

热带森林南酸枣树及其种子传播*

王直军 陈进 邓晓保 白智林 刘勇 杨清 刘志秋

(中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊县勐仑镇 666300)

摘要 热带雨林中南酸枣为多种动物食用, 但其它野生动物损坏了南酸枣种子, 仅鹿科动物和犀鸟是南酸枣种子远程传播者, 保持了一部分南酸枣种子的自然更新, 免于在林下腐烂、蛀蚀或被别的动物损坏。研究表明, 由于鹿科动物和犀鸟数量锐减, 目前研究区只有赤鹿能行使这一种子传播功能, 它们取食南酸枣, 并能在开阔地及次生林地呕吐出核果, 南酸枣种子在40天后陆续出苗。荫蔽林内母树下无南酸枣幼苗, 离母树3~4m的小林窗内有少数南酸枣幼苗, 离母树200m的大林窗、林缘和1km以外的次生林内南酸枣幼苗生长较好, 这与赤鹿的作用是分不开的。热带森林的种子传播系统、动植物之间的和谐关系需要保护。

关键词 西双版纳; 热带森林; 动植物关系; 种子传播系统

森林更新及树木种子传播系统的研究, 是生态学研究的重要领域; 其间的动植物相互关系, 已越来越被国际学术界所重视。目前, 我们在西双版纳热带森林开展了这方面的研究工作, 从热带森林桑科 (Moraceae)、漆树科 (Anacardiaceae)、藤黄科 (Guttiferaceae) 等重要科中选择了相关树种进行研究。这里报导南酸枣研究工作的一部分。南酸枣 (*Choerospondias axillaris*) 为漆树科 (Anacardiaceae) 树种, 落叶乔木, 生长于400~2000m的山坡或沟谷林中, 可高达20m。树皮灰褐色, 小枝暗紫褐色, 具小皮孔, 奇数羽状复叶, 长25~40cm, 7~13小叶; 小叶对生、膜质, 长4~12cm, 宽2~5cm, 先端渐尖, 基部稍偏斜, 呈宽楔或近圆形、叶全缘, 幼叶或有齿缘。花盘状, 开花时外卷, 雄蕊10枚与花瓣近长, 花丝线形, 长约1.5mm, 花药长圆形; 雌花单生于下部叶腋, 较大, 子房卵球形。中果皮肉质, 核果呈椭圆形, 长2.5~3cm, 径约2cm, 成熟时黄色, 果核坚硬, 顶端有5个具膜质盖的小孔, 果熟期6月~7月。南酸枣适应性强, 是较好的速生用材树种, 树皮可提取栲胶, 果可直接食用或用于酿酒, 果核可制活性炭, 茎皮纤维可制绳索; 树皮和果核又能入药, 有消炎、止血及镇痛之效。南酸枣在森林生态系统和森林自然演替中也起着较为重要的作用。

1. 研究地和研究方法

1.1 研究地基本概况

研究工作在西双版纳勐腊保护区南贡山进行。西双版纳位于中国云南省西南部, 地处99°56'~101°50'E, 21°08'~22°36'N, 由于其独特的自然地理环境, 在热带边缘的气候

* 该工作为中科院生物科学与技术研究特别支持费资助内容 (项目编号 STZ98-1-08)。

条件下, 其间形成了面积不大而地位重要、栖息着多种多样野生动物的热带森林。西双版纳土地面积仅为国土面积的百分之一, 而高等植物种类却占了全国的七分之一, 其动植物种类的多样性和区系成分的复杂性早已著名。其间动物和植物相互依存、演化发展、协同进化的历史, 构成了大自然的杰作, 蕴藏着极其丰富的研究内容。南贡山地形复杂, 植物种类繁多, 植被呈垂直分布, 600~1000m 为热带雨林, 1000~1600m 为季风常绿阔叶林, 1600~2005m 为山地苔藓常绿阔叶林; 而且阴坡和阳坡有差异, 并有高草群落和次生植被镶嵌。复杂的自然条件为野生动物提供了丰富食源及栖息繁殖生境。该保护区曾记录有水鹿 (*Cervus unicolor dejeani*)、赤鹿 (*Muntiacus muntjak vaginalis*) 等鹿科动物, 及白喉犀鸟 (*Ptilolaemus tickelli indochinensis*)、棕颈犀鸟 (*Aceros nipalensis*)、冠斑犀鸟 (*Anthracoceros malabaricus malabaricus*)、双角犀鸟 (*Buceros bicornis homrai*) 等大型鸟类 (1~5)。

1.2 研究方法

在南贡山开展了南酸枣与野生动物, 特别是食果动物关系研究, 除全面调查外, 又设了 3km 的观察带、果熟期选择了 30 棵结果的南酸枣样树, 做直接观察和野生动物脚印分析, 观测野生动物对南酸枣树的拜访率, 及摄食特性。在开展野外调查, 林地内直接观测的同时, 访问了林地附近有经验的寨民和老猎人, 了解林区野生动物摄食南酸枣的历史情况; 并进一步查阅资料 (1~5) 作对比分析; 用南酸枣果实投放给饲养的野生动物, 进行摄食实验。用野外观测资料计算重点种类的相对多度, 及其对南酸枣的摄食机率, 计算公式如下:

$$\text{摄食机率}(\%) = \frac{\text{观测到动物种 } i \text{ 摄食南酸枣的个体数}}{\text{样区所记录动物种 } i \text{ 的总个体数}} \times 100$$

$$\text{相对多度} = \frac{\text{种 } i \text{ 的出现频率}}{\text{样区所记录种出现频率之和}}$$

2. 结果与分析

近两年来, 我们在南贡山研究样地调查到白眶雀鹛 (*Alcippe morrisonia*)、灰眼雀鹛 (*A. poioicephala*)、蓝翅希鹛 (*Minla cyanuroptera*)、银耳相思鸟 (*Leiothrix argenteauris*)、蓝翅叶鹛 (*Chloropsis cochinchinensis*)、黑翅雀鹛 (*Aegithina tiphia*)、黄颊山雀 (*Parus xanthogenys*)、冕雀 (*Melanochlora sultanea*) 在南酸枣树冠上食虫, 大黄冠啄木鸟 (*Picus flavinucha*) 在南酸枣树干凿食蛀虫, 它们对南酸枣树有防护作用。花期啄食南酸枣花中小虫的动物有: 啄花鸟 (*Dicaeum spp.*), 太阳鸟 (*Aethopuga spp.*), 花蜜鸟 (*Nectarinia spp.*), 捕蛛鸟 (*Arachnothera magna*), 绣眼鸟 (*Zosterops palpebrosa*), 起到护花、传粉, 保证结果实的作用。果熟期调查到, 在林冠随机取食南酸枣果肉的动物有: 栗背短脚鹛 (*Hypsipetes flavala*), 绿翅短脚鹛 (*Hypsipetes ccllelandii*), 黑鹛 (*H. madagascariensis*), 黑冠黄鹛 (*Pycnonotus melanicterus*), 圆尾绿鹛 (*P. flavescens*), 白喉冠鹛 (*Criniger pallidus*), 黄腹冠鹛 (*C. flaveolus*), 白冠噪鹛 (*G. leucolophus*), 黑喉噪鹛 (*Garrulax chinensis*), 黑脸噪鹛 (*G. perspicillatus*), 黄腹噪鹛 (*G. galbanus*), 斑头拟啄木鸟 (*M. zeylanica*), 啄花鸟 (*Dicaeum spp.*), 绣眼鸟 (*Zosterops palpebrosa*), 和平鸟 (*Irena*

puella), 楔尾绿鸠 (*Treron sphenura*), 针尾绿鸠 (*T. apicauda*), 厚嘴绿鸠 (*T. curvirostra*), 绿背金鸠 (*Chalcophaps indica*), 黄脚绿鸠 (*T. phoenicoptera*), 蓝耳拟啄木鸟 (*M. australis*), 长尾阔嘴鸟 (*Psarisomus dalhousiae*), 银胸丝冠鸟 (*Serilophus lunatus*), 以及在树下随机取食落果果肉的棕胸山鹧鸪 (*Arborophila javanica*), 原鸡 (*Gallus gallus*), 白鹇 (*Lophura nycthemera*), 孔雀雉 (*olyplectron bicalcaratum*), 但它们不是专食者, 也不损坏种核, 只是偶尔取食, 从南酸枣果肉获取一定的养分, 对南酸枣种子也无搬移作用。随机取食南酸枣全果并咬碎种核的动物有: 赤腹松鼠 (*Callosciurus erythraeus*), 蓝腹松鼠 (*C. pygerythrus*), 花鼠 (*Tamiops macclellandi*), 巨松鼠 (*Ratufa bicolor*), 大鼯鼠 (*Petaurista philippensis*), 花面狸 (*Paguma larvata*), 熊狸 (*Arctictis binturong*) 猕猴 (*Macaca mulatta*), 豪猪 (*Hystrix hodgsoni*)、竹鼠 (*Rhizomys spp.*), 及栗鼠 (*Rattus fulvescens*)、王鼠 (*Rattus rajah*) 等其它小型啮齿动物。对饲养的野生动物进行摄食实验, 也得到同样的结果。另外, 对调查区未出现的野生动物做试验, 给饲养的豚尾猴 (*Macaca nemestrina leoninus*)、白颊长臂猿 (*Hylobates concolor leucogenys*)、黑长臂猿 (*Hylobates concolor concolor*) 投放南酸枣果实时, 见到它们都先吃光果肉再咬碎核果。

仅有赤鹿 (*Muntiacus muntjak*) 在南酸枣果熟期专程到树下觅食, 是南酸枣的嗜食者。赤鹿先食入全果, 随后到开阔地及次生林地反刍, 呕吐出核果。工作过程中, 在次生林地赤鹿休息处已收集到赤鹿呕吐出的南酸枣种子。南酸枣种子在 40 天后陆续出苗; 赤鹿具有将种子与果肉分离, 运输、传播南酸枣种子的功能。比较样区所记录赤鹿的总个体数和观测到摄食南酸枣赤鹿的个体数, 其对南酸枣的摄食率为 100%。结合南酸枣的更新情况, 及南贡山传播南酸枣种子的动物状况, 观察到各生境内南酸枣幼苗更新情况, 荫蔽林内母树下无南酸枣幼苗; 离母树 3~4m 的小林窗内见到少数南酸枣幼苗; 离母树 200m 的大林窗内南酸枣幼苗丛生, 远离母树 1km 以外的次生林内及林缘多处有南酸枣幼苗丛, 这与赤鹿的活动及作用是分不开的。南贡山研究地调查到取食、传播南酸枣果实的野生动物情况、南酸枣幼苗更新情况概括于表 1、表 2。

表 1 南贡山研究样地调查到取食南酸枣果实的野生动物, 以及南酸枣幼苗情况

Table 1 The animal species who eat fruits of *Choerospondias axillaris*, and seeding numbers of *Choerospondias axillaris* in the sampling area

仅随机取食南酸枣果肉的动物种数	27
随机取食并咬碎果核的动物种数	18
食入南酸枣全果而呕吐出果核的动物种数	1
样区荫蔽林内母树下获见南酸枣幼苗情况	0
母树附近小林窗内获见南酸枣幼苗棵数	1~3
远离母树的大林窗内获见南酸枣幼苗棵数	5~20
林缘及远离母树的次生林内获见南酸枣幼苗棵数	10~24

表 2 南贡山研究样地调查到取食、传播南酸枣果实的野生动物情况
 Table 2 The situation on the animals who eat fruits and disperse seeds of *Choerospondias axillaris*

传播南酸枣种子的动物	相对多度	摄食率	样树被拜访率	历史情况	现况	根据
赤鹿	0.0153	100%	36%	多	少	调查及资料
其它鹿科动物	0	0	0	有	0	资料及调查
犀鸟	0	0	0	有	0	资料及调查

从研究情况可以看出,南酸枣树生长、开花、授粉结果过程与野生动物有着千丝万缕的联系。南酸枣果实成熟后落于林下,林下环境非常荫蔽、潮湿,种子容易霉烂,也容易被蛀蚀损坏,样区荫蔽林内母树下没有健康的南酸枣幼苗。在阴暗潮湿的林下,即使其种子能够萌发,幼苗也难以成活,林内更新是非常困难的。赤鹿摄食南酸枣后,在较开阔、阳光充足的林缘、林窗及次生林活动,并能将核果与果肉分离,在反刍时呕吐出南酸枣核果,起到了将南酸枣种子远程传播,使南酸枣种核能定植到适合种子萌发、有利于幼苗生长的环境,保持了一部分南酸枣种子的自然更新,免于在荫蔽林下腐烂、蛀蚀,或者被土壤动物、啮齿动物损坏。这对南酸枣树物种的延续,以及森林自然更新意义是非常重要的。南酸枣树产果量大,其果实丰盛而富有营养(陈进先生在另文专论),为多种动物提供了食源,对野生动物种群的生存,对森林生态系统的整体发展作了贡献。南酸枣树生活及其种子传播过程,较明显地反映出森林生态系统中动物与植物之间相互依存,协同发展的关系。

3. 讨论

从食果动物与南酸枣相互关系的调查、研究情况看,虽然有许多随机取食果肉的动物,但它们仅从南酸枣获取养料,没有传播种子功能;也有不少随机取食南酸枣并咬碎种核的动物,显然它们对南酸枣种子有破坏作用;饲养动物投食试验,也得到与野外调查相同的结果。调研过程中仅仅发现赤鹿一种动物取食南酸枣全果,并能在开阔地及次生林地呕吐出种核。而资料等方面的情况表明,鹿科动物和犀鸟有传播南酸枣种子的功能。这两类动物摄取南酸枣果实,食用果肉并将种子排出。据林地附近有经验的寨民和老猎人介绍,曾经有犀鸟和水鹿等野生动物生活于南贡山,具有与麂子一样嗜食南酸枣果实,在休息地排出或呕吐出果核的习性。有关的历史资料也反映出,南酸枣树与鹿科动物和犀鸟相互间的协同关系历史久远,在果熟期,鹿科动物和犀鸟是南酸枣果实的专选嗜食动物,并起到传播南酸枣种子的作用。在西双版纳很多地区确实有过犀鸟和其它鹿科动物,但它们种群数量逐渐减少,现已难见踪影;调查过程中样区内也仅见 5 只赤鹿。连同脚印分析,近期调查结果,即使在保护较好的南贡山,专食南酸枣的赤鹿也仅出现于 36% 的南酸枣树下,相对多度仅为 0.0153,赤鹿数量也不多了。

热带森林中许多植物生长快、果实量大,但需要在林缘、林窗更新,长期的自然进化结果,只有具备一定的种子传播机制,物种才会更新延续至今,许多木本植物的果实性状已与相关的动物适应。脊椎动物是高等植物主要的种子传播者,许多植物依靠动物

的活动传播种子, 得到适于幼苗生长的生境, 保持了一部分种子自然更新, 免于在林下腐烂、蛀蚀或被别的食种子动物损坏。这有利于植物占据新的生境 (6~8), 也有利于它们的基因流动, 很多植物已与动物协同进化、互利共生, 形成完善的种子传播系统 (9, 10)。近几十年来, 西双版纳地区野生动物种类、数量分布情况发生了很大变化, 随之发生了动植物相互关系变化。动物对植物种子的传播、植物种子的定居、林缘林窗更新, 及森林的演替都有所影响。了解这些变化对森林生态系统的调控和管理非常重要。生物多样性的保护、地区经济的持续发展, 应该从研究动植物相互关系, 维持和创建生态系统的整体发展做些工作。自从我们开展食果动物对木本植物种子传播研究以来, 出现了很多值得研究的生长点, 就本文所涉及动物对南酸枣种子传播作用和它们相互关系的情况, 也有很多方面可深入展开工作。

参考文献

- [1] 高耀亭, 郑宝贲. 西双版纳的经济鸟兽. 动物学杂志, 1959, 2 (9): 398~404
 - [2] 郑作新, 郑宝贲. 云南西双版纳及其附近地区的鸟类调查报告 I、II. 动物学报, 1961, 13 (1~4): 53~69, 1962, 14 (1): 74~94
 - [3] 高耀亭, 陆长坤. 西双版纳兽类考察报告. 动物学报 1962, 14 (2): 180~196
 - [4] 杨元昌, 段宇, 徐伟章等. 西双版纳的鸟类. 昆明: 云南科技出版社, 1987, 326~349
 - [5] 彭燕章, 杨德华, 匡邦郁. 云南鸟类名录. 昆明: 云南科技出版社, 1987
 - [6] Denslow, J.S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 1980, 12: 47~55
 - [7] Van der pijl, L. Principles of dispersal in higher plants. 2nd edition. Springer-Verlag, New York, 1972
 - [8] Janzen, D.H. Ecology of plants in the tropics. Arnold, London, England. 1975
 - [9] Levin, D.A. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology*, 1974, 7: 139~220
 - [10] Salomonson, M. G. Adaptations for animal dispersal of one-seed juniper seeds. *Oecologia*, 1978, 32: 333~339
- 第一作者简介: 王直军, 男, 1946年3月生, 研究员, 从事动物生态、森林生态和环境研究多年。

The trees of *Choerospondias axillaris* and their seed dispersal in tropical forest

Wang Zhijun Chen jin Deng Xiaobao Bai Zhilin Liu Yong Yang Qing Liu Zhiqiu
(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglung 666300)

Abstract This study deal with the trees of *Choerodpondias axillaris* which have an ancient and harmonic relationship with animals of Cervidae and Hornbills. They eat fruits consume the pulp, disperse seeds as special long-distance seed dispersal agents, They can scatter the seeds in favourable sites for seedling establishment to protect the seeds from attack of rotting and destroyed. Unfortunately, this natural dispersal system have been destroyed with rapid reduction of the special species and their population. Other frugivores usually kill the seeds that they consume. However, the *Muntiacus muntjak vaginalis* of Cervidae only remain to do the dispersal function in many places of Xishuangbanna. They dispersed seeds of *Choerodpondias axillaris* to the forest edges and forest dormers, in which seeds are suitable for germination after 40 days. We found a few seedlings at small forest dormers that 3~4m away from parent trees, there are quite a few seedlings, saplings at forest edges and larger dormers that more than 200m away from par-

ent trees, as well as in the secondary forest that more than 1 km away from jungle. The *Muntiacus muntjak vaginalis* can help the trees of *Choerodpondias axillaris* to rejuvenate. A great attention must be paid to the seed dispersal system along with the relationship between plants and wildlife for tropical forest reserve.

Key words Xishuangbanna; Tropical forests; The relationship between wildlife and plants; Seed dispersal system