

106 年度

墾丁國家公園管理處補(捐)助研究生進行專題
研究計畫

極端氣候事件對恆春半島鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus*
pedunculosa var. *mearnsii*) 族群物候表現之影響

The effect of extreme climate events on the phenology of
Ficus pedunculosa var. *mearnsii* (Merr.) in Henchun
Peninsula

研究生：周柏安

指導教授：曾喜育

106 年 12 月

目次

表目次.....	II
圖目次.....	III
壹、前言.....	2
貳、材料與方法.....	6
一、研究材料.....	6
二、研究區概況.....	6
(一) 墾丁.....	6
(二) 佳樂水.....	7
三、研究方法.....	8
參、結果.....	10
一、葉候.....	10
二、果候.....	11
三、物候與氣象因子之關係.....	12
四、授粉蜂族群動態.....	14
肆、討論.....	16
伍、完成目標.....	23
伍、引用文獻.....	41

表目次

表 1. 墾丁 2015 年 3 月 2017 年 3 月鵝鑾鼻蔓榕(*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*)族群幼葉、黃葉、A 期榕果、成熟榕果 (D 或 E) 和溫度及雨量之 Spearman 相關分析表.....24

表 2. 佳樂水 2015 年 3 月 2017 年 3 月鵝鑾鼻蔓榕(*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*)族群幼葉、黃葉、A 期榕果、成熟榕果 (D 或 E) 和溫度及雨量之 Spearman 相關分析表.....25

圖目次

圖 1. 鵝鑾鼻蔓榕 (<i>Ficus pedunculosa</i> var. <i>mearnsii</i>) 物候觀察試驗地區及其地勢..	26
圖 2. 墾丁自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之氣候圖.....	27
圖 3. 墾丁自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之平均風力風向圖.....	28
圖 4. 佳樂水自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之氣候圖.....	29
圖 4. 佳樂水自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之平均風力風向圖.....	30
圖 6. 墾丁 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (<i>Ficus pedunculosa</i> var. <i>mearnsii</i>) 枝條平均葉片數量變化圖.....	31
圖 7. 佳樂水 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (<i>Ficus pedunculosa</i> var. <i>mearnsii</i>) 枝條平均葉片數量變化.....	32
圖 8. 墾丁 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (<i>Ficus pedunculosa</i> var. <i>mearnsii</i>) 枝條各期榕果平均數量變化.....	33
圖 9. 佳樂水 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (<i>Ficus pedunculosa</i> var. <i>mearnsii</i>) 枝條各期榕果平均數量變化.....	34
圖 10. 墾丁地區鵝鑾鼻蔓榕及 <i>Blastophaga pedunculosa</i> 授粉生態趨勢圖.....	35
圖 11. 佳樂水地區鵝鑾鼻蔓榕及 <i>Blastophaga pedunculosa</i> 授粉生態趨勢圖.....	36
圖 12. <i>Blastophaga pedunculosa</i> 之 foundress 數量對後代數量、造瘿率及性比之關係 圖.....	37
圖 13. <i>Blastophaga pedunculosa</i> 不同 foundress 數量對種子數量及種子率之關係圖	38
圖 14. 墾丁地區 <i>Blastophaga pedunculosa</i> 族群和榕果妥善利用之最小所需族群比較 圖.....	39
圖 15. 佳樂水地區 <i>Blastophaga pedunculosa</i> 族群和榕果妥善利用之最小所需族群比 較圖.....	40

氣候變遷對恆春半島鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 族群物候表現之影響

摘要

榕屬植物 (*Ficus*) 和授粉榕小蜂 (*Agaonidae*) 之間為絕對性互利共生關係，榕屬植物必須藉由榕小蜂授粉產生種子，而榕小蜂則需以榕果作為繁衍後代的場所，兩者數量隨時間的變化皆會劇烈影響彼此。本研究進行鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 榕果物候調查，並結合授粉蜂 *Blastophaga pedunculosa* 數量，探討鵝鑾鼻蔓榕榕果生產與其共生榕小蜂族群動態關係。本研究自 2015 年 3 月至 2017 年 6 月以墾丁和佳樂水兩地的鵝鑾鼻蔓榕為對象，結合榕果物候和雄榕果小蜂組成推估上述兩種榕果小蜂之族群動態，物候結果顯示鵝鑾鼻蔓榕雌、雄株皆具有全年展葉及連續產生榕果的特性，成熟葉與總榕果量明顯具季節性；雌株榕果生產高峰傾向集中於夏季，而雄株則全年具有多個榕果生產高峰。調查期間僅 2016 年 9 月 12-15 日莫蘭蒂颱風對鵝鑾鼻蔓榕的物候造成影響，在颱風干擾後葉及榕果數量明顯減少，墾丁族群之葉片數量和成熟榕果在短期內回復接近未受害前狀態；然而，佳樂水族群因莫蘭蒂颱風干擾後，加上隨後的東北季風影響，致使植株物候遭受嚴重危害；其中，成熟雄榕果更兩度發生長期未生產現象，此可能使互利共生的授粉者-鵝鑾鼻蔓榕小蜂 (*Blastophaga pedunculosa*) 發生區域性滅絕。經推估的族群動態結果亦顯示 *B. pedunculosa* 族群動態高峰和兩性別的 B 期榕果高峰趨勢大略一致。此外，本研究利用套袋試驗和採集雌榕果之方式推測雌、雄榕果所需之授粉蜂數量，雄榕果需 3 隻授粉蜂而雌榕果僅需 1 隻授粉蜂即可達到接近飽和資源利用(80%)；藉此推估妥善利用榕果中雌花資源所需的 *B. pedunculosa* 最小族群數量，兩者相較可發現一般情況下 *B. pedunculosa* 數量皆遠高於最小所需族群量，但在某些時刻則發生 *B. pedunculosa* 短缺之現象，其中佳樂水更發生長時間的 *B. pedunculosa* 區域性滅絕。兩族群之鵝鑾鼻蔓榕因地形和風向等差異受颱風或東北季風等氣候事件的影響不同，而佳樂水族群受特殊氣候事件之影響可能使榕樹-榕小蜂之互利共生關係處於易受危害之狀態。

關鍵詞：鵝鑾鼻蔓榕、榕小蜂、互利共生、物候、族群動態

一、前言

物候學 (phenology) 是研究生物生長、繁殖等行為受環境因素影響，特別是受氣溫和雨量等氣候變化使生物產生週期性變動現象的學科 (Schwartz, 2003)。植物作為陸域生態系的主要生產者，生態系中的其他成員皆必須依靠植物所固定的能量存活，因此其生長、繁殖等行為隨季節產生的週期性變化不僅反映了長期適應所形成的生長策略，更可為整個生態系的組成和能量流動帶來明顯影響 (Fenner, 1998)，因此近年來植物物候亦作為評估氣候變遷和極端氣候對整個生態系影響之生態指標 (ecological indicators)(Walther *et al.*, 2002; Root *et al.*, 2003; Rosenzweig *et al.*, 2007)。

多樣的共生關係是生物得以成功生存並演化出高度多樣性的原因之一 (Pachepsky *et al.*, 2002)。在一個物種的形成和對環境的適應過程中，此物種和其他生物的交互作用扮演一個重要的角色，尤其是共生關係更是透過合作幫助某生物以較低的成本來獲得高報酬 (Bronstein, 2001)。近年來已有愈來愈多的研究確立了自然界中各種大大小小的共生關係，從蚜蟲利用泌液來換取螞蟻保護，到大部分開花植物透過花蜜吸引昆蟲幫助授粉，在這些眾多的共生案例中，最為特殊的即為絕對性互利共生 (obligate mutualism)。絕對性互利共生意指兩種生物的族群延續必須依靠另一物種方得完成。當前已確立的植物和動物絕對性互利共生案例包含絲蘭和絲蘭蛾 (*Yucca* - *yucca* moth)、榕屬植物和榕小蜂 (*Ficus* - agaonid wasps) 以及大戟科 (Euphorbiaceae) 饅頭果屬及葉下珠屬和細蛾 (*Glochidion* - *Epicephala* sp.)(Kato *et al.*, 2003)；其中，榕屬植物更因高度的種專一性而成為探討物種共同演化 (co-evolution)及種化(speciation)的熱門題材 (Ramirez, 1974)。

榕屬植物 (*Ficus* spp.) 全球約有 750 種，大部份分佈於熱帶及亞熱帶地區，且為構成該地區熱帶雨林及季風林之優勢物種 (Berg, 2003)。榕屬植物因其幾花序構造 (隱頭花序，hypanthodium，數十至數千朵單性花著生在一中空的花托中，僅有一小孔作為對外聯絡的孔道)，和榕小蜂 (Chalcidoidea: Agaonidae) 發展出特殊的授粉系

統，兩者在種和種之間亦具有高度的專一性 (Marussich and Machado, 2007; Cook and Segar, 2010)。當榕果中的雌花成熟時，受到氣味吸引的榕小蜂便會由小孔鑽入榕果並於其中部分的雌花進行產卵，被產卵的子房即形成蟲癭，榕小蜂後代便取食其中的養分並發育，每朵雌花僅可形成一個蟲癭，而每個蟲癭僅可供養一隻榕小蜂後代，其餘的部分子房則可接受榕小蜂身上所攜帶的花粉授粉發育成種子。當榕小蜂後代成熟時，雄花亦同時成熟，雄性榕小蜂會先鑽出蟲癭和仍在蟲癭中的雌性交配，而交配後鑽出蟲癭的雌性榕小蜂身上便主動或被動地攜帶花粉經由由雄性榕小蜂咬出的孔道離開榕果，並找尋其他適當榕果以完成下個世代 (Janzen, 1979; Ware et al., 1993)。由於榕屬植物和 Agaonidae 小蜂之間存在著複雜的互利共生關係，兩者亦發展出高度的專一性 (Ramirez, 1974; Weiblen, 2002)。由於榕小蜂成蟲壽命僅可維持 1 至 2 天 (Compton et al., 1994; Ghara and Borges., 2010)，因此榕屬植物全年結果的方式使其授粉者之族群得以延續。而此特性也提供了生態系中其他動物的食物來源，使榕屬植物成為生態系中的關鍵物種 (keystone species) (Wrangham et al., 1993; David et al., 2012; Kuaraksa et al., 2012)。

為了有效地延續壽命短暫的共生夥伴及在適當的時機散播種子，榕屬植物發展出了多樣的榕果生產模式。有趣的是，這些物候類型大致可依榕屬植物為雌雄同株 (monoecy) 或功能性雌雄異株 (dioecy) 分為二大類，雌雄同株為每顆榕果皆含有雌花和雄花，意味著每顆榕果皆須生產榕小蜂和種子，這種物候類型通常具有大規模的果季，且果季中榕果的發育為高度的株內同步，即單一植株在特定時間內具有大量同期榕果，這些大量同期榕果被認為可使單一植株在繁殖時所獲得的效益最大化，如大量 B 期榕果可同時釋放氣味，使授粉蜂受到吸引而前來產卵和授粉的機率提高、大量的 E 期果也較可吸引食果動物前來取食，增加種子散播的機會 (Smith and Bronstein, 1996; Weiblen, 2002; Yeo and Tan, 2009)。然而，單就大量 D 期榕果在特定時間釋放大量授粉蜂並無法有效延續授粉蜂族群，因此此種物候類型藉由株間不同步使不同植株之 B 期和 D 期榕果有效配合，讓授粉蜂得以在 B 期榕果中開始下一個世代。另外，藉由這種物候特性也可避免植株發生自交的機會 (Weiblen, 2002; Yeo

and Tan, 2009)。

相較於雌雄同株每顆榕果皆須生產榕小蜂及種子，功能性雌雄異株之植株依榕果內部的小花組成及功能被劃分為雄株和雌株，雄株之榕果主要含有短花柱雌花和雄花，其中短花柱雌花僅可供榕果小蜂發育而無法形成種子；雌株之榕果主要含有長花柱雌花，其功能為形成種子。由於雄性功能（傳播花粉）和雌性功能（形成種子）在不同植株已有明顯分化，二種功能的植株亦具有不同的物候特性，也因此這種物候類型較有彈性以因應環境季節性變化。大體而言，功能性雌雄異株之物候具有雌雄榕果生產高峰錯開及榕果全年生產二種特性，雌雄榕果生產高峰錯開通常偏向株內同步，且伴隨雄榕果 D 期和雌榕果 B 期高峰重疊，雄榕果除高峰外僅有少量產生 (Tzeng *et al.*, 2006; Kuaraksa *et al.*, 2012)，這項特性可使授粉蜂族群數量先放大，而後雌株生產的大量雌榕果即可獲得較多的授粉服務，且雌株的榕果成熟時機多發生於雨季，這項特性被認為因雨季具有較多資源供雌榕果發育，且成熟的種子在雨季亦具有較高的發芽率。至於榕果全年生產的特性較偏向株內不同步，儘管二種榕果在特定季節具有生產高峰，但榕果除高峰外仍維持一定數量，因此可維持授粉蜂族群和種子產量。

儘管先前的研究將榕屬植物的物候類型大致分為上述幾類，但亦有許多研究發現同種的榕屬植物在不同生育地環境下會有不同的物候表現 (何伊喬, 2009; Smith and Bronstein, 1996; McPherson, 2005; Pereira *et al.*, 2007; Bain *et al.*, 2014)。由於雌雄同株的榕屬植物仰賴高度株內同步而株間隨機的物候策略來產生種子，榕屬植物必須確保族群中的植株可在全年皆有果季產生，也因此這種策略主要存在於季節變化不明顯的生育地。Smith and Bronstein (1996) 和 Gates and Nason (2012) 發現當雌雄異株的榕屬植物生長於條件較嚴苛 (降水較少且溫度較低) 的生育地時，其物候模式便發生改變以適應當地環境，如 *F. insipida* 和 *F. petiolaris* 生長在具季節性生育地的族群無法全年隨機產生果季，為了維持授粉蜂族群數量，這些族群便以產生株內不同步的果季來使授粉蜂可在同一植株內延續族群。而生長於自然分布邊界的族群其物候表現往往亦較為特殊，因這些族群大多以分佈至亞熱帶甚至溫帶，榕果僅可在相對適當的季節生產，故物候表現呈現之明顯季節變化 (McPherson, 2005; Pereira

et al., 2007; Zhang *et al.*, 2014)。

功能性雌雄異株的榕屬植物物候通常具有較高的彈性，這項優勢被認為使功能性雌雄異株的榕屬植物分布可較雌雄同株的種類廣泛 (Kjellberg and Maurice, 1989)。然而生長於不同環境條件下的族群其物候表現仍具有差異，如 *F. erecta* 在北臺灣的族群傾向於在特定季節果季，而南臺灣的族群則傾向果季連續生產 (Bain *et al.*, 2014)。至於生長於自然分佈邊界的族群其物候表現亦發展出獨特的策略以適應環境，如生長於西雙版納的 *F. tinctoria* 族群之雌、雄株皆主要於冬季產生榕果高峰 (Chen *et al.*, 2015)；生長於近溫帶的 *F. tikoua* 部分個體亦於冬季產生果季，但這批果季皆無法越冬而發生落果，顯示物候表現為生物本身特性和環境條件共同作用之結果 (Zhao *et al.*, 2014)。

儘管榕果物候相互配合和性比調控機制似乎可使榕小蜂的族群數量維持穩定，但榕屬植物的棲地破碎化和極端氣候事件往往增加榕小蜂族群延續的難度。雖然榕小蜂雌蟲被發現在散播時傾向於樹冠層之上隨著氣流移動，藉此進行長距離的遷移以尋找適當的榕果 (Compton *et al.*, 2000; Ahmed *et al.*, 2009)，然而榕小蜂並無法在散播過程中控制自己的去向，是否可藉此方式到達遙遠的 B 期榕果完全為隨機事件，因此棲地破碎化常使榕小蜂族群無法在鄰近區域有效延續，進而導致授粉蜂族群發生區域性滅絕現象 (Mawdsley *et al.*, 1998; Harrison, 2006)。至於極端氣候事件 (如颱風及聖嬰現象引發的乾旱) 則是使族群中榕果在短期內大規模落果，並打亂原先穩定的榕果物候，導致榕小蜂因榕果物候無法相互配合而同樣發生區域性滅絕 (Bronstein and Hossaert-McKey, 1995; Harrison, 2000; Harrison, 2001)，榕小蜂族群的再建立僅能依靠鄰近區域的榕小蜂的重新拓殖 (Zavodna *et al.*, 2005)。

本研究為調查墾丁及佳樂水兩地之鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 榕果小蜂族群動態。鵝鑾鼻蔓榕主要分布於菲律賓呂宋島、蘭嶼、綠島及

台灣恆春半島，生長於海濱之高位珊瑚礁 (Corner, 1965; Tzeng, 2004)，意味著鵝鑾鼻蔓榕必須承受強烈日照、長期缺水等逆境 (賴明洲，2003)。恆春半島中墾丁和佳樂水兩地孕育有較多的鵝鑾鼻蔓榕植株，儘管兩地距離直線距離僅 9.2 km，但因面海方向和山脈阻隔而使兩地氣候產生差異，此氣候差異同樣展現在兩地鵝鑾鼻蔓榕物候，甚至可使鵝鑾鼻蔓榕之榕果小蜂族群數量具有不同趨勢，因此本研究將墾丁和佳樂水視為兩族群。此外，本研究亦針對此種榕小蜂之 foundress 數量和後代數量之關係進行套袋試驗，期望藉由定期的物候觀察和榕果內各類榕小蜂數量之時序變化，進而估算鵝鑾鼻蔓榕榕果生產與榕小蜂族群動態，並針對下列議題進行探討：

(1) 在此調查期間鵝鑾鼻蔓榕是仍採取相同物候策略以適應當地環境。(2) 墾丁和佳樂水兩地之鵝鑾鼻蔓榕族群受極端氣候事件干擾之物候表現。(3) 鵝鑾鼻蔓榕榕果物候是否和榕果小蜂族群動態趨勢具有一致性；(4) 鵝鑾鼻蔓榕小蜂族群動態是否在墾丁和佳樂水兩地具有差異；(5) 兩地之鵝鑾鼻蔓榕榕果小蜂族群若要維持穩定並妥善利用所有榕果資源必須具備的最少數量。

二、材料與方法

(一)、研究材料

鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* Miq. var. *mearnsii* (Merr.) Corner) 為功能性雌雄異株之小灌木，分佈於台灣東南部、綠島、蘭嶼及菲律賓呂宋島 (Corner, 1965; 曾喜育, 2004; Bain *et al.*, 2015)，植株主要匍匐於海岸高位珊瑚礁生長，在台灣以墾丁青蛙石和佳樂水為主要族群分佈。鵝鑾鼻蔓榕葉為互生或近叢生於枝頂，革質，橢圓形至倒卵形；榕果具長果梗，未熟時呈黃綠色，成熟時則呈紫黑色，並叢生於枝條先端 (曾喜育, 2004)。 *Ficus pedunculosa* 依其雄花散佈形式及葉部質地等特徵被歸類於 Subg. *Ficus*, Sect. *Ficus*, Subsect. *Frutiscentiae* (Corner, 1965; Berg, 2003)，但根據近年親緣關係研究結果顯示，*F. pedunculosa* 為其他 Subsect. *Frutiscentiae* 的姊妹群

(Kusumi *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2012)。共生的榕果小蜂分別為授粉蜂 *Blastophaga pedunculosa* Chen & Chou (Hymenoptera: Agaonidae) (Chen and Chou 1997) 及 *Apocrypta* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae)(Bain *et al.*, 2015)；其中，*Apocrypta* sp. 在 C 期中後期於榕果外產卵，故推測為類寄生性，其幼蟲取食子房內的 *B. pedunculosa* 幼蟲，因此 *Apocrypta* sp. 族群對於 *B. pedunculosa* 族群具有負面影響 (本研究第 3 章)。邱于婷 (2012) 估計鵝鑾鼻蔓榕在臺灣野外植株不到 2500 株，故此物種在臺灣維管束植物紅皮書初評目錄中屬於易危物種(王震哲等，2012)。

(二)、研究區概況

物候調查延續自 2015 年 3 月的資料，至 2017 年 10 月，約每兩個星期進行一次調查，試驗地點為墾丁青蛙石步道及佳樂水兩地 (圖 1)，儘管兩地直線距離僅有 9.2 公里，但因面海方向和山脈阻隔使兩地氣候略為不同，因此本研究將兩地的鵝鑾鼻蔓榕視為二族群，並將兩地的 *B. pedunculosa* 之族群趨勢分別探討。而其授粉蜂之族群動態推估則自 2015 年 3 月至 2016 年 5 月。

1. 墾丁

墾丁青蛙石步道位恆春半島南端 (N 21°56'17" ; E 120°47'56")，面臨巴士海峽，青蛙石步道外緣是由原生珊瑚礁所構成。2015 至 2016 年之年均溫 25.5°C，平均年雨量為 1,982.3 mm，雨量多集中於 5-10 月 (中央氣象局墾丁氣象站，圖 2、圖 3)。此地的鵝鑾鼻蔓榕雄株之物候榕果為全年皆生產果季，但在特定季節具有榕果數量高峰。

2. 佳樂水

佳樂水於恆春半島東側 (N 21°59'35" ; E 120°51'46")，位於屏東縣滿州鄉，瀕

臨太平洋；2015 年至 2016 年之年均溫 24.0°C，平均年雨量為 2,414.5 mm，雨量多集中於 5-10 月（中央氣象局佳樂水氣象站，圖 4、圖 5）。和墾丁族群之雄株所展現的榕果物候相較之下，佳樂水族群雄株所展現的榕果物候為幾乎全年皆有穩定數量產生，使得果季高峰不易區分，僅可確定 2017 年秋季具有一明顯果季高峰。有趣的是，此族群在 2016 年 4 月至 2016 年 8 月以及 2016 年 10 月至 2017 年 3 月分別發生長達四個月及五個月的 D 期榕果生產空窗期，儘管在 2016 年 6 月和 12 月有極少量 D 期榕果成熟，但這些 D 期榕果多半為假性成熟，即雄榕果內的雌花在 B 期時並未被授粉蜂產卵，但榕果仍持續發育至雄花成熟，而沒有授粉蜂於此時期產出。

(三)、研究方法

墾丁青蛙石之鵝鑾鼻蔓榕於調查期間陸續選定 76 株觀察樣株 (雌株 32 株、雄株 44 株)，佳樂水的鵝鑾鼻蔓榕選 51 株觀察樣株 (雌株 26 株、雄株 25 株)。每株依植株大小標定 3-7 個樣枝進行物候觀察，每樣枝大小約 10-30 cm。

(1) 展、落葉調查

展葉物候可視為鵝鑾鼻蔓榕對於營養器官的養分投資隨時間及環境之變化，每次調查時針對樣枝上的幼葉、成熟葉和黃葉數目進行計數 (何伊喬等, 2011)。

(2) 榕果物候調查

榕果物候可視為鵝鑾鼻蔓榕對繁殖器官的養分投資，且榕果物候和與其共生的榕果小蜂族群息息相關；在相同樣枝計算葉片量後即計算榕果數量，並依據 Galil *et al.* (1968) 針對榕果發育之劃分方式將鵝鑾鼻蔓榕榕果發育區分成前雌期、雌花期、花間期、雄花期和成熟期等 5 個時期；因鵝鑾鼻蔓榕為雌雄異株榕屬植物，因此，雌株榕果沒有雄花期，雄株榕果沒有成熟期 (Tzeng *et al.*, 2006)。榕果各發育時期特徵如下：前雌期 (pre-female phase)：自花芽形成到雌花成熟前，簡稱為 A 期。雌花期 (female phase)：雌花成熟，此時榕果小孔微微鬆開。雌授粉蜂鑽入榕果產卵並傳遞花粉，簡稱為 B 期。花間期 (inter-floral phase)：授粉蜂鑽入榕果後榕果小孔閉合，此時榕果穩定成長；經授粉的雌花發育成種子，經產卵成功的雌花則發育為蟲癭，簡稱 C 期。雄花期 (male phase)：雄花成熟，榕果授粉蜂羽化鑽出蟲癭，花葯成熟

開裂，雌授粉蜂攜帶花粉通過由雄授粉蜂鑽開的孔洞離開榕果尋找到其他 B 期的榕果，鑽入進行產卵或授粉，簡稱為 D 期。成熟期 (ripe phase)：雌榕果成熟，果壁變軟成紫黑色，吸引一些食果動物來取食並藉由排泄將種子散佈出去，簡稱為 E 期。此外，於 2016 年 9 月登陸的強烈颱風莫蘭蒂對於南臺灣尤其是墾丁造成嚴重危害，因此再探討葉候及果候之趨勢時亦將莫蘭蒂颱風之發生時間共同呈現。

(3) 物候與氣象因子關係

榕果物候之變數包含兩地之鵝鑾鼻蔓榕族群雌、雄株的幼葉、黃葉、A 期榕果、D 榕果及 E 期榕果，不論是葉候或果候，氣候因子所造成的影響僅發生在物候的起始和結束，因此本研究僅以葉候中的嫩葉及黃葉及果候中的 A 期及 D 期或 E 期（雄株為 D 期，雌株為 E 期）作為可能受氣候因子影響的變數，所有變數皆以平均值計算。由於上述變數和溫度及雨量皆不呈常態分佈，故所有變數分別和平均溫度和累積降雨量進行 Spearman correlation 分析溫度和雨量的資料來源為中央氣象局墾丁測站和佳樂水測站自 2015 年 3 月 1 日至 2017 年 3 月 31 日每日平均溫度及雨量。由於先前的研究認為植物的物候對於氣候條件具有遲滯現象 (Pereira *et al.*, 2007; Bain *et al.*, 2014)，因此本研究亦將上述各變數分別和 1-4 個星期前的平均溫度及累積降雨量進行分析。以上所有統計分析皆以 SPSS 20 進行。

(4) 授粉蜂族群動態推估

每次物候觀察時亦隨機對兩地族群中榕果小蜂尚未離開的 D 期榕果進行採集，共計 126 顆（墾丁 72 顆，佳樂水 54 顆），採收的榕果會先記錄採集日期並放置於具有細網密封的容器中等待榕果小蜂鑽出榕果，隨後便暫時保存於 50% 的酒精中。在計算榕果內部兩種榕果小蜂和雌花數量時，先將榕果解剖至 4 份，並計算 4 份榕果內 *B. pedunculosa* 之數量，最後將每份的數量加總計算。

在估算兩種榕果小蜂族群數量時，先將榕果資料依不同地點劃分，在計算單次

調查採收的 D 期榕果中兩種榕果小蜂之平均數量，藉此判斷每顆榕果

平均孕育的榕果小蜂數量隨時間變動之趨勢。隨後再將兩地之鵝鑾鼻蔓榕雄株樣株依枝條數劃分為五個等級，若某植株之枝條數介在 1-5，則視該植株具有 3 個枝條，並依此類推，而研究區雄性樣株最大個體具有 23 個枝條。所得的每樣株枝條數量乘上物候調查所得的每枝條包含的各期榕果平均數量即可推估該族群在某時間點含有的雄榕果總數；最後將 D 期榕果總數乘上每顆榕果孕育的榕小蜂的平均數量，即可計算出在某時間點具有的 *B. pedunculosa* 之族群數量，並將 *B. pedunculosa* 和雌、雄 B 期榕果之物候共同比較以探討鵝鑾鼻蔓榕和 *B. pedunculosa* 之共生授粉生態關係。

在推估維持榕果妥善利用的最小的 *B. pedunculosa* 族群數量時，本研究先以套袋試驗觀察不同 *B. pedunculosa* 之 foundress 數量和後代數量的關係，推測平均每顆雄榕果需要幾隻 foundress 方能達到雌花資源妥善利用。至於雌榕果則於物候調查時隨機採集 32 個成熟個體，計算其中的雌花、種子數量以及遺留在其中的 foundress 遺體，藉此判斷雌榕果若要達到雌花資源妥善利用需要的最少 foundress 數量。隨後將兩種性別的榕果所需之最少 foundress 數量和 B 期榕果物候結合，推估若要維持此共生關係之穩定狀態所需的最少 *B. pedunculosa* 族群數量，並和實際的族群數量進行比較，探討此共生關係在不同時間點之狀況變化。

三、結果

(一) 葉候

墾丁之鵝鑾鼻蔓榕雄株族群每年於春夏季 3-8 月具有明顯的葉量高峰，而其他時期亦有一些小的展葉波動；成熟葉量最少的時期發生於每年的秋季，緊接著春夏季之高峰，其中 2016 年 10 月成熟葉量最少的時期為莫蘭蒂颱風侵襲擾動危害。鵝

鑿鼻蔓榕黃葉全年發生 (圖 6),但在夏季有數量較多趨勢。雌株亦具有相似的趨勢,在春夏二季具有連續之葉量高峰,而秋季和冬季之葉量較少。

佳樂水的鵝鑾鼻蔓榕葉候具明顯季節性變化,雌雄株族群葉候變化趨勢相近 (圖 7);佳樂水鵝鑾鼻蔓榕族群在春夏季 3-9 月和莫蘭蒂颱風侵襲後具有相對較明顯的展葉趨勢,其餘時間亦有少量新葉產生,展葉波動較青蛙石變動大。成熟葉在 2015 年至 2017 年三年間具有一致性的趨勢,皆於 5 月發生 1 個高峰期。黃葉的數量變化在夏季形成高峰趨勢。

(二) 果候

墾丁的鵝鑾鼻蔓榕雌、雄株族群的榕果生產呈現明顯季節性,在 2 年的調查期間內每月皆有榕果生產,雌雄株族群榕果生產趨勢相近 (圖 8)。由 A 期雄榕果的生產趨勢可看出在 2015 年 6 月、2016 年春季 2 月至 5 月、2016 年 7 月至 9 月及 2017 年 6 月至 8 月具有 4 波高峰,顯示雄榕果生產高峰多集中於夏季。但由 C 期榕果量變化看出,青蛙石步道鵝鑾鼻蔓榕雌、雄株族群 1 年大致有 2 個生產的高峰期,大約在春夏季 2-7 月與秋季 9-11 月。由 D 期榕果平均數量來看,鵝鑾鼻蔓榕族群為全年皆有成熟雄榕果產出,儘管在某些月份平均 D 期榕果數量較少,但此低潮期在調查期間中皆未超過 3 個月,顯示此族群之榕果全年不斷產生的特性可使 D 期榕果數量快速補充並回復至一定值,可藉此維持授粉蜂族群。在雌株部分,A 期榕果在調查期間具 6 個明顯生產高峰,分別發生於 2015 年的夏季 6 月至 8 月、冬季 10 至 11 月以及 2016 年的 4 月至 10 月、冬季 11 月至 2 月和 2017 年夏季 6 至 10 月。雌株 A 期榕果生產發育趨勢可以明顯對應至 C 期榕果和 E 期榕果 2 年 5 個生產高峰。和雄榕果相同,青蛙石步道鵝鑾鼻蔓榕族群雌榕果雖然在某些時段數量較少,但低潮期皆在短時間內及完結,成熟 E 期榕果產量亦可快速補充。

佳樂水鵝鑾鼻蔓榕族群榕果生產同樣在夏季具有高峰，雌、雄株榕果生產相似，但 2016 年受東北季風和颱風影響（圖 9），榕果生產幾度中斷與再生；和墾丁族群之雄株所展現的榕果物候相較之下，佳樂水鵝鑾鼻蔓榕族群雄株所展現的 A 期榕果物候為幾乎全年皆有穩定數量產生，使得果季高峰不易區分，藉由判斷 B 期、C 期以及 D 期的果季趨勢，亦無法看出此族群之榕果生產是否具季節性變化，僅可確定 2017 年秋季具有一明顯果季高峰。有趣的是，此族群在 2016 年 4 月至 2016 年 8 月以及 2016 年 10 月至 2017 年 3 月分別發生長達四個月及五個月的 D 期榕果生產空窗期，儘管在 2016 年 6 月和 12 月具有少量 D 期榕果成熟，但這些 D 期榕果多半為假性成熟，即雌花並未被授粉蜂產卵但榕果仍持續發育至雄花成熟，因此無法代表有授粉蜂於此時期產出。由雌株 A 期果之平均數量來看，幾乎全年皆有榕果產生。藉由判斷 B 期、C 期以及 E 期的果季趨勢亦得到和雄株類似的結果（圖 6），僅可確定 E 期榕果在 2016 年秋季同樣具有一明顯果季高峰。儘管 A 期榕果不斷產出，但 E 期榕果高峰卻明顯集中於夏季。然而，在 2016 年 4 月至 2016 年 8 月以及 2016 年 10 月至 2017 年 3 月同樣具有成熟榕果空窗期。此外，由 2017 年春季之 A 期雌、雄榕果數量和 B 期數量相較之下即可發現大多數的 A 期榕果未成功進入 B 期，而最終更只有少數發育至 D 或 E 期。

(三) 物候與氣象因子關係

1. 墾丁

墾丁鵝鑾鼻蔓榕族群的雄株幼葉和平均溫度呈正相關（表 1），和雨量亦呈正相關，其中和遲滯 1 週及遲滯 2 週的降雨量關係達顯著（遲滯 1 週： $\rho=0.298$, $p=0.024$ ；遲滯 2 週： $\rho=0.328$, $p=0.013$ ）。黃葉平均數量和無遲滯的平均溫度呈顯著正相關（ $\rho=0.265$, $p=0.047$ ），和遲滯 1 至 3 週的溫度及雨量則無明顯趨勢。A 期雄榕果不論和溫度及雨量皆無明顯趨勢。至於 D 期榕果亦和溫度及雨量皆無明確正向或負向關係，僅和遲滯 3 週之雨量呈顯著負相關（ $\rho=-0.375$, $p=0.004$ ）。

雌株幼葉和溫度及雨量皆有正向關係，尤其和遲滯 1 至 3 週之累積降雨量呈顯

著 (遲滯 1 週: $\rho=0.297$, $p=0.025$; 遲滯 2 週: $\rho=0.272$, $p=0.041$; 遲滯 3 週: $\rho=0.353$, $p=0.007$)。黃葉大致和溫度呈正相關, 和遲滯 3 週之溫度卻呈負相關, 和雨量之關係趨勢則和溫度相反, 大致和雨量呈負相關, 但和遲滯 3 週為正相關。A 期榕果和溫度呈正相關且和無遲滯之溫度關係達顯著 ($\rho=0.295$, $p=0.026$), 和雨量則亦不具有明顯趨勢。E 期榕果則和溫度皆呈正相關, 且和無遲滯及遲滯 1 至 2 週之平均溫度具顯著關係(無遲滯: $\rho=0.431$, $p=0.001$; 遲滯 1 週: $\rho=0.345$, $p=0.009$; 遲滯 2 週: $\rho=0.406$, $p=0.002$), 與遲滯 1 週 ($\rho=0.287$, $p=0.031$) 和 3 週 ($\rho=0.285$, $p=0.032$) 的平均降雨量呈顯著正相關。

2. 佳樂水

佳樂水鵝鑾鼻蔓榕族群雄株之幼葉和遲滯 1 至 4 週之溫度皆呈負相關 (表 2), 且和無遲滯至遲滯 2 週達顯著 (無遲滯: $\rho=-0.415$, $p=0.002$; 遲滯 1 週: $\rho=-0.306$, $p=0.023$; 遲滯 2 週: $\rho=-0.325$, $p=0.016$), 和雨量則不具有明顯正向或負向趨勢。黃葉和無遲滯及遲滯 1 至 3 週的溫度皆呈顯著正相關 (無遲滯: $\rho=0.570$, $p<0.001$; 遲滯 1 週: $\rho=0.532$, $p<0.001$; 遲滯 2 週: $\rho=0.615$, $p<0.001$; 遲滯 3 週: $\rho=0.510$, $p<0.001$), 和雨量關係則僅與遲滯 3 週之平均降雨量呈顯著正相關 ($\rho=0.435$, $p=0.001$)。A 期榕果和溫度及雨量皆不具顯著關係。D 期榕果和溫度和雨量皆為正相關, 但皆未達顯著水準。

雌株幼葉和溫度皆呈負相關, 尤其和無遲滯之平均溫度關係呈顯著 ($\rho=-0.291$, $p=0.031$), 幼葉和雨量皆不具有顯著關係。黃葉和無遲滯及遲滯 1 至 3 週之平均溫度皆呈顯著正相關 (無遲滯: $\rho=0.527$, $p<0.001$; 遲滯 1 週: $\rho=0.447$, $p=0.001$; 遲滯 2 週: $\rho=0.468$, $p<0.001$; 遲滯 3 週: $\rho=0.379$, $p=0.004$), 和雨量之關係亦為正相關, 且和遲滯 3 週之雨量達顯著 ($\rho=0.489$, $p<0.001$)。A 期榕果和溫度及雨量之關係皆未達顯著水準。E 期榕果和溫度則皆為正相關, 且分別和無遲滯、遲滯 1 週、遲滯 2 週及遲滯 3 週之溫度達顯著 (無遲滯: $\rho=0.341$, $p=0.011$; 遲滯 1 週: $\rho=0.337$, $p=0.012$; 遲滯 2 週: $\rho=0.313$, $p=0.020$; 遲滯 3 週: $\rho=0.391$, $p=0.003$), 和雨量亦皆為正相關, 和遲滯 1 週之雨量關係呈顯著 ($\rho=0.304$, $p=0.024$)。

(四) 授粉蜂族群動態

由於榕小蜂在成熟後由 D 期榕果離開並進入 B 期雄榕果產卵或 B 期雌榕果授粉，故本研究以榕果物候中雌、雄株之 B 期榕果數量以及經推估的族群動態一起探討。圖 10 顯示墾丁地區 B 期雌、雄榕果與 D 期榕果物候數量高峰期的趨勢大致重疊。在 2015 年 3 月至 2016 年 5 月之調查期間，雌、雄 B 期榕果和 *B. pedunculosa* 高峰主要發生在春季和夏季，至於秋、冬兩季則相對較低且呈現明顯波動。佳樂水地區之 *B. pedunculosa* 族群數量趨勢則和墾丁地區具有些微不同的表現 (圖 11)，不同於墾丁地區雌、雄 B 期榕果高峰同時發生於春季，佳樂水之鵝鑾鼻蔓榕僅有雌株 B 期榕果於春季發生高峰，但在夏季雌雄兩性別的 B 期榕果和 *B. pedunculosa* 族群數量高峰一致；在秋、冬兩季鵝鑾鼻蔓榕雌、雄株之 B 期榕果高峰不具有特定高峰且呈現波動時，*B. pedunculosa* 族群數量則維持穩定。此外，雌、雄 B 期榕果於 2015 年 12 月至 2016 年 1 月數量銳減，但此時 D 期榕果仍維持一定數量；而在 2016 年 1 月 D 期榕果及 *B. pedunculosa* 族群數量減少時，雌、雄 B 期榕果卻仍維持穩定，顯示 B 期榕果和 D 期榕果在冬季時對於似乎具有不同反應。值得一提的是，佳樂水在 2016 年 3 月之後即缺少 D 期榕果產出，意味著佳樂水之 *B. pedunculosa* 族群在當時發生區域性滅絕現象。由上述結果可看出墾丁和佳樂水兩地之 *B. pedunculosa* 趨勢具有不同的表現，且兩族群之數量亦呈顯著差異 (Mann-Whitney U-test: $U = 156.0, p = 0.048$)。

藉由套袋試驗之結果 (圖 12) 可得知每隻 *B. pedunculosa* 之 foundress 約可產下 178.80 ± 40.64 隻後代 ($N=5$)。儘管在套袋試驗結果中 5 隻 foundress 所產下的後代數量少於 3 隻 foundress 的後代數量，但由圖 5B 中造癭率 (蟲癭佔所有雌花的比例) 可發現 3 隻和 5 隻 foundress 之造癭率相當，故平均後代數量在 5 隻 foundress 較少的現象可能為榕果中雌花數量限制所造成。3 隻 foundress 和 5 隻 foundress 在後代數量及造癭率皆顯著較 1 隻 foundress 高 (Kruskal-Wallis test: offspring: $W=10.288, p=0.006$; gall rate: $W=9.722, p=0.008$)。此外，由圖 5 可推斷當套袋試驗 B 期雄榕果進入 3 隻

foundress 產卵即達飽和，而根據鵝鑾鼻蔓榕每顆雄榕果平均約 425 朵短花柱雌花，若每隻 foundress 平均可產 178 隻後代，則意味著雄榕果若要達到雌花妥善利用需要 2 至 3 隻授粉蜂進入產卵；因此，本研究以 2 隻 foundress 作為進行榕果達到妥善利用之最小所需族群數量分析的資料。至於雌榕果種子數和 foundress 數的關係發現，種子數量並不隨 foundress 增加而增加(圖 13)；此外，當 1 隻 foundress 進入 B 期雌榕果授粉即可達到 88% 的種子率 (種子佔所有雌花的比例)。

在推估維持榕果妥善利用的最小的 *B. pedunculosa* 族群數量的部分，將鵝鑾鼻蔓榕某時間點的 B 期榕果總量乘以 3，B 期雌榕果乘以 1 即可推測理想狀況下維持榕果妥善利用的最小的 *B. pedunculosa* 族群數量 (因雄榕果需 3 隻 foundress 達到相當高的蟲癭率，雌榕果僅需 1 隻即達到相當高種子率)。將所得的維持榕果妥善利用的最小的 *B. pedunculosa* 族群數量和推估的 *B. pedunculosa* 族群數量進行比較，結果顯示墾丁地區之授粉蜂族群總量在大部分時間皆遠高於所需之最小族群數量 (圖 14)，但在 2015 年 9 月族群數量發生驟減，使授粉蜂數量在當時幾乎接近最小所需族群數量；而在 2016 年 3 月 *B. pedunculosa* 族群數量甚至較最少所需族群少，意味著鵝鑾鼻蔓榕雌、雄榕果在當時可能面臨授粉蜂短缺的情況，但 *B. pedunculosa* 族群數量隨即於 2016 年 4 月便快速增加至遠高於最小所需族群的狀態。至於佳樂水的情形，*B. pedunculosa* 族群數量亦於大部分時間皆遠高於最小所需族群數量 (圖 15)，但在 2015 年 4 月和 2016 年 1 月兩度發生授粉蜂族群數量銳減並接近最小所需族群，儘管如此，此地之授粉蜂族群和墾丁族群一樣皆可在短期內使族群數量回復至原先的狀態，使鵝鑾鼻蔓榕和 *B. pedunculosa* 之間的共生關係得以順利維持。然而在 2016 年 4 月所發生的 *B. pedunculosa* 區域性滅絕現象則無法於短期內回復，此時期鵝鑾鼻蔓榕仍有少量 B 期榕果持續生產，但因族群中完全無 D 期榕果產出，故授粉蜂族群數量低於最小所需族群數量。

四、討論

本研究探討鵝鑾鼻蔓榕在相對嚴苛的珊瑚礁環境所採取的物候策略，以及極端氣候事件對其的影響，儘管先前已有研究報導過此物種之榕果物候特性 (Bain *et al.*, 2014)，但隨著極端氣候事件發生機率及強度增加，同一物種在不同年度的物候表現及因應極端氣候事件所採取回復方式亦成為一重要議題。由鵝鑾鼻蔓榕之展葉物候來看，兩族群之雌、雄株皆為全年展葉，但墾丁族群在特定時期具有較明顯的展葉高峰，此連續展葉的特性或許可反應至全年結果之特性。Corlett (1987) 及 Kuaraksa *et al.* (2012) 發現榕屬植物的展葉物候和榕果物候具有相同的策略，全年結果的種類亦具有全年展葉之現象。此外，由於全年結果可能須耗費大量資源，故必須藉由全年展葉確保光合作用產物在全年皆維持一定量以供應榕果生長 (Zhang *et al.*, 2006)。然而本研究發現，兩族群對於氣象因子具不同的反應，墾丁族群雄株之嫩葉數量皆具正向關係，然而佳樂水族群之嫩葉卻和溫度呈顯著負相關，顯示兩地環境差異造成鵝鑾鼻蔓榕不同的物候表現。至於兩族群的黃葉亦全年發生，但在夏季具有些許上升之現象，此現象亦可在同為全年結果的 *F. semicordata* 發現(Kuaraksa *et al.*, 2012)，黃葉於夏季增加可能因部分葉片無法抵抗強烈輻射及高溫所帶來的影響 (Hatfield and Prueger, 2015)。

兩族群葉量在莫蘭蒂颱風過後皆有驟降之趨勢，顯示颱風對於此海岸珊瑚礁先驅數種仍會造成嚴重危害，然而墾丁族群的受害程度似乎較佳樂水族群輕，可能因莫蘭蒂颱風的路徑為由東南向西北移動，朝向東南方的佳樂水首當其衝；再者，墾丁之生育地腹地較廣，植株生長位置距海較遠且受巨大岩石屏蔽，故後者受颱風之影響相對輕微。然而，兩族群在受颱風影響後立刻有新葉產生，顯示鵝鑾鼻蔓榕對於這種非週期性的干擾具有極強的適應性，植株可迅速進行營養生長恢復繁殖。

在榕果物候方面，兩族群雌、雄皆展現了全年產生果季的特性，且具有類似趨勢，此結果和 Bain *et al.*, (2014) 之研究結果相同。一般而言，植物物候除了受到環境因子影響外，亦需要和授粉者或種子傳播者配合而受到生物性因子影響。此外，生活史或是親緣關係相近的物種也可能具有類似的物候表現 (Zhao *et al.*, 2014)。Kjellberg *et al.*, (1987) 及曾喜育等 (2004) 研究同樣屬於 Subg. *Ficus* 的無花果 (*F. carica*)、牛奶榕(*F. erecta* var. *beeheyana*)，發現這些物種之雌榕果果季生產高峰大

多發生在夏季或濕季，雄榕果果季生產高峰則較早，且 D 期榕果和雌榕果 B 期重疊，故雌、雄榕果果季生產呈現明顯季節性，類似的榕果生產特性也見於其他榕屬亞屬的功能性雌雄異株物種 (Spencer *et al.*, 1996; Zhao *et al.*, 2014; Pothasin *et al.*, 2016)，而展現全年結果之特性的功能性雌雄異株物種則多屬於 Subg. *Sycomorus* (Patel, 1996; Kuaraksa *et al.*, 2012；何伊喬等，2011)，僅有 *F. hirta* 和鵝鑾鼻蔓榕同樣屬於 Subg. *Ficus* (Yu *et al.*, 2006)，顯示在這些類群中，親緣關係和物候表現並非絕對的關係。

此外，先前的研究比較不同種榕屬植物在相同生育地之物候表現發現 (Patel, 1996; McPherson, 2005; Kuaraksa *et al.*, 2012)，即使在相同的氣候條件下，不同的物種仍具有不同的物候類型，推測此差異可能由物種之分布及拓殖有關，處於自然分佈中心的族群所展現的即為該物種原先之物候特性。相較之下，處於分布邊界的族群必須改變本身的物候特性以適應當地環境 (McPherson, 2005; Pereira *et al.*, 2007; Kuaraksa *et al.*, 2012)，分布中心位於低緯度的物種其物候傾向全年產生果季；分布中心位於較高緯度的物種其物候則傾向季節性，此物候特性改變亦牽涉到授粉蜂對環境的容忍程度 (Jevanandam *et al.*, 2013)。鵝鑾鼻蔓榕分布範圍由臺灣恆春半島至菲律賓呂宋島 (Corner, 1965; 曾喜育, 2004)，儘管墾丁及佳樂水可視為此物種分布之北界，兩地之氣候條件可能和呂宋島或巴丹群島差異不大，故鵝鑾鼻蔓榕仍保有其位於低緯度之榕果生產策略。

儘管鵝鑾鼻蔓榕在墾丁與佳樂水兩地皆保有原先的榕果生產策略，但佳樂水族群似乎較容易受到危害；佳樂水除了受颱風危害較為劇烈外，此地鵝鑾鼻蔓榕族群在 2016 年 4 月至 8 月具有一段較長期的 D 期榕果缺乏時期；本研究推測此可能受 2016 年 1 月 24-25 日強烈寒流致使墾丁和佳樂水溫度分別驟降至 10.8°C 和 9.6°C，明顯低於兩地 1 月平均溫度(約 21°C)。鵝鑾鼻蔓榕可能無法抵抗如此劇烈的溫度變化，致使影響後續植株的榕果生產。相關於 2017 年的同期兩地榕果生產表現，2016 年的極端低溫現象對於分布熱帶恆春半島的鵝鑾鼻蔓榕生長具有一定的影響。然而，為何只有佳樂水族群受到如此劇烈影響而墾丁族群則影響不大？本研究推測可能與佳樂水在面對冬季盛行的東北季風為迎風面有關；佳樂水位於恆春半島東南方，冬

季直接受到從海面上吹來的東北季風影響，而墾丁則受到鵝鑾鼻半島突出的陸地阻隔、保護，降低東北季風直接影響；東北季風強烈的風速容易挾帶海水直接作用於佳樂水之植株上，使植株、葉面表面覆蓋一層鹽粒 (邱于庭, 2012)，不論是強風直接造成的機械性傷害，還是鹽害造成的化學性傷害，相較於墾丁族群而言，鵝鑾鼻蔓榕在佳樂水的環境更加嚴苛。然而由於目前仍缺乏許多直接證據，此極端的低溫事件或許仍無法完整解釋佳樂水族群的情況。

佳樂水鵝鑾鼻蔓榕 2016 年 4-8 月 D 期榕果缺乏期直到 9 月較多成熟榕果發育後才結束，這段時期亦可被視為鵝鑾鼻蔓榕小蜂發生區域性滅絕的期間，直到 9 月 D 期榕果產出後，佳樂水的鵝鑾鼻蔓榕小蜂族群才重新建立。不幸的是，才剛建立族群的授粉蜂隨即又因莫蘭蒂颱風的侵襲而再度發生區域性滅絕。先前的研究亦有低溫或是極端氣候事件造成授粉蜂族群發生區域性滅絕的案例 (Harrison, 2000, 2001; Yang *et al.*, 2013)。Harrison (2000, 2001) 報導聖嬰現象引起的乾旱同樣造成婆羅洲的許多榕屬植物榕果物候受到影響，進而使授粉蜂發生區域性滅絕。

鵝鑾鼻蔓榕兩族群之榕果數量和溫度、雨量的相關分析發現，雌株和雄株之 A 期榕果和兩項氣候因子皆未呈顯著，此結果可能反應出鵝鑾鼻蔓榕為全年產生果季，榕果生產受環境季節性變動影響較小所致。至於兩族群之 E 期榕果和溫度呈現顯著正相關之結果配合圖 6 可發現雌株在夏季具有大量榕果成熟，此物候特性被認為因夏季雨水較充足有利於種子發芽，且同樣見於大多數的功能性雌雄異株種類中 (Spencer *et al.*, 1996; Tzeng *et al.*, 2006; Kuaraksa *et al.*, 2012; Zhao *et al.*, 2014; Pothasin *et al.*, 2016)，顯示儘管墾丁和佳樂水兩地之環境季節變化相對不明顯，但夏季仍是最適合雌榕果生長或種子發芽之時期。

本研究針對距離相近但微氣候條件差異大的墾丁及佳樂水之鵝鑾鼻蔓榕族群進行物候調查，與 Bain *et al.* (2014) 調查墾丁族群 2008 年 11 月-2012 年 5 月的榕果物候比較發現，兩個時期的榕果生產物候表現無明顯差異。然而，在一般情況，鵝鑾鼻蔓榕在墾丁及佳樂水兩地族群之物候表現不具有明顯差異，但佳樂水族群因為位置因素較易遭受極端氣候事件之危害，甚至在調查期間發生授粉蜂族群在短時間內二度區域性滅絕的情形。期望未來可加入更長期的調查資料以了解該物種在氣候變

遷及極端氣候下的反應。

然而，為何僅有佳樂水族群受到如此劇烈影響而墾丁族群則影響不大，本研究推測可能和佳樂水在冬季盛行的東北季風有關，由於佳樂水位於恆春半島東南方，冬季時容易受到從海面上吹來的東北季風影響（墾丁因受山脈阻隔而受東北季風影響不大），這些強烈的季風容易挾帶海水直接作用於佳樂水之植株上，使植株表面覆蓋一層鹽粒（邱于庭，2012），不論是強風直接造成的機械性傷害還是鹽粒覆蓋所造成的化學性傷害皆可能使佳樂水族群處於更加嚴苛的環境。然而由於目前仍缺乏許多直接證據，此極端的低溫事件或許仍無法完整解釋佳樂水族群的情況。

墾丁和佳樂水兩地區鵝鑾鼻蔓榕雌、雄榕果同時和 *B. pedunculosa* 族群數量高峰在 2015 年春季呈現相似的高峰趨勢，顯示鵝鑾鼻蔓榕雌、雄榕果可能藉由同時產生高峰來避免 *B. pedunculosa* 分辨出兩種性別榕果的氣味差異。由於在功能性雌雄異株之共生關係中，雌授粉蜂進入雌榕果對其本身的繁衍並無任何助益，因此授粉蜂可能避免進入雌榕果（Anstett *et al.*, 1998）。為了避免授粉蜂皆避免進入雌榕果，榕屬雌物亦發展出許多策略來混淆授粉蜂（Hossaert-McKey *et al.*, 2016）。在 *B. pedunculosa* 的案例中，由於鵝鑾鼻蔓榕雌、雄株皆全年有果季產生，授粉蜂可能為了快速進入榕果或無法分辨特定性別的榕果，故部分授粉蜂雌蟲仍進入雌榕果進行授粉（Hossaert-McKey *et al.*, 2016）。

有趣的是，墾丁之鵝鑾鼻蔓榕 D 期榕果物候和每顆榕果中的 *B. pedunculosa* 數量亦具有相似的趨勢，可能因為在某些時間點的環境較合適，資源較充足，此時可能為鵝鑾鼻蔓榕榕果發育較佳的期間。另外，D 期榕果物候和每顆榕果中的 *B. pedunculosa* 數量之高峰重疊亦顯示榕屬植物可能同時藉由榕果數量和每顆榕果中的雌花數量共同調控授粉蜂族群數量。然而佳樂水之 D 期榕果物候和每顆榕果中的 *B. pedunculosa* 數量較無相似趨勢，可能因榕屬植物調控授粉蜂族群數量仍具有其

他因子或策略。

儘管兩地之鵝鑾鼻蔓榕雌、雄 B 期榕果物候和 D 期榕果及 *B. pedunculosa* 族群數量高峰在某些季節具有高度的對應關係，但其餘時間點則亦有高峰趨勢略為錯開之現象（圖 1、圖 2）。先前許多關於榕屬植物授粉生態之研究皆發現 D 期榕果高峰會略晚於 B 期榕果高峰（Tzeng *et al.*, 2006; Kuaraksa *et al.*, 2011），此現象被認為可能由於授粉蜂成蟲壽命短暫，B 期榕果數量較早發生高峰且延長其接受授粉蜂進入的期間可確保隨後發生的 D 期榕果高峰中授粉蜂離開榕果後有足夠的 B 期榕果得以進入（Tzeng *et al.*, 2006）。Anstett *et al.* (1996) 和 Suleman *et al.* (2011) 發現 B 期榕果在授粉蜂尚未進入的情況下可維持數天甚至數週，此特性可使榕果物候和授粉生態更具彈性。然而上述現象大多發生在雌、雄榕果果季具有明顯季節變化的種類中，在雌、雄株全年不斷產生果季的物種中則多半不具有此現象（Kuaraksa *et al.*, 2011），因這類榕屬植物族群中可能各時期的榕果隨時皆維持穩定數量，故不需要為了確保授粉蜂是否有足夠的 B 期榕果進入而使自身提早產生高峰。根據 Bain *et al.* (2014) 和本研究第二章之結果，鵝鑾鼻蔓榕物候屬於雌、雄榕果全年連續生產的類型，B 期榕果數量高峰不必早於 D 期榕果高峰，且由圖 1、圖 2 亦可發現 B 期和 D 期榕果兩者趨勢並非單純的高峰前後錯開，故本研究推測授這些未和 B 期榕果高峰對應之授粉蜂族群傾向離開原生地而進入其他族群中，促進鵝鑾鼻蔓榕關聯族群 (metapopulation) 間之交流。

在先前的研究中，授粉蜂族群動態可能受 B 期榕果數量 (Nair and Abdurahiman, 1984)、榕果中雌花數量 (Bronstein and Hossaert-McKey, 1996; Peng *et al.*, 2010) 及授粉蜂 foundress 數量 (Wang and Sun, 2009) 所影響，然而這些研究皆僅探討各項因子在不同季節間的差異，並未針對授粉蜂世代之間的趨勢變化。本研究依據授粉蜂的發育時間推估某時間點之族群數量和前一代影響其族群數量因子之趨勢。在墾丁和佳樂水兩地之 *B. pedunculosa* 族群數量及各影響因子趨勢比較中，授粉蜂族群動

態和各因子之趨勢皆僅有部分高峰對應，顯示授粉蜂族群數量可能受更多因子所調控，Suleman *et al.*, (2015) 發現授粉蜂 *Kradibia tentacularis* 在人為環境下之族群動態在雌榕果存在與否的環境中不具有差異，顯示授粉蜂 foundress 在兩種環境中皆維持穩定且具有相同貢獻，不單純受上述任一因子所影響。墾丁和佳樂水兩地之 *B. pedunculosa* 族群數量呈現顯著差異，可能由於兩地之鵝鑾鼻蔓榕植株數量不同所造成，墾丁地區因植株較多可能導致授粉蜂和非授粉蜂族群數量皆高於佳樂水；再者，兩地氣候、地形位置的不同，造成榕果物候生產兩地區之榕小蜂組成差異。*B. pedunculosa* 族群數量亦不具有顯著差異，此結果亦反映了鵝鑾鼻蔓榕榕果全年生產不間斷的特性 (Bain *et al.*, 2014)。

本研究藉由套袋試驗確認每隻 *B. pedunculosa* 雌蟲平均可產下 178.8 ± 40.64 隻後代，此結果和 Ghara and Borges (2010) 所發現 *Ceratosolen fusciceps* 體內的卵個數 (193.53 ± 29.8) 相似，但卻和 Greef (2002) 所發現每隻 *Alfonsiella* sp. 可產下的後代數量 (89.01 ± 17.41) 及 Raja *et al.* (2008) 所發現 *Kradibia tentacularis* 之後代數量 (62.08 ± 3.08) 差異較大，顯示榕小蜂長期和對應的榕屬植物類群共同演化下已在產卵策略上產生差異。由 3 隻 foundress 和 5 隻 foundress 之後代數量和蟲癭率可推論雄榕果若要達到雌花妥善利用需要 2 至 3 隻 foundress 進入產卵 (圖 5B)；至於雌榕果方面，由於 *B. pedunculosa* 屬於被動授粉，foundress 體表沾滿大量的花粉 (Kjellberg *et al.*, 2001)，鵝鑾鼻蔓榕雌榕果的長花柱雌花平均為 118.59 ± 45.70 朵，明顯較雄榕果少，故 1 隻 foundress 即可達到極高的種子率 (圖 6B)。Patel and Hossaert-McKey (2000) 觀察到 *F. exasperata* 之雌榕果外具有較多授粉蜂造訪，而 *F. hispida* 之雌榕果中 foundress 數量較雄榕果多，推測因 foundress 數量過多容易使後代性比上升，導致具有繁衍能力的雌性後代數量減少，故雄榕果會避免過多 foundress 進入；雌、雄榕果高峰錯開亦可造成 foundress 數量在兩性別榕果內的差異，因目前已知的功能性雌雄異株榕屬植物物候為雄榕果高峰早於雌榕果，此時授粉蜂族群仍

可能處於瓶頸階段。然而，Katabuchi *et al.* (2008) 卻發現 *F. fistulosa* 之雄榕果中 foundress 平均數量較雌榕果多，且 1 隻 foundress 進入雌榕果即可為大量長花柱雌花授粉，產生大量種子。鵝鑾鼻蔓榕和其他 Subg. *Ficus* 的種類，因雌、雄榕果中雌花數量原先即具有明顯差異，因此榕果中 foundress 數量亦可能和其他親緣關係近的物種呈現相似的趨勢且已有性別分化（曾喜育，1997；曾麗蓉，1999）。

在進行墾丁地區 *B. pedunculosa* 族群數量和最小所需族群之比較時，前者在大多數時間皆遠高於後者，但在 2105 年 9 月和 2016 年 3 月 *B. pedunculosa* 族群數量發生銳減之現象。然而 2015 年 9 月的數量銳減似乎不是由大規模氣候事件所造成，因當時並未有颱風侵襲，且佳樂水之 *B. pedunculosa* 族群數量在當時亦未發生銳減現象。但由兩性別的 B 期榕果生產趨勢來看，兩性別的榕果數量在當時處於較低的狀態，顯示此現象可能由兩地微氣候差異所導致。墾丁地區 2016 年 3 月所發生的 *B. pedunculosa* 短缺現象則為 D 期榕果數量降低所造成，此波果季為兩波高峰之間隔，榕果數量原先即較少，此時的 *B. pedunculosa* 主要任務為延續後代並使族群擴大，故族群數量較榕果妥善利用之最小所需族群數量。至於佳樂水之 *B. pedunculosa* 族群則在 2015 年 4 月和 2016 年 1 月發生族群銳減之現象，但這兩個時間點亦未有如颱風之大規模氣候事件發生，且墾丁的族群數量在此時亦不呈相似趨勢。佳樂水的 D 期榕果空窗期直到 9 月較多成熟榕果產出後才算完結，這段時期亦可被視為授粉蜂發生區域性滅絕的期間，直到 9 月 D 期榕果產出後授粉蜂族群才重新建立。不幸的是，才剛建立族群的授粉蜂隨即又因莫蘭蒂颱風的侵襲而再度發生區域性滅絕。先前的研究亦有低溫或是極端氣候事件造成授粉蜂族群發生區域性滅絕的案例（Harrison, 2000; Harrison, 2001; Yang *et al.*, 2013），Harrison (2000; 2001) 報導聖嬰現象引起的乾旱同樣造成婆羅洲的許多榕屬植物榕果物候受到影響，進而使授粉蜂發生區域性滅絕。但墾丁和佳樂水兩地區 *B. pedunculosa* 族群在數量銳減後皆可在短期內回復至原先狀態，這些迅速回復的策略被認為可藉由關聯族群的遷入（Zavodna

et al., 2005)·B 期榕果延長可接受 foundress 的期間 (Anstett *et al.*, 1996) 以及族群內 C 期雄榕果接續成熟之方式來達成。此外，兩地發生 *B. pedunculosa* 數量銳減現象的時間並未重疊，且兩地距離僅約 9.2 公里，遠低於授粉蜂所能散播之最遠距離 (Compton *et al.*, 2000; Ahmed *et al.*, 2009)，因此 *B. pedunculosa* 在散播過程中或許可藉由不斷地交流使兩地之族群趨勢達到互補以維持穩定。

本研究以鵝鑾鼻蔓榕榕果中的授粉蜂 *B. pedunculosa* 數量，並結合榕果物候進行兩種榕果小蜂的族群動態推估，確認了墾丁和佳樂水兩地區之 *B. pedunculosa* 族群數量在 2015 年 3 月至 2016 年 5 月的期間內大致維持穩定，且若有數量銳減現象皆可在短期內回復。然而佳樂水之 *B. pedunculosa* 族群在調查末期時發生區域性滅絕現象，儘管兩地 *B. pedunculosa* 族群似乎具有交流的可能，但關於佳樂水的 *B. pedunculosa* 族群再建立以及奠基者來源仍需後續更深入的研究方可探討。而授粉蜂之區域性滅絕現象也顯示鵝鑾鼻蔓榕共生關係易受極端氣候所危害，需要針對此制定一保育方針。

伍、完成目標

1. 確立鵝鑾鼻蔓榕在極端氣候下所展現之物候反應。
2. 推估其專一性授粉蜂之族群動態，了解此共生關係在極端氣候下的情況
3. 本研究仰賴長期調查，先前的調查資料已分別以 Effects of climate change on a mutualistic coastal species Recovery from typhoon damages and risks of population erosion 及 Topographic effect on the phenology of *Ficus pedunculosa* var. *mearnsii* (Mearns fig) in its northern boundary distribution, Taiwan 為名刊登於 SCI 期刊 Plos One 和 Scientific Report。

表 1. 墾丁 2015 年 3 月 2017 年 3 月鵝鑾鼻蔓榕(*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*)族群幼葉、黃葉、A 期榕果、成熟榕果 (D 或 E) 和溫度及雨量之 Spearman 相關分析表。

墾丁								
	male				female			
	Tender leaf	Yellow leaf	A phase	D phase	Tender leaf	Yellow leaf	A phase	E phase
temperature								
no delay	0.090	0.265*	0.001	-0.047	0.149	0.160	0.295*	0.431*
1 week	0.145	0.243	0.045	-0.083	0.201	0.178	0.230	0.345*
2 weeks	0.121	0.120	-0.018	0.027	0.132	0.078	0.252	0.406*
3 weeks	0.126	-0.026	-0.048	-0.117	0.129	-0.007	0.194	0.258
rainfall								
no delay	0.131	0.026	0.169	-0.152	0.185	-0.036	-0.043	-0.010
1 week	0.298*	-0.073	-0.005	0.064	0.297*	-0.085	0.051	0.287*
2 weeks	0.328*	-0.101	0.078	-0.259	0.272*	-0.027	0.002	0.046
3 weeks	0.297	0.034	0.148	-0.375*	0.353*	0.042	0.041	0.285*

*表示小於顯著水準 0.005

表 2. 佳樂水 2015 年 3 月 2017 年 3 月鵝鑾鼻蔓榕(*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*)族群幼葉、黃葉、A 期榕果、成熟榕果 (D 或 E) 和溫度及雨量之 Spearman 相關分析表。

	佳樂水							
	male				female			
	Tender leaf	Yellow leaf	A phase	D phase	Tender leaf	Yellow leaf	A phase	E phase
temperature								
no delay	-0.415*	0.570*	-0.042	0.108	-0.291*	0.527*	0.216	0.341*
1 week	-0.306*	0.532*	0.028	0.078	-0.225	0.447*	0.226	0.337*
2 weeks	-0.325*	0.615*	-0.111	0.028	-0.212	0.468*	0.086	0.313*
3 weeks	-0.202	0.409*	-0.043	0.110	-0.109	0.379*	0.116	0.391*
rainfall								
no delay	0.145	0.047	0.061	0.053	-0.023	0.075	0.145	0.255
1 week	0.073	0.224	0.011	0.045	0.207	0.116	0.098	0.304*
2 weeks	0.164	0.007	-0.026	0.155	0.175	0.007	0.236	0.235
3 weeks	-0.123	0.435*	-0.135	0.017	0.042	0.489*	-0.086	0.180

*表示小於顯著水準 0.005

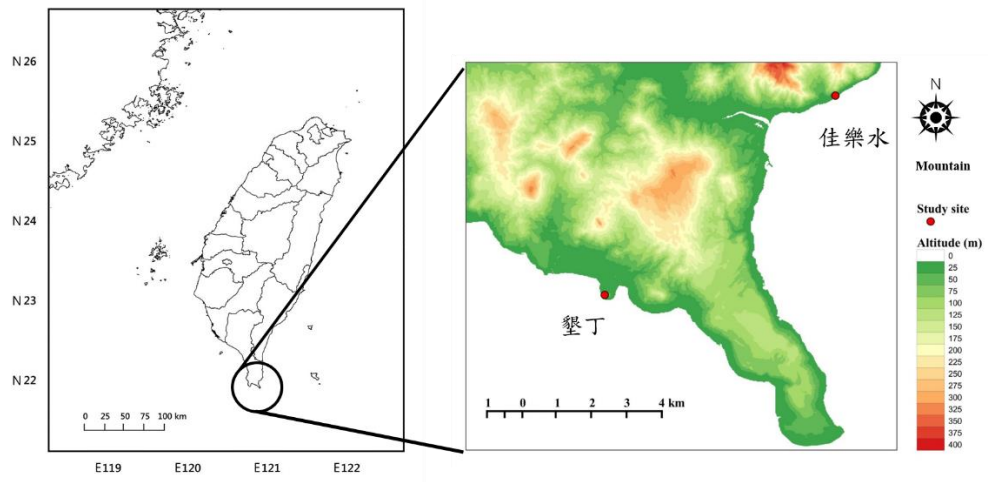


圖 1. 鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 物候觀察試驗地區及其地勢。

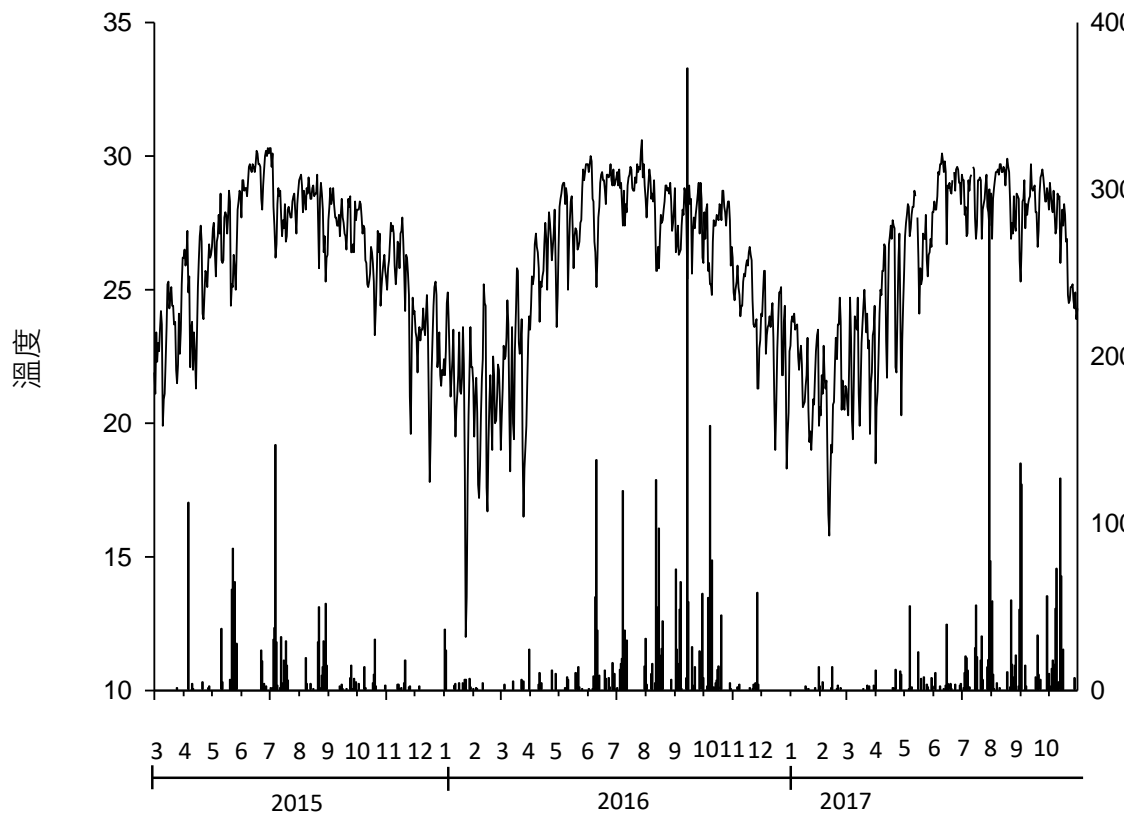


圖 2. 墾丁自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之氣候圖。折線為日均溫，長條為降雨量。兩地在 2016 年 9 月發生的降雨高峰為莫蘭蒂颱風之影響。

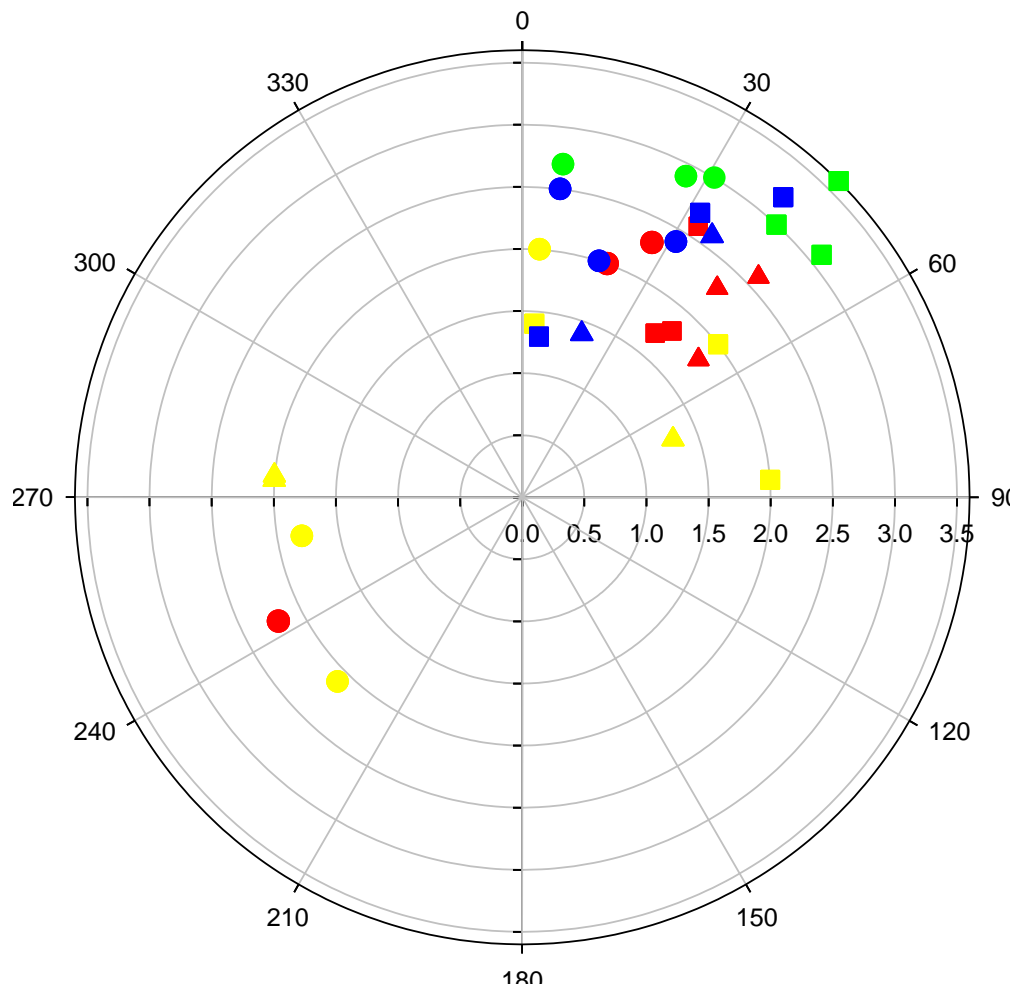


圖 3. 墾丁自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之平均風力風向圖。半徑為平均風力，圓周為方位角度，其中圓點為 2015 年 3 月至 2016 年 2 月之資料、方形為 2016 年 3 月至 2017 年 2 月資料、三角形為 2017 年 3-10 月資料、紅色為春季 3-5 月、黃色為夏季 6-8 月、藍色為秋季 9-11 月、綠色為冬季 12-2 月。

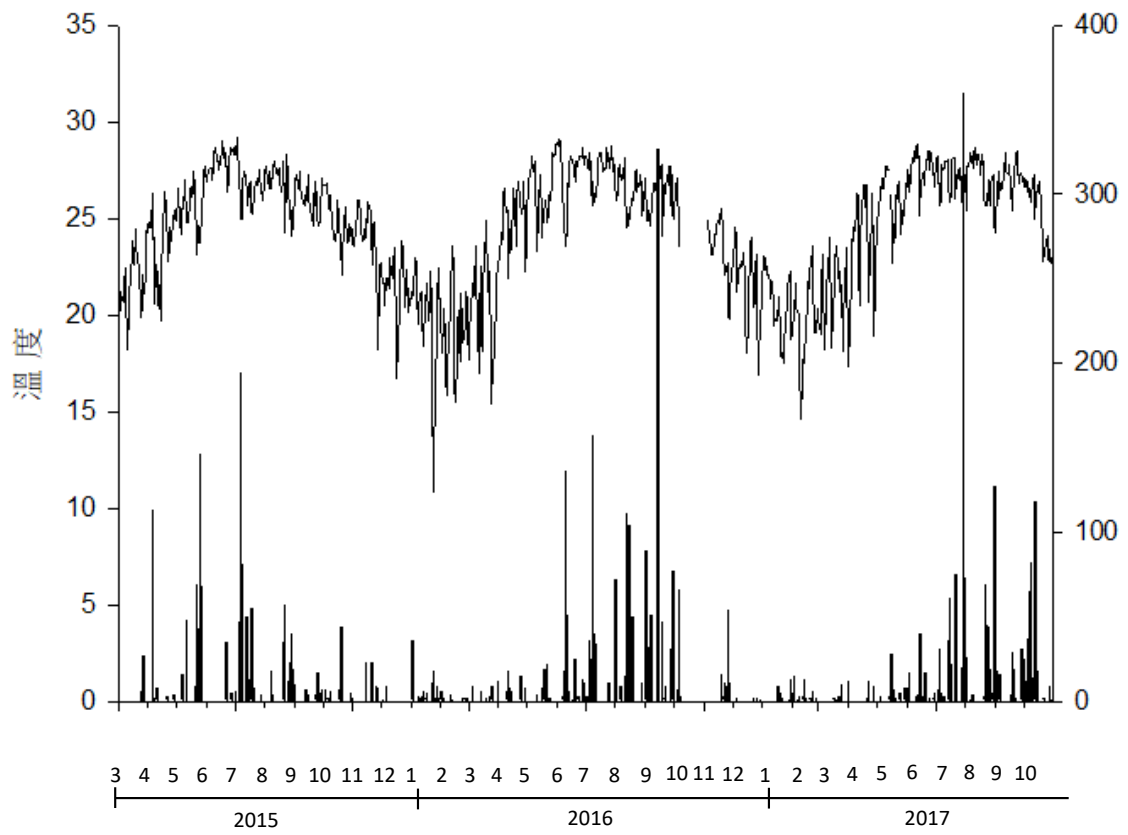


圖 4. 佳樂水自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之氣候圖。折線為日均溫，長條為降雨量。兩地在 2016 年 9 月發生的降雨高峰為莫蘭蒂颱風之影響。

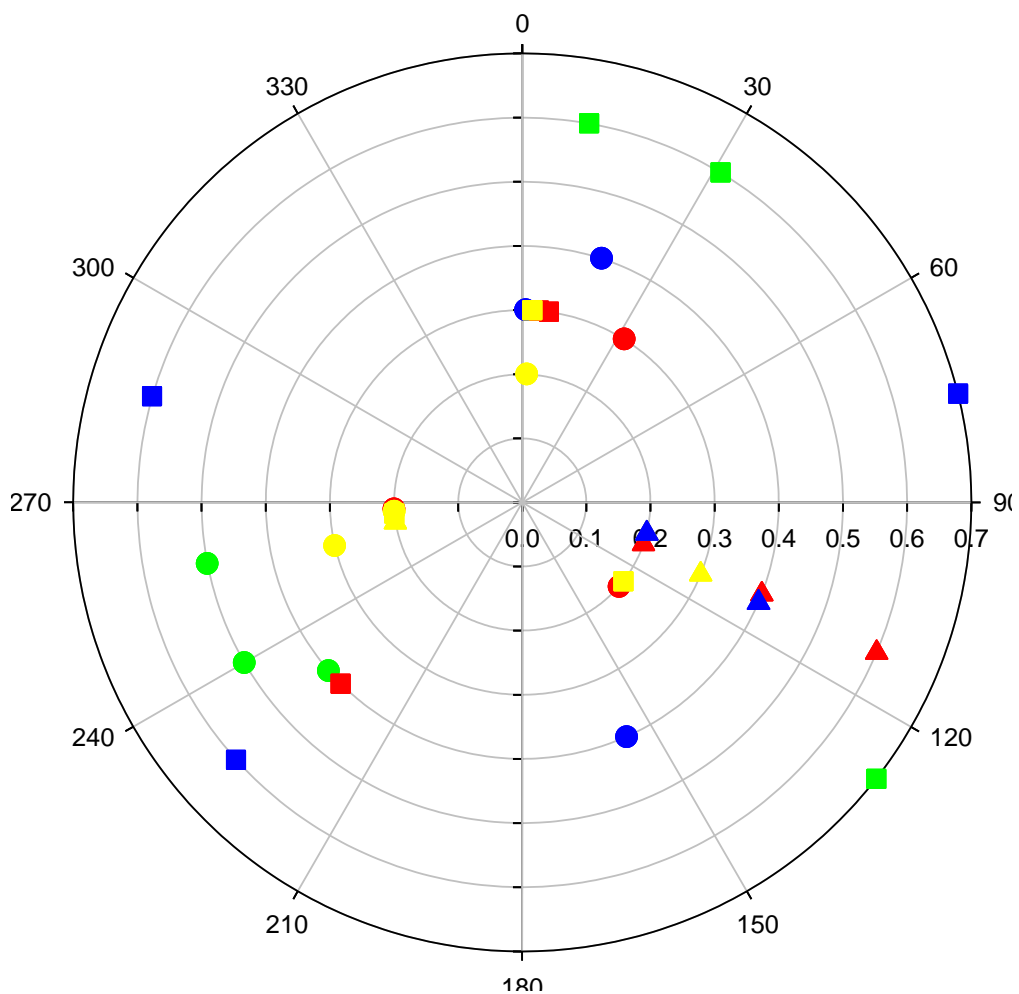


圖 5. 佳樂水自 2015 年 3 月至 2017 年 10 月之平均風力風向圖。半徑為平均風力，圓周為方位角度，其中圓點為 2015 年 3 月至 2016 年 2 月之資料、方形為 2016 年 3 月至 2017 年 2 月資料、三角形為 2017 年 3-10 月資料、紅色為春季 3-5 月、黃色為夏季 6-8 月、藍色為秋季 9-11 月、綠色為冬季 12-2 月。

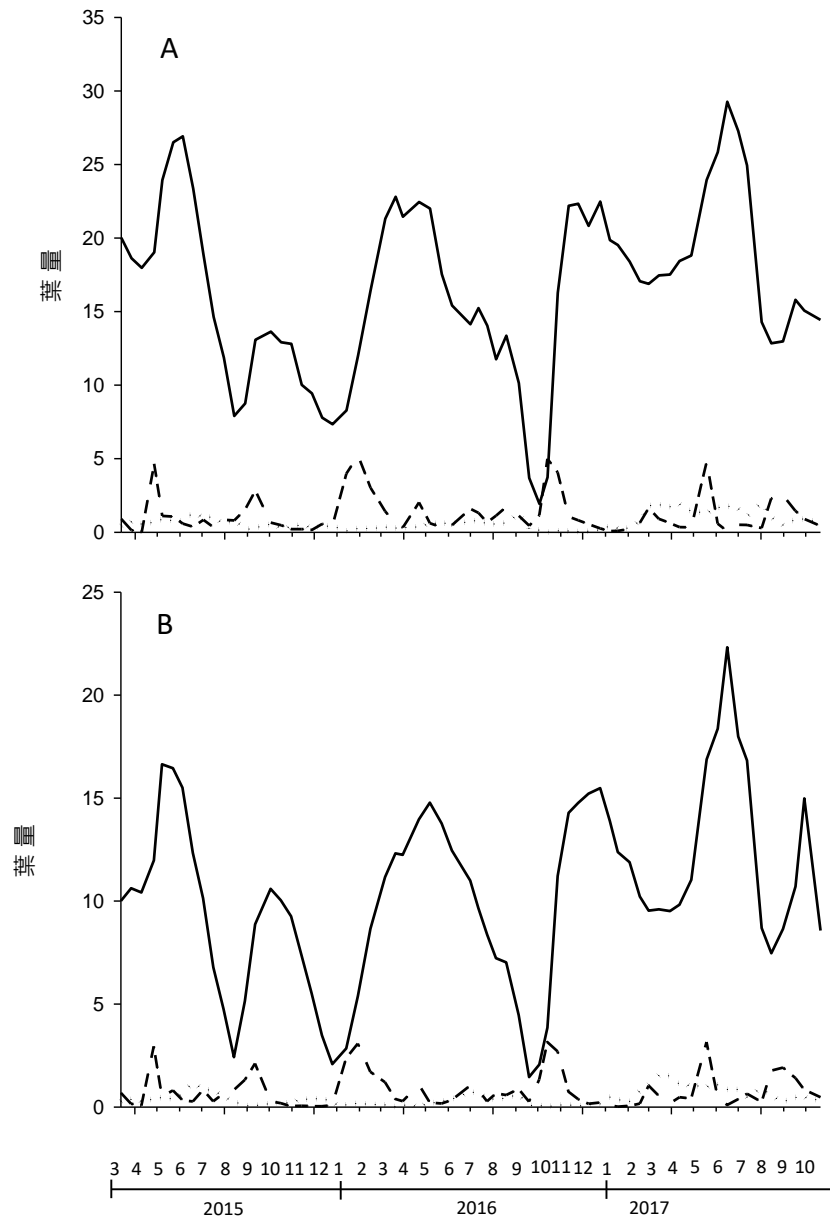


圖 6. 墾丁 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 枝條平均葉片數量變化。A: 雄株; B: 雌株。實線為成熟葉量; 虛線為幼葉量; 點線為黃葉量。

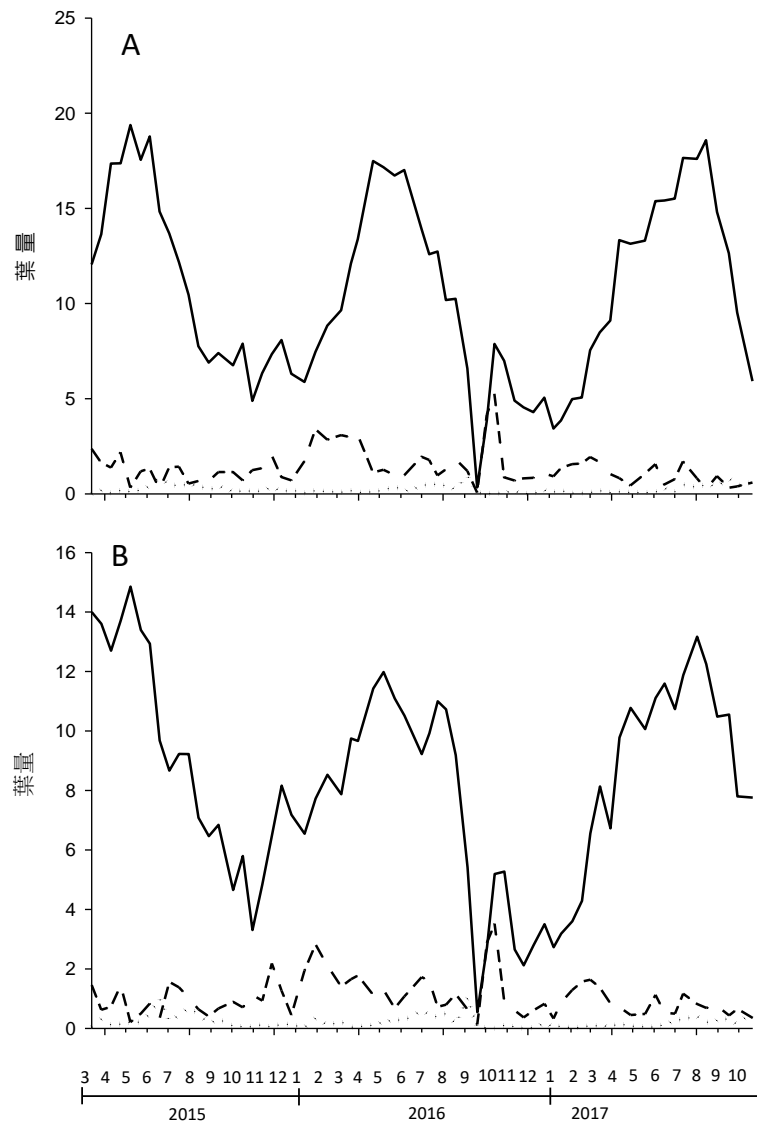


圖 7. 佳樂水 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 枝條平均葉片數量變化。A: 雄株; B: 雌株。實線為成熟葉量; 虛線為幼葉量; 點線為黃葉量。

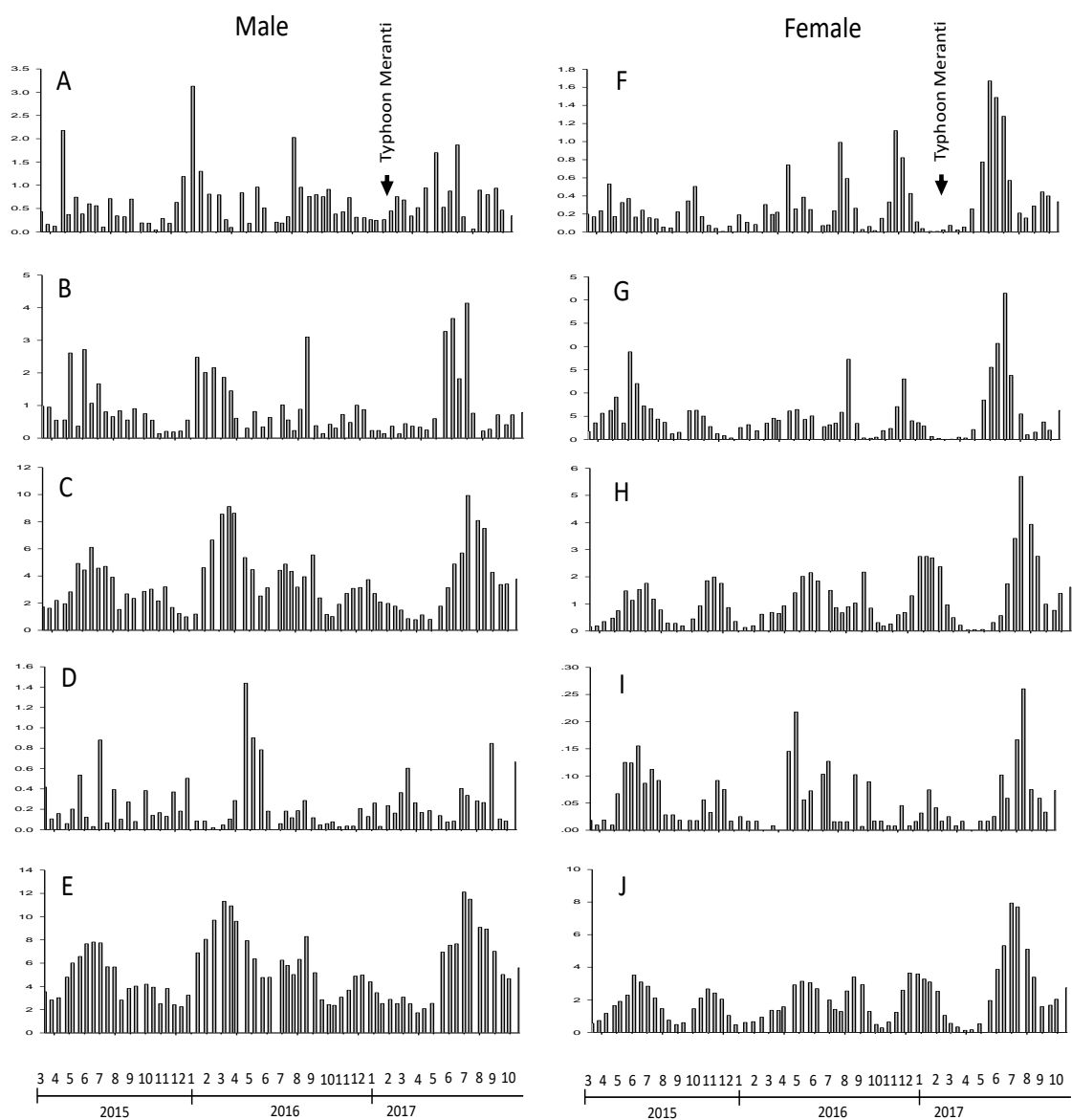


圖 8. 墾丁 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 枝條各期榕果平均數量變化。A: 雄株 A 期榕果; B: 雄株 B 期榕果; C: 雄株 C 期榕果; D: 雄株 D 期榕果; E: 雄株榕果總量; F: 雌株 A 期榕果; G: 雌株 B 期榕果; H: 雌株 C 期榕果; I: 雌株 E 期榕果; J: 雌株榕果總量。箭頭為莫蘭蒂颱風侵襲時間。

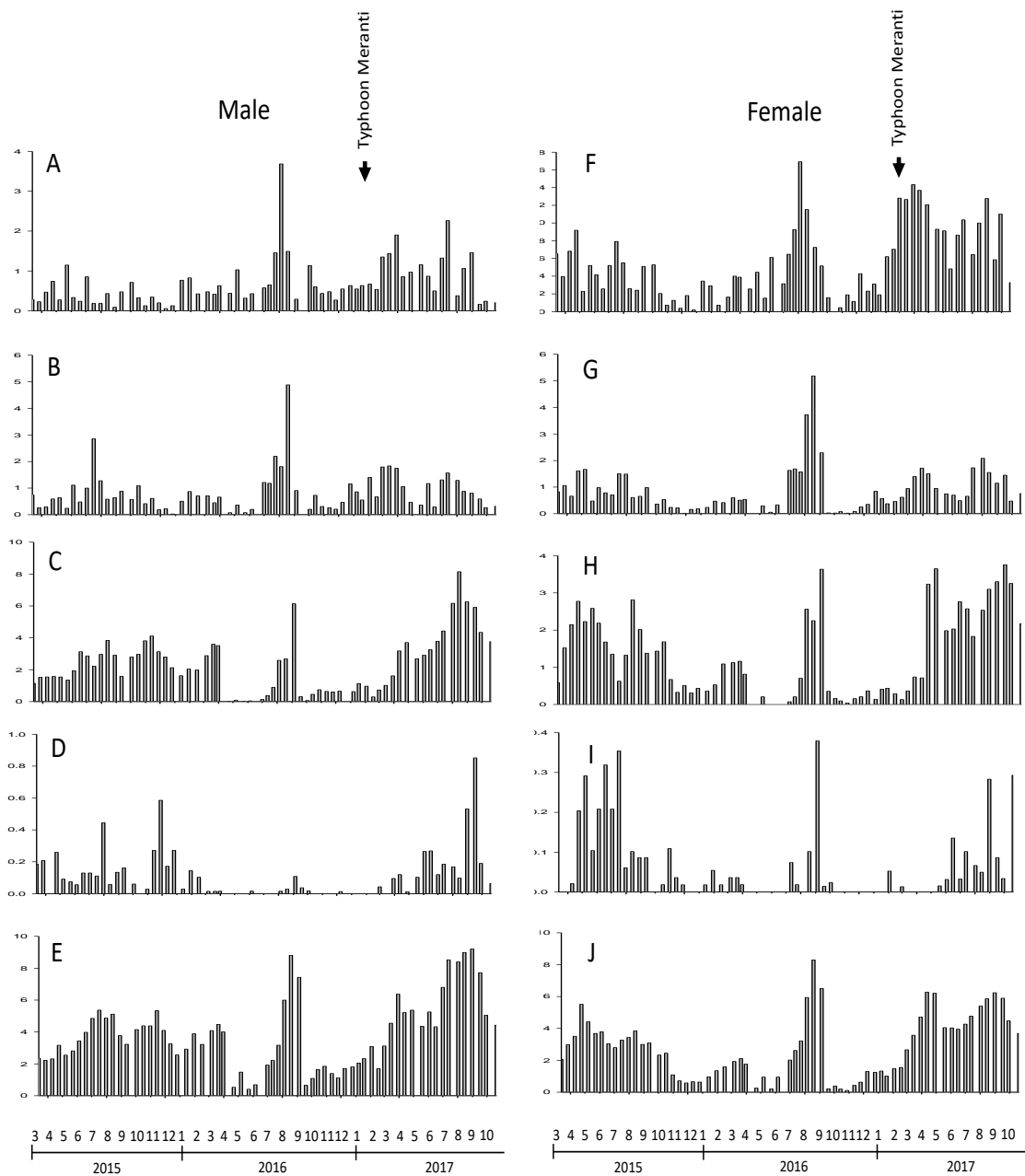


圖 9. 佳樂水 2015 年 3 月至 2017 年 10 月鵝鑾鼻蔓榕 (*Ficus pedunculosa* var. *mearnsii*) 枝條各期榕果平均數量變化。A: 雄株 A 期榕果; B: 雄株 B 期榕果; C: 雄株 C 期榕果; D: 雄株 D 期榕果; E: 雄株榕果總量; F: 雌株 A 期榕果; G: 雌株 B 期榕果; H: 雌株 C 期榕果; I: 雌株 E 期榕果; J: 雌株榕果總量。箭頭為莫蘭蒂颱風侵襲時間。

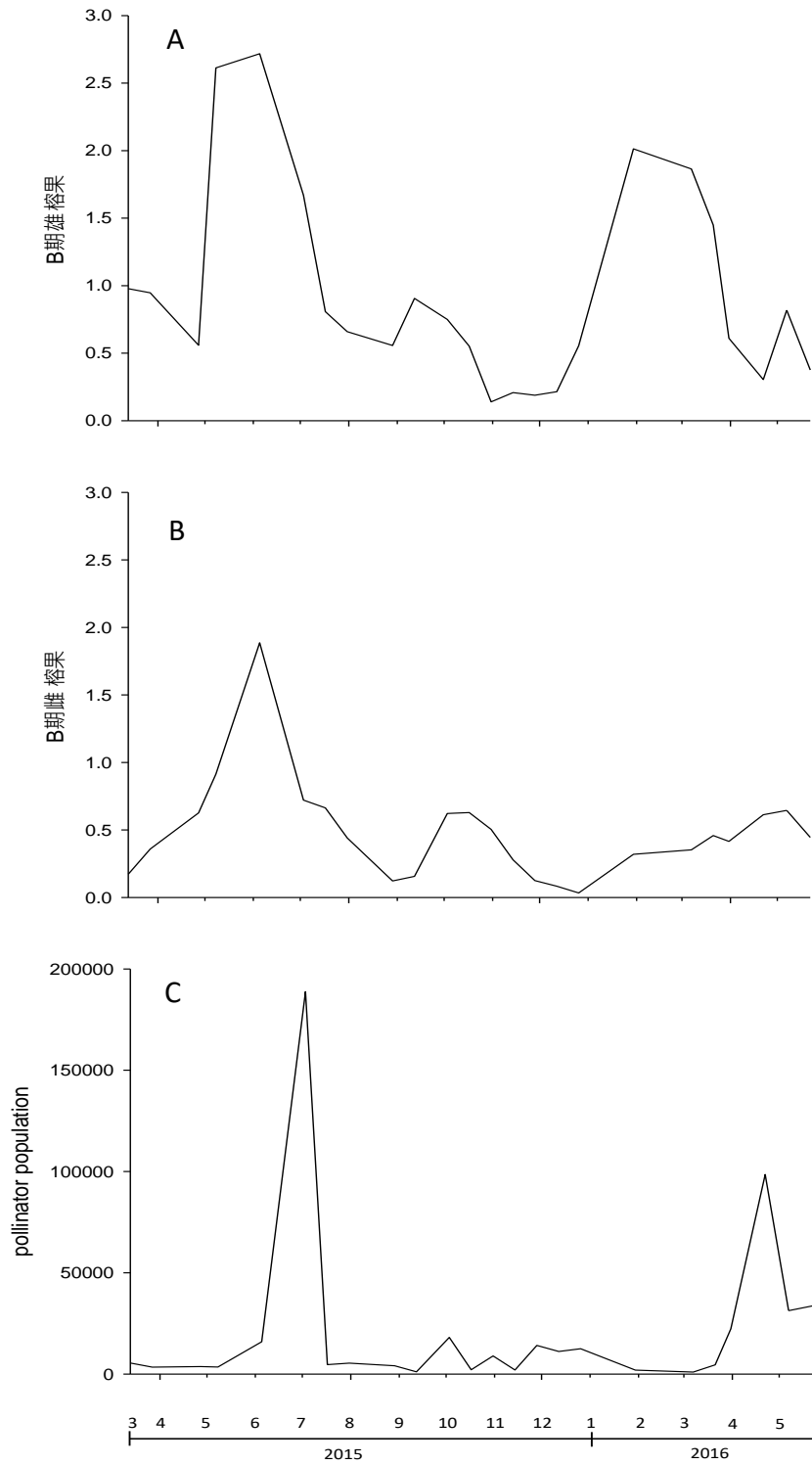


圖 10. 墾丁地區鵝鑾鼻蔓榕及 *Blastophaga pedunculosa* 授粉生態趨勢圖。A: B 期雄榕果; B: B 期雌榕果; C: *B. pedunculosa* 族群動態。

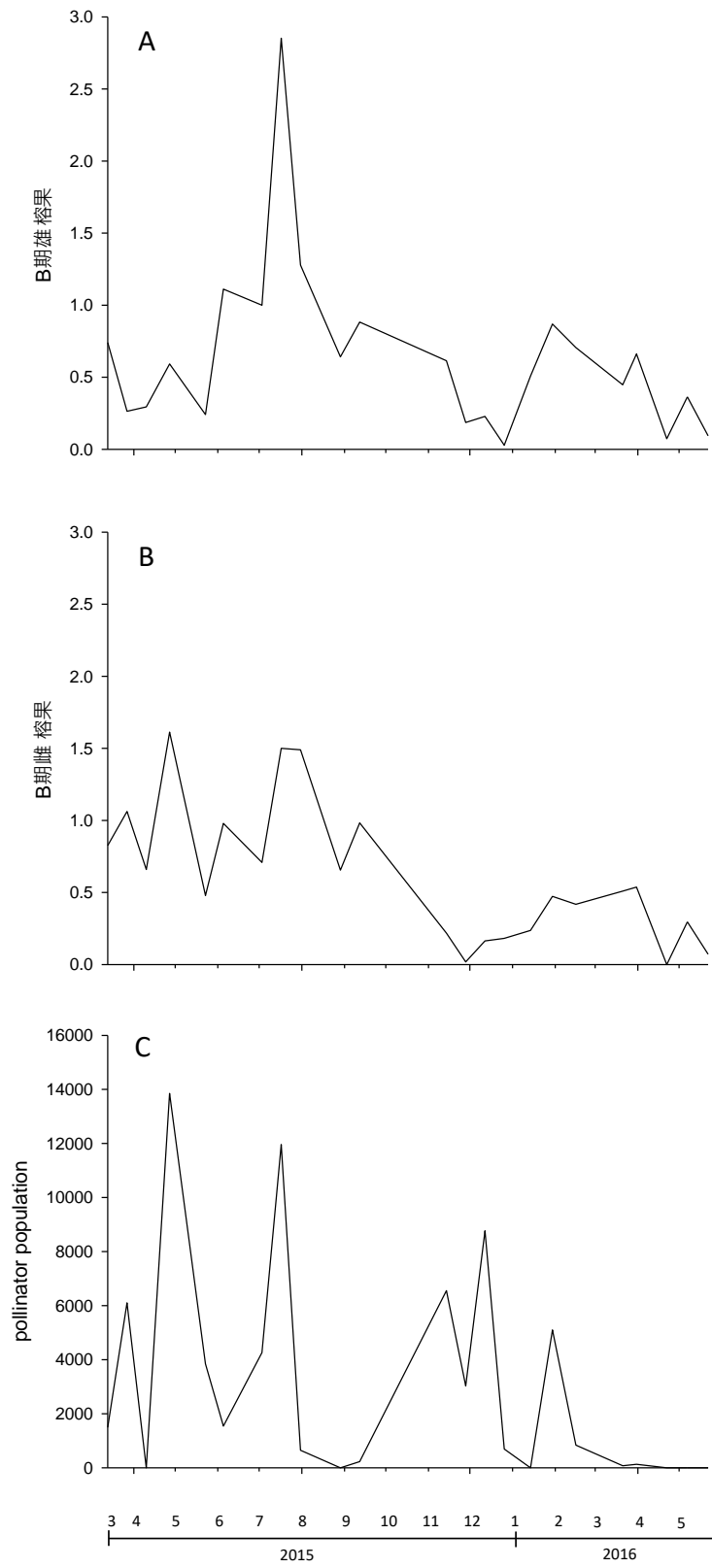


圖 11. 佳樂水地區鵝鑾鼻蔓榕及 *Blastophaga pedunculosa* 授粉生態趨勢圖。A: B 期雄榕果; B: B 期雌榕果; C: *B. pedunculosa* 族群動態。

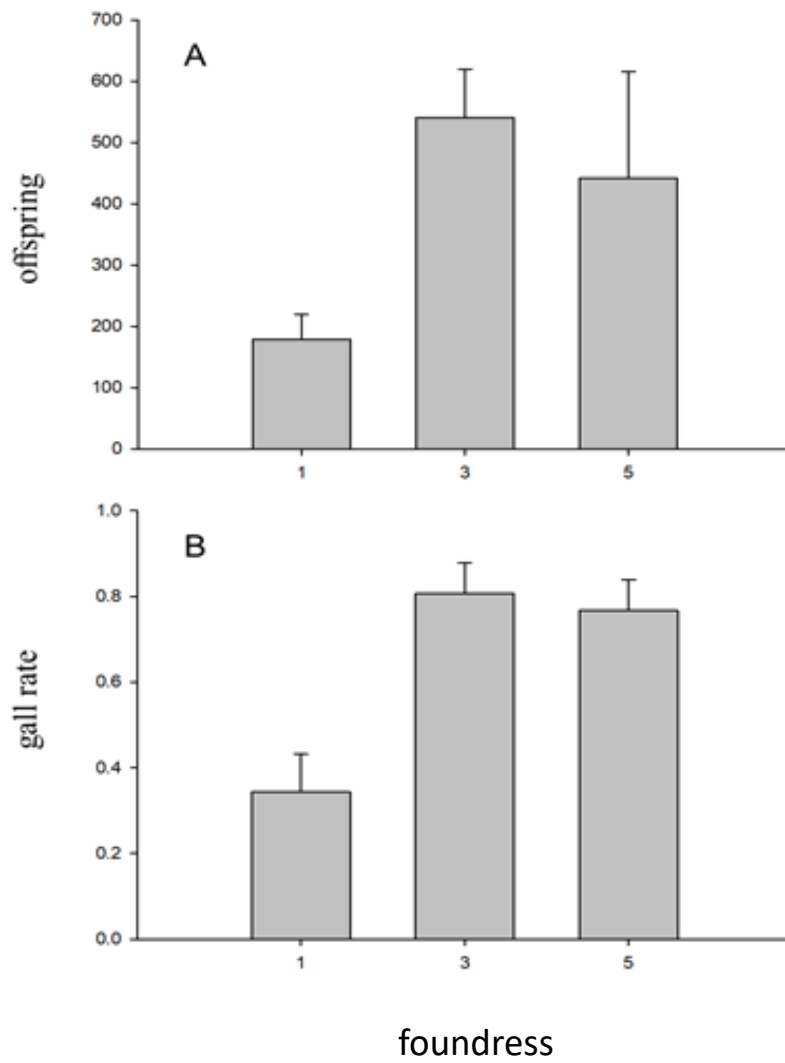


圖 12. *Blastophaga pedunculosa* 之 foundress 數量對後代數量、造瘿率及性比之關係圖。

A: 後代數量; B: 造瘿率。

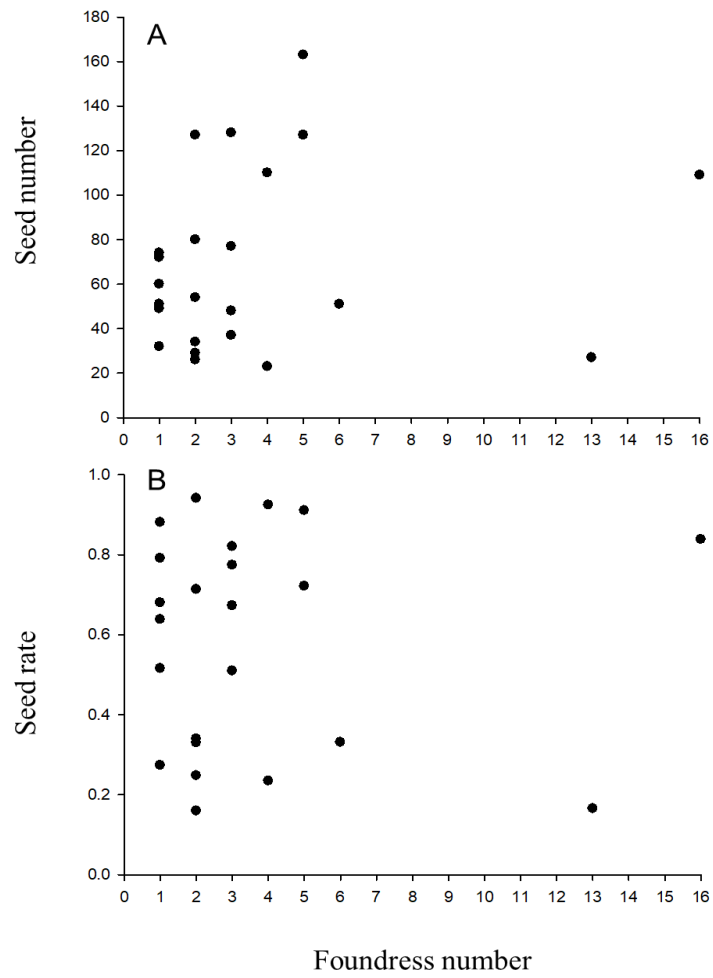


圖 13. *Blastophaga pedunculosa* 不同 foundress 數量對種子數量及種子率之關係圖。A: 種子數量; B: 種子率。

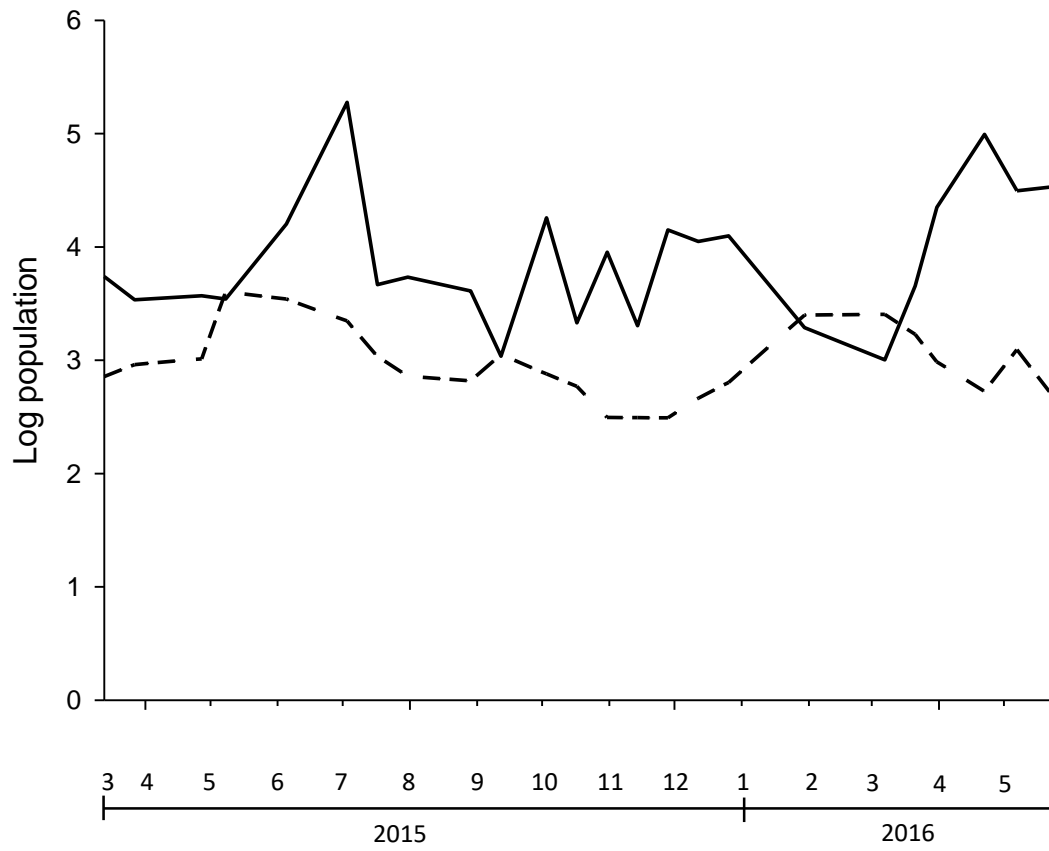


圖 14. 墾丁地區 *Blastophaga pedunculosaae* 族群和榕果妥善利用之最小所需族群比較圖。實線為 *B. pedunculosaae* 族群動態；虛線為最小所需族群。

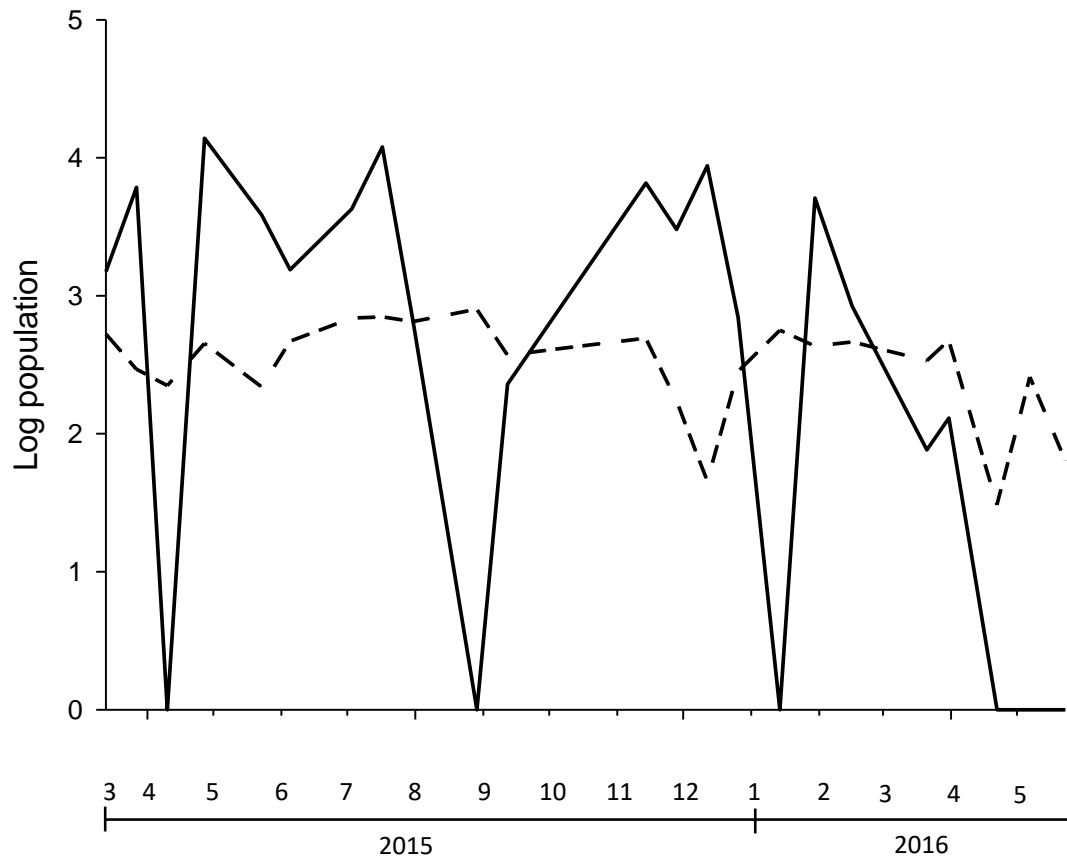


圖 15. 佳樂水地區 *Blastophaga pedunculosa* 族群和榕果妥善利用之最小所需族群比較圖。實線為 *B. pedunculosa* 族群動態；虛線為最小所需族群。

陸、引用文獻

- 王震哲、邱文良、張和明，2012。臺灣維管束植物紅皮書初評名錄。特有生物研究保育中心、臺灣植物分類學會。
- 何伊喬 (2009) 台中地區稜果榕物候之研究。國立中興大學森林系碩士論文。96 頁。
- 邱于庭 (2012) 鵝鑾鼻蔓榕物候與族群遺傳多樣性之研究。國立中興大學森林系碩士論文。108 頁。
- 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。共 86 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。398 頁。
- 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。
- 賴明洲 (2003) 台灣的植物。晨星出版社。台北。共 408 頁。
- Ahmed S., S. Compton, R. Butlin and P. Gilmartin (2009) Wind-borne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometers apart. *PNRS* 106(48): 20342-20347.
- Anstett M.-C., G. Michaloud and F. Kjellberg (1995) Critical population size for fig/wasp mutualism in a seasonal environment: effect and evolution of the duration of female receptivity. *Oecologia* 103: 453-461.
- Anstett M., M. Hossaert-McKey and D. McKey (1997) Modeling the persistence of small populations of strongly interdependent species: figs and fig wasps. *Conservation Biology* 11(1): 204-213.
- Anstett M., F. Kjellberg and J. Bronstein (1998) Waiting for wasps: consequences for the pollination dynamics of *Ficus pertusa* L. *Journal of Biogeography* 23: 459-466.
- Bain A., L.S. Chou, H.Y. Tzeng, Y.C. Ho, Y.P. Chiang, W.H. Chen, Y.T. Chio, G.Y. Li, H..W. Yang, F. Kjellberg and M. Hossaert-McKey (2014) Plasticity and diversity

- of the phenology of dioecious *Ficus* species in Taiwan. *Acta Oecologica* 57:124-134..
- Bain A., H.-Y. Tzeng, W.-J. Wu and L.-S. Chou (2015) *Ficus* (Moraceae) and fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) in Taiwan. *Botanical Studies*, 56:11.
- Berg C.C. (2003) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: The main subdivision of *Ficus*: the subgenera. *Blumea* 48: 167-178.
- Bronstein J. and D. Mckey (1989) The fig/pollinator mutualism: a model system for comparative biology. *Experientia* 45: 601-604.
- Bronstein J., P.-H. Gouyon, C. Gliddon, F. Kjellberg and G. Michaloud (1990) The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. *Ecology* 71(6): 2145-2156.
- Bronstein J. and A. Patel (1992) Causes and consequences of within-tree phenological patterns in the Florida strangling fig, *Ficus aurea* (Moraceae). *American Journal of Botany* 79(1): 41-48.
- Chen C.-H. and L.-Y. Chou (1997) The Blastophagini of Taiwan (Hymenoptera: Agaonidae: Agaoninae). *Journal of Taiwan Museum* 50 (2): 113–154
- Chen H., Y. Peng, Y. Zhang and R. Corlett (2015) Winter cropping in *Ficus tinctoria*: an alternative strategy. *Scientific Reports* 5:16496/doi: 10.1038/srep16496.
- Corner E.J.H. (1965) Check-List of *Ficus* in Asia and Australasia with Keys to Identification. *Gardens' Bulletin* 21: 1-186.
- Compton S., J.-Y. Rasplus and A. Ware (1994) African fig wasp parasitoid communities. Oxford University Press 343-368.
- Compton S., M. Elwood, A. Davis and K. Welch (2000) The flight heights of chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) in a lowland Bornean rain forest: fig wasps are the high fliers. *Biotropica* 32(3): 515-522.
- Cook J. and S. Segar (2010) Speciation in fig wasps. *Ecological Entomology* 35(1):54-66.
- Corner E. (1965) Check-List of *Ficus* in Asia and Australasia with Keys to

- Identification. *Gardens' Bulletin* 21: 1-186.
- Corlett R. (1987) The phenology of *Ficus fistulosa* in Singapore. *Biotropica* 19(2): 122-124.
- David J., B. Murugan and R. Manakadan (2012) Seasonality in fruiting of fig and non-fig species in a tropical dry evergreen forest in Sriharikota Island, Southern India. *Tropical Ecology* 53(1):1-13.
- Emanuel K. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686-688.
- 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 (1969) On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* 49(2): 259-269.
- Gates D. and J. Nason (2012) Flowering asynchrony and mating system effects on reproductive assurance and mutualism persistence in fragmented fig-fig wasp populations. *American Journal of Botany* 99(4):757-768.
- Ghara M, and R. Borges (2010) Comparative life-history traits in a fig wasp community: implications for community structure. *Ecological Entomology* 35:139-148.
- Greef J. (2002) Mating system and sex ratio of a pollinating fig wasp with dispersing males. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Science* 269: 2317-2323.
- Harrison R. (2000) Repercussions of El nino: drought causes extinction and the breakdown of mutualism in Boeneo. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Science* 267:911-915.
- Harrison R. (2001) Drought and the consequences of El nino in Borneo: a case study of figs. *Population Ecology* 43:63-75.
- Harrison R. (2006) Maintenance of Specificity in an Isolated Fig. *Biotropica* 39(2): 275-277.

- Hatfield J. and J. Prueger (2015) Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10:4-10.
- Hong C.C., M.Y. Lee, H.H. Hsu, J.L. Kuo (2010) Role of submonthly disturbance and 40-50 day ISO on the extreme rainfall event associated with Typhoon Morakot (2009) in Southern Taiwan. *Geophysical Research Letters* 37, L08805, doi:10.1029/2010GL042761.
- Hossaert-McKey M., M. profit, C. Soler, C. Chen, J. Bessiere, B. Schatz and R. Borges (2016) How to be a dioecious fig: chemical mimicry between sexes matters only when both sexes flower synchronously. *Scientific Report* 6: 21236.
- Janzen D. (1979) How to be a fig. *Ann. rev. ecol. syst.* 10:13-51.
- Jevanandam N. A. Goh and R. Corlett (2013) Climate warming and the potential extinction of fig wasps, the obligate pollinators of figs. *Biology Letters* 9: 20130041.
- 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. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution* 41(4): 693-704.
- Kjellberg F. and S. Maurice (1989) Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: its evolution and consequence. *Experientia* 45:653-660.
- Kuaraksa C., S. Elliott and M. Hossaert-McKey (2012) The phenology of dioecious *Ficus* spp. Tree species and its importance for forest restoration projects. *Forest Ecology and Management* 265: 82-93.
- Kameyama T., R. Harrison and N. Yamamura (1999) Persistence of a fig wasp population and evolution of dioecy in figs: a simulation study. [Researches on Population Ecology](#) 41: 243-252.
- Kato M., A. Takimura and A. Kawajita (2003) An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *PNRS* 100(9): 5264-5267.
- Kasumi J., H. Azuma, H.-Y. Tzeng, L.-S. Chou, Y.-Q. Peng, K. Nakamura and Z.-H.

- Su (2012) Phylogenetic analyses suggest a hybrid origin of the figs (Moraceae: *Ficus*) that are endemic to the Ogasawara (Bonin) Islands, Japan. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63:168-179.
- Katabuchi M., R. Harrison, and T. Nakashizuka (2008) Documenting the effect of foundress number in a dioecious fig, *Ficus fistulosa*, in Malaysia. *Biotropica* 40(4): 457-461.
- Kerdelhue C. and J.-Y. Rasplus (1996) Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos* 75:2-14.
- Li H.-Q., S. Wang, J.-Y. Chen and P. Gui (2012) Molecular phylogeny of *Ficus* section *Ficus* in China based on four DNA regions. *Journal of Systematics and Evolution* 50(5):422-432.
- Marussich W. and A. Machado (2007) Host-specificity and coevolution among pollinating and nonpollinating New World fig wasps. *Molecular Ecology* 16(9):1925-1946.
- Mawdsley N., S. Compton and R. Whittaker (1998) Population persistence, pollination mutualisms, and figs in fragmented tropical landscapes. *Conservation Biology* 12(6): 1416-1420.
- McPherson J. (2005) Phenology of six *Ficus* L., Moraceae, species and its effects on pollinator survival, in Brisbane, Queensland, Australia. *Geographical Research* 43(3):297-305.
- Moore J. C., S. G. Compton, M. J. Hatcher and A. M. Dunn (2002) Quantitative test of sex ratio models in a pollinating fig wasp. *Animal Behaviour* 64: 23-32.
- Nair P. B and U. C. Abdurahiman (1984) Population dynamics of the fig wasp *Kradibia gestroi* (*grandi*) (Hymenoptera Chalcidoidea, Agaonidae) from *Ficus exasperata* Vahl. *Entomology* 87(4): 365-375.
- Pachepsky E., T. Taylor and S. Jones (2002) Mutualism promotes diversity and stability in a simple artificial ecosystem. *Artificial Life* 8(1): 5-24.

- Patel A. and M. Hossaert-McKey (2000) Components of reproductive success in two dioecious fig species, *Ficus exasperata* and *Ficus hispida*. *Ecology* 81(10): 2850-2866.
- Patel A. (1996) Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. *Journal of Ecology* 84:667-680.
- Patel A. and M.H. Mckey (2000) Components of reproductive success in two dioecious fig species, *Ficus exasperata* and *Ficus hispida*. *Ecology* 81(10): 2850-2866.
- Pereira R., E. Rodrigues and A. de Oliveira Menezes Jr (2007) Phenological patterns of *Ficus citrifolia* (Moraceae) in a seasonal humid-subtropical region in Southern Brazil. *Plant Ecology* 188: 265-275.
- Peng Y. Q., S. Compton and D. R. Yang (2010) The reproductive success of *Ficus altissima* and its pollinator in a strongly seasonal environment: Xishuangbanna, Southwestern China. *Plant ecology* 209: 227-236.
- Pothasin P., S. Compton and P. Wangpakapattanawong (2016) Seasonal of leaf and fig production in *Ficus squamosa*, a fig tree with seeds dispersed by water. *Plos One* 11(3): e0152380. doi: 10.1371/journal.pone.0152380
- Raja S., N. Suleman, S. G. Compton and J. C. Moore (2008) The mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Science* 275: 1603-1610.
- Ramirez W. (1974) Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. [Annals of the Missouri Botanical Garden](#) 61: 770-780.
- Root T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig and J.A. Pounds (2003) “Fingerprints” of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Rosenzweig, C., G. Casassa, D.J. Karoly, A. Imeson, C. Liu, A. Menzel, S. Rawlins, T.L. Root, B. Seguin, P. Tryjanowski (2007) Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, M.L.

- Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden and C.E. Hanson, Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 79-131.
- Schwartz M.D. (2003) Phenology: An Integrative Environmental Science. Kluwer Academic Publishers. 564p.
- Shanahan M., S. So, S. Compton and R. Corlett (2001) Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews* 76: 529-572.
- Smith C. and J. Bronstein (1996) Site variation in reproductive synchrony in three neotropical figs. *Journal of Biogeography* 23: 477-486.
- Spencer H., G. Weiblen and B. Flick (1996) Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. *Journal of Biogeography* 23: 467-475.
- Suleman N., S. Raja, Y. Zhang and S. Compton (2011) Sexual differences in the attractiveness of figs to pollinators: females stay attractive for longer. *Ecological entomology* 36: 417-424.
- Suleman N., S. Sait and S. Compton (2015) Female figs as traps: their impact on the dynamics of an experimental fig tree-pollinator-parasitoid community. *Acta oecologica* 62: 1-9.
- 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. *beeheyana* (Hook. et Arn.) King and *Blastophaga nipponica* Grandi. in Seasonal Guandaushi Forest Ecosystem, Taiwan. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 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 *Sycoscapter*, and their impact on pollinator abundance in *Ficus formosana*. *Symbiosis* 45: 129-134.
- Walther G.R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J. Beebee, J.M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg and F. Bairlein (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wang R.W. and B. F. Sun (2009) Seasonal change in the structure of fig-wasp

- community and its implication for conservation. *Symbiosis* 47(2): 77-83.
- Wang R. W., B. F. Sun, J. Z. He and D. W. Dunn (2015) Non-quantitative adjustment of offspring sex ratios in pollinating fig wasps. *Scientific Reports* 5: 13057.
- Ware, A., S. Compton, P. Kaye and S. van Noort (1993) Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Systematics and Evolution* 186: 147-156.
- Weiblen G. and G. Bush (2002) Speciation in fig pollinators and parasites. *Molecular Ecology* 11(8): 1573-1578.
- Wrangham R., N. Conklin, G. Etot, J. Obua, K. Hunt, M. Hauser and A. Clark (1993) The value of figs to chimpanzees. *International Journal of Primatology* 14(2):243-256.
- Yang H.-W., H.-Y. Tzeng and L.-S. Chou (2013) Phenology and pollinating wasp dynamics of *Ficus microcarpa* L.f.: adaptation to seasonality. *Botanical Studies* 54:11.
- Yeo C.-K. and H.-T.-W. Tan (2009) Variation in reproductive output of *Ficus superba* despite aseasonal reproduction. *Plant Ecol* 205:235-248.
- Yu H., N.-X. Zhao, Y.-Z. Chen, Y. Deng, J.-Y. Yao and H.-G. Ye (2006) Phenology and reproductive strategy of a common fig in Guangzhou. *Botanical Studies* 47:435-441.
- Zavodva M., P. Arens, P. van Dijk, T. Partomihardjo, B. Vosman and J. van Damme (2005) Pollinating fig wasps: genetic consequences of island recolonization. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1234-1243.
- Zhang G. Q. Song and D. Yang (2006) Phenology of *Ficus racemose* in Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica* 38(3):334-341.
- Zhang L.-S., S. Compton, H. Xiao, Q. Lu and Y. Chen (2014) Living on the edge: fig tree phenology at the northern range limit of monoecious *Ficus* in China. *Acta Oecologica* 57:135-141.
- Zhao T.-T., S. Compton, Y.-J. Yang, R. Wang and Y. Chen (2014) Phenological

adaptions in *Ficus tikoua* exhibit convergence with unrelated extra-tropical fig trees. Plos One 9(12): e114344. doi: 10.1371/journal.pone.0114344.