

垂叶榕隐头果内小蜂群落结构与生境关系的初步研究

白莉芬^{1,2} 杨大荣^{1*} 石章红^{1,2} 彭艳琼¹ 翟树伟^{1,2}

1 (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 100049)

摘要: 垂叶榕(*Ficus benjamina*)是一种世界上广泛栽培的绿化树种,但是关于其隐头果内小蜂群落结构的研究国内外很少涉及。我们根据植被覆盖度和干扰程度差异在西双版纳州勐仑镇选择了3块不同的样地,采集垂叶榕隐头果180个,统计其中的榕小蜂种类和数量。结果表明:共鉴定出榕小蜂13种,隶属于膜翅目小蜂总科中的8个属,其中*Eupristina koningsbergeri*为传粉榕小蜂,其余12种为非传粉小蜂;3个样地中的小蜂群落多样性指数、丰富度存在显著差异,植被覆盖度高、干扰小的样地内小蜂群落多样性指数、丰富度显著高于其他样地;非传粉小蜂在产卵时更倾向于选择植被覆盖度高、干扰相对小的生境,且非传粉小蜂的存在对传粉榕小蜂的繁殖有着显著的负面影响。

关键词: 榕树, 传粉榕小蜂, 非传粉小蜂, 共生, 群落结构

Community structure of fig wasp in *Ficus benjamina* in different habitats

Lifen Bai^{1,2}, Darong Yang^{1*}, Zhanghong Shi^{1,2}, Yanqiong Peng¹, Shuwei Zhai^{1,2}

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

2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: *Ficus* are species-specifically pollinated by Chalcidoid wasps (Agaonidae). Each monoecious fig species shelters a wasp community of pollinator and nonpollinators. *Ficus benjamina* is a monoecious tree worldwide cultivated for ornamental purposes, but the fig wasp community inside the syconium of this species is still little known. In order to study the fig wasp community structure of *F. benjamina* in different habitats, we collected 180 syconia from three different study sites distinct in plant coverage and disturbance level in Xishuangbanna, Yunnan. In all syconia, 49,149 specimens were collected, consisting of 13 species of fig wasps from 8 genera of Chalcidoidea. *Eupristina koningsbergeri* was the pollinator, whereas the others were nonpollinators. The species diversity and abundance of the fig wasp community were significantly different in the three study sites, and were significantly higher in the site with high plant coverage and relatively little disturbance. This result indicates that nonpollinators are inclined to oviposit in flowers of *F. benjamina* in habitats with high plant coverage and relatively little disturbance. The data also suggest that the correlation between pollinator and nonpollinators inside the syconium is significantly negative.

Key words: *Ficus*, pollinating fig wasp, nonpollinating fig wasp, coexistence, community structure

榕树是榕属(*Ficus*)植物的总称,隶属于荨麻目桑科,全世界已知榕树大约有750种(Berg, 1989),广泛分布于热带和亚热带地区。几乎每种榕树都由

一种专一的小蜂为其传粉,而这种传粉榕小蜂也只能依靠这种榕树隐头果内的雌花资源来繁衍后代(Janzen, 1979; Bronstein, 1988; Compton, 1993)。然

收稿日期: 2006-01-20; 接受日期: 2006-05-25

基金项目: 国家自然科学基金(30571507, 30200220, 30170171)

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

而近年来也有一些研究表明, 一种榕树内可能存在几种传粉榕小蜂, 而一种传粉榕小蜂也可能为几种榕树传粉(Machado *et al.*, 2005)。除传粉榕小蜂外, 榕树的隐头果内还生活着一些非传粉小蜂, 而且有的榕树隐头果内的非传粉小蜂种类还很多, 如西双版纳高榕(*Ficus altissima*)的隐头果内共生活着25种非传粉小蜂(谷海燕和杨大荣, 2003; 段柱标等, 2005)。但有些学者认为非传粉小蜂与榕树间也存在着专一性(Ulenberg, 1985; van Noort, 1991), 但这需要进一步的证实。由于非传粉小蜂并不参与传粉, 它在利用榕—蜂共生体系繁衍的同时似乎不提供任何的贡献, 但是二者之间却可以稳定共存, 所以非传粉小蜂对榕—蜂共生体系的作用也越来越受到关注(Baijnath & Ramcharun, 1988; Bronstein, 1991; Morris *et al.*, 2003)。

垂叶榕(*Ficus benjamina*)隶属于榕属榕亚属, 雌雄同株。主要分布于我国的云南、广东、海南等省, 在国外分布于不丹、柬埔寨、印度、老挝等地。它作为一种常见的绿化观赏树木, 是庭园和行道绿化的优良树种。国内曾报道了垂叶榕的子房分层对榕树—传粉榕小蜂繁殖利益的影响(尧金燕等, 2005), 但对其隐头果内小蜂群落的研究国内外很少涉及。本实验首次对不同生境下的垂叶榕隐头果内的各种小蜂进行调查, 研究不同生境下小蜂群落结构的变化及非传粉小蜂和传粉榕小蜂之间的关系, 从而为垂叶榕及其隐头果内小蜂的相关研究和热带雨林生物多样性保护提供一定的依据。

1 研究样地概况

西双版纳位于云南省南部(21°41'N, 101°25'E), 海拔560–680 m。地处热带北缘, 为热带季风性气候, 全年四季不分明, 但有明显的干湿季。年平均气温21.4–22.6℃, 年均降水量1,556.8mm, 相对湿度86%。

我们根据植被覆盖度、人为干扰程度等因素选择3块研究样地, 样地基本情况如下: (1) I号样地位于中国科学院西双版纳热带植物园, 植被覆盖度为85%, 人为干扰较少。(2) II号样地位于西双版纳自治州勐仑镇罗梭江边, 植被覆盖度为30%, 人为干扰中度。(3) III号样地位于西双版纳自治州勐仑镇中心街边, 植被覆盖度为10%, 人为干扰严重。

2 研究方法

2.1 隐头果内小蜂群落调查

2002–2004年, 在垂叶榕的隐头果颜色变黄并且果壁开始变软、果内小蜂即将羽化出蜂前, 在每一样地采集隐头果60个, 共180个带回实验室。室内用120筛目的绢纱袋(20 cm × 15 cm)单果分装, 并将样果掰开以辅助羽化小蜂出果, 单果隔离系紧袋口, 待瘿花内所有小蜂羽化完成时, 收集每个果内羽化出来的小蜂, 置于75%的酒精内保存, 并做好采集记录和标签。在实验室内, 借助Olympus(SZX12-3141)体视显微镜, 对收集到的榕小蜂进行分类鉴定, 统计单果内各种小蜂的数量。

2.2 数据分析

采用物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Pielou均匀度指数和重要值分析垂叶榕隐头果内小蜂的群落结构(Pielou, 1975; 孙儒泳等, 1992)。其中: 物种丰富度指数(S)为出现在样地中的物种的种数。

Shannon-Wiener多样性指数:

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (1)$$

Pielou均匀度指数:

$$J = H' / \ln S \quad (2)$$

$$\text{重要值}(IV) = \text{相对密度} + \text{相对频度} \quad (3)$$

以上公式中, S 为样地中小蜂的总种数, P_i 为种 i 的个体数占总个体数的比例。相对密度为样地中某种小蜂总数占全部小蜂总数的比例, 相对频度为样地中某种小蜂出现的样果数占总样果数的比例。

3 结果

3.1 小蜂群落结构

3个样地180个隐头果内共收集小蜂49,149只, 隶属于膜翅目小蜂总科8个属13个种(表1)。单果内小蜂平均有273.05只, 最低为36只/果, 最高为817只/果。*E. koningsbergeri*是垂叶榕的唯一传粉者, 呈现性二型现象。雌虫黑色, 有翅, 体小; 雄虫黄色, 无翅。这种传粉榕小蜂平均雌雄比(♀:♂)是11.19:1, 明显偏雌性。在小蜂群落中, 传粉榕小蜂占94.88%, 其余为隶属于*Walkerella*, *Sycoscapter*, *Philotrypesis*, *Sycobia*, *Acophila*, *Sycophila*和*Ormyrus*7个属的非传粉小蜂。非传粉小蜂中*Walkerella*和*Philotrypesis*属的个体比例最多, 分别

占非传粉小蜂总数的48.11%和41.07%。

3.2 不同样地内小蜂群落多样性比较

由表2可以看出, 3个样地的多样性指数和丰富度指数都有显著的差异, 其变化趋势是: I 号样地> II 号样地>III号样地; 而就均匀度而言, I 号样地和 II 号样地无明显差异, 但都显著高于III号样地。这说明在植被覆盖度高、人为干扰相对较少的生境能给更多种类的小蜂提供适宜繁殖的环境。

3.3 不同样地内小蜂相对密度、相对频度和重要值的比较

不同样地内的小蜂群落组成有很大差异, 但传粉榕小蜂都是优势种。I 号样地内传粉榕小蜂的相对密度最少, 约占83.19%; 其次是II号样地, 占有96.84%; 而3号样地高达99.15%(图1a)。3个样地中传粉榕小蜂的相对频度是1(图1b), 即每个果内都存在传粉榕小蜂。I 号样地内存在的非传粉小蜂多达12种; II号样地出现了9种; 而III号样地仅出现5种, 明显低于其他2个样地。3个样地出现频度都相对较高的是*Walkerella benjamini* 和*Philotrypesis* sp.2, 频度较低的是*Acophila* sp.1、*Sycophila* sp.1和*Ormyrus*

sp.1。从图1(c)可以看出, 传粉榕小蜂的重要值最大, 说明它们占据着隐头果内的绝大部分瘿花资源。在非传粉小蜂中, *W. benjamini* 和*Philotrypesis* sp.2的重要值在3个样地中相对较大, 说明它们在非传粉小蜂中占据重要地位, 生存能力强, 能在比较广的生境条件下繁殖。

3.4 传粉榕小蜂和非传粉小蜂之间的关系

从图2中可看出, 随着非传粉小蜂的增多, 传粉榕小蜂的数量随之显著地减少。这表明非传粉小蜂的存在对传粉榕小蜂种群的繁衍造成了显著的负面影响($N=180, R^2=0.18, P<0.01$)。

4 讨论

4.1 小蜂群落结构与生境的关系

不同的小蜂对环境的适应能力是不一样的, 但无论何种生境, 传粉榕小蜂都占据着绝大部分瘿花资源, 非传粉小蜂的数量在较差的环境中显著减少, 高榕隐头果内的小蜂也存在这种现象(段柱标等, 2005)。这与传粉和非传粉小蜂采取的繁殖策略不同有关。传粉榕小蜂与寄主是高度专一性的互惠共生关系, 它们形成了一系列的互相适应的特征。

表1 垂叶榕隐头果内小蜂的种类及其生物学特性
Table 1 Species and their biological characteristics of the fig wasps in *Ficus benjamina*

科/亚科 Family/Sub-family	种类 Species	可能的生物学特性 Presumbe traits
Agaoninae	1 <i>Eupristina koningsbergeri</i>	传粉者 Pollinator
	2 <i>Walkerella benjamini</i>	造瘿者 Gall-maker
Otitesellinae	3 <i>Walkerella</i> sp.1	造瘿者 Gall-maker
	4 <i>Sycoscapter</i> sp.1	复寄生者 Parasitoid
Sycoryctinae	5 <i>Philotrypesis tridentata</i>	寄居者 Inquiline
	6 <i>Philotrypesis</i> sp.1	寄居者 Inquiline
	7 <i>Philotrypesis</i> sp.2	寄居者 Inquiline
	8 <i>Sycobia</i> sp.1	造瘿者 Gall-maker
Epichrysomallinae	9 <i>Sycobia</i> sp.2	造瘿者 Gall-maker
	10 <i>Sycobia</i> sp. 3	造瘿者 Gall-maker
	11 <i>Acophila</i> sp.1	造瘿者 Gall maker
Eurytomidae	12 <i>Sycophila</i> sp.1	复寄生者 Parasitoid
Ormyridae	13 <i>Ormyrus</i> sp. 1	复寄生者 Parasitoid

表2 不同样地垂叶榕隐头果内小蜂群落的多样性指标比较
Table 2 Species diversity index of fig wasp community inside the syconium of *Ficus benjamina* in different study sites

样地 Study site	多样性指数 Shannon-Wiener index	均匀度指数 Pielou evenness index	物种丰富度 Abundance
I	0.70 a	0.43 a	5.12 a
II	0.37 b	0.37 a	2.13 b
III	0.04 c	0.05 b	1.63 c

*不同的字母表示两者间有显著差异(Tamhane's T2多重比较, $P<0.05$)
*Numbers marked by different letters indicate significant difference between different study sites (Tamhane's T2 multiple range test) ($P<0.05$)

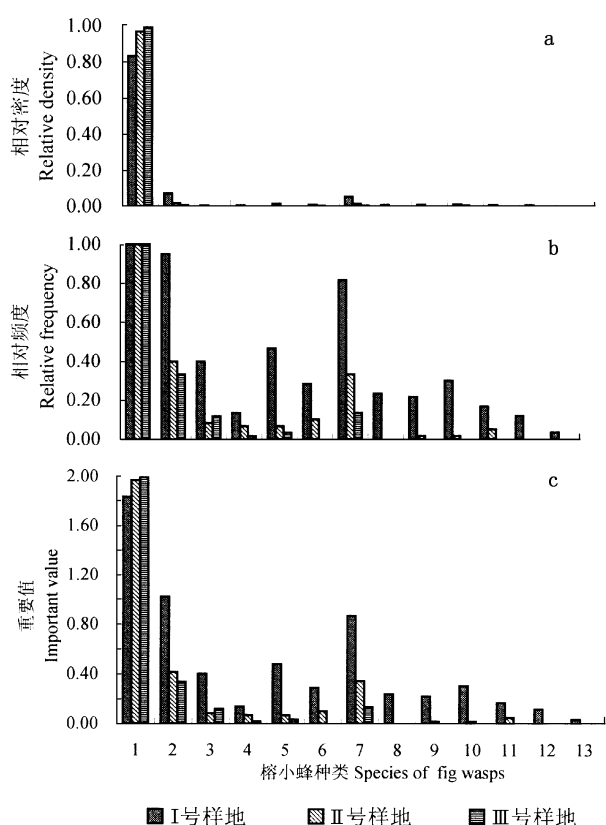


图1 不同样地内小蜂群落的相对密度(a)、相对频度(b)和重要值(c)(榕小蜂种类见表1)

Fig. 1 Relative density(a), relative frequency(b) and important value(c) of the fig wasp community in *Ficus benjamina* in different study sites. Fig wasp species are the same as in Table 1.

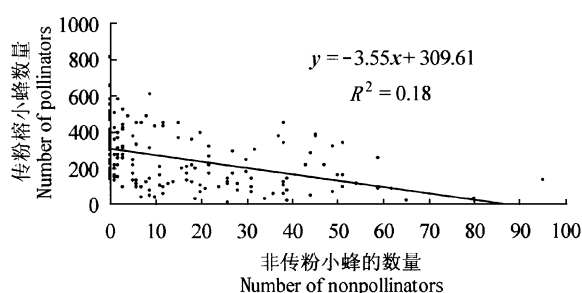


图2 垂叶榕隐头果内非传粉小蜂与传粉榕小蜂的相关关系
Fig. 2 Correlation between pollinating fig wasps and non-pollinating fig wasps in the syconium of *Ficus benjamina*

无论外界生境如何, 只要传粉榕小蜂找到寄主钻入隐头果内, 就能在毫无干扰的情况下产卵繁殖后代; 而非传粉小蜂大都在果外产卵, 其产卵过程更

易受外界的干扰, 因此它们更倾向于选择植被覆盖度高、干扰相对小的生境中的隐头果作为其产卵繁殖场所, 在这种生境下榕树隐头果内的小蜂群落结构更为复杂。由此也说明保护和恢复热带雨林生态环境是维持和保护热带雨林生物多样性的有效措施之一。

4.2 传粉榕小蜂与非传粉小蜂之间的关系

在榕树隐头果内存在多种非传粉小蜂, 它们通过利用隐头果内不同层次的雌花(Cook & Power, 1996; Kerdelhué & Rasplus, 1996), 或通过产卵时间上的分化(Kerdelhué *et al.*, 2000; Weiblen & Bush, 2002), 或是通过幼虫食性分化与传粉榕小蜂共同利用隐头果内的雌花资源繁衍后代(Cook & Rasplus, 2003)。非传粉小蜂的存在对传粉榕小蜂的繁殖存在着负面影响(Compton, 1993; West & Herre, 1994; Herre *et al.*, 1997), 本文也证实了这一点。垂叶榕隐头果内 *Walkerella* 属的非传粉小蜂是造瘿类小蜂, 在传粉榕小蜂产卵之前到果外产卵繁殖, 与传粉榕小蜂争夺产卵位点。 *Sycosapter* 和 *Philotrypesis* 属的非传粉小蜂是在传粉榕小蜂产卵后才到果外产卵繁殖, 它们是寄居类或复寄生类小蜂, 将卵产于传粉榕小蜂或其他非传粉小蜂的瘿花中或其体内, 与寄主小蜂竞争营养导致其饿死或直接杀死寄主, 从而对传粉榕小蜂产生负面影响。

这些非传粉小蜂为什么能够与传粉榕小蜂长期共存而不危及榕—蜂共生系统的稳定性呢? 非传粉小蜂与传粉榕小蜂同时羽化, 但它们必须依赖雄性传粉榕小蜂咬开的出蜂孔才能离开隐头果(Janzen, 1979)。非传粉小蜂一般将卵产到多个隐头果内繁殖后代, 这样可以避免对传粉榕小蜂的过度负面影响。榕树隐头果小蜂群落一般来说可能是不饱和的(Hawkins & Compton, 1992; Compton *et al.*, 1994)。此外, 榕树外有很多的蚂蚁, 蚂蚁可能会对榕—蜂共生系统产生较大的影响(Janzen, 1979)。榕树上的蚂蚁能强烈地影响非传粉小蜂在榕果上产卵, 而对传粉榕小蜂的产卵影响不大, 这种影响间接有利于榕树和传粉榕小蜂的繁殖(魏作东等, 2005; Schatz *et al.*, 2006)。

致谢: 法国榕小蜂分类专家JY Rasplus先生帮助鉴定了垂叶榕隐头果内的小蜂种类; 中国科学院西双

版纳热带植物园段柱标和邓晓保老师,徐磊、魏作东、徐法健、谢晓波、陈春以及张进媛、彭艳芬、周冬华、李春在本实验中给予了很大的帮助,在此表示感谢。

参考文献

- Bajjnath H, Ramcharun S (1988) Reproductive biology and Chalcid symbiosis in *Ficus burtt-davyi* (Moraceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, **25**, 227–235.
- Berg CC (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, **45**, 605–611.
- Bronstein JL (1988) Mutualism, antagonism, and the fig–pollinator interaction. *Ecology*, **69**, 1298–1302.
- Bronstein JL (1991) The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, **61**, 175–186.
- Compton SG (1993) One way to be a fig. *African Entomology*, **1**, 151–158.
- Compton SG, Rasplus JY, Ware AB (1994) African fig wasp parasitoid communities. In: *Parasitoid Community Ecology* (eds Hawkins B, Sheehan W), pp. 343–368. Oxford University Press, Oxford.
- Cook JM, Power SA (1996) Effect of within-tree flowering asynchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australian fig species. *Journal of Biogeography*, **23**, 487–493.
- Cook JM, Rasplus JY (2003) Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 241–248.
- Duan ZB (段柱标), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣), Xu L (徐磊) (2005) Fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **25**, 2590–2594. (in Chinese with English abstract)
- Gu HY (谷海燕), Yang DR (杨大荣) (2003) Community structure and species diversity of fig wasps from *Ficus altissima*. *Biodiversity Science* (生物多样性), **11**, 188–196. (in Chinese with English abstract)
- Hawkins BA, Compton SG (1992) African fig wasp communities: undersaturation and latitudinal gradients in species richness. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 361–372.
- Herre EA, West SA, Cook JM, Compton SG, Kjellberg F (1997) Fig wasps: pollinators and parasites, sex ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequences. In: *Social Competition and Cooperation in Insects and Arachnids. Vol. 1. The Evolution of Mating Systems* (eds Choe J, Crespi B), pp. 226–239. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janzen DH (1979) How to be a fig? *Annual Review of Ecological Systematics*, **10**, 13–51.
- Kerdelhué C, Rasplus JY (1996) 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.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY (2000) Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps. *Ecology*, **81**, 2832–2849.
- Machado CA, Robbins N, Gilbert MTP, Herre EA (2005) Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **102** (Suppl.1), 6558–6565.
- Morris WF, Bronstein JL, Wilson WG (2003) Three-way coexistence in obligate mutualist–exploiter interactions: the potential role of competition. *American Naturalist*, **161**, 860–875.
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*, pp. 16–51. John Wiley, New York.
- Schatz B, Proffitt M, Rakhi BV, Borges RM, Hossaert-Mckey M (2006) Complex interactions on fig trees: ants capturing parasitic wasps as possible indirect mutualists of the fig–fig wasp interaction. *Oikos*, **113**, 344–352.
- Sun RY (孙儒泳), Li B (李博), Zhuge Y (诸葛阳), Shang YC (尚玉昌) (1992) *General Ecology* (普通生态学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Ulenberg SA (1985) The phylogeny of the genus *Apocrypta* Coquerel in relation to its hosts, *Ceratosolen* Mayr (Agaonidae) and *Ficus* L. In: *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks*, pp. 149–176. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.
- van Noort S (1991) *The Systematics and Phylogenetics of the Sycoecinae* (Agaonidae, Chalcidoidea, Hymenoptera). PhD thesis, Rhodes University, Grahamstown, South Africa.
- Weiblen GD, Bush GL (2002) Speciation in fig pollinators and parasites. *Molecular Ecology*, **11**, 1573–1578.
- Wei ZD (魏作东), Xu L (徐磊), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣) (2005) Impact of *Oecophylla smaragina* on the percentage number of offspring of pollinator and nonpollinating wasps on *Ficus racemosa*. *Zoological Research* (动物学研究), **26**, 386–390. (in Chinese with English abstract)
- West S, Herre EA (1994) The ecology of the New World fig parasitizing wasps *Idarens* and implications for the evolution of the fig–pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **258**, 67–72.
- Yao JY (尧金燕), Zhao NX (赵南先), Chen YZ (陈贻竹), Jia XC (贾效成), Deng Y (邓源), Yu H (于慧) (2005) Effects of ovary stratification on the reproduction of fig seeds and pollinating wasps in *F. benjamina* L. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni* (中山大学学报(自然科学版)), **44**, 272–274. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 闫文杰)