

研究報告

## 金氏榕之榕果形態構造

張雯純<sup>1</sup> 呂福原<sup>2</sup> 何坤益<sup>2</sup> 曾喜育<sup>3,4</sup>

【摘要】本研究以解剖顯微鏡及掃描式電子顯微鏡觀察臺灣低海拔常見雌雄異株榕屬植物金氏榕的榕果形態構造。研究結果得知，金氏榕雌、雄榕果內部構造與功能具明顯差異，雌榕果內有可被授粉的長花柱雌花，雄榕果內有可被榕果小蜂產卵的短花柱雌花及產生花粉的假兩性花；假兩性花具有 1 發育雄蕊產生花粉，以及 1 個發育程度不一的短花柱雌蕊。長、短花柱雌花在花柱及柱頭形態構造之特化，分別有助於其種專一性的金氏榕授粉蜂授粉及產卵，維持並強化彼此間特殊的共生關係。本研究之結果可供作榕屬植物分類及授粉生態之基礎資料。

【關鍵詞】金氏榕、榕果、形態、假兩性花、金氏榕授粉蜂

Research paper

## Morphology of Syconium of *Ficus ampelas* Burm. f.

Wen-Chum Chang<sup>1</sup> Fu-Yuan Lu<sup>2</sup> Kuen-Yih Ho<sup>2</sup> Hsy-Yu Tzeng<sup>3,4</sup>

【Summary】An overview using stereomicroscopy and scanning electron microscopy is given of sycone morphology of *Ficus ampelas*, one of the common dioecious fig species in Taiwan. The female syconia are composed of long-style female florets. In contrast, the male syconia are composed of male florets and short-style female florets. Male florets possess a stamen and a regressive variedly short-style ovary as pseudobisexual florets. The specific structures of style and stigma between the long-style and short-style female florets are evidently helpful in pollination and oviposition, respectively, by the obligate pollinator, *Kradibia sumatrana*, thus maintaining and strengthening the symbiotic relationship between each species. Based on these results, sycone morphology of *F. ampelas* would be useful information to taxonomy and pollination of *Ficus*.

【Key words】*Ficus ampelas*, syconium, morphology, pseudobisexual florets, *Kradibia sumatrana*.

Chang WC, Lu FY, Ho KY, HY Tzeng. 2007. Morphology of Syconium of *Ficus ampelas* Burm. f.

- 
1. 國立民雄高級農工職業學校，62153 嘉義縣民雄鄉文隆村 81 號  
Minshyong Senior Vocational of Agriculture and Industry Schcol. 81 WenLong Village, Minshyong 62153, Chiayi County, 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  
Forestry and Natural Resources, National Chiayi University. 300 University Rd., Chiayi City 60004, Taiwan.
  3. 國立中興大學森林學系，40227 台中市國光路 250 號  
National Chung Hsing University. 250 Kuokwang Rd., Taichung 40227, Taiwan.
  4. 通訊作者 Corresponding author, e-mail: erecta@nchu.edu.tw

## 一、緒言

榕果 (fig, syconium) 為榕屬植物 (*Ficus* spp.) 最重要的特徵，為花序軸膨大內凹形成的花托 (receptacle) 所構成，內部著生多數小花 (floret)；小花為構造簡單的單性花，或至少在性別功能上為單性的假兩性花 (pseudobisexual floret)。榕屬植物具有雌雄同株及雌雄異株之繁殖系統，在雌雄同株 (monoecious) 的種類，小花依功能及構造可以區分成雄花 (male or staminate floret) 及可被榕果小蜂產卵或授粉的雌花 (female or pistillate floret)；在雌雄異株 (gynodioecious, dioecious) 的種類，榕果依性別功能可分成雄榕果與雌榕果，雄榕果內著生有雄花或假兩性花 (功能為雄性)，以及可被榕果小蜂產卵的短花柱雌花 (short-style female floret, SSF) 或稱作蟲癭花 (gall floret)，雌榕果內有長花柱雌花 (long-style female floret, LLF) 或稱為種子花 (seed floret)，部份種類尚有雌雄蕊完全退化的中性花 (neutral floret) (Sata, 1944; Corner, 1965; Berg, 1989; 曾喜育, 2004)。榕果頂端為數 10 枚的小孔苞片 (ostiole) 所形成的榕果小孔 (ostiole)，僅在特殊的時期可與外界相通，為控制進出榕果的門戶 (Verkerke, 1989; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。

榕果小蜂 (Chalcidoidea, Agaonidae, Agaoninae) 為一群形態構造、生活史等特化的昆蟲，其與榕屬植物間經長時間的適應演化，並達到高度的種專一性共生關係，一直為學者所關注的研究課題。自 Galil and Eisikowitch (1967) 依榕屬植物及榕果小蜂間的關係，將 *F. sycomorus* 榕果的生長週期區分成 5 個時期後，為後續學者開啓榕果生物學研究之大門，不論是開花物候 (Galil and Eisikowitch, 1968a; Patel, 1996; Spencer *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2000; 何坤益等, 1998; 曾喜育等, 2003, 2004, 2005)、授粉生態 (Galil, 1973; Ram'irez, 1974; Chou and Yeh, 1995; Tzeng *et al.*, 2006, 何坤益, 1991; 巫紅霏, 1996; 曾麗蓉,

1999; 張雯純, 2003)、共同演化與系統發育 (van Noort and Compton, 1996; Kjellberg *et al.*, 2001; Weiblen, 2000; Weiblen *et al.*, 2001; Jouselin *et al.*, 2003)，或探討榕果小蜂間的共生關係 (Galil and Eiskowitch, 1968b; Bronstein, 1991; Ware and Compton, 1994; Kerdelhue and Rasplus, 1996; Weiblen and Buch, 2002; Tzeng *et al.*, 2008; 陳穎儒, 1994, 2001; 陳燕玲, 1998)，或榕屬植物的種子傳播與建立 (Laman, 1995, 1996; Horn, 1997) 等議題都有相當的成果。

榕屬植物廣泛分布熱帶、亞熱帶之間，約 750 種 (Corner, 1962; Berg, 1989, 2003a; 曾喜育, 2004)，為臺灣低海森林優勢樹種組成，與樟科 (Lauraceae) 等植物構成榕楠林帶 (*Ficus-Machilus* forest zone) (蘇鴻傑, 1992)。榕果為提供食果動物重要的食物來源之一，特別是食物缺乏的季節，榕屬植物連續結實的特性，成為熱帶森林的關鍵種 (keystone species) 之一 (Lambert and Marshall, 1991)。榕果之形態構造是提供榕屬植物系統分類重要的依據 (Corner, 1962; Berg, 1989, 2003a; Liao, 1995; 曾喜育, 2004)，榕果發育及其形態構造的觀察研究有助於了解榕屬植物與榕果小蜂間的共生授粉關係 (Verkerke, 1986, 1987a, 1989; Beck and Lord, 1988a, b; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。本研究以解剖顯微鏡及掃描式電子顯微鏡 (scanning electron microscopy, SEM) 觀察金氏榕 (*Ficus ampelas* Burm. f.) 之榕果形態構造，以期提供榕屬植物分類、開花物候及授粉生態研究之應用。

## 二、材料及方法

金氏榕是臺灣低海拔常見的雌雄異株榕屬植物 (Liao, 1995; 劉業經等, 1994; 曾喜育, 2004)，專一性的授粉蜂為金氏榕授粉蜂 (*Kradibia sumatrana* Grandi) (陳朝興和周樑鎰, 1997; 張雯純, 2003)。本研究之榕果樣本採集自嘉義市蘭潭 (張雯純, 2003) 及恆春熱帶植物園，榕果採集時期配合金氏榕開花物候

調查 (自 2001-2003 年, 每隔 5-9 天採集不同發育時期的榕果, 張雯純, 2003)。榕果先以 2.5% 之戊二醛 (glutaraldehyde) 或 F.A.A. 固定 4-6 小時; 再以酒精系列脫水至 100% 酒精, 最後替換成丙酮; 將榕果解剖並整理出欲觀察的部份, 置入臨界點乾燥儀 (HITACHI HCP2 Critical Point Dryer, CPD) 進行乾燥, 取出固著在座檯上, 以鍍膜儀進行 90 秒的金鉑合金鍍膜後, 最後放入掃描式電子顯微鏡中進行觀察拍攝, 拍攝電壓為 15 KV。

### 三、結果

#### (一) 榕果形態構造之觀察

本研究藉解剖顯微鏡及掃描式電子顯微鏡之觀察, 依曾喜育等 (2001) 之榕果發育劃分方式, 將雄榕果劃分 A、B、C、D 期, 雌榕果劃分 A、B、C、E 期, 榕果發育時期與榕果小蜂間關係簡述於表 1, 各期雌、雄榕果之發育大小如表 2。金氏榕各時期之榕果形態構造描述於後:

#### 1. A 期或前雌花期 (pre-female phase)

由花芽形成可判斷為榕果至授粉蜂進入榕果之前稱為 A 期, 約 1-3 週, 雌、雄榕果在此時期幾無法由外觀分辨。A 初期為梗苞包覆, 梗苞內 3 枚基苞將榕果完全包覆, 呈圓鈍形, 果高、果徑各約 0.5 mm, 通常成對腋生 (圖 1a)。榕果逐漸發育, 先突出梗苞, 再突出基苞 (圖 1a-b), 此時與葉芽明顯區分, 前者呈倒三角錐形, 後者呈漸尖形。這時期的榕果小孔幾乎佔榕果上方全部面積 (圖 1c), 隨著榕果果徑的增大, 榕果小孔的比例隨之減少。榕果表面有 3-6 枚外露的榕果小孔苞片, 外層小孔苞片外緣或全部為粉紅色 (圖 1c-d), 邊緣披銀白色剛毛 (bristle)。果托梗 (receptacle peduncle) 與榕果梗 (peduncle) 逐漸伸長 (圖 1d)。榕果內部果腔窄, 榕果內底部圓錐狀雌花的花原體首先形成, 排列緊密, 雌花花原體間少數花間鬚狀苞已形成, 雌花花原體周圍花被片逐漸形成, 整朵花原體呈梅花狀 (圖 3b)。

表 1. 金氏榕之雌雄榕果各發育期與榕果小蜂生活特徵

Table 1. The syconia characters of *Ficus ampelas* in each developmental phase

發育時期 Developmental phase	榕果與榕果小蜂之關係 The relationship between syconia development and fig wasps
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、雄榕果歷時約 1-3 週。
雌花期 (female phase) 或 B 期	榕果小孔苞片微鬆, 可允許金氏榕小蜂進入; 此時期的雌榕果長花柱雌花成熟可被授粉, 或雄榕果短花柱雌花成熟可被金氏榕小蜂產卵; 雌、雄榕果歷時約數天至 2 週。
花間期 (interfloral phase) 或 C 期	雌榕果經授粉後, 或雄榕果經金氏榕小蜂產卵後, 榕果發育到達 D 或 E 期前, 為種子及榕果小蜂幼蟲發育之時期; 此時期傑氏管榕小蜂 <i>Philotrypesis jacobsoni</i> 及 2 種長尾小蜂屬 <i>Sycoryctes</i> spp. 會在榕果外產卵; 雌榕果歷時約 6-7 週, 雄榕果歷時約 5-8 週。
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, 榕果小蜂羽化並爬出榕果; 歷時約 1 天至 1 週。
成熟期 (ripe phase) 或 E 期	雌榕果成熟, 果壁軟化呈紫色至黑紫色; 歷時約數天至 1 週。

表 2. 金氏榕之雌雄榕果各發育時期大小

Table 2. Syconia size of each developmental phase of *F. ampelas* for each genders

	雌榕果	雄榕果
	Female syconia (n = 30)	Male syconia (n = 30)
	(果高 × 果徑) <sup>1</sup> (height × diameter) <sup>1</sup>	(果高 × 果徑) <sup>1</sup> (height × diameter)
A 末期 <sup>2</sup> (A terminal phase <sup>2</sup> )	(2.96 ± 0.43) × (3.15 ± 0.52)	(2.58 ± 0.40) × (2.61 ± 0.50)
B 期(B phase)	(4.18 ± 0.93) × (4.22 ± 1.08)	(3.82 ± 0.92) × (3.78 ± 0.75)
C 初期 <sup>3</sup> (C primary phase <sup>3</sup> )	(5.29 ± 1.02) × (5.15 ± 0.83)	(4.88 ± 0.74) × (4.95 ± 0.73)
C 末期 <sup>4</sup> (C terminal phase <sup>4</sup> )	(7.21 ± 0.53) × (7.68 ± 0.77)	(6.22 ± 0.12) × (6.52 ± 0.11)
D 期(D phase)	—	(8.65 ± 0.95) × (8.19 ± 1.28)
E 期(E phase)	(8.15 ± 0.53) × (10.31 ± 1.16)	—

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

註<sup>2</sup>: A 末期— B 期前 1 週之 A 期榕果

註<sup>3</sup>: C 初期— C 期第 1 週榕果

註<sup>4</sup>: D 末期— D 或 E 期前 1 週的 C 期榕果

<sup>1</sup>(height × diameter): (mean ± sd.) × (mean ± sd.), mm

<sup>2</sup>A terminal phase: the syconia develop one week before B phase

<sup>3</sup>C primary phase: the syconia develop the first week of C phase

<sup>4</sup>C terminal phase: the syconia develop one week before D or E phase

榕果發育至 A 中期，榕果發育為碗狀，榕果小孔略呈圓形凹陷狀，榕果縱切面觀察發現，小孔苞片螺旋狀排列緊密，可區分為兩層，上層交互重疊，下層向內腔生長(圖 3a)。榕果腔底部之雌花花原體先發育形成，此時花間鬚狀苞發育超越雌花(圖 1e)，花原體頂端中間部分漸向下凹，雌蕊逐漸形成。花原體下方逐漸凹陷，形成 3-4 裂，花被片逐漸形成，花被片 4-5 枚，逐漸發育成條瓣狀，將雌蕊完全包覆。A 末期的雌雄榕果梗苞呈乾膜狀，位於枝條與總果梗間。總果梗增長，果托梗有或無，基苞 3 枚，呈三角形，鑷合狀緊貼於榕果基部。此時期雌榕果平均果高 3.0 ± 0.4 mm，平均果徑 3.2 ± 0.5 mm，雄榕果平均果高 2.6 ± 0.4 mm，平均果徑 2.6 ± 0.5 mm；榕果綠色，表面披紅褐色斑點，側苞 (later bract) 有或無(圖 1f)。雌、雄榕果發育至 A 中末期，榕果內部之雌花已發育可以區別，雌榕果內的雌

花花柱較長，稱之為長花柱雌花(圖 3c)，雄榕果內的雌花花柱較短，稱之為短花柱雌花。

雄花分布於雄榕果內之小孔周圍，花被片 4-5 枚，雄蕊此時未發育完全，包覆於花被片內。雄花因具有發育程度不一之雌蕊，但雌蕊已不具產生種子的功能，僅可供榕果小蜂產卵之用，形態構造上稱之稱假兩性花。

## 2. B 期或雌花期 (female phase)

此時期為雌花成熟的時期，榕果顏色多為綠色或在榕果小孔呈紅褐色，雌榕果平均果高 4.2 ± 0.9 mm，平均果徑 4.2 ± 1.1 mm；雄榕果平均果高 3.8 ± 0.9 mm，平均果徑 3.8 ± 0.8 mm。雌、雄榕果小孔苞片鬆開，部分榕果小孔會形成一個小洞，小孔苞片約 60-80 枚，螺旋狀排列，約區分成 2 層，上層略交錯，最外層可見小孔苞片 5-6 枚，呈綠色至紅褐色，三角形，表面披長短不一的銀白色糙毛及腺毛，邊緣密披長剛毛(圖 1g-h 和 2a)；內層小孔苞片內屈，

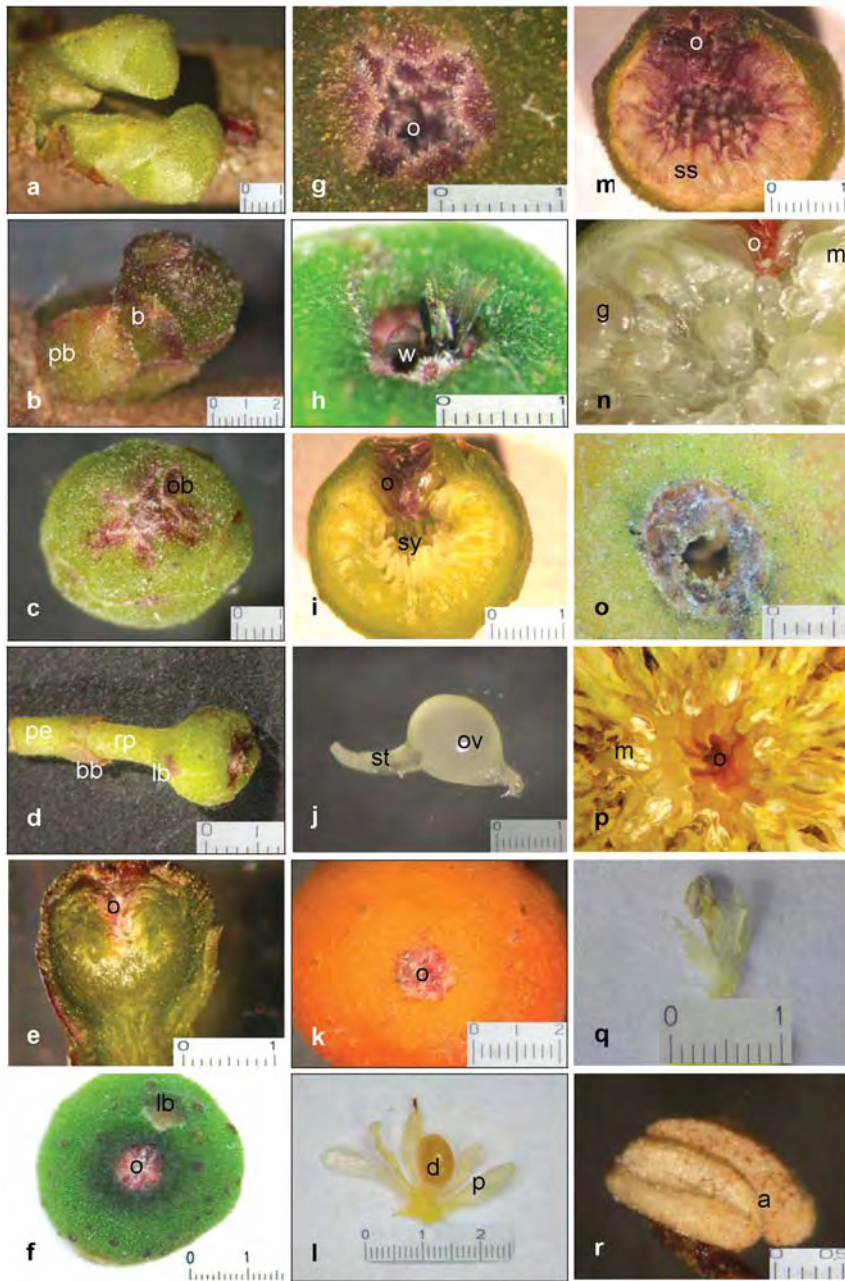


圖 1. 金氏榕各期雌、雄榕果形態構造

Fig. 1. Morphology of female and male syconia of *F. ampelas*. a-f. morphology of A phase syconia; g and h. morphology of ostiole of B phase syconia; i. cross-section of B phase female syconium; j. morphology of pistil of LSF floret (B phase); k. C phase female syconium; l. morphology of LSF floret (E phase); m. cross-section of B phase male syconium; n. morphology of male and SSF florets (C phase); o. morphology of ostiole of D phase male syconium; p. location of male florets (D phase); q. morphology of male floret (D phase); r. morphology of anther (D phase). a: anther; b: basal bract; d: drupelet; g: gall; lb: lateral bract; m: male floret; o: ostiole; ob: ostiolar bracts; ov: ovule; p: perianth; pb: peduncle bract; pe: peduncle; rp: receptacular peduncle; s: style; ss: short style female florets; sy: synstigma; w: wasp.

條片狀三角形，表面平滑，邊緣被白色透明剛毛，中間白色透明狀具紅色斑點(圖 1i 和 2b)。榕果壁上密佈大小不一之圓錐狀中空糙毛 (hispid hair) 與腺毛 (glandular hair) (圖 2c-e)，糙毛先端呈針狀漸尖，基部膨大，具小瘤狀突起(圖 2f)；在糙毛間佈有紅色斑點，為氣孔集中區域，稱為氣孔斑 (stomata spot) (圖 2c-e)；多數榕果表面著生 1-3 枚側苞。

B 期雌榕果內長花柱雌花發育完全，花被片 4-5 枚，白色透明狀，有柄長花柱雌花之花被片基部合生，無柄長花柱雌花花被離生，長方型片狀，長約 0.3-0.5 mm，寬約 0.1-0.3 mm，表面平滑，外緣具針狀毛 (圖 3d)，長約 100  $\mu\text{m}$ ；單一子房，廣橢圓透鏡形，長約 0.4 mm，寬約 0.3 mm，光滑無毛，白色透明狀；花柱側頂生，長約 400-600  $\mu\text{m}$ ，徑約 75-90  $\mu\text{m}$ ，著生針狀毛(圖 1i-j 和 3d)，針狀毛長約 30-50  $\mu\text{m}$ ，約 50 枚；柱頭圓桶形漏斗狀，長約 150-170  $\mu\text{m}$ ，寬約 80-95  $\mu\text{m}$ ，白色透明狀，表面密囊泡乳頭狀突起，花柱溝明顯(圖 3e 和 5a-c)；長花柱雌花間的柱頭相互黏結成平台狀，略形成柱頭黏結平台 (synstigma platform) (圖 1i 和 5a-c)。

B 期雄榕果內短花柱雌花發育完全(圖 1m 和 4a-b)，花被片的特徵與長花柱雌花相似。單一子房，橢圓形透鏡狀，徑約 0.4 mm，近白色透明狀，光滑無毛；花柱側頂生，圓柱狀，長約 300-350  $\mu\text{m}$ ，徑約 70  $\mu\text{m}$ ，表面光滑無毛；柱頭圓桶形漏斗狀，長約 50 mm，寬約 80 mm，白色透明狀，表面密囊泡乳頭狀突起，花柱溝明顯(圖 4b 和 5e-f)；榕果內花柱高度幾乎在同一平面上，柱頭間不黏結，形成了一個近橢圓形榕果腔(圖 1m 和 5d-f)。假兩性花之雄蕊包覆在花被片內，尚未發育完全(圖 6a-b)，多數兩假性花之雌蕊停止發育，僅少部分發育。

B 期雌、雄榕果內之花間鬚狀苞，高度低於各類雌花(圖 1i 和 1f)。榕果在 B 期最長可維持 2 週(表 1)，若無授粉蜂進駐，榕果即逐

漸由果梗向榕果延伸黃化，最後呈黃褐色而掉落。

### 3. C 期或花間期 (interfloral phase)

當授粉蜂鑽進榕果後，有時會在榕果小孔外產生遺翅現象(圖 1h)，隨後小孔逐漸緊閉，部分授粉蜂鑽出榕果的同時會夾死在榕果小孔，可藉由授粉蜂的頭部方向來判斷授粉蜂進或出榕果。雌、雄榕果中的花間鬚狀苞於此時停止生長，分佈於雌花間隙下方。C 期為榕果小蜂幼蟲及種子發育之時期，榕果高與榕果徑變化較大。

C 期初期雌榕果平均果高 5.3  $\pm$  1.0 mm，平均果徑 5.2  $\pm$  0.8 mm，榕果黃綠色。經榕果小蜂授粉的花柱開始皺縮，顏色由略透明白色轉黃褐色，子房逐漸膨大(圖 3f)。C 期末期雌榕果平均果高 7.2  $\pm$  0.5 mm，平均果徑 7.7  $\pm$  0.8 mm，榕果橘黃色，表面具褐色斑(圖 1k)。榕果內部長、短花柄之長花柱雌花上下排列，充滿了整個榕果腔，柱頭仍呈連結現象，子房漸呈金黃色，未經榕果小蜂授粉的雌花，逐漸萎縮呈乾扁透明狀，子房中心部分黃褐色，受其它正常發育之雌花擠壓位於榕果內壁。

C 期初期雄榕果平均果高 4.9  $\pm$  0.7 mm，平均果徑 5.0  $\pm$  0.7 mm。榕果黃綠色，具明顯紅褐色氣孔斑；一般而言，總果梗長的榕果其果托梗短，總果梗短者果托梗較長。榕果小蜂進入榕果產卵於短花柱雌花後柱頭開始轉褐色皺縮，米白色子房快速發育呈近圓球形(圖 4c)，徑約 0.8 mm，子房柄長約 0-0.3 mm，小花柄長約 0-1 mm。此時雄花中的雄蕊仍包覆在花被片內(圖 1n)，花絲逐漸伸長，花藥尚未完全成熟；雌蕊已停止發育，僅有少數雄蕊與雌蕊皆發育成功，多數雌蕊仍呈皺縮狀。

C 期末期雄榕果平均果高 6.2  $\pm$  0.1 mm，平均果徑 6.5  $\pm$  0.1 mm。榕果果高果徑增大呈黃色。雄花中的雄蕊逐漸突出花被，花絲逐漸伸長，花藥成熟(圖 6c)。榕果內非授粉蜂較授粉蜂早羽化，雄非授粉蜂用大顎逐漸將子房壁咬開爬出蟲癭，於榕果中尋找尚在蟲癭花中的

同種雌蜂，將雌蜂所在的蟲癭花子房壁咬一個洞，將雌蜂拉出蟲癭後與之交配。雄授粉蜂在雌蜂的蟲癭子房壁咬一個洞，將腹部交尾器伸入蟲癭中與之交配。最早爬出榕果的種類是雌非授粉蜂，稍後雌授粉蜂陸續爬出。蟲癭花柱

頭皺縮，子房呈圓球形，榕果小蜂多由近蟲癭子房上方，將子房壁咬開鑽出羽化(圖 4d-f)。

4. D 期或雄花期 (male phase)

雄花期為雄榕果的雄花成熟時期，亦是榕果小蜂羽化爬出榕果的時期。在溫暖的天氣，

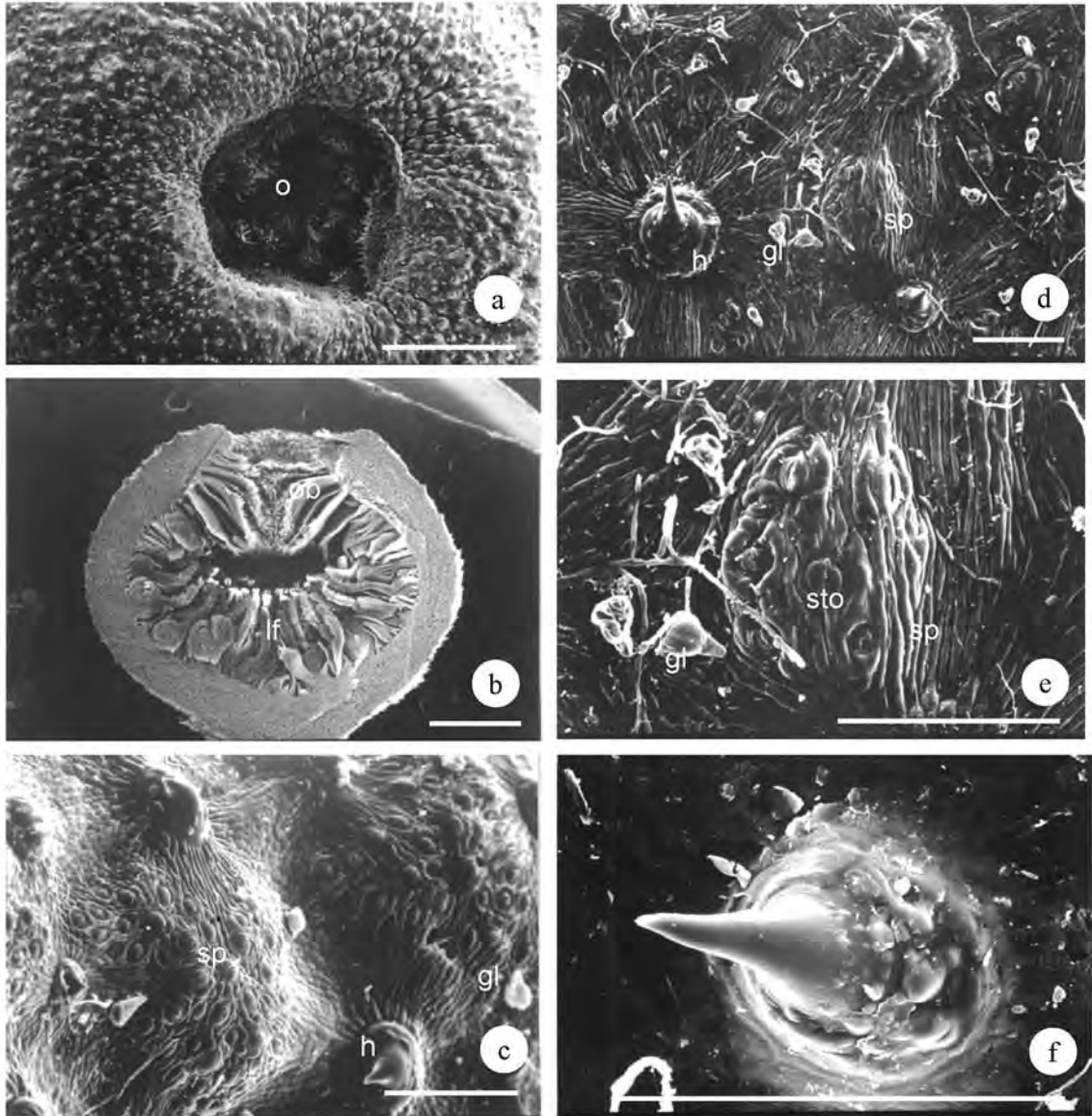


圖 2. 榕果小孔與榕果表面形態構造

Fig. 2. Ostiole and surface morphology of syconia of *F. ampelas*. a. morphology of ostiole; b. cross-section of ostiole; c-f. syconium surface. gl: glandular hair; h: hispid hair; lf: LSF floret; sp: stomata spot; sto: stomata. Scale bar: a and b are 1 mm; c is 500  $\mu$ m; d-f are 100  $\mu$ m.

榕果小蜂在早上約數小時內完全羽化飛出。D 期雄榕果平均果高  $8.7 \pm 1.0$  mm，平均果徑  $8.2 \pm 1.3$  mm，榕果略圓球形，顏色由黃色轉為橘紅色，表面略粗糙，質地柔軟。D 期榕果小孔微微鬆開，此時雄授粉蜂合力將榕果小孔挖

掘出一條通道以利雌蜂鑽出榕果 (圖 1o)。

雄花圍繞在小孔內側形成雄花區 (圖 1p)，成熟雄花長約 1.5-2.0 mm；雄蕊 1 枚，極少數有 2 枚；花絲直立，將雄蕊伸出花被片外，長約 1.0 mm，徑約 0.3 mm，基部具透明剛毛；

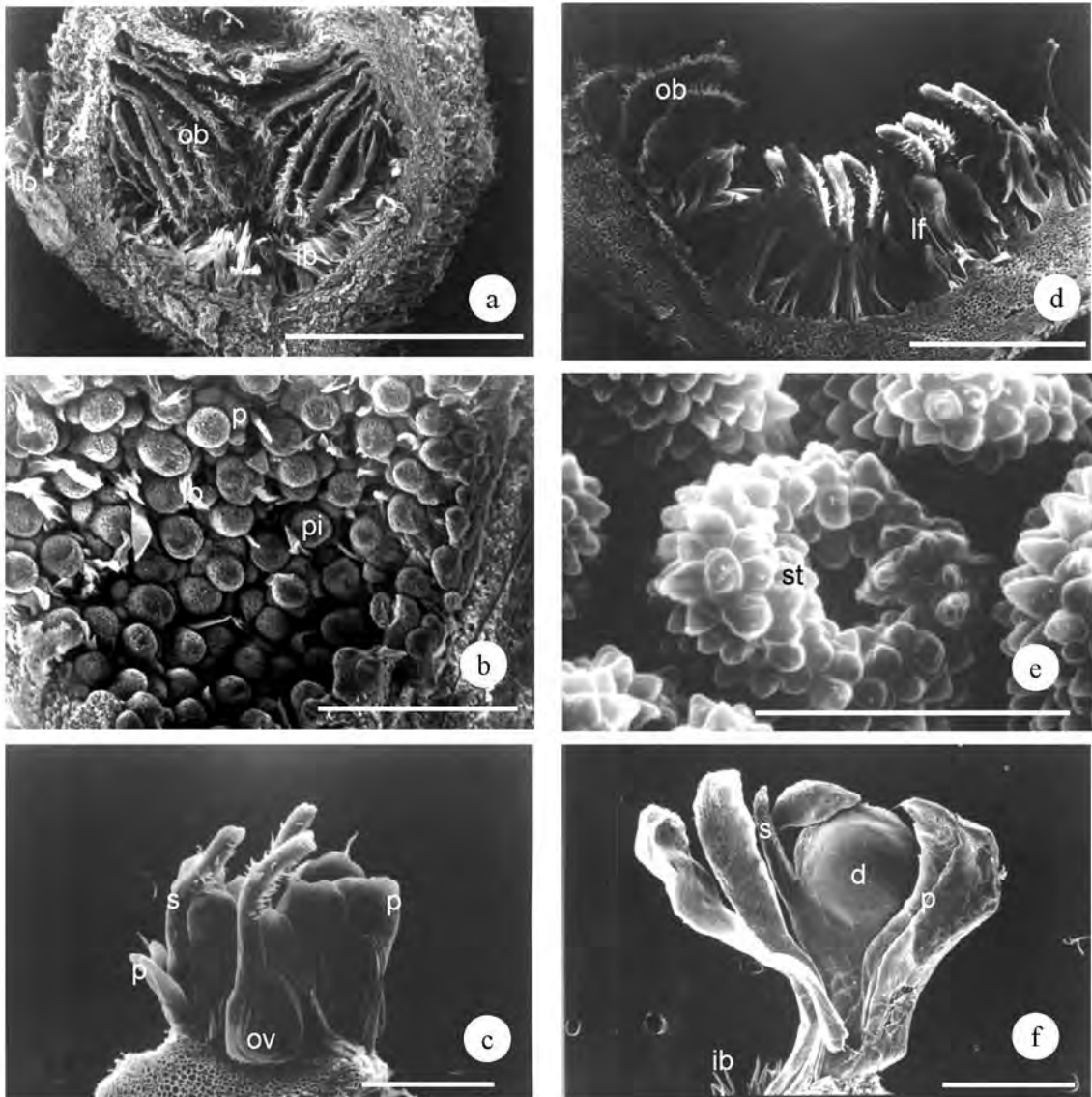


圖 3. 金氏榕 A 期榕果及各期長花柱雌花形態

Fig. 3. Morphologies of A phase syconium and LSF florets of *F. ampelas*. a. cross-section of early A phase syconium; b. LSF florets at early A phase; c. LSF at late A phase; d and e. LSF at B phase; f. LSF at C phase. ib: interbract; d: drupelet; st: stigma. Scale bar: a and f are 1 mm; b is 200  $\mu$ m c and d are 500  $\mu$ m; e is 100  $\mu$ m.



花被片 4-5 片，條片狀，基部微合生；雄蕊 2 藥 4 室，寬矩形，近丁字著生，長約 0.6 mm，寬約 0.5-0.6 mm，花藥縱裂，花藥成熟時不主動開裂，花藥有被啃咬之情形(圖 1q 和 6d-e)。花粉橢圓至橄欖球形，兩端略尖，2 孔型，赤道軸約 9.1  $\mu\text{m}$ ，極軸約 6.2  $\mu\text{m}$ ，表面殆平滑

(圖 6f-h)。

5. E 期或成熟期 (ripe phase)

成熟期為雌榕果種子成熟的時期，歷時約 1-2 週，E 期榕果平均果高  $8.2 \pm 0.5$  mm，平均果徑  $10.3 \pm 1.2$  mm，略扁圓球形，榕果顏色由橘黃色轉紅色或紫紅色，柔軟多汁。氣孔斑不

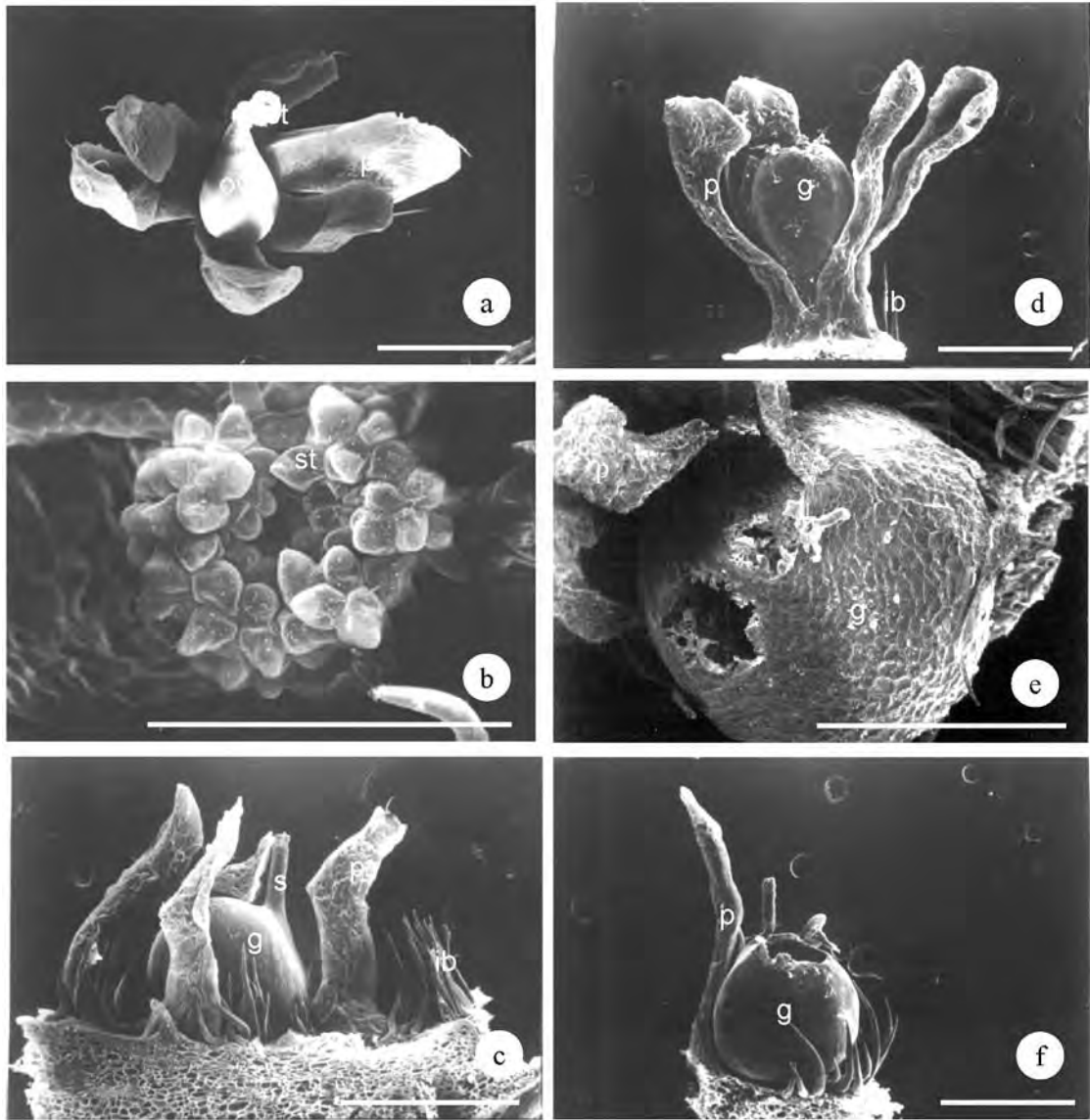


圖 4. 金氏榕各期短花柱雌花形態

Fig. 4. Morphologies of SSF female florets of *F. ampelas*. a and b. SSF at B phase; c and d. SSF at C phase; e and f. at D phase. Scale bar: a is 500  $\mu\text{m}$ ; b is 100  $\mu\text{m}$ ; c-f are 1 mm.

明顯；小孔苞片排列緊密，最外數層小孔苞片轉為紫紅色。長花柱雌花子房授粉後發育成熟形成金黃色的小核果 (drupelet)，略橢圓形透鏡狀 (圖 11)，長約 1.2 mm，寬約 1.1 mm，外

果皮透明膜狀，中果皮漿質，內果皮石質。石質內果皮內包含種子部分即為種核 (pyrene)，小大約  $0.7 \times 0.5 \times 0.6$  mm；內果皮內具 1 種子，淡黃褐色，種皮膜狀；子葉 2，胚彎曲。

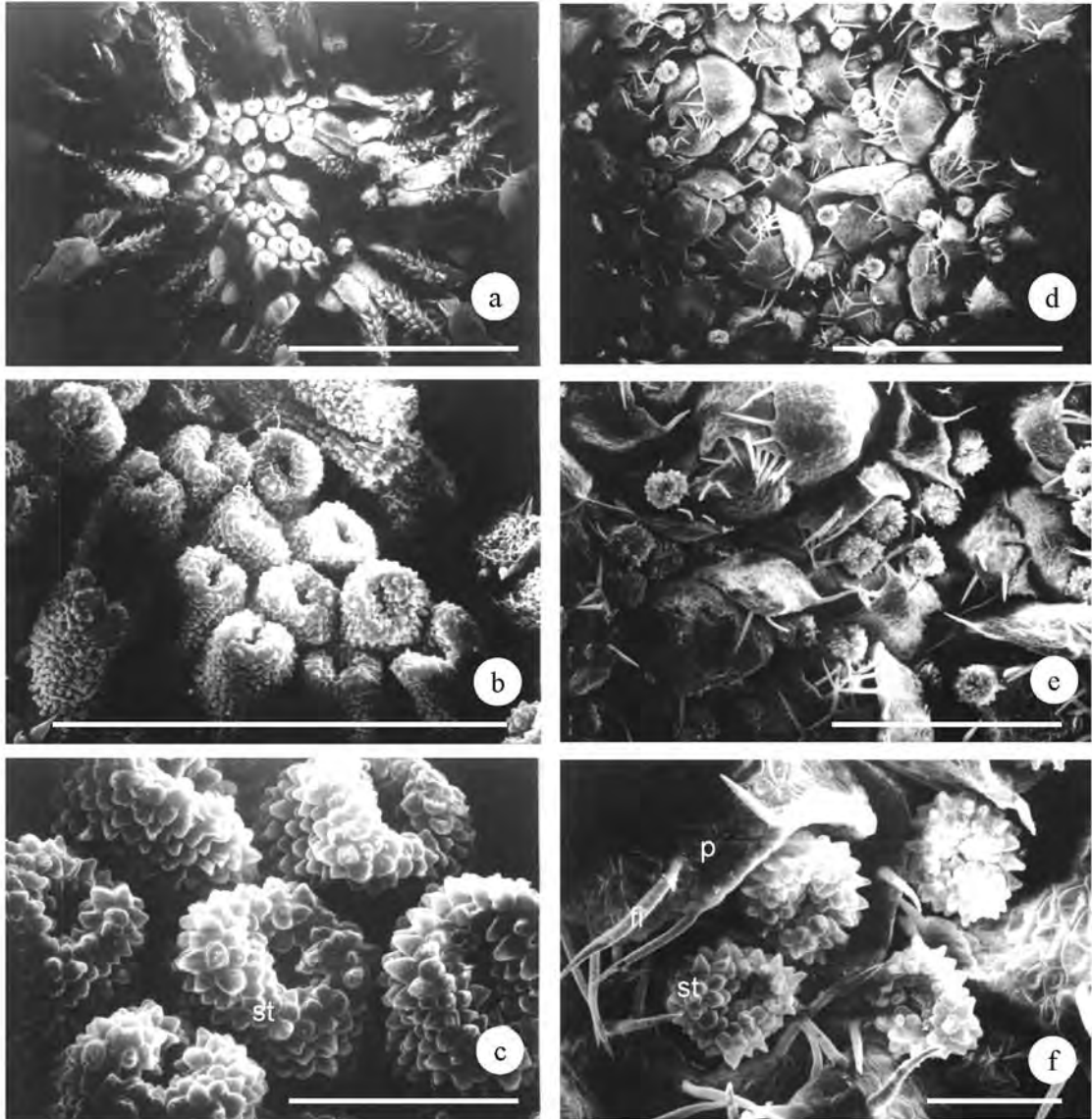


圖 5. 金氏榕 B 期長、短花柱雌花柱頭形態比較

Fig. 5. Morphological comparison of B pahse female stigma between LSF and SSF florets of *F. ampelas*. a - c. synstigma of LSF floret; d - f. stigma of SSF floret. fb: fimbriate. Scale bar: a and d are 1 mm; b and e are 500  $\mu$ m; c and f are 100  $\mu$ m.

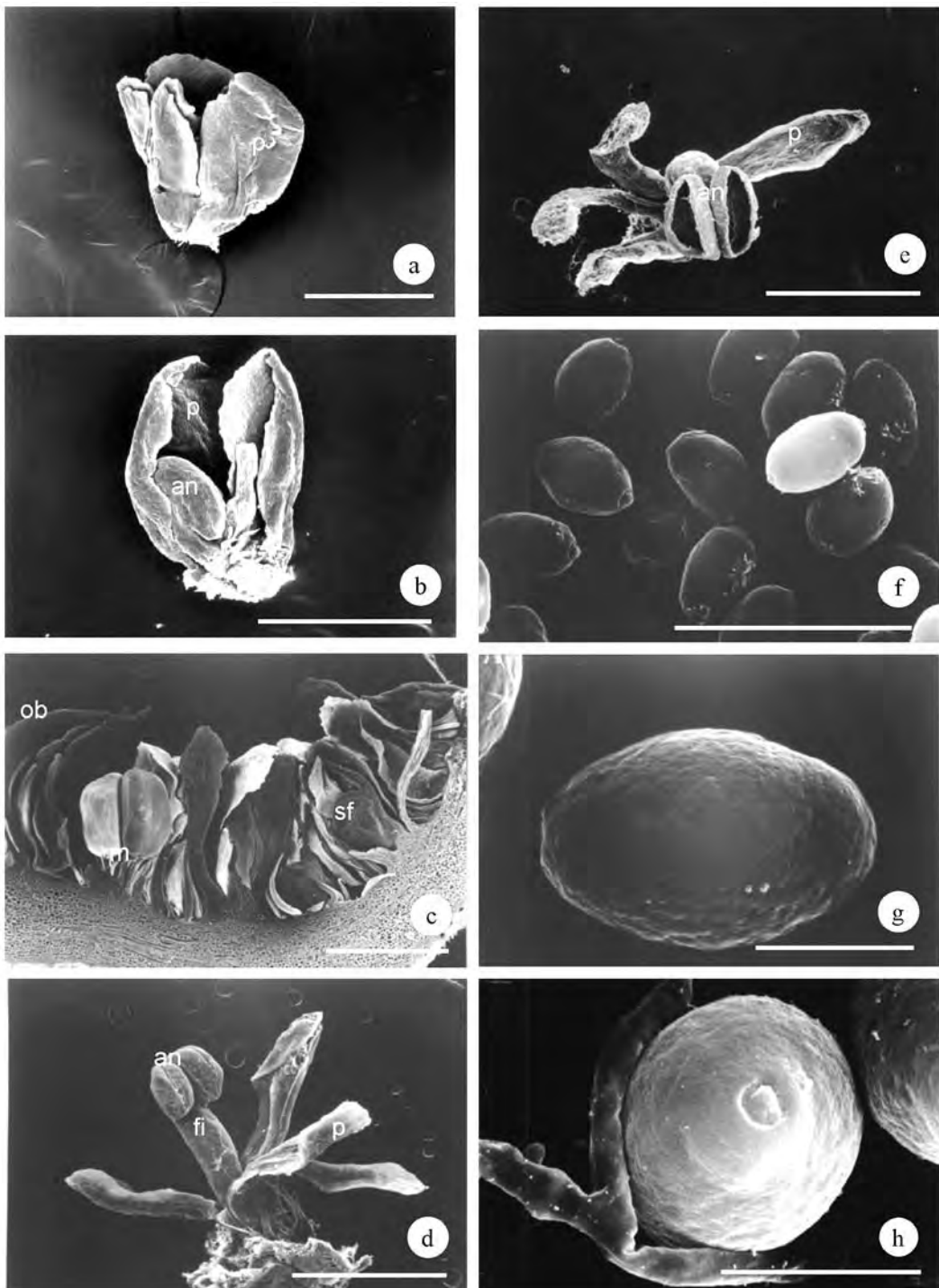


圖 6. 金氏榕各期雄花與花粉形態

Fig. 6. Morphology of male floret and pollen of *F. ampelas*. a and b. male floret at B phase; b. male floret (removed perianth); c. male floret is ostiolar (at C phase); d and e. D phase male floret; f-h. truncate-rhombus pollen morphology; g. polar view; h. equatorial view. an: anther, fi: filament, m: male floret, pi: pistil. Scale bar: a-c are 1 mm; d-f are 5  $\mu$ m.

## 四、討論

### (一) 外部形態

金氏榕雌、雄榕果發育初期以小孔苞片發育最早；當榕果發育至 1 mm 大小時，小孔苞片形成的榕果小孔已接近發育完全，此現象與大多數榕屬植物相同 (Verkerke, 1989; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)；榕果在發育初期，小孔苞片就充滿了整個榕果腔。榕果小孔是進入榕果的唯一通道，其最主要的功能是阻止非授粉蜂，並篩選真正的授粉蜂進入榕果內授粉 (Janzen, 1979; Verkerke, 1989; van Noort and Compton, 1996)。

榕果小孔及授粉蜂形態配合方面，van Noort and Compton (1996) 研究榕果小蜂頭部與榕果形態間的共同演化，測量 18 種授粉蜂及非授粉蜂，發現榕果小蜂與其寄主榕樹之榕果形態相互適應，主要是受到榕果小孔形態的選汰壓力所形成。研究結果發現小孔形態所產生的選汰壓力，選擇出有利頭形的榕果小蜂，增加榕果小蜂成功的穿過小孔苞片的機率，並演化產生相似頭形的子代。這研究證明了榕果小蜂頭部形狀與榕果小孔具有關聯性，榕果小孔構造長形的榕屬植物，其授粉蜂頭型較長，且榕果小孔苞片的排列方式是決定榕果小蜂頭部形狀的主要因素。有趣的是，金氏榕雌、雄榕果發育至 B 期時，部份榕果的榕果小孔苞片並不疊合在一起，而是由榕果小孔開出一小洞，可直接目視到雌花柱頭，顯示榕果小孔苞片對進出榕果的榕果小蜂或其他動物的篩選功能似乎喪失。

金氏榕的雌、雄榕果表面常具 1-3 枚的側苞，這些側苞在榕果發育初期 (A 期) 通常未在榕果表面發現，而是隨著榕果增大，才開始陸續出現在榕果表面；這些側苞的來源應是榕果小孔最外側苞片隨榕果增大時向榕果兩側延伸所致，而榕果總梗上所出現的苞片則來自於榕果基苞 (曾喜育等, 2001; 曾喜育, 2004)。金氏榕雌、雄榕果表面密披毛狀物及氣孔斑，毛狀物由大小不一的糙毛及腺毛組成；其中糙毛

為澀葉榕亞屬 (subg. *Sycidium*) 重要特徵之一，本亞屬成員亦因多富含糙毛而得名 (Corner, 1962; Verkerke, 1989; Berg, 1989, 2003a; 曾喜育, 2004)。糙毛在膨大的基部內常具有鍾乳體 (cystolith)，為桑科植物表皮細胞中的毛狀石胞 (hair lithocyst) (Wu and Kuo-Huang, 1997)。

### (二) 雌、雄榕果之功能性分化

B 期雌榕果內長花柱雌花柱頭表面泡狀突起，且所有長花柱雌花的花柱皆向榕果腔中央聚集，柱頭間相互黏集成平台狀，形成「柱頭黏結平台 (synstigma flat)」；此構造增加花柱對授粉蜂的支持力，進而提高榕果底部較密集雌花的授粉率 (Galil and Esikowistch, 1968a; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。此外，柱頭黏結平台有利於萌發的花粉管穿越柱頭黏結構造，增加其他長花柱雌花授粉的機會 (Verkerke, 1988b, 1989; Jousselin and Kjellberg, 2001)。

雌雄異株的澀葉榕亞屬、埃及無花果亞屬 (subg. *Sycomor*)、綿毛榕亞屬 (subg. *Eriosycea*) 及薜荔榕亞屬 (subg. *Synoecia*) 毛果榕節 (sect. *Trichocarpeae*) 的種類中，柱頭黏結平台普遍存在於雌榕果 (曾喜育, 2004)。這些具柱頭黏結平台的種類，其柱頭多呈現圓柱狀，雄榕果內的雄/雌花比例絕大多數低於 10% (或花藥/雌蕊 (anther-ovule ratio) 低於 15%)，屬於寡雄蕊型 (oligostaminate type)，此特徵反映其種專一性授粉蜂的主動授粉 (topocentric or active pollination) 模式 (Galil, 1973; Kjellberg *et al.*, 2001; Jousselin and Kjellberg, 2001; Jousselin *et al.*, 2003; 曾喜育, 1997; 陳燕玲, 1998; 曾喜育, 2004)。這些與柵欄狀柱頭黏結構造的無花果亞屬 (subg. *Ficus*)、薜荔榕亞屬的種類明顯不同，後兩者的雄榕果內雄花比大於 15%，屬於多雄蕊型 (multistaminate type)，其專一性授粉蜂為被動授粉 (enthodynamic or passive pollination) 模式，顯示這兩群可能分屬不同的演化上路線 (Ram'irez, 1974; Berg, 1989)。柱頭粘結形態、

花藥/胚珠比等與授粉蜂的授粉行為有關 (Galili, 1973a; Galil and Meiri, 1981; Jousellin *et al.*, 2003; Jousellin and Kjellberg, 2001; 曾喜育, 1997), 可作為主動/被動授粉模式的指標 (Kjellberg *et al.*, 2001; Jousellin *et al.*, 2003)。然而, 由分子生物學的系發育研究結果顯示, 榕屬植物雌花柱頭的特化 (柱頭粘結平台)、花藥/胚珠比等特徵與其種專一性授粉蜂主動/被動之授粉模式呈現趨同演化 (Jousellin *et al.*, 2003)。

金氏榕長、短花柱雌花的柱頭大小與形態相近, 短花柱雌花之花柱甚至較長花柱雌花的花柱細, 兩者僅在花柱長短之差異, 此現象與其他已觀察研究的雌雄異株榕屬植物不同 (Verkerke, 1989; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。金氏榕小蜂產卵管長度介於長、短花柱雌花之間, 其產卵管可以將卵產在短花柱雌花子房內的正確位置, 其後裔得以在短花柱雌花子房發育; 但因長花柱雌花的花柱長於產卵管長, 金氏榕小蜂無法將產卵在長花柱雌花子房的正確位置, 以致雌榕果內無其後裔存在 (張雯純, 2003)。由於短花柱雌花之柱頭、花柱、胚珠構造差異, 花粉幾無法萌發、授精或發育成爲種子, 以致在雄榕果沒有, 或僅有極少數的種子發生 (Neeman and Galil, 1978; Beck and Lord, 1988a, b; Weiblen *et al.*, 1995)。金氏榕的長、短花柱雌花的花柱長度、柱頭黏結構造等具明顯的差異, 功能上已完全分化成產生種子的雌榕果, 及產生花粉及孕育榕果小蜂的雄榕果, 這與其他雌雄異株榕屬植物之研究結果相同 (Verkerke, 1987, 1989; Beck and Lord, 1988a; Chou and Yeh, 1995; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001); 此等在形態、構造的分化, 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; 曾喜育等, 2001)。

### (三) 分類上之歸屬

在金氏榕的雄榕果內發現有假兩性花, 雖然其在形態、構造具有退化或發育完全的雌蕊

以及雄蕊, 但在功能上扮演雄花的角色, 因此稱之爲假兩性花 (Sata, 1944; Corner, 1962; Berg, 1989; 曾喜育, 2004)。假兩性花普遍存在於澀葉榕亞屬的種類中 (Sata, 1944; Corner, 1962; Berg, 1989), 但在無花果榕、埃及無花果亞屬的雄榕果中有時仍可發現極少數的假兩性花 (曾喜育等, 2001; 曾喜育, 2004)。

在金氏榕的雌榕果內, 只有被授粉產生種子的長花柱雌花, 缺乏中性花的存在, 此種現象反映在其隸屬的澀葉榕亞屬 (Berg, 1989; 曾喜育 2004)。在雌雄異株的榕屬植物中, 無花果榕與埃及無花果亞屬的成員普遍存在中性花, 而澀葉榕亞屬的成員皆缺乏中性花的存在 (Corner, 1962; Berg, 1989; 曾喜育, 2004), 可能顯示著澀葉榕亞屬的演化方向與前兩者有所不同。不論是否具有中性花, 由形態構造觀察顯示, 雄榕果內的雄花應爲兩性花的雌蕊退化而形成, 而雄花具退化雌蕊, 這是兩性花演化成單性花的證據, 顯示雌雄異株榕屬植物可能經由雌雄同株演化而來 (Beck and Lord, 1988a; 曾麗蓉等, 2000; 曾喜育等, 2001)。

榕果的形態構造是榕屬植物分類上最重要的特徵 (Corner, 1965; Verkerke, 1989; Berg, 1989, 2003a; Liao, 1995; 劉業經等, 1994; 林志忠, 1997, 1998; 曾喜育, 2004), 爲榕屬植物種以上分類階層劃分的依據。Corner (1965) 將金氏榕處理成無花果亞屬澀葉榕節 (sect. *Sycidium*) 澀葉榕亞節 (Subsect. *Sycidium*)。本研究結果發現, 金氏榕雌榕果內缺乏中性花, 雄榕果內雄花多具退化程度不一的雌蕊等性狀, 以及本節所屬成員的授粉媒介 (*Kradibia* 和 *Liporrhopalum*) 與無花果亞屬的其他成員明顯不同 (Wiebeln *et al.*, 2001; Jousellin *et al.*, 2003), 支持澀葉榕節應予提升至澀葉榕亞屬之處理 (subg. *Sycidium*; Mildbraed and Burret, 1912; Berg, 2003a; 曾喜育, 2004)。

## 五、謝誌

本研究掃描式電子顯微鏡拍攝承蒙林業試

驗所保護系黃倩容小姐協助，並承蒙審查委員費心審稿，惠予建議，特此誌謝。

## 六、引用文獻

- 何坤益 (1991) 愛玉與薜荔授粉生態之研究。國立中興大學森林學研究所碩士論文。64 頁。
- 何坤益、呂福原、歐辰雄 (1998) 薜荔之榕果發育與生殖週期之觀察。國立中興大學實驗林研究彙刊 20(2):27-40。
- 巫紅霏 (1996) 陽明山地區牛奶榕 (*Ficus erecta* Thunb. var. *beecheiana*) 與牛奶榕小蜂 (*Blastophaga nipponica*) 之共生生態。國立臺灣大學動物學研究所碩士論文。54 頁。
- 林志忠 (1997) 桑科。臺灣維管束簡誌第二卷。II 種子植物門。楊遠波、劉和義、呂勝由編著。中華民國行政院農業委員會出版。46-58 頁。
- 林志忠 (1998) 臺灣榕屬植物之系統分類研究。國立中山大學生命科學研究所碩士論文。80 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。
- 陳燕玲 (1998) 澀葉榕 (*Ficus irisana* Elm.) 與榕果小蜂之物候過期及種間關係。國立中興大學昆蟲學系碩士論文。71 頁。
- 陳穎儒 (1994) 榕果小蜂與正榕 (*Ficus microcarpa* L. f.) 之物候週期及種間關係。國立臺灣大學植物病蟲害學研究所碩士論文。72 頁。
- 陳穎儒 (2001) 正榕 (*F. microcarpa* L. f.) 與其榕果小蜂的族群變動與群聚生態。國立臺灣大學植病蟲害學研究所博士論文。184 頁。
- 曾喜育 (1997) 惠蓀林場牛奶榕與牛奶榕小蜂之共生研究。國立中興大學森林學系碩士論文。104 頁。
- 曾喜育 (2004) 臺灣產榕屬植物分類研究。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。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原 (2003) 惠蓀林場牛奶榕之榕果物候。台灣林業科學 18(4):273-282。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原、曾麗蓉 (2004) 關刀溪森林生態系牛奶榕物候及性別分化之表現。林業研究季刊 26(2):61-78。
- 曾喜育、曾麗蓉、歐辰雄、呂福原 (2005) 關刀溪森林生態系之臺灣榕物候。中華林學季刊 38(4):377-395。
- 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。
- 劉業經、呂福原、劉辰雄 (1994) 臺灣樹木誌 (增補修訂版)。國立中興大學農學院叢書第七號。333-347 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。
- Beck, N. G. and E. M. Lord (1988a) Breeding system in the *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. Am. J. Bot. 75(12):1904-1912.
- Beck, N. G. and E. M. Lord (1988b) Breeding system in the *Ficus carica*, the common fig. II. Pollination events. Am. J. Bot. 75(12):1913-1922.
- Berg, C. C. (1989) Classification and distribution of *Ficus*. Experientia 45:605-611.
- Berg, C. C. (2003a) Flora Maleasiana precursor

- for the treatment of Moraceae 1: the main subdivision of *Ficus*: the subgenera. *Bulmea* 48:167-178.
- Berg, C. C. (2003b) Flora Maleasiana precursor for the treatment of Moraceae 5: *Ficus* subg. *Sycidium*. *Blumea* 48:573-597.
- Bronstein, J. L. (1991) The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos* 61:175-186.
- Chou, L. S. and H. M. Yeh (1995) The pollination ecology of *Ficus aurantiaca* var. *parvifolia*. *Acta. Zool. Taiwan* 6(1):1-12.
- Corner, E. J. H. (1962) The Classification of Moraceae. *Gards. Bull. Sing.* 19: 187-252.
- Corner, E. J. H. (1965) Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with key to identification. *Gards. Bull. Sing.* 21:1-186.
- Galil, J. (1973) Pollination in dioecious figs pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. *Gards. Bull. Sing.* 26:303-311.
- Galil, J. and D. Eisikowitch (1967) On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* 49(2):259-269.
- Galil, J. and D. Eisikowitch (1968a) Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.* 67:745-758.
- Galil, J. and D. Eisikowitch (1968b) On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* 49(2):259-269.
- Galil, J. and L. Meiri (1981) Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors. *New Phytol.* 88:83-87.
- Harrison, R. D., N. Yamamura and T. Inoue (2000) Phenology of a common roadside fig in Sarawak. *Ecol. Res.* 15:47-61.
- Hort, M. H. (1997) Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Costa Rican tropical rain forest. *Oecologia* 109:259-264.
- Janzen, D. H. (1979) How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13-51.
- Jousselin, E., J. Y. Rasplus and F. Kjellberg (2003) Convergence and co-evolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution* 57(6):1255-1269.
- Jousselin, E. and F. Kjellberg (2001) The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecol. Let.* 4: 151-158.
- Kerdelhue, C. and J. Y. Rasplus (1996) Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* 75:3-14.
- 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 correlation traits. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268:1113-1121.
- Laman, T. G. (1995) The ecology of strangler fig seedling establishment. *Selbyana* 16(2): 223-229.
- Laman, T. G. (1996) Specialization for canopy position by hemiepiphytic *Ficus* species in a Bornean rain forest. *J. Trop. Eco.* 12:789-803.
- Lambert, F. R. and A. G. Marshall (1991) Keystone of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *J. Ecol.* 79(3):793-809.
- 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.
- Mildbraed, J. and M. Burret (1912) Die afrikanischen Arten der gattung *Ficus* Linn. *Bot. Jahrb. Syst.* 46:163-269.
- Neeman, G. and J. Galil (1978) Seed set in the "male syconia" of the common fig *Ficus*

- carica* L. (*Ficus*). New Phytol. 81:375-380.
- Patel, A. (1996) Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. J. Ecol. 84:667-680.
- Ram'irez, B. W. (1974) Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. Ann. MO. Bot. Gard. 61: 770-780.
- 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., G. Weiblen and B. Flick (1996) Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. J. Biogeogr. 23:467-475.
- Tzeng, H. Y., F. Y. Lu, C. H. Ou, K. C. Lu and L. J. Tseng (2006) Pollination-mutualism strategy of *Ficus erecta* Thunb. var. *beecheiana* (Hook. et Arn.) King and *Blastophaga nipponica* Grandi. in seasonal Guandaushi Forest Ecosystem, Taiwan. Botanical Studies 47(4):307-318.
- Tzeng, H. Y., L. J. Tseng, C. H. Ou, K. C. Lu, F. Y. Lu and L. S. Chou (2008) Confirmation of the parasitoid feeding habit in *Sycosapter*, and their impact on pollinator abundance in *Ficus formosana*. Symbiosis 45(1-3):129-134.
- van Noort, S. and S. G. Compton (1996) Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. J. Biogeogr. 32:415-424.
- Verkerke, W. (1986) Anatomy of *Ficus ottonifolia* (Moraceae) syconia and its role in the fig-wasp symbiosis. Proc. Kon. Ned. Akad. Van. Wetensch C 89(4):443-69.
- Verkerke, W. (1987a) Ovule dimorphism in *Ficus asperifolia*. Miquel. Acta. Bot. Neerl. 36 (2):121-124.
- Verkerke, W. (1987b) Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. Proc. Kon. Ned. Akad. Van. Wetensch C 90(4):461-492.
- Verkerke, W. (1988a) Flower development in *Ficus sur* Forsskål (Moraceae). Proc. Kon. Ned. Akad. Van. Wetensch C 91(2):175-195.
- Verkerke, W. (1988b) Sycone morphology and its influence on the flower structure of *Ficus sur* (Moraceae). Proc. Kon. Ned. Akad. Van. Wetensch C 91(3):319-344.
- Verkerke, W. (1989) Structure and function of the fig. Experientia 45:612-622.
- Verkerke, W. (1990) fig anatomy and reproductive biology of African *Ficus* species (Moraceae). Mitt. Inst. Allg. Bot. 23:427-431.
- Ware, A. B. and S. G. Compton (1994) Responses of fig wasps to host plant volatile cues. Chem. Ecol. 24(3):785-802.
- Weiblen, G., H. Spencer and B. Flick (1995) Seed set and wasp predation in dioecious *Ficus variegata* from an Australian wet tropical forest. Biotropica 27: 391-394.
- 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. and G. L. Buch (2002) Speciation in fig pollinators and parasites. Mol. Eco. 11:1573-1578.
- Weiblen, G. D., D. W. Yu and S. A. West (2001) Pollination and parasitism in functionally dioecious fig. Proc. R. Soc. Lond. B 268: 651-659.
- Wu, C. C. and L. L. Kuo-Huang (1997) Calcium crystals in the leaves of some species of Moraceae. Bot. Bull. Acad. Sin. 38:97-104.