

4. การอภิปรายผล

4.1 พื้นที่ศึกษา

จากการสำรวจพื้นที่พบว่ามีการใช้ประโยชน์ โดยการหาของป่าและการล่าสัตว์ในพื้นที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโตงาซ้าง ทำให้สัตว์ป่ามีความชุกชุมน้อยและส่วนใหญ่ที่ตกแล้วมีมนุษย์มาก โดยชะนีมือขาวครอบครัวที่ศึกษาเป็นพื้นที่ที่มีความปลอดภัยและมีการรบกวนน้อยที่สุดเนื่องจาก อยู่บริเวณหลังป่ามยาม และด้านข้างติดกับสถานีวิจัยสัตว์ป่าโตงาซ้าง นอกจากนี้ในพื้นที่อาศัยของชะนีมือขาวครอบครัวนี้ไม่มีต้นเหียง (*Parkia timoriana* Merr.) ซึ่งเป็นเป้าหมายหลักในการหาของป่าของชาวบ้าน อย่างไรก็ตามในระหว่างเดินสำรวจพบซากแลน (*Varanus bengalensis*) 1 ครั้ง พบปลอกกระสุนมากกว่า 10 ครั้ง และพบสุนัขซึ่งชาวบ้านจะนำไปช่วยต้อนหมูป่าในขณะที่ล่าสัตว์ 1 ครั้ง แต่ไม่เคยพบพรานล่าสัตว์โดยตรง

ในการศึกษาครั้งนี้พบสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เพิ่มจากรายงานเดิมของกรมป่าไม้ (ม.ป.ป.) และ กรมอุทยานแห่งชาติ สัตว์ป่า และพันธุ์พืช (ม.ป.ป.) อีก 2 ชนิด คือ ค่างหงอก (*Presbytis cristata*) และพญากระรอกสีเหลือง (*Ratufa affinis*)

ชะนีมือขาวครอบครัวที่ศึกษามักร้องประกาศอาณาเขต ในตอนสายเช่นเดียวกับที่กวาง ลาลอมปัท ประเทศมาเลเซีย ซึ่งส่วนใหญ่ชะนีมือขาวจะเริ่มร้องประกาศอาณาเขตตั้งแต่วเวลาประมาณ 07.00 น. (Gittins and Raemaekers, 1980) ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าชะนีมือขาวมีโครงสร้างครอบครัวและพฤติกรรมการช่วยป้องกันอาณาเขตของชะนีวัยรุ่นตอนปลาย เช่นเดียวกับที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ (Brockelman *et al.*, 1998)

4.2 ปัจจัยทางกายภาพ

อุณหภูมิต่ำสุดที่วัดได้จากในพื้นที่ศึกษาและสถานีวิจัยลุ่มน้ำทะเลสาบสงขลา(วังพา)ไม่ได้มีความแตกต่างกันมากนักในขณะที่อุณหภูมิสูงสุดมีความแตกต่างกันมาก โดยอุณหภูมิสูงสุดในพื้นที่ศึกษามีค่าต่ำกว่าอุณหภูมิสูงสุดที่วัดจากสถานีวิจัยลุ่มน้ำทะเลสาบสงขลา และมีความแตกต่างในแต่ละเดือนไม่มากนัก ทั้งนี้เป็นเพราะตำแหน่งสถานีตรวจอากาศของสถานีวิจัยลุ่มน้ำทะเลสาบสงขลา ตั้งอยู่ที่โล่ง ในขณะที่สถานีตรวจวัดในบริเวณพื้นที่ศึกษาเป็นป่าดิบชื้นที่มีโครงสร้างของชั้นเรือนยอดบังแสงอาทิตย์ ไม่ให้ตกลงมาบนพื้นดินเต็มที่ มีการคายน้ำจากกระบวนการ

หายใจของพืชช่วยสร้างความชุ่มชื้น และแนวต้นไม้หนาที่บดบังกันลมพัดพาความชุ่มชื้นออกไป ดังนั้นในพื้นที่ศึกษาจึงมีการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิในรอบวันไม่มากนัก ส่วนการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิเฉลี่ยในรอบปีในพื้นที่ศึกษาอยู่ในช่วง 24 – 27.7 °C ซึ่งจัดว่ามีการเปลี่ยนแปลงน้อยมากนักเมื่อเทียบกับพื้นที่อื่น เช่น อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย (20.2- 29.3 °C) (Elliott *et al.*, 1993) และที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ (21-32 °C) (Kitamura *et al.*, 2002) โดยลักษณะอุณหภูมิเช่นนี้เป็นลักษณะทั่วไปภายในป่าดิบชื้น คือมีอุณหภูมิค่อนข้างคงที่ตลอดปีโดยอุณหภูมิเฉลี่ยตลอดปีมีการเปลี่ยนแปลงไม่เกิน 5 องศาเซลเซียส (Whitmore, 1990)

Whitmore (1990) ใช้ปริมาณน้ำฝนรายเดือนเป็นดัชนีในการแบ่งฤดูกาล และใช้ปริมาณน้ำฝนรวมตลอดปีบ่งบอกสภาพสังคมป่า โดยทั่วไปฤดูแล้งคือช่วงเวลาที่ปริมาณน้ำฝนเฉลี่ยต่ำกว่า 60 มม. ต่อเดือน ส่วนฤดูฝนมีปริมาณน้ำฝนเฉลี่ยมากกว่า 100 มม. ต่อเดือน ปริมาณน้ำฝนที่วัดได้จากสถานีวิจัยลุ่มน้ำทะเลสาบสงขลา และจากศูนย์อุตุนิยมวิทยาภาคใต้ฝั่งตะวันออกมีค่าใกล้เคียงกัน โดยพื้นที่นี้มีฝนตกชุกตลอดปี โดยในระยะเวลา 1 ปีที่สถานีวิจัยลุ่มน้ำทะเลสาบสงขลา มีเดือนมกราคมและกุมภาพันธ์เพียง 2 เดือนเท่านั้นที่มีปริมาณน้ำฝนต่ำกว่า 60 มม. ส่วนที่ศูนย์อุตุนิยมวิทยาภาคใต้ฝั่งตะวันออกมี 3 เดือนคือ เดือนมกราคม กุมภาพันธ์และเมษายน ส่วนเดือนอื่นๆมีปริมาณน้ำฝนอยู่ในช่วง 79 – 488 มม. ซึ่งใกล้เคียงกับแนวโน้มปริมาณน้ำฝนในรอบ 11 ปี ดังนั้นเดือนที่จัดเป็นฤดูแล้งที่แท้จริงมีเพียง 2 เดือนคือเดือนมกราคม และกุมภาพันธ์ ส่วนปริมาณน้ำฝนรวมตลอดปีในพื้นที่ศึกษามีความแปรผันสูงคือ อยู่ในช่วง 1,341 – 2,268 มม. ค่าเฉลี่ยปริมาณน้ำฝนรวมตลอดปีเท่ากับ 1,900 มม. ค่าเบี่ยงเบนมาตรฐานเท่ากับ 405 ซึ่งใกล้เคียงกับที่อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย (1,119.4 มม.) (Elliott *et al.*, 1993) และที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ (2,326 มม.) (Kitamura *et al.*, 2002)

จากปัจจัยทั้งอุณหภูมิและปริมาณน้ำฝนทำให้พื้นที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโดนงาช้าง มีภูมิอากาศแบบป่าดิบชื้นเขตร้อน คืออุณหภูมิเฉลี่ยในรอบปีไม่เปลี่ยนแปลงมากนัก มีฝนตกชุกกระจายตลอดปี โดยมีช่วงฤดูแล้งเพียงสั้นๆ คือเดือนมกราคมและกุมภาพันธ์เท่านั้น

4.3 พรรณพืชในพื้นที่ศึกษา

4.3.1 ความหลากหลายของพรรณพืช

พื้นที่ศึกษา 3 บริเวณที่อยู่ใกล้เคียงกัน และมีลักษณะภูมิประเทศไม่แตกต่างกันมากนัก พบว่ามีพรรณไม้ที่มีความหลากหลายสูง (ค่าดัชนีความหลากหลายสูง) และมีความแตกต่างกันไปตามพื้นที่ย่อยๆ (ค่าเปอร์เซ็นต์ความคล้ายคลึงต่ำ) แสดงให้เห็นว่าพื้นที่นี้มีความหลากหลาย

ของชนิดพันธุ์สูงมากทั้งในระดับท้องถิ่น (alpha diversity) และระดับพื้นที่ (beta diversity) (Ricklefs, 1979) ซึ่งเป็นลักษณะทั่วไปขององค์ประกอบสังคมพืชในป่าดิบชื้นเขตร้อน (Whitmore, 1990) ผลการตรวจสอบพรรณไม้ในพื้นที่ศึกษาพบว่า วงศ์ไม้เด่นในพื้นที่คือ วงศ์ Euphobiaceae ส่วนการกระจายของชนิดพรรณไม้ค่อนข้างสม่ำเสมอ ไม่มีพรรณไม้ชนิดใดที่สามารถครอบครองพื้นที่เป็นพรรณไม้เด่นในพื้นที่ (ค่าความสม่ำเสมอสูง) ซึ่งเป็นข้อสรุปที่สอดคล้องกับการศึกษาโครงสร้างสังคมพืชในป่าดิบชื้นเขตร้อนระดับตำบลบริเวณเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าไถนงาช้างของประกาศ (2541) พรรณไม้ที่มีจำนวนต้นมากที่สุดในพื้นที่คือ คอแลน (*Xerospermum intermedium*) ซึ่งเป็นไม้ยืนต้นในชั้น subcanopy ที่ให้ผลแบบผลสดซึ่งนอกจากเป็นอาหารสำคัญของสัตว์ในพื้นที่แล้ว ยังเป็นผลไม้ที่คนสามารถกินได้ Saw และคณะ (1991) ได้สรุปว่าสังคมป่าดิบชื้นในแหลมมลายูประกอบด้วยพรรณไม้ผลมากชนิด ซึ่งไม้ผลแต่ละชนิดมีความหนาแน่นต่ำ ทำให้ป่าดิบชื้นบริเวณนี้เป็นแหล่งต้นทุนทางทรัพยากรด้านความหลากหลายทางพันธุกรรมของไม้ผลที่มีความสำคัญเป็นอย่างยิ่ง และเป็นแหล่งอาหารที่มีคุณภาพของสัตว์กินผลไม้หลายชนิด

4.3.2 ซีพลักษณะของพืช

ซีพลักษณะของพรรณพืชในพื้นที่ศึกษา มีลักษณะการเปลี่ยนแปลงเป็นฤดูกาล ซึ่งเป็นลักษณะที่ปรากฏทั่วไปของสังคมพืชตามธรรมชาติ (Grubb, 1977; Howe and Smallwood, 1982) โดยมีความสอดคล้องกับการเปลี่ยนแปลงของปริมาณน้ำฝน

การสร้างใบเป็นการเพิ่มความหนาแน่นของเรือนยอดเพื่อเพิ่มความสามารถในการแข่งขันเพื่อการสังเคราะห์แสง โดยตอบสนองต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อม เช่น ปริมาณน้ำฝน (Grime, 1979) การศึกษาค้นพบว่า เดือนที่มีสัดส่วนต้นไม้ผลิบ่อยมากมี 2 ช่วงคือ ช่วงแรกในเดือนกุมภาพันธ์ และช่วงที่ 2 ในเดือนตุลาคม – ธันวาคม (ผลการศึกษา: รูปที่ 7ก และรูปที่ 10ก) โดยช่วงแรกเดือนกุมภาพันธ์มีปริมาณน้ำฝนน้อยแต่อาจได้รับอิทธิพลจากปริมาณน้ำฝนในเดือนก่อนหน้าที่จะเริ่มศึกษา ส่วนในช่วงที่ 2 สอดคล้องกับเป็นช่วงที่มีปริมาณน้ำฝนสูงที่สุด เดือนที่มีดอกไม้บานมากที่สุดคือ เดือนมกราคมและกุมภาพันธ์ ซึ่งเป็นช่วงที่มีปริมาณน้ำฝนน้อยที่สุด และอุณหภูมิต่ำสุดค่อนข้างต่ำกว่าเดือนอื่น (ผลการศึกษา: รูปที่ 6 รูปที่ 7ก และรูปที่ 10ข) ซึ่งอุณหภูมิและปริมาณน้ำฝนมีผลต่อการบานของดอกไม้หลายชนิด (Lyndon, 1992) หลังจากดอกไม้บาน ต้นไม้จะทยอยให้ผลสุกตลอดปี โดยในเดือนมิถุนายนและกรกฎาคมเป็นเดือนที่มีจำนวนต้นไม้ที่มีผลสุกมากที่สุดในทุกแปลงศึกษา ซึ่งสอดคล้องกับช่วงเดือนที่ต้นไม้ในแปลงมีการผลิบ่อยมากที่สุด (ผลการศึกษา: รูปที่ 10ก และรูปที่ 10ค) ช่วงเวลาที่ต้นไม้ในแต่ละแปลงมีผลสุกมีแนวโน้มในทิศทางเดียวกัน แม้จะมีความสัมพันธ์กันน้อยกว่าการผลิบ่อยและมีดอกไม้บาน ทั้งนี้เป็นผลมา

จาก (1) ต้นไม้ที่ออกดอกมีเพียงบางต้นเท่านั้นที่มีผล (2) ระยะเวลาในการพัฒนาจากดอกเป็นผลของพันธุ์ไม้แต่ละชนิดแตกต่างกันและ (3) เนื่องจากพรรณไม้ในทั้ง 3 แปลงมีความคล้ายคลึงกันต่ำ การเปลี่ยนแปลงซีพลักษณ์ของพรรณพืชในเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโตนาซาข้าง มีแนวโน้มเช่นเดียวกับที่กัวลาอมบัท โดยมีการเปลี่ยนแปลงสอดคล้องกับการเปลี่ยนแปลงปริมาณน้ำฝนในแต่ละเดือน (Raemaekers *et al.*, 1980) จากข้อมูลปริมาณน้ำฝน 10 ปี พบว่าในช่วงเดือนเดียวกันของแต่ละปี ปริมาณน้ำฝนมีความแปรผันมาก (รูปที่ 10ข) ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงซีพลักษณ์ที่เป็นฤดูกาลนี้อาจไม่ตรงกันในแต่ละปี โดยอาจเร็วขึ้นหรือช้าลงขึ้นกับปริมาณน้ำฝนที่แตกต่างกันไปในแต่ละปี ทำให้ซีพลักษณ์ของพรรณไม้ในภูมิภาคนี้ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งของศูนย์กลางเขตร้อนของเอเชีย (ได้แก่ เกาะสุมาตรา บอร์เนียว และคาบสมุทรมลายู) ไม่เป็นฤดูกาลที่ชัดเจน การให้ผลสูงสุดในแต่ละปีจะไม่พร้อมเพรียงและไม่สม่ำเสมอ ในแต่ละปีจะมีความแตกต่างแปรผันของระยะเวลาในการออกดอก และให้ผลสูงมาก โดยเฉพาะสังคมของพืชในพื้นที่ป่าดิบชื้นระดับต่ำ ซึ่งจะส่งผลกระทบต่อสัตว์กินผลไม้คือ บางปีจะมีผลไม้น้อย แต่บางครั้งจะมีผลไม้อุดมสมบูรณ์ติดต่อกันในช่วงเวลา 2-9 ปี อย่างไรก็ตามเมื่อพิจารณาในภาพกว้างแล้ว สัตว์ป่าที่อาศัยในบริเวณนี้จะมีอาหารที่หลากหลายและยืดหยุ่นมาก (Corlett, 1998a)

4.3.3 ช่วงเวลาในการผลิตดอกออกผลของพรรณพืช เป็นผลจากปัจจัยทางกายภาพและการคัดเลือกโดยสัตว์

ลักษณะซีพลักษณ์ของพรรณไม้ที่อยู่ในสังคมป่าเดียวกัน เป็นผลจากการคัดเลือกตามธรรมชาติทั้งโดยปัจจัยทางกายภาพและชีวภาพ ปัจจัยทางกายภาพได้แก่ ความชื้นในดิน ปริมาณน้ำฝน และอุณหภูมิ ส่วนปัจจัยคัดเลือกทางชีวภาพได้แก่ การแข่งขันเพื่อดึงดูดสัตว์ให้เข้ามาผสมเกสร หรือแพร่กระจายเมล็ด เป็นต้น (Raemaekers *et al.*, 1980) ซึ่งในระยะเวลาดังกล่าว ปัจจัยเหล่านี้จะมีอิทธิพลต่อการส่งเสริมหรือลดความสำเร็จในการสืบพันธุ์ของพืชในแต่ละต้น และในระยะยาวจะส่งผลกระทบต่อวิวัฒนาการของสังคมพืชได้

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าช่วงเวลาผลิตดอกของพรรณไม้ทั้งภายในต้นเดียวกันและชนิดเดียวกันจะมีความพร้อมเพรียงกันมากกว่าช่วงเวลาในการให้ผลสูง (ตารางที่ 7) เช่นเดียวกับการศึกษาในพื้นที่อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย (Elliott *et al.*, 1993) ทั้งนี้เพราะช่วงเวลาในการผลิตดอกมักถูกกระตุ้นโดยปัจจัยทางกายภาพ เช่นภาวะการขาดน้ำในช่วงปลายฤดูแล้ง (Lyndon, 1992) เป็นต้น ดังนั้นพรรณไม้ชนิดเดียวกันที่อยู่ในสังคมเดียวกันจึงผลิตดอกค่อนข้างพร้อมกัน (synchronous flowering) นอกจากนั้นการที่ต้นไม้ผลิตดอกพร้อมกันยังเป็นการปรับตัวเพราะได้

ประโยชน์ในการดึงดูดสัตว์ที่ช่วยผสมเกสรได้มากขึ้น และลดโอกาสถูกทำลายโดยสัตว์ที่กินดอกไม้ ส่งผลให้ประสบความสำเร็จในการสร้างเมล็ด (Schemske, 1981; Howe and Westley, 1991; Ollerton and Diaz, 1999; Pilson, 2000) ในขณะที่พรรณไม้ต่างชนิดที่อยู่ในสังคมเดียวกันจะผลิดอกไม่พร้อมกัน ทั้งนี้เพื่อลดการแข่งขันในการดึงดูดสัตว์ที่เข้ามาช่วยผสมเกสร (Reamaekers *et al.*, 1980; Howe and Westley, 1991)

ส่วนช่วงเวลาที่ให้ผลสุกจะขึ้นกับระยะเวลาในการพัฒนาจากดอกจนเป็นผลสุก (ตารางที่ 7) เมล็ดพร้อมจะแพร่กระจายไปจากต้นแม่เพื่อออกเป็นพืชต้นใหม่ การศึกษาส่วนใหญ่พบว่า ช่วงเวลาที่ผลไม้สุกสอดคล้องกับลักษณะของผลและวิธีการแพร่กระจายเมล็ด โดยผลไม้ที่แพร่กระจายโดยลมจะมีผลสุกในฤดูร้อนที่มีลมแรง ในขณะที่ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์กินผลไม้มักจะมีผลสุกในฤดูฝนซึ่งสอดคล้องกับช่วงเวลาที่สัตว์กินผลไม้อพยพในระดับท้องถิ่นเพื่อเข้ามาพื้นที่มากขึ้น (Elliott *et al.*, 1993; Noma and Yomoto, 1997) เมื่อสัตว์กินผลไม้มากขึ้นทำให้เมล็ดมีโอกาสที่จะประสบความสำเร็จในการแพร่กระจายออกไปจากต้นแม่มากขึ้น และมีโอกาสที่จะในการเจริญเติบโตต่อไป (Grubb, 1977) ความสัมพันธ์ระหว่างต้นไม้ที่สร้างผลแบบผลสด และสัตว์กินผลไม้เมื่อเกิดขึ้นในระยะเวลายาวนานอาจส่งผลการวิวัฒนาการร่วมกันในระดับที่เรียกว่า diffuse หรือ guild coevolution เช่นการศึกษาที่ Andalusia ประเทศสเปนพบว่าคุณภาพของผลไม้ในแต่ละฤดูกาลจะเปลี่ยนแปลงตามความต้องการของสัตว์กินผลไม้ที่ผ่านเข้ามาในพื้นที่ โดยในฤดูหนาวผลไม้จะมีไขมันซึ่งเป็นแหล่งพลังงานสูงสำหรับนกอพยพที่เข้ามาแวะกินผลไม้เพื่อเติมพลังงาน ในขณะที่ฤดูแล้งผลไม้จะเป็นลักษณะฉ่ำน้ำสำหรับสัตว์กินผลไม้ในพื้นที่ (Herrera, 1982) อย่างไรก็ตามในการศึกษากลับนี้พบว่าพรรณไม้ที่สร้างผลแบบผลสดส่วนใหญ่มีผลในฤดูฝน แต่ไม่ได้สอดคล้องกับจำนวนสัตว์กินผลไม้ (อภิปรายผลในหัวข้อต่อไปความชุกชุมของผลไม้ในพื้นที่ศึกษา) การที่พรรณไม้ส่วนใหญ่ในป่าดิบชื้นมีผลสุกในช่วงต้นของฤดูฝน อาจเป็นผลจากการคัดเลือกโดยปัจจัยทางกายภาพ ได้แก่ปริมาณน้ำฝน ซึ่งส่งเสริมการงอกของต้นกล้า (Elliott *et al.*, 1993) อย่างไรก็ตามช่วงเวลาที่ผลสุกพร้อมกันมากๆ จะทำให้โอกาสที่ผลไม้แต่ละผลจะถูกกินและแพร่กระจายเมล็ดลดลงด้วย (distribution effect) ดังนั้นจึงมีพืชที่แพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์บางชนิดที่วิวัฒนาการเพื่อลดการแข่งขันในการดึงดูดสัตว์กินผลไม้ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ดให้เข้ามากิน (Reamaekers *et al.*, 1980) โดยมีช่วงเวลาในการพัฒนาจากดอกไปเป็นผลสุกนานขึ้น และมีผลในช่วงที่ผลไม้ขาดแคลนคือปลายฤดูฝนจนถึงต้นฤดูร้อน แต่การแพร่กระจายเมล็ดในช่วงที่ปริมาณน้ำฝนน้อยนี้หากพัฒนาเป็นต้นกล้าจะมีโอกาสรอดต่ำ ดังนั้นผลไม้ที่มีผลสุกในช่วงฤดูแล้ง เช่น พิกุลนก และพลับดวง จึงจะต้องปรับรูปร่างและความทนทานของเมล็ด โดยมีเปลือกหุ้มเมล็ดที่แข็ง

กว่าพืชที่มีผลในช่วงเวลาอื่น เพื่อที่จะรักษาต้นอ่อนภายในเมล็ดให้พ้นช่วงฤดูแล้งและพร้อมจะออกในฤดูฝนถัดไป (จากการสังเกตแต่ไม่ได้วัดความแข็งโดยตรง)

ในการศึกษาค้างนี้พบว่าระยะเวลาในการพัฒนาจากดอกเป็นผลสุกในพื้นที่ที่มีความแปรผันในช่วงกว้าง ส่งผลให้มีช่วงเวลาที่ให้ผลสุกเป็นระยะเวลายาวนาน ซึ่งน่าจะเป็นผลมาจากการคัดเลือกโดยปัจจัยทางชีวภาพเพื่อลดการแข่งขันในการดึงดูดสัตว์กินผลไม้ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ดให้เข้ามากินได้เป็นระยะเวลานานขึ้นและเพิ่มความสำเร็จในการขยายพันธุ์ของพืชให้สูงขึ้นได้

4.3.4 ความชุกชุมของผลไม้ในพื้นที่ศึกษา

พรรณไม้ในพื้นที่ศึกษาจะกระจายให้ผลสุกไม่สม่ำเสมอตลอดปี เช่นเดียวกับการศึกษาในพื้นที่อื่น (Leck, 1972; Howe and Smallwood, 1982; Elliott *et al.*, 1993; Griz and Machado, 2001) โดยช่วงต้นฤดูฝนตั้งแต่เดือนพฤษภาคม – กันยายนเป็นช่วงที่มีผลไม้มากที่สุดในแต่ละเดือนมีผลไม้มากตั้งแต่ 5 ชนิดขึ้นไป ส่วนเดือนธันวาคม-กุมภาพันธ์เป็นช่วงที่ผลไม้น้อยโดยในแต่ละเดือนมีผลไม้มาก 1-2 ชนิด ทั้งนี้ไม่รวมต้นไทร (*Ficus spp.*) ซึ่งเป็นต้นไม้ที่ไม่มีระยะเวลาในการมีผลสุกที่แน่นอน (Shanahan *et al.*, 2001)

ความชุกชุมของผลไม้ไม่มีผลต่อจำนวนชนิดสัตว์ที่เข้ามากินผลไม้ โดยจำนวนชนิดสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่เข้ามากินผลไม้ในทั้ง 2 ฤดูกาลมีจำนวนเท่ากัน ทั้งนี้เป็นเพราะสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่พบในการศึกษาค้างนี้เป็นสัตว์ที่อาศัยอยู่ประจำถิ่นและมีอาณาเขตแน่นอนตลอดปี ส่วนจำนวนชนิดนกที่เข้ามากินผลไม้พบว่าขึ้นกับชนิดผลไม้ที่สุก โดยนกจะเข้ามากินผลไม้เฉพาะเดือนที่มีผลไม้มากที่มีลักษณะ bird syndrome สุกเท่านั้น และหากมีผลไม้นอกฤดูจะมีนกเข้ามากินผลไม้หลายชนิดมากขึ้น ซึ่งนกเหล่านี้เป็นนกอพยพประจำถิ่น การศึกษาค้างนี้ไม่พบว่านกอพยพผ่าน (pass migration) แวะกินผลไม้ในพื้นที่ นกอพยพบางชนิดที่พบในพื้นที่ศึกษา เช่น นกเขนน้อยไซบีเรีย (*Luscinia cyane*) หากินแมลงเท่านั้น ซึ่งผลการศึกษาค้างนี้แตกต่างจากการศึกษาในพื้นที่อื่น ซึ่งพบว่าในช่วงที่มีผลไม้มากจะสอดคล้องกับช่วงเวลาที่นกอพยพผ่าน ซึ่งนกเหล่านี้จะเข้ามากินผลไม้ทำให้จำนวนชนิดของนกกินผลไม้เพิ่มมากขึ้นในเวลาที่มีผลไม้มาก (Herrera, 1982, Elliott *et al.*, 1993; Noma and Yumoto, 1997) การศึกษาค้างนี้พบว่าความชุกชุมของผลไม้จะส่งผลต่อการกินอาหารที่ซ้อนทับกัน ของสัตว์กินผลไม้ที่อาศัยอยู่ในพื้นที่เดียวกัน โดยในฤดูกาลที่ขาดแคลน (ธันวาคม- กุมภาพันธ์) สัตว์กินผลไม้จะกินอาหารที่ซ้อนทับกันมากขึ้น อย่างไรก็ตามในช่วงที่ผลไม้น้อยจะสอดคล้องกับช่วงที่ต้นไม้ผลิบ่ออ่อนมาก ดังนั้นสัตว์กินผลไม้บางชนิดอาจจะเปลี่ยนไปกินบ่ออ่อนในปริมาณที่มากขึ้น หรือกินแมลงและหนอนแมลงที่เข้ามาใช้ประโยชน์จากบ่ออ่อนมากขึ้น มีการศึกษาในชนะนี้มีขอชาวที่สถานีพัฒนาและส่งเสริมการอนุรักษ์สัตว์ป่าถ้ำน้ำ

ลวด จังหวัดแม่ฮ่องสอน และที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ พบว่าในเดือนพฤศจิกายน – กุมภาพันธ์ ซึ่งมีปริมาณผลไม้สุกน้อย ชะนีจะเปลี่ยนไปกิน ใบอ่อน และดอกไม้มากขึ้น (สุพัชรินทร์, 2544 ; Bartlett, 1999)

4.4 พฤติกรรมการกินผลไม้และบทบาทในการแพร่กระจายเมล็ด

ในการพิจารณาความสัมพันธ์ระหว่างพืชและสัตว์กินผลไม้ นั้น วิธีการที่สัตว์จะจัดการกับผลไม้ (fruit handling) จะมีผลโดยตรงต่อโอกาสการอยู่รอดของเมล็ด ผลไม้ชนิดเดียวกันที่ถูกกินโดยสัตว์หลายชนิด จะถูกปฏิบัติแตกต่างกันเมื่อถูกกินโดยสัตว์ต่างกลุ่ม ดังนั้นจึงจำเป็นอย่างยิ่งที่จะต้องพิจารณาถึงพฤติกรรมการเลือกกินอาหาร วิธีการกิน และผลกระทบที่มีต่อผลไม้ที่สัตว์กิน

4.4.1 สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม

(1) อันดับลิงและวานร (Order Primates)

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าสัตว์ในกลุ่มไพรเมทมีพฤติกรรมการกินผลไม้หลายแบบ ซึ่งส่งผลต่อเมล็ดแตกต่างกัน เช่นเดียวกับไพรเมทในพื้นที่อื่นๆ (Lambert and Garber, 1998; Gathua, 2000) ในกลุ่มไพรเมท ชะนีมีมือขา กินผลไม้มากชนิดที่สุด ค่างหงอกกินผลไม้ชนิดที่น้อยที่สุด เช่นเดียวกับการศึกษาที่มาเลเซีย (Aldrich-Blake, 1980) ซึ่งพบว่าชะนีมีมือขา กินผลไม้ 71% ของอาหารทั้งหมด ส่วนค่างหงอกกินผลไม้เพียง 23% ในขณะที่กินใบไม้และดอกไม้ถึง 76% ของอาหารทั้งหมด

ชะนีมือขาว (*Hylobates lar*) เป็นสัตว์ที่กินเมล็ดแล้วแพร่กระจายเมล็ดมากที่สุด เพราะมีกายวิภาคที่เอื้อต่อการเคลื่อนที่แบบห้อยโหน (brachiation) อยู่บนชั้นเรือนยอดของป่า (Preuschoft and Demes, 1984) สัตว์ส่วนอาหารที่ชะนีกินมีผลไม้เป็นหลัก และมีใบอ่อนเป็นส่วนน้อย (Aldrich-Blake, 1980) เพราะทางเดินอาหารของชะนีมือขาวไม่เหมาะกับการย่อยเส้นใยอาหาร (fibrous foods) และไม่สามารถทำลายสารพิษ (detoxification) ที่มีในใบไม้ซึ่งพืชสร้างไว้ป้องกันตัวเอง (Subramaniam, 1981) ซึ่งเป็นข้อได้เปรียบที่ทำให้เมล็ดผลไม้จะไม่ถูกทำลายเมื่อผ่านทางเดินอาหารของชะนี โดยทั่วไปแล้วผลไม้ที่ชะนีกินจะมีลักษณะเป็นผลนิ่มมีน้ำมาก และมีขนาดเล็ก (Kanwatanakid, 2000) โดยปกติชะนีจะกลืนเมล็ดและถ่ายออกมากับมูล ซึ่งกระจายทั่วพื้นที่อาศัยของชะนี หากเมล็ดใหญ่ๆ ไม่นำออกไปแต่จะถูกทิ้งไว้ใต้โคน (Whittington, 1990) ชะนีมือขาวจะอาศัยอยู่เป็นครอบครัวที่มีสมาชิก 2- 5 ตัว (Brockelman *et al*, 1998) ซึ่งเป็นครอบครัวขนาดเล็กจึงไม่พบการแย่งชิงอาหารภายในครอบครัว ทำให้ชะนีเป็นผู้แพร่กระจายเมล็ด

ที่สำคัญในพื้นที่ที่มันอาศัยอยู่ แต่ขณะนี้ไม่สามารถอาศัยอยู่ในพื้นที่ป่าที่ถูกรบกวนมาก (Corlett, 1998a)

ลิงแสม (*Macaca fascicularis*) และลิงเสน (*M. arctoides*) เป็นสัตว์กินผลไม้ที่สามารถกินผลไม้ได้เกือบทุกชนิดที่มีลักษณะเป็น primate syndrome (Corlett, 1998a) ลิงสามารถกินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่และเปลือกแข็งได้ แต่ในการศึกษาครั้งนี้ไม่พบว่าลิงกินผลไม้ที่มีขนาดเล็ก อาจเป็นเพราะการกินผลไม้ขนาดเล็กทำให้เสียเวลาและไม่คุ้มค่าพลังงาน (Corlett, 1998a) วิธีการกินผลไม้ของลิงคือ ลิงจะเก็บอาหารไว้ในกระพุ้งแก้ม และค่อยๆ ทายอยนำออกมากิน เช่นเดียวกับที่ Corlett (1998a) รายงานว่าอาหารที่ลิงอมไว้ในกระพุ้งแก้มจะถูกทายอยนำออกมากินแล้วบ้วนเมล็ดทิ้งตามรอยทางที่ลิงเคลื่อนที่ จึงเป็นการแพร่กระจายเมล็ดออกไปจากต้นแม่เช่นกัน การที่ลิงอาศัยเป็นฝูงขนาดใหญ่ ทำให้มีการแย่งกันเก็บผลไม้ และเก็บผลดิบมากัดและทิ้งผลไม้ทั้งผลโดยไม่ได้กินเป็นการทำลายเมล็ดบางส่วน เป็นเหตุให้ประสิทธิภาพของบทบาทในการแพร่กระจายเมล็ดโดยลิงต่ำกว่าชะนีมือขาวที่เก็บกินเฉพาะผลสุกเท่านั้น แต่จุดเด่นของลิงคือสามารถอาศัยอยู่ในพื้นที่ที่ถูกมนุษย์รบกวนเช่นป่าชั้นสอง หย่อมป่า หรือพื้นที่เปิดโล่งระหว่างหย่อมป่าได้ เพราะลิงสามารถกินอาหารได้หลากหลายชนิด และลิงอาจเป็นสัตว์กินผลไม้ชนิดสุดท้ายที่สามารถเคลื่อนย้ายเมล็ดพืชที่มีขนาดใหญ่ภายในพื้นที่นั้น และมีบทบาทสำคัญในการช่วยการฟื้นตัวของป่า (Corlett, 1998a)

ส่วนค้างคองอก (*Presbytis cristata*) จะชอบกินใบไม้หรือเมล็ดมากกว่ากินผลไม้ เช่นเดียวกับผลการศึกษาของ Aldrich-Blake (1980) ทั้งนี้เพราะหากกินผลไม้ที่มีน้ำตาลโมเลกุลเดี่ยวสูงจะทำให้เกิดการแปรปรวนในทางเดินอาหารที่ซับซ้อนของค้าง ซึ่งเป็นผลจากการปรับตัวเพื่อกินใบไม้ มากกว่าผลไม้ (Corlett, 1998a) ดังนั้นค้างคองอกจึงกินผลไม้ดิบโดยกัดเนื้อทิ้งและกินเฉพาะเมล็ดเท่านั้น ค้างจึงจัดเป็นสัตว์กินผลไม้ที่ทำลายเมล็ด

(2) อันดับสัตว์ผู้ล่า (Order Carnivora)

ในการศึกษาครั้งนี้พบสัตว์ในอันดับสัตว์กินเนื้อที่กินผลไม้เพียงกลุ่มเดียว คือ อีเห็น (palm-civet) โดยอีเห็นเป็นสัตว์กินผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ด อีเห็นกินผลไม้ในสัดส่วนที่มากที่สุดเมื่อเทียบกับสัตว์กินเนื้ออื่นๆ (Corlett, 1998a and Vaughan, 1972) ทั้งนี้เนื่องจากฟันของอีเห็นมีความจำเพาะในการกินเนื้อน้อยกว่าสัตว์ในสกุลอื่น เนื่องจากส่วนยอดของฟันกรามมีลักษณะกลมมนมากกว่า (Lekagul and McNeely, 1988) โดยปกติอีเห็นเป็นสัตว์ที่ออกหากินในเวลากลางคืน (Lekagul and McNeely, 1988) จึงไม่ค่อยพบเห็นตัวโดยตรงในขณะที่กินผลไม้ อย่าง

ไรท์ตามในการศึกษาครั้งนี้พบอีเห็นหน้าขาวออกมาหากินในเวลากลางวันด้วย อีเห็นสามารถปีนต้นไม้และเดินบนกิ่งไม้เล็กๆ ได้อย่างคล่องแคล่วจึงสามารถกินผลไม้บนต้นไม้โดยไม่ต้องรอให้หล่น และเนื่องจากมีปากอ้าสุดที่กว้าง อีเห็นจึงสามารถกลืนผลไม้เข้าไปเป็นส่วนใหญ่ (Corlett, 1998a) อีเห็นใช้ขาหน้าในการเขี่ยผลไม้จากปลายกิ่งมาใกล้ปาก แต่ไม่สามารถจับและถือผลไม้มากัดกินได้ ดังนั้นจึงไม่พบร่องรอยการกินผลไม้ขนาดใหญ่ เช่นกระท้อน อีเห็นมีเขตการแพร่กระจายที่กว้างจึงสามารถนำเมล็ดไปถ่ายไว้ไกลจากต้นแม่ บ่อยครั้งพบว่ามันไปถ่ายไว้ในพื้นที่เปิดโล่งภายในป่า ทำให้เมล็ดมีโอกาสงอกมากขึ้น อีเห็นจึงเป็นสัตว์กินผลไม้ที่สำคัญซึ่งช่วยเร่งการฟื้นตัวของป่า (หน่วยวิจัยการฟื้นฟูป่า, 2543) ชะมดและอีเห็นหลายชนิดที่สามารถทนต่อการรบกวนของมนุษย์แม้ว่าจะสามารถทนอยู่ในพื้นที่ที่ถูกทำลายบางส่วนได้ แต่ส่วนใหญ่ทุกชนิดจะถูกล่าจนหายไปจากพื้นที่ (Corlett, 1998a)

(3) อันดับสัตว์ฟันแทะ (Order Rodentia)

จากกระรอก 3 ชนิด ที่พบในพื้นที่ศึกษา คือ หนูกระรอกสีดำน้ (Ratufa bicolor) กระรอกข้างลายทองแดง (*Callosciurus notatus*) และกระรอกปลายหางดำ (*C. caniceps*) พบว่ากระรอกข้างลายทองแดงและกระรอกปลายหางดำกินผลไม้มากชนิดที่สุด เพราะลักษณะกายวิภาคเหมาะสมในการกินผลไม้ คือ ตัวเล็กเคลื่อนที่ไต่ไปตามกิ่งไม้ได้อย่างสะดวก ขาสั้น (ไม่เกินสองเท่าของความยาวเท้า) มีเล็บโค้งยาว และหางยาว (Lekagul and McNeely, 1988 และโรเบิร์ต, 2543) ทำให้สามารถเกาะกิ่งไม้พุงตัวได้ดีแม้จะต้องห้อยหัวลงไต่กิ่งเพื่อใช้เท้าคู่หน้าบิดผลไม้มากิน เท้าคู่หน้าสามารถจับผลไม้ได้ดีแม้ผลไม้มีขนาดใหญ่ ฟันคู่หน้าที่คมเหมือนสิ่ว (Vaughan, 1972) สามารถปอกเปลือกผลไม้ต่างๆได้ นอกจากนั้นประชากรกระรอกยังมีความหนาแน่นในพื้นที่มาก จึงมีโอกาสพบเจอในขณะที่กำลังกินผลไม้ได้บ่อยครั้ง อย่างไรก็ตามพฤติกรรมการกินผลไม้ของกระรอกทั้ง 3 ชนิด ให้ผลในทางที่จะทำลายเมล็ด โดยไม่ช่วยในการแพร่กระจายเมล็ดเลย ในเขตอบอุ่นสัตว์ฟันแทะหลายชนิดอาจมีบทบาทแพร่กระจายเมล็ด โดยนำเมล็ดขนาดใหญ่ไปฝังเพื่อเก็บไว้เป็นอาหารสะสมแต่ไม่ได้กลับไปกิน เช่น Chipmunks (*Tamias striatus*) และ Douglas squirrel (*Tamiasciurus douglasi*) (Price and Jenkins, 1986) ส่วนใน Oriental Region ยังไม่มีรายงานว่ากระรอกแพร่กระจายเมล็ด (Corlett, 1998a) พฤติกรรมการกินอาหารของกระรอกอาจทำลายเมล็ดได้หลายวิธี ได้แก่ การกินผลไม้ดิบซึ่งเมล็ดยังไม่พัฒนาเต็มที่ (Gathua, 2000) กินเฉพาะส่วนเนื้อผลไม้สุกและทิ้งเมล็ดไว้ได้โคน และกัดกินทำลายเมล็ดโดยตรง (Kitamura, 2004) เนื่องจากทางเดินอาหารของกระรอกสั้น มีขนาดเล็ก และสามารถทำลายสาร

พืชที่พืชสร้างขึ้นได้ (Payne, 1980) กระจอกอาจกลืนเมล็ดผลไม้บางชนิดที่มีขนาดเล็กมากได้ เช่น เมล็ดไทร แต่เมื่อถ่ายมูลออกมาพบว่าทำให้อัตราการงอกของเมล็ดลดลง (Shanahan *et al.*, 2001)

(4) อันดับกระแต (Order Scandentia)

โดยปกติแล้วกระแตจัดเป็นสัตว์กินแมลง แต่มีรายงานว่ากระแตสามารถกินอาหารได้หลากหลาย ทั้งแมลง สัตว์มีกระดูกสันหลังขนาดเล็กและ ผลไม้ (Lekagul and McNeely, 1988; Emmons *et al.*, 1991; Shanahan *et al.*, 2001) อย่างไรก็ตาม Corlett (1998a) เสนอว่าลักษณะสัณฐานของกระแตไม่เหมาะสมต่อการกินผลไม้ ดังนั้นมันจึงสามารถกินได้เฉพาะส่วนที่นุ่มๆ ของผลไม้เท่านั้น ในการกินผลไม้ของกระแตจะมีกระบวนการในปากคล้ายกับค้างคาวกินผลไม้ นั่นคือ กระแตจะสามารถกลืนได้เฉพาะส่วนที่เป็นของเหลวหรือเนื้อนุ่มๆเท่านั้น ส่วนผิวเส้นใยเหนียวๆ และเมล็ดจะถูกบ้วนออกมาเป็นก้อนแน่นๆ (wads) กระแตใช้เวลาส่งผ่านอาหารไปตามทางเดินอาหารใช้เวลารวดเร็วมาก ประมาณ 20-57 นาที ผลไม้ที่มีรายงานว่าเป็นอาหารของกระแตได้แก่ ผลไทร อย่างไรก็ตามคาดว่ากระแตน่าจะมึบพบาพในการแพร่กระจายเมล็ดให้กับผลไม้ที่มีขนาดเล็ก เนื้อนุ่ม เช่น ผลไม้ที่เป็น bird fruits ส่วนใหญ่กระแตสามารถอยู่ในพื้นที่ที่มีการรบกวนโดยมนุษย์ได้ โดยในพื้นที่ที่ถูกรบกวนมาก หรือห้อยมป่า ยังมีประชากรกระแตที่มีความหนาแน่นสูง มีรายงานว่ากระแตเป็นสัตว์ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ด ให้กับผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ ที่มีเมล็ดเล็กจำนวนมากอยู่ในเนื้อที่ไขมันสูง (Corlett, 1998a)

4.4.2 นก

นกกินผลไม้เป็นตัวแพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญในป่า โดยในการพินฟูป่าจะปลูกลงไม้ที่ ให้ผลดีดังคุณนกเข้ามากินและช่วยแพร่กระจายเมล็ด (หน่วยวิจัยการพินฟูป่า, 2543) จุดเด่นที่ช่วยในการแพร่กระจายเมล็ดของนกคือนกสามารถบินได้ไกลๆ จึงสามารถบินหากินในพื้นที่กว้าง และมีผลไม้กระจายอยู่ห่างๆ คนละห้อยมป่าได้ แต่นกไม่มีมือจับผลไม้ และไม่มีฟันช่วยในการปอกเปลือกดังนั้นจึงพบว่านกสามารถกินได้เฉพาะผลไม้ที่มีขนาดเล็กและเปลือกบางเท่านั้น พรรณไม้ที่ปรากฏเป็นอาหารของนกจึงมีจำนวนน้อย การศึกษาของ Carlo และคณะ (2003) พบว่าในป่าที่ Puerto Rican พรรณไม้ที่ปรากฏเป็นพืชอาหารของนกมีเป็นจำนวนน้อยเมื่อเทียบกับพรรณไม้ที่ให้ผลแบบผลสดทั้งหมด

(1) อันดับนกเขา (Order Columbiformes)

วงศ์นกเขา (Family Columbidae)

กลุ่มนกเขาและนกพิราบเป็นนกกินผลไม้ หรือกินเมล็ด นกส่วนใหญ่ใน family นี้ จะมี goring gizzard สำหรับบดย่อยเมล็ด นอกจากนี้ยังมีทางเดินอาหารที่ยาวและแคบ โดยนกในสกุล *Treron* จะกินผลไม้แบบผลสดเป็นส่วนใหญ่ แต่จะมีบทบาทเป็นผู้ทำลายเมล็ด ทั้งนี้เพราะมีผู้พบว่าเมล็ดไทรที่มันกินลงไปจะถูกบดอย่างละเอียด นกในสกุล *Treron* บางชนิดจะกินผลไม้หลากหลายชนิด โดยชะตากรรมของเมล็ดพืชแต่ละชนิดจะแตกต่างกันไป (Corlett, 1988a) แต่ยังไม่มีการศึกษาพฤติกรรมการกินอาหารในนกเขาเปล้าธรรมดา

(2) อันดับนกคัคคู (Order Cuculiformes)

วงศ์นกคัคคู (Family Cuculidae)

ในการศึกษาครั้งนี้พบนกบั้งรอกหลายครั้งซึ่งส่วนใหญ่กำลังหากินแมลงในพุ่มไม้ และพบว่านกบั้งรอกปากแดงและบั้งรอกเขียวปากแดงกินผลไม้ 3 ชนิด คือ *Aidia wallichiana* มะเฒ่า และไทรย้อยใบแหลม มีรายงานว่านกในวงศ์คัคคูกินผลไม้ แต่ผลไม้จะไม่ใช่อาหารหลัก ส่วนการศึกษาในสกุลนกบั้งรอกพบว่า Blue-faced Malkoha (*Phaenicophaeus viridirostris*) จะกินผลไม้เป็นอาหารหลัก (Corlett, 1998a) แต่ยังไม่มียางานพฤติกรรมการกินผลไม้ในนกบั้งรอกปากแดง และบั้งรอกเขียวปากแดงซึ่งพบพฤติกรรมการกินผลไม้ในการศึกษาครั้งนี้

(3) อันดับนกโพระดก (Order Piciformes)

วงศ์นกโพระดก (Family Megalaimidae)

นกโพระดกเป็นนกที่กินผลไม้มากที่สุด โดยพบนกโพระดกคางแดงและนกจอกป่าหัวโตบ่อยที่สุดในพื้นที่ นกโพระดกกินผลไม้ได้หลากหลายเพราะมีขนาดลำตัวโตและปากอ้าสุดกว้างกว่า นกชนิดอื่นในพื้นที่ศึกษา นกโพระดกเป็นกลุ่มนกกินผลไม้ที่สำคัญในภูมิภาคฝั่งตะวันตกของเส้นวอลเลส (Wallace's line) เป็นนกที่กินผลไม้เป็นส่วนใหญ่และช่วยแพร่กระจายเมล็ด แม้ว่านกโพระดกเป็นกลุ่มนกป่า แต่มีบางชนิดที่สามารถทนอยู่ในหย่อมป่า และป่าที่ถูกรบกวนได้มากกว่านกกินผลไม้ชนิดอื่น (Corlett, 1998a)

(4) อันดับนกเกาะคอน (Order Passeriformes)

วงศ์นกปรอด (Family Pycnonotidae)

นกปรอดเป็นนกกินผลไม้ที่พบเห็นตัวบ่อยที่สุดในพื้นที่ศึกษา โดยเฉพาะนกปรอดโองท้องสีน้ำตาล และนกปรอดเหลืองหัวจุก แต่นกปรอดมีบทบาทในการแพร่กระจายเมล็ดน้อยกว่านกโพระดกเพราะเลือกกินผลไม้ที่มีขนาดเมล็ดเล็กกว่า อย่างไรก็ตามเคยมีการศึกษาในป่าละเมาะที่ฮ่องกง พบว่านกปรอดเป็นกลุ่มนกที่สามารถแพร่กระจายเมล็ดมากที่สุด (Corlett, 1998b) สัดส่วนผลไม้ในอาหารทั้งหมดแตกต่างกันไปตามชนิดของนกปรอด นกปรอดที่อาศัยอยู่ในป่าจะเป็นสัตว์กินผลไม้ที่สำคัญโดยเฉพาะผลไม้ที่มีขนาดเล็ก ที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่กลุ่มนกปรอดจะกินผลไม้ที่มีขนาดเมล็ดเล็กกว่าสัตว์ในกลุ่มอื่น (Kitamura *et al.*, 2002) ส่วนใหญ่นกปรอดจะกินผลไทร และผลไม้อื่น ๆ ที่มีปริมาณน้ำตาลสูง นกปรอดป่าบางชนิดสามารถทนอยู่ในพื้นที่ป่าที่ถูกรบกวนได้ และมีนกปรอดบางชนิดที่สามารถอยู่ในเมืองร่วมกับมนุษย์ นกปรอดเป็นกลุ่มนกกินผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญในภูมิภาค Oriental โดยเฉพาะพื้นที่แหล่งอาศัยที่ถูกเปลี่ยนแปลงโดยมนุษย์ (Corlett, 1998a) อย่างไรก็ตามนกปรอดบางชนิดได้รับความนิยมเลี้ยงเป็นสัตว์เลี้ยงในกรง จนทำให้หายไปจากพื้นที่ในธรรมชาติ ดังเช่นในกรณีของนกปรอดหัวโขน (*Pycnonotus jocosus*) ซึ่งเป็นสัตว์กินผลไม้ ที่จัดเป็นนกประจำถิ่นที่พบบ่อยและปริมาณมากทั่วประเทศไทย (Lekagul and Round, 1991; โอบาส, 2544) แต่ปัจจุบันไม่มีรายงานการพบชนิดนี้ในพื้นที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโตนาซ้าง (นุชจะรินทร์, 2541; นิกรและนุชจะรินทร์, 2543; นุชจะรินทร์, 2545) ซึ่งน่าจะส่งผลให้ผลไม้ที่มีเมล็ดขนาดเล็กซึ่งไม่สามารถดึงดูดสัตว์กินผลไม้ขนาดใหญ่ให้แพร่กระจายเมล็ด เช่น *Aidia wallichiana* ประสบความสำเร็จในการแพร่กระจายเมล็ดลดลง

วงศ์นกกาฝาก (Family Dicacidae)

นกกาฝากเป็นนกขนาดเล็กมีลักษณะปากเรียวยาวเล็กซึ่งแสดงถึงการปรับตัวเพื่อกินอาหารจากดอกไม้ (กำพล, 2539) แต่นกกาฝากก็ยังคงกินอาหารได้หลากหลาย ทั้งผลไม้ สัตว์ไม่กระดูกสันหลัง และน้ำหวาน (Corlett, 1998a) ในการศึกษาครั้งนี้พบนกกาฝากเข้ามากินผลไทรเท่านั้น ได้แก่ นกกาฝากปากหนา กาฝากกันเหลือง และกาฝากอกสีเลือดหมู Corlett (1998a) รายงานว่านกกาฝากและนกกินปลีบางชนิดกินผลไม้ในสัดส่วนที่มากโดยเฉพาะผลไทร นกกาฝากบางชนิดมีความจำเพาะเจาะจงกับผลกาฝาก และเป็นตัวแพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญให้กับพืชชนิดนี้ การที่นกกลุ่มนี้มี gizzard ที่ลดรูปไปแล้ว และมีทางเดินอาหารที่สั้นเป็นผลให้สามารถแพร่กระจายเมล็ดให้ผลไม้ที่มีขนาดเล็กได้อย่างมีประสิทธิภาพ นอกจากนั้นยังมีรายงานว่านกกาฝากปากหนา (*Dicaeum agile*) สามารถกินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ได้ แต่ต้องเป็นผลไม้ที่ไม่มีเปลือกและ

เนื้อนุ่ม เช่นผลไทร โดยนกกาฝากจะใช้จะงอยปากจิกกิน (Brockelman, 1982) หากเมล็ดมีขนาดใหญ่ นกกาฝากอาจจิกกินผลไม้เฉพาะส่วนเนื้อเท่านั้นไม่ได้กลืนเมล็ดลงไป (Corlett, 1998a)

วงศ์นกกินป्ली (Family Nectariniidae)

Corlett (1998a) กล่าวว่านกกินป्लीส่วนใหญ่จะกินน้ำหวานเป็นอาหาร เนื่องจากมีลักษณะปากเรียวเล็ก ซึ่งแสดงถึงการปรับตัวให้เหมาะสมกับการกินน้ำหวาน แต่มีรายงานว่านกกินป्लीบางชนิดเข้ามากินผลไม้ โดยในการศึกษาครั้งนี้พบเพียง 2 ชนิดคือ นกกินป्लीแก้มสีทับทิม และ นกกินป्लीท้ายทอยสีน้ำเงิน เข้ามากินผลจากต้นไทรเท่านั้น โดยมีวิธีการกินคล้ายกับนกกาฝาก แต่จะเข้ามาเป็นครั้งคราวเท่านั้น

วงศ์นกเขียวก้านตอง (Family Chloropseidae)

อาหารของนกเขียวก้านตองมีทั้งผลไม้ น้ำหวานดอกไม้ แมลง แมงมุมและหนอน (โอบาส, 2544) ในการศึกษาครั้งนี้พบว่านกเขียวก้านตอง กินผลไม้ 2 ชนิด ได้แก่ *Aidia wallichiana* และ *Ficus* sp.1 ในภูมิภาค Oriental นกเขียวก้านตองจะกินอาหารที่หลากหลายรวมทั้งผลไม้โดยเฉพาะผลไทร แต่มีรายงานไม่มากนัก (Corlett, 1998a)

4.5 ความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะของผลไม้และพฤติกรรมการกินผลไม้

4.5.1 ความยาวนานของช่วงเวลาให้ผลสุกของต้นไม้แต่ละต้นและความสัมพันธ์กับจำนวนชนิดสัตว์กินผลไม้

การศึกษานี้พบว่าความยาวนานของช่วงเวลาให้ผลสุกแบ่งเป็น 2 กลุ่ม คือ สุกไทร (*Ficus* spp.) ให้ผลสุกเป็นจำนวนมากในระยะสั้นๆ ประมาณ 1 สัปดาห์ จะมีสัตว์กินผลไม้ทั้งสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม และนกที่เข้ามากิน ในขณะที่ต้นไม้ชนิดอื่น แต่ละต้นจะทยอยให้ผลสุกเป็นเวลานานไม่ต่ำกว่า 4 สัปดาห์ จะมีสัตว์กินผลไม้เข้ามากินและแพร่กระจายเมล็ดเพียงน้อยชนิดเท่านั้น โดยอาจเป็นเฉพาะกลุ่มสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม หรือนกเท่านั้น (รูปที่ 25, 26 และตารางภาคผนวกที่ 4)

(1) พรรณไม้ที่ให้ผลสุกในระยะเวลานั้นๆ

สาเหตุที่ผลไทรในต้นเดียวกันสุกพร้อมเพรียงกันทั้งหมด และมีระยะเวลาที่สุกอยู่บนต้นเพียงสั้นๆ เป็นผลจากระยะเวลาในการพัฒนาจากดอกเป็นผลสุกของไทรที่ค่อนข้างคงที่ โดยจะสัมพันธ์กับระยะในการพัฒนาในวงจรชีวิตของต่อไทร (fig wasps) ซึ่งเป็นสัตว์ผสมเกสรที่

วิวัฒนาการร่วมกันมา (Shanahan *et al.*, 2001) อย่างไรก็ตามปัจจัยคัดเลือกจากความสำเร็จในการแพร่กระจายเมล็ดก็มีผลต่อที่พลักษณ์ของพืชในสกุลไทรด้วยเช่นกัน (Milton *et al.*, 1982) การที่ไทรมีผลสุกพร้อมเพรียงกันนี้จะดึงดูดสัตว์กินผลไม้ให้เข้ามาใช้ประโยชน์พร้อมกันเป็นจำนวนมาก เพราะผลไทรมีสีส้มที่สามารถดึงดูดทั้งสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมและนก ผลไทรไม่มีเปลือกที่เป็นอุปสรรคในการกินของนก ขนาดผลไม่เล็กจนเกินไปทำให้สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมสามารถเข้ามากิน โดยได้รับประโยชน์จากการกินแต่ละครั้งอย่างคุ้มค่า ในขณะที่มีเมล็ดขนาดเล็กมากทำให้สัตว์ทุกชนิดสามารถกินได้อย่างสะดวก และผลไทรยังเป็นแหล่งอาหารที่มีแคลเซียมและโปรตีนสูงจากต่อไทรตัวผู้และตัวอ่อนที่พัฒนาไม่สมบูรณ์ซึ่งอาศัยอยู่ในผลสุก (Shanahan *et al.*, 2001) แม้มีรายงานว่าผลไทรมีคาร์โบไฮเดรตและไขมันต่ำ นอกจากนั้นยังมีเส้นใยมากเมื่อเทียบกับผลไม้ชนิดอื่นๆ (Shanahan *et al.*, 2001) ซึ่งเป็นลักษณะของผลไม้ที่มีการลงทุนในการแพร่กระจายเมล็ดต่ำ และระบบการแพร่กระจายเมล็ดแบบทั่วไป (the generalized dispersal system) คือดึงดูดสัตว์กินผลไม้ทั่วไปไม่จำเพาะกับกลุ่มใดกลุ่มหนึ่ง (Howe and Estabrook, 1977; Fleming, 1979; Howe and Smallwood, 1982; Milton *et al.*, 1982; Howe, 1993) การที่มีสัตว์หลากหลายชนิดเข้ามากินผลไทรมีผลดีที่ช่วยนำเมล็ดออกไปจากต้นแม่ อย่างไรก็ตามการแพร่กระจายเมล็ดโดยไม่เลือกกลุ่มสัตว์ที่จำเพาะนี้มีข้อด้อยคือ แม้ว่าสัตว์ที่เข้ามากินจะนำเมล็ดออกไปจากต้นแม่ แต่ทำให้ประสิทธิภาพในการออกของเมล็ดต่ำ (Howe, 1980; Howe and Smallwood, 1982 and Kitamura *et al.*, 2004b) โดยสัตว์บางชนิดเข้ามากินผลไทรแล้วย่อยทำลายเมล็ดเมื่อผ่านทางเดินอาหารเช่น นกเขาเปล้า และกระรอก นอกจากนั้น *Ficus sp.1* ซึ่งมีลักษณะเป็นไทรพัน (Strangler fig) เมล็ดต้องการไปตกบนกิ่งของต้นไม้อื่นเพื่อจะงอกเป็นกาฝากในระยะเริ่มต้นของการพัฒนาเป็นต้นใหม่ (Shanahan *et al.*, 2001) แต่วิธีการถ่ายมูลของชะนีมือขาว และอีเห็นมักทำให้มูลตกลงบนพื้นดินมากกว่า จึงทำให้ประสิทธิภาพในการแพร่กระจายเมล็ดของไทรประเภทนี้ลดลง นอกจากนั้นยังพบว่า *Ficus sp.1* และไทรย่อยใบแหลมซึ่งอยู่ห่างกันประมาณ 100 เมตรมีเวลาที่ผลสุกซ้อนทับกันถึง 4 วันจากวันที่มีผลสุกทั้งหมด 5 วัน ซึ่งทำให้เกิดการแข่งขันกันในการดึงดูดสัตว์กินผลไม้ให้เข้ามากิน ทำให้ประสิทธิภาพในการแพร่กระจายเมล็ดในผลไม้ที่ขึ้นอยู่ใกล้กันและให้ผลสุกพร้อมกันลดลง (Manasse and Howe, 1983) โดยพบว่าชะนีมือขาว อีเห็น และพญากระรอก ซึ่งเป็นสัตว์ที่มีความหนาแน่นต่ำในพื้นที่เข้าไปกินผลจากไทรย่อยใบแหลมเท่านั้น อย่างไรก็ตามต้นไทรในพื้นที่ที่มีความหนาแน่นต่ำมาก ต้นไทรชนิดเดียวกันมักจะขึ้นอยู่ห่างไกลกัน และไม่ได้ให้ผลสุกพร้อมกัน แต่จะผลัดเปลี่ยนให้ผลสุกต่อเนื่องตลอดปี โดยสัมพันธ์กับวงจรชีวิตของต่อไทรซึ่งมีอายุสั้น (Shanahan *et al.*, 2001) จึงทำให้ลดผลกระทบจากการแข่งขันนี้ได้มาก

(2) พรรณไม้ที่ทยอยให้ผลสุกสม่ำเสมอเป็นเวลานาน

พรรณไม้ชนิดอื่นจะทยอยให้ผลสุกสม่ำเสมอเป็นเวลานาน จัดเป็นพรรณพืชที่มีการลงทุนสูง มักจะมีเมล็ดที่มีขนาดใหญ่ มีสารอาหารสูง เป็นระบบการแพร่กระจายเมล็ดแบบเจาะจง (the specialized dispersal system) เป็นผลจากการคัดเลือกโดยสัตว์กินผลไม้ที่จำเพาะเจาะจงกับแหล่งอาหาร ซึ่งมีเพียงไม่กี่ชนิด แต่สามารถแพร่กระจายเมล็ดได้อย่างมีประสิทธิภาพ (Howe and Estabrook, 1977 ; Howe and Smallwood, 1982; Howe, 1993) ดังนั้นจึงมีความหลากหลายของชนิดสัตว์ที่เข้ามากินและแพร่กระจายเมล็ดน้อยชนิด โดยคอแลน (*X. intermedium*) ซึ่งเมล็ดมีขนาดใหญ่และเปลือกหนาจะแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเท่านั้น หันช้าง (*K. laurina*) และลูกหว่าน ซึ่งเมล็ดมีขนาดใหญ่แต่เปลือกบาง หรือเปลือกแตก้าออกเป็นอาหารของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมและนกที่มีปากกว้าง แม้ว่าในการศึกษาครั้งนี้ไม่พบนกแพร่กระจายเมล็ดให้หันช้างโดยตรง แต่มีรายงานว่าหันช้างเป็นอาหารนกเงือกซึ่งช่วยแพร่กระจายเมล็ด (Poonswad *et al.*, 1998) ส่วน *Aidia wallichiana* ซึ่งมีขนาดผลและเมล็ดเล็กมาก มีเฉพาะนกเท่านั้นที่แพร่กระจายเมล็ด อย่างไรก็ตามผลไม้ทุกชนิดในพื้นที่ศึกษาได้รับผลกระทบจากสัตว์กินผลไม้แบบไม่เลือกผลไม้ (opportunistic feeders) และมีบทบาททำลายเมล็ด ซึ่งได้แก่ กระรอกทั้ง 3 ชนิด ทำให้ประสิทธิภาพในการแพร่กระจายเมล็ดต่ำลง (Howe, 1979)

(3) ต้นไทร (*Ficus spp.*) เป็น Key stone species สำหรับสัตว์กินผลไม้หรือไม่

การศึกษาค้นคว้าพบว่าต้นไทรเป็นแหล่งอาหารที่ดึงดูดสัตว์กินผลไม้ให้เข้ามากินพร้อมกันเป็นจำนวนมาก เช่นเดียวกับการศึกษาในพื้นที่อื่นพบว่า ไทร (*Ficus spp.*) เป็นต้นไม้ที่ดึงดูดสัตว์กินผลไม้ได้มากที่สุด ต้นไทรที่เคยมีการศึกษาทั่วโลก 260 ชนิด เป็นแหล่งอาหารของนก 990 ชนิด และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม 284 ชนิด (Shanahan *et al.*, 2001) ในการศึกษาครั้งนี้มีไทรย่อยไปแหลม ซึ่งเป็นไทรชนิดที่มีสัตว์กินผลไม้เข้ามากินมากที่สุด 10 อันดับแรกของโลก มีการกระจายทั่วทั้งภูมิภาค Indo-Malayan, Australo-Papuan และ Neotropic มีรายงานสัตว์กินผลไม้เข้ามากินทุกภูมิภาครวม 84 ชนิด (Shanahan *et al.*, 2001) จากการศึกษาส่วนใหญ่จัดให้พันธุ์ไม้ในสกุลนี้เป็นแหล่งอาหารสำคัญของสัตว์หรือเป็น Key stone species (Brockelman, 1982; McClure, 1966; สุพัชรินทร์, 2544; Shanahan *et al.*, 2001) และดึงดูดสัตว์เป็นจำนวนมากในช่วงที่ผลไม้ขาดแคลน (Milton *et al.*, 1982) ซึ่งขัดแย้งกับการศึกษาที่กาบอง ทวีปแอฟริกา ที่พบว่าลิงและนกขนาดใหญ่จะพึ่งพาอาหารจากผลไม้ที่ผลิตผลไม้ออกมาอย่างสม่ำเสมอตลอดช่วงที่ขาดแคลน มากกว่าไทรที่มีความหนาแน่นต่ำและกระจายกันอยู่ห่างๆ เขาเสนอว่าไทรน่าจะเป็นอาหาร

หลักของสัตว์ที่มีการแพร่กระจายกว้าง เช่น ค้างคาวกินผลไม้ (Gautier-Hion and Michaloud, 1989) การศึกษาครั้งนี้พบว่าต้นไทรมีผลผลิตที่ดึงดูดสัตว์กินผลไม้เป็นจำนวนมากในฤดูกาลที่อาหารขาดแคลน แต่จากช่วงเวลาอาหารขาดแคลนทั้งหมด 3 เดือน ต้นไทรมีระยะเวลาให้ผลเพียง 1 สัปดาห์ ซึ่งเป็นเวลาที่สั้นมากเมื่อเทียบกับพิกุลนิก และพลับดวงซึ่งเป็นผลไม้ที่ให้ผลสุกอย่างสม่ำเสมอเป็นตลอดระยะเวลาที่ผลไม้อื่นขาดแคลน ดังนั้นสัตว์กินผลไม้ที่เป็นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม จึงได้พึ่งพาอาหารจากต้นพิกุลนิกและพลับดวงมากกว่าต้นไทร

4.5.2 ความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะของผลไม้ และพฤติกรรมการกินผลไม้

จากผลการศึกษาพบว่าความกว้างของผลไม้ สีสันในขณะที่ยังผลสุก และความหนาของเปลือก มีผลต่อการเลือกกินของของนกแต่ไม่มีผลต่อการเลือกกินของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ส่วนความกว้างของเมล็ดจะส่งผลต่อความสามารถในการกลืน หรือนำพามะล็ดออกไปจากต้นแม่ (รูปที่ 30- 32 และตารางที่ 9- 12)

(1) ความกว้างของผลไม้

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเลือกกินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ แม้ว่าจากการทดสอบทางสถิติ ถึงเป็นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดเดียวที่เลือกกินผลไม้ใหญ่กว่าที่มีในธรรมชาติอย่างมีนัยสำคัญ แต่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่นก็ไม่เลือกกินผลไม้ที่มีขนาดเล็กมากเช่นกัน อาจเป็นเพราะได้พลังงานน้อยไม่คุ้มค่าตามสมมุติฐานในการเลือกแหล่งอาหาร (Resource selection hypothesis) (Martin, 1985; Corlett, 1998a) ขนาดผลไม้ที่เล็กที่สุดที่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมกินคือ 10 มิลลิเมตร (ตารางที่ 9) ซึ่งใกล้เคียงกับขนาดที่ Janson (1983) ได้เสนอว่าขนาดผลไม้ที่จำเพาะกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมนั้น จะมีขนาดใหญ่กว่า 14 มิลลิเมตร

นกจะเลือกผลไม้ที่มีขนาดเล็ก โดยนกโพระดกซึ่งสามารถกินผลไม้ขนาดใหญ่ที่สุดจะเลือกกินผลไม้ขนาดความกว้างไม่เกิน 20 มิลลิเมตร (ตารางที่ 9) สาเหตุที่นกโพระดกสามารถกินผลไม้หลากหลายกว่าชนิดอื่นเพราะมีขนาดของปากอ้าสุดกว้างกว่า ซึ่งสอดคล้องกับผลการศึกษาของ Wheelwright (1985) ที่พบว่าขนาดปากอ้าสุดสัมพันธ์กับความสามารถในการเลือกกินผลขนาดใหญ่ แต่ไม่สัมพันธ์กับการเลือกกินผลไม้ขนาดเล็ก ดังนั้นนกที่มีปากอ้าสุดกว้างจะสามารถกินผลไม้ได้หลากหลายชนิดกว่านกที่มีปากอ้าสุดแคบ ส่งผลให้พรรณไม้ที่สร้างผลขนาดเล็กมีนกเข้ามากินมากกว่าผลไม้ที่มีขนาดใหญ่

Noma และ Yomoto (1997) พบว่านกที่มีปากอ้าสุดแคบจะกินผลไม้ที่มีขนาดเล็กกว่า 6 มิลลิเมตร ในขณะที่สัตว์ขนาดใหญ่เช่น ลิงญี่ปุ่น (*Macaca fuscata*) ที่เกาะยาคุชิม่าจะกิน

ผลไม้ทุกชนิดโดยไม่ปฏิเสธผลไม้ที่มีขนาดเล็ก ซึ่งแตกต่างจากการศึกษาครั้งนี้ที่พบว่านกกาฝากซึ่งปากอ้าสุดแคบสามารถกินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่กว่า 10 มิลลิเมตรได้ เช่นเดียวกับการศึกษาของ Brockelman (1982) ซึ่งพบว่านกกาฝากที่มีปากขนาดเล็กสามารถกินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ถึง 20 มิลลิเมตร แต่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในพื้นที่โตนาซาซึ่งมีปากอ้าสุดกว้างไม่กินผลไม้ขนาดเล็กกว่า 10 มิลลิเมตร ทั้งนี้อาจเป็นผลมาจากความหลากหลายของผลไม้ที่โตนาซาซึ่งมีมากกว่าที่เกาะยาปูซิมา ประเทศญี่ปุ่น จึงทำให้สัตว์ที่นี่มีโอกาสเลือกกินมากกว่า

ขนาดผลไม้ที่นกเลือกกินมีความแตกต่างจากขนาดที่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเลือกกิน แม้ว่าเมื่อทดสอบทางสถิติพบว่า ขนาดผลไม้ที่นกโพระดกเลือกกินไม่ต่างจากอีเห็น และขนาดที่นกทุกชนิดเลือกกินไม่แตกต่างจากค้างคองอก ทั้งนี้เป็นเพราะลักษณะกายวิภาคของนกโพระดกและอีเห็นที่ทำให้นกโพระดกสามารถกินผลไม้ขนาดใหญ่กว่านกชนิดอื่น และอีเห็นเลือกกินผลไม้ขนาดเล็กกว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่น (ดังคำอธิบายในหัวข้อการเลือกกินอาหารที่ซ้อนทับกัน) ส่วนการที่ค้างเลือกอาหารที่มีขนาดไม่แตกต่างจากนกทุกชนิดนั้นเป็นผลมาจากค้างกินผลไม้บ่อยมาก ทำให้จำนวนตัวอย่าง ($n=2$) ที่นำมาใช้มีค่าน้อยจนส่งผลกระทบต่อค่าความเชื่อมั่นทางสถิติ

(2) ความกว้างของเมลิ็ด

ความกว้างของเมลิ็ดไม่มีผลต่อการแพร่กระจายเมลิ็ดของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ชะนี ลิง และอีเห็นสามารถแพร่กระจายเมลิ็ดได้ทุกขนาดที่กิน ส่วนค้างและกระรอกทุกชนิดไม่แพร่กระจายเมลิ็ดเลยไม่ว่ามีขนาดเท่าใดก็ตาม เนื่องจากมีพฤติกรรมการกินอาหารที่ทำลายเมลิ็ด (ดังได้อธิบายแล้วในเรื่องพฤติกรรมสัตว์) เช่นเดียวกับ Black and White Colobus (*Colobus guereza*) ที่แคมารูน (Poulsen *et al.*, 2001) และกระรอก 2 ชนิด (*Heliosciurus rufobracium* และ *Paraxerus palliatus*) (Gathua, 2000)

ในกลุ่มของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม สัตว์ที่มีบทบาทแพร่กระจายเมลิ็ดคือ ชะนี ลิง และอีเห็น โดยอีเห็นเลือกกินผลไม้ที่มีขนาดเล็กกว่าสัตว์อื่นๆ แต่ขนาดเมลิ็ดที่สามารถแพร่กระจายออกไปจากต้นแม่ไม่แตกต่างจากชะนีและลิง ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าชะนีและลิงสามารถแพร่กระจายเมลิ็ดที่มีขนาดใหญ่ที่สุดที่ปรากฏในธรรมชาติคือ 15 มิลลิเมตร (ตารางที่ 9) ซึ่งเป็นขนาดที่เล็กกว่าเมลิ็ดที่ใหญ่ที่สุดซึ่งชะนีที่บอร์เนียวสามารถกลืนได้สะดวก คือ 20 มิลลิเมตร (McConkey, 2000)

ความกว้างของเมลิ็ดเป็นข้อจำกัดในการกลืนของนกหลายชนิด (Corlett, 1998a) นกเขี้ยวก้านตองกินเฉพาะผลไม้ที่เมลิ็ดมีขนาดเล็กที่สุด โดยกินผลไม้เพียง 2 ชนิดซึ่งมีความกว้างเมลิ็ดไม่เกิน 1 มิลลิเมตร นกปรอด และนกบั้งรอกจะกินและกลืนเมลิ็ดที่มีความกว้างไม่เกิน 4 มิลลิเมตร โดยนกโพระดกซึ่งเป็นนกที่สามารถกินผลไม้ขนาดใหญ่กว่านกอื่นๆ สามารถกลืนเมลิ็ดที่

มีขนาดไม่เกิน 10 มิลลิเมตรเท่านั้น (ตารางที่ 9) หากผลไม้ที่กินมีเมล็ดใหญ่กว่านั้นนกโพระดกจะทิ้งเมล็ดไว้ได้โคน ซึ่งผลไม้ที่มีขนาดเมล็ดใหญ่นี้อาจเป็นอาหารของนกขนาดใหญ่ เช่นนกเงือก (Corlett, 1998a; Kitamura *et al.*, 2002; Kitamura *et al.*, 2004a) ซึ่งมีความหนาแน่นต่ำในพื้นที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโตนาซาซัง และไม่เคยพบเห็นขณะกินผลไม้โดยตรง ซึ่งหากพื้นที่นี้ขาดแคลนสัตว์กินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ดเป็นระยะเวลาอันยาวนานอาจจะส่งผลให้ต้นกล้าของพรรณไม้บางชนิดมีประสิทธิภาพในการทดแทนต่ำลงโดยเฉพาะพรรณไม้เฉพาะถิ่นที่แพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์กินผลไม้ ซึ่งจะส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงสังคมพืชในพื้นที่ได้ (Poonswad *et al.*; Cordeiro and Howe, 2001; Kitamura *et al.*, 2002; Moran *et al.*, 2004)

(3) ความหนาของเปลือกผลไม้

ความหนาหรือแข็งของเปลือกผลไม้ไม่มีผลต่อการกินของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในกลุ่มไพรเมต และกระรอกซึ่งมีใช้มือหรือเท้าคู่หน้าช่วยในการจับผลไม้ ส่วนนกจะเลือกกินเฉพาะผลไม้ที่ไม่มีเปลือกหรือเปลือกบางเท่านั้น (ภาพที่ 30) โดยนกบางชนิด เช่นนกโพระดกอาจใช้จะอียปากปอกผลไม้ที่มีเปลือกบาง ได้ แต่นกไม่มีอวัยวะที่สามารถปอกผลไม้ที่มีเปลือกหนาและแข็ง (Janson, 1983)

(4) สีของผลไม้สุก

การเปลี่ยนสีของผลไม้เกิดจากการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาภายในผลไม้ การเปลี่ยนสีจะเกิดขึ้นหลังจากผลไม้มีความบริบูรณ์ (maturity) ซึ่งแสดงให้เห็นถึงการสุก (ripening) และเริ่มต้นชราภาพ (senescence) ของผลไม้ โดยนอกจากการเปลี่ยนสีแล้วผลไม้ยังมีการเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบภายในอื่นๆ ด้วย เช่น กลิ่น รส และเนื้อสัมผัส (จริงแท้, 2544) ผลไม้ในพื้นที่ศึกษามีทั้งหมด 6 สี โดยผลไม้ส่วนใหญ่มีสีเหลือง 12 ชนิด รองลงมาคือสีเขียว แดงและม่วงสีละ 3 ชนิด ส่วนสีน้ำตาลและส้มมีสีละ 1 ชนิด พรรณไม้ที่ศึกษาครั้งนี้ไม่พบผลไม้ที่มีสีดำ น้ำเงิน และสีขาว กระรอกกินผลไม้ทุกสีที่ปรากฏในธรรมชาติ ไพรเมตและอีเห็นไม่เลือกผลไม้ที่มีสีส้ม ส่วนนกจะกินผลไม้ที่มีสีเหลือง ส้ม แดง และม่วง แต่ไม่กินผลไม้ที่มีสีน้ำตาลและเขียว (รูปที่ 32)

ในการศึกษาครั้งนี้ไม่มีหลักฐานชัดเจนว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเลือกกินผลไม้เฉพาะบางสีหรือไม่ การที่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมบางชนิด เช่น ชะนี ลิง และอีเห็นไม่กินผลไม้ที่มีสีส้มอาจเป็นผลมาจากปัจจัยอื่นร่วมด้วย คือผลไม้ที่มีสีส้มมีเพียงชนิดเดียวคือ *Aidia wallichiana* ซึ่งเป็นผลไม้ที่มีขนาดเล็กกว่าขนาดที่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเลือกกิน อย่างไรก็ตามจากการศึกษาที่ผ่านมาพบว่าผลไม้ที่จำเพาะกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม คือ สีส้ม สีน้ำตาล สีเหลือง และสีเขียว (Janson,

1983) โดยสัตว์ที่หากินกลางคืนจะกินผลไม้ สีเขียวและน้ำตาล (Voigt *et al.*, 2004) ในขณะที่ไพรเมตมักจะเลือกผลไม้ที่มีสีสว่าง โดยขณะนี้มือขาวชอบกินผลไม้สีเหลือง (Kanwatanakit, 2000)

สีของผลไม้สุกมีผลต่อการเลือกกินของนก โดยนกจะไม่กินผลไม้ที่มีสีเขียวและน้ำตาล ซึ่งส่วนใหญ่ผลไม้ที่มีสีเขียวและน้ำตาลมักมีขนาดใหญ่ ยกเว้นสังหยุดดำ ซึ่งมีสีเขียวและมีขนาดใกล้เคียงกับขนาดที่นกโพระดกสามารถกินได้ แต่ไม่พบนกโพระดกเข้ามากินผลไม้ชนิดนี้ ดังนั้นจึงน่าจะเป็นผลมาจากสีผลไม้ที่ไม่ดึงดูดนกให้เข้ามากิน นอกจากนี้ยังพบว่าผลไม้ที่นกกินทุกชนิดที่ปรากฏในธรรมชาติ คือผลไม้สีแดง และกินเกือบทุกชนิดคือสีม่วง ซึ่งเป็นแนวโน้มเช่นเดียวกันกับการศึกษาอื่นๆ ที่พบว่าผลไม้ที่เป็นอาหารนก (bird fruits) จะมีสีแดงและสีดำนามากที่สุด (Wheelwright and Janson, 1985) ส่วนสีอื่นๆ ได้แก่ สีชมพู สีขาว สีม่วง สีน้ำเงิน และสีเหลือง (Janson, 1983; Corllet, 1998a; Voigt *et al.*, 2004)

สาเหตุที่สีของผลไม้มีผลต่อการเลือกกินของนกมากกว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เป็นผลมาจากนกมีการพัฒนาอวัยวะรับความรู้สึกแตกต่างจากสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม คือนกมีระบบอวัยวะที่ใช้ในการมองเห็นพัฒนาดีมาก ในขณะที่ระบบอวัยวะที่ใช้รับกลิ่นมีการพัฒนาน้อย นกจึงอาศัยสายตาเป็นอวัยวะหลักในการรับสัมผัสแหล่งอาหาร (กำพล, 2539) นกหลายชนิดจะมองเห็นสีแบบ แยกเป็นสี่สี (tetrachromatic vision) และสามารถแยกแยะสีพื้นภายใต้ช่วงสเปกตรัมของรังสีอัลตราไวโอเล็ต (300 - 400 nm) ในขณะที่คนจะมองเห็นแบบแยกเป็นสามสี (trichromatic vision) เช่นเดียวกันกับไพรเมตในกลุ่มลิงโลกเก่าและลิงไม่มีหางทัวๆไป ส่วนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่นจะมองเห็นสีแบบแยกเป็นสองสี (dichromatic vision) หรือหากเป็นพวกสัตว์หากินกลางคืนก็จะเป็นพวกตาบอดสี (Wheelwright and Janson, 1985; Voigt *et al.*, 2004)

อย่างไรก็ตามมีรายงานว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมหลายชนิดมักกินผลไม้ตั้งแต่สีของผลไม้สุกยังไม่ปรากฏ (Corlett, 1998a) โดยสัตว์อาจรับรู้สัญญาณจากสารระเหย (volatiles) ที่ผลไม้ปล่อยออกมาหลังจากมีความบริบูรณ์แล้ว (จริงแท้, 2544) โดยสัตว์เหล่านี้อาจใช้ประสาทสัมผัสในการรับกลิ่นเพื่อเลือกกินผลไม้ หรืออาจเข้าไปชิมเพื่อทดสอบโดยตรง ซึ่งเป็นพฤติกรรมของกระรอกที่ปรากฏในการศึกษาครั้งนี้

(5) สัตว์มีการเลือกกินอาหารที่จำเพาะเจาะจงหรือไม่ ?

ลักษณะสี ความหนาของเปลือก ความกว้างของผลและความกว้างของเมล็ดมีความสัมพันธ์กัน โดยพบว่าผลไม้ที่มีขนาดเล็ก (0.5- 1.1 ซม.) จะไม่มีเปลือกและมีสีแดง ม่วงและส้มเท่านั้น ส่วนผลไม้ที่มีขนาด 1.2 ซม. ขึ้นไปจะมีลักษณะที่หลากหลาย คือมีทั้งไม่มีเปลือก เปลือกบาง เปลือกหนา และเปลือกแข็ง และมีสีเหลือง เขียว แดง น้ำตาล แต่ไม่มีสีม่วง

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่า นกเลือกกินอาหารและแพร่กระจายเมล็ดให้กับผลไม้ที่มีลักษณะจำเพาะคือ มีสีม่วง แดง ส้ม และเหลือง ไม่มีเปลือกหรือเปลือกบาง และเมล็ดไม่เกิน 14 มิลลิเมตรเท่านั้น ส่วนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมสามารถกินผลไม้และแพร่กระจายเมล็ดให้กับผลไม้ที่มีลักษณะหลากหลายมากกว่า คือเลือกกินผลไม้ที่ไม่จำกัดสีและขนาด ซึ่งสอดคล้องกับ Janson (1983) ที่เสนอว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมเป็นพวกกินผลไม้หลากหลาย และนกเป็นสัตว์กินผลไม้ที่มีความจำเพาะเจาะจงกับผลไม้มากกว่า

4.5.3 การเลือกกินผลไม้ที่ซ้อนทับกัน

จากสมมุติฐาน ที่ว่าสัตว์กินผลไม้ที่อยู่ในกลุ่มเดียวกันน่าจะเลือกกินผลไม้ที่มีลักษณะสี ความหนาของเปลือก ขนาดผล และขนาดเมล็ด ที่ใกล้เคียงกัน และมีชนิดอาหารที่ซ้อนทับกัน มากกว่าสัตว์ที่อยู่ต่างกลุ่มกัน ผลจากการศึกษาครั้งนี้สอดคล้องกับสมมุติฐานโดยพบว่า ค่าเฉลี่ยการซ้อนทับกันของสัตว์ใน class เดียวกัน (สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม-สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม) มีค่าสูงกว่าค่าเฉลี่ยดัชนีการซ้อนทับกันระหว่าง class (สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม-นก) และเมื่อพิจารณาในระดับที่ละเอียดมากขึ้นพบว่า ไพรเมทและกระรอกซึ่งอยู่ใน class เดียวกันจะมีค่าเฉลี่ยการเลือกกินอาหารที่ซ้อนทับกันมากกว่าเมื่อนำไปเปรียบเทียบกับกลุ่มนก

ความคล้ายคลึงของชนิดผลไม้ที่กินจะขึ้นกับปัจจัยหลายประการ เช่น พฤติกรรมการกินอาหาร พฤติกรรมการรวมกลุ่ม และความซุกซมของอาหารในพื้นที่

ส่วนใหญ่สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมกับนกจะเลือกกินอาหารที่ซ้อนทับกันในระดับต่ำ ยกเว้นอีเห็นและนกโพระดกเลือกกินอาหารซ้อนทับกันในระดับสูงเพียงคู่เดียว (ตารางที่ 13) เนื่องจากสัตว์ 2 ชนิดนี้เลือกกินผลไม้ในขนาดที่ใกล้เคียงกัน เพราะข้อจำกัดของโครงสร้างร่างกาย โดยอีเห็นซึ่งมีขาหน้าที่ไม่เหมาะในการจับผลไม้ขนาดใหญ่ทำให้ขนาดผลไม้ที่อีเห็นเลือกกินมีขนาดเล็กกว่าสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่น ในขณะที่นกโพระดกซึ่งมีปากหนาและความกว้างของปากอ้าสุดกว้างกว่านกชนิดอื่นที่พบในพื้นที่ ทำให้สามารถกินผลไม้ขนาดใหญ่ใกล้เคียงกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมากกว่านกชนิดอื่น แต่หากผลไม้มีขนาดใหญ่มากก็ไม่สามารถกินได้เช่นกัน

ในช่วงที่ผลไม้ขาดแคลนสัตว์กินผลไม้ที่เป็นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะเลือกกินผลไม้ซ้อนทับกันมากกว่าในช่วงอุดมสมบูรณ์ ส่วนกลุ่มนกทั้ง 2 ช่วงจะไม่แตกต่างกันมากนัก (ตารางที่ 13) เพราะนกสามารถบินไปหากินได้ไกล และเมื่อผลไม้ขาดแคลนในพื้นที่หนึ่งนกจะมีการอพยพระหว่างพื้นที่ (local migration) ไปยังบริเวณที่มีอาหารอุดมสมบูรณ์กว่า (Levey and Moermond, 1984; Loiselle and Blake, 1991; Webb *et al.*, 1999) ส่วนสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมซึ่งเคลื่อนที่ได้ใน 2 มิติ คือจะต้องเคลื่อนที่ไปบนพื้นดินและบนต้นไม้เท่านั้น ทำให้เคลื่อนที่ได้ช้าและ

เสียพลังงานมากในการเปลี่ยนแหล่งอาหารที่อยู่ไกล ดังนั้นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจึงมักมีอาณาเขตหากินที่แน่นอน ดังนั้นในช่วงเวลาที่อาหารขาดแคลนจึงเป็นปัจจัยจำกัดที่ส่งผลต่อสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมให้ต้องเพิ่มระดับการใช้ประโยชน์จากแหล่งอาหาร หรือเปลี่ยนไปกินอาหารอย่างอื่นที่มีในพื้นที่มากขึ้น (Pavelka and Knopff, 2004)

เมื่อเปรียบเทียบเฉพาะสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม สัตว์ที่กินอาหารซ้อนทับกันมากทั้งช่วงที่ผลไม้สมบูรณ์และขาดแคลนคือ กระรอกปลายหางดำ กระรอกข้างลายทองแดง และชะนีมือขาว ซึ่งทั้ง 3 ชนิดเป็นสัตว์ที่กินผลไม้มากชนิดที่สุด 3 อันดับแรก และกินผลไม้ที่ปรากฏเกือบทุกชนิด ดังนั้นค่าดัชนีการเลือกกินอาหารที่ซ้อนทับกันระหว่างชะนีและกระรอกในการศึกษาครั้งนี้จึงมีค่าสูงมาก และการที่ชะนีมือขาวและกระรอกกินอาหารคล้ายกันมากอาจส่งผลต่อการแข่งขันในการกินอาหาร ซึ่งยังไม่เคยมีการศึกษาการแข่งขันในการกินอาหารระหว่างกระรอก และชะนีมือขาวโดยตรง แต่ในการศึกษาครั้งนี้พบว่ากระรอกและชะนีมือขาวสามารถกินในต้นเดียวกันพร้อมกันได้ ทั้งนี้อาจเป็นเพราะผลไม้แต่ละต้นให้ผลสุกในแต่ละวันมากพอสำหรับสัตว์กินผลไม้การแย่งอาหารอย่างชัดเจนจึงไม่เกิดขึ้น นอกจากนั้นสัดส่วนอาหารในแต่ละวันของกระรอกมีความหลากหลายและยืดหยุ่นมาก โดยกระรอกกินเมล็ดเป็นส่วนใหญ่ นอกจากนั้นยังกินใบไม้ เปลือกไม้ และแมลงต่างๆ โดยสามารถลงมากินอาหารกินบนพื้นดินได้ด้วย (Payne, 1980) ซึ่งแตกต่างจากชะนีที่อยู่บนเรือนยอดเท่านั้นและกินผลไม้เป็นอาหารหลัก

ในกลุ่มสัตว์ฟันแทะ กระรอก 3 ชนิด มีการเลือกกินอาหารที่ซ้อนทับกันมาก เพราะกระรอกสามารถกินอาหารที่หลากหลาย และกินผลไม้ได้เกือบทุกชนิด นอกจากนั้นกระรอกต่างชนิดกันสามารถกินอาหารบนต้นเดียวกันพร้อมกันได้ โดยไม่แสดงพฤติกรรมก้าวร้าวต่อกัน อย่างไรก็ตาม การศึกษาที่ผ่านมาพบว่ากระรอกแต่ละชนิดมีการใช้ประโยชน์ในพื้นที่อาศัยแตกต่างกัน ทั้งระดับความสูงและประเภทอาหารที่กิน (Payne, 1980)

เมื่อเทียบชนิดผลไม้ที่ซ้อนทับกันในกลุ่มไพรเมตเองจะน้อยกว่าเมื่อเทียบสัตว์ในกลุ่มไพรเมตกับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมชนิดอื่น เพราะสัตว์ต่างชนิดในกลุ่มไพรเมตที่สามารถอาศัยอยู่ในพื้นที่เดียวกัน ได้ผ่านการปรับตัวเพื่อลดการแข่งขันที่เกิดจากความต้องการใช้ทรัพยากรที่เหมือนกัน (MacKinnon and MacKinnon, 1980) โดยค้างคาวกินใบไม้เป็นอาหารหลัก จึงมีชนิดอาหารที่ซ้อนทับกับไพรเมตชนิดอื่นน้อยที่สุด ส่วนลิงแม้จะกินผลไม้ในปริมาณมากแต่จะกินอาหารที่หลากหลายกว่าชะนี การศึกษาอาหารของลิงแสมที่ถ้ำลาลอมบัท พบว่าองค์ประกอบของอาหารที่ลิงแสมกินมีสัดส่วนของใบไม้ ดอกไม้และแมลงอื่นๆ มากกว่าชะนีมือขาว ในแต่ละวันลิงแสมจะใช้เวลาเคลื่อนที่มากกว่าชะนีมือขาวและมีประสิทธิภาพในการใช้ประโยชน์จากพื้นที่ต่ำกว่าชะนีมือ

ขาว (MacKinnon and MacKinnon, 1980) นอกจากนั้นพื้นที่อาณาเขตที่ซ้อนทับกันของชนิดนี้มีสีขาวและลิงแสมมีเพียงบางส่วนเท่านั้น เพราะลิงแสมจะมีพื้นที่หลักในการเคลื่อนที่อยู่ใกล้ๆ แหล่งน้ำเสมอ และลิงแสมสามารถเข้ามาใช้ประโยชน์ในป่าชั้น 2 ที่ใกล้กับแหล่งอาศัยของมนุษย์ได้มากกว่าไพรเมตชนิดอื่น ส่วนลิงเสนยังไม่มีรายงานสัดส่วนอาหารในแต่ละวัน แต่จากการสังเกตพบว่า จะเคลื่อนที่ไปในบนพื้นดินเท่านั้นซึ่งในระหว่างการเคลื่อนที่บนพื้นดินนี้น่าจะมีการหาอาหารที่เป็นสัตว์ขนาดเล็กกินด้วย นอกจากนั้นยังพบว่าพื้นที่อาณาเขตของลิงเสนกว้างมาก เมื่อผ่านมากินอาหารครั้งหนึ่งแล้วจะใช้เวลานานกว่าเดินทางกลับมาที่เดิมอีกครั้ง

ช่วงที่ผลไม้ขาดแคลนลิงเข้ามากินผลไม้มากขึ้นกว่าช่วงที่ผลไม้สมบูรณ์เนื่องจากมีต้นไทร (*Ficus sp.1*) ให้ผลสุก โดยนกหลายชนิดเข้ามากินผลไทรเพียงชนิดเดียวดังนั้นจึงส่งผลให้ช่วงผลไม้ขาดแคลน นกเลือกกินอาหารที่คล้ายคลึงกันมากขึ้น (ตารางที่ 13)

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าผลไม้ส่วนใหญ่เป็นอาหารของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ส่วนนกเลือกกินผลไม้เพียงน้อยชนิด ซึ่งเป็นแนวโน้มเช่นเดียวกับการศึกษาที่อื่นซึ่งพบว่าพรรณไม้ที่ปรากฏเป็นพืชอาหารของนกมีเป็นจำนวนน้อยเมื่อเทียบกับพรรณไม้ที่ให้ผลแบบผลสดทั้งหมดที่มีในพื้นที่ (Carlo *et al.*, 2003; Wheelwright, 1985) ผลไม้ที่เป็นอาหารหลักของนกที่พบมากในพื้นที่ศึกษาคือผลจากไม้พุ่มขนาดเล็ก เช่น มาลัย (*Ixora pendula* Jack : Rubiaceae, ภาพที่ 21) ซึ่งให้ผลขนาดเล็ก เปลือกบางและผลสุกมีสีแดง ม่วง ดำ ซึ่งเป็นลักษณะที่เป็น bird syndrome ซึ่งในการศึกษาครั้งนี้ไม่ได้ครอบคลุมถึงไม้พุ่ม ในการศึกษาอื่นๆ ที่มีประเด็นความสนใจเกี่ยวกับการเลือกกินผลไม้ หรือบทบาทในการแพร่กระจายเมล็ดเฉพาะกลุ่มนกกินผลไม้ มักจะศึกษาในพรรณไม้ทุกลักษณะวิสัย (plant habit) (Leck, 1972 ; Corlett, 1998; Noma and Yomoto, 1997; Carlo *et al.*, 2003; Saracco *et al.*, 2004) หรือศึกษาเฉพาะพรรณไม้บางชนิดที่เป็นอาหารของนกเท่านั้น (Howe, 1977; Howe, 1981; Howe and Kerckhove, 1979; Kitamura 2004a)