

犬蝠对小果野芭蕉的取食及种子传播*

唐占辉^{1,2,3} 曹敏² 盛连喜³ 梁冰¹ 张树义^{1**}

1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303

3. 东北师范大学环境科学与工程系, 长春 130024

摘要 2004年9月到12月, 在西双版纳热带植物园沟谷雨林内, 通过详细的野外观察和雾网实验以及种子的定时收集方法, 对犬蝠 (*Cynopterus sphinx*) 取食小果野芭蕉 (*Musa acuminata*) 的行为及规律进行了研究。发现在夜晚 24:00 以前, 犬蝠取食小果野芭蕉有明显的 2 个活动高峰, 分别发生在 20:30 和 22:30 左右, 这一结果与雾网采样结果较为一致。在研究期间的雨季 (9-10 月) 和干季 (11-12 月), 犬蝠平均被捕获量为 2.2 ± 0.3 只/d、 1.4 ± 0.3 只/d, 二者之间没有显著的差异; 同时这两个季节收集的种子团数量分别为 9.0 ± 1.1 个/d 和 7.2 ± 1.4 个/d, 也没有显著差异。犬蝠对小果野芭蕉种子的传播受生境影响较为显著, 各样地间种子传播的结果大不相同; 地点和季节对犬蝠传播种子也不存在交互影响。犬蝠对小果野芭蕉种子的传播距离为 50-200 m, 是小果野芭蕉有效的种子传播者 [动物学报 51 (4): 608-615, 2005]。

关键词 犬蝠 小果野芭蕉 取食 种子传播

Fruit consumption and seed dispersal of wild banana *Musa acuminata* by short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx**

TANG Zhan-Hui^{1,2,3}, CAO Min², SHENG Lian-Xi³, LIANG Bing¹, ZHANG Shu-Yi^{1**}

1. Institute of Zoology, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

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

Abstract Feeding behavior of the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* on fruits of wild banana *Musa acuminata* and seed dispersal were studied in the Tropical Rainforest Conservation Area, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Yunnan Province from September to December in 2004 by observation, using mist net and seed collecting. *C. sphinx* began to visit *M. acuminata* about 30 min after sunset, they typically transported fruits to feeding roosts where they consumed fruit pulp and expelled fibrous spats and seeds beneath feeding roosts. Analysis of the temporal distribution of feeding behavior revealed two peaks of activity, one in 20:30, and another in 22:30 before midnight, which was consistent with results obtained by sampling with mist net. The number of individuals of *C. sphinx* captured by mist nets were 2.2 ± 0.3 /day and 1.4 ± 0.3 /day in rain season (Sep. to Oct.) and dry season (Dec. to Nov.), respectively, this difference was not significant. The number of seed pellets expelled was 9.0 ± 1.1 /day, 7.2 ± 1.4 /day in rain and dry seasons, respectively, but this difference was not significant. Seed dispersal differed significantly among habitats. We found the seed of *M. acuminata* can be dispersed by *C. sphinx* to a range of about 200 m, and *C. sphinx* may be an effective seed disperser of *M. acuminata* [Acta Zoologica Sinica 51 (4): 608-615, 2005].

Key words Short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*, Banana, *Musa acuminata*, Feeding, Seed dispersal

在热带和亚热带森林生态系统中, 许多脊椎动物以植物的果实为食物。植物为这些动物提供食物

2005-02-04 收稿, 2005-05-10 接受

* 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以及国家自然科学基金 (No. 30430120) 资助 [This research was funded by the grants from Laboratory for Tropical Rain Forest Ecosystem Research and Management (TRERM), Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences and the National Natural Science Foundation of China (No. 30430120)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: zhangsy@ioz.ac.cn

© 2005 动物学报 Acta Zoologica Sinica

的同时, 也利用这些动物传播和扩散种子。从动植物相互关系的角度看, 食果动物在热带森林中维持了高的植物多样性 (Janzen, 1970)。然而很少有关于夜行性动物取食植物果实的研究, 这反映了直接观察这些动物取食果实的行为比较艰难, 翼手目动物就属于这类动物, 它们被认为是夜间重要的种子传播者 (Fleming, 1981; Cox et al., 1991; Rainey et al., 1995; Funakoshi and Zubaid, 1997; Fleming and Heithaus, 1981)。在 1 000 多种翼手目动物中, 大约有 300 种主要或专一地依靠植物生存, 它们统称果蝠, 其中包括新大陆的叶口蝠科 (Phyllostomatidae) 和旧大陆的狐蝠科 (Pteropodidae) (Marshall, 1985), 其食物包括植物的果实等。它们在取食果实的同时携带果实到远离母树的地方, 消耗果实的同时丢弃大部分种子, 种子随之被扩散。虽然有作者对果蝠取食果实行为作过观察研究 (Banack, 1998), 但关于果实被果蝠在不同时间内取食的情况知道的极少 (Elangovan et al., 2001)。

关于果蝠传播种子, 已有的研究主要集中在非洲、澳大利亚和马来西亚的几个狐蝠科物种以及在美洲热带和亚热带地区叶口蝠科中的一些物种 (Bhat, 1994)。Thomas (1984) 发现, 在西非, 森林演替初期 90% - 98% 的植物种子是由果蝠传播的, 这些种子对森林再生与重建有很大的影响, 而且, 非洲雨林的恢复主要依靠狐蝠科果蝠。果蝠作为森林生态系统, 特别是热带雨林中重要的“关键种” (Cox et al., 1991), 其重要性已得到大量的证实 (Huber, 1910; Fleming and Heithaus, 1981; de Foresta et al., 1984; Charles-Dominique, 1986; Foster et al., 1986)。在 Côté d'Ivoire 地区的森林演替地段, 在森林边缘地区, 有 8 个树种的 75% 的果实在晚上被取食, 这些果实 95% 的种子被果蝠传播 (Thomas, 1991)。由果蝠产生的种子雨不仅种类丰富, 而且这些种子多数是在森林演替早期过程中的先锋种 (Gardner, 1977; Humphrey and Bonaccorso, 1979; Heithaus, 1982; Thomas, 1984)。在干扰的生境中, 先锋树种和灌木的种子传播对于早期的演替过程是十分重要的 (Medellin and Gaona, 1999)。因此, 可以认为果蝠在促进森林生态系统的恢复与重建, 恢复衰退生境, 维持森林生态系统的稳定方面意义重大 (Heithaus, 1982)。

西双版纳是我国果蝠分布较为集中的地区, 这

里分布有多种果蝠, 包括犬蝠、棕果蝠、抱尾果蝠、大长舌果蝠和安氏长舌果蝠等。其中, 犬蝠是一个广泛分布在我国华南地区的物种 (王应祥, 2003), 其食性广泛, 与相当多的植物有着不可分离的相互依赖作用。但是目前尚缺乏这个物种的取食行为和策略以及其在生态系统中的作用等资料。小果野芭蕉是热带和亚热带地区最为常见的一种大型草本先锋植物, 主要分布在林缘、林窗、沟谷溪边。在热带雨林内, 由于光照弱等原因, 很少有小果野芭蕉存在。在砍伐迹地和林窗形成的初始阶段, 种子被传播到这些地方后在合适的条件下迅速萌发生长, 在一两年内便能达到正常的高度, 并以根部的萌芽迅速扩大其种群数量, 小果野芭蕉作为先锋种对群落的建成和生境的恢复有重要的意义 (施济普等, 2002)。本文选取小果野芭蕉和犬蝠为研究对象, 初步研究了犬蝠对小果野芭蕉果实的取食活动规律, 并对可能影响犬蝠取食小果野芭蕉的因素进行分析。

1 研究地点及方法

1.1 研究地点

研究地点选在中国科学院西双版纳热带植物园沟谷雨林内 (21°56'N, 101°15'E), 该沟谷雨林占地面积 90 hm², 乔木树种主要有番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、红光树 (*Knema furfuracea*)、狭叶红光树 (*Knema cinerea* var. *glauca*)、阔叶蒲桃 (*Syzygium latilimbum*), 灌木以茜草科植物粗叶木 (*Lasianthus* spp.) 等为常见, 草本有冬叶 (*Phrynium capitatum*)、山姜 (*Alpinia* spp.)、长叶实蕨 (*Bolbitis heteroclita*) 等, 植被类型为较典型的热带季节雨林。一条小溪穿过沟谷底部, 小溪边上为大片的小果野芭蕉群落, 面积约为 2 000 m², 海拔 570 m。该地年平均降雨量 1 539 mm, 有明显的干湿季之分, 干季 (11 - 4 月) 降雨 13% - 17%, 湿季 (5 - 10 月) 降雨 83% - 87%, 相对湿度 86%, 年均温 21.4℃。

1.2 研究对象

1.2.1 研究植物种类 小果野芭蕉隶属于芭蕉科 (Musaceae) 芭蕉属 (*Musa*) 的一个种, 植株自由分蘖, 假茎通常 3 - 6 m 高, 基部直径约 20 - 25 cm, 密集丛生。具有全年的开花物候, 单次结实 (刘爱忠等, 2001), 一年四季均有结果植株, 浆果圆柱形, 长约 9 cm, 具五棱角, 先端收缩, 果内具有多数种子, 种子褐色、不规则、多棱形、直径

5-6 mm、高 3 mm (李锡文, 1981)。

1.2.2 研究动物种类 犬蝠隶属于狐蝠科 (Pteropodidae) 犬蝠属 (*Cynopterus*), 体型中等, 体背橄榄褐色, 体侧赭褐色, 腹面锈黄, 腹部以下毛短呈棕绿色, 颈侧咖喱黄色, 耳缘色浅, 是广泛分布在东南亚和印度以及我国华南地区的一种果蝠。这个物种常利用棕榈植物和其它藤本植物作巢, 栖息在叶丛隐蔽处 (Gopukumar and Balasingh, 2002; Balasingh et al., 1993, 1995), 有时也栖息在人工建筑物 (屋顶或天花板) 下面, 以大量的野生果实为食物 (Bhat, 1994)。

1.3 研究方法

1.3.1 犬蝠取食小果野芭蕉的行为观察 晚上借助月光和夜视仪观察犬蝠对小果野芭蕉的拜访行为及频率, 当没有月光的时候, 借助弥散红光和夜视仪来帮助观察。观察点距离目标植株 10-30 m, 选择具有宽大树冠的乔木, 蹲在下面观察, 减少对果蝠活动造成的影响。在每个月月初连续观察 4 个夜晚, 每晚从 19:00 至 24:00 进行观察, 研究期间 (9 月至 12 月) 总计观察 16 个夜晚共 80 个小时。当观察到果蝠来取食时立即记下当时的时间, 在后面的统计中按照不同时间段记录到的只数来分析。同时利用雾网来捕捉犬蝠, 间隔 30-50 m 总共设置 5 张网, 为了使被捕获的个体不受伤且不影响网捕其它个体, 每半个小时检查一次雾网并释放捕获的个体, 统计分析时按每小时内捕获犬蝠的个体数目计算。

1.3.2 进食地“种子团”的收集 犬蝠取食小果野芭蕉时, 咀嚼并吞下果肉后把种子吐出丢弃到进食地下面, 被吐出的种子和未利用的果肉粘在一起形成一个团 (本文中称“种子团”)。总共选择了 4 个犬蝠进食地作为取样点, 样点概况如下。

样地 1: 位于谷底小溪另一侧, 与芭蕉林相对。该地受到很好的保护, 是生长繁茂、人为干扰很少的林块; 样地 2: 位于芭蕉林西边缘 150 m, 该地植被覆盖度达到 70% 以上, 生境受人为干扰较弱; 样地 3: 位于芭蕉林西南约 200 m, 一条 1 m 宽的小路旁, 小路西边是沟谷小溪汇水形成的一个大水泡, 小路两边乔木有铁力木 (*Mesua ferrea*) 和思茅蒲桃 (*Syzygium szemaense*) 等, 植被覆盖度 50%, 人为干扰较强; 样地 4: 位于芭蕉林南沟谷林雨林入口处, 这里是游人活动的必经之地, 人为干扰较强。

从 2004 年 9 月到 12 月连续在这 4 个点收集被

它们丢弃的种子团, 每个星期采样 2-3 次, 累计起来每个月采样 10 d。在每个进食地点下面放置 1 块 1 m×3 m 的遮荫网收集果蝠吐出的种子团样品, 每晚天黑之前 (19:00) 放下, 第二天天亮后 (06:00) 检查一遍, 收集并记数。

1.3.3 犬蝠传播小果野芭蕉种子距离的估算 选用种子团到芭蕉林边缘的直线距离作为犬蝠传播小果野芭蕉种子的距离, 利用 GPS72 (GARMIN) 手持定位导航仪测量两者之间的距离。

1.4 数据分析方法

犬蝠取食活动规律按照每 0.5 h 为间隔进行统计分析 (图 1), 网捕采样结果按照 1 h 的间隔来做分析 (图 2), 当对比这两者数据之规律时, 把犬蝠取食活动数据按照 1 h 间隔进行分组, 也就是把每两个 0.5 h 的数据累加 (图 3)。在分析雨季和干季捕获犬蝠个体数量和收集到的种子团数量的差异时, 分别合并 9 月和 10 月的数据作为雨季数据, 合并 11 月和 12 月数据作为干季的数据进行分析。

数据利用 SPSS 12.0 for Windows 统计软件进行分析, 所有数据首先采用单样本 K-S 检验, 确认为正态分布 ($P > 0.05$); 方差的齐次性用 Levene 检验来验证; 使用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和 t 检验 (t -test) 来评估犬蝠取食活动高峰期。不同季节收集的种子团以及雾网采样结果差异的显著性利用独立样本 T 检验来判断; 利用多因素方差分析 (MANOVA) 判断不同月份和生境对小果野芭蕉种子传播的影响; 显著性水平设置为 $P = 0.05$, 数据以平均值 \pm 标准误来表示。

2 结 果

2.1 犬蝠取食活动规律

犬蝠在天黑 (大约 19:00) 之后大约 30 min, 即 19:30 左右开始活动, 开始取食的时候通常首先在小果野芭蕉林或周围森林林冠层以上快速飞行以搜寻食物目标, 这个过程主要依靠视觉和嗅觉的联合作用来进行食物定位。发现食物目标后, 其飞行状态变为盘旋式的飞行, 在芭蕉林上空盘旋几次, 然后靠敏感的嗅觉准确的判断出较为成熟的芭蕉果 (唐占辉, 未发表数据), 接着落到小果野芭蕉果序上面, 然后用尖利的牙齿咬下芭蕉或其一部分, 飞向栖息地进食; 也有在芭蕉上取食果实的情况。取食行为观察证明, 犬蝠的取食高峰发生在 20:30 点和 22:30 点左右 ($F = 3.0$, $df = 9$ (组间), 150 (组内), $P < 0.05$), 有明显的两个取食

高峰, 这两个取食高峰期平均取食次数为 2.9 ± 0.4 ($n = 16$ d) 和 2.2 ± 0.4 次 ($n = 16$ d), 最低的取食频率发生在 21: 30 和 00: 00 左右, 分别是 0.9 ± 0.3 ($n = 16$ d) 和 0.8 ± 0.2 次 ($n = 16$ d) (图 1)。

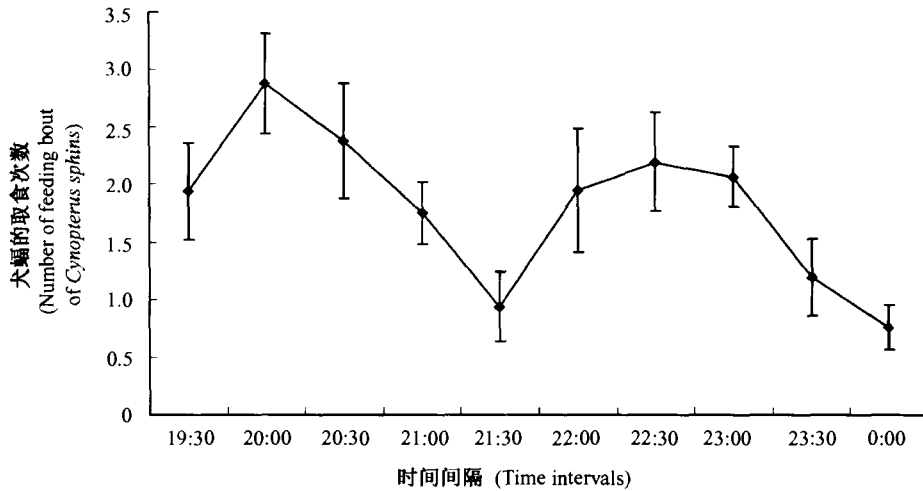


图 1 夜晚 (19: 00 - 00: 00) 每半小时内犬蝠对小果野芭蕉的取食次数

犬蝠取食高峰发生在 20: 30 点和 22: 30 点左右 (单因素方差分析, $F_{9,150} = 3.0$, $P < 0.05$)。

Fig. 1 Temporal patterns of nightly feeding on *Musa acuminata* of *Cynopterus sphinx*, sampled at the interval of every half hour from 19: 00 to 00: 00

Feeding activity of *Cynopterus sphinx* peaked near 20: 30 and 22: 30 (One-way ANOVA, $F_{9,150} = 3.0$, $P < 0.05$).

2.2 网捕实验结果

单位时间内犬蝠被捕获的个体数差异较为明显, 其中 22: 00 - 23: 00 之间捕获个体数明显高于其它时间段 (图 2), 这与我们观察到的取食频率一致。19: 00 - 20: 00 也是一个捕获高峰, 但与其它时间段差异不太明显。前 3 个时间段的个体被捕获平均数分别为 0.5 ± 0.1 ($n = 16$ d)、 $0.4 \pm$

0.1 ($n = 16$ d)、 0.4 ± 0.2 ($n = 16$ d)。22: 00 以后, 捕获个体数显著增加, 达到 0.7 ± 0.2 ($n = 16$ d), 最后的一个小时期间, 捕获数最少, 为 0.3 ± 0.1 ($n = 16$ d) 个。

取食频率的观察结果和雾网采样结果较为一致 (图 3), 犬蝠取食高峰有两个 (20: 30 和 22: 30), 对应的个体被捕获的高峰也有两个, 与之很

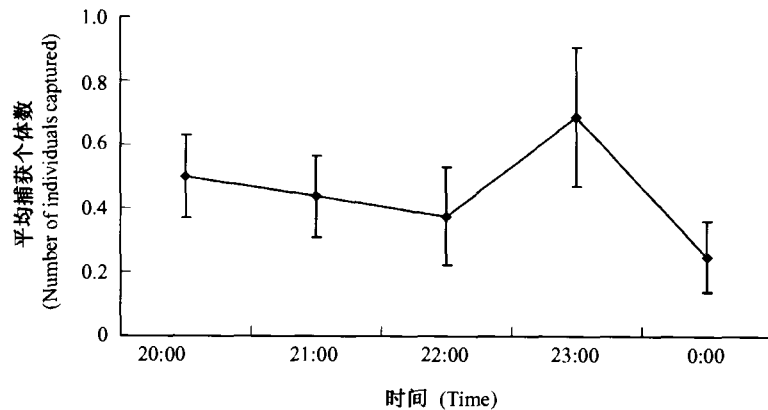


图 2 不同时间段捕获的犬蝠个体数

捕获犬蝠个体数最多的时间段是 22: 00 - 23: 00, 最少的时间段是 23: 00 - 00: 00。

Fig. 2 Temporal patterns of individuals of *Cynopterus sphinx* captured from 20: 00 to 00: 00

Individuals of *Cynopterus sphinx* captured is maximum from 22: 00 to 23: 00, but is the least between 23: 00 to 00: 00.

好的相对应。但在 20:00 个体捕获数与以后的两个时间段没有太大的差异, 我们认为这是由于刚开始取食搜索的时候, 犬蝠在较高的高度飞行, 我们设置的雾网高度离地面 3 m 左右, 加上雾网宽度总

共 6 m 左右, 这个时候犬蝠飞行高度较高可能是造成捕获个体数相对于观察到的取食频率较低的原因。

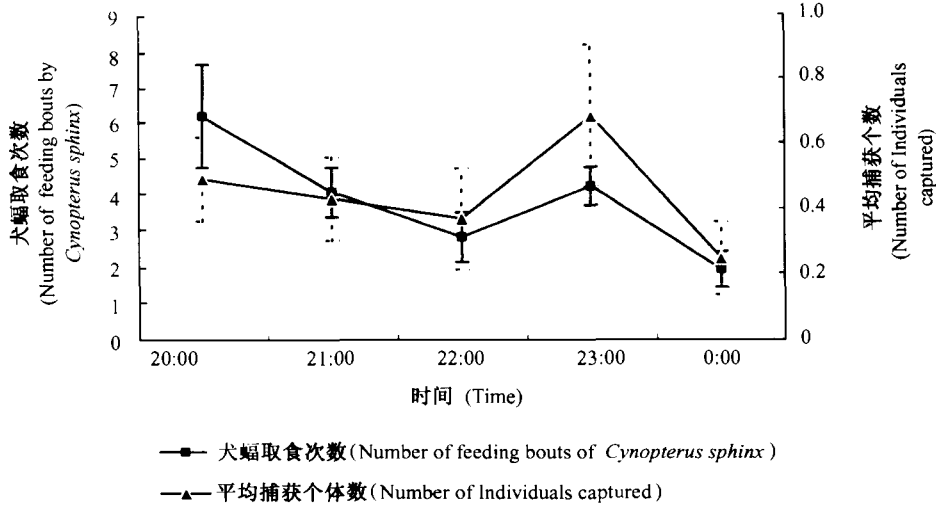


图 3 犬蝠取食频率和雾网捕获频率

左侧纵轴表示不同时间段犬蝠取食次数, 右侧纵轴表示不同时间段平均捕获犬蝠个体数。

Fig.3 Number of feeding bouts and individuals captured of *Cynopterus sphinx* each hour from 20:00 to 00:00

Left y-axis and right one indicate number of feeding bouts of *Cynopterus sphinx* (squares) and number of individuals captured (triangles), respectively, from 19:00 to 00:00.

2.3 犬蝠取食的季节规律

研究期间, 雨季 (9-10 月) 和干季 (11-12 月) 收集到的被犬蝠吐出的种子团数量分别为 9.0 ± 1.1 个/d ($n = 20$ d)、 7.2 ± 1.4 个/d ($n = 20$ d), 没有显著差异 ($t = 0.994, P = 0.326$); 同时这两个季节犬蝠平均被捕获量为 2.2 ± 0.3 只/d ($n = 8$ d)、 1.4 ± 0.3 只/d ($n = 8$ d), 二者之间也没有显著的差异 ($t = 1.641, P = 0.109$) (图 4)。

2.4 不同样地和月份对传播种子的影响及传播距离

犬蝠利用前臂上特化的拇指和尖利的牙齿撕开果皮, 取食大部分果肉, 里面的种子形成团状物被吐掉, 被犬蝠吐出的种子团中含有 2.9 ± 0.24 个种子 ($n = 53$), 最大的种子团中含有 8 粒, 最少的含有 1 粒种子。犬蝠对小果野芭蕉种子的传播受到地点和月份不同程度的影响, 不同地点不同月份收集到的野芭蕉种子团数量不同。地点对犬蝠传播小果野芭蕉种子影响显著 ($F = 4.6, df = 3, P = 0.004$), 其中, 样地 2 和样地 1、4 存在显著差异 ($P = 0.001; P = 0.002$), 其它样点间没有显著差异 ($P > 0.05$), 但各个月份之间种子传播的数量

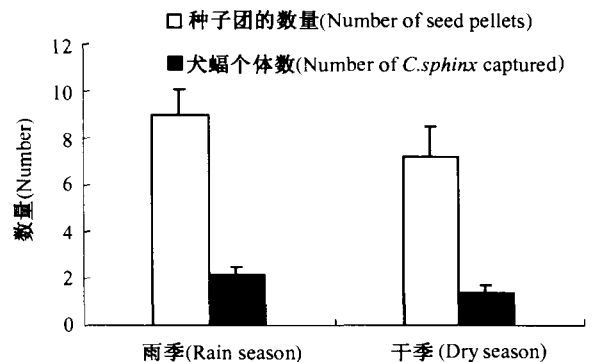


图 4 雨季和干季日平均收集的种子团数及捕获的犬蝠个体数

雨季和干季日平均收集的种子团数没有显著差异 (t 检验, $t = 0.994, P = 0.326$), 犬蝠日平均被捕获量同样差异不显著 (t 检验, $t = 1.641, P = 0.109$)。

Fig.4 Number of seed pellets expelled by *Cynopterus sphinx* and individuals of *Cynopterus sphinx* captured in rain and dry season

Numbers of seeds expelled by *Cynopterus sphinx* did not differ significantly between rain and dry seasons (t -test, $t = 0.994, P = 0.326$). Numbers of *Cynopterus sphinx* captured showed no significant differences between rain and dry season (t -test, $t = 1.641, P = 0.109$).

均没有显著差异 ($F = 0.404$, $df = 3$, $P = 0.750$), 此外, 地点和季节对犬蝠传播种子不存在交互影响 ($F = 0.8$, $df = 9$, $P = 0.617$) (图 5)。

利用 GPS 测量犬蝠吐出的种子团距离小果野芭蕉林边缘的距离是 $84.3 \text{ m} \pm 24.3 \text{ m}$ ($n = 6$),

其中最近距离是 24 m, 最远距离是 169 m, 由于挂果的小果野芭蕉实际上不在林缘, 而在林中, 实际上犬蝠从母树携带小果野芭蕉飞行的距离要远于这个距离, 大约为 50–200 m, 也即犬蝠可以把小果野芭蕉的种子传播到大约 200 m 的范围内。

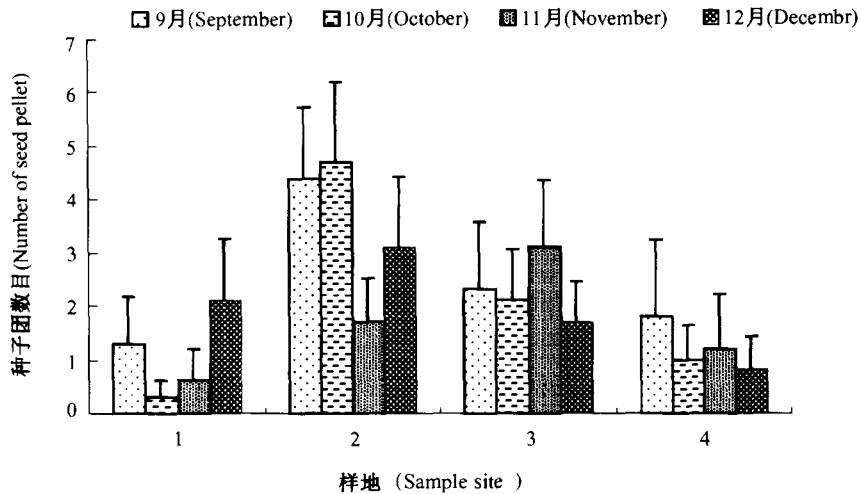


图 5 不同样地各月日均收集到的犬蝠吐出的种子团数量

多因素方差分析 (MANOVA) 分析表明, 只有地点对犬蝠传播小果野芭蕉种子影响显著 ($F = 4.6$, $df = 3$, $P = 0.004$)。

Fig. 5 Number of seed pellets expelled by *C. sphinx* at 4 sample site from September to December

A significant effect of place on seed dispersal was detected by MANOVA, $F = 4.6$, $df = 3$, $P = 0.004$.

3 讨 论

小果野芭蕉具有全年结实习性, 在不同的季节可以给犬蝠提供食物。从犬蝠的进食地收集的种子及遗留的果皮来看, 犬蝠全部是取食成熟的果实, 而与之不同的是本地的啮齿类动物在取食小果野芭蕉的时候, 有时也取食还没有成熟 (接近成熟) 的果实。犬蝠对成熟果实的偏爱可能与犬蝠采取最优的取食策略有关, 因为成熟的果实通常糖分和水分含量较丰富 (Corlett, 1996; Herrera, 1987; Rubby et al., 2000)。如果不考虑果实的大小 (在成熟和接近成熟果实大小范围内), 犬蝠携带这两类果实从母树到进食地需要消耗相当的能量, 而成熟果实丰富的糖分和水分可能更好地满足犬蝠活动的生理需求; 此外, 不像成熟果实那样很容易从果序上被叼开, 还没有成熟的果实从果序上被叼下需要消耗更大的能量, 而且花费的时间也更长, 增加了其取食风险; 因此, 成熟果实被优先选择。另外, 与其它种子传播者, 如啮齿类 (肖治术等, 2004; 马杰等, 2003) 等不同的是: 犬蝠很少在取食果实所在的芭蕉树上进食, 而是叼到其它地方 (称为进

食地) 去慢慢进食。

从取食频率和网捕实验可以看出 (图 1、图 2), 20:00 左右出现一次取食高峰, 犬蝠经过一白天的能量消耗, 可能在天黑之后就迫切需要补充能量, 外出大量的觅食, 造成了天黑后的第一次取食高峰。这个规律与犬蝠取食 *Annona squamosa* 果实的规律一致 (Elangovan et al., 2001)。犬蝠的第 2 次取食高峰发生在 22:30 左右, 之前和之后取食频率都很低, 这是由于犬蝠在取食完果实后都要休憩一段时间, 期间的行为包括理毛等。犬蝠选择的进食地一般是高大且树冠郁闭度较高的乔木, 它们密闭的树冠和高大的树干可能为犬蝠提供了一个安全的进食地方, 且在取食期间为犬蝠提供了一个暂时的栖息地方, 如铁力木 (*Mesua ferrea*) 和思茅蒲桃 (*Syzygium szemaense*)。

雨季和干季犬蝠传播的总种子数量没有显著的差异 (图 4), 虽然犬蝠的食性比较广泛, 不同的季节和月份主要的取食对象可能不一样, 但对小果野芭蕉的取食在这 4 个月中没有表现出明显的差异, 因而, 小果野芭蕉可能作为犬蝠较稳定的一种食物资源。从 4 个样地收集的种子团来看, 犬蝠对

小果野芭蕉种子的传播受生境影响较大, 样地 2 位于芭蕉林西边缘 150 m, 这里植被覆盖较好, 研究期间日均收集到的小果野芭蕉种子团也最多。在样地 3 日均得到的种子团数量也较高 (图 5), 这暗示了犬蝠把大量的小果野芭蕉种子传播到受干扰的生境中 (如路边、人工林周围), 这些地方靠溪流比较近, 对小果野芭蕉这种先锋物种的群落建立有潜在的重要意义。

不仅如此, 旧大陆果蝠 (Megachiroptera, Pteropodidae) 具有较强的飞行能力, 作为许多植物有效的种子传播者 (Webb and Tidemann, 1996; Fujita and Tuttle, 1991), 它们传播种子的距离依靠许多因素, 比如物种个体大小、飞行速度、飞行状态等, 狐蝠科比较小的物种每天晚上在搜寻食物的过程中能飞行 38 km 的距离 (Start, 1974), 个体相对更大的狐蝠属物种会飞行到更远的距离 (Hall, 1983), 但总的来说可以将种子散布到远离母树几米到 250 m 的范围内 (Phua and Corlett, 1989; Bhat, 1994; Funakoshi and Zubaid, 1997), 我们的研究结果 (50 - 200 m) 与这个范围相一致。Thomas (1988) 研究了马达加斯加狐蝠, 认为其传播种子的距离可以达到数公里。在遭到破坏的森林地带很少有其它森林动物出现 (Thomas, 1982), 而果蝠由于极强的飞行能力可以在这些地方活动。Swystun 等人也认为对于面积过小的林块, 其它传播种子的哺乳动物如啮齿类的生存受到抑制, 果蝠对种子的扩散对小林块的恢复尤为关键 (Swystun, 2001)。

参考文献 (References)

- Balasingh J, Isaac SS, Subbaraj R, 1993. Tent-roosting by the frugivorous bat *Cynopterus sphinx* (Vahl 1797) in southern India. *Current Science* 65: 418.
- Balasingh J, Koilraj J, Kunz TH, 1995. Tent construction by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae) in southern India. *Ethology* 100: 210 - 229.
- Banack SA, 1998. Diet selection and resource use by flying fox (genus *Pteropus*). *Ecology* 79: 1 949 - 1 967.
- Bhat HR, 1994. Observations on the food and feeding behaviour of *Cynopterus sphinx* Vahl (Chiroptera, Pteropodidae) at Pune, India. *Mammalia* 58: 363 - 370.
- Charles-Dominique P, 1986. Interrelations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds, and bats in French Guiana. In: Astrata A, Fleming TH ed. *Frugivores and Seed Dispersal*. Netherlands: Junk W Publishers, 119 - 135.
- Corlett RT, 1996. Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. *Journal of Tropical Ecology* 12: 819 - 833.
- Cox PA, Elmquist T, Pierson ED, Rainey WE, 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific Island ecosystems: a conservation hypothesis. *Conservation Biology* 5: 448 - 454.
- Elangovan V, Marimuthu G, Kunz TH, 2001. Temporal patterns of resource use by the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera; Pteropodidae). *Journal of Mammalogy* 82 (1): 161 - 165.
- Fleming TH, Heithaus ER, 1981. Frugivorous bat, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45 - 53.
- Fleming TH, 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51: 42 - 46.
- de Foresta RB, Charles-Dominique P, Erard C, Prevost MF, 1984. Zoocorie et premiers stades de la regeneration naturelle après coup en foret Guyanaise. *Revue Ecologie* 39: 369.
- Foster RB, Arce J, Wachter TS, 1986. Dispersal and sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. In: Astrata A, Fleming TH ed. *Frugivores and Seed Dispersal*. Netherlands: Junk W Publishers, 357 - 370.
- Fujita MS, Tuttle MD, 1991. Flying foxes (Chiroptera: Pteropodidae): threatened animals of key ecological and economic importance. *Conservation Biology* 5: 455 - 463.
- Funakoshi K, Zubaid A, 1997. Behavioural and reproductive ecology of the dog-faced fruit bat *Cynopterus brachyotis* and *C. horsfieldi* in a Malaysian rainforest. *Mamm. Stud.* 22: 95 - 108.
- Gardner A, 1977. Feeding habits. In: Baker RJ, Jones JK, Carter DC ed. *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae*. The Museum, Texas Tech University: Special Publications, 293 - 350.
- Gopukumar N, Balasingh J, 2002. Nature Watch: Tent-making Bats. *Journal of Science Education* 6: 63 - 67.
- Hall LS, 1983. Black flying fox. In: Strahan R ed. *Australian Museum: Complete Book of Australian Mammals*. Sydney: Angus and Robertson Publishers, 280 - 281.
- Heithaus ER, 1982. Coevolution between bats and plants. In: Kunz TH ed. *Ecology of Bats*. New York: Plenum Press, 327 - 367.
- Herrera CM, 1987. Vertebrate dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305 - 331.
- Huber J, 1910. Mattas e madeiros amazonicas. *Boletim Museu Paraense Emilio Goeldi* 6: 91.
- Humphrey SR, Bonaccorso FJ, 1979. Population and community ecology. In: Baker RJ, Jones JK, Carter DC ed. *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae*. The Museum, Texas Tech University: Special Publications, 1 - 441.
- Janzen DH, 1970. Herbivores and the number of tree species in the tropical forests. *American Naturalist* 104: 501 - 528.
- Li XW, 1981. *Musaceae*, Flora of China. Beijing: Science Press, 2 - 14 (In Chinese).
- Liu AZ, Li DZ, Wang H, 2001. Pollination ecology of a pioneer species: *Musa itinerans* (Musaceae) in Xishuangbanna, South Yunnan, China. *Acta Botanica Sinica* 43 (3): 319 - 322 (In Chinese).
- Ma J, Li QF, Sun RY, Liu DZ, 2003. Composition of rodent community structure and the reproductive characteristics of the dominant species *Apodemus peninsulae* in the Dongling Mountain. *Acta Zoologica Sinica* 49 (2): 262 - 265 (In Chinese).
- Marshall AG, 1985. Old World phytophagous bats (Megachiroptera) and their food plants: a survey. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 351 - 369.
- Medellin RA, Gaona O, 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31 (3): 478 - 485.
- Phua PB, Corlett RT, 1989. Seed dispersal by the lesser short-nosed fruit bat *Cynopterus brachyotis* (Pteropodidae: Megachiroptera). *Malayan Nature Journal* 42: 251 - 256.
- Rainey WE, Pierson ED, Elmquist T, Cox PA, 1995. The role of flying foxes (Pteropodidae) in oceanic island ecosystems of the Pacific. In: Racey PA, Swift SM ed. *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats*. London: Oxford Science Publications, 47 - 62.
- Ruby J, Nathyan PT, Balasingh J, Kunz TH, 2000. Chemical composition of fruits and leaves eaten by the short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx*. *Journal of Chemical Ecology* 26: 2 825 - 2 841.

- Shi JP, Zhang GM, Bai KJ, Tang JW, 2002. The effects of human disturbance on biomass and plant diversity of *Musa acuminata* community. *Journal of Wuhan Botanical Research* 20 (2): 119 - 123 (In Chinese).
- Start AN, 1974. The Feeding Biology in relation to Food Sources of Nectarivorous Bats (Chiroptera: Macroglossinae) in Malaysia. Ph. D. Dissertation. University of Aberdeen, Scotland, 1 - 8.
- Swystun MB, Psyllakis JM, Brigham RM, 2001. The influence of residual tree patch isolation on habitat use by bats in central British Columbia. *Acta Chiroptriologica* 3 (2): 197 - 201.
- Thomas DW, 1988. Analysis of diet of plant-visiting bats. In: Kunz TH ed. *Ecological and Behavioral Methods in the Study of Bats*. Washington (DC): Smithsonian Institution Press, 211 - 220.
- Thomas DW, 1982. The Ecology of an African Savanna Fruit Bat Community: Resource Partitioning and Role in Seed Dispersal. PhD Dissertation. University of Aberdeen, Scotland, 2 - 6.
- Thomas DW, 1984. Fruit and energy intake budgets of frugivorous bat. *Physiological Zoology* 57: 457 - 467.
- Thomas DW, 1991. On fruits, seeds and bats. *Bats* 9 (4): 8 - 13.
- Wang YX, 2003. List of Species and Subspecies of Mammal in China. Beijing: Chinese Forest Press, 27 - 29 (In Chinese).
- Webb NJ, Tidemann CR, 1996. Mobility of Australian flying-foxes *Pteropus* spp.(Megachiroptera): evidence from genetic variation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 497 - 502.
- Xiao ZS, Zhang ZB, Wang YS, Cheng JR, 2004. Acorn predation and removal of *Quercus serrata* in a shrubland in Dujiangyan Region, China. *Acat Zoologica Sinica* 50 (4): 535 - 540 (In Chinese).
- 李锡文, 1981. 芭蕉科, 中国植物志. 北京: 科学出版社, 16: 2 - 14.
- 刘爱忠, 李德铎, 王红, 2001. 西双版纳先锋植物野芭蕉的传粉生态学研究. *植物学报* 43 (3): 319 - 322.
- 马杰, 李庆芬, 孙儒泳, 刘定震, 2003. 东灵山辽东栎林啮齿动物群落组成及优势种大林姬鼠的繁殖特征. *动物学报* 49 (2): 262 - 265.
- 施济普, 张光明, 白坤甲, 唐建维, 2002. 人为干扰对小果野芭蕉群落生物量及多样性的影响. *武汉植物学研究* 20 (2): 119 - 123.
- 王应祥, 2003. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全. 北京: 中国林业出版社, 27 - 29.
- 肖治术, 张知彬, 王玉山, 程瑾瑞, 2004. 都江堰地区灌丛内枹栎橡子的捕食和搬运. *动物学报* 50 (4): 535 - 540.