

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

张凤萍^{1,2} 彭艳琼¹ 杨大荣^{1*}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223) (2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 榕树(*Ficus*)及其传粉榕小蜂(Agaonidae)构成了高度专一的互惠共生体系。榕树的果实(以下简称榕果)内也寄生着一些非传粉小蜂。绝大多数非传粉小蜂在榕果外把产卵器刺入果壁产卵到果腔内, 只有极少数种类能够进入果腔内产卵。在西双版纳地区, 钝叶榕(*Ficus curtipes*)上的杨氏榕树金小蜂(*Diaziella yangi*)类似于传粉者钝叶榕小蜂(*Eupristina* sp.), 它也是进入榕果内产卵繁殖后代的, 这就为比较研究榕果内产卵小蜂与寄主榕树间的关系提供了材料。该文从形态学、行为学和生态学角度比较研究了这两种进入榕果内产卵的小蜂与寄主钝叶榕之间的作用关系, 研究结果显示: 1)杨氏榕树金小蜂与钝叶榕小蜂的雌蜂头部形状存在趋同进化; 2)两种小蜂的产卵器的平均长度都比雌花花柱长, 因而能把卵产在子房里; 3)钝叶榕小蜂从瘦花出来需要3~5 h, 交配需要17~19 min, 杨氏榕树金小蜂从瘦花出来只需18~20 min, 交配时间为20~30 s; 4)在自然群落中, 大约90%的雌花期榕果里都只进一只杨氏榕树金小蜂和一只钝叶榕小蜂, 杨氏榕树金小蜂能通过传粉来增加榕树种子数量, 但对钝叶榕小蜂种群的繁衍造成了极显著的负面影响; 5)两种小蜂于同一时期进入榕果内繁殖, 子代同期成熟羽化, 发育期与榕树雄花的发育期同步。研究表明: 进入榕果内繁殖的两种小蜂与寄主榕树之间存在着协同进化关系, 杨氏榕树金小蜂为榕树有效地传粉, 这可能是一个由寄生者向互惠方向进化的实例。

关键词 钝叶榕 钝叶榕小蜂 杨氏榕树金小蜂 协同进化

COEVOLUTION BETWEEN TWO INTERNAL OVIPOSITING FIG WASPS AND HOST *FICUS CURTIPE*S

ZHANG Feng-Ping^{1,2}, PENG Yan-Qiong¹, and YANG Da-Rong^{1*}

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China, and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Aims Fig trees (*Ficus*) and their pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae) form a highly obligated mutualism. In addition, *Ficus* species also host some non-pollinating fig wasps, most of which oviposit from the outside of figs, and only a few have evolved fig-entry behavior. *Ficus curtipes* hosts an internal ovipositing non-pollinating fig wasp, *Diaziella yangi*, in Xishuangbanna, and it is similar to the pollinating fig wasp (*Eupristina* sp.). Our objective was to investigate whether there was coevolution between *D. yangi* and host *F. curtipes* in aspects of morphology, behavior and ecology.

Methods Head length and width of the fig wasps, along with length of the ovipositors and styles, were measured using dissecting microscopy. In the field, the behavior of wasp's entry in female floral phase was observed, and the mating and emerging behavior in male floral phase were observed in the laboratory. Moreover, we recorded a number of foundress in the fig female floral phase, and counted the number of wasps and seeds in the male floral phase.

Important findings The head shape (length:width) of female *D. yangi* was strongly correlated with that of the female pollinator *Eupristina* sp., while there was no corresponding correlation in male head shape. The style-length of figs was in the reach of *Eupristina* sp. and *D. yangi*. The emergence time for

收稿日期: 2007-12-13 接受日期: 2008-03-28

基金项目: 国家自然科学基金(30571507 和 30670358)、中国科学院植物园与生物分类研究项目(KSCX2-YW-Z-003)和中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目

榕果和榕小蜂采集得到本研究组张进媛、管俊明、杨培和李宗波的帮助, 徐磊对修改本文提出宝贵意见, 特致谢忱

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

E-mail of the first author: zhangfp@xtbg.ac.cn

each *Eupristina* sp. from a gall was usually for 3–5 h, and the mating time lasted 17–19 min. The emergence time for each *D. yangi* was usually for 18–20 min, and the mating time lasted 20–30 s. In nature, almost 90% of figs at female floral phase averaged only one *D. yangi* and one *Eupristina* sp. In the natural community, *D. yangi* has a significant negative effect on the pollinator, but a positive effect on the number of viable seeds. Both internal ovipositing species entered fig in the same day of female floral phase and left the fig at the same time (figs' male floral phase). Results suggested that *D. yangi* can pollinate the figs, similar to the pollinator *Eupristina* sp. It has high degree of co-adaptation with the host *F. curtipes*. This is possibly an example of evolving from parasitism to mutualism.

Key words *Ficus curtipes*, *Eupristina* sp., *Diaziella yangi*, coevolution

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.04.005

榕树(*Ficus*)与其传粉榕小蜂构成了植物与昆虫之间协同进化最为典型的例子。榕树依赖榕小蜂传粉获得有性繁殖,而榕小蜂也必须在榕树的果实(以下简称榕果)内依赖小花子房繁殖后代,二者相互依赖,互惠共生(Galil *et al.*, 1973; Janzen, 1979; Wiebes, 1979; Bronstein, 1988; Compton, 1993; Weiblen, 2002)。绝大多数榕树与其传粉榕小蜂是一对一的关系,即一种传粉榕小蜂仅为一种榕树传粉。只有极少数的例外:榕树可有两种或多种榕小蜂为其传粉(Wiebes, 1979; Michaloud *et al.*, 1986; Compton *et al.*, 1994; Machado *et al.*, 1996),或者一种榕小蜂同时为两种榕树传粉(Michaloud *et al.*, 1986; Compton *et al.*, 1994; Machado *et al.*, 1996)。除了传粉榕小蜂以外,榕果内还寄生着一些在果实外产卵的非传粉小蜂种类,这些小蜂利用榕树与蜂之间的互惠关系来实现自身的繁殖,但它们并没给寄主榕树带来任何益处,因此它们被认为是利用者。在非传粉小蜂种类中,绝大多数种类从榕果外用产卵器刺入果内产卵,只有极少数同传粉小蜂一样进入果腔内产卵。

当雌花开放时,不同种类的榕树能释放出具有不同组分和浓度比例的挥发性次生物质,吸引种类专一的榕小蜂前来传粉(Hossaert-McKey *et al.*, 1994)。而榕果的特殊结构——顶生苞片(*Ostiole*)作为维持榕树和传粉榕小蜂专一互惠的一个通道,是防止其它非传粉小蜂进入果腔的一个物理屏障(Ramirez, 1970; Galil & Neeman, 1977; Janzen, 1979; Bronstein, 1987)。只有前口式、头部楔形的小蜂才能顺利钻过覆瓦状顶生苞片进入果腔,因此,只有极少数与传粉榕小蜂头部形态发生趋同进化的非传粉小蜂才能进入果腔。进入

果腔后的另一障碍就是花柱长度,传粉榕小蜂的产卵器长度与部分榕果雌花的花柱长度相匹配,能把卵产到雌花子房内,进入榕果的非传粉小蜂要能正常产卵,其产卵器的长度和榕果内雌花花柱的长度也必须紧密相关(Nefdt & Compton, 1996)。

在西双版纳地区分布的钝叶榕(*Ficus curtipes*)隐头果内,发现了一种进入果内产卵的非传粉小蜂——杨氏榕树金小蜂(*Diaziella yangi*),它们和传粉榕小蜂——钝叶榕小蜂(*Eupristina* sp.)一样进入果腔内繁殖,这为比较研究榕果内产卵小蜂与寄主榕树间的关系提供了材料。本文将从形态学、行为学和生态学特征方面比较研究这两种进入榕果内繁殖的小蜂与寄主钝叶榕之间的协同进化关系。

1 材料和方法

1.1 研究材料

钝叶榕属于榕属(*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。树皮呈浅灰色,平滑;小枝绿色、无毛;叶厚革质,长椭圆形至倒卵状椭圆形,叶面深绿色,叶背面为浅绿色,两面均无毛,先端钝圆,基部狭楔形;榕果成对腋生,无总梗,球形至椭圆形,成熟时为深红至紫红色,无毛。

钝叶榕小蜂(*Eupristina* sp.)隶属于膜翅目(Hymenoptera)小蜂总科(Chalcidoidea)榕小蜂科*Eupristina*属,是钝叶榕的传粉者,雌雄二型,雌蜂有翅,雄蜂无翅,雌蜂进入榕果腔内产卵。

杨氏榕树金小蜂(*Diaziella yangi*)隶属于膜翅目小蜂总科金小蜂科*Diaziella*属。它是van Noort等(2006)发表的一个新种,是进入钝叶榕果腔内

产卵繁殖的一种金小蜂，雌雄二型，颜色和个体大小差异非常明显，雌、雄蜂皆有翅。

1.2 研究方法

1.2.1 小蜂和榕树花测定

榕小蜂头部的长宽比被认为是衡量榕小蜂头部形状和寄主榕树的苞片口形状相适应的一个指标，因此钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂头部的长和宽被分别测量。采摘雄花期(小蜂羽化前)榕果(不少于30个)带回实验室，分装于绢纱网袋内(120目, 20 cm×15 cm)，使其自然出蜂。随机挑取传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂雌蜂37只，雄蜂35只，在日本奥林巴斯公司生产的OLYMPUS-SZX12体视显微镜下，用测微尺测量了两种小蜂头部的长和宽。为了解两种小蜂产卵器长度与花柱长度的匹配情况，同时测量了两种小蜂的产卵器长度，同时从4株钝叶榕的树上采摘雌花期榕果50个带回实验室，从每个榕果内挑选30朵花测量花柱长度。

1.2.2 单果内繁殖雌蜂数量统计

当钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂进入果腔产卵，花托口恢复紧闭后1~3 d内，统计了3株钝叶榕上的186个榕果，统计死在顶生苞片通道内以及果腔内的两种繁殖雌蜂的数量。

1.2.3 果内行为观察

采摘钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂刚进入雌花期的榕果和小蜂即将羽化的雄花期榕果,带回实验室，将榕果纵切一分为二，放置于日本奥林

巴斯公司生产的OLYMPUS-SZX12体视显微镜下观察和记录两种小蜂产卵、交配和离开果的行为。

1.2.4 榕小蜂收集

在榕小蜂即将羽化的雄花期，从1株钝叶榕上采集67个榕果，单果分装在绢纱网袋内，让榕小蜂自然羽化，及时收集羽化的小蜂保存于70%的乙醇里，之后，统计每个榕果内雄花、种子、瘿花和败育花的数量，同时鉴定榕小蜂的种类，并计数。

1.3 数据分析

数据分析采用t检验、LSD多重比较、Tamhane’s T2多重比较和偏相关分析等方法，通过调用SPSS 13.0软件包程序来完成。

2 结果与分析

2.1 钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂头部形态趋同进化

从表1可以看出，钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂雌蜂头的长度相近，但杨氏榕树金小蜂的头较宽($t=-13.42, df=36, p<0.001$)。钝叶榕小蜂雄蜂的头长小于杨氏榕树金小蜂的头长($t=-7.37, df=34, p<0.001$)，而杨氏榕树金小蜂的头宽大于钝叶榕小蜂的头宽($t=-20.40, df=34, p<0.001$)，表明钝叶榕小蜂与进入果腔产卵的杨氏榕树金小蜂的雌蜂的头部形状紧密相关，而雄蜂的头部形态却没有明显的相关(图1, 图2)。

表1 钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂头部形态特征(平均值±标准偏差)
Table 1 Head feature of female and male of *Eupristina* sp. and *Diaziella yangi* (mean ± SD)

种类 Species	雌蜂 Female (n=37)			雄蜂 Male (n=35)		
	长 Length (mm)	宽 Width (mm)	长/宽 Length /width	长 Length (mm)	宽 Width (mm)	长/宽 Length /width
钝叶榕小蜂 <i>Eupristina</i> sp.	0.41±0.03	0.39±0.01	1.03±0.06	0.41±0.03	0.39±0.02	1.04±0.07
杨氏榕树金小蜂 <i>Diaziella yangi</i>	0.40±0.03	0.49±0.04	0.83±0.22	0.47±0.04	0.53±0.04	0.88±0.03

2.2 叶榕小蜂与进入果腔产卵的杨氏榕树金小蜂产卵器长度之间的关系

钝叶榕隐头果内的雌花花柱长度在不同的样树($F_{3,495}=424.21, p<0.001$)和不同的榕果之间都有显著差异($F_{49, 450}=30.62, p<0.001$)。尽管如此，榕果内的雌花花柱长度变化大部分都在钝叶榕小蜂

和杨氏榕树金小蜂产卵器所能到达的范围内。榕果内着生的雌花花柱长度为(0.87 ± 0.33) mm (mean ± SD, n=500)，钝叶榕小蜂的产卵器长度为(1.89 ± 0.06) mm (mean ± SD, n=37)，杨氏榕树金小蜂的产卵器长度为(1.20 ± 0.08) mm (mean±SD, n=37)，略长于榕果内的雌花花柱长度，而

短于传粉榕小蜂产卵器的长度, 钝叶榕小蜂与进入果腔产卵的杨氏榕树金小蜂的雌蜂的头部形状紧密相关(图3), 均与花柱长度相匹配。

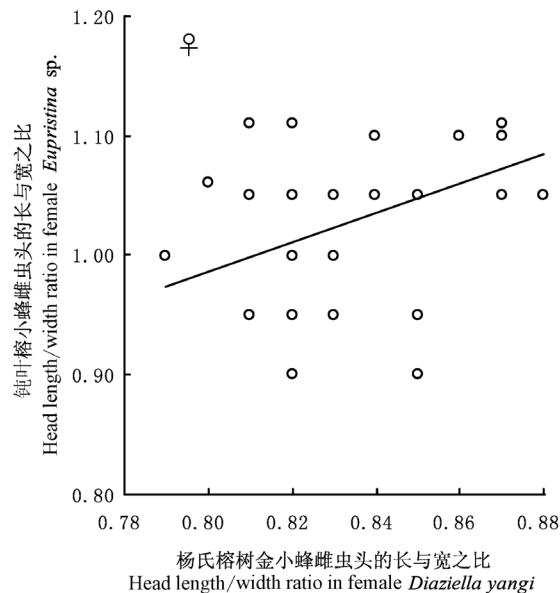


图1 钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂雌蜂头部形状之间的相关性
Fig. 1 Relationship between the head shapes of female *Diaziella yangi* and *Eupristina* sp.
♀: 雌蜂 Female wasps

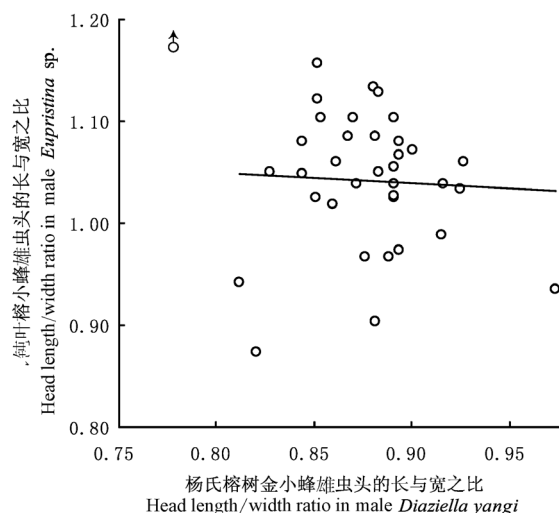


图2 钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂雄蜂头部形状之间的相关性
Fig. 2 Relationship between the head shapes of male *Diaziella yangi* and *Eupristina* sp.
♂: 雄蜂 Male wasps

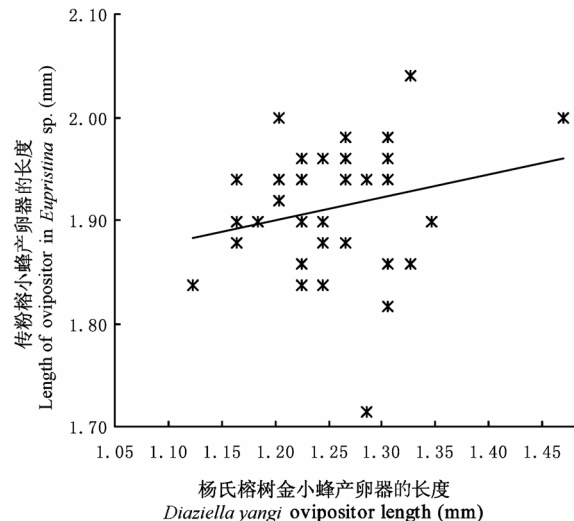


图3 钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂产卵器长度之间的相关性
Fig. 3 Relationship between the ovipositor lengths of female *Diaziella yangi* and *Eupristina* sp.

2.3 钝叶榕的繁殖特征

钝叶榕是雌雄同株类型(Monoecy), 榕小蜂、花粉和种子生长在同一个榕果内。榕果内壁着生雄花(246.18 ± 24.09)朵(mean $\pm$ SD, $n=67$), 雌花(294.37 ± 36.65)朵(mean $\pm$ SD, $n=67$), 雄花散生在雌花中间; 榕果内花药/胚珠比(Anthers/ovules ratio, A/O ratio)为 0.84 ± 0.10 (mean $\pm$ SD, $n=67$)。雌花期榕果内柱头较长且弯曲, 每个柱头独立, 没有形成有利于传粉和花粉粒萌发的联合柱头平台(Syn-stigma), 因此种子生产效率极低。

2.4 单果内自然进蜂量的统计

钝叶榕榕果内的单果进蜂量如图4所示。由图4可以看出, 对于钝叶榕单果而言, 钝叶榕小蜂和杨氏榕树金小蜂的进蜂数一般都是1只。从进蜂率的角度看, 钝叶榕小蜂的进蜂率显著高于杨氏榕树金小蜂($t=4.87$, $p<0.001$)。

2.5 产卵、交配和传粉行为

钝叶榕小蜂雌蜂在雌花期榕果所释放的挥发性化学成分的吸引下, 在找到雌花期榕果后, 就迅速停落在榕果的表面上, 围绕苞片口爬行并用其触角不断地敲打苞片口来试探苞片口的松紧程度。一旦确定为接受时期的榕果, 传粉榕小蜂就用前足伸入最外部的苞片, 中后足向前推进, 扁形的头部迅速进入苞片内, 尾部不停地摆动, 慢慢钻进果内, 整个过程只需2~5 min。由于钝叶榕

苞片很薄,所以雌蜂很容易通过苞片口进入果腔,并且大多数到达果腔的雌蜂都有翅。进入果腔以后,雌蜂变得兴奋起来,用前足梳理触角、身体后,便开始迅速爬行,不断用触角敲打花柱,然后,将产卵器伸向腹部下方,并与身体垂直,在柱头和花柱之间寻找到合适的插入位点,尔后开始产卵。产卵过程需要20 min。钝叶榕小蜂没有主动散播花粉的行为。

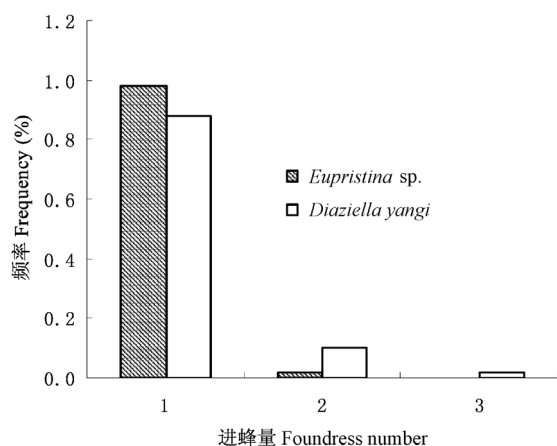


图4 钝叶榕榕果腔内传粉小蜂和进入果腔产卵的非传粉小蜂的进蜂量

Fig. 4 Number of the foundresses of *Eupristina* sp. and *Diaziella yangi* trapped in the fig cavity

在雄花期,雄花发育成熟,而此时瘿花中的小蜂已经发育到成虫羽化期;雄蜂先于雌蜂羽化离开寄生的瘿花进入果腔,穿梭于雄花和瘿花之间,寻找仍寄生在瘿花里的雌蜂。当雄蜂找到快羽化出蜂的雌蜂后,用其颚部在瘿花顶端咬出一条缝孔,然后转身将其可伸缩的交配器插入缝孔内与雌蜂交配,交配一次大约需要17~19 min。雄蜂之间无相互争斗现象,即使相遇也互不打扰,各行其是。交配结束后,雄蜂又开始寻找新的交配对象,一只雄蜂可以与多只雌蜂交配;交配过的雌蜂用头部顶大交配孔,然后爬出瘿花,此过程耗时3~5 h。雌蜂爬出寄生的瘿花以后,开始在果腔内爬行,钝叶榕榕果内的雄花散生于果腔,花粉粒自行散落,所以传粉榕小蜂在果腔内爬行时,花粉粒就粘到了传粉榕小蜂身上,在雌蜂爬行过程中没有主动采集花粉的行为。传粉榕小蜂爬行数圈后,用前中足支撑身体,后足上举翻向

背方并交叉于背上方,上下来回清理背上的花粉粒。雄蜂交配完毕,爬向苞片口处,协力咬出蜂口;最后,雌蜂爬出果肉出蜂口,离开养育它的榕果,去寻找新的正处于接受时期的榕果,开始下一代循环。

进入果腔产卵的杨氏榕树金小蜂和传粉小蜂一样,都是在雌花期进入果腔产卵,通常有杨氏榕树金小蜂进入的果都有钝叶榕小蜂的存在。进蜂时,钝叶榕小蜂用触角敲打苞片口,准备进入某个果时,杨氏榕树金小蜂就停留在该果上等候传粉小蜂进入果腔,随后在传粉小蜂进入处,先用前足伸入最外层苞片,中后足向前推进,头部便紧接着迅速进入苞片内,整个过程花费2~3 min。由于杨氏榕树金小蜂个体大于传粉小蜂,进入苞片后,翅就脱落,遗留在苞片口处,因此通过观察是否有遗留的翅,可以准确地判断杨氏榕树金小蜂进入的情况。进入果腔的杨氏榕树金小蜂,表现出与传粉小蜂相似的行为,寻找合适的插入位点产卵,在寻找产卵位点时,雌蜂之间有打斗现象,但它们和传粉小蜂之间互不干扰。雄花期,杨氏榕树金小蜂雌雄蜂,均是从各自寄生的瘿花中羽化到榕果的果腔中进行交配;雄蜂先羽化、离开寄生瘿花,雌蜂不需要雄蜂为其在寄生的瘿花壁上咬孔,而是自己咬开一个羽化孔,离开寄生的瘿花,进入果腔,这个过程大约需要18~20 min。先出来的一部分雄蜂在果腔内爬行,寻找刚从寄生瘿花内出来的雌蜂进行交配,交配一次大约需要20~30 s,偶然相遇的雄蜂之间有激烈的打斗、争配偶的行为,一部分雌雄蜂是离开榕果后才交配的。雌蜂在果腔内爬行时,一些花粉被动地粘附在体壁上,然后借助于传粉小蜂雄虫在苞片口处咬出的通道离开榕果。由于杨氏榕树金小蜂雌蜂从瘿花内进入果腔花费的时间比传粉小蜂少,所以它们也比传粉榕小蜂较早离开榕果。

2.6 杨氏榕树金小蜂对榕-蜂互惠系统的影响

本研究结果表明,钝叶榕单果进蜂量大部分都是1只,由此可见,与其它种类榕树相比,在自然状态下该种传粉榕小蜂传粉效率是较低的,榕果内形成的种子很少。杨氏榕树金小蜂和钝叶榕传粉榕小蜂共同寄生在同一榕果内的寄生率为35%,杨氏榕树金小蜂对钝叶榕小蜂后代数量有极显著的负面影响($r=0.87$, $p<0.001$, $n=60$)。由于

杨氏榕树金小蜂进入果腔产卵, 从而使榕果内种子增加(表2)。

表2 进入果腔产卵的非传粉小蜂杨氏榕树金小蜂对钝叶榕小蜂种群数量和种子数量的影响(平均值±标准偏差)
Table 2 Effects of *Diaziella yangi* on pollinators *Eupristina* sp. and seeds (mean ± SD)

模式 Model	雌花 No. of female flowers	种子数量 No. of seeds	传粉小蜂数量 No. of pollinators	杨氏榕树金小蜂数量 No. of <i>Diaziella yangi</i>
传粉榕小蜂 <i>Eupristina</i> sp. (n=46)	281.26±42.39	5.54±8.53	108.46±22.01	0
传粉榕小蜂+杨氏榕树金小蜂 <i>Eupristina</i> sp.+ <i>Diaziella yangi</i> (n=23)	240.61±50.51	10.00±13.80	10.52±5.17	80.69±21.25

3 讨 论

大部分非传粉小蜂都在榕果外产卵, 只有少数种类能够进入果腔产卵, 如*Diaziella*属。迄今为止, 已知的进入果腔产卵的非传粉小蜂只有Sycoecinae、Sycophaginae和Otitesellinae 3个亚科的一些种类, 它们分布在非洲大陆、东南亚至澳大利亚。Sycoecinae的榕小蜂是非洲热带地区的优势类群, 分6个属, 其中*Diaziella* 和*Robertsia* 属仅分布于亚洲至澳大利亚地区(Boucek, 1988)。目前已知*Diaziella* 属有14种, 西双版纳热带地区有两种。传粉榕小蜂和进入果腔产卵的非传粉小蜂都必须通过苞片口进入, 苞片是它们进入果腔的物理障碍, 但传粉榕小蜂和进入果腔产卵的非传粉小蜂具有容易通过苞片口进入果腔的形态特征, 如身体光滑, 头较扁, 颚上具齿等(Ramirez, 1974; Janzen, 1979)。van Noort和Compton (1996)研究了26种榕树内寄生的Agaoninae和Sycoecinae小蜂, 它们的头部形态与榕果苞片口形态已经高度适应。本研究发现, 杨氏榕树金小蜂一般都是在传粉榕小蜂进入之后才进入果腔产卵, 可能是由于钝叶榕小蜂雌蜂比杨氏榕树金小蜂的头小, 钝叶榕小蜂进入果腔后使榕果的苞片口松动, 利于杨氏榕树金小蜂通过苞片口进入果腔, 从而杨氏榕树金小蜂雌蜂进化为较大的头形。2006年我们对杨氏榕树金小蜂进行了研究, 研究结果显示, 钝叶榕小蜂以及寄生的杨氏榕树金小蜂雌蜂的头部形状具有相关性。进入果腔产卵的非传粉小蜂和传粉榕小蜂雌蜂头部形状的趋同是这些进入果腔产卵的非传粉小蜂能够通过苞片口进入果腔的一个原因, 和van Noort 和Compton (1996)的结果一致。

进入果腔后的另一障碍就是影响产卵的花柱长度, 传粉榕小蜂的产卵器长度与部分雌花的花

柱长度相匹配, 能把卵通过花柱产到雌花的子房里, 进入榕果的非传粉小蜂要能正常繁殖, 其产卵器的长度和榕果内雌花花柱的长度必须紧密相关(Nefdt & Compton, 1996)。一直以来, 榕果内雌花资源的分配受到很多学者的关注(Bronstein, 1988; West & Herre, 1994; Kathuria *et al.*, 1995; Kathuria, 1999)。虽然传粉榕小蜂已经与其寄主榕树形成了高度的互惠共生关系, 但小蜂与榕树都利用共同资源繁殖后代, 两者之间不可避免地存在着对共同资源的竞争。在雌雄同株榕树中, 这种竞争更加激烈, 因为小蜂与种子同时在同一个隐头果内。很多研究者认为: 解决这种冲突的方法是榕树通过雌花花柱长度的高度变异(Janzen, 1979; Ganeshaiah *et al.*, 1999)和榕小蜂通常利用短花柱雌花来繁殖(West & Herre, 1994; Nedft & Compton, 1996; Jouselin & Kjellberg, 2001)。杨氏榕树金小蜂和其相应的钝叶榕小蜂雌蜂产卵器的平均长度都长于钝叶榕雌花的花柱长度, 从而可实现自身的繁殖。钝叶榕传粉榕小蜂、杨氏榕树金小蜂雌蜂的产卵器长度以及雌花花柱长度协同进化, 可能是它们能够实现各自繁衍的另一个原因。

传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂交配与羽化所花费的时间差别很大, 杨氏榕树金小蜂羽化所需的时间比传粉榕小蜂的短。出现这种现象的原因, 可能是由于杨氏榕树金小蜂的体型较大, 容易从瘦花里出来。另外, 杨氏榕树金小蜂雄蜂有翅, 在寻找雌蜂交配时雄蜂之间有激烈的打斗现象, 传粉榕小蜂雄蜂无翅, 没有争夺配偶的打斗行为, 这说明榕小蜂的交配行为与其雄蜂形态有关(Greeff, 1999)。

在钝叶榕及其传粉榕小蜂所构成的互惠系统中, 二者之间在一些方面表现出高度的相互适应(Co-adaptation): 钝叶榕在种群水平上常年持续

挂果,保证了传粉榕小蜂的正常繁殖;榕果内雄花的开放时间与传粉榕小蜂的羽化出蜂时期保持高度一致。榕果内雌花花柱长度与其功能相适应。榕果中的花柱长度短于产卵器的长度,这样有利于传粉榕小蜂在其中产卵繁殖。钝叶榕传粉行为与榕果内花药/胚珠比、雄花的排列方式和花粉散落方式之间相吻合。因为钝叶榕传粉榕小蜂没有主动的传粉行为,所以这种榕树增加了对雄花的资源投入,榕果内的花药/胚珠比为0.84。另外,为了提高雄花花粉被转移的几率,钝叶榕在雄花排列和开放方式上,也分别采取了散生和花药自动开裂花粉粒散落于果腔内(Automatic dehiscence)的策略。

Jousselin等(2001)报道,由*Waterstoniella*属小蜂传粉的*Ficus consociata*、*F. calophylla*、*F. subsecta*、*F. xylophylla*、*F. crassiramea*、*F. paracamptophylla*和*F. acamptophylla* 7种榕树的隐头果内,进入果腔产卵的*Diaziella*和*Lipothymus*非传粉小蜂由于体上带有花粉,也能为寄主榕果传粉,生产种子。本研究发现,在西双版纳地区生长的钝叶榕上寄生的杨氏榕树金小蜂也能够为其寄主榕树传粉。杨氏榕树金小蜂和钝叶榕小蜂在同一时期进入果腔产卵,和传粉榕小蜂直接竞争榕果内的雌花资源,使传粉榕小蜂的后代数显著降低,从而降低了榕树传粉者和榕树间的适合度,因此钝叶榕中的杨氏榕树金小蜂不利于该共生系统的稳定存在和发展。但杨氏榕树金小蜂为什么能够与钝叶榕和钝叶榕小蜂长期共存?杨氏榕树金小蜂比钝叶榕小蜂个体大,可以携带更多的花粉,有杨氏榕树金小蜂后代的榕果内的种子更多,这对榕树是有利的,这与Jousselin等(2001)报告的结果相似。这些非传粉小蜂为什么没有像传粉榕小蜂一样与其寄主榕树建立起互惠关系?这至今是个谜,值得今后研究。

参 考 文 献

- Boucek Z (1988). Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): errors and omissions. *Entomologist's Monthly Magazine*, 125, 85–86.
- Bronstein JL (1987). Maintenance of species-specificity in a neotropical fig-pollinator wasp mutualism. *Oikos*, 48, 39–46.
- Bronstein JL (1988). Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology*, 69, 1298–1302.
- Compton SG (1993). One way to be a fig. *African Entomology*, 1, 151–158.
- Compton SG, Rasplus JY, Ware AB (1994). African fig wasp parasitoid communities. In: Hawkins B, Sheehan W eds. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford, 343–368.
- Galil J, Neeman G (1977). Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.). *New Phytologist*, 79, 163–171.
- Galil J, Zerroni M, Shalom DB (1973). Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadriceps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytologist*, 72, 1113–1127.
- Ganeshaiah KN, Katyuria P, Shaanker RU (1999). Does optimal packing of flowers in syconia shape style length variation in monoecious figs? *Biotropica*, 31, 312–320.
- Greeff JM (1999). Mating ecology of the non-pollinating fig wasps of *Ficus ingens*. *Animal Behaviour*, 57, 215–222.
- Hossaert-Mckey M, Gibernau M, Frey JE (1994). Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 70, 185–192.
- Janzen DH (1979). How to be a fig? *Review of Ecology and Systematics*, 10, 13–51.
- Jousselin E, Kjellberg F (2001). The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters*, 4, 151–158.
- Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F (2001). Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos*, 94, 287–294.
- Kathuria P (1999). *Pollination Biology of Monoecious Fig Trees in India*. PhD dissertation, University of Leeds, Leeds, UK.
- Kathuria P, Ganeshaiah KN, Shaanker RU, Vasudeva R (1995). Is there dimorphism for style lengths in monoecious figs? *Current Science*, 68, 1047–1049.
- Machado CA, Herre EA, McCafferty S, Bermingham E (1996). Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp evolution. *Journal of Biogeography*, 23, 531–542.
- Michaloud G, Michaloud-Pelletier S, Wiebes JT, Berg CC (1986). The co-occurrence of two pollinating species of fig wasp and one species of fig. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences*, 88, 93–119.
- Nefdt RJC, Compton SG (1996). Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 65, 170–182.

- Ramirez WB (1970). Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 24, 680 – 691.
- Ramirez WB (1974). Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61, 770 – 780.
- van Noort S, Compton SG (1996). Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography*, 23, 415–424.
- van Noort S, Peng YQ, Rasplus JY (2006). First record of the fig wasp genus *Diaziella* Grandi (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae: Sycoecinae) from the Asian mainland with description of two new species from China. *Zootaxa*, 1337, 39–59.
- Weiblen GD (2002). How to be a fig wasp? *Annual Review of Entomology*, 47, 299–330.
- West SA, Herre EA (1994). The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 258, 67–72.
- Wiebes JT (1979). Coevolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Zoology and Systematics*, 10, 1–12.

责任编委: 陈小勇 责任编辑: 王 葳