

# 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的影响

张媛<sup>1</sup>, 彭艳琼<sup>2</sup>, 杨大荣<sup>2,\*</sup>

(1. 西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

**摘要:**【目的】对性比的研究有助于我们理解自然界生物的选择压力及其所产生的原因和结果。榕树和榕小蜂之间的互惠共生关系以及生物学和生态学特性使其成为研究性比和局域配偶竞争模型(local mate competition)的理想材料。本研究旨在阐明榕小蜂性比调节和进化机制。【方法】对分布于西双版纳地区的鸡嗉子榕 *Ficus semicordata* 进行了人工控制性放蜂实验。测定了母代雌蜂数量及其进果时间间隔、非传粉小蜂 *Sycoscapter trifemoralis* 数量对传粉榕小蜂 *Ceratosolen graveleyi* 后代数量(成蜂数量)和性比的影响,并分析了小蜂后代数量和性比的相关性。【结果】在榕果发育期一致的前提下,随着母代雌蜂数量的增加,每头雌蜂的平均后代数量明显下降( $P < 0.001$ ),后代性比显著升高( $P < 0.001$ ),后代数量和性比呈显著负相关( $P < 0.05$ );随着雌蜂进果间隔的延长,后代数量亦呈现下降趋势,且性比增大。放2头雌蜂和3头雌蜂的处理呈同样趋势,但差异均不显著( $P = 0.87$ ;  $P = 0.49$ ),小蜂后代数量与性比无显著相关性( $P = 0.86$ )。此外,非传粉小蜂数量与传粉小蜂后代数量呈显著负相关( $P < 0.001$ ),与传粉小蜂性比呈正相关( $P < 0.001$ ),小蜂后代数量和性比同样呈现显著负相关( $P < 0.001$ )。【结论】本实验模拟了自然界中榕-蜂的相互作用,所得结果有助于我们理解自然状态下榕小蜂性比调节模式和机制,以及榕-蜂互利共生系统的进化机制。

**关键词:** 传粉榕小蜂; 互利共生; 局域配偶竞争; 后代数量; 性比

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)05-0587-07

## Effects of foundress number, foundresses entry interval and non-pollinating wasps on clutch size and offspring sex ratio of pollinating fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae)

ZHANG Yuan<sup>1</sup>, PENG Yan-Qiong<sup>2</sup>, YANG Da-Rong<sup>2,\*</sup> (1. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

**Abstract** 【Aim】The study of sex ratio variation is important for understanding the causes and consequences of selective pressures. The pollinating fig wasps are widely used in researches on sex ratio and local mate competition (LMC) because of theoretical assumptions of their biological and ecological feature resemblance. Our study aimed to explore the mechanism of sex ratio adjustment and evolution in fig wasps. 【Methods】We conducted controlled introduction experiments on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, and the first receptive day was defined firstly for each experimental fig by observing the behavior of the pollinator (*Ceratosolen graveleyi*). Then we tested the effects of foundress number, time interval of foundress entry and density of non-pollinating fig wasps (*Sycoscapter trifemoralis*) on clutch size (the number of adult wasps) and the offspring sex ratio of pollinating fig wasps, as well as the relationship between clutch size and the offspring sex ratio in each treatment. 【Results】When foundress number increased, the mean clutch size per foundress significantly decreased ( $P < 0.001$ ) and the offspring sex ratio increased significantly ( $P < 0.001$ ), and the offspring sex ratio was negatively related to the clutch size per foundress for individual figs ( $P < 0.05$ ). As the foundress entry interval prolonged, the clutch size per foundress decreased and the offspring sex ratio ( $P = 0.86$ ) was less female-biased,

基金项目: 西南林业大学科研启动基金项目; 云南省自然科学基金项目(2013FD023); 国家自然科学基金项目(31100279, 3137225); 云南省重点学科森林保护学项目(XKZ200905)

作者简介: 张媛,女,1983年生,贵州兴义人,博士,助理研究员,研究方向为昆虫生态学和进化生态学, E-mail: zhangyuan@xtbg.ac.cn

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期 Received: 2013-12-30; 接受日期 Accepted: 2014-04-21

and the similar trends were found between 2 foundresses ( $P = 0.87$ ) and 3 foundresses treatments ( $P = 0.49$ ). The density of non-pollinating fig wasps significantly reduced clutch size ( $P < 0.001$ ) and increased the offspring sex ratio of pollinating fig wasps ( $P < 0.001$ ), and a significantly negative relationship was found for individual figs between clutch size and the offspring sex ratio ( $P < 0.001$ ).

**【Conclusion】** This study simulated the natural condition of interaction between figs and fig wasps, so the results can help us understanding the pattern and mechanism of sex ratio allocation in natural condition, and the evolution mechanisms of mutualistic symbiosis between figs and fig wasps as well.

**Key words:** Pollinating fig wasps; mutualism; local mate competition; clutch size; sex ratio

进化生物学的热点问题之一是动物后代性比的变化机制, 性比变化也是进化生物学中研究得最为成功的领域之一 (Charnov, 1982; Godfray, 1994; West and Herre, 1998)。研究性比可以帮助我们理解生物的选择压力产生的原因和结果, 及其对种群结构、交配模式以及昆虫社会性等的影响 (Charnov, 1982; Bulmer, 1986)。Hamilton (1967) 在 1967 年首次提出, 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而发生竞争。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, 并且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, 包括蜘蛛、寄生蜂、蚂蚁、甲虫、和部分有花植物等 (Charnov, 1982; Hardy, 2002)。

在自然界中, 物种的互利共生关系广泛存在, 互利共生的双方均可从系统中获得一定的服务或者利益, 从而获得生存和繁殖的保障 (Janzen, 1985; Herre *et al.*, 1999; West *et al.*, 2007)。传粉榕小蜂 (Hymenoptera: Agaonidae) 及其寄主榕树 *Ficus* spp. 的关系, 是自然界中最为典型的动植物间的互利共生关系 (Janzen, 1979; Weiblen, 2002)。榕小蜂通过榕果苞片进入到雌花期榕果内, 为其雌花传粉, 同时将卵产在其小花子房内, 该部分小花变为瘦花, 小蜂后代在瘦花中发育成熟后便在榕果内进行交配, 然后携带花粉的小蜂再从苞片口飞出, 寻找其他处于雌花期的榕果, 开始下一个生命循环 (Janzen, 1979)。此外, 榕小蜂能通过控制产下的卵是否受精控制后代性比, 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, 1985; Herre *et al.*, 1997), 因而榕小蜂成为研究局域配偶竞争理论的理想材料 (Hamilton, 1967; Herre, 1985; Herre *et al.*, 1997)。目前, LMC 的预测在一定程度上和实际情况不符, 例如: 研究发现榕小蜂的

后代数量的实际值比预测值更为偏雌 (Frank, 1985; Herre *et al.*, 1997; Kinoshita *et al.*, 1998), 原因可能是 LMC 的预测是基于不同的产卵雌蜂同时进入榕果, 但是实际情况却很可能是先后进入 (Greeff and Compton, 1996), 这样小蜂就要经历一个产卵位点的竞争, 导致先进果的小蜂能够完全将卵产出, 而后进果的小蜂却因为缺乏产卵位点而不能完全将卵产出 (Kathuria *et al.*, 1999)。LMC 模型还预测: 只有一头雌蜂时, 仅需产生极少量的雄性后代即可完成交配, 但在榕小蜂中, 当只有一头雌蜂时仍然会产生一定比例的雄性后代, 其原因在于雄性后代的功能除了交配, 还要在苞片口打孔以便雌性后代飞出榕果, 所以至少需要 5% 的雄性后代才能保证繁殖的最终成功 (Herre *et al.*, 1997)。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, 不同种非传粉小蜂因为产卵模式的关系, 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 (Pereira and Prado, 2005; Yan *et al.*, 2012)。近期研究表明: 榕果进入雌花期后等待传粉小蜂进入的时间长短, 会影响榕果质量, 从而影响榕小蜂后代数量和性比, 其雄性后代的比例会随着榕果等待时间的延长而显著上升 (Zhang *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2013)。但前人关于榕小蜂性比的实验均未排除此因素的影响。鉴于现有的理论和前人研究的不足, 本实验在云南省西双版纳地区分布的鸡嗉子榕上, 利用人工控制性放蜂实验, 验证传粉榕小蜂母代雌蜂数量及其进果时间间隔、非传粉小蜂数量对传粉小蜂性比的影响, 以及每个处理中小蜂后代数量和性比的关系, 结果可为理解榕树-榕小蜂的协同进化关系提供理论依据, 同时为研究动物后代性比调节机制提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样地概况

研究样地位于云南省西双版纳州勐仑植物园,

样地平均海拔约 600 m; 气候分为干季、湿季和雾凉季, 干季为 3—5 月, 湿季为 6—10 月, 雾凉季从 11 月到翌年 2 月; 年降雨量为 1 557 mm, 其中 79% ~ 82% 的降雨量发生在雨季; 年平均相对湿度为 86%; 年平均气温为 21.4 ~ 22.6℃, 其中 1 月为最冷月份, 平均气温 11.2℃, 4 月最热, 平均气温为 33.5℃(杨大荣等 2000)。

### 1.2 供试材料

鸡嗉子榕 *Ficus semicordata*, 又称鸡嗉果榕, 雌雄异株, 隶属于聚果榕亚属 subgen. *Sycomorus*, 小乔木, 高 3 ~ 10 m, 常生于路旁、林缘或沟谷, 每年结果 2 ~ 3 次。鸡嗉子雌果繁育出榕树种子, 而雄果繁育出小蜂后代, 所以研究小蜂性比所用榕果为雄果。

鸡嗉子榕的唯一传粉昆虫为 *Ceratosolen gravelyi*, 隶属膜翅目 (Hymenoptera) 小蜂总科 (Chalcidoidea) 榕小蜂科 (Agaonidae) 角鳃榕小蜂属 *Ceratosolen*, 其传粉类型为主动传粉。雌雄异型, 雌蜂有翅, 雄蜂无翅。 *C. gravelyi* 的获得可通过采集雄花期的鸡嗉子榕果, 放入干净纱网袋中, 让榕小蜂自然羽化出蜂。

鸡嗉子榕寄生的非传粉小蜂共有 4 种: 妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunta*, 拉长鞘榕小蜂 *Platyneura cunia*, 伪鞘榕小蜂 *Sycosapter trifemmensis*, 缩腹榕小蜂属的 *Apocrypta* sp.。本实验涉及的非传粉小蜂为伪鞘榕小蜂 *S. trifemmensis*, 为雌雄二型, 雌蜂有翅, 雄蜂无翅, 雌蜂在榕果外将产卵器插入果壁进入到果腔的雌花内进行产卵, 为寄居类小蜂, 一般在传粉小蜂进入后 3—4 周来到在果壁上产卵, 产卵器为 4 种非传粉小蜂中最长  $13.4 \pm 1.02$  mm (王秋艳等, 2003; 甄文全等 2004)。因 *S. trifemmensis* 停留在果壁上产卵, 故可用纱网袋在榕果表面捕获。

### 1.3 母代雌蜂数量对后代数量和性比的影响实验

首先根据传粉榕小蜂对果的行为反应判断该果是否到达雌花期, 确定雌花期开始的第 1 天。具体方法是: 将一头活力较好的传粉榕小蜂引到鸡嗉子果壁上, 如果小蜂在 5 min 内没有任何进入顶生苞片的行为, 就判断榕果为还未到达雌花期, 并继续用纱网袋套住, 第 2 天用同样的方法进行测定, 如果 5 min 内, 传粉榕小蜂有钻入顶生苞片的行为, 就认为这个榕果已经到达雌花期, 然后用镊子迅速将小蜂移走, 将榕果标记为雌花期第 1 天。实验设计以 5 min 为限是因为根据我们长期的野外观察, 一旦鸡嗉子榕达到雌花期时, 其传粉小蜂进果速度较其他榕树快, 一般 1 ~ 5 min 就能完全进果。确定雌花期

第 1 天后, 分别将 1、2、3 和 5 头传粉榕小蜂的雌蜂引入雌花期第 1 天的榕果, 其中依次引入多头小蜂: 待前一头小蜂完全进入苞片再将下一头小蜂放入果壁上, 避免同时引入导致小蜂夹死在苞片口。引入雌蜂的榕果挂上标签, 再次用纱网袋隔离, 以避免其他小蜂的进入和非传粉小蜂的干扰, 让榕果正常发育, 每个处理的样本量为 30 个榕果。定时观察, 榕果发育到雄花期前 1 d (榕果明显变软, 膨大) 时采集下, 单个分装, 带回实验室, 让小蜂自然羽化出蜂, 统计单果小蜂后代数量 (成蜂数量), 雌、雄蜂分开统计, 计算性比。

### 1.4 母代雌蜂进果时间间隔对小蜂后代数量和性比的影响实验

首先同样确定榕果雌花期的第 1 天。实验设置 2 头雌蜂和 3 头雌蜂两个组合, 分别按照以下处理方法将雌蜂放入雌花期第 1 天的榕果: 1) 第 1 头雌蜂进入苞片后, 马上将另一头雌蜂放置在苞片口附近, 待第 2 头小蜂进入后 (3 头蜂的处理在第 3 头蜂进入后), 用纱网袋隔离。2) 第 1 头雌蜂进入后, 用纱网袋隔离, 间隔 24 h 后解开纱网袋, 再放入第 2 头, 第 3 头的处理同样在第 2 头进入 24 h 后放入, 之后同样用纱网袋隔离。每个处理的样本量为 30 个榕果。间隔 48 h 放蜂的榕果, 部分已经丧失接收性, 这部分榕果不计算在样本量内, 直到成功放入 30 个榕果为止。最后统计单果小蜂后代数量 (成蜂数量), 雌、雄蜂分开统计, 计算性比。

### 1.5 非传粉小蜂数量对传粉小蜂后代数量和性比的影响实验

首先同样先确定榕果雌花期的第 1 天, 然后将同一枝上的其他榕果摘除, 一枝条只保留一个榕果, 每个榕果放入两头传粉榕小蜂, 然后将纱网袋套上, 让榕果自然发育, 根据我们前期的观察, 非传粉小蜂 *S. trifemmensis* 在传粉小蜂进果后 20 d 左右会到榕果壁上产卵, 所以当榕果发育到第 18—23 天时, 利用小蜂趋光性自另一株雄花期榕树上用纱网袋收集无损非传粉小蜂 *S. trifemmensis*, 然后将其套在已放入传粉小蜂的适期榕果上, 非传粉小蜂的组合为 0、1、5 和 10 头共 4 个处理。每个处理的样本量为 30 个榕果。最后统计小蜂后代数量 (成蜂数量), 雌、雄蜂分开统计, 计算性比。

### 1.6 数据处理

采用广义线性模型 (GLM) 中的二项分布 (binomial error) 分析性比 (雄性后代数量占总后代数量的比例) 和其他参数 (母代雌蜂数量、非传粉小

蜂数量、传粉小蜂后代数量) 的关系; 采用广义线性模型( GLM) 中的泊松分布( Poisson error) 分析传粉小蜂后代数量和其他参数( 母代雌蜂数量、非传粉小蜂数量) 的关系。采用方差分析( ANOVA) 检验母代雌蜂数量和进果间隔对性比和后代数量的影响, 如果差异显著, 则进一步采用  $t$  检验进行比较。在分析过程中, 如果方差不齐, 则使用对数转换( log transform) 对数据进行处理。所有统计分析均采用 R ( 2. 11. 1) ( R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) 统计软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 榕小蜂母代雌蜂数量对后代数量和性比的影响

实验结果表明: 当榕小蜂母代雌蜂数量增加时, 每头雌蜂的平均后代数量显著下降( GLM: 平均值  $\pm SE = -0.26 \pm 0.04$ ,  $P < 0.001$ ) ( 1, 2, 3 和 5 头雌蜂的榕果样本量分别为 10, 9, 9 和 10) ( 图 1: A), 而后代性比随着母代雌蜂数量的增加而升高( GLM:

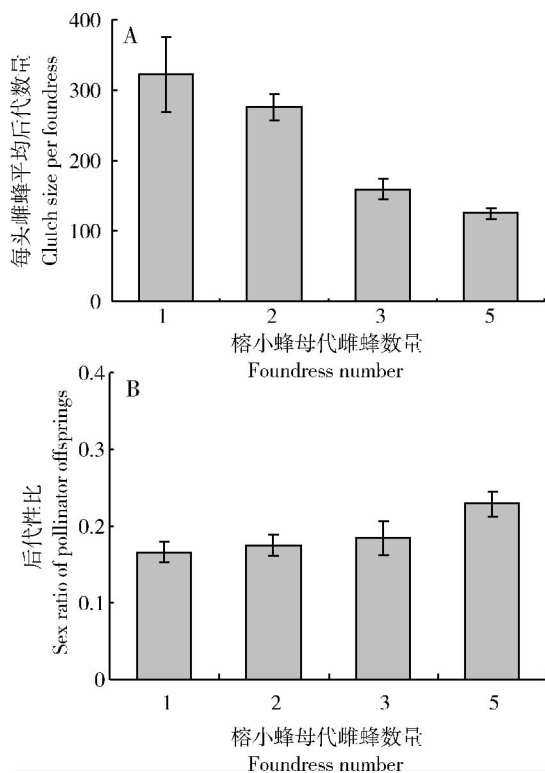


图 1 榕小蜂母代雌蜂数量对每头雌蜂平均后代数量( A) 和性比( B) 的影响

Fig. 1 The clutch size per foundress ( A) and sex ratio ( B) of pollinator offsprings in figs entry by different number of foundress. 柱状图数值代表平均数  $\pm$  标准误; 图 3 和 5 同。Histogram value represents mean  $\pm$  SE. The same for Figs. 3 and 5.

平均值  $\pm SE = 0.07 \pm 0.01$ ,  $P < 0.001$ ) ( 图 1: B)。就单个榕果来说, 小蜂后代数量和性比呈显著负相关( GLM: 平均值  $\pm SE = -0.0005 \pm 0.0002$ ,  $P < 0.05$ ) ( 图 2)。

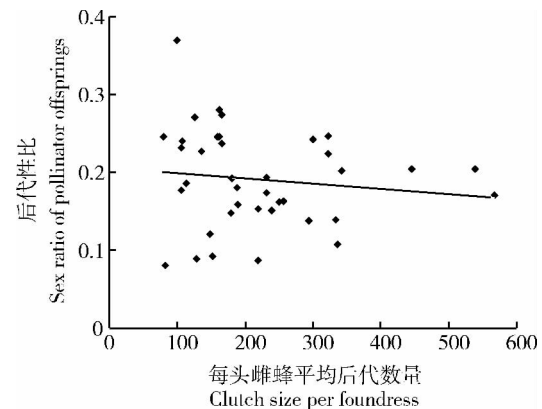


图 2 榕小蜂不同进蜂量状态下每头雌蜂平均后代数量和性比的关系

Fig. 2 The correlation between clutch size per foundress and sex ratio when figs entry by different number of foundress

### 2.2 榕小蜂母代雌蜂进果间隔对小蜂后代数量和性比的影响

实验结果表明: 雌蜂进果的时间间隔对后代数量没有明显影响( 2 头雌蜂:  $F_{1,20} = 0.029$ ,  $P = 0.870$ ; 3 头雌蜂:  $F_{1,19} = 0.493$ ,  $P = 0.491$ ) ( 2 头雌蜂同时进果和间隔进果样本量分别为 9 和 13; 3 头雌蜂样本量分别为 9 和 12) ( 图 3: A); 在放 2 头传粉小蜂的处理中, 雌蜂同时进果的后代性比低于间隔 24 h 进果的后代性比, 但二者差异同样不显著(  $F_{1,20} = 0.023$ ,  $P = 0.880$ )。在放 3 头传粉小蜂的处理中, 也得到了相似的结果: 小蜂同时进果产生的后代比间隔 24 h 进蜂产生的后代更偏雌, 即性比更低, 但差异同样不显著(  $F_{1,19} = 0.756$ ,  $P = 0.396$ ) ( 图 3: B); 此外, 就单个榕果来说, 小蜂后代数量和性比关系不显著( GLM: 平均值  $\pm SE = -0.0007 \pm 0.0046$ ,  $P = 0.86$ ) ( 图 4)。

### 2.3 非传粉小蜂数量对传粉小蜂后代数量和性比的影响

实验结果表明: 非传粉小蜂数量能够显著降低传粉小蜂的后代数量( GLM: 平均值  $\pm SE = -0.025 \pm 0.001$ ,  $P < 0.001$ ) ( 0, 1, 5 和 10 头非传粉小蜂的样本量分别为 11, 9, 8 和 14) ( 图 5: A), 且非传粉小蜂数量与传粉小蜂性比呈显著正相关( GLM: 平均值  $\pm SE = 0.007 \pm 0.004$ ,  $P < 0.001$ ) ( 图 5:

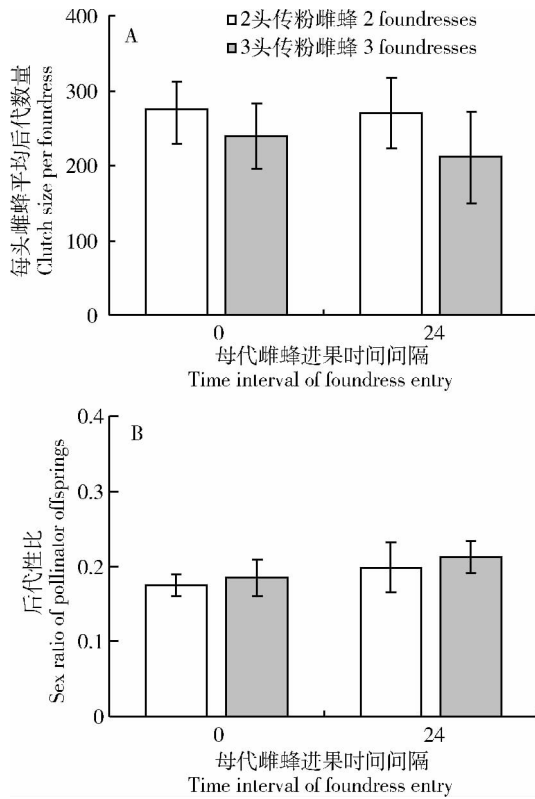


图3 榕小蜂母代雌蜂进果间隔对每头雌蜂平均后代数量 (A) 和性比 (B) 的影响

Fig. 3 The clutch size per foundress (A) and sex ratio (B) of pollinator offsprings in figs entry by foundresses with different time intervals

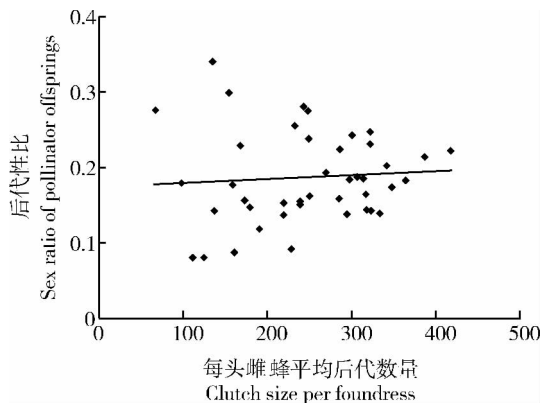


图4 榕小蜂母代雌蜂不同进果时间间隔下每头雌蜂平均后代数量和性比的关系

Fig. 4 The correlation between clutch size per foundress and sex ratio when figs entry by foundresses with different time intervals

B) ,即对雌性后代的影响大于对雄性后代的影响。此外,对于单个榕果来说,小蜂后代数量和性比呈显著负相关 (GLM: 平均值  $\pm$  SE =  $-0.0009 \pm 0.0002$ ,  $P < 0.001$ ) (图6)。

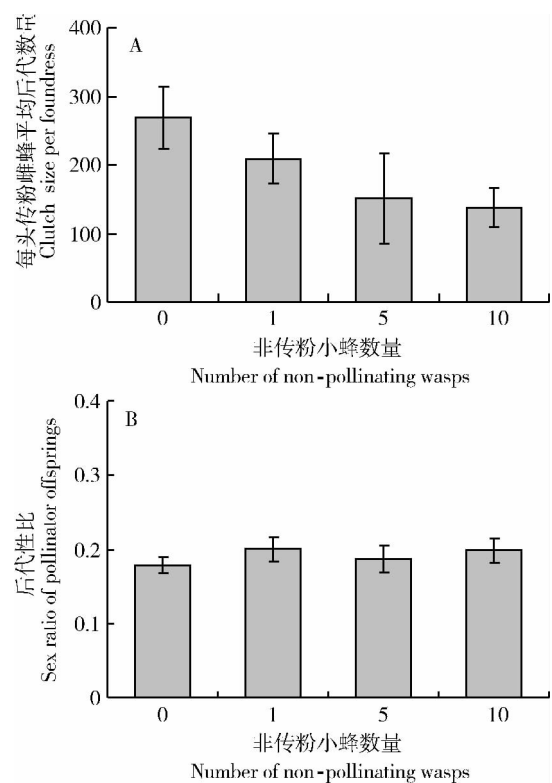


图5 非传粉小蜂寄生数量对每头传粉雌蜂平均后代数量 (A) 和性比 (B) 的影响

Fig. 5 The clutch size per foundress (A) and sex ratio (B) of pollinator offsprings in figs parasitized by different number of non-pollinating wasps

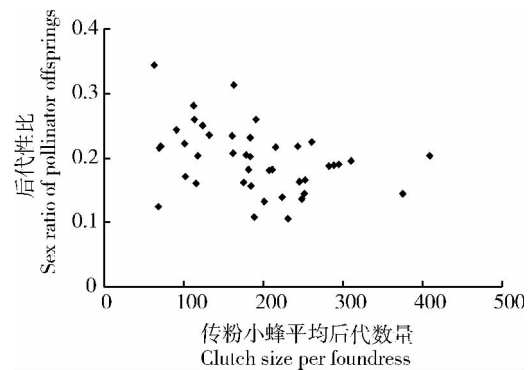


图6 不同数量的非传粉小蜂寄生状态下每头传粉雌蜂平均后代数量和性比的关系

Fig. 6 The correlation between clutch size per foundress and sex ratio when figs parasitized by different number of non-pollinating wasps

### 3 讨论

鸡嗉子传粉小蜂,与其他膜翅目的昆虫一样,属于单双倍体性别决定系统,也就是产卵雌蜂可能会

通过控制产下的卵是否受精来调节后代性比: 受精的卵发育为双倍体的雌性后代, 未受精的卵发育为单倍体的雄性后代, 遗传利益在性别间的不等使得母代产生利益权衡和博弈, 所以膜翅目昆虫被较多地应用于性比相关的研究( Herre, 1987; Herre *et al.*, 1997)。最近的研究表明 榕树所处的时期会影响寄生的传粉榕小蜂的性比( Liu *et al.*, 2013)。在本实验中, 通过统一榕果所处的时期, 排除了因为榕果时期不一致带来的结果偏差。与局域配偶竞争模型的预测一致, 我们的结果表明: 随着局域配偶竞争强度的增加, 雌蜂的平均后代数量减少, 以此相对应的是: 后代的性比上升。且后代数量和后代性比呈显著负相关。我们推测, 母代雌蜂主要是依靠雌花资源的多少, 也就是可以产卵的数量, 来作为评估局域配偶竞争的强度, 而不是通过识别其他雌蜂数量来控制后代性比, 母代雌蜂可能并不具备辨别其他雌蜂存在的能力, 这一点与前人研究结果相同( Moore *et al.*, 2005; Raja *et al.*, 2008)。

在自然界中, 在大多数情况下, 多头雌蜂并不是同时进入榕果, 而是存在一定的时间间隔。在我们的实验中, 模拟了自然界可能发生的情况。结果表明: 间隔 24 h 进果的小蜂, 无论是 2 头雌蜂还是 3 头雌蜂, 平均后代数量都在减少, 但差异不显著。原因可能是: 在间隔进果时, 即便榕果仍有接收性, 但随着雌花期的延长, 苞片结构可能会改变, 导致后期进果的榕小蜂卡死在苞片口而不能成功进入榕果, 这一点可能影响到多头雌蜂产卵时的后代产量和性比( Hu *et al.*, 2010)。另一种可能是: 当一头小蜂进入后, 榕果内的小花会加速丧失接收性( Khadari *et al.*, 1995; Zhang *et al.*, 2012), 之后进入的雌蜂由于产卵位点受限, 以及小花质量的下降可能会使之后进入的雌蜂的后代死亡率增加, 导致所产生的后代数量下降( Zhang *et al.*, 2012), 进而引起性比上升。在该实验中, 小蜂的产卵时序对后代性比的影响也是决定性的, 而榕小蜂在产卵时, 它先产雄性还是先产雌性或者随机产生雌、雄子代的研究结果并不一致。有的研究结果表明, 在母代雌蜂的不同产卵时间内, 其子代性比无明显差异( Kathuria *et al.*, 1999), 而有结果则表明, 产卵时间对其子代性比有很大的影响( Raja *et al.*, 2008)。我们的实验结果显示, 小蜂的后代数量和性比关系不显著, 这与局域配偶竞争模型的预测存在差异, 我们推测这种差异的显著性可能是样本量导致的, 也可能是由于单倍体的雄蜂后代和二倍体的雌蜂后代在抵抗寄主榕果质

量下降上的能力有区别, 也就是雌雄后代在遭受不良环境时死亡率有区别, 但这一推测的验证存在困难, 原因是, 目前无法辨别在败育瘿花中死亡的榕小蜂后代的性别, 尤其是早期死亡的小蜂性别。

在自然界中, 很多情况下, 榕果不仅寄生着传粉小蜂, 也寄生着非传粉小蜂, 我们的实验验证了非传粉小蜂的密度对传粉小蜂后代数量及性比的影响, 结果表明: 非传粉小蜂的存在不仅可以显著减少传粉小蜂的数量, 还会改变传粉小蜂后代的性比, 因为非传粉小蜂 *S. trifemmensis* 并不是造瘿类非传粉小蜂, 它必须依靠将卵产在传粉小蜂的瘿花中才能繁殖后代, 这种寄生会导致传粉小蜂后代的死亡( 甄文全等, 2004), 榕果为一个瓮型中空的结构, 传粉小蜂的雌性后代主要是分布在近壁层, 雄性后代主要是分布在近腔层, 使得从果壁上产卵的非传粉小蜂将卵产在近壁层中更为容易( Pereira and Prado, 2005; Raja *et al.*, 2008), 所以非传粉小蜂的存在主要是减少传粉小蜂的雌性后代数量, 从而影响了传粉小蜂的性比, 且随着非传粉小蜂密度的增加, 其对传粉小蜂后代产卵的偏好并没有改变, 说明可能是非传粉小蜂的产卵位点充足, 或是双倍体的雌蜂可以提供更好的寄生资源。这一实验结果支持了前人对非传粉小蜂产卵位点的研究结果( Yan *et al.*, 2012)。在本实验中, 传粉小蜂的后代数量与性比也存在显著负相关关系, 由于 *S. trifemmensis* 这种有性别选择性的寄生, 使该实验中后代数量和性比间的相关系数更大。对于大多数非传粉小蜂来说, 需要依靠雄性传粉小蜂在榕果苞片处咬出蜂口, 所以如果一旦雄蜂数量少到不足以咬开出蜂口时, 非传粉小蜂后代的适合度也会变为 0, 所以这种有性别偏向的寄生应该是被进化支持的。

我们的实验在更为准确的控制条件下揭示了鸡嗉子榕传粉小蜂后代性比的调控, 实验控制更为接近自然的真实情况, 所得结果可以让我们进一步了解传粉榕小蜂后代性比的调控机制, 以及榕-蜂这一互利共生系统的相互作用。

## 参考文献 (References)

- Bulmer MG, 1986. Sex ratio theory in geographically structured populations. *Heredity*, 56: 69–73.
- Charnov EL, 1982. The Theory of Sex Allocation. Princeton University Press, Princeton. 355 pp.
- Frank SA, 1985. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution*, 39( 5): 949–964.

- Godfray HCJ, 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton. 447 pp.
- Greeff JM, Compton SG, 1996. Sequential oviposition and optimal sex ratios in pollinating fig wasps. *Ecological Entomology*, 21 ( 3 ): 300 – 302.
- Hamilton WD, 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, 156 ( 3774 ): 477 – 488.
- Hardy LCW, 2002. Sex Ratio: Concepts and Research Methods. Cambridge University Press, Cambridge. 438 pp.
- Herre EA, 1987. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature*, 329 ( 6140 ): 627 – 629.
- Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, Rehner SA, 1999. The evolution of mutualisms: exploring the path between conflict and cooperation. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 ( 2 ): 49 – 53.
- Herre EA, 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, 228 ( 4701 ): 896 – 898.
- Herre EA, West SA, Cook JM, Compton SG, Kjellberg F, 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.
- Hu HY, Liu LM, Ma GC, Fu YG, Peng ZQ, Huang DW, 2010. Permeability of receptive fig fruits and its effects on the re-emergence behaviour of pollinators. *Ecological Entomology*, 35 ( 2 ): 115 – 125.
- Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 10: 13 – 51.
- Janzen DH, 1985. *The Natural History of Mutualisms*. Oxford University Press, New York. 40 – 99.
- Kathuria P, Greeff JM, Compton SG, Ganeshiah KN, 1999. What fig wasp sex ratios may or may not tell us about sex allocation strategies. *Oikos*, 87 ( 3 ): 520 – 530.
- Khadari B, Gibernau M, Anstett MC, Kjellberg F, Hossaert-McKey M, 1995. When syconia wait for pollinators: the length of fig receptivity. *American Journal of Botany*, 82 ( 8 ): 992 – 999.
- Kinoshita M, Kasuya E, Yahara T, 1998. More highly female biased sex ratio in the fig wasp, *Blastophaga nipponica* Grandi ( Agaonidae ). *Researches on Population Ecology*, 40 ( 2 ): 239 – 242.
- Liu C, Yang DR, Compton SG, Peng YQ, 2013. Larger fig wasps are more careful about which figs to enter – with good reason. *PLoS ONE*, 8 ( 9 ): e74117.
- Moore JC, Zavodna M, Compton SG, Gilmartin PM, 2005. Sex ratio strategies and the evolution of cue use. *Proceedings of the Royal Society of Series London Series B*, 272 ( 1569 ): 1287 – 1294.
- Pereira RAS, Prado APD, 2005. Non-pollinating wasps distort the sex ratio of pollinating fig wasps. *Oikos*, 110 ( 3 ): 613 – 619.
- Raja S, Suleman N, Compton SG, Moore JC, 2008. The mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 275 ( 1643 ): 1603 – 1610.
- Wang QY, Yang DR, Peng YQ, 2003. Pollination behaviour and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, China. *Acta Entomologica Sinica*, 47 ( 1 ): 27 – 34. [王秋艳, 杨大荣, 彭艳琼, 2003. 西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为. *昆虫学报*, 47 ( 1 ): 27 – 34]
- Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*, 47: 299 – 330.
- West SA, Griffin AS, Gardner A, 2007. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism and strong reciprocity. *Journal of Evolutionary Biology*, 20 ( 2 ): 415 – 432.
- West SA, Herre EA, 1998. Partial local mate competition and the sex ratio: a study on non-pollinating fig wasps. *Journal of Evolutionary Biology*, 11 ( 5 ): 531 – 548.
- Yan X, Peng YQ, Yang DR, 2012. Spatial distribution patterns of three fig wasps on *Ficus semicordata*: how non-pollinators affect pollinator's sex ratio. *Acta Ecologica Sinica*, 32 ( 2 ): 99 – 103.
- Yang DR, Wang RW, Song QS, Zhang GM, Zhao TZ, 2000. Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research*, 13 ( 5 ): 477 – 484. [杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 张光明, 赵庭周, 2000. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律. *林业科学研究*, 13 ( 5 ): 477 – 484]
- Zhang Y, Yang DR, Peng YQ, Compton SG, 2012. Costs of inflorescence longevity for an Asian fig tree and its pollinator. *Evolutionary Ecology*, 26 ( 3 ): 513 – 527.
- Zhen WQ, Huang DW, Yang DR, Zhu CD, 2004. Fig wasps associated with *Ficus semicordata*: oviposition timing and their population relationship. *Acta Entomologica Sinica*, 47 ( 6 ): 787 – 792. [甄文全, 黄大卫, 杨大荣, 朱朝东, 2004. 鸡嗉果榕小蜂产卵时序与种群数量分析. *昆虫学报*, 47 ( 6 ): 787 – 792]

( 责任编辑: 袁德成 )