DOI: 10.20103/j.stxb.202309031895

尚元正,刘彦平,王瑞武,张锋.基于集合种群理论框架的榕树-榕小蜂互惠系统动力学模型.生态学报,2024,44(13):5621-5628.

Shang Y Z, Liu Y P, Wang R W, Zhang F.The dynamical models based on the theory framework of metapopulations for the mutualism system of figs and pollinating wasps.Acta Ecologica Sinica,2024,44(13):5621-5628.

基于集合种群理论框架的榕树-榕小蜂互惠系统动力学模型

尚元正[1],刘彦平[2],王瑞武[3],张 锋[4,*]

1 安徽大学资源与环境工程学院,合肥 230601

2 甘肃农业大学理学院,兰州 730060

3 西北工业大学生态与环境学院,西安 710129

4 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室,勐腊 666303

摘要:互惠共生指双方物种都能通过对方增加适合度的种间关系。榕树与榕小蜂的传粉关系是自然界中典型的互惠共生系统,这种互惠关系发生在榕果中,也就是榕果是种间作用的场所,榕小蜂在其中传粉和产卵。由此,可以把榕果看作榕小蜂的生境斑块,利用集合种群理论框架构建榕树与榕小蜂互惠关系的动力学模型,研究这个互惠系统的稳定性和续存条件。由于这里的生境斑块(榕果)的动态变化性(榕果产生和掉落),模型不同于传统的生境斑块固定不变的集合种群模型,增加了描述生境动态的维度。模型表明:(1)榕果产生率足够大(大于一个阈值)是榕树与榕小蜂互惠系统能够续存的必要条件;(2)榕树和榕小蜂互惠系统存在双稳态现象(Allee 效应),这个互惠系统续存需要种群大小超过一个阈值,换言之,种群大小低于这个阈值时,系统必然灭绝;(3)榕果产生率增加使榕小蜂种群增加,但不会影响未被占据的榕果数量。我们的模型不但可用来研究榕树与榕小蜂互惠系统的动力学性质,而且也是集合种群理论斑块动态化的发展。

关键词:榕树;传粉榕小蜂;互惠共生;榕果;集合种群理论

The dynamical models based on the theory framework of metapopulations for the mutualism system of figs and pollinating wasps

SHANG Yuanzheng[1], LIU Yanping[2], WANG Ruiwu[3], ZHANG Feng[4,*]

1 *School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei* 230601, *China*

2 *College of science, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730060, *China*

3 *School of Ecology and Environment, Northwestern Polytechnical University, Xi'an* 710129, *China*

4 *CAS key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla* 666303, *China*

Abstract: Mutualistic symbiosis in general implies that both species can receive survival and reproductive benefits through the interaction each other, which usually increases the species fitness of both species. Mutualistic symbiosis plays an indispensable role in maintaining biodiversity and ecosystem functioning, and the loss of such interactions has the potential to lead to the collapse of entire local ecosystems, thus exacerbating the impact of global changes on biodiversity loss and ecosystem destruction. Therefore, it is essential to investigate the mechanisms that maintain the stability of the reciprocal relationship. The interaction between fig trees and their pollinating wasps is a typical example of mutualism in nature. Due to their close obligate mutualism, the system of fig trees and fig wasps is an ideal model system for studying mutualistic

基金项目:国家自然科学基金项目(U2102221)

收稿日期:2023-09-03; **网络出版日期**:2024-04-25

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: fzhang188@ 163.com

symbiosis. This reciprocal relationship occurs in the syconia, meaning that syconia are the site of interspecific interactions in which fig wasps pollinate flowers and lay eggs. Thus, we could consider syconia as habitat patches for fig wasps, and utilized the framework of metapopulation theory to construct dynamical model of the reciprocal relationship between fig tree and fig wasp species, and studied the stability and conditions for the persistence of this mutualistic system. Since the habitat patches (i.e., syconia) here are dynamic and changing (due to the production and loss of syconia in a fig tree), our models differ from the traditional metapopulation model (the total number of habitat patches is fixed) by adding dimensions that describe the dynamics of the habitats. The models showed that: (1) a sufficiently large production rate of syconia (greater than a threshold) was a necessary condition for the reciprocal mutualism between fig trees and fig wasps to persist. (2) Theoretical analysis revealed the existence of bi-stability property (i.e., the Allee effect) in the mutualistic system of fig trees and fig wasps, whereby the persistence of the mutualistic system depended on the initial size of the population exceeding a threshold. In other words, the system was destined to become extinct when the size of the population fell below the threshold. (3) The increase in the production rate of syconia led to a corresponding rise in the population of fig wasps, but had no effect on the abundance of syconia unoccupied by fig wasps. In conclusion, our models could not only facilitate the investigation of the dynamical properties of the mutualistic system between fig trees and fig wasps, but also contributed to the development for the dynamics of patches in the metapopulation theory.

Key Words: fig tree; fig wasp; mutualism; syconia; metapopulation theory

互惠共生是自然界中普遍存在的种间作用现象[1—2],它在保持生物多样性和生态系统功能方面发挥着不可或缺的作用[3—6]。互惠共生现象遍及从微观、介观到宏观的多种尺度水平,包括真核生物中的线粒体,固定氮和协助分解营养的共生体,为造礁珊瑚提供能量的藻类,甚至到调节植物有性繁殖的传粉者等。互惠共生关系还能够驱动并改变进化进程与方向,从而产生复杂的进化轨迹[7],但这也为其带来了风险和成本。互惠共生搭建了多个物种相互作用的共同命运体,从生态系统的能量流动和营养供给方面考虑,这部分相互作用关系的丧失很可能导致整个局域生态系统崩溃,由此加剧全球变化对生物多样性丧失和生态系统破坏的影响[8—11]。因此探究维持互惠关系稳定续存的潜在因素非常必要。

榕树与榕小蜂之间的互惠传粉关系是自然界中典型的互惠系统之一[12]。由于它们紧密的专性依赖关系[13],这使得榕树-榕小蜂的传粉系统成为研究互惠关系的理想模式。榕树与榕小蜂一般是“一对一”的互助关系:榕树通常仅依赖一种榕小蜂传粉,而传粉榕小蜂也只依赖特定的榕树进行产卵和繁殖[14]。榕树的榕果是传粉榕小蜂抚育后代的唯一场所,是一个封闭的花序,每个榕果都包含许多小花[15]。雌蜂需要进入到可接受的榕果中给花传粉或产卵,而一朵花只能发育成一粒种子或一个虫瘿(喂养和容纳榕小蜂后代的场所)[14—15]。对于雌雄同株的榕树而言,榕树种子的发育和榕小蜂后代的孕育在同一个榕果内进行。从生命史周期视角分析,榕果的发育周期通常分为雌花前期,雌花期,间花期,雄花期和花后期五个阶段,并且同一地点不同植株的榕果发育阶段都不一致,其中雌花期、间花期和雄花期与传粉榕小蜂的生命周期密不可分[15—16]。当榕果发育至雌花期时,榕果苞片松动且释放一些挥发性化学物质以吸引周围的传粉榕小蜂[17],同时携带花粉的榕小蜂通过较为松动的苞片口进入榕果进行传粉和产卵,然后它们在完成传粉和产卵后便迅速死亡。而当榕果发育至间花期时,种子和虫瘿开始不断发育。一旦榕果到达雄花期,榕小蜂的虫卵也孵化成新生代的小蜂,其中雄性个体开始与雌蜂交配,并且交配后的雌蜂将携带花粉爬出榕果,寻找雌花期的榕果[18],进行下一个世代繁衍。值得注意的是,榕小蜂的寿命很短,一年可以经历多个世代[19],而榕树寿命通常达到十几年甚至上百年,且其从种子发育、幼苗成长到大树开花结果也需要数年时间[12]。所以榕小蜂种群动态变化远远快于榕树的种群动态。本文以榕树与榕小蜂的传粉关系为背景,构建了榕树-榕小蜂的种群动力学模型,研究这种互惠共生关系的维持机制。

1　模型与方法

1.1　模型的理论框架

本文构建榕树-榕小蜂互惠关系的动力学模型。把榕果看成榕小蜂的生境,显然这些生境具有明显的离散特性[20],两物种的互惠传粉作用自然而然地发生在众多离散的生境斑块环境中,这就类似于 Levins 集合种群理论的建模框架,榕果对应了空间上不同的生境斑块。从传粉作用过程分析,榕小蜂种群会占据一些榕果生境传粉并产卵(尽管它们在占据榕果生境后会在短期内死亡),然后孵化的后代会飞出进一步去侵占其他的榕果生境,以进行下一个世代循环;而从榕树维持种群增长考虑,所发育的榕果生境有一部分将不断被榕小蜂占据,同时已被占据的榕果生境也会持续成熟或掉落,形成生境数量动态变化的格局。同样地,物种在集合种群理论框架下的种群演化动态也会形成已被占据和未被占据的生境斑块比例动态变化的模式。众多离散的生境斑块不断被局域种群占据,同时斑块上现有的局域种群也可能迁移并侵占其他空斑块,此外每个斑块的局域种群都有灭绝风险,通过灭绝事件产生一些空斑块。考虑到榕树与榕小蜂的传粉互惠作用特性符合集合种群的属性,我们采用集合种群理论思想对其进行研究。

榕树与榕小蜂互惠共生系统又与经典集合种群有所不同。首先经典的集合种群模型假设生境斑块分为适宜和不适宜两种生境斑块类型,并且假设局域种群是随机扩散的,而在榕树-榕小蜂系统中,传粉榕小蜂只会进入雌花期的榕果,在适宜斑块环境中进行传粉与繁衍活动。其次集合种群理论中虽然也考虑斑块的动态变化,但假定斑块总数量保持不变。例如,Nee 等在模型中引入了生境斑块破坏过程,当生境被破坏时,相应斑块将由适宜类型转变为不适宜类型[21—22];Zhang 等则考虑了生境斑块的恢复重塑过程,不适宜生境也会因人类活动积极影响、主动改造以及生物体适应性修复而变为适宜斑块类型[23]。这说明在特定环境条件下,生境类型可以在适宜斑块和不适宜斑块实现相互转化。而在榕树-榕小蜂互惠共生系统中,榕果会自然掉落,从而榕果由适宜生境转化为对榕小蜂不宜繁衍后代的斑块,显然掉落的榕果无法由不适宜生境恢复为适宜类型,但是榕树会产生新榕果来补充未被占据的榕果的数量,这同样会导致榕果数量的动态变化。

鉴于这些现实背景分析,本文基于集合种群理论框架构建种间互惠共生关系的动力学模型,但模型中的榕小蜂种群并不是严格意义的集合种群。此外,在模型中引入榕果产生率与榕果掉落率两个参数来刻画榕果生境总数量的动态变化,以使模型具有现实意义。

1.2　模型的构建

假设榕小蜂、榕树的生命史过程具有完全不同的时间尺度,榕树种群数量在榕小蜂种群动态时间尺度上不会发生变化。这里用 n_0 表示区域环境内的榕树数量(n_0 为常数),则榕小蜂占据榕果的动力学模型用微分方程表示如下:

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= \mu n_0 - \alpha xy - \delta x \\ \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= \alpha xy - \gamma y\end{aligned} \tag{1}$$

式中, x 和 y 分别表示未被榕小蜂占据和已被榕小蜂占据的榕果生境数量, μ 是统计平均意义下每棵榕树的榕果产生率(即单位时间内平均每棵榕树产生的榕果数量), α 是传粉榕小蜂占据榕果的侵占率, αxy 项表示榕果 y 中产生的传粉榕小蜂后代去侵占榕果 x 将其转化为榕果 y 的数量, δ 和 γ 分别表示未被榕小蜂占据与已被榕小蜂占据的榕果掉落率。

为了使模型设定更加贴合现实情况,这里进一步假定所考虑区域环境内的榕树数量动态变化。如果用 n 来表示区域环境内的榕树数量(和前面 n_0 含义假定不同,这里 n 为变量),榕树的动态以及榕小蜂占据榕果生境的动力学模型用微分方程表示如下:

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}n}{\mathrm{d}t} &= by(1 - cn) - dn\\ \frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} &= \mu n - \alpha xy - \delta x\\ \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} &= \alpha xy - \gamma y\end{aligned} \tag{2}$$

式中，b 和 d 分别表示榕树种群的生长速率和死亡速率，为了体现榕树和榕小蜂种群的生命史世代周期长度差异巨大，参数 b 和 d 的数量级相对很小。另外还考虑到榕树种群在生长过程中会受到密度制约效应的影响，在模型中加入参数 c 来表示密度制约因子。

2 分析与结果

研究发现榕果的产生率对该互惠共生系统动态具有重要影响。在较低榕果产生率的条件下，两个模型中两物种种群的演化动态具有相似的动力学行为与特征，但随着榕果产生率的增大，两个模型的动态过程出现显著差异。具体地，我们将分别描述模型(1)和模型(2)中系统的种群动态行为，并分析每种结果可能呈现的生态演化结局。

首先在模型(1)中，我们借助软件 Matlab R2021b，运用牛顿迭代法对其进行数值估算，并给出该系统所有平衡点的位置以及稳定性条件，结果展示了这些平衡点的具体情况：让方程(1)右边等于 0，如果传粉榕小蜂的数量不能增加($\frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} \leqslant 0$)，由此可得 $0 < \mu \leqslant \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$，此时系统的边界平衡点稳定，榕小蜂无法续存，即榕小蜂占据的榕果数量保持为零(图 1 左图中蓝色区域的实线)；当 $\mu > \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$ 时，系统的内部平衡点稳定，此时榕小蜂能够维持续存，即榕小蜂占据的榕果数量恒大于零(图 1 左图中红色区域的实线)。从图 1 中可以看出无论榕果产生率如何变化，未被占据的榕果都始终存在，而在现实中也存在这种现象，比如西双版纳的聚果榕一年都生产榕果，同一地点的不同植株的挂果期都不一致[24]，这种异步开花现象使得处于雌花期的榕果生境不间断地产生。另外当 $\mu > \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$ 时，我们发现系统处于生态平衡时，榕果 x 数量始终保持为 $\frac{\gamma}{\alpha}$，这表明榕果 x 的平衡数量不受到 μ 值变化的影响。同时数值模拟结果也揭示了一致的规律，图 1 右图中榕果 x 的数量用蓝色实线表示，其中红色区域的实线一直保持稳定不变。根据模型的定性结果，我们预测榕果产生率增加并不会影响未被占据的榕果数量。

在模型(2)中，互惠共生系统同样存在两种情形，但是要比模型(1)的情况更为复杂。当 $0 < \mu \leqslant 2\gamma\sqrt{\frac{\delta cd}{\alpha b}} + \frac{\gamma\delta c}{\alpha} + \frac{\gamma d}{b}$ 时，互惠共生系统处于边界平衡状态，榕树数量和被占据的榕果数量均为零，榕树和榕小蜂二者都无法续存，互惠共生关系崩溃(图 2 中蓝色区域的实线)；当 $\mu > 2\gamma\sqrt{\frac{\delta cd}{\alpha b}} + \frac{\gamma\delta c}{\alpha} + \frac{\gamma d}{b}$ 时，由榕树和榕小蜂构成互惠共生系统将出现双稳态现象(Allee 效应)。此时系统有两个非平凡的内平衡点，分别为稳定的平衡点和不稳定的鞍点，接下来做详细介绍。第一，两种群维持稳定的共存平衡(图 2 红色区域的上方实线)，其中任何一个物种的密度超过这个平衡都会导致其种群数量的减少，这是负密度依赖效应[25]。第二，互惠共生系统形成另一个不稳定的鞍点(图 2 红色区域的虚线)，系统沿着某一个方向是稳定的，而在另一个方向是不稳定的，形成一个动力学阈值：如果榕树的初始数量和榕小蜂占据榕果的初始数量都大于这个阈值，系统会趋向于稳定的共存平衡，两物种能够维持稳定共存；反之，榕树和榕小蜂种群均会走向灭绝。平衡时未被占据的榕果数量取决于系统能否续存：若榕树和榕小蜂种群能够稳定续存，榕果 x 的数量也始终保持为 $\frac{\gamma}{\alpha}$

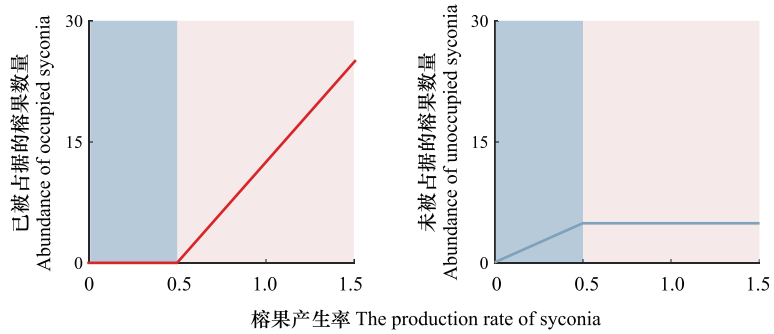


图 1　模型(1)中榕果数量随榕果产生率的变化情况

Fig.1　Abundance of syconia as syconia production rates vary in the model (1)

(1)蓝色区域代表 $0 < \mu \leqslant \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$ 的情况,红色区域代表 $\mu > \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$ 的情况;(2)参数设置: $\alpha = 0.04, \delta = 0.5, \gamma = 0.2, n_0 = 5$

(图 2 右图中红色区域的上方实线),这与模型(1)的结果一致;若榕树种群灭绝,这将直接导致榕果的消失(图 2 右图中红色区域的下方实线)。从图 2 的红色区域中还能够发现,随着榕果产生率的增大,灭绝阈值(虚线)不断变小,这有利于系统到达稳定的共存平衡。另外当系统处于生态平衡时,随着 μ 值的不断增加,平衡状态的榕树数量增长逐渐趋于缓慢,而被榕小蜂占据的榕果数量却急剧增加。这是因为榕小蜂可获取的榕果资源总量增多,直接导致榕小蜂种群数量快速增加,但榕小蜂种群数量增加带来的利益不足以维持榕树种群继续增加。此外,榕树种群的增长还受到密度制约以及世代周期长度变化的影响。

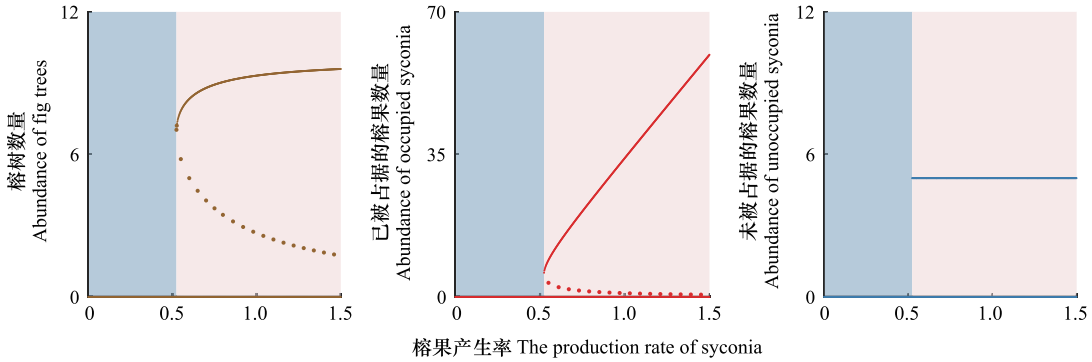


图 2　模型(2)中榕树以及榕果数量随榕果产生率的变化情况

Fig.2　Abundance of fig trees and syconia as syconia production rates vary in the model (2)

蓝色区域代表 $0 < \mu \leqslant 2\gamma\sqrt{\frac{\delta cd}{\alpha b}} + \frac{\gamma\delta c}{\alpha} + \frac{\gamma d}{b}$ 的情况,红色区域代表 $\mu > 2\gamma\sqrt{\frac{\delta cd}{\alpha b}} + \frac{\gamma\delta c}{\alpha} + \frac{\gamma d}{b}$ 的情况;实线代表稳定的平衡,虚线代表不稳定的平衡;其他参数设置: $\alpha = 0.04, \delta = 0.5, \gamma = 0.2, b = 0.01, c = 0.1, d = 0.0025$

综合比较两个动力学模型,可以发现互惠关系的存在与否是系统稳态转换触发的关键因素。随着榕果产生率的持续增加,模型(1)中系统动态是由单一灭绝稳态渐变到单一稳态续存(图 1),而模型(2)的系统动态则是单一灭绝稳态突变到双稳态(阈值效应)(图 2)。在模型(1)中,榕小蜂的利益获得表现在占据的榕果数量增加,而我们的假设中榕树总数量不变,显然这无法直接体现榕小蜂给榕树传粉带来的繁衍利益。相比之下,如果假设榕树种群总数量也能发生变化,则榕树和榕小蜂都能从对方那得到利益从而形成紧密的互惠依赖关系,这使得模型(2)出现了双稳态现象。一些研究结果表明,正反馈作用可能导致生态系统存在双稳态现象[26—27],本文的结果能够印证这个已被共识的观点。

在 Levins 集合种群模型中,物种迁移对于集合种群的续存具有极其重要的意义。通过解析分析和数值模

拟,我们发现互惠共生系统的续存不仅和榕果的产生率有紧密的关系,还与榕小蜂的侵占率密不可分。据此我们进一步模拟这两个参数对互惠共生系统续存的影响。结果表明模型(1)和模型(2)中两物种的种群演化动态在参数平面内的动力学分类一致,榕果产生率和榕小蜂侵占率越高,则互惠共生系统越容易满足物种共存条件(图 3 的蓝色区域)。这是因为榕果是榕小蜂生长和繁衍所需的资源,榕果产生率的增大意味着榕小蜂可获得的资源总量增加;同时,榕果也是榕小蜂传粉、产卵的主要环境,榕小蜂需要在榕果内繁衍后代,侵占率的增加导致占据的榕果生境数量增多,同样更有利于榕小蜂的续存。

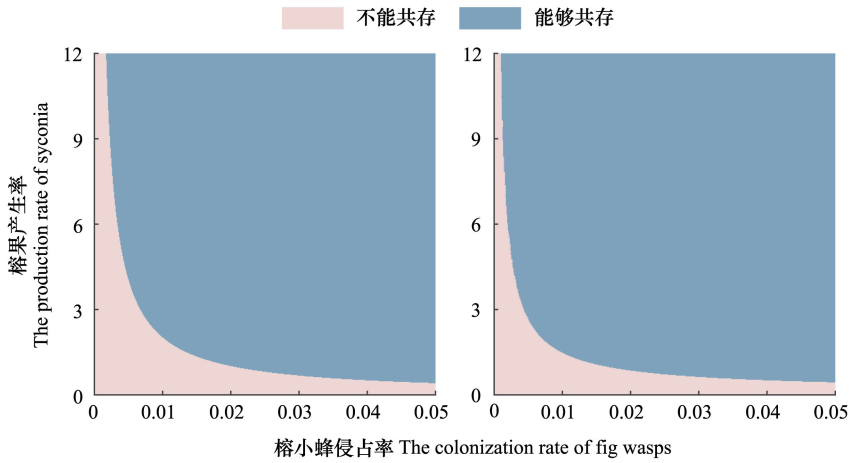


图 3 榕小蜂侵占率和榕果产生率对系统续存的影响

Fig.3 Effects of fig wasps colonization rate and syconia production rate on the persistence of the system

左图对应模型(1),红色区域代表 $0 < \mu \leqslant \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$ 的情况,蓝色区域代表 $\mu > \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$ 的情况;右图对应模型(2),红色区域代表 $0 < \mu \leqslant 2\gamma\sqrt{\frac{\delta cd}{\alpha b}} + \frac{\gamma\delta c}{\alpha} + \frac{\gamma d}{b}$ 的情况,蓝色区域代表 $\mu > 2\gamma\sqrt{\frac{\delta cd}{\alpha b}} + \frac{\gamma\delta c}{\alpha} + \frac{\gamma d}{b}$ 的情况;由于双稳态现象的存在,为了让系统趋于稳定的共存平衡,右图的初始值设置为 $n = 10, x = 100, y = 100$;其他参数设置:$\delta = 0.5, \gamma = 0.2, b = 0.01, c = 0.1, d = 0.0025, n_0 = 5$

3 讨论

榕树-榕小蜂互惠系统的稳定性维持机制一直是生态学研究的热点[15]。榕树与传粉榕小蜂在繁殖上相互依赖,构成了自然界中典型的互惠系统之一[28]。本文通过构建动力学模型,揭示了榕果产生率对于榕树-榕小蜂互惠系统稳定续存的重要性,因此提高榕果的产生率是保护并维持榕树-榕小蜂二者间的互惠关系的一个重要措施。以往人类更多的是对榕树和榕小蜂两个物种的直接保护,这一结果能够为保护榕树-榕小蜂互惠系统提供一个新颖的角度。另外,理论研究结果表明榕树-榕小蜂互惠系统存在着阈值。本文研究结果能够对以后研究榕树-榕小蜂互惠系统的走向提供一定的参考价值。

以往有理论研究采用集合种群模型来探究互惠共生系统[29—32],而我们在这些研究的基础上根据榕树-榕小蜂互惠系统的实际情况,从生境数量动态变化角度(即榕果的产生和掉落等机制)构建了榕树-榕小蜂互惠系统的动力学模型。我们的模型类似于 Levins 集合种群模型,但是也有不同之处。研究假定榕果作为榕小蜂的传粉与繁殖生境,其总数量是动态变化的,这是本研究的创新之处。此外,Levins 集合种群模型的基本结论是:集合种群如果要续存,局域种群的重建速率就需要高于其灭绝速率,并且使集合种群在很小时能够增长[33]。本文研究也发现类似结果,模型(1)中榕小蜂种群的续存条件为 $\mu > \frac{\delta\gamma}{\alpha n_0}$,其形式可等价转化为 $\mu n_0 > \delta \hat{x}$ ($\hat{x}$ 是生态平衡情况下未被占据的榕果数量),其生态学意义可解释为:如果未被占据榕果的产生数量大于其掉落数量,则榕小蜂种群能够实现续存,并且当榕小蜂在种群数量很小时也要能够增长。在考虑生

境斑块的总量动态变化情形下,该结果能够为涉及物种共存及生物多样性的实验研究提供一定参考。

我们以榕树-榕小蜂传粉作用为模式生物对象,构建了两种群互惠共生模型,但其模型假设与理论预测并不仅仅局限于这种传粉系统,它们还可适用于其他形式的生态种群互惠系统,比如丝兰-丝兰蛾、豆科植物-根瘤菌等。在丝兰-丝兰蛾互惠传粉系统中,丝兰蛾给丝兰花传粉并在花中产卵[34—35],然后卵孵化后进行下一次世代循环,而其中丝兰充当了丝兰蛾的生境斑块,并且丝兰花的总数量是动态变化的(即而丝兰既能发育产生新丝兰花,也会发育成熟落果)[36]。同样地,在豆科植物-根瘤菌互惠系统中,植物根瘤可以理解为根瘤菌的生境斑块,并且植物根瘤的总数量是动态变化的,就是说根瘤菌能够感染植物根部的分生组织形成新根瘤,同时根瘤也会衰老并将未分化的根瘤菌释放到土壤中[37—39]。显而易见,本文得到的定性分析结果也适用于这些类似的互惠共生系统。论文分析结果能够为人们制定保护生态系统保护政策,维护生物功能、服务与形态多样性提供一定的理论指导。然而现实情况中的互惠共生系统要比模型假设形态更为复杂,还有许多生态因素有待在研究中进一步考虑,而这些生态影响因素对维持互惠共生关系的影响值得深入研究。

参考文献(References):

[1] Charlotte Jandér K, Herre E A, Simms E L, Irwin R. Precision of host sanctions in the fig tree-fig wasp mutualism: consequences for uncooperative symbionts. Ecology Letters, 2012, 15(12): 1362-1369.

[2] Sachs J L, Simms E L. Pathways to mutualism breakdown. Trends in Ecology & Evolution, 2006, 21(10): 585-592.

[3] Akçay E. Population structure reduces benefits from partner choice in mutualistic symbiosis. Proceedings Biological Sciences, 2017, 284(1850): 20162317.

[4] Hale K R S, Valdovinos F S. Ecological theory of mutualism: robust patterns of stability and thresholds in two-species population models. Ecology and Evolution, 2021, 11(24): 17651-17671.

[5] Johnson C A. How mutualisms influence the coexistence of competing species. Ecology, 2021, 102(6): e03346.

[6] Herre E A, Knowlton N, Mueller U G, Rehner S A. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(2): 49-53.

[7] Werner G D A, Cornelissen J H C, Cornwell W K, Soudzilovskaia N A, Kattge J, West S A, Kiers E T. Symbiont switching and alternative resource acquisition strategies drive mutualism breakdown. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(20): 5229-5234.

[8] Toby Kiers E, Palmer T M, Ives A R, Bruno J F, Bronstein J L. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective. Ecology Letters, 2010, 13(12): 1459-1474.

[9] Wang R, Chen X Y, Chen Y, Wang G, Dunn D W, Quinnell R J, Compton S G. Loss of top-down biotic interactions changes the relative benefits for obligate mutualists. Proceedings Biological Sciences, 2019, 286(1897): 20182501.

[10] Potts S G, Biesmeijer J C, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin W E. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. Trends in Ecology & Evolution, 2010, 25(6): 345-353.

[11] Chen H H, Zhang Y, Peng Y Q, Corlett R T. Latitudinal effects on phenology near the northern limit of figs in China. Scientific Reports, 2018, 8: 4320.

[12] 杨丽媛, 王瑞武. 榕树-榕小蜂互惠合作系统中的非对称性博弈. 生物多样性, 2020, 28(11): 1324-1332.

[13] 黄建峰, 徐睿, 彭艳琼. 榕-传粉榕小蜂非一对一共生关系的研究进展. 生物多样性, 2018, 26(3): 295-303.

[14] 顾丁, 彭艳琼, 杨大荣. 传粉榕小蜂与非传粉小蜂间寄主识别行为的趋同进化. 生物多样性, 2012, 20(3): 324-329.

[15] Dunn D W. Stability in fig tree-fig wasp mutualisms: how to be a cooperative fig wasp. Biological Journal of the Linnean Society, 2020, 130(1): 1-17.

[16] Galil J, Eisikowitch D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. Ecology, 1968, 49(2): 259-269.

[17] 张媛, 杨大荣, 陈欢欢, 徐磊, 李宗波. 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. 广西植物, 2015, 35(4): 500-506.

[18] Krishnan A, Pramanik G K, Revadi S V, Venkateswaran V, Borges R M. High temperatures result in smaller nurseries which lower reproduction of pollinators and parasites in a brood site pollination mutualism. PLoS One, 2014, 9(12): e115118.

[19] Weiblen G D. How to be a fig wasp. Annual Review of Entomology, 2002, 47: 299-330.

[20] 惠苍, 李自珍, 韩晓卓, 张锋. 集合种群的理论框架与应用研究进展. 西北植物学报, 2004, 24(3): 551-557.

[21] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. The Journal of Animal Ecology, 1992, 61

(1): 37.

[22] Nee S. How populations persist. Nature, 1994, 367: 123-124.

[23] Zhang F, Tao Y, Hui C. Organism-induced habitat restoration leads to bi-stability in metapopulations. Mathematical Biosciences, 2012, 240(2): 260-266.

[24] 杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 张光明, 赵庭周. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律. 林业科学研究, 2000, 13(5): 477-484.

[25] Hale K R S, Maes D P, Valdovinos F S. Simple mechanisms of plant reproductive benefits yield different dynamics in pollination and seed dispersal mutualisms. The American Naturalist, 2022, 200(2): 202-216.

[26] Zhang D, Song W X, Chen N L, Zhang F. The role of spatial scale in organism-environment positive feedback. Nonlinear Dynamics, 2019, 95(3): 2019-2029.

[27] van der Heide T, Angelini C, de Fouw J, Eklöf J S. Facultative mutualisms: a double-edged sword for foundation species in the face of anthropogenic global change. Ecology and Evolution, 2020, 11(1): 29-44.

[28] 陈欢欢, 李竹梅, 唐利洲. 榕小蜂温度耐受性及其对种间共存关系的影响. 生物多样性, 2020, 28(10): 1222-1228.

[29] Steidinger B S, Bever J D. Host discrimination in modular mutualisms: a theoretical framework for meta-populations of mutualists and exploiters. Proceedings Biological Sciences, 2016, 283(1822): 20152428.

[30] Amarasekare P. Spatial dynamics of mutualistic interactions. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(1): 128-142.

[31] Prakash S, de Roos A M. Habitat destruction in mutualistic metacommunities. Theoretical Population Biology, 2004, 65(2): 153-163.

[32] Fortuna M A, Bascompte J. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. Ecology Letters, 2006, 9(3): 281-286.

[33] 张大勇, 雷光春, ILKKA HANKI. 集合种群动态: 理论与应用. 生物多样性, 1999, 7(2): 81-90.

[34] Tröger A, Svensson G P, Galbrecht H M, Twele R, Patt J M, Bartram S, Zarbin P H G, Segraves K A, Althoff D M, von Reuss S, Raguso R A, Francke W. Tetranorsesquiterpenoids as attractants of *Yucca* moths to *Yucca* flowers. Journal of Chemical Ecology, 2021, 47(12): 1025-1041.

[35] Segraves K A, Althoff D M, Pellmyr O. Limiting cheaters in mutualism: evidence from hybridization between mutualist and cheater yucca moths. Proceedings Biological Sciences, 2005, 272(1577): 2195-2201.

[36] Segraves K A. Florivores limit cost of mutualism in the yucca-yucca moth association. Ecology, 2008, 89(11): 3215-3221.

[37] Marco D E, Pérez-Arnedo R, Hidalgo-Perea Á, Olivares J, Ruiz-Sainz J E, Sanjuán J. A mechanistic molecular test of the plant-sanction hypothesis in legume-rhizobia mutualism. Acta Oecologica, 2009, 35(5): 664-667.

[38] Le Roux J J, Mavengere N R, Ellis A G. The structure of legume-rhizobium interaction networks and their response to tree invasions. AoB PLANTS, 2015, 8: plw038.

[39] Gano-Cohen K A, Wendlandt C E, Al Moussawi K, Stokes P J, Quides K W, Weisberg A J, Chang J H, Sachs J L. Recurrent mutualism breakdown events in a legume rhizobia metapopulation. Proceedings Biological Sciences, 2020, 287(1919): 20192549.