

# 对叶榕传粉小蜂性比率的调节和稳定

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

(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 100039)

**摘要:** 传粉榕小蜂呈现偏雌的性比率, 单双倍体性别决定系统、局域配偶竞争和近交效应被认为是调节偏雌性比率的 3 个主要机制。通过研究影响对叶榕传粉小蜂性比率的因素, 结果表明: 传粉榕小蜂的偏雌性比率随局域配偶竞争强度的降低而增加; 受母代雌蜂交配次数的影响, 随着母代雌蜂交配次数的增加, 子代的偏雌性比率逐渐降低, 这一结果首次揭示了传粉榕小蜂的交配次数对性比率的影响, 并在个体水平上定量了性比率变异与雌蜂交配频次的关系。传粉小蜂的性比率与共生的非传粉小蜂的关系, 非传粉小蜂的介入直接减少了传粉小蜂的数量, 甚至对传粉小蜂的种群有显著影响, 结果发现非传粉小蜂对传粉小蜂雌雄性的分配比率没有显著影响, 传粉榕小蜂仍能正常地进行繁殖。传粉与非传粉者小蜂之间作用关系的确定, 可为进一步理解两者的稳定共生的机制提供科学证据。

**关键词:** 对叶榕; 传粉小蜂; 非传粉小蜂; 性比率

文章编号: 1000-0933(2005)06-1347-05 中图分类号: Q145, Q965.8 文献标识码: A

## Adjustment and stabilization of sex ratio in *Ceratosolen solmsi marchali*

PENG Yan-Qiong<sup>1, 2</sup>, YANG Da-Rong<sup>1\*</sup>, WANG Qiu-Yan<sup>1</sup> (*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1347 ~ 1351.

**Abstract:** All fig-pollinating wasps share a similar life cycle. Generally some number of mated foundress wasps enter a receptive male fig, lay eggs in ovaries of flowers, then and die. The offspring finish development within the ovary. The wingless adult males first emerge from natal galls, and crawl around the interior of syconium, and mate with females still contained in galls. The mated female wasps then emerge from their galls, gather pollen, leave the syconium, and disperse to begin the cycle anew. The natural history of fig-pollinating wasps makes them well suited for the study of sex ratio evolution, especially local mate competition (LMC), and good fits have been obtained between empirical data and model predictions incorporating LMC and inbreeding effects at the population level. At present, LMC, inbreeding and haplodiploidy are generally regarded as three mechanisms of adjusting progeny sex ratio in fig wasps. Undoubtedly, the haplodiploid genetic system favors a female-biased sex ratio, and its effect is independent of any influence of LMC or inbreeding, a mother may adjust the sex ratio of her brood by fertilizing or not fertilizing eggs with sperm she stores in the spermatheca. However, LMC and inbreeding cannot explain all variation observed in sex ratios. In this study, we analyzed the impact on pollinator sex ratio of pollinator adjustment and non-pollinators. The results showed: (i) Sex ratio increases with reduced LMC intensities; (ii) The proportion of males drops with increasing foundress mating times, this being the first reported negative relationship between sex ratio and mating times; (iii) non-pollinating fig wasps did not affect the sex ratio of fig-pollinating wasps. *Philotrypes* drained food resources from pollinators and starved them to death. *Apocrypta bakeri* parasitized pollinators or *Philotrypes* and directly killed them.

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(30200220, 30170171); 云南省应用基础基金资助项目(2002C0010Q, 2001C0065M); 中国科学院知识创新工程重要方向基金资助项目(KSCX2-SW-105)

收稿日期: 2004-02-14; 修订日期: 2004-10-26

作者简介: 彭艳琼(1974~), 女, 云南宜良人, 博士生, 主要从事进化生态学研究。E-mail: pengyq@xtbg.ac.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

**Foundation item:** The National Natural Science Foundation of China (No. 30200220, No. 30170171); the Natural Science Foundation of Yunnan Province (No. 2002C0010Q, No. 2001C0065M) and Knowledge Innovation Project of CAS (No. KSCX2-SW-105)

**Received date:** 2004-02-14; **Accepted date:** 2004-10-26

**Biography:** PENG Yan-Qiong, Ph. D. candidate, mainly engaged in evolutionary ecology. E-mail: pengyq@xtbg.ac.cn

Though three species of non-pollinating fig wasps decreased pollinator numbers, no significant impact on pollinator sex ratio was found. Ensuring normal reproduction of fig-pollinating wasps might be a key factor that enables non-pollinating fig wasps to successfully invade the fig-pollinator mutualism system and coexist in the long term.

**Key words:** *Ficus hispida*; fig-pollinating wasp; non-pollinating fig wasps; sex ratio

在随机交配的二倍体种群中, Fisher 指出亲代在子代雌性和雄性之间的基因投资是相等的, 只有 1 : 1 的性比率才是进化上稳定的性比率<sup>[1]</sup>。对于性别决定系统不对称的单双倍性物种, Hamilton 研究了包括传粉榕小蜂在内的 26 个物种, 发现这些物种通常存在亚种群, 在整个种群内交配不是随机进行的, 而是在局限的亚种群内完成, 其性比率呈现出极端偏雌的现象。于是, Hamilton 驳斥了 Fisher 平衡性比率理论中的随机交配假说, 提出了著名的局域配偶竞争理论 (Local mate competition 简称 LMC), 并且认为 LMC 支持一个偏雌的性比率<sup>[2]</sup>。之后, 传粉榕小蜂作为理想的材料被应用于性比率进化的研究<sup>[3~6]</sup>。

传粉榕小蜂呈现出偏雌的性比率, 被认为是单双倍性别决定系统、局域配偶竞争和近交效应共同调节的结果, 并表现为: 随着局域配偶竞争强度的增加, 性比率逐渐下降; 而且越是近交的种群, 性比率越偏雌; 当一只雌蜂繁殖时, 性比率是最低的<sup>[7~9]</sup>。正如其它膜翅目昆虫, 榕小蜂单双倍性系统导致了遗传投资在两性之间分配的不对称, 决定了榕小蜂姐妹之间的关系更近, 亲缘系数为 0.75; 而兄妹之间的亲缘系数仅为 0.25, 从性比率的 ESS (Evolutionarily stable strategy) 问题考虑, 性比率保持 3 : 1 才稳定, 也就是当生殖雌虫的数量刚好是雄虫数量的 3 倍时, 雄虫的生殖成功率也刚好是雌虫的 3 倍, 因为在这样的情况下, 平均每个雄虫可以同 3 个雌虫交配, 刚好能够弥补姐妹与兄妹的亲缘系数 (0.75) 与 (0.25) 的倍差。只有这样, 才能保证经由兄弟和姐妹的单位投资获得相等的遗传效应<sup>[10, 11]</sup>。因此, 单双倍性系统本身就支持一个偏雌的性比率, 而且这种调节榕小蜂偏雌性比率的机制是独立于任何因素在发生作用的。至于调节榕小蜂偏雌性比率的局域配偶竞争和近交两个机制, 在种群水平上已经获得很好验证<sup>[6, 8]</sup>, 而且影响偏雌性比率的其它因素也都落脚到局域配偶竞争和近交两方面来解释<sup>[12, 13]</sup>, 但是对于个体水平上出现的性比率变异, 仅被认为是稳定性选择的结果 (Stabilizing selection), 还没有得到定量的验证<sup>[14, 15]</sup>。本研究以对叶榕传粉小蜂 (*Ceratosolen solmsi marchali*) 为例, 在种群和个体水平上, 研究传粉小蜂自身差异和非传粉小蜂的引入对其性比率的调节和稳定作用。

1 研究材料和方法

1.1 研究材料 对叶榕传粉小蜂 *Ceratosolen solmsi marchali* Mayr 和非传粉小蜂 *Philotrypesis pilosa* Mayr、*Philotrypesis* sp.、*Apocrypta bakeri* Joseph (表 1)。

表 1 4 种榕小蜂的生物学特征

Table 1 Biological character of every fig wasps

物种 Species	群落中的角色 Roles in community	产卵方式 Oviposition pattern	产卵果 Ovipositing figs	
			直径 Diameter (cm)	果壁厚 The thickness of fig wall (cm)
<i>C. solmsi marchali</i>	传粉者和造瘿者	进入果腔产卵	1.850 ± 0.161	0.407 ± 0.038
<i>P. pilosa</i>	寄居于有传粉者卵的子房中	从果外产卵	1.850 ± 0.161	0.407 ± 0.038
<i>Philotrypesis</i> sp.	寄居于有前面两者或两者之一幼虫的子房中	从果外产卵	2.317 ± 0.286	0.482 ± 0.057
<i>A. bakeri</i>	寄生于前三者的幼虫体	从果外产卵	2.563 ± 0.275	0.509 ± 0.045

1.2 研究方法

1.2.1 传粉小蜂梯度放蜂实验 选择对叶榕的雄树作为单果隔离放蜂的实验树。用纱网袋 (20cm × 20cm, 120 筛目) 隔离刚结的隐头果, 当果进入雌花期时, 从果周围捕捉飞翔的雌性传粉小蜂, 进行单果隔离放蜂实验, 放蜂组合设置为每果放 1 头、3 头和 5 头 3 个组合, 单果放蜂完成后, 继续套上隔离袋, 直到隐头果成熟, 让子代榕小蜂自然羽化在隔离袋内。最后获得正常的成熟果: 放一头的 39 果、放 3 头的 80 果、放 5 头的 34 果。解剖成熟果, 收集每个单果内所有的榕小蜂后代, 并统计雌雄蜂数量。了解不同局域配偶竞争强度对传粉小蜂性比率的调节作用

1.2.2 不同交配频次的雌蜂单果放蜂实验 用纱网袋隔离刚结的隐头果, 当果进入雌花期时, 依据雌蜂瘿花上交配孔的数量, 挑选交配过 1 次、2 次和 3 次的对叶榕传粉小蜂的雌蜂, 进行单果隔离放蜂实验, 交配 1 次、2 次和 3 次的雌蜂, 1 蜂放 1 果, 单果放蜂完成后, 继续套上隔离袋, 直到隐头果成熟, 让子代榕小蜂自然羽化在隔离袋内。最后获得正常成熟果: 交配 1 次的雌蜂果 16 个、交配 2 次的雌蜂果 27 个、交配 3 次的雌蜂果 35 个。解剖成熟果, 收集每个单果内所有的榕小蜂后代, 并统计雌雄蜂数量。了解乱交制中雌蜂的交配频次对子代性比率的调节作用。

1.2.3 自然种群单果收蜂以及排除非传粉小蜂的实验 用纱网袋隔离刚结的隐头果, 当果进入雌花期时, 解开纱网袋, 让传粉

小蜂自由进入果内产卵, 间隔 1d 后再把纱网袋套上, 防止其它非传粉小蜂产卵寄生。到隐头果接近成熟时, 及时采摘, 让子代榕小蜂自然羽化在隔离袋内。共收集到成熟果 34 个, 解剖成熟果, 收集每个单果内所有的榕小蜂后代, 并统计雌雄蜂数量。此外, 在对叶榕雄树上采集自然的接近成熟的隐头果, 用纱网袋单果分装, 让榕小蜂自然羽化在袋中, 并及时收集隐头果内的各类小蜂雌雄虫, 共收集了 358 个单果内的榕小蜂, 最后统计了每类小蜂的雌雄虫数量。比较有无非传粉小蜂时, 传粉小蜂的性比率变化。通径分析是最近被成功用于分析种间作用的一种方法<sup>[16]</sup>, 通径系数消除了回归系数的单位, 是标准化后的回归系数, 表示因素对结果的影响程度, 数值范围[- 1, 1], 绝对值越大, 说明因素对结果的影响程度越大。通径系数是通过 SPSS 11.0 获得。

2 结果与分析

2.1 局域配偶竞争对性比率的调节

传粉榕小蜂的交配在种群内并不是随机进行, 而是在单个隐头果构建的亚种群内完成交配, 并呈现出典型的局域配偶竞争现象。局域配偶竞争通过不同的强度作用于传粉榕小蜂的性比率进化, 在自然种群中, 传粉榕小蜂通常依据隐头果腔内的雌性死蜂数量来判断局域配偶竞争的强度, 死蜂数量多, 表示局域配偶竞争强度小, 随着死蜂数量的减少, 局域配偶竞争的强度逐渐加强。当 1 只、3 只和 5 只对叶榕传粉小蜂分别在单个隐头果内繁殖时, 传粉小蜂的母代数量与其生产的子代数量之间呈显著的正相关关系( $R = 0.472, p < 0.01, n = 242$ ); 而且, 由于局域配偶竞争强度的不同, 其作用的性比率之间也出现明显差异, 并随着局域配偶竞争强度的减弱, 性比率逐渐增加(表 2)。

2.2 交配制度对性比率的调节

传粉榕小蜂的交配是在孤立的隐头果内进行的, 在对叶榕传粉小蜂种群内, 一只雌蜂可成功地与 1~3 只雄虫交配, 一只雄虫也可与 1~12 只雌虫进行交配, 交配制度呈现出乱交制。由于雌性榕小蜂从交配中得到的遗传好处不一样, 在子代的发育进程中, 完成整个发育期的子代数量也不相同。对于单双倍性别决定机制的物种, 其雌性的交配次数对生雌还是产雄有很大影响, 当一只雌蜂能获得多次交配时, 卵子受精的机会将增多, 发育成雌性的比率也将增加, 子代性比率将随着母亲交配次数的增多而逐渐下降(见表 2)。

2.3 榕小蜂群落内种间关系及每类非传粉小蜂对传粉小蜂的影响

在对叶榕隐头果小蜂群落中, 共存着 1 种传粉小蜂和 3 种非传粉小蜂, 它们通过不同的食性和相异的产卵时间, 共同分割隐头果内的雌花资源。传粉小蜂 *C. solmsi marchali* 是最先在子房中产卵的小蜂, 紧接着是 *P. pilosa*, 它不能制造瘿花, 就把卵产在传粉小蜂刚产过卵的子房中, 与传粉小蜂并肩发育, 为争夺食物资源往往产生排斥性竞争, 是一类寄生性(Inquiline)小蜂。产卵器较长的 *Philotrypesis* sp. 稍晚一些来到果面上产卵, 同样它也是寄生性小蜂, 也不能制造瘿花, 卵就产在果腔内已经膨大的瘿花内, 在这些瘿花内生活着 *C. solmsi marchali* 和 *P. pilosa*, 或是前两者之一的幼虫, 三类小蜂吃同样的食物——被传粉榕小蜂产卵刺激膨大的子房胚乳, 最后导致传粉小蜂由于食物匮乏而被饿死。最后产卵的是 *A. bakeri*, 它是肉食性的, 把卵直接产到先它产卵的 3 种小蜂的幼虫体内, 靠它们体内营养物质发育生长, 最后使被寄生的虫体营养耗完死亡, 所以 *A. bakeri* 是一类重寄生性

表 2 局域配偶竞争强度对性比率的调节  
Table 2 The adjustment on sex ratios of the intensities of local mate competition

局域配偶竞争的强度 LMC intensities	样本量 n Sample number	子代数量 Total brood sizes	子代性比率 Progeny Sex ratios (Mean ± S.d)
1	94	247.628 ± 131.733 <sup>a</sup>	0.159 ± 0.101 <sup>a</sup>
3	92	471.217 ± 240.477 <sup>b</sup>	0.240 ± 0.139 <sup>b,c</sup>
5	56	630.625 ± 469.320 <sup>c</sup>	0.262 ± 0.105 <sup>c</sup>

不同的字母表示两平均数之间在 0.01 水平上有显著差异, 相同的字母表示没有差异 The different letter express significant difference at 0.01 levels, the same letter means no difference; 下同 the same below

表 3 不同交配次数的雌蜂与变异的子代性比率  
Table 3 The various sex ratios in broods with one foundress mated different times

雌蜂的交配次数 Mating times of foundresses	样本量 n Sample number	子代数量 Total brood sizes	子代性比率 Progeny sex ratios (Mean ± S.d)
1	40	145.325 ± 96.746 <sup>a</sup>	0.235 ± 0.140
2	50	219.635 ± 129.047 <sup>b</sup>	0.202 ± 0.149
3	46	207.652 ± 122.122 <sup>ab</sup>	0.191 ± 0.144

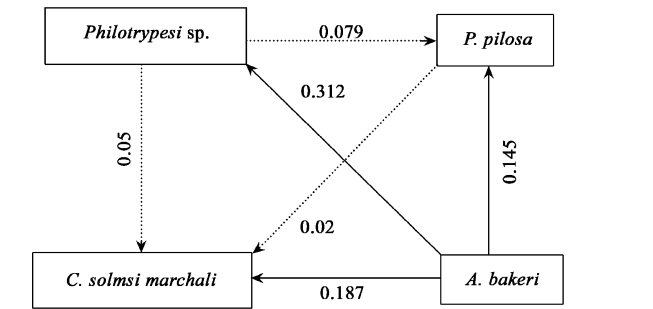


图 1 对叶榕小蜂的种间作用关系和作用强度  
Fig. 1 Interspecific relationship and interactive intensities among fig wasps in *Ficus hispida*  
实线表示种间作用显著, 虚线表示没有显著的作用, 箭头表示作用方向, 数值是通径系数, 表示作用的强度 Black lines represent significant interaction, dashed lines represent nonsignificant interaction, arrowheads represent effort direction; Numbers are path coefficients, that show the intensities interspecific interaction

(Hyperparasitic)小蜂。从图 1 可见,3 种非传粉小蜂与传粉小蜂的关系呈正相关关系,其中 *A. bakeri* 对其它 3 种小蜂都有极显著的影响,而寄居性的两个 *Philotrypesis* 种对传粉小蜂的影响没有显著性,后来的 *Philotrypesis* sp. 也没有显著地扼杀同属的 *P. pilosa*。由于 3 种非传粉小蜂是依赖于传粉小蜂的种群,关键之一就是不能破坏传粉小蜂的正常繁殖,因此,非传粉小蜂的存在通常没有显著影响传粉小蜂的种群,即使显著降低传粉小蜂的种群,但决不明显影响其性比组成,影响其繁殖平衡(见表 4)。

2.4 排除非传粉小蜂的变异性比率

自然群落中的每类非传粉小蜂都不同程度地减少着传粉小蜂的种群数量,但是都没有影响传粉小蜂的正常繁殖,也就是说每一种非传粉小蜂都能独立地共生于榕树——传粉小蜂互惠体系之中。累积 3 种非传粉小蜂的作用效应,明显可以看出 3 种非传粉小蜂的存在,可减少单果传粉小蜂 31.86% 种群数量,但是为了借助传粉小蜂——榕树互惠体系稳定繁衍,它们共同的寄居和寄生也没有显著影响传粉小蜂的性比组成( $F_{1,390} = 0.776, p = 0.379$ )。这反映着共生在一起的传粉和非传粉小蜂有一个长期协同的物种进化过程,非传粉小蜂对互惠体系表现出来的微弱影响,其负作用方面足可以忽略,而正向可能对限制传粉小蜂和榕树种群的急剧膨胀,调控着系统的平衡和稳定(表 5)。

表 4 非传粉小蜂对传粉小蜂种群和性比的影响  
Table 4 The effect on pollinator population and sex ratio of non-pollinating fig wasps

非传粉小蜂种类 Non-pollinator species	对传粉者种群的影响 Effect on population		对传粉者性比率的影响 Effect on sex ratio	
	$F_{\text{population}}$	$p \text{ value}$	$F_{\text{sex ratio}}$	$p \text{ value}$
<i>P. pilosa</i>	1.228	0.205	1.125	0.307
<i>Philotrypesis</i> sp.	1.129	0.258	0.656	0.972
<i>A. bakeri</i>	2.544	< 0.001	0.740	0.803

表 5 非传粉榕小蜂对传粉榕小蜂性比率的影响  
Table 5 The effect of non-pollinating waspa on sex ratios of fig-pollinating wasps

处理 Control	样本量( $n$ ) Sample number	子代数量 Total brood sizes	性比率 Sex ratios (Mean $\pm$ S. d)
排除非传粉小蜂①	34	295.677 $\pm$ 214.358	0.2101 $\pm$ 0.130
有非传粉小蜂②	358	201.344 $\pm$ 158.684	0.234 $\pm$ 0.155

① Expel the non-pollinating fig wasps; ② Not expel the non-pollinating fig wasps

3 讨论

3.1 通过控制性梯度放蜂实验,获得了不同局域配偶竞争强度下,传粉榕小蜂的性比率变化规律:随着局域配偶竞争强度的降低,性比率逐渐增加。性比率变化趋势与 Hamilton 的模型预测和 Herre 的研究结论相吻合,但比模型预测的低<sup>[2,4,8]</sup>。

3.2 导致榕小蜂偏雌性比率进化的局域配偶竞争理论以及近交效应在种群水平上获得了很好的验证,确无法解释个体水平上表现出来的性比率差异<sup>[6,8]</sup>。West and Herre 认为个体水平上的性比率变异是稳定性选择(stabilizing selection)的结果<sup>[15]</sup>;从榕小蜂产卵模式上也在寻找个体间变异的证据<sup>[17]</sup>;最近,通过微卫星定位标记研究,发现一些传粉榕小蜂种群内存在形态上区分不了的隐种(cryptic species),被认为个体差异源自遗传上的差异<sup>[18]</sup>。由于传粉榕小蜂极端雌多雄少的分布格局,直观上掩盖了雌性多次交配的可能,因此,在所有相关的理论假设中,都认为雌蜂只交配一次<sup>[2,3,6,8]</sup>。然而,在观测对叶榕传粉小蜂的交配行为中,发现雌蜂可以交配 1~3 次,而且通常与不同的雄虫进行交配,并且雌蜂不同交配次数导致的性比率变异在试验中也获得了验证。否定了榕小蜂雌蜂交配一次的假设,这一研究发现将推动对传粉榕小蜂交配系统的重新认识,以及对相关模型的完善和发展。

3.3 非传粉小蜂的造瘿、寄居或寄生直接减少了传粉小蜂的数量,长期以来,被认为给榕树——传粉小蜂互惠系统带来了负面影响<sup>[19~23]</sup>。非传粉小蜂产卵的原始资源是传粉小蜂,而不是雌花资源,它们都是依赖传粉小蜂的存在而存在,自然群落中的关系表明 3 类非传粉小蜂与传粉小蜂均呈现正相关关系。非传粉小蜂的介入,虽然减少了传粉小蜂的数量,但并没有显著改变两性的分配比率。由于没有直接竞争产卵位点的造瘿者,非传粉小蜂在对叶榕及其传粉小蜂互惠系统中仅显示出弱的、足可以忽略的负面影响。*Apocrypta* 属小蜂在非洲的榕小蜂群落中是一种造瘿者,并且与传粉者 *Ceratosolen* 属呈负相关关系<sup>[16]</sup>,而 Godfray 则报道 *Apocrypta* 是 *Apocryptophagus* 的寄生者<sup>[12]</sup>。在叶榕小蜂群落中, *Apocrypta* 属扮演着不同的角色, *Apocrypta bakeri* 是寄生者,不但可以寄生传粉小蜂 *C. solmsi marchali*,还寄生于 *Philotrypesis* 属的两个种。这些种间关系的确定,对理解榕树——榕小蜂共生稳定的机制有重要意义。

References:

[ 1 ] Fisher R A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1930.  
[ 2 ] Hamilton W D. Extraordinary sex ratios. *Science*, 1967, **156**: 477~488.  
[ 3 ] Frank S A. Hierarchical selection theory and sex ratio . On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution*, 1985, **39**: 949~964.  
[ 4 ] Herre E A. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature*, 1987, **329**: 627~629.

- [ 5 ] Kathuria P K, Greeff J M, Compton S G, *et al.* What fig wasps sex ratios may or may not tell us about sex allocation strategies. *Oikos*, 1999, **87**: 520 ~ 530.
- [ 6 ] West S A, Murray M G, Machado C A, *et al.* Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, 2001, **409**: 510 ~ 513.
- [ 7 ] Hamilton W D. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: Blum M S and Blum N A eds. *Reproductive competition and sexual selection in insects*. London: Academic Press, 1979. 167 ~ 220.
- [ 8 ] Herre E A. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, 1985, **228**: 896 ~ 898.
- [ 9 ] 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 and Crespi B C eds. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arthropods*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 226 ~ 239.
- [ 10 ] Trivers R L and Hare H. Haplodiploidy and the evolution of the social insect. *Science*, 1976, **191**: 249 ~ 263.
- [ 11 ] Cook J M. Sex determination in the hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity*, 1993, **71**: 421 ~ 435.
- [ 12 ] Godfray H J C. Virginity in haplodiploid population: a study on fig wasps. *Eco. Entomol.*, 1988, **13**: 283 ~ 291.
- [ 13 ] Greeff J M. Mating system and sex ratios of a pollinating fig wasp with dispersing males. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 2002, **269**: 2317 ~ 2323.
- [ 14 ] Greeff J M. How serious is the assumption of no phenotypic variation in optimality models? A sex ratio example. *South African Journal of Science*, 1998, **94**: 269 ~ 270.
- [ 15 ] West S A and Herre E A. Stabilizing selection and variance in fig wasp sex ratios. *Evolution*, 1998, **52**: 475 ~ 485.
- [ 16 ] Kerdelhué C, Rossi J P and Rasplus J Y. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, 2000, **81**: 2832 ~ 2849.
- [ 17 ] Greeff J M and Compton S G. Sequential oviposition and optimal sex ratios in pollinating fig wasps. *Ecol. Entomol.*, 1996, **21**: 300 ~ 302.
- [ 18 ] Molbo D, Machado C A, Sevenster J G, *et al.* Cryptic species of fig-pollinating wasps: Implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *PNAS*, 2003, **100**: 5867 ~ 5872.
- [ 19 ] 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 trees species in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(9): 1798 ~ 1806.
- [ 20 ] Xu L, Yang D R, Peng Y Q, *et al.* The community structure and the interspecific relationship of the fig wasps in syconia of *Ficus racemosa* L. in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(8): 1554 ~ 1560.
- [ 21 ] Kerdelhue C and Rasplus J Y. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 1996, **75**: 3 ~ 14.
- [ 22 ] Bronstein J L. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, 1991, **61**: 175 ~ 186.
- [ 23 ] West S A and Herre E A. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps Idarnes and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. London Ser. B.*, 1994, **258**: 67 ~ 72.

#### 参考文献:

- [ 19 ] 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生态群生态特性. *生态学报*, 2003, **23**(9): 1798 ~ 1806.
- [ 20 ] 徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 西双版纳聚果榕隐头果内小蜂群落结构及种间关系. *生态学报*, 2003, **23**(8): 1554 ~ 1560.