DOI: 10.5846/stxb201312172970

黄曼, 王东.油质体在5种蚁播植物种子散布中的作用研究.生态学报,2015,35(17): -

Huang M, Wang D.The role of elaiosome in seed dispersal of five ant-dispersed herbaceous plants. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(17): -

油质体在5种蚁播植物种子散布中的作用研究

黄 曼,王 东*

华中师范大学生命科学学院,武汉 430079

摘要:蚁播植物种子上常附着有蚂蚁喜食的油质体,该物体可吸引蚂蚁取食或为蚂蚁提供钳着位点从而影响种子散布。为进一步揭示油质体在种子散布中的作用,本文在野外研究了 4 属 5 种典型蚁播植物包括小花宽瓣黄堇(Corydalis giraldii Fedde)、假刻叶紫堇(C. pseudoincisa C. Y. Wu)、白屈菜(Chelidonium majus L.)、紫花堇菜(Viola grypoceras A. Gray)和柔毛淫羊藿(Epimedium pubescens Maxim.)其相应的搬运蚂蚁即玉米毛蚁(Lasius alienus (Foerster))和尼特纳大头蚁(Pheidole nietneri Emery)对植物完整种子(SE)、去除油质体的种子(S)和粘有人工模拟油质体的种子(S+H)的搬运行为和搬运效率。结果显示,蚂蚁对相同植物三类种子的触碰和检查次数均无显著差异。蚂蚁对种子的尝试搬运次数除玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和白屈菜去除油质体的种子(S)显著高于完整种子(SE)和粘有人工模拟油质体的种子(S+H)外,其它的均无显著差异。玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇、白屈菜和紫花堇菜以及尼特纳大头蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和紫花堇菜完整种子(SE)的搬运效率显著高于粘有人工模拟油质体的种子(S+H)和去除油质体的种子(S),此外,玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇粘有人工模拟油质体的种子(S+H)的搬运效率显著高于去除油质体的种子(S)。这说明玉米毛蚁在搬运小花宽瓣黄堇种子过程中油质体不仅起到吸引作用,而且起到钳着位点作用;玉米毛蚁在搬运假刻叶紫堇、白屈菜和紫花堇菜以及尼特纳大头蚁搬运小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和紫花堇菜种子过程中油质体仅起到吸引作用。本研究表明油质体可通过对蚂蚁起吸引作用,或同时起吸引和钳着位点的双重作用等影响种子散布,油质体的影响作用不但取决于植物种类,也与搬运蚂蚁的种类有关。

关键词:蚁播;种子散布;油质体;吸引作用;钳着位点作用

The role of elaiosome in seed dispersal of five ant-dispersed herbaceous plants

HUANG Man, WANG Dong*

College of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China

Abstract: Ant-dispersed plants usually produce seeds with appendages (elaiosomes), which are beneficial to ants. It is generally accepted that seed dispersal by ants (myrmecochory) is mediated by the presence of elaiosome that lures ants to transport the diaspores. Several hypotheses have related removal of seeds to nutritional needs of ants, and others have argued the importance of possible handles (i.e. structures that ants can grasp) in transporting by ants. To clarify the functional role of the elaiosome, ant behavior and seed removal rate were assessed by presenting simultaneously three types of items including entire seeds with elaiosome (SE), seeds without elaiosome (S), and seeds with an artificial "handle" glued to seeds (S+H) from five myrmecochorous species from four genera, i.e. Corydalis giraldii Fedde, Corydalis pseudoincisa C. Y. Wu, Chelidonium majus L., Viola grypoceras A. Gray, and Epimedium pubescens Maxim. to their two corresponding dispersing ants including Lasius alienus (Foerster) and Pheidole nietneri Emery in the nest surroundings in the field. Among the five studied plants, we found that the seed size of E. pubescens was significantly larger than that of Corydalis giraldii (P <0.05). Both the seed weight and elaiosome weight of E. pubescens was the largest, and the elaiosome/seed mass ratio of C. giraldii was the highest. In addition, we found that no significant differences existed in the ant 'Antennate', 'Examine',

基金项目:国家自然科学基金项目(31170310); 国家标本平台教学标本子平台项目(http://mnh.scu.edu.cn)

收稿日期:2013-12-17; 网络出版日期:2014-11-03

^{*}通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongwang_cn@ 163.com

and 'Pick-up attempt' behaviors among the three types of seeds from each plant species, excluding *L. alienus*, in which 'Pick-up attempt' of the S by ants was greater than that of both SE and S+H in *Corydalis giraldii*, *Corydalis pseudoincisa*, and *Chelidonium majus* plants. For the three types of seeds from each plant species, the removal rate of SE was significantly greater than that of both S+H and S in *Corydalis giraldii*, *Corydalis pseudoincisa*, *Chenopodium majus*, and *V. grypoceras* by ant *L. alienus* and in *Corydalis giraldii*, *Corydalis pseudoincisa* and *V. grypoceras* by ant *Ph. nietneri*. In addition, the removal rate of S+H was significantly greater than that of S in *Corydalis giraldii* by ant *L. alienus*. The results indicated that the presence of elaiosomes on seeds might influence ant behavior and their seed removal rate either by serving as an attractant for ants or by both acting as a handle and serving as an attractant for ants. The results further showed that the role of elaiosomes strongly varied depending on the species of each partner in ant-mediated seed dispersal process.

Key Words: Myrmecochory; Seed dispersal; Elaiosome; Attractant; Handle

蚂蚁对植物种子散布(即蚁播, myrmecochory)是自然界中普遍存在的现象^[1],目前约有 11000 种植物为蚂蚁散布^[2]。蚂蚁为植物提供散布,植物为适应蚂蚁而进化出一系列适应特征,如蚁播植物种子上常附着有油质体^[1,3]。对很多依赖蚂蚁散布的植物来说,油质体是影响种子散布的生物因子之一^[4-5]。

前人研究认为油质体对蚂蚁有吸引作用,如去除油质体后蚂蚁对种子的搬运效率显著下降^[5-9],具有较大油质体或较高油质体质量比的种子特别能吸引蚂蚁^[4-5,10]。也有研究提到蚂蚁以油质体作为"把手"搬运种子,油质体的钳着位点(handle)作用可能促进蚂蚁对种子的搬运^[6,11-13]。另外,Hughes 和 Westoby^[14]通过比较金合欢属植物(Acacia terminalis 和 A. myrtifolia)完整种子、去除油质体的种子和人工添加钳着位点的种子的搬运效率,证实金合欢属植物种子的油质体仅起到吸引作用,而非钳着位点的作用。鉴于前人的研究结论存在不一致性,同时考虑到不同蚁运植物种子和油质体特征存在差异^[3,15-18]以及搬运蚂蚁的种类也不相同^[11,19-20],有必要进一步验证油质体在植物种子散布中的影响作用。

罂粟科(Papaveraceae)紫堇属(Corydalis)小花宽瓣黄堇(C. giraldii Fedde)、假刻叶紫堇(C. pseudoincisa C. Y. Wu)和白屈菜属(Chelidonium)白屈菜(Ch. majus L.),堇菜科(Violaceae)堇菜属(Viola)紫花堇菜(V. grypoceras A. Gray),以及小檗科(Berberidaceae)淫羊藿属(Epimedium)柔毛淫羊藿(E. pubescens Maxim.)植物种子上具有吸引蚂蚁取食和搬运的油质体,是典型的蚁播植物 $^{[1-3,5,11,16,21-24]}$ 。本研究选择上述 5 种植物及其相应的 2 种搬运蚂蚁,拟通过研究蚂蚁对完整种子(SE)、去除油质体的种子(S)和粘有人工模拟油质体的种子(S+H)的搬运行为和搬运效率等,回答油质体在种子散布中的影响作用,以期为深入开展蚁播植物的适应进化特征研究提供资料,也为进一步理解蚂蚁对植物种子的散布机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究样地与实验材料

研究样地位于秦岭南坡陕西省紫柏山自然保护区(33°40′N,106°49′E,Alt. 1278 m)。该地属于亚热带北缘山区暖温带湿润季风气候区。年平均气温 11.5 ℃,年平均日照 1804.4 h,年平均降雨量 886.3 mm。样地设置在人为干扰较弱的林下、林缘和旷地生境,为避免实验中偶然的人为干扰,在样地周围设置了围隔。

实验材料为小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇、白屈菜、紫花堇菜和柔毛淫羊藿等 5 种典型蚁播草本植物。研究植物在秦岭南坡广泛分布于林下、林缘和旷地等生境。新鲜的成熟种子在收集后随即用于实验或置于冰箱保鲜在 1—3 d 内用于实验。玉米毛蚁(*Lasius alienus* (Foerster))和尼特纳大头蚁(*Pheidole nietneri* Emery)是实验样地中植物种子的共同搬运者。两种蚂蚁在上午 8:00 至晚上 20:00 均有活动,但在中午 12:00—14:00 尤其是在温度较高时活动较少。

1.2 实验方法

1.2.1 种子形态特征

种子大小以长×宽表示,用游标卡尺测量,求平均值(n=25);用分析天平分别测量完整种子和去除油质

体种子的重量(每次测量100粒,重复3次),并计算油质体质量比(=油质体重量/完整种子重量)。

1.2.2 种子处理及蚂蚁的搬运行为

在 2013 年 5—7 月植物种子成熟和自然释放期间,于上午 9:00—11:00 以及下午 14:00—17:00 蚂蚁活动期间将完整种子(SE)、去除油质体的种子(S)和粘有人工模拟油质体的种子(S+H)各 5 粒放置在距蚁巢口 20 cm 处,当蚂蚁搬运走一粒种子后,随即补充相应处理的种子。从蚂蚁接触种子开始,连续观察 40 min。人工模拟油质体的种子的处理按 Gómez 等^[25]方法,即将完整种子去除油质体后,在油质体着生点处用胶粘上与油质体在形态和大小上基本一致的发泡聚苯乙烯片段。

根据 Culver 和 Beattie^[21]对蚂蚁行为的划分,记录蚂蚁对种子的触碰(antennate)(仅用触角接触种子)、检查(examine)(用上颚作用种子,但没有尝试举起种子)、尝试搬运(pick-up attempt)(尝试举起种子,或翻滚种子,但种子移动距离小于 5 cm)、成功搬运(removal)(移动种子距离在 5 cm 及以上)等数据。在每种植物的种子释放期,两种蚂蚁对三类种子的搬运行为分别重复 15 次。搬运效率指单位时间(40 min)内蚂蚁成功搬运种子的数量。

1.3 数据分析

实验数据运用 SPSS 17.0 统计软件处理,不同蚂蚁对相同植物相同类型种子的搬运行为和搬运效率采用独立样本 T 检验法,不同植物种子大小、种子重量、油质体重量和油质体质量比,蚂蚁对不同植物相同类型种子以及相同植物三类种子间蚂蚁的触碰次数、检查次数、尝试搬运次数以及搬运效率均采用单因子方差分析(One-way ANOVA)检验差异的显著水平。若差异显著,进一步采用 LSD 法分析三类种子间的差异。对不符合方差齐性的数据进行对数转换(log₁₀-transformed)后再进行上述检验。

2 结果与分析

2.1 种子和油质体特征

植物种子和油质体特征见表 1。其中,柔毛淫羊藿种子大小显著大于小花宽瓣黄堇(P<0.05);柔毛淫羊藿种子重量和油质体重量最大;小花宽瓣黄堇油质体质量比最大。

Table 1 Characteristics of seed and elaiosome in the five studied myrmecochorous plants 柔毛浮羊藿 种子特征 小花宽瓣黄堇 假刻叶紫堇 白屈菜 紫花堇菜 EpimediumSeed characteristics Corydalis giraldii C. pseudoincisa Chelidonium majus Viola grypoceras pubescens 种子大小/mm $1.00\times1.04~\mathrm{d}$ $1.94 \times 1.95 \text{ ab}$ $1.48\times0.99~\mathrm{cd}$ $2.02\times1.28~\mathrm{bc}$ 4.25×1.43 a Seed size 种子重量/mg $1.39 \pm 0.07 \text{ b}$ 0.61±0.01 c 1.12±0.01 c 0.28+0.01 d 3.75+0.16 a Seed weight 油质体重量/mg $0.036 \pm 0.015 \text{ b}$ 0.029 ± 0.010 c $0.041 \pm 0.011 \text{ b}$ 0.015 ± 0.001 c 0.13±0.018 a Elaiosome weight 油质体质量比 $0.021 \, \, \mathrm{cd}$ 0.013 d0.035 c 0.128 a 0.067 b Elaiosome/seed mass ratio

表 1 5 种植物的种子及油质体特征

表中数据为平均值±标准偏差,同行数据后标有相同字母的表示差异不显著(P > 0.05)

2.2 油质体的作用

2.2.1 蚂蚁对植物种子的搬运行为

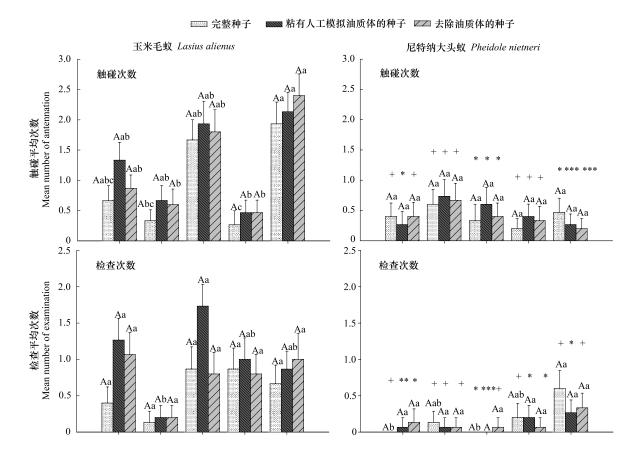
蚂蚁对同种植物三类种子、不同植物相同类型种子以及不同蚂蚁之间的触碰和检查次数的比较见图 1 (a,b,c,d)。其中,玉米毛蚁和尼特纳大头蚁对相同植物三类种子的触碰和检查次数均无显著性差异(P>0.05)。这说明油质体对蚂蚁的触碰次数和检查次数没有显著影响。蚂蚁对同种植物三类种子、不同植物相同类型种子以及不同蚂蚁之间的的尝试搬运次数的比较见图 1(e,f)。其中,玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇完整种子(SE)、粘有人工模拟油质体的种子(S+H)和去除油质体的种子(S)的尝试搬运次数分别为 0 次、 $(0.40\pm$

0.25)次和(5.27±0.52)次(40 min),对假刻叶紫堇的分别为(1.07±0.29)次、(1.93±0.37)次和(5.13±0.55)次(40 min),对白屈菜的分别为(0.27±0.17)次、(0.47±0.22)次和(2.60±0.34)次(40 min)。分析表明,玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和白屈菜的去除油质体的种子(S)的尝试搬运次数显著高于对完整种子(SE)和粘有人工模拟油质体的种子(S+H)的尝试搬运次数(P<0.05),但完整种子(SE)与粘有人工模拟油质体的种子(S+H)间差异不显著(P>0.05)。玉米毛蚁分别对紫花堇菜和柔毛淫羊藿三类种子以及尼特纳大头蚁对相同植物三类种子间的尝试搬运次数差异均不显著(P>0.05)。这说明油质体会影响玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和白屈菜种子的尝试搬运行为。

2.2.2 蚂蚁对植物种子的搬运效率

蚂蚁对同种植物三类种子、不同植物相同类型种子以及不同蚂蚁之间的的搬运效率的比较见图 1(g,h)。其中,玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇完整种子(SE)、粘有人工模拟油质体的种子(S+H)和去除油质体的种子(S)的搬运效率分别为(11.93 ± 0.71)粒、(6.47 ± 0.49)粒和(3.60 ± 0.58)粒(40 min),对假刻叶紫堇的分别为(22.93 ± 1.00)粒、(9.93 ± 0.77)粒和(8.87 ± 0.58)粒(40 min),对白屈菜的分别为(17.20 ± 0.77)粒、(4.87 ± 0.49)粒和(5.07 ± 0.46)粒(40 min),对紫花堇菜的分别为(19.80 ± 0.75)粒、(6.80 ± 0.57)粒和(4.80 ± 0.54)粒(40 min);尼特纳大头蚁对小花宽瓣黄堇完整种子(SE)、粘有人工模拟油质体的种子(S+H)和去除油质体的种子(S)的搬运效率分别为(10.20 ± 0.57)粒、(4.07 ± 0.55)粒和(2.20 ± 0.39)粒(40 min),对假刻叶紫堇的分别为(10.20 ± 0.57)粒、(10.20 ± 0.57)粒和(10.20 ± 0.57)粒和(10.

而且起到钳着位点作用。玉米毛蚁对假刻叶紫堇、白屈菜和紫花堇菜以及尼特纳大头蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和紫花堇菜完整种子(SE)的搬运效率显著高于粘有人工模拟油质体的种子(S+H)和去除油



http://www.ecologica.cn

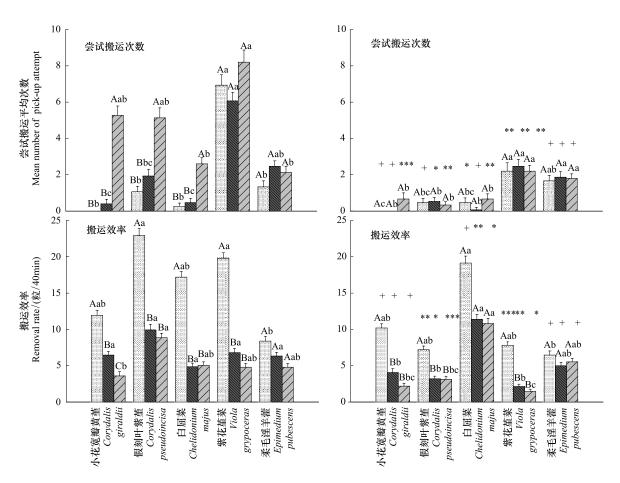


图 1 蚂蚁对 5 种蚁播植物种子的触碰次数(a,b)、检查次数(c,d)、尝试搬运次数(e,f)和搬运效率(g,h)

Fig.1 Ant behaviours in terms of antennate (a, b), examine (c, d), pick-up attempt (e, f), and removal rate of seed (g, h) in the three seed types of the five studied plants

图中数据为平均值±标准误(n=15),蚂蚁对相同植物三类种子间的多重比较结果用大写字母表示,蚂蚁对不同植物相同类型种子的多重比较结果用小写字母表示,不同字母表示处理间的差异水平为 P<0.05;不同蚂蚁间的 T-test 检验结果分别用 + 、* 、** 及 *** 表示处理效应 差异水平为 P>0.05、P<0.05 、P<0.01 以及 P<0.001

质体的种子(S) (P<0.05),但粘有人工模拟油质体的种子(S+H)和去除油质体的种子(S)间差异不显著 (P > 0.05),这说明油质体仅起到吸引作用。除上述情况外,玉米毛蚁对柔毛淫羊藿以及尼特纳大头蚁对白屈菜和柔毛淫羊藿三类种子的搬运效率差异均不显著(P > 0.05)。

3 讨论

蚂蚁散布(myrmecochory)是自然界中普遍存在的互利共生现象^[1-2]。蚂蚁为植物提供散布,植物为适应蚂蚁散布而进化出一系列适应特征。对很多依赖蚂蚁散布的植物来说,其种子常附着的油质体吸引蚂蚁并成为蚂蚁最基本的食物和能量来源之一^[22-23]。

有研究表明,蚂蚁对较大的种子有较高的搬运效率^[13,17],另有研究表明蚂蚁对油质体较大或较高油质体质量比的种子有较高的搬运效率^[4-5,10]。本研究中,柔毛淫羊藿种子大小显著大于小花宽瓣黄堇,但蚂蚁对柔毛淫羊藿和小花宽瓣黄堇完整种子的搬运效率差异均不显著。柔毛淫羊藿种子重量和油质体重量最大,但玉米毛蚁对柔毛淫羊藿完整种子的搬运效率显著低于假刻叶紫堇和紫花堇菜完整种子,尼特纳大头蚁对柔毛淫羊藿完整种子的搬运效率显著低于白屈菜完整种子。小花宽瓣黄堇油质体质量比最大,但两种蚂蚁对其完整种子的搬运效率与其它植物间差异均不显著。另外,玉米毛蚁对假刻叶紫堇和紫花堇菜完整种子的搬运效

率均大于尼特纳大头蚁。这说明种子和油质体特征以及蚂蚁种类是影响蚂蚁对种子的搬运行为和搬运效率的重要因素之一。

蚂蚁在传播和扩散种子过程中,通常会表现出触碰、检查、尝试搬运和成功搬运等行为[21]。本研究结果中,玉米毛蚁和尼特纳大头蚁对种子的触碰和检查次数在相同植物三类种子间均无显著性差异。玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和白屈菜去除油质体的种子尝试搬运次数显著高于完整种子和粘有人工模拟油质体的种子,而在完整种子和粘有人工模拟油质体的种子间的搬运效率差异不显著,这可能与小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和白屈菜去除油质体的种子其表面相对光滑,没有其它钳着位点,蚂蚁搬运种子难度增加,蚂蚁需要经过多次尝试才能将种子成功搬运有关。然而,玉米毛蚁分别对紫花堇菜和柔毛淫羊藿三类种子以及尼特纳大头蚁对相同植物三类种子间的尝试搬运次数差异均不显著。在野外观察中,我们发现紫花堇菜油质体极小,去除油质体前后蚂蚁均不容易搬运种子,蚂蚁对紫花堇菜三类种子的尝试搬运次数均较高;柔毛淫羊藿种皮相对较软,去除油质体后蚂蚁依然能够咬住种皮搬运种子;尼特纳大头蚁的上颚结构能较容易钳住种子进行搬运等,这些很可能是去除油质体后没有影响蚂蚁对种子尝试搬运次数的原因。本研究初步表明,油质体对蚂蚁触碰或检查种子的行为没有显著影响,但会影响蚂蚁对种子的尝试搬运行为,该影响作用与植物种子和油质体特征以及相应的搬运蚂蚁种类有关。

前人研究表明蚂蚁对去除油质体后种子的搬运效率显著下降[5-9],具有较大油质体或较高油质体质量比 的种子特别能吸引蚂蚁[45,10,14]。另外,在种子散布中蚂蚁能以油质体作为"把手"搬运种子[6,11-13]。因此油 质体的吸引作用和提供"把手"的钳着位点作用都可能影响蚂蚁对种子的散布。本研究中,与有油质体的完 整种子相比,玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇、白屈菜和紫花堇菜以及尼特纳大头蚁对小花宽瓣黄堇、 假刻叶紫堇和紫花堇菜去除油质体的种子的搬运效率显著降低,这说明油质体通过吸引作用或钳着位点作 用,或者是两者共同起作用影响了蚂蚁对种子的搬运效率。与完整种子相比,玉米毛蚁对小花宽瓣黄堇、假刻 叶紫堇、白屈菜和紫花堇菜以及尼特纳大头蚁对小花宽瓣黄堇、假刻叶紫堇和紫花堇菜粘有人工模拟油质体 的种子的搬运效率显著降低,这说明油质体起到吸引作用。与去除油质体的种子相比,玉米毛蚁对小花宽瓣 黄堇粘有人工模拟油质体的种子的搬运效率显著增加,这说明油质体起到钳着位点作用。另外,本研究结果 中,玉米毛蚁对柔毛淫羊藿以及尼特纳大头蚁对白屈菜和柔毛淫羊藿三类种子的搬运效率均没有显著差异, 这与前人的研究结果即去除油质体的远志(Polygala vulgaris)种子和白屈菜种子对蚂蚁的搬运效率没有显著 影响^[5, 24, 26]结论一致。综上所述,玉米毛蚁与小花宽瓣黄堇种子相互作用过程中油质体不仅起到吸引作用, 而且还起到钳着位点作用;玉米毛蚁与假刻叶紫堇、白屈菜和紫花堇菜以及尼特纳大头蚁与小花宽瓣黄堇、假 刻叶紫堇和紫花堇菜种子相互作用过程中油质体仅起到吸引作用;而玉米毛蚁与柔毛淫羊藿以及尼特纳大头 蚁与白屈菜和柔毛淫羊藿种子相互作用过程中油质体的作用差异不显著。油质体在蚂蚁散布种子过程中的 不同作用与植物种子和油质体特征以及蚂蚁种类有关,种子及油质体特征在植物种间甚至种内存在差 异^[3, 15-18],而不同蚂蚁种类在体型大小、搬运能力以及觅食策略等方面也存在变化^[11, 19-20]。去除油质体的种 子蚂蚁也会搬运的原因可能与种子外种皮对蚂蚁有吸引力[24]、一些植物如白屈菜种子在去除油质体后暴露 的胚组织也能吸引蚂蚁搬运[24,27]、蚂蚁可能误将去除油质体的种子当做完整种子进行搬运[26],以及去除油 质体后种子本身能为蚂蚁提供钳着位点[25]等有关。通常,种子到达蚁巢后的命运直接影响种子萌发和种群 空间结构[28-29],被搬回蚁巢的种子是否会被蚂蚁取食或丢弃在巢中或巢外垃圾堆中还需要进一步研究。

本研究表明,在种子散布过程中油质体对蚂蚁可以起到吸引作用,或同时起到吸引和提供钳着位点的双重作用,油质体的影响作用不但取决于植物种类,也与搬运蚂蚁的种类有关。研究结果可为深入开展蚁播植物的适应进化特征研究提供资料,也为进一步理解蚂蚁—植物间的相互作用规律提供参考。

参考文献 (References):

[1] Sernander R. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmecochoren. Kungliaga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, 1906, 41(7): 1-410.

- [2] Lengyel S, Gove A D, Latimer A M, Majer J D, Dunn R R. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants; a global survey. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2010, 12(1): 43-55.
- [3] Fischer R C, Richter A, Hadacek F, Mayer V. Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. Oecologia, 2008, 155(3): 539-547.
- [4] Edwards W, Dunlop M, Rodgerson L. The evolution of rewards; seed dispersal, seed size and elaiosome size. Journal of Ecology, 2006, 94(3); 687-694
- [5] Oostermeijer J G B. Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. Oecologia, 1989, 78(3): 302-311.
- [6] O'Dowd D J, Hay M E. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral; seed escape from rodents. Ecology, 1980, 61(3); 531-540.
- [7] Kjellsson G. Seed fate in a population of Carex pilulifera L. Oecologia, 1985, 67(3): 416-423.
- [8] 张智英,曹敏,杨效东,赵志模.舞草种子的蚂蚁传播.生态学报,2001,21(11):1847-1853.
- [9] Castro S, Ferrero V, Loureiro J, Espadaler X, Silveira P, Navarro L. Dispersal mechanisms of the narrow endemic *Polygala vayredae*: dispersal syndromes and spatio-temporal variations in ant dispersal assemblages. Plant Ecology, 2010, 207(2): 359-372.
- [10] Mark S, Olesen J M. Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. Oecologia, 1996, 107(1): 95-101.
- [11] Gorb S N, Gorb E V. Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). Oikos, 1995, 73(3): 367-374.
- [12] Leal I R, Wirth R, Tabarelli M. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of North-east Brazil. Annals of Botany, 2007, 99(5): 885-894.
- [13] Rickert A A, Fracchia S. Diplochory in two *Jatropha* (Euphorbiaceae) species of the Monte Desert of Argentina. Austral Ecology, 2010, 35(2): 226-235.
- [14] Hughes L, Westoby M. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. Ecology, 1992, 73(4): 1300-1312.
- [15] Pulliam HR, Brand MR. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. Ecology, 1975, 56(5): 1158-1166.
- [16] Fukuhara T. Seed and funicle morphology of Fumariaceae-Fumarioideae: Systematic implications and evolutionary patterns. International Journal of Plant Sciences, 1999, 160(1): 151-180.
- [17] Manzaneda A J, Rey P J, Alcántara J M. Conflicting selection on diaspore traits limits the evolutionary potential of seed dispersal by ants. Journal of Evolutionary Biology, 2009, 22(7): 1407-1417.
- [18] 刘文平, 王东. 紫堇属(Corydalis DC.)植物的种子形态及其分类学意义. 植物科学学报, 2011, 29(1): 11-17.
- [19] Garrido J L, Rey P J, Cerdá X, Herrera C. M. Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (Helleborus foetidus): are ant community composition and diaspore traits correlated? Journal of Ecology, 2002, 90(3): 446-455.
- [20] Bas J M, Oliveras J, Gomez C. Myrmecochory and short-term seed fate in *Rhamnus alaternus*: ant species and seed characteristics. Acta Oecologica, 2009, 35(3): 380-384.
- [21] Culver D C, Beattie A J. Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. Journal of Ecology, 1978, 66 (1): 53-72.
- [22] Fischer R C, Ölzant S M, Wanek W, Mayer V. The fate of *Corydalis cava* elaiosomes within an ant colony of *Myrmica rubra*: elaiosomes are preferentially fed to larvae. Insectes Sociaux, 2005, 52(1): 55-62.
- [23] Reifenrath K, Becker C, Poethke H J. Diaspore trait preferences of dispersing ants. Journal of Chemical Ecology, 2012, 38(9): 1093-1104.
- [24] Servigne P, Detrain C. Ant-seed interactions: combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. Insectes Sociaux, 2008, 55(3): 220-230.
- [25] Gómez C, Espadaler X, Bas J M. Ant behaviour and seed morphology: a missing link of myrmecochory. Oecologia, 2005, 146(2): 244-246.
- [26] Lack A J, Kay Q O N. Genetic structure, gene flow and reproductive ecology in sand-dune populations of *Polygala vulgaris*. Journal of Ecology, 1987, 75(1): 259-276.
- [27] Boulay R, Fedriani J M, Manzaneda A J, Cerdá X. Indirect effects of alternative food resources in an ant-plant interaction. Oecologia, 2005, 144 (1): 72-79.
- [28] Culver D C, Beattie A J. The fate of Viola seeds dispersed by ants. American Journal of Botany, 1980, 67(5): 710-714.
- [29] 陈帆,陈进,刘志秋,张玲,刘勇,白智林. 蚂蚁对澜沧舞花姜种子散布及种苗空间分布格局的影响. 植物生态学报,2004,28(2):210-217.