

比较钝叶榕的三种传粉者及其传粉效率

张凤萍^{1, 2}, 彭艳琼¹, 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)

摘要: 钝叶榕 (*Ficus curtipes*) 是雌雄同株, 它除了依赖钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp 传粉外, 另外两种进入果内繁殖的杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp 金小蜂也能有效地为它传粉, 这 3 种小蜂同时产卵于雌花的子房内, 在榕果内繁殖后代。通过控制性放蜂试验, 比较研究钝叶榕 3 种传粉者的传粉效率, 结果表明: 自然状态下, 3 种小蜂在绝大多数榕果里只各进 1 头。在控制性放蜂试验中, 3 种小蜂的传粉效率均随着放入雌蜂数量的增加而增加, 两种金小蜂的传粉效率有时比钝叶榕传粉榕小蜂的传粉效率还高。当钝叶榕传粉榕小蜂分别与两种金小蜂同时放入榕果内传粉时, 其生产的种子数量居于或者是接近两种小蜂单独传粉时形成的种子数量, 传粉效率没有显著增加。在比较 3 种小蜂单种分别放 1 头和 2 头的传粉效率时, 增加单果放蜂数量, 钝叶榕传粉榕小蜂和 *Lipothymus* sp 的平均传粉效率降低, 但杨氏榕树金小蜂的平均传粉效率是增加的。对 3 种不同属传粉小蜂传粉效率的比较, 可为研究榕-蜂互惠系统的互惠的起源提供依据。

关键词: 钝叶榕; 传粉榕小蜂; 杨氏榕树金小蜂; 传粉

文章编号: 1000-0933(2009) 10-5252-06 中图分类号: Q 143 Q 948 文献标识码: A

The comparison of three fig wasp pollinators and their pollination efficiency on *Ficus curtipes*

ZHANG Feng-Ping^{1, 2}, PENG Yan-Qiong¹, 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

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5252~ 5257

Abstract Figs and fig-pollination wasps (Agaonidae) are highly coevolved mutualists that depend completely on each other for continued reproduction. A few non-agaonid wasps can enter figs to oviposit and effectively pollinate their fig hosts. However, there are few studies that compare the pollination efficiency of agaonid and non-agaonid wasps. In Xishuangbanna, *Ficus curtipes* is monoecious and is typically pollinated by agaonid *Eupristina* sp. Two species of non-agaonid wasps *Diaziella yangi* and *Lipothymus* sp. also enter the fig to oviposit and can effect pollination. These wasps are specific and strictly dependent on the fig for their development. The pollination efficiencies of the three species of fig wasps were compared in this study. We collected the data from natural populations and combined these with introduction experiments of the three species of fig wasps. We compared the contribution of three fig wasps to the seed production of *F. curtipes*. The results showed that the number of three fig wasps trapped in the fig cavity was usually one. However, as the number of conspecific foundresses per fruit increased, the number of seeds produced increased. Sometimes the pollination efficiency of *D. yangi* and *Lipothymus* sp. was even higher than that of *Eupristina* sp. When one *Eupristina* sp. and one non-agaonid wasp were introduced to enter a fig at the same time, the seed production did not significantly increase and the number of seeds was close to that when only one foundress of *Eupristina* sp. entered. This implied that *D. yangi* or *Lipothymus* sp. did not increase the pollination efficiency. When comparing the pollination efficiency of three fig wasps in one- and two-foundress broods, in two-foundress brood the average pollination efficiency of *Eupristina* sp. and *Lipothymus*

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670358, 30571507); 中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目

收稿日期: 2008-06-17; 修订日期: 2008-12-10

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

sp. decreased but that of *D. yangi* increased. The differences of pollination efficiency possibly result from different interactions between three fig wasps and the host *Ficus*. The results will be useful for further studying the mutualism origin of the fig-fig wasp interaction.

Key Words *Ficus curtipes*, *Eupristina* sp.; *Diaziella yangi*, *Lipothymus* sp.; pollination

榕树是榕属 (*Ficus*)植物的总称,是热带植物区系中最大的木本属之一,它是所有树种中单株结实率最高的,而且它们中许多种类一年四季都在开花结果,为兽类、鸟类、蝙蝠、昆虫、土壤动物和微生物等常年提供了宝贵的食物和栖息场所。榕树通常只有唯一的一种传粉昆虫—榕小蜂科 (Agaonidae)为其传粉,反过来,榕树为传粉榕小蜂提供栖息和繁殖场所,它们之间高度密切的互惠共生关系是动植物协同进化系统中最为特化的一种,它们的相互关系已经发展到一对一,不能互缺的高级阶段^[1~4]。

榕果内除寄生着隶属于榕小蜂科 (Agaonidae)的传粉榕小蜂外,还有少量隶属于金小蜂科 (Pteromalidae)的小蜂也像传粉榕小蜂一样进到果腔内产卵,并且和传粉榕小蜂同时羽化出蜂。这些金小蜂在形态上、行为上与传粉榕小蜂发生趋同演化,并且其生活史历期也和传粉榕小蜂相似。目前,已知的通过榕果苞片口进入果腔产卵的金小蜂只有 Sycoecinae, Sycophaginae和 Otitesellinae 3个亚科的种类,分布在非洲大陆、东南亚至澳大利亚一带。Sycoecinae亚科的金小蜂是非洲热带地区的优势类群,分6属,其中 *Diaziella* Grandi和 *Robertsia* Boucek属仅分布于亚洲至澳大利亚区域^[5]。目前已知 *Diaziella* 属有14种,西双版纳热带地区有两种,此外还有 *Lipothymus* 属的一种金小蜂。这些进入果内产卵的金小蜂,只在特定的一个榕树组的隐头果内出现。Sycoecinae亚科的金小蜂集中出现在 *Galaglychia* 组的榕树隐头果内^[6],非洲热带地区的 *Sycoecus* Waterston, *Seres* Waterston, *Crossogaster* Mayr和 *Philocaenus* Grandi 4个属的金小蜂发生在 *Galaglychia* 组榕树隐头果内。在东南亚的婆罗洲岛上, *Diaziella* 和 *Lipothymus* 两个属的金小蜂与 *Conosycea* 组榕树和 *Waterstoniella* 属传粉榕小蜂联系密切^[7]。而且进入果腔产卵的金小蜂与寄主榕树之间的关系还取决于传粉榕小蜂的传粉模式,这些金小蜂主要发生在被动传粉的榕树和榕小蜂系统中,而且能发挥有效的传粉作用。

在西双版纳地区分布的钝叶榕 *Ficus curtipes* 隐头果内发现两种进入果腔产卵的金小蜂—杨氏榕树金小蜂 *D. yangi*和 *Lipothymus* sp.,两种金小蜂能有效地为寄主榕树传粉,但由于其不能造瘿,不能替代钝叶榕专有的传粉榕小蜂 *Eupristina* sp.^[8]。本研究将调查自然群落中两种金小蜂的繁殖情况,并结合控制性的单果放蜂试验,比较研究3种传粉者的传粉效率。

1 研究材料与方法

1.1 研究材料

钝叶榕属于榕属 (*Ficus*)乔木,雌雄同株,分布于海拔500~1350 m的森林内或村寨附近。树皮呈浅灰色,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,叶背面为浅绿色,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,成熟时为深红至紫红色,无毛。

钝叶榕传粉榕小蜂 (*Eupristina* sp.)隶属于膜翅目 (Hymenoptera)小蜂总科 (Chalcidoidea)榕小蜂科 (Agaonidae) *Eupristina* 属,是钝叶榕的传粉者,雌雄二型,雌蜂有翅,雄蜂无翅。

杨氏榕树金小蜂 (*Diaziella yangi*)隶属于膜翅目 (Hymenoptera)小蜂总科 (Chalcidoidea)金小蜂科 (Pteromalidae) *Diaziella* 属。它是 van Noort等发表的一个新种,是进入钝叶榕果腔内产卵繁殖的一种金小蜂,雌雄二型,颜色和个体大小差异非常明显,雌、雄蜂皆有翅^[9]。

Lipothymus sp.隶属于膜翅目 (Hymenoptera)小蜂总科 (Chalcidoidea)金小蜂科 (Pteromalidae) *Lipothymus* sp. 属。雌雄二型,雌蜂有翅,雄蜂无翅,雌蜂进入榕果腔内产卵。

1.2 研究方法

1.2.1 钝叶榕榕果各个发育时期的特征观察

榕果的发育时期参照 Galil和 Eisikowitch的标准将钝叶榕 *Ficus curtipes* 榕果花期分为雌前期,雌花期,间

花期,雄花期,花后期 5个时期^[10]。记录一批果每个发育期榕果内外的变化状况,并在雌花期和雄花期时测量榕果大小。

1.2.2 单果进蜂量 (Foundress number)调查

当榕果发育到雌花期时,从 3 株树上采摘雌花期榕果 184 个,带回实验室测量每个果的直径,并剖开果,统计 3 种小蜂进入果腔的数量,为进一步的单果控制放蜂试验提供放蜂供数量参考。

1.2.3 单果控制性放蜂试验

根据上面自然进蜂量的统计,设置了以下 5 类放蜂组合。(1)每果放钝叶榕传粉榕小蜂雌蜂 1 头,2 头和 3 头 3 个梯度,分别完成 17, 25, 15 个果;(2)每果放杨氏榕树金小蜂雌蜂 1 头,2 头和 3 头 3 个梯度,分别完成 18, 20, 20 个果;(3)每果放 *Lipothymus* sp 雌蜂 1 头,2 头和 3 头 3 个梯度,分别完成 15, 15, 18 (4)每果先放 1 头传粉榕小蜂雌蜂,紧接着放 1 头杨氏榕树金小蜂雌蜂,分别完成 17, 11 个果;(5)每果先放 1 头传粉榕小蜂雌蜂,紧接着放 1 头 *Lipothymus* sp 雌蜂,分别完成 17, 12 个果。单果放蜂完成后,隔离袋及时回枝上直到榕果发育成熟,经历 120d 左右的发育期,榕小蜂进入成虫期,种子也发育成熟,即将要出蜂的榕果被及时采摘,单果放置于纱网袋 (120 目, 10cm × 15cm) 内,小蜂能自由羽化进入袋内,所有小蜂被及时收集,同时,统计榕果内种子数量。

1.2.4 统计分析采用非参数检验中两个独立样本检验 Mann-Whitney U 的方法,比较了单头果内的种子数量和两头雌蜂的果内的种子数量的平均值。用线性回归方法分析了单果放蜂数量对种子的影响。用 LSD 多重比较了种间不同放蜂数量果内种子数量的差异。所有这些数据分析都是利用 SPSS (13.0) 软件包来完成的。

2 结果与分析

2.1 钝叶榕榕果各个发育时期的特征

钝叶榕 1a 结果 2~3 次,榕果成对腋生,结果花期树内同步、树间异步。榕果的发育时间为 120~160d 左右 (图 1)。雌前期:榕果成对腋生,果皮淡绿色,而且果皮表面布满白色或红色斑点,此时果腔内小花仅见微小突起,雌花未开放。历期约 6~10d。当榕果发育到果径 (11.76 ± 0.07)mm (SE, $n = 30$),榕果进入雌花期,此期果皮绿色,榕果的顶苞片松动,榕果释放出特定的挥发性化学物质吸引传粉榕小蜂 3 种传粉小蜂进入果腔,同时榕果内的雌花开放,果内的雌花柱头弯曲呈现游离状;雄花仍然处于发育过程中;接受榕小蜂进入的时间有长达 7~15d。榕小蜂完成传粉和产卵后,榕果的发育就进入间花期,间花期的榕果果皮绿色,略带点微红,雌花被传粉受精后子房开始膨大并硬化,被榕小蜂产完卵后开始膨大呈圆形,并且慢慢变黄、硬化,到间花后期时瘦花变成黑色,柱头变成黑褐色,拧呈一团;这时果腔变得很小,均被瘦花和种子所占据;这是榕果发育时间最长的一个时期。经历间花期 90~120d 的发育,榕果进入雄花期,此期榕小蜂达到成虫阶段,开始羽化出蜂交配;种子完全硬化并呈黄色;散生于果腔内的雄花发育成熟;果直径平均为 15.52 ± 0.11 (SE, $n = 47$),历期 5~7d。榕小蜂离开之后,榕果进入花后期,榕果迅速膨大变软,种子进一步成熟,果皮变红,3~4d 后,被动物取食或自然成熟脱落。

2.2 单果进蜂量

雌花期单果进蜂量,钝叶榕传粉榕小蜂、杨氏榕树金小蜂或 *Lipothymus* sp 大部分单果只进 1 头雌蜂,极少数榕果内进 2~3 头。单果进一头钝叶榕传粉榕小蜂的果比率占 98.14%,杨氏榕树金小蜂进蜂量为 1 头的果占

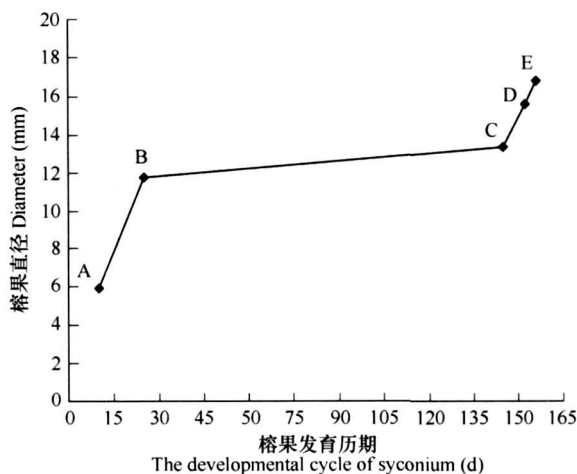


图 1 榕果发育周期

Fig. 1 The developmental cycle of the syconium

A: 雌花前期 Pre-female phase; B: 雌花期 Female phase; C: 间花期 Inter-floral phase; D: 雄花期 Male phase; E: 花后期 Post-floral phase

87.76%, *Lipothymus* sp 进蜂量为 1 头的果占 87.76%。钝叶榕传粉榕小蜂进蜂量为 2 头的果只占 1.86%, 杨氏榕树金小蜂进蜂量为 2 头的果占 10.20%, *Lipothymus* sp 进蜂量为 2 头的榕果占 10.20%。没有发现 3 头钝叶榕传粉榕小蜂进入一个果的情况, 杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp 单果进 3 头的果比率约 2% (图 2)。

2.3 榕小蜂传粉效率

3 种传粉小蜂随着单果放蜂数量的增加, 种子数量显著增加 (钝叶榕传粉榕小蜂: $y = 0.18x + 1.57$, $t = 3.51$, $P < 0.05$ (0.001); 杨氏榕树金小蜂: $y = 0.46x + 0.78$, $t = 5.25$, $P < 0.001$; *Lipothymus* sp: $y = 0.13x + 1.51$, $t = 2.00$, $P = 0.05$) (图 3)。在只放 1 头蜂的榕果里, 钝叶榕传粉榕小蜂所产生的种子是 71.41 ± 14.14 (SE, $n = 17$) 粒, 杨氏榕树金小蜂传粉形成的种有 40.67 ± 12.33 (SE, $n = 18$) 粒, *Lipothymus* sp 传粉形成种子 70.33 ± 14.00 (SE, $n = 15$) 粒, *Lipothymus* sp 和钝叶榕传粉榕小蜂两种小蜂传粉生产的种子数量相似 (LSD: $P > 0.05$), 并且显著高于杨氏榕树金小蜂传粉形成的种子数量 (LSD: $P < 0.05$)。

在放 2 头蜂和 3 头蜂的榕果里, 3 种小蜂种间的传粉效率发生了变化, 杨氏榕树金小蜂传粉形成的种子数量均最多, 钝叶榕传粉榕小蜂生产的种子数量次之, 并且 *Lipothymus* sp 传粉形成的种子均较少。在放 2 头蜂的榕果里, 钝叶榕传粉榕小蜂所产生的种子是 110.60 ± 9.37 (SE, $n = 25$) 粒, 杨氏榕树金小蜂传粉形成的种有 115.70 ± 14.89 (SE, $n = 20$) 粒, *Lipothymus* sp 传粉形成种子 72.00 ± 14.24 (SE, $n = 15$) 粒, 钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂两种小蜂传粉生产的种子数量相似 (LSD: $P > 0.05$), 并且显著高于 *Lipothymus* sp 传粉形成的种子数量 (LSD: $P < 0.05$)。

在放 3 头蜂的榕果里, 钝叶榕传粉榕小蜂所产生的种子是 113.00 ± 7.16 (SE, $n = 15$) 粒, 杨氏榕树金小蜂传粉形成的种有 128.50 ± 12.16 (SE, $n = 20$) 粒, *Lipothymus* sp 传粉形成种子 108.28 ± 14.67 (SE, $n = 18$) 粒, 杨氏榕树金小蜂传粉形成的种子数量最多, 钝叶榕传粉榕小蜂和 *Lipothymus* sp 形成的种子数量相近, 但三者差异都不显著 ($P > 0.05$)。

1 头钝叶榕传粉榕小蜂传粉产生的种子是 71.41 ± 14.14 (SE, $n = 17$) 粒, 1 头杨氏榕树金小蜂传粉能形成种子 40.67 ± 12.33 (SE, $n = 18$) 粒, 当 1 头钝叶榕传粉榕小蜂和 1 头杨氏榕树金小蜂同在一个果内传粉时, 种子有 54.27 ± 11.23 (SE, $n = 11$) 粒。种子数量居于两种小蜂单独传粉所生产的种子数量之间。同样的方法与 *Lipothymus* sp 的传粉效率相比, 1 头 *Lipothymus* sp 传粉形成的种子数为 70.33 ± 13.96 (SE, $n = 15$), 1 头 *Lipothymus* sp 和 1 头钝叶榕传粉榕小蜂同时传粉生产种子 72.33 ± 12.15 (SE, $n = 12$) 粒, 两者均与 1 头钝叶榕传粉榕小蜂传粉产生的种子数量相似 (图 4)。当两种小蜂同时传粉, 而种子数量没有显著增加。

当比较同一种小蜂放 1 头和 2 头的传粉效率时, 钝叶榕传粉榕小蜂和 *Lipothymus* sp 在放 2 头的果里, 平

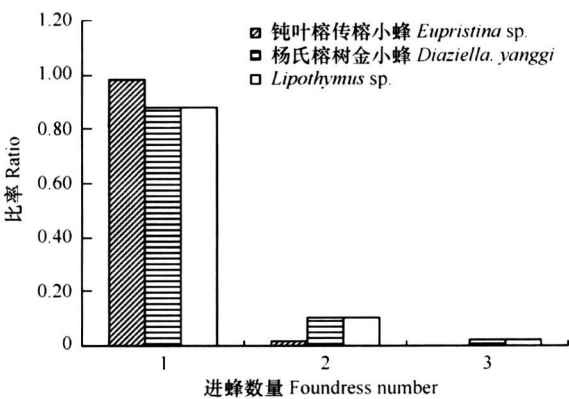


图 2 单果进蜂量
Fig. 2 Foundresses number

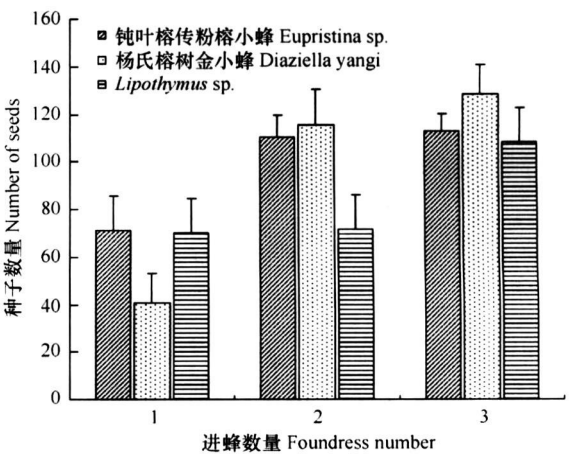


图 3 不同放蜂数量产生的种子数量
Fig. 3 Seeds produced after introducing one, two and three foundresses into syconia in *Ficus curtipes*

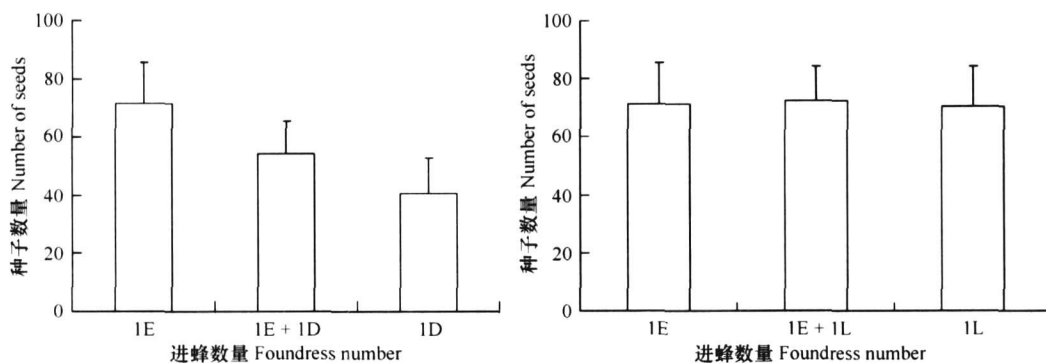


图 4 不同放蜂组合产生的种子数量

Fig. 4 Seeds produced after introducing one, two and three foundresses into syconia in *Ficus curtipes*

E: 钝叶传粉榕小蜂; D: 杨氏榕树金小蜂; L: *Lipothymus* sp. E: *Eupristina* sp.; D: *D. yangi*; L: *Lipothymus* sp.

均传粉效率均降低。杨氏榕树金小蜂则反之, 传粉效率在放 2 头的果里高。

3 讨论

钝叶榕传粉特性如钝叶榕榕果的发育阶段、进蜂阶段、传粉榕小蜂在果内以及果外的行为等与大部分榕树的传粉榕小蜂一样; 但进蜂量和榕小蜂在果内的一些行为学特性与其它榕树上的榕小蜂又有不同之处: 如杨大荣等同在西双版纳热带雨林地区研究聚果榕时, 聚果榕进果内的榕小蜂最佳进蜂量 2 8 头/果^[11]; 彭艳琼等也同在西双版纳热带雨林地区研究木瓜榕时, 进果内的榕小蜂最佳进蜂量为 8 2 头/果^[12]; 而钝叶榕最佳进蜂量为 1 头/果。这表明不同的榕树种类, 其单果的进蜂量是不同的。钝叶榕最为特殊之处是除了钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp 外, 两种金小蜂 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp 也进入到榕果内繁殖, 并能有效地为寄主榕树传粉, 甚至金小蜂的传粉效率可以超过钝叶榕传粉榕小蜂的传粉效率。这一结果与 Jousellin 等研究报道一致^[7]。进

入榕果内繁殖的金小蜂其形态和行为上与传粉榕小蜂发生了趋同演化^[13], 并且有相同的生活史历期, 在雌花期的同一天里进入榕果产卵和繁殖, 并在雄花期时同步羽化, 这说明进入榕果内繁殖的金小蜂与寄主榕树已经协同进化了很长时间。

Here 研究了分布在美洲的 12 种雌雄同株榕树和其榕小蜂繁殖特征的协同进化关系, 研究表明, 雌花期进入榕果的繁殖雌蜂数量对榕树种子数量有重要影响, 随着传粉榕小蜂繁殖雌蜂数量的增加, 榕果内发育成种子的小花所占比例上升^[14]。本研究得到同样的结果, 随着 3 种传粉小蜂的繁殖雌蜂数量的增加, 种子数量增加, 但繁殖雌蜂数量达到一定数量时, 种子数量并没有一直上升, 说明并不是进入榕果内的繁殖雌蜂越多, 传粉效率越高。进入榕果内产卵的金小蜂, 花粉是无意粘附在体壁上被携带传播的, 其传粉的有效性被认为与榕树的传粉模式有关, 在主动传粉的榕树种内, 只是偶有传粉发生, 传粉的有效性可以忽略; 而在被动传粉的榕树上, 它们能有效地为寄主榕树传粉^[7]。被动传粉的榕果内通常生产大量雄花和花粉, 其传粉榕小蜂没有积极传粉行为, 特异地传粉结构花粉刷和花粉筐退化消失^[15]。在这样地系统中, 进入果内繁殖的金小蜂其体壁上可以粘附到大量花粉, 并且其无意识的传粉还是寄主榕树传粉中一种有效的补给, 于是在这个系统

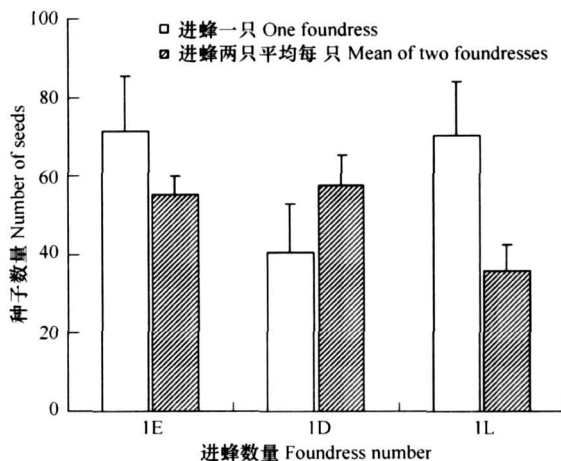


图 5 不同放蜂组合产生的种子数量

Fig. 5 Seeds produced after introducing one, two and three foundresses into syconia in *Ficus curtipes*

E: 钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp.; D: 杨氏榕树金小蜂 *D. yangi*; L: *Lipothymus* sp.

中, 金小蜂的传粉能保留并演化至今。本研究中, 钝叶榕传粉榕小蜂被动地为钝叶榕传粉, 钝叶榕榕果内分布着大量的雄花, 具备金小蜂有效传粉的条件。金小蜂有效地为寄主榕树传粉早期被认为是金小蜂已由寄生向互惠演化^[7], 但后来被证实金小蜂与榕树建立地互惠是不能独立存在的, 主要是金小蜂是不能制造瘦花的寄居类小蜂, 它们必须依赖传粉榕小蜂制造的瘦花产卵繁衍后代, 因此它们是不能替代传粉榕小蜂 (Agaonidae) 在榕 蜂系统的地位^[8]。

杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp 分别结合单头传粉榕小蜂放蜂所形成的种子并没有增加, 说明可能存在传粉资源上的局限或者是存在种间竞争。分别对传粉榕小蜂, 杨氏榕树金小蜂和 *Lipothymus* sp 进行梯度放蜂试验, 放 2 头钝叶榕传粉榕小蜂和 *Lipothymus* sp 的榕果内的种子的平均值低于放单头雌蜂的平均值。放 2 头杨氏榕树金小蜂的榕果内的种子的平均值略高于放单头雌蜂榕果内的种子数量。这样的繁殖差异可能是 3 种传粉者与寄主榕树的互作强度不同造成的, 因此, 深入研究它们与寄主榕树互惠程度具有重要意义。

References

- [1] Galil J Zerroni M, Shalm D B. Carbon dioxide and ethylene effects in the Co-Ordination between the pollinator *Blastophaga quadriceps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytologist* 1973, 72 1113– 1127.
- [2] Wiebes JT. Corevolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1979, 10: 1– 12
- [3] Webber G D. How to be fig wasp? *Annual Review of Entomology*, 2002, 47 299– 330
- [4] Yang D R, Wang R W, Song Q S, *et al*. Rule of seasonal changes of the *Ceratosen* sp in the tropical rainforest of Xishuangbanna Forest Research 2000, 13 (5): 477– 484.
- [5] Boucek Z. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): errors and omissions. *Entomologist's Monthly Magazine*, 1988, 125 85– 86
- [6] van Noort S. Systematics of the sycoecine fig wasps (Agaonidae, Chalcidoidea, Hymenoptera), V (*Philocenus* concluded, generic key, checklist). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen*, 1994, 97 341– 375
- [7] Jusselin E, Rasplus J Y, Kjellberg E. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos* 2001, 94 287– 294
- [8] Zhang F P, Peng Y Q, Guan JM, *et al*. A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators. *Evolutionary Ecology Research* 2008, 10 611– 620
- [9] van Noort S, Peng Y Q, Rasplus J Y. First record of the fig wasp genus *Diaziella* Grandi (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae: Sycoecinae) from the Asian mainland with description of two new species from China. *Zootaxa* 2006, 1337, 39– 59.
- [10] Galil J, Eiskowitch D. On the pollination ecology of *Ficus sycamorus* in East Africa. *Ecology*, 1968, 49: 259– 269.
- [11] Yang D R, Zhao T Z, Wang R W, *et al*. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosen* sp) in the tropical rainforest of Xishuangbanna China. *Zoological Research*, 2001, 22 (2): 125 – 130
- [12] Peng Y Q, Yang D R, Zhou F, *et al*. Pollination biology of *Ficus auriculata* Lour in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* 2003, 27 (1): 111– 117
- [13] Zhang F P, Peng Y Q, Yang D R. Coevolution between two internal ovipositing fig wasps and host *Ficus auripes*. *Journal of Plant Ecology* 2008, 32 (4): 768– 775
- [14] Herre E A. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia* 1989, 45 637– 647.
- [15] Kjellberg E, Jusselin E, Bronstein J L, *et al*. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268 1113– 1121.

参考文献:

- [4] 杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 张光明, 赵庭周. 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*, 2000, 13 (5): 477~ 484
- [11] 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
- [12] 彭艳琼, 杨大荣, 周芳, 等. 木瓜榕传粉生物学. *植物生态学报*, 2003, 27 (1): 111~ 117.
- [13] 张凤萍, 彭艳琼, 杨大荣. 钝叶榕果实内繁殖的两种榕小蜂 (Agaonidae) 与寄主榕树间的协同进化. *植物生态学报*, 2008, 32 (4): 768~ 775.