

聚果榕榕果小蜂种群分布格局及其生境和季节差异比较*

张光明** 谷海燕 宋启示 徐磊 彭艳琼 杨大荣

(中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303)

【摘要】 采用多个指数对西双版纳地区聚果榕榕果小蜂的种群分布格局进行了检测,并重点运用基于方差/均值比率法的 t 值测度比较了其生境和季节差异。结果表明,6种聚果榕榕果小蜂的种群分布格局皆呈聚集分布;传粉小蜂聚集强度在生境序列上,原始雨林 \approx 严重干扰地段 \gg 中度干扰地段,在季节序列上,雨季 $>$ 干热季 $>$ 雾凉季;非传粉小蜂不同种类不同性别随着生境和季节变化皆表现出明显的聚集强度差异。对各种聚集强度变化的发生机理与其对聚果榕-传粉者互惠共生体进化稳定性进行了讨论,认为保护榕树、保护榕树和传粉昆虫互惠共生体的重点应放在保护其原始森林生境方面。

关键词 聚果榕 榕果小蜂 种群分布格局 互惠共生 环境压力 西双版纳

文章编号 1001-9332(2004)04-0627-07 **中图分类号** S718.7 **文献标识码** A

Comparison of habitats and seasonally differentiated distribution patterns of fig wasp populations associated with *Ficus racemosa* in Xishuangbanna. ZHANG Guangming, GU Haiyan, SONG Qishi, XU Lei, PENG Yanqiong, YANG Darong (Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2004, 15(4):627~633.

The population distribution patterns of fig wasps associated with *Ficus racemosa* in Xishuangbanna were studied by using several indexes. The results indicated that the distribution patterns of 6 fig wasp species were all clump. The aggregative intensity of pollinating wasp (*Ceratosolen fusciceps*) population at primeval rain forest was nearly equal to that at seriously disturbed site, whereas they were both much higher than that at moderately disturbed site. In the meanwhile, the population aggregative intensity for the same wasp species was higher in rainy season than in dry-hot season, and the lowest was occurred in foggy-cool season. Non-pollinating wasp (*Platyneura testacea*, *Platyneura mayri*, *Platyneura agraensis*, *Apocrypta westwoodi*, *Apocrypta* sp.) population and each of their sex group were varied significantly in aggregative intensity, responding to the habitat change and seasonal alteration. The protection of original habitat should be focused on the protection of the mutualism of *Ficus racemosa* and fig wasps.

Key words *Ficus racemosa*, Fig wasps, Population distribution pattern, Mutualism, Environment selective pressure, Xishuangbanna.

1 引言

作为热带雨林生态系统中一个关键植物类群^[24,44],榕树在森林生态系统中的特征和功能受到各国学者重视^[14]。聚果榕(*Ficus racemosa*)同全世界其它约750种榕树^[4]一样,与传粉昆虫聚果榕小蜂(*Ceratosolen fusciceps*)之间存在着严格专一的互惠共生关系。聚果榕必须由聚果榕小蜂为其传粉方可产生种子繁殖有性后代,而后者也只给前者传粉,且必须在该种榕树隐头花序(榕果)腔内的短柱雌花内产卵才能完成其生活史。两者间的互利关系已经发展到不能互缺的协同进化高级阶段^[46]。生活在聚果榕榕果内的小蜂总科(Chalcidoidea)昆虫除榕小蜂科(Agaonidae)的传粉者聚果榕小蜂外,通常还有几种非传粉小蜂(non-pollinating wasp)。这些生长发

育在聚果榕榕果内的共生和寄生小蜂(下文称“榕果小蜂”,英文名为 fig wasps,包括传粉小蜂和非传粉小蜂^[16,40])共同组成了聚果榕榕果小蜂群落,其间复杂的相互关系构成了多种不同形式的选择压力,深刻作用于榕树-榕小蜂互惠共生体^[8,15,22]。聚果榕与相关榕果小蜂的研究目前刚刚起步^[46],对于其它榕树-传粉者共生体已有的研究工作主要集中在形态解剖^[12,35]、系统分类^[4,9,32]、物候学^[23]、行为生态^[26]、传粉生物学及繁殖生态学^[46]、共生伙伴间的相互适应^[11,19,38]、化学生态^[37]、资源分配^[42]、性比进化^[14~16,40,41]、进化稳定对策^[2,3,15~17,23]及综合

* 中国科学院知识创新工程重要项目(KSCX2-SW-105)、国家自然科学基金项目(30170171)、中国科学院特别支持费(STZ-01-18)、云南省应用基础基金资助项目(2000C0083M,2001C0065M)。

** 通讯联系人。

2002-10-08收稿,2003-02-17接受。

理论探讨^[19,25,30,31,38,42]等方面,关于榕果小蜂群落生态及小蜂种间关系研究仅见几例^[8,13,20~22],榕果小蜂种群分布格局研究尚未见报道。

昆虫种群空间分布格局是由物种内在特征与栖息生境相互作用形成的个体在空间上的分布形式,其研究对于了解物种栖息特征、种群扩散行为、捕食者与猎物关系、种内和种间竞争关系及确定有效的抽样设计方案等皆有重要意义^[33]。聚果榕榕果小蜂鉴于同寄主植物间特殊而密切的生物学关系,其种群分布格局不仅受地理环境作用,而且还受到聚果榕的个体生长状态、生活史和种群空间分布等寄主生物生态学特征的影响。有研究表明,雌雄同株榕树的一个繁育单元通常由数百个分布在106~632 km²范围内的互交个体所组成,这一面积比任何其它已报道过的植物种类都大得多^[27]。如此,热带地区生境片段化则首先会明显改变榕树及其相关榕果小蜂的种群分布格局和繁育单元大小和结构,进而对榕树-榕果小蜂共生体的进化和稳定、对热带雨林局域生物多样性结构和丰富度都会产生重大影响。

本研究的目标是弄清西双版纳地区聚果榕榕果小蜂的种群分布格局类型,揭示聚果榕榕果小蜂的种群分布格局和种内结构(主要是性别结构)对热带地区生境片段化及季节性气候变化的响应,探讨聚果榕-榕果小蜂互惠共生体在当地人为影响生境破碎化的条件下榕果小蜂种群和群落所面对的选择压力及进化趋势。

2 研究地区与方法

2.1 研究地区概况

西双版纳地区位于中国西南边陲云南省南部,处于横断山系南部无量山脉和怒山山脉的余脉山原、山地地区,地处21°08′~22°36′N,99°56′~101°50′E,南面与老挝、缅甸接壤。澜沧江(进入老挝后称湄公河)流经该地区,其干流及其主要支流罗梭江、南腊河、流沙河和南览河等,分别控制着该地区之大部,纵横交错的河流两岸是热带雨林存在的主要地方。土壤类型主要有砖红壤、赤红壤、山地红壤、紫色土、石灰岩土等。大气环流形势主要为西南季风所控制,属于西部型季风热带气候,但全年受两个不同属性气团进退交替作用。5~10月夏季风来自印度孟加拉湾印度洋海面,降雨丰沛,是为雨季;11月至翌年4月被西风带南支急流控制,干暖晴朗,名曰干季,不过其中11~2月雾浓露重,日雾露水量达1 mm,形成了干季中的雾凉季,其后则为干热季^[50]。本地区热带雨林分布的核心区勐腊县城(海拔631.9 m),年均温21℃,≥10℃活动积温7639℃,最热月(6月)均温24℃,最冷月(1月)均温15.2℃;相对湿度87%,年均风速0.5 m·s⁻¹;

年降雨量1532 mm,其中,雨季(5~10月)降雨1250.4 mm,占全年降雨量的81.6%。这些符合热带雨林的发育条件。然而,该地区由于地处热带北缘,加之以山原地貌为主,同世界热带雨林分布的主要地区相比,湿度和热量水平偏低,年较差和日较差偏大,具明显过渡性^[7]。

2.2 聚果榕及其与传粉者互惠共生体的生活史简介

聚果榕系桑科(Moraceae)榕属(*Ficus* Linn.)大乔木,成年植株高25~40 m,胸径60~120 cm;主要分布在热带东南亚地区,我国广西南部、云南南部、贵州南盘江等地区均有分布,越南、印度、马来全岛、大洋洲北部、巴布亚新几内亚等地区也有分布^[9]。该树种喜生于潮湿地带,常见于河流两岸、沟谷溪边。在西双版纳热带雨林区生长的聚果榕的不同植株上,一年四季均可见挂果。该种榕树雌雄同株,即同一榕果内发育有雄花、正常雌花(受粉后发育成种子)、瘿花(被榕果小蜂占据的雌花)和败育雌花。该种榕树与其传粉榕小蜂(*C. fusciceps*)之间存在着专性互惠共生关系。雌性榕小蜂自成熟榕果飞出后,会借助接受期榕果(雌花正在开放的绿色小榕果)释放出的特殊化学信息引诱而作定向飞行,寻找并接受期榕果^[37]并从其花序托口经过重叠交错的苞片钻进榕果腔内,在到处爬行寻找产卵部位的同时顺便完成了给榕树的授粉。通常榕小蜂在一个雌花的子房内只产1粒卵,产卵结束后很快死于榕果腔内,其尸体可存留一段时期而后被发育的榕果分解、消化和吸收。子代榕小蜂伴随着榕果的生长发育在其生活的雌花(瘿花)子房内经历着从卵到成虫的生活史演变过程。到榕果内雄花发育成熟时,榕小蜂也几乎同时羽化为成虫。这时候雄性榕小蜂先行咬破自己寄生的瘿花壁而爬出瘿花,接着为雌性榕小蜂咬破瘿花壁,并在该成熟榕果腔内完成交配。同时,最先羽化的雄性榕小蜂寻找到合适的部位在榕果壁上凿开外出蜂口,随后,已经完成交配和采集到成熟花粉的雌性榕小蜂便沿出蜂口飞出榕果腔,去寻找新的可接受榕果,如此循环往复。按照Galil等^[11]的意见,雌雄同株榕树榕果的全部发育时期可分为5个阶段:花前期(pre-female phase)、雌花期(female phase)、间花期(interfloral phase)、雄花期(male phase)和花后期(postfloral phase)。其中,雌花期又常被称作接受期,在此时期传粉小蜂前来产卵和传粉,而在雄花期传粉者及其它非传粉小蜂发育为成虫离开它们诞生和成长于其中的榕果。

2.3 6种聚果榕榕果小蜂的主要生物学特征

生活在聚果榕榕果内的传粉昆虫并不孤单,在其入住榕果前后不久,通常有另外几种非传粉小蜂自榕果外用其产卵器穿透榕果壁产卵于某些雌花子房内从而使其后代发育成长生活在榕果内与传粉者相伴而生。对同一榕果而言,它们时有缺席者。在西双版纳,常见的5种非传粉小蜂是属于Sycophaginae科的*Platyneura testacea*、*P. mayri*、*P. agragensis*和属于Sycoryctinae科的*Apocrypta westwoodi*、*Apocrypta* sp.等。6种小蜂的雄虫均无翅,而雌虫有翅。它们的产卵器管套的长度顺序是:*C. fusciceps* < *P. testacea* < *P. mayri* < *A. westwoodi* ≈ *Apocrypta* sp. < *P. agragensis*。结合已有工

作与我们的研究,初步确定 5 种非传粉小蜂的食性及功能类型是:*P. testacea* 为造瘿者(gall-maker 或 galler)和竞争者(competitor)(对传粉小蜂),*P. mayri* 和 *P. agraeensis* 为造瘿者,*Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi* 为拟寄生者(parasitoid)或巢内共生者(inquiline)^[5,20,38]。

2.4 野外调查

从 2000 年 1 月至 2002 年 7 月,于西双版纳勐仑、勐腊、勐醒、勐养、勐罕和景洪等 6 个地段内的原始热带雨林、中度干扰下的热带森林和人为活动干扰严重地段等 3 种类型生境中生长的 34 株聚果榕成年植株上,采集近成熟(雄花期)而尚未出蜂(经严格检验无出蜂口)的榕果,用 120 目绢纱网袋分单个榕果套装扎紧袋口编号保存,记录采集时间和采集地生境特征,然后带回室内令榕果自行出蜂。待绝大部分小蜂出飞后,用乙醚麻醉之,解开网袋,剖开榕果,细心检查所有瘿花,把尚未从瘿花内出来的小蜂用镊子和解剖针轻轻剥出,之后把所有生长和发育在同一榕果内的小蜂装入 75% 酒精小瓶中保存。2002 年 5 月至 8 月期间经专家对聚果榕榕果小蜂进行种类鉴定后,历时 80 余天对两年多时间里采集到的所有单榕果小蜂样品进行了分种类分性别计数,最后获得 314 个聚果榕榕果的单榕果小蜂数量资料。

在上述工作的同时,采集不同发育时期的榕果进行解剖,观察榕果和昆虫的生物学特性;特别是雌花期(接受期)和雄花期(出蜂期)的榕果,对其生物学和生态学特征做了重点观测记录。

2.5 种群分布格局测度

Svedberg(1922)最早应用非随机性的数量测定进行空间格局分析^[52]。20 世纪 60 年代以前人们常用泊松分布、负二

项分布、奈曼分布等离散分布的数学模型进行理论拟合以分析种群空间格局。后来方差均值比率法和 Greig-Smith 相邻格子样方法等一些运用统计计数分布型指数(即测定聚集强度的指数)的方法被广泛应用于植被生态学分析和判断种群分布格局。在昆虫种群生态研究中,则仍多采用负二项分布和其他一些模拟方法进行格局研究^[33,43]。

本文运用:扩散系数 $DI = V/m$ 、聚集指数 $CI = V/m - 1$ 、平均拥挤度 $M^* = V + (V/m) - 1$ 、聚块性指数 $PAL = M^*/m$ 、Green 指数 $GI = (V/m - 1)/(n - 1)$ 和负二项分布参数 $k = m/(V/m - 1)$ 和丁氏扩散指数 $DD = [1 + m + (m/k)]/(1 + m)$ 等指标^[10,28,36,43,48,49,52] 分别测度聚果榕榕果小蜂的种群分布格局并加以比较分析而后做出综合判断;在以扩散系数测定时,用 t 值($t = (V/m - 1)/\sqrt{2/(n - 1)}$)检验分布格局偏离泊松分布的显著性。上述公式中, V 是小蜂多度的方差, m 是小蜂多度的均值, n 是榕果数。

3 结果与分析

3.1 6 种聚果榕榕果小蜂种群分布格局

各指标对 6 种小蜂种群分布格局的测定皆得到一致结果: $DI > 1, CI > 0, M^* >, PAI > 1, GI > 0, PI > 0, DD > 1; t > t_{314-1,0.01}$,表明 6 个种皆为聚集分布(表 1)。基于方差/均值比率法的 t 值可用来比较种群的聚集程度, t 值越大,表明种群的聚集程度越高,反之,则越低^[52]。从总体上看,*C. fusciceps*、*A. westwoodi* 和 *P. mayri* 的聚集程度比较高,而其余 3 个种群较低一些。其它指数的测定也显示出相近的结论。

表 1 6 种聚果榕榕果小蜂种群分布格局的比较

Table 1 Comparison of population distribution patterns of 6 fig wasp species associated with *Ficus racemosa*

物种 Species	扩散系数 DI	t -值 t -value	聚集指数 CI	平均拥挤度 M^*	聚块性指数 PAI	Green 指数 GI	聚集强度 PI	丁氏扩散 指数 DD	格局类型 Pattern
1	879.29	10987.41**	878.29	1167.84	4.0333	14.8863	0.3297	4.0229	聚集分布 Clump
2	75.46	931.52**	74.46	141.62	2.1088	1.2621	0.9019	2.0925	聚集分布 Clump
3	117.11	1452.52**	116.11	263.58	1.7873	1.9680	1.2701	1.7820	聚集分布 Clump
4	80.59	995.64**	79.59	112.55	3.4143	1.3490	0.4142	3.3432	聚集分布 Clump
5	149.69	1860.05**	148.69	191.43	4.4781	2.5201	0.2875	4.3986	聚集分布 Clump
6	62.62	770.90**	61.62	100.17	2.5987	1.0445	0.6255	2.5583	聚集分布 Clump

1. *Ceratosolen fusciceps*, 2. *Platyneura testacea*, 3. *Platyneura mayri*, 4. *Platyneura agraeensis*, 5. *Apocrypta westwoodi*, 6. *Apocrypta* sp. * * $P < 0.01$.

3.2 生境和季节性差异

对原始雨林、中度干扰地段、严重干扰地段 3 种不同生境类型和雨季、雾凉季、干热季 3 个季节之间的 t 值(基于方差/均值比率法)比较发现,每个小蜂种的生境差异和季节差异皆十分明显(表 2)。

对于生境差异来说,传粉者 *C. fusciceps* 种群在原始雨林和严重干扰地段的聚集程度都远远高于中度干扰地段,也就是说,当原始雨林受到一定程度的人为干扰后传粉小蜂种群的聚集程度急剧降低,但随着干扰的进一步加剧,其聚集程度又会大幅度

反弹回升。*C. fusciceps* 雌蜂的变化与整个种群相似,而雄蜂则在干扰进一步加剧时回升度没有雌蜂高。与传粉者相反,*A. westwoodi* 种群、雌蜂、雄蜂的最大聚集出现在中度干扰地段,最小聚集发生在严重干扰地段。然而,同属的 *Apocrypta* sp. 却表现出明显不同的情况——最大聚集出现在严重干扰地段,在原始雨林中聚集程度趋于最低。*Platyneura* 属的 3 种小蜂表现出几乎一致的规律性,即在严重干扰地段聚集程度最高,而原始雨林和中度干扰地段 2 种生境下的分布状况相差不大。

表 2 不同生境不同季节中聚果榕榕果小蜂各种群及各性别小蜂的聚集分布格局强度比较(运用方差/均值比率法的 t 值)
Table 2 Comparisons of aggregative intensity for each fig wasp population and each sex in different habits and different seasons by means of employing t -value of Variance/Mean Method

种名 Species	性别 Sex	原始雨林 Primeval rain forest	中度干扰地段 Moderately disturbed site	严重干扰地段 Seriously disturbed site	雨季 Rainy season	雾凉季 Foggy-cool season	干热季 Dry-hot season
<i>Ceratosolen fusciceps</i>	P	6950.57	1862.19	6683.89	9918.45	1135.98	1676.87
	♀	4404.82	1374.03	3967.48	5999.71	1000.87	1089.44
	♂	3533.48	691.02	2660.18	4729.28	291.52	740.86
<i>Platyneura testacea</i>	P	350.68	125.63	584.46	812.93	79.98	82.91
	♀	249.12	106.50	520.96	631.24	77.72	83.54
	♂	170.45	56.23	169.79	311.15	19.88	17.82
<i>Platyneura mayri</i>	P	506.76	551.80	1109.05	1252.93	239.00	498.05
	♀	345.39	363.97	865.25	955.68	176.69	375.16
	♂	280.83	301.41	488.81	591.29	96.17	175.32
<i>Platyneura agragensis</i>	P	466.37	478.12	715.29	900.06	336.02	105.02
	♀	348.87	369.97	506.09	628.84	275.41	71.22
	♂	127.48	172.78	274.61	351.90	100.31	39.68
<i>Apocrypta westwoodi</i>	P	992.22	1928.69	279.65	1721.09	60.94	44.88
	♀	383.88	998.86	237.34	755.41	23.73	26.37
	♂	693.38	996.07	147.03	1202.75	55.03	33.09
<i>Apocrypta sp.</i>	P	225.27	277.12	695.60	764.19	127.29	232.81
	♀	143.37	227.68	414.47	517.23	74.72	135.81
	♂	126.36	153.20	343.56	366.69	98.10	123.43

P: 小蜂种群 Fig wasp population, ♀: 雌蜂 Female fig wasp, ♂: 雄蜂 Male fig wasp.

在季节差异方面,6 种榕果小蜂皆在雨季出现极端的聚集分布,它们的 t 值同紧接雨季之后的雾凉季相比,前者分别是后者的 8.73 倍(*C. fusciceps*)、10.16 倍(*P. testacea*)、5.24 倍(*P. mayri*)、2.67 倍(*P. agragensis*)、28.24 倍(*A. westwoodi*)、6.00 倍(*Apocrypta sp.*),而这种从雨季到雾凉季小蜂聚集程度的减弱,在传粉者 *C. fusciceps* 和非传粉小蜂 *P. testacea* 中是雄蜂甚于雌蜂,而 *Apocrypta* 属 2 种小蜂情况正好相反,*P. mayri* 和 *P. agragensis* 的两性差异甚微.从雾凉季到干热季,小蜂的聚集程度变化情况是,*C. fusciceps*、*P. mayri* 和 *Apocrypta sp.* 出现回升,*P. agragensis* 继续下降,*P. testacea* 和 *A. westwoodi* 则保持平稳.其间,5 种非传粉小蜂的种内两性动态表现出很强的同步性,而对于传粉者,聚集程度回升主要发生在雄蜂群体中,雌蜂保持稳定.

聚果榕榕果小蜂种群分布格局的生境和季节差异一方面环境对昆虫发生作用的结果,另一方面也是昆虫和榕树互惠共生体对环境变化的某种适应性反应对策.

4 讨 论

4.1 聚果榕榕果小蜂种群的聚集分布格局成因

自然界中,大部分生物种类的分布格局为聚集分布,这主要是由生物的繁殖特征(无性繁殖或果实和种子的散播等)及生境的斑块异质性决定的^[47].榕果小蜂由于严格寄生在榕果雌花的子房内度过其生活史的绝大部分时间,故其种群分布格局受到寄主榕树生态地理分布的强烈影响.聚果榕为东南亚

典型热带雨林地区分布的高大乔木树种,在某些类型的热带雨林群落中有较高的重要值^[45].在西双版纳,该种榕树通常分布于江河溪流两侧的沟谷地带和沿河道路两侧,独特的生境要求和本地区复杂化的多山地貌使其种群分布呈现出特征明显的斑块状聚集分布.再加上该树种的开花结果物候具有树之间不同步、树内整齐的特性(作者个人观察结果),所以其传粉小蜂及相关的非传粉小蜂进行产卵、定居、发育、羽化、交配、迁飞等生命活动时便别无选择地表现出显著的局域斑块性,即聚集性.然而,不同小蜂物种之间聚集程度的不同及其性别差异却是榕树-传粉者互惠共生体与非传粉昆虫间复杂的相互作用适应于当地环境条件综合生态作用的结果,同时也是榕树-传粉者互惠共生体于群落水平上在长期地质历史演变过程中形成的一种进化稳定对策.

不过,在榕树个体水平上这种共生体是十分脆弱的,其对生境变化和气候波动反应相当敏感.榕树个体水平上的共生体种间关系和昆虫群落组织水平和特征的变化^[6]会进一步作用于榕树的地方性局域种群,并引起榕树-传粉者共生体的短期生态学调整甚至长期进化改变.

4.2 小蜂种群分布格局空间变化及其生态学意义

研究表明,由人为活动导致的西双版纳热带雨林生境片断化对聚果榕传粉小蜂的种群分布格局产生了强烈影响.在原始热带雨林中,聚果榕尽管在局部地段常常集中出现因而在包含它们的样方中占有数量可观的重要值,但是,就几十平方公里或更大面积尺度的森林群落来看,该种榕树总体上并不多见.

同时,虽然传粉小蜂具有飞翔几十公里的能力^[14,27],但总是趋于在最短距离内搜寻到接受期榕果以尽快完成产卵活动是每一个小蜂的迫切愿望和最可能的行为模式^[18]。所以在榕树-传粉者生活史既定的前提下,寄主榕树的斑块性聚集分布格局决定了传粉者种群分布格局的强烈聚集。然而,当原始森林遭到人为干扰后情况就大不一样了。在中度干扰地段,聚果榕凭借其大量鸟兽喜食的果实和种子、种子的高萌发能力和植株快速生长等优势扩大其种群,当地民众因其宗教信仰而形成的对菩提树(*F. religiosa*)和聚果榕等“佛祖成道树”的严格有效保护在很大程度上也促进了聚果榕种群密度的增大和分布连续性的增强。这样,传粉者在同一搜寻时间内可找到的近距离目标寄主增多,因而其种群分布的聚集性便相应减弱。这乍看起来似乎是一件不错的事——榕树数量增多同时传粉小蜂数量和种群分布的均匀程度提高;但从进化的角度来看情况并不甚妙,因为,榕树与其传粉昆虫都是在长期进化过程中高度特化的生物种类,物种各自的特化和二者所形成的互惠共生体的极端独特性决定了它们在整个自然生态系统中的脆弱性和系统不稳定性^[51]。而寄主资源高度异质性决定下的传粉者远距离迁飞本身就是一种促使传粉者种系遗传优化的选择压力,传粉者的遗传优化与其远距离迁飞(携粉传粉)反过来又会促进榕树的杂交优势并进一步加强榕树-传粉者互惠共生体的进化稳定性。当人为干扰发生后,这种选择压力减弱或失去,榕树-传粉者互惠共生体的进化稳定性也相应地大打折扣,同时,寄主和小蜂种群聚集强度减弱、生境异质化程度降低,使系统内物种间相互作用的生态稳定性受到干扰^[39,47]。那么,当人为干扰进一步加剧时传粉小蜂的聚集程度反弹升高,这是否意味着上述有效的选择压力作用重新增大、共生体的进化稳定性和种间相互作用生态稳定性再获提高呢?作者认为,答案是否定的。因为首先,通常1株聚果榕1年挂榕果4~6次,每次结榕果数量以10万计(作者个人观测),每个榕果产种子 1780.21 ± 699.91 粒(赵庭周,个人通讯),产传粉小蜂 289.55 ± 504.58 头,无论是榕树还是传粉昆虫都远远未到濒危程度;其次,人为严重干扰地段聚果榕的聚集主要是农业活动所致,而耕作制度的变革和人口流动则构成了另一种不确定因素和对榕树-传粉者共生体及相关物种生存的潜在威胁,人为严重干扰明显改变了榕果小蜂群落的结构和各小蜂种群的数量对比关系,种间竞争和种内竞争的对比关系

发生激烈动荡,使该系统在地质历史上形成的稳定格局受到严峻挑战^[51]。此外,严重干扰地段的生态环境气候相对于原始森林发生了巨大变化,太阳直射强度和相对(于原始森林)时间增大,各时间单位的平均温度升高,温度日较差增大,等等,这些都使共生系统中的每个物种面临的生存环境更加严酷,例如,传粉小蜂在一天当中适宜的活动时间缩短,蚂蚁等捕食者的侵袭频率和强度增大,榕果在阳光直射下为维持榕果腔内小蜂生长发育环境的稳定而需要做出水分蒸腾等生理调节的负荷加重^[14]。所以说,在人为严重干扰状态下聚果榕传粉小蜂的高度聚集分布非但不是榕树和传粉者共生体的进化稳定特征,而恰恰是该系统面临着更为恶劣生存和进化环境的危险信号。

在非传粉小蜂中,*Platyneura*属3种小蜂在严重干扰地段聚集程度最高,而在原始雨林和轻度干扰地段2种生境下的分布状况相差不大。这可能意味着该属昆虫对环境扰动的忍耐幅度较大(如在轻度干扰时聚集程度变化不大),但它们对环境的要求相对较高,当干扰进一步加大时它们的反应则非常显著。种群分布聚集程度的大幅度增高标志着其面对的某些环境选择压力加大。*Apocrypta*属2种小蜂具有非常相近的形态特征和比较接近的生活习性,在严重干扰地段,一种出现最小聚集,另一种出现最大聚集,二者可能在新的选择压力下在某些维度上发生了较大程度的生态位分离^[1,47]。非传粉昆虫在人为干扰条件下发生的诸多生态特征的改变对榕树-传粉者互惠共生体生态和进化的综合影响有待于做进一步的研究。

4.3 小蜂种群分布格局的季节动态及其对榕树-传粉者互惠共生关系的影响

比较不同季节中聚果榕榕果小蜂的种群分布格局,可以发现,所有小蜂皆于雨季出现极端的聚集分布,该季度由方差/均值比率法的 t 值表示的聚集强度高达到其后雾凉季的2.67~28.24倍。这充说明雨季天气构成了榕果小蜂活动(特别是迁飞和搜寻产卵场所——雌花期榕果的活动)一个限制因子,此外还可能与该季榕果虫害严重(作者个人观察)有关。从雨季到雾凉季,传粉者聚集分布减弱的种内结构动态是雄蜂比雌蜂减弱幅度大,这从另一侧面说明了雨季繁殖性雌蜂产卵场所更加集中,因为在同一榕果内产卵的雌蜂越多,其后代的性比越高(雄蜂比例越大)^[40,41]。然而,*Apocrypta*属2种小蜂种内性比结构变化趋势与传粉者相反,其中机理尚不清楚。

同雾凉季相比,雨季中 *A. westwoodi* 的聚集程度增加倍数比 *Apocrypta* sp. 高出近 5 倍之多(t 值表示的绝对聚集前者为后者的 2 倍多),此结果是否意味着降雨形成了两种小蜂达到属内分化的选择压力,还需做更仔细的考察。*Platyneura* 属 3 种小蜂中, *P. testacea* 对雨季的反应更为强烈一些(雨季对雾凉季的聚集程度加大倍数更高),这可能是由于该种小蜂同传粉者竞争同一时期的雌花资源,在气候条件和传粉者两方面的选择压力作用下,该种小蜂分布格局特征与传粉者出现了趋同适应^[51],种间强烈的竞争促进二者的共存^[34]。另外,2 个种 *P. mayri* 和 *P. agragensis* 可能对雨季气候具有较强的适应性(比如在迁飞能力方面),其雨季分布的聚集加大倍数并不太高。

在西双版纳,每年 3~4 月的降雨量低,气温高,天气炎热干燥,被称为干热季。这时候对榕树-传粉者互惠共生体发生作用的主要环境选择压力是高温。面对高温条件,传粉者、*P. mayri* 和 *Apocrypta* sp. 3 个种群的分布格局在雾凉季的基础上再度聚集增强,而 *P. agragensis* 却继续减弱,另外 2 种没有明显变化。这一现象告诉我们,高温对传粉者、*P. mayri* 和 *Apocrypta* sp. 3 种小蜂的活动具有负作用,*P. testacea* 和 *A. westwoodi* 对温度的适应幅度比较宽,而 *P. agragensis* 似乎还有一定程度的偏爱高温习性。这里,最令人感兴趣的仍然是传粉者,在高温选择压力下传粉者种群分布格局的再度聚集增强主要发生在雄蜂群中,而雌蜂几乎保持平稳,这与性比计算结果(干热季传粉者的性比大幅度提高)是一致的。同时,这一现象与接受期榕果的进蜂数(繁殖性雌蜂的数量)统计分析结果(未发表资料)相吻合。这说明干热季的高温环境使传粉者的活动集中规模更强,同时期进入同一榕果中产卵的传粉小蜂数量增多,致使一个榕果中孕育和生产的传粉小蜂的偏雌性性比降低^[47]。

4.4 小蜂种群分布格局的空间变化和季节差对榕树-传粉者共生体进化的生态学意义不同

气候变化研究表明,热带地区气候恶化的基本趋势是雨季缩短、降雨集中、瞬时降雨强度增大。按照以上分析,这将加剧繁殖性雌蜂聚集分布格局,使整个传粉小蜂种群分布格局的聚集强度增大。从生境异质性有利于提高生物种群的遗传多样性和增强系统稳定性的角度来说,气候变化特别是规律性极强的季节性气候特征交替,一般不会对聚果榕-传粉者互惠共生体的进化造成重大的毁灭性妨碍。因为

聚果榕种子产量极高,传粉者种群更是惊人地庞大,气候的季节性变化为该共生系统提供了丰富的反复出现的进化选择动力,这对植物和昆虫的种系繁盛和优化以及对二者互惠共生体的总体适应性^[29]提高都具有积极意义。

然而,热带地区生境破碎化的后果与气候变化(包括季节更替和年际差异)的影响不同。因为生境破碎化和原始雨林面积减少几乎是不可逆转的现实,由于人为干扰造成的生境恶化不但无法为植物和昆虫的种系繁盛提供契机,反而会在较短的时期内给它们及其互惠共生体带来灾难性的打击。所以,保护榕树、保护榕树和传粉昆虫互惠共生体的重点应放在保护它们的原始生境—热带雨林和亚热带森林—上面去,相应科研工作也应给予高度重视。

本文在研究聚果榕榕果小蜂种群分布格局的生境和季节差异时仅采用了基于方差/均值比率法的 t 值比较一种方法,尽管该方法已被一些研究实例证明非常好用,所得结果比较可靠^[49,52],并在本研究中成功应用,然而,仍有必要运用其它多种方法进行比较验证。

致谢 法国昆虫分类专家 Jean-Yves Rasplus 帮助鉴定了文章所及的榕果小蜂标本,谨致谢忱!

参考文献

- 1 Abrams PA. 1977. Density-independent mortality and interspecific competition; a test of Pianka's niche overlap hypothesis. *Am Nat*, 111: 539~552
- 2 Anstett MC, Bronstein JL, Hossaert-McKey M. 1996. Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism? *J Evol Biol*, 9: 4217~428
- 3 Anstett MC, Hossaert-McKey M, Kjellberg F. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends Ecol Evol*, 12: 94~99
- 4 Berg CC. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 45: 605~611
- 5 Bronstein JL. 1991. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism. *Oikos*, 61(2): 175~186
- 6 Brown JS. 1996. Coevolution and community organization in three habitats. *Oikos*, 75: 193~206
- 7 Cao M, Zhang JH. 1997. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Biodiver Conser*, 6: 995~1006
- 8 Compton SG, Rasplus JY, Ware AB. 1994. African fig wasp parasitoid communities. In: Hawkins BA, Sheehan W eds. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford: Oxford University Press. 343~368
- 9 Delectis Florae Reipublicae Popolaris Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edita (中国科学院中国植物志编辑委员会). 1998. *Flora Reipublicae Popolaris Sinicae*. Tomus 23(1). Beijing: Science Press. 122~123 (in Chinese)
- 10 Forman RT, Hahn CD. 1980. Spatial patterns of trees in Caribbean semi-evergreen forest. *Ecology*, 61: 1267~1274
- 11 Galil J, Eisikowitch D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in east Africa. *Ecology*, 49(2): 259~269
- 12 Ganeshiah KN, Kathuria P, Shaanker RU. 1999. Does optimal packing of flowers in syconia shape style length variation in monoe-

- cious figs? *Biotropica*, 31(2):312~320
- 13 Hawkins BA, Compton SG. 1992. African fig wasp communities: undersaturation and latitudinal gradients in species richness. *J Anim Ecol*, 61:361~372
 - 14 Herre EA. 1996. An overview of studies on a community of Panamanian figs. *J Biogeogr*, 23:593~607
 - 15 Herre EA, West SA. 1997. Conflict of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp-seed trade-off. *Proc R Soc Lond, B*, 264:1501~1507
 - 16 Herre EA, West SA, Cook JM, et al. 1997. Fig-associated wasps: Pollinators and parasites, sex-ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequences. In: Choe JC, Crespi BJ eds. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arthropods*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 226~239
 - 17 Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, et al. 1999. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends Ecol Evol*, 14(2):49~53
 - 18 Huang S-Q(黄双全), Guo Y-H(郭友好). 2000. Advances in pollination biology. *Chin Sci Bull (科学通报)*, 45(3):225~237 (in Chinese)
 - 19 Janzen DH. 1979. How to be a fig? *Ann Rev Ecol Syst*, 10(1):13~51
 - 20 Kerdelhue C, Rasplus J-Y. 1996a. Non-pollinating afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 75(1):3~14
 - 21 Kerdelhue C, Rasplus J-Y. 1996b. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism. *Oikos*, 77(1):163~166
 - 22 Kerdelhue C, Rossi JP, Rasplus J-Y. 2000. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, 81(10):2832~2849
 - 23 Kjellberg F, Gouyon P-H, Ibrahim M, et al. 1987. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution*, 41(4):693~704
 - 24 Lambert FR, Marshall AG. 1991. Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *J Ecol*, 79:793~809
 - 25 Ma W-L(马炜梁), Chen Y(陈勇), Li H-Q(李宏庆). 1997. A summarize of the study on fig trees and their pollinators. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 17(2):209~215 (in Chinese)
 - 26 Murray MG. 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, *Philotrypes pilosa*. *Anim Behav*, 35:488~506
 - 27 Nason JD, Herre EA, Hamrick JL. 1998. The breeding structure of a tropical keystone species. *Nature*, 391:685~687
 - 28 Pemadasa CJ, Squires ER. 1981. Pattern in a rain forest in Sri Lanka. *J Ecol*, 69:117~124
 - 29 Peng Y-X(彭奕欣), Huang S-J(黄诗笺). 1997. *Evolutionary Biology*. Wuhan: Wuhan University Press. (in Chinese)
 - 30 Qin J-D(钦俊德). 1987. *The Relationship between Insect and Plant*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
 - 31 Qin J-D(钦俊德), Wang C-Z(王琛柱). 2001. The relation of interaction between insects and plants to evolution. *Acta Ent Sin(昆虫学报)*, 44(3):360~365 (in Chinese)
 - 32 Rasplus J-Y. 1994. The one-to-one species specificity of the *Ficus-Agaoninae* mutualism: how casual? In: van der Maesen LJJG, van der Burgt XM, van Medenbach de Rooy JM. eds. *The Biodiversity of African Plants (Proceedings 4th AETFAT Congress)*. Dordrecht-Boston-London: Kluwer Academic Publishers. 639~649
 - 33 Shi G-S(石根生), Li D-M(李典谟). 1997. Spatial distribution of mason-pine caterpillar pupae and its parasitic natural enemy guilds for the overwintering generation in the different pine forests. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 17(4):386~392 (in Chinese)
 - 34 Vandermeer J, Evans M, Foster P, et al. 2002. Increased competition may promote species coexistence. *Proc Nat Acad Sci*, 99(13):8731~8736
 - 35 Verkerke W. 1989. Structure and function of the fig. *Experientia*, 45:612~622
 - 36 Wang K(王昆), Chen P-L(陈佩龙), Wang Q-M(王其明), et al. 1998. On the spatial patterns of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) and predatory mite *Allothrombium puluinum* larvae in cotton fields. *Nat Enem Insects(昆虫天敌)*, 20(2):56~63 (in Chinese)
 - 37 Ware AB, Compton SG. 1994. Responses of fig wasps to host plant volatile cues. *J Chem Ecol*, 20(3):785~802
 - 38 Weiblen GD. 2002. How to be a fig wasp. *Ann Rev Ent*, 47:299~330
 - 39 West SA, Herre EA, Windsor DM, et al. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J Biogeogr*, 23:447~458
 - 40 West SA, Murray MG, Machado CA, et al. 2001. Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, 409:510~513
 - 41 West SA, Pen I, Griffin AS. 2002. Cooperation and competition between relatives. *Science*, 296:72~75
 - 42 Wiebes JT. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann Rev Ecol Syst*, 10:1~12
 - 43 Wu X-G(邬祥光). 1985. *Mathematical Analysis Methods in Common Use of Entomological Ecology*. Beijing: Agricultural Press. (in Chinese)
 - 44 Xu Z-F(许再富). 1994. Fig trees—A keystone plant resource in the tropical rain forest ecosystem of Southern Yunnan. *Biodiver Sci(生物多样性)*, 2(10):21~23 (in Chinese)
 - 45 Xu Z-F(许再富), Zu H(朱华), Yang D-R(杨大荣), et al. 1996. The keystone species in the tropical rain forests of Xishuangbanna. In: Ma K-P(马克平) ed. *Ecosystem Diversity in Key Areas of China*. Hongzhou: Zhejiang Science and Technology Press. 1~14 (in Chinese)
 - 46 Yang D-R(杨大荣), Wang R-W(王瑞武), Song Q-S(宋启示), et al. 2000. Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *For Res(林业科学研究)*, 13(5):477~484 (in Chinese)
 - 47 Zhang D-Y(张大勇). 2000. *Researches on Theoretical Ecology*. Beijing: Chinese Higher Education Press. (in Chinese)
 - 48 Zhang F(张峰), Shangguan T-L(上官铁梁). 2000. Population patterns of dominant species in *Elaeagnus mollis* communities, Shanxi. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 24:590~594 (in Chinese)
 - 49 Zhang J-T(张金屯). 1995. *Methods for quantitative plant ecology*. Beijing: China Science and Technology Press. (in Chinese)
 - 50 Zhang K-Y(张克映). 1963. An analysis on the characteristics and forming factor of climate in the south part of Yunnan. *Acta Meteorol Sin(气象学报)*, 33:218~230 (in Chinese)
 - 51 Zhang Y(张昀). 1998. *Life Evolution*. Beijing: Beijing University Press. (in Chinese)
 - 52 Zheng Y-R(郑元润). 1997. The applicability of various methods in analysis of *Picea mongolica* population spatial distribution pattern. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 21:480~484 (in Chinese)

作者简介 张光明,男,1968年生,助理研究员,主要从事生态演替、进化生态学和生态哲学研究,发表论文10余篇。E-mail: guangming3333@yahoo.com.cn