

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis



啄花鳥活動對蓮華池桑寄生種子散播之影響

The Effects of Movement of Flowerpeckers on the Seed  
Dispersal of Lienhuachi Mistletoes (*Taxillus tsaii*)

謝謹霞

Chin-Hsia Hsieh

指導教授：丁宗蘇 博士

Advisor: Tzung-Su Ding, Ph.D.

中華民國 102 年八月

Aug, 2013



國立臺灣大學碩士學位論文  
口試委員會審定書

啄花鳥活動對蓮華池桑寄生種子散播之影響

The Effects of Movement of Flowerpeckers on the Seed  
Dispersal of Lienhuachi Mistletoes (*Taxillus tsaii*)

本論文係謝謹霞君（學號 R99625006）在國立臺灣大學  
森林環境暨資源學系、所完成之碩士學位論文，於民國 102  
年 5 月 31 日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證  
明

口試委員：

丁宗霖

(指導教授)

許燦煌

邱少婷

林直靜

鄭秉宗

系主任、所長

## 誌謝



2013 年 8 月 11 日主日經文：

馬太福音 7 章 7 節「你們祈求，就給你們；尋找，就尋見；叩門，就給你們開門。」

主日話語主題：「要禱告，所願之事才會成就。」

還記得 2009 年夏天，我和幾個大學好友們為了想見豎琴蛙一面，再次來到蓮華池，這裡有美麗的星空、神秘的動植物、以及雄壯的群山風貌，我不禁許下願望：「以後好想要住在蓮華池一段時間喔！」沒想到 2009 年 11 月推甄考上台大森林所之後，丁老師問我對蓮華池桑寄生和啄花鳥有沒有興趣？從此展開了我在蓮華池的研究生活！

首先獻上感謝給親愛的天父 耶和華神、天母 聖靈保惠師、聖子主耶穌基督，感謝聖三位引導我來到臺灣大學這實現夢想之地！我在臺灣大學的生活，從大四上學期推甄考進森林所開始計算，經過一載二載半載這三年半的期間，終於走到底了，感謝主一直以來的教導、看顧與鍛鍊，雖然過程中有一些辛苦與挑戰，但是因為有永恆的目標，一切都變得充滿幸福與盼望！

這篇論文的誕生，從一開始決定题目的大方向，以及在實驗過程中使用的新構想與研究方法，源自於禱告中的靈感以及三年來主日話語的引導，真心地獻上感謝與榮耀給主！在實踐構想的過程中，我也發現自己個性上許多缺點與弱點，然而，馬太福音 5 章 48 節「你們要完全，像你們的天父完全一樣。」感謝主讓我發現不完全的部分，並透過實踐的過程一步一步改變！

在這些日子以來，說不盡的感謝就是我親愛的家人，對你們來說，從小生病、一天到晚跑醫院的瘦弱女孩竟然要自己去山上兩三個月做調查？謝謝你們的包容、關愛，總是在各個方面都想要給我最好的支援，也感謝你們讓我出去挑戰自己的夢想！不過在體會到醫學界限後，感謝主醫治了我，否則我這一輩子都無法獨立行動、仍會活在擔心擔憂的人生當中，真的很感謝主！

感謝師大及臺大許多教導我、鼓勵我的教授們，師大各生物科目紮實的教學當中，啟發我對各領域的熱忱！在研究的道路上，首先以著基因科學引領我進入研究世界的李桂禎老師，栽培我研究中必備的耐心、細心、觀察力，感謝老師像母親一般對我們循循善誘，對於我轉換領域也給予很多祝福與幫助！感謝林登秋老師在我人生的轉折處，給予許多建議與鼓勵，讓我勇於挑戰更未知的事物！感謝丁宗蘇老師帶領我進入森林生態這個大家庭，從生物跨入森林，許多視野及角度讓我感觸更多大自然的衝突與奧秘！感謝老師讓我在研究設計有很大的自主性，並協助我的構想及內容分析更加完全！也很感謝老師包容統計很不好的我、以及轉變人生方向的我，感謝您直到最後都給予我支持與鼓勵！

感謝邱少婷老師、林宜靜老師、以及許富雄老師願意審視我的研究論文，給予許多寶貴的建議，使這篇論文在內容呈現、統計方法、以及討論延伸都更加完備，由衷地感謝各位老師的付出與指導，使得啄花鳥和桑寄生在台灣的研究又跨出了一小步！特別感謝蓮華池研究中心的黃正良主任、傅大哥、志堅大哥、俊凱大哥、沛軒大哥、佩瑜學姊、煥慶學長、、、眾多研究人員及親切的阿姨們，在那三個月的期間中，不管是住宿、器材、及各種支援都幫忙我非常多，一起生活的日子真的非常開心！還有上山協助研究的大家：許皓、勁廷、閔義、鑫余、冠甄姊、書帆、思眾、釗榮、俊怡、阿金、廷彥、怡惠、以及我的家人們，一起架網子、數種子、爬梯子、追小鳥，也一起尋找特別的動植物、看星星、讚美神，謝謝你們讓這個研究能如期完成，並充滿恩典與喜悅！

感謝 401 實驗室強大的學長姐學弟妹：Elaine、大利、熊大、蔡蟲、勁廷、馥蔓、Devil、田婕、可言、佩蓉、柯柯、正宇、小花、妙蓉，在研究構想、結果分析給予我許多有利的建議與鼓勵，也一起討論未來人生的道路！還有六個學期的森多概助教夥伴們：忠義、禹安、廷彥、士弼、小張、玲薇、筱蕾、學文、旨价、忠諺、唯恩、佳紋、亭潔、桓駿、馨卉、巍中、、、，謝謝你們和我一起帶班、上山、出差、趕論文、衝英檢，讓我在臺大增添許多有趣而難忘的回憶！

特別感謝以沒有矛盾的真理來教導我認識主的總會長牧師，以及信主教會、和平教會與草屯福音站的牧師與弟兄姊妹們，謝謝你們總是為我禱告很多、給予我很多幫助，一起在教會、山上、臺大奔跑的點點滴滴，直到天國再一起回憶吧！

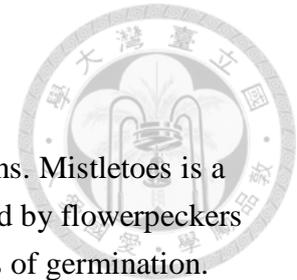
## 摘要



植物的種子散播是決定其族群分布的重要因素。桑寄生是一類半寄生植物，在台灣，桑寄生主要透過啄花鳥直接散播其種子。其種子需要在特定的適合生長地才有機會成長，如光照、不同寄主樹種的相容性、枝條徑級等因素都會影響桑寄生種子是否能成功建立。因此，種子被散播的位置為決定成功寄生的第一步。本研究探討蓮華池桑寄生的種子命運，以及啄花鳥的活動如何影響桑寄生種子分布。我於 2011 年七月至九月在蓮華池研究中心，調查蓮華池桑寄生寄主樹木(油茶)的樹高、樹冠幅、與蓮華池桑寄生的數量及大小，並收集掉落在植物及地面的排遺種子、外果皮、與落果；持續觀察啄花鳥的出現位置，同時記錄排遺種子在寄主樹木上的垂直分布。結果顯示啄花鳥偏好有桑寄生植株的樹木，幾乎只把種子散播到有桑寄生植株的樹木上。若移除桑寄生花朵及果實，寄主樹木所接收到的排遺種子數會顯著減少，僅有控制組的 15%，表示食物資源比起植株更能吸引啄花鳥前來覓食。寄主樹冠幅越大，會接收更多排遺種子。可能是因為寄主樹冠幅越大，所能承載桑寄生植株也較多，提供更多的食物資源吸引啄花鳥來覓食，因此得到越多的排遺種子，此正回饋機制造成桑寄生聚集分布現象。蓮華池桑寄生果實約有 45.6% 被取食；經過啄花鳥散播之後，四十棵樣樹及其地面所收集的排遺種子量僅有被取食量的一半，代表種子在樹木之間流動頻繁，而且大量的種子可以被帶離原本的寄主樹木。排遺種子只有 11.3% 落在有效散播位置，大部分排遺種子落在無效散播位置。推測是因為排遺種子的黏性不強，排遺時種子串直接從鳥類的洩殖腔口排出落下，使得直接散播效率減低。啄花鳥是蓮華池桑寄生的唯一有效散播者，對於種子的散播有益處、也有限制，彼此之間的詳細關係值得進一步研究。

關鍵詞：桑寄生、種子分布、果實命運、食物資源、適合生長地

## Abstract



Seed dispersal is critical for the distribution of plant populations. Mistletoes is a groups of hemi-parasitic plants and their seeds are directly dispersed by flowerpeckers in Taiwan. Mistletoe seeds can establish only at particular safe sites of germination. Condition of seed deposit site, such as light, compatibility to host trees, and branch size, all affect the success of mistletoe seeds. Therefore, where mistletoe seeds are dispersed determines the establishment of the parasitic mistletoes. This study was aimed to determine the seed fate of *Taxillus tsaii*, and to examine how seed depositions are affected by the movement of flowerpecker. During July to September, 2011, I investigated the tree height, crown diameter and number of mistletoe plants of the major host (*Camellia oleifera*) of *Taxillus tsaii* in Lien-Hwa-Chi Research Center, and I counted the number of mistletoe seed deposition, exocarps of mistletoe fruits, and drop fruits attached to plants and on ground. I also recorded the movement of flowerpeckers among host trees and the horizontal distribution of mistletoe seeds on host plants. Results show that flowerpecker visit and seed deposition were higher in trees parasitized by mistletoes. The host trees that experimentally removed mistletoe flowers and fruits received significantly lower seed deposition, only about 15% of seed deposition of controls. I founded seed deposition were greater in larger crown trees. Trees with larger crown were parasitized by more mistletoes, offering more food resource for flowerpeckers and receiving more seed depositions in return. This positive feedback between mistletoes and flowerpeckers led to the clumpy distribution of mistletoes. About 45.6% of mistletoe fruits consumed and, after dispersed by flowerpeckers, seed deposition on the 40 sample hosts was only about half of fruit consumption, indicating frequent movement of flowerpeckers brought large percentage of seeds away from their previous hosts. Only 11.3% of the seed deposition was landed on safe sites, and most seeds were deposited on unsuitable sites (lower branch, mistletoe, and ground). This might because the defecated seeds of *Taxillus tsaii* are not as viscous as other mistletoe species and usually drop directly from cloaca, leading to decreased efficiency of seed dispersal. Flowerpeckers, as the only effective seed dispersers for mistletoes in Taiwan, provide benefit and limitation to the dispersal of mistletoes. Further studies are needed to examine their relationships in details.

Key words : mistletoe, seed deposition, fruit fate, food resource, safe site

# 目錄



口試委員會審定書 .....	III
誌謝 .....	IV
摘要 .....	VI
英文摘要 .....	VII
目錄 .....	VIII
表目錄 .....	IX
圖目錄 .....	X
前言 .....	1
研究地點與物種 .....	7
研究方法 .....	11
結果 .....	18
討論 .....	22
結論 .....	30
參考文獻 .....	31
圖表 .....	38
<u>附錄一</u> ：啄花鳥的覓食與排遺行為觀察 .....	55
<u>附錄二</u> ：降雨對蓮華池桑寄生種子附著狀況的影響 .....	59
<u>附錄三</u> ：在油茶樣樹收集的蓮華池桑寄生排遺種子、外果皮、落果紀錄 .....	61

## 表目錄

表一、蓮華池桑寄生種子的有效、無效散播位置示意圖 .....	38
表二、蓮華池桑寄生種子被散播到有效、無效散播位置之比例 .....	39



## 圖目錄



圖一、桑寄生種子透過鳥類直接散播的示意圖.....	40
圖二、研究地點與樣樹分佈圖.....	41
圖三、蓮華池桑寄生種子經降雨後的附著比例.....	42
圖四、蓮華池研究中心 2011 年 7 月至 9 月的日降雨量.....	43
圖五、測量油茶樹冠幅的示意圖.....	44
圖六、本研究所使用的垂直分布記錄系統.....	45
圖七、蓮華池桑寄生植株大小的數量圖.....	46
圖八、蓮華池桑寄生植株於垂直層次分布圖.....	47
圖九、有無蓮華池桑寄生植株的油茶所接收排遺種子數量圖.....	48
圖十、移除蓮華池桑寄生花朵果實的油茶所接收排遺種子數量圖.....	49
圖十一、油茶樹高與所接收蓮華池桑寄生排遺種子數的關係圖.....	50
圖十二、油茶樹冠幅大小與所接收蓮華池桑寄生排遺種子數的關係圖.....	51
圖十三、油茶樹冠幅大小與蓮華池桑寄生植株數量的關係圖.....	52
圖十四、啄花鳥出現時間與蓮華池桑寄生排遺種子量於垂直層次的分布.....	53
圖十五、蓮華池桑寄生的果實命運與種子命運圖.....	54

## 前言



植物的種子不僅扮演延續族群生命的角色，且種子散播機制（seed dispersal mechanism）會直接影響植物適存度（fitness），隨著種子如何被散播、及散播位置的不同，都會影響小苗的生存與否（Wenny, 2001），進而決定植物族群整體的分布。森林生態系中各種動植物的空間分布彼此互相影響，有多樣而緊密的生活模式與相互作用，因此在生態研究中，瞭解植物種子散播機制是個重要的議題。

種子的散播可透過自力（彈力）、水力、風力、及動物散播等方式來進行，而植物果實與種子多樣化的形態，通常與它們的種子散播方式有關。透過水力來散播的植物常會形成有氣囊的種子，在外部有防止沉到水中的構造（Howe and Smallwood, 1982）。靠風力散播者通常產生極小且輕的種子，或是衍生出翅膀，例如胡桃科（Juglandaceae）的黃杞（*Engelhardtia roxburghiana*）就是靠翅果散播。然而，許多植物依賴動物為主要的種子散播者，其中又以鳥類所占的比例最高。許多假說認為植物演化出肉質性果實，吸引食果性動物取食並幫助其種子散播（McKey, 1975）。

Howe and Smallwood（1982）提出動物散播種子對於植物有下列三種可能的優勢：（I）逃避假說（escape hypothesis）認為散播者將種子帶離母樹一段距離，可減少因種子密集分布母樹附近，受到被捕食、疾病、資源競爭等所致的高死亡率（Connell, 1971; Janzen, 1970）；（II）拓殖假說（colonization hypothesis）則是認為透過散播者的散播，種子可拓展到不可預測的、沒有競爭者的新生長地（Baker, 1974）；（III）直接散播假說（directed dispersal hypothesis）認為散播者可直接將種子散播到植物生長偏好的微棲地，增加發芽與存活的机会。其中，逃避假說和拓殖假說有許多研究實例、探討與驗證，例如種子散播到遠離母樹之處，通常有比較高的發芽率與存活率，符合逃避假說（Schupp, 1988; Terborgh *et al.*, 2002）。而倒木所造成的森林間隙（tree-fall gaps）則符合拓殖假說（Cain *et al.*,

2000)。然而，有關直接散播假說的類型則較少被報導。



## 一. 直接散播

為了瞭解種子散播對植物族群的影響，需要瞭解種子散播的兩個組成：「質」和「量」的部份 (Schupp, 1993)。其中「散播的質」決定於種子如何被散播者取食、處理，以及種子被散播到的位置是否適合生存。而「散播的量」則決定於散播者拜訪的頻率、時間長度，以及移除果實的頻率 (Stevenson, 2007)。

大部分的植物種子常被多種動物取食，並且通常被隨機地散播到各處，種子被散播的狀況難以掌握。然而，當植物種子有較高的比例被散播到一個可預測的高存活率位置，而非隨機的散播位置時，植物就能夠增加適存度，這過程就是直接散播 (Wenny, 2001)。為此，植物需要特定的散播媒介 (vector)，可能是非生物或是生物的媒介，能夠把種子非等比例的帶到合適的微棲地。這樣的散播方式對於植物的更新有不同比例的影響，進而對於植物族群的結構和組成有重要影響 (Wenny, 2001)。

直接散播的兩個主要條件為 (1) 散播者是非隨機、不平均地將植物種子散播到某些位置，(2) 植物在一些可預測的位置才能夠存活 (Schupp *et al.*, 1989)。大部分植物種子散播不容易符合這樣的條件，桑寄生 (mistletoe) 屬於直接散播類型的代表 (Howe and Smallwood, 1982)。桑寄生與散播者之間關係密切，常具有高度專一性 (Reid, 1991)，因此，我選擇桑寄生來探討散播者與種子散播之間的關係。

## 二. 桑寄生的散播方式

桑寄生為分屬於五個科的植物類群：桑寄生科 (Loranthaceae)、槲寄生科 (Viscaceae)、羽毛果科 (Misodendraceae)、房底珠科 (Eremolepidaceae)、檀香科 (Santalaceae)，廣泛分布於全世界，僅南極洲未見蹤跡 (Watson, 2001)。

目前已發表的物種超過 1400 種，其中桑寄生科和槲寄生科就占了總數的 95% 以上。多數為半寄生 (hemi-parasitic) 植物，常具有含葉綠體的莖或葉，可自行光合作用 (Mathiasen *et al.*, 2008)，例如桑寄生科的植物常有綠色葉片，而槲寄生科的葉片常退化、具可行光合作用的綠莖。

大部分桑寄生依賴鳥類的內攜散播 (endozoochory)，內攜散播指的是藉由鳥類吞食果實與種子，再經由排遺作用將種子散播出去 (圖一)。桑寄生的種子與外果皮之間具有一層黏膠質，成分為單醣或多醣體 (Mathiasen *et al.*, 2008)。幫助桑寄生種子散播的鳥類，常具有體型小、消化道較不發達的特徵 (Walsberg, 1975)，在短時間內無法完全消化黏膠質，使得排遺種子仍具有黏性，黏液可幫助種子黏在枝條上 (Reid, 1991)。桑寄生排遺種子附著於寄主樹木枝條上，會破壞樹皮組織並建立吸器 (haustorium) 侵入寄主樹木維管束組織，以便攝取水分、無機鹽類等養分來生長。

### 三. 台灣桑寄生的相關生態研究

在台灣，有比較多對於桑寄生種子感染與植株建立的研究。陳秋銓 (1992) 曾描述桑寄生如何感染寄主樹木組織，桑寄生的寄主樹種大部份為雙子葉樹種，主要感染寄主樹冠層，以上、中層之南向外側較多。其中，大葉楓寄生 (*Taxillus liquidambaricolus*) 及柿寄生 (*Viscum angulatum*) 的排遺種子，發芽後大約經過 114 天會侵入寄主樹皮、到達木質部。林幸愉 (Lin, 1995) 觀察自然散播於油茶 (*Camellia oleifera*) 枝條及蓮華池桑寄生 (*Taxillus tsaii*) 枝條上的蓮華池桑寄生種子各 200 顆左右，發現在油茶枝條上的種子有十顆順利長成小苗，然而在蓮華池桑寄生枝條上的種子則無法成功建立，顯示油茶枝條與蓮華池桑寄生枝條對於蓮華池桑寄生種子的建立有顯著影響。邱少婷 (Chiu, 2005) 研究桑寄生的重寄生 (hyperparasitism) 現象，桑寄生要侵入、寄生在另一種桑寄生枝條上非常不容易，然而若在合宜的時機感染，也許有成功機會。但是同種桑寄生的自寄生

(self-parasitism) 現象，則被認為是比較不容易成功的狀況。而賴勁廷 (2012) 把蓮華池桑寄生的人工去皮種子接種於十四種樹木枝條上，發現不同樹種對於種子附著率、初級存活率都有顯著影響，顯示桑寄生與各種樹木之間存在不同的相容性差異。然而，觀察各樹種在野外實際被寄生的狀況，發現每一樹種的桑寄生種子初期存活率，與被寄生的桑寄生數量沒有顯著相關，推測可能與啄花鳥停棲偏好所造成的桑寄生排遺種子數量差異有關。

張修銘 (2012) 進行鳥類消化種子與人工去皮種子的接種實驗，確認蓮華池桑寄生必須去除外果皮，其種子才能發芽；並發現經鳥類消化的種子，其發芽率低於人工去皮種子，且種子成功固著機率也比較低，顯示鳥類的消化作用對於桑寄生種子會有生理上的傷害，然而在自然環境中，鳥類對於種子散播及發芽是必須且重要的。

林幸愉在臺灣蓮華池地區於 1994 年進行桑寄生種子散播的研究 (Lin, 1995)。她繫放啄花鳥並觀察兩種啄花鳥的活動時間、造訪頻率，發現蓮華池桑寄生的開花結果期與啄花鳥的數量與活動期相符合，啄花鳥成鳥在桑寄生開花時期出現孵卵斑，表示有育雛行為；當桑寄生成熟果實變多時，則大量出現亞成鳥。她也觀察到幾乎沒有其他種鳥類會取食蓮華池桑寄生果實，確立綠啄花 (*Dicaeum concolor*) 與紅胸啄花 (*Dicaeum ignipectum*) 這兩種鳥類為蓮華池桑寄生的有效散播者。其中，出現在蓮華池地區的綠啄花族群量為紅胸啄花的八倍，取食量約為 12 倍，故綠啄花有較高的覓食效率，為蓮華池桑寄生的主要散播者。

林幸愉 (Lin, 1995) 觀察啄花鳥的活動情形，發現啄花鳥每次大約排遺出 2-3 顆種子，一次排出多於 5 顆種子的記錄只有少於 10%。並分析啄花鳥在垂直分布的情形，發現啄花鳥在排遺時所站位置及一般活動的出現位置沒有顯著差異，主要於中上層的位置活動，表示啄花鳥對於桑寄生種子散播的影響有密切相關。因此我選擇啄花鳥和蓮華池桑寄生作為研究對象，希望進一步瞭解啄花鳥的行為與活動如何影響蓮華池桑寄生的種子散播。



然而她觀察到啄花鳥取食蓮華池桑寄生的果實之後，其排遺行為不同於國外及一般對於桑寄生散播者的報導，由於桑寄生種子黏膠質的黏性很強，排遺種子黏在鳥類泄殖腔口無法自然掉落，因此大部分鳥類散播者會藉由摩擦泄殖腔的動作將種子黏於枝條上 (Reid, 1989; Reid, 1991)。然而，林幸瑜觀察到啄花鳥取食蓮華池桑寄生的果實之後，沒有明顯地摩擦泄殖腔於枝條的排遺行為，而是直接排遺出一串黏性較低的種子稀便 (Lin, 1995)。這種類型只有少數幾篇文獻曾經描述 (Docters van Leeuwen, 1954; Reid, 1991)，因此我想要瞭解經由啄花鳥散播的蓮華池桑寄生排遺種子在垂直空間的分布狀況如何?會有多少比例的排遺種子可以直接被散播到適合它生長的位置呢?這是我要探討的其中一個問題。

#### 四. 桑寄生排遺種子分布

除了排遺種子的垂直分布之外，我也想瞭解蓮華池桑寄生排遺種子在水平分布會如何受到啄花鳥的活動影響?在這個研究中，我們只在一個油茶純林的環境中來探討，以避免太多因素互相影響。

排遺種子的分布決定於散播者取食及消化後去到哪些地方活動?在一個棲地環境中，生物及非生物因子都會隨著時間和空間變化，散播者在日常活動及季節性的活動中，會因著不同的動機而做出不同的行為 (Borger *et al.*, 2008)，這些都會影響種子被散播的方式和位置。對動物而言，食物資源往往是重要的吸引目標，除了維持自身的生存也直接影響繁殖期的成功率。而植物結果量的大小也會影響動物的取食情況 (Howe, 1980; Bronstein and Hoffman, 1987)。對蓮華池地區的啄花鳥而言，在繁殖期的春、夏兩季，大量的蓮華池桑寄生花蜜與果實成為牠們最穩定的食物資源。此外，散播者的社會結構、交配系統、領域行為也會影響其行為與停棲偏好 (Karubian and Durães, 2009)，由於蓮華池桑寄生的果季也是啄花鳥的繁殖期，可觀察時常有啄花鳥停棲在較高的樹上宣示領域。因此本研究針對寄主樹木的特徵：樹木的樹形以及食物資源，其中樹形包括樹高和樹冠幅大

小，食物資源包括桑寄生植株以及花朵、果實的存在，探討這些因素是否會影響啄花鳥的造訪，進而影響桑寄生排遺種子分布。



## 五. 桑寄生果實命運與種子命運

透過桑寄生排遺種子分布與數量的調查，可以瞭解啄花鳥對桑寄生種子散播的「質」與「量」。另外，果實被利用狀況能夠提供瞭解種子散播的動態以及對族群更新的影響。

種子被散播到合適的寄主枝條為桑寄生成功建立的第一步關鍵，然而，有關於啄花鳥在散播過程中的活動、選擇偏好，會受到哪些因素的影響？這方面的研究則比較少。本研究將分別探討桑寄生排遺種子的水平分布與垂直分布，有哪些樹木特徵（樹形、食物資源）會吸引啄花鳥前來，進而影響桑寄生的排遺種子水平分布？從垂直分布來探討的是，啄花鳥時常活動出現的位置與排遺種子實際掉落位置是否一致？有多少比例可以到達有效散播位置？並進一步瞭解整體的果實命運。

本研究檢測的假說如下：

- (1) 有桑寄生植株的樹木能接收到比較多的桑寄生排遺種子，
- (2) 有桑寄生花朵果實的樹木能接收到較多的桑寄生排遺種子，
- (3) 越高的樹木能接收到越多的桑寄生排遺種子，
- (4) 樹冠幅越大的樹木能接收到越多的桑寄生排遺種子，
- (5) 樹冠幅越大的樹木能有越多的桑寄生植株，
- (6) 啄花鳥將大部份的桑寄生排遺種子散播到有效散播位置，
- (7) 桑寄生排遺種子與啄花鳥的活動出現位置，在垂直層次分布的比例不一致。

## 研究地點與物種



### 一. 研究地點

本研究於台灣林業試驗所蓮華池研究中心進行。蓮華池研究中心位於南投縣魚池鄉五城村，面積約461 ha，海拔高度位於576–925 m之間（圖二）。園區內栽植約214 ha 原生種及外來種林木，作為林業試驗林。其餘則為天然低海拔亞熱帶闊葉林，主要由樟科（Lauraceae）及殼斗科（Fagaceae）組成之楠櫛林（葛錦昭等，1978）。

蓮華池研究中心內有數種桑寄生分布，包括大葉桑寄生（*Taxillus liquidambaricolus*）、柿寄生（*Viscum angulata*）、杜鵑桑寄生（*Taxillus rhododendricolius*）、蓮華池桑寄生（*Taxillus tsaii*）（Lin, 1995），桑寄生主要分布在森林冠層，但是其中有高密度的蓮華池桑寄生成熟植株密生於苗圃旁的油茶園中，此處油茶（*Camellia oleifera*）於2011年的平均樹齡約46年（Lin, 1995），樹高約2–5 m 適合作業，為本研究樣區。油茶園面積大約1 ha，位於東經120°53'8"，北緯23°56'26"，海拔高度為685–715 m之間（圖二）。油茶園中有一條階梯狀的木步道沿著上下坡穿越整個茶園，茶園的四周圍是針葉林和常綠闊葉林，園中也有零星幾棵闊葉樹，而地面的雜草大約一個月會被除草一次。

蓮華池的年平均溫度約為20.6°C，年平均最高日溫度約為26.0°C，年平均最低日溫度約為16.8°C，年平均降雨量為2432.4 mm，平均降雨天數為134天，平均相對濕度為89.3%。月降雨量分佈極不平均，乾濕季節極為分明，降雨集中於為三月至九月，主要來自鋒面雨、夏季對流雨、及颱風帶來之豪雨，佔全年總降雨量89.4%（陸象豫等，2008）。

然而，2011年雨水較為缺乏，六月至九月的降雨量也比往年較為少，四個月的總降雨量為763.0 mm，夏季對流雨主要出現在七月，七月降雨量為357.5 mm，日降雨量最大為84.5 mm。2011年沒有颱風進入台灣本島，八月的降雨量為191.5

mm，九月的降雨量已下降至18.0 mm（圖三）。本研究從八月開始調查蓮華池桑寄生排遺種子被散播的位置，由於桑寄生種子有黏膠質，我透過前備實驗來瞭解雨水對排遺種子散播位置的影響，發現當日降雨量在50mm以內時，排遺種子被散播的位置幾乎不會受降雨的影響（附錄二，圖四）。

## 二. 研究物種

### (1) 油茶 (*Camellia oleifera*):

為茶科 (Theaceae) 山茶屬 (*Camellia*) 的常綠灌木，葉革質，單葉互生，卵狀淺鋸齒，葉脈僅中肋明顯，花色白，結球形開裂蒴果。在油茶園內原有大約八百棵人工栽植油茶，此處為林業試驗所研究油茶籽含油量的試驗地，因此油茶樹的分佈大致均勻，樹高約 2–5 m。

油茶園中大部份的油茶樹都被蓮華池桑寄生感染，沒有被寄生的樹木較少，主要是年輕、新栽植的油茶樹。整體觀察，蓮華池桑寄生植株在這片單純寄主林相中的分布呈現不均勻的聚集現象。其中，在 26 棵油茶樣樹上總共有 150 株蓮華池桑寄生，每棵油茶樹被寄生的程度皆不同，有的油茶樹上只有一株蓮華池桑寄生，也有多達 15 株蓮華池桑寄生的情況，平均一棵樹上有 5.8 株的蓮華池桑寄生。

我們在 2009 至 2011 年觀察到許多油茶樹的健康狀況不佳，有些樹木呈現枯死狀態。我的研究樣樹選取健康、與鄰近油茶沒有樹枝交纏情況的油茶樹。26 棵油茶樣樹的樹高範圍是 2.60 m 至 4.05 m 之間，平均為 3.3 m，標準差為 0.38 m；而樹冠幅的是 1.45 m 至 4.04 m 之間，平均為 2.45 m，標準差為 0.68 m。

### (2) 蓮華池桑寄生 (*Taxillus tsaii*):

桑寄生科 (Loranthaceae) 鈍果桑寄生屬 (*Taxillus*)。最初由邱少婷博士在台灣南投縣魚池鄉蓮華池研究中心的油茶園發現，故命名為蓮華池桑寄生 (Chiu,

1996)。蓮華池桑寄生為木質的半寄生植物，有黃綠色葉片，可行光合作用。開花時節從三月至十月，開花後陸續於數週內結果。在 1994 年觀察到成熟果實達到最大量的期間是在六、七月 (Lin, 1995)，然而我在 2010 年、2011 年觀察到的果豐期則分別延至七月及八月。蓮華池桑寄生果實為橢圓形，長約 5–8 mm，果皮表面粗糙，成熟時會由青綠色變成黃紅色。果皮內含有黏膠質及一顆種子，種子長約 4–6 mm。在蓮華池地區，綠啄花與紅胸啄花這兩種鳥類會以蓮華池桑寄生的花蜜與果實為食，為其主要散播者 (Lin, 1995)。

### (3) 綠啄花 (*Dicaeum concolor*):

啄花鳥科啄花鳥屬，體長大約 8 cm，全身主要是灰橄欖綠色，腹面灰白色。喙略下彎，幼鳥為橙色，成鳥黑色。在台灣零星分布於 1000 m 以下的低海拔山區 (劉小如等，2012)。在蓮華池地區有穩定族群，在 1994 年有記錄綠啄花在三月至十一月會來覓食桑寄生的花蜜及果實，四月初到八月中的族群數量大約為 30~45 隻鳥左右，並且在當年的果豐期 (六月) 時，開始出現亞成鳥且數量持續增加到七月 (Lin, 1995)。近年來，族群數量已逐漸減少，我們在 2010 年七、八月進行繫放，觀察到每天出現的數量大約為 10 隻鳥。綠啄花的叫聲為清脆的短單音「嘖、嘖」。

### (4) 紅胸啄花 (*Dicaeum ignipectus*):

啄花鳥科啄花鳥屬，體長約 9 cm。雌雄鳥異型。雄鳥全身為墨綠色帶有藍色光澤，喉嚨到上胸部為橙紅色，胸腹中央有一道藍色縱帶。雌鳥全身大致為橄欖綠色，腹面米黃色。喙短而直，幼鳥為橙色，成鳥黑色。在台灣廣泛分布於海拔 1000 至 2500 m 的森林，冬季會降遷至低海拔 (劉小如等，2012)。紅胸啄花大約在七月中旬至九月中旬出現於蓮華池的油茶園中，1994 年的族群數量大約有 15 隻 (Lin, 1995)，然而 2010 年、2011 年在蓮華池油茶園的數量則低於五

隻。在台灣經常取食桑寄生的果實，穿梭於森林上層開花與結果的植株間覓食。  
紅胸啄花的叫聲為尖銳金屬音「滋滋滋、滋滋滋、滋滋滋...」。



# 研究方法



## 一. 寄主樣樹選取與形質調查

於 2011 年七月初進行。我在油茶園中選取 40 棵油茶作為研究樣樹，包含(1) 已經有蓮華池桑寄生植株的 26 棵油茶樹，以及 (2) 沒有被桑寄生感染的 14 棵油茶樹。由於園中許多油茶已呈現枯死的狀態，故不採用隨機抽樣的方式，而是選取較為健康、與鄰近樹木沒有樹枝交纏情況、與林緣距離至少 3 公尺以上的油茶樹。樣樹分布如圖二所示。

將每棵樣樹進行編碼，R 代表有桑寄生感染的油茶樹，W 代表沒有被寄生的油茶樹。使用測高桿直接測定油茶樹全高 (height)，並以捲尺測量油茶樹冠幅 (crown diameter)，測量其最長冠幅以及與之方向垂直的冠幅，求其平均直徑 (Leininger, 2002)，如圖五所示。

## 二. 蓮華池桑寄生植株調查

於 2011 年七月初進行。調查每株油茶樣樹上的蓮華池桑寄生數量、大小等級與在垂直空間的分布，首先將油茶依樹木高度由上而下均分為四層 (以油茶樹高直接均分四等份，分為上層、中上層、中下層、下層) (Lin, 1995)，記數方式以蓮華池桑寄生建立固著器於油茶枝條的位置來計算。桑寄生大小分級標準：  
(1) 枝條量為 1-6 枝，(2) 枝條量為 7-14 枝，(3) 枝條量為 15-22 枝，  
(4) 枝條量為 23-29 枝，(5) 枝條量為 30 枝以上。

## 三. 桑寄生種子散播量與分布位置

過去在桑寄生種子散播的研究中，種子散播量較難直接取得，通常是用兩種方法推估。第一種方法，觀察散播者的各時段單次取食量與取食頻率來估算，第二種方法則是直接蒐集桑寄生的排遺種子，需耗費較多人力與時間 (Stevenson,

2007)，但是，這兩個數值其實分別描述不同的實際情況。在本研究中，將這兩個數值明確區分。第一種方法所估算的數值，指的是在散播之時，被散播者取食的果實數量，在本文中以「被取食量」來計算；第二種方法所得到的數值，是指經由散播者消化後、散播到此處的排遺種子數量，在本文中以「每棵樹所接收到的排遺種子數量」來計算。

### (1) 蓮華池桑寄生的果實被取食量：外果皮的蒐集

在本研究中，有關蓮華池桑寄生種子被取食的數量，並不是藉由觀察散播者各時段單次取食量與取食頻率來估算。由於綠啄花取食蓮華池桑寄生果實的時候，會直接以嘴喙擠壓果實、去除果皮，取食有黏膠質包被的種子(邱少婷, 1998; 附錄一)，由於綠啄花不會將果實帶走處理，而是立即去除果皮並吞食種子，因此，我在每棵樣樹下架設尼龍收集網來收集掉落的蓮華池桑寄生外果皮，以瞭解綠啄花在每棵樹上所取食的蓮華池桑寄生種子數量，也就是每棵樹上實際被散播的蓮華池桑寄生種子數量。

架設尼龍收集網的方法：在 40 棵油茶樣樹下設置網格約 0.2 mm 的尼龍收集網，收集網的長寬略大於樹冠幅，網面接合處以棉線、鐵絲縫合，以避免排遺種子流失。收集網的四個角以棉線綁在塑膠水管上撐起來，並將塑膠水管用木杵打入地中固定，網面離地約 20–40 cm，並以棉線、釘書針固定收集網的四個邊緣使其呈現緊繃不下垂，以避免排遺種子流失。

### (2) 蓮華池桑寄生排遺種子的調查方法

調查桑寄生排遺種子的分布位置主要有兩種方式，第一種是直接調查排遺種子在樹木枝條與地面上的分布，人力與時間所需花費較多，但也可以間接瞭解啄花鳥的行為與偏好 (Overton, 1994; Aukema, 2004; Fadini *et al.*, 2010)。第二種是追蹤散播者的活動，綠啄花在白天會不分晨昏地大量進食，其活動以覓食為主，

排遺所站的枝條位置與活動位置相近 (Lin, 1995)，綠啄花消化蓮華池桑寄生果實的時間，即種子通過腸道時間，平均約為 13 分鐘 (附錄一)，且在活動、停棲的過程中大約每 4–5 分鐘就會排遺種子一次 (附錄一)。因此可以用啄花鳥出現分布當做排遺種子的散播位置，並以種子通過腸道時間來推估種子散播位置 (Medel *et al.*, 2004; Ward and Paton, 2007; Green *et al.*, 2009)。但是在 2009 年到 2011 年，我們觀察到蓮華池地區的啄花鳥數量減少，不易進行追蹤觀察 (附錄一)。故本研究直接調查蓮華池桑寄生排遺種子的分布位置與數量，並輔以啄花鳥出現觀察資料做比對，以瞭解啄花鳥活動與蓮華池桑寄生排遺種子的分布關係。

種子被散播到寄主之後，就會受到各種非生物性及生物性因子的影響，例如雨水、黴菌、樹木防禦機制等。在本研究中，我只探討散播者活動的影響，因此需要記錄啄花鳥把蓮華池桑寄生種子散播到寄主上的最初位置。首先，我透過前備實驗「遮雨棚試驗」來瞭解雨水對於種子附著位置的影響 (附錄二)。我用人工去皮方式接種 420 顆蓮華池桑寄生種子在油茶、蓮華池桑寄生枝葉上，於一週當中每天觀察種子附著的情況。這一週當中，每天幾乎都有午後雷陣雨，日降雨量為 0.0–51.0 mm，然而種子在枝條的附著情況大部分沒有顯著影響 (附錄二，圖四)。因此我在本文研究中，於每週調查一遍所有樣樹上的蓮華池桑寄生排遺種子數量及分布位置，並立即移除之。在本文研究期間 (八月至九月)，沒有超過 51.0 mm 的日降雨量，表示此記錄方式可以呈現蓮華池桑寄生排遺種子被啄花鳥散播到寄主上的最初位置。

### (3) 蓮華池桑寄生排遺種子的分布位置

在本研究中所使用的分布位置，主要是以種子命運來設計，依據垂直類別 (上層、中上層、中下層、下層、及地面)、植物類別 (蓮華池桑寄生、油茶)、材質類別 (枝條、葉子) 交叉記錄，共可分為 17 個位置 (圖六)。這套記錄系統

使用於下列三項調查：(i) 蓮華池桑寄生排遺種子分布位置、(ii) 蓮華池桑寄生植株分布位置、(iii) 啄花鳥出現位置，其中啄花鳥出現位置又加上「空中」位置來紀錄飛行時間。

由於桑寄生不能直接以果實量代表可以提供散播的種子量，桑寄生的外果皮必須去除，其內部的種子才能夠發芽 (Sargent, 1995; Ladley and Kelly, 1996; 張修銘, 2012)。為了瞭解果實命運，我還收集掉落的成熟落果，掉落「地面」的排遺種子、落果、與外果皮，透過每棵樣樹下的尼龍收集網來收集。尼龍收集網於 2011 年七月架設完畢，調查於 2011 年八月至九月進行，每週記錄一次數量。以梯子靠近樹冠來觀察油茶與蓮華池桑寄生枝葉上的排遺種子，並蒐集地上收集網內的排遺種子、落果、及外果皮。

本研究記錄的週次與對應日期分別為：(第 1 週) 八月 1 日至八月 5 日、(第 2 週) 八月 8 日至八月 13 日、(第 3 週) 八月 15 日至八月 20 日、(第 4 週) 八月 25 日至九月 1 日、(第 5 週) 九月 2 日至九月 6 日、(第 6 週) 九月 8 日至九月 15 日、(第 7 週) 九月 16 日至九月 22 日、以及 (第 8 週) 九月 23 日至九月 29 日。

#### 四. 桑寄生種子命運

桑寄生需要特殊的生長環境，因此研究桑寄生的種子命運時，需要先瞭解適合種子發芽、植株建立的適合生存位置 (safe site) (Reid, 1991)，在本研究中稱為「有效散播位置」，反之，則為「無效散播位置」，我根據相關研究來定義蓮華池桑寄生種子在油茶園中的「有效、無效散播位置」。

第一，桑寄生為半寄生植物，需要陽光才能行光合作用成長，因此在一般森林，桑寄生多寄生於樹冠層才能存活。然而在油茶園中，油茶樹之間普遍有間距，樹冠層沒有太多密閉情形，陽光充足。且油茶樹為灌木型，不一定會有明顯主幹，由多個枝幹長出茂盛枝葉。若將油茶依樹高等分垂直四等分 (上層、中上層、中

下層、下層)，可觀察到上面四分之三處皆有蓮華池桑寄生植株成功寄生 (Lin, 1995)。因此在本研究中，將油茶樹「下方四分之一處」(下層)視為無效散播位置。第二，桑寄生是幹寄生植物，必須在枝條上才能成功寄生，因此將所有的「葉子」視為無效散播位置。第三，在蓮華池油茶園中的植物以油茶與蓮華池桑寄生為主。Lin (1995) 針對被散播到油茶與蓮華池桑寄生枝條的蓮華池桑寄生排遺種子進行長期追蹤觀察，標記到自然散播於油茶與蓮華池桑寄生枝條的排遺種子各約 200 顆。在油茶枝條上的其中 40 顆種子發芽、10 顆順利成長為植株，但是，在蓮華池桑寄生枝條上只有 8 顆種子發芽，且無法順利建立。許多研究也指出，桑寄生成功重寄生的機會很低。因此在本研究中，「桑寄生枝條」也視為無效散播散置。

有效、無效散播位置的定義結果如表一所示，簡而言之，只有被散播到油茶枝條的種子，且位於油茶樹高上面四分之三處，才是位於有效散播位置的種子。其餘位置，包含掉落在地上的種子，都算是位於無效散播位置的種子。

## 五. 桑寄生花朵果實移除實驗

將有蓮華池桑寄生植株的 26 棵油茶樹，依據研究期間第 1、2 週所收集到的排遺種子數量，使用分層抽樣方法分為三個層級，分別是八棵、十棵、八棵。再透過 Excel 的 RAND 與 RANK 函數產生亂數並進行隨機抽樣，選取其中各四棵、五棵、四棵油茶作為移除樣樹。移除時，不修剪枝條與葉子，只移除蓮華池桑寄生的花朵、果實。移除後繼續調查排遺種子數量兩週。移除蓮華池桑寄生花朵與果實期間為 2011 年九月 8 日至九月 15 日 (第 6 週)。

控制組 13 棵油茶樣樹：R1、R8、R9、R11、R12、R13、R17、R20、R22、R24、R26、R29、R34，移除組 13 棵油茶樣樹：R2、R4、R5、R6、R7、R19、R21、R23、R25、R27、R28、R30、R33。

## 六. 啄花鳥出現位置觀察

啄花鳥出現位置只在天候良好的狀況下進行調查，觀察時間為日出後一小時。首先於油茶園等待，選擇一個可以同時監視多株樣樹的調查點，以目視配合望遠鏡進行觀察。就第一隻出現的啄花鳥，以定焦取樣法 (focal sampling) 配合口述錄音觀察記錄，盡量持續追蹤一啄花鳥個體並隨之移動，直到啄花鳥飛出視線外則停止追蹤，重新尋找一個體繼續觀察。

記錄方式：記錄啄花鳥飛到一枝條上的時間點、飛離此枝條的時間點、以及飛到另一枝條上的時間點、、、，每兩個時間點之間即為一筆紀錄資料，以求出啄花鳥於此層次枝條的活動時間，及穿梭在枝條與樹木間的飛行時間。並記錄其停棲樹種、停棲垂直位置（以種子命運來區分，如圖六），若有觀察到覓食與排遺行為，也一併紀錄取食種子數與排遺種子數。

調查日期為 2011 年八月 15、17、19、25、31 日，及九月 1、2、3 日。

## 七. 統計分析

### (1) 有、無桑寄生在樹木上對啄花鳥散播的影響

將 40 棵油茶分為有蓮華池桑寄生的 26 棵樹當作實驗組，及沒有蓮華池桑寄生的 14 棵樹當作對照組，共兩組。使用八月 25 日至九月 15 日（第 4、5、6 週）在每棵油茶樹上所蒐集到的排遺種子數量，以 Mann-Whitney Test 檢測寄主樹木在有、無蓮華池桑寄生植株寄生，接收到的蓮華池桑寄生排遺種子數量是否有顯著差異。

### (2) 移除桑寄生花朵與果實對啄花鳥散播的影響

在 26 棵有蓮華池桑寄生植株的油茶樹中，透過分層抽樣方法分為兩組（各 13 棵）：移除組與對照組，以 Mann-Whitney Test 檢測，移除前兩週（第 5、6 週）和移除後兩週（第 7、8 週）所接收到的排遺種子數量，以瞭解移

除蓮華池桑寄生花朵與果實對啄花鳥散播種子的影響。



### (3) 啄花鳥對寄主樹木形質的偏好：樹高、樹冠幅

以簡單線性迴歸 (Simple Linear Regression) 與相關分析 (Correlation Analysis) 進行檢測，以瞭解樹高、樹冠幅與每棵油茶樹上所接收到蓮華池桑寄生排遺種子量之間的關係與相關程度。蓮華池桑寄生排遺種子量採用八月 25 日至九月 15 日 (第 4、5、6 週) 所收集資料。

## 結果



### 一. 蓮華池桑寄生於油茶樹上寄生狀況

在 26 棵油茶樹上共計有 150 株蓮華池桑寄生。蓮華池桑寄生依枝條量作為植株的大小分級，調查結果第一級大小（1-6 枝）的蓮華池桑寄生有 43 株，第二級（7-14 枝）有 47 株，第三級（15-22 枝）有 40 株，第四級（23-29 枝）有 11 株，第五級（30 枝以上）有 9 株（圖七）。

蓮華池桑寄生在油茶樹上的垂直層次分布，在上層有 47 株，在中上層有 64 株，在中下層有 39 株，在下層有 0 株，所佔比例依序為 31.3%、42.7%、26.0%、0.0%。而各層次的蓮華池桑寄生植株大小所佔有的比例，如圖八所示。

### 二. 啄花鳥偏好因素與蓮華池桑寄生排遺種子水平分布

#### (1) 有、無蓮華池桑寄生植株對啄花鳥散播種子的影響

有蓮華池桑寄生植株的油茶能接收到較多的蓮華池桑寄生排遺種子。有蓮華池桑寄生植株的油茶共 26 棵，在第 4、5、6 週當中，平均每棵油茶所接收到蓮華池桑寄生排遺種子數為 37.7 顆、29.7 顆、29.0 顆，標準差分別為 48.3 顆、33.4 顆、34.1 顆種子。而沒有蓮華池桑寄生植株的油茶共 14 棵，平均每棵油茶所接收到的蓮華池桑寄生排遺種子數為 0.3 顆、0.1 顆、0.3 顆，標準差分別為 1.1 顆、0.5 顆、0.6 顆種子。在每一週之排遺種子平均數皆有顯著差異（所有的  $p < 0.001$ ）（圖九）。

#### (2) 移除蓮華池桑寄生花朵與果實對啄花鳥散播種子的影響

在移除前兩週（第 5、6 週），移除蓮華池桑寄生花朵與果實的移除組（13 棵油茶），平均每棵油茶所接收到蓮華池桑寄生排遺種子數量為 59.1 顆，標準差為 76.2 顆。未移除蓮華池桑寄生花朵果實的對照組（13 棵油茶），平均每棵油茶

所接收到蓮華池桑寄生排遺種子數量為 58.4 顆，標準差為 47.1 顆。以 Mann-Whitney Test 檢測，兩組之間並無顯著差異 ( $p=0.555$ )。顯示移除組與對照組在移除蓮華池桑寄生植株前，能接收到的排遺種子量沒有顯著差異。

然而，把蓮華池桑寄生的花朵和果實從移除組移除之後，移除組所能接收到的排遺種子數顯著少於對照組。在移除後兩週（第 7、8 週），控制組中平均每棵油茶能接收到 14.2 顆蓮華池桑寄生排遺種子（標準差為 20.3 顆），而移除組中平均每棵油茶能接收到 2.2 顆蓮華池桑寄生排遺種子（標準差為 3.0 顆）。以 Mann-Whitney Test 檢測，兩組之間有顯著差異 ( $p=0.029$ )（圖十）。

移除組所接收到的排遺種子數量為控制組所接收到的 15% 排遺種子數量。

### 三. 寄主樹木特徵對蓮華池桑寄生排遺種子分布及蓮華池桑寄生植株數量影響

油茶樹高與蓮華池桑寄生排遺種子量的回歸式為  $y = 39.344x - 33.261$  ( $r^2 = 0.0203$ )，兩者之間沒有顯著相關性 ( $r = 0.1425$ ,  $p = 0.162$ )（圖十一），表示油茶樹越高不一定可以接收到數量越多的蓮華池桑寄生排遺種子。

油茶樹冠幅與蓮華池桑寄生排遺種子量的回歸式為  $y = 100.86x - 150.98$  ( $r^2 = 0.4285$ )，兩者之間有顯著正相關 ( $r = 0.6546$ ,  $p < 0.001$ )，表示樹冠幅越大，所接收到的蓮華池桑寄生排遺種子數量越多（圖十二）。

另外，樹冠幅大小與蓮華池桑寄生植株數量的回歸式為  $y = 4.0552x - 4.1401$  ( $r^2 = 0.5726$ )，兩者之間有顯著正相關 ( $r = 0.7567$ ,  $p < 0.001$ )（圖十三）。代表油茶的樹冠幅越大，有較多的蓮華池桑寄生植株。

### 四. 啄花鳥活動出現位置

在調查期間，我只觀察到綠啄花的活動情形，63 隻次的觀察紀錄，共有 786 筆活動的資料，總紀錄時間為 14402 秒。其中不列入後續結果分析的資料為：

(1) 飛行紀錄有 131 筆資料，時間佔總紀錄的 2.5 %。

- (2) 一筆停棲於芭樂樹上的紀錄 (9 秒)。
- (3) 有 3 隻次是記錄幼鳥被親鳥餵食的情形，由於幼鳥不太會移動，時常待在固定的一棵樹上等待親鳥餵食。



將啄花鳥停棲在各垂直層次的時間做總和，發現啄花鳥較多時間出現在上層 (68.6%)，其次是中上層位置 (25.9%) (圖十四)。啄花鳥在植物類別的停棲時間比例，在蓮華池桑寄生枝條上的時間高達 82%，而停棲在油茶枝條上的時間則為 15%。

啄花鳥排遺蓮華池桑寄生種子時所站的位置與出現位置結果相似。在垂直層次上，以上層比例最高 (63.9%)，次之是在中上層 (36.1%)。啄花鳥在排遺時所站的植物類別，有 89% 在蓮華池桑寄生枝條上，另外 11% 則站在油茶枝條上。

## 五. 蓮華池桑寄生的果實命運與排遺種子分布

調查期間中蒐集時間最長的 21 棵油茶樹資料，在第 2 週到第 6 週期間中 (八月 8 日至九月 15 日)，共蒐集到 8308 顆蓮華池桑寄生成熟落果，與 6967 顆蓮華池桑寄生外果皮，以及 2645 顆蓮華池桑寄生排遺種子。代表蓮華池桑寄生果實的被取食率約為 45.6% (圖十五)，並且至少有 4322 顆蓮華池桑寄生排遺種子是被散播落在這些樣樹之外的範圍。

在蓮華池桑寄生果豐期的八月時，每週都可以在這 26 棵樣樹下收集到 2000 個以上外果皮。九月之後數量則不斷減少，研究期間的第 5 週為 1013 個果皮，第 6 週則降至 393 個果皮，第 7 週和第 8 週則分別減少到 106、24 個果皮。

在 2645 顆蓮華池桑寄生排遺種子當中，落在有效散播位置的排遺種子只佔 11.3%，共 298 顆 (表二)。其中落在油茶枝條上層的有 62 顆，在油茶枝條中上層的有 171 顆，在油茶枝條中下層的有 65 顆。落在無效散播位置的排遺種子則佔 88.7%，共 2346 顆，包括在油茶枝條下層 (8 顆)、油茶葉子上層 (10 顆)、

油茶葉子中上層 (37 顆)、油茶葉子中下層 (22 顆)、油茶葉子下層 (0 顆)、蓮華池桑寄生枝條上層 (351 顆)、蓮華池桑寄生枝條中上層 (762 顆)、蓮華池桑寄生枝條中下層 (113 顆)、蓮華池桑寄生枝條下層 (0 顆)、蓮華池桑寄生葉子上層 (4 顆)、蓮華池桑寄生葉子中上層 (37 顆)、蓮華池桑寄生葉子中下層 (26 顆)、蓮華池桑寄生葉子下層 (3 顆)，掉落地面的種子有 974 顆。

## 討論



### 一. 吸引散播者的食物資源與桑寄生排遺種子水平分布

透過蓮華池桑寄生排遺種子的調查，發現啄花鳥幾乎只會在有蓮華池桑寄生植株的樹上散播種子，沒有蓮華池桑寄生植株的樹木接收到蓮華池桑寄生排遺種子的次數很少。國外許多研究有相似結果，桑寄生排遺種子集中分布於已經有被桑寄生寄生的樹木 (Martínez del Rio *et al.*, 1996, Aukema and Martínez del Rio, 2002a)。而且 Aukema 和 Martínez del Rio (2002a) 發現寄主樹木所接收到桑寄生排遺種子量，與寄主樹木上的桑寄生植株數量呈現正相關。

為了瞭解桑寄生植株對散播者的吸引力，Medel 等人 (2004) 將一種智利特有桑寄生 (*Tristerix aphyllus*) 從寄主仙人掌上移除，發現其散播者知更鳥 (*Mimus thenca*) 減少停棲在這些仙人掌的時間及探訪次數，造成比控制組減少 3.5 倍的桑寄生排遺種子量，顯示桑寄生植株有效吸引知更鳥，造成知更鳥不平均散播桑寄生種子。在本研究中，為了進一步瞭解食物資源對啄花鳥的吸引力，故只把蓮華池桑寄生的花朵和果實移除，只留下蓮華池桑寄生的枝葉。在移除後的兩週期間中，發現移除組比控制組減少大約七倍的排遺種子量，平均每棵移除組的油茶樹只接收到 2.2 顆蓮華池桑寄生排遺種子。顯示啄花鳥不只是辨認蓮華池桑寄生植株，更是以花朵和果實等食物資源為辨認目標。當食物資源被移除之後，啄花鳥比較不會前往這些油茶樹。而且，我觀察移除組所接收的排遺種子量，發現並非立即完全接收不到排遺種子，而是會先減少所接收到的排遺種子數量。推測在移除花朵和果實之後，啄花鳥可能因為記憶而去到以前曾經有蓮華池桑寄生花朵和果實的樹上，而順便把其它樹上的桑寄生種子帶過去，但是當牠找不到食物之後就不會再來到這棵樹。至於在本研究結果中，會發現控制組與移除組所接收到的排遺種子量同時出現驟減的情況，可能是因為我在進行移除實驗的時候，已經進入 2011 年蓮華池桑寄生的果季末期，參考外果皮與落果數量可以得知此時蓮

華池桑寄生所能提供的果實量大為減少，故整體的排遺種子接收量也會減少。

不同樹種所提供的食物資源也會影響鳥類對桑寄生種子的散播。當寄主樹木可提供散播者更多的食物資源，就會增加散播者把桑寄生種子散播過去的可能性。例如中南美洲的一種號角樹 (*Cecropia schreberiana*) 為桑寄生的寄主樹木，有公樹和母樹分別，所結的果實和桑寄生果實由相同種類的食果鳥來散播，因此，由於母樹可提供較多食物資源，這種號角樹的母樹比公樹多了一倍的桑寄生數量 (Carlo and Aukema, 2005)。賴勁廷於 2008 年至 2009 年將蓮華池桑寄生人工去皮種子接種在不同樹木枝條上，發現種子在各樹種上的初期存活率各不同，例如泡桐、土肉桂為 40%，千年桐為 29%，印度栲為 25%，牛樟、小西氏石礫、山櫻花為 20% (賴勁廷, 2012)，其中，由於櫻花樹的樹皮光滑，桑寄生種子不容易附著，造成桑寄生種子在櫻花樹上的初期存活率並不高，只有 20% 而已。然而，在台灣地區，觀察到不少櫻花樹成為桑寄生的寄主樹木，推測可能與食物資源相關，因為櫻花樹的花蜜和漿果能吸引啄花鳥前來覓食，使啄花鳥將較大量的桑寄生排遺種子帶到櫻花樹上，因此雖然種子在櫻花樹上的初期存活率不高，但是所接收到的桑寄生種子數量較多，造成仍有大量櫻花樹被成功寄生。

由於啄花鳥體型小，為了維持能量的需求幾乎全天候覓食，在不斷進食、不斷移動覓食的情況下，大多數的桑寄生排遺種子被散播在原本已經有桑寄生食物資源的寄主樹木上，呈現正回饋關係，使得桑寄生在寄主個體的聚集分布更加集中。但是若有其他未被感染的樹木可提供散播者食物資源，則可能成為桑寄生種子散播的新生地。

## 二. 寄主樹木特徵與桑寄生排遺種子水平分布的關係

美國有個研究觀察不同樹種、不同樹高的樹木所接收到的桑寄生排遺種子數量，發現有些樹種，例如沙漠鐵木 (*Olneya tesota*) 接收的桑寄生排遺種子數量會隨著樹高而增加，然而另外兩種豆科樹種 (*Cercidium microphyllum* 和 *Acacia*

*constricta*)，所接收的桑寄生排遺種子數量則與樹高沒有正相關，作者推測因為樹冠較密集、降低桑寄生散播者前來停棲的意願 (Aukema and Martínez del Rio, 2002b)。因此樹種的樹木特徵、及是否有可讓散播者停棲的枝條，對桑寄生的種子散播也會產生影響。

許多研究指出，桑寄生的鳥類散播者偏好停棲在較高的桑寄生寄主樹木上覓食、休息，造成桑寄生聚集分布於較高的寄主樹木上 (Donohue, 1995; Martínez del Rio *et al.*, 1996; Reid and Stafford Smith, 2000; Aukema and Martínez del Rio, 2002a)。例如 Aukema 和 Martínez del Rio (2002a) 觀察沙漠桑寄生 (*Phoradendron californicum*) 的散播者黑絲鵲 (*Phainopepla nitens*) 偏好在原本已經有桑寄生的高樹上停棲與覓食，因此將桑寄生種子不平均地散播到有這些特徵的寄主樹木上。推測是這些樹上原本已經有桑寄生植株分布，黑絲鵲在尋覓食物資源的情況下，比較容易發現視覺上突出的高樹上有食物資源而前來覓食，因此將較多的排遺種子散播於此。

分析本研究地的狀況，推測可能是因為在油茶園當中的油茶樹是在同時期所種的，樹齡都差不多，所以樹高的差異不夠大。另外，油茶園的外圍剛好與森林相接，常可觀察到啄花鳥在茶園中覓食後，飛到一旁最高的大樹頂層宣示領域或休息，像是桉樹 (*Eucalyptus citriodora*)、黃杞 (*Engelhardtia roxburghiana*) 等，甚至是一旁的電線桿上。Martínez del Rio *et al.* (1996) 提到桑寄生的鳥類散播者偏好停棲於一區域當中最高的樹木上。推測對啄花鳥而言，油茶園周圍的樹木相對更高，因此在油茶園內的樹高就沒有特別的影響作用。建議之後若有相關的研究，需要在研究設計時考量環境中的相對高度。

啄花鳥在散播桑寄生種子時並非隨機散播，然而研究發現油茶樹的樹冠幅越大，可接收到蓮華池桑寄生排遺種子的數量就越多 (圖十二)，而且也觀察到蓮華池桑寄生植株的數量也與之呈現正相關 (圖十三)。推測啄花鳥偏好樹冠幅較大的樹木，可能是因為樹冠幅越大的油茶有較多的桑寄生植株，相對可提供較

多食物資源，有助於吸引啄花鳥前來，散播更多的桑寄生排遺種子，造成越多的桑寄生植株，符合 Sallabanks (1992) 所提出植物的果實量越大，越容易成為取食者明顯的目標。另外，我在觀察啄花鳥的活動時，發現啄花鳥在覓食中的休息時間偏好停棲在比較茂密、隱密的樹冠層中休息、理羽，直到排遺之後才會繼續前往覓食。因此我推測在桑寄生散播初期時，樹冠幅較大的樹木能夠吸引啄花鳥停棲休息，也因此將較大量的蓮華池桑寄生排遺種子散播到這些樹上。

綜合上述，若寄主樹木彼此之間有較多的高度落差，較高的樹木能提供散播者宣示領域，則較高的樹木就會成為吸引散播者前往停棲的選擇。第二，當樹木上都有桑寄生的時候，較高的樹木容易被散播者發現而前往覓食，造成正回饋的桑寄生聚集情形。第三，當合適的寄主樹木樹冠幅越寬大，則可承載的桑寄生數量也越多，因著食物資源豐富的條件，能夠吸引更多散播者前來覓食並散播種子，進而影響排遺種子分布。

### 三. 蓮華池桑寄生的果實命運與種子命運

我在 21 棵油茶樣樹下總共蒐集 8308 棵成熟落果，以及 6967 顆蓮華池桑寄生外果皮，表示被取食率大約 45.6%，然而在這些油茶樹只蒐集到 2645 顆蓮華池桑寄生排遺種子，這些蓮華池桑寄生排遺種子的來源有二類，第一，可能是來自於這群樣樹，第二，可能是從其他樹上的蓮華池桑寄生帶過來，表示至少有 4322 顆以上的蓮華池桑寄生排遺種子是從這些樣樹上被散播到其他地方。可能因為啄花鳥的活動性很高，使得蓮華池桑寄生種子在樹木之間的流動非常頻繁。林幸瑜 1994 年在油茶園調查時，發現經繫放的啄花鳥只有 6% 再現率，顯示其活動範圍並不侷限於油茶園 (Lin, 1995)。若以樣樹代表油茶園全體，則可以推測有一大部分的蓮華池桑寄生種子被散播到油茶園之外的地方，雖然本研究未結合追蹤啄花鳥的調查，無法推估種子散播的距離和方向，但是調查到的蓮華池桑寄生種子被取食率與排遺種子量，可作為蓮華池桑寄生在這片油茶園與外界之間

的種子流動參考。

由於本研究在計數蓮華池桑寄生的排遺種子後立即移除之，沒有觀察其發芽率與存活率，為了進一步瞭解蓮華池桑寄生的種子命運，我參考賴勁廷（2012）的研究結果來做探討。以本研究的 21 棵油茶樣樹為例，被散播的 6967 顆蓮華池桑寄生種子，若全部被啄花鳥帶到適合生長的寄主樹木上，落在有效散播位置比例以 11.3%（表二）計算，則大約有 787.3 顆蓮華池桑寄生排遺種子可到達有效散播位置。在有降雨的情況下，蓮華池桑寄生種子的附著率約為 55%，而種子發芽率約為 25%，到了第 223 天只有大約 9% 的初級存活率（賴勁廷，2012）。表示在這 787.3 顆蓮華池桑寄生排遺種子當中，被散播到寄主枝條第 69 天時，有 433.0 顆種子還附著於枝條上，其中只有 108.2 顆種子可順利發芽，經過七個月後（第 223 天）約有 70.9 棵存活的種子苗。未來若能掌握蓮華池桑寄生被散播的種子量，可以推估能夠落到有效散播位置，並且順利成長七個月的種子苗比例大約為 1.02%。

種子的初級存活率大部分都很低，桑寄生的繁殖策略是產生低營養價值、數量龐大的小果實（Shipley and Dion, 1992）。研究發現大約 50% 的成熟果實沒有被利用，但是被散播的種子仍然非常多，透過大量的種子散播，讓子代有機會成功建立。許多研究都指出鳥類散播者能夠帶離大量的桑寄生果實，然而桑寄生的有效散播仍有許多限制（Ward and Paton, 2007），使得桑寄生子代族群的建立、存活不易。一旦成功建立固著器之後，桑寄生的年死亡率便會降低到 10% 以下（Ladley and Kelly, 1995）。因此對於桑寄生的經營管理，需要更多瞭解可能影響有效散播的限制因素。

#### 四. 啄花鳥對蓮華池桑寄生散播種子之探討

種子散播的研究需要同時考慮「質」和「量」的部份（Schupp, 1993），在本研究中，在這兩個部分都使用新的方法來瞭解啄花鳥對蓮華池桑寄生的種子散播

影響，並且蓮華池桑寄生排遺種子的水平與垂直分布皆為瞭解子代更新的重要資訊。研究發現，掉落在有效散播位置的蓮華池桑寄生排遺種子僅佔 11.3%，落在無效散播位置的排遺種子則高達 88.7%。落於無效散播位置最多的是地面，而且我已經透過先備實驗（附錄二）來排除降雨對蓮華池桑寄生排遺種子附著位置位移的可能影響，顯示許多蓮華池桑寄生排遺種子是直接掉落地面，而非先落在樹木上後再被雨水打落地面。在無效散播位置當中，接收到次多排遺種子量的是蓮華池桑寄生枝葉，推測是因為啄花鳥有很長的時間都在覓食，在覓食過程中一邊排遺，所以排遺種子有很大的比例被散播到蓮華池桑寄生枝葉上。

許多文獻指出，大部分的桑寄生散播者會將排遺種子透過摩擦泄殖腔行為直接黏到枝條上，順利到達有效散播位置，使種子在合適的枝條上發芽生長。但是在本研究中，當啄花鳥排遺蓮華池桑寄生種子時，不會有摩擦泄殖腔的行為，排遺種子直接往下掉，並不一定會黏到枝條上。在 2011 年調查期間，啄花鳥排遺時所站立位置與活動出現位置在垂直層次的分布比例相似，在上層比例最高，次之是在中上層，這個結果與林幸愉的觀察結果相符合（Lin, 1995）。然而蓮華池桑寄生排遺種子的分布則是在中上層最多，佔 41.2%；其次為掉落地面，佔 32.1%（圖十五）。蓮華池桑寄生的排遺種子與啄花鳥排遺時所站立位置，在垂直層次分布的比例不一致，符合啄花鳥排遺蓮華池桑寄生種子時沒有磨擦泄殖腔，使排遺種子自然向下掉落、未附著於停棲枝條的情形。

Reid (1989) 研究一種食蜜鳥 (*Acanthagenys rufogularis*) 散播桑寄生種子也有觀察到相似情況，有時候牠會直接排遺出種子串（重力），有時候用喙把種子弄掉黏在枝條上。透過牠散播的種子有大約 76% 沒有到適合生長位置（其中有 30% 掉落在地面），與本研究有類似的結果。我推測蓮華池桑寄生果實黏膠質較稀薄、黏性不佳的關係，啄花鳥在排遺時不需要摩擦泄殖腔去除排遺種子，因此影響排遺種子的分布。使得大多數的蓮華池桑寄生排遺種子無法直接被散播到有效散播位置。

蓮華池桑寄生幾乎只透過啄花鳥散播其種子，其密切關係與專一性符合直接散播假說，本研究透過「散播的質」與「量」來探討啄花鳥對蓮華池桑寄生種子散播的影響。在「散播的質」這方面，雖然大部分的蓮華池桑寄生排遺種子無法直接被啄花鳥散播到適合生長的枝條，即本文中「有效散播位置」，然而，在野外環境中，蓮華池桑寄生必須要透過啄花鳥取食才能去除果皮，種子才有機會發芽。第二，對於「散播的量」這部分，相對於其他鳥類，啄花鳥是唯一有效散播者，能夠散播大量的蓮華池桑寄生種子，因此啄花鳥對於蓮華池桑寄生是必須且重要的直接散播者。

## 五. 影響蓮華池桑寄生生活史的其他因素

種子被散播的位置是生長與建立的第一步，接下來還要經歷環境中降雨、寄主相容性、濕度、光照、被取食等等，來決定小苗成長建立的成功與否。本研究雖然沒有針對這些因素做檢測，我透過研究中的觀察與文獻紀錄提出一些見解，也提供未來相關的研究人員做為參考。

### (1) 降雨

在前備實驗「遮雨棚試驗」中，並非用來瞭解不同降雨量對於桑寄生種子附著的影響，只是觀察某個降雨量範圍內的種子附著狀況。我觀察到日降雨量小於 51.0mm 時，雨水對於位在枝條的蓮華池桑寄生種子附著狀況大致沒有顯著影響，大部分的種子在經過一週的午後雷陣雨之後，位置幾乎沒有改變（附錄二，圖四）。剛好在 2011 年蓮華池地區的降雨較少，本文研究期間（八月至九月）日降雨量都沒有超過 51.0 mm，因此，我才能夠把調查到的種子位置當作它被啄花鳥散播到的最初位置。

若想瞭解蓮華池地區降雨大量集中夏季（陸象豫等，2008）的影響，可以參考賴勁廷在 2008 – 2009 年於蓮華池的研究（賴勁廷，2012），透過人工接種在油

茶枝條上的蓮華池桑寄生種子，經過 34 天的附著率約為 60%，經過 69 天的附著率約為 55%。而且他在實驗過程中觀察到，大部分的種子在接種後 3–5 天之內很容易掉落，但大約在 7–10 天後就呈現較為穩定的附著狀態，不再有太大變動。由於他進行研究的期間時常有午後雷陣雨，甚至有多次的颱風侵襲，推測這些大量降雨可能會影響蓮華池桑寄生種子的附著情況，使其容易掉落枝條。但是對於不同降雨量的影響，則需要未來更進一步的研究才能瞭解。

## (2) 光照

由於桑寄生是半寄生植物，需要有足夠的光照才能成長，而種子被散播到寄主樹木上不同的位置也會接收到不同的光照，進而影響種子苗與植株的生長狀況。我把本研究與林幸瑜在 1994 年的研究做比較，觀察在這 17 年前後，蓮華池桑寄生植株於油茶樹上垂直分布的比例變化。蓮華池桑寄生在 1994 年主要分布在中上層及中下層，分別佔有 52% 及 40% (Lin, 1995)。然而我在 2011 年調查時，蓮華池桑寄生植株的分布則是以上層、中上層及中下層為主，分別為 31%、43% 及 26%。整體的植株分布有往上層變化的趨勢，我推測可能是因為在不同垂直層次所接收到的光照程度有所不同的關係。隨著油茶樹齡的增加，枝葉覆蓋度也隨之增加，使得能夠到達中上層及中下層的光線減少，因此，雖然此處可得到大量的排遺種子，卻比較不容易成功生長。然而，被散播到上層的蓮華池桑寄生種子並不是最大量，卻可能因為在上層的光照充足，使得此處的蓮華池桑寄生有較佳的生長狀況。但是對於不同光照程度的影響，則需要未來更進一步研究。

## 結論

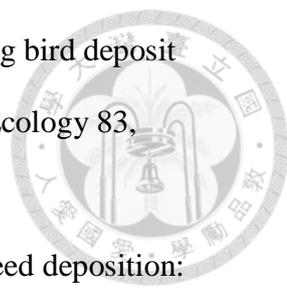
桑寄生需要在特別的生長環境才能順利建立新植株，而其散播者啄花鳥在直接散播的過程中，會受到樹木特徵的吸引，例如樹形以及食物資源的有無、多寡，而影響到桑寄生排遺種子在水平空間的分布，除了可以解釋正回饋機制造成的聚集現象，也說明了散播到新生長地所需要的條件。

而啄花鳥取食蓮華池桑寄生之後特殊的排遺方式也影響了桑寄生排遺種子在垂直空間的分布，許多排遺種子直接往地上掉落，成為無效的散播結果。透過直接散播的植物需要生長環境比較嚴苛的條件，因此其種子散播者所扮演的角色十分重要，在本研究中除了瞭解啄花鳥的活動偏好對蓮華池桑寄生種子散播的確有直接的影響，也發現對其散播也有限制，彼此之間的關係值得更進一步探討。

## 參考文獻



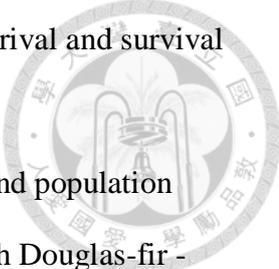
- 邱少婷。1998。桑寄生植物生活史與臺灣的桑寄生植物多樣性，「海峽兩岸植物多樣性與保育」(邱少婷、彭鏡毅編)。255–268。臺中：國立自然科學博物館。
- 張修銘、賴勁廷、丁宗蘇。2008。啄花鳥對蓮華池桑寄生的種子散播。林業研究專訊第 85 號。15：16–19。行政院農委會林業試驗所。
- 張修銘。2012。蓮華池桑寄生種子之初期存活率：傳播媒介、寄主樹種、與寄生枝條之影響。國立台灣大學森林環境暨資源學研究所碩士論文。
- 陳秋銓。1993。台灣桑寄生科植物寄生現象之研究。國立台灣大學森林研究所博士論文。
- 陸象豫、黃良鑫、黃惠雪。2008。業試驗所蓮華池研究中心氣象紀錄彙整(1997–2007)，林業叢刊 183 期。
- 葛錦昭、楊炳炎、林淵霖、楊楚淇、漆陞忠。1978。台灣森林集水區經營試驗初步報告，林業試驗所試驗報告第304號。
- 劉小如、丁宗蘇、方偉宏、林文宏、蔡牧起、顏重威。2012。台灣鳥類誌第二版(下)。475–480。行政院農業委員會林務局。
- 賴勁廷。2012。蓮華池桑寄生種子之初期存活率：寄主樹種、枝條徑級、與相對接種位置之影響。國立台灣大學森林環境暨資源學研究所碩士論文。
- Andresen, E., 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31, 145–158.
- Arruda, R., Carvalho, L.N., Del-Claro, K., 2006. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus aff. polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical savanna. *Flora* 201, 127–134.
- Aukema, J.E., 2004. Distribution and dispersal of desert mistletoe is scale-dependent, hierarchically nested. *Ecography* 27, 137–144.

- 
- Aukema, J.E., Martinez del Rio, C., 2002a. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 83, 3489–3496.
- Aukema, J.E., Martinez del Rio, C., 2002b. Variation in mistletoe seed deposition: effects of intra- and interspecific host characteristics. *Ecography* 25, 139–144.
- Baker, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annual review of ecology and systematics*, 5, 1–24.
- Bennetts, R.E., White, G.C., Hawksworth, F.G., Severs, S.E., 1996. The influence of dwarf mistletoe on bird communities in Colorado ponderosa pine forests. *Ecological Applications* 6, 899– 909.
- Bronstein, J.L., Hoffman, K., 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a Neotropical fig, *Ficus pertusa*. *Oikos* 49, 261– 268.
- Cain, M.L., Milligan, B.G., & Strand, A.E., 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87, 1217–1227.
- Carlo, T.A., Aukema, J.E., 2005. Female-directed dispersal and facilitation between a tropical mistletoe and a dioecious host. *Ecology* 86(12), 3245–3251.
- Chiu, S.T., 1996. Notes on the genus *Taxillus* van Tieghem (Loranthaceae) in Taiwan. *Taiwania* 41, 154–167
- Chiu, S.T., 2005. The Hyperparasitism by *Taxillus tsaii* ST Chiu (Loranthaceae). *Collection and Research* 18, 51–63.
- Connell, J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298–312.
- de Buen, L.L., Ornelas, J.F., 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, Mexico. *American Journal of Botany* 89, 95–102.

- 
- Docters van Leeuwen, W.M., 1954. On the biology of some Javanese Loranthaceae and the role birds play in their life history. *Beaufortia, Miscellaneous Publications* 4, 105–207
- Donohue, K., 1995. The spatial demography of mistletoe parasitism on a Yemeni acacia. *International Journal of Plant Science* 156, 816–823.
- Duncan, R.S., Chapman, C. A., 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* 9, 998–1008.
- Fadini, R.F, Gonçalves, D.C.M., Reis, R.P.F., 2010. Consistency in seed-deposition patterns and the distribution of mistletoes among its host trees in an Amazonian savanna. *Australian Journal of Botany* 57, 640–646.
- Green, A.K., Ward, D., Griffiths, M. E., 2009. Directed dispersal of mistletoe (*Plicosepalus acaciae*) by Yellow-vented Bulbuls (*Pycnonotus xanthopygos*). *Journal of Ornithology* 150, 167–173.
- Hoffmann, A.J., Fuentes, E.R., Cortes, I., Liberona, F., Costa, V., 1986. *Tristerix tetrandus* (Loranthaceae) and its host plants in the Chilean matorral: patterns and mechanisms. *Oecologia* 69, 202–206.
- Howe, H.F., 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. *Ecology* 61(4), 944–959.
- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 201–228.
- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 501–528.
- Karubian, J., Durães, R., 2009. Effects of seed disperser social behavior on patterns of seed movement and deposition. *Oecologia Brasileira* 13, 45–57.
- Ladley, J.J., Kelly, D., 1995. Explosive New Zealand mistletoe. *Nature* 378, 766–766.
- Ladley, J.J., Kelly, D., 1996. Dispersal, germination and survival of New Zealand

- mistletoes (Loranthaceae): Dependence on bird. *New Zealand Journal of Ecology* 20, 69–79.
- Lamont, B., 1985. The comparative reproductive biology of three *Leucospermum* species (Proteaceae) in relation to fire responses and breeding system. *Australian Journal of Botany* 33, 139–145.
- Leininger, T.D., 2002. Response of tree crown conditions to natural and induced variations in Throughfall, in: Outcalt, K.W. (Eds.), Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference. Gen. Tech. SRS-48, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, 92–96.
- Lin, H.Y., 1995. Seed dispersal of mistletoes by flowerpeckers at Lien-Hua-Chih area. M.S. Thesis. Tunghai University, Taichung, Taiwan.
- Martínez del Rio, C., Silva, A., Medel, R., Hourdequin, M., 1996. Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77, 912–921.
- Mathiasen, R., Nickrent, D., Shaw, D., Watson, D., 2008. Mistletoe: pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease* 92, 988–1006.
- McKey, D., 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, 246, 158–191.
- Medel, R., Vergara, E., Silva, A., Kalin-Arroyo, M., 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85, 120–126.
- Monteiro, R.F., Martins, R.P., Yamamoto, K., 1992. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus-robustus* (Loranthaceae) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8, 307–314.
- Murphy, S.R., Reid, N., Yan, Z., & Venables, W.N., 1993. Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on

- seedling establishment. *Oecologia*, 93(2), 171–176.
- O'Donnell, C.F.J., Dilks, P.J., 1989. Feeding on fruits and flowers by insectivorous forest birds. *Notornis* 36, 72–76.
- Overton, J.M., 1994. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology* 82, 711–723.
- Reid, N., 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers - components of seed dispersal quality. *Ecology* 70, 137–145.
- Reid, N., 1991. Coevolution of mistletoe and frugivorous birds? *Australian Journal of Ecology* 16, 457–469.
- Reid, N., Stafford Smith, M., 2000. Population dynamics of an arid zone mistletoe (*Amyema preissii*, Loranthaceae) and its host *Acacia victoriae* (Mimosaceae). *Australian Journal of Botany* 48, 45–58.
- Ryan, G.M., 1899. The spread of *Loranthus* in the Konkan. *Indian Forester* 25(12), 472–476.
- Sallabanks, R., 1992. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia* 91, 296–304.
- Sargent, S., 1995. Seed fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Functional Ecology* 9(4), 197–204
- Schupp, E.W., 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76(4), 525–530.
- Schupp, E.W., 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals, in: *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Springer Netherlands, 15–29.
- Schupp, E.W., 2007. Seed fate and establishment, in: Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J., Westcott, D.W. (Eds.), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford, CAB International, 366.

- 
- Schupp, E.W., Howe, H.F., Augspurger, C.K., Levey, D.J., 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70(3), 562–564.
- Shaw, D. C., Chen, J., Freeman, E. A., Braun, D. M., 2005. Spatial and population characteristics of dwarf mistletoe infected trees in an old-growth Douglas-fir - western hemlock forest. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 990–1001.
- Shiple, B., Dion, J., 1992. The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. *American Naturalist* 139, 467–483.
- Stevenson, P.R., 2007. Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia, in: Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J., Westcott, D.W. (Eds.), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford, CAB International, 340–362.
- Terborgh, J.L., Lopez, P., Nuñez, M., Rao, G., Shahabudin, G., Orihuela, M., Riveros, R., Ascanio, G.H., Adler, T.D., Lambert, Balbas, L., 2002. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294, 1923.
- Walsberg, G.E., 1975. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. *The Condor* 77, 169–174.
- Wang, B.C., Smith, T.B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17(8), 379–386.
- Ward, M.J., Paton, D.C., 2007. Predicting mistletoe seed shadow and patterns of seed rain from movements of the mistletoebird, *Dicaeum hirundinaceum*. *Austral Ecology* 32, 113–121.
- Watson, D.M., 2001. Mistletoe – a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 219–249.
- Wehncke, E.V., Valdez, C.N., Domínguez, C.A., 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: Consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology* 20, 535–544.

Wenny, D.G., 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal.  
Evolutionary Ecology Research 3, 51–74.



## 圖表



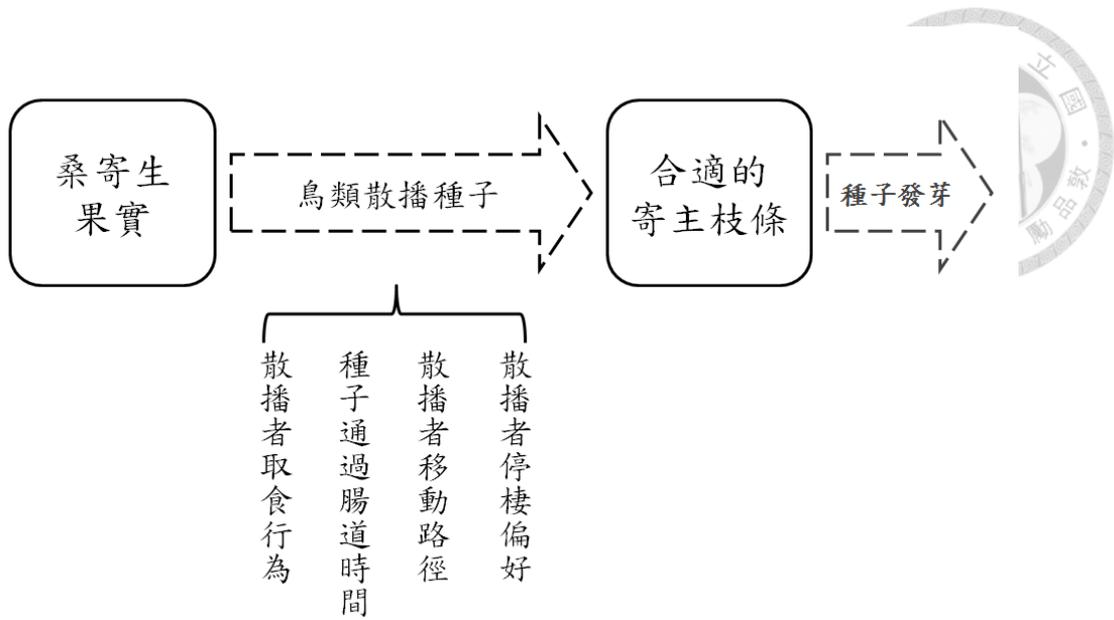
表一、油茶園中，適合蓮華池桑寄生種子生長的有效散播位置，與不適合生長的無效散播位置。

植物、材質 垂直	油茶枝條	油茶葉子	桑寄生枝條	桑寄生葉子	地面
	上層	有效	無效	無效	無效
中上層	有效	無效	無效	無效	—
中下層	有效	無效	無效	無效	—
下層	無效	無效	無效	無效	—
地面	—	—	—	—	無效

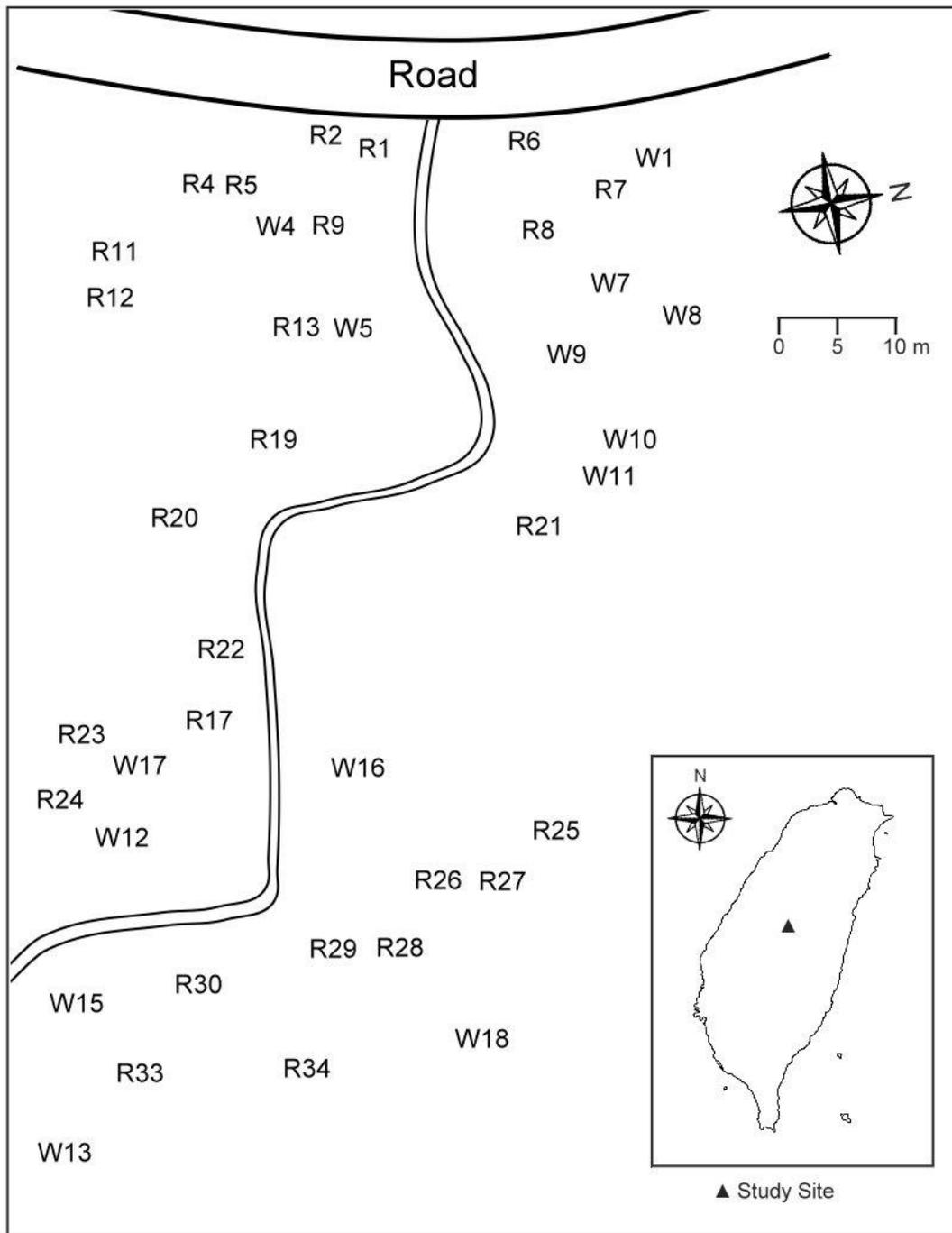
表二、在五週期間中，2645 顆蓮華池桑寄生排遺種子的垂直分布。其中落在有效散播位置的排遺種子共 298 顆，佔 11.3%。落在無效散播位置的排遺種子則有 2347 顆，佔 88.7%。



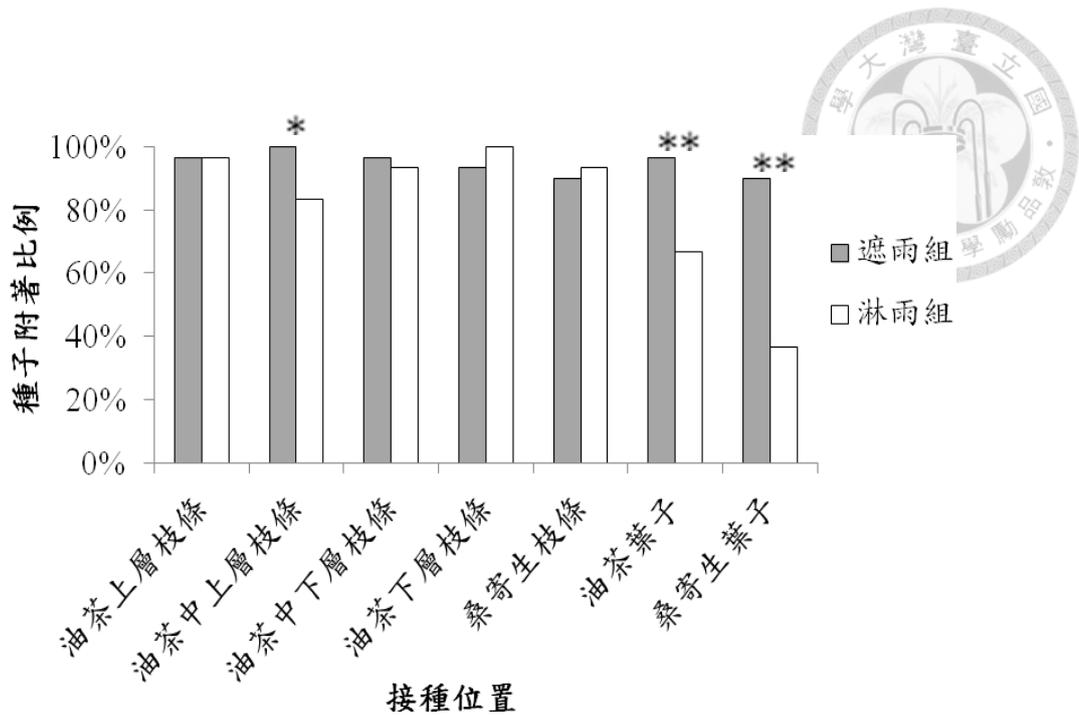
垂直	植物、			桑寄生	桑寄生	地面	小計
	材質	油茶枝條	油茶葉子	枝條	葉子		
上層		62	10	351	4	—	427
中上層		171	37	762	37	—	1007
中下層		65	22	113	26	—	226
下層		8	0	0	3	—	11
地面		—	—	—	—	974	974
小計		306	69	1226	70	974	2645



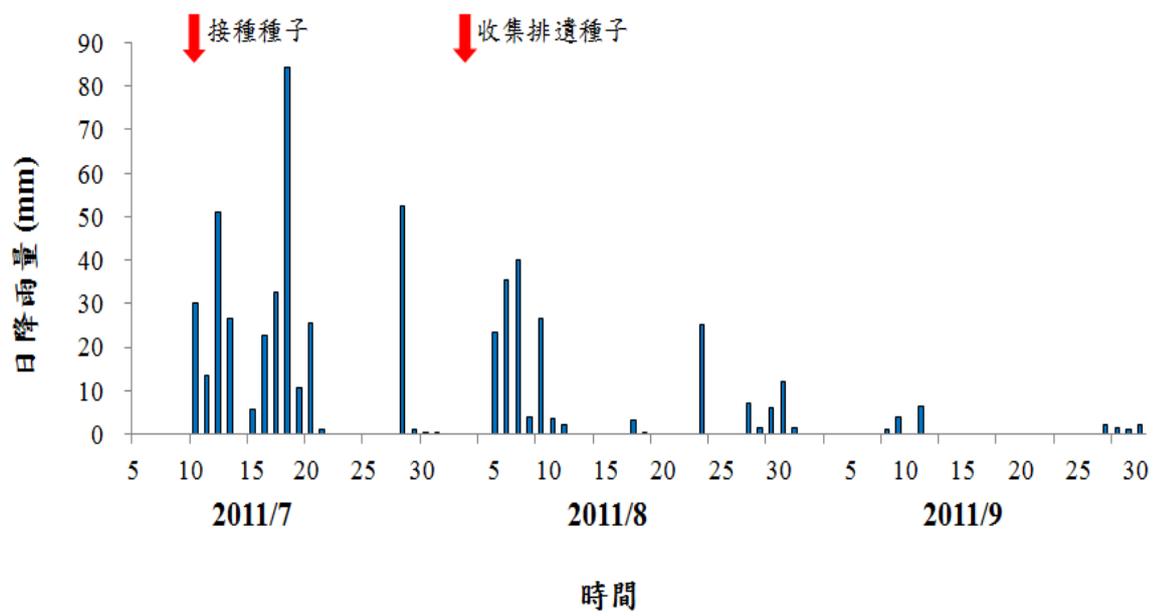
圖一、桑寄生種子透過鳥類直接散播的示意圖（改編自 Wang and Smith, 2002）。



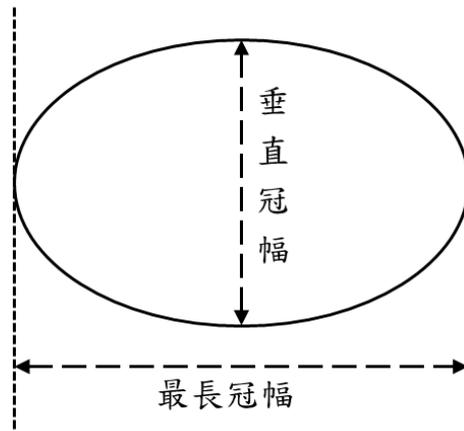
圖二、研究地點為林業試驗所蓮華池研究中心油茶園內的樣樹位置圖，以及研究中心與台灣的相對地理位置圖。樣樹編碼：R 代表有桑寄生感染的油茶樹，W 代表沒有被寄生的油茶樹。



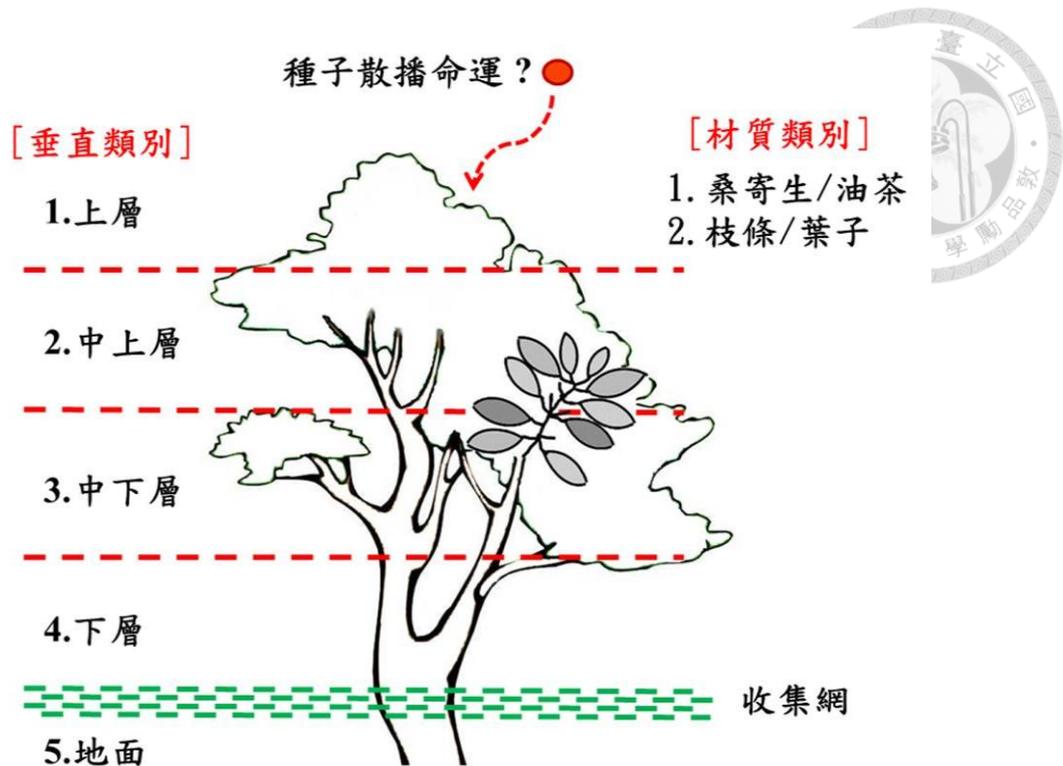
圖三、人工接種桑寄生種子在各類別位置經過五天的附著比例。遮雨組的附著率由左（油茶上層枝條）至右（桑寄生葉子）分別為 97%、100%、97%、93%、90%、97%、90%，而淋雨組的附著率則分別為 97%、83%、93%、100%、93%、67%、37%，以二元邏輯迴歸（Binary Logistic Regression）檢測結果為  $p > 0.999$ 、 $p = 0.020$ 、 $p = 0.554$ 、 $p = 0.150$ 、 $p = 0.640$ 、 $p = 0.003$ 、 $p < 0.001$ 。表示在這五天的降雨量範圍中，雨水對於位在枝條的種子附著率大致上沒有顯著影響，對於葉子上的種子附著率則有顯著影響。\*表示  $p < 0.05$ ，\*\*表示  $p < 0.01$ 。



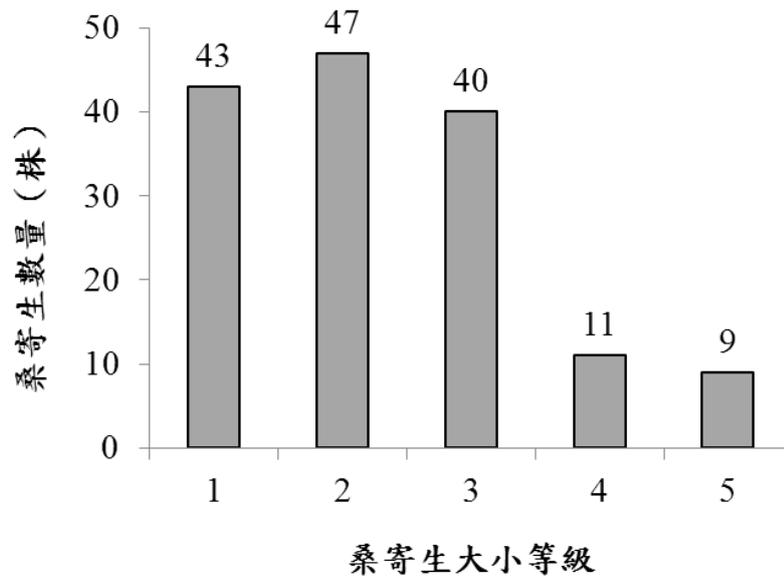
圖四、蓮華池研究中心 2011 年七月至九月期間的日降雨量（林業試驗所蓮華池分所觀測站）。



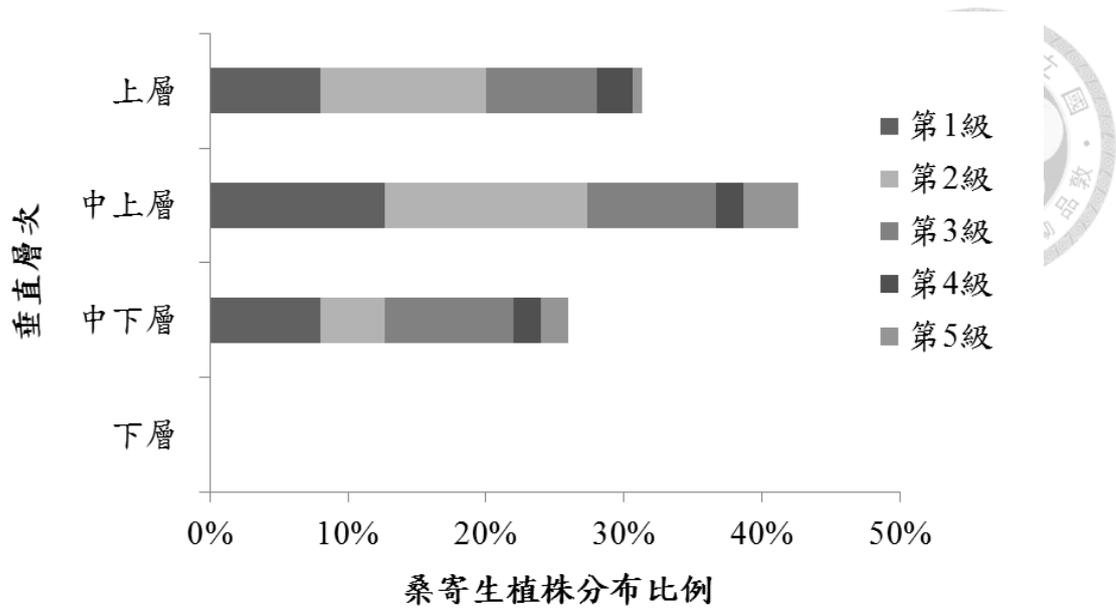
圖五、測量油茶樹冠幅的示意圖，測量其最長冠幅以及與之方向垂直的冠幅，求其平均直徑。



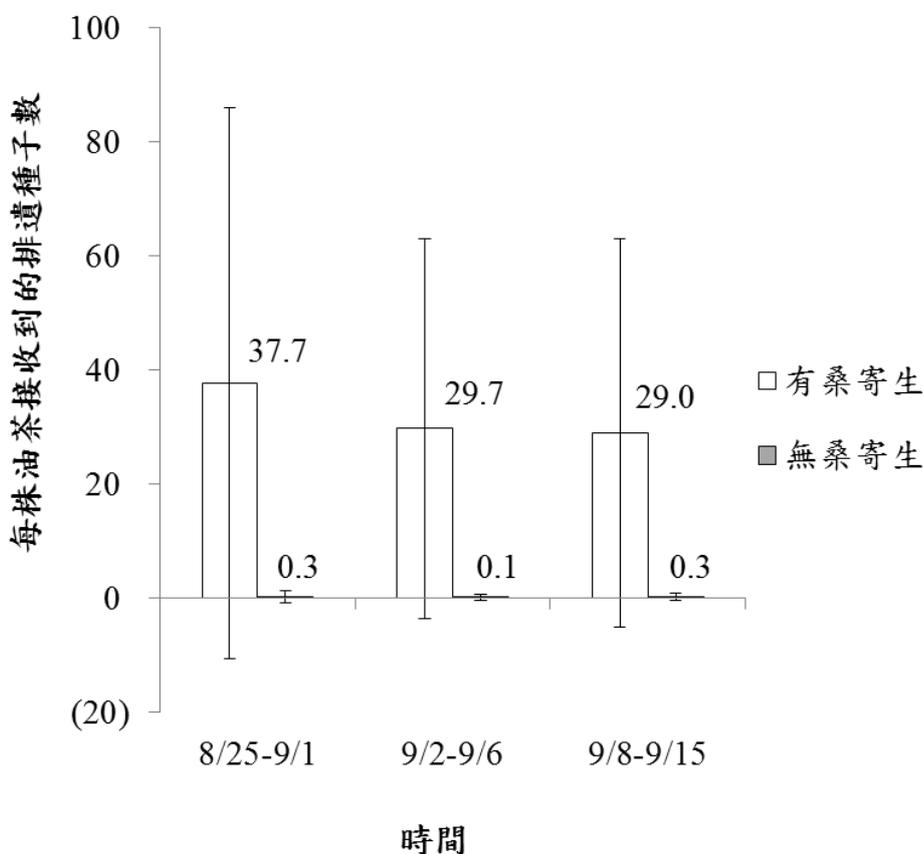
圖六、本研究所使用的垂直分布記錄系統，以桑寄生種子可能被散播的位置來設計，依據垂直類別（上層、中上層、中下層、下層、及地面）、植物類別（蓮華池桑寄生、油茶）、材質類別（枝條、葉子）交叉記錄，共可分為 17 個位置。並架設收集網取得種子、落果、外果皮的數量。這套記錄系統使用於三項調查：（i）蓮華池桑寄生排遺種子分布位置、（ii）蓮華池桑寄生植株分布位置、（iii）啄花鳥出現位置，其中啄花鳥出現位置又加上「空中」位置來紀錄飛行時間。



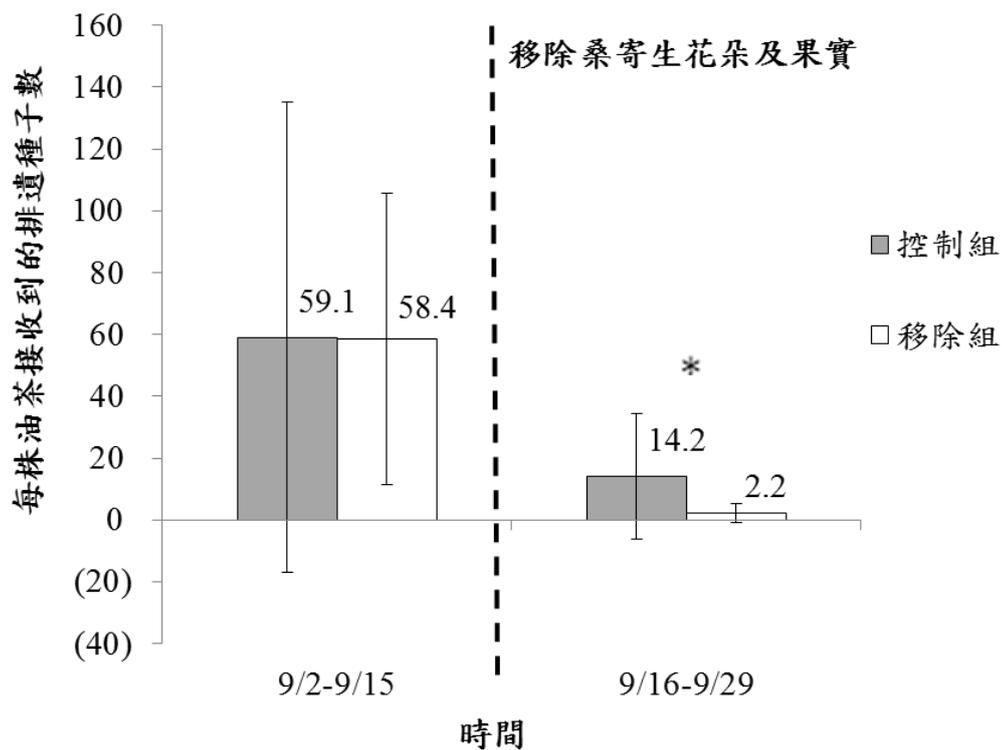
圖七、在 26 棵油茶樹上共調查到 150 株桑寄生，依枝條量分為五個等級。第一級大小（1-6 枝）的桑寄生有 43 株，第二級（7-14 枝）的有 47 株，第三級（15-22 枝）的有 40 株，第四級（23-29 枝）的有 11 株，第五級（30 枝以上）的有 9 株。



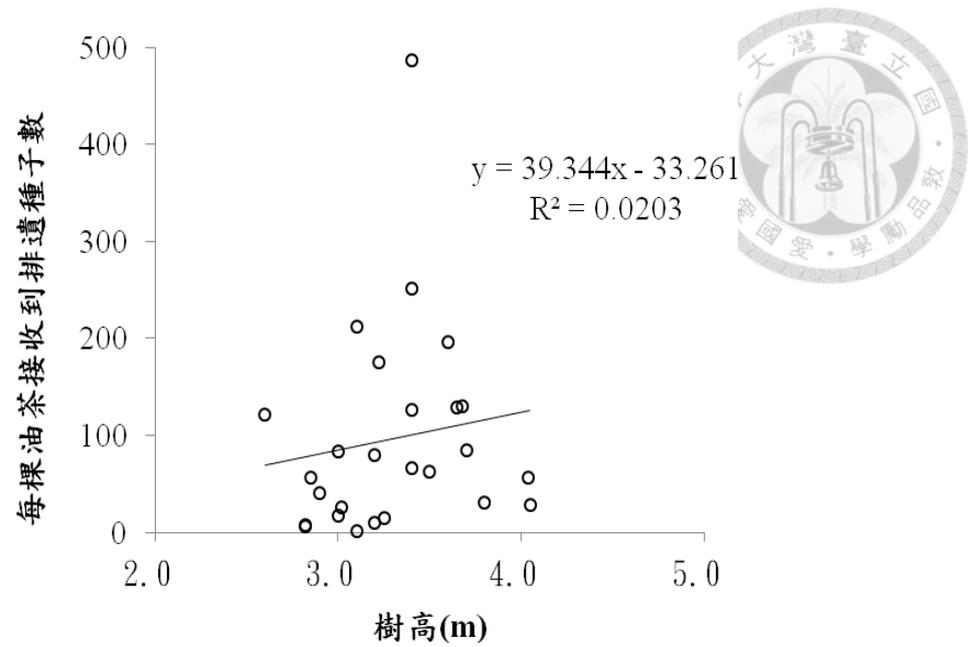
圖八、150株蓮華池桑寄生在26棵油茶樹上的垂直分布，在上層有47株，在中上層有64株，在中下層有39株，在下層有0株，所佔有比例依序為31.3%、42.7%、26.0%、0.0%。各層次蓮華池桑寄生也佔有不同植株大小的比例。



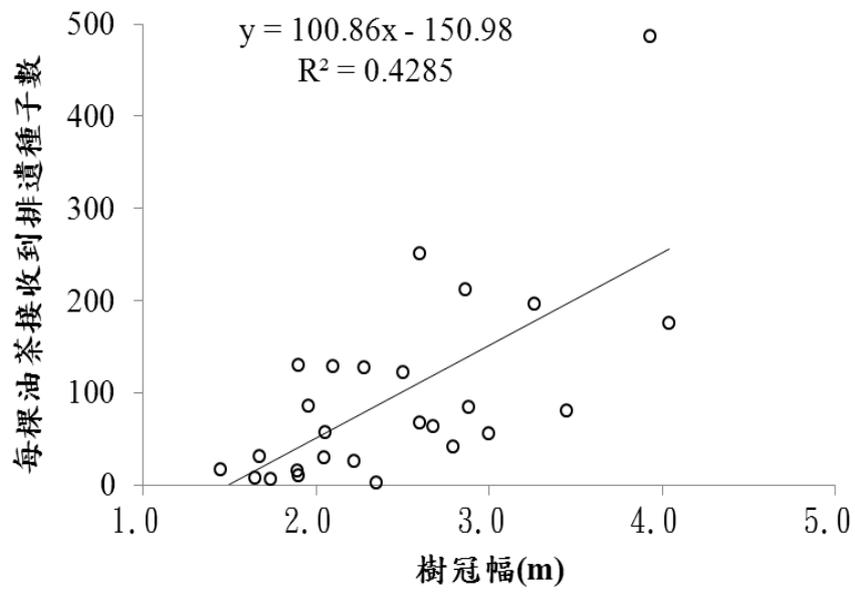
圖九、有桑寄生植株的油茶能接收到較多的蓮華池桑寄生排遺種子。其中有桑寄生植株的油茶共 26 棵，在這三週當中，平均每棵油茶所接收到蓮華池桑寄生排遺種子數為 37.7 顆、29.7 顆、29.0 顆，標準差分別為 48.3 顆、33.4 顆、34.1 顆種子。而沒有蓮華池桑寄生植株的油茶共 14 棵，平均每棵油茶所接收到的蓮華池桑寄生排遺種子數為 0.3 顆、0.1 顆、0.3 顆，標準差分別為 1.1 顆、0.5 顆、0.6 顆種子。在每週之兩組間的排遺種子平均數皆有顯著差異(所有的  $p < 0.001$ )



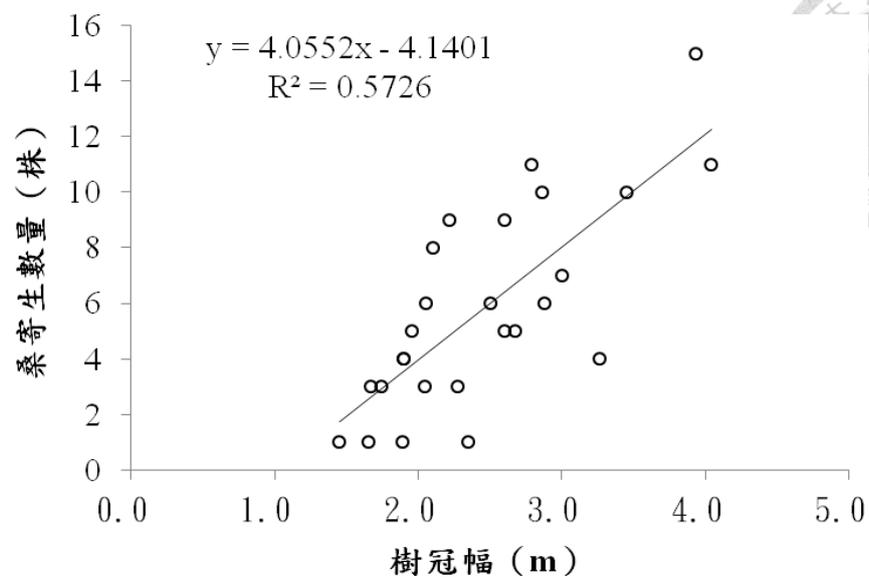
圖十、將 26 棵油茶樹分為移除組與控制組，各 13 棵。移除之前，兩組所接收到蓮華池桑寄生排遺種子量沒有顯著差異 ( $p=0.555$ )，平均每棵油茶在兩組分別可接收到 59.1 顆 (標準差為 76.2 顆) 以及 58.4 顆 (標準差為 47.1 顆) 蓮華池桑寄生排遺種子。然而，把蓮華池桑寄生的花朵果實移除之後，移除組所能接收到的排遺種子數顯著少於對照組 ( $p=0.029$ )，平均每棵油茶在兩組分別可接收到 14.2 顆 (標準差為 20.3 顆) 以及 2.2 顆 (標準差為 3.0 顆) 蓮華池桑寄生排遺種子。



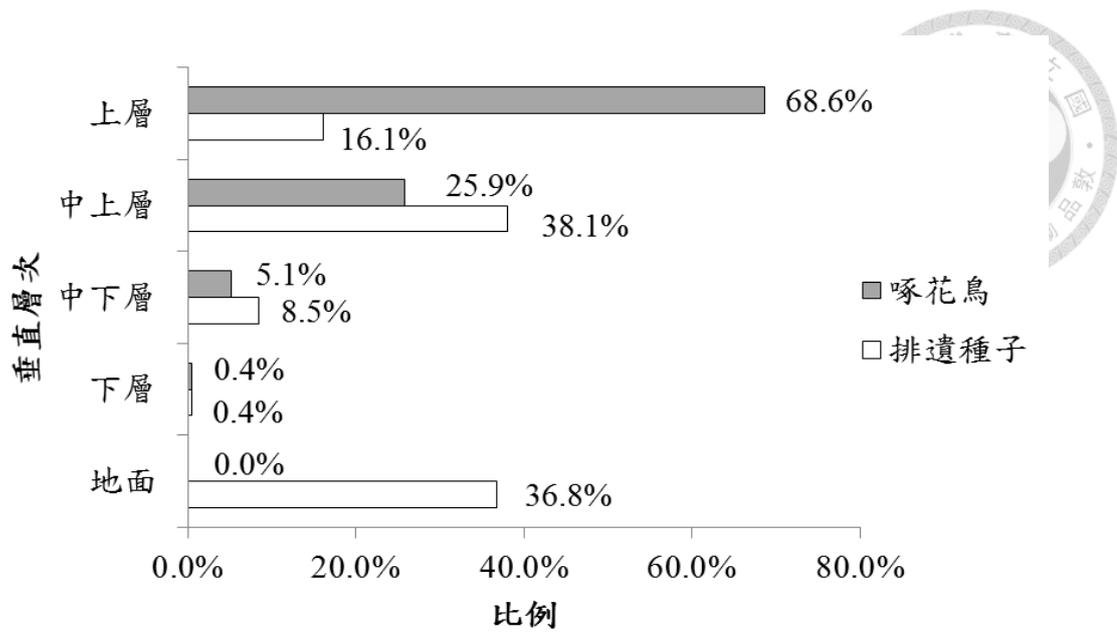
圖十一、26 棵油茶樹高與蓮華池桑寄生排遺種子量的回歸式為  $y = 39.344x - 33.261$  ( $r^2 = 0.0203$ )，兩者之間沒有顯著相關性 ( $r = 0.1425$ ,  $p = 0.162$ )，表示油茶樹越高不一定可以接收到數量越多的蓮華池桑寄生排遺種子。



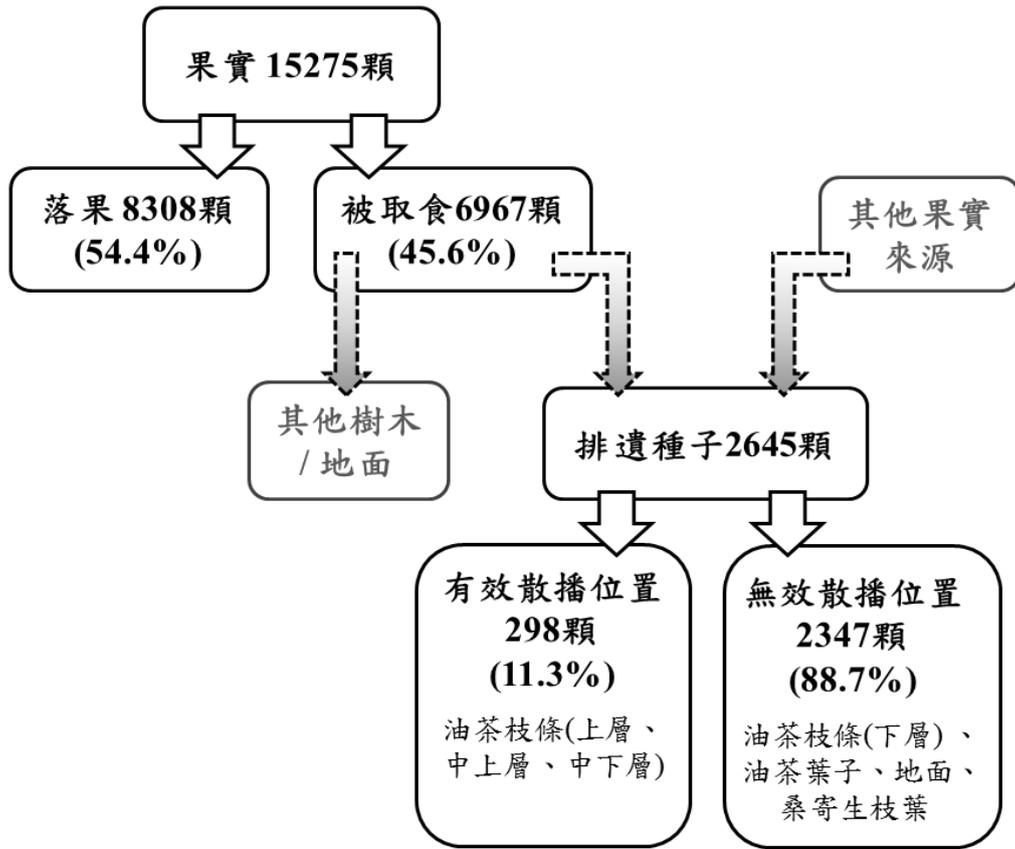
圖十二、26 棵油茶樹冠幅與蓮華池桑寄生排遺種子量的回歸式為  $y = 100.86x - 150.98$  ( $r^2 = 0.4285$ )，兩者之間有顯著正相關 ( $r = 0.6546$ ,  $p < 0.001$ )，表示樹冠幅越大，所接收到的蓮華池桑寄生排遺種子數量越多。



圖十三、另外，樹冠幅大小與蓮華池桑寄生植株數量的回歸式為  $y = 4.0552x - 4.1401$  ( $r^2 = 0.5726$ )，兩者之間有顯著正相關 ( $r = 0.7567$ ,  $p < 0.001$ )。代表油茶的樹冠幅越大，有較多的蓮華池桑寄生植株。



圖十四、啄花鳥出現時間與蓮華池桑寄生排遺種子在垂直層次上的分布比例。啄花鳥出現位置的最高時間比例為上層，佔 68.6%。桑寄生排遺種子則分布在中上層最多，佔 38.1%；其次為掉落地面，佔 36.8%。



圖十五、蓮華池桑寄生的果實命運與排遺種子垂直分布。蒐集 21 棵油茶樹在五週蓮華池桑寄生果豐期（八月 8 日至九月 15 日）的落果、外果皮、及排遺種子。

## 附錄一：啄花鳥的覓食與排遺行為觀察

桑寄生主要透過鳥類散播其種子，林幸愉 (Lin, 1995) 曾調查蓮華池桑寄生的物候，並觀察綠啄花、紅胸啄花的造訪頻率與活動時間，發現蓮華池桑寄生的主要散播者為綠啄花。並觀察到其特殊的排遺行為，啄花鳥並沒有藉由摩擦泄殖腔把桑寄生種子黏到枝條上，而是直接排出一串的種子稀便。邱少婷 (1998) 也曾記錄啄花鳥特別的取食行為，啄花鳥會先把桑寄生的外果皮擠掉，再直接取食裡面的種子。

然而啄花鳥的覓食與排遺行為對桑寄生種子散播的影響還有許多未瞭解之處，因此我們於2010年至蓮華池透過繫放與籠養試驗探討：

- (1) 啄花鳥的食性是否偏好桑寄生？
- (2) 啄花鳥對於桑寄生果實顏色之選擇性偏好？
- (3) 啄花鳥對桑寄生果實的取食頻率、種子通過腸道時間、排遺頻率？

### 繫放與圈養

我們在2010年七月初前往南投縣魚池鄉臺灣林業試驗所蓮華池研究中心，其中苗圃旁的油茶園，有高密度的蓮華池桑寄生族群，及穩定的啄花鳥族群。此時油茶園內的桑寄生仍以開花為主，果實成熟率不到二分之一，啄花鳥數量也不多。至果實成熟率達到預期後，便開始選點架網，首先觀察油茶園中啄花鳥的飛行動向，選擇合適的位置架設霧網。於七月15日完成四張霧網，16日下午捕捉到一隻綠啄花，上金屬環號 K33701 作為個體標記。但最小色環仍然太大，故不上色環，在腹面尾羽塗上紅色無毒塗料。由於在實驗初期，進行基本形質測量後即放飛，並無圈養。

然而接下來連續20多天皆無捕獲啄花鳥，只有其他種鳥類，如繡眼畫眉、山紅頭、小彎嘴畫眉等。觀察到啄花鳥越來越少進入油茶園中停棲覓食，利用鳥

音回撥、更換架網點，以及提升霧網高度至 5 公尺以上，皆無法有效捕獲啄花鳥，推測可能是連續張網使鳥類提高警戒。在這期間也觀察到綠啄花雄鳥的單獨鳴唱減少。

休網五天後，此時啄花鳥數量較多，一次約有 5 至 7 隻聚集，多為今年的亞成鳥，雄鳥也不再具有領域性的鳴唱。重新架網後，於八月 8 日捕獲一隻綠啄花亞成鳥，上金屬環號 K33706，即選定為籠養試驗個體。

將捕捉到的鳥個別養在獨立鳥籠（28x28x30 cm）中，置於遮蔭處，提供充足飲水與食物。試驗時再移至測試用鳥籠（47x 60x120 cm）中。

### 食性測試與行為觀察方法

在七月底到八月中期間，我們沒有找到其他種類桑寄生正在結果，果實大小相似的其他種植物也很少，因此只用蓮華池桑寄生、燈稱花（*Ilex asprella*）與茄苳（*Bischofia javanica*）的果實進行測試。於 2010 年八月 9 日、10 日進行測試。從清晨五點天亮至傍晚六點天色變暗，每隔兩小時進行一次餵食。先讓鳥空腹一小時，首先計數蓮華池桑寄生與燈稱花枝條上的成熟果實量，一起放入有綠啄花的籠子，經過半小時後再觀察取食的狀況。另外，也將蓮華池桑寄生、燈稱花與茄苳的果實一併放入籠中，經過半小時後再觀察取食的狀況。紀錄內容為啄花鳥的取食行為、食量、排遺時間及次數、及啄花鳥有無反逆行為或磨擦泄殖腔行為。

### 啄花鳥的食性測試結果

綠啄花在半小時內將 44 顆蓮華池桑寄生成熟果實全數吃完，只留下未成熟的綠色果實（少數）與燈稱花果實（一粒未食）。重複幾次實驗，仍未發現啄花鳥有取食燈稱花果實的情形。

接著將蓮華池桑寄生、燈稱花與茄苳的果實一併放入籠中，仍未發現綠啄花取食燈稱花與茄苳的果實。在整個餵食過程中，也未觀察到綠啄花有飲水的行為。因此，我們初步推測在蓮華池桑寄生果實來源充足的情況下，啄花鳥不會取

食其他種類植物的果實，只依賴蓮華池桑寄生果實內的水分與養分。



### 啄花鳥的取食與排遺行為觀察結果

在餵食過程中，觀察到綠啄花會優先取食成熟(黃色)的蓮華池桑寄生果實，但是也觀察到會取食綠色的未成熟果實。推測可能是因為(1)成熟果實數量未達綠啄花的取食量，(2)亞成鳥還不太會分辨果實成熟度。

許多研究指出桑寄生的外果皮必須去除，其內部的種子才能夠發芽(Sargent, 1995; Ladley and Kelly, 1996; 張修銘, 2012)。桑寄生果實的結構也有利於外果皮的去除。其種子與外果皮之間的黏膠質，除了有助於種子附著於寄主枝條，也成為滑動區(slip-zone)的功能使得外果皮容易被去除(Walsberg, 1975)。大部分的鳥類散播者在消化過程去除外果皮(Walsberg, 1975; Reid, 1991; Ladley and Kelly, 1996; Aukema, 2004)。然而，啄花鳥科啄花鳥屬的一些種類則用喙夾住果實，雙頰用力把種子擠出果皮、吞入喉嚨，外果皮分離而掉落(Docters van Leeuwen, 1954; 邱少婷, 1998)。張修銘於2007年觀察台灣的蓮華池桑寄生經鳥類消化後的排遺種子，皆有被去除果皮的現象(張修銘, 2012)。經籠養實驗與野外觀察，觀察到綠啄花會先用嘴喙把果皮擠掉，並立即吞食果肉(含種子)，不會將果實帶走處理，與邱少婷(1998)的描述符合。取食間隔大約4~5分鐘取食5顆果實。

在綠啄花排遺蓮華池桑寄生種子時，沒有觀察到摩擦泄殖腔的行為，蓮華池桑寄生排遺種子成串直接落下。排遺間隔大約4~5分鐘排泄出5顆種子。

### 啄花鳥的取食量與蓮華池桑寄生種子通過腸道時間

在2010年八月10日餵食記錄中，綠啄花一天(7:12-18:30)共取食380顆蓮華池桑寄生果實，每小時進食約33顆果實。分析綠啄花在一小時內(7:12-8:12)取食果實與排遺的記錄，估算出40筆種子通過腸道時間(gut passage

time)，其中最小值和最大值分別為 3 min 和 22 min，平均值約為 13.0 min，標準差為 5.40 min。

東南亞的另外兩種啄花鳥 (*Dicaeum erythrorhynchos* 和 *Dicaeum sanguinolentum*) 也有相似的種子通過腸道時間，以不同種類桑寄生果實餵食後，所得到的種子通過腸道時間約為 3 – 22 min (Ryan, 1899; Docters van Leeuwen, 1954)。另外，在以色列的一種沙漠桑寄生 (*Plicosepalus acaciae*)，其種子透過黃臀鶉 (*Pycnonotus xanthopygos*) 散播，種子通過腸道時間平均為 19.3 min (Green *et al.*, 2009)，顯示出桑寄生的專一散播者特化的消化系統可讓種子快速排出體外。而 Murphy *et al.* (1993) 觀察澳洲的灰色桑寄生 (*Amyema quandang*) 種子通過專一及非專一散播者的腸道時間，專一散播者為桑寄生鳥 (*Dicaeum hirundinaceum*)，種子通過腸道時間約為 14 min。非專一散播者為一種食蜜鳥 (*Acanthagenys rufogularis*)，其種子通過腸道時間平均為 41 min，推測可能跟鳥類散播者的體型大小與消化系統有關係。例如食蜜鳥的體型較大，有較完整的砂囊以及較長的消化道 (Murphy *et al.*, 1993)。

## 結論

在整個實驗期間中，啄花鳥數量並不多，亦難以捕獲。雖然資料不足以進行分析，但仍然以籠養食性測試瞭解取食行為、取食頻率、食量、種子通過腸道時間、排遺頻率，以提供未來啄花鳥與桑寄生種子散播研究的基礎資訊。

## 附錄二：降雨對蓮華池桑寄生種子附著狀況的影響

我的本文研究需調查蓮華池桑寄生種子被啄花鳥散播的最初分布，即種子被散播到樹上的第一個位置。因此設計此實驗為先備實驗，以瞭解降雨對種子在植物枝葉上附著狀況的影響。

### 研究地點與方法

我在南投縣魚池鄉台灣林業試驗所蓮華池研究中心，其中苗圃旁的油茶園中進行實驗。我選取一棵樹冠形狀呈兩側對稱的油茶樹，架設可覆蓋一半樹冠幅的塑膠布遮雨棚，將樣樹兩側分為操作組（遮雨組）與對照組（淋雨組），並於兩側選取條件相似的枝條預備做接種實驗。

2011年七月初，蓮華池桑寄生的成熟果實量不多，此時尚未有大量排遺種子出現，且張修銘（2012）指出蓮華池桑寄生的人工去皮種子與鳥類排遺種子的附著率沒有顯著差異，故本實驗採用人工去除果皮方式來接種。我從2011年七月5日至10日在油茶園內採集蓮華池桑寄生成熟果實。成熟果實的判定為觸感柔軟，外果皮呈深綠色、金黃色、黃橘色，與未成熟的堅硬綠色果實不同。所採集的果實以密封袋置於冰箱保存，並放入濕棉花保持濕潤，避免果實黏膠質乾掉（張修銘，2012）。

接種時，以手輕輕擠壓果實將種子黏附在油茶樹上四個位置（油茶枝條、油茶葉子、桑寄生枝條、桑寄生葉子），共接種420顆種子。於一週當中每天上午計數各個位置的種子數量，觀察附著的情況。觀察期間為2011年七月11日至15日，每天幾乎都有午後雷陣雨，日降雨量為0.0–51.0 mm。

### 觀察種子附著的結果

觀察種子在遮雨組及淋雨組的每個位置附著狀況，發現種子在枝條和葉子上有很大的差異。

接種在枝條上的蓮華池桑寄生種子淋雨時，略為乾掉的黏膠質會吸水膨大，原本包覆整顆種子，吸水後會滑到種子下方，黏膠質滲入樹皮、再次將種子與樹皮黏合。因此，這五天的期間，雖然每天都有午後雷陣雨，但是種子在枝條上的位置幾乎都不改變。在油茶及桑寄生枝條上的各個位置，第五天的種子附著率在遮雨組及淋雨組為 83% 至 100% 之間（圖三）。以二元邏輯迴歸檢測結果為  $p > 0.999$ 、 $p = 0.020$ 、 $p = 0.554$ 、 $p = 0.150$ 、 $p = 0.640$ ，雨水對於位在枝條的種子附著率大致沒有顯著影響，只有位於中上層油茶枝條有顯著影響。

然而，蓮華池桑寄生種子在葉子上的附著狀況則會被雨水影響。當種子淋雨時，吸水的黏膠質使得種子在光滑葉面上容易滑動，許多種子因此掉落地面。以二元邏輯迴歸檢測，種子在油茶葉子第五天的附著率在遮雨組為 97%、淋雨組為 67%，以二元迴歸檢測結果有顯著差異 ( $p = 0.003$ )。而種子在桑寄生葉子上的附著率，遮雨組為 90%、淋雨組為 37%，以二元邏輯迴歸檢測結果有顯著差異 ( $p < 0.001$ ) (圖三)。

## 結論

接種位置依據是否適合種子生長的分類（表一，定義見本文的前言），油茶枝條上層、中上層、中下層為有效散播位置，而油茶枝條下層、油茶葉子、桑寄生枝條、桑寄生葉子則為無效散播位置。因此種子附著於油茶枝條的狀況是本實驗特別關注的。在這五天當中，蓮華池最大日降雨量為 51.0 mm，最小日降雨量為 0.0 mm，總降雨量約為 96.5 mm，如圖四。在這五天的降雨量範圍中，雨水對於位在枝條的種子附著率大致沒有顯著影響，雖然位於中上層油茶枝條有顯著影響，但是觀察到種子移動的位置不會太遠，因此對於整體計算有效散播位置的辨識影響不大。在本文研究期間，2011 年八月到九月的日降雨量都沒有大於 51.0 mm (圖四)。因此，我記錄蓮華池桑寄生排遺種子的分布，直接當作種子被啄花鳥散播的最初位置。

### 附錄三：在油茶樣樹收集的蓮華池桑寄生排遺種子、外果皮、落果紀錄

數量與分布位置		2011年8月8日至8月13日 (第二週)																				總和
		R26	R27	R28	R29	W7	W12	W19	W4	R13	R12	R11	W5	R4	R5	R2	R1	R24	R8	R20	R25	
油茶枝條	上層	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	2	0	0	8
	中上層	25	2	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	10	0	3	3	1	56
	中下層	8	4	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	20
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
油茶葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	中上層	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	10
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	4
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
桑寄生枝條	上層	4	21	0	0	3	0	0	0	0	2	0	4	0	0	3	0	43	5	3	88	
	中上層	1	2	6	0	14	0	0	0	0	9	0	9	0	0	28	0	8	10	8	95	
	中下層	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	2	0	11	
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
桑寄生葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	中上層	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	1	0	3	10	
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
地面		2	5	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	26	1	21	28	69	155	
種子總和		44	43	6	0	28	0	0	0	1	16	0	17	0	2	75	2	87	48	89	458	
桑寄生外果皮		NA	NA	5	2	0	NA	0	0	0	9	6	0	3	6	0	1233	0	433	206	296	2199
桑寄生落果		NA	NA	38	48	0	NA	NA	NA	5	50	162	0	217	94	2	235	0	733	660	802	3046

### 附錄三：在油茶樣樹收集的蓮華池桑寄生排遺種子、外果皮、落果紀錄

		2011年8月15日至8月20日(第三週)																				總和
數量與分布位置		R26	R27	R28	R29	W7	R19	W12	R9	W4	R13	R12	R11	W5	R4	R5	R2	R1	R24	R8	R20	R25
油茶枝條	上層	1	0	0	0	10	0	2	0	0	0	0	1	0	7	0	0	0	0	2	2	3
	中上層	0	0	0	8	0	12	0	0	0	0	0	3	0	4	0	0	6	3	8	0	2
	中下層	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	5	0	1
	下層	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
油茶葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	中上層	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	4	0
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
桑寄生枝條	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	上層	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38	12	5	2	9
	中上層	6	1	4	0	34	0	0	0	0	8	1	0	7	0	0	0	34	11	10	10	25
	中下層	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	8	0	0	1	0
桑寄生葉子	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
	中上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	0	0	0
地面	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	種子總和	2	8	0	2	101	0	0	0	0	0	0	24	0	10	3	0	133	1	1	12	19
桑寄生外果皮	種子總和	9	9	4	10	0	179	0	2	0	0	8	31	0	29	3	0	229	40	33	31	59
	桑寄生外果皮	48	42	13	15	0	537	0	0	0	2	39	74	0	95	69	0	621	0	82	132	134
桑寄生落果		471	306	36	44	0	757	0	0	0	1	29	90	0	92	44	0	511	0	72	170	243

### 附錄三：在油茶樣樹收集的蓮華池桑寄生排遺種子、外果皮、落果紀錄

數量與分布位置		2011年8月25日至9月01日 (第四週)																			總和	
		R26	R27	R28	R29	W7	W12	W19	W4	R13	R12	R11	W5	R4	R5	R2	R1	R24	R8	R20		R25
油茶枝條	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	1	0	6	0	5	17
	中上層	0	0	0	0	6	0	0	0	6	0	0	0	2	2	0	4	0	7	0	5	32
	中下層	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	2	14
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
油茶葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
	中上層	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	3	0	2	10
	中下層	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
桑寄生枝條	上層	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	30	0	5	0	9	50
	中上層	0	0	1	5	0	20	0	0	0	0	9	7	0	5	2	0	61	0	24	9	170
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7	0	0	0	0	20	0	4	0	0	33
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
桑寄生葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	中上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	6
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	5
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
地面		3	2	0	2	0	38	0	3	0	6	6	18	0	15	3	5	97	0	19	22	301
種子總和		3	9	1	10	0	70	0	3	0	14	17	34	0	25	9	6	219	0	83	31	646
桑寄生外果皮		26	106	5	7	0	211	0	0	0	0	42	49	0	48	48	3	530	0	327	143	1905
桑寄生落果		241	182	20	32	0	159	0	0	0	2	19	43	0	38	7	NA	275	0	94	129	1447

### 附錄三：在油茶樣樹收集的蓮華池桑寄生排遺種子、外果皮、落果紀錄

數量與分布位置		2011年09月02日至09月06日(第五週)																	總和				
		R26	R27	R28	R29	W7	R19	W12	R9	W4	R13	R12	R11	W5	R4	R5	R2	R1		R24	R8	R20	R25
油茶枝條	上層	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4
	中上層	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	0	2	3	18	
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	2	0	9	
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
油茶葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	中上層	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
	中下層	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
桑寄生枝條	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	上層	2	4	0	3	0	6	0	0	0	0	3	0	0	1	0	34	0	14	0	0	67	
	中上層	6	5	9	36	0	10	0	0	0	5	5	0	15	0	0	31	0	14	9	3	148	
	中下層	0	2	0	0	0	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	10	0	0	3	0	21	
桑寄生葉子	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	中上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	6	
	中下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
地面	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	上層	16	11	2	16	0	20	0	1	0	0	5	4	0	8	0	48	0	3	3	5	142	
種子總和		34	23	11	55	0	44	0	1	0	10	13	0	16	11	0	137	2	31	19	11	419	
桑寄生外果皮		109	102	13	38	0	58	0	1	0	10	23	0	40	21	0	236	0	32	17	63	763	
桑寄生落果		68	49	3	4	0	77	0	2	0	1	16	22	0	28	1	166	0	16	39	69	561	

### 附錄三：在油茶樣樹收集的蓮華池桑寄生排遺種子、外果皮、落果紀錄

數量與分布位置		2011年09月08日至09月15日(第六週)																				總和		
		R26	R27	R28	R29	W7	R19	W12	W9	W4	R13	R12	R11	W5	R4	R5	R2	R1	R24	R8	R20		R25	
油茶枝條	上層	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	5
	中上層	2	5	2	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	19	
	中下層	0	3	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	7
	下層	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
油茶葉子	上層	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
	中上層	2	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
	中下層	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
桑寄生枝條	上層	0	5	1	2	0	18	0	0	0	0	2	6	0	0	3	0	20	0	1	0	19	77	
	中上層	1	22	7	9	0	44	0	2	0	0	3	0	0	1	1	78	0	1	3	26	198		
	中下層	2	8	2	2	0	4	0	0	2	0	6	0	0	0	1	0	0	1	1	2	31		
	下層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
桑寄生葉子	上層	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
	中上層	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	11	
	中下層	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	13	
	下層	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
地面		10	2	3	7	0	11	0	0	0	1	0	0	0	1	0	10	0	6	2	7	60		
種子總和		20	52	17	20	0	98	0	2	0	2	4	20	0	6	2	130	0	13	6	54	446		
桑寄生外果皮		21	25	4	1	0	6	0	0	0	2	1	0	0	0	0	20	0	16	12	89	197		
桑寄生落果		30	30	1	4	0	68	0	0	0	2	12	0	0	6	0	34	1	18	46	136	388		