

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 Bio-Resources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

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

Early Survival Ratio of Mistletoe Seeds (*Taxillus tsaii*):  
Effects of Seed Disperser, Host Trees, and Branch Size



張修銘

Hsiu-Ming Chang

指導教授：丁宗蘇 博士

Advisor: Tzung-Su Ding, Ph.D.

中華民國 101 年 1 月

January 2012

## 中文摘要

桑寄生(mistletoe)植物是近年來研究寄生植物演化非常重要的一類植物。其特徵為半寄生(hemiparasite)，花粉及種子多半由鳥類散播，果實量多，分布於專一種或多種類的寄主植物，且常呈群集性分布。近年許多研究認為這些特徵和桑寄生、散播者、寄主植物三者之間長期的共同演化所造成。桑寄生的群集性分布主要受生長初期的二個階段所影響，即(1)鳥類消化種子後的散播分布，及(2)種子散播於不同寄主樹種不同部位的相容性差異。但目前這二個因素影響的程度或機制還未被徹底了解，而這個過程是否導因於長期的演化也仍處於理論階段，加上台灣的研究少有對桑寄生寄生機制的探討，故本研究著重於桑寄生初期生長的存活率變動，並探討其各生理階段存活率變動的主因為何。

研究物種為臺灣特有的蓮華池桑寄生(*Taxillus tsaii*)，研究地點為南投縣魚池鄉的林業試驗所蓮華池研究中心，此地的蓮華池桑寄生呈現高密度且群集性的分布。研究方法是採用接種三種類型種子：(1)未去皮種子、(2)去皮種子、(3)鳥類排遺種子，於三種試驗寄主物種：(1)牛樟(*Cinnamomum micranthum*)、(2)土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*)、(3)油茶(*Camellia oleifera*)，並將寄主枝條分成二種徑級：(1)5-23 mm、(2)26-50 mm。自 2007 年六月至 2008 年一月，記錄不同種子類型、寄主物種、枝條粗細對種子黏附率、發芽率、固著性、總有效率、及存活率的影響。

結果發現，黏附率顯著受到種子類型與寄主物種的影響，發芽率顯著受種子類型的影響( $p < 0.01$ )，固著性、總有效率、及存活率顯著受種子類型與寄主物種的影響( $p < 0.01$ )。果皮若未去除，種子黏附率會下降，且若寄主物種樹皮光滑，種子黏附率也會下降。未去皮的種子無法發芽，鳥類消化種子的發芽率低於人工去皮種子。所有試驗種子的發芽率，受寄主樹種的影響不顯著。但寄主樹種對固著器建立率有關鍵性的影響，主因是桑寄生與不同種寄主相容性有所差異，不相容物

種無法建立吸器。另外，鳥類的消化也會降低種子成功固著的機率。

因此蓮華池桑寄生的初期存活率確實主要由散播者和寄主物種所共同影響，但影響的機制並不相同。鳥類消化對桑寄生種子有生理上的傷害，但對種子發芽及散播還是必需的；散播者的微棲地選擇及寄主物種與桑寄生間的相容性差異，應是影響桑寄生分布的關鍵性因素。

關鍵詞：桑寄生、種子散播、動物體內散播、散播者、寄主相容性



## Abstract

Mistletoes have played an important role in studying the evolution of parasitical plants in recent years. Mistletoes are almost hemiparasite and parasitize in clusters on one or many species of hosts. Mistletoes produce abundant fruits and both of their pollination and seed dispersal are mostly relied on birds. Many recent studies suggest these traits of mistletoes are resulted from the long-term co-evolution among the mistletoe, dispersers, and hosts. The clumped distribution of mistletoes is affected by two phases during the early stage of life cycle. One phase is that the seeds are affected by birds' digestion and spreading range. The other phase is that the seeds have different host compatibility with different species or branches of hosts where they are dispersed. The mechanisms of these two parasitic phases are under-studied and the parasitic mechanisms of the mistletoes of Taiwan have been rarely reported. As a result, this research focuses on the early survival rates of seeds of *Taxillus tsaii*, an endemic species of Taiwan, and the effects of seed dispersers, host trees, and branch diameter.

This study was conducted in the Lianhuachih Research Center of Taiwan Forestry Research Institute (Yuchih Township, Nantou County, Taiwan), where has high density of *Taxillus tsaii*. I inoculated three types of seeds (coated seeds, uncoated seeds, and defecated seeds) on two classes of branch size (5-23 mm and 26-50 mm in diameter) of three host species, including *Cinnamomum micranthum*, *Cinnamomum osmophloeum*, and *Camellia oleifera*. I monitored the effects of different types of seeds, host species, and branch size on seeds adhesion, seeds germination, holdfast establishment, total active seed ratio, and seed survival ratio from June, 2007 to January, 2008.

Results revealed that seed germination was significantly affected by seed types. In addition, seed adhesion, holdfast establishment, total active seed ratio, and survival ratio were significantly affected by both seed types and host species. The adhered ratio greatly decreased in the coated seeds and on the branches with smooth bark. Host species did not have significant influence on germinated ratio. Defecated seeds had significantly lower germinated ratio than uncoated seeds, while coated seeds could not germinate at all. Host species was critical for holdfast established ratio, as the compatibility of *Taxillus tsaii* seeds differed with tree species. Haustoria of mistletoe could not establish on antagonistic species. The holdfast established ratio of digested seeds was significantly lower than uncoated seeds.

In sum, the survival ratio of *Taxillus tsaii* seeds on the early stage is influenced by dispersers and host species through different mechanisms. Although digestion of birds slightly damages the vitality of *Taxillus tsaii* seeds, it is still necessary for the germination and dispersal of seeds. The microhabitat selection of dispersers and different compatibility between host species and the seeds shall be critical factors for the distribution of *Taxillus tsaii*.

Keywords: mistletoe, seed dispersal, endozoochory, disperser, host compatibility



# 目錄

<b>前言</b> .....	<b>1</b>
<b>方法</b> .....	<b>6</b>
研究地點.....	6
研究樹種選擇.....	6
寄主樹木的編號與選取.....	7
種子收集.....	7
接種試驗.....	8
種子觀察.....	9
分析方法.....	10
<b>研究結果</b> .....	<b>13</b>
種子存活率分析.....	13
接種種子黏附率分析.....	14
接種種子發芽率分析.....	15
接種種子固著性分析.....	16
接種種子總和有效率分析.....	17
<b>討論</b> .....	<b>19</b>
桑寄生初期存活率改變.....	19
鳥類散播對桑寄生種子的影響.....	20
桑寄生種子與寄主的相容性.....	22
桑寄生與森林的經營管理.....	25
<b>參考文獻</b> .....	<b>27</b>
<b>附錄</b> .....	<b>32</b>

## 圖目錄

圖一、台灣林業試驗所蓮華池研究中心苗圃周圍地圖.....	32
圖二、種子接種配置簡圖.....	33
圖三、數據分析流程圖.....	34
圖四、發芽種子和未發芽種子其存活率與存活時間之曲線圖.....	35
圖五、建立固著與未建立固著的種子其存活率與存活時間之曲線圖..	36
圖六、去皮種子和排遺種子其存活率與存活時間之曲線圖.....	37
圖七、桑寄生種子接種於三種試驗寄主樹種其存活率與存活時間之曲線圖	38
圖八、桑寄生種子接種於粗細枝條其存活率與存活時間之曲線圖.....	39
圖九、比較種子於不同試驗寄主黏附率的差異.....	40
圖十、比較種子於不同試驗寄主發芽率的差異.....	41
圖十一、比較種子於不同試驗寄主固著性的差異.....	42
圖十二、比較種子於不同試驗寄主總和有效率的差異.....	43

## 表目錄

表一、將種子原始記錄標準化。.....	44
表二、各項變數對應種子存活率的模式.....	45
表三、黏附率模式的配適度檢定.....	45
表四、黏附率模式，檢測三項變數及交感影響.....	46
表五、黏附率模式，檢測四項變數及交感影響.....	47
表六、三種種子類型接種於各類枝條其黏附率比較.....	48
表七、粗細枝條對桑寄生各生長階段之影響.....	48
表八、發芽率模式的配適度檢定.....	49
表九、發芽率模式，檢測三項變數及交感影響.....	49
表十、發芽率模式，檢測四項變數及交感影響.....	50
表十一、三種種子類型接種於各類枝條其發芽率比較.....	51
表十二、固著性模式的配適度檢定.....	51
表十三、固著性模式，檢測三項變數及交感影響.....	52
表十四、固著性模式，檢測四項變數及交感影響.....	53
表十五、二種種子類型接種於各類枝條其固著性比較.....	54
表十六、總和有效率模式的配適度檢定.....	54
表十七、總和有效率模式，檢測三項變數及交感影響.....	55
表十八、總和有效率模式，檢測四項變數及交感影響.....	56
表十九、三種種子類型接種於各類枝條其總和有效率比較.....	57



## 前言

種子散播(seed dispersal)是影響植物族群消長及分布的關鍵因素之一(Muller-Landua et al., 2002)。研究植物種子散播的主要項目有二；其一是研究被散播種子其散播距離和散播數量的曲線(kernel)(Levin et al., 2003)；其二是研究不同的散播媒介對種子存活率的影響，其中也包括散播媒介散播種子於較好或較差的棲地(Reid, 1989; Muller-Landua et al., 2002; Restrepo et al., 2002)。散播植物種子的媒介有相當多種可能，如重力、風、水流、動物等等，其中由動物散播的部份特別令部分研究者好奇，因為許多果實為肉質(fleshy-fruited)的植物，其種子主要由動物所散播(Lord et al., 2002)。相較於其他種子散播模式，動物對種子的散播，是否會因長期的演化影響被散播種子的存活率？亦或容易散播種子於適合於生長的棲地？

許多研究動物對植物種子的散播發現，一種動物常常散播多種植物種子，而一種植物的種子也可能受多類型的動物散播(Larson, 1996; Corlett, 1998; Lord et al., 2002)。儘管在自然界中，動物因為受到種子不同的特性影響，而會對各種植物選擇性的散播種子，使較少被散播的植物在生存上產生壓力(Lord et al., 2002)，但仍未有充分的證據顯示受動物散播種子的植物，其種子或果實一些特殊的顏色、外觀、氣味、養分等特徵，是為了適應動物散播而演化來的(Lord et al., 2002)。一些學者對動物散播造成植物種子外觀的演化這一假設持保留的立場，原因包括動物在一地區的數量、組成常常短時間內就改變劇烈，以致於受其散播的植物還來不及演化(Herrera, 1998)。不過一些地區，因為散播種子的動物組成穩定，可能使植物種子特徵的演化受散播者影響，如紐西蘭的一些植物，種子演化成適合蜥蜴散播的外觀(Lord et al., 2002)。另外，像桑寄生(mistletoe)這類主要由鳥類替其散播的植物，也認為其散播模式、族群分布、種子特性和其散播者長期的共同演化有關(Restrepo et al., 2002)。

要研究植物種子受動物散播的影響並建立預測模式，這在實作上仍是十分困難的(Levin et al., 2003)。主要是因為植物種子被散播的媒介常不只一種，而就算都是動物散播也常同時被多類型的動物所散播，故不容易利用觀察等方式來建立植物種子散播的模式；不同分類群的植物，因散播者多大不相同就更難掌握其散播模式(Lord et al., 2002)。但在種子主要會受動物散播的數個植物分類群裡，桑寄生科(*Loranthaceae*)植物卻是在種子散播的研究上較容易進行的分類群，原因就在於桑寄生科植物多由特定數種鳥類為其固定散播媒介，所以在種子散播的研究上較容易掌握(Aukema and Martínez, 2002a)。另外，桑寄生多半僅寄生於木本植物的枝條上，且一季的結果數量和散播數量相當的多，對於掌控一般植物的細小種子於廣大棲地的困難性，桑寄生無疑是在種子散播上較容易觀察及研究的(Reid, 1989)。

桑寄生科植物在全世界約 950 種，主要位於熱帶地區和南半球，它與其他寄生植物最大的不同在於桑寄生科植物幾乎完全依賴動物內攜散播 (endozoochory)。Restrepo 等人(2002)整理美洲地區的桑寄生科植物，發現其下 17 屬共 278 種的桑寄生科植物，其種子散播方式全部是由散播者內攜散播來完成的，其散播者幾乎都為鳥類。這樣的結果可能與桑寄生和散播者長時間共同演化而產生，而演化的結果也顯示不同種桑寄生會依賴某幾種鳥類幫助其散播(Lin, 1994; Norton and Carpenter, 1998; Aukema and Martínez, 2002a)。

動物對植物種子的內攜散播，對種子的存活率可能有正面或負面的影響。造成這樣的影響是由於果實或種子進入動物消化道之後，因為果皮或果肉的去除，消化液對種子的影響，以及種子在消化過程中促使其打破休眠或者是受到破壞，最後影響了散播之後的存活率(Traveset and Verdú, 2002)。Traveset 和 Verdú(2002)整理 213 種由動物散播的植物種子，發現鳥類散播對種子的發芽率多半是有利的；肉質的種子(果實)受動物體內散播後有利於發芽。而在多項桑寄生科植物的研究中則顯示，桑寄生果實若未除去外果皮(exocarp)，其種子是無法發芽的(Lamont, 1983; Sargent, 1995; Ladley and Kelly, 1996)。

由世界各地的觀察研究發現，桑寄生於同一地區內生長，其族群多成群集分布(clump distribution) (Overton, 1996; Aukema and Martínez, 2002a)，桑寄生的寄生數量在不同種或同種不同類型的寄主上常有顯著的差異，這些差異常成為演化生物學研究的重點(Norton and Carpenter, 1998; Press and Phoenix, 2004)。

這些在不同寄主上所見到的寄生狀況差異，推論來自於四個生長階段。階段一：桑寄生種子主要由鳥類所散播，因鳥類的停棲和其他行為在不同寄主上頻率不同，所以桑寄生種子雨(seed rain)在不同寄主植物上有差異(Reid, 1989; Aukema and Martínez del Rio, 2002b)。階段二：桑寄生種子在不同寄主上，其種子苗建立的成功率有所不同(Reid et al., 1995)。階段三：成功寄生的桑寄生植株，其平均存活時間因不同寄主而異(Hoffmann et al., 1986)。階段四：桑寄生於不同寄主的授粉率及結果率不同(Ladley and Kelly, 1995; Robertson et al., 1999)。但由上述四階段比較，桑寄生於寄主上建立成熟個體後，其每年的死亡率多下降至 10% 以下(Ladley and Kelly, 1996)，而且後二階段容易受到颱風、林火、氣候劇變、人為干擾等隨機變因的影響。相較之下，階段一及階段二的成功率，隨個案差異大，所以近年研究多探討不同因子在階段一與階段二對桑寄生寄生分布的影響。

過去一些研究認為桑寄生果實若不去除外果皮，其種子是無法發芽的，而這個過程需要鳥類對種子的攝食與消化(Lamont, 1983; Sargent, 1995; Ladley and Kelly, 1996)。而鳥類散播種子於各寄主的分布狀況，會受寄主是否有適合散播鳥種停棲的位置(Medel et al., 2004)，或是寄主的高度可能影響散播鳥種宣誓領域的行為(Walsberg, 1977)，影響種子的分布。

除了種子散播外，桑寄生於寄主種間或種內的相容性(host compatibility)常存在著顯著差異(Press and Phoenix, 2004)，而且多發生在其初期生長的階段。枝條粗細影響桑寄生穿透樹皮的能力造成其寄主枝條有直徑上限(Norton and Ladley, 1998; Sargent, 1995)。Lichter 和 Berry(1991)於溫室研究，發現桑寄生種子於樹皮去除的寄主枝條容易發展固著器(holdfast)而容易成功寄生。對於一些研究桑寄生族群分布的學者認為，桑寄生種子對於週遭可能散播的地區應該分為(1)可寄生的

樹(host tree)、(2)不可寄生的樹(non-host tree)、(3)沒有樹的地方(inhospitable habitat)，然後再進一步去了解桑寄生族群分布的變動模式(Roxburgh and Nicolson, 2008)。

台灣南投縣魚池鄉蓮華池地區的油茶園，有高密度的蓮華池桑寄生(*Taxillus tsaii*)寄生於油茶樹(*Camellia oleifera*)上。蓮華池桑寄生為台灣特有種，為1996年所發表的新種(Chiu, 1996a)，目前發現的分布範圍集中於南投縣魚池鄉蓮華池地區和高雄縣啞口地區二處狹窄的區塊內，總分布範圍不超過100平方公里(呂勝由與邱文良，2003)。其開花時節為初春至夏，之後於數週內結果，果長約5-8 mm，果皮內含有黏液組織(viscid)及一顆種子(Chiu, 1996b)。蓮華池桑寄生屬於半寄生物種(hemiparasite)可行光合作用，其已知的寄主植物有油茶、香楠(*Machilus zuihoensis*)、梅樹(*Prunus mume*)、鐵銹葉灰木(*Symplocos cochinchinensis*)、黃牛奶樹(*Symplocos laurina*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*)等樹種(Chiu, 1996b)。另外蓮華池桑寄生也被發現可以重寄生(hyperparasitism)在其他種的桑寄生上，如柿寄生(*Viscum angulatum*)和大葉槿寄生(*Loranthus delavayi*)(Chiu, 2005)。

相較於蓮華池油茶園的桑寄生的高密度，油茶園周圍的其他闊葉樹受桑寄生寄生的密度較低，有些樹種則未發現有桑寄生。由觀察發現桑寄生於各油茶寄主上分布並不均勻，一株油茶可能被寄生從零到十數株桑寄生不等；而桑寄生於油茶或其他寄主的枝條選擇上也似有枝條直徑的上下限(Lin, 1994)。推測蓮華池桑寄生於油茶園的分布現況主因可能有三：(1)鳥類散播桑寄生種子於某幾株油茶的機率較高，(2)各株油茶間因枝條組成或日照強度等因素影響桑寄生的存活，(3)油茶園經修枝、除草、除蔓等育林作業影響桑寄生的分布。

為了瞭解蓮華池桑寄生的種子於寄主上的存活率與初期生長是否受鳥類散播或與寄主相容性的差異所影響，我針對幾項可能影響種子初期存活率的因素提出了下列四項假說，並設計試驗檢測。(1)桑寄生果實有無去除果皮會影響其內種子的黏附率、發芽率、固著性或存活率曲線。(2)桑寄生種子經過鳥類攝食會影響其黏附率、發芽率、固著性或存活率曲線。(3)不同種的寄主會影響桑寄生種子的黏

附率、發芽率、固著性或存活率曲線。(4)直徑粗細不同的枝條會影響桑寄生種子的黏附率、發芽率、固著性或存活率曲線。



## 方法

### 研究地點

研究地點位於台灣省南投縣魚池鄉台灣林業試驗所蓮華池研究中心 (N 23° 55'20"- N 23° 55'26", E 120° 53'06"- E 120° 53'13")(圖一)。研究地點海拔高 690 - 700 m，年均溫 21°C，年降雨量約 2200 mm。研究地點附近具有完整之低海拔原生闊葉林，林木種類組成豐富。而且由於林業試驗需要，研究地點周邊栽植許多本土原生及外來之林木及森林。

### 研究樹種選擇

為了減少蓮華池桑寄生種內不同基因型產生的變異影響結果，只選取位於蓮華池油茶園內的蓮華池桑寄生。油茶園內據報導有數種桑寄生(Lin, 1994)，但根據觀察其中蓮華池桑寄生佔絕大多數，且七月、八月間蓮華池桑寄生大量結果，故所用做接種材料的果實、鳥類排遺幾乎都為蓮華池桑寄生。

被蓮華池桑寄生寄生的試驗寄主有三種：(1)油茶、(2)土肉桂、(3)牛樟 (*Cinnamomum micranthum*)。考量研究的方便性以及測試寄主在分類上的遠近不同是否會影響其與桑寄生間的相容性，故選擇此三種樹種，其中土肉桂與牛樟同屬不同種，油茶則與其他兩樹種同綱不同目，分類差異明顯。

油茶、土肉桂、及牛樟此三樹種分別被人工栽植於蓮華池苗圃周圍一公里的範圍內，離道路不遠。此三樹種各別以純林型式栽植於一定範圍，且受到人為管理。此三樹種樹齡接近、高度差異不會太大，約 2-8 公尺適合作業，又含有直徑差異不大且較接近水平的枝條，故優先選擇此三樹種。

油茶園的平均樹齡約 20 年，最初的種植目的應是為了研究油茶籽的含油量，

故栽種基因型差異大的油茶個體於同一區域內，所以油茶樹齡接近但基因變異可能差異很大。土肉桂的平均樹齡約 20 到 35 年不等，最初的栽植目的應是為了收集全台不同基因的優勢木作為母樹林，故也應有較大的基因變異，本試驗我選取年齡差距較小，樹齡約 25 年的土肉桂做試驗木。牛樟的平均樹齡在 25 年左右，最初的栽植目的應是保育在台灣日漸稀少的牛樟，基因差異不明但樹齡接近。儘管油茶及土肉桂的種內基因差異大，但因研究對象為種這個分類階層，故此二研究物種具代表性，且不影響實驗結果。三種樹種的撫育狀況類似，每年約除草二次，除草時間不固定，但近幾年並未修枝或疏伐。

### 寄主樹木的編號與選取

於油茶林、土肉桂林、牛樟林各挑選 15 株樣木為接種桑寄生種子之用，每株樹編號。挑選的規則如下：油茶高度界於 2.5-5 m，胸徑 10-50 cm；土肉桂高度 5-8 m，胸徑 10-50 cm；牛樟高度 3-7 m，胸徑 10-50 cm。被選的樣木皆為健康的個體，而且其至少含有三枝直徑 5-25 mm 長度大於 50 cm 的枝條；及至少三枝直徑 30-50 mm 長度大於 50 cm 的枝條。這些枝條生長角度接近水平，且接受到的光量無明顯差異。

### 種子收集

收集蓮華池桑寄生種子的時間從 2007 年六月到 2007 年十一月。桑寄生種子的收集方式分為自桑寄生植株摘取成熟果實，及撿取含桑寄生種子的鳥類排遺二類。

自桑寄生植株摘取的果實皆為成熟果實，顏色呈現黃綠色、黃色至橘色，果實因成熟之緣故極容易摘除。由於成熟果實果皮易破裂，摘取時需小心使力並保留果梗，捨棄覆有黴菌或變形的果實。果實摘取後立即移至含濕棉巾之塑膠袋內

密封。濕棉巾僅含水及純棉而不含其他物質。收集果實時一併記錄所採取果實之寄主油茶植株編號及所收集的果實數量。所收集之桑寄生果實均勻混合用於接種之用，並於收集後於二天內接種完畢。

撿取含桑寄生種子的鳥類排遺，是在研究區域的油茶園內進行。無論排遺黏附於桑寄生、油茶樹、或草本植物上(包括枝條、葉片、或樹幹)，只要有包含桑寄生種子皆收集，但黏附於土壤的鳥類排遺則不收集，捨棄種子外黏液層已乾燥的種子排遺。收集排遺時，將手掌覆蓋濕棉巾，收集包括桑寄生種子和桑寄生果實黏液與鳥類消化液混合的黏液，但捨棄黏液內的枝條或塵塊。將收集的排遺連同溼棉巾移至塑膠封口袋備用。收集的排遺內種子於二天內接種完畢，如種子有乾燥情況，則灑少量水於塑膠袋內。

無論自植株果實或是鳥類排遺所收集的種子，都儘量在採集後立即用於接種試驗。於油茶園收集種子時收集路線不固定，每次選擇由不同株油茶不同方向開始，每次收集的範圍皆超過 50 株以上的油茶。

### 接種試驗

利用先前選取的三種寄主樹種共 45 株樣木及收集到的桑寄生種子來進行接種試驗。接種試驗於三個月內接種完畢(2007 年六月 19 日至九月 16 日)。

每株樣木使用 40 顆或 80 顆收集到的果實及 20 顆或 40 顆鳥類排遺所含的種子。其配置方式如下列三項(圖二)。

(一) 每株樣木接種 20 或 40 顆不去除果皮的桑寄生果實

(1) 一或二枝直徑 5-23 mm、長度大於 50cm 的枝條各 10 顆種子。

(2) 一或二枝直徑 26-50 mm、長度大於 50 cm 的枝條各 10 顆種子。

接種方式為將果實由塑膠袋取出，拔掉果柄，小心的用手指擠果實擠出一滴黏液，之後黏附於目標枝條的結間。所有果實以線性排列，間隔為 2 cm(圖二)。

(二) 每株樣木接種 20 或 40 顆去除果皮的桑寄生果實。



(1) 一或二枝直徑 5-23 mm、長度大於 50 cm 的枝條各 10 顆種子。

(2) 一或二枝直徑 26-50 mm、長度大於 50 cm 的枝條各 10 顆種子。

接種的方式為將果實由塑膠袋取出，拔掉果柄，小心的用手指擠果實將種子擠出，用拇指將種子置於枝條，將其上的黏液組織塗抹於目標位置，使種子順利黏附於枝條上(Sargent, 1995)。所有果實以線性排列，間隔為 2 cm。

(三) 每株樣木接種 20 或 40 顆鳥類排遺所含的種子

(1) 一或二枝直徑 5-23 mm、長度大於 50 cm 的枝條各 10 顆種子

(2) 一或二枝直徑 26-50 mm、長度大於 50 cm 的枝條各 10 顆種子

接種的方式為將每粒種子含黏液由袋內取出，然後將其上的黏液組織塗抹於目標位置，使種子順利黏附於枝條上(Sargent, 1995)。所有果實以線性排列，間隔為 2 cm。

所有接種的枝條量測枝徑大小值及枝長，兩端掛牌標示。三種不同接種類型可能共用樣木上的同一枝條，但分段明顯。每株樣木接種同一種接種類型需於同一天內完成。

### 種子觀察

所有的種子接種後每個月觀察二次，從 2007 年六月至 2008 年一月。每次觀察記錄日期及天氣，並記錄項目每顆種子是否具有下列狀況：(1)黏附或掉落，(2)是否死亡，(3)是否發芽，(4)是否穿透形成固著。以代號 a(黏附)、m(掉落)、d(死亡)、g(發芽)、h(固著性)表示。種子掉落或死亡後該種子不再記錄。種子有破損、乾扁視為死亡；又或者種子伸出子葉後，子葉由綠轉為褐色，胚軸萎縮，可判定種子失去活力亦紀錄為死亡(Sargent, 1994)。種子表面可觀察到子葉伸出或目視到種子伸出胚根視為發芽。種子黏附處看見吸器(白色)、寄主枝條膨大或種子一半以上陷入寄主枝條表皮之下且可判定仍具有活力視為具有固著性。種子若有移動，於觀察時註明移動後的位置。如果種子因長出固著器使寄主枝條有膨大現象，

測量膨大處的直徑並記錄。

## 分析方法

將所有收集到的資料轉換成每顆種子一筆記錄，每筆記錄包含(1)從接種起算的存活時間，(2)最後一次記錄是遺失、死亡或仍存活，(3)有無發芽，(4)有無固著性。再將種子記錄標準化(表一)，考量黏附率與接種樹種的關係，以初期黏附率與介質關係較大，後期的黏附率則可能因種子死亡之後立即掉落使觀察只記錄到掉落而未記錄死亡而使黏附率估計偏低(Sargent, 1995)，故以 60 日為限，種子黏附超過 60 日即視為黏附。唯有 25 顆種子雖有記錄到發芽但於 60 日內即掉落，為了維持種子需經歷黏附再發芽的生長階段性，以及考慮可於試驗中觀察到發芽的種子必已與介質有黏附效果，掉落可能是不可預知的外力造成，所以此類種子亦記錄為有黏附。在所有記錄 2041 顆黏附種子與 1186 顆發芽種子中，25 顆發芽後不久即掉落的種子僅佔極小部分，將之移除或歸於未黏附亦不影響黏附率或發芽率的分析結果。

統計分析軟體使用 SAS9.1 版，分析的流程如圖三，分析方法分為以下二種：  
(1)存活率分析，(2)黏附率、發芽率、固著性、總和有效率分析。

(1) 將種子資料分別區分成 3 個變因：不同的種子類型、不同被接種的試驗寄主、試驗寄主枝條為粗枝或細枝。利用每顆種子的存活時間和種子最後遺失、死亡或仍存活的紀錄建立模式。由於試驗中未去皮種子在觀察上不易看出破損，所以在最後存活時間上誤差較大，所以未去皮種子不做存活率曲線分析，只考慮去皮種子、鳥類排遺種子。其中資料類型含有，最後觀察仍存活的種子為截尾資料(truncated data)，以及兩次觀察間掉落的種子為遺失資料(表一)，皆為設限資料(censor data)，但此二類資料仍保有部份存活時間資訊，故使用 SAS 的 PHREG 程序建立模式(Cox proportional hazard model)，了解各變數對存活率的影響有無顯著。

PHREG 模式可用數學式表示為：

$$h(t, X) = h_0(t) * \exp(\beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \dots + \beta_p X_p)$$

$h(t, X)$  為在時間  $t$  時與  $x$  變量有關的風險函數(hazard function)。

$\beta$  為迴歸係數。

$h_0(t)$  為基準(baseline)風險函數，是與時間有關的任意函數，函數形式無任何限定。

使用 SAS 的 LIFETEST 程序，此程序用 PL 法(product-limit estimate)估算各觀察時間點存活率，及繪出存活率時間曲線圖。將對存活率有顯著影響的 5 個變因(有無發芽、有無建立固著器、不同的種子類型、不同被接種的試驗寄主、試驗寄主枝條為粗枝或細枝)分別分析。將分析的結果繪圖，並利用 Wilcoxon test 比較不同類群其存活率有無顯著差異，因為當不同族群在早期存活率差異較大時此檢定法有較高的檢定力(沈葆聖, 2005)。

(2) 將所有種子依 3 種種子類型、3 種寄主物種、2 種寄主枝條粗細，分成 18 組。依據巢狀設計(nested design)，先將種子類型、寄主物種及枝條粗細對應種子黏附率、發芽率、固著性、及總和有效率，依序以邏輯函數(logit)連結(圖三)，利用 SAS 統計軟體內的 GENMOD 程序建立廣義線性模式(Generalized Linear Model)的飽和模式(full model)。黏附率分析的樣本為所有有效記錄的試驗種子；發芽率分析的樣本為試驗種子扣掉未黏附種子；固著性分析的樣本為試驗種子扣掉未黏附種子再扣掉未發芽種子，但其中未去皮種子總發芽數量極低(13 顆)，故於固著性分析樣本亦扣除此類型的種子；總和有效率分析的樣本仍為所有試驗種子(圖三)。

當觀察數據為 0 或 1 資料時(bernoulli trial)，廣義線性模式的建立可用數學式表示為：

$$g(\pi_i) = \log\left(\frac{\pi_i}{1-\pi_i}\right) = \sum_{j=1}^p \beta_j x_{ij}$$

$\pi_i$  是第  $i$  組事件發生的機率。

$\beta_j$  是，在第  $i$  組，在其他變數不變時第  $j$  個變數變動 1 單位時 log odds ratio 的量。

每建立一組模式必須先檢定其配適度(goodness of fit)的好壞。進行三種檢定，其中 Deviance 和 Pearson Chi-Square 與自由度(degree of freedom)的比值必須小於 2 此模式才算有好的配適度；Log Likelihood 的值乘以-2 之後即為-2Log Likelihood， $2P+(-2\text{Log Likelihood})=\text{AIC}$ (Akaike's information criterion)， $P$  為  $X$  項數，AIC 越小配適度越好。

從已建立的模式下，分別檢測下列三項變因(不同的種子類型、不同被接種的試驗寄主、試驗寄主枝條為粗枝或細枝)及交感項對種子黏附率、發芽率、固著性、及總和有效率的影響在第一型及第三型離差平方和(Type 1 SS，Type 3 SS)檢定中有無達到顯著( $\alpha=0.05$ )。另外，考慮不同枝條對實驗結果有無影響，將每根枝條編號(從 1 號至 277 號，為離散的，視為 277 個類別)成為第四項變因建立新的模式，檢定枝條編號本身的影響及加入不同枝條編號這項變因後使否影響其他三項變因的顯著與否。

統計檢測使用 SAS 統計軟體內的 GENMOD(Generalized Linear Model)程序，利用 Chi-Square 比較對數勝算率(log odds ratio)兩兩比較有無顯著差異( $\alpha=0.05$ )。比較項目如下：第一，比較 3 種種子類型在 6 種接種介質下的影響，再將 6 種介質合併比較 3 種種子類型的影響。第二，將 3 類種子類型與枝條粗細合併，比較各種子類型於 3 種不同寄主物種的影響，再將 3 類種子類型合併，比較寄主物種的影響。第三，將各類種子類型與寄主物種全部合併到兩類粗細枝條下，比較二類枝條粗細的影響。當模型中某項的抽樣機率值為零時會無法直接檢定，故強制加 1 以利後續檢定。

## 研究結果

於 2007 年六月至 2008 年一月內總共收集到 2770 筆有效的種子資料，其中包括 790 顆未去皮種子，900 顆去皮種子，1080 顆鳥類排遺的種子。部份接種種子因受八月帕布颱風沖刷於第一次觀察即掉落，及二根枝條受十月柯羅莎颱風影響斷裂，這些種子不計入後續分析。記錄到最高存活時間為 200 天，最後發芽日期為 47 天。

### 種子存活率分析

在 SAS 統計軟體 PHREG 模式中分析的樣本數為 1980 顆種子，所帶入的 3 項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)中種子類型與枝條粗細對種子存活率有顯著的影響( $p < 0.05$ )，其中種子類型對種子存活率影響最大(表二)。

進一步做 LIFETEST 分析，將 5 項變數分開做 5 次測試，依 PL 法估計的各時間點存活率做圖。利用 Willcoxon test 測試有發芽種子與未發芽種子的存活率，結果有顯著差異( $p < 0.001$ )，發芽種子的 176 天存活率為 21.86%，標準差為 1.23%；未發芽種子於 106 天內全數死亡或遺失(圖四)。測試有固著的種子與未固著的種子的存活率，結果有顯著差異( $p < 0.001$ )，有固著的種子 176 天存活率為 84.38%，標準差為 2.19%；未固著種子於 137 天內全數死亡或遺失(圖五)。測試去皮種子與排遺種子的存活率，結果有顯著差異( $p < 0.001$ )(圖六)，去皮種子的 176 天存活率為 26.96%，標準差為 1.64%；排遺種子的 176 天存活率為 6.2%，標準差為 0.85%。

測試接種於三種試驗寄主樹種的桑寄生種子的存活率，結果有顯著差異( $p < 0.001$ )，即接種於三種寄主樹種的桑寄生種子其存活率不全相等，其中接種於牛樟的 530 顆種子於 137 天內全數死亡或遺失；接種於土肉桂的 740 顆種子，176 天存活率為 25.38%，標準差為 1.72%；接種於油茶的 710 顆種子，165 天存活率

為 16.12%，標準差為 1.57%(圖七)。

測試接種於粗枝條與細枝條的桑寄生種子其存活率，結果有顯著差異 ( $p=0.002$ )，接種於粗枝條的 990 顆種子，176 天存活率為 15.21%，標準差 1.3%；接種於細枝條的 990 顆種子，176 天存活率為 16.31%，標準差 1.29%(圖八)。

### 接種種子黏附率分析

建立 GENMOD 模式的總樣本數為 2770 顆種子，放入模式的 3 項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及各變數間의 交互項，先做黏附率模式的配適度檢定 (goodness of fit) (表三)，再看各項對應黏附率有無顯著的影響( $p<0.05$ )，結果飽和模式中的每一項皆對黏附率有顯著的影響( $p<0.05$ )，其中不同的種子類型對黏附率影響最大(表四)。加入枝條編號分析 4 項變數，結果 3 項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)依然顯著，而枝條編號對黏附率無顯著影響( $p=0.097$ )(表五)。

接下來比較 3 種種子類型在 6 種接種介質(substrate)的平均黏附率，利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 有無顯著差異( $\alpha=0.05$ )。去皮種子和排遺種子接種於 6 種接種介質，其黏附率(去皮種子平均 84.3%，排遺種子平均 84.1%)皆高於未去皮種子接種於 6 種接種介質(平均 47.1%)( $p<0.05$ )。去皮種子與排遺種子之黏附率比較，接種於牛樟的去皮種子的黏附率(牛樟粗枝 85.5%，牛樟細枝 91.8%)顯著較排遺種子高(牛樟粗枝 71.3%，牛樟細枝 82.5%) ( $p<0.001$ ) (表六)，但於油茶粗枝時排遺種子的黏附率(81.8%)卻顯著高於去皮種子(67.4%) ( $p=0.002$ )。將 6 種介質合併的話，去皮種子與排遺種子的黏附率是沒有顯著差異的( $p=0.23$ ) (表六)。

將粗細枝條合併，測試桑寄生種子接種於 3 種不同寄主樹種，平均黏附率有無差異。當種子類型為未去皮種子時，種子接種於牛樟(57.1%)和土肉桂(50.8%)的黏附率顯著高於油茶(38.8%)( $p<0.01$ )，接種於牛樟(57.1%)和土肉桂(50.8%)二樹種間黏附率無顯著差異( $p=0.17$ )。當種子類型為去皮種子時，接種於牛樟和土肉桂的黏附率(牛樟 89.5%，土肉桂 90%)顯著高於油茶(76.7%)( $p<0.001$ )，牛樟(89.5%)

和土肉桂(90%)二樹種間黏附率無顯著差異( $p=0.86$ )。當種子類型為排遺種子時，接種於土肉桂(87.6%)和油茶(84%)的黏附率顯著高於牛樟(75.8%)( $p<0.01$ )，土肉桂(87.6%)和油茶(84%)間的黏附率無顯著差異( $p=0.15$ ) (圖九)。合併 3 種種子類型，牛樟(74.5%)和土肉桂(79.1%)的黏附率顯著高於油茶(67.1%)( $p<0.01$ )，牛樟(74.5%)和土肉桂(79.1%)間的黏附率無顯著差異( $p=0.17$ )。

將各種子類型與各寄主物種全部合併於粗枝條或細枝條內，測試平均黏附率有無差異。接種在細枝條(77.7%)上的種子黏附率顯著高於接種在粗枝條上的(69.4%)( $p<0.001$ ) (表七)。

### 接種種子發芽率分析

放入 GENMOD 的總樣本數為 2041 顆黏附種子，先做配適度檢定(表八)。3 項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及交感項的飽和模式對應種子發芽率，僅種子類型及種子類型與寄主物種交互作用的第一型及第三型離差平方和(Type 1 SS, Type 3 SS)檢定對發芽率皆有顯著影響( $p<0.05$ )，而種子類型為模式中對發芽率影響最大的變數(表九)。加入枝條編號分析 4 項變數，結果種子類型仍為模式中對發芽率影響最大的變數，但枝條粗細也達顯著( $p=0.045$ )，枝條編號此變數並無顯著影響( $p=1$ )(表十)。

比較 3 種種子類型在 6 種接種介質的平均發芽率，利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 有無顯著差異( $\alpha=0.05$ )。去皮種子和排遺種子接種於 6 種接種介質(去皮種子平均發芽率 77.9%，排遺種子平均發芽率 66.5%)，其發芽率皆顯著高於未去皮種子接種於 6 種接種介質的發芽率(平均 3.5%)( $p<0.001$ )。去皮種子與排遺種子之間的發芽率於 6 種接種介質分別比較，結果去皮種子於土肉桂枝條(粗枝 80.4%，細枝 87.6%)和油茶細枝發芽率(78.4%)顯著高於排遺種子(土肉桂粗枝 62%，土肉桂細枝 66.7%；油茶細枝 63.9%)( $p<0.01$ ) (表十)。將 6 種接種介質合併，去皮種子發芽率(77.9%)顯著高於排遺種子發芽率(66.5%)( $p<0.001$ ) (表十一)。所有

試驗的未去皮種子其發芽率(3.5%)很低，接近於零。

將粗細枝條合併，測試桑寄生種子接種於 3 種不同寄主樹種，平均發芽率有無差異。得到結果未去皮種子，於不同寄主發芽率(牛樟 2.5%，土肉桂 5.5%，油茶 4%)無顯著差異( $p>0.05$ )；種子為去皮種子時，種子於土肉桂發芽率(84%)顯著高於牛樟(73.8%)( $p=0.006$ )和油茶(74.3%)( $p=0.004$ )；種子為排遺種子時，種子於牛樟發芽率(71.1%)顯著高於油茶(62.6%)( $p=0.04$ )。合併 3 種種子類型，則種子接種於三種寄主任一，發芽率皆無顯著差異( $p>0.05$ )(圖十)。

將各種子類型與各寄主物種全部合併於粗枝條或細枝條內，測試平均發芽率。結果枝條粗細對種子發芽率無顯著差異( $p=0.93$ ) (表七)。

### 接種種子固著性分析

放入 GENMOD 的總樣本數為 1186 顆已發芽的種子，先做配適度檢定(表十二)。模式採 3 項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及交感項對應種子固著性。種子類型、寄主物種及寄主物種與枝條粗細的交感對應固著性，無論第一型或第三型離差平方和(Type 1 SS, Type 3 SS)檢定皆有顯著的影響( $p<0.01$ )，枝條粗細則影響不顯著(Type 1 SS  $p=0.33$ , Type 3 SS  $p=0.81$ )。種子類型與寄主物種皆為模式中對固著性改變的最主要影響變數(表十三)。加入枝條編號分析 4 項變數，結果種子類型、寄主物種對應固著性有顯著的影響( $p<0.001$ )，枝條編號沒有顯著影響( $p=1$ )(表十四)。

比較 2 種種子類型在 6 種接種介質的平均固著性，利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 有無顯著差異( $\alpha=0.05$ )。去皮種子接種於土肉桂和油茶時(土肉桂細枝 52.8%，粗枝 70.4%；油茶細枝 44%，粗枝 33.7%)，其固著性高於排遺種子(土肉桂細枝 17.2%，粗枝 22.7%；油茶細枝 15.2%，粗枝 9.4%)( $p<0.01$ ) (表十五)。將 6 種介質合併，去皮種子固著性(38.7%)高於排遺種子固著性(11.9%)( $p<0.001$ )(表十五)。



將粗細枝條合併，測試桑寄生種子接種於 3 種不同寄主樹種，平均固著性有無差異。種子類型為去皮種子時，三種寄主物種對固著性有顯著差異(土肉桂為 61.1% ，油茶 39.5% ，牛樟 0%) ( $p < 0.001$ )；種子類型為排遺種子時，三種寄主物種固著性也有顯著差異(土肉桂為 19.9% ，油茶 12.5% ，牛樟 0%) ( $p < 0.05$ )。二種種子類型合併，只比較不同寄主，結果有顯著差異(土肉桂為 40.5% ，油茶 26.7% ，牛樟 0%) ( $p < 0.001$ )。只要寄主是牛樟，各類處理之固著性皆為 0 (圖十一)。

將各種子類型與各寄主物種全部合併於粗枝條或細枝條內，測試平均固著器性。結果枝條粗細對種子固著性無顯著差異( $p = 0.81$ )(表七)。

### 接種種子總和有效率分析

將所有試驗種子皆涵蓋進去，只比較種子有固著性的比率，也等於各項黏附率、發芽率、固著性相乘。其中未去皮種子因為總發芽數量僅 13 顆，且未有觀察到有固著性，故總和有效率為 0。進入 GENMOD 分析的總樣本數為 2770 顆試驗種子，3 項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細) 及交感項對應總和有效率，先做配適度檢定(表十六)。模式中種子類型、寄主物種及種子類型與寄主物種的交感，無論做第一型或第三型離差平方和(Type 1 SS, Type 3 SS)檢定對總和有效率皆有顯著的影響( $p < 0.01$ )，枝條粗細的影響不顯著(Type 1 SS  $p = 0.48$ , Type 3 SS  $p = 0.91$ )。種子類型與寄主物種皆為模式中對總和有效率改變的最主要影響變數(表十七)。加入枝條編號分析 4 項變數，種子類型、寄主物種對應總和有效率皆有顯著影響( $p < 0.001$ )，而枝條編號對總和有效率沒有顯著影響( $p = 1$ )(表十八)。

比較 3 種種子類型在 6 種接種介質的總和有效率，利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 有無顯著差異( $\alpha = 0.05$ )。去皮種子接種於土肉桂和油茶時(土肉桂細枝 41.9% ，粗枝 50.6% ；油茶細枝 30% ，油茶粗枝 15.8%)，其有效率高於未去皮種子(土肉桂細枝 0% ，粗枝 0% ；油茶細枝 0% ，油茶粗枝 0%)及排遺種子(土肉桂細枝 10% ，粗枝 12.9% ；油茶細枝 8.3% ，油茶粗枝 4.7%) ( $p < 0.001$ )。而排遺種子

的有效率於土肉桂(細枝 10%，粗枝 12.9%)和油茶細枝(8.3%)顯著高於未去皮種子(土肉桂細枝 0%，粗枝 0%；油茶細枝 0%)( $p < 0.01$ )，但於油茶粗枝無顯著差異(排遺種子 4.7%，未去皮種子 0%)( $p = 0.08$ )。6 種介質合併，去皮種子(25.4%)高於排遺種子(6.6%)高於未去皮種子(0%)( $p < 0.01$ )。其中只要種子類型為未去皮種子或寄主是牛樟，其有效率為 0(表十九)。

將粗細枝條合併，測試桑寄生種子接種於 3 種不同寄主樹種，總和有效率有無差異。種子類型為未去皮種子時，總和有效率為零，不同寄主間無顯著差異( $p = 1$ )。種子類型為去皮種子時，三種寄主物種對總和有效率有顯著差異(土肉桂 46.3%，油茶 22.5%，牛樟 0%)( $p < 0.001$ )；種子類型為排遺種子時，三種寄主物種總和有效率也有顯著差異(土肉桂 11.4%，油茶 6.6%，牛樟 0%)( $p < 0.05$ )。三種種子類型合併，只比較不同寄主，結果牛樟(0%)有效率比土肉桂(20%)和油茶(10.3%)顯著較低( $p < 0.001$ )，但土肉桂(20%)和油茶(10.3%)沒有顯著差異( $p = 0.09$ )。只要寄主是牛樟，各類處理之總和有效率皆為 0(圖十二)。

將各種子類型與各寄主物種全部合併於粗枝條或細枝條內，測試平均總和有效率。結果枝條粗細對總和有效率無顯著差異( $p = 0.91$ )(表七)。

## 討論

### 桑寄生初期存活率改變

研究就存活率的改變上，蓮華池桑寄生在接種後的前 100 天，存活率下降非常快，而在經過 150 天之後下降趨緩，存活率趨於穩定。這和過去許多桑寄生初期存活率的研究相類似，即桑寄生種子寄生初期的存活率改變劇烈(Lichter and Berry, 1991; de Buen and Ornelas, 2002)。其中鳥類消化對桑寄生種子存活的影响，約在 50 天後產生存活率明顯降低的狀況，且在 50 天後存活率明顯的要比人工去皮的種子來的低，另外雖然沒有做未去果皮的存活率分析，但已知其在寄生成功率上最終都是無效的。結果歸納出，雖然蓮華池桑寄生種子接種後的存活需要鳥類先去除其果皮，但是鳥類消化對桑寄生種子的生理活力仍有某種程度的負面影響，並在種子接種於寄主的 2 個月內即顯著產生影響。

對蓮華池桑寄生的種子來說，一些不適合生長的寄主如牛樟，在經過接種 100 天後，存活率即趨近於零。雖然本研究的存活率為估計值，但以試驗接種的三種寄主來說，桑寄生種子的存活是需要恰當的寄主才有存活機會。對於可以存活數年以上的桑寄生成年個體，前 100 天只是其生命週期的最初期，所以本研究符合初期存活狀況的好壞為主要決定桑寄生與寄主相容與否的假說(de Buen and Ornelas, 2002)。

而蓮華池桑寄生存活率的變動轉換到寄生機制上。在建立固著器的階段，根據試驗觀察約在種子接種後 60 至 90 天，而這段時間也正好是接種於三種寄主的桑寄生存活率開始逐漸產生差異的時候。可見得固著器的建立與否，和桑寄生於不同寄主間的存活與否有很大的相關性，即與不同寄主間的相容性差異推測主要為固著器能否成功建立(de Buen and Ornelas, 2002)。

## 鳥類散播對桑寄生種子的影響

仔細分析蓮華池桑寄生種子發芽率在此試驗中受到果皮去除及鳥類消化的影響程度。未去除果皮的種子黏附率顯著較低無論接種在三種樹的粗枝或細枝上都幾乎無法發芽；僅少數未去除果皮但種子發芽，是因在接種操作時，必須擠出少量黏液以供黏著於枝條上，因此有少許破壞掉果皮的完整，使種子的子葉有機會從裂縫穿出，但這種情況在天然情況下發生機率極低。而且天然掉落的果實黏附於寄主植物枝條的機率也低，儘管在人為操作下，本試驗未去除果皮的種子黏附率也顯著較低，說明果皮的確妨礙了桑寄生種子的黏附與發芽。

由以上結果，符合之前的假說即桑寄生果實若未除去外果皮，其種子是無法發芽的(Lamont, 1983; Sargent, 1995; Ladley and Kelly, 1996)，且果皮還妨礙了其寄生所必須的黏附過程。在自然的狀態下，我們要考慮的是什麼原因可能讓桑寄生果實的果皮被去除或受到破壞，世界上絕大多數桑寄生科植物皆依靠鳥類散播(Restrepo et al., 2002)。過去的研究認為蓮華池桑寄生的果實主要由二種啄花鳥(flowerpecker)，綠啄花鳥(*Dicaeum concolor*)及紅胸啄花鳥(*Dicaeum ignipectus*)，所攝食和散播，果實在經過啄花鳥攝食後果皮完全的遭去除(Lin, 1994)，這點完全符合我在試驗收集鳥類排遺時的觀察。過去對桑寄生外果皮去除的研究，認為鳥類可能有兩種行為可移除外果皮，其一是吞下後經過沙囊(gizzard)又由口吐出(regurgitation)，於此過程中去除外果皮，而在這個過程中種子又可能黏附於鳥類的嘴、羽毛、腳，而在鳥類停棲於枝條時黏附於枝條上完成散播(Mathiasen et al., 2008)；其二是直接經過消化系統後排出，在消化過程中分離種子與外果皮(Reid, 1989)。本試驗無法完全區分所收集的到鳥類散播的種子是由口吐出還是經過消化系統後排出，但因為收集的過程中主要是收集一堆3顆以上的種子，而鳥類吐出種子由觀察應該是一次一顆種子，較不可能一堆3顆以上黏附在樹葉或枝條上。Lin(1994)於油茶園觀察二種啄花鳥攝食及散播桑寄生種子時，並未記錄到有吐出種子的狀況，而都是以排遺的型態散播種子，蓮華池桑寄生的種子在排出鳥類體

外後常常連接成一長串，這一長串增加了黏附於適當枝條的機會，而一長串中的一顆黏附於寄主枝條後，其他的種子仍有可能藉由風力在繞到寄主枝條完成黏附。

另外，本試驗進行時同時觀察到綠啄花鳥及紅胸啄花鳥對蓮華池桑寄生的攝食行為，而在收集排遺種子時並無法區分種子為其中哪一種鳥類所散播。Reid (1989)研究一種吸蜜鳥 (*Acanthagenys ryfogularis*)及啄花鳥(*Dicaeum hirundinaceum*)散播一種桑寄生(*Amyema quandang*)，利用觀察的方式區分二種鳥類，並比較其散播效率。結果兩種鳥類雖然散播桑寄生種子的數量和散播位置有所不同，但發芽率卻是沒有顯著差異的。

至於其他破壞果皮的可能方式，其他鳥種或許有可能攝食桑寄生果實，但在試驗期間並沒有觀察到。螞蟻的搬動或鳥類的踩踏以及果實自然成熟掉落確實可能移動果實至油茶枝條上，但要因此破壞果皮使種子發芽應該相當困難。於此試驗期間中，沒有發現任何未去除果皮的種子在接種之後，其果皮被外力破壞或去除。

人為去除果皮的種子其總和發芽率顯著高於鳥類排遺，而且去皮種子的存活率、去皮種子的固著器建成率和總和有效建立率幾乎都顯著高於鳥類排遺。這違背一些研究的結論，也就是認為鳥類體內散播種子除了去除果皮外，也可能提供化學物質打破休眠、促進發芽(Reid, 1989; Murray et al., 1994)。反而是另外一些研究覺得動物散播種子也可能在消化過程傷害到種子可以解釋最後的結果(Lamont, 1983; Gill and Beardall, 2001)。也就是認為鳥類在攝食桑寄生時得到所需能量，而桑寄生也獲得被散播至較遠地方、去除果皮以利黏附及發芽的好處，但是桑寄生也要負擔種子可能因消化損傷的風險，這種類型的植物通常演化成大量結果來增加好處與降低風險(Myers et al., 2004)。桑寄生一根枝條上所能結的果實數量常是相當驚人的，蓮華池桑寄生一枝 50 cm 枝條一季結果超過 80 顆是常見的。而且其無論老枝或幼枝；蓮華池桑寄生枝條的基部或頂端都有開花結果的能力，相當程度反映出上述演化理論。另一個使桑寄生種子減低風險的方法則是減少種子停留於鳥類消化道的時間，這樣可以減少種子受損的機率(Roxburgh, 2007)。

## 桑寄生種子與寄主的相容性

在桑寄生種子與寄主的相容性上可以分成三個階段來探討，第一個階段是不同寄主物種是否會影響種子的黏附；第二個階段是不同寄主物種是否會影響種子發芽；第三個階段是不同寄主物種是否會影響種子的固著性。

在第一個階段部分，未去皮桑寄生種子於牛樟的黏附率顯著高於油茶；去皮桑寄生種子於牛樟和土肉桂的黏附率顯著高於油茶，但排遺種子於三樹種間黏附率無顯著差異。有的研究認為寄主樹皮的粗糙與否會影響黏附率(Arruda et al., 2006)，油茶在三種試驗樹種比較上是較為光滑的，牛樟則是最粗糙的，土肉桂應是界於中間。而且油茶枝條上有一些粉末狀的物質，其對去皮種子和未去皮種子的黏附應有負面影響，使黏附率下降；但對排遺中種子的負面影響卻又消除了。這點可能跟鳥類消化後使種子黏液組織的化學成分改變造成，但這並不能肯定鳥類消化對種子黏附的貢獻，因為總體來說鳥類消化對黏附的影響還是不顯著的。而且本次試驗只探討三種寄主樹種，還難以討論桑寄生種子經鳥類消化後在許多寄主物種上對黏附率正面或負面的影響。

此外，枝條直徑對種子黏附率也產生影響，細枝條的種子黏附顯著高於粗枝條，而且在油茶上差異最大。首先，在三種寄主物種中油茶本來就是黏附率最低的，而油茶的粗枝對於桑寄生更是不容易黏附。有一些研究結果顯示，桑寄生的黏附率與枝條直徑應該是無關的(de Buen and Ornelas, 2002)。就理論來說，越粗的枝條應該越容易黏附，這和接種於油茶枝條的結果恰恰相反。為何接種試驗時，油茶粗枝反而特別容易掉落，也許油茶粗枝上有更多粉末狀的物質妨礙黏附，另一個可能是油茶的枝條結構，使得選取的粗枝與水平的角度會比選取的細枝來的大一些，使得黏附造成誤差。無論如何，在之後種子的發芽率、固著器建立率、及總和有效率上，枝條粗細是沒有顯著影響的。

第二個階段部分，結果顯示不同寄主物種並不影響蓮華池桑寄生種子發芽率。有些寄生植物的種子其發芽可能需接收到寄主植物表皮提供的一些化學物

質，但這類種子直徑多小於 0.5 mm (Musselman and Press, 1995)，蓮華池桑寄生的種子直徑約 5 mm，其發芽率的差異應該與種子本身的品質有關，如有無鳥類消化、種子成熟度等，而接種介質的影響應該不大，多數研究指出桑寄生的種子發芽對接觸的介質是不敏感的(Lamont, 1983; Roxburgh and Nicolson, 2005; Rödl and Ward, 2002)。試驗中也觀察到蓮華池桑寄生的鳥類排遺種子，黏附於多種無被寄生可能的草本或木本植物的莖或葉後，也有發芽的現象，甚至於採集過多的鳥類排遺留在塑膠袋內，一段時間後也發芽。

在第三個階段部分，結果顯示蓮華池桑寄生無法在牛樟樹皮上建立固著，而油茶和土肉桂則可以。所以在發芽種子的固著性上，牛樟顯著低於油茶和土肉桂，且牛樟固著性為零，對桑寄生種子來說為不可寄生的樹。首先要探討的問題是，為何蓮華池桑寄生發芽種子無法在牛樟樹皮上固著。這個問題應該要從桑寄生寄生的機制去考慮。桑寄生科植物的種子發芽後需要胚根穿透寄主植物表皮，深入木質部或韌皮部，建立吸器(haustoria)，使寄主植物組織病變產生膨大的固著器(Rödl and Ward, 2002)。本次試驗中並沒有分時解剖種子與牛樟連接的切面所以無法得知真正原因，由部分接種於牛樟的死亡種子看到也有胚根長出但似乎無法穿過牛樟表皮，也有可能是牛樟本身化學物質毒害桑寄生種子，因為也有研究認為桑寄生在吸器建成的階段受寄主化學物質影響(Rödl and Ward, 2002)。但無論如何牛樟的組織並沒有同油茶、土肉桂般病變膨大是事實。牛樟在分類上與土肉桂是相當接近的，所以本實驗也顯示桑寄生在與寄主的相容性上，寄主物種間的親疏遠近與相容性可能無關。

至於油茶和土肉桂與桑寄生固著性的關係，土肉桂還是優於油茶的。在不同枝條粗細上的比較，桑寄生種子於土肉桂的粗枝比油茶粗枝的固著性高很多，但於細枝上油茶和土肉桂比較反而變不顯著了，不過此項分析樣本數比較低。寄生種子在土肉桂的粗細枝條和油茶細枝上都可固著，但在油茶粗枝上較為困難。

就油茶而言，油茶的樹皮厚度很可能影響桑寄生種子的穿透，因為觀察油茶園，被寄生的枝條有直徑上界約 50 mm，多數研究也顯示桑寄生對寄主枝條有直

徑上限(Arruda et al., 2006; Sargent, 1994; Lin, 1994)，這次試驗選用的枝條雖在其直徑上限內，但粗枝已顯著降低桑寄生於油茶的寄生可能。土肉桂部分其直徑上界要高於油茶，土肉桂的樹皮對蓮華池桑寄生來說是容易穿透的。儘管其樹皮比油茶要厚，但試驗中至少在枝條 50 mm 直徑以下都可以固著，其直徑上界究竟多少還需做更多的研究。

而桑寄生種子在產生固著這個階段時，種子有效率下降最多，Lichter 和 Berry(1991)研究一種槲寄生(*Phoradendron macrophyllum*)種子時即發現，當種子黏在已切下的死樹枝上，發芽及伸出下胚軸都沒有困難，但要建立固著器則並不可能，可見得這是桑寄生植物生長階段的一大障礙。但是若種子在形成固著之後，接下來多半產生新芽延伸而包覆寄主的這個過程並不容易失敗，也就是說種子固著困難，但形成過著後的死亡率開始下降(Mathiasen et al., 2008)。Devkota 和 Glatzel(2007)研究桑寄生科 *scurrula* 屬其中的 4 種桑寄生其吸器在型態上的差異，發現同一種的桑寄生其吸器型態是固定的不會受寄主物種不同而改變。在此前提之下可以推論，每一種桑寄生其吸器型態固定，所能相容的寄主物種自然有所限制，儘管某些種的桑寄生其演化的吸器可以同時相容於數種甚至是數個分類群的寄主植物上(Devkota and Glatzel, 2007)。另外，新近的研究則顯示，桑寄生寄生過程偏好生長能力較強的寄主枝條(Mathiasen et al., 2008)，不同於其他的寄生植物，桑寄生反而容易寄生於生長勢比較強的枝條，以利於水分的供應，因為桑寄生在生長初期，儘快的獲取水份是其存活與否的關鍵(Mathiasen et al., 2008)。

綜合以上所述，鳥類散播和寄主的相容性對最後散播的桑寄生種子有效與否皆有影響。桑寄生種子的黏附會因為未去果皮而減低。桑寄生種子的發芽必須經過鳥類去除果皮；但種子經過鳥類消化道的過程很可能傷害到種子一些機能，影響其之後發芽、固著。鳥類消化對種子黏附是正面、負面還無法確定。桑寄生對不同種寄主產生相容性的差異，蓮華池桑寄生種子如果黏附於不相容的寄主(如牛樟)，則完全無法形成固著。而如果是相容的寄主物種，則要考慮枝條粗細、能否黏附、能否穿透等種間或種內的影響，這個部分還需進一步的研究。



## 桑寄生與森林的經營管理

在森林的管理上，桑寄生也是一具重要影響的植物種，其族群數量的改變可能會影響森林的結構與健康(Norton and Reid, 1997; Roxburgh and Nicolson, 2008)。在澳洲有72種桑寄生物種，部份物種因為數量過多而影響寄主物種的數量與分布，進而影響當地的森林結構(Norton and Reid, 1997)，但在紐西蘭僅有的7種桑寄生中有6種受到危害或瀕臨滅絕(Norton and Reid, 1997)。在美國的槲寄生科植物(Viscaceae)，特別是侏儒桑寄生(dwarf mistletoe) (*Arceuthobium tsugense*)，因為影響到森林中經濟物種的生長(如鐵杉，*Tsuga spp.*)，使得木材生長量下降，故在森林管理上需要積極了解桑寄生的生長習性，以設法控制(Shaw et al., 2005)。

在台灣的桑寄生族群，與紐西蘭的狀況是較為類似的。其一，台灣的桑寄生並未嚴重影響經濟樹種或造林樹種的生長，雖然於人類活動的部份區域內的景觀造林或苗圃可能局部受桑寄生的危害較大甚至造成寄主死亡(例如溪頭的山櫻花、蓮華池的油茶園)，但在大範圍的原始林、次生林或人造林內仍未曾發生桑寄生族群對優勢林木造成嚴重危害。所以至今並未將桑寄生列為危害森林優勢林木的植物群。其二、台灣的17種桑寄生中的蓮華池桑寄生被認為是易受害的物種，因為棲地的侷限性(小於100平方公里)被認為需要保護其棲地避免受到破壞影響其族群數量(呂勝由與邱文良，2003)。

過去研究紐西蘭桑寄生族群的學者認為，一些桑寄生族群會瀕臨絕種除了棲地喪失、病蟲危害、人類過度採集之外，其授粉者和種子散播者大量減少可能是最主要的原因，這兩者都是以鳥類為主(Ladley and Kelly, 1995; 1996)。授粉者和種子散播者的大量減少推測與從澳洲引入的一種雜食負鼠(brushtail possum)大量繁殖並捕食種子散播者(鳥類)有關(Ladley and Kelly, 1995; 1996)。

由本研究可以了解桑寄生的生長機制與限制。桑寄生的種子散播者將其果實去皮並散播至合適的寄主物種枝條上，才可能使桑寄生繁衍新的子代。若其種子散播者急遽減少或不再出現，將從桑寄生生長機制上對桑寄生族群的維持產生嚴

重的危害，使得桑寄生族群陷入危機當中。

Norton 和 Reid(1997)認為，管理森林裡的桑寄生並使其長期存在並不是一件容易的事。其舉出三個位在澳洲或紐西蘭的小範圍森林，其中一塊森林中桑寄生的危機是棲地破碎化使種子散播者減少；另一塊森林則是有動物入侵，會捕食種子散播者。這兩塊森林都直接導致該地桑寄生族群數量的減少，但更特別的是第三塊森林的案例。該森林由人為控制減少會捕食散播者的動物，且減少蟲類對桑寄生的危害，結果使得該片森林的桑寄生數量在短期間大量增加，但是長期來看，過量的桑寄生會使得寄主物種死亡，失去寄主物種的桑寄生也終將趨於滅絕，所以此一管理方法也僅造成桑寄生短暫存在罷了。

維持桑寄生族群數量的穩定，才是較佳的經營管理辦法。其中最主要的策略包括維持散播者族群的穩定，以及維持當地有生長良好的林木，對桑寄生來說健壯的寄主物種族群就是其高品質的棲地(Norton and Reid, 1997)。當然，管理桑寄生的族群到何種數量可保持穩定？這對決策者來說仍舊是個難解的問題。但在決策前，了解越多影響桑寄生生長的直接或間接因子，包括一些限制桑寄生過分擴張的因子(如維持散播者數量)，並考慮長期所造成的效應，將更有利於選定最佳的管理決策。

## 參考文獻

呂勝由，邱文良，2003。農委會林務局自然資源與生物資料庫。

<http://ngis.zo.ntu.edu.tw/rareplant/list.asp>。

沈葆聖，2005。SAS 統計軟體與資料分析。台中，滄海書局。

Arruda, R., Carvalho, L. N., and 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. and Martínez del Rio, C. 2002a. Mistletoe as parasites and seed-dispersing birds as disease vectors: current understanding, challenges and opportunities. In: Levey, D. J., Silva, W. R., and Galetti, M., eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford, UK: CAB International, 99-108.

Aukema, J. E. and Martínez del Rio, C. 2002b. Where dose a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 83: 3489-3496.

Chiu, S.-T. 1996a. Notes on the genus *Taxillus* van Tieghem (Loranthaceae) in Taiwan. *Taiwania* 41: 154-167

Chiu, S.-T. 1996b. Loranthaceae. In: Huang, T., Boufford, C. F. Hsieh, C., Ohashi, H., and Yang, Y. (eds.). *Flora of Taiwan* Second Edition. 2: 269-285.

Chiu, S.-T. 2005. The hyperparasitism by *Taxillus tsaii* S. T. Chiu (Loranthaceae).

*Collection and Research* (Taichung) 18: 51-63. Corlett, R. T. 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews* 73: 413-448.

de Buen, L. L. and Ornelas, J. F. 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe

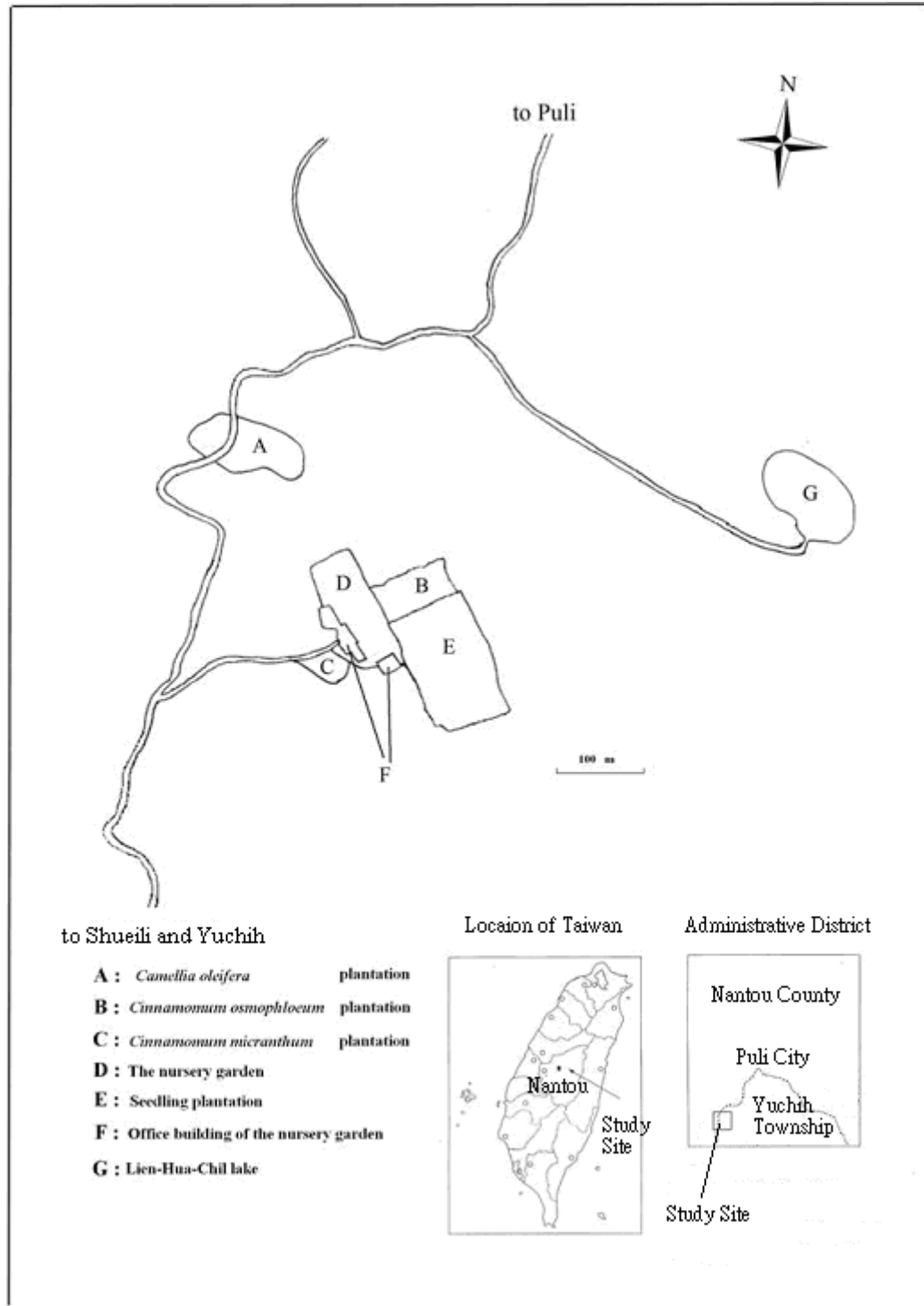
- Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, Mexico. *American Journal of Botany* 89: 95-102.
- Devkota, M. P. and Glatzel, G. 2007. Comparative haustorium morphology and vegetative reproduction in the Old World genus *Scurrula* L. (Loranthaceae) from the Central Nepal Himalayas. *Flora* 202: 179-193.
- Gill, R. M. A. and Beardall, V. 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74: 209-218.
- Herrera, C. M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs* 68: 511-538.
- Hoffmann, A. J., Fuentes, E. R., Cortes, I., Liberona, F., and Costa, V. 1986. *Tristerix tetrandus* (Loranthaceae) and its host plants in the Chilean matorral: patterns and mechanisms. *Oecologia* 69: 202-206.
- Ladley, J. J. and Kelly, D. 1995. Explosive New Zealand mistletoe. *Nature* 378: 766-766.
- Ladley, J. J. and Kelly, D. 1996. Dispersal, germination and survival of New Zealand mistletoes (Loranthaceae): Dependence on bird. 1996. *New Zealand Journal of Ecology* 20: 69-79.
- Lamont, B. 1983. Mineral nutrition of mistletoes. In: Calder, M. and Bernhardt, P., eds. *The Biology of Mistletoes*. New York, USA: Academic Press, 185-204.
- Larson, D. L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos* 76: 113-123.
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R., and Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 575-604.
- Lin, H.-Y., 1994. Seed dispersal of mistletoes by flowerpeckers at Lien-Hua-Chih

- County. Master thesis, Department of Biology, Tunghai University. Taichung, Taiwan.
- Lichter, J. M. and Berry, A. M. 1991. Establishment of the mistletoe *Phoradendron macrophyllum* – phenology of early stages and host compatibility studies. *Botanical Gazette* 152: 468-475.
- Lord, J. M., Markey A. M., and Marshall, J. 2002. Have frugivores influenced the evolution of fruit traits in New Zealand? In: Levey, D. J., Silva, W. R., and Galetti, M., eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford, UK: CAB International, 55-68.
- Mathiasen, R., Nickrent, D., Shaw, D., and Watson, D. 2008. Mistletoe: pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease* 92: 988-1006.
- Medel, R., Vergara, E., Silva, A., and Kalin-Arroyo, M. 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85: 120-126.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: Levey, D. J., Silva, W. R., and Galetti, M., eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford, UK: CAB International, 35-53.
- Murray, K. G., Russel, S., Picone, C. M., Winnett-murray, K., Sherwood, W., and Kuhlmann, M. L. 1994. Fruit laxatives and seed passage rate in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989-994.
- Musselman, L. J. and Press, M. C. 1995. Introduction to parasitic plants. In: Press, M. C. and Graves, J. D., eds. *Parasitic Plants*. London, UK: Chapman and Hall, 1-13.yers
- Myers, J. A., Vellend, M., Gardescu, S., and Marks, P. L. 2004. Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration

- of plants in eastern North America. *Oecologia* 139, 35-44.
- Norton, D. A. and Reid, N. 1997. Lessons in ecosystem management from management of threatened and pest Loranthaceous mistletoe in New Zealand and Australia. *Conservation Biology* 11: 759-769.
- Norton, D. A. and Carpenter, M. A. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 101-105.
- Norton, D. A. and Ladley, J. J. 1998. Establishment and early growth of *Alepis flavida* in relation to *Nothofagus solandri* branch size. *New Zealand Journal of Botany* 36: 213-217.
- Norton, D. A., Ladley, J. J., and Sparrow, A. D. 2002. Host provenance effects on germination and establishment of two New Zealand mistletoe (Loranthaceae). *Functional Ecology* 16: 657-663.
- Overton, J. M. 1994. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology* 82: 711-723.
- Overton, J. M. 1996. Spatial autocorrelation and dispersal in mistletoe: field and simulation results. *Vegetatio* 125: 83-98.
- Press, M. C. and Phoenix, G. K. 2004. Impacts of parasitic of plants on natural communities. *New Phytologist* 166: 737-751.
- Robertson, A. W., Kelly, D., Ladley, J. J., and Sparrow, A. D. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoe (Loranthaceae). *Conservation Biology* 13: 499-508.
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- Reid, N., Smith, N. M., and Yan, Z. 1995. Ecology and population biology of mistletoe. In: Lowman, M. D. and Nadkarni, N. M., eds. *Forest Canopies*. San Diego, USA: Academic Press, 285-310. (cited in Press and Phoenix, 2004)

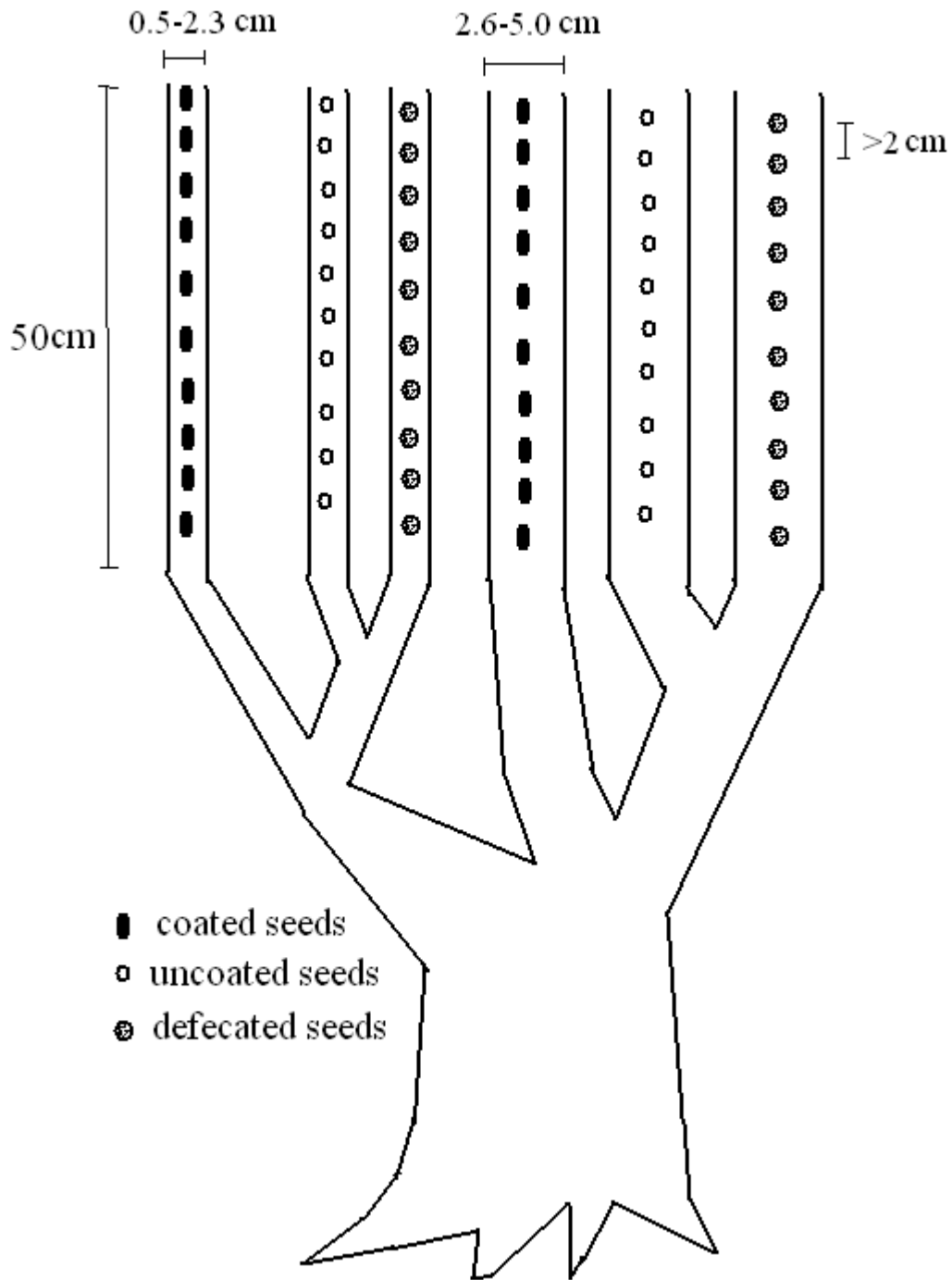
- Restrepo, C., Sargent, S., Levey, D. J., and Watson, D. M. 2002. The role of vertebrates in the diversification of New World mistletoe. In: Levey, D. J., Silva, W. R., and Galetti, M., eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford, UK: CAB International, 83-98.
- Roxburgh, L. and Nicolson, S. W. 2005. Patterns of host use in two African mistletoe: the importance of mistletoe-host compatibility and avian disperser behaviour. *Functional Ecology* 19: 865-873.
- Roxburgh, L. 2007. The effect of gut processing on the quality of mistletoe seed dispersal. *Journal of Tropical Ecology* 23: 377-380.
- Roxburgh, L. and Nicolson, S. W. 2008. Differential dispersal and survival of an African mistletoe: does host size matter? *Plant Ecology* 195: 21-31.
- Rödl, T. and Ward, D. 2002. Host recognition in a desert mistletoe: early stages of development are influenced by substrate and host origin. *Functional Ecology* 16: 128-134.
- Sargent, S. 1995. Seed fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Functional Ecology* 9: 197-204.
- Shaw, D. C., Chen, J., Freeman, E. A., and 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.
- Traveset, A. and Verdú, M. 2002. A meta-analysis of effect of gut treatment on seed germination. In: Levey, D. J., Silva, W. R., and Galetti, M., eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford, UK: CAB International, 339-350.
- Walsberg, G. E. 1977. Ecology and energetics of contrasting social systems in *Phainopepla nitens* (Aves: Ptilonotidae). *University of California Publish in Zoology* 108: 1-63.

## 附錄

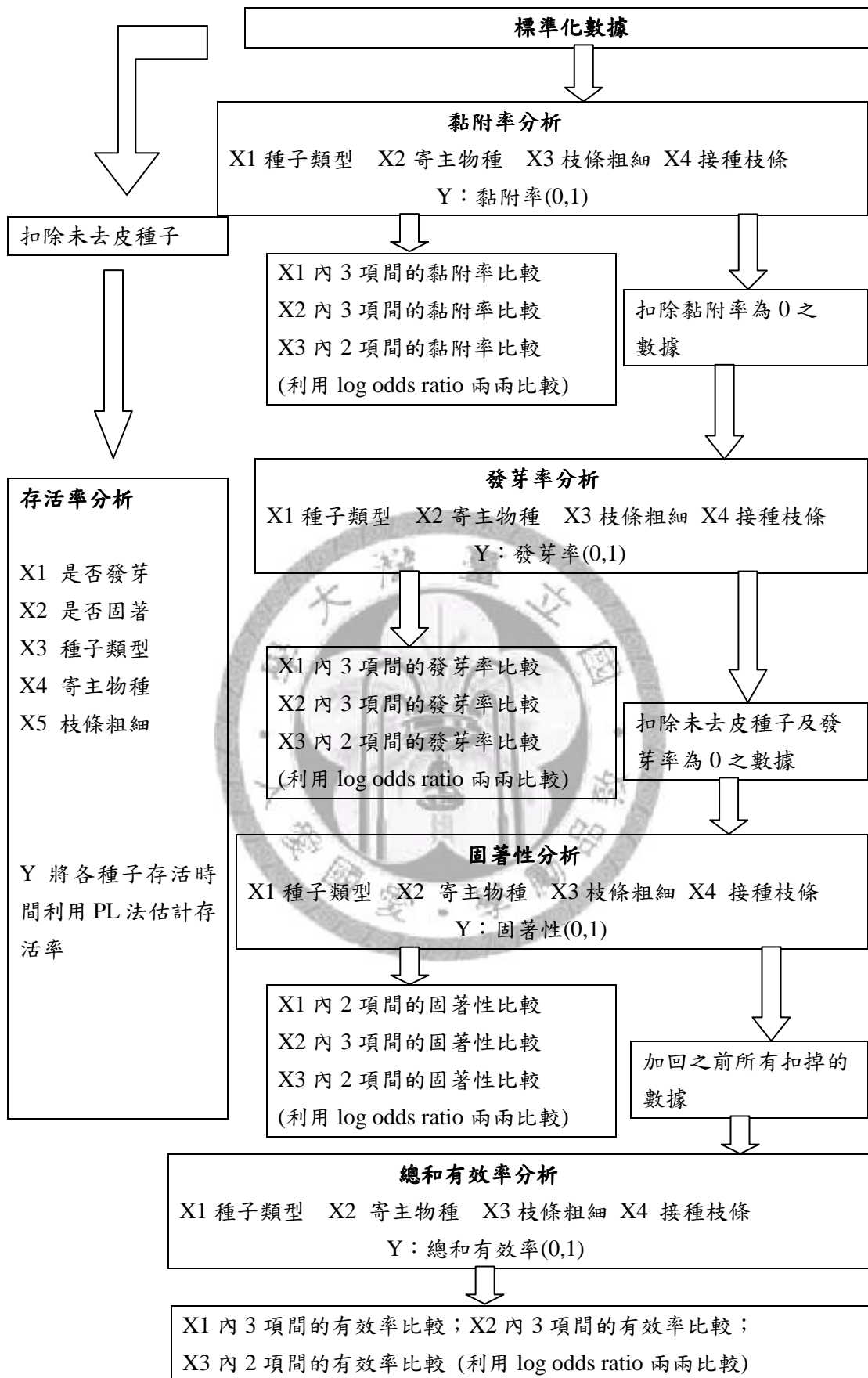


圖一、台灣林業試驗所蓮華池研究中心苗圃周圍的地圖，以及三塊不同試驗寄主樹種相對位置圖。

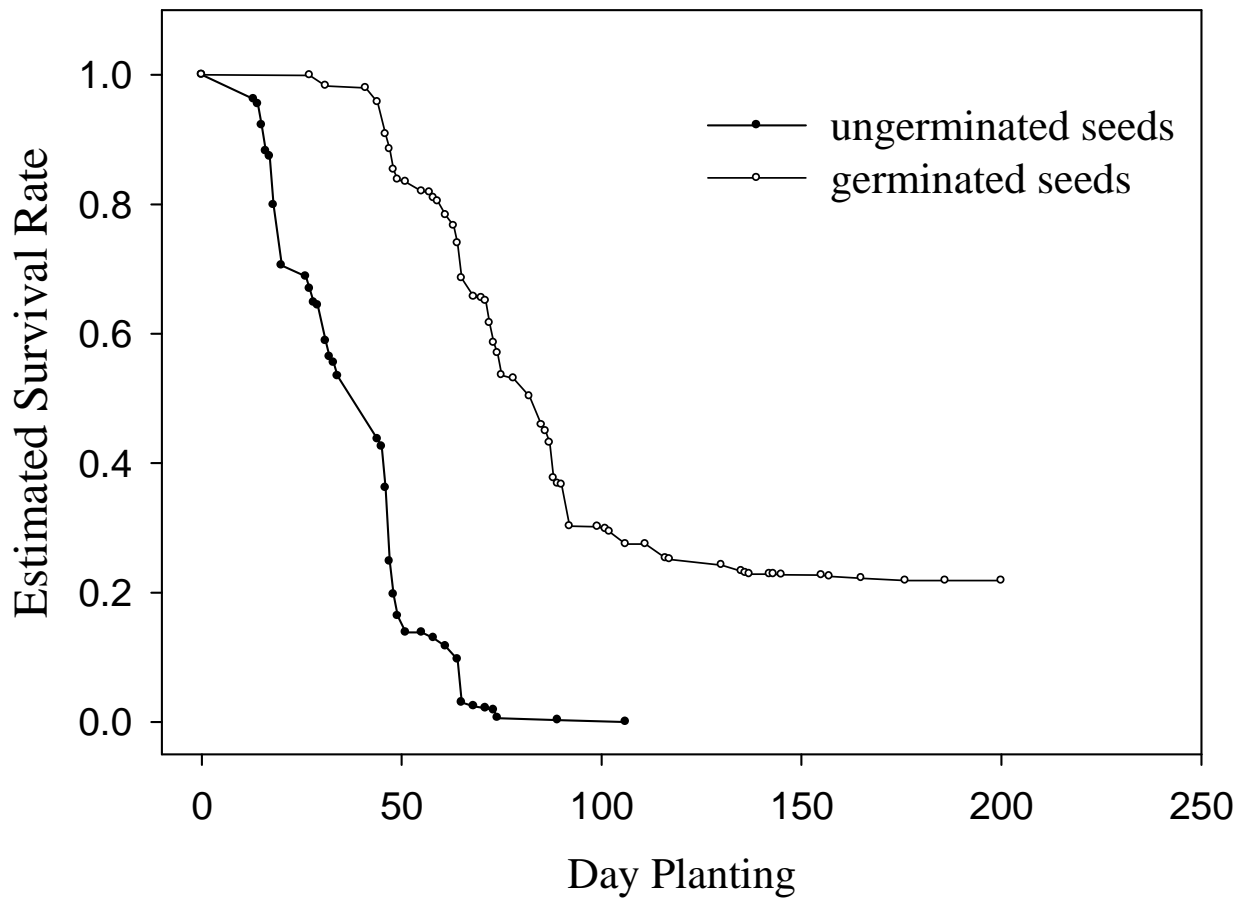




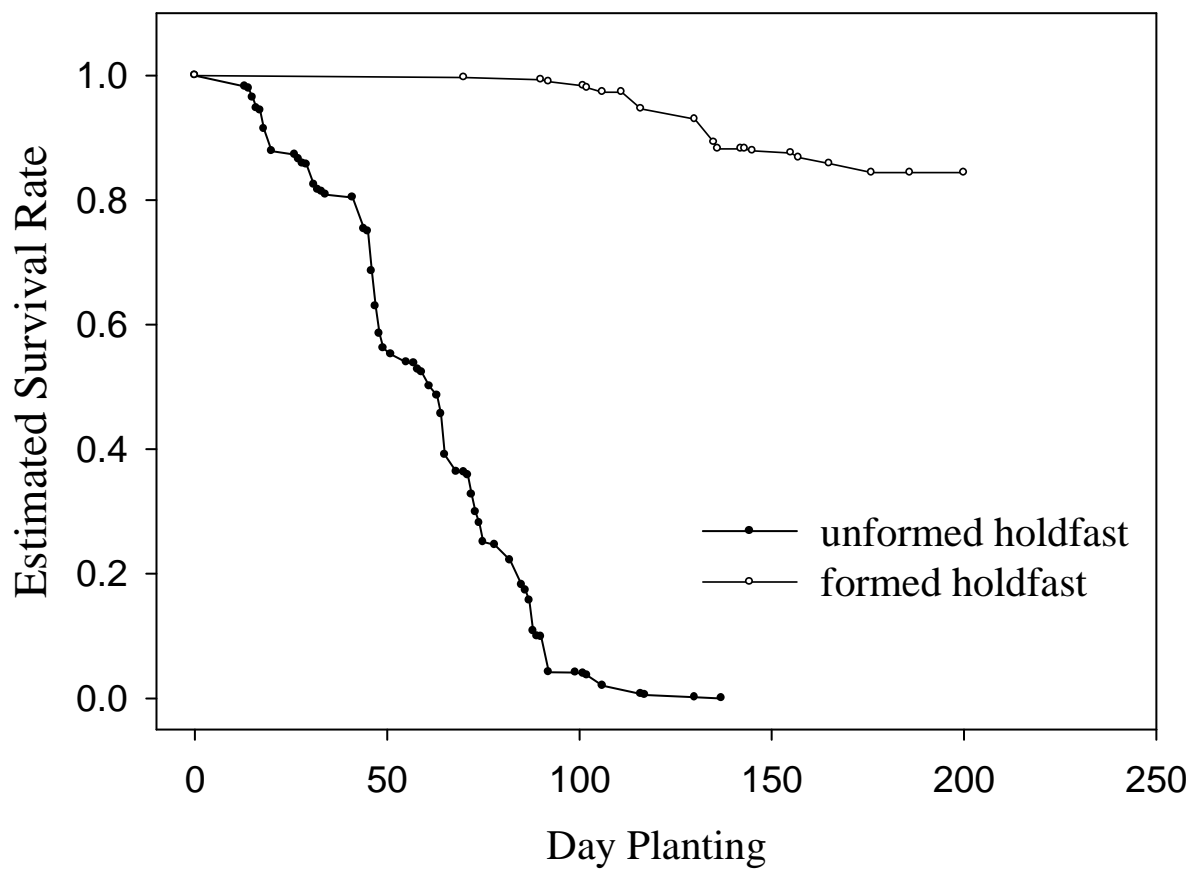
圖二、種子接種配置簡圖。每棵寄主樹配置桑寄生種子如圖所示，依據每棵試驗樹的可接種枝條的數量，接種 6 根或 12 根枝條(6×1 or 6×2)。每根枝條長度須大於 50 cm，但基於試驗方便一枝條可能為另一枝條之延伸。



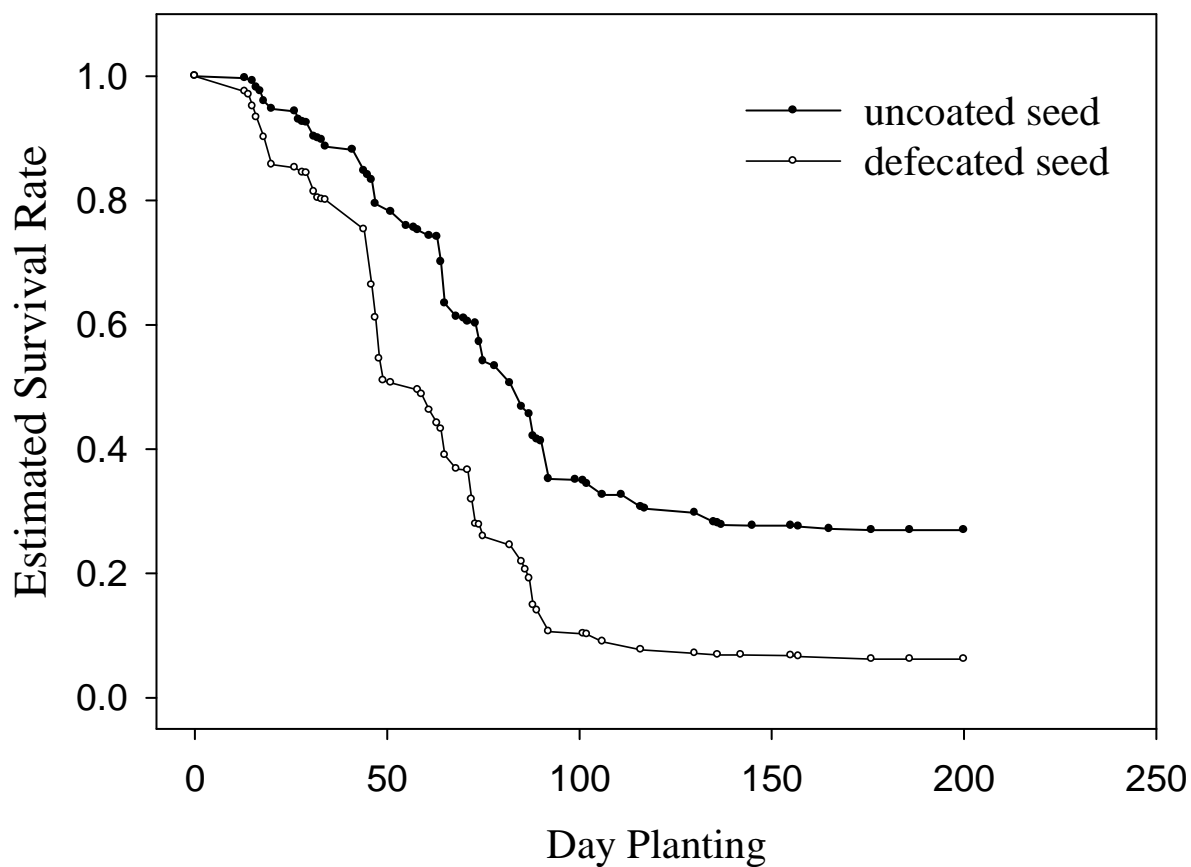
圖三、數據分析流程圖



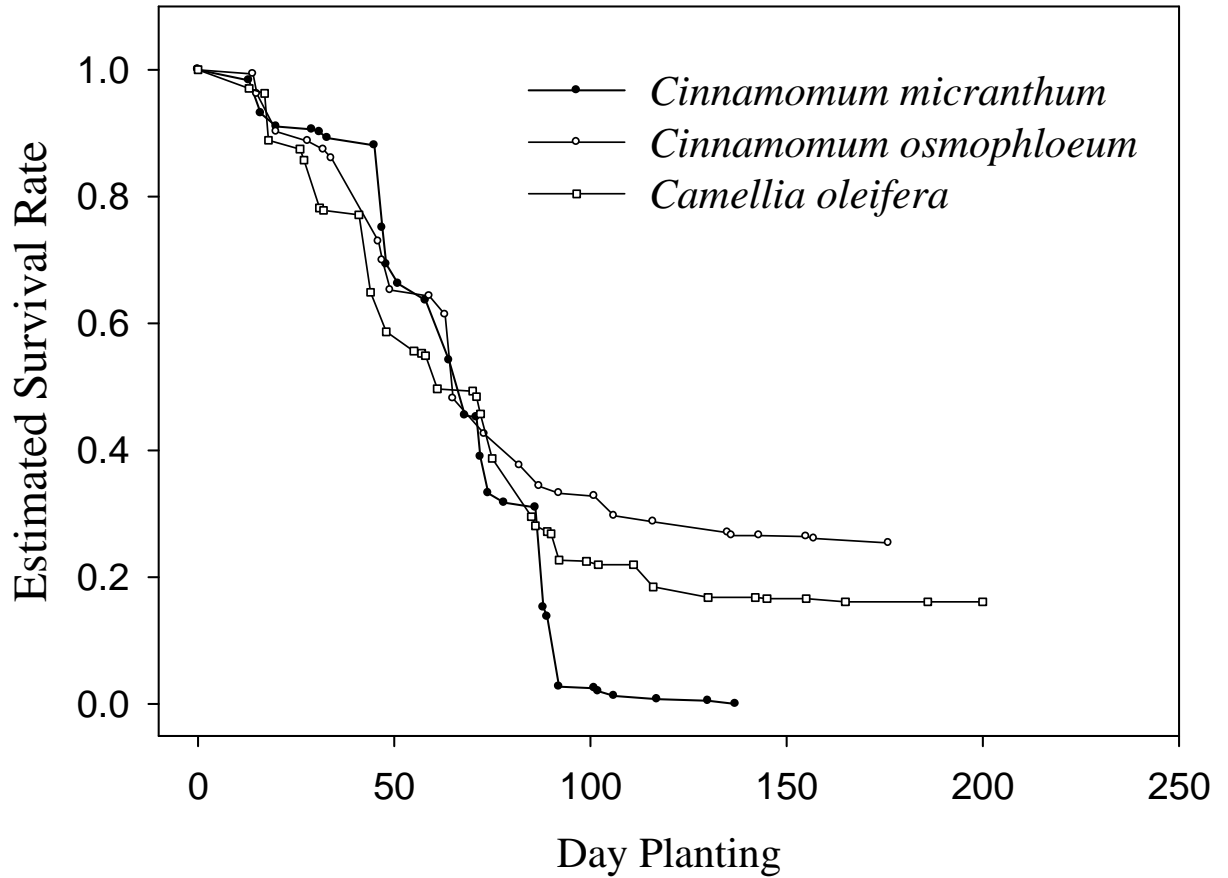
圖四、發芽種子和未發芽種子其存活率與存活時間之曲線圖，橫軸為接種之後的天數，縱軸為利用 PL 方法(product limit estimate)所估計出之存活率。每個圓圈代表於接種後那一天有觀察紀錄部分種子的存活與否。實心圓圈為未發芽的種子；空心圓圈為發芽種子。



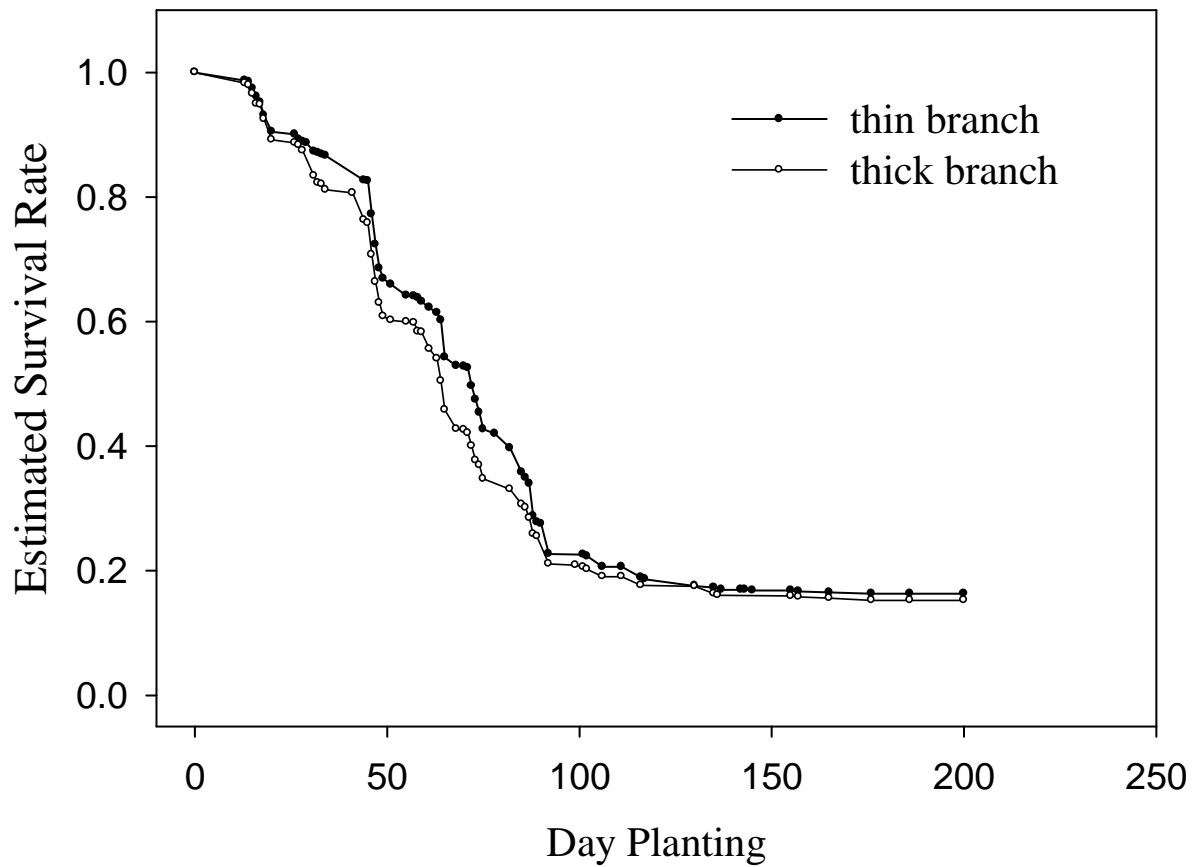
圖五、建立固著的種子和未建立固著的種子其存活率與存活時間之曲線圖，橫軸為接種之後的天數，縱軸為利用 PL 方法(product limit estimate)所估計出之存活率。每個圓圈代表於接種後那一天有觀察紀錄部分種子的存活與否。實心圓圈為建立固著的種子；空心圓圈為未建立固著的種子。



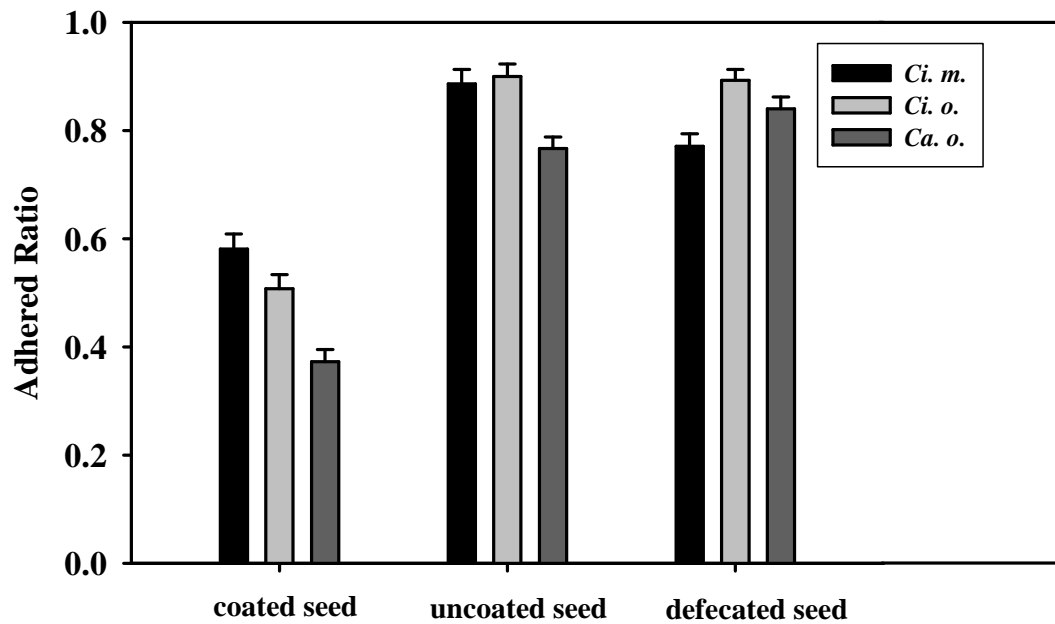
圖六、去皮種子和排遺種子其存活率與存活時間之曲線圖，橫軸為接種之後的天數，縱軸為利用 PL 方法(product limit estimate)所估計出之存活率。每個圓圈代表於接種後那一天有觀察紀錄部分種子的存活與否。實心圓圈為去皮種子；空心圓圈為排遺種子。



圖七、桑寄生種子接種於三種試驗寄主樹種其存活率與存活時間之曲線圖，橫軸為接種之後的天數，縱軸為利用 PL 方法(product limit estimate)所估計出之存活率。每個圓圈代表於接種後那一天有觀察紀錄部分種子的存活與否。實心圓圈為種子接種於牛樟；空心圓圈為種子接種於土肉桂；空心正方為種子接種於油茶。

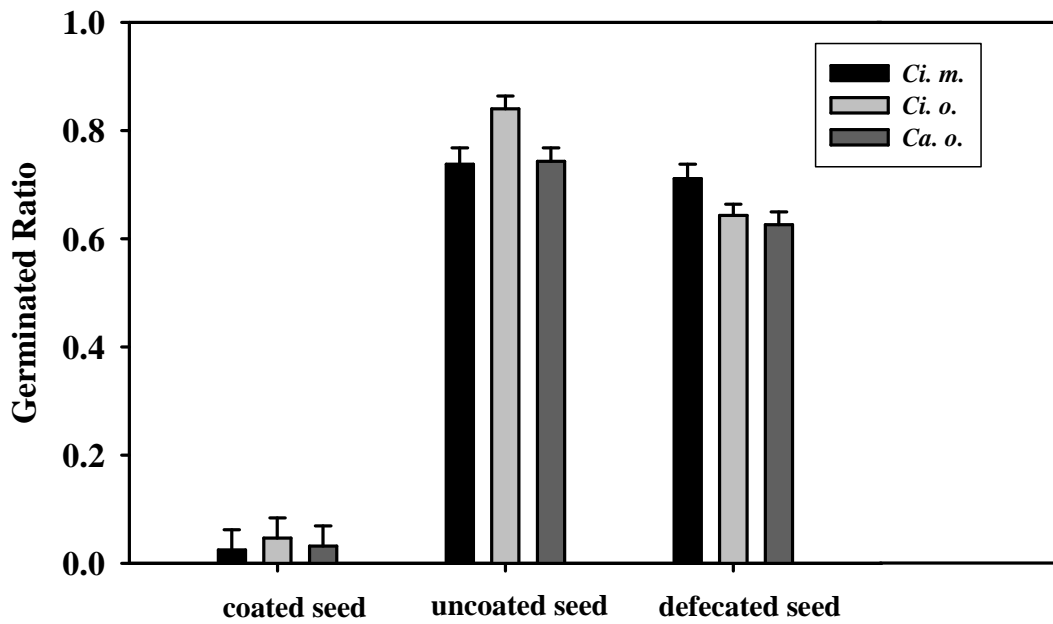


圖八、桑寄生種子接種於粗枝條和細枝條的試驗寄主其存活率與存活時間之曲線圖，橫軸為接種之後的天數，縱軸為利用 PL 方法(product limit estimate)所估計出之存活率。每個圓圈代表於接種後那一天有觀察紀錄部分種子的存活與否。實心圓圈為細枝條；空心圓圈為粗枝條。

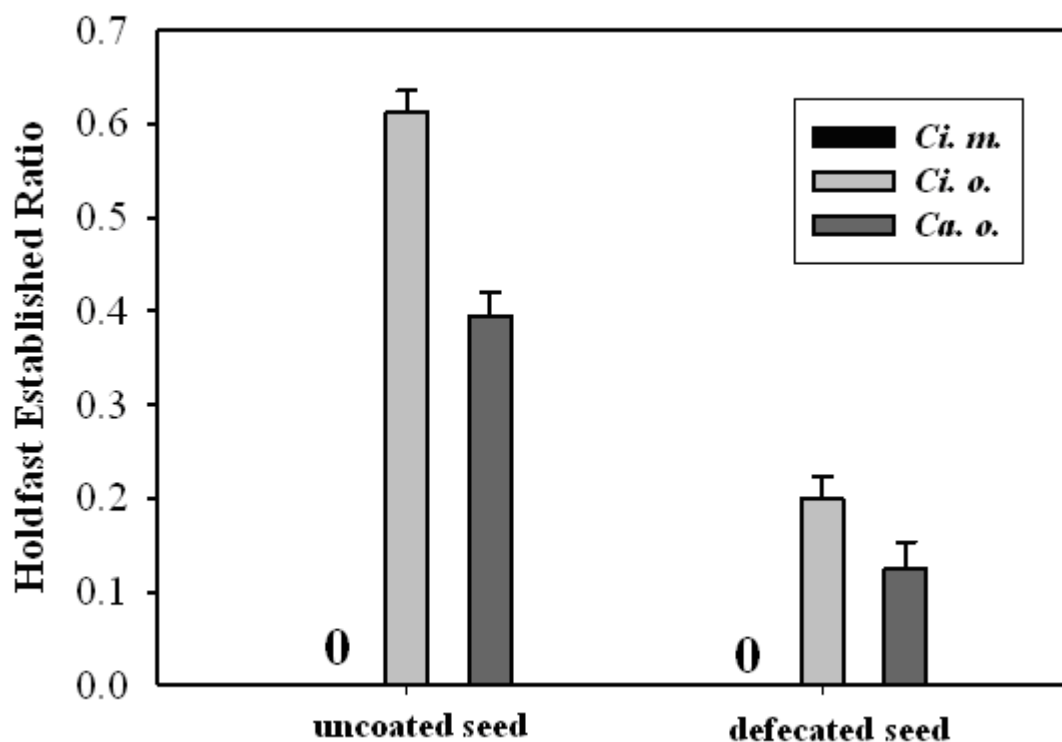


圖九、三種試驗寄主牛樟(*Cinnamomum micranthum*, 簡寫 *Ci. m.*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*, 簡寫 *Ci. o.*)、油茶(*Camellia oleifera*, 簡寫 *Ca. o.*)分別接種三種不同類型的桑寄生種子，比較種子於不同試驗寄主黏附率的差異。使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異， $\alpha=0.05$ 。得到結果是：未去皮桑寄生種子於牛樟和土肉桂的黏附率顯著高於油茶( $p<0.05$ )；去皮桑寄生種子於牛樟和土肉桂的黏附率顯著高於油茶( $p<0.05$ )；排遺種子於土肉桂和油茶黏附率顯著高於牛樟( $p<0.05$ )。

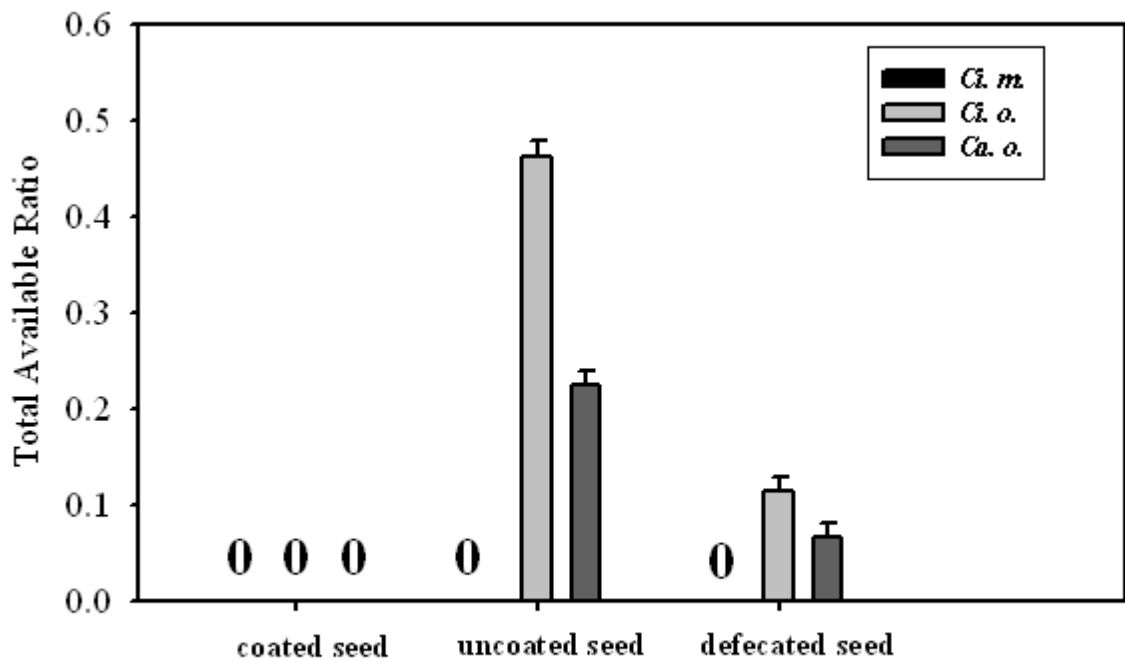




圖十、三種試驗寄主牛樟(*Cinnamomum micranthum*, 簡寫 *Ci. m.*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*, 簡寫 *Ci. o.*)、油茶(*Camellia oleifera*, 簡寫 *Ca. o.*)分別接種三種不同類型的桑寄生種子，比較種子於不同試驗寄主發芽率的差異。使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異， $\alpha=0.05$ 。得到結果是種子未去皮時，於不同寄主發芽率無顯著差異；種子為去皮種子時，土肉桂發芽率顯著高於牛樟( $p<0.05$ )和油茶( $p<0.05$ )；種子為排遺種子時，牛樟發芽率顯著高於油茶( $p<0.05$ )，其他則無顯著差異。



圖十一、三種試驗寄主牛樟(*Cinnamomum micranthum*, 簡寫 *Ci. m.*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*, 簡寫 *Ci. o.*)、油茶(*Camellia oleifera*, 簡寫 *Ca. o.*)分別接種二種不同類型的桑寄生種子，比較種子於不同試驗寄主固著性的差異。使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異， $\alpha=0.05$ ，得到結果：去皮種子於三種試驗寄主間固著性有顯著差異(土肉桂>油茶>牛樟)( $p<0.05$ )；排遺種子於三種試驗寄主間固著性有顯著差異(土肉桂>油茶>牛樟)( $p<0.05$ )；二種類型種子於牛樟的固著性為 0。



圖十二、三種試驗寄主牛樟(*Cinnamomum micranthum*, 簡寫 *Ci. m.*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*, 簡寫 *Ci. o.*)、油茶(*Camellia oleifera*, 簡寫 *Ca. o.*)分別接種三種不同類型的桑寄生種子，比較種子於不同試驗寄主總和有效率的差異。使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異， $\alpha=0.05$ 。得到結果是種子未去皮時，於不同寄主總和有效率無顯著差異；種子為去皮種子時，三種接種寄主的總和有效率皆有顯著差異(土肉桂>油茶>牛樟)(( $p<0.05$ ); 種子為排遺種子時，三種接種寄主的總和有效率皆有顯著差異(土肉桂>油茶>牛樟)( $p<0.05$ )。種子為未去皮或寄主物種為牛樟時，總和有效率为 0。

表一、將種子原始記錄標準化。

種子原始記錄	標準化				
	存活時間	黏附率	發芽率	固著性	總有效率
接種第 60 日內第 X 日記錄死亡，無發芽，無固著	X	1	0	0	0
接種第 60 日內第 X 日記錄死亡，有發芽，無固著	X	1	1	0	0
接種第 60 日內第 X 日記錄死亡，有發芽，有固著	無此類觀察記錄				
接種第 60 日內第 X 日記錄掉落，無發芽，無固著 (無死亡時間)	X+	0	0	0	0
接種第 60 日內第 X 日記錄掉落，有發芽，無固著 (無死亡時間)(此類記錄總數僅 25 筆)	X+	1	1	0	0
接種第 60 日內第 X 日記錄掉落，有發芽，有固著 (無死亡時間)	無此類觀察記錄				
接種第 60 日後第 Y 日記錄死亡，無發芽，無固著	Y	1	0	0	0
接種第 60 日後第 Y 日記錄死亡，有發芽，無固著	Y	1	1	0	0
接種第 60 日後第 Y 日記錄死亡，有發芽，有固著	Y	1	1	1	1
接種第 60 日後第 Y 日記錄掉落，無發芽，無固著 (無死亡時間)	Y+	1	0	0	0
接種第 60 日後第 Y 日記錄掉落，有發芽，無固著 (無死亡時間)	Y+	1	1	0	0
接種第 60 日後第 Y 日記錄掉落，有發芽，有固著 (無死亡時間)	Y+	1	1	1	1
最後一次觀察仍存活，為接種後第 Z 日 (Z>120 日)，無發芽，無固著	無此類觀察記錄				
最後一次觀察仍存活，為接種後第 Z 日 (Z>120 日)，有發芽，無固著	無此類觀察記錄				
最後一次觀察仍存活，為接種後第 Z 日 (Z>120 日)，有發芽，有固著	Z+	1	1	1	1

註:「+」號 為設限數據,可用 PL 法估計存活率

表二、利用 PHREG 建立各項變數對應種子存活率的模式，分列 3 種變數對存活率的變異分析表。

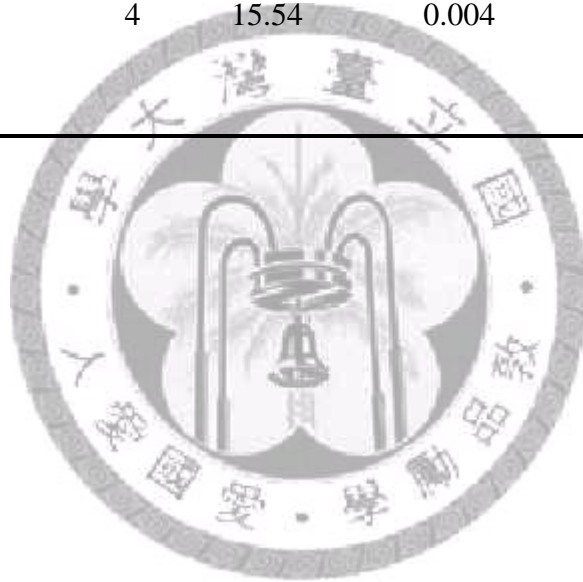
Variable	DF	Parameter Estimate	Chi-Square	P
Seed type	1	0.75	179.77	< 0.001
Host species	1	0.07	3.32	0.068
Branch type	1	0.13	5.73	0.017
Total	3		196.13	

表三、GENMOD 黏附率模式的配適度檢定(goodness of fit)

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	2752	2718.96	0.988
Pearson Chi-Square	2752	2770.00	1.007
Log Likelihood		-1359.48	

表四、GENMOD 黏附率模式，分列三項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及交感的第一型及第三型離差平方和(Type 1 SS，Type 3 SS)，以及檢測該項是否在模式中的影響達顯著。

Source	DF	Type 1 Chi-Square	p	Type 3 Chi-Square	p
Seed type	2	358.78	< 0.001	344.09	< 0.001
Host species	2	29.27	< 0.001	23.91	< 0.001
Branch type	1	34.89	< 0.001	21.03	< 0.001
Seed type* Host species	4	35.29	< 0.001	31.64	< 0.001
Seed type* Branch type	2	8.22	0.016	6.97	0.031
Host species*Branch type	2	8.40	0.015	9.71	0.008
Seed type*	4	15.54	0.004	15.54	0.004
Host species*					
Branch type					



表五、GENMOD 黏附率模式，置入四項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細、枝條編號)，模式的配適度檢定(goodness of fit)及檢測各項是否在模式中的影響達顯著。

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	2493	2478.71	0.994
Pearson Chi-Square	2493	2450.00	0.983
Log Likelihood		-1339.35	
Source	DF	Type 1 Chi-Square	p
Seed type	2	349.86	< 0.001
Host species	2	30.77	< 0.001
Branch type	1	27.53	< 0.001
Branch number	259	288.93	0.097
Seed type* Host species	4	30.19	< 0.001
Seed type*Branch type	2	6.89	0.032
Host species*Branch type	2	7.92	0.019
Seed type*	4	18.59	< 0.001
Host species*			
Branch type			

表六、三種種子類型接種於各類枝條其黏附率及比較 log odds ratio 有無顯著差異。(使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異，alpha=0.05，同一欄位中不同英文字母表示不同種子類型的接種黏附率有顯著差異)

Type	Thin branch			Thick branch			All
	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	
Coated seeds	0.600 <sup>a</sup>	0.600 <sup>a</sup>	0.476 <sup>a</sup>	0.560 <sup>a</sup>	0.391 <sup>a</sup>	0.263 <sup>a</sup>	0.471 <sup>a</sup>
Uncoated seeds	0.918 <sup>c</sup>	0.906 <sup>b</sup>	0.871 <sup>b</sup>	0.855 <sup>c</sup>	0.894 <sup>b</sup>	0.674 <sup>b</sup>	0.843 <sup>b</sup>
Defecated seeds	0.825 <sup>b</sup>	0.871 <sup>b</sup>	0.861 <sup>b</sup>	0.713 <sup>b</sup>	0.914 <sup>b</sup>	0.818 <sup>c</sup>	0.841 <sup>b</sup>
All	0.787	0.808	0.738	0.714	0.788	0.594	0.734

表七、粗細枝條對桑寄生各生長階段之影響。使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異，其中枝條粗細對黏附率有顯著的差異(p<0.05)，枝條粗細對另三項則無顯著差異(發芽率 p=0.93，固著性 p=0.81，總和有效率 p=0.91)。

	Thin branch	Thick branch
Adhered ratio	0.777	0.694
Germinated ratio	0.587	0.588
Holdfast Established ratio	0.242	0.265
Total	0.109	0.108



表八、GENMOD 發芽率模式的配適度檢定(goodness of fit)

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	2023	2067.22	1.022
Pearson Chi-Square	2023	2041.00	1.009
Log Likelihood		-1033.61	

表九、GENMOD 發芽率模式，分列三項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及交感的第一型及第三型離差平方和(Type 1 SS, Type 3 SS)，以及檢測該項是否在模式中的影響達顯著。

Source	DF	Type 1 Chi-Square	p	Type 3 Chi-Square	p
Seed type	2	667.23	< 0.001	633.01	< 0.001
Host species	2	4.63	0.099	1.34	0.512
Branch type	1	4.46	0.035	0.01	0.934
Seed type* Host species	4	12.30	0.015	11.62	0.020
Seed type* Branch type	2	2.63	0.269	2.50	0.287
Host species* Branch type	2	0.95	0.622	5.72	0.057
Seed type*	4	5.81	0.214	5.81	0.213
Host species*					
Branch type					

表十、GENMOD 發芽率模式，置入四項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細、枝條編號)，模式的配適度檢定(goodness of fit)及檢測各項是否在模式中的影響達顯著。

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	1766	1905.77	1.079
Pearson Chi-Square	1766	1706.00	0.966
Log Likelihood		-952.883	
Source	DF	Type 1 Chi-Square	p
Seed type	2	665.64.	< 0.001
Host species	2	4.29	0.117
Branch type	1	4.03	0.045
Branch number	259	154.67	1.000
Seed type* Host species	4	12.29	0.015
Seed type*Branch type	2	4.07	0.131
Host species*Branch type	2	1.35	0.509
Seed type*	4	16.69	0.002
Host species*			
Branch type			

表十一、三種種子類型接種於各類枝條其發芽率及比較 log odds ratio 有無顯著差異。(使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異，alpha=0.05，同一欄位中不同英文字母表示不同種子類型的接種發芽率有顯著差異)

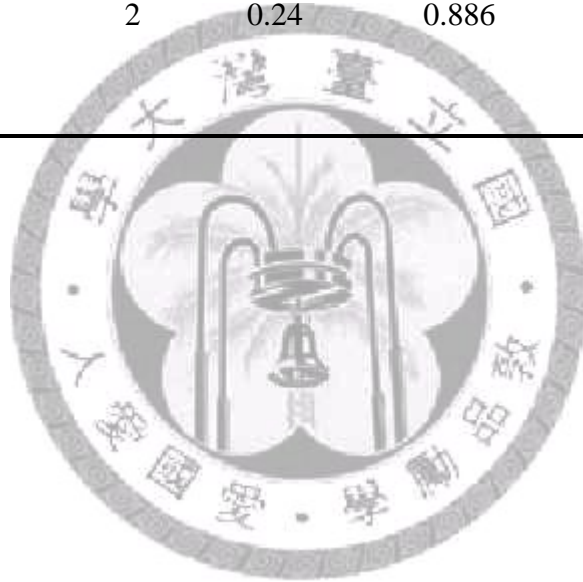
Type	Thin branch			Thick branch			All
	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	
Coated seeds	0.015 <sup>a</sup>	0.071 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.035 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.093 <sup>a</sup>	0.035 <sup>a</sup>
Uncoated seeds	0.752 <sup>b</sup>	0.876 <sup>c</sup>	0.784 <sup>c</sup>	0.723 <sup>b</sup>	0.804 <sup>c</sup>	0.695 <sup>b</sup>	0.779 <sup>c</sup>
Defecated seeds	0.727 <sup>b</sup>	0.667 <sup>b</sup>	0.639 <sup>b</sup>	0.692 <sup>b</sup>	0.620 <sup>b</sup>	0.612 <sup>b</sup>	0.665 <sup>b</sup>
All	0.579	0.619	0.560	0.560	0.619	0.576	0.587

表十二、GENMOD 種子固著性模式的配適度檢定(goodness of fit)

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	1174	1007.72	0.858
Pearson Chi-Square	1174	1186.00	1.010
Log Likelihood		-503.86	

表十三、GENMOD 固著性模式，分列三項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及交感的第一型及第三型離差平方和(Type 1 SS，Type 3 SS)，以及檢測該項是否在模式中的影響達顯著。

Source	DF	Type 1 Chi-Square	p	Type 3 Chi-Square	p
Seed type	1	116.20	< 0.001	8.54	0.004
Host species	2	210.27	< 0.001	173.43	< 0.001
Branch type	1	0.96	0.326	0.06	0.813
Seed type* Host species	2	3.07	0.216	3.28	0.194
Seed type* Branch type	1	0.23	0.632	0.03	0.862
Host species* Branch type	2	11.39	0.003	9.23	0.010
Seed type*	2	0.24	0.886	0.24	0.886
Host species*					
Branch type					



表十四、GENMOD 固著性模式，置入四項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細、枝條編號)，模式的配適度檢定(goodness of fit)及檢測各項是否在模式中的影響達顯著。

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	988	851.53	0.862
Pearson Chi-Square	988	741.00	0.750
Log Likelihood		-425.67	
Source	DF	Type 1 Chi-Square	p
Seed type	1	125.40	< 0.001
Host species	2	237.45	< 0.001
Branch type	1	0.93	0.335
Branch number	186	113.41	1.000
Seed type* Host species	2	0.92	0.631
Seed type*Branch type	1	0.80	0.372
Host species*Branch type	2	10.86	0.004
Seed type*	2	0.19	0.908
Host species*			
Branch type			

表十五、三種種子類型接種於各類枝條固著性及比較 log odds ratio 有無顯著差異。(使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異，alpha=0.05，同一欄位中不同英文字母表示不同種子類型的固著性有顯著差異)

Type	Thin branch			Thick branch			All
	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	
Uncoated seeds	0.000 <sup>a</sup>	0.528 <sup>b</sup>	0.440 <sup>b</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.704 <sup>b</sup>	0.337 <sup>b</sup>	0.387 <sup>b</sup>
Defecated seeds	0.000 <sup>a</sup>	0.172 <sup>a</sup>	0.152 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.227 <sup>a</sup>	0.094 <sup>a</sup>	0.119 <sup>a</sup>
All	0.000	0.345	0.307	0.000	0.462	0.213	0.253

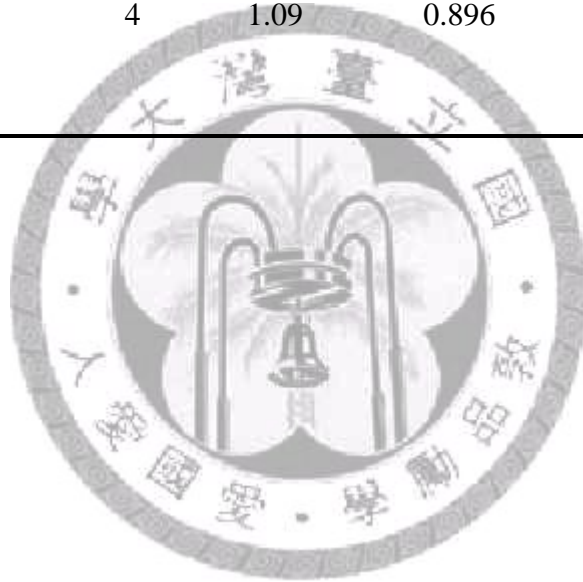


表十六、GENMOD 總和有效率模式的配適度檢定(goodness of fit)

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	2752	1404.81	0.511
Pearson Chi-Square	2752	2770.00	1.007
Log Likelihood		-702.40	

表十七、GENMOD 總和有效率模式，分列三項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細)及交感的第一型及第三型離差平方和(Type 1 SS，Type 3 SS)，以及檢測該項是否在模式中的影響達顯著。

Source	DF	Type 1 Chi-Square	p	Type 3 Chi-Square	p
Seed type	2	306.30	< 0.001	28.05	< 0.001
Host species	2	204.01	< 0.001	29.34	< 0.001
Branch type	1	0.49	0.482	0.01	0.908
Seed type* Host species	4	14.67	0.005	14.34	0.006
Seed type* Branch type	2	0.72	0.698	0.34	0.845
Host species* Branch type	2	13.81	0.001	0.59	0.745
Seed type*	4	1.09	0.896	1.96	0.896
Host species*					
Branch type					



表十八、GENMOD 總和有效率模式，置入四項變數(種子類型、寄主物種、枝條粗細、枝條編號)，模式的配適度檢定(goodness of fit)及檢測各項是否在模式中的影響達顯著。

Criterion	DF	Value	Value/DF
Deviance	2493	1152.92	0.463
Pearson Chi-Square	2493	1170.00	0.469
Log Likelihood		-576.46	
Source	DF	Type 1 Chi-Square	p
Seed type	2	353.84	< 0.001
Host species	2	238.39	< 0.001
Branch type	1	0.56	0.453
Branch number	259	137.46	1.000
Seed type* Host species	4	4.44	0.349
Seed type*Branch type	2	2.38	0.305
Host species*Branch type	2	13.98	< 0.001
Seed type*	4	0.19	0.996
Host species*			
Branch type			



表十九、三種種子類型接種於各類枝條其總和有效率及比較 log odds ratio 有無顯著差異。(使用 GENMOD 中利用 Chi-Square 比較 log odds ratio 差異，alpha=0.05，同一欄位中不同英文字母表示不同種子類型的總和有效率有顯著差異)

Type	Thin branch			Thick branch			All
	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	<i>Ci. m.</i>	<i>Ci. o.</i>	<i>Ca. o.</i>	
Coated seeds	0.000 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.000 <sup>a</sup>
Uncoated seeds	0.000 <sup>a</sup>	0.419 <sup>c</sup>	0.300 <sup>c</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.506 <sup>c</sup>	0.158 <sup>b</sup>	0.254 <sup>c</sup>
Defecated seeds	0.000 <sup>a</sup>	0.100 <sup>b</sup>	0.083 <sup>b</sup>	0.000 <sup>a</sup>	0.129 <sup>b</sup>	0.047 <sup>a</sup>	0.066 <sup>b</sup>
All	0.000	0.173	0.115	0.000	0.225	0.073	0.109

