

榕树-榕小蜂的物种共形成

林淑玲^{1,2}, 赵南先¹, 陈贻竹^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:榕树-榕小蜂的互惠共生是植物与其传粉者间相互作用的最极端的特例,几乎每一种榕树均由榕小蜂科的一种特定昆虫传粉,而它们的小蜂也只能在此特定榕树种的花内养育它们的幼虫,构成了高度的种专一性(一对一原则)。因此榕树及其传粉昆虫间的相互作用被看作是专性互惠共生的最极端特例,也引起人们对它们共趋异及物种形成的诸多推测。对目前榕树-榕小蜂的物种共形成的研究进行了回顾与阐述,希望能对全面认识这对完美的共生伙伴及物种共形成机制提供一些启示。

关键词:物种形成; 协同进化; 榕树; 榕小蜂

中图分类号: Q948.122.5

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2008)02-0123-05

Co-speciation of Figs and Fig Wasps

LIN Shu-ling^{1,2}, ZHAO Nan-xian¹, CHEN Yi-zhu^{1*}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Figs (*Ficus*, Moraceae) and their pollinating wasps (Agaonidae) constitute the extreme example of interactions between plants and insects. Each fig species is pollinated by a single minute, pollen-bearing female wasp species that only depend on the particular fig syconia for the production of their offspring, so the relation is generally regarded as species-specific. However, exceptions to this 'one to one rule' are discovered. The patterns of co-divergence and speciation are expected in fig-fig wasp relations owing to extreme host specificity. The paper elaborated the advance of co-speciation between figs and fig wasps, and it is useful to know the perfect pairs and the mechanism of co-speciation.

Key words: Co-speciation; Coevolution; Fig trees; Fig wasps

进化中两个长期存在的中心问题就是物种形成(speciation)与适应(adaption)^[1]。在自然选择作用下,生物进化形成新物种的过程有几种模式:趋异进化(divergent evolution)、趋同进化(convergent evolution)和协同进化(coevolution)。协同进化的现象是普遍存在的,共栖、共生等现象都是生物通过协同进化而达到互相适应。协同进化被看作是形成目前昆虫与陆地植物多样性的最重要过程之一^[2-4]。

在 1942 年, Mayr 提出了生物种 (biological

species)的概念,即在自然界能真正或潜在地进行杂交的一类群体,在生殖上与其它此类群体相隔离^[5]。而物种形成则是新物种出现的进化过程,是种群间产生繁殖隔离与趋异的起因^[5]。如果两个物种间的关联很密切,它们就可能平行地进行物种形成,叫做物种共形成(co-speciation)。在寄生者和寄主间更容易发生这种现象^[6]。因此,寄生者与寄主间的关系代表了研究进化过程的典型模式系统。通常情况下,寄生物物种形成的主要模式被认为是发生在寄主被地理隔离成两个或更多的隔

离种群之后^[7-9]。在过去 20 多年的研究中,研究者对各种寄主-寄生物关系的大量研究,提供了一些物种共形成的证据^[10-12]。

榕树-榕小蜂(fig-fig wasp)的是专性的共生体,已经共同进化了大约 9 千万年^[13]。两者的特征是共适应的典型例子,也是植物与其传粉者间相互作用的最极端的特例,从而引起了人们对它们共趋异的诸多推测。本文对近年来榕树与榕小蜂间的物种形成研究现状进行了阐述,希望能对全面认识这对完美的共生伙伴及物种形成机制提供一些启示。

1 榕树-榕小蜂的物种共形成

榕属(*Ficus*)是有花植物中种的数量和生长、生活型都最多多样化的属^[14]。全世界大约有 750 种,包括 6 个亚属,即榕亚属(*Urostigma*)、白肉榕亚属(*Pharmacosyceae*)、聚果榕亚属(*Sycomorus*)、无花果亚属(*Ficus*)、糙叶榕亚属(*Sycidium*)、薜荔榕亚属(*Synoecia*)^[15-16]。榕树(figs)依靠小的、携带花粉的雌蜂为其传粉来产生种子;反过来,被交配的雌蜂又依赖榕树花序繁殖后代。榕树的传粉者,已被划分为 20 属^[17],目前超过 300 种被描述^[18],除了两属(*Ceratosolen* 和 *Wiebesia*)例外,其中每个被确定的传粉者属通常只限定于一个单一的榕属分类群(亚属或组)^[19]。因此,榕树(*Ficus* spp., *Moraceae*)和它们的传粉小蜂(Agaonidae, Chalcidoidea)构成了或许是目前已知的最完整的专性传粉互惠共生系统^[18,20-22]。除了传粉者,还有大量的非传粉者与榕树伴生,现已描述有近 400 种^[18]。对互利共生而言,非传粉榕小蜂是寄生的,它们或寄生于传粉者幼虫,或竞争产卵位置,对榕树的雌性(种子的产生)、雄性(花粉的分散)功能及传粉者种群动态有负影响^[23],但同时也可能对榕树-传粉者互利共生的稳定起到了积极的维持作用。

1.1 榕树-榕小蜂物种共形成的形态学证据

榕树-榕小蜂的互惠共生一直被认为是协同进化与物种共形成的典型范例,是完美的严格一对一的共生伙伴^[21]。榕树和榕小蜂的分类学及形态学研究显示,大多数榕树种都有自己唯一的传粉小蜂种为其传粉,榕树及其传粉者必须依赖对方完成自己的生活史,两者形成了专性的共生关系。它们的很多形态特征被认为是高度相关且共适应的。首先,传粉小蜂的头部与榕树花序的大小相关,长型头部的小蜂趋向于进入较大的花序^[24];其次,小蜂

的传粉模式与榕树的特征(花药-胚珠的比率)相关,主动传粉与低的花药-胚珠比率相关^[25];再次,榕属种花柱长度的分布对其传粉者最适产卵器长度的选择^[26];此外,传粉小蜂只被与其共生的唯一榕树种散发的芳香气味所引诱,而不受其它榕树种所散发的的气味引诱^[27]。正是这种共适应的特征及相互作用的高度专一性(一对一),产生了一种普遍接受的观点:榕树与其传粉者严格的协同进化与物种共形成。也就是说物种共形成应该是榕树-榕小蜂共趋异的主要模式,不管是粗略的分类水平(如榕树的组和小蜂的属之间)还是精细的分类水平(榕树和小蜂的种之间)^[16,21,28]。榕树和榕小蜂间相互作用的种专一性暗示了它们的多样化过程是同时进行的,而物种共形成就发生在这个多样化过程中^[29]。

1.2 榕树-榕小蜂物种共形成的分子证据

近年来对榕树和榕小蜂的分子系统学研究也对它们之间的物种共形成提供了一些支持。Herre 等通过对榕树及其传粉者的核苷酸及蛋白质电泳数据进行收集和分析,结果也显示它们的系统发育有很高程度的一致性,从而支持了榕树和其传粉者严格意义上的协同进化与物种共形成^[30]。Machado 等使用 *COI*(cytochrome oxidase I)基因的核苷酸序列重建传粉榕小蜂 15 属的系统发育树,结果仍支持了大多数榕树与其传粉小蜂间广泛的分枝共进化学^[31]。应用线粒体 DNA 与形态学结构,Weiblen 对为雌雄异株的无花果亚属(*Ficus*)传粉的小蜂系统发育关系进行了研究,结果表明虽然无花果亚属的传粉者不是单系起源的,但是传粉者与寄主榕树的系统关系通常是一致的^[31]。这也为在榕树-榕小蜂这对特殊的互惠共生关系中的寄主保守性提供了有利支持。Machado 等应用相对保守的线粒体 12S rRNA 基因和易变的 *COII* 线粒体基因,对代表亚洲、非洲、欧洲和中美洲五个组榕树的小蜂进行研究,发现所有的传粉者都形成了一个明显的单源组,在精细的分类水平,传粉小蜂种和非传粉小蜂种通常都是寄主专一的,而且非传粉小蜂与传粉小蜂的系统发育在很大程度上具有一致性^[32]。Lopez-Vaamonde 等对与 *Mabvanthera* 组榕树种伴生的 20 种 *Pleistodontes* 传粉小蜂和 16 种 *Sycosapter* 非传粉小蜂的分子研究显示物种共形成的水平比预想的更大,其物种共形成的最大水平估计是 50% ~ 64%^[33]。Yokoyama^[29]以 Ogasawara Islands 特有的

三对榕树-榕小蜂共生伙伴为试材,检验了其交配前隔离的程度及遗传差异,其结果显示了物种共形成的一个三步假设:(1)榕树-榕小蜂空间隔离的产生;(2)基因流受限制及榕树-榕小蜂特征差异的出现;(3)进一步的基因流限制及榕树的遗传与特征差异。

除了传粉者,还有大量的非传粉者与榕树伴生。每个榕树种都可能寄居很多不同种的非传粉小蜂,而且相关的榕树种也可能拥有相似的小蜂种。分类学与系统学研究显示非传粉小蜂也存在寄主专一性^[34]。Weiblen 等对榕树的传粉者与寄生者的物种形成研究表明:榕树的共生者与寄生者的物种形成模式不同,互利共生者与其寄主的物种共形成程度更大^[35]。这是因为传粉者后代需依赖受精后的花产生的胚乳生存,但寄生者却不同,它们诱使子房内的珠心非正常增殖,绕过了受精,所以寄生者可在新奇主种上产生虫瘿,它们的物种形成不需要与寄主植物的物种形成密切相联。然而,传粉者在寄主植物间转移常会遭遇花粉不亲和及竞争,因此,为养育幼虫而为榕树传粉的交易可能限制了新共生伙伴的进化,所以榕树和传粉者趋向物种共形成^[35]。

除榕树-榕小蜂外,分子年代测定显示丝兰-丝兰蛾(*Yucca-Yucca moth*)共生体系出现在至少4千万年前^[36],同时,猴泡沫病毒和古时灵长类的长期共趋异近来也被报道^[37]。这些系统树在分枝顺序及超过3千万年的趋异年代上都是非常相符的,从而大大支持了这种寄生-寄主系统内的物种共形成。

2 专一性的打破

虽然很多研究支持了榕树-榕小蜂的物种共形成,认为两者是完美的严格一对一的共生伙伴。然而,最近越来越多的研究发现它们之间的互利共生存在很多例外,而且很多分子研究也揭示了榕树与其伴生的传粉者的系统发育间存在明显的非同成份^[13,29,31,38],榕树间的种间杂交和基因渗入也好像是广泛存在的^[19]。严格意义上的榕树与其传粉者之间共趋异的物种共形成的主要模式遭到质疑。

早在1961年,Baker^[39]曾提出了传粉者的泛化(*generalization*)(缺少种专一性)和榕树的种间杂交。目前,这种观点日益受到人们的关注,并得到了广泛的支持。在高山榕(*F. altissima*)内,除了主要的传粉者 *Eupristina altissima* 外,在个别季节内也会出现

另一种传粉小蜂 *Eupristina* sp.^[40]。形态和分子研究显示无花果亚属和糙叶榕亚属是姐妹群^[18,30,38],但为这两个亚属传粉的小蜂却不是密切相关的^[13,31];而无花果亚属的传粉者与榕亚属的传粉者关系却更为密切^[31]。Machado 等^[9]的分子及遗传数据也表明,在不同的传粉者种间没有任何的基因渗入证据,榕树与其传粉者的趋异过程是完全不同的。此外,Molbo等^[41]通过对巴拿马的8种榕树进行的分子遗传研究发现,在调查的寄主榕树中有一半的种具有以前未被发现的隐形种(*Cryptic species*)。另一观察则是:寄生在同一寄主树上的隐形种一些是姐妹分类群,另一些基本不是^[42]。也就是说非姐妹隐形种的存在表明小蜂种发生了寄主转移。然而,在澳大利亚,Haine 等^[42]对不同地理区域的同一寄主树锈叶榕(*Ficus rubiginosa*)上71个传粉小蜂的变异研究表明,虽然所有取样小蜂都属于同一个形态种,在没有寄主转移和平行的寄主植物趋异下,隐形传粉小蜂种仍能在单一的寄主植物种上成功繁殖。因此,隐形种的发现不仅削弱了榕树-榕小蜂间严格的一对一特异性,也消弱了严格的物种共形成观点,这些都表明和某一特定榕树相关的小蜂种的数目及它们间的进化关系不是固定的。

除榕树-榕小蜂外,还有其它的专性传粉互惠共生,如丝兰-丝兰蛾(*Yucca-Yucca moth*)^[36]、金莲花-金莲花蝇(*Globeflower Trollius europaeus-Globeflower fly Chiastocheta* spp.)^[43]、算盘子属-*Epicephala* 蛾(*Glochidion-Epicephala moth*)^[44]等。其中榕属选择养育传粉者后代,丝兰属、金梅草属则选择杀死传粉者后代,所以它们互惠共生相互作用的关系是完全不同的^[45]。尽管存在差异,所有对这些共生体系的研究都可能受由于寄主转移、独立的物种形成、灭绝事件及系统发育估算带来的误差等的影响,显示了这些完美的系统发育一致性的偏移。

3 结论

综上所述,榕树-榕小蜂之间的物种共形成研究还存在很多争议,榕树与榕小蜂的系统发育枝有时并不完全一致。当然寄主转移也可能引起差异的产生,而且也有研究显示了寄主转移的存在^[46]。近来的研究也表明在一些榕树种上寄生了两个传粉小蜂种,一个是主要的传粉者,另一个是隐形种或欺骗者^[40-41]。当然,目前也有一些理论认为同一寄主树上相同竞争者的稳定共存是不可能的,因为

多个共生体会对互惠共生产生一个不稳定的环境,从而可能导致互利共生转变成寄生状态^[47-50]。例如非洲的 *Ficus sycomorus* 有两种传粉小蜂, *Ceratosolen arabicus* 和 *C. galili*, 但只有前者为寄主榕树传粉, 而后者已经不再传粉, 是明显的寄生者^[21, 50-52]。因此, Chesson 认为只有一种可能会产生同一寄主上相同竞争者的共存, 那就是小蜂对同种与异种的社会行为是不同的^[53]。而且只有在通常有多个首批进入花序的传粉雌蜂(foundress)存在的系统内, 共存隐形种才可能存在^[54]。

与某一特定榕树种共生的传粉者及隐形者虽然看上去很相似, 但仍需要凭借遗传数据来揭示它们的真正身份。目前已建立了榕树-榕小蜂谱系平行多样化的设想, 所以未来的研究应基于可控制的榕树单系组和相应的传粉者的比较, 集中在榕树-榕小蜂共生体的物种共形成的程度上。同时, 应从物种进化形成的内在遗传学和外在生态学研究物种进化的机制, 从物种遗传变异和表型变化的一致性, 研究物种的进化和系统发育, 或许从中可以发现物种共进化更深层次的适应性进化本质。

参考文献

- [1] Li P S(李培生). Adaptive evolution and speciation [J]. Fossil(化石), 1995, 2: 19-21. (in Chinese)
- [2] Ehrlich P R, Raven P H. Butterflies and plants: a study in coevolution [J]. Evolution, 1964, 18: 586-608.
- [3] Thompson J N. Concepts of coevolution [J]. Trend Ecol Evol, 1989, 4: 179-183.
- [4] Farrell B D, Mitter C, Futuyma D J. Diversification at the insect-plant interface [J]. BioScience, 1992, 42: 34-42.
- [5] Mayr E. Systematics and the Origin of Species [M]. New York: Columbia University Press, 1942: 118-122.
- [6] <http://evolution.berkeley.edu/evosite/evo101/VC1hCospeciation.shtml> [EB/OL]
- [7] Inglis W G. Speciation in parasitic nematodes [J]. Adv Parasitol, 1971, 9: 185-223.
- [8] Price P W. General concepts on the evolutionary biology of parasites [J]. Evolution, 1977, 31: 405-420.
- [9] Combes C. Parasitism: the Ecology and Evolution of Intimate Interactions [M]. Chicago: The University of Chicago Press, 2001: 1-552.
- [10] Paterson A M, Banks J. Analytical approaches to measuring cospeciation of host and parasites: Through a glass, darkly [J]. Inter J Parasitol, 2001, 31: 1012-1022.
- [11] Page R D M. Tangled Trees: Phylogeny, Co-speciation and Coevolution [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2003: 1-21.
- [12] Itino T, Davies S J, Tada H, et al. Cospeciation of ants and plants [J]. Ecol Res, 2001, 16: 787-793.
- [13] Machado C A, Jousset E, Kjellberg F, et al. Phylogenetic relationships, historical biogeography, and character evolution of fig pollinating wasps [J]. Proc Roly Soc Lond B, 2001, 268: 685-694.
- [14] Harrison R D. Figs and the diversity of tropical rainforests [J]. BioScience, 2005, 55(12): 1053-1064.
- [15] Berg C C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: The main subdivision of *Ficus*: the subgenera [J]. Blumea, 2003, 48: 167-178.
- [16] Zhou Z K, Gilbert M G. Moraceae [M]// Wu Z Y, Raven P. Flora of China Vol. 5. Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003: 21-73.
- [17] Wiebes J T. The Indo-Australian Agaoninae (Pollinators of Figs) [M]. Verhandelingen Koninklijke Nederlandse Akademie Wetenschappen, 1994, 92: 1-208.
- [18] Weiblen G D. How to be a fig wasp [J]. Ann Rev Entomol, 2002, 47: 299-330.
- [19] Machado C A, Robbins N, Gilbert M T, et al. Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102(Suppl 1): 6558-6565.
- [20] Corner E J H. Wayside Trees of Malaya [M]. Malaya, Singapore: Government Printing Office, 1952: 1-772.
- [21] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1979, 10: 1-12.
- [22] Janzen D H. How to be a fig [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1979, 10: 13-51.
- [23] Kerdelhu C, Rasplus J Y. Non-pollinating afro-tropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus* [J]. Oikos, 1996, 75: 3-14.
- [24] van Noort S, Compton S G. Convergent evolution of Agaoninae and Sycoecinae (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology [J]. J Biogeo, 1996, 23: 415-424.
- [25] Cook J M, Bean D, Power S A, et al. Evolution of a complex coevolved trait: Active pollination in a genus of fig wasps [J]. J Evol Biol, 2004, 17: 238-246.
- [26] Weiblen G D. Correlated evolution in fig pollination [J]. Syst Biol, 2004, 53: 128-139.
- [27] Grison-Pigé L, Bessière J M, Hossaert-McKey M. Specific attraction of fig-pollinating wasps: Role of volatile compounds released by tropical figs [J]. J Chem Ecol, 2002, 28: 283-295.
- [28] Ramirez W B. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae [J]. Ann Mo Bot Gard, 1974, 61: 770-780.
- [29] Yokoyama J. Cospeciation of figs and fig wasps: A case study of endemic species pairs in the Ogasawara Islands [J]. Popul Ecol, 2003, 45: 249-256.
- [30] Herre E A, Machado C A, Bermingham E, et al. Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps [J]. J Biogeo, 1996, 23: 521-530.
- [31] Weiblen G D. Phylogenetic relationships of dioecious fig pollinators (Hymenoptera: Agaonidae) inferred from mitochondrial DNA

- sequences and morphology [J]. *Syst Biol*, 2001, 50: 243–267.
- [32] Machado C A, Herre E A, McCafferty S, et al. Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism [J]. *J Biogeo*, 1996, 23: 531–542.
- [33] Lopez-Vaamonde C, Rasplus J Y, Weiblen G, et al. Molecular phylogenies of fig wasps: Partial cocladogenesis between pollinators and parasites [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2001, 21: 55–71.
- [34] van Noort S. The systematics and phylogenetics of the Sycoecinae (Agaonidae, Chalcidiodae, Hymenoptera) [D]. Grahamstown, South Africa: Rhodes University, 1991.
- [35] Weiblen G D, Bush G L. Speciation in fig pollinators and parasites [J]. *Mol Ecol*, 2002, 11: 1573–1578.
- [36] Pellmyr O. Yuccas, yucca moths, and coevolution: A review [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 2003, 90: 35–55.
- [37] Switzer W M, Salemi M, Shanmugam V, et al. Ancient co-speciation of simian foamy viruses and primates [J]. *Nature*, 2005, 434: 376–380.
- [38] Jousselin E, Rasplus J Y, Kjellberg F. Convergence and coevolution in a mutualism: Evidence from a molecular phylogeny of *Ficus* [J]. *Evolution*, 2003, 57: 1255–1269.
- [39] Baker H G. *Ficus* and *Blastophaga* [J]. *Evolution*, 1961, 15: 378–379.
- [40] Gu H Y(谷海燕), Yang D R(杨大荣), Zhang G M(张光明), et al. Species of fig wasps in *Ficus altissima* and their ecological characters [J]. *Chin J Ecol(生态学杂志)*, 2003, 22 (2): 70–73. (in Chinese)
- [41] Molbo D, Machado C A, Sevenster J G, et al. Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 5867–5872.
- [42] Haine E R, Martin J, Cook J M. Deep mtDNA divergences indicate cryptic species in a fig-pollinating wasp [J]. *BMC Evol Biol*, 2006, 6: 83–93.
- [43] Jaeger N, Till-Bottraud I, Després L. Evolutionary conflict between *Trollius europaeus* and its seed-parasite pollinator *Chiasiocheta* flies [J]. *Evol Ecol Res*, 2000, 2: 885–896.
- [44] Kato M, Takimura A, Kawakita A. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae) [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 5264–5267.
- [45] Anstett M C, Hossaert-McKey M, Kjellberg F. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism [J]. *Trend Ecol Evol*, 1997, 12(3): 94–99.
- [46] Michaloud G, Bossu-Dupriez N, Chevolut M, et al. Pollen waste and unrelated traits in a fig-fig wasp symbiosis: A new behavior [J]. *Comptes Rend Biol*, 2005, 328: 81–87.
- [47] Herre E A, Knowlton N, Mueller U G, et al. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation [J]. *Trend Ecol Evol*, 1999, 14: 49–53.
- [48] Pellmyr O, Leebens-Mack J, Huth C J. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences [J]. *Nature*, 1996, 380: 155–156.
- [49] Yu D W. Parasites of mutualisms [J]. *Biol J Linn Soc*, 2001, 72: 529–546.
- [50] Herre E A. Laws governing species interactions? Encouragement and caution from figs and their associates [M]// Keller L. *Levels of Selection in Evolution*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1999: 209–37.
- [51] Berg C C, Wiebes J T. *African Fig Trees and Fig Wasps* [M]. Amsterdam: Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 1992: 1–298.
- [52] Compton S G, Holton K C, Rashbrook V K, et al. Studies of *Ceratostenes gallii*, a nonpollinating Agaonid fig wasp [J]. *Biotropica*, 1991, 23: 188–194.
- [53] Chesson P. A need for niches [J]. *Trends Ecol Evol*, 1991, 6: 26–28.
- [54] Dayong Z, Kui L, Iikka H. Coexistence of cryptic species [J]. *Ecol Lett*, 2004, 7: 165–169.