

量、總雌榕果量與氣溫呈顯著正相關，與雨量無相關；A期雄榕果量、總雄榕果量與氣溫、降水間皆呈顯著正相關。臺灣榕的榕果生產反應了氣候的變化，顯示臺灣榕適應惠蓀林場的生育地環境。

【關鍵字】臺灣榕、榕果物候、臺灣榕小蜂、惠蓀林場

Research paper

Syconia Production of *Ficus formosana* Maxim. at Hui-Sun Forest Station

Hsy-Yu Tzeng^{1,4} Li-Jung Tseng² Chern-Hsiung Ou² Fu-Yuan Lu³

【Abstract】 We investigated the syconium phenology of the dioecious fig *Ficus formosana* Maxim. (Moraceae) at Hui-Sun Forest Station in central Taiwan from September 1996 to December 1998. In this dioecious species, the main syconia production occurred during March to December. The highest male syconia occurred roughly 1 to 2 months after the peak of female syconia at the sexual population level. Each individual tree produced 1 to 3 crops a year, and within-tree reproduction was more asynchronous in male tree than in females. According to Kendall's rank correlation analysis, A phase male syconium and total male syconium production were correlated with rainfall and temperature; in contrast, female's A phase and total syconium production were correlated with temperature only. The syconia phenology of *F. formosana* adapted the climate of Hui-Sun Forest Station.

【Key words】 *Ficus formosana*, syconia phenology, *Blastophaga taiwanensis*, Hui-Sun Forest Station.

-
1. 行政院農業委員會林業試驗所恆春研究中心
Hengchun Station, Taiwan Forestry Research Institute.
 2. 國立中興大學森林學系
Department of Forestry, National Chung-Hsing University.
 3. 國立嘉義大學森林系
Department of Forestry, National Chiayi University.
 4. 通訊作者
Corresponding author, e-mail: ficus@serv.tfri.gov.tw

本研究以臺灣低海拔常見的雌雄異株俗屬植物臺灣榕 (*F. formosana* Maxim.) 為材料，觀察記錄榕果物候；探討(1)臺灣榕榕果生產特性；(2)榕果物候與氣候因子的關係；(3)臺灣榕的繁殖系統。

約 550 公尺)；本區降水分配不均，主要集中在 4~9 月，約佔全年雨量 90.0%，平均氣溫為 23.4°C，相對濕度為 83.6%；10 月到翌年 3 月為雨量最少的季節，平均氣溫為 18.1°C，相對濕度為 73.0% (曾喜育等，2003)。氣候型為

夏高溫多雨、冬低溫乾燥，乾濕季明顯。依桑士偉氏 (Thomthwite) 氣候分類法，本區屬 AB'wa'，即潮濕而冬季中等缺水之暖濕區（游繁結，2001）。

蘇鴻傑 (1992) 對於臺灣山地植群帶與地理氣候區之研究，將此區歸為夏雨型氣候之中西部內陸區。據柳楨 (1968) 對植物群落分類之研究，本區屬相當具有代表性的臺灣中低海拔暖溫帶森林生態系，其主要的植群介在楠櫛林帶 (*Machilus - Castanopsis* vegetation zone) 及榕楠林帶 (*Ficus - Machilus* vegetation zone) 之間；構成優勢的林木為樟科 (Lauraceae)、殼斗科 (Fagaceae)、桑科 (Moraceae) 等樹種 (蘇鴻傑，1992)。上層優勢植被為 36 年生杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)，主要組成樹種有南投黃肉楠 (*Litsea acuminata*)、山紅柿 (*Diospyros morrisiana*)、牛奶榕 (*Ficus erecta* var. *beecheiana*) 等，下層優勢植被為廣葉鋸齒雙蓋厥 (*Diplazium dilatatum*)、冷清草 (*Elatostema lineolatum* var. *major*)、雨傘仔 (*Ardisia cornudentata*) 等。

(三) 取樣

本研究於 1996 年 9 月選定觀察雌雄樣株共 109 株 (雄株 57 株，雌株 52 株)，樣株高度約 0.5~2.5m，地徑約 0.6~3.0 cm。由觀察樣株再選定較健康且確認結果者為永久樣株，在較大植株選擇約 30~50 cm 長之枝條標定為樣枝，較小的植株 (低於 1m) 則整棵標定。永久樣株共 53 株，包括雄株 33 株，雌株 20 株。於 1997 年 1 月於樣區內新增永久樣株至 75 株 (雄株 38，雌株 37 株)；又於 1997 年 7 月新增永久樣株至 80 株，其中雄株 42 株，雌株 38 株。樣株分布狀態略呈群落分布，所有永久樣株分布在 5 ha 的樣區內。

(四) 方法

1. 榕果物候調查

本研究觀察由 1996 年 9 月開始至 1998 年 12 月止，每隔 5~10 天調查一次；在榕果量少的季節，每隔 14~18 天調查一次，共進行

28 個月 100 次的調查。調查期間，記錄各樣株 (株) 上所有發育期的榕果數量。

臺灣榕之榕果發育期參照曾麗蓉等 (2000) 之定義，雄榕果可區分成 A、B、C、D 期，雌榕果可區分成 A、B、C、E 期。以下簡列臺灣榕雌、雄榕果各發育期之特徵：A 期：榕果開始發育至雌榕果種子花或雄榕果蟲癭花發育成熟前；又稱前雌花期 (prefemale phase)。

B 期：榕果小孔苞片微鬆，可允許榕果小蜂進入；此時期的雌榕果種子花成熟可被授粉，或雄榕果蟲癭花成熟可被榕果小蜂產卵；又稱雌花期 (female phase)，或接受期 (receptive phase)。

C 期：雌榕果經授粉後，或雄榕果經榕果小蜂產卵後，榕果發育到達 D 或 E 期前。榕果小孔外常可見有榕果小蜂之遺翅現象而與 B 期區分；又稱花間期 (interfloral phase)。

D 期：雄榕果呈淡紫至紫色，榕果軟熟，榕果小孔鬆開，榕果小蜂羽化並爬出榕果；又稱雄花期 (male phase)。

E 期：雌榕果成熟，果壁軟化呈紫色至黑紫色；又稱成熟期 (ripe phase)。

2. 榕果物候分析

將每次調查之各期平均雌、雄榕果量及各期平均榕果量總和分別對氣溫、降雨及相對濕度以 SPSS 8.0 版之統計軟體進行 Kendall's rank correlation 分析；並將平均 A 期榕果及平均榕果量進行曼-惠 U 檢定 (Mann-Whitney U test)，以分析雌、雄株之榕果生產是否呈現性別分化。

3. A 期榕果生產株數百分比與氣候因子之相關分析

計數每次調查日產生前雌花期榕果的株數，並除以性別族群之株數，分別求得雌、雄株前雌花期榕果生產株數百分比 (Ap)，並與降雨、氣溫以 SPSS 8.0 版之統計軟體進行 Kendall's rank correlation 分析。

$$A_p = \frac{\text{生產前雌花期榕果的株數}}{\text{雌株或雄株總株數}} \times 100\%$$

4. 雌、雄榕果株內生產特性分析

4-1. 株內花期同步性

依據 Bronstein 和 Patel (1992) 之計算式，並加以改良使之適用於雌雄異株之株內花期同步性分析，並利用「均勻度， E_i 」計算每次調查時期株內各花期榕果產生的歧異度。最大均勻度發生於調查時期，雌、雄株的個體內有 4 個發育時期且等量的榕果產生；最小均勻度發生於調查期間，雌、雄株的個體內僅有 1 個花期榕果產生，或沒有榕果發育於個體內。 E_i 的計算式如下：

$$E_i = 1 - \frac{\sum_{i=a}^e |i - 0.25|}{1.5}$$

e 表示榕果發育時期， i 在雄株分別代表 A、B、C 及 D 期的榕果，在雌株分別代表 A、B、C 及 E 期榕果。 E_i 值介於 0~1 之間，0.25 為各發育時期榕果出現的理論值，1.5 為常數。

4-2. 株內花期同步性與榕果生產及氣候因子間的關係

將每次調查之雌、雄株株內花期同步性分別與榕果生產及氣候因子以 SPSS 8.0 版之統計軟體進行 Kendall's rank correlation 分析。

4-3. 雌、雄株內花期同步性之性別分化

將雌、雄榕果生產之株內花期同步性進行曼-惠 U 檢定，以分析臺灣榕雌、雄株之株內榕果生產是否呈現性別分化。

三、結果

1. 榕果物候表現

以族群而言，臺灣榕的榕果生產高峰主要集中在 3 月底至 12 月，大致形成連續性雙峰分布（圖 1c）；總榕果量之第一花季平均單株產量較高且集中，為期約 3 個月；總榕果量之第二花季平均單株榕果產量較少，約略由 7 月起，為期約 5~6 個月。

就性別族群而言，臺灣榕雌、雄株 A 期榕果的生產 ($Z = 0.325$, NS)，或是雌、雄榕果的生產模式 ($Z = 0.743$, NS)，皆未呈現顯著的性別分化（表 1）。雌株之榕果生產高峰較雄株早約 1~2 個月（圖 1），呈現時序的分化。雌株的榕果生產每年有兩個明顯的花季（圖 1a, 2）。第 1 花季約由 3 月底開始大量生產 A 期榕果，5 月底第一花季榕果生產逐漸減少；第 2 花季約由 7 月至 12 月底結束（圖 1a, 2）。在 1997 及 1998 年的 1、2 月，A 期榕果生產稀少，植株上的榕果量亦非常少（圖 2a）。

雄株榕果生產每年約有 2 個花季，形成連續性（圖 1b）。雄榕果第 1 花季於當年結束，第 2 花季部份榕果則需發育至翌年才成熟。第 1 花季由 1997 年 5~7 月初產生大量 A 期榕果，並於當年 9~12 月進入 D 期（圖 3）。第 2 花季由 1997 年 9 月至翌年 6 月間，此花季榕果發育時間差異甚大；部份第 2 花季榕果於同年完成發育至 D 期，部份榕果則發育為越冬型榕果。越冬榕果以 C 期維持在植株上，直至翌年 2~7 月發育至 D 期（圖 3）。

在單株階層，臺灣榕雌株每株每年產生 1~3 個花季，多數植株可產生 2 個花季（圖 4）；雄株每株每年產生 1~3 個花季，單株內花季間通常間隔一段時間，少數植株可維持整年有榕果的情形（圖 4）。

2. 榕果生產特性

以性別族群而言，臺灣榕雌株株間花季主要集中在春季及夏、秋季等兩個時期，每株幾乎在這些時期皆開始生產榕果（圖 4）；在降水少、氣溫低的冬季幾乎沒有植株生產榕果。雄株株間花季主要集中在夏季，此時期幾乎每一植株皆開始生產榕果；部份植株於冬季時期生產榕果（圖 4）。株內榕果生產特性顯示，雌株的榕果生產較雄株不同步（圖 5）；雌株株內花期不同步與氣溫呈正相關，雄株分別與氣溫、降水呈明顯正相關（表 2）。臺灣榕雌雄株的株內花期不同步分析顯示，兩者呈現顯著的性別分化 ($Z = -2.045$, $\rho = 0.041$)（表 1）。

表 1. 惠蓀林場臺灣榕雌、雄株之榕果生產性別分化分析

Table 1. Mann-Whitney U test between male and female trees with syconium production, A phase syconium production, asynchronous crops within tree of each gender for each observe date of *F. formosana* (male/female trees = 42/38, observation times = 100) at Hui-Sun Forest Station from September 1996 to December 1998. Each significance test involves a separate risk of type I error. NS indicates that means in a given column do not significantly differ at the 5% level.

| | | Female trees | | | |
|------------|--------------------------------|--------------|---------------------|----------------------------|--------------------------------|
| | | | syconium production | A phase syconium productio | asynchronous crops within tree |
| Male trees | syconium production | z | -0.743 | | |
| | | ρ | NS | | |
| | A phase syconium productio | z | | -0.325 | |
| | | ρ | | NS | |
| | asynchronous crops within tree | z | | | -2.045 |
| | | ρ | | | 0.041 |

表 2. 惠蓀林場臺灣榕雌、雄株株內花期不同步與降水、氣溫及榕果生產進行相關性分析

Table 2. Kendall's rank correlations (τ) between rainfall, temperature, syconium production and asynchronous crops within tree of each genders for each observe date of *F. formosana* (male/female trees = 42/38, observation times = 100) at Hui-Sun Forest Station from September 1996 to December 1998. Each significance test involves a separate risk of type I error. NS indicates that means in a given column do not significantly differ at the 5% level.

| | Female trees asynchronous crops within tree | | Male trees asynchronous crops within tree | |
|----------------------------|---|--------|---|--------|
| | τ | ρ | τ | ρ |
| Rainfall | -0.077 | NS | 0.185 | 0.007 |
| Temperature | 0.357 | 0.000 | 0.491 | 0.000 |
| Female syconium production | 0.546 | 0.000 | | |
| Male syconium production | | | 0.308 | 0.000 |

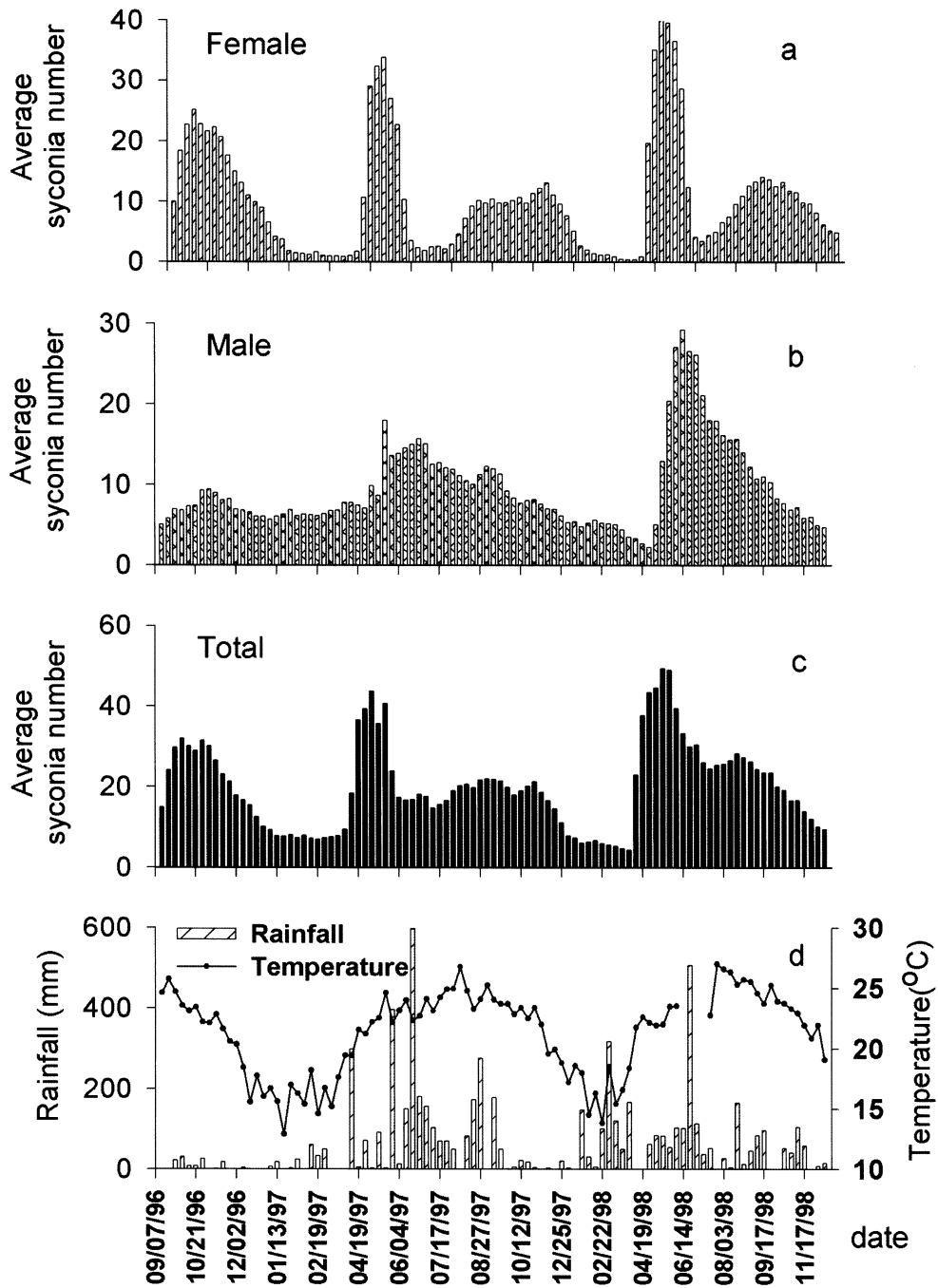


圖 1. 惠蓀林場之臺灣榕雌、雄榕果生產與氣候之關係

Fig. 1. The relationship between syconia production of *F. formsana* and climate at Hui-Sun Forest Station.

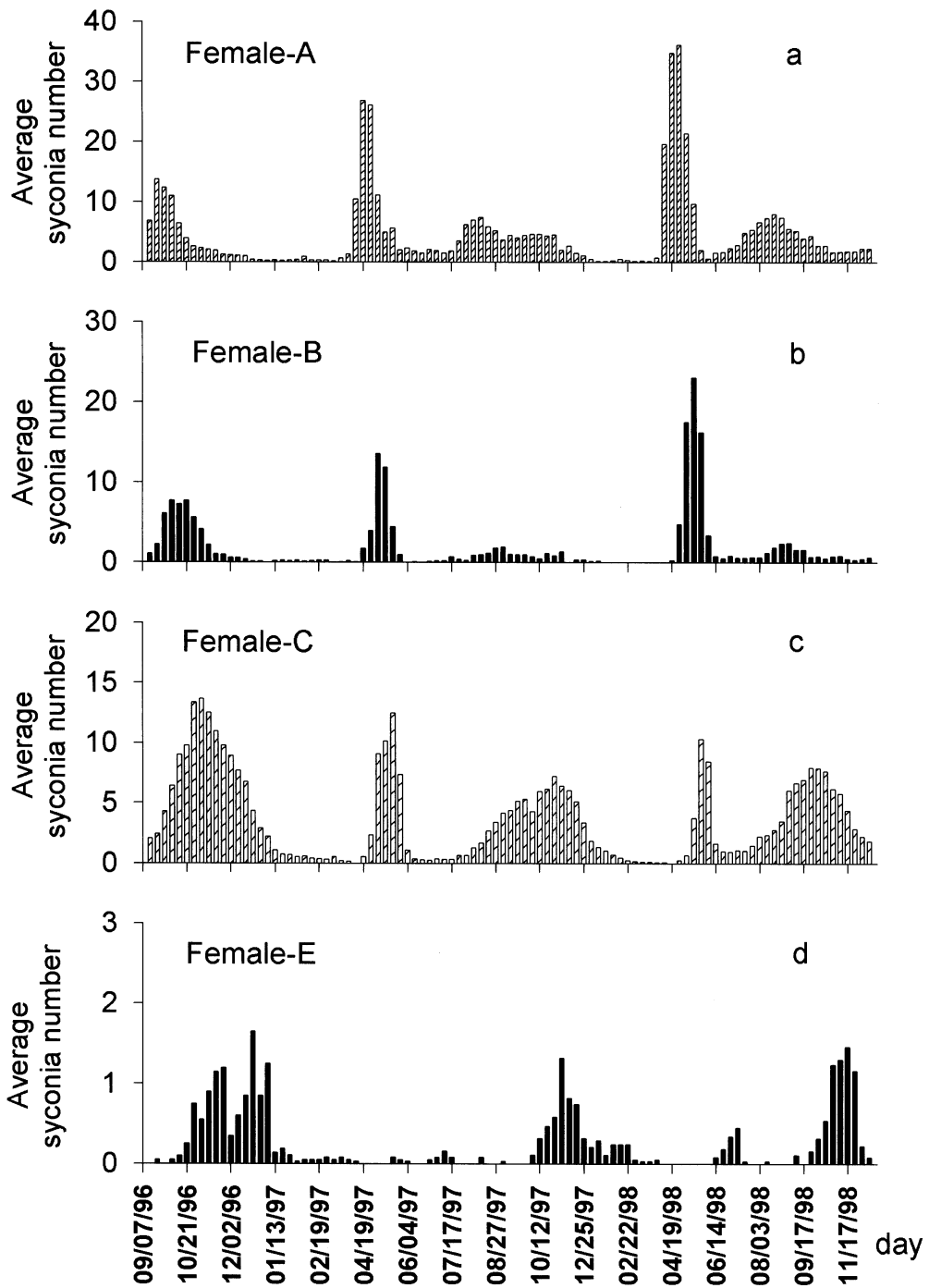


圖 2. 惠蓀林場之臺灣榕各期雌榕果生產量曲線

Fig. 2. The female syconia reproduction of *F. formsana* at Hui-Sun Forest Station.

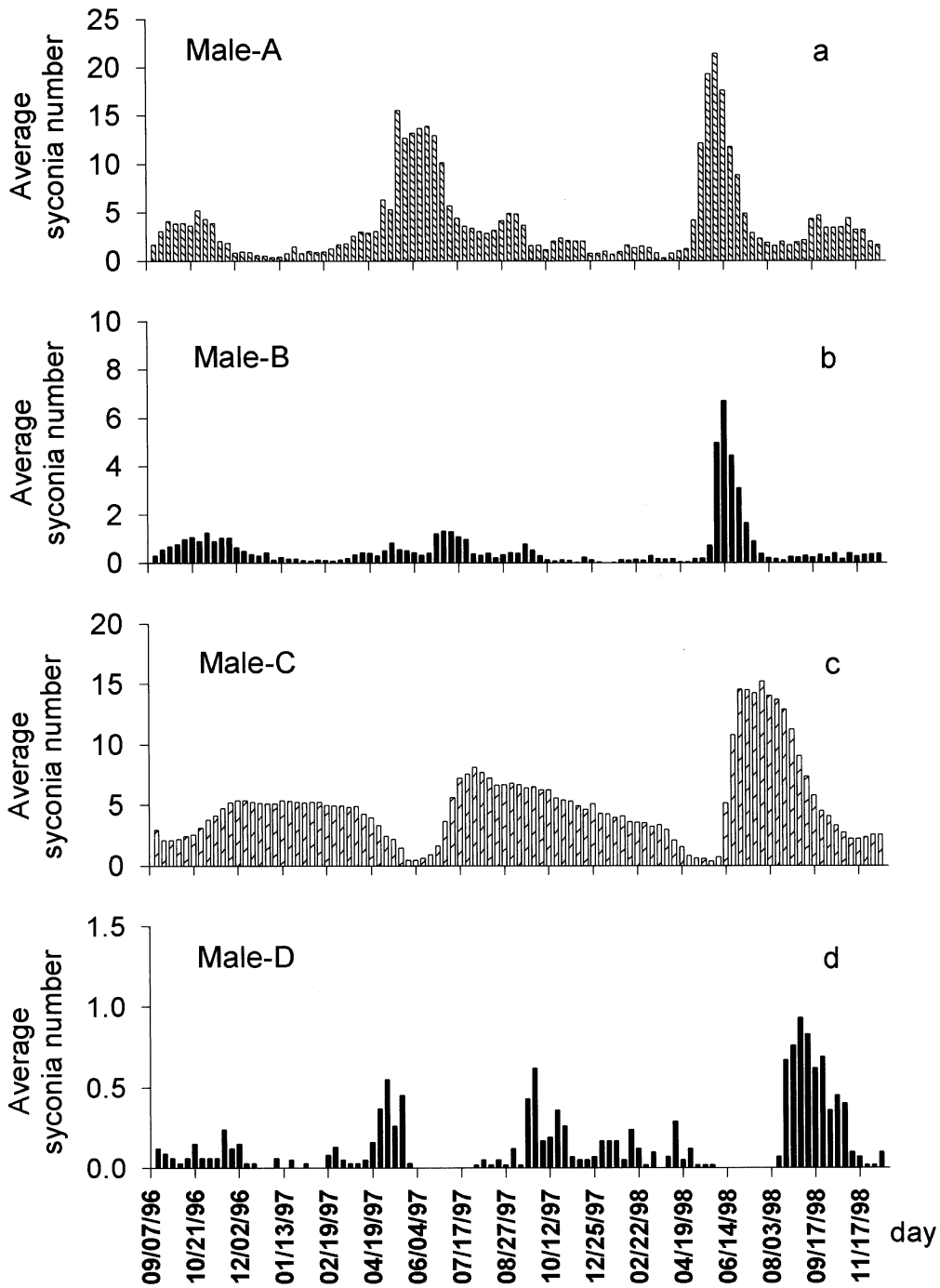


圖 3. 惠蓀林場之臺灣榕各期雄榕果生產量曲線

Fig. 3. The male syconia reproduction of *F. formsana* at Hui-Sun Forest Station.

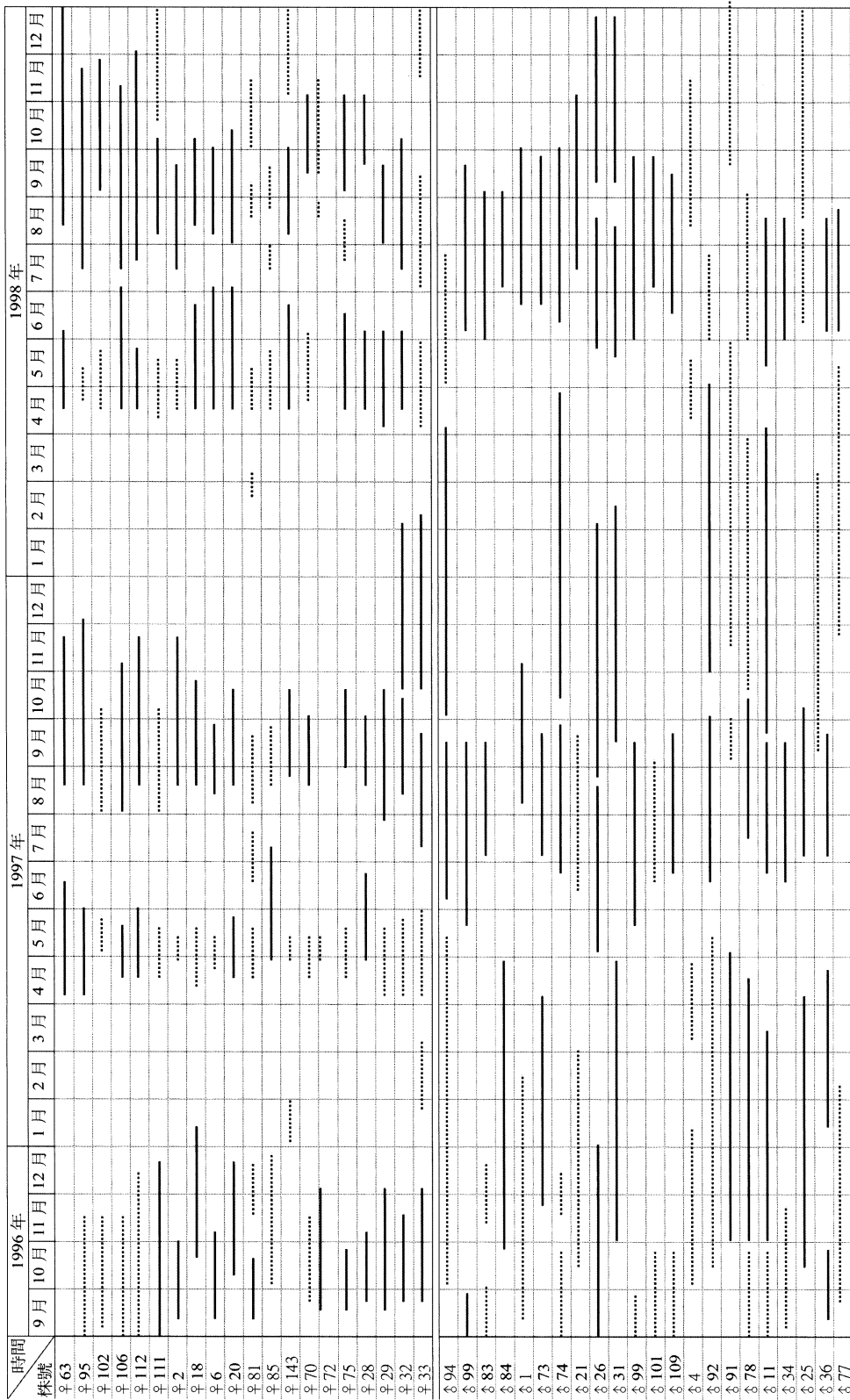


圖 4. 惠蓀林場之臺灣榕雌、雄樣株榕果生產物候花期圖。選擇雌、雄各 20 株，♀為雌樣株，♂為雄樣株，——表示 B~E 期或 B~D 期成功發育的花期，-----為 B 期未成功發育到 D 或 E 期。

Fig. 4. The syconia reproduction phenology of *F. formosana* at Hui-Sun Forest Station. —— indicate syconia developed succeeded; ----- indicate syconia developed unsuccessful.

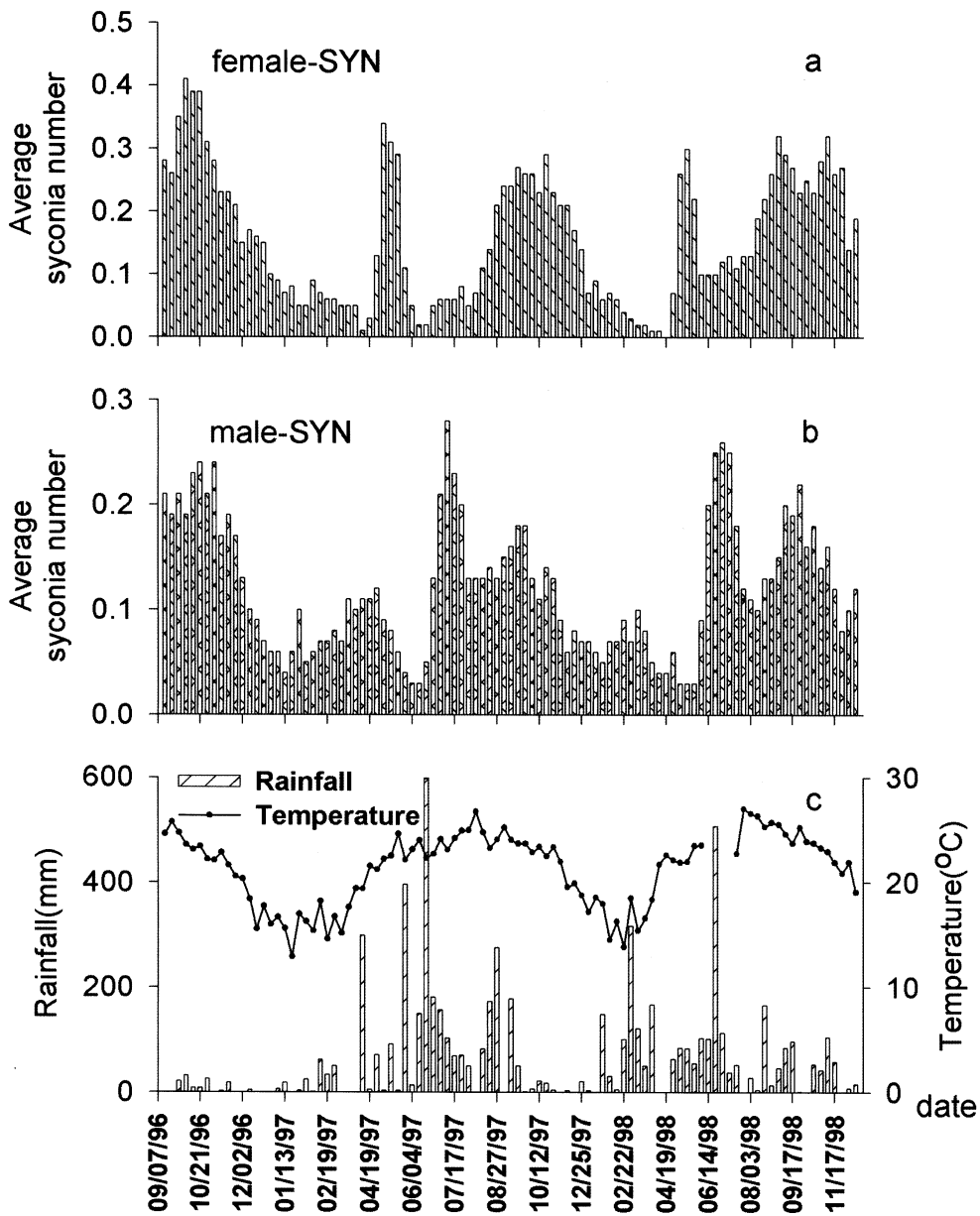


圖 5. 惠蓀林場之臺灣榕株內雌、雄榕果生產同步性與氣候關係圖。

Fig. 5. The relationship between syconia production synchrony within tree of *F. formsana* and climate at Hui-Sun Forest Station.

3. 榕果生產與氣候因子之關係

雌榕果第 1 花季在 5~6 月梅雨季來臨前產生，第 2 花季在 7~8 月雨季之後出現，雌榕果生產與降水高峰似乎有錯開的現象（圖 1）；分析平均雌榕果數與降水量的相關性，結果顯示兩者無顯著相關（表 3）。由平均雌榕果數與氣溫變化的趨勢顯示，第 1 花季雌榕果的生產隨著 3~4 月逐漸上升的氣溫而開始出現，而第 2 花季之雌榕果在夏季高溫時產生，並於冬季低溫來臨時結束（圖 1）。分析雌榕果生產與氣溫的相關性顯示，平均雌榕果數與氣溫有顯著正相關（表 3）。

平均雄榕果數與降水及氣溫變化趨勢相似。雄榕果隨氣溫的升高及降水出現而生產量增加，並隨氣溫降低及降水減少而產量減少（圖 1）；分析結果顯示，平均雄榕果數與氣溫、降水有顯著正相關（表 3）。調查期間，雌、雄株開始生產 A 期榕果的株數百分比與其 A 期榕果生產的模式大致相符（圖 6），兩者相關分析呈現顯著正相關（表 4）。與氣候相關分析結果顯示，樣區內雌株開始生產 A 期榕果的株數與降水無顯著相關，而與氣溫呈顯著相關（表 4）；雄株開始生產 A 期榕果的株數

與降水及氣溫皆呈顯著相關（表 4）。

四、討論

1. 雌、雄性別族群之榕果物候

臺灣榕開花物候觀察由 1996 年 9 月起至 1998 年 12 月為止，共 28 個月，100 次的調查。就族群階級而言，臺灣榕的榕果生產時期主要集中於 3 月底至 12 月，呈現季節性的生產高峰，且全年皆有榕果生產；此現象大致與其他雌雄異株榕屬植物的榕果物候大致相同（巫紅霏，1996；曾喜育等，2003；陳燕玲，1998；張雯純，2003；Kjellberg *et al.*, 1987; Patel, 1996; Specer *et al.*, 1996）。以性別族群而言，大多數雌株榕果生產量呈現 2 個明顯的高峰；雄株榕果生產量則呈現連續性的高峰。利用曼—惠 U 檢定臺灣榕雌、雄株榕果生產性別分化發現，不論是 A 榕果生產或總榕果量生產模式，皆未呈現明顯的性別分化現象。然而，就臺灣榕雌、雄族群的生產模式而言，雌榕果高峰期較雄榕果早 1~2 個月，榕果生產高峰期相互錯開，展現榕果生產時序上的差異。

表 3. 惠孫林場臺灣榕的各期雌、雄榕果量與氣溫、降水之相關分析

Table 3. Kendall's rank correlations (τ) between rainfall, temperature, and each phase and total syconia production for each observation date of *F. formosana* (male/female trees = 42/38, observation times = 100) at the Hui-Sun Forest Station from September 1996 to December 1998. Each significance test involves a separate risk of a type I error. NS indicates that means in a given column do not significantly differ at the 5% level.

| | | Female trees | | | | | Male trees | | | | | Male + female figs |
|-------------|--------|--------------|---------|---------|---------|-------------|------------|---------|---------|---------|-----------|--------------------|
| | | A phase | B phase | C phase | E phase | Female figs | A phase | B phase | C phase | D phase | Male figs | |
| Rainfall | τ | 0.024 | 0.030 | (0.156) | (0.233) | (0.077) | 0.258 | 0.109 | (0.049) | (0.134) | 0.158 | 0.051 |
| | ρ | NS | NS | 0.017 | 0.000 | NS | 0.000 | NS | NS | 0.061 | 0.007 | NS |
| Temperature | τ | 0.525 | 0.379 | 0.200 | (0.276) | 0.357 | 0.403 | 0.271 | 0.124 | 0.112 | 0.491 | 0.460 |
| | ρ | 0.000 | 0.000 | 0.004 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | NS | NS | 0.000 | 0.000 |

表 4. 惠蓀林場臺灣榕雌、雄榕果 A 期榕果生產株數與 A 期榕果量、氣溫、降水之相關分析

Table 4. Kendall's rank correlations (τ) between rainfall, temperature and A phase fig trees percentage for each observe date of *F. formosana* (male/female trees=42/38, observed times=100) at Hui-Sun Forest Station from September 1996 to December 1998. Each significance test involves a separate risk of type I error. NS indicates that means in a given column do not significantly differ at the 5% level.

| | Female trees | | Male trees | |
|--------------|--------------------|--------|--------------------|--------|
| | A phase fig tree % | | A phase fig tree % | |
| | τ | ρ | τ | ρ |
| Female A fig | 0.760 | 0.000 | | |
| Male A fig | | | 0.694 | 0.000 |
| Rain | 0.020 | NS | 0.240 | 0.001 |
| Tempature | 0.492 | 0.000 | 0.401 | 0.000 |

不論是雌株或雄株，臺灣榕株內榕果生產不同步性隨其榕果生產量而變動；即在榕果生產高峰期時，株內榕果生產不同步性愈高，顯示在榕果生產花季時期，單株內的榕果呈現較多不同發育時期變異。經更進一步比較發現，雌榕果之株內榕果生產不同步的波動明顯大於雄榕果。這些臺灣榕株內榕果生產特性與其親緣種牛奶榕之結果相似（曾喜育等，2004）。Ram'irez (1970) 認為榕屬植物開花物候的不同步，其目的在於使其授粉者得以獲得延續；另一方面，雌榕果株內榕果時期不同步顯示，雌株在同一時期生產不同發育時期的榕果，此現象分散了榕果小蜂只到同株的雌花期榕果授粉風險，增加不同植株的榕果授粉機會（曾喜育等，2004）。然而，此舉亦可能會增加榕果小蜂在尋找雌花期榕果的死亡率（Bronstein and Patel, 1992）。

由花季圖（圖 4）來看，臺灣榕雌株株間在花季高峰期顯得較雄株集中而同步，雄株株間的花季開始至結束變異較大；在單株內臺灣榕雄榕果生產較為同步且具長時間的間隔。這種株間、株內榕果生產特性，迫使壽命極短（1~2 天）的臺灣榕小蜂（曾麗蓉，1999），

必需儘速飛離其發育的榕果，尋找其他植株的雌花期榕果進入產卵或授粉（曾喜育等，2004；Kjellberg and Maurice, 1989）。對於雌雄異株的種類而言，因其生產種子及花粉的榕果分別不同植株上，榕果花期同步性與否對於是否達到混交並非必需的條件；榕果雌、雄花期的配合情況反而顯得更為重要（曾喜育等，2004）。

在雌、雄榕果各期榕果量變化曲線中，B 期榕果數較 C 期少，可能由於 B 期時間較短，被調查到的機會相對較低（曾喜育等，2003）。雌榕果在 1997 年與 1998 年第一花季開始時間相似，第二花季開始時間 1998 年較 1997 年早，其可能原因為 1997 年的臺灣榕第一花季開始時，枝、葉及榕果受到金花蟲、圓翅紫斑蝶幼蟲、榕果蠅、象鼻蟲等昆蟲取食為害，導致後續第二花季的榕果生產受到影響（作者未發表）。而雄榕果於 1997 年之榕果生產亦是受到上述昆蟲的為害，使得榕果產量銳減。對於臺灣榕這種小灌木而言，生育環境的變化，或是植食性昆蟲大發生時的嚴重取食現象，皆會造成榕果生產的時間、數量的差異；這結果可能會造成榕果週期與榕果小蜂生

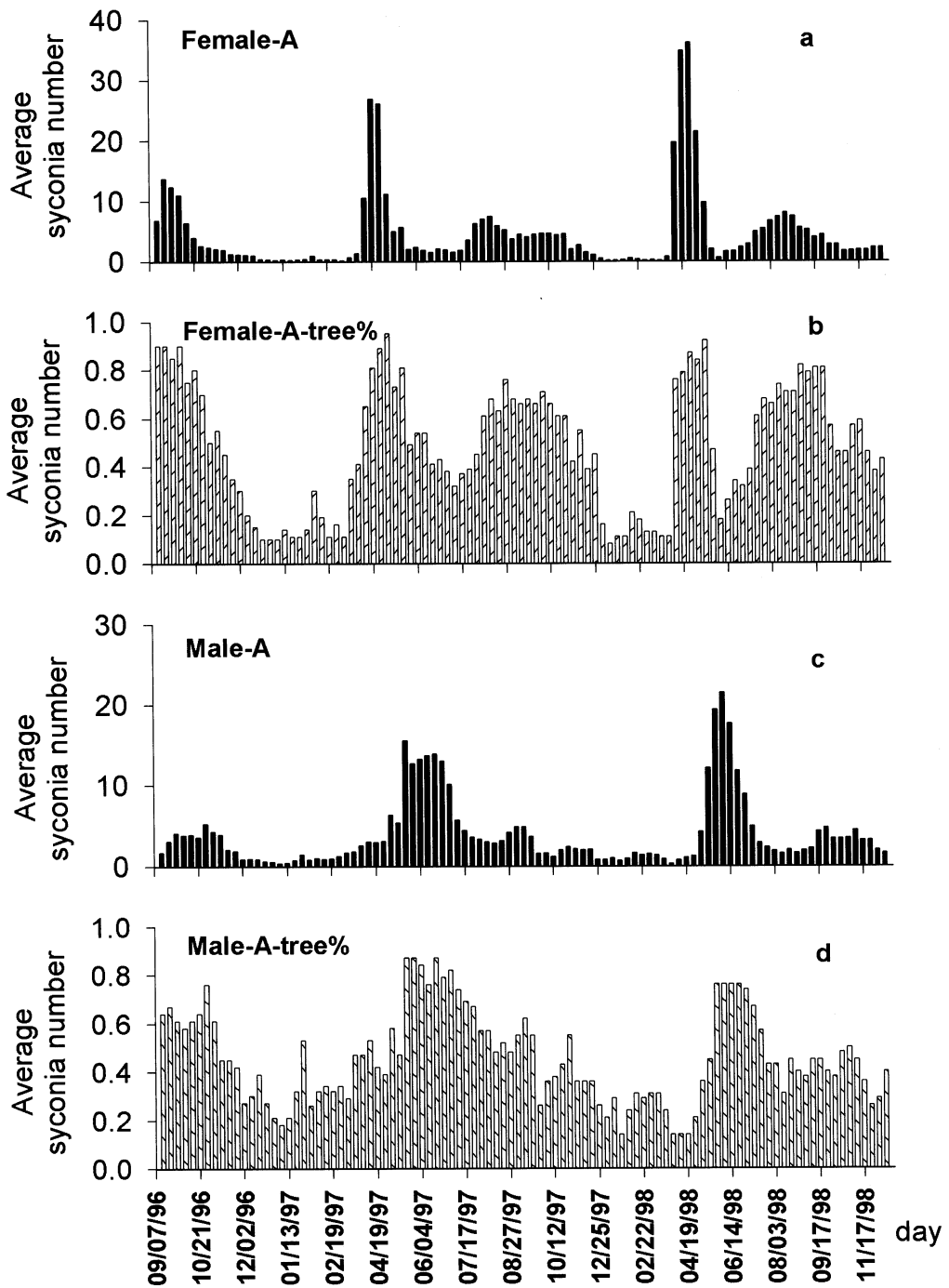


圖 6. 惠蓀林場之臺灣榕 A 期雌、雄榕果生產株數百分比與 A 期榕果關係圖

Fig. 6. The relationship between the percentage of fig trees which produce A phase syconia and A phase syconia production of *F. formsana* at Hui-Sun Forest Station.

活史無法契合，影響區域性的榕屬植物與榕果小蜂間的共生，進而導致榕果小蜂的區域性滅絕 (local extinction) (Kjellberg and Maurice, 1989; Anstett *et al.*, 1995; Harrison *et al.*, 2000)。

2. 榕果生產與氣候關係

臺灣榕絕大多數的雌株在較溫暖多雨的春、夏季生產榕果，且在此時期的株內榕果生產呈現不同步；在乾、冷的冬季（1~2月）幾乎沒有榕果的生產。分析結果亦顯示，雌榕果生產與累積降水量沒有顯著相關，而與氣溫呈正相關。雌榕果避免在低溫、乾燥的季節產生，可能原因包括(1)低溫的環境因子不利榕果產生；在野外觀察記錄中，在此季節形成的A期榕果皆黃化落果，可能印證此推論。(2)對植株而言，在低溫下維持榕果發育需消耗很多能量，且絕大多數植株的葉片多已黃化或數量銳減，光合作用之產物減少（作者未發表）；故雌株可能偏向在較適合的季節產生榕果，減少不必要的能量損耗。(3)在演化上，雌雄異株榕屬植物的雌榕果扮演雌性功能，演化出在最有利於種子產生及更新的環境生產榕果，即在溫暖而水分充足的季節出現，避開低溫、乾燥的季節（曾喜育等，2003；Berg, 1984; Kjellberg *et al.*, 1987）。

有趣的是，無論1997或1998年的雌榕果第一花季皆產生大量榕果，但成功發育成熟的榕果數極少；第二花季的榕果雖然較少，然而成功發育至成熟的數量卻較第一花季榕果多。其可能的因素為(1)第一花季的榕果受到金花蟲、象鼻蟲等昆蟲的取食較嚴重所致；(2)在第二花季的發育的B期雌榕果，比第一花季的B期雌榕果有較多的授粉蜂可進入授粉（曾麗蓉，1999）；(3)第一花季榕果由授粉後發育至成熟的時間遠較第二花季榕果短（作者未發表），因而在觀察期間較少發現。然而，從取食與被取食的演化觀點來看，第一花季雌榕果的生產時期與取食榕果的昆蟲大量出現時期相近，因而生產的榕果可能為取食榕果的昆蟲所利用；然而，第二花季榕果的取食昆蟲較少，

可逃過取食的危機，增加成熟的機會。

然而，在臺灣榕第二花季時期的降水遠比第一花季來的少，對於種子發芽而言，較為不利；此結果似乎與多數雌雄異株榕屬植物的雌榕果其在最適種子發芽更新的雨季成熟的現象不同（曾喜育等，2003；Patel, 1996; Spencer *et al.*, 1996）。雖然有較多的第二花季E期榕果在乾季出現，但由試驗地之降水狀況與E期榕果之時間關係來看，種子發芽仍可維持到下一次降水的來臨（作者野外觀察結果），故並不違背種子在最適季節產生的原則。

雄榕果扮演雄性角色，主要功能在於維持榕果小蜂族群（曾喜育等，2003；Verkerke, 1989）。臺灣榕雄株生產榕果的高峰期為試驗區的高溫、多雨時期，相關分析結果顯示，平均雄榕果量與氣溫、降水呈顯著相關，顯示榕果生產與氣象變化有關。雖是如此，臺灣榕雌株整年皆有雄榕果生產，即使在冬季低溫、乾燥不利榕果生長的季節中，雄植株仍維持少量的C期度冬榕果，以確保臺灣榕小蜂以幼蟲或蛹的方式維持其族群存活，此現象與其他雌雄異株榕屬植物的雄株相似（曾喜育等，2003；張雯純，2003）。

不管以整個族群，或是性別族群來看，在同一試驗地的臺灣榕，其榕果生產反應在氣候的表現與其親緣種牛奶榕有些不同（曾喜育等，2003）。就族群而言，牛奶榕的榕果生產與降水、氣溫有關，而臺灣榕的榕果生產僅與氣溫有關；以性別族群而言，牛奶榕的雌榕果生產與降水、氣溫呈正相關，雄榕果生產與氣溫呈負相關，與降水呈正相關，而臺灣榕雌榕果生產僅與氣溫呈正相關，雄榕果與氣溫、降水呈正相關。榕果的生產反應在其光合作用產物的累積方式（曾喜育等，2004），涉及植物本身的生理反應。另一方面，生活型的差異亦可能是兩者在榕果生產在適應環境的方式不同；即屬於陽性喬木的牛奶榕和近陽性灌木的臺灣榕在不同環境適應下，呈現不同的榕果物候反應。

藉由對環境適應的差異，雌雄異株榕屬植物在其演化的過程中，可能藉著物候 (Valdeyron and Lloyd, 1979; Berg, 1984)，以及季節性的種子生產及種子散佈等不同的途徑演化 (Berg, 1984)。物候對環境反應的不同，造成榕果生產的時間差異，致使其種專一性共生的榕果小蜂生活史的隨之變化，進而形成變種、亞種乃至於種的分化；此現象亦可能為榕屬植物種類繁多的因素之一 (曾喜育, 2004)。然而，榕果物候表現的型式，可能為榕屬植物趨同演化的結果。

五、結語

本研究針對惠蓀林場臺灣榕的榕果物候進行 2 年以上詳細紀錄調查，比較不同年度的榕果生產，發現雌、雄榕果高峰出現時期大致相同，反應出臺灣榕榕果生產呈現週期性變化。另一方面，經由榕果產量與環境因子間的相關分析，得知臺灣榕雌、雄榕果生產對生育地環境因子的適應差異。雖然經分析顯示雌、雄榕果生產量並沒顯示出性別分化的現象，但榕果生產高峰的時間差以及株內榕果花期同步性則呈現了性別分化。整體而言，臺灣榕的榕果物候反應在環境因子的變化，顯示臺灣榕適應惠蓀林場的生育地。

六、誌謝

本研究承行政院國科會長期生態調查關刀溪之授粉生態子計畫 (NSC 85-2621-B-021-001 A07) 經費補助；感謝陳明義教授於計畫期間的協助與鼓勵，以及惠蓀林場全體同仁在研究期間給予之協助。

七、參考文獻

巫紅霏 (1996) 陽明山地區牛奶榕與牛奶榕小蜂的共生生態。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。54 頁。
柳楮 (1968) 臺灣植物群落分類之研究。I. 臺

灣植物群落之分類。臺灣省林業試驗所報告。第 166 號。25 頁。

- 張雯純 (2003) 嘉義地區金氏榕開花物候與授粉生態之研究。國立嘉義大學農學院林業研究所碩士論文。128 頁。
- 陳朝興 (1995) 臺灣產榕小蜂亞科之分類 (膜翅目：榕小蜂科)。國立臺灣大學植物病蟲害研究所博士論文。159 頁。
- 陳燕玲 (1998) 澀葉榕與榕果小蜂之物候週期及種間關係。國立中興大學昆蟲學系碩士論文。71 頁。
- 曾喜育 (2004) 臺灣產榕屬植物分類之研究。國立中興大學森林學系博士論文。398 頁。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原 (2001) 牛奶榕榕果形態構造之研究。臺灣林業科學 16(4): 295-306。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原 (2003) 惠蓀林場牛奶榕之榕果物候。臺灣林業科學 18(4): 273-282。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原、曾麗蓉 (2004) 關刀溪森林生態系牛奶榕物候及性別分化之表現。林業研究季刊 26(2): 61-78。
- 曾麗蓉 (1999) 惠蓀林場臺灣榕開花物候與授粉生態之研究。國立中興大學森林學系碩士論文。86 頁。
- 曾麗蓉、歐辰雄、呂福原、曾喜育 (2000) 臺灣榕榕果形態構造及發育。林業研究季刊 22(3): 55-68。
- 廖日京 (1995) 臺灣桑科植物之學名訂正 (再版)。國立臺灣大學農學院森林學系。202 頁。
- 游繁結 (2001) 水文與氣象。惠蓀林場關刀溪森林生態系。國立中興大學實驗林管理處。陳明義、許博行、吳聲海編。22-35 頁。
- 蘇鴻傑 (1992) 臺灣之植群：山地植群帶與地理氣候區。臺灣生物資源調查及資訊管理研習會論文集。中央研究院植物研究所專

- 刊第十一號。39-53 頁。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄 (1994) 樹木學。國立中興大學農學院。329-348 頁。
- Anstett M. C., Michaloud G., and Kjellberg F. (1995) Critical population size for fig/wasp mutualism in a seasonal environment: effect and evolution of the duration of female receptivity. *Oecologia* 103(4): 453-61.
- Berg C. C. (1984) Floral differentiation and dioecism in *Ficus* (Moraceae). *Acta. Bot. Neeri.* 32:344-5.
- Berg C. C. (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45:605-611.
- Bronstein J. L. and Patel A. (1992) Causes and consequences of within-tree phenological patterns in the Florida strangling fig, *Ficus aurea* (Moraceae). *Am. J. Bot.* 79: 41-48.
- Corlett R. T. (1993) Sexual dimorphism in the reproductive phenology of *Ficus grossularioides* Burm. f. in Singapore. *Malayan Nat. J.* 47:149-155.
- Corner E. J. H. (1965) Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. *Gard. Bull. Sing.* 21:1-186.
- Galil J. (1973) Pollination in dioecious figs pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. *Gard. Bull.* 16(2): 303-311.
- Harrison R. D., Yamamura N., and Inoue T. (2000) Phenology of a common roadside fig in Sarawak. *Ecol. Res.* 15:47-61.
- Janzen D. H. (1979) How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13-51.
- Kjellberg F. and Maurice S. (1989) Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: Its evolution and consequences. *Experientia* 45: 653-660.
- Kjellberg F., Gouyon P. H., Ibrahim M., Raymond M. and Valdeyron G. (1987) The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution* 41(4): 693-704.
- Patel A. (1996) Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. *J. Ecol.* 84:667-680.
- Ramirez B. W. (1970) Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24: 680-91.
- Spencer H., Weiblen G. and Flick B. (1996) Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. *J. Biogeography* 23:467-475.
- Valdeyron G. and Lloyd D. G. (1979) Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. *Evolution* 55(2): 673-685.
- Verkerke W. (1989) Structure and function of the fig. *Experientia* 45:612-622.
- Ware A. B. and Compton S. G. (1994) Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chem. Ecol.* 20(3):785-802.
- Wiebes J. T. (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 1-12.
- Windsor D. M., Morrison D. W., Estribi M. A., de Leon B. 1989. Phenology of fruit and leaf production by 'strangler' figs on Barro Colorado Island, Panama. *Experientia* 45: 647-53.