

นิเวศวิทยาการผสมเกสรที่เกี่ยวข้องกับการติดผลของไม้สัก:
ที่ป่าธรรมชาติและสวนป่า

**Pollination ecology in relation to fruit setting of teak
(*Tectona grandis* Linn.f.): natural and plantation forests**

สุวรรณ ตั้งมิตรเจริญ¹

ประสิทธิ์ เพ็ชรอนุรักษ¹

Robert Cunningham²

Suwan Tangmitcharoen

Prasit Pianhanuruk

Robert Cunningham

ABSTRACT

Studies were carried out in a natural teak forest and teak seed orchard plantation at Mae Ga Forest Seed Orchard in Phayao Province. Scaffolding was installed to allow access to the canopy of three trees growing in a seed orchard plantation and a further three trees in the natural forest. Of fifty-four insect pollinators representing 20 families and 3 orders (Hymenoptera, Lepidoptera, and Diptera) eleven species were found to be important pollinators. The most numerous pollinators were found to be stingless bees (*Trigona* spp. and *Ceratina* spp.). These species had moderately high pollen transfer (5 pollens/stigma), and moderately long flower visitation rates (0.13 flowers/second). In plantations pollinators were found to be more likely to fly between inflorescence, than in the natural forest. The numbers of pollen on the stigmas in the plantation (5.90 ± 0.79) were higher than in the natural forest (2.96 ± 0.74). The behavior of the insects in the plantation was flying among inflorescences. It was increased probability of cross-pollination and had the more effective transfer of pollen in the plantation, (more pollen delivered to the stigma). They were factors likely to lead to higher fruit set rates in plantations. This was confirmed by a study which found that the reproductive success and seed-to-ovule ratio of plantation trees was significantly higher than natural forest trees.

Keywords: teak, pollen transfer, fruit set rate, pollinator

บทคัดย่อ

การศึกษาดำเนินการที่ ป่าสักธรรมชาติและสวนป่าที่เป็นสวนผลิตเมล็ด บริเวณสวนผลิตเมล็ดพันธุ์ ไม้ป่าแม่กาจังหวัดพะเยา จัดสร้างนั่งร้านเหล็กเพื่อการศึกษาบริเวณดอก ที่ต้นสักในแปลงป่าสักธรรมชาติและสวนป่า จำนวนอย่างละ 3 ต้น พบว่ามีแมลงผสมเกสร 54 ชนิด จัดอยู่ใน 20 วงศ์ ของ 3 อันดับ คือ Hymenoptera, Lepidoptera, and Diptera แต่มีเพียง 11 ชนิดที่จัดว่ามีความสำคัญต่อการผสมเกสร ที่พบมากที่สุดและถือว่ามีค่าความสำคัญมากที่สุด คือแมลงในกลุ่มชันโรง (*Trigona* spp. และ *Ceratina* spp.) มี

¹ ส่วนวนวัฒนวิจัย สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้

² นักวิชาการอิสระ ส่วนวิจัยและพัฒนาสิ่งแวดล้อมป่าไม้ สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้

ประสิทธิภาพในการถ่ายละอองเกสรปานกลาง (5 pollens/ดอก) และมีอัตราการตอมดอกปานกลาง (0.13 ดอก/วินาที) แมลงผสมเกสรที่สำคัญในสวนป่า มีพฤติกรรมบินระหว่างช่อดอกมากกว่าที่พบในป่าธรรมชาติ ทำให้มีโอกาสเกิดการผสมข้ามต้นได้มากขึ้น ซึ่งทำให้การถ่ายละอองเกสรมีประสิทธิภาพยิ่งขึ้น และพบว่า จำนวนละอองเกสรเฉลี่ยต่อดอกของต้นสักในสวนป่า (5.9 ± 0.79) สูงกว่าป่าธรรมชาติ (2.96 ± 0.74) ทั้งสองปัจจัยนี้ น่าจะมีผลช่วยเพิ่มอัตราการติดผลของต้นสักในสวนป่า สอดคล้องกับที่พบว่า ค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ และค่า seed-to-ovule ratio ในสวนป่ามากกว่าในป่าธรรมชาติ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

คำหลัก: ไม้สัก, การถ่ายละอองเกสร, อัตราการติดผล, แมลงผสมเกสร

คำนำ

ไม้สักเป็นไม้ที่ได้รับความนิยมสูงสุดชนิดหนึ่งของประเทศ เนื้อไม้มีคุณสมบัติและลักษณะเด่นเป็นพิเศษ ทนทานต่อปลวก มอด ลวดลายสวยงาม และไสกบตกแต่งง่าย ทำให้มีการใช้ในรูปแบบต่างๆ อย่างกว้างขวาง ตั้งแต่อดีตจนถึงปัจจุบัน เช่น การก่อสร้าง เครื่องเรือน เฟอร์นิเจอร์ เครื่องแกะสลัก ของใช้ของประดับ ตลอดจนเครื่องครัวภายในบ้าน

กรมป่าไม้ เล็งเห็นถึงความจำเป็นของการปลูกสร้างสวนป่า เพื่อตอบสนองการใช้ไม้ดังกล่าว จึงได้จัดสร้างสวนผลิตเมล็ดพันธุ์ไม้สักขึ้นตั้งแต่ปี พ.ศ. 2508 เพื่อไว้ใช้เป็นแหล่งเก็บเมล็ดไม้สักพันธุ์ดีสำหรับการผลิตกล้าไม้ที่มีคุณภาพ มีเนื้อที่ประมาณ 12,600 ไร่ แต่ปรากฏว่าสวนผลิตเมล็ดไม้สัก ประสบปัญหาการติดผลน้อย (0.2 กก./ต้น) (ประสิทธิ์, 2538) ไม่เพียงพอต่อความต้องการ ที่ประมาณว่าเป็น 2.5 กก./ต้น (Kaosa-ard, 1991) มีรายงานการวิจัยหลายเรื่องพบว่า สาเหตุที่สำคัญที่สุดประการหนึ่งของการติดผลน้อยในไม้สักคือ การขาดแมลงผสมเกสรที่มีประสิทธิภาพ (Bryndum and Hedegart, 1969; Palupi and Owens, 1996; Tangmitcharoen and Owens, 1997) แต่ก็ยังไม่มียุทธศาสตร์การศึกษาถึงความเชื่อมโยงสัมพันธ์กันของแมลงผสมเกสรและการติดผลของไม้สัก ดังนั้นการศึกษาเกี่ยวกับนิเวศวิทยาการผสมเกสรของไม้สัก จึงมีความจำเป็นอย่างยิ่งเพื่อให้ทราบถึงปัจจัยที่แท้จริงที่เกี่ยวข้องกับการติดผลของไม้สัก อันได้แก่ แมลงที่เกี่ยวข้องและมีบทบาทสำคัญของแมลงต่อการผสมเกสรของไม้สัก พฤติกรรมที่เกี่ยวข้องกับการถ่ายละอองเกสรของแมลงผสมเกสรที่สำคัญในสวนป่าและป่าธรรมชาติ ลักษณะการร่วงของดอกและผล และการติดผลของไม้สัก ความสำเร็จของการสืบพันธุ์ของไม้สักในสวนป่าและป่าธรรมชาติ

อุปกรณ์และวิธีการ

การศึกษาดำเนินการที่สวนป่าและป่าธรรมชาติ บริเวณสวนเมล็ดพันธุ์ไม้ป่าแม่กา อ.เมือง จ.พะเยา เส้นรุ้งที่ $19^{\circ} 10'$ เหนือ เส้นแวงที่ $99^{\circ} 55'$ ตะวันออก ความสูงจากระดับน้ำทะเลปานกลาง 200-220 ม เมื่อต้นสักเริ่มแทงช่อดอกประมาณเดือนกรกฎาคม 2541 คัดเลือกต้นสักจากป่าปลูก 3 ต้น ป่าธรรมชาติ

3 ต้น โดยพิจารณาต้นที่มีจำนวนช่อดอกมากพอ มีความสูงไม่มากนัก และสามารถเข้าถึงได้อย่างไม่ยากลำบากจนเกินไป สำหรับป่าปลูกเป็นแปลงปลูกไม้สักที่มีลักษณะพิเศษที่เรียกว่า สวนผลิตเมล็ด (seed orchard) ปลูกเมื่อปี พ.ศ. 2513 ที่ระยะปลูก 12x12 ม แล้วตั้งนั่งร้านเหล็กขึ้นไปในระดับเรือนยอด เพื่อให้ปฏิบัติงานที่ช่อดอกได้ซึ่งมีความสูงประมาณ 8-12 ม แบ่งการศึกษาเป็น 3 ลักษณะ คือ 1) พฤติกรรมการหาอาหารของแมลง 2) ประสิทธิภาพการนำพาละอองเกสรของแมลง และ 3) ผลผลิตเมล็ดและความสำเร็จของการสืบพันธุ์ดังนี้

1. พฤติกรรมการหาอาหารของแมลงผสมเกสร

การศึกษาพฤติกรรมแมลงผสมเกสร เน้นเฉพาะแมลงที่ลงตอมดอกเท่านั้น โดยบันทึกกิจกรรมต่างๆ เกี่ยวกับการหาอาหาร และการเคลื่อนไหวของแมลงในการหาอาหารและภายหลังการหาอาหาร และใช้กล้องส่องทางไกลแบบสองตา ช่วยในการติดตามแมลงที่มีขนาดเล็กมาก ทั้งนี้ อัตราการหาอาหาร (foraging rate) ได้จากสูตร

$$\text{Foraging rate} = \text{number of flower visited} / \text{time unit} \quad (\text{Dafni, 1992})$$

$$\text{หรือ อัตราการหาอาหาร} = \text{จำนวนดอกที่แมลงตอม} / \text{วินาที}$$

สำหรับการเคลื่อนไหวของแมลงภายหลังการหาอาหาร (destination) เป็นการเฝ้าสังเกตการหาอาหารและการเคลื่อนไหวของแมลงเป็นเวลาประมาณ 15 นาที แล้วสังเกตจุดปลายทางหลังจากแมลงตอมดอก ซึ่งมีการบันทึกเป็น 3 ลักษณะ คือ 1) อยู่ภายในต้นเดิม 2) ย้ายไปต้นอื่น และ 3) ไม่สามารถติดตามได้

2. ประสิทธิภาพการนำพาละอองเกสรของแมลงผสมเกสร

ศึกษาประสิทธิภาพในการนำพาละอองเกสรโดยคลุมช่อดอกก่อนที่ดอกจะบาน (ประมาณ 7.00 น.) ด้วยวัสดุเซลโลเฟรนที่พับเป็นถุงขนาดต่างๆ กันตามขนาดของช่อดอกเพื่อป้องกันการปนเปื้อนของละอองเกสร แล้วนำถุงคลุมออกทีละถุง ที่เวลาต่างๆ 5 ช่วงเวลา คือ 9.00 น., 10.00 น., 11.00 น., 12.00 น. และ 13.00 น. โดยแต่ละช่วงเวลาเปิดโอกาสให้ดอกได้รับการผสมเกสรโดยแมลงตามปกติ เมื่อแมลงใด ๆ ลงตอมดอกครั้งแรก บันทึกชนิดแมลงและเวลาที่ตอม และเมื่อแมลงตอมดอกเสร็จแล้วนำดอกไปตรวจนับปริมาณละอองเกสรบนยอดเกสรตัวเมียทันทีด้วยกล้องจุลทรรศน์แบบสองตา ดำเนินการทุกวันในช่วงการออกดอกสูงสุด (ช่วงเดือนสิงหาคม) แมลงผสมเกสรที่สำคัญบางชนิดจะตรวจสอบด้วยเครื่องฉายภาพอิเล็กตรอนไมโครสโคป (scanning electron microscope - SEM) เพื่อจำแนกและประเมินปริมาณละอองเกสร

3. ผลผลิตเมล็ดและความสำเร็จของการสืบพันธุ์

คัดเลือกต้นสักจากสวนป่า 3 ต้น และป่าธรรมชาติ 3 ต้น โดยพิจารณาต้นที่มีการออกดอกเป็นปกติและแต่ละต้นอยู่ห่างกันมากที่สุด แล้วดำเนินการโดยดัดแปลงจาก Ghazoul (1997) โดยวางภาชนะเก็บตัวอย่าง (collecting trays) ขนาด 1x1 เมตร ใต้เรือนยอดโดยทำเป็นรูปสี่เหลี่ยมจัตุรัสรองรับดอกและผลที่ร่วงจากพุ่มเรือนยอดวางภาชนะนี้ต้นละ 2 อัน นับจำนวนดอกและผลที่ร่วงก่อนกำหนด (aborted fruits) และผลที่สุกแก่สัปดาห์ละ 2 ครั้ง ซึ่งจะทำให้ได้ข้อมูลของผลผลิตเมล็ดดีและผลที่ร่วงก่อนการสุก

แก้ในรูปของสัดส่วนการติดผล และข้อมูลช่วงการพัฒนาผลและช่วงเวลาที่ผลร่วงสูงสุดได้ แล้วหาค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ (reproductive success-RS) ซึ่งดำเนินการตาม Wein *et.al.* (1987) คือ $RS = \text{fruit/flower (Fr/FI)} \times \text{seed/ovule (S/O)}$

การวิเคราะห์ผลทางสถิติ

ผลการทดลองทั้งหมดรายงานผลเป็นค่าเฉลี่ย (means) และค่าคลาดเคลื่อนมาตรฐาน (standard error) การตรวจสอบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยของอัตราการลงตอมดอก การเคลื่อนไหวในการหาอาหาร จุดหมายปลายทางหลังอาหาร และจำนวนของละอองเกสรบนยอดเกสรตัวเมีย โดยใช้ F-test analysis of variance (ANOVA) เมื่อความแปรปรวนของข้อมูลมีลักษณะเป็น homogeneous หรือความแปรปรวนไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ และใช้ Kruskal Wallis test (Kruskal and Wallis, 1952) สำหรับข้อมูลที่มีลักษณะเป็น non-parametric หรือความแปรปรวนแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ สำหรับการวิเคราะห์ผลของผลผลิตเมล็ด มีการแปลงรูป arc-sine transformations ก่อนการวิเคราะห์ความแปรปรวน (analysis of variance) ของข้อมูลที่อยู่ในรูปเปอร์เซ็นต์และสัดส่วน เช่น เปอร์เซ็นต์ดอกที่ได้รับการผสม ผลร่วง และสัดส่วนของเมล็ดดีต่อผล

ผลการศึกษา

1. ชนิดของแมลงผสมเกสร

จากการศึกษาพฤติกรรมกรรมการหาอาหารและประสิทธิภาพในการนำพาละอองเกสร ซึ่งดำเนินการทุกวันเป็นเวลา 5 สัปดาห์ ตั้งแต่ 3 สิงหาคม-11 กันยายน 2542 ในช่วงเวลา 8.00 น.-14.00 น. จากแมลงในป่าธรรมชาติและสวนป่า พบแมลงผสมเกสรทั้งหมด 54 ชนิด จำนวน 672 ตัว จาก 20 วงศ์ ของ 3 อันดับ คือ Hymenoptera, Lepidoptera และ Diptera โดยพบจากการศึกษาพฤติกรรมกรรมการหาอาหารจำนวน 48 ชนิด จำนวน 528 ตัว และจากการศึกษาประสิทธิภาพในการนำพาละอองเกสรจำนวน 25 ชนิด จำนวน 144 ตัว อย่างไรก็ตาม เมื่อพิจารณาชนิดแมลงทั้งหมดที่ศึกษาพบว่ามีเพียง 11 ชนิด (ตารางที่ 1) เท่านั้นที่พบซ้ำในการศึกษาทั้ง 2 ลักษณะดังกล่าว จึงถือว่าเป็นแมลงกลุ่มที่มีความสำคัญ ดังนั้นการศึกษาและวิเคราะห์โดยละเอียดจึงเน้นไปที่แมลงทั้ง 11 ชนิดดังกล่าว อย่างไรก็ตามแมลงที่ระบุว่าเป็นชนิดที่ 1 คือ stingless bees ประกอบด้วยแมลงกลุ่มชันโรงที่อยู่ใน Family Anthophoridae และ Family Apidae ซึ่งเป็นแมลงชนิด *Trigona* spp. และ *Ceratina* spp. แมลงเหล่านี้ดูคล้ายคลึงกันมากทำให้ไม่สามารถจำแนกชนิดได้ ในการศึกษาครั้งนี้จึงพิจารณาแมลงกลุ่มนี้เป็นชนิดเดียวกัน

2. พฤติกรรมในการหาอาหารและประสิทธิภาพในการถ่ายละอองเกสรของแมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิด

2.1 แมลงผสมเกสรทั้ง 11 ชนิด มีอัตราการลงตอมดอกแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p=0.001$) จากการทดสอบโดย Kruskal Wallis test แต่ไม่มีความแตกต่างระหว่างอัตราการตอมของแมลงทั้ง 11 ชนิดระหว่างป่าธรรมชาติและสวนป่าจากการทดสอบโดย Kruskal Wallis test ($p=0.1276$) (ตารางที่ 2) ผีเสื้อหนอนคูน มีอัตราการตอมสูงสุดคือ 0.35 ดอก/วินาที (ตารางที่ 3) ซึ่งบ่งชี้ว่าผีเสื้อ

ชนิดนี้ใช้เวลาหาอาหารอยู่ที่ดอกในช่วงเวลาสั้น มีการเคลื่อนย้ายระหว่างดอกมากหรือมีโอกาสเคลื่อนย้ายระหว่างต้นได้มากกว่า แมลงที่มีอัตราการตอมดอกต่ำสุดซึ่งใช้เวลาหาอาหารที่ดอกแต่ละดอกเป็นเวลานานและอาจไม่เป็นผลดีคือ ทำให้มีโอกาสเกิดการผสมในตัวเองได้มากกว่า

ตารางที่ 1. แมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิดที่พบจากการศึกษาพฤติกรรมหาอาหารและประสิทธิภาพในการนำพาละอองเกสร ในป่าสักธรรมชาติและสวนป่า จ.พะเยา เก็บตัวอย่างทุกวันตั้งแต่ 3 สิงหาคม- 11 กันยายน 2542 ช่วงเวลา 8.00 -14.00 น.

No.	Order	Family	Scientific name	Thai name
1	Hymenoptera	Apidae and Anthophoridae	<i>Trigona</i> spp. and <i>Ceratina</i> spp.	ชันโรง
2	Hymenoptera	Vespidae	<i>Allorhyncium</i> sp.	ต่อเล็กดำ
3	Hymenoptera	Vespidae	<i>Vespa affinis</i>	ต่อหัวเสือ
4	Hymenoptera	Scoliidae	<i>Scolia ruficeps</i>	ต่อรู
5	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis florea</i>	ผึ้งมีม
6	Lepidoptera	Lycaenidae	<i>Anthene emolus emolus</i> (Godart)	ผีเสื้อฟ้าขอบขนธรรมดา
7	Lepidoptera	Lycaenidae	<i>Hypolycaena erylus himavantus</i> ruhstorfer	ผีเสื้อพุ่มไม้ธรรมดา
8	Lepidoptera	Pieridae	<i>Catopsilia pomona pomona</i> Fabricius	ผีเสื้อหนอนคูณ
9	Diptera	Tachinidae	<i>Tachina</i> sp.	แมลงวันก้นขน
10	Diptera	Sarcophagidae	<i>Parasarcophaga</i> sp.	แมลงวันหลังลาย
11	Diptera	Calliphoridae	<i>Rhinia</i> sp.	แมลงวันหัวแหลม

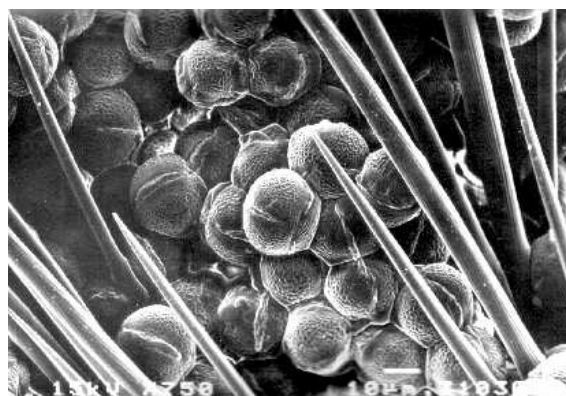
ตารางที่ 2. อัตราการตอมดอกของแมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิดที่ศึกษาในป่าสักธรรมชาติและสวนป่า จ.พะเยา ซึ่งเมื่อทดสอบด้วย Kruskal Wallis test พบว่า ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ (p=0.1276)

Types of Forest	Visitation rate (flower/sec)	Std. Err.	n
Natural	0.159	0.01209	129
Plantation	0.168	0.01329	175

2.2 สำหรับแมลงในกลุ่มชันโรง ในที่นี้ถือว่าเป็นแมลงผสมเกสรที่มีความสำคัญที่สุด เนื่องจากพบเป็นจำนวนมากที่สุดและเมื่อตรวจสอบด้วยเครื่องฉายภาพอิเล็กตรอนไมโครสโคปก็พบว่าแมลงนี้เก็บละอองเกสรไม้สักเป็นจำนวนมากที่ส่วนปลายของขาหลัง (ภาพที่ 1) และแมลงชนิดนี้มีประสิทธิภาพในการถ่ายละอองเกสรได้ปานกลางคือ ภายหลังที่ลงตอมดอกสักพบว่า มีจำนวนละอองเกสรบนยอดเกสรตัวเมีย โดยเฉลี่ยจำนวน 5 pollen (ตารางที่ 3)

ตารางที่ 3. สรุปพฤติกรรมกรรมการหาอาหาร และประสิทธิภาพในการถ่ายละอองเกสรของแมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิดที่ศึกษาในป่าสักธรรมชาติและสวนป่า จ.พะเยา เก็บตัวอย่างทุกวันระหว่างวันที่ 3 สิงหาคม - 11 กันยายน 2542 ช่วงเวลา 8.00 - 14.00 น.

No.	Insect Species	Foraging rate flower/sec. (std.err.)	% Insect foraged on the same flower	Number of visits	Means number of pollen on stigma	Number of visits (std. err)
1	ชันโรง	0.13 (0.005)	90.2	215	4.9	80 (0.67)
2	ต่อเล็กดำ	0.14 (0.05)	62.5	8	6.7	3 (4.81)
3	ต่อหัวเสือ	0.3 (0.09)	62.5	8	2	1 (0)
4	ต่อรู	0.12 (0.03)	86.7	15	0.5	2 (0.5)
5	ผึ้งมีม	0.16 (0.03)	75	12	0	2 (0)
6	ผีเสื้อฟ้าขอบขนธรรมดา	0.02 (0.01)	50	2	2	1 (0)
7	ผีเสื้อฟุ่มไม้ธรรมดา	0.03 (0.01)	100	2	2.6	5 (1.78)
8	ผีเสื้อหนอนคูน	0.35 (0.06)	71.0	31	7	5 (3.8)
9	แมลงวันก้นขน	0.02 (0.01)	87.5	8	4.3	6 (1.31)
10	แมลงวันหลังลาย	0.11 (0.40)	66.7	3	3.6	10 (13.3)
11	แมลงวันหัวแหลม	0.11 (0)	100	4	1	1 (0)



ภาพที่ 1. ละอองเกสรที่ติดอยู่บนขาของชันโรง ถ่ายจากเครื่องฉายอิเล็กตรอนไมโครสโคป,
 a. (ซ้าย) ขนที่มีลักษณะพิเศษขึ้นอยู่หนาแน่นช่วยให้ละอองเกสรติดค้างอยู่บนขาแมลง,
 b. (ขวา) ภาพขยายของละอองเกสรไม้สักในสภาพเปียก (hydrate) ที่เกาะติดกันเป็นกระจุก
 โดยปราศจากสารเหนียวจากขาแมลง

2.3 การเคลื่อนไหวในการหาอาหารและภายหลังการหาอาหารของแมลงทั้ง 11 ชนิด แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($p=0.001$) เมื่อทดสอบด้วย Kruskal Wallis test โดยพบว่าส่วนใหญ่มีการหาอาหาร เคลื่อนย้ายอยู่ภายในช่อดอกเดิมที่สัดส่วนต่างๆกันไปตามชนิดแมลง และเมื่อทดสอบความแตกต่างทางสถิติของการเคลื่อนย้ายระหว่างช่อดอกของแมลงในสวนป่าและป่าธรรมชาติ ก็พบว่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญยิ่ง ($p=0.004$) คือ สวนป่า แมลงจะเคลื่อนย้ายหาอาหารระหว่างช่อดอก (ภายในต้นเดิม) 20.57% ซึ่งมากกว่าที่พบในป่าธรรมชาติ (8.53%) (ตารางที่ 4)

ตารางที่ 4. การเคลื่อนย้ายในการหาอาหารของแมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิด และเฉพาะกลุ่มชันโรงในป่าสักธรรมชาติและสวนป่า เก็บข้อมูลทุกวันระหว่างวันที่ 3 สิงหาคม - 11 กันยายน 2542 ช่วงเวลา 8.00 น. - 14.00 น.

Types of Forest	Percentage of the insects moving the same/ between the inflorescences					
	11 insect pollinators			Stingless bees		
	Among	Same	n	Among	Same	n
Natural	8.53	91.47	129	4.65	95.35	86
Plantation	20.57	79.43	175	13.95	86.05	129
เฉลี่ย / รวม	15.46	84.54	304	10.23	89.77	215

ในทำนองเดียวกับการศึกษาประสิทธิภาพการถ่ายละอองเกสรที่นับจำนวนละอองเกสรบนเกสรตัวเมีย แม้จะพบว่า จำนวนละอองเกสรบนยอดเกสรตัวเมียนำพาโดยแมลงชนิดต่างๆ จะไม่แตกต่างกันทางสถิติระหว่างป่าธรรมชาติและสวนป่า ($p=0.741$) หรือกล่าวอีกนัยหนึ่งว่า แมลงชนิดต่างๆ มีความสามารถในการนำพาละอองเกสรไปตกที่ยอดเกสรตัวเมียของดอกสักได้ในจำนวนใกล้เคียงกัน แต่เมื่อนับจำนวนละอองเกสรตัวเมียบนยอดเกสรตัวเมีย ปรากฏว่าจำนวนละอองเกสรเฉลี่ยในสวนป่ามีค่ามากกว่าจำนวนละอองเกสรในป่าธรรมชาติ (2.96) ซึ่งแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($p=0.0042$) (ตารางที่ 5)

ตารางที่ 5. ค่าเฉลี่ยจำนวนละอองเกสรบนยอดเกสรตัวเมียนำพาโดยแมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิดของต้นสักในป่าธรรมชาติและสวนป่า จ.พะเยา เก็บตัวอย่างระหว่างวันที่ 3 สิงหาคม - 11 กันยายน 2542

Types of Forest	n	Means number of pollen / flower	Std. Err.
Natural	46	2.96	0.74
Plantation	70	5.6	0.79

2.4 เมื่อพิจารณาแมลงในกลุ่มชันโรงก็ให้ผลแบบเดียวกันคือที่ป่าปลูก ชันโรงจะหาอาหารข้ามช่อดอก (ภายในต้นเดิม) มากกว่าที่พบในป่าธรรมชาติ อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($p=0.002$) จากการศึกษาทดสอบด้วย Kruskal Wallis test ตามตารางที่ 4 ซึ่งพฤติกรรมนี้เป็นผลดีอาจทำให้ติดผลมากขึ้น เนื่องจากมีโอกาสเกิดการผสมข้ามต้นได้มากขึ้น

2.5 การเฝ้าติดตามการเคลื่อนไหวภายหลังการหาอาหาร (destination) ปรากฏว่าแมลงทั้ง 11 ชนิดนี้มีน้อยมากที่เคลื่อนย้ายข้ามไปยังต้นอื่น ส่วนใหญ่ยังคงหาอาหารอยู่ที่ต้นเดิม (ตารางที่ 2) และเมื่อพิจารณาแมลงที่สำคัญที่สุดคือ กลุ่มชันโรง ก็พบลักษณะทำนองเดียวกันคือมีเพียง 2 ครั้งจากการสังเกตทั้งหมด 215 ครั้ง ที่พบว่าแมลงเคลื่อนย้ายข้ามต้น (ตารางที่ 6) ทั้งนี้จุดหมายปลายทางของแมลงทั้ง 11 ชนิด ระหว่างป่าปลูกและป่าธรรมชาติไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ ($p=0.78$) แต่มีความแตกต่างทางสถิติระหว่างแมลงทั้ง 11 ชนิด ($p=0.000$) จากการทดสอบด้วย Kruskal Wallis Test

ตารางที่ 6. การเคลื่อนไหวภายหลังการหาอาหารของแมลงกลุ่มชันโรงที่พบในป่าธรรมชาติและสวนป่า

จ. พะเยา เก็บข้อมูลทุกวัน ระหว่างวันที่ 3 สิงหาคม - 11 กันยายน 2542 ช่วงเวลา 8.00 - 14.00 น.

Types of Forest	Number of observed stingless bees			Total
	Same tree	Other tree	Unknown	
Natural	78	1	7	86
Plantation	114	1	14	129
Total	192	2	21	215

3. ผลผลิตเมล็ดและความสำเร็จของการสืบพันธุ์

3.1 การติดผล

แบ่งการพัฒนาดอกและผลเป็นระยะต่างๆ คือ 1) ดอกที่กำลังพัฒนา (young flowers) ได้แก่ตา ดอกและดอกขนาดกลาง 2) ดอกพัฒนาเต็มที่ (mature flowers) 3) ระยะเริ่มติดผล (initial fruit set) 4) ระยะผลกำลังพัฒนา (developing fruits) 5) ผลแก่ (mature fruits) ทั้งนี้ดอกหรือผลที่ถูกแมลงทำลายโดยสังเกตได้จากร่องรอยภายนอกเช่น เป็นรูหรือรอยแทะ ได้แยกไว้เป็นอีกกลุ่มหนึ่งด้วยที่เรียกว่า damaged flower fruit (ตารางที่ 7)

อัตราการร่วงของดอกและผลที่ช่วงต่างๆ ของการพัฒนาของป่าธรรมชาติและสวนป่ามีจำนวนใกล้เคียงกัน และเมื่อนำค่าของดอกและผลที่ร่วงจากป่าปลูกและป่าธรรมชาติมาเปรียบเทียบและทดลองทางสถิติโดยวิธี analysis of variance พบว่าไม่มีความแตกต่างทางสถิติระหว่างสวนป่าและป่าธรรมชาติที่ทุกระยะของการพัฒนา ($p=0.9508$) และเมื่อเปรียบเทียบอัตราการร่วงที่ระยะต่างๆ พบว่าระยะเริ่มติดผลมีอัตราการร่วงสูงสุดถึง 62.17% และ 64.48% ที่ป่าธรรมชาติและป่าปลูกตามลำดับ และเมื่อผลมีขนาดใหญ่ก็จะร่วงน้อยลงมาก (1.3% และ 1.5% ที่ป่าธรรมชาติและสวนป่า ตามลำดับ)

แมลงเป็นสาเหตุสำคัญประการหนึ่งที่ทำให้ผลร่วง พบว่าผลที่ถูกแมลงทำลายและร่วงหล่นอยู่ในอัตราส่วนที่ค่อนข้างสูง คือ ป่าธรรมชาติ 22.55% และสวนป่า 19.22% ของผลที่ร่วงหล่นทั้งหมด และพบว่ามีการทำลายของแมลงที่ทุกๆ ช่วงของการพัฒนาตาดอกและผล คือ ตั้งแต่ช่วงที่เป็นตาดอก พัฒนาเป็นดอก ผล จนกระทั่งผลแก่ (ตารางที่ 7)

ตารางที่ 7. ค่าเฉลี่ยอัตราการร่วงของดอกและผลของต้นสักในป่าสักธรรมชาติและสวนป่าจำนวนอย่างละ 3 ต้น ที่ช่วงการพัฒนาต่างๆ เก็บข้อมูลระหว่างวันที่ 6 สิงหาคม - 2 เมษายน 2542

Stages of Development	Abortion of flowers / fruits					
	Natural			Plantation		
	%	Number counted	std err.	%	Number Counted	std err.
1. Young flower - bud flower	14.84	674	41.65	13.00	1023	65.30
- middle flower	10.83	492	106.44	8.59	677	71.170
damaged	11.00	500	60.79	9.93	728	142.52
Total flowers	25.67	1166	145.32	21.59	1700	132.73
2. Mature flower						
damaged	1.69	77	17.75	1.71	135	50.50
Total flowers	10.53	478	94.93	12.03	947	323.47
3. Initial fruit set						
- pollinated flower	60.18	2733	533.64	62.16	4895	1,529.3
- small fruit	1.99	90	31.06	2.32	183	70.13
Total damaged	9.11	414	125.25	7.07	557	213.49
Total fruit	62.17	2823	553.60	64.48	5,077	1,511.8
4. Developing fruit						
- middle	0.88	40	13.87	0.72	56	21.85
- large	0.46	21	5.51	0.80	63	2.96
Total damaged	0.73	33	8.11	0.50	40	5.55
Total fruit	1.34	61	19.3	1.51	119	22.81
5. Mature fruit						
Total	0.29	13	1.0	0.39	31	6.56
6. Total flower counted	100	4541	780.66	100	7,875	1,934.1
Total flower damaged	22.55	1024		19.22	1,514	

เมื่อเปรียบเทียบอัตราการร่วงของดอกและผลที่ช่วงเวลาต่างๆ ปรากฏว่าต้นสักในสวนป่าและป่าธรรมชาติมีอัตราการร่วงของดอกและผลใกล้เคียงกัน โดยดอกเริ่มร่วงตั้งแต่เริ่มเก็บตัวอย่างวันที่ 1 สิงหาคม ในอัตรา 1.8% ที่ป่าธรรมชาติและ 0.2% ที่สวนป่าและมากขึ้นเรื่อยๆ จนกระทั่งสูงสุดที่วันที่ 7 กันยายน ซึ่งต้นไม้ส่วนใหญ่อยู่ในระยะที่มีผลขนาดเล็ก พบว่าป่าธรรมชาติมีผลร่วงประมาณ 29% และป่าปลูก 28% หลังจากวันที่ 7 กันยายน อัตราการร่วงของผลก็ลดลงตามลำดับ เมื่อเริ่มเข้าสู่เดือนตุลาคมซึ่งผลเจริญพัฒนาจนมีขนาดใหญ่แล้ว อัตราการร่วงของผลก็เริ่มคงที่จนกระทั่งการเก็บตัวอย่างครั้งสุดท้ายวันที่ 2 เมษายน ที่สวนป่ามีอัตราการร่วง 0.4% และป่าธรรมชาติ 0.3% (รูปที่ 2) ผลที่ถูกแมลงทำลายอยู่ในอัตราส่วนค่อนข้างสูงคือ ป่าธรรมชาติ 22.55% และสวนป่า 19.22% และพบว่ามีการทำลายของแมลงที่ทุกระยะของการพัฒนาตั้งแต่ตาดอกถึงระยะผลแก่

3.2 ความสำเร็จของการสืบพันธุ์

1. ค่าเฉลี่ยของความสำเร็จของการสืบพันธุ์ ในสวนป่าจะสูงกว่าป่าธรรมชาติ ($0.0008 > 0.0003$) อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($p=0.0005$) จากการทดสอบด้วย F-Test ANOVA เช่นเดียวกับค่า S/O

ratio ที่สวนป่ามากกว่าป่าธรรมชาติ ($0.1940 > 0.0924$) อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($p=0.0001$) จากการทดสอบด้วย F-Test ANOVA สำหรับค่า Fr/FI ratio มีค่าใกล้เคียงกันและไม่แตกต่างกันทางสถิติ ($p=0.1051$) จากการทดสอบด้วย F-Test ANOVA คือ 0.0041 และ 0.0038 ที่สวนป่าและป่าธรรมชาติตามลำดับ (ตารางที่ 8 และ 9)

2. จากการทดสอบ analysis of variance เพื่อเปรียบเทียบความแตกต่างทางสถิติของค่าดังกล่าว เปรียบเทียบระหว่างสวนป่าและป่าธรรมชาติก็พบว่ามีเพียงค่า RS และค่า S/O ratio ที่สวนป่ามากกว่าป่าธรรมชาติอย่างมีนัยสำคัญยิ่ง ส่วนค่า Fr/FI ratio นั้นไม่มีความแตกต่างทางสถิติ (ตารางที่ 9)

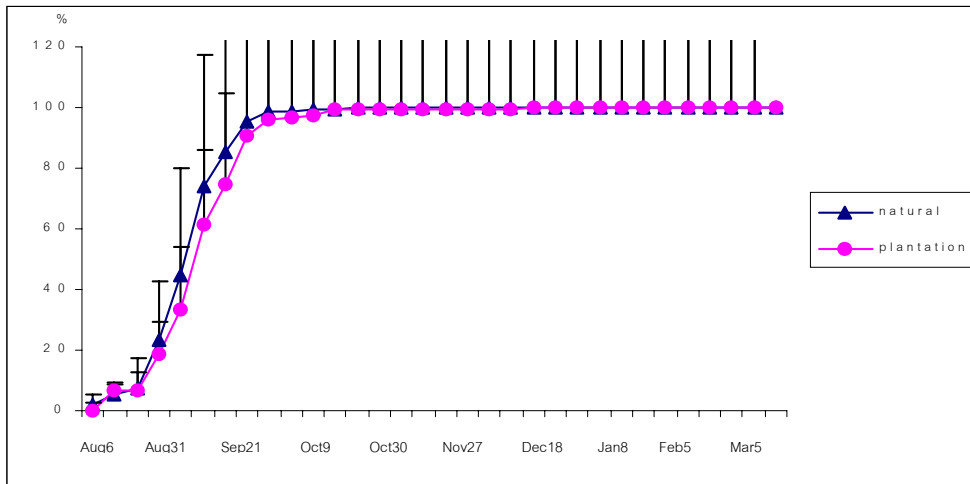
3. ค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ และ S/O ratio ซึ่งป่าปลูกมากกว่าป่าธรรมชาตินั้นสอดคล้องกับการศึกษาพฤติกรรมแมลงผสมเกสรที่สำคัญ ซึ่งพบว่าแมลงกลุ่มชันโรง (*Trigona* spp. และ *Ceratina* spp.) ที่พบในสวนป่ามี พฤติกรรมเคลื่อนย้ายระหว่างช่อดอกมากกว่า (ตารางที่ 4) ซึ่งเป็นผลดีต่อการติดผล และยังสอดคล้องกับการศึกษาจำนวน pollen ที่ตรวจนับได้บนยอดเกสรตัวเมียที่พบในสวนป่ามากกว่าป่าธรรมชาติ ($5.6 > 2.96$) (ตารางที่ 5)

ตารางที่ 8. ค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ ค่า fruit/flower ratio และ seed/ovule ratio ของต้นสักในธรรมชาติและสวนป่า ที่บริเวณสถานีผลิตเมล็ดพันธุ์ไม้ป่าแม่กา อ.เมือง จ.พะเยา

Forest	Tree no.	Reproductive success	Fr/FI ratio	S/O ratio
Natural	N2	0.0002	0.0026	0.960
	N4	0.0002	0.0026	0.0888
	N13	0.0004	0.0038	0.0925
Avg		0.0003	0.0030	0.0924
Std. Err.		0.0000	0.0004	0.0021
Plantation	P11	0.0007	0.0037	0.1935
	P13	0.0008	0.0047	0.1743
	P15	0.0008	0.0038	0.2142
Avg		0.0008*	0.0041 ^{NS}	0.1940*
Std. Err.		0.0000	0.0003	0.0115

ตารางที่ 9. ผลของการวิเคราะห์ความแปรปรวนของค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ ค่า Fr/FI ratio และ S/O ratio ของต้นสักในป่าธรรมชาติและสวนป่า บริเวณสวนผลิตเมล็ดพันธุ์ไม้ป่าแม่กา อ.เมือง จ.พะเยา

Value	R - square	P - value	Results
Reproductive success	0.926	0.005	Highly Significant
Fr/FI ratio	0.521	0.1051	Non - Significant
S/O ratio	0.549	0.0001	Highly Significant



รูปที่ 2. ค่าเฉลี่ยเปอร์เซ็นต์การร่วงของดอกและผลของต้นสักจำนวน 3 ต้น ในสวนป่า (-●-) และป่าสักธรรมชาติ (-▲-) ที่ช่วงเวลาต่างๆ ระหว่างวันที่ 1 สิงหาคม 2541 - 2 เมษายน 2542

สรุปและข้อเสนอแนะ

1. พบแมลงผสมเกสรทั้งหมด 54 ชนิด จำนวน 672 ตัว จัดอยู่ใน 20 วงศ์ ของ 3 อันดับ คือ Hymenoptera, Lepidoptera และ Diptera แต่ถือว่ามีค่าสำคัญ 11 ชนิด คือ ชันโรง, ต่อเล็กดำ, ต่อหัวเสือ, ต่อรู, ผึ้งมัม, ผีเสื้อฟ้าขอบขนธรรมดา, ผีเสื้อพุ่มไม้ธรรมดา, ผีเสื้อหนอนคุณ, แมลงวันก้นขน, แมลงวันหลังลาย, และ แมลงวันหัวแหลม

2. ชันโรงจัดว่าแมลงผสมเกสรที่มีความสำคัญที่สุดของไม้สัก เนื่องจากพบเป็นจำนวนมากที่สุด มีประสิทธิภาพการถ่ายละอองเกสรได้ปานกลาง (เฉลี่ย 5 pollens/ดอก) มีอัตราการตอมดอกปานกลาง (เฉลี่ย 0.13 ดอก/นาที) และมีการเก็บละอองเกสรไว้ที่ขั้วลักษณะพิเศษที่ขึ้นอยู่กับบริเวณขาหลัง ซึ่งช่วยให้มีโอกาสเกิดการถ่ายละอองเกสรระหว่างดอกได้มากขึ้น

3. สำหรับพฤติกรรมแมลงผสมเกสรในลักษณะต่างๆ นั้น พบว่าการศึกษาใน 2 ลักษณะเท่านั้นที่มีความแตกต่างกันทางสถิติระหว่างป่าสักธรรมชาติและสวนป่า (ตารางที่ 10) คือ การเคลื่อนไหวในการหาอาหารและประสิทธิภาพในการนำพาละอองเกสร โดยในสวนป่าแมลงจะมีการเคลื่อนย้ายระหว่างช่อดอกมากกว่าที่พบในป่าธรรมชาติและจำนวนละอองเกสรเฉลี่ยต่อดอกของต้นสักในสวนป่า (5.9) สูงกว่าที่พบในป่าธรรมชาติ (2.96) ซึ่งลักษณะดังกล่าวเป็นผลดีต่อการติดผล ทั้งนี้สอดคล้องกับการศึกษาการติดผลที่พบว่าค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์และค่า s/o ratio ในสวนป่ามากกว่าป่าธรรมชาติอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($p=0.0001$)

4. ความหนาแน่นของต้นสักในพื้นที่อาจเป็นปัจจัยที่สำคัญประการหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อพฤติกรรมการเคลื่อนย้ายและการหาอาหารของแมลง ซึ่งมีส่วนสำคัญถึงประสิทธิภาพในการถ่ายละอองเกสรและการติดผลของไม้สัก ดังนั้นควรจะได้มีการศึกษาเกี่ยวกับความหนาแน่นหรือระยะห่างระหว่างต้นไม้ที่เกี่ยวข้องกับการติดผลต่อไป

ตารางที่ 10. สรุปผลการวิเคราะห์ทางสถิติของการศึกษาพฤติกรรมแมลงผสมเกสรที่สำคัญ 11 ชนิดของไม้สักและผลผลิตเมล็ดและความสำเร็จของการสืบพันธุ์ของไม้สัก ของป่าสักธรรมชาติและสวนป่า บริเวณสวนผลิตเมล็ดพันธุ์ไม้ป่าแม่กา จ. พะเยา

ลำดับ	ลักษณะการศึกษา	เปรียบเทียบความแตกต่าง	
		ป่าธรรมชาติและป่าปลูก	แมลงทั้ง 11 ชนิด
1	<i>พฤติกรรมแมลงผสมเกสร</i>		
	- อัตราการตอมดอก	ns (p=0.1276)	** (p=0.001)
	- การเคลื่อนไหวในการหาอาหาร	** (p=0.004)	** (p=0.001)
	- จุดหมายปลายทางหลังการหาอาหาร	ns (p=0.78)	** (p=0.000)
4	- ประสิทธิภาพในการนำพาเกสร	** (p=0.0042)	ns (p=0.741)
5	<i>ผลผลิตเมล็ดและความสำเร็จของการสืบพันธุ์</i>		
	- อัตราการร่วงของดอกและผล	ns (p=0.9508)	-
	- Fr / F1 ratio	ns (p=0.1051)	-
	- S/O ratio	** (p=0.0001)	-
8	- Reproductive success	** (p=0.005)	-

(ns =non significant difference , ** = มีนัยสำคัญอย่างยิ่งทางสถิติ , - = ไม่ได้ทดสอบ)

5. แม้ว่าค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ของต้นสักในสวนป่ามากกว่าป่าธรรมชาติ ซึ่งแสดงถึงการประสบความสำเร็จในระดับหนึ่งของการจัดสร้างสวนผลิตเมล็ดพันธุ์ คือสวนผลิตฯมีค่าที่บ่งบอกถึงความสามารถในการสืบพันธุ์ ซึ่งรวมถึงอัตราการติดผล/เมล็ดที่ดีกว่าป่าธรรมชาติที่ไม่มีการจัดการใดๆ แต่ก็ยังไม่มากพอที่อยู่ในระดับที่น่าพอใจในทางปฏิบัติ ซึ่งแสดงจากอัตราการติดผลต่ำและอัตราการงอกต่ำ ดังที่ปรากฏอยู่โดยทั่วไปในสวนผลิตเมล็ดพันธุ์ไม้สัก ดังนั้นควรจะได้มีการหาแนวทางในการเพิ่มผลผลิตให้มากยิ่งขึ้นต่อไป โดยกระทำใน 3 แนวทาง คือ 1) เพิ่มแมลงผสมเกสรเข้าไปในพื้นที่ 2) จัดการ การถาง วัชพืชให้เหมาะสม เพื่อให้กระทบต่อแมลงและที่อยู่อาศัยของแมลงให้น้อยที่สุด 3) กำหนดระยะเวลาปลูก ต้นไม้ (spacing) ให้สอดคล้องกับพฤติกรรมหาอาหารของแมลงที่มีอยู่ ในพื้นที่ เช่นในกรณีที่ศึกษานี้ แมลง *Trigona collina* ซึ่งเป็นแมลงผสมเกสรที่สำคัญในพื้นที่ มีพฤติกรรมในการหาอาหารที่เคลื่อนย้ายในการหาอาหารระหว่างต้นน้อยกว่า ก็ควรวางแผนจัดระยะปลูกให้อยู่ใกล้กันมากขึ้น ซึ่งระยะปลูกที่เหมาะสมก็ควรจะได้มีการศึกษาต่อไป

กิตติกรรมประกาศ

โครงการวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากโครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย ซึ่งร่วมจัดตั้งโดยสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย และศูนย์พันธุ์ วิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติ รหัสโครงการ 140008 และคณะผู้วิจัยขอขอบคุณ คุณมาลัยพร ทาแก้ว คุณวัฒนชัย ตาเสน ที่มีส่วนสำคัญในการช่วยเก็บข้อมูลวิจัย เจ้าหน้าที่ทุกท่านของสถานีผลิตเมล็ด

พันธุ์ไม้ป่าแม่กา จ.พะเยา ที่ช่วยอำนวยความสะดวกในการศึกษา ผศ. ดร. มนัส ทิตยวัชรณ ภาควิชา
กีฏวิทยา คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ ที่กรุณาให้คำแนะนำและปรึกษาเกี่ยวกับแมลงชั้นโรง
ดร.ฉวีวรรณ หุตะเจริญ ผู้อำนวยการส่วนวิจัยและพัฒนาสิ่งแวดลอมป่าไม้ ที่กรุณาให้ข้อคิดและคำแนะนำ
บางประการเกี่ยวกับแมลงป่าไม้ และคุณเกศินี ปราบภัย ที่ช่วยในการจัดพิมพ์ผลงานวิจัยฉบับนี้

เอกสารอ้างอิง

- ประสิทธิ์ เพ็ชรอรุณรักษ์ 2538. วิเคราะห์สวนผลิตเมล็ดพันธุ์ไม้สักในประเทศไทย บัณฑิตวิทยาลัย คณะวน
ศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ 163 น.
- Bryndum, K. and T. Hedegart. 1969. Pollination of teak (*Tectona grandis* L.f.). *Silvae Genetica*
18: 77-80.
- Dafni, A. 1992. Pollination ecology. A practical approach. Oxford University press. New York.
250 pp.
- Kruskal, W.H. and W.A. Wallis. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of*
American Statistical Association 47: 583-621.
- Ghazoul, J. 1997. Field studies of forest tree reproductive ecology. A Manual. ASEAN Forest Tree
Seed Centre project, Muak Lek, Saraburi, Thailand.
- Palupi, E. and J.N. Owens. 1996. Reproductive biology of teak (*Tectona grandis* L.f.) in East
Java, Indonesia. In: M.J. Dieters, A.C. Matheson, D.G. Nikles, C.E. Harwood, and S.M.
Walker, (editors): Tree improvement for sustainable tropical forestry. Proc. QFRI-IUFRO
Conf., Caloundra, Australia, 27 Oct-1 Nov. 1996, pp. 255-260.
- Tangmitcharoen, S. and J.N. Owens. 1997a. Floral biology, pollination, pistil receptivity, and
pollen-tube growth of teak (*Tectona grandis* L.f.). *Annals of Botany* 79: 227-241.
- _____. 1997b. Pollen viability and pollen-tube growth following
controlled pollination and their relation to low fruit production in teak (*Tectona grandis*
L.f.). *Annals of Botany* 80: 401-410.
- Wiens, D., C.L. Calvin, C.A. Wilson, C.I. Davern, D. Frank, and S.R. Seavey. 1987.
Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants.
Oecologia 71: 501-509.