

**KARAKTERISTIK PEMBUNGAAN DAN PEMBUAHAN SERTA POTENSI
REPRODUKSI WERU (*ALBIZIA PROCERA*) DI PANCURENDANG-
MAJALENGKA**

*Flowering and Fruiting Characteristics and Reproductive Potency of Weru
(Albizia procera) at Pancurendang-Majalengka*

Dida Syamsuwida¹⁾, Dharmawati FD¹⁾ dan Sofwan Bustomi²⁾

¹⁾Balai Penelitian Teknologi Perbenihan Tanaman Hutan, Bogor

²⁾Pusat Penelitian dan Pengembangan Peningkatan Produktivitas Hutan, Bogor

Email: dida_syam@yahoo.co.id

Naskah masuk : 16 Februari 2015; Naskah direvisi : 23 Februari 2015; Naskah diterima : 6
Juli 2015

ABSTRACT

Weru (Albizia procera) is belong to Leguminosaceae that possesses many advantages such as wood for energy, leaf for fodder and shade trees on a tea plantation. The aim of the study was to determine the characteristics of floral and fruiting, and its potency of the reproduction, so that the right seed harvesting time would be found out and the produced fruits could be estimated. The observation was carried out at Pancurendang-Majalengka. A number of ten sample trees was chosen and five flower-bearing branches of each tree were labelled. The results revealed that floral initiation of weru took place of about two months, and the reproductive cycle proceeded for seven to eight months started-from the appearance of generative buds on February, flower buds on March and flower burst on April. The development of young pods occurred on May-June and matured pods that ready to be harvested was on September-October. Fruit set, seed set and reproductive success of weru were 41%, 85% and 35%, respectively.

Keywords: *Albizia procera, fruit set, reproductive cycle, reproductive success, seed set.*

ABSTRAK

Weru (*Albizia procera*) adalah tanaman Leguminosae yang memiliki berbagai manfaat mulai dari kayu energi, daun untuk pakan ternak hingga peneduh pada perkebunan teh. Tujuan penelitian adalah memberikan informasi karakteristik pembungaan dan pembuahan serta potensi reproduksinya sehingga waktu pemanenan yang tepat dapat diketahui dan produksi buah yang dihasilkan dapat diestimasi. Pengamatan dilaksanakan di Desa Pancurendang, Kabupaten Majalengka. Sebanyak 10 pohon sampel dipilih untuk pengamatan pembungaan dan masing-masing ditandai 5 cabang berbunga. Hasil pengamatan menunjukkan inisiasi bunga weru terjadi lebih dari 2 bulan, dengan siklus reproduksi tanaman berlangsung selama 7-8 bulan. Siklus diawali dengan munculnya tunas generatif pada bulan Februari, kemudian menjadi kuncup bunga pada bulan Maret dan bunga mekar bulan April. Perkembangan menjadi buah muda pada bulan Mei-Juni. Pemanenan buah dapat dilakukan pada bulan September-Oktober. Rasio bunga menjadi buah (*fruit set*) weru rata-rata 41%, *seed set* 85% dan keberhasilan reproduksi (KRSP) 35%.

Kata kunci: *Albizia procera*, keberhasilan reproduksi, rasio bunga-buah, siklus reproduksi

I. PENDAHULUAN

Kebutuhan manusia akan energi saat ini semakin meningkat sejalan dengan pertumbuhan penduduk yang semakin pesat. Sumber energi yang saat ini digunakan adalah sumberdaya alam tidak terbaharukan yang keberadaannya semakin berkurang di alam (minyak bumi, gas bumi, batu bara dan lain sebagainya). Kebijakan nasional tentang keberlanjutan energi memerlukan aksi yang kokoh untuk mengubah sistem energi nasional menjadi sistem energi yang ramah lingkungan dan berkelanjutan (Situmeang, 2013). Untuk mendukung ketahanan energi dapat ditempuh dengan cara pengembangan diversifikasi energi. Salah satu sumber daya yang masih tersedia dalam jumlah yang banyak dan berkelanjutan adalah energi dari biomassa.

Weru (*Albizia procera*) adalah vegetasi hutan yang dapat dimanfaatkan sebagai penghasil kayu energi. Kayunya termasuk kedalam kelas awet II dan kelas kuat II jenis ini memiliki warna coklat mengkilat sampai coklat kehitaman. Sebagai kayu energi, weru memiliki nilai kalor 7.382 kalori/gram, riap 25 m³/ha/tahun, berat jenis 0,67 dengan produksi energi 301,5 GJ/ha/tahun (Bustomi, 2009). Menurut Richter dan Dallwiz (2009), sebaran geografik jenis ini terdapat di India, Pakistan, Sri Lanka, Thailand, Laos, Vietnam, Kamboja, dan Indomalesia yang meliputi Indonesia dan Malaysia.

Dalam upaya mendukung pembangunan hutan tanaman weru secara lestari sangat tergantung kepada penyediaan bahan tanaman berkualitas diantaranya yaitu pengadaan benih. Benih untuk program pembangunan hutan tanaman penghasil kayu energi dituntut ketersediaannya dalam jumlah dan kualitas yang memadai secara terus menerus.

Jaminan bagi ketersediaan benih secara berkelanjutan memerlukan sejumlah informasi tentang pembungaan dan pembuahan, diantaranya meliputi siklus dan potensi reproduksi.

Pemahaman tentang siklus pembungaan dan pembuahan akan meningkatkan kualitas dan kuantitas benih melalui prediksi waktu pemanenan yang tepat dan rasio bunga menjadi buah dalam setiap pohon, sehingga produksi buah dapat diestimasi. Tulisan ini bertujuan untuk memberikan informasi karakteristik pembungaan dan pembuahan, serta potensi reproduksi tanaman weru yang terdapat di Desa Pacurendang – Majalengka.

II. BAHAN DAN METODE

Pengamatan jenis weru dilakukan di hutan rakyat Desa Pancurendang, Kabupaten Majalengka, Jawa Barat yang berada pada koordinat 06°52'14,5"LS; 108°13'11,3"BT, ketinggian 293m dpl, kemiringan 10% sampai 45%, tanah jenis regosol coklat. Iklim termasuk type B (Schmidt dan Furguson, 1951) dengan curah hujan rata-rata 2000 – 2500 mm/thn dengan suhu udara antara 25°C -32°C. Waktu penelitian dimulai pada bulan Maret 2010 sampai dengan Desember 2010.

Sebanyak sepuluh pohon sampel sedangberbunga digunakan untuk bahan pengamatan dengan diameter batang berkisar antara 17,5 m -25,14 m, tinggi pohon antara 7 m - 11 m dan lebar tajuk 3 m -4 m. Peralatan yang digunakan meliputi tangga bambu, teropong, label penanda, pisau, gunting, dan botol pengawet.

Metode Penelitian

a. Karakteristik pembungaan dan pembuahan weru

Pengamatan dengan cara melakukan pengamatan visual secara langsung di lapangan. Karakteristik pembungaan yang diamati meliputi inisiasi bunga dan siklus perkembangan pembungaan dan pembuahan yang dimulai dari : munculnya tunas bunga, bunga mekar, buah muda hingga buah masak dan jatuh. Setiap perubahan struktur pembungaan dan pembuahan diamati dengan mencatat waktu (tanggal dan periode waktu yang diperlukan untuk setiap

perubahan), bentuk dan warna dan didokumentasi untuk setiap perubahannya. Inisiasi bunga dideteksi dengan cara menyayat tunas yang tumbuh menggunakan teknik mikro.

b. Potensi Reproduksi

Untuk mengukur potensi reproduksi tanaman weru maka dihitung besaran keberhasilan reproduksi sebelum perkecambahan (KRSP, *pre-emergent reproductive success*) yang merupakan proporsi ovul yang berhasil dibuahi dan berkembang menjadi benih yang viabel. Keberhasilan reproduksi (KRSP) dihitung dengan cara (Wiens *et al.* 1987):

$$\text{KRSP} = \text{rasio buah/bunga} \times \text{rasio biji/ovul}$$

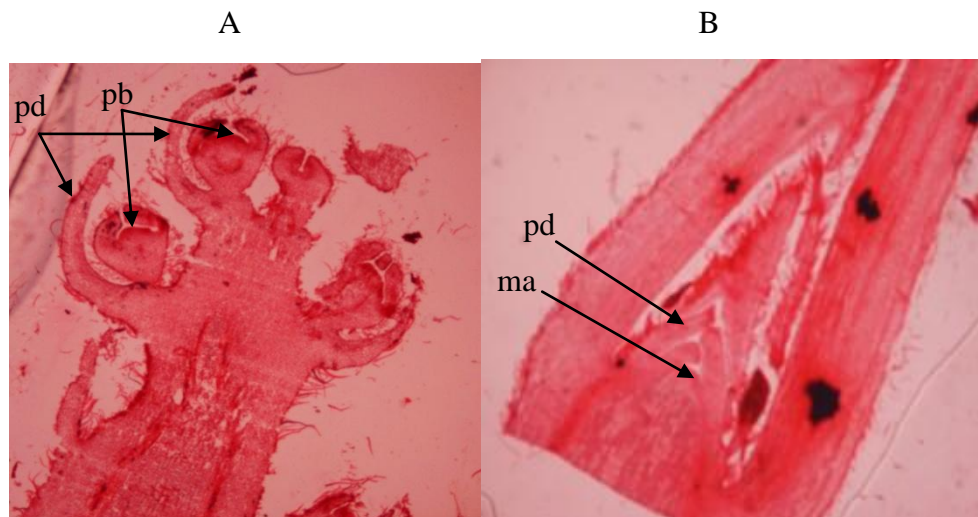
Parameter yang diamati adalah jumlah bunga per malai, jumlah buah per malai, jumlah ovul per bunga dan jumlah biji per buah. Data rata-rata yang diperoleh dianalisis secara deskriptif dan untuk melihat variasi potensi reproduksi antar pohon dibuat Anova yang dilanjutkan dengan uji beda nyata Duncan.

III. HASIL DAN PEMBAHASAN

A. Waktu Inisiasi Bunga Weru (*Albizia procera*)

Inisiasi bunga weru diamati di plot penelitian dan sampel tunas diambil selama tiga bulan berturut-turut mulai dari bulan Februari hingga April. Siklus reproduksi dimulai dengan terjadinya inisiasi bunga pada saat primordia bunga mulai terbentuk (Gambar 1A.). Pengamatan jaringan tunas pada bulan Februari 2010 menunjukkan bahwa inisiasi bunga sudah terjadi. Sebagian kuncup malai sudah dapat diidentifikasi pada bulan Maret yang menunjukkan bahwa primordia bunga tidak mengalami dormansi tetapi langsung berkembang menjadi kuncup malai. Pengamatan jaringan tunas pada bulan Maret masih menunjukkan terjadinya inisiasi bunga dan pada bulan April inisiasi bunga tidak terlihat lagi yang ditandai dengan terlihatnya jaringan primordia daun (Gambar 1B.). Hasil pengamatan memberi indikasi bahwa inisiasi bunga weru terjadi kurang lebih selama 2 bulan. Pada jenis

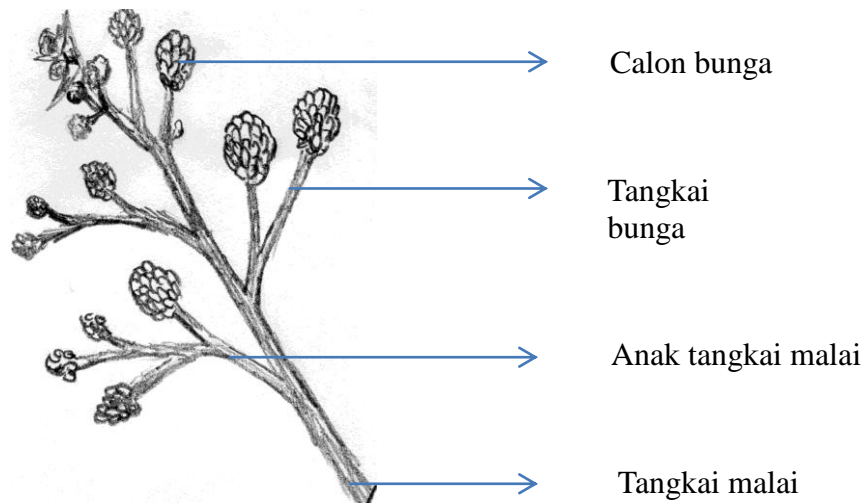
mindu inisiasi bunga terjadi pada periode yang cukup panjang yaitu lebih dari 3 bulan (Syamsuwida *et al.* 2012) demikian juga pada jenis *Shorea stenoptera* yang berlangsung lebih dari 6 bulan (Syamsuwida and Owens, 1997). Pada beberapa jenis konifer dan daun lebar di daerah temperate bagian utara inisiasi bunga terjadi cukup singkat (bulan April sampai Juni) yakni jauh sebelum dormansi musim dingin (Owens & Blake, 1985).



Gambar/Figure 1. Irisan longitudinal tunas generatif jenis weru memperlihatkan primordia bunga (pb), primordia daun (pd) [A] dan irisan tunas vegetatif memperlihatkan meristem apikal (ma), primordia daun (pd) [B] (*Longitudinal section of generative bud of weru showing floral primordia (pb), leaf primordia (pd) [A] and vegetative bud section showing apical meristem (ma), leaf primordia (pd) [B].*)

B. Siklus perkembangan pembungaan dan pembuahan jenis weru (*Albizia procera*)

Proses perkembangan pembungaan dan pembuahan weru dimulai dari inisiasi pembungaan. Setelah inisiasi bunga terjadi maka secara kasat mata akan terlihat pertumbuhan tunas generatif yang keluar dari ujung tangkai (terminalis) berupa bendulan kecil, kemudian berkembang menjadi satu rangkaian bunga (bakal malai) yang masih menyatu, tangkai bakal bunga keluar dari ketiak-ketiak daun (*panicle*) (Owens *et al.*, 1991) dan terus memanjang sampai jumlah tertentu, pertumbuhan akan terhenti (Gambar 2).



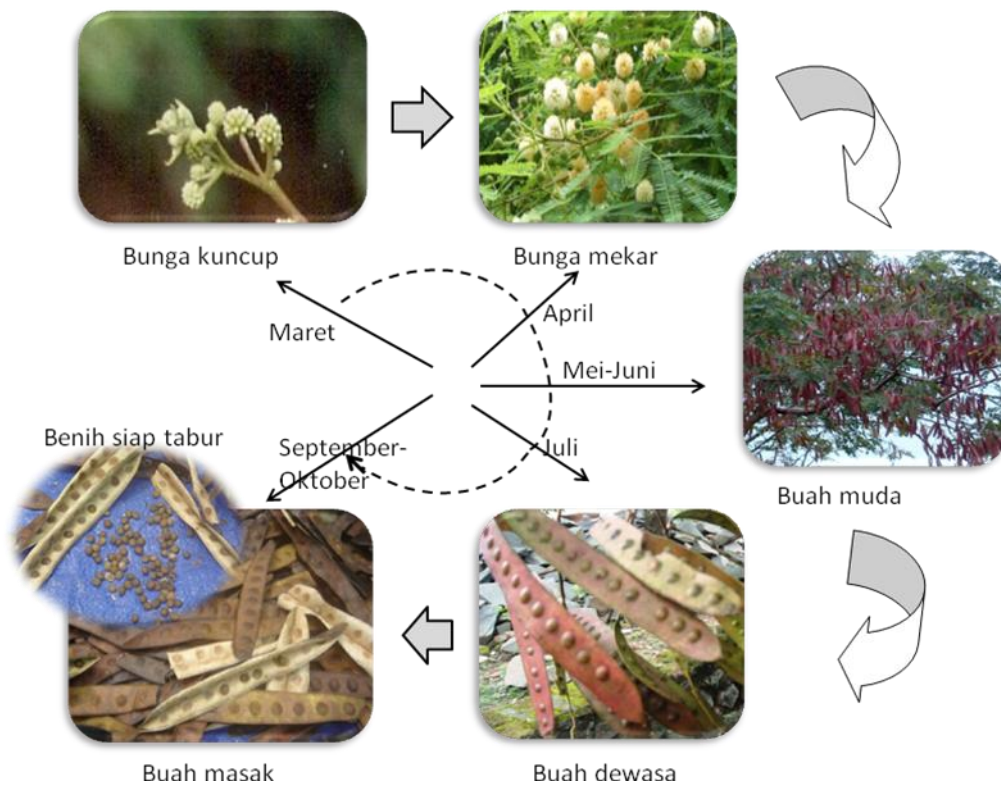
Gambar/Figure2. Sketsa pola letak bunga weru dalam malai dengan tipe *panicle*(*The scetch of flower position pattern ofweru in a 'panicle' inflorescence*).

Proses selanjutnya adalah pertumbuhan bakal malai bunga dengan tipe bunga majemuk (*simple umbel*). Bunga pada malai bunga mulai terlihat membentuk struktur bunga membulat dengan tangkai sari yang masih melekat (menutup) satu sama lain membentuk bulatan kecil. Perkembangan selanjutnya, individu bunga mekar dengan warna tangkai sariputih dan kepala sari (*anther*) berwarna krem. Apabila terjadi penyerbukan, maka bunga akan menggugurkan bagian tangkai sarinya(bunga layu) dan terlihat bagian ovul (bagian bawah pistil dimana putik menempel) mulai membengkak dan berwarna hijau. Bagian ovul (tabung ovul) makin lama makin besar dan membentuk buah polong muda yang dibentuk dari satu *carpel* memanjang berwarna merah marun, selanjutnya menjadi buah dewasa dengan ukuran yang lebih besar dan warna hijau tua. Setelah mencapai ukuran tertentu, warna buah akan berubah menjadi coklat tua dan berisi biji yang bernas,selanjutnyakulit polong merekah.Buah/polong weru termasuk tipe *dehiscent* yaitu tipe buah kering yang merekah saat masak namun biji tetap melekat pada satu sisi kulit buah. Periode waktu setiap perubahan selama perkembangan pembungaan-pembuahan dapat dilihat pada Tabel 1.

Tabel/Table 1. Perkembangan pembungaan dan pembuahan weru (*Albizia procera*) di lokasi Pacurendang-Majalengka (*Flowering and fruiting development of weru (Albizia procera) at Pacurendang-Majalengka*)

No	Organ reproduksi/reproductive organ	Waktu/time	Periode/periods (hari)	Keterangan/notes
1	Inisiasi bunga/ <i>floral initiation</i>	Februari-Maret	> 60	
2	Tunas generatif/ <i>generative bud</i>	Februari	25-30	Terjadi pada bagian ujung tangkai / <i>occured atshoot tip</i>
3	Bakal malai membuka, individu bunga kuncup/ <i>opening inflorescence, individual flowers were closed</i>	Maret	30-35	
4	Malai berkembang, kuncup bunga membesar / <i>development of inflorescence, flower shoots were growing</i>	April	6-7	
5	Individu bunga mekar/ <i>individual flowers were bloomed</i>	April	7-10	Sebagian besar bunga pada malai mekar/ <i>most flowers burst</i>
6	Bunga layu/ <i>flowers withered</i>	akhir April	12-14	Tangkai sari yang layu dan tidak gugur mengindikasikan telah terjadi penyerbukan yang akan diikuti dengan perkembangan ovarium/ <i>the unfallen withered filaments indicates the succesfull of polination followed by the development of ovarium</i>
7	Buah muda/ <i>young fruits</i>	Mei-Juni	25-30	Struktur buah polong sudah jelas berukuran kecil, warna merah marun/ <i>the structure of pod has been obvious, small size, red in color</i>
8	Buah dewasa/ <i>grown fruits</i>	Juli	20-27	Struktur buah polong membesar, biji belum bernas, warna hijau muda/ <i>the structure of pod was developed, small seeds visible, green in color</i>
9	Buah masak fisiologis / <i>physiological matured fruits</i>	September-Oktober	70-90	Dimensi buah polong relatif tidak bertambah lagi, biji bernas, warna coklat/ <i>pod dimension was stable, pithy-bigger seeds, brown in color</i>

Siklus reproduksi tanaman weru mulai dari tunas generatif hingga buah masak siap tanaman di Pacurendang-Majalengka berlangsung selama 7 – 8 bulan (Gambar 3).



Gambar/Figure3. Siklus perkembangan pembungaan-pembuahan weru (*Albizia procera*)
(*Flowering-fruiting development cycle of weru (Albizia procera)*)

Selama periode reproduksi, kemungkinan kegagalan hidup dapat terjadi pada setiap tahap perkembangan mulai dari pembungaan hingga pembuahan. Kegagalan pada setiap tahap tersebut mempunyai risiko yang sama terhadap kualitas dan kuantitas benih yang dihasilkan, dengan demikian perlu diperhatikan manajemen yang baik pada setiap tahap perkembangan tanaman. Ketika bunga mekar, dimana bunga siap melakukan penyerbukan, maka waktu terjadinya reseptivitas stigma dan kematangan polen perlu diperhatikan agar proses penyerbukan berlangsung dengan baik sehingga menghasilkan pembuahan yang optimal.

C. Keberhasilan Reproduksi Weru (*Albizia procera*)

Secara keseluruhan keberhasilan reproduksi tanaman weru cukup tinggi. Ratio pembentukan buah menjadi bunga atau *fruit set* berkisar antara 33% - 49%. Pembentukan

ovul menjadi biji atau *seed set* cukup tinggi yaitu antara 83% - 87%, sehingga diperoleh nilai keberhasilan reproduksi (KRSP) dengan kisaran 26% – 44%. Dengan demikian, proporsi ovul yang berhasil dibuahi dan berkembang menjadi biji yang viabel adalah rata-rata sebesar 35% (Tabel 2).

Tabel/Table 2. Hasil pengujian parameter potensi reproduksi weru (*A. procera*) (*The different test of reproductive potency parameters of weru (A. procera)*).

No phn/ <i>No of trees</i>	Σ bunga/ malai (Σ <i>flower / inflorescence</i>)	Σ buah/ malai (Σ <i>fruit / inflorescence</i>)	Σ ovul/ bunga (Σ <i>ovule / flower</i>)	Σ biji/ buah (Σ <i>seed / fruit</i>)	Rasio (Bg/Bh) (<i>ratio Fl/fr</i>)	Rasio (Bj/Ov) (<i>ratio S/O</i>)	KRSP(<i>PERS</i>)
1	57,8 a	16,2 a	11,8 d	10,1bcd	0,29 a	0,86 a	0,25 a
2	39,0 ab	19,6 a	13,1 abc	11,3 abc	0,50 a	0,90 a	0,50 a
3	21,6 a	9,8 a	12,6 abcd	10,7 abcd	0,49 a	0,85 a	0,41 a
4	21,4 a	6,8 a	12,5 abcd	10,4 bcd	0,31 a	0,83 a	0,26 a
5	31,0 ab	16,0 a	13,0 abc	11,4 abc	0,50 a	0,90 a	0,50 a
6	56,2 b	24,6 a	12,1 bcd	10,0 cd	0,46 a	0,83 a	0,39 a
7	56,2 b	23,4 a	13,6 a	12,0 a	0,43 a	0,88 a	0,38 a
8	57,4 b	21,2 a	11,5 d	9,8 d	0,36 a	0,86 a	0,31 a
9	25,4 a	9,0 a	12,7 abcd	10,8 abcd	0,33 a	0,85 a	0,28 a
Rata an/ mean	41,8±15,7	16,4±6,2	12,6±0,6	10,8±0,7	0,41±0,08	0,85±0,02	0,35±0,09

Keterangan: Nilai rata-rata pada kolom yang diikuti huruf yang sama menunjukkan perbedaan yang tidak signifikan menurut uji beda nyata Duncan pada tahap 5% (*Mean values within the columns followed by the same letters are not significantly difference according to Duncan's test at 5% level*).

Setiap pohon yang diamati memiliki potensi reproduksi yang cukup bervariasi. Hasil pengujian parameter reproduksi pada pohon sampel menunjukkan bahwa jumlah bunga per malai, jumlah ovul per bunga dan jumlah biji per buah dipengaruhi oleh variasi pohon ($P < 0,01$) (Tabel 2). Menurut Liao *et al.* (2009) beberapa keterangan dapat menjelaskan terjadinya variasi potensi reproduksi antarpohon, diantaranya: pertama, pohon yang besar dengan pembungaan yang berlimpah mungkin akan menerima kunjungan polinator pada tingkat gen, akan tetapi mungkin hanya sedikit jumlah kunjungan per bunga dan kurangnya beban polen pada stigma menyebabkan banyaknya jumlah bunga yang kurang menerima polen. Kedua, sumber kompetisi antar pohon mungkin lebih intens pada pohon besar daripada

yang kecil dan keberhasilan reproduksi per bunga akan berkurang sesuai jumlah bunga. Ketiga, individu bunga pada pohon besar kemungkinan dikelilingi oleh pembungaan dengan genetik yang sama, akibatnya proporsi penyerbukan geitonogamus (polen berasal dari bunga lain dari tanaman yang sama) lebih besar, sehingga akan lebih meningkatkan risiko dihasilkannya zigot hasil penyerbukan sendiri (*selfed zygotics*) dan menurunkan kecokantetua melalui depresi *inbreeding*.

Produksi bunga, jumlah ovul dan biji berlimpah, dan produksi benihnya (*seed set*) tinggi (85%), tetapi terlihat adanya kendala pada proses pembentukan buah (35%). Dilihat dari tahapan pembungaan dan pembuahan, maka diduga bahwa terjadi pengguguran (*aborsi*) secara alami (Owens, 1991) pada proses pembesaran dan pematangan buah yang disebabkan oleh kurangnya pasokan nutrisi, kondisi iklim atau lamanya proses pematangan buah yang memerlukan waktu sampai 4 bulan (Mei-September). Sama seperti halnya pada jenis sengon, mindi dan kaliandra bahwa berlimpahnya bunga bukan berarti produksi buahnya juga berlimpah, hal ini dapat terjadi karena kurangnya pencahayaan, perlunya adanya penanganan silvikultur, maupun tambahan nutrisi (Syamsuwida *et al.*, 2012; Syamsuwida *et al.*, 2013).

IV. KESIMPULAN

Inisiasi bunga weru di Pacurendang-Majalengka (Jawa Barat) terjadi lebih dari 2 bulan, dengan siklus reproduksi tanaman berlangsung selama 7-8 bulan. Siklus diawali dengan munculnya tunas generatif pada bulan Februari, kemudian menjadi kuncup bunga pada bulan Maret dan bunga mekar (reseptif) bulan April. Perkembangan dari bunga mekar hingga buah tua berlangsung selama 5-6 bulan, sehingga pemanenan buah dapat dilakukan pada bulan September-Oktober. Ratio bunga menjadi buah (*fruit set*) weru rata-rata 0,41 dan rasio ovul menjadi biji adalah 0,85, maka nilai keberhasilan reproduksi adalah 0,35 yang berarti proporsi ovul yang berhasil berkembang menjadi biji viabel mencapai 35%.

UCAPAN TERIMA KASIH

Ucapan terima kasih ditujukan kepada ketua Kelompok Tani Desa Pancurendang bapak Waryono yang telah memberikan ijin menggunakan tegakan weru pada areal kebunnya. Terima kasih juga diucapkan kepada rekan teknisi litkayasa khususnya bapak Adang Muharam yang telah membantu selama pengamatan.

DAFTAR PUSTAKA

- Bustomi, S. 2009. Rencana Penelitian Integratif (RPI) Pengelolaan Hutan Tanaman Penghasil Kayu Energi Thn. 2010-2014. Proposal Rencana Penelitian Integratif. Pusat Penelitian dan Pengembangan Hutan Tanaman. Badan Penelitian dan Pengembangan Kehutanan.
- Liao W-J, Hu Y, Zhu B-R, Zhao X-Q, Zeng Y-F, Zhang D-Y. 2009. Female reproductive success decreases with display size in monkshood *Aconitum kusnezoffii* (Ranunculaceae). *Annals of Botany* 104: 1405–1412
- Owens, J.N and M.D Blake. 1985. Forest Tree Seed Production. A review of literature and recommendations for future research. *Can. For.Serv.Inf. Rep.PI-X-53*, 161 p.
- Owens, J.N, P.Sornsathapornkul and S. Tangmitchareon. 1991. Studying Flowering and Seed Ontogeny in Tropical Forest Trees. Asean-Canada Forest Tree Seed Centre and Royal Forest Department. Thailand.
- Owens, J.N. 1991 : Flowering and Seed Ontogeny, Technical Publication No. 5, ASEAN-Canada Forest Tree Seed Centre Project, Muak-Lek Saraburi, Thailand.
- Richter, H. G. and M. J. Dallwitz. 2009. Commercial timbers: description, illustrations, identifications and information retrieval. <http://delta-intkey.com>, diakses Januari 2012
- Schmidt, L. 2000. Guide to Handling of Tropical and Subtropical Forest Seed. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. p 511
- Schmidt, F. H. and J. H. A. Ferguson. 1951. Rainfall Types Based on Wet and Dry Period. Rations for Indonesia with Western New Guinea. *Verh.42*: 1-77
- Situmeang, H. 2013. Energy Security. Renewable Energy and Energy Conversion Conference and Exhibition: Road to Energy Security and People Welfare. Indonesia EBTKE-CONEX 2013, Jakarta.
- Syamsuwida, D and J.N Owens. 1997. Time and method of floral initiation and effect of paclobutrazol on flower and fruit development in *Shorea stenoptera* (Dipterocarpaceae). *Tree Physiology* 17:211-219

- Syamsuwida,D, E.R. Palupi, I.Z.Siregar, dan A. Indrawan. 2012. Flower Initiation, Morphology, and Developmental Stage of Fowering-Fruiting af Mindi (*Melia azedarach* L.). *Journal of Tropical Forest Management* Vol. XVIII (1):10-17
- Syamsuwida, D, R. Kurniaty, Kurniawati P.P., E. Suita. 2013. Kaliandra (*Calliandra callothyrsus*) as a Timber for Energy : In Point of View of Seeds and Seedling Procurement. *Energy Procedia* 47 (2014) i, Elsevier. p. 63
- Wiens D, Calvin CL, Wilson CA, Davern CI, Frank D, Seavey SR. 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants, *Oecologia* 71:501-509