

# 關刀溪森林生態系之臺灣榕物候

曾喜育<sup>1</sup> 曾麗蓉<sup>2</sup> 歐辰雄<sup>2</sup> 呂福原<sup>3</sup>

(收件日期：民國 94 年 5 月 26 日、接受日期：民國 94 年 9 月 28 日)

**【摘要】**本研究探討關刀溪森林生態系臺灣榕物候適應性的表現。臺灣榕之展、落葉呈明顯季節性，葉候模式配合榕果生產有關，展葉完全時期與榕果生產高峰期配合。雌、雄榕果的發育各呈現 2 種模式，大致與其發育的氣候環境有關：一為指數型，多發生在高溫多雨時期的第一花季；另一為 S 型，主要發生在低溫乾燥時期的第二花季。比較相同時段的榕果比較發現，雄榕果所需完成發育的時間較雌榕果長。臺灣榕雌、雄榕果之生產模式相似，皆呈現連續性的雙峰分布，但兩者在時序上呈現性別分化。雌榕果量僅與氣溫呈正相關，雄榕果生產則對氣溫、降水呈正相關。雖然 C 期及 E 期的雌榕果量與降水呈負相關，但由實驗室中臺灣榕種子高發芽率，以及野外觀察種子發芽情形得知，關刀溪森林生態系之臺灣榕種子實生苗更新及建立應可持續。本研究並呼籲臺灣榕的藥用採集應以扦插苗之繁殖材料為主，避免野外族群採集，以維持臺灣榕族群，確保臺灣榕與臺灣榕小蜂之授粉共生關係。

**【關鍵詞】**臺灣榕小蜂、臺灣榕、關刀溪森林生態系、物候、授粉共生生態、性別分化、榕果發育

## PHENOLOGY OF *FICUS FORMSANA* MAXIM. AT GUANDAUSHI FOREST ECOSYSTEM

Hsy-Yu Tzeng<sup>1</sup> Li-Jung Tseng<sup>2</sup> Chern-Hsiung Ou<sup>2</sup> Fu-Yuan Lu<sup>3</sup>

(Received: May 26, 2005; Accepted: September 28, 2005)

**【Abstract】** The present study investigated the phenology of *Ficus formosana* Maxim. at Guandaushi Forest Ecosystem. The leaf phenology showed seasonal changes and correlated with syconium production. Two syconium development models of both genders, exponential model and S growth model, were correlated with the climate. The former developed during the high temperature and raining seasons, while, the latter developed during low temperature and dry seasons. In addition, developmental period of male syconia were longer than those of

<sup>1</sup> 行政院農業委員會林業試驗所恆春研究中心助理研究員，946屏東縣恆春鎮墾丁里公園路203號，通訊作者。  
Assistant Research, Hengchun Station, Taiwan Forestry Research Institute 203 Kungyuan Rd., Hengchun 946, Pingtung, Taiwan. Corresponding author.

<sup>2</sup> 國立中興大學森林學系技士、教授，402台中市國光路250號。  
Technician, Professor, Department of Forestry, National Chung-Hsing University 250 Kuokwang Rd., Taichung 402, Taiwan.

<sup>3</sup> 國立嘉義大學森林系教授，600嘉義市學府路300號。  
Professor, Department of Forestry, National Chiayi University. 300 University Rd., Chiayi 600, Taiwan.



female. Male and female syconium production models both have two-peak distribution but differentiate chronologically. Male syconium production was positively correlated with the amount of rainfall and temperature, while female syconium production was positively related to temperature only. Based on the high seed germination rate and the field germination situation, the regeneration and establishment of *F. formosana* at Guandaushi forest should be able to maintain, although the production of C phase and mature phase in female syconia were negatively related to rainfall. In this study, we suggest that the collection of *F. Formosan* for medicinal using should be directed to stem cuttage in the nursery instead of natural collecting, in order to maintain the fig tree population. This will further ensure the pollination-symbiosis ecology between *F. formosana* and its species-specific pollinator, *Blastophaga taiwanensis*.

**【Key words】** *Blastophaga taiwanensis*, *Ficus formosana*, Guandaushi forest ecosystem, Phenology, Pollination-symbiosis ecology, Sexual differentiation, Syconia development

## I、前言

物候學 (phenology) 為探討氣候因子之季節性變化程序與植物活動之週期性關係 (劉棠瑞、蘇鴻傑, 1983), 其表現較明顯的現象是葉候 (leaf phenology) 及開花物候 (flower phenology)。葉候即植物的展葉、落葉, 是葉子在時間及空間的分配狀態及植物獲取光線的策略 (Kikuzawa, 1995), 亦即植物累積光合作用產物的模式 (曾喜育等, 2004)。葉候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 (van Schaik, 1986; Patel, 1997)。然而, 植物的開花呈現多樣的型式, 其模式取決於開花時間 (time)、歷時 (duration) 及頻率 (frequency), 這現象亦反應在種內及種間、同株及異株、雄株及雌株等特性 (Bawa, 1983)。植物的開花除了受植物本身內在的遺傳特性作用外, 外界環境的刺激亦是重要的影響因子, 如低溫刺激 (chilling)、異常乾燥、光週期、日夜溫差及降水等因子亦會引發植物的開花 (Taiz and Zeiger, 1991)。

在季節明顯的地區, 榕屬植物 (*Ficus*)

的展、落葉多在季節轉換時期, 且常伴隨著榕果 (fig, syconium) 的生產 (曾喜育等, 2004; Spencer *et al.*, 1996)。榕果的生產通常在溫暖而水分充足的季節, 很少在低溫或水分不足的季節產生 (巫紅霏, 1996; 曾喜育等, 2003; Hill, 1967; Milton *et al.*, 1982; Windsor *et al.*, 1989; Bronstein and Patel, 1992; Damstra *et al.*, 1996)。然而, 過多的雨水可能會導致榕果小蜂 (fig wasp) 的傷亡及榕果的早落 (Patel, 1997)。在季節性變化的環境中, 適宜種子散布更新與榕果小蜂授粉的條件不同, 由於這種選擇壓力演化出雌雄異株榕屬植物 (Kjellberg and Maurice, 1989); 即雌、雄榕果的性別分化在最適小蜂存活, 以及最適種子更新的季節發生 (曾喜育等, 2004; Kjellberg *et al.*, 1987; Patel *et al.*, 1993; Patel, 1996)。

榕果是一個凹陷、壺形, 內部著生有數十至萬餘朵單性花的隱頭花序, 具有亦花亦果的特性, 為榕屬植物特有的繁殖器官 (曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001; Corner, 1965; Verkerke, 1989)。其構造特



殊，僅能依靠榕果小蜂鑽進由小孔苞片交錯形成的榕果小孔來授粉，榕果亦提供其子房作榕屬小蜂培育後裔的場所；兩者不僅在形態、構造相互適應，更在榕果發育時期及榕果小蜂生活史上相互契合，彼此經長時間的共同演化 (co-evolution)，達到種專一性的授粉共生系統 (Galil, 1973; Ramírez, 1970)。榕屬植物種類繁多，廣泛分佈熱帶及熱亞帶地區 (Corner, 1965; Ramírez, 1974; Berg, 1989)，其大量、豐富的結果特性，為食果動物提供重要的食物來源；尤其在食物缺乏的季節，其終年結果的特性，更成為該地區的關鍵種 (keystone species) 之一 (Lambert and Marshall, 1991)。

本研究以臺灣低海拔常見的雌雄異株榕屬植物臺灣榕 (*Ficus formosana* Maxim.) 為材料，於關刀溪森林生態系觀察臺灣榕之物候，探討(1)臺灣榕展葉、落葉與榕果生產的關係，(2)榕果產量與氣候因子的關係，(3)雌、雄榕果生長發育，以及(4)探討臺灣榕之性別分化。

## II、材料及方法

### (I) 研究材料

臺灣榕隸屬榕屬無花果榕亞屬 (subg. *Ficus*) 無花果節 (sect. *Ficus*)，為雌雄異株榕屬植物 (曾喜育, 2004)，小灌木，高約 30 cm~2 m；葉互生，形態多變，倒卵形或長菱形，長 6~12 cm，寬 2.5~4 cm，紙質到膜質光滑，全緣或疏鋸齒緣，表面蒼綠，下表粉綠；托葉膜質，光滑，長披針狀 0.5 cm，早落。雌雄榕果分別著

生在不同植株上，單一或 2 個腋生，卵形、倒卵形、橢圓形或梨形，頂端銳凸，未熟綠色，密披白斑，成熟紫色至紫黑色，長約 1~2 cm，直徑約 1 cm (曾麗蓉等, 2000)。雄株產雄榕果，榕果內著生雄花與短花柱雌花，功能為產生花粉及短花柱雌花子房為其專一性的臺灣榕小蜂 (*Blastophaga taiwanensis* Chen et Chou) 產卵培育後裔 (陳朝興、周樑鎰, 1997; 曾麗蓉, 1999)；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 (曾麗蓉等, 2000)。分布在華中、華南、香港、海南及臺灣全島低海拔闊葉林中 (劉業經等, 1994; 廖日京, 1995; 曾喜育, 2004)。

### (II) 研究區概況

本研究樣區位置在南投縣仁愛鄉國立中興大學實驗林管處惠蓀林場第三林班 202 號造林地，海拔高度約 500~800 m，北緯 24°2'~24°6'，東經 120°59'~121°59' 之間。1989~1998 年之年均溫為 21°C，平均年降雨量為 2,781 mm (資料來源：惠蓀林場第三林班測候站，海拔約 550 公尺)；本區降水分配不均，降水主要集中在 4~9 月，約佔全年雨量 90%，平均氣溫為 23.4°C，相對濕度為 83.6%；10 月到隔年 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）及榕櫛林帶（*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）。樣區上層優勢樹種為 36 年生杉木（*Cunninghamia lanceolata*），主要組成樹種有南投黃肉楠（*Litsea acuminata*）、山红柿（*Diospyros morrisiana*）、牛奶榕（*Ficus erecta* var. *beeheyana*）等，下層優勢地被為廣葉鋸齒雙蓋蕨（*Diplazium dilatatum*）、冷清草（*Elatostema lineolatum* var. *major*）、雨傘仔（*Ardisia cornudentata*）等（曾麗蓉，1999）。

### (III) 取樣

於 1996 年 9 月選定觀察雄樣株 57 株，雌樣株 52 株，植株高度約 0.5~2.5 m，地徑約 0.6~3.0 cm。由觀察樣株再選定其中

植株較健康者為永久樣株，在永久樣株上標定樣枝，作為開花物候之調查；樣枝標定方法：在較大植株選擇適當大小標定，較小植株則整棵標定；永久樣株共 53 株，包括雄樣株 33 株，雌樣株 20 株。由於樣株數不足且部份植株因林道清理遭覆蓋，故於 1997 年 1 月增加新樣株共 75 株，其中雄樣株 38 雌樣株 37 株；1997 年 7 月新增樣株至 80 株，其中雄樣株 42 株，雌樣株 38 株。樣株分佈略呈群狀分佈，所有樣株分布在約 5 ha 樣區內。

### (IV) 方法

#### 1. 開花物候及展葉、落葉調查

在所選取樣株上標定枝條進行開花物後之調查。由 1996 年 9 月始至 1998 年 12 月止，每隔 5~10 天調查一次，但在榕果量少的季節每隔 14~18 天調查一次，總共進行 28 個月共 100 次的調查，記錄各樣株各發育期榕果數量，同時記錄各植株展、落葉情形。雌、雄榕果各發育期參照曾麗蓉等（2000）之定義，並簡述於表 1。

表 1 關刀溪森林生態系之臺灣榕雌、雄榕果發育各階段之榕果特徵

Table 1 The character of female and male syconia of *Ficus formsana* in each developmental phase at Guandaoshi Forest Ecosystem

發育時期	榕果特徵
前雌花期(prefemale phase)或 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。
雌花期(female phase)或 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。
花間期(interfloral phase)或 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。
雄花期(male phase)或 D 期	雄榕果呈淡紫至紫色，榕果軟熟，雄花成熟，榕果小孔鬆開，榕果小蜂羽化並爬出榕果。
成熟期(ripe phase)或 E 期	雌榕果成熟，果壁軟化呈紫色至黑紫色。



## 2. 榕果發育曲線

於每次進行物候調查時，選取 A 期之雌、雄榕果，以測微尺量測果高及果徑並判定其發育期後，將資料記錄於蘭花牌；蘭花牌以魔帶固定於枝條上，直到榕果成熟。果高由榕果基部與果托梗相接處，量測至榕果頂端之直線距離；果徑量測，取榕果水平距離最寬部位測量。紀錄雌、雄榕果自 A 期發育至 E 期或 D 期所需時間，並繪製成榕果發育曲線圖及發育時間表。

## 3. 榕果物候與環境因子關係

雌、雄榕果數與氣象因子（氣溫及降水）的相關性分析。將每月所有調查次數的榕果數相加後求平均，得到每月的平均榕果數，每月平均榕果數分別與月均溫及月降雨量作相關分析。相關分析採用 Kendall rank correlations 統計方法，以 SPSS 10.0 統計軟體進行分析。

## III、結果

### (I) 雌、雄株的展、落葉變化

臺灣榕雌、雄株展、落葉形式相似（圖 1），植株在每年 10~11 月間開始落葉。較小植株的葉片幾乎落光，或殘存部份老熟葉片；較大植株僅呈現零星落葉現象，隨後由枝條末端長出少數新葉，或是到隔年 2~3 月才開始展新葉。在每年 12 月至隔年 2 月間，為本試驗地臺灣榕植株葉片量最少的時期；至 2~3 月時，幾乎所有的植株開始展新葉。新葉約發育到 3~4 月成熟；在此時期，植株上的葉片數量最多，成熟的葉片約維持至第 2 花季將近結束時開始轉黃掉落。觀察期間發現，在雌、雄

榕果主要的生產季節裡，只有在葉片著生的植株上，才能孕育榕果，而無葉的植株上幾乎無榕果產生；相對於其他未產生越冬榕果的植株而言，具有越冬雄榕果的植株，其枝條維持較多的葉片量。

配合展、落葉時期，以及氣象資料與榕果生產的變化曲線來看（圖 4），在 2 月研究地區開始降水以及氣溫上升後，臺灣榕大多數植株開始展葉；於 3 月時，新葉發育近成熟，臺灣榕之榕果生產開始大量產生。至 10 月後，葉片陸續轉黃、枯落，榕果生產季節亦漸漸接近尾聲。其順序為降水與氣溫上升、展葉、葉近成熟、榕果開始大量生產、開始落葉與榕果產量銳減。

### (II) 榕果發育曲線

雌榕果在 A~B 期發育快速，不論榕果高或榕果徑，皆略呈指數方式增大；榕果發育至 C 期後，開始呈現緩慢生長的現

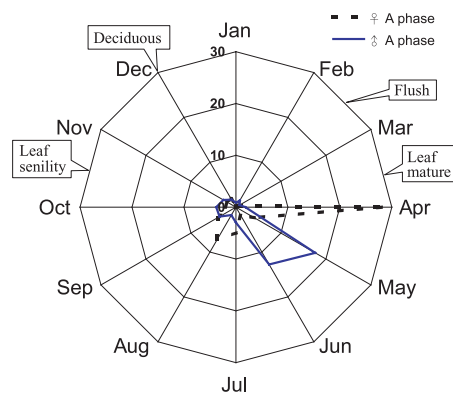


圖 1 關刀溪森林生態系之臺灣榕雌、雄植株的葉候與 A 期榕果生產關係圖

Fig. 1 The relationship of *Ficus formsana* between leaf phenology and A phase syconium production at Guandaoshi Forest Ecosystem

象；直到 C 末期到 E 期時，又出現果高及果徑快速增加的現象（表 2、圖 2）。不同月份生產的榕果，其 A、B、E 期所需發育的時間相似，但榕果 C 期的發育時間呈現差異（表 3）。雌榕果 A 期發育時間約 3~4 週，榕果發育快速，果徑及果高變化大，無明顯的休眠現象。榕果 B 期的發育時間短，榕果果高及果徑變化小。在授粉蜂未進駐的 B 期榕果，最長可維持 4 週而不落果；多數 B 期榕果在 1~2 週內已有授粉蜂進駐。雌榕果 C 期的發育時間具明顯差異，約可區分為兩群：第 1 群在 3~9 月出現的 C 期榕果，其 C 期發育所需時間約為 5~7 週；此時期發育之雌榕果，由 A 期到 E 期成熟的總時間長約 10~15 週，即 2.5 到 3.75 個月。第 2 群 C 期榕果在 10~12 月出現，其 C 期發育所需時間約為 13~17 週；此時期雌榕果總發育時間約 18~25 週，即 4.5~6.25 個月（表 3）。

雄榕果的發育曲線與雌榕果相似。雄榕果在 A~B 期發育快速，略呈指數成長；發育至 C 期時呈現緩慢生長的現象，C 末期到 D 期的果高及果徑快速增加（表 2、圖 3）。部份在較低溫季節產生的 A 期榕果，在初期有 1~2 個月的短暫休眠現象；此時期的榕果包覆在基苞內，果高及果徑約 1 mm。待榕果發育突出基苞露出小孔苞片，榕果即不斷生長直到 D 期。A 期發育時間約 3~4 週，榕果發育快速，果徑在單位時間內變化大。雄榕果 B 期的時間較短，榕果果高、果徑變化小（表 3）；若無授粉進駐，榕果可維持 4 週而不落果；大部份榕果在第 1~2 週內已有授粉小蜂進駐。

不同季節生產的雄榕果，其 A、B、D 期發育時間相近，但榕果於 C 期發育時間呈明顯差異（表 3）。雄榕果發育時期大至可區分成兩群。第 1 群雄榕果於 5~7 月，C 期榕果發育時間 9~12 週；雄榕果由 A 期發育至 D 期之總發育時間需 14~20 週。第 2 群為 9~10 月所生產的榕果，此時期多為越冬榕果；C 期榕果所需發育時間 18~26 週。雄榕果由 A 期發育至 D 期之總發育時間需 23~34 週。越冬榕果與第 1 群（雄榕果第一花季）的榕果所需發

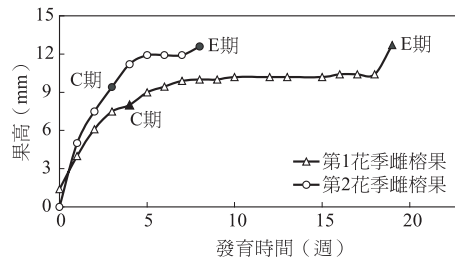


圖 2 關刀溪森林生態系之臺灣榕雌榕果之果高生長發育曲線

Fig. 2 The female syconium growth curve of *Ficus formsana* at Guandaushi Forest Ecosystem

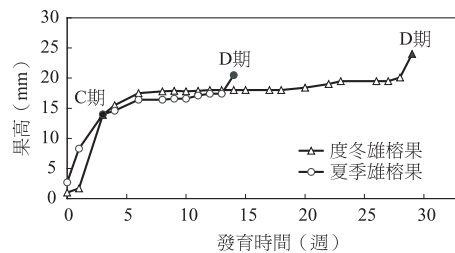


圖 3 關刀溪森林生態系之臺灣榕雄榕果之果高生長發育曲線

Fig. 3 The male syconium growth curve of *Ficus formsana* at Guandaushi Forest Ecosystem



表 2 關刀溪森林生態系臺灣榕雌、雄榕果各期果高及果徑

Table 2 The size of female and male syconia of *Ficus formsana* in each developmental phase at Guandaushi Forest Ecosystem

	雌榕果 (果高×果徑) <sup>1</sup>	雄榕果 (果高×果徑)
A 末期 <sup>2</sup>	(4.5 ± 1.4) × (3.8 ± 0.9) n = 33	(6.1 ± 2.5) × (4.1 ± 1.1) n = 33
B 期	(7.0 ± 1.2) × (4.9 ± 0.8) n = 29	(10.3 ± 2.2) × (5.4 ± 1.1) n = 44
C 初期 <sup>3</sup>	(8.2 ± 1.7) × (5.4 ± 1.1) n = 41	(12.4 ± 2.6) × (6.2 ± 1.1) n = 50
C 末期 <sup>4</sup>	(11.3 ± 1.5) × (8.4 ± 1.2) n = 20	(17.9 ± 2.7) × (9.4 ± 2.1) n = 20
D 期	—	(21.9 ± 3.7) × (10.4 ± 2.2) n = 71
E 期	(12.5 ± 2.0) × (9.3 ± 1.2) n = 77	—

<sup>1</sup> (果高×果徑) : (平均值 ± 標準差) × (平均值 ± 標準差), 單位 : mm

<sup>2</sup> B 期前 1 週的 A 期榕果

<sup>3</sup> C 期第 1 週的榕果

<sup>4</sup> D 或 E 期前 1 週的 C 期榕果

表 3 關刀溪森林生態系臺灣榕之雌、雄榕果各發育期所需時間 (單位: 週)

Table 3 The developmental period of female and male syconia of *Ficus formsana* in each developmental phase at Guandaushi Forest Ecosystem (weeks)

榕果發育期	雌榕果(♀)		雄榕果(♂)	
	第 1 群 <sup>1</sup> (n = 17)	第 2 群 <sup>2</sup> (n = 3)	第 1 群 <sup>3</sup> (n = 35)	第 2 群 <sup>4</sup> (n = 7)
A 期	3~4	3~4	3~4	3~4
B 期	1~2	1~2	1~2	1~2
C 期	5~7	13~17	9~12	18~26
D 期			1~2	1~2
E 期	1~2	1~2		
總發育時間	10~15	18~25	14~20	23~34

<sup>1</sup> 為 3~9 月發育之雌榕果

<sup>2</sup> 為 10~12 月發育之雌榕果

<sup>3</sup> 為 5~7 月發育之雄榕果

<sup>4</sup> 為 9~10 月發育之雄榕果

育時間, 最長可差至 4 個月。越冬榕果發育到 C 中期後, 榕果之果高、果徑大致維持相同之大小, 直到發育至 D 期時, 果高及果徑才快速增大 (圖 3、表 2)。大致而言, 雄榕果總發育時間較雌榕果長, 少數在冬季出現的雌榕果發育時間較主要花季的雄榕果長。雄榕果果高較雌榕果大, 但

果徑差異不大。

### (III) 開花物候

經 28 個月的調查, 臺灣榕的榕果生產呈現週期性的變化。在性別族群層級, 雌株的開花物候每年有兩個明顯的花季; 第 1 花季主要發生於 4、5 月, 第 2 花季由 7 月開始至 12 月結束 (圖 4、5)。第 1 花



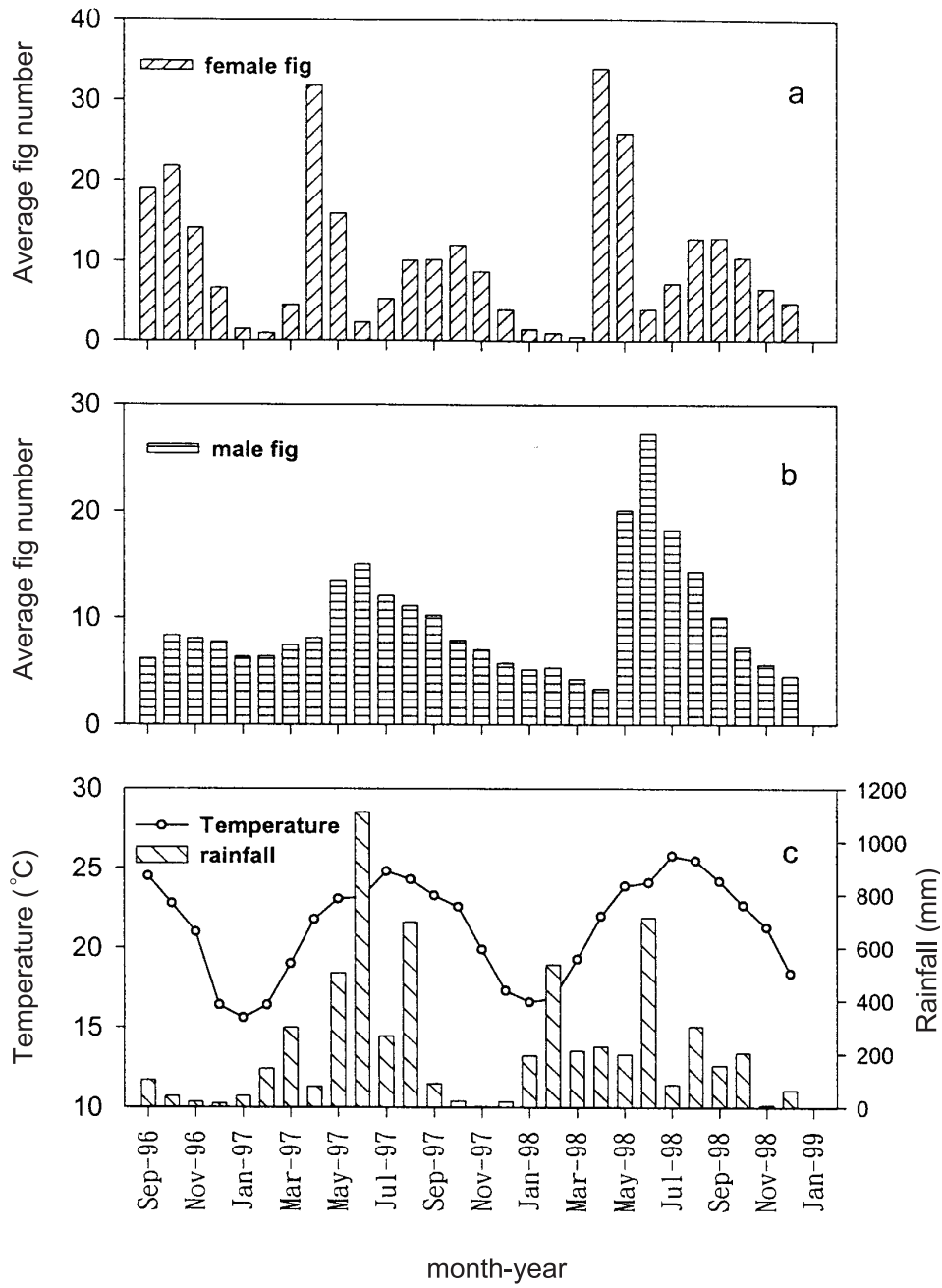


圖 4 關刀溪森林生態系之臺灣榕雌、雄榕果生產與氣候之關係

Fig. 4 The relationship of *Ficus formsana* between climate and syconium production of both genders at Guandaoshi Forest Ecosystem





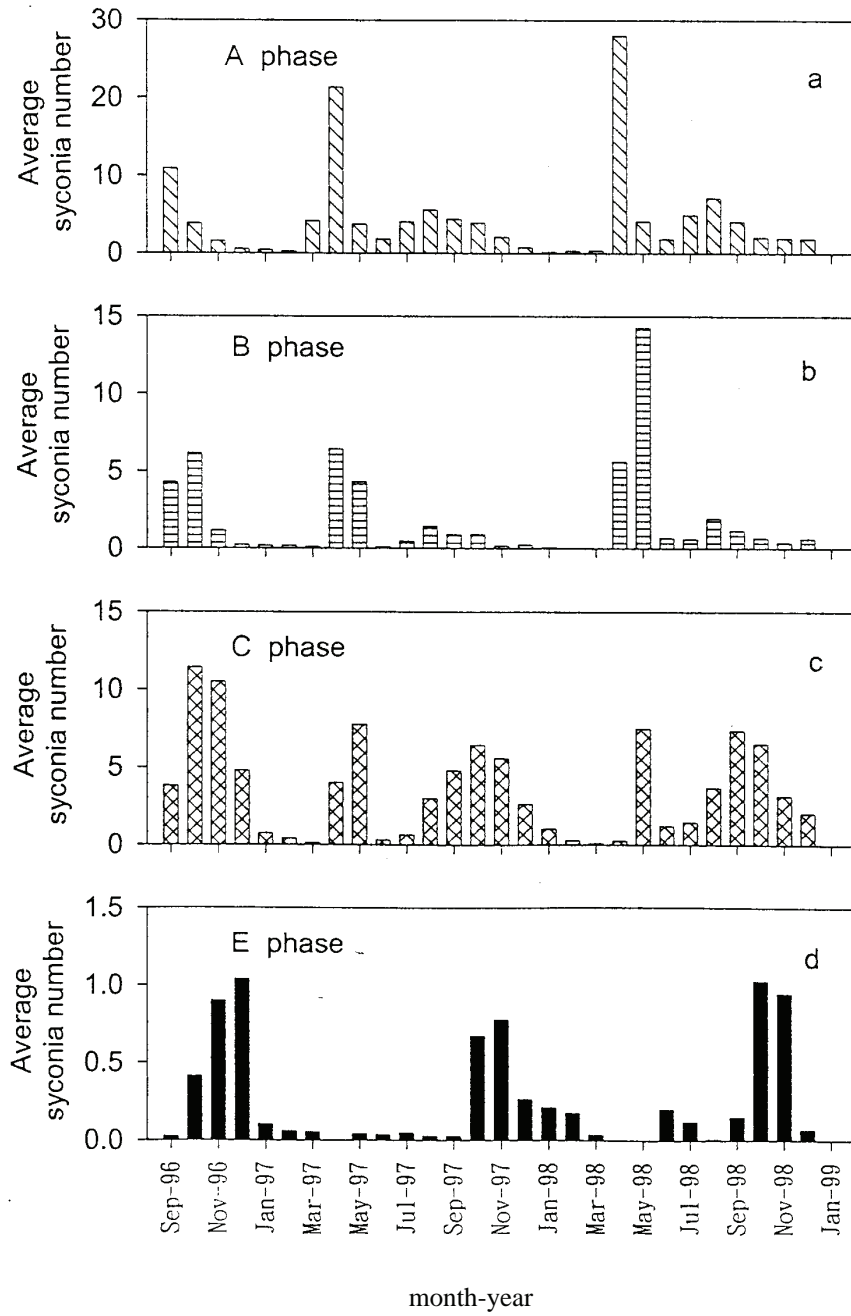


圖 5 關刀溪森林生態系之臺灣榕各期雌榕果生產曲線

Fig. 5 The female syconium reproduction of *Ficus formsana* at Guandaoshi Forest Ecosystem



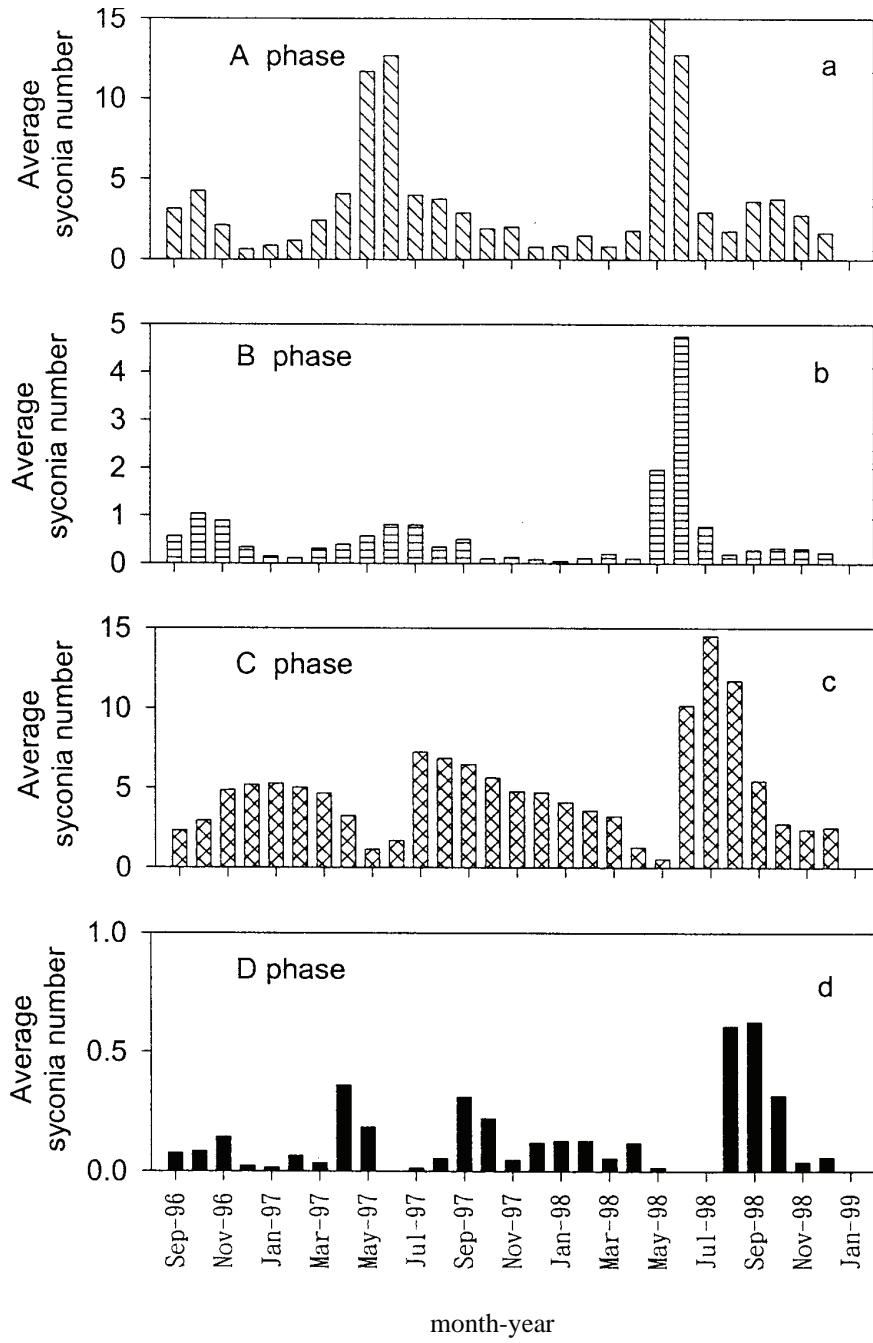


圖 6 關刀溪森林生態系之臺灣榕各期雄榕果生產曲線

Fig. 6 The male syconium reproduction of *Ficus formsana* at Guandaoshi Forest Ecosystem



季的榕果生產高峰為期較短且集中，單株平均生產的榕果數較第 2 花季多；第 2 花季榕果生產為期較長，略呈鐘形分佈。比較 1997、1998 年的雌榕果 C 期榕果量，

第 1 花季之單株平均 C 期榕果數與第 2 花季約略相同 (圖 5)。由 A 期榕果量看出，雄榕果有一個明顯的第 1 花季，及一個不甚明顯的第 2 花季 (圖 6)；但由平均總雄果數來看，雄株只有一個花季 (圖 4)。比較 A 期之雌、雄榕果生產情形，兩者皆呈現連續性雙峰分佈，且雌榕果生產高峰較雄榕果早約 1~2 個月 (圖 4)；即雌、雄榕果生產高峰相互錯開，展現出榕果物候的性別分化。

#### (IV) 雌、雄榕果生產與氣候關係

雌榕果生產高峰與降雨高峰有錯開的現象 (圖 4)。第 1 花季雌榕果高峰大致出現在第 1 個降水高峰前，通常為本試驗地的梅雨季前；第 2 花季雌榕果之生產高峰通常在第 2 次的降水高峰之後，即在本試驗地的颱風雨季之後，第 2 花季榕果高峰出現。分析雌榕果數與月降雨量的相關性，結果顯示雌榕果數與月降雨量無相關 (表 4)。雌榕果數與月均溫變化的趨勢顯示，雌榕果第 1 花季隨著 3~4 月逐漸上升的氣溫而開始出現，隨後出現的第 2 花季在夏季高溫時出現，並在冬季低溫來臨時結束；榕果量在冬季最少 (圖 4)，分析雌榕果數與月均溫的相關性，結果顯示雌榕果數與月均溫有顯著正相關 (表 4)。

平均總雄榕果數與降雨及氣溫變化趨勢相似，雄榕果隨氣溫及雨量出現而出現，隨氣溫及雨量降低而減少 (圖 4)。分

析結果顯示，雄榕果數與月均溫有顯著正相關，與月降雨相關不顯著 (表 4)；因 1997、1998 年的月降雨量變化趨勢不同，因此，分別分析 1997 及 1998 年的雄榕果與當年月降雨量的相關性，結果顯示 1997 年的雄果數與當年月降雨量有顯著相關，但 1998 年的雄榕果數與降雨量相關不顯著；1997 及 1998 年的雄榕果數分別與當年的月均溫均呈顯著相關 (表 5)。

## IV、討論

### (I) 展葉、落葉與榕果生產

植物隨時序進行展、落葉的現象，稱為葉候。在季節性變化環境中的榕屬植物，傾向於季節變化之季進行展葉、落葉 (Milton *et al.*, 1982; Milton, 1991; Windsor *et al.*, 1989; 曾喜育等, 2004)，此現象大致與臺灣榕的展、落葉現象相符。臺灣榕落葉多集中在 10 月到隔年 2 月間，此時期

表 4 關刀溪森林生態系從 1996 年 9 月到 1998 年 12 月臺灣榕之雌、雄榕果量與月均溫及月降雨量之相關分析

Table 4 The relationship between syconia production of *Ficus formsana* for both genders and monthly average temperature and monthly rainfall at between September 1996 and December 1998 Guandaushi Forest Ecosystem

	月均溫 (°C)		月降雨量 (mm)	
	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$
雄榕果	0.532	0.000	0.254	0.058
雌榕果	0.331	0.014	-0.090	NS

註：採用 Kendall rank correlations 之雙尾檢定分析



表 5 關刀溪森林生態系 1997 年及 1998 年臺灣榕之雌、雄榕果量與當年的月均溫及月降雨量之相關分析

Table 5 The relationship between syconia production of *Ficus formsana* for both genders and monthly average temperature and monthly rainfall for each year data at Guandaushi Forest Ecosystem during 1997-1998

	月均溫 (°C)		月降雨量 (mm)	
	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$
1997 年雄榕果	0.697	0.002	0.606	0.006
1998 年雄榕果	0.515	0.020	0.061	NS
1997 年雌榕果	0.333	NS	-0.061	NS
1998 年雌榕果	0.364	NS	-0.030	NS

註：N=12；採用 Kendall rank correlations 之雙尾檢定分析

為雨量最少、氣溫最低的季節，呈現明顯的季節性。在相同試驗地的牛奶榕 (*F. erecta* var. *beecheyana*, 曾喜育等, 2004)、澀葉榕 (*F. irisana*, 陳燕玲, 1998)，其展、落葉的時序與臺灣榕大致相同。在本區域低溫、缺水的季節，芽體進入休眠；經由累積足夠的冷激需求量 (chilling requirement) 完成休眠，並隨氣溫上升累積足夠的熱量及降水的刺激，臺灣榕開始展葉。

在雌、雄榕果主要的生產季節裡，只有在葉片著生的植株上，臺灣榕才能孕育榕果；在葉片發育接近成熟後，榕果才開始產生，無葉的植株上幾乎無榕果生產。換句話說，榕果必需在具有成熟葉片著生的枝條上生產，而榕果的生產與葉片的成熟度呈現某種程度的相關性。此現象可能因臺灣榕屬於小灌木，在展葉之前，其枝

幹的薄壁組織未能在累積足夠養分，提供生產榕果所需。是故，臺灣榕必需在新葉近成熟時，主要榕果生產季節才開始出現；另一方面，在有成熟葉片的枝條生產榕果，其葉片產生的光合作用產物亦可快速的移轉至榕果累積 (曾喜育等, 2004)，以供培育榕果內的種子或蟲癭子房內榕果小蜂。這亦可能是臺灣榕在低溫、缺水的冬季，具越冬雄榕果的植株仍需維持一定成熟葉片數量的原因。

部份研究顯示，榕屬植物的展、落葉與榕果生產並無相關 (Corlett, 1987; Windsor *et al.*, 1989; Putz *et al.*, 1995)。這一類的榕屬植物通常生長在無明顯季節性變動的環境中，整年皆適合榕果及新葉的產生。因此，榕果及展葉呈連續性或不規則性出現，展、落葉及榕果生產與季節變化無相關，且展、落葉與榕果生產之間並無相互配合的情形 (Corlett, 1987)。在季節性變化的地區，榕屬植物的葉候多與降水有關，常伴隨榕果的生產 (Hill, 1967; Spencer *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2000, 曾喜育等, 2004)；當乾季來臨時，植株因缺水而導致落葉的現象 (Putz *et al.*, 1995)。部份雌雄異株的種類，其展、落葉與榕果生產尚呈現性別分化之現象 (曾喜育等, 2004)。在於不同環境中，榕屬植物產生不同的展、落葉與開花物候型式以適應其生育地之環境變化；在季節性變化的關刀溪森林生態系，臺灣榕的葉候模式是其對環境的適應表現。

## (II) 榕果發育曲線

就臺灣榕榕果之果高、果徑發育曲線而言，大致呈現 S 型，此現象與牛奶榕 (曾



喜育, 1997)、薜荔(*F. pumila* var. *pumila*, 施能毅, 1989)、金毛榕(*F. fulva*, Harrison, 2000)之榕果發育曲線類似。此外, 依季節環境的差異, 雌、雄榕果皆呈現二種不同的生長模式。雌榕果呈現指數型及 S 型的生長方式; 前者多在第一花季產生, 後者多發生在第二花季之榕果。臺灣榕雌榕果生長發育所需時間的差異, 主要在於 C 期所需發育的時間, 反應在生育地之溫度、降水之不同。指數型之榕果生長發育模式多發生於溫度較高、雨水充足的春夏之季, 葉片正趨於成熟, 光合作用亦較為旺盛, 乾物質累積較快; S 型的榕果生長發育模式多發生於較低溫、乾燥的秋冬之時, 葉片逐漸老化, 光合作用漸漸衰退, 乾物質累積較緩慢所致。

雌榕果生長發育大致呈現長短週期不同的 S 型。短 S 型通常為第一花季的榕果, 長 S 型多產生於第二花季雄榕果; 兩者所需發育時間相差約 4 個月, 主要差異在於 C 期所需發育時間的長短; 此亦是一般榕果與越冬榕果所需發育時間的差異。如同雌榕果的發育狀態, 雄榕果的生長發育模式, 其主要可能的影響因子應是氣溫、降水等環境因子差異所致。

Patel and McKey (1998) 認為大葉對生榕 (*F. hispida*)、*F. exasperata* 的雌榕果所需發育時間較雄榕果長, 其可能的原因為雌榕果多肉的榕果需較多物質的投資所致。其現象與 Harrison *et al.* (2000) 研究金毛榕雌、雄榕果生長發育時的乾物質累積方式相同。然而, 本研究比較相同時間、生育地的雌、雄榕果生長發育時間發現, 臺灣榕雄榕果所需完成生長發育時間

較雌榕果長。此結果與 Harrison *et al.* (2000) 和 Patel and McKey (1998) 的研究結果剛好相反, 顯示臺灣榕的榕果生長發育模式與上述 3 種榕屬植物不同; 導致繁殖系統的差異可能因素為生活型、或碳原子攝取與再分配模式的不同, 進而造成榕果乾物質累積方式不同所致。

### (III) 雌、雄榕果之榕果生產高峰期相互錯開

對於已觀察研究的雌雄異株榕屬植物而言, 大多數種類的雌、雄榕果物候多呈現性別分化的現象(曾喜育等, 2003; 張雯純, 2003; Kjellberg *et al.*, 1987; Corlett, 1993; Patel, 1996; Spencer *et al.*, 1996), 或部份種類如大葉對生榕 (Patel, 1996; Patel and McKey, 1998) 等, 雌、雄榕果生產高峰期相同。本研究的臺灣榕屬於前者, 臺灣榕雌榕果生產高峰期較雄榕果早約 1~2 個月, 呈現榕果生產主要時期相互錯開的情形, 且雌、雄榕果生產呈現相似模式。對於雌雄異株榕屬植物來說, 榕果在功能上已分化成雌榕果(生產種子)及雄榕果(生產花粉)兩種性別; 對授粉蜂而言, 進入雄榕果可延續授粉蜂族群, 而進入雌榕果似乎無任何益處。因此, 在共同演化的過程中, 榕屬植物如何防止授粉蜂對雌、雄榕果產生分辨能力, 以維持彼此間互利共生的平衡?

目前有兩種假說嘗試解釋榕屬植物與榕果小蜂間的共生演化問題: (1) 利用雌、雄榕果生產高峰時序錯開的方式, 可防止授粉蜂對雌雄榕果產生區別能力。此假論為 Kjellberg *et al.* (1987) 所提出, 雌雄異株榕屬植物利用雌、雄榕果開花物候的區



隔，抑制授粉蜂對雌雄榕果產生選擇能力。目前雌雄異株榕屬之開花物候模式多符合此推論（曾喜育等，2004；Kjellberg *et al.*, 1987；Patel, 1996；Spencer *et al.*, 1996）。另一假說為(2)Grafen 和 Godfray（1991）所提認為雌、雄榕果的各項形質特徵會相互模仿，使授粉蜂無法區別。後者可能解釋某些雌雄異株種類，其雌雄榕果花季整年持續，且無明顯錯開的情況下，小蜂對雌、雄榕果仍無區別能力，如大葉對生榕（Patel, 1996；Patel and McKey, 1998）、稜果榕（*F. septica*, 胡樹萱, 1998）與薜荔（何坤益, 1991）等。

榕果物候呈現性別分化的種類中，大致可區分成兩類群：第一類群為雄榕果高峰期較雌榕果早約 1~2 個月，例如牛奶榕（曾喜育等，2003）、無花果（*F. carica*, Kjellberg *et al.*, 1987）、澀葉榕（陳燕玲，2000）、金氏榕（*F. ampelas*, 張雯純，2003）、幹花榕（*F. variegata*, Spencer *et al.*, 1996）、*F. exasperata*（Patel, 1996；Patel and McKey, 1998）。越冬榕果羽化的授粉蜂飛出，進駐翌年雄榕果第一花季之 B 期雄榕果，產卵於短花柱雌花，建立並擴大授粉蜂的族群（曾喜育，1997；Kjellberg *et al.*, 1987）；第二代授粉蜂隨第一花季雄榕果發育至 D 期羽化，適逢雌榕果第一花季 B 期，此時只有少量 B 期雄榕果產生。大量的授粉蜂進入雌榕果授粉，少部份授粉蜂進駐雄榕果產卵；授粉蜂以幼蟲或蛹的方式，在 C 期榕果內越冬，完成榕屬植物一榕果小蜂的授粉共生循環（曾喜育，1997）。

第二類群為雌榕果生產高峰較雄榕果

早約 1~2 個月，例如本研究之臺灣榕。由越冬榕果羽化的授粉蜂，其在尋找寄主榕果過程中，大量的第一花季 B 期雌榕果吸引它們前往授粉。這段期間，少數 B 期雄榕果生產，只有選擇「正確」的授粉蜂得以進入 B 期雄榕果內產卵。這些在「正確」榕果發育的授粉蜂，其羽化的高峰期幾乎與雌、雄榕果第二花季的 B 期高峰期同時發生。這現象似乎顯示著臺灣榕第二花季的雌、雄榕果在競爭授粉蜂的進駐（作者未發表）。進入雄榕果產卵的授粉蜂，其後裔以幼蟲或蛹的方式越冬，並與臺灣榕進入下一個授粉共生循環。

有趣的是，比較相同生育地的臺灣榕、牛奶榕（曾喜育等，2003）及澀葉榕（陳燕玲，2000）的榕果物候模式發現，與臺灣榕親緣較近的牛奶榕（無花果榕亞屬（subg. *Ficus*）），其榕果物候模式反而與親緣關係較遠的澀葉榕（澀葉榕亞屬（subg. *Sycidium*））相近。雌雄異株的榕屬植物經由雌性雌雄異株化（雌花漸分化成專一性的種子花及蟲瘻花，Beck and Lord 1988, Verkerke 1989），亦或可能關連著物候（Valdeyron and Lloyd 1979），以及季節性的種子生產及散佈等不同的途徑由雌雄同株演化而來（Berg, 1984）。Kjellberg and Maurice（1989）認為季節性環境會導致雌、雄榕果在能量投資的差異適應，進而產生性別角色的分化至雌雄異株的演化。

在雌雄異株的演化過程中，可能因不同生育地適應、生活型（life form）差異、小花與授粉蜂構造的呼應，以及榕果物候與授粉蜂生活史（life-story）的契合等因



素，分化成現今雌雄異株的種類。Patel (1996) 認為不同的開花物候模式，可能廣泛分佈於所有雌雄異株的榕屬植物中，顯示榕屬植物可能經由一種以上的路徑演化而來。雌雄異株榕屬植物在較遠的親緣關係間呈現相似的榕果物候模式，可能為適應環境而形成趨同演化的結果。

一般而言，授粉蜂族群在低溫的冬季不利生長、繁殖，故只能在有限的越冬雄榕果內以幼蟲或蛹的方式存活，授粉蜂的族群因而縮小，需藉由雄榕果主要花季擴大授粉蜂族群。由臺灣榕越冬榕果培育的授粉蜂主要進入雌榕果授粉，後期出現的授粉蜂才進入雄榕果產卵。比較兩者雌、雄榕果高峰期錯開的榕果生產方式發現，雄榕果高峰期出現較雌榕果早的榕果生產模式似乎比較有利於榕屬植物與榕果小蜂的共生模式。

#### (IV) 榕果生產與氣候關係

在季節性變化明顯的地區，雌雄異株榕屬植物，榕果生產與常降水有關 (曾喜育等, 2003; Patel, 1996; Spencer *et al.*, 1996)；在熱帶降水不定時期的區域，榕果生產通常與降水無關 (Corlett, 1987)。經分析結果顯示臺灣榕之雌榕果生產隨氣溫而變化，而與降水似乎沒有相關；雄榕果生產則與生育地之氣溫、降水有關；兩者在榕果物候模式呈現榕果生產的性別分化，並展現出對氣候的不同適應性。有趣的是，臺灣榕的親緣種—牛奶榕在相同試驗地，其雌榕果高峰期則與降水呈現正相關 (曾喜育等, 2003)；榕果成熟經傳播後，種子得以獲得較大的機會於適宜環境建立 (曾喜育等, 2003; Patel, 1996; Spencer

*et al.*, 1996)。此可能反應出，即使是關係密切的親緣種，其榕果生產模式反應在氣候的變化可能呈現不同型式，可能反應出兩者生活型的差異，以及榕屬植物榕果物候的多樣性。

由榕果生產與氣候分析結果顯示，關刀溪森林生態系之降水與臺灣榕雌株之總榕果生產似乎沒有相關。另一方面，由 C 期及 E 期的雌榕果量與氣候關係分析，顯示此 2 時期的雌榕果量與降水呈顯著負相關。但由單株榕果量與氣候因子關係圖看出，經過 1、2 月低溫的刺激及降水過後，第 1 花季的榕果高峰快速的產生。第 2 花季雌榕果在 5~9 月的雨季過後開始生產，在臺灣榕小蜂授粉後，種子花之子房開始發育為小核果，小核果內的種子開始發育 (曾麗蓉等, 2000)。對於已授粉而正在發育的種子而言，水分是不可或缺的重要因子；然而，臺灣榕雌榕果生產未能反應其生育地之降水模式。這可能顯示臺灣榕雌株在經過降水的刺激後，植株生理反應在榕果生產有一段時間的差異，並未立即反應在榕果生產表現。由另一角度來看，對於臺灣榕這種林下或林緣的小灌木而言，土壤有效水對於榕果生長、發育，可能比直接降水多寡來得重要。

就種子發芽更新狀態而言，一般榕屬植物的種子 (小核果) 多在 1 週內發芽且發芽率高 (Verkerke, 1986, 1988)；此現象與臺灣榕的種子發芽結果類似。臺灣榕新鮮種子發芽率幾近 100%，多數種子在 5 天內可發芽；且去除榕果果壁後於室溫下乾燥保存的種子，約 4~5 個月後其發芽率仍可維持 60% 左右 (曾麗蓉, 1999)。臺灣



榕第 1 花季產生的種子在雨水充足的情況下可快速發芽；在試驗地之林內，常可發現約 10 餘株的種子苗聚集再一起出現（作者野外觀察發現）。經彼此的競爭後，多數的種子苗死亡，僅存數株最強健的小苗存活。第 2 花季產生的種子雖無法快速萌發，但經 4 個月（10 月至翌年 2 月）的乾季後，只要有降水發生，臺灣榕的種子仍有機會發芽（曾麗蓉，1999）。

榕果為榕屬植物種子散佈的基本單位，果壁成熟後軟化帶有香味，藉由食果動物的取食可達到種子散佈的目的（Janzen, 1979; Baijnath and Naicker, 1989）。Horn（1997）認為，對榕屬植物這類產生大量種子的植物而言，將種子傳播到適當位置比增加發芽率重要。雖然臺灣榕的雌榕果成熟時期與降水呈負相關，但由其種子的高發芽率，關刀溪森林生態系的臺灣榕種子實生苗更新與建立應仍可持續維持。

整體而言，關刀溪森林生態系之環境無不適於臺灣榕種子發芽，且試驗地的榕果小蜂之生活史與榕果發育週期大致配合；加上臺灣榕的種子發芽率非常高（曾麗蓉，1999），顯示臺灣榕的繁殖系統應無保育的問題。然而，臺灣榕根莖具有藥用之功效（甘偉松，1971），民間需求量頗大，致使臺灣榕具有採集的壓力（陳明義教授與作者之觀察現象）。因為榕屬植物與榕果小蜂種專一性共生系統的極為嚴謹，若野外採集壓力不減反增，臺灣榕恐有瀕臨地區性滅絕的危機。為使專一性共生系統能正常運作，臺灣榕中藥之採取應改採用扦插方式，或人工採種栽植為當。此兩種臺灣榕之繁殖方法皆非常方便（作

者未發表），應可在短時間內獲得大量之藥材；因此，民間不應再對臺灣榕之野外族群進行採集，以確保臺灣榕至少能達到地區性最小繁殖族群數量。由於榕屬植物與榕果小蜂共生系統的嚴謹且脆弱，本研究呼籲臺灣榕的中藥採集應改用扦插或種子繁殖方式，以確保臺灣榕野外最小族群的保存。

## V、致謝

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；兩位審查委員細心的斧正，使本文更具充實，特此一併致謝。

## VI、引用文獻

- 甘偉松（1971）藥用植物學。國立中國醫藥研究所出版。178 頁。
- 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。
- 施能毅（1989）愛玉子隱頭果生長與發育之初觀察。台大實驗林研究報告 3(4)：1-10。
- 柳楫（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椶果榕開花週期與椶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、周樑鎰 (1997) 臺灣產食胚椶小蜂族之分類 (膜翅目: 椶小蜂科: 椶小蜂亞科)。臺灣省立博物館半年刊 50(2): 113-154。
- 陳燕玲 (1998) 澀葉榕與椶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椶小蜂之共生研究。國立中興大學森林學系碩士論文。104 頁。
- 曾喜育 (2004) 臺灣產椶屬植物分類之研究。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) 牛奶椶椶果形態構造之研究。臺灣林業科學 16(4): 295-306。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原 (2003) 惠蓀林場牛奶椶之椶果物候。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椶物候及性別分化之表現。林學研究季刊 26(2): 61-78。
- 曾麗蓉 (1999) 惠蓀林場臺灣椶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) 臺灣椶椶果形態構造及發育。林業研究季刊 22(3): 55-68。
- 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處。陳明義、許博行、吳聲海編。22-35 頁。
- 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。
- 劉崇瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。臺灣商務印書館。462 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。
- 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。
- Bajjnath, H., and S. Naicker (1989) Developmental anatomy of *Ficus ingens* syconia in relation to its wasp faunal. South African Journal of Botany 55(4): 409-421.
- 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.
- Beck, N. G. and E. M. Lord (1988) Breeding system in the *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. American Journal of Botany 75(12): 1904-12.
- Berg, C. C. (1984) Floral differentiation and dioecism in *Ficus* (Moraceae). Acta Botany Neeri 32: 344-5.
- Berg, C. C. (1989) Classification and distribution of *Ficus*. Experientia 45: 605-



- 611.
- Bronstein, J. L. and A. Patel (1992) Causes and consequences of within-tree phenological patterns in the Florida strangling fig, *Ficus aurea* (Moraceae). *American Journal of Botany* 79: 41-48.
- 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 Nature Journal* 47: 149-155.
- Corner, E. J. H. (1965) Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. *Gardens Bulletin of Singapore* 21: 1-186.
- Damstra, K. S., J. S. Richardson and B. Reeler (1996) Synchronized fruiting between trees of *Ficus thonningii* in seasonally dry habitats. *Journal of Biogeography* 23: 495-500.
- Galil, J. (1973) Pollination in dioecious figs pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. *Gardens' Bulletin* 16(2): 303-311.
- Grafen, A. and H. C. Godfray (1991) Vicarious selection explains some paradoxes in dioecious fig-pollinator systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 245: 73-76.
- Harrison, R. D. (2000) Repercussions of El Niño: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 267: 911-915.
- Harrison, R. D., N. Yamamura, and T. Inoue (2000) Phenology of a common roadside fig in Sarawak. *Ecological Research* 15: 47-61.
- Hill, D. S. (1967) Figs (*Ficus* sp.) of Hong Kong. Hong Kong University press. 130 pp.
- Horn, M. H. (1997) Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Cost Rican tropical rain forest. *Oecologia* 109: 259-264.
- Janzen, D. H. (1979) How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 13-51.
- Kikuzawa, K. (1995) Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73: 158-163.
- 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.
- Kjellberg, F. and S. Maurice (1989) Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: Its evolution and consequences. *Experientia* 45: 653-660.
- Lambert, F. R., and A. G. Marshall (1991) Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Ecology* 79(3): 793-809.



- Milton K. (1991) Leaf change and fruit production in six Neotropical Moraceae species. *Journal of 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.
- Patel, A. (1996) Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. *Journal of Ecology* 84: 667-680.
- Patel, A. (1997) Phenological patterns of *Ficus* in relation to other forest trees in southern India. *Journal of Tropical Ecology* 13: 681-695.
- Patel A. and D. McKey (1998) Sexual specialization in two tropical dioecious figs. *Oecologia* 115: 391-400.
- Patel, A., M. Hossaert-McKey and D. McKey (1993) *Ficus*-pollinator reacher in India: past, present and future. *Current Science*. 65(3): 243-253.
- Putz, F. E., G. G. Romano and N. Holbrook (1995) Comparative phenology of epiphytic and tree phase strangle fig in a venezuelan palm savannah. *Biotropica* 27(2): 183-189.
- 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.
- Spencer, H., G. Weiblen and B. Flick (1996) Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. *Journal of Biogeography* 23: 467-475.
- Taiz, L. and E. Zeiger (1991) The control of flowering. In: *Plant physiology*. California. The Benjamin/Cummings Publishing Co. p. 513-31.
- 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 Schaik, C. P. (1986) Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 2: 327-347.
- Verkerke, W. (1986) Anatomy of *Ficus ottoniifolia* (Moraceae) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis. *Proc Kon Ned Akad Van Wetensch C* 89(4): 443-69.
- Verkerke, W. (1988) Flower development in *Ficus sur* Forsskål (Moraceae). *Proc Kon Ned Akad Van Wetensch C* 91(2): 175-95.
- Verkerke, W. (1989) Structure and function of the fig. *Experientia* 45: 612-622.
- 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.

