



# Formosan Entomologist

Journal Homepage: [entsocjournal.yabee.com.tw](http://entsocjournal.yabee.com.tw)

## Study on Pollination Ecology of Four Species of Melastomataceae in Taiwan 【Research report】

### 台灣四種野牡丹科植物 (Melastomataceae) 授粉生態學之研究【研究報告】

Szu-Chien Liu<sup>1</sup>, Hai-Hung Wen<sup>1</sup>, Ming-Yih Chen<sup>1</sup>, and Jeng-Tze Yang<sup>2\*</sup>

劉思謙<sup>1</sup>、溫海宏<sup>1</sup>、陳明義<sup>1</sup>、楊正澤<sup>2\*</sup>

\*通訊作者E-mail: [jtyang@dragon.nchu.edu.tw](mailto:jtyang@dragon.nchu.edu.tw)

Received: 2008/06/04 Accepted: 2008/07/21 Available online: 2008/10/01

#### Abstract

The flowering phenology, reproductive strategy, pollinating ecology and fruiting rate of four species of Melastomataceae, i.e., *Melastoma candidum* D. Don, *Pachycentria formosana* Hayata, *Blastus cochinchinensis* Lour., and *Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura, in central Taiwan were studied. These species possess the characteristics for insect pollination, including poricidal anthers and a long flowering period. The study sites were Daken, a suburb of Taichung City, and Huisun Experimental Forest in central Taiwan. The flowering periods of *Melastoma candidum*, *Pachycentria formosana* and *Blastus cochinchinensis* partially overlapped in Huisun, and thus these three species had similar pollinators. The flowering period of *Bredia hirsuta* var. *scandens* is concentrated in the winter and therefore differs from the other three species, resulting in reproductive isolation. These four species of Melastomataceae were pollinated mainly by pollen-collecting bees of the *Bombus* and *Xylocopa* species via buzz pollination. Because pollen grains were concealed in the anthers, other insect species were excluded. Heteranthery and spatial displacement of stamens and styles makes Melastomataceae adaptable to buzz pollination and crossing. Artificial pollination experiments proved that the four species are entomophilous plants. They set fruits in all the artificial pollination experiments under selfing, geitonogamy and xenogamy conditions, and they are self-compatible.

#### 摘要

本研究在台灣中部台中市大坑郊區和南投縣山區惠蓀林場，就野牡丹 (*Melastoma candidum* D. Don)、厚距花 (*Pachycentria formosana* Hayata)、柏拉木 (*Blastus cochinchinensis* Lour.) 和布勒德藤 (*Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura) 等4種野牡丹科植物調查開花物候、生殖策略、授粉生態和結實率。4種植物皆為孔裂花藥，花期長，屬於延續性的開花方式。野牡丹、厚距花和柏拉木的花期有部分重疊，也有部分共通的授粉者；布勒德藤的花期集中於冬季，和另外3種之生殖季有所隔離。這4種植物的主要授粉者熊蜂屬 (*Bombus*) 和木蜂屬 (*Xylocopa*) 蜂類皆以振動授粉方式 (buzz pollination) 採集花粉。由於花粉藏於頂孔開裂的花藥中，可以避免許多非授粉昆蟲的干擾；野牡丹等植物之雄蕊具雙型性；開花後雄蕊和雌蕊的排列方式適應於振動授粉，並促進異花授粉。另人工授粉的結果顯示，在自花、同株異花和異花授粉的情況下皆能結成果實，並無自花不親和現象，4種植物皆為絕對蟲媒授粉的植物。

**Key words:** buzz pollination, *Bombus*, *Xylocopa*, entomophilous plant, Melastomataceae

**關鍵詞:** 振動授粉、熊蜂屬、木蜂屬、蟲媒花、野牡丹科。

Full Text: [PDF\(0.45 MB\)](#)

下載其它卷期全文 Browse all articles in archive: <http://entsocjournal.yabee.com.tw>

# 台灣四種野牡丹科植物 (Melastomataceae) 授粉生態學之研究

劉思謙<sup>1</sup>、溫海宏<sup>1</sup>、陳明義<sup>1</sup>、楊正澤<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> 國立中興大學生命科學系 402 台中市南區國光路 250 號

<sup>2</sup> 國立中興大學昆蟲學系 402 台中市南區國光路 250 號

## 摘要

本研究在台灣中部台中市大坑郊區和南投縣山區惠蓀林場，就野牡丹 (*Melastoma candidum* D. Don)、厚距花 (*Pachycentria formosana* Hayata)、柏拉木 (*Blastus cochinchinensis* Lour.) 和布勒德藤 (*Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura) 等 4 種野牡丹科植物調查開花物候、生殖策略、授粉生態和結實率。4 種植物皆為孔裂花藥，花期長，屬於延續性的開花方式。野牡丹、厚距花和柏拉木的花期有部分重疊，也有部分共通的授粉者；布勒德藤的花期集中於冬季，和另外 3 種之生殖季有所隔離。這 4 種植物的主要授粉者熊蜂屬 (*Bombus*) 和木蜂屬 (*Xylocopa*) 蜂類皆以振動授粉方式 (buzz pollination) 採集花粉。由於花粉藏於頂孔開裂的花藥中，可以避免許多非授粉昆蟲的干擾；野牡丹等植物之雄蕊具雙型性；開花後雄蕊和雌蕊的排列方式適應於振動授粉，並促進異花授粉。另人工授粉的結果顯示，在自花、同株異花和異花授粉的情況下皆能結成果實，並無自花不親和現象，4 種植物皆為絕對蟲媒授粉的植物。

**關鍵詞：**振動授粉、熊蜂屬、木蜂屬、蟲媒花、野牡丹科。

## 前言

野牡丹科 (Melastomataceae) 包含 166 個屬，4,000~4,500 種，廣泛分布於全世界的熱帶和亞熱帶地區，而以新大陸熱帶地區

(Neotropic) 為主。本科植物在生活型呈現頗高的歧異度，包括喬木、灌木、藤本、草本、附生植物和少數的水生植物；其表皮茸毛種類的變異程度亦是被子植物中最明顯的各科之一 (Wurdack, 1986)；此外氣孔排列 (Bass,

\*論文聯繫人  
e-mail: jtyang@dragon.nchu.edu.tw

1981) 和木材解剖 (van Vliet *et al.*, 1981) 上亦有變異存在，是本科分類的依據。Huang and Huang (1991) 將產自台灣的野牡丹科植物分為 11 屬 19 種 (包含變種)，大部分種類在台灣的地理分布局限，主要以南部和恆春半島為中心，其中有 9 種為台灣特有種。野牡丹科植物以其雄蕊的形態為其重要的分類特徵，每枚雄蕊成熟時有兩個花藥室，通常藥隔增厚並有突起，常稱為距 (spur)，花藥的開裂方式則全為頂孔開裂。多倍體的出現頻度也極高 (Renner, 1989)，而雄蕊的特化是本科一個主要演化方向 (Hutchinson, 1969)，也可能是全科一致的方向。

根據地理分布和化石研究，野牡丹科植物可能在白堊紀的早期至中期之間起源於岡瓦那東部 (East Gondwana)，隨後分別在新大陸地區和舊大陸地區，與當地膜翅目蜂類發生共同演化，這一點在台灣和新大陸的觀察結果有很多共通性 (Lin, 1991)。

就昆蟲而言，同屬的熊蜂 (*Bombus* spp.) 因中舌長度不同，所利用的花蜜來自不同形狀的花，尤其是不同花冠深度的花，熊蜂屬之 *Bombus appositus* 及 *B. kirbyellus* 兩種的工蜂，中舌長度分別為 12.1 及 12.8 mm，其嗜好訪花的花冠長度 (深度) 為 12 mm 以上者分別占 67.3% 及 80.2%。而另兩種 *Bombus sylvicola* 及 *B. biforius* 工蜂，中舌長度分別為 8.5 及 8.4 mm，而其花冠深度則占 4-8 mm 等級者分別為 55.8% 及 54.2% 占多數。台灣的熊蜂種類因海拔垂直分布不同，中舌長度分別為，*B. formosellus* 與 *B. bicoloratus* 約為 7 mm，*B. sonai* 大於 7 mm，*B. angustus* 與 *B. rximus* 均為 8 mm 左右，*B. flavescens* 與 *B. milemani* 將近 10 mm (Lin, 1991)。多種植物在同一生態環境之下，互相調整自己的開花期，以便利用有限的授粉資源，例如在哥斯

大黎加的平地雨林，天蛾科昆蟲出現種類在乾季與濕季不同，但主要集中在 4 月到 7 月。

多種生物間之關係不論是競爭或是共生，都是維持生態系平衡穩定的重要現象。授粉現象中，蟲媒花比風媒花之授粉效率高出甚多，蟲媒植物的種類數遠多於風媒植物，維管束植物約 96% 為靠蟲授粉之蟲媒植物 (Sakagame *et al.*, 1990)。

昆蟲與植物的共生關係，不僅是授粉上之互利關係，熱帶雨林中多種與螞蟻共生之好蟻植物 (myrmecophilous plant)，Benzing (1990) 認為維管束植物中主要的著生植物，因提供食物而與冠層動物相尤其是螞蟻之長期接觸，所形成之關係可歸納為 5 型 (Yang *et al.*, 2001)，其中好蟻植物型，指靠螞蟻授粉的植物或因螞蟻棲居 (ant-house) 而獲益的螞蟻植物 (ant plants)。

據化石昆蟲學者研究顯示，最初進入森林中之昆蟲為植食者。就膜翅目昆蟲而言，較原始之鋸蜂 (Saw-fly)、葉蜂 (wasp) 皆為植食者。現今授粉昆蟲之起源可能來自植食者，取食花粉之花粉害蟲，或是此花粉害蟲之捕食者 (van Schaik *et al.*, 1993)。昆蟲移動能力強，傳送花粉的活動成為植物適存的基本要求，也是這類昆蟲與植物兩方面特化機制。經由長期進化結果，各自以特殊的花形、花色、花香來吸引特定昆蟲；授粉昆蟲同時也因形態、生態特性逐漸演變為適應特定植物之結構而提高採花蜜、採花粉的效率。兩者交互作用而適應的改變，成為互相依存的共生關係，昆蟲成為授粉昆蟲，花則成為蟲媒花。

孔裂花藥植物的花粉隱藏於封閉的花藥室，花粉主動散布的能力降低，其他蜂類或一般昆蟲很難用刷集 (brushing) 及清理 (grooming) 的方式採集花粉，只有某些特別的蜂類或食蚜虻 (syrphid fly) 可以用振動雄

蕊的方式來採集花粉，這種振動雄蕊來採集花粉，並完成授粉的方式稱為振動授粉 (buzz pollination) (Buchmann and Hurley, 1978; Buchmann, 1983); 由於蜂類振動雄蕊時會發出 50 Hz 至 2,000 Hz 不等頻率的嗡嗡響聲，因此也特別稱為音振授粉。一般以音波振動授粉來完成授粉的孔裂花藥植物通常不產花蜜，只提供花粉作為授粉昆蟲的回饋。此類植物的特性如下：(1) 日間開花，於清晨日出前後；(2) 花期很長；(3) 花粉很小，直徑約 5-40  $\mu\text{m}$  (平均值：25  $\mu\text{m}$ ，被子植物花粉直徑平均值：34  $\mu\text{m}$ ) (Robert and Vallespir, 1978)；(4) 花粉粒數量多且乾燥；(5) 花粉粒表面缺乏明顯的刻紋；(6) 雄蕊特化成兩型 (heteranthery)；(7) 花柱偏離花軸 (enantiostyle)；(8) 花粉雙型性 (pollen dimorphism) (Buchmann, 1983)。

被子植物中，具孔裂花藥的植物約 72 科 (Buchmann, 1983)，但只有野牡丹科植物全部的種類具有頂孔開裂的花藥，大部分的種類缺乏蜜腺。野牡丹科植物比其他孔裂花藥植物更為適合振動授粉 (Buchmann, 1983; Proenca, 1992)。

野牡丹科植物授粉現象之觀察研究方面，35 屬 126 種已有報導過 (Renner, 1989)，但主要是新大陸地區の種類；至於舊熱帶地區 (Palaeotropic) 如非洲馬達加斯加等的種類僅有少數記錄。大部分已研究過的野牡丹植物種類皆藉蜂類經振動採粉而授粉，但也有少數分泌花蜜の種類是由鳥類、蝙蝠、老鼠和其他蜂類來傳粉 (Lumer, 1980; Mori and Pipoly, 1984; Lumer and Schoer, 1986; Renner, 1989)，這些種類缺乏鮮艷的花被，分布於海拔較高的地區，昆蟲種類及數量少，Stein and Tobe (1989) 認為授粉者已有由無脊椎動物轉換成脊椎動物的趨勢。同樣的，台

灣的野牡丹科植物也缺乏授粉機制的研究，唯有蘭嶼的蘭嶼野牡丹 (*Melastoma affine* D. Don) 曾有此方面的報導 (Gross, 1993)。

本研究在台中市大坑郊區選擇野牡丹，在南投縣仁愛鄉惠蓀林場選擇共域的野牡丹、厚距花、柏拉木和布勒德藤進行其開花物候和授粉機制的觀察和記錄，其目的為：(1) 授粉者和植物間如何透過共同演化彼此適應而共存？(2) 在惠蓀林場的樣區裡，這些共域的野牡丹科植物是否在花期上會有所重疊，進而產生對授粉者競爭或是分享？(3) 就生物地理區而言，泛熱帶分布適應於振動授粉的植物和授粉現象是否和新北區 (Nearctic) 的演化模式一致？

糧荒已受聯合國證實，有些開發中國家已發生暴動；全球暖化造成蜜蜂大量失蹤，也是全球的糧食面臨的另一危機，全球科學家束手無策之際，10 年前研究的成果，整理成本文，希望也能提供一點點資訊。

## 材料與方法

### 一、樣區概述

大坑樣區：位於台中大坑風景區的一處荒廢開墾地 (120° 47' 30'' E & 24° 12' 40'' N，海拔高度約 600 m)。在約 50 m×50 m 的區域裡，約分布有 200 餘株年齡不一的野牡丹 (*Melastoma candidum* D. Don) 和其他低矮灌木和果樹，整個樣區是一個西北向的開闊山坡地，屬於大坑殘存闊葉林的外圍地區。由於人類的干擾，此地的植被呈現演替初期的狀況。

惠蓀林場樣區：位於南投縣仁愛鄉惠蓀林場內第三林班林道 (E 121° 01' 10'' N 24° 4' 45'' N，海拔高度約為 1,100 m)，屬中海拔闊葉林的森林邊緣。此地有多種野牡丹科植物

分布於林道兩側，為多年生灌木，是森林邊緣受干擾後的先驅陽性植物。厚距花 (*Pachycentria formosana* Hayata) 為匍伏性灌木，是台灣特有種，喜陰溼的森林邊緣開闊地，於林道向陽地至湯公碑步道的邊緣，在湯公碑步道附近有較大的族群呈集中之分布；柏拉木 (*Blastus cochinchinensis* Lour.) 則廣泛分布於林下層，為陰性的灌木至小喬木；布勒德藤 (*Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura) 分布於陰濕的林道或步道邊緣，常集中分布，屬於低矮的匍伏攀緣性灌木，也是台灣的特有種。

## 二、研究方法及步驟

### 1. 開花物候之花期記錄

在惠蓀林場的樣區，選擇 34 株約 1 公尺高的成熟野牡丹樣株，均勻分布於樣區內，厚距花標示了 30 棵樣株，分布於林道旁及湯公碑步道兩旁；柏拉木標訂了 25 株，分布較為集中；布勒德藤標訂了 35 棵，分布於林道旁的陰濕地。從 1995 年 3 月至隔年的 2 月每隔 5-7 天記錄樣株的開花數。約隔週記錄每株的開花數。

### 2. 花器與授粉行為之記錄

在開花期間，現場觀察的紀錄訪花行為和頻率，並以錄影、錄音和攝影的方式記錄之，以便重複觀察其訪花行為以及統計訪花的時間和振動時間長短，並在特定時間內隨機捕捉訪花昆蟲，以乙酸乙酯將其殺死後帶回實驗室進行花粉承載量分析。

### 3. 人工授粉處理以觀察繁殖系統

為了解繁殖系統，以 8 種人工授粉的方式處理十餘株野牡丹的花，用以證實是否為蟲媒花？兩型雄蕊中的花粉是否對結實率造成影

響，對自花和異花授粉的結實率差異是否存在？在授粉前後皆將其套袋以隔絕訪花昆蟲，但不能隔絕風媒花粉。授粉一週後記錄是否已結實以比較各種授粉方式的結實率。授粉方式包括：

- (1) 用大型雄蕊的花粉進行自花授粉 (LSF)
- (2) 用小型雄蕊的花粉進行自花授粉 (SSF)
- (3) 用大型雄蕊的花粉進行同株異花授粉 (LSI)
- (4) 用小型雄蕊的花粉進行同株異花授粉 (SSI)
- (5) 用大型雄蕊的花粉進行異株授粉 (L-cross)
- (6) 用小型雄蕊的花粉進行異株授粉 (S-cross)
- (7) 不做任何處理，作為對照用 (control)
- (8) 套袋處理 (bag)

厚距花、柏拉木及布勒德藤僅作下列 5 種人工授粉處理，於授粉後約 7-10 天記錄是否結實。

- (1) 自花授粉 (SF)
- (2) 同株異花授粉 (SI)
- (3) 異株授粉 (cross)
- (4) 不作處理 (control)
- (5) 套袋處理 (bag)

### 4. 花粉承載分析 (pollen loading analysis)

按照 Beattie (1971) 的方式，將昆蟲身上所攜帶的花粉刮下置於玻片上，然後均勻包埋於含微量染劑的甘油膠中，再和採自樣區植物的花粉做比較以確定是否帶有目標植物的花粉 (host pollen)；其次統計他種植物花粉 (foreign pollen) 的種類，以顯微鏡逢機選取 5 個位置，統計他種植物花粉 (foreign pollen)

和宿主植物花粉 (host pollen) 的數量，並計算出兩者的比率 (f/h ratio)。

昆蟲對授粉的重要性參照 Lindsey (1984) 的方式由 4 個因素來分析：(I) 相對數量 (relative abundance: A)；(II) 相對攜帶花粉的能力 (relative pollen carrying capacity: PCC)；(III) 忠誠度 (fidelity: F)；和 (IV) 授粉的效率 (pollination efficiency: PE)。在估算中，以隨機捕獲的昆蟲數量來代表昆蟲的相對數量；忠誠度以 f/h ratio (他種植物花粉和目標植物花粉的比率) 低於 20% 的昆蟲數量在總數中所占的比率 (No. f/h ratio < 20% / Total, f/h ratio) 來表示，越低表示忠誠度越高；授粉的效率以昆蟲訪花時的行為來評估；相對花粉攜帶的能力則以蜂類彼此比較的方式加以評估，分為 5 等級 (1, 0.8, 0.6, 0.4, 0.2)。最後計算每種昆蟲對授粉的重要性指數 (pollination importance index) (Lindsey, 1984)，用以比較各種昆蟲對授粉的影響程度。計算方式如下：

授粉重要值 (pollination importance value)：PIV = A × PCC × F × PE

授粉重要性指數 (pollination importance index)：PII = PIV ÷ ΣPIV

#### 5. 花粉粒直徑之測量

由於野牡丹、厚距花和柏拉木 3 種植物的花粉粒並無雙型性 (dimorphism) 之現象，選取其 30 顆成熟花粉粒，測量其極面之直徑平均值。而布勒德藤兩型雄蕊中之花粉有形態上明顯之差異存在，選取 10 朵採自不同植株的花進行各類形質測量，計算大小花粉粒的數量及其百分比。

## 結 果

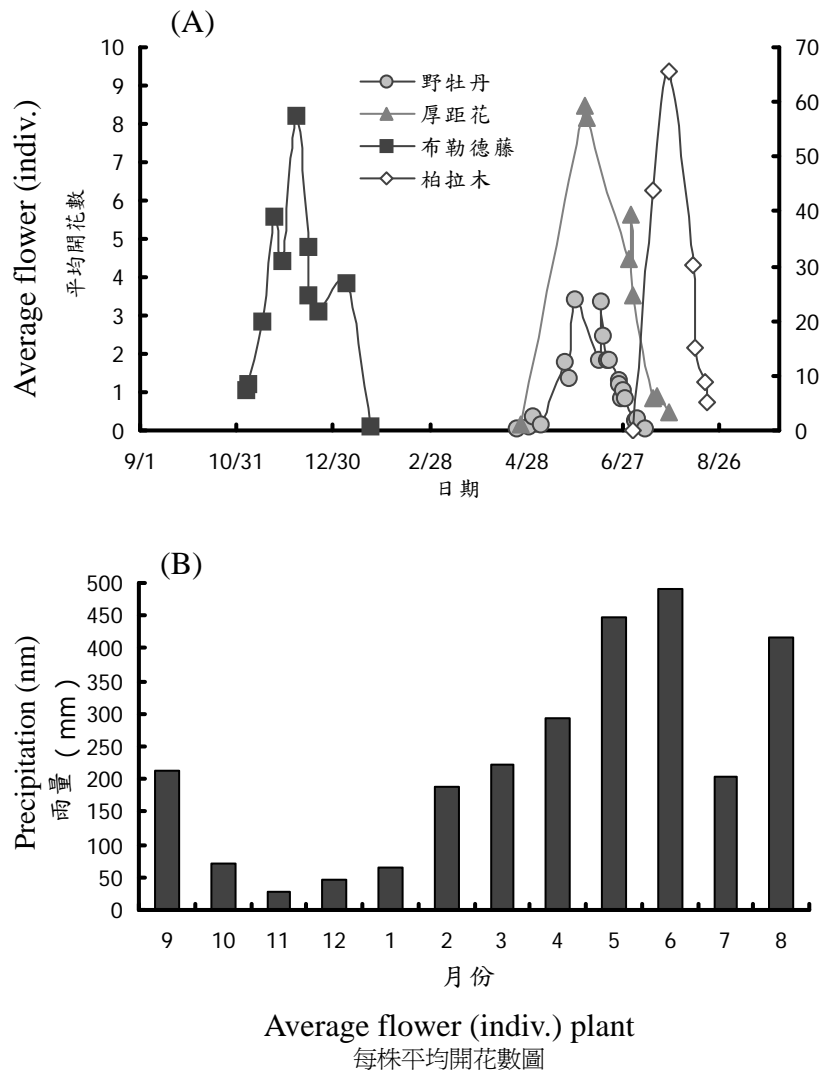
### 一、開花物候

由花期紀錄之資料分析結果，隨著雨季的開始，野牡丹的花期從 4 月底，一直持續到 7 月中，約 80 天 (圖一)。平均每株每天開花數的變化由 0.03 至 3.47 朵，每株植物每天開花數由 0 至 13 朵不等。厚距花的花期和野牡丹一樣，從 4 月底開始，持續至 7 月底止，族群的開花時間大部分與野牡丹重疊，但花期延續較長，每次調查每株的開花數變化由平均 0.18 朵到 8.16 朵。柏拉木的花期較短而集中，從 7 月初延續約 45 天，開花數的變動極大，每株平均 4.2 朵至 52.6 朵，但由於柏拉木在惠蓀林場的分布極廣，可能有地域性的變異存在而造成花期的差異。布勒德藤是典型的冬季開花植物，其花期在少雨的乾季，由 11 月初延續至隔年的 1 月底，在春季來臨前結束 (圖一)。

### 二、花器形態與授粉

4 種野牡丹科植物花器之特徵整理並列於表一。

野牡丹花瓣為紫色，雄蕊分為兩型，大型雄蕊的花藥和花絲為紫色，延長的藥隔為黃色；小型雄蕊 (antipetalous stamen) 完全為黃色。本種植物皆在清晨 5 點至 6 點之間開花，花瓣隨著日間溫度的升高漸漸打開，午後 2 點至 3 點之間開始閉合，在傍晚 5 點至 6 點之間完全閉合，隔日不再打開並於 2 天後花瓣及雄蕊皆凋謝，因此可以完成授粉的時間僅 1 天而已。花開後由於大型雄蕊和雌蕊的相對位置的排列而造成整個花器的傾斜，大型雄蕊和花柱皆置於下方，使花器呈現左右對稱 (zygomorphic) 的現象，花藥孔裂的方向皆朝向上方。和大多數野牡丹科植物一樣，野牡丹並不分泌花蜜。在大坑及惠蓀林場總共記錄到的訪花昆蟲可分為 3 大類：(1) 膜翅目的昆蟲為採花粉的蜂類；(2) 鞘翅目 (金龜子科) 和



圖一 惠蓀林場4種野牡丹科植物花期及數量動態及配合調查期之全年雨量月平均變化動態。  
 Fig. 1. The dynamics of flowing phenology of *Pachycentria formosana*, *Blastus cochinchinensis* and *Bredia hirsuta* var. *scandens* in Huisun Experimental Forest, from Sept. 1, 1995 to Aug. 26, 1996; and the corresponding average precipitation by month. (The annuary change of the precipitation dynamics of Huisun Exp. Forest in monthly average, from 1983-1992 corresponding to the study periods.)

直翅目(蝗蟲)的昆蟲以咬食花部為主;(3) 鱗翅目(蝴蝶)和雙翅目(蒼蠅)的昆蟲則以停棲居多(表二)。由於花粉藏於花藥中,除了膜翅目的昆蟲之外,其他昆蟲並無此類授粉行

為,無法使孔裂花藥中的花粉散布出來,捕獲的昆蟲也不帶野牡丹花粉,或許有也僅僅微小的量,因此可以判定幾乎沒有授粉能力。膜翅目的蜂類出現的頻度以上午6點至9點之間為

表一 野牡丹科 4 種植物花器之特徵

Table 1. Flower structure of *Melastoma candidum* D. Don, *Pachycentria formosana* Hayata, *Blastus cochinchinensis* Lour. and *Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura

特徵 / 植物種類	野牡丹 (a)	厚距花 (b)	柏拉木 (c)	布勒德藤 (d)
平均直徑 (average diameter, mm)	65.3	20.0	15.3	21.3
花柱偏離花軸 (enantiostyle)	+	?	+	+
雄蕊兩型 (heteranthery)	+	?	-	+
花瓣顏色 (petal color)	P	W	W	W
大型雄蕊顏色 (antipetalous color)	P	Y	W, P	P
小型雄蕊 (含延長之藥隔) 顏色 (antisepalous color)	Y	Y	W, P	Y
分泌花蜜 (nectar)	-	-	-	-
雄蕊數目 (stamen no.)	兩組 十枚	兩組，八枚 分化不明顯	一組 四枚	兩組 十枚
花粉雙型性 (pollen dimorphism)	-	-	-	+
花粉粒直徑 (μm)	20.2	9.0	14.3	大型：16.2 小型：8.8

+: yes; -: no; ?: unclear

a: 野牡丹 *Melastoma candidum* D. Don

b: 厚距花 *Pachycentria formosana* Hayata

c: 柏拉木 *Blastus cochinchinensis* Lour.

d: 布勒德藤 *Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura

P: purple; W: white; Y: yellow

最高峰，下午 2 點至 4 點之間則為次高峰。

膜翅目的訪花昆蟲以訪花時採粉的行為可分為 3 大類 (Buchmann, 1983)。分別為：(1) 振動式採粉蜂 (buzzing bee) 以振動雄蕊的方式取粉，為較有效率的授粉者。大型採粉蜂如 *Bombus eximius*、*Xylocopa ruficeps*、*X. transquebanorum* 和 *X. sauteri* 直接降落在花部中央，腹部朝下，即相對大型雄蕊和柱頭的位置。抓緊花部中央的雄蕊錐 (anther cone) 的部位進行振動，使花粉從花藥中噴出。採粉的效率極高，通常雄蕊在一兩隻大型蜂造訪後便失去其大部分的花粉。每次振動的時間為 0.1 至 0.9 秒不等，每朵花訪花時間為 1 至 17 秒不等，取決於花粉量的多寡；訪花採集花粉時其腹部明顯地觸碰柱頭。小型採粉蜂如 *Bombus flavescens*、*Xylocopa* sp1.、*Nomia punctulata*、*N. megasoma*、*N. sp1.* 則單獨振動 1 枚大型雄蕊，或振動花器中央數

枚小型雄蕊所形成的雄蕊錐，振動時並未明顯地接觸柱頭。每次振動的時間較長 (約為 0.1 至 1.37 秒)，每朵花訪花時間亦較長，由 16 至 90 秒不等。花器中每 1 枚雄蕊皆可視為 1 個採粉的目標，因此訪花時間加長，促使異花授粉的效率下降。(2) 咬食式採粉蜂 (biting bee) 以咬食花藥基部的方式取粉，體型小，以銀口蜂科 (Crabronidae) 的蜂類為主。每朵花採粉的時間較長 (數分鐘以上)，採粉時並不接觸到柱頭，可將之視為花粉的竊取者 (pollen thief)。(3) 撿拾性採粉蜂 (gleaning bee) 以撿拾的方式撿取被振落在花瓣上的花粉，或是刮取柱頭上的花粉，以蜜蜂 (*Apis* spp.) 和小型的銀口蜂 (Crabronidae sp.4) 為主，常穿梭於花器內，訪花時，每朵花的時間長度則介於上述兩者之間 (表三)。

此外最常見的是金龜子科 (Scarabaeidae) 的種類，通常於早晨 10 點後出現，以咬食雄



表二 野牡丹科 4 種植物上捕獲訪花昆蟲個體數

Table 2. The individual number of flower-visiting insects, collected on four Melastomaceae species

Insects		fv/pl*	野牡丹 (a)		厚距花 (b)	柏拉木 (c)	布勒德藤 (d)
order\family\species		Bh	Daken	Huisun	Huisun	Huisun	Huisun
膜翅目 (Hymenoptera)							
蜜蜂科 (Apidae)	<i>Bombus eximius</i>	Bz, Cl	39				2
	<i>Bombus flavescens</i>	Bz, Cl	1				1
	<i>Apis</i> sp.1	Gl, Cl	3				
	<i>Apis</i> sp.2	Gl, Cl	2	1		1	
	<i>Apis</i> sp.3	Bz, Cl			1		
帶腹蜂科 (Anthophoridae)	<i>Xylocopa ruficeps</i>	Bz, Cl	7	2		Observed**	
	<i>Xylocopa transquebanorum</i>	Bz, Cl	24	7			
	<i>Xylocopa</i> sp.	Bz, Cl	1	9	5	1	
	<i>Xylocopa sauteri</i>	Bz, Cl	1	4		2	
	<i>Xylocopa collaris sauteri</i>	Bz, Cl					29
	<i>Nomia punctulata</i>	Bz, Cl	13	3	1	1	
	<i>Nomia megasoma</i>	Bz, Cl		3	1		
	<i>Nomia</i> sp.	Bz, Cl	6	Observed**			
銀口蜂科 (Crabronid)	sp.1	Bi, Cl	3				
	sp.2	Bi, Cl	9				
	sp.3	Bi, Cl	3	4		1	
	sp.4	Gl, Cl	4	5	1		
鞘翅目 (Coleoptera)							
金龜子科	Scarabaeidae spp.	Bi	35 (total)				
直翅目 (Orthoptera)	spp.	Bi	4 (total)		2		
雙翅目 (Diptera)	spp.	Oc	10 (total)				
鱗翅目 (Lepidoptera)	sp.	Oc	2 (total)				

a: 野牡丹 *Melastoma candidum* D. Don

b: 厚距花 *Pachycentria formosana* Hayata

c: 柏拉木 *Blastus cochinchinensis* Lour.

d: 布勒德藤 *Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura

\* fv/pl Bh: flower-visiting or pollen-loading behavior. Behavior please refer to Appendix 1.

\*\* Observed: 僅有觀察紀錄 (observed only, not collected)

蕊基部為主，在花上停留的時間從數分鐘到數小時，有時也咬食雌蕊和花瓣，並且經常停棲於花瓣下或閉合的花瓣之中。

厚距花和野牡丹的花期重疊，開花時間也在清晨，花開後不閉合持續約 2~3 天。雄蕊

雖然也有兩型，但分化並不明顯，兩者皆集中於花朵中央形成的黃色雄蕊錐，兩型雄蕊皆為黃色。整個花器也由於雄蕊的排列而傾斜，大型雄蕊排列於下方，雌蕊藏於雄蕊錐中，花柱偏離花軸的現象並不明顯，柱頭僅些微的往上

表三 野牡丹訪花昆蟲之花粉承載及授粉重要性指數統計表

Table 3. The pollen-loading and importance indices and parameters of flower-visiting insects collected from *Melastoma candidum* D. Don

insects order/family/species	collected insect (indiv. no.)	A (%)	no. f/h < 20%	Fidelity (%)	fv/pl Bh* (訪花行爲)	PCC	PE	PIV	PII* 100	pollens			
										a	b	c	d (%)
膜翅目 (Hymenoptera)													
蜜蜂科 (Apidae)													
<i>Bombus eximius</i>	39	19	34	87.18	Bz, Cl, Ct	0.8	1	0.133	40.44	37			0.54
<i>Bombus flavescens</i>	1	0.49	1	100	Bz, Cl	0.4	0.6	0.001	0.36	1	0		
<i>Xylocopa ruficeps</i>	9	4.39	4	44.44	Bz, Cl, Ct	0.6	1	0.012	3.57	7			1.22
<i>Xylocopa transquebanorum</i>	31	15.12	26	83.87	Bz, Cl, Ct	1	1	0.127	38.66	31	2		1.39
<i>Xylocopa spp.</i>	10	4.88	2	20	Bz, Cl	0.8	0.8	0.006	1.9	9	4	6	2.5
<i>Xylocopa sauteri</i>	5	2.44	3	60	Bz, Cl, Ct	0.8	1	0.012	3.57	3			1.6
<i>Apis sp.1</i>	3	1.46	2	66.67	Gl, Cl	0.4	0.2	0.001	0.24	2			0.33
<i>Apis sp.2</i>	3	1.46	3	100	Gl, Cl	0.2	0.2	0.001	0.18	3			0
帶腹蜂科 (Anthophoridae)													
<i>Nomia punctulata</i>	16	7.8	11	68.75	Bz, Cl	0.6	0.6	0.019	5.89	15	2	1	1.38
<i>Nomia megasoma</i>	3	1.46	0	0	Bz, Cl	0.4	0.6	0	0	2	1	2	1.67
<i>Nomia sp.</i>	6	2.93	6	100	Bz, Cl	0.6	0.6	0.011	3.21	6			1
銀口蜂科 (Crabronidae)													
sp.1	3	1.46	3	100	Bt, Cl	0.2	0.4	0.001	0.36	3			0
sp.2	9	4.39	8	88.89	Bt, Cl	0.2	0.4	0.003	0.95	8			0.33
sp.3	7	3.41	5	71.43	Bt, Cl	0.2	0.4	0.002	0.59	5			0.29
sp.4	9	4.39	3	33.33	Gl, Cl	0.1	0.2	0	0.09	5			0.29
非膜翅目 (non-Hymenoptera)													
Total	205	100						0.3281	100				

a: 野牡丹 *Melastoma candidum* D. Don

b: 厚距花 *Pachycentria formosana* Hayata

c: 柏拉木 *Blastus cochinchinensis* Lour.

d: pollens of non – Melastomataceae plant species

\* fv/pl Bh: flower visiting or pollen loading behavior. Behavior please refer to Appendix 1.

A: 相對豐多度 (relative abundance) ; PCC: 相對花粉攜帶能力 (relative pollen carrying capacity) ; fidelity: 忠誠度 (no. f/h ratio below 20% / Total) ; PE: 授粉效率 (pollination efficiency)

PIV (pollination importance value) = A\*PCC\*F\*PE ; PII (pollination importance index) = PIV / sum PIV

方彎曲，點狀的柱頭朝向雄蕊的相反方向。記錄到的訪花昆蟲以小型的音波振動採粉的蜂類為主，如 *Xylocopa spp.*、*Nomia megasoma* 和 *N. punctulata*，訪花頻度較野牡丹的低。此外也有咬食性採粉蜂以及咬食花部的直翅目昆蟲，但數量及頻度皆較低。由於花器較小 (直徑約 20 mm)，小型的振動式採粉蜂便直接

振動整個雄蕊錐以採取花粉，採花粉時明顯接觸到柱頭，效率因此提高，但由於雄蕊和雌蕊並無空間上的區隔，自花授粉的情況可能增加 (表四)。

柏拉木花期較短而集中，開花時間並不局限於早晨，花小、雄蕊常呈白色至紫色，花瓣為白色。花開後約持續 2~3 日，雄蕊往上偏

表四 厚距花，柏拉木訪花昆蟲之花粉承載

Table 4. The pollen-loading of flower-visiting insects to *Pachycentria formosana* and *Blastus cochinchinensis*

植物種類 plant	昆蟲種類 insect	捕獲 數量 Ind. (no.)	a 花粉 pollen	b 花粉 pollen	c 花粉 pollen	d	e	f/h < 20%	忠誠度 (fidelity)	訪花行爲 fv/pl Bh*
厚距花	<i>Apis</i> sp.2	1	1			0	1	1	100%	G
	<i>Crabronidae</i> sp.4	1	1			0.0	1.0	1	100%	G
	<i>Xylocopa</i> spp.	5	5	1	5	2.2	2.2	3	60%	B, C, c
	<i>Nomia megasoma</i>	1	1			1.0	1.0	1	100%	B, C, c
柏拉木	<i>Xylocopa sauteri</i>	2		2		0.0	2.0	2	100%	B, C, c
	<i>Xylocopa</i> spp.	1		1	1	2.0	2.0	1	100%	B, C, c
	<i>Nomia punctulata</i>	1		1		1.0	1.0	1	100%	B, C, c
	<i>Apis</i> sp.2	1		1		0.0	1.0	1	100%	G

a: 厚距花 *Pachycentria formosana* Hayata

b: 柏拉木 *Blastus cochinchinensis* Lour.

c: 野牡丹 *Melastoma candidum* D. Don

d: 非野牡丹科 non – Melastomataceae species

e: 野牡丹科植物 Melastomataceae species

\* fv/pl Bh: flower visiting or pollen loading behavior. Behavior please refer to Appendix 1.

離花軸，雌蕊往下偏離，花柱偏離花軸的現象明顯。雖然柏拉木在林場內的分布極廣，但在樣區內訪花昆蟲的頻度極低，僅記錄到 1 種振動式採粉蜂 (*Apis* sp.2) 和其它少數咬食花部的昆蟲。在樣區外捕獲的蜂類大小型均有，包括 *Crabronidae* sp.2、*Nomia punctulata* 和 *Xylocopa sauteri*，皆攜有柏拉木的花粉 (表四)。

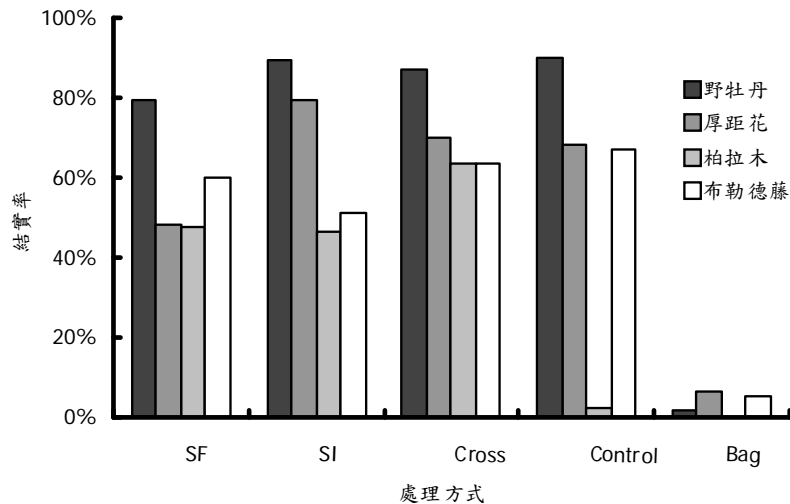
布勒德藤花瓣白色，雄蕊兩型，大型雄蕊為紫色，小型雄蕊和花距為黃色，花柱偏離花軸的現象明顯。花期開始於冬季，此時也是乾季；每朵花開花的時間最長，約 3~4 日。整個觀察期間僅記錄到 1 種採粉蜂 (*Xylocopa collaris sauteri*)，訪花時間平均分布於晨間 9 時至傍晚 5 時，不像野牡丹和厚距花的訪花昆蟲集中於早晨。但到了 1 月底，在花期結束前，開始有兩種熊蜂出現採粉，分別為 *Bombus eximius* 以及 *B. flavescen*。在開花期間並沒有發現任何會咬食花部的昆蟲出現。

### 三、人工授粉處理以觀察繁殖系統

各種人工授粉的結果列於表五。對野牡丹的授粉處理上，來自大型雄蕊和小型雄蕊的花粉對結實並無顯著的影響，基本上兩者的花粉皆為可孕性的，但兩者的花粉管萌發的能力對種子的生成是否造成差異？需進一步的研究。這 4 種野牡丹科植物皆需要蟲媒才能完成授粉結實。由於套袋時並未去除雄蕊，套袋處理中，結實的部分，可能由於處理時或風所造成的機械性振動，而使其授粉結實。4 種植物皆可以經由自交及異交的方式授粉而結實，但成功率不相等，結實率以野牡丹最高而柏拉木最低 (圖二)，是由於其本身生理上之因素或是實驗處理上的難度所造成的差異並不能確定。在自然狀況，良好氣候下的結實率以野牡丹最高；柏拉木最低 (表五)。

### 四、花粉承載分析

4 種植物的訪花昆蟲所攜帶的花粉在光學顯微鏡的分析後，其結果列於表四及表五。除



圖二 4種野牡丹科植物授粉結實率。

Fig. 2. Fruiting rates of pollens of *Melastoma candidum*, *Pachycentria formosana*, *Blastus cochinchinensis* and *Bredia hirsuta* var. *scandens* in central Taiwan, Apr. 1995 - Jan. 1996.

了膜翅目昆蟲之外，其它昆蟲並未攜帶任何花粉，或附著攜帶的花粉數量極少至微量時可以視之為污染。野牡丹有多種蜂類可以作為其有效的授粉者，可以由彼此的相對數量、忠誠度、攜帶花粉量和授粉效率來看出各種蜂對其授粉的重要性（表三）。熊蜂 (*Bombus eximius*) 和木蜂 (*Xylocopa* spp.) 為其最主要的授粉者，它們皆為大型採粉蜂，出現頻度高，以振動方式採粉並明顯的觸碰柱頭。厚距花主要的授粉者為小型蜂如木蜂 *Xylocopa* spp.、*Nomia punctulata* 及 *N. megasoma*，但這些蜂類同時又帶有野牡丹及柏拉木的花粉，顯示這 3 種在花期上有若干部分重疊的植物同樣是這些蜂類訪花的對象。柏拉木由於分布廣泛，在設定的樣區內並未記錄到任何訪花的蜂類，自然的結實率也偏低，可能樣區內並無固定的蟲媒。攜有柏拉木花粉的蜂類包括大型及小型蜂類如 *Apis* sp. 2、*Nomia punctulata*、*N. megasoma*、*Xylocopa* spp.

和 *X. sauteri*，但以小型蜂為主。推測其主要的授粉者仍為小型的振動式採粉蜂為主，但有待進一步的觀察和研究。

冬季開花的布勒德藤，訪花昆蟲較其他植物單純許多（表六）。除了訪花昆蟲頻度較低外，其主要的授粉者僅為 *Xylocopa collaris sauteri*。*Xylocopa collaris sauteri* 所攜帶的花粉中含有較多樣化的花粉 ( $X = 2.62 \pm 1.86$ ,  $N = 29$ )。

##### 五、花粉粒直徑之測量

野牡丹、厚距花和柏拉木之花粉粒極面直徑平均值分別為 20.2  $\mu\text{m}$ 、9.0  $\mu\text{m}$  和 14.3  $\mu\text{m}$ ，無花粉雙型化之現象。布勒德藤的花粉有大小兩型，大型花粉粒的直徑平均值為 16.2  $\mu\text{m}$ ，主要分布於小型雄蕊中；小型花粉粒的直徑平均值為 8.8  $\mu\text{m}$ ，主要分布於大型雄蕊中（表七）。

表五 中台灣 1995 年 4 月至 1996 年 1 月野牡丹科 4 種植物厚距花、柏拉木、野牡丹 (含大小型雄蕊) 及布勒德藤人工授粉之結實率

Table 5. Pollinating treatment and fruiting rate of 4 species of Melastomataceae, i. e., *Melastoma candidum* D. Don, *Pachycentria formosana*, *Blastus cochinchinensis* and *Bredia hirsuta* var. *scandens* in central Taiwan, Apr. 1995 - Jan. 1996

plant species	trial	plants (no.)	flowers (no.)	fruits (no.)	fruiting rate (%)	ISI
厚距花 (a)	SF	10	39	31	79.49	0.99
	SI	16	86	77	89.53	
	Cross	11	54	47	87.04	
	Control	20	60	54	90.00	
	Bag	10	124	2	1.61	
柏拉木 (b)	SF	5	31	15	48.39	0.90
	SI	5	29	23	79.31	
	Cross	7	20	14	70.00	
	Control	10	35	24	68.57	
	Bag	5	60	4	6.67	
野牡丹 (c)	SF	12	46	22	47.83	0.74
	SI	10	30	14	46.67	
	Cross	10	36	23	63.89	
	Control	20	181	4	2.21	
	Bag	7	131	0	0.00	
布勒德藤 (d)	SF	20	30	18	60.00	0.87
	SI	12	37	19	51.35	
	Cross	18	44	28	63.64	
	Control	20	61	41	67.21	
	Bag	10	71	4	5.63	
野牡丹 (c) 大小雄蕊授粉處理	LSF	10	19	14	73.68	
	SSF	9	20	17	85.00	
	LSI	15	44	39	88.64	
	SSI	14	42	38	90.48	
	L-cross	10	25	21	84.00	
	S-cross	11	29	26	89.66	
	Control	20	60	54	90.00	
	Bag	10	124	2	1.61	

a: 厚距花 *Pachycentria formosana* Hayata

b: 柏拉木 *Blastus cochinchinensis* Lour.

c: 野牡丹 *Melastoma candidum* D. Don

d: 布勒德藤 *Bredia hirsuta* Bl. Var. *Scandens* Ito & Matsumura

SF (Self-fertilize): 自花授粉; SI (Self-inbreeding): 同株異花授粉; Cross: 異株授粉; Control: 在自然狀況下, 無任何處理; Bag: 套袋處理, 以隔絕昆蟲。ISI (index of self-incompatibility) 自交不親和指數: 自交結實率和異交結實率之比; LSF (SF with large staman): 用大型雄蕊的花粉自花授粉; SSF: 用小型雄蕊的花粉自花授粉; LSI (SI with large staman): 用大型雄蕊的花粉同株異花授粉; SSI (SI with small staman): 用小型雄蕊的花粉同株異花授粉; L-cross (Cross with large staman): 用大型雄蕊的花粉異花授粉; S-cross (Cross with small staman): 用小型雄蕊的花粉異花授粉。

## 討 論

### 一、授粉生態

野外的觀察顯示, 4 種野牡丹科植物皆以

表六 布勒德藤訪花昆蟲之花粉

Table 6. The pollen-loading of flower-visiting insects to *Bredia hirsuta* var. *scandens*

昆蟲種類 insect	捕獲數量 ind. (no.)	非布勒德藤花粉種類 (non-bred pollen)	布勒德藤花粉 (pollen loading)	f/h < 20%	忠誠度 (fidelity)	訪花行為 (fv/pl Bh)
<i>Xylocopa collaris sauteri</i>	29	2.62	28	18	62.07%	B,C,c
<i>Bombus eximus</i>	2	3.5	2	0	0.00%	B,C,c
<i>Bombus flavescens</i>	1	3	1	0	0.00%	B,C,c

表七 布勒德藤兩型雄蕊中花粉粒直徑

Table 7. The diameter of the pollens from two types of staman of *Bredia hirsuta* var. *scandens*

雄蕊形態	d < 10 $\mu\text{m}$	10 $\mu\text{m}$ < d < 15 $\mu\text{m}$	d > 15 $\mu\text{m}$
大型雄蕊 (antipetalous)	98.28%	0.35%	1.37%
小型雄蕊 (antiseptalous)	7.70%	1.38%	90.92%

提供花粉做為授粉蜂的回饋，其主要的授粉者皆為振動式的採粉蜂。野牡丹和布勒德藤的雄蕊兩型化非常明顯，主要的採粉蜂類訪花的目標為花器中心小型的雄蕊以及大型雄蕊延長的藥隔所形成的雄蕊錐。Buchmann (1983) 認為可能是由於雄蕊錐的顏色為鮮亮的黃色，和一般花粉經過陽光照射後的顏色相似；這可以作為食物的擬態 (food mimicry)，有欺騙蜂類的作用。蜂類在振動雄蕊之前並不知道花藥中是否仍有花粉，因此訪花時必須不斷的嘗試鄰近的花朵。這種現象在孔裂花藥植物中極為常見。大型雄蕊的花藥和柱頭的位置則較偏離花器中央，使得花器因而呈現些微的左右對稱，並使花器傾斜而有上下之分，彎曲的雄蕊和雌蕊因此形成一供蜂類降落的平台。主要的授粉蜂類訪花時皆以頭在上，腹部在下的方式進行採粉，因此花器的傾斜使蜂類的腹部正好位於柱頭和大型雄蕊的位置上方，大型雄蕊的花粉因而噴灑在蜂類的腹部上，小面積點狀的柱頭也可沾上黏附於蜂類腹部花粉。如果沒有花器的傾斜度差異，正好給予蜂類空間利用上的差別，兩型雄蕊和花柱偏離花軸的現象，對授粉的效果將大大的減低。觀察中曾將

花器的位置做上下的顛倒，但蜂類卻不改其訪花的姿勢，腹部因此遠離柱頭。金龜子族群大量出現便會影響野牡丹的結實程度，在授粉上扮演一個負面的角色；但野牡丹的花卻提供給它取食、停棲和交配的場所，其它昆蟲則較少出現 (表三)。

布勒德藤的花器除了具備兩型雄蕊和花柱偏離花軸的適應特徵之外，兩型雄蕊中的花粉也有形態上的差異：大型雄蕊中的花粉大部分較小 (約 9  $\mu\text{m}$ )，小型雄蕊中的花粉則較大 (約 16  $\mu\text{m}$ )；推測兩者的花粉在柱頭上萌發的能力或是對胚珠的競爭力會有所差別。換言之，兩型花粉在授粉上所扮演的分別為授粉和提供回饋。但由於人工授粉處理時並未將兩者分開，因此無法比較在結實率上兩者的差別。根據 Renner (1989) 的整理，在已有授粉機制方面研究的野牡丹科植物中，尚未有發現兩型雄蕊的花粉在形態上或生理上有兩型化的現象。本植物在兩型雄蕊中分別分化出不同形態為主的的不同花粉，可視為本科植物中極為特化的現象。

厚距花的雄蕊雖然也有兩型的分化，但不若上述兩者明顯。大型雄蕊和小型雄蕊皆呈現

明亮的黃色，共同組成花部中央的雄蕊錐。雄蕊的排列和花器傾斜的角度使花器也有上下之分，花藥的開口和柱頭的方向皆指向上方，蜂類訪花時所碰觸的部位為其胸部。因此雄蕊的分化所造成在功能上的分化並不明顯。花柱偏離花軸的現象也不明顯，雌蕊藏於雄蕊錐中，在蜂類訪花時花粉噴灑與和柱頭碰觸的部位皆為胸部，自花授粉的機率可能相對提高。

耐陰的柏拉木，花器缺乏鮮麗的花被，雄蕊僅有 4 枚一套。雖然形狀和大小沒有分化，但雄蕊和雌蕊卻有空間上的分隔；4 枚雄蕊偏向上方，雌蕊偏向下；但有時可以發現 3 枚雄蕊偏向上方，1 枚雄蕊和雌蕊偏向下方的情形，似乎也有功能上的不同。空間上的隔離使蜂類訪花時，雌蕊和雄蕊所碰觸的部位不同，可減低自花授粉的機率。而雄蕊間雖無形態上的分化但卻偶有空間上的分化以造成功能上的分化，和厚距花的情形剛好相反。訪花的蜂類中有大型和小型的振動式採粉蜂，由於其花器和花瓣較小，花腋生於枝條，較大的蜂類並不降落在花瓣上，而直接在空中瞬間抓緊整個花器加以振動，只有小型蜂 (*Apis sp. 2*) 可以在花上停留較長的時間。但由於捕獲到和觀察到的數量並不多，詳細的授粉機制仍需研究。

綜合來說，在花器的形態方面，大小兩型雄蕊分別扮演供食雄蕊 (food stamen) 和授粉雄蕊的角色，大型雄蕊和雌蕊的相對位置所造成的左右對稱適應於蜂類採粉的方式，增厚而延長的花藥隔板是提供蜂類抓攬的位置，也充當一種啟動器 (trigger)，負責將來自蜂類的振動波傳遞至花藥，並輔助食料雄蕊扮演食物擬態的作用；整個花器在空間上的排列是為促進異交的進行。演化程度較高的種類在雄蕊上形成形態和功能分化，甚至形成花粉的分化；演化程度較低的種類分化較少。這些現象大致上和新大陸地區的研究 (Renner, 1989;

Buchmann, 1983) 有一致性。

這 4 種植物雖然在惠蓀林場呈現共存分布，但卻適應於不同的棲地環境。野牡丹是一陽性的先驅植物，在雨季來臨時快速的占據森林邊緣被干擾過的區域；花大而豔麗，在授粉者的競爭上享有優勢，其授粉昆蟲和訪花昆蟲較其他同科植物多樣性高，只要是能以振動方式採粉的蜂類皆可能為其潛在的授粉者，但也不乏大量的竊取花粉的昆蟲 (pollen thief) 或稱為盜粉蜂 (claptopollen hunter)。野牡丹在生殖上為自花親和 (self-compatible)，但花器構造上的演化卻趨向於促進異交。一般認為，先驅植物為了快速的立足，生長快速，在授粉者的要求上較為彈性；生殖上趨向於自花親和、以及自交 (Baker, 1955) 或是營養繁殖 (Nobel *et al.*, 1979)。但在熱帶森林生態系中，專性異交 (obligate outcrossing) 卻是植物主要的生殖策略 (Bawa, 1974)。野牡丹的生殖策略兼具有先驅植物與熱帶植物的特性。厚距花的棲地是溼度較高的森林邊緣，為半陰性植物；柏拉木則分布於林下，為陰性植物。兩者的訪花昆蟲的量及多樣性皆較野牡丹為低，結實率也較低，在柏拉木的樣區甚至缺乏媒界昆蟲，結實率接近零。陰性植物在授粉者的豐富度和多樣性上皆明顯低於共存的先驅且陽性物種。

## 二、開花策略

由於每日的平均開花數不多，每株植物的花期也並非同步，本研究中的植物族群，花期涵蓋的時間皆約 10 週，但柏拉木的花期為 6 週。這種長時間、單位時間內開花數少的開花方式稱為延續性開花方式 (extended blooming)，按照 Gentry (1974) 及 Opler *et al.* (1980) 之定義，延續性開花方式的花期通常為 6 週之內，因此柏拉木的花期正巧是臨界

值，在此仍歸類於延續性開花方式。相對於短而急促、單位時間內開花數多的大量開花方式 (mass blooming) (Gentry, 1974; Opler *et al.*, 1980)。在熱帶植物的研究中 (Opler *et al.*, 1980; Bawa *et al.*, 1985)，花期屬於延續性開花方式的植物會有幾項優點：(1) 在消耗於開花和結果的能量上，可以根據環境中資源的多寡來做適當的調配。(2) 在異交族群中，可以提高本身接受來自多種基因型的花粉，交配的多樣性和交配時間的延長是呈函數的關係。(3) 每單位時間中生產少數的花可以減低同株異花授粉的機率，並且迫使授粉者轉向其它同種植物。(4) 可以減少由於氣候或授粉者缺乏所造成生殖失敗的風險。因此，4 種植物在開花策略上仍是促進異交。

共存的野牡丹、厚距花和柏拉木因為擁有相同的授粉機制以及部分重疊的花期，使得 3 者在訪花者的範圍上有重疊的現象。在花粉的分析中也發現有些蜂類如 *Xylocopa* spp. 以及 *Nomia* spp. 等皆有採集這 3 種植物花粉的行為。當 2 種或多種植物共存分布，花期重疊並享有共通的授粉者時，便會造成彼此生殖上的競爭對兩者皆不利，這包括種間花粉傳遞所造成的：(1) 花粉損失，(2) 柱頭接受同種花粉的面積減少，(3) 授粉者的減少 (Waser, 1978)。這 3 種植物的花粉皆不虞匱乏，但卻有多數的胚珠和點狀的柱頭，因此彼此可能會造成柱頭接受面積的減少；野牡丹在授粉者的競爭上享有優勢，也會減少授粉者對厚距花和柏拉木的訪花頻度，但是否會造成彼此生殖上的損失仍有待進一步的研究。野牡丹科植物中，多倍體的出現機率似乎頗高 (Renner, 1989)，而造成此現象的原因，可能為物種間花期延長所造成的花期重疊，以及授粉者皆為採粉蜂類，因此所產生基因上的交流。野牡丹、厚距花和柏拉木這 3 種植物在花粉上的交

流是否會造成彼此間的雜交？亦是值得進一步的觀察和研究。

在冬季開花的布勒德藤，可能在授粉上有不同於前 3 者的優點和缺點。冬季是蜂類和其它昆蟲最不活躍的季節，同樣的多數植物也不在此時進入花期。冬季開花的異交植物在生殖上要冒的危險，便是缺乏授粉昆蟲，但整個花期間布勒德藤的授粉蜂卻十分穩定而專一，*Xylocopa collaris sauteri* 是其兩個半月花期中唯一的授粉者；但 *X. collaris sauteri* 對布勒德藤的忠誠度較低 (忠誠度 = 62.07%)，其所攜帶的花粉中平均含有 2.62 種其它植物的花粉，這可能由於冬季缺乏資源所造成，採粉專一性降低，採粉行為模式的多樣性增加。

冬季開花的植物可以藉由花期的區隔和其它的相近種產生基因上的隔離；也可以避免對授粉者的競爭和遭受其它非授粉昆蟲的干擾和破壞；同樣的，冬季活動的昆蟲也可避免其它昆蟲對資源的競爭，但由於冬季資源的貧乏，對植物的專一性可能因此降低。布勒德藤和 *X. collaris sauteri* 的情形可能為昆蟲和被子植物長期共同演化下的結果。

### 三、繁殖系統

人工授粉的試驗中顯示，這 4 種野牡丹科植物皆具蟲媒機制以及自花親和的特性，由於套袋的花結實率極低 (小於 5%)，因此可知自花授粉的現象並不普遍。在所有實驗中，結實的成功與否皆是授粉後 7~10 天內的記錄，因此自交、同株異交和異交對種子成熟的數量和可孕性是否有影響？並不能由此試驗得知，未來值得繼續研究。4 種野牡丹科植物在花苞尚未打開時，其大型雄蕊皆彎曲向下，雌蕊直立向上並較小型雄蕊為長，所以除了在花粉隱藏於孔裂花藥中可以避免自交外，雄蕊在開花前後的排列也可減低自交的發生。蜂類在採粉



Appendix 1. The criteria for pollination efficiency (PE) of Melastomataceae flower-visiting insects and their behavior (Bh)

授粉效率 (PE)	授粉者訪花行爲 (Bh)
1	振動雄蕊，採集花粉，採粉時接觸柱頭 (Bz, Cl, Ct)
0.8	振動雄蕊，採集花粉 (Bz, Cl)
0.6	咬食雄蕊，採集花粉 (Bi, Cl)
0.4	撿拾花粉，採集花粉 (Gl, Cl)
0.2	咬食花器 (包括雄、雌蕊及花瓣) (Bi)
0	偶爾停棲 (Oc)

Bz：振動雄蕊 (buzzing)；Cl：採集花粉 (collecting)；Bi：咬食 (biting)；Ct：接觸柱頭 (contact stigma)；Oc：偶爾停棲 (occasional)；Gl：撿拾 (gleaning)。

時，無法從花的外表來判斷是否仍含有豐富的花粉，於是只有不斷的嘗試不同的花朵，因此植物可以在花已無豐富花粉的情況下皆受到蜂類不斷的採粉，柱頭因此接受到更多同種植物的花粉。所以在自然的狀況下，最常發生的應為異花授粉和同株異花授粉，取決於授粉者的訪花行爲，以及同種植物之開花時間的分布。

## 結 論

4 種野牡丹科植物的授粉者主要局限於音波振動式的採粉蜂。花粉承載分析發現其主要授粉蜂的種類僅有幾種而已。Faegri and van der Pijl (1971) 認為以提供花粉為唯一回饋的植物，通常花粉較為隱密，對授粉者的要求而言，比提供花蜜者的選擇性高，因此是較有效率的授粉方式；本研究的結果亦明顯支持此一特性的存在。這 4 種野牡丹科植物具有典型的孔裂花藥植物的特性，包括利用花粉作為給予蜂類唯一的回饋，兩型雄蕊 (柏拉木除外)，兩型花粉 (布勒德藤)，花柱偏離花軸，呈集中分布 (厚距花和布勒德藤) 以及延續性花期等，使其皆適應於音波振動式授粉並促進異交的發生。這 4 種植物和一般的野牡丹科植物一

樣為蜂媒植物；授粉者主要為蜜蜂科 (Apidae) 中的熊蜂屬 (*Bombus*) 和帶腹蜂科 (Anthophoridae) 中的 *Nomia* 屬和木蜂屬 (*Xylocopa*)，這些蜂類和野牡丹科的授粉一直有密切的關係 (Renner, 1989)。在新大陸的野牡丹科植物的種類中，約 98% 授粉模式和蜂類有關 (Renner, 1989)。

在惠蓀林場的觀察 (如紫花霍香薊) 和許多研究成果 (Buchmann, 1983; Proenca and Gibbs, 1994) 顯示蜂類亦會以振動的方式對非孔裂花藥植物進行採粉的現象。在演化的時間上，振動式授粉可能是比孔裂花藥植物更早出現 (Proenca, 1992)。

本研究是位於生物地理區的東方區所觀察的結果，和新大陸區的現象一致，這也證實了這些授粉生物學的特性，確為野牡丹科植物的共同特性，可能為此一單系群 (monophyletic group) 之子孫共有形質 (synapomorphic characters)，由此可以支持野牡丹科為一自然群。

## 誌 謝

本研究第二作者論文研究期間承蒙謝萬權教授的指導，特此感謝，本研究期間部份經

費由國科會補助并此致謝。

## 引用文獻

- Baker, H. G.** 1955. Self-incompatibility and establishment after long-distance dispersal. *Evolution* 9: 347-348.
- Bass, P.** 1981. A note on stomatal types and crystals in the leaves of Melastomataceae. *Blumea* 27: 475-479.
- Bawa, K. S.** 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-89.
- Bawa, K. S., D. R. Perry, and J. H. Beach.** 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatible mechanism. *Am. J. Bot.* 72: 331-345.
- Beattie, A. J.** 1971. A technique for the study of insectborne pollen. *Pan Pacific Entomol.* 47: 82.
- Benzing, D. H.** 1990. *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota.* Cambridge University Press, Cambridge. 354 pp.
- Buchmann, S. L.** 1983. Buzz pollination in angiosperms. pp. 73-113. *In*; C. E. Jones and R. J. Little. eds. *Handbook of Experimental Pollination Biology.* S. and E. Scientific and Academic Editions, New York.
- Buchmann, S. L., and J. P. Hurley.** 1978. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *J. Theor. Biol.* 72: 639-657.
- Faegri, K., and L. van der Pijl.** 1971. *The Principles of Pollination Ecology.* 2nd. rev. ed. Pergamon Press, Oxford.
- Gentry, A. H.** 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gross, C. L.** 1993. The breeding system and pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae): A pioneer shrub in tropical Australia. *Biotropica* 25: 468-474.
- Huang, S. F., and T. C. Huang.** 1991. Notes on the flora of Taiwan (11) - Melastomataceae. *Taiwania* 36: 117-135.
- Hutchinson, J.** 1969. *Evolution and Phylogeny of Flowering Plants.* pp. 342-346. Academic Editions, London.
- Lin, C. S.** 1991. Vertical distribution and pollinating plants of Bumblebees in Taiwan. *Ann. Tai. Mus.* 34: 33-48.
- Lindsey, A. H.** 1984. Reproductive biology of Apiaceae. I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. *Amer. J. Bot.* 71: 375-387.
- Lumer, C.** 1980. Rodent pollination of *Blakea* (Melastomataceae) in a Costa Rican cloudy forest. *Brittonia* 32: 512-517.
- Lumer, C., and R. D. Schoer.** 1986. Pollination of *Blakea austini-smithii* and *B. penduliflora* (Melastomataceae) by small rodents in Costa Rica. *Biotropica* 18: 363-364.
- Mori, A. S., and J. J. Pipoly.** 1984.

- Observation on the big bang flowering of *Miconia minutiflora* (Melastomataceae). *Brittonia* 36: 337-341.
- Nobel, J. C., A. D. Bell, and L. J. Harper.** 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* 67: 983-1008.
- Opler, P. A., G. W. Baker, and G. W. Baker.** 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68: 167-188.
- Proenca, C. B.** 1992. Buzz pollination-older and more widespread than we think? *Journal of Tropical Ecology* 8: 115-120.
- Proenca, C. B., and P. E. Gibbs.** 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. *New Phytol.* 126: 343-354.
- Renner, S. S.** 1989. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 496-518.
- Robert, R. B., and S. R. Vallespir.** 1978. Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apidae: Hymenoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.* 71: 619-627.
- Sakagame, S. F., R. Ohgushi, and D. W. Roubik (eds.).** 1990. *Natural History of Social Wasps and Bees in Equatorial Sumatra.* Hokkaido Univ. Press, Sapporo. 274pp.
- Stein, B. A., and H. Tobe.** 1989. Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 519-531.
- Yang, J. T., M. Y. Chen, and Y. Y. Jiang.** 2001. Biodiversity of ant – guest community in the epiphytic substrates of Guandaushi forest ecosystem, central Taiwan. *Quart. J. For. Res. Taiwan.* 23(4): 31-44.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, and S. J. Wright.** 1993. The phenology of tropical forest: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- Van Vliet, G. J. C. M., J. Koek-Noorman, and B. J. H. Ter Welle.** 1981. Wood anatomy, classification and phylogeny of the Melastomataceae. *Blumea* 27: 463-473.
- Waser, N. M.** 1978. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236.
- Wurdack, J. J.** 1986. Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contr. Bot.* 63: 1-80.

收件日期：2008年6月4日

接受日期：2008年7月21日

# Study on Pollination Ecology of Four Species of Melastomataceae in Taiwan

Szu-Chien Liu<sup>1</sup>, Hai-Hung Wen<sup>1</sup>, Ming-Yih Chen<sup>1</sup>, and Jeng-Tze Yang<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Department of Life Sciences, National Chung Hsing University, 250, Guoguang Rd., Taichung 402, Taiwan, R.O.C.

<sup>2</sup> Department of Entomology, National Chung Hsing University, 250, Guoguang Rd., Taichung 402, Taiwan, R.O.C.

## ABSTRACT

The flowering phenology, reproductive strategy, pollinating ecology and fruiting rate of four species of Melastomataceae, i.e., *Melastoma candidum* D. Don, *Pachycentria formosana* Hayata, *Blastus cochinchinensis* Lour., and *Bredia hirsuta* Bl. var. *scandens* Ito & Matsumura, in central Taiwan were studied. These species possess the characteristics for insect pollination, including poricidal anthers and a long flowering period. The study sites were Daken, a suburb of Taichung City, and Huisun Experimental Forest in central Taiwan. The flowering periods of *Melastoma candidum*, *Pachycentria formosana* and *Blastus cochinchinensis* partially overlapped in Huisun, and thus these three species had similar pollinators. The flowering period of *Bredia hirsuta* var. *scandens* is concentrated in the winter and therefore differs from the other three species, resulting in reproductive isolation. These four species of Melastomataceae were pollinated mainly by pollen-collecting bees of the *Bombus* and *Xylocopa* species via buzz pollination. Because pollen grains were concealed in the anthers, other insect species were excluded. Heteranthery and spatial displacement of stamens and styles makes Melastomataceae adaptable to buzz pollination and crossing. Artificial pollination experiments proved that the four species are entomophilous plants. They set fruits in all the artificial pollination experiments under selfing, geitonogamy and xenogamy conditions, and they are self-compatible.

**Key words:** buzz pollination, *Bombus*, *Xylocopa*, entomophilous plant, Melastomataceae

\*Correspondence address  
e-mail: jtyang@dragon.nchu.edu.tw