

对叶榕隐头果内佩妃延腹小蜂属 两种非传粉榕小蜂的繁殖特点

翟树伟^{1,2} 杨大荣^{1,*} 彭艳琼¹ 石章红^{1,2} 白莉芬^{1,2}

(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 100039)

摘要: 2005年8–11月,在西双版纳热带植物园对寄生对叶榕的佩妃延腹小蜂的产卵行为进行了观察,并解剖雄花前期的隐头果观察小蜂利用瘿花资源情况,对不同年份(2003、2004、2005),不同批次的隐头果内榕小蜂数量进行了统计。结果表明:对叶榕 *Ficus hispida* 隐头果内寄生的佩妃延腹小蜂属 *Philotrypesis* 的两种榕小蜂——短尾佩妃延腹小蜂 *P. pilosa* 和长尾佩妃延腹小蜂 *Philotrypesis* sp., 都是在果外利用长的产卵器刺穿隐头果果壁将卵产于果中雌花子房内。它们不能为寄主榕树传粉,为非传粉小蜂。短尾佩妃延腹小蜂的产卵时间与传粉榕小蜂接近,几乎与传粉榕小蜂同时到达隐头果产卵,该时期隐头果可供其产卵2天,而长尾佩妃延腹小蜂的产卵时间较晚,在传粉榕小蜂产卵后的第6天开始到果外产卵,并可持续产卵约一周时间。对叶榕雄花期雄果中的瘿花子房由于花梗长度不同而明显分为3层:果壁层(具短花梗)、中间层和果腔层(具长花梗)。短尾佩妃延腹小蜂和长尾佩妃延腹小蜂在紧靠果壁的子房果壁层中分布最多,而很少存在于果腔层的瘿花子房内。在自然情况下,短尾佩妃延腹小蜂和长尾佩妃延腹小蜂寄生榕果的比率因季节和植株个体不同而变化。但无论是对榕果的寄生比率还是单果内寄生的数量,长尾佩妃延腹小蜂一般均比短尾佩妃延腹小蜂高,这可能与长尾佩妃延腹小蜂群体在隐头果上产卵时间比后者更长有关系。

关键词: 对叶榕; 非传粉小蜂; 佩妃延腹小蜂属; 繁殖策略; 产卵

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)04-0389-06

Reproductive characteristics of two non-pollinating fig wasps of *Philotrypesis* (Hymenoptera: Pteromalidae) in *Ficus hispida* figs

ZHAI Shu-Wei^{1,2}, YANG Da-Rong^{1,*}, PENG Yan-Qiong¹, SHI Zhang-Hong^{1,2}, BAI Li-Fen^{1,2} (1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: From August to November 2005, the ovipositing behaviour of two non-pollinating fig wasps of *Philotrypesis* in *Ficus hispida* figs were observed, the figs at post-flora phase were dissected to test the distribution patterns of galls used by the two non-pollinating wasps, and the quantity of wasps in figs were counted from different fig crops of three different years. The results indicated that *Philotrypesis pilosa* and *Philotrypesis* sp. (probably a new species undescribed) oviposit from outside the figs and use their long ovipositors to reach the ovules inside. Both are not able to pollinate for their hosts, so they are non-pollinating fig wasps. *P. pilosa* oviposits in the same day as the fig wasp pollinators, and they can oviposit on the syconia for two days. *Philotrypesis* sp. oviposits much later, 6 to 13 days later than the pollinators. The ovaries inside the post-floral phase male syconium of *F. hispida* were classified into three layers according to pedicel length: wall layer (with short pedicel), intermediate and inner layer (with long pedicel). The offspring of two *Philotrypesis* species prefer to grow in the ovaries close to the wall layer, and rarely exist in the ovaries in inner layer. Under natural conditions, the ratio of the figs of *F. hispida* with *P. pilosa* and *Philotrypesis* sp. varied between different seasons and sampled trees. However, the ratio of the figs with *Philotrypesis* sp. and

基金项目: 国家自然科学基金(30571507, 30200220)

作者简介: 翟树伟, 女, 1982年生, 山东淄博人, 硕士生, 主要从事进化生态学研究, E-mail: shwzhai@sohu.com

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

收稿日期 Received: 2006-05-18; 接受日期 Accepted: 2007-03-19

the number of the offspring of *Philotrypesis* sp. in a syconium were all higher than those of *P. pilosa*. This may be related to the fact that *Philotrypesis* sp. has a longer time to oviposit.

Key words: *Ficus hispida*; non-pollinating fig wasps; *Philotrypesis*; reproductive strategies; oviposition

对叶榕 *Ficus hispida* 是西双版纳地区一种常见的雌雄异株榕树,具有功能型不同的雄株与雌株。雄株隐头果内的雄花和雌花分别用于生产花粉和繁育榕小蜂,而雌株隐头果只有雌花且主要用于生产种子(Berg, 1989; Weiblen, 2000; Yang *et al.*, 2002)。聚果榕小蜂 *Ceratosolen solmsimarchali* 是对叶榕唯一的传粉者,而且该传粉榕小蜂也只能利用雄株隐头果内的雌花资源繁育后代(Herre, 1989; 杨大荣等, 2001; Yang *et al.*, 2002; 彭艳琼等, 2003)。榕树与其传粉榕小蜂所构成的榕-蜂互惠系统被认为是物种协同进化关系的最具代表性的系统类型之一(Herre, 1989, 1996; Herre and West, 1997)。除了唯一的传粉榕小蜂外,一些非传粉小蜂种类也利用榕树隐头果内的雌花资源来繁衍后代,而且这些非传粉小蜂类群对寄主榕树的寄生通常也是专一的(Gordh, 1975; Ulenberg, 1985; Boucek, 1993; Machado *et al.*, 1996; Peng *et al.*, 2005)。

关于非传粉小蜂不提供任何利益却占用榕-蜂共生体系的雌花资源繁殖后代的问题,很多学者予以了关注。但是其在长期的进化过程中没有被排除在外的原因,目前还知之甚少。Anstet(2001)通过对雌雄异株榕树中的雌花分布的研究认为,雌花子房在不同层次上的分布充分利用了隐头果内的空间资源,在稳定榕树-榕小蜂互惠共生关系中具有重要的作用。Jousselin 等(2001)对雌雄同株榕树(*F. aurea*, *F. microcarpa*, *F. consociata*) 3种传粉榕小蜂产卵模式的研究发现,传粉榕小蜂更倾向于把卵产到靠近果腔层的小花子房内。由此可见,子房分层现象在资源的分配利用中是具有一定作用的。但是目前关于非传粉小蜂怎样利用榕果中的空间资源的研究很少,一般认为它们与传粉榕小蜂利用相同空间的雌花资源(Bronstein, 1988; Herre, 1989)。另外,有研究表明除占据不同的发育空间外,在不同榕树的隐头果内,非传粉小蜂还可以以不同的食性、不同的产卵时间等方式共存于寄主榕果之中(West and Herre, 1994; Kerdelhué and Rasplus, 1996; Weiblen *et al.*, 2001);寄生对叶榕的佩妃延腹小蜂属 *Philotrypesis* 小蜂作为寄居者,它们靠传粉榕小蜂制造的瘿花来养育后代(Peng *et al.*, 2005)。

目前国内外对非传粉小蜂的研究主要集中在它

们对榕-蜂互惠系统的影响,以及报道单个种的繁殖行为,或者在榕小蜂群落研究中简单报道非传粉小蜂的繁殖特征(Abdurahiman and Joseph, 1978; Abdurahiman, 1986; Murray, 1987, 1989, 1990; 甄文全等, 2004)。在深入比较研究的基础上,本文将系统地报道佩妃延腹小蜂属两种非传粉小蜂在寄主对叶榕上的繁殖特点,以及分析它们能够与榕蜂共生体系共存的原因。

1 材料和方法

1.1 研究材料

对叶榕 *F. hispida*, 灌木和小乔木,雌雄异株,隐头果少有腋生或生于落叶枝上,多数生于老茎发出的下垂无叶枝上。在西双版纳地区,该榕树主要分布在季节性雨林遭破坏后的荒地、城镇、村庄旁和房屋前后,是热带地区典型的先锋种。本研究在位于云南勐腊县的西双版纳热带植物园内(北纬 24°04', 东经 101°25'),选择以下 4 株对叶榕雄树作为观察、研究的材料:电站草坪处 1 号样树,10 年树龄,其周围一面为罗梭江,其他三面为开阔的草坪,样树周围栖生很多草本;孔雀楼旁 2 号样树,8 年树龄,生长在高大的乔木林边缘,对面是草坪;博物馆旁 3 号样树,6 年树龄,位于草地上,周围具有少许小灌木和乔木,生长在路边,人为干扰程度较大;专家公寓对面 4 号样树,16 年树龄,样树周围有许多高大乔木以及附生植物,临罗梭江边,人为干扰程度小。

经鉴定,对叶榕隐头果内寄生的佩妃延腹小蜂属有两个种:短尾佩妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis pilosa* 和长尾佩妃延腹小蜂 *Philotrypesis* sp. (可能是一新种,待发表),隶属于膜翅目榕小蜂总科(Chalcidoidea),金小蜂科(Pteromalidae),延腹榕小蜂亚科(Sycoryctinae)。

1.2 研究方法

1.2.1 产卵行为的野外观察:在自然情况下,在对叶榕雄株标记 30 个花前期的隐头果,从 2005 年 8 月 28 日到 9 月 28 日每天观察隐头果的生长发育情况 1~2 次。记录传粉榕小蜂进入隐头果中繁殖的日期,并作为实验观察起始的时间,随后依次观察记录短尾佩妃延腹小蜂和长尾佩妃延腹小蜂在果外产

卵的日期及持续的天数。当果外产卵的雌蜂比较多时,对它们的产卵行为进行持续观察,记录单果上产卵蜂的数量、单只雌蜂的单次产卵时间,每种蜂至少观察 30 次。

1.2.2 雄树雌花期隐头果内雌花花梗长度的分布调查:从两株对叶榕雄株共采集 10 个果,每果随机挑取雌花 24 ~ 25 朵,共得到雌花 242 朵,在 OLYMPUS-SZX12 体视显微镜下测量花梗长度。

1.2.3 不同层次瘿花中榕小蜂种类的解剖记录:2005 年 8 - 11 月在对叶榕雄株上共采摘 60 个接近雄花期的隐头果,这时瘿花中的榕小蜂已发育为成虫,而且能鉴别种类。在实验室里解剖观察不同寄生蜂的瘿花在果腔内的分布情况。Jousselin 等(2001)把传粉榕小蜂卵所在的子房的位置到果壁的距离作为变量而把雌花子房分为 3 层:外层,中间层以及内层。以此为参考,我们把接近雄花期的对叶榕榕果内的瘿花根据花梗长度(子房底部到果壁的距离)也分为 3 层:靠近果壁的瘿花层,具短花梗,称为果壁层;突出在果腔中央瘿花层,具长花梗,称为果腔层;夹在中间的瘿花层被命名为中间层。在每一层随机选取 20 ~ 30 朵瘿花,在 OLYMPUS-SZX12 体视显微镜下测量各个层次的花梗长度,然后解剖记录瘿花中的榕小蜂种类,并分别统计两种佩妃延腹小蜂在每一层瘿花中的数量。

1.2.4 雄花期隐头果内榕小蜂及各类花的数量统计:在 1 号样树上分别于 2003 年 1 月、3 月,2004 年 9 月,2005 年 4 月 4 个不同时期共采集 117 个隐头果,并于 2004 年 9 月同一时期在不同树上采集 83 个隐头果,均使用 120 目的绢纱网袋单果分装,待榕小蜂自然从榕果进入袋中时,及时收集并保存于盛有 75% 酒精的小瓶中,一个小瓶只收存一个榕果内的榕小蜂。然后,借助 OLYMPUS-SZX12 体视显微镜和数码相机(DP50 680 万像素)拍照和进行分类鉴定,并计数每个隐头果中的两种佩妃延腹小蜂的数量。

1.3 数据统计分析

运用配对 t 检验对单果中两种小蜂的数量进行差异显著性检验;运用非参数检验 Kruskal-Wallis 对不同树间的两种小蜂数量进行差异显著性检验。所有数据分析利用 SPSS 13.0 软件包完成。

2 结果与分析

2.1 产卵行为

在传粉榕小蜂刚进入隐头果后,短尾佩妃延腹

小蜂就飞到其外壁上逗留,并绕果在其表面寻找产卵位点,此时正处于隐头果的雌花期,长尾佩妃延腹小蜂则是在传粉榕小蜂进入隐头果 6 天以后才开始拜访隐头果并产卵。

短尾佩妃延腹小蜂在雌花期初期产卵,产卵时间非常集中,它们在该时期的隐头果上的适宜产卵时间只有 2 天。产卵时,它们到达榕果进行产卵的时间也基本一致,通常几只雌蜂同时在一个隐头果上产卵,多者达 20 只。短尾佩妃延腹小蜂产卵时对外界干扰敏感,特别是蚂蚁的干扰可使它们很快放弃产卵,单次产卵时间平均为 3.35 min ($SD = 2.35$ min, $n = 32$)。

相比之下,长尾佩妃延腹小蜂在间花期产卵。从榕小蜂进果后的第 6 ~ 13 天之中,隐头果表面都有长尾佩妃延腹小蜂在产卵。长尾佩妃延腹小蜂雌蜂在一个隐头果上聚集产卵的强度更大,可见多达 80 只雌蜂在同一个果上同时产卵。长尾佩妃延腹小蜂在产卵过程中受外界的影响较小,单次产卵时间平均为 12.77 min ($SD = 9.36$ min, $n = 30$)。

2.2 雄果雌花期花梗长度分布

雌花期雄株隐头果内花梗长度基本呈正态分布(图 1),但是具有长花梗的雌花数量较少,即不存在明显的子房分层现象,绝大多数的子房位于同一层次上。此时绝大部分雌花刚刚接受传粉榕小蜂的产卵,形态尚未发生大的变化,与雄花期时隐头果内子房明显位于不同层次上存在差异。

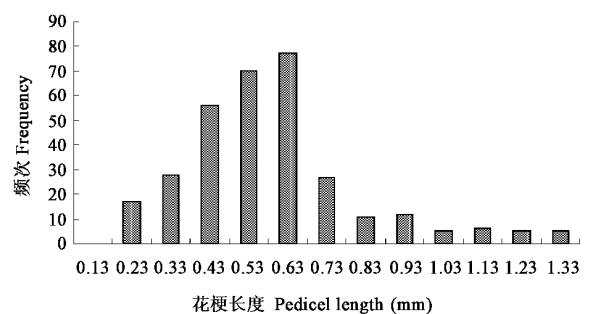


图 1 雌花期雄株隐头果内花梗长度分布

Fig. 1 The pedicel-length distribution of pre-female stage in male trees

2.3 隐头果内瘿花子房层的分布情况

由于花梗长度的不同,寄生着榕小蜂的瘿花子房在果腔内排列在不同的位置上,花梗短的瘿花子房紧贴在果壁上,花梗长的则突出在果腔中,花梗长度适中的瘿花子房居中间。根据花梗长度的差异,

瘦花子房可被明显地分为 3 层(图 2): 果壁层花梗长 0.52 ± 0.26 mm ($n = 271$), 中间层花梗长 1.89 ± 0.57 mm ($n = 307$), 果腔层花梗长 3.13 ± 0.55 mm ($n = 280$)。在果腔层, 两种非传粉小蜂出现的几率非常小, 均低于出现总量的 10%, 绝大部分的瘦花被传粉榕小蜂所占据; 在中间层和果壁层的瘦花子房中, 两种非传粉小蜂出现的几率明显增加, 而且以果壁层中出现的几率最高, 超过了 50%(图 3)。两种蜂在小蜂群落中的数量百分比为 15.39%; 传粉榕小蜂占绝对的数量优势, 为 84.61%, 且传粉榕小蜂倾向于在中层以及内层瘦花子房中发育。

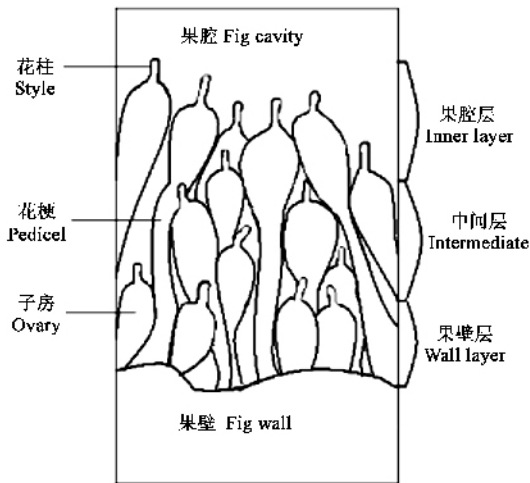


图 2 隐头果内瘦花子房分层

Fig. 2 Gall ovaries packed into several layers in fig syconium

自然状况下, 1 号样树上无论是寄生榕果比率还是单果内的榕小蜂后代数量, 长尾佩妃延腹小蜂都要明显的高于短尾佩妃延腹小蜂。长尾佩妃延腹小蜂寄生榕果的比率为 84% ~ 100%, 而短尾佩妃延腹小蜂寄生榕果的比率仅为 48% ~ 68.4%; 单果内长尾佩妃延腹小蜂的数量一般为短尾佩妃延腹小蜂的 4 ~ 7 倍。两种非传粉小蜂的寄生榕果比率和单果内蜂量随时间不同而变化(表 1)。

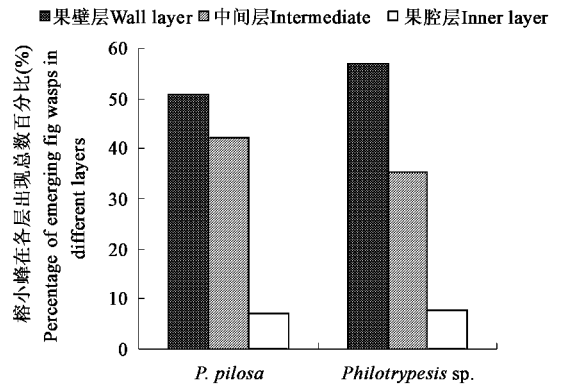


图 3 两种非传粉小蜂后代在隐头果中各层的分布

Fig. 3 The offspring emerging frequency of two non-pollinating wasps in different layers of figs
榕小蜂在某一层中出现的百分比 = 某一层所解剖到的短尾佩妃延腹小蜂(或长尾佩妃延腹小蜂)的数量/三层中出现此种小蜂的总数 $\times 100\%$ ($n = 60$)。Percentages of emerging fig wasps at one layer = the number of wasps of *Philotrypesis pilosa* (or *Philotrypesis sp.*) dissected from one layer / the total number of the wasps of the species in three layers $\times 100\%$ ($n = 60$).

2.3.1 在同树不同时期隐头果内的数量特点: 在

表 1 1 号样树不同时期内两种非传粉小蜂在果内的寄生特点

Table 1 The parasitism rate of figs and emerging numbers of two species of *Philotrypesis* on the fig tree at the lawn near power station at different date

采集时间 Collection date	样本量 Sample	寄生榕果比率(%) Proportion of figs attacked by wasps		单果内蜂量 Wasp number		T	P
		<i>P. pilosa</i>	<i>Philotrypesis sp.</i>	<i>P. pilosa</i>	<i>Philotrypesis sp.</i>		
2003.3	25	48.0	84.0	2.4 ± 3.8	12.6 ± 22.0	2.250	0.034
2004.9	14	57.1	100	4.5 ± 6.9	32.7 ± 17.7	7.715	0.000
2005.4	38	68.4	92.1	10.9 ± 12.4	47.9 ± 33.7	7.364	0.000

注: 寄生榕果比率 = 出现此种榕小蜂的隐头果的数量/隐头果采集总数。

Notes: Proportion of figs attacked by wasps = number of figs containing *P. pilosa* (or *Philotrypesis sp.*) / the total number of the figs collected.

2.3.2 在同一时期不同样树隐头果内的数量特点: 在不同样树上, 两种非传粉小蜂的榕果寄生比率与单果内小蜂的数量具有明显的差异(表 2)。长尾佩妃延腹小蜂: Kruskal-Wallis, $X^2 = 21.502$, $P < 0.001$; 短尾佩妃延腹小蜂: Kruskal-Wallis, $X^2 = 13.056$, $P = 0.005$ 。在 1 号样树与 3 号样树的隐头

果中, 长尾佩妃延腹小蜂的榕果寄生比率及单果内小蜂的数量都明显地高于短尾佩妃延腹小蜂。在 2 号样树上, 两种非传粉小蜂有相同的寄生榕果比率, 且单个隐头果内的短尾佩妃延腹小蜂的后代数量与长尾佩妃延腹小蜂没有显著差异。在 4 号样树中, 与长尾佩妃延腹小蜂相比, 短尾佩妃延腹小蜂的果

寄生率较高。短尾佩妃延腹小蜂和长尾佩妃延腹小蜂在树间的繁殖差异可能与样树所处的生境、树的

表 2 同一时期 4 株样树的隐头果内两种非传粉小蜂的寄生特点(2004 年 9 月)

Table 2 The parasitism rate of figs and emerging numbers of two species of *Philotrypesis* on four fig trees at the same date (2004. 9)

样树编号 Tree no.	样本量 Sample	寄生榕果比率(%)		单果内蜂量		T	P
		Proportion of figs attacked by wasps		Wasp number			
		<i>P. pilosa</i>	<i>Philotrypesis</i> sp.	<i>P. pilosa</i>	<i>Philotrypesis</i> sp.		
1	14	57.1	100	4.5 ± 6.9	32.7 ± 12.7	7.715	0.000
2	16	75.0	75.0	25.5 ± 39.7	9.6 ± 8.6	1.641	0.122
3	32	28.1	78.1	5.2 ± 15.7	24.4 ± 31.5	-3.472	0.002
4	21	51.4	47.6	3.4 ± 6.5	5.7 ± 11.0	-0.800	0.433

注:寄生榕果比率 = 出现此种榕小蜂隐头果的数量/隐头果采集总数。

Notes: Proportion of figs attacked by wasps = number of figs containing *P. pilosa* (or *Philotrypesis* sp.) / the total number of the figs collected.

3 讨论

通过比较研究,我们获得了佩妃延腹属两种非传粉小蜂在对叶榕上的繁殖特点。两者食性相同、空间分布也相似,但是它们通过一些不同的策略共同在对叶榕上栖息、繁衍。首先,产卵时间不同,短尾佩妃延腹小蜂在榕果雌花期产卵,而长尾佩妃延腹小蜂在榕果间花期才产卵。先产卵的短尾佩妃延腹小蜂由于对外界的干扰敏感,单果产卵蜂数量少,以及雌蜂单次产卵时间短的局限,使得其种群在自然状态下比长尾佩妃延腹小蜂的小。相比之下,后产卵的长尾佩妃延腹小蜂通过更为聚集产卵、延长单次产卵时间,以及能在不同时期榕果上产卵而使总的产卵时间较长完成繁殖。其次,两种非传粉小蜂产卵的行为差异可反映出它们各自对寄主结果特点的偏爱。产卵时间集中的短尾佩妃延腹小蜂若遇到寄主树结果花期较为同步,并且适合产卵的榕果量丰富时,有利于其繁殖,而寄主树内榕果花期的异步,对长尾佩妃延腹小蜂的繁殖更为有利。在自然种群中,短尾佩妃延腹小蜂和长尾佩妃延腹小蜂随树内不同期及同期树间的变化而变化,可能是榕树结果物候特点、适宜产卵的榕果数量以及产卵雌蜂的多寡等原因造成的。但总的说来,长尾佩妃延腹小蜂对对叶榕隐头果的寄生具有更高的适合度。

Kerdelhué 和 Rasplus (1996) 提出,功能性的雌雄异株榕树与雌雄同株榕树相比,前者具有较少的子房层次,因此可能会减少被寄生事件的发生。但是我们的研究发现,在间花后期除了个别发育不良隐头果内的瘿花明显地分为 2 层之外,大部分的隐头果可分为 3 个层次。短尾佩妃延腹小蜂在雌花期的隐头果上产卵,长尾佩妃延腹小蜂在间花期的隐头

结果特点,以及适合产卵果的数量多少有关。

果上产卵。通过对间花后期隐头果的解剖,我们发现两种蜂的后代大部分分布于果壁层与中间层的瘿花之中。这说明在果外产卵的榕小蜂虽然具有不同长度的产卵器,但它们最终都把卵产到处于相同空间位置的雌花子房,这与 Compton 等(1994)所提出的观点是完全吻合的。造成这种现象的原因可能是:当长尾佩妃延腹小蜂到隐头果上产卵时,由于隐头果的生长发育,其果壁厚度增加,虽然长尾佩妃延腹小蜂的产卵器长度要比短尾佩妃延腹小蜂的长一些,但增厚的果壁使得二者的产卵位置趋于重叠。

靠近果腔的瘿花子房对于榕小蜂的发育具有明显的优势:较大的发育空间,较高的交配机会以及能够快速出蜂等。作为寄居类的小蜂类群,如果两种佩妃延腹小蜂能够将卵产到果腔层瘿花中,它们将获得更多的发育优势,这是因为果腔层寄主分布比较紧凑,营养等也相对充足。但是本研究发现,两种非传粉佩妃延腹小蜂将大部分的卵产到了靠近果壁层的瘿花内。这种现象如果从榕树的特征来解释,则表明了榕树与非传粉小蜂在进化过程中的冲突竞赛而最终使非传粉小蜂只能将卵产在靠近果壁层的瘿花子房内;而非传粉小蜂来说,它们如将卵产到靠近果腔的小花子房,将要花费更多的时间,因为要通过排列紧凑的瘿花子房是比较困难的,同时在产卵的过程中受到蚂蚁等昆虫的袭击的概率会更高,因而最好的选择就是快速在外层瘿花子房中产卵。无论从哪一方面来说,两种非传粉小蜂的产卵模式对于榕-蜂共生体系的长期共存是高度适应的。其他非传粉小蜂如何利用隐头果内的雌花资源还需要进行更深入的研究,这将对研究榕-蜂共生体系的长期共存提供非常重要的参考价值。

参 考 文 献 (References)

- Abdurahiman UC, Joseph KJ, 1978. Biology and behaviour of *Apocrypta bakeri* Joseph (Torymidae), a cleptoparasite of *Ceratosolen marchali* Mayr (Agaonidae). *Entomology*, 3: 31–36.
- Abdurahiman UC, 1986. Biology and behavior of *Philotrypesis pilosa* Mayr (Torymidae: Hymenoptera). *Bull. Entomol.*, 27: 121–127.
- Anstett MC, 2001. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism. *Oikos*, 95: 476–484.
- Berg CC, 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 45: 605–611.
- Boutek Z, 1993. The genera of chaicidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. *J. Nat. Hist.*, 27: 173–217.
- Bronstein JL, 1988. Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology*, 69: 1 298–1 302.
- Gordh G, 1975. The comparative external morphology and systematics of the neotropical parasitic fig wasp genus *Idarnes* (Hymenoptera: Torymidae). *Univ. Kans. Sci. Bull.*, 50: 389–455.
- Herre EA, 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia*, 45: 637–647.
- Herre EA, 1996. An overview of studies on a community of Panamanian figs. *J. Biogeogr.*, 23: 593–607.
- Herre EA, West SA, 1997. Conflict of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp/seed trade-off. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 1 501–1 507.
- 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: 602–608.
- Kerdelhué C, Rasplus JY, 1996. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternate hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism. *Oikos*, 77: 163–166.
- Murray MG, 1987. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male conflict in the Old World fig wasp *Philotrypesis pilosa*. *Anim. Behav.*, 35: 488–506.
- Murray MG, 1989. Environmental constraints on fighting in flightless male fig wasps. *Anim. Behav.*, 38: 186–193.
- Murray MG, 1990. Comparative morphology and mate competition of flightless male fig wasps. *Anim. Behav.*, 39: 434–443.
- Machado CA, Herre EA, McCafferty SS, Bermingham E, 1996. Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism. *J. Biogeogr.*, 2: 531–542.
- Peng YQ, Yang DR, Zhou F, Zhang GM, Song QS, 2003. Pollination biology of *Ficus auriculata* Lour. in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Acta Phytoecol. Sin.*, 27: 111–117. [彭艳琼, 杨大荣, 周芳, 张光明, 宋启示, 2003. 木瓜榕传粉生物学. 植物生态学报, 27: 111–117]
- 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: 70–77.
- Ulenberg SA, 1985. The systematics of the fig wasp parasites of the genus *Apocrypta* Coquerel. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet.*, 83: 1–176.
- Weiblen GD, 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *Amer. J. Bot.*, 87: 1 342–1 357.
- Weiblen GD, Yu DW, West SA, 2001. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268: 651–659.
- 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. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 258: 67–72.
- Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS, 2001. Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zool. Res.*, 22: 126–130. [杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 张光明, 宋启示, 2001. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. 动物学研究, 22: 126–130]
- Yang DR, Peng YQ, Song QS, 2002. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Acta Bot. Sin.*, 44: 519–526.
- Zhen WQ, Huang DW, Yang DR, Xiao H, Zhu CD, 2004. Oviposition behaviour of *Philotrypesis pilosa* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae). *Acta Entomol. Sin.*, 47: 365–371. [甄文全, 黄大卫, 杨大荣, 肖晖, 朱朝东, 2004. 佩妃延腹榕小蜂的产卵行为. 昆虫学报, 47: 365–371]

(责任编辑: 袁德成)