

## 動物付着散布体の形態と付着

著者	中西 弘樹
著者別表示	Nakanishi Hiroki
雑誌名	植物地理・分類研究
巻	37
号	1
ページ	57-63
発行年	1989-06-25
URL	<a href="http://doi.org/10.24517/00055987">http://doi.org/10.24517/00055987</a>



## 中西弘樹\*：動物付着散布体の形態と付着

Hiroki NAKANISHI\* : Morphology and Adhesion  
of Epizoochorous Disseminules

## Abstract

Morphology and adhesion of epizoochorous disseminules which have barbs, hooks or spines were studied. Adhesive mechanisms of disseminules of 32 species including two varieties were described and their morphology was illustrated. Based on the size of hooks or spines and their distribution on the fruits, disseminules were classified into eight groups. All the groups with hooks or spines less than 1 mm long are entirely covered with burrs. In the groups with longer hooks or spines, the proportion of the species which have burrs restricted to the tip of disseminules is larger. At over 4 mm long, all have burrs restricted to the tip. This tendency has to do with attachment to fur of animals. The large numbers are needed for adherence in fine hooks and spines, but only a few are needed in large ones. Furthermore, disseminules with larger hooks and spines may be more noticeable to animals and removed, if they are entirely covered with adhesive mechanisms. On the morphology of burrs, there are two modification. The one is the modification series resulting in the formation of hooks. The other is the formation and concentration of retrorse processes on spines. These two directions reveal a progression towards increasingly stable attachment.

**Key Words:** Adhesion—Disseminule—Epizoochory—Hook—Spine

## はじめに

いくつかの散布様式の中で、動物による種子散布は最もよく研究されており、特に動物（おもに鳥）被食散布とアリ散布の研究は、最近になって盛んに行われてきており、散布者と植物との共進化にまで発展させて考えられてきた (HERRERA, 1982; JANSON, 1983; BEATTIE, 1983, 1985; WHEELWRIGHT, 1985 など)。一方、それらとは逆に動物付着散布については RIDLEY (1930) 以後、ほとんど行われず、最近になって SORENSEN (1986) が総説的にまとめているだけである。これは動物付着散布が、動物被食散布やアリ散布と比べて被散布者（植物）と散布者（動物）との関係が弱く、その点で生態学的な興味が少ないことに原因があると思われる。しかし、動物の体に付着して散布される果実や種子は、カギやトゲに被われていたり、粘液を分泌するなど散布のための特別なしくみを持っていると言う著しい特徴がある (RIDLEY, 1930; MÜLLER, 1955; VAN DER PIJL, 1972)。したがって動物付着散布の生態学的研究の基礎として、まず第一にこの散布のためのしくみを形態学的に把握するのが必要であろう。RIDLEY (1930) は多くの動物付着散布植物を散布体の形態によって分けているし、SORENSEN (1986) も付着散布体の形態をいくつかのグループに区分している。しかし、それらの形態の散布における意義については述べられていない。日本産の付

着散布植物の果実や種子の形態については分類学者によって植物体全体の形態と共に簡単に記録されてきただけであり、生態学の立場からは全く記載されてこなかった。

本研究は衣服や毛皮に付着して散布される植物のうち、カギやトゲあるいはカギ毛などを持つ散布体について、形態と付着の方法すなわち、どのような付着器官を持ち、それがどのように役立っているかを記載し、動物付着散布の研究の基礎的資料を提供すると共に、付着散布体の形態と機能との関係について考察を行ったものである。

## 方法

帰化植物も含めて西日本に産する植物の中で、散布体がかぎやトゲあるいはカギ毛を持ち、付着散布されるであろうと思われる 32 種 2 変種の植物について調べた。まず、付着に散布体のどの部分が役立っているかを知るために、散布体が熟した時期に野外で実際に衣服や犬に触れさせて観察した。また、散布体を採集し、その形態を観察し記載すると共に図示した。一方、観察した付着散布体を形態に基づいて、いくつかのグループに分類することを試みた。

## 結果

## 散布体の形態と付着

1. *Achyranthes japonica* (MIQ.) NAKAI イノコ

\* 〒 852 長崎市大手町 477-53 Ohte-machi 477-53, Nagasaki-shi, Nagasaki 852.

ズチ (ヒカゲイノゴズチ) (Fig. 1-1); *A. fauriei* LÉV. et VAN ヒナタイノゴズチ

花は穂状花序に密につくが、花が終わると花軸はしだいに伸長する。したがって、果実は花軸にややまばらにつくことになる。果実は熟すにつれて、花軸に下垂するようになり、やがて軸と平行になる。果実は5個の花被片と苞に包まれ、長さ約5 mm、2個の花被片はより長く、先端は針状にとがる。花被片の外側にそれより短い針状の、先がやや曲がった小苞があり、これが付着に役立っている。

2. *Agrimonia pilosa* LEDEB. キンミズヒキ (Fig. 1-2)

小果柄は上向きであるが、果実は熟すると下向きに総状に多数下垂する。果実はがく筒に包まれ倒鐘形、長さ6-7 mm、がく筒の上部には長さ1.5-2 mmのカギ状の剛毛が密生し、これによって付着する。

3. *Agrimonia nipponica* KOIDZ. ヒメキンミズヒキ (Fig. 1-3)

がく筒は卵形で、長さ約3 mm、中、上部に長さ1.0-1.5 mmのカギ状の剛毛が生えている。頂上には宿存性のがく片があり、剛毛より突出しているのので、キンミズヒキに比べて付着しにくい。

4. *Ancistrocarya japonica* MAXIM. サワルリソウ (Fig. 1-4)

4個の分果のうち、1、2個が成熟する。分果は灰白色、滑らかで光沢がある。長さは6-10 mm、ゆがんだ円状卵形で、先端は長く伸び、カギ状に曲がる。これによって付着する。

5. *Bidens pilosa* LINN. コセンダングサ (Fig. 1-5)

そう果は針状で、長さ6-11 mm、先端にがく片の変形した長さ約3 mmの3本のトゲがある。そのうち1本はやや短い。それらのトゲにはさらに微少な逆刺が生えており、トゲが衣服などに刺さった時に、抜けるのを防いでいる。そう果の上部にも上向きの剛毛がある。

6. *Bidens biternata* (LOUR.) MERR. et SHERFF センダングサ (Fig. 1-6)

そう果は針状で、長さ11-22 mm、先端にがく片の変形した長さ4-6 mmの4本のトゲがある。そのうち2本はやや短い。それらのトゲにはさらに微少な逆刺があり、付着後の脱落を防いでいる。そう果にも細かい毛が生えているが、付着には役立っていない。

7. *Bidens frondosa* LINN. アメリカセンダングサ (Fig. 1-7)

そう果は長さ6-8 mmで偏平、先端にがく片の変形した2本のトゲがある。トゲは長さ約4 mmで、断面は三角形、それぞれの陵に沿って逆刺が生えて

いる。トゲが衣服などにささって付着するが、逆刺が抜けるのを防いでいる。そう果の表面にもやや堅い毛が密に生えており、これによっても付着することがある。

8. *Circaea erubescens* FRANCH. et SAVAT. タニタデ (Fig. 1-8)

果実は広倒卵形でやや偏平、長さ約2.5 mm、表面は長さ0.6-0.8 mmのカギ毛に密に被われている。果柄はやや垂れ下がり、果実が動物の体に触れると果柄の基部から離れて付着する。

9. *Circaea mollis* SIEB. et ZUCC. ミズタマソウ (Fig. 1-9); *C. cordata* ROYLE ウシタキソウ (Fig. 1-10)

果実は偏円形で、長さはミズタマソウが3-4 mm、ウシタキソウはやや小さく、3.0-3.5 mm、両面には2、3本の縦溝がある。果実の表面には先端がややカギ状にまがった長さ0.8-1.0 mmの剛毛がある。果実が熟すと果柄は下向き、動物の体に触れると、果柄の基部から離れ、付着する。

10. *Cynoglossum zeylanicum* (VAHL) THUNB. var. *villosulum* (NAKAI) OHWI オオルリソウ (Fig. 1-11)

果実は偏平で、長さ約3.5 mm、高さ2.5 mm、花柱が宿存する。4つの分果からなり、それぞれ離れて付着する。分果はだ円体、長さ2.5 mm、表面には長さ約0.5 mmのトゲで被われる。トゲの先端部には逆刺があり、付着した後の脱落を防いでいる。

11. *Desmodium caudatum* (THUNB.) DC. ミソナオシ (Fig. 1-12)

節豆果は偏平で、長さ5-7 cm、幅約4 mm、4-6節があるが、節のくびれはごく浅い。先端部が黄褐色で、長さ0.2-0.3 mmのカギ毛が密生しており、特に果実の縁には多く、付着しやすい。節で切れて付着する場合も、果実全体が付着する場合もある。

12. *Desmodium fallax* SCHINDL. ヤブハギ; *D. oxyphyllum* DC. ヌスビトハギ; *D. podocarpum* DC. マルバヌスビトハギ (Fig. 1-13)

節豆果は偏平で、ふつう2つの半月形の節間よりなる。節間の長さはヌスビトハギが7-8 mm、ヤブハギとマルバヌスビトハギが6-7 mmで、中に1個ずつの種子がある。節間の表面には縁を除いて、0.2-0.3 mmのカギ毛が密生しており、節から離れて付着する。

13. *Desmodium laxum* DC. オオバヌスビトハギ (サイコトキワヤブハギ) (Fig. 1-14)

節豆果は節でやや折れ曲がった3つの節間よりなる。節間は偏平な半切状のハート形で、長さ8-10 mm、縁を除いて、表面には0.2-0.3 mmのカギ毛が密生しており、節から離れて衣服などに付着する。

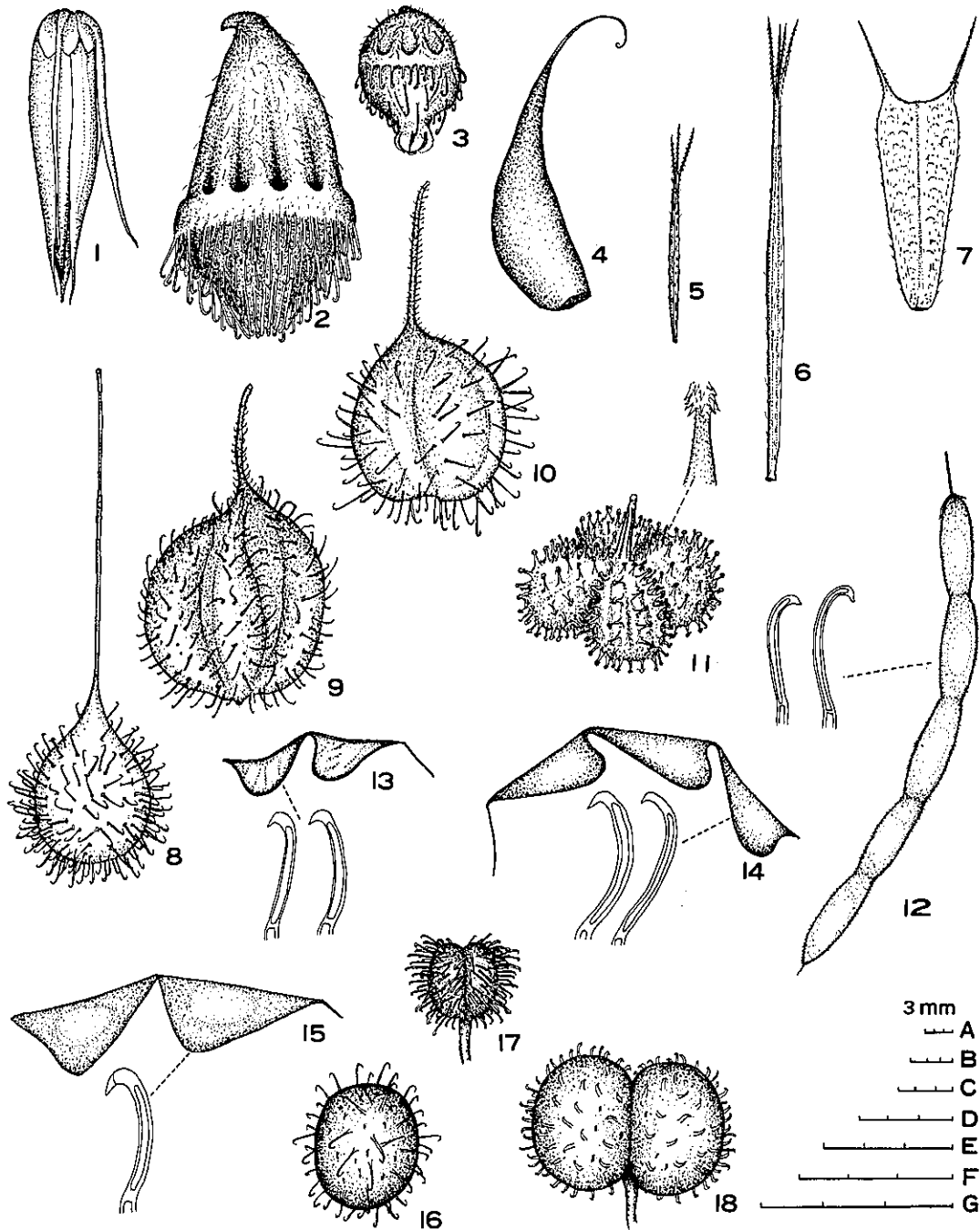


Fig. 1. Epizoochorous disseminules in Japan. 1. *Achyranthes japonica*, 2. *Agrimonia pilosa*, 3. *A. nipponica*, 4. *Ancistrocarya japonica*, 5. *Bidens pilosa*, 6. *B. biternata*, 7. *B. frondosa*, 8. *Circaea erubescens*, 9. *C. mollis*, 10. *C. cordata*, 11. *Cynoglossum zeylanicum* var. *villosutum*, 12. *Desmodium caudatum*, 13. *D. podocarpum*, 14. *D. laxum*, 15. *D. oldhamii*, 16. *Galium japonicum*, 17. *G. paradoxum*, 18. *G. spurium* var. *echinospermon*. Scale A: 12; B: 13, 14, 15; C: 5, 6; D: 7; E: 4; F: 2, 3, 9; G: 1, 8, 10, 11, 16, 17, 18.

14. *Desmodium oldhamii* OLIVER フジカンゾウ (Fig. 1-15)

節豆果は扁平で、ふつう 2 つの節間よりなる。節間は長さ 13-17 mm、高さ約 6 mm の低い倒三角状、縁を除いて、表面には 0.2-0.3 mm のカギ毛があるが、他のヌスビトハギ属のものよりはまばらである。

15. *Galium japonicum* MAKINO クルマムグラ (Fig. 1-16)

果実は 2 つの分果からなる。分果はだ円状球形、長さ約 2.3 mm、表面は長さ 0.5-0.8 mm のカギ毛に被われている。

16. *Galium paradoxum* MAXIM. ミヤマムグラ (Fig. 1-17)

果実は径約 1 cm で、ほぼ球形、表面は長さ 0.5-0.6 mm のカギ毛に密に被われている。2 つの分果よりなり、分離して付着する。

17. *Galium spurium* LINN. var. *echinospermon* (WALLR.) HAYEK ヤエムグラ (Fig. 1-18)

果実は幅 3-4 mm、長さ約 2 mm、表面は長さ 0.2-0.3 mm のカギ毛にややまばらに被われている。2 つの分果よりなり、付着する時にはそれぞれ分離する。

18. *Geum japonicum* THUNB. ダイコンソウ (Fig. 2-1)

果実の集合体は幅約 1.5 cm、長さ約 1 cm。果実の先端は宿存した花柱が斜めに伸び、長さ約 4 mm、先端がカギ状に曲がっており、これにより付着する。果実は剛毛に被われ、上部ほど長い。この剛毛によっても付着することがある。

19. *Lophatherum gracile* BRONGN. ササクサ (Fig. 2-2)

小穂は先端にある約 10 個ののぎも含めて、長さ約 7-8 mm。のぎは円柱形で、長いものは約 1.4 mm、表面に逆歯が密にあり、それによって付着する。

20. *Medicago hispida* GAERTN. ウマゴヤシ (Fig. 2-3)

果実は渦巻き状で、トゲを除いて径 5-6 mm、縁には長さ約 2 mm の先端がカギ状に曲がったトゲが取り囲む。トゲはやや柔らかく、付着能力は弱い。

21. *Osmorhiza aristata* (THUNB.) MAKINO et YABE ヤブニンジン (Fig. 2-4)

果実は長さ 18-20 mm、幅約 1 mm、下部は細くなっている。果実の表面には上向きの毛があり、上部の毛は圧着しているが、下部のものはやや開出している。この状態ではこれらの毛は付着に役立たない。果実が熟するにつれて果実が 2 分し、それぞれの分果の下部は柄から離れ、分果柄の先に斜めに T 字状に着くようになる。付着する時は、分果の下部の開出毛で付着し、下部から上部へ力が加わり、分

果柄から容易に離れる。

22. *Pennisetum alopecuroides* (LINN.) SPRENG. チカラシバ (Fig. 2-5)

花穂は円柱状で、ランプブラシ形となる。小穂の基部から堅い総包毛が多数生えており、長いものは 20 mm 以上となる。総包毛の表面には微細な上向きの毛があるが、直接付着には役立っていない。しかし、果実が熟するころには、小穂は総包毛に触れるだけで小花梗の基部から簡単に離れるようになる。小花梗には短いやや開出した剛毛が生え、基部ほど密になっている。小穂は小花梗の方から衣服などに刺さるが、総包毛から力を受けることによって、より確実に刺さる。刺さった後は小花梗の剛毛が引っかかって脱落を防いでいる。

23. *Phryma leptostachya* LINN. var. *asiatica* HARA ハエドクソウ (Fig. 2-6)

果実は宿存性のがくに包まれており、長さ 7-8 mm、花軸に平行に下垂する。がく片は 5 個で、外側の 3 個が長く、針状に伸び、長さ約 2 mm、先端がカギ状に曲がっており、これによって付着する。

24. *Polygonum filiforme* THUNB. var. *filiforme* ミズヒキ (Fig. 2-7); *P. filiforme* THUNB. var. *neofiliforme* (NAKAI) OHWI シンミズヒキ

果実は偏だ円形で、長さ約 3 mm、2 本の宿存性の花柱が果実に垂直に伸びており、長さ 1.5-2.0 mm、先端はカギ状に曲がっており、これで衣服などに引っかかる。

25. *Sanicula chinensis* BUNGE ウマノミツバ (Fig. 2-8)

果実は花序の先端に 3 つずつ集まって着く。各果実はだ円形で、長さ約 4 mm、2 つの分果に分けられる。表面は先端がカギ状に曲がったトゲが密生する。トゲの長さは果実の頂部が長く 1.1-1.2 mm、下部は短く 0.5 mm。

26. *Torilis japonica* (HOULT.) DC. ヤブジラミ (Fig. 2-9)

果実は卵状長だ円形、長さ 4.0-4.5 mm、熟すと 2 つの分果に分かれる。表面には先端が少し曲がった長さ 0.5-0.9 mm のトゲが密生しており、これで付着する。

27. *Torilis scabra* (THUNB.) DC. オヤブジラミ (Fig. 2-10)

果実は長だ円形、長さ約 7 mm、熟すと 2 つの分果に分かれる。表面にはややカギ状に曲がった長さ約 0.6-1 mm のトゲが密生している。

28. *Tribulus terrestris* L. ハマビシ (Fig. 2-11)

果実は下向きに地面に接して着き、直径約 1 cm、5 つの分果からなる。各分果の側面には大きな、上部には小さな 2 つずつのトゲがある。トゲは堅く鋭い

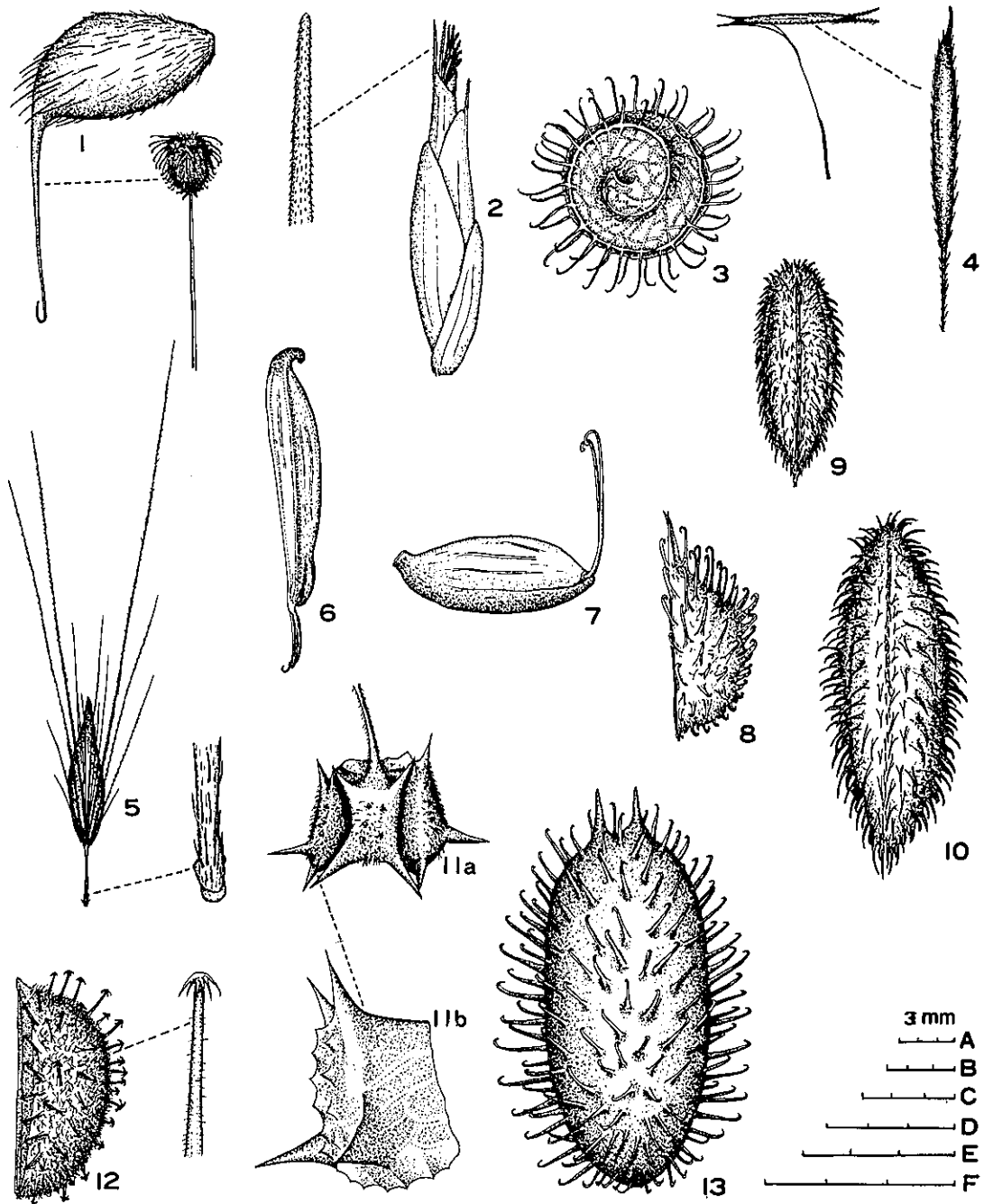


Fig. 2. Epizoochorous disseminules in Japan. 1. *Geum japonicum*, 2. *Lophatherum gracile*, 3. *Medicago hispida*, 4. *Osmorhiza aristata*, 5. *Pennisetum alopecuroides*, 6. *Phryma leptostachya* var. *asiatica*, 7. *Polygonum filiforme* var. *filiforme*, 8. *Sanicula chinensis*, 9. *Torilis japonica*, 10. *T. scabra*, 11. *Tribulus terrestris*, 12. *Urena lobata*, 13. *Xanthium canadense*. Scale A: 4; B: 5,11a, 13; C: 3,11b; D: 2,6,12; E: 8,9,10; F: 1,7.

ので、動物の足などに突き刺さる。

29. *Urena lobata* L. オオバボンテンカ (Fig. 2  
-12)

果実は偏球形で、直径約 7 mm、5 つの分果に分か  
れる。表面は短い毛で被われると共に、長さ 1.0-1.5  
mm の多くのトゲがある。トゲの先端部には多くの

逆向きの小刺があり、これが付着に役立っている。

30. *Xanthium canadense* MILL. オオオナモミ (Fig. 2-13)

果包はだ円形、トゲを含めて長さは18-25 mm、表面は長さ3-4 mmの先端が曲がったトゲで被われている。先端には長さ約3 mmの2本のくちばしがあるが、付着にはほとんど役立っていない。

付着散布体の分類

付着にはカギやトゲなどが重要な役割をしている。したがって、付着散布体をいくつかのグループに区分するにはカギやトゲの大きさと、散布体におけるそれらの分布、すなわち散布体の先端部に小数見られるか、全体に多数が被っているかを基準にして分けることができる。ここでは、以下のように10のグループに区分した。

A. カギやトゲの大きさは0.5 mm以下

A-1. 散布体を広く被い、数が多いもの…ヌスピトハギ、ヤブハギ、ミソナオシ、オオバナスピトハギ、マルバナスピトハギ、フジカンゾウ、ヤエムグラ

A-2. 散布体の先端部に限られ、数が少ないもの…なし

B. カギやトゲの大きさは0.5 mm以上、1 mm未満

B-1. 散布体を広く被い、数が多いもの…ミズタマソウ、ウシタキソウ、タニタデ、クルマムグラ、ミヤマムグラ、ヤブジラミ、ヤブニンジン、オオルリソウ

B-2. 散布体の先端部に限られ、数が少ないもの…なし

C. カギやトゲの大きさは1 mm以上、2 mm未満

C-1. 散布体を広く被い、数が多いもの…キンミズヒキ、ヒメキンミズヒキ、ウマノミツバ、オオバボンテンカ

C-2. 散布体の先端部に限られ、数が少ないもの…ササクサ、ミズヒキ、シンミズヒキ、サワリソウ

D. カギやトゲの大きさは2 mm以上、4 mm未満

D-1. 散布体を広く被い、数が多いもの…オオオナモミ、ハマビシ、ウマゴヤシ

D-2. 散布体の先端部に限られ、数が少ないもの…イノコズチ、ヒナタイノコズチ、ダイコンソウ、コセンダングサ、チカラシバ、ハエドクソウ

E. カギやトゲの大きさは4 mm以上

E-1. 散布体を広く被い、数が多いもの…なし

E-2. 散布体の先端部に限られ、数が少ないもの…センダングサ、アメリカセンダングサ

区分された各グループにおいて、カギやトゲが散布体を広く被い、数が多いものと、先端部に限られ、

数が少ないものの割合を図3に示した。カギやトゲの大きさが1 mm以下では、散布体を広く被い、数が多いものだけで、先端部に限られるものはなかった。1-2 mmの大きさのものは、散布体を広く被い、数が多いものが、先端部に限られるものより多かった。その逆に2-4 mmのものでは、散布体の先端部に限られ、数が少ないものが、広く被うものより割合が多く、4 mm以上のものでは、散布体の先端部に限られ、数が少ないものだけで、広く被うものはなかった。

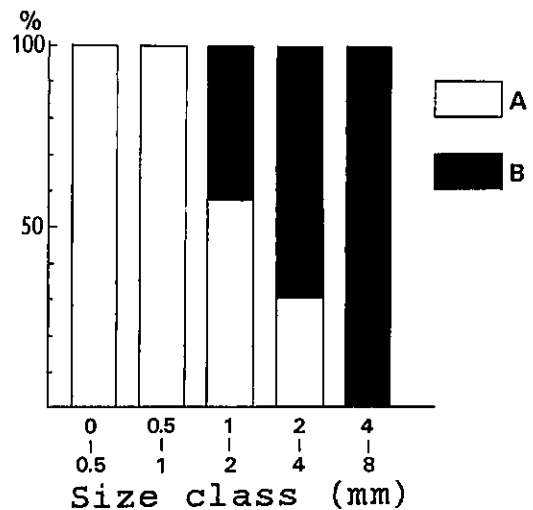


Fig. 3. Proportion between the disseminules which have the burrs restricted to the tip and those which are entirely covered with burrs in each size class for the length of hooks or spines. A: entirely covered; B: restricted to the tip.

考 察

カギやトゲを持つ付着散布体の分類について RIDLEY (1930) は、付着部分が花のどの部分から変形したのか、すなわち苞、穎、がく、花柱など10のグループに区分している。また、SORENSEN (1986) はカギ (hook または barb) を持つものとトゲ (spine) を持つものを区別し、前者をさらに RIDLEY (1930) と同じ基準で11に区分している。しかし、区分した各グループの機能的な特徴については述べていない。それらの分類は、主に付着器官の起源に基づいた形態学的な区分であり、機能的な特徴、すなわちどんなもの (衣服か、皮膚か、毛皮か) に付着しやすいかとか、付着した後の離脱の程度など、散布を論じる際にはそれらの分類では不適當であると考えられる。それに対して、ここで区分の基準に採用したカギやトゲの大きさや、散布体に

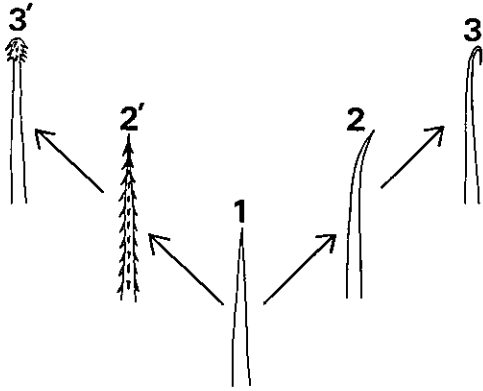


Fig. 4. Two modification series of spines. 1 → 2 → 3: hook formation series; 1 → 2' → 3': formation and concentration series of retrorse processes on spine.

おける分布は、直接機能と結びついている。カギやトゲの大きさが1 mm以下のものはほぼ散布体全体を被い、先端部に限られるものはない。しかし、カギやトゲが大きくなるにつれて、散布体の先端部に限られるものの割合が多くなり、4 mm以上のものは、散布体全体を被うものではなく、先端部に限られるものだけになる。このことは付着散布体の機能にその1つの理由があるものと思われる。すなわち、カギやトゲが小さいと、それらが多く、密に散布体を被っていないと付着できない。カギやトゲが大きくなると、それだけ1本あたりのひっかかりの力が強くなるはずであり、少数で付着することができる。一方、カギやトゲが大きいとそれだけ物質が多くなるため、数が少なくなるのは必然的である。付着散布体はもともと散布動物に負担を感じさせないことが散布の条件で、散布体が付着した時、散布者が痛く感じたり、不快に感じると、グルーミングなどによって散布体をすぐ払い除けてしまうと考えられる。SORENSEN (1986) は、付着散布体が大ききものは、小さなものより動物の体に付着している時間が短いことを実験によって確かめている。SORENSEN (1986) はカギやトゲの大きさと付着時間との関係は述べていないが、散布体の大きさと同じように考えることができる。すなわち、カギやトゲが大きくて、しかもそれらの本数が多いものは、すぐ動物に気づかれてしまい付着散布に適していないと思われる。カギやトゲの大きさが4 mm以上で、散布体を広く被い、数が多いものがないのはこうした理由によるものであろう。

一方、カギやトゲの形態は5つの型に分けることができ、まっすぐなトゲを基本に2つの系列のまとめられる(図4)。すなわち、1つはトゲの先端が曲

がってカギ状になる系列(1 → 2 → 3)と、トゲの表面に逆向きのさらに小さいトゲまたは剛毛が生じ、それが先端部に集中していく系列(1 → 2' → 3')である。これらの系列はそれぞれ一本のトゲの付着機能が増していく方向を示していると考えられる。まっすぐなトゲは鋭いので、動物の体に容易に刺さるが、付着したことが動物に感じやすく、すぐ取り除かれてしまうであろう。先端がやや曲がったものは、散布者に対してひっかかりが十分でなく、付着した後、脱落しやすい。その点、カギ状になったものは、散布者にひっかかって脱落を防いでいる。また同じように逆向きの小刺があるものは、脱落を防ぐことができるが、トゲ全体が散布体の羽毛や衣服に刺さる場合はほとんどなく、ふつうその一部が刺さるため、トゲの下部にある逆刺は十分役立っていない。しかし、先端部に集中したものはすべての逆刺が脱落を阻止するのに働き、したがってより付着力が強いと思われる。これらの系列はまた、付着散布体の進化の方向を示しているものと考えられる。

#### 引用文献

- BEATTIE, A. J. 1983. Distribution of ant-dispersed plants. *In*: K. KUBITZKI (ed.), *Dispersal and Distribution*, 249-270. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- . 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plants Mutualisms*. 182pp. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HERRERA, C. M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecol.* 63: 773-785.
- JANSON, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- MÜLLER, P. 1955. *Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen*. 151pp. Hans Huber, Bern.
- RIDLEY, H. N. 1930. *The Dispersal of Plants throughout the World*. 744pp. Reeve, Ashford.
- SORENSEN, A. E. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 443-463.
- VAN DER PIJL, L. 1972. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 2nd. ed. 170pp. Springer Verlag, Berlin.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecol.* 66: 808-818.