

传粉榕小蜂与非传粉小蜂间寄主识别行为的趋同进化

顾 丁^{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热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 在高度专性传粉的榕树 - 榕小蜂互惠共生系统中普遍存在着一些非传粉小蜂, 它们中的一些种类进入果腔后也能为榕树传粉, 且在形态和物候上已与传粉榕小蜂发生了趋同进化。但其寄主识别行为是否也与传粉榕小蜂发生了趋同进化还不得而知。我们在西双版纳选择了钝叶榕(*Ficus curtipes*)及其3种进果繁殖小蜂开展了相关的行为实验。3种小蜂中, 1种是钝叶榕的专性传粉榕小蜂(*Eupristina* sp.), 另外2种是寄居性非传粉小蜂(杨氏金小蜂 *Diaziella yangi*和*Lipothymus* sp.), 这2种非传粉小蜂进入果腔后也像传粉榕小蜂那样为钝叶榕传粉。我们以钝叶榕不同发育时期的榕果及这3种小蜂为材料, 采用Y型嗅觉仪观察了这3种小蜂对各发育时期榕果和信息化学物质6-甲基-5-庚烯-2-醇、6-甲基-5-庚烯-2-酮及这2种化合物的混合物的选择行为。结果表明, 当提供雌花期榕果与其他发育时期榕果和空气对照供这3种小蜂选择时, 它们均显著地偏向于选择雌花期榕果; 当提供雄花期榕果与其他发育时期榕果和空气对照供这3种小蜂选择时, 它们均显著地偏向于选择其他发育时期榕果和空气对照, 即都会避开雄花期榕果; 此外, 这3种小蜂均对钝叶榕雌花果实释放的一种主要化合物6-甲基-5-庚烯-2-醇的同一剂量(1 μ L)表现出显著的偏好。这一结果为传粉榕小蜂与非传粉小蜂间的寄主识别行为趋同进化的假说提供了证据。
关键词: 榕树, 榕小蜂, 钝叶榕, 寄主识别, 行为趋同进化, 专性传粉系统

Convergence in host recognition behavior between obligate pollinating fig wasps and non-pollinating fig wasps

Ding Gu^{1,2}, Yanqiong Peng¹, Darong Yang^{1*}

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

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

Abstract: The highly specific mutualism between fig trees and their obligate pollinating fig wasps is usually exploited by non-agaonid wasps, and some of these wasps can enter and pollinate the figs just like the obligate pollinating wasps. Therefore, the agaonid and non-agaonid wasps have convergently evolved in their morphological characteristics and phenology. However, there are few data about the convergence of host recognition behaviors among these wasps. In *Ficus curtipes*, there are three internally ovipositing wasps, i.e. one obligate pollinating wasp, *Eupristina* sp., and two inquiline wasps (*Diaziella yangi* and *Lipothymus* sp.), which can also pollinate the figs if they enter the figs. In this study, we carried out several behavioral experiments with a Y-tube olfactometer to test the hypothesis of convergence of host recognition behaviors among these wasps. We observed and recorded the wasps' behavior of choice among figs at different developmental phases and among 6-methyl-5-hepten-2-ol, 6-methyl-5-hepten-2-one and the mixture of the two chemicals. Our results showed that all three of the wasps were significantly attracted by the receptive *F. curtipes* figs when presented with choices between receptive figs and figs at other developmental phases and were significantly repelled by the male phase figs of *F. curtipes* when presented with choices between male phase figs and figs at other developmental phases. In addition, all of them also preferred to the compound

收稿日期: 2012-01-12; 接受日期: 2012-02-23

基金项目: 国家自然科学基金(30970403, 30970439, 31120002)和云南中青年学术技术带头人后备人才项目(2011HB04)

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

6-methyl-5-hepten-2-ol at the dose level of 1 μ L. These results provide evidence for the hypothesis of convergence of host recognition behavior among obligate pollinating fig wasps and non-pollinating fig wasps. The role of behavioral convergence in the evolution of non-obligate pollinating wasps into obligate ones is also discussed.

Key words: *Ficus*, Agaonidae, *Ficus curtipes*, host recognition, behavioral convergence, obligate pollination system

榕树-榕小蜂互惠共生系统(Janzen, 1979; Weiblen, 2002; Herre *et al.*, 2008)中, 大多数榕树与榕小蜂种类是“一对一”关系, 即榕树通常只依赖一种榕小蜂传粉, 而传粉榕小蜂也只依赖此种榕树进行产卵和繁殖(Janzen, 1979; Anstett *et al.*, 1997; Weiblen, 2002; Herre *et al.*, 2008; Kobmoo *et al.*, 2010), 但近年来随着研究的深入也发现了一些“非一对一”关系, 即一种榕树由两种或两种以上的榕小蜂传粉或一种榕小蜂为两种或两种以上的榕树传粉(Michaloud *et al.*, 1996; Molbo *et al.*, 2003; Herre *et al.*, 2008; Su *et al.*, 2008; Compton *et al.*, 2009; Cook & Segar, 2010; Yang *et al.*, 2012)。在榕树-榕小蜂互惠共生系统中除了传粉榕小蜂外, 还普遍存在着一些非传粉小蜂, 非传粉小蜂多数在果外产卵繁殖, 但也有少数能够进入果腔中产卵繁殖(Kerdelhué *et al.*, 2000; Joussetin *et al.*, 2001; Herre *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2008), 并能为榕树传粉(Joussetin *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2008), 它们在形态和物候上已与传粉榕小蜂趋同(van Noort & Compton, 1996; Joussetin *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2008)。那么它们在定位和识别寄主榕树的行为上以及在此行为过程中所利用的信息是否也已与传粉榕小蜂发生了趋同进化? 目前未见有人对这一问题进行实验性研究和报道。为此, 我们以钝叶榕及其3种进入果腔产卵繁殖的小蜂为材料, 研究了这3种小蜂在定位和识别其寄主榕树的行为上, 以及在此行为过程中所利用的信息是否已发生了趋同进化。

1 研究材料与方法

1.1 榕树与小蜂

钝叶榕(*Ficus curtipes*)属于桑科榕属榕亚属(*Urostigma*)环纹榕组(*Conocycea*), 是一种广泛分布于东南亚热带雨林和中国西双版纳地区的雌雄同株榕树。在该榕树上存在3种进果腔内产卵繁殖的

小蜂, 1种为钝叶榕传粉榕小蜂(*Eupristina* sp., 以下简称传粉榕小蜂), 另2种是寄居性非传粉小蜂, 即杨氏金小蜂(*Diaziella yangi*)和*Lipothymus* sp. (Zhang *et al.*, 2008)。通常非传粉小蜂紧跟传粉榕小蜂在同一天进入果腔, 极少数能独立地进入果腔(Zhang *et al.*, 2008)。进入果腔的非传粉小蜂也能为寄主榕树传粉, 甚至有时它们的传粉效率比传粉榕小蜂还高(Zhang *et al.*, 2008; 张凤萍等, 2009); 它们与传粉榕小蜂在形态和物候上都发生了趋同进化(Zhang *et al.*, 2008; 张凤萍等, 2008)。尽管如此, 这2种非传粉小蜂并未像传粉榕小蜂那样与钝叶榕建立起互惠共生关系, 因为它们必须要依赖钝叶榕传粉榕小蜂造瘿才能繁殖(Zhang *et al.*, 2008)。

1.1.1 钝叶榕榕果的准备

在西双版纳植物园内选择若干株榕树, 为防止小蜂和其他小动物接近实验用的榕果, 雌花前期的(刚长出1-2天的)果使用纱网袋套上, 每树约套400个果, 套袋果传粉后便将袋子解除。榕果的各发育时期按Galil和Eisikowitch (1968)、Harrison (2005)、Proffit等(2008)和Chen等(2009)的方法进行划分: (1)雌花前期果(pre-female or A phase), 刚长出2-3 d的榕果, 此阶段苞片口紧闭、果内雌性小花还未开放; (2)雌花期果(female or B phase), 发育到雌花期2-5 d的果, 榕果是否进入雌花期的具体判断方法参照Khadari等(1995), 此阶段果内雌性小花开放、苞片口变松, 传粉榕小蜂可以进入其中; (3)传粉后的果(post-pollinated phase), 进了传粉榕小蜂24 h后至48 h内的雌花期果; (4)间花期果(interfloral or C phase), 传粉后超过48 h的雌花期果, 此阶段被传粉或产卵的雌花开始发育成种子或小蜂, 雄花也逐渐发育成熟; (5)雄花期果(male or D phase), 即雄花已开放且小蜂和种子均已发育成熟的榕果。

1.1.2 小蜂的准备

实验前一天下午采集即将出蜂的雄花期果, 并将其装入纱网袋, 待之出蜂后, 收集3种小蜂用于

实验。

1.2 化学试剂

根据Gu等(未发表数据)对钝叶榕各发育时期果挥发物的比较研究,从雌花期果释放的化合物中筛选出该时期果挥发物的表征化合物6-甲基-5-庚烯-2-醇(6-methyl-5-hepten-2-ol, OL)和6-甲基-5-庚烯-2-酮(6-methyl-5-hepten-2-one, NE)作为待测试剂。这2种化合物均购自美国Fluka, Sigma公司。

1.3 方法

参照Chen等(2009)的方法,利用Y型嗅觉仪测定3种小蜂对不同发育时期榕果及2种试剂的行为反应。Y型管直管为小蜂入口,两臂分别与2个味源瓶相连,味源瓶前用Teflon管依次连接1个蒸馏水瓶(加湿)、1个装有活性炭的玻璃管(净化空气)和1个流量计(调节气流流量),然后,将流量计用Teflon管与真空泵连接;在Y形管两臂正上方1 m处各放置1只40 W日光灯,以保持Y型管两臂的光线均匀。Y形管内径为1.5 cm,直臂管管长9 cm,两臂管管长均为8 cm(图1)。

在各味源瓶中放入待测味源(新鲜榕果或所选试剂),并以清洁空气为空白对照;各发育时期榕果分别先与空气作对比,再进行各时期榕果间的两两对比;化学试剂均仅与空气作对比。各实验中的每个榕果味源的用果量均为20个;2种味源试剂的剂量设有0.5、1、5、10 μL 4个梯度,测试时从低剂量到高剂量;由于所选2种化合物在雌花期榕果挥发物中的释放比例接近1:10 (NE:OL),所以在本研究中也配制了它们1:10的混合液,测试时,也设0.5、1、5、10 μL 4个梯度并从低剂量到高剂量。将

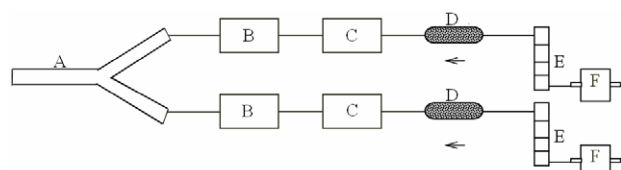


图1 Y型嗅觉仪示意图。A: Y型玻璃管; B: 味源瓶; C: 蒸馏水瓶; D: 活性炭管; E: 流量计; F: 气泵; 箭头表示气流方向; 线段表示Teflon管。

Fig. 1 Schematic diagram of the Y-tube olfactometer. A, B, C, D, E and F represent the glass Y-tube, odor bottles, bottles with distilled water, charcoal filters, flowmeters and vacuum pumps, respectively. The arrows indicate the direction of airflow. The lines in the diagram represent the Teflon tubes.

单头待测小蜂引入直臂管管口,观察其10 min内的行为反应;若测试小蜂爬过某气味源臂管的1/3处并持续停留30 s以上,则记该小蜂对该气味有趋向性;若测试小蜂在10 min内仍在直臂管内或未爬及某气味源臂管的1/3处,则记为无反应;每组(1对)味源至少测试30头小蜂。测试时,进入两臂气流的流量均控制在200 mL/min;每测试5头小蜂调转一次臂管,以防臂管位置对小蜂行为的影响;每测试完1组味源,将整个装置先用蒸馏水清洗1次,再用95%酒精清洗并吹干,待用;所有实验均在上午8:00–12:00、温度(25±1)、相对湿度70–80%、空气洁净、光线较均匀的实验室内进行。

1.4 数据分析

运用R软件2.12.2版本对数据进行 χ^2 分析,并用Sigmaplot 10.0 (Systat Software, Inc)进行绘图。

2 结果

2.1 三种小蜂对新鲜榕果的行为反应

(1)传粉榕小蜂。在各发育时期果与空气对照之间,传粉榕小蜂显著地趋向于选择雌花前期、雌花期、间花期和传粉后的果,而显著地避开雄花成果($P < 0.001$);在雌花成果与其他时期果间,显著地趋向于选择雌花成果;在雌花前期果与传粉后和间花成果间,趋向于选择雌花前期果,但差异不显著(P 值分别为0.384和0.317);在传粉后与间花成果间,显著地趋向于选择传粉后的果($P = 0.002$);在雄花成果分别与其他时期果间,显著地趋向于选择其他时期果(图2A)。由此可见,传粉榕小蜂对各味源的相对偏好顺序为:雌花成果>雌花前期果 传粉后的果>间花成果>空气>雄花成果。

(2)杨氏金小蜂。在各发育时期榕果与空气对照间,杨氏金小蜂仅显著地趋向于选择雌花成果($P < 0.001$),并显著地避开雄花成果($P < 0.001$);在雌花成果与其他各时期果间,显著地趋向于选择雌花成果;在传粉后的果分别与雌花前期果和间花成果间,显著趋向于选择传粉后的果;在雌花前期果与间花成果间,显著地趋向于雌花前期果($P = 0.033$);与雄花成果相对比时,杨氏金小蜂显著地趋向于其余各发育阶段的果(图2B)。由此可见,杨氏金小蜂对各味源的相对偏好顺序为,雌花成果>传粉后的果>雌花前期果>间花成果 空气>雄花

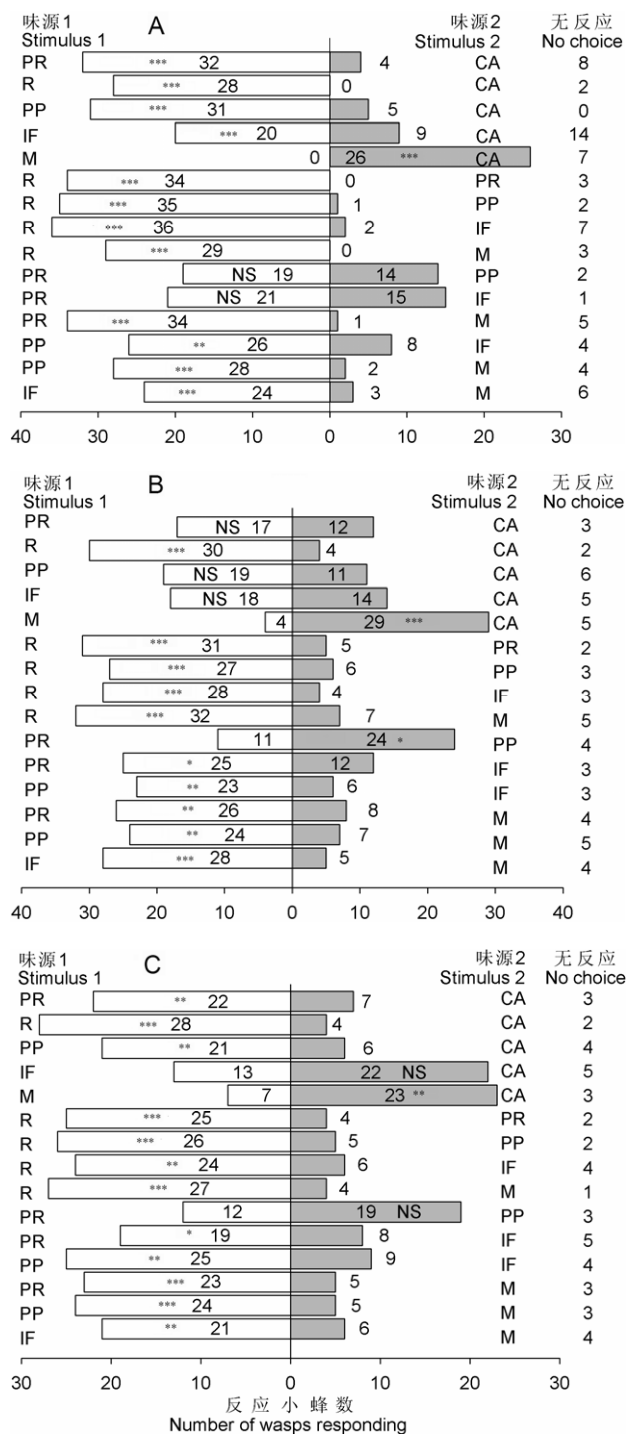


图2 钝叶榕传粉榕小蜂(A)、杨氏金小蜂(B)和*Lipothymus* sp. (C)对各发育时期榕果的选择性行为反应。PR: 雌花前期果; R: 雌花后期果; PP: 传粉后的果; IF: 间花后期果; M: 雄花后期果; CA: 空气对照。卡方检验* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS: $P > 0.05$ 。

Fig. 2 Behavioral responses of three fig wasps *Eupristina* sp. (A), *Diaziella yangi* (B) and *Lipothymus* sp. (C) to fresh *Ficus curtipes* figs at different phases in Y-tube olfactometer tests. PR, Pre-receptive figs; R, Receptive figs; PP, Post-pollinated figs; IF, Interfloral figs; M, Male phase figs; CA, Clean air. χ^2 test, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS: $P > 0.05$.

期果。

(3) *Lipothymus* sp. 该小蜂对各时期钝叶榕果的反应类似于传粉榕小蜂, 但以下2点有所不同: (1)当提供间花后期果与空气对照时, *Lipothymus* sp. 不像传粉榕小蜂那样显著地趋向于选择间花后期果, 而是更趋向于选择空气对照, 但差异不显著($P = 0.128$); (2)当提供雌花前期果与间花后期果时, *Lipothymus* sp. 显著地趋向于选择雌花前期果($P = 0.034$) (图2C)。可以看出, *Lipothymus* sp. 对各味源的相对偏好顺序为, 雌花后期果>传粉后的果>雌花前期果>空气>间花后期果>雄花后期果。

2.2 三种小蜂对所选化合物的行为反应

传粉榕小蜂、杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp. 对所选试剂的行为反应结果表明, 与空气对照相比, 这3种小蜂均略显著地被1 μ L 剂量的6-甲基-5-庚烯-2-醇及其与6-甲基-5-庚烯-2-酮的混合物所吸引, 其余剂量均无显著吸引作用(图3A, C); 在实验设置的4种剂量条件下, 试剂6-甲基-5-庚烯-2-酮对这3种小蜂均无显著吸引作用(图3B)。

3 讨论

该研究表明, 传粉榕小蜂、杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp. 对其共同寄主的不同发育时期榕果的选择行为极其相似, 即它们均极显著地被雌花后期果所吸引, 而均极显著地避开钝叶榕雄花后期果, 表明3种小蜂在寄主识别行为方面也发生了趋同进化。此外, 这3种小蜂对所选化合物(雌花后期果挥发物的表征化合物)的选择行为也极其相似, 即它们均显著地被1 μ L 剂量的6-甲基-5-庚烯-2-醇和该化合物与6-甲基-5-庚烯-2-酮的混合物所吸引, 表明它们在寄主选择行为过程中所利用的化学信息也可能发生了趋同, 即可能利用相同的化合物来识别寄主。本研究结果第一次对进入果腔内产卵繁殖的小蜂(包括传粉榕小蜂和非传粉小蜂)在定位和识别其寄主榕树的行为上, 以及在此行为过程中的信息利用上的趋同进化假说提供了实验证据。

从本研究结果中还可以看出, 这3种小蜂在行为趋同的同时, 还能根据各自的特点来调节偏好, 以作出最佳选择。例如, 它们在雌花前期果与传粉后的果之间作选择时, 传粉榕小蜂偏向于选择雌花前期果, 虽不显著(图2A), 但这与其在自然条件下进蜂情况(Zhang *et al.*, 2008)相符, 即传粉榕小蜂不

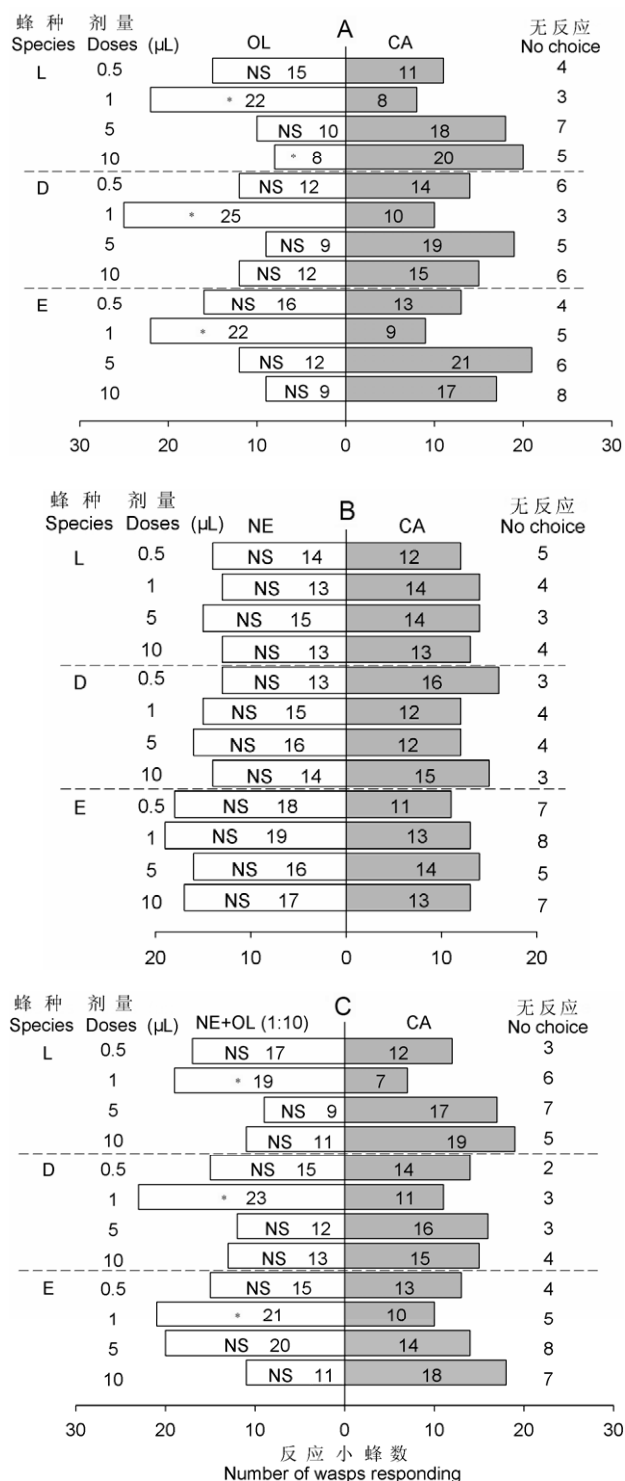


图3 钝叶榕传粉榕小蜂(E)、杨氏金小蜂(D)和*Lipothymus* sp. (L)对OL (A)、NE (B)和NE与OL混合液(C)的选择性行为反应。OL: 6-甲基-5-庚烯-2-醇; NE: 6-甲基-5-庚烯-2-酮; CA: 空气对照。卡方检验 $*P < 0.05$, NS: $P > 0.05$ 。

Fig. 3 Behavioral responses of *Eupristina* sp. (E), *Dziatziella yangi* (D) and *Lipothymus* sp. (L) to compounds OL (A), NE (B) and the mixture of NE and OL (C) in Y-tube olfactometer tests. OL, 6-methyl-5-hepten-2-ol; NE, 6-methyl-5-hepten-2-one; CA, Clean air. χ^2 test, $*P < 0.05$, NS: $P > 0.05$.

愿或不能进已进蜂的(即也很可能被传过粉的)果。而杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp.都(前者显著地)偏向于选择传粉后的果(图2B, C), 这与它们的繁殖特点有关, 这2种小蜂均属于寄居性小蜂, 在自然条件下, 它们依赖传粉榕小蜂为它们造瘿, 所以通常都只进已进了传粉榕小蜂的果, 以利于它们繁殖后代(Zhang *et al.*, 2008)。

本研究结果对于理解榕树传粉者的演化及榕-蜂系统的演化有着积极的意义。Zhang等(2008)的研究表明, 与钝叶榕传粉榕小蜂的能力相比, 寄居性非传粉小蜂杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp.除了不具备独立的造瘿能力外, 其他能力均与传粉榕小蜂相同, 如具有有效的传粉能力和独立进果的能力。本研究表明, 这2种寄居性非传粉小蜂与钝叶榕传粉榕小蜂在寄主识别和选择行为以及在该行为过程中的信息利用上已发生了趋同进化, 预示着它们已进化出了像专性传粉者那样能够准确定位并找到其寄主榕树的能力。因此, 如果将来由于寄居性非传粉小蜂自身的进化和/或其寄主榕树的进化, 致使它们能够独自造瘿后, 那么, 它们则可能演化为专性传粉者, 并与榕树建立起互惠共生关系(Jous-selin *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2008; 张凤萍, 2009)。此时, 如果原来的专性传粉者被淘汰或继续保留着, 就将出现该种榕树传粉者的更替或泛化。这种传粉榕小蜂与非传粉小蜂的趋同进化也可能是导致榕树传粉者更替或泛化的一种进化方式, 因此, 这也可能是榕-蜂系统“一对一”关系被打破的一种方式。不管是传粉者的更替还是泛化, 都将对该榕-蜂系统的共存提出新的挑战, 从而为榕-蜂系统的进化提供了新的选择压力或动力。

参考文献

- Anstett MC, Hossaert-McKey M, Kjellberg F (1997) Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 94–99.
- Chen C, Song QS, Proffitt M, Bessière JM, Li ZB, Hossaert-McKey M (2009) Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, **23**, 941–950.
- Compton SG, Grehan K, van Noort S (2009) A fig crop pollinated by three or more species of agaonid fig wasps. *African Entomology*, **17**, 215–222.
- Cook JM, Segar ST (2010) Speciation in fig wasps. *Ecological Entomology*, **35**(Suppl.1), 54–66.
- Galil J, Eisikowitch D (1968) On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, **49**, 259–269.

- Harrison RD (2005) Figs and the diversity of tropical rainforests. *BioScience*, **55**, 1053–1064.
- Herre EA, Jandér K, Machado CA (2008) Evolutionary ecology of figs and their associates: recent progress and outstanding puzzles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 439–458.
- Janzen DH (1979) How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 13–51.
- Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F (2001) Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos*, **94**, 287–294.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY (2000) Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, **81**, 2832–2849.
- Khadari B, Gibernau M, Anstett MC, Kjellberg F, Hossaert-McKey M (1995) When figs wait for pollinators: the length of fig receptivity. *American Journal of Botany*, **82**, 992–999.
- Kobmoo N, Hossaert-McKey M, Rasplus JY, Kjellberg F (2010) *Ficus racemosa* is pollinated by a single population of a single agaonid wasp species in continental South-East Asia. *Molecular Ecology*, **19**, 2700–2712.
- Michaloud G, Carrière S, Kobbi M (1996) Exceptions to the one:one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios. *Journal of Biogeography*, **23**, 513–520.
- Molbo D, Machado CA, Sevenster JG, Keller L, Herre EA (2003) Cryptic species of fig-pollinating wasps: implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 5867–5872.
- Proffitt M, Schatz B, Bessière JM, Chen C, Soler C, Hossaert-McKey M (2008) Signalling receptivity: comparison of the emission of volatile compounds by figs of *Ficus hispida* before, during and after the phase of receptivity to pollinators. *Symbiosis*, **45**, 15–24.
- Su ZH, Iino H, Nakamura K, Serrato A, Oyama K (2008) Breakdown of the one-to-one rule in Mexican fig-wasp associations inferred by molecular phylogenetic analysis. *Symbiosis*, **45**, 73–81.
- van Noort S, Compton SG (1996) Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography*, **23**, 415–424.
- Weiblen GD (2002) How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*, **47**, 299–330.
- Yang P, Li ZB, Peng YQ, Yang DR (2012) Exchange of hosts: can agaonid fig wasps reproduce successfully in the figs of non-host *Ficus*? *Naturwissenschaften*, **99**, 199–205.
- Zhang FP, Peng YQ, Guan JM, Yang DR (2008) A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators. *Evolutionary Ecology Research*, **10**, 611–620.
- Zhang FP (张凤萍) (2009) *Shift to Mutualism in Parasitic Lineages of the Fig-Wasp Interaction (非传粉榕小蜂由寄生向互惠演化的机制)*. PhD dissertation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming. (in Chinese with English abstract)
- Zhang FP (张凤萍), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣) (2008) Coevolution between two internal ovipositing fig wasps and host *Ficus curtipes*. *Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, **32**, 768–775. (in Chinese with English abstract)
- Zhang FP (张凤萍), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣) (2009) The comparison of three fig wasp pollinators and their pollination efficiency on *Ficus curtipes*. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **29**, 5252–5257. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 黄双全 责任编辑: 闫文杰)