

母体亲缘关系在杨氏榕树金小蜂后代性比调节中的作用

宋 波^{1, 2}, 彭艳琼¹, 杨大荣^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 局域配偶竞争(local mate competition, LMC)理论问世以来在很多方面获得了发展, 其中一个观点就是相互作用的繁殖母体之间的亲缘关系越近, 后代性比越低, 即产生更多的雌性后代。本研究以西双版纳广泛分布的钝叶榕 *Ficus curtipes* 上寄生的非传粉小蜂杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi* 为研究对象, 研究在同一榕果上产卵的繁殖雌蜂之间的亲缘关系对后代性比的影响。处理 1: 在同一榕果产卵的 2 头繁殖雌蜂来自蜂源 1 号树的同一个榕果; 处理 2: 在同一榕果产卵的 2 头繁殖雌蜂来自蜂源 2 号树的同一个榕果, 处理 3: 在同一榕果上产卵的 2 头繁殖雌蜂分别来自 1、2 号蜂源树。实验结果却显示出与理论预测值不一致。实验结果中, 具有姐妹关系的 2 头繁殖雌蜂的 2 个处理的后代性比分别为 0.1195 ? 0.1028 和 0.1189 ? 0.1043; 亲缘关系较远的 2 头繁殖雌蜂的后代性比为 0.1240 ? 0.1030; 不同处理的后代性比并没有显著差异。说明杨氏榕树金小蜂没有识别相互作用的繁殖雌蜂之间的亲缘关系以及据此调整后代性比的能力, 这与其他大量研究结果一致。

关键词: 钝叶榕; 杨氏榕树金小蜂; 进化生物学; 性比; 母体亲缘关系; 局域配偶竞争

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2008)04-0411-06

The role of foundress relatedness in the offspring sex ratio of fig wasp *Diaziella yangi* (Hymenoptera: Pteromalidae)

SONG Bo^{1, 2}, PENG Yanqiong¹, YANG Daorong^{1*} (1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Local mate competition (LMC) theory had developed in many aspects, including that the offspring sex ratio should be more female-biased when the foundress oviposited with related females than with unrelated females. We studied the influence of relatedness of *Diaziella yangi* females oviposited on a fig on sex ratio of offsprings, which was a species of non-pollinator hosting on *Ficus curtipes*. Treatment 1: The 2 foundresses of *D. yangi* were from the same fig of maturing tree No. 1; treatment 2: the 2 foundresses were from the same fig of maturing tree No. 2; treatment 3: one foundress was from maturing tree No. 1, and the other one was from maturing tree No. 2. The experimental results, however, were not consistent with the predicted values. In the experimental results, the sex ratio of offsprings in two treatments with two foundresses of sister relationship were 0.1195 ? 0.1028 and 0.1189 ? 0.1043, respectively; the sex ratio of offsprings produced by two foundresses of non-sister relationship was 0.1240 ? 0.1030; and there were no significant difference among the three treatments. The results suggest that fig-wasps have no capabilities of kin recognition and adjusting the sex ratio of offsprings accordingly, and this is consistent with many other studies.

Key words: *Ficus curtipes*; *Diaziella yangi*; evolutionary biology; sex ratio; foundress relatedness; local mate competition

基金项目: 国家自然科学基金项目(30670358, 30571507); 中国科学院植物园与生物分类研究项目(KSCX22YW2.2.003)

作者简介: 宋波, 男, 1982 年生, 重庆人, 硕士研究生, 主要从事进化生态学研究, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, Tel.: 087125127180; E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期 Received: 20070828; 接受日期 Accepted: 20080225

性比理论是进化生物学的热点问题之一,也是进化生物学研究最成功的领域之一(Charnov, 1982; Godfray, 1994; West et al., 1998)。Hamilton (1967)首次提出,对于存在亚种群的物种,交配发生在由一个或少数几个繁殖母体产生的后代之间时,雄性之间会为争夺配偶发生竞争,为减少雄性之间的配偶竞争强度,自然选择使偏雌的性比更为有利,并随着繁殖母体数量的增加,后代性比逐渐上升,这就是经典的局域配偶竞争理论(local mate competition, LMC)。这一理论在许多研究中获得证实,包括线虫、蜘蛛、寄生蜂、蚂蚁、甲虫、蛇和部分有花植物(Charnov, 1982; Hardy, 2002)。

Hamilton 的 LMC 理论自诞生后在很多方面进一步发展(Godfray, 1994; Hardy, 1994; Frank, 1985, 1998)。其中, Frank(1985, 1998)及 Taylor 和 Crespi (1994)提出,当繁殖母体数量相同时,如果繁殖母体能够评价与其一起繁殖的繁殖母体之间的亲缘关系,那么可以预测 2 个繁殖母体之间亲缘关系越近,所产生的雄性后代之间的亲缘关系就越近,为了降低它们各自后代雄性之间的局域配偶竞争强度,提高后代雄性交配的成功率,倾向于生产更多的雌性,即性比更偏雌。榕小蜂(figwasps)必须依赖榕果才能完成其整个生活史(Werren, 1980; 杨大荣等, 2003);此外榕小蜂能通过控制产下的卵是否受精调整后代性比,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(Herre, 1987; Herre et al., 1997)。因而榕小蜂成为研究局域配偶竞争理论最好的模式材料之一(Hamilton, 1967; Herre et al., 1997)。关于相互作用的繁殖雌蜂之间亲缘关系对榕小蜂后代性比的影响,在传粉榕小蜂(pollinating figwasps)中已进行了相关研究(Frank, 1985; West and Herre, 1998),但是尚无针对非传粉榕小蜂(nonpollinating figwasps)的研究。杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi* van Noort & Rasplus 是寄生在西双版纳广泛分布的钝叶榕 *Ficus curtipes* 榕果内的一种非传粉小蜂,繁殖雌蜂在产卵时,进到榕果的果腔内,而且 85% 以上的榕果内仅进 1 头雌蜂,因此,大部分榕果的单个榕果内羽化的所有杨氏榕树金小蜂雌蜂都是由同一个繁殖雌蜂产生,属于姐妹关系(sisters)。本研究以杨氏榕树金小蜂为研究对象,2006 年 12 月至 2007 年 4 月通过不同的控制放蜂处理,即设置在同个榕果上产卵的 2 头雌蜂具有程度不同的亲缘关系,验证亲缘关系在榕小蜂性比率中的调节作用。

1 材料与方法

1.1 研究材料

钝叶榕 *Ficus curtipes* Corner 属于榕亚属,雌雄同株。乔木,树皮浅灰色,平滑,小枝绿色,无毛,叶厚革质,长椭圆形至倒卵状椭圆形,叶面深绿色,背面浅绿色,两面均无毛,先端钝圆,基部狭楔形,榕果成对腋生,无总梗,球形至椭圆形,榕果成熟时深红至紫红色,无毛,生海拔 500~1350 m 的石灰岩山地或村寨附近。

杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi*, 隶属于膜翅目(Hymenoptera)、小蜂总科(Chalcidoidea)、金小蜂科(Pteromalidae)、隐头花金小蜂亚科(Sycocecinae)、*Diaziella* 属小蜂。它是寄生于钝叶榕榕果里的一种造瘿类非传粉小蜂,雌雄二型,雌、雄蜂均有翅,雌蜂进入榕果果腔产卵(Simon et al., 2006)。

1.2 研究方法

1.2.1 杨氏榕树金小蜂产卵行为观察: 在中国科学院西双版纳热带植物园选定一棵钝叶榕作为观察对象,从刚结果开始,每隔 5 天观察 1 次榕果的发育情况,当榕果接近雌花期时每天观察 1 次,直到有榕小蜂访问榕果后,观察 20 个果持续 3 天,记录传粉小蜂 *Eupristina* sp. 和杨氏榕树金小蜂 *D. yangi* 访果时的榕果形态,测量榕果的直径,观察两种榕小蜂进果行为。将刚进蜂的榕果及时采回实验室,沿纵轴剖开,在 OLYMPUS CO11 体视显微镜下观察 *D. yangi* 雌蜂的产卵行为。

1.2.2 杨氏榕树金小蜂交配行为观察: 采集成熟的即将羽化出蜂的钝叶榕榕果带回实验室,沿纵轴剖开,利用透明塑料纸代替榕果壁,并在苞片口附近留下一个洞,使其与正常榕果一致,榕小蜂可以从此洞离开榕果。在 OLYMPUS CO11 体视显微镜下观察 *D. yangi* 的交配行为。

1.2.3 放蜂实验蜂源树的选择: 选定 5 棵榕果即将进入接收期的钝叶榕作为控制放蜂实验的备选蜂源树,即根据钝叶榕榕树发育特征,计算发育时间,将进入雄花期的时间与控制放蜂榕树进入雌花期时间大致相同的榕树作为蜂源树备用。在榕小蜂进蜂后每棵树采集 40 个果,带回实验室,沿纵轴剖开,记录每个榕果内 *D. yangi* 雌蜂的数量,当控制放蜂实验用树榕果进入雌花期时,两棵钝叶榕榕果正好为雄花期,其进蜂量统计如图 1。1 号蜂源树的榕果中,85% 的榕果只进了 1 头 *D. yangi* 雌蜂,最多 3 头,2

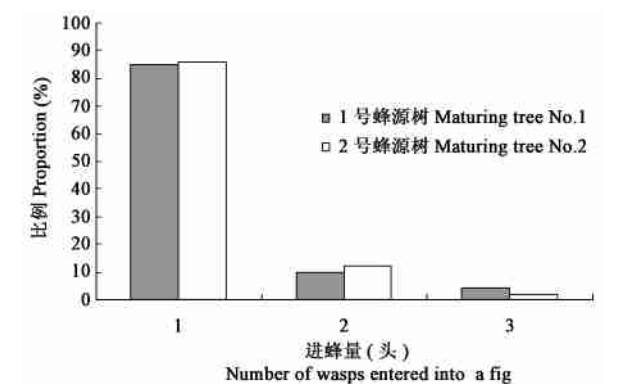


图 1 Dziaziella yangi 在两棵钝叶榕树上的进蜂统计
Fig. 1 The statistics of Dziaziella yangi wasps entered into a fig on two trees

号蜂源树 86% 的榕果只进了 1 头 *D. yangi* 雌蜂, 最多也是 3 头。两棵钝叶榕树上的榕果大部分都只进 1 头 *D. yangi* 雌蜂, 因此这 2 棵树的大部分果的各个榕果内羽化的 *D. yangi* 雌蜂都是姐妹关系。

11214 控制放蜂: 在样树上, 用绢纱袋(20 cm @25 cm, 120 筛目) 隔离刚结的榕果。由于只有在传粉小蜂进果以后, *D. yangi* 雌蜂才进入榕果, 所以当榕果进入雌花期时, 每个榕果先放 1 头传粉小蜂雌蜂。从两棵蜂源树上随机采集即将成熟的榕果, 单果装在纱网袋内让其自然羽化出蜂, 刚放过传粉小蜂的榕果每果放 2 头 *D. yangi* 雌蜂, 3 种放蜂处理如图 2 所示。处理 1: 每果放 1 号蜂源树的同一个榕果内羽化的 2 头 *D. yangi* 雌蜂; 处理 2, 每果放 2 号蜂源树的同一个榕果内羽化的 2 头 *D. yangi* 雌蜂; 处理 3, 每果放 1 号蜂源树和 2 号蜂源树榕果羽化的 *D. yangi* 雌蜂各 1 头。以上 3 个处理都重复 25 个果, 而每个蜂源榕果只利用一次。因此, 处理 1 和处

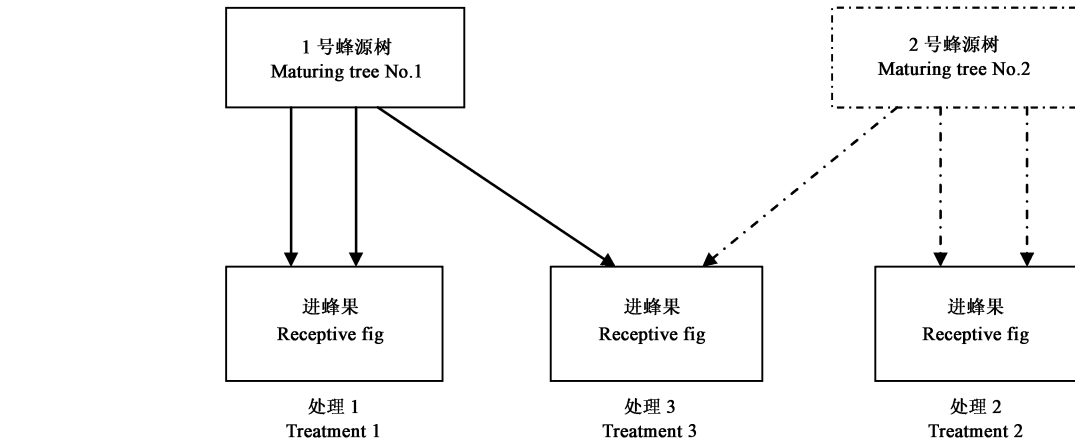


图 2 Dziaziella yangi 放蜂实验设计
Fig. 2 The scheme of introducing Dziaziella yangi females in different treatments

理 2 每个榕果进的 2 头 *D. yangi* 雌蜂是姐妹关系, 其亲缘关系比处理 3 的 2 头 *D. yangi* 雌蜂近。放蜂后, 重新套上绢纱袋直至榕果成熟, 及时采回, 单果装在纱网袋内让其自然羽化出蜂, 收集每个榕果内羽化的所有榕小蜂保存在 75% 的酒精内, 统计每个榕果内 *D. yangi* 后代性比。

11214 统计分析: 数据分析采用 SPSS(1310) 的 Means 程序和 ANOVA 程序以及 Ch2Square 程序。当单个果内 *D. yangi* 后代性比大于 015 时, 可以假设是由于其中 1 头繁殖雌蜂或 2 头繁殖雌蜂未交配或交配不成功, 产下全部为雄性的后代, 将这部分数据去除。为了满足卡方检验的要求, 从 0 开始, 每隔 0105 划分区间, 统计不同处理的性比数据在各个区间的分布频率, 分析 3 种放蜂处理后代性比分布是否具有显著差异。

2 结果

211 产卵行为

D. yangi 与传粉小蜂一样, 进入榕果内产卵。当榕果进入接收期时, 即榕果直径为 10173 ± 0173 mm(mean ± SD, 下同) 时, 在榕果所释放的挥发性化学物质的吸引下, 传粉榕小蜂落在榕果的苞片口附近, 用触角不停地敲打苞片以探测苞片的松紧程度, 寻找最佳的进入位置, 用触角将苞片顶开, 头部伸直钻进苞片内, 中后足向前推进, 整个身体便进入果内, 从传粉榕小蜂到达榕果至整个身体完全进入榕果约需 30 min 左右。*D. yangi* 雌蜂与传粉小蜂几乎同时访问榕果, 但是并不急于进入榕果内, 而是等候在苞片口, 待传粉榕小蜂进入榕果后, 才利用传粉

榕小蜂进果时留下的痕迹钻进榕果,其进果行为与传粉小蜂相似。因为先前有传粉榕小蜂将苞片钻松动,所以 *D. yangi* 进入榕果所花费的时间少于传粉榕小蜂。两头 *D. yangi* 雌蜂在苞片口处相遇时,相互之间会发生激烈的打斗行为,互相用下颚咬对方,获胜的一方获得进入榕果的机会;失败的一方要么被咬伤,掉下果,要么飞走继续寻找其他榕果。进入果腔后, *D. yangi* 开始寻找合适的雌花,将产卵器从雌花花柱的中部刺入到达子房完成产卵,整个产卵过程可持续 1 天左右,完成产卵后便死在果腔内,并不离开榕果,因此,像大多数的传粉榕小蜂一样,只在一个榕果上产卵。

212 交配行为

钝叶榕榕果成熟以后, *D. yangi* 雄蜂从瘿花内羽化,在果腔爬行,寻找发育有其雌蜂的瘿花并在其顶部咬开一个孔,然后继续寻找其他瘿花。雌蜂将雄蜂咬开的孔顶大,从瘿花内羽化出来。当雌蜂从瘿花内出来后,雄蜂会迅速靠近它并为争夺交配机会相互之间用发达的下颚咬对方,胜利者与该雌蜂交配,失败者离去继续寻找其他雌蜂,或者离开榕果寻找从其他榕果羽化的未交配的雌蜂进行交配。在打斗中经常获胜的雄蜂一直留在果内直至死去,因此, *D. yangi* 的大部分交配发生在寄生的榕果内,只有少部分雄蜂离开榕果,在果外与其他榕果发育的雌蜂交配。

213 繁殖雌蜂的亲缘关系对性比的影响

放蜂处理的统计结果显示,处理 3,的后代性比与处理 1 和处理 2 都没有显著的差异 ($F_{1,30} = 11044, P > 0.05$; $F_{1,20} = 0.1984, P > 0.05$),处理 1 和处理 2 的后代性比也没有显著的差异 ($F_{1,28} = 0.1015, P > 0.05$)。处理 1,即来自 1 号蜂源树的繁殖雌蜂后代平均性比为 0.1195 ± 0.01028 ; 处理 2,即来自 2 号蜂源树的繁殖雌蜂后代平均性比为 0.1189 ± 0.01043 ; 处理 3,即亲缘关系较远的两头繁殖雌蜂后代平均性比为 0.1240 ± 0.01030 。亲缘关系较近的两头雌蜂并没有产下相对更多的雌性后代(图 3)。单个榕果内后代的性比分布上,处理 3 与处理 1 和处理 2 都没有显著的差异 ($V^2 = 0.0106, df = 8, P > 0.05$; $V^2 = 0.1268, df = 8, P > 0.05$),处理 1 和处理 2 之间同样没有显著的差异 ($V^2 = 0.1278, df = 8, P > 0.05$)(图 4),即具有亲姐妹关系的 2 头繁殖雌蜂产生的后代性比与没有亲姐妹关系的 2 头繁殖雌蜂相比,没有明显的偏左分布,进一步说明了相互作用的繁殖雌蜂之间的亲缘关系对后代性比没有显著的

影响。

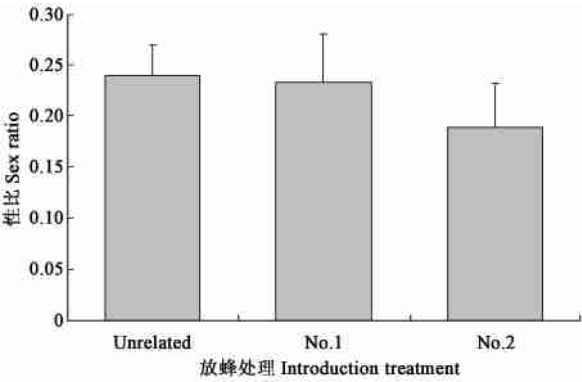


图 3 不同放蜂处理 *Diazella yangi* 后代性比

Fig. 3 The offspring sex ratio of *Diazella yangi* in different introduction treatments

Unrelated 指的是两头繁殖雌蜂来自不同的树; No. 1 指两头繁殖雌蜂来自 1 号树的同一个果; No. 2 指两头繁殖雌蜂来自 2 号树的同一个果。Unrelated means the two foundress oviposited in a fig are from different trees; No. 1 means the two foundresses are from the same fruits on No. 1 tree; No. 2 means the two foundresses are from the same fruits on No. 2 tree. 下同 The same below.

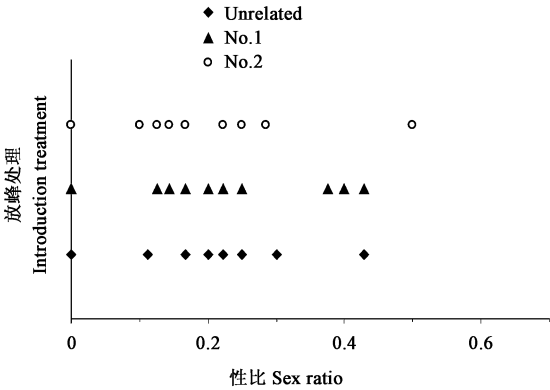


图 4 *Diazella yangi* 3 种放蜂处理单个榕果后代性比分布比较

Fig. 4 Comparison of offspring sex ratio among three introduction treatments of *Diazella yangi* foundresses

3 讨论

根据理论的预测,当在同一榕果产卵的繁殖雌蜂数量相同时,繁殖雌蜂之间的亲缘关系越近,产生相对更多的雌蜂,后代性比越低。本文实验结果却与理论预测值不一致,在同一榕果产卵的 *D. yangi* 繁殖雌蜂之间的亲缘关系对后代性比并没有显著影响。这一结果与 Frank(1985)研究 *Ficus citrifolia* 上

寄生的传粉小蜂 *Pegoscapus assuetus* 的结果一致, 也与 Taylor 和 Crespi (1994)、Roeder 等 (1996)、Gremer 和 Heinze (2002)、Shuker 等 (2004) 等对蚂蚁、线虫、蜘蛛以及寄生蜂的研究结果相同。

野外观察发现, 当 2 头 *D. yangi* 雌蜂在同一个处于接收期的榕果上相遇时, 它们为争夺进果机会发生激烈的打斗。由此推测, 实验中进到同一榕果内的 2 头雌蜂在榕果内也可能发生打斗使其中 1 头繁殖雌蜂失去产卵的机会而导致不同亲缘关系处理后代性比没有显著的差异。解剖自然条件下刚进蜂的大量榕果发现, 榕果内有 2 头或更多的 *D. yangi* 繁殖雌蜂时, 它们各自都在产卵, 并没有出现上述提及的现象。因而排除了繁殖雌蜂之间的打斗行为导致实验结果与理论预测值不一致。

出现与理论预测值不一致的结果, 可能是由于 *D. yangi* 雌蜂并不能判断与其在同一个榕果内产卵的其他雌蜂的亲缘关系, 许多昆虫都缺乏这种识别亲缘关系的能力 (Reece et al., 2004; Shuker et al., 2004)。另外, 在某棵榕树的同一批榕果产卵的同种榕小蜂雌蜂来自于至少 150 棵, 甚至超过 750 棵榕树的成熟榕果 (Nason et al., 1998), 且在自然条件下, 钝叶榕大部分榕果只进 1 头 *D. yangi* 雌蜂。因此, 具有姐妹关系的 *D. yangi* 雌蜂几乎不可能在处于接收期的同一榕果相遇, 这就限制了榕小蜂识别亲缘关系以及根据亲缘关系调整后代性比的选择能力进化 (Herre, 1987; Shuker et al., 2004)。当 2 头亲缘关系较远的繁殖雌蜂在同一个榕果上繁殖时, 其中一只为了自身的利益, 会/ 欺骗0 对方, 让对方认为自己与其亲缘关系较近, 生产较多的雌性后代, 以增加自己雄性后代交配的成功率 (Hamilton, 1967), 导致当亲缘关系真正较近的 2 头繁殖雌蜂在一起产卵时, 其后代性比与亲缘关系较远时没有差异 (Reeve, 1998), 这也可能是在本次实验中亲缘关系较近的 2 头繁殖雌蜂的后代性比与亲缘关系较远时没有显著差异的原因。

值得注意的是, Frank (1985) 研究的榕树 *Ficus citrifolia*, 通常每个榕果进 1~ 4 头繁殖雌蜂, 97% 的榕果中, 单果内仅有 IP4 的传粉小蜂后代具有姐妹关系。因此相同来源的放蜂处理很有可能其繁殖雌蜂并不具有姐妹关系。而本研究中所采用的研究材料非传粉小蜂 *D. yangi*, 大部分榕果只进 1 头繁殖雌蜂, 因而弥补了这一缺点。但是, 进一步的研究应当控制放蜂多个世代, 以确保具有姐妹关系处理放蜂的 2 头繁殖雌蜂是由同一雌蜂产生, 并配合遗传

学手段, 研究相互作用的繁殖雌蜂之间的亲缘关系在非传粉小蜂后代性比中的调节作用。

参 考 文 献 (References)

- Chamov EL, 1982 The Theory of Sex Allocation. Princeton University Press, Princeton. 355 pp.
- Gremer S, Heinze J, 2002 Adaptive production of fighter males: queens of the ant *Cardiocondyla* adjust the sex ratio under local mate competition. *Proc. R. Soc. London, Ser. B*, 269: 417- 422
- Frank SA, 1985 Hierarchical selection theory and sex ratios: On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution*, 39: 949- 964
- Frank SA, 1998 Foundations of Social Evolution. Princeton University Press, Princeton. 280 pp.
- Godfray HC, 1994 Parasitoids, Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton. 447 pp.
- Hamilton WD, 1967 Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477- 481
- Hardy LCW, 1994 Sex ratio and mating structure in the parasitoid Hymenoptera. *Oikos*, 69: 3- 201
- Hardy LCW, 2002 Sex Ratio: Concepts and Research Methods. Cambridge University Press, Cambridge. 438 pp.
- Herre EA, 1985 Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, 228: 896- 898
- Herre EA, 1987 Optimality, plasticity, and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature*, 329: 627- 629
- Herre EA, West SA, Cook JM, Compton AG, Kjellberg K, 1997 Fig associated wasps: pollinators and parasites, sex ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequences. In: Choe JC, Crespi BJ eds. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arthropods*. Cambridge University Press, Cambridge. 226- 239
- Nason JD, Herre EA, Hamrick JL, 1998 The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 391: 685- 687
- Reece SE, Shuker DM, Pen LD, 2004 Kin discrimination and sex ratios in a parasitoid wasp. *J. Evol. Biol.*, 17: 208- 216
- Reeve HK, 1998 Game theory, reproductive skew, and nepotism. In: Dugatkin L, Reeve HK eds. *Game Theory and Animal Behavior*. Oxford University Press, New York. 118- 145
- Roeder C, Hamsen R, Mouldey S, 1996 The effects of relatedness on progeny sex ratio in spider mites. *J. Evol. Biol.*, 9: 143- 151
- Shuker DM, Reece SE, Whitehorn PR, 2004 Sex ratio adjustment does not lead to facultative sex ratio adjustment in the parasitoid wasp: *Nasonia vitripennis*. *Evol. Ecol. Res.*, 6: 673- 4801
- Simon VN, Peng YQ, Rasplus JY, 2006 First record of the fig wasp genus *Diaziella* Grandi (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae: Sycoecinae) from the Asian mainland with description of two new species from China. *Zootaxa*, 1 337: 39- 59
- Taylor PD, Crespi BJ, 1994 Evolutionarily stable strategy sex ratios when correlates of relatedness can be assessed. *Am. Nat.*, 143: 297- 316
- Werren JH, 1980 Sex ratio adaptation to local mate competition in a parasitic wasp. *Science*, 208: 1 157- 1 159
- West SA, Herre EA, 1998 Partial local mate competition and the sex ratio: a study on nonpollinating fig wasps. *J. Evol. Biol.*, 11: 532- 548

Yang DR, Peng YQ, Zhang GM, 2003 Structure and biodiversity of insect community on syconia fruits of *Ficus racemosa* in tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 14: 1 710- 1 714

[杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 2003 西双版纳热带雨林聚果榕隐头果上的昆群落结构与生物多样性. *应用生态学报*, 14: 1 710 - 1 714]

(责任编辑: 袁德成)