华姬鼠的巢穴很近,种子消失速度最快(4周),15 m或25 m处稍慢些,分别是6周和10周。同时,母树1~10 m处的种子捕食者材小蠹的分布很多,对种子的蛀食相当严重。从遗留的种皮来看,虽然中华姬鼠也取食材小蠹危害较轻的种子,但被材小蠹危害太重的种子并不取食。在1~5 m处有了中华姬鼠不搬运的种子,这部分种子已被材小蠹蛀食得完全空瘪。

在离母树不同距离处1 cm深埋藏种子经18周后完好及虫蛀情况见图2。不同距离下丢失的种子数目相差不大(20%~32%),这和地面种子的转移情况不一致;距母树10 m以内埋藏种子受材小蠹危害程度明显高于15 m以外的埋藏种子。

2.4 幼苗空间分布

50 m×50 m样方中共有小叶藤黄植物826株,

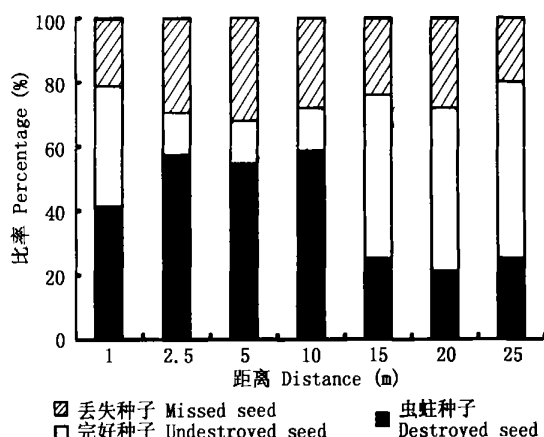


图2 离母树不同距离下埋藏种子丢失、虫蛀及完好种子比例
Fig.2 The percentage of the seeds that were missed, destroyed by insects and well preserved at different distances from maternal tree

Morisita 指数 $I_{\delta} = 1.34 > 1$, 小叶藤黄种群呈弱聚集分布。在 5 株母树周围幼苗分布密度均较低, 幼苗分布集中之处是距母树 5~10 m 处(图 3)。

幼苗分布统计表明, 距母树 0~1 m 范围内幼苗的分布概率为 0, 1~5 m 范围内分布概率随着距离的增加而增加, 7~25 m 范围内分布概率随着距离的增加而降低, 分布概率最高峰出现在离母树 5~7 m 处(图 4); 幼苗($DBH < 1\text{ cm}$)和小树($1\text{ cm} \leq DBH < 5\text{ cm}$)与最近母树的平均距离分别是 $10.65 \pm 5.31\text{ m}$ ($N = 706$)和 $11.50 \pm 5.94\text{ m}$ ($N = 102$), 差异显著($p < 0.05$), 与母树的平均距离随径级的增大而增加, 幼苗随着径级的增大有渐渐远离母树的趋势。

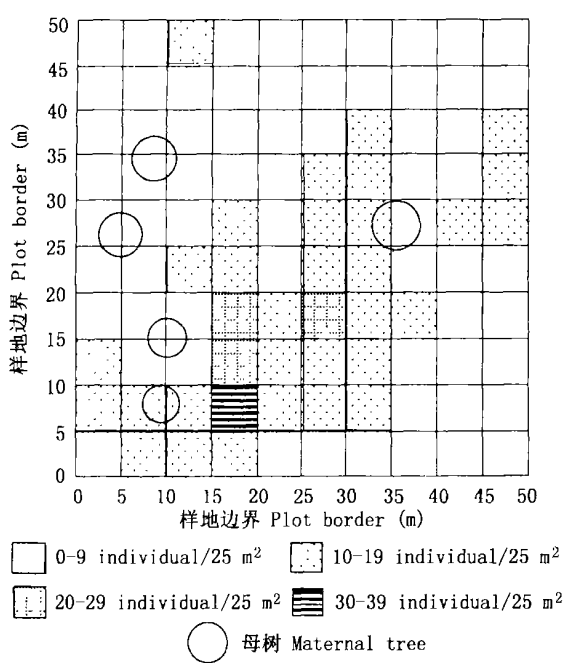


图 3 50 m × 50 m 样方中小叶藤黄植株空间分布
Fig. 3 Spatial distribution of *G. cava* population in 50 m × 50 m study plot

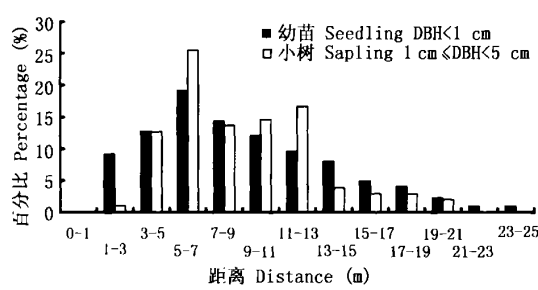


图 4 最近母树不同距离处幼苗分布格局
Fig. 4 Seedling distribution pattern to the nearest maternal tree

3 讨 论

3.1 猕猴对小叶藤黄种子的初级传播

成熟的小叶藤黄果实为橙黄色, 较大(72.97 ±

35.84 g), 果肉淡黄色, 多汁, 味酸甜, 果肉与种子难以剥离, 种子千粒重 2355 g。按 Janson (1983) 和 Gautier-Hion 等(1985) 的划分标准, 小叶藤黄果实属于灵长类果实。

猕猴有临时贮藏食物的颊囊(杨德华, 1993)。家养猕猴喂食实验表明, 猕猴仅嚼碎少量的种子, 而将多数种子遗弃; 猕猴粪便中的种子具有萌发能力。自然条件下的猕猴取食时就地遗弃的种子较少, 可能是猕猴为了降低取食风险而将果肉和种子一起带到更安全的地方取食。Gautier-Hion 等(1985) 报道了猿猴离开母树时, 颊囊内装满了带果肉的种子, 回到憩息地后再将种子遗弃。灵长类动物是有效的种子传播者(Nagy & Milton, 1979; Zhang & Wang, 1995; Andresen, 1999), 特别是对于那些果肉与种子难以分离的种子, 其传播功能更强(Gautier-Hion *et al.*, 1985)。猕猴可能对小叶藤黄种子的远距离传播起着重要的作用。

3.2 地面拜访动物对种子的二次传播

动物对种子埋藏的研究主要集中于温带, 而对热带地区的啮齿类动物对种子的分散埋藏和二次传播的重要作用在最近几年才受到重视(Forget & Vander Wall, 2001)。

小叶藤黄种子脂肪含量较高(中国科学院昆明植物研究所, 1991), 在 8~10 月成熟, 有较长的休眠期, 适合中华姬鼠将其作为过冬(凉季)的食物来贮藏。人工埋藏的种子 18 周后丢失的种子数仅为种子总数的 20%~31%, 而地面放置种子在 3~18 周内即被全部取食或转移。蒋志刚(1996) 介绍了灰松鼠(*Sciurus vulgaris*) 能很快找到自己埋藏的种子, 但很难发现人为埋下的榧果。这说明了贮食动物通过分散埋藏使竞争者难以发现其埋藏的种子, 这一方面对贮食者有利(Jenkins *et al.*, 1995), 同时也降低了种子被进一步捕食的风险。

小叶藤黄种子也是材小蠹的食物和繁衍后代及越冬的场所, 中华姬鼠与材小蠹是共同资源竞争关系。如何保护贮藏的食物, 减少贮存食物的损失, 关系到中华姬鼠能否有足够的食物过冬。材小蠹个体小, 钻入种子内部取食种子胚, 中华姬鼠对其难以发现和防范, 分散贮藏可以降低贮存的种子被全部窃食的风险。有研究表明, 材小蠹主要靠嗅觉来寻找寄主(Wood, 1970)。分散埋藏可以降低空气中挥发物的浓度, 使材小蠹难以发现其埋藏的种子。

尽管被分散埋藏的种子仅有一小部分能萌芽生长, 但对植物来说, 吸引贮食动物埋藏种子是一种有

效的扩散机制(Chambers & MacMahon, 1994)。中华姬鼠对小叶藤黄种子既有消耗的不利一面, 又有将种子转运到适于其萌发和建成幼苗的安全地点的有利一面。王巍等(1999)也得到相似的结果。

3.3 小叶藤黄幼苗的空间分布

1999年和2000年, 地面上种子在2~3个月后就全部消失了。样地中从翌年4月开始, 一直延续到8月均有小叶藤黄种子的萌发。小叶藤黄种子较大, 难以进入土壤种子库中; 果实平均种子数为 4.1 ± 1.6 粒, 平均种子埋藏深度为 2.2 ± 1.7 cm。而新生幼苗均为单株生长, 已萌发的这部分种子很可能是经过了动物的分散埋藏。

落到地面的种子以母树下方的种子密度最大, 种子高度聚集于母树周围。而幼苗在母树一定范围内的分布为零, 分布高峰出现在离母树5~7 m处。说明幼苗的空间分布格局受种子雨、中华姬鼠转移、材小蠹危害及其它生物、非生物因素的综合影响。

啮齿类动物贮食时对生境的选择已有研究(Vander Wall, 1992; 1993; Bowers *et al.*, 1993)。Vander Wall(1992)报道了杰弗里松(*Pinus jeffreyi*)经过金花鼠(*Tamias amoenus*)的分散埋藏而呈聚集分布。小叶藤黄幼苗呈弱聚集分布, 可能与中华姬鼠的分散埋藏对生境的选择有关。初步观察表明, 中华姬鼠埋藏的种子主要分布于林地陡侧面、枯树下及大树树根附近等处, 而在灌木(或幼苗)密集的地方很少埋藏种子。

3.4 小叶藤黄与拜访者之间的相互作用与适应

小叶藤黄似乎具备了吸引两种类型的动物来帮助它传播种子的能力, 即通过果肉吸引猕猴等拜访者和通过种子本身吸引中华姬鼠取食并得到传播。前者是肉质果的种子传播类型, 后者是干果的种子传播类型。两种传播类型有一定的差别: 肉质果的种子对传播者来说是个累赘, 动物对种子的传播是被动的(Wheelwright & Oriens, 1982); 而干果是传播者的食物, 动物对种子的取食和埋藏是主动的过程。关于这两种传播类型植物为此所付出的代价, Janzen(1986)曾作了形象的比喻: 一种是将4个孩子中的两个送去战场当炮灰(以种子作为食物), 另一种是只抚养两个孩子, 将抚养另外两个孩子的资源捐献给战争所需(以果肉作为食物), 很难说孰高孰低。

小叶藤黄与种子传播者、捕食者之间可能形成了复杂而和谐的相互作用网络。通过猕猴对果实的取食实现种子的远距离传播; 母树附近的种子和幼苗分布受材小蠹和中华姬鼠的综合作用。种子的远

距离传播对种群扩散、基因的流动及避免近亲繁殖等起着重要作用(Cain *et al.*, 2000)。但栖息地的丧失、生境片段化和过度捕猎等原因导致了許多食果动物的濒危甚至灭绝(张知彬, 1994), 这对种子(特别是大种子)的传播将产生严重影响(Howe, 1989)。猕猴、中华姬鼠或材小蠹等任何一种动物一旦遭到灭绝, 可能会对小叶藤黄种群的更新带来影响。

参 考 文 献

- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, **31**: 145~158.
- Bowers, M. A., L. James & J. Dooley. 1993. Predation hazard and seed removal by small mammals: microhabitat versus patch scale effects. *Oecologia*, **94**: 247~254.
- Cain, M. L., B. G. Milligan & A. E. Strand. 2000. Long distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**: 1217~1227.
- Chambers, J. C. & J. A. MacMahon. 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, D. A. & D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, **124**: 769~788.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P. J. & G. Gradwell eds. *Dynamics of populations*. Wageningen, The Netherlands: Center for Agricultural Publishing and Documentation. 298~312.
- Ding, Y. Q. (丁岩钦). 1994. *Insect mathematical ecology*. Beijing: Science Press. 22~58. (in Chinese)
- Forget, P. M. & T. Milleron. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, **87**: 596~599.
- Forget, P. M. & S. B. Vander Wall. 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 65~67.
- Gautier-Hion, A., J. M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decox, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, A. Moungazi, C. Roussillon & J. M. Thiollay. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **65**: 324~337.
- Herrera C. M., P. Jordano, L. Lopez-Soria & J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**: 315~344.
- Howe, H. F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201~228.
- Howe, H. F. 1989. Scatter and clump dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, **79**: 417~426.
- Institutum Botanicum Kunmingense Academiae Sinicae Editio (中国科学院昆明植物研究所). 1991. *Flora Yunnanica* (Tomus 5). Beijing: Science Press. 125~149. (in Chinese)
- Janson, G. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science*, **219**: 187~189.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104**: 501~528.
- Janzen, D. H. 1986. Seeds as products. *Oikos*, **46**: 1~2.

- Jenkins, S. H., A. Rothstein & W. C. H. Green. 1995. Food hoarding by Merriam's kangaroo rats: a test of alternative hypotheses. *Ecology*, **76**: 2470~2481.
- Jiang, Z. G. (蒋志刚). 1996. How animal retrieve storage food? *Chinese Journal of Zoology (动物学杂志)*, **31**(6): 47~50. (in Chinese)
- Nagy, K. A. & K. Milton. 1979. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology*, **60**: 475~480.
- Nathan, R. & C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 278~285.
- Vander Wall, S. B. 1992. The role of animals in dispersing a "wind-dispersal" pine. *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.
- Wang, W. (王巍) & K. P. Ma (马克平). 1999. Predation and dispersal of *Quercus liaotungensis* acorns by Chinese rock squirrel and Eurasian jay, Northern China. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **41**: 1142~1144. (in Chinese)
- Wenny, D. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, **70**: 331~351.
- Wenny, D. G. & D. J. Levey. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95**: 6204~6207.
- Wheelwright, N. T. & G. H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems with terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist*, **119**: 402~423.
- Wood, D. L. 1970. Pheromones of bark beetles. In: Wood, D. L., R. M. Silverstein & M. Nakajima eds. *Control of insect behavior by natural products*. New York: Academic Press. 301~316.
- Yang, D. H. (杨德华). 1993. Fauna of Xishuangbanna. Kunming: Yunnan University Press. 37~40. (in Chinese)
- Zagt, R. J. & J. A. Werger. 1997. Spatial components of dispersal and survival for seeds and seedlings of two contaminant tree species on the tropical rain forest of Guyana. *Tropical Ecology*, **38**: 343~355.
- Zhang, S. Y. & L. X. Wang. 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Ziziphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates in French Guiana. *Biotropica*, **27**: 397~401.
- Zhang, Z. B. (张知彬). 1994. Some theoretical basis for the conservation of biodiversity. In: Biodiversity Committee of CAS ed. *Principles and methodologies of biodiversity studies*. Beijing: Chinese Science and Technology Press. 36~54. (in Chinese)
- Zhu, H. (朱华). 1993. Flora characters on Xishuangbanna tropical forest. *Tropical Geography (热带地理)*, **13**: 149~155. (in Chinese)

责任编辑: 周广胜 责任编辑: 孙冬花