

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.06.008

郭忠萍, Rhett-Daniel HARRISON, 彭艳琼, 等. 西双版纳地区钝叶榕的物候变化规律[J]. 广西植物, 2014, 34(6):773—779
Guo ZP, Rhett DH, Peng YQ, et al. Fruiting phenology of *Ficus curtipes* in Xishuangbanna[J]. *Guihaia*, 2014, 34(6):773—779

西双版纳地区钝叶榕的物候变化规律

郭忠萍^{1,2}, Rhett-Daniel HARRISON³, 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 西双版纳 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650201)

摘要: 钝叶榕是西双版纳地区分布广泛的一种榕树(雌雄同株), 具有较为特殊的传粉体系。近三年的野外物候观测数据显示, 钝叶榕个体绝大多数每年结果 1~2 次, 极少数一年结果 3 次, 通常在雨季增加结果次数, 出现树内异步的现象。钝叶榕结果树内同步, 树间异步。钝叶榕雌花期和雄花期不能很好吻合, 榕蜂系统在观测范围内处于不稳定状态, 导致钝叶榕的雌花期和雄花期比其它种类的榕树长很多。结果表明: 钝叶榕结果物候可能受相对湿度影响最大, 但总体上其物候与温度、降雨量和相对湿度的相关关系未呈现明显的规律性。钝叶榕的物候变化应受其它气候因子作用或是各种生物因子和非生物因子共同作用的结果。物候和气候的现象十分复杂, 进一步对钝叶榕物候的不同方面和各种气候因子进行相关性分析十分必要。

关键词: 榕树; 榕小蜂; 物候

中图分类号: Q948.5 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2014)06-0773-07

Fruiting phenology of *Ficus curtipes* in Xishuangbanna

GUO Zhong-Ping^{1,2}, Rhett-Daniel HARRISON³,PENG Yan-Qiong¹, YANG Da-Rong^{1*}(1. *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan 666303, China;*
2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;* 3. *Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Yunnan 650201, China*)

Abstract: Phenology of plants and life history of pollinators should match and maintain their mutualism. Figs and their pollinating fig wasps form highly specific mutualism and co-adapt in the phenology and life history. *Ficus curtipes* is monoecious, which distributes widely in Xishuangbanna with special pollination system. Fig wasps on *F. curtipes* have been massively reported, however, fig trees are seldom concerned. In this paper, we address three questions: (1) What are the fruiting patterns of female floral phase and male floral phase of *F. curtipes*, do they match each other; (2) Are there any correlations between climatic factors and the phenology of *F. curtipes*; (3) How can fruiting pattern affect fig-wasp system in *F. curtipes* Over 30 months, *F. curtipes* fruits once or twice, at most three times per year. *F. curtipes* occasionally fruit asynchronously within individual trees in rainy season, which may be a strategy for boosting pollinator populations. In certain months there is no overlap between male and female phases of *Ficus curtipes* within the population suggesting pollinators may become periodically extirpated. The duration of female floral phase and male floral phase of *F. curtipes* are longer than that of other species in our research area, which may reflect the scarcity of receptive figs or fig wasps. Fruiting phenology of *F. curtipes* was perhaps most affected by

收稿日期: 2013-10-04 修回日期: 2013-12-10

基金项目: 国家自然科学基金(30972294); 云南省科技计划项目(2009CD117)。

作者简介: 郭忠萍(1983-), 女, 新疆阿拉尔市人, 理学硕士, 研究方向为进化生态学, (E-mail) Lynn_lv520@163.com。

*通讯作者: 杨大荣, 博士, 研究员, 博士生导师, 研究方向为进化生态学、资源昆虫学(生物学、种群与多样性等), (E-mail) yangdr@xtbg.ac.cn。

relative moisture among all climatic factors in this research, however, no regular correlations between the phenology of *F. curtipes* and three climatic factors were found. Instead of one specific factor, the phenology of *F. curtipes* may be influenced by both biotic factors and abiotic factors, other climatic factors may also play a part. Hence, it will be necessary to conduct more correlation analyses to elucidate such complex connections.

Key words: fig; fig wasp; phenology

植物与昆虫的互利共生是生态学研究的重点热点之一。许多因素决定植物与传粉昆虫之间的互利共生关系能否正常维持,植物物候和昆虫生活史相吻合是其中的重要因素(Waser *et al.*, 1996; Holland *et al.*, 1999);也是衡量引种植物的适应性以及迁地保护成功与否的重要指标(宋富强等, 2007)。榕树与其传粉榕小蜂之间形成了高度专一的互利共生关系,这种关系经历了 6 至 9 千万年的协同进化历程(Machado *et al.*, 2001),至今一直维持。根据榕果各时期的外部形态及其功能作用,可划分为五个时期:雌花前期(Pre-female floral phase)、雌花期(Female floral phase)、间花期(Inter floral phase)、雄花期(Male floral phase)和花后期(Post floral phase)。雌花前期,榕果苞片口紧闭,传粉榕小蜂无法进入榕果内。雌花期也称接受期(Receptive phase),榕果内雌花开放,榕果苞片口松动,携带花粉的传粉榕小蜂通过苞片口进入果腔为部分雌花传粉,利用部分雌花产卵繁殖后代。间花期,种子和榕小蜂同时在榕果不同的子房内发育。到了雄花期,榕果内雄花发育成熟,花药开裂,而榕小蜂也正好羽化出蜂。榕小蜂在榕果内交配后采粉、携带花粉飞出果外去寻找其它处于接受期的榕果。花后期,榕果内种子发育成熟,果壁变软、颜色变深,被其他动物取食或脱落(Galil *et al.*, 1971)。其中接受期和雄花期最为重要:接受期榕树释放化学挥发物质吸引榕小蜂来访、定位榕树并进入榕果传粉、产卵;而雄花期大量榕小蜂羽化出蜂,需要拜访其它接受期的榕果进行繁殖。树与树之间,榕果接受期与雄花期的匹配与否,直接影响着榕树和榕小蜂的相遇以及榕蜂系统的稳定。

钝叶榕(*Ficus curtipes*)是西双版纳地区分布很广泛的一种雌雄同株榕树。大多榕树依赖专一的传粉榕小蜂为其传粉,而钝叶榕榕果内,不仅其传粉榕小蜂(*Eupristina* sp.)能为其传粉,另外两种金小蜂(*Diaziella yangi*, *Lipothymus* sp.)也能进入榕果成为有效的传粉者,其特殊的传粉体系受到广泛关注(张凤萍, 2008, 2009; Zhang *et al.*, 2009, 2010; 宋波等, 2008a)。除了进入榕果传粉的三种榕小蜂,

其它九种非传粉小蜂也从果壁把产卵器插入果腔在榕果子房内寄生,全部榕小蜂种类在食性和产卵顺序上发生了分化(宋波等, 2008b; Zhang *et al.*, 2009)。目前,对于钝叶榕相关榕小蜂已有大量报道,而钝叶榕本身的生长物候却没有报道。我们通过近三年的野外观察,试图弄清楚钝叶榕的物候发育状况,并回答以下几个问题:(1)钝叶榕在雌花期和雄花期物候是怎样变化的?二者之间的匹配程度如何?(2)钝叶榕物候变化与气候因子(温度、相对湿度、降水)有何关系?(3)初步分析钝叶榕物候对榕蜂系统的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地点

设在中国科学院西双版纳热带植物园内和勐仑镇周边地区(101°25' E, 21°41' N)。该地区位于云南西南部,地处亚洲热带北缘,海拔 570 m。终年受西南季风影响,一年分为明显的三个季节,3—4 月为干热季;5—10 月为湿热季;11 月至次年 2 月为雾凉季,有丰富的雾降水(Liu *et al.*, 1996)。年均气温 21.8 °C, 6 月最热为 25.7 °C, 1 月最冷为 16.0 °C;年气温最高 29.8 °C、极端最高 40.5 °C、最低 17.9 °C、极端最低 2.0 °C;≥10 °C 积温为 7 959 °C;年均降雨约 1 492.9 mm,降雨分布不均,84.1%集中在 5—10 月;年日照时数 1 858.7 h(西双版纳热带森林生态研究组 2010 年数据)。

1.2 研究材料

钝叶榕属榕属(*Ficus*)乔木,雌雄同株,分布于海拔 500~1 350 m 的森林内或村寨附近。在雌花前期,榕果成对腋生,呈花芽状态,此时榕果果腔内小花仅见微小突起,雌花未开放。约 1 周后,进入雌花期,榕果释放出特定的挥发性化学物质吸引传粉,三种能传粉的榕小蜂进入果腔,同时榕果内的雌花开放,果内的雌花柱头弯曲呈游离状,雄花仍处于发育过程。如果榕果长时间未有传粉榕小蜂进入,榕果果皮变白变硬,顶苞片变紧。榕小蜂完成传粉和产卵后,榕果发育进入间花期,榕果果皮绿色,略带

表 1 物候观测样树的基本情况

Tabel 1 Basic information about sample trees for phenology observation

| 树号 Tree number | 位置 Location | 是否有伴生植物 Associated plant | 树号 Tree number | 位置 Location | 是否有伴生植物 Associated plant |
|----------------------|--|-------------------------------|----------------------|--|---------------------------------------|
| 2 | 植物园内热带雨林入口处 Near the entrance of tropical rainforest in XTBG | 无 No | 78 | 植物园内棕榈园池塘边 In parmarden of XTBG | 棕榈树 Parm trees |
| 4 | 植物园内热带雨林入口处 Near the entrance of tropical rainforest in XTBG | 藤本 Lianas | 79 | 植物园内棕榈园池塘边 In parmarden of XTBG | 棕榈树 Parm trees |
| 10 | 植物园内热带雨林入口处 Near the entrance of tropical rainforest in XTBG | 无 No | 84 | 植物园内榕树园 In Ficusgarden of XTBG | 无 No |
| 11 | 植物园内热带雨林出口处 Near the exit of tropical rainforest in XT-BG | 藤本 Lianas | 85 | 植物园内榕树园 In Ficusgarden of XTBG | 绞杀现象 Strangler |
| 12 | 植物园内野菜园附近路边 By the roadside in wild edible vegetable-garden of XTBG | 无 No | 86 | 植物园内榕树园 In Ficusgarden of XTBG | 绞杀现象 Strangler |
| 14 | 植物园内野菜园附近路边 By the roadside in wild edible vegetable-garden of XTBG | 无 No | 87 | 植物园内百花园 In flowergarden of XTBG | 夹竹桃和竹子 Orleander trees and bamboos |
| 17 | 植物园内野菜园附近路边 By the roadside in wild edible vegetable-garden of XTBG | 垂叶榕 <i>Ficus benjamina</i> | 90 | 植物园内农田里 In farmland in XTBG | 藤本 Lianas |
| 19 | 植物园内野菜园附近路边 By the roadside in wild edible vegetable-garden of XTBG | 无 No | 102 | 植物园电站附近罗梭江边 By the river near power station of XTBG | 无 No |
| 21 | 植物园内野菜园附近路边 By the roadside in wild edible vegetable-garden of XTBG | 无 No | 112 | 植物园电站附近罗梭江边 By the river near power station of XTBG | 高榕 <i>Ficus altissima</i> |
| 23 | 植物园内野菜园附近路边 By the roadside in wild edible vegetable-garden of XTBG | 无 No | 113 | 勐仑镇农户门口 Near farmer's yard in Menglun town | 无 No |
| 26 | 植物园内实验田路边上 Near experimental field in XTBG | 藤本 Lianas | 114 | 勐仑镇农户门口 Near farmer's yard in Menglun town | 无 No |
| 27 | 植物园内试验田路边上 Near experimental field in XTBG | 藤本 Lianas | 115 | 勐仑镇罗梭江边 By the river in Menglun town | 藤本 Lianas |
| 31 | 植物园内农田里 In farmland in XTBG | 藤本 Lianas | 116 | 勐仑镇某个斜坡上 On a slope in Menglun town | 藤本 Lianas |
| 35 | 植物园内农田里 In farmland in XTBG | 藤本 Lianas | 117 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 无 No |
| 37 | 植物园内农田里 In farmland in XTBG | 藤本 Lianas | 118 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 无 No |
| 39 | 植物园内农田附近路边 By the roadside in XTBG | 藤本 Lianas | 119 | 勐仑镇邮局院内 In the yard of post office in Menglun town | 无 No |
| 44 | 植物园内农田附近 Near farmer's yard in XTBG | 柚子树 Pomelo trees | 120 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 无 No |
| 45 | 植物园内斜坡上 On a slope in XTBG | 高榕 <i>Ficus altissima</i> | 121 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 无 No |
| 46 | 植物园内斜坡上 On a slope in XTBG | 无 No | 123 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 无 No |
| 55 | 植物园内罗梭江边 By the river in XTBG | 无 No | 124 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 垂叶榕 <i>Ficus benjamina</i> |
| 56 | 植物园内路边 By the roadside in XTBG | 无 No | 125 | 勐仑镇公路边 By the roadside in Menglun town | 无 No |
| 57 | 植物园内柚子园附近 Near pomelogarden of XTBG | 柚子树 Pomelo trees | | | |

微红,雌花被传粉受精后子房开始膨大并硬化,被榕小蜂产完卵后开始膨大呈圆形,且慢慢变黄、硬化,到间花后期时瘦花变成黑色,柱头变成黑褐色,拧成一团,这时果腔变得很小,均被瘦花和种子所占据。进入雄花期,果皮绿色,榕果顶苞片再次松动,果腔变

大,榕小蜂达到成虫阶段,开始羽化出蜂交配;种子完全硬化并呈黄色;散生于果腔内的雄花发育成熟。榕小蜂离开之后,榕果进入花后期,榕果迅速膨大变软,种子进一步成熟,果皮变红,被动物取食或自然成熟脱落(张凤萍等,2009)。

1.3 研究方法

2010年5月至2012年11月对43棵钝叶榕进行了物候观察,观察周期平均半个月一次(表1)。在接受期和雄花期,为了更准确地推算出其持续时间,观察周期缩为每星期一次。由于钝叶榕为叶腋对生(每片叶下对生2个榕果),根据每枝叶片总量推算出每枝最理想状态下的榕果数量,即所有叶片下均着生榕果,以平时观测时每枝上的实际榕果数除以最理想状态下的榕果总数,得到结果率。每次观测时,绕树一周,对东南西北4个方向进行观测,从每个方向随机选择3枝树枝,通过全树12枝树枝的平均结果率推断整棵树的结果情况。观测过程中,主要记录树枝方向,结果率、榕树所处发育时期以及各时期榕果所占百分比。

1.4 统计分析

利用R统计软件(R Development Core Team)(2.15.0)完成数据分析。用Spearman相关分析(cor.test)检验钝叶榕生长物候和气候因子间的关系。

2 结果与分析

2.1 物候观测期内气候变化情况

观测期内,研究地温度、相对湿度年际间变化趋势大致相同,而降雨量有所变化。图1结果显示,研究地温度最高27.81℃,最低15.58℃,平均23.29℃。2011年,温度7、8月最高,3、4月最低;相对湿度6、7月最高,2、3月最低。2012年,温度5、6月最高,1、2月最低;相对湿度7、8月最高,4、5月最低。空气相对湿度最高95%,最低61%,平均相对湿度为83%。降雨量最高32.6mm,旱季有些月份完全无降雨,平均降雨量3.265mm。最高降雨量在观测期内逐年增加:2010年为13.2mm,2011年为25mm,2013年为32.6mm。2010、2011年最高降水量在11月,而2012年11月无降水,最高降水量在7月。2010、2011年的9月降水量较小,而2012年9月降水量很大。

2.2 钝叶榕结果次数

共计观测43棵树,其中23棵树在观测期间每年结果仅1次,16棵树在观测期间内每年结果1~2次不等,其余4棵树在观测期间每年结果1~3次不等。

2.3 钝叶榕雌花期(接受期)物候

单株之间进入雌花期时间不相同,一年中几乎每月都有榕树个体进入。但每年5~7月,进入雌花期的榕树极少,整个种群在这段时间形成小的断层。

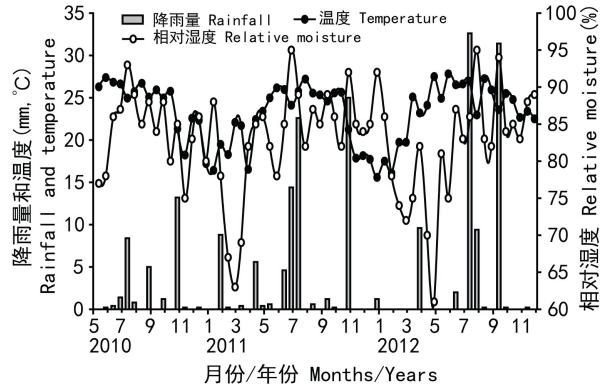


图1 2010年5月~2012年12月降雨量、温度和相对湿度

Fig. 1 Rainfall, temperature, and relative moisture from May, 2010 to December, 2012

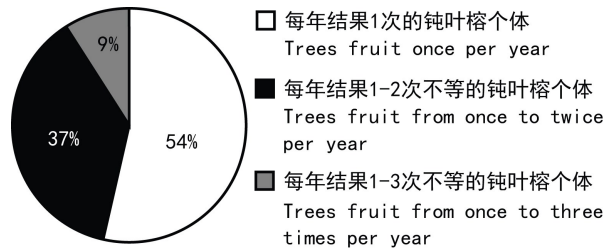


图2 钝叶榕个体结果次数

Fig. 2 Fruiting times of individuals of *F. curtipes*

每年9—11月,一些树同时进入雌花期,出现树间同步现象(图3)。整体上看钝叶榕在雌花期榕树挂果率终年不高,仅每年的8月初至10月底形成一个小高峰,10月达最高。树的比例也具有相同趋势,在每年的8—10月形成高峰,10月达最高(图4)。

2.4 钝叶榕雄花期物候

单株之间进入雄花期时间不相同,一年中几乎每月都有不同的榕树个体进入。但每年的9—11月,进入雄花期的榕树个体极少,整个种群在这段时间形成小断层。每年的3—5月,一些树同时进入雄花期,出现树间同步现象(图5)。整体看榕树挂果率终年很低,仅2—4月,略有增加。树的比例在每年2—6月都很高,分别在2011年3月和2012年5月达最高(图6)。

2.5 榕果各发育期的持续时间

持续时间雌花前期为(115±4.50)d,雌花期为(27±1.28)d,间花期为(69±3.08)d,雄花期为(69±3.04)d(图7)。

2.6 钝叶榕物候与气候的相关性分析

表2结果显示,钝叶榕总挂果率与温度显著负

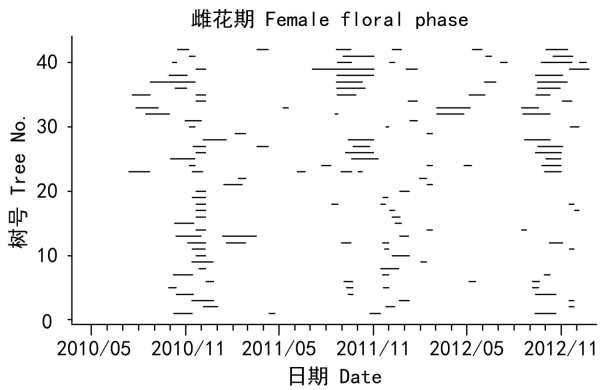


图 3 钝叶榕榕树不同个体在雌花期的物候变化
Fig. 3 Individual phenology of *F. curtipes* in female floral (receptive) phase

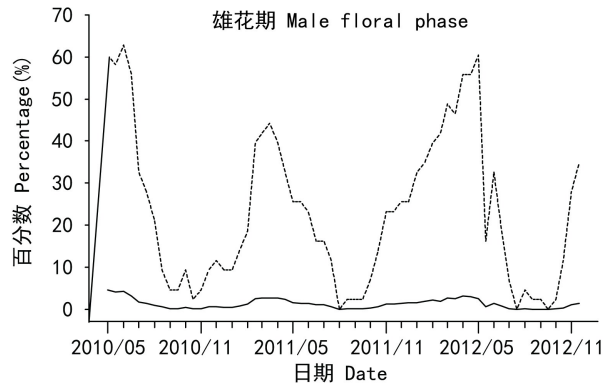


图 6 钝叶榕在雄花期榕树挂果率和处于雄花期榕树占全部榕树的比例

Fig. 6 Fig abundance and proportion of fruiting trees of *F. curtipes* in male floral phase

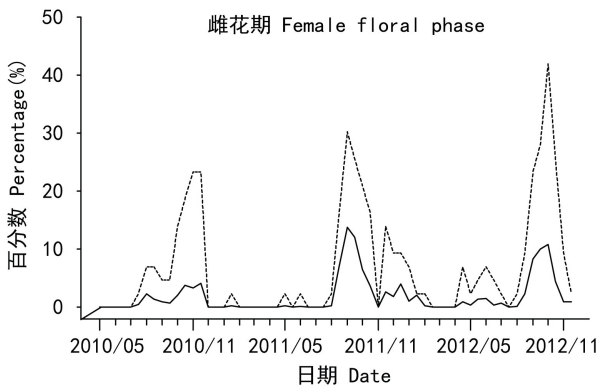


图 4 钝叶榕在雌花期榕树挂果率和处于雌花期榕树占全部榕树的比例

Fig. 4 Fig abundance and proportion of fruiting trees of *F. curtipes* in female floral (receptive) phase

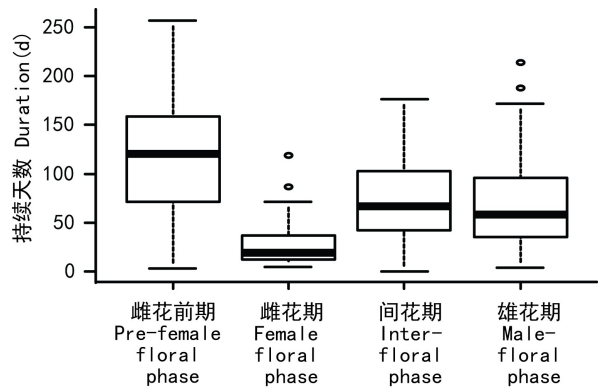


图 7 各时期持续天数

Fig. 7 Duration of each phase of *F. curtipes*

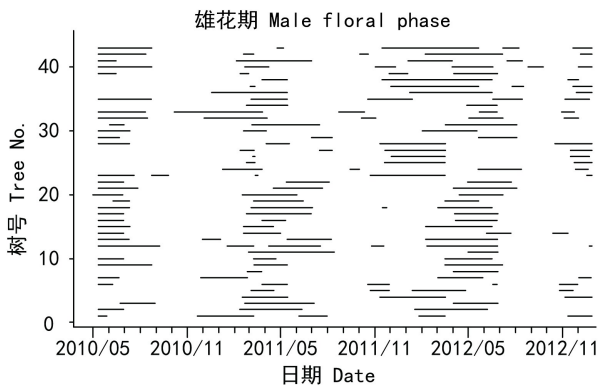


图 5 钝叶榕榕树不同个体在雄花期的物候变化
Fig. 5 Individual phenology of *F. curtipes* in male floral phase

和气候因子的相关关系均不显著。钝叶榕结果的榕树个体的总比例与温度显著负相关；雌花前期结果的榕树个体比例与温度、相对湿度均显著正相关；间花期结果的榕树个体比例与相对湿度显著负相关；雄花期结果的榕树个体比例与相对湿度显著负相关；其它结果的榕树个体比例与气候因子之间的相关关系均不显著(表 3)。

3 讨论与结论

3.1 树内异步现象

大多雌雄同株的榕树结果物候呈现树内同步，树间异步的特点(Bronstein *et al.*, 1990; Compton, 1993; Lin *et al.*, 2008), 传粉榕小蜂需要从母树上扩散到其它处于接受期的榕树个体产卵从而繁殖后代, 同时为榕树传粉。钝叶榕约 91% 个体平均每年

相关；雌花前期挂果率与相对湿度显著正相关；间花期挂果率与温度、相对湿度、降雨量均显著负相关；雄花期挂果率与相对湿度显著负相关；其它挂果率

表2 钝叶榕挂果率和各气候因子的相关性分析

Tabel 2 Correlation analysis between fig abundance and climatic factors

| 榕树挂果率 Fig abundance | 温度 Temperature | 降雨量 Rainfall | 相对湿度 Relative moisture |
|---|-----------------------------|-------------------------|------------------------------|
| 总挂果率 Total fig abundance | $P=7.43e-06 *$ $R=-0.54$ | $P=0.08$ $R=-0.22$ | $P=0.81$ $R=-0.03$ |
| 雌花前期挂果率 Fig abundance in pre- female floral phase | $P=0.13$ $R=0.20$ | $P=0.29$ $R=0.14$ | $P<0.01 *$ $R=0.45$ |
| 雌花期挂果率 Fig abundance in female floral phase | $P=0.97$ $R=0.00$ | $P=0.61$ $R=-0.07$ | $P=0.14$ $R=0.19$ |
| 间花期挂果率 Fig abundance in inter-floral phase | $P=1.68e-07 *$ $R=-0.61$ | $P=0.01 *$ $R=-0.32$ | $P<0.01 *$ $R=-0.45$ |
| 雄花期挂果率 Fig abundance in male floral phase | $P=0.59$ $R=-0.07$ | $P=0.31$ $R=-0.13$ | $P=0.01 *$ $R=-0.32$ |

表3 结果的榕树个体占全部榕树的比例和各气候因子的相关性分析

Tabel 3 Correlation analysis between proportion of fruiting trees and climatic factors

| 结果的榕树个体占 全部榕树的比例 Proportion of fruiting trees | 温度 Temperature | 降雨量 Rainfall | 相对湿度 Relative moisture |
|--|-------------------------|-----------------------|------------------------------|
| 结果的榕树个体的总比例 Total proportion of fruiting trees | $P=0.05 *$ $R=-0.25$ | $P=0.86$ $R=-0.02$ | $P=0.22$ $R=-0.16$ |
| 处于雌花前期的结果的 榕树个体比例 Proportion of fruiting trees of pre-female floral phase | $P<0.01 *$ $R=0.36$ | $P=0.21$ $R=0.16$ | $P<0.01 *$ $R=0.41$ |
| 处于雌花期的结果的榕树 个体比例 Proportion of fruiting trees of female floral phase | $P=0.87$ $R=0.02$ | $P=0.66$ $R=-0.06$ | $P=0.18$ $R=0.17$ |
| 处于间花期的结果的榕树 个体比例 Proportion of fruiting trees of inter-floral phase | $P=0.10$ $R=-0.21$ | $P=0.22$ $R=-0.16$ | $P<0.01 *$ $R=-0.43$ |
| 处于雄花期的结果的榕树 个体的比例 Proportion of fruiting trees of male floral phase | $P=0.81$ $R=-0.03$ | $P=0.18$ $R=-0.17$ | $P<0.01 *$ $R=-0.34$ |

结果1~2次,结果周期树内同步、树间异步,这与其它雌雄同株的榕树是一致的,但极少数个体(约9%)一年结果3次。通常认为树内异步是榕树对不利环境的适应,当天气较恶劣或蜂源极少时,榕小蜂不需要扩散到其他树上传粉和繁殖,有利于榕树和榕小蜂的繁殖(Cook *et al.*, 1996)。我们发现,钝叶榕少数个体通常在雨季增加结果次数。主要原因是在雨季时其雌花期和雄花期不能很好的吻合,5-6月缺乏雌花期的榕果,8-10月缺乏雄花期的榕果;加之雨季不利于榕小蜂的生存和飞行,持续的降水、粘稠的空气使榕小蜂不易到达其他榕树。为此,钝

叶榕少数个体在环境相对恶劣的雨季增加结果次数,出现树内异步,便于榕小蜂在母树上传粉和产卵,这对榕树和榕小蜂的繁殖都有利。

3.2 钝叶榕榕蜂系统

传粉榕小蜂在榕果外最多能存活几天,他们飞出雄花期的榕果后必须在尽可能短的时间内飞入其它处于雌花期的榕果内,进而繁殖后代(Kjellberg *et al.*, 1988)。本研究表明,8-10月,榕树处于接受期时,雄花成果却很少,甚至出现断层,这意味着雌花期没有充足的榕小蜂为榕树传粉,2-6月,大多榕树进入到雄花期,大量榕小蜂从榕果携带花粉飞出果外;5-7月,处于接受期的榕果极少,甚至出现断层,这意味着至少在5-6月之间,大量榕小蜂不能进入接受期的榕果繁殖后代。钝叶榕的雌花期和雄花期不能很好的吻合和衔接,这对于寿命短暂的榕小蜂来说是极其不利的,同时也必将影响钝叶榕的繁殖。本观测结果显示,钝叶榕及其传粉小蜂在观测范围内,正处于很不稳定状态,但由于观测范围有限,也许在我们的观测范围以外存在其它的榕树和榕小蜂个体可以弥补这个地区物候上的断层。Galil *et al.* (1971)提到,榕树的雌花期一般持续几天到数周不等,雄花期持续1~2 d。钝叶榕的雌花期(约1个月)和雄花期(约2个月)都比其它种类的榕树长很多,其中一个原因也可能是由于钝叶榕的雌花期和雄花期不能很好吻合。钝叶榕在雌花期缺少蜂源,而雄花期没有大量可以进入的榕果,因此榕树相应的延长了发育期,从而增加接收榕小蜂的机会,这在大量植物的传粉研究中得到证实。如高山地区由于缺少传粉昆虫或传粉昆虫活动较弱,生长在高山地区的植物花期普遍长于低海拔的同种植物或近缘植物(Bingham *et al.*, 1998)。

3.3 物候和气候的相关性

榕树和榕小蜂之间存在高度专一的互利共生关系,榕树的生长物候和榕小蜂生命周期紧密联系,但除了生物因素,非生物因素也可能影响榕树的物候变化。榕树在干冷季会减少开花结果的频率(Compton, 1993),而马来西亚蓝比尔山国家公园的榕树结果与降雨量呈负相关(Harrison *et al.*, 2000)。本研究结果显示,相对湿度与钝叶榕雌花前期的挂果率及结果榕树个体比例呈显著的正相关,与钝叶榕间花期和雄花期的挂果率及结果榕树个体比例呈显著的负相关。温度与钝叶榕总挂果率和间花期挂果率呈显著负相关,与结果榕树个体总比例

呈显著负相关,而与处于雌花前期的结果榕树个体比例呈显著正相关。降雨量对钝叶榕各时期的挂果率和结果榕树个体比例的影响很小,仅与间花期挂果率呈显著负相关。花期挂果率与温度、降雨量和相对湿度都存在显著的负相关。从分析结果看出,在钝叶榕的结果物候中,相对湿度对其影响可能最大,很多时期都与其显著相关。但进一步分析,钝叶榕的挂果率和结果榕树个体比例与各气候因子的相关关系均无明显的规律性。如钝叶榕的雌花期和雄花期在雨季不能很好的吻合,不利于榕树和榕小蜂的繁殖。从气候角度看,雨季是不适合钝叶榕进入到雌花期的,降雨量应与雌花期榕果生长呈负相关。但每年的 9—10 月,雌花期榕果挂果率和进入雌花期树的比例反而都达最大值。

物候是一个很复杂的现象,它并不是简单与某个气候因子相关,而是受到许多因素影响。这些因素之间相互作用和制约,使物候情况变得更加复杂。只有综合考虑各种生物因素及非生物因素,对钝叶榕物候进行更加系统和细致的观察,才可能对其物候变化做出更合理解释。到目前为止,我们仅对钝叶榕挂果率和结果树比例与温度、相对湿度和降雨量之间进行了相关性分析。除此以外的其它气候因子也可能影响钝叶榕物候,如要更深入地了解它们之间的关系,对钝叶榕物候的各个方面和各种气候因子进行更多的相关性分析十分必要。

致谢 Masatoshi Katabuchi 在数据分析中给予建议和帮助,张进媛在实验过程中给予帮助,西双版纳热带植物园热带雨林生态系统生态站提供 2010 年 5 月至 2013 年 12 月气候观测数据,在此一并致谢。

参考文献:

Bingham RA, Orthner AR. 1998. Efficient pollination of alpine plants[J]. *Nature*, **391**:238—239

Bronstein JL, Golyon P, Gliddon C, et al. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study[J]. *Ecology*, **71**:2 145—2 156

Compton SG. 1993. One way to be a fig[J]. *Afr Entomol*, **1**: 151—158

Cook IM, Power SA. 1996. Effects of within-tree flowering synchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australian fig species[J]. *J Biogeogr*, **23**:487—493

Galil J, Eisikowitch D. 1971. Studies on mutualistic symbiosis between syconia and sycophilous wasps in monoecious figs[J]. *New Phytol*, **70**:773—787

Harrison RD, Yanamura N, Inoue T. 2000. Phenology of a com-

mon roadside fig in Sarawak[J]. *Ecol Res*, **15**:47—61

Holland JN, Fleming TH. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed-consumer and *Lophocereus schottii* (Cactaceae)[J]. *Ecology*, **80** (6):2 074—2 084

Kjellberg F, Doumesche B, Bronstein JL. 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga Psenes*)[J]. *Proc Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen ser C*, **91**:117—122

Lin SL, Zhao NX, Chen YZ. 2008. Phenology and the production of seeds and wasps in *Ficus microcarpa* in Guangzhou, China[J]. *Symbiosis*, **48**:101—105

Liu WJ(刘文杰), Li HM(李红梅). 1996. The fog resources in Xishuangbanna of China and its evaluation(我国西双版纳雾资源及其评价)[J]. *J Nat Res*(自然资源学报), **11**(3):263—267

Machado CA, Jouselin E, Kjellberg F, et al. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig pollinating wasps[J]. *Proc R Soc Lond Ser B*, **268**:685—694

Song B(宋波), Peng YQ(彭艳琼), Yang ZX(杨赵雄), et al. 2008a. The mating behaviors of the non-pollinating fig wasps of *Ficus curtipes*(钝叶榕非传粉小蜂交配行为)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **28**(2):595—601

Song B(宋波), Peng YQ(彭艳琼), Yang DR(杨大荣). 2008b. The role of foundress relatedness in the offspring sex ratio of fig wasp *Diaziella yangi* (Hymenoptera, Pteromalidae)(母体亲缘关系在杨氏榕树金小蜂后代性比调节中的作用)[J]. *Acta Entomol Sin*(昆虫学报), **51**(4):411—416

Song FQ(宋富强), Zhang YP(张一平), Yang Q(杨清), et al. 2007. The adaptability of introduced plants in Xishuangbanna(西双版纳热带植物园引种植物个体适应性研究)[J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), **28**(6):615—623

Waser NM, Chittka L, Price MV, et al. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters[J]. *Ecology*, **77**: 1 043—1 060

Zhang FP, Peng YQ, Guan JM, et al. 2008. A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators[J]. *Evol Ecol Res*, **10**: 611—620

Zhang FP(张凤萍), Peng YQ(彭艳琼), Yang DR(杨大荣). 2008. Coevolution between two internal ovipositing fig wasps and host *Ficus curtipes*(钝叶榕果实内繁殖的两种榕小蜂与寄主榕树间的协同进化)[J]. *J Plant Ecol*(植物生态学报), **32**(4):768—775

Zhang FP, Peng YQ, Compton SG, et al. 2009. Floral characteristics of *Ficus curtipes* and the oviposition behavior of its pollinator fig wasps[J]. *Ann Entomol Soc Am*, **102**:556—559

Zhang FP(张凤萍), Yang DR(杨大荣). 2009. Oviposition timing and community structure of *Ficus curtipes* fig wasps(钝叶榕榕果内榕小蜂产卵顺序和群落生态学研究)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **20**(8):2 005—2 011

Zhang FP(张凤萍), Peng YQ(彭艳琼), Yang DR(杨大荣). 2009. The comparison of three fig wasp pollinators and their pollination efficiency on *Ficus curtipes*(比较钝叶榕的三种传粉者及其传粉效率)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **29** (10):5 252—5 257

Zhang FP, Yang DR. 2010. Study on mating ecology and sex ration of three internally ovipositing fig wasps of *Ficus curtipes* [J]. *Bull Ent Res*, **100**:241—245