

研究報告

關刀溪森林生態系牛奶榕物候及性別分化之表現

曾喜育^{1,4} 歐辰雄² 呂福原³ 曾麗蓉²

【摘要】本研究為探討關刀溪森林生態系雌雄異株牛奶榕之物候適應性表現。牛奶榕每月雌榕果生產與氣候因子中的氣溫、降水、淨輻射等呈顯著相關；雄榕果則與氣候因子無顯著相關。雌、雄株的展葉、落葉時期相近，葉子之發育程度與雌、雄榕果主要花季的養分蓄積方式呈現性別分化。牛奶榕的榕果生產主要集中在春季至秋季，雄族群株間的榕果生產較集中於春季，雌族群株間的花季集中於夏、秋兩季。在單株個體內，雌株株內花期於夏、秋兩季明顯不同步，與氣溫呈顯著相關，而與降水相關不顯著；雄株株內花期不同步的波動與氣候因子相關不顯著。關刀溪森林生態系的牛奶榕物候呈現明顯的性別分化，分別適應其生育地的環境變化，有利於牛奶榕與牛奶榕小蜂的共生-授粉生態關係的維持。

【關鍵字】牛奶榕、物候、性別分化、關刀溪森林生態系

Research paper

Phenology and Sexual Differentiation of *Ficus erecta* var. *beeheyana* at Guandaushi Forest Station, Taiwan

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

【Abstract】 The phenology of dioecious fig, *Ficus erecta* var. *beeheyana* was investigated in this study. Monthly female syconium productions were responding with temperature, rainfall, and net solar radiation significantly, while males were not significantly with the climate. The period of leaf phenology and initiation were similar between male and female trees, and leaf developmental stages were fit with main crop productions of both genders, alternatively. The syconium productions between trees of *F. erecta* var. *beeheyana* were concentrated during spring to fall, and express seasonally between sexual populations. All female trees produced syconia during summer and fall, while the most reproductive asynchrony was occurred within-tree. Otherwise, male trees born the syconia concentrated during spring and fall, while were tended to have a relatively high asynchronous within individual. Within-tree reproductive

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

asynchronies were correlated with temperature more significant in females than males, but less connective with the rainfall for both gender populations. The phenology of *Ficus erecta* var. *beeheyana* would show the sexual seasonally and connected with the climatic fluctuation of Guandaushi Forest Station, which would benefit with the maintenance of relationship of mutualism between fig and fig wasp.

【Key words】 *Ficus erecta* var. *beeheyana*, Phenology, Sexual differentiation, Guandaushi forest ecosystem.

一、前言

榕屬植物廣泛分布於熱帶及亞熱帶地區，種數約 750 種 (Corner, 1965; Berg, 1989)，其最大的特色為小花著生於幾近封閉的壺形隱頭花序內，稱之為榕果 (fig) 或隱頭果 (syconium) (Corner, 1962; Verkerke, 1989)。榕果對外的通道為多數小孔苞片交錯或內屈所構成的榕果小孔 (ostiole)，只有細小 (1~3 mm)、種專一性的榕果小蜂 (agaonid wasps) 可以鑽過層層小孔苞片進入榕果內為榕屬植物授粉；而榕果小蜂亦只有依賴榕屬植物所提供的雌花子房作為養育其後裔的場所 (Galil, 1977; Janzen, 1979; van Noort and Compton, 1996)。自白堊紀 (Cretaceous) 以來，兩者經過長時間在形態構造、生活史等相互配合形成共同演化 (co-evolution)，並達到種對種高度的專一性互利共生 (mutualism) (Ram'rez, 1974; Galil, 1977; Wiebes, 1979)。

依小花種類及其所在位置，榕屬植物可大致區分成雌雄同株及雌雄異株 (Corner, 1965; 劉業經等, 1994)。前者，雌、雄花位於同一榕果內且異時成熟；雄花產花粉，雌花可被其種專一性的榕果小蜂產卵成為小蜂後裔發育的場所，或被授粉形成種子。雌花的花柱長短、柱頭形態等構造具差異 (Galil and Eisikowitch, 1968; 謝玫真, 1992; 陳儒穎, 1994)，形成花柱不完全異型 (Verkerke, 1989)。此類群的榕果發育在單株內多呈現同步現象，在個體間，榕果花季不同步但具連續性 (Janzen, 1979; Bronstein and Patel, 1992)。

雌雄異株的榕屬植物，其雌株生產雌榕果，榕果內具有可被授粉的長花柱雌花 (long style female flower) 或稱為種子花 (seed flower)，及部份種類具有雌、雄蕊極度退化的中性花 (neutral flower)；雄株產雄榕果，榕果內具產生花粉的雄花，及可被種專一性榕果小蜂產卵並供作榕果小蜂培育後裔的短花柱雌花 (short style female flower) 或稱蟲癭花 (gall flower)，(Verkerke, 1989; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。在族群內，具性別功能的種子花與雄花分別位於不同植株上，不同性別族群可能呈現著不同的物候模式 (Corlett, 1993; Patel and McKey, 1998; Spencer *et al.*, 1996; 曾喜育等, 2003)，或是兩性別族群呈現相近的物候，彼此競爭羽化的授粉蜂 (曾麗蓉, 1999)。在各性別族群之個體間、或單株內的花期或榕果發育時期，雌雄異株的榕屬植物展現的開花物候型式較雌雄同株來得複雜。在熱帶地區，降水的模式左右著該地區的季節特性及植物的物候狀態 (van Schaik *et al.*, 1993)。不論是雌雄同株或異株的種類，多數榕屬植物的榕果物候具有明顯的季節性 (Windsor *et al.*, 1989; Spencer *et al.*, 1996; 陳穎儒, 1994; 陳燕玲, 1998; 曾麗蓉, 1999; 曾喜育等, 2003)。

本研究為探討關刀溪森林生態系之牛奶榕 (*Ficus erecta* Thunb. *beeheyana* (Hook. *et* Art.) King) 雌、雄株物候的適應性，研究的主題包括(1)榕果生產與氣候之關係、(2)展葉、落葉與榕果生產關係、(3)雌、雄花期榕果與氣候之

關係，及(4)雌、雄榕果花期的同步性。

二、材料及方法

(一) 研究材料及試驗地點

牛奶榕隸屬於榕屬無花果榕亞屬 (*Ficus*) 無花果節 (*Ficus*)，為半落葉性小喬木或大灌木，榕果腋生，球形，雌雄異株 (曾喜育，2004)。雄株產雄榕果，榕果內著生雄花與短花柱雌花，功能為產生花粉，以及短花柱雌花子房為提供其專一性的牛奶榕小蜂 (*Blastophaga nipponica*) 產卵培育後裔 (陳朝興，1995；巫紅霏，1996；曾喜育，1997)；雌株產雌榕果，榕果內著生長花柱雌花與中性花，長花柱雌花可被授粉後產生種子，中性花為雌、雄蕊極度退化的兩性花 (曾喜育等，2001)。產臺灣全島中低海拔及蘭嶼、綠島 (劉業經等，1994；廖日京，1995；曾喜育，2004)，分布中國大陸、日本等地 (Corner, 1965; Hill, 1967；劉業經等，1994；廖日京，1995)；屬於陽性樹種，通常在路旁、開闢地、造林地等為次生林之先驅樹。本研究觀察 95 株牛奶榕，其中 40 株雄株，31 株雌株，24 株因未結果而雌雄性別未知；已知性別的樣株中，扣除人為破壞及研究中途加入觀察的樣株，共有 17 株雄株及 13 株雌株之榕果物候觀察資料供本研究試驗分析之用。樣株高度為 2~5 m，胸高直徑 2~10 cm，灌木至小喬木狀。

研究地點位於中興大學惠蓀實驗林場第三林班關刀溪長期生態研究永久樣區內，主要分布海拔約 500~800 m，北緯 24° 2'~24° 6'，東經 120° 59'~121° 59' 之間。據惠蓀林場第三林班之氣象觀測站 (海拔約 550 m) 測得之氣候資料得知，惠蓀林場 1987~1996 年十年年均溫 20.9 °C，年平均降水 2,683.3 mm。1996 年均溫 21.0 °C、年雨量 2,596.9 mm、相對濕度 79.1%，降水分配不均，4~9月的降水約佔全年的 90%，平均氣

溫為 23.4 °C，平均相對濕度為 83.6%；10~3 月為乾季，平均氣溫為 18.1 °C，平均相對濕度為 73.0%。氣候型為夏高溫多雨、冬低溫乾燥，乾濕季明顯。依據桑士偉氏 (Thomthwite) 氣候分類法，本區屬於 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。據柳檜 (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)。

牛奶榕樣株在試驗區多分布於林道及步道兩旁，或於 36 年生杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 人工林下，略成集落狀態分佈。第二層喬木以南投黃肉楠 (*Litsea acuminata*)、山紅柿 (*Diospyros morrisiana*)、牛奶榕為主，下層植被主要有廣葉鋸齒雙蓋蕨 (*Diplazium dilatatum*)、冷清草 (*Elatostema lineolatum* var. *major*)、雨傘仔 (*Ardisia cornudentata*) 及臺灣榕 (*Ficus formosana*) 等 (曾麗蓉，1999)。

(二) 研究方法

1. 牛奶榕的展葉與落葉

觀察紀錄牛奶榕雌、雄株展葉與落葉狀態，以及展葉、落葉與開花物候的關係。

2. 榕果生產與氣候關係

2-1 牛奶榕開花物候觀察

本研究自 1995 年 10 月至 1997 年 2 月，以 5~9 天的間隔，觀察並記錄牛奶榕之榕果物候。樣株取外觀健全的植株，植株大者取 2~3 樣枝，植株較小者取全株；依據曾喜育等 (2001) 的方法將榕果發育期劃分成前雌花期 (prefemale phase)、雌花期 (female

phase)、花間期(interfloral phase)、雄花期(male phase)及成熟期(ripe phase), 雄榕果沒有成熟期, 雌榕果沒有雄花期。

- (1)前雌花期: 榕果內的花芽發育至可被授粉或產卵前, 又稱為 A 期。
- (2)雌花期: 長、短花柱雌花成熟, 小孔苞片較疏鬆, 牛奶榕小蜂得以鑽進榕果內授粉或產卵; 為期約 2~3 週, 又稱為 B 期或接受期(receptive phase)。
- (3)花間期: 長花柱雌花經授粉至種子發育成熟前, 或短花柱雌花經產卵至榕果小蜂羽化及雄花成熟前, 又稱為 C 期或發育期(developmental phase)。
- (4)雄花期: 雄花成熟, 雄榕果小孔主動開放, 為期 1~3 天, 又稱為 D 期。
- (5)成熟期: 雌榕果最後成熟階段, 榕果顏色由黃綠色轉變成紫黑色, 又稱為 E 期或後花期(post-floral phase)。

2-2. 榕果生產與氣候因子分析

計算每月相對榕果總量(每月榕果總量除以總榕果量)及 A 期相對榕果量(每月 A 期榕果量除以 A 期榕果總量), 並與氣候因子的氣溫、降水、相對濕度、淨輻射等, 以 SPSS 8.0 版之統計軟體進行 Kendall's rank correlation 分析。

3. 雌、雄榕果生產特性分析

3-1. 花季集中度

利用花季季節集中度(C_i)檢測牛奶榕株間花季是否集中於某一季節之特性。依研究區域的氣候特性, 將一年劃分 4 個季節, 分別是冬(12 至 2 月)、春(3 至 5 月)、夏(6 至 8 月)及秋季(9 至 11 月)。將每一株的花季主觀的劃分在各季節, 並依照下列公式計算雌、雄株各季節的花季集中度:

$$C_i = \frac{\text{某一季節雌或雄株產生的花季數} \times \text{產生花季的雌或雄株數}}{\text{雌或雄株的總花季數} \times \text{雌或雄株的總樣株數}} \times 100\%$$

3-2. 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:

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

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。

3-3. 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之氣溫、降水以 SPSS 8.0 版之統計軟體進行 Kendall's rank correlation 分析。

三、結果

(一) 牛奶榕展葉、落葉與榕果關係

1995 年 10 月開始調查時, 牛奶榕枝條上的葉片全部皆為成熟葉, 且漸漸黃化而開始有落葉的情形發生; 於 1995 年 12 月中旬時, 觀察的樣株幾乎全部落葉。直至 1996 年 2 月中旬, 新葉陸續展開, 雌株約晚 1~2 個星期後展葉。雄株展葉在雄榕果產生後 1~2 星期, 雌株展葉在絕大多數榕果尚未產生之前。牛奶榕雌、雄株至 3 月下旬時, 全部觀察樣株完全長出成葉; 此時雄榕果主要春季花季漸達榕果數量的高峰, 雌榕果尚未開始發育。至 5 月中旬, 雌株的新枝不斷開展, 雌榕果亦隨著新枝

開始發育產生。這些成熟葉於 1996 年 10 月下旬以後開始黃化並逐漸落葉，且約至 12 月下旬時，幾乎所有樣株都落葉；於 1997 年 2 月中旬時，雄榕果已經開始進入 1997 年春季主要花季，牛奶榕的雄株開始展開新葉，隨後雌株亦開始展葉；牛奶榕進行另一週期的展葉、落葉循環（圖 1）。

(二) 榕果生產與氣候之關係

將牛奶榕雌、雄株所有花期相對榕果總量及A期榕果相對總量（圖2）與本研究區的降水、氣溫、淨輻射、相對濕度及蒸發量等氣候因子進行 Kendall's rank correlation 分析。結果得知（表1），每月相對 A 期雌榕果及相對雌榕果總量與降水、氣溫及淨輻射呈顯著正相關；每月相對 A 期雄榕果及相對雄榕果總量與本研

究測試之各氣候因子間皆無顯著相關。

(三) 榕果生產特性

在性別族群內，牛奶榕雄株株間花季較集中於春季（94.12%），雌株株間花季集中於夏（100%）、秋（76.92%）兩季（圖 3，表 2）。於調查期間，在個體階層內的雄株株內花期生產不同步呈現波動，而雌株株內花期不同步具明顯的高峰期（圖 4a, b）。經由 Kendall's rank correlation 分析結果得知（表 3），雄株株內花期同步性與氣溫相關不顯著（ $\pi=0.003$, NS），與降水略呈負相關（ $\pi=-0.159$, $\rho=0.053$ ）；雌株株內花期同步性與氣溫呈顯著相關（ $\pi=0.450$, $\rho=0.000$ ），與降水略呈正相關（ $\pi=0.144$, $\rho=0.081$ ）。

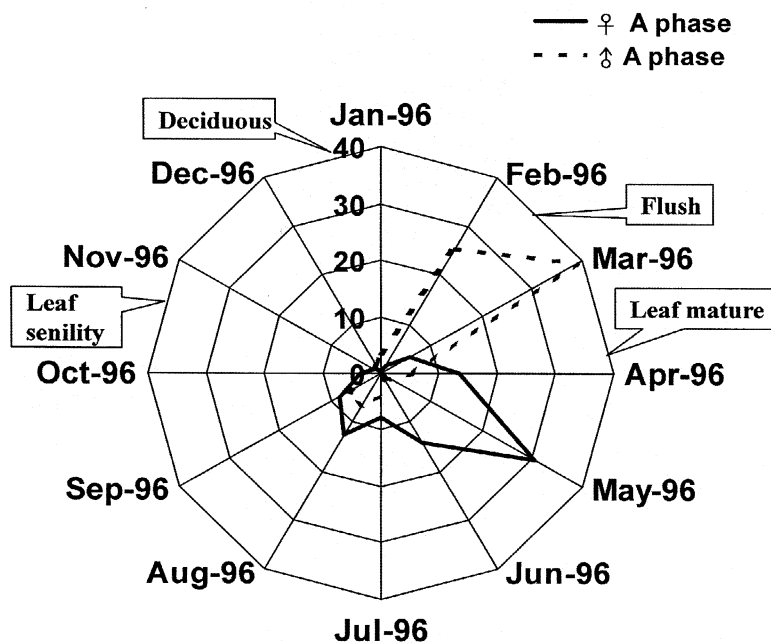


圖 1. 1996年關刀溪森林生態系牛奶榕之雌、雄株展葉、落葉與每月前雌花期榕果相對量之關係。虛線為每月前雌花期雄榕果相對量，實線為每月前雌花期雌榕果相對量

Fig. 1. The relationship between the leaf phenology and mothly reproductions of relative prefemale phase syconia for both genders of *F. erecta* var. *beecheyana* at Guandaushi Forest Station.

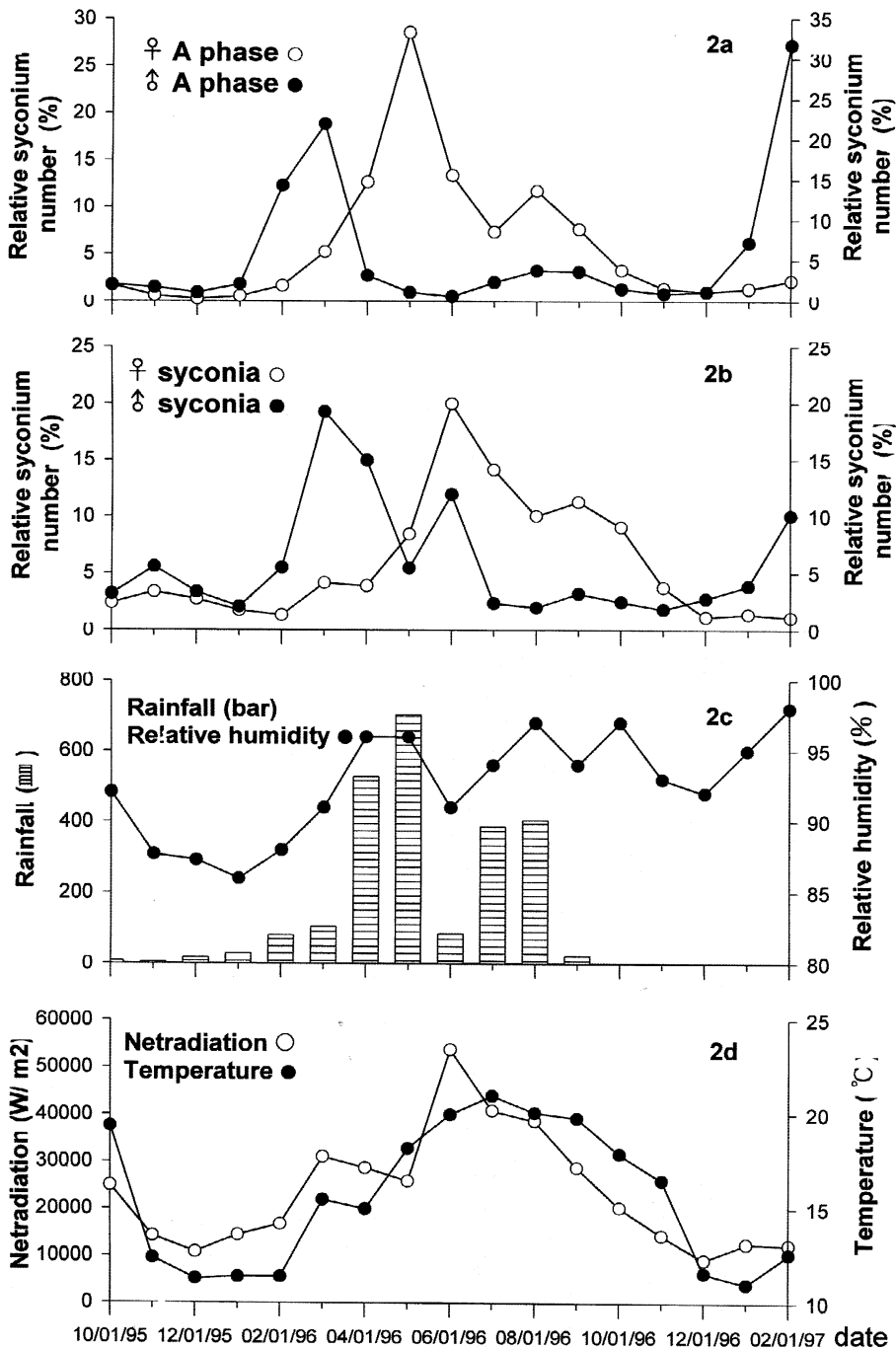


圖 2. 1995年 10 月至 1997 年 2 月關刀溪森林生態系牛奶榕雌、雄株榕果生產與氣候關係
圖 2a 為牛奶榕 A 期雌、雄榕果；2b 為牛奶榕雌、雄榕果總量；2c 為降水與相對濕度；2d 為淨輻射與溫度

Fig. 2. The relationship between monthly rainfall, relative humidity, net radiation and temperature and syconia production of both genders of *F. erecta* var. *beecheyana*.

表 1. 關刀溪森林生態系牛奶榕每月雌、雄榕果產量與每月降水、氣溫、淨輻射、相對濕度及蒸發量等氣候因子相關分析。

Table 1. Kendall rank correlations between climate and syconium productions for each observe date of *F. erecta* var. *beecheana* (males/females =17/13, n=17) at Guandaushi Forest Station from October 1995 to February 1997. Each significance test involves a separate risk of type I error. NS = in a given column are not significantly different at the 5% level.

	Female trees				Male trees				Total(♀+♂) trees	
	A phase fig		Total fig		A phase fig		Total fig		τ	ρ
	τ	ρ	τ	ρ	τ	ρ	τ	ρ		
Rainfall	0.474	0.010	0.351	0.055	0.107	NS	0.168	NS	0.413	0.024
Temperature	0.554	0.002	0.613	0.001	-0.066	NS	-0.081	NS	0.494	0.006
Net radiation	0.603	0.001	0.676	0.000	0.074	NS	0.088	NS	0.603	0.001
Humidity	0.433	0.017	0.164	NS	0.224	NS	-0.015	NS	-0.332	NS
Transpiration	0.132	NS	-0.118	NS	0.074	NS	0.147	NS	0.044	NS

表 2. 關刀溪森林生態系牛奶榕雌、雄株株間花季集中度

Table 2. Crop of seasonal concentration (Ci) of *F. erecta* var. *beecheana* (males/females =17/13) between trees at Guandaushi Forest Station from December 1995 to February 1997.

Seasonal concentration (%)	Male trees				Female trees			
	Spring	Summer	Fall	Winter	Spring	Summer	Fall	Winter
	94.12	25.53	64.71	25.53	15.38	100.00	100.00	23.08

四、討論

(一) 牛奶榕展葉、落葉與榕果生產

植物的展葉、落葉，即葉候 (leaf phenology)，為葉子在時間及空間的分配狀態，是植物擷取光線的策略 (Kikuzawa, 1994)。經 1 年 4 個月的觀察發現，惠蓀林場的牛奶榕展、落葉特性呈現明顯的季節周期性，依 Kikuzawa (1994) 劃分方式為典型落葉樹種。牛奶榕落葉時期為本區域乾季，即發生

於 10 月至翌年 2、3 月，亦是本區域的低溫時期，芽體進入休眠的狀態。經由累積足夠的冷激需求量 (chilling requirement) 完成休眠，並隨著日漸溫暖的環境累積足夠的熱量和 (heat sum) 以及降水刺激，牛奶榕雌、雄株幾乎同時展葉，葉子成熟時期為本區的高溫雨季。牛奶榕的展葉、落葉型式與澀葉榕 (*F. irisana*) (陳燕玲, 1998)、雜色榕 (*F. variegata*) (Spencer *et al.*, 1996) 及金毛榕 (*F. fulva*)

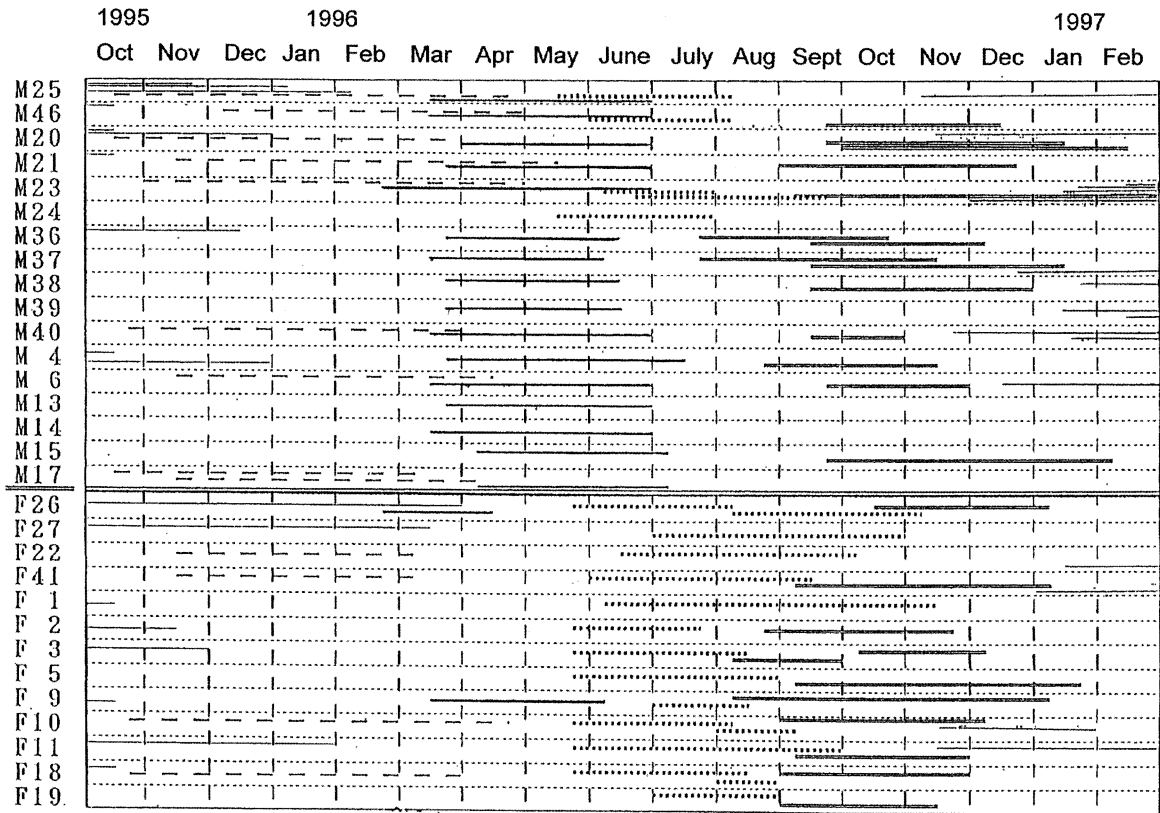


圖 3. 1995年10月至1997年2月關刀溪森林生態系牛奶榕雌、雄榕果物候圖。M代表雄株，F代表雌株，----- 表示為冬季花季；—— 表示春季花季；..... 表示夏季花季；==== 表示秋季花季；—— 表示觀察未完全的花季

Fig. 3. Crop productions of 17 male and 13 female trees of *Ficus erecta* var. *beecheyana* investigated at Guandaushi Forest Station from October 1995 to February 1997. M indicates male trees; F indicates female trees; ----- indicates winter crops; —— indicates spring crops; indicates summer crops; ==== indicates fall crops; and —— indicates unfinished crops.

(Harrison *et al.*, 2000) 的結果相近，呈現明顯的季節性。Reich (1994) 認為，在具有明顯乾季的熱帶森林中，植物對於環境的改變相較於熱帶雨林的種類來得敏感，展葉、落葉常呈現明顯的季節性。榕屬植物的葉候研究中，無論是雌雄同株 (Windsor *et al.*, 1989; Milton, 1991; Putz *et al.*, 1995; Damstra *et al.*,

1996)，或是異株 (Spencer *et al.*, 1996; Patel, 1997; Harrison *et al.*, 2000)，展葉、落葉大多與降水呈現明顯的正相關。然而，在靠近赤道的新加坡，*F. fistulosa* 的展葉、落葉與雨量沒有明顯相關 (Corlett, 1987)。

植物的展葉、落葉常與氣候的乾燥及高溫有關，且常相伴隨著開花物候的高峰時期

表 3. 關刀溪森林生態系牛奶榕雌、雄株株內花期不同步與降水、氣溫相關性分析

Table 3. Kendall rank correlations between asynchronous crops within tree and male and female phase syconia production of each genders for each observe date of *F. erecta* var. *beecheiana* (males/females=17/13, observed times=74) under the climate of Guandaushi Forest Station from October 1995 to February 1997. Each significance test involves a separate risk of type I error.

	Female trees asynchronous		Male trees asynchronous	
	crops within tree		crops within tree	
	τ	ρ	τ	ρ
Rainfall	0.144	0.081	-0.159	0.054
Temperature	0.450	0.000	0.003	NS
Female fig production	0.345	0.000		
Male fig production			-0.068	NS

(van Schaik, 1986; Patel, 1997)。雌雄異株的榕屬植物，其葉候與降水有關，且常伴隨著榕果生產 (Spencer *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2000)；但雌雄同株尾柱榕亞屬 (*Urostigma*) 的種類，其展葉、落葉常與降水有關，而與榕果物候無關 (Windsor *et al.*, 1989; Putz *et al.*, 1995)。本研究觀察發現，牛奶榕雄株尚未展葉而雄榕果主要花季的榕果就已開始發育；此時提供養分的來源是枝條貯存的養分。牛奶榕雄株展葉完全時，正值榕果產量的高峰期，此時的榕果發育至雌花期與花間期之間，葉子光合作用的產物轉移至榕果積儲 (sink)，以供雄花發育及培育蟲癭子房內的榕果小蜂。待雄榕果主要花季結束後，雄株接下來生產的雄榕果數量較主要花季少的許多，且多生長在較老的枝條上，此現象與無花果、(*F. carica*, Valdeyron and Lloyd, 1979) 及金毛榕 (Harrison, 2000) 相似。牛奶榕雄榕果主要花季結束後至落葉前，雄株葉片光合作用產物轉移到枝條的薄壁組織累積，其養分一部份供養越冬雄榕果，一部份為翌年的雄榕果主要花季

利用及展葉所需。

牛奶榕雌株展葉完成後歷經約 1 個月，雌榕果主要花季在展葉伸長的新枝上陸續開始發育；在此期間，其光合作用產物一部份累積至枝條的薄壁細胞，另一部份快速地轉移至榕果，供雌榕果培育種子之用。直至 10 月底以後，牛奶榕雌株開始落葉，而雌榕果次要花季亦逐漸結束。Harrison 等人 (2000) 發現金毛榕雌、雄株的葉候對榕果發育過程有不同的程度的相關，雌、雄榕果的乾物質累積方式不同，顯示雌、雄榕果對於養分的需求方式不同。牛奶榕雌、雄株的展葉、落葉分別配合著雌、雄榕果的生產，這現象與無花果 (Valdeyron and Lloyd, 1979) 的觀察結果相同；顯示著牛奶榕雌、雄株的展葉、落葉模式對於碳原子的擷取與分配依性別而異，致使雌、雄榕果的生產呈現性別分化的現象。

葉子為植物進行光合作用，合成有機質的器官；植物的展葉、落葉的型式反應出植物對於氣候的適應。然而，葉候的表現受到遺傳、環境及兩者之間的交互作用下的反應。在不同

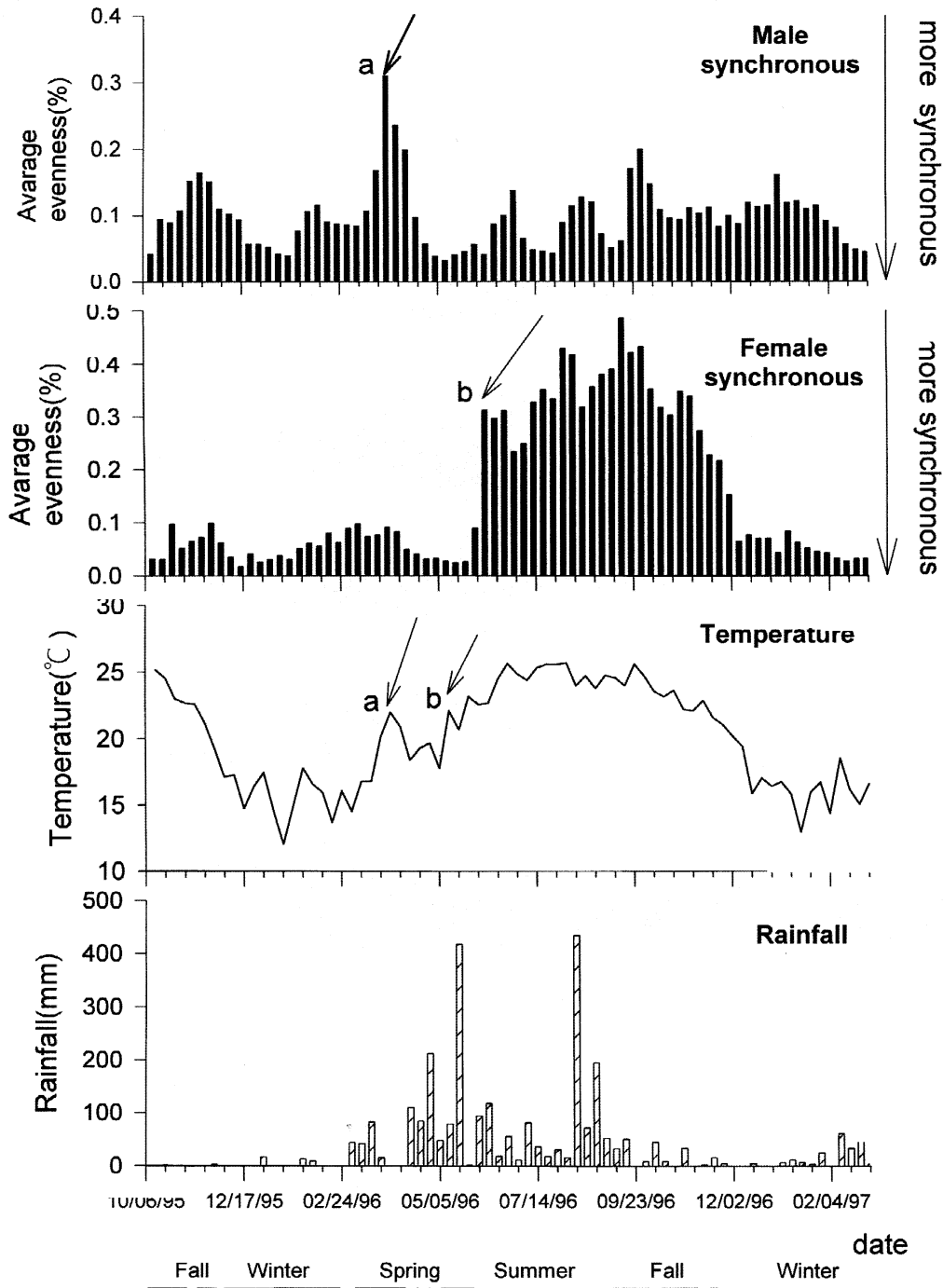


圖 4. 牛奶榕雌、雄株株內花期同步性與氣溫、降雨關係圖

a、b 箭頭所指為波動開始時間

Fig. 4. The relationship between syncnoia production synchrony within tree of *F. erecta* var. *beeheyana* of both genders and temperature and rainfall.

種的植物、不同的生態品系、或同種植物在不同的地區，乃至於同種植物在不同年齡、性別等皆有其對環境特殊適應的表現 (Valdeyron and Lloyd, 1979; Windsor *et al.*, 1989; Putz *et al.*, 1995; Damstra *et al.*, 1996)。就誠如 Kikuzawa (1994) 所言，葉候表現就是植物對碳原子獲取 (carbon gain) 的最適策略；而牛奶榕在關刀溪森林生態系的葉候表現亦是其對環境的適應呈現。

(二) 榕果生產特性

1. 榕果生產與環境關係

對於熱帶地區的樹種，外在環境如水分相關因子 (water-related factor)、光合作用時期 (photoperiod) 及溫度是影響物候的因子 (Milton, 1991)。在季節性變化明顯的關刀溪森林生態系，牛奶榕的榕果生產主要集中於春季至秋季；此時期為溫暖、雨量充足的時期 (游繁結, 2001)，亦是關刀溪森林之植物種類主要開花結果的季節 (呂福原, 1997)。牛奶榕榕果產量與淨輻射、溫度及降雨等氣候因子呈顯著相關，反應出氣候為榕果生產的影響因子之一。

就性別族群而言，牛奶榕雌、雄株皆有其特化的榕果生產高峰期，對於本研究區的氣候環境反應不一。雌榕果生產傾向於溫暖而雨量豐沛的夏季，與淨輻射、氣溫及降水呈顯著的正相關；而雄榕果產量與本試驗區的氣候因子皆無明顯相關。這結果可能顯示著榕果生產與氣候因子呈現不同的性別分化，顯示出牛奶榕雌、雄株的榕果生產策略不同。雌株在其最適的環境下獲取較佳的種子生產，而雄株在榕果小蜂不適生存的低溫及降水的環境下，以花間期榕果的方式確保榕果小蜂的存活 (Patel, 1996; Patel and McKey, 1998; 曾喜育等, 2003)。

2. 雌、雄性別族群榕果生產

在熱帶地區，植物族群內個體間的開花常呈現同步性，以增加吸引授粉媒介，或是增加

混交 (outcross) 的機率 (Bawa, 1983)。然而，對於榕屬植物—榕果小蜂的種專一性授粉共生系統而言，榕果內的小花全為單性花，不論是雌雄同株或異株的種類，榕果內雌花與雄花的異時成熟 (即同一榕果內，雌、雄花成熟時期不同步)，雌花沒有機會接受同一榕果內的雄花花粉的授粉 (Janzen, 1979; Bronstein and Patel, 1992; 曾喜育等, 2001)；因此，不論是同株或異株的榕屬植物，皆為異花授粉的植物。

多數雌雄同株的榕屬植物，其榕果花季通常於株內顯示出間歇性的同步性，族群內顯示出株間連續性，但不同步性的榕果物候 (Janzen, 1979; Windsor *et al.*, 1989; Baijnath and Ramcharun, 1983; Bronstein *et al.*, 1990; Berg and Wiebes, 1992; 謝玫真, 1992; 陳穎儒, 1994)，且全年都有開花的個體存在 (Janzen, 1979; Newton and Lomo, 1979; Windsor *et al.*, 1989; Damstra *et al.*, 1996)。這種株內花期同步性迫使其種專一性、授粉—共生的榕果小蜂飛離其宿主去尋找另一株寄主，此有助於雌雄同株榕屬植物達到高度的異株混交 (Janzen, 1979; Bronstein, 1989; Bronstein and Patel, 1992; Smith and Bronstein, 1996)。以動物為授粉者的植物，其個體間的開花常呈現某種程度的同步性，此種以族群為單位的花季同步性可增加對授粉者的吸引及混交頻率 (Bronstein *et al.*, 1990)；然而，雌雄同株的強制性混交優勢，則有賴於小蜂授粉的行為和花季間的同步來維持 (Janzen, 1979)；其株內的花期不同步是適應季節環境的結果，有助於減少小蜂的死亡率及增加授粉蜂飛離該植株的可能 (Bronstein and Patel, 1992; Cook and Power, 1996)。但是 Bronstein 等人 (1990) 亦提到，這種植物族群為單位的花季同步性為依賴的生產系統，其相對的損失和利益 (cost-benefit) 仍是一個問題。

目前的研究發現，雌雄異株的雌、雄榕果

主要生產高峰通常呈現性別分化 (Kjellberg *et al.*, 1987; Kjellberg and Maurice, 1989; Patel, 1996; Patel and McKey, 1998; Spencer *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2000; 巫紅霏, 1996; 張雯淳, 2003)。此現象與關刀溪森林生態系的牛奶榕雌、雄榕果生產方式相似, 反應出牛奶榕雌、雄株族群的主要花季榕果生產不同步性。然而, 在部份雌雄異株的種類觀察發現, 雌、雄族群的榕果主要花季幾近同步產生, 例如臺灣榕 (無花果榕亞屬無花果節) (曾麗蓉, 1999)、薜荔 (*F. pumila* var. *pumila*) 及愛玉 [*F. pumila* var. *awkeotsang*, 薜荔榕亞屬 (*Synoecia*) 根莖榕節 (*Rhizocladus*)] (何坤益, 1991)、稜果榕 [*F. septica*, 埃及無花果亞屬 (*Sycomorus*) 囊果榕節 (*Sycocarpus*)] (胡樹萱, 1998)、澀葉榕 [澀葉榕亞屬 (*Sycidium*) 澀葉榕節] (陳燕玲, 1998)。此結果亦與作者在福山植物園觀察日本珍珠蓮 (*F. sarmentosa* var. *nipponica*, 薜荔榕亞屬根莖榕節) 的榕果物候相同 (未發表)。有些種類則全年皆有榕果的生產, 如 *F. fistulosa* (埃及無花果亞屬囊果榕節, Corlett, 1987)。Kjellberg and Maurice (1989) 指出, 由於雌雄異株的榕屬植物分化成產生種子及培育小蜂的雌、雄株, 因此在季節性的環境比雌雄同株的種類更能反應季節的變化。這可能反應出雌雄異株榕屬植物雌、雄族群榕果生產的多樣性, 亦或是反應出雌雄異株榕屬植物的榕果物候與其親緣關係無明顯相關。或許誠如 Berg (1984) 所言, 雌雄異株的榕屬植物可能藉由物候差異演化而來。

3. 株間、株內榕果生產特性

本研究觀察發現, 在性別族群的個體間, 有 93% 的雄株集中在春季主要花季生產榕果, 在非主要花季時期約 3/4 的個體未生產榕果; 觀察期間, 株內花期不同步波動不明顯。在雌株族群內, 絕大多數植株在夏、秋兩季集中產生了雌榕果主要及次要花季, 同

時期展現出株內花期不同步; 在非主要花季時期, 約 4/5 的個體未生產榕果, 此時期株內花期呈現較同步。此結果與大多雌雄異株的種類相似, 雌、雄族群於株間呈現花季同步, 且常呈現季節性 (Hill, 1967; Patel, 1996; Spncer *et al.*, 1996; 巫紅霏, 1996; 曾麗蓉, 1999; 陳燕玲, 1998; 張雯淳, 2003)。部份種類顯示雌、雄株間同步性不一致 (Corlett, 1993); 有些研究顯示, 有些種類會因環境、氣候的不同而有差異 (Hill, 1967; Corlett, 1987)。Janzen (1979) 認為榕屬植物的榕果物候的表現是族群選擇 (population selection) 的結果; 但 Milton (1991)、Kjellberg and Mauria (1989) 認為榕屬植物於種內花季的不同步的演進 (或維持), 對於個體存在著某些利益, 而不以族群選擇為目的, 反而是以個體選擇為利。

牛奶榕雄株於主要花季期間, 大多數植株新生大量榕果; 株內榕果由花芽發育至雌花期的速率相近, 而在同一時期, 由1996年越冬的花間期雄榕果逐漸發育至雄花期。在此時期, 單一植株內出現較多不同發育階段的榕果, 呈現出較大的榕果生產不同步。Ramirez (1970) 提出, 榕屬植物開花物候的不同步, 其最主要的目的在於維持其授粉者 (榕果小蜂) 的延續。待牛奶榕主要花季榕果發育至花間期, 株內榕果花期趨近於同步性, 並幾近同步的發育至雄花期, 大量羽化的授粉蜂飛離 (曾喜育, 1997)。雌雄異株榕屬植物通常在特定時期於株內同時具有多種發育階段的榕果, 但因產生花粉及生產種子的榕果著生於不同的植株上, 其株內榕果花期的同步性與否, 對於是否達到混交並非必需的條件 (Corlett, 1987); 相對的, 雌、雄株榕果的雌、雄花期配合度顯得更為重要 (曾喜育, 1997; 曾麗蓉, 1999)。Kjellberg and Maurice (1989) 認為雌雄個體內的榕果生產大多為同步且具長時間的間隔, 壽命極

短的榕果小蜂必需儘快的飛離其發育的榕果，去尋找其他雌花期榕果進入產卵或授粉。在其他非主要花季時期，株間的榕果生產呈現較不同步，僅少數較大或在陽光下的植株產生榕果；單株內通常僅剩下花間期的榕果（曾喜育等，2003）。這些於非主要花季生產的雄株，其所產生的榕果肩負著承續授粉蜂族群的使命。Kijellberg and Maurice（1989）雌雄異株的榕屬植物較雌雄同株對於強烈的季節性具有更大彈性，因為雄株可能以個體的階級被選擇，使之在惡劣的環境下可供養、維持小蜂族群。

對於熱帶及亞熱帶地區而言，氣候的變化常是不確定性的，低溫與降水是榕果小蜂嚴重的致死因子（Hill, 1967）；而株內榕果生產的不同步在這種不確定的環境下，可以維持並俟機擴展授粉蜂的族群（Ram'irez, 1970; Bronstein and Patel, 1992; Cook and Power, 1996）。雖然，雄株株內榕果發育不同步與氣溫、降水的關係不顯著，但由雄株株內榕果花期同步性與氣候關係圖來看，雄榕果發育的不同步性似乎隨著研究區域氣溫變化而變動，且與降水的關係呈幾近顯著的負相關；這種現象反應出牛奶榕雄株株內榕果生產發育的不同步特性適應於本試驗區的環境，並有助於維持牛奶榕小蜂的族群。

關刀溪森林生態系的牛奶榕雌株於溫暖、潮濕的氣候生產大量的榕果；此榕果物候利於種子發育及發芽（曾喜育等，2003）。在此時期，雌株株間的花季產生具較高的同步性，而個體內榕果生產發育呈現較高度的不同步性。Corlett（1987）雌株株間花季的同步性有利於吸引散播的小蜂。此外，雌株株間的高同步性，有助於成熟的雌榕果吸引大量的傳播者（Kijellberg and Maurice, 1989）。由雄株主要花季雄榕果大量羽化的牛奶榕小蜂正好與雌株雌榕果出現高峰配合（曾喜育，1997），所有植株皆有雌花期榕果的生產，分散牛奶榕小蜂進

入同一株的雌花期榕果，降低授粉後雌榕果被其他昆蟲取食的危機。另外一方面，株間花季同步性可吸引更多食果動物的取食，株內榕果成熟的不同步，將迫使這些食動物取食完一株時必需遷移至另一植株上；而在遷徙的過程中，牛奶榕的種子得以四處散佈，以增加較佳發芽環境的機會。這種雌株株間花季同步而株內花期發育不同的現象，可能有助於牛奶榕提高種子花的授粉機率及種子傳播。Corlett（1987）認為雌雄異株的榕屬植物為了榕果的散布者，有一正面的選擇壓力，使之容許開花物候的調整，而雌株的株間同步有利於散播。

在短時間內，榕果小蜂進入雌榕果內進行授粉的行為似乎對於榕果小蜂擴展其族群而言是不利的；而榕屬植物必需避免榕果小蜂演化出分別雌、雄榕果的能力，以維持雙方的共生關係。一方面，雌、雄榕果必需儘可能在彼此的特徵上，如氣味、顏色、形態等相互模仿，使榕果小蜂無法分辨（Grafen and Godfray, 1991）。目前研究結果已知，榕果小蜂無法藉由雌花期榕果散發的特殊氣味分辨雌、雄榕果（Ware *et al.*, 1993; Hossaert-McKey *et al.*, 1994; Ware and Compton, 1994）。另一方面，雌雄異株榕屬植物的雌、雄株具有特化的榕果生產時期（Kijellberg *et al.*, 1987; Patel, 1996; Spencer *et al.*, 1996；巫紅霏，1996；曾喜育等，2003），羽化的榕果小蜂因無從選擇，進而無法演化出分辨雌、雄榕果的能力。總而言之，榕屬植物可能結合著榕果物候的性別特化，以及雌、雄榕果間相互的模仿，達到避免榕果小蜂演化出分辨的能力。

關刀溪森林生態系的牛奶榕，其雌、雄族群在株間花季、株內花期的榕果生產特性，呈現出性別分化的現象；這種榕果物候特性有助於榕果與榕果小蜂之間授粉—共生關係的維持。Kijellberg and Maurice（1989）認為雌雄異株的榕屬植物較雌雄同株更能適應季節性變化

的環境，且雌株通常在潮濕的季節結果，有利於種子的生產、萌芽及建立，而雄株以榕果花間期的方式，在不適的環境下維持榕果小蜂的區域性族群。這一群榕果小蜂將會羽化，並進駐於雄株在適宜環境所生產的榕果內，進而擴增榕果小蜂的族群。這種物候模式有利於雄株個體增加花粉傳遞至雌株 (Spencer *et al.*, 1996; Patel and McKey, 1998; 曾喜育等, 2003)。

五、結論

總括來說，在本研究觀察期間，牛奶榕之物候表現適應著關刀溪森林生態系氣候的變化；雌、雄植株展葉、落葉與其榕果生產的關係，以及雌、雄榕果主要花季的生產與氣候的關係呈現明顯的季節性及性別分化。雌、雄榕果生產的性別特化，使牛奶榕種子在合適的環境下獲得較佳的生產與發育，牛奶榕小蜂的族群在惡劣的環境下得到雄榕果的庇護與維持。在這共生、授粉關係中，牛奶榕控制了雌、雄榕果生產的特性，一方面使其種專一性的牛奶榕小蜂無法演化分辨雌、雄榕果的能力，只進入雄榕果內產卵繁衍其後裔；另一方面，牛奶榕小蜂利用此榕果生產特性維持並擴展其族群，完成雌榕果的授粉工作，達到其間的互利關係。

六、致謝

本研究承行政院國科會「長期生態研究—關刀溪森林生態系之授粉生態子計畫」(NSC 85-2621-B-021-001 A07)經費補助，感謝惠蓀林場全體人員於車輛、物資的協助，以及兩位審查委員的寶貴意見，特此致謝。

七、引用文獻

何坤益 (1991) 愛玉與薜荔授粉生態之研究。國立中興大學森林學系碩士論文。64 頁。

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。

呂福原、陳燕玲、曾喜育 (1997) 長期生態研究：關刀溪森林生態研究—授粉生態學研究報告。35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。

胡樹萱 (1998) 墾丁高位珊瑚礁森林稜果榕開花週期與榕果小蜂交互關係之研究。私立東海大學生物學系碩士論文。93 頁。

張雯淳 (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。

陳穎儒 (1994) 榕果小蜂與正榕之物候週期及種間關係。國立臺灣大學植物病蟲害研究所碩士論文。86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 (1997) 惠蓀林場牛奶榕與牛奶榕小蜂之共生研究。國立中興大學森林學系碩士論文。104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。台灣林業科學 18(4): 273-282。

曾麗蓉 (1999) 惠蓀林場台灣榕開花物候與

- 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。
- 謝玫貞 (1992) 榕果小蜂與正榕之共生研究。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。54頁。
- Baijnath, H. and Ramcharun S. (1983) Reproductive biology and chalcid symbiosis in *Ficus burtt-davyi* (Moraceae). Monogr. Syst. Bot. Miss. Bot. Gard. 25: 227-235.
- Bawa, K. S. (1983) Patterns of flowering in tropical plants. In Handbook of Experimental Pollination Biology. Jones CE and Little RJ, editors. Published by Van Nostrand Reinhold Company Inc. p 394-410.
- 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.
- Berg, C. C. and J. T. Wiebes (1992) African fig trees and fig wasps. North-Holland. Amsterdam/ Oxford/ New York/ Tokyo. p.1-46.
- Bronstein, J. L. (1989) A mutualism at the edge of its range. Experientia 45: 622-636.
- 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.
- Bronstein, J. L., P. Gouyon, H. Gliddon, F. Kjellberg and F. Michaloud (1990) The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. Ecology 71(6): 2145-2156.
- Cook, J. M. and Power S. A. (1996) Effects of within-tree flowering asynchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australian fig species. J. Biogeography 23: 487-493.
- Corlett, R. T. (1987) The phenology of *Ficus fistulosa* in Singapore. Biotropica 19(2):122-124.
- 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. (1962) The classification of Moraceae. Gard. Bull. Sing. 16:187-252.
- Corner, E. J. H. (1965) Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. Gard. Bull. Sing. 21:1-186.
- Damstra, K. S., J. S. Richardson and B. Reeler (1996) Synchronized fruiting between trees of *Ficus thonningii* in seasonally dry habitats. J. Biogeography 23:495-500.
- Galil, J. (1977) Fig biology. Endeav. 1: 52-56.
- Galil, J. and D. Eisikowitch (1968) Flowering cycles and fruit types of *F. sycomorus* in Israel. New Phytol. 67:745-758.
- Grafen, A. and H. C. Godfray (1991) Vicarious

- selection explains some paradoxes in dioecious fig-pollinator systems. Proc. R. Soc. Lond. 245:73-76.
- Harrison, R. D. (2000) Repercussions of El Niño: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo. The Royal Soc. 267:911-915.
- Harrison, R. D., N. Yamamura and T. Inoue (2000) Phenology of a common roadside fig in Sarawak. Ecol. Res. 15:47-61.
- Hill, D. S. (1967) Figs (*Ficus* sp.) of Hong Kong. Hong Kong Univ. press. 130 p.
- Hossaert-McKey, M. M. Gibernau and J. E. Frey. (1994) Chemosensory attraction of fig wasps to substance produced by receptive figs. Entomol. Exp. Appl. 70:185-191.
- Janzen, D. H. (1979) How to be a fig. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10:13-51.
- Kikuzawa, K. (1995) Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. Can. J. Bot. 73: 158-163.
- Kjellberg, F. and S. Maurice (1989) Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: Its evolution and consequences. Experientia 45:653-660.
- Kjellberg, F., P. H. Gouyon, M. Ibrahim, M. Raymond and G. Valdeyron (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.
- Milton, K. (1991) Leaf change and fruit production in six Neotropical Moraceae species. J. Ecology 79: 1-26.
- Milton, K., D. M. Windsor, D. W. Morrison and M. A. Estribi (1982) Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. Ecology 63(3):752-762.
- Newton, L. E. and A. Lomo (1979) The pollination of *Ficus vogelii* in Ghana. Bot. J. Linn. Soc. 78: 21-30.
- Patel, A. (1996) Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. J. Ecology 84:667-680.
- Patel, A. (1997) Phenological patterns of *Ficus* in relation to other forest trees in southern India. J. Tropical Ecology 13:681-695.
- Patel, A. and D. McKey (1998) Sexual specialization in two tropical dioecious figs. Oecologia 115: 391-400.
- Ramírez, B. W. (1970) Host specificity of fig wasps (Agaonidae). Evolution 24: 680-91.
- Ramírez, B. W. (1974) Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. Annals of Missouri Botanical Garden 61:770-780.
- Smith, C. M. and J. L. Bronstein (1996) Site variation in reproductive synchrony in three neotropical figs. J. Biogeography 23: 477-486.
- Spencer, H., G. Weiblen and B. Flick (1996) Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. J. Biogeography 23:467-475.
- Valdeyron, G. and D. G. Lloyd (1979) Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. Evolution 55(2):673-685.
- van Noort, S. and S. G. Compton (1996) Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. J. Biogeography 32:415-424.
- van Schaik, C. P. (1986) Phenological changes in a Sumatran rain forest. J. Tropical Ecology

- 2: 327-347.
- van Schaik, C. P., J. W. Terborgh and S. J. Wright (1993) The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-377.
- Verkerke, W. (1989) Structure and function of the fig. *Experientia* 45:612-622.
- Ware, A. B. and S. G. Compton (1994) Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J. Chemical Ecology* 20(3):785-802.
- Ware, A. B., P. T. Kaye, S. G. Compton and S. van Noort (1993) Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Syst. Evol.* 186:147-158.
- Wiebes, J. T. (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 1-12.
- Windsor, D. M., D. W. Morrison, M. A. Estribi and B. de Leon (1989) Phenology of fruit and leaf production by 'strangler' figs on Barro Colorado Island, Panama. *Experientia* 45:647-653.

