



圖1 無花果原產於中東和西亞地區，栽培歷史已超過五千多年。乾果或鮮食皆可，也有製成果醬供食用

榕屬植物與榕果小蜂

Ficus and Fig Wasps

王秋美 國立自然科學博物館生物學組

Wang, Chiu-Mei Biology Department, National Museum of Natural Science

一般而言，植物大都是充當動物的食物或是居住的場所，僅有少數的食蟲植物可將小動物作為它們的食物以提供養分。另外有一類植物與昆蟲間則存在著密不可分、互利共生的關係，那就是榕屬植物與授粉小蜂。談到榕屬植物想必生活在臺灣的人一定不陌生，榕屬屬於桑科，在全世界榕屬植物約有750餘種，廣泛分佈於非洲、美洲、亞洲及澳洲等地的熱帶及亞熱帶中低海拔地區，在臺灣含引進栽培的約有55種，而26種原生種類中有6種為雌雄同株，其餘為雌雄異株。如赫赫有名的「無花果」(圖1)，以及「榕樹」、「雀榕」、「菩提樹」、「椶櫚榕」、「愛玉」、「薜荔」等都是榕屬的植物，大多數種類為低海拔地區榕楠林帶的主要組成樹種，部分種

類則常見於城市環境。熱帶的榕屬植物因有經年結果的特性，提供森林中昆蟲、鳥類及哺乳類等動物大量且穩定的食物來源，對部份動物族群之存亡有極大的幫助，故榕屬植物為熱帶森林中的關鍵物種之一。榕屬植物有喬木、半附生性喬木、灌木、匍匐或攀緣性藤本等多樣性的生活形態，此特性亦可能促使榕屬植物廣泛分布在歧異的生育地。

榕屬植物的花

通常我們可以看到各種榕樹上結有大大小小的果實，但卻看不到它的花，其實它的花是長在像果實的構造內，它們的花非常小且構造簡單，稱之為小花；小花根據功能可分為雄花、雌花，雌花又可分為短花柱雌花(又稱蟲瘿花)與長花柱雌花(又稱種子花)，也有些具有中性花。由於許多小花被一個膨大而中空的花托所包覆，外表看起來像果實一樣，稱之為榕果，其實它也是花序的一種，稱為隱頭花序，因為所有的小花完全被花托包覆，外表上看不

到花，因此常被誤認為榕屬植物不會開花就結果了，這也是「無花果」名稱的由來。這些或大或小像果實一樣的花序其實是處於不同的發育狀況。

榕屬植物的繁殖與授粉蜂產卵之關係

一個榕果中包被著數十朵到數千朵花，甚至由上萬朵花(如愛玉)所構成，具雌花先熟性且榕果僅能藉由許多小孔苞片所形成的小孔與外界相通，並且只在特定的時間微微鬆開成小孔道，這些苞片就像是特殊的篩子，可以限制出入的份子，因此榕果無法藉由一般風力或大型昆蟲授粉，且同一顆榕果內的雌花和雄花於不同時期成熟，因此也無法自花授粉，由此顯示榕屬植物之花序結構及物候時序並不有利於其繁衍下一代，然而榕屬植物之所以成為熱帶及亞熱帶森林生態系的優勢樹種，乃是自白堊紀開始，榕屬植物與榕果小蜂中的授粉蜂兩者間經過長時間在形態構造、生活史等相互配合形成共同演化，並達到種(榕屬植物)對種(榕果小蜂)高度專一性緊密互利共生的關係。榕樹的雌花提供授粉雌蜂產卵繁殖孕育下一代，而授粉蜂則替雌花授粉。雌雄同株的榕樹，同種中植株只產一種形式的榕果，其同時具有雌花及雄花，榕果內的雌花可發育為蟲瘿或種子；雌雄異株的榕樹則分化出兩種不同功能性別的榕果，兩者外觀差異不大，主要差別在於榕果內的花分化成不同的形態。雌株產生的榕果(雌榕果)只具有特化的長花柱雌花，無法讓授粉蜂產卵成功僅能發育成種子，雄花退化或無；雄株榕果(雄榕果)內具有雄花及特化的短花柱雌花，可供授粉蜂產卵以繁殖下一代，幾乎無法被授粉生產種子。

當雌花成熟時，榕果會散發特殊的氣味，以吸引特定種類的授粉蜂進入產卵，榕樹與授粉蜂呈現高度的專一性。這些特殊的氣味主要由具有揮發性質的單萜類、倍半萜類為主，其組成的成分種類非常多，但同種榕屬植物雌雄個體釋放揮發物的量、種類、組成高度相似，顯示存在著明顯的模擬現象，如此一來可避免授粉蜂僅到雄株的榕果進行產卵繁殖下一代，而不到雌株幫榕果授粉。

在產卵的同時，雌授粉蜂會主動或被動將身上的花粉黏沾於雌花柱頭上，被產卵成功的花其子房會發育成蟲瘿，而沒被產卵且授粉成功的雌花則可成功孕育為種子；授粉蜂幼蟲孵化後以雌花之胚珠為食物，待榕果內雄花成熟時，完成交配的雌授粉蜂將帶著花粉離開，飛出榕果後尋找另一個適合產卵的年輕榕果，以完成本身的生活史，並幫助寄主榕樹傳遞花粉。

榕果發育時期與授粉蜂生活史關係

依榕果發育時期與授粉蜂生活史關係可區分為五個時期，分別為：

前雌期(pre-female phase, 簡稱A期)

由花芽形成至雌花成熟之前時期，此時授粉蜂無法進入緊密的榕果小孔。

雌花期(female phase, 簡稱B期)

雌花成熟，此時榕果會散發特殊的氣味吸引雌授粉蜂，授粉蜂可由短暫開放的榕果小孔鑽入榕果內產卵或授粉，榕果小孔外通常會留有授粉蜂的遺翅(圖2-4)。

花間期(interfloral phase, 簡稱C期)

榕果內經授粉的雌花發育為核果，另一部份雌花



圖2 雌花期的愛玉子榕果，內有長花柱雌花，並可見雌薜荔小蜂



圖3 愛玉子雄榕果內部，紅褐色者為蟲瘿花區，黃色為雄花區



圖4 愛玉子榕果先端由許多小孔苞片組成，於雌花期藉由微微張開的小孔與外界相通

經授粉蜂產卵成功後發育為蟲癭，授粉蜂的幼蟲在內生長發育，至雄花成熟前為花間期。

雄花期(male phase, 簡稱D期)

雄花成熟，無翅的雄授粉蜂先羽化，咬破並鑽出蟲癭，牠們會尋找可交配的雌授粉蜂所在的蟲癭，將其蟲癭咬破後插入交尾器與之交配，因此雌授粉蜂在蟲癭內即已完成交配。在二氧化碳濃度極高的封閉榕果中，雄授粉蜂行動十分活躍，一隻雄授粉蜂可與多隻雌授粉蜂交配；一些榕屬種類的雄授粉蜂前往榕果小孔附近或榕果小孔鑽出向外的通道，有翅的雌授粉蜂在榕果小孔打開後才開始活躍並鑽出蟲癭，準備離開榕果，在離開榕果前，雌授粉蜂可能會有蒐集花粉的行為，或是榕果的花粉已散落在榕果內部，雌授粉蜂離開前身體就會沾滿花粉。離開榕果後雌授粉蜂會在榕果外停留一段時間，有清理翅膀及身體的行為

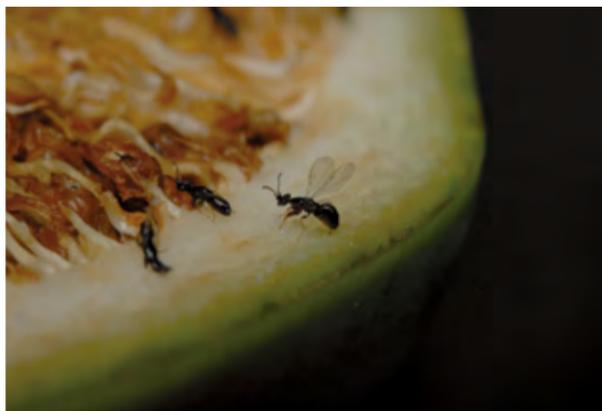


圖5 雌薛荔小蜂(身體黑色有翅膀者)



圖6 雄薛荔小蜂(身體褐色無翅膀者)

為，不久之後即飛離榕果去尋找雌花期的榕果產卵或授粉(圖5-7)。

成熟期(ripe phase, 簡稱E期)

榕果內核果成熟，授粉蜂已離開榕果，榕果果壁會在此階段快速增厚並變得柔軟，顏色可能轉變成紅色、黃色或紫色等以吸引食果動物前來取食並藉由其排泄的行為將種子散佈出去(圖8-11)。

雌雄同株的榕果內，雌花之花柱有一連串長短不一的變化，在榕果內部有一個柱頭形成的表面，柱頭表面底下的雌花子房位置彼此上下相互交錯的排列，子房位置在上層的雌花會具有較短的花柱及較長的花柄，為花柱較短的雌花，而子房位置靠近底部的雌花則具有較長的花柱而花柄較短或幾乎無柄，為花柱較長的雌花，其間還有花柱長度不一的中間類型雌花。這些雌花功能相同，皆可產生種子或是經授粉蜂產卵成功可產生蟲癭，但通常是花柱短的雌花偏向形成蟲癭，而花柱長的雌花偏向產生種子。對於此現象有兩個推測，一為與授粉蜂的產卵管長度有關，花柱短的雌花及一些中間型雌花可以讓授粉蜂產卵成功，且發育成蟲癭，而花柱長的雌花花柱長度比雌授粉蜂之產卵管長，雌授粉蜂無法將卵產在正確的位置，使得該雌花無法發育成蟲癭，若經授粉成功則發育為種子。二為與雌花的構造有關，在部份榕屬植物中，如 *F. maxima* 之雌花柱頭有分歧，且花柱較長的雌花其柱頭表面傾向有較大的面積，可增進與雌授粉蜂的接觸，進而增加授粉機率，花柱較短雌花的柱頭表面則小於長花柱雌花之柱頭，以利雌授粉蜂產卵。

雌雄異株的種類中，雄株生產雄榕果，內有短花柱雌花及雄花，雌株生產雌榕果，內有長花柱雌花及部份種類同時具有中性花。雌雄榕果內皆具有雌花，但其構造及形態不同。在雄榕果內，雌花皆為短花柱雌花，雌授粉蜂進入後可以輕易的產卵；而

在雌榕果內的雌花皆為長花柱雌花，花柱長度比雌授粉蜂的產卵管長，雌授粉蜂的卵無法順利產在子房適當位置，僅能被授粉產生種子，部份種類的長花柱雌花的柱頭彼此會連結在一起形成共同柱頭平台，而大大增加其雌花授粉的成功機率。

榕果小蜂

榕果小蜂(fig wasps)泛指所有生活在榕果裡面的榕果小蜂，包含授粉蜂及非授粉蜂，其生活史與榕果的發育過程緊密結合。以一般常見的正榕(*F. microcarpa*)為例，其花粉的傳遞皆是依賴其專屬的正榕小蜂(正榕授粉蜂, *Eupristina verticillata*)，其非授粉蜂則高達15種以上。

授粉蜂屬於一種造癭昆蟲，雌雄蜂形態不同，所具的功能亦不同，雄授粉蜂的翅退化至無或僅留鱗片、眼睛與觸角退化，但具有發育良好的顎片和可伸縮自如的交尾器，其行動遲緩但能咬開自己與雌授粉蜂所在的蟲癭，以及為雌授粉蜂打開榕果的通道，為負趨光性，且終其一生都生活在榕果內。雌授粉蜂則具有易折斷的翅膀與觸角，頭部扁平呈鏟狀，大顎特化為鋸齒狀，強而有力的前後腳，使之易於進入榕果內。具正趨光性，使之跟隨光源離開榕果，授粉蜂在形態構造的特化，使得雌雄小蜂得以適應榕果內的特殊構造。

非授粉蜂是產卵於榕果中卻沒有幫忙榕屬植物授粉的蜂類，亦即僅利用榕果資源而無回饋的功能。其原因在於非授粉蜂主要由榕果果壁外將產卵器直接插入雌花內產卵，因此，即使其身上帶有花粉，也因產卵的行為而不能替雌花授粉。非授粉蜂主要分為3類，第1類與授粉蜂相同為植食性小蜂，亦為造癭者(galler)，其可能在雌花完全成熟前進入榕果內產卵或雌花期時在榕果外壁產卵，故使授粉蜂能使用的雌花減少；第2類的小蜂其幼蟲亦為植

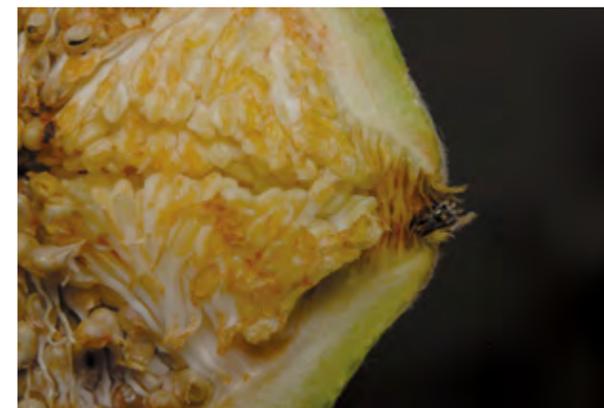


圖7 薛荔雄榕果成熟時，苞片萎縮或榕果裂開以利雌小蜂離開，最外側的苞片處有未能進入榕果的小蜂

食性，為客居生物(inquiline)，其雌蜂具有特長的產卵管，可以在榕果外直接用產卵管刺穿榕果壁把卵產進雌花內，會佔據授粉蜂或其他榕果小蜂的蟲癭及取食其食物來源，雖不會直接傷害子房內的榕果小蜂幼蟲，但往往造成其幼蟲餓死；第3類榕果小蜂為肉食性的寄生者(parasitoid)，通常具有特長的產卵管可在榕果外產卵，會將植食性小蜂或是其他肉食性小蜂的幼蟲當為寄主，最後會使寄主死亡。這3類非授粉蜂皆未協助榕樹授粉，而僅利用榕果撫育牠們的下一代。通常每種榕樹僅有一種專一的授粉蜂，但可能有數種的非授粉蜂，一般而言若數量過多將會危害授粉蜂的族群。

榕屬植物與授粉蜂的授粉模式關係

雌授粉蜂幫其寄主榕樹授粉，有分為主動授粉(active pollination)及被動授粉(passive pollination)。主動授粉的雌授粉蜂通常具有特化的構造，如花粉籃(pollen pocket)及花粉刷(pollen combs)，但被動授粉的雌授粉蜂通常沒有特化的構造，或是具有退化沒有功能的花粉籃，但皆不具花粉刷。

主動授粉模式的雌授粉蜂會主動收集花粉，在離開榕果前會至雄花處將花粉擠入花粉籃中，完成收集花粉的工作才離開榕果。等到授粉蜂進入另一個

雌花期榕果內，產卵的同時將花粉由花粉籃取出，或是做出產卵動作時主動將花粉散佈在柱頭上。有些種類之授粉蜂則會將花粉吞入體中，產卵時再吐出來以進行主動授粉行為。其寄主榕樹所觀察到榕果內的花藥/胚珠的比例偏低，即雌花數目遠大於雄花數。

被動授粉模式的雌授粉蜂沒有主動收集花粉的行為，其寄主榕樹通常會產生大量的花粉，相對地所觀察到榕果內的花藥/胚珠比偏高。在雌授粉蜂離開榕果之前，榕果內的雄花花藥開裂使花粉散佈在榕果的腔室中，雌授粉蜂在離開榕果時，身上就會被動地沾滿花粉。

榕果的特殊氣味

不論雌雄同株或異株的榕樹，同株內常呈現開花期同步性的現象，授粉蜂在母樹上找不到雌花期榕

果，必須飛離母樹尋找其他具有雌花期榕果的植株，但在熱帶雨林中榕屬植物的種數極多，可能同時出現數十種以上的榕屬植物，單一種類族群零星散佈在廣大的環境中，這些利用不同種類榕屬植物的授粉蜂如何在有限的短暫生命中經過長距離的飛行後還能準確無誤的進入適合的榕果內產卵及授粉呢？關鍵在於榕果散發的氣味揮發物，榕果於雌花期散發出揮發物以吸引授粉蜂前來授粉，此揮發物是由多種不同化合物組成的混合物，藉由不同的化合物組合使得每一物種各自具有其獨特的氣味。授粉蜂的觸角具特殊感應器(sensilla)，可接收氣味揮發物並受到特定氣味吸引飛往榕果的正確位置，到達榕果後，該氣味繼續刺激授粉蜂鑽入榕果內進行產卵及授粉，此為此共生關係得以延續最重要的步驟。

榕果之氣味主要組成萜類(terpenoids)、苯類(benzenoids)、脂肪族類(aliphatics)以及鏈烷類化合物(alkanes)。例如無花果的雌花期榕果氣味組成化合物主要為芳樟醇(linalool)、芳樟醇氧化物(linalool oxides)和苯甲醇(benzyl alcohol)。透過組成化合物種類相似，但各成分比例不同，可形成特殊的氣味，或是大部分是常見的成分，但卻含有少數特殊的化合物也可形成特殊的氣味。

榕果的物候

榕屬植物與榕果授粉蜂高度專一的互利共生的關係中，除了小蜂與榕果雌雄花的形態配合外，榕屬植物榕果雌花期(B期)與雄花期(D期)有無適當配合，也會影響榕果的生長發育和榕果小蜂的族群數量，若榕果雌花期與雄花期配合不良，勢必會造成授粉蜂族群數量的減少，甚至導致族群在該地消失。而榕屬植物若缺乏授粉蜂幫忙授粉，其族群也會受到限制，因此雌花期與雄花期互相搭配是很重要的。

雌雄同株的榕屬植物一般呈現株內花期同步但株間花期不同步，如此一來雄花期榕果釋放出大量的授粉蜂時，因株內花期同步，授粉蜂必須前往其他株的雌花期榕果，因此可以防止自交的情形發生，而株間花期不同步則可提供授粉蜂進駐的機會，如正榕即有此現象。但在季節變化劇烈的環境中，授粉蜂易受環境的影響增加其死亡率，該區的榕屬植物族群可能在環境較不適合授粉蜂生存時，降低株內花期同步而趨向花期不同步，使得雄花期授粉蜂可在母樹上找到雌花期榕果進入產卵，以延續授粉蜂的族群後代。

雌雄異株的榕屬植物因種類的差異及環境因素，榕果物候呈現較複雜的模式。雌雄異株的榕果在功能上已分化為雌株榕果生產種子，而雄株榕果生產花粉；對授粉蜂而言，進入雄榕果可延續授粉蜂族群，而進入雌榕果則似乎無任何益處。理論上授粉

蜂會優先進入雄榕果且避免進入雌榕果，但榕樹也有機制來防止授粉蜂產生分辨能力，如在季節性不明顯的地區，雌雄株的雌花期會同時出現，且其榕果會散發非常相似的氣味，加上顏色和形態的相似，使授粉蜂無法分辨兩性別雌花期榕果的差異，並避免授粉蜂演化出辨別的能力。而另一招則是雌雄異株的花期會有相互錯開的現象，如此一來，授粉蜂由榕果飛出後，只能尋找到雄或雌株的雌花期榕果；若在只有雌株的雌花期，也就達到授粉蜂幫雌株的雌花期榕果授粉的目地。

低溫與降水是造成授粉蜂高死亡率的原因，所以也常發現授粉蜂出現的時間大多和低溫與降水的高峰錯開。雌株多在濕季時榕果成熟生產種子，因為環境對種子生長、發芽有利，因此在濕季來臨前生產大量的雌榕果；另一方面，雄株在不利的環境還是會持續生產榕果以維持授粉蜂的族群，但在濕季以前雄株會產生大量的雄榕果，並在濕季前成熟來增加授粉蜂的族群量，此時大量的雌榕果發育至雌花期，正好可接受雄榕果大量釋放攜帶花粉的雌授粉蜂而形成種子，榕果發育至成熟時正好為雨季的來臨。在大量雌花期雌榕果生產的時期，少數雄株生產相對少量的雌花期雄榕果，為授粉蜂提供一個保護的棲所。對授粉蜂而言，降雨是最大致死因子，但對成熟種子而言，降雨提供了種子發芽較適合的環境。

結語

榕果與小蜂經過漫長的演化、適應，彼此間相互依賴，缺一不可，且專一性高，榕果的雌花提供授粉蜂產卵的場所，並使其後代在其內安穩成長。而小蜂則協助雌花授粉，是互利共生的最佳典範。兩者若配合的好，則彼此皆欣欣向榮。反之，短期的配合不當會使其族群數量減少，而若是長期的配合不當則可能最後導致雙方都瀕臨滅絕。



圖8 授粉不良的雌愛玉子榕果，可見到有許多長花柱雌花未發育成核果



圖9 愛玉子的榕果多呈長橢圓狀，未成熟時表面布滿白色斑點，成熟時轉紫褐色並開裂



圖10 成熟時的愛玉子榕果



圖11 授粉良好的雌愛玉子榕果，核果已成熟