

研究報告

台中大坑地區稜果榕物候之探討

何伊喬¹ 曾彥學¹ 曾喜育^{1,2}

【摘要】本研究探討台中大坑地區稜果榕之葉候、榕果物候及性別族群間物候之分化現象。調查期間自2007年11月5日-2009年4月2日止，共17個月。觀察發現大坑地區稜果榕之葉候為連續型展葉模式，植株全年可維持一定量之成熟葉，然具有明顯的季節變化；雌、雄株之葉候模式相似，兩性別成熟葉量與平均氣溫及累積降雨量呈顯著正相關，反映環境變化與植物生長具關聯性。稜果榕雌、雄株榕果生產與展葉具極高之同步性；然而於春、夏2季幼葉及成熟葉遭嚴重蟲害，可能導致植株可維持榕果量下降。榕果物候方面，雌株果季數較少於雄株，且集中於春、秋2季，雄株則無集中於特定季節的現象。榕果葉量比方面，雄株在多數時期高於雌株。整體而言，雌、雄株榕果物候具有頻度及數量之分化現象，其可能來自於雌、雄株採取不同的榕果生產策略：雌株採量少質重的投資，有利於核果發育及榕果傳播之有效性；雄株採量多質輕之策略，除使授粉蜂族群可持續繁衍並可提升花粉傳播機率，此為穩定稜果榕與其授粉蜂共生關係之有效機制。

【關鍵詞】稜果榕、榕果物候、葉候、性別分化、共生授粉

Research paperThe Phenology of *Ficus septica* Burm. f. at Dakeng, TaichungYi-Chiao Ho¹, Yen-Hsueh Tseng¹, Hsy-Yu Tzeng^{1,2}

【Abstract】 We presented the traits of leaf and fig phenology in both sexual of *Ficus septica* Burm. f., a common dioecious species at Dakeng in center Taiwan during November 2007 to April 2009. We found the pattern of leaf phenology was similar between genders. This phenomenon was successive leaf emergence and ever green through the year, but the abundance of mature leaves showed seasonally. The quantity of mature leaves were corresponded positively significant with average temperature and precipitation. The correlation between vegetation and the variation of climate was significantly. Tender leaves were occurred synchronize with A phase figs production. however, serious damage on tender and mature leaves occurred during spring to summer 2007 by the larva of moth (*Asota heliconia zebrina*). We supposed that could lead to the ability of figs maintenance decrease during the pest. In another worlds, there were differences of frequency and quantity between genders. First, the crops number of female trees (3.6 ± 1.7) were lower than male trees (4.1 ± 2.4). Second, female trees mainly produced figs in spring and autumn, but male born figs

1. 國立中興大學森林學系

Department of Forestry, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan.

2. 通訊作者

e-mail: erecta@nchu.edu.tw; phone:(04)2284-0345#142

at any time except in summer. Third, the fig/leaf ratio of male trees always higher than female trees except during the pest. To conclude, the sexual differentiation are caused by the different reproductive purpose in gender: female trees produced few figs that ensure to complete the development of seeds and increase the effective of seed dispersal; however, male trees would produce plenty of figs, that is, male trees could maintain the population of pollinator and increase the probability on pollen dispersal to effectively stabilized the mutualism of *F. septica* and their pollinators.

【Key words】 *Ficus septica* Burm. f., fig phenology, leaf phenology, sexual differentiation, mutualism-pollination

一、前言

物候學 (phenology) 為研究生物各種活動週期性與環境因子關係的科學 (劉棠瑞和蘇鴻傑, 1983)。物候學的研究階層 (level) 小至個體或大至生物社會；內容包括記錄各階層 (level) 生活史事件的歷程 (duration)、頻度 (frequency)、強度 (magnitude) 及同步性 (synchrony) 與否等，並進一步探討其生態意義及各環境因子影響程度等，藉由探討物種間不同的活動模式 (pattern) 及其相互作用，以深入了解生物社會之運作及功能性 (Fenner, 1998)。物種對於其生育地有氣候順化 (acclimatization) 現象，同一物種在不同地區常有不同的物候表現，為植物適應環境所產生的生理適應，亦可能經由長期演化過程發展出不同之生態品種 (ecotype)；造林作業如異地引種或採用遙遠地區之種源常有失敗的疑慮，因其非本地適宜之局部族群 (local population)，故了解引種目標的物候表現及種源試驗 (provenance test) 在育林上極為重要 (劉棠瑞和蘇鴻傑, 1983)。

分布於熱帶及亞熱帶地區的榕屬 (*Ficus*, Moraceae) 植物多有持續抽芽、展葉且經年結果的物候特性，其榕果 (fig or syconium) 可為森林中昆蟲、鳥類及哺乳類等動物提供大量且穩定的食物來源，為熱帶森林中的關鍵物種 (keystone species) 之一 (Milton, 1991; Nason *et al.*, 1998)。榕果是榕屬植物最大的特徵，為一種內凹的隱頭花序 (hypanthodium)，榕果必須依賴特定的授粉蜂 (Hymenoptera: Agaonidae) 為其授粉；當榕果內的雌花成熟時，榕果的特

殊氣味可吸引授粉蜂進入為雌花授粉，並可提供部分雌花供授粉蜂產卵，當雄花成熟時，授粉蜂後代亦同時成熟，雌授粉蜂交配過後即會帶著花粉離開，尋找下一個可產卵的雌花期榕果，以完成其生活史，故榕屬植物與其授粉蜂之間為絕對依賴的互利共生關係 (mutualism)，且具有高度的種專一性 (species-specific) (Galil and Eisikowitch, 1967; Ramirez, 1974; Boucek, 1988)。

葉候 (leaf phenology) 為討論植物展葉、落葉之型式，以及葉子在時間及空間的分配情況，也為植物累積光合作用產物的模式 (Kikuzawa, 1994; 曾喜育等, 2004)；榕果物候 (fig phenology) 探討族群內生產榕果的時序及數量，其可了解族群內授粉模式及與授粉蜂共生機制的運作；榕果生產與授粉蜂族群動態需保持時間及空間的搭配，共生關係才能穩定地延續 (曾喜育, 2004; 曾喜育等, 2005)。雌雄異株榕屬植物在種內分化有兩個特殊的功能性別，分別進行種子之生產及授粉蜂族群之維持，其可能因基因及功能之分化而展現不同的物候模式。稜果榕 (*Ficus septica* Burm. f.) 為台灣低海拔地區常見的雌雄異株榕屬植物，其分布於淺山之次生林、溪谷或海岸林，可適應多樣的環境，為優良的平地綠化樹種。本研究以大坑地區之稜果榕為題材，探討 (一) 稜果榕之物候模式、(二) 稜果榕葉候與榕果生產之關聯及 (三) 稜果榕性別族群物候表現及榕果生產之性別分化。

二、材料與方法

(一) 研究材料

稜果榕隸屬於榕屬、埃及無花果亞屬 (subg. *Sycomorus* (Gasp.) Miq.)、囊果榕節 (sect. *Sycocarpus* Miq.)，為功能性雌雄異株的常綠喬木；榕果為綠色扁球形，具8-12稜脊；雌株產雌榕果，榕果內著生長花柱之種子花及中性花，種子花授粉後發育為核果；雄株產雄榕果，內著生雄花及短花柱之蟲癭花(曾喜育，2004)。稜果榕之蟲癭花專提供其專一性的稜果榕小蜂 (*Ceratosolen jucundus* Grandi) 產卵培育後代之用(陳朝興和周梁鎰，1997；林容仟，2007)。

(二) 研究區概況

大坑地區位於台中市北屯區與台中縣新社鄉，為台中盆地中段東側的低山丘陵系統，海拔約112-860 m；年平均降雨量1,847.0 mm，平均溫度21.5°C，降雨主要集中於6-8月，冬季為明顯之乾季(資料來源：中央氣象局)。本研究區之植群屬於榕楠林帶 (*Ficus-Machilus* zone)，原生之主要樹種以槭楠屬 (*Machilus* spp.)、榕屬 (*Ficus* spp.) 及殼斗科 (Fagaceae spp.) 為優勢，因山地大量開發及農耕活動，目前該地區之森林多為殘存的片段群落，或為演替後次生林 (secondary forest) (王俊閔等，2011)。

(三) 取樣及物候調查

台中市大坑地區之稜果榕族群主要分布於產業道路旁及無人為利用的次生林中。物候調查期間為2007年11月5日至2009年4月2日，共68次調查。樣株分布的中心位置為北緯24°14'3.73"，東經120°46'1.32"，海拔範圍約227-300 m；調查期間平均氣溫22.5°C，累積雨量2,642.8 mm(資料來源：中央氣象局)。

本研究於2007年10月選定9株 (♀3 and ♂6) 稜果榕為樣株，高度約2-8 m。因樣株常遭受人為干擾 (包括砍伐、修枝等)，調查過程仍持續增加樣株，調查結束時共記錄13株 (♀5 and ♂8)。樣株選定後，於每樣株選取8-12個長

度約30 cm之固定樣枝。本研究於每周進行物候調查，調查時記錄樣枝各種葉量及榕果量。依據葉之不同發育階段以及受損狀態將其分為幼葉、成熟葉、黃葉及遭蟲咬葉 (被取食面積大於1/2者)；榕果依性別及不同發育階段劃分為5期，雌榕果具有前雌期、雌花期、花間期及成熟期，雄榕果具有前雌期、雌花期、花間期及雄花期(曾喜育等，2001)。葉之壽命調查於2008年6月標記非樣株之幼葉，並記錄其落葉日期，由於幼葉受到標記掉牌影響易枯萎及部分葉片於調查前即落葉消失等因素，最後僅完整記錄1枚葉片之生長歷程。

(四) 果季及季節劃分

單一果季 (crop) 以樣株開始發生前雌期榕果為始，雄株以該批榕果全數發育至雄花期為完整果季，雌株則以發育至成熟期為止。季節之劃分，將一年分為四季：春季 (3-5月)、夏季 (6-8月)、秋季 (9-11月)、冬季 (12月至翌年2月)。

(五) 總榕果量與成熟葉量比值

由於木本植物之生長發育及繁殖須能量方能進行，其能量來源即為葉片行光合作用所產生之碳水化合物 (Kikuzawa, 1994)。本研究藉由固定樣枝之榕果量及成熟葉量比值，即每次調查之總榕果量除以成熟葉量(簡稱榕果葉量比, fig/leaf ratio)，以探討葉與榕果生產之關係，並比較雌、雄株於榕果生產之差異。

(六) 物候分析

將調查族群分為雌、雄株兩性別族群 (簡稱雌株、雄株)，分別計算各次物候資料之平均值，並連同調查期間之平均氣溫及累積降雨量以 SPSS 12.0 統計軟體進行 Kendall's rank correlation 相關分析；另將雌、雄株之果季數量及榕果葉量比進行 Mann-Whitney test 分析，以了解物候表現是否具有性別分化。

三、結果

(一) 葉候

本研究發現大坑地區的稜果榕全年可維持

一定量之成熟葉，且可持續地抽芽、展葉。物候調查期間，稜果榕雌、雄株的成熟葉量呈相似的趨勢（圖1b and h），於春、夏季量最高，而冬季最低，具有明顯季節性變化。冬至春季（2008年）為第一次大量發生幼葉的時期（圖

1a and g），此時期植株大量展葉並迅速累積葉量，至春季中旬（2008年4月）雌、雄株已維持至最高的成熟葉量。分析結果顯示雌、雄株之成熟葉量與平均氣溫及累積降雨量皆呈顯著正相關（表1）；雌株之幼葉與平均氣溫有顯著之

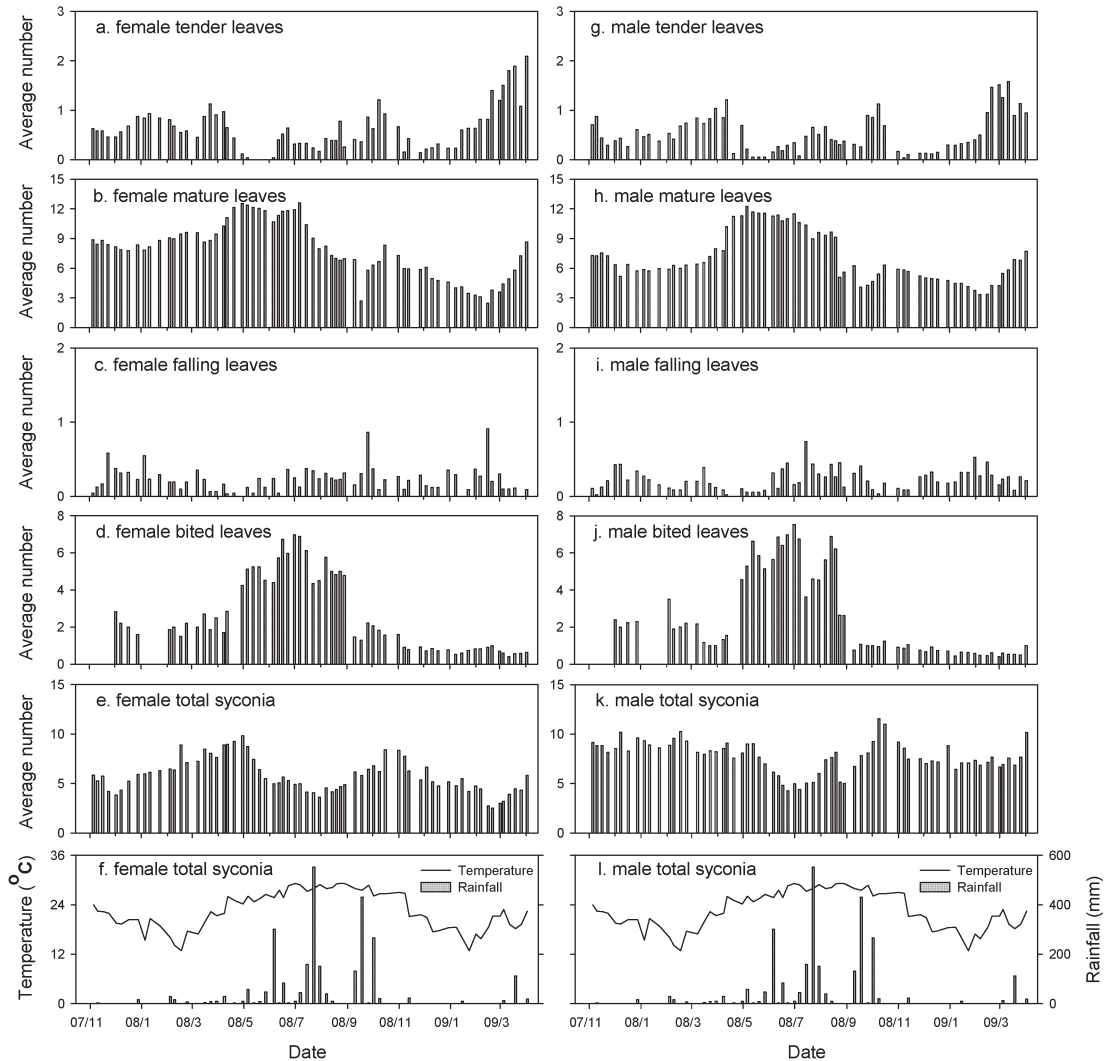


圖1. 2007年11月至2009年4月台中大坑地區稜果榕 (*Ficus septica* Burm. f.) 雌、雄株族群之不同成熟階段葉量、總榕果量及氣象因子變化圖。

a-e：雌株族群，g-k：雄株族群，a and g：幼葉量，b and h：成熟葉量，c and i：黃葉量，d and j：遭蟲咬葉量，e and k：總榕果量。

Fig. 1. Fluctuation of leaf with different developmental stages and fig productions of *Ficus septica* Burm. f. for both genders and its relationship with climate factors at Dacan area in Taichung during November 2007 to April 2009.

負相關，雄株之幼葉量與兩氣象因子為不顯著之負相關；雌、雄株之黃葉量則與兩氣象因子無顯著相關。

於2008年夏季觀察發現，葉芽在苞片掉落後，幼葉發育至成熟葉約需1週，落葉前約可維持14週，顯示稜果榕葉片壽命約3-4個月。雌、雄株皆具有3次主要的幼葉期(圖1a and j)，雌株於2008年5-6月間完全無幼葉發生，雄株則無此情形。

大坑地區之稜果榕常於春至夏季遭受圓端擬燈蛾 (*Asota heliconia zebrina* (Nutler), Noctuidae) 幼蟲大量取食，雌、雄株之受蟲咬葉量於夏季最高(圖1d and j)，其數量變化與成熟葉量之變化相似，且兩者之間呈顯著正相關(♀: $\tau = 0.543, \rho \leq 0.001$; ♂: $\tau = 0.589, \rho \leq 0.001$)。野外觀察發現，圓端擬燈蛾幼蟲會取食芽、幼葉、成熟葉及榕果，然而多數為幼葉及成熟葉；葉被取食殆盡的植株，常處於密集抽芽的狀態，其枝條如有新生榕果，常未發育至雌花期即落果。

(二) 榕果物候

調查期間5株雌株共記錄有18個果季(圖

2)，平均為 3.6 ± 1.7 個；8株雄株共記錄有33個果季，平均為 4.1 ± 2.4 個。以1年而言(2007年12月至2008年12月)，雌株單株內果季數為0.5-3.5個，共11個果季，平均 2.2 ± 1.6 個；雄株單株內則為0.5-5個果季，共22.5個，平均 2.8 ± 2.0 個。然而，Mann-Whitney 檢定結果得知，調查期間及1年內之雌、雄株果季數均無顯著差異($U=15.5, \rho = 0.497$; $U=15.5, \rho = 0.497$)，顯示兩者間之果季數未有明顯之性別分化。

雌株之總榕果量於春、秋兩季量較高，具2個明顯高峰(2008年5月及10月底)(圖1)；雄株僅於2008年夏季總榕果量較低，其他時期保持一定之榕果量。總榕果量與氣象因子之相關分析結果顯示，雌株與平均氣溫及累積降雨量無顯著相關，雄株與平均氣溫為顯著負相關，與累積降雨量無顯著相關(表1)。不同發育階段榕果量與不同成熟階段葉量之相關分析結果如下(表2)，前雌期榕果量：雌、雄株皆與幼葉量呈顯著正相關，雌株與成熟葉量呈顯著正相關，雄株則無顯著相關，雌、雄株與黃葉量皆為顯著負相關，雄株與受蟲咬葉量有顯著的負相關，雌株則無相關；花間期榕果量：僅雌

表1. 2007年11月至2009年4月台中大坑地區稜果榕 (*Ficus septica* Burm. f.)雌、雄株族群之不同成熟階段葉量、總榕果量及榕果葉量比與氣象因子之Kendall's rank correlation相關分析

Table 1. The relationship between phenology of *Ficus septica* Burm. f. and climate factors using Kendall's rank correlation at Dacan area in Taichung during November 2007 to April 2009.

		幼葉量	成熟葉量	黃葉量	總榕果量	受蟲咬葉	榕果葉量比
平均氣溫	♀ τ	-0.176	0.212	0.000	-0.040	0.426	-0.299
	ρ	0.034	0.011	0.996	0.634	0.000	0.001
	♂ τ	-0.110	0.326	-0.028	-0.171	0.373	-0.431
累積降雨量	ρ	0.186	0.000	0.735	0.039	0.000	0.000
	♀ τ	-0.136	0.264	-0.090	0.046	0.268	-0.218
	ρ	0.115	0.002	0.301	0.594	0.004	0.015
	♂ τ	-0.014	0.325	-0.010	-0.127	0.341	-0.358
	ρ	0.867	0.000	0.910	0.140	0.000	0.000

註： τ 為相關係數； ρ 顯著性(雙尾)；粗體為顯著性 < 0.05 者。

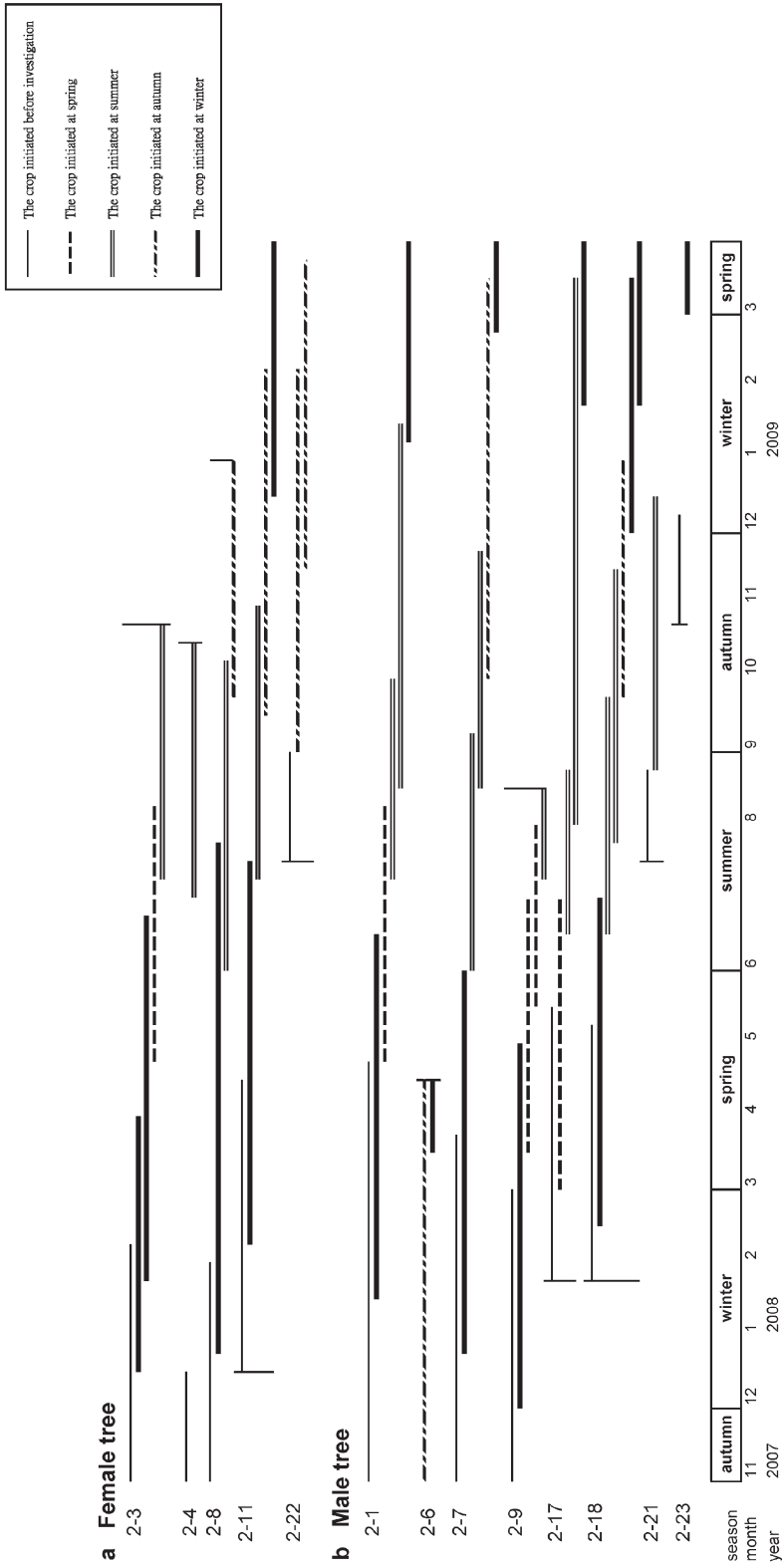


圖2. 2007年10月至2009年4月台中大坑地區稜果榕 (*Ficus septica* Burm. f.) 果季圖。

Fig. 2. Crops of *Ficus septica* Burm. f. for both genders at Taichung during November 2007 to April 2009.

表2. 2007年11月至2009年4月台中大坑地區稜果榕 (*Ficus septica* Burm. f.) 雌、雄株不同發育時期榕果生產量與不同成熟階段葉量之Kendall's rank correlation相關分析

Table 2. The relationship between figs and leaves in differential developmental stages of *Ficus septica* Burm. f. using Kendall's rank correlation at Dacan area in Taichung during November 2007 to April 2009.

		幼葉量	成熟葉量	黃葉量	受蟲咬葉量
前雌期榕果量	♀ τ	0.290	0.234	-0.208	0.077
	ρ	0.000	0.005	0.012	0.388
	♂ τ	0.234	-0.029	-0.206	-0.217
	ρ	0.005	0.727	0.014	0.015
花間期榕果量	♀ τ	0.098	-0.377	-0.093	0.039
	ρ	0.238	0.000	0.266	0.661
	♂ τ	-0.123	-0.127	0.016	-0.054
	ρ	0.141	0.127	0.853	0.544
總榕果量	♀ τ	0.312	0.023	0.210	0.098
	ρ	0.000	0.783	0.012	0.275
	♂ τ	0.178	-0.056	-0.287	-0.027
	ρ	0.032	0.501	0.001	0.769

註： τ 為相關係數； ρ 顯著性(雙尾)；粗體為顯著性 < 0.05 者。

株與成熟葉量具顯著正相關，其他皆為不顯著相關；總榕果量：雌、雄株皆與幼葉量呈顯著正相關，並與其成熟葉量皆無顯著相關，雌株與黃葉量呈顯著正相關，雄株與黃葉量呈顯著負相關，雌、雄株與受蟲咬葉量呈不顯著相關。

(三) 榕果葉量比

稜果榕雌、雄族群之榕果葉量比於春末至夏季(2008年4-8月)為最低的時期(圖3)，且雌株之比值僅於此時期與雄株較接近，其他時期皆低於雄株。相關分析結果顯示，雌、雄株之榕果葉量比與平均氣溫及累積降雨量呈顯著負相關(表1)。由Mann-Whitney檢定結果得知，雌、雄株之榕果葉量比具顯著差異($U=1080$; $\rho \leq 0.001$)，顯示兩者間具明顯之性別分化。

四、討論

(一) 大坑地區稜果榕族群之葉候表現

大坑地區的稜果榕植株全年維持一定之成

熟葉量，但於冬季時成熟葉量明顯較低，春天開始較大量的抽芽、展葉，呈現明顯的季節變化，雌、雄株之葉候表現差異不明顯，兩性別植株之成熟葉量隨時間變化相似。稜果榕雌、雄株之成熟葉量與平均氣溫及累積降雨量都呈顯著正相關，反映了生育地環境與植物生長有直接地關係。許多報告指出，榕屬植物之展、落葉大多與降雨呈現顯著的正相關(Windsor et al., 1989; Milton, 1991; Putz et al., 1995; Damstra et al., 1996; Spencer et al., 1996; Patel, 1997; Harrison et al., 2000; 曾喜育等, 2004; 張雯淳, 2003)。榕屬植物受環境之影響可分為兩種類型的展、落葉型式，第一類型為環境無明顯季節變化時，物種之葉量於一年當中無明顯變化，其展、落葉為連續或不規則的型式；第二類型為在環境變化具明顯季節差異時，植株之葉量呈季節性變動，並會因缺水或低溫等因素導致落葉者(Putz et al., 1995; 曾麗蓉, 1999)。大坑地區稜果榕之葉候呈明顯的季節

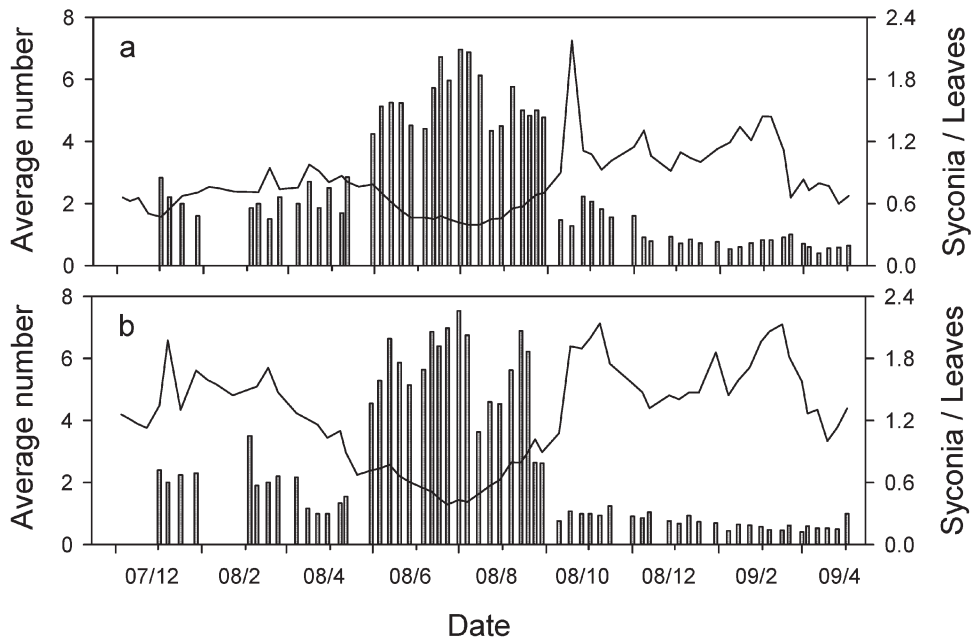


圖3. 2007年11月至2009年4月台中大坑地區稜果榕 (*Ficus septica* Burm. f.) 雌、雄株果與葉量比與其受蟲咬葉量變化圖。a. 雌株；b. 雄株。

Fig. 3. Fluctuation of fig/leaf ratio and average number of insect pest on leaf of *Ficus septica* Burm. f. at Dacan area in Taichung during November 2007 to April 2009.

性變化，較偏向第二類型。稜果榕雖具經年展葉之特性，然大坑地區屬於冬乾型氣候（王俊閔等，2010），冬季低溫乾燥可能造成稜果榕生理活動較為受限，進而造成稜果榕於冬季時成熟葉量維持較低的水平。

稜果榕雌、雄株1年有3次的展葉期，且葉片從展葉至黃葉的過程約需14週，推測1年需3-4次換葉歷程。葉子之壽命取決於葉本身能量之消耗、光合作用之速率、生育地資源的可利用性等因素，植物維持其葉片生長直至該葉片不再具有淨能量生產為止，即為葉片凋零之時（Kikuzawa, 1994）；當葉片之光合作用速率增加時，葉之壽命亦會變短，許多樹種之光合作用速率與其葉壽命呈顯著負相關（Reich *et al.*, 1992）。大坑地區的稜果榕雌、雄株黃葉量與氣象因子沒有顯著相關，大部分植株於主要生長季節發生大量落葉，一方面可能反映稜果榕為熱帶樹種的物候特性，另一方面亦可能顯

示稜果榕的展落葉主要與葉子的壽命有關。

除環境因子外，生物因子亦為影響植物物候型式的重要關鍵，成為其物候特性的選汰因子之一，植食者（herbivore）族群出現與否及被取食者展葉之時期使葉候表現形成逃避型及忍受型兩種類型：逃避型植物種類選擇於乾季時期植食者族群較少時展葉，以降低被取食的風險；忍受型植物則提供大量之新葉及成熟葉使植食者飽足，其可能為一次大量展葉或利用逐漸展葉以分散被取食的負擔（Fenner, 1998）。稜果榕屬於忍受型的植物類型，榕屬植物之生長能力極強，稜果榕遭取食嚴重之植株常密集地萌發新生枝條，此可快速地增長新葉，除部分供植食者食用，其餘幼葉順利發育至成熟方能提供自身生理活動及生產榕果所需的能量及養分。

(二) 葉候與榕果生產之關連

大坑地區之雌、雄株稜果榕幾乎全年皆

有榕果著生於植株，然而，榕果生產高峰主要集中在於春或秋至冬季。雌雄異株的榕果物候觀察發現，雌、雄榕果的生產多與降雨多呈明顯的正相關 (Patel, 1996; Spencer et al., 1996；陳穎儒，1994；巫紅霏，1996；曾麗蓉，1999；曾喜育等，2003)；然而，部分季節變化不明顯的地區，雌、雄榕果的生產與降雨似乎沒有顯著相關 (Corlett, 1993; Harrison et al., 2000)。大坑地區的稜果榕僅雄株之總榕果量與平均氣溫有顯著負相關，雌株與兩氣象因子無顯著相關，與其它地區榕屬植物之物候現象有明顯的差異。

稜果榕生育地多偏向演替初至中期的森林環境 (曾喜育，2004)，其葉候屬於典型的連續性展葉模式。Kikuzawa (1994) 認為身在演替後期森林之組成物種常為一次性展葉類型，而在演替初期森林之樹種，則常為連續性展葉類型；當環境之資源可利用性極高時，植株偏向行連續性展葉模式，因連續性展葉者之新葉可處於枝條前端，年輕的葉片有較高的光合作用速率，當其年老時則自然退居枝條後端，隨即落葉，該模式可減少自我遮蔽 (self-shading) 的限制，使其在整個生長季節具有較高的光合作用速率。

稜果榕雌、雄株的前雌期榕果量及總榕果量皆與幼葉量有顯著的正相關，顯示榕果與葉的生產呈現同步性，意味著稜果榕之榕果與葉子生產有極大的關係。幼葉發育至成熟前植株須給予其能量的投資，但多數情形僅需植株開始具有成熟葉後即可提供更多的幼葉生長 (Kikuzawa, 1994)。許多榕屬植物之新生榕果常伴隨著新葉一同發生，並且常在展葉完全時，為榕果產量的高峰 (Hill, 1967; Milton et al., 1991; Harrison, 2000; 曾喜育等，2004, 2005)。對於榕屬植物而言，幼葉發生與新生榕果的生產雖皆需要光合作用產物的能量供給，但兩者可同時進行。因榕樹對於前雌期榕果的乾物質投資並不高，當榕果小蜂進入榕果內授粉或產卵後始有大量乾物質的累積 (Harrison et al., 2000；

何伊喬，2009)；且發育中之幼葉已陸續成熟而轉為能量之投資者。

然而，大坑地區之稜果榕雌、雄株成熟葉量與其花間期榕果量有顯著或不顯著的負相關，並與總榕果量無顯著相關，意味著成熟葉量較高時榕果數量反而降低。大坑地區稜果榕於夏季時易受圓頭擬燈蛾幼蟲大量取食幼葉及成熟葉之影響，稜果榕植株所累積的碳水化合物被植食者所瓜分，且部分植株受取食嚴重則不斷產生新葉，進而造成部分前雌期榕果無法順利發育至雌花期即落果。此外，由於族群內雄榕果數量下降，可能連帶影響授粉蜂族群個體數減少，間接使雌花期榕果因授粉蜂進駐率過低而造成落果。再者，榕果發育至花間期需要比前雌期榕果更多的養分投入，部分被授粉或產卵不完全的榕果可能被植株自然疏果，以確保留存榕果發育完整。整體而言，秋季後稜果榕成熟葉被取食的情形明顯減少，受蟲咬葉量下降而總榕果量增加；而秋季之果季開始後，其花間期榕果數量明顯增高，顯示多數榕果可順利發育至成熟，落果情形明顯地改善。惠蓀林場之台灣榕 (*F. formosana*) 亦有相似的現象，其主要果季與蟲害同時發生而造成大量落果，蟲害過後之果季雖榕果量較少，但多數可至成熟 (曾麗蓉，1999)。

何伊喬 (2009) 於同一期間調查台中市區人工栽植之稜果榕物候，該地點之稜果榕植株具有良好的生長空間，無競爭及蟲害現象，研究結果發現其葉候與大坑地區大致相似；榕果物候方面，樹德公園之雌株總榕果量變化與大坑地區相似，但雄株之總榕果量僅於冬季最低，其他時期皆偏高，表示稜果榕在環境良好及資源充沛的情形下可大量生產雄榕果。比較2地區稜果榕物候發現，大坑地區稜果榕因嚴重蟲害而導致於成熟葉累積光合作用產物的能力下降而影響其植株可維持的榕果量。稜果榕於台中不同生育地展現不同的榕果生產表現，此說明物種的物候表現除受長期氣候因子影響外，包括取食者在內的生物因子亦是影響植物物候

表現的關鍵因子。

(三) 稜果榕性別族群之物候分化現象

大坑地區雌、雄株之葉候表現有相似的變化趨勢，皆具有季節性波動，呈現相近的模式；榕果生產方面，兩性別族群間具有頻度及數量的差異。以性別族群內單株果季生產而言，雌株之果季數略少於雄株，雄株於相連的果季間常有重疊的情形，雌株則較少；野外觀察發現，雌株需要結束一完整果季方可開始下一果季的生產，雄株則常於果季尚未結束時，即開始生產榕果。以果量生產時期而言，雌株總榕果量於春、秋季有2個主要波峰，雄株則於夏季榕果量較低，其它季節榕果數量相近而無明顯高峰。榕屬植物之雄株在環境不適宜的季節其榕果可以花間期（榕果小蜂在榕果內為幼蟲期與蛹期）度過，並於適宜的季節成熟，既而釋出授粉蜂；雌株則集中於適宜的季節生產榕果，可獲得較佳的種子生產 (Patel, 1996; Patel and McKey, 1998; 曾喜育等, 2003)。

以Newstrom *et al.* (1994) 對熱帶地區植物物候模式的分類，稜果榕之雄株屬於連續型 (continual) 的榕果生產，而雌株則屬於一年內數次型 (subannual)，前者果季間的休止期不明顯且短暫，後者則屬集中於數次發生者。熱帶地區之植物種類，常在族群下的階層 (個體或性別族群) 常存在不同的物候模式，且許多植物的雄株族群常具有頻率較高的花期 (Newstrom *et al.* 1994)。榕屬植物之雄株連續生產榕果的物候特性為重要的生物選汰結果，此物候模式可視為確保地區性授粉蜂族群有效性的機制 (Newstrom *et al.* 1993)；另一方面，稜果榕之雄株連續不間斷的果季生產可確保該生育地中稜果榕小蜂的族群延續。

另一方面，比較雌、雄株之榕果葉量比，雄株多數時期榕果葉量比皆高於雌株，顯示雌株之榕果量明顯低於其成熟葉量，且雄株榕果量常大於其成熟葉量。假設稜果榕雌、雄株之成熟葉片行光合作用的能力相同，則反映出同一時期雄株單一成熟葉之光合作用產物可提供

較多的雄榕果生長。部分榕屬植物之雌榕果所需發育時間長於雄榕果 (Patel and McKey, 1998; Harrison *et al.*, 2000)。Harrison *et al.* (2000) 發現金毛榕 (*F. fulva*) 雌、雄株累積雌、雄榕果乾物質的方式有所不同，顯示雌、雄株於其榕果的資源投資有不同的策略，此差異可能來自於雌、雄榕果本身生理功能不同，並因發育的差異而導致兩者所需之養分需求量不同。稜果榕雌榕果在雌花被授粉後至花間期末期，其核果多已成熟，但因需吸引傳播者取食，雌榕果將持續發育至柔軟多汁的狀態，此使得植株在雌榕果發育後期亦須持續投資碳水化合物；然而，雄榕果之雌花被產卵後轉變為蟲癭，其至花間期末期時幼蟲已進入蛹期，榕樹不需再提供其養分，雄花亦接近成熟，榕果不需乾物質之投資 (何伊喬, 2009)。

Kjellberg *et al.* (1987) 認為雌雄異株榕屬植物較雌雄同株者對於季節的變化有更大的環境適應彈性，因為兩性別可給予其榕果不同的資源運用；由於雌雄異株的種類已分化成產生種子及培育授粉蜂的功能性雌雄異株，執行雄性及雌性角色分為不同的個體，因此呈現明顯的性別分化 (Lambert, 1992; Corlett, 1993; Patel, 1998)。稜果榕雌、雄株榕果物候分化現象可能來自於遺傳、生理、結構及生態功能的分化結果。由於雌株對於單一榕果的投資較高且時間較長，且雌株之果季生產較集中於特定之季節，使雌株整體的果季數較少於雄株。整體而言，大坑地區稜果榕之雌、雄株可藉由榕果物候表現的差異，反映不同性別族群對於繁殖策略的選擇性適應：雌株對於雌榕果投資為量少而質重，有利於榕果內核果發育完整及榕果傳播之有效性；雄株則採量多質輕之策略，盡可能地生產多量榕果可確保授粉蜂族群持續繁衍，並且可提升稜果榕族群向外傳播花粉的機率。稜果榕之榕果物候呈明顯性別分化現象，一方面可有效維持稜果榕與其授粉蜂之共生關係穩定性，另一方面更展現其授粉機制的有效性及彈性。

五、引用文獻

- 王俊閔、邱清安、曾彥學、曾喜育、呂金誠 (2010) 台中大坑地區植群生態之研究。林業研究季刊。34(4): 7-22。
- 何伊喬 (2009) 台中地區稜果榕物候之研究。國立中興大學森林學系碩士論文。
- 巫紅霏 (1996) 陽明山地區牛奶榕 (*Ficus erecta* Thunb. var. *beeheyana*) 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。
- 林容仟 (2007) 台灣稜果榕授粉蜂的末次冰期高峰後族群擴張與低族群分化之遺傳證據。國立台灣師範大學生命科學系碩士論文。
- 張雯淳 (2003) 嘉義地區金氏榕開花物候與授粉生態之研究。國立嘉義大學農學院林業研究所碩士論文。
- 陳朝興、周樑益 (1997) 台灣產食胚榕小蜂族之分類 (膜翅目: 榕小蜂科: 榕小蜂亞科)。台灣省立博物館半年刊。50(2): 113-154。
- 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。國立台灣大學植物病蟲害學研究所碩士論文。
- 曾喜育 (2004) 台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。
- 曾喜育、曾麗蓉、歐辰雄、呂福原 (2005) 關刀溪森林生態系之台灣榕物候。中華林學季刊。38(4): 377-395。
- 曾喜育、歐辰雄、呂福原 (2001) 牛奶榕榕果型態構造之研究。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) 關刀溪森林生態系之牛奶榕物候及性別分化之表現。林學研究季刊。26(2): 61-78。
- 曾麗蓉 (1999) 惠蓀林場台灣榕開花物候與授粉生態之研究。國立中興大學森林系碩士論文。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。台灣商務印書館。共462頁。
- Boucek, Z. (1988) Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A Biosystematic Revision of Genera of Fourteen Families With a Reclassification of Specied. C.A.B. International Wallingford 832pp.
- Corlett, R. T. (1993) Sexual dimorphism in the reproductive phenology of *Ficus grossularioides* Burm. f. in Singapore. Malayan Nat. J. 47: 149-155.
- Damstra, K. S. J., S. Richardson, and B. Reeler (1996) Synchronized fruiting between trees of *Ficus thonningii* in seasonally dry habitats. J. Biogeog 23: 495-500.
- Fenner M. (1998) The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in plant ecology, Evolution and systematics 1 (1): 78-91.
- Galil, J. and D. Eisikowitch (1967) On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. Ecology 49(2): 259-269.
- Harrison R. D., N. Yamamura and T. Inoue (2000) Phenology of a common roadside fig in Sarawak. Ecol. Res. 15: 47-61.
- Hill, D. S. (1967) Figs of Hong Kong. Hong Kong University Press. 130 pp.
- Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. I. Tall trees. Can. J. Bot. 61: 2133-2139.
- Kikuzawa, K. (1994) Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. Can. J. Bot. 73: 158-163.
- Kjellberg, F., P. H. Gouyon, M. Ibrahim, M. Raymond and G. Valdeyron (1987) The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators : a study of *Ficus carica* L. Evolution 41: 693-704.

- Lambert, F. R. (1992) Fig dimorphism in bird-dispersed gynodioecious *Ficus*. *Biotropica* 24: 214-216.
- Milton, K. (1991) Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *Journal of Ecology* 79:1-26.
- Nason, J. D., E. A. Herre and J. L. Hamrick (1998) The breeding structure of a tropical keystone species. *Nature* 391: 685-687.
- Newstrom, L. E., G. W. Frankie and H. G. Baker (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 25(2): 141-159.
- Newstrom, L. E., G. W. Frankie, H. G. Baker and R. K. Colwell (1993) Diversity of flowering patterns at La Selva. In L. A. McDade, K. S. Bawa, G. S. Hartshorn and H. A. Hespenheide (Eds.). *La Selva: ecology and natural history of a lowland tropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Patel, A. (1996) Variation in a mutualism: phenology and the maintenance gynodioecy in two Indian Fig Species. *J. Ecology* 84: 667-680.
- Patel, A. (1998) Wasp composition in inflorescences of two dioecious fig species - implications for the fig-wasp mutualism. *Biotropica* 30(3): 474-480.
- Patel, A. and D. McKey (1998) Sexual specialization in two tropical dioecious figs. *Oecologia* 115(3): 391-400.
- Putz, F. E., G. B. Romano and N. M. Holbrook (1995) Comparative phenology of epiphytic and tree-phase strangler figs in a Venezuelan palm savanna. *Biotropica* 27(2): 183-189.
- Ram'irez, B. W. (1974) Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61: 770-80.
- Spencer, H., G. Weiblen and B. Flick (1996) Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. *J. Biogeog.* 23: 467-475.
- Windsor D. M., D. W. Morrison, M. A. Estribi, and B. de Leon (1989) Phenology of fruit and leaf production by 'strangler' Figs on Barro Colorado Island, Panama. *Experientia* 45: 647-653.