

國立臺灣大學動物學研究所碩士論文

指導教授：周蓮香 博士 Dr. Lien-Siang Chou

陽明山地區牛奶榕 (*Ficus erecta* Thunb var. *beeheyana*) 與
牛奶榕小蜂 (*Blastophaga nipponica*) 的共生生態

The symbiosis between *Ficus erecta* Thunb var.
beeheyana and *Blastophaga nipponica* at Yang-Ming Shan

研究生：巫紅霏 Hong-Fai Wu

內政部營建署陽明山國家公園管理處委託研究

中華民國八十五年六月

目 錄

謝辭.....	I
中文摘要.....	II
英文摘要.....	III
壹、緒言.....	1
貳、材料與方法.....	6
一、榕果形態.....	6
二、開花物候調查.....	6
三、小蜂行為.....	8
四、榕果內小蜂的種間關係.....	8
參、結果.....	10
一、榕果形態與成長.....	10
二、開花物候.....	12
三、小蜂相及行為.....	13
四、榕果中的種間關係.....	16
肆、討論.....	18
一、榕果形態與成長.....	18
二、種子與蟲癭.....	18
三、小蜂性比.....	19
四、開花物候.....	20
五、小蜂行為.....	25
六、種間關係.....	28
陸、參考文獻.....	30
圖.....	35
表.....	51
照片.....	53

謝辭

本論文得以完成，承蒙指導教授周蓮香博士於研究期間，在生活及研究上的關懷及敦促，並對論文內容不厭其煩的指正；師丈詹德樞先生給予許多的照料與幫助；口試委員吳文哲教授、呂福原教授及洪淑彬教授、孫義方教授對本論文的指正及對實驗設計提供寶貴的意見；周樑鎰博士對小蜂種類的鑑定；電顯室陳家全老師指導標本固定方法及SEM照相，林芳郁老師提供藥品，陳穎儒學姐引領我小蜂研究的方法，於此謹致上萬分的感謝。動物系所的老師們，在課業上的指導，使我能進入動物研究的領域，特此致謝。

研究期間，實驗室的同仁高惠美、姚秋如、楊莉玲、陳淑真、楊茜怡、林怡蓉、楊世主、黃祥麟、王明智等，協助野外及實驗室研究的進行，並讓我的研究生活更充實快樂；黃文伯、王緒昂對野外工作及照相技術的的指導，使我獲益良多，在此一併致謝。

感謝陽明山國家公園管理處提供經費的支援；羅淑英小姐協助本計劃的各種公務處理，使研究得以順利進行；環維隊的陳昆江夫婦，於研究期間在飲食起居給予多方的照顧，特致上誠心的感謝。

衷心感謝父母的辛苦的養育及家人們的支持，願所有曾陪我走過這一段路的人，能與我一起分享成長的喜悅。

中文摘要

榕屬 (*Ficus* spp.) 與榕果小蜂 (fig wasp) 因長時間的共同演化，二者間有密切的共生關係，但相關研究多以雌雄同株種類為主，本論文以雌雄異株的牛奶榕為題材，研究榕果各果期形態、發育、榕果開花物候週期、小蜂的行為，並探討寄生蜂的影響。自民國82年9月至84年9月，每週定期調查陽明山地區的31棵雄株及50棵雌株牛奶榕，記錄榕果各發育期的大小、外形、數量，記錄葉的變化，並不定期採集B、D期榕果以顯微攝影機拍攝小蜂的行為，另於84年6~8月以黏蟲及套袋實驗研究小蜂的種間關係。陽明山地區的牛奶榕的結實有明顯季節性，集中在春夏季，雌果花期由6月開始，株內變異較大；雄果花期由4月開始，株間變異較大。D期雄果數量整年都很少，所以釋出的小蜂量亦少，故推測陽明山區小蜂族群量低且波動不大。雌雄B期榕果數量高峰出現的時間有錯開現象，雌果B期與雄果D期與配合較佳，而雄果B期與雄果D期則呈零星搭配。本區的牛奶榕果內共發現一種榕小蜂 (*Blastophaga nipponica*) 及一種寄生蜂 (*Sycosapter inubiae*)。榕小蜂無明顯之授粉行為，且無特化之攜粉構造，可推知牛奶榕小蜂為被動傳粉。榕小蜂於雌雄B期榕果中皆有試插行為，但僅在雄果中有產卵行為。寄生蜂的雄蟲有打鬥的行為而榕小蜂雄蟲則無，且寄生蜂的性比為0.45高於榕小蜂的0.19，其生殖策略支持Local mate competition 理論。由隨機觀察及黏蟲實驗發現，寄生蜂僅於C期產卵，較榕小蜂產卵時間晚，由套袋結果發現寄生蜂的存在顯著會降低榕小蜂的比例，由此推測本種寄生蜂可能需依賴榕小蜂刺激榕果，並與榕小蜂競爭產卵場或以榕小蜂幼蟲為食。

英文摘要

The symbiosis between *Ficus* and fig wasps become obligative and specific due to long history of coevolution. Monoecious species have been the focus for the studies in the past. I selected dioecious *Ficus erecta* as study object. My purposes are investigating the morphology and development of figs, their phenology, behaviors of fig wasps and the influence of parasite wasps of 31 male trees and 50 female trees at Yang-Ming-Shan National Park. During the period of September 1993 to September 1995, the size, shape, and developmental stages of the fig as well as leaf change were recorded once a week. In addition, B and D phase figs were picked, opened, and video taped with microcamera. In order to study the inter-species relationship of fig wasps, the trap and bag manipulations were executed from June to August 1995. The phenology of *F. erecta* showed an obviously seasonal change, crops of figs aggregate in spring and summer. The male crops started to grow in April, and the chronicle synchronization was greater among different trees than among different crops. The female crop started to grow in June, and the chronicle synchronization among trees were less than among crops. The number of the male figs at D phase have been very few each month. Therefore, the population size of fig wasps of this area could be small with little fluctuation. An obvious gap was shown between the peaks of B phase figs of male and female trees. The occurrence of male figs of D phase fit better with that of female figs of B phase, and show sporadic fitting with male figs of B phase. Inside the figs, only one species of pollinator wasp (*Blastophaga nipponica*) and one species of parasite wasp (*Sycoscaper inubiae*) were found. Due to lack obvious pollinating behavior and structures of pollen packet, the pollinator wasps could pollinate figs with passive mechanism. The pollinators displayed only ovipositor insertion-testing behavior inside the female figs, while they showed complete ovipositing behavior inside the male figs. The male parasite wasps showed fighting behavior, while the male pollinator wasps did not. The sex ratio were 0.45 for the parasites and 0.19 for the pollinators. Therefore, this case support the Local mate competition theory. parasite wasp oviposits during C phase after pollinator wasp. The existence of parasite wasp apparently reduced the ratio of pollinator. Therefore, the inter-specific relationship between fig wasps were inferred as that parasite wasps rely on pollinator wasp to stimulate figs, compete with pollinator wasp for oviposition place, or may feed on the larvae of pollinator wasp.

壹、緒言

在過去，生態學家們研究種間關係多著重於種間競爭與捕食的探討，近年來寄生與共生關係才受到較多的重視，其中榕屬植物 (*Ficus*) 與榕小蜂科 (Agaonidae) 的共生，因長時間的共同演化，使得二者間有密切形態及生態的適應 (Galil, 1977)，為研究動植物互利共生的良好範例。

榕屬植物廣泛分佈在全球熱帶及亞熱帶，共約有900多種，在臺灣有43種，其中27種原生種，16種引進種 (廖，1991)。本屬的花序是特有的隱頭花序，即俗稱的榕果 (fig)，它是由膨大而內凹的花托包裹著成千上百個小花所組成。榕果內的小花只能靠著榕小孔 (ostiole) 與外界相通，此外，同一個榕果中有雌花先熟的現象，不能自花傳粉，唯有與榕屬植物共生的榕小蜂能在特定時間由榕小孔鑽入幫榕果小花授粉；而榕小蜂也只能在榕果中產卵生長，所以二者間有著密切的共生關係。

榕小蜂與榕果之間的共生生活史，是研究共生生態最基本的資料，故Galil and Eisikowitch (1968a) 為探討二者間的生活史，將榕果的發育過程分為五個時期，其後有關榕屬植物的共生生態之研究，亦多以此作為標準，但因每種植物各時期的外型皆有所不同，故每種植物研究前皆需先做各時期基本的外形描述。這五期分別為：

A期 (前雌花期)：由花芽形成到雌花成熟前。這時榕小孔緊閉，榕小蜂無法進入榕果。

B期 (雌花期)：雌花成熟同時榕小孔的苞片微鬆，授粉小蜂可由此鑽入榕果中授粉及產卵。這時榕果常會發出特殊的氣味吸引授粉小蜂 (Mckey *et al.*, 1994; Ware and Compton, 1994)，且經苞片的形狀篩選避免錯誤的小蜂進入，使榕小

蜂與榕果的專一性得以維持。而因苞片間空隙小，榕小蜂通過時翅膀會脫落卡在小孔中，可做為小蜂進入之指標。

C期（間花期）：經授粉及產卵的雌花在榕果中成長發育形成種子及蟲癭。

D期（雄花期）：此時雄花成熟時放出花粉，同時榕小蜂雄蟲會先羽化，與尚在蟲癭中的雌蟲交配，交配結束後，有些種類的雄蟲會合力在果壁上咬一個洞，然後才死去。雌蟲在交配後才羽化爬出蟲癭，帶著花粉由雄蟲咬的洞飛離榕果，尋找另一個B期榕果授粉與產卵，進行下一個生活史。

E期（成熟期）：榕小蜂飛離後，榕果中的種子繼續發育，在此時成熟，而果壁經後熟，變得軟而甜，經動物採食後將種子散播出去。

榕屬植物又可分為雌雄同株（monoecious）及雌雄異株（dioecious）兩類。前者如正榕（*Ficus microcarpa*）、雀榕等（*Ficus superba*），每棵樹都生產同一類榕果，榕果內有雌花及雄花，雌花一部分經授粉可發育為種子（又稱真雌花），另一部分經榕小蜂產卵形成蟲癭（又稱為蟲癭花），蟲癭可產生榕小蜂，雄花則產生花粉，藉榕小蜂攜出榕果飛入另一榕果完成授粉，故此榕果可同時扮演雌性及雄性的角色。至於哪些雌花可長成為種子，哪些雌花會形成蟲癭，一般認為與雌花的花柱長度有關（Galil and Eisikowitch, 1968b, 1969），榕小蜂產卵時需將產卵管由柱頭插入沿著花柱到達子房（Galil and Eisikowitch, 1968a），如花柱較產卵管長時，榕小蜂便無法產卵，經授粉則能成為種子，反之花柱較短的雌花則易為榕小蜂產卵而形成蟲癭。因為榕果內的雌花柱頭長度為連續分布（Verkerke, 1989），榕果便以此分配種子與小蜂的比例，但Bronstein（1988a）檢驗了 *Ficus pertusa* 的花柱及其授粉蜂的產卵管，並不符合此假說，故除此之外應尚有其它因子影響，謝（1992）檢驗了正

榕的雌花花柄，提出了「地利假說」，認為有花柄之雌花，其產卵點高易形成蟲癭，反之無花柄的雌花則多產生種子。

雌雄異株者如薜荔 (*Ficus pumila* var. *pumila*) 及牛奶榕 (*Ficus erecta* var. *beecheana*) 等，這類的榕樹分為雌株及雄株，雌株僅產生雌果，雌果內僅含長柱頭雌花經授粉則形成種子（真雌花），而雄樹產生雄果，雄果內同時有短柱頭雌花（蟲癭花）及雄花（不同時開花），但雌花多被小蜂產卵形成蟲癭而不產生種子，在功能上只扮演雄性角色 (Valdeyron and Lloyd, 1979)，這種雌雄角色的分化，使得榕屬與榕小蜂的共生形式與雌雄同株的種類有很大的差異。在雄果中僅產生蟲癭而無種子，故不需後熟來吸引動物傳播，故其發育期中並無E期。雌果並無雄花，且榕小蜂亦無法在雌果內產卵產生蟲癭，故在發育期中無小蜂飛出的D期，直接由C期進入E期。

榕果與榕小蜂共生得以持續的前題之一，是榕果的發育能與榕小蜂生活史間相互配合。換言之，榕果發育至D期（榕小蜂飛出的時期）時，需與B期的榕果（榕小蜂進駐的時期）相配合，才能確保彼此共生的維繫，故榕樹的結實時間及榕果發育期之間的配合即開花物候是研究的重點之一。關於開花物候的研究，多以雌雄同株的種類為材料 (Janzen, 1979; Milton *et al.*, 1982; Bronstein, 1988a, 1989)，而有關雌雄異株的開花物候研究較少。雌雄同株的榕屬植物其開花物候型態，多為株內同步而株間不同步，且整年皆有榕果產生 (Janzen, 1979; Milton *et al.*, 1982; Bronstein, 1988a, 1989)，故此類榕屬植物的B、D期榕果間的配合問題較少。雌雄異株的種類，榕小蜂由D期雄果飛出，需同時配合雌果與雄果的B期，才能使榕樹與榕小蜂皆得以繁衍後代，故其果期間的搭配更加重要。關於雌雄異株的榕屬植物的開花物候研究，Kjellberg *et al.* (1987) 在法國針對一般食用的無花果 (*Ficus carica*) 做開花物候的研究，發現雄株一年有兩個花期，雌株僅有一個，且雄株D期榕果與雌株B期榕果都在7月產生，較雄株B期榕果早一個月，並推論1個月的間隔，如此可確

保榕小蜂進入B期雌果，進而產生種子，而較晚出榕果的榕小蜂，在一個月後可至雄果產卵延續小蜂族群，同時也能避免榕小蜂演化出辨認雌雄榕果的機制，故這可能是植物主動控制其榕果的發育的時間。Okamoto and Tashiro (1981b) 亦發現日本的牛奶榕花期有錯開的傾向。臺灣的薜荔 (*Ficus erecta* var. *beecheyana*) 每年有2~3個花期且雌雄榕果B期在獨立植株並無明顯錯開的現象，但於大型植群時則有之 (呂等, 1987; 何, 1991)，這可能因在不同的分布型態下，資源的限制不同 (Ho *et al.*, 1995)。此外，在熱帶氣候的新加坡地區，Corlett (1987, 1993) 調查大冇樹 (*Ficus fistulosa*) 及 *Ficus grossularioides* 的開花物候，發現大冇樹其雌雄花期並無集中的現象，全年皆有花期散布，與一般的雌雄同株之物候型態相似，有株內同步而株間不同步的現象，而 *Ficus grossularioides* 之雌株與雄株的花期生長情況不同，雌株的株間及株內皆不同步，整年分布平均，雄株則有株內同步現象，而株間有聚集的現象，而非全年分散。由於雌雄異株榕屬的開花物候，呈現明顯的種間及空間上的差異，故需有更多的研究才能對此有進一步的了解。

其次，榕小蜂與榕果的共生關係之維繫，亦有賴於榕小蜂能成功的將花粉帶入榕果中。首先，榕小蜂需尋找到B期榕果，Van Noort *et al.* (1989) 發現榕果為吸引榕小蜂進入授粉，在雌花成熟的B期會散發出特殊的誘引物質，且每一種榕果僅會吸引與其共生的榕小蜂。而 McKey *et al.*, (1994) 在對雌雄異株的無花果的研究中，則發現雌雄B期榕果的粹取液皆能引發榕小蜂尋找榕小孔的行為，可知榕小蜂無法分辨雌雄榕果的氣味，因此雌雄異株的榕屬植物與榕小蜂的共生才得以維持。而榕小蜂的授粉機制，又與榕小蜂身體的構造及行為有關。如大冇樹及正榕等的授粉榕小蜂，在前胸均有花粉袋 (pocket)，而榕小蜂則有裝載花粉及主動授粉的行為 (Ramirez, 1969; Galil and Snitzer-Pasternak, 1970; Galil, 1973)。而無花果內的雄花分布於榕小孔四週，榕小蜂出榕果時身體便黏附許多花粉，

由於榕果內外濕度的差異，使體表產生凹陷來攜帶花粉 (Galil, 1977)。每一種榕屬植物的授粉經共同演化，與其榕小蜂的行為及構造有一套互相配合的方式，Wiebes (1982) 便以榕小蜂的攜粉構造為分類特徵，來探討榕小蜂分類與榕屬植物分類間之相稱關係。

與榕小蜂共同生活於榕果中的另一群小蜂是寄生蜂。寄生蜂是由榕果外將產卵管插入榕果中產卵，並未扮演協助授粉的角色，有些以榕果的組織為食，有些則以榕小蜂的幼蟲為食或與榕小蜂競爭雌花 (Ramirez, 1988)，對榕屬植物與榕小蜂均只有害處而無回饋，且有些種類的寄生蜂只寄生於特定的榕果中，有專一性的現象 (Bronstein, 1991; Compton and van Noort, 1992)。這些寄生蜂何以能繼續存在而不經演化淘汰？Bronstein (1991) 研究 *F. pertusa* 榕果中三種寄生蜂 (Torymidae) 的到達方式、產卵方式、幼蟲生態及種間關係來預測榕果與寄生蜂的演化關係，推論寄生蜂存在可能因為 (1) 寄主無法分辨共生及寄生者的蟲癭，或 (2) 寄生蜂存在對寄主的適存性影響不大。但寄生蜂對榕果與榕小蜂的共生的影響有明顯的種間差異，須較多的種類比較才能有進一步的結論。

榕屬植物與榕小蜂的共生為極佳的動植物共生題材，但現今許多理論都是由雌雄同株的研究結果推導而來，其是否適用於雌雄異株的種類則須更多的資料來支持，而雌雄同株與雌雄異株的演化途徑也尚未得到結論，因此累積雌雄異株榕屬植物的資料是解決這些問題的根本方法，故本實驗以雌雄異株的牛奶榕為材料，研究 (1) 各花期之外形及內部構造，作為未來研究的基礎；(2) 開花物候狀況，其中包括株內同步及株間同步現象，並與其它雌雄異株的榕屬植物比較其異同，探討是否有 Kjellberg *et al.* (1987) 提出B期雌雄果的間隔現象與效應；(3) 榕小蜂及寄生蜂行為的特徵，推測牛奶榕小蜂的傳粉方式，並與雌雄同株的榕小蜂比較，來探討榕小蜂與榕果間的共同演化；及(4) 寄生蜂之存在對榕果及榕小蜂的影響。

貳、 材料與方法

牛奶榕 (*Ficus erecta* Thunb var. *beeheyana*, Moraceae) 為雌雄異株的落葉小喬木，主要分布在華南地區、臺灣、香港及琉球群島，此外日本及韓國亦有其模式變種分布 (Hill, 1966)。本種為臺灣中低海拔常見的植物，在陽明山地區全區均有分布。實驗地點位於陽明山國家公園的二子坪步道進行 (圖一)，其植被為以紅楠為主的闊葉林，海拔高度約為815~840公尺 (李, 1991)。除部分實驗於民國84年6~8月進行外，其餘研究皆自民國82年9月至84年9月。選取步道兩側87株較易觀察的牛奶榕為樣株，其中雄樹31株，雌樹50株，另有6株因研究期間未曾結果無法判定性別。主要進行的研究項目為：

一、榕果形態

榕果期別參考 Galil (1968a) 的A、B、C、D、E期的分類特徵，另增加芽期，代表A期之前果芽的潛伏期。因牛奶榕為雌雄異株，在此將雄果分為芽、A、B、C、D五期，而雌果為芽、A、B、C、E五期。自民國82年9月至84年9月止，標定9株雄樹 (共92顆榕果)、8株雌樹 (共59顆榕果) 的小枝，每週記錄小枝上榕果期別及外形特徵，並測量榕果的果徑 (與果柄垂直，榕果之最大直徑)，及果高 (榕果與果柄交界處至榕小孔)，追蹤榕果的成長，並計算榕果各發育期的大小。另採30顆B期雄果及55顆B期雌果計算榕果內雌花的數目、20顆D期雄果計算雄花數目及小蜂數目與53顆E期雌果計算種子的數目。

二、開花物候調查

自民國82年9月至84年9月止，在每棵樣株上用棉繩標定一個枝條，每週一次，定期計算標定枝條上榕果的期別及數目，以了解花季分布及開花物候特徵。

一個「花期」(crop) 在本研究之定義為：在一枝條上，同時長出的榕果發育過程，而此花期長度則由榕果開始發育到所有榕果皆成熟掉落的時間。關於81株牛奶榕的同步性計算則分為「株間同步性」及「株內同步性」：株間同步性主要是瞭解雌雄榕樹花期在取樣牛奶榕族群中的分布狀況，藉由各花期開始時間的差異做為株間同步性的指標。株內同步性的指標則以含*i* (1, 2, 3, 或4) 個發育期的枝條比例 (*R_i*) 來表示，其計算方法為：

$$R_i = X_i / B$$

X_i：調查時間中同時含*i* 個發育時期榕果的枝條數。

B：調查時間含榕果的總枝條數，亦即 $\sum_{i=1}^4 X_i$ 。

此外，因無法計數每植株確實的小蜂進駐率，故改以某株的取樣枝條榕果的相對小蜂進駐率的最大值做為某株當花期的小蜂進駐指標 (*V_i*)，即就一枝條中同時出現的至少已達C期的榕果數 (C + D + E期榕果) 之最大值，除以該枝條中牛奶榕榕果最大總數來表示，其計算方法為：

$$V_i = \text{Max } P_{ij} / \text{Max } T_{ij}$$

i：株號。

j：*j*週。

P：C、D及E期榕果總數。

T：榕果總數。

除榕果的開花狀況外，自民國82年12月至84年9月記錄每棵樹的葉子變化情形。記錄時將葉的生長分為五期。(0) 無葉：枝條光禿無葉。(1)芽：枝條先端長出紅色或綠色葉芽。(2) 小葉：包裹葉芽的托葉掉落後，葉逐漸伸展開。(3) 新葉：葉完全伸展，但未完全轉變成為深綠色，多為紅色或黃綠色。(4) 成葉：葉完全成熟，這時在葉部常會有不明的蟲癭寄生。

三、小蜂行為

因小蜂的體型極小，體長約 1.5 mm，無法在野外觀察榕小蜂的行為，故由民國82年9月至84年8月間，分別採集有榕小蜂爬入的22顆B期雌果，9顆B期雄果及小蜂成熟羽化破蟲癭的20顆D期榕果，帶回實驗室，將榕果橫切剖半後，將含榕小孔的一半覆上蓋玻片，以顯微攝影機拍攝榕果內小蜂的行為，對各種行為做基本描述，並以錄影帶分析小蜂各種行為的出現次數、持續時間等。此外，並採D期雄果與B期榕果放在一起，觀察榕小蜂鑽入B期榕果的行為15次。

此外，在野外觀察D期榕小蜂鑽出榕果的時間及出榕果後的行為。小蜂鑽出榕果的時間記錄法為：選擇11顆即將進入D期的雄果，自榕小孔自行打開後開始密集觀察，每小時觀察一次，計算當時牛奶榕果壁上發現的榕小蜂的數目。每顆榕果均作48小時的觀察或至榕果掉落才停止，同時觀察榕小蜂在果壁上的行為。

為瞭解榕小蜂攜帶花粉的方式，採集已自行清理身體後的小蜂及鑽入B期榕果後的小蜂各 3 隻，經脫水及冷凍乾燥後，由電顯室協助拍攝SEM照片，觀小蜂攜帶花粉的體表造。

四、榕果內小蜂的種間關係

(一)、小蜂產卵的時間

為瞭解榕小蜂及寄生蜂產卵的時間，在平常調查開花物候時，同時觀察牛奶榕榕果的果壁外是否有小蜂出現，若有小蜂出現則記錄小蜂種類，出現於何種發育期的雌果或雄果上。另外，並於民國84年6月至8月間，將15 cm × 21.5 cm螢光黃色（一般相信這種顏色對昆蟲較有吸引力）的黏蟲紙捲成圓筒狀，用棉繩將黏蟲紙固定在雌株及雄株各三株樹的枝條上，每週更換一次黏紙，記錄黏紙上所黏獲的榕小蜂及寄生蜂數量，並記錄當週枝條上各期榕果的數量。

(二)、套袋處理

為瞭解寄生蜂對榕果與榕小蜂共生的影響，於民國84年6月至8月間榕果大發生的季節，在4株雄樹11個枝條上，以絹網將含A期榕果的枝條整個包住，直到榕果到達B期時，再將榕小蜂雌蟲放入絹網內，使榕小蜂可自由的鑽入榕果中，隔天檢查絹網內榕果苞片上是否有榕小蜂遺翅，以確認榕小蜂之進駐，被進駐的榕果會繼續成長至C期，而無小蜂進駐則在B期便萎縮掉落，當榕果接近D期時拆除原絹網改用較小的絹網將每顆榕果單獨包住，直到D期時採下榕果，計算榕果內榕小蜂及寄生小蜂的數量、性比及雄花的數量。接入榕小蜂同時，在每株樹上採3顆B期榕果，計算半顆榕果的雌花總數，來估算每株樹上一顆榕果所含的平均雌花數量，做為小蜂基礎產卵資源的量化指標。因每株榕樹間平均雌花的數量差異很大，為計算榕果中各類小蜂的相對豐度，需校正雌花數量之變異影響，故以小蜂的數量與當株牛奶榕的平均雌花數之比值為指標。除了套袋的榕果外，同時亦採集牛奶榕實驗樣株中未套袋的D期榕果為對照組，這些榕果亦計算其小蜂比值、小蜂之性比及雄花數等數值，並與套袋組比較其差異。為瞭解寄生蜂與授粉蜂的關係，對榕小蜂比值與寄生蜂比值做單迴歸分析。

參、結果

一、榕果形態與成長

雌雄榕果各發育期的外部及內內部形態見照片一。雄果各期形態描述如下：(1) 芽期：榕果由葉腋長出，呈紅色或綠色，榕果為苞片包裹，榕小孔尚未完全裸露，無法測量果高，而果徑的平均及SD為 0.33 ± 0.06 cm ($n = 57$)，榕果內部無空腔。(2) A期：榕小孔苞片完全露出後，至榕小孔苞片放鬆前這段時期。榕果呈綠色有紅色斑點，榕小孔周圍突起，苞片平或內凹，榕果內部有具紅色花苞的未成熟雌花，具內腔。榕果 ($n = 152$) 的平均果高為 0.91 ± 0.53 cm，平均果徑為 0.83 ± 0.36 cm。(3) B期：榕小孔微鬆因而稍微突起，榕果呈綠色有明顯紅色斑點，紅斑多寡不定，榕果內部有含紅色花苞白色子房及柱頭的成熟雌花，榕果內有明顯空腔。榕小蜂開始進駐榕果，榕小孔苞片間常可見榕小蜂遺翅。榕果 ($n = 19$) 的平均果高為 1.56 ± 0.20 cm，平均果徑 1.43 ± 0.17 cm。若榕果無榕小蜂進駐，榕果會萎縮變小呈暗紅色，榕果內雌花亦會萎縮，不久便掉落。(4) C期：榕小蜂進駐產卵後至子代成熟前，榕果呈暗綠色有不明顯的紅斑，榕果內部因蟲癭快速長大使空腔消失，榕小孔亦因而突出。榕果 ($n = 88$) 的平均果高為 1.84 ± 0.26 cm，平均果徑為 1.72 ± 0.18 cm。(5) D期：榕果由黃綠色轉為暗紅色，榕果因水份增加而快速長大，果壁亦變軟，榕果內部空間變大，雄花成熟花藥放出花粉，榕小孔自行打開，小蜂由此出榕果，當榕小蜂離開榕果時，常會在榕果外清理黏在身上的花粉，故果壁上會有白色的花粉團。榕果 ($n = 5$) 的平均果高為 2.54 ± 0.27 cm，平均果徑為 2.20 ± 0.16 cm (表一)。

雌果各期形態描述如下：(1) 芽期：與雄果相似，榕果 ($n = 14$) 的平均果高為 0.31 ± 0.05 cm。(2) A期：榕果呈青綠色有紅斑，榕果內部因充滿雌花花柱而空腔小，榕小孔內凹。榕果 ($n = 110$)

的平均果高為 0.58 ± 0.19 cm, 平均果徑為 0.58 ± 0.18 cm。(3) B期: 榕果呈青綠色有紅斑, 榕小孔苞片微鬆突啟。榕果 ($n = 41$) 的平均果高為 0.98 ± 0.10 cm, 平均果徑為 0.93 ± 0.07 cm, 若榕果未授粉則會變為鮮紅萎縮掉落。(4) C期: 榕果呈綠色紅斑不明顯, 榕小孔緊閉, 榕果內部充滿膨大的子房。榕果 ($n = 93$) 的平均果高為 1.15 ± 0.11 cm, 平均果徑為 1.08 ± 0.09 cm。(5) E期: 榕果由黃綠轉為深紫色, 果壁柔軟, 榕果內部充滿黏稠的汁液, 這時榕果會為鳥獸採食, 種子則可因而傳播出去。榕果 ($n = 5$) 的平均果高為 1.46 ± 0.06 cm, 平均果徑為 1.41 ± 0.09 cm (表一)。

在標定榕果追蹤榕果發育的8株雌樹及9株雄樹, 雌樹中有1株在10月產生榕果, 且有1顆榕果授粉長到E期 (圖二 (a)), 其它7株雌株皆在6月產生榕果 (圖二 (b~e, k, l))。雌果A期持續2~3週, B期則持續1~3週, C期維持4~6週, 但10月開始的榕果則持續17週, E期則多在1週內掉落。雌果的成長曲線與C期持續的時間有關, C期較長者明顯呈S形 (圖二)。9株雄樹中有3株在11~1月有果芽產生, 但果芽並未成長, 一直停滯在芽期, 至2~3月掉落。其它的6株雄株皆在春夏季產生榕果 (圖二 (f~j, m~o))。雄果由A期到B期成長較快, 在3~6週的時間中, 榕果由0.3 cm長至1.5 cm, B期持續的時間較短, 有時不到1週故無法記錄到, 最多則維持到3週, 而在B期中榕果大小不變, C期持續的時間約7~12週變化較大, 且成長緩慢, D期的時間極短, 皆不到一週, 此時榕果快速長大。雄果整個成長曲線呈S形 (圖二)。

小花數量的計算, 牛奶榕的30顆雄果在B期時平均及SD為果高 1.36 ± 0.15 cm, 果徑 1.30 ± 0.18 cm, 平均一個榕果有 710.20 ± 243.91 朵雌花, 榕果的大小與雌花數有顯著的正相關 (果高: $r = 0.56, p < 0.01$; 果徑: $r = 0.71, p < 0.01$), 20顆D期雄果時大小變異極大, 平均每顆榕果有雄花 396.9 ± 150.16 朵, 榕小蜂蟲癭 212.33 ± 108.15 個, 其性比 (雄蟲數 / 雌蟲數) 為 0.19 ± 0.10 ,

寄生蜂蟲癭 35.43 ± 45.55 個，其性比為 0.45 ± 0.10 ，每顆榕果中榕小蜂與寄生蜂的性比見圖三。55顆B期雌果果高為 1.02 ± 0.11 cm，果徑 0.99 ± 0.10 cm，平均一個榕果有 246.42 ± 16.01 朵雌花，雌花的數量亦與榕果大小有顯著的相關（果高： $r = 0.61$, $p < 0.001$ ，果徑： $r = 0.80$, $p < 0.001$ ），53顆E期雌果中平均每顆榕果有 83.12 ± 9.80 個種子（表二）。

二、開花物候

由民國82年9月起至民國84年9月止，81株曾結果的牛奶榕共有154個花期（圖四），每株有1~4個花期不等。31株雄株共有59個花期，平均每年每株有0.95個花期；50株雌株共有95個花期，平均每年每株亦有0.95個花期，雌株與雄株的平均花期數相同。在株間同步性方面，雌株與雄株花期分布形式不同，雌株株間的花期非常集中且不同年間的花期並無重疊，花期開始時間民國83年為6月21日 ± 42 天（mean \pm SE, $n = 40$ ），民國84年為6月20日 ± 13.6 天（ $n = 34$ ），兩年的平均花期開始時間相似，且多集中在盛夏季節（圖四，五(b)）；雄株的花期較雌株開始早，集中在春夏季，由3月到7月是高峰期，株間花期交錯參差，花期開始時間在民國83年為4月21日 ± 50.9 天（ $n = 18$ ），民國84年為4月18日 ± 26.3 天（ $n = 15$ ），兩年的花期平均開始時間相似，且較雌株提早約2個月（圖四，五(a)），在兩年中雄樹開始時間的變異皆大於雌樹，可知雄株的株間同步性較雌株低，由花期分布圖上亦可看出雄株花季間較分散。雄株一個花期的平均長度為 105.2 ± 38.5 天（ $n = 33$ ），顯著比雌花花期的平均長度 66.9 ± 12.3 天（ $n = 74$ ）來的長（ $p < 0.01$ ）。在株內同步性方面，雄株上有85%的枝條同一枝條中僅含有一個發育期的榕果，只有15%的枝條上同時有兩個以上的發育期，可知株內的同步性很高；而雌株則僅有63%的枝條只含有一個發育期的榕果，而有37%的枝條上含2個以上的發育期，株內同步性較雄株為低（圖六）。

榕小蜂由雄果D期羽化飛出後，最好能在短時間內進入B期的雌果或雄果，才能成功產生蟲癭或授粉。在兩年的研究期間，雄果D期出現的時間約有四段，分別於民國82年10~11月、民國83年3月及8~9月與民國84年7~9月（圖七，八(c)），雄果B期則於民國83年6~7月及民國84年5~7月出現（圖七，八(b)），由此可見雄果B期及D期的出現高峰有錯開現象。而雌果B期在民國82年9月到12月有少量榕果，民國83年7~8月及民國84年7~9月有大量的榕果（圖七，八(a)），可見B期雌果與D期雄果的出現高峰相當吻合。至於雄果小蜂進駐率為 0.20 ± 0.25 ($n = 59$)，雌果小蜂進駐率則為 0.53 ± 0.27 ($n = 95$)，二者有顯著的差異 ($p < 0.01$)。

牛奶榕葉子的長葉物候週期如下：民國82年12月時幾乎沒有葉子，直到民國83年2月開始有葉芽產生逐漸展開，至4月時所有的植株都完全長出成葉，這些葉子會持續到10月開始落葉到僅餘枯枝，直到翌年3月時開始又有新的葉子生長，在5月時完全開展且可延續到9月，其間除少許落葉及新葉生長外，植株葉的發育都很一致（圖九）。

三、小蜂相及行為

目前在所有調查的牛奶榕榕果中，只於雄果內發現含有小蜂蟲癭，雌果內未見任何小蜂蟲癭。雄果中亦僅發現一種榕小蜂（經周樑鎰鑑定為 *Blastophaga nipponica*）及一種長尾的寄生蜂（*Sycosapter inubiae*），這兩種小蜂皆為雌雄異型（sexual dimorphism），其雄蟲為無翅，雌雄蟲之外型差異極大。榕小蜂的雌蟲全身呈黑色，全長約 1.5 mm，頭部呈鏟狀可鏟開榕小孔層層的苞片，有翅及內收式的產卵管，雄蟲則為淺褐色，眼及觸角小，有明顯的交尾器。寄生蜂雌蟲全身泛金屬綠色，足橘色，體長約 1.6 mm，產卵管外露長約 4 mm，而雄蟲為紅褐色，有大而強壯的大顎，但交尾器並不明顯。

在小蜂行為攝影期間共拍攝了B期雄果之小蜂行為13段380分鐘，B期雌果28段267分鐘，D期雄果43段共1489分鐘。在B期雄果中主要行為有榕小蜂產卵及以產卵管探測等（11隻），而B期雌果則有榕小蜂由榕小孔鑽入榕果（8隻）、以產卵管探測（20隻）及由榕小孔鑽出榕果的行為（6隻），D期雄果中榕小蜂主要行為有交配（7隻）、雌蟲爬出蟲癭（13隻）及雌蟲在榕果中走動與清洗行為（11隻）等，而寄生蜂則有雄蟲打架（6隻）、交配（4隻）及雌雄蟲在榕果內走動（26隻）等。首先描述榕小蜂於B期榕果的行為，在此將雌果與雄果分別描述：

有關榕小蜂鑽入榕果的行為，榕小蜂飛到雌果榕果果壁，會在果壁外走動，同時以觸角碰觸榕果外壁，當接近榕小孔時，榕小蜂會以觸角左右試探，直到發現榕小孔苞片的空隙，榕小蜂會將頭部擠入苞片空隙，然後身體沿著苞片間鑽入榕果，而在鑽入時，小蜂的翅膀會脫落卡在苞片間。有部份榕小蜂會再由榕小孔鑽出榕果，但因鑽入時翅膀脫落，無法飛離榕果。此外，也曾在野外觀察時，發現3隻翅膀脫落的榕小蜂雌蟲在B期雌果果壁外爬行，在雄果外則未觀察到。

(一)、榕小蜂於B期雄果中的產卵行為

榕小蜂進入榕果後，會在榕果中走動並以產卵管試探雌花，然後在一些雌花子房上產卵，產卵結束後亦攝錄到1次榕小蜂試著由榕小孔鑽出的行為，分析其中5段超過10分鐘的段落，可得行為的次序（圖十）。基本上，榕小蜂在榕果中的行為單純，主要的行為有試插、產卵、走動及離開，在行為動作次序圖中，亦可看出試插與產卵行為出現頻率較高且較緊密的連續在一起，而走動及刷尾則偶而穿插其間（圖十）。以下描述榕小蜂各種行為的特性，榕小蜂每分鐘平均產卵 0.93 ± 0.13 次，每次產卵平均需 48.56 ± 3.62 秒，產卵的時間佔總時間的 $75 \pm 14\%$ ，可知榕小蜂花最多的時間在產卵上，榕小蜂每分鐘以產卵管探測 9.42 ± 6.75 次，每次試探需花 $1.75 \pm$

0.43 秒，試探的時間佔種時間的 $27 \pm 14\%$ ，榕小蜂在榕果中走動的時間較少，僅佔總時間的 $4 \pm 1\%$ (圖十一)。在榕小蜂產卵的期間，未曾觀察到榕小蜂有主動授粉的行為。

(二)、榕小蜂於B期雌果內的行為

榕小蜂鑽入榕果後，會以產卵管在雌花間探測，但因雌花的花柱較榕小蜂產卵管長，小蜂可能難以產卵，故多在雌果內走動試探約10分鐘後，試圖離開榕果，在20個段落中有6個段落，小蜂成功地由榕小孔鑽出榕果。榕小蜂在雌果中，與雄果相同並無主動授粉的行為，而榕小蜂在雌果中的所有時間均花在走動及試探上。

其次，描述D期雄榕果內榕小蜂的各種細部行為：

(三)、D期雄果中榕小蜂之交配行為

榕小蜂雄蟲似乎不喜歡光線，故一開始拍攝時雄蟲常會鑽入榕果深處，因而難以追蹤到交配的開始時刻，所記錄到的7次交配行為皆由交配中途開始追蹤的，其中有一次甚至將近結束，其交配時間不予計算。榕果中雄蟲先羽化，故觀察時常見僅有雄蟲在榕果中活動，其交配姿勢為：雄蟲在雌蟲蟲癭外捲曲身體以足部抓住蟲癭將交尾器由咬出的孔洞插入，孔洞的位置一般在花柱與蟲癭的交接處，並保持此姿勢19分53秒，之後雄蟲沿著蟲癭花柄爬離雌蟲蟲癭，鑽入蟲癭下方，結束此次交配行為。雄蟲的爬行動作極慢，交配後看不出有尋找下一次交配的雌蟲蟲癭之傾向，在所有的雄蟲行為觀察中亦未曾發現任何打鬥行為。

(四)、榕小蜂雌蟲爬出蟲癭及其後行為

雌蟲在蟲癭中與雄蟲交配後，蟲癭會留下雄蟲咬開的孔洞，雌蟲便由此爬出蟲癭。雌蟲的頭部會先鑽出蟲癭，這時觸角尚有膜包住，之後雌蟲的胸部及前足慢慢爬出，然後以前足撐住蟲癭外部，用力將身體其它部份拉出蟲癭，此時雌蟲的翅膀與身體平行。雌蟲爬出蟲癭後，會在蟲癭附近清理身體，首先，雌蟲會以前足由後向

前刷頭部及觸角，將觸角上的膜刮下，之後以後足由前向後刷腹部及翅膀數次，其翅膀豎起，拍動數次後便在榕果內走動，在榕果內雄花已成熟，雌蟲在榕果中走動時會在身體各部分黏到花粉，故時有清理身體上花粉的行為。

當榕小孔打開，黏滿花粉的雌蟲會由榕小孔鑽出，鑽出的時間主要在清晨4~6時，11顆榕果中共有374隻榕小蜂（佔99%）皆於此時段鑽出，3時及7時各有一隻榕小蜂，此外，僅有一顆榕果有2隻榕小蜂在20~22時鑽出（圖十二）。榕小蜂鑽出榕果後，會在榕果果壁外清理全身，通常會由前足刷頭部、胸部背面及觸角的花粉，然後以前足互刷將花粉移到果壁上，此時小蜂以中、後足站立，之後，以後足刷翅膀及腹部背面的花粉，然後後足互刷將花粉移到果壁上，此時小蜂以前、後足站立，之後，以前足由前往後刷胸部及腹部的腹面，當榕小蜂全身清理過數次便會拍翅飛離。榕小蜂由出蟲癭到飛離榕果的過程中並未發現主動裝載花粉的行為，由清理身體後的榕小蜂所拍攝的SEM照片中，亦未發現體表有特化的花粉囊袋存在，花粉多集中在身體腹面，口器、腹部末端及產卵管鞘皆有花粉聚集，另在後足的剛毛間亦有花粉沾附，而在榕小蜂鑽入B期榕果後的照片中則僅有若干花粉聚集在口器附近。

(五)、寄生蜂交配及雄蟲打鬥行為

寄生蜂的雄蟲似乎亦不喜光線，但與榕小蜂雄蟲相比，此現象較不明顯。寄生蜂與榕小蜂皆為雄蟲先羽化，在榕果中尋找雌蟲蟲癭交配，寄生蜂雄蟲相遇時會有打鬥的行為，而寄生蜂與榕小蜂之雄蟲間則無互相干擾行為。寄生蜂交配前榕果中並無雌蟲，雄蟲則在榕果內巡走，當寄生蜂雄蟲相遇時，兩隻雄蟲會以其強壯的大顎互咬數次，然後以大顎將對方推離原位，直到其失敗者離開躲到小花間，雄蟲間的打鬥有時不止一次，兩隻雄蟲間的打鬥次數由1~6次不等，但每次打鬥時間則愈來愈減短。

寄生蜂的交配行為 ($n = 4$) 是由雄蟲啃咬雌蟲的蟲癭開始，此動作持續 461.89 ± 528 秒，方將雌蟲的蟲癭咬出一個孔洞，在咬蟲癭期間有2隻雄蟲遭受其它雄蟲的攻擊，在經過25.96秒的打鬥，打鬥結果皆為原雄蟲勝利，之後便繼續捏啃咬蟲癭，咬出孔洞後，雌蟲便試圖由此爬出蟲癭，但雌蟲因體積較大不易由蟲癭爬出，故雄蟲會以大顎夾住雌蟲的頸部將雌蟲拉出，等雌蟲完全離開蟲癭，雄蟲便以6足捉住雌蟲，兩者正面平行相對，且尾部相連交配，這種姿勢維持 23.65 ± 2.75 秒，雄蟲才放開雌蟲離開。

四、榕果中的種間關係

(一)、小蜂產卵時期

由小蜂出現於牛奶榕果壁的觀察記錄中，發現榕小蜂出現時期主要在B期，雌雄榕果都有發現，此外，僅記錄到一次雌果C期上有榕小蜂出現；而寄生蜂所有的記錄皆在C期雄果，以外的時期皆未發現（圖十三）。在黏蟲的實驗中，在雄株的枝條上有3次共黏獲6隻授粉蜂（7月3日，8月1日及8月22日），這時枝條上相對的皆有B期榕果。而寄生蜂黏獲7次53隻，主要集中在7月3日至7月25日之間，其數量較授粉蜂多，出現高峰與C期榕果的高峰相吻合，且多出現在C期榕果的前段，後期則較少黏獲。在雌株枝條上榕小蜂捕黏7次20隻，數量較雄株多時間亦較長，而其出現高峰與B期榕果較為吻合。在雌株上僅在8月31日黏獲寄生蜂1次2隻（圖十四）。由以上實驗可以發現榕小蜂有傾向於在B期榕果出現之趨勢，且雌雄榕果皆有，但在兩種調查方式中都以雌果居多；而寄生蜂則多出現在雄果的C期，雌果及C期外的雄果皆少有發現。

(二)、套袋處理

11個套袋處理最後僅有3袋17顆榕果成功的發育到D期，其中又有4顆榕果在採下前即被螞蟻咬走部份小蜂，故最後僅能分析剩餘的13顆榕果（表四）。套袋組的榕果 ($n = 13$) 內僅有榕小蜂，而未套

袋的榕果又可分為僅有 榕小蜂 ($n = 11$) 及同時含榕小蜂及寄生蜂 ($n = 10$) 兩組。比較三組榕果內所有小蜂總比例，發現於套袋組、未套袋榕小蜂組及未套袋兩種小蜂組小蜂總比例分別為 0.39 ± 0.04 , 0.34 ± 0.03 , 0.30 ± 0.03 ，組間差異不顯著 ($p > 0.05$)，可見套袋處理並未影響小蜂總比例。在寄生蜂方面，套袋組完全沒有寄生蜂，可見套袋能成功的防止寄生蜂的產卵，而未套袋的榕果則約有一半會有寄生蜂產卵，寄生蜂比例為 0.10 ± 0.048 。在榕小蜂方面，套袋組、未套袋榕小蜂組及未套袋兩種小蜂組的榕果內，榕小蜂所佔比例分別為 0.39 ± 0.04 、 0.34 ± 0.03 及 0.23 ± 0.04 ，前兩組的榕小蜂比例顯著高於未套袋兩種小蜂組 ($p < 0.01$)，可見寄生蜂的存在會降低了榕小蜂的比例 (表五)。為更了解寄生蜂對榕小蜂的影響，將同時含有榕小蜂及寄生蜂的10顆榕果，做榕小蜂比例與寄生蜂比例的回歸分析 (圖十五)，其結果發現二者有明顯的負相關 ($r = -0.71$, $p < 0.05$)。

肆、討論

一、榕果形態與成長

牛奶榕雄果的大小在芽期到B期間變化頗大，這段時間主要是榕果內雌花成長的時期，故榕果的大小也隨之增大，而在B期時榕果內有空腔，可便於榕小蜂在榕果內活動產卵或授粉，而在C期榕果的大小成長較緩慢，但在榕果內部蟲癭則穩定成長，至D期時榕果快速長大，榕果內部再度形成空腔，讓小蜂能在榕果內活動。雌果由芽期到E期榕果成長過程中皆比雄果小，且無空腔的存在。比較雌雄榕果，得知在B期之前牛奶榕的雌雄榕果的形態特徵並無明顯差異，主要的外形差異為榕果的大小。B期的雄果（果徑 × 果高 = 1.56 cm × 1.43 cm）顯著大於雌果（0.98 cm × 0.93 cm），這可能因此時雄果內的小花數量較多（每顆雄果平均有 710.2 ± 243.91 朵雌花，而每顆雌果則平均僅有 246.42 ± 16.01 雌花）；此外，雄果有明顯的內腔，其果壁亦較厚。

在B期時雄果約有700朵雌花，但每顆榕果卻僅產生約250個蟲癭，僅佔35%，雌花並未完全被小蜂產卵，蟲癭數較少的可能原因有（1）每隻小蜂僅能生下一定數量的卵，本區雖有30棵雄株，但由榕果的週變化狀況，可發現一週最多有15顆D期雄果，而B期榕果則可多達500顆，故推測榕小蜂族群量低，每一榕果中可能僅有1隻榕小蜂進駐，故多數的雌花尚未被榕小蜂產卵。未來需進一步檢查每隻雌蜂可產下多少卵，及每個榕果有多少的雌蜂進駐產卵。（2）榕果的資源限制，榕果僅能提供一定的能量給小蜂成長，即使榕小蜂生下大量的卵，也可能僅有一定數量的小蜂能夠發育成熟，而無法發育成熟的小蜂則可能成為空的蟲癭（Compton *et al.*, 1991）。因而進駐雌蜂的數量與蟲癭的數量並不會成正比，反而與空的蟲癭成正比，可能影響蟲癭數的因子則為榕樹的營養。（3）榕樹可能會主動使過多蟲癭的的榕果落果（Bronstein, 1988b），故留下的榕果中所含

蟲癭的數量一定，為確定是否為此原因，需檢視落果中蟲癭的數量，若落果中蟲癭數量較多，即可能為此原因。但對雌雄異株的牛奶榕而言，榕小蜂並不影響種子的產生，且因榕小蜂數量越多，花粉傳播出去的機會越大，對榕果越有利，故於雌雄異株者，此假說應難以成立。

在牛奶榕中，榕小蜂與寄生蜂的性比，都是明顯的偏雌的 (female biased sex ratio)。Fisher (1930) 認為個體再可自由交配的大族群中，其性比應接近 1 : 1，Hamilton (1967) 則提出當子代的族群是空間隔離且來自少數親代的情況下 (即 local mate competition, LMC)，將會演化出偏雌的性比，而親代的數量越多則性比會越接近 1 : 1。此外，近親交配 (inbreeding) 亦會使性比偏雌 (Frank, 1985a)。對榕小蜂及寄生蜂而言，榕果是一個典型的分離的空間，若榕果中小蜂的雄蟲為無翅的，且在交配前雌蟲不會飛離榕果，則完全符合 LMC 的情況。榕小蜂與寄生蜂是膜翅目 (Hymenoptera) 的昆蟲，卵未受精則可成為單套的雄蟲，若受精則為雙套的雌蟲，故母蟲可控制其子代的性別，因此小蜂的性比有可能受母蜂的控制，當一個榕果中產卵的母蜂 (foundresses) 增加時，卵受精的比率降低，即雄蟲的比例會隨之上升 (Herre, 1985, 1987)。Frank (1985b) 以 *Pegoscapus assuetus* (榕小蜂) 為材料發現其雄蟲傾向在其羽化的蟲癭附近活動，他認為榕小蜂有 sib-mating 的傾向，即血親間交配機率增加，這可能使榕小蜂的雄蟲性比，較 Hamilton 的預測為低，但是否雄蟲蟲癭附近的雌蟲皆為其姐妹，則可能需研究小蜂產卵行為，是否同一母蜂偏好在鄰近的雌花產卵，才能了解此推論的可能性。在本實驗中的兩種小蜂的雄蟲皆無翅膀，雌雄間的交配必需在榕果內完成，故符合 LMC 的條件，但因不知各個榕果中母蜂的數量，故難以探討母蜂數量對性比的影響效果。但比較榕小蜂與寄生蜂的性比，則可發現榕小蜂雄蟲的比例遠低於寄生蜂，推測是由於榕小蜂是由鑽入榕果內產卵，因榕果 B 期時間很短，一般僅有少數的

母蜂進入榕果產卵，且本實驗區之榕小蜂族群量低，母蜂數應不高，每隻母蜂可產下大量的卵，反之，寄生蜂於C期產卵有較多的時間產卵，且由榕果外產卵，故每隻母蜂可在多個榕果中產卵，而每個榕果中則可能有許多母蜂產卵，因此，寄生蜂雄蟲比例較榕小蜂高。

本實驗中有一顆榕果中榕小蜂的性比接近1（雄蟲158隻，雌蟲172隻），與其它的資料有明顯的差異（雌蟲平均184隻，雄蟲平均32隻）。其可能原因有：（1）若寄生蜂會導至榕小蜂的死亡，則有可能是因寄生蜂恰巧使多數的榕小蜂雌蟲死亡，故雄蟲的比例上升（但在榕果中僅有24隻寄生蜂不太可能造成這種效應）。（2）若一個榕果中，有較多的母蜂進入產卵，則有可能使雄蟲比例接近0.5，Herre (1985)發現 *Ficus insipida* 的榕小蜂，當產卵的母蜂高達6隻時，雄蟲的比例約為0.4，若母蜂的數量再增加時，亦有可能接近本實驗的數值。但在本實驗中因未知進入榕果的母蜂數量，無法求証，故將來需做不同的母蜂數量的控制實驗，才能有較明確的答案。（3）可能是榕果中有兩隻以上的榕小蜂在榕果中產卵，但其中有一隻榕小蜂未曾交配，故僅能產下雄蟲，因此雄蟲比例明顯較高，未來需觀察未交配的榕小蜂雌蟲是否能順利爬離蟲癭，且須更多的例子才能證實。

目前所有牛奶榕雄果並未見任何種子，Corlett *et al.* (1990) 檢查了 *F. fissulosa*, *F. grossularioides*, 及 *F. heteropleura* 三種雌雄異株的雄果亦未發現種子，雄果不生產種子的原因可能是小花已特化成專為長成蟲癭的構造，即使授粉亦無法長成種子。然而並非所有雌雄異株種類的雄果都無法產生種子，Neeman 及 Galil (1978) 將無花果雄果做人工授粉後產生大量的種子。牛奶榕雌果中完全無蟲癭存在，由榕小蜂雌蟲的行為即可知，是榕小蜂在雌果中並無產卵行為。另於雌雄同株的菩提樹 (*F. religiosa*)中則發現將長柱頭的雌花花柱折斷，榕小蜂可正常的產卵 (Galil, 1973)。而雌雄異株的雌

果中的雌花，若將其花柱折斷是否有此現象則未可知，且若榕小蜂可順利產卵，這些卵是否能長成蟲癭，亦無法得知，但雌果可能並非僅以長花柱的來避免小蜂產卵。

二、開花物候

開花物候的特徵有花期的分布情況、株間及株內的同步性。牛奶榕的雌株與雄株的花期分布在一年間並非平均分散，而有集中的情形，但二者集中情形明顯不同，雌株集中在6~9月，雄株則集中在3~9月，雄株開始發育的時間較雌株早2個月。植物在季節變化較大時，通常會在氣候較佳時開花結果。牛奶榕雌株花期即分布在較溫暖適合開花結果的夏季，這時植株的葉都已長全，能正常進行光合作用，雌果應能獲得較多的能量。反之，雄株花期起始於春季，這時雄株的葉多尚在生長，此時溫度亦較低，故所得到的能量較差，且雄果較雌果大，所需的能量較多，成長可能需較長的時間，故可能因此雄株花季顯著較雌株花季長。雄果較早開始發育，可能是為了在雌果的雌花成熟時（B期）能有榕小蜂釋出（D期雄果），由圖五可知B期雌果與D期雄果的出現時間吻合。而為了延續榕小蜂，D期雄果亦需配合B期雄果，但在實驗的結果發現，大部份的B期雄果出現在D期雄果之前，僅有少數出現在D期雄果的末期，可知雄果B、D期間較不吻合，這可能即為雄株榕果的小蜂進駐率遠較雌株低的原因，較晚出現的少數雄果可能即為越冬的榕果，但在民國82~84年的調查中，僅有82年的冬季有榕果延遲到隔年成熟，83年的調查則無此現象，這可能因83年夏季有多達6個颱風，使越冬榕果完全掉落。雖然83年冬季並無榕果延遲到84年春天，當時研究範圍內所有雄株上完全無榕果，但84年春夏季的榕果依然有部份榕果進入C期（小蜂進駐率為0.1~0.5之間）。這些榕小蜂是由何處而來的？可能有3個假說，榕果外越冬假說、遷移假說及越冬榕果假說。無花果小蜂（*Blastophaga psense*）於室溫下僅能在榕果外存活約一週（Kjellberg *et al.*, 1988），本實驗觀察中牛奶榕小蜂出榕果後，放於培養皿中且

無食物狀況下，多在兩天內死亡，因此榕小蜂在榕果外越冬之假說的可能性很低。榕小蜂的來源可能是由較溫暖的地方飛來，Ramirez (1970) 由距美洲大陸100 km的小島上，發現島上原無榕小蜂的榕樹有榕小蜂，Mckey (1989) 因此推測榕小蜂可能飛行超過100 km，若小蜂有此飛行能力，牛奶榕小蜂亦可能由臺灣中南部較溫暖處飛來。當然另一可能則是在實驗區附近較隱密處有少數榕果殘存，但不易發現，或許需增加樣株才能得到更完整的資訊。臺灣雌雄同株的正榕，其亦於冬季有一段時期於樣株上完全無榕果 (陳，1994)，故在冬季榕果數大量減少，是在氣候變化較大的常見現象，而這種地區榕小蜂族群是如何延續，則需更精確的實驗來探討。

雌雄同株在不同種間，開花物候狀況一致，皆為株內同步株間不同步，雌雄異株在不同種間的開花物候則差異較大。在本實驗的牛奶榕雄株株間的花期分布較雌株分散，亦及株間同步性較差，但同一植株內，榕果則多處於同一發育期，亦即株內同步性較佳，這種同步性的差異，可能因雌雄榕果所扮演的角色不同所致。Bronstein (1989) 提出雌雄異株的榕屬植物將雄性與雌性的角色分離，雌雄間選擇壓力不同。雄株為提高其適存值 (fitness) 需使 (1) 榕小蜂成功繁衍、(2) 榕小蜂將花粉帶到雌果中，使雌果授粉、(3) 經授粉的雌果，其種子能成功發育並傳播出去。本實驗中牛奶榕雄株的株間不同步可使得幾乎整年都有榕果，有助於榕小蜂的延續。其次，株內同步則可使同一植株上較無可能同時含有B、D期的榕果，如此可確保榕小蜂飛離原生的植株，提高榕小蜂為雌果傳粉的機會，此外牛奶榕雌株在夏季結果，而雄株則配合雌株提早於春季開始發育，剛好在夏季時到達D期，放出榕小蜂使雌果授粉。但B、D期雄果間則配合較差，這可能是為錯開B期雌雄榕果的出現，避免雌雄果互相競爭榕小蜂，降低雌果獲得傳粉的機會，也因此雌果的小蜂進駐率遠高於雄果，Kjellberg *et al.* (1987)亦發現無花果雌雄B

期榕果間有1個月的間隔，他們推測這可以此避免榕小蜂演化出辨識雌雄榕果的能力。

雌株欲提高其適存值則需要(1) 榕果在有榕小蜂時(雄果D期)到達B期、(2)種子能發育成熟且能散播出去。雌株株間同步性較高而株內較不同步，這一方面可使雌果集中在氣候較佳的時間成熟，同時也能延長雌果獲得小蜂進駐的時間，使雌株能持續產生成熟的果子，增加種子散播的機會。由此可知，對雌株與雄株而言，種子的發育與傳播都是首要之務，故牛奶榕雌株會集中在氣候較佳的夏季結果，而雄株則調整其開花物候來配合雌株結果。

比較牛奶榕與其它雌雄異株的榕屬植物的開花物候。法國的3棵無花果雌株僅有一個花期，於7月時到達B期，牛奶榕亦僅有一個花季，於7~9月到達B期，雖牛奶榕的開花較分散，但二者都是在夏季氣候較佳時結果。然而法國4棵無花果雄果一年有兩個花期，5月時去年留下的越冬花期到達D期，同一枝條上則有今年新生的榕果到達B期，榕小蜂即可飛到同株的榕果中產卵，如此可減少榕小蜂飛行時的死亡率，而這些榕果到7月時到達D期這時同株樹上並無榕果，故榕小蜂會飛離原來的植株，而此時恰巧是B期雌果出現高峰，故榕小蜂多飛至雌果授粉，雄株遲至8月才有B期榕果出現，這時有少數殘存的榕小蜂可進入雄果產卵，成為越冬榕果。本研究的牛奶榕雄株大部份植株僅有一個花期，此花期可在7~9月到達D期，讓雌果授粉，但僅有少許植株會產生越冬榕果。在無花果的情況，每株榕樹都產生越冬榕果，儲備7月時為雌果授粉的小蜂，故越冬榕果對雄株有好處，而本實驗中越冬榕果放出小蜂的時間與本身的B期榕果並不配合，這些雄株並無法直接由越冬榕果獲得利益，可能為榕樹在不同年間結果時間不同，族群中彼此分擔榕小蜂延續的責任。日本的Okamoto and Tashiro (1981b) 在1980年的5~12月做了1棵雌株2棵雄株的牛奶榕開花物候調查，其中雌株的B期榕果出現時間為7~8月與本實驗相似，而雄株則有較大的差異，其於調查期間即有2~3個花季

其中一花季的D期榕果與雌株B期榕果花期配合良好，但因其調查時間較短，無法得知較晚形成的花季是否會延遲到隔年，銜接下一個花季，同時他們將有光照及陰暗處的枝條分開討論，有光照的枝條產生較多的榕果，而陽明山區的牛奶榕則位於森林的中下層光照較少，故可能因此平均花季數量較少。在新加坡（熱帶）的大冇樹 (*Ficus fistulosa*) 其雌雄株株間分散，與雌雄同株的開花物候相似 (Corlett, 1987)，另外，*Ficus grossularioides* 之雌株株間與株內皆不同步，而雄株花季株間雖有集中情形，但並非集中於特定時間，其株內則有同步現象 (Corlett, 1993)。由此可知同為雌雄異株的種類，其開花物候情況皆有所不同，造成這些差異的原因可能是環境（日照、溫度、雨量及微棲地的狀況）及每個種類本身的特徵的不同。

雌雄異株一般認為是由雌雄同株演化而來 (Berg, 1989)，Kjellberg and Maurice (1989) 認為較大的季節性變化會導至榕果雌雄角色的分化，進而演化出雌雄異株的種類，但 Bronstein (1989) 檢查了所有研究過的榕屬植物於世界的分布，並未發現雌雄異株的種類有集中在高緯度的現象。不過可以確認的是，雌雄異株似乎對氣候變化較大的環境適應良好。此外，Frank (1989) 提出榕果可能為減少寄生蜂的壓力，而演化出雌雄角色的分離的現象。本實驗的牛奶榕中僅發現一種寄生蜂，在雌雄異株的大果榕亦僅發現一種寄生蜂 (Chou and Yeh, 1995)，而愛玉、薜荔則未曾發現寄生蜂 (何, 1991)，發現現知的雌雄異株種類，其寄生蜂的種類較少，且於上述三種雌雄異株的榕屬植物，雌果中皆無寄生蜂，亦可確保種子的產生。雌雄同株的寄生蜂壓力是否大於雌雄異株，需瞭解當地榕屬植物的寄生蜂蜂相，若雌雄異株確實能降低寄生蜂壓力，需評估寄生蜂的壓力是否大到促使演化進行，或者僅為演化後的適應。故為進一步瞭解雌雄異株的演化，需更多種類在各個緯度的研究比較，如此方可獲得較完整的答案。

對榕小蜂而言，進入雌果可能僅是一個墳墓而無法產下後代，所以榕小蜂為何未演化出辨識雌雄榕果的機制，一直是討論的重點。Kjellberg *et al.* (1987) 認為無花果雌株B期榕果早雄株1個月，此間隔使榕小蜂沒有選擇的機會，這便可避免榕小蜂演化出辨識雌雄榕果的機制。但如前文所述，可知在日本及臺灣的牛奶榕的B期雌雄榕果出現時間也有間隔，但在新加坡的大冇樹 (*Ficus fistulosa*) 與 *Ficus grossularioides* 雌雄榕果的B期間完全無間隔，而在印尼的 *F. fulva* 及 *F. septica* 同時有數量相近雌雄B期榕果，雌果的小蜂進駐率反較雄果高 (Compton *et al.*, 1994)。由此可推測防止榕小蜂辨識雌雄榕果的機制不止一種，另一機制可能即為雌雄果間氣味及形態的相似，Grafen and Godfray (1991) 提出在雌雄異株的榕屬植物中，為防止榕小蜂演化出辨識的機制，雌雄榕果會互相擬態，使二者盡可能的相似。牛奶榕在B期時，雌雄榕果的顏色相似，皆為綠色帶紅色斑點，無花果的雌雄榕果外形也很相似 (Valdeyron and Lloyd, 1979)，這似乎很符合此理論，但最近探討榕小蜂主要是以每種榕屬植物B期榕果所散發的特殊揮發性氣體來辨識榕果的位置，且僅需氣味即可引發榕小蜂鑽入榕果的行為 (Ware and Compton, 1994)，雌雄榕果可能僅需散發的氣味相似，即可使榕小蜂無法辨識雌雄榕果 (Mckey *et al.*, 1994)。牛奶榕的雌雄榕果於C期以後色澤與斑點都較深暗，在薜荔亦有此情形 (何, 1991)，推測榕果的顏色對榕小蜂尋找榕果有幫助。然而 Ware and Compton (1992) 將非洲的 *F. lutea* 之榕果外表的毛除去，並不影響小蜂的行為，故榕果的外形是否影響榕小蜂進入榕果尚無定論，這需更多有關小蜂行為的研究才能得知。

三、小蜂行為

(一)、牛奶榕小蜂授粉與產卵行為

於B期雌雄榕果中，牛奶榕小蜂同樣都有以產卵管刺探雌花柱頭的行為，因榕小蜂產卵時需將產卵管由雌花柱頭插入至子房方能產卵，故以產卵管探測即為榕小蜂尋找產卵位置的方式。但在探測後榕小蜂僅在雄果中有產卵行為，而雌果中則完全無產卵行為，雄果中的雌花柱頭皆較榕小蜂的產卵管短，榕小蜂即可輕易的產卵，故榕小蜂在雄果中花 75 % 的時間在產卵上，雌果中雌花花柱遠較榕小蜂產卵管長，榕小蜂無法產卵，因此榕小蜂在雌果中僅有探測行為（表六）。在雄果與雌果觀察過程中，均未發現榕小蜂主動授粉的行為，故可推測牛奶榕小蜂的傳粉是以被動的方式。在榕小蜂的傳粉行為研究中，目前只發現無花果（Galil and Neeman, 1977）、薜荔（何, 1991）及牛奶榕小蜂是被動傳粉，而這三種都是雌雄異株的種類，故雌雄異株的種類可能因雄果與雌果的差異，促使榕小蜂的主動授粉行為不易演化，進而有利於被動傳粉的演化。但在新加坡雌雄異株的大冇樹（*Ficus fistulosa*）中，其榕小蜂在雌雄榕果皆有主動授粉的行為，這也可能因其榕小蜂與雌雄同株的榕小蜂種類較相近（Galil, 1973）。學者並提出以授粉行為作為分類的特徵之一（Frank, 1984）。

榕小蜂與榕屬植物間的互利共生，建立在榕小蜂幫助榕果授粉，榕果提供雌花讓榕小蜂產卵。榕小蜂在鑽入榕果時因會經過層層密布的苞片，常會將身體沾附的花粉刮落，故榕小蜂的傳粉機制為一重要課題。牛奶榕小蜂的行為與構造如何搭配來完成授粉？牛奶榕的雄花散布在榕果內，於D期成熟放釋出花粉，同時榕小孔自行打開，榕小蜂雌蟲在此時羽化後鑽出蟲癭，在榕果中走動尋找榕小孔鑽出，榕小蜂鑽出榕果後因身體濕黏，常會沾滿花粉，這可能對飛行不利，所以榕小蜂會在榕果外或鄰近的枝葉上清理身體，所以飛離時僅帶走附著在腳部、口器及身體凹陷處的花粉，在所有觀察記錄中並未發現榕小蜂在D期雄果中有主動裝載花粉的行為，且在榕小蜂體表亦無特化的花粉囊袋，而在主動授粉的種類（如正

榕)，榕小蜂會主動尋找花粉，裝載於花粉囊中。除了榕小蜂的形態與行為外，榕果形態亦可能有對應的特化現象，如榕果的雄花位置與數目。無花果及薜荔的雄花聚集於榕小孔附近 (Galil and Neeman, 1977; 何, 1991)，如此榕小蜂鑽出時必定會沾黏花粉，然而牛奶榕雄花在榕果內的分布較分散與正榕相似，不過牛奶榕雄花的相對數量明顯較正榕多 (正榕僅有7%的雄花 (陳, 1994)，而牛奶榕則有約30%的雄花)，此應可增加榕小蜂能碰到花粉的機會。另外，牛奶榕B期雌果的榕小孔苞片較鬆 (由觀察及榕小蜂較易由榕小孔中鑽出，而在雄果及正榕的行為觀察中則無此現象)，這也可減少榕小蜂體表的花粉被刮落的機率。

(二)、正榕小蜂與牛奶榕小蜂行為比較：

比較雌雄異株的牛奶榕與雌雄同株的正榕，其榕小蜂的行為，有許多的差異。最主要的差異為正榕小蜂有主動裝載花粉及授粉行為，牛奶榕小蜂則無。其次，榕小蜂於B期榕果中各種行為的時間分配不同。榕小蜂的主動授粉行為應是與榕果構造共同演化而成的，雖正榕的雄花數量僅佔總小花的7% (陳, 1994)，但因其小蜂為主動授粉，故少許的雄花即可達成授粉的效益，而牛奶榕小蜂因無此行為，故需較多的雄花才能達成傳粉的效益。比較牛奶榕B期雄果與正榕B期榕果中榕小蜂的行為，可知牛奶榕小蜂花在產卵的時間最多，而正榕小蜂花在探測的時間較多，其原因可簡單由雌花的形態來解釋，正榕雌花之花柱長短參差，故榕小蜂需花較多的時間來探測，且每次需較長的時間探測，方能決定那一朵雌花可以產卵，牛奶榕雄果中，雌花皆為短花柱，故小蜂可能僅需探測雌花是否已被產卵，故試探測的時間較短，將更多的時間投注在產卵上。

(三)、榕小蜂與寄生蜂行為：

牛奶榕D期榕果中榕小蜂與寄生蜂的行為，最主要的差異是寄生蜂雄蟲有打鬥行為而榕小蜂則無。在封閉的環境下，雄蟲間為競爭交配機會有較激烈打鬥，而親代為降低其子代間的打鬥，會減少

雄蟲的數量，而在一個榕果中雄蟲間親緣關係越近（同一榕果中產卵的母蜂越少），雄蟲比例越低（Hamilton, 1979）。榕小蜂是由榕小孔鑽入榕果，所以一個榕果中通常僅有少數雌蜂進入，每隻雌蜂產下大量的卵（Herre, 1987），故雄蟲間親緣關係較近，而寄生蜂可自由的從榕果外產卵，通常一個榕果有許多雌蜂產卵，每隻雌蜂產下較少的卵，故雄蟲間較無親緣關係，所以榕小蜂的雄蟲比例較寄生蜂低（Murray, 1989）。寄生蜂的形態上亦有打鬥用的大顎（Frank, 1987; Murray, 1990），在許多寄生蜂種類中亦觀察到打鬥的行為（Murray, 1987）。牛奶榕中榕小蜂與寄生蜂的雄蟲皆為無翅雄蟲，故其一生皆僅能在榕果中生活，寄生蜂的雄蟲比例較高，且僅有寄生蜂有打鬥用的大顎及打鬥行為，這些都符合 Hamilton 的理論。

榕小蜂的行為在觀察時，需將榕果打開，並以光線照射，這會對榕小蜂的行為有影響，進而影響觀察的結果。主要的影響為：(1) 雄蟲的生活史中，皆生活在榕果中，故其對光線可能有躲避的現象，而雌蟲則可能以光線來尋找榕小孔，故打開榕果可能使雌蟲立即由打開處離開，縮短了雌蟲在榕果中的時間，使觀察到的行為不完整。(2) 榕果中CO₂濃度高O₂濃度低時，雄蟲活動力較好，O₂濃度高CO₂濃度低時，雌蟲活動力較好，所以打開榕果後，便有利於雌蟲的活動，但不利於雄蟲活動（Galil et al., 1973），所以本實驗中記錄到的雄蟲行為極少，甚至未曾記錄到榕小蜂雄蟲鑽出蟲癭及完整的交配行為。(3) 打開榕果會使榕果中的濕度降低，可能會使蟲癭乾燥，雌蟲由蟲癭爬出的行為受到影響。

四、種間關係

牛奶的雌雄榕果中，榕小蜂產卵時間皆在B期時，由黏蟲的結果亦可發現榕小蜂的黏獲與B期榕果的出現符合，可知榕小蜂是主動趨近B期榕果，寄生蜂則在雄果C期產卵，主要於雄株中黏獲，且與C期雄果出現時間相符，可知寄生蜂是主動趨近C期雄果。榕小蜂定位B期榕果的主要線索為B期榕果所散發的氣味，而寄生蜂又是如何

察覺C期雄果？這個答案可能是以C期“雄果”而非雌果的氣味來定位，至於吸引寄生蜂的氣味為何，榕果為何會散發出這些氣味，則無法得知，但可推知其感應的氣味與榕小蜂不同，且在雌果上並無此種氣味的散發。

寄生蜂的產卵時間若在B期前，則其不需依賴榕小蜂，若在B期後則其需依賴榕小蜂方能成熟 (Ramirez, 1988; Compton, 1993)，在本研究中*S. inubiae* 主要在C期牛奶榕雄果產卵，且從未在榕果中發現單獨存在者，可知寄生蜂是需要依賴榕小蜂，而其能量的來源則可能為榕小蜂幼蟲或受榕小蜂刺激發育的雌花。此外，*S. inubiae* 多於C期的前段黏獲，可能因完成其生活史需一定的時間，故若在C期後段才產卵，便無法在D期成熟羽化。寄生蜂的生活史的長短需配合榕果與榕小蜂的生活史，而同一地點的榕屬植物，其榕小蜂的發育時間 (C期長度)由4週到14週 (Hill 1967; Bronstein *et al.*, 1990)，所以寄生蜂只能在部份種類的榕果中生存，Bronstein (1991) 因此認為同一地點有相似的發育長度的榕屬植物中，會有相同的寄生蜂，而寄生蜂也因此會演化出與榕屬植物的特化現象，部份寄生蜂甚至只寄生在一種榕樹上 (Weibes, 1981, Ulenberg, 1985)。

由 *S. inubiae* 產卵時間可知其需依賴榕小蜂才能生存，但寄生蜂是否對榕果與榕小蜂的共生有影響？由套袋的實驗可知寄生蜂的存在會降低榕小蜂的比例，且在榕果中寄生蜂的比例與授粉蜂的比例呈負相關，因此可知寄生蜂對榕小蜂有直接的負面影響，然而，這種負面的影響是因寄生蜂以榕小蜂為食，或是與榕小蜂競爭雌花而導致榕小蜂死亡，則需進一步檢查蟲癭內幼蟲間的關係，但這有許多技術上的困難極待克服。

榕小蜂對榕果而言，是花粉能否傳播的關鍵，故榕小蜂減少的同時，榕果中花粉傳播出去的機率也降低，所以寄生蜂也間接的對榕果有負面的影響。既然寄生蜂對榕果與榕小蜂都有害處，為何榕果沒有演化出排除寄生蜂的機制？West and Herre (1994) 提出寄生

蜂的世代較榕屬植物短，故演化上寄生蜂變異產生較快，榕果不易排除寄生蜂。此外，榕果可能無法辨別蟲癭中為榕小蜂或寄生蜂的幼蟲，無法主動使寄生過多的榕果落果，故不易排除寄生蜂 (Bronstein, 1991)。

此外，雌雄異株的榕屬植物，其雌果中極少發現有寄生蜂，在大果榕 (Chou and Yah, 1995)，無花果 (West and Herre, 1994) 及本實驗的牛奶榕，雌果皆無寄生蜂存在，而雄果則有寄生蜂，可能因雄果無法辨識寄生蜂與榕小蜂，無法排除寄生蜂，而雌果的雌花則可能已演化為僅能產生種子，而無法提供小蜂幼蟲發育，故榕小蜂與寄生蜂均無法在雌果中繁衍後代。榕果形態在演化上也可能有減少寄生蜂的影響的機制，如增厚果壁及改變榕果發育的時間，來限制寄生蜂在榕果中產卵的機會。在本實驗中，寄生蜂比例與榕小蜂的比例有顯著的負相關，但寄生蜂亦僅佔 0.1 %，故寄生蜂的影響可能不如預期的嚴重，若 *S. inubiae* 於陽明山區僅有牛奶榕一種寄主，則牛奶榕雄果在冬季的大量減少，對其族群則有控制的作用，反之，若其可寄生於其它榕果上，則其族群可能受其它種類的影響。所以，要瞭解寄生蜂扮演的角色，可能需對當地榕屬植物的寄生蜂有普遍的認識，且對寄生蜂的行為及榕果中幼蟲間的關係有更深入的研究。

陸、參考文獻

- 何坤益。1991。愛玉與薜荔授粉生態之研究。國立中興大學森林學研究所碩士論文。64頁。
- 呂福原、歐辰雄、廖秋成、陳民安。1987。薜荔授粉生態之研究。國立中興大學農學院實驗林研究報告。
- 李瑞宗。1991。丹山草欲燃-陽明山國家公園步道植群。內政部營建署陽明山國家公園管理處。
- 陳穎儒。1994。榕果小蜂與正榕 (*Ficus microcarpa* L.) 之物候週期及種間關係。國立臺灣大學植物病蟲害研究所論文。72頁。
- 廖日京。1991。臺灣桑科植物之學名定正。臺灣大學森林系。
- 謝玫真。1991。榕果小蜂與正榕 (*Ficus microcarpa* L.) 之共生研究。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。54頁。
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45: 605-611
- Bronstein, J. L. 1988a. Fruit production in a monoecious fig: consequences of an obligate mutualism. *Ecology* 69: 207-214.
- Bronstein, J. L. 1988b. Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology* 69(4): 1289-1302.
- Bronstein, J. L. 1989. A mutualism at the edge of its range. *Experientia* 45: 622-637.
- Bronstein, J. L. 1991. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos* 61: 195-186.
- Bronstein, J. L., P. H. Gouyon, C. Gliddon, F. Kjellberg and G. Michaloud. 1990. Ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious fig populations: a simulation study. *Ecology* 71: 2145-2156.
- Bronstein, J. L. and D. McKey. 1989. The fig / pollinator mutualism: A model system for comparative biology. *Experientia* 45: 601-604.
- Chou, L. S. and H. M. Yeh. 1995. The pollination ecology of *Ficus aurantiaca* var. *parvifolia*. *Acta Zoologica Taiwanica* 6(1): 1-12.
- Compton, S. G. 1993. One way to be a fig. *Afric Entomol* 1: 151-158.
- Compton, S. G., K. C. Holton, V. K. Rashbrook, S. van Noort, S. L. Vincent and A. B. Ware. 1991. Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollinating agaonid fig wasp. *Biotropica* 23(2): 188-194.

- Compton, S. G., S. J. Ross and I. W. B. Thornton. 1994. Pollinator limitation of fig tree reproduction on the island of Anak Krakatau (Indonesia). *Biotropica* 26(2): 180-186.
- Compton, S. G. and S. van Noort. 1992. Southern African fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): resource utilization and host relationships. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.* 95(4): 423-435.
- Corlett, R. T. 1987. The phenology of *Ficus fistulosa* in Singapore. *Biotropica* 19 (2): 122-124.
- Corlett, R. T. 1993. Sexual dimorphism in the reproductive phenology of *Ficus grossularioides* Burm. f. in Singapore. *Malayan Nat. J.* 47: 149-155.
- Corlett, R. T., V. Boudville and K. Seet. 1990. Seed and wasp production in five fig species (*Ficus*, Moraceae). *Malayan Nat. J.* 44: 97-102.
- Frank, S. A. 1984. The behavior and morphology of the fig wasps *Pegoscapus assuetus* and *P. jimenezi*: descriptions and suggested behavioral characters for phylogenetic studies. *Psyche* 91: 289-307.
- Frank, S. A. 1985a. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution* 39: 949-964.
- Frank, S. A. 1985b. Are mating and mate competition by the fig wasp *Pegoscapus assuetus* (Agaonidae) random within a fig? *Biotropica* 17(2): 170-172.
- Frank, S. A. 1987. Weapons and fighting in fig wasps. *TREE* 2(9): 259-260.
- Frank, S. A. 1989. Ecological and evolutionary dynamics of fig communities. *Experientia* 45: 674-680.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Galil, J. 1973. Pollination in dioecious figs. Pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. *Gardens' Bull. Singapore* 26: 303-311.
- Galil, J. 1977. Fig biology. *Endeavour* 1: 52-56.
- Galil, J. and D. Eisikowitch. 1968a. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.* 67: 745-758.
- Galil, J. and D. Eisikowitch. 1968b. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* 49: 259-269.

- Galil, J. and D. Eisikowitch. 1969. Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae). Tijdschr. Entomol. 112: 1-13.
- Galil, J. and D. Neeman. 1977. Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.). New Phytol. 79: 163-171.
- Galil, J., M. Seroni and D. Bar-Shalom. 1973. Carbon dioxide and ethylene effects in the co-ordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. New phytol. 72: 1113-1127.
- Galil, J. and Y. Snitzer-Pasternak. 1970. Pollination in *Ficus religiosa* L. as connected with the structure and mode of action of the pollen pockets of *Blastophaga quadraticeps* Mayr. New Phytol. 69: 775-784.
- Grafen, A. and H. C. J. Godfray. 1991. Vicarious selection explains some paradoxes in dioecious fig-pollinator systems. Proc. R. Soc. Lond. B. 245: 73-76.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. Science 156: 477-488.
- Hamilton, W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects, pp. 167-220. In: N. S. Blum and N. A. Blum (eds.), Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects. Academic Press, N.Y.
- Herre, E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. Science 228: 896-898.
- Herre, E. A. 1987. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. Nature 329: 627-629.
- Hill, D. S. 1967. Figs of Hong Kong. Hong Kong University Press, Hong Kong. 130pp + 65 Pls.
- Ho, K.-Y., L.-S. Chou, F. Y. Lu, and C.-H. Ou. 1995. Phenology of the symbiosis between *Ficus pumila* L. var. *pumila* and fig wasp. unpublished.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig. Ann. Rev. Ecol. syst. 10: 13-51.
- Kjellberg, F., B. Doumesche, and J. L. Bronstein. 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C. Biol. Med. Sci. 91(2): 117-122.
- Kjellberg, F., P. H. Gouyon, M. Ibrahim, M. Raymond and G. Valdeyron. 1987. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. Evolution 41(4): 693-704.
- Kjellberg, F. and S. Maurice. 1989. Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: Its evolution and consequences. Experientia 45: 653-660.

- Lambert, F. R. and A. G. Marshall. 1991. Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *J. Ecol.* 79: 783-809.
- McKey, D. 1989. Population biology of figs: Applications for conservation. *Experientia* 45: 661-673.
- McKey, M. H., M. Gibernau and J. E. Frey. 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.* 70: 185-191.
- Milton, K., D. M. Windsor and D. W. Morrison. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63: 752-762.
- Murray, M. G. 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, *Philotrypesis pilosa*. *Anim. Behav.* 35: 488-506.
- Murray, M. G. 1989. Environmental constraints on fighting in flightless male fig wasps. *Anim. Behav.* 38: 186-193.
- Murray, M. G. 1990. Comparative morphology and mate competition of flightless male fig wasps. *Anim. Behav.* 39: 434-443..
- Neeman, G. and J. Galil. 1978. Seed set in the "male syconia" of the common fig *Ficus carica* L. (caprificus). *New Phytol.* 81: 375-380.
- Okamoto, M. and M. Tashiro. 1981a. Mechanism of pollen transfer and pollination in *Ficus erecta* by *Blastophaga nipponica*. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.* 34: 7-16.
- Okamoto, M. and M. Tashiro. 1981b. Seasonal fluctuations of the quantity of syconia on male and female trees of *Ficus erecta*. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.* 35: 43-53. (in Japanese)
- Ramirez, B. W. 1969. Fig wasps: mechanism of pollen transfer. *Science* 163: 580-581.
- Ramirez, B. W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24: 680-691.
- Ramirez, B. W. 1988. Parasitic relationships among chalcidoid fig-wasp and the syconia of *Ficus* (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Advances in Parasitic Hymenoptera Research.* 345-350.
- Ulenberg, S. A. 1985. The systematics of the fig wasp parasites of the genus *Apocrypta* Coperel. North Holland Publishing Co., Amsterdam.
- Valdeyron, G. and D. G. Lloyd. 1979. Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. *Evolution* 33(2): 673-685.

- Van Noort, S., A. B. Ware and S. G. Compton. 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi*. S. Afr. J. Science 85: 323-324.
- Verkerke, W. 1989. Structure and function of the fig. *Experientia* 45: 612-622.
- Ware, A. B. and S. G. Compton. 1992. Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. *Biotropica* 24: 544-549.
- Ware, A. B. and S. G. Compton. 1994. Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chem. Ecol.* 24(3): 785-802.
- West, S. A. and E. A. Herre. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 258: 67-72.
- Wiebes, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 1-12.
- Wiebes, J. T. 1981. The fig insects of La Reunion (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 17: 543-570.
- Wiebes, J. T. 1982. The phylogeny of the Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Netherlands J. Zool.* 32(3): 395-411.

圖表目錄

圖一、陽明山國家公園簡圖及實驗地點。

圖二、雌雄榕果的成長。第一列為A~E期的雌果，第二列為A~D期雄果，第三列為未完成發育期的榕果。其中 F：雌果、M：雄果、t：株號、B, C, D, E：榕果發育期、*：榕果變紅萎縮。實線（—）表果徑，虛線（- - -）表果高。

圖三、(a) 31顆D期榕果中榕小蜂及 (b) 10顆D期榕果中寄生蜂之性比。圖中橫線表平均值，空圈（○）表同時含榕小蜂及寄生蜂的榕果，三角形（△）表僅含榕小蜂的榕果。

圖四、81株牛奶榕於82年9月至民國84年9月間，雌株與雄株的花期分布，其中每一橫線代表一個花期。

圖五、由民國82年9月至84年9月期間，(a) 30棵雄株與 (b) 51棵雌株的牛奶榕，榕果數的週變化。

圖六、牛奶榕(a) 雄株，(b) 雌株的株內同步性情形，即在一枝條上同時含1~4個榕果發育期的百分比。

圖七、81株牛奶榕於82年9月至民國84年9月間，B期雌雄榕果及D期雄果的出現時間，其中黑點（●）代表D期榕果、橫線（—）表B期榕果。

圖八、牛奶榕之 (a) B期雌果、(b) B期雄果及 (c) D期雄果的榕果週變化。

圖九、87株牛奶榕於民國82年12月至84年9月間，葉的生長週變化。0：無葉、1：葉芽、2：小葉、3：新葉、4：成葉。

圖十、於牛奶榕B期雄果中，榕小蜂的各種行為的次序及頻率。

圖十一、牛奶榕B期雄果(n=5)與正榕B期榕果(n=4)中榕小蜂的各種行為之 (a) 頻率、(b) 該行為之平均時間及 (c) 此行為佔總時間的比例。

圖十二、11顆 D期牛奶榕雄果中，榕小蜂爬出榕小孔的時間與小蜂數量，長條圖上數字為榕果個數。

圖十三、由民國82年9月至84年9月調查期間，於牛奶榕雌雄榕果A~E期的果壁外觀察到，(a) 榕小蜂、(b) 寄生蜂的出現次數。

圖十四、在黏蟲實驗中，3棵牛奶榕雄株 (a, c, e) 及3棵牛奶榕雌株上黏到的授粉蜂數量(a, b)、寄生蜂數量(c, d) 及B、C期榕果總數(e, f)。

圖十五、各榕果中榕小蜂比例與寄生蜂比例的迴歸關係。

表一、牛奶榕雌雄榕果於各發育期的大小。

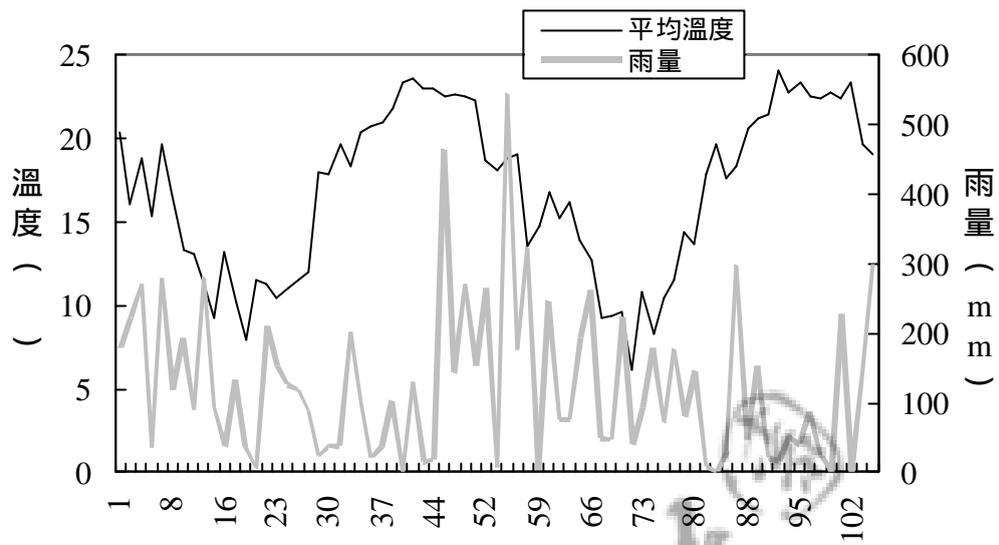
表二、牛奶榕雌雄榕果中B期雌花的數量、D期雄果中榕小蜂及寄生蜂之數量與性比、D期雄果中之雄花數與E期雌果中的種子數。

表三、牛奶榕B期雄果中，榕小蜂各種行為及次序頻率表

表四、於民國84年6~8月套袋實驗之袋數與榕果數及成功袋數與榕果數及B期榕果的平均雌花數及SD。

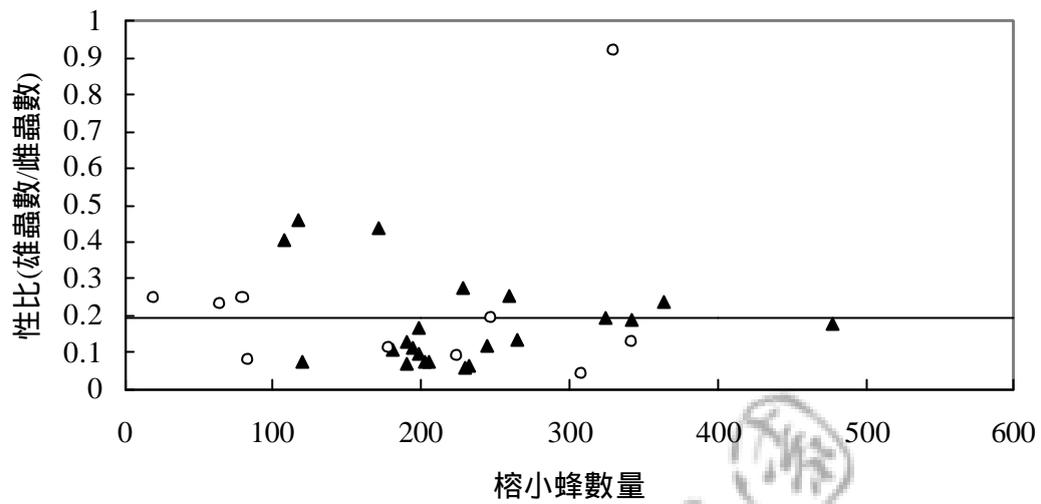
表五、於民國84年6~8月套袋組與非套袋組的小蜂平均比率與SD。

表六、牛奶榕小蜂與正榕小蜂於B期榕果中各種行為發現的隻數。

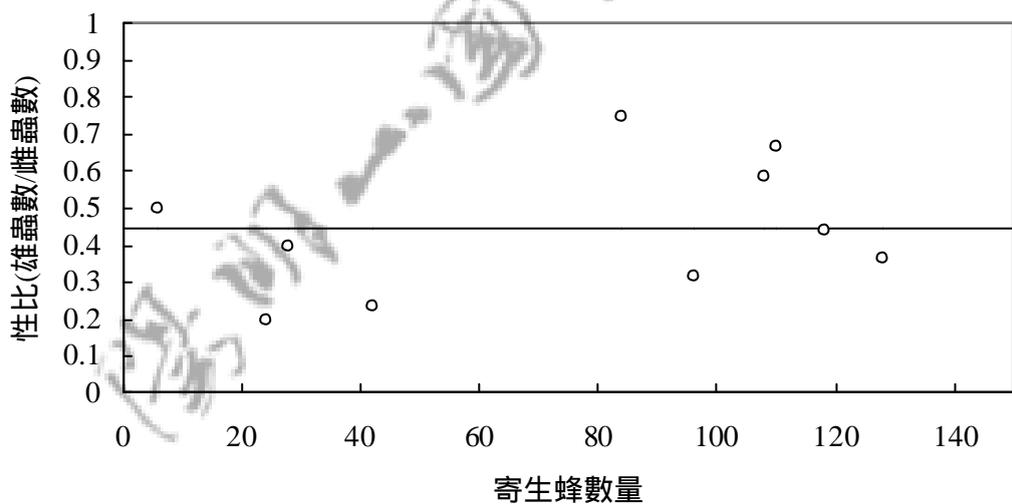


圖二、由民國82年9月至84年9月期間，平均溫度與雨量的週變化。(資料來源：中央氣象局鞍部測候站)

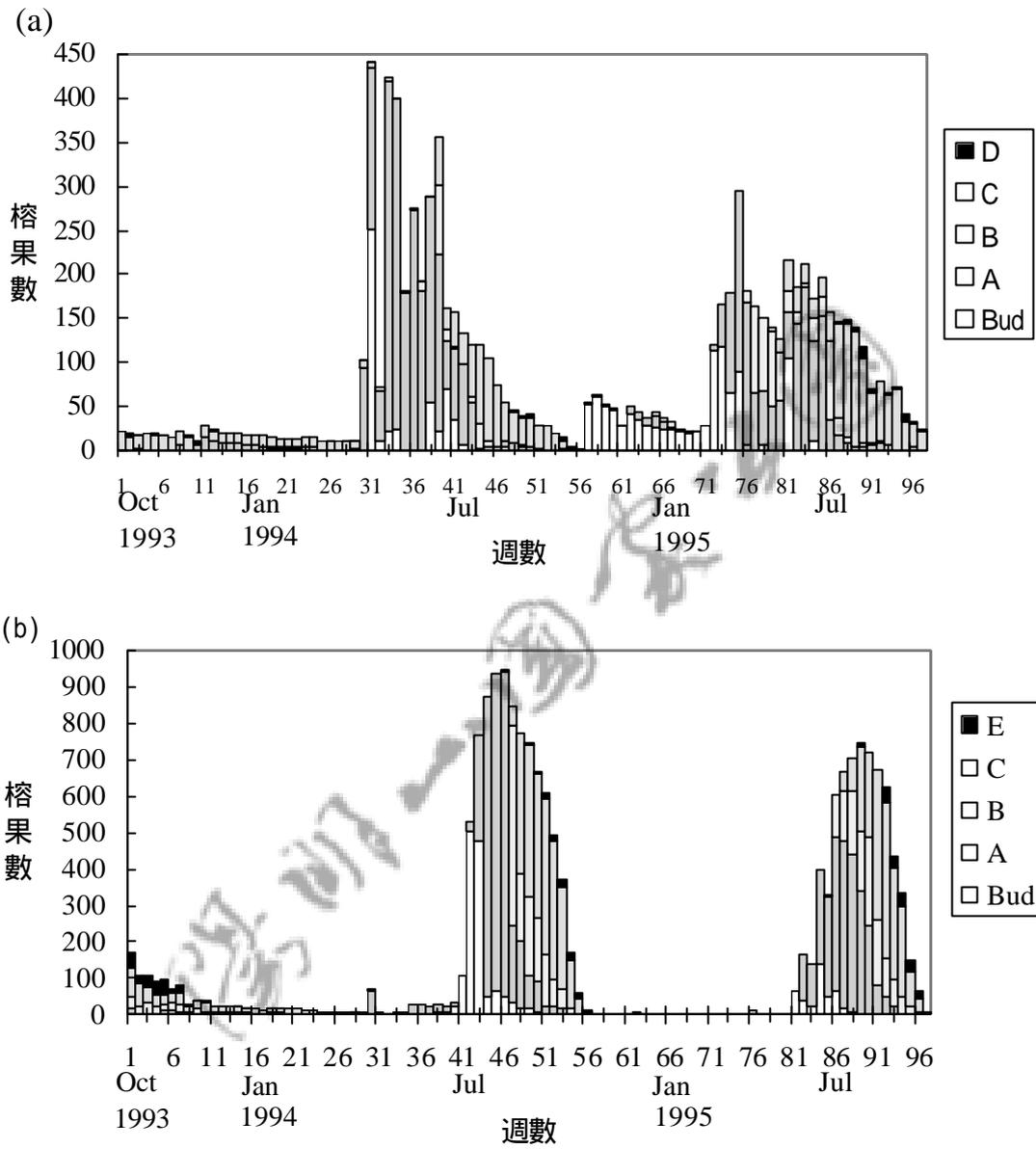
(a)



(b)

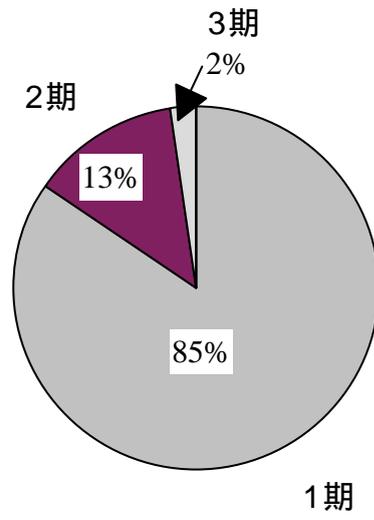


圖四、(a) 31顆D期榕果中榕小蜂及 (b) 10顆D期榕果中寄生蜂之性比。圖中橫線表平均值，○表同時含榕小蜂及寄生蜂的榕果，▲表僅含榕小蜂的榕果。

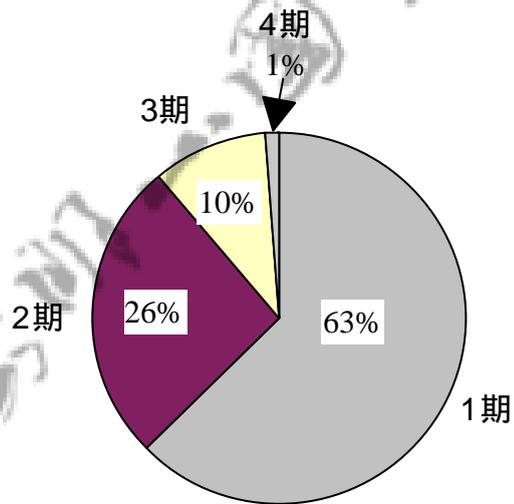


圖六、由民國82年9月至84年9月期間，(a) 30棵雄株與 (b) 51棵雌株的牛奶榕，榕果數的週變化。

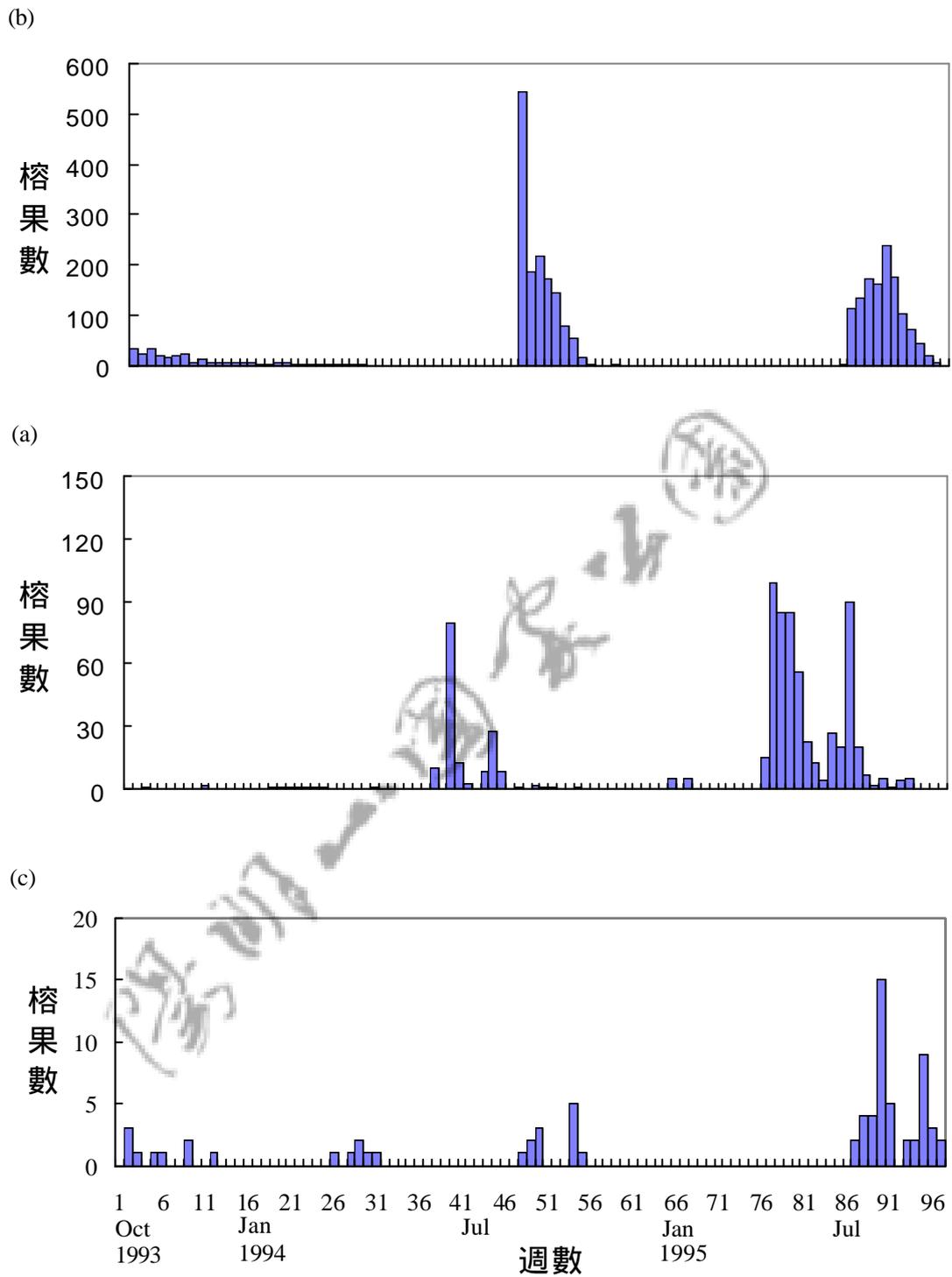
(a) 雄株



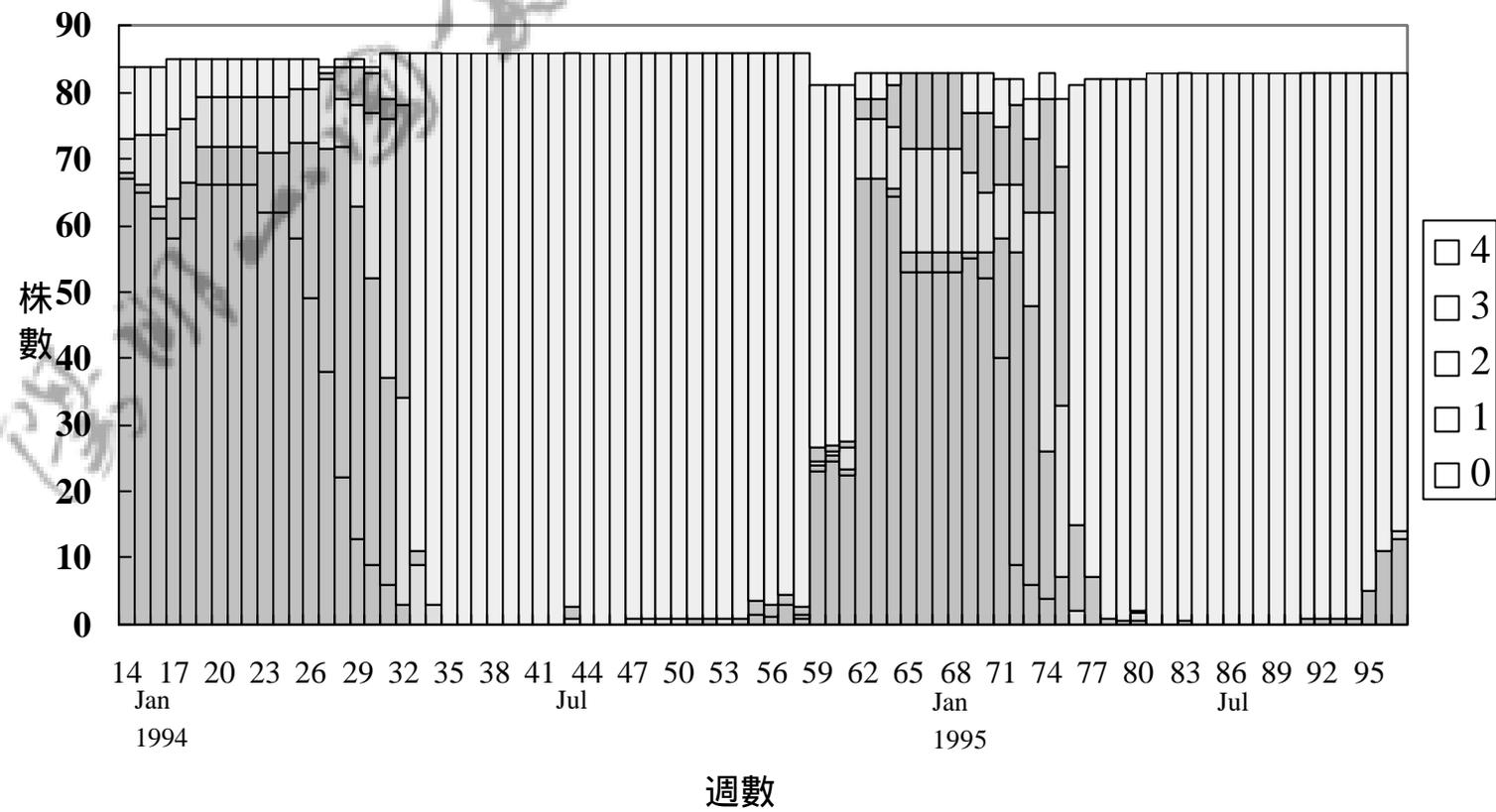
(b) 雌株



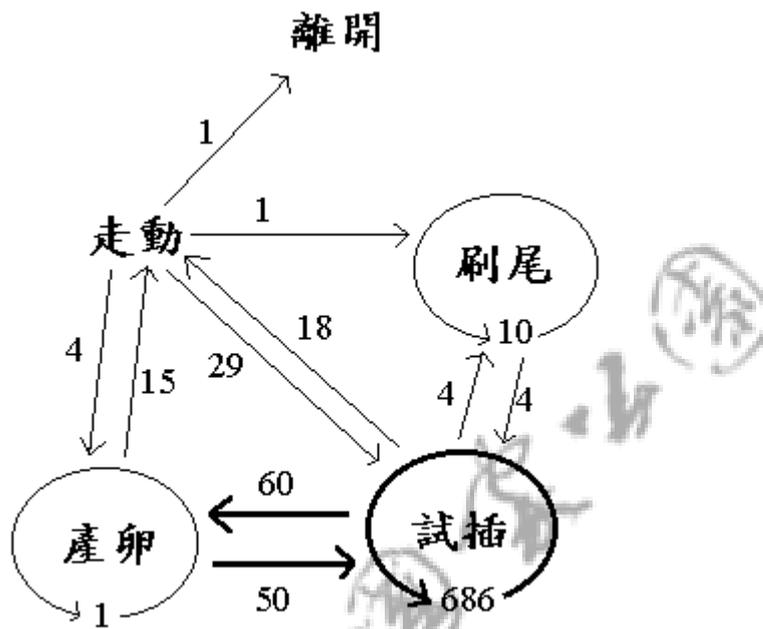
圖七、牛奶榕(a) 雄株，(b) 雌株的株內同步性情形，即在一枝條上同時含1~4個榕果發育期的百分比。



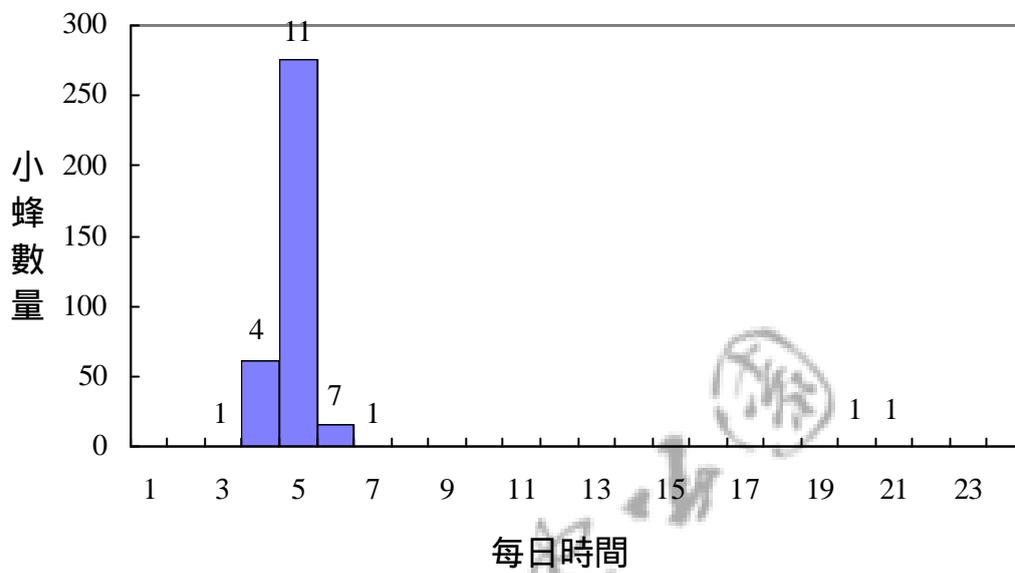
圖九、牛奶榕之 (a) B期雌果、(b) B期雄果及 (c) D期雄果的榕果週變化。



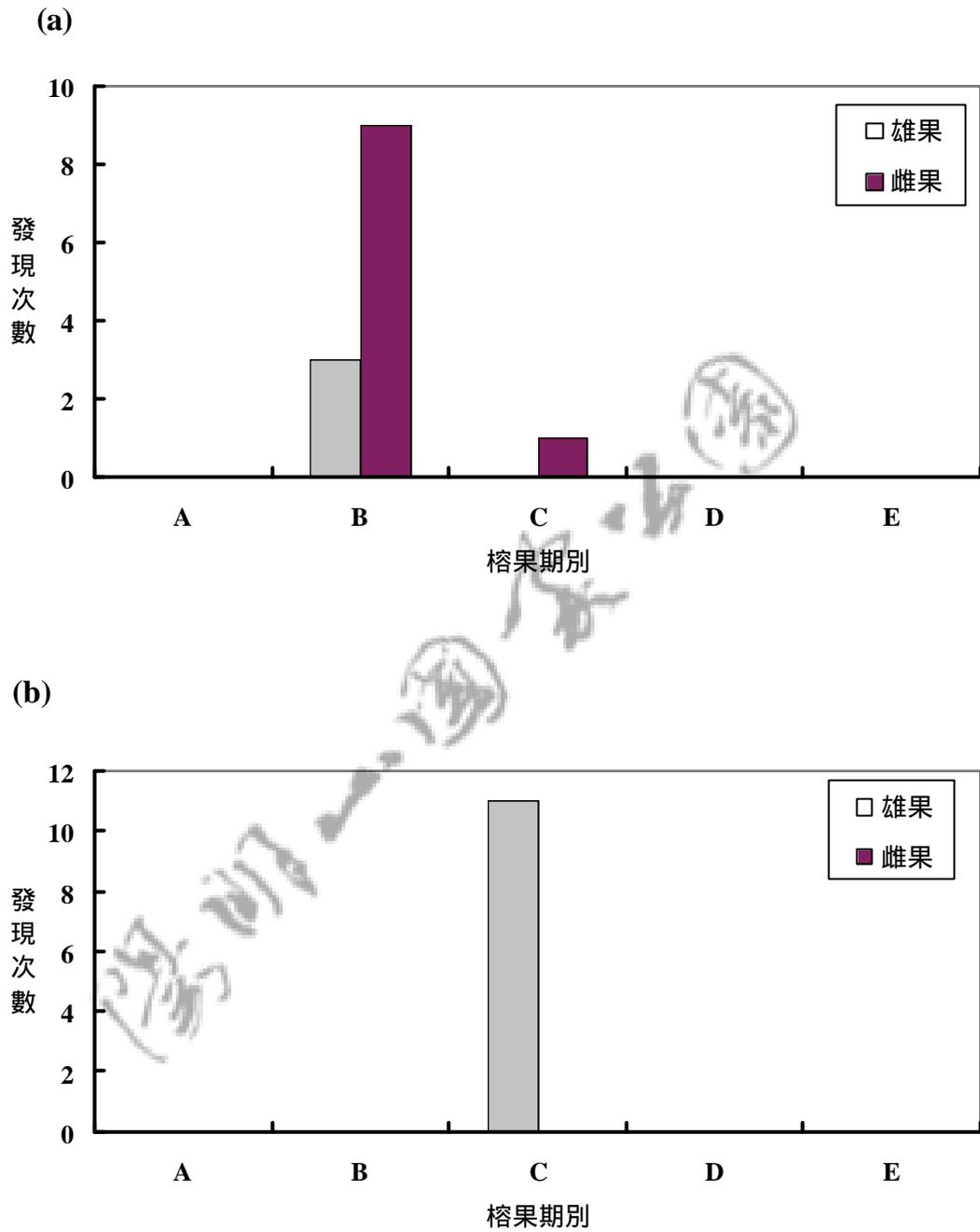
圖十、87株牛奶榕於民國82年12月至84年9月間，葉的生長週變化。0：無葉、1：葉芽、2：小葉、3：新葉、4：成葉。



圖十一、於牛奶榕B期雄果中，榕小蜂的各種行為的次序及頻率。



圖十三、11顆 D期牛奶榕雄果中，榕小蜂爬出榕小孔的時間與小蜂數量，長條圖上數字為榕果個數。



圖十四、由民國82年9月至84年9月調查期間，於牛奶榕雌雄榕果A~E期的果壁外觀察到，(a) 榕小蜂、(b) 寄生蜂的出現次數。

表一、牛奶榕雌雄榕果於各發育期的大小。

	果期	個數 (n)	果高 \pm se (mm)	果徑 \pm se (mm)
雄果	芽期	57	-	3.3 \pm 0.1
	A	152	9.1 \pm 0.4	8.3 \pm 0.2
	B	19	15.6 \pm 0.5	14.3 \pm 0.1
	C	88	18.4 \pm 0.3	17.2 \pm 0.1
	D	5	25.4 \pm 1.2	22.0 \pm 0.4
雌果	芽期	14	-	3.1 \pm 0.1
	A	110	5.8 \pm 0.2	5.8 \pm 0.3
	B	41	9.8 \pm 0.2	9.3 \pm 0.4
	C	93	11.5 \pm 0.1	10.8 \pm 0.2
	E	5	14.6 \pm 0.3	14.1 \pm 0.7

表二、牛奶榕雌雄榕果中B期雌花的數量、D期雄果中榕小蜂及寄生蜂之數量與性比、D期雄果中之雄花數與E期雌果中的種子數。

	B期	D期 榕小蜂		D期 寄生蜂		D期	E期
	雌花數	數量	性比	數量	性比	雄花數	種子數
雄果	710.2	212.3	0.2	35.4	0.5	396.9	0
	\pm 43.9	\pm 08.2	\pm 0.1	\pm 5.6	\pm 0.1	\pm 50.2	
雌果	246.4	0	-	0	-	0	83.1
	\pm 6.0						\pm 9.8

表三、於民國84年6~8月套袋實驗之袋數與榕果數及成功袋數與榕果數及B期榕果的平均雌花數及SD。

株號	套袋數	B期榕果數	C期榕果數	D期榕果數	B期雌花數 (n=3)
1	6	232	19 ^a	17	526.7 \pm 22.9
2	2	62	0	0	1065.0 \pm 66.5
3	2	32	7 ^b	0	559.3 \pm 44.8
4	1	15	0	0	545.3 \pm 57.8

a : 共3袋，各有9、5、5個榕果。

b : 剩1袋

表四、於民國84年6~8月套袋組與非套袋組的小蜂平均比率與SD。

	套 袋	未 套 袋	
	只有授粉蜂 n=13*	只有授粉蜂 n=11	兩種皆有 n=10
所有小蜂	0.39 ±0.04 ^a	0.34 ±0.03 ^a	0.30 ±0.03 ^a
寄生蜂	0	0	0.10 ±0.05
授粉蜂	0.39 ±0.04 ^a	0.34 ±0.03 ^a	0.23 ±0.04 ^b

a, b : t-test, $p < 0.01$

* 原17個D期榕果，因其中4顆榕果在採集前即有部分小蜂被螞蟻搬去，故不列入計算。

表五、牛奶榕小蜂於B期榕果中各種行為發現的隻數。

	牛奶榕	
	雄果	雌果
產卵	11	0
探測	11	20
授粉	0	0
爬出榕小孔	1	6