

台灣產四種熊蜂 (膜翅目：蜜蜂科) 之族群形質比較、季節性發生及分佈特性之研究

宋一鑫^{1*}、陸聲山²、詹美鈴³、林明瑩⁴、江敬皓⁵、李青珍¹、楊平世⁶

¹ 行政院農業委員會苗栗區農業改良場 36346 苗栗縣公館鄉館南村 261 號

² 行政院農業委員會林業試驗所 10079 台北市中正區三元街 67 號

³ 國立自然科學博物館動物學組 40453 台中市北區館前路 1 號

⁴ 行政院農業委員會台南區農業改良場 71246 台南市新化區牧場路 70 號

⁵ 德霖科技大學休閒事業管理系 23654 新北市土城區青雲路 380 巷 1 號

⁶ 國立台灣大學昆蟲學系 10617 台北市羅斯福路四段 1 號

摘 要

本文研究四種台灣常見的熊蜂，包括雙色熊蜂、精選熊蜂、黃色熊蜂及威氏熊蜂，從台灣的四個標本館藏調閱 1970 年代以來超過 800 件的熊蜂館藏標本資料，輔以野外調查四種熊蜂的生態。四種熊蜂概括性的生態特性有 (1) 同物種之緯度分佈差異效應小，以海拔一千公尺為分界時，四種的分佈以界線以上之分佈數量較多。(2) 雌性階級間腹部形態差異小者，階級間體型大小偏向連續性分佈，反之則偏向不連續性分佈。(3) 四種熊蜂似乎均無法發展終年永續性族群，但無法確認其蜂后是否需要越冬休眠。(4) 熊蜂分佈依存於當地植物相及棲地，在開花植物選擇性多的地域，各種熊蜂似有資源分割的情形存在。單獨種之生態特性有 (1) 相對其它物種，雙色熊蜂於低地分佈較多，可能其具有較佳之耐熱性，蜂后與工蜂體型呈現不連續性差異。(2) 精選熊蜂之創設蜂后較其它三種提前在秋季發生，族群高峰發生在春季，夏季高溫季節時，族群發展似已結束。(3) 黃色熊蜂早春蜂后出現季節時，其體型與野外已出現的精選熊蜂工蜂相似，蜂后與工蜂體型差異呈現連續性差異，與該亞屬特徵不同，似與黃色熊蜂生存策略有關。(4) 威氏熊蜂族群棲息於海拔分界線以上，是冷涼氣候適應物種，其訪花喜好可能與其他物種有較大差異性。

關鍵詞：熊蜂、分佈特性、季節性發生、體型與形態差異、台灣。

*論文聯繫人

Corresponding email: issung@mdais.gov.tw

台灣四種熊蜂生態研究 309

前 言

膜翅目 (Hymenoptera)·蜜蜂科 (Apidae) 的熊蜂屬 (*Bombus*)，全世界的種類約有 240 種，主要分佈於溫寒帶地區，僅少數種類分佈於熱帶及亞熱帶地區 (Williams, 1998; Michener, 2007)。台灣地理位置位居北半球之西太平洋島嶼上，南北縱長，北回歸線橫跨中南部，中央山脈阻隔東西兩岸，地勢高峻陡峭，氣候環境橫跨熱帶至溫帶特色，因此能夠蘊育適應於冷涼氣候的熊蜂的生存。

本研究選定的四種熊蜂，學名是雙色熊蜂 (*Bombus (Megabombus) bicoloratus* Smith)、精選熊蜂 (*B. (Melanobombus) eximius* Smith)、黃色熊蜂 (*B. (Pyrobombus) flavescens* Smith) 及威氏熊蜂 (*B. (Megabombus) trifasciatus* Smith)，四種均分佈於台灣、中國境內，後三種甚至分佈至馬來半島、菲律賓及喜馬拉雅山區 (Williams, 1991; Starr, 1992; Cameron *et al.*, 2007)。由於熊蜂變異性大，分佈廣泛，早期的研究學者將同一種熊蜂命名時，常增訂許多變種名 (variety) 或型 (form)，因資訊交流不發達且標本來源常不相同，分類沿革多且複雜，因為國際動物命名法規 (ICZN) 確立，變種間的差異已被忽略 (Williams, 1998)。Starr (1992) 敘述了台灣的熊蜂主要分類歷史背景，移除了上述物種的兩種異名 *B. mearnsi* Ashmead 及 *B. formosanus* (Skorikov)，並修訂學名分別為 *B. (Senexibombus) bicoloratus*、*B. (Rufipedibombus) eximius*·*B. (Pyrobombus) flavescens* 及 *B. (Diversobombus) wilemani* Cockerell；但 Starr 僅從體色，並未解釋 *B. wilemani* 與 *B. trifasciatus* 之體表結構性差異，因此 *B. wilemani* 仍認為是廣域分佈的 *B. trifasciatus* 的異名 (Williams, 1991)。依

據 Starr (1992) 的檢索表，此四種熊蜂體色區分成兩類，一類是足黑色系型，其足部及毛色深褐色至黑色，種類有雙色熊蜂及威氏熊蜂；另一類是足橘紅色系型，足部及毛色偏橘紅色，種類有精選熊蜂及黃色熊蜂。Sakagami (1976) 整理了熊蜂的生態與亞屬有很大的關聯，但因亞屬分類太過複雜且不實用，Williams *et al.* (2008) 提出熊蜂的簡化亞屬分類，使精選熊蜂在新的分類群歸到 *Melanobombus* 亞屬中，而雙色熊蜂及威氏熊蜂在新的分類群歸到 *Megabombus* 亞屬。

最早提及台灣熊蜂的海拔分佈為 Frison (1934)，他認為雙色熊蜂、精選熊蜂及黃色熊蜂是低海拔分佈的物種，威氏熊蜂則為高山物種；在 Chiu (1948) 報告中，她說明了高山物種有雙色熊蜂及威氏熊蜂，另兩種則適應於高低海拔。Lin (1991) 檢視了 5 個台灣標本館的熊蜂標本，並在野外直接觀察熊蜂訪花蜜源植物，指出了台灣七種熊蜂的垂直分佈及訪花特性。Starr (1992) 亦描述了這類熊蜂標本的垂直分佈；惟或因日治時代地名誤譯或誤解 (Sung *et al.*, 2006)，或因 Lin 及 Starr 等未能遍及全島進行採集，檢討舊採集地所形成之分佈面、當地植物相、平均氣溫及熊蜂出沒之可能性等因素，以致於未再確認數個可疑的舊採集點。如 Starr (1992) 的圖七、十一、十二、十三，雖顯示該等物種有分佈於低海拔，但該等採集處在地圖上呈現點狀分佈；Chiang *et al.* (2009) 亦指出如楚南熊蜂 (*Bombus sonani* (Frison)) 是僅分佈於高海拔區域物種，與 Lin 及 Starr 所指差異很多。若舊紀錄屬實，則可懷疑熊蜂分佈因人為因素干擾或氣候改變已產生變遷，在 Starr (1992) 所列出的數種熊蜂之不連續狀之分佈面與海拔高度分佈引發了我們高度存疑與再確認的必要性。

Chiang *et al.* (2009) 認為精選熊蜂族群量適合用於授粉上，因此台灣的農地環境之部份作物可能適合釋放熊蜂授粉。但使用輸入的熊蜂有許多風險，以日本為例，1991 年日本將西洋大熊蜂 (*B. terrestris* (Linnaeus)) 引進靜岡農業試驗場進行試驗成功後，從海外輸入的西洋大熊蜂大量的用在溫室授粉用途上，但專家旋即發現西洋大熊蜂產生與原生種基因交流與競爭取代的生態問題，因此日本政府在 2006 年依「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律」(譯：有關特定外來種生物對生態系等的傷害防治法) 將西洋大熊蜂指定為特定外來生物，進行法規防治 (Yoneda *et al.*, 2008)。台灣的九種熊蜂中，以本研究之四種熊蜂為常見種且數量較多，而其它五種為稀少且多為溫帶地區的適應物種 (Starr, 1992)。然而，我們對台灣的野生熊蜂之行爲生態所知有限，對於是否需要保育或是可進行利用皆無相對評估指標可供參考。此外，鑑定體型大小相近的精選熊蜂及黃色熊蜂非常困難，明確特徵以上唇 (labrum) 是否具平直或彎曲的薄板 (lamella) 較易區別，增加初期將野生熊蜂導入飼育的困難度。因此，本研究的目的在於利用現有館藏的標本資料及活體樣本，拼湊四種常見的野生熊蜂族群的生態，研究主題包括雌性族群之體型與形態差異性比較、野生族群之季節性發生概況、蜂后訪花特性及分佈等，以便能夠增加野生熊蜂族群的瞭解，供後續研究熊蜂飼育、生物多樣性與物種保育等方面的參考。

材料與方法

標本採集、飼育與標本檢查記錄

本研究四種熊蜂的中文名參考 Starr (1991)，四種熊蜂之原模式標本均不在國內，

於 2007 年、2011 年至農試所檢視 Chiu (1948) 所鑑定之四種熊蜂之異名模式標本 (*B. bicoloratus* var. *intermedius*, *B. eximius* var. *pallidus*, *B. eximius* var. *fulvobrunneus*, *B. mearnsi* var. *subrufus*, *B. mearnsi* var. *luteus*, *B. wilemani* var. *albolateralis*)，以及一批包含日治時代 Chiu 鑑定及後續 Starr 鑑定之館藏標本等，檢索表依據 Starr (1992)，用以協助其他標本比對。

自 2010 年 2 月至 2010 年 5 月於新北市、台中市、南投縣、嘉義縣及屏東縣境內海拔高度約 400~2,200 公尺間，不含劃定於自然保留區及國家公園範圍內之山區道路或登山步道附近進行四種熊蜂活體採集並帶回飼育，採集過程是以特定花叢為目標，使用 0.6~1.5 公尺或 1~5 公尺之伸縮昆蟲網採集訪花熊蜂，採集後帶回實驗室飼育，總計以目視判斷為蜂后階級的個體有 46 隻，採集後並登錄採集地、海拔高度、日期及訪花種類等資料，訪花物種鑑定至屬或種，但後續分析時則僅以屬名表示；飼育方法及器具參考 Chiang *et al.* (2009)，飼育期從創設女王蜂后 (foundress) 產卵開始，觀察期間是否出現工蜂、雄蜂及處女蜂后，後代供後續解剖及協助鑑定比對用。為比較四種熊蜂之蜂后與工蜂間產卵管發育之差異，將飼育過程中未存活的雌性個體與少數後代以 Zeiss Stemi DV4 8~32 x 解剖顯微鏡觀察；依腹部發育及產卵管發達程度分為 3 級，第 1 級：腹部脂肪堆積厚實，卵巢膨大，並具發達微卵管；第 2 級：腹部脂肪堆積厚，卵巢發育中等，微卵管細長；第 3 級：腹部脂肪層薄，卵巢細長，微卵管小或不發育，總計解剖 34 隻雌性個體。

選定四種熊蜂雌性針插標本共 307 隻 (表一)，該批標本採集時間為 1996~2010 年間，採集地海拔高度 400~2,500 公尺，位於

台中市、南投縣、嘉義縣、台南市、高雄市、屏東縣及台東縣等地。以 Zeiss Stemi 2000C 6.5~50 x 解剖顯微鏡觀察，由本文之第一作者鑑定物種名，記錄採集標籤資料供海拔分佈及季節性發生分析之用。另選定其中 213 隻雌性標本（含目視階級為雙色熊蜂蜂后 11 隻、工蜂 32 隻，精選熊蜂蜂后 8 隻、工蜂 42 隻，黃色熊蜂蜂后 10 隻、工蜂 53 隻，威氏熊蜂蜂后 19 隻、工蜂 38 隻），以目鏡測微尺及游標尺量測各標本頭寬及腹寬，然後以 $45 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 之精密烘箱中烘烤 7~10 天，再使用微量天秤測量該標本之乾重（乾重 = 標本總乾重 - 該標本之同號數蟲針重）。該批標本存放於台南區農業改良場 (TNDARES) 昆蟲標本室中，惟該館無永久性保存管理措施。

於 2010 年至台中自然科學博物館 (NMNS) 檢視四種熊蜂標本共 346 隻，該館熊蜂標本主由 C. K. Starr 及 J. Y. Yang 所鑑定，多數標本採集年代為 1986 年 4 月至 2002 年 4 月，僅 2 隻採自 1968 年及 1971 年，標本已建立電腦採集資料庫；調查時除登記各實物標本之物種名、標籤資料及可能階級，並以目視觀察標本之觸角長度、末端繞曲程度及體態分辨性別，經比對實物標本及電腦紀錄（含相同實物標本標籤、明確採集日期、採集地、鑑定物種名），共計取得有效標本 204 隻（表一）。

於 2010 年 4 月至台北林業試驗所 (TFRI) 博物館檢視鑑定六種熊蜂標本共 130 隻，標本採集自 1984 年 9 月至 2003 年 4 月，該館標本已使用電腦條碼建立採集資料庫；熊蜂標本由本文之第一作者重新鑑定，觀察時使用 Zeiss V8 6~66 x 解剖顯微鏡，確認物種名後，將資料輸入電腦檔案中，並記錄各標本採集資料及性別及可能階級，經比對實物標本及電腦紀錄（含相同實物標本標籤、明

確採集日期、採集地、鑑定物種名），共計取得四種熊蜂有效標本 64 隻（表一）。

資料處理與分析

為瞭解四種熊蜂之乾重與雌性階級 (caste)、頭寬 (head width, HW) 及腹寬 (gaster width, GW) 之關係，以 213 隻雌性標本為樣本，使用共變數分析 (analysis of covariance, ANCOVA) 分析檢定線性迴歸模型；首先，以乾重為依變數 (dependent variable)，頭寬及腹寬為數量解釋變數 (quantitative explanatory variables)，雌性階級為質量解釋變數 (qualitative explanatory variable)，檢定解釋變數中影響線性迴歸模型中的強弱因子；其次，以乾重為依變數，頭寬/腹寬比為數量解釋變數，雌性階級為質量解釋變數，檢定兩雌性階級之乾重與頭寬/腹寬比之迴歸線，及比較兩迴歸線之斜率及截距是否相等；資料鍵入是以 MS Excel 為平台，並以 Excel 外掛 XLSTAT 統計軟體分析該項目。另綜合上述活體採集及三個標本館之有效標本之資料，採集地依海拔分佈區分為低海拔 (1,000 公尺以下) 與中海拔 (1,000~2,500 公尺) 二級數，部份非作者群所採集之標本因海拔分佈不明確仍予刪除，以採集日所屬月份登錄各階級所出現之海拔分佈及數目作二維柱狀圖，藉以推測熊蜂之季節性發生與分佈之海拔關聯性，該圖表輸出使用 Steema 之 TeeChart Office 3.0 軟體製作。

結 果

飼育結果與雌性階級產卵管差異

表二呈現的是四種熊蜂之飼育情形，精選熊蜂採集數量雖僅有 4 隻，但存活蜂群在飼育階段出現工蜂、雄蜂及處女蜂后；雙色熊蜂

表一 檢視四種熊蜂在三處館藏之有效標本數

Table 1. Number of bumblebee specimens examined in this study in three deposits

Location	<i>B. bicoloratus</i>	<i>B. eximius</i>	<i>B. flavescens</i>	<i>B. trifasciatus</i>	Total
TNDARES	49	68	117	73	307
NMNS	17	24	44	119	204
TFRI	11	14	15	24	64
Total	77	106	176	216	575

表二 四種熊蜂野生創設蜂后於人工飼育環境下所獲得子代結果 ($n = 46$)

Table 2. Emergence of males and females reared artificially from field foundresses of four bumblebee ($n = 46$)

Species	Colony development stage				
	Foundress queens	First brood workers	Second and third brood workers	Drones	Laboratory-reared queens
<i>B. bicoloratus</i>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	×
<i>B. eximius</i>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<i>B. flavescens</i>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	×	×	×
<i>B. trifasciatus</i>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	×	×	×

emerged × failed

表三 四種熊蜂之乾重與雌性階級、頭寬及腹寬之共變數分析參數

Table 3. Parameters of analysis of covariance (ANCOVA) controlled by caste, head width, and gaster width of four bumblebees

Species	R^2	F value in analysis of variance	HW F value in Type III SS analysis	GW F value in Type III SS analysis	Caste F value in Type III SS analysis
<i>B. eximius</i>	0.920	175.409	0.918	0.001	0.040
<i>B. bicoloratus</i>	0.823	60.410	0.995	0.168	0.005
<i>B. flavescens</i>	0.792	74.687	0.125	0.427	0.001
<i>B. trifasciatus</i>	0.749	52.741	0.172	0.927	0.013

在飼育階段雖出現雄蜂，惟蜂群末期並未產生處女蜂后；黃色熊蜂及威氏熊蜂在第一批工蜂出現後，蜂群便衰弱滅亡。在解剖的 34 隻雌性個體中，二隻目視為雙色熊蜂之蜂后個體，其產卵管等級為 1 有 2 隻。三隻目視大型精選熊蜂蜂后中，產卵管等級為 1 有 2 隻，其餘為等級 2，並與工蜂個體產卵管容易區別；19 隻工蜂個體中，18 隻工蜂產卵管為等級 3，僅 1 隻為等級 2。六隻目視為黃色熊蜂蜂后個體中，其產卵管等級為 1 有 3 隻，其餘

為等級 2，工蜂等級為 3。三隻目視為威氏熊蜂蜂后個體中，其產卵管等級為 1 有 2 隻，其餘為等級 2。

種內及種間雌性體型與形態差異

表三為四種熊蜂之乾重與雌性階級、頭寬及腹寬之共變數分析參數，結果均顯示高於 74% 的四種熊蜂乾重變異性與頭寬、腹寬及雌性階級有所關連，且三個變數均具極顯著影響 ($p < 0.01$)；在 Type III sum of squares

分析表格中，雙色及精選熊蜂在頭寬變數較其它兩個變數有較高的 F 值（雙色熊蜂 $F = 0.995$ ；精選熊蜂 $F = 0.918$ ），而黃色及威氏熊蜂在腹寬變數上較其它兩個變數有較高的 F 值（黃色熊蜂 $F = 0.427$ ；威氏熊蜂 $F = 0.927$ ），顯示黃色及威氏熊蜂的腹寬對線性模型有較低的作用，而另外兩種熊蜂則是頭寬。其次，乾重與頭寬/腹寬比線性模型中，高於 72% 的四種熊蜂乾重變異性被雌性階級及頭寬/腹寬比所關連且具極顯著影響；Type III SS 分析中，各種熊蜂之頭寬/腹寬比與階級之交互作用均不具顯著差異（雙色熊蜂 $p = 0.998$ ；精選熊蜂 $p = 0.979$ ；黃色熊蜂 $p = 0.725$ ；威氏熊蜂 $p = 0.827$ ），意謂著蜂后與工蜂階級之迴歸線斜率互相平行；而將交互作用去除後，階級之 Type III SS 分析，四種熊蜂 F 值大且均具極顯著影響 ($p < 0.01$)，意謂著各種熊蜂之蜂后與工蜂階級之迴歸線截距並不相等。四種熊蜂雌性階級間頭寬/腹寬比與乾重之迴歸線圖及迴歸線公式預測如圖（圖一），由圖中可看出，階級間腹部大小差異大的精選及雙色熊蜂體重有較大的變化；檢視這些圖形時亦可發現，蜂后與工蜂間亦有少許重疊相間的個體群出現，尤以黃色熊蜂較明顯（圖一 c），精選熊蜂則無重疊（圖一 b）。

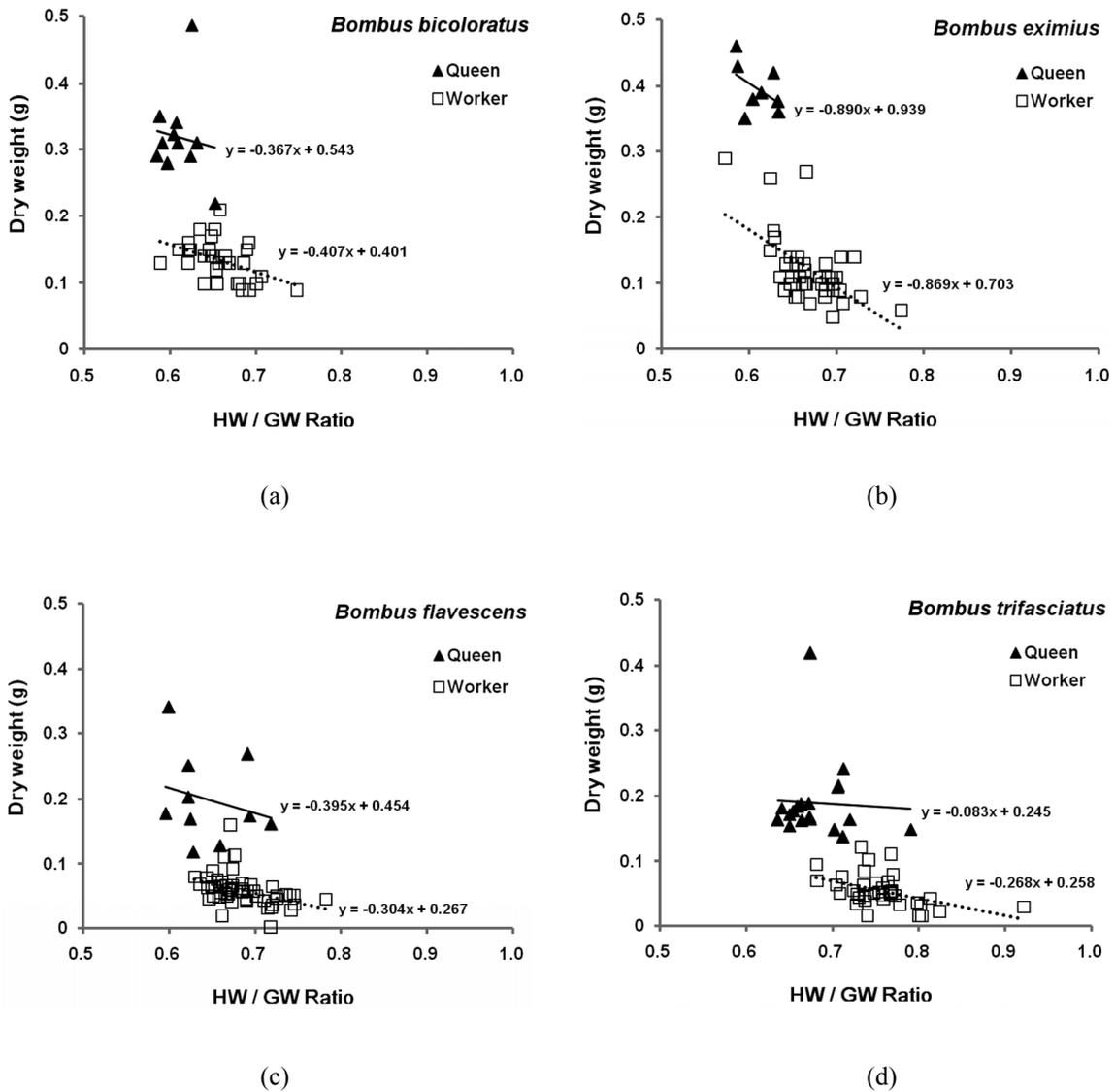
此外，若將精選及黃色熊蜂之資料整理，其合併之頭寬與腹寬二維散佈點如圖所示（圖二 a），精選熊蜂工蜂、黃色熊蜂蜂后及黃色熊蜂工蜂三者從頭寬或從腹寬比較均呈現連續狀散佈，沒有大的隔閡 (gap) 出現，精選熊蜂工蜂之散佈點亦橫跨重疊於黃色熊蜂之蜂后及中大型工蜂個體之間，僅精選熊蜂蜂后及小型黃色熊蜂工蜂較易區別。而雙色熊蜂與威氏熊蜂各階級間則有大的隔閡出現（圖二 b）。

野生個體群之季節性出沒及海拔分佈推移

四種熊蜂性別與階級間之採集月份紀錄如圖三所示。雙色熊蜂蜂后在低海拔除 7、9~10、12 月外均有紀錄，中海拔則集中在 2~5 月份 ($n = 41$)；工蜂低海拔紀錄則以 2 月開始至 7 月底結束，中海拔以 5 月份為最多紀錄 ($n = 16$)；雄蜂紀錄則約略在 5~8 月間 ($n = 10$)（圖三 a）。精選熊蜂之蜂后於 10 月份即出現在低中海拔區域，11~12 月份採集紀錄多 ($n = 10$)，一部份族群在 1~2 月仍在中海拔區域被記錄 ($n = 7$)；工蜂族群從 11 月開始 ($n = 3$)，至隔年 1 月份似有減少，但 2~6 月份採集紀錄多 ($n = 73$)；雄蜂則在 4~6 月及 9 月在中海拔區域有較多的採集紀錄 ($n = 9$)（圖三 b）。黃色熊蜂之蜂后低海拔區域採集紀錄在 1~3 月份 ($n = 5$)，中海拔區域紀錄則從 2~7 月及 10 月 ($n = 16$)；中海拔區域工蜂紀錄頗多，除 9 月及 12 月份外均有紀錄，以 2~6 月份的中海拔紀錄最多；雄蜂則在 3~7 月陸續被採集 ($n = 42$)（圖三 c）。威氏熊蜂則僅在中海拔 1,000 公尺以上有紀錄，蜂后以 4 月採集紀錄多 ($n = 13$)，前後月份逐次遞減，至 10~11 月份則有零星紀錄 ($n = 2$)；工蜂紀錄則沿 3~12 月份，以 10 月份為最多紀錄外 ($n = 73$)，6~8 月份紀錄也不少 ($n = 88$)；雄蜂紀錄則零星落在 3、6、10 月份 ($n = 10$)（圖三 d）。

蜂后訪花喜好與植物地域性分佈之關聯

四種熊蜂蜂后訪花喜好是自 2010 年 2~5 月間整理目視觀察及採集飼育用蜂后時記錄之訪花種類資料而得（表四）。雙色熊蜂蜂后採自北部（新北市）及南部（高雄市及屏東縣），北部主要訪問杜鵑花科杜鵑花屬 (*Ericaceae, Rhododendron*; ERI-RH) 及薔薇科梅屬 (*Rosaceae, Prunus*; ROS-PR) 的

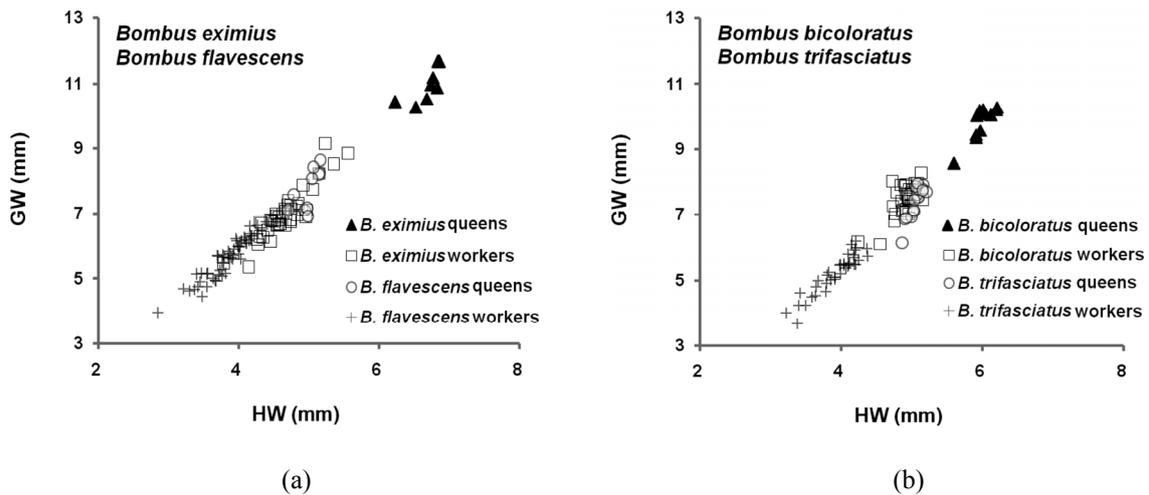


圖一 四種熊蜂雌性階級的乾重、頭寬與腹寬比之散佈圖及迴歸線，a：雙色熊蜂；b：精選熊蜂；c：黃色熊蜂；d：威氏熊蜂。

Fig. 1. Scatter diagram and regression lines of dry weight against the ratio of head width and gaster width in the female caste of bumblebees, a: *B. bicoloratus*; b: *B. eximius*; c: *B. flavescens*; d: *B. trifasciatus*.

花 ($n = 13$)，在杜鵑花屬的停留期長且較容易捕捉，南部則為紫草科碧果草屬 (*Boraginaceae, Trichodesma*; BOR-TR) 及

薔薇科梅屬的花，另一隻疑似蜂后個體則採自於南部的薑科月桃屬 (*Zingiberaceae, Alpinia*; ZIN-AL) 植物上。精選熊蜂蜂后在

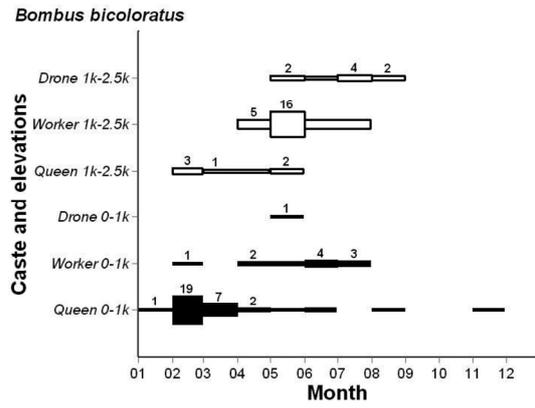


圖二 四種熊蜂雌性階級的頭寬與腹寬之散佈圖，a：精選熊蜂及黃色熊蜂；b：雙色熊蜂及威氏熊蜂。
 Fig. 2. Scatter diagram of gaster width (GW) against the head width (HW) in the female castes of bumblebees, a: *B. eximius* and *B. flavescens*; b: *B. bicoloratus* and *B. trifasciatus*.

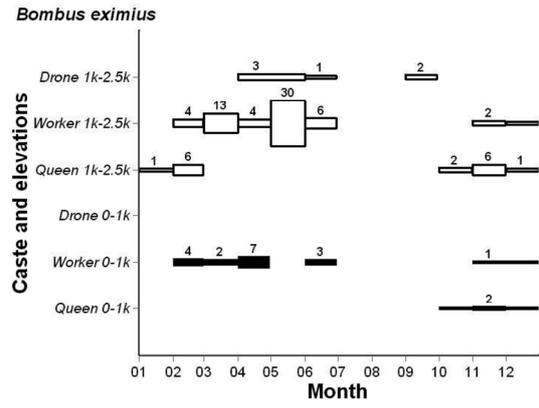
這段期間僅有 4 隻紀錄，採集時記錄造訪 3 種花，其中 2 種（梅屬及茜草科蛇根草屬（蛇根草（*Rubiaceae*, *Ophiorrhiza*; RUB-OP）為分佈於中海拔（海拔 1,000 公尺以上）常見植物，一種為碧果草屬，是分佈於南部（屏東縣）低海拔之灌木植物。黃色熊蜂蜂后在這段期間共造訪 5 種花，八隻蜂后在中北部造訪 4 種花（杜鵑花屬、錦葵科苘麻屬（*Malvaceae*, *Abutilon*; MAL-AB）、梅屬及蛇根草屬），以梅屬為主要訪花對象，一隻蜂后則採自於南部（台南市）的碧果草屬植物上。威氏熊蜂蜂后在這段期間共造訪 8 種花，但主要造訪種類為蛇根草屬，蜂后也最容易在蛇根草屬上採得，九隻蜂后均採自於南部（嘉義縣及屏東縣）的中海拔山區。表三為整理上述四種熊蜂蜂后被記錄的主要訪花植物，並依北部低地、南部低地及海拔 1,000 公尺以上之高地區域劃分，得知春季及夏初時威氏熊蜂蜂后在中海拔山區出沒之訪花喜好可能與其他三

種區隔，而雙色、精選及黃色等三種熊蜂蜂后在南部低地均選擇同一種植物，但在北部低地雙色與黃色則各自有其喜好植物。

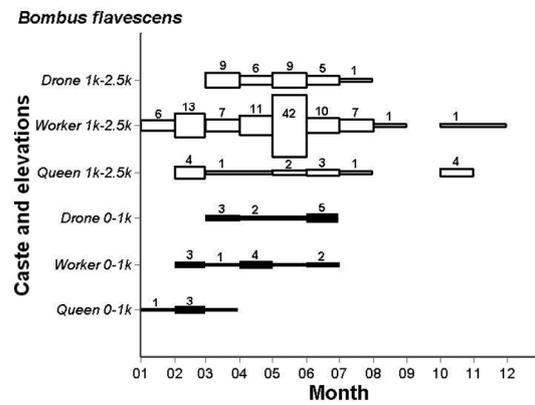
若以碧果草屬、梅屬及蛇根草屬等三種植物的分佈屬性及其研究所利用的標本資料，我們歸納四種熊蜂分佈有三個地域型態，一為南部淺山低地，包含台灣西部雲林、嘉義以南 1,000 公尺以下之低海拔丘陵地或森林地帶；一為中北部淺山低地，包含台中、南投以北，及台灣東部之 1,000 公尺以下低海拔丘陵地或森林地；另一為全台 1,000 公尺以上之山區。表五為本研究利用的標本所屬的三類型分佈區域，在南北差異上，雙色、精選及黃色熊蜂之數量雖少但標本數差異不大，顯示三種熊蜂在緯度分佈上應無明顯區別；雙色熊蜂在海拔 1,000 公尺以上標本數較低地所獲得總標本數相當，而精選及黃色熊蜂在海拔 1,000 公尺以上標本數則高於低地所獲得總標本數，威氏熊蜂更僅在海拔 1,000 公尺以



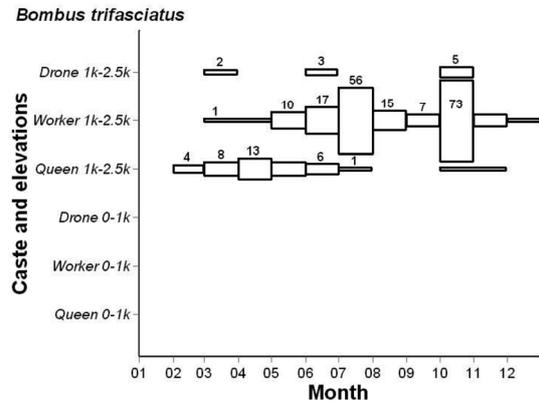
(a)



(b)



(c)



(d)

圖三 四種熊蜂性別及雌性階級在低海拔與中海拔地區各月份的捕獲量，a：雙色熊蜂；b：精選熊蜂；c：黃色熊蜂；d：威氏熊蜂。

Fig. 3. Monthly distribution of the collection number of sex and female caste of bumblebees in the lowland (0-1K, 0-1,000 m) and mid-altitude (1K-2.5K, 1,000-2,500 m) areas, a: *B. bicoloratus*; b: *B. eximius*; c: *B. flavescens*; d: *B. trifasciatus*.

上採得。

討論

台灣的林地因為地勢陡峭，地形的限制下

常無法捕獲野生熊蜂蜂巢供生態研究之途，因此從足夠的標本及完整的採集資料中，較容易推估野生族群的生態。以下，我們討論四種熊蜂之種內與種間之體型與形態差異、野生族群之季節性發生概況、訪花特性及分佈之關係。

表四 於 2010 年 2~5 月四種熊蜂蜂后在三種棲地類型所訪問的主要花種代號

Table 4. Main flower (shown in code) visited by four bumblebees in three habitats during February and May in 2010

Species	Southern lowland*	Northern lowland*	Mid-altitude areas*
<i>B. bicoloratus</i>	BOR-TR	ERI-RH	ROS-PR
<i>B. eximius</i>	BOR-TR		ROS-PR
<i>B. flavescens</i>	BOR-TR	ROS-PR	ROS-PR
<i>B. trifasciatus</i>			RUB-OP

* Definition of titles representative counties and flower codes see in text.

表五 四種熊蜂在三種棲地類型所獲得樣本數

Table 5. Number of specimens of four bumblebees in three habitats

Species	Southern lowland*	Northern, eastern, and central lowlands*	Mid-altitude areas*
<i>B. bicoloratus</i>	14	30	51
<i>B. eximius</i>	4	12	92
<i>B. flavescens</i>	10	15	151
<i>B. trifasciatus</i>			225

* Definition of titles representative counties see in text.

許多具有階級的社會性蟻類及蜂類成蟲之體型大小是取決於營養多寡，因蜂后所需營養比工蜂多，階級間體型差異大的物種在異速生長迴歸線 (allometric regression line) 斜率會不同 (Wilson, 1953)。熊蜂蜂群之社會性屬原始真社會型態 (primitively eusocial)，蜂后與工蜂體型差異雖大，但體軀結構與形態差異並不大，主要不同在於蜂后能夠交配且產卵，而工蜂是未交配且主司採集、育幼及防禦等行為 (Michener, 2007)。比較四種熊蜂種內階級之形態差異，雙色熊蜂及精選熊蜂的蜂后腹部明顯膨大，形態差異與工蜂較明顯，蜂后的卵巢發育程度與工蜂有明顯的不同；而威氏與黃色蜂后的腹部膨大不明顯，形態差異與工蜂不明顯，因此大型工蜂個體與蜂后並不容易區別。Sakagami (1976) 描述了熊蜂雌性階級之體型大小之多態性 (size polymorphism) 可分成兩種類型，一類為連續性的 (continuous)，即體型差異不僅存在於蜂后及

工蜂，亦存在於工蜂間，而蜂后與工蜂間體型差異是連續性的；另一類為不連續性的 (discontinuous)，此類工蜂間體型差異雖是連續性，但與蜂后存在較大的差異。Sakagami (1976) 同時整理了該差異在分類群與築巢習性有許多的關聯，築巢育幼方式主要分成兩大特性，一類為口袋製作型 (pocket maker)，以 *Megabombus* 亞屬來說，與台灣鄰近區域的物種如日本產的 *B. (Megabombus) diversus* Smith (Sakagami and Katayama, 1977)、*B. (Megabombus) consobrinus wittenburgi* Vogt (Katayama *et al.*, 2008) 與印尼產 *B. (Megabombus) senex* Vollenhoven (Sianturi *et al.*, 1995)；另一類為非口袋製作型 (non-pocket maker) (Sladen, 1912)，與台灣鄰近區域同亞屬的物種如印尼產 *B. (Melanobombus) rufipes* Lepeletier (Kato *et al.*, 1992)、日本產 *B. (Pyrobombus) beaticola beaticola* (Tkalcù) (Katayama *et al.*, 2008) 及 *B. (Pyrobombus)*

ardens ardens Smith (Takamizawa and Katayama, 2009) 等。兩者主要不同在於口袋製作型的第一批工蜂巢室會先預置粉蜜團狀食物供幼蟲食用，而非口袋製作型無此現象；由於育幼方式相異，通則上口袋製作型的種類階級間體型差異會比非口袋製作型的更偏向連續性。因本研究樣本群非來自於同巢，只能從樣本群之乾重、頭寬與腹寬之比較與四種熊蜂所屬分類群推測階級間體型連續性差異趨勢。推測精選及雙色熊蜂階級體型差異性較不連續，其特徵是雌性階級存在體型二型性 (size dimorphism)，幾乎沒有中間型的產生。而黃色及威氏熊蜂則較為連續，其特徵是雌性階級存在若干中間型個體，蜂后與工蜂異速生長迴歸線會如圖二 a 黃色熊蜂的例子呈現微弱的二樣態 (bimodality)。雙色熊蜂雖極少數大型工蜂與小型蜂后體軀差異重疊，且屬 *Megabombus* 亞屬，本研究初步推測雙色熊蜂階級體型差異性較不連續。黃色熊蜂雖隸屬 *Pyrobombus* 亞屬但階級體型差異性較連續，與多數的此亞屬階級體型差異大並不同。以上雙色與黃色的例子在自然界中並不多見，相似的例子如 *Megabombus* 的 *B. diversus* 呈現不連續性、*Pyrobombus* 的 *B. hypnorum* (Linnaeus) 呈現不連續性 (Sakagami and Katayama, 1977)，非口袋製作型的 *B. (Bombias) nevadensis* Cresson 呈現連續性 (Plowright and Jay, 1968)。

其次，從 Starr (1992) 及 Williams (2008) 的分類檢索表提供的形態特徵雖然可以鑑定兩物種，我們仍欲探討雌性的精選及黃色熊蜂體型差異與其生態意義；Chiu (1948) 認為精選及黃色熊蜂是適應於高地與低地的物種，在檢視了國內幾個標本館的標本及野外觀察採集記錄後，我們認為兩種在緯度及海拔高度分佈並無明顯的區隔。從體型上分辨，多數黃色

熊蜂的工蜂是小於黃色熊蜂的蜂后及精選熊蜂的工蜂的，而黃色熊蜂的蜂后與精選熊蜂的工蜂並無體型上的差異。在自然環境下，以目視法並無法區分體型相近的物種，而精選熊蜂的蜂后，尤以腹部體軀龐大者其體型明顯與前三者差異頗大。若觀察這兩種熊蜂季節性的發生情形，精選熊蜂的蜂后從 10 月即開始出現在野外，與溫帶許多熊蜂物種的季節性發生相異其趣 (Sakagami, 1976)；蜂群構築後，體型相近的精選熊蜂的工蜂與黃色熊蜂的蜂后在早春季節是同時出沒的，若以資源競爭與環境選汰壓力觀點而言，個體數少的黃色熊蜂蜂后選擇與精選熊蜂的工蜂體型相近，是可能有利於蜂后存活與增加競爭 (如降低被天敵捕食或食物分配) 機會的。

熊蜂雖是廣訪花性 (polylectic) 昆蟲，其季節性出沒、分佈與築巢點至採集範圍內的開花植物有極大的關聯；Lin (1991) 曾在台灣兩處高海拔地區觀察 6 種熊蜂訪花，認為威氏工蜂可訪問 4 種花、黃色工蜂可訪問 3 種花、雙色及精選各 1 種花。Lin 記錄威氏熊蜂蜂后訪問杜鵑花 1 種，本研究亦記錄該植物，但本研究觀察期該種並非威氏熊蜂的主要訪花植物。本研究的觀察，在 2~5 月間，除威氏熊蜂以外，同地域的三種熊蜂在中海拔及南部的低海拔地區均造訪該區的同種花，因為多數的精選熊蜂在此期間已進入蜂群生長期，蜂后數量極少，數量增多的精選熊蜂工蜂與黃色熊蜂蜂后的競爭機會增加，雙色熊蜂在北部低地選擇與黃色熊蜂不同的植物亦可能與食物競爭有關。從各標本館檢視威氏熊蜂的採集數量均多，雖然其適應於中海拔之冷涼環境原因諸多不明，訪花特性上則明顯與其它三種不同；Starr (1992) 指出，威氏熊蜂的蜂后常攜帶一種外寄生 (kleptoparasites) 或腐食者 (scavenger) 的蟎類，其它物種則鮮少會攜

帶蟻類，由威氏熊蜂蜂后造訪花物種與其它物種不同來看，此蟻類或許與威氏熊蜂築巢習性、採集行為或是與特定開花植物產生特定的種間作用關係。本研究顯示，Lin (1991) 與 Starr (1992) 所提出多種熊蜂分佈於低海拔之資料，應為少數舊紀錄之標本標示錯誤；雙色、精選及黃色等三種熊蜂在低海拔數量較少，與目前低地過度利用開發，山區森林地帶較能提供足夠蜜源植物及棲息地供熊蜂棲息有關。Starr (1992) 亦指出，台灣熊蜂的分佈緯度效應較小，海拔高度效應較大，此與本研究結果相符合。

熊蜂是溫帶地區適應的物種，其生活史是由單一已交尾的越冬蜂后，於次年春季開始築巢；以日本的溫帶種熊蜂來說，每年的 4~6 月為蜂后建築期 (Takamizawa, 2005)，蜂群發展過程中，工蜂個體數量會先以兩個階梯 (stepwise) 線形成長，之後工蜂數量則呈現連續 (continuous) 直線形增長 (Duchateau and Velthuis, 1988)。在熱帶地區的熊蜂生活史似有不同，印尼產的 *B. rufipes* 蜂群全年性活動 (Michener and Amir, 1977)，蜂后幾乎每個月都會出現 (Kato *et al.*, 1992)；南美產的 *B. (Thoracobombus) atratus* Franklin 能發展終年性的蜂群，新的蜂后可以不斷的產生，有些新的蜂后可在原巢內取代舊蜂后，有些新蜂后則不需越冬或藉由分蜂構築新巢，且蜂巢狀態會轉換成單后群 (monogynous) 或多后群 (polygynous) (Sakagami, 1976; Kato *et al.*, 1992)。在亞熱帶的熊蜂生活史所知有限，僅 Chiang *et al.* (2009) 敘述精選熊蜂是一年一世代，蜂群發展特性雖與溫帶種類類似，不過季節發生週期與溫帶種的熊蜂完全不同。精選熊蜂蜂后出現於每年的 9~10 月份，並開始建立族群，蜂群發展至次年 2~3 月份開始出現新蜂后與雄性個體，最終蜂群於

5~6 月份崩解，與我們從野外獲得的標本資料推估結果類似。因此，推論精選熊蜂的蜂后可能不是經由越冬結束休眠期所產生。對其它三種熊蜂來說，蜂后出現的季節在低海拔與中海拔似乎不固定，雙色熊蜂蜂后在低海拔有較多的月份出現，中海拔以上則僅在 2~5 月份間出現；黃色熊蜂蜂后在中海拔以上地區有較多的月份出現，低海拔地區則僅在 1~3 月份間出現；威氏熊蜂蜂后亦有 8 個月份的紀錄。然而，從蜂后的採集數量及各月份工蜂的數量推移與中斷，我們認為這三種熊蜂的早期蜂后会出現在 1~2 月，除越冬能力需再確認外，蜂群的發展是類似溫帶地區的熊蜂，亦即一個世代的蜂群發展並不會被新蜂后所取代，單一蜂群需要獨立的創設蜂后来建立，黃色熊蜂的一年之中的發展次數則尚有待更多觀察。

最後，威氏熊蜂是亞洲廣泛分佈的一種熊蜂，其體色變異極大，台灣的族群因為體色與其它地區完全不同，過去常被誤認為不同種 (Starr, 1992; Williams, 1998)。Williams (2007) 說明了同一地理分布的不同種熊蜂，雖然各種分別隸屬於不同分類群，其體色會發展相似的體色型 (color pattern)，稱為物種間的收斂 (convergence among species)；Williams (2007) 解釋物種間的收斂是與溫度調控功能 (thermoregulatory function)、隱蔽保護 (cryptic protection) 及擬態保護 (mimetic protection) 有關；在威氏熊蜂的例子中，其體色與台灣產的雙色熊蜂、短頰熊蜂 (*B. (Alpigenobombus) angustus* Chiu)、*B. (Pyrobombus) hypnorum*、黃色熊蜂及精選熊蜂均極度相似，雖然後兩者足部相異較大 (Starr, 1992)，而擬態可能是其最重要的因子 (Williams, 2007)。

誌 謝

本研究承蒙趙榮台博士提供林業試驗所的標本；鄭明倫博士提供國立自然科學博物館的標本；林鳳琪博士、李奇峰博士提供農業試驗所的標本。李品臻小姐協助實驗進行。本研究部份經費由農委會科技計畫 99AS-9.2.1-NS-N1 支持，謹此一併致謝。

引用文獻

- Cameron SA, Hines HM, Williams PH.** 2007. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). *Biol J Linn Soc* 91: 161-188.
- Chiang CH, Sung IH, Ho KK, Yang PS.** 2009. Colony development of two bumblebees, *Bombus eximius* and *B. sonani*, reared in captivity in a subtropical area of Taiwan. *Sociobiology* 54: 699-714.
- Chiu SC.** 1948. Revisional notes on the Formosan bombid-fauna (Hymenoptera). *Notes d'Entomologie Chinoise* 12: 57-81.
- Duchateau MJ, Velthuis HHW.** 1988. Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies. *Behaviour* 107: 186-207.
- Frison TH.** 1934. Records and descriptions of *Bremus* and *Psithyrus* from Formosa and the asiatic mainland. *Trans Nat Hist Soc Formosa* 24: 150-185.
- Katayama E, Takamizawa K, Ochiai H.** 2008. Notes on the nest architecture, colony composition and colony size in *Bombus beaticola beaticola* (Tkalcù) and *B. consobrinus wittenburgi* Vogt (Hymenoptera, Apidae). *New Entomol* 57: 5-14. (in Japanese)
- Kato M, Salmah S, Nagamitsu T.** 1992. Colony cycle and foraging activity of a tropical-montane bumblebee, *Bombus rufipes* (Hymenoptera, Apidae) in Southeast Asia. *Jpn J Entomol* 60: 765-776.
- Lin CS.** 1991. Vertical distribution and pollinating plants of bumblebees in Taiwan. *Ann Taiwan Mus* 34: 33-47. (in Chinese)
- Michener CD.** 2007. *The bees of the world*, second edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 953 pp.
- Michener CD, Amir M.** 1977. The seasonal cycle and habitat of a tropical bumble bee. *Pacific Insects* 17: 237-240.
- Plowright RC, Jay SC.** 1968. Caste differentiation in bumblebees (*Bombus* Latr. : Hym.) I. – the determination of female size. *Insectes Sociaux* 2: 171-192.
- Sakagami SF.** 1976. Specific differences in the bionomic characters of bumblebees. : a comparative review. *J Fac Sci Hokkaido Univ Ser VI Zool* 20: 390-447.
- Sakagami SF, Katayama E.** 1977. Nests of some Japanese bumblebees (Hymenoptera, Apidae). *J Fac Sci Hokkaido Univ Ser VI Zool* 21: 92-153.
- Sianturi EMT, Sota T, Kato M, Salmah S,**

- Dahelmi.** 1995. Nest structure, colony composition and foraging activity of a tropical-montane bumblebee, *Bombus senex* (Hymenoptera: Apidae), in West Sumatra. *Jpn J Entomol* 63: 657-667.
- Sladen FWL.** 1912. The humble-bee, its life-history and how to domesticate it. London: Macmillan and Co. 283 pp.
- Starr CK.** 1991. The social insect of Taiwan. Taichung: National Museum of Natural Science. 92 pp. (in Chinese)
- Starr CK.** 1992. The bumble bees (Hymenoptera: Apidae) of Taiwan. *Bull Nat Mus Nat Sci* 3: 139-157.
- Sung IH, Yamane Sô, Ho KK, Chen WS.** 2006. Geographic distribution and nesting sites of the Taiwanese stingless bee *Trigona ventralis hoozana* and an unidentified subspecies of Asian honeybee *Apis cerana* in Taiwan (Hymenoptera, Apidae). *Jpn J Entomol New Ser* 9: 33-45. (in Japanese)
- Takamizawa K.** 2005. The Japanese social wasps and bees. Nagano: The Shinao Mainichi Shimbun Press. 262 pp.
- Takamizawa K, Katayama E.** 2009. An incipient nest of *Bombus (Pyrobombus) ardens ardens* Smith (Hymenoptera, Apidae). *New Entomol* 58: 63-67. (in Japanese)
- Williams PH.** 1991. The bumble bees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bull Br Mus Nat Hist (Entomol)* 60: 1-204.
- Williams PH.** 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bull Nat Hist Mus (Entomol)* 67: 79-152.
- Williams PH.** 2007. The distribution of bumblebee colour patterns world-wide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry. *Biol J Linn Soc* 92: 97-118.
- Williams PH, Cameron SA, Hines HM, Cederberg B, Rasmont P.** 2008. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*). *Apidologie* 39: 46-74.
- Wilson EO.** 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Q Rev Biol* 28: 136-156
- Yoneda M, Tsuchida K, Goka K.** 2008. Ecological risks of commercialized bumblebee and the invasive alien species act. *Jpn J Appl Entomol Zool* 52: 47-62. (in Japanese)

收件日期：2011年12月13日

接受日期：2011年12月19日

A Study on the Size and Morphological Difference, Seasonal Occurrence and Distribution Features of Four Bumblebees from Taiwan (Hymenoptera, Apidae)

I-Hsin Sung^{1*}, Sheng-Shan Lu², Mei-Ling Chan³, Ming-Ying Lin⁴, Ching-Hao Chiang⁵, Ching-Chen Li¹, and Ping-Shih Yang⁶

¹ Miaoli District Agricultural Research and Extension Station, Council of Agriculture, Executive Yuan, Miaoli County, Taiwan

² Taiwan Forestry Research Institute, Council of Agriculture, Executive Yuan, Taipei City, Taiwan

³ Department of Zoology, National Museum of Natural Science, Taichung City, Taiwan

⁴ Tainan District Agricultural Research and Extension Station, Council of Agriculture, Executive Yuan, Tainan City, Taiwan

⁵ Department of Leisure Business Management, De Lin Institute of Technology, New Taipei City, Taiwan

⁶ Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei City, Taiwan

ABSTRACT

The population characteristics, seasonal occurrence of colonies, and distribution features of the common bumblebees, *Bombus bicoloratus*, *B. eximius*, *B. flavescens*, and *B. trifasciatus* from Taiwan were studied. We examined over 800 specimens from four deposits starting in the 1970s and from additional data from field collections. Our results indicate that the four general ecological features for these bumblebees are: (1) The effect of latitudinal distribution differences within the same species seems not to be an important factor. All four species have relatively large populations above 1,000 m in altitude. (2) The slight morphological difference in female abdomen tends to be a continuous variation in size between the queen and the worker caste. On the contrary, the size variation is biased discontinuously. (3) The colony among the four species seems not to be permanent development. Whether the queens overwinter or not needs to be confirmed. (4) The species are distribution based on the local flora and habitats. It seems that there is a partitioning of the resources in selected flowering areas. The ecological features for the specific species are: (1) *B. bicoloratus* tends to be a warmer weather adaptive species. The size difference between the queens and the workers seems discontinuous. (2) The foundress of *B. eximius* appears early in autumn. Colony development attains on the plateau in the spring, and then the number of workers diminishes in the field during the hot season. (3) The size differences between the *B. flavescens* foundress and the *B. eximius* worker are slight, and the occurrence of both species overlaps in the spring. The size difference between the queens and the workers of *B. flavescens* seems to be continuous. Apparently continuously size variation is a beneficial survival strategy for this species. (4) *B. trifasciatus* tends to be a cooler weather adaptive species above 1,000 m in altitude. The flower preference of this species tends to be more distinct compared with the other species.

Key words: bumblebee, distribution feature, size and morphological difference, seasonal occurrence, Taiwan

* Corresponding email: issung@mdais.gov.tw