

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

杨大荣, 彭艳琼, 王秋艳, 徐磊, 魏作东

(中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 鸡嗉果榕 *Ficus semicordata*、苹果榕 *Ficus oligodon*、对叶榕 *Ficus hispida* 是西双版纳热带雨林和次生林中最常见的树种, 它们是热带雨林生态系统中的一类先锋种。在每一种榕树隐头果内外, 形成了给榕树传粉功能群、寄生子房制造瘿花功能群、复寄生其它昆虫功能群、蛀食和取食隐头果功能群、捕食性天敌功能群、刺吸隐头果汁液功能群、取食熟果加速果实腐烂分解功能群等昆虫组成的群体。本工作在西双版纳勐仑国家自然保护区、植物园沟谷雨林、植物园榕树园等样地内对鸡嗉果榕、苹果榕、对叶榕 3 种榕树隐头果内外的昆虫种群结构和功能群生态学特性开展了研究。结果表明: 样地内采集到 141037 号昆虫标本, 隶属 6 个目, 18 个科, 42 属, 61 种。从种类上比较, 捕食功能群、蛀食及取食功能群最丰富, 占榕树隐头果昆虫总种数的 57.4%。从个体数量上来看, 传粉类群的数量最大, 占总数的 68.6%。每一种榕树与传粉功能群(榕小蜂)之间构成了种内专一的互惠共生关系, 这种关系是由于榕树必须依赖榕小蜂的传粉而获得有性繁殖, 而榕小蜂也必须依赖榕树隐头果内部分小花子房作为繁殖与生存场所才能正常繁衍后代形成的, 它们相互之间在生物界中形成了最密切的协同进化关系。传粉昆虫功能群、捕食昆虫功能群对榕树隐头果的生长发育起着促进的作用, 而其它功能群或多或少均对榕树隐头果的生长发育起着损害性作用, 特别是制造瘿花的非传粉小蜂功能群破坏性最大, 次之是蛀食和取食功能群、刺吸果汁功能群、分解功能群对隐头果也起到危害作用, 而复寄生昆虫功能群则对传粉功能群造成种群下降, 从而致使传粉功能降低, 对榕树隐头果起着间接的负作用。

关键词: 榕树; 昆虫群落; 传粉榕小蜂; 非传粉小蜂; 互惠共生; 功能群

The structure of insect communities and the ecological characteristics of the functional groups in syconia of three fig trees species in Xishuangbanna, China

YANG Da-Rong, PENG Yan-Qiong, WANG Qiu-Yan, XU Lei, WEI Zuo-Dong (The

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170171; 30200220); 中国科学院知识创新工程重要方向基金资助项目(KSCX2-SW-105); 云南省应用基础基金资助项目(2001C0065M; 2002C0019Q)

收稿日期: 2002-09-21; **修订日期:** 2003-04-10

作者简介: 杨大荣(1954~), 男, 云南人, 研究员, 主要从事资源昆虫学、进化生态学研究。E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn
致谢: 本文榕树隐头果内的小蜂种类, 经法国榕小蜂专家 Jean-Yves Rasplus 教授在中国科学院西双版纳植物园工作期间分类鉴定, 在此表示诚挚的感谢

Foundation item: The National Natural Science Foundation of China (No. 30170172, No. 30200220), the Knowledge Innovation Project of CAS (No. KSCX2-SW-105) and the National Natural Science Foundation of Yunnan Province (No. 2001C0065M, 2002C0019Q)

Received date: 2002-09-21; **Accepted date:** 2003-04-10

Biography: YANG Da-Rong, Professor, main research interests are evolutionary ecology and resource entomology. E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

万方数据

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9):1798~1806.

Abstract: *Ficus semicordata* B. Ham. ex J. E. Sm., *Ficus oligodon* Miq., *F. hispida* Linn. are the most common species in tropical seasonal rainforests and secondary forests of Xishuangbanna. Inside and outside those species syconium, there are some insects functional groups of depending on figs, which can be classified into such colonies: pollination fig wasps, parasitic gall-makers of fig ovaries, parasites and super-parasites of other wasps, corroding and eating figs groups, natural enemy groups of preying on insects inside and outside figs, groups of piercing and sucking fig juice, decomposing groups of expediting fig rot. This paper centered on the structures of insect communities and the ecological characteristics of the functional groups inside and outside figs of *Ficus semicordata*, *F. oligodon*, and *F. hispida*, which locate in Menglun National Nature Reserve in Xishuangbanna state, the Valley rainforests of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden and the *Ficus* garden of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden. Results show that collected 141037 insects specimen, belong to 6 orders, 18 families, 42 genera, 61 species. As far as the species, the predator group, the group of eating pulp fig fruits shelter the most abundance, the ratios of each species quantities are 32.8% and 24.6% separately of all. The second is gall-makers group, which is owned 14.8% in total, and the other decomposer group proportion is 8.1%, the inquiline and the sucking juice group are 6.6% respectively, the pollinating chalcids and the piercing and sucking group are 4.9% respectively. As for the number of individuals, the quantities of the pollinating trade-off are the colossal, which occupies 68.7% of all. Next one to it is the gall-makers group, which enjoys 10.4% and the decomposing group 8.1%, the predator group 7.0%, the inquiline group 3.2%, sucking juice group 1.6%, the eating pulp group 0.1%. All of these functional groups have constituted a complex micro-ecology system with figs, and each kind of figs has formulated a species-specific obligate mutualism with its pollinator, which fig trees must depend on fig wasps to pollinate for their sexual reproduction and pollination fig wasps also strictly rely on some of the flowers' ovaries of its host fig for their propagation and living airspace to reproduce normally, which has been the most inseparable plant-insect co-evolution relationship in biosphere. Different functional groups have positive or negative influence in the immature-floral, female-floral, inter-floral, male-floral and fruit-autumn phase of their host syconium. The pollinator and preying group can promote syconium to grow and develop, while others have more or less devastative effects on syconium development, especially the gall-makers group whose harmfulness is the worse, next to it is the corroding and eating group, the piecing and sucking fig juice group and the decomposing group, which were also harmful to the fig inflorescence. However, the parasites and super-parasites group can dwindle the pollinator population to weaken the pollinating efficiency, so they have an indirectly negative impact on fig syconium.

Key words: fig trees; insect communities; pollination fig wasps; nonpollinating fig wasps; mutualism; functional groups

文章编号:1000-0933(2003)09-1798-09 中图分类号:Q968 文献标识码:A

西双版纳是中国现存面积最大的热带季节性雨林地区。其中,榕树是该地区植物区系中最大木本树属种之一。榕树是榕属 *Ficus* 中全部树种的总称,属于荨麻目 *Urticales* 桑科 *Moraceae*,主要分布于热带,部分种类延至亚热带和温带。全世界榕树已知 750 多种。中国有 97 种及 50 多个变种,占世界榕树总数的 13.0% 左右。中国榕树种类分布最多地区是云南省,目前已记载有 69 种及 33 个变种,占中国已知榕树总数的 69.4%。西双版纳热带雨林有 49 种及 23 个变种,占云南榕树总数的 70.5%^[1,2]。每一种榕树与它们的传粉榕小蜂(*Hymenoptera*: *Aganidae*)之间构成了种内专一的互惠共生体系,这种功能体系是由于

榕树必须依赖榕小蜂的传粉而获得有性繁殖功能,而榕小蜂也必须依赖榕树隐头果内部分小花作为繁殖与生存场所才能正常繁衍后代而形成的,它们之间已经在生物界中形成了最密切的协同进化关系^[3~15]。同时,每一种榕树也具有一个复杂的非传粉昆虫组成的体系,它们是非传粉小蜂和其他果内昆虫的寄生和复寄生者、榕果的蛀食和取食者、瘦花制造者、刺吸果汁者、昆虫捕食者、榕果分解者^[16~24]。传粉榕小蜂和大部分非传粉小蜂均在榕树的隐头果内发育与生长,其它类群的昆虫在果内外均有活动与生存,直接影响着榕树果实的健康发育生长、种子形成及后代的繁衍。

鸡嗉果榕 *Ficus semicordata* B. Ham. ex J. E. Sm.、苹果榕 *F. oligodon* Miq.、对叶榕 *F. hispida* Linn. 3 种榕树是西双版纳热带季节性雨林和次生林中最常见的树种,它们隐头果上的昆虫群落结构和功能群研究,除本课题组作过部分种群结构初步报道外^[7,22],在国内外鲜见报道。作为热带雨林中一年四季均结实的树种,掌握它们隐头果上的昆虫群落多样性和功能群,可为热带雨林生物多样性保护提供参考依据,特别是对榕树的传粉昆虫榕小蜂和天敌昆虫的深入研究,可为热带雨林的保护、管理、利用及退化热带雨林生态系统的恢复提供科学理论依据,所以,本文对西双版纳热带季雨林中 3 种最常见的榕树隐头果上昆虫群落与功能群生态学特性进行了研究。

1 研究样地与研究方法

1.1 研究样地

根据榕树种群丰富度、地理位置、面积、人为干扰程度、代表性、观察的难易等方面因素选择样地,共设 3 块研究样地。

1 号样地位于勐仑国家自然保护区,于景洪县小勐养至勐腊县公路 52~55km 处,与其它 2 个样地距离为 10~15km,海拔 570~580 m,面积 86000 hm²,系 1958 年建立的勐仑自然保护区主体。该区多年来已形成了一个较大面积的热带雨林片断,样地内热带季雨林保护完整,覆盖度为 90%~95%,湿度高,人为干扰少,样地内有鸡嗉果 17 株;对叶榕 15 株;苹果榕 6 株。

2 号样地位于植物园榕树园,与其它 2 个样地距离为 4~10km,海拔 560 m,面积 0.8 hm²,东面与棕榈园相连,北面和西面与树木园相连,南面与奇花异草园相连。覆盖度约 60%,较干燥;近年来样地内人工种植有榕树 80 多种,其中鸡嗉果榕 4 株;苹果榕 5 株;对叶榕 11 株。

3 号样地位于沟谷雨林保护区,在热带植物园东面,与另 2 个样地距离为 4~15km,海拔 570m,面积 90 hm²,片断雨林一面靠罗梭江,一面与植物园橡胶地和果园相连,另一面与勐仑石灰山自然保护区靠近。20 世纪 60 年代前是连片的热带原始雨林,后被砍伐为片断状,20 世纪 80 年代后成为濒危植物迁地保护区,样地内有人工栽培的珍稀树种及部分原始残林和生长好的次生林,覆盖度为 90%,湿度次于 1 号样地;人畜干扰较少。样地内有鸡嗉果榕 3 株;对叶榕 12 株;苹果榕 5 株。

1.2 研究材料与方法

1.2.1 研究材料 本研究选取了西双版纳热带季节性雨林和次生林中最常见的鸡嗉果榕 *Ficus semicordata* B. Ham. ex J. E. Sm.、苹果榕 *Ficus oligodon* Miq.、对叶榕 *Ficus hispida* Linn. 3 个榕树物种作为研究对象。3 个种类均是灌木或小乔木,雌雄异株。在西双版纳地区苹果榕喜生长于季节性雨林内部、路旁、沟谷边和雨林遭破坏后的次生林中,在热带季节性雨林中具有先锋种和演替种的作用。鸡嗉果榕喜生在路旁、塘边和农田地边,在热带季节性雨林中具有先锋种的作用。对叶榕喜分布在季节性雨林破坏后的荒地、缓坡、荒坡和城镇、村庄旁和房前屋后,在热带地区是典型的先锋种。

1.2.2 取样时间 每月取样 2 批/次,每月 10~15 日、25~30 日每天各取一次。每天分早(6:00~9:00)、中(12:00~14:00)、晚(18:00~20:00)3 次在不同果态(嫩果、生果、熟裹、腐烂果、种子)的果实周围静观访问不同发育期榕果的昆虫种类,观察在隐头果上的行为习性,并采集标本投入 75%乙醇中保存。记录每天各个时段访问榕果的昆虫数量,行为习性,将资料作统计、整理、分析各类昆虫在榕果上活动规律。

1.2.3 套袋取虫 当榕果接近成熟期时,用 120 目的绢纱网缝制 10cm×15cm 口袋,每个袋子套一个成熟前榕果,一个样地数据100 个榕果,封住袋口,每天早、中、晚 3 次收集榕果内寄生的各类昆虫,直至出完虫,解剖检查果内死虫,用 75%乙醇浸泡,带回实验室内,借助 Olympus(SZX12-3141)体视显微镜和 DP50

(580 万象素)数码相机,对收集到的昆虫进行形态拍照,然后根据种类和性别对它们进行分检、记数、分类鉴定,统计不同的种类与数量。

2 结果与分析

2.1 榕树隐头果上昆虫功能群的组成

经 2000 年 1 月至 2002 年 9 月,两年多在 3 个样地内对 38 株对叶榕、16 株苹果榕、24 株鸡嗉果榕的隐头果进行了系统观察、采集和调查,共获昆虫标本 141037 头,分属 6 目,18 科,42 属,61 种。这些昆虫中,根据观察在榕树隐头果的行为作用和营养的利用情况,可分为几个功能群:给榕树隐头果内雌花传粉类群、寄生隐头果内小花子房制造瘿花类群、复寄生其它昆虫类群、蛀食和取食隐头果类群(包括取食果肉、小花、种子)、捕食隐头果内外昆虫的天敌类群、刺吸隐头果汁液类群、取食熟果加速熟果的腐烂分解类群 7 类,各功能群组成见表 1。

表 1 3 种榕树隐头果上昆虫功能群组成

Table 1 Composition of the insect functional groups inside the 3 fig trees species

功能群 Functional group	目 Order	科 Family	属数 No. of Genera	种 数 No. of Species	数 量 No. of individuals
传粉类群 Pollinators	膜翅目 Hymenoptera	榕小蜂科 Agaonidae	2	3	96872
寄生造瘿类群 Gall-makers	膜翅目 Hymenoptera	长尾小蜂科 Torymidae	4	6	9503
		食无花果小蜂科 Sycophaginae	1	3	5010
		刻腹小蜂科 Ormyridae	2	2	3078
复寄生类群 Inquilines	膜翅目 Hymenoptera	金小蜂科 Pteromalidae	1	2	1441
蛀食和取食类群 Eating pulp	鳞翅目 Lepidoptera	夜蛾科 Noctuidae	4	7	267
		木蠹蛾科 Cossidae	1	1	49
		蛱蝶科 Nymphalidae	3	3	111
		鞘翅目 Coleoptera	1	2	39
		双翅目 Diptera	1	2	150
捕食类群 Predator	鞘翅目 Coleoptera	实蝇科 Trypetidae	1	2	150
		隐翅虫科 Staphylinidae	3	4	993
		步甲科 Carabidae	2	2	47
		瓢虫科 Coccinellidae	2	2	187
		膜翅目 Hymenoptera	2	4	213
刺吸类群 Sucking juice	同翅目 Homoptera	胡蜂科 Vespidae	2	4	213
		蚁科 Formicidae	6	8	9104
		盾蚧科 Diaspididae	2	2	2208
分解类群 Decomposer	半翅目 Hemiptera	缘蝽科 Coreidae	1	2	400
	双翅目 Diptera	果蝇科 Drosophilidae	4	6	11455

昆虫功能群组成结构如表 1 所示。从各功能群组昆虫种类来看,捕食榕果上昆虫的天敌功能群最高,占总种数的 32.8%;次之是蛀食和取食功能群,占总种数的 24.6%;再次之是造瘿功能群 14.8%;余下的分别是分解功能群占 8.1%;复寄生和刺吸功能群各占 6.6%;最少是传粉功能群,一种榕树为专一的一个物种,占 4.9%。从 7 个不同功能群组的昆虫个体数量上看,与榕树关系最密切的传粉功能群占据了绝对优势,占总个体数的 68.6%;次之是造瘿功能群组占 10.3%;再次之是分解功能群和捕食功能群,分别占 8.1%和 7.0%;其它 3 个功能群组:寄生功能群组、刺吸功能群组 and 蛀食及取食功能群组分别占总个体数的 3.2%, 1.6%, 0.1%。

2.2 不同样地内榕树隐头果上昆虫功能群种数比较

在调查的 3 个样地中,榕树隐头果上昆虫功能群的目、科、属基本相同,但在不同样地中,由于人为干扰多少、光照强弱和湿度的高低、土质的富贫和榕树生长好坏等生态环境的差异,从而也导致了不同样地中昆虫功能群组成结构的差异(图 1)。

从表 1 和图 1 所示看出,3 个样地中传粉昆虫都是一种榕树仅有一种传粉的榕小蜂,说明 3 种榕树和

传粉昆虫之间有着严格的一对一的关系。在隐头果小花上寄生制造瘿花的功能群、复寄生功能群、在隐头果内外蛀食和取食功能群、捕食昆虫的天敌功能群、分解功能群 5 个群组,在 1 号和 3 号样地中种类较丰富,说明它们与自然环境好的榕树群落已经建立了长期而稳定的关系;而 2 号样地——榕树园是近年来人工栽种的榕树群落,正处于发展时期,这 5 个功能群还未建立稳定的群落,所以种类较低。而刺吸功能群则是 2 号样地和 3 号样地较高,环境最好的 1 号样地最低,说明刺吸功能群喜在干燥阳光充足的环境中生活。总体来看:在榕树群落的隐头果上不同昆虫功能群从种类上来看,自然环境优越,物种就越丰富,自然环境被破坏后的样地内,出了少数功能群组的种类上升外,大部分功能群组的种类都下降,物种多样性降低。

2.3 不同样地内榕树隐头果上昆虫功能群个体数量比较

昆虫功能群的个体数量多少与它们对榕树的相互依赖程度非常相关(图 2)。

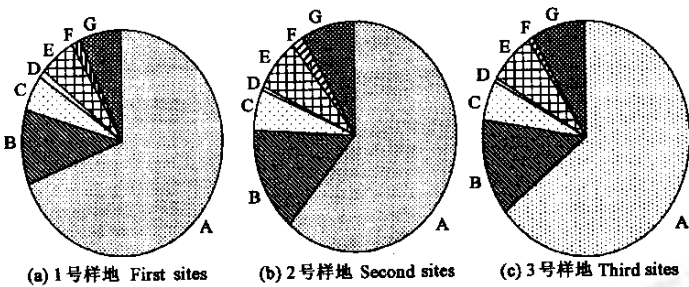


图 2 3 个样地榕树隐头果上昆虫不同功能群组个体数量比例

Fig. 2 The quantitative ratios of various insects functional groups of syconia in three sites

A: 传粉类群 Pollinator group B: 造瘿类群 Gall maker group C: 复寄生类群 Inquiline group D: 蛀食和取食类群 Eating pulp group E: 捕食类群 Predator group F: 刺吸类群 Sucking juice group G: 分解类群 Decomposer

3 个样地都是与榕树有着密切的互惠共生关系的传粉榕小蜂占了所有功能群组中大多数,每个样地均占总个体数 60% 以上。次之是以榕树小花为生存条件,与榕小蜂争夺资源,在隐头果内危害小花制造瘿花类群功能组,3 个样地内分别占总个数的 10% 以上。再次之分别是分解类群、捕食昆虫的天敌类群和寄生其他昆虫类群 3 个功能群组,均占总个体数的 5% 以上。而蛀食和取食类群与刺吸类群功能组最少,仅占总个体数的 1.2% 以下。

2.4 榕树隐头果上昆虫功能群的行为和生态学特性

在鸡嗉果榕、苹果榕、对叶榕 3 种榕树中,虽然它们隐头果上的昆虫功能群种数和个体数量不相同,但每种隐头果上的昆虫功能群组是相同的,主要有以下一些种类在各自功能群中起着重要生态学作用。

2.4.1 传粉类群功能群组 样地内研究的 3 种榕树中,鸡嗉果榕的传粉者为 *Ceratosolen gravellyi*,苹果榕的传粉者为 *Ceratosolen emarginatus*,对叶榕的传粉者为 *Ceratosolen solmsi marchali*,每一种榕树均专一性地由一种传粉小蜂,而这 3 种榕小蜂也仅在唯一的寄主树内传粉和利用雄株上隐头果内小花繁殖后代。

在 3 种榕树中,部分雌性榕小蜂(约 45%)从雄株熟果中采集花粉后,直接飞到雌株雌花期隐头果上传粉,传完花粉后,在果腔内死亡,这部分传粉榕小蜂进雌株榕树隐头果完全是为了使榕树能正常传宗接

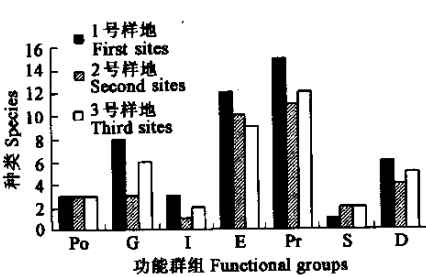


图 1 3 个研究样地榕树隐头果上昆虫不同功能群组种类数量比较

Fig. 1 The species of insect functional groups of syconia in three sites

Po: 传粉功能群 Pollinator G: 造瘿功能群 Gall maker I: 复寄生功能群 Inquiline E: 蛀食和取食功能群 Eating pulp Pr: 捕食功能群 Predator S: 刺吸功能群 Sucking juice D: 分解功能群 Decompos

代,而自己则不能在雌株上产卵繁殖后代。另有一部分传粉榕小蜂(约 55%)从雄株成熟果内羽化飞出后,直接找寻雄株榕树上雌花期隐头果,进去产卵繁殖后代,雄株隐头果内所有的小花专门供给榕小蜂产卵繁殖,就是有花粉粘附上雄株雌花柱头,也不能使这部分小花受精形成种子,不被小蜂产卵的雌花则成为败育花。雌雄异株的榕树及传粉榕小蜂的互惠共生双方均为对方的繁衍后代付出了代价,而对方的大量后代繁衍又将对自身的后代正常繁衍提供最佳的环境和场所。

2.4.2 隐头果内虫瘿制造者类群 每个隐头果内除了传粉榕小蜂能形成瘿花外,还有许多植食性的昆虫寄生隐头果内的小花形成瘿花。在鸡嗉果榕上,在隐头果取食和寄生小花造成瘿花的类群功能组主要有: *Platyneura cunia* 种类。在对叶榕隐头果上常见有 *Platyneura pilosa*, *Apocrypta bakeri* 等种类。苹果榕隐头果上有 *Sycoscapter roxburghi*, *Philotryesis* sp. 等类群。

3 种榕树隐头果内虫瘿制造者类群的雌蜂均不能进入隐头果内产卵,而是在隐头果皮表面把产卵管插入果肉层,根据不同种中产卵管的长短,在隐头果内不同的小花层次中产卵,产卵管最长的种类如 *Apocrypta bakeri* 把卵产在果腔中部;而产卵管较短的种类如 *Philotryesis* sp. 则把卵产在近果肉处的小花子房内。在隐头果内虫瘿制造者类群之中,又分为两个不同的生态型,一种生态型是在传粉榕小蜂进入果腔内传粉前产卵的类型,这些种类均是产卵管短小类群,榕果还在幼花期(雌花未开放前)就把卵产入雌花子房中,这一类群是完全的植食类群,如 *Philotryesis* sp.。另一种生态型是传粉榕小蜂进入隐头果内产卵繁殖后,果内小花已经被传粉小蜂寄生,子房开始膨大时,才开始产卵寄生;该类群不但在隐头果内未被传粉榕小蜂产卵的小花上产卵繁殖,而且,其中大部分种类还会在传粉榕小蜂寄生的瘿花内寄生,与榕小蜂争夺食物和繁殖场所资源,从而致使榕小蜂发育不良死亡,如 *Platyneura cunia*, *Apocrypta bakeri*, *Platyneura pilosa*, *Sycoscapter roxburghi* 等类群。

2.4.3 复寄生功能群组 复寄生功能群在 3 种榕树隐头果上种类不多,鸡嗉果榕上常见有 *Philotrypesis dunia*, *Philotrypesis* sp. *Sycoscapter trifemmensis* 等。苹果榕上常见有 *Philotrypesis longicaudata*, *Philotrypesis* sp. *Platyneura* sp. *Platyneura* spp. 等。对叶榕上常见有 *Philotrypesis* sp. 等种群。该类群在 3 种榕树隐头果上也是从果表把产卵管插入果肉,产卵管伸到果腔内,找寻寄生在小花内的传粉榕小蜂和造瘿小蜂幼虫,把卵产入幼虫体内,靠寄生和取食这些幼虫体液发育生长。复寄生功能组是传粉榕小蜂最大的寄生性天敌,对榕小蜂的种群影响较大。

传粉功能群、造瘿功能群、复寄生功能群 3 个组群均为膜翅目 Hymenoptera,小蜂总科 Chalcidoidea 中的昆虫,传粉功能群在榕树隐头果内传粉和产卵繁殖,其它两个功能群在果外把产卵管插入果腔产卵繁殖,一般把这三个功能群分为传粉类和非传粉类两大类群,非传粉小蜂的出现和发生,致使传粉小蜂产卵资源严重减少或传粉小蜂被寄生种群急剧下降,对传粉的种群繁衍影响极大(见图 3)。

图 3 所示,对传粉功能群造成严重影响的是造瘿功能群,凡是造瘿功能群数量上升时,传粉功能群数量就急剧下降;次之是复寄生功能群,虽然该类种群数量较少,但对传粉类群影响也很大;复寄生功能群的出现对造瘿功能群虽然也有影响,但造成的危害无对传粉功能群的大,说明复寄生功能群寄生的主要对象是传粉功能群的小蜂。

2.4.4 蛀食和取食类功能群组 该类群组的昆虫在 3 种榕树上无明显的选择性,大部分种类在每种榕树上都可看到,但在隐头果较大、果集中的种类如苹果榕中,昆虫个体数比另两个种更多。最常见有取食果肉的凹纹胡蜂 *Vespa auraaria*, 果马蜂 *Polistes olivaceus*, 红黑细长蚁 *Tetraponera rufonigra*, 嘴壶夜蛾 *Oraesia emarginata*, 万寿蛾 *Alesia dasyptera*, 枯叶蛱蝶 *Kallima inachus*, 榕细长蚁 *Tetraponera microcarpa* 等种群,钻入果腔取食的榕果寡鬃实蝇 *Dacus* sp., 芒果实蝇 *Bactrocea occipitalis*, 蛀果蛾 *Heterogymna* sp. 等

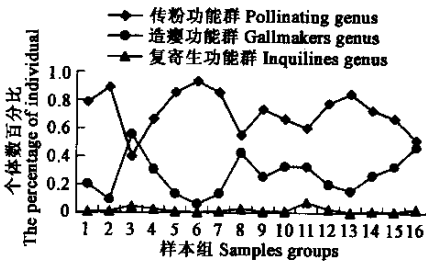


图 3 榕树隐头果内 3 个小蜂功能群数量百分比
Fig. 3 The number percent of three species of fig wasps in syconia

万寿蛾 *Alesia dasyptera*, 枯叶蛱蝶 *Kallima inachus*, 榕细长蚁 *Tetraponera microcarpa* 等种群,钻入果腔取食的榕果寡鬃实蝇 *Dacus* sp., 芒果实蝇 *Bactrocea occipitalis*, 蛀果蛾 *Heterogymna* sp. 等

斑蠹蛾 *Xyleutes seramicus*, 闪蓝斑蠹蛾 *Xyleutes mineus*, 果实象虫 *Curculio chenensis* 等种群。在这个功能群组中, 出现两个不同的生态型, 一部分种类是以取食危害隐头果青果期为主, 到熟果期就羽化飞走, 如蛀果蛾、果实象虫、榕果寡鬃实蝇等。另一部分取食危害熟果期和种子类群如红黑细长蚁、果马蜂、凹纹胡蜂、嘴壶夜蛾等, 它们的危害加速了榕果的脱落和腐烂。

2. 4. 5 捕食类功能群组 该类群统称为昆虫天敌类群, 它们不但捕食危害隐头果的害虫, 同时也捕食传粉榕小蜂。常见的种类有焰马蜂 *Polistes adustus*, 凹纹胡蜂 *Vespa auraria*, 果马蜂 *Polistes olivaceus*, 红树蚁 *Oecophylla smaragdina*, 拟黑多刺蚁 *Polyrhachis vicina*, 举腹蚁 *Crematogaster rogenhoferi*, 长管小瓢虫 *Scymnus longisiphonulus*, 毒隐翅虫 *Paederus fuscipes*, 小红隐翅虫 *Paederus idae* 等种群。该类群在保护榕树不被害虫严重危害起着重要的作用。

2. 4. 6 刺吸隐头果汁液类群功能组 该类群组种类较少, 但在样地研究的 3 种榕树上都可见到, 主要种类都是危害青果期, 刺吸隐头果汁液的昆虫, 它们的危害常致使隐头果早落或出现病斑, 如碧蛾蜡蝉 *Geisha distinctissima*、眼臀网盾蚧 *Pseudaulnidia duplex*、黄炎盾蚧 *Hemiberlesia cyanophylli*、椭圆盾蚧 *Aspidiotus destructor*、异返光红蜡 *Dindymus rubiginosus*, 榕长足蚜 *Cinara grossa* 等。

2. 4. 7 分解类群功能组 分解类群组主要是在熟果期或落果期出现, 有危害后加速熟果落地的枯叶蛱蝶 *Kallima inachus*, 赤蛱蝶 *Cynthia cardui*, 波纹蛱蝶 *Ariadne ariadne*, 造桥夜蛾 *Anomis fulvida*, 枯夜蛾 *Adris tyrannus*, 仪长须夜蛾 *Hypena abyssinalis* 等类群。另一部分是在熟果落地后, 加速果实腐烂分解类群, 主要是圆斑果蝇 *Drosophila immacularis*, 突角银额果蝇 *Drosophila nasuta*, 银额果蝇 *Drosophila albomicans*, 秀仑银额果蝇 *Drosophila hurmae*, 榕果银额果蝇 *Drosophila sp.* 等种群, 分解功能群组的出现加速了熟果的腐烂和分解。

3 讨论

前人在研究榕树隐头果昆虫功能群时, 多以传粉小蜂和非传粉小蜂为研究对象^[24~26], 忽略了其它类群的昆虫功能群。本文研究结果表明, 榕树与其它相关的昆虫功能群组成了一个复杂的微生态体系, 在这一体系中, 存在着密切的生态学相互作用功能。而且, 不同的昆虫功能群组对寄主榕树隐头果幼花期、雌花期、间花期、雄花期、成熟期均产生着正面或负面的影响。这些榕树隐头果上不同的昆虫群落组代表了对共同资源相似的利用策略, 在榕树隐头果的利用上不同昆虫功能组群显示出了它们生态学上共同之处, 即一生的生活史周期或生活史的某一周期都与隐头果密不可分。这些昆虫功能群组中一部分是与榕树隐头果互惠共生缺一不可的, 假如榕树隐头果的减少或消亡, 同时这一类昆虫物种也随之减少或灭亡, 如传粉榕小蜂与榕树之间就有着悠久的协同进化密切关系。另一部分是在进行利己活动时, 也起到利他作用, 如捕食类群、寄生类群和分解类群功能群组的昆虫就如此, 它们既从榕树隐头果上获得了一生存和栖息的环境条件, 同时它们的活动又对榕树种群的发展繁衍起到促进和保护的作用。而另外一些功能群组则是完全的利己主义者, 它们在榕树隐头果上生活是要在损害榕树隐头果的生存发育的条件下, 才能达到它们正常的生存、种群发展与繁衍, 如蛀食和取食隐头果类群、寄生隐头果制造瘿花类群、刺吸隐头果汁液类群功能群组就属于这一类群组, 它们是阻碍榕树群落发展与繁衍的有害群体。

在榕树隐头果内活动的昆虫功能群体中, 小蜂类(传粉小蜂、造瘿花小蜂、寄生和复寄生小蜂)对榕树群落影响最大, 因为它们都是靠隐头果内小花生存的, 它们的行为和生态学特征上, 显示出许多的相同之处, 这些小蜂的每一个种类都是在特定的榕树隐头果发育时期到达隐头果上, 它们均要在隐头果内的雌花子房上产卵繁殖, 利用隐头果内雌花资源, 所以不同的种类在果内互相之间就会产生对雌花资源的竞争, 同时对榕树的繁衍产生重要的影响。如果一种非传粉小蜂将卵产在已经受精孕育着种子的子房内, 这一部分种子就不能发育成熟, 就会对榕树的繁衍产生负面影响。如果传粉榕小蜂在利用雄株小花资源繁殖占绝对优势时, 后代就会增加传粉蜂的数量, 同时也就增加榕树雌株小花的受精率, 对榕树的有性繁殖最有利。然而, 当其他小蜂占领雄株小花繁殖占优势时, 就影响了传粉小蜂获得有效的繁殖资源, 造成蜂量下降, 传粉蜂不能充分利用雄花, 而致使大量可受精形成种子的子房败育, 使榕树无法获得有效和足够的种子繁殖后代, 造成榕树种群的降低, 对榕树繁殖极端不利。就是寄生和复寄生小蜂虽然不直接危害榕树小花,

但它们把卵产在传粉小蜂体内,使传粉小蜂死亡,将对传粉榕小蜂的种群繁衍造成负面的影响,致使后代对榕树的传粉效果和功能产生不良的影响,所以,除了传粉榕小蜂外,其他任何一类非传粉昆虫在榕树隐头果内存存都会对传粉榕小蜂和榕树隐头果发生资源掠夺和资源竞争的负面影响。这些研究结果与前人在非洲、南美洲和印度研究其他榕树隐头果昆虫报道有相似之处^[12,21,23,26~28]。

在榕树隐头果内寄生的非传粉小蜂类群中,前人曾报道有部分种类进入隐头果内产卵繁殖^[16,19,20,24],本文在研究鸡嗉果榕、苹果榕、对叶榕 3 种榕树的结果则不同,除传粉榕小蜂是钻入果腔内传粉和产卵外,其它非传粉小蜂全部都是在隐头果表外把产卵管插入果肉产卵繁殖,未发现一种例外或者意外,在大量的单果单种类放蜂实验中也未发现有例外。

研究结果表明,西双版纳热带季雨林榕树隐头果上的昆虫功能群是丰富多样的,同时这些昆虫功能群是与周围的生态环境的丰富度有着十分密切的关系。它们之间具有与植物互惠共生的密切关系(榕树与榕小蜂),还有不同昆虫功能群在生态系统的营养结构中担任了生产者、消费者、分解者等不同角色,在西双版纳热带季节性雨林生态系统的食物链、食物网关系中形成一个重要环节,这个环节直接影响着热带季雨林生态系统的物质、能量循环。因此,深入研究榕树隐头果上昆虫功能群,控制有害群体,保护和发展有利群体,既直接保护了榕树类群的多样性,又保护了榕树上昆虫群落的多样性,使热带季雨林生态环境得以良性循环。

References:

- [1] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 1989, **45**: 605~611.
- [2] Wu Z Y. Flora Yunnanica, Tomus 6. Beijing: Science Press, 1995. 595~671.
- [3] Ramirez B W. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 1970, **24**: 680~691.
- [4] Galil J. Fig biology. *Endeavour*, 1977, **1**: 52~56.
- [5] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, **10**: 1~12.
- [6] Janzen D H. How many parents do the wasps from a fig have? *Biotropica*, 1979, **11**: 127~129.
- [7] Yang D R, Li C D, Yang B. Studies on animal structure and biodiversity on *Ficus* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 1997, **18**(2): 189~196.
- [8] Yang D R, Li C D, Han D B, et al. The effects of fragmenting of tropical rainforest on the species structure of fig wasps and fig trees, China. *Zoological Research*, 1999, **20**(2): 126~130.
- [9] Yang D R, Zhao T Z, Wang R W, et al. Study of pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 2001, **22**(2): 131~139.
- [10] Yang D R, Peng Y Q, Song Q S, et al. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna, China. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **44**(5): 519~526.
- [11] Kerdelhue' C, and Rasplus J Y. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternate hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism. *Oikos*, 1996a, **77**(1): 163~166.
- [12] Kerdelhue' C, and Rasplus J Y. Non-pollinating afroropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 1996b, **75**: 3~14.
- [13] Kerdelhue' C, Hochberg M E, and Rasplus J Y. Active pollination of *Ficus sur* by two sympatric fig wasp species in West Africa. *Biotropica*, 1997, **29**(1): 69~75.
- [14] Weiblen C D. How to be a wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 2002, **47**: 299~330.
- [15] Ma W L, Chen Y, Li H Q. Asummarize of the study on fig trees and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(2): 209~215.
- [16] Galil J, Dulberger R, and Rosen D. The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia of *Ficus sycomorus* L. *New Phytologist*, 1970, **69**: 103~111.
- [17] Bronstein P H, Gliddon C, et al. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs. A simulation study. *Ecology*, 1990, **71**: 2145~2156.

[18] Bronstein J L. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*,1991, **61**: 175~186.

[19] Bronstein J L. Seed predators as mutualists: ecology and evolution of the fig/pollinator interaction. In: E. I. Bernays, ed. *Insect-plant interactions*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, 1992. 1~44.

[20] West S A, and Herre E A. The ecology of the New world fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 1994, **258**: 67~72.

[21] West S A, Herre E H, Windsor D M,*et al.* The ecology and evolution of the New World nonpollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*, 1996, **23**: 447~458.

[22] Peng Y Q, Yang D R, Su S J. Insect Communities of *Ficus auriculata* and *Ficus hispida*. *Forest Research*, 2002, **15** (2): 143~149.

[23] Van Noort S, and Compton S G. Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography*, 1996, **23**: 415~424.

[24] Rasplus J Y, Kerdelhue' C, Clainche I Le, *et al.* Molecular phylogeny of fig wasps (Hym. Chalcidoidea): Agaonidae are not monophyletic. *Comptes-Rendus de l'Acade' mie des Sciences* (Paris), Se'rie III, 1998, **321**:517~527.

[25] Kerdelhué C, Rossi J P, and Rasplus J Y. Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps. *Ecology*, 2000, **81**(10):2832~2849.

[26] Weis A E, and Kapelinski A. Variable selection on Eurosta's gall size. II. A path analysis of the ecological factors behind selection. *Evolution*, 1994, **48**(3): 734~745.

[27] Cook J M, Power S A. Effect of within tree flowering asynchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australian fig species. *Journal of Biogeograph*, 1996, **23**: 487~493.

[28] Herre E A, West S A. Conflict of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp-seed tradeoff. *Proceedings of the Royal Society London B*, 1997, **264**: 1501~1507.

参考文献:

[1] 吴征镒主编. 云南植物志, 第 6 卷. 北京:科学出版社, 1995. 595~671.

[2] 杨大荣, 李朝达, 杨兵. 西双版纳热带雨林榕树动物群落结构与多样性研究. *动物学研究*,1997, **18**(2): 189~196.

[3] 杨大荣,李朝达,韩灯保,等. 热带雨林片断化对榕树和榕小蜂物种的影响. *动物学研究*,1999,**20**(2): 126~130.

[4] 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. *动物学研究*, 2001, **22**(2): 125~130.

[5] 马炜梁, 陈勇, 李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述. *生态学报*, 1997, **17**(2): 209~215.

[6] 彭艳琼, 杨大荣, 苏绍菊. 木瓜榕和对叶榕上昆虫群落结构特征. *林业科学研究*, 2002, **15**(2):142~148.