

非传粉小蜂对榕-蜂共生系统的影响

徐法健^{1 2} 陈国华² 彭艳琼¹ 谢晓波^{1 2} 杨大荣^{1 *}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223) (2 云南农业大学植保学院, 昆明 650201)

摘 要 榕-蜂共生系统是桑科榕属(*Ficus*)植物与传粉榕小蜂专一互惠形成的生态学关系。但是,也有一些非传粉的小蜂出现在这个系统中,对榕-蜂共生系统可能产生较大的影响。西双版纳的聚果榕(*Ficus racemosa*)树上主要有5种非传粉小蜂,分别在榕果发育的不同阶段从果外向果内产卵。在传粉榕小蜂进果之前的花前期,*Platyneura testace*、*Apocrypta* sp. 和 *P. mayri* 这3种非传粉小蜂先后到果外产卵繁殖后代,对榕-蜂共生系统造成显著影响,尤其是影响传粉榕小蜂的繁殖。在传粉榕小蜂进果之后的间花期,*P. mayri*、*A. westwoodi* 和 *P. agraensis* 这3种非传粉小蜂相继到果外产卵,它们虽然能减少种子形成和传粉榕小蜂繁殖的数量,但最终没有对榕-蜂共生系统造成显著的影响。造瘿类的 *P. mayri* 可在花前期和间花期产卵繁殖,在花前期产卵时它主要是影响传粉榕小蜂的繁殖,而在间花期产卵时它则更多地是影响种子的生产。

关键词 聚果榕 传粉榕小蜂 非传粉小蜂 榕-蜂共生系统

IMPACTS OF NON-POLLINATING FIG WASPS ON FIG-POLLINATING WASP MUTUALISM

XU Fa-Jian^{1 2}, CHEN Guo-Hua², PENG Yan-Qiong¹, XIE Xiao-Bo^{1 2}, and YANG Da-Rong^{1 *}

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China, and ²College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Abstract Aims The interaction between *Ficus* species and their pollinating wasps (Agaonidae) is a striking example of a mutualism. Figs are also exploited by chalcidoid wasps that develop within the figs but do not transfer pollen. *F. racemosa*, a common species in the Xishuangbanna tropical area, is monoecious, and there are five species of non-pollinating fig wasps that coexist with the fig-pollinating *Ceratosolen fusciceps* inside the syconium. These non-pollinating fig wasps oviposit from outside the fig wall using long ovipositors to reach the ovules inside during different phases of syconium development. We studied the effect of the non-pollinating wasps on mutualism, in order to determine the relationship between the time and the distribution of female flowers, and to understand how non-pollinating species coexist with the mutualistic species.

Methods We isolated syconia at different phases, using bags in order to prevent non-pollinating wasps from ovipositing on the fig wall. We brought the syconia into the laboratory when the figs were mature and let the pollinating and non-pollinating fig wasps leave the syconia in the isolation bags. We then counted the number of seeds and pollinating fig wasps and compared differences in numbers with independent-samples *t*-test.

Important findings During the prefemale phase, before the pollinating fig wasp enters the fig cavity, *Platyneura testace*, *Apocrypta* sp. and *P. mayri* oviposit on the fig wall. These non-pollinators significantly affect the mutualism, especially the product of the pollinating fig wasp. During the interfloral phase, when the pollinating fig wasp has entered the fig cavity, *P. mayri*, *A. westwoodi* and *P. agraensis* oviposit on the fig wall. Although these non-pollinators reduce the number of seeds and fig-pollinating wasps, they do not significantly affect the fig-wasp mutualism. *P. mayri* is a gallmaker that oviposits during prefemale and interfloral phases. It affects the reproduction of fig-pollinating wasps during prefemale phase, but mainly affects seed production during the interfloral phase. *Apocrypta* sp. and *A. westwoodi* do not parasitize *C. fusciceps* but *P. testace* and *P. mayri*. So the number of pollinating wasps and non-pollinating wasps remains balanced, and this is favorable for stability of the fig-pollinating wasp mutualism.

Key words *Ceratosolen fusciceps*, pollinating fig wasp, non-pollinating fig wasps, fig and fig wasp mutualism

榕树是桑科榕属(*Ficus*)植物的总称。世界上大约有 750 种,基本上每一种榕树都有一种特定的传粉榕小蜂为其传粉,而传粉榕小蜂也必须依赖榕果,才能繁衍后代(Ramirez, 1970; Wiebes, 1979; Bronstein, 1987; Herre *et al.*, 1996; 杨大荣等, 2000),它们之间这种互不可缺的关系是典型的互惠共生关系。榕树-榕小蜂共生系统(简称榕-蜂共生系统)作为研究协同进化问题的模式材料,得到了广泛而深入的研究(Ramirez, 1970; Janzen, 1979; Herre, 1989; Weiblen, 2002)。但是同其它共生体系一样,榕-蜂共生系统也不可避免地受到其它生物因素的影响,而在这些生物因素中非传粉小蜂的影响最为普遍。非传粉小蜂出现于榕-蜂共生系统中,但一般不能为榕树和传粉榕小蜂的繁衍提供好处。

非传粉小蜂在分类上比较复杂,隶属于膜翅目小蜂总科(Chalcidoidea)的多个科和亚科,生活史变化多样,有着不同的食性及生态学习性,对榕-蜂共生系统产生着不同的影响(Bouček, 1988, 1993; West *et al.*, 1996)。有的种类是传粉榕小蜂的竞争性寄生蜂,它们与传粉榕小蜂竞争相同的产卵资源或营养来源,在榕果内形成比较大的瘿花,从而对榕树的结实率和传粉榕小蜂的繁殖产生负面的影响(Cook & Rasplus, 2003);有的种类是传粉榕小蜂的寄生蜂(Parasitoid)或是寄居蜂(Inquiline)(Janzen, 1979; Ulenberg, 1985; Godfray, 1988; Compton *et al.*, 1994),它们把卵产在有传粉榕小蜂的子房内或是产在传粉榕小蜂幼虫的体表或体内,直接导致传粉榕小蜂死亡;其次,部分复寄生性的非传粉小蜂可寄生其它种类的非传粉小蜂,这部分非传粉小蜂具有保护榕树种子形成和传粉榕小蜂繁殖的作用(Kerdelhué *et al.*, 2000; Peng *et al.*, 2005)。此外,还有极少数非传粉小蜂种类可以像传粉榕小蜂一样,进入果腔内产卵繁殖(Galil & Eiskikowich, 1968; Murry, 1989; Compton, 1993)。非传粉小蜂对榕-蜂互惠系统尽管存在各种各样的影响,但它们仍稳定地共存于这个系统中,对它们共生机理的探讨越来越受到人们的关注(Bajinath & Ramcharun, 1988; Bronstein, 1991; West & Herre, 1994; Kerdelhué & Rasplus, 1996; West *et al.*, 1996; Morris *et al.*, 2003)。Bronstein(1991)对 3 种 Torymid 科的非传粉小蜂进行了研究,认为它们对榕-蜂共生系统没有直接的负面影响。而 Kerdelhué 和 Rasplus(1996)指出,非洲聚果榕亚属(*Sycomorus*)的非传粉小蜂对该榕-蜂共生系统有着负面影响。West 和 Herre(1994)定量研究了 *Idarnes*、*Critogaster* 和 *Ae-*

pocerus 这 3 个属中非传粉小蜂对榕果种子及传粉小蜂繁殖的影响。

西双版纳是我国聚果榕(*Ficus racemosa*)分布最集中的地区之一,在西双版纳聚果榕寄生的非传粉小蜂则全部在果外通过果壁将卵产入隐头果内,而非洲聚果榕亚属的两种榕树的非传粉小蜂均是跟随传粉榕小蜂进入果内产卵(Kerdelhué & Rasplus, 1996)。目前国内有关学者主要是对聚果榕传粉榕小蜂的传粉生态学、季节性变化规律、空间分布格局(杨大荣等, 2000, 2001; 张光明等, 2003a)、隐头果内小蜂群落结构以及种间关系(徐磊等, 2003; 张光明等, 2003b)、榕树种子和小蜂数量之间的关系(Wang *et al.*, 2005)以及非传粉小蜂的食性研究(杨成云等, 2005)等方面进行了研究,甄文全等(2004)对非传粉小蜂 *Apocrypta westwoodi* 的产卵行为进行了观察与研究。但是关于非传粉小蜂对聚果榕的榕-蜂互惠系统影响的系统研究尚没有报道。

本研究是在前人工作的基础上,设置控制性实验研究聚果榕隐头果内寄生的非传粉小蜂在其榕果不同发育阶段访果产卵时对榕-蜂共生系统的影响,揭示非传粉小蜂对聚果榕和传粉榕小蜂繁殖的影响以及非传粉小蜂的产卵时间和资源分配的关系,为探讨非传粉小蜂为什么能稳定共存于榕-蜂共生系统积累资料。目前仅本课题组开展过部分控制试验(Peng *et al.*, 2005; 彭艳琼等, 2005a, 2005b),这与前人的研究方法,即只是收集自然成熟果内的榕小蜂,通过各种榕小蜂的出现与否及数量多少来计算榕小蜂的种间关系,推测种间的作用方式(Bronstein, 1991; Weiblen *et al.*, 2001; West *et al.*, 1996; Kerdelhué *et al.*, 2000; 徐磊等, 2003)有所不同。

1 材料和方法

1.1 研究材料

聚果榕 雌雄同株,为桑科榕属聚果榕亚属的高大乔木,高 25~30 m,胸径 60~240 cm。叶薄革质,椭圆状倒卵型至椭圆型或长椭圆型,长 10~14 cm,宽 3.5~4.5 cm,先端钝尖。隐头果聚生于老茎上的瘤状短枝上,果梨型。聚果榕结果具有典型的树内同步树间异步的特征,所以一年四季均有榕树开花,为榕小蜂的生活和繁衍提供了保障。同一隐头果内的雌花和雄花成熟期异步,整个花期有:花前期、雌花期、间花期、雄花期、成熟期。雌花期与雄花期相隔约 18~34 d,在雌花期传粉榕小蜂进入果内传粉、产卵,该时期雄花尚发育在幼花阶段;当隐头果发育

到 32 ~ 45 d 时 ,种子和瘦花内的榕小蜂发育成熟时 雄花也正好成熟。传粉榕小蜂的雌蜂带着花粉离开隐头果去寻找其它正处于雌花接受期的隐头果 进行产卵开始新的生活史。在西双版纳热带雨林地区 ,聚果榕常以 5 ~ 10 株为一组 ,株间距离 20 ~ 120 m 地集团分布 ,一年结果 4 ~ 6 次(杨大荣等 , 2000 ,2005)。

昆虫种类 :聚果榕隐头果内的传粉榕小蜂和非传粉小蜂。

传粉榕小蜂 :榕小蜂科(Aganidae)中的 *Ceratosolen fusciceps* 是聚果榕的唯一传粉者 ,同时也只能通过寄生聚果榕的雌花繁殖后代 ,与聚果榕形成专一的互惠共生体系。

非传粉小蜂种类 :长尾小蜂科(Caliimomidae ,或 Sycophaginae 亚科)中 *Platyneura testacea*、*P. mayri* 和 *P. agraensis* ;金小蜂科(Pteromalidae ,或 Sycoryctinae 亚科)中的 *Apocrypta* sp. 和 *A. westwoodi*。5 种非传粉小蜂在传粉榕小蜂进入隐头果的前期或后期通过其长的产卵器在果外刺穿隐头果壁把卵产在果腔内的雌花子房中。

1.2 研究方法

1.2.1 非传粉小蜂产卵行为的野外观察

在中国科学院西双版纳热带植物园内选定一棵长势良好结果整齐的聚果榕作为试验树。在隐头果的生长发育期间 ,观察各种非传粉小蜂的产卵行为 ,以及它们访果产卵的先后顺序 ,测量每种非传粉小蜂产卵器的长度以及它们访果产卵时隐头果的直径、轴长及果壁厚度。

1.2.2 花前期和间花期产卵的非传粉小蜂对榕-蜂互惠系统的影响

自然对照 选择果态大小相近的 30 个花前期的隐头果 ,所有的榕小蜂均自然产卵繁殖 ,观察每一种榕小蜂访果时间和产卵行为 ,每一种非传粉小蜂产卵时 ,及时标记被产卵果 ,对 5 种非传粉小蜂均来产卵的单个隐头果挂上一个标签 ,以作为自然状态下的对照之用。其次 ,访果时间和产卵行为的观察为下面两个试验的开展提供准确依据。

间花期套袋处理 选择 30 个与自然对照中果态大小相近的花前期的隐头果 ,让非传粉小蜂自由产卵 ,并对有非传粉小蜂产卵的隐头果做好标记 ,直到传粉榕小蜂自由进入标记果为止。然后用 120 目绢纱袋隔离 ,套住这些标记果 ,阻止后来的非传粉小蜂产卵繁殖 ,以了解花前期产卵的非传粉小蜂对榕树和传粉榕小蜂互惠系统的影响。

花前期套袋处理的试验 选择 30 个与自然对照中果态大小相近的花前期的隐头果 ,用 120 目绢纱袋隔离 ,阻止花前期非传粉小蜂的产卵活动。参考自然对照中隐头果内所进传粉榕小蜂的情况 ,在传粉榕小蜂进入隐头果的当日 ,解下隔离袋 ,让传粉榕小蜂及其之后的非传粉小蜂自由产卵。以了解间花期产卵的非传粉小蜂对榕-蜂互惠系统的影响。

当自然对照和试验处理的隐头果发育到雄花期时 ,及时采摘 ,单果用 120 目绢纱袋分装 ,让榕小蜂自然进入袋内 ,待网袋内的榕小蜂完全死亡后再收集保存于 70% 的酒精中。最后统计单果内各种榕小蜂的种类、数量 ,以及种子数量。

1.3 数据分析

运用独立样本 *t* 检验的方法比较不同处理的隐头果内传粉榕小蜂和种子的数量。

2 结果与分析

2.1 各种非传粉榕小蜂产卵时序与果态

聚果榕隐头果壁上先后有 5 种非传粉小蜂前来产卵 ,而且 5 种榕小蜂的后代常在一个隐头果内出现 ,部分果内也会缺失其中的 1 ~ 3 个种。产卵器比较短的非传粉小蜂在隐头果发育的早期产卵 ,产卵器长的在隐头果发育的晚期产卵 ,它们在隐头果上产卵的先后顺序为 *P. testacea* ,*Apocrypta* sp.、*P. mayri* ,*A. westwoodi*、*P. agraensis*。其中 *P. testacea* 和 *Apocrypta* sp. 是在花前期访果产卵的 ,*A. westwoodi* 和 *P. agraensis* 是间花期访果产卵的 ,而 *P. mayri* 则是在花前期至间期均见在果外产卵繁殖。隐头果适宜各种非传粉小蜂产卵的时间也长短不一 ,先产卵的 *P. testacea*、*Apocrypta* sp. 和 *P. mayri* 的产卵时间在 2 ~ 3 d 范围内 ,后产卵的 *A. westwoodi* 和 *P. agraensis* 产卵期分别是 9 和 4 d ,*A. westwoodi* 比 *P. agraensis* 提前 2 ~ 3 d 访果产卵 ,但是在 *P. agraensis* 产卵之后 ,仍有 *A. westwoodi* 在产卵(表 1)。

2.2 间花期产卵的非传粉小蜂对榕-蜂共生系统的影响

在自然对照中 ,聚果榕隐头果内有 *P. mayri*、*A. westwoodi*、*P. agraensis* 这 3 种非传粉小蜂产卵时 ,传粉榕小蜂的数量为(532.93 ± 263.78)只 ,种子数量为(1 298.00 ± 401.22)粒。如果用绢纱网隔离 ,不允许它们出现于榕-蜂共生系统中 ,则每果内传粉榕小蜂的数量为(685.44 ± 451.11)只 ,比对照果内的传粉榕小蜂数量增加了 152.51 只 ;种子数量为(1 332.59 ± 461.71)粒 ,比对照果内的种子数量增加

表 1 各种非传粉小蜂的产卵时序及产卵时隐头果的果态(平均值±标准差)

非传粉小蜂种类 Species of non-polliantor	产卵器的长 Length of ovipositor (mm)	隐头果径 Diameter of syconium (mm)	果壁厚 Thickness of fig wall (mm)	产卵持续时间 Time of continual oviposition (d)	隐头果发育阶段 Developing phase of syconium
<i>Platyneura testacea</i>	3.23 ± 0.19	10.40 ± 0.80	2.08 ± 1.06	2.60 ± 0.94	花前期 Prefemale phase
<i>Apocrypta</i> sp.	4.08 ± 0.41	16.40 ± 1.28	3.23 ± 0.19	2.15 ± 1.27	花前期 Prefemale phase
<i>P. mayri</i>	6.23 ± 0.45	22.48 ± 1.76	4.04 ± 0.38	2.60 ± 0.68	花前期至间花期 Prefemale and interfloral phase
<i>A. westwoodi</i>	6.19 ± 0.50	29.78 ± 3.06	5.04 ± 0.63	9.25 ± 3.92	间花期 Interfloral phase
<i>P. agraensis</i>	9.15 ± 0.11	33.91 ± 3.61	5.84 ± 0.62	4.65 ± 2.58	间花期 Interfloral phase

了34.59粒。无论粉榕小蜂还是种子的数量,但差异都不显著(传粉榕小蜂: $t = 1.611$, $p > 0.05$;种子: $t = 0.036$, $p > 0.05$)(图 1)。

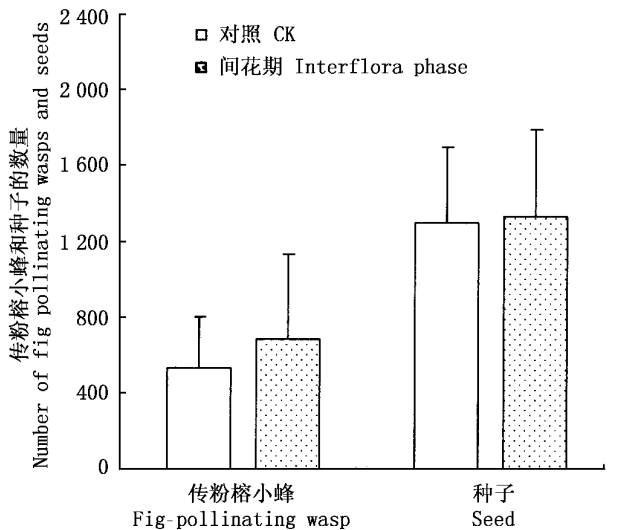


图 1 间花期的非传粉小蜂对种子和传粉榕小蜂繁殖的影响

Fig.1 Impact of non-pollinating wasp on the production of fig pollinating wasps and seeds

2.3 间花期产卵的非传粉小蜂对榕-蜂共生系统的影响

在花前期没有非传粉小蜂 *P. testacea*、*Apocrypta* sp.和 *P. mayri* 产卵时,最终每果内繁殖的传粉榕小蜂的数量为(778.17 ± 365.15)只,种子的数量为(1063.07 ± 395.89)粒。与自然对照中有上述3种非传粉小蜂在同一果内繁殖时相比,传粉榕小蜂的数量显著增加($t = 2.982$, $p < 0.05$),而种子数量与对照相比则显著减少($t = 2.292$, $p < 0.05$)(图 2)。

2.4 *Platyneura mayri* 在花前期和间花期产卵对榕-蜂互惠系统的影响

非传粉小蜂 *P. mayri* 在花前期至雌花后期均可在果外产卵,有的甚至和传粉榕小蜂同期产卵繁殖后代,而且 *P. mayri* 可以在没有传粉榕小蜂的隐

头果里完成其生活史,这不同于其它4种非传粉小蜂。*P. mayri* 无论在花前期还是在雌花后期间花产卵,其繁殖的后代数量之间的差异不显著(图 3)。虽然数量之间没有差异,但是它们对榕-蜂共生体系的影响有所不同。

P. mayri 是植食性造瘿类,在传粉榕小蜂进果前产卵,直接减少传粉榕小蜂产卵和传粉的雌花数量,由于它偏爱把卵产在短花柱的雌花子房中,与传粉榕小蜂竞争同样的产卵资源,对传粉榕小蜂的繁殖影响更大。而 *P. mayri* 在间花期产卵是利用已经授粉的雌花,因此更多地影响着种子的发育。

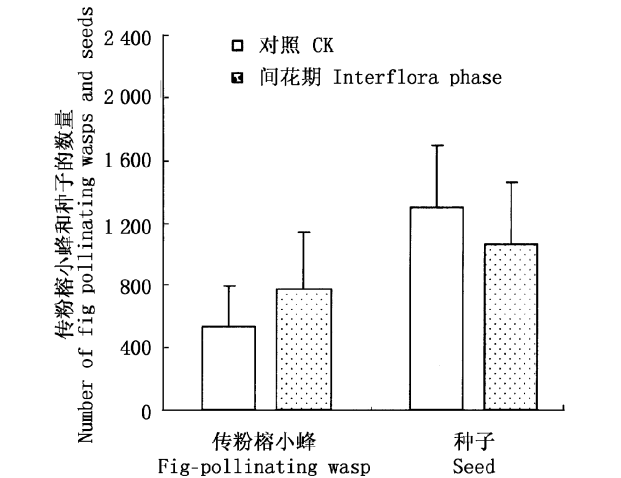


图 2 花前期的非传粉小蜂对传粉榕小蜂和种子繁殖的影响

Fig.2 Impact of non-pollinating wasp on the production of fig pollinating wasps and seeds

3 小结与讨论

在花前期产卵的造瘿类非传粉小蜂 *P. testacea* 最先造访榕果和产卵繁殖,虽然产卵期较短,而且有随其后产卵的 *Apocrypta* sp. 对它的寄生,在不同程度上抑制着 *P. testacea* 的种群数量,使其种群数量不大,但是在传粉榕小蜂进入隐头果传粉和繁殖时 *P. testacea* 产卵寄生形成的瘿花已经比较大,而且

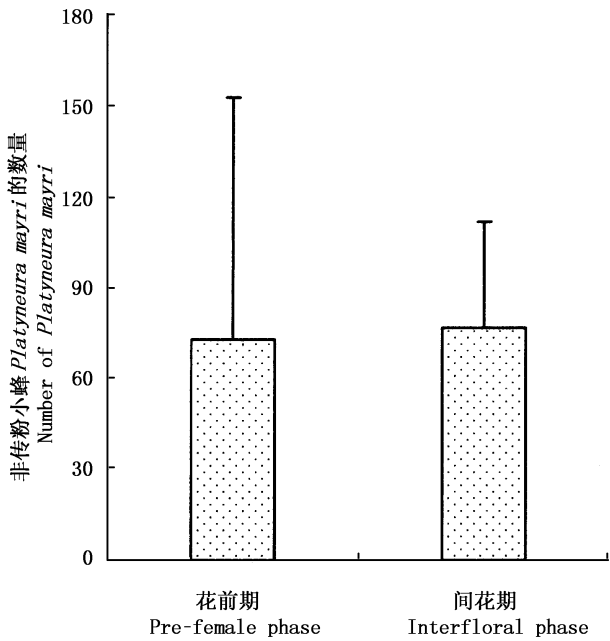


图 3 不同处理下非传粉小蜂的数量

Fig.3 Number of *Platyneura mayri* in different experiments

簇生突出在果腔中央,这严重影响到传粉榕小蜂在果腔中的活动、产卵和传粉活动,同时该种小蜂的生长发育也消耗一部分营养,使其周围的小花不能正常发育形成种子,这与 Cook 和 Rasplus (2003) 研究非洲的另一种聚果榕 *Ficus sur* 结果基本一致。此外造瘿者 *P. mayri* 有一部分是在花前期和雌花期产卵,该种非传粉小蜂与传粉榕小蜂竞争小花资源,因此花前期产卵的 3 种非传粉小蜂给榕-蜂互惠系统造成显著影响,特别是对传粉榕小蜂繁殖。这与我们观察到的现象,即当有大量的 *P. testacea* 在同一个隐头果上产卵时,往往导致早期落果或即使隐头果发育成熟也不能自然出蜂是一致的,因为该隐头果内没有或是仅有很少的传粉榕小蜂雄虫,没有足够的雄虫为雌蜂打洞。相反的是,间花期产卵的 3 种非传粉小蜂不论对种子生产还是对传粉榕小蜂的繁殖都没有显著影响,但是它们对榕树种子生产有较大影响。*P. mayri* 在花前期产卵和间花期产卵对榕-蜂互惠系统造成的影响是不同的,在花前期产卵时它更多地影响传粉榕小蜂的繁殖,而在间花期产卵时,它则更多地影响种子的生产。

虽然聚果榕上长尾小蜂科 Calimomidae 的 3 种非传粉小蜂均是植食性昆虫,但是由于它们在不同的时间上果产卵,避免了在同一时间内集中上果争夺产卵资源的种间竞争。*P. testacea* 和 *P. mayri* 与传粉榕小蜂竞争雌性小花资源,对榕蜂共生系统造

成了负面影响。但是 *Apocrypta* sp. 对 *P. testacea* 成功寄生以及 *A. westwoodi* 对 *P. mayri* 的成功寄生在很大程度上控制了 *P. testacea* 和 *P. mayri* 的种群数量,在一定程度上平衡了非传粉小蜂和传粉榕小蜂之间的数量关系,这是榕-蜂共生系统能够长期稳定发展的有利因素,所以并非所有的非传粉小蜂种类对榕-蜂共生体系产生负面影响。

虽然 *P. agraensis* 具有与隐头果壁厚度相一致的产卵器,适合于后期上果产卵,但是它们为什么不提前上果产卵,争取更多的可利用雌花资源增加其种群数量,其机理还不清楚,有待于进一步研究。

在非洲聚果榕亚属内的 *Apocrypta* 属的非传粉小蜂主要寄生传粉榕小蜂的幼虫,它们直接影响传粉榕小蜂的数量,而本研究中 *Apocrypta* sp. 在传粉榕小蜂进果之前就到果外产卵,它寄生在其之前产卵的另一种非传粉小蜂 *P. testacea*,对榕-蜂互惠系统表现出来的是有利而不是有害影响,这有别于前人的研究结果 (Kerdelhué & Rasplus, 1996)。在西双版纳的聚果榕果内共生着 1 种传粉榕小蜂和 5 种非传粉小蜂,它们在不同的时间访果产卵,按照它们产卵时间的先后顺序,同一属的非传粉小蜂的产卵器长度不断变长,这主要是随着隐头果的不断生长发育,其果壁厚度也不断增加的原因。有趣的是, *A. westwoodi* 和 *P. agraensis* 是在隐头果的同一发育阶段访果产卵,但是它们的产卵器的长度却相差很多,这与它们的形态和不同的产卵姿势有关。*A. westwoodi* 的腹部形态十分奇特,静止时,雌蜂腹部为滑犁形,腹部第 3~6 节相互套叠紧缩在一起,各节以膜相连,与大多数长尾小蜂无明显差异。而在产卵时,腹部上举并向头部前弯,腹部的 3~6 节极度延长(其长度可达不伸展时的数倍),以便产卵器的端部垂直接触榕果表面,这样就弥补了其产卵器不够长的缺憾;而长尾小蜂 *P. agraensis* 的腹部则比较扁平,而且不能延伸,所以只能利用其足够长的产卵器刺穿果壁,然后使身体慢慢后退将产卵器慢慢送入果壁内产卵。

参 考 文 献

Bajjnath H, Ramcharun S (1988). Reproductive biology and chalcid symbiosis in *Ficus burtt-davii* (Moraceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 25, 227 - 235.

Bouček Z (1988). *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): a Biosystematic Recision of Genera of Fourteen Families, with a*

- Redassification of Species*. CAB International, Wallingford, UK, 832.
- Bouček Z (1993). The genera of Chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *Journal of Natural History*, 27, 173 – 217.
- Bronstein JL (1987). Maintenance of species—specificity in a neotropical fig pollinator wasp mutualism. *Oikos*, 48, 39 – 46.
- Bronstein JL (1991). The non-pollinating wasps fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, 61, 175 – 186.
- Compton SG (1993). One way to be a fig. *African Entomology*, 1, 151 – 158.
- Compton SG, Rasplus JY, Ware AB (1994). African fig wasp parasitoid communities. In: Hawkins BA, Sheehan W eds. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford, 343 – 368.
- Cook JM, Rasplus JY (2003). Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 241 – 248.
- Galil J, Eiskikowich D (1968). On the pollination ecology of *Ficus sycamorus* in East Africa. *Ecology*, 49, 259 – 269.
- Godfray HCJ (1988). Virginity in haplodiploid populations: a study on fig wasps. *Ecological Entomology*, 13, 283 – 291.
- Herre EA (1989). Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinators wasps. *Experientia*, 45, 637 – 647.
- Herre EA, Machado CA, Bermingham E, Nason JD, Windsor DM, McCafferty SS, Van Houten W, Bachmann K (1996). Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *Journal of Biogeography*, 23, 521 – 530.
- Herre EA (1996). An overview of studies on a community of Panamanian figs. *Journal of Biogeography*, 23, 593 – 607.
- Janzen DH (1979). How to be a fig? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 13 – 51.
- Kerdelhué C, Rasplus JY (1996). Non-pollinating afro-tropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 75, 3 – 14.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus, JY (2000). Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps. *Ecology*, 81, 2832 – 2849.
- Morris WF, Bronstein JL, Wilson WG (2003). Three-way coexistence in obligate mutualis-exploiter interaction: the potential role of competition. *American Naturalist*, 161, 860 – 875.
- Mury MG (1989). Environmental constraints on fighting in flightless male fig wasps. *Animal Behaviour*, 38, 186 – 193.
- Peng YQ, Yang DR, Wang QY (2005). The population dynamics of a non-pollinating fig wasp on *Ficus auriculata* at Xishuangbanna, China. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 581 – 584.
- Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣), Duan ZB (段柱标), Deng XB (邓晓保) (2005a). Reproductive components of *Ficus hispida* and its pollinator. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 793 – 798. (in Chinese with English abstract)
- Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣), Wang QY (王秋艳) (2005b). Adjustment and stabilization of sex ratio in *Ceratosolen solmsi marchali*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 1347 – 1351.
- Ramirez WB (1970). Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 24, 680 – 691.
- Ulenberg SA (1985). *The Systematics of the Fig Wasp Parasites of the Genus Apocrypta Coquerel*. North Holland, Amsterdam, 173.
- Weiblen GD, Yu DW, West SA (2001). Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 268, 651 – 659.
- Weiblen GD (2002). How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*, 47, 299 – 330.
- West SA, Herre EA (1994). The ecology of the New World fig—parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 258, 67 – 72.
- West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS (1996). The ecology and evolution of the New World nonpollinating fig wasp communities. *Journal of Biogeography*, 23, 447 – 458.
- Wiebes JT (1979). Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Zoology and Systematics*, 10, 1 – 12.
- Xu L (徐磊), Yang DR (杨大荣), Peng YQ (彭艳琼), Wang QY (王秋燕), Zhang GM (张光明) (2003). The community structure and the interspecific relationship of the fig wasp in *syconia* of *Ficus racemosa* L. in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1554 – 1560. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Wang RW (王瑞武), Song QS (宋启示), Zhang GM (张光明), Zhao TZ (赵庭周) (2000). Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research* (林业科学研究), 13, 477 – 484. (in Chinese with English abstract)
- 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 (王秋燕), 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), 27 – 29. (in Chinese with English abstract)

Yang CY (杨成云), Wang RW (王瑞武), Zhao GF (赵桂仿), Yang DR (杨大荣) (2005). Diet of nonpollinating wasps and their impact on the stability of figpollinator wasp mutualism. *Zoological Research* (动物学研究), 26, 379 – 385. (in Chinese with English abstract)

Zhang GM (张光明), Yang DR (杨大荣), Wang RW (王瑞武), Peng YQ (彭艳琼), Song QS (宋启示) (2003a). Temporal and spatial distribution patterns of the foundress of *Ceratosolen fusciceps*. *Entomological Knowledge* (昆虫知识), 40, 251 – 254. (in Chinese with English abstract)

Zhang GM (张光明), Yang DR (杨大荣), Xu L (徐磊), Peng YQ (彭艳琼), Lu Y (卢耀) (2003b). Species associations of fig wasps associated with *Ficus racemosa* in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 22(4), 20 – 26. (in Chinese with English abstract)

Zhen WQ (甄文全), Huang DW (黄大卫), Yang DR (杨大荣), Zhu ZD (朱朝东) (2004). Oviposition behavior of *Apocrypta westwoodi*. *Entomological Knowledge* (昆虫知识), 41, 446 – 449. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：张大勇 责任编辑：刘丽娟