

传粉榕小蜂与榕树的繁衍

甄文全¹, 朱朝东¹, 杨大荣², 黄大卫^{1*}

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐仑 650223)

摘要: 榕树传粉现象被广泛地作为研究协同进化特别是互惠共生的重要模式之一。本文总结了榕果与传粉榕小蜂的有关研究, 试图解释其形态结构之间的相互适应, 总结传粉榕小蜂的传粉行为, 探讨传粉榕小蜂在雌雄同株及雌雄异株榕树上的传粉模式, 讨论传粉榕小蜂的寄主专一性, 并展望中国在榕小蜂方面的研究前景。

关键词: 传粉榕小蜂; 榕树; 传粉; 协同进化; 互惠共生

中图分类号: Q965.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2004)01-0099-07

Pollinator fig wasp and fig propagation

ZHEN Wen-Quan¹, Zhu Chao-Dong¹, Yang Da-Rong², Huang Da-Wei^{1*} (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 10008, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun, Yunnan 666303, China)

Abstract: The fig pollination is widely regarded as one of the models for studying the coevolved mutualism. This synthesis of the researches on fig pollination attempts to interpret the morphological adaptations between figs and fig wasps, to review the pollinating behaviors of fig wasps, to summarize the pollination models in monoecious and dioecious figs, and to discuss the host specificity of pollinators. Finally, the prospect of fig wasp studies in China is outlined.

Key words: Agaoninae; *Ficus*; pollination; coevolution; mutualism

榕树是热带植物区系中最大的木本属种之一, 单株结实率是所有树种中最高的, 是热带雨林生态系统中的一类关键树种。在热带雨林植物群落中, 它占据了乔木层、灌木层和藤本等层次的一定空间, 既为鸟兽、蝙蝠、昆虫、土壤动物和微生物等提供食物和栖息场所, 也为多种腐生、附生、寄生、荫生植物提供良好的生存环境(杨大荣等, 2001)。

在榕果内外, 生活着众多小蜂, 榕树与榕小蜂之间、不同种小蜂之间构成了非常复杂的关系。加之榕树既有雌雄同株, 也有雌雄异株, 使这些关系更加复杂。根据榕小蜂对榕树是否具有传粉功能, 将这些小蜂分为传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂。一种榕果可供多达 29 种榕小蜂生存(Compton and Hawkins, 1992)。有些榕小蜂为榕属植物传粉, 有些专门取食和寄生榕树的种子, 还有些可能寄生榕果中的其它小蜂。一方面, 榕树与传粉榕小蜂之间构成一种非常独特的协同进化关系, 几乎每一种榕树都有专一

的榕小蜂为其传粉; 另一方面, 众多非传粉榕小蜂的存在, 使我们对榕小蜂与榕树的关系、对榕小蜂不同种类之间关系的理解变得异常困难。小蜂总科中与榕属植物有关的种类主要涉及榕小蜂科(Agaonidae), 也包括了长尾小蜂科(Torymidae)、金小蜂科(Pteromalidae)、广肩小蜂科(Eurytomidae)、刻腹小蜂科(Ormyridae)和姬小蜂科(Eulophidae)的少数种类。正因为如此复杂的系统, 研究和了解榕树与榕小蜂间的各种关系(生态学关系、生物学关系、行为学关系、种间关系等等)对发展生物学的基础理论支柱——生物进化论具有重大意义。

从分类学和生物学的意义上, Bouček (1988, 1993)提出所有幼虫取食榕果组织的榕小蜂是一个单系, 即榕小蜂科。在该科中有 6 个亚科, 其中包括一个传粉榕小蜂亚科(Agaoninae)和 5 个非传粉榕小蜂亚科。通常, 多数学者认为榕小蜂既包括传粉榕小蜂, 也包括非传粉榕小蜂(West et al., 1996; Herre

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-105); 中国科学院动物研究所知识创新领域前沿项目(KSCX3-IOZ-01)

作者简介: 甄文全, 男, 1971 年生, 博士研究生, 主要从事榕树与榕小蜂的研究, E-mail: zhenwq@panda.ioz.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence; E-mail: huangdw@panda.ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2003-06-02; 接受日期 Accepted: 2003-10-15

et al., 1997)。但 Rasplus 等(1998)研究认为,原来属于榕小蜂科的种类不是一个单系,而将具有传粉作用的传粉榕小蜂亚科提升到科级水平。本文所指榕小蜂仍然采用大多数学者通用的前一种分类系统(Bouček, 1993),但只讨论传粉榕小蜂。

据 Noyes(2002)的统计:现已定名的传粉榕小蜂已有 23 属 357 种,世界上约有 750 种榕树,因此还有大量的传粉榕小蜂新的种类有待鉴定描述。

本文的目的是结合我们的一些观察结果,总结近年来有关传粉榕小蜂的传粉模式相关的研究进展。除特别指明外,本文所用图片为作者拍摄。

1 传粉榕小蜂与榕果形态结构之间的适应及传粉行为

1.1 形态适应

榕树的花果极为特殊,所有小花都着生在一个由封闭的隐头花序形成的中空榕果(syconium)(图 1, 2)的内壁上。外表看起来像果实的部分习称为花托(receptacle),该花托从严格意义上讲应为总花托(或花序托),是动物食用的主要部分。在这种花托内,着生着少则成百、多则上万的小花(florets)。这些小花分化为雄花、瘦花或雌花。在榕果的顶端,有一个小孔(ostiole)。小孔内表面排列着由许多苞片(bracts)构成的通道,该通道是传粉榕小蜂进入榕果内的惟一途径,也是榕果与外界交流的唯一通道。

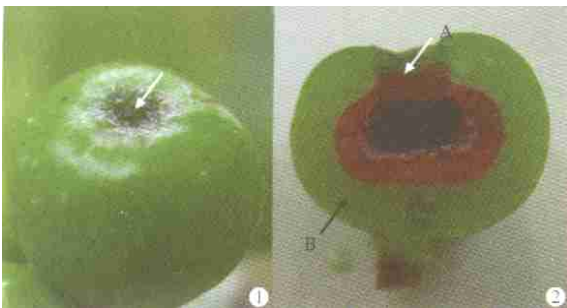


图 1~2 水同木榕果

Figs. 1 - 2 Fruits of *Ficus fistulosa*

1. 外观示小孔; 2. 榕果纵剖, 示苞片(A)花托(榕果壁)(B)

1. The syconium showing ostiole; 2. The straight-cut syconium showing bracts (A) and receptacle (B).

因为平时苞片封闭很紧,小孔不开放,几乎没有任何昆虫可以进入榕果果腔,所以该孔形成了调节榕树与传粉榕小蜂相互之间高度专一性的第一道物理性屏障。作为榕树与传粉榕小蜂这一共生系统的另一成员,传粉榕小蜂要繁衍下一代,就必须进入榕果内产卵。传粉榕小蜂在形态和结构上发生了许多

变化,以适应钻孔。例如,雌蜂头部扁(图 3),上颚具附器,附器上有成排的小齿(图 4);头部正面有个大大的触角窝,在钻孔的过程中,该窝可以容纳触角柄节到第三节,从而减少前进的阻力。榕树一开花,雌蜂受到吸引,进入榕果,产卵后死去。随着传粉机制的进化,有些传粉榕小蜂失去了某些特征。

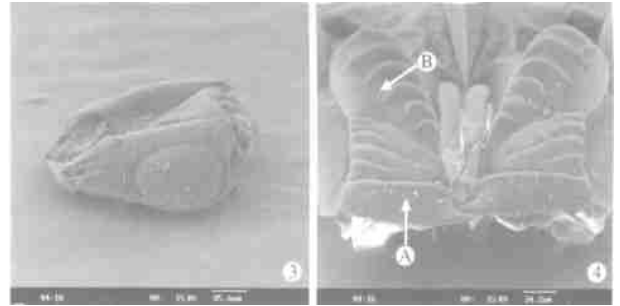


图 3~4 聚果榕传粉小蜂(♀)

Figs. 3 - 4 The head of *Ceratosolen fusciceps* (♀)

3. 头侧面观; 4. 上颚(A)与上颚附器(B)

3. Latero-frontal view; 4. Mandibles (A) and their appendages (B).

传粉榕小蜂的幼虫完全在榕果内发育,所以许多作者认为榕树与传粉小蜂之间是严格的协同进化关系(Janzen, 1979; Bouček, 1988)。榕果内壁着生的小花按性别可分为雄花和雌花。雄花产生花粉,传粉榕小蜂可以携带花粉到下一期另一植株的榕果中。雌花的花柱长短不一,长花柱小花一般可发育成籽花(seed floret),短花柱小花通常发育成瘦花(gall floret)。同时小花可具花梗,从而子房可在榕果内壁上分几层排列。当榕果进入雌花期(receptive),榕果小孔苞片松动,传粉榕小蜂就可以进入榕果。一旦传粉榕小蜂成功进入,它们就开始寻找产卵位点,并为雌花传粉。

传粉榕小蜂雌蜂将产卵针沿着花柱插入子房并产卵。只有产在子房的珠被与珠心之间的卵才能孵化,在那里幼虫以子房内发育的胚乳组织为食(Cunningham, 1888; Galil and Eisikowitch, 1968a, b; Grover and Chopra, 1971)。

绝大多数传粉榕小蜂雄蜂所参与的生活史仅限于果腔内。雄蜂(雄虫)大多数是无翅的,复眼、触角、跗节均退化。雄虫出瘦后,在含有雌蜂的虫瘦上咬一个洞,它的可伸缩式的腹部末端插入虫瘦,完成交配。此时,无论榕果内有或无液体,多数雄虫均表现出呼吸上的形态适应(图 5)(Compton and McLaren, 1989)。前足胫节的刺与距,膨大的腿节,可伸缩的触角,都使雄虫适应在榕果壁上挖出蜂孔的行为(Weiblen, 2002)。

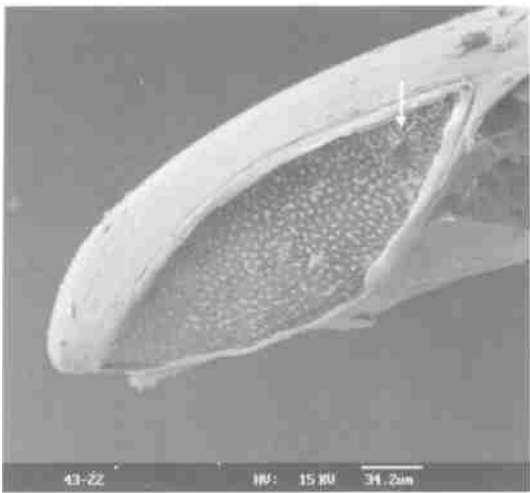


图5 聚果榕传粉小蜂(♂)并胸腹节气门

Fig. 5 The spiracle in propodeum of *Ceratosolen fusciceps* (male)

1.2 传粉行为

很长一段时间内,榕果如何授粉一直是个谜。2000 多年前亚里斯多德和他的学生 Theophrastus 就已经知道,无花果 *Ficus carica* (L.) 要想成功繁殖,就必须要有有一种小蜂的存在。与榕小蜂传粉有关的构造包括位于前足基节的花粉筐(coxal corbiculae)、或者位于中胸上的花粉袋(pollen pockets)和腹节之间的沟(Ramirez, 1978)。

根据传粉榕小蜂的传粉行为可以分为主动传粉和被动传粉两种类型。多数传粉榕小蜂雌蜂站在花柱层上,用产卵针探测子房,当有合适的子房时,将产卵针沿花柱伸向子房内。在主动传粉的种类中,当雌蜂拉出产卵针前,其前足同时或交替折叠向后,用跗节和爪垫触摸花粉袋,取出花粉,放在虫体周围的柱头上(图 6,7)。但在被动传粉的种类中,传粉榕小蜂的足几乎没有任何主动散布花粉的动作,或者中胸上没有花粉袋,而靠腹节之间的沟被动传粉(Galil et al., 1977; Okamoto et al., 1981)。

2 传粉榕小蜂的传粉模式

2.1 雌雄同株榕树上的传粉模式(图 8a, b)

理论上,雌雄同株榕树的每个榕果都要产生花粉、种子和榕小蜂。传粉榕小蜂后代和种子在同一榕果内发育。每株榕树都要为传粉榕小蜂抚育后代,因为这是它们唯一的被授粉方式。

Galil 和 Eisikowitch (1971) 首先报道了传粉榕小蜂产卵器短,其不能伸达的子房发育成种子。后来研究表明,对于传粉榕小蜂,它们的产卵器几乎可以伸达果内所有子房。但是更进一步的研究发现,对



图6 传粉榕小蜂产卵与传粉过程模式图
(Galil & Eisikowitch, 1968)

Fig. 6 The behavioral mode of oviposition and pollination of fig pollinator (Galil & Eisikowitch, 1968)



图7 聚果榕传粉小蜂在聚果榕内产卵

Fig. 7 A female of *Ceratosolen fusciceps* ovipositing in *Ficus racemosa*

雌雄同株的榕树,大多数传粉榕小蜂后代更喜欢在短花柱的子房内发育(Newton and Lomo, 1979; Baijnath and Ramcharun, 1983, 1988; Compton, 1993)。当认识到雌雄同株的花柱长度分布频率是单峰型(unimodal)时,以花柱长短不同调节种子和传粉榕小蜂产量的说法受到了批评(Bronstein, 1988)。

2.2 雌雄异株榕树上的传粉模式(图 8c, d)

雌雄异株榕树的传粉模式与雌雄同株差别很大。雌雄异株的雌果与雄果在外部形态上没有差异,但传粉榕小蜂与种子分别产生于同一种榕树的不同植株上的两类榕果中。虽然雌雄异株的雌、雄榕果内都生有雌花,但它们的功能是不同的。雄果虽含有大量雌花,但不执行雌花的功能。本应该发育成种子的子房,却为传粉榕小蜂的后代提供生长

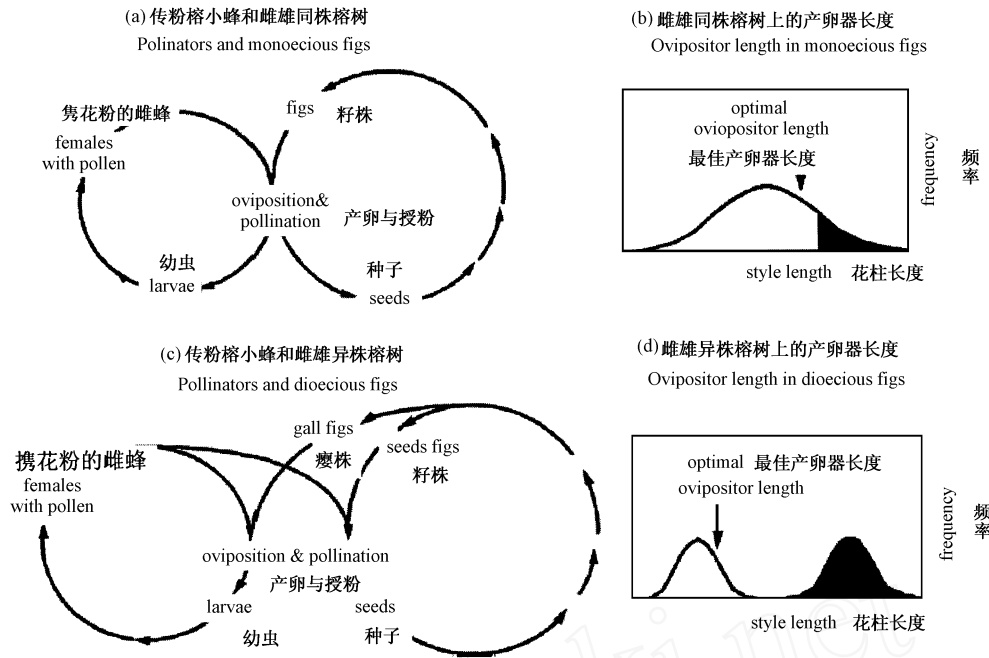


图8 传粉榕小蜂生活史、传粉模式及小蜂产卵器长度与花柱长度相互关系(仿 Weiblen, 2002)

Fig. 8 Life cycles of pollinating fig wasps and the interaction between ovipositor length and fig style length (Weiblen, 2002)

(a) 雌雄同株, 传粉榕小蜂幼虫和种子在同一榕果同发育成熟。(b) 在雌雄同株中, 最优产卵器长度较花柱长度稍长; 短花柱中的种子成为小蜂幼虫的食物, 但长花柱中的种子保留下来(图中的阴影部分)。(c) 雌雄异株, 两种榕果都可授粉; 小蜂幼虫在瘦花中发育, 种子在种子花中发育。(d) 在雌雄异株的榕果中, 小蜂产卵器长度稍长于瘦花的花柱长度, 但它较种子花花柱长度短; 二型长度花柱将雌花分成瘦花和种子花。(a) In monoecious *Ficus*, pollinator larvae and seeds mature in the same fig. (b) Optimal ovipositor lengths in monoecious figs are slightly longer than the average style length. Seeds in short-styled flowers are destroyed by larvae, but seeds in long-styled flowers tend to survive, as indicated by the shaded area under the curve. (c) In dioecious *Ficus*, there are two types of figs and both are pollinated. Wasp larvae develop in gall figs and seeds develop in seed figs. (d) Ovipositors associated with functionally dioecious *Ficus* are slightly longer than the style length in gall figs, but they are unable to reach the in seed figs. Dimorphic style lengths divide the maturation of pollinators and seeds into seed figs (shaded) and gall figs (not shaded), respectively.

发育所需的营养 (Beck and Lord, 1988; Neeman and Galil, 1978)。因此雄果上的雌花只形成虫瘿而抚育榕小蜂后代, 不产生种子。在传粉榕小蜂出蜂期, 雄果内雄花产生大量花粉供传粉榕小蜂携带, 所以这种果功能上是雄性的。而雌果中的雌花只产生种子, 传粉榕小蜂的后代不能在这种榕果内生存。因此雄株也称为瘦株 (gall-fig), 雌株称为籽株 (seed-fig) (Berg, 1990)。

雌雄异株榕树的一个明显特征是花柱长短二型 (dimorphism)。雄株 (瘦株) 其榕果内小花的花柱长度短于传粉榕小蜂产卵针的长度, 传粉榕小蜂的卵可以送达子房, 所以能育出传粉榕小蜂的后代。然而, 雌株榕果内子房的花柱长度长于传粉榕小蜂产卵器的长度, 传粉榕小蜂产卵针不能伸达子房, 所以在这种榕果内就不能产生传粉榕小蜂的后代。这种特殊结构关系保证这种雌果内只能产生种子。因此, 这种果在功能上是雌性的。总的看来, 雌雄异株榕树的不同榕果既可产生传粉榕小蜂, 也可产生种

子, 从而完成榕树自身的繁殖。

雌雄异株传粉模式经过近一个世纪的研究才初见端倪 (Cunningham, 1888; Baker, 1913; Williams, 1928; Galil, 1973; Beck and Lord, 1988; Corlett *et al.*, 1990; Weiblen *et al.*, 1995)。雄果与雌果对传粉榕小蜂的雌蜂都有吸引力 (Patel *et al.*, 1995; Anstett *et al.*, 1998; Weiblen *et al.*, 2001); 传粉榕小蜂为两种果传粉, 但后代只在雄果内发育 (Galil, 1973; Corlett *et al.*, 1990)。

3 传粉榕小蜂的寄主专一性

在动物与植物的相互作用系统中, 榕树与传粉榕小蜂之间构成一种非常独特的共生关系。在 750 多种榕树中, 几乎每一种都有专一的传粉榕小蜂为其传粉 (Ramirez, 1970; Janzen, 1979; Wiebes, 1979; Berg and Wiebes, 1992; Weiblen, 2002), 极少有例外。

一对一的寄主专一性模式是有事实根据的。几

种榕树在火山岛上定植下来,需要依靠协助榕树种群扩散的特殊传粉榕小蜂的存在(Compton *et al.*, 1994)。在北美,外来榕树的本地化过程,也需要从其它洲引入各自的传粉榕小蜂(Nadel *et al.*, 1992)。

传粉榕小蜂的专一性是由榕树与传粉榕小蜂之间化学通讯物质的专一性所维系的。传粉榕小蜂雌蜂被雌花期榕果释放的挥发性化学物质所吸引(van Noort *et al.*, 1989; Hossaert-McKey *et al.*, 1994)。目前已鉴定出无花果 *Ficus carica* 吸引 *Blastophaga psenes* 的化学物质(Gibernau *et al.*, 1997)。不同榕树显然有不同的挥发性引诱物质(Ware *et al.*, 1993)。

在自然情况下,传粉榕小蜂很少找错寄主。*F. carica* 可以进行种内杂交,由 *B. psenes* 传粉诱导。但无花果 *F. carica* 与 *F. pumila* 之间用同样的方法进行杂交没有取得成功,因为 *B. psenes* 不能进入 *F. pumila* 榕果中(Condit, 1950)。由于传粉榕小蜂的错误识别产生可育的 F_1 代例子还未见报道。人工授粉可得到杂交子代表明,寄主选择是前生殖隔离(pre-reproductive isolation)的重要机制(Weiblen, 2002)。

另一方面,一些打破寄主专一性的报道涉及到本地传粉榕小蜂访问外来榕树。在佛罗里达, *F. aurea* 与菩提树 *F. religiosa* 可产生杂交种;为 *F. aurea* 传粉的本地传粉榕小蜂 *Pegoscapus mexicanus* 可以访问外来的榕树(Ramirez, 1994)。Rasplus (1994)列举出在特定环境下榕树有多于1种的传粉榕小蜂例子。真正的传粉小蜂与进行“欺骗”的小蜂共存(Compton *et al.*, 1991)。这一现象是在非洲聚果榕 *F. sycomorus* 中发现的, *Ceratosolen galili* 是传粉榕小蜂的欺骗者,而 *C. arabicus* 是真正的传粉榕小蜂。另外,在同一地区,偶尔有2种传粉榕小蜂生活于同一种寄主中,如在 *F. sur* 中的 *Ceratosolen flabellatus* 和 *C. silvestrianus* (Kerdelhué *et al.*, 1997)。这种情况表明,分异的生境选择(divergent habitat preference)也是生殖隔离的一种方式(Michaloud *et al.*, 1986)。

4 中国传粉榕小蜂研究展望

在近几年中,我国科学家已经开始研究与榕树和榕小蜂相关的科学问题。在榕小蜂传粉方面,雀榕(陈勇等, 2001), 薛荔(陈勇等, 2003a), 珍珠莲(陈勇等, 2003b), 鸡嗉果榕(王秋艳等, 2003), 聚果榕(杨大荣等, 2001), 对叶榕(杨大荣等, 2002), 高榕

(谷海燕和杨大荣, 2003)和木瓜榕(彭艳琼等, 2002, 2003)等榕树上的传粉榕小蜂的传粉生物学和传粉行为得到初步观察。少数榕树种类的生态学,如群落结构和分布特点、季节变化规律等也得到相应的研究。从2002年起,我们开始在西双版纳热带植物园从事榕小蜂的有关研究,积累了近10种榕小蜂的行为和生物学的数据与资料。总体上讲,我国有关榕树和榕小蜂的研究没有得到相应的重视,目前的研究大部分停留在描述性研究的层次上,缺少系统的比较性研究和理论层面上的探讨。今后应该在以下几个方面还应加强研究:

(1)准确的物种鉴定对于任何关于榕树和榕小蜂的研究都非常重要:我国对榕树和传粉榕小蜂的分类研究较少,特别是传粉榕小蜂的分类几乎没有人进行专门研究,因此,开展有关榕树与榕小蜂的研究必须加强我国在二者分类学方面的研究;

(2)榕小蜂和榕树各自的分子系统学研究,以及二者基于系统发育的协同进化研究应该成为我国学者的新起点;

(3)有关榕树与榕小蜂的生态学模型、进化模型将是我们必须关注的内容,进化机理和规律必须成为我国科学家的主攻领域;

(4)分子生物学与生态学的结合,与分类学的结合,与行为学的结合,将会为我们解释榕树与榕小蜂协同进化提供新的方法和新的思路。

传粉榕小蜂在分类学、生物学、生态学和行为学等方面丰富的多样性,以及与榕树相互作用的协同进化系统,为利用比较系统发育研究法检验有关进化假设提供了可能性。多学科研究方法的交叉应用,定会给榕树与榕小蜂的研究带来新的希望。

致谢:来自第一署名单位的作者特别感谢与中国科学院西双版纳植物园的合作。后者为本文第一作者提供了良好的工作与生活条件。本项目得到中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-105)和动物研究所知识创新领域前沿项目(KSCX3-I0Z-01)的资助。

参考文献 (References)

- Anstett MC, Gibernau M, Hossaert-McKey M, 1998. Partial avoidance of female inflorescences of a dioecious fig by their mutualistic pollinating wasps. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 265: 45 - 50.
- Bajjnath H, Ramcharun S, 1983. Aspects of pollination and floral

- development in *Ficus capensis* Thunb. (Moraceae). *Bothalia*, 14: 883 - 888.
- Bajjnath H, Ramcharun S, 1988. Reproductive biology and chalcid symbiosis in *Ficus burtt-davyi* (Moraceae). *Monogr. Syst. Bot.*, 25: 227 - 235.
- Baker CF, 1913. A study of caprifigation in *Ficus nota*. *Philipp. J. Sci. (D)*, 8: 63 - 83.
- Beck NG, Lord EM, 1988. Breeding system in *Ficus carica*, the common fig. II. Pollination events. *Am. J. Bot.*, 75: 1 913 - 1 922.
- Berg CC, 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Mem. NY Bot. Gard.*, 55: 169 - 185.
- Berg CC, Wiebes JT, 1992. African Fig Trees and Fig Wasps. Amsterdam: North-Holland.
- Bouček Z, 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). Wallingford, UK: CAB Int. 832 pp.
- Bouček Z, 1993. The genera of chalcidoid wasp from *Ficus* fruit in the New World. *Nat. Hist.*, 27: 73 - 217.
- Bronstein JL, 1988. Mutualism, antagonism and the fig-pollinator interaction. *Ecology*, 69: 298 - 1 302.
- Chen Y, Li HQ, Ma WL, 2001. A study on pollination ecology of *Ficus virens* and its insect pollinators. *Acta Ecol. Sin.*, 21: 1 569 - 1 574. [陈勇,李宏庆,马炜梁,2001. 雀榕及其传粉昆虫传粉生态研究. 生态学报, 21: 1 569 - 1 574]
- Chen Y, Li HQ, Ma WL, 2003a. Egg-laying and pollinating behavior of *Blastophaga pumilae*. *Acta Entomol. Sin.*, 46: 35 - 39. [陈勇,李宏庆,马炜梁,2003a. 薛荔榕小蜂产卵和传粉行为. 昆虫学报, 46(1): 35 - 39]
- Chen Y, Li HQ, Ma WL, 2003b. Pollination system of *Ficus sarmentosa* var *henryi*. *Chinese J. Ecol.*, 22: 14 - 17. [陈勇,李宏庆,马炜梁,2003b. 珍珠莲传粉系统的研究. 生态学杂志, 22: 14 - 17]
- Compton SG, 1993. One way to be a fig. *Afr. Entomol.*, 1: 151 - 158.
- Compton SG, Hawkins BA, 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, 91: 68 - 74.
- Compton SG, Holton KC, Rashbrook VK, 1991. Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollinating Agaonid fig wasp. *Biotropica*, 23(2): 188 - 194.
- Compton SG, McLaren FAC, 1989. Respiratory adaptations in some male fig wasps. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Ser. C*, 92: 57 - 71.
- Compton SG, Rasplus J-Y, Ware AB, 1994. African fig wasp parasitoid communities. In: Hawkins BA, Sheehan W eds. Parasitoid Community Ecology, Oxford University Press. 343 - 368.
- Condit TJ, 1947. The Fig. Waltham, Mass, Chronica Botanica.
- Condit TJ, 1950. An interspecific hybrid of *Ficus*. *J. Hered.*, 41: 165 - 168.
- Corlett RT, Boudville V, Seet K, 1990. Seed and wasp production in five fig species (*Ficus*, Moraceae). *Malayan Nature Journal*, 44(2): 97 - 102.
- Cunningham DD, 1888. On the phenomena of fertilization in *Ficus roxburghii* Wall. *Ann. R. Bot. Gard. Calcutta*, 1 (Append.): 11 - 51.
- Galil J, 1973. Pollination in dioecious figs: pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. *Gard. Bull. (Singapore)*, 26 (2): 303 - 311.
- Galil J, Eisikowitch D, 1968a. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.*, 67: 745 - 758.
- Galil J, Eisikowitch D, 1968b. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49: 259 - 269.
- Galil J, Eisikowitch D, 1971. Studies on mutualistic symbiosis between syconia and sycophilous wasps in monoecious figs. *New Phytol.*, 70: 773 - 787.
- Galil J, Neeman G, 1977. Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.). *New Phytol.*, 79, 163 - 171.
- Gbernau M, Buser HR, Frey JE, Hossaert-McKey M, 1997. Volatile compounds from extracts of figs of *Ficus carica*. *Phytochemistry*, 46: 241 - 244.
- Gover H, Chopra RN, 1971. Observations on oviposition, nutrition and emergence of some fig insects. *J. Ind. Bot. Soc.*, 50A: 107 - 115.
- Gu HY, Yang DR, 2003. Community structure and species diversity of fig wasps from *Ficus altissima*. *Biodiversity Science*, 11(3): 188 - 196. [谷海燕,杨大荣,2003. 高榕小蜂群落结构及物种多样性的初步研究. 生物多样性, 11(3): 188 - 196]
- 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, UK: Cambridge Univ. Press. 226 - 239.
- Hossaert-McKey M, Gbernau M, Frey JE, 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.*, 70: 185 - 191.
- Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 13 - 51.
- Kerdelhu C, Hochberg ME, Rasplus J Y, 1997. Active pollination of *Ficus sur* by two sympatric fig wasp species in West Africa. *Biotropica*, 29: 69 - 75.
- Kjellberg F, Jouselin E, Bronstein JL, Patel A, Yokoyama J, Rasplus J-Y, 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 268: 1 113 - 1 121.
- Michaloud G, Michaloud-Pelletier S, Wiebes JT, Berg CC, 1986.

- The co-occurrence of two pollinating species of fig wasp and one species of fig. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Ser. C*, 88: 93 - 119.
- Nadel H, Frank JH, Knight RJ, 1992. Escapees and accomplices: the naturalization of exotic *Ficus* and their associated faunas in Florida. *Florida Entomologist*, 75(1): 29 - 38.
- Neeman G, Galil J, 1978. Seed set in the male syconia of the common fig *Ficus carica* L. (caprificus). *New Phytol.*, 81(2): 375 - 380.
- Newton LE, Lomo A, 1979. The pollination of *Ficus vogelii* in Ghana. *Bot. J. Linn. Soc*, 78:21 - 30
- Noyes J, 2001. Interactive Catalogue of World Chalcidoidea. 2nd ed. CD-Rom. Taxapad and The Natural History Museum.
- Okamoto M, Tashiro M, 1981. Mechanism of pollen transfer and pollination in *Ficus erecta* by *Blastophaga nipponica*. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, 34: 7 - 16.
- Patel A, Anstett M-C, Hossaert-McKey M, Kjellberg F, 1995. Pollinators entering female dioecious figs: Why commit suicide? *J. Evol. Biol.*, 8(3): 301 - 313.
- Peng YQ, Yang DR, Wang QY, Zhou F, Lou JR, 2002. On the structure and distribution of the insect communities of *Ficus auriculata*. *Acta Entomol. Sin.*, 45(5): 629 - 635. [彭艳琼, 杨大荣, 王秋艳, 周芳, 罗进荣, 2002. 木瓜榕上昆虫群落结构及分布特征. *昆虫学报*, 45(5): 629 - 635]
- Peng YQ, Yang DR, Wang QY, Zhou F, Lou JR, 2003. Pollination biology of *Ficus auriculata* Lour. in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sin.*, 27: 111 - 117. [彭艳琼, 杨大荣, 王秋艳, 周芳, 罗进荣, 2003. 木瓜榕传粉生物学. *植物生态学报*, 27: 111 - 117]
- Ramirez BW, 1969. Fig wasps: the mechanism of pollen transfer. *Science*, 163: 580 - 581.
- Ramirez BW, 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution* 24: 680 - 691.
- Ramirez BW, 1978. Evolution of mechanisms to carry pollen in Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Tijdschr. Entomol.*, 121: 279 - 93
- Ramirez WB, 1994. Hybridization of *Ficus religiosa* with *F. septica* and *F. aurea* (Moraceae). *Rev. Biol. Trop.*, 42: 339 - 342.
- Rasplus J-Y, 1994. The one-to-one specificity of the *Ficus*-Agaoninae mutualism: how casual? In: van der Maesen LJG, van der Burgt XM, van Medenbach de Rooy JM eds. The Biodiversity of African Plants. Dordrecht: Kluwer Academic. 639 - 649.
- Rasplus J-Y, Kerdelhue C, Le Chainche I, Mondor G, 1998. Molecular phylogeny of fig wasps Agaonidae are not monophyletic. *CR Acad. Sci. Paris*, 321: 517 - 527.
- van Noort S, Ware AB, Compton SG, 1989. Pollinator-specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi*. *S. Afr. Tydskr. Wet.*, 85:323 - 324.
- Wang QY, Yang DR, Peng YQ, 2003. Pollination behaviour and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, China. *Acta Entomol. Sin.*, 46: 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*, 46(1): 27 - 34]
- Ware AB, Kaye PT, Compton SG, van-Noort S, 1993. Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Syst. Evol.*, 186: 147 - 156.
- Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 299 - 330.
- Weiblen GD, Yu DW, West SA, 2001. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 268: 651 - 659.
- Weiblen GD, Flick B, Spencer H, 1995. Seed set and wasp predation in dioecious *Ficus variegata* from an Australian wet tropical forest. *Biotropica*, 27(3): 391 - 394.
- West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS, 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.*, 23(4): 447 - 458.
- Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 1 - 12.
- Williams FX, 1928. Studies in tropical wasps-their hosts and associates (with descriptions of new species). *Bull. Exp. Sta. Hawaii*, 19: 1 - 29.
- Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS, 2001. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 22: 125 - 130. [杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 张光明, 宋启示, 2001. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂传粉生态学. *动物学研究*, 22(2): 125 - 130]
- Yang DR, Peng YQ, Song QS, Zhang GM, Wang RW, Zhao TZ, Wang QY, 2002. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna, China. *Acta Botanica Sinica*, 44: 519 - 526. [杨大荣, 彭艳琼, 宋启示, 张光明, 王瑞武, 赵庭周, 王秋艳, 2002. 西双版纳热带雨林对叶榕传粉生物学. *植物学报*, 44(5): 519 - 526]

(责任编辑: 袁德成)