

榕树高度专性共生体系内影响传粉蜂子代繁殖的因素

邓小侠^{1,2}, 吴兰芬¹, 于慧^{1*}

(1. 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探讨影响传粉蜂子代数量及性比的因素, 以广州地区分布的粗叶榕(*Ficus hirta* Vahl)及其传粉小蜂爪哇榕小蜂(*Valasia javana* Mayr)为材料, 采用自然收蜂与控制放蜂试验进行研究。结果表明, 果内的榕小蜂群落随季节更替发生显著变化, 非传粉蜂的介入、季节差异使雌蜂间的干扰强度不同, 导致传粉蜂子代数量发生变化, 其中雌蜂间的干扰会使传粉蜂性比显著升高, 而非传粉蜂的介入对传粉蜂性比的影响不大, 传粉蜂仍能正常地进行繁殖。另外, 传粉蜂在雌花期雄花序内的产卵和存活时间一般较短, 约为 15 h; 传粉蜂子代在干、湿季的雄花序内的发育时间差异显著, 干季时间长, 湿季时间短。这表明传粉榕小蜂进化出了适应广州地区季节变化的繁殖策略。

关键词: 粗叶榕; 榕小蜂; 共生体系; 性比

doi: 10.11926/jtsb.3667

Influence Factors on Offspring Reproduction of Pollinator in a Highly Species-specific Mutualism of *Ficus*

DENG Xiao-xia^{1,2}, WU Lan-fen¹, YU Hui^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The interaction between pollinating fig wasps (Agaonidae) and their host fig trees (*Ficus*, Moraceae) is a striking example of an obligate pollination mutualism. The effect factors on number and sex ratio of offspring wasps were studied by using *F. hirta* Vahl-wasps (*Valasia javana* Mayr) system. The results showed that the community of fig wasps offspring had significant changes in different seasons. The number of pollinator offspring changed caused by non-pollinating fig wasps and foundress interference derived from season. The foundress interference increased sex ratio of offspring fig wasps significantly, but non-pollinating fig wasps had no effect on sex ratio. In addition, the survival time of pollinating wasps at female phase was about 15 h and the development time of pollinating wasps had significant difference between dry and wet seasons, which was long in dry season and short in wet season. Therefore, it was suggested that the pollinators of *Ficus hirta* had evolved the reproductive strategies to adapt seasonal change in Guangzhou.

Key words: *Ficus hirta*; Fig wasp; Mutualism; Sex ratio

榕树是榕属(*Ficus* L.)植物的总称, 隶属荨麻目(Urticales)桑科(Moraceae), 全世界约有 750 种^[1-2]。

榕树有雌雄同株和雌雄异株两种类型, 在数量上约各占一半, 雌雄同株多为乔木, 林冠上层, 阳生植物,

收稿日期: 2016-08-25

接受日期: 2016-10-29

基金项目: 广东省自然科学基金重点项目(S2013020012814)资助

This work was supported by Key Project of Natural Science Foundation in Guangdong Province (Grant No. S2013020012814).

作者简介: 邓小侠(1990~), 女, 汉族, 硕士研究生, 研究方向为进化生物学。E-mail: 904316196@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: yuhui@scib.ac.cn

雄花、长柱雌花和短柱雌花在同一花序内^[3-4]。雌雄异株是雌、雄株分离,多为灌木,为阴生植物,雄株花序有雄花和短柱头的雌花,产生花粉和形成虫瘿,花粉只由雌性传粉小蜂散布。因此,产生雌性传粉小蜂的数目标志着榕树雄性功能的成功率,而雌株花序仅有长柱头的雌花,只产生种子,标志榕树雌性功能的成功率^[5]。大多数榕树都依赖专一的传粉榕小蜂为其传粉,同时榕树也为传粉榕小蜂提供繁衍及栖息的场所,植物和昆虫之间形成的这种互利互惠的关系被称为互利共生。榕树与其传粉蜂所形成的互利共生体系(简称榕-蜂共生系统),是目前已知的传粉昆虫与有花植物间互利共生关系中最密切的^[6-7],因此榕树和榕小蜂之间这种高度特化的互惠关系成为研究物种间协同进化的经典材料^[8-9]。榕小蜂具有明显的双倍二倍性,即受精的卵发育为双倍体的雌蜂,而未受精的卵发育为单倍体的雄蜂^[10-11],这一特点使榕小蜂成为研究局域配偶竞争理论的理想材料^[10-12]。单双倍性别决定系统、局域配偶竞争和近交效应被认为是导致传粉榕小蜂呈现出偏雌的性比率的原因^[10]。以往的研究表明,随着局域配偶竞争强度的增加,性比率逐渐下降;而且越是近交的种群,性比率越偏雌;当 1 只雌蜂繁殖时,性比率是最低的^[10-12]。目前,局域配偶竞争理论(Local mate competition, LMC)预测后代数量的预测值比实际值偏雄^[13-14],可能是 LMC 的预测是基于不同的产卵雌蜂同时进入榕果,但实际情况很可能是先后进入^[15]。另外,在自然界中,榕果除了寄生传粉榕小蜂外,还会被多种非传粉小蜂寄生,不同非传粉小蜂因为产卵模式的不同,会利用不同位置的雌花资源,可能会影响传粉小蜂的实际性比^[16-18]。

近期研究表明,母代雌蜂数、进果时间及非传粉小蜂对传粉榕小蜂后代数量及性比均会产生影响^[19],榕属植物广泛分布在热带亚热带地区,不同季节的水热条件差异较大^[20],但前人关于子代榕小蜂数量及性比的研究均未考虑该因素。雌雄异株榕树系统的产卵和产种子是分离的,易于研究,因此,本研究在前人的工作基础上,以广州地区常见的粗叶榕(*Ficus hirta* Vahl)为材料,采用自然收蜂与控制放蜂试验相结合的方法,试图解决以下几个问题:(1) 传粉榕小蜂在雌花期花序内的存活时间有多长?(2) 榕小蜂在干、湿季的发育时间分别要多久,有什么规律?(3) 自然状态下,不同季节榕小蜂群

落的分布情况是怎样的?导致这些变化的原因有哪些?(4) 为了进一步解释 LMC 的预测结果偏雄的原因,通过控制放蜂试验,研究母代雌蜂(母蜂)之间的干扰对子代榕小蜂种群的影响,为我们研究榕树-榕小蜂繁殖稳定机制提供依据,并为研究季节对其他植物繁殖分配的影响提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究地点及材料

研究地点位于中国科学院华南植物园(113°21' E, 23°11' N),年降雨量是 1623.6~1899.8 mm,年平均气温为 21.8℃,最高温出现在 7-8 月,1 月气温最低^[18],10-3 月为干季,4-9 月为湿季。

粗叶榕(*Ficus hirta* Vahl)为桑科榕属无花果亚属(subg. *Ficus*)植物,雌雄异株,隐头花序,种群内全年皆有处于不同发育阶段的花序,花序内开花同步,株内开花异步,灌木或小乔木,多生于林缘或稀疏的林内,广泛分布于热带及亚热带地区^[21-23]。粗叶榕花序发育期可划分为 A-B-C-D-E 期^[23-24],雄花序有 A、B、C 和 D 共 4 个时期,雌花序没有传粉小蜂出飞的雄花期(D 期),只有 A、B、C 和 E 期^[20]。

样地 A 位于中国科学院华南植物园科研区内(113°20' E, 23°11' N),标记 34 株样树(样本序号: A1~A34),主要分布在湖边民宅前和行政楼后小山坡,一定程度上受到人为干扰。样地 B 位于游览区内(113°21' E, 23°10' N),标记 25 株样树(样本序号: B1~B25),主要分布在能源植物园通往天下第一村小路的林下,因地理位置较偏僻,受到人为干扰的因素较少。两样地相距约 1000 m,中间隔着兴科路,气候条件基本相同。

在广州分布区粗叶榕的专一性传粉者为榕小蜂科(Agaonidae)榕小蜂亚科(Agaoninae)的爪哇榕小蜂(*Valasia javana* Mayr)^[20]。雌雄异型,雌蜂黑褐色,个体最大约为 2 mm,具翅,能飞行;雄蜂淡黄色,无翅,体形比雌蜂略小。除传粉蜂外,在粗叶榕的雄花序内还共存有 3 种非传粉蜂,包括体色呈黄色的 *Philotrypesis josephi* Balakrishnan、黑色的 *Sycoscapter hirticola* Balakrishnan 和 *S. simplex* Mayr^[21]。这些非传粉蜂的雌蜂均具长产卵器,直接在花序外透过花序壁在雌花子房内产卵,对榕树和传粉榕小蜂繁殖均有负面影响。

1.2 方法

雄花序内传粉蜂产卵和存活时间观察 选取处于A期(雌花前期)的雄花序, 套上纱网袋(规格为: 120目, 10 cm×8 cm)后使之继续发育, 待雄花序进入B期(雌花期)后移除纱网袋, 让传粉蜂自主进果产卵, 记录时间, 当有1只传粉蜂进入花序, 就套上纱网袋。观察其在花序内停留时间, 若超过半小时不见爬出, 则采摘其带回实验室进行下一步试验。用刀片在靠近苞片口的部位将榕果环割为上下两部分后重新合拢如原状, 用湿棉花包裹该榕果以避免其萎蔫, 对传粉蜂的活力进行观察。刚开始每隔半小时打开花序观察其生活力, 待观察到有行动迟缓、触角摆动频率降低等现象时, 改为15 min观察1次, 直至传粉蜂死亡, 记录时间。共统计获得21只传粉蜂在雄花序内的生存时间。

自然单果收蜂试验 持续12个月, 每月采摘5~20个即将进入雄花期的雄花序。单个花序装于纱网袋中带回实验室, 让榕小蜂自然羽化, 收集出飞的榕小蜂, 待不再有蜂出飞时, 剖开花序, 收集未能出飞的小蜂, 并在解剖镜下记录每个雄花序中雌花的数量, 共计107个榕果。收集的小蜂放入70%的酒精中保存, 鉴定种类并计数, 共获得34个只有传粉蜂的雄花序和73个有非传粉蜂共存的雄花序。

人工引蜂试验 自然种群中, 花序内的平均进蜂数为1.7只^[25]。为防止非传粉蜂在花序上产卵, 当雄花序刚刚在样树上出现时, 就用纱网袋将其套住, 待其发育到雌花期时作为拟引蜂花序进行控蜂试验。与此同时, 选取处于间花期的雄花序, 每个网袋套住1个花序, 待其发育到雌花期并出蜂时, 收集网袋中发育完全、自然羽化的传粉蜂作为蜂源, 记录传粉蜂所在样株, 并按传粉顺序对传粉蜂进行编号。定量引入传粉蜂, 进入雌花期花序内产卵、授粉。本研究的控蜂实验包括无间隔进蜂、有间隔进蜂和单繁殖雌蜂处理。

无间隔进蜂组 去除拟引蜂花序的网袋, 在一个蜂源果的传粉雌蜂中随机挑选2只放到拟引蜂花序的苞片口处, 让其自然进入花序腔, 对进蜂花序进行编号、挂牌, 记录进蜂日期。然后套上纱网袋, 让已进蜂花序继续发育, 直到传粉小蜂羽化出飞, 连同纱网袋一起将花序采摘, 扎紧网袋口带回实验室, 并记录采摘日期。收集出飞的榕小蜂, 待不再有蜂出飞时, 剖开花序, 收集未能出飞的小蜂,

并在解剖镜下记录每个雄花序中雌花的数量。收集的小蜂放入70%的酒精中, 鉴定种类并计数。共获得36个雄花序的数据。

有间隔进蜂组 当能从两株样树上同时获得蜂源时, 去除引蜂花序的网袋, 从其中1个蜂源花序随机选取1只雌蜂放到进蜂花序苞片口处让其自然进入, 给进蜂花序编号、挂牌, 记录进蜂日期以及第1只传粉蜂的来源及进入时间, 继续套上网袋。间隔至少半小时后, 从另1个蜂源花序内随机选取1只雌蜂让其自然进入, 同样记录小蜂的来源及进入时间, 然后给该进蜂花序套上网袋, 使之继续生长, 直到传粉小蜂羽化出飞, 连同纱网袋一起将花序采摘, 扎紧网袋口带回实验室, 并记录采摘日期。后续处理与无间隔进蜂组一样, 共获得5个雄花序的数据。

单繁殖雌蜂组 在进行有间隔进蜂组试验时, 由于蜂源短缺、样树距离远、进蜂时间间隔长等原因, 导致第2只传粉蜂已无生命力, 因此进入花序中的繁殖雌蜂数有1只的。同样记录进蜂时间、蜂源信息、进蜂果编号, 挂牌后继续套上网袋让其继续生长, 直到传粉小蜂羽化出飞, 连同纱网袋一起将花序采摘, 扎紧网袋口带回实验室, 并记录采摘日期。后续处理与无间隔进蜂组一样, 共获得6个雄花序的数据。

1.3 数据分析

所有计算分析均通过调用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。采用单因素方差分析法(One-Way ANOVA)分别分析自然收蜂试验和控制放蜂试验的数据, 满足方差齐性时进一步采用最小显著性差异(LSD)法进行多重比较, 不满足时采用Tamhane's T2或Dunnett's T3等方法进行多重分析, 相关性采用Pearson进行分析。试验数据均表示为均值±标准误。

2 结果和分析

2.1 传粉蜂花序内存活时间

本研究对21只传粉雌蜂在雌花期雄花序内传粉和产卵的活动进行观察, 并记录其进入和死亡的时间(表1)。传粉雌蜂在雄花序内存活时间为5.87~18.13 h, 平均为(14.57±1.40) h, 因此, 传粉蜂在花

表 1 传粉蜂花序内的存活时间

Table 1 Survival time of pollinating wasps in male figs

编号 No.	进入时间 Entry time	死亡时间 Death time	存活时间 Survival hours	编号 No.	进入时间 Entry time	死亡时间 Death time	存活时间 Survival hours
1	10:11	22:45	12.57	12	10:54	1:00	14.27
2	10:13	0:30	14.28	13	10:25	1:15	14.50
3	10:27	2:15	15.83	14	10:32	4:45	18.00
4	10:25	2:00	15.58	15	10:45	3:16	16.50
5	10:31	16:19	5.87	16	10:53	3:45	16.87
6	10:43	1:30	14.98	17	10:32	0:45	13.85
7	10:44	1:30	14.97	18	10:38	0:48	13.90
8	10:54	4:00	17.47	19	10:45	3:45	16.83
9	11:05	4:00	17.37	20	10:46	2:15	15.17
10	11:10	4:45	18.12	21	10:55	0:47	13.62
11	10:38	0:15	13.53				

序内存活时间为 15 h 左右。

2.2 传粉蜂发育时间

根据广州的气候特点, 全年分为湿季(4-9月)和干季(10-3月)进行分析。在气候炎热的湿季, 传粉蜂的平均发育时间为(70.8±16.4) d; 而在气温逐渐降低的干季, 传粉蜂的平均发育时间为(148.1±15.3) d, 后者约为前者的 2 倍, 而且干、湿季传粉蜂的发育时间差异极显著($t=12.95, P<0.001$)。

2.3 自然收蜂试验中不同季节榕小蜂的分布

粗叶榕植株矮小, 繁殖周期较短, 全年连续开花, 不同季节雄花序内的雌花总数不同, 榕小蜂群落也随季节更替发生变化。春季的传粉蜂总数最多, 非传粉蜂总数最少; 秋季的传粉蜂总数最少, 非传

粉蜂总数较多; 而夏季和冬季的传粉蜂总数和非传粉蜂总数处于春、秋之间(表 2)。单因素方差多重比较表明, 春季的子代传粉蜂总数与其他 3 季均有显著差异、春季的子代雄蜂数与夏季和冬季的有显著差异、子代雌蜂数与秋季的有显著差异、雌花数与夏季和秋季的有显著差异、非传粉蜂数与夏季和冬季的有显著差异。此外, 秋季的子代雌蜂数与冬季的有显著差异。Pearson 相关关系分析表明, 107 个抽样果中雌花数与传粉蜂总数($r=0.420, P<0.01$)、传粉蜂雌蜂($r=0.384, P<0.01$)和传粉蜂雄蜂($r=0.254, P<0.01$)均呈显著正相关关系, 但与传粉性比无相关关系($r=-0.007, P=0.940$); 非传粉蜂与传粉雌蜂($r=-0.215, P<0.05$)、与传粉雄蜂($r=-0.195, P<0.05$)以及传粉蜂总数($r=-0.244, P<0.05$)均呈显著负相关关系, 但与传粉蜂性比没有相关性($r=-0.052, P=0.592$)。

表 2 不同季节雄花序内榕小蜂的分配情况

Table 2 Distribution of wasps in male figs in different seasons

季节 Season	<i>n</i>	雌花总数 Number of female flower	传粉雌蜂 Number of pollinating female wasps (A)	传粉雄蜂 Number of pollinating male wasps (B)	A+B	B/A (%)	非传粉蜂 Number of non-pollinating wasps
春季 Spring	26	1038.3 ± 367.6a	238.8 ± 186.1a	88.5 ± 93.9a	327.3 ± 219.2a	24.8 ± 21.5a	14.9 ± 29.9a
夏季 Summer	33	693.4 ± 349.4b	130.5 ± 153.1a	30.6 ± 30.6b	161.1 ± 176.1b	25.9 ± 19.4a	50.8 ± 65.1b
秋季 Autumn	20	691.5 ± 291.6b	61.1 ± 51.1b	35.4 ± 47.9a	96.5 ± 51.3b	27.8 ± 33.6a	52.0 ± 61.8a
冬季 Winter	28	779.5 ± 325.3a	137.2 ± 106.2a	25.6 ± 24.9b	162.8 ± 126.4b	17.8 ± 13.3a	58.5 ± 69.9b
平均 Mean	26.8	799.4 ± 361.5	145.6 ± 148.9	44.3 ± 59.8	189.8 ± 178.8	23.8 ± 22.0	44.3 ± 60.9

同列数据后不同的字母表示差异显著($P<0.05$)。

Data followed different letters indicate significant differences at 0.05 level.

2.4 控制引蜂试验中榕小蜂的分布

因为不同季节的榕小蜂群落存在显著差异, 所以我们选取 9 月进蜂, 11-12 月出蜂的数据进行分析(表 3)。Tamhane's T2 和 Dunnett's T3 多重比较表

明, 单果进 1 只蜂控、无间隔进 2 只蜂, 以及有间隔进 2 只蜂时, 繁殖的子代传粉蜂总数存在显著差异($P<0.05$), 此外, 单果无间隔进 2 只蜂与进单只蜂时, 繁殖的子代雌蜂总数存在显著差异($P<0.05$),

表 3 控制放蜂实验子代榕小蜂的分布情况

Table 3 Distribution of offspring wasps in male figs in controlled experiment

引蜂组合 Groups	<i>n</i>	传粉雌蜂 Female wasps	传粉雄蜂 Male wasps	总和 Total	性比 Sex ratio (%)
进 1 只蜂 One foundress	6	197±45.5a	91.2±58.3a	288.2±70.6a	30.3±15.7b
无间隔进 2 只蜂 Two foundresses with interval	27	113.8±124.3b	57.1±33.1a	171.0±137.7b	49.9±35.5a
有间隔进 2 只蜂 Two foundresses without interval	5	197.2±29.6a	73.2±30.7a	270.4±34.0a	26.7±9.6b

同列数据后不同的字母表差异显著($P<0.05$)。

Data followed different letters indicate significant differences at 0.05 level.

并且与有间隔进 2 只蜂, 繁殖的子代传粉蜂性比也存在显著差异($P<0.05$)。

3 讨论

榕树通常分布在生物多样性高, 地理环境复杂的热带及亚热带地区。传粉榕小蜂的寿命一般都很短, 在花序果内通常只能存活 1~2 d^[26]。榕小蜂在出飞后很可能需要经历长时间或长距离, 才能找到合适的隐头花序^[26-28]。传粉蜂在传粉、产卵时还可能因发生争斗而消耗大量的体力, 进而导致其实际寿命比预期有不同程度的缩短, 且种间差异较大。雌雄同株钝叶榕(*Ficus curtipes* Corner)和聚果榕(*Ficus racemosa* L.)传粉蜂传粉、产卵的时间分别为 3~5 h^[29]和 4~9 h^[30]。雌雄异株鸡嗉子榕(*Ficus semicordata* Buch.-Ham. ex J. E. Sm.)和粗叶榕传粉小蜂传粉、产卵的时间约为分别为 5~27 h^[31]和 15 h (表 1)。雌雄异株雄花序内进入的传粉蜂之间基本不存在对子房的竞争, 可能是传粉蜂在花序果内存活时间更长一些的原因之一。

榕小蜂的发育、羽化与气候和光照有着十分密切的关系, 出蜂口外的光线和空气可促使瘿花内的榕小蜂蛹羽化; 若人为剖开尚未出蜂的雄花期榕果, 也能促使榕小蜂提前 1~2 d 羽化^[28]。雌雄同株的大叶榕(*F. virens* var. *sublanceolata*)每年结果 1~3 次, 树内花期同步, 传粉蜂年发生 1~3 代, 在平均气温相对较低的冬季发育较慢, 发育时间最长达近 130 d, 夏季发育时间明显缩短, 约为 80 d^[30]。雌雄异株对叶榕(*Ficus hispida* L. f.)常年挂果, 传粉蜂年发生 5~6 代, 在温度低的雾凉季需 156~182 d 才能完成 1 个世代, 而在干热季只需 28~35 d 即可完成 1 个世代^[10]; 广州地区的粗叶榕传粉蜂在湿季的平均发育时间为 70 d, 最短只需 40 d, 而在干季的平均发育时间为 140 d, 最长需要 170 d, 且干、湿两季传

粉蜂发育时间的差异极显著(表 2)。可见, 气候和光照能影响榕小蜂的发育和羽化, 且与其寄主的性别系统无关。

季节等环境因素与每果的进蜂数有着明显的关系^[20]。以往的研究表明, 榕小蜂的寿命与湿度和温度有着密切关系, 湿度越大, 榕小蜂的寿命越长^[32-33], 而气温较高(大于 30℃)时, 榕小蜂通常仅能存活 1 d 左右, 而在气温较低(20℃左右)时能存活 3 d 左右^[34-35]。榕小蜂的存活时间越长, 其产卵时间也延长, 有利于产生更多的后代。根据表 2 传粉蜂的发育时间推测, 表 3 中春季种群的繁殖母蜂进入花序产卵的时间大概是前一年的冬季(12-翌年 2 月), 此时外界环境中自然出飞的传粉雌蜂数最少, 母蜂之间的干扰小, 外界温度低, 母蜂存活时间延长, 非传粉蜂数量少, 有利于产生更多的子代。因此, 春季的传粉蜂总数最多, 非传粉蜂总数最少。秋季种群的繁殖母蜂进蜂时间大约是当年的夏季(6-8 月), 此时自然环境中出飞的传粉雌蜂最多, 加之外界气温高, 大大降低了母蜂的存活时间, 产卵时间也随之缩短, 母蜂之间的干扰加剧, 不利于子代传粉蜂的繁殖, 同时这个时期的外界环境中也存在着较多的非传粉蜂, 非传粉蜂的干扰也使得传粉蜂的数量减少。秋季和冬季两个季节种群的母蜂数和非传粉母蜂数均不多, 外界温度不高, 湿度也不大, 因此, 这两季的传粉蜂数和非传粉蜂数均不是最多的。

在控制引蜂试验中, 单果进 1 只蜂组和有间隔进 2 只蜂组的结果均不存在显著差异, 说明自然状态中, 花序内最适合的进蜂数可能是 1 只, 与于慧等^[22]报道的最适进蜂数为 1.7 只的结果是吻合的。无间隔进 2 只蜂组的子代雌蜂数、子代传粉蜂总数、子代传粉蜂性比均与有间隔进 2 只蜂组存在显著差异($P<0.05$), 而二者的子代传粉雄蜂数的差异却不显著, 说明母蜂之间的干扰基本不会对子代传粉雄

蜂数造成影响。经典性别演化理论一致认为局域交配竞争(LMC)和近亲交配将会导致小蜂后代中雄性的比例随母蜂数量的增加而增加,当母蜂数比较多,而接近于随机交配时(产卵蜂数量在 9 只以上),雌雄比例将接近 1:1^[10,12,36]。无间隔进 2 只蜂组的子代传粉蜂性比为 49.9%,说明此时子代雌雄比例相当于随机交配时的雌雄比例,已显著高于单果进 1 只蜂组和有间隔进 2 只蜂组的子代传粉蜂性比($P < 0.05$)。如果传粉蜂是随机产卵的话,组间的传粉蜂性比差异不会如此显著,因此,我们猜测这可能与母蜂产卵的顺序有关,而且很可能是倾向于先产雄性卵。该产卵模式的特点是,当产卵的母蜂数量较少时,对于榕小蜂来说雌花资源是充足的,且小蜂彼此间的干扰也小;当母蜂数量增加时,榕小蜂之间的干扰加强,很可能导致母代小蜂刚产下一部分卵且大部分是雄性卵后就终止了产卵^[35],能够很好的解释传粉蜂性比剧增的现象。因此,我们认为粗叶榕传粉蜂的产卵模式是倾向于先产雄性卵。

非传粉小蜂的造瘿、寄居或寄生直接减少了传粉蜂的数量,而不提供任何回报,一直以来被认为对榕-蜂互利共生系统有负面影响^[37-40]。自然收蜂试验的相关关系分析的结果表明:非传粉蜂产卵的原始资源可能是传粉蜂,而不是雌花资源,非传粉蜂需要依赖传粉蜂的存在而存在。粗叶榕自然收蜂组和单果进 1 只蜂组的研究结果表明,非传粉蜂的存在不会显著减少传粉蜂的数量,同时非传粉蜂的存在也没有对传粉蜂性比造成影响,与彭艳琼等^[13]在研究对叶榕非传粉者对榕-蜂共生系统的结果一致。那么,非传粉蜂是不是在榕树及其传粉蜂互惠系统中仅显示出弱的、几乎可以忽略的负面影响呢?王振吉等在研究雌雄同株的钝叶榕的一种非传粉小蜂对榕-蜂互利共生系统的影响时,认为 *Walkerella* sp. 会对钝叶榕传粉榕小蜂的数量产生影响,但是不影响种子的数量^[41]。由此说明,不同性别系统榕树的非传粉小蜂对榕-蜂互利共生系统的影响方式可能还不一样。因此,对非传粉蜂的进一步研究,可能对榕树-榕小蜂共生稳定机制的理解具有重要的意义。

参考文献

- BERG C. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, 1989, 45(7): 605–611. doi: 10.1007/BF01975677.
- COOK J M, WEST S A. Figs and fig wasps [J]. *Curr Biol*, 2005, 15(24): R978–R980. doi: 10.1016/j.cub.2005.11.057.
- CORNER E J H. Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification [J]. *Gard Bull*, Singapore, 1965, 21: 1–186.
- YU H, ZHAO N X, CHEN Y Z, et al. Pollination biology in a dioecious fig (*Ficus hirta*) [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 2004(S2): 268–271.
于慧, 赵南先, 陈贻竹, 邓源, 尧金燕. 粗叶榕的传粉生物学 [J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 2004(增刊 2): 268–271.
- FRANK S A. Ecological and evolutionary dynamics of fig communities [J]. *Experientia*, 1989, 45(7): 674–680. doi: 10.1007/BF01975684.
- WEIBLEN G D. How to be a fig wasp [J]. *Annu Rev Entomol*, 2002, 47(1): 299–330. doi: 10.1146/annurev.ento.47.091201.145213.
- COOK J M, RASPLUS J Y. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18(5): 241–248. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00062-4.
- WEIBLEN G D. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87(9): 1342–1357. doi: 10.2307/2656726.
- XIAO J H, YUE Z, JIA L Y, et al. Obligate mutualism within a host drives the extreme specialization of a fig wasp genome [J]. *Genome Biol*, 2013, 14(12): R141. doi: 10.1186/gb-2013-14-12-r141.
- HERRE E A. Sex ratio adjustment in fig wasps [J]. *Science*, 1985, 228(4701): 896–898. doi: 10.1126/science.228.4701.896.
- HERRE E A, WEST S A, COOK J M, et al. Fig-associated wasps: Pollinators and parasites, sex-ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequences [M]// CHOE J C, CRESPI B C. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 226–239.
- HAMILTON W D. Wingless s and fighting males in fig wasps and other in sects [M]// BLUM M S, BLUM N A. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. London: Academic Press, 1979: 167–220.
- FRANK S A. Hierarchical selection theory and sex ratios: II. On applying the theory, and a test with fig wasps [J]. *Evolution*, 1985, 39(5): 949–964. doi: 10.2307/2408727.
- KINOSHITA M, KASUYA E, YAHARA T. More highly female-biased sex ratio in the fig wasp, *Blastophaga nipponica* Grandi (Agaonidae) [J]. *Res Popul Ecol*, 1998, 40(2): 239–242. doi: 10.1007/BF02763409.
- PENG Y Q, YANG D R, DUAN Z B, et al. Reproductive components of *Ficus hispida* and its pollinator [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 29(5): 793–798. doi: 10.17521/cjpe.2005.0105.
彭艳琼, 杨大荣, 段柱标, 等. 影响对叶榕及其传粉者繁殖的生态

- 学因素 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(5): 793–798. doi: 10.17521/cjpe.2005.0105.
- [16] GREEFF J M, Compton S G. Sequential oviposition and optimal sex ratios in pollinating fig wasps [J]. Ecol Entomol, 1996, 21(3): 300–302. doi: 10.1111/j.1365-2311.1996.tb01248.x.
- [17] PEREIRA R A S, DO PRADO A P. Non-pollinating wasps distort the sex ratio of pollinating fig wasps [J]. Oikos, 2005, 110(3): 613–619. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13234.x.
- [18] YAN X, PENG Y Q, YANG D R. Spatial distribution patterns of three fig wasps on *Ficus semicordata*: How non-pollinators affect pollinator's sex ratio [J]. Acta Ecol Sin, 2012, 32(2): 99–103. doi: 10.1016/j.chnaes.2012.02.003.
- [19] ZHANG Y, YANG D R, CHEN H H, et al. Effects of seasonal changes on the growth and reproduction in *Ficus racemosa* and pollinating fig wasp mutualism system [J]. Guihaia, 2015, 35(4): 500–506. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201405011.
- 张媛, 杨大荣, 陈欢欢, 等. 季节变化对聚果榕-榕小蜂互利共生系统生长与繁殖的影响 [J]. 广西植物, 2015, 35(4): 500–506. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201405011.
- [20] YANG D R, WANG R W, SONG Q S, et al. Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China [J]. For Res, 2000, 13(5): 477–484. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.2000.05.004.
- 杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律 [J]. 林业科学研究, 2000, 13(5): 477–484. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.2000.05.004.
- [21] YU H, ZHAO N X, CHEN Y Z, et al. Phenology and reproductive strategy of a common fig in Guangzhou [J]. Bot Stud, 2006, 47(4): 435–441.
- [22] ZHANG X S, WU Z Y. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 23(1) [M]. Beijing: Science Press, 1998: 160–162.
- 张秀实, 吴征镒. 中国植物志, 第23卷第1分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 160–162.
- [23] YU H, ZHAO N X, CHEN Y Z, et al. A study of symbioses between *Ficus hirta* and *Blastophaga* (B.) javana [J]. Guihaia, 2003, 23(6): 573–576. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2003.06.020.
- 于慧, 赵南先, 陈贻竹, 等. 粗叶榕-爪哇榕小蜂共生体系的研究 [J]. 广西植物, 2003, 23(6): 573–576. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2003.06.020.
- [24] GALIL J, EISIKOWITCH D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa [J]. Ecology, 1968, 49(2): 259–269. doi: 10.2307/1934454.
- [25] YU H, ZHAO N X, CHEN Y Z, et al. Male and female reproductive success in the dioecious fig, *Ficus hirta* Vahl. in Guangdong Province, China: Implications for the relative stability of dioecy and monoecy [J]. Symbiosis, 2008, 45(1/2/3): 121–127.
- [26] BRONSTEIN J L, PATEL A. Causes and consequences of within-tree phenological patterns in the florida strangling fig, *Ficus Aurea* (Moraceae) [J]. Amer J Bot, 1992, 79(1): 41–48. doi: 10.2307/2445195.
- [27] JANZEN D H. How to be a fig [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1979, 10(1): 13–51. doi: 10.1146/annurev.es.10.110179.000305.
- [28] WARE A B, COMPTON S G. Dispersal of adult female fig wasps: 1. Arrivals and departures [J]. Entomol Exp Appl, 1994, 73(3): 221–229. doi: 10.1111/j.1570-7458.1994.tb01859.x.
- [29] HOU T Y, ZHAO Y, PENG Y Q, et al. Behavior and the time of being active of internal ovipositing fig wasps in female floral phase [J]. Chin Bull Entomol, 2009, 46(2): 280–283. doi: 10.3969/j.issn.0452-8255.2009.02.019.
- 侯堂云, 赵焱, 彭艳琼, 等. 雌花期榕小蜂进入榕果的行为及其活动时间 [J]. 昆虫知识, 2009, 46(2): 280–283. doi: 10.3969/j.issn.0452-8255.2009.02.019.
- [30] WANG Q Y, YANG D R, PENG Y Q. Pollination behaviour and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, China [J]. Acta Entomol Sin, 2003, 46(1): 27–34. doi: 10.3321/j.issn:0454-6296.2003.01.006.
- 王秋艳, 杨大荣, 彭艳琼. 西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为 [J]. 昆虫学报, 2003, 46(1): 27–34. doi: 10.3321/j.issn:0454-6296.2003.01.006.
- [31] YANG D R, ZHAO T Z, WANG R W, et al. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China [J]. Zool Res, 2001, 22(2): 125–130. doi: 10.3321/j.issn:0254-5853.2001.02.008.
- 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学 [J]. 动物学研究, 2001, 22(2): 125–130. doi: 10.3321/j.issn:0254-5853.2001.02.008.
- [32] TIAN E W. Co-phylogeography of symbiotic insects of *Ficus hirta* and cryptic speciation of fig wasps (*Blastophaga* spp.) [D]. Beijing: Univsite of Chinese Academy of Sciences, 2014: 1–155.
- 田恩伟. 粗叶榕(*Ficus hirta*)共生昆虫协同亲缘地理学和榕小蜂(*Blastophaga* spp.)隐形成种形成 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2014: 1–155.
- [33] LIU L. The reproduction ecology of *Ficus virens* var. *sublanceolata* [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2010: 1–78.
- 刘亮. 大叶榕繁殖生态学 [D]. 福州: 福建师范大学, 2010: 1–78.
- [34] DUNN D W, YU D W, RIDLEY J, et al. Longevity, early emergence

- and body size in a pollinating fig wasp-implications for stability in a fig-pollinator mutualism [J]. *J. Anim Ecol*, 2008, 77(5): 927–935. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01416.x.
- [35] SUN B F, WANG R W, HU Z. Ovipositing pattern of the fig wasps and its effect on the offspring sex ratio [J]. *Zool Res*, 2009, 30(5): 559–564. doi: 10.3724/SP.J.1141.2009.05559.
- 孙宝发, 王瑞武, 胡忠. 榕小蜂的产卵模式及其对子代性比的影响 [J]. *动物学研究*, 2009, 30(5): 559–564. doi: 10.3724/SP.J.1141.2009.05559.
- [36] HERRE E A. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios [J]. *Nature*, 1987, 329(6140): 627–629. doi: 10.1038/329627a0.
- [37] YANG D R, PENG Y Q, WANG Q Y, et al. The structure of insect communities and the ecological characteristics of the functional groups in syconia of three trees fig species in Xishuangbanna, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, 23(9): 1798–1806.
- 杨大荣, 彭艳琼, 王秋艳, 等. 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 [J]. *生态学报*, 2003, 23(9): 1798–1806.
- [38] KERDELHUÉ C, RASPLUS J Y. Non-pollinating afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus* [J]. *Oikos*, 1996, 75(1): 3–14. doi: 10.2307/3546315.
- [39] BRONSTEIN J L. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: Exploitation of a mutualism? [J]. *Oikos*, 1991, 61(2): 175–186. doi: 10.2307/3545335.
- [40] WEST S A, HERRE E A. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism [J]. *Proc Roy Soc B*, 1994, 258(1351): 67–72. doi: 10.1098/rspb.1994.0143.
- [41] WANG Z J, ZHANG F P, PENG Y Q, et al. Reproductive strategy and impact on the fig-pollinator mutualism of one non-pollinating fig wasp species [J]. *Biodiv Sci*, 2009, 17(2): 168–173. doi: 10.3724/SP.J.1003.2009.08341.
- 王振吉, 张凤萍, 彭艳琼, 等. 一种非传粉榕小蜂的繁殖策略及其对榕-蜂互利共生系统的影响 [J]. *生物多样性*, 2009, 17(2): 168–173. doi: 10.3724/SP.J.1003.2009.08341.