

# Die invloed van die neshope van die graanvretende mier *Messor capensis* op Karoo-plantegroei

W.R.J. Dean\*

UN/SNO Navorsingseenheid vir Plantegroei en Ontwikkeling, Departement Plantkunde, Universiteit Natal, Pietermaritzburg, 3200

Ontvang 28 Julie 1994; aanvaar 8 Oktober 1994

## UITTREKSEL

*Die invloed van die neshope van die graanvretende mier Messor capensis op plante in ariede struikveld te Tierberg, naby Prins Albert, is gedurende 1991 nagevors. Grond afkomstig uit neshope het betekenisvol meer fosfor, kalium, stikstof en organiese materiaal as grond van die omgewing gehad. Neshoopgrond het meer kiemkrachtige saad bevat as die grond tussen neshope, en meer saailinge het op die neshope ontkiem. Twee struie, Pteronia pallens en Osteospermum sinuatum, wat op neshope voorgekom het, het langer stingellote gehad as die tussen neshope. Verskeie vetplante en houtagtige plante wat op neshope gegroei het, het meer vrugte gedra as die tussen die neshope.*

## ABSTRACT

### **Ecological effects of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds on Karoo plants**

*The influence of harvester ant Messor capensis nest-mounds on plants in arid shrubland was investigated at Tierberg, Prince Albert, Cape Province, during 1991. Nest-mound soils contained significantly more phosphorus, potassium, nitrogen and organic matter than surrounding soils. Nest-mound soils also contained more viable seeds than the soils of inter-mound spaces, and more seedlings germinated on nest-mounds than in inter-mound spaces. Two woody shrubs (Pteronia pallens and Osteospermum sinuatum) growing on nest-mounds had longer inter-nodes than the same species growing in inter-mound spaces, and several succulent and non-succulent plants growing on nest-mounds had more fruit than plants growing in inter-mound spaces.*

## INLEIDING

Miere speel 'n belangrike rol in die herwinning van plantvoedingstowwe in ariede ekosisteme.<sup>1,2</sup> Die meeste miere is kernplekvoeders ("central-place-foragers"),<sup>3</sup> wat hulle kos weg van die nes af versamel en dan na die nes (die kernplek) bring (sien Orians & Pearson<sup>4</sup>). Graanvretende miere, wat groot hoeveelhede saad versamel en reste van die saad in hope langs hulle neste neergooi, is 'n belangrik rede vir die kol-kol verspreiding van plantvoedingstowwe in die grond en beïnvloed die patrone van plantegroei.<sup>5,6,7,8</sup>

Alhoewel Karoogrand gewoonlik hoë vlakke van die meeste plantvoedingstowwe bevat, is dit arm aan stikstof en is die waterinfiltrasievermoë swak as gevolg van 'n lae organiese inhoud.<sup>9</sup> Die aktiwiteite van diere wat organiese materiaal in kolle versamel, of organiese materiaal in die grond inwerk (hoofsaaklik termiete en miere), sal waarskynlik 'n invloed op die plaaslike verspreiding van plantvoedingstowwe en vogtigheid in die grond hê. In die suidelike Karoo bou die graanvretende mier *Messor capensis* Mayr hope van organiese materiaal (hoofsaaklik saadreste) en grond oor die toegangsgate van hulle neste. Saadreste word feitlik daagliks gedurende die lente en somer tot die hoop toegevoeg, terwyl grond slegs na reën, wanneer die miere vir 'n kort tydjie met instandhouding

en die maak van nuwe tunnels en saadstoorplekke besig is, toegevoeg word. Die materiaal word in lae op die hoop gepak. 'n Gedeelte van die saadreste word deur die wind weggewaai, maar genoeg bly oor om die organiese inhoud van die neshoopgrond te verhoog, veral die kante van die hoop. Dit word veronderstel dat, in die suidelike Karoo, die grond van die neshope van *M. capensis* meer plantbestanddele en organiese materiaal bevat as die omliggende grond. Verder word dit veronderstel dat die verhoogde plantbestanddeelstatus van hierdie mier se neshope plante wat op die hoop groei, bevoordeel, en dat die hope self geskikte plekke vir die ontkieming van saad bied. Hierdie twee hipoteses word in die studie ondersoek.

## MATERIAAL EN METODEDES

### Studiegebied

Die Tierberg Karoonavorsingsentrum (33° 10' S, 22° 17' O) is in die Suid-Karoo, naby Prins Albert, Kaapprovinsie geleë. Die studiegebied lê ongeveer 800 m bo seevlak in die Sandriviervallei en is deur Milton, Dean & Kerley<sup>9</sup> beskryf. Die grond van die studiegebied is 'n sanderige leem wat swak gestruktuur is, met kalk in die laagtes.<sup>10</sup> Dit is verteenwoordigend van die grond van laagtes in ariede streke.<sup>10</sup> Die grond is oor die algemeen loogagtig, met min

\*Huidige adres: FitzPatrickinstituut, Universiteit Kaapstad, Rondebosch, 7700

stikstof, maar met 'n relatiewe hoë fosfor- en kaliuminhoud.

### Klimaat

Prins Albert lê in die tussen-seisoenale reënvalstreek,<sup>11</sup> waar 46% van die reën gedurende die wintermaande val (April - September). Die gemiddelde jaarlikse reënval vir die dorp (26 km wes van die studiegebied) is 169,6 ± standaardafwyking (SA) 67,8 mm (vir die tydperk 1878-1990). Die klimaat is dwarsdeur die jaar droog, selfs in die betreklike nat herfs. Temperature in die streek wissel tussen uiterstes, met daaglikse maksima wat 30 °C vir 90 dae per jaar oorskry, en daaglikse minima wat 10 dae per jaar onder vriespunt daal.<sup>11</sup>

### Plantegroei

Die struikveld van die Tierberg-studiegebied, wat 'n hoë persentasie vetplante en 'n lae persentasie grasbedekking het, vergelyk goed met die Klein-Karoo-vorm van Acocks<sup>12</sup> se "Karoo-agtige gebroke veld" (Karroid Broken Veld").

Die plantegroei op die vlaktes bestaan uit klein, bladwisselende en bladhoudende vetplante, soos *Ruschia spinosa* (L.) H.E.K. Hartm. & Stüber, *Rhinophyllum spp.*, *Drosanthemum spp.* en *Brownanthus ciliatus* (Ait.) Schwant. wat gewoonlik nie hoër as 0,4 m staan nie. Gras kom nie voor in hierdie habitat nie, en daar is min opslagplante. Die hoogste plante (0,4 - 0,7 m) is die houtagtige struik *Pteronia pallens* L. en *P. cf. empetrifolia* DC (Asteraceae). Op heuweltjies<sup>9</sup> word die plant-gemeenskap gedomineer deur *Malephora lutea* Schwant., *Psilocaulon utile* L. Bol., *Augea capensis* Thunb. en *Drosanthemum cf. hispidum* (L.) Schwant. 'n Voorlopige lys van die plantsoorte wat op Tierberg voorkom, is deur Milton et al.<sup>9</sup> opgestel.

### Graanvretende miere

*Messor capensis* is 'n redelike groot, veelvormige spesie, wat wyd oor die struikveld van die suidwestelike ariede streek van Suid-Afrika versprei is. Waarnemings en ongepubliseerde aantekeninge dui daarop dat *M. capensis* nie veel in voedselversamelings- en kolonievormingsgedrag, asook die dieet van ander *Messor* spesies<sup>13,14,15</sup> verskil nie. Saad wat deur die graanvretende mier *M. capensis* op Tierberg versamel word, word in tabel 1 uiteengesit.

Neshope van hierdie graanvretende mier bestaan in die suidelike Karoo uit saadreste, soos vrughulsels en saadpluise, vlerke van windverspreide sade, vrugpeule van peulplante en grond. Ondergrondse tunnels en stoorplekke word hoofsaaklik na reën deur die miere gemaak. 'n Dun laag (5-10 mm) grond mag oor 'n kort tydperk op die neshoop gedeponeer word, en meer as 1,5 kg saad, vrughulsels en grond mag gedurende 'n 30-daeydperk na reën tot die neshoop toegevoeg word (tabel 2).

Neshope wissel in grootte tussen 300-2 900 mm in lengte met 'n gemiddelde van 1 022 ± standaardafwyking (SA) 465 mm, 260-1 600 mm (680 ± 235 mm) in breedte, en 70-420 mm (186 ± 68 mm) in hoogte (n = 118) in die Tierberg-studiegebied. Koloniedigtheid is 7,98 kolonies ha<sup>-1</sup>, bereken d.m.v. 'n "naastebuurman"-afstand van 19,97

**TABEL 1** 'n Lys van plantspesies in die Tierberg-studiegebied, waarvan die graanvretende mier *Messor capensis* gewoonlik saad versamel vir voedsel (sien ook Milton & Dean<sup>9</sup>)  
\* = uitheemse spesies

#### Spesies en outeur

\* *A. semibaccata* R.Br.  
*Galenia fruticosa* (L.f.) Sond  
*Tetragonia echinata* Ait.  
*Lotononis cf. versicolor* (E. Mey) Benth.  
*Augea capensis* Thunb.  
*Lycium cinereum* Thunb. (Sens. lat.)  
*L. oxycarpum* Dun.  
*L. schizocalyx* C.H. Wr.  
*Pteronia cf. empetrifolia* DC.  
*P. glauca* Thunb.  
*P. pallens* L.f.  
*P. glomerata* L.f.  
*P. viscosa* Thunb.  
*Felicia filifolia* (Vent.) Burtt Davy  
*Eriocephalus ericoides* (L.f.) Druce  
*E. spinescens* Burch.  
*Osteospermum calendulaceum* L.f.  
*O. sinuatum* (DC.) T. Norl.  
*Ursinia nana* DC.

**TABEL 2** Die hoeveelheid grond en organiese materiaal (in gram) (± standaardafwyking (SA)) wat op neshope deur werkers van *Messor capensis* neergesit is gedurende 30-daeydperke na reën te Tierberg

n	Gemiddelde massa opgesit (g)	Variansiebreedte
8	139,6 ± 143,3	23 - 450
5	476,6 ± 634,6	44 - 1 551
4	628,8 ± 634,4	42 - 1 466
8	270,4 ± 238,5	38 - 657

± SA 9,53 m. Kolonies van die graanvretende mier het gewoonlik twee tot drie neshope, wat 5 - 10 m uitmekaar is. Die verspreiding van neshope (en kolonies) oor die 1 km<sup>2</sup> Tierberg-studiegebied is kol-kol, en die getal neshope getel op 1 km x 5 m studiepersele (d.w.s. 'n oppervlakte van 0,5 ha), het van 2 - 23 neshope ha<sup>-1</sup> gewissel (n = 10, gemiddelde 9,6 ± SA 5,7 neshope ha<sup>-1</sup>).

Eenhonderd neshope van *M. capensis* is in die Tierberg-studiegebied met ysterpale en genummerde etikette gemerk.

### Ontleding van die status van plantvoedingstowwe en die inhoud van organiese materiaal van grond

Grondmonsters van ongeveer 1 kg per neshoop is versamel. Die monsters is van die kante van neshope geneem. 'n Tweede grondmonster is tussen hope, ongeveer 5 m van die neshoop af, versamel. Tien gepaarde monsters is ontleed vir verskillende plantvoedingstowwe, organiese materiaal en pH. Die sitroensuuruitloogmetode is gebruik om die hoeveelheid fosfor, kalium en natrium te bepaal, die

Kjeldahl-metode om stikstof te bepaal, en die verbrandingsmetode om die organiese inhoud (koolstof) van die grond te meet. Die resultate van elke ontleding is statisties getoets met 'n eenrigting-variansie-analise (ANOVA). Die pH van die grond is deur die gebruik van  $\text{CaCl}_2$ -buffer bepaal. Die verskil in pH tussen die grond van neshope en die grond 5 m van neshope af, is statisties getoets met 'n Kruskal-Wallis eenrigting-ANOVA.<sup>16</sup>

### Saadinhoud van grond op en langs neshope

'n Tweede reeks gepaarde grondmonsters is op dieselfde plekke as die monsters vir die ontleding van plantvoedingstowwe versamel. Dié monsters is in plantkwekerybakke in 'n lukraak patroon uitgesit en twee maal per dag vir 'n 10-daeperiode benat; alle saailinge is daaglik aangeteken.

### Saailinge op neshope

Saailinge is op gemerkte neshope, en op studiepersele tussen neshope gedurende Julie 1991 geïdentifiseer en getel. 'n Draadring met 'n oppervlakte van 0,22 m<sup>2</sup> is op elke neshoop geplaas en alle saailinge binne die ring is aangeteken. Twee ewekansige studiepersele langs elke gemerkte neshoop (maar nie minder nie as 5 m van die nes af) is gekies en die saailinge op dié persele uitgeken en aangeteken.

### Groei van plante op neshope

Vier plantspesies, *Pteronia pallens*, *P. cf. empetrifolia*, *Galenia fruticosa* en *Osteospermum sinuatum* is gekies vir die meet van stingellilote. Dié spesies is gekies omdat hulle almal houtagtige struik is en hul stingellilote maklik gemeet kan word. Die stingellilote is lukraak met 'n tuinskêr versamel en 10 monsters (gewoonlik met meer as 10 stingellilote) per plant is geneem. Die lengtes van die stingellilote van plante op en weg van neshope af, is statisties getoets met 'n eenrigting-ANOVA.

### Opnames van die voortplantingsuitset van plante op neshope

Die hoeveelheid vrugte ("capitulae") van Asteraceae en die saadkapsules van Aizoaceae wat op neshope groei, is met behulp van 'n draadring, 150 mm in deursnit, getel. Die ring is in die middelpunt van die blaredak van elke plant geplaas, en die hoeveelheid vrugte of saadkapsules daar binne is getel. Dieselfde is gedoen op vier afsonderlike eksemplare van dieselfde spesie wat nie nader as 5 m van die neshoop af gegroei het nie. Die plante is ewekansig uitgekies in vier kompasrigtings met die neshoop as middelpunt. Die vrugte of saadkapsules aan die eerste plant van die spesies wat ondersoek is, is toe getel. Die betekenisvolle verskil tussen die hoeveelheid vrugte of saadkapsules aan plante op en weg van miershope af is statisties met 'n eenrigting-ANOVA getoets.

## RESULTATE

### Chemiese eienskappe van neshoop- en tussen-

### neshoopgrond

Neshoopgrond het omtrent 50% meer fosfor, kalium, stikstof en organiese materiaal besit as grond wat tussen neshope versamel is (tabel 3). Alhoewel die gemiddelde hoeveelheid natrium in neshope groter is as dié van grond tussen die hope, is die verskil nie betekenisvol nie (tabel 3). Die verskil in pH tussen die twee grondklasse was ook nie betekenisvol nie (tabel 3).

### Saadinhoud van grond op en weg van neshope af

Waar neshope deur miervretende roofdiere soos die erdvark *Orycteropus afer* oopgegrawe is, was die bogrondse

**TABEL 3** Grondeienskappe, nl. plantvoedingstowwe, organiese materiaal (koolstof) in dele per miljoen, en pH ( $\pm$  SA) van neshope van *Messor capensis* en van kaal plekke weg van die neshope af. Tien monsters is in elke subhabitat versamel

Grondeienskap	Op neshope	Tussen neshope
	Gemiddelde ( $\pm$ SA)	Gemiddelde ( $\pm$ SA)
Fosfor	165 (55,1)	94(42,9) <sup>1</sup>
Kalium	306 (105,6)	199(57,4) <sup>1</sup>
Natrium	267 (117,4)	184(102,1)
Stikstof	681(245,8)	415(115,4) <sup>2</sup>
Organiese materiaal	7340(3259)	3510(1240) <sup>2</sup>
pH	6,8	6,5

Betekenisvolle verskille by <sup>1</sup> P < 0,05; <sup>2</sup> P < 0,01

**TABEL 4** Plantspesies en hoeveelheid saailinge wat in die grond van neshope van *Messor capensis* en in grond wat tussen die hope versamel is, ontkiem het te Tierberg. "Mesembs" is saailinge van Mesembryanthemoideae en Ruschioideae wat nie verder geïdentifiseer kon word nie

Spesie	Neshoop-grond	Grond tussen neshope
<i>Aristida</i> sp.	2	0
<i>Atriplex lindleyi</i> var <i>inflata</i> (L.Muell.) P.G. Wilson	3	0
<i>Galenia fruticosa</i> (L.F.)	94	8
<i>Aridaria noctiflora</i> (L.) Schwant	4	0
<i>Tetragonia spicata</i> L.f. var <i>spicata</i>	13	0
Mesembs	50	15
<i>Lepidium africanum</i> (Burm. f.) DC	1	1
<i>Lotononis</i> cf. <i>versicolor</i>	7	0
<i>Augea capensis</i> Thunb.	7	0
<i>Pteronia</i> sp.	59	0
<i>Osteospermum sinuatum</i>	33	0
<i>Berkheya spinosa</i> (L.f.) Druce	3	0
<i>Lasiopogon</i> sp.	1	0
Onbekend	13	0
<b>Totaal</b>	<b>290</b>	<b>24</b>

saadstoorplekke gewoonlik oopgemaak. Die inhoud van hierdie stoorplekke is gewoonlik oor die oop neshoop rondgestrooi. Die meeste van die saad is deur miere herwin, maar baie kiemkrachtige saad het in die grond agtergebly, en kan na reën ontkiem (tabel 4). Kiemkrachtige saad is ook toevallig deur die miere begrawe terwyl hulle besig was met ondergrondse instandhouding, en die uitbrei van tunnels en saadstoorplekke. Ongeveer vier maal meer saailinge het in miershoopgrond ontkiem, vergeleke met grond van plekke tussen neshope. Die verskil is betekenisvol (tabel 5: Mann-Whitney  $U$  toets;  $z = 3.96$ ,  $P < 0,001$ ).

Plek	n	Gem. saailinge	$\pm$ SA
Neshope	20	16,1	9,5
Weg van neshope	20	4,1	3,1

#### Saailinge op neshope

Tien keer meer saailinge het op neshope ontkiem as tussen neshope. Die verskil is betekenisvol in terme van die totale aantal saailinge (tabel 6: Mann-Whitney  $U$  toets;  $z = 10,81$ ,  $P < 0,005$ ) asook in die aantal saailinge van die spesies wat meer volop is (tabel 7).

Plek	n	Gem. saailinge	$\pm$ SA
Neshope	100	25,1	40,2
Weg van neshope	200	2,8	4,6

#### Groei van plante op neshope

Stingellitlote van *Pteronia pallens* en *Osteospermum sinuatum* plante wat op neshope voorgekom het, was betekenisvol langer as dié weg daarvan (tabel 8: *P. pallens*;  $F_{(1,330)} = 13,32$ ,  $P < 0,001$ ; *O. sinuatum*;  $F_{(1,195)} = 24,58$ ,  $P < 0,001$ ). By *P. cf. empetrifolia* en *Galenia fruticosa* is daar egter geen betekenisvolle verskille tussen die twee groepe plante te bespeur nie.

#### Opnames van die voortplantingsuitset van plante op neshope

Afsonderlike eksemplare van *Brownanthus ciliatus*, *Drosanthemum montaguense*, *Ruschia spinosa*, *Ruschia approximata*, *Pteronia pallens* en *Osteospermum sinuatum* wat op neshope gegroei het, het betekenisvol meer vrugte of saadkapsules gehad as plante van dieselfde spesies wat tussen neshope gegroei het (tabel 9).

*Hereroa latipetala* en *Rhinephyllum macradenium* het 'n

Gem. saailinge ( $\pm$ SA)		
Spesies	Neshope	Tussen-neshope
<i>Galenia fruticosa</i>	17,7 (33,9)	2,2 (1,8) <sup>1</sup>
<i>Tetragonia</i> sp.	6,4 (20,3)	3,4(3,7)
<i>Mesembryanthemaceae</i>	4,8 (8,2)	3,8 (4,4)
<i>Lotononis</i> cf. <i>versicolor</i>	1,3 (0,6)	1,0 (0,0)
<i>Pteronia</i> sp.	4,4 (4,2)	2,1 (1,4) <sup>2</sup>
<i>Osteospermum sinuatum</i>	4,1 (3,4)	1,0 (0,0)
Onbekend	3,0 (3,5)	0,3 (0,6) <sup>2</sup>

Betekenisvolle verskil by <sup>1</sup>  $p < 0,01$ ; <sup>2</sup>  $p > 0,001$

Spesies	Neshope		Tussen neshope	
	n	Gem.(SA)	n	Gem.(SA)
<i>Galenia fruticosa</i>	73	12,8(3,7)	86	12,8(4,2) <sup>1</sup>
<i>Pteronia pallens</i>	191	8,1(1,9)	141	7,2(2,0) <sup>1</sup>
<i>P.cf. empetrifolia</i>	54	9,3(2,3)	174	8,8(2,9)
<i>Osteospermum sinuatum</i>	87	18,7(6,5)	110	14,8(4,4)

Betekenisvolle verskil by <sup>1</sup>  $p < 0,001$

neiging van meer saadkapsules op neshope getoon, en groter monstergroottes mag miskien 'n statisties betekenisvolle verskil oplewer. Geen betekenisvolle verskil is by *P. cf. empetrifolia* gevind nie.

#### BESPREKING

##### Chemiese eienskappe van neshoop- en tussenneshoopgrond

Veranderings in die grond in die omgewing van toegangsgate van verskillende spesies miere sluit onder andere hoër fosfor- en nitraat-versadigings<sup>5,17</sup>, en 'n hoër kaliuminhoud<sup>18</sup> in. Grondontleding van neshope van die graanvretende mier *Messor ebenius* en *M. semirufus* in Israel het getoon dat die ammoniak-stikstof- en

TABEL 9 Die hoeveelheid vrugte en saadkapsules ( $\pm$ SA) wat in 150 mm-deursnit monsterversele getel is op plante wat op neshope van <i>Messor capensis</i> en in plekke tussen neshope groei te Tierberg						
Spesies	Op neshope			Tussen neshope		
	n	Vrugte	(SA)	n	Vrugte	(SA)
<i>Brownanthus ciliatus</i>	27	54,9	(19,6)	104	31,6	(23,2) <sup>1</sup>
<i>Dros. montaguense</i>	34	13,8	(6,3)	112	7,1	(5,1) <sup>1</sup>
<i>Ruschia spinosa</i>	27	33,5	(19,8)	96	8,4	(9,8) <sup>1</sup>
<i>Hereroa latipetala</i>	8	2,1	(1,3)	20	1,0	(1,5)
<i>Ruschia approximata</i>	5	16,2	(5,9)	20	9,4	(6,3) <sup>2</sup>
<i>Rhine. macradenium</i>	10	13,0	(11,3)	32	9,0	(8,6)
<i>Pteronia pallens</i>	104	36,6	(13,8)	341	16,1	(10,9) <sup>1</sup>
<i>P. cf. empetrifolia</i>	21	35,9	(11,6)	73	30,7	(10,7)
<i>Osteospermum sinuatum</i>	36	13,6	(5,0)	116	9,5	(6,8) <sup>1</sup>

Betekenisvolle verskil by <sup>1</sup> P<0,001; <sup>2</sup> P<0,05

fosfaatinhoud hoër as die van die omliggende grond was.<sup>14</sup> Gevolglik kontrasteer die neshope met die relatiewe lae plantvoedingstofstatus van die omliggende grond.<sup>6,19,20</sup>

Die neshoopgrond van *M. capensis* in die suidelike Karoo het by die voorspelde patroon van hoër plantvoedingstofstatus gepas. Die organiese materiaal in die neshope van graanvretende miere bestaan hoofsaaklik uit saadreste, maar die reste van insekte en uitwerpsels van die miere is ook belangrik in die proses van verhoging van plantvoedingstowwe. Uitwerpsels van die miere is moontlik net so belangrik as saadreste in die verhoging van die organiese inhoud van die neshoopgrond, en veral ook belangrik om die stikstofinhoud van die grond te verhoog. Aangesien die grond van neshope wissel wat die hoeveelheid plantvoedingstowwe betref, is daar wisselende hoeveelhede stikstof in die blare van plante wat op neshope groei.<sup>21</sup> Die verskille kan moontlik deur verskille in worteldiepte of wortelindringplekke verklaar word, maar dit is ook moontlik dat dit verskille in beskikbare plantstikstof tussen neshope aantoon. Die verspreiding van stikstof word ook deur plantbedekking beïnvloed.<sup>22</sup> Dit volg dan dat die hoeveelheid stikstof in neshope moontlik deur die verskil in plantegroei op die hope beïnvloed word, sowel as verskille in die verrotting van plantmateriaal in verskillende hope. Op dieselfde wyse word die beskikbaarheid van plantvoedingstowwe aan wortels moontlik deur temperatuur, ontblaring, kompetisie, vogtigheid en suurstofinhoud van neshoopgrond beïnvloed.<sup>23</sup>

#### Saadinhoud van grond op en weg van neshope af

Een van die bykomende gevolge van graanvretery deur

miere is dat kiemkragtige saad soms saam met reste op die neshoop beland waar dit mag ontkiem.<sup>7,20</sup> Hierdie verspreiding van kiemkragtige saad na plantvoedingstofryke plekke word beskou as een van die belangrikste voordele van mirmekochorie vir plante.<sup>24</sup>

Mirmekochorie het egter te doen met die verspreiding van 'n relatief klein groep plantspesies waarvan die saad aangepas is vir dié saadverspreidingsmetode. Die voordele hiervan is duidelik: die saad word weg van die plant af gedra deur miere en in die plantvoedingstofryke omgewing van die nes geplaas, in 'n plek waar die saad 'n goeie kans het om te ontkiem en te groei.<sup>5,20,25,26</sup> In mirmekochorie word die mier deur 'n elaiosoom (voedselliggaampie) wat aan die saad geheg is, gelok. Die mier dra die saad na sy nes waarna hy die elaiosoom verwyder en vreet, en die saad onbeskadig laat. Saad met hierdie gespesialiseerde elaiosome het 'n harde wand wat dit beskerm teen vreetskade deur die miere. Dit word gewoonlik deur klein vleisvretende miere versprei, en nie deur graanvretende miere nie.<sup>20,26</sup>

Die verspreiding van saad deur graanvretende miere is egter toevallig en is nie mirmekochorie nie.

Omdat *Messor capensis* belangrike graanvreters in die suidelike Karoo is,<sup>27</sup> bestaan die potensiaal dat hulle deur middel van selektiewe graanvretery die voortplanting van sekere plantspesies benadeel, en dié van ander bevoordeel. Saadvernietiging deur miere word moontlik gekompenseer deur die relatief hoë plantvoedingstofstatus van neshoopgrond, en die gunstige ontkiemingsplekke wat sulke hope bied. Omdat graanvretende miere saad in die nes stoor, kan miervretende roofdiere wat die neste oopmaak die inhoud in die omgewing van die neshoop versprei.

Miervreters maak ook gunstige plekke vir die ontkieming van saad deur die klein holtes wat hulle aan die kante van die hoop grawe.

Dit is in die suidelike Karoo bevind dat gate wat deur soogdiere gegrawe is, plekke vir die ontkieming van saad en die groei van plante voorsien.<sup>28</sup> Daar is ook aangetoon dat gate wat deur ystervarke in die Negev-woestyn, Israel, gegrawe is, geskik is vir die ontkieming en groei van sekere plante.<sup>29,30</sup>

#### Groei-potensiaal en voortplantingsuitset van plante op miershope

Gewoonlik verhoog 'n styging in plantvoedingstowwe en genoegsame water die produktiwiteit van plante. Dit is op hierdie beginsel wat boerdery dwarsoor die wêreld berus, en word ondersteun deur talle empiriese saai-boerderystudies.

Sekere opnames op die neshope van graanvretende

miere het getoon dat hierdie grond die produktiwiteit en voortplanting van plante wat op die hope groei, kan beïnvloed. Daar is 'n betekenisvol hoër plantproduksie en groter verskeidenheid van plantspesies op neshope van *Pogonomyrmex badius* in Florida, V.S.A. deur Gentry & Stiritz<sup>18</sup> opgemerk. In die noordelike Negevoestyn in Israel is koringproduksie op miershope van *Messor ebenius* en *M. semirufus* betekenisvol hoër as tussenin.<sup>14</sup> Whitford<sup>8</sup> het ook getoon dat in die Chihuahuan-woestyn, Nieu-Mexiko, daar 'n redelike styging in die biomassa van individuele plante van *Erodium texanum* op hope van *Pogonomyrmex rugosus* is. Danin & Yom Tov<sup>31</sup> het 'n soortgelyke styging in plantmassa in die opslagplant *Silybum marianum*, wat op hope van *Messor semirufus* groei, getoon, en dit aan die verhoogde status van plantvoedingstowwe van die neshoopgrond toegeskryf. Groot verhogings in saadproduksie van twee woestynopslagplante wat op neshope van die mier *Pogonomyrmex pergandei* in Arizona gegroei het, is deur Rissing<sup>7</sup> gedokumenteer. *Schismus arabicus* wat op neshope van *P. pergandei* voorgekom het, het betekenisvol meer blomblaartjies per plant gehad, en betekenisvol meer vrugte gehad as plante van dieselfde spesie wat weg van neshope gegroei het. Die plant *Plantago insularis* wat op neshope gegroei het, het ook betekenisvol meer vrugte gedra.<sup>7</sup> Daar is aanvaar dat die verhoogde status van plantvoedingstowwe van die neshoop verantwoordelik is vir die hoër saadproduksie, maar in dié geval was daar geen ontleding van die neshoopgrond om dit te staaf nie.<sup>7</sup>

In die huidige studie het sekere plantspesies wat op neshope gegroei het betekenisvol meer vrugte en saadkapsules gelewer as plante wat weg van die neshope af voorgekom het. Daar word aanvaar dat hierdie groot verskil toe te skrywe is aan die verskil in plantvoedingstowwe tussen neshoopgrond en die grond in kaal plekke weg van die neshope af, soos in tabel 3 aangetoon, en nie alleen aan verskille in bestuiwing of ander faktore nie. Die hoeveelheid saad per vrug van *Pteronia pallens* en *P. cf. empetrifolia* het nie betekenisvol verskil op en weg van neshope af nie,<sup>32</sup> wat aandui dat die hoeveelheid saad per vrug deur erflikheidsfaktore bepaal word en nie deur verskille in hulpbronvlakke beïnvloed word nie.<sup>33,34</sup>

## GEVOLGTREKKINGS

In die natuur is dit moontlik dat 'n toename in plantvoedingstowwe in die grond die plantbiomassa en voortplanting van plante beïnvloed.<sup>35,36</sup> Daar word voorgestel dat lae stikstofvlakke in die grond van droëlande die groei van plante kan beperk.<sup>22</sup> Die huidige studie ondersteun die veronderstelling dat kolle wat ryk is aan plantvoedingstowwe, byvoorbeeld die hope van graanvretende miere, geskik sal wees vir die ontkieming van saad, en dat plante wat op sulke plekke groei, bevoordeel word. Die studie ondersteun ook die veronderstelling dat die neshope van *M. capensis* self geskikte plekke vir die ontkieming van saad bied, en dat die neshope 'n belangrike rol in die vestiging van saailing speel.

## SUMMARY

Ants play an important role in the turnover of nutrients in semi-arid and arid ecosystems. Most ants are "central-place-foragers", collecting food away from the nest and returning with the food to the nest (the central place). Harvester ants, that move large amounts of seed to their nests and subsequently discard seed detritus and other inedible plant matter on refuse piles around their nests, often forming mounds, seem especially important in contributing to the patchiness of soil nutrients and local vegetation patterns in semi-arid and arid ecosystems.

Soils in the Karoo are generally poor in nitrogen and water infiltrability due to the low organic matter content. In the southern Karoo, harvester ants *Messor capensis* Mayr construct mounds of organic matter and soil over the entrances to their nests and add seed husks and soil to their nest-mounds in layers, increasing the organic content of the soils on nest mounds. In a study carried out at the Tierberg Karoo Research Centre (33° 10' S, 22° 17' E), near Prince Albert in the southern Karoo, Cape Province, South Africa, it was hypothesised that soils of *M. capensis* nest-mounds have a higher organic matter content and an elevated nutrient status compared to surrounding areas. In addition it was hypothesised that the higher nutrient status of harvester ant nest-mounds would benefit plants growing on the nest-mounds, and that the mounds should provide suitable germination sites for seedlings.

Results of the study showed that *M. capensis* nest-mound soils contained about 50% more phosphorus, potassium and nitrogen, and organic matter than inter-mound soils. Although the average amount of sodium in nest-mound soils was greater than off-mound soils, the difference was not significant, nor was the difference in pH. The organic matter in *M. capensis* nest-mound soils is derived largely from the remains of seeds, but there are also insect remains and faecal matter. Ant-frass may be equally as important as seed remains in raising the organic component of nest mound soils, and particularly in raising the nitrogen levels. Mound soils appear to vary in nutrient status between mounds, and there is a similar high variance between the amounts of leaf nitrogen present in plants on mounds.

When harvester ant nest-mounds are disturbed by ant-eating mammals, such as the aardvark *Orycteropus afer*, the aboveground seed stores are sometimes broken into and the contents are dispersed over the digging. The ants recover seed scattered from stores, but many viable seeds remain in the soil, and may germinate after suitable rain. Approximately four times the number of seedlings germinated in soils collected from nest-mounds compared with the numbers of seedlings that germinated in inter-mound soils. Ten times as many seedlings germinated naturally on harvester ant nest-mounds than in inter-mound spaces, both in total numbers and in individual species.

Inter-node lengths of *Pteronia pallens* and *Osteospermum sinuatum* were significantly longer on plants growing on nest-mounds than on plants in inter-mound spaces. For *P. cf. empetrifolia* and *Galenia fruticosa* there was no significant difference between plants growing on mounds and those growing in inter-mound spaces. Indi-

viduals of *Brownanthus ciliatus*, *Drosanthemum montaguense*, *Ruschia spinosa*, *Ruschia approximata*, *Pteronia pallens* and *Osteospermum sinuatum* growing on harvester ant mounds had significantly larger numbers of capitulae or seed capsules than plants of the same species growing in inter-mound spaces. Both *Hereroa latipetala* and *Rhinephyllum macradenium* showed a trend towards more capsules on mounds. No significant difference was found for *P. cf. empetrifolia*.

The present study supports the hypothesis that nutrient-enriched patches in semi-arid regions, such as the nests of harvester ants, should provide germination and establishment sites for seedlings, and enhance the growth and reproductive output of certain plants that grow on them.

## DANKBETUIGING

Hierdie navorsing is finansieel ondersteun deur die Stigting vir Navorsingsontwikkeling se spesiale program op ariede streke en die projek genaamd "Uitwerking van versteuring in die Karoo" van dr. Dick Yeaton. Die FitzPatrickinstituut, Universiteit Kaapstad, word bedank vir die gebruik van geriewe en Suzanne Milton vir haar kritiese bydrae. Dr. Morné du Plessis en mr. Gerard Malan word bedank vir hulle hulp met die vertaling van die artikel.

## LITERATUURVERWYSINGS

- Crawford, C.S. (1981). *Biology of desert invertebrates* (Springer-Verlag, New York).
- Crawford, C.S. (1986). The role of invertebrates in desert ecosystems. In *Pattern and process in desert ecosystems*, Whitford, W.G. ed. (University of New Mexico Press, Albuquerque) p. 73-91.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. (1973). Ecology of foraging by ants, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 231-257.
- Orians, G.H. & Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. In *Analysis of ecological systems*, Horn, D.J., Stairs, G.R. & Mitchell, R.D. eds. (Ohio State University Press, Columbus, Ohio) p. 155-177.
- Davidson, D.W. & Morton, S.R. (1981). Myrmecochory in some plants (*F. Chenopodiaceae*) of the Australian arid zone, *Oecologia*, 50, 357-366.
- Briese, D.T. (1982). The effect of ants on the soil of a semi-arid salt-bush habitat, *Insectes Soc.*, 29, 365-386.
- Rissing, S.W. (1986). Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests, *Oecologia*, 68, 231-234.
- Whitford, W.G. (1988). Effects of harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on soils and a spring annual, *Erodium texanum*. *South-west. Nat.*, 33, 482-485.
- Milton, S.J., Dean, W.R.J. & Kerley, G.I.H. (1992). Tierberg Karoo Research Centre: history, physical environment, flora and vertebrate fauna, *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 48, 15-46.
- Ellis, F. & Lambrechts, J.J.N. (1986). Soils. In *The Karoo Biome: a preliminary synthesis. Part 1 - Physical environment*, Cowling, R.M., Roux, P.W. & Pieterse, A.J.H. eds. *S. Afr. Nat. Sci. Prog. Rept.*, 124, 18-38.
- Venter, J.M., Mocke, C. & De Jager, J.M. (1986). Climate. In *The Karoo biome: a preliminary synthesis. Part 1 - Physical environment*, Cowling, R.M., Roux, P.W. & Pieterse, A.J.H. eds. *Roy. eds. S. Afr. Nat. Sci. Prog. Rept.*, 124, 39-52.
- Acocks, J.P.H. (1975). Veld types of South Africa. 2nd edition, *Mem. Bot. Surv. S. Afr.*, 40, 1-128.
- Shehata, M.N. & Kaschef, A.H. (1971). Foraging activities of *Messor aegyptiacus* Emery (Hym. Formicidae), *Insectes Soc.*, 18, 215-226.
- Ofer, J. (1980). *The ecology of ant populations of the genus Messor and their influence on the soil and flora in pasture*, Ph.D. thesis, University of Jerusalem.
- Marsh, A.C. (1985). *Aspects of the ecology of Namib Desert ants*, Ph.D. thesis, University of Cape Town.
- Siegel, S. (1956). *Non-parametric Statistics for the Behavioral Sciences* (McGraw-Hill, New York).
- Rogers, L.E. & Lavigne, R.J. (1974). Environmental effects of western harvester ants on the shortgrass plains ecosystem, *Environ. Entomol.*, 3, 994-997.
- Gentry, J.B. & Stiritz, K.L. (1972). The role of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*, in old field nutrient relationships, *Environ. Entomol.*, 1, 39-41.
- Petal, J. (1978). The role of ants in ecosystems. In *Production ecology of ants and termites*, Brian, M.V. ed. (Cambridge University Press, Cambridge) p. 293-325.
- Beattie, A.J. (1985). *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms* (Cambridge University Press, Cambridge).
- Dean, W.R.J. & Yeaton, R.I. (1993). The influence of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds on the productivity and distribution of some plant species in the southern Karoo, South Africa, *Vegetatio*, 106, 21-35.
- Skujins, J. (1981) Nitrogen cycling in arid ecosystems. In *Terrestrial nitrogen cycles*, Clark, F.E. & Rosswall, T. eds. *Ecol. Bull (Stockholm)*, 33, 477-491.
- Tinker, P.B. (1990). Nutrient uptake by plant roots in natural systems. In *Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems*, Harrison, A.F., Ineson, P. & Heal, O.W. eds. (Elsevier, London & New York) p. 322-334.
- Bennett, A. & Krebs, J. (1987). Seed dispersal by ants, *Trends Ecol. Evol.*, 2, 291-292.
- Westoby, M., Rice, B., Shelley, J.M., Haig, D. & Kohen, J.L. (1982). Plants' use of ants for dispersal at West Head, New South Wales. In *Ant-plant interactions in Australia*, Buckley, R.C. ed. (W. Junk, The Hague) p. 75-87.
- Bond, W.J. & Slingsby, P. (1983). Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications, *S. Afr. J. Sci.*, 79, 231-233.
- Kerley, G.I.H. (1991). Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa, *J. Arid Environ.*, 20, 63-69.
- Dean, W.R.J. & Milton, S.J. (1991). Disturbances in semi-arid shrubland and arid grassland in the Karoo, South Africa: mammal diggings as germination sites, *African J. Ecol.*, 29, 11-16.
- Gutterman, Y. (1982). Survival mechanisms of desert winter annual plants in the Negev Highlands of Israel, *Sci. Rev. Arid Zone Res.*, 1, 249-283.
- Gutterman, Y. (1987). Dynamics of porcupine (*Hystrix indica* Kerr) diggings: their role in the survival and renewal of geophytes and hemicryptophytes in the Negev Desert highlands, *Isr. J. Bot.*, 36, 133-143.
- Danin, A. & Yom-Tov, Y. (1990). Ant nests as primary habitats of *Silybum marianum* (Compositae), *Plant Syst. Evol.*, 169, 209-217.
- Dean, W.R.J. & Yeaton, R.I. (1993). The effects of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds on the physical and chemical properties of soils in the Southern Karoo, South Africa, *J. Arid Environ.*, 25, 249-260.
- Fenner, M. (1985). *Seed ecology* (Chapman and Hall, London).
- Haig, D. & Westoby, M. (1988). On limits to seed production, *Am. Nat.*, 131, 757-759.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure* (Princeton University Press, Princeton, New Jersey).
- Gutierrez, J.R., Da Silva, O.A., Pagani, M.I., Weems, D. & Whitford, W.G. (1988). Effects of supplemental water and nitrogen fertilization on productivity and composition of Chihuahuan Desert annual plants, *Amer. Midl. Natur.*, 119, 336-343.
- Milton, S.J. & Dean, W.R.J. (1993) Selection of seeds by harvester ants (*Messor capensis*) in relation to condition of arid rangeland, *J. Arid Environ.*, 24, 63-74.