

聚果榕小蜂种内竞争的化学信息调节机制初探

耿向宗^{1,2} 王 波² 贾爱群^{1*} 王瑞武^{2*}

1 (南京理工大学环境与生物工程学院, 南京 210094)

2 (中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223)

摘要: 昆虫种内普遍存在着对于交配机会、产卵场所以及食物资源的竞争, 而具信息交流作用的化学物质在调节种内竞争中起着重要的作用。聚果榕(*Ficus racemosa*)的传粉榕小蜂*Ceratosolen fusciceps*存在着种内竞争, 我们通过控制榕小蜂在果内能否互相接触(同时、间隔放蜂)的方法进行放蜂实验, 同时用瘿花比例、种子比例、败育花数量和榕小蜂子代数量作为榕小蜂种内竞争的指标, 并用顶空固相微萃取装置和气相色谱-质谱联用仪鉴定分析榕小蜂在雌花期进果前后, 榕果和榕小蜂中的差异性挥发性成分, 重点探讨这些物质在调节榕小蜂种内竞争中的作用。研究表明, 同时放蜂所产生的瘿花比例、种子比例和榕小蜂子代数量相较于间隔放蜂显著偏低, 而败育花数量则显著偏高; 化学鉴定结果表明榕小蜂进果前后榕树的挥发性物质的种类存在差异, 在鉴定出来的22种差异物质中, 部分物质对其他种昆虫有抑制产卵的作用。因此, 信息化学物质对榕小蜂的行为可能起着重要的调节作用, 这种作用对于榕小蜂子代和寄主榕树适合度可能都具有重要影响。

关键词: *Ficus racemosa*, *Ceratosolen fusciceps*, 种内竞争, 顶空固相微萃取与气相色谱-质谱联用仪, 信息化学物质

Roles of semiochemicals in regulating intraspecific competition of pollinating wasps of *Ficus racemosa*

Xiangzong Geng^{1,2}, Bo Wang², Aiqun Jia^{1*}, Ruiwu Wang^{2*}

1 School of Environmental and Biological Engineering, Nanjing University of Science and Technology, Nanjing 210094

2 Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

Abstract: Intraspecific competition for mating opportunities, oviposition sites, and food resources is ubiquitous for insects. Semiochemical-based chemical communication may play important roles in the regulation of intraspecific competition. The aims of this study are (1) to investigate the possible occurrence of intraspecific competition among individuals of pollinating fig wasps (*Ceratosolen fusciceps*) of *Ficus racemosa* with manipulative experiments, and (2) to assess the potential function of volatile organic compounds (VOCs) in regulating the behavior of fig wasps to avoid excessive competition using head space solid-phase microextraction (HS-SPME) and gas chromatography coupled with mass spectrometry (GC-MS). The results showed that wasps laid more eggs when they were introduced into the syconium sequentially, compared with simultaneously introduced wasps. A chemical analysis showed that the VOCs differed quantitatively and qualitatively. Several of the 22 identified VOCs functioned to deter oviposition in other insect species. Our results indicated that intraspecific competition at oviposition sites may occur among individuals of *C. fusciceps* and that semiochemicals may play important roles in regulating the oviposition behavior of this species. These factors could significantly affect the fitness of both fig wasps and the host fig.

Key words: *Ficus racemosa*, *Ceratosolen fusciceps*, intraspecific competition, HS-SPME & GC-MS, semiochemicals

种内竞争在昆虫种群中普遍存在, 由于同种昆虫个体间对食物资源、栖息地、繁殖场所或其他因

收稿日期: 2013-11-08; 接受日期: 2014-03-16

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31070312)、青年基金项目(31300318)和第53批博士后基金面上项目(2013M531993)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: jiaaiqun@gmail.com; wangrw@mail.kiz.ac.cn

素的需求相同,因此,当资源短缺时会产生激烈的种内竞争(Klomp, 1964; Harvey *et al.*, 2013)。适度的种内竞争能对种群数量起到微调的作用,但是过度的种内竞争会造成昆虫种群数量的锐减(Klomp, 1964; Dochtermann & Peacock, 2013)。昆虫能以多种方式调节种内竞争,在以改变行为方式进行的调节中,信息化学物质对昆虫的行为调节起着重要的调控作用。如在争夺产卵位点的种内竞争中(Nakamura, 1968; Zimmerman, 1982),昆虫通过分泌抗产卵信息素进行产卵标记来阻止同种昆虫在其寄主及附近过度产卵(Ikemoto, 1972; Kozłowski *et al.*, 1983; Messina & Renwick, 1985),从而避免子代之间过度的种内竞争。这种具信息交流功能的化学物质能够帮助昆虫避免过度竞争,从而调节种群的数量,提高子代的适合度(Klomp, 1964)。

榕树作为热带雨林生态系统中的一个关键物种(Lambert & Marshall, 1991; 许再富, 1994),其在森林生态系统中的作用受到各国学者重视(Herre, 1996),它除了可以为鸟类、哺乳动物提供食物外,还是附生、腐生和寄生植物的良好生存场所(朱华等, 1996)。全世界大约分布着750多种榕树(Berg, 1989),与其传粉榕小蜂存在着严格专一的互惠共生关系(Wiebes, 1979; Rasplus, 1994; Herre *et al.*, 1996; 马炜梁等, 1997)。在由聚果榕(*Ficus racemosa*)和其传粉榕小蜂*Ceratosolen fusciceps*组成的专性互利共生系统中,传粉者从雌花期榕果的苞片口钻入果腔为榕树雌花传粉,同时在雌花子房内产卵(杨大荣等, 2000b),获得繁衍的利益(Verkerke, 1989)。有研究指出,在榕果中,不是所有的雌花都能被榕小蜂产卵(Anstett, 1996),且受榕果产卵空间以及榕小蜂存活时间的限制(Bronstein & Hossaert-McKey, 1996; Anstett & Hossaert-McKey, 1997),榕小蜂在产卵时彼此相互干扰,产生种内竞争(Bronstein *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2009, 2011)。但到目前为止,榕小蜂种内竞争的化学通讯调节机制尚不清楚。那么,信息化学物质在调节榕小蜂产卵位点的种内竞争中是否发挥了一定的作用?

本研究以我国西双版纳地区常见的聚果榕及其传粉榕小蜂为对象。根据Wang等(2009, 2011)的报道,聚果榕的传粉榕小蜂存在着种内竞争。本论文中,我们重复了Wang等的同时和间隔放蜂实验,除了以瘿花比例、种子比例作为竞争指标外,本研究

把败育花数量及榕小蜂子代数量也作为榕小蜂种内竞争的指标。根据种内竞争指标的结果,对榕小蜂进入榕果后榕果及榕小蜂的挥发性化学物质(volatile organic compounds, VOCs)进行分析比较,寻找可能影响榕小蜂产卵的信息化学物质。希望结果对于理解昆虫种内竞争的调控机制能够具有参考作用。

1 研究样地和研究对象

研究样地位于云南省西双版纳傣族自治州境内的中国科学院西双版纳热带植物园(101°25'E, 21°41'N)。海拔约570 m,该地区为热带季风性气候,年平均气温21.4–22.6℃,年平均降雨量为1,556.8 mm,相对湿度约86%(Zhu & Cai, 2005)。

聚果榕隶属聚果榕亚属(*Sycimorus*),雌雄同株,是亚洲热带雨林地区的一个广布种,常见于河流、江岸边以及原始森林内的低洼地带(杨大荣等, 2000a)。其生长周期可分为5个阶段:雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和花后期(Eisikowitch, 1968; Galil & Sc, 1977)。聚果榕有专一的传粉小蜂*Ceratosolen fusciceps*,隶属于小蜂总科榕小蜂科。

2 研究方法

2.1 同时、间隔放蜂实验

本实验先用纱网袋(25 cm×25 cm, 120筛目)隔离刚结出的聚果榕隐头果,以避免非传粉小蜂产卵。当果发育到雌花期,从果周围捕捉飞行的传粉小蜂进行单果隔离放蜂实验,单果放蜂量设定为7头。同时放蜂实验需要在30 min内将7头蜂接进榕果果腔,单果放蜂完成后,继续套上纱网袋进行隔离。在间隔放蜂实验中,每两次放蜂需要间隔一段时间,单果总放蜂量同样设定为7头。具体操作如下:在第一天上午9点,每果先放2头蜂,4个小时后再放1头,间隔4个小时后再放2头;第二天早上放最后2头蜂,放完之后用纱网袋继续隔离。每组实验样本量为30。到了雄花期,收集成熟榕果,并对每个果的瘿花量、种子量、榕小蜂子代数量以及败育花数量进行统计。

聚果榕榕果中被榕小蜂产卵和传粉后的雌花分别发育成瘿花和种子,而未被产卵和传粉的雌花败育,子代榕小蜂在瘿花中发育为成虫。在对榕小蜂种内竞争的研究中,我们用瘿花比例、种子比例

以及败育花数量、榕小蜂子代数作为衡量榕小蜂种内竞争的指标。其计算方法为: 瘿花比例 = 瘿花量/(瘿花量+种子量+败育花数量), 种子比例 = 种子量/(瘿花量+种子量+败育花数量) (马文娟等, 2009)。

2.2 榕果及榕小蜂挥发物的采集和分析

本实验对聚果榕传粉榕小蜂、雌花期的榕果以及进蜂后的榕果气味使用固相微萃取装置(SPME)(CAR-PDMS, 75 μm 萃取头)进行采集, 使用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS)(Agilent, 7890A-5975C)进行挥发性成分的分离、鉴定。传粉榕小蜂气味的采集方法如下: 将野外收集到的9头传粉小蜂放入2 mL安捷伦样品瓶中, 用封口膜封口, 将老化的固相微萃取针头(300 $^{\circ}\text{C}$, 老化90 min)通过封口膜插入到样品瓶中吸附60 min。吸附完成后立即用气相色谱-质谱联用仪进行解析(250 $^{\circ}\text{C}$ 解析5 min)和分离鉴定。

雌花期榕果气味的采集方法如下: 在榕果花芽期用绢纱袋隔离非传粉小蜂。当榕果发育到雌花期时, 采集榕果, 在苞片口位置用5 mm直径的打孔器凿一小孔, 将一玻璃导管通过小孔插入到果腔内部, 然后将已老化过的萃取头通过玻璃导管伸入果腔内部吸附60 min。解析及分离鉴定方法同上。

进蜂后榕果及小蜂挥发性混合物的采集及分离鉴定方法如下: 将花芽期套袋的榕果在雌花期时让其传粉小蜂通过苞片口进入果腔, 单果进蜂量为9头; 2 h后, 将榕果摘下。气味物质的采集和分离鉴定与雌花期榕果的方法相同。

气相色谱使用HP-5MS石英毛细管柱(30 m \times 0.25 mm \times 0.25 μm)进行物质的分离。柱流量1 mL/min; 进样口温度220 $^{\circ}\text{C}$; 不分流(60 mL/min, 0.75 min); 载气为高纯氦气(99.999%)。程序升温: 初始温度40 $^{\circ}\text{C}$, 先以4 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升温至180 $^{\circ}\text{C}$, 再以5 $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ 升温至220 $^{\circ}\text{C}$, 保持5 min。质谱检测电子能量70 eV, 检测质量范围为45.00–500.00道尔顿。采用NIST08标准谱库计算机检索定性。

2.3 数据分析

使用SPSS18.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)对数据进行独立样本 t 检验。首先使用Levene法对瘿花比例、种子比例、败育花数量以及榕小蜂子代数量的平均值进行方差齐性检验, 根据 P 值结果选择使用对应的 t 检验分析方法: 当 $P>0.05$ 时用方差齐性

时的 t 检验对数据进行分析, 反之用方差不齐时的 t 检验。如果独立样本 t 检验的 P 值小于0.05, 说明数据之间有差异, 否则没有差异。

用气相色谱-质谱联用仪的化学工作站对样品中挥发性有机化合物进行鉴定和分析, 并把鉴定结果逐一列于表中。

3 结果

统计和计算结果表明, 同时放蜂组的瘿花比例、种子比例、败育花数量、榕小蜂子代数量的平均值分别为0.326、0.517、636、1,106, 间隔放蜂组分别为0.392、0.566、182、1,380。使用Levene法对同时和间隔放蜂组的瘿花比例平均值的方差齐性进行检验, 结果表明两组处理的方差显著不齐($F = 11.040$, $P = 0.002$)。因此使用方差不齐时的 t 检验对数据进行分析, 结果表明两组瘿花比例平均值的差异极显著($t = 5.836$, $df = 38$, $P < 0.001$)。用上述同样的方法对种子比例、败育花数量和榕小蜂子代数量的平均值进行统计检验, 结果表明, 两组处理的种子比例($F = 9.887$, $P = 0.003$)、败育花数量($F = 19.982$, $P < 0.001$)和榕小蜂子代数($F = 5.618$, $P = 0.023$)的平均值方差均显著不齐, t 检验结果表明其差异均极显著(种子比例: $t = 4.370$, $df = 38$, $P < 0.001$; 败育花数量: $t = 7.381$, $df = 38$, $P < 0.001$; 榕小蜂子代数: $t = 5.566$, $df = 38$, $P < 0.001$)。如图1所示。

用顶空固相微萃取(HS-SPME)和气相色谱-质谱联用(GC-MS)的方法对挥发性物质进行吸附、解析和数据采集工作, 分别得到这些物质的总离子流图(图2)。通过NIST08标准谱库对谱图进行检索和分析, 得到每张谱图的挥发性成分组成(表1)。

通过比较表1的成分组成可知, 环己烯和2, 5-二甲基苯甲酮这两种物质在榕小蜂进果后消失; 通过比较榕小蜂进果前后榕果的挥发性物质, 可知榕小蜂进果后榕树新产生了22种挥发性物质, 占总挥发性物质的57.66%, 其成分主要为萜烯烃类、醇类、芳香族、含氮类和酯类化合物。其中, 芳香族化合物的相对含量最高, 占总挥发性物质的40.40%, 以苯甲醇(26.99%)、苯甲醛(7.74%)、1-(3-Methylbutyl)-2, 3, 5-trimethylbenzene(5.24%)、乙酸苄酯(0.25%)、苯甲醚(0.19%)为主。萜烯烃类物质占总挥发性物质的13.56%, 以(-)- α -蒎烯(4.32%)、3-亚甲基-1, 1-二甲

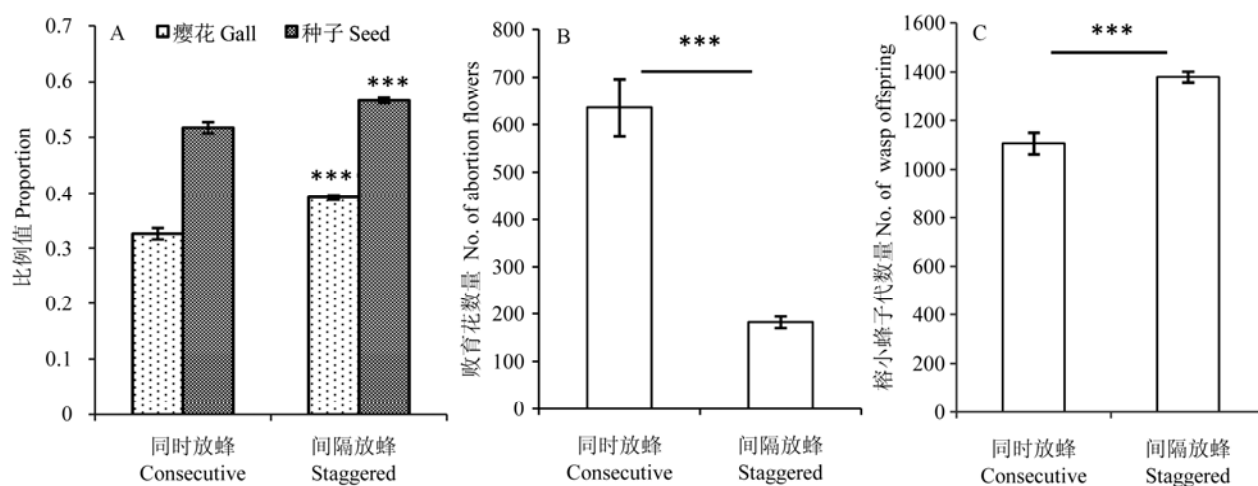


图1 同时放蜂和间隔放蜂的瘿花比例与种子比例(A)、败育花数量(B)和榕小蜂子代数量(C)。*** $P<0.001$ 。

Fig. 1 The galls and seeds proportion (A), number of abortion flowers (B), and the amount of wasp offspring (C) of the consecutive and staggered. *** $P<0.001$

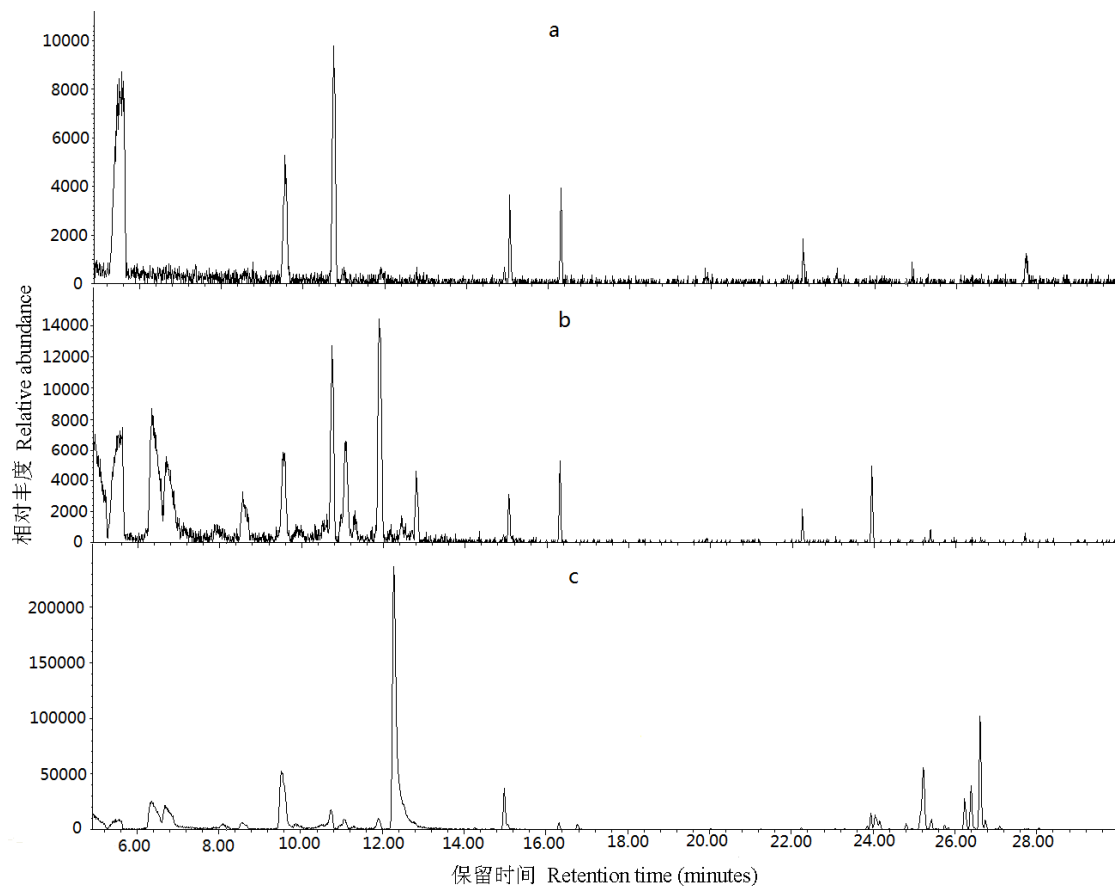


图2 榕小蜂(a)、雌花期榕果(b)、进蜂后榕果和榕小蜂(c)挥发性混合物的总离子流图

Fig. 2 Total ion chromatogram of volatile organic compounds in fig wasps (a), female phase syconia (b), and syconia and fig wasps (c)

基-2-乙烯基环己烷(2.10%)、石竹烯(2.04%)、(-)-异丁香烯(1.55%)为主。醇类物质占总挥发性物质的

3.20%，以叶醇(2.65%)、正己醇(0.55%)为主。含氮类物质占总挥发物的0.49%，主要物质为1-硝基-2-

表1 榕小蜂、雌花期榕果以及进蜂后榕果和榕小蜂的挥发性有机化合物成分
Table 1 The component of volatile organic chemicals (VOC) of fig wasps, female phase syconia, and syconia and fig wasps

| 序号 No. | 化合物 Organic chemicals | 保留时间 Retention time (min) | 相对含量 Relative amount (%) | | |
|---------------------------|--|---------------------------------|-------------------------------|-----------------------|--------------------|
| | | | 榕小蜂和榕果 Foundresses and fig | 雌花期榕果 Female phase | 榕小蜂 Foundresses |
| 萜烯烃类 Terpene hydrocarbon | | | | | |
| 1 | 环己烯 Cyclohexene | 6.43 | — | 0.558 | — |
| 2 | 环己烷* Cyclohexane* | 6.77 | 0.28 | — | — |
| 3 | 左旋- α -蒎烯* 1S-alpha-pinene* | 8.56 | 0.39 | — | — |
| 4 | α -蒎烯* Alpha-pinene* | 8.61 | 0.09 | — | — |
| 5 | 3-亚甲基-1, 1-二甲基-2-乙烯基环己烷* Cyclohexane, 2-ethenyl-1, 1-dimethy 1-3-methylene* | 14.98 | 2.10 | — | — |
| 6 | α -萜澄茄油烯* Alpha-cubebene* | 23.95 | 0.68 | — | — |
| 7 | 白菖烯* (+)-Calarene* | 24.05 | 0.97 | — | — |
| 8 | α -柏木烯* (-)-Alpha-cedrene* | 24.16 | 0.33 | — | — |
| 9 | (-)- α -蒎烯* Copaene* | 25.23 | 4.32 | — | — |
| 10 | 萜澄茄油烯* (-)-B-cubebene* | 25.42 | 0.89 | — | — |
| 11 | (-)-异丁香烯* (-)-Isocaryophyllene* | 26.24 | 1.55 | — | — |
| 12 | 石竹烯* Caryophyllene* | 26.40 | 2.04 | — | — |
| 醇类 Alcohols | | | | | |
| 13 | 叶醇* Leaf alcohol* | 6.36 | 2.65 | — | — |
| 14 | 3-己烯-1-醇 3-Hexenol | 6.39 | 1.75 | 1.52 | — |
| 15 | 正己醇* 1-Hexanol* | 6.68 | 0.55 | — | — |
| 16 | 桉叶油醇 Eucalyptol | 11.90 | 0.92 | 3.16 | — |
| 芳香族化合物 Aromatic compound | | | | | |
| 17 | 苯甲醚* Anisol* | 8.11 | 0.19 | — | — |
| 18 | 苯甲醛* Benzaldehyde* | 9.53 | 7.74 | — | — |
| 19 | 2, 5-二甲基苯甲酮 2,5-Dimethylbenzophenone | 9.55 | — | 0.77 | — |
| 20 | 苯甲醇* Benzyl alcohol* | 12.29 | 26.99 | — | — |
| 21 | 乙酸苄酯* Benzyl acetate* | 16.77 | 0.25 | — | — |
| 22 | 1-(3-Methylbutyl)-2, 3, 5-trimethylbenzene* | 26.62 | 5.24 | — | — |
| 含氮类化合物 Nitrogen compounds | | | | | |
| 23 | 2-Methyl-acridone | 9.55 | — | — | 0.53 |
| 24 | 2-Chloro-4-quinolinemethanol | 9.58 | — | — | 0.20 |
| 25 | 3-Phenyl-6-methyl-2, 1-benzisoxazo | 9.58 | — | 0.52 | — |
| 26 | 2-氨基-1-苯乙醇* Phenylethanolamine* | 12.64 | 0.12 | — | — |
| 27 | 1-硝基-2-甲基蒽醌* 9, 10-Anthracenedione, 2-methyl-1-nitro* | 15.07 | 0.19 | — | — |
| 28 | 1-乙基-1H-苯并咪唑-2-胺* H-benzimidazol-2-amine, 1-ethyl-* | 25.75 | 0.18 | — | — |
| 酯类 Ester | | | | | |
| 29 | 乙酸叶醇酯 Leaf acetate | 11.06 | 1.17 | 0.20 | — |

*榕小蜂进果后产生的差异物质; — 未检测到该种物质 *The different volatile organic chemicals after introducing wasps; — Not detected

甲基蒽醌(0.19%)、1-乙基-1H-苯并咪唑-2-胺(0.18%)、2-氨基-1-苯乙醇(0.12%)。

4 讨论

本研究的结果表明,同时放蜂所产生的瘿花比例、种子比例和榕小蜂子代数量相较于间隔放蜂显著偏低,而败育花数量则显著偏多,意味着同时放

蜂时小蜂的总产卵量和传粉量比间隔放蜂时的少,间接造成榕小蜂子代数量的降低;同时由于榕果雌花资源量一定,当榕小蜂的产卵量和传粉量减少时,败育花数量便增加。榕小蜂在争夺产卵和传粉位点时彼此有相互干扰、相互影响的行为(Bronstein *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2009, 2011),这种行为可能是由榕小蜂种内对产卵和传粉位点的竞争导致的。

而在小蜂产卵和传粉之后榕果和小蜂的化学信息物质的种类和相对含量都发生了较大的改变,该结果暗示,小蜂种内对于产卵和传粉位点的竞争可能依赖于寄主榕树产生的化学信息物质或小蜂自身产生的化学物质进行调节。当进入果内的榕小蜂感受到化学物质之后,其产卵和传粉频率可能发生改变,而这种行为上的改变最终会影响到榕小蜂的产卵数量以及对榕树的传粉效率,从而间接影响了榕小蜂子代数量及其适合度。因此,由信息化学物质调节的榕小蜂的行为改变可能有利于维护榕小蜂和寄主榕树双方的适合度,从而维持了榕树和榕小蜂的互惠共生关系(Herre *et al.*, 1996; 马炜梁等, 1997)。

在由榕树-榕小蜂组成的共生系统中,榕小蜂在榕树的雌花内产卵,其子代将在雌花内发育,那些未被产卵的雌花会被小蜂传粉,最终发育成种子。当榕小蜂在雌花内的产卵量过多时,会导致榕树的种子产量减少,此时榕树可能会停止对这样的榕果提供营养,导致其败育(Wang & Shi, 2010; Wang *et al.*, 2010),这样的结果对于榕树和榕小蜂的繁殖都是不利的。因此,一种能抑制榕小蜂在榕果内过度产卵的机制对榕小蜂和榕树的繁殖便显得十分必要;同时,榕树和榕小蜂又都需要通过一种简单有效的机制来抑制榕小蜂的过度产卵,从而维护两者的利益(Anstett *et al.*, 1996)。

信息化学物质对于昆虫产卵行为的调节非常常见,基于化学通讯调控的产卵位点调节在榕小蜂的产卵过程中可能发挥着重要的作用。由实验结果可知,挥发性化合物在榕小蜂进果前后发生了较大的变化。在鉴定出的包括苯甲醇、石竹烯、 α -蒎烯、苯甲醛、1-硝基-2-甲基蒎醌等在内的22种新产生的物质中,根据报道,部分物质对其他昆虫具有生物学活性,如铜绿丽金龟(*Anomala corpulenta*)对蓖麻(*Ricinus communis*)中的苯甲醇有趋向作用(姚永生^①, 2004),石竹烯对蚊虫和其他昆虫有驱避作用(Jaenson *et al.*, 2006), α -蒎烯对棉蚜(*Aphis gossypii* Glover)有强烈的忌避作用(Liu *et al.*, 2010),苯甲醛对豇豆荚螟(*Maruca testulalis*)成虫有一定的忌避效果(Pu & Wen, 2012),而竹叶中含有的蒎醌化合物具有抑菌杀虫的作用(龚金炎等, 2000)。因此上述具

有抗聚集作用的信息化学物质也可能会对聚果榕小蜂的产卵行为或其他行为造成影响,从而间接影响了榕树-榕小蜂系统双方的适合度(Siteh *et al.*, 1988)。

本研究也存在不足之处:在分析差异性挥发性化合物时,由于取样的气味源不仅包括榕果还包括榕小蜂,因此,这些物质是由于榕小蜂进果产卵后榕果受到刺激而释放的,还是由榕小蜂分泌的,目前仍不清楚。在下一步的工作中需要同时分别提取和分析榕小蜂进果前后榕果和榕小蜂各自产生的挥发性物质,从而得出差异性挥发性物质的来源,进而确定影响榕小蜂行为的化学生态信号分子。

致谢:中国科学院昆明动物研究所博士生李肇天对本文提出了宝贵的修改意见;中国科学院西双版纳热带植物园的王刚博士和赵江波博士对野外数据收集工作和仪器使用方面给出了极大帮助,中心实验室仪器管理员唐霆对GC-MS仪器操作和数据分析部分提供了耐心帮助;安徽大学严梁恒同学在实验中提供了帮助。

参考文献

- Anstett MC, Bronstein JL, Hossaert-McKey M (1996) Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism? *Journal of Evolutionary Biology*, **9**, 417–426.
- Anstett MC, Hossaert-McKey M (1997) Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 95–99.
- Berg CC (1989) Classification and distribution of ficus. *Experientia*, **45**, 605–611.
- Bronstein JL, Hossaert-McKey M (1996) Variation in reproductive success within a subtropical fig/pollinator mutualism. *Journal of Biogeography*, **23**, 433–446.
- Bronstein JL, Vernet D, Hossaert-McKey M (1998) Do fig wasps interfere with each other during oviposition? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **87**, 321–324.
- Dochtermann NA, Peacock MM (2013) Inter- and intra-specific patterns of density dependence and population size variability in Salmoniformes. *Oecologia*, **171**, 153–162.
- Eisikowitch D (1968) Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycamorus* in Israel. *New Phytologist*, **67**, 745–758.
- Galil J, Sc M (1977) Fig biology. *Endeavour*, **1**, 51–56.
- Gong JY (龚金炎), Wu XQ (吴晓琴), Zhang Y (张英) (2000) Current research progress on antibacterial and pesticidal function of bamboo extracts. *Journal of Bamboo Research* (竹子研究汇刊), **25**, 28–31. (in Chinese with English abstract)
- Harvey JA, Poelman EH, Tanaka T (2013) Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annual Re-*

^① 姚永生 (2004) 铜绿丽金龟对蓖麻的趋向作用及其雌性信息素的初步研究. 河南农业大学硕士学位论文, 郑州.

- view of *Entomology*, **58**, 333–351.
- Herre EA (1996) An overview of studies on a community of Panamanian figs. *Journal of Biogeography*, **23**, 593–607.
- 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.
- Ikemoto T (1972) Ecological studies on a field population of the citrus leaf miner, *Phyllocnistis citrella* Station (Lepidoptera: Phyllocnistidae), with special reference to spatial distribution pattern. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, **16**, 127–138.
- Jaenson TG, Palsson K, Borg-Karlson AK (2006) Evaluation of extracts and oils of mosquito (diptera: culicidae) repellent plants from sweden and guinea-bissau. *Journal of Medical Entomology*, **43**, 113–119.
- Klomp H (1964) Intraspecific competition and the regulation of insect numbers. *Annual Review of Entomology*, **9**, 17–40.
- Kozłowski MW, Lux S, Dmoch J (1983) Oviposition behavior and pod marking in the cabbage seed weevil, *Ceutorhynchus assimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **34**, 277–282.
- Lambert FR, Marshall AG (1991) Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rainforest. *Journal of Ecology*, **79**, 793–809.
- Liu YQ (刘雨晴), Xue M (薛明), Zhang QC (张庆臣), Zhou FY (周方园), Wei JQ (尉吉乾) (2010) Toxicity of β -caryophyllene from vitex negundo to *Aphis gossypii* Glover and its action mechanism. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **53**, 396–404. (in Chinese with English abstract)
- Ma WJ (马文娟), Zhang FP (张凤萍), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣) (2009) Comparison of style length and reproduction success in ficus of different breeding systems. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **33**, 911–918. (in Chinese with English abstract)
- Ma WL (马炜梁), Chen Y (陈勇), Li HQ (李宏庆) (1997) A summarize of the study on fig trees and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**, 209–215. (in Chinese with English abstract)
- Messina FJ, Renwick JAA (1985) Ability of ovipositing seed beetles to discriminate between seeds with differing egg loads. *Ecological Entomology*, **10**, 231–234.
- Nakamura H (1968) A comparative study on the oviposition behavior of two species of *Callosobruchus* (Coleoptera: Bruchidae). *Japanese Journal of Ecology*, **18**, 192–197.
- Pu L (蒲龄), Wen LZ (文礼章) (2012) The odor attractants screening of imagoes of *Maruca testulalis*. *Entomological Research of Central China* (华中昆虫研究), **8**. (in Chinese with English abstract)
- Rasplus JY (1994) The one-to-one species specificity of the *Ficus*–Agaoninae mutualism: how casual? *The Biodiversity of African Plants*, **13**, 639–649.
- Siteh TA, Greweoek DA, Gilbert FS (1988) Factors affecting components of fitness in a gall-making wasp (*Cynips divisa* Hartig). *Oecologia*, **76**, 371–375.
- Verkerke W (1989) Structure and function of the fig. *Experientia*, **45**, 612–622.
- Wang RW, Ridley J, Sun BF, Zheng Q, Dunn DW, Cook J, Shi L, Zhang YP, Yu DW (2009) Interference competition and high temperatures reduce the virulence of fig wasps and stabilize a fig-wasp mutualism. *PLoS ONE*, **4**, e7802.
- Wang RW, Shi L (2010) The evolution of cooperation in asymmetric systems. *Science China: Life Sciences*, **53**, 139–149.
- Wang RW, Sun BF, Zheng Q (2010) Diffusive coevolution and mutualism maintenance mechanisms in a fig–fig wasp system. *Ecology*, **91**, 1308–1316.
- Wang RW, Sun BF, Zheng Q, Shi L, Zhu LX (2011) Asymmetric interaction and indeterminate fitness correlation between cooperative partners in the fig/fig wasp mutualism. *Journal of Royal Society Interface*, **8**, 1487–1496.
- Wiebes JT (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 1–12.
- Xu ZF (许再富) (1994) *Ficus*—a keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of south Yunnan. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **2**, 21–23. (in Chinese)
- 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) (2000a) The change regulation of *Ficus racemosa* wasp in Xishuangbanna tropical rainforest. *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) (2000b) The reproduction and pollination behavior of *Ficus racemosa* wasp in Xishuangbanna tropical rainforest. *Tropical Plant Research* (热带植物研究), **46**, 1–8. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H, Cai L (2005) Biogeography of the tropical rainforest of Yunnan and some implications to geological history. *Advances in Earth Science*, **20**, 1–57.
- Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Xu ZF (许再富), Li BG (李保贵) (1996) Study on ficus species and biological-ecological characteristics in Xishuangbanna tropical rainforest. *Tropical Plant Research* (热带植物研究), **37**, 7–14. (in Chinese with English abstract)
- Zimmerman M (1982) Facultative deposition of an oviposition-detering pheromone by *Hylemya*. *Environmental Entomology*, **11**, 519–522.