

食果动物与被取食植物的相互关系 : 协同进化 ?

刘 勇 陈 进*

(中国科学院西双版纳热带植物园 , 云南勐腊 666303)

摘要 : 在种子传播过程中动植物是否存在协同进化关系一直是争论的焦点。有观点认为 , 植物通过食果动物对其种子的传播可能获得逃避种子捕食者、占据新的生境斑块和基因流动等好处 , 而动物通过消化果肉获得营养和能量作为回报 , 动植物彼此相互作用 , 进而可能建立协同进化关系。动植物之间还可能发生在种、属或科水平以上的多物种的多配协同进化 , 或者通过关键种的协同进化来带动其他食果动物和植物相关性状的进化。" 果肉防御假说 " 则认为果肉原本是保护种子的防御组织 , 后来才进化成为吸引食果动物以促进种子传播的物质。然而 , 食果动物和植物一对一的协同进化的例证并不多见 , 适合种子萌发和生长的环境在时空上难以确定 ; 食果动物和植物的进化速度不一致 ; 植物与种子传播者的选择压力存在着高度的不对称和不平衡 , 加上环境因素的重要影响 , 这种选择压力受到极大的限制而有可能变得不显著。种子传播中动植物在进化意义上的关系尚需进一步研究。未来研究应对食果动物和植物关系的复杂性和多样性有足够的认识。通过对系统发育中相联系的不同种的动植物关系的比较研究来揭示动植物关系对物种分化的影响 , 有可能为检验食果动物和植物之间的协同进化关系提供新的证据。食果动物传播种子对植物群落动态变化的影响、动植物关系和生物多样性保护等仍将是该领域研究的热点。

关键词 : 食果动物 种子传播 协同进化

中图分类号 : Q948.12*2.6

文献标识码 : A

文章编号 : 1005 - 0094(2002)02 - 0213 - 06

Frugivores and their food plants : have they coevolved ?

LIU Yong , CHEN Jin*

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden , Chinese Academy of Sciences , Mengla , Yunnan 666303

Abstract : Whether a coevolutionary relationship exists between frugivores and their food plants has been argued for 30 years. Plant seeds dispersed by frugivores provide many advantages to plants , which may include escaping from the parents where seed or seedling predators are disproportionately abundant , colonizing new habitat patches and increasing gene flow. Simultaneously , frugivores obtain nutritional and energetic rewards as a consequence of digesting fruit pulp. The unique attributes of these two partners may give rise to a coevolutionary relationship. This concept stimulated studies on this field in early years. Some studies suggested that "diffuse coevolution" between plants and their dispersers might exist , which may occur at the level of genus or family. Alternatively , the relationship may be one of just functional equivalence with no relationship to traditional taxonomy. It is also suggested that the evolution of seed dispersal systems is mainly determined by a few key dispersers and plants , which may control the evolution of related traits of other species. The defense scenario hypothesis , however , suggests that fleshy pulp of fruits was produced originally as a kind of defensive structure to protect seeds , only later becoming traits to promote seed dispersal. In recent years , many studies have suggested that the selective pressure between dispersers and plants is rather weak. Suitable sites for seed germination and seedling establishment are temporally and spatially unpredictable. Evolutionary rates of herbivores and their food plants are unequal. High unpredictability and asymmetry of interaction , coupled with an important influence of abiotic factors , means that the influences of mutual selection pressures between plants and seed dispersers are greatly constrained. The evolutionary interaction between frugivores and plants in seed dispersal should be

基金项目 : 中国科学院特别支持项目(STZ-98-1-08)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-105)。

收稿日期 : 2001 - 10 - 30 ; 接受日期 : 2002 - 01 - 07

作者简介 : 刘勇 , 男 , 1975 年出生。硕士研究生。主要从事热带食果动物与种子传播的研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail : biotrans@bn. yn. cninfo. net

re-evaluated. Attention should be paid to the complexity and the diversity of the relationship between frugivores and plants. Comparative studies on the systematics of related species to evaluate the possible influence from the interaction of plants and their frugivores upon the specification of species may provide powerful evidence for coevolution. Furthermore, the influences of frugivore-plant interactions on ecological dynamics and conservation will continue to be a hot topic.

Key words : coevolution, frugivores, seed dispersal

1 引言

有关食果动物对植物种子的传播早在达尔文(1859)的巨著《物种起源》中已有描述。Ridley(1930)的专著《世界植物的传播》的问世则标志着食果动物与植物关系生态学研究的开始。20世纪70年代,食果动物与被取食植物协同进化论点的提出(Snow, 1971; McKey, 1975),引起了生物学家们的关注,大量研究论文和专著面世,食果动物与种子传播的研究因此逐渐成为生态学和进化学的重要研究方向(Howe & Miriti, 2000)。

Levey(1999)统计了近30年来关于食果动物与种子传播的研究论文后发现,该领域的研究经过25年的持续升温后,1995年后开始出现回落。30年间该领域研究的热点即是食果动物与被取食植物之间能否建立协同进化关系。而近年来的研究认为,环境因子可能是重要的影响因素,它们的变化甚至会破坏动植物关系(Herrera, 1998; Levey, 1999),这大大降低了学者们对食果动物和取食植物进化生物学的兴趣,这一趋势在2000年巴西召开的第三届食果动物与植物种子传播国际研讨会上有明显表现(Fuentes, 2000)。

如何认识食果动物与植物之间的关系?未来该领域发展的趋势和重点是什么?这是从事该领域研究的人们所热切关注的。

2 协同进化的概念

不同的研究者对协同进化常有不同的定义。Janzen(1980)对其下了一个严格的定义:一个物种的性状作为对另一个物种性状的反应而进化,而后者的性状本身又作为对前一物种性状的反应而进化。这个定义也称配对协同进化(pairwise coevolution)。李典谟和周立阳(1997)对上述定义作了进一步的解释,指出协同进化有三个特性:1)特殊性,即一个物种各方面特征的进化是由另一个物种引起的;2)相互性,即两个物种的特征都是进化的;3)同时性,即两个物种的特征必须同时进化。

弥散协同进化(diffuse coevolution)是指相互作用的一方或双方是由多个物种群体共同产生的选择压力而导致的共同进化现象(Janzen, 1980)。它不要求双方具有同时性,因而适用范围更广些,包括相互影响的物种之间的长期适应行为(李典谟,周立阳,1997)。弥散协同进化是多物种产生的相互作用的泛称,它并不能准确表达某对特定物种之间的相互选择,在科学上难以验证(Thompson, 1999)。弥散协同进化渐渐被多物种的协同进化(multispecific coevolution)所取代,Thompson(1999)主张将其改为多配协同进化(coupled pairwise coevolution)。

无论是配对协同进化还是多配协同进化,都强调双方相互影响与进化,具有特殊性和相互性两个共同特征。

3 支持食果动物与被取食植物之间存在协同进化关系的主要观点

Snow(1971)首次提出了食果动物与植物在进化意义上的相互作用:植物通过动物对果实的取食完成种子的传播,食果动物将果实作为食物。为了吸引种子传播者的拜访,植物可能进化形成特定的性状,如:果实和周围环境区别明显,易于被发现,果肉易于消化等。

McKey(1975)明确提出种子传播中食果动物与植物协同进化的假说,并提出了专性-泛性食果动物概念。专性食果动物(specialist)几乎完全依赖果实提供糖分、脂类、蛋白质、其他营养物质和能量等,而泛性食果动物(generalist)只是把果肉提供的水和碳水化合物作为其营养和能量来源之一,它们同时还通过其他方式(如鸟类捕食昆虫等)来补充能量。专性食果动物往往取食“高质量”(如富含脂类和蛋白质等)的果实,而泛性食果动物往往取食“低质量”(主要含碳水化合物和水分)的果实。适合专性食果动物的果实往往含有数量不多的大种子,适合泛性食果动物的果实一般含有大量的小种子;专性食果动物所食果实的成熟期长,而泛性食果动物所

食果实的成熟期则较短,低质量的果实结实量大,但传播质量低,高质量果实结实量少,但传播质量高(McKey, 1975; Snow, 1981)。Snow(1981)曾根据上述概念对世界上若干种植物的种子传播动物进行了分类。

Howe & Estabrook(1977)认为植物吸引食果动物可能具有“高投入”和“低投入”两个模式。高投入模式(high-investment model)的母树产生少量高营养的果实,结果因量少而限制了拜访者的聚集程度,引起拜访者之间的竞争,这往往促进一些高效的传播者的专性拜访。低投入模式(low-investment model)的母树产生大量营养较低的果实,因为果实多而营养低,拜访者之间竞争不激烈,结果母树就有可能吸引各种不同种类的拜访者,将种子传播到不同的生境斑块中去。

植物通过种子传播可能获得逃避捕食者、占据新的生境斑块等好处,动物则通过取食果实获得了营养和能量。对植物的不利之处是需要额外的投资来形成果肉,而传播者则需要额外取食种子,双方都希望以最少的付出,取得最高的回报,因此最终可能达成一种妥协(Howe, 1977; Howe & Estabrook, 1977; Howe & Vande Kerckhove, 1980; Thompson & Willson, 1979; Herrera, 1982; 蒋志刚, 1996; 张树义, 1996a, 1996b; 鲁长虎, 常家传, 1998; 李宏俊, 张知彬, 2001)。有些植物果肉中营养和能量较少,以促使动物不断取食来传播它们的种子(Herrera *et al.*, 1994),而另一些植物则通过营养较高的果肉来吸引专性拜访者(McKey, 1975; Howe & Estabrook, 1977);有些果实含有弱毒物质以避免动物一次取食太多,从而促进分散传播(Barnea *et al.*, 1993);有些植物果实中所含次生代谢物对种子捕食者具有威慑作用,而对种子传播者的取食没有影响(Tewksbury & Nabhan, 2001)。

也有学者认为,食果动物和结果植物之间的协同进化可能是发生于种、属或科水平以上的多配协同进化(Herrera, 1985; Gautier-Hion *et al.*, 1985; Zamora, 2000),或者通过一小部分的关键种的协同进化来带动其他食果动物和结果植物相关性状的进化(Debussche & Isenmann, 1989)。

在种子未成熟时,肉质果的果肉往往起到了抵御动物取食、病虫害和外界不良环境的作用(Mabberley, 1992)。在成熟过程中,果肉从小、硬、

有毒、不能食用变为柔软和适合于动物的取食,果实的颜色、气味、味道等则可能吸引传播者来完成种子的传播(Mabberley, 1992)。Mack(2000)提出了果肉防御假说(defense scenario hypothesis),认为果肉原本是保护种子的防御组织,后来才进化成为促进种子传播的结构。

已有的研究主要关注果实形态如何影响食果动物的选择,包括果实大小(Wheelwright, 1985)、颜色(Willson & Melampy, 1983)、果肉干物质(Johnson *et al.*, 1985)以及果肉占果实的比例(Howe & Vande Kerckhove, 1980)等。这类研究绝大多数是对某一地区或某群落中多种植物和多种食果动物关系的探讨,相比之下,在食果动物对同一物种、同一群落内的不同个体的选择性拜访方面的研究相对较少。最近在我国云南热带研究了鹿科动物麂子(*Muntiacus muntjak vaginalis*)对南酸枣(*Choerospondias axillaris*)不同结果单株的选择性拜访,发现麂子对南酸枣不同单株的拜访频率与果实颜色和单果所含能量相关,是在这方面的有益尝试(Chen *et al.*, 2001)。

4 反对食果动物与植物协同进化关系的主要观点

Janzen(1980)在定义“协同进化”时就指出:“对协同进化有许多不恰当的应用”,其中之一就是“一对物种之间如果采取一致的互利策略,我们往往会假定它们为协同进化。如在种子传播中,由动物传播的果实所含营养和动物所需营养一致,便认为它们是协同进化。然而,也许这种动物在介入这种植物的生境之前,就已经建立起了这样的取食偏好,取食果实只不过是满足动物本身需要而已。因此,动植物彼此之间采取高度一致的互惠策略,表面上很象是协同进化,但很可能压根不是这回事。”

Wheelwright & Orians(1982)认为种子传播中的重要概念和理论几乎都是来自于传粉生物学的研究,但花粉传播与种子传播是两个不同的系统:1)花粉传播有其确定的目标,即“从柱头到柱头”,而种子传播的适合地是不确定的,适合种子萌发和幼苗生长的场所受温度、湿度、光照、土壤肥力、种子或幼苗捕食者、病虫害等多种因素的影响,在时间和空间上难以确定和预见;2)花粉传播和柱头接受能力是同步的,但幼苗形成有很大的偶然性,在时间上是不确定的;3)花粉传播受益于专性传播者,因为花

粉传播到其他物种上会死亡而造成花粉的浪费,而植物应该吸引多种动物来传播它的种子,这样生存的机会更大些;4)在花粉传播中,植物在花粉传播适合地(花)上提供刺激物(如花蜜等),以吸引花粉传播者前来取食的同时也将花粉“捎上”,种子传播中植物不能在种子传播的适合地提供刺激物,而是通过果肉预先付出,一旦动物将果肉从种子上剥离,动物就没必要再负担这个累赘了,会尽快地将种子呕出或排出。种子传播中食果动物与取食植物往往难以实现协同进化(Wheelwright & Orians, 1982; Howe & Smallwood, 1982)。

专性食果动物非常少见(Wheelwright & Orians, 1982; Howe, 1984; Herrera, 1985)。既然大量种子在母树下死亡,那么多种传播者的拜访会传播更多的种子,也就更有可能将种子传播到适合萌发及幼苗生存的地方。因此植物应该吸引多种动物来传播它的种子。植物由多种食果动物来传播或取食其种子,而食果动物又取食多种植物果实或昆虫,不同时空条件下动植物的分布及组成并不一致,这种网络式的分布限制了动植物选择压力的可能性(Herrera, 1995)。亦有一些研究表明,传播者的不同对种子传播质量的影响很小,植物能否成功繁衍后代主要取决于植物的开花量和结实量、种子捕食者及环境因素的综合影响(Herrera, 1988; Jordano, 1989; Herrera *et al.*, 1994)。

食果动物和植物在进化速度上是不一致的,动物远比植物进化得快(Herrera, 1985)。传播者对果实有生理和行为上的适应(Levey & Karasov, 1992),而植物适应于传播者则有许多内在限制因素,如结果物候、果实形状、营养组成及结构特点等,这些因素与植物的系统发育的关系可能远远大于与当时种子传播状况的关系(Herrera *et al.*, 1994)。Herrera(1995)研究地中海的植物与食果鸟类之间关系表明,两者缺乏相互作用的历史,传播者的营养和迁徙适应很有可能是不同季节的气候及果实丰富程度等生态格局造成的。食果动物与植物的关系可以由“生态适宜(ecological fitting)”(Janzen, 1985)或者“生境塑造(habitat shaping)”(Herrera, 1987)来解释,而非协同进化。

Herrera(1998)经过12年的研究发现,结果植物与种子传播者的关系在不同年份间差异很大,非生物环境是重要的影响因子。植物与种子传播者关

系难以预测并具有高度的不对称性,加上非生物因子的重要影响,动植物相互间的选择压力可能受到极大的限制而变得不显著(Herrera, 1998; Levey, 1999)。也有人认为,种子传播中动植物存在协同进化关系的论点看似很有道理但难以验证(Wheelwright, 1991)。

5 结语与展望

种子传播中动植物是否实现协同进化,这一问题至今尚不能作肯定的回答。现今动植物关系中食果动物与种子传播的研究远落后于传粉生物学及食草动物与植物等相关领域的研究(Zamora, 2000)。这可能是因为:1)目前仅研究了种子传播的某一阶段(如初级传播)而没有对整个过程进行研究(Herrera *et al.*, 1994; Fuentes, 2000),而种子传播是多步骤、多物种参与的复杂过程(Chambers & Macmahon, 1994);2)研究方法落后,目前研究方法主要有直接观察(Wenny & Levey, 1998)或自动相机拍照(Howe & Vande Kerckhove, 1980)、磁性物质(Alverson & Diaz, 1989)、金属片粘附种子上或插入种子内(Sork, 1984)及应用荧光粉标记(Levey & Sargent, 2000)等,而动物活动模型及基因技术才刚刚开始建立和应用(Hamilton, 1999; Cain *et al.*, 2000);3)研究的尺度不一致,这也可能造成结果不一致(Kollmann, 2000)。

种子传播中动植物的选择压力受到种子的初级传播、二次传播(Wenny, 2000)、种子捕食(王巍, 马克平, 1999; 王巍等, 2000)、植物的化学他感现象(Chambers & Macmahon, 1994)、环境因素(张知彬, 2001)及生境的异质性(王巍等, 2000)、植物的系统发育(Gorchov, 1990)及动植物相互作用的历史(Herrera, 1995)等诸多因素的影响。如热带雨林木本树种小叶藤黄(*Garcinia cowa*)在种子传播过程中,通过果肉吸引猕猴(*Macaca mulatta*)等林上拜访者来实现种子的远距离传播,而落到树下的种子则是通过种子本身来吸引中华姬鼠(*Apodemys dracolestes*)等进行分散埋藏^①。对种子散布过程中生物及非生物因子造成的复杂局面应有足够的认识,应通过科学地设计实验,找出相关物种的贡献率及可

①刘勇, 陈进, 白智林, 邓晓保, 张玲, 2002. 小叶藤黄种子传播、被捕食及幼苗空间分布. 植物生态学报(待发表)

能的相互关系。

尽管物种分化的原因可能是复杂的,但通过了解动植物相互作用是否促进物种分化来检验种子散布过程中动植物相互作用的进化意义,可能是有效的手段。进行同属或系统发育相互联系的物种的种子散布规律的比较研究,则有可能成为解开上述难题的钥匙。现代分子遗传学等技术的应用也可为检验动植物基于进化意义上的相互关系提供新的有效手段(Fuentes, 2000),遗憾的是至今这方面的研究尚非常少。

认识种子散布过程中动植物相互关系的多样性可能是未来研究的另一重要出发点。Snow (1971) 和 McKey (1975) 等提出植物通过形成大量小种子、低营养果肉来吸引泛食性动物以及形成大核、高营养果肉来吸引专食动物,这仅是大量多样关系中的特化类型。而选择特殊研究材料并进行比较研究,则可能是揭示复杂多样关系的有效办法。

“动物—植物—种子传播”系统对物种延续、群落演替等有着重要影响,因此,这方面的研究有其稳定的“生态位”(Leighton, 1995)。食果动物对植物群落更新的影响(Christian, 2001)、动植物相互关系的认识对生物多样性保护的意义的研究(Tewksbury & Nabhan, 2001; Moore, 2001)仍将是该研究领域的热点(Fuentes, 2000)。植物 2/3 的基因流动是依靠种子的传播来完成,生境的片断化和生境隔离使得种子传播受阻继而导致基因流动受阻,相邻种群的基因可能产生显著的差异(Hamilton, 1999)。在恢复生态学中,人们正在尝试搭建鸟类的休息场所和人工投食等措施来吸引鸟类进行植被恢复(Holl, 1998)。食果动物对种子的远距离传播,可以为植物种群的扩展、入侵种的扩散、meta 种群动态及全球变化等研究提供依据(Cain *et al.*, 2000)。人们期待更多更好的研究来构建种子散布中动植物相互关系的新图景。

参考文献

达尔文(著), 谢蕴贞(译), 1859. 物种起源. 北京: 科学出版社
 蒋志刚, 1996. 动物贮食行为及其生态意义. 动物学杂志, **31**(3): 47~49
 李典谟, 周立阳, 1997. 协同进化——昆虫与植物的关系. 昆虫知识, **34**(1): 45~49
 李宏俊, 张知彬, 2000. 动物与植物种子更新的关系 I. 对象、方法与意义. 生物多样性, **8**(4): 405~412

李宏俊, 张知彬, 2001. 动物与植物种子更新的关系 II. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. 生物多样性, **9**(1): 25~37
 鲁长虎, 常家传, 1998. 食肉质果鸟对种子传播的作用. 生态学杂志, **17**(1): 61~64
 王巍, 马克平, 1999. 岩松鼠和松鸦对辽东栎坚果的捕食和传播. 植物学报, **41**(10): 1142~1144
 王巍, 马克平, 高贤明, 2000. 东灵山地区脊椎动物对辽东栎坚果捕食的时空格局. 植物学报, **42**(3): 289~293
 张树义, 1996a. 协同进化(一): 相互作用与进化理论. 生物学通报, **31**(11): 35~36
 张树义, 1996b. 协同进化(二): 传授花粉与传播种子. 生物学通报, **31**(12): 25~26
 张知彬, 2001. 埋藏环境因子对辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz) 种子更新的影响. 生态学报, **21**(3): 374~384
 Alverson W S and A G Diaz, 1989. Measurement of the dispersal of large seeds and fruits with a magnetic locator. *Biotropica*, **21**: 61~63
 Barnea A, J B Harborne and C M Pannell, 1993. What parts of fleshy fruits contain secondary compounds toxic to birds and why? *Biochemical Systematics and Ecology*, **21**: 421~429
 Cain M L, B G Milligan and A E Strand, 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**: 1217~1227
 Chambers J C and J A Macmahon, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263~292
 Chen J, X B Deng, Z L Bai, Q Yang, G Q Chen, Y Liu and Z Q Liu, 2001. Fruit characteristics and *Muntingia calabura* (*Muntingia calabura*) visits to individual plants of *Chorospodias axillaris*. *Biotropica*, **33**: 718~722
 Christian C E, 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, **413**: 635~639
 Debussche M and P Isenmann, 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos*, **56**: 327~338
 Fuentes M, 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 487~488
 Gautier-Hion A, J M Duplantier, R Quiris, F Feer, C Sourd, J P Decox, G Dubost, L Emmons, C Erard, P Hegetsweiller, A Mounqazi, C Roussillon and J M Thiollay, 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, **65**: 324~337
 Gorchoff D L, 1990. Pattern, adaptation, and constraint in fruiting synchrony within vertebrate dispersed woody plants. *Oikos*, **58**: 169~180
 Hamilton M B, 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. *Nature*, **401**: 129
 Herrera C M, 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and dispersers. *Ecology*, **63**: 773~785

- Herrera C M, 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, **44**: 132 ~ 141
- Herrera C M, 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, **57**: 305 ~ 331
- Herrera C M, 1988. The fruiting ecology of *Osyris quadripartite*: individual variation and evolutionary potential. *Ecology*, **69**: 233 ~ 249
- Herrera C M, 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 705 ~ 727
- Herrera C M, 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, **68**: 511 ~ 538
- Herrera C M, P Jordano, L López-Soria and J A Amat, 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**: 315 ~ 344
- Holl K D, 1998. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology*, **6**: 252 ~ 261
- Howe H F, 1977. Bird activity and seed dispersal of tropical wet forest tree. *Ecology*, **58**: 539 ~ 550
- Howe H F, 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *American Naturalist*, **123**: 764 ~ 777
- Howe H F and G F Estabrook, 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist*, **111**: 817 ~ 832
- Howe H F and M N Miriti, 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 434 ~ 436
- Howe H F and J Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201 ~ 228
- Howe H F and G A Vande Kerckhove, 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, **210**: 925 ~ 927
- Janzen D H, 1980. When is it coevolution? *Evolution*, **34**: 611 ~ 612
- Janzen D H, 1985. On ecological fitting. *Oikos*, **45**: 308 ~ 310
- Johnson R A, M F Willson and J N Thompson, 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology*, **66**: 819 ~ 827
- Jordano P, 1989. Predispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos*, **55**: 375 ~ 386
- Kollmann J, 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **3**: 29 ~ 51
- Leighton M, 1995. Frugivory as a foraging strategy for ecologist. *Ecology*, **76**: 668 ~ 669
- Levey D J, 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 41 ~ 43
- Levey D J and W H Karasov, 1992. Digestive modulation in a seasonal frugivore, the American Robin (*Turdus migratorius*). *American Journal of Physiology*, **262**: 711 ~ 718
- Levey D J and S Sargent, 2000. A simple method for tracking vertebrate dispersed seeds. *Ecology*, **81**: 267 ~ 274
- Mabberley D J, 1992. Tropical rain forest ecology(2nd edition). Blackie and Son Ltd. London, 149 ~ 169
- Mack A L, 2000. Did fleshy fruit pulp evolve as a defense against seed loss rather than as a dispersal mechanism? *Journal of Bioscience*, **25**: 93 ~ 97
- McKey D, 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: Gilbert L E & P H Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin and London. 159 ~ 191
- Moore P D, 2001. The guts of seed dispersal. *Nature*, **414**: 406 ~ 407
- Ridley H N, 1930. The dispersal of plants throughout the world. 1930. L. Reeve and Co. UK
- Snow D W, 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, **113**: 194 ~ 202
- Snow D W, 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, **13**: 1 ~ 14
- Sork V L, 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, **65**: 1020 ~ 1022
- Tewksbury J J and G P Nabhan, 2001. Directed deterrence by capsaicin in chillies. *Nature*, **412**: 403 ~ 404
- Thompson J N and M E Willson, 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phonological strategies. *Evolution*, **33**: 973 ~ 982
- Thompson J N, 1999. The raw material for coevolution. *Oikos*, **84**: 5 ~ 16
- Wenny D G and D J Levey, 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **95**: 6204 ~ 6207
- Wenny D G, 2000. Seed dispersal, seed predation and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, **70**: 331 ~ 351
- Wheelwright N T and G H Oriens, 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems with terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist*, **119**: 402 ~ 423
- Wheelwright N T, 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, **66**: 808 ~ 818
- Wheelwright N T, 1991. Frugivory and seed dispersal: 'La coevolución ha muerto-! viva la coevolución!' *Trends in Ecology and Evolution*, **6**: 312 ~ 313
- Willson M F and M N Melampy, 1983. The effect of bicolored fruit displays on fruit removal by avian frugivores. *Oikos*, **41**: 27 ~ 31
- Zamora R, 2000. Functional equivalence in plant-animal interactions: ecological and evolutionary consequences. *Oikos*, **88**: 442 ~ 447