研究報告

# 牛奶榕榕果形態之研究

曾喜育[1,4)] 歐辰雄[2)] 呂福原[3)]

## 摘 要

本篇論文以解剖顯微鏡及掃描式電子顯微鏡觀察臺灣常見雌雄異株牛奶榕的榕果形態變化。研究結果得知其雌、雄榕果內部構造與功能具明顯差異：雌榕果內有被授粉並發育為種子的長花柱雌花及無效的中性花；雄榕果內有可被牛奶榕授粉蜂產卵的短花柱雌花及產生花粉的雄花。長、短花柱雌花各具特化的柱頭，分別有助於牛奶榕授粉蜂授粉及產卵，維持及強化雙方特殊的共生關係。中性花具退化雌、雄蕊，可能源自雌雄同株演化至雌株時的退化雄花，支持雌雄異株的牛奶榕演化自雌雄同株的假說。依據研究結果，牛奶榕隸屬榕亞屬、無花果節。

**關鍵詞**：牛奶榕、牛奶榕授粉蜂、榕果形態、榕果發育。

**曾喜育、歐辰雄、呂福原**。 2001 。牛奶榕榕果型態之研究。台灣林業科學 16(4)：295-306 。

Research paper

# Morphological Study on the Syconia of *Ficus erecta* var. *beecheyana*

Hsy-Yu Tzeng,[1,4)] Chern-Hsiung Ou,[2)] Fu-Yuan Lu[3)]

## 【Summary】

An overview using stereomicroscopy and scanning electron microscopy is given of the morphology of the syconia of *Ficus erecta* var. *beecheyana*, 1 of the common dioecious fig species in Taiwan. The female syconia are composed of long-style female flowers and neutral flowers. In contrast, the male syconia are composed of male flowers and short-style female flowers. The specific structures of the long-style and short-style female flowers are evidently helpful in pollination and oviposition, respectively, by the obligate pollinator, *Blastophaga nipponica*, thus maintaining and strengthening the symbiotic relationship between their 2 organisms. According to the morphology of the neutral flowers of the abortive gynoecium and androecium, *F. erecta* var. *beecheyana* might have evolved from a monoecious ancester. Based on these results, we hereby confirm that *F. erecta* var. *beecheyana* belongs to the section *Ficus* of the subgenus *Ficus*.

1)行政院農業委員會林業試驗所恆春分所，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 County , 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

2001 年 2 月送審 2001 年 8 月通過 Received February 2001, Accepted August 2001.

C.E.P.S.

**Key words:** *Ficus erecta* var. *beecheyana*, *Blastophaga nipponica*, syconium morphology, syconium development.

**Tzeng HY, Ou CH, Lu FY. 2001.** Morphological study on the syconia of *Ficus erecta* var. *beecyeyana*. Taiwan J For Sci 16(4):295-306.

## 緒言

榕屬(*Ficus*)植物具多樣的生活型(Berg 1989, Liu et al. 1994, Liao 1995)，隱頭花序發育形成榕果(fig, syconium)是本屬最重要的特徵。花序內的各類小花由花托(receptacle, 實際上是一個花序軸)所包覆，只有一個榕果小孔(ostiole)與外界相通；榕果小孔為數十片小孔苞片(ostiolar bracts)所構成的通道，其形態依不同的亞屬而各有差異(Verkerker 1989)。榕果內著生有構造簡單的各類小花，依功能及構造區分為雄花(male or staminate flower)、雌花(female or pistillate flower)、可被小蜂產卵的雌花或稱作蟲癭花(gall flower)、中性花(neutral flower)及假兩性花(pseudobisexual flower)，某些種類尚有花間苞(interfloral bract)等構造(Sata 1944, Corner 1965)。

榕屬植物可區分為雌雄同株(monoecious)及雌雄異株(diecious; gynodiecious)兩類群，種數約各佔一半(Berg 1989)。Corner (1965)和Berg (1989)依此將榕屬植物分成兩大群，一是藥榕—尾柱榕群 (*Pharmacosycea-Urostigma* group)：此群的榕果內具有雄花及雌花，其雌花同時具有產生種子及培育榕果小蜂的功能(Verkerke 1989)，花柱長度呈現連續性的單峰分佈(Galil and Eisikowitch 1968 b, Verkerke 1989)，稱為「不完全花柱異形」(imperfect heterostyle) (Verkerke 1989)。另一群為無花果—澀葉榕—埃及無花果群(*Ficus-Sycidium-Sycomorus* group)：此群具有兩種外形相似，而內部形態構造迥然不同的榕果。雄榕果具有雄花及可以作為小蜂後代發育的短花柱雌花(short-style female flower, SS flower)，或稱為蟲癭花；雌榕果具有產生種子的長花柱雌花(long-style female flower, LS flower)，或稱為種子花(seed flower) (Verkerke 1989)。長、短花柱雌花在形態、組織發生(Beck and Lord 1988a)及授粉生理(Verkerke 1987b, 1990, Beck and Lord 1988b)均不同，展現「完全花柱異形」(perfect heterostyle) (Verkerke 1989, 1990)。

Galil和Eisikowitch (1968 a)以榕屬植物及小蜂間的關係，將*F. sycomorus*的榕果生長週期區分成五個發育時期，分別如下：

A期，「前雌花期」(pre-female phase)：花芽分化至雌花成熟前。

B期，「雌花期」(female phase)：雌花成熟，榕果小孔微鬆，授粉蜂鑽入榕果內產卵，並替雌花授粉。

C期，「花間期」(inter-floral phase)：榕果持續成長，雌花的子房內形成種子及蟲癭。

D期，「雄花期」(male phase)：雄花成熟，榕果內的授粉蜂羽化並鑽出蟲癭，雄蜂與雌蜂交配後，雌蜂被動或主動地攜帶花粉鑽出榕果外。

E期，「榕果成熟期」(ripe phase)：榕果繼續成熟軟化，此時常為鳥類、蝙蝠等食果動物所食用。

榕屬植物和其專一性榕果小蜂(agaonid wasp)的共生關係，除了可藉由開花物候(Galil and Eisikowitch 1968 b, Spencer et al. 1996, Tzeng 1997, Cheng 1999)及授粉生態(Galil 1973, Chou and Yeh 1995, Tseng 1999)加以研究外，榕果發育和其榕果小蜂之形態構造的觀察(Verkerke 1986, 1987a, b, 1989, Beck and Lord 1988a, b)，亦有助於了解彼此共生的關係。本文以解剖顯微鏡及掃描式電子顯微鏡(scanning electron microscopy, SEM)觀察牛奶榕榕果之微細形態構造，以期提供授粉生態及榕屬植物分類之應用。

## 材料及方法

研究材料為牛奶榕 *Ficus erecta* Thunb. var. *beecheyana* (Hook. et Arn.) King，是臺灣中低海拔常見的雌雄異株榕屬植物(Liu et al. 1994, Liao

1995)；其專一性的授粉蜂為牛奶榕授粉蜂(*Blastophaga nipponica* Grandi)，非授粉小蜂為犬氏長尾小蜂(*Sycoscapter inubiae* Ishii) (Hill 1967, Okamoto and Tashiro 1981, Wu 1996, Tzeng 1997; 小蜂種類由農試所周樑鎰博士鑑定)。榕果樣本採集地位於惠蓀林場第三林班內的牛奶榕。榕果採集時期配合牛奶榕開花物候調查，自 1995 年 10 月至 1997 年 2 月，每隔 5-9 天採集不同發育時期的榕果(Tzeng 1997)；採集樣株共30株(雄株17株、雌株13株)，每次每株採集2-3個榕果。榕果先以 2.5％之戊二醛(glutaraldehyde)固定 4-6hr，大於 10 mm的榕果可先剖開後放入固定液；再以 0.05％、pH 7 之磷酸鹽緩衝液(phosphate buffer)清洗數次，以酒精系列脫水至 100％酒精；並置於 100％酒精中解剖，整理出欲觀察的部份，以 Ladd Model 28000 型臨界點乾燥儀進行乾燥處理；將已乾燥的樣品分別固著在座檯上，以 JBS E150 型鍍膜儀進行 90 秒的金鉑合金鍍膜後；再以Toncon ABT-150S 型掃描式電子顯微鏡進行觀察，以富士即可拍 667 型軟片拍攝，拍攝電壓為 15 kV。

## 結果

牛奶榕雌、雄榕果在各個時期的形態變化如下：

前雌花期(A期)：

榕果發育初期為 1 枚匙形梗苞(peduncular bract)包覆，此時期約1-2wk，而越冬榕果則可維持數個月至半年以上；梗苞內有 3 枚基苞(basal bract)將榕果完全包裹。榕果逐漸增大，突出梗苞及 3 枚基苞，露出榕果小孔，此時榕果徑大小約 2㎜，呈闊三角形，黃綠色或橘紅色，外表密披銀白色長、短剛毛(Fig. 1a)；榕果小孔最外層由3-5 片小孔苞片組成，闊三角形；榕果壁厚約 0.6mm (Fig. 1a)，小花形態呈現乳頭狀(Fig. 1a, b)。小孔苞片紅色，頂端具針狀毛，中央略具稜，螺旋狀排列形成榕果小孔，可區分成 2 層，外層緊密相互交錯，闊三角形，內層向內伸展，略長條形，幾佔滿榕果腔。榕果發育至直徑約 3-4 mm，榕果腔約 1.2-1.5 × 0.8-1.0 mm，黃至黃綠色或橘色，具鮮紅色斑點；總果梗(peduncle)漸漸增長；榕果之果托梗(receptacular peduncle)有或無，0-2cm；梗苞呈乾膜狀，船形，位於枝

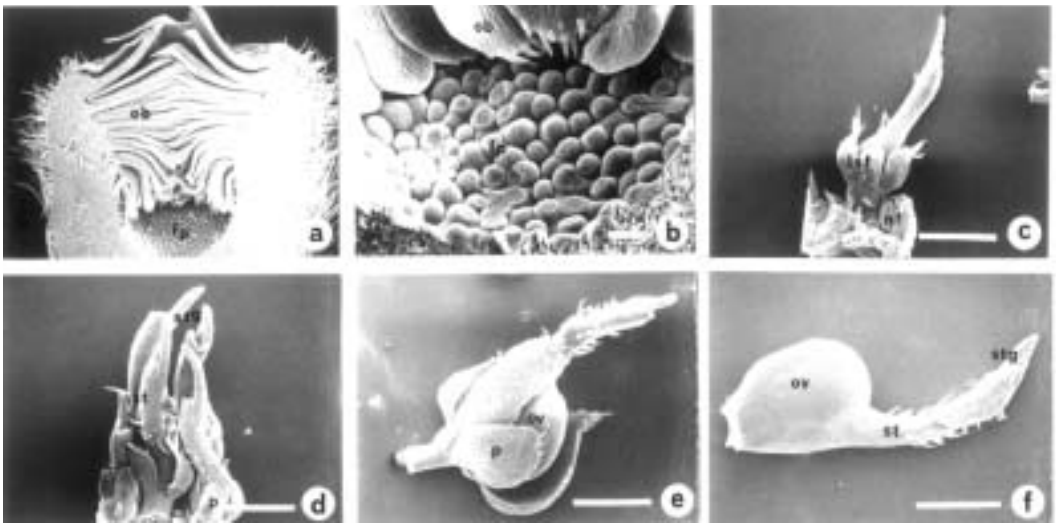


**Fig. 1. Development of long-style (LS) female flowers. a) and b) in the early A phase; c) and d) in the median A phase; e) in the late A phase; f) in the B phase. a) Ostiolar bracts of female syconium; b) LS female flower primordia; c) LS female flower and neutral flower; d and e) LS female flowers; f) LS female flower with petals dissected. fp: flower primordia; lsf: LS female flower; nf: neutral flower; ob: ostiolar bracts; ov: ovary; p: petal; st: style; stg: stigma. Bars indicate 300, 30, 300, 300, 300, and 300 μm for a)-f), respectively.**

條與總果梗間；基苞3片，闊三角形，宿存不膨大，鑷合狀緊貼於榕果基部。A期的雌榕果之果徑介於2-6mm，約維持4-11wk；雄榕果之果徑約2-21mm，約維持7-14wk，或更短。然而雌、雄榕果在A期初期的外形相近，除了雄榕果多生長於第2年生的枝條可以區別外，單以榕果外形難以區分。A期榕果發育至5mm大小，雌、雄榕果內的長、短花柱雌花已可以區別。雌、雄榕果發育至中、末期，榕果大小已有明顯的差異；長、短花柱雌花的花被片、子房及柱頭漸漸發育，花被片頂端著生有針狀毛；短花柱雌花的柱頭呈歪斜的漏斗狀，花柱溝明顯，發育較為長花柱雌花同步；雄花為花被片所包覆。長花柱雌花的柱頭有或無分叉(Fig. 1c, d, e)，花柱溝明顯或不明顯，發育明顯不同步(Fig. 1d)；中性花的花柱略突出花被片(Fig. 1c)，位於長花柱雌花下方。

雌花期(B期)：

B期雌、雄榕果的形態大小有明顯的差別，雌榕果之果徑約6-8mm，榕果顏色多為黃綠色，榕果壁厚約2-3mm；雄榕果之果徑約9-21mm，榕果的顏色多為紅色或黃綠色，榕果壁厚約2.2-5.5mm。總果梗長5-20mm，密披剛毛；雄榕果通常具有較長的總果梗。梗苞脫落或宿存；基苞3枚，貼於榕果基部；果托梗長度約3-20mm，具長果托梗者，總果梗長較短，兩者以基苞為界。雌、雄榕果外壁皆披長短不一的剛毛和腺毛(Fig. 6b)；長剛毛長約120-410 μm，基部有數個支持細胞合生成的蓮花狀基座(Fig. 6b)；短剛毛長約50-100 μm (Fig. 6c)，基部不具蓮花狀基座；腺毛頂端膨大，長約30 μm (Fig. 6d)。除了毛狀物外，榕果壁尚分布有形狀大小不一的深紅色斑點(Fig. 7a, b)，為氣孔集中的區域，可稱之為氣孔斑(stomatal spot) (Fig. 6e, f)，氣孔斑內沒有剛毛或腺毛分布。大多數榕果沒有側苞(lateral bract)存在，少數榕果具1-4片的側苞。

雄榕果內之短花柱雌花柱頭呈歪斜漏斗狀(Fig. 3a)，大小約240 × 160 μm，花柱溝(style canal)明顯(Fig. 3a)，柱頭間不黏結，高度約在同一平面(Fig. 3a, 7d)，形成一圓形之榕果腔，約4-11 × 2-10mm；榕果內壁著生大小、長短不一的毛狀物，約30-150 μm。小花梗(pedicel) 80-300 μm；花被片船形，鮮紅色，頂端具針狀毛，長50-150 μm；花被片內側有少數針狀毛；子房單一，橢圓形，約500 × 400 × 240 μm，無退化雄蕊；花柱側頂生，長約200-350 μm、寬約80-100 μm，光滑，花柱長隨小花梗長改

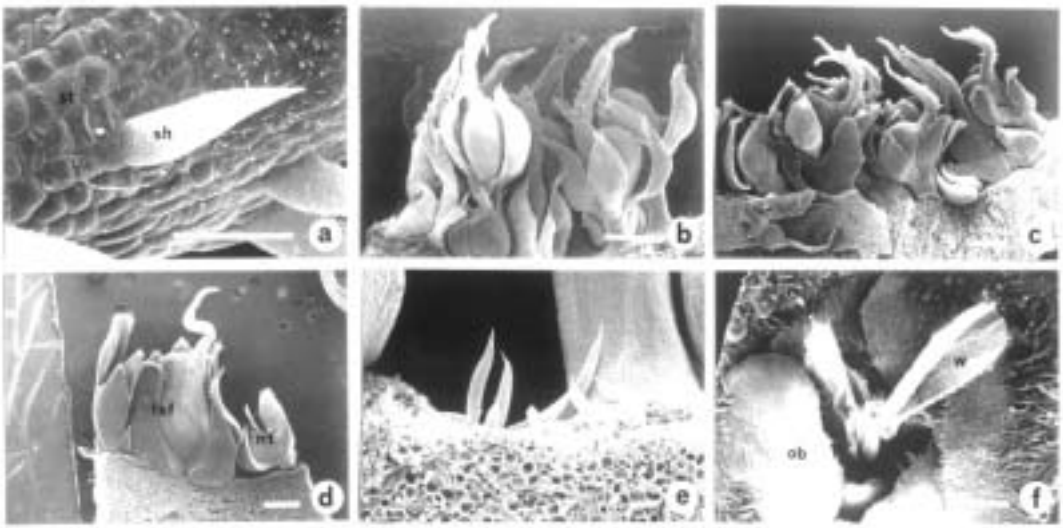


**Fig. 2. Development of LS female flowers. a), b), and f) in the B phase; c) and e) in the C phase; d) in the E phase. a) Hairs of the style of a LS female flower; b) LS female flowers showing asynchronous development; c) LS female flowers; d) LS female flower and neutral flower; e) Hairs born inside the fig; f) Carcass of a pollinator. sh: hair; w: wing. Bars indicate 30, 300, 300, 300, 30, and 300 μm for a)-f), respectively.**

C.E.P.S.

變。雄花為 4-5 片的花被片包覆(Fig. 4a, b)，最外 1 片較大，位於基部；雄蕊此時尚未發育完全。

雌榕果內的長花柱雌花發育較不一致(Fig. 2b)；榕果腔基部具大小、長短不一的線狀毛狀物(Fig. 2e)，與雄榕果相似。長花柱雌花的小花梗長 0-250 μm，花被片與短花柱雌花相似；花被片內側有少數針狀毛；子房單一，略呈橢圓形，約 650 × 500 × 350 μm，兩面凸鏡狀，龍骨不明顯；花柱單一，側頂生、長約 800-1,100 μm、寬約 120-150 μm (Fig. 1f, 7f)；花柱上具有 20-40 片針形毛(Fig. 1f, 2a, b)，長約30-100 μm；柱頭 2-3 分叉或無分叉，直立或彎曲，花柱溝明顯或不明顯(Fig. 2b)；中性花為4-5片花被片完全包覆，雄、雌蕊為乳頭點狀。長花柱雌花柱頭未具有柱頭黏結平台(synstigma flat)；柱頭間黏結不完全，數個黏結柱頭有如柵欄一般向榕果腔中心伸展(Fig. 7e)，形成不規則的榕果腔。

此時期的榕果小孔較為鬆開，有時可發現1-3片的小孔苞片會微微翹起(Fig. 7a, c)，極少數會形成一個小孔狀。小孔苞片約 60-80 片，呈螺旋狀著生，僅容牛奶榕授粉蜂之雌蜂進入。榕果在 B 期最長可維持至 3 個星期，若無雌授粉蜂的進入，果梗即漸呈黃化至橘褐色，並向榕果小孔延伸，榕果黃化至暗紅色而落果(Fig. 8a)。雌授粉蜂進入榕果授粉或產卵(Fig. 7b)，絕大多數會在榕果小孔外留下翅膀(Fig. 2f, 6a)，故可以榕果小孔的遺翅現象做為 B 期與 C 期的分界。雌授粉蜂進入雄榕果，於短花柱雌花產卵(Fig. 3b)；若進入雌榕果的雌授粉蜂則被動地對長花柱雌花授粉。

花間期(C 期)：

雄榕果之果徑約 9-22mm；淺綠色、橘紅色或紅色，具明顯暗紅色氣孔斑；總果梗長15-45 mm；梗苞常不存；基苞 3 片鑷合狀排列，緊貼或疏鬆；果托梗長約 3-15mm；榕果小孔變得甚為緊密的排列(Fig. 8b)，有時會突起成小丘狀。C 期初期的榕果內時有雌授粉蜂遺骸；榕果腔為短花柱雌花伸展長短不一的小花梗及逐漸發育的雄花所佔滿，因而榕果未有明顯增大。漸漸地，漏斗狀的花柱皺縮，子房略為增大(Fig. 3c)；在短花柱雌花下方的雄花，其雄蕊亦漸漸膨大，但發育未完全，且未突出花被片(Fig. 4c)。

C 中期的雄榕果，短花柱雌花和雄花將整個榕果腔充實，榕果明顯增大。在 C 初期可見的雌授粉蜂遺骸則殘破不整。短花柱雌花的子房漸增

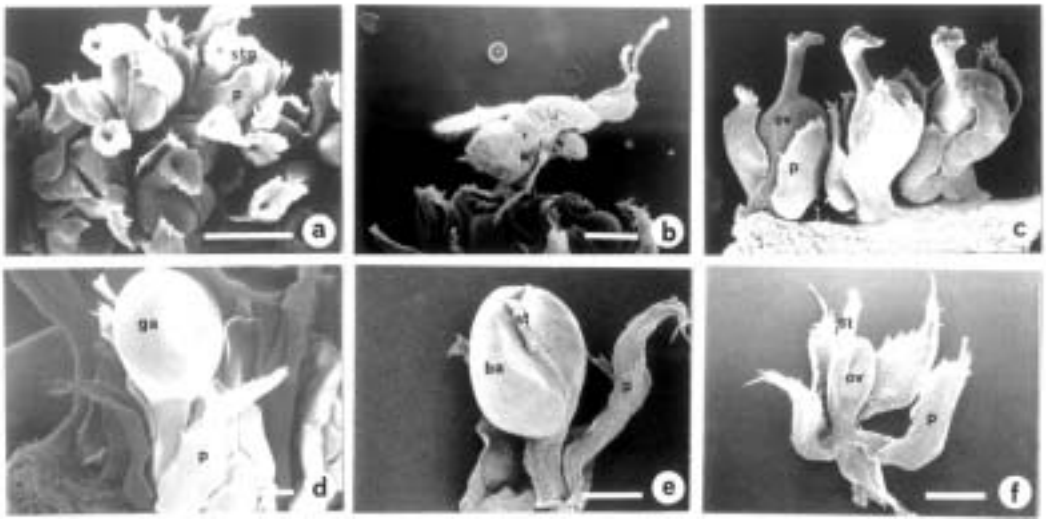


**Fig. 3. Development of short-style (SS) female flowers. a) and b) in the B phase; c) in the C phase; d)-f) in the D phase. a) Stigmata of SS female flowers; b) *Blastophasa nipponica* oviposited in the SS female flower; c) SS female flowers; d) Fertile SS female flower; e) Abortive SS female flower; f) Unfertile SS female flower. ba: bladder; ga; gall. Bars indicate 300 μm.**

C.E.P.S.

大呈球形，約 1mm ，白色，突出於桃紅色的花被片外(Fig. 3d)；子房有梗或無，長短差異明顯，約 0-1mm 。雄花的花絲漸增長，在芽中直立，花藥裂縫向內，漸突出花被片(Fig. 4d)。C 末期，雄榕果漸變軟，漸呈黃綠色，小孔未開放。在蟲瘿子房內的小蜂紛紛羽化(Fig. 8d)，非授粉蜂羽化較授粉蜂早。羽化的雄蜂在榕果內與在蟲瘿內的雌蜂交配(Fig. 8c)。具翅的雌蜂爬出榕果外。雄花之花藥已達成熟(Fig. 4f)，高度略與短花柱雌花子房略相同，在小孔周圍聚集略形成雄花區(Fig. 4e) ，或在榕果內部略均勻散生。

雌榕果之果徑約 7-18mm ，黃綠色，榕果外氣孔斑較不明顯。C 期初，榕果未明顯增大；由於小花梗的不等增長，使長花柱雌花填滿榕果腔。已授粉的長花柱雌花，花柱由白色變成黃褐色，花柱上的針狀毛已漸漸脫落，柱頭仍呈現黏結的現象(Fig. 2c)，子房略為增大，漸發育成核果(drupe)，或稱為小核果(drupelet)。未經授粉的長花柱雌花子房開始萎縮乾褐，被其他發育的短花柱雌花壓扁。C 中期至末期，已授粉的長花柱雌花子房增大明顯，花柱上的針狀毛漸漸落光，花柱凋萎；未授粉的長花柱雌花其子房呈現乾扁，花柱焦褐色。中性花分布於長花柱雌花的下方，為花被片所包覆。

雄花期(D 期)：

D 期為小蜂羽化時期，僅雄榕果有之；歷時約數小時至 1 、 2 天，果徑約 15-30mm；由黃綠色漸呈紫紅色；果托亦由密實狀態漸呈現海綿狀，軟熟。小孔主動開放，小孔苞片由緊密而展開一個小洞(Fig. 8e)；初期可見黃色的花粉由榕果內向外噴出。最先羽化爬出的是雌寄生蜂；當榕果小孔苞片將近完全開放時，雌授粉蜂陸續爬出榕果之外，雄授粉蜂或雄寄生蜂較少爬出榕果外。雄榕果內若有其他昆蟲如鞘翅目或雙翅目寄生或產卵於榕果內時，榕果果托會呈現有如雌榕果一般堅實滑潤，而並非呈現海綿狀。

雄花發育成熟，花被片(3)4-5(6)。雄蕊(1)2-3(6)，花絲伸長、直立(Fig. 4f, 5a, c, d)；內側具少數針狀毛；中央具一退化雌蕊，花柱極短，子房完全退化(Fig. 5a -c)。雄蕊 2 藥 4 室，丁字著生，花藥縱裂(Fig. 4f, 5a)，花藥裂縫向內；花粉橢圓形。極少數雄花具有效之蟲瘿子房，形成假兩性花(Fig. 5d)，即具有正常的雄蕊及可被榕果小蜂產卵的雌蕊，形態上為兩性花，功能上雌蕊不會因授粉而產生種子，故名為假兩性花。短花柱雌花花柱焦枯；小花梗長約 0-1.5mm 。未經

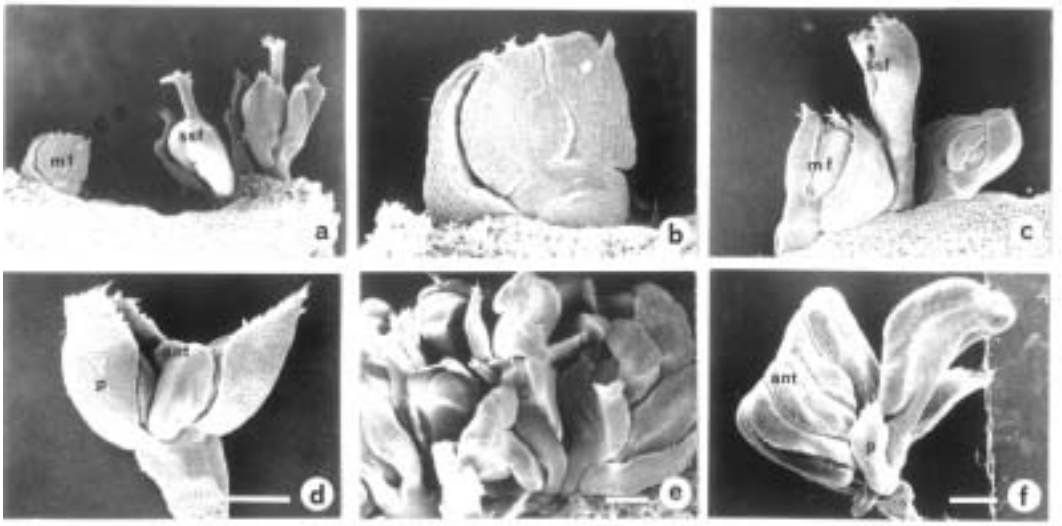


**Fig. 4. Development of male flowers. a) and b) in the B phase; c) and d) in the C phase; e) and f) in the early D phase. a) Male and SS flowers; b) Male flower; c) Male and SS female flower; d) Male flower with anther; e) Male flowers near the ostiole; f) Mature male flower. ssf: SS female flower; mf: male flower; ant: anther. Bars indicate 300, 30, 300, 300, 300, and 300 $\mu$ m for a)-f), respectively.**

C.E.P.S.

產卵的短花柱雌花子房與花柱皆萎縮(Fig. 3f)；除了上述外，尚有子房形成空囊狀的短花柱雌花(Fig. 3e, 5d)。

成熟期(E期)：

E期雌榕果約9-21mm，由黃綠色或淺黃色轉紫紅或紫黑色而軟熟，約維持數天至3星期，果托組織較雄榕果為密實。極熟的雌榕果外常有透明的汁液由熟軟的果托壁分泌(Fig. 8f)。長花柱雌花經授粉後，子房發育成核果(Fig. 2d)，子房近膚色至淡黃色，略扁長橢圓形，兩面凸鏡狀，龍骨略明顯，約1,200 × 850 × 650 μm；外果皮成膜狀，中果皮為肉質，內果皮堅硬木質化，

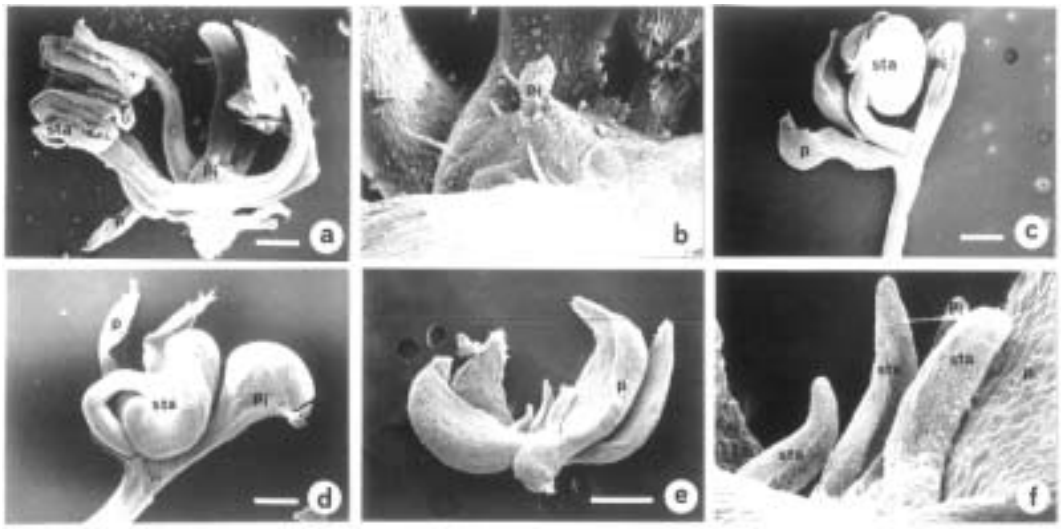


**Fig. 5. Development of male and neutral flowers. a)-d) in the D phase; e) and f) in the E phase. a) Male flower; b) Reduced pistil of male flower; c and d) Pseudobisexual flower; e) and f) Neutral flower. pi: pistil; sta: stamen. Bars indicate 300, 30, 300, 300, 300, and 30 μ m for a)-f), respectively.**

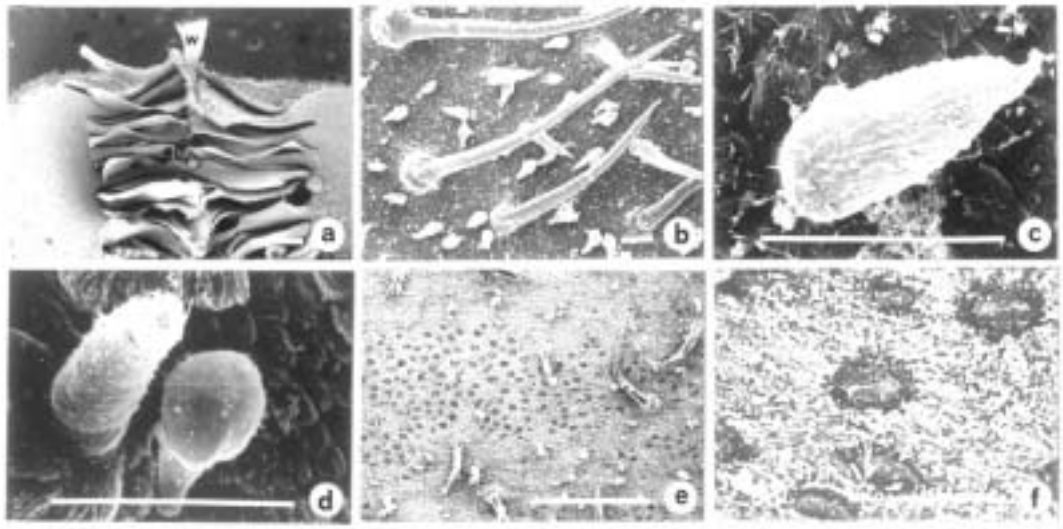


**Fig. 6. Syconia in the B phase. a) Wings shed outside the ostiolar bracts; b) Hairs on the surface of the syconium; c) Short stigilose hair; d) Glandular hairs; e) Stomatal spot; f) Stomata. Bars indicate 300, 30, 30, 30, 300, and 30 μ m for a)-f), respectively.**

C.E.P.S.

金黃色，略為三角狀腎形。堅硬的內果皮常被誤認為是種子；實際上，在堅硬的內果皮內才是種子。種子 1 顆，種皮膜狀，淡黃色，胚微彎曲。花柱黃褐色，仍維持數個柱頭形成集結的狀態。

未經授粉的長花柱雌花，子房扁平。中性花增大不明顯，雄蕊和雌蕊不發育而極度退化(Fig. 2d, 5e, f)。整個榕果腔內為各類小花佔滿，填充空隙的填充物為果膠狀透明的物質。

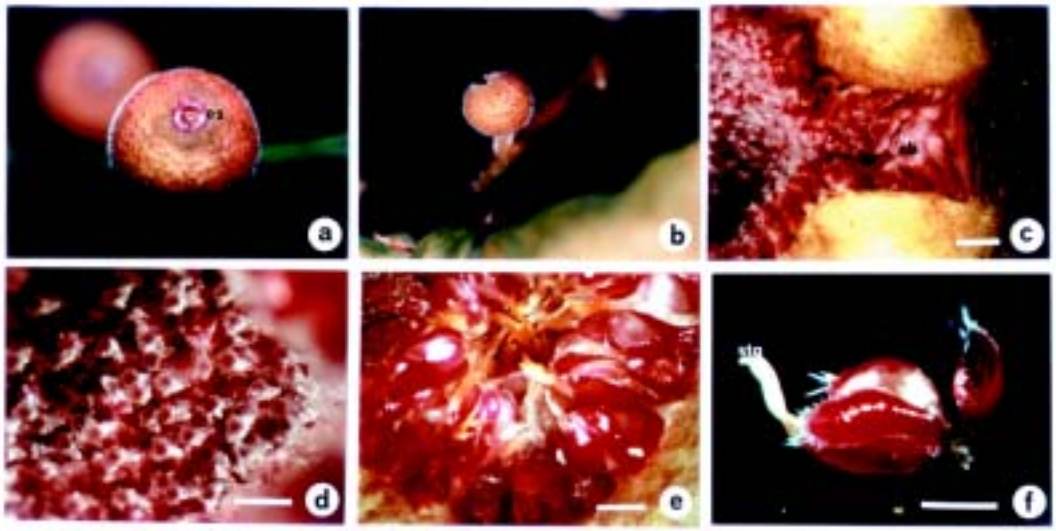


**Fig. 7. Morphology of syconium in the B phase. a) Ostiole; b) *Blastophaga nipponica* entering the syconium; c) Ostiolar bracts; d) SS female flowers; e) LS female flowers. f) LS female flower. os: ostiole. Bars indicate1000, 300, 300, and 300 μm for a)-f), respectively.**

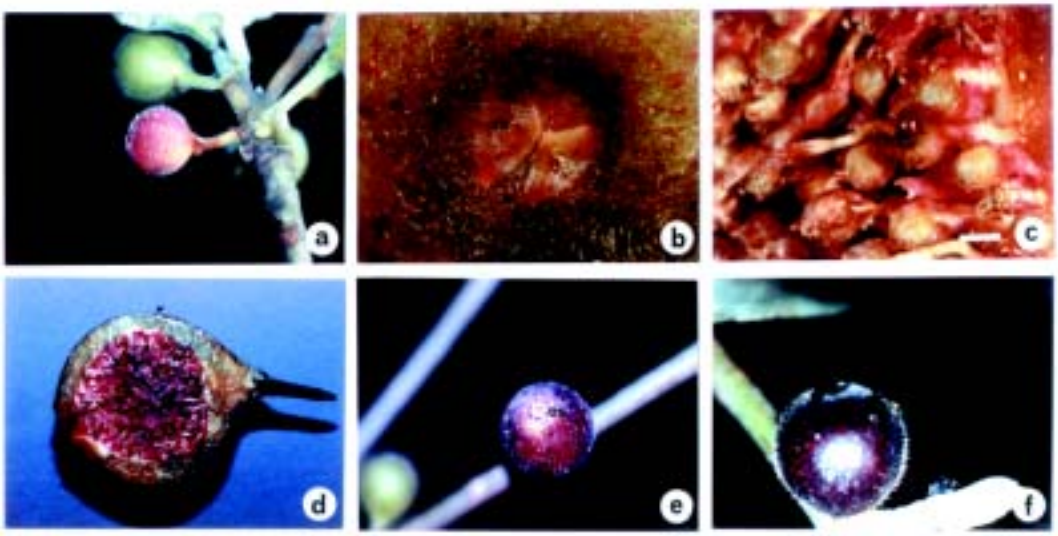


**Fig. 8. Morphology of the syconium. a) in the later B phase; b) in the early C phase; c)-e) in the D phase; f ) in the E phase. a) Unpollinated female syconium; b) Exterior ostiolar bracts; c) Male non-pollinator mating with female which is inside gall; d) Longitudinal section of male syconium; e) Male syconium; f) Female syconium. Bar indicate 1000 μm.**

C.E.P.S.

## 討論

牛奶榕雌、雄榕果在發育的過程中，以小孔苞片的發育最早；榕果大小僅2mm時，小孔苞片所形成的榕果小孔已發育近完備。在榕果發育初期，小孔苞片幾乎充滿整個榕果腔，與 Verkerke (1989)綜覽榕屬植物的觀察結果相同。榕果小孔是進入榕果的門戶，其主要功能為阻止非授粉蜂進入榕果(Janzen 1979, Verkerke 1989)，並篩選正確的授粉蜂進入榕果內授粉。van Noort and Compton (1996)的研究指出，榕果小孔苞片形態、構造與授粉蜂頭部、觸角、體形等形態構造相互對應，得以篩選正確的授粉蜂進入榕果內授粉及產卵。

牛奶榕之雌、雄榕果的榕果小孔在形態構造上相同，在小孔苞片的中央及邊緣有剛毛，這些剛毛的方向順著小孔中央；當牛奶榕授粉蜂靠近時，可能依著這些剛毛的方向找到小孔進入榕果內。榕果發育至Ｂ期時，小孔苞片結構較為鬆散，最外層的20-30片苞片交錯重疊，牛奶榕授粉蜂穿過這一段時較為困難；因此，在這段小孔中常觀察到牛奶榕授粉蜂的屍體。授粉蜂在穿越榕果小孔的過程中，翅膀和部份觸角常遺留在榕果小孔外面，故可利用此特徵作榕果發育Ｂ期與Ｃ期的分界(Chen 1994, Wu 1996, Tzeng 1997, Tseng 1999)。榕屬植物與榕果小蜂之種間專一性的維持應是綜合著長距離的嗅覺吸引力，及短距離榕果表面的各種物理及化學性狀(Ram'irez 1974, Janzen, 1979, Ware and Compton 1992)。目前的研究已知，榕果的氣味主要由榕果內部產生，經由榕果小孔散發出去吸引特定的授粉蜂(Ware et al. 1993, Hossaert-McKey et al. 1994, Ware and Compton 1994)。在遠距離，牛奶榕以其特化的氣味吸引其專一性的授粉蜂；而小孔苞片形態、構造、大小及排列方式等，則是近距離篩選正確授粉蜂的關卡。

牛奶榕雌榕果內的長花柱雌花柱頭形成柵欄狀的柱頭黏結，並使得榕果腔內呈不規則形態。此種形態和無花果(*F. carica*)相同，可能由柱頭上粘多醣、脂類及不溶性碳水化合物所導致(Beck and Lord 1988b)。花柱上的針狀毛可能使柱頭黏結更完善，或有助於刮下授粉蜂身上的花粉。因此，柱頭黏結有利於萌發的花粉管穿越柱頭黏結構造，並增加其他長花柱雌花授粉的機會(Verkerke 1988b, 1989)。牛奶榕短花柱雌花的柱頭雖未形成柱頭黏結構造，但幾乎在同一平面柱頭高度則有助於授粉蜂產卵。 Tzeng (1997)的研究發現，在牛奶榕的雌榕果內沒有牛奶榕授粉蜂發育，在雄榕果內沒有種子形成。長、短花柱雌花在花柱長短、柱頭形態，以及柱頭黏結構造等特徵，促進雌、雄榕果的特化，強化了榕屬植物與榕果小蜂的共生關係(Beck and Lord 1988b, Verkerke 1988b, 1990, Tzeng 1997, Tseng 1999)。

雌雄異株的大冇樹*F. fistulosa* (Galil 1973)、*F. asperifolia* (Verkerke 1987a, b)、澀葉榕(*F. irisana*) (Cheng 1999)及臺灣產囊果榕節(*Sycocarpus*)及澀葉榕節(*Sycidium*)等榕屬植物的長花柱雌花形成柱頭黏結平台(unpubl. data)，而短花柱雌花的花柱未形成柱頭黏結平台。 Verkerke (1989)更進一步的研究結果發現，雌雄異株的榕屬植物在蟲癭榕果中普遍缺乏柱頭黏結平台。牛奶榕長、短花柱雌花的柵欄狀柱頭黏結構造與臺灣產雌雄異株之薜荔與愛玉(Ho et al. 1998)、大果榕(*F. aurantiaca* var. *parvifolia*) (Chou and Yeh 1995)、臺灣榕(Tseng 1999)等種類相似，與澀葉榕、大冇樹等種類不同。然而，前者具柱頭黏結平台的種類中，其雄花為少數(低於10％)，授粉蜂為主動授粉，與後者的種類，其雄花多數(高於30％)，授粉蜂為被動授粉的模式分屬兩類型，顯示這兩群可能分屬不同的演化上路線(Ram'irez 1974, Berg 1989)。

在發育過程中，同顆榕果內的雌花並非同時成熟；此種現象亦存在於臺灣榕(Tseng 1999)。當授粉蜂進入榕果內授粉或產卵時，若雌花發育為同步化，將有助於達到較高而成功的授粉率或產卵率；然而，雌花發育不同步，使許多榕果授粉或產卵率變成不確定，這亦是造成牛奶榕種子率(1.42-94.87％)及蟲癭率(7.27-78.60％)變異大的因素之一(Tzeng 1997)。柱頭可接受花粉的時期，通常僅有數小時至數天(Ashman and Schoen 1996)；而雌、雄榕果的雌花在未授粉或未被產卵的情況下，雌花期可達2-3個星期(Bouchaib et al. 1995, Tzeng 1997, Tseng 1999)，而造成這種原因的最可能的因子應該是雌花發育的不同步。

雌花同步發育雖有助於達到較高的授粉或產

卵率，卻使得榕果內雌花期縮短；因此，雄花期羽化的授粉蜂必須在短時間內，進入榕果內授粉或產卵。也就是說，授粉蜂羽化的雄花期與雌花期必需配合得當，否則壽命極短僅數小時至數天的授粉蜂(Cheng 1994, Tzeng 1997, Tseng 1999)，即可能會來不及進入雌花期的榕果內授粉或產卵，而造成大量雌花期榕果的落果。相較之下，榕果內雌花發育不同步雖造成許多榕果授粉或產卵率的不確定性；但在授粉或產卵過程中，可確保較多的榕果持續發育，以分散授粉蜂死亡、落果及不穩定環境下的風險。 Tzeng (1997)在牛奶榕開花物候的觀察發現，雌花期雌、雄榕果出現的高峰較授粉蜂出現高峰早 2 個星期，亦可以得到佐證。這現象反應出牛奶榕在共生演化過程中，與牛奶榕授粉蜂相互適應的結果。然而，雌花發育不同步與開花物候之間如何配合，才能獲得結實以及維持授粉蜂族群的最適狀態，則有待更進一步的研究。

在雄榕果內，除了小蜂產卵而膨大的蟲瘿子房外，尚有未發育的無效短花柱雌花，以及子房膨大的空囊(bladder)。空囊形成可能原因有：1. 小蜂產卵失敗而但已刺激子房膨大；2. 有過多的小蜂產卵在同一朵短花柱雌花，使其形成蟲瘿失敗(Verkerke 1989)；3. 子房雖經花粉授粉、授精作用而膨大，但因胚珠發育不完全而形成種實失敗；4. 由於D期雄榕果發現有線蟲的存在，而這些空囊有可能是這些線蟲所造成(Tzeng 1997)。

具有退化雌蕊的雄花，以及具有短花柱雌蕊的雄花所形成假兩性花，兩者在形態上顯示著雄榕果內的雄花為兩性花的雌蕊退化所形成。在雌榕果內，具有雌、雄蕊皆退化的兩性花，即所謂的中性花。這顯示者雄榕果內的雄花、假兩性花與雌榕果內的中性花，三者在形態上可能為同源。 Beck and Lord (1988a)的發現可食無花果(edible fig)內的早產花(abortive flower, 中性花)在發育後，形態類似野生無花果(caprifig)內的雄花。 Berk and Lord (1988a)推論無花果的繁殖系統可能起源於雌雄同株。在臺灣產榕屬植物*Ficus*亞屬中，*Ficus*節、*Rhizocladus*節的種類，中性花普遍存在於雌榕果內，且與雄花在雄榕果內的排列方式幾乎相同(unpubl. data)，這與Tseng等人(2000)研究臺灣榕的結果相符。

除了在形態上的相似外，牛奶榕雄榕果內的雄花比例(31.4 ± 8.8％, $n$ = 29 ，雄花數 / 雄榕果內總小花數)與雌榕果內中性花的比例(32.5 ± 5.9％, $n$ = 31 ，中性花 / 雌榕果內的總小花數)，兩者差異不顯著(Tseng 1997)。這現象亦支持中性花的退化雌、雄蕊可能是榕屬植物由雌雄同株演化至雌株時的雄花遺跡(Beck and Lord 1988a, Verkerke 1989, Berg and Wiebes 1992, Tseng et al. 2000)。在臺灣榕的研究中，雌榕果的中性花比例要比雄榕果的雄花比例來得高，可能顯示著雄榕果在維持足夠雄花的前題下，減少雄花比例而增加長花柱雌花比例，或是減少對雄花的投資，以充分發揮雄榕果作為榕果小蜂產卵延續族群的功能(Tseng et al. 2000)。另一方面亦顯示出生活型為小灌木的臺灣榕，可能比小喬木或大型灌木的牛奶榕來得進化(Tseng et al. 2000)。

榕果是榕屬植物分類的重要特徵(Corner 1965, Liu et al. 1994, Liao 1995)，而其小孔形態構造、小孔苞片排列、榕果內各類小花的形態、分布亦是榕屬植物中節(section)的主要特徵(Verkerke 1989)。參照Verkerke (1989)對於榕果構造的研究，牛奶榕應隸屬於榕亞屬(subgenus *Ficus*)，無花果節(section *Ficus*)，與Coner (1965)、 Liu et al. (1994)的結果相符。此外，為維持榕屬植物與榕果小蜂幾近一對一絕對的共生關係，榕屬植物的開花物候、榕果內外的形態構造、發育時期的長短等，均需與小蜂的形態構造、行為、生活史等相互適應，以持續共同演化的過程(Janzen 1979)。

## 謝誌

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經費補助(計畫號：NSC 85-2621-B-021-001 A07)。掃描式電子顯微鏡之照片拍攝，承蒙國立中興大學植病系掃描式電子顯微鏡研究室徐鴻皋教授的指導，以及林雅惠小姐的協助；並承蒙朱耀沂教授、黃玲瓏教授指正，周蓮香教授，及另一未具名之審查者審稿，惠予建議改進，特此誌謝。

## 引用文獻

**Ashman TL, Schoen DJ. 1996.** Floral longevity: Fitness consequences and resource costs. In: Lloyd DG, Barrett SCH, editors. Floral biology, studies on floral evolution in animal-pollinated plants. City, ST: NY. International Thomson Publishing, p.112-39.

**Beck NG, Lord EM. 1988a.** Breeding system in the *Ficus carica*, the common fig. Ⅰ. Floral diversity. Am J Bot 75(12):1904-12.

**Beck NG, Lord EM. 1988b.** Breeding system in the *Ficus carica*, the common fig. Ⅱ. Pollination events. Am J Bot 75(12):1913-22.

**Berg CC. 1989.** Classification and distribution of *Ficus*. Experientia 45:605-11.

**Bouchaib K, Gibernau M, Anstett MC, Kjellberg F, McKey MH. 1995**. When figs wait for pollinators: the length of fig receptivity. Am J Bot 82(8):992-9.

**Cheng YR. 1994.** Phenology and interaction of fig wasps and *Ficus microcarpa* L. [MS thesis]. Taipei, Taiwan: Graduate Institute of Plant Pathology and Entomology, National Taiwan Univ. 86 p. [in Chinese with English summary].

**Cheng YL. 1999.** Studies of phenology and interaction between *Ficus irisana* Elm. (Moraceae) and it's fig wasps [MS thesis]. Taichung, Taiwan: Department of Entomology, National Chung-Hsing Univ. 71 p. [in Chinese with English summary].

**Chou LS, Yeh HM. 1995.** The pollination ecology of *Ficus aurantiaca* var. *parvifolia*. Acta Zool. Taiwanica 6(1):1-12.

**Corner EJH. 1965.** Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. Garden Bull Sing 21:1-186.

**Galil J. 1973.** Pollination in dioecious figs pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. Garden Bull 26:303-11.

**Galil J, Eisikowitch D. 1968 a.** On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. Ecology 49(2):259-69.

**Galil J, Eisikowitch D. 1968 b.** Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. New Phytol 67:745-58.

**Hill DS. 1967.** Figs of Hong Kong. Hong Kong: Hong Kong Univ. Press. 130 p.

**Ho KY, Lu FY, Ou CH. 1998.** An observation on syconia development and reproductive cycle of *Ficus pumila* L. var. *pumila*. J Exp Forest National Chung-Hsing Univ 20(2):27-40. [in Chinese with English summary].

**Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey JE. 1994.** Chemosensory attraction of fig wasps to substance produced by receptive figs. Entomol Exp Appl 70:185-91.

**Janzen DH. 1979.** How to be a fig. Ann Rev Ecol Syst 10:13-51.

**Liao JC. 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.

**Liu YC, Lu FY, Ou CH. 1994.** Trees of Taiwan. Taichung, Taiwan: College of Agriculture, National Chung-Hsing Univ. p 329-48. [in Chinese].

**Ram'irez BW. 1974.** Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. Ann MO Bot Gard 61:770-80.

**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 Surveys 143 and 144, Bureau Foreign Affairs, Govt. Gen Formosa. p 1-73.

**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.

**Tseng LJ. 1999.** Flowering phenology and pollination ecology of *Ficus formosana* Maxim. at Hue-Sun Forest Station [MS thesis]. Taichung, Taiwan: Department of Forestry, National Chung-Hsing Univ. 86 p.

[in Chinese with English summary].

**Tseng LJ, Ou CH, Lu FY, Tzeng HY. 2000.** Studies of the development and morphology of syconium of *Ficus formosana*. Q J For Res 22(3):55-68. [in Chinese with English summary].

**Tzeng HY. 1997.** The symbiosis between *Ficus erecta* var. *beecheyana* and *Blastophaga nipponica* at Hue-Sun Forest Station [MS thesis]. Taichung, Taiwan: Department of Forestry, National Chung-Hsing Univ. 104 p. [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.

**Verkerke W. 1986.** Anatomy of *Ficus ottoniifolia* (Moraceae) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis. Proc Kon Ned Akad Van Wetensh C 89(4):443-69.

**Verkerke W. 1987a.** Ovule dimorphism in *Ficus asperifolia*. Miquel. Acta Bot Neerl 36(2):121-4.

**Verkerke W. 1987b.** Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. Proc Kon Ned Akad Van Wetensh C 90(4):461-92.

**Verkerke W. 1988a.** Flower development in *Ficus sur* Forsskål (Moraceae). Proc Kon Ned Akad Van Wetensh C 91(2):175-95.

**Verkerke W. 1988b.** Sycone morphology and its influence on the flower structure of *Ficus sur* (Moraceae). Proc Kon Ned Akad Van Wetensh C 91(3):319-44.

**Verkerke W. 1989.** Structure and function of the fig. Experientia 45:612-22.

**Verkerke W. 1990.** Fig anatomy and reproductive biology of African *Ficus* species (Moraceae). Mitt Inst Allg Bot 23:427-31.

**Ware AB, Compton SG. 1992.** Breakdown of pollinator specificity in an African fig tree. Biotropica 24:544-9.

**Ware AB, Compton SG. 1994.** Responses of fig wasps to host plant volatile cues. Chem Ecol 24(3):785-802.

**Ware AB, Kaye PT, Compton SG, van Noort S. 1993.** Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. Plant Syst Evol 186:147-58.