

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201409006

张媛, 杨大荣, 陈欢欢, 等. 季节变化对聚果榕—榕小蜂互利共生系统生长与繁殖的影响[J]. 广西植物, 2015, 35(4):500—506

Zhang Y, Yang DR, Chen HH, et al. Effects of seasonal changes on the growth and reproduction in *Ficus racemosa* and pollinating fig wasp mutualism system[J]. Guihaia, 2015, 35(4):500—506

季节变化对聚果榕—榕小蜂互利共生系统生长与繁殖的影响

张媛¹, 杨大荣², 陈欢欢², 徐磊², 李宗波^{3*}

(1. 西南林业大学 云南生物多样性研究院, 昆明 650224; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223;

3. 西南林业大学 林学院 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224)

摘要: 榕属植物及其传粉昆虫榕小蜂是自然界协同进化的经典模型, 榕果内雌花资源如何分配一直是备受关注的问题。为验证季节变化对榕树—榕小蜂互利共生系统生长与繁殖的影响, 该研究以西双版纳地区的聚果榕(*Ficus racemosa*)为材料, 分析了季节变化对榕果大小、自然进蜂量以及榕树—榕小蜂繁殖的影响, 并利用人工控制性放蜂实验和模型拟合, 探讨榕果最适进蜂量及不同季节进蜂量对雌花资源分配的影响。结果表明: 季节对榕果直径有显著影响, 雨季的榕果直径显著小于干热季和雾凉季; 不同季节的自然进蜂量也有显著差别, 苞片口对调节进蜂数量有重要作用; 季节对榕树—榕小蜂繁殖分配也有影响, 雾凉季产生的种子数量和榕小蜂数量均最多; 同时人工控制实验和二次抛物线模型拟合结果表明, 母代雌蜂数量与种子及榕小蜂后代数量均呈抛物线关系, 雌蜂数量过多或过少都对榕树—榕小蜂的繁殖不利, 自然进蜂量与拟合的最优进蜂量基本一致。研究结果说明榕果进化出了适应西双版纳地区季节变化的繁殖策略。

关键词: 雌雄同株; 传粉榕小蜂; 季节变化; 繁殖对策; 权衡

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)04-0500-07

Effects of seasonal changes on the growth and reproduction in *Ficus racemosa* and pollinating fig wasp mutualism system

ZHANG Yuan¹, YANG Da-Rong², CHEN Huan-Huan², XU Lei², LI Zong-Bo^{3*}

(1. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 3. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: The interaction between pollinating fig wasps (Agaonidae) and their host fig trees (*Ficus*) is a striking example of an obligate pollination mutualism. The reproductive allocation of female flowers resource in fig is attracting lasting interests of researchers. To verify how reproductive strategies of figs are affected by seasonal change, *F. racemosa* was used to analyze how the fig size, foundress numbers and reproductive resources allocation of fig-fig wasp change with seasons. We also conducted controlling introduction experiment on *F. racemosa* to explore how seed and fig offspring number change with foundresses number. Statistical model was used to fit the relationship between seed/wasp offspring number and foundresses number to estimate the optimal foundresses number, as well as the consequence of foundresses number in nature to fig-fig wasp reproduction. The results showed that fig size was significantly influenced by season, figs in rainy season were smaller than figs in warm dry season and cold dry season. Sea-

① 收稿日期: 2014-11-01 修回日期: 2015-03-25

基金项目: 国家自然科学基金(31100279); 云南省应用基础研究计划项目(2013FD023); 西南林业大学科研启动基金。

作者简介: 张媛(1983-), 女, 贵州兴义人, 博士, 助理研究员, 主要从事进化生态学研究, (E-mail) zygogo@163.com。

* 通讯作者: 李宗波, 副教授, 主要从事昆虫生态学和化学生态学研究, (E-mail) lizb@outlook.com。

sonal change also had significant impact on foundress numbers in nature, and fig bract played an important role in blocking the redundant foundresses. Our results also showed that the reproduction of fig-fig wasp varied seasonally, the number of seed and wasp offspring reached the highest in cold dry season. The results of controlling introduction experiment and statistical model showed that the relationship between foundresses numbers and seed/wasp offspring number fitted quadratic parabola model, either excessive or too few foundress was unfavourable for fig-fig wasps reproduction. The foundresses number in nature was approximately equal to optimal foundresses number. Our experimental results suggested that *F. recemosa* had evolved the reproductive strategies to adapt seasonal change in Xishuangbanna.

Key words: monoecy; pollinating fig wasps; seasonal change; reproductive strategy; trade-off

植物个体的不同生活史性状(如生长、存活和繁殖等)之间,由于可利用资源的有限性,常常存在着资源竞争,竞争压力使得植物必须权衡这些功能的资源分配(Obeso, 2002; 张大勇, 2004),如果分配给繁殖的资源量增加,就会相应导致分配给存活、生长的资源量减少,进而影响到植物未来的生长与繁殖活动。植物需同时许多不同生活史性状之间进行资源分配,而不是两两间非此即彼的关系(Herre *et al.*, 1997; Roff, 2002)。在生活史研究中,繁殖对策研究是中心问题,繁殖既是生物体的基本功能之一,也是生活史中最关键的环节之一(Wilbur, 1976)。植物为适应其生活环境,进化出最佳的资源分配格局,以提高其生存和繁衍的成功率(Harper, 1967; Anstett *et al.*, 1996)。如在不同环境或季节中,植物由于遭遇到的限制因子性质和强度不同,可能会通过改变种子数量或大小,或改变雄性功能和雌性功能的投入比例等,从而提高其适合度(Roff, 2000)。目前,关于植物如何调整其繁殖格局,以及怎样调整繁殖对策去适应生存环境的变化,越来越受到生态学家的关注(De Jong *et al.*, 1994; Campbell, 2000; 赵志刚等, 2005)。

榕属植物与其他植物一样也存在繁殖资源的分配问题,全世界有 750 多种榕属植物(Berg, 1989)。在热带雨林地区,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,从而维持生态系统的物种多样性,榕属植物是国际上公认的热带雨林中的一类关键植物类群(许再富, 1994)。研究榕树—榕小蜂不但可以丰富物种间协同进化理论,还可为物种多样性的保护提供科学依据(Shanahan *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2013b)。榕树(*Ficus*)和传粉榕小蜂(Chalcidoidea; Agaonidae)之间的互利共生关系早在 7500 万年前就已形成,是植物和昆虫间互惠共生关系最密切、最古老的一对伙伴(Wiebes, 1979; Cruaud *et al.*,

2012),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。然而,即便是这样一对高度互惠共生的物种,仍然存在着繁殖利益的冲突,因为榕果内的小花数量是有限的,而一朵小花只能发育成一粒种子或一朵瘦花(孕育小蜂后代的雌花),尤其对于雌雄同株的榕果树来说,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。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(Anstett *et al.*, 1996)。究竟是什么机制调控着雌花的发育命运?这个问题一直以来受到许多学者的关注(Nefdt *et al.*, 1996; Anstett, 2001; Yu *et al.*, 2004)。目前主要有以下几种假说:长花柱假说(Anstett, 2001)、不可摧毁种子假说(West *et al.*, 1994)以及卵不饱假说(Nefdt *et al.*, 1996)。这些假说分别从花柱长度、雌花的化学物质以及小蜂孕卵量三个方面来解释雌雄同株榕果内小蜂和种子的繁殖分配问题。但到目前为止,任何一种假说都具有局限性。Jousselin *et al.* (2004)认为可能在不同情况下,控制榕树—榕小蜂繁殖平衡的因素是可变的,可能有多重因素在共同影响着榕果内雌花资源的分配。最近的研究发现,榕果所处的时期,小蜂年龄以及榕果内雌花柱头形状等都会对榕果的繁殖资源分配产生影响(张媛等, 2010; Liu *et al.*, 2013a; Zhang *et al.*, 2014)。在其他植物上的研究也证明,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(汪洋, 2009)。

榕属植物分布广泛的热带亚热带地区,在不同季节的水热条件差异较大(Yang *et al.*, 2000; 赵俊

斌等,2009),我们推测季节变化可能影响榕树—榕小蜂的繁殖,繁殖策略随季节改变是动植物种群维持的机制之一,弄清种群维持机制是开展保护生物学研究的基础。本文将从季节变化对雌雄同株榕果进蜂量、榕果大小及种子—榕小蜂繁殖等方面研究西双版纳地区的季节变化对榕树—榕小蜂互利共生系统繁殖的影响,并利用人工控制的放蜂实验及模型模拟研究最适进蜂量,以探讨不同季节进蜂量对榕树—榕小蜂繁殖分配的影响。研究结果将为我们研究榕树—榕小蜂繁殖稳定机制提供依据,并为研究季节对其他植物繁殖分配的影响提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究材料

实验树种选取在西双版纳地区广泛分布的聚果榕(*Ficus racemosa*),属于桑科(Moraceae),榕属(*Ficus*),聚果榕亚属(subgen. *Sycomorus*)聚果榕组(sect. *Sycorus*),乔木,雌雄同株,幼枝嫩叶和果被平贴毛,榕果聚生于老茎瘤状枝短枝上,稀成对生于落叶枝叶腋。聚果榕在西双版纳地区一年四季均挂果,果内雌花先熟,此时称为雌花期,雌花期时传粉小蜂进入榕果产卵和传粉,经过一段时间的发育,榕小蜂后代和雄花同步羽化开放,携带花粉的榕小蜂后代钻出榕果重新寻找处于雌花期的寄主榕树。聚果榕的唯一传粉小蜂为 *Ceratosolen fusciceps*,属膜翅目(Hymenoptera),小蜂总科(Chalcidoidea),榕小蜂科(Agaonidae),为主动传粉;雌雄异型,雌虫黑色有翅,雄虫黄色无翅。对于榕树—榕小蜂这对专性互利共生物种,任何一方的生存都不能离开另外一方,加之榕果内的种子和小蜂后代数量可以精确计数,所以榕树—榕小蜂互利共生系统是研究物种互作对种群存活影响的绝佳材料(Anstett *et al.*, 1997)

1.2 研究地点

试验地为中国科学院西双版纳热带植物园。该植物园位于云南南部西双版纳州勐腊县勐仑镇,地处印度马来热带雨林区(简称远东热带雨林)北缘(20°4' N, 101°25' E),终年受西南季风控制,属热带季风气候。西双版纳热带植物园的年均气温 21.8 °C,最热月(6月)平均气温 25.7 °C,最冷月(1月)平均气温 16.0 °C,终年无霜(刘文杰等,1997)。根据降雨量可分为旱季(11月至翌年4月)和雨季

(5—10月),旱季又可分为雾凉季(11月至翌年2月)和干热季(3—4月)。干热季气候干燥,降水量少,日温差较大;雾凉季降水量虽少,但从夜间到次日中午,有大量浓雾。对旱季植物的水分需求有一定补偿作用。雨季时,气候湿热,水分充足,降雨量 1 256 mm,占全年的 84%。年均相对湿度为 85%,全年日照数为 1 859 h(赵俊宾等,2009)。榕树是该地区关键类群之一(杨成云等,2005)。

1.3 季节对榕果生长及繁殖的影响

选取分布在中国科学院西双版纳热带植物园周边共 17 个地点的 17 株聚果榕,三年时间里,每周对样树进行物候观测,当发现榕果达到近雌花期时,改为每周观测两次,雌花期时榕果苞片松动,变化肉眼可见。当榕果到达雌花期后,采集榕果并带回实验室,用电子游标卡尺(宝工 PD-151)测量每个榕果直径(每个榕果在两个垂直角位置测量两次直径后取平均值),然后将榕果剖开,统计进蜂量,果腔内的小蜂数量和苞片夹死的小蜂数量分开统计。在采集雌花期榕果时,每株树上留下一部分榕果,定期观察,待榕果发育到近雄花期时,带回实验室统计每果内瘦花数量和种子数量,可得到自然状态下,小蜂和种子在不同季节的繁殖变化情况。

1.4 人工控制性实验验证母代雌蜂数量对聚果榕繁殖的影响

为探讨自然状态下进蜂量是否为最适进蜂量,进一步采取人工控制的放蜂实验进行探讨:选取 5 株实验用树,每周观察榕树结果情况及物候状态。发现榕树挂果后,用纱网(120 目,10 cm × 15 cm)将其隔离,防止传粉小蜂、非传粉小蜂及其它昆虫的干扰。待隔离榕果发育到雌花期时,在其它树上采集引入榕果所需蜂源。具体做法:寻找雄花期榕树,采集即将出蜂的雄花期榕果装入干净纱网袋内,并让榕小蜂后代自然羽化出果,并将其中的雌性传粉小蜂引入之前套袋隔离的雌花期榕果内,实验设计进蜂量为 2、4、6、8、10、15 头共 6 个处理,每个处理至少为 50 个榕果,放入传粉雌蜂的榕果再次用纱网袋隔离。之后定时观察,当榕果发育到雄花期时,榕果外观会明显变软和膨大,此时采集下榕果,单个分装,做好标记,带回实验室,让小蜂自然羽化出蜂,统计单果小蜂后代数量及种子数量。

1.5 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据整理和作图,采用 SPSS 19.0 软件进行数据分析。采用

单因素方差分析法(one-way ANOVA) 分别分析 3 个季节的榕果直径、进蜂量、自然进蜂果中繁殖的种子和小蜂数量的差异, 满足方差齐性时进一步采用最小显著性差异(LSD) 法进行多重比较, 不满足时采用 Dunnett C 法进行多重比较。利用不同模型分别拟合人工控制性放蜂实验中的进蜂数量与种子数量和小蜂后代数量的关系, 采用决定系数最大的一个模型对进蜂量和种子及传粉榕小蜂后代数量进行关联性分析。实验数据均表示为均值 $\pm$ 标准误。

2 结果与分析

2.1 季节对榕果生长的影响

共采集 17 株树, 26 批次, 共 1 143 个雌花期聚果榕果实, 每批次的榕果样本量为 18~72 个之间不等, 其中干热季采集到 8 株 8 批次共 229 个榕果, 雨季采集到 10 株 13 批次共 678 个榕果, 雾凉季采集到 5 株 5 批次共 236 个榕果。图 1 结果表明: 干热季、雨季和雾凉季的榕果大小存在显著差异($F=105.38, P<0.001$); 其中干热季榕果直径最大, 为 (33.93 ± 0.29) mm, 雾凉季次之, 为 (32.28 ± 0.41) mm, 雨季最小, 为 (28.29 ± 0.22) mm。

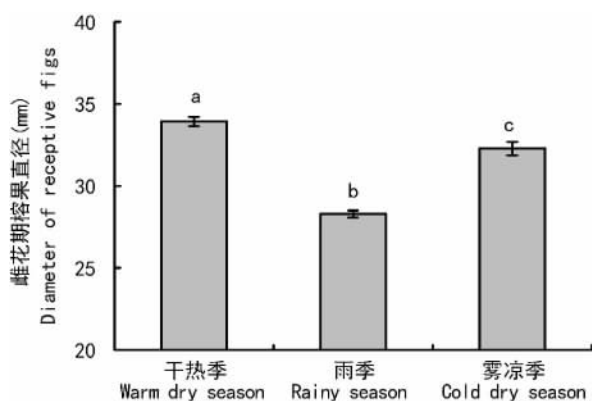


图 1 不同季节雌花期榕果直径比较

不同字母代表在 0.05 水平上差异显著。下同。

Fig. 1 Comparison of fig diameters in different seasons
Different letters indicate significant differences
at $P=0.05$ level. The same below.

2.2 季节对榕果内传粉榕小蜂数量的影响

对采集到的 1 143 个榕果进行进蜂量统计, 成功进入果腔的小蜂数量和夹死在苞片口的小蜂数量均要统计。图 2 结果表明, 聚果榕在不同季节的自然进蜂量有显著差异($F=6.27, P<0.001$), 其中干热季进蜂量最少, 为 (9.45 ± 0.63) 头, 其次是雨季和

雾凉季, 分别为 (12.28 ± 0.48) 头、 (12.89 ± 0.65) 头, 雨季和雾凉季进蜂总量差异不显著($P=0.52$)。3 个季节中, 夹死在苞片口的小蜂数量存在显著差异($F=20.41, P<0.001$), 雨季时榕果苞片夹死的小蜂数量最多, 为 (2.51 ± 0.20) 头, 干热季和雾凉季夹死的小蜂数分别为 (0.73 ± 0.20) 头和 (0.92 ± 0.17) 头($P=0.66$)。

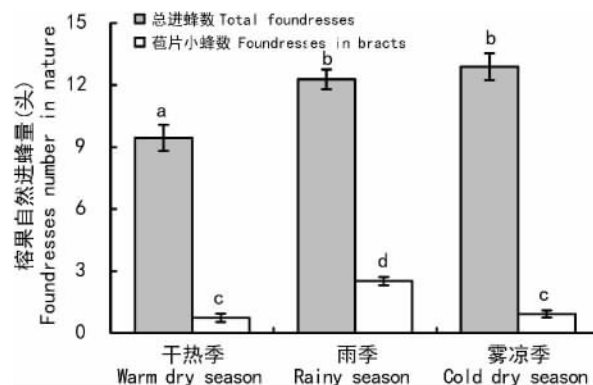


图 2 不同季节榕果进蜂量比较

Fig. 2 Foundresses number in nature for different seasons

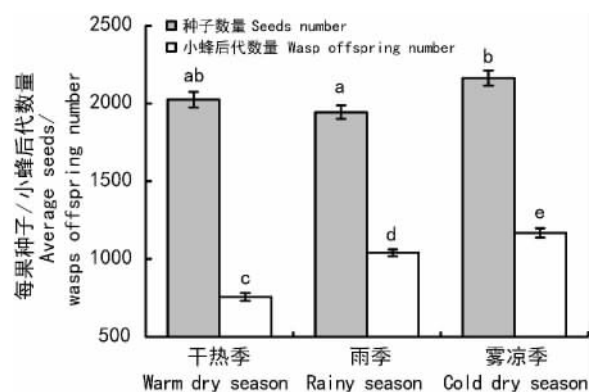


图 3 不同季节自然果繁殖的种子数量和小蜂后代数量

Fig. 3 Seed/wasp offspring number in nature
for different seasons

2.3 季节对榕果内种子繁殖和小蜂后代繁殖数量的影响

共收集干热季、雨季和雾凉季的雄花期榕果各 7 批、24 批及 18 批, 每批统计 50 个榕果的种子和小蜂后代数量, 共统计 2 450 个榕果。图 3 结果表明, 不同季节榕果的种子数量有显著差异($F=5.09, P<0.05$), 其中雾凉季种子数量最多, 达到 $(2\ 024.50\pm50.51)$ 粒, 干热季和雨季其次, 分别为 $(2\ 164.21\pm48.48)$ 粒和 $(1\ 944.34\pm43.29)$ 粒。不同季节自

然果产生的小蜂后代数量同样差异显著 ($F=32.44, P<0.001$), 顺序依次是雾凉季 ($1\,168.55\pm30.24$) 头、雨季 ($1\,040.78\pm22.41$) 头和干热季 (757.96 ± 25.38) 头。

2.4 进蜂数量对榕果内种子/小蜂后代数量影响及最优进蜂量模型拟合

人工控制放蜂实验为进蜂量 2、4、6、8、10、15 头, 最后收获每个处理的榕果样本分别为 30、30、35、35、40、50 个。从统计结果分布情况可以看出, 进蜂量对榕果内种子和小蜂后代繁殖的影响均呈现先增加后减少的趋势, 种子和小蜂后代的繁殖高峰出现在 4~8 头蜂之间, 不同处理的种子数 ($F=59.04, P<0.001$) 和小蜂后代数量 ($F=33.26, P<0.001$) 之间有显著差异 (图 4)。进一步利用数学模型, 分别对人工控制实验中得出的进蜂量与榕果内种子及小蜂后代的关系进行了模拟, 经过对多个模型进行筛选, 以二次抛物线模型得到的拟合度最好。实验及模拟结果表明榕果进蜂量与种子数量 ($P<0.001$) 和小蜂后代数量 ($P<0.001$) 均有极显著相关性, 进一步对种子数量和小蜂后代数量求导可得出, 当进蜂量为 7.2 头时种子数量可达到最大, 在进蜂量在 8.8 头时, 小蜂后代数量可达到最大值 (表 1)。

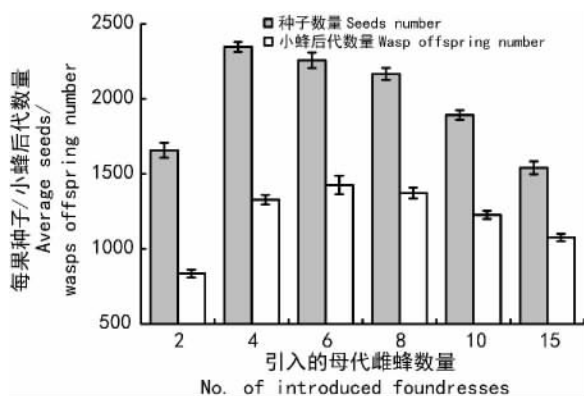


图4 人工控制实验的进蜂量对榕树一榕小蜂繁殖的影响
Fig. 4 Impact of foundresses number on fig-fig wasp reproduction in controlling experiment

3 讨论与结论

植物的繁殖是植物生活史的重要组成部分, 在繁殖中资源的分配方式和规律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 (Bostock *et al.*, 1979)。植物在长期进化过程中, 会进化出相应的繁

表 1 榕果进蜂量与产生的种子数和小蜂后代数关系的二次抛物线模型拟合

Table 1 Quadratic parabola model fitting between foundress numbers and seed numbers as well as wasp offspring numbers

因变量 Dependent variable	回归模型拟合 Quadratic parabola model	R 值 R value	F 值 F value
种子数 Seeds number	$y = -11.090x^2 + 159.013x + 1604.795$	0.650	77.214 **
小蜂数 Wasp offspring number	$y = -8.974x^2 + 156.57x + 697.499$	0.551	45.998 **

殖策略, 达到资源在生存、生长和繁殖等活动中的最适分配, 以此来适应季节变化所带来的环境因子的改变, 从而提高其适合度 (邓自发等, 2001)。

本研究从榕果的生长发育、进蜂量、榕树一榕小蜂繁殖分配等方面, 统计了榕果繁殖随季节的改变情况。结果发现, 雨季时榕果直径显著小于雾凉季和干热季, 雨季的降雨量和温度明显高于旱季, 但光照时间显著少于其他 2 个季节, 榕果直径的对比关系与 3 个季节的光照强度吻合, 说明在西双版纳地区, 光照可能是榕果生长的限制因子 (赵俊斌等, 2009)。3 个季节中雾凉季的进蜂量最多, 原因可能有以下几方面: (1) 雾凉季的榕果出蜂量最多, 蜂源充足; (2) 雾凉季温度适宜, 而且浓雾增加了空气湿度, 可以显著延长小蜂的寿命, 从而增加小蜂的飞行距离和繁殖成功率 (Dunn *et al.*, 2008)。因为小蜂寿命只有几小时到 2 d (Zhang *et al.*, 2014), 而且一般在 1% 左右的小蜂能够顺利找到合适时期的榕果, 而 99% 的小蜂都死于寻找榕果途中 (Herre, 1989), 所以即便是短暂的寿命延长对增加榕果的进蜂量从而增加榕果繁殖率都是有利的。

本研究还发现, 如果考虑夹死在苞片口的小蜂数量, 则真正能进入到榕果果腔的小蜂数量是相对稳定的, 说明苞片口起到了阻挡多余小蜂的作用, 我们推测机制可能是当过多小蜂同时进蜂时, 苞片通道会因过度拥挤而堵塞, 或者是当足够数量的小蜂进入到榕果后, 果内小花会被迅速产卵或传粉, 这时榕果小花的挥发物分泌骤降从而很快丧失接受性, 此时榕果即便还会释放少量挥发性化合物吸引小蜂进入 (Zhang *et al.*, 2012), 但苞片结构会快速改变, 所以夹死在苞片口的小蜂数量会显著增加, 结果再

次证明了苞片口在榕果繁殖中起到重要的调控作用(Hu *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2013a)。

根据人工控制性放蜂实验进行的模型模拟出: 对小蜂繁殖最有利的进蜂数量为 7.2 头, 对种子繁殖最有利的进蜂数量为 8.8 头, 母代雌蜂数量过多或过少都不利于榕树—榕小蜂系统的繁殖, 雌蜂数量不足会导致产卵量及花粉数量的不足, 雌蜂数量过多时会互相干扰, 影响产卵和传粉效率。模型模拟出的种子和小蜂后代的最优进蜂数量基本吻合, 说明小蜂后代繁殖和种子繁殖并不是此消彼长的关系, 而是相对同步的关系, 这在其他种上也得到过验证(Herre *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2014)。对于榕果来说, 雌花数量是相对固定的, 但并非所有小花都能发育为种子或瘪花, 在大多数情况下, 雌花总数要远大于种子和小蜂后代数量之和, 也就是很大一部分雌花最后会败育, 所以在大部分情况下, 雌花数量可能不是主要的限制因子(Anstett *et al.*, 1996), 进蜂量、榕果内的空间、榕果营养状况等都可能成为限制因子, 但这些因子在多大程度上影响榕树的繁殖还有待进一步的研究。三年的统计结果表明, 自然界真正进果的雌蜂数量与我们基于人工控制实验数据的模型预测差异不大, 说明榕果物候已经进化到了一个合理的水平, 在挂果较少的季节, 虽然小蜂数量有限, 但由于雌花期的榕果数量也相应变化, 供需之间进化出了平衡状态, 且榕果雌花期长度会随季节变化而显著变化, 以此来延长小蜂能够进入的时间(Liu *et al.*, 2013a), 所以在 3 个不同的季节, 小蜂的进蜂量都相对稳定。繁殖雌蜂数量很少成为榕果繁殖的限制因子, 这一点与对叶榕上的研究类似(Patel *et al.*, 1998)。

虽然在热带亚热带地区榕果的密度是比较大的, 但就单种榕树来说, 密度是比较低的, 加之小蜂寿命及其短暂, 有 99% 的小蜂都会在寻找到合适榕果前死去(Herre, 1989), 所以小蜂要找到合适时期的榕果并非易事(Ware *et al.*, 1994; 张媛等, 2014), 榕树—榕小蜂系统这种严格一对一的协同进化关系使得任何一方的繁殖失败都会导致系统的崩溃, 这就需要榕树—榕小蜂系统进化出合理的繁殖策略从而保持种群繁殖的连续性, 对于雌雄异株榕果来说, 雌性功能(种子)和雄性功能(传粉小蜂)分属在不同的果中进行, 这种分化允许自然选择可以在两种性别的榕果上独立进行, 不同的选择压力导致雌雄果进化出了不同的物候特征, 以此来实现物种繁殖的

最优化, 例如对叶榕雌果的接收期高峰到来时雄果正处于成熟期高峰, 这样雌果就有足够的传粉小蜂进入从而保证种子的产生(Patel *et al.*, 1998)。但雌雄同株榕树因为雌雄性繁殖功能在同一个榕果内实现, 就需要面临更多的雌花资源的繁殖权衡, 雌雄同株在对季节的适应上比雌雄异株榕树更为原始。但我们的实验结果发现雌雄同株榕树与雌雄异株榕树在繁殖策略上仍有一些相似之处, 例如: 聚果榕在雨季和雾凉季产生的种子数量明显多于干热季, 这与雌雄异株上的研究结果类似(Patel *et al.*, 1998), 原因可能是这两个季节更有利于种子的萌发。

目前, 由于气候变化和生境片段化等因素, 导致西双版纳地区的榕树资源遭受到破坏(魏作东等, 2005), 研究结果显示: 季节性增强会导致榕树—榕小蜂的最小可存活种群数上升(Anstett *et al.*, 1995), 环境破坏带来的季节反常, 加之对榕树的砍伐及生境片段化等因素, 会导致榕树—榕小蜂正常繁殖所需的最小可存活种群增加(Mawdsley *et al.*, 1998)。我们的结果为聚果榕的保护提供了科学依据。今后还可选取更多榕树种以及从更大尺度上继续深入研究榕树繁殖对季节变化的适应性进化, 其结果将具有重要的理论意思和广泛的实际意义, 也可以为相似系统的研究和保护提供参考。

参考文献:

- Anstett MC, Hossaert-McKey M, McKey D. 1997. Modeling the persistence of small populations of strongly interdependent species: figs and fig wasps[J]. *Conserv Biol*, **11**(1): 204—213
- Anstett MC. 2001. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism[J]. *Oikos*, **95**(3): 476—484
- Anstett MC, Bronstein GL, Hossaert-McKey M. 1996. Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism[J]. *J Evol Biol*, **9**(4): 417—428
- Anstett MC, Michaloud G, Kjellberg F. 1995. Critical population size for the fig/wasp mutualism in a seasonal environment: effect and evolution of receptivity duration[J]. *Oecologia*, **103**(3): 453—461
- Berg CC. 1989. Classification and distribution of *Ficus*[J]. *Experiencia*, **45**(3): 605—611
- Bostock SJ, Benton RA. 1979. The reproductive strategies of five perennial compositae[J]. *J Ecol*, **67**: 91—107
- Campbell DR. 2000. Experimental tests of sex-allocation theory in plants[J]. *Trends Ecol Evol*, **15**(6): 227—232
- Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, *et al.* 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps[J]. *Syst Biol*, **61**(6): 1 029—1 047
- De Jong TJ, Klinkhamer PGL. 1994. Plant size and reproductive success through female and male function[J]. *J Ecol*, **82**(2):

- 399—402
- Deng ZF(邓自发), Zhou XM(周兴民). 2001. The Reproductive Strategies of Main Plant Population in Kobresia Meadow • China Kobresia Meadow(蒿草草甸主要植物种群的繁殖对策 • 中国蒿草草甸)[M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社): 95—130
- Dunn DW, Yu DW, Ridley J, *et al.* 2008. Longevity, early emergence and body size in a pollinating fig wasp—implications for stability in a fig-pollinator mutualism[J]. *J Anim Ecol*, **77**(5): 927—935
- Harper JL. 1967. A Darwinian approach to plant ecology[J]. *J Appl Ecol*, **4**(2): 267—290
- Herre EA. 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps[J]. *Experimentia*, **45**(7): 637—647
- Herre EA, West SA. 1997 Conflict of interest in mutualism: documenting the elusive fig wasp-seed trade-off[J]. *Proc R Soc B*, **264** (1 387): 1 501—1 507
- Hu HY, Liu LM, Ma GC, *et al.* 2010. Permeability of receptive fig fruits and its effects on the re-emergence behaviour of pollinators[J]. *Ecol Entomol*, **35**(2): 115—125
- Jousselin E, Kjellberg F, Herre EA. 2004. Flower specialization in a passively pollinated monocious fig: a question of style and stigma[J]. *Int J Plant Sci*, **165**(4): 587—593
- Liu C, Yang DR, Compton SG, *et al.* 2013a. Larger fig wasps are more careful about which figs to enter—with good reason[J]. *PLoS ONE*, **8**(9): e74117
- Liu M, Zhang J, Chen Y, *et al.* 2013b. Contrasting genetic responses to population fragmentation in a coevolving fig and fig wasp across a mainland-island archipelago[J]. *Mol Ecol*, **22**(17): 4 384—4 396
- Liu WJ(刘文杰), Li HM(李红梅). 1997. Tourist climate resources in Xishuangbanna(西双版纳旅游气候资源)[J]. *Nat Resour* (自然资源), **4**: 62—66
- Mawdsley NA, Compton SG, Whittaker RJ. 1998. Population persistence, pollination mutualisms, and figs in fragmented tropical landscapes[J]. *Conserv Biol*, **12**(6): 1 416—1 420
- Nefdt RJC, Compton SG. 1996. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism[J]. *J Anim Ecol*, **65** (2): 170—182
- Obeso JR. 2002. The costs of reproduction in plants[J]. *New Phytol*, **155**(3): 321—348
- Patel A, Mckey D. 1998. Sexual specialization in two tropical dioecious figs[J]. *Oecologia*, **115**(3): 391—400
- Roff DA. 2002. Life History Evolution[M]. Sunderland: Sinauer Associates
- Roff DA. 2000. Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence[J]. *J Evol Biol*, **13** (3): 34—445
- Shanahan M, So S, Compton SG. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review[J]. *Biol Rev*, **76**(4): 529—572
- Ware AB, Compton SG. 1994. Dispersal of adult female fig wasps. 1. Arrivals and departures[J]. *Entomol Exp Appl*, **73** (3): 221—229
- Wang Y(汪洋). 2009. Effects of light and nutrient on reproductive strategies for three species of *Saussurea* DC in eastern Qinghai-Tibet Plateau(光照, 营养处理对青藏高原东缘三种风毛菊属植物繁殖对策的影响)[D]. Lanzhou(兰州): Lanzhou University(兰州大学)
- Wei ZD(魏作东), Yang DR(杨大荣), Peng YQ(彭艳琼), *et al.* 2005. Function of *Ficus* in tropical rainforest ecosystem in Xishuangbanna(榕树在西双版纳热带雨林生态系统中的作用)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **24**(3): 233—237
- West SA, Herre EH. 1994. The ecology of the new world fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism[J]. *Proc R Soc B*, **258** (1 351): 67—72
- Wiebes JT. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators[J]. *Ann Rev Ecol Syst*, **10**(1): 1—12
- Wilbur HM. 1976. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepias*[J]. *J Ecol*, **64**(1): 223—240
- Xu ZF(许再富). 1994. *Ficus*—a keystone species in the tropical rain forest ecosystem of south Yunnan(榕树—滇南热带雨林生态系统中一类关键物种)[J]. *Biodivers Sci* (生物多样性), **2** (1): 21—23
- Yang CY(杨成云), Wang RW(王瑞武), Zhao GF(赵桂仿), *et al.* 2005. Diet of non-pollinating wasps and their impact on the stability of fig-pollinator wasp mutualism(非传粉小蜂的食性及其对榕树-传粉小蜂系统稳定性的影响)[J]. *Zool Res*(动物学研究), **26**(4): 379—385
- Yang DR, Wang RW, Song QS. 1999. Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China[J]. *For Res*, **13**(5): 477—484
- Yu DW, Ridley J, Jousselin E, *et al.* 2004. Oviposition strategies, host coercion, and the stable exploitation of figs by wasps[J]. *Proc R Soc B*, **271**(1 544): 1 185—1 195
- Zhang DY(张大勇). 2004. Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology(植物生活史进化与繁殖生态学)[M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社)
- Zhang Y, Peng YQ, Compton SG, *et al.* 2014. Premature attraction of pollinators to inaccessible figs of *Ficus altissima*: a search forecological and evolutionary consequences[J]. *PLoS ONE*, **9** (1): e86735
- Zhang Y(张媛), Peng YQ(彭艳琼), Yang DR(杨大荣). 2014. Effects of *Ficus semicordata* characteristics at female phase on the choice of pollinating fig wasp(鸡嗉子榕隐花果雌花期特征对传粉榕小蜂选择的影响)[J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), **22**(1): 12—18
- Zhang Y, Yang DR, Peng YQ, *et al.* 2012. Costs of inflorescence longevity for an Asian fig tree and its pollinator[J]. *Evol Ecol*, **26**(3): 513—527
- Zhang Y(张媛), Yang DR(杨大荣), Peng YQ(彭艳琼). 2010. Reproductive characteristics of three different shaped stigma in flowers of fig tree *Ficus altissima* (高榕的三类雌花形态及其繁殖特征)[J]. *J Plant Ecol*(植物生态学报), **34**(11): 1 303—1 309
- Zhao JB(赵俊斌), Zhang YP(张一平), Song FQ(宋富强), *et al.* 2009. A comparison of the phenological characteristics of introduced plant species in the Xishuangbanna tropical botanical garden(西双版纳热带植物园引种植物物候特征比较)[J]. *Chin Bull Bot*(植物学报), **44**(4): 464—472
- Zhao ZG(赵志刚), Duo GZ(杜国祯), Liu ZJ(刘左军). 2005. Sex allocation in hermaphroditic plants(雌雄同花植物的性分配)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **25**(10): 2 725—2 733