

榕小蜂食性分化与榕树—榕小蜂系统稳定性

孙宝发^{1,2} 王瑞武^{1*} 胡 忠²

1 (中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223)

2 (汕头大学生物系, 汕头 515063)

摘要: 在榕树与其传粉小蜂组成的互利共生系统中, 理解传粉小蜂与各种非传粉小蜂如何共存是解决这一系统稳定性维持机制问题的关键之一。生态位分化被普遍认为是传粉小蜂与各种非传粉小蜂共存的最主要动力。而作为生态位分化中最基础的食性分化在这一系统中如何具体实现尚不清楚。2006年12月至2007年6月, 我们以聚果榕 (*Ficus racemosa*) 为材料, 通过对果内6种榕小蜂进行独立放蜂及两两组合定量放蜂, 并对传粉小蜂分别进行不携带花粉和不能产卵的技术处理, 研究了寄生在聚果榕果内的5种非传粉小蜂的食性及相互关系, 分析了在不同季节下寄生蜂与寄主间的相关系数。研究结果表明: 在5种非传粉小蜂中, *Platyneura testacea* 和 *P. mayri* 是造瘿者, 能独立刺激子房发育成瘿花, 并使果实发育成熟; 而 *Apocrypta* sp., *A. westwoodi* 和 *P. agraensis* 只能寄生于某些已发育的虫瘿, 为拟寄生者, 它们各自分别与 *P. testacea*、*P. mayri* 和传粉小蜂 *Ceratosolen fusciceps* 存在着一对一的寄生关系。拟寄生者与寄主间的相关性在不同季节下会显示出不同的结果, 这表明过去文献中用物种间的相关系数推理而确定的食性关系可能是不可靠的。对自然采集榕果内的小蜂群落分析表明, 传粉小蜂处于优势地位, 这说明在自然情况下非传粉小蜂的种群维持在一个较低水平, 对榕树—传粉小蜂系统稳定性影响较小, 故能与之长期共存。

关键词: 榕树, 非传粉小蜂, 互利共生, 食性, 生态位分化, 西双版纳

Diet segregation of fig wasps and the stability of fig–fig wasp mutualism

Baofa Sun^{1,2}, Ruiwu Wang^{1*}, Zhong Hu²

1 Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

2 Biology Department, Shantou University, Shantou 515063

Abstract: In the fig–fig wasp reciprocal mutualism, understanding mechanisms of coexistence between pollinating wasps and non-pollinating wasps is an important and relevant topic. Niche partitioning has widely been considered as the most important mechanism in the coexistence of pollinating and non-pollinating wasps. In this study, we experimentally examined the diet of five species of non-pollinators and the relationship among fig wasps in *Ficus racemosa* in Xishuangbanna, southern China, from Dec. 2006 to Jun. 2007. *Platyneura testacea* and *P. mayri* are gall-makers, but oviposit sequentially, utilizing different female flowers at different developmental stages; *Apocrypta* sp., *A. westwoodi* and *P. agraensis* are parasitoids of *P. testacea*, *P. mayri* and *Ceratosolen fusciceps* respectively, presenting species-specific relationships with the hosted species. Species correlation coefficients differed greatly among seasons and conditions, suggesting that the use of correlation analysis to deduce or identify relationships between species in previous studies may be of limited value. Pollinators were the dominant species at our study sites. In these conditions, non-pollinating wasps exist at relatively low population density, and therefore may have a weak impact on the stability of the mutualism, potentially enabling the non-pollinating wasps coexist with the mutualism between figs and fig wasps.

Key words: mutualism, fig, non-pollinator fig wasps, diet, niche separation, Xishuangbanna

收稿日期: 2008-08-28; 接受日期: 2008-10-29

基金项目: 国家自然科学基金(30670272, 30770500)和国家重点基础研究发展项目(“973”计划)(2007CB411600)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangrw@mail.kiz.ac.cn

群落中物种如何共存是群落生态学研究的重要问题之一。生态位分化假说认为,当资源存在空间差异并且每一物种都在其有竞争优势的位置定居时,大量物种可以共存(Gause, 1934; Hardin, 1960; Whittaker, 1965; Connell, 1978; Wilson, 1990; Chesson, 1991)。生态位分化被认为是物种共存的基础(Tilman, 1982),它主要表现在栖息地分化、食性分化、生理分化和体型分化,而食性分化是物种共存最常见的机制(Gause, 1934; 孙儒泳, 1992)。大多数动物生态学家认为,食性分化在所有生态位分化中是最基础的,因为它是所有动物赖以生存的根本(孙儒泳, 1992; Molles, 2002)。

榕树与其传粉榕小蜂是一类高度专一的互利共生系统(Galil *et al.*, 1970; Ramirez, 1970; Jazen, 1979; Wiebes, 1979; Berg, 1989; 马炜梁等, 1997; Weiblen, 2002)。除了传粉榕小蜂,每种榕树的榕果内也寄生有几种非传粉小蜂,有些榕树上寄生的非传粉小蜂种类多达30种以上(Compton & Hawkins, 1992)。如此繁多的非传粉小蜂种类是如何在这一互利共生系统中实现共存的?有关的研究报道并不多(赵庭周等, 2001; 杨大荣等, 2003; 张光明等, 2003; Wang *et al.*, 2005)。食性是决定某物种与其他物种间基本关系的主导因素,其分化对物种共存有着重要的影响。寄生在榕树上的非传粉小蜂根据其食性通常分为造瘿者(gall-maker)和寄生小蜂(包括拟寄生者(parasitoid)和寄居者(inquiline)) (Bronstein, 1991; Hawkins & Compton, 1992; West & Herre, 1994; Kerdelhué *et al.*, 2000)。综合考虑某种榕树上所有非传粉小蜂的食性生态位分化将有助于了解榕树—榕小蜂系统中各种小蜂共存的机制(杨成云等, 2005)。

本研究通过采用对各种小蜂进行独立放蜂及两两组合定量放蜂等方法对各种榕小蜂的食性和寄生蜂的寄主确定进行了研究,明确小蜂之间的相互影响方式及影响程度,分析食性分化对榕树—榕小蜂系统的影响和在维持系统稳定性上的作用,为研究这一系统中各种小蜂的共存提供科学依据,对理解群落生态学中物种通过生态位的分化来实现共存的机制有着重要的意义。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究样地设在云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇,地理位置为 $21^{\circ}41'-22^{\circ}36'N$, $99^{\circ}56'-101^{\circ}25'E$,海拔550–680 m。总体上为热带季风性气候,可分为干热季、雨季和雾凉季,干热季从每年的3月到5月,雨季从每年的6月到10月,雾凉季从每年的11月到次年2月。全年的气温比较稳定,年平均气温为 $21.4^{\circ}C$,1月气温最低,月平均气温 $11.2^{\circ}C$,4月平均气温最高,月平均气温 $33.5^{\circ}C$ 。年均降水量1,557.0 mm,主要集中在雨季,相对湿度86%。森林植被为热带雨林北缘类型,榕树是关键类群之一(杨成云等, 2005)。

1.2 研究材料

聚果榕(*Ficus racemosa*)是桑科榕属的高大乔木,雌雄同株,一般高4–25 m,是亚洲热带雨林中的一个广布种。在西双版纳,聚果榕全年都挂果(杨大荣等, 2000),一年可结果4–6次,挂果周期2–3个月不等,有时可能近4个月,周期的长短依赖于气温、水分和营养状况(杨大荣等, 2001),同一隐头果内的雌花和雄花成熟期不同步,整个花期分为花前期、雌花期、间花期、雄花期和成熟期(Galil & Eisikowitch, 1968)。

聚果榕果内的6种榕小蜂及其相关生物学特征如表1所示。

1.3 研究方法

我们于2006年12月至2007年6月进行了各种小蜂的独立放蜂及两两组合放蜂实验,确定各种非传粉小蜂的食性和寄生蜂的寄主,同时采集了自然成熟榕果,统计果内各种小蜂数量并分析它们之间的相互关系。

1.3.1 非传粉小蜂的独立放蜂实验

因为寄生蜂离开寄主就不能生存,我们通过对各种非传粉小蜂进行独立放蜂来实现寄生蜂与其寄主的分离,以确定它是否为寄生蜂。如果它能独立发育成熟,则表明它为造瘿者;而独立放蜂时若无子代小蜂出现,则表明它的生存需要另一种小蜂即寄主的存在,其食性为寄生。

将刚结的隐头果用120筛目的绢纱袋进行套袋,共套了150个果。在果实发育过程中对各种非传粉小蜂分别进行独立放蜂实验。放蜂的当天早上,采集近成熟且经严格检验无出蜂口的榕果带回实验室,掰开榕果,用吸管将果内出飞的小蜂按种类收集放蜂,每种小蜂各放30个果,每果20只,放完后

表1 聚果榕内榕小蜂种类及其生物学特征
Table 1 The species of fig wasps in *Ficus racemosa* and their biological characteristics

| 种类 Species | 生态型 Ecotype | 产卵特征 Oviposition | 产卵时隐头果发育阶段 Developing phase of syconium on oviposition |
|------------------------------|----------------------|---------------------|---|
| 榕小蜂亚科 Agaonidae | | | |
| <i>Ceratosolen fusciceps</i> | 传粉小蜂 Pollinator | 果内产卵 Inside | 雌花期 Female phase |
| 长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae | | | |
| <i>Platyneura testacea</i> | 非传粉小蜂 Non-pollinator | 果外产卵 Outside | 花前期 Prefemale phase |
| <i>P. mayri</i> | 非传粉小蜂 Non-pollinator | 果外产卵 Outside | 花前期至间花期 Prefemale to interfloral phase |
| <i>P. agraensis</i> | 非传粉小蜂 Non-pollinator | 果外产卵 Outside | 间花期 Interfloral phase |
| 延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae | | | |
| <i>Apocrypta</i> sp. | 非传粉小蜂 Non-pollinator | 果外产卵 Outside | 花前期 Prefemale phase |
| <i>A. westwoodi</i> | 非传粉小蜂 Non-pollinator | 果外产卵 Outside | 间花期 Interfloral phase |

重新套上绢纱袋直至榕果发育成熟。将发育过程中脱落的放蜂果采回,剖开观察榕果内有无瘿花的产生。当果实发育成熟时,采下单果放入绢纱袋内带回实验室,让子代榕小蜂自然羽化在隔离袋内。根据榕果内所放小蜂的发育情况确定其食性。

1.3.2 寄生蜂的寄主确定实验

独立放蜂实验结果表明, *Platyneura testacea*和 *P. mayri*为造瘿者, *Apocrypta* sp.、*A. westwoodi*和 *P. agraensis*为寄生小蜂。为了确定寄生蜂的寄主,我们进行了两两组合放蜂实验。

因为寄生蜂只有与其寄主共同存在时,榕果内才会有它的后代出现,我们将*Apocrypta* sp.、*A. westwoodi*和 *P. agraensis*分别与传粉小蜂及造瘿者进行组合放蜂,若组合的小蜂为其寄主,那么在发育成熟果内应有寄生蜂的存在。

将刚结的隐头果用120筛目的绢纱袋进行套袋,共套了270个果。在果实发育过程中根据各种榕小蜂的产卵顺序和产卵天数对传粉小蜂*Ceratosolen fusciceps*, *P. testacea*和 *P. mayri* 3种小蜂分别与*Apocrypta* sp., *A. westwoodi*和 *P. agraensis*进行两两组合定量放蜂,放蜂时每种非传粉小蜂每果20头,传粉小蜂每果3头,每个组合均放30个果,放完后重新套上绢纱袋直至榕果发育成熟。当果实发育成熟时,采下单果放入绢纱袋内带回实验室,让子代榕小蜂自然羽化在隔离袋内,根据榕果内各种寄生蜂的存在与否确定其寄主。为分析成熟果内共存的两种小蜂彼此间的影响,对有两种小蜂的成熟果内的小蜂数量分类进行统计。

1.3.3 确定*P. agraensis*是传粉小蜂的拟寄生者或

寄居者

通过上面的实验结果我们发现*P. agraensis*只有与传粉小蜂组合放蜂时,成熟果内才有*P. agraensis*后代的存在,这说明*P. agraensis*的生存离不开传粉小蜂。*P. agraensis*对传粉小蜂的依赖可能有两个原因:一是它完全寄生于传粉小蜂;二是它自己不能产生瘿花,需要寄居在传粉小蜂的瘿花内以发育的种子为食,为了验证它到底是传粉小蜂的拟寄生者还是寄居者我们对传粉小蜂处理之后进行了下面的实验。

(1)令传粉小蜂不带花粉:下午采集出蜂前的成熟榕果,用解剖刀将榕果近顶部环剖一“盖”,将盖内的雄花用镊子或刀剔除,之后将盖再盖回榕果,用蘸过水的湿棉花包裹单果,避免果内水分的挥发影响到榕小蜂的出蜂。置放过夜后,次日早上任其自然出蜂,用于实验。

(2)令传粉小蜂不能产卵:在放蜂之前,用锋利的刀片将传粉小蜂的产卵鞘沿其根部切断。

为了检验经过处理的小蜂是否不带花粉和不能产卵,将处理后的两组传粉小蜂与一组正常的传粉小蜂分别进行放蜂,放蜂时每果均放入7头,每组均放20个果,放完后重新套上纱网袋。当果实发育成熟时,采下单果放入绢纱袋内带回实验室,统计各个果内的瘿花和种子数量。

将处理后的传粉小蜂与*P. agraensis*组合放蜂。第一组将3只不带花粉的传粉小蜂与20只*P. agraensis*组合,第二组将3只不能产卵的传粉小蜂与20只*P. agraensis*组合,每组均放20个果,放完后重新套上纱网袋。当果实发育成熟时,将单果分袋

采回, 观察各组的成熟果内是否有 *P. agraensis* 后代, 确定 *P. agraensis* 与传粉小蜂的关系。

1.3.4 自然成熟榕果的收集和处理及榕小蜂间相关性分析

从研究样地随机选取10株聚果榕成年植株, 采集了不同季节的共132个自然成熟且经严格检验无出蜂口的榕果, 统计单果内各种小蜂和种子的数量, 分析自然采集榕果内各种小蜂的组成, 及两两组合放蜂果和自然采集榕果中存在寄生关系的榕小蜂之间的相关性。两两组合放蜂果中小蜂之间的相关性采用Pearson相关分析, 自然采集榕果中小蜂之间的相关性采用偏相关分析。

1.3.5 数据的分析和处理

本文的数据分析采用独立样本*t*-test、单因素方差分析(ANOVA)、Mann-Whitney *U* tests、Pearson 相关分析、偏相关分析等方法, 通过调用SPSS 13.0 软件包程序实现。文中图表制作主要是通过调用Excel软件包程序完成。

2 结果

2.1 非传粉小蜂的食性确定

对5种非传粉小蜂进行的独立放蜂实验结果表明, 在聚果榕榕果内寄生的5种非传粉小蜂中, 仅*P. testacea*和*P. mayri*能独立刺激子房单性增殖发育成瘿花, 并能使果实没有在其他小蜂的条件下单独发育成熟, 且在成熟果内存在其小蜂后代, 这表明它们是植食的造瘿者。*Apocrypta*属的两种小蜂和*P. agraensis*则不能独立刺激子房发育成瘿花, 对它们进行独立放蜂的榕果在发育过程中全部脱落, 在脱落榕果内也没有瘿花的产生, 它们可能是拟寄生者或寄居者。

进一步通过两两组合放蜂实验的结果表明, *A. westwoodi*只有与*P. mayri*组合放蜂时榕果内才会有其后代存在, 而*Apocrypta* sp. 只有与*P. testacea*组合放蜂时榕果内才会存在其后代, *P. agraensis*只有在放了*C. fusciceps*的榕果内才能发育成熟(表2)。

根据各组榕果内*A. westwoodi*和*P. testacea*的存在情况, 我们可以确定*A. westwoodi*是*P. mayri*的拟寄生者; *Apocrypta* sp. 是*P. testacea*的拟寄生者, 它们与寄主是严格的一对一关系, 而与传粉小蜂并不存在着拟寄生关系。*P. agraensis*只有在放了传粉小蜂的榕果内才能发育成熟, 但传粉小蜂不仅能产生

表2 寄生小蜂与造瘿小蜂组合放蜂时子代的发育情况
Table 2 The adult wasp development in manipulative experiments in which parasitoid species are introduced across different gall makers respectively

| | <i>Ceratosolen fusciceps</i> | <i>Platyneura testacea</i> | <i>Platyneura mayri</i> |
|-----------------------------|------------------------------|----------------------------|-------------------------|
| <i>Apocrypta westwoodi</i> | — | — | + |
| <i>Apocrypta</i> sp. | — | + | — |
| <i>Platyneura agraensis</i> | + | — | — |

+ 后代存在; — 后代不存在
+, Offspring present; —, Offspring absent

小蜂后代, 也能使榕树产生种子, 通过这种简单的组合实验并不能确定 *P. agraensis* 是依靠传粉小蜂的后代还是依靠种子来发育的, 因此我们推断它是传粉小蜂的拟寄生者或寄居者。

对传粉小蜂不带花粉和不能产卵处理效果的检验结果表明: 当传粉小蜂正常携带花粉时, 果内所产生的种子数量基本稳定在1,500–2,600个; 而当它不携带花粉时, 果内基本不产生种子(产生种子最多的一个榕果只有5个种子)。带与不带花粉两种情况下, 种子产量存在显著差异 ($F=18.846$, $t=16.539$, $P<0.001$)。当传粉小蜂正常产卵时, 果内所产生的瘿花数量基本稳定在1,200–1,800个; 而当它不能产卵时, 榕果内基本没有瘿花产生(瘿花最多的一个榕果只有6个瘿花), 两种情况下的瘿花产量存在显著差异 ($F=26.949$, $t=24.856$, $P<0.001$) (表3)。因此, 经过处理的传粉小蜂达到了不能传粉或不能产卵的目的, 我们可以对传粉小蜂通过这样的处理来进行下面的实验。

处理过的传粉小蜂与 *P. agraensis* 的组合放蜂实验结果表明, 不带花粉的传粉小蜂与 *P. agraensis* 组合放蜂的成熟果内没有种子出现, 但均有传粉小蜂和 *P. agraensis* 后代存在; 而不能产卵的传粉小蜂与 *P. agraensis* 组合放蜂的所有成熟果内都有种子的产生, 但均没有传粉小蜂的后代存在, 也无 *P. agraensis* 出现。由此可见, 种子存在与否对 *P. agraensis* 发育没有影响, 而传粉小蜂后代的存在则是 *P. agraensis* 发育的必要条件, 因而可以确定 *P. agraensis* 是传粉小蜂的拟寄生者。至此, 我们可确定聚果榕上6种榕小蜂之间的关系如图1所示。

2.2 聚果榕小蜂群落结构分析

对自然采集的132个榕果内6种小蜂数量分类统计, 结果如图2所示。在自然采集的榕果中, 传粉小蜂所占比例最高, 为80.89%, 5种非传粉小蜂所占

表3 不同处理的传粉小蜂产生的种子和瘿花数
Table 3 Number of seeds and galls of the mature fruits under different treatments of introduced foundresses

| 处理 Treatments | 样本量 N | 瘿花数 Galls (mean ± SD) | 种子数 Seeds (mean ± SD) |
|---|----------|--------------------------------|--------------------------------|
| 正常小蜂 Natural foundresses | 20 | 1,541.25 ± 276.51 ^a | 2,095.20 ± 565.53 ^a |
| 不带花粉小蜂 Foundresses without pollen | 20 | 1,562.95 ± 220.70 ^a | 0.35 ± 1.02 ^b |
| 不能产卵小蜂 Foundresses that cannot oviposit | 20 | 0.40 ± 1.23 ^b | 1,996.25 ± 202.42 ^a |

同列内不同的字母表示两者间有显著差异 Different letters in the same column indicate significant difference at $P = 0.05$ level

表4 人工放蜂果及不同季节(雾凉季、干热季、雨季)榕果中寄生蜂与其寄主之间的相关系数
Table 4 The correlation coefficient of the parasitoids and their hosts in the control and natural mature fruits in different seasons (fog-cool、dry-hot and rainy)

| | 人工放蜂果 Control fruits (n = 30) | 自然采集榕果 Natural mature fruits | | |
|---|----------------------------------|------------------------------|-------------------------|----------------------|
| | | 雾凉季 Fog-cool (n = 36) | 干热季 Dry-hot (n = 51) | 雨季 Rainy (n = 45) |
| <i>P. agraensis</i> vs. <i>C. fusciceps</i> | -0.265 ^{ns} | 0.536 [*] | 0.489 ^{**} | -0.291 ^{ns} |
| <i>A. westwoodi</i> vs. <i>P. mayri</i> | -0.591 ^{**} | 0.344 [*] | -0.375 [*] | 0.007 ^{ns} |
| <i>Apocrypta</i> sp. vs. <i>P. testacea</i> | -0.197 ^{ns} | 0.183 ^{ns} | -0.392 ^{**} | -0.104 ^{ns} |

^{ns} $P>0.05$; * $P<0.05$; ** $P<0.01$

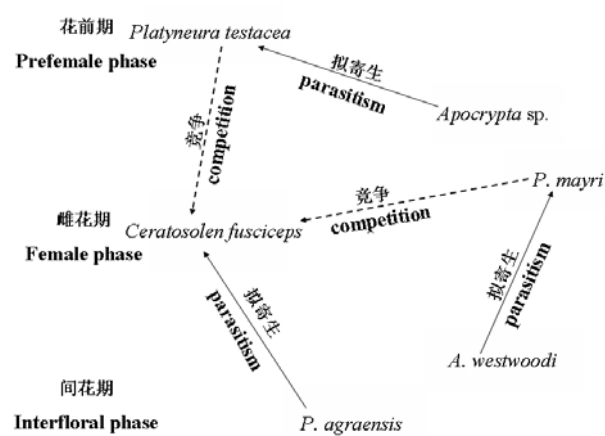


图1 聚果榕隐头果内各种小蜂之间的相互关系
Fig. 1 The relationships among all the fig wasps in the syconiums of *Ficus racemosa*

比例很小, 这说明在整个小蜂群落里, 非传粉小蜂对系统的影响较小, 传粉小蜂处于优势地位。

食性实验中两两组合放蜂果及自然采集榕果中存在寄生关系的小蜂之间的相关分析结果如表4所示。在存在寄生关系的三组小蜂中, 寄生蜂与其寄主之间的相关性在放蜂果以及不同季节的自然收集果中存在着差异, 这主要与榕果内寄主小蜂个体数量的多少有很大关系。如在放蜂果和干热季果内 *P. mayri* 与 *A. westwoodi* 成负相关, 在雾凉季和雨季的榕果内两者则为正相关。这是由于产卵的 *P. mayri* 数量在放蜂果和干热季远低于雾凉季和雨季,

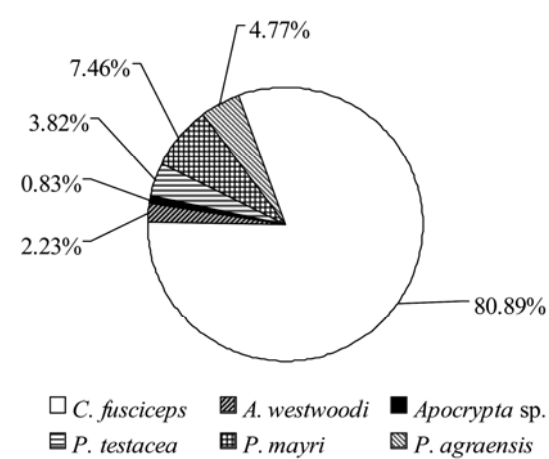


图2 自然采集的聚果榕果内6种小蜂数量百分比
Fig. 2 The proportions (%) of six wasp species in mature fruits of *Ficus racemosa*

形成的后代数量有限, 这使得榕果内的 *P. mayri* 后代较少, *A. westwoodi* 的寄生又减少了其数量, 因此呈负相关。而在雾凉季和雨季的榕果中, *P. mayri* 种群增大, 所得关系是正相关。两者之间的关系取决于榕果内 *P. mayri* 的数量。

3 讨论

3.1 根据物种作用方式确定小蜂食性

目前对榕树非传粉小蜂食性的研究主要是通过观察它们的产卵时序、瘿花形态以及同属小蜂的共同特征, 收集自然成熟果内的榕小蜂, 通过各种

榕小蜂的出现与否及数量多少来计算榕小蜂的种间关系,推测种间的作用方式(Bronstein, 1991; West & Herre, 1994; Cook & Power, 1996; Kerdelhué & Rasplus, 1996; West *et al.*, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000; Weiblen *et al.*, 2001; Weiblen & Bush, 2002)。而榕小蜂的种间关系会受环境因素的影响而改变,因此通过它所推测得到的食性关系并不可靠。我们通过定性实验的方法即对各种小蜂进行独立放蜂和两两组合放蜂实验确定了各种非传粉小蜂的食性和彼此间的寄生关系。这种方法完全从物种间作用方式的特点出发,其结论更为可靠,对确定其他榕树的各榕小蜂的食性也有着一定的指导意义,为以后对多种昆虫组成的群落中各种昆虫食性的直接确定提供了一种简单有效的研究方法。对传粉小蜂进行技术处理能够使传粉小蜂的产卵和传粉分开,可以更好地确定那些严格依靠传粉小蜂的非传粉小蜂到底是传粉小蜂幼虫的拟寄生者,还是以传粉小蜂传粉所产生的种子为食的寄居者。同时榕小蜂介入果内,分析它们后代之间的关系。

3.2 相关系数在分析物种相互关系上的局限性

对果内小蜂的相关分析表明,相同的寄生蜂和寄主之间在不同季节和不同条件下会显示不同的相关系数。因而,通过分析物种间的相关系数来推断物种的相互关系将是不可靠的,这可能也是过去文献中对相同物种推理出不同关系的主要原因(Wang *et al.*, 2008)。

在以前的研究中,各种共存的小蜂之间的物种关系几乎都是通过分析其数量间的相关系数确定或推理而来(Bronstein, 1991; West *et al.*, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000; Weiblen *et al.*, 2001)。然而,物种间的相关系数可能随环境的变化而出现扰动,无论是寄生、合作还是共存关系,物种间的关系都可能出现正相关、负相关或不相关(Holling, 1973; May, 1981; Hassell *et al.*, 1991; Wang *et al.*, 2008)。由于相关系数依赖于种群本身的密度(Wang *et al.*, 2008),因此我们不能期待用关系的正负来推断物种间的食性关系。拟寄生者和寄主的相关性与两种小蜂产卵时的相对数量有密切关系。因为寄生者只有在寄主种群建立后才能建立其种群,它的种群大小在很大程度上受到了寄主的制约。当寄主相对于寄生者数量占绝对优势时,寄主产下的卵对寄生者的寄生是十分充足的,两者往往表现为正相关;而

当寄主数量过少而寄生者数量较多时,则可能出现相反的结果。

3.3 榕小蜂的食性生态位分化

本研究表明,在聚果榕榕果内寄生的5种非传粉小蜂通过食性生态位分化来实现在这一互利共生系统中的共存。食性分化作为生态位分化的一个重要组成部分,在榕树—榕小蜂系统稳定性的维持上起着重要的作用。非传粉小蜂的食性分化使它们的关系错综复杂,彼此间存在着竞争或寄生关系,能够相互制约,这使它们的数量维持在一个较低水平,从而减少了非传粉小蜂对榕树—传粉小蜂系统稳定性的影响(Bronstein, 1988; Compton & Robertson, 1988; Cushman *et al.*, 1998; Schatz & Hossaert-Mckey, 2003; Schatz *et al.*, 2006)。自然采集的榕果内各种小蜂数量的统计结果也说明了这一点。在这些榕果内,传粉榕小蜂的个体数量占绝对优势,而其他5种非传粉小蜂个体数量相对较少,有的果内缺少个别种类,果内缺乏*Apocrypta* sp.的果量最多,其次为*A. westwoodi*,这两种小蜂较寄主种群小,符合寄生类的特点,它们只有在寄主种群建立后才能建立其种群,而且不可能完全占领寄主资源,这也说明该属在榕果群落中的竞争力较弱。寄生者专门寄生在造瘿者幼虫体内,靠寄生取食这些幼虫体内物质发育成长。造瘿者在寄生蜂作用下,其种群维持在一个较低水平,减少了其对传粉小蜂的竞争。当造瘿者与寄生者的作用保持稳定时,寄生者能够限制造瘿者的种群数量,使它们不能竞争性排除传粉小蜂。West等(1996)已经证明当寄生者与其寄主正相关时,寄生者的作用是稳定的。因此,在寄生关系的作用下,非传粉小蜂不能危及到传粉小蜂的优势地位,对榕树繁殖也没有显著影响,即对榕树—传粉小蜂系统稳定性影响较小,故能与之长期共存。在聚果榕中,*Apocrypta*属小蜂对*P. testacea*和*P. mayri*的寄生在保证其食源供应的同时对*P. testacea*和*P. mayri*的种群进行了限制,减少了其种群数量,降低其对传粉小蜂的竞争,留下了更多的传粉小蜂去繁殖新的资源,从而对下一代传粉小蜂种群维持以及榕树种子的形成起到一定的正面作用,而并非是一贯认识的非传粉小蜂对传粉小蜂总是起到负面的影响。*Apocrypta*属小蜂的这种寄生作用可能正是造瘿者*P. testacea*和*P. mayri*不能竞争排除传粉小蜂的原因之一。

参考文献

- Berg CC (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, **45**, 605–611.
- Bronstein JL (1988) Predators of fig wasps. *Biotropica*, **20**, 215–219.
- Bronstein JL (1991) The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, **61**, 175–186.
- Chesson P (1991) A need for niches? *Trends in Ecology & Evolution*, **6**, 26–28.
- Compton SG, Hawkins BA (1992) Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, **91**, 68–74.
- Compton SG, Robertson HG (1988) Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology*, **69**, 1302–1305.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**, 1302–1309.
- 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.
- Cushman GH, Compton SG, Zachariades C, Ware AB, Nefdt RJC, Rashbrook VK (1998) Geographic and taxonomic distribution of a positive interaction: ant-tended homopterans indirectly benefit figs across southern Africa. *Oecologia*, **116**, 373–380.
- Galil J, Dulberger R, Rosen D (1970) The effect of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia in *Ficus sycomorus* L. *New Phytologist*, **69**, 103–111.
- Galil J, Eisikowitch D (1968) On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in east Africa. *Ecology*, **49**, 259–269.
- Gause GF (1934) *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, London.
- Hardin JW (1960) Studies in the Hippocastanaceae. V. Species of the Old World. *Brittonia*, **12**, 26–38.
- Hassell MP, Comins HN, May RM (1991) Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, **353**, 255–258.
- Hawkins BA, Compton SG (1992) African fig wasp communities: undersaturation and latitudinal gradients in species richness. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 361–372.
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 1–23.
- Jazen DH (1979) How to be a fig? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 13–51.
- Kerdelhué C, Rasplus JY (1996) The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving nonpollinating 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.
- Ma WL (马炜梁), Chen Y (陈勇), Li HQ (李宏庆) (1997) A summarize of the study on fig trees and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**, 209–215. (in Chinese with English abstract)
- May RM (1981) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publishers, Oxford, UK.
- Molles MC (2002) *Ecology: Concepts and Applications*. McGraw-Hill Companies, Boston.
- Ramirez BW (1970) Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, **24**, 680–691.
- Schatz B, Hossaert-McKey M (2003) Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* with the fig–fig wasp mutualism. *Ecological Entomology*, **28**, 359–368.
- 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) (1992) *Fundamentals of Animal Ecology* (动物生态学原理). Beijing Normal University Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Wang RW, Shi L, Ai SM, Zheng Q (2008) Trade-off between the reciprocal mutualists: local resource availability oriented interaction in fig/fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 616–623.
- Wang RW, Yang CY, Zhao GF, Yang JX (2005) Fragmentation effects diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa*. *Journal of Integrative Plant Biology*, **47**, 144–152.
- Weiblen GD (2002) How to be fig wasp? *Annual Review of Entomology*, **47**, 299–330.
- Weiblen GD, Bush GL (2002) Speciation in fig pollinators and parasites. *Molecular Ecology*, **11**, 1573–1578.
- Weiblen GD, Yu DW, West SA (2001) Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, **268**, 651–659.
- West SA, Herre EA (1994) The ecology of the New World fig parasitizing wasps *Idarens* and the implications for the evolution of the fig–pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, **258**, 67–72.
- West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS (1996) The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*, **23**, 447–458.
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**, 250–260.
- Wiebes JT (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 1–12.
- Wilson JB (1990) Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the Plankton': evidence from New Zealand plant communities. *New*

- Zealand Journal of Ecology*, **13**, 17–42.
- Yang CY (杨成云), Wang RW (王瑞武), Zhao GF (赵桂仿), Yang DR (杨大荣) (2005) Diet of non-pollinating wasps and their impact on the stability of fig–pollinator wasp mutualism. *Zoological Research* (动物学研究), **26**, 379–385. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Peng YQ (彭艳琼), Zhang GM (张光明), Song QS (宋启示), Gu HY (谷海燕), Wang QY (王秋艳) (2003) Structure and biodiversity of insect community on syconia fruits of *Ficus racemosa* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **14**, 1710–1714. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Wang RW (王瑞武), Song QS (宋启示), Zhang GM (张光明) (2000) Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research* (林业科学研究), **13**, 477–484. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Zhao TZ (赵庭周), Wang RW (王瑞武), Zhang GM (张光明), Song QS (宋启示) (2001) Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research* (动物学研究), **22**, 125–130. (in Chinese with English abstract)
- Zhang GM (张光明), Yang DR (杨大荣), Xu L (徐磊), Peng YQ (彭艳琼), Lu Y (卢耀) (2003) The study on the relationships of the species fig wasps in the figs of *Ficus racemosa* in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **22**(4), 20–26. (in Chinese with English abstract)
- Zhao TZ (赵庭周), Yang DR (杨大荣), Xu JH (许继宏) (2001) The role and comprehensive value of fig trees in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Forest Research* (林业科学研究), **14**, 441–445. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 闫文杰)