

钝叶榕 (*Ficus curtipes*) 非传粉小蜂交配行为

宋 波^{1,2}, 彭艳琼¹, 杨赵雄³, 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;
3. 思茅师范高等专科学校, 云南思茅 665000)

摘要: 榕树及其传粉榕小蜂繁殖上相互依存, 被认为是生物界中协同进化时间最悠久, 相互关系最密切的一对生物; 在大多数榕树种类的隐头花序内, 除了传粉榕小蜂外, 还共存着多种非传粉小蜂, 它们的繁殖行为直接影响着榕树和传粉榕小蜂的繁殖和互惠稳定。钝叶榕 (*Ficus curtipes* Corner), 是一种雌雄同株的绞杀性榕树。研究在西双版纳热带植物园里共收集钝叶榕 100 个隐头果内的榕小蜂, 获得 9493 号标本; 其中, 包括 1 种传粉小蜂和 5 种非传粉小蜂, 钝叶榕传粉小蜂 *Eupristina* sp. 占总数的 44.66%, 杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi* 占 46.13%, 而其它 4 种非传粉小蜂 (*Lipothymus* sp., *Sycobia* sp., *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp.) 仅占 9.20%。前 3 种榕小蜂雌蜂进到果腔产卵, 其余 3 种在果外产卵。观测 23 个钝叶榕榕果出蜂情况发现, 6 种榕小蜂在钝叶榕隐头花序内遵循严格的羽化出蜂顺序, 首先是 *Sycobia* sp., 次之是 *Lipothymus* sp., 再次之是杨氏榕树金小蜂, 最后是钝叶榕传粉小蜂、*Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp.。5 种非传粉小蜂的交配场所与雄蜂翅型无关, 雄蜂有翅型的杨氏榕树金小蜂大部分交配在果内完成, 而且它们的雄蜂为争夺交配机会存在激烈的打斗行为; 雄蜂无翅型的 *Lipothymus* sp. 有部分雄蜂爬出隐头果, 在果壁和附近的叶片背面交配; 雄蜂有翅型的 *Sycobia* sp., 其所有交配都发生在果外; *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. 雄蜂均无翅, 它们的交配全发生在果内。局域配偶竞争使榕小蜂性比偏雌, 杨氏榕树金小蜂雌雄虽然有翅, 但大部分交配发生在榕果内, 这将影响其最佳的性比率。因此, 依赖雄蜂翅型并不能很好地预测榕小蜂的交配场所和性比率。

关键词: 钝叶榕; 非传粉小蜂; 出蜂; 打斗; 交配

文章编号: 1000-0933(2008)02-0595-07 中图分类号: Q143, Q948, Q968 文献标识码: A

The mating behaviors of the non-pollinating fig wasps of *Ficus curtipes*

SONG Bo^{1,2}, PENG Yan-Qiong¹, YANG Zhao-Xiong³, YANG Da-Rong^{1,*}

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Simao Junior Teachers College, Simao, Yunnan Province 665000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0595 ~ 0601.

Abstract: *Ficus* and their species-specific pollinator wasps (Agaonidae) exhibit a remarkable obligate mutualism. Fig trees are typically pollinated only by female agaonids, whose offspring feed on the ovules of the plant. Figs also shelter numerous other, unrelated, fig wasps that usually exploit the fig pollinator mutualism. *Ficus curtipes* Corner is a monoecious strangler fig tree. At Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, 9493 individual fig wasps were reared from 100 figs (syconia). They included one species of agaonid wasp and five unrelated fig wasps. The agaonid *Eupristina* sp. was represented by 45% of the individuals, *Diaziella yangi* van Noort & Rasplus by 46% and the remaining 9% by *Lipothymus* sp.,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670358, 30571507); 中国科学院植物园与生物分类研究资助项目 (KSCX2-YW-Z-003)

收稿日期: 2007-02-26; **修订日期:** 2007-11-06

作者简介: 宋波 (1982 ~), 男, 重庆人, 硕士生, 主要从事进化生态学研究. E-mail: songbo@xtbg.org.cn

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

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30670358, No. 30571507); the botanical garden and biological identification research of CAS (No. KSCX2-YW-Z-003)

Received date: 2007-02-26; **Accepted date:** 2007-11-06

Biography: SONG Bo, Master candidate, mainly engaged in evolutionary ecology. E-mail: Songbo@xtbg.org.cn

Philotrypesis sp., *Sycobia* sp. and *Sycoscopter* sp. Females of the first three species enter the figs to oviposit whereas the others lay their eggs from the outside of the figs. In this study, the order of emergence of the fig wasps from their natal figs and their mating behavior were recorded. They followed a strict sequence of emergence, with *Sycobia* sp. emerging first, then *Lipothymus* sp., followed by *Diaziella yangi*. *Eupristina* sp., *Philotrypesis* sp. and *Sycoscopter* sp. emerged last. Contrary to expectations, the mating sites of the five species of non-agaonid fig wasps were not always linked to the presence or absence of wings in the males. *D. yangi* (with winged males) mated mostly inside the figs and its males engaged in fatal fights for mating opportunities. Male *Lipothymus* sp. (with wingless males), mated both inside and outside the figs whereas male *Sycobia* sp. (with winged males) only mated outside. Males of *Philotrypesis* sp. and *Sycoscopter* sp. (both with wingless males), only mated inside the figs. Fig wasps often display highly female-biased sex ratios linked to local mate competition. *D. yangi*, despite having winged males, mated mainly inside the figs, which is likely to influence its optimal sex ratio. The presence of wings in male fig wasps is therefore not a good predictor of mating sites, nor sex ratio.

Key Words: *Ficus curtipes*; non-pollinating fig wasps; emergence; fighting; mating

榕树是桑科(Moraceae)榕属(*Ficus* spp.)植物的总称,全世界共有 750 多种榕树分布^[1~4]。每一种榕树都必须依赖专一的传粉小蜂(fig-pollinating wasps)为其传粉,而传粉小蜂也必须依赖专一的榕树才能完成其整个生活史^[5]。除了传粉小蜂外,每种榕树的榕果内还栖居有许多种非传粉小蜂(non-pollinating fig wasps)^[6]。榕果成熟时,传粉小蜂的雄蜂从寄生瘿花内羽化出蜂,在瘿花间寻找有雌蜂寄生的瘿花,咬开瘿花进行交配,雌蜂完成交配后从瘿花中出来并采集和携带花粉,从雄蜂咬开的榕果壁出蜂口爬出离开榕果去寻找新的处于接受期的隐头果。同一榕果内的非传粉小蜂与传粉小蜂大致同时羽化出蜂,从传粉小蜂雄蜂咬开的出蜂口离开榕果,与传粉小蜂不同,非传粉小蜂具有多样的生物学和生态学特性^[5,7~9]。大多数非传粉小蜂产卵不进到果腔,而是通过长的产卵器穿透果壁到达果腔子房完成产卵^[5,10],也有部分非传粉小蜂和传粉小蜂一样,进到果腔产卵且只在一个榕果内产卵^[11]。

榕小蜂属于单双倍体性别决定系统,存在亚分种群,其交配并不是随机的,而是局限在由一个或少数几个繁殖雌蜂产生的后代之间,雄蜂为争夺交配机会而发生竞争,性比(proportion of males in brood)显著地偏雌^[7,9]。非传粉小蜂的雄蜂在形态和交配策略上多样^[5,10,12]。如在瘿花内或瘿花间交配的种,其雄蜂通常细长,利于在瘿花间爬行寻找交配的雌蜂;而在果腔内交配的种,通常体型较大或具有攻击行为,对争夺交配机会是有利的;有的非传粉小蜂的雄蜂有翅,能离开发育的榕果,在果外完成交配,局域配偶竞争强度降低,性比较少偏雌^[9]。有的非传粉小蜂雄蜂形态表现为多型(dimorphic),无翅型的在发育的榕果内交配,有翅型的在发育的榕果外交配,其性比介于雄蜂有翅型种和无翅型种之间^[13]。Hamilton 指出种群的交配机制影响亲本在后代两性之间的繁殖投资,即影响后代性比^[7],近来的相关研究也利用性比来推断它们的交配机制^[14,15]。目前对于非传粉小蜂的生态学特性了解较少,特别是关于它们的交配行为^[11,16]。掌握非传粉小蜂的交配行为,对于非传粉小蜂的性比率研究具有重要的理论意义^[5,10,17,18]。

钝叶榕(*Ficus curtipes* Corner)是分布于亚洲南部热带和亚热带森林内的一种榕树,它是西双版纳地区森林内广泛分布的一种绞杀树种,幼期必须寄生在其他树上,靠绞杀其它寄主树种成长。目前国内外还未见对该树榕果内寄生的榕小蜂进行过研究报道;本研究以钝叶榕内非传粉小蜂为例,揭示它们的交配机制,为性比率研究提供佐证。

1 研究材料与方法

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 ~ 1350m 的石灰岩山地或村寨附近。榕

果内除了钝叶榕传粉小蜂 *Eupristina* sp. 外,还生活有 7 种非传粉小蜂:杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi* Noort, Peng & Rasplus、*Lipothymus* sp.、*Sycobia* sp.、*Philotrypesis* sp.、*Sycoscopter* sp.、*Sycophilomorpha* sp. 和 *Ormyrus* sp.。后两种非传粉小蜂出现频率较低,在本次实验中并未发现,因此选择研究对象:杨氏榕树金小蜂、*Lipothymus* sp.、*Sycobia* sp.、*Philotrypesis* sp.、*Sycoscopter* sp. (表 1)。

表 1 6 种榕小蜂的生物学特征
Table 1 Biological characters of every fig wasps

物种 Species	群落中的角色 Roles in community	产卵方式 Oviposition pattern	雄蜂翅型 Male morph
<i>Eupristina</i> sp.	传粉者和造瘿者 Pollinator and gall-maker	进入果腔产卵 Ovipositing inside the syconium	无翅 Wingless
<i>Lipothymus</i> sp.	造瘿者 Gall-maker	进入果腔产卵 Ovipositing inside the syconium	无翅 Wingless
<i>Diaziella yangi</i>	造瘿者 Gall-maker	进入果腔产卵 Ovipositing inside the syconium	有翅 Winged
<i>Sycobia</i> sp.	造瘿者 Gall-maker	从果外产卵 Oviposting from the outside of the syconium	有翅 Winged
<i>Philotrypesis</i> sp.	寄居者 Inquiline	从果外产卵 Oviposting from the outside of the syconium	无翅 Wingless
<i>Sycoscopter</i> sp.	寄生者 Parasite	从果外产卵 Ovipositing from the outside of the syconium	无翅 Wingless

1.2 研究方法

1.2.1 2006 年 11 月至 2007 年 2 月,分别在西双版纳热带植物园荫生园和榕园内两棵钝叶榕上随机采集即将出蜂的成熟榕果各 50 个带回实验室(快要出蜂的榕果明显变软,苞片口变松),单果装在绢纱袋内让其自然出蜂,并及时收集榕果内的各类榕小蜂,最后统计单个榕果每类榕小蜂的雌雄数量,得出各类榕小蜂的雌雄性分配情况。

1.2.2 2006 年 11 月至 2007 年 2 月,分别在西双版纳热带植物园荫生园和榕园内两棵钝叶榕上随机采集即将出蜂的成熟榕果带回实验室,第一棵树采集 12 个,第二棵树采集 11 个。单果装在透明玻璃杯内,杯口用白色纱布封住并用橡皮筋缠紧防止榕小蜂爬出,从开始出蜂时每隔 1 h 收集杯内榕小蜂,分别保存在 75% 的酒精中,并重新封住瓶口直到不出蜂为止,统计每个时间段从单果出来的榕小蜂类别和数量。最后,切开榕果,收集并鉴定留在榕果内的榕小蜂种类和数量。以每 6 h 为统计单元,获得各种榕小蜂的出蜂状况。

1.2.3 2006 年 11 月至 2007 年 2 月,分别在西双版纳热带植物园荫生园和榕园内两棵钝叶榕上采集快要出蜂的成熟榕果 10 个带回实验室,沿纵轴将榕果切成两半,每半用透明塑料薄膜封住以代替果壁,借助 Olympus(SZX12-3141)体视显微镜观察非传粉小蜂交配和出蜂行为。

1.2.4 2007 年 2 月,西双版纳热带植物园榕园内钝叶榕榕果成熟时,在钝叶榕树上随机选取 30 个枝条,统计每个枝条上已出蜂榕果和未出蜂榕果数量以及枝条和叶片上的各类非传粉小蜂的数量。以了解几种非传粉小蜂离开榕果后的行为。

1.2.5 统计分析采用 SPSS(13.0) Means 程序、ANOVA 程序以及 Regression 程序进行。对于进到果腔产卵的 3 种榕小蜂,在统计后代性比时,将单果内全为雄性的排除在外,其主要的原因可能是繁殖雌蜂未交配或交配不成功,产下了全为雄性的后代^[5]。

2 结果与分析

2.1 榕小蜂自然群落结构及雌雄分配

共采集自然条件下钝叶榕成熟榕果 100 个,收集到 6 种榕小蜂 9493 只,其中,钝叶榕传粉小蜂和杨氏榕树金小蜂占榕小蜂群落的大多数,分别占:44.66% 和 46.13%,其它几种非传粉小蜂仅占 9.2%(图 1)。这 6 种榕小蜂都出现了单个榕果内仅有单性分布的现象,其雌雄单性分布和平均性比见表 2。在果腔内产卵的 3 种榕小蜂,榕果内全为雄性的比率大于全为雌性的比率,而在果外产卵的 3 种非传粉小蜂中,*Sycobia* sp. 雌雄单性比率相等,另外 2 种非传粉小蜂的雄蜂单性比率明显大于雌蜂单性比率,达到 50%。

表 2 钝叶榕内各种榕小蜂雌雄单性分布及平均性比

Table 2 Distribution of single sex and the mean sex ratio of the fig wasps of *Ficus curtipes*

物种 Species	全为雌性的比例(%) Percent of figs with only females	全为雄性的比例(%) Percent of figs with only males	性比 Sex ratio (Mean $\pm$ SD)
<i>Eupristina</i> sp.	0	4	0.254 $\pm$ 0.167
<i>Diaziella yangi</i>	1.720	15.500	0.087 $\pm$ 0.045
<i>Lipothymus</i> sp.	0	15.384	0.089 $\pm$ 0.067
<i>Sycobia</i> sp.	23.529	23.529	0.472 $\pm$ 0.318
<i>Philotrypesis</i> sp.	2	50	0.313 $\pm$ 0.359
<i>Sycoscopter</i> sp.	1.24	50	0.500 $\pm$ 0.354

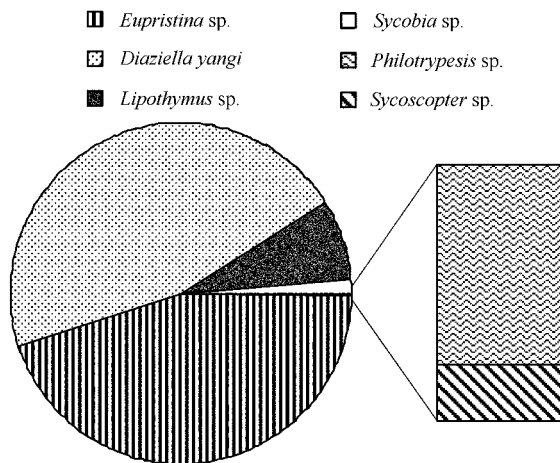


图 1 钝叶榕内榕小蜂群落结构

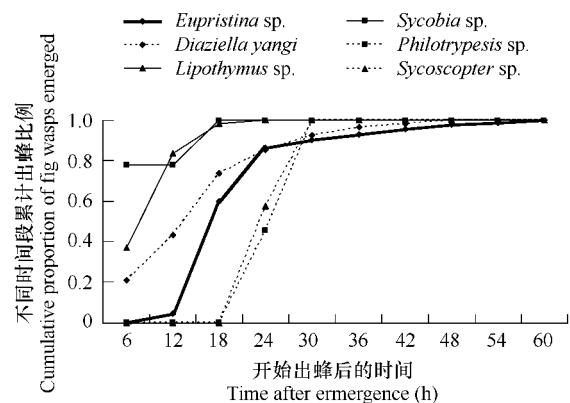
Fig. 1 Community of the fig wasps of *Ficus curtipes*

图 2 钝叶榕榕小蜂每 6h 累计出蜂数占总出蜂数的比例

Fig. 2 Cumulative proportion of emerged fig wasp of *Ficus curtipes* plotted against time for six hours intervals in all emerged

2.2 非传粉小蜂出蜂顺序

钝叶榕 6 种榕小蜂具有严格的出蜂顺序:首先是 *Sycobia* sp. 从榕果中出来,其次是 *Lipothymus* sp., 再次是杨氏榕树金小蜂,最后分别是钝叶榕传粉小蜂 *Eupristina* sp., *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. (图 2)。出蜂持续时间上,杨氏榕树金小蜂显著长于其它几种非传粉小蜂 ($F_{1,22} = 9.317$, $P < 0.01$)。除 *Sycobia* sp. 外,其余几种榕小蜂都是从苞片口处离开榕果。钝叶榕榕果接近成熟时,其苞片口开始松动,苞片萎蔫,非传粉小蜂可以从松动的苞片口处离开榕果,而不依赖传粉小蜂雄蜂咬迁出出蜂孔。*Sycobia* sp. 的瘿花为大瘿花,易与其它几种榕小蜂的瘿花相区别,剖开出蜂后的榕果发现,每个大瘿花的羽化出蜂孔都位于与榕果壁相连的基部,并且在每个大瘿花着生的榕果壁附近均有迁出出蜂孔,说明 *Sycobia* sp. 雌雄蜂都能自行咬开榕果壁出蜂。钝叶榕果实相对较小(成熟隐头果平均直径为 $17.54 \text{ mm} \pm 0.9 \text{ mm}$, $n = 41$),果实成熟时花柱聚成块状残留在果腔内,果内瘿花和种子排列紧密,且具有明显的分层现象,对于体型较大的 *Sycobia* sp. 来说,从瘿花顶部羽化出蜂经过瘿花间隙,再由果腔自苞片口离开榕果是很困难的,且在爬行中身体易受伤,而从相邻的榕果壁出蜂是有利的,说明了榕小蜂在长期的进化中已适应了榕果这样特殊的生境。

2.3 非传粉小蜂交配行为

Sycobia sp. 的雌雄蜂几乎同时从各自的迁出出蜂孔离开榕果,因此,可以推断 *Sycobia* sp. 的交配发生在果外,其雌雄单性比率相等也说明了这种情况。杨氏榕树金小蜂的雄蜂在 70% 的雌蜂离开榕果以后才开始离开,且仅有 83.3% 的雄蜂离开榕果。*Lipothymus* sp. 雄蜂羽化以后,在瘿花间寻找发育有其雌蜂的瘿花,并咬开瘿花壁进行交配,雌蜂完成交配后羽化出蜂,而没有交配的雌蜂也能咬开瘿花壁羽化出蜂,大部分雌蜂离开榕果后,60% 的雄蜂从苞片口处离开榕果(图 3)。*Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. 两种非传粉小蜂的雄蜂没

有观察到离开榕果的现象,因此其交配应完全发生在果内。杨氏榕树金小蜂雄蜂从瘿花内羽化以后,并不像其它雄蜂有翅型非传粉小蜂雄蜂那样立即离开榕果,而是在果内瘿花间爬行,寻找有杨氏榕树金小蜂雌蜂的瘿花,并咬开瘿花壁,然后继续寻找其它瘿花。雌蜂从瘿花羽化后,几头雄蜂迅速向该雌蜂爬去争夺交配机会,相互之间发生激烈的打斗,互相用发达的下颚咬对方,甚至咬死对方,胜利者获得交配的机会,失败者离去继续寻找其它交配机会。杨氏榕树金小蜂雄蜂完成一次交配平均约需 $15 \text{ s} \pm 3 \text{ s}$ (SD, $n = 20$),雌蜂交配以后,立即从苞片口处离开榕果,观察发现,完成交配后的雌蜂再遇到雄蜂时会迅速离去以避免第二次交配。每头强大的雄蜂能与约 20 头雌蜂交配,而打斗中失败的雄蜂交配次数较少,在大多数雌蜂离开榕果以后,这些在打斗中经常失败的雄蜂会离开榕果,寻找其它榕果出来的未交配的雌蜂,而打斗中经常获胜的雄蜂仍留在榕果中直至死去。

2.4 杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp. 雌蜂交配状况

榕小蜂为单双倍体性别决定系统,没有受精的卵将发育成单倍体的雄性^[7]。自然单果收蜂结果显示,平均每批榕果中,有 15% 的榕果只发育有杨氏榕树金小蜂的雄蜂, *Lipothymus* sp. 为 15.38%。杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp. 进到果腔中产卵,且只在一个榕果内产卵,不像其它非传粉小蜂那样从果外在多个果上产卵,因而排除了这些单果内出现单性是由于繁殖雌蜂在产卵过程中精子耗尽造成的。因此可以估计单个榕果中发育的杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp. 雌蜂约有 15% 没有交配或交配不成功。

2.5 非传粉小蜂在果外的交配

Sycobia sp.、杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp. 三种非传粉小蜂的部分雄蜂离开榕果后,并不立即寻找新的处于接受期的榕果。观测发现,在钝叶榕枝条,特别是叶片背部有大量非传粉小蜂,其中杨氏榕树金小蜂占大多数,这可能是由于本身种群最大。每个枝条上的非传粉小蜂数与枝条上已出蜂的榕果和即将出蜂的榕果数量都呈正相关关系($t = 2.313, P < 0.05, n = 30$; $t = 4.822, P < 0.01, n = 30$)。说明这几种非传粉小蜂离开榕果后都在榕果附近活动;同时,在未出蜂的榕果附近有更多的交配机会。杨氏榕树金小蜂雄蜂从发育的榕果中出来以后,有的在果外等待交配机会,有的进入到其它榕果内。另外,在榕果附近的叶片上,死亡的杨氏榕树金小蜂的雄蜂较多,没有发现死亡的雌蜂,说明从榕果中出来的杨氏榕树金小蜂雄蜂很快死去,不像雌蜂那样飞行很远的距离,这些雄蜂大多在自己发育的榕果内常常是打斗的失败者,受伤较多,能存活的时间相应变短。*Lipothymus* sp. 部分雄蜂从榕果出来后,爬到相邻的叶片上,等待从其它榕果中出来的未交配的同种雌蜂进行交配。

3 讨论

钝叶榕内 6 种常见的榕小蜂显示了特殊的出蜂顺序,与一般认为的出蜂顺序不一致^[5],除了 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp., 其余 3 种非传粉小蜂都先于传粉小蜂离开榕果,钝叶榕隐头果苞片口物理特性使它们不依赖传粉小蜂雄蜂打迁出出蜂孔,并且 *Sycobia* sp. 的雌雄蜂均能自行在隐头果果壁上打出蜂孔。但是,传粉小蜂与杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp. 几乎同时进到果腔产卵, *Sycobia* sp. 在传粉小蜂产卵两天后才开始在果外产卵,出蜂顺序与产卵顺序完全不同。出现这种现象的原因可能是由于 *Sycobia* sp. 以及杨氏榕树金小蜂、*Lipothymus* sp. 发育速度快于传粉小蜂以及 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp.; *Sycobia* sp. 体型较大,具有大瘿花,榕果内瘿花和种子排列紧密,只有它们出蜂后,其它榕小蜂才能顺利出蜂;杨氏榕树金小蜂 *D. yangi* 雄

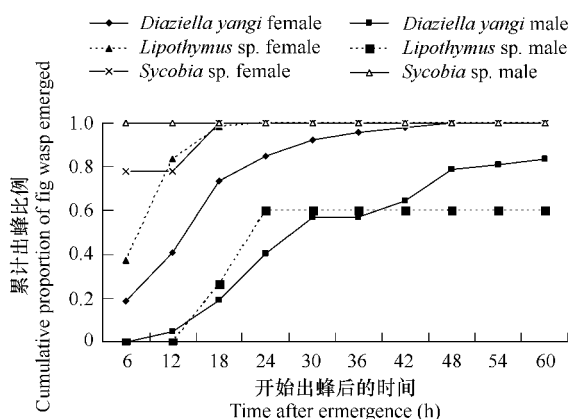


图3 钝叶榕内 3 种非传粉小蜂每 6h 雌、雄蜂累计出蜂量占总蜂量的比例

Fig. 3 Cumulative proportion of emerged females and males of three species of non-pollinating fig wasps of *Ficus curtipes* plotted against time for six hours intervals in total

蜂之间有激烈的打斗行为,传粉小蜂以及 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. 延迟出蜂可以壁免在打斗中受伤。这说明了榕小蜂行为与榕果以及榕小蜂相互之间高度的适应性^[16]。

部分局域配偶竞争理论(partial LMC)认为,非传粉小蜂雄蜂有翅型羽化后立即离开榕果,在果外交配,局域配偶竞争强度降低,性比较少偏雌^[9]。但是,榕小蜂在发育的榕果内交配还是果外交配较难确定,通常采用雄蜂形态、翅型间接估计。Hamilton 和 Fellowes 认为,雄蜂有翅型绝不在榕果内交配,而雄蜂无翅型绝不在榕果外交配,雄蜂翅型多型的则有两种情况:有翅的在榕果外交配,无翅的在榕果内交配^[7,16]。钝叶榕非传粉小蜂的交配观察却发现了不同的结果,*Sycobia* sp. 的雌雄蜂未见在果内交配,羽化后立即爬出果外,且各自瘿花旁的榕果壁上都有迁出出蜂孔,虽然没有观察到在果外交配的现象,却可以推断其在果外完成交配;杨氏榕树金小蜂雄蜂有翅,但观察发现大部分交配是在榕果的果腔内完成的,只有少部分的雄蜂离开榕果在果外交配;*Lipothymus* sp. 雄蜂虽然无翅,观察发现,却有部分雄蜂离开榕果爬到附近的叶片上进行交配,出现这种现象可能是这些雄蜂在榕果内获得的交配机会低于预期值,离开榕果寻找新的交配机会^[16]。杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp. 的交配行为都与根据雄蜂形态和翅型所预测情况不同,Greff 在 *Ficus ingens* 中也发现了雄蜂无翅型的 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. 的部分雄蜂有离开榕果并爬到榕果附近的叶片上进行交配的现象^[16],在本实验中没有发现 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. 的雄蜂离开榕果,可能是由于种间差异造成的。因此,简单地用雄蜂形态来估计其交配行为和场所是不准确的。

雄蜂无翅型非传粉小蜂的交配局限在发育的榕果内,为争夺交配机会雄蜂之间发生激烈的打斗行为^[12]。Hamilton 认为,在同一榕果上产卵的传粉小蜂较少,其后代雄蜂之间亲属度较高,相互打斗强度低,相反,非传粉小蜂在同一榕果上产卵的繁殖雌蜂数量较多,每头雌蜂产下少量卵,后代亲属度低,导致雄蜂之间激烈的打斗行为^[7,10]。杨氏榕树金小蜂与钝叶榕传粉小蜂相似,进到果腔产卵,单果自然进蜂量多为 1 头($n = 200$),并且雄蜂有翅,却出现了激烈的打斗现象。Vincent 认为,雄蜂之间的打斗强度与交配位置和某一时刻能获得的交配机会相关。杨氏榕树金小蜂大部分交配在果内完成,羽化出蜂相对较慢,每小时平均出蜂 6 头,而从羽化到交配完成离开榕果平均只需约 30 s,在某个时刻可供交配的雌蜂数量较少,雄蜂之间为争夺较少的交配机会发生激烈的打斗行为。杨氏榕树金小蜂性比明显偏雌,平均性比为 0.087 ± 0.045 (SD, $n = 60$),低于部分局域配偶竞争的理论预测值,不像其它雄蜂有翅型非传粉小蜂那样接近于 0.5^[13]。*Lipothymus* sp. 雄蜂无翅,但是仍有部分雄蜂离开榕果,使得母代对后代雄蜂面临的配偶竞争强度较难预测,因而母代对后代性比控制能力降低^[16]。在利用 LMC 理论研究性比时,应当增加一些新的参数。

杨氏榕树金小蜂雄蜂之间有激烈的打斗行为,在仍有少数雌蜂未羽化时部分雄蜂就离开榕果,留下的雄蜂要么经历了多次打斗,要么进行过多次交配,甚至有的雄蜂死亡,使后来羽化雌蜂没有进行交配或交配不成功。*Lipothymus* sp. 的雄蜂之间虽然没有打斗的现象,却和杨氏榕树金小蜂一样,榕果内仍有未羽化的雌蜂时,部分雄蜂已开始离开榕果。这给在果外的雄蜂提供了交配机会,同时,也导致了部分隐头果内的杨氏榕树金小蜂或 *Lipothymus* sp. 全为雄蜂。其它几种在果外产卵的非传粉小蜂也出现了单个榕果内只有雄蜂的现象,特别是 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscopter* sp. 高达 50%,而这主要是由于其繁殖雌蜂在不同的榕果上产卵时,后来精子耗尽的原因造成的^[9, 19, 20]。

钝叶榕内这 5 种非传粉小蜂展示了与理论预测不同的交配方式,而交配方式又对后代性比产生巨大的影响。因此,掌握非传粉小蜂的生态学特性,特别是交配行为,对于研究它们的性比率具有重大的理论意义。

References:

- [1] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 1989, 45: 605—611.
- [2] Xu Z F. *Ficus* — A keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of south Yunnan. *Biodiversity Science*, 1994, 2(1): 21—23.
- [3] 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. *Zoological Research*, 2001, 22(2): 125—130.
- [4] 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 fig trees species in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1798 — 1806.
- [5] 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. In: Choe J. C. ed. *The Evolution of Mating, Systems in Insects and Arthropods*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 226 — 239.
- [6] Compton S G, Hawkins B A. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, 1992, 91: 68 — 74.
- [7] Hamilton W D. Extraordinary sex ratios. *Science*, 1967, 156: 477 — 488.
- [8] Herre E A. Optimality, plasticity, and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature*, 1987, 329: 627 — 629.
- [9] West S A, Herre E A. Partial local mate competition and the sex ratio: a study on non-pollinating fig wasps. *Journal of Evolutionary Biology*, 1998, 11: 532 — 548.
- [10] Hamilton W D. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: Blum M. S. ed. *Reproductive Competition, Mate Choice and Sexual Selection in Insects*. London: Academic Press, 1979. 167 — 220.
- [11] Jousselin E, Rasplus J Y, Kjellberg F. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos*, 2001, 94: 287 — 294.
- [12] Murray M G. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp, *Philotrypes pilosa*. *Animal Behaviour*, 1987, 35: 488 — 506.
- [13] Fellowes M D E. Sex allocation and local mate competition in Old World non - pollinating fig wasps. *Behaviour Ecological Sociobiology*, 1999, 46: 95 — 102.
- [14] Read A F, Anwar M, Shutler D, *et al.* Sex allocation and population structure in malaria and related parasitic protozoa. *Biological Science*, 1995, 260: 359 — 363.
- [15] Pickering J, Read A F, Guerrero S, *et al.* Sex ratio and virulence in two species of lizard malaria parasites. *Evolutionary Ecological Research*, 2000, 2: 171 — 184.
- [16] Greeff J M. Mating ecology of the non-pollinating fig wasps of *Ficus ingens*. *Animal Behaviour*, 1999, 57: 215 — 222.
- [17] Greeff J M. Offspring allocation in structured populations with dimorphic males. *Evolutionary Ecology*, 1995, 9: 550 — 558.
- [18] Cook J M, Compton S A, Herre E A, *et al.* Alternative mating tactics and extreme male dimorphism in fig wasps. *Biological Science*, 1997, 264: 747 — 754.
- [19] West S A, Herre E A. A comparative study of virginity in fig wasps. *Animal Behavior*, 1997, 54: 437 — 450.
- [20] Godfray H C J. Virginity in Haplodiploid populations: a study of fig wasps. *Ecological Entomology*, 1988, 13: 283 — 291.

参考文献:

- [2] 许再富. 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物. *生物多样性*, 1994, 2(1): 21 ~ 23.
- [3] 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. *动物学研究*, 2001, 22(2): 125 ~ 130.
- [4] 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. *生态学报*, 2003, 23(9): 1798 ~ 1806.