

2025年臺灣國際科學展覽會

優勝作品專輯

作品編號	060001
參展科別	植物學
作品名稱	高山生態群聚植物集中開花與昆蟲交互作用網絡之研究
得獎獎項	三等獎

就讀學校	臺北市立建國高級中學
指導教師	王俊能 劉玉山
作者姓名	冷昆叡 王維辰

關鍵詞	<u>傳粉網絡 (Pollination networks)、植物間交互作用 (plants interactions)、貓兒菊 (Hypochaeris radicata)</u>
-----	---

作者簡介



大家好，我們是來自建國中學的王維辰和冷昆叡。我們從國中到高中都一起做科展，也都拿到全國第一名。我們都很喜歡運動，常常能在球場上看到我們的身影。這次高中的研究我們跟隨實驗室在合歡山上住了兩個月，自己煮飯、打理生活，想發掘合歡山生態的奧妙。雖然在山上的生活很簡陋，但我們都樂在其中，享受挑戰、突破困境。

2025 年臺灣國際科學展覽會

研究報告

區 別：

科 別：植物學科

作品名稱：高山生態群聚植物集中開花與昆蟲交互作用網絡之研究

關鍵詞：傳粉網絡(Pollination networks)、植物間交互作用
(plants interactions)、貓兒菊(*Hypochaeris radicata*)

編號：

摘要

本研究首度以植物學、花粉學、昆蟲學及生態統計學探討臺灣高山傳粉生態網絡。花季中期以蜂類為主，後期為蠅類。昆蟲及植物交互網絡緊密連結無子群體，仰賴優勢物種支撐。蜂期為高山薔薇、玉山櫻草、貓兒菊、信義雄蜂；蠅期為一枝黃花、貓兒菊、家蠅。此兩期昆蟲與植物的穩健性不足，蠅期更易崩解。蜂類訪花具多樣性，蠅類訪花較專一。因蜂類、蠅類習性與身體特徵不相同，蠅類對花展幅(Visit Unit)大、花冠筒淺、花冠筒筒徑小、還原糖含量高、花粉及花蜜之間的距離大、柱頭面積小的植物較能專一攜帶其花粉。共用傳粉者帶來異種花粉，以 GLMM 分析同異種花粉數量變化關係，發現一起開花略助於授粉。貓兒菊已入侵成為優勢物種，花粉汙染 90%的物種，必須移除。

Abstract

This study is the first to explore the pollination ecological networks in Taiwan's alpine regions through the lenses of botany, palynology, entomology, and ecological statistics. During the mid-flowering season, bumblebees are the dominant pollinators, while flies take over during the late season. The interaction networks between insects and plants are tightly connected without distinct subgroups, relying on dominant species for stability. The "bee season" is characterized by *Rosa transmorisonensis* Hayata, *Primula miyabeana* Ito & Kawakami, *Hypochaeris radicata* L., and *Bombus formosellus*, while the "fly season" includes *Solidago decurrens*, *Hypochaeris radicata* L., and *Musca domestica*. Both insect-plant periods exhibit insufficient stability, with the fly season being more prone to collapse. Bumblebees exhibit a diverse range of flower visits, whereas flies tend to be more specialized. Due to differences in habits and physical characteristics, flies are more specialized in carrying pollen from plants with certain traits: wider floral display (Visit Unit), shallow corolla tubes, smaller corolla diameters, higher reducing sugar content, greater distances between pollen and nectar, and smaller stigma surfaces. Shared pollinators introduce heterospecific pollen, and a GLMM analysis of the relationship between conspecific and heterospecific pollen quantities revealed that simultaneous blooming slightly aids pollination. The invasive *Hypochaeris radicata* L has become a dominant species, contaminating 90% of other species' pollen, necessitating its removal.

壹、前言

在冰河時期，有許多植物遷徙來到台灣，隨後因為氣候再度變暖冰河融化，造成植物無法返回，成為高山孑遺植物(Hsieh, 2002 ; Chou et al., 2011)。遷徙來此的植物在長時間下，與本島原有的植物進行雜交或是種化，使台灣有著豐富的特有種植物，是極為珍貴的資產。且此特有率會隨海拔高度而增加，在本研究的合歡山高山生態系中，更是有著高達百分之六十的特有率(Hsieh, 2002)。

不過近年來全球暖化日漸嚴重，根據研究指出(Parolo & Rossi, 2008)，氣溫上升約 1°C 的情況下，植物分布海拔高度的極限提高了約 430 到 1950 公尺，相當於每十年就會向上遷徙 23.9 公尺，但由於山脈高度限制，總有一天植物會無法再度向上遷徙而導致滅亡。而關於昆蟲在全球暖化下的影響，英國研究指出(Menéndez, 2007)，在氣溫每上升約 1°C 的情況下，昆蟲的棲息地會減少 70%；而另一臺灣的研究指出(Lu & Huang, 2022)，台灣特有種信義熊蜂在氣溫上升 1.1-2.6°C 時，棲息地約會減少 50%，信義熊蜂也是我們樣區裡出現次數最多的昆蟲。所有的研究都顯示亞熱帶高山生態系會是氣候變遷下首當其衝的生態系，保育高山生態系的急迫性自然不言而喻。

2023 年，北海道大學及臺灣大學共同發表的文章中(Kudo et al., 2023)針對合歡山高山生態系植物及昆蟲的傳粉網絡進行分析，發現高山植物主要是由雙翅目(Diptera)的蠅類以及膜翅目(Hymenoptera)的蜂類來幫助傳粉，且昆蟲活動的時間與植物的花期有著高度重疊的關係，代表在高山生態系中，植物主要仰賴昆蟲來幫助傳粉。

但如此豐富的植物種類聚集在台灣的高山上，都要想辦法吸引昆蟲來幫他們授粉的話，不僅植物本身型態要能吸引昆蟲，植物之間也會共同發展出策略，一起生存。因此本研究主要在探討植物之間的關係以及植物與昆蟲之間的關係是否穩固。

參考研究(Kudo et al., 2023)，其研究是設計穿越線，在限定的時間內，紀錄昆蟲對植物的拜訪。但參考文獻(Ne'eman et al., 2010)指出以拜訪頻率建立昆蟲及植物的關係並不精準，且依照我們實地的觀察，發現有些拜訪確實沒有攜帶花粉，因此改以統計昆蟲身上所攜帶的花粉量與種類來建立精確的昆蟲與植物交互關係。另外，此研究(Kudo et al., 2023)其中昆蟲的單位是在目的階層下再以蟲的大小分群，不能精準了解各物種的影響。本研究透過臺大昆

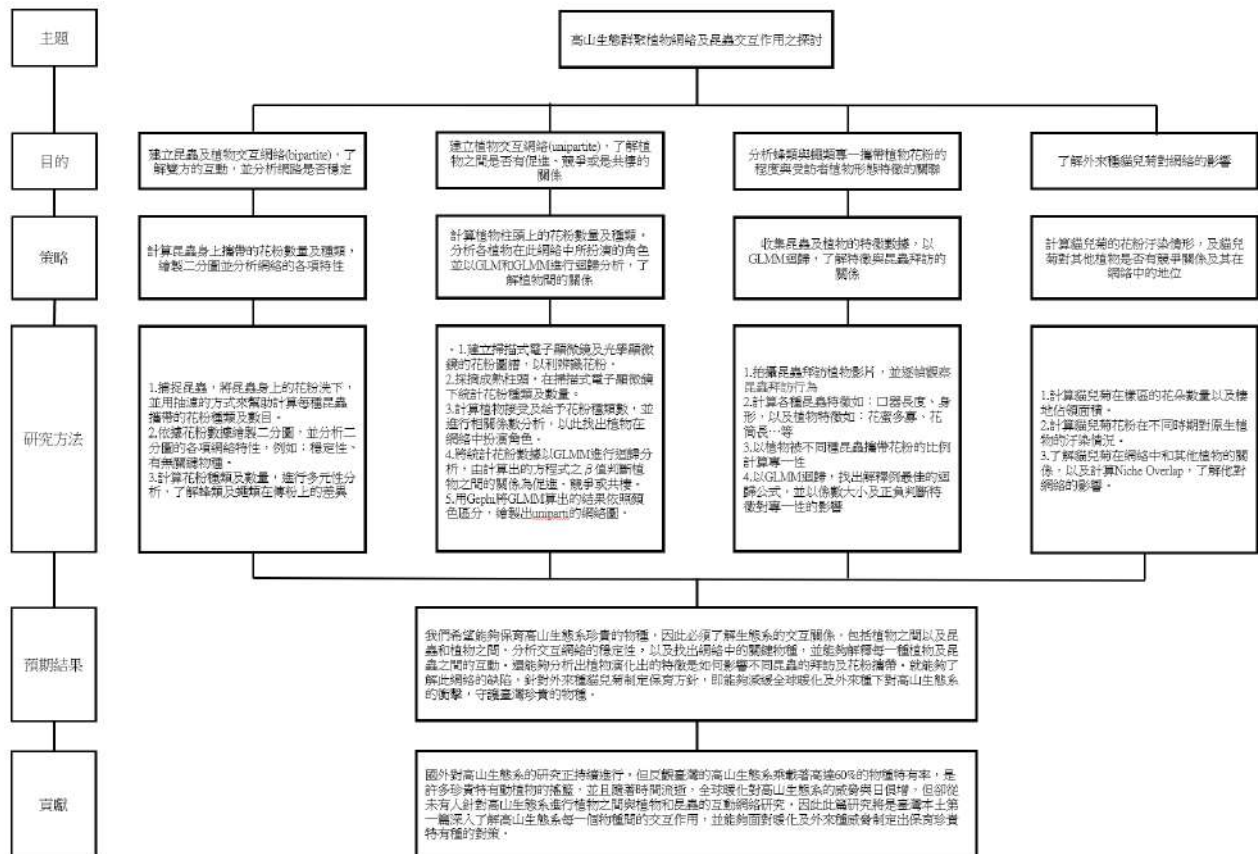
蟲系的協助，採用最新的昆蟲分類鑑定，可精細分別至科的階層，甚至可到種的階層，使我們能更加深入的了解每一物種間的交互網絡如何。

而針對建構出的傳粉網絡二分圖(bipartite)，我們會計算各項網絡性質(network level)以及節點性質(species level)，例如：網絡是否穩定(robustness)、網絡中是否有小群體(modularity)、各物種重疊指數(niche overlap)等，使我們能了解網絡的特性及是否穩定，並且找出網絡中最重要的優勢物種(Keystone species)，以達到保育生態系的目的。

在高山生態系，植物會集中在很短的時間內同時開花，再加上文獻中(Kudo et al., 2023)提到昆蟲活動的時間與植物的花期有著高度重疊的關係，使我們好奇這樣的現象是否具有意義？根據前人研究(Tur et al., 2016)，使我們想像植物之間演化出甚麼策略吸引傳粉者？是一起開花，增加傳粉者拜訪機會的促進(Facilitation)？還是不同植物搶奪傳粉者的競爭關係(Competition)？抑或是植物各有穩定的花粉來源，不受異種花粉影響的共棲關係(Neutral)？我們將藉由統計柱頭上同種花粉(Conspecific Pollen, CP)及異種花粉(Heterospecific Pollen, HP)的數量，以廣義線性模型(Generalized liner model, GLM)及廣義線性混合模型(Generalized liner mixed model, GLMM)來分析兩者變化的關係，判斷合歡山的植物之間是存在促進、競爭或共棲的關係。

高山植物的樣貌千百種，也有著許多不同的形態特徵，不過究竟植物的哪些特徵會造成吸引不同種類昆蟲來拜訪呢？我們會收集植物各項形態特徵，並且與蜂類以及蠅類攜帶的專一性進行迴歸分析，就能夠找出蜂蠅在拜訪上的差異，以及是被植物的哪項特徵吸引。

最後，我們也想了解從中海拔到高海拔都有分布的貓兒菊，他在樣區內的大量出現會對於樣區產生什麼樣的影響，且也想了解他是否已經在高山生態系佔有一席之地，才能夠想出對應貓兒菊的對策。



(研究架構圖為作者繪製)

貳、 研究目的

一、建構昆蟲與植物傳粉網絡(Bipartite)

- (一) 紀錄昆蟲與植物出沒的時期
- (二) 量化植物與昆蟲的交互作用找出優勢物種
- (三) 比較蜂類與蠅類攜帶花粉的差異

二、分析蜂類與蠅類專一攜帶植物花粉的程度與受訪者植物形態特徵的關聯

- (一) 了解昆蟲訪花時與植物的互動模式
- (二) 收集相關的花及昆蟲形態特徵
- (三) 用廣義線性混合模型找出各特徵對專一性攜帶的影響

三、藉由植物柱頭上的花粉，了解植物間交互作用的網絡(Unipartite)

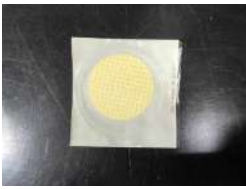
- (一) 蒐集植物物候(Phenology)資料，了解開花完整過程
- (二) 了解同時開花植物間的關係為促進、競爭或共棲
- (三) 比較五期中蜂蠅兩期植物柱頭花粉互沾的現象

四、了解外來入侵種「貓兒菊」對網絡的影響

- (一) 分析貓兒菊棲地佔領
- (二) 分析貓兒菊的生殖干擾
- (三) 分析貓兒菊與其他植物的交互關係

參、 研究設備及器材

一、設備器材(器材照片為作者拍攝)

			
掃描式電子顯微鏡 專用釘型樣品台	塑膠管 Falcon tube	1.5ml 離心管	微量滴管 Cilson
			
Vortex Genie2	MOTICAM S6	Olympus 解剖顯微鏡	NikonSE 複式顯微鏡
			
可伸縮式捕蟲網	濺鍍機 Quorum Q150R S	掃描式電子顯微鏡 SEM	電子秤 Mettler toledo AL204
			
離心機 Thermo saorvall legend micro 17	抽氣幫浦 ULVAC GVD-050A	硝化纖維濾紙 Sartorius stedim Cellulose nitrate filter	烘片機 Fisher Scientific Slide Warmer

二、植物名錄：臺灣粉條兒菜(AF)、玉山筷子芥(AL)、玉山抱莖籜蕭(AM)、阿里山薊(CA)、玉山彎柱芎(CM)、玉山小米草(ET)、阿里山龍膽(GA)、早田氏香葉草(GH)、高山白珠樹(GI)、黑斑龍膽(GS)、玉山金絲桃(HN)、貓兒菊(HR)、玉山毛蓮菜(PH)、玉山金梅(PL)、玉山櫻草(PM)、玉山茴芹(PN)、梅花草(PP)、馬先蒿(PV)、玉山懸鉤子(RR)、高山薔薇(RT)、虎杖(RJA)、巒大當藥(SMA)、黃菀(SN)、一枝黃花(SV)

三、蜂類名錄：地花蜂(ANA)、東方蜂(APA)、信義熊蜂(APBF)、楚南式熊蜂(APBS)、繭蜂(BR)、隧蜂(HAL)、蛛蜂(PO)、API、APBB、FO

四、食蚜蠅名錄：SCI、SY1、SY2、SY3、SY5、SY6、SY9、SY10、SY11、SY12、SY13、SYBS、SYC1、SYC2、SYC3、SYD、SYEP、SYET、SYEU、SYEUC、SYMAO、SYMI、SYPF、SYPM、SYS

五、非食蚜蠅類名錄：AC、ANT、CAL、CHA、CHI、CHL、EM、FA、HY、MI、MU、MUA、PH、SS、SCAT、SCI、TAS

六、半翅、鞘翅、鱗翅目名錄：CI、LY、CAN、ER、ME、PHA、PRI、SCAR、ST、ZYAH

肆、研究過程及方法

一、建構昆蟲與植物傳粉網絡

(一) 紀錄昆蟲與植物出沒的時期

1. 研究地點及時間

選擇合歡溪上游、合歡尖山下的圈谷進行研究，海拔約為 3200 公尺，樣區為梯形(上底，下底及高分別為 30m,44m,95m)。據觀察，植物種類數及昆蟲的數量會隨時間變化，此研究在 2023 年六月至九月(花期)間調查與採集樣本，分為五個時期(T1：6/15~6/23、T2：7/4~7/11、T3：7/13~7/23、T4：8/10~8/19、T5：8/21~8/26)。其中第三期尤其以蜂類為主要傳粉者(蜂期)，第五期尤其以蠅類為主要傳粉者(蠅期)。(圖取自 google map，作者再加以標記)



圖 1：研究樣區位於合歡溪上游、合歡尖山下的圈谷(紅點為溫溼度監測器)

2. 繪製複合圖觀察昆蟲出沒時間的變化與植物開花數、種類數的關係。並分析蜂類、食蚜蠅類及其他蠅類是否和植物變化趨勢相同，具有季節性。

(二) 量化植物與昆蟲的交互作用找出優勢物種

分析昆蟲出沒趨勢與植物開花趨勢後，想進一步瞭解昆蟲與植物之間的交互作用是否緊密，傳粉網絡是否穩固。因此我們捕捉昆蟲，洗下其攜帶花粉，利用抽濾方法方便計數花粉，並以 R 語言建立昆蟲與植物之間的傳粉網絡，評估其網絡性質。

1. 抓蟲

(1) 準備毒瓶

- A. 將棉花塞入塑膠瓶(50ml falcon tube)中
- B. 厚紙板剪出適當圓板並戳洞，將棉花固定在瓶底，防止昆蟲身上的花粉殘留在棉花上

C. 在通風櫥內，自厚紙板的小洞將 1c.c.乙酸乙酯滴入棉花，確保倒置不漏出，蓋上瓶蓋

(2) 捕捉昆蟲

A. 利用捕蟲網將昆蟲困於其中，將網子提起使昆蟲向上方移動限縮活動範圍

B. 若為雙翅目的大型蠅類或膜翅目的蜂類，誘導其進入毒瓶後關緊毒瓶，於瓶中暫時保存被毒死的昆蟲，並在瓶身寫上此昆蟲停留的植物種類、捕捉區域以及日期

C. 若為雙翅目體型較小的蠅，則放入裝有 70%酒精的離心管中保存，並在瓶身寫上此昆蟲停留的植物種類、捕捉區域以及日期

D. 當日返回工作站後，將昆蟲依植物給予新的編號，如 HR1、HR2 等，並將原本瓶身的紀錄內容及新給予的編號一同紀錄在表格上。同時將昆蟲裝入離心管並加入 70%酒精

(3) 辨識昆蟲

A. 在野外用 iNaturalist 拍照分析，初步鑑定昆蟲

B. 搜尋網路資料，如：嘎嘎昆蟲網、台灣飛蛾資訊分享站，對照形態找出可能的物種

C. 若為熊蜂則使用台灣熊蜂檢索表(Starr, 1992)，以信義熊蜂的鑑識為例：後脛骨與前中脛骨不同，腿部區域裸露而有光澤。胸部和腹部上方有大量白色或黃色毛髮。腿部區域毛髮為黑色。胸部上方有一條寬闊黑色帶，且前後各有一條白色帶。頭頂有黑色毛髮，腹部最後四節相較起來是偏紅色的

D. 蠅類的辨識則與臺大昆蟲系合作，協助辨識昆蟲

2. 決定昆蟲樣本數

為了使每時期的努力量相同，因此評估捕捉量，用 R 的 sample 函式自全部昆蟲中抽出指定的編號，並利用昆蟲捕捉紀錄表的編碼抽出對應的昆蟲

3. 計數花粉

(1) 洗昆蟲

A. 將昆蟲都換置於離心管內，並加入 95%酒精

B. 震盪離心管及管內昆蟲，將昆蟲身上花粉震下並保存在酒精內

C. 將昆蟲移至另一離心管，加入 95%酒精避免昆蟲發霉影響辨識

D. 分別將昆蟲冷凍，花粉液冷藏保存

(2) 抽濾

- A. 離心花粉液，抽上清液並加入番紅至定量(視花粉量而定，0.1ml、0.25ml 或 0.5ml)，紀錄每一管定量後的體積
- B. 準備抽濾裝置(圖 2)，在硝化纖維濾紙上覆蓋一層水，開始抽濾
- C. 將花粉液混和均勻，用微量滴管分別取 $2\mu\text{l}$ 、 $5\mu\text{l}$ 滴在濾紙的格子內(圖 3)，一張濾紙可以做兩管花粉，共滴四滴
- D. 抽濾完成(圖 4)後，將濾紙取下置於載玻片上，放入烘片機烘乾
- E. 將濾紙剪四份置於不同玻片上，在濾紙上滴油使其變透明(圖 5)，蓋上蓋玻片保存



圖 2：抽濾裝置(側管錐形瓶及幫浦)(圖為作者拍攝)

(3) 辨識及計數

- A. 在複式顯微鏡下分別觀察同一管花粉的兩個玻片(先看 $5\mu\text{l}$ 再 $2\mu\text{l}$)，選出相對方便計數的玻片，計算濾紙上花粉的總量並辨識出花粉種類
- B. 紀錄抽樣體積($2\mu\text{l}$ 或 $5\mu\text{l}$)、花粉種類、數目，用體積比例估計整管的花粉總量(圖皆為作者拍攝)



圖 3：滴上花粉液



圖 4：抽濾完成

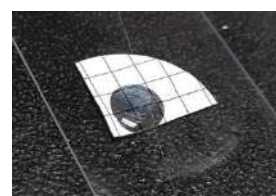


圖 5：在濾紙滴油

4. 建立昆蟲傳粉網絡

用 R 的 **bipartite package** 畫出昆蟲與植物的 **bipartite** 網絡圖，並計算各項性質

(1) 比較拜訪頻率及昆蟲攜帶花粉的差異

- A. 統計昆蟲在不同植物上被捕捉的次數
- B. 統計一種昆蟲攜帶一種植物的平均花粉量(當捕捉的所有 A 昆蟲中有 n 隻帶有 B 植物的花粉，總共帶 m 顆花粉，則 A 昆蟲攜帶 B 植物平均花粉量為 $\frac{m}{n}$)
- C. 將兩種交互關係繪製在同一張網絡圖上，並以顏色區分(灰色線條為兩種關係都有的交互作用，橘色為僅在拜訪頻率中出現，藍色為僅在昆蟲攜帶花粉出現)

(2) 以昆蟲攜帶的花粉建立網絡圖

- A. 統計一種昆蟲攜帶一種植物的平均花粉量
 - B. 以此數值作為權重繪出網絡圖(bipartite graph)，反映昆蟲傳粉能力
5. 分析昆蟲與植物交互網絡

接著我們也想了解不同傳粉者對網絡結構的影響，因此分析網絡性質以比較蜂期與蠅期網絡。同時使用滅絕曲線來評估網絡穩健性，了解昆蟲及植物交互作用是否穩固。

- (1) 使用 R 的 **bipartite package** 協助計算
 - (2) 計算各個網絡性質(網絡結構特性)及節點性質(找出優勢物種)
 - (3) 隨機生成 1000 個 **null model** (固定節點數及連接數)，畫出各網絡、節點性質的數值機率密度圖並以 **p** 值判斷各網絡性質的高低
 - (4) 利用滅絕曲線模擬網絡崩解可能過程並比較滅絕速率，了解各物種對網絡穩健性的影響
- (三) 比較蜂類及蠅類攜帶花粉的差異

我們猜測網絡的穩健性可能與昆蟲的花粉攜帶專一性有關係，因此分析比較蜂類與蠅類的傳粉專一性，以證實想法。

- 1. 將昆蟲分成蜂(bee)、蠅(fly)及食蚜蠅(syrphid)三類
- 2. 統計「每一隻」昆蟲身上所攜帶的花粉種類及數量
- 3. 計算「每一隻」昆蟲身上所攜帶的花粉的多樣性指數(Shannon' s diversity)
- 4. 比較三類之間的差異

二、分析蜂類與蠅類專一攜帶植物花粉的程度與受訪者植物形態特徵的關聯

(一) 了解昆蟲訪花時與植物的互動模式

我們好奇昆蟲訪花偏好以及花粉攜帶的多寡是否會受到植物構造的影響，因此我們拍攝各種昆蟲拜訪各種植物的慢動作影片，並逐幀觀察昆蟲拜訪行為，特別觀察昆蟲碰觸植物的部位，以及身上的花粉攜帶和位置，找出昆蟲訪花與植物形態特徵的關聯性。

(二) 收集相關的花及昆蟲形態特徵

為了能夠分析植物外型特徵與傳粉專一性的關係，我們量化植物和昆蟲各項特徵，並逐日觀察變化或記錄，以迴歸模型來分析之間的關係。

表 1：植物形態特徵說明表

植物形態特徵	說明
花展幅(Visit Unit)	以昆蟲視角定義一次訪花的單位。若為單朵花則以半徑平方當作花冠展幅。若為頭狀或聚繖花序則算整個花序的大小。
花冠筒深度	測量花冠筒的深度，若無花冠筒則計為 0
花冠筒筒徑	測量植物花冠筒的直徑
花瓣顏色	以花朵最主要的顏色作為代表
開花方向	觀察花開口朝上朝下或是側面
花型	將花的花型做分類，如：鐘型、脣型、碟型
花序	將花的花序做分類，如：繖房、單生花、聚繖
對稱性	觀察花是否有對稱，有的話是兩側還是輻射對稱
花蕊顏色	紀錄花蕊顏色
有無蜜標	在紫外光下觀察花朵有無特殊圖樣
有無紫外光反射	在紫外光下觀察花朵是否會出現反射亮紋
柱頭面積	測量植物柱頭可孕區面積
花柱長度	測量花柱自底部至柱頭下的長度
花蜜還原糖含量	根據與本氏液反應的顏色深淺以及沉澱量來排序
花粉與花蜜的距離	測量花粉與花蜜的距離

表 2：昆蟲形態特徵說明表

昆蟲形態特徵	說明
身形大小	測量昆蟲身體長度
昆蟲口器長度	測量昆蟲口器長度

(三) 用廣義線性混和模型找出各特徵對專一性攜帶的影響

1. 定義昆蟲攜帶花粉的專一性

- (1) 統計「每一隻」昆蟲身上所攜帶的各花粉比例
- (2) 以某昆蟲攜帶某植物花粉的平均比例量化昆蟲對應植物的專一性

2. 建立迴歸式

- (1) 以量化的各植物外觀特徵為預測變量、專一性(某一昆蟲攜帶某一植物花粉平均比例)為應變量，以植物與昆蟲種類作為隨機效應(隨機截距)

- (2) 將蜂類及蠅類分開計算，分別找出蜂類訪花、蠅類訪花專一性受植物形態特徵的影響

3. 篩選出最簡單且解釋力高的特徵組合

- (1) 經由昆蟲訪花行為的觀察，取較有影響特徵優先納入預測變量(昆蟲口器長度、花冠展幅、花冠筒筒徑及深度、花蜜甜度、花粉與花蜜之間的距離)

- (2) 以此為基礎算出各項係數

- (3) 在原本的迴歸式中一一加入其他的特徵，如花粉數、開花天數等。

- (4) 每次加入新特徵即觀察係數變化，若大部分未變動，代表該新增的特徵對迴歸較無影響，不要將其加入迴歸式。反之，如果其他係數有變化，則納入該特徵進行分析

- (5) 重複直到找到最簡單且解釋力高的特徵組合

4. 以各項預測變量(特徵)的係數正負來判斷影響的性質

三、藉由植物柱頭上的花粉，了解植物間交互作用的網絡

我們想了解高山植物這樣一起開花對彼此到底是好還是不好。雖然先前利用昆蟲身上攜帶花粉瞭解傳粉的量，並建立昆蟲及植物間的交互關係，不過我們也推測植物形態特徵的限制會影響到昆蟲真正傳到植物柱頭上的花粉多寡，因此我們選擇直接採摘植物柱頭，用 SEM 辨識及計數花粉，了解昆蟲有效的傳粉，並建立植物間的交互作用。

(一) 蒐集植物物候資料，了解開花完整過程

我們必須先了解植物的開花過程，才知道適合採摘的柱頭狀態是如何。

1. 選取即將開放的花苞並綁上標籤紀錄日期
2. 每日拍照記錄花朵盛開的過程及細節
3. 收集花朵的物候資料

表 3：植物物候資料說明表

物候資料	說明
單朵花開天數	記錄植物單朵花從花苞至凋謝的時間
花開數	紀錄兩時期各植物的開花數
雌雄蕊成熟順序及時間	雌蕊和雄蕊成熟先後順序、花開幾天後雄蕊和雌蕊成熟
雌雄蕊是否接觸	觀察雌雄蕊是否能夠接觸
雌蕊可接收花粉時長	紀錄雌蕊從成熟到老化的時間
雄蕊可釋放花粉時長	紀錄雄蕊從成熟到老化的時間
花藥平均花粉數	計算平均一顆花藥裡所含的花粉數量

(二) 了解同時開花植物間的關係為促進、競爭或共棲

我們接著想知道高山植物一起開花是否促進彼此授粉，我們參考前人文獻以柱頭上的同種及異種花粉數量關係定義植物之間的交互關係，建立高山植物花粉共沾網絡。同時分析網絡性質比較五個時期的變化，並用 walktrap 找出子群體，了解植物傳粉情形。

1. 調查樣區內各植物柱頭上花粉干擾的情形
 - (1) 建立花粉圖譜
 - A. 建立光學顯微鏡花粉圖譜

- a. 尋找成熟花藥，用鑷子將花藥取進離心管裡，裝至半滿並加入 70%酒精保存
 - b. 配置 0.001%番紅於 0.1M 磷酸氫二鉀溶液中
 - c. 滴數滴番紅至離心管染色花粉，使特徵及細節能在顯微鏡下顯露出來
 - d. 吸取染色後的花粉樣本至玻片
 - e. 分別拍攝花粉極面、赤道面以及兩溝間表面，共三方向影像
- B. 建立掃描式電子顯微鏡(SEM)花粉圖譜

- a. 尋找成熟花藥，用鑷子將花藥取進離心管裡，裝至半滿並加入 70%酒精保存
- b. 使用小研磨棒將花藥搗碎，使花粉釋出
- c. 用滴管吸取搗出的花粉，並裝到另一離心管，加入 70%酒精至定量
- d. 將離心管離心(3000 轉)三分鐘後吸掉上清液
- e. 加入冰醋酸 0.5ml，混和均勻後再次離心並吸去冰醋酸
- f. 加入由冰醋酸及硫酸 9:1 混和的強酸，夾上防爆夾，混和均勻後進入 95°C 熱水浴
- g. 冷卻後，再次離心去除強酸上清液，並置換成純水，重複直到強酸都已被置換完全
- h. 離心管底部即為酸洗過後的花粉樣本
- i. 吸取酸洗花粉樣本至專用釘型樣品台表面，並進行濺鍍，後用 SEM 進行觀察
- j. 分別拍攝花粉極面、赤道面以及兩溝間表面，共三方向影像

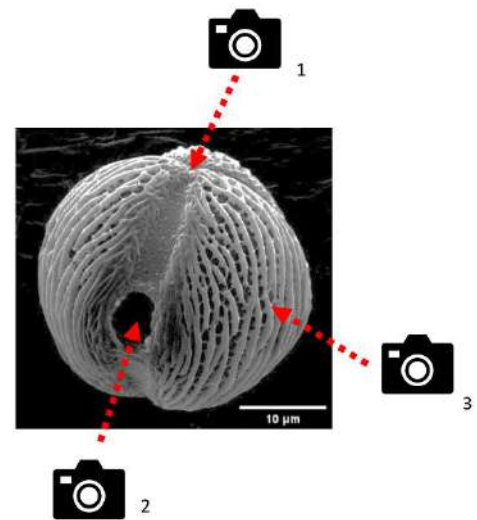


圖 6：123 號相機的視角分別為極面、赤道面、兩溝間表面(圖為作者拍攝)

(2) 採集合適柱頭樣本

- A. 觀察花朵柱頭，柱頭有微微反捲、表面濕黏，且有花粉，即代表為可採集的成熟柱頭
- B. 取一專用釘型樣品台，在背面寫下採樣時間、物種、位置，在正面貼上雙面膠
- C. 用鑷子採下柱頭，將柱頭的可孕面朝上，貼平在雙面膠上
- D. 每採完一個柱頭就要用打火機燒灼鑷子尖端，以確保不會污染柱頭

(3) 辨識並計數植物柱頭上的花粉

- A. 將黏上柱頭的專用釘型樣品台放入濺鍍機，並吹去表面落塵
- B. 在 SEM 下拍攝柱頭，並計數落在可孕區的同種花粉及異種花粉種類及數量
- C. 若遇植物柱頭大型且分岔，則計算其中一支再乘以分支數；若遇具有多個獨立柱頭，則計算其中一柱頭再乘以柱頭數
- D. 觀察柱頭上的花粉直到異種花粉種類數不再增加，代表已計算到所有種類
- E. 統計以下數值
 - a. 共多少種類的花粉
 - b. 共分析多少柱頭，其中多少有同種花粉、多少有異種花粉，而占比又分別為何
 - c. 共幾顆同種花粉及異種花粉
 - d. 有幾個柱頭無任何花粉
 - e. 有多少全是同種花粉或全是異種花粉的柱頭
 - f. 哪種植物柱頭有最多異種花粉，有幾顆；哪一種植物柱頭有最多種異種花粉，有幾種
 - g. 比較各物種接收異種花粉的種類及數量
 - h. 比較各物種給予花粉的對象及數量
- 2. 以 Poisson GLM 分析所有花粉干擾對植物的整體影響性質

前人研究(Tur et al., 2016)提出，以異種花粉數為預測變量(x)，同種花粉數為應變量(y)，用 GLM 廣義線性迴歸可找出預測變量的係數 β 及標準誤差(SE)，依此可判斷植物受到群落中其他植物的影響為促進($\beta \pm 2SE > 0$)、競爭($\beta \pm 2SE < 0$)或是共棲($\beta \pm 2SE$ 覆蓋 0)

- (1) 使用 R 的 lme4 package 協助計算
- (2) 將某一植物各次觀察柱頭上「所有」異種花粉數設為預測變量，同種花粉數設為應變量
- (3) 用 Poisson GLM 找出各個物種的係數 β 及其 SE
- (4) 以 $\beta \pm 2SE$ 判斷植物受到群落中其他植物的影響

3. 以 Poisson GLMM 分析植物種間交互作用的性質

為了比較五期植物共沾網絡之間的差異，分析並比較各網絡的網絡性質。

廣義線性混合模型 GLMM (Generalized Linear Mixed Model) 是 GLM 的擴展版，在原本建立的 GLM 模型基礎上，考慮樣本之間差異加入隨機效應(random effect)，並找出分別的係數 β 及標準誤差(SE)。因為數據是連續數值，所以使用柏松回歸(Poisson)。

根據研究(Tur et al., 2016)指出，接收者對應給予者關係，例如：在 A 植物上發現 B 植物的花粉，可將其作為隨機效應，即可判斷植物兩兩之間的關係為促進($\beta \pm 2SE > 0$)、競爭($\beta \pm 2SE < 0$)或是共棲($\beta \pm 2SE$ 覆蓋到 0)。

- (1) 使用 R 的 lme4 package 協助計算
- (2) 將各次觀察柱頭上每一種異種花粉數「分別」設為預測變量，同種花粉數設為應變量，接收者物種(該植物)及給予者物種(異種花粉的種類)的對應關係作為隨機效應
- (3) 用 GLM 模型找出各個種間關係的 β 及其 SE
- (4) 以 $\beta \pm 2SE$ 判斷植物兩兩之間的關係

4. 建立植物交互網絡

- (1) 使用 R 協助繪圖
- (2) 在 A 植物柱頭上有 B 植物花粉，則 B 與 A 有交互作用($B \rightarrow A$)，此作用有方向性
- (3) 依照各交互作用以節點(nodes)及箭頭(edges)畫出交互網絡(unipartite graph)
- (4) 依照 2.的結果將每個交互作用性質以顏色區分，綠色為促進，紅色為競爭，橘色為共棲(圖 7)
- (5) 利用 walktrap 方法找出網絡中的子群體，walktrap 步數以各時期昆蟲平均攜帶花粉種類數決定
- (6) 用底色在網絡中標示出子群體

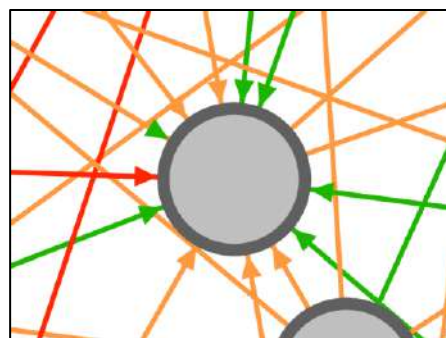


圖 7：植物交互網絡，以箭頭顏色、方向表示植物間的交互關係 (圖為作者繪製)

5. 分析植物交互網絡

- (1) 使用 R 的 igraph package 協助計算
- (2) 計算各個網絡性質及節點性質

- (3) 隨機生成 1000 個 null model (固定節點數及連接數)，畫出各性質的數值機率密度圖並以 p 值判斷樣區真實情況各性質的高低

(三) 比較五期中蜂蠅兩期植物柱頭花粉互沾的現象

因為蜂期與蠅期的昆蟲相與植物相差異很大，截然不同，因此我們想進一步比較在花季尖峰與末期時，植物的花粉共沾網絡是否有差異，又是為何而造成。

1. 分析網絡異種花粉干擾情形

將前面計算的網絡中異種花粉干擾的各項數值，針對第三期(蜂期)以及第五期(蠅期)進行比較，觀察蜂蠅主要傳粉對網絡異種花粉分別影響差異。

2. 了解植物在網絡中的角色，為給予者或接受者

在花期高度重疊的高山生態系，昆蟲在植物柱頭上留下不同花粉，導致植物之間存在許多花粉交流，進而交織成複雜的交互網絡。為釐清植物在網絡中所扮演的角色，前人研究(Tur et al., 2016)以花粉交流狀況，將植物分為給予者(donor)、接受者(receptor)兩種類型，定義出植物貢獻或接受花粉的傾向。同時也分析 Spearman's rank correlation coefficient 了解每種植物給予花粉與接收花粉的數量是否有關係

變數	定義
k^{in}	某植物接受的異種花粉種類數
k^{out}	接受某植物花粉的植物種類數
r_{in-out}	k^{in} 與 k^{out} 的 Spearman 相關係數(Spearman's rank correlation coefficient)
N_{in-out}	$\frac{k^{in}}{k^{in}+k^{out}}$ 介於 0~1 之間，以 0.5 為界，大於 0.5 為接受者，小於 0.5 為給予者，等於 0.5 為中間型

- (1) 以柱頭花粉辨識及計數結果分別計算各植物的 k^{in} 及 k^{out}
- (2) 以各植物的 k^{in} 及 k^{out} 計算 r_{in-out} 及 N_{in-out} 以判斷植物貢獻或接受花粉的傾向

四、了解外來入侵種「貓兒菊」對網絡的影響

根據前人文獻以及我們在樣區的實地觀察，我們發現貓兒菊早已入侵高山生態系，並且在樣區氾濫，因此想瞭解「貓兒菊」在樣區生態網絡中扮演的角色、是否會對原生植物造成危害，以及我們應該如何應對。

- (一) 計算貓兒菊的開花數
- (二) 計算貓兒菊作為異種花粉占網絡中所有異種花粉的比例
- (三) 計算被貓兒菊花粉污染的植物占網絡中所有植物的比例
- (四) 計算貓兒菊在植物網絡中參與的三種交互關係分別占網絡中所有該種交互關係的比例
(須為從貓兒菊指出去的箭頭才算在貓兒菊對其他植物的影響)
- (五) 計算貓兒菊在網絡中的 **Niche overlap**
- (六) 比較貓兒菊與其他植物和其他植物之間的交互作用關係

伍、 研究結果

一、全年監測環境溫溼度

測量全年溫溼度變化範圍，全年濕度落在 0.317~0.440，土壤溫度落在 0.5~22.375°C，地表溫度落在-5.375~33.875°C，空氣溫度落在-8.125~33.375°C。另外在針對 6-8 月底觀察，濕度落在 0.439~0.351，土壤溫度落在 1.750~33.375°C，地表溫度落在 3.5~22.875°C，空氣溫度落在 7.5~22.375°C。

二、建構昆蟲與植物傳粉網絡

(一) 紀錄昆蟲與植物出沒的時期

我們依照昆蟲食性將昆蟲區分為三種，蜂類、食蚜蠅類以及非食蚜蠅類，並與植物開花數及種類數進行趨勢比較，發現主要拜訪植物的蜂類及食蚜蠅類與植物的開花數及種類數變化趨勢相同。(圖皆為作者繪製)

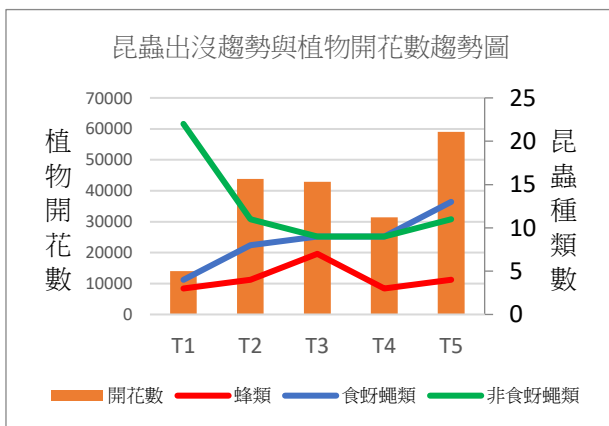


圖 8：昆蟲出沒趨勢與植物開花數趨勢圖

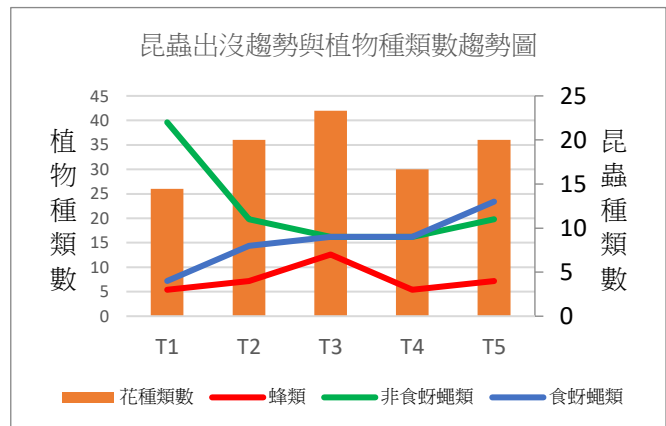


圖 9：昆蟲出沒趨勢與植物種類數趨勢圖

(二) 量化植物與昆蟲的交互作用

1. 決定採樣數量

由五時期實際採樣數量，最後我們決定取 120 隻昆蟲，統一努力量才能比較。

2. 建立昆蟲與植物交互關係的方法

一般建立昆蟲與植物交互關係我們找到有兩種方法，第一種是以拜訪頻率建立關係，為橘色線條標示，是以昆蟲有接觸到植物就紀錄。第二種則是看昆蟲身上攜帶花粉，為藍色線條標示。此篇研究我們直接比較了兩種紀錄方法，發現以昆蟲身上攜帶花

粉建立的交互關係較為多，且我們實地也發現昆蟲有時停留在植物上並不會攜帶花粉，因此以昆蟲身上的花粉攜帶建立昆蟲及植物的交互關係是更精確的。(圖為作者繪製)

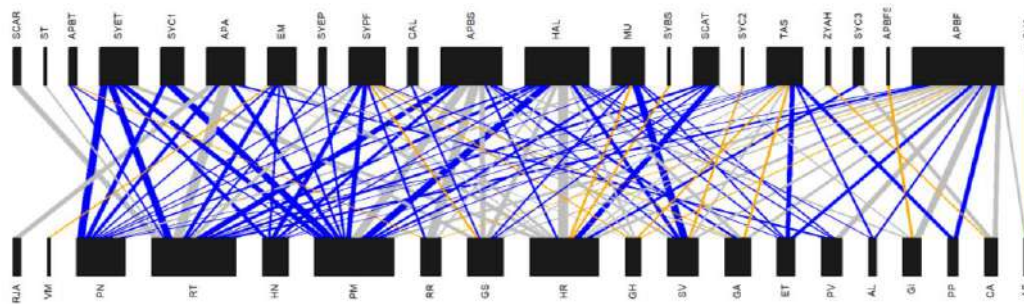


圖 10：以昆蟲攜帶花粉建立關係能收集更多資料且更精確，彌補人為觀察產生的疏漏

3. 昆蟲與植物交互網絡圖

畫出昆蟲與植物交互網絡圖，上排為昆蟲，下排為植物，兩者有連線代表昆蟲有攜帶該植物花粉，連線粗細代表攜帶花粉多寡。整體網絡圖看起來連線數多，交互作用複雜。而網絡當中標示紅色的為優勢物種，是根據三項節點性質計算出，代表該物種在網絡當中與別人連線數量多且連線距離近，且支撐著網絡的穩健性。(圖皆為作者繪製)

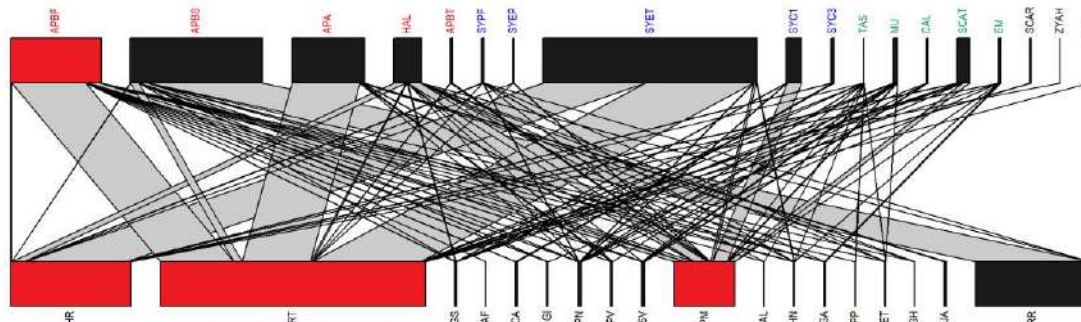


圖 11：蜂期的昆蟲與植物交互網絡圖，紅色為優勢物種(紅色字為蜂類，藍色為食蚜蠅類，綠色為其他蠅類，黑色為鞘翅目或膜翅目)

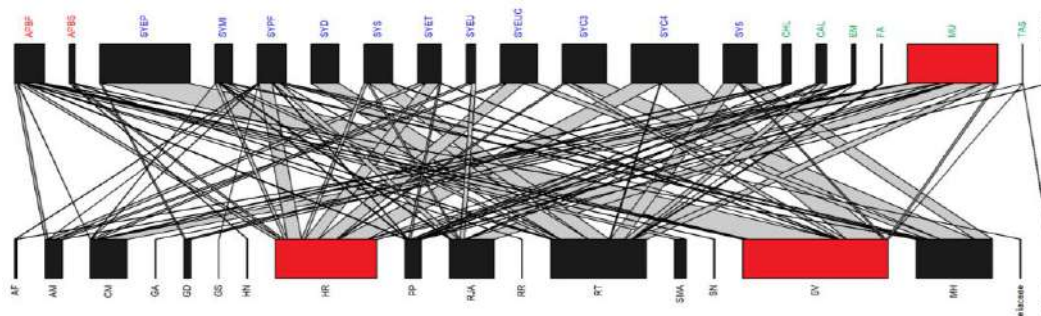


圖 12：蠅期的昆蟲與植物交互網絡圖，紅色為優勢物種(紅色字為蜂類，藍色為食蚜蠅類，綠色為其他蠅類，黑色為鞘翅目或膜翅目)

(三) 分析網絡性質

我們分析了蜂期蠅期不同的網絡性質，並且將數值與生成的 1000 個 null model 比較大小以及有無顯著性，如此一來才能夠將數值標準化，能夠比較不同時期的網絡性質。我們發現網絡為緊密連結的巢狀結構，共享傳粉者程度高，沒有子群體、專一性，且穩健性不足。(數據皆為作者計算)

表 4：蜂期與蠅期傳粉網絡的網絡性質比較 (*：P<0.05；**：P<0.01；***P<0.001)

	蜂期	蠅期
Clustering coefficient	0.8636107**(顯著大)	0.6566444(偏大)
Niche overlap	0.1081521*** (顯著大)	0.1230325*** (顯著大)
NODF	33.14979*** (顯著大)	26.34527*** (顯著大)
Modularity Q	0.4454777*** (顯著小)	0.5251749** (顯著小)
H2	0.5988185*** (顯著小)	0.5796086*** (顯著小)
總體 robustness	0.4637176(偏小)	0.4389524(偏小)
昆蟲 robustness	0.8529716(偏大)	0.7355318(偏小)
植物 robustness	0.894934(偏大)	0.8513983(偏大)

(四) 分析節點性質找出網絡中優勢物種

根據前人研究(González et al., 2010)，計算了網絡中各昆蟲、植物的 Betweenness、Closeness 及 Generality 以量化植物在網絡中的重要性，若三者同時高，則該物種是網絡中的優勢物種，能夠支撐網絡穩健性。蜂期與蠅期的優勢物種各不相同，結果如下。
(數據皆為作者計算)

表 5：蜂期與蠅期網絡節點性質與優勢物種比較 (*：P<0.05；**：P<0.01；***P<0.001)

	蜂期	蠅期
昆蟲 betweenness	APBF：0.462365591*** HAL：0.340501792***	MU：0.466019417*** SYC4：0.242718447***
植物 betweenness	RT：0.62048193*** PM：0.19879518*	HR：0.42587601*** SV：0.150943396
昆蟲 closeness	X	X
植物 closeness	RT：0.10767463*** PM：0.09252123***	X
昆蟲 generality	APBF：0.88235941*** HAL：0.705882656***	SYPF：0.571429** MU：0.47619
植物 generality	RT：0.61904762* PN、PM：0.5714285*	RT：0.714286*** SV：0.571429***
昆蟲優勢物種	ABPF 信義熊蜂、HAL 隧蜂	MU 家蠅
植物優勢物種	PM 玉山櫻草、RT 高山薔薇	SV 一枝黃花

(五) 滅絕曲線模擬網絡中物種影響

我們以滅絕曲線分析網絡中各物種分別對網絡穩健性的貢獻程度。滅絕曲線會從較不重要的植物或昆蟲剔除，計算網絡中還能生存的昆蟲或植物，因此可以從斜率變化得知物種對網絡穩健度的貢獻程度。此外滅絕曲線的線下面積也代表網絡穩健度，我們發現蜂期網絡線下面積大，曲線斜率不變化的物種代表具有冗餘性，網絡穩健度比較足

夠；而蠅期曲線下降較快，線下面積較小也代表網絡穩健度不足。不過在兩個網絡中，曲線最後都有斜率變化大的優勢物種支撐網絡穩健度。(圖皆為作者繪製)

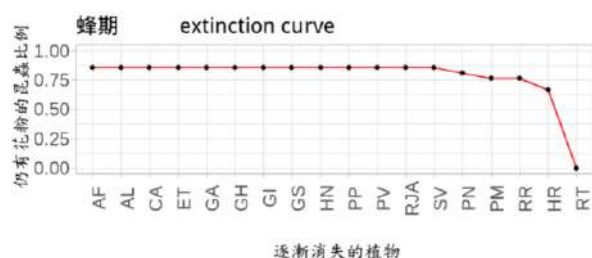


圖 13：蜂期昆蟲滅絕曲線

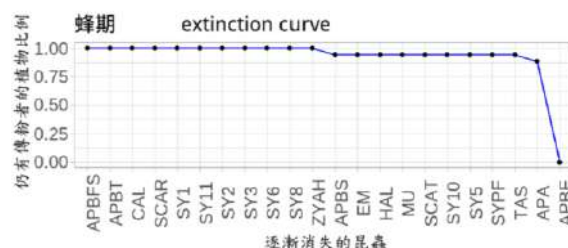


圖 14：蜂期植物滅絕曲線

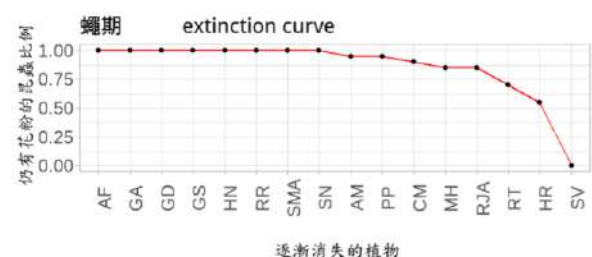


圖 15：蠅期昆蟲滅絕曲線

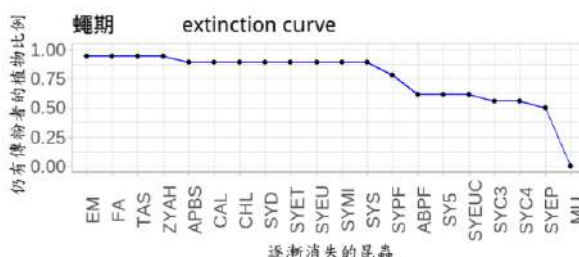


圖 16：蠅期植物滅絕曲線

(六) 比較蜂類及蠅類攜帶花粉的差異

1. 量化攜帶花粉的多樣性

藉由計算昆蟲帶花粉的多樣性指數，發現蜂類攜帶花粉多樣性高，蠅類較為專一。而蠅期的食蚜蠅攜帶花粉多樣性上升可能是因為蠅期有較多此類群喜歡的植物開花。比較後發現昆蟲攜帶花粉的專一性可能導致網絡中物種的不可取代性，蠅類傳粉較為專一會導致某些植物一旦消失，專一傳該植物花粉的昆蟲也會跟著消失。(圖皆為作者繪製)

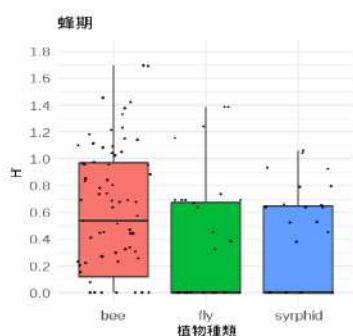


圖 17：蜂期每隻昆蟲攜帶花粉的 Shannon's diversity

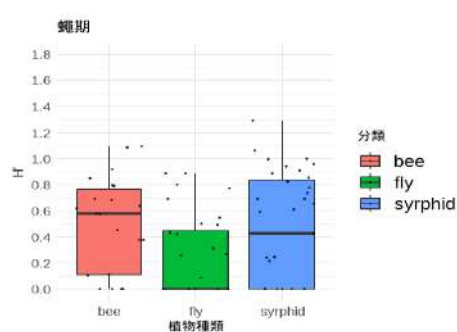


圖 18：蠅期每隻昆蟲攜帶花粉的 Shannon's diversity

三、分析蜂類與蠅類專一攜帶植物花粉的程度與受訪者植物形態特徵的關聯

利用廣義線性迴歸分析後發現各因子對蜂蠅的影響各不相同，可能是兩者的訪花行為與身體特徵差異導致。模型各項係數作顯著性檢驗發現大多 P value 在 0.1 附近。在蠅類迴歸模型中，花展幅(visit unit)、花冠筒筒徑、還原糖含量、花粉與花蜜的距離以及柱頭面積這幾項因子有達顯著標準，代表模型準確且解釋力高。

表 6：專一攜帶植物花粉的蜂類與蠅類與受訪者植物形態特徵的迴歸係數與影響

(* : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$) (數據皆為作者計算)

特徵 \ 影響項目	蜂類專一拜訪程度	蠅類專一性拜訪程度
昆蟲口器長度	-0.01296 負相關	0.028781 正相關
花展幅(Visit Unit)	-0.002077 負相關	0.002593 正相關*
花冠筒深度	0.02882 正相關	-0.006121 負相關
花冠筒筒徑 (無筒則訂為 Visit Unit)	0.06103 正相關	-0.057517 負相關*
還原糖含量	-0.05793 負相關	0.100319 正相關**
花粉及花蜜之間的距離	-0.03316 負相關	0.081304 正相關*
柱頭面積	0.05793 正相關	-0.229775 負相關**
花柱長度	-0.01662 負相關	
開花數	0.00003709 正相關	

四、藉由植物柱頭上的花粉，了解植物間交互作用的網絡

(一) 蒐集植物物候(Phenology)資料，了解開花完整過程

表 7：植物物候資料統整(部分)(數據皆為作者計算)

Sp.	花藥 開始釋 出花粉	花藥 可釋放花 粉天數	柱頭 開始可接 收花粉	柱頭 可接收花 粉天數	0：雄先熟， 1：雌先熟， 2：同時熟	雌雄蕊有 無接觸 (0：無， 1：有)	單朵花開 天數
AF	第 1 天	1	第 1 天	2	2	1	2
ET	第 3 天	5	第 1 天	1	1	0	7
GH	第 1 天	2	第 3 天	1	0	0	3
HN	第 2 天	3	第 3 天	2	0	0	4
PM	第 2 天	3	第 1 天	4	1	0	4
RR	第 2 天	1	第 2 天	3	2	1	4

表 8：植物開花歷程觀察(圖皆為作者拍攝)

物種 代號	第 0 天	第 1 天	第 2 天	第 3 天	第 4 天
RT					
花瓣	未開展	杯形	近平展	平展	脫落
雄蕊	不可見	花藥開裂	花藥乾枯	內捲	漸乾枯
雌蕊	不可見	柱頭濕潤	柱頭濕潤	柱頭濕潤	柱頭乾燥
雌雄	無接觸	無接觸	無接觸	無接觸	無接觸

研究記錄了每種植物的花期，發現大部分植物花期在 6-9 月有高度重疊的現象，例如(圖 19)中紅色框內就有許多植物在此時段開花。(圖為作者繪製)

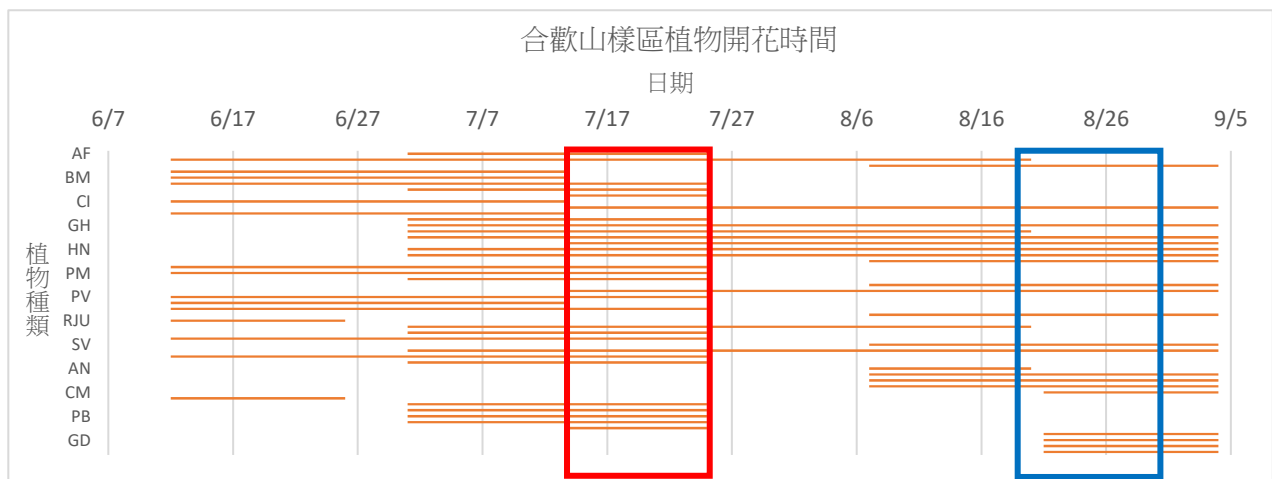


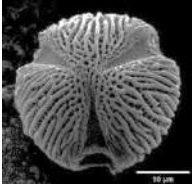
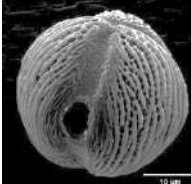
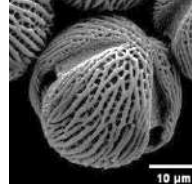
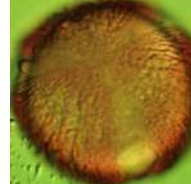
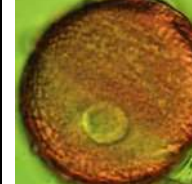
圖 19：合歡山植物開花時間高度重疊。紅框主要為蜂拜訪的時期，簡稱蜂期；藍框主要為蠅拜訪的時期，簡稱蠅期

(二) 了解同時開花植物間的關係為促進、競爭或共棲

2. 建立花粉圖譜

我們建立了樣區內所有植物的掃描式電子顯微鏡花粉圖譜以及光學顯微鏡花粉圖譜，並記錄各花粉的尺寸、形狀以及特徵，如：棘刺、網紋、四合、流水紋等。

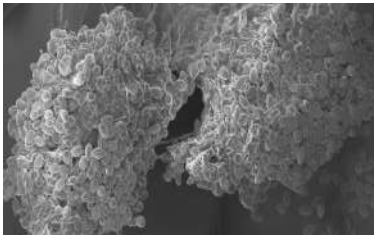
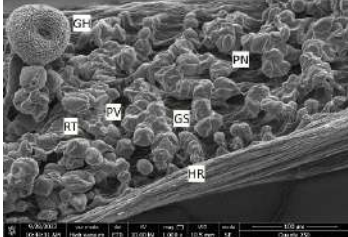
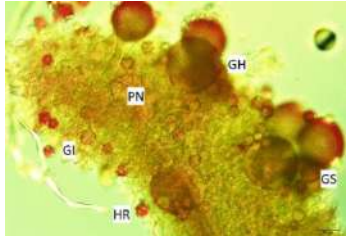
表 9：黑斑龍膽掃描式電子顯微鏡及光學顯微鏡花粉圖譜(圖皆為作者拍攝)

<i>Gentiana scabrida</i> var. <i>punculata</i> 黑斑龍膽					
極面	赤道面	雙溝間表面	極面	赤道面	雙溝間表面
					
近三角圓球狀，約 30 μm ，表面網紋流水狀					

3. 評估花粉干擾程度

我們共研究了 15 種植物，計算 308 個柱頭，分別有不同的異種花粉干擾，舉例來說，最左邊玉山櫻草(PM)的柱頭上全都是同種花粉，沒有任何異種花粉的干擾；中間是黑斑龍膽(GS)的柱頭，有出現數種異種花粉，但數量上和同種花粉相差不多，屬於 50% 的干擾程度；最後右邊則是早田氏香葉草(GH)的柱頭，出現大量異種花粉，且數量是同種花粉的五倍多，屬於嚴重異種花粉干擾的柱頭。

表 10：不同異種花粉干擾程度(圖皆為作者拍攝)

		
286 顆 CP/0 顆 HP(低干擾)	218 顆 CP/223 顆 HP(中干擾)	24 顆 CP/137 顆 HP(高干擾)

4. 評估植物受群落中所有其他植物的整體影響

由圖 30 可看出五時期的 $\beta \pm 2SE$ 大多都稍大於 0，植物受到群落中其他植物的影響為共棲略偏促進。(圖皆為作者繪製)

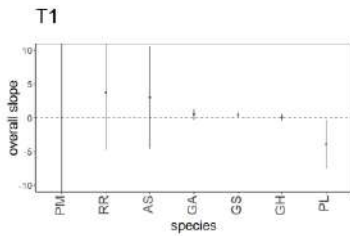


圖 20：第一期 GLM 結果

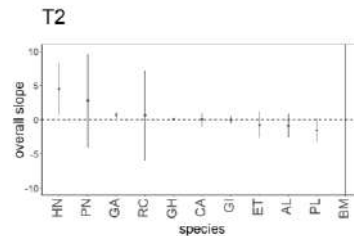


圖 21：第二期 GLM 結果

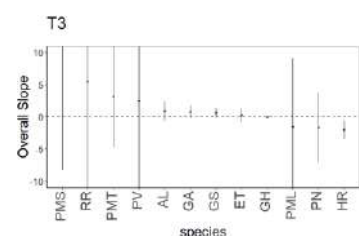


圖 22：第三期 GLM 結果

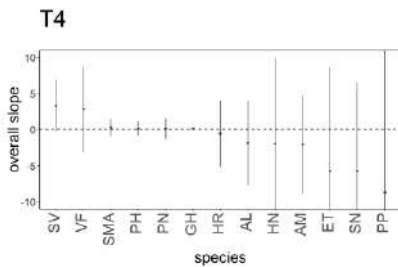


圖 23：第四期 GLM 結果

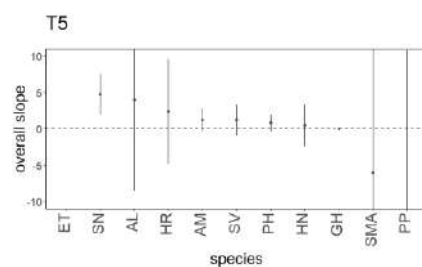


圖 24：第五期 GLM 結果

5. 評估植物兩兩之間的影響並繪製植物交互網絡圖

我們繪製出五時期的植物交互作用網絡，並找出網絡中的子群體，發現各時期網絡中都有一些子群體，而第二、三期的網絡最為複雜、交互關係最緊密。各時期網絡中以共棲為主、促進次之、競爭最少。(圖皆為作者繪製)

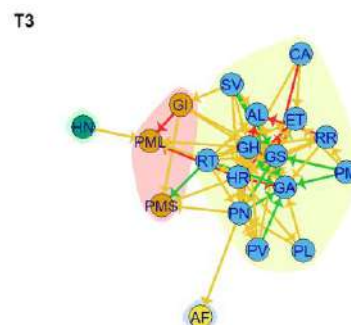
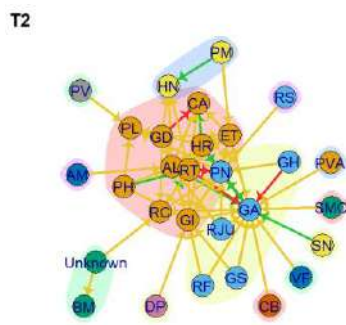
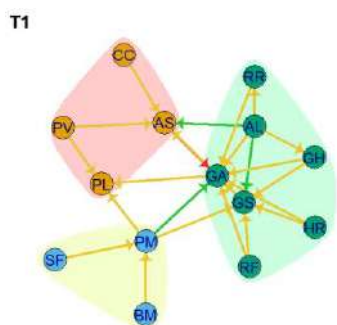


圖 25：第一期植物交互網絡

圖 26：第二期植物交互網絡

圖 27：第三期植物交互網絡

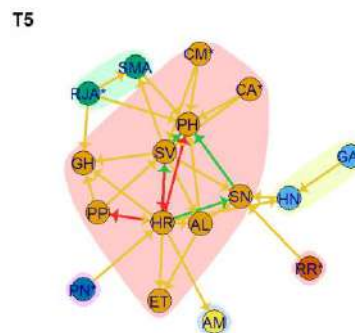
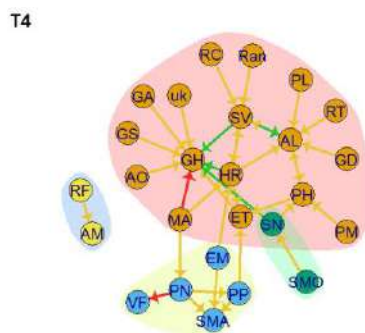


圖 28：第四期植物交互網絡

圖 29：第五期植物交互網絡

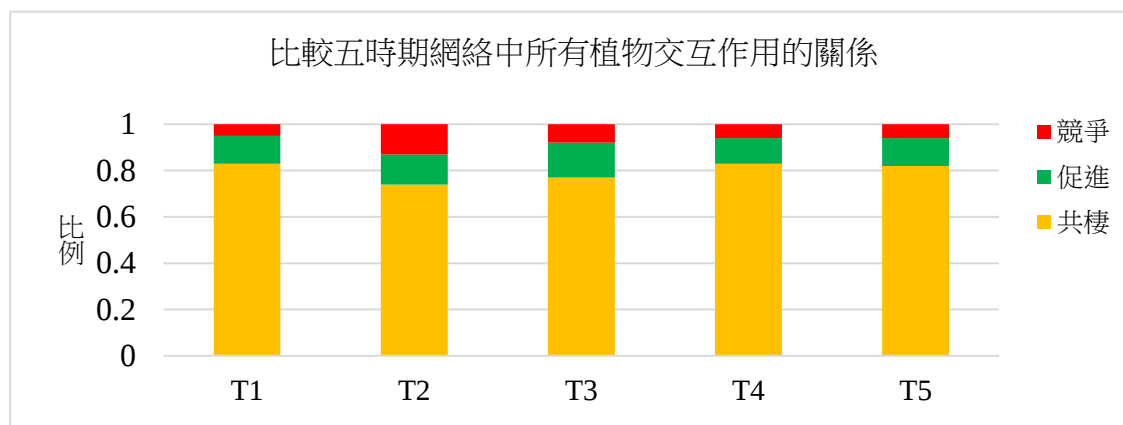


圖 30：比較網絡中所有植物交互作用(圖為作者繪製)

6. 用網絡性質比較兩時期網絡結構性差異

分析了五時期的網絡性質，並與自身的 1000 個 null model 比較，發現各時期都有緊密連結且有一些子群體，尤其在第二、三期最為緊密。五個時期的網路中，植物之間高度共享傳粉者。(數據皆為作者計算)

表 11：兩時期植物網絡網絡性質的比較 (*：P<0.5；**：P<0.01；***P<0.001)

	Clustering(網絡緊密度)	Modularity(子群體程度)	Niche Overlap(共享傳粉者)
T1	0.37(高)	0.21(低)	0.23(高)***
T2	0.36(高)***	0.23(低)	0.34(高)***
T3	0.53(高)***	0.13(低)	0.33(高)***
T4	0.18(高)	0.40(低)	0.09(高)*
T5	0.38(高)**	0.12(低)*	0.25(高)***

7. 用節點性質找出植物交互網絡中的優勢物種

根據前人研究(González et al., 2010)，計算各植物的 Betweenness、Closeness 及 Generality 以量化植物在網絡中重要性，若三者皆高，則該物種是網絡中的優勢物種。(數據皆為作者計算)

表 12：兩時期植物網絡節點性質與優勢物種的比較(*：P<0.05；**：P<0.01；***P<0.001)

時期 \ 性質	Betweenness 連結性	Closeness 中心性	Generality 廣泛性	優勢物種
T1		GA***	GA***、GS*	GA
T2		PV***	GA***、PN***、 AL***、RT***、 GI***、ET*	
T3	PN、GS	HN***	GS***、HR**、 PN**、GH**	PN、GS
T4		RF***、GS***、 GA***、ET***、AO***	GH***、AL***、 SV**、HR*	
T5		SN***、SMA	HR***、SV***、 PH*	HR、SV

(三) 比較五期中蜂蠅兩期植物柱頭花粉互沾的現象

8. 分析網絡異種花粉干擾情形

我們計算柱頭上花粉數後，發現樣區的異種花粉干擾在蜂期為 8.7%，而在蠅期的比例可高達 45.7%。但同時也可以發現雖然異種花粉干擾高，但植物平均柱頭上同種花粉還是可達 85%左右。

表 13：兩時期採樣與柱頭比較表(數據皆為作者計算)

時間	蜂期(11 天)	蠅期(14 天)
物種數	15	11
柱頭數	308	291
花粉數	20160	17622
CP 數	18935(91.2%)	9557(54.2%)
HP 數	1765(8.7%)	8065(45.7%)
平均柱頭上 CP 占比	86.83%	85.06%

大部分植物的柱頭上都還是以同種花粉為主，可達 86.83%。原因是在圖 10 中，阿里山龍膽(GA)、黑斑龍膽(GS)及早田式香葉草(GH)這三种植物的異種花粉干擾明顯最為嚴重，代表干擾集中在此，其餘植物受干擾程度就不大。(圖皆為作者繪製)

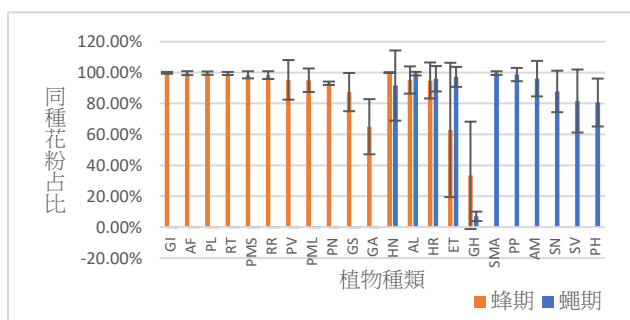


圖 31：兩時期各物種同種花粉平均占比

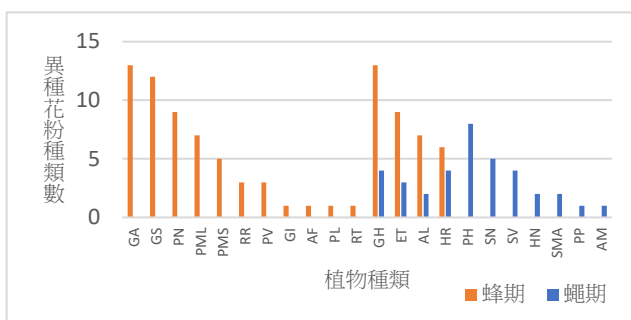


圖 32：兩時期各物種接收異種花粉種類數

我們再進一步分析主要干擾來源，發現蜂期為貓兒菊(HR)、高山薔薇(RT)及玉山茴芹(PN)，而蠅期為貓兒菊(HR)。(圖皆為作者繪製)

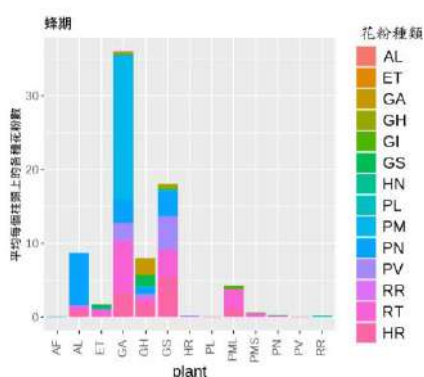


圖 33：蜂期各植物一個柱頭上的異種花粉種類及數量

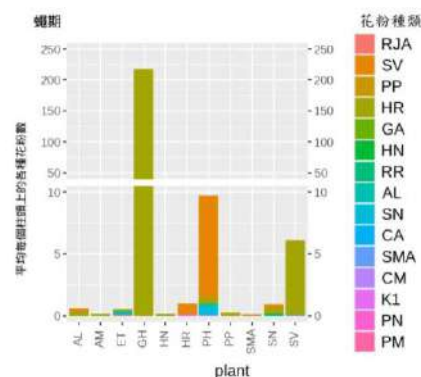


圖 34：蠅期各植物一個柱頭上的異種花粉種類及數量

9. 了解植物在網絡中的角色，為給予者或接受者

網絡中角色十分多樣，有完全接受者乃至接近完全給予者。網絡的 r_{in-out} 為-0.017，代表接受及給予種類數無直接關聯。蠅期的植物較蜂期而言偏向扮演接收者的角色，receptor 比例上升(蜂期 42%<蠅期:63%)。(圖皆為作者繪製)

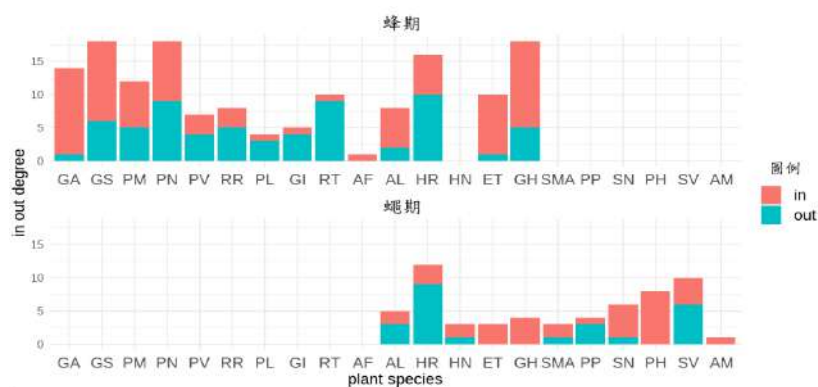


圖 35(上)：蜂期各植物的 in-out degree 比較。圖 36(下)：蠅期各植物的 in-out degree 比較。

五、了解外來入侵種「貓兒菊」對網絡的影響

(一) 分析貓兒菊棲地佔領

我們計算貓兒菊在樣區不同時期開的花數，並且計算他在樣區的棲地佔領面積以及共享資源程度。發現貓兒菊蜂期及蠅期的開花數都很多，且在蠅期甚至約為蜂期的兩倍，再加上偏高的資源共享程度，是樣區中不可忽視的外來種。

表 14：貓兒菊開花數、佔領面積及 Niche Overlap(數據皆為作者計算)

項目 \ 時期	蜂期	蠅期
開花數	3523 朵(該時期第四多)	7063 朵(該時期第二多)
平均佔領面積	1 朵/平方公尺	2 朵/平方公尺
Niche Overlap	0.31(大)	0.18(大)

(二) 分析貓兒菊的生殖干擾

貓兒菊在網絡中有許多異種花粉，嚴重干擾其他植物，比較貓兒菊作為異種花粉占網絡中所有異種花粉的比例，在蠅期可達 77%，而干擾種類比例可達 90%。(圖皆為作者繪製)

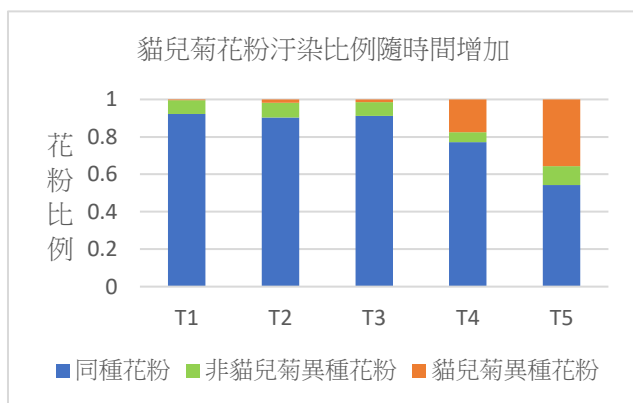


圖 37：隨時間異種花粉沾黏越高

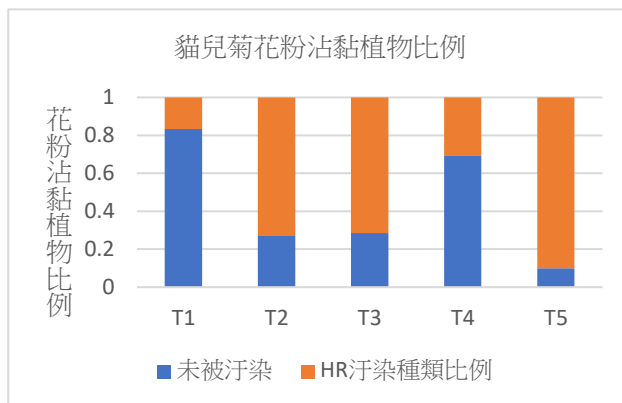


圖 38：隨時間沾黏種類增加

(三) 分析貓兒菊與其他植物的交互關係

得知貓兒菊干擾許多植物後，我們也想知道貓兒菊與其他植物間的關係與其他植物之間的關係有甚麼趨勢，我們發現其他植物之間一開始就有競爭關係，但隨著植物開花數變多，競爭關係減弱，而貓兒菊會開始對其他植物產生競爭關係。(圖為作者繪製)

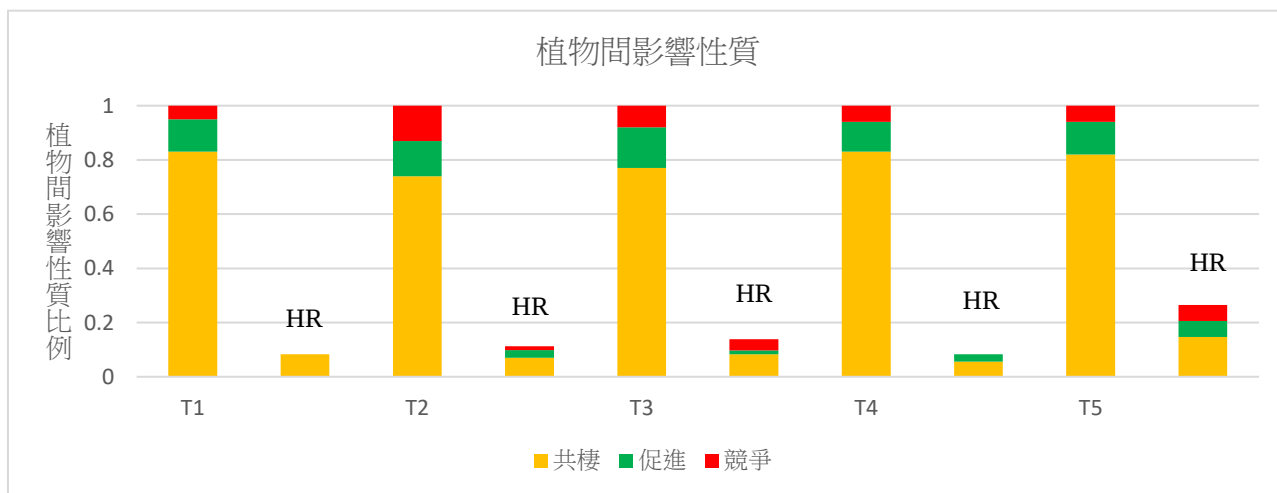


圖 39：貓兒菊與其他植物交互作用性質比例

陸、 討論

一、研究方法的發展

(一) 取樣

此研究樣區選擇較為封閉的一塊梯形坡谷，樣區中物種豐富多樣，且受到外來種貓兒菊的入侵。根據調查(Kudo et al., 2023)發現合歡山各種植物的花期高度重疊於六月至九月，我們觀察發現開花種類最多的是七月中到七月底，主要捕捉到的傳粉者為蜂類，而八月中到八月底的主要傳粉者轉變為蠅類。本研究想要了解這段期間昆蟲與植物在不同的時期建立的生態網絡有何不同，以及貓兒菊對網絡的影響。而對於植物花粉共沾網絡的建立，我們建立六月至八月底共五個時期的網絡並分析網絡性質、探討高山植物意起開花對彼此的影響。

(二) 建立統計方法

對於亞熱帶高山傳粉網絡的研究稀少，因此本研究的統計方法經由閱讀前人文獻、請教該領域的專業教授、網絡資料查詢，才漸漸明瞭。

在建立植物網絡的研究中，想要藉由柱頭上異種與同種花粉的數量比例，評估植物間的關係。計數完花粉後，先以線性迴歸算出 CP-HP 圖的斜率，發現斜率差異很大，仔細閱讀文獻(Tur et al., 2016)後才發現要用 GLMM 模型來算較為合理。仿作該文獻原始程式碼算出各自的係數卻發現差異很小，集中在 0 附近。請教臺大生態演化所的教授才了解問題出在隨機效應。在前人研究(Tur et al., 2016)可行是因為其編號是區別採樣的每一株，用每一株找一個斜率，並允許每一組之間的截距不一樣，最後會找出最適合每一組的一個斜率。但本研究的編號是每柱頭都一個，代表每組一個點，而我們又允許每一組有自己的截距，所以只要用截距解釋就可以，導致每個都很相似，沒辦法展現差異。因此，我們在整體影響的分析部分捨棄隨機效應，分別用各植物柱頭觀察到的同種花粉與異種花粉來各自迴歸 GLM 模型，得出較為合理的結果。

不過，對於兩兩植物間的關係，本研究保留接收者與給予者種類為隨機效應。同種花粉與異種花粉之間的數量關係會隨著不同的「接收者-給予者配對」而改變。以此配對給予隨機斜率，而可以找出各自的斜率，評估種間關係。

在計算網絡性質的時候，一開始只是用值域來比較大小。而閱讀許多關於傳粉網絡的文獻後，發現 **null model** 的方法。因此改模擬 1000 個 **null model**，並算出 1000 個值 (如果是節點性質則是節點數*1000 個)，這些值會呈現常態分布。再計算真實值在虛擬分布中是否有顯著性(P 值)，以此判斷大小。

本研究本來是要了解植物的生態功能特性，如蜂蠅訪指數、共享傳粉者程度、花粉干擾程度、在網絡中的角色與植物的型態特徵有什麼關係，可是高山植物並沒有前人收集的物候資料，我們首度進行時也因對高山不熟悉，以及容易受到天候影響數據的收集，因此有許多植物無法完整收集到資料，因此真正可以分析的植物種類數較少，導致迴歸分析很難找出關係。爾後，在比較蜂期及蠅期時，我們發現兩者的攜帶花粉的專一性有差異，因此就想再次嘗試迴歸分析。改用昆蟲所攜帶的花粉比例來迴歸，數據足夠，且加入了篩選特徵的過程，因此獲得較佳的迴歸結果。

表 15：統計方法的發展過程

問題	作法	缺點
Q1 如何分析各植物柱頭上同種花粉 (Conspecific Pollen, CP)與異種花粉 (Heterospecific Pollen, HP)的數量比例變化?	線性迴歸分析，找出 CP-HP 圖的斜率	限制了關係必為線性，而數量級差距讓結果失真→捨棄
	依照(Tur et al., 2016)用 GLMM 分析，以植物種類及採樣編號作為隨機效應，用 $\beta \pm 2SE$ 判斷	在本研究中，柱頭編號是每一柱頭一個，隨機效應會導致係數沒辦法展現差異→捨棄
	將「整體影響」的分析改成 GLM 並去除隨機效應，用 $\beta \pm 2SE$ 判斷 而兩兩之間關係(pairwise)的關係則去除柱頭編號的隨機效應，保留接收與給予者種類為隨機效應	

Q2 樣區的網絡結構是甚麼?	計算網絡性質後與值域相比，判斷大小	無法量化數值大小程度→捨棄
	計算網絡性質的數值後模擬 1000 個零模型(null model)並計算個別數值，利用真實數值的 P 值判斷數值大小	
Q3 想要了解植物的生態功能特性與植物的型態特徵有什麼相關性	以主成分分析(PCA)觀察植物在空間的分布，用各軸解釋因子的影響	解釋模糊，在植物分群的過程中較為主觀→捨棄
	以冗餘分析(RDA)點出代表因子、植物、功能特性的座標，以相對位置解釋	無法知道實際的影響程度，只能用圖形解釋→捨棄
	用 GLM 找到更有影響的 RDA 軸，以該座標軸解釋因子影響	有些生態功能特性與座標軸的關係並不顯著，難判斷→捨棄
	用 GLM 分析，各因子為 X，生態功能特性為 Y，用係數算出平均影響量比較	迴歸出的係數顯著性都很低，且難以解釋→捨棄
Q4 攜帶植物花粉的專一性受到哪些形態特徵的影響?	用 GLMM 分析昆蟲攜帶花粉的專一性如何受到特徵影響，以各因子為 X，專一性為 Y，昆蟲及植物種類為隨機效應。用係數算出平均影響量比較	迴歸出的係數顯著性都很低，且不知道要採用哪些特徵作為因子→改良
	迴歸出的結果難以同時解釋蜂蠅兩種傳粉者的訪花行為	
	將蜂類及蠅類分開迴歸，以及採取 forward modeling selection	

二、建構昆蟲與植物傳粉網絡

(一) 紀錄昆蟲與植物出沒的時期

分別觀察蜂類、食蚜蠅類及非食蚜蠅類的出沒以及植物開花數和種類數的趨勢，我們發現蜂類及食蚜蠅類會隨著植物種類及數量而出沒，兩者的趨勢是相吻合的，而除了食蚜蠅外的蠅類則無關聯。代表在此網絡中，蜂類及食蚜蠅類極有可能是植物的傳粉者，與植物同進同出具有季節性，顯示合歡山上昆蟲與植物之間有關聯。

(二) 量化植物與昆蟲的交互作用找出優勢物種

1. 以昆蟲身上的花粉數建立關係

從前多數的文獻都是以昆蟲停留在花朵上就紀錄此昆蟲為該植物的傳粉者，但事實上，昆蟲停留在花朵上有時並不會觸碰到花藥或是柱頭，也就沒有幫助該植物進行授粉，因此以拜訪頻率作為建立昆蟲及植物關係的方法時就會有誤，會少計算很多交互關係，以昆蟲身上攜帶的花粉來建立關係是更加精確且更多的，能夠直接了解昆蟲攜帶的花粉種類以及數量，且抓一隻昆蟲就能夠一起收集該昆蟲所有拜訪過的植物的資料，大大彌補了人為觀察的疏漏。

2. 網絡性質(Network-level index)

(1) 各項性質結果及解釋

A. 集聚係數 (Clustering coefficient)

在此次調查中，蜂蠅期的二分圖都可發現連結緊密，是交互作用複雜的網絡，其中蜂期的集聚係數約為 0.86，與 null models 相比顯著的大，而蠅期網絡集聚係數約為 0.65，偏大但並無顯著，認為是因為蠅期連線數下降所導致並沒有顯著的緊密連結

B. 模組性(Modularity)

在合歡山樣區的昆蟲與植物網絡中，蜂蠅期模組性分別為 0.4 及 0.5，與 null models 相比顯著的小，代表合歡山樣區的傳粉網絡並未分成多個子群落。

C. 嵌套性指數(NODF)

嵌套性在評估網絡是否有「包含」的關係，以傳粉網絡而言，A 昆蟲的拜訪的植物是否包含所有 B 昆蟲拜訪的植物? A 植物吸引的昆蟲是否包含所有 B 植物吸引的昆蟲?根據一篇對於網絡結構穩定性的回顧文章(Song, 2020)，若網絡越嵌套，代表結構更穩定(Rohr et al., 2014; Pascual-García & Bastolla, 2017)。蜂期樣區的嵌套性為 33，蠅期樣區嵌套性為 26，與 null model 相比都有顯著的大，代表網絡為十分嵌套的巢狀網絡。

D. 生態棲位重疊指數(Niche Overlap)

先前的研究(Kudo et al., 2023)指出，合歡山上昆蟲之生態棲位重疊指數約為 0.34(2017~2018)，在文章中作者認為相對較低，我們推測該研究應該是跟其他文獻相比，但實際上應該與 null model 進行比較。因此我們用前人的數據再與 null models 相比發現其實顯著大。在此次調查中，蜂期生態棲位重疊指數約為 0.1，蠅期則是約為 0.12，與 null model 相比都有顯著大。代表昆蟲的拜訪傾向相似，更代表植物有高度共享傳粉者的現象。

E. 專一性指數(H_2' ，介於 0~1，0 為無專一性，1 則代表此網絡中的交互關係完全專一)

在合歡山樣區中，蜂期專一性指數約為 0.59，蠅期為 0.57，都是顯著性的小，顯示著較低的專一性，也代表著植物及昆蟲交互網絡的複雜性。同時，更證實了植物很可能與很多不同植物交流，更是造成花粉高度干擾的原因。

F. 網絡穩健性(Robustness，介於 0~1，0 代表極端脆弱，1 則是穩健)

此指數顯示當網絡的任意節點(node)或連接(edge)消失後，網絡的結構是否還穩健。在合歡山樣區中，蜂期綜合網絡的穩健性指數 0.46，蠅期網絡為 0.43，都偏小，顯示合歡山昆蟲及植物交互網絡的穩健性不足，推測網絡中依賴優勢物種支撐，倘若失去優勢物種則網絡就會崩解。

(2) 綜觀合歡山樣區的網絡結構

樣區的傳粉網絡是一個緊密連接的巢狀群落(Nestedness 高、Clustering 高、Modularity Q 低)，昆蟲的食性廣泛且種間有重疊，植物吸引多種不同昆蟲且與其他植物共享傳粉者(H_2 低、Niche overlap 高)。緊密連結及重疊、共享現象。

3. 以滅絕曲線了解各物種對網絡的影響

分析網絡發現穩健度不足，因此我們想要了解各物種對於網絡的影響程度，我們利用滅絕曲線進行模擬。依每個線段斜率的變化來判斷物種對於網絡的重要性，例如最後一段線段的斜率都會最大，而代表該物種最網絡最為重要。我們藉由曲線變化來判斷網絡的穩定程度，比較蜂期及蠅期的網絡，可以發現蠅期網絡的曲線下降比較快，代表網絡較蜂期脆弱，我們認為是因為到了蠅期，物種交互關係複雜度下降，導致物種具有不可取代性，失去任何一種都會對網絡產生很大影響。

4. 昆蟲傳粉網絡的優勢物種

(1) 優勢物種的定義與重要性

一篇對於網絡結構穩定性的回顧文章(Song, 2020)指出，特定物種對物種共存的貢獻定義為：群落中存在此物種和群落中沒有此物種的結構穩定性之間的差別(Cagua et al, 2019; Simmons et al, 2019)。而(Simmons et al, 2019)則指出優勢物種的脆弱性，為最容易滅絕的物種。優勢物種肩負維持生態系中物種共存結構穩定性的重責大任，前人研究(González et al., 2010)指出這樣的物種應與其他物種連接緊密(closeness)、擔任物種之間交流的中介者(betweenness)並與多種物種都有交互作用(generality)。

(2) 生態網絡中的優勢物種

計算各植物、昆蟲的三項數值(closeness、betweenness、generality)，並與 null models 的節點值比較。在蜂期時，信義熊蜂(APBF)及隧蜂(HAL)為優勢物種，高山薔薇(RT)、玉山櫻草(PM)及貓兒菊(HR)為優勢物種。信義熊蜂及隧蜂攜帶花粉的能力非常好，傳粉效率高。高山薔薇及玉山櫻草在樣區的數量多，給予的花粉數也非常可觀，高山薔薇更是 Hub donor 之一。這四種物種都有攜帶或給予「大量」花粉的特色，成為樣區內昆蟲重要的養分及資源。而在蠅期，昆蟲優勢物種轉變為家蠅(MU)，植物優勢物種為一枝黃花(SV)及貓兒菊。家蠅在蠅類中體型稍大，會拜訪多種植物並可以攜帶大量花粉。而一枝黃花與貓兒菊同為菊科植物，在蠅期更大量的出現，吸引眾多昆蟲來訪。在兩時期中，昆蟲的優勢物種透過廣泛且高效的傳粉策略協助植物的順利繁衍。

(三) 比較蜂類及蠅類攜帶花粉的差異

從前的研究大多都是以蜂、蠅、食蚜蠅作為分類以分析網絡。實驗室與北海道大學合作的研究(Kudo et al., 2023)更提及蜂類較有專一性，蠅類則較沒有訪花偏好。這是因為該研究將昆蟲以目，較大的分類群來分析，沒有專一性可能是因為種間訪花差異而造成的。本研究將進一步將昆蟲分類至種，並分析了每一隻昆蟲身上所攜帶的花粉。發現蜂類攜帶的花粉種類多，數量也多，多樣性指數高。而蠅類攜帶的花粉多樣性指數較低。實際上也在採集時有發現蜂類的傳粉多樣性及能力，無論是信義熊蜂或隧蜂都能夠沾黏

很多花粉在身上，更出現在許多種植物上。反觀蠅類，體型較小導致無法攜帶很多花粉，且飛行能力較差，移動距離較短，導致專一性較高。

三、分析蜂類與蠅類專一攜帶植物花粉的程度與受訪者植物形態特徵的關聯

經過層層篩選，我們留下了昆蟲口器長度、花展幅(Visit Unit)、花冠筒深度、花冠筒筒徑、還原糖含量、花粉及花蜜之間的距離、柱頭面積、花柱長度、開花數作為迴歸分析的因子。在分析後，對模型各項係數作顯著性檢驗發現大多 P value 在 0.1 附近。在蠅類迴歸模型中，花展幅(visit unit)、花冠筒筒徑、還原糖含量、花粉與花蜜的距離以及柱頭面積這幾項因子有達顯著標準，代表模型準確且解釋力高。

觀察蜂類及蠅類的分析結果，發現兩模型的係數正負相反，代表受訪者植物形態特徵對蜂蠅的拜訪有截然不同的影響。觀察各種昆蟲訪花的過程後，發現蜂蠅的訪花行為因體型大小、口器長度差異而有許多特點。蜂類因為身形較大(8~32mm)且口器長(4~12mm)，不必鑽入花冠筒即可取食花蜜或花粉；而蠅類則因身形小(3~11mm)且口器短(0.3~4mm)，常需深入花朵取食，又因其口器只能吸食液態食物的特性(若為固態食物則利用嘔點先行溶解後吸食)，蠅類可能只取食花蜜。這些差異都可能導致兩者有不同的訪花偏好，但若是了解真正的原因，需控制形態變因，如找出可以做為對照的類似植物群，做訪花行為的觀察比較，為未來可再發展之方面。

四、藉由植物柱頭上的花粉，了解植物間交互作用網絡

(一) 調查樣區內各植物柱頭上花粉干擾情形

比較各物種同種花粉佔總花粉的比例，發現各物種的異種花粉干擾比例隨著時期的花開數增加而增加，異種花粉干擾可以從 7% 到 45%。不過我們也發現大部分物種柱頭都以同種花粉為主，平均一個柱頭上同種花粉占比為 81.1%，而異種花粉量占比為 18.9%。

(二) 了解同時開花植物間的關係為促進、競爭或共棲

5. 花粉交互作用的影響性質

五個時期的植物受到群落中其他植物的影響皆為共棲略偏促進，結果顯示植物同時開花時，異種花粉不會造成同種植物在柱頭上的競爭，同時開花甚至還有助於彼此獲得同種花粉的機會，促進授粉。

五個時期的花粉干擾程度不同，卻評估出差不多的影響，我們認為是因為以整體觀點看較粗糙，且標準差大。因此也計算了植物兩兩之間的關係。結果發現，五個時期以共棲為主，促進次之，競爭最少。

6. 植物網絡(unipartite)結構分析

(1) 各項網絡性質與解釋

A. 集聚係數 (Clustering coefficient，介於 0~1。0 代表完全分散，1 則是完全連接)

集聚係數計算與各節點連接之所有節點間的平均連接比例，評估一個網絡是否為「小世界網絡」，也就是大部份節點之間是否經過少數幾步就可到達。

五個時期的集聚係數與 null models 相比皆顯著的大，整體是一個交互作用複雜且繁盛的網絡，尤其在第二期與第三期尤其顯著。猜測是因為蜂類在此時大量出現，為植物廣泛性地傳粉，使得植物之間的交互關係更多。

B. 模組性(Modularity，介於-1~1，與隨機分布的網絡圖相比，大於 0 為好的劃分方式，並具有模組性，小於 0 則反之)

模組性在評估網絡中是否存在群落，植物會在自己所屬群落內高度共享傳粉者。各時期的模組性都偏小，但與 null models 相比皆未達顯著，代表著網絡中存在一些子群體。

C. 共享傳粉者指數(Niche Overlap，介於 0~1。0 代表完全不同，1 則是完全共享)

五個時期網絡的共享傳粉者指數與 null models 相比皆顯著的大，

(2) 綜觀植物交互網絡

昆蟲拜訪花朵將花粉遺留在柱頭，本研究由花粉干擾建構植物之間的交互作用。合歡山樣區中的植物交互作用緊密連接 (Clustering 高)，有一些子群體(Modularity 低但不顯著)，且有共享傳粉者(Niche overlap)。這樣的結構歸因於多樣的植物角色，及相對豐沛的資源。如此緊密連接也是造成花粉干擾較嚴重的原因。然而，因為蠅類較有專一性，加上花季末期資源減少，所以緊密度及共享傳粉者程度下降。

7. 優勢物種

計算植物交互網絡各物種的中心性、連結性及廣泛性，找出兩時期優勢物種。

在植物網絡中，花粉傳遞還是得依靠昆蟲，並不是直接的聯繫，所以優勢物種為交互作用較多或佔據花粉交流中心地位的植物，這些植物也會為周遭的植物帶來被訪機會。這些優勢物種皆具備交互作用的廣泛性，因被許多昆蟲拜訪而與許多植物都有連接。

(三) 比較五期中蜂蠅兩期植物柱頭花粉互沾的現象

8. 分析網絡異種花粉干擾

在蜂期異種花粉數量占總花粉數的比例為 8.7%，蠅期則高達 45.7%，發現蠅期的干擾很嚴重。在蜂期，主要干擾來源為貓兒菊(HR)、高山薔薇(RT)及玉山茴芹(PN)；在蠅期則是貓兒菊(HR)。集中在早田氏香葉草(GH)、阿里山龍膽(GA)以及黑斑龍膽(GS)身上。我們認為這與蜂類以及蠅類的傳粉差異有關，蠅類雖然單種類傳粉專一，但由於蠅期中，蠅類的種類多元，且數量也多，因此在傳粉的過程中，就會使網絡中有更多異種花粉，例如在早田氏香葉草(GH)上有大量的貓兒菊花粉，占了 80.5%，可見此外來種對於網絡的影響力。

9. 分析網絡中花粉接受與給予者

蜂期的阿里山龍膽(GA)、早田氏香葉草(GH)、黑斑龍膽(GS)接受了 12~13 種花粉，蠅期的玉山毛蓮菜(PH)接收 8 種花粉，分別為該時期的 Hub receptor。

蜂期的高山薔薇(RT)、貓兒菊(HR)、玉山茴芹(PN)分別將自己的花粉給予了 9~10 種植物。蠅期的一枝黃花(SV)、貓兒菊(HR)，分別為該時期的 Hub Donor。計算 I_{in-out} 發現接受種類數與給予種類數呈現低度相關，代表著網絡的角色多樣，當接收者也可當給予者，並無受限。植物在網絡中各司其職，有自己的定位，組成複雜的網絡。比較兩個時期的接收與給予花粉種類數，發現蠅期的接收者比例較蜂期高。

10. 分析網絡中植物間交互作用關係

比較蜂蠅期發現蜂期大多是共棲，蠅期為共棲略偏促進。推測是因為蠅期為花季末期，資源較少，植物之間需要高度合作以利彼此生存。

在安地斯山脈的研究中(Tur et al., 2016)，該區域 Donor 對 50%的植物有促進效果，因為該地資源缺乏、環境險惡，植物之間必須合作才能生存下去。合歡山蜂期的 Donor 只對 18%植物有促進關係，蠅期也只有 22%，是因資源較豐富，合作關係並不必要。而促進效果多集中在 Hub receptor(佔 80%)，是因為柱頭面積偏大，在昆蟲來訪時可黏下許多花粉，其中包含許多同種花粉。

五、了解外來入侵種「貓兒菊」對網絡的影響

根據台灣植物資訊整合查詢系統，貓兒菊從中海拔到高海拔都有分布，目前在樣區的花開數及棲地佔領都為前幾多。前人對外來種的研究大多停留在棲地佔領層面，而我們此篇特別想針對生殖干擾的層面對貓兒菊進行研究。我們分析貓兒菊的花粉對於植物的干擾，發現干擾嚴重，從第一期到第五期都會干擾其他植物，尤其在第三期貓兒菊花開數量暴增，使得汙染更加嚴重，而到了第五期為蠅類主要傳粉，再加上所有植物的開花數都增加，讓貓兒菊對其他植物開始產生嚴重的競爭關係，影響力可以到達 35%的花粉干擾量，以及 90%的植物干擾比例。對於被汙染的植物來說，會競爭掉各植物的同種花粉，就會影響生殖。其偏高的共享資源程度(在蜂期的 0.31 以及在蠅期的 0.18)，也代表他會搶占掉原生植物的生態棲位及資源。

雖然貓兒菊目前對網絡影響力高，已經搶佔了優勢物種的地位。在蠅期，原生植物因共享傳粉促進了貓兒菊獲得同種花粉，但我們發現他還沒成為蜂期優勢物種信義雄蜂(APBF)以及蠅期優勢物種家蠅(MU)的主要食物，且在蜂期，原生植物也有因共享傳粉干擾貓兒菊，競爭掉貓兒菊的同種花粉，因此必須趁現在原生物種對它仍有部分限制的力量時盡快清除，還給原生植物資源及生態地位。

六、未來展望

(一) 發展定義植物間關係的方法

本研究目前採用前人(Tur et al., 2016)定義，以同種及異種花粉比例評估植物之間的關係。然而，植物的交互作用始於共用傳粉者，經過授粉、受精，最後將交互作用的成

果顯現於自然結子率。若只看花粉比例無法知道最終對生殖方面究竟是促進還是競爭，因為授粉之後，除了花粉數量的影響，其他文獻(Bruckman & Campbell, 2016)也述及異種花粉會產生化學干擾，而異種花粉與同種花粉沾黏的時間先後也會影響後續同種花粉的萌發。因此我們認為促進或競爭的判斷必須考量最終的結子率。

1. 評估授粉前植物一起開花是競爭還是共享傳粉者

傳粉者對植物來說是有限的資源。植物間可能會因彼此存在而降低被訪頻率，抑或是因彼此存在而吸引更多傳粉者來拜訪。以昆蟲與植物交互網路中的 **niche overlap** 定義植物共用傳粉者程度，以 **pollen limitation** 了解是否有足夠的傳粉者，再考量結子率來判斷，如果某植物與其他植物共用傳粉者程度高(**niche overlap** 高)，有足夠的傳粉者(**pollen limitation** 趨近零)，結子率又高，即表示植物之間是共享傳粉者。

2. 評估植物一起開花授粉後是促進還是競爭生殖

我們將考量昆蟲與植物交互作用網絡中，以植物網絡中的 **niche overlap** 定義各植物共享傳粉者的程度(比昆蟲網絡的定義更嚴苛，必須為有效傳粉)，及各植物與其他植物花粉干擾程度(β)及結子率，來評估植物一起開花是促進還是競爭生殖，如某種植物與其他植物共用傳粉者程度大(**niche overlap** 高)、 β 值大於零、結子率高，就可知此植物與其他植物一起開花有利。

(二) 發展分子鑑定

由於計算並辨識花粉需要許多精力及人力，且許多花粉的型態非常類似，例如玉山懸鉤子以及高山薔薇、黑斑龍膽及阿里山龍膽，在人工計算時，不能避免的會產生些許誤差。而發展 **Meta Bar Coding** 就能夠有效的避免問題。利用分子定序的方法，可以同時鑑定出種類，也可以根據 **DNA** 量的多寡直接計算出花粉的數量，達到省時又精準的效果。

柒、 結論

- 一、本研究為臺灣首篇以昆蟲攜帶的花粉建構昆蟲與植物交互網絡，並分析各網絡性質，與模擬結構比較後發現合歡山昆蟲與植物網絡巢狀並廣泛連接，但穩健性不足，貓兒菊已入侵網絡為關鍵物種。
- 二、本研究為臺灣首篇以花粉的傳遞建構植物花粉共沾網絡，以 GLMM 分析同種與異種花粉數量的變化，發現高山植物共同開花略促進彼此授粉，且五階段都有顯著共享傳粉者。
- 三、因蜂類、蠅類習性與身體特徵不相同，蠅類對花展幅(Visit Unit)大、花冠筒淺、花冠筒徑小、還原糖含量高、花粉及花蜜之間的距離大、柱頭面積小的植物較能專一攜帶其花粉，而蜂類則相反。
- 四、本研究為臺灣少數以傳粉生殖方面探討外來種，貓兒菊對樣區其他原生植物污染嚴重 (16%~90%的植物)，當大量開花時，原生植物間的競爭關係減弱，貓兒菊取而代之，和原生植物競爭，因此建議移除。

捌、 參考文獻

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bruckman, D., & Campbell, D. R. (2016). Timing of invasive pollen deposition influences pollen tube growth and seed set in a native plant. *Biological Invasions*, 18(6), 1701–1711. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1113-6>
- Carstensen, D. W., Sabatino, M., & Morellato, L. P. C. (2016). Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant-pollinator networks across space. *Ecology*, 97(5), 1298–1306. <https://doi.org/10.1890/15-0830.1>
- Cagua, E. F., Wootton, K. L., & Stouffer, D. B. (2019). Keystoneness, centrality, and the structural controllability of ecological networks. *Journal of Ecology*, 107(4), 1779–1790. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13147>

- Chou, Y. W., Thomas, P. I., Ge, X. J., LePage, B. A., & Wang, C. N. (2011). Refugia and phylogeography of Taiwan in East Asia. *Journal of Biogeography*, 38(10), 1992–2005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02537.x>
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. https://www.researchgate.net/profile/Jochen_Fruend/publication/228861770_Introducing_the_Bipartite_Package_analyzing_Ecological_Networks/links/0deec516d700ce520c000000.pdf
- Dormann, C. F., Fründ, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *the Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann, C. F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. DOAJ(DOAJ: Directory of Open Access Journals). <https://doaj.org/article/a4520f618eba49a2b5df99665b980783>
- González, A. M. M., Dalsgaard, B., & Olesen, J. M. (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*, 7(1), 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.03.008>
- Hsieh, C. F. (2002). Composition, Endemism and Phytogeographical Affinities of the Taiwan Flora. *TAIWANIA*, 47(4), 298–310. [https://doi.org/10.6165/tai.2002.47\(4\).298](https://doi.org/10.6165/tai.2002.47(4).298)
- Hsin, K. T., Kuo, H. C., Kokubugata, G., Möller, M., Wang, C. N., & Cheng, Y. S. (2022). Allopatric Lineage Divergence of the East Asian Endemic Herb *Conandron ramondii* Inferred from Low-Copy Nuclear and Plastid Markers. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(23), 14932. <https://doi.org/10.3390/ijms232314932>
- Kudo, G., Kohyama, T. I., Chen, K., Hsu, T., & Wang, C. (2023). Seasonal dynamics of floral composition and flower visitors in a subtropical alpine ecosystem in Taiwan. *Ecological Research*, 39(1), 27–41. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12426>
- Lu, M. L., & Huang, J. Y. (2022). Predicting negative Effects of Climate Change on Taiwan's

- endemic Bumblebee *Bombus formosellus*. *Journal of Insect Conservation*, 27(1), 193–203.
<https://doi.org/10.1007/s10841-022-00415-1>
- Menéndez, R. (2007). How are insects responding to global warming. *Tijdschrift Voor Entomologie*, 150(2), 355–365. <http://www.nev.nl/tve/pdf/te0150355.pdf>
- Ne’eman, G., Jürgens, A., Newstrom-Lloyd, L., Potts, S. G., & Dafni, A. (2010). A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews/Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85(3), 435–451.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2009.00108.x>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Sóllymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2012). *vegan: Community Ecology Package*.
<https://researchportal.helsinki.fi/en/publications/vegan-community-ecology-package>
- Parolo, G., & Rossi, G. (2008). Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, 9(2), 100–107.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.01.005>
- Pascual-García, A., & Bastolla, U. (2017b). Mutualism supports biodiversity when the direct competition is weak. *Nature Communications*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/ncomms14326>
- Rohr, R. P., Saavedra, S., & Bascompte, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345(6195). <https://doi.org/10.1126/science.1253497>
- Simmons, B. I., Wauchope, H. S., Amano, T., Dicks, L. V., Sutherland, W. J., & Dakos, V. (2019). Vulnerable species interactions are important for the stability of mutualistic networks. *bioRxiv* (Cold Spring Harbor Laboratory). <https://doi.org/10.1101/604868>
- Song, C. (2020). Structural stability: Concepts, methods, and applications. *Shengwu Duoyangxing*, 28(11), 1345–1361. <https://doi.org/10.17520/biods.2020110>
- Starr, C. K. (1992). THE BUMBLE BEES (HYMENOPTERA: APIDAE) OF TAIWAN. 3, 139–157. <https://www.airitilibrary.com/Publication/alDetailedMesh?DocID=P20170120001-199205-201702080020-201702080020-139-157>

- Team, R. C. (2014). R: A language and environment for statistical computing. MSOR Connections, 1(1).<https://www.r-project.org/>
- Tur, C., Sáez, A., Traveset, A., & Aizen, M. A. (2016). Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecology Letters*, 19(5), 576-586.
<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.2242447>
- Wang, H., Ran, N., Jiang, H. Q., Wang, Q. Q., Ye, M., Bowler, P. A., Jin, X. F., & Ye, Z. M. (2024). Complex floral traits shape pollinator attraction to flowering plants in urban greenspaces. *Urban Forestry & Urban Greening*, 91, 128165. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2023.128165>
- Williams, N. M., & Hemberger, J. (2023). Climate, pesticides, and landcover drive declines of the western bumble bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(7). <https://doi.org/10.1073/pnas.2221692120>
- Yu, W., & Li, S. (2020). Modern coexistence theory as a framework for invasion ecology. *Shengwu Duoyangxing*, 28(11), 1362–1375. <https://doi.org/10.17520/biods.2020243>

【評語】 060001

1. 此研究以蜂或蠅類作為主要授粉者，探討昆蟲與本土高山植物間的傳粉相關性，研究主題頗有創意。
2. 研究結果進一步發現貓兒菊已成為入侵的關鍵物種，花粉汙染 90% 的物種，並建議必須移除，成果具有相當程度的價值。
3. 實驗中氣資料與各植物間釋放花粉或授粉天數的關聯性須更詳加說明。