

研究報告

川上氏月桃 (薑科) 開花物候與授粉生態學研究

陳培均¹ 邱清安² 曾喜育¹ 曾彥學^{1,3}

【摘要】本研究以臺灣特有變種川上氏月桃 (*Alpinia shimadae* var. *kawakamii*) 為對象，觀察其開花物候、開花行為，以及授粉者行為與拜訪數量。位於南投國姓後角寮地區的川上氏月桃在2011-2012年觀察結果，成熟假莖於1月初開始發育花苞，3-5月為其開花期；開花後約1-2週子房逐漸膨大發育成果實，10月時果壁由綠色轉為紅色而成熟，12月至隔年1月蒴果開裂露出種子。開花行為觀察證實川上氏月桃具花柱捲曲性 (flexistily)，單花開放時間約為1日，開花時花柱上舉型之柱頭先於00:00-08:00處於下位位置，隨後花柱迅速上彎並於09:00-11:00柱頭位置高於花藥，花藥在11:00-13:30開裂；花柱下垂型則於00:00-13:00柱頭處於上位位置，並於03:00-03:30花藥開裂，中午花柱開始下彎至12:30-14:00柱頭處於下位位置，花柱上舉型與花柱下垂型的花藥皆在自身柱頭進入上位1-4小時後開裂，減少自花授粉和同表現型間授粉的機會。觀察研究發現，蜜蜂科 (Apidae) 的精選熊蜂 (*Bombus eximius*) 與螫無墊蜂 (*Amegilla urens*) 為川上氏月桃的主要授粉者，其中精選熊蜂在上午07:00-09:00、下午15:00-17:00出現訪花高峰，這些時期與柱頭下位的雌性階段和花粉出現的雄性階段配合，花柱捲曲性的開花行為特性與授粉者的訪花習性相互配合促進授粉效率。

【關鍵詞】川上氏月桃、物候、授粉生態學、花柱捲曲性、精選熊蜂、螫無墊蜂

Research paper

Flowering phenology and pollination ecology of *Alpinia shimadae* var. *kawakamii* (Zingiberaceae)Pei-Jyun Chen¹ Qing-An Qiu² Hsy-Yu Tzeng¹ Yen-Hsueh Tseng^{1,3}

【Abstract】In this study, we observed the flowering phenology, flowering behaviour, pollinator's behaviour and visiting frequency of *Alpinia shimadae* var. *kawakamii* which is a Taiwanese endemic variety. We generalized from the phenological observation in Houjiaoliao study area in 2011-2012. *Al. shimadae* var. *kawakamii* began developing flower buds in early January, and started anthesis last 2 months in late March. The ovary gradually developed into fruit after flowering 1-2 weeks, the color of fruit wall converted

1. 國立中興大學森林學系，40227台中市國光路250號。

Department of Forestry, National Chung Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 40227, Taiwan.

2. 國立中興大學實驗林管理處，40227台中市國光路250號。

Experimental Forest Management Office, National Chung Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 40227, Taiwan.

3. 通訊作者

Corresponding Author. E-mail: tseng2005@nchu.edu.tw

from green to red and matured in October to December, capsule dehisced and seeds exposed in December to following January. The observation of flowering behaviour confirms *Al. shimadae* var. *kawakamii* also possesses flexistily, its single flower anthesis is about 1 day. The anaflexistylous stigma below the anther was during 00:00-08:00, then the style rapidly incurved and the stigma above the anther at 09:00-11:00, and the anther dehisced about 11:00-13:30; the cataflexistylous stigma above the anther is during 00:00-13:00, the anther dehisces at 03:00-03:30, the style started recurving at moon then the stigma situated below the anther after 12:30-14:00. Both anthers of two phenotypes dehisced after its own stigma into the upper position for 1-4 hours, that reduces the chance of self-pollination and intramorph-pollination. We found *Bombus eximius* and *Amegilla urens* (Apidae) were pollinators of *Al. shimadae* var. *kawakamii*. *Bombus eximius* had higher visiting frequency during 07:00-09:00 and 15:00-17:00, those periods corresponded with female phase and male phase of flower. The cooperation between the flowering behaviour of flexistily and the habits of pollinators promotes the efficiency of pollination.

【Key words】 *Alpinia shimadae* var. *kawakamii*, phenology, pollination ecology, flexistily, *Bombus eximius*, *Amegilla urens*

一、前言

月桃屬 (*Alpinia* Roxb.) 隸屬薑科 (Zingiberaceae), 全世界約有230種, 主要分布於赤道以北的東南亞, 向北延伸至臺灣與琉球群島, 西至印度東部及斯里蘭卡, 東至美拉尼西亞以及波里尼西亞的薩摩亞, 南則可達澳洲東部海岸線 (Smith, 1990)。月桃屬植物為多年生草本, 具圓柱狀根莖, 葉鞘包捲形成假莖 (pseudostem), 頂生穗狀、總狀或聚繖圓錐花序 (Yang and Wang, 2000), 臺灣產有10種、2變種和6天然雜交種, 其中12個分類群為臺灣特有 (Liu *et al.*, 2009; Tseng and Wang, 2011)。

崔曉龍等 (1995) 描述中國雲南薑科香料作物草果 (*Amomum tsaoko* Crevost *et* Lemarié)、野草果 (*Amo. koenigii* J. E. Gmelin)、擬草果 (*Amo. paratsaoko* S. Q. Tong *et* Y. M. Xia)、光葉雲南草蔻 (*Al. blepharocalyx* K. Schum. var. *glabrior* (Hand-Mazz.) T. L. Wu) 等4種植物在不同個體上分別具有雄性先熟和雌性先熟2種開花行爲; Li等 (2001) 在中國雲南西雙版納觀察9種月桃屬植物也發現此特性, 稱之為花柱捲曲性 (flexistily)。這一類具花柱捲曲性的薑科植物在同1自然族群中擁有2種不同開花行爲的個體, 其一為花柱上舉型 (anaflexistylous

morph), 其花柱在開花初期下彎朝向唇瓣, 於中午時迅速上舉至下午高過花藥, 接著花藥開裂花粉散出; 其二為花柱下垂型 (cataflexistylous morph), 花柱彎曲方向的順序相反, 在開花初期先上舉高過花藥, 此時花藥開裂, 接著下午花柱下垂 (崔曉龍等, 1995; 李慶軍等, 2001; 張玲和李慶軍, 2002; Li *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2003; Takano *et al.*, 2005; Ren *et al.*, 2007)。

針對花柱捲曲性薑科植物開花行爲的觀察研究目前多集中於中國雲南 (崔曉龍等, 1995; 李慶軍等, 2001; Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2003; Ren *et al.*, 2007) 以及馬來西亞婆羅洲 (Takano *et al.*, 2005), 臺灣產月桃屬植物未有相關的觀察研究報告。本研究首次針對臺灣特有變種川上氏月桃 (*Al. shimadae* Hayata var. *kawakamii* (Hayata) Yang *et* Wang) 之物候、開花行爲與授粉生態進行觀察研究, 以供月桃屬繁殖生物學及種化等相關研究參考。

二、材料與方法

(一) 試驗材料

川上氏月桃 (*Alpinia shimadae* Hayata var. *kawakamii* (Hayata) Yang *et* Wang) 假莖叢生

狀；葉片橢圓至披針形，下表面密被短絨毛；花序穗狀、直立、頂生假莖先端；花冠白色、基部偶淡紅色、3裂；唇瓣白色，中間具紅色條紋與斑點；腺體柱狀、黃褐色；子房上位，子房淡綠色，被金黃色柔毛；蒴果球形，成熟轉為紅色；種子黑褐色，假種皮膜質、白色。本分類群為臺灣特有變種，分布台北、南投、高雄、屏東、宜蘭與花蓮等淺山低海拔處 (Yang and Wang, 2000)。

(二) 試驗區概況

本研究物候與授粉者觀察試驗於南投縣國姓鄉長安路後角寮地區 (120°50'23.85" E, 24°4'1.55" N, alt. 875 m) 進行，此區鄰近下部山地-低地次生常綠闊葉林群系 (邱祈榮等, 2009)，常受人為開發，溫帶果樹、檳榔、食用薑耕地、竹林與天然次生林相互鑲嵌參雜，海拔600-900 m之林下與路旁常見川上氏月桃。試驗期間於研究區內樣株鄰近上木胸高直徑處掛設Data logger (HOBO pro v2 logger U23-001型) 記錄氣溫變化，2012年之年均溫19.2°C，年雨量2,020.5 mm (降雨資料來自2010-2012年中央氣象局水長流雨量站)。

川上氏月桃開花行為分別於南投縣仁愛鄉惠蓀林場月桃巷步道 (121°2'4.40" E, 24°5'27.18" N, alt. 700 m) 與臺中市國立中興大學校區 (120°40'37.33" E, 24°7'21.06" N, alt. 65 m) 觀察。月桃巷步道於2008年12月栽植南投九份二山之川上氏月桃以及不同種類之臺灣產月桃屬植物，月桃巷步道位於香杉 (*Cunninghamia konishii* Hayata) 人工林與天然次生林交界處之森林下方，附近有飼養意大利蜂 (*Apis mellifera* L.) 之養蜂場，年均溫19.9°C (2010-2011年)，年平均累積雨量2,645.1 mm (2001-2011年) (氣象資料來自水利署河川局氣象站)。中興大學校區維也納森林之樹下，於2011年3月栽植來自南投炭斗山地區等地之川上氏月桃，平均氣溫23.3°C，年降雨量1,773.0 mm (氣象資料來自1981-2010年中央氣象局臺中測站)。

(三) 物候觀察

本研究自2011年2月13日起至2012年12月31日止，於後角寮地區選取川上氏月桃花柱上舉型個體、花柱下垂型個體各5叢，共10叢作為樣株，每週1次記錄樣株之開花物候，物候相包括花苞期、開花期以及盛花期等3個時期；花苞期為目視可見假莖頂端膨大之花苞形成起，至總苞開裂內部小花開放為止；開花期為初見第一朵花開啓至皆無任何開放中或未開花苞為止；盛花期為開花假莖數大於當年花季總開花假莖數50%之時期。並在2012年花季，每週1次記錄開花假莖數和每花序開花數，以及各花序的花期長度。

每2週1次記錄樣株結果物候，包括有果實發育期、轉色期、成熟期和蒴果開裂期等物候相；果實發育期為目視可見子房膨大起始至蒴果壁顏色轉變前為止，果實轉色期為蒴果壁自淺綠色轉為黃色、橙色至深紅色之時期，果實成熟期為蒴果壁皆為深紅色起至蒴果開裂露出種子為止，蒴果開裂期自有蒴果開裂起至所有蒴果皆開裂或未開裂但乾枯成黑褐色為止。

(四) 開花行為與表現型差異

2011年5月24-25日、2012年4月14-16、19-20日以及2013年4月24-26日分別在惠蓀林場月桃巷以及中興大學校區觀察栽植之川上氏月桃開花行為，以Nikon D200數位單眼相機每2小時拍攝紀錄一次，輔以文字描述花冠開放與閉合塌陷、花柱運動、柱頭位置、花藥開裂及花粉散播等開花行為事件的表現及特徵，以及發生與持續時間。

為了解川上氏月桃2種表現型間的差異：(1) 2012年4月16日於後角寮樣區道路約200 m長之沿線兩側可及處，記錄2種表現型的個體數，以Chi-square test檢定在自然族群中表現型個體比例是否呈現差異。(2) 隨機採集10個上舉型和9個下垂型花序，計數小花數量 (包括花苞、正開放之小花、花冠枯萎之宿存子房和掉落之花梗痕跡)，以Student's t-test檢定2種表現型在每花序平均小花數量上是否有差異。(3)

記錄10叢物候樣株2012和2013年花季的含苞假莖的長度與葉數，使用one-way ANOVA分別檢定長度與葉數，以了解川上氏月桃的成熟假莖在年度間和表現型間是否有生長差異。

(五) 授粉者行為與拜訪頻率

在進行川上氏月桃開花物候與開花行為觀察同時，調查記錄訪花者之種類與行為，分析不同訪花者對川上氏月桃的授粉效應與潛力；此外，為了解授粉者是否有偏好的訪花時段，在2012年5月12日07:00-17:00於後角寮地區選取2叢川上氏月桃共6花序，記錄主要授粉者各時段訪花次數，以Kruskal-Wallis test分析不同時段的訪花次數是否呈現差異。

三、結果

(一) 物候觀察

自2011年2月13日至2012年12月31日共歷經2個花季，以及2013年度花季之花苞。於2011年物候觀察試驗起始時，川上氏月桃樣株之假莖已形成明顯之花苞，發育過程中花苞逐漸膨大、延長，總花梗逐漸向上彎曲直到花苞直立或近直立，隨後總苞開啓並由花序基部陸續往頂端開花。2011年開花期約從3月底至5月底止、2012年則稍提早於3月中開花並至5月底結束(圖1)。據2012年開花假莖之觀察，川上氏月桃每花序每日平均開 3.5 ± 2.5 朵花(0-10朵，共80花序次)、每花序的開花期平均維持 36.1 ± 9.3 日(23-52日，共19枝花序)。

川上氏月桃開花後約0-2天內，部分花朵的子房會連同花冠一同凋謝，推測可能是未授粉或授精所致；其餘花朵的子房宿存約1-2週後開始發育膨大，此時期的果實發育初期會與開花期重疊。2011年的川上氏月桃果季從4月開始，蒴果發育至10月，果壁由黃綠色逐漸變為黃、橙至紅色；蒴果發育致12月中旬時，多數蒴果呈成熟紅色，並有少數蒴果開裂露出由膜質絲狀假種皮包裹的黑色種子。2012年的果季各樣枝有落果現象，5月底已有6樣枝無任何宿存子房或果實，直到8月中旬所有樣枝皆無

果實留存(圖1)。

(二) 開花行為與表現型差異

本研究於南投惠蓀林場以及台中中興大學校區進行開花行為觀察發現，川上氏月桃單一花朵壽命約為1日(圖2)，花冠於晚間19:30-23:30開始開啓，約2.5小時後花冠開口大小始可供一般蜂類昆蟲進出(圖3.a3、b3)，至隔日的晚間20:00-00:30花冠枯黃皺縮使開口關閉。花柱在開花時緊靠著花藥室間隙中，柱頭稍突出花藥外，隨時間花柱會逐漸延長並彎曲使柱頭位於花藥下方以接受花粉(圖3.a4)或位於上方以遠離授粉者(圖3.b5)。上舉型樣株之柱頭於23:00-01:30開始低於花藥並持續下彎，於上午07:00左右開始上彎，至09:00-11:00柱頭位置高於花藥(圖3.a9)，花藥於11:00-13:30開裂(圖3.a10)，有時在接近花冠閉合或枯萎時，花柱會稍微下彎，使柱頭同高或稍低於花藥(圖2，ANA1-2)，但大部分至花冠閉合為止花柱不會再次下彎。下垂型之柱頭在23:00-00:00高於花藥(圖3.b5)，花藥於03:00-03:30開裂(圖3.b6)，花柱約於08:00開始下彎，柱頭位置在12:30-14:00低於花藥並持續下彎(圖3.b12)，但一部份的觀察樣株(圖2，CATA3-1、4、5)在柱頭進入下位4-5小時後，花柱緩慢地再次上彎，使得柱頭在晚間高於花藥，甚至有樣株(圖2，CATA3-2)在中午短暫下彎後，隨即又向上彎曲，使其柱頭從未進入花藥下方的授粉者拜訪路徑。上舉型和下垂型植株之花藥分別於11:00-13:30以及03:00-03:30開裂釋放花粉，皆為自身柱頭位置高於花藥時開裂，花粉會逐漸被擠出花粉囊而堆積於裂口附近。在授粉者充足的惠蓀林場，花藥開裂後約2小時內裂口處便僅剩零星花粉，而訪花者數量較少的中興大學校區，花粉直至開花結束還留存於裂口處(圖3.a13、b13)，甚至因堆積過多而掉落於唇瓣上。

2012年川上氏月桃花季在後角寮地區沿線共記錄了149叢開花植株，其中花柱上舉型與下垂型的植株數比為80:69，雖然花

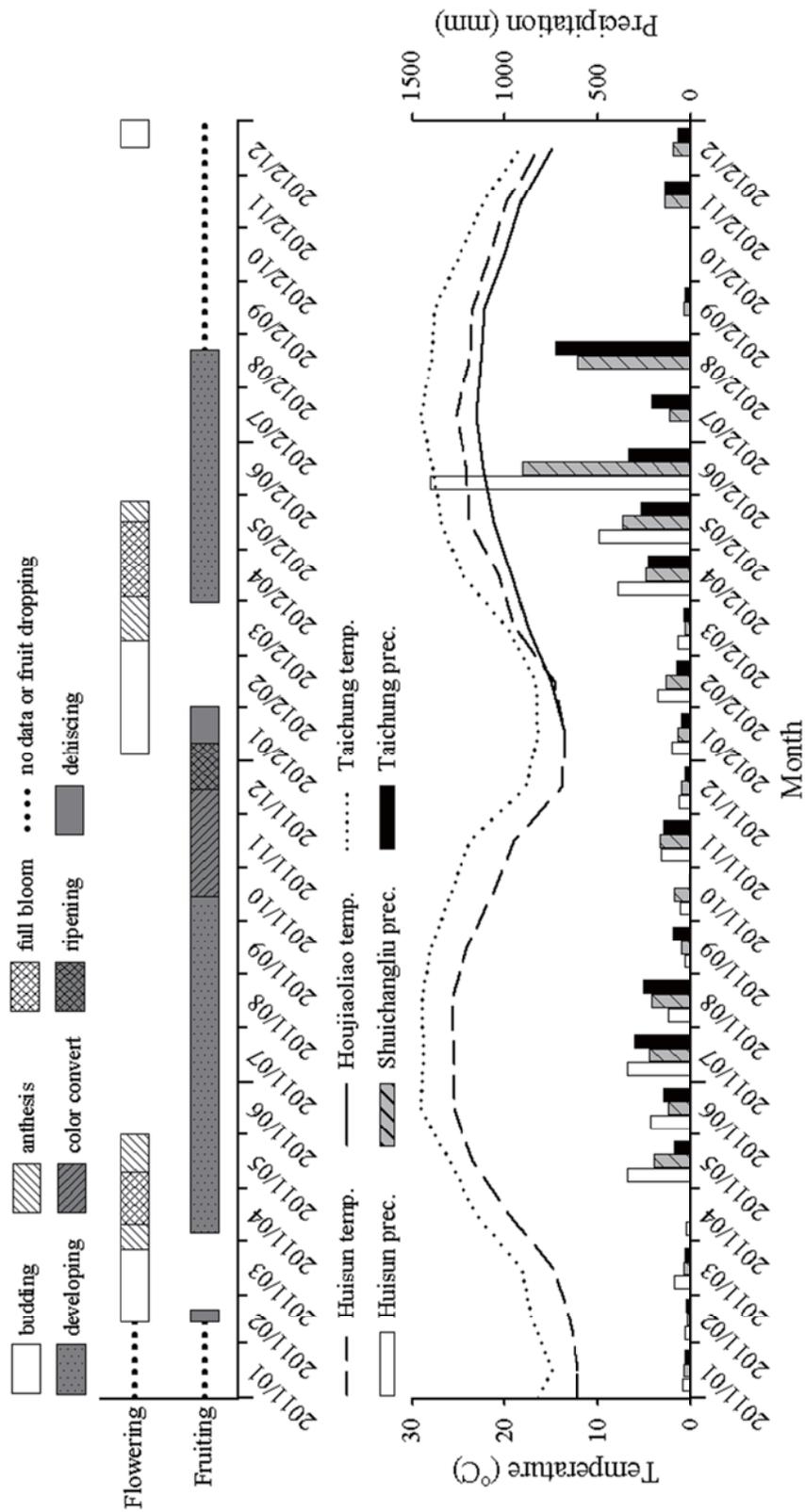


圖1. 研究區以及後角寮地區2011-2012年川上氏月桃開花結果物候與氣象因子關係圖。
 Fig. 1. The variation, and the relationship between flowering and fruiting phenology of *Alpinia shimadae* var. *kawakamii* and meteorological factors of study areas and Houjiaoliao area in 2011-2012.

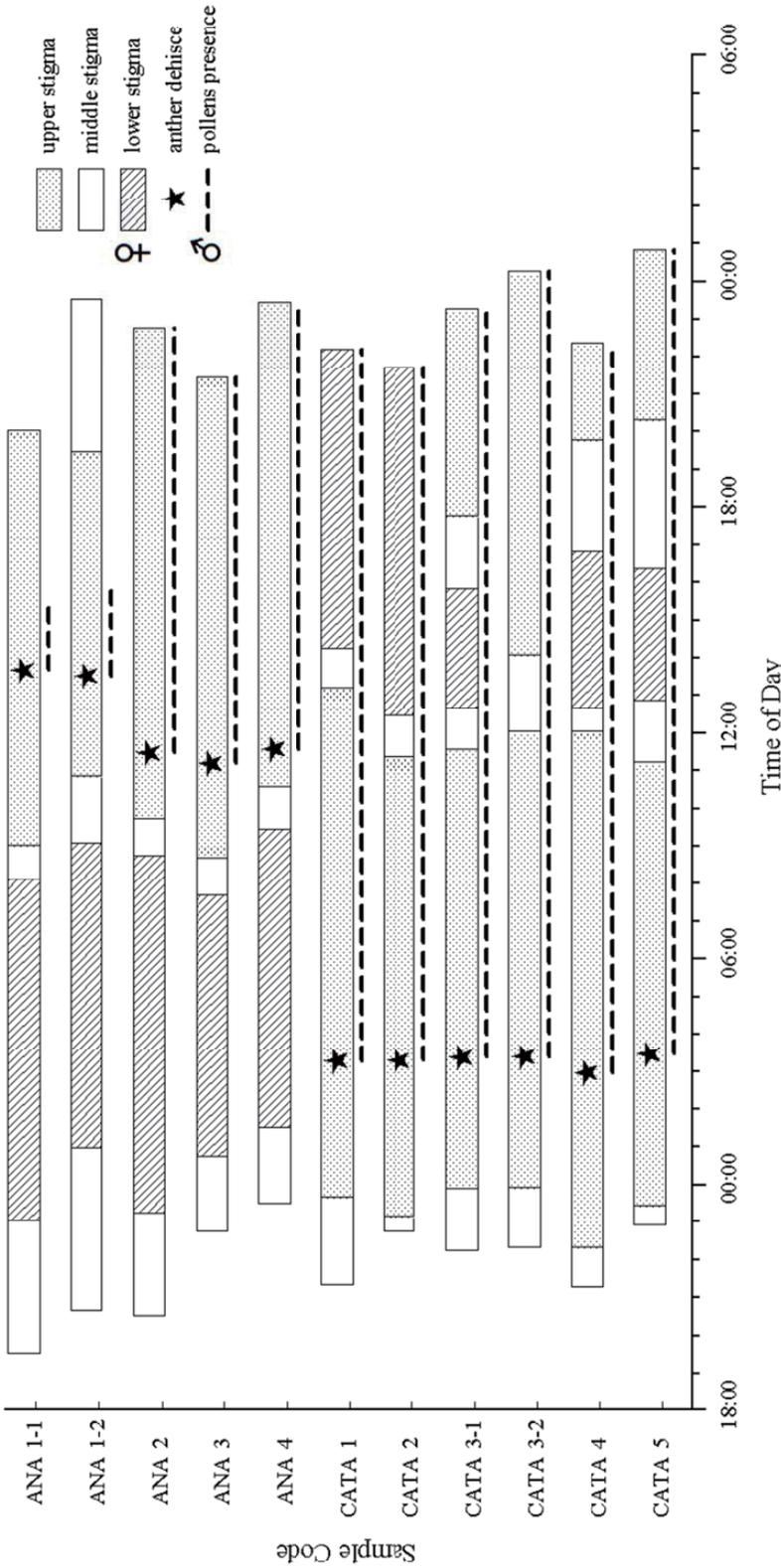


圖2. 川上氏月桃2種表現型開花行為模式圖。ANA表示為花柱上舉型，CATA為花柱下垂型，樣本代碼第1位數字相同者為同樣株，第2位數字則表示不同花序(假莖)之區別；各樣本觀察時間與地點稍有不同，ANA1-1於2011年於惠蔭月桃巷，ANA1-2於2012年惠蔭月桃巷，ANA2、ANA3、CATA1於2012年中興大學校區，其餘皆於2013年中興大學校區進行觀察。

Fig. 2. The flowering behaviour pattern of *Alpinia shimadae* var. *kawakamii*. In sample code, ANA indicates anaflexistylous morph, CATA indicates cataflexistylous morph, the first number indicates that whether are same clump of plant or not, and the second number indicates that whether are same inflorescence (pseudostem) or not. The time and site of observation of each sample is slightly difference, ANA1-1 was observed at Huisun Forest Station in 2011; ANA1-2 was at Huisun in 2012; ANA2, ANA3, and CATA1 were at National Chung-Shin University (NCHU) in 2012; and the others were at NCHU in 2013.

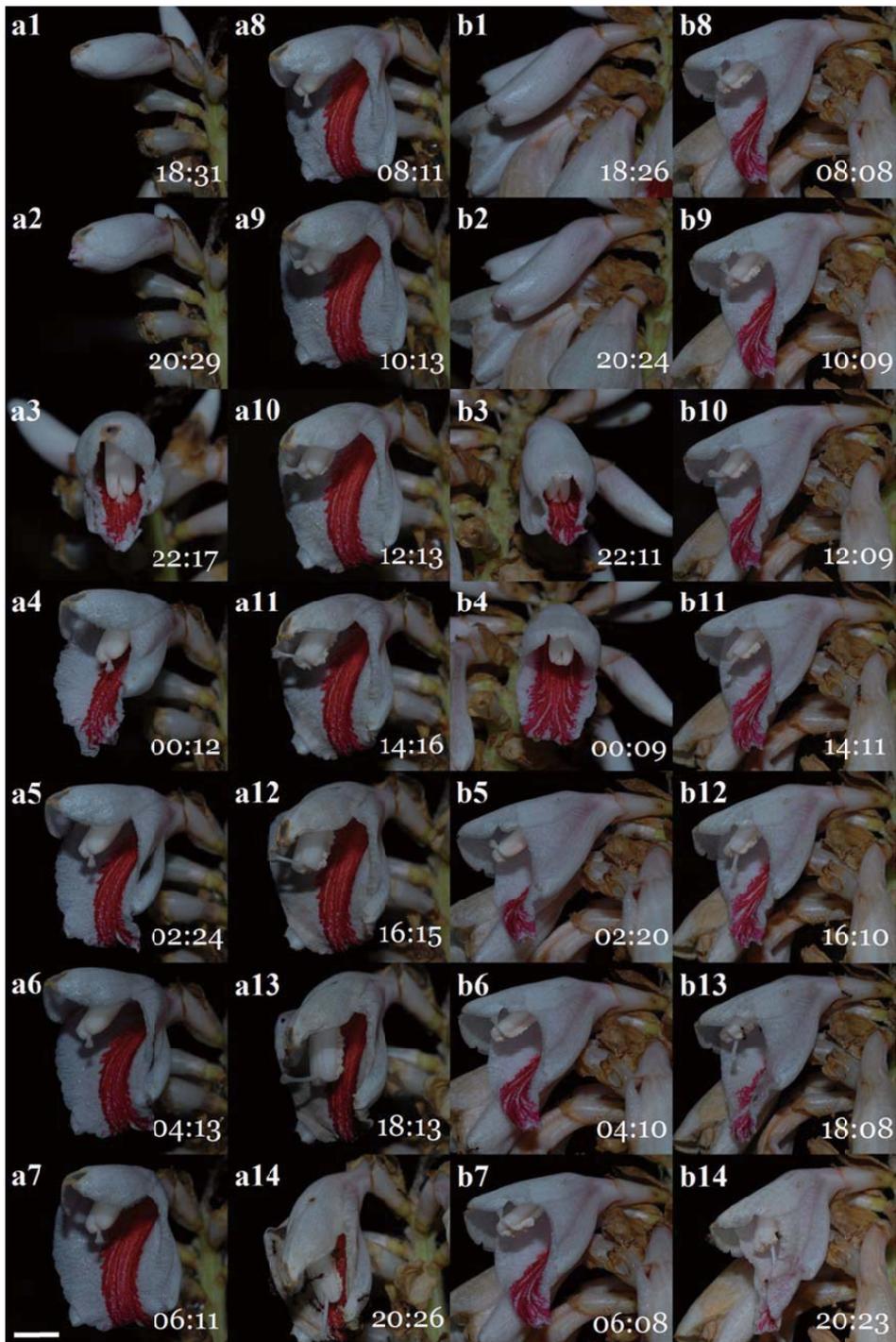


圖3. 川上氏月桃2種花柱捲曲運動表現型運動形式。(a1-a14) 為花柱上舉型；(b1-b14) 為花柱下垂型。橫條為1 cm。

Fig. 3. Flexistylous behaviour of two phenotypes of *Alpinia shimadae* var. *kawakamii*. a Anaflexistylous morph (ANA2). b Cataflexistylous morph (CATA1). Bar=1 cm.

柱上舉型植株數較多，但兩者數量差異不顯著 ($\chi^2=0.812$, $p=0.368$)。上舉型之花序平均有 132.7 ± 54.5 朵小花 (31-187朵, $n=10$)，下垂型則平均有 145.2 ± 55.4 朵 (40-226朵, $n=9$)，下垂型植株花數較多但差異不顯著 ($t=0.496$, $p=0.626$)。自2012年1月4日起物候樣株可見當年花季之花苞形成，上舉型5叢樣株共7枝花序、下垂型5叢樣株共12枝花序，全部19枝；上舉型開花假莖長 157.1 ± 13.0 cm (133-168 cm)、開花假莖上的葉數 13.9 ± 2.4 片 (12-19片)，下垂型之假莖長 160.0 ± 36.9 cm (95-248 cm)、葉數 13.9 ± 3.4 片 (10-19片)。自2012年12月17日起，可見其中9叢樣株已有2013年花季之花苞形成，上舉型4叢共9枝花序、下垂型5叢共15枝花序，全部共有24枝；上舉型開花假莖長 156.5 ± 15.5 cm (134-190 cm)、葉數 15.4 ± 3.0 片 (11-21片)，下垂型之假莖長 140.1 ± 31.6 cm (90-193 cm)、葉數 12.7 ± 3.1 片 (9-18片)。開花假莖長以及葉數分別在2年度間及2種表現型間等4種組合之間無顯著差異 (one-way ANOVA, $F_{3,39}=1.332$, $p=0.278$; $F_{3,39}=1.558$, $p=0.215$)。

(三) 授粉者與訪花行為

在開花行為與授粉者訪花試驗時僅發現昆蟲來訪，各試驗地區則有不同的訪花者組成。以接觸花器作為訪花的依據，後角寮野外族群樣區觀察到精選熊蜂 (*Bombus eximius* Smith)、螫無墊蜂 (*Amegilla urens* Cockerell)、中華蜜蜂 (*Apis cerana* Fabricius) 及1種鱗翅目 (Lepidoptera) 昆蟲來訪。除了前述4種外，惠蓀月桃巷還觀察到意大利蜂、鞋斑無墊蜂 (*Ame. calceifera* Cockerell)、淡青雅波灰蝶 (*Jamides alecto* subsp. *dromicus* Fruhstorfer)、臺灣豆金龜 (*Popillia taiwana* Arrow)、鱗翅目昆蟲數種，以及蟻科 (Formicidae)、蜚蠊目 (Blattaria) 和蝻蟬科 (Tettigoniidae) 各1種訪花者。中興大學校區內的樣株則僅有1種蟻科昆蟲來訪。

鱗翅目的訪花者分晝、夜行性2類，晝行性者只觀察到停於花冠及唇瓣末端，以其長管

狀口器探尋花冠基部的花蜜而無接觸花藥與柱頭的行為 (圖4d)，夜行性者來訪時花大多已凋萎，同樣利用口器在枯萎的花上覓食。此外，淡青雅波灰蝶在花苞發育和開花期間於總苞基部或花軸上產卵，其幼蟲以小花苞、花冠、唇瓣甚至幼嫩花軸為食，常造成花冠基部穿洞 (圖4g)。蟻科昆蟲取食花蜜與花粉 (圖3-b13)，偶有咬齧行為，破壞花冠、唇瓣甚至花柱和花絲，亦常於淡青雅波灰蝶幼蟲周圍出現，有碰觸其幼蟲的行為。臺灣豆金龜會直接咬穿花冠基部取食其內的花蜜以及於枯萎的花中覓食 (圖4e)。蜚蠊目和蝻蟬科昆蟲則在夜間出沒，在枯萎的花中搜索或直接取食 (圖4e、f)。上述昆蟲種類因為缺乏在花朵開放時段內有常態性接觸花藥與柱頭的行為，推論為非授粉者；雖然蟻科昆蟲搬運花粉時有機會將之沾染於柱頭上造成自花授粉的可能性，然而此覓食行為與川上氏月桃的開花特性相較下，其所引發的授粉作用僅能視為偶發事件。

精選熊蜂、螫無墊蜂、鞋斑無墊蜂、中華蜜蜂以及意大利蜂皆有觀察到胸背部有沾染花粉 (圖4a) 以及接觸柱頭之行為；這類訪花者在訪花時會降落於川上氏月桃的唇瓣上並將口器伸向花冠基部，吸食時腹部有收縮-放鬆的律動，覓食結束後會直接往後退出或掉落花外然後瞬間飛起，在降落與起飛這2個動作階段胸背部會接觸到花藥裂口或下位之柱頭，達成花粉傳遞與授粉。此外，中華蜜蜂和意大利蜂有觀察到以腹上背下姿勢攀於花藥下表面，收集裂口處的花粉。在後角寮與月桃巷地區的訪花者中，以精選熊蜂與螫無墊蜂的訪花次數最多，鞋斑無墊蜂僅在月桃巷有1次目擊記錄，中華蜜蜂在後角寮有1次、意大利蜂在惠蓀月桃巷有數次。在訪花者確實接觸花藥下表面 (裂口處) 的情況下，花粉在3-5訪花次數內就幾乎被帶光。

根據上述訪花行為的觀察，以精選熊蜂為對象，在國姓後角寮樣區計數07:00-17:00兩者的訪花次數，發現觀測期間的每個時段皆有訪

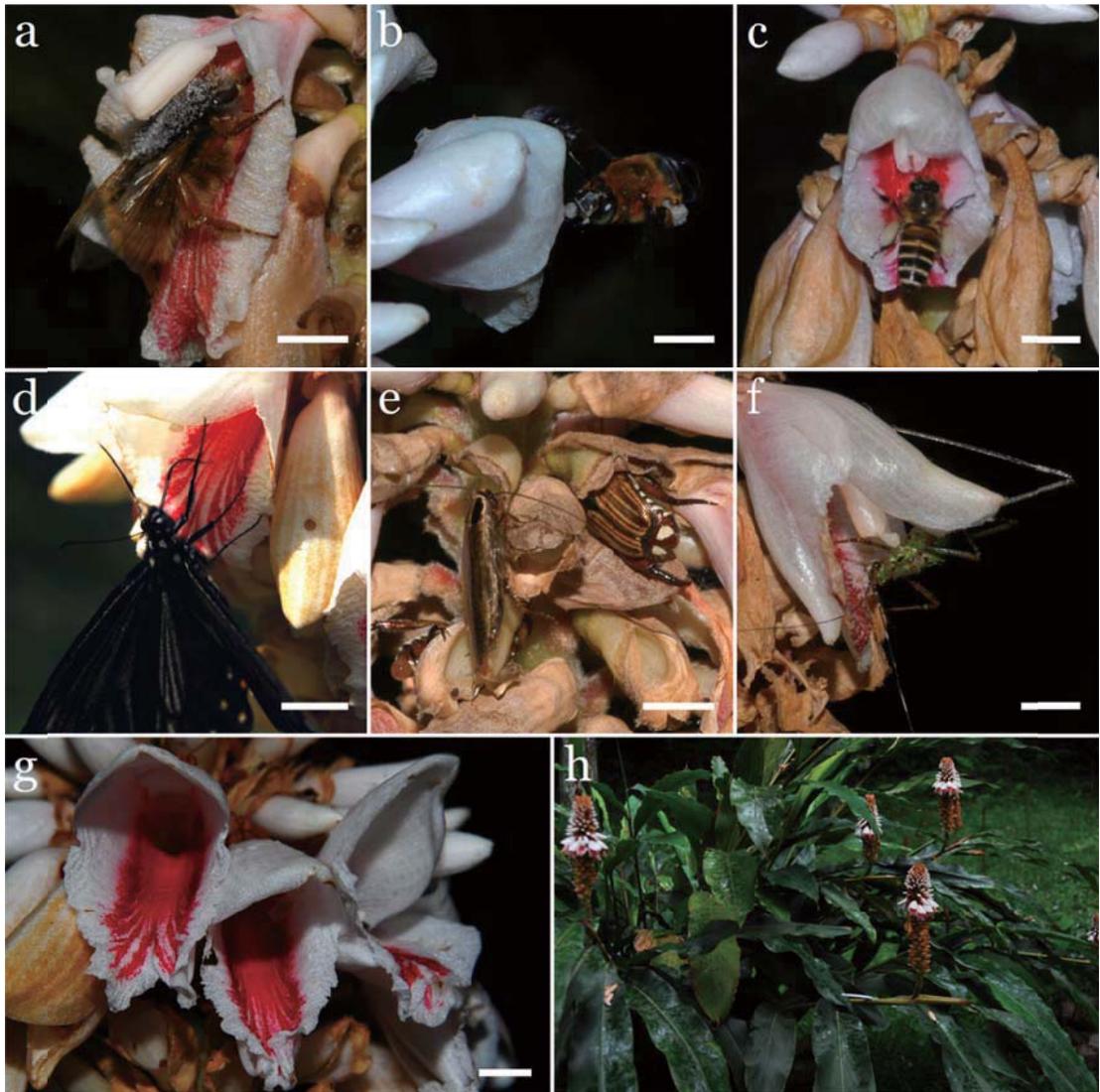


圖4. 川上氏月桃與8種訪花者之訪花行爲。a精選熊蜂吸取花蜜同時背部沾染花粉，b蟹無墊蜂於花外徘徊，c中華蜜蜂降落於唇瓣上，d鱗翅目昆蟲以口器搜尋花蜜，e蜚蠊目昆蟲（左）和臺灣豆金龜（右）在枯萎的花中覓食，f螻蛄科昆蟲取食枯萎中的唇瓣，g花柱和花藥被淡青雅波灰蝶幼蟲啃食而消失，h川上氏月桃開花植株。橫條為1 cm。

Fig. 4. *Alpinia shimadae* var. *kawakamii* and the behaviours of eight pollinators. a Pollen grains adhere to the back of *Bombus eximius* while it sucking nectar. b *Amegilla urens* hovers in the outside of flower. c *Apis cerana* lands on labellum. d Butterfly searching nectar with proboscis. e Cockroach (left) and *Popillia taiwana* (right) are foraging in withered flower. f Tettigoniidae insect feeds the fading labellum. g Pistils and stamens disappear via the gnawing of the larvae of *Jamides alecto* subsp. *dromicus*. h The flowering plant of *Al. shimadae* var. *kawakamii*. Bar=1 cm.

花記錄，每小時每花序平均 8.2 ± 6.7 隻，而在上午07:00-09:00以及下午15:00-17:00有較多的訪花次數，Kruskal-Wallis test分析結果顯示此2時段與09:00-15:00的各時段間有顯著差異 (圖5)，顯示精選熊蜂具有在清晨和傍晚出沒或拜訪川上氏月桃花朵的偏好。

四、討論

(一) 繁殖物候與生物學特性

植物開花結果時期通常會在植物最適宜繁殖的季節 (劉棠瑞、蘇鴻傑, 1983)，崔曉龍等 (1996) 研究荳蔻屬草果的開花結實特性發現，草果在旱季的落花率約85-95 %遠大於濕季的40-60 %，認為適合草果開花結實的條件

為相對溼度80 %以上，臺灣中部地區同樣擁有花柱捲曲性的川上氏月桃的開花期在低溫開始回升和雨季來臨前夕的3-5月，隨後授粉結實的蒴果可以在生育地較高溫度及充分降雨的環境下獲得好的生長，是適應當地氣候的結果。川上氏月桃之蒴果於秋冬季成熟開裂，是否因其種子需經層積作用才能發芽有關，以及2012年落果情形嚴重，是否因當年6、8月降雨量遠多於往年同期2-3倍有關，皆尚待進一步研究。此外，許多月桃屬植物，如中國雲南的雲南草薹 (*Alpinia blepharocalyx* K. Schum.)、綠苞山薑 (*Al. bracteata* Roxb.)、長柄山薑 (*Al. kwangsiensis* T. L. Wu et Senjen)、寬唇山薑 (*Al. platytilus* K. Schum.) 等4種 (李

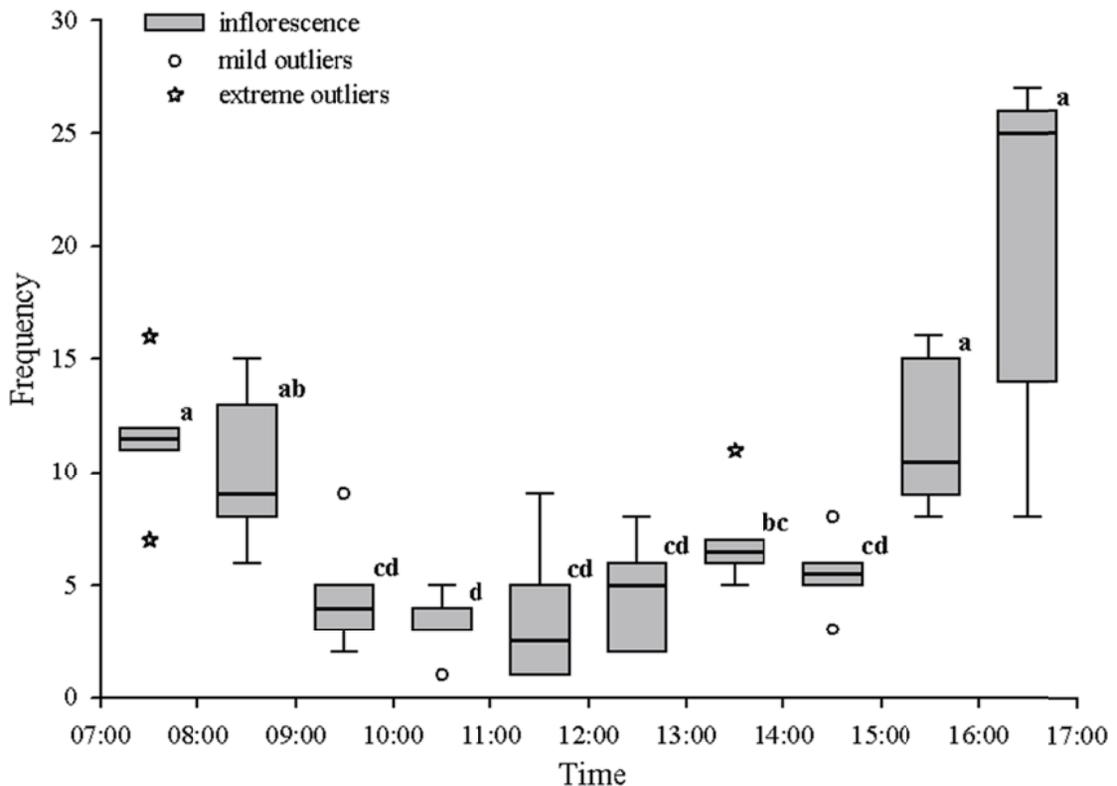


圖5. 後角寮地區精選熊蜂拜訪川上氏月桃花次數盒鬚圖。盒上有相同小寫英文字母者表示在Kruskal-Wallis test ($\alpha=0.05$) 中無顯著差異。

Fig. 5. The frequency of *Bombus eximius* visiting *Alpinia shimadae* var. *kawakamii* in Houjiaoliao area. The boxes which have same lowercase letters are no significant difference in Kruskal-Wallis test ($\alpha=0.05$).

慶軍等, 2001), 以及本研究觀察臺灣產的山薑 (*Al. japonica* (Thunb.) Miq.)、屈尺月桃 (*Al. kusshakuensis* Hayata) 等8種, 亦為春季開花的植物。

川上氏月桃開花假莖的營養生長 (長度和葉數), 在2個相鄰年度與2表現型之中皆無顯著差異, 可能是由於生育地環境的年度變化相近, 且2種表現型亦未有明顯生育地分化現象下的結果, 也可能反映出川上氏月桃2種表現型的假莖到達開花所需之物質與能量大致為恆定。而川上氏月桃每花序平均小花數在2種表現型間沒有差異, 再者, 其它月桃屬植物2種表現型的每花序平均小花數也沒有差異 (Takano *et al.*, 2005), 此結果可能反映出川上氏月桃2種花柱運動表現型植株僅為時序上的性別分化而未呈現植株的性別分化。

(二) 花柱運動的意義

本研究發現川上氏月桃在開花行為同步性方面, 相同表現型的不同個體在中午柱頭位置轉換的時間點與歷時長短, 以及花藥開裂時間上有些微差異, 而觀察結果也發現, 樣株的花藥在柱頭進入上位位置1-4小時後才會開裂。到目前為止關於花柱捲曲性植物特殊的開花行為, 其蘊含的效益與意義已有研究報告討論, 如促進異交 (Li *et al.*, 2001)、避免自交 (Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2003) 以及減少性別功能間的干擾 (Sun *et al.*, 2007; Sun *et al.*, 2011) 等, 而花藥於柱頭進入上位1-4小時後才開裂, 除可避免同株自花授粉外, 也在一定程度上避免相同表現型不同個體花藥開裂與花柱運動速度的差異, 造成相同表現型間的授粉。此外, 在缺少訪花者的情形下, 花粉會留存於花藥裂口處相當長的時間, 這暗示著川上氏月桃花柱下垂型個體在下午花柱下彎時, 甚至花柱上舉型個體因花凋謝時花柱塌陷於落滿花粉的唇瓣上, 會有延遲自交的情況。花柱下垂型有部分觀察樣株在下午的花柱下彎運動有與前人研究相異之處, 花柱在下彎後會再次上彎, 使柱頭有2次高於花藥的時期, 甚至不會進入花藥下

方的授粉通道。Luo和Li (2011) 曾以寬唇山薑 (*Alpinia platyichilus* K. Schumann) 為對象, 探討光與溫度對花柱運動的影響, 其結果指出溫度僅影響運動速率, 光則控制花柱上舉型花柱的向上運動, 但對其向下運動以及花柱下垂型的花柱皆無影響, 然而本研究觀察到花柱下垂型在下午花柱向下運動後會再次向上彎曲, 似乎無法經由上述研究的結果來解釋, 此特殊現象尚待其它試驗方能得知原因。

(三) 授粉機制

花柱捲曲性植物之花柱上舉型和下垂型分別在上午和下午擔任雌性角色, 而在另一個時段擔任雄性角色, 先前的研究 (Li *et al.*, 2002; Ren *et al.*, 2007) 發現, 在隔絕授粉媒介的情形下結果率幾乎接近於零, 顯示此類植物高度依賴外來的授粉媒介。在訪花報酬方面, 花粉僅在雄性階段出現, 花蜜在花開的所有時段皆有分泌 (Zhang *et al.*, 2003), 因此對於花柱捲曲性植物而言, 有效授粉媒介應具有在2種性別階段頻繁往來各花間覓食花蜜的習性。據本研究在惠蓀月桃巷以及中興大學校園開花行為的觀察, 川上氏月桃相異表現型間雌雄功能重疊的時間為上午03:00-08:00和下午13:00至花閉合, 而後角寮地區最常前來訪花的精選熊蜂, 在07:00-09:00以及15:00-17:00有訪花高峰, 正好對應川上氏月桃雌雄功能重疊的時間, 可推論精選熊蜂是川上氏月桃的有效授粉者, 再者, 2-7月是精選熊蜂主要的活動期間 (宋一鑫等, 2011), 其涵蓋了川上氏月桃的開花期, 亦支持精選熊蜂為川上氏月桃主要授粉者。

過去針對花柱捲曲性植物的研究, 認為是有效授粉者皆為膜翅目 (Hymenoptera) 成員, 其中大部分屬於蜜蜂科 (Apidae), 如絨木蜂屬 (*Xylocopa* Latreille) (李慶軍等, 2001; Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2003; Takano *et al.*, 2005)、蜜蜂屬 (*Apis* L.) (Zhang *et al.*, 2003; Ren *et al.*, 2007) 以及熊蜂屬 (*Bombus* Latreille) (崔曉龍等, 1995; 李慶軍等, 2001), 僅1篇報告指出隧蜂科 (Halictidae) 的彩帶蜂屬 (*Nomia*

Latreille) 爲高良薑 (*Alpinia galanga* (L.) Willd.) 的授粉者 (李慶軍等, 2001)。此外, Kato等 (1993) 以及 Sakai等 (1999) 分別在印尼及馬來西亞進行薑科植物的授粉研究, 在月桃屬與荳蔻屬, 目前已知其成員具有花柱捲曲性的2個屬, 所記錄的授粉者爲彩帶蜂屬以及蜜蜂科的無墊蜂屬 (*Amegilla* Friese)。本研究所觀察到的2種有效授粉者亦分屬蜜蜂科的熊蜂屬和無墊蜂屬, 可知花柱捲曲性植物是屬於蜂類授粉 (melittophily) 的植物。

不同地區的花柱捲曲性植物擁有不同體型的蜂類授粉者, 可能與花部構造尺寸大小有關, 如花冠筒長度、花絲與花藥長度、唇瓣大小或花藥-唇瓣間距, 甚至上述結構的綜合影響, 如Kato等 (1993) 研究7種薑科、2種苦苣苔科 (Gesneriaceae) 以及5種鳳仙花科 (Balsaminaceae) 等具長花冠筒植物的授粉者, 發現花冠筒長與授粉者喙長有相似趨勢; Sakai等 (1999) 記錄29種薑科植物授粉者體型與其開花宿主的花部構造大小, 體型較大的無墊蜂屬, 對應到較大唇瓣、花絲以及花藥較長的植物, 體型較小的彩帶蜂屬則反之。雖然惠蓀林場月桃巷附近有意大利蜂的養蜂場, 理論上意大利蜂族群數量應遠較精選熊蜂大, 但川上氏月桃的主要授粉媒介仍以精選熊蜂爲主, 可能反映在川上氏月桃的花冠在月桃屬植物中屬於大型花朵之故。Kato等 (1993) 認爲薑科包括月桃屬與荳蔻屬等, 這類具有兩側對稱花的植物, 是從白堊紀 (Cretaceous) 晚期的坎帕期 (Campanian) 開始特化成蜂類授粉植物, 而蜂類可能是薑科植物原始授粉者之一。

五、結論

本研究觀察臺灣特有變種川上氏月桃開花物候與授粉, 是臺灣原生月桃授粉生態學的先驅報告。川上氏月桃於3-5月開花, 正值氣溫回升的春季, 此時授粉媒介開始出沒, 隨後授粉發育的果實也可得到較高溫度以及充分降雨的支持。開花行爲觀察結果證實, 川

上氏月桃亦具有花柱捲曲性, 其單花於19:30後花冠逐漸開啓, 持續接近1日後於隔日20:00枯萎, 上舉型和下垂型植株柱頭下位 (雌性功能) 的時段分別爲00:00-08:00和12:30-19:00, 假設授粉者充足下花粉存在 (雄性功能) 的時段分別爲12:00-16:30和03:00-07:00。訪花者行爲觀察發現, 有效授粉者應爲精選熊蜂與無墊蜂, 其中精選熊蜂主要訪花時間有07:00-09:00和15:00-17:00兩個時段, 由此可看出川上氏月桃的開花行爲以及授粉者的習性有相當地配合。綜合本次與過去的相關研究 (崔曉龍等, 1995; 李慶軍等, 2001; Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2003; Takano *et al.*, 2005; Ren *et al.*, 2007), 目前所知的花柱捲曲性植物的主要授粉者幾乎爲蜜蜂科的成員, 薑科的月桃屬和荳蔻屬這類具花柱捲曲性的植物與蜜蜂科昆蟲間的關係值得進一步研究探討。

六、引用文獻

- 宋一鑫、陸聲山、詹美鈴、林明瑩、江敬皓、李青珍、楊平世 (2011) 臺灣產四種熊蜂 (膜翅目: 蜜蜂科) 之族群形質比較、季節性發生及分佈特性之研究。臺灣昆蟲 31(4): 309-323。
- 李慶軍、許再富、夏永梅、張玲、鄧曉保、高江雲 (2001) 山薑屬植物花柱捲曲性傳粉機制的研究。植物學報 43(4): 364-369。
- 邱祈榮、陳子英、劉和義、王震哲、葉慶龍、謝長富 (2009) 臺灣現生天然植群圖集。行政院農業委員會林務局。78-103頁。
- 崔曉龍、魏蓉城、黃瑞復 (1995) 草果遺傳體系的初步研究。雲南大學學報 17(3): 290-297。
- 崔曉龍、魏蓉城、黃瑞復 (1996) 草果開花結實的生物學特性。西南農業學報 9(1): 109-113。
- 張玲、李慶軍 (2002) 花柱捲曲性異交機制及其進化生態學意義。植物生態學報 26(4): 385-390。

- 劉棠瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。臺灣商務印書館。38-40頁。
- Kato, M., T. Itino and T. Nagamitsu (1993) Melittophily and ornithophily of long-tubed flowers in Zingiberaceae and Gesneriaceae in West Sumatra. *Tropics* 2(3): 129-142.
- Li, Q. J., W. J. Kress, Z. F. Xu, Y. M. Xia, L. Zhang, X. B. Deng and J. Y. Gao (2002) Mating system and stigmatic behaviour during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae). *Plant Syst. Evol.* 232(1-2): 123-132.
- Li, Q. J., Z. F. Xu, W. J. Kress, Y. M. Xia, L. Zhang, X. B. Deng, J. Y. Gao and Z. L. Bai (2001) Flexible style that encourages outcrossing. *Nature* 410: 432.
- Liu, S. C., C. T. Lu, and J. C. Wang (2009) Reticulate hybridization of *Alpinia* (Zingiberaceae) in Taiwan. *J. Plant Res.* 122(3): 305-316.
- Luo, Y. L. and Q. J. Li (2010) Effects of light and low temperature on the reciprocal style. *Acta Physiol. Plant.* 32(6): 1229-1234.
- Ren, P. Y., M. Liu and Q. J. Li (2007) An example of flexistyly in a wild cardamon species (*Amomum maximum* (Zingiberaceae)). *Plant Syst. Evol.* 267: 147-154.
- Sakai, S., M. Kato and T. Inoue (1999) Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *Am. J. Bot.* 86(5): 646-658.
- Smith, R. M. (1990) *Alpinia* (Zingiberaceae): a proposed new infrageneric classification. *Edinb. J. Bot.* 47(1): 1-75.
- Sun, S., D. Y. Zhang, A. R. Ives and Q. J. Li (2011) Why do stigmas move in a flexistyly plant? *J. Evolution. Biol.* 24: 497-504.
- Sun, S., J. Y. Gao, W. J. Liao, Q. J. Li and D. Y. Zhang (2007) Adaptive significance of flexistyly in *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): a hand-pollination experiment. *Ann. Bot.* 99: 661-666.
- Takano, A., J. Gisil, M. Yusoff and T. Tachi (2005) Floral and pollinator behaviour of flexistyly Bornean ginger, *Alpinia nieuwenhuizii* (Zingiberaceae). *Plant Syst. Evol.* 252(3-4): 167-173.
- Tseng, Y. H. and C. C. Wang (2011) *Alpinia oui* (Zingiberaceae), a new species from Taiwan. *Novon* 21(2): 270-273.
- Yang, J. J. and J. C. Wang (2000) *Alpinia* Roxb. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan (eds) *Flora of Taiwan* 2nd ed. 5: 707-717.
- Zhang, L., Q. J. Li, X. B. Deng, P. Y. Ren and J. Y. Gao (2003) Reproductive biology of *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): another example of flexistyly. *Plant Syst. Evol.* 241(1-2): 67-76.

