



张敏, 谢华, 杨培, 李成星, 李宗波. 鸡嗉子榕小蜂繁殖资源的空间结构与食性关系 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (4): 959–966.

鸡嗉子榕小蜂繁殖资源的空间结构与食性关系

张 敏¹, 谢 华¹, 杨 培², 李成星¹, 李宗波^{1*}

(1. 西南林业大学生物多样性保护学院/云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224; 2. 云南中医药大学, 昆明 650500)

摘要: 榕蜂繁殖共生体是榕小蜂与榕树因营养级联而形成的多功能群落, 被认为是定量研究群落组装与驱动机制的优良模型。本文以鸡嗉子榕 *Ficus semicordata* Buchanan–Hamilton ex Smith 果内寄生的 5 种榕小蜂及其繁殖资源为研究对象, 综合应用路径分析和混合线性模型, 构建营养级联关系, 解析不同功能类群间的瘿花资源占用和生态位分化, 以探讨物种食性及其互作关系。结果发现: 单果内寄生的鸡嗉子榕小蜂一般有 3 种或 4 种, 占比分别为 37.06% 或 35.53%, 以传粉者窝榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* Grandi、寄生者伪鞘榕小蜂 *Sycoscapter trifemoralis* Joseph 和寄居者拉长鞘榕小蜂 *Sycophaga cunia* Joseph 最为常见, 每种榕小蜂的种群数量也存在巨大差异。寄居者妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia* Joseph 和拉长鞘榕小蜂、寄生者伪鞘榕小蜂直接作用于窝榕小蜂, 寄生者缩腹榕小蜂 *Aprocrypta* sp. 则寄生于妃延腹榕小蜂, 而拉长鞘榕小蜂与妃延腹榕小蜂之间有负相关关系。不同榕小蜂所占用的瘿花具有明显的空间层次性, 其中传粉者窝榕小蜂位于最外层, 而非传粉榕小蜂则位于中下层, 每种雄蜂均比同种雌蜂更靠近外层, 但每种榕小蜂及其雌雄两性繁殖瘿花的大小均没有差异, 表明造瘿者、寄居者和寄生者所组成的功能类群, 在一定程度上反映了榕小蜂在寄生与生态位方面存在进化约束。研究结果将有助于理解鸡嗉子榕小蜂群落组成的生态驱动机制。

关键词: 鸡嗉子榕, 榕小蜂群落; 瘿花; 空间层次性; 营养级联; 食物网

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674–0858 (2021) 04–0959–08

Spatial structuring and diet implication of reproductive resources of galls for the associated chalcidoid wasps in the fig tree *Ficus semicordata*

ZHANG Min¹, XIE Hua¹, YANG Pei², LI Cheng-Xing¹, LI Zong-Bo^{1*} (1. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China)

Abstract: Symbiotic interaction between fig wasps and figs (*Ficus* spp.) perhaps represent an ideal quantified model for community assemblage and driving forces behind community function studies, and will allow comparative difference of multifunctional guilds and their ecological impact on the host plants. Based on the data of fig wasps and itself galls in the male *Ficus semicordata* Buchanan–Hamilton ex Smith figs, we used the path analysis and linear mixed model to reveal the trophic interactions of five associated chalcidoid wasp species and niche participation of reproductive galls for the different guilds, and to provide a useful insight into the species interdependence and their diet implication. The results showed fig wasp community associated with *F. semicordata* usually contained three or four co-occurrence species in a single fig. The

基金项目: 国家自然科学基金 (31760107); 云南省农业基础研究重点项目 (2018FG001–010); 云南省“高层次人才培养支持计划”青年拔尖人才项目 (51900110); 云南省教育厅科学研究基金 (2019J1067)

作者简介: 张敏, 女, 1993 年生, 硕士研究生, 研究方向为园林植物保护, E-mail: zhangm12218@outlook.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 李宗波, 博士, 教授, 研究方向为化学生态与害虫综合治理, E-mail: lizb@swfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2021–03–09; 接受日期 Accepted: 2021–05–28

rate of co-occurrence for three or four species was 37.06% or 35.53% , respectively. The pollinator *Ceratosolen gravelyi* Grandi , inquiline *Sycophaga cunia* Joseph and parasitoid *Sycosapter trifemmensis* Joseph were the most co-occurrence species within individual figs. There were significant differences between total number of each species within individual figs. According the path analysis results , all of inquilines *Philotrypesis dunia* Joseph , *S. cunia* and parasitoid *S. trifemmensis* had specific positive correlation with the exclusive pollinator *C. gravelyi* , in addition parasitoid *Aprocrypta* sp. were also positive correlation with the *P. dunia*. However , *S. cunia* imposed a negative effect on the *P. dunia*. Galls contained the different species of five chalcidoid wasps had obviously spatial stratification. The majority of pollinator *C. gravelyi* mainly occupied more outside-located ovules , with the longer pedicel. Most non-pollinating fig wasps could oviposit into the mid- and inside-located ovules that had shorted pedicel. Furthermore , male wasps of each species were closer to external side than female wasps of each species. No statistically significances on the gall sizes were found in any of fig wasp species and its sexes , and which suggested different functional guilds including galler , inquiline and parasitoid had an evolutionary constraint on colonization and niche differentiations. These results were beneficial to understand ecological driver of fig wasp community organization in the *F. semicordata*.

Key words: *Ficus semicordata*; fig wasp community; galls; spatial stratification; trophic interactions; food web

榕-蜂繁殖共生体是榕小蜂 Hymenoptera: Chalcidoidea 与榕树 *Ficus* spp. 因营养级联而形成的多功能群落 (Kerdelhué *et al.* , 2000; Cook and Rasplus , 2003; Segar *et al.* , 2013; Ghara *et al.* , 2014) , 其群落物种丰富度因寄主榕树、繁殖系统和地理分布的不同存在明显的差别, 如雌雄同株的小叶榕 *F. macrocarpa* Linnaeus f. 在自然分布区和人为引种区的榕果内分别有小蜂 32 种和 22 种 (Compton *et al.* , 2018) , 而雌雄异株的无花果 *F. carica* Linnaeus 仅有 2 种 (Vovlas and Larizza , 1996) 。但是, 无论这些榕小蜂组成如何变化, 它们均可分为传粉榕小蜂 Agaonidae 和非传粉榕小蜂两大功能类群, 并且传粉榕小蜂是每种榕树繁殖所必不可少的。一般情况下, 一种榕树有一种传粉榕小蜂, 传粉榕小蜂已与榕树经历约 7 500 万年的协同进化, 在发育、生理、形态等方面与榕果物候期高度匹配, 一方面能够进入雌花期榕果内部为榕树传粉, 是传粉者; 另一方面又利用部分雌花资源用于自我繁殖, 是造瘿者, 双方彼此依赖, 互惠共生, 是形成榕蜂繁殖共生体的前提条件。非传粉榕小蜂种类众多, 一种榕树通常有 1 ~ 42 种不等, 分属于金小蜂科 Pteromalidae、刻腹小蜂科 Ormyridae、广肩小蜂科 Eurytomidae、长尾小蜂科 Torymidae, 以及榕小蜂科的长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae, 能够利用雌花前期、雌花期、间花期的榕果, 且多数在果外产卵, 根据其后代发育

所需资源类型被称为造瘿者、寄居者和寄生者, 对互惠共生体有“负向”影响 (Rasplus *et al.* , 1998; Cook and Rasplus , 2003; Cruaud *et al.* , 2010; Compton *et al.* , 2018) 。无论这些榕小蜂种类如何, 何时产卵, 均会在榕果发育至雄花期时发育完成。根据物种竞争排斥原理 (Competitive exclusion principle) , 考虑到榕果物理结构和雌性小花分层的特征, 不同榕小蜂在时间、空间、食性等维度对繁殖资源的占用, 出现了生态位分化, 每个物种都占据了相应的繁殖资源, 种间的竞争关系保持低水平状态, 这应被视作物种共存与群落稳定的物质基础 (Kerdelhué and Rasplus , 1996; Kerdelhué *et al.* , 2000; Pekas *et al.* , 2016) 。当前, 虽有很多研究针对榕蜂群落的结构与营养关系, 但多数集中在雌雄同株榕树中, 且涵盖了非洲、亚洲、美洲、澳洲等地区的几十种榕树 (Compton and van Noort , 1992; Kerdelhué *et al.* , 2000; 张光明等 , 2003; Al-Beidh *et al.* , 2012; Segar *et al.* , 2013; Ghara *et al.* , 2014; Compton *et al.* , 2018) , 而雌雄异株仅见到 3 种 (Zavodna *et al.* , 2005; Yan *et al.* , 2012; Yu and Compton , 2012) 。由于全世界榕树已记述 850 多种, 雌雄同株和雌雄异株榕树各占一半, 前期关于榕蜂群落的研究主要集中于雌雄同株榕树, 显示出雌雄异株榕树及其榕小蜂群落方面的研究存在诸多缺失与不足。因此, 在前期研究的基础上, 本研究采用路径分析和混

合线性模型的方法, 详细分析了雌雄异株榕树——鸡嗉子榕 *F. semicordata* 果内寄生的 5 种榕小蜂繁殖资源的空间利用与食性关系, 以便深入理解鸡嗉子榕小蜂的群落组成与功能分化。

1 材料与方法

1.1 鸡嗉子榕及其榕小蜂

鸡嗉子榕是一种广泛分布于我国的云南、贵州、广西、西藏以及国外的马来西亚、越南、泰国、缅甸、印度等地的一种小乔木(张秀实等, 1998), 雌雄异株, 雌树榕果(雌果)产生种子, 雄树榕果(雄果)供养 5 种榕小蜂, 且每种小蜂均有雌雄二型性(图 1), 即雌蜂形态正常, 具翅和复眼, 主要是在环境中搜寻合适的榕果来繁殖后代; 雄蜂的翅和复眼明显退化, 终生生活在果腔内, 其功能是识别雌蜂并为之交配。在产卵时序上, 窝榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi* Grandi 作为鸡

嗉子榕唯一的传粉者, 第一个到达榕果, 从苞片口进入榕果内部产卵, 同时行使造瘿功能; 在果外产卵的 4 种非传粉榕小蜂随后到达榕果并开始产卵, 寄居者妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia* Joseph 几乎与窝榕小蜂同时抵达, 或延后 1 d, 着陆后即用触角横扫榕果苞片, 以此来判断是否有传粉者进入, 若有即会在果外合适的位点产卵, 且仅发生在雌花期(即 B 期, 约 4 d); 寄居者拉长鞘榕小蜂 *Sycophaga cunia* Joseph、寄生者缩腹榕小蜂 *Apocrypta* sp. 和伪鞘榕小蜂 *Sycoscapter trifemmis* Joseph 会在榕果进入间花期(C 期, 35~46 d) 9 d 后陆续到达, 且三者产卵期有明显的重叠, 尤其是缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂(Yan *et al.*, 2012; 张媛等, 2016; 刘志祥等, 2021)。随后, 雄果继续发育至雄花期(大约 5 d), 待榕小蜂交配完成后, 一部分窝榕小蜂雄蜂会挖掘出蜂口, 允许雌蜂从果内飞出, 开始新生命循环。

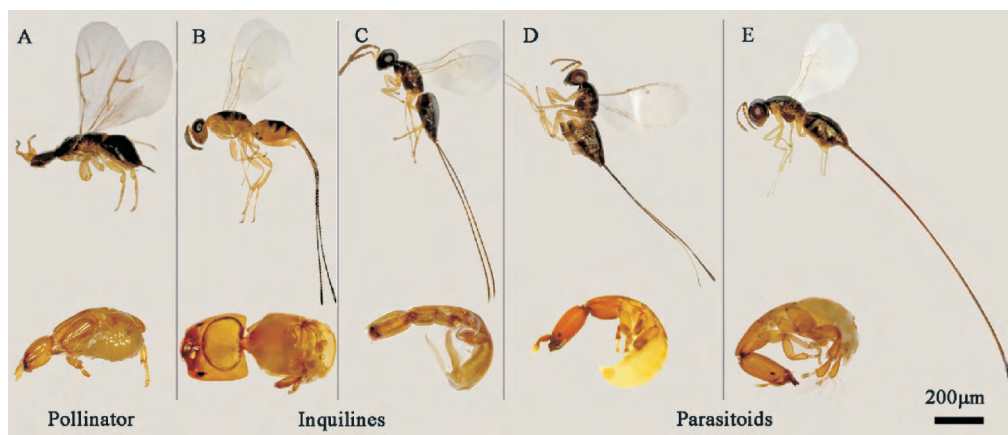


图 1 5 种鸡嗉子榕小蜂的雌雄蜂形态(上雌下雄)

Fig. 1 Morphological profiles of five female (top) and male chalcid wasps (bottom) associated with the *Ficus semicordata*

注: A, 窝榕小蜂; B, 妃延腹榕小蜂; C, 拉长鞘榕小蜂; D, 缩腹榕小蜂; E, 伪鞘榕小蜂。Note: A, *Ceratosolen gravelyi*; B, *Philotrypesis dunia*; C, *Sycophaga cunia*; D, *Apocrypta* sp.; E, *Sycoscapter trifemmis*.

1.2 雄果的收集与保存

在中国科学院西双版纳热带植物园及其周边地区(21.92~22.06°N, 101.16~101.29°E), 寻找发育期恰在雄花期的雄树(13 棵), 接着从每棵树上采集榕果, 经测量榕果纵向直径和横向直径后, 将其纵向切为两半, 观察果腔内是否有羽化的小蜂(图 2-A)。若没有, 则将榕果闭合、编号, 收集 30~35 个。接着, 将其带回实验室, 并置于-20℃冰箱内冷冻保存, 以杀死尚在瘿花内的所有榕小蜂。

1.3 榕小蜂繁殖瘿花的层次性与大小

待榕果解冻后, 沿苞片中心位置再将其均匀分为两部分。根据 5 种榕小蜂体型体色、雌蜂产卵期长短、雄虫头形及其上颚发达程度(图 1), 可轻松将各个榕小蜂及其雌雄两性的繁殖瘿花区分开(图 2-B, C), 接着统计每个榕果内各个榕小蜂、空瘿花、败育瘿花的数量。同时, 随机挑选 10 朵含有各个榕小蜂及其两性的瘿花, 并将其排列在培养皿中, 借助蔡司体视镜(SteREO Discovery. V20)拍照后, 再用 ImageJ 软件(Version

1.52n, <https://imagej.nih.gov>) 测量其瘦花花梗长度、子房的长与宽等指标。如果稀有种 (张媛

等, 2016), 如妃延腹榕小蜂和缩腹榕小蜂的数量不足, 则此果不在统计范围之内。

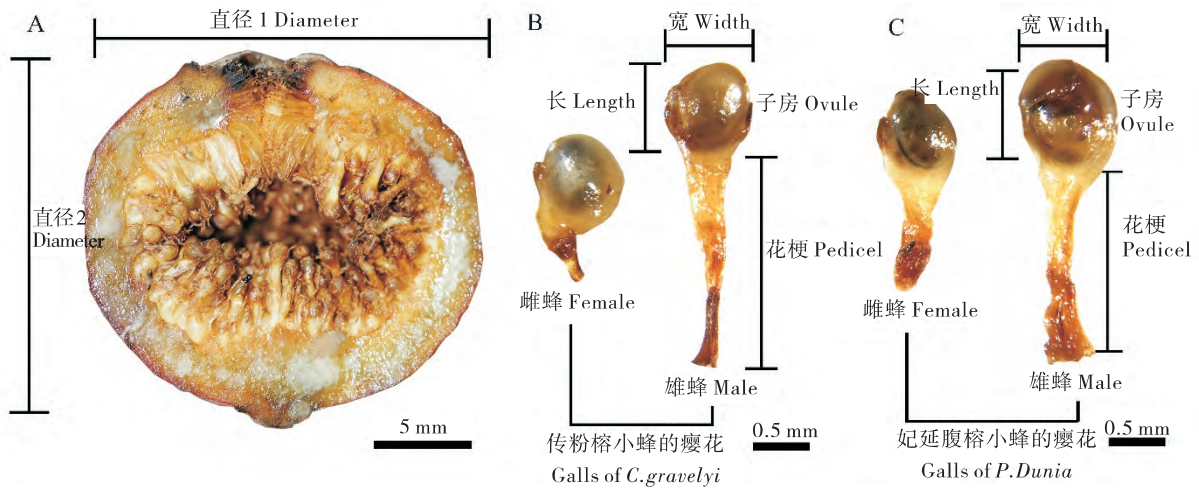


图2 鸡嗉子榕榕果及其榕小蜂瘦花的形态测定方法

Fig. 2 Measuring method of galls contained the female and male chalcidoid wasps in the male figs of *Ficus semicordata*
注: A, 雄花期雄果的内部瘦花状况; B - C, 传粉榕小蜂和妃延腹榕小蜂雌、雄蜂的瘦花特征。Note: A, Internal characteristics of different galls of *F. semicordata* at the male phase; B - C, External morphology of galls contained the female and male pollinator *C. gravelyi* and non-pollinator *P. dunia*, respectively.

1.4 数据分析

所有数据的统计分析均使用 R 软件 (Version 4.0.2, <https://cran.r-project.org/>), 制图用 GraphPad Prism (Version 8.0.2)。由于瘦花近似椭球体, 先用公式 $V = 4\pi abc/3$ (a 、 b 、 c 分别为球体纵向、横向水平半径和极半径) 计算球体体积, 接着用自然对数法进行数据转换, 随后和花梗数据一起, 分别用非参数检验 (如 Kruskal-Wallis, Mann-Wgutney U) 和混合线性模型 (lmerTest, Version 3.1) 对比各榕小蜂或功能类群繁殖瘦花间的差异性。对于榕小蜂及其榕果间的营养级联, 以样树和榕果作为随机嵌套因子, 采用分断结构方程模型 (Structural equation modeling) 进行路径分析 (piecewiseSEM, Version 2.1) (Lefcheck, 2016)。

2 结果与分析

2.1 榕小蜂群落的组成

在收集的 396 个榕果中, 共发现 174 776 头榕小蜂。其中, 窝榕小蜂数量最多, 占整个群落的 68.78%, 其次为伪鞘榕小蜂, 占比 22.67%, 而妃延腹榕小蜂、拉长鞘榕小蜂和缩腹榕小蜂分别占 2.00%、3.98% 和 2.91%。在单个榕果内, 群

落仅有窝榕小蜂的有 2 个榕果, 占比 0.51%; 多数由 3~4 种组成 (图 3), 占比分别为 37.06% 和 35.53%, 以窝榕小蜂、伪鞘榕小蜂、拉长鞘榕小蜂最为常见。另外, 单果内各榕小蜂种群数量变化极大 (图 4), 如窝榕小蜂最少的仅有 10 头, 最多达 1 161 头。

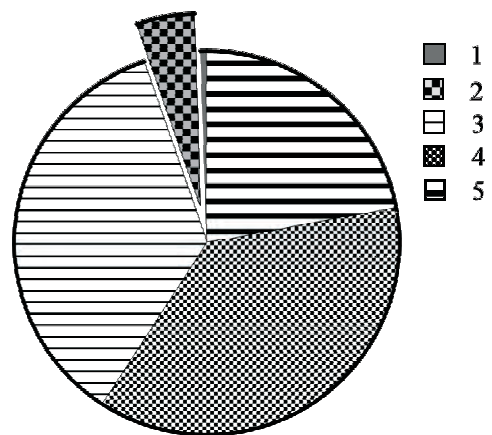


图3 5种鸡嗉子榕小蜂在单个榕果中同时出现的比例

Fig. 3 Co-occurrence of five chalcidoid wasps inside a male fig of *Ficus semicordata*

注: 数字 1~5 分别表示单个榕果内同时出现榕小蜂种类数量。Note: Numbers 1~5 indicated the total amounts of species of fig was present simultaneously in a single fig, respectively.

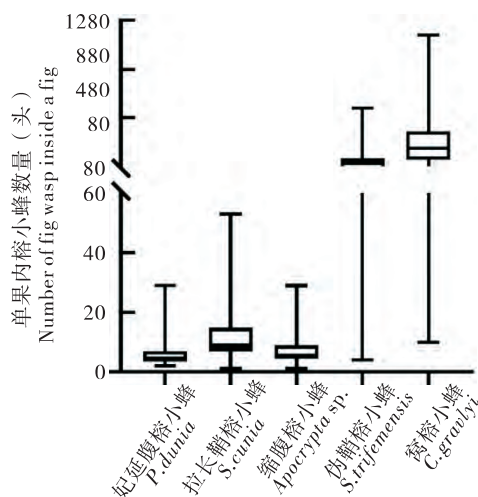


图 4 5 种鸡嗉子榕小蜂在单个榕果内的种群数量
Fig. 4 Total numbers of five chalcidoid wasps inside a male fig of *Ficus semicordata*

2.2 榕小蜂及其榕树间的互作关系

表 1 和图 5 给出了鸡嗉子榕小蜂群落内各物种与寄主间强健、可信赖的互作关系 ($C = 2.854$, $P = 0.585$)。随着榕果直径的增加, 其孕育的传粉榕小蜂数量亦显著增加, 而非传粉榕小蜂的关系不明显。妃延腹榕小蜂、拉长鞘榕小蜂、伪鞘榕小蜂直接作用于传粉者窝榕小蜂, 有正相关性; 拉长鞘榕小蜂与妃延腹榕小蜂间有较强的级联效应, 为负相关, 两者可能相互竞争营养物质; 缩腹榕小蜂则寄生于妃延腹榕小蜂, 呈正相关关系。另外, 非传粉榕小蜂在果外产卵时通常会破坏一部分瘿花的发育, 但路径分析仅发现伪鞘榕小蜂与败育瘿花间有极显著的正向关系 (表 1)。

表 1 5 种鸡嗉子榕小蜂的路径分析结果

Table 1 Coefficient results of confirmatory path analysis on five chalcidoid wasps in the fig of *Ficus semicordata*

种间关系 Pairwise relationship between	路径系数 Path coefficient	P 值 P value	显著性 Significance
榕果果径 - 窝榕小蜂 Diameter - <i>C. gravlyi</i>	0.208	0.0035	**
妃延腹榕小蜂 - 窝榕小蜂 <i>P. dunia</i> - <i>C. gravlyi</i>	0.149	0.0071	**
拉长鞘榕小蜂 - 窝榕小蜂 <i>S. cunia</i> - <i>C. gravlyi</i>	0.172	0.0023	**
伪鞘榕小蜂 - 窝榕小蜂 <i>S. trifemensis</i> - <i>C. gravlyi</i>	0.182	0.0073	**
榕果果径 - 妃延腹榕小蜂 Diameter - <i>P. dunia</i>	-0.037	0.5979	NS
拉长鞘榕小蜂 - 妃延腹榕小蜂 <i>S. cunia</i> - <i>P. dunia</i>	-0.107	0.0755	NS
缩腹榕小蜂 - 妃延腹榕小蜂 <i>Apocrypta</i> sp. - <i>P. dunia</i>	0.192	0.0010	***
榕果果径 - 拉长鞘榕小蜂 Diameter - <i>S. cunia</i>	0.080	0.2534	NS
榕果果径 - 缩腹榕小蜂 Diameter - <i>Apocrypta</i> sp.	-0.048	0.5034	NS
榕果果径 - 伪鞘榕小蜂 Diameter - <i>S. trifemensis</i>	0.106	0.0818	NS
败育瘿花 - 妃延腹榕小蜂 Infertile gall - <i>P. dunia</i>	0.005	0.9263	NS
败育瘿花 - 拉长鞘榕小蜂 Infertile gall - <i>S. cunia</i>	0.042	0.4293	NS
败育瘿花 - 缩腹榕小蜂 Infertile gall - <i>Apocrypta</i> sp.	0.082	0.1102	NS
败育瘿花 - 伪鞘榕小蜂 Infertile gall - <i>S. trifemensis</i>	0.319	<0.0001	***

注 “**”, $P < 0.01$; “***”, $P < 0.001$; NS, 没有差异。Noté “**”, $P < 0.01$; “***”, $P < 0.001$; NS, not significant.

2.3 榕小蜂繁殖瘿花的空间利用

5 种鸡嗉子榕小蜂及其雌雄两性所在瘿花的花梗长度有显著差异, 且同种雄蜂的花梗明显长于同种雌蜂的花梗 ($P < 0.001$) (图 2; 图 6)。其

中, 传粉榕小蜂占据榕果的中心位置, 雄蜂的花梗长度最长, 为 2.88 ± 1.1 mm, 雌蜂的花梗长度为 2.34 ± 1.03 mm, 而非传粉榕小蜂占据中下层, 花梗长度依次为伪鞘榕小蜂 (雄蜂 $2.24 \pm$

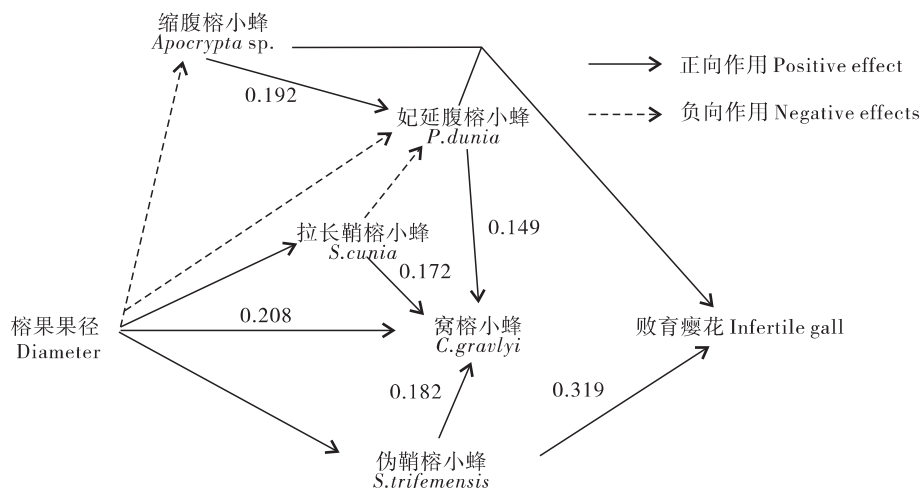


图5 5种鸡嗉子榕小蜂与榕果间的路径关系

Fig. 5 Path diagrams of five chalcidoid wasps in the male fig of *Ficus semicordata*

0.83 mm, 雌蜂 2.02 ± 0.77 mm)、妃延腹榕小蜂 (雄蜂 1.96 ± 0.69 mm, 雌蜂 1.71 ± 0.68 mm)、拉长鞘榕小蜂 (雄蜂 1.81 ± 0.64 mm, 雌蜂 1.58 ± 0.63 mm) 和缩腹榕小蜂 (雄蜂 1.62 ± 0.57 mm, 雌蜂 1.45 ± 0.57 mm), 且不同非传粉榕小蜂或功能类群间有着明显层次差别 ($P < 0.0001$)。

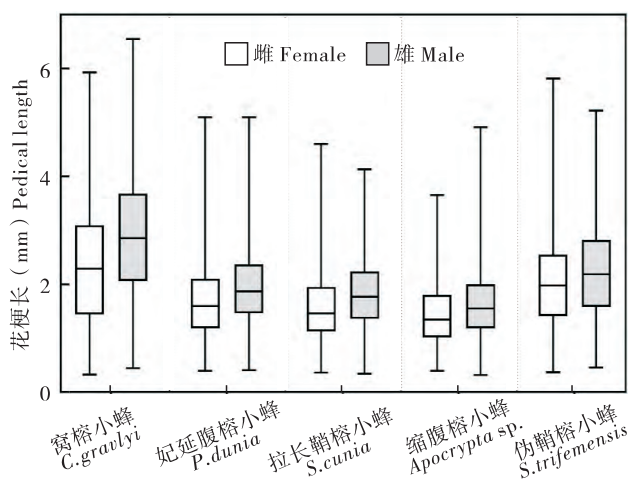


图6 5种鸡嗉子榕小蜂及其雌雄两性繁殖瘿花的花梗长度

Fig. 6 Pedicel length of galls contained female and male chalcidoid wasps in the male fig of *Ficus semicordata*

2.4 榕小蜂繁殖瘿花的大小

在5种鸡嗉子榕小蜂中, 传粉者窝榕小蜂拥有最大的瘿花体积, 为 0.91 ± 0.31 mm³, 其次是伪鞘榕小蜂 (0.84 ± 0.28 mm³), 妃延腹榕小蜂和缩腹榕小蜂次之, 二者的体积分别为 0.74 ± 0.24 mm³ 和 0.74 ± 0.28 mm³, 而拉长鞘榕小蜂瘿花最小 (0.72 ± 0.26 mm³) (图7), 但所有榕小

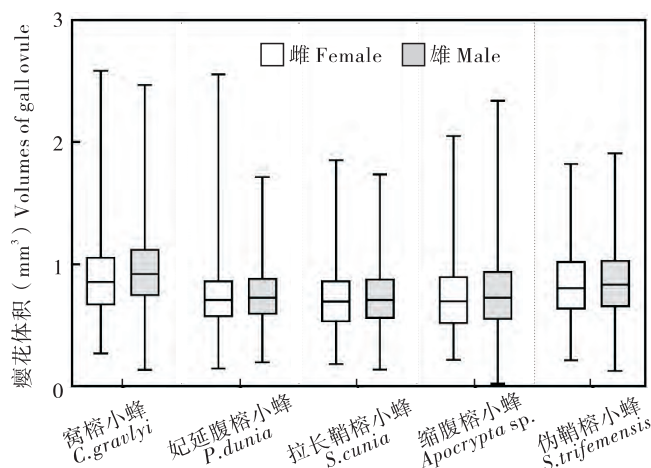


图7 5种鸡嗉子榕小蜂及其雌雄两性繁殖瘿花的体积

Fig. 7 Volumes of galls contained the female and male chalcidoid wasps in the male fig of *Ficus semicordata*

蜂及其雌雄两性, 或者功能类群间的瘿花体积间均没有显著的差异 ($P > 0.05$)。

3 结论与讨论

在榕小蜂群落中, 不同功能类群的榕小蜂通过产卵行为、产卵时序、生态位分化等利用不同的瘿花资源, 一方面可以降低物种对同一繁殖资源的激烈竞争, 另一方面又有益于降低雄蜂的死亡率, 利于雌雄蜂交尾、性比调整以及传粉榕小蜂挖掘出蜂口, 维持榕蜂互惠共生体的长期共存 (Kerdelhué and Rasplus, 1996; 张光明等, 2003; Zavodna *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2009; Yu and

Compton, 2012; Yan *et al.*, 2012; Segar *et al.*, 2013; Ghara *et al.*, 2014; Peng *et al.*, 2014; 张媛等, 2016; Compton *et al.*, 2018)。在鸡嗉子榕中, 果内瘿花可分为 4 层, 其中最外层的瘿花, 即位于果腔中心者, 是长花梗瘿花, 被传粉者窝榕小蜂所占据, 而非传粉榕小蜂则位于中下层, 且同种的雄蜂比雌蜂靠近果腔, 这可能与传粉榕小蜂寿命短、护雄策略、榕树繁殖功能分化以及同种个体和同步产卵的非传粉榕小蜂的干扰有关, 且所有雄蜂均占据靠近果腔中心位置, 这与 Kerdelhué and Rasplus (1996)、Yan *et al.* (2012) 和 Yu *et al.* (2012) 的研究结果相一致。但另一方面, 本文发现伪鞘榕小蜂的花梗最长, 其次是妃延腹榕小蜂和拉长鞘榕小蜂, 而缩腹榕小蜂的花梗最短, 这与张媛等 (2016) 的观察结果略微不同, 原因可能在于非传粉榕小蜂的食性关系。根据鸡嗉子榕小蜂产卵时序、共同出现率以及营养级联 (图 7) (Yan *et al.*, 2012; 张媛等, 2016), 并参照不同榕小蜂类群的寄居与寄生关系 (Kerdelhué and Rasplus, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000; Segar *et al.*, 2013; Krishnan *et al.*, 2015; Compton *et al.*, 2018), 妃延腹榕小蜂和拉长鞘榕小蜂应被视作寄居者, 而伪鞘榕小蜂和缩腹榕小蜂应为寄生者。作为寄居者, 妃延腹榕小蜂依赖窝榕小蜂进行繁殖, 但受限于自身较短的产卵器和较少的种群数量, 使得其能利用的内层雌花资源有限, 而更多的利用花梗较短的中间层雌花; 而伪鞘榕小蜂是该群落中最主要的寄生蜂, 寄生对象是窝榕小蜂, 由于其拥有最长的产卵器, 使其能够利用内层雌花, 但较长的产卵器也会在产卵过程中产生大量的败育瘿花 ($P < 0.0001$); 缩腹榕小蜂和妃延腹榕小蜂共同出现率为 93.75%, 路径分析发现缩腹榕小蜂寄生于妃延腹榕小蜂, 但考虑到缩腹榕小蜂产卵器较短, 以及间花期榕果的果径、果壁厚度增加, 推测其主要利用外层瘿花资源。另外, 榕果果径的大小反映其繁殖资源的多寡 (Al-Beidh *et al.* 2012), 榕果越大, 越可以为榕小蜂, 特别是优势种, 提供更多的繁殖机会, 加之产卵持续期长, 使两者之间呈现正向关系, 而作为稀有种的妃延腹榕小蜂和缩腹榕小蜂, 因产卵时间及其同步出现率低, 容易使双方呈现负向的、非显著关系 (Kerdelhué and Rasplus, 1996; Yu and Compton, 2012; Compton *et al.*, 2018)。

榕小蜂是一类单倍二倍体性决定的昆虫, 即只有受精的卵才能发育成雌虫, 而未受精的卵则发育成雄虫。在局域配偶竞争下 (Local mate competition), 榕小蜂的性比偏雌, 尤其是传粉榕小蜂, 保护雄蜂显得至关重要, 而将雄蜂置于临近果腔中心位置即是一个很好的例证 (Zavadna *et al.*, 2005; Yu and Compton, 2012)。所带来益处之一是有利于降低被非传粉榕小蜂寄居、寄生的风险, 提供了一个有效的无敌空间 (Enemy-free space), 便于更多的雄蜂存活、交尾和挖掘出蜂口 (Dunn *et al.*, 2008; Al-Beidh *et al.*, 2012); 益处之二在于配偶识别, 位于果腔中心的雌蜂有更高的概率与雄蜂交配, 且交配次数也会更多, 有利于卵的受精发育 (Peng *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2019)。通常情况下, 繁殖雌蜂会优先产下雄卵, 后产下雌卵 (Raja *et al.*, 2008), 而在产卵刚开始阶段, 由于有更多的可利用资源, 雌蜂将优先选择更好的资源, 随着可利用资源的减少, 会迫使雌蜂利用内层瘿花, 这也很好的解释了各个榕小蜂繁殖资源分层的原因 (Wang *et al.*, 2009; Al-Beidh *et al.*, 2012; Yan *et al.*, 2012)。对于瘿花大小, 5 种鸡嗉子榕小蜂均产生了中性大小的瘿花, 且瘿花体积上也没有差别, 这可能反映了寄生蜂所在的局域环境、产卵时序、食性及其毒腺内的蛋白成分与功能, 而与其分类地位和亲缘关系无关 (Kerdelhué and Rasplus, 1996; Dunn *et al.*, 2008; Yu and Compton, 2012; Segar *et al.*, 2013; Elias *et al.*, 2018)。下一步, 应用基质辅助雷射脱附游离 - 飞行时间质谱法 (MALDI-TOF) 解析 5 种鸡嗉子榕小蜂的毒腺成分, 将有助于阐明榕小蜂造瘿与寄生间的深层次成因。

参考文献 (References)

- Al-Beidh S, Dunn DW, Cook JM. Spatial stratification of internally and externally non-pollinating fig wasps and their effects on pollinator and seed abundance in *Ficus burkei* [J]. *ISRN Zoology*, 2012, 2012: 908560.
- Compton SG, Chen XY, Chen Y, *et al.* Host-parasitoid relationships within figs of an invasive fig tree: A fig wasp community structured by gall size [J]. *Insect Conservation and Diversity*, 2018, 11 (4): 341–351.
- Compton SG, van Noort S. Southern African fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): Resource utilization and host relationships [J]. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 1992, 95 (4): 423–435.
- Cook JM, Rasplus JY. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and

- figs [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18 (5): 241–248.
- Cruaud A, Jabbour-Zahab R, Genson G, et al. Laying the foundations for a new classification of Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), a multilocus phylogenetic approach [J]. *Cladistics*, 2010, 26 (4): 359–387.
- Dunn DW, Segar ST, Ridley J, et al. A role for parasites in stabilising the fig-pollinator mutualism [J]. *PLOS Biology*, 2008, 6 (3): e59.
- Elias LG, Silva DB, Silva R, et al. A comparative venom fingerprinting approach reveals that galling and non-galling fig wasp species have different venom profiles [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13 (11): e0207051.
- Ghara M, Ranganathan Y, Krishnan A, et al. Divvying up an incubator: How parasitic and mutualistic fig wasps use space within their nursery microcosm [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2014, 8 (3): 191–203.
- Kerdelhué C, Rasplus JY. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): An alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism [J]. *Oikos*, 1996, 77 (1): 163–166.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY. Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps [J]. *Ecology*, 2000, 81 (10): 2832–2849.
- Krishnan A, Ghara M, Kasinathan S, et al. Plant reproductive traits mediate tritrophic feedback effects within an obligate brood-site pollination mutualism [J]. *Oecologia*, 2015, 179 (3): 797–809.
- Lefcheck JS. piecewise SEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7 (5): 573–579.
- Liu ZX, Yang P, Zhang Y, et al. Antennae and the role of olfaction and contact stimulation in mate recognition by males of the pollinating fig wasp *Ceratosolen gravelyi* (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Journal of Natural History*, 2019, 53 (13–14): 779–795.
- Pekas A, Tena A, Harvey JA, et al. Host size and spatiotemporal patterns mediate the coexistence of specialist parasitoids [J]. *Ecology*, 2016, 97 (5): 1345–1356.
- Peng YQ, Zhang Y, Compton SG, et al. Fig wasps from the centre of figs have more chances to mate, more offspring and more female-biased offspring sex ratios [J]. *Animal Behaviour*, 2014, 98: 19–25.
- Raja S, Suleman N, Compton SG, et al. The mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp [J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2008, 275 (1643): 1603–1610.
- Rasplus JY, Kerdelhué C, Le Clainche I, et al. Molecular phylogeny of fig wasps Agaonidae are not monophyletic [J]. *Evolution*, 1998, 52 (6): 517–527.
- Segar ST, Pereira RAS, Compton SG, et al. Convergent structure of multitrophic communities over three continents [J]. *Ecology Letters*, 2013, 16 (12): 1436–1445.
- Vovlas N, Larizza A. Relationship of *Schistonchus caprifici* (Aphelenchoididae) with fig inflorescences, the fig pollinator *Blastophaga psenes*, and its cleptoparasite *Philotrypesis caricae* [J]. *Fundamental and Applied Nematology*, 1996, 19 (5): 443–448.
- Wang RW, Ridley J, Sun BF, et al. Interference competition and high temperatures reduce the virulence of fig wasps and stabilize a fig-wasp mutualism [J]. *PLoS ONE*, 2009, 4 (11): e7802.
- Yan X, Peng YQ, Yang DR. Spatial distribution patterns of three fig wasps on *Ficus semicordata*: How non-pollinators affect pollinator's sex ratio [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32 (2): 99–103.
- Yu H, Compton SG. Moving your sons to safety: Galls containing male fig wasps expand into the centre of figs, away from enemies [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (1): e30833.
- Zavodna M, Compton SG, Biere A, et al. Putting your sons in the right place: The spatial distribution of fig wasp offspring inside figs [J]. *Ecological Entomology*, 2005, 30 (2): 210–219.
- Zhang GM, Yang DR, Wang RW, et al. Temporal and spatial distribution patterns of the foundress of *Ceratosolen fusciceps* [J]. *Entomological Knowledge*, 2003, 40 (3): 251–254. [张光明, 杨大荣, 王瑞武, 等. 聚果榕小蜂繁殖性雌蜂的时空分布格局 [J]. 昆虫知识, 2003, 40 (3): 251–254.]
- Zhang XS, Wu ZY, Cao ZY. Moraceae in Flora of China (Vol. 23) [M]. Beijing: Science Press, 1998: 180–182. [张秀实, 吴征镒, 曹子余. 中国植物志: 桑科 (23卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 180–182.]
- Zhang Y, Li ZB, Zhai SW, et al. Reproductive behaviors facilitating stable coexistence between pollinating and non-pollinating fig wasps in *Ficus semicordata* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53 (2): 340–346. [张媛, 李宗波, 翟树伟, 等. 鸡嗉子榕内传粉小蜂与非传粉小蜂的繁殖稳定共存机制研究 [J]. 应用昆虫学报, 2016, 53 (2): 340–346.]