

棕果蝠取食对两种榕树种子萌发行行为的影响

唐占辉<sup>1 2 3</sup> ,盛连喜<sup>2,\*</sup> ,马逊风<sup>2</sup> ,曹 敏<sup>1</sup> ,张树义<sup>3,\*</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 ,云南 勐腊 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院 ,上海 200062 )

**摘要** 在实验室利用聚果榕 (*Ficus racemosa*) 和对叶榕 (*Ficus hispida*) 成熟的果实饲喂笼养棕果蝠 (*Rousettus leschenaulti*) ,比较了不同处理的 3 组种子的萌发行行为 : (1) 棕果蝠粪便中的种子 ; (2) 被吐出的果渣中的种子 ; (3) 成熟果实中的种子 (对照) 。棕果蝠取食行为显著影响了两种榕树种子的萌发过程 ,3 种不同处理的种子萌发过程及最终萌发率 (GP) 之间都存在显著的差异。聚果榕种子经过棕果蝠消化道后 GP 显著降低 ,而对叶榕种子的 GP 显著提高。棕果蝠粪便中的聚果榕种子萌发开始 (GS) 和最短萌发时间 ( $T_{min}$ ) 均比对照种子延迟了 2 d ,但其粪便中的对叶榕种子 GS 比对照种子提前了 1 d , $T_{min}$  提前了 2 d ;与之相似 ,前者种子萌发比果实中种子提前 2 d 达到萌发总量的 50% ( $T_{50}$ ) ,但后者没有改变  $T_{50}$  。不同种榕果果渣中的种子萌发行行为也有重大差异 :聚果榕果渣中种子的  $T_{min}$  和  $T_{50}$  均比对照种子延迟 1 d ,GS 没发生改变 ,而对叶榕果渣中种子的  $T_{min}$  比对照种子提前了 3 d ,GS 提前 1 d , $T_{50}$  没有改变。棕果蝠取食两种榕果后在飞行过程中排泄 ,进而有效的散布种子 ,而且通过消化明显改变了种子萌发行行为 ,使种子萌发类型更为多样 ,增加了种子在不同时空条件下萌发的可能性。

**关键词** 种子萌发 ;果蝠 ;棕果蝠 ;取食 ;聚果榕 ;对叶榕 ;西双版纳

文章编号 :1000-0933 (2007) 04-1343-07 中图分类号 :Q958.12 文献标识码 :A

The effect of ingestion by bat (*Rousettus leschenaulti*) on seed germination of *Ficus racemosa* and *Ficus hispida* (Moraceae)

TANG Zhan-Hui<sup>1 2 3</sup> , SHENG Lian-Xi<sup>2,\*</sup> , MA Xun-Feng<sup>2</sup> , CAO Min<sup>1</sup> , ZHANG Shu-Yi<sup>3,\*</sup>

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 (4) 1343 ~ 1349.

**Abstract :** The fulvous fruit bat *Rousettus leschenaulti* (Pteropodidae) in Xishuangbanna , China consumes a variety of wild fruits , including several figs. The aim of this study was to determine the effect of manipulation by bats on seed germination of two fig species. Bats were fed using fresh fruits of *Ficus racemosa* and *Ficus hispida* under captive conditions and three groups of seeds were collected and seed germination were compared : (1) seeds defecated by bats ; (2) seeds from ejecta spit out by bats ; (3) control seeds , which were obtained from ripe fruits taken directly from parent trees , the pulp on them was cleared. Seed germinated significantly different among the different treatments for both fig species. *F. racemosa* seed passage through the gut of *R. leschenaulti* resulted in a decrease in final germination percentage (GP) , but increase for *F.*

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 2006-05-07 ;修订日期 2006-11-28

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. E-mail :tangzh789@nenu.edu.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : Shenglx@nenu.edu.cn ; Zhangsy@ioz.ac.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** 2006-05-07 ; **Accepted date** 2006-11-28

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

*hispida* seeds. Gut treatment resulted in an increase in germination start ( $GS$ ), minimum imbibition time ( $T_{min}$ ) and time necessary for reaching 50% germination capacity ( $T_{50}$ ) of 2 day for *F. racemosa* seeds, but a decrease in  $GS$  of 1 day,  $T_{min}$  of 2 days, and had no effect on  $T_{50}$  for *F. hispida* seeds compared control seeds. *F. racemosa* seeds from ejecta had a  $T_{min}$  and  $T_{50}$  1 d longer than that of control seeds, but did not changed the  $GS$ . The treatment received by *F. hispida* seeds in ejecta resulted in a decrease in  $GS$  of 1 d, and  $T_{min}$  of 3 d, but had no effect on  $T_{50}$ . The bat served as seed dispersers which dispersed seeds mainly through fecal deposition, and changed seed germination behavior through ingestion. The foraging habits of the bat produced a population of seeds with considerable variability in their germinability, and this will likely ensure that only parts of seeds will germinate at any one given time, which can enhance the survival of seeds and spread germination relatively evenly over a long time period.

**Key Words:** seed germination; frugivorous bat; *Rousettus leschenaulti*; foraging; *Ficus racemosa*; *Ficus hispida*; Xishuangbanna

食果动物在取食许多果实时,它们会随果肉吞下一部分种子,也有部分种子会随着咀嚼后的果渣被吐出来。动物不同的取食行为对种子萌发有着多样化的影响<sup>[1~3]</sup>。种子经过动物消化道后萌发行为的改变已有大量的报道,其中,鸟和非飞行的哺乳动物是食果动物类研究最热门的,因为对于许多植物来说,它们是重要的种子传播者<sup>[1]</sup>。相反,果蝠对种子萌发的影响很少报道<sup>[4]</sup>,但它们却在一些生态系统中,特别是热带雨林中,是有效的种子传播者,并且在许多植物种子的传播中起到重要的作用<sup>[5~16]</sup>。果蝠取食含有小种子的果实(如榕果)时,一部分种子通过消化道后被排泄出体外,这些种子的排泄地点或者是在栖息地,或者是在飞行过程中;另一部分种子随着咀嚼过的果渣被吐出体外<sup>[4]</sup>。食物在果蝠消化道中的停留时间相对短暂,通常停留少于 30 min<sup>[8,11,15,17,18]</sup>。仅有的一些研究证实种子通过果蝠消化道会改变种子的萌发行为<sup>[15,19~21]</sup>。例如,Utzurum 和 Heideman 发现榕树种子经过果蝠的消化道后种子萌发显著提高<sup>[11]</sup>;但 Sosa 的研究证明 *Stenocereus thurberi* 种子经过果蝠消化道后不影响其萌发<sup>①</sup>。食果动物取食果实后,对种子萌发行为的影响有着重要的生态学意义<sup>[4,22,23]</sup>。例如,在雨水不可预见的季节里,某些种子萌发提前或延迟可以增加种子躲过干旱季节的机会,从而在雨水充足的时候萌发<sup>[22]</sup>。Izhaki 认为果蝠的取食活动能改变种子的许多萌发参数,从而使植物种子的萌发不再统一,这将确保在一个给定的时间段里,仅一部分种子萌发。因而保证了所有种子在不同的时间里均有部分种子萌发,“平摊”了种子的萌发过程<sup>[4]</sup>。

榕果是果蝠在野外较为稳定的食物资源,在西双版纳地区一年四季均有不同的榕果存在,而且分布范围较广,对于许多果蝠物种来说,在食物资源缺乏的时期榕果便成了它们最主要的食物成分<sup>[10~15,24,25]</sup>。总结在亚洲、非洲的热带和亚热带地区以及澳大利亚已有的关于果蝠物种的食性报道,发现果蝠取食 30 多种榕果<sup>[10,26~29]</sup>。唐占辉等人在西双版纳研究了棕果蝠的食性,其中两种榕树——聚果榕(*Ficus racemosa*)和对叶榕(*Ficus hispida*)是其重要的食物资源<sup>[5]</sup>。本研究的目的是在实验室喂养的状态下研究棕果蝠的取食对两种榕树种子萌发行为的影响,并探讨萌发行为改变的生态学意义。

1 材料和方法

1.1 研究选用的植物和动物

研究选用两种榕树,分别是聚果榕和对叶榕。聚果榕,雌雄同株,从印度到澳大利亚均有分布<sup>[30]</sup>,在西双版纳非常常见,通常生长在潮湿的山谷或沿河流分布<sup>[31]</sup>,其树高能达到 30 m,榕果生于茎上,全年结果。对叶榕,雌雄异株,从印度、斯里兰卡、中国南部到新几内亚和昆士兰及澳大利亚,从 500 m 到 1500 m 的海拔均有分布<sup>[32,33]</sup>,主要生长在河道或河流旁边<sup>[34]</sup>,高 3~5 m,全年结果,是热带雨林中的一个先锋树种<sup>[35]</sup>。

① Sosa V J. Seed dispersal and recruitment ecology of columnar cacti in the lower Sonoran Desert. Ph. D. thesis, University of Miami, Coral Gables, 1997

实验使用的棕果蝠是利用雾网在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: 550 m) 捕捉。8 只非繁殖成年个体被放在笼子里 (80 cm × 50 cm × 50 cm), 在萌发实验进行之前, 利用香蕉、木瓜等喂养。

1.2 萌发实验

在聚果榕和对叶榕结果高峰期, 从不同的母树上收集成熟的榕果, 其中对叶榕榕果只收集雌果。在实验室内进行萌发实验, 比较不同处理的 3 组种子的萌发行为: (1) 粪便中的种子: 从母树上摘下成熟新鲜的果实饲喂棕果蝠, 然后用镊子收集其粪便中的种子; (2) 果渣中的种子: 棕果蝠吐出的果渣中含有的种子; (3) 对照种子: 从母树上直接摘下成熟新鲜的榕果, 剖开果实后放在筛子上轻轻的挤压, 同时用水冲洗, 获得的种子不带果肉。每天晚上进行饲喂, 所用的果实都是当天采摘。

把收集好的种子放在直径 10 cm 的培养皿里, 之前对培养皿在 160℃ 下消毒 10 h, 里面垫有潮湿的滤纸 [7, 36, 37], 然后把培养皿放在人工智能气候箱里 (MGC-35HP-2, 中国上海一恒科技有限公司), 并维持恒定的温度 (30 ℃) 和 12:12 h (光照: 黑暗) 的光周期。3 组种子各重复 6 次, 每个重复放至少 60 粒种子。用蒸馏水保证培养皿里的水分, 每天检查一次, 并记录萌发的种子数, 直到连续一个月再没有任何种子萌发为止。萌发的种子利用镊子移去以防止它对后来种子的萌发产生影响。萌发被定义为有任何幼苗部分的出现 [4]。

1.3 数据分析

种子萌发的数量评估建立在以下 4 个参数上 (基于全部使用的种子): (1) 最终萌发率 (GP), 实验结束后计算种子萌发的百分比; (2) 萌发开始 (GS), 指从实验开始到达到所有萌发种子数量的 1/6 × GP 萌发时所需要的时间; (3) 最短萌发时间 (T<sub>min</sub>), 指第一个种子萌发所需要的时间; (4) 50% 种子萌发所需时间 (T<sub>50</sub>), 指所有萌发种子的 50% 的种子萌发所需要的时间。

因为通过任何转化, 数据都不能被正态化, 所以利用 Kruskal-Wallis tests 来检验不同处理间种子最后萌发率的差异。计算了两种榕树种子在不同处理下的累计萌发率并作图, 3 种处理间的种子萌发差异利用 Kruskal-Wallis tests 来检验, 处理之间的相互比较利用 Kolmogorov-Smirnov test 进行。

2 结果

2.1 聚果榕

3 种处理的种子大多数在开始的 1 个星期之内就萌发 (图 1), 且种子萌发差异显著 (Kruskal-Wallis test  $\chi^2 = 25.368$ ,  $P < 0.05$ ), 果实中的种子萌发最快, 果渣中的种子萌发曲线介于其它两类种子的萌发曲线之间。最终萌发率从 92.55% 到 99.01%, 3 种处理存在显著的差异 (Kruskal-Wallis test  $\chi^2 = 9.882$ ,  $P < 0.05$ )。果实中种子的最终萌发率显著大于粪便中的种子 (Kolmogorov-Smirnov test:  $Z = 1.732$ ,  $P < 0.05$ ) (图 2)。对比果实中的种子, 虽然聚果榕种子通过消化道后降低了最终萌发率 (GP), 但提高了萌发开始 (GS)、最

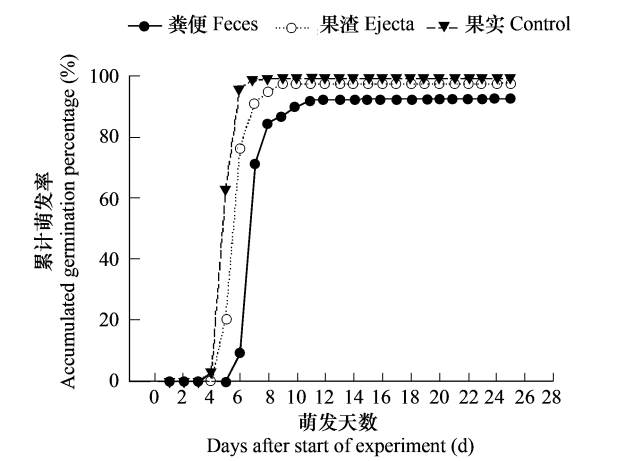


图 1 不同来源的聚果榕种子累计萌发率 (%)  
Fig. 1 Accumulated seed gemination (percentage) of *F. racemosa* under different treatments

表 1 聚果榕和对叶榕种子不同处理的萌发参数  
Table 1 Germination parameters of *Ficus racemosa* and *Ficus hispida* seeds from three different treatments

| 物种<br>Species                | 参数<br>Parameters     | 粪便<br>Feces | 果渣<br>Ejecta | 对照<br>Control |
|------------------------------|----------------------|-------------|--------------|---------------|
| 聚果榕<br><i>Ficus racemosa</i> | GS (d)               | 7           | 5            | 5             |
|                              | T <sub>min</sub> (d) | 5           | 4            | 3             |
|                              | T <sub>50</sub> (d)  | 7           | 6            | 5             |
| 对叶榕<br><i>Ficus hispida</i>  | GS (d)               | 9           | 9            | 10            |
|                              | T <sub>min</sub> (d) | 6           | 5            | 8             |
|                              | T <sub>50</sub> (d)  | 12          | 12           | 12            |

\* GS: 萌发开始, T<sub>min</sub>: 最短萌发时间, T<sub>50</sub>: 50% 种子萌发所需时间  
GS: germination start, T<sub>min</sub>: minimum imbibition time, and T<sub>50</sub>: time in which 50% of the seeds that compose GP germinate

短萌发时间 ( $T_{min}$ ) 和 50% 种子萌发的时间 ( $T_{50}$ ) 均提高 2d 时间 (表 1)。从图 1 中也可以看出粪便中种子的萌发要比果实中种子的萌发明显推迟,前者萌发曲线明显的向右偏移。果渣中的种子虽然没有改变  $GS$ ,却使  $T_{min}$  和  $T_{50}$  均增加了 1 d (表 1)。

2.2 对叶榕

粪便、果渣和果实中的对叶榕种子最终萌发率 ( $GP$ ) 分别是 96.21%、89.66% 和 83.42%,不同处理间的差异显著 (Kruskal-Wallis test :  $\chi^2 = 6.678, P < 0.05$ ) ,粪便中的种子最终萌发率显著的高于果实中的种子最终萌发率 (Kolmogorov-Smirnov test :  $Z = 1.443, P < 0.05$ ) (图 2)。3 种处理的种子在 1 个星期后便开始萌发,在 4 个星期时基本上萌发完毕,但之后仍有少量的种子继续萌发,在 5 个星期之后萌发曲线趋向于水平。粪便中的种子萌发曲线位于其它两种处理之上,果实中的种子萌发曲线位于最下面 (图 3)。对叶榕种子在通过棕果蝠消化道后显著提高了最终萌发率,同时提前了萌发开始 ( $GS$ ) 1 d,果实中种子的萌发开始需要 10 d,而通过消化道后只需要 9 d;另外,提前了最短萌发时间 ( $T_{min}$ ) 2 d (表 1)。果渣中的种子除了提前  $GS$  1 d 外,这种处理大大提前了  $T_{min}$ ,使  $T_{min}$  仅仅需要 5 d。50% 种子萌发的天数 ( $T_{50}$ ) 没有发生变化,3 种处理的种子均为 12 d (表 1)。

2.3 种间比较

聚果榕种子通过棕果蝠消化道后最终萌发率 ( $GP$ ) 没有提高,然而对叶榕种子通过其消化道后最终萌发率显著提高 (图 2)。棕果蝠粪便中的聚果榕种子增加  $GS$  2 d,但其粪便中的对叶榕种子减小  $GS$  1 d;与之相似,前者增加  $T_{min}$  2 d,后者减少  $T_{min}$  2 d,前者增加  $T_{50}$  2 d,但后者没有改变  $T_{50}$ 。棕果蝠吐出的不同种榕果果渣中的种子萌发行为改变也有差异:聚果榕果渣中种子的  $GS$  与果实中的种子相同,均为 5 d,但  $T_{min}$  和  $T_{50}$  较果实中种子均提高 1 d,对于对叶榕种子来说,  $T_{50}$  没有改变,然而减少了  $GS$  1 d,  $T_{min}$  3 d。

3 讨论

棕果蝠取食两种榕树的榕果后,一部分种子通过它们的消化道后排泄,另一部分随着果渣被吐出来。棕果蝠取食行为影响了它们的萌发过程,3 种不同处理的种子萌发过程及最终萌发率之间都存在显著的差异。有趣的是:聚果榕种子经过棕果蝠消化道后最终萌发率显著降低 (Kolmogorov-Smirnov test :  $Z = 1.732, P < 0.05$ ) ,而对叶榕种子恰恰相反,最终萌发率显著提高 (Kolmogorov-Smirnov test :  $Z = 1.443, P < 0.05$ )。来自粪便及果渣中的聚果榕种子的各项萌发参数 ( $GS, T_{min}, T_{50}$ ) 都不同程度的增加 (除了果渣中种子的  $GS$ ) ,然而对叶榕种子经过相同的处理后,萌发参数却减小 ( $GS, T_{min}$ ) 或不变 ( $T_{50}$ )。不同的植物种子被同一食果动物取食后萌发行为可能差异很大,主要是由于不同种子本身 (如外表皮) 结构差异、在消化道中受到不同的影

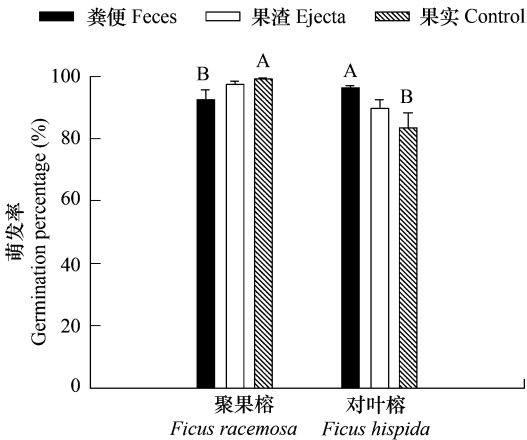


图 2 不同来源种子的最终萌发率

Fig. 2 Percent seed germination during the study period significantly different percentages among treatments.利用 Kolmogorov-Smirnor 检验它们之间的差异, A > B 表示前者显著大于后者 ( $P < 0.05$ , using Kolmogorov-Smirnov test) are indicated by different letters

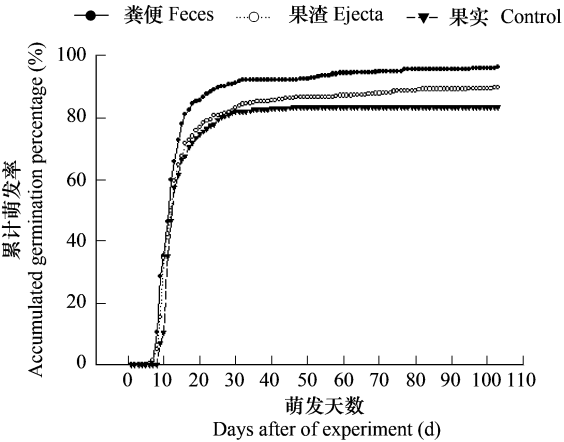


图 3 不同来源的对叶榕种子累计萌发率

Fig. 3 Accumulated seed germination (percentage) of *F. hispida* under different treatments

响,或是种子外面的抑制剂本身分子结构的差异所致<sup>[38,39]</sup>。考虑到聚果榕和对叶榕种子在棕果蝠的消化道中停留时间基本一致,最终的萌发差异可能是由于种子本身的特性不同所引起的,将来的研究应该对经过果蝠消化后的种子的相关特性进行微观分析与比较。许多研究证实植物的种子被果蝠消化后萌发提高<sup>[15,19~21,25]</sup>,例如,Utzurum 和 Heideman 在菲律宾发现榕树种子通过狐蝠科物种的消化道后种子萌发被明显提高<sup>[11]</sup>;Shilton 等证实 *Ficus septica* 和 *Ficus variegata* 种子保留在犬蝠 (*Cynopterus sphinx*) 消化道 12 h 以上,种子具有更高的萌发率(虽然不同物种萌发行为的改变有所差异)<sup>[25]</sup>。另外一些研究发现通过消化道种子的萌发行为不发生改变,例如 Sosa 发现 Sonora 沙漠里一种仙人掌科植物 (*Stenocereus thurberi*) 的种子通过果蝠的消化道没有影响其萌发<sup>①</sup>。根据搜集的资料,关于种子通过果蝠消化道后显著抑制萌发的报道迄今没有,此结果第一次报道了聚果榕种子通过棕果蝠消化道后萌发率显著降低。

在好多植物果实中,果肉通常包含抑制种子萌发的物质<sup>[40~42]</sup>;同时,果肉也可能增加种子被菌侵蚀的可能性<sup>[39,43]</sup>。观察发现,两种榕树下自然凋落的果实很快就长满菌,不久便发霉。由此看来,果实中的种子似乎很难萌发。果肉与种子的分离似乎为种子的萌发提供了非常有利的条件。由于种子在果蝠消化道中通过的时间很短,通常 30 min 左右<sup>[8,11,15,17,18]</sup>,在消化道中种子外表皮机械磨损可能影响较小,种子在通过棕果蝠的消化道后,果肉与种子的分离是最重要的过程。种子表面的果肉去除也可能潜在的降低了种子被捕食的风险<sup>[9,44]</sup>。关于这两种榕树种子在自然状态下是否遭到强烈的捕食还有待于将来进一步的研究,但野外观察确认了这样一个事实:果蝠排泄的种子很少被捕食者(如蚂蚁等)发现,因此通过消化道的种子至少不遭受强烈的捕食风险。这样就使种子逃避捕食进而萌发成幼苗的几率大大提高。

果蝠在取食榕果时通常会吞下大约 80% 的种子<sup>[45]</sup>,在果蝠飞行的过程中大量的种子能被携带并排泄到远离母树的范围内。棕果蝠是个体相对较大并具有较强活动能力的果蝠物种<sup>[5]</sup>,因此它们比一些个体较小且活动领域相对小的果蝠如 *Balionycteris maculate* 可以携带果实或种子飞行更远的距离或把种子散布到更广阔的范围内<sup>[46]</sup>。Shilton 等发现 *Ficus septica* 和 *F. variegata* 种子能够保留在犬蝠消化道 12 h 以上并且仍有活力,这样算来种子可能被传播到大约 300 km 的范围内<sup>[25]</sup>。本研究中,在给笼养棕果蝠早晨清理完笼子以后,白天仍然能发现其排泄出带有种子的粪便,这就暗示了它们可以在消化道中保留榕树种子,这样便有潜力把种子传播到更远的距离。今后进一步的研究应该检验在消化道中停留这么长时间后种子是否仍然有活性。

棕果蝠在野外取食榕果后,常常飞离母树去进食,在飞行的过程中排泄种子,种子随粪便能散落在不同的地方。如果适合种子萌发和幼苗生长的微环境在时空上是不可预知的,这样随粪便排泄的种子就可能占据多样化的环境,在某些适宜的地点,这部分种子便萌发,榕树吸引果蝠来取食果实并传播种子可能在进化上达到一个高度的适应<sup>[47]</sup>。果蝠的取食行为也对种子的萌发过程产生了巨大的影响,经过它们的消化道和被它们吐出的种子在萌发能力方面具有相当的变异,这将确保在任何一个给定的时间内仅仅部分种子将萌发,在较长的时间里平摊萌发的机会,最终增强种子的存活机率<sup>[4,22,23]</sup>。

References :

[1] 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.

[2] Traveset A , Verd M. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. In : Levey D J , Galetti M eds. *Seed Dispersal and Frugivory : Ecology , Evolution and Conservation*. CABI Publishing , Wallingford , UK , 2002. 339 - 350.

[3] Fleming T H , Sosa V J. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* , 1994 , 75 : 845 - 851.

[4] 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.

① Sosa V J. Seed dispersal and recruitment ecology of columnar cacti in the lower Sonoran Desert. Ph. D. thesis , University of Miami , Coral Gables , 1997

- [5] 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.
- [6] Fleming T H. Opportunism versus specialization :the evolution of feeding strategies in frugivores and seed dispersal. In : Estrada A , Fleming T H eds. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers , Dordrecht ,1986. 105 – 118.
- [7] Fleming T H , Williams C F , Bonaccorso F J , *et al.* Phenology , seed dispersal , and colonization in *Muntingia calabura* , a neotropical pioneer tree. *American Journal of Bontany* ,1985 ,72 :383 – 391.
- [8] Phua P B , Corlett R T. Seed dispersal by the lesser short-nosed fruit bat (*Cynopterus brachyotis* , Pteropodidae , Megachiroptera ). *Malayan Nat. J.* ,1989 ,42 :251 – 256.
- [9] Cox P A , Elmqvist T , Pierson E D , *et al.* Flying foxes as strong interactors in South Pacific Island ecosystems : a conservation hypothesis. *Conservation Biology* ,1991 ,5 :448 – 454.
- [10] Fujita M S , Tuttle M D. Flying foxes (Chiroptera : Pteropodidae) : threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology* ,1991 ,5 :455 – 463.
- [11] Utzurrum R C B , Heideman P D. Differential ingestion of viable vs nonviable *Ficus* seeds by fruit bats. *Biotropica* ,1991 ,23 :311 – 312.
- [12] Whittaker R J , Jones S H. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem , Krakatau , Indonesia. *Journal of Biogeography* ,1994 ,21 :245 – 258.
- [13] Rainey W E , Pierson E D , Elmqvist T , *et al.* The role of flying foxes (Pteropodidae) in oceanic island ecosystems of the Pacific. In : Racey P A , Swift S M eds. *Ecology , evolution and behaviour of bats*. Oxford Science Publications , London ,1995. 47 – 62.
- [14] Funakoshi K , Zubaid A. Behavioural and reproductive ecology of the dog-faced fruit bat *Cynopterus brachyotis* and *C. horsfieldi* in a Malaysian rainforest. *Mamm. Stud.* ,1997 ,22 :95 – 108.
- [15] Fleming T H , Heithaus E R. Frugivorous bats , seed shadows , and the structure of tropical forests. *Biotropica* ,1981 ,13 :45 – 53.
- [16] Marshall A G. Bats , flowers and fruit : evolutionary relationships in the Old World. *Biol. J. Linn. Soc.* ,1983 ,20 :115 – 135.
- [17] Tedman R A , Hall L S. The morphology of the gastrointestinal tract and food transit time in the fruit bats *Pteropus alecto* and *P. poliocephalus* (Megachiroptera). *Australian Journal of Zoology* ,1985 ,33 :625 – 640.
- [18] Laska M. Food transit times and carbohydrate use in three phyllostomid bat species. *Z. Saugetierkunde* ,1990 ,55 :49 – 54.
- [19] Fleming T H ed. The short-tailed fruit bat : a study in plant-animal interactions. Chicago : The University of Chicago Press ,1988. 365.
- [20] Lieberman M , Lieberman D. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* ,1986 ,2 :113 – 126.
- [21] de Figueiredo R A , Perin E. Germination ecology of *Ficus luschnathiana* drupelets after bird and bat ingestion. *Acta Oecologica* ,1995 ,16 :71 – 75.
- [22] Gutterman I. Flowering , seed development , and the influence during seed maturation on seed germination of annual weeds. In : Duke S O ed. *Weed physiology* , vol 1. Reproduction and ecophysiology. CRC Press , Boca Raton ,1985. 1 – 25.
- [23] Koller D. Environmental control of seed germination. In : Kozłowski T T ed. *Seed biology* 2. New York : Academic Press ,1972. 1 – 101.
- [24] van der Pijl L. The dispersal of plants by bats (chiropterochory). *Acta Botanica Neerlandica* , Amsterdam ,1957 ,6 :291 – 315.
- [25] 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 Series B* ,1999 ,266 :219 – 223.
- [26] Bhat H R. Observations on the food and feeding behavior of *Cynopterus sphinx* Vahl (Chiroptera , Pteropodidae) at Pune , India. *Mammalia* ,1994 ,58 :363 – 370.
- [27] Wickler W , Seibt U. Field studies on the African fruit bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall) , with special reference to male calling. *Z. Tierpsychol* ,1976 ,40 :345 – 376.
- [28] Marshall A G , McWilliam A N. Ecological observations on West African savanna woodland. *Journal of Zoology* , London ,1982 ,198 :53 – 67.
- [29] Thomas D W. Fruit and energy intake budgets of frugivorous bat. *Physiol. Zool* ,1984 ,57 :457 – 467.
- [30] Corner E J H. Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification. *Gard bull Singapore* ,1965 ,21 :1 – 186.
- [31] Yang D R , Wang R W , Song Q S , *et al.* Rule of seasonal changes of the *Ceratolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna , China. *Forest Research* ,2000 ,13 :477 – 484.
- [32] Hill D S ed. *Figs (Ficus spp.) of Hong Kong*. Hong Kong : Hong Kong University Press ,1967.
- [33] Corner E J H. Moraceae. In : Dassanayake M D ed. *A revised handbook to the flora of Ceylon* , vol III. Amerind , New Delhi ,1981. 213 – 292.
- [34] Keshava Murthy K R , Yoganarasimhan S N eds. *Flora of Coorg*. Vimsat , Bangalore ,1990.
- [35] Peng Y Q , Yang D R , Wang Q Y. Quantitative tests of interaction between pollinating and non-pollinating fig wasps on dioecious *Ficus hispida*. *Ecological Entomology* ,2005 ,30 :70 – 77.

[36] Lieberman D ,Hall J B ,Swaine M D , *et al.* Seed dispersal by baboons in the Shai Hill ,Ghana. *Ecology* ,1979 ,60 :65 – 73.

[37] Palmeirim J M ,Govchov D L ,Stoelenson S. Trophic structure of a neotropical frugivore community :Is there competition between birds and bats ? *Oecologia* ,1989 ,79 :403 – 411.

[38] Traveset A ,Riera N ,Mas R E. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* ,2001 ,15 :669 – 675.

[39] Naranjo M E ,Rengifo C ,Soriano P J. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae ). *Journal of Tropical Ecology* ,2003 ,19 :19-25.

[40] Izhaki I ,Safriel U N. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* ,1990 ,78 :56 – 65.

[41] Barnea A ,Yom-Tov Y ,Friedman J. Does ingestion by birds affect seed germination ?*Functional Ecology* ,1991 ,5 :394 – 402.

[42] Ladley J J ,Kelly D. Dispersal ,germination and survival of New Zealand mistletoes (Loranthaceae ) :dependence on birds. *New Zealand Journal of Ecology* ,1996 ,20 :69 – 79.

[43] Howe H F ,Vanderkerckhove G A. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis* ) crops by birds. *Ecology* ,1981 ,62 :1093 – 1106.

[44] Janzen D H. Simulation of *Andira* fruit pulp removal by bats reduces seed predation by *Cleogonus* weevils. *Brenesia* ,1982 ,19/20 :165 – 170.

[45] Morrison D W. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* ,1980 ,45 :270 – 273.

[46] 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.

[47] Thomas A W ,Cloutier D ,Provencher M , *et al.* The shape of bird- and bat-generated seed shadows around a tropical fruiting tree. *Biotropica* ,1988 ,20 :347 – 348.

参考文献：

[5] 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.

[31] 杨大荣 王瑞武 宋启示 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律. *林业科学研究* ,2000 ,13 :477 ~ 484.