

## 研究報告

## 五色鳥取食4種台灣原生樹種果實對其種子發芽的影響

葛兆年<sup>1,3)</sup> 陳舜英<sup>2)</sup> 陳銘瑄<sup>1)</sup>

## 摘 要

為了釐清五色鳥(*Megalaima nuchalis*)消化道及排遺對4種台灣常見原生樹種如榕樹(*Ficus microcarpa*)、雀榕(*Ficus superba* var. *japonica*)、茄苳(*Bischofia javanica*)及樟樹(*Cinnamomum camphora*)種子發芽的影響，2012年11月至2014年2月進行五色鳥餵食及種子發芽試驗。本研究將榕樹等4種果實進行水洗、水洗及磨蝕種皮，餵食五色鳥後不清洗或清洗排遺等處理，並以新鮮果實作為對照組，分別於30/20°C及25/15°C等2種環境溫度下進行發芽試驗，惟樟樹僅在30/20°C試驗。溫度比較結果顯示：雀榕及茄苳種子適合之發芽溫度範圍較廣，在日溫30°C至夜溫15°C都有高發芽率及短發芽時間；而榕樹種子發芽率在25/15°C較低且發芽時間較久。兩種溫度下的茄苳、30/20°C的榕樹、樟樹及25/15°C的雀榕，其種子在水洗後的發芽率都顯著比新鮮果實即播要高，表示這4種樹種的果肉對種子發芽應有抑制的作用。所有樹種果實經過五色鳥消化道後的種子與水洗處理的種子發芽率沒有顯著差異，但除了樟樹在五色鳥消化道未清洗的種子發芽率較低以外，此結果說明五色鳥的消化道能夠去除4種樹種的果肉以促進種子發芽。水洗及磨蝕種皮的種子與水洗的種子發芽率相較，僅在樟樹有顯著差異，表示樟樹種子之種皮應有阻礙種子發芽的作用，而經過五色鳥消化道的種子發芽率低於水洗及磨蝕種皮的種子發芽率，表示五色鳥消化道沒有打破樟樹種子因種皮所引起的休眠。總結以上結果，兩種榕屬樹種及茄苳之種子發芽有受果肉抑制，樟樹種子則同時受果肉及種皮抑制發芽；而五色鳥消化道對這4種樹種種子發芽的促進機制是去除果肉的抑制效應，但並沒有磨蝕種皮的作用。五色鳥排遺對榕樹、雀榕及茄苳的種子發芽沒有影響，但不能忽視其對樟樹種子施肥效應的可能性，建議後續進行試驗加以檢驗之。

關鍵詞：五色鳥、種子發芽、種子傳播、消化道作用、去抑制效應、施肥效應。

葛兆年、陳舜英、陳銘瑄。2014。五色鳥取食4種台灣原生樹種果實對其種子發芽的影響。台灣林業科學29(Supplement):S27-39。

<sup>1)</sup> 林業試驗所森林保護組，10066台北市中正區南海路53號 Division of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

<sup>2)</sup> 林業試驗所育林組，10066台北市中正區南海路53號 Division of Silviculture, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

<sup>3)</sup> 通訊作者 Corresponding author, e-mail: nien@tfri.gov.tw

2014年9月送審 2014年11月通過 Received September 2014, Accepted November 2014.

Research paper

## Effects of Fruit Ingestion by Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) on Seed Germination of Four Native Tree Species in Taiwan

Chao-Nien Koh,<sup>1,3)</sup> Shun-Ying Chen,<sup>2)</sup> Ming-Huang Chen<sup>1)</sup>

### 【 Summary 】

To clarify the effects of gut passage and feces of the Taiwan Barbet, *Megalaima nuchalis*, on seed germination, bird feeding and germination experiments were conducted for 4 native and commonly distributed tree species, *Ficus microcarpa*, *Ficus superba* var. *japonica*, *Bischofia javanica* and *Cinnamomum*[?] *camphora*, between November 2012 and February 2014. The experiment consisted of 4 treatments including washing the pulp, washing the pulp and scarifying the seed coat, not washing the feces, and washing the feces after the seeds had passed through the bird's gut. Intact fruits were used for the control. Seeds and fruits of the 4 tree species were separated into 2 different germination temperatures of 30/20 and 25/15°C, except that those of *C. camphora* were only treated at 30/20°C. *Ficus superba* var. *japonica* and *B. javanica* had high germination percentages and short germination times in a wide range of temperatures, i.e., 30°C during the daytime to 15°C at night. On the other hand, *F. microcarpa* had a lower germination percentage and longer germination time at 25/15°C compared to 30/20°C. Compared to intact fruits, washed seeds of *B. javanica* at the 2 germination temperatures, *F. microcarpa* at 30/20°C, *C. camphora* at 30/20°C, and *F. superba* var. *japonica* at 25/15°C exhibited significantly higher abilities to germinate. The results indicated an inhibitory effect on seed germination from the pulps of the 4 tree species. Compared to washed seeds, seeds passing through Taiwan's barbet's gut showed no significantly different germinability, except that fewer *C. camphora* gut-passed seeds germinated than washed seeds. The results indicate that the Taiwan Barbet's gut may remove pulp from around seeds of these 4 tree species and minimize the inhibitory effect of the pulp on seed germination. Compared to washed seeds, the germinability of washed and scarified seeds was higher for *C. camphora*, which indicated that the seed coat of *C. camphora* precluded the seeds from germinating. The Taiwan Barbet's gut apparently did not change the seed coat of *C. camphora*, which was suggested by the germinability of seeds passing through the barbet's gut being lower than that of washed and scarified seeds. To sum up, seed germination of *F. microcarpa*, *F. superba* var. *japonica*, and *B. javanica* was inhibited by their pulp, and that of *C. camphora* was inhibited by the pulp and the seed coat. Passage through the Taiwan Barbet's gut may facilitate seed germination of these 4 tree species by eliminating the inhibitory effect of the pulp but not by scarifying the seed coat. The bird's feces had no apparent effects on seed germination of *F. microcarpa*, *F. superba* var. *japonica*, or *B. javanica*; however, a possible fertilization effect on seeds of *C. camphora* should not be neglected, which suggests the need for a follow-up study.

**Key words:** *Megalaima nuchalis*, seed germination, seed dispersal, gut passage, deinhibition effect, fertilization effect.

**Koh CN, Chen SY, Chen MH. 2014.** Effects of fruit ingestion by Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) on seed germination of four native tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 29(Supplement):S27-39.

## 緒言

許多植物利用果實吸引動物，動物取食果實後離開植物順便將其種子帶離，讓植物可以拓殖到其他地方。從動物吞下果實到排泄出種子的過程中，動物消化道對果實及種子的作用、動物排泄出的排遺對種子的作用，以及大量多樣種子間的互相作用，皆影響種子是否能成功散播，Traveset et al. (2007)將以上對種子發芽之影響歸納為4項作用：(1)種子外果肉的移除：果肉通常含有抑制種子發芽的成分，如果肉內醣類形成高滲透壓，水分難進入種皮，或者果肉內色素阻隔光線進入種皮，故種子難以發芽，或果肉內二次代謝物抑制種子發芽，因此動物消化道移除果肉可去除抑制種子發芽的抑制物，因而促進種子發芽。但此種去抑制效應相對於磨蝕效應較少引起探討。(2)種皮或內果皮的磨蝕：種皮或內果皮變薄後，種子可以吸收水分，促進種子發芽，但動物分泌消化液也可能傷害種胚、提高種子死亡率，故種子在消化道停留時間長反而受害大於受益。種子尺寸與消化道停留時間並不具有絕對的相關性，在不同動物類群如哺乳類、鳥類、爬蟲類，種子尺寸對消化道停留時間有不同的影響，但可以肯定的是，種子在鳥類及蝙蝠消化道停留時間較短，其發芽率有較高的提升效果。(3)隨種子排泄出的排遺：通常可能對幼苗生長具施肥作用，但有時反而促進黴菌、細菌生長、降低種子發芽率。排遺成分隨動物進食種類而定，不同成分對種子發芽有不同作用，例如蛋白質提供氮、骨頭提供磷酸鈣，皆可促進幼苗生長，反之，排遺中若含酚化物、脂肪酸等可能抑制某些植物種子發芽。通常哺乳動物排遺有較多種類及數量的種子，且排遺本身營養成分較多，比鳥類、爬蟲類等對種子存活有更複

雜的影響。(4)排遺中種子之相互作用：排遺中的種子可能不只1粒或1種，食果性鳥類的排遺通常包含至少2種種子，而犀牛可以排泄重達數10 kg的排遺包含上千粒種子。種子多就有競爭作用，如分泌排他的化學物提高自己的存活率，或休眠以躲避競爭。一般認為排遺中有多種或多粒種子不利種子發芽及幼苗生長，動物排遺極可能將動物傳播種子的正面效應逆轉成負面效應或無效應，但目前此過程缺乏研究。

五色鳥(*Megalaima nuchalis*)屬於亞洲鴛鬚科(Megalaimidae)之亞洲擬鴛屬(*Megalaima*)，為台灣特有種(Feinstain et al. 2008)，廣泛分布於全台中低海拔，常見於闊葉林、次生林或都市綠地之樹冠層活動(Koh et al. 2009, Lin et al. 2010)，身體翠綠，保護色良好。五色鳥全年以植物果實為主食，繁殖季育雛會取食昆蟲、蜘蛛、蜥蜴等動物，但仍以果實居多。五色鳥取食植物果實後飛離應能將植物種子帶走，幫助種子散播至他處，惟以往對於五色鳥傳播植物種子的研究稀少(Chang et al. 2012)。Chang (2010)調查恆春植物園37種植物果實中，五色鳥最常取食的果實類型為漿果及核果，並發現榕樹(*Ficus microcarpa*)、雀榕(*Ficus superba* var. *japonica*)等5種植物的果實為五色鳥所偏好取食，茄苳(*Bischofia javanica*)則位於取食比例排名的第3名，而樟科(Lauraceae)果實是福山植食性鳥類取食比例最高的食物(Chen and Chou 1999)，故猜測五色鳥等食果者(frugivore)應能幫忙傳播這些植物種子，可能是這些植物在台灣低海拔隨處可見的原因之一。以上樹種中榕樹和雀榕種子沒有休眠性容易發芽；茄苳不具有休眠，而且種子乾燥後可以儲藏在4~5°C

環境中，但是對於零下低溫敏感，歸屬於中間型種子(intermediate storage behavior) (Wu 2000, Yang et al. 2006)；樟樹(*Cinnamomum camphora*)種子具有生理休眠(physiological dormancy)，需要15%的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>處理25 min，可使兩片種皮結合處產生裂縫，並氧化種皮表面的油脂，因而促進種子發芽，且種子儲藏性質屬於中間型(Chien and Lin 1994, 1999)。本研究擬藉由控制試驗，探討台灣五色鳥之消化道及排遺對榕樹、雀榕、茄苳及樟樹等植物種子發芽率及發芽速度的影響，以及其影響機制，同時評估五色鳥幫助植物種子散播的潛力。

## 材料與方法

### 一、材料及採樣地點

樟樹及茄苳果實分別於2012年10月在台北市和平西路週邊行道樹，及12月在台北植物園區內及周邊行道樹收集，雀榕與榕樹果實則在2013年8月於台北植物園週邊行道樹及10月在台灣大學校園內收集，果實皆為自然成熟掉落但仍新鮮者。果實不經清洗而直接裝於封口袋中帶回並冷藏保存，以進行發芽試驗。

### 二、發芽試驗

將收集的果實進行4種處理，分別為水洗、水洗及磨蝕種皮(以下簡寫為水洗/磨皮)、五色鳥消化道試驗後種子水洗及未水洗，並以未處理果實做為對照組，分別於1~2種環境溫度下進行發芽試驗。樟樹因熟果量少，每項試驗處理以15或20顆種子進行，並重複3次。茄苳每項試驗處理以30顆種子進行，並重複3次；然而雀榕與榕樹之果實為內含未知數量種子之隱花果，為保持試驗時新鮮果實的完整性，故各以3顆果實為3重複，並於排遺中採樣30顆種子進行發芽試驗以計算發芽率。

水洗等各項試驗處理方式如下：

(I)水洗：以清水和人工手剝去除果實的果肉，僅留下種子。

(II)水洗/磨皮：先進行水洗處理，茄苳種子以砂紙將鈍端磨去種皮，直到露出胚乳為

止。樟樹則依照以往樟樹種子發芽試驗之處理方式以15% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>浸泡30 min (Chien and Lin 1994)，取出後水洗擦乾，雀榕、榕樹因種子細小不易操作砂紙磨皮，故比照以上樟樹之處理方式。

(III)鳥類消化道試驗：將五色鳥飼養於台北植物園苗圃中，並以鳥籠將不同個體分開。在進行試驗之前先以鳥飼料餵食數天以穩定五色鳥的進食狀況，再逐漸以試驗果實替換鳥飼料，最後試驗全部餵食試驗果實。每日上午給予每隻鳥20~30顆試驗果實，下午計數被取食的果實數量並收集鳥類排遺中的種子。陸續收集的種子分為不水洗及水洗種子外排遺，並置於封口袋中冷藏保存，待消化過的種子收集至試驗數量後，即終止果實餵食工作，收集種子過程不超過2 wks。

將處理後的種子或新鮮果實置於封口袋中、加入潮濕的水苔，放入設定12 hrs日照、12 hrs黑暗循環的培養箱中。分別以每日變溫30/20°C(日溫/夜溫)和25/15°C(樟樹因熟果量少未做)適合一般低海拔林木種子發芽的溫度進行發芽試驗。

雀榕與榕樹之新鮮果實同樣以潮濕水苔作為發芽介質，以每顆為單位裝入封口袋內，避免果實分解散開後混淆，為保持其果實的自然狀態，種子發芽需由芽苗生長自行突破果實、或果實自然分解裂開，而能被觀察記錄。經處理之雀榕及榕樹單顆種子由於相當細小，混入水苔不易觀察，故將之置於6吋圓形培養皿中，培養皿依圓心劃十字分為四區塊，以吸水紙作為栽植種子基質，澆入適當水分，培養皿外以PARAFILM密封，外層套封口袋以減少水分散失。因種子與胚根細小，以解剖顯微鏡檢視其發芽狀況。

樟樹、茄苳、雀榕及榕樹試驗分別於11/19/2012-5/10/2013、1/21/2013-3/22/2013、8/6/2013-2/7/2014及10/23/2013-3/11/2014進行，前兩項1 wk 1次、後2項1 wk 2次觀察記錄發芽狀況。若超過4 wks未有新發芽種子則結束試驗。樟樹、茄苳、雀榕及榕樹分別記錄26、9、24及20 wks。

### 三、資料分析

計算各項試驗處理在不同溫度下的種子發芽率及平均發芽日數，發芽率 = (發芽的種子數 / 試驗種子數) × 100；平均發芽日數 =  $\sum [7 \times (D_i \times n)] / N$ ，其中 $D_i$ 為週數、 $n$ 為各週的發芽種子數、 $N$ 為總發芽數(Hartmann et al. 1989)。以 two-way ANOVA (以下簡稱ANOVA)、Tukey's honest significant difference (以下簡稱Tukey's test)或unpaired t-test (以下簡稱t-test)進行相關統計分析。種子發芽率皆以角度轉換。

## 結果

### 一、發芽率

榕樹：不同溫度下的平均發芽率具有顯著差異(ANOVA,  $F = 5.731, p < 0.05$ )、不同處理間的平均發芽率亦有顯著差異(ANOVA,  $F = 28.434, p < 0.001$ )，兩項因子間交感作用不顯著(ANOVA,  $F = 2.340, p = 0.09$ )。溫度方面，30/20°C的種子發芽率顯著高於25/15°C(t test,  $p < 0.001$ )，而各種處理的種子發芽率，除了25/15°C的水洗種子外，皆顯著高於新鮮果實即播(Tukey's test,  $p < 0.001$ , Fig. 1)。

雀榕：不同溫度下的平均發芽率沒有顯著差異(ANOVA,  $F = 1.298, p = 0.268$ )，而不同處理間的平均發芽率則有顯著差異(ANOVA,  $F = 11.965, p < 0.001$ )，但兩項因子間有顯著的交感作用(ANOVA,  $F = 2.903, p < 0.05$ )，主因新鮮果實即播在25/15°C的種子發芽率極低(Fig. 1)。新鮮果實即播在25/15°C中，平均發芽率顯著低於其他溫度及其他處理之種子(Tukey's test:  $p$ 皆 $< 0.001$ )，表示新鮮果實在25/15°C溫度下，種子發芽率受到低溫影響而降低，其他處理之發芽率則相同。

茄苳：在不同溫度下的平均發芽率沒有顯著差異(ANOVA,  $F = 0.649, p = 0.430$ )、不同處理間的平均發芽率則有顯著差異(ANOVA,  $F = 156.280, p < 0.001$ )，兩項因子交感作用不顯著(ANOVA,  $F = 2.378, p = 0.086$ )。果實即播的種子發芽率顯著低於其他各項處理(Tukey's test,  $p$ 皆 $< 0.001$ , Fig. 1)，但後者間無顯著差異( $p$ 皆 $>$

0.2)，表示種子經過水洗、磨蝕或五色鳥消化道都能提高發芽率。五色鳥取食消化後的種子在30/20°C、25/15°C下可全部發芽，水洗、水洗磨蝕的種子在各溫度下幾乎可以全部發芽，而新鮮果實僅在30/20°C時有極少量種子發芽。

樟樹：種子發芽率在不同處理間有顯著差異(one-way ANOVA,  $F = 34.31, p < 0.001$ )，水洗/磨皮顯著高於其他處理，水洗及經五色鳥消化後並水洗的種子發芽率次高，經五色鳥消化後未水洗及新鮮果實即播的種子發芽率最低，新鮮果實則完全未發芽(Fig. 1)。表示大部分處理都能促進樟樹種子發芽，且以水洗/磨皮最優；唯有經五色鳥消化後未水洗之處理未能促進樟樹種子發芽。

### 二、發芽日數

榕樹：除25/15°C新鮮果實的種子自第5 wks開始發芽，其他在不同溫度下的各項處理於第1~2 wks開始發芽(Fig. 3)。除了新鮮果實、25/15°C水洗、消化道未洗之外，所有處理的種子在2種環境溫度下，第3 wks都能達到80%以上的發芽率。榕樹不同溫度下的平均發芽日數具有顯著差異(ANOVA,  $F = 8.271, p < 0.05$ )、不同處理間的平均發芽日數亦有顯著差異(ANOVA,  $F = 22.184, p < 0.001$ )，兩項因子間交感作用不顯著(ANOVA,  $F = 0.250, p = 0.906$ )。溫度方面，25/15°C下的發芽日數顯著較長，表示榕樹種子在較低溫環境下，種子發芽需要較長時間。果實即播的種子發芽日數顯著長於其他處理(Tukey's test,  $p$ 皆 $< 0.001$ , Fig. 2)，但其他處理間沒有差異( $p$ 皆 $> 0.8$ )，表示種子經過水洗、磨蝕或五色鳥消化道都能加速發芽。

雀榕：除了新鮮果實在第5 wks開始發芽(Fig. 3)，其他種子處理最快第1 wk開始發芽(30/20°C)，最晚的則是第2 wks才開始發芽(25/15°C)。雀榕種子在溫度下的平均發芽日數無顯著差異(ANOVA,  $F = 0.922, p = 0.349$ )、不同處理間的平均發芽日數有顯著差異(ANOVA,  $F = 76.229, p < 0.001$ )，兩項因子間交感作用不顯著(ANOVA,  $F = 0.147, p = 0.962$ )。顯示雀榕種子之發芽速度不因溫度而有

差異，而新鮮果實即播的種子發芽日數顯著長於其他處理(Tukey's test:  $p < 0.001$ , Fig. 2)，表示雀榕種子經過各項處理後，皆能縮短其發芽日數，其他處理種子的發芽日數則沒有明顯差異(Tukey's test:  $p > 1$ , Fig. 2)

茄苳：新鮮果實在30/20°C僅有同一重複中之5顆種子分別於第56及第63天發芽，無法統計發芽日數，而在25/15°C則完全未發芽，無法估算發芽日數，故新鮮果實不與其他組處理比較。不同溫度下的種子發芽日數有顯著差

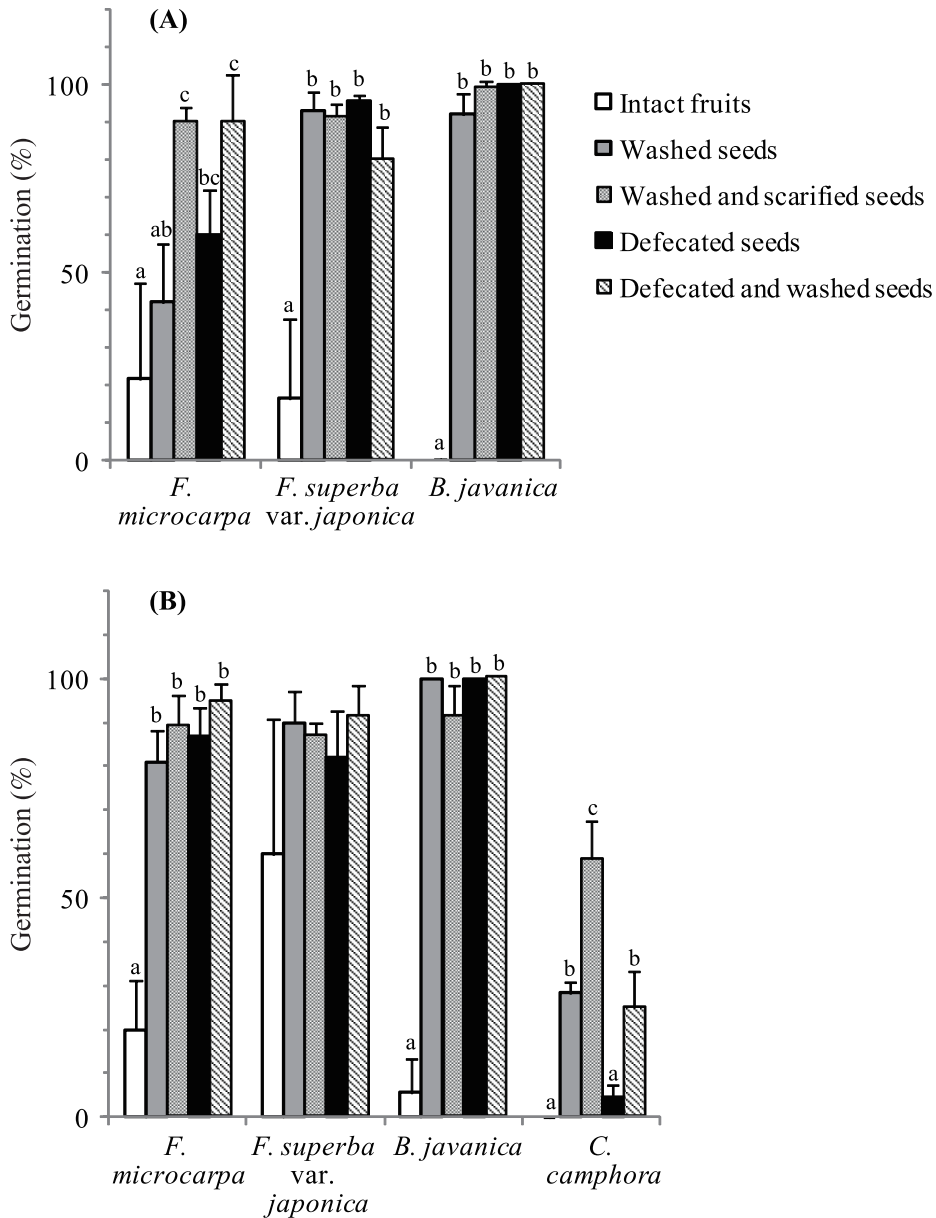
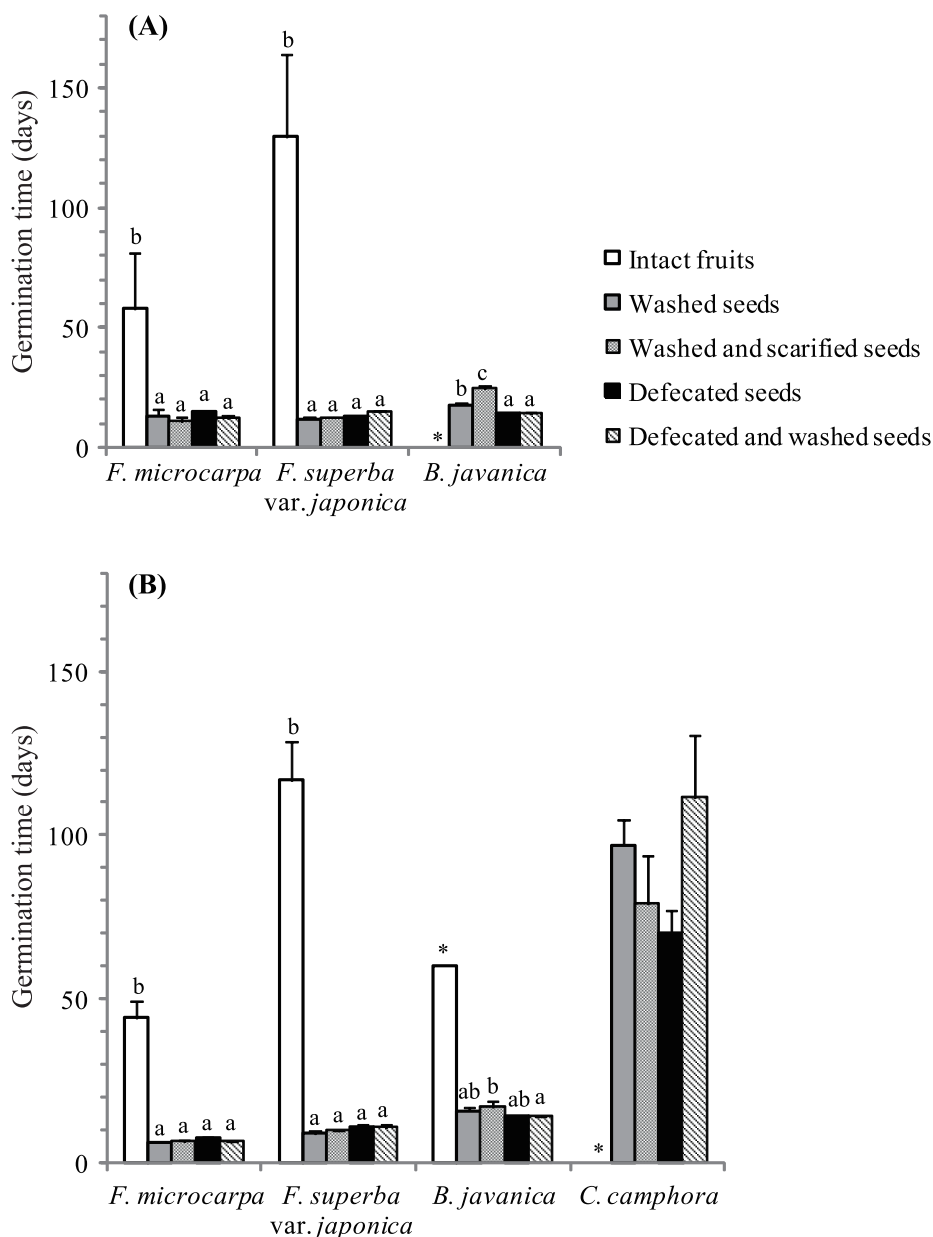


Fig. 1. Mean ( $\pm$ SD) germination percentages of seeds subjected to different treatments at environmental temperatures of (A) 25/15 and (B) 30/20°C. Different letters above the columns indicate a significant difference between treatment groups within each species.

異(ANOVA,  $F = 26.797, p < 0.001$ )，而不同處理間的種子發芽日數亦有顯著差異(ANOVA,  $F = 51.668, p < 0.001$ )，但兩項因子間有顯著的交

感作用(ANOVA,  $F = 16.266, p < 0.001$ )。溫度方面，水洗及經過五色鳥取食消化的種子發芽日數在兩種溫度間沒有不同(Tukey's test,  $p \geq$



**Fig. 2.** Mean ( $\pm$ SD) germination times of seeds subjected to different treatments at environmental temperatures of (A) 25/15 and (B) 30/20°C. Different letters above the columns indicate a significant difference between treatments within each species. The asterisk denotes that the treatment with 1 or no germinated replicates was excluded from the analysis.

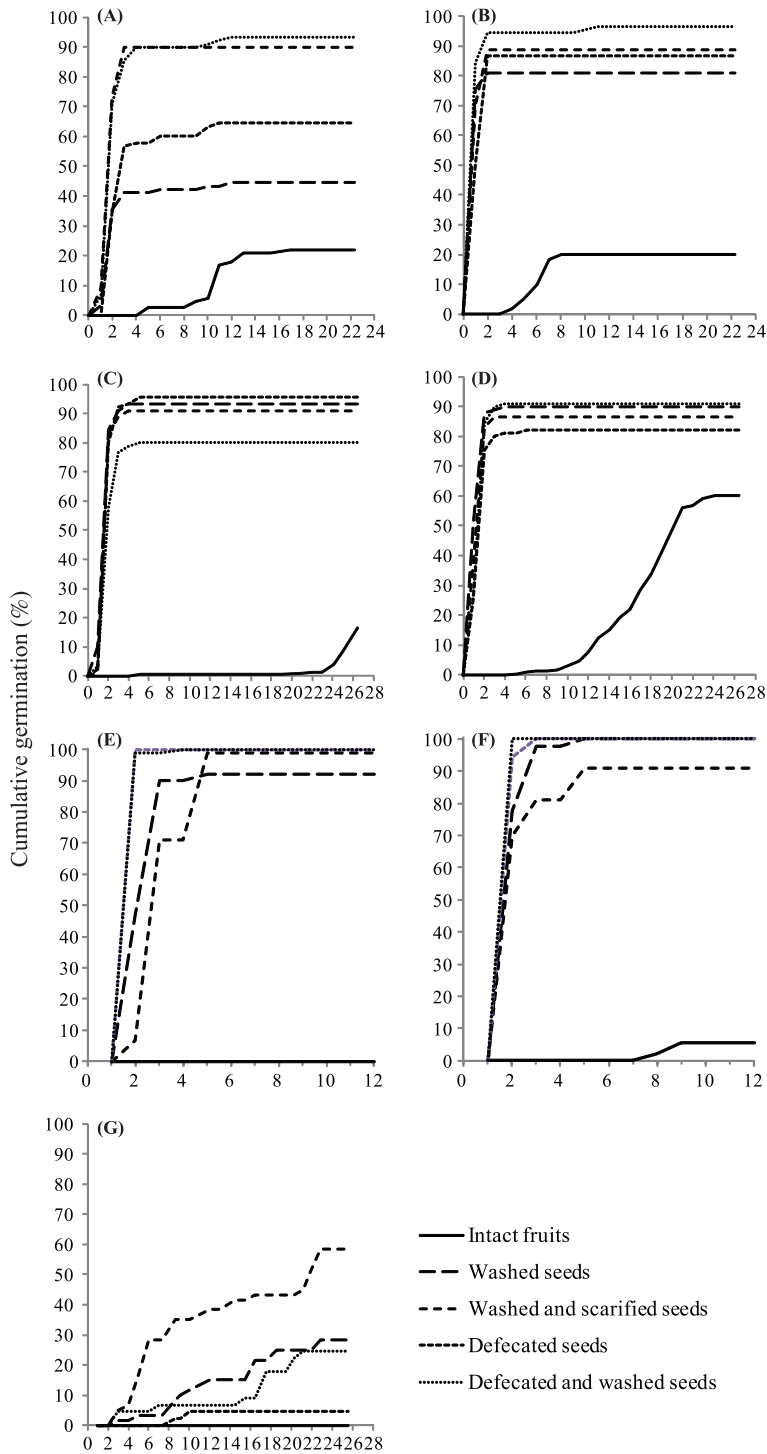


Fig. 3. Cumulative germination percentages of seeds of (A) *Ficus microcarpa* at 25/15 and (B) 30/20°C, (C) *F. superba* var. *japonica* at 25/15°C and (D) 30/20°C, (E) *Bischofia javanica* at 25/15°C and (F) 30/20°C, and (G) *Cinnamomum camphora* at 30/20°C.



0.41)，但水洗／磨皮種子的發芽日數在30/20°C顯著短於25/15°C(Tukey's test,  $p < 0.01$ )。在不同處理間，經五色鳥取食消化後的種子包括水洗及未水洗在25/15°C下的平均發芽日數顯著短於其他處理(Tukey's test:  $p$ 皆 $< 0.05$ , Fig. 2)，在30/20°C則是經五色鳥取食消化後水洗過的種子明顯短於水洗／磨皮的種子發芽日數(Tukey's test:  $p < 0.05$ , Fig. 2)，其他處理間沒有差異(Tukey's test:  $p$ 皆 $\geq 0.094$ , Fig. 2)。

樟樹：30/20°C的種子於第3 wks開始發芽(Fig. 3)，不同處理間的平均發芽日數無顯著差異(one-way ANOVA,  $F = 3.35$ ,  $p = 0.09$ , Fig. 2)，樟樹種子在經過五色鳥取食消化後未洗之平均發芽日數最短，水洗／磨皮處理次短。但消化道未洗處理在30/20°C下僅有其中兩個重複中各1顆種子有發芽。

## 討論

### 一、溫度vs.種子發芽

一般認為溫度是影響種子發芽率及發芽速度的因子(Roberts 1988)。本試驗中不同溫度對榕樹種子的發芽率及發芽日數有顯著影響，在較低的25/15°C下，其發芽率較低，且發芽日數明顯變長，因此較低溫度似乎不利於榕樹種子的發芽。Lisci & Pacini (1994)亦發現溫度會影響無花果(*Ficus Carina*)的種子發芽率及發芽速度，30/20°C下的種子在18天已有94%發芽，並且最快在第6天開始發芽，而20/10°C下的種子在18天僅有29%的種子發芽，最快的發芽日則落後30/20°C達6天。Heer et al. (2010)在巴拿馬的Barro Colorado Island (BCI)調查蝙蝠消化道對桑科Pharmacosycea亞屬的*Ficus insipida*, *F. maxima*及*F. yoponensis*種子發芽的影響，發現3種植物種子在室溫下都能大量且快速發芽，其水洗種子發芽率都大於92%，並且平均在播種後8天可達到90%的發芽率。榕亞屬的雀榕，其種子發芽率及發芽速度在不同溫度下沒有明顯差異，而且所有處理除了新鮮果實即播以外，都有80%以上的發芽率，平均發芽日數皆短於15天，顯示雀榕種子發芽溫度範圍廣，在日溫

30°C-夜溫15°C下都能大量且快速發芽。茄苳與雀榕類似，所有處理的種子除了新鮮果實即播以外，皆有90%以上的發芽率，且93.7%的種子皆集中於3 wks內發芽。

### 二、五色鳥消化道vs.種子發芽

本試驗結果顯示，榕樹等4種樹種的種子在新鮮果實即播的情況下發芽率偏低，經由五色鳥取食並排泄出的種子可以顯著提升其發芽率，唯一的例外是雀榕經過處理的種子發芽率在30/20°C雖然高於果實即播，但提升幅度不大，原因是雀榕的種子在未施與任何處理下之發芽率也高達約60%。雖然過去文獻曾指出30天觀察無花果的種子在完整果實內無法發芽(Lisci and Pacini 1994), Chang et al. (2012)試驗榕樹果實即播在室溫下亦幾乎未發芽，但本試驗在符合榕屬植物種子發芽之環境條件下進行，即果實保持潮濕，有日照、黑暗循環，以及日夜變溫(Lisci and Pacini 1994)，且試驗時間長達24 wks，故觀察到完整果實內的種子依然發芽。本試驗中的雀榕新鮮果實即播在30/20°C有60%以上的種子發芽率，因此雀榕果實經五色鳥取食消化後之種子發芽率雖能提升但幅度有限。榕樹等4種樹種的種子在新鮮果實即播的情況下發芽所需日數較長，經由五色鳥取食排泄出的種子皆明顯縮短其發芽日數，顯示五色鳥的取食並經由消化道的作用，應能加快榕樹等4種樹種種子的發芽速度。不同動物取食對植物種子發芽有不同影響，例如日本Okinawa-jima島的Orii's狐蝠(*Pteropus dasymallus inopinatus*)取食榕樹及雀榕果實後吐出及經過消化道之種子發芽率對照果實即播沒有改變，種子發芽速度亦未提升，甚至雀榕種子發芽明顯變慢，因此Orii's狐蝠取食雀榕果實反而可能因為發芽緩慢不利在新植地的開拓散布(Nakamoto et al. 2007)。

### 三、五色鳥消化道改變種子發芽率及發芽速度的機制

經由食果性鳥類消化而促進種子發芽的可能機制已有許多探討，包括在消化道中的(1)

去抑制效應(deinhibition effect)：可去除含有抑制發芽的化學成份的果肉，及(2)磨皮效應(scarification effect)：物理性或化學性破壞磨蝕會降低種子發芽的內果皮(endocarp)或種皮，以及在排遺中的(3)施肥效應(fertilization effect)：排出的排遺成份具養份能夠促進或抑制發芽，及(4)種子相互作用：種子間的競爭作用多半不利種子發芽(Traveset et al. 2007)。藉由比較經鳥類取食消化、去除果肉以及新鮮果實等3種處理下的種子發芽率，可以推斷鳥類消化作用影響種子發芽率的主因是何者(Samuels and Levey 2005)。Robertson et al. (2006)整理了多篇研究報告後指出以鳥類而言，消化作用促進種子發芽的主要機制多為去抑制效應，亦即藉由去除果肉來去除抑制種子發芽的成份。本試驗中，兩種溫度下的榕樹、茄苳、25/15°C的雀榕及30/20°C的樟樹，其新鮮果實即播的發芽率比起水洗、水洗／磨皮都顯著偏低，表示果肉對種子的發芽應有抑制的作用，五色鳥的取食則能夠去除果肉以促進發芽。

水洗／磨皮的種子與水洗及五色鳥取食消化後的種子發芽率相較，僅在樟樹有顯著差異，其他兩種榕屬樹種及茄苳無顯著差異，表示兩種榕屬樹種及茄苳之種皮不具阻礙種子發芽的作用，僅樟樹種子之種皮有阻礙種子發芽的作用，此結果同於Chenglin and Beibei (1987)之樟樹種子發芽研究，作者指出種皮之不透性是造成種子休眠的主因。將樟樹種子浸泡於15% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>則使種子之種皮產生可容水分進入的裂縫，因而提高種子發芽率(Liao 1996)。本試驗得到五色鳥消化道出來經清洗的種子發芽率同於水洗去除果肉，但低於水洗／磨皮的種子發芽率，故推測五色鳥消化道對樟樹種子發芽有去抑制效應而無磨蝕種皮效應。相較於H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的弱酸性，鳥類消化液一般來說應有較強酸性，但酸性較強除了能破壞種皮結構，亦可能傷害種胚，例如Liao (1996)以30%硫酸浸泡樟樹種子，則得到發芽率近於零，經觀察種子構造發現種子細胞遭受破壞，可能是硫酸侵入種皮，種子因而死亡。除了酸性強度之外，植物種子之種皮被動物消化液磨蝕的程度尚受許多

其他因素影響，如動物之消化道長度、消化液成分、植物之種子大小、日齡、種皮厚度等，但目前我們並不了解五色鳥消化道缺乏磨蝕種皮效應的原因。

Jordaan等(2011)試驗3種食果鳥類消化道對樟樹發芽率及發芽速度的效應，發現樟樹果實經過鳥類消化道的發芽率平均值分別為Red-winged Starling (RS, *Onychognathus morio*) 40%、Speckled Mousebird (SM, *Colius striatus*) 12%、Dark-capped Bulbul (DB, *Pycnonotus tricolor*) 11%，與果實去除果肉的種子發芽率沒有差別，但前兩種鳥類消化道的種子發芽率明顯高於果實即播，得到RS及SM的消化道類似於去除果肉，能提高種子發芽率。再者，果實通過鳥類消化道之發芽日數平均值依序為RS 34天、SM 36天及DB 79天，與去除果肉的種子發芽日數並無差異，以上結果與本試驗結果類似，即RS等3種鳥類消化道對樟樹種子應為去抑制效應。Jordaan等(2011)指出樟樹種子有休眠性，而且1年生種子僅有1%的存活率，故推測RS及SM等鳥類取食消化後排出種子應有助其樹種更新。經由本試驗則證實，雖然五色鳥消化道沒有打破樟樹種子因種皮所引起的休眠，但藉由去抑制效應，對於難發芽的樟樹種子仍然具促進發芽作用。

另一項有趣的結果是樟樹呈現了五色鳥排遺加快種子發芽的趨勢。樟樹種子在經五色鳥取食排泄後含排遺的情況下，有極少量種子較快發芽，雖然數量不多，但不能排除五色鳥排遺所含成分可以加速樟樹種子發芽的可能性，也就是五色鳥取食樟樹果實可能對種子發芽形成施肥效應(Dinerstein and Wemmer 1988, Traveset et al. 2001, Cosyns et al. 2005)，但需要後續試驗加以證明。建議蒐集五色鳥排遺進行消化道種子在排遺及土壤中發芽試驗，以驗證五色鳥排遺有無施肥效應。不過，含排遺種子有大部分在第4個月後有發霉現象，推測長時間後排遺促進黴菌或細菌生長，可能阻礙種子發芽，發芽率因而偏低(Meyer and Witmer 1998)。但是在自然狀態下，種子隨動物排遺排出後，排遺多少會受雨水冲刷而減少與種子的

黏附(Traveset et al. 2007)，故在生長箱中或室內進行種子發芽試驗，因排除了雨水沖刷，可能會高估排遺對種子發芽的不良影響。至於其他3種樹種的種子發芽在本試驗中未看見五色鳥排遺對其有影響，猜測原因之一是其發芽所需時間較短，大多在2 wk即有超過80%的種子發芽率，故排遺內的有害或有益成分可能缺乏足夠時間對種子起明顯化學作用，目前並未發現五色鳥消化道對榕樹等3種樹種種子發芽的促進作用，受到五色鳥排遺影響而加強或消滅。

#### 四、果實特性及五色鳥取食行為

五色鳥是否為榕樹等樹種種子的有效傳播者(legitimate seed disperser)，除了消化道的的作用之外，還需要考量到其他會影響食果性動物幫助植物種子傳播的作用，包括果實的特徵是否能吸引食果性動物，或是食果者的取食行為、偏好、活動模式等，這些都會影響種子的傳播量(quantity)或品質(quality) (Schupp 1993, Jordano and Schupp 2000, Panetta and Sparkes 2001)。整個影響種子傳播的過程大致可分為傳播前期(結果量、果實大小、果實營養成份等)、傳播中期(食果性動物的取食方式、取食後的移動距離、種子停留於消化道的時間等)以及傳播後期(排遺的地點、種子的存活等) (Garber and Lambert 1998, Reid and Armesto 2011)，每個階段都有不同的影響因子須考慮。就果實特性而言，榕果為核果，包藏於隱頭花序內，每花序內有數十至數百粒核果，每粒核果內有1粒種子，花序外型近似果，稱為隱花果(syconia)或榕果(fig)，隱花果具有甜味；茄苳果實為球形核果，內具3~4粒種子，果實充分成熟時，味甜可食；樟樹果實為扁球形漿果，具單一種子，樟科植物果實一般較大，富含脂質和蛋白質，屬於高品質果實(Wheelwright et al. 1984)。此外，這些植物種子生產量皆多，為吸引食果性鳥前來取食的有利特徵。觀察中發現五色鳥取食榕樹等果實的方式以整顆吞嚥(swallowing)為主，因為榕樹等果實大小皆小於五色鳥吞嚥範圍直徑16 mm (Chang 2010)。而這種取食方式和啄食(pecking)比較起來，能夠吞下更多的種

子並帶離，對於種子的傳播是更有效率的取食方式(Deckers et al. 2008)。整體而言，雖然仍有其他影響種子傳播的因子尚待釐清，包括五色鳥帶離種子遠離母株的距離、種子停留於消化道的時間、排遺種子的分布模式及排遺環境是否適合發芽等，但藉由五色鳥的取食行為、取食後經由消化過程可促進種子發芽的研究結果，以及五色鳥在台灣中低海拔森林和都市綠地的廣泛分布，加上榕樹等果實本身的特性亦頗能吸引五色鳥的條件來看，五色鳥確實具有幫助榕樹等植物在台灣傳播種子的潛力。

#### 謝誌

本研究承行政院農業委員會林業試驗所101農科-13.5.2-森-G2及102農科-13.5.7-森-G1科技計畫經費補助，黃鈺傑先生、謝宇政先生及陳柏因小姐協助種子發芽試驗、張靖小姐協助統計圖製作，特此致謝。

#### 引用文獻

- Chang SY. 2010.** Food resource use of Taiwan Barbets (*Megalaima nuchalis*) and its effects on seed dispersal. [MSc thesis]. Tainan, Taiwan: National Cheng Kung Univ. 99 p. [in Chinese with English summary].
- Chang SY, Lee YF, Kuo YM, Chen JH. 2012.** Frugivory by Taiwan Barbets (*Megalaima nuchalis*) and the effects of deinhhibition and scarification on seed germination. *Can J Zool* 90(5):640-50.
- Chen CC, Chou LS. 1999.** The diet of forest birds at Fushan Experimental Forest. *Taiwan J For Sci* 14(3):275-87.
- Chenglin W, Beibei S. 1987.** Preliminary studies on dormancy and germination of camphor tree seeds. Uppsala, Sweden: Rapport-Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen foer Skoglig Genetik och Vaextfysiologi.
- Chien CT, Lin TP. 1994.** Mechanism of hydrogen peroxide in improving the germination

- of *Cinnamomum camphora* seed. *Seed Sci Technol* 22:231-6.
- Chien CT, Lin TP. 1999.** Effects of moisture content and temperature on the storage and germination of *Cinnamomum camphora* seeds. *Seed Sci Technol* 27:315-20.
- Cosyns E, Delporte A, Lens L, Hoffmann M. 2005.** Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *J Ecol* 93(2):353-61.
- Deckers B, Verheyen K, Vanhellemont M, Maddens E, Muys B, Hermy M. 2008.** Impact of avian frugivores on dispersal and recruitment of the invasive *Prunus serotina* in an agricultural landscape. *Biol Invasions* 10:717-27.
- Dinerstein E, Wemmer CM. 1988.** Fruits rhinoceros eat: dispersal of *Trewia nudiflora* (Euphorbiaceae) in lowland Nepal. *Ecology* 69:1768-74.
- Feinstein J, Yang X, Li SH. 2008.** Molecular systematics and historical biogeography of the Black-browed Barbet species complex (*Megalaima oorti*). *Ibis* 150(1):40-9.
- Garber PA, Lambert JE. 1998.** Primates as seed dispersals: ecological processes and directions for future research. *Am J Primatol* 45:3-8.
- Hartmann HT, Kester DE, Devies ET. 1989.** *Plant propagation: principals and practices*. 5<sup>th</sup> ed. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall. 647 p.
- Heer K, Albrecht L, Kalko EK. 2010.** Effects of ingestion by Neotropical bats on germination parameters of native free-standing and strangler figs (*Ficus* sp., Moraceae). *Oecology* 163(2):425-35. [spell out one-word journal names].
- Jordaan LA, Johnson SD, Downs CT. 2011.** The role of avian frugivores in germination of seeds of fleshy-fruited invasive alien plants. *Biol Invasions* 13(8):1917-30.
- Jordano P, Schupp EW. 2000.** Seed dispersal effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecol Monogr* 70(4):591-615.
- Koh CN, Lu FC. 2009.** Preliminary investigation on nest-tree and nest-cavity characteristics of the Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) in Taipei Botanical Garden. *Taiwan J For Sci* 24(3):213-9.
- Liao YM. 1996.** Studies on the storage, progermination treatments and TTC test for the seeds of *Cinnamomum camphora*. [master's thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 72 p. [in Chinese with English summary].
- Lin SY, Lu FC, Shan FH, Liao SP, Weng JL, Cheng WJ, Koh CN. 2010.** Breeding biology of the Taiwan Barbet (*Megalaima nuchalis*) in Taipei Botanical Garden. *Wilson J Ornithol* 122:681-8.
- Lisci M, Pacini E. 1994.** Germination ecology of drupelets of the fig (*Ficus carica* L.). *Bot J Linn Soc* 114(2):133-46.
- Meyer GA, Witmer MC. 1998.** Influence of seed processing by frugivorous birds on germination success of three North American shrubs. *Am Midl Nat* 140(1):129-39.
- Nakamoto B, Kinjo A, Kazumitsu K, Izawa M. 2007.** Food habits of Orii's flying-fox, *Pteropus dasymallus inopinatus*, in relation to food availability in an urban area of Okinawajima Island, the Ryukyu Archipelago, Japan. *Acta Chiropterol* 9(1):237-49.
- Panetta FD, Sparkes EC. 2001.** Reinvasion of a riparian forest community by an animal-dispersed tree weed following control measures. *Biol Invasions* 3:75-88.
- Reid S, Armesto JJ. 2011.** Avian gut-passage effects on seed germination of shrubland species in Mediterranean central Chile. *Plant Ecol* 212:1-10.
- Roberts EH. 1988.** Temperature and seed germination. *Symp Soc Exp Biol* 42:109-32.
- Robertson AW, Trass A, Ladley JJ, Kelly D. 2006.** Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the de-inhibition effect. *Funct Ecol* 20:58-66.

**Samuels IA, Levey DJ. 2005.** Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Funct Ecol* 19:365-8.

**Schupp EW. 1993.** Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In: *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. p 15-29. Dordrecht, the Netherlands: Springer.

**Traveset A, Bermejo T, Willson M. 2001.** Effect of manure composition on seedling emergence and growth of two common shrub species of southeast Alaska. *Plant Ecol* 155(1):29-34.

**Traveset A, Robertson AW, Rodríguez-Pérez J. 2007.** A review on the role of endozoochory on seed germination. *Seed dispersal: theory*

and its application in a changing world. Wallingford, UK: CABI Publishing. p 78-103.

**Wheelwright NT, Haber WA, Murray KG, Guindon C. 1984.** Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16(3):173-92.

**Wu YC. 2000.** Effects of seed moisture contents and temperatures on the seed storage longevity of *Bischofia javanica*, *Koelreuteria henryi* and *Chamaecyparis formosensis*. [master's thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 66 p. [in Chinese with English summary].

**Yang JC, Lin TP, Kuo SR. 2006.** Seed storage behavior of *Sapium discolor* Muell.-Arg. and *Bischofia javanica* Blume. *Taiwan J For Sci* 21(4):433-45.

