

榕树在西双版纳热带雨林生态系统中的作用*

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

(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 100039)

摘要 榕树是西双版纳热带雨林中的关键植物类群之一, 能够为多种生物提供栖息地和食物, 从而维持该地区热带雨林生态系统的物种多样性。一些种类的榕树有绞杀特性, 在森林更新演替中能够起到积极的作用; 还有些种类的榕树是先锋物种, 在植被恢复中起重要作用。但是, 近些年对西双版纳的过度开发已经使热带雨林片断化, 榕树种群数量大量减少, 榕果内的寄生蜂、食榕果动物也受到了不同程度的影响。保护好西双版纳热带雨林中关键植物类群榕树, 是保护和恢复热带雨林生态系统的重要措施之一。

关键词 西双版纳, 热带雨林, 榕树, 生态系统

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000- 4890(2005) 03- 0233- 05

Function of *Ficus* in tropical rainforest ecosystem in Xishuangbanna. WEI Zuodong^{1, 2}, YANG Darong¹, PENG Yanqiong^{1, 2}, XU Lei^{1, 2} (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(3): 233~ 237.

Figs are one of the key species in the tropical rainforest of Xishuangbanna. Through offering habitats and foods to all kinds of animals, plants and microorganisms, they help to maintain the biodiversity in the tropical rainforest ecosystem. Some species of figs are stangler plants which play important roles in the succession and renovation of forests. Some of the species are pioneers which can accelerate the progress of vegetation restoration. The protection of *Ficus* species in the rainforest of Xishuangbanna is a critical step in maintaining the structure and function of the rainforest ecosystem. However, the overexploitation has made the tropical rainforest fragmented and resulted in significant decrease in fig population sizes and the quantity variation in species and populations of fig wasps and frugivores which feed on figs. Only the colony of *Ficus* was conserved, which is one of the important measures, could the whole ecosystem of the tropical rainforest be rehabilitated.

Key words Xishuangbanna, tropical rainforest, *Ficus*, ecosystem.

1 引言

西双版纳是中国现有的热带雨林面积最大的地区, 是热带生物区系向亚热带生物区系过渡的地带。特殊的地理环境造就了西双版纳十分丰富的动、植物资源。榕树是热带雨林中最大的木本属植物。在西双版纳热带地区有榕属 *Ficus* 植物 46 个种、2 个亚种和 19 个变种^[7], 占云南榕树总种数的 71. 6%, 约占中国榕树总种数的一半。榕树既体现热带雨林的景观, 如“老茎结果”、“绞杀现象”、“独木成林”、“四季常青”等, 又在热带雨林生态系统中扮演着重要角色。它是多种附生和寄生植物的寄主, 也为许多动物、微生物和昆虫提供栖息地和食物, 并且在热带雨林的更新、演替中发挥着重要的作用, 是热带雨林中的一个关键类群。因此, 了解榕树在热带雨林生态系统中的作用、研究其维持机制, 是研究、保护热带雨林的一个重要组成部分。自 20 世纪

50 年代以来, 榕树正常繁殖的两个环节——传粉和传种成为了研究的聚焦点, 尤其是榕树与传粉小蜂之间“一对一”的协同进化关系备受关注^[1, 2, 9, 10, 16~ 19, 21~ 24, 26~ 28, 34~ 39, 48, 51]。近年来, 榕树在我国西双版纳热带雨林生态系统中的作用也受到了众多学者的重视^[3, 5, 7, 13, 14, 16, 17]。

2 榕属植物的特点

榕树是桑科 (Moraceae) 榕属 (*Ficus*) 植物的总称^[8]。世界上共有 750 多种榕树^[29], 主要分布在热带地区, 尤以热带雨林最为集中^[3]。榕树有乔木、灌木、攀援灌木、绞杀、附生、木质藤本等几乎所有的木本植物生活型^[38], 具有雌雄同株和功能性雌雄异

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

* * 通讯作者

收稿日期: 2003- 10- 25 改回日期: 2004- 01- 16

株两种繁殖系统,是最具多样性、种类最丰富的陆生植物属。在热带雨林中,榕树的单株结实率是所有树种中最高的^[24]。大部分榕树一年四季均挂果,特别是冬春季,大部分热带雨林的树木无果实的时候,它则硕果累累,为兽类、鸟类、蝙蝠、昆虫、土壤动物、微生物等提供连续不断的食物和栖息场所,还为种类繁多的喜荫植物提供适宜的生存空间。榕树在维持热带雨林的生物多样性甚至整个生态系统的平衡中都起着十分重要的作用,是国内外公认的热带雨林中的一类关键类群^[5,14,46]。

榕树与它们的传粉昆虫(榕小蜂科 Agaonidae)之间有着一对一的专性共生关系,从白垩纪以来历经 1 亿多年的协同进化,其相互依赖已经达到了不能互缺的程度^[34,38]。因为每种榕树都有一种专一的榕小蜂为其传粉,所以全世界榕小蜂的种类大约也是 750 个^[29]。有少数报道发现,个别种榕树可能有两种榕小蜂为其传粉,而也有一种榕小蜂为两种榕树传粉的可能。但这两类情况都是极为罕见的^[37]。在榕树与榕小蜂这类高度互利共栖系统中,榕树提供一部分雌花给榕小蜂产卵,榕小蜂的幼虫就以榕树花所形成的瘿花为食,并发育成成虫。成熟的成虫飞出榕果时携带该榕果中的花粉传给其它

表 1 5 种常见榕果营养成份比较

Tab. 1 Comparison of nutrient composition of 5 species common *Ficus* fruits

名称	蛋白质 (%)	总糖 (%)	粗脂肪 (%)	维生素 C (mg•100 g ⁻¹)	氨基酸含量 (g•100 g ⁻¹)	钙含量 Ca (%)	磷含量 P (%)
鸡嗉果(雌果)	7.00	22.32	5.05	27.5	5.67	0.600	0.278
聚果榕(雌雄同果)	6.64	11.78	6.64	67.5	4.81	0.520	0.276
木瓜榕(雌果)	6.82	18.40	4.40	57.2	6.42	0.773	0.277
苹果榕(雌果)	8.0	20.10	4.65	64.8	6.50	0.689	0.293
对叶榕(雌果)	5.80	15.20	5.20	52.0	5.84	1.197	0.216

O’ Brien 等^[46]在分析了前人的试验结果和榕果的营养成分后认为,榕果的钙含量比其它水果要高得多,能够为脊椎动物提供大量的钙来满足其骨骼的生长,也能为鸟类提供钙而形成卵壳。此外,榕果的种子没有毒性,果肉没有或仅有少量纤维^[38],适合兽类、鸟类、蝙蝠、土壤动物、微生物等各种生物取食^[15,19]。Shanahan 等^[47]查阅了 2001 年以前发表的关于食榕果动物的文献,发现有 92 个科 523 个属的 1 274 种鸟类和哺乳动物吃榕果。在西双版纳,以榕树的果实和叶子为食的有兽类、鸟类、两栖类、蝙蝠、倍足类、唇足类、蜘蛛类、伪蝎类、昆虫类等各种动物 1 000 余种^[14]。在这些动物中,有些种类像兽类、鸟类、蝙蝠、蚂蚁能够为榕树传播种子,它们和

榕树。受精的没有被寄生的雌花则发育成种子。榕树可以分为两大类群:雌雄同株和功能性雌雄异株。在雌雄同株的榕树中,其所有的榕果中的雌花长柱花大部分发育成种子,而短柱花大部分被榕小蜂寄生,发育成瘿花^[30,32]。雄花直到小蜂成熟后才成熟,当榕小蜂从榕果中飞出时,携带花粉进入其它正处于雌花期的榕果中。功能性雌雄异株的榕树,其雄树的雌花只能被榕小蜂寄生而不能产生种子,其成熟的花粉由榕小蜂带出传给其它雌树;雌树的雌花只产生种子,不能生成瘿花,其雄蕊已退化或消失,榕小蜂进去只能传粉,传完粉后不能繁殖,就在果腔内死亡^[20,51]。

3 榕树在西双版纳热带雨林生态系统中的作用

3.1 榕树在生物多样性维持中的作用

3.1.1 榕树为动物提供丰富的食物 在热带雨林中,榕树的单株结实率是所有树种中最高的,例如每株聚果榕 1 年可产 800~ 3 000 kg 鲜果^[24]。作者等对西双版纳最常见的聚果榕、木瓜榕、苹果榕、鸡嗉果榕、对叶榕等成熟果实进行了成分分析。结果表明,多种榕果均富含丰富的矿质元素钙、磷、氨基酸、维生素 C 等动物正常生长所需物质(表 1)。

榕树共同构成了互利共生的关系^[43]。

榕树不仅能够为其它生物提供营养丰富的食物,更重要的是,在西双版纳季节性的热带雨林中,由于很多榕树在旱季或冬季仍能够结果,这样榕树便为热带雨林中的许多动物在旱季或冬季食物缺乏时提供食物。此外,一些以榕果为食的动物也能为其它植物传播种子,因而榕树的存在也能间接帮助其它植物传种^[7]。

除榕小蜂外,榕果内还寄生了大量的非传粉小蜂^[18,21,22,26]。同榕小蜂一样,这些小蜂幼虫期生活在榕果内的瘿花里,以发育中的种子为食,只在成虫期飞出榕果,榕果是它们的食物来源和栖身场所。所有的榕小蜂都有相似的生物学特性,相比之下,非

传粉小蜂的生物学特性更复杂。根据大量研究, 可将非传粉小蜂分为 3 大类: 在榕果外产卵的造瘿者 (gall maker), 与榕小蜂同时进入果腔产卵的造瘿者, 在榕果外产卵的寄生小蜂^[14, 41, 50]。在榕果外产卵的造瘿者, 有的是在榕小蜂进入榕果之前产卵, 有的是在榕小蜂进入榕果之后产卵, 但它们的羽化时间比较一致, 都是在榕小蜂羽化前后一两天左右。进入果腔产卵的造瘿者与榕小蜂一样被雌花期榕果的挥发性化学物质吸引^[48], 它们与榕小蜂利用相同的榕果资源, 有相似的生物学特性。寄生小蜂有的是以榕小蜂或造瘿者的幼虫为食, 有的是以其他小蜂刺激胚珠产生的虫瘿组织为食, 而使它们饥迫而死。与雌雄异株的榕树相比, 雌雄同株的榕树上能寄生更多的非传粉小蜂, 有些榕树上寄生的非传粉小蜂种数竟多达 30 余个^[21, 22]。造成这种现象的原因可能是雌雄同株的榕树大多高大, 结果量大, 小蜂容易找到寄主; 另外, 雌雄同株的榕树榕果具有 4 个花层, 为非传粉小蜂提供了多样的寄生生态位。

3.1.2 榕树为其它生物提供栖息地 西双版纳的榕属植物主要存在于热带雨林中。由于具有多种生活型, 榕树在热带雨林群落的乔木层中的 A (高大乔木层)、B (乔木层)、C (小乔木层)、灌木层、藤本层和草本层均有分布^[4, 14]。大乔木如聚果榕 (*F. racemosa*)、高山榕 (*F. altissima*)、大青树 (*F. hookeriana*) 等, 它们位于雨林上层, 树冠高大, 具有革质、全缘、先端短尖或渐尖的叶子, 为林下创造了荫湿的环境; 小乔木层如鸡嗉果榕 (*F. semicordata*)、金毛榕 (*F. chrysocarpa*)、木瓜榕 (*F. auriculata*) 等, 灌木层如粗叶榕 (*F. irisana*)、石榕 (*F. abelii*)、肉托榕 (*F. squamosa*) 等, 藤本层如藤榕 (*F. hederacea*)、薜荔 (*F. pumila*) 等, 草本层如地石榴 (*F. tikoua*)、匍茎榕 (*F. sarmentosa*) 等处于林冠庇荫之下, 其根、茎、枝条和叶片等为各种生物的生存提供了多种多样的生态位。一些绞杀榕和具有气生根的榕树的根纵横交错, 表面粗糙, 积聚了大量的有机质, 为种类繁多的喜荫植物如地衣、苔藓、蕨类和开花植物等提供了适宜的生存空间^[3, 13, 17]。李宝贵等^[13]调查了西双版纳的 67 种榕树, 结果在 30 种榕树上发现了隶属于 13 个科、27 个属的 36 种蕨类植物。许再富等^[8]在西双版纳的热带雨林发现了 37 种开花植物和 36 种攀援植物。

热带雨林中的一些榕树也为许多动物提供栖息地。在榕树上筑巢的鸟类有鹭鸶科、杜鹃科、鸚鵡科等

10 多种^[14]。蚂蚁是西双版纳热带雨林中的优势动物类群^[11]。据笔者观察, 无论在个体数量上还是种类数量上, 榕树上的蚂蚁均远远多于其它树种上的。这些蚂蚁中有些以榕树种子为食, 在榕树的种子传播中起到了一定作用^[26, 27]; 有些以榕树上的其它昆虫为食, 每天在榕树上上下下巡视, 能够减少一些有害昆虫对榕树的危害。榕树上还栖息着一些树栖哺乳动物如猕猴、长臂猿和两栖动物林蛙、树蛙等^[7]。

3.2 榕树在森林群落演替和热带雨林恢复中的作用

斜叶榕 (*F. cyrtophylla*)、钝叶榕 (*F. curtipes*)、绿黄葛树 (*F. virens*)、高山榕等种类的榕树具有绞杀特性, 它们主要靠动物来传播种子。动物取食榕果后到其它树木的枝杈上排出或吐出未被消化的榕树种子, 由于枝杈上常积存着一些凋落物, 热带雨林中高温多雨能够提供种子萌发所需要的水分和温度条件, 其种子很容易萌发, 形成幼苗。随着幼树的长大, 产生的不定根逐渐将寄主树抱住, 吸收寄主的营养并借助寄主来支撑自己的躯体。当这些榕树成长为大树后, 它们的根整个地抱住寄主树, 寄主树最终由于负重和营养亏缺而枯死, 绞杀榕也成为独立的大树。由于绞杀榕是抱在其它树木的表面将其绞死的, 被绞杀掉的树木死后绞杀榕就变成中空的, 树干的支持能力较差, 很容易倒掉死亡, 在它生长的地方就形成了一个林窗。与林冠下的隐蔽环境相比, 林窗中辐射的变化及温湿度的差异导致了森林小环境的改变, 有利于土壤种子库中种子的萌发, 使群落树种组成得以更新。同时, 异质性环境也有利于森林中物种多样性的维持。另外, 被榕树绞杀的树多为多病的老树, 所以, 从这一方面讲绞杀榕的存在也有利于森林中树种的更新换代, 保证森林生态系统的健康发展。

榕树中的鸡嗉果榕、对叶榕、斜叶榕等是热带雨林中的先锋树种, 多出现在受到一定破坏的林段、林窗及路旁。它们的种子主要靠动物传播, 能够传很远的距离, 且萌发力强, 在光照充足的环境中生长迅速, 很快就能长满林窗或被破坏的林段, 在热带雨林的恢复中能够起到重要作用^[18]。

4 生境片段化对榕树及其相关动物的影响

近些年对热带雨林的过度开发使热带雨林片段化。热带森林片段化和生物多样性的研究已经成为当今社会关注的焦点^[4, 17, 42, 44, 49]。榕树、榕果内的寄

生蜂、食榕果动物也受到了片断化的影响^[14, 15, 45]。随着热带雨林地区人口的不断增加, 经济植物的大规模种植, 耕地面积迅速扩大, 热带雨林面积不断减小、生态环境破碎化, 现存的热带雨林如一个个小“绿岛”被农田、经济植物种植园、城镇、村寨等隔离开来, 致使许多种榕树失去了适宜的生存环境, 种群不断变小, 有些榕树已经在一些地区消失。中国科学院 1959 年在景洪的曼仰广村后的干性热带雨林中考察时, 发现在 50 m × 50m 的群落样方中, 分布有直脉榕(*F. orthoneura*)、突脉榕(*F. vasculosa*)、青藤榕(*F. langkokensis*) 3 种乔木, 20 世纪 90 年代再次对该样方调查, 只剩下突脉榕^[6]。这与 Compton^[31]研究 Cook 几个岛屿上的榕树 Pacific Banbyan 得出的结论一致。由于生境片断化后人类活动对环境干扰的加强, 榕果内小蜂的物种丰富度也受到了很大的影响。徐磊等^[25]对比研究了干扰程度不同的生境内生活的榕树果中的小蜂群落, 结果发现, 受严重干扰的生境内榕果中小蜂的物种丰富度远高于受轻度干扰和没受干扰的生境内榕果中小蜂的物种丰富度, 榕果内小蜂群落中传粉小蜂占的比例大大减小, 对“榕树-传粉小蜂”互惠共生体系极为不利, 最终会因为传粉小蜂种群的灭绝而导致这种榕树的灭绝。榕树种群的减少, 势必减少食果动物的食物, 还有可能影响这些动物的生存, 也会间接影响靠这些动物传种的其他植物的种子传播。

5 结 语

榕树在西双版纳的热带雨林生态环境中, 物种多, 种群大, 是热带雨林中的一类关键类群, 在热带雨林的生态系统平衡和恢复中起着重要的作用。热带雨林中如果没有榕树, 很多生物物种就会失去附生、寄生和栖息的生态位, 许多动物和微生物就会失去常年不断的食物, 而生态系统的食物链就会有严重的缺陷, 热带雨林生态环境的平衡就会受到严重的影响。如果热带雨林环境不断恶化, 一些榕树物种将会消失。在榕树上生存的其他动物和寄生植物也因此失去了赖以生存的栖息地和食物来源。在热带雨林片断化和生境破坏的背景下, 这些生物也会面临着绝灭的危险。很多在榕树上生活的动物同时也是其他种植物的传种者和其它动物的食物, 所以这些动物的绝灭很可能导致依靠这些动物传种的植物和依靠这些动物为食的动物的消亡。所以尽快恢复和重建退化(破坏)的热带雨林生态系统已经成为

生物学家、生态学家和环境学家的紧迫任务。

西双版纳热带地区分布的榕树, 前人曾对种类与分布区进行过全面的调查, 但是近年来, 随着热带雨林日益片段化, 以及人为破坏和干扰的加剧, 许多种类的数量在减少, 一部分甚至已经消失。因此, 进一步加强榕树种类与分布区的调查, 特别是掌握各类榕树繁殖居群的大小, 对热带雨林的保护和管理可以提供重要的参考依据。其次, 深入研究榕树与寄生性传粉和非传粉榕小蜂的共生关系, 研究与榕树相关的食果类动物对种子的散布作用, 可以揭示榕树种群健康发展的机理, 了解榕树群落中的物种组成, 以及物种之间的相互关系, 进而为生物多样性保护提供依据。

参考文献

- [1] 马伟梁, 陈 勇, 李宏庆. 1997. 榕树及其传粉者研究综述[J]. 生态学报, 17: 209~ 215.
- [2] 王秋艳, 杨大荣, 彭艳琼. 2003. 西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为[J]. 昆虫学报, 46(1): 27~ 34.
- [3] 朱 华, 王 洪, 许再富, 等. 1996. 西双版纳热带雨林的榕树种类及其生物学生态学特征研究[J]. 热带植物研究, 37: 7~ 13.
- [4] 朱 华, 许再富, 王 洪, 等. 1997. 西双版纳傣族“龙山”片断热带雨林植物多样性变化研究[J]. 广西植物, 17(3): 213~ 219.
- [5] 许再富. 1994. 榕树——滇南热带雨林生态系统一类关键植物[J]. 生物多样性, 2(1): 21~ 23.
- [6] 许再富. 1994. 滇南片断热带雨林植物物种多样性变化趋势[J]. 植物资源与环境, 3(2): 9~ 15.
- [7] 许再富, 朱 华, 杨大荣, 等. 1996. 滇南热带雨林榕树类群多样性及生态学意义[A]. 热带植物研究论文报告集[C]. 第4集. 昆明: 云南大学出版社, 1~ 15.
- [8] 吴征镒. 1995. 云南植物志[M]. 第6卷. 北京: 科学出版社, 595~ 671.
- [9] 张光明, 杨大荣, 王瑞武, 等. 2003. 聚果榕小蜂繁殖性雌蜂的时空分布格局[J]. 昆虫知识, 40(3): 251~ 254.
- [10] 张光明, 杨大荣, 徐 磊, 等. 2003. 西双版纳聚果榕榕果小蜂种间联结性研究[J]. 生态学杂志, 22(4): 20~ 26.
- [11] 张智英, 曹 敏, 杨效东, 等. 2000. 西双版纳片断季节性雨林蚂蚁物种多样性研究[J]. 动物学研究, 21(1): 70~ 75.
- [12] 李廷辉. 1996. 西双版纳高等植物名录[M]. 第2版. 昆明: 云南民族出版社, 276~ 284.
- [13] 李宝贵, 王 洪, 朱 华, 等. 1997. 西双版纳榕树上的附生蕨类植物[J]. 热带植物研究, 41: 8~ 15.
- [14] 杨大荣, 李朝达, 杨 兵. 1997. 西双版纳热带雨林中榕树动物群落结构与多样性研究[J]. 动物学研究, 18(2): 189~ 196.
- [15] 杨大荣, 李朝达, 韩灯保, 等. 1999. 热带雨林片断化对榕小蜂和榕树物种数的影响[J]. 动物学研究, 19(2): 126~ 130.
- [16] 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 2001. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学[J]. 动物学研究, 22(2): 89~ 92.
- [17] 杨大荣, 彭艳琼, 王秋艳, 等. 2003. 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, 23(9): 1798~ 1806.
- [18] 杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 等. 2002. 西双版纳热带雨林榕树种群变化与环境的关系[J]. 环境科学, 23(5): 29~ 35.
- [19] 杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 等. 2003. 西双版纳热带雨林聚果榕

- 隐头果的昆虫群落结构与多样性[J]. 应用生态学报, **14**(10): 1591~ 1596.
- [20] 杨大荣. 1999. 我国对榕小蜂和榕树协同进化研究的进展. 资源昆虫学研究进展[M]. 昆明: 云南科技出版社, 22~ 29.
- [21] 谷海燕, 杨大荣. 2003. 高榕小蜂群落结构及物种多样性的初步研究[J]. 生物多样性, **11**(3): 188~ 196.
- [22] 谷海燕, 杨大荣, 张光明, 等. 2003. 高榕隐头果内寄生蜂种类及生态学特征初步观察[J]. 生态学杂志, **22**(2): 70~ 73.
- [23] 陈勇, 李宏庆, 马炜良. 2001. 雀榕及其传粉昆虫传粉生态研究[J]. 生态学报, **21**: 1569~ 1574.
- [24] 赵庭周, 杨大荣, 许继宏. 2001. 榕树在西双版纳热带雨林中的地位 and 综合利用价值[J]. 林业科学研究, **14**(4): 441~ 445.
- [25] 徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 2003. 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, **23**(8): 1555~ 161.
- [26] 徐正会, 胡刚, 于新文. 1999. 西双版纳热带雨林蚂蚁群落生物量和生态功能研究[J]. 动物学研究, **20**(6): 441~ 445.
- [27] 彭艳琼, 杨大荣, 苏绍菊. 2002. 木瓜榕和对叶榕上昆虫群落结构[J]. 林业科学研究, **15**(2): 136~ 142.
- [28] 彭艳琼, 杨大荣, 周芳, 等. 2003. 木瓜榕传粉生物学[J]. 植物生态学报, **27**(1): 111~ 117.
- [29] Berg CC. 1989. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, **45**: 605~ 611.
- [30] Bronstein JL, Mckey D. 1989. The fig/pollinator mutualism: A model system for comparative biology [J]. *Experientia*, **45**: 601~ 604.
- [31] Compton SG, McCormack G. 1999. The Pacific Banyan in the Cook Islands: Have its pollination and seed dispersal mutualisms been disrupted, and does it matter? [J]. *Biodiv. Cons.*, **8**: 1707~ 1715.
- [32] Cook JM, Rasplus JY. 2003. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends Ecol Evol.*, **18**: 241~ 248.
- [33] Frank SA. 1989. Ecological and evolutionary dynamics of fig communities [J]. *Experientia*, **45**: 674~ 680.
- [34] Galil J, Zeroni M, Shalom DB. 1973. Carbon dioxide and ethylene effects in coordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa* [J]. *New Phytol.*, **72**: 1113~ 1127.
- [35] Herre EA. 1989. Coevolution of reproductive characteristic in 12 species of New World figs and their pollinator wasps [J]. *Experientia*, **45**: 637~ 646.
- [36] Herre EA. 1999. The evolution of mutualisms: Exploring the paths between conflict and cooperation [J]. *Trends Ecol Evol.*, **14**: 49~ 53.
- [37] James MC, Rasplus JY. 2003. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends Ecol Evol.*, **18**(5): 241~ 248.
- [38] Janzen DH. 1979. How to be a fig [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**: 13~ 51.
- [39] Jusselin E, Rasplus JY, Kjellberg F. 2001. Shift to mutualism in parasitic of the fig/fig wasp interaction [J]. *Oikos*, **94**: 287~ 294.
- [40] Kerdelhue C, Rossi JP, Rasplus JY. 2000. Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps [J]. *Ecology*, **81**: 2832~ 2849.
- [41] Kjellberg F, Jusselin E, Bronstein JL, et al. 2001. Pollination mode in fig wasps: The predictive power of correlated traits [J]. *Proc. R. Soc. Long. B.*, **268**: 1113~ 1121.
- [42] Klein BC. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia [J]. *Ecology*, **70**: 1715~ 1725.
- [43] Korine C, Kalko EK V, Herre EA. 2000. Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs [J]. *Oecologia*, **23**: 560~ 568.
- [44] Laurance WF. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland [J]. *Biol. Conser.*, **69**: 23~ 32.
- [45] Mckey D. 1989. Population biology of figs: Application for conservation [J]. *Experientia*, **45**: 661~ 673.
- [46] O'Brien TG, Kinnaird MF, Dierenfeld NL, et al. 1998. What's so special about figs? [J]. *Nature*, **392**: 668.
- [47] Shanahan M, Compton SG, Corlett R. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review [J]. *Biol. Rev.*, **76**: 529~ 572.
- [48] Song QS, Yang DR, Zhang GM, et al. 2001. Volatiles from *Ficus hispida* and their attractiveness to fig wasps [J]. *J. Chem. Ecol.*, **27**(10): 1929~ 1942.
- [49] Turner IM. 1996. Species loss in fragments of tropical rainforest: A review of the evidence [J]. *J. Appl. Ecol.*, **33**: 200~ 209.
- [50] Weiblen GD. 2002. How to be a fig wasp [J]. *Ann. Rev. Ent.*, **47**: 299~ 330.
- [51] Yang DR, Peng YQ, Song QS, et al. 2002. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna, China [J]. *Acta Bot. Sin.*, **44**(5): 519~ 526.

作者简介 魏作东,男,1980年生,硕士,主要从事进化生态学研究,发表论文3篇。
责任编辑 王伟