

行政院國家科學委員會專題研究計畫 期中進度報告

動物傳播造成種子空間分布與密度變化對種子命運之影響

(1/3)

計畫類別：整合型計畫

計畫編號：NSC92-2621-B-002-015-

執行期間：92年08月01日至93年07月31日

執行單位：國立臺灣大學生態學與演化生物學研究所

計畫主持人：李玲玲

計畫參與人員：林佩蓉、黃靖倫

報告類型：精簡報告

處理方式：本計畫可公開查詢

中 華 民 國 93 年 5 月 27 日

行政院國家科學委員會專題研究計畫成果報告

全球變遷：福山森林生態系研究

動物傳播造成種子空間分布與密度變化對種子命運之影響(1/3)

Global Change: Fushan Forest Ecosystem—The effect of changes in density and spatial distribution of seeds dispersed by animals on post-dispersal seed fate (3/3)

計畫編號：NSC 92-2621-B-002-015

執行期限：92年08月01日至93年07月31日

主持人：李玲玲 執行機構及單位：台灣大學生態演化所

計畫參與人員：林佩蓉、黃靖倫 執行機構及單位：台灣大學生態演化所

一、中文摘要

本研究藉由追蹤福山試驗林台灣獼猴取食果實種子之行為，記錄排遺與吐出種子的地點與其微棲地、空間分布及排遺中種子的密度，並以操弄實驗控制種子的密度與空間分布，比較不同條件下種子活存、被移除與掠食及萌發的比例與萌發後成長的狀況，以檢驗獼猴傳播造成種子空間分布與密度變化對種子命運之影響。初步結果顯示不同性別年齡之獼猴在取食果實種子速度、將種子吐在母樹下或帶離母樹的比例有所差異。約有 38% 被吐出的種子掉落在距母樹約 30-70 公尺之處，另有大部分的種子是被吐在休息地點。掉落在森林中的種子其發芽率顯著高於掉落在開闊地的種子，但種子是否掉落至母樹下或非母樹下，或是以單顆或聚集的方式落下，對發芽率並沒有顯著的影響。

關鍵詞：福山、台灣獼猴、種子傳播

Abstract

To study the impact of seed dispersal by the Formosan macaques in affecting the spatial distribution and fates of seeds, we followed two troops of macaques at Fushan experimental forest and recorded their feeding behavior and locations where they defecate or spit out seeds. The microhabitat of the deposited seeds and feces were evaluated, and the densities of seeds spat out or in the feces were examined and followed for the fates of seeds. We also conducted manipulation experiments by setting seeds in forest versus in open area at different distance away from parent trees, with

different densities and with or without the cover of macaques' fecal material and compared the survival, removal, and germination rates of these seeds, and the growth of seedlings. Preliminary results indicated that macaques of different sexes and ages differed in their feeding rates and the ratio of seeds either dropped at or away from feeding trees. Approximately 38% of seeds were spat at feeding trees, the majority of the rest of seeds consumed by the macaques were dropped at the resting sites of macaques. Seeds dropped in the forest had significantly higher germination rates than those in open areas. However, no significant difference was found in the germination rates between seeds dropped under the same or different tree species, or between single seed or clumped seeds.

Keywords: Fushan, *Macaca cyclopis*, seed dispersal

二、緣由與目的

種子傳播是植物由成體繁殖到幼苗建立的過程中重要的聯結。早在三十年前，Janzen (1970)就針對種子傳播者可能提高植物適應性的角色，提出下列假說：(1) 逃避假說(escape hypothesis)推測傳播者的角色是將種子帶離母樹一段距離，以減少種子因為太密集，較易受到寄生蟲、疾病、資源競爭等影響所產生較高的死亡率；(2) 直接傳播假說(directed dispersal hypothesis)則認為傳播者的角色是將種子帶到較好的、較適合發芽生長的環境；而(3)殖民假說(colonization hypothesis)則認為傳播者將

種子帶到新的、沒有競爭者的環境長大。如果這些假說成立，則食果動物藉由種子傳播可以改變種子的空間分布與存活狀況，繼而影響某些植種的更新，甚至一個地區的植群結構。

針對上述假說，有許多研究結果顯示遠離母樹之種子通常有較高的存活率與萌發率，符合逃避假說的推測(e.g. Clark and Clark, 1984; Howe et al., 1985; Schupp, 1988; Condit et al., 1992; Terborgh et al., 2002)。但是其他兩種假說的檢驗至今仍相當有限。此外，還有許多研究也藉由追蹤動物取食植物果實與處理種子的行為，以及分析種子被動物取食後的萌發能力，評估許多食果動物，尤其是靈長類，不但能將許多植物的種子帶離母樹，同時可增加種子萌發率，而幫助植物更新的潛力(Chapman, 1989; Julliot, 1997; Chapman and Onderdonk, 1998; Lucas and Corlett, 1998; McConkey, 2000; 陳主恩, 1999)。

然而，Howe (1989)指出動物傳播種子的過程中，有可能因為處理種子的行為與覓食活動的方式，影響種子的空間分布與密度，繼而影響種子的萌發與植物的更新。一些研究人員也認為補充限制(recruitment limitation)，也就是植物的種子可能會因為包括動物播遷等種種的原因而無法普遍佔據所有有利於萌發更新的地點，而使得不同的植種，包括一些稀有或屬於競爭弱勢的植物能佔據些許優勢植物種子未到達的地點而得以生存，進而維持熱帶雨林的植物多樣性(Clark et al., 1998; Nathan and Muller-Landau, 2000)。

Schupp et al. (2002)指出造成植物種子補充限制的原因包括：1. 來源限制：即植物本身之種子產量有限，2. 散播限制：即種子無法充分被散播到所有可以萌發生長的地點，3. 建立限制：即種子到達的地點不適合萌發生長。其中2,3點都與傳播的媒介有關。Schupp et al. (2002)進一步指出造成散播限制的因素包括：散播量的限制、距離的限制，以及空間分布集中的限制。對於靠動物傳播種子的植物而言，動物的覓食行為、處理種子的行為、覓食後的遊走方式、甚至排泄方式和求偶等其他許多

行為，都可能影響種子被散播的方式，包括從小尺度如一堆糞便內的種子密度，到大尺度如種子在一個棲地內的密度等，進而影響種子的存活、萌發與更新(Thomas, 1991; Wrangham et al., 1994; Andresen, 1999; Voysey et al., 1999)。例如：動物取食時直接將種子吐出掉落在母樹下，會降低種子被帶離母樹的機會(散播量的限制)。動物把果實或種子帶到鄰近的另一棵樹進食，或是吞食種子後很快就排泄出來，種子被帶離母樹的距離就很有有限(距離的限制)(Andresen, 1999; Duncan and Chapman, 1999)。即使動物有機會藉由頰囊或保存在消化道內將種子帶到較遠的距離，但也可能因為動物有固定的進食場所，每當摘取果實後就到該處進食、吐出種子或消化排泄(Jordano and Schupp, 2000)；或是有固定的展示場所(Thery and Larpin, 1993; Krijger et al., 1997; Wenny, 2000)、固定的排糞地點(Fragoso, 1997)、固定的休息或睡眠地點(Julliot, 1997; Rogers, 1998; Voysey et al., 1999)等，而會造成種子過度集中在少數地點(空間分布集中的限制)。

為此，Garber and Lambert (1998)以靈長類動物的種子傳播為例，指出在探討動物種子傳播的生態影響時，必須涵蓋研究動物對種子播前、中、後期的影響。

福山試驗林過去有關植被與種子庫、種子苗調查，顯示土壤中種子庫、種子苗之分布與大樹的分布並無明顯相關(洪富文，私人通訊)，而與棲地之物化因子，以及與動物傳播之關係則並不清楚。本研究室過去進行福山長期生態研究時，已對台灣獼猴與一些取食楠木類種子的鳥類在種子傳播的潛能進行初步探討，確定台灣獼猴與一些鳥種有遠距傳播種子的能力，且其覓食與處理果實種子的行為可促進一些種子有較高的萌發率，其中獼猴因體積大，取食果實量多，對大型種子的影響較鳥類大。此外，對於兩群追蹤時間較久的猴群的活動範圍與模式亦有初步的掌握，亦即對於台灣獼猴傳播種子方式與過程有了基本的資料，且發現福山的獼猴群有數個過夜的地點。但是對獼猴傳播過程中吐出種子與排遺後所造成糞便與種子的地點、空間分布與密度的資料仍相當缺乏，

獼猴傳播後種子的活存或被掠食移除的狀況也不瞭解。因此本計畫擬藉由一系列的觀察、追蹤與操弄實驗，以評估獼猴傳播對福山實驗林內需靠種子萌芽更新之優勢樹種更新的影響。

三、研究方法

本計畫本年度之工作以研究獼猴傳播所造成種子之空間分布、密度及對種子命運之影響為主，進行方式包括：

1. 獼猴傳播種子之空間分布與密度：每月定期追蹤福山試驗林兩群活動範圍與路徑較為本計畫研究人員掌握之猴群至少五天。如發現猴群即以焦點動物取樣法，觀察記錄獼猴取食行為，包括取食植種、部位、速度、時間，直至無法追蹤所觀察的個體為止，同時以瞬間掃描觀察記錄覓食之猴群個體數與行為。如猴群有吐出種子或排遺之行為，則記錄其地點與時間，並記錄在地圖上，以瞭解種子傳播之空間分布。研究人員並盡可能到達獼猴吐出種子與排遺所在位置，記錄其微棲地狀況，包括種子與排遺所在 2m 範圍內樹冠層與草本層覆蓋度及光照(Kaplin and Lambert, 2002)，吐出種子離原取食植株及最近一棵有結實之同種植株的距離，及有喬木種子之排遺距離同種有結實植株之最近距離。同時記錄獼猴吐出種子在地表之分布狀況，或撿取排遺秤重，並分析其內種子的種類、數量、密度，以瞭解獼猴傳播所造成種子分布的密度。
2. 獼猴傳播對種子命運之影響：將野外追蹤到的獼猴吐出的種子或排遺，一部份在分析記錄後留在原地並加以標示，部份地點以自動照相機監視(主要針對齧齒類與鳥類取食或移除種子)，追蹤排遺中與吐出後種子之命運。追蹤記錄的項目包括：種子是否為動物取食或被昆蟲蛀食、被移除、被真菌感染、發芽、著生或死亡等，並比較不同微棲地種子命運的差異。一部分種子吐出與排遺中的取回作為操弄實驗。
3. 操弄實驗：選取會被獼猴取食後吐出或在排遺中出現，屬於優勢且需靠種子苗

更新的喬木植種，如長葉木薑子，的種子，以不同之密度與間距置放於森林與空曠處預選之穿越線上。森林中穿越線的設置分為在與種子相同或不同的植株下方與離開植株至少 50m 以上等地點，穿越線上置放種子的密度包括單一種子或成堆聚集種子兩類。另一變數則為有或無獼猴排遺包覆，每個處理(包括距母樹距離、種子種類、密度、有無包裹猴糞等)至少重複 20 次，之後追蹤種子命運；所獲得的資料並將與置放在原地的吐出種子與排遺內種子，以及母樹下自然掉落之種子的命運比較。

四、初步結果

截至 2004 年 4 月，共記錄到台灣獼猴取食 12 棵長葉木薑子的行為 15 小時，42 隻次，每隻持續觀察 3 分鐘以上。不同性別年齡間取食行為有所不同，公猴(尤其是優勢公猴，)在樹上覓食時較不會被其他個體干擾，有時還會對其他個體作出追趕的行為；多隻母猴同時在覓食時，會在同一母樹上各自佔據相隔較遠的枝條，或依不同順序上樹覓食；而幼猴欲上樹覓食時常被其他成年個體追趕。公猴每分鐘平均取食果實 7.4 ± 4.7 顆($n=16$)，母猴平均為每分鐘取食 6.4 ± 3.8 顆($n=24$)，幼猴平均每分鐘取食 5.0 ± 3.1 顆($n=6$)。三者的取食速度無明顯差異($p > 0.05$)。

獼猴取食長葉木薑子果實後會在母樹上直接吐出種子或放入頰囊帶離母樹後再吐出種子，但不同性別年齡個體的行為有所差異。公猴常一邊進食一邊吐出種子，在母樹上吐出的速度約為每分鐘 1.7 ± 1.8 顆($n=8$)。母猴在母樹上吐出種子的速度約為每分鐘 2.2 ± 2.0 顆($n=19$)，但若同一棵母樹上同時有多隻個體一同覓食，或有優勢公猴在同棵樹上覓食時，母猴常會將果實先放入頰囊中暫不食用，等頰囊裝滿後再離開至其他地方進食，而不會直接在母樹上吐出種子。幼猴與母猴的情況相似，在母樹上吐出種子的平均速度為每分鐘 1.0 ± 0.8 顆($n=3$)，若有其他成猴同在樹上，幼猴也幾乎不在母樹上進食或吐出種子。

獼猴將種子帶離母樹樹冠後，會在行進

間吐出單顆種子，或在一地稍作停留吐成堆種子，約有 38% 被吐出的種子掉落在距母樹約 30-70 公尺之處，這些地方通常為獼猴進行理毛之處或有其他樹種結果的地方。結束覓食後，整群獼猴單次的移動距離平均為 264.9 公尺(n=10)，移動的終點通常為兩次活動之間的休息地點。多數獼猴在結束覓食要到休息地點時頰囊仍然鼓脹，等同群獼猴再次從休息地點出現時，頰囊明顯縮小變扁，推測被獼猴帶走但未被觀察到吐出的種子會落在休息地點。

(二)種子發芽操作實驗

從自動相機和食痕判斷，會有嚙齒類(刺鼠、松鼠等)、鞘翅目昆蟲和鳥類(僅剝食果皮)會利用掉落地面的種子或果實。操作的種子放置三週之後，森林中的 20 組種子有 3 組完全被移走，皆是位在非母樹下的環境；開闊地中的 20 組種子有 6 組完全被移走，其中僅有一組是位在母樹下的環境，其他皆位在非母樹下。而分散或聚集放置的種子在各種試驗環境下的發芽率皆無明顯差異(Mann-Whitney U test, $P > 0.05$)，在森林中母樹或非母樹下，開闊地中母樹或非母樹下發芽率也無顯著差異($P > 0.05$)，但在森林中的發芽率(0.57 ± 0.27)則明顯比在開闊地高(0.03 ± 0.08)($P < 0.001$)，顯示種子掉落的環境對發芽有相當程度的影響。而種子掉落至母樹下或非母樹下的環境，或種子是以單顆或聚集的方式落下，對發芽率並沒有顯著的影響。

五、計畫成果自評

本研究針對動物傳播種子的空間分布及其對種子命運之影響提出可操作之比較研究，目前已完成長葉木薑子的研究，正在進行種子較小的數種研究。此種比較研究在國外亦屬少見，其成果可用於檢驗動物種子傳播對植物更新影響的諸多假說，並可應用於評估野生動物在森林經營管理的角色。

六、參考文獻

林佩蓉。2000。福山試驗林食果動物對五種樟科樹木果實與種子的利用。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文。85 頁。

- 陳主恩。1999。試驗林臺灣獼猴對植物總傳播的影響。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。73 頁。
- 張可揚。1999。宜蘭福山試驗林臺灣獼猴之覓食策略。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。84 頁。
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forests. *Biotropica* 31: 145-158.
- Chapman, CA. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman, CA and DA Onderdonk. 1998. Forests without primates: primate/plant codependency. *Am. J. Primatol.* 45: 127-141.
- Clark, DA and DB Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.* 124: 769-788.
- Clark JS, E Macklin and L Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecol. Monogr.* 68: 213-235.
- Clark, JS, M Silman, R Kern, E Macklin and J HilleRisLambers. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forest. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Condit, R, SP Hubbell and RB Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *Am. Nat.* 140: 261-286.
- Duncan, RS and CA Chapman. 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecol. Appl.* 9: 998-1008.
- Estrada, A and R Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 9: 45-54.
- Estrada, A, A Anzures and R Coates-Estrada. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 48: 253-262.
- Forget, PM. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* 94: 255-261.
- Forget, PM. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Melianaceae) by rodent and their fate in rainforest in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 12: 751-756.
- Fragoso, JMV. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent pachiness in the Amazon rain forest. *J. Ecol.* 85: 519-529.
- Garber, PA and JE Lambert. 1998. Primates s seed dispersers: ecological processes and directions for future research. *Am. J. Primatol.* 45: 3-8.

- Howe, HF 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypotheses and implication. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe, HF, EW Schupp and LC Wesley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Janzen, DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Jordano, P and EW Schupp. 2000. Seed-disperser effectiveness; the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecol. Monogr.* 70: 591-615.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *J. Ecol.* 85: 431-440.
- Kaplin, BA and JE Lambert. 2002. Effectiveness of seed dispersal by *Cercopithecus* monkeys: implications for seed input into degraded areas. In "Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation" eds. by DJ Levey, WR Silva and M. Galetti, CAB International, Oxon, UK. Pp 351-364.
- Krijger, CL, M Opdam, M. Thery and F Bongers. 1997. Courtship behavior of manakins and seed bank composition in a French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.* 13: 631-636.
- Lambert, JE. 1999. Seed handling in Chimpanzee (*Pan troglodytes*) and redtail monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. *Am. J. Phys. Anthropol.* 109: 365-386.
- Lambert, JE. 2001. Red-tailed guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: evidence for plant benefits beyond seed dispersal. *Int. J. Primatol.* 22: 189-201.
- Lambert, JE. 2002. Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit processing and post-dispersal seed fate. In "Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation" eds. by DJ Levey, WR Silva and M. Galetti, CAB International, Oxon, UK. Pp 365-380.
- Lambert, JE and PA Garber. 1998. evolutionary and ecological implication of primate seed dispersal. *Am. J. Primatol.* 45: 9-28.
- Lucas, PW and RT Corlett. 1998. Seed dispersal by long-tailed macaques. *Am. J. Primatol.* 45: 29-44.
- McConkey, KR. 2000. Primary seed shadow generated by gibbons in the rain forests of Barito Ulu, Central Borneo. *Am. J. Primatol.* 52: 13-29.
- Nathan R and HC Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 278-285.
- Rogers, ME, BC Voysey, KE McDonald, RJ Parnell and CEG Tutin. 1998. Lowland gorillas and seed dispersal: the importance of nest sites. *Am. J. Primatol.* 45: 45-68.
- Schupp, EW. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in the treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp, EW, T Milleron and SE Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-richness. In "Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation" eds. by DJ Levey, WR Silva and M. Galetti, CAB International, Oxon, UK. Pp 19-34.
- Terborgh, J, N Pitman, M Silman, H Schichter and P Nunez V. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. In "Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation" eds. by DJ Levey, WR Silva and M. Galetti, CAB International, Oxon, UK. Pp 1-18.
- Thery M and D Larpin. 1993. Seed dispersal and vegetation dynamics at a cock-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 9: 109-116.
- Thomas, SC. 1991. Population densities and patterns of habitat use among anthropoid primates of the Ituri forest, Zaire. *Biotropica* 23: 68-83.
- Voysey, BC, KE MacDonald, ME Rogers, CEG Tutin and PJ Parnell. 1999. Gorillas and seed dispersal in the Lope Reserve, Gabon. II: Survival and growth of seedlings. *J. Trop. Ecol.* 15: 39-60.
- Wang, BC and TB Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* 17: 379-385.
- Wenny, DG. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Monogr.* 70: 331-351.
- Wilson, MF and CJ Whelan. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Wrangham, RW, CA Chapman and LJ Chapman. 1994. Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *J. Trop. Ecol.* 10: 355-368.