



•研究报告•

栉颏榕小蜂在雌花期榕果内产卵及主动传粉行为的多样性

黄曼娟^{1,2}, 汪雪敏¹, 苗白鸽¹, 彭艳琼^{1*}

1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 在雌雄同株榕树中, 榕小蜂进入雌花期果后, 既产卵于雌花子房繁殖后代, 也同时为榕树传粉繁殖种子; 而在雌雄异株榕树中, 榕小蜂在雌果中传粉繁殖种子, 在雄果中产卵繁殖后代, 雌雄果内的繁殖任务各不相同。然而, 在雌花期果内榕小蜂产卵和传粉行为是否存在种间差异及多样性、在不同行为上如何分配时间等问题目前还知之甚少。本研究选取既为雌雄同株又为雌雄异株传粉的栉颏榕小蜂类群(*Ceratosolen* spp.), 适时引入寄主榕树雌花期果, 跟踪观察、定量记录其在榕果内搜索、产卵、传粉的行为, 以及测量与榕小蜂产卵传粉相关的特征, 比较栉颏类榕小蜂在榕树不同繁殖系统和不同性别间的异同。结果显示: 雌雄同株聚果榕(*Ficus racemosa*)以及雌雄异株木瓜榕(*F. auriculata*)、对叶榕(*F. hispida*)和鸡嗉子榕(*F. semicordata*)与其传粉榕小蜂均执行主动传粉模式。从榕小蜂产卵器长度与雌花花柱长度的匹配看, 雌雄同株果内传粉榕小蜂在部分雌花产卵繁殖后代, 并传粉部分雌花繁殖种子; 而在雌雄异株的雄果内是产卵繁殖后代, 在雌果内则是传粉繁殖种子。栉颏类榕小蜂搜索、产卵和传粉的行为和时间分配表现多样, 在雌雄同株果内前6 h集中产卵, 之后主要传粉, 且单次传粉时间较短; 而在雌雄异株的雌雄果内表现为: 产卵末期进行传粉, 之后拔出产卵器, 然后循环相似行为, 并且单次产卵时间越长, 其传粉时间亦越长, 但对叶榕和鸡嗉子榕传粉榕小蜂的产卵、传粉行为循环不规律。总之, 栉颏榕小蜂单次产卵时间长于传粉时间, 并且在榕树不同繁殖系统和性别的雌花期果内, 传粉榕小蜂搜索、产卵和传粉的行为及时间分配存在差异、表现多样。研究结果首次展示了传粉榕小蜂在雌花期果内产卵和传粉行为的多样性及不同模式, 将为其他传粉昆虫行为多样性的研究提供参考。

关键词: 栉颏榕小蜂属; 产卵行为; 主动传粉; 聚果榕亚属; 繁殖系统; 行为差异

黄曼娟, 汪雪敏, 苗白鸽, 彭艳琼 (2023) 栉颏榕小蜂在雌花期榕果内产卵及主动传粉行为的多样性. 生物多样性, 31, 23060. doi: 10.17520/biods.2023060.
Huang MJ, Wang XM, Miao BG, Peng YQ (2023) Diversity of oviposition and pollination behaviors of *Ceratosolen* spp. in female phase figs of subgenus *Sycomorus*. Biodiversity Science, 31, 23060. doi: 10.17520/biods.2023060.

Diversity of oviposition and pollination behaviors of *Ceratosolen* spp. in female phase figs of subgenus *Sycomorus*

Manjuan Huang^{1,2}, Xuemin Wang¹, Baige Miao¹, Yanqiong Peng^{1*}

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

ABSTRACT

Aims: In monoecious *Ficus* species, fig wasps lay eggs in the ovaries to propagate their offspring while also pollinating female flowers to generate seeds after they reach the female phase figs. On the other hand, in dioecious *Ficus*, fig wasps lay eggs in the ovaries of male figs and pollinate female flowers in female figs, indicating their differential reproductive tasks in the male and female figs. Our study aims to investigate interspecific differences and diversity in the oviposition and pollination behaviors of pollinating fig wasps and quantify the time involved in different behaviors in female phase figs, a subject that has been scarcely studied.

收稿日期: 2023-02-21; 接受日期: 2023-04-14

基金项目: 国家自然科学基金(32070487; 32261123001)和广州市生态园林科技协同创新中心项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: pengyq@xtbg.ac.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

Methods: We selected four partners belonging to *Ceratosolen* wasps and subgenus *Sycomorus* figs, comprising both monoecious and dioecious fig species. Initially, we determined the pollination modes by collecting anther/ovule ratios of *Ficus* species, observing pollination structures and behaviors of pollinating fig wasps. The length of wasp ovipositors and flower styles were measured under the microscope with a micrometer to verify their matching. Additionally, we observed and quantitatively record the searching, oviposition and pollination behaviors of *Ceratosolen* spp. in female phase figs using a Digital Microscope.

Results: Our study found that monoecious *Ficus racemosa*, dioecious *F. auriculata*, *F. hispida* and *F. semicordata* were actively pollinated by their respective *Ceratosolen* pollinating fig wasps, which exhibited an active pollination mode. The length of ovipositors and flower styles were found to be matching, with pollinating fig wasps in monoecious figs laying eggs in some female flowers for offspring reproduction and pollinating some other female flowers to produce seeds. In dioecious figs, pollinating fig wasps laid eggs in male figs to reproduce offspring and pollinated female flowers in female figs to produce seeds. Moreover, the searching, oviposition, and pollination behaviors of *Ceratosolen* spp. in female phase figs were diverse. In monoecious figs, pollinating fig wasps primarily laid eggs in the first six hours after entering the figs and then pollinated female flowers, with a short time cost per pollination behavior. However, in dioecious male and female figs pollinating fig wasps pollinated female flowers at the end of each oviposition behavior and then extracted the ovipositors before repeating a similar behavior. As pollinating fig wasps oviposited more times, they also pollinated female flowers more times. Nevertheless, irregularity was observed in the pollinating fig wasps' behavior in the female figs of *F. hispida* and *F. semicordata*.

Conclusion: Our study found that the time cost of per oviposition for *Ceratosolen* spp. was longer than that of pollination, and the time costs of searching, oviposition and pollination behaviors varied in different reproductive systems and sexes. Our results shed light on the diversity and different patterns of pollination and oviposition behaviors of fig wasps in female phase figs, providing a valuable reference for studying the behavioral diversity of other pollinators.

Key words: *Ceratosolen*; oviposition behavior; active pollination; *Sycomorus*; reproductive system; behavioral difference

昆虫为了获取花粉和花蜜等食物,被动地为植物传播花粉是很常见的,而具有特殊的传粉结构和积极的行为主动为植物传粉却是非常罕见(Cook, 2004; Pellmyr et al, 2020)。榕树,榕属(*Ficus*)植物的总称,是热带雨林中的关键植物类群,提供了诸多生态服务功能(Shanahan et al, 2001)。该类群具有独特的隐头花序,需依赖特化的榕小蜂传粉,同时提供部分雌花子房让榕小蜂产卵繁殖后代,两者形成高度特化的传粉系统、互惠共生,是研究动植物间协同进化的经典系统(Weiblen, 2002; Cruaud et al, 2012; Pellmyr et al, 2020)。在榕-蜂互惠系统中既有被动传粉模式,也有主动传粉的模式,其中约2/3榕-蜂种对是主动传粉类型(Kjellberg et al, 2001),主动传粉的榕小蜂前足基节上有特化的毛状花粉刷,中胸腹板两侧有囊状的花粉筐,并且伴随有积极主动的传粉行为(Galil & Eisikowitch, 1969; Galil, 1973);与榕小蜂主动传粉相匹配,寄主榕树表现出较低的花药胚珠比(小于0.16),雄花少且多集中分布在顶生苞片口周围(Kjellberg et al, 2001; Weiblen, 2002)。相比之下,被动传粉的榕小蜂则没有上述的传粉结构和行为,或已退化,它们的胸腹面往往多

毛,可粘附花粉被动为寄主榕树传粉;相匹配地,榕树的花药胚珠比大于0.21,且雄花成熟时花粉囊会自动破裂,大量花粉散落,可粘附于榕小蜂体表获得传播(Galil & Meiri, 1981; Kjellberg et al, 2001)。榕-蜂互惠系统中有雌雄同株和雌雄异株榕树两种繁殖系统。雌雄同株榕果内既有雌花,也有雄花,两者异步成熟,传粉榕小蜂既要利用雌花产卵繁殖后代,又为雌花传粉繁殖种子(Verkerke, 1989);雌雄异株雄果内的雌花为中性花,花柱较短,被传粉榕小蜂产卵繁殖后代,而雌果内的雌花花柱较长,接收花粉后受精发育成种子(Kjellberg et al, 1987; Berg, 1989; Anstett, 2001; Weiblen, 2002)。

榕属植物主要分布于热带地区,下分6个亚属,其中聚果榕亚属(*Sycomorus*)分布于亚洲和非洲热带地区,既有雌雄同株的种类,也有雌雄异株的种类(Berg & Corner, 2005)。前人对该亚属分布于非洲的雌雄同株植物西克莫无花果(*Ficus sycomorus*)的传粉榕小蜂*Ceratosolen arabicus*开展行为观察,发现其传粉行为发生在每次产卵完成拔出产卵器之前(Galil & Eisikowitch, 1974)。在亚洲热带地区该亚属雌雄同株种类仅有聚果榕(*F. racemosa*)一种,我

们近期观察发现聚果榕传粉榕小蜂 *Ceratosolen* sp. 在雌花期果内产卵及传粉的行为不一样, 其传粉榕小蜂在前6 h主要产卵繁殖后代, 之后主要为雌花传粉以繁殖种子(汪雪敏等, 2020)。显然, 栉颏榕小蜂属(*Ceratosolen*)不同种类在不同的雌雄同株榕树雌花期果内, 产卵及传粉的行为模式有差异。Galil (1973)在聚果榕亚属雌雄异株中仅对水同木(*F. fistulosa*)及其传粉者(*C. hewitti*)的行为进行过观察, 记录到其传粉榕小蜂在完成每次产卵拔出产卵器之前进行传粉, 并且在雌雄果内产卵和传粉行为基本相似。由于榕小蜂个体小, 即使能在显微镜下观察到其产卵和传粉行为, 但难于定量记录, 限制了对更多种类开展相关研究。随着研究设备和技术的发展与更新, 可以批量对榕小蜂的行为开展定量研究。本研究选择为聚果榕亚属雌雄同株和雌雄异株传粉的栉颏榕小蜂类群, 通过显微视频定量观察、记录传粉榕小蜂在寄主榕树雌花期果内的行为过程, 并分别测量、计数榕树和传粉榕小蜂与传粉行为相关的特征, 阐明: (1)聚果榕亚属4个榕-蜂种对的传粉模式; (2) 4对榕-蜂中雌花花柱长度与传粉榕小蜂产卵器长度的匹配程度; (3)栉颏榕小蜂在聚果榕亚属不同繁殖系统和不同性别雌花期果内搜索、产卵及传粉行为的差异, 以及在各行行为上的时间分配模式。

1 材料与方法

1.1 研究材料

研究地点位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园内, 我们选择隶属于聚果榕亚属雌雄同株的聚果榕(*F. racemosa*), 以及雌雄异株的木瓜榕(*F. auriculata*)、对叶榕(*F. hispida*)和鸡嗉子榕(*F. semicordata*) 4种榕树, 以及隶属于栉颏榕小蜂属的4种专性传粉榕小蜂为研究对象, 详细信息见附录1。

1.2 榕树花药胚珠比及其传粉榕小蜂传粉结构的收集

采集聚果榕雄花期榕果以及木瓜榕、对叶榕和鸡嗉子榕雄花期雄果, 带回实验室, 待榕果内传粉榕小蜂自然羽化后对榕果内雌花和雄花数量进行计数。不同榕树种类统计果量从22–92果不等, 获得榕树花药胚珠比(anther/ovule, A/O ratio), 作为判断

榕树传粉模式的指标, A/O比小于0.16为主动传粉模式, 大于0.21为被动传粉模式(Kjellberg et al, 2001)。同时, 将自然羽化的传粉榕小蜂置于体视显微镜(NTX-3C)下, 解剖、移走其头部和腹部, 保留胸部, 留下右侧前足的基节, 并露出中胸腹面的花粉筐位置, 然后通过扫描电子显微镜(ZEISS EVO LS 10)观察并拍照其传粉结构(赵江波等, 2012)。

1.3 雌花花柱长度及榕小蜂产卵器长度测量

选择处于雌花期的雌雄同株聚果榕及3种雌雄异株的雌雄树各1–3株, 每株树采集雌花期果15个, 每果随机选取4朵雌花, 借助安装有测微尺的体视显微镜测量其花柱长度。对于传粉榕小蜂取样, 我们对比过从雄花期果收集的雌蜂及进入雌花期果内的雌蜂, 其产卵器长度没有差异(Mann-Whitney $U = 633.50$, $P = 0.23$), 因此选雄花期出果的雌蜂测量。当4种榕树的果发育到雄花期时, 每株树采集雄花期果30个, 并用120筛目的纱网袋分装单果, 待传粉榕小蜂自然羽化出蜂后, 每果随机取1头小蜂, 在体视显微镜下进行解剖, 并测量其产卵器长度。

1.4 4种传粉榕小蜂行为的观察和记录

当雌雄同株聚果榕、雌雄异株3种榕树的雌雄株开始结果时, 用纱网袋对雌花前期榕果进行套袋隔离, 避免非传粉榕小蜂干扰。当榕果发育至雌花期时, 移走纱网袋, 为了保证有传粉榕小蜂能成功到达果腔, 每个榕果引入2头传粉榕小蜂, 以减少被夹死于通道中的风险, 但行为观察时仅选择1头。在传粉榕小蜂进果30 min后, 及时采摘进蜂果带回实验室, 对半剖开榕果, 待传粉榕小蜂适应环境开始产卵和传粉, 借助可连接电脑录像的Digital Microscope (AM4115T-CFVW), 观察、录像传粉榕小蜂进果后24 h内的行为, 同时随机记录并定量每头雌蜂3次搜索、产卵和传粉各行行为所持续的时间, 具体方法参考汪雪敏等(2020), 搜索、产卵及传粉代表性视频见附录2。

1.5 数据分析

首先, 运用Excel计算4种榕树的花药胚珠比、榕树雌花花柱长度、传粉榕小蜂的产卵器长度, 以及对应的4种传粉榕小蜂在雌花期果内搜索、产卵和传粉的平均时间及标准误, 再通过Pearson相关分析产卵时间与传粉时间的关系。此外, 在R 4.2.2中运用lmerTest包构建线性混合效应模型, 比较传粉

榕小蜂行为特征在雌雄同株和雌雄异株两种繁殖系统, 以及在雌雄异株不同性别之间的差异。其中lg(Time)为响应变量(即以10为底的某种行为每次持续时长的对数), 繁殖系统和性别为固定效应(包括雌雄同株、雌株和雄株3种类型), 物种类型为随机效应。若固定效应间差异显著, 则运用emmeans包进行事后检验。

2 结果

2.1 聚果榕亚属4个榕-蜂种对的传粉模式

通过统计聚果榕雄花时期果内以及木瓜榕、对叶榕和鸡嗉子榕雄花时期果内的雌雄花数量, 计算所得

的A/O比均小于0.16 (表1), 表明这4种榕树均依赖其传粉榕小蜂为其主动传粉。此外, 电镜照片显示这4种榕树的传粉榕小蜂均有发达的传粉结构, 即前足基节上有花粉刷, 中胸腹板两侧有发达的花粉筐(图1)。再结合行为的观察, 发现这4种传粉榕小蜂在雌花期果内均有主动传粉行为(表2)。从寄主榕树及其传粉榕小蜂与传粉相关的特征来看, 隶属于聚果榕亚属的这4个榕-蜂物种对为主动传粉模式。

2.2 4种榕树及其传粉榕小蜂与产卵、传粉相关的形态结构

在聚果榕榕果内, 雌花花柱有明显的长、短之分, 平均 $1.50 \pm 0.03 \text{ mm}$ ($n = 180$), 花柱侧生, 且光

表1 聚果榕亚属4种榕树的花药胚珠比
Table 1 Anther/ovule (A/O) ratios of four Sycomorus species

榕树种类 Ficus species	果量 No. of figs	雄花/果 No. of male flowers per fig	雌花/果 No. of female flowers per fig	花药胚珠比 A/O ratios
聚果榕 <i>F. racemosa</i>	30	144.00 ± 18.24	8,010.00 ± 588.31	0.018 ± 0.002
木瓜榕 <i>F. auriculata</i>	22	269.05 ± 45.25	16,663.59 ± 6,921.83	0.016 ± 0.002
对叶榕 <i>F. hispida</i>	92	46.57 ± 1.20	1,774.33 ± 48.79	0.028 ± 0.001
鸡嗉子榕 <i>F. semicordata</i>	27	50.83 ± 1.49	1,585.33 ± 39.86	0.032 ± 0.001

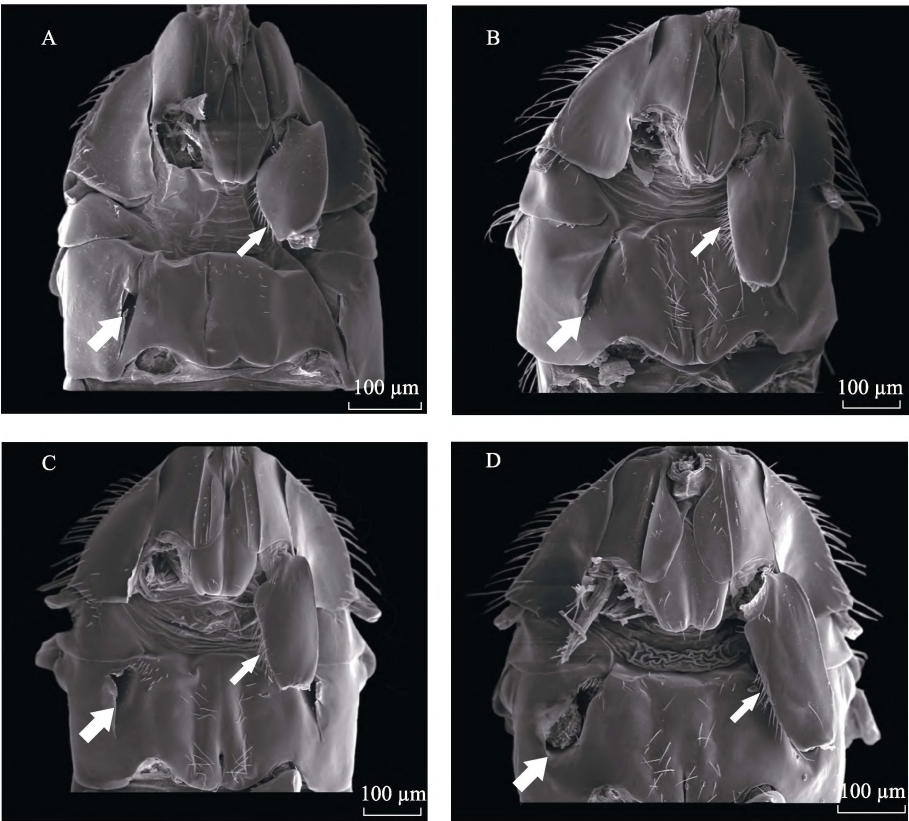


图1 4种栉颏榕小蜂的花粉刷(白色细箭头)和花粉筐(白色粗箭头)结构。(A)聚果榕传粉榕小蜂;(B)木瓜榕传粉榕小蜂;(C)对叶榕传粉榕小蜂;(D)鸡嗉子榕传粉榕小蜂。

Fig. 1 The pollen combs (white thin arrows) and pollen pockets (white thick arrows) of four Ceratosolen species. (A) Ceratosolen sp.; (B) C. emarginatus; (C) C. solmsi marchali; (D) C. gravelyi.

表2 4种栉颏榕小蜂在寄主榕树雌花期果内搜索、产卵和传粉行为的时间花费 (mean ± SE)
Table 2 Time costs of four *Ceratosolen* species on the searching, ovipositing and pollinating behaviours in female phase figs

传粉榕小蜂 Pollinating fig wasps	榕树种类 <i>Ficus</i> species	性别 Sex	样本量 Sample size	搜索 Searching (s)	产卵 Oviposition (s)	传粉 Pollination (s)
聚果榕传粉榕小蜂 <i>Ceratosolen</i> sp.	聚果榕 <i>F. racemosa</i>	同株 Monoecious figs	180	25.19 ± 1.32	44.29 ± 0.97	1.97 ± 0.07
木瓜榕传粉榕小蜂 <i>C. emarginatus</i>	木瓜榕 <i>F. auriculata</i>	雄 Dioecious male figs	179	11.04 ± 0.90	16.07 ± 0.31	5.09 ± 0.11
		雌 Dioecious female figs	60	10.12 ± 1.02	18.53 ± 0.84	5.19 ± 0.36
对叶榕传粉榕小蜂 <i>C. solmsi marchali</i>	对叶榕 <i>F. hispida</i>	雄 Dioecious male figs	60	17.46 ± 1.84	22.84 ± 0.45	14.08 ± 0.37
		雌 Dioecious female figs	116	11.45 ± 0.78	11.34 ± 0.30	2.25 ± 0.10
鸡嗉子榕传粉榕小蜂 <i>C. gravelyi</i>	鸡嗉子榕 <i>F. semicordata</i>	雄 Dioecious male figs	177	14.88 ± 0.86	22.66 ± 0.35	7.19 ± 0.27
		雌 Dioecious female figs	111	25.51 ± 1.81	26.90 ± 0.73	6.40 ± 0.20

滑无刺毛,彼此间紧密粘连形成联合柱头(附录3a),其传粉榕小蜂*Ceratosolen* sp.产卵器长平均 1.85 ± 0.01 mm ($n = 90$)。传粉榕小蜂的产卵器长度显著比雌花花柱长(Mann-Whitney $U = 3, 874.50, P < 0.01$),从榕小蜂产卵器长度与雌花花柱长度的匹配上看,聚果榕传粉小蜂可产卵于88.33%的雌花子房(图2a)。

对于雌雄异株的木瓜榕、对叶榕和鸡嗉子榕,其雄果内雌花花柱均短而粗,柱头呈喇叭状,花柱侧生且光滑无刺毛,彼此间相互独立;而雌果内雌花花柱细而长,柱头棒状或圆柱形,密被微小乳突,花柱侧生且具刺毛,彼此间粘连形成联合柱头(附录3b–g)。木瓜榕雄果内花柱长平均 0.72 ± 0.01 mm ($n = 180$);而雌果内花柱长平均 2.00 ± 0.02 mm ($n = 60$);其传粉榕小蜂*C. emarginatus*的产卵器长平均 1.16 ± 0.01 mm ($n = 120$) (图2b)。对叶榕雄果内花柱长平均 0.44 ± 0.00 mm ($n = 120$);而雌果内花柱长平均 1.18 ± 0.01 mm ($n = 60$);其传粉榕小蜂*C. solmsi marchali*产卵器长平均 0.79 ± 0.01 mm ($n = 90$) (图2c)。鸡嗉子榕雄果内花柱长平均 0.51 ± 0.01 mm ($n = 180$);而雌果内花柱长平均 0.84 ± 0.02 mm ($n = 120$);其传粉榕小蜂*C. gravelyi*产卵器长平均 0.86 ± 0.009 mm ($n = 60$) (图2d)。总体上,3种雌雄异株榕树的传粉榕小蜂产卵器长度均介于雄果内花柱长度和雌果内花柱长度之间;从榕小蜂产卵器长度与雌花花柱长度的匹配上看,在木瓜榕、对叶榕和鸡嗉子榕雄果内,它们的传粉榕小蜂分别能利用100%、100%和78.33%的雌花产卵;在雌果内则只是授粉雌花,繁殖种子(图2)。

2.3 4种传粉榕小蜂在雌花期果内搜索、产卵及传粉的行为

在雌雄同株聚果榕雌花期果内,传粉榕小蜂的

产卵器从雌花柱头凹陷处插入并沿花柱伸入子房,搜索合适的产卵位点进行产卵,进入果腔的前6 h主要观察到产卵行为,之后至24 h则看到搜索和传粉行为交替进行或连续多次传粉(图3)。产卵和传粉时间上明显分离,单次产卵与单次传粉行为的时间分配上没有相关性($r = 0.06, P = 0.35$)。传粉榕小蜂在搜索、产卵和传粉行为上的平均时间分配存在极显著差异($H = 410.27, P < 0.01$) (表2)。

栉颏榕小蜂属的传粉榕小蜂在雌雄同株和雌雄异株榕树雌花期果内的行为表现不一样:(1)雌雄异株榕树传粉榕小蜂进入雌花期雄果内,产卵器从雌花柱头凹陷处插入并沿着花柱伸入子房,搜索合适的产卵位点进行产卵,但在每一次产卵行为的末期,传粉榕小蜂会举起前足,交替从中胸花粉筐中刷出花粉,传粉行为积极主动;传粉结束后再拔出产卵器,搜索下一产卵位点;搜索、产卵和传粉的行为多次循环,表现规律。(2)当进入雌花期雌果内,木瓜榕传粉榕小蜂搜索、产卵和传粉行为与雄果内有些相似;而在鸡嗉子榕和对叶榕雌果内,传粉榕小蜂的行为表现没规律,产卵行为后未见传粉行为就收回产卵器或连续多次传粉,再继续搜索下一产卵位点(图3)。在3种雌雄异株榕树雌花期雄果内,传粉榕小蜂在单次搜索、产卵和传粉行为上的时间分配均存在极显著差异(木瓜榕: $H = 338.62, P < 0.01$;对叶榕: $H = 63.61, P < 0.01$;鸡嗉子榕: $H = 303.46, P < 0.01$) (表2),并且在木瓜榕($r = 0.78, P < 0.01$)、对叶榕($r = 0.71, P < 0.01$)和鸡嗉子榕($r = 0.55, P < 0.01$)雄果内,传粉榕小蜂单次产卵的时间越长,其传粉的时间亦越长。在雌果内传粉榕小蜂单次搜索、产卵和传粉行为上的时间分配也存在极显著差异(木瓜榕: $H = 110.58, P < 0.01$;对叶榕: $H =$

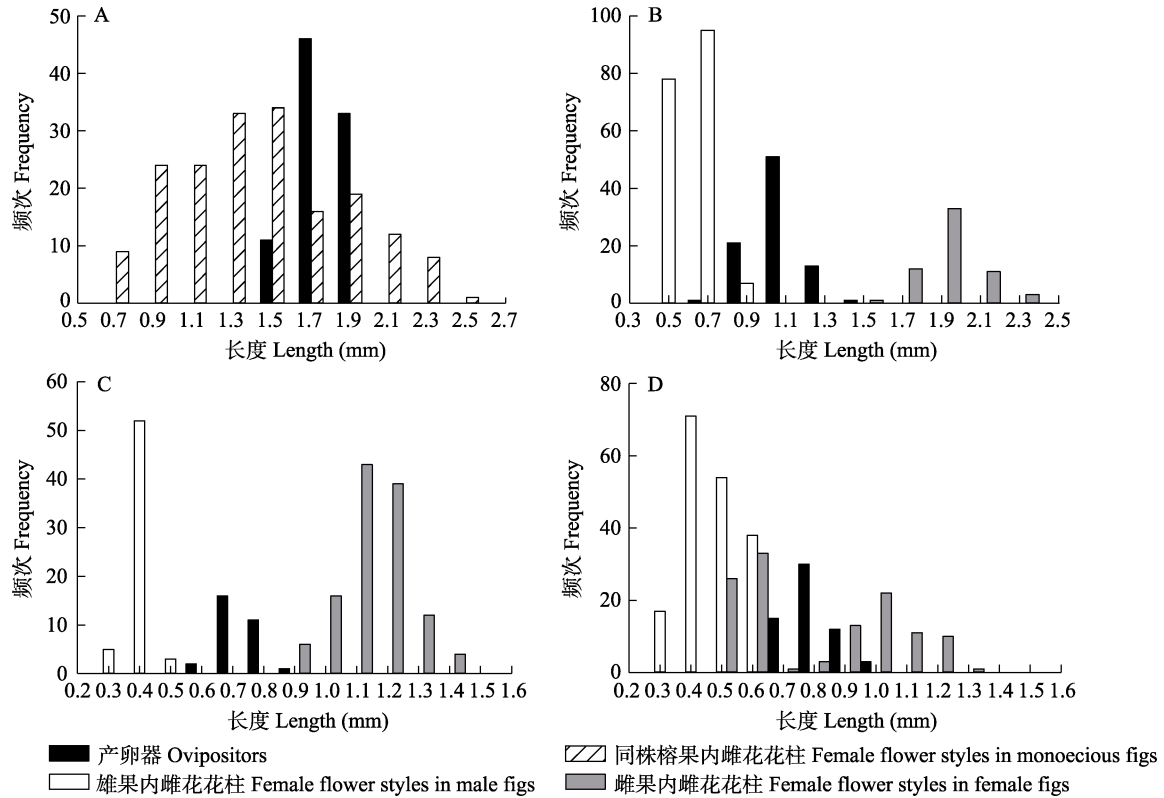


图2 聚果榕亚属4种榕树雌花花柱长度及其传粉榕小蜂产卵器长度的频率分布。(A)聚果榕及其传粉榕小蜂; (B)木瓜榕及其传粉榕小蜂; (C)对叶榕及其传粉榕小蜂; (D)鸡嗉子榕及其传粉榕小蜂。
Fig. 2 The frequency distribution of style and ovipositor lengths in the (A) *F. racemosa* and *Ceratosolen* sp.; (B) *F. auriculata* and *C. emarginatus*; (C) *F. hispida* and *C. solmsi marchali*; (D) *F. semicordata* and *C. gravellyi*.

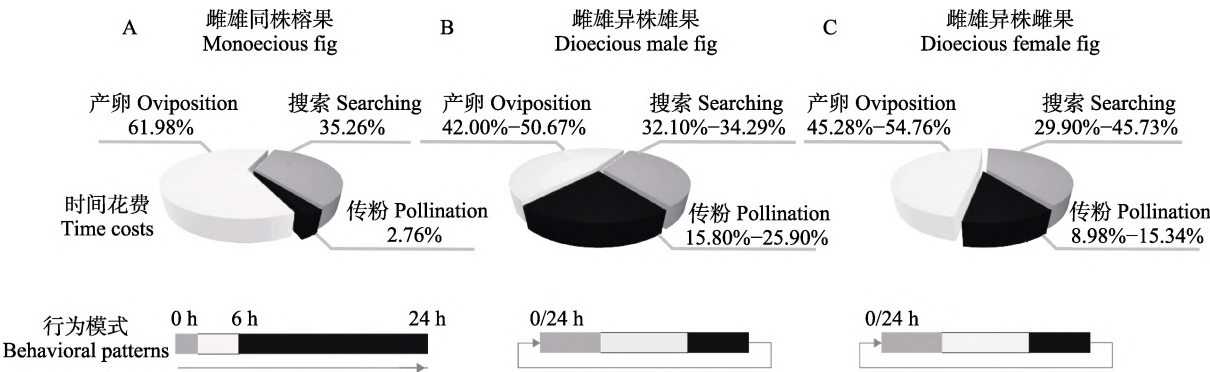


图3 聚果榕亚属4种榕-蜂种对的行为模式。(A) 聚果榕传粉榕小蜂行为; 木瓜榕、对叶榕和鸡嗉子榕传粉榕小蜂在雄果(B)和雌果(C)内行为。
Fig. 3 The behavior mode of four *Ceratosolen* species in their host female phase figs. (A) *Ceratosolen* sp. behavior in monoecious figs; *C. emarginatus*, *C. solmsi marchali* and *C. gravellyi* behaviors in male (B) figs and female (C) figs.

222.46, $P < 0.01$; 鸡嗉子榕: $H = 202.88$, $P < 0.01$) (表2), 其单次产卵与传粉时间也呈显著正相关关系 (木瓜榕: $r = 0.86$, $P < 0.01$; 对叶榕: $r = 0.20$, $P = 0.03$; 鸡嗉子榕: $r = 0.41$, $P < 0.01$) (表2)。

总体上, 4种榕树传粉榕小蜂单次行为时间的

分配均表现为: 产卵时间 > 搜索时间 > 传粉时间, 特别是聚果榕传粉榕小蜂, 单次传粉时间不足2 s (表2, 图3)。此外, 栉颏榕小蜂在不同繁殖系统间单次搜索、产卵和传粉的时间均没有显著差异($P > 0.05$)。然而在雌雄异株雌雄果内, 虽然传粉榕小蜂

单次的搜索时间没有差异($df = 879.50$, $t = 1.83$, $P = 0.20$), 但在雌果内产卵和传粉的时间分别比雄果内显著少 0.035 s ($df = 879.05$, $t = -3.38$, $P < 0.01$)和 0.230 s ($df = 879.07$, $t = -13.10$, $P < 0.01$)。

综合比较聚果榕亚属中4种榕树及其传粉榕小蜂的传粉特点, 可以看出雌雄同株的聚果榕呈现完全不同的模式, 在前6 h产卵, 单次产卵时间占61.98%, 之后至24 h传粉, 单次传粉时间花费仅占2.75%, 搜索、产卵和传粉行为不连贯、没有规律的循环。对于雌雄异株的3种榕树, 其传粉榕小蜂在雌、雄果内的行为相似, 搜索、产卵及传粉3个行为连贯, 24 h内循环规律, 但单次产卵和传粉时间的分配在不同寄主榕树存在性别间的差异(图3)。

3 讨论

3.1 栉颏榕小蜂在雌花期榕果内行为的多样性

自然界中主动传粉的模式仅发生于专化、互惠的传粉系统中, 如丝兰(yucca)与丝兰蛾(yucca moths) (Pellmyr et al, 1996; Pellmyr, 2003)、榕树与榕小蜂(Ramirez, 1969; Weiblen, 2002; Herre et al, 2008)、大戟科与头细蛾属(*Epicephala*) (Kato et al, 2003; 白海艳和李后魂, 2008)等6个传粉系统中(Pellmyr et al, 2020)。在这类互惠系统中专性传粉者产卵于植物子房繁殖后代, 占用了部分雌花资源, 但部分雌花获得花粉、受精生产种子, 这种既有付出又获得好处的互作方式驱动着搭档双方不仅协同适应, 为了有效地产卵和传粉也呈现出多样的演化方式(Thompson et al, 2013)。榕树与榕小蜂传粉系统中有2/3的种对是主动传粉模式, 化石证据显示榕-蜂传粉特征的适应性演化可追溯到3,400万年之前(Compton et al, 2010)。本研究中我们选择为聚果榕亚属雌雄同株榕树及雌雄异株榕树传粉的栉颏榕小蜂类群, 在雌花期果内跟踪观察、定量记录传粉榕小蜂行为。首先确定了聚果榕亚属4个榕-蜂种对均为主动传粉模式, 传粉榕小蜂均有发达的传粉结构, 都积极主动为榕树传粉, 与前人研究的结果一致(Cruaud et al, 2012)。但4种栉颏榕小蜂在传粉和产卵的单次时间花费和总体模式上存在种间差异。总体上, 产卵时间比传粉时间长, 搜索、产卵和传粉的行为模式在榕树不同繁殖系统以及雌雄果之间存在差异, 呈现多样性。在雌雄同株的聚果

榕雌花期果内, 传粉榕小蜂前6 h产卵, 后面至24 h传粉, 传粉和产卵时间上分离, 行为上不连贯。本研究观察到的行为与同亚属西克莫无花果传粉榕小蜂的行为不一致(Galil & Eisikowitch, 1974; 汪雪敏等, 2020), 说明栉颏榕小蜂类群在雌雄同株榕树间存在繁殖行为差异。相比之下, 该属小蜂在雌雄异株雌花期果内, 搜索、产卵和传粉的行为连贯, 重复循环, 在雌雄果内行为相似, 支持前人对水同木及其传粉者的研究结果(Galil, 1973)。说明栉颏榕小蜂类群在雌雄异株榕树上有相对一致的传粉及产卵模式, 但在执行各行为的时间分配上不同榕树种间及性别间存在差异。此外, 在对叶榕和鸡嗉子榕雌果内还观察到产卵后未见传粉行为就回收产卵器或连续多次传粉现象, 这可能是由于进入雌果内的传粉榕小蜂祖先来自雄株榕果, 其行为受选择性小而表现不规律(Raja et al, 2008)。这些种间或种内传粉及产卵行为的多样性可能是榕树与其传粉榕小蜂经历不同进化历史及相互适应演化程度不同所导致的差异, 值得进一步研究它们协同演化的机制。

3.2 聚果榕亚属传粉榕小蜂对雌花资源的利用

传粉榕小蜂传粉雌花, 也产卵于部分雌花子房中繁殖后代, 有研究表明雌花花柱长度、排列方式、柱头形状等与其雌花资源受精发育形成种子或繁殖榕小蜂之间有相关性(Galil & Eisikowitch, 1968; Nefdt & Compton, 1996; Zhang et al, 2009), 如雌花形成联合柱头平台将不利于传粉榕小蜂产卵繁殖后代, 但有利于受精发育形成种子(Jousselin & Kjellberg, 2001; Jousselin et al, 2003; Teixeira et al, 2018)。短花柱雌花方便传粉榕小蜂产卵繁殖后代, 而长花柱雌花有助于传粉、受精发育成种子, 本研究结果支持前人的相关报道。在雌雄同株果内已发现产卵和传粉之间存在权衡关系(汪雪敏等, 2020), 对于雌雄异株其雌雄树繁殖功能发生分化, 即雄果繁殖榕小蜂后代, 雌果繁殖榕树种子, 使传粉榕小蜂利用雌花资源产卵和为榕树传粉产生空间资源的分离。本研究结果显示传粉榕小蜂在雌雄果内行为相似, 但种间差异大, 进一步研究更多榕-蜂种对, 才能揭示传粉榕小蜂行为的多样性演化机制。

尽管榕树及其传粉榕小蜂已协同演化了7,500万年(Cruaud et al, 2012), 并且榕树被认为主导着榕

一蜂繁殖(Herre, 1989; Zhang et al, 2021),但是从榕小蜂角度考量,进入雌花期果内产卵繁殖自身后代是其使命,本研究的结果也显示,无论在雌雄同株还是雌雄异株果内,传粉榕小蜂用于产卵的时间均比传粉的时间长,一方面可能是基因决定的,另一方面也可能是产卵过程比传粉过程艰难,用时多。在雌雄异株的雌雄果内,传粉榕小蜂都有传粉和产卵行为,但为什么最终雄果内成功繁殖了榕小蜂,有研究报道雄果内花柱独立,花粉管不能侧向萌发影响了种子的形成(Jousselin et al, 2003);而在雌果内为什么仅繁殖了种子,也有种子不可摧毁假说支持(Anstett, 2001)。我们还发现传粉榕小蜂产卵时间越长,其传粉时间亦越长,两者呈正相关关系,合理的解释是受精的子房可以改善榕小蜂营养,减少后代发育死亡率,因此被产卵的雌花需要授粉、且成功受精将有利于榕小蜂后代发育(Herre et al, 2008)。总之,通过比较4种栉颏榕小蜂类在雌花期果内传粉和产卵的行为,发现传粉榕小蜂在寄主榕树不同繁殖系统和不同性别间均存在差异,继续观察、定量记录更多属、种传粉榕小蜂的行为,才能全面揭示传粉榕小蜂产卵、传粉行为的多样性模式。

致谢: 感谢中国科学院西双版纳热带植物园王波副研究员对数据分析提供的帮助和指导。

ORCID

黄曼娟  <https://orcid.org/0000-0002-7434-6093>

苗白鸽  <https://orcid.org/0000-0003-0947-1602>

彭艳琼  <https://orcid.org/0000-0002-7453-9119>

参考文献

- Anstett MC (2001) Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: The case of the fig/wasp mutualism. *Oikos*, 95, 476–484.
- Bai HY, Li HH (2008) Brief review of obligate pollination mutualism between *Epicephala* moths and Euphorbiaceae trees. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45, 166–169. (in Chinese with English abstract) [白海艳, 李后魂 (2008) 传粉细蛾与大戟科植物专性授粉的互惠共生体系. *昆虫知识*, 45, 166–169.]
- Berg CC (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 45, 605–611.
- Berg CC, Corner EJJ (2005) Moraceae (*Ficus*). In: *Flora Malesiana, Series I, Vol. 17*, pp. 1–625. National Herbarium of Nederland, Netherlands.
- Compton SG, Ball AD, Collinson ME, Hayes P, Rasnitsyn AP, Ross AJ (2010) Ancient fig wasps indicate at least 34 Myr of stasis in their mutualism with fig trees. *Biology Letters*, 6, 838–842.
- Cook JM, Bean D, Power SA, Dixon DJ (2004) Evolution of a complex coevolved trait: Active pollination in a genus of fig wasps. *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 238–246.
- Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hanson PE, Hossaert-Mckey M, Jabbour-Zahab R, Jousselin E, Kerdelhué C, Kjellberg F, Lopez-Vaamonde C, Peebles J, Peng YQ, Pereira RAS, Schramm T, Ubaidillah R, van Noort S, Weiblen GD, Yang DR, Yodpinyanee A, Libeskind-Hadas R, Cook JM, Rasplus JY, Savolainen V (2012) An extreme case of plant–insect codiversification: Figs and fig–pollinating wasps. *Systematic Biology*, 61, 1029–1047.
- Galil J (1973) Pollination in dioecious figs—Pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewittii*. *Gardens' Bulletin*, 26, 303–311.
- Galil J, Eisikowitch D (1968) On the pollination of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49, 259–269.
- Galil J, Eisikowitch D (1969) Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae). *Tijdschrift Voor Entomologie*, 112, 1–13.
- Galil J, Eisikowitch D (1974) Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus*. II. Pocket filling and emptying by *Ceratosolen arabicus* Mayr. *New Phytologist*, 73, 515–528.
- Galil J, Meiri L (1981) Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors. *New Phytologist*, 88, 83–87.
- Herre EA (1989) Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia*, 45, 637–647.
- Herre EA, Jandér KC, Machado CA (2008) Evolutionary ecology of figs and their associates: Recent progress and outstanding puzzles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 439–458.
- Jousselin E, Hossaert-Mckey M, Herre EA, Kjellberg F (2003) Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs? *Oecologia*, 134, 381–387.
- Jousselin E, Kjellberg F (2001) The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters*, 4, 151–158.
- Kato M, Takimura A, Kawakita A (2003) An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 5264–5267.
- Kjellberg F, Gouyon PH, Ibrahim M, Raymond M, Valdeyron G (1987) The stability of the symbiosis between dioecious

- figs and their pollinators: A study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution*, 41, 693–704.
- Kjellberg F, Jousset E, Bronstein JL, Patel A, Yokoyama J, Rasplus JY (2001) Pollination mode in fig wasps: The predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 1113–1121.
- Nefdt RJC, Compton SG (1996) Regulation of seed and pollinator production in the fig–fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 65, 170–182.
- Pellmyr O (2003) Yuccas, yucca moths, and coevolution: A review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 35–55.
- Pellmyr O, Kjellberg F, Herre EA, Kawakita A, Hembry DH, Holland JN, Terrazas T, Clement W, Segraves KA, Althoff DM (2020) Active pollination drives selection for reduced pollen-ovule ratios. *American Journal of Botany*, 107, 164–170.
- Pellmyr O, Thompson JN, Brown JM, Harrison RG (1996) Evolution of pollination and mutualism in the yucca moth lineage. *The American Naturalist*, 148, 827–847.
- Raja S, Suleman N, Compton SG (2008) Why do fig wasps pollinate female figs? *Symbiosis*, 45, 25–28.
- Ramírez BW (1969) Fig wasps: Mechanisms of pollen transfer. *Science*, 163, 580–581.
- Shanahan M, So S, Compton SG, Corlett R (2001) Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biological Reviews*, 76, 529–572.
- Teixeira SP, Costa MFB, Basso-Alves JP, Kjellberg F, Pereira RAS (2018) Morphological diversity and function of the stigma in *Ficus* species (Moraceae). *Acta Oecologica*, 90, 117–131.
- Thompson JN, Schwind C, Guimarães PR Jr, Friberg M (2013) Diversification through multitrait evolution in a coevolving interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 11487–11492.
- Verkerke W (1989) Structure and function of the fig. *Experientia*, 45, 612–622.
- Wang XM, Miao BG, Peng YQ (2020) Trade-off between pollination and oviposition of the pollinator *Ceratosolen* sp. (Hymenoptera: Agaonidae) in monoecious *Ficus racemosa*. *Acta Entomologica Sinica*, 63, 861–869. (in Chinese with English abstract) [汪雪敏, 苗白鸽, 彭艳琼 (2020) 聚果榕传粉榕小蜂传粉与产卵之间的权衡. *昆虫学报*, 63, 861–869.]
- Weiblen GD (2002) How to be a fig wasp? *Annual Review of Entomology*, 47, 299–330.
- Zhang FP, Peng YQ, Compton SG, Yang DR (2009) Floral characteristics of *Ficus curtipes* and the oviposition behavior of its pollinator fig wasp. *Annals of the Entomological Society of America*, 102, 556–559.
- Zhang T, Jandér KC, Huang JF, Wang B, Zhao JB, Miao BG, Peng YQ, Herre EA (2021) The evolution of parasitism from mutualism in wasps pollinating the fig, *Ficus microcarpa*, in Yunnan Province, China. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 118, e2021148118.
- Zhao JB, Peng YQ, Yang DR (2012) Pollination pattern of *Deilagaon annulatae* (Hymenoptera: Agaonidae), a pollinator of *Ficus annulata* in Yunnan, southwestern China. *Acta Entomologica Sinica*, 55, 183–188. (in Chinese with English abstract) [赵江波, 彭艳琼, 杨大荣 (2012) 环纹榕传粉榕小蜂的传粉模式. *昆虫学报*, 55, 183–188.]

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 周玉荣)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究所选择的榕树及其传粉榕小蜂

Appendix 1 Selected *Ficus* species and their pollinators in this study
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023060-1.pdf>

附录2 木瓜榕传粉榕小蜂在雄树雌花期果内产卵及传粉的行为

Appendix 2 The oviposition and pollination behaviors of *Ceratosolen emarginatus* in the female phase fig of male tree
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023060-2.zip>

附录3 聚果榕亚属四种榕树雌花期果内雌花的形态。(a)聚果榕; (b)木瓜榕雄果; (c)木瓜榕雌果; (d)对叶榕雄果; (e)对叶榕雌果; (f)鸡嗉子榕雄果; (g)鸡嗉子榕雌果。

Appendix 3 The morphological traits of female flowers in the female phase of four *Sycomorus* species. (a) *F. racemosa*; (b) Male fig of *F. auriculata*; (c) Female fig of *F. auriculata*; (d) Male fig of *F. hispida*; (e) Female fig of *F. hispida*; (f) Male fig of *F. semicordata*; (g) Female fig of *F. semicordata*.
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023060-3.pdf>