

高榕隐头果内寄生蜂种类及生态学特征初步观察*

谷海燕* 杨大荣 张光明 彭艳琼 宋启示

(中国科学院西双版纳热带植物园昆明森林生态中心, 昆明 650223)

摘 要 本研究采用定期、定点、定树采样调查和观察研究的方法, 获得寄生于高榕隐头果内小蜂(Chalcidoidea)为 6 个科, 14 个属, 25 种。根据小蜂行为把高榕小蜂划分为 2 类, 一类为传粉小蜂, 另一类为非传粉小蜂, 其中传粉小蜂有 2 种, 主要的传粉小蜂只有 *Eupristina altissima* 一种, 另一种仅在部分季节少量出现。高榕隐头果果实变化大, 直径 2.5 cm 以上的大号果中仅寄生非传粉小蜂, 这些小蜂对榕树传粉者共生体系有着负面影响。本文初步研究了高榕隐头果中寄生的小蜂种类和生态特性, 分析了部分寄生蜂对榕树传粉者共生体系的影响。

关键词 高榕, 传粉小蜂, 非传粉小蜂, 共生体系, 负面影响

中图分类号 Q969.551 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2003)02-0070-04

Species of fig wasps in *Ficus altissima* and their ecological characters. GU Haiyan, YANG Darong, ZHANG Guangming, PENG Yangqiong, SONG Qishi (Kunming Forest Ecology Center, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China). Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(2): 70~ 73.

Investigating and observing 11 fixed trees at the regular time, 25 species of fig wasps included in 14 genera of 7 families were obtained. These wasp species include pollinator species and nonpollinator species. *Eupristina altissima*, one of 2 *F. altissima* pollinators, is the main pollinator. The fruit size of *F. altissima* differ greatly and the fruits whose diameter are over 2.5 cm only produce galls of nonpollinator. Obviously, these nonpollinators negatively affect the figs and its pollitors. This paper reports the wasps growing in the figs of *F. altissima*, their classification, and the effect of some nonpollinator on the mutualism.

Key words *Ficus altissima*, pollinator, nonpollinator, mutualism, negative effect.

1 引 言

全世界已知的榕树(*Ficus*)约有 750 种^[2], 每一种榕树专一性地由一种榕小蜂(*Agaonidae*)传粉^[3]。它们之间的关系除极少数外, 已发展到一对一、不能互缺的高级阶段^[8]。研究榕树与榕小蜂之间协同进化的关系, 有利于保护榕树-榕小蜂共生体系, 进而维持生态系统多样性。

榕果隐头花序内除了传粉小蜂之外, 还寄生有许多非传粉小蜂, 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它们的生存。传粉小蜂、非传粉小蜂及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整体^[3]。从分类学上与榕树密切联系的小蜂有 2 类, 一类是与其互惠共生的传粉小蜂, 另一类为寄生隐头花序内的非传粉小蜂。关于非传粉小蜂, 研究较少^[6, 11]。这些非传粉小蜂的大多数都被假设为是与榕树成一对一的关系, 但还需在分类学上的研究来证实^[10]。

关于高榕(*F. altissima* BL.) 隐头果内的小蜂

国内外学者涉及甚少。Balakrishnan 等^[1]报道了在高榕中发现的 2 个新种: *Eupristina altissima*, *Micranisa ralianga*。笔者在 2001 年 6 月至 2002 年 6 月收集有 2.0×10^4 余只高榕隐头果内小蜂, 其种类非常丰富, 达 25 种, 是我国目前所知榕树隐头果内小蜂种类最多的树种。本文根据小蜂的产卵行为把高榕中的 25 种小蜂分类, 研究各类蜂的主要特征及生态现象, 这对于研究榕树传粉者之间的关系及非传粉小蜂对于榕树榕小蜂共生体系提供有价值的科学依据。

2 研究地区与方法

2.1 自然概况

研究样地主要设在西双版纳州勐腊县勐仑镇的植物园、城子村庄两处, 同时也对景洪、勐腊等地区

* 国家自然科学基金项目(30170171)、中国科学院知识创新工程重要项目(KSCX2-SW-105)和云南省应用基础基金资助项目(2001C006M)。

** 通讯作者

收稿日期: 2002-06-18 改回日期: 2002-09-04

的高榕进行不定期的采样观测。样地位于 21°41'N, 101°25'E, 海拔 560~ 680 m, 年平均气温 21.5℃, 年降水量 1 500 mm, 属于热带东南亚向北延伸的组成部分。

2.2 方法

研究材料为桑科(Moraceae) 榕属(*Ficus* L.) 的高榕及寄生在隐头果内的膜翅目(Hymenoptera) 小蜂总科(Chalcidoidea) 的传粉小蜂和非传粉小蜂。高榕为大乔木, 高 25~ 30 m; 雌雄同株, 叶腋间生果; 每年有 1~ 3 次挂果, 有的植株一年四季在不同枝条上均有挂果。在植物园选择一株高榕, 在城子村庄四周选择了 10 株植株做为定点、定时、定树研究对象, 并对这些植株进行编号; 另外, 对景洪、勐腊等地区的植株进行不定期的采集、观察。

收集 5 个花期: ①幼花期。果中雌花没有开放, 苞片口苞片紧闭; ②雌花期。雌花开放, 苞片口苞片松动, 榕小蜂进入果中进行传粉和产卵; ③间花期。胚芽和小蜂的幼虫在子房中发育, 接受幼虫的子房发育成为瘿花; ④雄花期。雄花成熟, 瘿花中的小蜂也发育成熟准备羽化, 隐头果变色; ⑤雄花后期。果中种子和隐头果成熟、变软) 的隐头果, 不同时期的果以 50 个为一取样单位, 剖开果后在显微镜下观察瘿花的生长情况(大小及形态)、进入小蜂的种类和个体数; 在隐头果处于幼花期就开始观察, 每天 3 次, 每次 2 h 记录小蜂的活动情况, 各类蜂(记录蜂的形态) 产卵时间; 在雄花期记录各类小蜂的出蜂及交配等行为及成熟果中的瘿花、种子和雄花数, 了解高榕隐头果中花总量的变化以及各类花所占的比例; 当榕果快出蜂前用密闭的纱网袋收集小蜂, 置于 75% 的酒精中, 以备鉴定。

另外收集雄花期但未出蜂的隐头果, 置于密闭的杯中进行单果收蜂, 待完全出蜂后收集小蜂, 并剖开果在立体显微镜下仔细收集其中未出果小蜂, 然后在镜下对收集的各类小蜂进行分类、记数。

3 结果与分析

3.1 传粉小蜂的主要形态及行为特性

从研究样地的 11 棵及景洪的 8 棵高榕树上收集、解剖各种时期的高榕隐头果约 1.0×10^4 个, 共收集到标本约 20000 号。收集的小蜂经法国专家 Rasplus 鉴定, 目前被确定为 6 个科 14 个属中的 25 个种, 其中有 2 种蜂的归属未定, 17 种蜂的种为待发表新种和待定种(表 1)。

表 1 高榕隐头果内的小蜂
Tab. 1 Fig wasps in the figs of *F. altissima*

科	亚 科	属	种	产卵方式
传粉者	Agaonidae	<i>Eupristina altissima</i>		果内产卵(造瘿者)
		<i>Eupristina</i> sp.		果内产卵(造瘿者)
非传粉者	Pteromalidae	<i>Micranisa ralianga</i>		果外产卵(造瘿者) 传粉者之前产卵
		<i>M. pteromaloide</i>		
	Otitesellinae	<i>Walkerlla</i> sp.		
		<i>Epichrysomalinae</i>		
		<i>Syobia sycophila</i> morpho		果外产卵(造瘿者) 传粉者之前产卵
		<i>Acochila</i> sp. 1		
		未确定到属种 1		
	Sycophaginae	未确定到属种 2		果外产卵(造瘿者) 传粉者之后产卵
	Pteromalidae	<i>Sycosapter</i> sp. 1		果外产卵传粉者之后产卵
		<i>Sycosapter</i> sp. 2		
		<i>Sycosapter</i> sp. 3		
		<i>Sycosapter</i> sp. 4		
	Eurytomidae	<i>Philotrypesis</i> sp. 1		
		<i>Watshamiella</i> sp. 1		
		<i>Sycophila secutor</i> modes		果外产卵传粉者之后产卵
		<i>Sycophila</i> sp. 2		
	Omyridae	<i>Sycophila</i> sp. 3		
		<i>Sycophila</i> sp. 4		
		<i>Ficomila</i> sp.		
		<i>Ormyrus</i> sp. 1		果外产卵传粉者之后产卵
		<i>Ormyrus</i> sp. 2		
		<i>Ormyrus</i> sp. 3		
		<i>Ormyrus</i> sp. 4		

一般来说, 榕属植物与其传粉小蜂之间有着一对一关系, 但也有少数例外, 有学者发现极少数榕树不止一种传粉小蜂。经 Rasplus 鉴定, 高榕的传粉者有 2 种, 其中一个为高榕小蜂 *Eupristina altissima*, 是主要的传粉者, 另一个为新种 *Eupristina* sp.; 在收集的小蜂中 *E. altissima* 占绝大多数(90%左右), 而 *Eupristina* sp. 的数量则较少。这 2 种(雌) 蜂的主要区别在身体的颜色和触角索节上。*E. altissima* 的身体颜色较黑而 *Eupristina* sp. 的身体颜色相对较黄; *E. altissima* 的触角索节为 4 节, 但 *Eupristina* sp. 的触角索节为 3 节。高榕传粉小蜂的雄虫无翅, 具强大口器, 相对高榕果内的其它无翅雄虫来说, 头小, 胸长, 腿部的前后肢膨大; 研究

表明, 高榕传粉小蜂的雄虫相对其它种类榕树的雄虫来说活动能力较差, 由于对其生存的环境要求的湿度较大, 一般是打开隐头果后, 因为外部空气较果内的干燥, 雄虫约 5~ 6 min 后死亡。

研究表明, 高榕传粉小蜂的传粉方式为主动传粉。隐头果发育进入雄花期, 雄花发育成熟, 而此时瘿花中的小蜂蛹也已发育到羽化期; 雄虫先于雌虫羽化, 大部分羽化后的雄虫去寻找雌虫, 用其强大的口器在雌虫瘿花壁上打开交配孔, 然后将交配器伸入瘿花内与雌虫交配, 其雌雄虫交配均是雌虫在瘿花内时进行的, 而另外小部分羽化后的雄虫会在果内探好部位, 用其口器在果壁或苞片口打开出蜂口, 为雌虫出蜂做好准备; 交配后的雌虫沿着交配口爬出瘿花(雌虫瘿花的交配孔即为它们的羽化口)后会主动寻找雄花, 用其触角的柄节尖端打开花药, 然后用前肢在雄花上采集花粉, 装在胸部的花粉筐中; 采集完花粉后, 它们沿着雄虫打好的出蜂口迅速爬出隐头果, 并在出蜂后用前后肢整理身上的花粉, 而雄虫只有少量能爬出隐头果, 大部分的雄虫在与雌蜂交配后就已没有足够的能量爬出隐头果果腔; 携带花粉的传粉小蜂凭借雌花期隐头果挥发出的特殊气味找到处于雌花期的榕树, 进入雌花期隐头果的果腔后, 主动地用前肢从花粉筐中扒出花粉, 给长花柱传粉, 使长花柱受精形成种子; 在短花柱上把卵产入子房, 形成瘿花。

3.2 非传粉小蜂的主要特征及生态现象

3.2.1 传粉小蜂之前产卵者 在高榕中收集的非传粉小蜂属 5 科 23 种, 其生活史比传粉小蜂的复

杂; 解剖各种时期的隐头果发现其中仅有传粉小蜂的残体, 研究表明, 这些非传粉小蜂都是在果外产卵, 这是非传粉者与传粉者一个显著的区别, 因此它们就不像传粉小蜂一样仅在一个榕果上产卵。高榕隐头果果内的非传粉小蜂(*Pteromalidae* 科除外) 的雄虫均有翅, 雌雄虫均生长在比榕小蜂的瘿花大且硬的瘿花中, 这种瘿花的大小是与蜂的大小成正比的; 雌雄虫均可自己打开瘿花壁, 并在果壁上打洞出蜂。它们可在果内交配, 也可在果外飞翔时交配; 不仅能与同果内的雌虫在果外交配, 还能与来自不同隐头果的雌虫交配。在交配的过程中, 雄虫之间会为抢夺雌虫而发生种内格斗; 但不同的种之间则很少发生格斗。

非传粉小蜂根据小蜂的繁殖行为又可分为 2 种类群, 即在传粉小蜂之前产卵者和在传粉小蜂之后产卵者; 前者的出蜂时期是在传粉小蜂出蜂之前 2 d 左右, 而后者则是与传粉小蜂同时出蜂或稍在其后出蜂。前者包括 *Pteromalidae* 科 *Otitessellinae* 亚科与 *Epichrysomallinae* 科的 7 种小蜂。这些非传粉小蜂是与传粉小蜂争夺隐头果雌花的主要竞争者; 它们在隐头果果皮较薄的幼花期产卵, 并在果皮外把卵产入果腔内小花子房中, 产卵器较短; 它们是造瘿者, 产生的瘿花大且硬(*Pteromalidae* 科 *Otitessellinae* 亚科小蜂除外, 它是在隐头果幼花期产卵但却产生的是普通瘿花), 因此果内瘿花数较少但其寄生的隐头果却相对较大(表 2)。

由表 2 可知, 高榕隐头果的果态变化较大(轴长为 1.658~ 5.338 cm)。在果态大的隐头果内仅有

表 2 大果花与普通果比较
Tab. 2 Comparison of the flowers between big figs and normal figs

序号	瘿花类型	直径 (cm)	轴长 (cm)	瘿花数	种子数	雄花数	花总数
1	大、硬	3.988	5.338	327	0	0	327
2	大、硬	2.596	2.668	188	0	0	188
3	大、硬	3.814	4.408	245	0	0	245
4	大、硬	3.244	3.758	215	0	0	215
5	大、硬	3.596	4.312	269	0	0	269
6	大、硬	2.860	3.188	203	0	0	203
7	大、硬	2.628	2.822	124	0	0	124
8	大、硬	3.598	3.398	156	0	0	156
9	普通	1.980	2.008	294	339	54	840(含败育)
10	普通	1.798	1.944	284	371	75	938(含败育)
11	普通	1.792	2.052	271	181	61	639(含败育)
12	普通	1.924	2.208	303	396	62	835(含败育)
13	普通	1.822	2.160	231	319	69	619(含败育)
15	普通	2.336	2.554	362	96	55	723(含败育)
16	普通	1.678	1.658	335	219	53	609(含败育)

注: 大果(随机取样)内的小蜂均为 *Epichrysomalinae* 科中的非传粉小蜂。

大而硬的瘿花,它们占据了整个果腔的空间,说明这种蜂的生长需要很多营养和空间,致使别的瘿花、种子及雄花因缺少营养和空间而逐渐萎缩。

3.2.2 传粉者之后产卵者 包括 Sycophaginae 科、Pteromalidae 科 Sycoryctinae 亚科、Eurytomidae 科及 Ormyridae 科中的 16 种寄生蜂。这些非传粉小蜂同样是在隐头果外产卵,由于是在隐头果的间花期产卵,此时隐头果的果壁较厚,因此这些小蜂的产卵器一般都较长。它们(除 Sycophaginae 科的小蜂外)均是传粉者或非传粉者的寄生物,它们自身不会制造瘿花,而是寄生于寄主产生的瘿花中,属于复寄生小蜂。Sycophaginae 科小蜂是在传粉者之后产卵的小蜂中唯一的瘿花制造者,它们的数量极少(在收集的小蜂中仅有 6 只),其原因是产卵时间晚,可利用的雌花太少;Pteromalidae 科 Sycoryctinae 亚科小蜂是产生普通瘿花的复寄生小蜂,研究表明,它们是传粉小蜂的复寄生蜂;在极少量的大果中也寄生有 Eurytomidae 科小蜂,它们是 Epichrysomallinae 科寄生蜂的复寄生蜂,当然它们对榕树-榕小蜂共生体系同样产生的是负面影响。

4 讨论

4.1 传粉小蜂的传粉方式

在所有的榕树中,有 2/3 的榕小蜂是主动传粉方式^[7]。相对传粉者传粉方式为被动的榕树隐头果来说,主动传粉方式的榕树隐头果中雄花所占的比例要小,这样是为了避免被动传粉的发生^[6,7]。研究表明,高榕果中的各类花数,高榕的雄花数占总花数为 6%~15%,说明高榕榕小蜂的传粉方式为主动传粉,这与观察的结果相符合。

4.2 非传粉小蜂

寄生于高榕大果态隐头果中的 Epichrysomallinae 科小蜂,雌雄虫均有翅,能自己打开瘿花及榕果果壁,这与所有的非传粉小蜂均必须依赖传粉小蜂的雄虫在果壁上打洞而出蜂的结论相违背^[2]。小蜂的这种能力是寄生蜂在选择压力下为维持自身生存而进化的结果,假如它们没有这种能力,则会被困在果内而死亡;在这类榕果中,只有此种寄生蜂生长在果中,而没有传粉小蜂的进入,但隐头果依然能正常生长,说明这种蜂在长期进化过程中已具有欺骗榕树的能力,让隐头果依然生长^[4,5];这种大果态总体数量较少,但在同一果内有大量的这种蜂寄生,

说明这种蜂在环境的压力下需要依靠大量的繁殖以保持种群的数量。

4.3 非传粉小蜂对共生体系的影响

有的学者研究认为,非传粉小蜂对共生体系中榕树的繁殖(种子的生长)没有影响,对传粉者的生长有着明显的负面影响^[3];而有的学者则认为有些非传粉小蜂仅对共生体系中的传粉者的生长有破坏作用,有的对共生体系的两方面都有负面影响^[9]。从表 2 可知,Epichrysomallinae 科中的非传粉小蜂对共生体系两方面均有负面影响,这与前者的结论不一致,而与后者的结论相同。在大果态隐头果中,仅有这些蜂大而硬的瘿花,隐头花序中即无种子、雄花又无传粉者。这些非传粉小蜂的生长,由于占用了全部的空间和营养,不仅对榕树的繁殖(种子的生长)有着负面影响,而且也对传粉小蜂及雄花的传播产生了破坏作用。

致谢 感谢法国专家 Rasplus JY. 帮助鉴定所有收集的高榕小蜂种类。

参考文献

- [1] Balakrishnan P, et al. 1981. New fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) from *Ficus altissima* [J]. *Entomol. Proc.*, **84**(2): 145~153.
- [2] Berg CC. 1989. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, **45**: 601~611.
- [3] Kerdelhue C, Rasplus JY. 1996. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus* [J]. *Oikos*, **75**: 3~14.
- [4] Compton SG. 1993. One way to be a fig [J]. *Afr. Entomol.*, **1**: 151~158.
- [5] Galil J, Eisikowitch D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa [J]. *Ecology*, **49**: 259~269.
- [6] Gibson GA. 1993. Superfamilies mymarommatoidea and chalcidoidea [A]. In: Goulet H. (eds). *Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families* [C]. Ottawa, Ontario: Centre for Land Biological Resource Research, 570~655.
- [7] Kjellberg F, et al. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits [J]. *Proc. Royal Soc. London, Series B: Biological Sciences*, **268**: 1113~1121.
- [8] Ramirez BW. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae [J]. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, **61**: 770~780.
- [9] Stuart AW, et al. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities [J]. *J. Biol.*, **23**: 447~458.
- [10] Ulenberg SA. 1985. The phylogeny of the genus *Aprocritya* Cockerell in relation to its hosts *Ceratosolen* Mayr and *Ficus* L. Verhandl. [J]. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, **83**: 149~176.
- [11] Wiebes JT. 1997. A short history of fig wasps research [J]. *Gard. Bul. Singapore*, **29**: 207~232.

作者简介 谷海燕,女,2000年毕业于四川大学生物系生态学专业。现在中国科学院西双版纳热带植物园攻读硕士学位。gu_hy@hotmail.com
责任编辑 李凤芹