

裡應外合一揭開「菩提子」的奧祕

高中組生物科第三名

高雄市立新莊高級中學

作者：陳盟翔、王子賓、李冠賢
指導教師：蘇懿生、林素霞

一、研究動機

在國中的時候發現菩提樹上結了許多果子，奇怪的是為何從來沒看過菩提樹「開花」？上了高中以後，經過生物老師的協助，收集到了一些桑科榕屬植物的資料，對於「隱頭花序」有了初步的了解。但是，有關菩提樹的資料幾乎沒有，因此，決定著手從事這一方面的研究，希望能夠揭開菩提樹「榕果」（以下皆簡稱為「菩提子」）的神祕面紗。

二、研究目的

1. 了解菩提子的形態、構造及其發育過程。
2. 了解授粉蜂與寄生蜂的產卵、羽化及交配行爲。
3. 了解授粉蜂、寄生蜂與菩提子的關係。

三、研究設備

1. 三眼解剖顯微鏡（Olympus 含相機接距）
2. 照相機（Nikon FM4）
3. 環狀閃光燈

四、研究方法

一般常將榕果依其花蕊的發育分爲 A（前雌花期）、B（雌花期—授粉）、C（花間期—發育期）、D（雄花期—小蜂成熟離開榕果並帶走花粉）、E（成熟期）等五期，但在本研究中並未發現「雄花期」，菩提子雄花與雌花幾乎同時成熟，因此在本研究中重新調整爲 A（前花期）、B（授粉期）、C（發育期—原 C、D 期）、D（成熟期）四期。另外在 A 期之前有一段很長的時間，僅僅在樹枝上形成一個小突起，我們將其稱之爲「芽期」。

(一)菩提子的形態構造及其發育過程

1. 每隔七天解剖觀察菩提子的顏色、大小、內部解剖構造。
 2. 菩提子生長速率之測量：每七天測量直徑一次。
- (二)授粉小蜂與寄生蜂的產卵、羽化及交配行爲。
1. 授粉蜂與寄生蜂到訪菩提子的時間長短：每天觀察 B 期菩提子，記錄小蜂之種類、行爲。
 2. 產卵及交配行爲之觀察：於菩提子發育至 B 期、C 期時，在樹上以放大鏡觀察，並採下帶回學校置於解剖顯微鏡下，觀察小蜂羽化、交配及打鬥等行爲。
- (三)授粉小蜂、寄生蜂與菩提子的關係
1. 菩提子的隔離：選定 A 期菩提子，分別以下列方法將菩提子加以隔離：封口袋套袋、封口袋密合、十層保鮮膜，四十日後觀察。
 2. 菩提子雌花發育分化之計量：採集 B、C、D 期菩提子，計算內部非蟲癭（種子）、已羽化蟲癭、未羽化蟲癭等三種雌花的數量。
 3. 小蜂與雌花發育分化之關聯：隨機選取 B 期菩提子內雄花，測量其長度。另取各式雌花，測量其花柱、子房、花柄的長度。另測量授粉蜂、寄生蜂的產卵管長度。

五、研究結果

(一)菩提子的形態構造及其發育過程

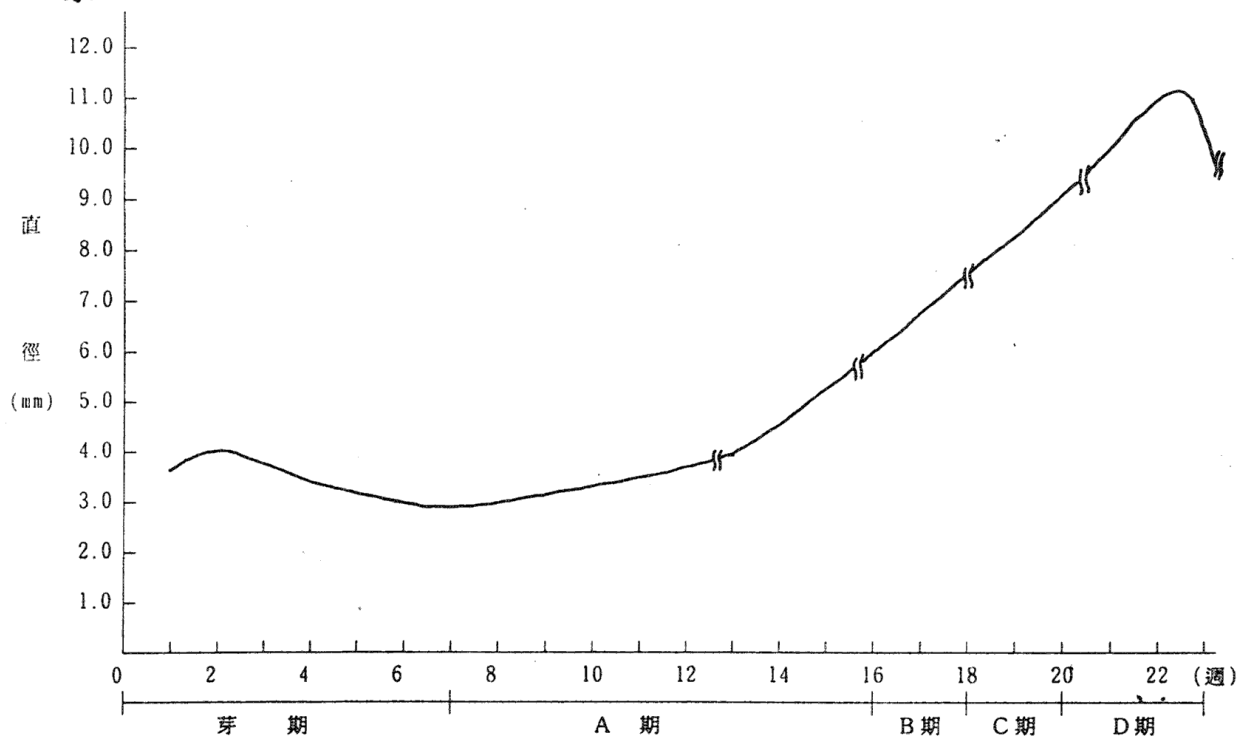
1. 依菩提子之形態變化分為五個階段分別敘述如下：
 - (1)芽期（約 6 ~ 7 週）：花芽初呈圓錐狀，大部份為成對著生，皆為腋果。此期慢慢突出枝條，其間，菩提子會逐漸縮小，至完全突出枝條才能再成長。此期大小約 3.1 ~ 3.9mm。
 - (2)A 期（約 9 ~ 11 週）：花芽逐漸出現菩提子雛形，底部稍稍突起，形成小空腔，外表呈綠色。內部花蕊正則逐漸成熟。此期大小約為 3.1 ~ 7.0mm。
 - (3)B 期（約 2 ~ 3 週），雄花發育成熟。小孔出現，外有二片苞片相接合，向內層層的白色苞片交互排列形成孔道，授粉蜂可由此鑽入。此期大小約為 7.0 ~ 9.0mm。
 - (4)C 期（約 1 ~ 2 週）：變為淡黃色。雌花發育成種子及蟲癭，雌花的花柱及雄花枯乾變成黑色。此時小蜂已開始飛出。此期大小約為 9.0 ~ 10.5mm。
 - (5)D 期（約 1 ~ 2 週）：菩提子持續變大，由淡黃色轉為橘色、紅色、甚

軟而富含水份，最後變為黑色、脫落。此期大小約為 10.5 ~ 11.9mm。

(6)從芽期到脫落總計約需 19-25 週。

2.同一棵樹上的菩提子成熟的步調幾乎一致，在不同棵間則不同。

3.菩提子生長速率之測量：菩提子之成長曲線呈 S 形（圖一）即在發育初期，有一倒陷曲線，從 A 期末開始，會加快生長速度，到 D 期末又有下降的現象。



圖一 菩提子的生長速率

(二)授粉蜂與寄生蜂的產卵、羽化及交配行爲

1.授粉蜂與寄生蜂產卵時序比較：寄生蜂較早且持續時間較長。

2.產卵及交配行爲：

(1)授粉蜂

a. 產卵行爲—小蜂以頭部碰觸菩提子小孔外部苞片，經小孔內部層層苞片形成之通道鑽入。

b. 羽化及交配—雄蜂較雌蜂早羽化，雄蜂（無翅）羽化後有啃咬雌蟲癭之行爲，並將雌蜂拉出蟲癭，進行交配。研究者主動提供兩隻雌蜂供雄蜂交配後，雄蜂隨即昏厥死亡。

(2)寄生蜂

a. 產卵行爲—因具有外顯式產卵管（長約 0.93mm），所以可將產卵管插入果壁產卵，歷時可達十分鐘。

b. 羽化及交配—寄生蜂多數較授粉蜂先飛出菩提子，其中雄蜂又早於雌蜂。交配行為在未飛出菩提子前即可在菩提子內進行，也可見飛出後在樹枝上交配。

(三)授粉小蜂、寄生蜂與菩提子的關係

1. 菩提子的隔離：授粉蜂可由封口袋套袋的小縫隙循線進入菩提子內，但在菩提子被完全隔離後則無法突破進入。寄生蜂的產卵管可以穿透封口袋，在菩提子內產卵，但無法替菩提子授粉（表一）。

表一 菩提子以不同方式隔離的結果

隔離方式	隔離程度	授粉蜂蟲癭	寄生蜂蟲癭	菩提子發育
封口袋套袋	有小縫隙	有	有	成熟
封口袋密合	完全密合	無	有	未成熟
十層保鮮膜	完全密合	無	無	未成熟

2. 菩提子雌花的發育分化之計量：各期雌花總數（平均值）大約都在 200 個左右，但各菩提子間的個別差異很大，各種雌花數量的標準差 (SD) 都偏高（表二）。到最後成熟期（D 期）時，非蟲癭（種子）與蟲癭（已羽化和未羽化）的比例約為 1:1。

表二 菩提子雌花的分化之計量

雌花分化	B 期 (N=20)		C 期 (N=20)		D 期 (N=20)	
	平均數 (±SD)	%	平均數 (±SD)	%	平均數 (±SD)	%
非蟲癭	77.80 ± 52.14	37.64	123.60 ± 68.59	59.68	108.15 ± 46.69	49.04
已羽化蟲癭	7.00 ± 6.21*	3.39	47.45 ± 19.39	22.91	58.60 ± 31.80	26.57
未羽化蟲癭	121.90 ± 21.97	58.97	36.05 ± 16.39	17.41	53.80 ± 34.96	24.39
雌花總數	206.70 ± 44.48	—	207.10 ± 54.64	—	220.55 ± 48.90	—

* B 期羽化而出的都是寄生蜂

3. 小蜂與雌花發育分化之關聯：

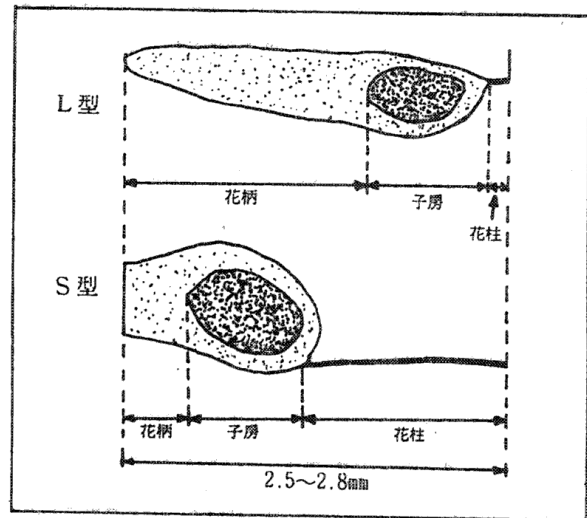
- (1) 產卵管的平均長度：授粉蜂— $0.13 \pm 0.04\text{mm}$ (±SD N=10)
寄生蜂— $0.93 \pm 0.10\text{mm}$ (±SD N=10)

(2)雄花平均長度：1.80 ± 0.14mm(±SD N=10)

(3)雌花長度：雌花可以依花柄的長度明顯的分成兩類（圖二），但是其全長都十分接近，約在 2.6mm 左右（表三）：

表三 菩提子雌花長度(±SD 單位:mm)

雌花種類	L型(N=10)	S型(N=10)
花柱長	0.19±0.24	1.17±0.32
子房長	1.26±0.90	1.30±0.94
花柄長	1.15±0.27	0.19±0.20
全長	2.60±0.11	2.66±0.10



圖二 S型及L型雌花的構造比較（縱切）

a. L型雌花：花柄比花柱長，略成長棒狀。子房較小、子房壁較薄，胚珠也較小。

b. S型雌花：花柄比花柱短，略成橢圓狀。子房較大、子房壁較厚，胚珠也較大。

(4)雌花的分化：在菩提子內，L型雌花內的蟲癭通常是由授粉蜂產卵而成，產卵管插入的痕跡在子房壁。S型雌花內蟲癭大多由寄生蜂產卵形成，產卵管插入的痕跡在子房底部（花柄）。但是，非蟲癭（種子）則大多為S型雌花。少數雌花為中間型，則種子、蟲癭都有。

六、討論

(一)菩提子的發育及其形態構造之觀察

1. 在本研究中觀察授粉蜂羽化、交配時，並未發現附近的雄花有成熟帶花粉的情形，卻在B期中發現成熟的雄花，此時菩提子仍小而帶綠色，中央有黏稠狀的物質以協助雌花受粉，此發現引起我們的困惑，也造成分期時的困擾。
2. 菩提子的生長曲線呈S形，在芽期及A期間會縮小，在A期末開始快速生長，底部形成空腔，有利於授粉小蜂進入及產卵。在C期內部空腔加大，以利小蜂之羽化及交配。到了D期（成熟期）更形增大、多汁，也會在此

時變紅，以吸引鳥類啄食。

(二)授粉蜂與寄生蜂的產卵、羽化及交配行爲

1. 授粉蜂產卵期遠比寄生蜂短，其原因可能是：菩提子小孔只在 B 期鬆開一、二天，故授粉蜂只能在短短數十小時內進入菩提子內。而寄生蜂不必進入菩提子內，直接在果外以長長的產卵管插入產卵。
2. 雄蜂比雌蜂早熟，並協助其離開蟲癭，交配後隨即死亡。而協助傳播花粉，以及產卵延續後代的責任就交由雌蜂來完成，二者間分工精細，節省體力的消耗。

(三)授粉小蜂、寄生蜂與菩提子的關係

1. 菩提子雖然雌雄同株，但是雄花比雌花短（前者 1.8mm，後者 2.6mm），必須藉由外力的協助才能受粉，而授粉蜂正好提供這項服務。
2. 以封口袋將菩提子套住，僅留下一個小縫隙，授粉小蜂仍能循線找到 B 期的菩提子，並進入小孔內。
3. 寄生蜂之產卵管非常強韌，可以穿過密封的封口袋，在菩提子內產卵，但是卻無法替菩提子傳播花粉。在封口袋密封的菩提子內，可以看到許多寄生蜂的蟲癭，但是卻找不到授粉蜂的蟲癭，也看不到發育成種子的雌花。這也同時顯示：本研究中的寄生蜂寄生的對象是菩提子（子房），而非授粉蜂。
4. 同樣是雌花，有可能發育為蟲癭，為小蜂傳宗接代；也可能發育成種子，為自己延續香火。如何在這兩者間取得平衡，成為榕果與小蜂雙贏的局面？到最後成熟期（D 期）時，非蟲癭（種子）與蟲癭（已羽化和未羽化）的比例約為 1:1，這真是一個微妙的演化結果！
5. 一般學者認為雌花發育為蟲癭或種子，由花柱的長度決定，授粉蜂的產卵管較短，無法在長花柱的雌花上產卵，因此，長花柱的雌花發育為種子；短花柱的雌花發育為蟲癭。本研究的結果與上述理論相符，與謝玫真（民 81）的研究結果相似。
6. 通常雌花的長度大約都在 2.6mm 左右，因此，短花柱的都有長花柄，長花柱的有短花柄，我們將前者稱之為 L 型，略成長棒狀，子房較小、子房壁較薄，適合授粉蜂在菩提子內產卵；後者稱之為 S 型，略成橢圓狀，子房較大，子房壁較厚，但花柄短，適合寄生蜂在菩提子外面插入產卵（在花柄基部留下垂直的痕跡）。
7. 由上述兩點我們得到重要的發現：授粉蜂產卵於 L 型雌花，留下 S 型雌花供菩提樹繁衍後代，因此，彼此為共生關係。但是，寄生蜂卻產卵於 S 型

雌花，因此，對於菩提樹而言是寄生蟲。

七、結論

在本研究中有些發現和國內其他相關的研究略有不同，較重要的有：

1. 正榕是雌花先熟，授粉蜂羽化時，雄花才成熟。但是，在本研究中發現雄花成熟時機很早，我們並沒有在菩提子發現「雄花期」，造成我們分期的困擾。
2. 花柄的長度決定產卵小蜂的種類—寄生蜂或授粉蜂，本研究中的寄生蜂寄生在菩提子將來發育為種子的雌花（S型）上，但是菩提子仍保有50%的雌花發育為種子。
3. 在本研究中，巧妙的區隔授粉蜂與寄生蜂，發現寄生蜂不必依賴授粉蜂，但菩提子必須依賴授粉蜂才能授粉。可見菩提子與授粉蜂為共生關係，而寄生蜂寄生在菩提子。不過，是否有其它種類的寄生蜂扮演不同的角色，則有待研究。

有關菩提子的雄花成熟時機，疑點甚多，在此不敢妄下結論，有待明年花期再度來臨時進一步的觀察研究。此外，在研究過程中還有許多額外的發現及疑問：

1. 在D期（此時果子已經熟透）內發現許多蠕蟲，大小約3mm，不知從何而來？
2. 授粉蜂為膜翅目，應該是完全變態的昆蟲。但是，有關授粉蜂發育過程的文獻幾乎沒有，我們也一直在雌蕊中找不到授粉蜂的幼蟲。
3. 在B期的雌蕊上及授粉蜂的翅膀上，發現許多小小透明的蠕蟲（大小只有1mm左右）是授粉蜂的寄生蟲？為何到處遊走？還是菩提子的寄生蟲？
4. 在進行實地觀察時，寄生蜂及授粉蜂都會停在同學的淺色衣服上，而深色衣服上都沒有，小蜂似乎有趨光性。
5. 一般研究認為授粉蜂與菩提樹之間有專一性，菩提樹的授粉蜂及寄生蜂的種類則有待鑑定。此外，菩提樹是外來品種，其授粉蜂也同時引進？或是在臺灣由不同的授粉蜂替代？
6. 寄生蜂與授粉蜂之間的關係如何？有沒有寄生在授粉蜂上的寄生蜂？

臺灣的榕屬植物有五十二種之多（廖日京，民80），目前已完成受粉研究的品種還未超過十種，可供研究的題材仍多。尤其是雌雄異株（如椴果榕、牛乳榕等）的榕果，其授粉過程及開花時序更複雜，等待有興趣的同好繼續研究。

八、參考資料

1. 巫紅霏、周蓮香，民 84，榕果的世界，未發表（演講稿）。
2. 何坤益，民 80，愛玉與薜荔授粉生態之研究，中興大學森林學研究所碩士論文。
3. 陳穎儒，民 83，榕果小蜂與正榕之物候週期及種間關係，臺灣大學植物病蟲害學研究所碩士論文。
4. 楊吉壽，民 84，打狗山植物圖鑑，高雄市野鳥協會。
5. 廖日京，民 80，臺灣桑科植物之學名訂正，臺灣大學森林系。
6. 謝玫真，民 81，榕果小蜂與正榕之共生研究，臺灣大學動物研究所碩士論文。

評語

本研究經過詳細的觀察而將“菩提子”——一種校園常見的植物其開“花”結“果”的過程做了很詳盡的描述，無論從教育或科學的觀點來看，都非常值得鼓舞。本作品的撰寫順暢，研究成果合理，資料的收集亦齊全。為不可多得的優秀作品。