

研究報告

臺灣產榕屬植物花粉形態之研究

曾喜育¹ 歐辰雄¹ 呂福原² 王志強^{3,4}

【摘要】榕屬植物具有非常獨特的榕果物候及專一性的共生授粉生態系統，但其花粉資訊多散見於個別分類群或授粉生態的研究報告，鮮有較系統性的研究。本研究以掃描式電子顯微鏡觀察臺灣產榕屬植物 25 個分類群及 3 個引進栽培分類群的花粉。研究成果顯示：榕屬植物的花粉多為雙孔粒，形態多為橄欖形、橢圓至長橢圓形，部份種類具近圓形，稀三角形，赤道軸長約 6.5-11.7 μm ，屬微小粒至小粒；赤道面為凸圓至圓形，極軸約 3.9-8.0 μm ，P/E 值介於 0.47-0.85，花粉表面殆平滑至微細紋；發芽孔 2 稀 3，位赤道面，孔口近圓形。除斯氏榕、白肉榕、鵝鑾鼻蔓榕、阿里山珍珠蓮等花粉形態變較多外，臺灣產榕屬植物花粉在分類群內大致具穩定的形態；在節內或亞屬內的各親緣分類群間的花粉形態難以區別，但在部分節間與亞屬間之略可區分；整體而言，榕屬植物與桑科其他屬植物的花粉形態明顯不同，為獨立、自然的一群。

【關鍵詞】榕屬、花粉、植物分類

Research paper

Pollen Morphology of *Ficus* L. (Moraceae) in TaiwanHsy-Yu Tzeng¹ Chern-Hsiung Ou¹ Fu-Yuan Lu² Chih-Chiang Wang^{3,4}

【Summary】Though the genus *Ficus* has particular characteristics of phenology and mutualism-pollination ecology, the systematic studies of the pollen grain in the genus are still scanty. In this study, pollen morphology of 25 native taxa in Taiwan and 3 introduced taxa were investigated by scanning electron microscope. The results indicated that the pollen grains of the taxa were usually symmetrical, diporate, minutae-perminutae in size, truncate-rhombus to emarginated-ellipse in shape, which polar and equatorial axis ranging from 3.9 to 8.0 μm and 6.5 to 11.7 μm , respectively. The P/E ratio was rating from 0.47 to 0.82. Except *F. tinctoria* subsp. *swinhoei*, *F. virgata*, *F. pedunculosa* var. *mearnsii* and *F. sarmentosa* var. *henryi* etc., the pollen morphology was stably within species. The results also showed that *Ficus* was somewhat stenopalynous among the affinity of taxa, sections and genera, thus the value of pollen characters for

1. 國立中興大學森林學系，40227 台中市國光路 250 號

Department of Forestry, National Chung Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 40227, Taiwan.

2. 國立嘉義大學森林暨自然資源學系，60004 嘉義市學府路 300 號

Department of Forestry and Natural Resources, National Chiayi University, 300 University Rd., Chiayi 60004, Taiwan.

3. 國立澎湖科技大學觀光休閒學系，88046 澎湖縣馬公市六合路 300 號

Department of Tourism and Leisure, National Penghu University, 300, Liuho Rd., Makung City, Penghu County 88046, Taiwan.

4. 通訊作者 Corresponding author, e-mail: ccwang@npu.edu.tw.

application in distinguished species of *Ficus* is somewhat limited. However, the pollen characters of *Ficus* are different obviously from the other genera in Moraceae.

【Key words】*Ficus*, Pollen, Taxonomy

一、緒言

榕屬 (*Ficus* L.) 歸屬於桑科 (Moraceae DC.) 榕族 (Ficeae Gaudich.)，單一族屬，廣泛分布於南、北緯 35 度的熱帶與亞熱帶之間，約 750 種以上，雌雄同株或異株，種數約佔各半 (Corner, 1962; 1965; Rami' rez, 1974; Berg, 1989)；單葉，多互生，多具乳汁，具有多樣的生活型；隱頭花序發育形成榕果 (fig, syconium) 是本屬最重要的特徵 (Corner, 1962; 1965; Rami' rez, 1974; Berg, 1989; Liao, 1995; 曾喜育, 2004)，內部著生數十至數萬朵單性的小花，只有一個榕果小孔 (ostiole) 與外界相通 (Verkerke, 1989; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。因其構造特殊，只能依賴種專一性的榕果小蜂於特定的時期進入榕果內授粉，而榕屬植物則提供子房予榕果小蜂作為培育後裔的場所 (Galil and Eisikowish, 1968; Wiebes, 1979)，彼此間形成幾近絕對的種專一性共生系統 (Galil, 1973)。

本屬植物自 Linnaeus (1753) 建立後，歷經 Gasparrinii (1844)、Miquel (1847, 1848, 1867, 1868)、King (1887-1888)、Sata (1934, 1944)、Corner (1965)、Berg (1989, 2003)、Dixon (2003) 等分類系統的研究，加上 Wiebes (1994)、Rami' rez (1970, 1974)、Kjellberg *et al.* (2001)、Weiblen (2000, 2001)、Jousselin *et al.* (2003) 等在榕屬植物與榕小蜂分類及系統演化等進行持續的探討，本屬植物之系統發育大致有了初步成果。然而，本屬植物的花粉鮮少有系統性的觀察研究；除謝萬權 (1964) 利用光學顯微鏡進行系統性觀察外，其餘則散見於蕁麻部 (Urticales) 或桑科的花粉觀察研究 (Barth, 1976; Hamilton, 1976; Punt and Eetgerink 1982, Punt and Malotiaux, 1984; Hoen and Punt, 1989; 陳新芳等, 2004)；或

榕屬植物開花物候、授粉生態之研究 (曾喜育, 1997; 曾麗蓉, 1999; 張雯純, 2003)。

本研究利用掃描式電子顯微鏡 (Scanning Electron Microscope, SEM) 針對榕屬植物花粉形態之進行系統性之觀察，以期對榕屬植物系統分類提供參考，並能對榕屬植物與榕果小蜂之授粉共生研究有所助益。

二、材料與方法

(一) 研究材料

本研究依曾喜育 (2004) 之分類處理，採得臺灣現生榕屬共 6 亞屬 12 節 28 個分類群 (含 3 引進栽培分類群, Table 1) 成熟 (雄花期) 榕果，每個分類群採取 10 個以上的成熟榕果，分別浸漬於 FAA 固定液中保存備用；並將所採集之標本作成腊葉標本，存放於國立中興大學森林系標本館中，供日後研究之依據。

(二) 方法

每個分類群選取 3-5 粒成熟榕果，在解剖顯微鏡下挑出雄蕊，經酒精系列脫水至 100% 酒精，再置換成 100% 丙酮 2 次，置入臨界點乾燥儀 (HITACHI HCP-2 Critical Point Dryer, CPD) 進行乾燥。將雄蕊黏在雙面膠座檯上並打碎、來回沾黏，將座檯放入 IB-2 型金屬鍍膜儀進行金鉑合金鍍膜 (coating) 90 秒；取出標本座檯置入 HITACHI S-2400 型之掃描式電子顯微鏡，以 15 KV 加速電壓作花粉表面特徵觀察並拍攝記錄。

三、結果與討論

本研究以 SEM 觀察臺灣榕屬植物 6 亞屬 12 節 28 個分類群 (含引進及歸化分類群) 的花粉，結果顯示榕屬植物的花粉非常細小，平均花粉粒大小約 9.6 μm ，依 Erdtman (1952) 以花粉軸最長之長度為依據，本屬花粉赤道軸長

約 6.5-11.7 μm ，介於微小粒型 (perminutae, $<10 \mu\text{m}$) 與小粒型 (minutae, 10-25 μm) 間，多屬微小粒，依 Reitsma (1970) 之花粉形態區分，臺灣榕屬植物之花粉極面形態可分成橄欖形 (truncate-rhombus)、橢圓 (ellipse) 至長橢形 (emarginated-ellipse)、截狀橢圓形 (truncate-ellipse)，少數圓形 (circular) 或三角形 (triangle)，此結果與謝萬權 (1964) 的觀察相同，但花粉尺寸皆較謝萬權 (1964) 的觀察結果小。花粉極軸/赤道軸比值 (P/E) 平均約 0.47-0.85；發芽孔位赤道面，多 2 孔粒

(diporate)，稀 3，具 3 發芽孔之花粉極面為三角形，發芽孔位各角上 (謝萬權 1964)；孔粒形狀近圓形；花粉表面近平滑或微細紋。依 Hamilton (1976) 劃分方式，榕屬植物的花粉屬於桑屬型 (*Morus* type)，王仁禮和徐國士 (1972) 依幾瀨的花粉形態系統，將榕屬植物花粉歸類為 5Aa 型，即極面與赤道形成圓球形或稍長圓球形，口小而圓，2 個，存在赤道上。

本研究觀察臺灣產榕屬植物花粉之各項形質特徵如圖 1 及表 1，以下為榕屬植物各亞屬、節之花粉形態綜合描述：

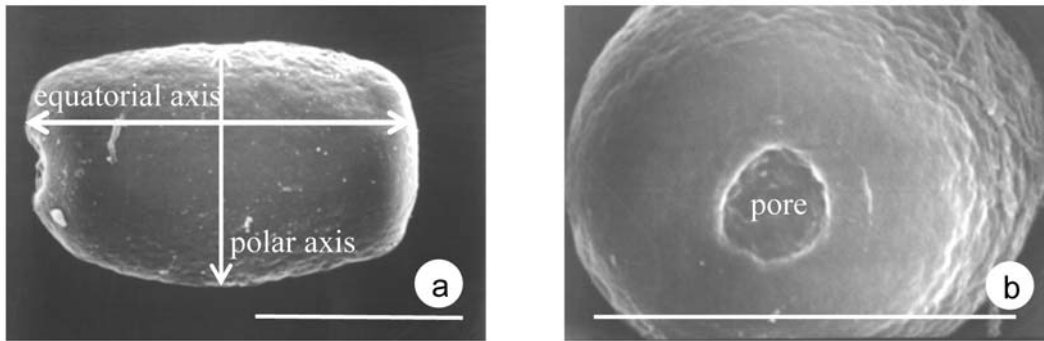


圖 1. 臺灣榕屬植物花粉形態構造圖解

Fig. 1. Morphological illustration of *Ficus* pollen; (a) polar view and (b) equatorial view. Scale bars = 5 μm .

(一) Subg. *Pharmacosycea* Miq. 藥榕亞屬

1. Sect. *Oreosycea* (Miq.) Corner 石榕節

本節有九丁榕 (*F. nervosa* Heyne ex Roth., 圖 2-4) 和綠島榕 (*F. pubinervis* Bl., 圖 5-7) 等 2 種。花粉略等極性，極面略呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 10.3-10.7 μm ，極軸約 5.6-7.3 μm ；P/E 介於 0.52-0.81；發芽孔 2，略凹陷，略圓形，徑約 1.3-1.5 μm 。

(二) Subg. *Urostigma* (Gasp.) Miq. 尾柱榕亞屬

2. Sect. *Conosycea* (Miq.) Corner 錐果榕節

本節包含有引進分類群垂榕 (*F. benjamina* L. var. *benjamina*, 圖 8-10)，以及白榕 (*F. benjamina* L. var. *bracteata* Corner, 圖 11-13)

及正榕 (*F. microcarpa* L. f., 圖 14-16) 等 3 個分類群。花粉略等極性；極面略呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形，表面微細紋；赤道軸約 9.8-11.5 μm ，極軸約 7.3-8.0 μm ；P/E 介於 0.59-0.88，發芽孔 2，微凹至凹陷，略圓形，徑約 1.2-1.3 μm ，中央突起至微凸起。

3. Sect. *Stilpnophyllum* Endl. 印度橡膠樹節

本節僅印度橡膠樹 (*F. elastica* L., 圖 17-19) 1 個引進分類群。花粉等極性；極面略呈橢圓形，兩端圓鈍，赤道面為近圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 6.5 μm ，極軸約 4.6 μm ；P/E 介於 0.55-0.88；發芽孔 2，微凹陷，略圓形，徑約 0.7 μm 。

表 1. 臺灣榕屬植物花粉形態特徵

Table 1. Summary of pollen measurements for the species belonging to the genus *Ficus* in Taiwan.
Parenthesis are minimum and maximum of the pollen size.

Taxa	Shape	Polar axis (P)	Equatorial axis (E)	P/E	Pore	Locality
Subg. <i>Pharmacosycea</i> Miq.						
Sect. <i>Oreosycea</i> (Miq.) Corner						
1 <i>F. nervosa</i> Heyne ex Roth.	truncate-rhombus	(5.7) 6.2 (6.5)	(9.7) 10.3 (10.9)	(0.52) 0.60 (0.67)	1.3	Ren-ai Township, Nantou County
2 <i>F. pubinervis</i> Bl.	truncate-rhombus	(6.1) 7.3 (8.5)	(9.3) 10.7 (13.0)	(0.56) 0.68 (0.81)	1.5	Lanyu Township, Taitung County
Subg. <i>Urostigma</i> (Gasp.) Miq.						
Sect. <i>Conosycea</i> (Miq.) Corner						
3 <i>F. benamina</i> L. var. <i>benamina</i>	truncate-rhombus	(7.1) 7.3 (7.9)	(10.7) 11.5 (12.2)	(0.59) 0.64 (0.67)	1.3	Taichung City
4 <i>F. benamina</i> L. var. <i>bracteata</i> Corner	truncate-rhombus	(6.6) 8.0 (8.9)	(9.8) 11.5 (13.0)	(0.64) 0.69 (0.76)	1.3	Hengchun Township, Pingtung County
5 <i>F. microcarpa</i> L. f.	truncate-rhombus	(7.4) 8.0 (8.6)	(9.3) 9.8 (10.0)	(0.78) 0.82 (0.88)	1.2	Hengchun Township, Pingtung County
Sect. <i>Stilpnophyllum</i>						
6 <i>F. elastica</i> Roxb.	ellipse	(4.3) 4.6 (5.0)	(5.7) 6.5 (7.9)	(0.55) 0.72 (0.88)	0.7	Hengchun Township, Pingtung County
Sect. <i>Urostigma</i> (Gasp.) Miq.						
7 <i>F. caulocarpa</i> Miq. (Miq.)	truncate-rhombus	(7.3) 7.5 (8.1)	(10.1) 10.6 (11.3)	(0.64) 0.71 (0.76)	0.9	Hengchun Township, Pingtung County
8 <i>F. religiosa</i> L.	truncate-rhombus	(6.8) 7.1 (7.5)	(10.0) 11.2 (12.1)	(0.58) 0.63 (0.75)	0.9	Taichung City
9 <i>F. superba</i> Miq. (Miq.) var. <i>japonica</i> Miq.	truncate-rhombus	(6.1) 6.7 (7.3)	(9.7) 10.5 (12.2)	(0.50) 0.64 (0.75)	1.1	Taichung City
Subg. <i>Ficus</i> L.						
Sect. <i>Eriosycea</i> (Miq.) Berg						
10 <i>F. esquiroliana</i> L'evl	truncate-rhombus	(5.0) 5.1 (5.3)	(6.3) 7.9 (9.0)	(0.59) 0.65 (0.79)	1.1	Maolin Township, Kaohsiung County
11 <i>F. ruficaulis</i> Merr. var. <i>antaoensis</i> (Hay.) Hatusima & Liao	truncate-rhombus	(5.7) 6.0 (7.1)	(8.6) 9.8 (10.7)	(0.57) 0.61 (0.67)	1.5	Lanyu Township, Taitung County
Sect. <i>Ficus</i> L.						
12 <i>F. erecta</i> Thunb. var. <i>beeheyana</i> (Hook. et Art.) King	ellipse	(4.5) 5.2 (5.9)	(8.8) 10.2 (11.4)	(0.44) 0.51 (0.58)	0.8	Ren-ai Township, Nantou County
13 <i>F. formosana</i> Maxim.	emarginated- ellipse	(5.7) 6.6 (7.1)	(10.0) 11.0 (12.9)	(0.50) 0.62 (0.71)	1.1	Ren-ai Township, Nantou County
14 <i>F. pedunculosa</i> Miq. var. <i>meansii</i> (Merr.) Corner	circular, truncate-ellipse	(7.7) 7.7 (9.0)	(8.2) 9.1 (9.8)	(0.64) 0.85 (1.05)	1.0	Lanyu Township, Taitung County

表 1. 臺灣榕屬植物花粉形態特徵 (續)

Table 1. Summary of pollen measurements for the species belonging to the genus *Ficus* in Taiwan.

Parenthesis are minimum and maximum of the pollen size (continue).

Taxa	Shape	Polar axis (P)	Equatorial axis (E)	P/E	Pore	Locality
15 <i>F. tannoensis</i> Hay. f. <i>rhombifolia</i> Hay.	emarginated-ellipse	(7.1) 7.4 (7.9)	(10.7) 11.4 (12.1)	(0.63) 0.65 (0.70)	1.1	Lanyu Township, Taitung County
16 <i>F. vaccinioides</i> Hemsl. ex King	emarginated-ellipse	(5.3) 5.7 (6.1)	(10.5) 11.7 (13.0)	(0.43) 0.49 (0.54)	1.5	Lanyu Township, Taitung County
Subg. <i>Synoecea</i> (Miq.) Miq.						
Sect. <i>Kalosycea</i> (Miq.) Corner						
17 <i>F. aurantiacea</i> Griff. var. <i>parvifolia</i> Corner	ellipse	(3.0) 3.9 (4.3)	(7.4) 8.3 (9.6)	(0.38) 0.47 (0.57)	1.2	Manjhou Township, Pingtung County
Sect. <i>Rhizocladus</i> Eendl.						
18 <i>F. pumila</i> L. var. <i>awkeotsang</i> (Mak.) Corner	barrel	(5.1) 5.6 (6.1)	(7.7) 8.6 (9.3)	(0.59) 0.65 (0.74)	1.1	Yuanshan Township, I-Lan County
19 <i>F. sarmentosa</i> Buch.-Ham. ex J. E. Sm. var. <i>henryi</i> (King ex Oliver) Corner	circular, emarginated-ellipse	(5.3) 6.5 (8.2)	(7.9) 8.6 (9.8)	(0.64) 0.76 (1.00)	1	Alishan Township, Chiayi County
Subg. <i>Sycidium</i> (Miq.) Mildbr. & Burret						
Sect. <i>Sycidium</i>						
20 <i>F. ampelas</i> Burm. f.	truncate-rhombus	(5.7) 6.2 (7.1)	(7.4) 9.1 (10.0)	(0.59) 0.68 (0.85)	1.2	Hengchun Township, Pingtung County
21 <i>F. cumingii</i> Miq. var. <i>terminalifolia</i> (Elm.) Sata	truncate-rhombus	(5.2) 5.9 (6.3)	(7.4) 8.8 (9.2)	(0.62) 0.68 (0.75)	1.2	Lanyu Township, Taitung County
22 <i>F. irisana</i> Elm.	truncate-rhombus	(5.0) 6.0 (6.8)	(9.0) 9.7 (10.4)	(0.54) 0.62 (0.73)	1.2	Township, Nantou County
Sect. <i>Palaeomorphe</i> King						
23 <i>F. heteropleura</i> Bl. var. <i>caudatifolia</i> (Warb.) Tzeng	truncate-rhombus	(5.2) 5.9 (6.3)	(7.4) 8.8 (9.7)	(0.62) 0.68 (0.75)	0.8	Lanyu Township, Taitung County
24 <i>F. tintoria</i> Forst. f. subsp. <i>swinhoei</i> (King) Corner	truncate-rhombus, triangle	(5.3) 6.6 (8.6)	(8.9) 9.5 (10.4)	(0.62) 0.71 (0.92)	1.1	Hengchun Township, Pingtung County
25 <i>F. virgata</i> Reinw. ex Bl.	truncate-rhombus	(5.0) 5.5 (6.4)	(7.9) 8.6 (9.3)	(0.58) 0.64 (0.73)	0.8	Hengchun Township, Pingtung County
Subg. <i>Sycomorus</i> (Gasp.) Miq.						
Sect. <i>Neomorpha</i> King						
26 <i>F. variegata</i> Bl. var. <i>garciae</i> (Elm.) Corner	truncate-rhombus	(5.8) 6.5 (7.1)	(8.4) 10.1 (11.0)	(0.59) 0.65 (0.70)	1.4	Lanyu Township, Taitung County
Sect. <i>Sycocarpus</i> Miq.						
27 <i>F. benguetensis</i> Merr.	truncate-rhombus	(3.6) 4.3 (4.9)	(6.5) 7.0 (7.5)	(0.54) 0.61 (0.75)	1.1	Yuanshan Township, I-Lan County
28 <i>F. septica</i> Burm.	truncate-rhombus	(4.5) 4.9 (5.3)	(7.7) 8.4 (8.9)	(0.50) 0.59 (0.65)	0.9	Hengchun Township, Pingtung County

4. Sect. *Urostigma* Miq. 尾柱榕節

本節有大葉雀榕 (*F. caulocarpa* (Miq.) Miq., 圖 20-22)、雀榕 (*F. superba* (Miq.) Miq. var. *japonica* Miq., 圖 26-28) 及引進的菩提樹 (*F. relegiosa* L., 圖 23-25) 等 3 個分類群。花粉等極性；極面呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形；花粉表面微細紋至近平滑；赤道軸約 10.5-11.2 μm ，極軸約 6.7-7.5 μm ；P/E 介於 0.50-0.76；發芽孔 2，微凹陷，略圓形，徑約 0.9-1.1 μm ，中央微突起。

(三) Subg. *Ficus* L. 無花果榕亞屬5. Sect. *Eriosycea* (Miq.) Berg 綿毛榕節

本節有黃毛榕 (*F. esquiroliana* L'evl., 圖 29-31) 及蘭嶼落葉榕 (*F. ruficaulis* Merr. var. *antaensis* (Hay.) Hatsumima et Liao, 圖 32-34)。花粉等極性；極面略呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形，花粉表面微細紋；赤道軸約 7.9-9.8 μm ，極軸約 5.1-6.0 μm ；P/E 介於 0.57-0.79；發芽孔 2，微平至凹陷，略圓形，徑約 1.1-1.5 μm 。

6. Sect. *Ficus* L. 無花果節

本節包括有牛奶榕 (*F. erecta* Thunb. var. *beeheyana* (Hook. et Arn.) King, 圖 35-37)、臺灣榕 (*F. formosana* Maxim., 圖 38-39)、鵝鑾鼻蔓榕 (*F. pedunculosa* Miq. var. *mearnsii* (Merr.) Corner, 圖 40-43)、菱葉濱榕 (*F. tannoensis* Hay. f. *rhombifolia* Hay., 圖 44-45) 及越橘葉蔓榕 (*F. vaccinioides* Hemsl. ex King, 圖 46-48) 等 5 個分類群。花粉等極性至略等極性；極面長橢圓形、橢圓形至近圓形，兩端略圓鈍至近截平，赤道面為圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 9.1-11.7 μm ，極軸約 5.2-7.7 μm ；P/E 介於 0.44-1.05；發芽孔 2，略圓形，凹陷，徑約 0.8-1.5 μm ，中央常微凸起。

(四) Subg. *Synoecia* (Miq.) Corner 薜荔榕亞屬7. Sect. *Kalosyce* (Miq.) Corner 麗榕節

本節僅大果榕 (*F. aurantiacea* Griff. var. *parvifolia* Corner, 圖 49-50)。花粉略等極性；極面長橢圓形微彎，2 端圓鈍截平，赤道面為

圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 8.3 μm ，極軸約 3.9 μm ；P/E 介於 0.38-0.57；發芽孔 2，微凹，略圓形，徑約 1.2 μm ，中央微突至平。

8. Sect. *Rhzocladus* Endl. 根莖榕節

本節有愛玉 (*F. pumila* L. var. *awkeotsang* (Mak.) Corner, 圖 51-53)、阿里山珍珠蓮 (*F. sarmentosa* Buch.-Ham. ex J. E. Sm. var. *henryi* (King ex D. Oliver) Corner, 圖 54-55) 等 2 個分類群。花粉等極性；極面橢圓形、廣橢圓形至近圓形，兩端略圓鈍或截平，赤道面為圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 8.6-8.8 μm ，極軸約 5.6-6.5 μm ；P/E 介於 0.59-1.00；發芽孔 2，凹陷，略圓形，徑約 1.0-1.1 μm 。

(五) Subg. *Sycidium* (Miq.) Berg 澀葉榕亞屬9. Sect. *Sycidium* (Miq.) Corner 澀葉榕節

本節有金氏榕 (*F. ampelas* Burm. f., 圖 56-58)、對葉榕 (*F. cumingii* Miq. var. *terminalifolia* (Elm.) Sata, 圖 59-61) 及澀葉榕 (*F. irisana* Elm., 圖 62-64) 等 3 個分類群。花粉等極性；極面呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形；花粉表面略形滑至微細紋；赤道軸約 8.8-9.7 μm ，極軸約 5.9-6.2 μm ；P/E 介於 0.54-0.85；發芽孔 2，凹陷，略圓形，徑約 1.2 μm ，中央微突起。

10. Sect. *Palaeomorpha* (King) Berg 古榕節

本節包含尖尾長葉榕 (*F. heteropleura* Bl. var. *caudatifolia* (Warb.) Tzeng, 圖 65-67)、斯氏榕 (*F. tinctoria* Forst. f. subsp. *swinhoei* (King) Corner, 圖 68-71) 及白肉榕 (*F. virgata* Reinw. ex Bl., 圖 72-73) 等 3 個分類群。花粉等極性；極面橄欖球形，稀三角形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 8.6-9.5 μm ，極軸約 5.5-6.6 μm ；P/E 介於 0.62-0.92；發芽孔 2 (稀 3)，微凹，略呈圓形，徑約 0.8-1.1 μm 。

(六) Subg. *Sycomorus* (Gasp.) Miq. 埃及無花果亞屬11. Sect. *Neomorpha* King 幹花榕節

本節僅幹花榕 (*F. variegata* Bl. var. *garicae*

(Elm.) Corner, 圖 74-76)。花粉等極性；極面呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形；花粉表面微細紋；赤道軸約 10.1 μm ，極軸約 6.5 μm ；P/E 介於 0.59-0.70；發芽孔 2，凹陷近圓形，徑約 1.4 μm 。

12. Sect. *Sycocarpus* Miq. 囊果榕節

本節有豬母乳 (*F. benguetensis* Merr., 圖 77-79) 及稜果榕 (*F. septica* Burm. f., 圖 80-82)。花粉略等極性；極面呈橄欖球形，兩端漸狹，赤道面為凸圓形；花粉表面殆平滑至微細紋；赤道軸約 7.0-8.4 μm ，極軸約 4.3-4.9 μm ；P/E 介於 0.5-0.75；發芽孔 2，略凹陷，近圓形，徑約 0.9-1.1 μm 。

榕屬植物的花粉非常細小，平均花粉粒大小僅 9.6 μm ，利用掃描式電子顯微鏡觀察，可清晰地顯示花粉的外表雕紋等微細構造。然

而，本屬植物在花粉植物誌中少見有詳細觀察描述，其可能原因一方面來自於花粉非常細小，不易觀察；另一方面，經由標本館取得之花粉標本在掃描式電子顯微鏡下呈現萎縮或破裂的情況，顯示本屬植物無法經由標本館取得花粉標本。此外，榕屬植物具特殊的榕果發育時期，加上必需採取新鮮之成熟榕果標本，使得花粉收集工作不易達成(曾喜育，2004)。

本研究觀察包含垂榕、印度橡膠樹及菩提樹等 3 種外來分類群之花粉，前 2 者在臺灣尚未發現有榕果小蜂進駐，而菩提樹已有菩提榕小蜂為其授粉(陳朝興和周樑鎰，1997)，且有種子產生及種子苗的建立，在臺灣地區形成歸化種。比較其他原生或歸化之分類群，垂榕的花粉顯得有些壓縮而不飽滿，可能為垂榕的榕果未發育至真正的雄花期(雄花成熟時期)，花

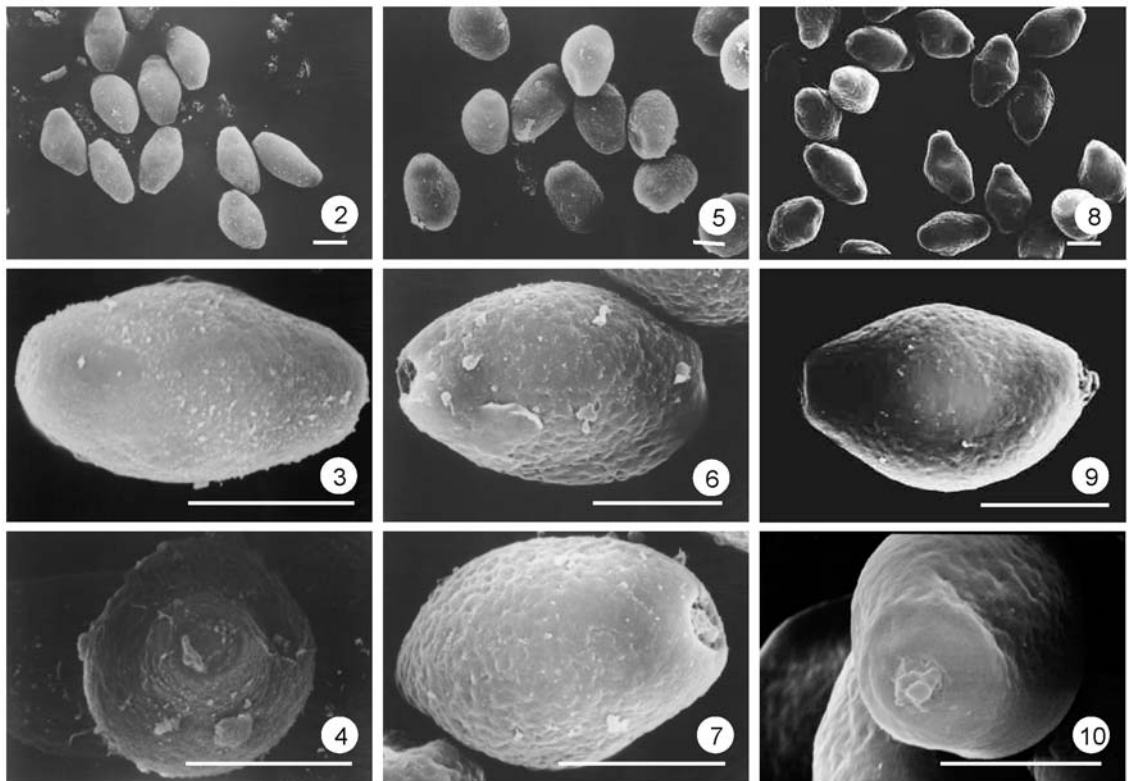


圖 2-10. 臺灣產榕屬植物花粉形態

Fig. 2-4: *F. nervosa*; 5-7: *F. pubnervis*; 8-10: *F. benjamina* var. *benjamina*. Scale bars = 5 μm .

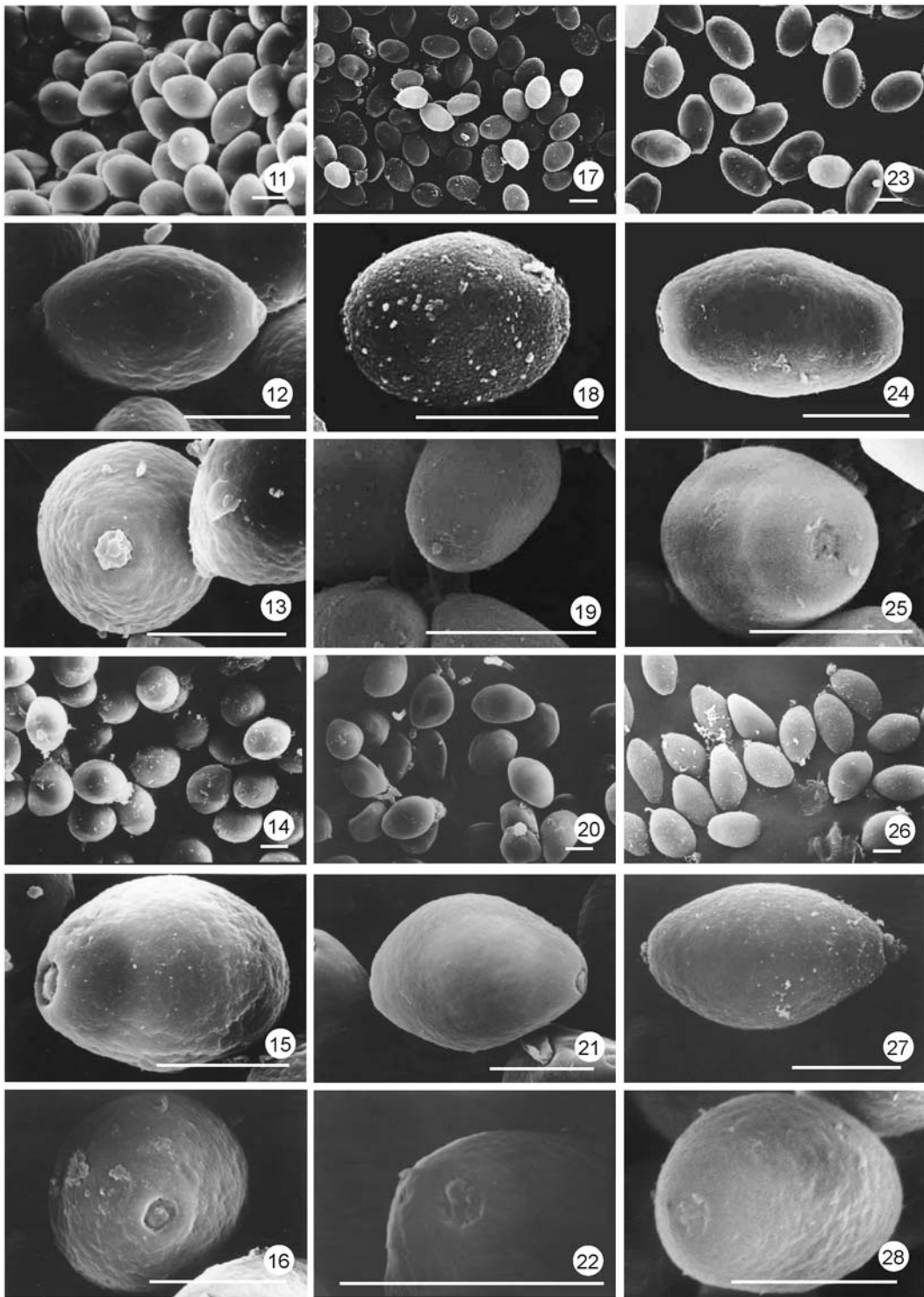


圖 11-28. 臺灣產榕屬植物花粉形態

Fig. 11-13: *F. benjamina* var. *bracteata*; 14-16: *F. microcarpa*; 17-19: *F. elastica*; 20-22: *F. caulocarpa*; 23-25: *F. religiosa*; 26-28: *F. superba* var. *japonica*. Scale bars = 5 μ m.

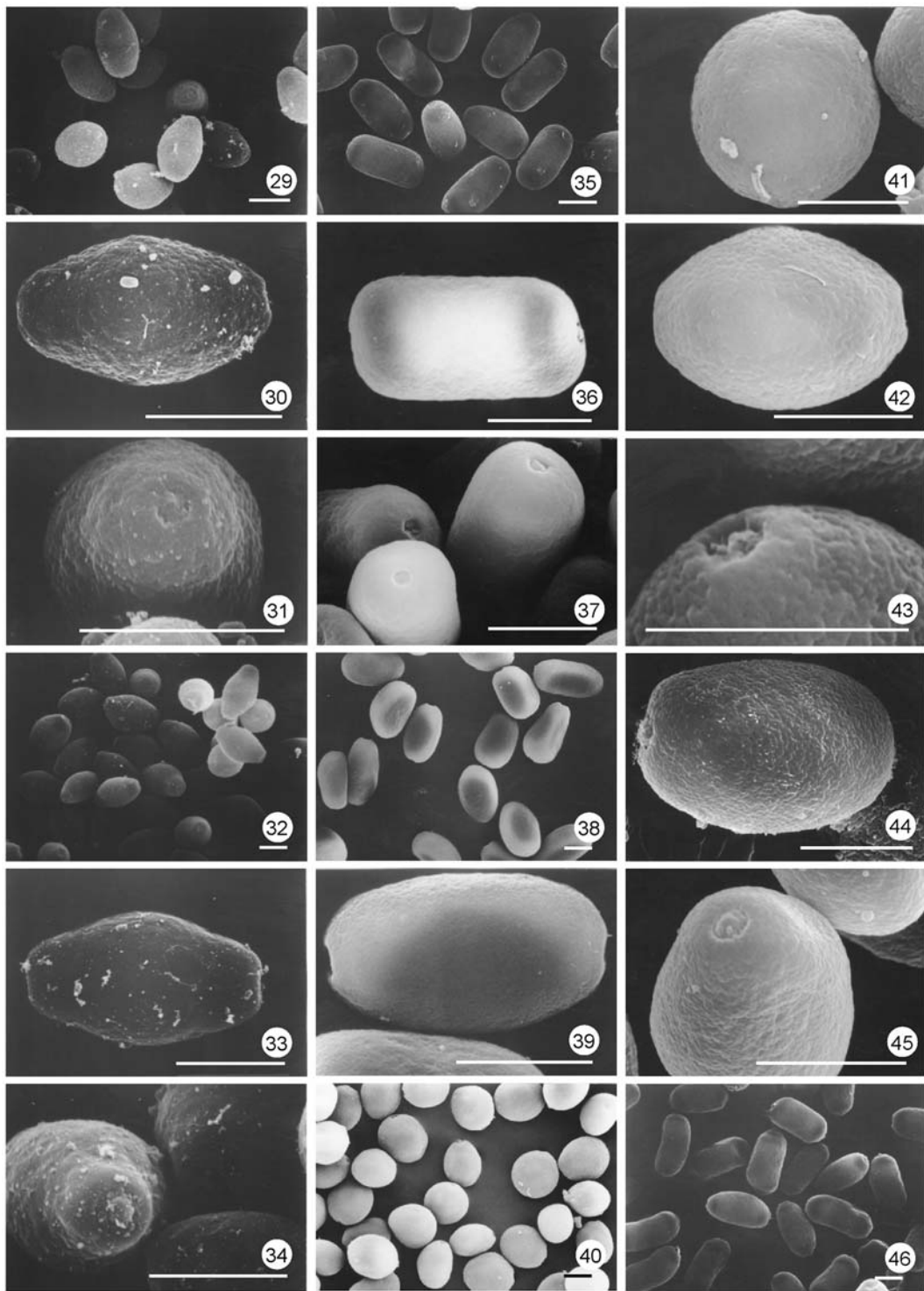


圖 29-46. 臺灣產榕屬植物花粉形態

Fig. 29-31: *F. esquiroliana*; 32-34: *F. ruficaulis* var. *antaoensis*; 35-37: *F. erecta* var. *beeheyana*; 38-39: *F. formosana*; 40-43: *F. pedunculosa* var. *mearnsii*; 44-45: *F. tannoensis* f. *rhombifolia*; 46: *F. vaccinioides*. Scale bars = 5 μ m.

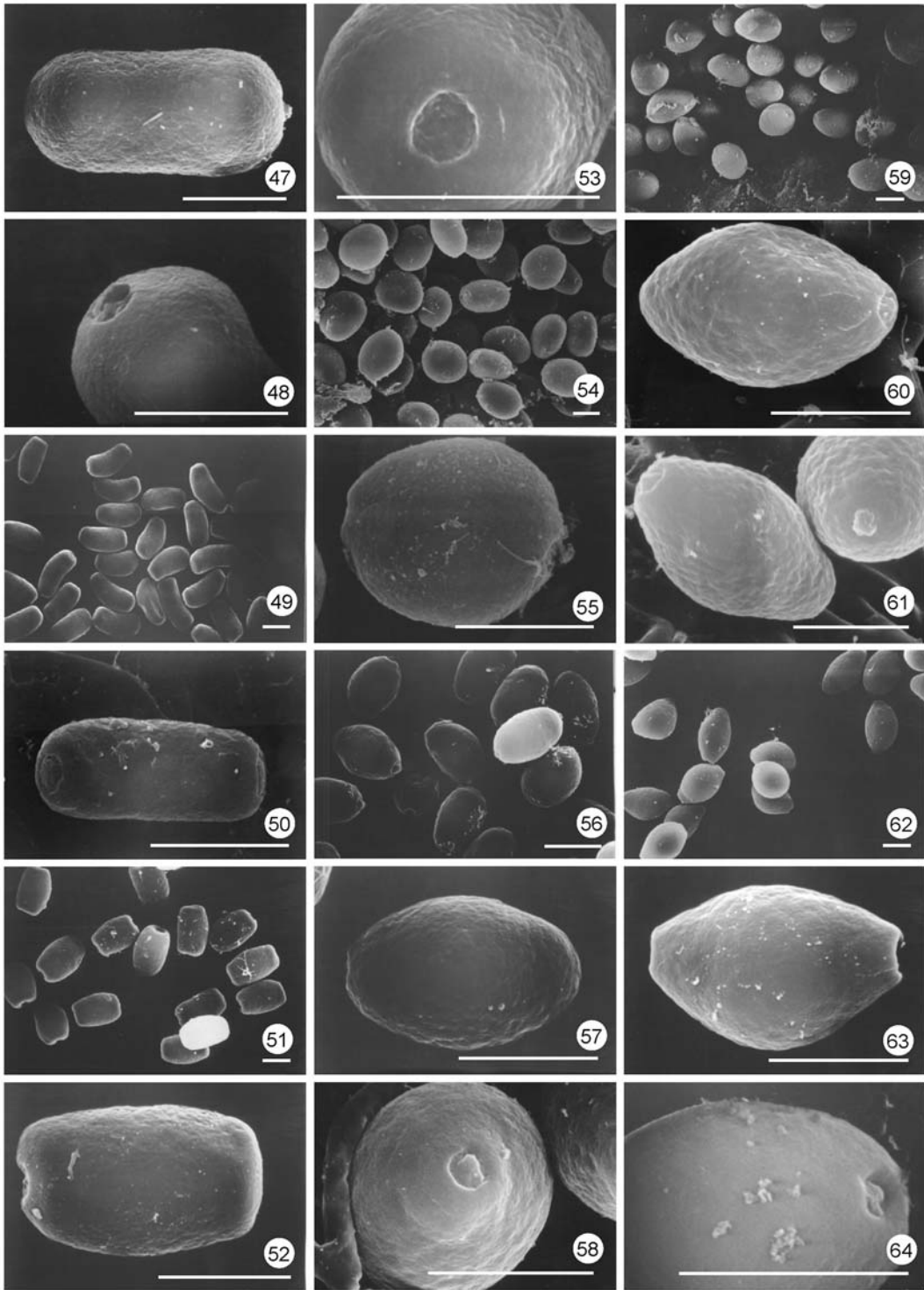


圖 47-64. 臺灣產榕屬植物花粉形態

Fig. 47-48: *F. vaccinioides*; 49-50: *F. aurantiacea* var. *parvifolia*; 51-53: *F. pumila* var. *awkeotsang*; 54-55: *F. sarmentosa* var. *henryi*; 56-58: *F. ampelas*; 59-61: *F. cumingii* var. *terminalifolia*; 62-64: *F. irisana*. Scale bars = 5 μ m.

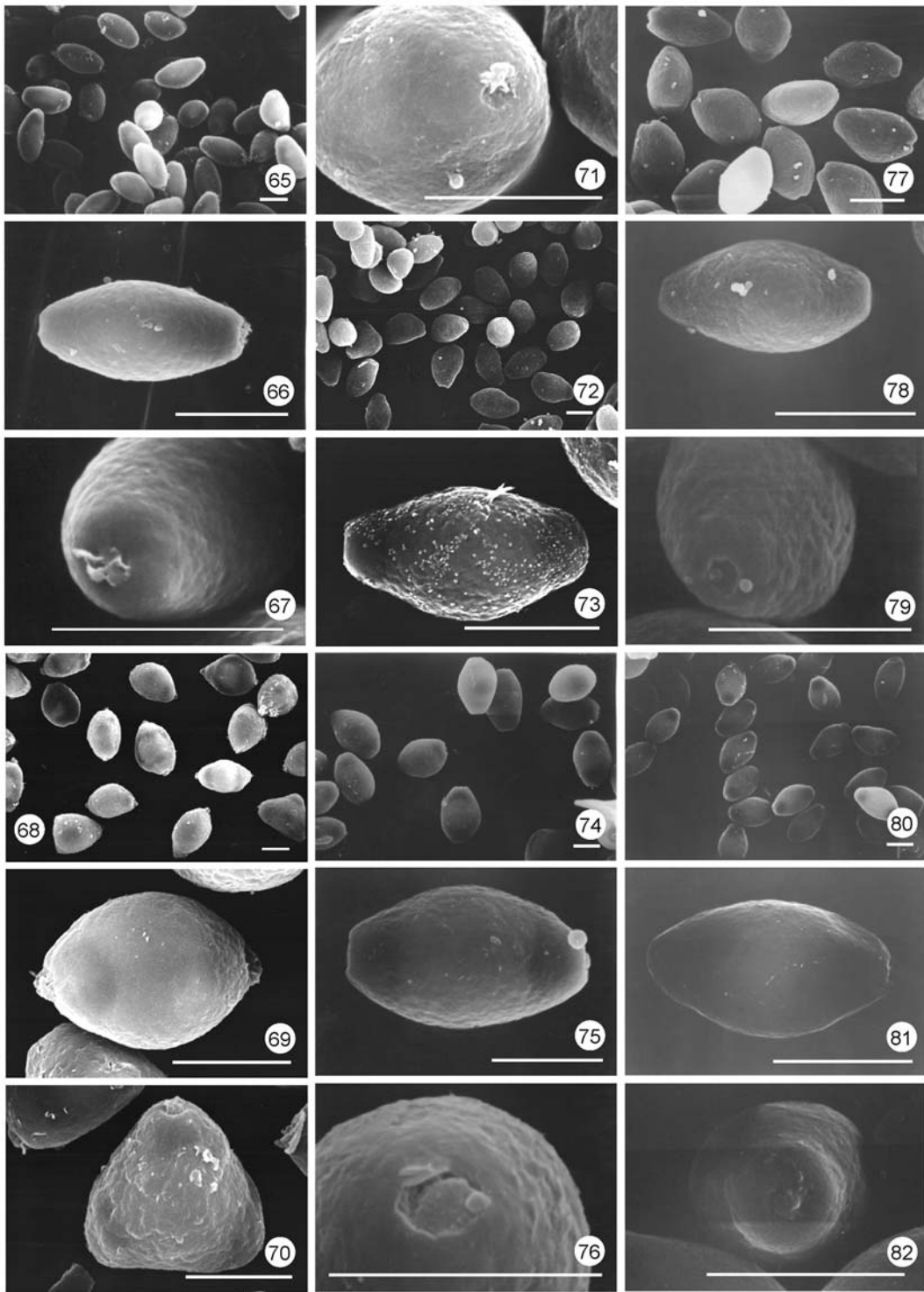


圖 65-82. 臺灣產榕屬植物花粉形態

Fig. 65-67: *F. heteropleura* var. *caudatifolia*; 68-71: *F. tintoria* subsp. *swinhoei*; 72-73: *F. virgata*;
74-76: *F. variegata* var. *garciae*; 77-79: *F. benguetensis*; 80-82: *F. septica*. Scale bars = 5 μ m.

粉未完全發育所致。有趣的是，印度橡膠樹的榕果雖未發育至雄花期，但由 SEM 所觀察的花粉形態已相當飽滿。本研究採集的印度橡膠樹榕果，其雄花之雄蕊已成熟突出花被，花藥開裂並散發花粉至榕果腔中；此種榕果未發育至雄花期（未被榕果小蜂進駐）而雄花成熟現象亦發生在尖尾長葉榕、對葉榕等種類（作者觀察）。此現象可能因榕果長期缺乏榕果小蜂進駐的情況下，在歷時 1-3 星期的雌花期間內，雄花即發育成熟，但由於不同種類的雄花發育成熟所需時間不同，致使部分種類在雌花期間內花粉仍未完全發育。

印度橡膠樹的花粉大小在本研究中是最小的，其花粉形質特徵與尾柱榕亞屬其他親緣種間差異明顯，可能反映出印度橡膠樹在尾柱榕亞屬或榕屬植物中葉部及榕果形態構造等特徵的獨特性 (Corner, 1965)；由於臺灣非印度橡膠樹之原生地，而其榕果亦未發育至真正的雄花期，故仍有待採集其原生地成熟榕果之花粉以供比較。

花粉為種子植物的雄配子體，外壁含孢粉素 (sporopollenin)，不易受高溫高壓或化學物質破壞，可長久保留其特徵；因植物種類不同，花粉的形態、表面雕紋亦呈現差異，提供被子植物的起源、分布、分類及演化的證據 (Argue, 1980；謝萬權, 1964)。本研究觀察發現，除斯氏榕、白肉榕的少數花粉具 3 個發芽孔外，其餘分類群發芽孔數皆為 2，謝萬權 (1964) 觀察 28 個分類群中，亦僅觀察到白肉榕、幹花榕及對葉榕的少數花粉具 3 個發芽孔，而 Hamilton (1976) 觀察 *F. natalensis* 的花粉發現，僅有 6% 的花粉粒具 3 個發芽孔；就發芽孔特徵而言，榕屬植物與桑科植物之桑族 (tribe Moreae) 較為接近 (Punt and Eetgerink, 1982)，多為 2，稀 3 或更多，但兩族在花粉形態、表面特徵差異明顯。

除了斯氏榕、白肉榕、鵝鑾鼻蔓榕、阿里山珍珠蓮之花粉形態變化較大外，本屬大多數分類群的花粉極面形態呈現相當一致性，且節

內各分類群間的變異小，在部份節間及亞屬間可略以區分。本屬植物之花粉形態大致可區分成 2 群，即橄欖球形與橢圓形（含圓形、長橢圓形及截狀橢圓形），具橄欖球形花粉者包含雌雄同株的藥榕、尾柱榕亞屬，和雌雄異株的澀葉榕、埃及無花果亞屬、無花果榕亞屬綿毛榕節等分類群，其餘分類群絕大多數具橢圓形花粉。此結果大致與榕屬植物榕果內之花藥/子房有關，具橄欖球形花粉其花藥/子房較低 (< 10%)，而具橢圓形花粉者，其花藥/子房多高於 15%，甚至超過 100% (曾喜育, 2004)，然其是否具有特殊之授粉生態或演化意義仍需再進一步研究分析。

比較桑科植物之花粉特徵發現 (Barth, 1976；Hamilton, 1976；Hoen and Punt, 1989；Punt and Eetgerink, 1982；Punt and Malotau, 1984)，榕屬植物的花粉形態、表面構造等特徵相當穩定，與桑科其他屬的差異非常大，顯示榕屬植物在桑科植物中屬於自然、獨立的一群，此結果與 Corner (1962)、Berg (1989) 的論點相同。

四、謝誌

感謝林業試驗所恆春研究中心主任潘富俊博士提供潤稿意見；本研究掃描式電子顯微鏡之照片拍攝，承蒙林業試驗所森林保護組黃倩容小姐協助，兩位審查委員細心的斧正，使本文更具充實，特此一併致謝。

五、引用文獻

- 王仁禮、徐國士 (1972) 花粉學。中山自然科學大辭典 第八冊植物學。臺灣商務印書館。第 297-339 頁。
- 張雯純 (2003) 嘉義地區金氏榕開花物候與授粉生態之研究。國立嘉義大學森林資源學系碩士論文。128 頁。
- 陳朝興、周樑鎰 (1997) 臺灣產食胚榕小蜂族之分類 (膜翅目：榕小蜂科：榕小蜂亞科)。臺灣省立博物館半年刊 50(2): 113-154。

- 陳新芳、劉春玲、楊秉耀 (2004) 五指毛桃花粉掃描電鏡樣品的製備。仲愷農業技術學院學報 17(4): 55-58.
- 曾喜育 (1997) 惠蓀林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。396 頁。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原 (2001) 牛奶榕榕果形態之研究。台灣林業科學 16(4): 295-306。
- 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 (2000) 臺灣榕榕果形態構造及發育。林業研究季刊 23(3): 55-68。
- 謝萬權 (1964) 臺灣產榕屬植物花粉粒之形態研究。理工學報 1: 67-73。
- Argue C. L. (1980) Pollen Morphology in the Genus *Mimulus* (Scrophulariaceae) and Its Taxonomic Significance. *Am J Bot* 67(1):68-87.
- Barth, O. M. (1976) Ct'logo sistema'tico dos pollens das plantas arb'oreas do Brasil meridional. XXIII. Moraceae. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 74(3-4):295-309.
- Berg, C. C. (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45:605-611.
- Berg, C. C. (2003) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: the main subdivision of *Ficus*: the subgenera. *Blumea* 48:167-178.
- Corner, E. J. H. (1962) The Classification of Moraceae. *Gard Bull Sing* 19:187-252.
- Corner, E. J. H. (1965) Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. *Gard Bull Sing* 21:1-186.
- Dixon, D. J. (2003) A taxonomic revision of the Australian *Ficus* species in the section *Malvanthera* (*Ficus* subg. *Urostigma*: Moraceae). *Telopea* 10:125-153.
- Erdtman, G. (1952) Pollen morphology and plant taxonomy - Angiosperms. *Almqvist, Wiksell, Stockholm*. 539 p.
- Galil, J. (1973) Topocentric and ethodynamic pollination. From in *Pollination and Dispersal*. In NBM. Brantjes and HF. Linskens. (editors). p 85-100.
- Galil, J. and D. Eisikowitch (1968) Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Esrael. *New Phytol* 67:745-758.
- Gasparrinii, G. (1844) Quae Super Nonnullis Fici Speciebus. *Nova Genera*. 1-11.
- Hamilton, A. C. (1976) Identification of East African Urticales pollen. *Pollen et Spores* 18(1):27-66.
- Hoeh, P. P. and W. Punt (1989) Pollen morphology of the tribe *Dorstenieae* (Moraceae). *Rev Palaeobotan Palyno* 57:187-220.
- Jousselin, E., J.-Y. Rasplus and F. Kjellberg (2003) Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution* 57(6): 1255-1269.
- King, G. (1887-1888) The Species of *Ficus* of the Indo-Malayan and Chinese Countries. *Plant Monograph reprints*. In: Cramer J. and Swann HK. (Editors). 185 p.
- Kjellberg, F., E. Jousselin, J. L. Bronstein, A. Patel, J. Yokoyama and J.-Y. Rasplus (2001) Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proc R Soc Lond B* 268:1113-1121.
- Liao, J. C. (1995) The taxonomic revisions of the family Moraceae in Taiwan (Ed II). Taipei, Taiwan: Department of Forestry, College of Agriculture, National Taiwan Univ. 202 p.
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. p 1059-1060.

- Miquel, F. A. G. (1847) The London Journal of Botany of Hooker's. 6:514-588.
- Miquel, F. A. G. (1848) The London Journal of Botany of Hooker's. 7:64-78, 109-116, 221-236, 425-471.
- Miquel, F. A. G. (1867) Annales Musei Botanici Lugduno-Batavi. 2:199-235.
- Miquel, F. A. G. (1868) Annales Musei Botanici Lugduno-Batavi. 3:260-300.
- Punt, W. and E. Eetgerink (1982) On the pollen morphology of some genera of the tribe *Moreae* (Moraceae). Grana 21:15-19.
- Punt, W. and M. Malotau (1984) The Northwest European pollen flora, 31, Cannabaceae, Moraceae and Urticaceae. Rev Palaeobotan Palyno 42:23 — 44.
- Rami'rez, W. B. (1970) Host specificity of fig wasps (Agaonidae). Evolution 24:680-691.
- Rami'rez, W. B. (1974) Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. Ann Mo Bot Gard 61:770-780.
- Reitsma, T. (1970) Suggestions towards unification of descriptive terminology of angiosperm pollen grains. Rev Palaeobotan Palyno 10: 39-60.
- Sata, T. (1934) An Enumeration of Formosan *Ficus* I. J Trop Agr Soc Formos (6):17-28.
- Sata, T. (1944) Classification of the species of Philippine island plants. 1: on *Ficus* (Moraceae), a comparative study of *Ficus* of the Philippine and Formosa. Res. Survey 143 and 144, Bur. Foreign Aff., Govt. Gen. Formosa. 405 p.
- Verkerke, W. (1989) Structure and function of the fig. Experientia 45:612-622.
- Weiblen, G. D. (2000) Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. Am J Bot 87(9):1342-1357.
- Weiblen, G. D. (2001) Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious *Ficus* based on mitochondrial DNA sequences and morphology. Syst Biol 50(2):243-267.
- Wiebes, J. T. (1979) Co-evolution of fig and their insect pollinators. Ann Rev Ecol Syst 10:1-12.