

榕小蜂传粉行为对榕树种子繁殖的影响^{*}

谢晓波¹, 杨大荣², 彭艳琼², 徐法健¹, 陶 玫^{1* *}

(1. 云南农业大学植物保护学院, 云南 昆明 650201; 2 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223)

摘要: 在西双版纳热带雨林中, 对叶榕 *Ficus hispida* 的传粉榕小蜂 *Ceratosolen solmsimarchali* 不同运载花粉过程对寄主榕果和自身后代的繁殖都有影响。对叶榕传粉榕小蜂主动地为对叶榕传粉, 在雌株上的榕果内, 雌花受精发育成种子, 没有榕小蜂寄生繁衍; 在雄株上的榕果里则只榕小蜂而没有种子。从雄花期榕果内出来的传粉榕小蜂雌蜂, 飞到其它雌树上寻找雌花期的榕果传粉, 一只雌蜂在一个榕果传粉产生种子 (810.38 ± 235.13) 粒, 平均种子形成率是 0.41%。通过控制实验阻断繁殖雌蜂的飞行过程, 一只雌蜂在一个榕果传粉产生种子 (1124.05 ± 281.41) 粒, 平均种子形成率是 0.56%。飞行运载花粉的代价为直接减少了传粉榕小蜂给榕果传粉产生种子的数量。通过控制实验阻断繁殖雌蜂的飞行过程, 并且不让雌蜂携带花粉, 榕果在 8 ~ 12 d 全部掉落, 产生的种子数是 0 个, 种子形成率 0。用在雄株周围飞翔的小蜂进行放蜂, 一只雌蜂在一个榕果传粉产生种子 (1012.20 ± 271.97) 粒, 平均种子形成率为 0.50%。

关键词: 对叶榕; 传粉榕小蜂; 传粉行为; 繁殖

中图分类号: S 897.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X (2008) 02-0189-06

The Impacts of Pollinating Behaviour of Fig Wasp on Fig Seeds Reproduction

XIE Xiao-bo¹, YANG Da-rong², PENG Yan-qiong², XU Fa-jian¹, TAO Mei¹

(1. Faculty of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract It was studied that the process of carrying pollen by fig wasp (*Ceratosolen solmsimarchali*) in *Ficus hispida* caused different effects on the reproduction of *F. hispida* and the wasp itself in the tropical rainforest of Xishuangbanna. The wasps were active pollinators. Female flowers were fertilized and developed into seeds, wasp didn't live in it. However, figs in male plants accommodated only fig wasps instead of producing seeds. Then the foundress left male-floral fig and flew to another female plant to look for receptive female fig and to pollinate. A fig with a foundress inside would produce (810.38 ± 235.13) seeds, the rate of seed bearing was 0.41%. A fig pollinated by a foundress which pollinated without flying would produce (1124.05 ± 281.41) seeds, the rate of seed bearing was 0.56%. It was implied that the cost of carrying pollen and fly was decreased the seeds. When we use the foundress without carrying pollen and flying to pollinate the figs, all figs dropped in 8 ~ 12 d and all the figs produced no seeds. Using the wasp flying around the male plant to pollinate the figs, a fig produced (1012.20 ± 271.29) seeds, the rate of seed bearing was 0.50%.

Key words *Ficus hispida*; fig-pollinating wasp; pollinating action; reproduction of seeds

收稿日期: 2007-04-30

* 基金项目: 国家自然科学基金项目 (30571507, 30200220)。 * * 通讯作者

作者简介: 谢晓波 (1981-), 男, 山西运城人, 在读研究生, 主要从事进化生态学研究。

榕树为榕属 (*Ficus*) 植物的总称, 是热带植物区系中最大的木本属种之一。全世界已知榕属植物 6 个亚属, 约有 770 多种^[1]; 中国已经报道有 125 个种、变种、亚种; 占全世界榕树种类总数的 12.5%, 其中云南省报道有 97 个种、变种、亚种。榕属植物在西双版纳具有非常丰富的物种多样性, 目前已经记载本地分布物种 74 个种、亚种和变种; 另外还引种非本地榕树物种 58 个种、亚种和变种^[2]。在西双版纳面积不足全国 0.2% 的土地上, 榕树种类占全国总数的 69.4%^[3], 为开展榕树与榕小蜂的研究提供了良好的实验环境。榕树种类丰富, 生活型和生长型多种多样, 占据了热带植物群落中的高大乔木层, 乔木层、灌木层、藤木本和地表层的一定空间。榕树大部分种类一年四季均挂果, 为雨林中的各种兽类、鸟类、蝙蝠、昆虫和土壤动物、微生物等提供了丰富的食物和良好的生存场所, 同时也为多种腐生、附生、寄生和荫生的植物提供了良好的生存空间。榕树成为热带雨林中的一类关键植物^[4]。

榕树只有依靠榕小蜂传粉才能完成有性繁殖, 榕小蜂是榕树唯一的传粉昆虫, 传粉榕小蜂也必须依靠榕果内的雌花子房才能繁衍后代。榕树和榕小蜂之间有着一对一的专性共生关系, 两者这种互惠的关系早在白垩纪就已建立, 经过长期的协同进化, 二者关系已发展到高度专一, 互不可缺少的高级阶段^[5-12]。榕树和传粉榕小蜂为了彼此的种群繁衍, 两者在结构、行为等许多方面已经发生了适应性改变^[13-15]。对叶榕传粉榕小蜂主动的为对叶榕雌果传粉, 榕小蜂胸部有花粉筐、前足基节上有花粉刷, 榕小蜂有积极采粉行为, 并且榕果雄花是整齐排列在顶生苞片口。在榕小蜂中, 大多数的种类是主动传粉的, 少数种类还保留着祖先原始被动传粉的模式, 这种以主动的传粉为主的模式被认为是榕-蜂协同进化的一个结果^[16-17]。

对叶榕 (*Ficus hispida* L.), 雌雄异株, 分布在广东、海南、广西、云南和贵州, 国外分布在印度、泰国、马来西亚等地^[18]。国外主要在印度开展过对叶榕的研究, 报道了对叶榕传粉小蜂 (*Ceratosolen solmsi marchali*) 的生态学和行为学, 以及在雌雄同株榕树上进行的榕树及其传粉榕小蜂繁殖特点的研究^[19-20]。国内仅本课题组在西双

版纳研究了对叶榕的传粉生物学、影响对叶榕及其传粉者繁殖的因素, 以及对叶榕果内榕小蜂群落结构^[21-24]。并且研究了传粉榕小蜂不同运载花粉过程对其后代繁殖的影响。榕小蜂所有传粉行为学方面的观察目前仍然局限在采粉和散粉两个阶段^[25], 而中间运载花粉的过程, 国内外同行还没有对其开展研究。本研究将通过控制榕小蜂运载花粉的行为来了解这一过程对榕树种子繁殖造成的影响。

1 材料和方法

1.1 材料

对叶榕, 灌木和小乔木, 雌雄异株, 枝被糙毛。叶通常对生, 厚纸质, 卵状椭圆形或倒卵状椭圆形, 长 10~25 cm, 宽 5~10 cm, 全缘或有钝锯齿, 叶面深绿色, 粗糙, 被短粗毛, 侧脉每边 6~9 条; 叶柄长 1~4 cm, 被短粗毛。榕果少有腋生或生于落叶枝上, 多数生于老茎发出的下垂无叶枝上, 陀螺形, 成熟时黄色, 直径 1.5~3.8 cm, 表面散生苞片和糙毛; 雄花生于雄株榕果内壁近口部, 四周多圈分布, 无花被, 有膜, 雄蕊 1 枚; 瘦花生于内果腔, 占据果腔 80%, 无花被, 花柱近顶生, 粗短; 雌花生于雌株榕果内, 无花被, 子房红色, 短椭圆形, 花柱长, 被毛, 花间有刚毛。在西双版纳热带植物园中, 选取 4 株对叶榕雄株和 4 株对叶榕雌株作为观察对象, 以其中一株雌树作为控制性放蜂的试验树。

对叶榕小蜂 (*Ceratosolen solmsi marchali* Mayr), 雌雄异形。雌虫: 具翅, 体黑色, 一生要交配孕卵、采集榕树花粉、飞出其繁殖果, 寻找对叶榕隐头花序内雌花开放的榕树, 其中一部分雌蜂到新的雌株接受果内传粉, 授精雌花, 受精的雌花最后发育成种子; 另一部分雌蜂到雄株接受果内产卵、繁殖后代。

雄虫: 无翅, 色绛红, 具较发达的生殖器和口器, 一生仅起到与雌蜂交配和为雌蜂开凿出蜂口的作用。

1.2 方法

1.2.1 榕小蜂传粉模式的观察

采集接近雄花期榕果, 实验室内剖开榕果, 对雄花的着生方式拍照记录。当看到雌蜂离开瘦花进入果腔时, 把果移到 OLYMPUS-CO11 体视镜下观察传粉榕小蜂的采粉行为及花粉筐和花粉刷

的结构。另外从雌树上采摘刚进入传粉榕小蜂的榕果, 带到实验室内, 在体视镜下观察榕小蜂的散粉行为。

1.2.2 雌雄株果内传粉的后果

从雌雄株上采集正处于雌花期的榕果, 在 OLYMPUS-CO11 体视镜下观察雌花结构上的差异, 当榕果发育到间花期的后期阶段, 从不同树上采集、解剖大量榕果, 记录雌果内是否有榕小蜂的后代出现, 雄果内是否有种子出现。

1.2.3 对叶榕单果的放蜂试验

选择同期结果量较多的一株对叶榕雌树, 用纱网袋 (20 cm × 20 cm, 120 筛目) 隔离刚结的隐头果, 当榕果发育到雌花期时, 准备蜂源进行单果放蜂试验。本试验用 4 种方法准备蜂源, 一种是作为对照的蜂源, 既直接用在榕果周围盘旋、自然飞翔的传粉榕小蜂雌蜂对隔离单果进行放蜂, (本实验榕树与其它对叶榕距离都在 200 m 范围以外)。次日放蜂时, 直接从试验树上的榕果周围捕捉飞翔的传粉榕小蜂雌蜂对隔离果放蜂, 每个果只放 1 头雌蜂。第 2 种蜂源的准备是在放蜂当日, 到其它对叶榕雄株上采集雄花期榕果, 放入隔离袋内让传粉榕小蜂自然羽化、进入袋中, 然后取袋内的雌蜂对隔离单果进行放蜂试验, 与第 1 个处理不同的是, 这部分蜂源没有飞行过程。第 3 种蜂源与第 2 种相似, 只是在传粉榕小蜂自然羽化出来前, 用镊子弄去榕果中的雄花, 使小蜂没有携带花粉。第 4 种蜂源是次日放蜂时, 用纱网袋扑捉在雄株周围飞翔的小蜂进行放蜂。4 个处理放蜂试验均在 2006 年 4 月 11 日完成, 经过 38~40 d 的发育, 榕果进入雄花期, 种子发育成熟。一共获得试验果 60 个, 其中放飞翔雌蜂的榕果 21 个, 放未飞翔雌蜂的榕果 19 个, 放雄树周围飞翔雌蜂的榕果 20 个。榕果进入雄花期将被及时采摘, 作好标签; 最后统计榕果内健全种子、败育花、发育不良种子的数量等各项指标。

1.3 数据分析

由于 4 个处理所产生的种子数量、以及种子形成率不呈正态分布, 因此选择选择 U 检验方法, 对 4 个处理之间的种子数量, 相应的种子形成率之间的差异性进行比较, 检验不同处理之间种子数量, 相应的种子形成率是否有差异, 以及差异性是否显著。

2 结果与分析

2.1 传粉对传粉榕小蜂繁殖的影响

着生在对叶榕雄株果内的雌花花柱比较短, 光滑, 柱头膨大向外扩散呈喇叭状, 适合于榕小蜂产卵, 即使被传粉的雌花也不能形成种子, 因此雄株上的榕果只是提供给榕小蜂繁殖后代。相比之下, 着生在雌果内的雌花花柱较长, 花柱细小、弯曲, 着生有一些细毛, 并相互交织缠绕在一起, 其结构有利于花粉的粘附和花粉管的萌发, 而不利榕小蜂产卵, 因此在雌株的榕果内, 只生产着种子。可见在雌雄株果内传粉对传粉榕小蜂的繁殖有两种结局。雌株果内传粉榕小蜂的繁殖成功为零, 在雄株果内, 传粉榕小蜂正常繁殖后代。

2.2 小蜂不携带花粉对种子数量和种子形成率的影响

榕果雄花期, 在传粉榕小蜂从瘿花中羽化出来前, 用镊子除去雄果的雄花, 使雌蜂不能携带花粉去传粉。在传粉雌蜂进入雌果后, 榕果在发育 8~12 d 后, 全部变成褐色, 变软萎缩掉落。掉落的榕果中全是败育花, 种子数量为 0, 所以种子形成率也是 0。雌蜂没有携带花粉, 但是仍然进入雌果传粉, 雌果中的小花不能受精, 榕果不能正常发育, 不能完成生长发育过程。

2.3 花粉运输对榕果种子数量和种子形成率的影响

榕果雄花期, 传粉榕小蜂成虫采粉后离开, 去寻找正处于雌花期的接受果传粉, 经过飞翔寻找寄主的传粉榕小蜂, 一只雌蜂给榕果传粉产生种子数 225~1 267 粒不等, 平均产生的种子数量为 (810.38 ± 235.13) 粒。如果阻断繁殖雌蜂的飞行过程, 一只雌蜂给榕果传粉产生种子数 788~1 655 粒不等, 平均产生的种子数量为 (1 124.05 ± 281.41) 粒。经过飞行过程的传粉榕小蜂雌蜂传粉产生的种子数极显著地低于未飞行雌蜂生产的种子数量 (种子: $U = 73.00$ $P < 0.01$) (图 1)。

榕果的种子形成率等于种子数量和总雌花总数的比值。经过飞行过程的榕小蜂, 每只蜂传粉产生的种子形成率从 0.12 到 0.56 不等, 平均种子形成率 (0.41 ± 0.09)%; 没有飞行过程的雌蜂, 其传粉后的种子形成率极显著地高于飞行

雌蜂的 ($U = 14.00 \ P < 0.01$), 每只蜂传粉产生的种子形成率从 0.47 到 0.68 不等, 平均种子形

成率 (0.56 ± 0.05)% (图 2)。

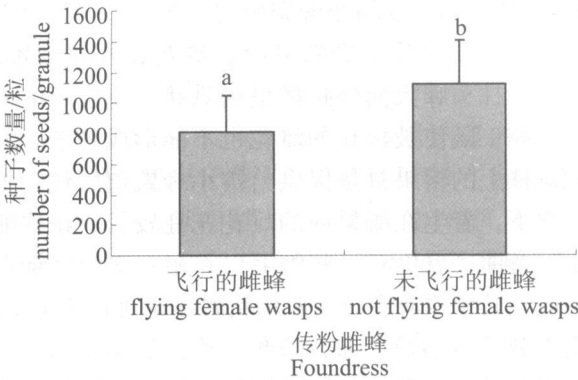


图 1 雌蜂飞行与否传粉产生种子的数量

Fig. 1 The number of seeds produced by the pollination of flying foundress or not flying

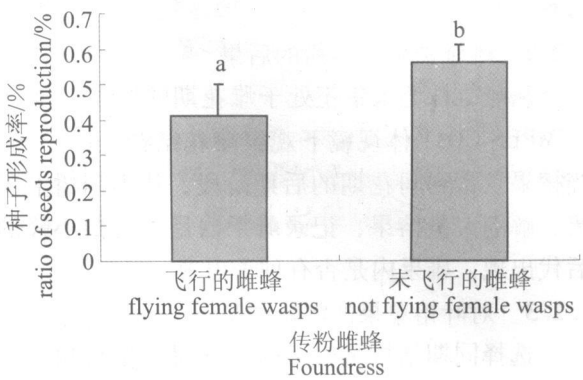


图 2 雌蜂飞行与否传粉种子形成率

Fig. 2 The ratio of reproduction of seeds produced by the pollination of flying foundress or not flying

2.4 在性别不同榕树周围飞翔小蜂传粉对种子数量和种子形成率的影响

在雌树周围飞翔的传粉榕小蜂, 进入处于雌花期的接受果传粉, 一只雌蜂给榕果传粉产生种子数 225~ 1267 粒不等, 平均产生的种子数量为 (810.38 ± 235.13) 粒。在雄树周围飞翔的传粉小蜂, 给试验树上榕果传粉, 一只雌蜂给榕果传粉产生种子数 524~ 1574 粒不等, 平均产生的种子数量为 (1021.20 ± 271.97) 粒。在雌树周围飞翔的传粉榕小蜂雌蜂传粉产生的种子数极显著

地低于在雄树周围飞翔的雌蜂生产的种子数量 (种子: $U = 111.00 \ P < 0.01$) (图 3)。

雌树周围飞翔的传粉榕小蜂, 每只蜂传粉产生的种子形成率从 0.12~ 0.56 不等, 平均种子形成率 (0.41 ± 0.09)%; 雄树周围飞翔的传粉小蜂, 其传粉后的种子形成率极显著地高于在雌树周围飞翔雌蜂的 ($U = 110.00 \ P < 0.01$), 每只蜂传粉产生的种子形成率从 0.24~ 0.71 不等, 平均种子形成率 (0.50 ± 0.12)% (图 4)。

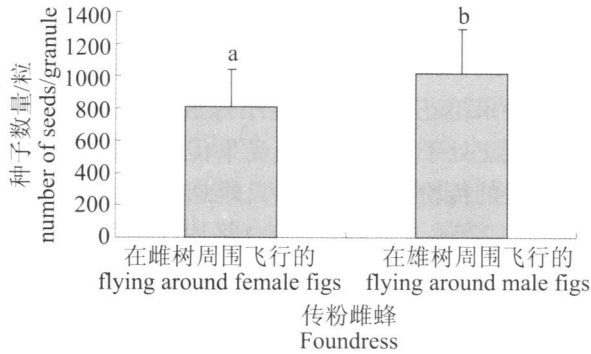


图 3 不同性别榕树周围飞翔雌蜂传粉产生的种子数量

Fig. 3 The number of seeds produced through the foundress flying around different gender figs

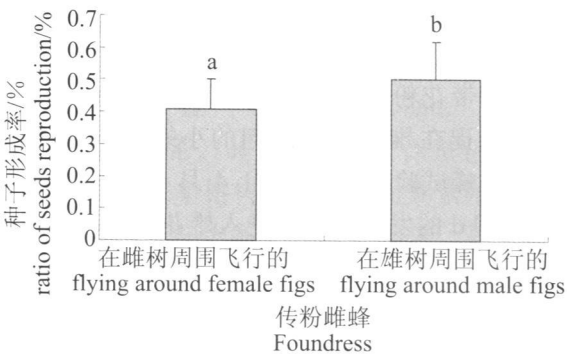


图 4 不同性别榕树周围飞翔雌蜂传粉的种子形成率

Fig. 4 The ratio of seeds reproduction through the foundress flying around different gender figs to pollinate

3 讨论

主动传粉在自然界中是很少发生, 见报道的只有榕小蜂为榕树主动传粉^[26], 丝兰蛾为丝兰主动传粉^[27], 以及仙人掌蛾的主动传粉^[28]。当榕树从原始的雌雄同株类型进化到雌雄异株类型时,

榕树功能性分化导致了雌株果接受传粉。虽然雌雄株榕果内雌花的形态和结构已经分别特异化, 但是研究证据表明, 无论在雌株果和雄株果内, 花粉管均能在雌花花柱内萌发, 但是雄株果内的雌花花柱光滑, 相互之间独立, 于是花粉管不能在花柱之间延伸, 导致最终不能形成种子, 而较

短的花柱与传粉榕小蜂的产卵器长度相匹配, 适合于产卵繁殖榕小蜂后代。相比之下, 雌株果内的雌花通过花柱之间的细毛连接成一个联合的柱头平台 (Syn-stigma), 有利于接受花粉和花粉管的萌发, 而较长的花柱使榕小蜂不能产卵繁殖, 最终雌果就只生产种子。对叶榕是典型的雌雄异株类型, 其花部的形态特征及其传粉榕小蜂的行为学的观察研究结果与前人在雌雄异株种类上的研究结果一致^[15]。

为了彼此种群的繁衍, 榕树和传粉榕小蜂各自都有付出和回报, 榕树为传粉榕小蜂提供了繁殖的栖息地和食物, 并获得了传粉的回报, 而榕小蜂为了繁殖后代, 不惜进入雌株的榕果内, 丧失繁殖后代的机会。先前的作者报道: 虽然对叶榕雌雄株榕果吸引到的传粉榕小蜂数量不同, 但雌株榕果成功地模拟雄株上的榕果, 致使传粉小蜂仍不加选择地进入雌果^[19, 20]。这种各有所失、又各有所得的关系也是榕-蜂长期协同进化的关系。榕小蜂除了付出部分进入雌果不能繁殖子代的雌蜂, 其自身的活动也影响到繁殖力的大小, 在本研究中, 有飞行过程的传粉榕小蜂, 传粉产生的种子数量, 均明显都比未飞行雌蜂传粉产生的少。可见, 飞行消耗带来的后果是: 减少产生种子的数量。可以推测飞行距离的远近、携带花粉的重量可能还影响着榕小蜂的繁殖力。

榕小蜂为了后代的繁殖, 在进入雄果内产卵时, 会去主动采集花粉, 目的是为了给后代提供一个很好的取食环境^[17]。研究表明, 小蜂没有携带花粉进入雄果内产卵, 可以正常的产生瘦花繁殖后代。但是当雌蜂没有携带花粉进入雌果传粉, 雌果没有完成发育, 中途全部掉落, 榕果不能产生种子。虽然榕树雌果可以模拟雄果, 但是在雄树周围飞翔小蜂传粉产生的种子数量明显比在雌树周围飞翔的多。分析认为, 在雄树周围飞翔的小蜂, 为了进入雄果产卵繁殖, 为了给后代提供好的取食环境, 其携带的花粉数量比去雌树榕果传粉小蜂的多。花粉更多, 传粉产生的种子数量也就多。

[参考文献]

- [1] BERG C C. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia* 1989, 45: 601–611.
- [2] 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研究 [J]. *动物学研究*, 2002, 22 (2): 131–139.
- [3] 许再富. 榕树-滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物 [J]. *生物多样性*, 1994, 2 (1): 21–23.
- [4] WEIBLEN G D. How to be a fig wasp [J]. *Annual Review of Entomology* 2002, 47: 299–330.
- [5] 马伟梁, 陈勇, 李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述 [J]. *生态学报*, 1997, 17 (2): 209–215.
- [6] HERE EA, MACHADO CA, BERMINGHAM E, et al. Molecular phylogenies of figs and their pollinating wasps [J]. *Journal of Biogeography* 1996, 23: 521–530.
- [7] WIEBES J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. *Annual Review of Ecological System*, 1979, 10: 1–12.
- [8] RAMIREZ B W. Host specificity of fig wasps (Agaonidae) [J]. *Evolution* 1970, 24: 680–691.
- [9] RAMIREZ B W. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 1974, 61: 770–780.
- [10] MICHALOUD G, MICHALOUD-PELLETIER S, WIEBES J T, et al. The co-occurrence of two pollinating species of fig wasp and one species of fig [J]. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse akademie van wetenschappen, Series C*, 1985, 88: 93–119.
- [11] MICHALOUD G, CARRIERE S, KOBBI M. Exceptions to the one-to-one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios [J]. *Journal of Biogeography* 1996, 23: 513–520.
- [12] RASPLUS J Y. The one-to-one specificity of the *Ficus*-Agaoninae mutualism: how casual [M]. – In Eds Van der Maesen, L J G van der Burgt, X M and van Meadenbach de Rooy, J M. *The Biodiversity of African Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1994: 639–649.
- [13] VERKERKE W. Structure and function of the fig [J]. *Experientia* 1989, 45: 612–622.
- [14] GANESHAIAH K N, KATHURIA P, SHANKER R U, et al. Evolution of style-length variability in figs and optimization of ovipositor length in their pollinator wasps: a coevolutionary model [J]. *Journal Genetics* 1995, 74: 25–39.
- [15] JOUSSELIN E, KJELLBERG F. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs [J]. *Ecology Letters* 2001, 4: 151–158.
- [16] COOK J M, BEAN D, POWER S A, et al. Evolution of a complex coevolved trait: active pollination in a ge-

nus of fig wasps [J]. Journal of Evolutionary Biology 2004, 17: 238–246

[17] JOUSSELIN E, HOSSAERT-MCKEY M, HERRE E A, et al. Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs [J]. Oecologia 2003, 134: 381–387.

[18] 吴征镒, 陈介, 陈书坤, 等. 云南植物志 (第六卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1995.

[19] PATEL A, ANSTETT M C, HOSSAERT-MCKEY M, et al. Pollinators entering female dioecious figs why commit suicide [J]. Journal of Evolutionary Biology 1995, 8: 301–313.

[20] PATEL A, HOSSAERT-MCKEY M. Components of reproductive success in two dioecious fig species *Ficus exasperata* and *Ficus hispida* [J]. Ecology 2000, 81: 2850–2866.

[21] 彭艳琼, 杨大荣, 段柱标, 等. 影响对叶榕及其传粉者繁殖的因素 [J]. 植物生态学报, 2005, 29 (5): 793–798.

[22] 王宪芳, 彭艳琼, 杨大荣. 对叶榕及其传粉榕小蜂的繁殖特点 [J]. 云南农业大学学报, 2005, 20 (5): 632–635.

[23] 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生态群落特性 [J]. 生态学报, 2003, 23 (9): 1798–1806.

[24] 徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 西双版纳的榕树及其隐头果内的小蜂群落 [J]. 林业科学研究, 2005, 18 (4): 497–503.

[25] YANG D R, PENG Y Q, SONG Q S, et al. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna, China [J]. Acta Botanica Sinica 2000, 44 (5): 519–526.

[26] KJELLBERG F, JOUSSELIN E, BRONSTEIN J L, et al. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits [J]. Proceeding of the Royal Society B 2001, 268: 1113–1121.

[27] PELLMYR O. Pollinating seed eaters: why is active pollination so rare [J]. Ecology 1997, 78: 1655–1660.

[28] HOLLAND J N, FLEMING T H. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed consumer and *Lophocereus schottii* (Cactaceae) [J]. Ecology 1999, 80: 2074–2084.

(上接第 188 页)

[6] 张忠旭, 陈温福. 水稻抗倒伏能力与茎秆物理性状的关系及其对产量的影响 [J]. 沈阳农业大学学报, 1999, 30 (2): 81–85.

[7] SUN X C (孙旭初). Studies on resistance of culm of rice to lodging [J]. Science Agriculture China (中国农业科学), 1987, 20 (4): 362–372.

[8] ZHU You-yong, CHEN Hai-ni, WANG Yun-yue, et al. Genetic diversity and disease control in rice [J]. Nature 2000, 406: 718–722.

[9] X H 波钦诺克. 植物生物化学分析方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1981.

[10] 林葵, 黄祥辉. 甜瓜子叶不定芽分化过程中 PAL 活性和木质素含量变化研究 [J]. 华东师范大学学报 (自然科学版), 1996, (2): 92–97.

[11] 龙书生, 李亚玲, 张宇宏, 等. 玉米茎秆糖分含量与玉米对镰刀菌茎腐病抗性的关系 [J]. 植物保护学报, 2003, 30 (1): 111–112.

[12] 王健, 朱锦懋, 林青青, 等. 小麦茎秆结构和细胞壁化学成分对抗压强度的影响 [J]. 科学通报, 2006, 51 (6): 679–685.

[13] 郭玉华, 朱四光, 张龙步. 不同栽培条件对水稻茎秆生化成分的影响 [J]. 沈阳农业大学学报, 2003, 34 (2): 89–91.