

西双版纳地区 4 种榕树果实的资源分配及其种子萌发特性

李剑美^{1,2}, 张媛³, 彭艳琼^{1*}, 杨大荣¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2. 普洱学院, 云南 普洱 665000; 3. 西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224)

摘要: 为了解榕树果实的资源分配和种子萌发特征, 对西双版纳地区的垂叶榕(*Ficus benjamina*)、高山榕(*F. altissima*)、聚果榕(*F. racemosa*)和无柄雅榕(*F. concinna*)的果实营养、繁殖资源分配, 以及种子萌发特性进行了研究。结果表明, 4 种榕果的营养分配存在差异, 榕果重的种类果肉亦多, 榕果大者果腔较大, 且种子数量较多, 但雄花和榕小蜂数量不一定多。榕果分配给雌性功能及雄性功能繁殖的小花比例也不相同, 聚果榕在雌性功能上的分配显著大于雄性功能, 其它 3 种榕果则分配于雄性功能的资源比雌性功能的, 但程度不同。此外, 4 种榕树的种子大小及重量存在显著的种间差异, 以至于影响到种子的萌发率及根茎生长, 果实最大的聚果榕种子最多, 萌发率高, 但由于种子最小, 其根茎生长缓慢且短; 果实适中的垂叶榕和高山榕种子较大, 不但萌发率较高, 其根茎生长也较快; 果实和种子都小的无柄雅榕, 种子萌发率低, 根茎生长慢。生长在水热环境好的榕树比生长在相对贫瘠环境的榕树, 由于极少面临水热光照等限制, 更容易进化出较小的种子, 萌发能力和速度也相对较差。这说明不同生境中榕树进化出了不同的繁殖分配机制及资源利用策略来适应环境变化。

关键词: 榕树; 果实; 繁殖资源分配; 种子萌发

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.06.007

Fig Resource Allocation and Seed Germination of Four *Ficus* Species in Xishuangbanna

LI Jian-mei^{1,2}, ZHANG Yuan³, PENG Yan-qiong^{1*}, YANG Da-rong¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 650223, Yunnan, China; 2. Pu'er University, Pu'er 665000, Yunnan, China; 3. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: In order to understand the characters of resource allocation and seed germination of figs, the allocation to vegetation and reproduction in figs, and seed germination of four monoecious *Ficus* species in Xishuangbanna, such as *F. benjamina*, *F. altissima*, *F. racemosa* and *F. concinna* were studied. The results showed that the allocation of nutrition resources was significantly different among four *Ficus* species. The heavier fig had more pulp and larger fruit size, and the fig with larger cavity had more seeds, but the number of male flowers and fig wasps were not always like that. The proportions of flowers that fig allocated to male (fig-pollinating wasps) and female (seeds) function were different. The allocation to female function in *F. racemosa* was more than that to male function, while those in *F. benjamina*, *F. altissima* and *F. concinna* were just the opposite and had different degrees. Besides, there were significant differences in seed size and weight among four *Ficus* species so that they influenced on seed germination rate and the growth of roots and stems. *Ficus racemosa* had the largest fig size

收稿日期: 2016-02-03

接受日期: 2016-06-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(31372253, 31560116); 云南省中青年学术技术带头人后备人才培养项目(2011HB041)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31372253, 31560116), and the Candidates of the Young and Middle Academic Leaders of Yunnan Province (Grant No. 2011HB041).

作者简介: 李剑美(1981~), 讲师, 硕士, 主要从事植物资源等方面的研究。E-mail: 1981lij@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: pengyq@xtbg.ac.cn

and most seeds, its seed germination rate also high, but the growth of root and stem was the slowest because of the small-sized seeds. Both *F. benjamina* and *F. altissima* had medium-sized figs and large seeds, so they not only had high seed germination rate, but also the growth of roots and stems was fast. The fig size and seed number of *F. concinna* were small, so its seed germination rate was the lowest among four *Ficus* species, and the growth of root and stem was the slowest too. *Ficus* species living in warm, humid and better environment had smaller-sized seeds and relatively worse germination ability and speed compared to those living in barren environment, because of few limits on water, heat, and sunlight. Therefore, these suggested that different *Ficus* species in different habitats had already evolved variant mechanisms of reproduction allocation and strategies of resource utilization to adapt their environments.

Key words: Fig tree; Fruit; Resource allocation; Reproduction; Seed germination

繁殖资源分配是指植物个体在某一特定时间段内用于繁殖的净同化产物的比例,即同化产物向其繁殖器官分配的比例^[1]。在自然界中,由于资源的有限性,植物必须在不同结构和功能的相互冲突中寻求最佳的资源分配方案。其中最核心的问题是如何进行繁殖资源分配,从而最大程度地实现繁殖效率。在繁殖资源分配中,对不同的繁殖特征(如花的大小、数量、果实大小、种子大小、数量等)的分配存在权衡^[1-2]。在显花植物的有性繁殖过程中,花展示(如花的大小、数量及其排列方式等)对吸引传粉昆虫,增加繁殖成功率有着重要的作用^[3],但有限的资源很难使植物同时增加花的数量和大小,妥协的结果是出现大小和数量之间的权衡。研究植物的繁殖分配是种群生物学的中心问题,理解植物资源在繁殖上的分配对研究植物群落动态及其对环境变化的适应具有重要意义^[4]。目前对植物繁殖资源分配多是从整株植物的水平进行研究,多关注繁殖器官,如花、果实占整株植物总生物量的比例^[5-6],只有少量研究是从果实和种子水平来进行的^[7-8]。被子植物的果实由子房发育而来,果皮包裹着种子形成保护,对于依靠动物传播的种子来说,果皮的厚度,口感以及气味等决定种子的扩散,并最终决定种子的命运^[9-10],所以植物需要在果皮生物量和种子生物量之间进行权衡。同时,在种子水平,植物也需要在种子的数量和质量间进行权衡,大的种子有竞争优势,其萌发的幼苗更耐胁迫,成活率更高;而小种子在扩散方面更具优势,可以占据更多生境^[11]。研究表明,植物的资源投入权衡,会影响到植物的各个方面,甚至会影响植物的种间关系和群落结构^[12]。

榕属(*Ficus*)植物是国际上公认的热带雨林中的一类关键植物类群^[13],隐头果成熟时花序轴显著膨

大,形成肉质果。一年四季均挂果的榕树能够为多种动物提供食物,以及为动植物提供附生、栖息的生态位,特别是在其它植物很少挂果的冬季,多种榕树仍能大量结实,为动物、微生物提供了重要的食物,衔接了生态系统中最重要的食物链,从而维持生态系统的物种多样性。榕树和传粉榕小蜂(Chalcidoidea: Agaonidae)之间的互利共生关系可追溯到7500万年前,是植物和昆虫之间关系最密切、最古老的一对互利共生伙伴^[14-15],每种榕树必须依赖专一传粉榕小蜂传粉才能受精结实,而榕小蜂也只能依靠专一寄主榕果内的雌花产卵才能繁衍后代,任何一方的缺失或不合作,都会导致系统的崩溃。与其他植物一样,榕属植物也存在着繁殖资源分配的问题。因为榕果内的雌花数量有限,一朵雌花只能发育成一粒种子或一朵瘿花(孕育小蜂后代的雌花)。种子作为榕树繁殖的载体,代表了榕树的雌性功能,增加种子数量可以增加榕树繁殖的成功率;而传粉榕小蜂作为榕果内花粉传播的媒介,代表了榕树的雄性功能,产生较多的榕小蜂后代可以增加花粉传播的成功率^[16]。尤其对于雌雄同株的榕树来说,种子的繁殖和小蜂后代的繁殖在同一个榕果内进行,二者不可避免地存在着繁殖资源竞争的问题。榕果除了在小花资源上存在雌雄功能分配的权衡外,在雌性功能,即种子的产生上,也存在着种子数量和大小的权衡。目前对于榕树的资源分配,主要是集中在雌花资源的雌雄性繁殖功能的分配上,即有限的雌花资源如何在雌性功能(种子)和雄性功能(榕小蜂后代数量)之间进行分配,目前解释榕-蜂繁殖分配的机制主要存在3种假说,即短产卵器假说、不可摧毁种子假说和榕小蜂不饱和假说^[17-20],但目前仍未有一个完美的假说能够解释所有榕树的繁殖资源分配。而且,至今还没有针对榕

果果壁与种子关系的研究,也没有对榕果内种子质量和数量权衡的报道。我们认为榕果作为一类特殊的隐头花序,除了存在雌花资源分配问题,以及种子质量和数量的权衡问题外,从果实和种子的角度研究其资源分配将有助于我们理解繁殖策略的进化以及互利共生系统的稳定性,因为果实大小,果皮厚度、种子分配等问题将直接影响着食果动物的种类以及种子散布、萌发等问题。

本研究选取在西双版纳地区常见而广布的 4 种雌雄同株榕树,比较种间的繁殖资源分配格局,以及 4 种榕树种子的生物学特性和萌发特征,为进一步研究榕树的繁殖稳定策略和种群格局提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

选择在西双版纳常见的高山榕(*Ficus altissima*)、垂叶榕(*F. benjamina*)、无柄雅榕(*F. concinna*)和聚果榕(*F. racemosa*)等 4 种雌雄同株榕树为材料,前 3 种隶属于榕亚属(subgen. *Urostigma*),其中高山榕和垂叶榕属于环纹榕亚组(subsect. *Conosycea*),传粉榕小蜂分别为高山榕传粉榕小蜂(*Eupristina altissima*)和垂叶榕传粉榕小蜂(*E. koningsbergeri*),叶腋结果,结果量及果大小适中,高山榕生性强健,耐干旱贫瘠土地,可在山地、平原地带,甚至山顶上生长,垂叶榕生于土壤湿润的杂木林中,也被作为绿化树种广泛栽培;无柄雅榕则属于榕亚组(subsect. *Urostigma*),叶腋和枝干上均可结果,其传粉榕小蜂是 *Platyscapa* sp.,果小,每次结果量大,多生于路旁溪边或山地疏林中。聚果榕隶属于聚果榕亚属(subgen. *Sycomorus*)聚果榕亚组(subsect. *Sycomorus*),结果于粗壮的主干上,老茎挂果类型,喜生于潮湿地带,常见于水热条件较好的河畔、溪边,其传粉榕小蜂是 *Ceratosolen fusciceps*,结果量相对较少。

1.2 榕果内营养和繁殖资源的分配

采集 4 种榕树近雄花期榕果(传粉榕小蜂即将羽化的榕果),先对单个榕果称重,之后用游标卡尺测量榕果直径(测量后旋转 90°再次测量),取两次测量的平均值。然后,剖开榕果,测量果肉厚度。利用果直径和果肉厚计算果腔直径,并计算果腔体积。每种榕树测量 30 个榕果。

一部分近雄花期的榕果,将单果装入干净的纱

网袋内,让榕小蜂自然羽化出蜂,然后及时收集榕小蜂,快速鉴定榕小蜂种类,并保存于 75% 的酒精瓶中,挑选只有传粉榕小蜂,而无非传粉小蜂羽化的榕果,统计每个榕果内的种子数量、传粉小蜂数量以及雄花数量,种子数量代表了雌性功能的分配,传粉小蜂和雄花代表雄性功能的分配。每种榕树统计 29~40 果。

1.3 种子萌发特性

每种榕树从 3 株树选取 30 个已出完蜂的榕果,每个榕果随机挑选 30 粒种子,借助安装于体视镜中的测微尺测量种子的长和宽,因种子形状近似于椭圆形实心球体,用椭圆形表面积 $=\pi \times \text{长} \times \text{宽} / 4$ 来计算种子表面积。用精度为 0.0001 g 的分析天平对每个果内的 30 粒种子进行称重,并换算为千粒重。

每种榕树随机挑选 5 个出完蜂的榕果,每个榕果内随机取 30 粒发育饱满的种子,进行种子萌发试验。首先,在培养皿底垫两层滤纸,加水使滤纸湿润,然后把种子整齐成排置于湿润的滤纸上,培养皿放置于温度为 24.6 °C 的光照培养箱中,全光照环境进行种子萌发。每天早、中、晚观察,保持滤纸湿润。将种子放入培养箱的第 1 天记为试验开始,每星期统计 1 次种子萌发的数量,并测量幼苗的根长和茎长,连续观察和测量 5 周。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)比较榕果形态特征、种子数量、小蜂数量、雄花数量和种子性状的差异。首先对数据的方差齐性进行检验,方差齐时采用单因素方差分析中的 LSD 多重比较;方差不齐时进行 Log 转换,转换后再次进行齐性检验,若方差齐,采用 LSD,若方差不齐则采用未假定方差齐性的 Dunnett's T3 检验。采用成对 *t* 检验分析同种榕果内雌雄分配的差异,采用卡方检验分析不同种子萌发率的差异。

所有数据采用平均值±标准误差表达。数据整理及作图采用 EXCEL,数据分析采用 SPSS 19.0 进行。

2 结果和分析

2.1 榕果的营养资源分配

4 种榕树雄花期果重量存在显著差异(ANOVA, $F_{3,114}=2579.30$, $P<0.001$),榕果平均重量为聚果榕 >

垂叶榕 > 高山榕 > 无柄雅榕, 且聚果榕的果重量显著大于其他 3 种榕果(Dunnett's T3, $P<0.001$), 垂叶榕与高山榕榕果重量无差异(Dunnett's T3, $P=0.85$), 无柄雅榕的果重量显著轻于其他 3 种。4 种榕果的直径($F_{3,114}=1907.35$, $P<0.001$)、果壁厚度($F_{3,114}=$

991.95, $P<0.001$)和果腔容积($F_{3,114}=881.01$, $P<0.001$)均存在显著差异, 聚果榕的果最大、最重、果壁最厚且果腔容积最大, 而无柄雅榕的果最小、最轻、果壁最薄且果腔容积最小; 高山榕和垂叶榕的居中, 表现出果大者果腔容积大, 果重者果壁厚(表 1)。

表 1 榕果的营养资源分配

Table 1 Vegetative allocation of figs

榕树 <i>Ficus species</i>	果重量 (g) Fig weight	果直径 (mm) Fig diameter	果壁厚度 (mm) Fig wall thickness	果腔容积 (mm ³) Fig volume
垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	3.73±0.15 ^a	21.41±0.32 ^a	2.93±0.10 ^a	2034.64±118.36 ^a
高山榕 <i>F. altissima</i>	3.94±0.14 ^a	20.02±0.26 ^a	3.06±0.10 ^a	1433.08±70.29 ^b
聚果榕 <i>F. racemosa</i>	31.19±1.85 ^b	41.32±0.82 ^b	7.03±0.18 ^b	11393.93±1128.55 ^c
无柄雅榕 <i>F. concinna</i>	0.15±0.01 ^c	6.98±0.13 ^c	0.78±0.02 ^c	87.72±6.39 ^d

$n=30$; 同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下表同。

$n=30$. Data followed different letters indicate significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

2.2 榕果的繁殖资源分配

4 种榕果的雌性功能投资表现为种子数量差异显著(ANOVA, $F_{3,127}=293.81$, $P<0.001$), 多重比较表明 4 种榕树的种子数量均存在显著差异(Dunnett's T3, $P<0.001$), 种子数量最多的为聚果榕, 其次为垂叶榕、高山榕和无柄雅榕。雄性功能分为传粉榕小蜂数量和雄花数量, 传粉榕小蜂数量在种间呈显著差异(ANOVA, $F_{3,127}=203.39$, $P<0.001$), 但聚果榕与垂叶榕传粉榕小蜂的数量差异不显著(LSD, $P=0.50$), 但均显著高于高山榕与无柄雅榕的传粉榕小蜂数量(LSD, $P<0.001$); 4 种榕树种间雄花数量也存在显著差异(ANOVA, $F_{3,127}=378.66$, $P<0.001$), 但与传粉榕小蜂数量的变化趋势不同, 最多的是垂叶榕, 其次是高山榕和聚果榕, 二者差异不显著(LSD, $P=0.12$), 最少的为无柄雅榕(表 2)。

从 4 种榕树的雌雄繁殖分配比例来看, 垂叶榕($t_{28}=-3.96$, $P<0.001$)和无柄雅榕($t_{36}=-6.09$, $P<0.001$),

用于雌性功能的小花数量(种子数量)小于雄性功能的小花数量(传粉榕小蜂和雄花的总和); 而聚果榕正好相反, 雌性功能的小花数量大于雄性功能的小花数量($t_{35}=8.40$, $P<0.001$); 高山榕果在雌雄功能分配上没有明显差异($t_{35}=-0.71$, $P=0.481$)(表 2)。

2.3 种子萌发特性

4 种榕树的种子长(ANOVA, $F_{3,127}=357.26$, $P<0.001$)、宽(ANOVA, $F_{3,127}=290.30$, $P<0.001$)、表面积(ANOVA, $F_{3,127}=403.25$, $P<0.001$)和千粒重(ANOVA, $F_{3,127}=86.57$, $P<0.001$)均存在显著的种间差异, 且均为高山榕 > 垂叶榕 > 无柄雅榕 > 聚果榕, 两两间均达显著差异($P<0.05$, 表 3)。每种 150 粒种子的萌发率也表现出显著的种间差异($\chi^2=77.31$, $P<0.001$), 垂叶榕种子的萌发率为 100%, 其次为聚果榕(96.67%)和高山榕(88.70%), 而无柄雅榕仅有 66%的萌发率(表 3)。

表 2 榕果内小花的繁殖资源分配

Table 2 Reproduction allocation of flowers in four *Ficus species*

榕树 <i>Ficus species</i>	<i>n</i>	雌性 Female		雄性 Male		
		种子数量	%	传粉小蜂数量	雄花数量	%
		Number of seeds		Number of pollinating fig wasps	Number of male flowers	
垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	29	329.10±16.64 ^a	42.48	354.44±26.82 ^a	103.28±5.58 ^a	57.52
高山榕 <i>F. altissima</i>	30	250.07±16.40 ^b	45.66	194.59±7.36 ^b	66.90±2.91 ^b	54.34
聚果榕 <i>F. racemosa</i>	30	1115.53±80.72 ^c	66.77	375.50±24.23 ^a	58.28±2.24 ^b	33.30
无柄雅榕 <i>F. concinna</i>	40	46.78±2.94 ^d	36.62	60.54±2.57 ^c	15.97±0.25 ^c	63.38

从图 1 可见, 垂叶榕、高山榕和无柄雅榕种子萌发后 1–5 周根部均持续生长, 聚果榕在第 2 周后

根部就停止生长。垂叶榕和无柄雅榕根的生长高峰出现在第 1 周, 而高山榕的在前 2 周。第 5 周垂叶

表 3 种子大小和萌发率

Table 3 Seed sizes and germination rates of four *Ficus* species

榕树 <i>Ficus</i> species	长 (mm) Length	宽 (mm) Width	表面积 (mm ²) Surface area	重量 (g) Weight	萌发率 (%) Germination rate
垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	1.32±0.01	0.88±0.01	0.91±0.02	0.34±0.02	100
高山榕 <i>F. altissima</i>	1.38±0.02	0.97±0.02	1.06±0.03	0.48±0.02	88.00
聚果榕 <i>F. racemosa</i>	0.87±0.01	0.61±0.01	0.42±0.01	0.13±0.01	96.67
无柄雅榕 <i>F. concinna</i>	0.99±0.02	0.65±0.01	0.51±0.01	0.17±0.01	66.00

榕、高山榕、无柄雅榕和聚果榕的根长分别为 31.69、29.23、22.80 和 7.38 mm，除垂叶榕和高山榕的差异不显著(Dunnett T3, $P=0.27$)外，其余均达显著差异(ANOVA, $F_{3,518}=447.30$, $P<0.001$)。

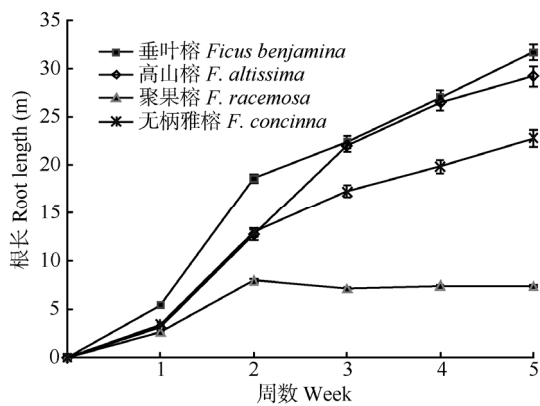


图 1 4 种榕树幼苗的根长
Fig. 1 Root length of seedlings of four *Ficus* species

从图 2 可见，与根生长相似，垂叶榕、高山榕和无柄雅榕幼苗茎 1–5 周均持续生长，聚果榕的在第 2 周后就停止生长。垂叶榕和无柄雅榕的茎生长高峰出现在第 1 周，而高山榕的出现在第 2 周。第 5 周垂叶榕、高山榕、无柄雅榕和聚果榕幼苗的茎长分别为 6.67、8.17、3.46 和 3.19 mm，均达显著差异(ANOVA, $F_{3,518}=1038.01$, $P<0.001$)。

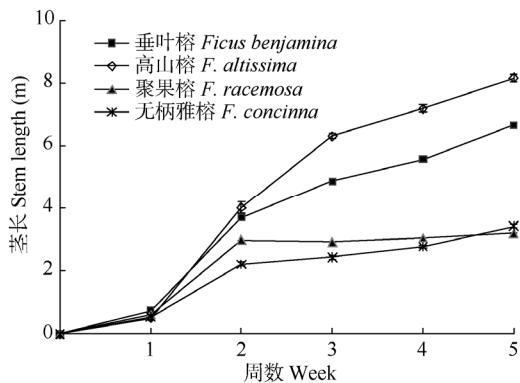


图 2 4 种榕树幼苗的茎长
Fig. 2 Stem length of seedlings of four *Ficus* species

3 讨论

植物的繁殖是植物生活史的重要组成部分，繁殖中资源的分配方式和分配规律在很大程度上反映了植物的生活史特征，很多研究是从植物种群的繁殖对策去认识该种群的生活史特征^[21]。植物在长期进化过程中，会进化出相应的繁殖策略，达到资源在生存、生长和繁殖等活动中的最适分配，以适应季节变化带来的环境因子的改变，从而提高其适合度^[22]。果肉作为种子传播的载体，能够携带着种子实现远距离的传播。对于依靠动物传播种子的植物来说，果肉作为一种回报，是植物繁殖的必要投资^[23]。有研究表明，个体较大的果实对果肉的投入会更大^[8]，但对果肉和对种子的投入比例取决于种子的传播方式以及种子生长的土壤环境。如果种子的繁殖效率主要取决于种子传播的距离，那么在果肉上的投入增加有利于种子的繁殖^[24]，如果种子的繁殖率取决于环境资源，那么增加对种子生物量的投入有利于种子的繁殖^[25]。榕树老茎挂果为蝙蝠传播，而枝稍挂果为鸟类传播，鸟类和蝙蝠取食偏好促进了榕果挂果方式的进化^[26]。

本研究结果表明，4 种榕果中，果实最大的种类果肉最厚，果腔最大，同时果内的雌花数量最多且种子数量最多，但传粉小蜂后代数量的比例在不同种间却呈现不同的规律，也就是说不同的榕果雌雄功能分配并不一致。榕果内的雌花数量是有限的，而一朵雌花只能发育成一粒种子或一朵瘦花(孕育小蜂后代的雌花)。种子作为榕树在自然界繁殖的主要载体，代表了榕树的雌性功能，增加种子数量可以增加榕树繁殖的成功率；而传粉榕小蜂作为榕果内花粉传播的媒介，代表了榕树的雄性功能，产生较多的榕小蜂后代可以增加花粉传播的成功率^[16]。Jousselin 等认为，在不同情况下控制榕树-传粉榕小蜂繁殖平衡的因素是可变的，可能有多重因素共同影响着榕果内雌花资源的分配^[27]。有报道榕果所处的时期，传粉榕小蜂成虫期的年龄等都会

对榕果的繁殖资源分配产生影响^[28-29]。植物所处的环境、营养状况等都会影响其繁殖策略和繁殖资源分配^[30]。因此,由于环境、营养、进化动力等的不同,造成了不同榕树雌雄分配比例的差异。

4种榕果的种子特征呈现比较明显的规律,榕树结果少的果较大,种子多,但种子较小,萌发率也较弱。有研究表明,种子特征与某些植物学和群落学性状有关,如生活型、种子散布能力和方式、株高、冠幅等。种子重量被认为是在大量小种子和少量大种子之间的进化折衷,在一定的能量限度内,种子大者一般数量少,而种子小者则数量较多^[5]。本研究结果表明,种内单个榕果内的种子并不完全满足这种对应关系,不过种子重量最小的聚果榕确实具有最多的种子数。一般来说,生长在资源贫乏生境中的种子重量较大^[31],而聚果榕为热带地区的喜水种类,生长环境的水热条件较好,且植株极高,极少面临干旱、营养缺乏、光照不足等情况,不需要较大的种子来维持幼苗的自养状态。小种子还具有较多的散布机会,以及散布后更小的捕食率^[32]。大粒种子对捕食者来说,更容易被发现,因为大种子比小种子更容易留在土壤的表面上,存留时间会更长^[33],且大种子比小种子具有更强的抵御严酷环境的能力,在幼苗建立阶段也更有优势。本研究结果表明,高山榕种子无论是重质量还是表面积均为最大,较大的种子比较小的种子更加耐储存也更加适应极端环境^[34]。高山榕生性强健,耐干旱贫瘠土地,可在山地、平原地带,甚至山顶上生长,进化出相对较大的种子,有利于其在较为贫瘠的环境中萌发生长,这可能是高山榕能够成为顶级种的原因之一^[13]。在萌发试验中高山榕幼苗的茎与根部的萌发速度均较快,有利于其根系快速深入土壤,得到更多的水分和养分,这解释了为何高山榕能在贫瘠的生境中生长。而聚果榕的根和茎的萌发速度均最慢,制约了聚果榕在恶劣环境中的竞争优势,这也与聚果榕只能在湿热条件好的生境中生长的特征相一致^[35]。本研究中聚果榕挂果方式不同于另外3种榕树的老茎挂果,一旦单株结果量也是最少的,但果实最大。因此推测,可能是不同种榕果的挂果方式导致了传种动物的不同,从而驱动了果实大小的进化。果实大小的进化也是多因素共同作用的结果,具体原因仍需进一步研究。

本研究结果表明,不同的榕树采取不同的生存和繁殖策略,深入研究有助于从更广尺度认识不同

榕树的种群维持机制,进而为认识热带雨林生态系统的稳定机制提供参考。

参考文献

- [1] STEARNS S C. The Evolution of Life-histories [M]. New York: Oxford University Press, 1992: 147-172.
- [2] ROFF D A. Trade-offs between growth and reproduction: An analysis of the quantitative genetic evidence [J]. J Evol Biol, 2000, 13(3): 434-445. doi: 10.1046/j.1420-9101.2000.00186.x.
- [3] BELL G. On the function of flowers [J]. Proc Roy Soc Lond Ser B, 1985, 224(1235): 223-265. doi: 10.1098/rspb.1985.0031.
- [4] HARPER J L. Population Biology of Plants [M]. New York: Academic Press, 1977: 33-111.
- [5] MOLES A T, FALSTER D S, LEISHMAN M R, et al. Small-seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime [J]. J Ecol, 2004, 92(3): 384-396. doi: 10.1111/j.0022-0477.2004.00880.x.
- [6] WANG L, DONG M, HUANG Z Y. Reproductive allocation and fruit-set pattern of seed-heteromorphic plant *Suaeda aralocaspica* [J]. Chin J Plant Ecol, 2012, 36(9): 948-955. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00948.
王雷, 董鸣, 黄振英. 种子异型植物异子蓬的生殖分配和结实格局 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(9): 948-955. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00948.
- [7] CHEN H, FELKER S, SUN S C. Allometry of within-fruit reproductive allocation in subtropical dicot woody species [J]. Amer J Bot, 2010, 97(4): 611-619. doi: 10.3732/ajb.0900204.
- [8] LAMBERT J E, LEVEY D J, SILVA W R, et al. Exploring the Link between Animal Frugivory and Plant Strategies: The Case of Primate Fruit-Processing and Post Dispersal Seed Fate [M]. Wallingford, UK: CABI Publishing, 2002: 365-379.
- [9] MARTÍNEZ I, GARCÍA D, OBESO J R. Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size [J]. Evol Ecol, 2007, 21(4): 517-533. doi: 10.1007/s10682-006-9132-x.
- [10] MOLES A T, WESTOBY M. Seed size and plant strategy cross the whole life cycle [J]. Oikos, 2006, 113(1): 91-105. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x.
- [11] RUSSO S E. Linking seed fate to natural dispersal patterns: Factors affecting predation and scatter-hoarding of *Virola calophylla* seeds in Peru [J]. J Trop Ecol, 2005, 21(3): 243-253. doi: 10.1017/S0266467405002312.
- [12] LEISHMAN M R. Does the seed size/number trade off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality [J]. Oikos, 2001, 93(2): 294-302. doi:

- 10.1034/j.1600-0706.2001.930212.x.
- [13] XU Z F. *Ficus*: Keystone species of tropical rainforest ecosystem in southern Yunnan [J]. Chin Biodiv, 1994, 2(1): 21–23.
许再富. 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物 [J]. 生物多样性, 1994, 2(1): 21–23.
- [14] WIEBES J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. Annu Rev Ecol Syst, 1979, 10(1): 1–12. doi: 10.1146/annurev.es.10.110179.000245.
- [15] CRUAUD A, RØNSTED N, CHANTARASUWAN B, et al. An extreme case of plant-insect codiversification: Figs and fig-pollinating wasps [J]. Syst Biol, 2012, 61(6): 1029–1047. doi: 10.1093/sysbio/sys068.
- [16] ANSTETT M C, BRONSTEIN J L, HOSSACRT-MCKCY M. Resource allocation: A conflict in the fig/fig wasp mutualism? [J]. J Evol Biol, 1996, 9(4): 417–428. doi: 10.1046/j.1420-9101.1996.9040417.x.
- [17] NEEDT R J C, COMPTON S G. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism [J]. J Anim Ecol, 1996, 65(2): 170–182. doi: 10.2307/5720.
- [18] ANSTETT M C. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: The case of the fig/wasp mutualism [J]. Oikos, 2001, 95(3): 476–484. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.950313.x.
- [19] YU D W, RIDLEY J, JOUSSELIN E, et al. Oviposition strategies, host coercion, and the stable exploitation of figs by wasps [J]. Proc Roy Soc Lond Ser B, 2004, 271(1544): 1185–1195. doi: 10.1098/rspb.2003.2630.
- [20] JOUSSELIN E, HOSSAERT-MCKEY M, VERNET D, et al. Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: Implications for studies on the stability of the mutualism [J]. Ecol Entomol, 2001, 26(6): 602–608. doi: 10.1046/j.1365-2311.2001.00368.x.
- [21] BOSTOCK S J, BENTON R A. The reproductive strategies of five perennial compositae [J]. J Ecol, 1979, 67(1): 91–107. doi: 10.2307/2259339.
- [22] DENG Z F, XIE X L, WANG Q J, et al. Study on reproduction strategies of *Kobresia tibetica* population on alpine meadow [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2001, 7(4): 332–334. doi: 10.3321/j.issn:1006-687X.2001.04.006.
邓自发, 谢晓玲, 王启基, 等. 高寒草甸藏嵩草种群繁殖对策的研究 [J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(4): 332–334. doi: 10.3321/j.issn:1006-687X.2001.04.006.
- [23] EDWARDS W. Within- and between-species patterns of allocation to pulp and seed in vertebrate dispersed plants [J]. Oikos, 2005, 110(1): 109–114. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.12846.x.
- [24] GANESHAIAH K N, SHAANKER R U. Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: A trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency [J]. Oikos, 1991, 60(1): 3–6. doi: 10.2307/3544984.
- [25] PARCIAK W. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: Consequences for seedling establishment [J]. Ecology, 2002, 83(3): 794–808. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[0794:SSNAHO]2.0.CO;2.
- [26] LOMÁSCOLO S B, LEVEY D J, KIMBALL R T, et al. Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae) [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, 107(33): 14668–14672. doi: 10.1073/pnas.1008773107.
- [27] JOUSSELIN E, KJELLBERG F, HERRE E A. Flower specialization in a passively pollinated monoecious fig: A question of style and stigma? [J]. Int J Plant Sci, 2004, 165(4): 587–593. doi: 10.1086/386558.
- [28] LIU C, YANG D R, COMPTON S G, et al. Larger fig wasps are more careful about which figs to enter-with good reason [J]. PLoS One, 2013, 8(9): e74117. doi: 10.1371/journal.pone.0074117.
- [29] ZHANG Y, PENG Y Q, COMPTON S G, et al. Premature attraction of pollinators to inaccessible figs of *Ficus altissima*: A search for ecological and evolutionary consequences [J]. PLoS One, 2014, 9(1): e86735. doi: 10.1371/journal.pone.0086735.
- [30] WANG Y, DU G Z, GUO S Q, et al. Trade-off between size and number of capitulum and seed in *Saussurea japonica*: Effects of resource availability [J]. Chin J Plant Ecol, 2009, 33(4): 681–688. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.04.006.
汪洋, 杜国祯, 郭淑青, 等. 风毛菊花序、种子大小和数量之间的权衡: 资源条件的影响 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(4): 681–688. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.04.006.
- [31] LEISHMAN M R, WESTOBY M. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species [J]. J Ecol, 1994, 82(2): 249–258. doi: 10.2307/2261293.
- [32] BLATE G M, PEART D R, LEIGHTON M. Post dispersal predation on isolated seeds: A comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest [J]. Oikos, 1998, 82(3): 522–538. doi: 10.2307/3546373.
- [33] THOMPSON K, GREEN A, JEWELS A M. Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland [J]. Funct Ecol, 1994, 8(1): 29–35. doi: 10.2307/2390108.
- [34] HAMMOND D S, BROWN V K. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests [J]. Ecology, 1995, 76(8): 2544–2561. doi: 10.2307/2265827.
- [35] YANG D R, PENG Y Q, ZHAO T Z, et al. Relationship between activity of *Ceratosolen fusciceps* and seasonal changes of the seed number of *Ficus racemosa* [J]. Sci Silv Sin, 2005, 41(1): 25–29. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2005.01.006.
杨大荣, 彭艳琼, 赵庭周, 等. 聚果榕果内种子季节变化与聚果榕小蜂活动的关系 [J]. 林业科学, 2005, 41(1): 25–29. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2005.01.006.