

研究報告

惠蓀林場牛奶榕之榕果物候

曾喜育^{1,4)} 歐辰雄²⁾ 呂福原³⁾

摘 要

本研究自1995年10月~1997年2月止，觀察惠蓀林場雌雄異株之牛奶榕榕果物候。在個體階級，雌、雄株一年每株有1~4個花季。在族群階級，牛奶榕榕果物候呈現明顯季節性，雄榕果主要花季在2~6 mo，雌榕果則在4~7 mo有1個主要花季，8~10 mo有1個次要花季，並形成連續性雙峰分布；雌、雄株的榕果高峰相距2~3個月。分析結果顯示，雌榕果量與氣溫及降雨均呈顯著正相關，雄榕果量與氣溫呈顯著負相關。雌、雄榕果生產對氣溫、降雨呈現性別分化，此現象可能分別有助於種子的生產與發芽，以及牛奶榕小蜂的生存，顯示著牛奶榕雌、雄株的適應差異。

關鍵字：牛奶榕、榕果物候、性別分化、惠蓀林場。

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):273-82。

Research paper

Syconium Phenology of *Ficus erecta* var. *beeheyana* at the Hue-Sun Forest Station

Hsy-Yu Tzeng,^{1,4)} Chern-Hsiung Ou,²⁾ Fu-Yuan Lu³⁾

【 Summary 】

We investigated the syconium phenology of the dioecious fig *Ficus erecta* Thunb. var. *beeheyana* (Hook. et Art.) King (Moraceae) at the Hue-Sun Forest Station in central Taiwan from October 1995 to February 1997. During that time, each individual produced 1 to 4 crops a year. In addition, there was a temporal interval, 2-3 mo, between male (February-June) and female (April-July) fig abundance at the population level. In this dioecious species, male and female trees initiated their maximal fig crops at different times, showing seasonal syconium production. According to Kendall's rank correlation analysis, female syconium production was correlated with rainfall and temperature; in contrast, male syconium production was negatively related to temperature only.

¹⁾ 行政院農業委員會林業試驗所恆春研究中心，946屏東縣恆春鎮墾丁里公園路203號 Hengchun Station, Taiwan Forestry Research Institute. 203 Kungyuan Rd., Hengchun 946, Pingtung, Taiwan.

²⁾ 國立中興大學森林學系，402台中市國光路250號 Department of Forestry, National Chung-Hsing University. 250 Kuokwang Rd., Taichung 402, Taiwan.

³⁾ 國立嘉義大學森林系，600嘉義市學府路300號 Department of Forestry, National Chiayi University. 300 University Rd., Chiayi 600, Taiwan.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail: ficus@serv.tfri.gov.tw

2002年7月送審 2003年5月通過 Received July 2002, Accepted May 2003.

Syconium production responded with fluctuations in the climate and showed sexual differentiation, indicating that the syconium production of each gender was adapted to the environment of the Hue-Sun Forest Station. This might be helpful for seed production and germination, and for maintaining the population of the obligate pollinator, *Blastophaga nipponica*.

Key words: *Ficus erecta* var. *beeheyana*, syconia phenology, sexual differentiation, Hue-Sun Forest Station.

Tzeng HY, Ou CH, Lu FY. 2003. Syconium phenology of *Ficus erecta* var. *beeheyana* at Hue-Sun Forest Station. *Taiwan J For Sci* 18(4):273-82.

緒言

榕屬(*Ficus*)植物廣泛分布於熱帶及亞熱帶地區，約750~900餘種(Berg 1989, Liu et al. 1994)。隱頭花序(hypothodium)是本屬最重要的特徵，其小花著生於膨大中空的花序托內，以小孔苞片(ostiolar bracts)所形成的小孔(ostiole)與外界相通，俗稱榕果(fig)或隱頭果(syncarp or syconium, Verkerke 1989, Liu et al. 1994)。因榕果構造特殊，僅能依靠形態構造特化的榕果小蜂(agaonid wasps)進入榕果內授粉(Galil 1977, Janzen 1979, van Noort and Compton 1996)。榕屬植物為榕果小蜂提供後裔生長發育的場所，榕果小蜂則為榕屬植物進行授粉(Janzen 1979)，每一種榕屬植物由其種專一的榕果小蜂授粉(Ramírez 1974, Wiebes 1979)。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(coevolution)，達到高度的互利共生(mutualism, Ramírez 1974, Galil 1977, Wiebes 1979)。

依榕果內小花種類，榕屬可區分成二大群，一群為雌雄同株(monoecious)，另一群為雌雄異株(dioecious)，二群種類約各半(Corner 1965, Berg 1989)，且各具特殊的授粉共生系統(Janzen 1979, Wiebes 1979)。以族群觀點而言，雌雄同株榕屬植物的榕果物候(syconium phenology)通常在株間呈現不同步(asynchronous)且連續性，株內呈現同步而不連續性的花季(Janzen 1979, Milton et al. 1982, Windsor et al. 1989, Chen 1994)。雌雄異株的榕屬植物，因種類的差異(Patel 1996, 1997)及環境因素(Corlett 1987, 1993, Kjellberg et al. 1987,

Spencer et al. 1996, Wu 1996, Chen 1998, Tseng 1999, Harrison 2000)，榕果物候呈現較複雜的模式。在熱帶地區，週期性的降雨型式通常決定該地區的季節特性及植物的物候(van Schaik et al. 1993)；儘管榕果小蜂對雙方的授粉—共生系統產生強制性的約束力，榕果物候仍傾向於明顯的季節性(Spencer et al. 1996)。

榕果物候為研究氣候因子季節性變化與榕屬植物榕果生產的週期性關係。榕果物候量化簡便，一方面可進行榕果產量與氣候間相關性的分析，藉以了解氣候因子與榕果物候的關係；另一方面，榕果物候更是探討榕屬植物—榕果小蜂的共生關係，以及研究其專一性授粉生態系統的基本資料。榕屬植物具有全年結果的特性，尤其在食物缺乏的季節，榕果提供食果動物重要的食物來源，成為熱帶森林的關鍵種(keystone species)之一(Lambert and Marshall 1991)。本研究以臺灣中低海拔常見之牛奶榕(*Ficus erecta* Thunb. var. *beeheyana* (Hook. et Arn.) King)為材料，探討(1)在季節性變動的環境下，牛奶榕榕果物候變化及其與氣候因子間的關係；(2)牛奶榕雌、雄株在榕果物候的差異；(3)參考以往的研究資料，比較不同區域牛奶榕榕果物候的差異。

材料及方法

一、研究地點

研究地點位於國立中興大學惠蓀實驗林場第三林班，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3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10年年均溫20.9°C, 年平均降雨2,683.3 mm。1996年年均溫21.0°C、年雨量2,596.9 mm、相對濕度79.1%; 本區降雨分配不均, 4~9 mo的降雨約佔全年降90%, 平均氣溫為23.4°C, 平均相對濕度為83.6%; 10~3 mo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(Yu 2001)。Su (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Liu (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(Su 1992)。

二、研究材料

牛奶榕為桑科榕屬植物, 雌雄異株。其榕果在構造呈雌性雌雄花異株(gynodioecious)或雌雄異株(dioecious) (Tzeng et al. 2001); 即雌株產雌榕果, 榕果內具中性花與長花柱雌花(long-style female flower)或種子花(seed flower); 中性花雌雄蕊幾完全退化; 長花柱雌花可被授粉後產生種子, 具雌性之功能; 雄株產雄榕果, 榕果內具雄花及短花柱雌花(short-style female flower)或蟲癭花(gall flower), 惟短花柱雌花幾不具產生種子之功能, 僅提供授粉蜂產卵培育後裔; 雄花產生花粉, 具有雄性之功能。牛奶榕之種專一性授粉媒介為牛奶榕小蜂(*Blastophaga nipponica*), 與其承名變種假枇杷(*F. erecta* var. *erecta*)共享(Okamoto and Tashiro 1981)。牛奶榕為落葉或半落葉性之大灌木或小喬木, 產華南地區、臺灣全島中低海拔及蘭嶼、綠島, 分佈琉球、香港、馬來半島等地(Hill 1967, Liu et al. 1994)。本樹種屬於陽

性樹種, 通常生長在路旁、開闢地、伐木跡地等處, 為次生林之先驅樹種。

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17株雄株及13株雌株之榕果物候供本研究分析之用。牛奶榕樣株多分布在林道兩旁及36年生之杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林下, 該森林第2層喬木主要以南投黃肉楠(*Litsea acuminata*)、山紅柿(*Diospyros morrisiana*)、牛奶榕為主, 下層植被以廣葉鋸齒雙蓋蕨(*Diplazium dilatatum*)、冷清草(*Elatostema lineolatum* var. *major*)、雨傘仔(*Ardisia cornudentata*)及臺灣榕(*F. formosana*)為主(Tseng 1999)。樣株高度為2~5 m, 胸高直徑2~10 cm, 灌木至小喬木狀。

三、研究方法

(一)榕果花期的劃分

本研究自1995年10 mo至1997年2 mo, 以5~9 d的間隔, 觀察並記錄牛奶榕之榕果物候。依據Tzeng et al.(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, 可接受授粉或被產卵, 為期約2~3 wk, 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: 雄榕果內雄花成熟, 為期1~3 d, 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為紫黑色，又稱為E期或後花期(post-floral phase)。

(二) 花季的定義

本研究對於「花季, crop」的定義為：「雌花期榕果被授粉或產卵發育至成熟期或雄花期的一群榕果」。榕果真正的花期只有在接受花粉或被產卵的「雌花期」及雄花成熟的「雄花期」，因榕果要發育至雌花期才有機會接受花粉或被授粉產卵，以延續雙方的族群。

(三) 前雌花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(A_p)，並與降雨、氣溫以SPSS 8.0版之統計軟體進行Kendall's rank correlation分析。

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

(四) 氣候因子與牛奶榕榕果物候之相關分析

1. 將調查日的各花期榕果數除以各花期之榕果總數，分別求得雌、雄榕果各花期之相對榕果數。

2. 將調查日的各花期榕果加總，再除以榕果總數，分別求得各調查日之雌、雄榕果的相對榕果數。

將上述1、2之結果分別對氣溫及降雨兩因子以SPSS 8.0版之統計軟體進行Kendall's rank correlation分析。

3. 我們再將前雌花期相對榕果數與氣候因子間進行時間遲滯的相關分析，即調查日的環境因子不變，將調查日的各期相對榕果數往前提，使後一次的調查結果與本次調查日的環境因子相對再進行相關分析。依次進行4次的時間遲滯分析，以了解前雌花期榕果的產生對氣溫、降雨的變化是否反應出遲滯的現象。

結果

一、牛奶榕的花季生產及其特性

惠蓀林場第3林班牛奶榕榕果物候調查自1995年10 mo至1997年2 mo止，觀察結果發現以單株而言，雌、雄株一年每株約產生1~3個花季，少數可達4個花季(Fig. 1)；植株較大者，產生花季有較多的趨勢。以性別族群而言，多數雄株於1996年2~4 mo有一個A期榕果主要株數生產高峰(Fig. 2b)，並於2月中旬~6月產生一個主要春季花季，8~10 mo有一個不明顯之次要榕果生產高峰，其餘期間維持低量榕果(Figs. 2a, 3)。雄榕果生產高峰在降雨高峰前8~9 wk，約在本區的最低溫後5 wk開始(Fig. 3f)。

雌株於1996年3~10 mo有一個A期榕果主要株數生產高峰(Fig. 2d)，並於4月中旬至7月及8~10 mo各有一個主要夏季花季及次要秋季花季，呈現連續性雙峰分布(Fig. 2c, 3b)。雌榕果生產高峰在降雨高峰後的2~3 wk開始，為惠蓀林場的高溫期(Fig. 2c, 3)；非主要花季期間，有極少量的雌榕果出現，或無榕果生產。就主要花季出現時間高峰而言，雄株較雌株提早約8~10 wk (Fig. 3a, b)，且各具明顯季節性。雄株間花季較集中於春季，雌株集中於夏、秋兩季(Fig. 1)。就榕果成熟時期而言，雄花期雄榕果出現高峰在兩次降雨高峰之間(Fig. 3c, e)，成熟期雌榕果則在第2次降雨之後(Fig. 3d, e)。在群族階級，牛奶榕具有兩個花季且全年皆有榕果的產生(Fig. 3a, b)。

在Fig. 1花季圖中，雌、雄株花季的起點均為B期，而雌株花季的結束為E期，雄株為D期；Figs. 2、3為A期榕果開始；所以Fig. 1與Figs. 2、3的結果有時間的差異而看似不同。我們由Fig. 1中可看出牛奶榕在惠蓀林場之雌雄花季的集中度、株間花季的同步性及雌、雄株在重要花期(B期、D期)的相對關係(筆者另文發表)；在Figs. 2、3中，我們以A期榕果量(即新生榕果)開始計算，並進行氣候與榕果產量的分析，藉此可以了解氣候對榕果生產的關係。

二、牛奶榕榕果物候分析

牛奶榕雌、雄株各花期之榕果量，與惠蓀林場之降雨及氣溫兩氣候因子進行Kendall's

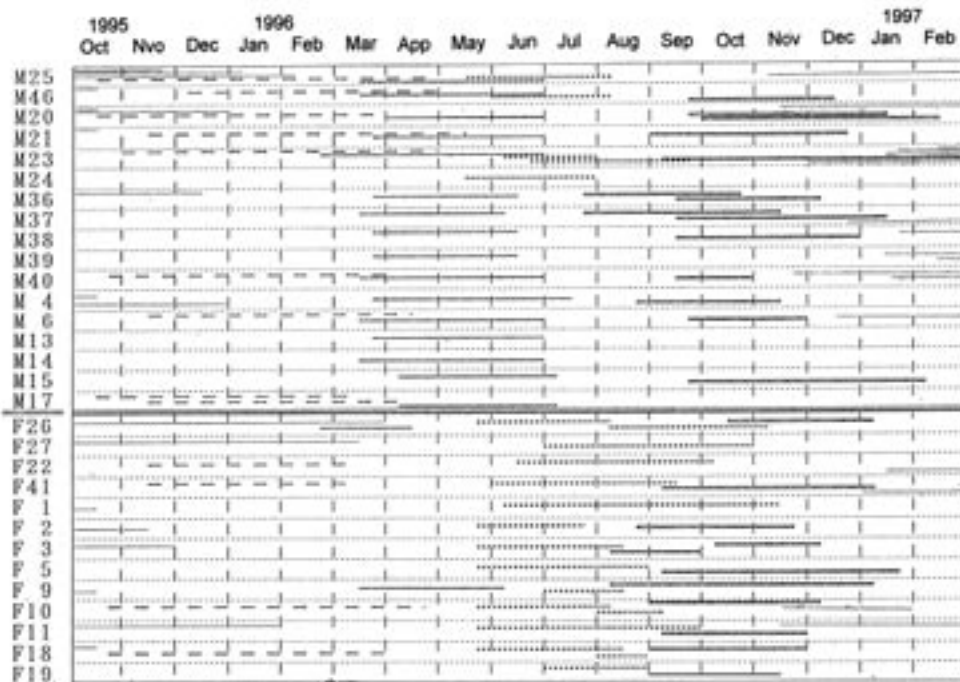


Fig. 1. Crop productions of 17 male and 13 female trees of *Ficus erecta* var. *beecheyana* investigated at the Hue-Sun Forest Station from October 1995 to February 1997. M indicates male trees; F indicates female trees; --- indicates winter crops; —— indicates spring crops; indicates summer crops; == indicates fall crops; and — indicates unfinished crops.

rank correlation分析，結果如Table 1。

(一)雄株的各個花期榕果僅C期與氣溫呈顯著負相關，其餘花期榕果與氣溫、降雨之關係不顯著。

(二)雄榕果總量與氣溫呈顯著負相關，與降雨雖呈正相關，但未達顯著水準。

(三)雌株各花期榕果及榕果總量皆與氣溫呈顯著正相關；除A期榕果及雌榕果總量與降雨呈顯著正相關外，其餘各期榕果與降雨之相關不顯著。

(四)牛奶榕在族群階級的榕果總量與氣溫、降雨量皆呈顯著正相關。

(五)雌株A期榕果生產株數與氣溫($\tau=0.439$, $\rho=0.000$)、降雨($\tau=0.533$, $\rho=0.000$)呈顯著正相關，雄株與氣溫($\tau=0.091$, NS)、降雨($\tau=-0.060$,

NS)相關不顯著。

(六)A期雄榕果在降雨1 wk後($\tau=0.166$, $\rho=0.047$)與降雨呈顯著相關，與氣溫在4 wk後(第三週 $\tau=-0.156$, $\rho=0.056$ ；第四週 $\tau=-0.204$, $\rho=0.013$)呈現顯著相關。

討論

一、牛奶榕的花季產生

植物的開花呈現多樣的型式，有些種類整年皆可看見開花，有些種類一年只有一次花季等，有些種類在其生命週期中只開一次花。植物開花的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)。另就開花物候的模式而言，大致

可以區分成兩大類(Bawa 1983)：一類為植株每天產生少數的花，但開花時期維持長達數週至數月，如大頭茶(*Gordonia axillaris*, Lin 1999)等；另一類的植物在短時間至數天展開大量的花，花期集中而同步，如木荷(*Schima superba*, Lin 1999)等，大多數種類屬於後者(Bawa

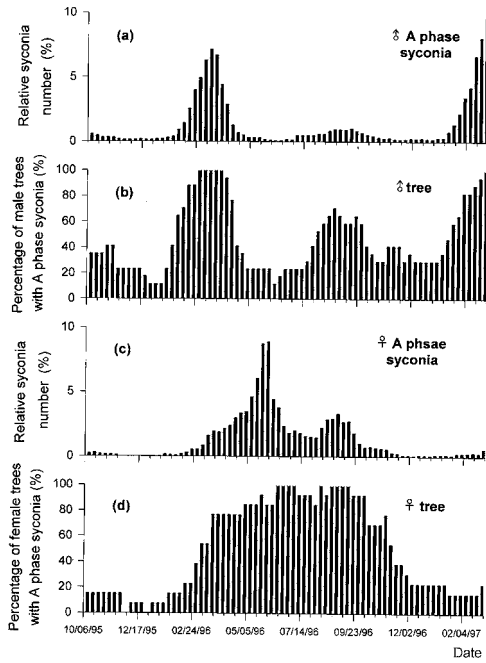


Fig. 2. Percentages of 17 male (b) and 13 female trees (d) bearing A phase syconia (a and c, respectively) of *Ficus erecta* var. *beecheyana*. The relative syconium number is the percentage of the accumulative A phase syconium number for each gender.

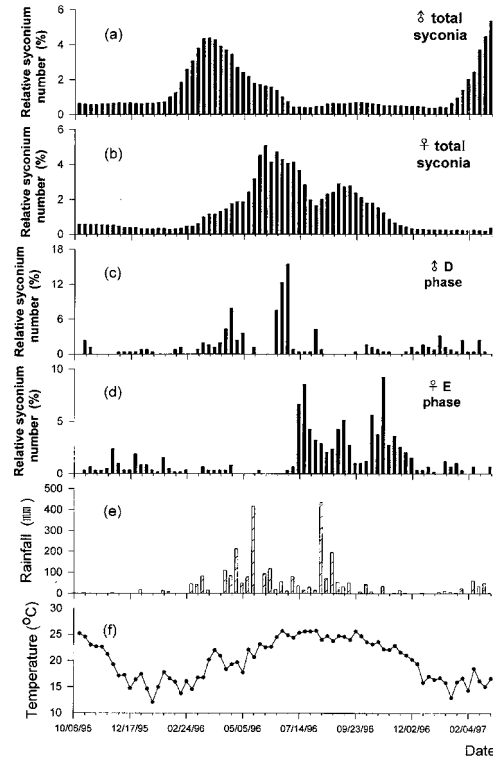


Fig. 3. Accumulative rainfall, temperature and syconium production of *Ficus erecta* var. *beecheyana*, reported for each census from October 1995 to February 1997. Seventeen male and 13 female trees were studied, and total syconia (a and b, respectively) and D and E phase syconia (c and d, respectively) were recorded for each gender. Accumulative rainfall, temperature, and syconium production are given.

Table 1. Kendall’s rank correlations (τ) between rainfall, temperature, and each phase and total syconia production for each observation date of *Ficus erecta* var. *beecheyana* (male/female trees = 17/13, observation times = 74) at the Hue-Sun Forest Station from October 1995 to February 1997. 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

| | | Male trees | | | | | Female trees | | | | Male + female figs | |
|-------------|--------|------------|---------|---------|---------|-----------|--------------|---------|---------|---------|--------------------|-------------|
| | | A phase | B phase | C phase | D phase | Male figs | A phase | B phase | C phase | E phase | | Female figs |
| Rainfall | τ | 0.147 | -0.037 | -0.076 | 0.088 | 0.145 | 0.497 | 0.120 | -0.010 | -0.010 | 0.345 | 0.419 |
| | ρ | 0.076 | NS | NS | NS | 0.080 | 0.000 | NS | NS | NS | 0.000 | 0.000 |
| Temperature | τ | -0.053 | -0.053 | -0.185 | -0.047 | -0.197 | 0.364 | 0.521 | 0.480 | 0.268 | 0.569 | 0.244 |
| | ρ | NS | NS | 0.020 | NS | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.001 | 0.000 | 0.002 |

1983)。就榕果物候而言，榕果真正的花期在雄花成熟的雄花期及雌花成熟的雌花期。雖然牛奶榕雄榕果雄花期只維持1~3 d，雌、雄榕果雌花期維持2~3 wk (Tzeng et al. 2001)，但以單株為單位或以試驗族群總榕果來看，這兩個花期可維持4~20 wk不等，顯示其開花物候模式較傾向於前者。再者，牛奶榕全年皆可發現這兩種花期的榕果，呈現特化的開花物候模式，反應出其特殊的共生及授粉生態特性。

植物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)。以族群階層而言，牛奶榕的主要花季集中於高溫多雨的夏季，與氣溫及降雨呈顯著相關，榕果生產反應了本區氣候因子的季節性改變。Windsor et al. (1989)在巴拿馬調查5種雌雄同株的榕屬尾柱榕亞屬(subgenus. *Urostigma*)植物發現，4種植物的榕果物候明顯受到乾、濕季的影響，而乾、濕季在某些熱帶地區非常明顯，榕果的物候反應是對於季節改變的適應。Chen (1994)調查臺灣北部正榕(*F. microcarpa*)的榕果物候亦發現，週期性榕果生產高峰與氣溫及雨量有關。在熱帶地區，週期性降雨型式通常決定該地區的季節特性及植物的物候(van Schaik et al. 1993)。

雌雄異株的榕果物候觀察發現，雌、雄榕果的生產大多與氣候因子，尤其與降雨呈現明顯的正相關(Patel 1996, Spencer et al. 1996, Wu 1996, Chen 1998, Tseng 1999)，與本研究觀察結果大致相同。然而，Corlett (1993)和Harrison et al. (2000)的觀察結果與上述具明顯差異。在新加坡，*F. grossularioides*的雌、雄榕果生產與降雨似乎沒有相關(Corlett 1993)；在婆羅洲的Sarawak，金毛榕(*F. fulva*)不論雌、雄榕果的生產都與降雨呈負相關(Harrison et al. 2000)。這顯示在不同環境下，榕屬植物為適應其生育地之氣候，尤其是降雨特性，而演化出不同的榕果物候現象。Patel (1996)在印度觀察不同種類的榕果物候，推論雌雄異株的榕屬植物可能由一個以上的路徑演化而來，反應出雌雄異株在

物候的複雜性。

二、牛奶榕榕果物候分析

牛奶榕榕果內的小花組成、構造及其功能上呈現明顯的性別分化(Tzeng et al. 2001)；在榕果物候上，惠蓀林場牛奶榕雄株的主要花季較雌株早約2個月，形成雌、雄榕果生產高峰錯開的現象，呈現雌、雄株在榕果生產季節性之性別分化。這現象與陽明山的牛奶榕相同(Wu 1996)，亦與假枇杷(Okamoto and Tashiro 1981)、無花果(*F. carica*, section *Ficus*, Kjellberg et al. 1987)、*F. grossularioides* (Sect. *Ficus*, subsection *Eriocae*, Corlett 1993)、染色榕(*F. variegata* Sect. *Neomorphe*, Spencer et al. 1996)、*F. exasperata* (Sect. *Sycidium*)、*F. hispida* (Sect. *Sycocarpus*, Patel 1996, Patel and McKey 1998)、澀葉榕(*F. irisana*, Sect. *Sycidium*, Chen 1998)，及金毛榕(Sect. *Ficus*, subsect. *Eriocae*, Harrison et al. 2000)等榕果物候現象相似。

雌雄異株的榕屬植物可能由雌雄同株的種類演化而來(Beck and Lord 1988, Verkerke 1989)；其演化的途徑可能經由季節性變化的環境，榕果物候所產生的相對性改變而來(Valdeyron and Lloyd 1979)。Berg (1984)認為雌雄異株的榕屬植物可能經由雌性雌雄異株化(植株分化為雌雄株，雌株之雌花僅產生種子，雄株之雌花形成蟲癭)或異型花柱(heterostyly)，亦或可能關連著物候，以及與季節性的種子生產及散佈等不同的途徑演化而來。Kjellberg et al. (1987)認為無花果在共生過程所取得的適應是雄榕果在短時間內選擇壓力(short-time selective pressure)下的結果，而這種演化壓力可維持在季節性的氣候下，從雌雄同株演化至雌雄異株的可能途徑。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。在分布上，雌雄異株的榕屬植物多出現於季節性較明顯的地方(Berg 1984)；而Brostein (1989)檢查所有研究過的榕屬植物的世界分布，並未發現雌雄異株的

榕屬植物種類有集中於高緯度的現象。

然而，與本研究相同試驗地的臺灣榕(*Sect. Ficus*)，其雌榕果主要花季卻較雄榕果早將近2個月(Tseng 1999)。在同一生育地，親緣關係較遠的澀葉榕，其雌、雄株的榕果生產的反應(Chen 1998)卻與本研究相近。就目前已發表的榕果物候的結果來看，大多數種類雌雄異株的雄榕果高峰期較雌榕果早(Okamoto and Tashiro 1981, Kjellberg et al. 1987, Patel 1996, Spencer et al. 1996, Wu 1996, Chen 1998, Patel and McKey 1998, Harrison et al. 2000)，而部份種類如薜荔(*F. pumila*)，大冇樹(*F. fistulosa*)及稜果榕(*F. septica*)等雌、雄花季高峰期重疊或難以區分(Corlett 1987, Ho 1991, Hu 1999)。榕屬植物複雜的開花物候，其部份原因可能來自於特殊的授粉模式(Damstra et al. 1996, Spencer et al. 1996)，可能反應出雌雄異株的榕屬植物可能由一個以上的路徑演化而來(Berg 1984, Patel 1996)。然而，目前的榕屬植物分類系統為較不自然的狀態(Corner 1965)，尤其是雌雄異株的種類(Ramirez 1974, Berg 1989)。對於近350種雌雄異株的榕屬植物而言(Berg 1989)，已觀察的種數尚不到4%，實難以歸納、推論。為了釐清榕果物候對於環境的反應，除了需要長時間的觀察外，不同的雌雄異株種的觀察比較亦是非常重要的。

在非季節性氣候的新加坡，降雨時間不確定，*F. grossularioides*及*F. aurata*等先趨樹種適於發芽的空間和時間無法預測，延長或持續性的開花物候被選擇來適應這種不確定的環境(Corlett 1993)。Corlett (1993)認為*F. grossularioides*的榕果生產，一方面反應介於雌雄株同步性釋放授粉蜂和連續性的種子傳播(成熟)之間的選拔妥協；另一方面是雌、雄榕果對於授粉作用需求的妥協。對授粉蜂而言，降雨是最大致死因子，但對種子成熟而言，降雨提供了種子發芽較適合的環境。相較之下，在季節性明顯變化的惠蓀林場，氣溫及降雨皆對牛奶榕榕果的生產有顯著影響；就牛奶榕的生長、繁殖生理而言，降雨應是環境因子中最主要的限制因子。牛奶榕雌株在降雨、氣溫較佳的環

境中可獲得較佳的榕果生產，對於種子散播有較好的萌發機會；另一方面，其專一的牛奶榕小蜂在低溫不適的環境下，可以藉幼蟲或蛹的型式在C期榕果內發育而受到榕果的保護，且大量羽化的授粉蜂可避開降雨期的不利天候，增加存活率(未發表)。這現象分別有助於小蜂的存活，及種子的發育及萌發，展現出牛奶榕對惠蓀林場季節的適應性。或許就如同Berg(1984)所言，雌雄異株在季節性環境下的適應，就像所有雌株在環境最佳時期結果一樣，可能有較佳的繁殖力。

三、不同區域之牛奶榕榕果物候比較

Hill (1967)於香港持續3年觀察一雌株牛奶榕的榕果物候發現，雌株只有1個於7月的花季。Wu (1996)觀察到陽明山的牛奶榕雌榕果花季集中於6~9 mo，雄榕果花季集中於3~9 mo。Okamoto and Tashiro (1981)在日本大阪(Osaka)調查牛奶榕的承名變種—假枇杷的榕果物候發現，雌榕果花季於7~9 mo，雄榕果花季至少於5~8 mo中。本研究於惠蓀林場觀察牛奶榕雌榕果主要發生在4~10 mo，雄榕果主要花季於2月中旬至6月。上述4個地區的雌榕果花季約皆集中於夏季至秋季，雄榕果花季約集中於春夏之際。因環境的差異，榕果物候表現亦不同，惠蓀林場的榕果花季約比陽明山早半個月，而陽明山榕果物候較日本約早1個月，而雄榕果花季高峰皆比雌榕果約早2個月。

謝誌

本研究承行政院國家科學委員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；兩位審查委員細心的斧正，使本文更具充實，特此一併致謝。

引用文獻

Bawa KS. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE and Little RJ, editors. Handbook of experimental pollination

- biology. Whese: Van Nostrand Reinhold Company. p 394-410.
- Beck NG, Lord EM. 1988a.** Breeding system in the *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. *Am J Bot* 75(12):1904-12.
- Berg CC. 1984.** Floral differentiation and dioecism in *Ficus* (Moraceae). *Acta Bot Neeri* 32:344-5.
- Berg CC. 1989.** Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45:605-11.
- Brostein JL 1989.** A mutualism at the edge of its range. *Experientia* 45:622-37.
- Chen YR. 1994.** Phenology and interaction of fig wasps and *Ficus microcarpa* L. [MS thesis]. Graduate Institute of Plant Pathology and Entomology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan. 86 p. [in Chinese with English summary].
- Chen YL. 1998.** Studies of phenology and interaction between *Ficus irisana* Elm. (Moraceae) and its fig wasps. [MS thesis]. Department of Entomology, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan. 71 p. [in Chinese with English summary].
- Corlett RT. 1987.** The phenology of *Ficus fistulosa* in Singapore. *Biotropica* 19(2):122-4.
- Corlett RT. 1993.** Sexual dimorphism in the reproductive phenology of *Ficus grossularioides* Burm. f. in Singapore. *Malayan Nat J* 47:149-55.
- Corner EJH. 1965.** Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. *Gard Bull Sing* 21:1-186.
- Damstra KSJ, Richardson S, Reeler B. 1996.** Synchronized fruiting between trees of *Ficus thonningii* in seasonally dry habitats. *J Biogeogr* 23:495-500.
- Galil J. 1977.** Fig biology. *Endeavor* 1: 52-6.
- Harrison RD. 2000.** Repercussions of El Niño: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Borneo. *Roal Soc* 267:911-5.
- Harrison RD, Yamamura N, Inoue T. 2000.** Phenology of a common roadside fig in Sarawak. *Ecol Res* 15:47-61.
- Hill DS. 1967.** Figs (*Ficus* sp.) of Hong Kong. Hong Kong: Hong Kong Univ Press. 130 p.
- Ho KY. 1991.** Pollination ecology of *Ficus pumila* L. var. *awkwotsang* (Makino) Corner and *Ficus pumila* L. var. *pumila*. [MS thesis]. Department of Forestry, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan. 64 p. [in Chinese with English summary].
- Hu SH. 1999.** Flowering phenology of *Ficus septica* and its effects on associated wasps in the Kenting Uplifted Coral Reef Forest. [MS thesis]. Depart of Biology, Tunghai Univ Taichung, Taiwan. 93 p. [in Chinese with English summary].
- Janzen DH. 1979.** How to be a fig. *Ann Rev Ecol Syst.* 10:13-51.
- Kjellberg F, Gouyon PH, Ibrahim M, Raymond M, 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.
- Kjellberg F, Maurice S. 1989.** Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: its evolution and consequences. *Experientia* 45:653-60.
- Lambert FR, Marshall AG. 1991.** Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *J Ecol* 79(3):793-809.
- Lin CC. 1999.** Phenology of *Schima superba* var. *superba* and *Gordonia axillaris* at Hue-Sun Forest Station. [MS thesis]. Department of Forestry, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan. 60 p. [in Chinese with English summary].
- Liu T. 1968.** Studies on the classification of the climax vegetation communities of Taiwan. 1. Classification of the climax formations of the vegetation of Taiwan. *Bull Taiwan For Res Inst No.* 166. 25 p.

- Liu YC, Lu FY, Ou CH. 1994.** Trees of Taiwan. Taichung, Taiwan: College of Agriculture, National Chung-Shing University. p 329-48. [in Chinese].
- Milton K, Windsor DM, Morrison DW, Estribi MA. 1982.** Fruiting phenologies of two Neotropical *Ficus* species. Ecology 63(3):752-62.
- Okamoto M, Tashiro M. 1981.** Seasonal fluctuation of the quantity of syconia on male and female trees of *Ficus erecta*. Bull Osaka Mus of Nat Hist 35:43-53.
- Patel A. 1996.** Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. J Ecol 84:667-80.
- Patel A. 1997.** Phenological patterns of *Ficus* in relation to other forest trees in southern India. J Trop Ecol 13:681-95.
- Patel A, McKey D. 1998.** Sexual specialization in two tropical dioecious figs. Oecologia 115: 391-400.
- Ram'irez BW. 1974.** Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. Ann Mo Bot Gard 61:770-80.
- Spencer H, Weiblen G, Flick B. 1996.** Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. J Biogeogr 23:467-75.
- Su HJ. 1992.** Vegetation of Taiwan: altitudinal vegetation zones and geographical climatic regions. In: Peng CI, editor. The biological resources of Taiwan: a status report. Taipei: Institute of Botany, Academia Sinica Monography Series: 11. p 39-53. [in Chinese with English summary].
- Taiz L, Zeiger E. 1991.** The control of flowering. In: Plant physiology. California. The Benjamin/Cummings Publishing Co. p 513-31.
- Tseng LJ. 1999.** Flowering phenology and pollination ecology of *Ficus formosana* Maxim. at Hue-Sun Forest Station. [MS thesis]. Department of Forestry, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan. 86 p. [in Chinese with English summary].
- Tzeng HY, Ou CH, Lu FY. 2001.** Morphological study on the syconia of *Ficus erecta* var. *beeheyana*. Taiwan J Forest Sci 16(4):295-306. [in Chinese with English summary].
- van Noort S, Compton SG. 1996.** Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. J Biogeogr 32:415-24.
- van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ. 1993.** The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. Ann Rev Ecol Syst 24:353-77.
- Valdeyron G, Lloyd DG. 1979.** Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. Evolution 55(2):673-85.
- Verkerke W. 1989.** Structure and function of the fig. Experientia 45:612-22.
- Weibes JT. 1979.** Co-evolution of figs and their insect pollinators. Ann Rev Ecol Syst 10: 1-12.
- Windsor DM, Morrison DW, Estribi MA, de Leon B. 1989.** Phenology of fruit and leaf production by 'strangler' figs on Barro Colorado Island, Panama. Experientia 45:647-53.
- Wu HF. 1996.** The symbiosis between *Ficus erecta* Thunb. var. *beeheyana* and *Blastophaga nipponica* at Yang-Ming Shan. [MS thesis]. Graduate Institute of Zoology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan. 54 p. [in Chinese with English summary].
- Yu FC. 2001.** Meteorology. In: Chen MY, Sheu BH, Wu SH, editors. Ecology of Guandaushi Forest Station. Taihchung, Taiwan: Experiment Forest of National Chung Hsing University p 22-35. [in Chinese].