鸡嗉子榕内传粉小蜂与非传粉小蜂的繁殖稳定共存机制研究*

张 媛[1**] 李宗波[2***] 翟树伟[3] 杨大荣[3]

（1. 西南林业大学云南生物多样性研究院，昆明 650224；2. 西南林业大学林学院，云南省森林灾害预警与控制重点实验室，昆明 6502242；3. 中国科学院西双版纳热带植物园，昆明 650223）

摘 要 **【目的】** 榕-蜂系统是自然界协同进化和互利共生的典型模型，榕-蜂之间如何实现繁殖分配从而实现稳定共存一直是倍受研究者关注的问题，但对传粉小蜂和非传粉小蜂的繁殖稳定共存研究较少。**【方法】** 本文选取分布在西双版纳地区的雌雄异株榕树鸡嗉子榕 *Ficus semicordata* 的雄果，通过对榕果内唯一的传粉小蜂 *Ceratosolen gravelyi* Grandi 以及 4 种非传粉小蜂 *Philotrypesis dunia* Joseph, *Apocrypta* sp., *Platyneura* sp., *Sycoscapter trifemmensis* Joseph 的产卵时序进行了观察，并对 5 种小蜂的种群数量进行统计，以及对每种小蜂产卵小花的空间分布、瘿花体积等特征进行了研究。**【结果】** 发现：5 种小蜂在产卵时间上存在分离，且传粉小蜂的种群数量远大于其他 4 种非传粉小蜂的种群数量之和。5 种小蜂的瘿花特征也存在差异：瘿花的子房大小不同，且花梗长度即分布空间也有差异，传粉小蜂最接近果腔而非传粉小蜂则更多地利用中层和内层的小花。**【结论】** 结果说明在鸡嗉子榕有限的空间内，5 种小蜂通过产卵时间和生长空间的分离，实现了减少竞争以及长期共存的特征，维持了榕-蜂系统的稳定性。

关键词 榕树，榕小蜂，互利共生，产卵时序，物种共存

Reproductive behaviors facilitating stable coexistence between pollinating and non-pollinating fig wasps in *Ficus semicordata*

ZHANG Yuan[1**] LI Zong-Bo[2***] ZHAI Shu-Wei[3] YANG Da-Rong[3]

(1. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming, 650224, China；2. Key Laboratory of Forest Disaster Waining and Control in Yunnan Province, College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming, 650224, China; 3. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract **[Objectives]** The interaction between pollinating fig wasps (Agaonidae) and their host fig trees (*Ficus*) is a striking example of an obligate, pollination mutualism. The reproductive resources allocated for the stable coexistence of figs and fig wasps have attracted considerable research interest, but the reasons for the stable coexistence of pollinating, and non-pollinating, fig wasps remain poorly understood. **[Methods]** Male trees of the dioecious fig species *Ficus semicordata* were observed in Xishuangbanna to determine the timing of oviposition by the pollinating fig wasp (*Ceratosolen gravelyi*) and 4 non-pollinating fig wasp species (*Philotrypesis dunia*, *Apocrypta* sp., *Platyneura* sp. and *Sycoscapter trifemmensis*). The community structure, spatial distribution of gall flowers, and gall volume, was also determined for the 5 fig wasps species. **[Results]** The results show that the 5 fig wasp species had distinct oviposition intervals. The population size of pollinating fig wasps was significantly larger than that of all 4 non-pollinating fig wasp species combined. Offspring of the 5 wasp species developed in female flowers with different characteristics, such as different gall size and different pedicel length. Pollinating

* 资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（31560116）；云南省应用基础研究计划项目（2013FD023）；西南林业大学科研启动基金项目

**第一作者 First author，E-mail：zygogo@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：lizb@outlook.com

收稿日期 Received：2015-06-11，接受日期 Accepted：2016-01-18

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

fig wasps tended to utilize flowers near the fig cavity and non-pollinating wasps were more likely to oviposit in flowers near fig wall. **[Conclusion]** Although all 5 wasp species oviposit in *Ficus semicordata* syconia, the timing, and location, of oviposition differed among species. These differences may be the adaptions that facilitate the stable coexistence of different wasp species within the same host plant.

Key words *Ficus*, fig wasps, mutualism, ovipostion timing, species coexistence

榕树是榕属（*Ficus*）植物的总称, 全世界有750 多种（Berg, 1989），每种榕树通常由一种传粉榕小蜂为其传粉，传粉榕小蜂也只能借助这一种寄主榕树才能繁衍后代，二者之间呈高度专一的互惠共生关系。榕树和榕小蜂之间这种高度特化的互惠关系已协同进化了约 9 千万年，是研究物种间协同进化的经典材料（Jazen，1979；Weiblen，2002）。榕树一年四季均可挂果，隐头果为兽类、鸟类等食果动物提供了不间断的食物来源，这为维持热带雨林地区的物种多样性起到了重要作用（Shanahan *et al.*，2001），是热带雨林生态系统中的一个关键植物类群（许再富，1994）。隐头花序的发育可分为 5 个时期：雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和花后期（Galil and Eisikowitch，1968）。榕树的花序为隐头花序（Syconium），小花着生于由花序托发育而成的肉质球形或梨形内壁上，榕果通过苞片口与外界相连，携带花粉的雌性榕小蜂（Agaonidae: Hymenoptera）通过狭窄的苞片口进入榕果内为榕树传粉，在传粉的同时，小蜂也会将卵产在部分雌花的子房内（Ramirez，1970；Herre *et al.*，2008）。小蜂的雌性后代通过雄性后代在瘿花上咬出的交配孔进入到果腔，携带花粉并通过苞片口飞出榕果，再去寻找其他处于雌花期的榕果，开始新一轮生活史循环（Wiebes，1979；Weiblen，2002）。

小蜂的卵是否能够顺利发育主要取决于榕果的类型：在雌雄同株的榕果内，一部分雌花受精发育为种子，一部分雌花被榕小蜂产卵繁殖后代，成为瘿花（Gall）。在雌雄异株的榕果内，雌株果内只能产生种子，而榕小蜂和花粉只出现在雄株果内（Anstett，2001）。榕果内的雌花资源是有限的，尤其是雌雄同株榕树上，一个榕果内部要同时产生小蜂后代和种子，如何分配榕果内的雌花资源从而实现榕-蜂的繁殖分配最优化，是研究人员关注较多的问题（Nefdt and Compton，1996；Anstett，2001；Yu *et al.*，2004；张光明等，2004）。雌雄异株榕树因为雌性功能（种子）和雄性功能（传粉小蜂后代）的分离，被认为较好地解决了雌雄功能分配的问题。但实际上，雄果除了要孕育与榕树互利共生的传粉榕小蜂外，还寄生着不为榕树传粉的非传粉小蜂。非传粉小蜂一般具有很长的产卵器，通过在果外用产卵器刺穿榕果果壁，将卵产于榕果内的小花子房中，但也有少量非传粉小蜂可以像传粉小蜂一样从苞片口进入果内产卵（张凤萍等，2009）。目前对榕-蜂系统中的传粉小蜂的研究较为深入，而非传粉小蜂因为种群较小以及产卵时间跨度较大不便观测等原因，研究较少。但非传粉小蜂在榕-蜂互利共生系统中同样也扮演了重要角色（Cook and Rasplus，2003；张媛等，2014b），因与传粉小蜂竞争产卵资源或营养来源，从而影响榕-蜂系统的平衡。在一个榕果内，传粉小蜂与非传粉小蜂的生态位的分化从而实现共存可能是通过榕果内具有不同类型的小花、榕小蜂产卵时间分化等因素来控制的。而目前对非传粉小蜂的研究主要局限在某一种非传粉小蜂对传粉小蜂繁殖的影响（张凤萍和杨大荣，2009），而对传粉小蜂与非传粉小蜂的共存机制研究开展得较少。

在生活史研究中，繁殖对策研究是中心问题，繁殖既是生物体的基本功能之一，也是生活史中最关键的环节之一（Wilbur，1976）。生物为适应其生活环境，进化出最佳的资源分配格局，以提高其生存和繁衍的成功率（Harper，1967；Anstett *et al.*，1996；张光明等，2004）。榕-蜂系统也同样存在繁殖对策的问题，甚至是在进化上较为先进的雌雄异株榕树也同样面临这个问题，因为在雄果内不仅寄生着传粉小蜂，

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

也寄生着数量众多的非传粉小蜂，有的榕果内的非传粉小蜂数量多达 20 多种（Compton and Hawkins，1992；段柱标等，2005），与传粉小蜂严格的进果时间不同的是，非传粉小蜂的产卵时间并不一致，从雌花前期到间花期后期均有非传粉小蜂产卵，完整研究一种榕果内传粉小蜂与非传粉小蜂的产卵时间、雌花资源分配，以及种群大小等问题，有助于我们了解榕-蜂互惠共生系统及其寄生者之间的关系，也有利于我们理解榕-蜂系统的稳定策略。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究样地位于云南省西双版纳州勐仑植物园内，样地平均海拔约 600 m；气候分为干季、湿季和雾凉季，干季为 3—5 月，湿季为 6—10 月，雾凉季从 11 月到翌年 2 月；年降雨量为 1 557 mm，其中 79%~82%的降雨量发生在雨季，年平均相对湿度为 86%；年平均气温为 21.4~22.6℃，其中 1 月为最冷月份，平均气温 11.2℃，4 月最热，平均气温为 33.5℃（赵俊宾等，2009）。榕树是该地区关键类群之一（许再富，1994）。

1.2 供试材料

1.2.1 鸡嗉子榕 鸡嗉子榕 *Ficus semicordata* Buch.-Ham. ex J. E. Sm.隶属于荨麻目（Urticales）桑科（Moraceae）榕属（*Ficus*）聚果榕亚属（*Sycomorus*）。雌雄异株榕树，小乔木，高 3~10 m。隐头果生于老茎发出的无叶枝上，常生于海拔 600~1 600 m 的路旁、林缘或沟谷。鸡嗉子榕树每年大约能生长 2~3 批果，一般来说，树内榕果生长基本同步而树间生长异步。

1.2.2 鸡嗉子榕小蜂 鸡嗉子榕的唯一传粉昆虫为 *Ceratosolen gravelyi*，隶属膜翅目（Hymenoptera）小蜂总科（Chalcidoidea）榕小蜂科（Agaonidae）角鳃榕小蜂属（*Ceratosolen*），其传粉类型为主动传粉。雌雄异型，雌蜂有翅，雄蜂无翅。另外鸡嗉子榕上还寄生了另外 4 种非传粉小蜂，分别是：妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia*，拉长鞘榕小蜂 *Platyneura* sp.，伪鞘榕小蜂 *Sycoscapter trifemmensis*，缩腹榕小蜂属的 *Apocrypta* sp.。鸡嗉子榕上的 5 种小蜂的生物学特征见表 1。

1.3 试验方法

1.3.1 鸡嗉子榕小蜂产卵时序 选择刚结果的 3 株试验样树，每天连续观测榕果的发育，同时记录各种榕小蜂的访果时期，并对小蜂产卵的榕果进行直径测量和发育时期的记录，用电子游标卡尺（宝工 PD-151）测量每个榕果直径（每个榕果在两个垂直角位置测量两次直径后取平均值）。由于鸡嗉子榕上寄生的 5 种小蜂形态差异明显，故不需要带到实验室进行种类鉴定，野外肉眼即可辨别。由于每种榕小蜂种群大小不一，观测到产卵行为的频率也有差异，但每种榕小蜂至少在野外观测到 10 次以上产卵行为才能停止观测。

1.3.2 鸡嗉子榕小蜂群落结构 采集 3 株鸡嗉子榕上各 3 批自然果，每批果各 30 个，用 120 目的干净纱网袋（20 cm × 15 cm）单果分装，待榕小蜂自然羽化出果，进入袋内，及时将每个榕果的小蜂单独收集到装有 70%酒精的玻璃瓶中，并滴入 3 滴丙三醇以防止小蜂变形。统计每个榕果内传粉小蜂和非传粉小蜂的数量。

1.3.3 鸡嗉子榕小蜂繁殖小花特征研究 采集鸡嗉子雄果近雄花期的果实，时期控制在小蜂临近羽化却尚未羽化，但小蜂种类已经可以辨别的时期，将榕果带回实验室。将隐头果平均分为 4 份，按花梗长度将瘿花分为 3 个层次：靠近果壁（短花梗）的为外层，突出在果腔（长花梗）的为内层，中间长度的为中层。每份每层取 7~8 朵瘿花，最终每层解剖记录 30 朵瘿花。按顺序放到培养皿中。借助 Olympus（SZX12）体视显微镜，鉴定每朵瘿花中的小蜂种类，然后测量并记录花梗长度，以及子房的长度、宽度，因子房为近球形，采用子房的长宽平均值作为子房半径 r，用 $V=(4\pi r)^3/3$ 计算子房体积。

1.3.4 数据分析 采用 Microsoft Excel 2010 进行数据整理和作图，采用 SPSS 19.0 软件进行数据分析。采用单因素方差分析法（One-way ANOVA）分别分析不同小蜂种类产卵时榕果直

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 1　鸡嗉子榕内寄生的 5 种榕小蜂种类及其生物学特征
Table 1　5 species of fig wasps and their biological characteristics in *Ficus semicordata*

亚科 Subfamily	种类 Species	是否传粉 Pollinator or not	雌蜂 Female	雄蜂 Male	产卵特征 Oviposition characteristics
榕小蜂亚科 Agaoninae	窝榕小蜂 *Ceratosolen gravelyi*	传粉小蜂 Pollinator	有翅 Winged	无翅 Wingless	雌花期时从苞片口进入到榕果果腔内产卵 Entering the fig from the ostiole and ovipositing in receptive phase
延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia*	非传粉小蜂 Non-pollinator	有翅 Winged	无翅 Winged	间花期时用产卵器刺穿果壁产卵于果内 Oviposting from the outside of fig wall in inter-floral phase
延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	缩腹榕小蜂 *Apocrypta* sp.	非传粉小蜂 Non-pollinator	有翅 Winged	无翅 Winged	间花期时用产卵器刺穿果壁产卵于果内 Oviposting from the outside of fig wall in inter-floral phase
长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae	拉长鞘榕小蜂 *Platyneura* sp.	非传粉小蜂 Non-pollinator	有翅 Winged	无翅 Winged	间花期时用产卵器刺穿果壁产卵于果内 Oviposting from the outside of fig wall in inter-floral phase
延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	伪鞘榕小蜂 *Sycoscapter trifemmensis*	非传粉小蜂 Non-pollinator	有翅 Winged	无翅 Winged	间花期时用产卵器刺穿果壁产卵于果内 Oviposting from the outside of fig wall in inter-floral phase

径差异、不同小蜂寄生的瘿花子房体积差异以及不同小蜂产卵小花的花梗长度差异，满足方差齐性时进一步采用最小显著性差异（LSD）法进行多重比较，不满足时采用 Dunnett C 法进行多重比较。榕果内不同小蜂瘿花花梗长度的分布类型采用描述性统计中的正态分布检验功能。实验数据结果均表示为均值±标准差（Mean±SD）。

2　结果与分析

2.1　鸡嗉子榕小蜂产卵时序

鸡嗉子的传粉小蜂 *C. gravelyi* 是首先到达榕果的小蜂种类，产卵时榕果的平均直径为（16.24±0.97）mm；传粉小蜂产卵后第 3 天第一种非传粉小蜂 *P. dunia* 到达果壁产卵，产卵时榕果直径为（17.06±0.57）mm；第 2 种到达并产卵的非传粉小蜂种类为 *Apocrypta* sp.，产卵时间为雌花期后第 4 至第 6 天，产卵时榕果直径为（17.72±1.34）mm；*Platyneura* sp.在雌花期后第 10 天到达榕果壁开始产卵，产卵时的榕果直径为（18.70±1.06）mm；最后到达榕果产卵的非传粉小蜂为 *S. trifemmensis*，产卵时间持续最长，从雌花期后 14~32 d 都观察到产卵行为，产卵时榕果直径为（20.13±2.13）mm。不同种小蜂产卵的榕果直径存在显著差异（$F = 23.06, P < 0.01$）（图 1）。

2.2　鸡嗉子小蜂群落结构

鸡嗉子小蜂内 5 种小蜂中，种群结构最大的是传粉小蜂 *C. gravelyi*，占整个小蜂群落的 84.07%，远大于非传粉小蜂仅为 15.93%的比例。非传粉小蜂中种群最大的 *S. trifemmsis* 和 *Platyneura* sp.，

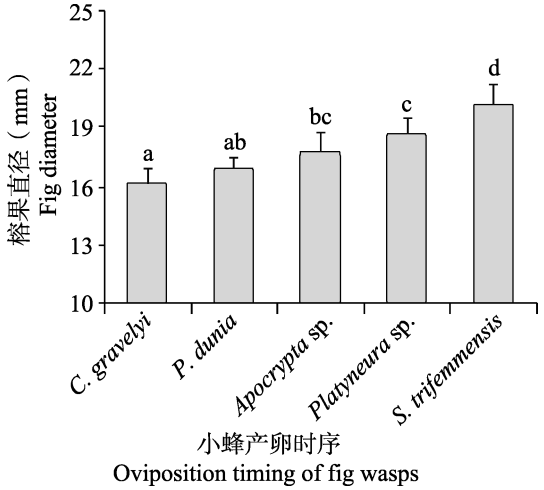

图 1　鸡嗉子榕小蜂产卵时序及对应的榕果直径
Fig. 1　The oviposition timing and fig diameter of fig wasps in *Ficus semicordata*

柱上标有不同字母表示差异显著（P<0.05）。下图同。
Histograms with different letters indicate significantly different at 0.05 level. The same below.

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

比例分别为 10.52%和 2.26%，比例最小的两种小蜂为 *P. dunia* 和 *Apocrypta* sp.，仅占群落的 0.48%和 0.33%（图 2）。

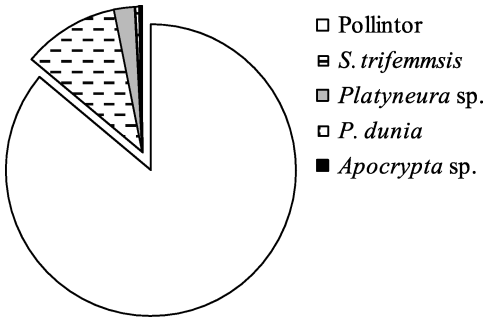

图 2 鸡嗉子榕果内小蜂的群落结构
Fig. 2 Community structure of fig wasps in *Ficus semicordata*

2.3 鸡嗉子榕小蜂繁殖小花特征

研究结果表明，不同种类的小蜂瘿花大小存在显著差异（$F = 27.21$, $P < 0.01$），子房大小顺序为 *Apocrypta* sp.，*Platyneura* sp.，*C. gravelyi*，*S. trifemmsis* 和 *P. dunia*，子房大小依次为（1.52±0.25）mm^3，（1.49±0.30）mm^3，（1.40±0.28）mm^3，（1.25±0.19）mm^3 和（1.03±0.17）mm^3（图 3）。

对鸡嗉子榕的花梗进行随机取样测量后表明：传粉小蜂和非传粉小蜂的分布主要集中在 0.6~2.0 mm，传粉小蜂花梗最集中长度为 0.8~1.4 mm，而非传粉小蜂为 0.6~1.0 mm。传粉小蜂（Kurtosis=0.52，Skewness=0.22）和非传粉小蜂（Kurtosis=0.43，Skewness=0.31）利用的花梗长度分布均满足正态分布（图 4）。对于单种小蜂

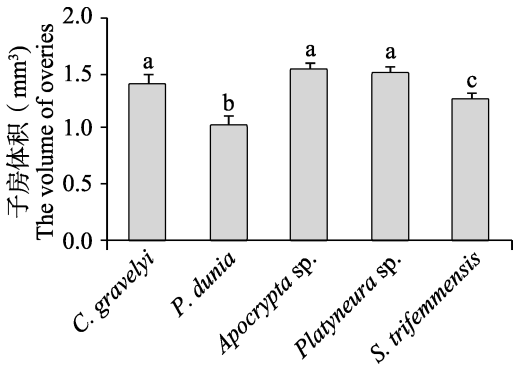

图 3 鸡嗉子榕果内小蜂瘿花的子房体积
Fig. 3 The ovaries volume of gall flowers for fig wasps in *Ficus semicordata*

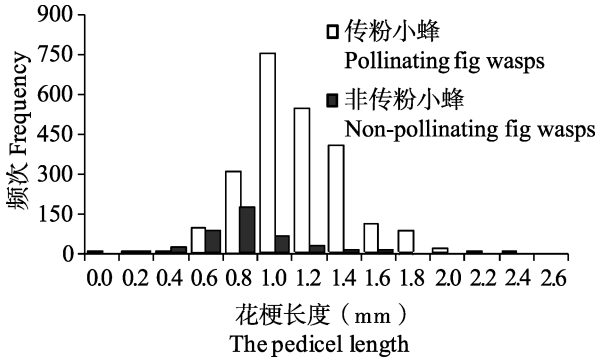

图 4 鸡嗉子榕果内传粉小蜂和非传粉小蜂的瘿花花梗频次分布
Fig. 4 The pedicel length frequency of gall flowers for pollinating and non-pollinating fig wasps in *Ficus semicordata*

来说，瘿花花梗长度特征也存在显著差异（$F = 144.75$, $P < 0.01$），传粉小蜂瘿花花梗是 5 种小蜂中最长的，为（3.05±0.55）mm，非传粉小蜂中花梗长度最长的为 *P. dunia*（2.80±1.06）mm，其次为 *S. trifemmsis*（2.21±0.82）mm，*Apocrypta* sp.（1.52±1.11）mm 和 *Platyneura* sp.（1.09±0.49）mm（图 5）。

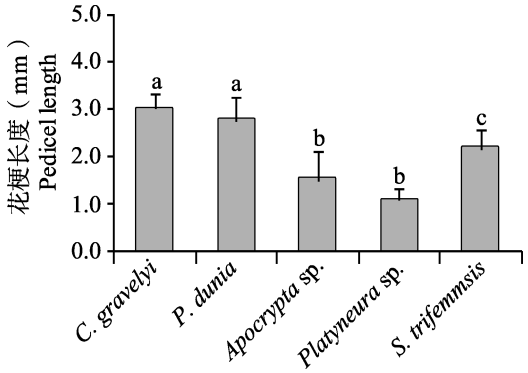

图 5 鸡嗉子榕果内小蜂的瘿花花梗长度
Fig. 5 The pedicel length of gall flowers for 5 wasp species in *Ficus semicordata*

3 讨论

前人对榕-蜂系统的繁殖稳定性研究主要是基于小花资源如何在小蜂后代和榕树种子之间进行分配（杨大荣等，2000；Anstett，2001；Yu *et al.*，2004），尤其是在雌雄异株上的分配。但事实上，榕果内还存在传粉小蜂与非传粉小蜂之间的竞争，甚至是非传粉小蜂之间的竞争。榕果内有限的小花资源如何在不同小蜂之间进行分

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

配，不同小蜂如何稳定共存，这方面的研究相对较少。我们的实验结果表明：鸡嗉子榕内不同小蜂的产卵时序存在严格的分化，产卵时间没有重叠，传粉小蜂最先到达榕果，说明其他 4 种非传粉小蜂可能不能独立造瘿，而必须依靠传粉小蜂产卵后制造的瘿花才能进行繁殖。而 4 种非传粉小蜂也有各自不同的产卵时间，说明榕小蜂已经进化出了不用的产卵时序。产卵时间彼此独立，互不干扰。但 4 种小蜂之间是否有相互寄生的关系，仍需进一步研究。

在非传粉小蜂产卵时，随着产卵时间的推迟，榕果发育时间增加，果壁会相应变厚，需要小蜂有更长的产卵器才能刺穿果壁到达小花子房，我们得到的非传粉小蜂的种群是随着产卵时间的推移而逐渐变大，可能是因为后期产卵的非传粉小蜂产卵器更长，从而可以利用更多的小花资源，所以种群数量更大。从繁殖方式来看，非传粉小蜂不仅要与传粉小蜂争夺有限的雌花资源，非造瘿的寄居类和复寄生种类还会直接将卵产在传粉小蜂的瘿花中（Peng *et al.*，2005），从而对传粉小蜂数量产生双重负面影响，但是即便这样，鸡嗉子内的单一传粉小蜂相较于其他 4 种非传粉小蜂的种群数量，仍占据绝对优势，说明非传粉小蜂并不会利用所有传粉小蜂的瘿花。因为作为榕-蜂系统的寄生者，绝大部分非传粉小蜂既不能独立造瘿，雄蜂也不能打孔，而只能依靠传粉小蜂的雄蜂在苞片口打孔，才能飞出榕果（Janzen, 1979.），开始新的生命循环，所以若非传粉小蜂对榕-蜂系统过度利用而导致榕-蜂系统瓦解，那么非传粉小蜂的繁殖也无法继续，在长期的进化过程中，榕果-传粉小蜂-非传粉小蜂之间形成了这一繁殖策略从而保持系统的稳定性。

我们的研究还发现：不同种小蜂的瘿花子房大小也存在着显著的差异，我们认为这种大小的差异是在长期的进化中形成的稳定的生物学特征。因为在榕果中内，小花的排列是分层次的，一般来说，花梗长的小花更接近果腔，我们称之为内层，内层小花的空间较为充裕，靠近果壁的小花花梗最短，我们称之为外层，介于之间的为中间层。外层和中层的瘿花空间有限，小蜂从瘿花到达果腔的难度更大，死亡率更高（Jousselin *et al.*，2001）。在我们的研究中，传粉小蜂花梗最长，也就是最靠近果腔，而非传粉小蜂，尤其是最后产卵的 3 种非传粉小蜂 *Apocrypta* sp.，*Platyneura* sp.和 *S. trifemmensis*，花梗长度都要显著短于传粉小蜂，这种空间分布的原因可能是因为传粉小蜂是在果腔产卵，所以有限利用内层小花，且每种小蜂飞出榕果都要依靠传粉小蜂的雄虫打孔，所以这种分布方式不但有利于传粉小蜂自身的繁殖，也能间接有利于提高其他非传粉小蜂的繁殖成功率。鸡嗉子内的 5 种小蜂在长期的竞争中形成的这种繁殖策略和空间分布方式，是可以被进化支持的。我们的研究还发现，虽然 5 种小蜂存在这种较为明显的空间分布差异，但这种分布也不是完全绝对的。传粉小蜂和非传粉小蜂的花梗分布范围跨度较大，也就是说有的传粉小蜂仍然将少部分卵产在中层甚至是外层，而有的非传粉小蜂也会生长在内层，原因可能是榕小蜂一生的寿命是极其短暂的，一般只持续数小时到 1 d（Kjellberg *et al.*，1988；Zhang *et al.*，2014a），但短暂的一生中需要完成搜寻，进果，产卵及传粉等使命（Weiblen，2002），所以在产卵位点挑选上存在选择时间和小花质量的权衡，所以并不是绝对严格地将所有卵都产在最长的花梗的小花子房中。

我们的研究表明：在鸡嗉子榕有限的产卵位置和生长空间内，小蜂通过产卵时间的分离以及产卵和生长空间的合理分配，实现了减少资源竞争以及长期稳定共存的生物学特征，维持了榕-蜂系统的稳定。但在一些榕树上，一些非传粉小蜂会先于传粉小蜂产卵（Peng *et al.*，2010），传粉小蜂和非传粉小蜂的繁殖稳定机制可能不同于鸡嗉子榕，还需要对其进行深入和广泛的研究。对榕果内的传粉及非传粉小蜂的繁殖稳定机制进行研究，能够对弄清榕-蜂系统的稳定和维持提供参考。

参考文献(References)

Anstett MC, 2001. Unbeatable strategy, constraint and coevolution,

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism. *Oikos*, 95(3): 476–484.

Anstett MC, Bronstein GL, Hossacrt-McKcy M, 1996. Resource allocation：a conflict in the fig/fig wasp mutualism? *J. Evol. Biol.*, 9(4): 417–428.

Berg CC, 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 45(7): 605–611.

Compton SG, Hawkins BA, 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasps assemblages. *Oecologia*, 91(1): 68–74.

Cook JM, Rusplus JY, 2003. Mutualism with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends. Ecol. Evol.*, 18(5): 241–248.

Duan ZB, Peng YQ, Yang DR, Xu L, 2005. Fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima. Acta Ecologica Sinica*, 25(10): 2589–2594. [段柱标, 彭艳琼, 杨大荣, 徐磊, 2005. 高榕隐头果内小蜂群落的动态变化. 生态学报, 25(10): 2589–2594.]

Galil J, Eisikowitch D, 1968. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel. *New Phytol.*, 67(3): 745–758.

Harper JL, 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Appl. Ecol.*, 4(2): 267–290.

Herre EA, Jandér KC, Machado CA, 2008. Evolutionary ecology of figs and their associates: recent progress and outstanding puzzles. *Annu. Rev. Ecol. Ecol. Syst*., 39: 439–458.

Kjellberg F, Doumesche B, Bronstein JL, 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C*., 91(2): 117–122.

Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Evol Syst*., 10: 13–51.

Jousselin E, Hossaert-Mckey M, Vernet D, Kjellberg F, 2001. Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: implications for studies on the stability of the mutualism. *Ecol. Entomol*., 26(6): 602–608.

Nefdt RJC, Compton SG, 1996. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism. *J. Anim. Ecol*., 65(2): 170–182.

Peng YQ, Yang DR, Wang QY, 2005. Quantitative tests of interaction between pollinating and non-pollinating fig wasps on dioecious *Ficus hispida*. *Ecol. Entomol*., 30(1): 70–77.

Peng YQ, Zhao JB, Harrison RD, Yang DR, 2010. Ecology of parasite *Sycophilomorpha* sp. on *Ficus altissima* and its effect on the fig-fig wasp mutualism. *Parasitology*, 137(13): 1913–1919.

Ramirez BW, 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 24(4): 680–691.

Shanahan M, So S, Compton SG, Corlett R, 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.,* 76(4): 529–572.

Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*., 10: 1–12.

Wilbur HM, 1976. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepias*. *J. Ecol.*, 64(1): 223–240.

Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol*., 47: 229–230.

Xu ZF, 1994. *Ficus*-a keystone species in the tropical rain forest ecosystem of south Yunnan. *Biodiversity Science*, 2(1): 21–23. [许再富, 1994. 榕树–滇南热带雨林生态系统中一类关键植物. 生物多样性, 2(1): 21–23.]

Yang DR, Wang RW, Song QS, Zhang GM, Zhao TZ, 2000. Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research*, 13(5): 477–484. [杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 张光明, 赵庭周, 2000. 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, 13(5): 477–484.]

Yu DW, Ridley J, Jousselin E, Herre EA, Compton SG, Cook JM, Moore JC, Weiblen GD, 2004. Oviposition strategies, host coercion, and the stable exploitation of figs by wasps. *P. Roy. Soc. Lond. B. Biol*., 271(1544): 1185–1195.

Zhang FP, Yang DR, 2009. Oviposition timing and community structure of *Ficus curtipes* fig wasps. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(8): 2005–2011. [张凤萍, 杨大荣, 2009. 钝叶榕榕果内榕小蜂的产卵顺序及其群落结构. 应用生态学报, 20(8): 2005–2011.]

Zhang GM, Yang DR, Wang RW, Peng YQ, Song QS, 2004. Temporal and spatial distribution patterns of the foundress of *Ceratosolen fusciceps*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 40(3): 251–254. [张光明, 杨大荣, 王瑞武, 彭艳琼, 宋启示, 2004. 聚果榕小蜂繁殖性雌蜂的时空分布格局. 应用昆虫学报, 40(3): 251–254.]

Zhang Y, Peng YQ, Compton SG, Yang DR, 2014a. Premature attraction of pollinators to inaccessible figs of *Ficus altissima*: a search forecological and evolutionary consequences. *PloS ONE*, 9(1): e86735.

Zhang Y, Peng YQ, Yang DR, 2014b. Effects of foundress number, foundresses entry interval and non-pollinating wasps on clutch size and offspring sex ratio of pollinating fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(5): 587–593. [张媛, 彭艳琼, 杨大荣, 2014b. 母代雌蜂数、进果时间及非传粉小蜂对传粉榕小蜂后代数量及性比的影响. 昆虫学报, 57(5): 587–593.]

Zhao JB, Zhang YP, Song FQ, Xu ZF, Xiao YL, 2009. A comparison of the phenological characteristics of introduced plant species in the Xishuangbanna tropical botanical garden. *Chinese Bulletin of Botany*, 44(4): 464–472. [赵俊斌, 张一平, 宋富强, 许再富, 肖云来, 2009. 西双版纳热带植物园引种植物物候特征比较. 植物学报, 44(4): 464–472.]

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net