

两种果蝠对光叶桑 (*Morus macroura*) 果实的取食及种子传播

唐占辉^{1,2}, 盛连喜^{2,*}, 马逊风², 曹敏¹, 张树义^{3,*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 蒙腊 666303; 2. 东北师范大学环境科学与工程系, 长春 130024;
3. 华东师范大学生命科学学院, 上海 200062)

摘要: 从 2005 年 3 月到 2006 年 5 月, 在中国科学院西双版纳热带植物园沟谷雨林保护区内研究了两种果蝠——棕果蝠 (*Rousettus leschenaulti*) 和犬蝠 (*Cynopterus sphinx*) 取食光叶桑 (*Morus macroura*) 果实的行为、夜栖息地分布、散布种子方式及范围等。借助月光对果蝠的行为进行直接观察, 发现它们的取食活动一般在天黑 20~40 min 开始, 取食高峰发生在 22: 00~22: 30 和 23: 00~23: 30 之间, 这两个取食高峰期平均取食次数 (平均值 ± 标准误) 为 (13.5 ± 2.5) 和 (15.0 ± 2.3) 次, 最低的取食频率发生在 19: 00~19: 30 和 20: 30~21: 00 之间, 分别取食 (0.2 ± 0.2) 和 (0.7 ± 0.5) 次。果蝠很少在母树上取食成熟的果实, 相反它们用嘴叼下果实并携带到夜栖息地去进食, 通常这些夜栖息地是具有密闭树冠、密集枝条的树种。夜栖息地在母树周围的分布根据环境中适合它们栖息的树种和分布而决定, 不同母树周围其夜栖息地分布具有非常大的变异与空间异质性。钝叶榕 (*Ficus curtipes*)、铁力木 (*Mesua ferrea*) 和糖胶树 (*A Istonia scholaris*) 是果蝠最喜爱的夜栖息地。在同样的情况下, 尽管需要飞行更远的距离, 两种果蝠都比较喜欢寻找具有许多枝条和小枝并且有复杂树冠的树木作为夜栖息地。两种果蝠取食光叶桑果实时, 一部分种子通过消化道消化后被排泄出来, 另外的一部分伴随着咀嚼后的果渣被吐出来, 通过这两种方式, 散布了大量的种子, 再加上在飞行中也有排泄的习性, 它们传播的种子在空间上更广泛。

关键词: 犬蝠; 棕果蝠; 光叶桑; 取食; 种子传播

文章编号: 1000-0933(2007)05-1895-08 中图分类号: Q948, Q958.12 文献标识码: A

Fruit consumption and seed dispersal of *Morus macroura* by two frugivorous bats in Xishuangbanna, Southwest China

TANG Zhan-Hui^{1,2}, SHENG Lian-Xi^{2,*}, MA Xun-Feng², CAO Min¹, ZHANG Shu-Yi^{3,*}

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Mengla, Yunnan 666303, China

2 Department of Environmental Science and Engineering, North East Normal University, Changchun 130024, China

3 School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (5): 1895 ~ 1902

Abstract: Feeding behavior on *Morus macroura* fruits by *Rousettus leschenaulti* and *Cynopterus sphinx*, their feeding roosts distribution around parent trees and seed dispersal patterns were studied in a protected forest at Xishuangbanna Tropical Botanical Garden from March 2005 to May 2006. Observations on the foraging behavior of the two frugivorous bats at *M. macroura* fruiting trees using moonlight after dark (about 19: 00) around parent tree indicated that they seldom fed on the

基金项目: 中国科学院西双版纳热带植物园热带雨林生态系统研究与管理开放实验室资助项目 (1199970211)

收稿日期: 2006-04-02; **修订日期:** 2007-01-17

作者简介: 唐占辉 (1980~), 男, 内蒙古人, 博士生, 主要从事环境生态学研究. Email: tangzh789@nenu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding authors Email: Shenglx@nenu.edu.cn; syzhang@bio.ecnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Laboratory for Tropical Rain Forest Ecosystem Research and Management (TRERM), Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences

Received date: 2006-04-02; **Accepted date:** 2007-01-17

Biography: TANG Zhan-Hui, Ph.D. candidate, mainly engaged in environmental ecology. Email: tangzh789@nenu.edu.cn

fruit at parent tree, but left with the fruits and flew to feeding roosts in other trees to consume them. Their foraging activity peaked two times at the first half night which were around 22: 30 and 23: 30 and the number of foraging bouts were 13.5 ± 2.5 and 15.0 ± 2.3 respectively. Lowest foraging rate happened between 19: 00 to 19: 30 and between 20: 20 to 21: 00 which were 0.2 ± 0.2 and 0.7 ± 0.5 , respectively. Most of the fruits were eaten within 10 days when fruit ripening. Bats did not select feeding roosts randomly, but according to the species and distribution of trees favored by bats around parent trees. So the distribution patterns of feeding roost were heterogeneous around parent trees *Ficus curtipes*, *Mesua ferrea* and *Alstonia scholaris* were favored feeding sites for bats. Although the bats could carry seeds to a variety of feeding sites available in the environment, they clearly exhibited a preference for specific trees based on their architecture. We suggested that a preferred feeding roost is often located under a horizontal bough with a dense drooping umbrella-like crown of leaves offering cover, such as *M. ferrea* and *A. scholaris*. Besides transporting seeds to feeding sites, bats can also disperse seeds through fecal deposition. The overall seed shadow is likely to be relatively extended and homogeneous.

Key Words: frugivorous bat; seed dispersal; *Monus macroura*; *Rousettus leschenaulti*; *Cynopterus sphinx*; Xishuangbanna

种子传播是植物繁殖成功的一个重要过程,种子远距离的传播,既增加了种子更多的存活机会^[1~3],同时也促进了群落中树种的多样性^[3~6]。食果动物通过取食植物的果实满足了食物需求,植物利用食果动物传播种子。传播方式、传播范围决定着种子的存活、萌发和幼苗的生长等^[4]。

果蝠是热带或亚热带森林中重要的种子传播者^[7~13],它们在森林恢复和维持森林物种多样性方面有着重要的作用^[14, 15]。特别是它们短时间的食物肠道通过时间以及在飞行过程中排泄粪便的特性,对于大面积空旷地的恢复有着潜在的不可忽视的作用^[16, 17]。而且,许多果蝠可以传播种子到几千米的范围内^[18, 19],因此它们也促进了不同林块之间的种子交流。

果蝠与植物的相互关系,特别是果蝠传粉和传播种子方面已经引起了大量的关注,但对于它们的取食生态学知道的很少,尤其是很少有研究定量的描述果蝠的取食行为规律。然而它们的行为决定着传播种子的方式、范围等,这是种子传播的一个重要方面,也影响着植物的繁殖成功和种群动态^[20, 21]。

在西双版纳,两种果蝠比较常见,分别是棕果蝠(*Rousettus leschenaulti*)和犬蝠(*Cynopterus sphinx*),均属于狐蝠科(Pteropodidae)。它们取食许多野生的果实,潜在的充当着这些植物的种子传播者^[22]。光叶桑(*Monus macroura*)是西双版纳地区一种广泛分布的乔木,两种果蝠均取食它们的果实。本研究调查了两种果蝠对光叶桑果实的取食行为、两种果蝠的夜栖息地分布及果蝠散布种子的范围和模式。通过这几个方面的调查研究,理解果蝠传播光叶桑种子的方式及种子被传播的范围。

1 地点和方法

1.1 研究地点和植物

研究地点选在中国科学院西双版纳热带植物园沟谷雨林保护区内(21°55' N, 101°16' E),海拔为550 m。植被类型是以绒毛番龙眼(*Pan etia tomentosa*)和千果榄仁(*Terninalia myriocarpa*)为主的热带季雨林类型^[23]。年平均降雨量为1539 mm,其中1256 mm(82%)的降雨发生在雨季(5~10月份),283 mm(18%)发生在干季(11月~翌年4月份),年平均温度为21.4^o_C^[24]。

光叶桑为中等大小的落叶乔木,主要分布在山脚及山坡上,从海拔300m到1300m都有。在西双版纳,光叶桑3月到4月份开花,果实成熟季在3月中旬到5月份。果实长条形,长40~100 mm,宽6~10 mm,湿重2~5 g,每个果实包含100~300个种子,种子扁圆形,直径大约1.5 mm,重量<0.01 g。果实成熟时为黄绿色,具有特殊的清香,顺风可以从100 m以外闻到,果实是悬垂于枝条上,这种着生方式及果实的颜色符合果蝠传播植物的特征^[25]。

选择了两棵母树详细的研究了两种果蝠对其果实的取食及母树周围栖息地的分布类型。这两棵母树的果期分离(在树1果实落完2个星期后,树2的果实才成熟),两棵母树相距大约200 m,它们周围1000 m范围

内没发现其它光叶桑母树,这样就允许分别对这两棵母树做详细观察:

树 1 位于保护区的边缘,紧挨着一条小路,周围分布有木奶果 (*Baccaurea ramiflora*)、董棕 (*Caryota urens*)、假烟叶树 (*Solanum verbacifolium*)、糖胶树 (*Aistonia scholaris*)、火烧花 (*Mayodendron igneum*) 和一些人工种植的聚果榕幼树 (*Ficus racemosa*)。

树 2 在雨林保护区内部,生长在一个比较低的谷地,谷地有小溪流过,周围的树有铁力木 (*Mesua ferrea*)、钝叶榕 (*Ficus curtipes*)、毛紫薇 (*Lagerstroemia villosa*)、团花树 (*Anthocephalus chinensis*)、檬果樟 (*Caryodaphnopsis tonkinensis*)、黄果朴 (*Celtis tetrandra*)、鹊肾树 (*Streblus asper*)、南酸枣 (*Choerospondias axillaris*)、光叶合欢 (*Albizia lucidior*) 和印度栲 (*Castanopsis indica*) 等。

1.2 取食行为观察

借助月光,3位观察者从不同的角度对果蝠取食树 1 的果实进行直接观察,观察者距离母树 15m。连续观察 9 个晚上,每天晚上从 19:00 观察到 24:00,总共观察时间为 45h。并记录每 0.5h 内果蝠到母树上取食的总次数,定义一只果蝠飞到母树上,叼下果实飞离母树为 1 次取食,果蝠在果树周围盘旋不记录为取食。由于在夜间飞行状态下无法辨认两种果蝠,因此,统计的取食次数为两种果蝠的总的取食次数。

1.3 果蝠种类与数量调查

果蝠物种通过在母树周围利用雾网捕捉来辨认,每次在母树周围放 1 张雾网,19:00 放网,24:00 收网,总共捕捉 6d,每隔 1 h 检查 1 次雾网,如果有果蝠被捕获则马上解下来,并记录果蝠种类及数量。

1.4 果实存留估计

当果实开始成熟的时候,在母树上标记 50 个果实,标记方法是利用红色的毛线在果柄上打个小结,与黄绿色的果实颜色反差比较大,便于观察统计。大致描绘下来果实所在的枝条,每天记录果实的存在与否直到所有的果实落完为止。通过这些数据描绘了 2 棵树的果实的消失过程。

1.5 光叶桑种子通过两种果蝠消化道的时间

选择了 3 只犬蝠和 3 只棕果蝠(成体)放在笼子里做人工喂养实验,以确定光叶桑种子在它们各自的肠道中的通过时间。

1.6 果蝠夜栖息地分布及“种子团”的收集

数据采集时间为 2006 年 3 月 6 日到 4 月 29 日。两种果蝠取食果实后飞到夜栖息地慢慢进食果实,果蝠咀嚼果实吸取大量的液体成分,然后把纤维含量高的部分吐掉,部分种子也被果蝠吞下。因此,在果蝠的夜栖息地通常有 3 种状态的残留物:未吃掉的果实、果渣及粪便。由于果实、果渣和粪便中都含有种子,定义由果蝠排泄的粪便、它们丢弃的果渣、果实均为“种子团”。在整个研究区域内每天仔细巡查一遍,辨认夜栖息地,发现后当晚就用小棍子支起一个遮阴网(1 m × 1 m)并距离地面大约 1 m 左右固定,这样可以防止地面动物取食或移动这些“种子团”。第 2 天早晨检查遮荫网中收集的“种子团”。夜栖息地在母树周围的方位及距离利用 GPS (72, GARM N) 确定。对于两种果蝠的夜栖息地,虽然不能从粪便及丢弃的果实来判断它究竟是哪个果蝠物种的夜栖息地,但可以通过两种果蝠吐出的果渣的形态差别来判断:棕果蝠吐出的果渣是长条形,而犬蝠吐出的果渣是椭圆型或圆形。统计的所有栖息地类型中均被两种果蝠使用过,因此最后的数据被合并。此外,也通过仔细的搜查地表和不足 1 m 高的植被的叶子表面,并尽可能收集了果蝠飞行路线上的粪便。所有的粪便、果实、果渣的数量以及夜栖息地类型被记录。

1.7 数据分析

所有的数据分析在 SPSS 12.0 软件上进行,数据是否正态分布利用独立样本 Kolmogorov-Smirnov 检验;方差齐次利用 Levene's 检验证实。种子在棕果蝠和犬蝠消化道中停留时间的差异利用 T-test 检验。数据表示为平均值 ± 标准误。

2 结果

2.1 取食行为

对于两种果蝠来说,它们夜间取食活动大约都是在 20:00 左右开始,也就是天黑 20~40 min 以后。果蝠

飞近树冠中具有大量果实的枝条,叼取果实后携带果实到进食地进食,很少停留在母树上进食。它们的取食高峰发生在22:00~22:30和23:00~23:30之间,这两个取食高峰期平均取食次数(平均值±标准误)为(13.5±2.5)次和(15.0±2.3)次,最低的取食频率发生在19:00~19:30和20:30~21:00之间,分别取食(0.2±0.2)次和(0.7±0.5)次(图1)。从进食地收集的“种子团”可以看出,果蝠咀嚼后吐掉大量的果渣,果渣中还带有相当数量的种子,粪便中也含有大量的种子。

2.2 果蝠种类及数量

30网·小时的捕捉中,共捕捉了9只棕果蝠和15只犬蝠。平均每网每小时捕获数为(0.3 ± 0.07)/h(N=30,棕果蝠)和(0.8 ± 0.42)/h(N=30,犬蝠)。

2.3 果实存留曲线

母树1和母树2果实的消失曲线较为相似:在果实成熟期开始的两个星期之内,果实被大量的取食,在两个星期之后曲线趋于平稳,果实消耗基本完毕(图2)。

2.4 种子通过两种果蝠消化道的时间

笼养实验发现两种果蝠的消化速率特别快,光叶桑种子在犬蝠消化道中的通过时间为34.2 min(SD=5.5,N=5);在棕果蝠消化道中的通过时间为32.7 min(SD=3.0,N=11)。种子在犬蝠和棕果蝠消化道中停留时间差异不显著(T-test,T=0.259,P>0.05)。

2.5 夜栖息地类型、分布及收集到的“种子团”数量

果蝠在母树1周围的夜栖息地分布如图3,有11种植物作为两种果蝠的夜栖息地(表1)。钝叶榕(*Ficus curtipes*)、铁力木(*Mesua ferrea*)和糖胶树(*A Istonia scholaris*)是果蝠比较偏爱的夜栖息地,在它们下面收

集到了最多的“种子团”(钝叶榕:39.53%的粪便,29.45%的果渣,29.55%的果实;铁力木:26.52%的粪便,7.3%的果渣,10.23%的果实;糖胶树:11.63%的粪便,12.74%的果渣,12.50%的果实),其次是紫铆(*Butea monosperma*)、粉花羊蹄甲(*Bauhinia variegata*)、劲直刺桐(*Erythrina stricta*)和木奶果(*Baccaurea ramiflora*),其它4种树种下总共收集了0%的粪便,3.62%的果渣,1.14%的果实。果蝠也利用2个废弃的工棚作为夜栖息地,总共在这两个工棚中收集到17.67%的粪便,38.82%的果渣和32.95%的果实。果蝠很少在母树上取食果实,仅仅在母树1树冠下面发现0.88%的果渣。

在母树2树冠下面没有发现任何“种子团”,果蝠在母树2周围的夜栖息地数量及分布较母树1数量少且简单(图4)。总计5种植物被果蝠利用为夜栖息地,铁力木树下收集到最多的“种子团”,具有100%的粪便,26.95%的果渣和50%的果实;其次是钝叶榕(*Ficus curtipes*)、糖胶树(*A Istonia scholaris*)、木瓜榕(*Ficus auriculata*)、印度栲(*Castanopsis indica*),它们下面收集到的“种子团”数量见表1。此外,在距离这棵母树206m的1个废弃的工棚里发现1.42%的果渣。

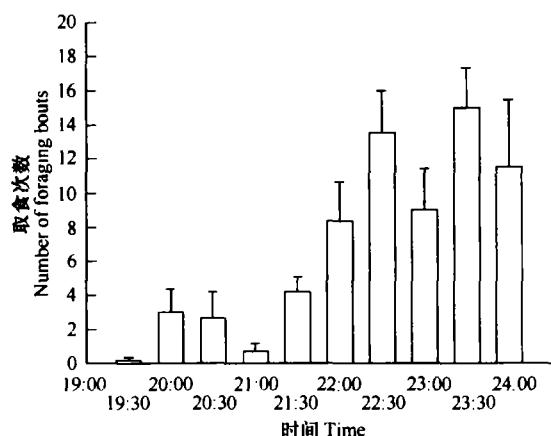


图1 果蝠取食光叶桑果实的活动规律

Fig. 1 Temporal pattern of the number of foraging bouts by frugivorous bats when feeding on fruits of *Morus macroura*, bar indicated standard error

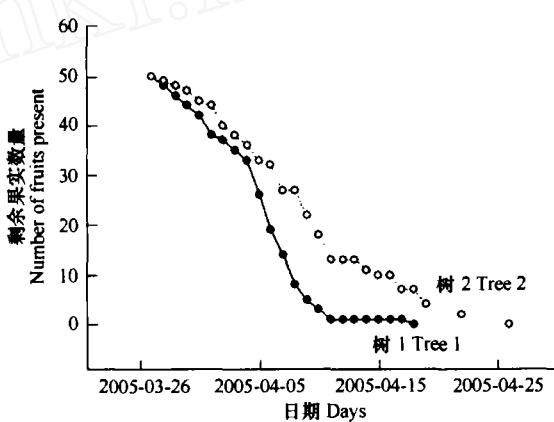


图2 两棵标记的光叶桑果实的消失曲线

Fig. 2 Disappearance curves for marked fruits of two *M. macroura* individuals

表 1 母树 1 和母树 2 周围的果蝠夜栖息地位置及各自下面收集到的“种子团”类型与比例

Table 1 Feeding roosts around tree 1 and tree 2 from March 6th to April 29th, 2006. Percentages are based on total feces, ejecta and fruit samples collected

| 夜栖息地 Feeding roosts | 符号 Sign | 距母树距离 (m) Distance from parent tree | 母树 1 Tree 1 | | |
|--|---|--|---|--|---|
| | | | %粪便样品 比例 (215 [*]) % of total feces samples | %果渣样品 比例 (3620 [*]) % of total ejecta samples | %果实样品 比例 (88 [*]) % of total fruit samples |
| | | | | | |
| 母树 1 树冠下面 Below parent tree 1 | O1 | 0 | 0 | 0.88 | 0 |
| 工棚 -1 Abandoned shed-1 | A1 | 61.4 | 17.67 | 35.64 | 25 |
| 工棚 -2 Abandoned shed-2 | A2 | 168 | 0 | 3.18 | 7.95 |
| 钝叶榕 -1 <i>Ficus curtipes</i> -1 | B1 | 41.4 | 10.23 | 3.87 | 2.27 |
| 钝叶榕 -2 <i>Ficus curtipes</i> -2 | B2 | 42.4 | 11.16 | 6.99 | 6.82 |
| 钝叶榕 -3 <i>Ficus curtipes</i> -3 | B3 | 44.6 | 11.16 | 3.07 | 1.14 |
| 钝叶榕 -4 <i>Ficus curtipes</i> -4 | B4 | 68.7 | 5.58 | 13.01 | 14.77 |
| 钝叶榕 -5 <i>Ficus curtipes</i> -5 | B5 | 24.3 | 1.40 | 2.51 | 4.55 |
| 铁力木 -1 <i>Mesua ferrea</i> -1 | C1 | 101 | 15.35 | 4.83 | 4.55 |
| 铁力木 -2 <i>Mesua ferrea</i> -2 | C2 | 120 | 5.58 | 1.80 | 3.41 |
| 铁力木 -3 <i>Mesua ferrea</i> -3 | C3 | 118 | 0.47 | 0.50 | 2.27 |
| 铁力木 -4 <i>Mesua ferrea</i> -4 | C4 | 122 | 5.12 | 0.17 | 0 |
| 糖胶树 -1 <i>Alstonia scholaris</i> -1 | D1 | 47.2 | 1.86 | 5.11 | 4.55 |
| 糖胶树 -2 <i>Alstonia scholaris</i> -2 | D2 | 41.8 | 9.30 | 3.04 | 2.27 |
| 糖胶树 -3 <i>Alstonia scholaris</i> -3 | D3 | 36.8 | 0.47 | 0.28 | 0 |
| 糖胶树 -4 <i>Alstonia scholaris</i> -4 | D4 | 41.7 | 0 | 4.31 | 5.68 |
| 紫铆 <i>Butea monosperma</i> | E | 111 | 3.72 | 5.36 | 5.68 |
| 粉花羊蹄甲 <i>Bauhinia variegata</i> | F | 80.8 | 0.47 | 0.39 | 3.41 |
| 劲直刺桐 <i>Erythrina stricta</i> | G | 88.6 | 0 | 0.03 | 0 |
| 木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i> | H | 44.9 | 0.47 | 1.44 | 4.55 |
| 木瓜榕 <i>Ficus auriculata</i> | I | 141 | 0 | 0.89 | 1.14 |
| 印度栲 <i>Castanopsis indica</i> | J | 201 | 0 | 1.35 | 0 |
| 檬果樟 <i>Caryodaphnopsis tonkinensis</i> | K | 104 | 0 | 1.27 | 0 |
| 滇银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i> | L | 194 | 0 | 0.11 | 0 |
| 母树 2 Tree 2 | | | | | |
| 夜栖息地 Feeding roosts | 距母树距离 (m) Distance from parent tree | %粪便样品 比例 (2 [*]) % of total feces samples | %果渣样品 比例 (141 [*]) % of total ejecta samples | %果实样品 比例 (2 [*]) % of total fruit samples | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| 工棚 Abandoned shed | M | 206 | 0 | 1.42 | 0 |
| 铁力木 -1 <i>Mesua ferrea</i> -1 | N1 | 135 | 0 | 7.80 | 0 |
| 铁力木 -2 <i>Mesua ferrea</i> -2 | N2 | 99.8 | 100 | 19.15 | 50 |
| 钝叶榕 -1 <i>Ficus curtipes</i> -1 | P1 | 163 | 0 | 2.13 | 0 |
| 钝叶榕 -2 <i>Ficus curtipes</i> -2 | P2 | 185 | 0 | 15.60 | 0 |
| 糖胶树 <i>Alstonia scholaris</i> | Q | 163 | 0 | 19.86 | 0 |
| 木瓜榕 <i>Ficus auriculata</i> | R | 206 | 0 | 0.71 | 0 |
| 印度栲 <i>Castanopsis indica</i> | S | 25.6 | 0 | 33.33 | 50 |

*代表样本大小 Samples sizes are included in bracket; 下同 the same below

3 讨论

两种果蝠很少在母树上取食,而是把果实叼下后携带到其它地方去进食,这可能反映了果蝠在逃避天敌捕食方面采取的有效策略。在本地区,两种果蝠潜在的天敌是蛇和猫头鹰,果蝠叼到果实后迅速转移地方可以最大程度的降低被天敌发现的几率。果蝠的夜栖息地类型比较多样化,总共包括 11 种树种,它们特殊的取食行为可以运送“种子团”到多样化的环境中。但他们更喜欢特定的树种做夜栖息地,团花树 (*Anthocephalus chinensis*)、光叶合欢 (*Albizia lucidior*) 和思茅蒲桃 (*Syzygium szemaoense*) 等这些树种在研究地区大量存在并且在它们的夜栖息地周围,但是它们从来没有被果蝠所利用过。这些树种的特征是没有大量的枝条和一个密闭的树冠,对于果蝠来说,可能没有更多的悬挂点和隐蔽条件。它们所偏爱的夜栖息地通常具有“伞型”的树冠,象钝叶榕、铁力木、糖胶树和木奶果等,而且它们均比上述提到的树种具有更多的枝条且树冠郁闭度非常高。例如,虽然 4 棵铁力木离母树 1 比其它栖息地更远(图 3),但是果蝠明显的对铁力木较为偏爱,尽管它们必须飞更远的距离到达它们。另外,对于同种类型的夜栖息地,果蝠对其也有明显的选择性,例如,铁力木 -2 和铁力木 -3 距母树 1 远近几乎一样,但是铁力木 -2 下面收集了 5.58% 的粪便,然而铁力木 -3 下面仅仅收集了 0.47% 的粪便。铁力木 -2 处于比较复杂的生境中,周围被思茅蒲桃和粗毛小芸木 (*Micranelum hirsutum*) 等树种围绕;然而,铁力木 -3 接近一条小路,处于比较空旷的地方。可能是这两棵树周围的微环境造成了果蝠对其选择性的差异。

果蝠携带果实远离母树进食,再加上果蝠的夜栖息地类型的多样化,这样就使得光叶桑的种子不仅在空间上有了大的转移,而且被散布到不同的生境中。与叶口蝠科 (Phyllostomidae) 果蝠相比,棕果蝠和犬蝠是相对大型的果蝠物种,具有更强的飞行能力且活动范围比较广,这样就比那些小型的果蝠,例如斑翅果蝠 (*Balionycteris maculata*),可以把种子携带到更远的距离^[26]。光叶桑种子在犬蝠和棕果蝠的肠道中的通过时间都非常短(大约 30 min),种子被迅速的排泄,而且这些种子仍然具有萌发能力。果蝠飞行中排泄的习性使得它们在传播种子的过程中更有效率,其一,它们可以传播种子到大面积的空旷地,因为通常很少或没有其它动物可以传播种子到这种生境中;其二,迅速的肠道通过时间使得

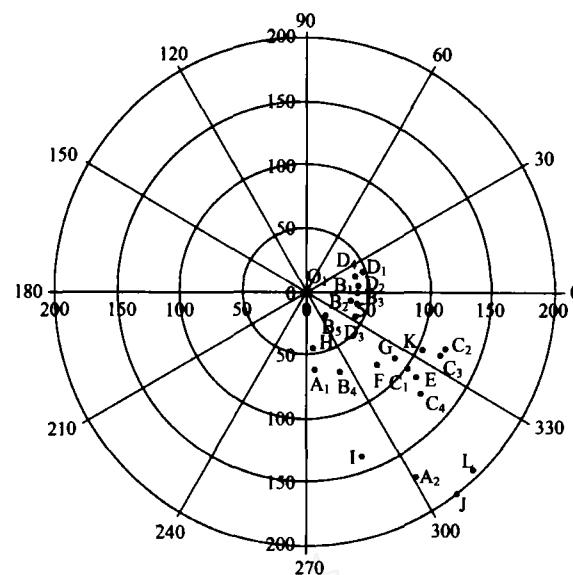


图 3 母树 1 周围的夜栖息地分布

Fig. 3 Feeding roosts around parent tree 1

大写字母表示夜栖息地的位置,符号含义见表 1, O₁: 母树 1; 90, 180, 270, 0 分别指 4 个方位,即北、西、南、东;下同 Arc indicates the distance (m) each roost away from parent tree 1, the numeric data was labeled in X- and Y- axes. Radial indicates the orientation of each feeding roost from parent tree 1; 0° stands for east, then as anticlockwise north, west, south are marked by 90, 180, 270, respectively; the same below “O₁” stands for parent tree 1, circle black dots indicate feeding roost of frugivorous bats. Meanings of letters beside dots are identical with that in table 1; the same below

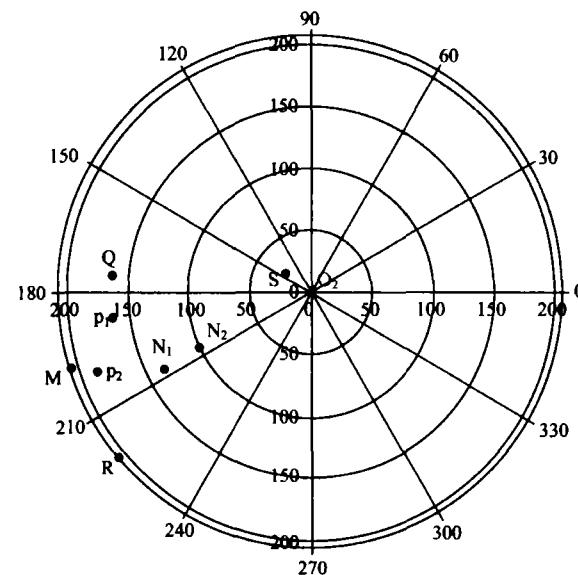


图 4 母树 2 周围的夜栖息地分布

Fig. 4 Feeding roosts around parent tree 2

“O₂” stands for parent tree 2, circle black dots indicate feeding roost of frugivorous bats. Meanings of letters beside dots are identical with that in table 1

种子很快被排泄且种子仍具有活性,在整个晚上取食活动过程中,有大量的种子在飞行中被散布。Shilton等人的研究曾证实:犬蝠在白天不取食的时候能在肠道中保留榕树(*Ficus* spp)种子12 h以上,排出后这些种子仍然能够萌发^[27]。但是,光叶桑种子在果蝠不进食的情况下能保留多长时间及经过长时间的保留种子是否还具有萌发能力我们没有调查研究。总的来说,果蝠不仅把种子携带到夜栖息地,而且在空中飞行的过程中通过排泄散布了大量的种子,种子被果蝠传播的地点及范围更具有异质性^[26]。

在白天对光叶桑母树1进行了2个整天的观察,没有发现有鸟类等动物取食。在晚上,仅1次发现果子狸(*Paguma larvata*)到树上活动但没有取食光叶桑果实,马上又转移到其它树上了。果子狸被经常观察到去团花树上取食果实,也许上光叶桑树上仅是到团花树的一个通道,无法证明它取食光叶桑果实。

与果实和果渣中种子不同的是,果蝠粪便中的光叶桑种子很少遭受到蚂蚁(ants)、蜗牛(snails)等捕食,这个原因可能是粪便中的种子在通过果蝠肠道后果肉已经被消除,很少再遭到蚂蚁和蜗牛等的捕食。实地的观察结果证明了这个推断,自然脱落或被果蝠丢弃的果实以及果渣很快就被蚂蚁等捕食,没有被蚂蚁等发现的果实或果渣将很快发霉。有学者认为果肉是细菌或其它菌体的潜在感染源^[28,29],这样,粪便中种子被彻底的去除果肉似乎可以逃避蚂蚁等的捕食。

总之,果蝠传播种子到不同的地方及多样化的生境中,而且果蝠粪便中的种子免遭强烈的捕食压力,使得它们的萌发成功率更大,如果种子萌发和幼苗成长的适宜地点在空间上是不确定的话,那么吸引果蝠来传播种子具有高度的进化适应性^[30]。

References:

- [1] Janzen D H. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics, 1971, 2: 465—492.
- [2] Janzen D H. Dispersal of seeds by vertebrate guts. In: Futuyma D. J. and Slatkin M. eds. Coevolution. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 1983. 232—262.
- [3] Howe H F. Seed dispersal by fruit-eating mammals. In: Murray D. R. ed. Seed dispersal. Sydney: Academic Press, 1986. 123—189.
- [4] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. American Naturalist, 1970, 104: 501—528.
- [5] Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer P. J. and Gradwell G. eds. Dynamics of populations. Wageningen: PUDOC, 1971. 298—312.
- [6] Clark D A and Clark D B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. American Naturalist, 1984, 124: 769—788.
- [7] Medellín R A and Gaona O. Seed dispersal by bats and birds in Forest and disturbed habitats of Chiapas, México. Biótropica, 1999, 31 (3): 478—485.
- [8] Heithaus E R. Coevolution between bats and plants. In: Kunz T H ed. Ecology of bats. New York: Plenum Press, 1982. 327—367.
- [9] Thomas D W. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bat. Physiological Zoology, 1984, 57: 457—467.
- [10] Thomas D W. On fruits, seeds and bats. Bats, 1991, 9(4) L: 8—13.
- [11] Fleming T H. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In: Estrada A and Fleming T. H. eds. Frugivores and seed dispersal. Netherlands: Dr. Junk Publishers, 1986. 105—118.
- [12] Fleming T H. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. Chicago: The University of Chicago Press, 1988.
- [13] Charles-Dominique P. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. Journal of Tropical Ecology, 1991, 7: 243—256.
- [14] Galetti M and Morellato L P C. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brasil. Mammalia, 1994, 58 (4): 661—665.
- [15] Fleming T H and Sosa V J. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. Journal of Mammalogy, 1994, 75: 845—851.
- [16] Phau P B, Corlett R T. Seed dispersal by the Lesser Short-nosed Fruit Bat (*Cynopterus brachyotis*, Pteropodidae, Megachiroptera). Malayan Nature Journal, 1989, 42: 251—256.
- [17] Mickleburgh S P, Carroll J B. The role of captive breeding in the conservation of Old World fruit bats. In: Olney P. J. S., Mace G. M., Feistner A. T. eds. Creative Conservation: Interactive Management of Wild and Captive Animals. London, UK: Chapman & Hall, 1994. 352—364.

- [18] Start A N. The feeding biology in relation to food sources of nectarivorous bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia Ph D. dissertation Scotland: University of Aberdeen, 1974.
- [19] Hall L S Black flying fox In: Strahan R ed Australian Museum: complete book of Australian mammals Sydney, Australia: Angus and Robertson Publishers, 1983. 280—281.
- [20] Corlett R T Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region Biological Reviews, 1998, 73: 413—448.
- [21] Godínez-Alvarez H and Valiente-Banuet A. Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds Biotropica, 2000, 32 (3): 552—556.
- [22] Tang Z H, Sheng L X, Cao M, et al Diet of *Cynopterus sphinx* and *Rousettus leschenaulti* in Xishuangbanna Acta Theriologica Sinica, 2005, 24 (4): 367—372.
- [23] Zhang J H, Cao M. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation Biological Conservation, 1995, 73: 229—238.
- [24] Cao M, Zhang J H. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China Biodiversity and Conservation, 1997, 6: 995—1006.
- [25] Van der Pijl L. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). Acta Botanica Neerlandica, 1957, 6: 291—315.
- [26] Hodgkison R, Balding S T, Zubaid A, et al Roosting ecology and social organization of the spotted-winged fruit bat, *Balionycteris maculata* (Chiroptera: Pteropodidae), in a Malaysian lowland dipterocarp forest Journal of Tropical Ecology, 2003, 19 (6): 667—676.
- [27] Shilton L A, Altringham J D, Compton S G, et al Old World fruit bats can be long-distance seed dispersers through extended retention of viable seeds in the gut Proceedings of the Royal Society of London B, 1999, 266: 219—223.
- [28] Traveset A. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1998, 1: 151—190.
- [29] Liu H, Platt S G, Borg C K. Seed dispersal by the Florida box turtle (*Terrapene carolina bauri*) in pine rockland forests of lower Florida Keys, United States Oecologia, 2004, 138: 539—546.
- [30] Izhaki I, Korine C, Arad Z. The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in eastern Mediterranean habitats Oecologia, 1995, 101: 335—342.

参考文献:

- [22] 唐占辉,盛连喜,曹敏,等. 西双版纳地区犬蝠和棕果蝠食性的初步研究. 兽类学报, 2005, 24 (4): 367 ~ 372.