

蚂蚁对澜沧舞花姜种子散布及种苗 空间分布格局的影响

陈帆 陈进* 刘志秋 张玲 刘勇 白智林

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要 在野外系统观测了澜沧舞花姜(*Globba lancangensis*) 18个果实共216粒种子的散布过程。共有10种蚂蚁参与了澜沧舞花姜的种子散布, 距离为0.01~3.35 m, 平均距离 (0.47 ± 0.03) m(平均值 \pm SE, $n=216$)。其中最重要的3种蚂蚁是横纹齿猛蚁(*Odontoponera transversa*)、大头蚁(*Pheidole* sp.) 和黄足厚结猛蚁(*Pachycondyla luteipes*)。其出现频率分别为61%、50%和28%, 散布的平均距离分别为 (0.60 ± 0.09) m、 (0.20 ± 0.01) m和 (0.32 ± 0.05) m。从总体上看, 蚂蚁促进了种子的分散, 降低了种子的聚集程度。横纹齿猛蚁对于种子上的油质体最为敏感, 对人工去除了油质体的种子不搬运, 对种子散布距离较远, 暗示了其与澜沧舞花姜之间可能存在更紧密的互惠关系。野外样方调查结果表明, 在3种舞花姜属植物中, 以种子繁殖为主的澜沧舞花姜种苗之间的平均最近距离为 (36.8 ± 1.45) cm(平均值 \pm SE, $n=74$), 显著大于以珠芽繁殖为主的毛舞花姜(*Globba barthiri*)的 (29.8 ± 2.70) cm($n=34$, $t_{73,33}=2.11$, $p=0.037$)和异果舞花姜(*Globba racemosa*)的 (28.7 ± 3.16) cm($n=32$, $t_{73,31}=2.33$, $p=0.022$)。澜沧舞花姜的种苗聚集程度($Z=-1.70 \pm 0.19$)显著小于毛舞花姜($Z=-2.58 \pm 0.37$, $t_{73,33}=2.36$, $p=0.020$)和异果舞花姜($Z=-3.28 \pm 0.53$, $t_{73,31}=3.54$, $p=0.001$)。这说明相对于毛舞花姜和异果舞花姜, 蚂蚁对种子的散布作用显著增加了澜沧舞花姜种苗间的平均最近距离, 降低了居群的聚集度。

关键词 蚂蚁 油质体 澜沧舞花姜 种子散布 空间分布格局

THE ROLE OF ANTS IN SEED DISPERSAL OF *GLOBBA LANCANGENSIS* AND THE SPATIAL DISTRIBUTION OF ITS SEEDLINGS

CHEN Fan CHEN Jin* LIU Zhi-Qiu ZHANG Ling LIU Yong and BAI Zhi-Lin
(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract Seed dispersal is a key process determining the spatial pattern of plant populations. Myrmecochory is a term referring to a plant-ant mutualism in which ants disperse plant seeds while using the nutritionally valuable elaiosomes as food. In this study, our goal was to understand how ants affect seed dispersal and seedling distribution patterns of a myrmecochorous plant, *Globba lancangensis*.

G. lancangensis is a small perennial herb of Zingiberaceae mainly distributed in southwest Yunnan Province. It propagates primarily by seeds but also by a small number of bulbils. There are 31.2 ± 2.13 (Mean \pm SE, $n=32$) seeds in each fruit. The seeds are 2–3 mm in length and bear a white-colored elaiosome. We conducted an observational study on the seed dispersal of *G. lancangensis* in October 2002 in its natural habitat in Xishuangbanna, Yunnan Province of China ($21^{\circ}59' N$, $100^{\circ}16' E$; 1 180 m asl; annual mean temperature, $18.3^{\circ} C$; annual mean rainfall, 1 339 mm). A total of ten species of ants were identified that transported the seeds of *G. lancangensis* and their activities were recorded. The mean dispersal distance of seeds was (0.47 ± 0.03) m ($n=216$), ranging from 0.01 m to 3.35 m. *Odontoponera transversa*, *Pheidole* sp. and *Pachycondyla luteipes* were the most important seed dispersing ant species, occurring 61%, 50% and 28% of the time, respectively, with mean dispersal distances of (0.60 ± 0.09) m, (0.20 ± 0.01) m and (0.32 ± 0.05) m, respectively. As a whole, ants promoted a decrease in the degree of aggregation of *G. lancangensis* seeds. Ants of *Pheidole* sp. collected a total of 43% of the seeds of *G. lancangensis* but consumed most of the seeds collected, suggesting that *Pheidole* sp. is a seed harvester ant. *O. transversa* did not remove seeds with artificially removed elaiosomes and appeared to be the most sensitive ant species to seed e-

收稿日期: 2003-03-11 接受日期: 2003-10-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(30170160)

西南林学院徐正会博士帮助鉴定蚂蚁标本; 中国科学院西双版纳热带植物园杨效东博士为蚂蚁标本拍照; 相辉女士参与野外工作并提供宝贵意见; 思茅师范高等专科学校毕青先生、刀春先生和李维秀女士帮助进行野外工作; 美国 San Diego State University 的 Arthur Getis 博士赠送数据分析软件。在此一并致谢!

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: cj@xtbg.org.cn

laiosomes. Overall, *O. transversa* made the most significant contribution to seed dispersal, as demonstrated by the highest visiting frequency (61%) and the greatest mean dispersal distance (0.60 ± 0.09) m of all ants. These results imply that a tight mutualism exists between *O. transversa* and *G. lancangensis*.

To understand whether ants influence the spatial pattern of seedlings, we compared the spatial distribution of seedlings of *G. lancangensis* in its natural habitat with that of two other species in the *Globba* genus, *G. barthei* and *G. racemosa*; the latter two species propagate mainly by bulbils which are dispersed by abiotic means. Nine 25 m \times 25 m plots, three plots for each species, were established and the location of every *Globba* seedling inside the plots was recorded. The mean distance to the nearest neighbor of *G. lancangensis* was significantly higher than both *G. barthei* ((36.8 ± 1.45) cm vs. (29.8 ± 2.70) cm, Mean \pm SE; $t_{73,33} = 2.11$, $p = 0.037$) and *G. racemosa* ((36.8 ± 1.45) cm vs. (28.7 ± 3.16) cm, $t_{73,31} = 2.33$, $p = 0.022$). We used Z-values to describe the degree of aggregation of the populations of the three species. The Z-value of *G. lancangensis* (-1.70 ± 0.19 , Mean \pm SE) was significantly larger than the Z-value of both *G. barthei* (-2.58 ± 0.37 , $t_{73,33} = 2.36$, $p = 0.020$) and *G. racemosa* (-3.28 ± 0.53 , $t_{73,31} = 3.54$, $p = 0.001$), indicating that *G. lancangensis* was significantly less aggregated. These results suggest that ants make a significant contribution to dispersing *G. lancangensis* seedlings by increasing the distance to its nearest neighbor and decreasing the degree of aggregation in its natural habitat.

Key words Ants, Elaiosome, *Globba lancangensis*, Seed dispersal, Spatial distribution pattern

蚁传植物(Myrmecochore)是指主要依靠蚂蚁传播种子的植物(Sernander, 1906)。蚁传植物种子通常附着有一种被称为油质体(Eelaiosome)的结构,这种附属结构往往富含蚂蚁所需的能量和多种营养物质,被认为是蚁传植物为了吸引蚂蚁搬运和散布种子而产生的特殊结构(Beattie & Hughes, 2002)。蚂蚁常常搬走连同种子和油质体的传播体前往它们的巢穴,在那里取食油质体,而种子则可能被遗弃在营养丰富、光照和湿度适宜幼苗萌发和生长的蚁巢或垃圾堆中(Gibson, 1993a)。蚂蚁和蚁传植物之间形成了一定的互惠关系(Bronstein, 1998; Morales & Heithaus, 1998; Gorb & Gorb, 2000; Christian, 2001)。

蚂蚁对种子搬运的距离较短,平均为 0.97 m ($n = 2\,524$) (Gomez & Espadaler, 1998)。蚂蚁对种子的这种近距离转移能否及如何影响种苗的空间分布格局一直是人们争论的焦点(Horvitz & Schemske, 1994)。Hughes 和 Westoby (1992a)对澳大利亚一种蚁传植物的研究表明,蚂蚁增加了种子的散布距离,但不同种蚂蚁由于其行为各不相同,有些促进了幼苗的分散(Kjesson, 1985; Hovitz & LeCorff, 1993),有些则促进了幼苗聚集(Beattie & Culver, 1979)。

科学地揭示蚂蚁转移种子对该植物幼苗空间分布格局的影响并非易事。自然居群的建立受生物和非生物因素的综合影响,包括种子来源、种子散布、种子萌发环境、种子及幼苗被捕食等多种因素,人们通常无法跟踪从一粒种子到一株幼苗之间的全过程。蚂蚁对种子的短距离散布是否能对种苗空间分布产生影响是一个值得探讨的问题。Horvitz 和 Schemske (1994)发现墨西哥的一种蚁传植物 *Ca-*

lathea ovoidensis 在幼苗长出地面时种子仍附着在其上,他们在第一年对去除和未去除油质体的种子分别进行颜色标记,并在其后 3 年跟踪这些种子,实验结果揭示了蚂蚁对种子的散布有效促进了种苗的分散分布。但要全面揭示蚂蚁散布对蚁传植物种苗空间分布格局的影响还需更多的研究。

舞花姜属几种植物具有不同繁殖策略,可能为研究上述问题提供了很好的材料。该文所研究的澜沧舞花姜(*Globba lancangensis*)以种子繁殖为主(刘志秋等, 2004),且其种子具有典型的蚁传植物种子的特性,而分布于相同或相似环境下的毛舞花姜(*G. barthei*)和异果舞花姜(*G. racemosa*)则主要以珠芽进行繁殖。本研究通过系统观察蚂蚁对澜沧舞花姜种子的散布,了解不同种类蚂蚁取食种子的行为及其对种子的位移和空间分布造成的影响,并通过比较自然状态下澜沧舞花姜、毛舞花姜和异果舞花姜 3 个种种苗分布格局的差异,探讨蚂蚁散布对澜沧舞花姜种苗空间分布格局的影响及其生态学意义。

1 材料和方法

1.1 实验材料

舞花姜属系姜科多年生草本植物,有 100 多个种,主要分布于热带亚洲,中国有 5 个种(Wu *et al.*, 1996)。澜沧舞花姜株高 20 ~ 60 cm,主要分布于云南西南部海拔 200 ~ 1 200 m 的次生林中,花期 7 ~ 10 月,果期 9 ~ 11 月。其果实为椭圆形,直径为 5 ~ 7 mm,长为 7 ~ 10 mm。种子呈卵球型或球形,直径约为 2 ~ 3 mm,表面呈淡黄色至橙色,种脐处附生乳

白色的油质体,种子的其它部分硬而光滑。自然条件下每个果实中产生种子 (31.2 ± 2.13) (平均值 \pm SE, $n = 32$)个,每株产珠芽 (2.24 ± 0.1) (平均值 \pm SE, $n = 184$)个(刘志秋观测资料)。

舞花姜属另两个种毛舞花姜和异果舞花姜分布生境与澜沧舞花姜类似。毛舞花姜的花在自然条件下正常开放但高度不育,自然条件下未见结实,以花序下部苞片内和叶腋部分生成的珠芽进行无性繁殖,自然条件下每株产株芽 (16.46 ± 0.46) (平均值 \pm SE, $n = 60$)个,珠芽为球形或梭形,直径约为 $0.2 \sim 1$ cm(刘志秋观测资料)。异果舞花姜的花能育,但育性很低,自然条件下只有少量植株上结实,同时有较多珠芽生成,珠芽为梭形,直径约为 $1 \sim 1.5$ cm。

1.2 研究地点及研究方法

1.2.1 蚂蚁对澜沧舞花姜种子散布观察

该项研究在野外自然居群中进行,居群地处西双版纳州勐海县勐遮乡新火山脚林缘($21^{\circ}59'N$, $100^{\circ}16'E$,海拔 1180 m)。该地年均气温 $18.3^{\circ}C$,年平均降雨量 1339 mm(1959~1997年观测资料)。植被为勐海石栎(*Lithocarpus fohaiensis*)与麻栎(*Quercus acutissima*)为主的疏林。该地有澜沧舞花姜种苗分布的勐海石栎林面积大于 20 hm²。从2002年10月25日至11月1日,分别选择即将裂开的18个果实,从种子掉到地面开始进行持续观察。当有蚂蚁或其它动物搬运种子时,跟踪观察直到搬运的终点,做好标记,记录每种拜访动物的特征和行为、搬运距离和方向、埋藏地点类型等数据。每个果实观察 $1 \sim 5$ h。捕捉每一种拜访动物,编号并装入75%乙醇溶液中,以供鉴定。如果种子中途被遗弃,则做好标记,24 h后检验种子是否还在原地。由于天气情况中途中断观察或有些蚂蚁在跟踪的过程中失踪,所以只记录了216粒种子的搬运情况。在观察中,把10粒去除了油质体和10粒没有去除油质体的种子间隔放在地面上观察蚂蚁的行为,重复3次。

1.2.2 3种舞花姜种苗空间分布调查

在2002年10月,选择毛舞花姜、澜沧舞花姜和异果舞花姜3个种,每个种各选择3块 25 m \times 25 m的样地。样地一般处于居群的中心位置,样地内地形较为一致。用尼龙绳将样地分隔成25块 5 m \times 5 m的小样方,逐块测量出每一株苗的坐标。受3个种自然居群分布状态的限制,澜沧舞花姜3个样地均分布于上述的勐海石栎林中,样地间距离大于 200 m。异果舞花姜样地选自西双版纳州景洪市基诺山(海拔 1200 m)。毛舞花姜样地分别选自西双

版纳州勐海县勐遮(同澜沧舞花姜样地),勐腊县南贡山(海拔 1000 m)和景洪市大渡岗(海拔 1500 m),样地间距离大于 100 km。

1.2.3 数据分析

以 5 m \times 5 m小样地为单元统计分析种苗分布格局,计算过程中去除了那些种苗分布很少的样块(一个样块种苗数小于10株)。用最近距离法(Nearest neighbor method)计算出每个小样方中每一棵种苗与离其最近的种苗之间的距离的平均值。居群的聚集程度用 Z 值衡量, Z 值为0代表随机分布, Z 值为负代表聚集分布,其绝对值越大表明聚集程度越高, Z 值为正则代表分散或平均分布(Boots & Getis, 1988)。数据分析使用软件Point Pattern Analysis。

2 结果与分析

2.1 散布种子的蚂蚁的种类与行为

一共观察了18个果实中种子的散布过程。果实成熟时沿着缝合线慢慢裂开,大约 $15 \sim 60$ min后种子自然掉落到地面上。在果实破裂、种子掉落地面后的 1 min至 4 h被蚂蚁发现并开始散布种子。共有10种蚂蚁参与了种子的散布,其中有8种蚂蚁最终将种子搬运至蚁巢中。10种蚂蚁的种名及其在18个果实散布过程中出现的次数和频率见表1。每一个果实的种子有 $1 \sim 4$ 种蚂蚁同时参与散布,93%的种子的散布终点是蚁穴,其它少量被中途遗弃或搬运途中不慎丢失的种子在 24 h后全部失踪,没有发现其它动物散布种子。同时也发现一些发育不好的种子,其油质体比较干瘪,这类种子往往不能吸引蚂蚁,最终常常被啮齿类动物和昆虫捕食。

在记录的10种蚂蚁中,横纹齿猛蚁(*Odontoponera transversa*)、大头蚁(*Pheidole* sp.)和黄足厚结猛蚁(*Pachycondyla luteipes*)是3种最重要的散布种子的蚂蚁。横纹齿猛蚁体形较大,体长约 1 cm,在土壤中筑巢,以地表觅食为主,一般单独行动。在得到种子后直接将种子转移至蚁巢,有时在中途试图取下并吞食种子上的油质体,但由于一时难以将油质体全部取下,最终还会将种子搬至蚁巢中。观察还表明,横纹齿猛蚁对去除了油质体的种子没有兴趣,往往跳过它搬运其它带有油质体的种子以及被分开的油质体。大头蚁体形较小,体长约 2 mm,蚁巢的入口也比较小。有时需要 $2 \sim 3$ 只蚂蚁合力搬运同一粒种子,一次出动的数目往往在10只以上。如果一次搬运较多种子,它们一般先将种子转移到蚁巢的

入口处,然后在慢慢往蚁巢中转移种子,这往往耗费几个小时或更长时间。有时在蚁巢入口处,它们会先将种子上的油质体取下并先转移到巢中,但最终会将所有种子转移到蚁巢中。黄足厚结猛蚁体形稍大,体长约3 mm,一次可以出动10只以上,一般单独搬运种子,并将种子直接转移至蚁巢中。黄足厚结猛蚁和大头蚁一样,对去除了油质体的种子一样会搬运。通过挖掘它们的蚁巢,发现了被遗弃的种子,除了上面的油质体被吞食以外,也有一部分种子本身被吞食。

环纹大齿猛蚁(*Odontomachus circulus*)和伊劳多刺蚁(*Polyrhachis illaudata*)单独行动,在观察的18个果实的散布过程中分别只出现两次和1次。它们在得到种子后搬着种子四处游走,最终将种子放弃。卡泼林大头蚁(*Pheidole capellini*)、聚纹双刺猛蚁(*Diacamma rugosum*)和基氏细颚猛蚁(*Leptogenys kitteli*)一般也是单独行动,均只出现1次。主要行为是直接将种子搬进蚁巢中。贝卡盘腹蚁(*Aphaenogaster beccarii*)也只出现1次,主要行为是从同一个蚁穴中一次出来1~2只蚂蚁不停地将种子

转移到蚁巢中,最终转移了一个果实的大部分种子。邻臭蚁(*Dolichoderus affinis*)只出现1次,但散布了一个果实的所有的34粒种子。这种蚂蚁在土壤、地表和植物上觅食,但主要在植物上觅食。根据观察,跟其它9种蚂蚁不同,它是通过倒伏并接触地面的植物发现并从植物上搬运种子至其巢中,由于路线主要在植物上而且比较复杂,所以耗时较长。而且这种蚂蚁是群体行动,为了搬运这一个果实的种子,共有数百只蚂蚁参与行动。这种蚂蚁在转移种子比较困难时会将油质体一点点撕扯下来先转移到蚁巢中,最终将所有种子搬入蚁巢中。

2.2 蚂蚁散布种子的距离

蚂蚁搬运距离为0.01~3.35 m,平均距离(0.47 ± 0.03)n(平均值 \pm SE, $n=216$)。蚂蚁散布的种子数量在距离为0.1~0.2 m时最多,占22.2%,然后缓慢下降。种子被搬运数量在距离为0.6~0.7 m和1~1.1 m时也较多,分别为23粒和37粒,主要是因为贝卡盘腹蚁和邻臭蚁的集中搬运(表1,图1a)。

表1 散布216粒澜沧舞花姜种子的蚂蚁种类、拜访频率及其对种子的搬运距离

Table 1 The species of ants, their occurrence and dispersal distance of the 216 seeds of *Globba lancangensis*

种类 Species	出现次数 Appearance times	出现频率 Occurrence (%)	搬运种子数 Number of seeds removed	种子搬运距离 Seed dispersal distance (Mean \pm SE)(m)
猛蚁亚科 Ponerinae				
横纹齿猛蚁 <i>Odontoponera transversa</i>	11	61	33	0.60 \pm 0.09
黄足厚结猛蚁 <i>Pachycondyla luteipes</i>	5	28	28	0.32 \pm 0.05
环纹大齿猛蚁 <i>Odontomachus circulus</i>	2	11	3	0.33 \pm 0.17
基氏细颚猛蚁 <i>Leptogenys kitteli</i>	1	6	1	3.35
聚纹双刺猛蚁 <i>Diacamma rugosum</i>	1	6	1	1.00
切叶蚁亚科 Myrmicinae				
大头蚁 <i>Pheidole</i> sp.	9	50	92	0.20 \pm 0.01
贝卡盘腹蚁 <i>Aphaenogaster beccarii</i>	1	6	21	0.64
卡泼林大头蚁 <i>Pheidole capellini</i>	1	6	2	0.17 \pm 0.03
臭蚁亚科 Dolichoderinae				
邻臭蚁 <i>Dolichoderus affinis</i>	1	6	34	1.00
蚁亚科 Formicinae				
伊劳多刺蚁 <i>Polyrhachis illaudata</i>	1	6	1	0.01

2.3 蚂蚁对种子空间分布格局的影响

澜沧舞花姜果实破裂后,其种子会自然掉落到地面上。种子一般聚集在一起,除了极少数种子因为地形原因会滚远外,种子之间的距离一般不超过5 cm。通过几个果实的种子散布后的分布图可以看出,蚂蚁对种子的散布作用明显地促进了种子的分

散(图2)。

2.4 3种舞花姜的种苗空间分布格局

有74块澜沧舞花姜、34块毛舞花姜和32块异果舞花姜小样地符合要求(5 m \times 5 m样地内种苗数大于10)。澜沧舞花姜每个5 m \times 5 m小样地中种苗数为44.2 \pm 2.9[(平均值 \pm SE),毛舞花姜为38.6

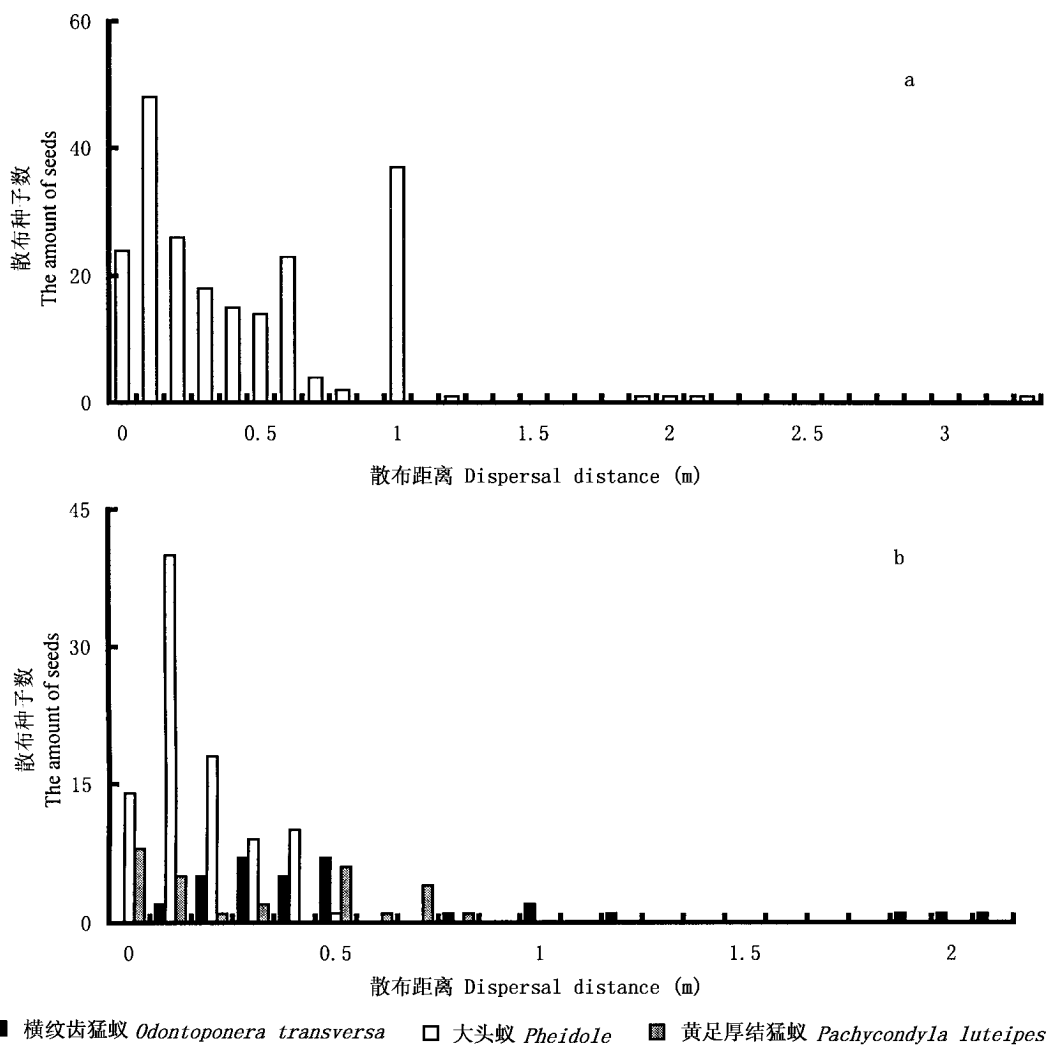


图 1 蚂蚁的散布距离与散布种子的数量

Fig.1 Amount and dispersal distance of seeds

a. 全部蚂蚁 Dispersed by all ants b. 3 种最重要的蚂蚁 Dispersed by three most important species

± 5.53 ,异果舞花姜为 40.4 ± 5.09 ,三者之间没有显著差异 ($p > 0.05$) 。澜沧舞花姜种苗之间的平均最近距离为 (35.8 ± 1.48) cm ,显著大于毛舞花姜的 (29.8 ± 2.70) cm ($p = 0.037$) 和异果舞花姜的 (28.7 ± 3.16) cm ($p = 0.022$) (图 3a) 。澜沧舞花姜的平均 Z 值为 -1.70 ± 0.19 ,显著大于毛舞花姜的 -2.58 ± 0.37 ($p = 0.020$) 和异果舞花姜的 -3.28 ± 0.53 ($p = 0.001$) (图 3b) 。毛舞花姜和异果舞花姜种苗间的平均最近距离 ($p = 0.789$) 及 Z 值 ($p = 0.276$) 无显著差异。毛舞花姜 3 个不同地点之间平均最近距离及 Z 值也无显著差异 ($p > 0.05$) 。

3 讨 论

不同种蚂蚁对种子表现出不同的行为 ,可能直接影响种子的成活率、种子的散布格局以及种子萌发和幼苗建立的机会 (Hughes & Westoby ,1992a) 。在

该研究中 ,野外发现参与澜沧舞花姜种子散布的蚂蚁有 10 种之多 ,不同种蚂蚁对种子散布的影响也各不相同 ,但大多数蚂蚁 ,特别是 3 种最重要的蚂蚁横纹齿猛蚁、大头蚁和黄足厚结猛蚁都表现出了促进种子分散的作用 ,这 3 种蚂蚁的拜访频率为 94% ,搬运种子数占总数的 71 % (表 1 ,图 1) 。因此 ,虽然有一小部分的种子被集中搬运 ,但从总体来说 ,蚂蚁还是促进了澜沧舞花姜种子的分散 ,降低了种子的聚集程度 (图 2) 。

蚂蚁散布距离的远近和蚂蚁的大小有相关关系 ,体型越大散布距离越远 ,体型越小散布距离越近 (Gomez & Espadaler ,1998) 。在我们的研究中 ,猛蚁亚科的横纹齿猛蚁和黄足厚结猛蚁的体型较大 ,散布距离也较远 ,而切叶蚁亚科的大头蚁体型较小 ,散布距离较短。世界范围内有关切叶蚁亚科大头蚁属蚂蚁对种子散布的研究较多 ,在我们的研究中 ,大头

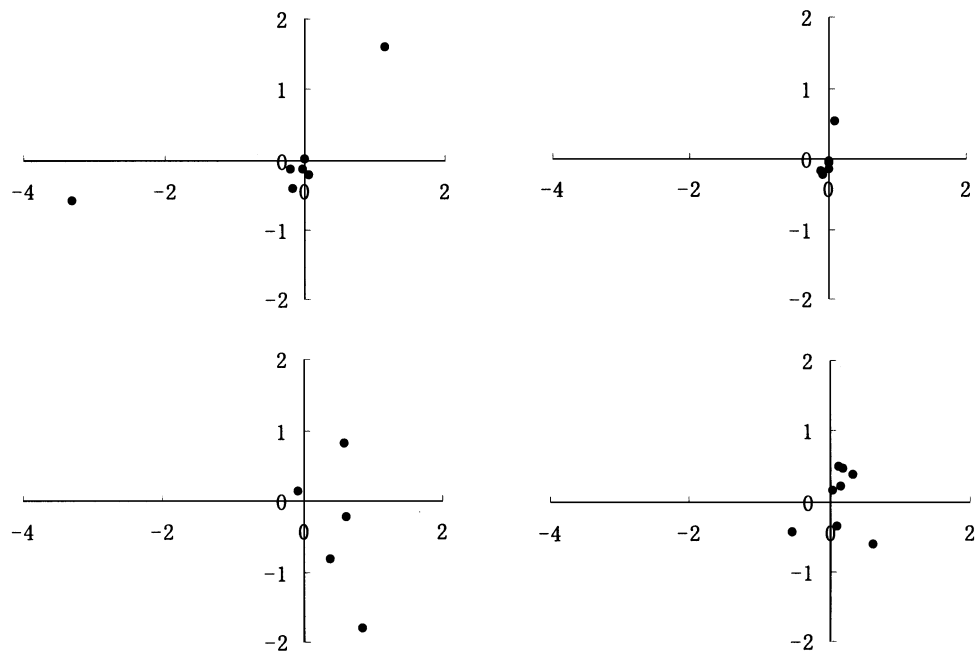


图 2 4 个果实的种子被蚂蚁散布后的分布

Fig.2 The distribution of 4 fruits' seeds after ant dispersal

原点代表种子开始位置,小圆点代表散布后种子的位置 The origin show the original sites of seeds and the dots show the final sites(m)

蚁的散布距离为(0.20 ± 0.01) m ,范围为 0.01 ~ 0.53 m ,散布距离和已有报道相似(Passos & Ferreira ,1996)。从行为上看 ,体型较大的猛蚁喜欢单独行动 ,而体型较小的切叶蚁习惯集体行动并且在蚁巢中去除油质体 ,这与 Pizo 和 Oliveira(1998)的研究结果也相似。

油质体的存在对于种子散布可能有两个影响 :其一 ,从整体来看 ,有油质体的种子被蚂蚁搬运的效率大大高于没有油质体的种子(O 'Down & Hay , 1980 ;Hughes & Westoby ,1992b) ;其二 ,油质体对不同种蚂蚁的影响不同。横纹齿猛蚁对油质体的敏感程度很高 ,显示其对油质体中的营养可能有较为强烈的需求 ,它出现频率最高 ,散布距离远 ,对促进种苗的分散起到了重要的作用。横纹齿猛蚁和澜沧舞花姜之间相对于其它种蚂蚁可能建立了一种更紧密的互惠关系。与此形成对比的是 ,本研究中的两种大头蚁对人工去除了油质体的种子反应没有明显差异 ,而且还有吞食部分种子的现象 ,大头蚁的这种行为和已有的报道类似(Hughes & Westoby ,1992b ;张智英等 2001)。这一现象暗示这几种蚂蚁可能不仅是种子的散布者 ,也是种子的捕食者。

种子的最初位置不等于种子的最终位置 ,种子的分散也不一定能促进种苗空间分布格局的分散。种子在被蚂蚁去除油质体后一般被留在蚁巢中 ,但也可能遗弃在蚁巢外的垃圾堆中(Horvitz ,1981)。同

时种子的萌发率等其它因素也直接影响了种苗的空间分布格局。在本研究中 ,3 种舞花姜大小相似 ,种苗密度也没有显著差异 ,但毛舞花姜和异果舞花姜主要依靠珠芽进行无性繁殖。珠芽的散布主要借助重力作用 ,雨季地表径流可能也是其散布的重要动力 ,没有动物散布珠芽 ,所以由珠芽产生的幼苗一般分布于母株的周围 ,居群的集聚程度较高(Ron-sheim ,1997)。而以种子繁殖为主的澜沧舞花姜种苗之间的平均最近距离显著大于以珠芽繁殖为主的毛舞花姜和异果舞花姜 ,种苗聚集程度则显著小于后两者(图 3) ,同时这种差异与实验地点无关联 ,这说明导致这种差异的主要原因是种子散布方式的不同 ,蚂蚁对澜沧舞花姜种子的散布最终导致了澜沧舞花姜种苗空间分布格局的改变。这与 Horvitz 和 Schemske(1994)对 *Calathea ovandensis* 的研究结果一致 ,而与 Beattie 和 Culver(1979)对堇菜属(*Viola*)植物的研究结果刚好相反。

种子散布距离的远近和幼苗空间分布格局对于幼苗防御(Howe ,1989) ,捕食满足(Augspurger & Kitajima ,1992)以及居群遗传结构(Jain & Bradshaw , 1966)都具有重要影响。蚂蚁对种子的散布距离相对于其它食果动物较短 ,其生态学意义一直是研究的焦点。有研究表明蚂蚁的搬运使种子逃离了容易遭啮齿类动物捕食和其它伤害的地点(Culver & Beattie ,1978 ;Gibson ,1993b ;Auld & Denham ,1999)。

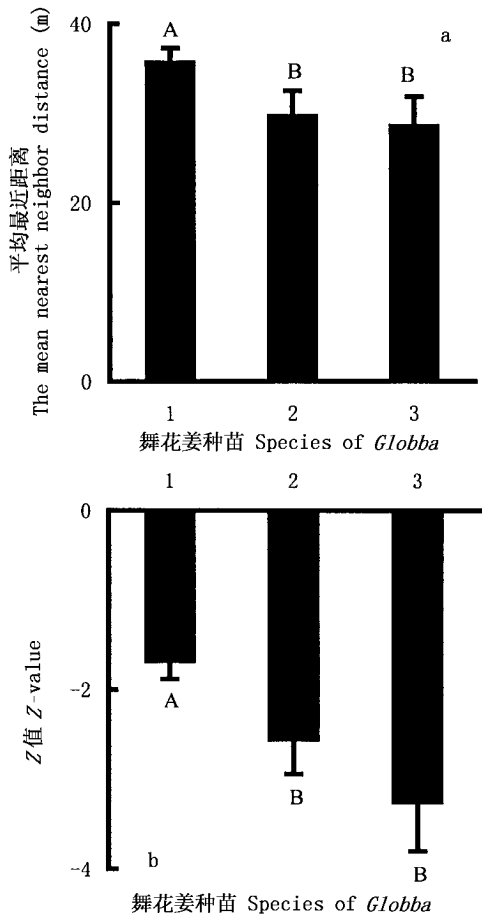


图 3 3 种舞花姜种苗空间分布格局

Fig.3 Spatial pattern of three species of *Globba*

1. 澜沧舞花姜 *Globba lancangensis* 2. 毛舞花姜 *Globba barthei*
3. 异果舞花姜 *Globba racemosa*

数据点为平均值 ± 标准误 Date are Means ± SE 每小图误差线上方的不同字母表示平均值具有显著差异 ($p < 0.05$) The means within species within panels sharing different letters are significantly different ($p < 0.05$)

蚁传植物在澳大利亚和南非频繁受到火灾干扰的硬叶林中非常普遍,蚂蚁的搬运可使蚁传植物避开火灾的影响(Bond & Slingsby ,1983 ;Gibson & Good ,1987 ;Yeaton & Bond ,1991)。也有报道显示蚂蚁将种子转移至蚁巢中,而蚁巢中营养、湿度、光照等与周围环境有显著差异,是一个更适合种子萌发、出苗和建群的微环境(Culver & Beattie ,1983 ;Hanzawa *et al.* ,1988 ;Passos & Oliveira 2002)。Kalisz 等(1999)通过对自交不育的 *Trillium grandiflorum* 的研究证明,蚂蚁对其种子的散布使得一个种子与离其最近的一个种子是同一母株产生的概率下降了 1/3 至一半,这一结果暗示了蚂蚁对种子的散布促进了异交。本研究结果表明,蚂蚁对澜沧舞花姜的种子散布使得同一母株产生的种子相互离开,有可能增加与其它母株产生的种子发生基因交流的机会(Levin & Kerster ,

1968 ;Price & Waser ,1979) ;种子的相对分散也有可能减少它们相互之间的竞争,提高种子和幼苗的成活率。但蚂蚁对澜沧舞花姜的种子散布及其最终对种苗空间分布格局造成的影响的生态学意义仍有待进一步探讨。

参 考 文 献

Augspurger, C. K. & K. Kitajima. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, **73**: 1270 ~ 1384.

Auld, T. D. & A. J. Denham. 1999. The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs *Grevillea* (Proteaceae). *Plant Ecology*, **144**: 201 ~ 213.

Beattie, A. J. & D. C. Culver. 1979. Neighborhood size in *Viola*. *Evolution*, **33**: 1226 ~ 1229.

Beattie, A. J. & L. Hughes. 2002. Ant-plant interactions. In: Herrera, C. M. & O. Pellmyr eds. *Plant-animal interactions, an evolutionary approach*. Oxford, UK: Blackwell Science Ltd. 211 ~ 235.

Bond, W. J. & P. Slingsby. 1983. Seed dispersal by ants in scrublands of the Cape Province and its evolutionary implications. *South Africa Journal of Science*, **79**: 231 ~ 233.

Boots, B. N. & A. Getis. 1988. Point pattern analysis. Newbury Park, N. J.: SAGE Publications.

Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, **30**: 150 ~ 161.

Christian, C. E. 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, **413**: 635 ~ 639.

Culver, D. C. & A. J. Beattie. 1978. Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some west Virginia species. *Journal of Ecology*, **66**: 53 ~ 72.

Culver, D. C. & A. J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology*, **64**: 485 ~ 492.

Gibson, D. J. & R. E. Good. 1987. The seedling habitat of *Pinus echinata* and *Melampyrum lineare* in oak-pine forest of New Jersey Pinelands. *Oikos*, **49**: 91 ~ 100.

Gibson, W. 1993a. Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants. I. Favorable nest sites. *Oikos*, **67**: 334 ~ 344.

Gibson, W. 1993b. Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants. II. Seed-predator avoidance. *Oikos*, **67**: 345 ~ 350.

Gomez, C. & X. Espadaler. 1998. Myrmecochorous dispersal distance: a world survey. *Journal of Biogeography*, **25**: 573 ~ 580.

Gorb, E. & S. Gorb. 2000. Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odourata* seeds carried by *Formica polyctena* ants. *Ecological Research*, **15**: 187 ~ 192.

Hanzawa, F. M., A. J. Beattie & D. C. Culver. 1988. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. *American Naturalist*, **131**: 1 ~ 13.

Horvitz, C. C. 1981. Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore, *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): *Odontomachus*, *Pachycondyla* and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia*, **51**: 47 ~ 52.

Horvitz, C. C. & D. W. Schemske. 1994. Effects of dispersers,

- gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology*, **75**: 1949 ~ 1958.
- Horvitz, C. C. & J. LeCorff. 1993. Spatial scale and dispersion pattern of ant- and bird-dispersal herbs in two tropical lowland rain forests. *Vegetatio*, **107/108**: 351 ~ 362.
- Howe, H. F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implication. *Oecologia*, **79**: 417 ~ 426.
- Hughes, L. & M. Westoby. 1992a. Fates of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, **73**: 1285 ~ 1299.
- Hughes, L. & M. Westoby. 1992b. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology*, **73**: 1300 ~ 1312.
- Jain, S. K. & A. D. Bradshaw. 1966. Evolutionary divergence among adjacent populations. I. The evidence and theoretical analysis. *Heredity*, **21**: 407 ~ 441.
- Kalisz, S., F. M. Hanzawa, S. J. Tonsor, D. A. Thiede & S. Voigt. 1999. Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandiflorum*. *Ecology*, **80**: 2620 ~ 2634.
- Kjesson, G. 1985. Seed fates in a population of *Carex pilulifera* L. I. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia*, **67**: 416 ~ 423.
- Levin, D. A. & H. W. Kerster. 1968. Local gene dispersal in *Phlox*. *Evolution*, **22**: 130 ~ 139.
- Liu, Z. Q. (刘志秋), J. Chen (陈进) & Z. L. Bai (白智林). 2004. Reproductive biology and evolutionary significance of *Globba lancangensis* (Zingiberaceae). *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **28**: 1 ~ 8. (in Chinese with English abstract)
- Morales, M. A. & E. R. Heithaus. 1998. Food form seed dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenofaster rudis*. *Ecology*, **79**: 734 ~ 739.
- O' Dowd, D. J. & M. E. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*, **60**: 531 ~ 540.
- Passos, L. & P. S. Oliveira. 2002. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. *Journal of Ecology*, **90**: 517 ~ 528.
- Passos, L. & S. O. Ferreira. 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seed in a tropical semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*, **28**: 697 ~ 700.
- Pizo, M. A. & P. S. Oliveira. 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabrera canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *American Journal of Botany*, **85**: 669 ~ 674.
- Price, M. V. & N. W. Waser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature*, **277**: 294 ~ 297.
- Ronsheim, M. L. 1997. Distance-dependent performance of sexual progeny in *Allium vineale* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, **84**: 1279 ~ 1284.
- Sernander, R. 1906. Entwurf einer monographie der europäischen myrmekochoren. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, **41**: 1 ~ 409.
- Wu, D. L., Q. G. Wu & Z. Y. Chen. 1996. Proceedings of the second symposium on the family Zingiberaceae. Guangzhou: Zhongshan University Press. 23 ~ 27.
- Yeaton, R. I. & W. J. Bond. 1991. Competition between two shrub species: dispersal differences and fire promote coexistence. *American Naturalist*, **138**: 328 ~ 341.
- Zhang, Z. Y. (张智英), M. Cao (曹敏), X. D. Yang (杨效东) & Z. M. Zhao (赵志模). 2001. *Codariocalyx motourius* seed removed by ants in Xishuangbanna. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**: 1847 ~ 1853. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 张大勇 责任编辑 : 姜联合