

高榕小蜂群落结构及物种多样性的初步研究

谷海燕 杨大荣

(中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 在西双版纳地区采集干、湿两季 5 个样株的高榕(*Ficus altissima*)隐头果, 单果收蜂, 鉴定蜂种, 共获高榕隐头果内小蜂标本 18 000 多号, 隶属膜翅目 5 科 9 属 14 种。然后对样株小蜂群落结构、组成、性比及物种多样性进行对比研究。小蜂群落的结构和组成在干、湿两季有着明显的差异: 湿季隐头果内的小蜂种类比干季丰富。另外, 受人为干扰较少的样株隐头果内小蜂种类比受严重干扰的样株丰富。高榕的非传粉小蜂主要由造瘿者组成, 寄生小蜂和寄生性小蜂仅占很少一部分; 干、湿两季的小蜂群落多样性指数均很低, 虽然在湿季群落内小蜂的丰富度指数较高, 但不如干季小蜂分布得均匀; 相同季节的小蜂群落均为中等相似, 不同季节的 2 个榕树小蜂群落为中等不相似, 有的树对达到极不相似水平; 高榕隐头果内传粉小蜂的雄雌性比(♂:♀)较低, 为 0.14:1, 而非传粉小蜂的雄雌性比相对较高, 多在 1:1 左右。以上研究结果表明, 西双版纳地区高榕隐头果内的小蜂受不同季节温湿度、人为干扰程度等因素的影响, 保护并改善西双版纳地区的生态环境对丰富高榕隐头果小蜂物种多样性有重要意义。

关键词: 西双版纳, 高榕, 小蜂, 干季, 湿季, 群落结构, 性比, 物种多样性

中图分类号: Q948.12⁺ 2.5

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2003)03-0188-09

Community structure and species diversity of fig wasps from *Ficus altissima*

GU Hai Yan, YANG Da Rong

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

Abstract: We collected fruits from five individual trees of *Ficus altissima* in both rainy and dry seasons in Xishuangbanna, Yunnan. We then identified the fig wasps collected from each of the fruits. Of more than 18 000 wasp samples, 14 species were identified, belonging to nine genera of five families. Among them, one species was a pollinator and 13 species were non-pollinators. The wasp community composition and structure differed greatly in rainy and dry seasons. In rainy season, the fruits supported more wasp species than in dry season. There are more wasp species in less disturbed areas than in seriously disturbed ones. The results also indicated that major non-pollinators were gall makers, and only a small proportion of them were parasitoids and inquilines. The species diversity index of the wasp community was low all the year round, nevertheless the number of wasp species was higher in the rainy season than in the dry season. The results also showed that the similarity of fig wasp communities between two individual trees was moderate in the same season and very low in different seasons. The sex ratio (male/female) of the pollinator species was low (0.14:1), but the sex ratios of non-pollinators were about 1:1. The results revealed that the seasonal change in weather and habitat fragmentation can affect community structure of the fig wasp in Xishuangbanna, which might have important implications for environmental conservation and restoration in Xishuangbanna.

Key words: Xishuangbanna, *Ficus altissima*, fig wasp, dry season, rainy season, community structure, sex ratio, species diversity

榕树与寄生于其隐头果内的小蜂是研究群落生态学的一个很好的模型(Kerdelhue *et al.*, 2000), 榕小蜂群落为定量研究食物链结构提供了好的素材(Memmott *et al.*, 1994)。由于它们种类丰富, 可用于研究寄主-寄生者的关系、物种多样性、群落的多样性以及系统的长期稳定性(Jones & Lawton, 1991; Cornell & Lawton, 1992; Hochberg & Hawkins, 1992; Dawah *et al.*, 1995; Lawton & Price, 1979; Hawkins & Compton, 1992; Hawkins & Mills, 1996)。榕树隐头花果内除了与榕树成一对一生关系的传粉小蜂之外, 还寄生了许多非传粉小蜂, 这些非传粉小蜂需要直接依赖榕树-榕小蜂共生体系来维持其生存, 传粉小蜂、非传粉小蜂与榕树三者共同组成榕树-小蜂体系, 这是经过漫长的进化历程而形成的一个复杂整体(Kerdelhue & Rasplus, 1996a)。目前有关榕树方面的研究主要集中在榕树-榕小蜂共生体系及其协同进化方面(Ramirez, 1970; Galil, 1977; Janzen, 1979; Wiebes, 1979; Rasplus, 1994; 陈勇等, 1997; 陈勇等, 2001; 李宏庆等, 2002; 杨大荣等, 1999, 2000, 2001; Yang *et al.*, 2002); 涉及到非传粉小蜂, 主要是研究它们是否对共生体系产生了影响(Bronstein, 1991; West & Herre, 1994; Kerdelhue & Rasplus, 1996b; West *et al.*, 1996); 而涉及榕树整个小蜂群落的研究则相对很少(Compton *et al.*, 1994; Kerdelhue *et al.*, 2000)。

高榕(*Ficus altissima*)为大乔木, 处于雨林上层, 革质、先端短尖或渐尖的叶子创造了阴湿的空间, 为多种动物、地衣等提供了生存场所和食物。高榕常常具有气生根, 形成独有的独树成林的景观, 是热带和亚热带地区绿化和观赏的主要树种。高榕的树皮还可用来提取单宁, 芽孢可用做蔬菜。另外高榕也是一些少数民族的神树和崇拜物。关于高榕隐头花果中小蜂的研究甚少。1981年Nair等报道了在高榕中发现的两个小蜂新种:*Eupristina altissima*和*Micranisa ralianga*(Nair *et al.*, 1981), 此外几乎没有关于高榕及小蜂的研究。作者在2001年8月~2002年9月一年多的观察和收集中发现高榕隐头花果内小蜂种类非常丰富, 达25种之多, 是我国目前所知榕树隐头花序内小蜂种类最多的树种, 其中包括传粉小蜂、非传粉小蜂中的造瘿者、寄生者及寄居性小蜂, 它们之间的关系复杂多样, 是研究隐头花果内小蜂群落结构和生物学的一个很好模型。

作者采集了处于结果高峰的干、湿两季高榕隐头花果, 对隐头花果内小蜂群落结构和物种多样性进行了研究对比。这样的研究有助于我们更加准确地认识榕树中小蜂的物种多样性及影响其变化的因素, 也有利于了解物种在自然群落中的地位和功能。

1 研究区域自然概况

西双版纳位于云南省南部($21^{\circ}41'N$, $101^{\circ}25'E$), 海拔560~680 m, 年平均气温 $21.5^{\circ}C$, 年降水量1557.0 mm, 相对湿度86%, 地处热带北缘, 为热带季风性气候, 与东部地区热带气候比较, 环流形势主要被西南气流控制, 年降雨量比东部少, 雨季开始和结束急骤, 干季更为明显。5~10月是雨季, 平均气温 $24.6^{\circ}C$, 降水频繁而均匀, 占全年降雨量的79%~82%; 11月至次年4月为干季, 平均气温 $18.9^{\circ}C$, 仅占全年降雨量的18%~21%, 春旱重, 但无东部地区的热带夏秋间歇性干旱。干季为南支副热带西风急流控制, 气流来自西部热带, 天气干燥晴朗, 太阳辐射量多, 气温高, 日差较大; 雨季(5月~10月)高空南支西风急流北撤, 代之以副热带东风层流, 中低层被来自孟加拉湾海面的印度洋上的西南气流控制, 这股深厚而稳定的暖湿气流是降雨的主要来源。

2 研究方法

2.1 样株设置

样株主要来自便于观察采集的西双版纳州勐腊县勐仑镇的植物园榕园和城子村庄两处, 共11棵, 同时也对景洪、勐腊等地区的6棵样株进行不定期的采样观测。对所有样株进行编号。除了17号样株位于勐养镇, 受重度人为干扰外, 其余的全为中度干扰。因西双版纳地区干、湿季分明, 据物候观察, 大多数高榕每年结果两次, 集中在4月初(干季)及8月中旬左右(湿季); 其他时间均为不连续少量结果, 也有一年一次结果或全年不连续结果。我们选择了在4月初结果量集中的9号和16号高榕以及在8月中旬大量结果的1号、2号及17号高榕为研究对象, 在其他榕树的结果期内收集隐头花果, 观察果中小蜂行为并收集鉴定、统计, 与主要研究对象进行对比和参照。

2.2 调查方法

在一棵榕树隐头花果处于雄花期但未出蜂时,

收集尽量多的隐头花果(一棵榕树不少于 30 个,共收集了 184 个),放至密闭的杯中进行单果收蜂。待隐头花果完全自然出蜂后收集小蜂,并在 Olympus (SZX 12) 体视显微镜下收集瘿花中未出小蜂,保证完全收集单果中的所有小蜂。将这些小蜂放在 75% 的酒精中保存,标明收集的时间、地点、树号,然后在显微镜下对收集的小蜂进行分类、记数统计。

2.3 数据处理公式

$$1) po\% = N_{po}/N, ga\% = N_{ga}/N, re\% = N_{re}/N$$

$po\%$ 为各样地小蜂群落中传粉者在所有小蜂中所占比例, N_{po} 为各样地中传粉者的数量; $ga\%$ 为各样地小蜂群落中造瘿者在所有小蜂中所占比例, N_{ga} 为各样地中造瘿者的数量; $re\%$ 为各样地小蜂群落中寄生者和寄居者在所有小蜂中所占比例, N_{re} 为各样地中除去传粉者和造瘿者外其余小蜂的数量, N 为样地小蜂总数。

$$2) \text{群落中各种小蜂的性比} = m_1/m_2$$

m_1 为雄蜂的数量, m_2 为雌蜂的数量。

根据小蜂群落的特点选择使用了以下的多样性计算公式。

3) α 多样性

Patrick 丰富度指数 $Pa = S$, 种数是在一个样株隐头果中出现的小蜂物种数目, 是最简单方便的多样性测定方法。因为是在隐头果即将出蜂时就采集隐头果, 因此既未漏掉任何物种又排除了迁入的物种, 反映了真实的数量;

Shannon Wiener 多样性指数 (Shannon & Wiener, 1949) 是最常用的多样性指数, 它综合了群落的丰富度和均匀度两个方面的影响。计算公式为:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i (P_i = N_i/N);$$

N_i 为 i 物种的数量, N 为样株所有物种数量总和。

本研究所使用的均匀度是最常用的 Pielou (1975) 均匀度指数, 其计算方法 $J = H'/\ln S$, S 为样株内出现的物种数。

4) β 多样性 (马克平, 1994)

Jaccard 指数是众多的相似性指数中应用最广、效果最好的一个指数。公式为: Jaccard 相似性系数 (q) = $c/(a + b - c)$ 。根据 Jaccard 相似性系数原理, 当 q 为 0.00~0.25 时, 为极不相似; 当 q 为 0.25~0.50 时, 为中等不相似; 当 q 为 0.50~0.75

时, 为中等相似; 当 q 为 0.75~1.00 时, 为极相似。

c 为 A、B 两样株共有的物种数, a 为 A 样株中的物种数, b 为 B 样株中的物种数。

3 结果和分析

3.1 群落组成特征

3.1.1 小蜂的组成和结构

对收集的 184 个隐头花果进行单果收蜂, 共收集了 18 000 多号标本, 然后对这些小蜂进行了鉴定。鉴定结果表明小蜂隶属膜翅目中 5 科 9 属 14 个种, 小蜂群落的组成和结构见表 1。

从表 1 中可以看出: 在干季, 单树小蜂群落中有 7 或 8 种小蜂, 由传粉小蜂以及非传粉小蜂中的造瘿者和寄生者构成; 而在湿季单树小蜂群落的组成种类则有 10 种或 11 种 (17 号除外, 见下文分析), 其中既有传粉小蜂、非传粉小蜂中的造瘿者、寄生者, 还有寄居性小蜂。两季小蜂的组成和结构有很大的差别, 造成这种现象的原因应归结到气候, 如气温、雾等: 一方面由于小蜂对气温等变化反应敏感, 低温会影响小蜂活动, 当温度低于 15℃ 时, 外出寻找隐头果产卵的小蜂会失去飞翔能力; 另一方面气温间接地改变了小蜂寻找到寄主的几率。传粉小蜂的进蜂一般在 2~3 天内就完成, 它们可以在每天气温回升到 20℃ 左右的短暂时间内出蜂寻找隐头果, 因此气候的变化对它们的影响不是很大; 而非传粉小蜂都是在果外产卵, 并且不只在果上产卵, 它们需要找到合适的隐头花果 (其中有可寄生的雌花或特定的寄主) 才能产卵, 这个过程需要持续一两个星期甚至更长, 气候对它们的产卵行为影响较大; 另外因非传粉小蜂整体数量少, 随着环境条件的变化它们后代的数量及种类波动较大。

根据物候学观察, 4 月初出蜂的隐头花果传粉小蜂是在前一年的 11 月初进入隐头花果传粉和产卵的, 而非传粉小蜂产卵在其前后 1 个月时间左右, 这段时间正是西双版纳地区温度较低的时候 (15.4℃ 左右), 而且此期多大雾、重露, 传粉小蜂的活动受到了限制; 由于造瘿者在数量上一般仅占小蜂总数的 15% 左右, 在这种恶劣的环境下复寄生者需要花费大量的时间寻找寄主, 而寄居性小蜂找到寄主的几率就更小了, 故此时隐头花果中寄生的小蜂组成和结构较为简单。8 月中旬出蜂的小蜂进蜂时间则是在 6 月左右, 此时西双版纳地区气温较高

表 1 各样株高榕小蜂的群落组成和结构
Table 1 The species composition and community structure of fig wasps from *Ficus altissima*

种名 Species		样株 Individuals				
		干季 Dry season		湿季 Rainy season		
		9 号树 No. 9	16 号树 No. 16	1 号树 No. 1	2 号树 No. 2	17 号树 No. 17
传粉者 Pollinator	<i>Eupristina altissima</i>	+	+	+	+	+
非传粉者 Nonr pollinator						
造瘿者 Gall makers	<i>Acophila</i> sp. 1	+	+	+	+	
	<i>Sycophilomorpha</i> sp.	+	+	+	+	+
	<i>Syobia</i> sp.			+	+	
	<i>Micranisa ralianga</i>	+		+	+	
	<i>Micranisa</i> sp. n	+			+	
寄生者 Parasitoids (of pollinator and <i>Micranisa</i> sp.)	<i>Syocapter</i> sp. 1	+	+	+		
	<i>Syocapter</i> sp. 2	+	+			
	<i>Syocapter</i> sp. 3	+	+			
	<i>Philotrypesis</i> sp. 1	+	+	+	+	
寄居者 Inquilines (of gall makers)	<i>Syaphila</i> sp. 1			+	+	
寄生者 Parasitoid (of <i>Syaphila</i> sp.)	<i>Ormyrus</i> sp. 1			+	+	+
	<i>Ormyrus</i> sp. 3			+	+	+
	<i>Ormyrus</i> sp. 4			+		

(25. 1℃左右), 这样的温度适合小蜂活动, 且雾和露少, 小蜂活动频繁, 隐头花榕果中小蜂组成就较复杂多样。17 号高榕虽然是生长在湿季, 但只有 5 种小蜂寄生, 这很可能是因为 它正处在镇上人为干扰严重的地区, 人为活动对小蜂的活动有很大的影响, 致使寄生的小蜂种数较少。从上我们可以看出干季与湿季小蜂群落组成和结构的变化, 小蜂群落在一定程度上受到气候因素的影响, 另外强烈的人为活动同样会影响到小蜂的产卵行为。

3. 1. 2 小蜂的优势类群分析

从图 1 可看出, 传粉小蜂是小蜂群落中的主要组成部分, 数量保持在总体的 50% ~ 90% 左右, 而非传粉小蜂则仅占很少的一部分。寄生的非传粉小蜂主要由造瘿者组成, 其寄生者和寄居性小蜂数量相对较少。这是由于高榕为雌雄同株的榕树, 其隐头花果共有 4 个花层, 中间的 2 个花层为非传粉小蜂中的造瘿者提供了寄生的生态位。

在 1 月初进蜂的 9 号高榕, 传粉者仅占小蜂总数的 50% 多, 非传粉小蜂中的 Pteromalidae 科 Sycoryctinae 亚科中的小蜂约占小蜂总数的 40%, 这种

小蜂是传粉者的寄生小蜂。从中可以看出传粉小蜂与 Pteromalidae 科 Sycoryctinae 亚科中的小蜂呈明显的负相关, 它们是寄生者-寄主的关系, 这种非传粉小蜂对共生体系有着明显的负面影响。而在 6 月份进蜂的 2 号树, 传粉者也仅占小蜂总数的 50% 多点, 非传粉小蜂中的造瘿者 *Sycophilomorpha* sp. 占小蜂总数的近 50%。这种非传粉小蜂在传粉小蜂进隐头果之前就已经产卵。大量的剖果发现, 在传粉小蜂进蜂时 *Sycophilomorpha* sp. 的瘿花就已经突兀在隐头果的果腔中, 它们的寄生占据了传粉小蜂的生态位, 致使这棵高榕的小蜂群落中传粉小蜂的比例较小。从中可以看出, 这两种小蜂在生态位上存在竞争的关系, *Sycophilomorpha* sp. 对共生体系产生了负面作用。

3. 1. 3 小蜂性比

统计 184 个单果中小蜂的性比, 并结合平时大量剖果(共详细统计了 2000 多个隐头果, 选择统计量不少于 200 个果的 7 种非传粉小蜂, 而其他 6 种非传粉小蜂数量少, 将在以后的工作中继续收集, 检测其性比; 传粉小蜂统计量有 2000 个)的结果, 显示

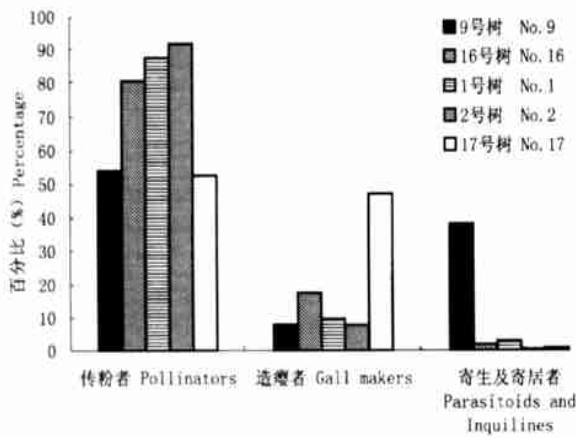


图1 小蜂群落中各类小蜂比例
Fig. 1 Percentage of pollinators, gall makers, parasitoids and inquilines in fig wasp communities

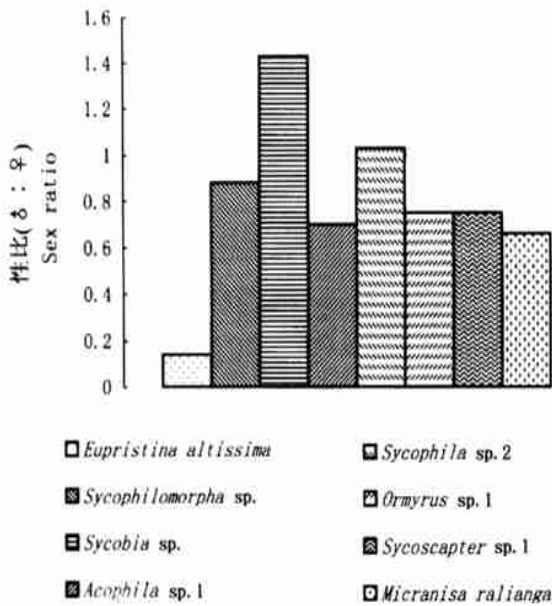


图2 在高榕隐头果中出现频率大的8种小蜂雄雌性比(♂:♀)
Fig. 2 Sex ratios (♂:♀) of eight fig wasp species occurring frequently in figs of *Ficus altissima*

传粉小蜂雄雌性比(♂:♀)平均值为0.14:1, 其标准差 $s = 0.08$, 而非传粉小蜂的性比(♂:♀)平均值则在1:1左右(如图2)。

Hamilton(1967)提出局域交配竞争(local mate competition, LMC)理论: 即当隐头果中的母代雌蜂仅有1只时, 那么在果内交配的就为兄弟姐妹, 在这种情况下母代雌蜂倾向于产生更多的雌蜂, 雄蜂的数量仅够与雌蜂交配, 近亲繁殖和局域交配竞争

造成子代偏雌。更进一步的研究(Hamilton, 1979; Taylor & Bulmer, 1980; Frank, 1985; Herre, 1985)发现, 榕小蜂为单倍基因型, 因此小蜂子代中的雌蜂遗传基因既有父亲又有母亲的, 而雄虫仅仅遗传母亲的基因(Patel, 1998), 这是母代倾向于产生更多雌蜂的原因, 尤其是在仅有一只小蜂产卵时更是如此。Kinoshita *et al.* (2002)在用放射性元素 ^{60}Co 处理雌蜂的实验中, 发现第1只母代小蜂产生多的雌蜂, 而第2只母代小蜂则倾向于产生更多的雄蜂。

Cook *et al.* (1997)则认为对于非传粉小蜂来说, 因为并不都是在果内交配, 而且并不仅仅在一个果上产卵, 所以一个果内小蜂后代的母代往往并不是同一只小蜂, 并非LMC, 所以后代并非具有偏雌性。本研究统计的高榕小蜂性比符合上述研究的结果(图2)。造成这种现象的原因是高榕传粉小蜂都是在隐头花果内产卵, 且大多只有一只小蜂进入榕果产卵(如图3), 另外其雄性后代均无翅, 都是在果内交配, 根据观察, 在高榕中雌蜂仅与一只雄蜂交配, 随后即羽化出蜂, 造成了LMC, 使其后代偏雌。收集的13种非传粉小蜂中5种小蜂(*Micranisa ralianga*, *Micranisa sp. n.*, *Sycoscapter sp. 1*, *Sycoscapter sp. 2*, *Sycoscapter sp. 3*)的雄虫无翅, 其他8种小蜂雄虫均有翅。图2统计了在高榕榕果中出现频率较大的7种非传粉小蜂, 其中除了*Sycoscapter sp. 1*和*Micranisa ralianga*这2种小蜂的雄虫无翅外, 其他5种小蜂的雄虫均有翅。据观察, 这些非传粉小蜂的母代雌蜂在不止一个隐头花果的外部果壁上产

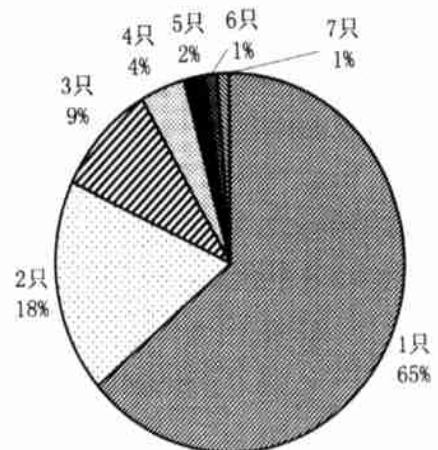


图3 不同进蜂数的隐头果在所有进蜂果中所占的比例
Fig. 3 Proportion of figs entered by different numbers of foundresses

表 2 小蜂群落多样性指标
Table 2 Biodiversity indices of fig wasp communities

样株 Individual	Patrick 丰富度指数 Patrick richness index	Shannon Wiener 多样性指数 Shannon Wiener index	Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index
干季 Dry season			
9 号 No. 9	8	1. 27	0. 61
16 号 No. 16	7	0. 56	0. 29
湿季 Rainy season			
1 号 No. 1	11	0. 61	0. 25
2 号 No. 2	10	0. 81	0. 35
17 号 No. 17	4	0. 32	0. 23

卵,其后代(除 *Sycoscapter* sp. 1 外)既可以在果内交配又可以在果外飞翔着交配,雌蜂可以交配多次,并非 LMC,也就降低了偏雌的程度; *Sycoscapter* sp. 1 与 *Micranisa ralianga* 这 2 种非传粉小蜂的母代雌蜂亦是在果外产卵,但其后代雄虫无翅,与传粉小蜂一样在果内交配,在显微镜下观察到雄虫为争夺与雌蜂的交配机会发生频繁激烈的争斗,为了使其后代在争斗过程中取胜,雌蜂倾向于生产更多的雄虫,因此也不具有严重的偏雌性。

3. 2 多样性特征

3.2.1 α 多样性

小蜂群落多样性指标列于表 2。从中可看出,高榕隐头果小蜂群落的多样性指数都较低。Pielou (1969)指出,由于多样性指数包括种类数和种类分布均匀度 2 种独立的成分,当种类丰富度与均匀度变化一致时,多样性指数与两者成正相关关系;当两者不一致时,多样性指数取决于两者的相对大小。可以看出,干季 9 号树的小蜂丰富度指数虽然只是居中,但其多样性指数却最高,在此高的均匀度起了关键作用,这棵树上的小蜂分布得最为均匀;而湿季

小蜂的丰富度虽然较高,但分布不如干季那样均匀。这是由于气温、雾等气候原因造成了干季高榕隐头花果内小蜂种类数较少,寄生性小蜂寄生于非传粉小蜂中的造瘿者、寄居性小蜂寄居于复寄生者的程度小,小蜂之间的关系较为简单,分布也比较均匀;而湿季则相反,小蜂之间的关系较复杂,因而小蜂分布不如干季时均匀。

3. 2. 2 β 多样性

以榕树小蜂群落相似性系数为基础分析小蜂群落的差异水平,结果如图 4。相同季节内的小蜂群落均为中等相似(9 与 16 为干季树对;1 与 2、1 与 17、2 与 17 为湿季树对),即使受人为干扰严重与中度人为干扰的两个群落也达到中等相似(1 与 17、2 与 17);而不同季节的两个榕树小蜂群落为中等不相似(9 与 1、9 与 2、16 与 1、16 与 2、16 与 17 为干湿季交叉树对),有的树对甚至达到极不相似水平(9 与 17)。这说明了即使是在相同的季节不同的榕树小蜂群落也是有差别的;但在不同的季节,由于温度等因素对小蜂活动的影响而导致小蜂群落在组成和结构上的差别更为显著。

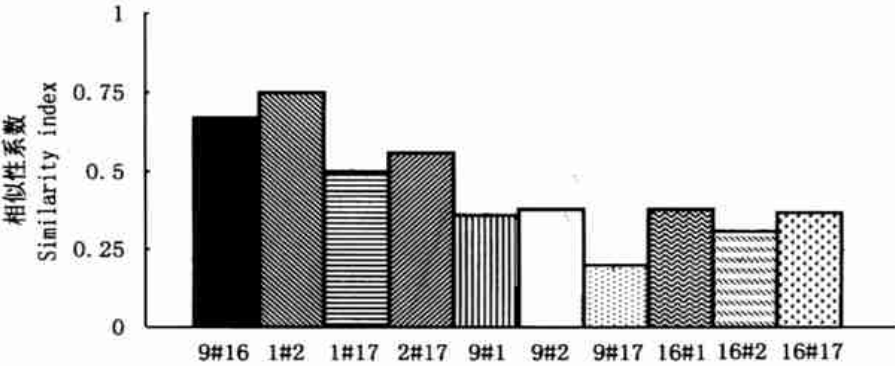


图 4 5 个样株的小蜂群落的相似性系数
9 号和 16 号样株采自干季,而 1、2 和 17 号样株采自湿季。
Fig. 4 Similarity index among fig wasp communities of five fig trees
The fig wasps associated with individual fig trees of No. 9 and No. 16 were collected in dry season, and those associated with individuals of No. 1, No. 2 and No. 17 in rainy season.

4 结论

1) Kerdechue & Rasplus (1996b) 通过对 9 种雌雄异株榕树和 10 种雌雄同株榕树的研究发现, 与雌雄同株的榕树相比, 雌雄异株榕树的隐头果中寄生的非传粉小蜂无论种类和数量都要少得多, 而且主要由传粉者的复寄生小蜂组成; 雌雄同株的隐头花果中寄生着较多的非传粉小蜂, 且多为造瘿者, 只有少部分是造瘿者和传粉者的复寄生小蜂和寄居小蜂。上述的高榕小蜂组成实验结果验证了 Kerdechue & Rasplus 的结果。高榕小蜂群落的非传粉小蜂中造瘿者在个体数量上占总数的 15% 左右, 而其寄生者和寄居小蜂数量很少, 这 2 类小蜂各占总数的约 1% (5 棵树的平均数约为 8%)。造成这种现象的原因是因为高榕是雌雄同株, 隐头花果中雌花分为 4 层, 中间 2 层雌花为造瘿者提供了产卵场所, 致使其数量较多; 而复寄生者和寄居小蜂只有选择寄生在内层传粉小蜂上或中间 2 层的造瘿者上, 因而数量相对较少。

组成高榕小蜂群落的小蜂种类多、结构复杂, 由传粉小蜂、非传粉小蜂中的造瘿者、复寄生者和寄居者组成, 它们之间形成了复杂的争夺雌花资源或寄主的竞争关系, 这样的竞争会降低寄生蜂寻找到寄主的几率, 而这种低的几率又会促进寄生蜂-寄主体系的稳定性 (Free *et al.*, 1977; Hassell & Pacala, 1990), 这是在长期的进化过程中形成的。

经过一年多的收蜂, 作者发现: 虽然寄生在高榕中的小蜂有 25 种之多, 但综合平时的观察结果, 寄生在同一棵榕树上的小蜂最多有 11 种, 这与 Bronstein (1991) 发现在同一个地点同一棵榕树通常寄生有 3~10 种小蜂的结论是一致的。作者认为, 造成这种现象的原因主要是隐头花果内雌花的数量有限, 寄生小蜂的数量受到隐头果中可利用资源的限制。

2) 隐头果传粉小蜂倍受学者重视的原因还在于它们特殊的性比和局域交配竞争, 另外它们可以控制后代的性比。据数据分析高榕传粉小蜂的雄雌性比平均值为 0.14 : 1, 具有偏雌性; 这是因为高榕隐头果内大多仅有一只雌蜂产卵, 且后代都在果内交配, 造成 LMC (Hamilton, 1967; Herre, 1985)。而非传粉小蜂的雄雌性比多在 1 : 1 左右, 不具偏雌性; 原因是非传粉小蜂并不是 LMC, 而且产生更多的雄

虫有利于它们在激烈的争斗中取胜, 所以后代不具有偏雌性, 这些结果与 Cook *et al.* (1997) 理论是一致的。虽然高榕传粉小蜂在一个隐头花果中的近亲交配减少了遗传多样性, 但笔者认为在每次结果中生产的大量隐头花果以及榕小蜂世代的快速更替已把这种影响降到了最低点。

3) 经数据分析发现, 各个隐头果中的小蜂群落中非传粉小蜂的丰富度不仅在不同季节相差很大, 在同一个区域内的不同树间也有差别, 另外根据平时大量剖果收蜂的经验发现这样的差别也存在于同一棵树上的不同果之间。这与 Herre (1989) 及 Compton & Hawkins (1992) 所得的结论是一致的。虽然寄生于隐头果中的小蜂丰富度指数较大, 但其多样性指数较小, 传粉小蜂占了很大的比重, 这是因为榕树虽然可以给多种非传粉小蜂提供生存场所, 但这是建立在维持榕属及其传粉小蜂自身群落发展 (足以为榕树传粉并产生足够后代) 的基础之上, 非传粉小蜂可能起着调节榕树种群平衡的作用。我们可以看出, 在 9 号树中寄生了大量的传粉者的复寄生小蜂, 而在 17 号树上寄生了大量的造瘿者, 传粉小蜂数量在一定程度上可能是受其寄生蜂的限制, 但其总体数量保持在所有小蜂总数的 70% 左右, 这是榕树、传粉小蜂及非传粉小蜂在长期的进化过程中相互协调而形成的互惠共生关系。

致谢 高榕小蜂的鉴定工作得到了法国榕小蜂专家 J-Y Rasplus 教授的悉心指导, 并提供了部分指导; 感谢张光明老师在工作中给予的热心帮助; 感谢朱宏帮助采集部分高榕榕果。

参考文献

- Bronstein J. L. 1991. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, **61**: 175–186.
- Chen Y (陈勇), Li H-Q (李宏庆) and Ma W-L (马伟梁). 1997. Research on the mutualism system of fig trees and its pollinators. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **5**(1): 31–35. (in Chinese)
- Chen Y (陈勇), Li H-Q (李宏庆) and Ma W-L (马伟梁). 2001. A study on pollination ecology of *Ficus virens* and its insect pollinators. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**(10): 1569–1574. (in Chinese)
- Cornell H. V. and Lawton J. H. 1992. Species interactions, lo-

- cal and regional processes, and limit to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 1– 12.
- Compton S. G. and Hawkins B. A. 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, **91**: 68– 74.
- Compton S. G., Rasplus J. Y. and Ware A. B. 1994. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford, 343– 368.
- Cook J. M., Compton S. G., Herre E. A. and West S. A. 1997. Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*, **264**(1382): 747– 754.
- Dawah H. A., Hawkins B. A. and Claridge M. F. 1995. Structure of the parasitoid communities of grass-feeding chalcid wasps. *Journal of Animal Ecology*, **64**: 708– 720.
- Frank S. A. 1985. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution*, **39**: 949– 964.
- Free C. A., Beddington J. R. and Lawton J. H. 1977. On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *Journal of Animal Ecology*, **42**: 779– 784.
- Galil J. 1977. Fig biology. *Endeavour*, **1**: 52– 56.
- Hamilton W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, **156**: 477– 488.
- Hamilton W. D. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: Blum M. S. and Blum N. A. (eds.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Academic Press, London, 167– 220.
- Hassell M. P. and Pacala S. W. 1990. Heterogeneity and dynamics of host parasitoid interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **330**: 203– 220.
- Hawkins B. A. and Compton S. G. 1992. African fig wasp communities: undersaturation and latitudinal gradients in species richness. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 361– 372.
- Hawkins B. A. and Mills N. J. 1996. Variability in parasitoid community structure. *Journal of Animal Ecology*, **65**: 501– 516.
- Herre E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, **228**: 869– 898.
- Herre E. A. 1989. Coevolution of reproductive characteristics in twelve species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia*, **45**: 637– 647.
- Hochberg M. E. and Hawkins B. A. 1992. Refuges as a predictor of parasitoid diversity. *Science*, **155**: 973– 976.
- Janzen D. H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 13– 51.
- Jones C. G. and Lawton J. H. 1991. Plant chemistry and insect species richness of British umbellifers. *Journal of Animal Ecology*, **60**: 767– 777.
- Kerdelhue C. and Rasplus J. Y. 1996a. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, **75**: 3– 4.
- Kerdelhue C. and Rasplus J. Y. 1996b. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig pollinator mutualism. *Oikos*, **77**: 163– 166.
- Kerdelhue C., Rossi J. P. and Rasplus J. Y. 2000. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, **81**: 2831– 2849.
- Kinoshita M., Kasuya E. and Yahara T. 2002. Effects of time dependent competition for oviposition sites on clutch size and offspring sex ratios in a fig wasp. *Oikos*, **96**: 31– 35.
- Lawton J. H. and Price P. W. 1979. Species richness of parasites and hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. *Journal of Animal Ecology*, **48**: 619– 637.
- Li H. Q. (李宏庆), Chen Y. (陈勇) and Ma W. L. (马伟梁). 2002. On synthetic research on fig trees (Moraceae) and related fauna in China. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **10**(2): 219– 224. (in Chinese)
- Ma K. P. (马克平). 1994. The measurement of community diversity. In: Qian Y. Q. (钱迎倩) and Ma K. P. (马克平) (eds.), *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies (生物多样性研究的原理与方法)*. Chinese Science and Technology Press, Beijing, 141– 165. (in Chinese)
- Memmott J. H., Godfray C. J. and Gauld I. D. 1994. The structure of a tropical host parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **63**: 521– 540.
- Nair P. B., Joseph M. and Abdurahiman U. C. 1981. New fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) from *Ficus altissima*. *Entomology (Proceedings C)*, **84**(2): 145– 153.
- Patel A. 1998. Wasp composition in inflorescence of two dioecious fig species—implications for the fig wasp mutualism. *Biotropica*, **30**(3): 474– 480.
- Pielou E. C. 1969, translated by LU Z. Y. (卢泽愚译), 1978. *An introduction to Mathematical Ecology (数学生态学引论)*. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Pielou E. C. 1975. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons Inc, New York.
- Ramirez B. W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, **24**: 680– 691.

- Rasplus J Y. 1994. The one to one specificity of the *Ficus A-gaoninae* mutualism: how casual? In: Van den Burgt L. J. G., van den Medenbrah de Rooy X. M. and van der Maesen J. M. (eds.), *The Biodiversity of African Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 639 – 649.
- Shannon C. E. and Wiener W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois, Urbana, 117.
- Taylor P. D. and Bulmer M. G. 1980. Local mate competition and the sex ratio. *Journal of Theoretical Biology*, **86**: 409 – 419.
- West S. A. and Herre E. A. 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*, **258**: 67– 72.
- West S. A., Herre E. A., Windsor D. M. and Green P. R. S. 1996. The ecology and evolution of the New World nonn pollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*, **23**: 447– 458.
- Wiebes J. T. 1979. Co evolution of figs and their insect pollinator. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 1 – 12.
- Yang D R (杨大荣), Li G D (李朝达), Han D B (韩灯保), and Yao R Y (姚瑞英). 1999. The effects of fragmentation of tropical rainforest on the species structure of fig wasps and fig trees, China. *Zoological Research (动物学研究)*, **20**(2): 126– 130. (in Chinese)
- Yang D R (杨大荣), Wang R W (王瑞武), Song Q S (宋启示), Zhang G M (张光明). 2000. Rule of seasonal changes of the *Ceratolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research (林业科学研究)*, **13**(5): 477– 484. (in Chinese)
- Yang D R (杨大荣), Zhao T Z (赵庭周), Wang R W (王瑞武), Zhang G M (张光明) and Song Q S (宋启示). 2001. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research (动物学研究)*, **22**(2): 125– 130. (in Chinese)
- Yang D. R., Peng Y. Q., Song Q. S., Zhang G. M., Wang R. W., Zhao T. Z. and Wang Q. Y. 2002. Pollination biology of *Ficus hisdia* in the tropical rainforests of Xishuangbanna, China. *Acta Botanica Sinica*, **44**(5): 519– 526.

(责任编辑: 时意专)