

一种非传粉榕小蜂的繁殖策略及其对榕—蜂互利共生系统的影响

王振吉^{1,2} 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: 为了解非传粉榕小蜂与榕树—传粉榕小蜂互利共生系统的作用方式和作用强度, 从而揭示它们长期稳定共存的原因, 作者于2008年在西双版纳热带植物园研究了钝叶榕(*Ficus curtipes*)非传粉榕小蜂*Walkerella* sp.与榕—蜂互利共生系统的相互关系。我们野外直接观察*Walkerella* sp.的产卵繁殖行为, 并对*Walkerella* sp.和传粉榕小蜂进行控制放蜂实验。实验包括4类处理榕果: 传粉榕小蜂单种放蜂果, *Walkerella* sp.单种放蜂果, *Walkerella* sp.与传粉榕小蜂混合放蜂果, 自然果。结果表明, *Walkerella* sp.在榕果外产卵, 并且可以将卵产在多个榕果上。单因素方差分析结果表明: 混合放蜂果和自然果内传粉榕小蜂后代数量差异不大($P = 0.46$), 但都显著低于传粉榕小蜂单种放蜂果($P < 0.01$); 在传粉榕小蜂单种放蜂果以及混合放蜂果内种子数量不存在显著差异($P = 0.33$), 但都显著高于自然果($P < 0.01$)。自然果内*Walkerella* sp.后代数量与传粉榕小蜂数量呈显著的相关关系, 而在混合放蜂果内两者呈低度负相关。*Walkerella* sp.与种子数量在自然果和混合放蜂果都不存在显著的相关关系。单因素方差分析结果表明, *Walkerella* sp.单种放蜂果、混合放蜂果及自然果中*Walkerella* sp.数量不存在显著差异($P < 0.01$)。对自然果内所有种类小蜂的相关分析表明: *Walkerella* sp.与其他非传粉榕小蜂都不存在显著的相关关系, 这说明不存在寄居或复寄生的非传粉榕小蜂种类控制*Walkerella* sp.的数量。而*Walkerella* sp.之所以没有完全利用榕果内的小花资源繁殖后代, 是由于产卵量有限和后代必须依靠传粉榕小蜂雄虫打开苞片口才能离开榕果, 必须给传粉小蜂留下一些繁殖资源。

关键词: 互利共生, *Ficus curtipes*, 榕小蜂, 繁殖策略, *Walkerella* sp.

Reproductive strategy and impact on the fig–pollinator mutualism of one non-pollinating fig wasp species

Zhenji Wang^{1,2}, Fengping Zhang^{1,2}, Yanqiong Peng¹, Darong Yang^{1*}

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

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

Abstract: In order to understand the nature and intensity of interactions between non-pollinating fig wasps and fig–pollinator mutualist wasps, and consequently shed light on why they coexist, we studied interactions between *Walkerella* sp. and the *Ficus curtipes* fig–pollinator mutualism in Xishuangbanna Botanical Garden in 2008. The reproductive behaviour of *Walkerella* sp. was studied by means of observation, and a controlled experiment was applied to study interspecies relationships. Figs only with pollinator, figs only with *Walkerella* sp., figs with both pollinator and *Walkerella* sp. and natural figs were compared in this research. *Walkerella* sp. was observed ovipositing on the outside of the fig. One *Walkerella* sp. can oviposit on many figs. ANOVA showed that the number of pollinator in figs with both pollinator and *Walkerella* sp. is significantly lower than that in figs only with pollinator ($P < 0.01$), while the number of seed did not differ between figs with only pollinators and figs with both *Walkerella* sp. and pollinator ($P = 0.33$). The number of *Walkerella* sp. did not differ among figs with only *Walkerella* sp., figs with both pollinator and *Walkerella* sp. and natural

收稿日期: 2008-12-22; 接受日期: 2009-02-18

基金项目: 中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目(08LY051K01)和国家自然科学基金 (30571507, 30670358)

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

figs. Our results support the hypothesis that *Walkerella* sp. affects pollinator number, but not seed number and there is no inquiline or parasitoid affecting the number of *Walkerella* sp. The requirement of male pollinators to dig a hole in the fig wall may limit the number of *Walkerella* sp. eggs in the figs.

Key words: mutualism, *Ficus curtipes*, fig wasp, reproductive strategy, *Walkerella* sp.

互利共生关系是两类生物甚至更多类生物长期协同进化的产物(Janzen, 1985; 管俊明等, 2007)。传粉榕小蜂与榕树之间具有典型的互利共生关系(Janzen, 1979; 甄文全等, 2004), 它们所组成的互利共生系统被认为是研究物种间协同进化关系最有代表性的模式系统之一(Ramirez, 1970; Wiebes, 1979; 杨大荣等, 2001, 2005; 翟树伟等, 2007)。除传粉榕小蜂外, 系统中还生活着多种非传粉榕小蜂。根据非传粉榕小蜂发育特点, 可将其分为造瘿者(gall-maker), 寄居者(inquiline)和复寄生者(parasitoid)(Bronstein, 1991; Compton & Hawkins, 1992; Cook & Power, 1996)。造瘿者将卵产在雌花子房内致使子房膨大转变为瘿花, 其幼虫以子房内膨大的胚乳为食; 寄居者的成虫将卵产于其他传粉或非传粉榕小蜂形成的瘿花内, 与前者争夺瘿花内的食物资源; 复寄生者的成虫把卵产在其他小蜂幼虫体内, 孵化后以其他小蜂的幼虫为食。

非传粉小蜂或者是利用榕果的雌花, 或者是寄生或寄居, 而不提供任何回报, 一直以来被认为对榕—蜂互利共生系统有负面影响(Compton & Hawkins, 1992; West *et al.*, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000)。那么为什么这些非传粉榕小蜂能与榕—蜂系统共存, 而不会导致系统中的一方或整个系统瓦解呢? 要解释这个问题首先需要弄清各种非传粉榕小蜂与互利共生系统的具体作用方式和作用强度。目前我们对非传粉榕小蜂与互利共生系统之间, 以及不同种类非传粉榕小蜂之间的相互关系通常是根据自然单果内各种小蜂出现的频率和分布格局来推测(West *et al.*, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000), 但West等(1996)指出这种推测方法不能反映小蜂之间的真实关系。只有弄清每类非传粉榕小蜂到榕果产卵的准确时间, 并开展定量的放蜂实验, 才能了解它们之间真实的作用方式和作用强度。

虽然前人对非传粉榕小蜂与榕—蜂互利共生系统的关系有一些研究(Compton & Hawkins, 1992; Cook & Power, 1996; West *et al.*, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000), 但是目前还很少有研究采用定量控制实

验的方法。本研究选取钝叶榕(*Ficus curtipes*)为研究材料, 通过控制放蜂实验来验证*Walkerella* sp.与榕—蜂互利共生系统之间的作用方式和作用强度。通过研究我们试图回答如下问题: (1) *Walkerella* sp.会采取怎样的繁殖策略? (2) *Walkerella* sp.是否会对榕—蜂互利共生系统中的传粉榕小蜂后代数量以及榕树种子数量产生影响? (3) 是否存在寄居或复寄生的非传粉榕小蜂控制*Walkerella* sp.后代数量? (4) *Walkerella* sp.与榕—蜂互利共生系统共存的原因?

1 材料和方法

1.1 研究材料

钝叶榕为雌雄同株, 由*Eupristina* sp. 进行传粉。在西双版纳热带植物园, 钝叶榕一年挂果两次。*Walkerella* sp.是最先到榕果产卵的非传粉榕小蜂, 雌雄异型, 雌虫有翅, 雄虫无翅, 雌蜂在果外将产卵器刺入果内产卵。除了*Walkerella* sp.外, 本研究还涉及了其他5种非传粉榕小蜂, *Sycobia* sp., *Lipothymus* sp., *Ficomila* sp., 杨氏榕树金小蜂(*Diaziella yangi*)和*Philotrypesis* sp.。其中*Lipothymus* sp.和杨氏榕树金小蜂进入果内产卵, 另外3种果外产卵。

1.2 研究方法

1.2.1 *Walkerella* sp.产卵行为观察

从钝叶榕刚刚结一批新果开始, 标记30个榕果, 观察每天到榕果产卵的非传粉榕小蜂的种类。当发现有*Walkerella* sp.到榕果产卵时, 观察其产卵行为。观察持续到雄花期。

1.2.2 放蜂实验

用纱网袋(20×20, 120筛目)隔离30个无任何小蜂产卵的钝叶榕幼果, 待果进入雌花期时, 解开隔离袋, 每个榕果内放进一只传粉小蜂, 然后再继续套袋隔离。另选择60个*Walkerella* sp.产过卵的榕果, 用纱网袋(20×20, 120筛目)进行单果套袋隔离, 其中30个果让其自然发育到成熟状态, 另30个榕果发育到雌花期时每果放入1只传粉榕小蜂。待榕果发育到雄花期, 采摘传粉榕小蜂单种放蜂果(I)、*Walkerella* sp.单种放蜂果(II)、传粉榕小蜂和

Walkerella sp.混合放蜂果(III)以及自然果(IV)4类处理榕果。每果放入一个纱网袋内。*Walkerella* sp.单种放蜂果用小刀切开使其出蜂,其他榕果自然出蜂。所有小蜂用乙酸乙酯杀死后,保存在75%的酒精内,统计每个果内小蜂和种子的数量。

1.2.3 数据分析

样本间方差齐性检验采用Levene方法。样本间差异采用单因素方差分析,并利用最小显著差数法(LSD)比较两两样本间的差异程度。相关性分析选用Pearson指数。所有计算分析都采用SPSS16.0软件。

2 结果

2.1 雌蜂产卵行为

Walkerella sp.是前花期最先到钝叶榕果上产卵的榕小蜂。雌蜂落到榕果表面后,立即在表面爬行,并用触角敲击榕果表面,寻找适合的产卵位点。一般每果上可停留1-7只。探测到合适的产卵位点后,向前移动一小段距离,使产卵器末端与触角探测到的位置相接触,接着腹部上扬,将产卵丝从腹部抽出,刺入果壁,并慢慢伸入果内,然后*Walkerella* sp.将上扬的腹部放下,开始产卵。产卵时雌蜂身体在果面几乎保持不动。产卵平均时间为 49 ± 6.89 min ($n = 16$),最长为132 min,最短7 min。产卵结束后,雌蜂腹部再次上扬,顺势拔出产卵丝,并将其收回腹内,然后腹部落回果面,完成一次产卵全过程。完成一次产卵后,*Walkerella* sp.会继续在果上寻找产卵位点,若发现没有合适的产卵位点,便会飞到其他果上继续寻找。从第一只*Walkerella* sp.到榕果产卵到所有*Walkerella* sp.结束产卵历时约9 d。在此期间榕果果径变化明显,从 5.75 ± 0.09 mm ($n = 39$)增长到 7.72 ± 0.11 mm ($n = 39$)。

2.2 *Walkerella* sp.对榕-蜂互利共生系统的影响

在三种不同实验处理的榕果中,传粉榕小蜂单种放蜂果内榕小蜂后代数为 20.50 ± 5.07 只($n = 8$),显著高于*Walkerella* sp.和传粉榕小蜂混合放蜂果内的 6.37 ± 1.45 只($n = 20$)($P < 0.01$),也显著高于自然果内的 5.19 ± 0.75 只($n = 28$)($P < 0.01$),而混合放蜂果内传粉榕小蜂后代数和自然果内差异不显著($P = 0.46$)(图1a)。种子数量也是在传粉榕小蜂单种放蜂果内最高,达到了 27.88 ± 7.28 粒($n = 8$);混合放蜂果其次,为 22.27 ± 3.63 粒($n = 20$),但两者差异并不

显著($P = 0.33$)。自然果内的种子数量为 12.50 ± 1.65 粒($n = 28$),显著低于前两种处理的榕果($P < 0.01$)(图1b)。

自然果内*Walkerella* sp.后代数量与传粉榕小蜂后代数量呈显著的负相关,相关系数为 -0.60 ($P = 0.09$),而混合放蜂果内二者的数量呈低度负相关,相关系数为 -0.36 ($P = 0.14$)。混合放蜂果和自然果中,*Walkerella* sp.后代数量与种子数量之间都不存在显著的相关关系。

2.3 *Walkerella* sp.与钝叶榕内其他小蜂的关系

Walkerella sp.单种放蜂果内*Walkerella* sp.后代的数量最多,为 7.36 ± 1.22 只($n = 13$);其次是自然果内,为 6.08 ± 1.05 只($n = 13$);混合放蜂果内最少,为 5.43 ± 1.24 只($n = 20$)。虽然3类榕果内*Walkerella*

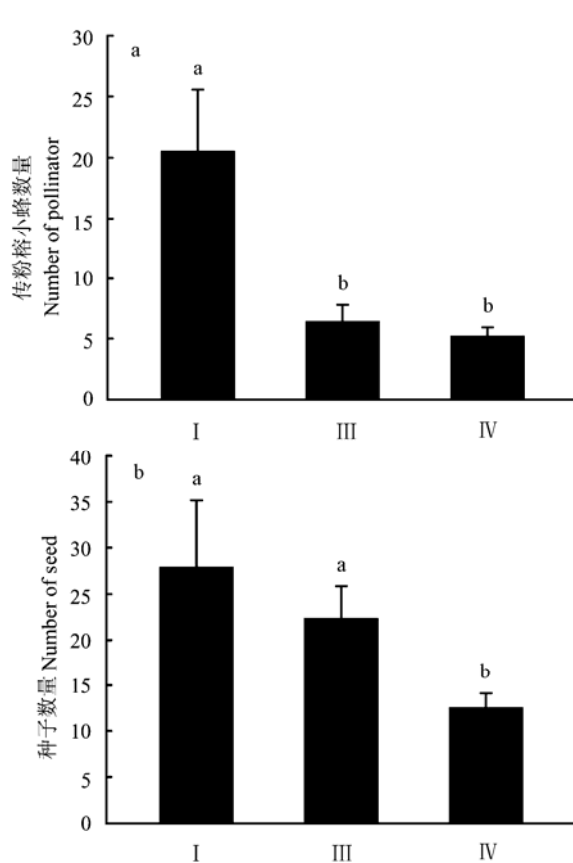


图1 不同处理榕果内传粉榕小蜂后代和种子数量的比较(相同的字母表示差异不显著,不同的字母表示差异显著,平均值±标准误)。I: 仅放传粉榕小蜂; III: 传粉榕小蜂 + *Walkerella* sp.; IV: 自然果。

Fig. 1 Comparison of pollinator offspring and seed number of different treatments. Different letters indicate significant difference at $P = 0.05$ level, mean $\pm$ S.E. I, Pollinator only; III, Pollinator + *Walkerella* sp.; IV, Natural fig.

sp.的数量略有差别,但从图2来看,三者之间并不存在显著差异($P > 0.05$)。

在自然果内, *Walkerella* sp.与传粉榕小蜂的相关系数为 -0.566 , 相关关系显著; 与进果产卵的杨氏榕树金小蜂的相关系数为 -0.325 , 呈低度负相关关系, 而与另外一种进果产卵的非传粉榕小蜂 *Lipothymus* sp.不存在显著的相关关系。 *Walkerella* sp.与其他3种在果外产卵的非传粉榕小蜂也不存在显著的相关关系(表1)。

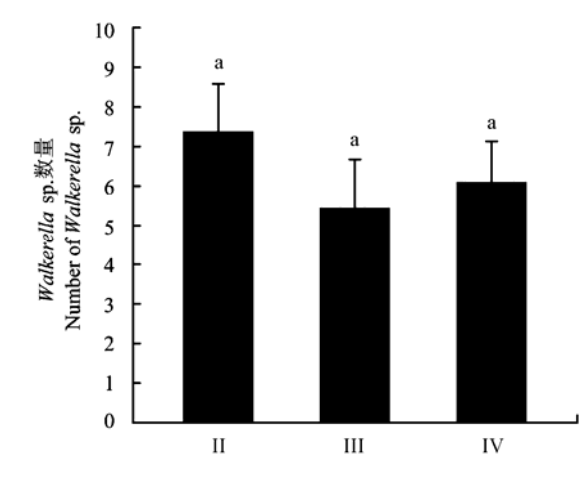


图2 不同处理榕果内 *Walkerella* sp.后代数量比较 (相同的字母表示差异不显著, 不同的字母表示差异显著, 平均值±标准误)。II: 仅放非传粉榕小蜂; III: 传粉榕小蜂 + *Walkerella* sp.; IV: 自然果。

Fig. 2 Comparison of *Walkerella* sp. offspring number of different treatments. Different letters indicate significant difference at $P=0.05$ level, mean $\pm$ S.E. II, Nonpollinator only; III, Pollinator + *Walkerella* sp.; IV, Natural fig.

表1 钝叶榕自然果内 *Walkerella* sp.与其他种类小蜂的相关关系

Table 1 The correlation between *Walkerella* sp. and other fig wasps in natural figs

小蜂种类 Fig wasps	相关系数 Correlation coefficient	P
<i>Walkerella</i> sp. vs <i>Eupristina</i> sp.	-0.566***	0.001
<i>Walkerella</i> sp. vs <i>Sycobia</i> sp.	0.022 ^{ns}	0.455
<i>Walkerella</i> sp. vs <i>Lipothymus</i> sp.	-0.160 ^{ns}	0.208
<i>Walkerella</i> sp. vs <i>Ficomila</i> sp.	0.202 ^{ns}	0.127
<i>Walkerella</i> sp. vs <i>Diaziella yangi</i>	-0.325*	0.046
<i>Walkerella</i> sp. vs <i>Philotrypesis</i> sp.	-0.144 ^{ns}	0.232

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ns, no significant difference.

3 讨论

3.1 *Walkerella* sp.的繁殖策略

Walkerella sp.是钝叶榕前花期最先到榕果产卵的非传粉榕小蜂。 *Walkerella* sp.之所以能在特定时期找到榕果,是由于钝叶榕榕果在这一时期能够挥发出特殊的化学物质,这类化学物质传到 *Walkerella* sp.的触角感受器上,从而使其寻化学信息而至(Proffit *et al.*, 2007)。到达榕果后,通过触角在果面的敲击, *Walkerella* sp.可以准确地寻找到合适的产卵位点。 *Walkerella* sp.在一个榕果产完卵后,通常会飞到另一榕果继续产卵。而绝大多数的传粉榕小蜂以及其他进入果内产卵的非传粉榕小蜂与 *Walkerella* sp.恰恰相反,它们进入榕果后,榕果的苞片口就会封闭,从而阻断了小蜂离开榕果的通道,因此它们只能在一个榕果繁殖自己的后代。 *Walkerella* sp.选择在多个榕果上产卵的繁殖策略,保证了繁殖成功率,因为即便其产卵的某些榕果脱落,也不至于使其后代全部死亡。

3.2 *Walkerella* sp.对榕—蜂互利共生系统的影响

在仅放传粉榕小蜂的榕果中,传粉榕小蜂的后代数显著高于 *Walkerella* sp.与传粉榕小蜂混合放蜂果以及自然果内的后代数($P < 0.01$),而后两类处理榕果内传粉榕小蜂的后代数几乎没有差异。这说明 *Walkerella* sp.的存在确实会影响传粉榕小蜂的数量。这两类小蜂都是利用榕果内的小花资源,由于 *Walkerella* sp.先来,减少了传粉榕小蜂可以利用的小花资源,从而对钝叶榕传粉榕小蜂后代数量产生影响。传粉榕小蜂的后代数在自然果内略低于混合放蜂果,但两者差异并不显著($P = 0.46$),说明其他种类的非传粉榕小蜂对传粉榕小蜂几乎没有影响。

从 *Walkerella* sp.与种子的关系来看,在仅放传粉榕小蜂的榕果以及 *Walkerella* sp.与传粉榕小蜂混合放蜂果内种子数量不存在显著差异($P = 0.33$),这说明种子的数量并不受 *Walkerella* sp.的影响。从以上的分析我们可以发现 *Walkerella* sp.只影响榕—蜂互利共生系统中的传粉榕小蜂,而对榕树繁殖并不产生显著的影响。通过分析混合放蜂果、自然果内 *Walkerella* sp.与传粉榕小蜂以及 *Walkerella* sp.与种子的相关关系也能得出同样的结论。

那么, *Walkerella* sp.为什么只对钝叶榕传粉榕小蜂的数量产生影响,而不影响种子的数量呢?

Kerdelhué等(2000)发现雌雄同株榕果内小花由于花柱长短不同,有些小花靠近果壁,有些靠近果腔,靠近果壁的称为外层小花,而靠近果腔的称为内层小花。外层小花通常发育成种子,而传粉榕小蜂通常会在内层小花繁殖后代。我们通过解剖雄花期的榕果发现种子确实都接近果壁,而*Walkerella* sp.和钝叶榕传粉榕小蜂大多都分布在靠近果腔的瘿花内。这样,由于*Walkerella* sp.和钝叶榕传粉榕小蜂利用同样类型的小花资源,所以肯定会产生卵位点的竞争,而*Walkerella* sp.先于钝叶榕传粉榕小蜂产卵,那么前者就会对后者产生竞争。*Walkerella* sp.由于不利用形成种子的小花资源,所以不会对种子数量产生影响。种子的数量在自然果内显著低于仅放传粉榕小蜂的榕果以及混合放蜂果($P<0.01$)。自然果内除了*Walkerella* sp.与传粉榕小蜂外,还存在其他5种非传粉榕小蜂,自然果内种子数量偏低可能就是受到了这些非传粉榕小蜂中的一种或几种的影响。

3.3 *Walkerella* sp.与其他非传粉榕小蜂的关系

Kerdelhué等(2000)研究发现很多早期来榕果产卵的造瘿类只在少数榕果产卵,并且每个榕果内后代数量也不多。West (1996)认为这些先来产卵造瘿类的特殊的繁殖策略是在特定寄生者的选择压力下形成的。

与Kerdelhué等(2000)的研究不同,*Walkerella* sp.可以寄生半数左右的榕果。通过比较*Walkerella* sp.单种放蜂果,*Walkerella* sp.和钝叶榕传粉榕小蜂混合放蜂果以及自然果内*Walkerella* sp.的数量,我们发现三者数量非常接近。通过分析自然果内*Walkerella* sp.与其他种类小蜂的相关关系,我们发现,*Walkerella* sp.只与传粉榕小蜂呈显著的负相关,与进果产卵的杨氏榕树金小蜂呈低度负相关,而与其他几种小蜂不存在显著的相关关系。但传粉榕小蜂是造瘿种类,而杨氏榕树金小蜂在不存在*Walkerella* sp.的榕果内就可以繁殖自己的后代(Zhang et al., 2008),因此肯定也不会是*Walkerella* sp.的寄居或复寄生种类。以上的各种证据都表明并不存在寄生者对*Walkerella* sp.后代数量进行控制。

3.4 *Walkerella* sp.与榕—蜂互利共生系统共存的可能原因

很多研究发现大多数非传粉榕小蜂必须依靠传粉榕小蜂打开苞片口才能离开榕果(Abdurahi-

man, 1986; Yu, 2001; Weiblen, 2002; Peng et al., 2005)。因此,非传粉小蜂必须为传粉榕小蜂留下一定的繁殖空间。这可能就是由于非传粉小蜂数量太多,减少了传粉小蜂雄虫的数量,从而不能形成出蜂口。我们在实验中发现,*Walkerella* sp.单种放蜂果内的绝大多数*Walkerella* sp.在雄花后期虽然都能钻出瘿花,进入果腔,但都不能离开榕果,它们可能也必须借助传粉榕小蜂雄虫咬开的苞片口。所以,如果*Walkerella* sp.占据了过多的产卵位点,而使钝叶榕传粉榕小蜂雄虫数量不足,那么*Walkerella* sp.都会死在果内,而不能继续繁殖后代。*Walkerella* sp.可能正是由于对钝叶榕传粉榕小蜂的这种依存关系,才控制自身后代数量不能过多。

致谢: 感谢本组同学杨培、曹永强、徐磊、李宗波、马文娟、赵焱,以及北京师范大学的硕士研究生董佳在实验过程以及论文写作过程中的帮助与鼓励。对于两位审稿老师提出的宝贵意见,在此一并表示感谢。

参考文献

- Abdurahiman UC (1986) Biology and behaviour of *Philotrypesis pilosa* Mayr (Torymidae: Hymenoptera). *Bulletin of Entomology*, **27**, 121–127.
- Bronstein JL (1991) The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, **61**, 175–186.
- Compton SG, Hawkins BA (1992) Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, **91**, 68–74.
- Cook JM, Power SA (1996) Effects of within-tree flowering asynchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australian fig species. *Journal of Biogeography*, **23**, 487–493.
- Guan JM (管俊明), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣) (2007) Host sanctions in fig–fig wasp mutualism. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 626–632. (in Chinese with English abstract)
- Janzen DH (1979) How to be a fig? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 13–51.
- Janzen DH (1985) The natural history of mutualism. In: *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution* (ed. Boucher DH), pp. 40–99. Oxford University Press, New York.
- Kerdelhué C, Rossi J-P, Rasplus J-Y (2000) Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, **81**, 2832–2849.
- Peng YQ, Yang DR, Wang QY (2005) Quantitative tests of interaction between pollinating and non-pollinating fig wasps on dioecious *Ficus hispida*. *Ecological Entomology*, **30**, 70–77.

- Proffitt M, Schatz B, Borges RM, Hossaert-Mckey M (2007) Chemical mediation and niche partitioning in non-pollinating fig-wasp communities. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 296–303.
- Ramirez BW (1970) Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, **24**, 680–691.
- Weiblen GD (2002) How to be a fig wasp? *Annual Review of Entomology*, **47**, 299–330.
- West SA, Herre EA, Windsor DM, Green RS (1996) The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*, **23**, 447–458.
- Wiebes JT (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 1–12.
- Yang DR (杨大荣), Zhao TZ (赵庭周), Wang RW (王瑞武), Zhang GM (张光明), Song QS (宋启示) (2001) Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research* (动物学研究), **22**, 125–130. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Peng YQ (彭艳琼), Zhao TZ (赵庭周), Wang QY (王秋艳), Xu L (徐磊) (2005) Relationship between activity of *Ceratosolen fusciceps* and seasonal changes of the seed number of *Ficus racemosa*. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **41** (1), 25–29. (in Chinese with English abstract)
- Yu DW (2001) Parasites of mutualisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**, 529–546.
- Zhai SW (翟树伟), Yang DR (杨大荣), Peng YQ (彭艳琼), Xu L (徐磊), Bai LF (白莉芬) (2007) Compare of style length of female florets and relationship with their fig pollinating wasps in monoecious *Ficus racemosa* and dioecious *Ficus auriculata*. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **43**(6), 67–71. (in Chinese with English abstract)
- Zhang FP, Peng YQ, Guan JM, Yang DR (2008) A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators. *Evolutionary Ecology Research*, **10**, 1–10.
- Zhen WQ (甄文全), Huang DW (黄大卫), Yang DR (杨大荣), Xiao H (肖晖), Zhu CD (朱朝东) (2004) Oviposition behaviour of *Philotrypes pilosa* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae). *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **47**, 365–371. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 闫文杰)