

西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的繁殖与传粉行为*

杨大荣¹ 赵庭周^{1,2} 王瑞武^{1,3} 张光明¹ 宋启示¹

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

(² 云南大学生物系, 昆明 650091)

(³ 中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223)

摘 要 榕树是西双版纳热带雨林生态系统中一个关键植物类群。聚果榕和聚果榕小蜂是一对高度协同进化、互相依赖和互惠共生的生物。本文对聚果榕小蜂传粉生态学进行了研究和报道, 结果表明, 榕小蜂的雄蜂比雌蜂早羽化数小时; 雌蜂羽化不能自我打开瘦花和果肉出蜂口, 两个出蜂口均需雄蜂开凿。聚果榕的成熟花粉, 不能自行地从开裂处散发出来, 必须要经繁殖性榕小蜂雌蜂采集才能散到表面。榕小蜂羽化后繁殖性雌蜂在开裂的雄花中不停地用触角柄节、口器上颚和足推动和采集花粉。繁殖性雌蜂飞出成熟榕果找寻嫩隐头花果, 一般在外飞翔 5~80min。繁殖性雌蜂进入嫩聚果榕的隐头花果内后, 立即把粘附在足、头、触角和身上的花粉不停地推动到长柱头雌花中, 授粉行为长达 4~9 h。然后, 才把卵产在短柱头雌花中。

关键词 西双版纳、热带雨林、聚果榕、聚果榕小蜂、繁殖、传粉行为

西双版纳是中国现存面积最大的热带雨林地区。它位于中国西南的云南省南部, 约北纬 21°10' ~ 22°40', 东经 99°55' ~ 101°50' 之间; 总面积 19690km²; 南部与老挝、缅甸接壤, 西、北、东三面与云南的山原、山地相连, 属于横断山系中无量山脉和怒山的余脉。整个地势四周高, 中部低, 以山原为主, 其中又分布着许多宽谷盆地、低山和低丘。海拔最低处位于勐腊县澜沧江河谷 450m, 最高峰位于勐海县桦竹梁子 2429.5m^[1]。在热带雨林中, 榕树是热带植物区系中最大的木本属种之一, 它的单株结实率是所有树种中最高的; 它在热带雨林植物群落中, 占据了乔木层、灌木层、藤本、附生、寄生植物等层次的一定空间, 并为兽类、鸟类、蝙蝠、昆虫、土壤动物和微生物等常年提供食物和栖息场所; 还为多种腐生、附生、寄生、荫生的植物提供了良好的生存场所, 它是国际上公认的热带雨林中一类关键植物^[2,3,4,5,6,7]。每一种榕树专一性地由一种榕小蜂传粉才能繁殖有性后代; 每一种榕小蜂也只给一种榕树传粉和在该种榕树隐头花果内的雌性短花柱上繁殖后代, 两者间的互惠共生关系是协同进化系统中最为特化的一类生物, 它们的相互关系已经发展到一对一, 不能互缺的高级阶段^[2,3,4,8,9,10]。聚果榕 *Ficus racemosa* L. (1753) 是亚洲热带雨林中的一种优势种, 主要分布于中国云南省西双版纳热带雨林地区; 越南、老挝、马来西亚、缅甸和印度东北部也有分布^[11,12]。在西双版纳热带雨林中, 主要生长在原始雨林内部和低洼处、沟河边, 常以 5~10 株

* 本项目获得中国科学院“九五”重大项目 (K951-A1-104) 和云南省应用基础基金资助。

(最多 20 多株) 一群、株间距离 50~120m 地集团性分布, 很少有例外。

1. 材料与方法

1.1 研究样地

研究样地设在西双版纳州勐腊县勐仑镇。样地所在地的年均温 21.4℃, 年降雨量 1557.0mm, 相对湿度 86%, 全年四季不分明, 但有明显的旱湿两季, 旱季 11 月至 5 月, 余下月份是雨季。共设 4 个研究样地。

1.1.1 勐仑自然保护区样地 位于小勐养至勐仑公路 50~56km 处, 海拔 680m, 面积 86000hm²; 属于 1958 年建立的勐仑自然保护区主体。样地内热带雨林林相保护较完整, 覆盖度为 90~95%, 人为干扰较少。

1.1.2 城子龙山热带雨林样地 位于勐仑镇城子村后山顶, 海拔 600m, 面积 4hm²; 70 年代曾是勐仑自然保护区的一部分; 一边铁刀木林和橡胶林地, 另一边为次生林地。由于是傣族的“神山”, 中心地带的原始雨林保存较好, 覆盖度为 85%, 人为干扰较少。

1.1.3 植物园热带片断林地 位于西双版纳热带植物园西面, 海拔 560m, 面积 3.5hm²; 一边为罗梭江, 另三面与植物园种植的柚子林、竹林和次生林相连。为砍伐残存的热带原始林和次生林地。覆盖度为 75%, 人为干扰严重。

1.1.4 绿石林样地 位于西双版纳热带植物园东门外 1km 处, 海拔 570m。石灰山自然保护区西北面, 一面为罗梭江, 其它三面与石灰山自然保护区的绿石林公园连为一体。植被覆盖度 80%, 人为干扰逐年严重。

1.2 研究种类

研究植物种类: 聚果榕 *Ficus racemosa* L. (1753), 高大乔木, 高 25~30m; 胸径 60~120cm; 树皮褐色, 平滑; 幼枝、嫩叶和嫩榕果密被柔毛。叶薄革质, 椭圆状倒卵形至椭圆形或长椭圆形, 长 10~14cm, 宽 3.5~4.5cm, 先端钝尖或渐尖, 基部楔形微钝, 全缘, 叶面深绿色, 无毛, 背面浅绿色, 稍粗糙, 侧脉每边 4~8 条; 叶柄长 2~4cm; 托叶卵状披针形, 膜质, 长 1.5~2.0cm。榕果聚生于老茎上的瘤状短枝, 梨形, 直径 2.0~2.5cm; 顶部压平, 唇形, 基部缢缩成柄; 基部苞片 3 个, 三角状卵形, 总梗长约 1cm; 雄花生于果内壁近口部, 无柄, 花被片 3~4 个, 雄蕊 2 个; 瘿花和雌花同生于榕果内壁, 有柄, 花被带状, 先端 3~4 齿裂, 花柱侧生, 柱头棒状。榕果成熟时橙红色。在西双版纳热带雨林内聚果榕的不同植株上, 一年四季均可见果实。

研究榕小蜂种类: 聚果榕小蜂 *Ceratosolen* sp., 雌蜂: 体长 2.8~3.2mm, 褐色。头方形, 复眼特大, 几乎占了头两侧面一半以上, 颊短于复眼的长径; 唇基上方侧突缘显著凸出。颜面沟后端宽, 在侧单眼后呈锐角脊。复眼后面有一明显的后头脊隆起。触角 11 节, 支角突短小; 柄节扁平, 呈倒三角形, 基部小, 端部宽大, 外缘中部和顶部有一齿突; 外缘有 2 根长刚毛, 内缘有 4 根长刚毛。梗节肾形, 仅有柄节 1/3 宽和大; 附器着生于第一索节, 基部宽大, 几乎包围住第二索节的一半, 顶端尖细。第一索节短小, 仅为附器的 1/3 长, 几乎被附器全围住; 第二索节长于第一索节约 1 倍; 第三索节长和扁宽, 长于 1 和 2 索节相加的总和, 宽约第二索节的 1 倍; 第 4~6 索节又比第 3 索

节长,但没有第3索节宽大。棒节3节,圆柱形,第1和2节较粗大,与4~6索节相似,末端一节短小,并在顶部收缩尖细。索节和棒节每节上都有刚毛和感觉器。上颚具2尖齿,腹面具7个腹脊,紧贴上颚有7叶鳃状体;下颚突起末端具齿,下唇长,端部具两根刚毛。

前翅长和宽大,翅脉发达,金黄色至黄色,痣脉宽大,末端有假脉,痣脉上色点不明显。翅脉凸起处和臀角边缘密被细毛。足正常,后足腿节的基部背面具尖突,前足胫节背面具3齿,各足胫节末端均具2距。

腹长略超过胸部,末端隆起,第6腹节背板裂为多片,产卵器外瓣宽大,产卵器约与小蜂从胸至腹末的总长。

雄蜂:体长2.1~2.3mm,黄色,无翅。形态变化大。复眼退化,头长方形。触角5节;上颚具4齿。前胸背板长三角形,光滑,长度比中后相加的总和还长1/3,前端窄与头,中胸背板方形,宽大于长,后缘弯曲;后胸横长椭圆形。并胸腹三角锥状,前窄后宽,有一对明显的气门。前足腿节宽大,胫节细长,顶端有4齿。跗节3节,爪长而尖细。中足腿节圆形膨大,基部内缘有一凹陷,胫节细长,顶端内和外缘各有2齿。后足比中足细小,基节和腿节几乎等长。外生殖器从腹末伸出,长度与前胸至腹部的总长相等,阴茎和叉状骨长,骨化成黑色。

1.3 研究方法

1.3.1 取样和观察时间 每月取不同生长期的隐头花果2次,并对样地内榕树生长状况和榕小蜂进行生态学、生物学和榕树的物候学观察记录3~4次;在榕小蜂繁殖雌蜂进隐头花果和果成熟出蜂时间连续观察不少于5d。

1.3.2 取样数目 摘取七类不同生长时期的隐头花果进行观察:a)刚结出的隐头花果的果实;b)繁殖雌蜂正进嫩隐头花果时期的果实;c)榕小蜂和隐头花果内的花正在发育的青果;d)快成熟的榕果;e)成熟而未出蜂的榕果;f)正出蜂的榕果;g)成熟落地的榕果。各类型果实以10个为一取样单位。

1.3.3 研究方法 每类取样的隐头花果用密封塑料袋分装,带回实验室,在实体显微镜下剖开观察,a~d4种类型样品主要观察小隐头花果形成状况、雌性繁殖榕小蜂进果状况、榕小蜂在果内生长和隐头花的发育状况;e类型样品观察小蜂羽化特性;f类型样品观察榕小蜂在果内外活动特性,g类型样品观察果实内各类动物数量和活动情况。然后进行统计、分析、整理。

2. 结果与分析

2.1 榕小蜂在榕果内的求偶行为特性

当聚果榕的隐头花果进入成熟期时,瘿花内的榕小蜂蛹也发育成熟,开始羽化出蜂。榕小蜂羽化时,雌雄异步。首先是5~6只雄蜂最先羽化(比大多数榕小蜂羽化早2~5h),羽化时雄蜂咬破瘿花壁,形成出蜂的洞口,一般需用4~6min。这几只雄蜂在瘿花上爬动一圈,用触角敲打瘿花,给其它雄蜂发出信号,当其它雄性榕小蜂开始咬瘿花壁羽化出蜂时,最先羽化的几只雄蜂则爬到花托口或者果腔四周,寻找适合的部位打出蜂口;一经选定,这些雄蜂就开始轮番咬榕果的果肉,开凿外出蜂口。雄蜂选择最

佳外出蜂口的部位是根据外部的气候而定,如果正是雨季,水分高,易积水时,外出蜂口则多打在口朝下的花托口和附近部位的果肉上,口与地面垂直;如果是干旱季节,外出蜂口则打在果蒂周围,口朝上。若温度高热时,外出蜂口则又会打在榕果侧边,果横径最宽处。雄蜂开凿外出蜂口一般需用 47~72min,外出蜂口开凿通后,开凿出蜂口的雄蜂则纷纷爬出果壁,掉落入土中。

而后来羽化的大量雄蜂,则一羽化爬出瘿花,就到未出蜂的瘿花壁上,寻找雌蜂寄生快羽化的瘿花,不断用触角和足敲动雌蜂寄生的瘿花,然后快速地用口器啃咬瘿花壳,在瘿花外为雌蜂开出蜂洞。经多年观察结果:所有的榕小蜂雌蜂羽化时,自己不会打瘿花和果肉上的出蜂口,均要靠雄蜂咬出蜂口。出蜂口打开后,雄蜂就用触角伸进洞口,触摸雌蜂,当雌蜂在瘿花内活动时,雄蜂就迅速把尾部伸进洞口,与雌蜂交配。一般雄蜂交配时间极短,仅 15~46s 左右就完成交配,又去寻找其它未羽化的雌蜂瘿花,一般一只雄蜂仅与雌蜂交配一次,少数可与雌蜂交配 2 次。雄蜂在与雌蜂交配时,常有 3~5 个雄蜂争夺雌蜂而成团抱在一起争斗,直至死亡。雄蜂交配完后,一部分爬出果肉出蜂口,掉落地下,一部分与成熟榕果一起掉落地下,很快被蚂蚁、蜘蛛、步甲等捕食性天敌捕食。

2.2 繁殖雌蜂采集花粉行为特性

繁殖雌蜂交配完后就爬出瘿花,在果腔内急速爬动,到内花托四周的雄花积聚区采集花粉。聚果榕雄花成熟时,肾形花药的中部裂开,但花粉不会自动散落下来,需要榕小蜂繁殖雌蜂采集和推动后才开始散落。雌蜂在成熟榕果内找到雄花后,用头把花药成熟开放时裂口处顶开一个大口,前、中、后三足跗节和口器不停地运动,左右跗节先把花粉迅速刮和刷到跗节的毛上;堆积一些花粉后,中、后足跗节上花粉则推到胸部和腿部的密毛花粉筐中;前足则把口中和前足的花粉推到触角柄节顶端凹陷处的毛丛中保存。一只榕小蜂雌蜂在无干扰的情况下采集花粉时间 15 min 至 45min 不等。采集花粉的工作完成后,雌蜂爬到瘿花上,开始整理、收集或清除翅上、头部和腹部等处多余的花粉,这些清除的花粉,一部分被送入口中,一部分被清除掉落在瘿花壁上。繁殖雌蜂清理干净后,爬出雄蜂打好的果腔出蜂口,飞走寻找嫩的隐头花果,去为新嫩榕果授粉和产卵繁殖后代。

一个成熟的榕果内的榕小蜂,一经雄蜂打开外出蜂口,一般在 40~75min 左右就羽化完毕。少数不能羽化的雌蜂在瘿花内死亡。外出蜂口的光线和空气能促使瘿花内的榕小蜂蛹羽化,当人为地剖开榕小蜂老熟蛹的榕果时,也能促使榕小蜂蛹提前 1d 或数小时羽化。榕小蜂繁殖雌蜂羽化和采集花粉后飞离成熟榕果高峰期一天中有两次,根据季节和气候不同,时间也不相同。在秋季、冬季两个季节中,每天的早上 11:00~12:40 时一次;下午 17:30~18:30 时之间一次;春季和夏季则是每天早上 6:20~8:40 时一次,下午 18:00~20:10 时之间一次;早上的高峰期一般出蜂量比下午多 3~5 倍。

2.3 雌蜂进嫩隐头花果时的行为特性

在成熟榕果内羽化、交配和采集花粉后的繁殖性雌蜂,身上带着成熟的花粉,钻出由雄蜂打的出蜂洞;爬在洞口观望一会后,起飞离果在原树周围飞翔,根据接收到信

息, 迅速飞向刚结隐头花果的榕树。一般在 200 至 300m 的范围内, 如果有正在开放雌花的榕树, 雌蜂便能接收到榕果挥发的化学信息, 定向朝有嫩隐头花果的榕树飞去。若四周较近距离没有可传粉的隐头花果, 大部分雌蜂则四处乱飞行; 少部分雌蜂则在熟果腔内和熟果植株旁停留不动, 直至死亡。雌蜂一旦找到有嫩隐头花果的榕树后, 就直接飞到花托微张开松动的果实外表, 快速爬动, 不时用触角和前足敲打果的花托外部; 又在外花托口慢慢爬动 3~4 圈, 似乎在丈量榕果花的苞片, 并不时用触角和足敲打, 尾部不停地晃动; 过 3~5min, 雌蜂的一对前足朝外花托口的苞片伸进去, 两足朝外一用力, 蜂的头部钻了进去, 然后, 小蜂反复用该方法, 不断向内缘爬进。进完第一片苞片约 8 至 12min; 当雌蜂进完第一片苞片, 在两片苞片交错口处, 把前足和头反转弯曲深入第二苞片(所有朝外的顶生苞片均为互相交错的覆瓦状排列), 似如走之字形弯路一样, 反复 4~6 次后, 进入内苞片和苞片交汇处, 在交汇口空间, 榕小蜂对体上残伤部和翅进行整理一下后, 又继续钻入内苞片。虽然, 聚果榕的内苞片有 15~17 层之多, 但无明显的覆瓦状交错, 而是呈漏斗状, 榕小蜂繁殖雌蜂进入内苞片时就比进外苞片轻松得多, 从内苞片端口开口处直接爬入果腔。一只雌蜂从隐头花果外花托苞片开始, 爬到内果腔需要 42~143min, 平均 84.5min。一只原在果外是完整和健壮的雌蜂在进入果腔后, 绝大部分已经是缺翅少腿断触角的残蜂。而且, 有 40% 左右的雌蜂在钻爬花托外苞片中, 就在苞片与苞片之间的狭缝中死亡。少量雌蜂在钻完苞片, 完全进入果内腔时, 在底部被果腔内液体粘附, 未传粉和产卵就死亡。进到果腔能给榕树传粉和繁殖产卵的已经不足进花托时繁殖雌蜂总数的 60%。

2.4 雌蜂传粉行为特性

雌蜂从嫩隐头花果的外部拼命钻入果腔后, 虽然绝大部分已经处于残缺状态, 但它们并不忙于休息或疗伤, 而是进入非常兴奋的状态, 在雌花柱头上急速爬动, 不时用触角敲动花柱头和用上颚和前足推动花柱头。经研究与观察, 其爬行有两个作用机制, 一是把腿内、头上、触角和胸部带来的成熟花粉传给需受精的长柱头雌花(虽然聚果榕是雌雄同生长在一个果内, 但此时, 嫩榕果内的雄花还未发育完全, 榕树雌雄两花的成熟期异步; 雄花要到榕果成熟时才发育成熟。榕小蜂带来的是父代成熟榕果内的雄花粉); 二是寻找可产卵繁殖后代的短柱头雌花, 但是找到短柱头雌花后, 榕小蜂繁殖雌蜂并不马上就产卵, 而是用触角和口器推动一下, 部分已经有上颚咬的痕迹, 进行标记, 占领产卵资源, 不让其它同时或后来进入果内的雌蜂在标记过的短柱头花上产卵。若一果内有十多个小蜂进入时, 会有几个小蜂抱成一团争斗现象。但是短柱头雌花一经有榕小蜂打下记号后, 另外的小蜂触及到该花, 就自动快速离去, 寻找其它未被标记过的雌花。进入果腔的榕小蜂一边给长柱头雌花授粉, 一边标记短柱头雌花, 一般需要 4~9h。待到雌蜂把带在体上的雄花粉(主要带在足上)基本传完, 而且再也找不到可标记产卵的短柱头雌花后, 就开始在一个个标记过的短柱头的雌花上产卵; 每个短柱头雌花上只产入一粒卵。产卵时, 小蜂前足紧抓住柱头, 后足蹬住另外的花柱头, 把腹部伸向短柱花头目标, 缓慢地把产卵瓣从短花柱头似漏斗的顶部插进去, 把卵产在花柱中部子房处。繁殖雌蜂在每粒花中产卵约需 2~3min。从繁殖性雌蜂开始授粉和标记短柱头雌花、产

卵，到在果腔内死亡，一般需要 16~29h。

2.5 授粉后的榕树种子形成率

聚果榕的隐头花果是榕属 *Ficus* 中一类较大的果实，一个果内有雌花 3672~7864 朵，平均有雌花 5838.4 朵。其中短柱头雌花一般 1484~2610 个，平均为 2105.2 个；占果内总雌花的 31.1%；也就是说榕小蜂可在平均 31.1% 的雌花中产卵繁殖后代；其它长柱头花则应发育成榕树种子，但是在不同季节中，各自繁殖差异是明显的（见表 1）。

表 1 不同季节聚果榕一果中种子、瘿花、空瘪雌花的比例
Table 1 The proportion of different types of flowers in different seasons
(1999~2000 年观察结果的平均值) (The date from 1999~2000)

状态 type 月份 month	观察榕果数 (个) Number of fruit	雌花总数	瘿花数		空瘪雌花数		发育成种子数	
		Female flower	Gall flowers		Failed female flowers		seeds	
		(粒) Number	粒 Number	%	粒 Number	%	粒 Number	%
3~5	180	5304.5	1775.6	33.4	1373.3	25.9	2155.6	40.6
6~8	191	7059.5	2604.5	36.9	1346.8	19.1	3108.2	44.0
9~11	185	7202.0	2390.4	33.2	1607.1	22.3	3204.5	44.5
12~2	150	6185.2	1283.2	20.7	2972.6	48.1	1929.4	31.2
平均数 mean	176.5	6437.8	2013.4	31.1	1825.0	28.9	2599.4	40.1

从表 1 看出：雌花、瘿花总数和经榕小蜂授粉后发育成种子的总数最高是夏秋两季；春季次之；冬季最低。春季由于气温变化大，虽然 4~5 月温度是全年最高月份，但部分挂果的榕树受到 2 月寒流的影响外，还正处于西双版纳一年中的最干旱季节，对榕果和榕小蜂的发育不利。冬季虽然在热带地区，气温变化不是非常明显，但由于每年有数次北方南下的寒流直接影响到西双版纳热带雨林地区，所以对聚果榕的隐头花果和榕小蜂的生长和繁殖都不利，有较强的影响。如 2000 年 1 月至 2 月，西双版纳热带雨林受到十分明显的寒流就达三次，在寒流期间，当平均温度低于 15℃ 时，许多外出寻找嫩隐头花果传粉和繁殖的榕小蜂，一经离开熟果出蜂口 2~3min 就失去飞翔能力，落地死亡；由于大量榕果未授到花粉，导致 2 月下旬和 3 月中旬的榕树小青果期就大量脱落。

3. 讨论

本文以西双版纳热带雨林榕树的优势种群聚果榕的专一传粉昆虫榕小蜂为研究对象，从榕小蜂的传粉生态学入手，获得了聚果榕小蜂繁殖性雌蜂的求偶行为、进隐头花果授粉行为、每果进蜂量与产卵繁殖的关系、不同季节榕小蜂给榕树传粉后种子形成率等的研究结果。本研究客观地反映了中国西南部西双版纳地区聚果榕小蜂的传粉生态学特性，并且得出了与前人研究其它地区和其它虫种不相同的一些结果。

在榕小蜂的传粉行为学研究中，有学者认为，榕小蜂雌蜂把头伸进榕果雄花序内，不

断地把花粉咀嚼吞入口内花粉囊中,然后飞到嫩隐头花果内,在从口中把花粉反刍出来^[13]。但在西双版纳的聚果榕小蜂口中无该器官,也不会把花粉咀嚼吞入胃中,该蜂主要是用三对足采集花粉,虽然有少部分口收集的花粉集中后,很快又用前足把花粉送到触角柄节顶端凹陷处的毛丛中保存,而前人未见报道过触角柄节有凹陷结构可储藏花粉。所以说明聚果榕小蜂的一些传粉特性与前人研究的结果不相同。

榕小蜂雌雄间在羽化与交配行为上,有学者观察到雌蜂羽化是自我要破瘿花口羽化并与雄蜂交配^[14]。而我们在西双版纳热带雨林五年多观察 10 多种榕小蜂中发现,所有榕小蜂雌蜂的瘿花出蜂口均是由雄蜂帮咬破的;而且雌雄交配都是雌蜂在瘿花内,雄蜂在瘿花外,由雄蜂把雄性生殖器从它咬破的出蜂口伸入瘿花内与雌蜂完成交配;偶尔有个别雄性榕小蜂交配时由于在果腔内受其它雄性同伴的干扰而把雌蜂也拖出瘿花,但一出瘿花就终止交配。一直未发现有雌蜂自己咬破瘿花羽化现象,并且每个果内会有一定数量的雌蜂由于没有雄蜂咬破瘿花,而在瘿花内死亡。

最后值得一提的是,在西双版纳热带雨林的聚果榕小蜂不会象有的学者论述的,有时候榕小蜂遇不到要授粉的隐头花果,而不能繁殖^[15];更不会有学者等论述的^[16],冬季榕树极少开花结果,从而限制了榕小蜂的传粉和繁殖功能。在西双版纳热带雨林内聚果榕一年四季均可看到隐头花果,而且在无人为的砍伐和破坏的自然中,聚果榕树均会在一定范围内形成一个组群(每个组群少时 3~5 株,多则 8~20 株,株间距离 50~100m 不等地分布,很少例外)。当一个组群内 1~2 株榕树果实成熟、繁殖性雌蜂快羽化出果时,在不远处也正好有 1~2 株正需要授粉的嫩榕果长出,冬季也不例外。所不相同的仅是榕果比夏季较小,果内的雌花数量比夏季少一些而已。说明聚果榕与它的授粉榕小蜂已经形成了高度协同进化的关系。然而,这也就给人类提出了一个如何更好地保护热带雨林生态环境的问题。目前世界上大量的热带雨林正在消失,西双版纳也如此,由于热带雨林的逐步消失,使一些聚果榕形成远距离的单株,致使榕果得不到榕小蜂的传粉,挂果不久就纷纷落果,使这些远距离的榕树单株失去了有性繁殖功能,也逐步使聚果榕群落逐年消失。因此,也就使热带雨林失去了热带雨林原有生态系统功能。

参考文献

- [1] 吴征镒主编. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980 363~410; 889~916
- [2] Janzen, D. H. How many parents do the wasps from a fig have? *Biotropica*, 1979, 11: 127~129
- [3] Wiebes, J. T. A short history of fig wasp research. *Gard. Bull. Straits Settlement*, 1976, 29: 207~236
- [4] Wiebes, J. T. Co-evolution of figs and their insect pollinators, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, 10: 1~12
- [5] 许再富. 榕树—滇南热带雨林生态系统中一类关键植物. *生物多样性*, 1994, 2 (1): 21~23
- [6] 杨大荣, 李朝达, 杨兵, 西双版纳热带雨林中榕树动物群落结构与多样性研究. *动物学研究*, 1997, 18 (2): 189~196
- [7] 杨大荣, 李朝达, 韩邓保, 等. 热带雨林片断化对榕小蜂和榕树物种的影响. *动物学研究*, 1999, 20 (2): 126~130
- [8] 杨大荣. 我国对榕小蜂与榕树协同进化的研究进展. *资源昆虫学研究进展*, 云南科技出版社, 1999, 22~29
- [9] Galil, J. Zeroni M. and Bar Shalom, D. Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadriceps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytol.*, 1973, 72: 1113~1127
- [10] Wiebes, J. T. Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidae) and *Ficus* (Moraceae): fig wasps and their figs, XIV (conclusion -

- Old World) .Proceeding of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Biological Chemical Geological Physical and Medical Sciences. 1094, 97 (4): 491 ~ 495
- [11] 吴征镒主编. 云南植物志 (第六卷). 北京: 科学出版社, 1995, 595 ~ 671
- [12] 朱华, 王洪, 许再富, 李保贵. 西双版纳热带雨林的榕树及其生物—生态学特性研究. 热带植物研究, 1996, 37: 7 ~ 14
- [13] Galil J. & Eisikowitch, D. On the pollination ecology of *Ficus religiosa* in Israel. *Phytomorphology*, 1986.18: 356 ~ 363
- [14] Murray, M. G. Environment constraints on fighting in flightless male fig wasps. *Anim. Behav.*, 1989, 38: 186 ~ 193
- [15] Herre, E. A. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia*, 1989, 45 (1989): 637 ~ 647
- [16] Bronstein J. L. and McKey, D. The fig/pollinator mutualism: A model system for comparative biology. *Experientia*, 1989, 45 (1989): 601 ~ 611

第一作者简介: 杨大荣, 男, 1954年10月10日生, 研究员, 从事生态学、资源昆虫学研究。主攻方向: 重要动植物类群协同进化研究。

The propagated characteristic and pollinated behavior of fig wasp (*Ceratosolen sp.*) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China

Yang Da - rong¹ Zhao Ting - zhou^{1,2}

Wang Rui - wu^{1,3} Song Qi - shi¹ Zhang Guang - ming¹

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

(² Biology Department, Yunnan University, Kunming 650091)

(³ Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223)

Abstract *Ficus* are a keystone species in the ecosystem of tropical rainforest in Xishuangbanna, China. The fig tree (*Ficus racemosa*) and fig - pollination wasps (*Ceratosolen sp.*) are highly coevolved mutualists that depend completely on each other for continued reproduction. The main result of this study indicated that the earlier emerged male wasps cut the exit holes both from the gall and fig fruit for the female, while the female wasps don't have the ability to cut the exit hole for themselves. In *Ficus racemosa* pollen tends not to escape from the anthers after dehiscence until the stamens are disturbed by the fig wasp. The females opened the anthers with the antennal scapes, mandibles, leg and appeared to move and collected the staminate pollen of the fig. The pollen - bored females fly about 5—80 minutes to find the receptive syconia. As soon as a pollinating fig wasp reached the interior of the young fig fruit to be pollinated, it pushed its head among the stigmas, in some cases for 4—9 hours; then it oviposited in the short stigmas (gall flowers) of the fig.

Key word Xishuangbanna; tropical rainforest; *Ficus racemosa*; *Ceratosolen sp.*; propagation; pollination behavior