

# 高榕隐头果内小蜂群落的动态变化

段柱标, 彭艳琼, 杨大荣\*, 徐 磊

(中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

**摘要:** 高榕隐头果内的小蜂群落是我国目前所知榕小蜂群落中最为丰富多样的群落。通过 600 个果内 78063 号小蜂标本的分类、统计, 在高榕果内共有 25 种榕小蜂, 隶属于 7 科、14 属, 其中两种为传粉小蜂, 23 种为非传粉小蜂。在榕小蜂群落中, 传粉小蜂优势度较为明显, 除 1 月份为 18.42% 外, 其余月份均达 51.62% 以上, 有时甚至达 100%。在单个榕果内, 小蜂的种类和数量呈现较大变幅, 有 1~8 种, 普遍寄生 2~4 种; 榕小蜂数量从 1~561 只/果不等, 寄生 100~200 只/果较多。1 年中不同小蜂出现的相对频度差异也较大, *Eupristina* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 2 每月都出现, 有的非传粉小蜂仅于特定月份出现, 并且数量极少。榕小蜂的丰富度随着月份而变化, 变幅 3~19 种, 并于 1 月、4 月和 8 月出现 3 个高峰。自然群落中, 传粉小蜂与非传粉小蜂的数量变化呈显著负相关; 多样性指数与传粉小蜂比例呈显著负相关, 与非传粉小蜂比例呈显著正相关, 而且都具较高的拟合优度。通过 3 个不同生境样地的多样性指数、丰富度和均匀度比较, 结果表明: 在人为干扰较严重的样地内, 3 项指标都较低, 除均匀度指标未达显著外, 多样性指数和丰富度均达显著水平。但生境对传粉小蜂和非传粉小蜂的影响却不相同, 非传粉小蜂会随生境的恶化而迅速消亡, 而传粉小蜂的种群则急速膨大, 占领全部生境。反之, 随着生境的改善, 传粉小蜂的种群数量将有所下降, 而非传粉小蜂的种类和数量将增加。

**关键词:** 高榕; 榕小蜂; 群落结构; 物种多样性; 生境

文章编号: 1000-0933(2005)10-2589-06 中图分类号: Q145, Q968 文献标识码: A

## Fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima*

DUAN Zhu-Biao, PENG Yan-Qiong, YANG Da-Rong, XU Lei (Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China) · *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2589~2594.

**Abstract:** The fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima* is most diverse among all the known fig wasp communities in China. We sampled 600 sampled figs in different seasons and collected 78063 wasps. We found 25 species, including 2 pollinating species and 23 non-pollinating species. They belonged to 7 families, 14 genera. Pollinators dominated the wasp community, its dominant index averaged 51.62% for the year with the lowest value of 18.42% in January, and sometimes even reached 100%. In a single syconium, the number of wasp species and abundance varied greatly among figs ranging between 1~8 fig wasp species, commonly 2~4 species, and 1 to 561 wasps, mostly between 100 and 200. The relative frequency of presence for different wasp species also varied among species: *Eupristina* sp. and *Sycoscapter* sp. 2 were present during the entire year, while others only appeared in particular months with low abundance. The total number of wasp species varied between 3 and 9 species during different months, with 3 high peaks in January, April and August. The abundance of pollinators correlated negatively with non-pollinators. The diversity index also had a significant negative relationship with the proportion of pollinators, but exhibited a positive relationship with the proportion of non-pollinators. In three different study sites, the species diversity and richness were low in the heavily disturbed site. However, pollinating and non-pollinating wasps

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(30200220, 30170171); 云南省应用基础基金资助项目(2002C0019Q, 2001C0065M); 中国科学院知识创新工程重要方向基金资助项目(KSCX2-SW-105)

**收稿日期:** 2004-07-30; **修订日期:** 2005-02-11

**作者简介:** 段柱标(1967~), 男, 云南鹤庆人, 助理研究员, 主要从事进化生态学研究. E-mail: duanzhubiao@hotmail.com

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

**Foundation item:** The National Natural Science Foundation of China (No. 30200220, No. 30170171); the Natural Science Foundation of Yunnan Province (No. 2002C0019Q, No. 2001C0065M) and Knowledge Innovation Project of CAS (No. KSCX2-SW-105)

**Received date:** 2004-07-30; **Accepted date:** 2005-02-11

**Biography:** DUAN Zhu-Biao, mainly engaged in evolutionary ecology. E-mail: duanzhubiao@hotmail.com

responded differently to habitat disturbance. The non-pollinating wasps vanished in the disturbed habitat, whereas the pollinating population expanded sharply. In contrast, the pollinating population descended and the species and individuals of non-pollinating wasps increased with the improvement of habitat.

**Key words:** *Ficus altissima*; fig wasp; community structure; species richness; habitats

榕树(*Ficus* spp.) 和它们的传粉者——榕小蜂(Agaonidae)是动植物界协同进化最为古老、关系最密切的一对伙伴<sup>[1~3]</sup>。全世界的榕树约有 750 种,每一种榕树专一地由一种小蜂传粉,极少例外,榕树也只有通过其专一的榕小蜂的传粉才能获得有性繁殖,两者的互惠共生关系是协同进化系统中最特化的一类<sup>[4]</sup>。榕树隐头果内除传粉榕小蜂外,还共生着几类非传粉小蜂,它们的丰富度因寄主不同差异较大,多的可高达 30 多种<sup>[5]</sup>。当隐头果进入接受期时,开放的雌花释放出专一性的化学气味,引诱传粉榕小蜂前来传粉或产卵,也只有传粉榕小蜂和少量的几类非传粉者能沿顶生苞片进入果腔,绝大部分的非传粉小蜂是通过长的产卵器从果外刺穿果壁,把卵产到雌花的子房中<sup>[6]</sup>。这些非传粉小蜂可以在传粉小蜂进果之前,进果的同期,或者是进果之后来产卵。其中,一些非传粉者是与传粉者直接竞争产卵位点的造瘿者;另一些则可能是借助传粉者制造的瘿花,与传粉者竞争营养物质,可导致传粉者饿死的寄居种类;还有一些是寄生传粉者的寄生种类,它们直接杀死传粉小蜂<sup>[7]</sup>。因此,非传粉者一直被认为对榕树和传粉榕小蜂互惠系统有负面的影响<sup>[8,9]</sup>。对于组成榕果内的传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂群落,它们是如何稳定共存的机制已经作过一些有益的探索,其榕小蜂群落中错综复杂的种间关系和适量的种群数量是维系这个共生系统平衡的关键<sup>[6,10,11]</sup>。然而,目前的研究主要是局限在某个季节中的自然群落上,并且是对零散收集到的单果内榕小蜂群落进行分析,没有结合榕树特有的繁殖物候开展系统的工作<sup>[12]</sup>。本研究选择榕果内小蜂种类最为丰富,群落结构最为复杂的高榕和它的榕小蜂作为研究对象,研究单个榕果内的小蜂群落组成,并系统调查榕小蜂群落的年季变化规律,进一步比较同样地中榕小蜂群落结构的组成,最终为深入探讨榕树和榕小蜂共生的机制提供详实、可靠的资料,并为热带雨林生态系统的保护提供科学依据。

1 研究材料和方法

1.1 研究地区自然概况

研究样地设在云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇和景洪市内,属低山宽谷型地貌,热带季风气候,海拔 550~580m,样地年平均气温 21.4~23.4℃,年降雨量 1557mm,相对湿度 86%,全年四季不分明,但有明显的干湿两季,干季 11 月份至翌年 4 月份,干季又分为雾凉季和干热季,雾凉季 11 月份至翌年 2 月份,雾大,早晚潮湿;干热季 3~4 月份,雾逐步减少,干热,降雨量稀少。5 月份至 10 月份是湿季。全年 75% 的降雨量均在湿季。

1.2 样地介绍

根据地理位置、人为干扰程度等因素选择样地,共设 3 块样地,样地面积不小于 15000m<sup>2</sup>。  
1 号样地位于中国科学院西双版纳植物园的 center 地带榕树园内,面积 20000m<sup>2</sup>,海拔 560m,属次生林地,植被覆盖度 75%,具中度人为干扰,样地内有 5 株高榕,全年共采榕果 120 个。  
2 号样地位于勐仑镇城子村寨的寺庙旁,面积 30000m<sup>2</sup>,海拔 570m,背靠傣族龙山,龙山属受宗教保护的残存热带雨林,样地内的部分样株还是傣族的神树,样地周围植被保护良好,植被覆盖度 85% 以上,人为干扰较少。样地内共有高榕 11 株,全年共采榕果 270 个。  
3 号样地位于景洪市人民广场,面积 15000m<sup>2</sup>,海拔 580m,整个广场仅有少量人工栽培树,样株周围都是水泥地和钢筋混凝土建筑,常年有人在样株周围活动,人为干扰极为严重,样地内有 5 株高榕,全年共采榕果 210 个。

1.3 研究材料与方法

1.3.1 研究材料

(1) 研究植物种类 高榕 *Ficus altissima*,雌雄同株,为桑科 Moraceae,榕属 *Ficus* 的高大乔木,具丰富多样的开花结果习性,有的植株落叶、结果较为整齐,每年开花结果 3~4 次;有的植株开花结果不同步,树内分枝轮流结果;有的枝端抽叶,逐步换叶,无明显落叶现象,四季常青,不同花期的榕果同时出现在同一植株上;有的植株只换叶不结果,在 21 株高榕中有 7 株大树常年不见结果。  
(2) 研究昆虫种类 高榕隐头果内的榕小蜂,它们分别隶属小蜂总科 Chalcidoidea 中不同的 7 个科,包括传粉小蜂,非传粉小蜂中的造瘿者、寄生者和寄居性小蜂。

1.4 研究方法

1.4.1 高榕的年结果物候观测

(1) 确定样株树号,定期于每个星期的星期二、星期三两天对样株进行物候观测,记录各样株落叶、抽叶、榕果发育期等物候特征,系统观测执行了 18 个月。



高榕隐头果内的各种小蜂出现的相对频度反应着每一类小蜂与寄主榕树的依存程度。只有 *Eupristian* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 两种小蜂在每月都出现,表现出专性寄生的特点外,另有 12 个种相对频度在 0.5~0.8 之间,余下的 11 种相对频度处于 0.1~0.3 之间,说明大多数非传粉小蜂对高榕寄主并没有专一性选择,而且它们依赖高榕的程度差异巨大。从组成高榕隐头果内小蜂群落的丰富度来看,每月在 3~19 种之间,在 1 月、4 月、8 月份分别有一高峰。至 9 月和 10 月份,小蜂种类减少,仅为 3~6 种,一部分样树的果内甚至只有传粉小蜂存在。

2.2 榕小蜂群落的数量结构特征

在高榕小蜂群落结构中,传粉和非传粉小蜂的数量随月进度而变化。小蜂群落组成中,传粉小蜂是明显的优势种群,非传粉小蜂的种类虽然占到了 25 种小蜂中的 23 种,但个体数量占群落个体总数的比例较少。除 1 月份传粉小蜂的数量比例为 18.42%,7 月份为 51.62% 外,其余月份传粉小蜂的比例都占到总数的 74.60% 以上,特别在 9 和 10 月份非传粉小蜂的比例几乎接近于零。除了 4 月至 7 月份,样树上传粉者仅为 *Eupristina* sp. 外,其余月份两种传粉者共存,但是两种传粉小蜂的优势度存在明显的差异,在 8 月份 *Eupristina* sp. 是优势种,而其它月份 *Eupristina altissima* 是优势种。对于非传粉小蜂的出现,主要是在以 *Eupristina* sp. 传粉者为主,甚至是只有这一类传粉者存在的时期,其中 1 月份非传粉小蜂所占比率最高,达到 81.58%。(见图 1)

2.3 非传粉小蜂对传粉小蜂的影响

高榕隐头果内的非传粉小蜂多达 23 种,它们通常是与传粉小蜂争夺产卵位点的造瘿者,能直接杀死传粉小蜂的寄生者,或者是利用传粉小蜂的瘿花、吸食传粉小蜂的营养,可导致传粉者饿死的寄居类群。这些非传粉小蜂在榕果和传粉小蜂发育的不同时期前来产卵,它们的存在直接减少了传粉小蜂的数量,对榕树和传粉小蜂互惠系统产生着负面的影响,而且它们也只能以低密度在榕-蜂互惠系统中谋求稳定共生(见图 2)。

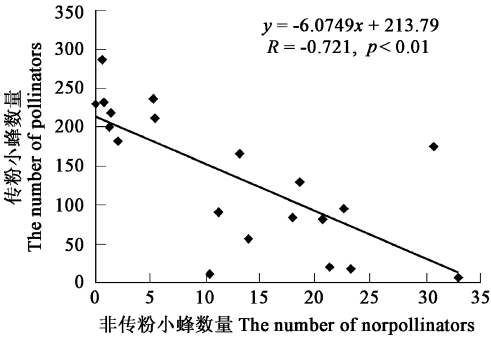
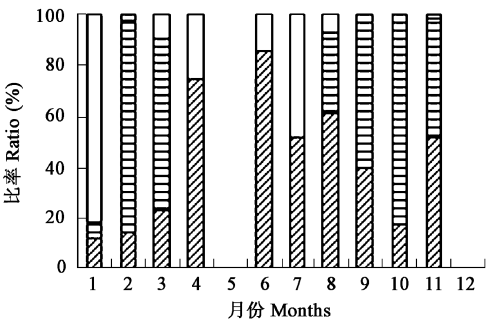


图 1 榕小蜂群落中传粉者和非传粉者的组成比例及年变化  
Fig. 1 The percentage of pollinators and non-pollinators in the natural community of fig wasps and their variation with months  
\ *Eupristina* sp. - *Eupristina altissima* Nonpollinators

图 2 传粉小蜂与非传粉小蜂的相关图  
Fig. 2 Correction between pollinators and non-pollinators

2.4 不同生境对高榕隐头果内小蜂结构的影响

高榕隐头果内小蜂群落的多样性指数、均匀度指数和丰富度受生境内人为干扰程度的影响,干扰程度越大,3 项指标就越低。在 3 个不同的样地中,各项指标最高的是受人为干扰最少的勐仑成子样地,最低的是受人为干扰最大的景洪广场。除了均匀度指数外,同一指标在 3 个样地中呈现出明显的差异,尤其是在生境差异较大的景洪广场和勐仑的两个样地之间(表 2)。

2.5 传粉和非传粉小蜂与群落多样性的关系

高榕隐头果内小蜂群落中的多样性指数与传粉小蜂和非传粉小蜂的关系不一样(见图 3)。虽然每种非传粉小蜂的种群都很小,但它们种类多,当它们在群落中种类增多时,将促使群落的多样性指数增加,因此,非传粉小蜂在群落中的比率与多样性指数呈极显著正相关关系( $R = 0.88, p < 0.001$ )。传粉小蜂则反之,它们在群落中是优势种群,它们多了,非传粉小蜂就缺乏生存的空间和食物,种类和数量相应地减少,群落中物种多样性指数也随之降低,因此,传粉小蜂的比率与多样性指数呈现出极显著的负相关关系( $R = -0.88, p < 0.001$ )。

表 2 不同样地高榕隐头果内小蜂群落的多样性指标比较

| Table 2 Comparing diversity of fig wasps in different sites |                       |                   |                    |
|-------------------------------------------------------------|-----------------------|-------------------|--------------------|
| 样地 Sites                                                    | 多样性指数 Diversity index | 均匀度指数 Evenness    | 丰富度 Richness       |
| 景洪广场 Jinghong public square                                 | 0.45 <sup>a</sup>     | 0.28 <sup>a</sup> | 5.71 <sup>a</sup>  |
| 城子村 Chengzi village                                         | 1.60 <sup>b</sup>     | 0.43 <sup>a</sup> | 12.00 <sup>b</sup> |
| 植物园 Plant garden                                            | 0.89 <sup>ab</sup>    | 0.38 <sup>a</sup> | 10.50 <sup>b</sup> |

\* 不同的字母表示两者间有显著差异,相同的字母表示两者间差异不显著 in each row followed by the same letter were not significantly difference

3 讨论

3.1 高榕隐头果内的小蜂群落结构

通过不同样地长年的系统研究发现, 高榕单个隐头果内寄生的小蜂群落其种类和数量变幅极大, 呈现出多样的种类组合方式和数量变化规律, 而且与季节和生境变化有很强的相关性。通过相对频度和相对多度等生态指标的计算, 2 种传粉小蜂是小蜂群落的优势种, 其中 *Eupristina* sp. 常年出现, 而 *Eupristina altissima* 在 4 ~ 7 月份从高榕样树上消失。导致 *Eupristina altissima* 季节性消失的原因, 一方面可能是取样的地理范围狭窄, 另一种可能是这种传粉小蜂存在寄生转移现象。非传粉小蜂的种类和数量变化较为复杂, 有些种类的相对频度较高, 几乎全年出现, 数量也相对较多, 而有的种只在特定的季节出现, 并且数量较少。从高榕隐头果内小蜂群落的结构特征来看, 与对叶榕、木瓜榕、聚果榕等隐头果内的小蜂结构特点差异较大。在对叶榕、木瓜榕、聚果榕内的小蜂群落内, 种类较少, 仅为 4 ~ 6 种, 而且种群数量也较为稳定, 每种小蜂在大多数榕果内都会同时出现, 与寄主榕树的依存度极高, 无论是传粉小蜂或是非传粉小蜂都表现出专性寄生的特点<sup>[7, 10, 11]</sup>。而高榕隐头果内的大部分非传粉小蜂仅于特定的季节出现, 出现频率较低, 虽然高榕具变化多样的繁殖物候, 但仅依赖高榕, 这些低频率出现的非传粉小蜂不可能延续其世代繁衍, 它反映了榕树和榕小蜂可能进化的一种趋势, 榕树隐头果内的小蜂种类越少, 种群的数量比例会相对稳定, 小蜂与寄主榕树的协同进化程度越高, 小蜂趋向于专性寄生。反之, 榕树隐头果内的小蜂种类越多, 小蜂与寄主榕树的协同进化程度越低, 相互的依存度较低, 小蜂趋向于非专性寄生。

3.2 非传粉小蜂与榕树-榕小蜂互惠系统的关系

相似于其他已知的榕树和榕小蜂系统, 高榕隐头果内的非传粉小蜂数量与传粉小蜂数量呈明显负相关, 即非传粉小蜂的存在对榕树-传粉榕小蜂互惠系统的生存繁衍有显著的负面影响<sup>[6, 8, 12]</sup>。但是具有最丰富非传粉者的高榕, 为什么还能保持系统的稳定。主要是受非传粉小蜂的食性、分割资源的行为, 以及非传粉小蜂数量多少的影响。非传粉小蜂不但通过适中的寄生率共存在榕果中, 而且它们自己之间也通过竞争或者寄生来相互制约着种群的发展。在不同的生境中, 非传粉小蜂在榕树和传粉榕小蜂互惠系统中的角色也各不相同。好的生境更利于整个榕小蜂和榕树系统的稳定共存。虽然较好的生境非传粉小蜂的生存繁衍有利, 它们在群落中的比例会上升, 但并不改变传粉小蜂在群落中的优势地位, 对榕树-榕小蜂互惠系统也没产生致命的影响; 另一方面生境的植被保存较好, 高榕植株的绝对数量会上升, 增加了榕小蜂的寄生场所, 对榕树-榕小蜂系统的生存繁衍产生正面影响。

在 3 个不同干扰程度的样地中, 高榕小蜂群落的多样性指数、丰富度、均匀度指数与人为的干扰程度呈明显负相关, 生境的恶化会使群落的多样性明显下降。这反应了高榕小蜂群落内不同小蜂种群对生境的差异性反应, 主要由小蜂与寄主榕树的协同进化程度所决定, 传粉小蜂与寄主榕树经过极其漫长的协同进化历程, 已形成了一对一的互惠共生关系, 系统已具有了极强的协同性和抗逆境能力, 只要不是毁灭性的生境的破坏, 生境的适度破坏反而会使种群发展成更明显的优势种群; 高榕隐头果内大部分种类的非传粉小蜂的相对频度和相对多度较低, 与寄主的依存度不高, 不是高榕的专性寄生小蜂, 它们必须不同的寄主间交替寄生才能顺利繁衍后代, 因此生境的恶化、植被覆盖度的下降, 极易使非传粉小蜂中的大部分种类找不到寄主来维持其世代繁衍, 从而遭到毁灭性的打击。

References:

[ 1 ] Ramirez W B. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 1970, **24**: 80 ~ 91.

[ 2 ] Bronstein J L. Maintenance of species-specificity in a neotropical fig pollinator wasp mutualism. *Oikos*, 1987, **48**: 39 ~ 46.

[ 3 ] Weiblen G D. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 2002, **47**: 299 ~ 330.

[ 4 ] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinator. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, **10**: 1 ~ 12.

[ 5 ] Compton S G, Hawkins B A. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, 1992, **91**: 68 ~ 74.

[ 6 ] Kerdehu C, Rossi J P, Rasplus J Y. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, 2000, **81**: 2832 ~ 2849.

[ 7 ] Yang D R, Peng Y Q, Wang Q Y, et al. The structure of insect communities and the ecological characteristics of the functional groups in syconia of three trees species in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(9): 1798 ~ 1806.

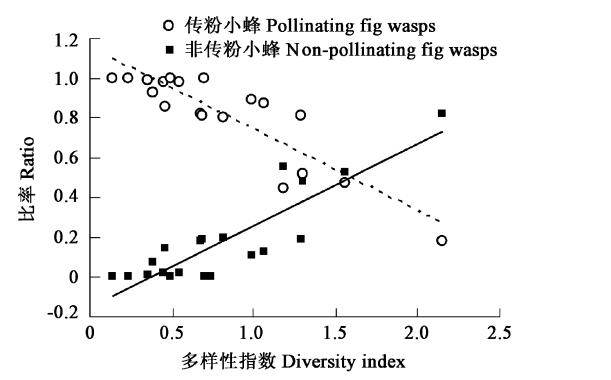


图 3 多样性指数与传粉和非传粉小蜂的相关性  
Fig. 3 Correlation between diversity index and fig wasps

[ 8 ] Kerdelhue C, Rasplus J Y. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 1996, **75**: 3 ~ 14.

[ 9 ] West S A, Herre E A. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. London. B*, 1994, **258**: 67 ~ 72.

[ 10 ] Xu L, Yang D R, Peng Y Q, *et al.* The community structure and the interspecific relationship of the fig wasps in syconia of *Ficus racemosa* L. in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**( 8 ): 1554 ~ 1560.

[ 11 ] Zhang G M, Yang D R, Xu L, *et al.* Species associations of fig wasps associated with *Ficus racemosa* in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, **22**( 4 ): 20 ~ 26.

[ 12 ] Gu H Y, Yong D R. Community structure and species diversity of fig wasps from *Ficus altissima*. *Biodiversity Science*, 2003, **11**( 3 ): 188 ~ 196.

参考文献:

[ 7 ] 杨大荣, 彭艳琼, 王秋艳, 等. 热带雨林三种榕树隐头果昆虫群落结构与功能生态群生态特性. *生态学报*, 2003, **23**( 9 ): 1798 ~ 1806.

[ 10 ] 徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 西双版纳聚果榕隐头果内小蜂群落结构及种间关系. *生态学报*, 2003, **23**( 8 ): 1554 ~ 1560.

[ 11 ] 张光明, 杨大荣, 徐磊, 等. 西双版纳聚果榕榕果小蜂种间联结性研究. *生态学杂志*, 2003, **22**( 4 ): 20 ~ 26.

[ 12 ] 谷海燕, 杨大荣. 高榕小蜂群落结构及物种多样性的初步研究. *生物多样性*, 2003, **11**( 3 ): 188 ~ 196.

《生态学报》2006 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的综合性学术刊物, 创刊于 1981 年。主要报道动物生态、植物生态、微生物生态、农业生态、森林生态、草地生态、土壤生态、海洋生态、淡水生态、景观生态、区域生态、化学生态、污染生态、经济生态、系统生态、城市生态、人类生态等生态学各领域的学术论文; 特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章; 原创性研究报告和研究简报; 生态学新理论、新方法、新技术介绍; 新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。为促进学术、科研信息的交流, 欢迎踊跃投稿。

《生态学报》为月刊, 大 16 开本, 信息容量 55 万字以上, 期定价 45 元, 年定价 540 元。全国各地邮局均可订阅, 望广大读者互相转告, 以便及时订阅。

地址: 100085 北京海淀区双清路 18 号 《生态学报》编辑部

电话 (010) 62941099

E-mail: Shengtaixuebao@mail.rcees.ac.cn 或 Shengtaixuebao@sina.com

本刊国内邮发代号: 82-7, 国外邮发代号: M 670

标准刊号: ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q