

西双版纳榕树及其隐头果内的小蜂群落^{*}

徐磊^{1,2}, 杨大荣^{1*}, 彭艳琼^{1,2}, 魏作东^{1,2}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 榕属的 4 个亚属在西双版纳均有分布, 目前已报道榕树 69 种、亚种和变种, 占全国已报道榕树种类的 69.4%, 其中榕亚属 23 个种和变种: 白肉榕亚属 4 个种: 聚果榕亚属 2 种和变种; 无花果亚属 41 个种、变种和亚种。在榕树隐头果内生活着种类专一的传粉榕小蜂和一些非传粉小蜂。西双版纳地区目前已分类鉴定 29 种榕树的 30 种传粉小蜂和 170 多种非传粉小蜂, 其它榕树种类及其隐头果内的小蜂种类还未获得活体标本而没有确切的分类定名。传粉小蜂与非传粉小蜂以及各种非传粉小蜂之间相互影响, 并影响着榕树与传粉小蜂形成的共生体系, 它们共同构成了榕树隐头果内复杂的小蜂群落。对榕树隐头果内小蜂群落的研究目前还处于初级阶段, 主要都集中在传粉小蜂的研究上, 非传粉小蜂的研究国内外都较少, 且对于各种小蜂之间的关系以及它们与榕树之间的关系, 还需更深入、具体的生态学、生物学、遗传学、分子生物学等各方面的综合研究。

关键词: 榕树; 榕小蜂; 非传粉小蜂; 小蜂群落; 互惠共生

中图分类号: S763.43 文献标识码: A

Ficus and the Wasp Community within Syconia in Xishuangbanna

XU Lei^{1,2}, YANG Da-rong¹, PENG Yan-qiong^{1,2}, WEI Zu-dong^{1,2}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, Yunnan, China;

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: In the tropical rainforests of Xishuangbanna the biological diversity is extremely rich, and the fig is a king of key plant species. It is the biggest tropical rainforest of China, and there has the most species of *Ficus* in China. There has all the 4 subgenus of *Ficus*, including 23 species and subspecies of *Urostigma*; 4 species of *Pharmacosyca*; 2 species and subspecies of *Sycomorus*, and 41 species, subspecies and variants of *Ficus*. Now 69 species, subspecies and var-species of *Ficus* was reported in Xishuangbanna, which takes 69.4% of all *Ficus* reported in China. There are the obligate pollinating wasp and some non-pollinating wasps in syconia. 29 species of *Ficus* and 30 species specific of pollinators and more than 170 species non-pollinating wasps have been identified in Xishuangbanna, while many other *Ficus* species and their wasp communities have not been classified because of lacking samples. Pollinating and non-pollinating wasps, which interacts each other and affect the fig-pollinator mutualism, construch the complex wasp community in syconia. The study of this community now is in primary phase, and it requires more thorough and material compositive researches of ecology, biology, genetics and molecular biology.

Key words: *Ficus*; fig wasp; non-pollinating wasp; community; mutualist

收稿日期: 2004-05-16

基金项目: 国家自然科学基金资助项目“西双版纳热带雨林榕小蜂传粉生态学研究”, “榕小蜂交配机制对榕树繁殖影响”(30170171, 30200220), 中国科学院知识创新工程重要方向基金资助项目“重要物种相互关系及协同进化研究”(KSCX2-SW-105)

作者简介: 徐磊(1980—), 女, 山东淄博人, 硕士研究生, 主要从事进化生态学研究。

* 感谢榕小蜂分类专家 J. Y. Rasplus 分类鉴定本研究中的所有小蜂种类。

** 通讯作用, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

1 榕树简介

榕属 *Ficus* 是热带雨林植物中最大的木本属种之一,是国内外公认的热带雨林中的一个关键类群^[1~4]。全世界已知榕属植物 4 个亚属,分别为榕亚属、白肉榕亚属、聚果榕亚属和无花果亚属,1 200 多种、变种、亚种;中国已经报道 100 多个种、变种、亚种;云南省报道有 97 个种、变种、亚种。位于云南省最南部边缘的西双版纳傣族自治州是我国现存热带雨林面积最大的地区,也是中国榕树种类最丰富的地区,榕属的 4 个亚属在西双版纳均有分布,目前已报道榕树 69 种、亚种和变种。此外还有印度榕 *Ficus elastica* Roxbusta、金边胶榕 *F. elastica* var. *aurea* marginalis Roxbusta、无花果 *F. carica* Linn. 等 29 个非本地种、亚种和变种。若把这些非原地种计算在内,西双版纳的榕树种类几乎达全国已报道榕树种类的 80% 以上。在西双版纳面积不足全国的 0.2% 的土地上,榕树种类占全国总数的 60% 以上,可见榕属植物在西双版纳具有非常丰富的物种多样性^[5]。

西双版纳分布的榕树种类具有多种生活型:乔木、高大乔木,小乔木,灌木或灌丛,藤本灌木,寄生灌木,附生灌木。有些榕树种类通过绞杀阶段发展为高大乔木或乔木,其中有的具有板根,这些树型是热带雨林原始树种特有标志的显现,是长期适应热带雨林环境的表现。在不同的生境中分布的类群和树种有明显区别:在沟谷热带雨林中高大乔木、乔木和小乔木类榕树最丰富,而灌木和灌丛主要分布在次生林内,藤本灌木类和寄生、附生类榕树更适合生长在石灰山热带雨林和沟谷雨林内^[5]。由于榕树在热带雨林中的重要作用,其种类的减少或灭绝将直接影响或改变整个热带雨林的物种多样性,从而影响到热带雨林生态系统的稳定平衡与循环发展。

2 榕树隐头果内的小蜂群落

在榕树的隐头果内生活着大量的膜翅目(Hymenoptera)昆虫,主要是其传粉榕小蜂和一些非传粉小蜂。传粉小蜂与各种非传粉小蜂以及各种非传粉小蜂之间相互影响,并影响着榕树与传粉小蜂形成的共生体系,形成了榕树隐头果内复杂的小蜂群落。

2.1 传粉小蜂

全世界的榕树除少数种类外,几乎每种榕树都由种类专一的传粉榕小蜂为其传粉实现连续的有性生殖,而这种传粉榕小蜂也只能在这种榕树的隐头

果内产卵繁衍后代^[6~9]。榕树从中获得产生可育种子实现其雌性功能的利益,并且依靠可将花粉传播到另一株树上的传粉小蜂实现其雄性功能。而传粉榕小蜂只能得到繁衍后代的好处(这需要耗费大约 50% 的可产生可育种子的资源)^[10]。大多数传粉昆虫都是被动传粉的,但一些榕小蜂进化产生了复杂的主动传粉行为,利用足上的基节梳或花粉刷将花粉收集到胸部或足上特殊的花粉筐结构中,之后又将花粉用前足取出授在正处于接受期的小花柱头上,完成传粉^[11]。另外一些榕小蜂种类属于被动传粉,只是带着被粘在身上的花粉而没有特殊的传粉行为特征,通过在果腔内爬动等活动将花粉涂在小花柱头上^[12]。

国内杨大荣等^[4,5,13~15]对西双版纳地区的榕树及其传粉小蜂的传粉生物学和生态学进行了初步的研究,但对榕树-榕小蜂共生体系的认知以及该系统的形成机制还需要更深入的研究。在西双版纳分布的榕树种类的传粉小蜂种类还未全部收集鉴定,目前已经收集到其传粉榕小蜂的榕树种类及其专一性传粉小蜂种类如表 1 所示。

2.2 非传粉小蜂

除了传粉小蜂,每种榕树的隐头果内还有一些非传粉小蜂种类^[16],这些非传粉小蜂也是种类专一性对应的,且严格依靠寄主榕树实现发育^[17]。它们占用小花资源繁衍后代但不为榕树传粉,对寄主榕树的繁殖没有贡献。这些小蜂从系统发育上来看属于 Chalcidoidea^[18],除 *Ceratosolen galili* Galili^[19,20] 外,其它非传粉小蜂都不属于榕小蜂科谱系^[18]。大多数非传粉小蜂在果外刺穿果壁产卵,不影响果内传粉小蜂的传粉和产卵行为^[21]。但也有些种类进入果内产卵,这些种类的雌性小蜂具有与传粉小蜂一样进入隐头果的形态适应,如坚硬的头部,光滑的身体以及足上的凹陷等^[22],与传粉小蜂几乎同时进入隐头果内产卵^[23,24],它们的发育史与传粉榕小蜂的很相似^[19,23],但它们为什么没有与其寄主榕树形成像传粉小蜂那样的共生关系的原因还不清楚^[21]。

每种榕树隐头果内的非传粉小蜂种类和数量都不尽相同,有的只有几种,有的可达 30 多种^[25,26]。这些非传粉小蜂种类,有的直接寄生小花子房形成瘿花,为植食性的瘿花制造者;有的直接寄生在传粉小蜂或其它非传粉小蜂的幼虫体内,是一类肉食性的复寄生蜂;还有的种类在传粉小蜂或者其它非传粉小蜂已经产卵的小花子房中产卵,与先前产卵的

小蜂幼虫争夺资源, 形成共生性资源竞争关系, 是一类拟寄生蜂。这些非传粉小蜂与传粉小蜂及榕树之间形成一种复杂的相互关系, 影响着传粉小蜂的种群动态以及榕树的繁殖。传粉小蜂与非传粉小蜂之间以及各种非传粉小蜂之间的关系也是复杂多样的, 它们相互影响, 共同组成了榕树隐头果内复杂的小蜂群落^[27~29]。西双版纳分布的部分榕树隐头果内的非传粉小蜂种类及其寄主榕树在表 1 中列出。

表 1 西双版纳地区的榕树及其隐头果内的传粉小蜂与非传粉小蜂种类

榕树种类	传粉小蜂	非传粉小蜂
高山榕 <i>Ficus altissima</i> Blume	<i>Eupristina altissima</i> Balakrishnan & Abdurahiman <i>Eupristina</i> sp.	<i>Miranisa ralianga</i> Mathew & Balakrishnan; <i>Miranisa</i> sp.; <i>Walkerella</i> sp.; <i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Sycoscapter</i> sp. 2; <i>Sycoscapter</i> sp. 3; <i>Sycoscapter</i> sp. 4; <i>Philotrypsis</i> sp. 1; <i>Washamiella</i> sp. 1; <i>Pseudidarnes</i> sp.; <i>Sycobia</i> sp.; <i>Syaphilamopha</i> sp.; <i>Acophila</i> sp. 1; <i>Acophila</i> sp. 2; <i>Sycophila deatomoides</i> Walker; <i>Sycophila</i> sp. 2; <i>Sycophila</i> sp. 3; <i>Sycophila</i> sp. 4; <i>Ficomila</i> sp.; <i>Omyrus</i> sp. 1; <i>Omyrus</i> sp. 2; <i>Omyrus</i> sp. 3
平枝榕 <i>Ficus Prostrata</i> Wall. ex Mig	<i>Ceratosolen</i> sp.	<i>Platynera</i> sp.
鸡嗑果榕 <i>Ficus semicardata</i> Buchat-tam. ex Sm.	<i>Ceratosolen graveyi</i> Grandi	<i>Apocrypta</i> sp.; <i>Philotrypsis dunia</i> Joseph; <i>Sycoscapter raxburghi</i> Joseph.; <i>Platynaura ania</i> Joseph.
木瓜榕 <i>Ficus auriculata</i> Loureiro	<i>Ceratosolen emarginatus</i> Mayr	<i>Sycoscapter raxburghi</i> Joseph.; <i>Philotrypsis longicaudata</i> Mayr; <i>Philotrypsis</i> sp.; <i>Platynera</i> sp. 1; <i>Platynera</i> sp. 2; <i>Platynera</i> sp. 3
苹果榕 <i>Ficus oligodon</i> Miquel	<i>Ceratosolen emarginatus</i> Mayr	<i>Sycoscapter raxburghi</i> Joseph; <i>Philotrypsis longicaudata</i> Mayr; <i>Philotrypsis</i> sp.; <i>Platynera</i> sp. 1; <i>Platynera</i> sp. 2
对叶榕 <i>Ficus hispida</i> Linn.	<i>Ceratosolen solmis marchali</i> Mayr	<i>Philotrypsis pilosa</i> Mayr; <i>Philotrypsis</i> sp.; <i>Apocrypta bakeri</i> Joseph; <i>Platynaura</i> sp.
聚果榕 <i>Ficus racemosa</i> Linn.	<i>Ceratosolen fusciceps</i> Mayr	<i>Apocrypta westwoodi</i> Grandi; <i>Apocrypta</i> sp.; <i>Platynaura testacea</i> Motschulsky; <i>Platynaura mayri</i> Rasplus; <i>Platynaura agraensis</i> Joseph.
假斜叶榕 <i>Ficus subulata</i> Blume	<i>Liporhophalum subulatae</i> Hill	<i>Philotrypsis</i> sp.; <i>Philotrypsis</i> sp.
粗叶榕 <i>Ficus hirta</i> Vahl	<i>Blastophaga javane</i> Mayr	<i>Philotrypsis</i> sp.; <i>Sycoscapter</i> sp.
垂叶榕 <i>Ficus benjamina</i> Linn.	<i>Eupristina koningsbergeri</i> Grandi	<i>Walkerella benjamini</i> Joseph; <i>Walkerella</i> sp.; <i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Philotrypsis tridentate</i> Joseph; <i>Philotrypsis distillatoria</i> Grandi; <i>Philotrypsis</i> sp. 1; <i>Philotrypsis</i> sp. 2; <i>Sycobia</i> sp. 1; <i>Sycobia</i> sp. 2; <i>Sycobia</i> sp. 3; <i>Acophila</i> sp.; <i>Sycophila</i> sp. 1; <i>Sycophila</i> sp. 2; <i>Omyrus</i> sp. 1
从毛垂叶榕 <i>Ficus benjamina</i> var. <i>nuda</i> (Miq.) Barrett	<i>Eupristina koningsbergeri</i> Grandi	<i>Walkerella benjamini</i> Joseph; <i>Walkerella</i> sp.; <i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Philotrypsis tridentate</i> Joseph; <i>Philotrypsis distillatoria</i> Grandi; <i>Philotrypsis</i> sp. 1; <i>Philotrypsis</i> sp. 2; <i>Sycobia</i> sp. 1; <i>Sycobia</i> sp. 2; <i>Sycobia</i> sp. 3; <i>Sycophila</i> sp. 1; <i>Syaphila</i> sp. 2; <i>Syaphila</i> sp. 3; <i>Omyrus</i> sp. 1
劲植榕 <i>Ficus stricta</i> (Miq.) Miq.	<i>Eupristina cyclostigma</i> Wiebes	<i>Walkerella benjamina</i> Joseph; <i>Miranisa</i> sp.; <i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Sycoscapter</i> sp. 2; <i>Sycoscapter</i> sp. 3; <i>Sycoscapter</i> sp. 4; <i>Philotrypsis</i> sp. 1; <i>Philotrypsis</i> sp. 2; <i>Philotrypsis tridentate</i> Joseph; <i>Philotrypsis</i> sp. 3; <i>Sycobia</i> sp.; <i>Sycobia</i> sp. 1; <i>Sycobia</i> sp. 2; <i>Acophila</i> sp.; <i>Sycophila</i> sp. 1; <i>Sycophila</i> sp. 2; <i>Sycophila</i> sp. 3; <i>Sycophila</i> sp. 4;
青藤公 <i>Ficus langkokensis</i> Drake	<i>Blastophaga</i> sp.	<i>Sycoscapter</i> sp.
斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i> var. <i>gibbosa</i> (Blume) Corner	<i>Liporhophalum gibbosae</i> Hill	<i>Sycoscapter</i> sp.; <i>Philotrypsis philoverdance</i> Priyadarsanan; <i>Philotrypsis rawii</i> Priyadarsanan; <i>Neosyaphila amomapha</i> Grandi; <i>Sycophila</i> sp. 1; <i>Sycophila</i> sp. 2; <i>Sycophila</i> sp. 3
菩提树 <i>Ficus religiosa</i> Linn.	<i>Platyscapa quadriceps</i> Mayr	<i>Otitesella digitata</i> Westwood; <i>Marginidia religiosae</i> Priyadarsanan; <i>Sycoscapter religiosae</i> Wiebes; <i>Philotrypsis anguliceps</i> Westwood; <i>Philotrypsis</i> sp.

续表		
榕树种类	传粉小蜂	非传粉小蜂
歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i> (Wall. ex Miq.)Miq.	<i>Blastophaga</i> sp.	<i>Sycoscapter</i> sp.
豆果榕 <i>Ficus pisocarpa</i> Blume	<i>Eupristina paraprastian</i> Wiebes	<i>Micranisa</i> sp. ; <i>Walkerella</i> sp. ; <i>Sycoscapter</i> sp. ; <i>Philotrypesis</i> sp.1; <i>Philotrypesis</i> sp.2; <i>Philotrypesis</i> sp. 3; <i>Sycphila</i> sp.
瘦柄榕 <i>Ficus ischnopoda</i> Miq.	<i>Blastophaga</i> sp.	<i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Sycoscapter</i> sp. 2
大叶榕 <i>Ficus</i> sp.	<i>Wiebesia</i> sp.	<i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Sycoscapter</i> sp. 2
肉托榕 <i>Ficus squamosa</i> Roxb.	<i>Ceratosolen</i> sp.	<i>Platynaura</i> sp.
糙叶榕 <i>Ficus traubii</i> Berg	<i>Ceratosolen brongersmai</i> Wiebes	<i>Platynaura</i> sp.
水同木 <i>Ficus fistulosa</i> Reinw. ex Blume	<i>Ceratosolen constrictus</i> Mayr	<i>Platynaura spinipes</i> Mayr; <i>Apoerypta varicolor</i> Mayr
钝叶榕 <i>Ficus curtipes</i> Comer	<i>Eupristina</i> sp.	<i>Sycobia</i> sp. ; <i>Sycophilomorpha</i> sp. ; <i>Lipothymus</i> sp. ; <i>Omyrus</i> sp.
九丁榕 <i>Ficus nervosa</i> B. Heyne ex Roth.	<i>Dolichoris nervosae</i> Hill	<i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Sycoscapter</i> sp. 2; <i>Washamiella</i> sp. ; <i>Philotrypesis</i> sp.
细叶榕 <i>Ficus microcapa</i> Linn.	<i>Eupristina verticillata</i> Waterston	<i>Philotrypesis okinavensis</i> Ishii; <i>Sycoscapter gajimaru</i> Ishii; <i>Odontofroggattia comeri</i> Wiebes; <i>Eufroggattia okinavensis</i> Ishii.
竹叶榕 <i>Ficus stenophylla</i> Hensl.	<i>Blastophaga</i> sp.	<i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Sycoscapter</i> sp. 2
雅榕 <i>Ficus concinna</i> (Miq.) Miq.	<i>Platyscapa</i> sp.	<i>Sycoscapter</i> sp. 1; <i>Philotrypesis</i> sp. 1; <i>Marginalia</i> sp. ; <i>Camarotheorax</i> sp. ; <i>Acophila</i> sp. ; <i>Sycophila</i> sp. 1; <i>Sycaphila</i> sp. 2; <i>Sycphila</i> sp 3; <i>Omyrus</i> sp. 1; <i>Omyrus</i> sp. 2
厚皮榕 <i>Ficus callosa</i> Willd.	<i>Dolichoris malabarensis</i> Abdurahiman & Joseph	<i>Sycoscapter callosa</i> Abdurahiman & Joseph; <i>Sycoscapter keralensis</i> Abdurahiman & Joseph; <i>Philotrypesis breiventris</i> Abdurahiman & Joseph.
青果榕 <i>Ficus variegata</i> Blume	<i>Ceratosolen appendiculatus</i> Mayr	<i>Sycoscapter patellaris</i> Mayr; <i>Philotrypesis bimaculata</i> Mayr; <i>Platynaura spinitarsus</i> Mayr
直脉榕 <i>Ficus orthoneura</i> H. L. v. & Variot	<i>Eupristina</i> sp.	<i>Sycoscapter indias</i> Joseph; <i>Sycoscapter</i> sp. 1

表 1 中列出了目前已经收集到的榕树及其隐头果内的各种小蜂种类,包括 29 种榕树, 30 种传粉小蜂(高榕有两种) 和 178 种非传粉小蜂。传粉小蜂属于榕小蜂科 Agaonidae, 而非传粉小蜂隶属于 12 个科或亚科, 包括金小蜂科 Pteromalidae 的 Oitesollinae、Sycoryctinae、Sycoryctinae 和 Epi-chrysmallinae 4 个亚科; 广肩小蜂科 Eurytomidae, ; 刻腹小蜂科 Omyridae 的 Sycoryctinae、Oitesellinae 和 Sycoecinae 3 个亚科; 长尾小蜂科 Torymidae; 跳小蜂科 Encyrtidae

3 榕树与小蜂之间及各种小蜂之间的关系

3.1 榕树与其传粉小蜂间的关系

榕树是根据其独特的隐头花序归属的, 这一结构也是其与各种小蜂发生相互影响关系的结构领域^[30]。榕树有雌雄同株的和雌雄异株的两类。雌雄同株榕树的隐头果内长有 3 种小花: 雄花, 产生种子的长花柱雌花和供小蜂产卵形成瘿花的短花柱雌花。携带花粉的雌性传粉榕小蜂进入这种隐头果

内, 便在雌花上传粉, 在其中一些雌花的子房内产卵, 之后便死在果腔内。那些未被产卵的雌花被授粉产生种子, 实现榕树的雌性功能。小蜂幼虫以其寄生的子房膨大形成的瘿花组织为食完成生长发育, 成熟羽化出来的小蜂在隐头果内交配后, 雌蜂携带花粉飞出去寻找另外处于接受期的隐头果开始新的生命周期。雌雄异株的榕树有两种不同的果体, 雌性树上的隐头果内只有产生种子的长花柱雌花, 进入其中的雌性传粉榕小蜂只能在果内传粉, 不能产卵便死在果腔内了。雄性树上的隐头果内有雄花

和供小蜂产卵繁殖的短花柱雌花, 进入其中的雌性传粉榕小蜂虽然也携带花粉, 但并没有传粉功能, 而是在短花柱雌花的子房内产卵繁衍后代。因此雌性隐头果内只产生种子, 实现榕树的雌性功能, 而雄性隐头果内发育着自己的雄花和传粉小蜂的后代, 实现榕树的雄性功能和小蜂的繁衍。

榕树和传粉小蜂为实现各自的繁殖利益, 两者之间存在着潜在的竞争。传粉小蜂在可发育成种子的小花中产卵, 若其无限制的利用榕树隐头果内的小花资源会削弱榕树的繁殖能力, 最终不利于自身生存。种子数量和传粉小蜂后代数量间的关系可在一定程度上反映榕树和传粉小蜂繁殖利益之间的关系。并非进入隐头果内的传粉小蜂数量越多对两者的繁殖利益就越好, 一般在一定进蜂数量范围内两者之间实现最佳的利益分配, 如聚果榕 *Ficus racemosa* Linn. 的最佳进蜂数为 4~6 头, 聚果榕果内进蜂数和产生的种子、瘿花之间的关系见图 1, 但超出这个范围两者利益之间便出现了不平衡。如果进果的传粉小蜂数量过多, 传粉小蜂产卵占用过多的小花数量, 对榕树繁殖造成负面影响, 最终会影响到传粉小蜂自身。若进蜂数在最佳范围内(各种榕树隐头果内的小花数不同, 因此其最佳进蜂数也各不相同), 传粉小蜂利用了可利用资源, 既实现了自身的成功繁殖, 又保证了榕树的繁殖利益^[31]。

榕树与其传粉小蜂之间形成的“一对一”共生机制, 长期以来受到了国内外广大学者的关注^[6-8, 29], 但是这一机制并不是完全绝对的, 在有些种类中有所打破^[32, 33], 有的榕树种类有两种或多种传粉小蜂种类(如西双版纳的高榕), 有的一种传粉小蜂为两种榕树传粉。对已报道的研究调查发现, 一种榕树有两种传粉小蜂要比一种传粉小蜂为两种榕树传粉更常见。由于榕树的世代时间要比传粉小蜂的长约 100 倍, 以及种群大小、基因流等原因, 导致两者对协同进化或遗传漂变形成了不同的适应方式, 地理隔离后, 榕树很少会通过形成新种来适应环境, 而传粉小蜂则很容易通过地理隔离形成新种。因而容易发生一种榕树在不同的分布区有不同传粉小蜂种类的现象。此外寄主转换也可以打破这种“一对一”的规则, 而出现榕树和传粉小蜂之间不是严格的种类专一对应现象^[30]。

应用 NDA 序列^[34-38] 或是分子和形态学数据^[39, 40] 对榕树和其传粉小蜂的系统发育进行的几个研究结果显示, 榕树及其传粉小蜂都是单一祖先起源进化的, 这表明这一共生体系只进化一次便形成

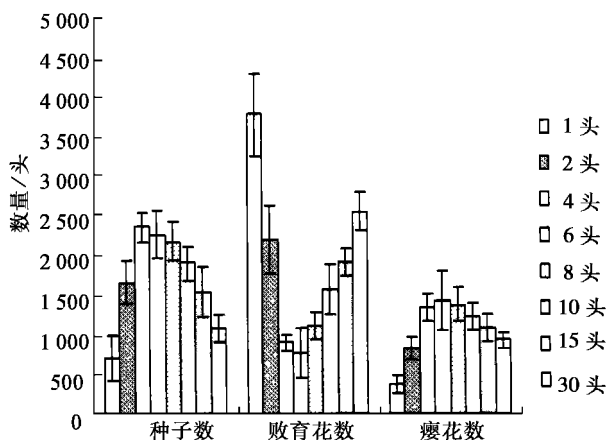


图1 聚果榕不同进蜂量形成的种子瘿花数

了。Machado 等^[36] 利用 DNA 序列趋异技术测度了 2500 万 a 前的榕小蜂化石 (*Pegoscapus* 属的变异体), 结果表明这一共生体系早在 8700 万 a 前便形成了。但两者的系统发育并不完全相同, 榕树植物只形成了一个属, 包括 4 个亚属、18 个族系, 而传粉小蜂却形成了一个包括 20 个属的榕小蜂科。与 750 多种榕树相比, 现在只有 350 多种传粉小蜂被描述记录。榕树种类也表现出很大的种内多样性, 这更使得种类分界很困难。分子分类学将分子标记用于研究物种形态, 在榕小蜂和/或榕树种类中发现了一些奇怪的种类, 如新近发现的“隐形种”^[30] (即这些个体在外部形态上与其他同种的个体没有明显的差别, 但从 DNA 序列上看已有很大的遗传多样性), 使得对这一共生体系的种类区分和研究更加困难。

雌雄同株榕树与其传粉小蜂之间的利益关系比较明显, 但雌雄异株榕树与其传粉小蜂之间存在着一个很大的疑问, 即传粉小蜂进入雌性榕树的隐头果内只能为其传粉而不能产卵繁衍自身, 那它们为什么还要有这样的行为? 只有进入雄性榕树的隐头果内才能繁衍后代, 但并不能产生或产生很少的种子, 这样对榕树而言又是不利的。对这个问题, 有的学者提出了几个假说^[41] 来解释: (1) 无可选择假说: 雌树和雄树隐头果不同时进入接受期, 这样从雄树飞出的小蜂没有接受期的雄性隐头果可选择, 只好进入处于接受期的雌性隐头果。(2) 无选择假说: 雌树雄树果期同步, 但是雌性传粉小蜂无法区分雌性和雄性隐头而做出选择^[42]。(3) 有限的优先选择假说: 雌性传粉小蜂可以区分雌雄隐头果, 但由于它们生命期太短 (1~3 d)^[43], 在选择过程中可能要冒着最终无法找到雄果而死或为尽快进入隐头果而误选雌果的危险, 因此这种选择是有限的。(4) 完全优

先选择假说: 雌性传粉小蜂可以区分雌雄隐头果, 并优先选择进入雄性隐头果, 但这导致该体系的不稳定, 只能维持很短的时间最终崩溃瓦解。若传粉小蜂只选择性地进入雄性榕树的隐头果, 经过长期选择, 由于榕树不能产生种子继续种群的繁衍与维持而灭绝, 以其为生的传粉小蜂也会最终绝灭, 这种起始为获得自身利益但最终会导致自身灭亡的选择可能便不被支持了。虽然对这方面的研究越来越多, 但还需开展更深入的研究。

3.2 榕树与其他非传粉小蜂及各种小蜂之间的关系

榕树隐头果内的传粉小蜂在整个小蜂群落中占有相对稳定的比例, 一般情况下在整个小蜂群落中占有绝对的优势, 其个体数量比例一般在 80% 左右, 有的甚至高达 90%, 而非传粉小蜂只占 20% 左右, 很少有例外^[44]。在不同季节和生境中小蜂群落结构会发生一些变化, 但传粉小蜂和非传粉小蜂的这种数量关系一般没有实质性的变化。有些榕树的某些隐头果内(如聚果榕 *Ficus racemosa* L.) 非传粉小蜂可能占绝对优势, 甚至没有传粉小蜂, 但这些榕果很少能发育成熟, 大多在发育过程中败育脱落, 有少数即使发育到成熟期, 由于没有传粉小蜂雄虫为其在果壁上打出蜂孔, 这些非传粉小蜂羽化后也不能正常出蜂而死在果内, 从而防止了非传粉小蜂种群的过度膨大。

榕树隐头果内的各种非传粉小蜂根据其不同的食性及生态学习性, 对榕树-传粉小蜂共生体系有不同的影响。有的种类在传粉小蜂进果前在隐头果外用长产卵器插入果内产卵形成长花柄且很大的瘿花, 充斥整个果腔, 严重影响传粉小蜂进果后的传粉及产卵行为, 从而对榕树种子的形成和传粉小蜂种群产生明显的负面影响。有些瘿花制造者与传粉小蜂几乎同时(紧随传粉小蜂或稍前)进入果内产卵, 还有些种类是在传粉小蜂进果前后在果外产卵, 与传粉小蜂争夺产卵资源, 直接影响传粉小蜂的种群。复寄生性的非传粉小蜂通过直接寄生或资源竞争性寄生传粉小蜂的幼虫而影响传粉小蜂种群。一些寄生性的非传粉小蜂并不寄生传粉小蜂, 而是寄生其它种类的非传粉小蜂, 它们对榕树及其传粉小蜂的影响以及对其它非传粉小蜂种类的影响还不是很明确。

4 展望

最初对非传粉小蜂的认识普遍认为其破坏榕树-传粉小蜂形成的共生体系, 对榕树种群的维持和传粉小蜂的种群具有负面影响。但随着对非传粉小蜂

研究的不断深入, 对其生物学和生态学特性全面正确的认识, 对它们与榕树、传粉小蜂之间的关系有了更新的认识。在长期的地质演化和生物进化过程中, 榕树-传粉小蜂共生体系并没有完全排斥这些非传粉小蜂, 说明它们在其中起着一定的正面积作用。许多非传粉小蜂, 特别是雌雄同株榕树隐头果内的非传粉小蜂对于传粉小蜂还有一定的依赖性, 它们的雌蜂在从瘿花中羽化出来后只能靠传粉小蜂的雄虫在隐头果壁上打孔飞出榕果。榕树与各种小蜂形成的共生体系是如何进化形成的; 非传粉小蜂如何与传粉小蜂共存于榕树隐头果内, 并经过长期的演化形成一定的依赖关系。这些问题还有待于结合生态学、生理学、遗传学、分子生物学等各学科的知识技术进行更深入的研究。

对西双版纳地区榕树及其隐头果内的小蜂群落的研究尚处于初级阶段, 这一共生体系形成和维持的机制尚不明确。对许多榕树和小蜂种类的划分还需要进行大量基础性工作, 而对各种小蜂之间的相互影响关系及其对榕树的影响更是有很大的研究空间。对榕树的研究之前大多集中在榕树-传粉小蜂形成的共生体系上, 主要研究其传粉生物学以及两者之间的互利关系。随着对榕树-榕小蜂共生体系研究的不断深入以及对非传粉小蜂的认识, 目前对榕树及其隐头果内小蜂群落的研究逐渐综合考虑了各种小蜂种类之间的相互关系, 特别是非传粉小蜂对榕树和传粉小蜂的影响。但由于这个群落自身结构与相互关系的复杂性, 这方面的研究大多是定性的, 很少有全面完整的定量研究。随着分子技术在生态学中的应用, 从分子水平对榕树及其隐头果内的小蜂群落进行更深入的研究, 将会为榕树及小蜂的分类、协同性物种形成、互惠共生体系的结构功能以及群落生态学研究提供更多的科学依据。

参考文献:

- [1] 吴征镒. 云南植物志(第六卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1995: 595-673
- [2] 许再富. 榕树——滇南热带雨林生态系统的一类关键植物[J]. 生物多样性, 1994, 2(1): 21~23
- [3] 许再富, 朱华, 杨大荣, 等. 榕树——滇南热带雨林榕树类群多样性及生态学意义[A]. 见: 热带植物研究论文报告集(第四集)[C]. 昆明: 云南大学出版社, 1996
- [4] 杨大荣, 李朝达, 杨兵. 西双版纳热带雨林中榕树动物群落结构与生物多样性研究[J]. 动物学研究, 1997, 18(2): 189~196
- [5] 杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 等. 西双版纳热带雨林榕树种群变化与环境的联系[J]. 环境科学, 2002, 23(5): 29~35

- [6] Ramirez W B. Host specificity of fig wasps (Agaonidae) [J]. *Evolution*, 1970, 24: 681~ 691
- [7] Galil J. Fig biology [J]. *Endeavour*, 1977, 1: 52~ 56
- [8] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, 10: 1~ 12
- [9] Compton S G, Wiebes J T, Berg C C. Introduction: the biology of fig trees and their associated animals [J]. *J Biogeogr*, 1996, 23: 405~ 408
- [10] Herre E A, Knowlton N, Mueller U G. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation [J]. *TREE*, 1999, 14 (2): 49~ 53
- [11] Frank S A. The behaviour and morphology of the fig wasps *Pegosapus assuetus* and *P. jimenezii*: descriptions and suggested behavioral characters for phylogenetic studies [J]. *Psyche*, 1984, 91: 289~ 308
- [12] Galil J, Neeman G. Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.) [J]. *J Evol Biol*, 1977, 79: 163~ 171
- [13] 杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律 [J]. *林业科学研究*, 2000, 13 (5): 477~ 484
- [14] 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂传粉生态学 [J]. *动物学研究*, 2001, 22 (2): 125~ 130
- [15] 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群生态特性 [J]. *生态学报*, 2003, 23 (9): 1 798~ 1 806
- [16] West S A, Herre E A, Windsor D M. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities [J]. *Journal of Biogeography*, 1996, 23: 447~ 458
- [17] Jouselin E, Rasplus J Y, Kjellberg F. Shift to mutualism in parasitic of the fig/fig wasp interaction [J]. *OIKOS*, 2001, 94: 287~ 294
- [18] Rasplus J Y, Kerdellue C, Le Clainche I. Molecular phylogeny of fig wasps (Hymenoptera). Agaonidae are not monophyletic [J]. *C R Acad Sci III*, 1998, 321: 517~ 527
- [19] Galil J, Eiskowitch D. Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae) [J]. *Tijdschr. Entomol*, 1969, 112: 1~ 13
- [20] Compton S G, Holton K C, Rashbrook V K, et al. Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollination ecology of *Ficus sycomorus* II. Pocket filling and emptying in *Ceratosolen aralicus* Mayr [J]. *New Phytol*, 1991, 23: 188~ 194
- [21] Herre E A. Laws governing species interactions? Encouragement and caution from figs and their associates [A]. In: Keller L. *Levels of Selection* [M]. Princeton Univ Press, 1999: 209~ 235
- [22] van Noort S, Compton S G. Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology [J]. *J Biogeogr*, 1996, 23: 415~ 424
- [23] Galil J, Dulberger R, Rosen D. The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia of *Ficus sycomorus* L. [J]. *New Phytol*, 1970, 69: 103~ 111
- [24] Michaloud G. *Figuiers tropicaux et pollinisation*. Film, Realisation [A]. Devez A R. Production Service dug Film de Recherche Scientifique [M]. Paris, 1982
- [25] Hawkins B A, Compton S G. African fig wasp communities: undersaturation and latitudinal gradients in species richness [J]. *J Anim Ecol*, 1992, 61: 361~ 372
- [26] Compton S G, Rasplus J Y, Ware A B. African fig wasp parasitoid communities [A]. Hawkins B, Sheehan W. *Parasitoid Community Ecology* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1994: 323~ 348
- [27] Compton S G, Rasplus J Y, Ware A B. African fig wasp parasitoid communities [A]. Hawkins B, Sheehan W. *Parasitoid Community Ecology*, [M]. Oxford: Oxford University Press, 1998: 343~ 368
- [28] Bronstein J L. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism [J]. *Oikos*, 1991, 61: 175~ 186
- [29] Kerdellue C, Rasplus J Y. Non-pollinating arotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus* [J]. *Oikos*, 1996, 75: 3~ 14
- [30] James M C, Rasplus J Y. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs [J]. *trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18 (5): 241~ 248
- [31] Herre E A, West S A. Conflict of interest in a mutualism documenting the elusive fig wasp seed trade-off [J]. *Proc R Soc Lond Ser B*, 1997, 264: 1 501~ 1 507
- [32] Michaloud G, Carrie' RE s, Kobbi M. Exceptions to the one: one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios [J]. *J Biogeogr*, 1996, 23: 513~ 520
- [33] Rasplus J Y. In the one-to-one species specificity of the *Ficus-Agaoninae* mutualism: How Casual? [A]. In: van der Maesen, van der Burgt, Medtbach de Rooy. *The Biodiversity of African Plants* [M]. Kluwer Academic Publishers, 1996: 639~ 649
- [34] Herre E A, Machado C A, Bemingham E I. Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps [J]. *J Biogeogr*, 1996, 23: 521~ 530
- [35] Machado C A, Herre E A, McCafferty SS, et al. Molecular phylogenies of fig pollinating and nonpollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism [J]. *J Biogeogr*, 1996, 23: 531~ 542
- [36] Machado C A, Jouselin E, Kjellberg F. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps [J]. *Proc R Soc Lond Ser B*, 2001, 268: 685~ 694
- [37] Lopez-Vaamonde C, Weiblen G, Rasplus J Y, et al. Molecular phylogenies of fig wasps: partial cladogenesis of pollinators and parasites [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2001, 21: 55~ 71
- [38] Kerdellue C, Le Clainche I, Rasplus J Y. Molecular phylogeny of the *Ceratosolen* species pollinating *Ficus* of the subgenus *Sycomorus sensu stricto*: biogeographical history and origins of the species-specificity breakdown case [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 1999, 11: 401~ 414
- [39] Weiblen G D. Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious *Ficus* based on mitochondrial DNA sequences and morphology [J]. *Syst Biol*, 2001, 50: 243~ 267
- [40] Weiblen G D. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology [J]. *Am J Bot*, 2000, 87: 1 342~ 1 357
- [41] Piel A, Anstett M C, Hossaert-Mckey M. Pollinators entering female dioecious figs: why commit suicide? [J]. *Evol Biol*, 1995, 8: 301~ 313
- [42] Grafen A, Godfray H C J. Vicarious selection explains some paradoxes in dioecious fig-pollinator systems [C]. *Proc R Soc Lond Ser B*, 1991, 245: 73~ 76
- [43] Kjellberg F, Gouyon P H, Ibrahim M. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus corica* L. and *Blastophaga psenes* L. [J]. *Evolution*, 1987, 41: 693~ 704
- [44] 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 [J]. *生态学报*, 2003, 23 (8): 1 554~ 1 560