

歪叶榕非传粉小蜂的繁殖策略及其对榕-蜂共生系统的影响

石章红^{1,2}, 杨大荣^{1*}, 彭艳琼¹

(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: 2004年8月至2005年8月在西双版纳热带植物园内, 通过广泛收集歪叶榕榕小蜂标本、非传粉小蜂产卵行为学观察和阻止传粉者入果等实验方法, 研究了我国西双版纳热带雨林下的一种榕树——歪叶榕 *Ficus cyrtophylla* 的榕小蜂群落组成结构、非传粉小蜂的繁殖策略以及它们对榕-蜂共生系统的影响。结果表明, 歪叶榕中除了具有唯一传粉榕小蜂 *Blastophaga* sp. 以外, 还具有3种非传粉小蜂 *Platyneura* sp.、*Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp.。在歪叶榕榕小蜂群落中, 传粉榕小蜂占整个群落总数的92.21%, 是群落的最主要组成者; 主要的非传粉小蜂是 *Sycoscapter* sp., 占5.78%; 其次是 *Philotrypesis* sp., 占1.84%, 而 *Platyneura* sp. 仅占群落总数的0.17%。歪叶榕中的非传粉小蜂通过各自产卵时间和食性分化的策略来利用榕果中的资源繁殖后代。非传粉小蜂寄生使传粉榕小蜂的总数和其雌蜂数量都显著地降低, 但是对传粉小蜂雄蜂数量没有显著影响, 从而导致传粉榕小蜂的雄性性比显著地增加。这说明非传粉小蜂在选择寄居宿主时具有明显的倾向性, 而且更多地将卵产于含有雌性传粉小蜂的瘦花之中。因此, 非传粉小蜂通过减少雌性传粉小蜂的数量而降低了榕树的雄性适合度, 从而在一定程度上对榕-蜂共生系统的稳定存在和发展产生了负面影响。

关键词: 歪叶榕; 榕小蜂; 非传粉小蜂; 繁殖策略; 榕-蜂共生系统; 传粉

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2006)04-0650-06

The reproductive strategies of non-pollinating fig wasps in *Ficus cyrtophylla* and their effects on the fig-wasp mutualism

SHI Zhang-Hong^{1,2}, YANG Da-Rong^{1*}, PENG Yan-Qiong^{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: Through extensive collecting, behavioral observation and test of obstructing fig wasps from entering figs, the community structure of fig wasps, the reproductive strategies of non-pollinating fig wasps (NPFW) and the effects of non-pollinating fig wasps on the fig-wasp mutualism of *Ficus cyrtophylla*, an understory fig species in the tropical rain forest of Xishuangbanna, were studied. Except the obligate pollinator – *Blastophaga* sp. for *F. cyrtophylla*, there were three non-pollinating fig wasp species in its syconia, i. e., *Platyneura* sp., *Philotrypesis* sp. and *Sycoscapter* sp. In the fig wasp community, *Blastophaga* sp., as the dominant species, accounted for 92.21% of the total fig wasps, while *Sycoscapter* sp. accounted for only 5.78%, *Philotrypesis* sp. 1.84% and *Platyneura* sp. 0.17% of the total fig wasps. *Sycoscapter* sp. was the primary non-pollinating fig wasp. All these non-pollinators oviposited outside the figs, and they produced their offsprings through co-inhabiting and competing with pollinators for reproductive sites or food resources. *Platyneura* sp. was the gall-maker while *Philotrypesis* sp. and *Sycoscapter* sp. were both inquilines. If no pollinators entered the figs, all the non-pollinators would fail to produce their offsprings. The non-pollinators performed some significantly negative effects on the pollinator population size and the number of female pollinators, but not on the number of male pollinating fig wasps, and thus resulted in a significant increase of

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571507, 30200220); 云南省应用基础基金项目(2002C0019Q)

作者简介: 石章红, 1979年生, 男, 湖北石首人, 硕士生, 主要从事进化生态学研究, E-mail: shizhangh@163.com

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

收稿日期 Received: 2005-10-25; 接受日期 Accepted: 2006-05-16

the ratio of males to the total number of the pollinators. These results show that non-pollinators usually prefer the galls of female pollinators to the galls of male pollinating fig wasps when they oviposit. Because the female pollinators are the only vectors for figs, the non-pollinators may negatively affect the stable existence and development of the fig-wasp mutualism.

Key words: *Ficus cyrtophylla*; fig wasps; non-pollinating fig wasp; reproductive strategy; fig-wasp mutualism; pollination

多年以来,榕树-榕小蜂共生系统一直被广泛认为是进行协同进化研究最好的植物-昆虫相互作用的系统材料之一。榕树除了给其唯一的传粉榕小蜂提供繁衍场所以外,榕树的隐头果(以下简称“榕果”)还被一些非传粉小蜂用来繁衍自身的后代,但是非传粉小蜂不会为榕树提供任何服务(Janzen, 1979; Wiebes, 1979; West *et al.*, 1996)。因此,非传粉小蜂既然不能为榕树带来利益,那么它们对榕树-榕小蜂共生系统可能会造成什么影响呢?这也是该领域学者们倍感兴趣的问题之一。近十多年来,许多学者分别以分布于南非、巴西和巴拿马等地的 10 余种雌雄同株榕树为材料对这个问题进行了研究,结果表明大多数非传粉小蜂(*Aepocerus* wasps 除外)对榕树的种子产生基本上没有明显的影响(West *et al.*, 1996),但是它们几乎都可以通过对传粉榕小蜂的寄生或寄居而对其繁殖和榕树-榕小蜂共生系统造成负面影响(Bronstein, 1991; Compton *et al.*, 1994; West and Herre, 1994; Kerdelhué and Rasplus, 1996a, 1996b; West *et al.*, 1996; Pereira and Prado, 2005)。既然如此,非传粉小蜂为什么还能在榕-蜂共生系统中存在而没有被排除?对于这个问题,目前知之甚少。Kerdelhué 和 Rasplus(1996b)研究指出,非传粉小蜂的存在可能是榕树由雌雄同株向雌雄异株进化的动力之一。一些学者以分布于巴布亚新几内亚马当和我国西双版纳等地的 15 种雌雄异株榕树为实验材料,研究了非传粉小蜂对雌雄异株榕树-榕小蜂共生系统的影响,结果均证实非传粉小

蜂对传粉榕小蜂的繁殖存在着或多或少的负面影响(Weiblen *et al.*, 2001; 甄文全等, 2004; Peng *et al.*, 2005)。然而,他们并没有对关于非传粉小蜂的影响机理进行更深入的探讨。

本文以分布于我国西双版纳热带雨林下的一种雌雄异株榕树——歪叶榕作为实验材料对非传粉小蜂对榕-蜂共生系统的影响及其影响机理在前人的基础上进行一些更深入的探讨。本文拟主要解决以下两个问题:(1)歪叶榕非传粉小蜂如何利用隐头果中的资源繁殖自身的后代?(2)歪叶榕非传粉小蜂的繁殖将会对该榕-蜂共生系统产生什么影响?如何影响榕-蜂共生系统?

1 材料与方法

1.1 研究材料

歪叶榕 *Ficus cyrtophylla* Wallich ex Miquel, 雌雄异株,隶属于桑科(Moraceae)榕属 *Ficus* 糙叶榕亚属 *Sycidium*。灌木或小乔木,高 3~6 米;小枝、叶柄、榕果密被短绒毛;叶纸质、两侧极不对称,长圆形或长圆状倒卵形,先端渐尖或为尾状;榕果成对或簇生于叶腋、落叶枝或者主干上,卵状椭圆形,成熟时橙黄色,表面密被短绒毛。在西双版纳地区主要分布于热带雨林的 中下层,喜生在潮湿、阴暗的沟谷林下;一年四季均挂果,多为枝条和主干瘤状突上挂果。

研究所涉及的昆虫种类及其鉴别特征等见表 1。

表 1 歪叶榕榕小蜂种类及其相关生物学特性

Table 1 The species and biology of fig wasps on *Ficus cyrtophylla*

亚科 Subfamily	种类 Species	鉴别特征 Diagnosis	可能的生态型 Coexisting role
榕小蜂亚科 Agaoninae	<i>Blastophaga</i> sp.	雌蜂体黑,产卵器很短,雄蜂无翅 ♀ body black with a very short ovipositor, ♂ wingless	传粉者 Pollinator
长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae	<i>Platyneura</i> sp.	雌蜂体黑,产卵器较短,雄蜂无翅 ♀ body black with a short ovipositor, ♂ wingless	造瘿者 Gall-maker
延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	<i>Philotrypesis</i> sp.	雌蜂体黑,产卵器长且呈明显两段,雄蜂无翅 ♀ body black with a long ovipositor of two segments, ♂ wingless	寄居者 Inquiline
延腹榕小蜂亚科 Sycoryctinae	<i>Sycosapter</i> sp.	雌蜂体呈铜绿色,产卵器长,雄蜂无翅 ♀ body in metallic color with a long ovipositor, ♂ wingless	寄居者 Inquiline

1.2 研究方法

1.2.1 榕小蜂种类和数量调查:在 2004 年 8 月至 2005 年 8 月期间,我们分别在西双版纳热带植物园内沟谷雨林(原始林)和吊桥西面次生林(101°15'E, 21°55'N)两块样地内的 10 棵样树上采集发育成熟即将出蜂的歪叶榕隐头果带回实验室。室内用 120 筛目(20 cm × 15 cm)的绢纱袋单果分装,并将样果掰开以辅助羽化小蜂出果,然后系紧袋口将其放置在实验室 1~2 天待出蜂完毕。单果收集的榕小蜂置于 75%乙醇内保存,同时做好采集记录和标签。在 Olympus SZX 体视显微镜下鉴定记数各种榕小蜂,然后分析歪叶榕榕小蜂群落种类组成及其个体数量比例。

1.2.2 榕小蜂访果行为观察:自 2004 年 11 月至 2005 年 6 月,我们分别在西双版纳植物园沟谷雨林和吊桥西次生林内各选择两棵样树用于观察和记录各种榕小蜂拜访榕果的时间和其产卵时间。将正在果外产卵的榕小蜂迅速用手按死,采下单果放入绢纱袋内带回实验室,用解剖刀剖开榕果并测量榕果直径和壁厚,同时记录榕果发育状况和传粉者拜访情况。

1.2.3 阻止传粉榕小蜂入果试验:2005 年 5 月至 6 月期间,为了验证非传粉小蜂在没有传粉者进入榕果的情况下能否正常繁殖,我们在吊桥西次生林内选择刚结幼果的 1 号样树,用医用橡胶布封住 70 个幼果苞片口阻止传粉者进入榕果,随后每天检查封胶情况一次,若发现有松弛情况立即重封加固;并且每隔 5 天随机剖查 5 个样果以检验封胶的情况。检验结果表明,该方法能成功阻止传粉榕小蜂进入榕果内($n = 20$)。

1.3 数据统计与分析

因为单果内的榕小蜂种类和数量在不同直径的榕果、样树和采集地之间有较显著的差异,所以在探寻非传粉小蜂与传粉榕小蜂之间的数量关系时它们都是被作为协变量来进行数据分析,以控制它们对自变量和因变量之间关系的影响。由于雄性传粉榕小蜂数量和传粉榕小蜂性比都呈非正态分布,因此采用 Mann-Whitney *U* Test 方法来检验非传粉小蜂对它们是否有显著影响。其他呈正态分布的数据均采用 GLM UNIANOVA 方法进行分析。对于有显著影响的两个变量,我们进一步采用偏相关分析方法来分析它们的相关程度。所有这些数据都是利用 SPSS 12.0 软件包来完成的。

2 结果与分析

2.1 歪叶榕榕小蜂群落的组成结构

歪叶榕榕小蜂群落由传粉小蜂和非传粉小蜂组成。歪叶榕的单果总出蜂量为 112.72 ± 53.86 (Mean \pm SD,下同)只,其中传粉榕小蜂为 103.91 ± 57.36 只,占总出蜂量的 92.21%,是该群落中的最主要组成者;*Sycoscapter* sp. 为 6.52 ± 12.47 只,占总出蜂量的 5.78%,是歪叶榕榕果内的主要非传粉小蜂;*Philotrypesis* sp. 为 2.07 ± 5.07 只,占总出蜂量的 1.84%;*Platyneura* sp. 为 0.19 ± 1.37 只,占总出蜂量的 0.17%。

2.2 歪叶榕 3 种非传粉小蜂的繁殖策略

表 2 的结果表明,非传粉小蜂 *Platyneura* sp. 在雌花期先于传粉榕小蜂到达接受时期的榕果(receptive figs)并在果外将卵产于小花的子房内,也是造瘿者(gall-maker)。它降低了榕树繁殖的雄性适合度,与传粉榕小蜂竞争果内的小花资源繁殖后代。当榕果发育至间花中期时,另两种非传粉小蜂 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 在传粉者进入产卵后拜访榕果,也在果外产卵但是它们将卵产在已含有传粉者卵的瘿花中,它们都是寄居者(inquiline),与传粉榕小蜂争夺瘿花内有限的食物资源,最终导致传粉者幼虫因缺乏食物而死亡。早于传粉者产卵的 *Platyneura* sp. 的产卵器长度明显短于其后产卵的 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 的产卵器长度,这表明非传粉者已经对榕果在发育过程中形态结构的变化产生了适应性进化。

阻止传粉榕小蜂入果试验发现,30 个试验用果在该样树内的同批次榕果发育成熟之前就已经先后脱落腐烂。当该树内同批次榕果发育至间花后期时,还有 10 个试验用果没有脱落。经解剖后发现,这 10 个榕果内雄花发育良好,但是雌花子房已萎缩且呈黄褐色,果内没有瘿花形成。这种现象表明:这 3 种非传粉小蜂的成功繁衍都离不开传粉榕小蜂。

3 种非传粉小蜂的雄蜂都先于雌蜂羽化出蜂,雄蜂出来以后穿梭于瘿花之间寻找含有自己同种雌蜂的瘿花,找到以后就在瘿花顶端用其颚部口器咬交配孔,交配完以后雄蜂离去继续寻找新的交配对象,雌蜂之间没有打斗行为。交配过的雌蜂自行顶大交配孔离开瘿花,最后通过雄性传粉榕小蜂在苞片口处开凿的出蜂口离开榕果去寻找新的产卵位点。

表 2 不同种类榕小蜂产卵时的榕果特征

Table 2 The characteristics of fig syconium oviposited by different species of fig wasps

种名 Species	榕果直径 Fig diameter (mm)	果壁厚度 Fig wall thickness (mm)	出现频次($n = 392$) Occurrence frequency	榕果发育时期 Developmental phase of fig
<i>Blastophaga</i> sp.	6.08 ± 0.97	1.29 ± 0.12	392	雌花期 Female
<i>Platyneura</i> sp.	5.46 ± 0.93	1.22 ± 0.10	15	雌花期 Female
<i>Philotrypesis</i> sp.	9.19 ± 0.81	1.59 ± 0.18	108	间花期 Inter-floral
<i>Sycoscapter</i> sp.	9.19 ± 0.81	1.59 ± 0.18	202	间花期 Inter-floral

注 Notes: 榕果直径和果壁厚度为平均值 ± 标准差; 出现频次表示在采集的所有样果中含有该种榕小蜂的榕果数量。Fig diameter and fig wall thickness are mean ± SD. Occurrence frequency is the number of the syconia that has one species of fig wasp.

2.3 非传粉小蜂对传粉榕小蜂繁殖的影响

表 3 中 GLM UNIANOVA 检验结果表明, 非传粉小蜂极显著地降低了传粉榕小蜂总数($F_1, 41 = 2.618, P < 0.001, n = 392$)和雌性传粉榕小蜂数量($F_1, 41 = 2.646, P < 0.001, n = 392$); 进一步经过偏相关分析发现, 非传粉小蜂的数量与传粉榕小蜂总数($r = -0.6740, P < 0.001, n = 128$)和雌性传粉榕小蜂数量($r = -0.6772, P < 0.001, n = 128$)都分别

存在着极显著的负相关关系。Mann-Whitney U Test 检验结果表明, 非传粉小蜂对传粉榕小蜂雄蜂数量的数量没有明显的影响($P > 0.05, n = 392$), 但是使传粉榕小蜂的雄性性比有极显著地增加趋势($P < 0.001, n = 392$), 偏相关分析结果表明二者之间有显著的正相关关系($r = 0.150, P < 0.05, n = 128$)。这些结果均表明非传粉小蜂更多地倾向于选择雌性传粉榕小蜂的瘦花作为它们的寄居对象。

表 3 非传粉小蜂有无对传粉榕小蜂种群数量、雌蜂数量、雄蜂数量与其性比的影响

Table 3 The comparison of population sizes, the number of female, the number of male and the sex ratio of pollinator between the figs with non-pollinators and those without non-pollinators

	样本量 N	传粉小蜂数量 Number of pollinators	雌蜂数量 Number of female	雄蜂数量 Number of male	性比 Sex ratio [$\frac{\text{♀}}{\text{♂}}$]
没有 NPFW 的榕果 Figs without NPFW	143	127.90 ± 54.38	113.87 ± 47.32	14.03 ± 10.94	0.11 ± 0.08
有 NPFW 的榕果 Figs with NPFW	249	90.13 ± 54.52	77.96 ± 48.20	12.17 ± 10.07	0.15 ± 0.11
显著性 Significance		$P < 0.001$	$P < 0.001$	$P > 0.05$	$P < 0.001$

注 Notes: 表中数据为平均值 ± 标准差。Data in the table are mean ± SD.

3 讨论

在歪叶榕榕小蜂群落中, 传粉者 *Blastophaga* sp. 所占的比例高达 92.21%, 而非传粉者仅占 7.79%, 而且在所采集到的 392 个榕果样本中, 有 143 个榕果中仅含有传粉者, 约占总样本量的 36.48%。在目前已经报道的雌雄同株榕树中, 如非洲的 *F. sur* 和 *F. vallis-choudae* 其传粉者分别占群落的 54.76% 和 82.37% (Kerdelhué and Rasplus, 1996); 西双版纳的 *F. racemosa* 中传粉者约占 60% (徐磊等 2003)。与这些榕树相比, 雌雄异株的歪叶榕中不仅非传粉小蜂种类相对少, 而且传粉者在整个群落中所占的比例远高于雌雄同株榕树传粉者的相应比例。Kerdelhué 和 Rasplus (1996) 通过对雌雄同株和雌雄异株榕树中分别寄生的非传粉小蜂种类数量和榕果内雌花子房分层数比较研究后发现, 这两者在后者中的数量明显少于前者, 并且指出非传

粉小蜂的存在可能推动了雌雄同株向雌雄异株的进化。但是, 是不是所有雌雄异株榕树小蜂群落中的传粉者所占的比例显著地高于所有雌雄同株中的呢? 这还有待于今后进一步的广泛检验, 这个问题的证实将更有利于理解雌雄异株榕树的进化优势。

本文研究还证实, 歪叶榕非传粉小蜂与目前国内外已经报道的其他榕树种类上的非传粉小蜂一样, 它们也是通过采取各自产卵时间和食性 (larval diet) 分化的策略来直接或间接利用榕果中的资源来繁衍自身后代。非传粉小蜂产卵器的长度与其产卵时间的先后顺序表现出了明显的相互适应, 最早产卵的 *Platyneura* sp. 的产卵器长度明显短于其后产卵的 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 的产卵器长度, 这表明非传粉者已经对榕果在发育过程中形态结构的变化产生了适应性进化。歪叶榕中的这 3 种非传粉小蜂都是植食性昆虫, 其中 *Plateneura* sp. 是造瘦者, 它在雌花期先于传粉者产卵于果内; *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 是寄居者, 它们自身

不能够制造瘿花而是将卵产入在它们之前产卵的传粉榕小蜂的瘿花之中。而且非传粉小蜂的繁殖使雌性传粉小蜂的数量显著地降低,而对雄性传粉小蜂的数量没有显著影响,这表明非传粉小蜂在选择寄居宿主时具有明显的倾向性,更多地选择含有雌性传粉榕小蜂卵的瘿花作为寄居对象。这也与已报道的巴西的一种雌雄同株榕树 *Ficus citrifolia* 中非传粉小蜂对传粉榕小蜂繁殖影响的结果一致(Pereira and Prado, 2005)。因为雌性传粉榕小蜂是歪叶榕唯一的传粉者,而非传粉者却更多地选择雌性传粉榕小蜂的瘿花作为寄居对象,显著地降低了榕树传粉者的数量和榕树的雄性适合度,所以歪叶榕中的非传粉小蜂也不利于该共生系统的稳定存在和发展。然而,非传粉小蜂的这种对寄居宿主的选择倾向性特点对其自身的繁衍是非常有利的,因为它们的雄蜂自身不会开凿出蜂孔,所以它们只有通过雄性传粉榕小蜂所打的出蜂孔才能离开养育它们的榕果去寻找新的繁殖场所。但是,非传粉小蜂的这种对寄居宿主的选择倾向性对榕树的繁殖来说是不利的,因为它们在一定程度上减少了榕树传粉者的数量。关于非传粉小蜂如何在其产卵的过程中实现它们的这种倾向性的问题至今仍然是个谜,目前还没有相关的研究报道,值得今后的进一步研究。

歪叶榕中非传粉小蜂的存在既然不利于榕—蜂共生系统的稳定存在和发展,那么该系统如何消除或减弱非传粉小蜂对其的影响而得以稳定地存在和发展呢?我们的观察发现,非传粉小蜂自身也表现出了利于该系统存在和发展的一些产卵行为。例如,非传粉者不像传粉者只能在一个榕果中繁殖后代那样,它们可以在多个隐头果内产卵繁殖后代,因为它们都是在果外将卵产于果内,但同时在一个榕果表面产卵的非传粉者数量也不是很多,最多10只左右,这样的产卵行为方式不会导致对榕果的过度寄生而危及共生系统的稳定。我们的野外观察也发现,这些非传粉者并不能区分雌果和雄果,有些飞到不利于其繁殖的雌果上去寻找产卵位点,从而缩短了它们的有效产卵时间,在一定程度上降低了雄果可能被寄生的几率,这也许是雌雄异株榕树被寄生率相对低的重要原因之一(Weiblen *et al.*, 2001; Cook and Rasplus, 2003)。另外,在非传粉者的产卵高峰期,榕果外表的蚂蚁数量明显增多,而且我们也观察到了蚂蚁可以通过捕食或惊吓等方式干扰非传粉者产卵的现象,关于这种现象的影响程度已经在其他种榕树上得到了证实(Bronstein, 1988; Compton

et al., 1988; Cushman *et al.*, 1998; Schatz and Hossaert-McKey, 2003; 魏作东等, 2005)。正是因为非传粉者的这种产卵行为方式和蚂蚁的干扰作用,非传粉者对该共生系统的消极影响被降低到了一个并不危及共生系统稳定的程度,非传粉者由此能够成功地利用该共生系统繁殖后代。

致谢 法国榕小蜂分类专家 Jean-Yves Rasplus 教授于2001年和2006年在我园做高访期间帮助鉴定歪叶榕的榕小蜂种类,在此表示诚挚的谢意!

参考文献 (References)

- Bronstein JL, 1988. Predators of fig wasps. *Biotropica*, 20: 215–219.
- Bronstein JL, 1991. The nonpollinating wasp fauna of *Ficus pertusa* exploitation of a mutualism? *Oikos*, 61: 175–186.
- Compton SG, Ross SJ, Thornton IWB, 1988. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinating wasps. *Ecology*, 69: 1302–1305.
- Compton SG, Rasplus JY, Ware AB, 1994. African fig wasp communities. In: Hawkins B, Sheehan W eds. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press. 343–368.
- Cook JM, Rasplus JY, 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends Ecol. Evol.*, 18(5): 241–248.
- Cushman GH, Compton SG, Zachariades C, Ware AB, Nefdt RJC, Rashbrook VK, 1998. Geographic and taxonomic distribution of a positive interaction: ant-tended homopterans indirectly benefit figs across southern Africa. *Oecologia*, 116: 373–380.
- Janzen DH, 1979. How many parents do the wasps from a fig have? *Biotropica*, 11: 127–129.
- Kerdelhué C, Rasplus JY, 1996a. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 75: 3–14.
- Kerdelhué C, Rasplus JY, 1996b. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism. *Oikos*, 77: 163–166.
- 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.
- Pereira RAS, Pires do Prado A, 2005. Non-pollinating wasps distort the sex ratio of pollinating fig wasps. *Oikos*, 110: 613–619.
- Schatz B, Hossaert-McKey M, 2003. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* with the fig-fig wasp mutualism. *Ecol. Entomol.*, 28: 359–368.
- 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 the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 258: 67–72.
- West SA, Herre EA, Windsor DM, Green PRS, 1996. The ecology and

- evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *J. Biogeogr.*, 23 : 447 – 458.
- Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 1 – 12.
- Wei ZD, Peng YQ, Xu L, Yang DR, 2005. Impact of *Oecophylla smaragina* on the percentage number of offspring of pollinator and non-pollinating wasps on *Ficus racemosa*. *Zool. Res.*, 26(4) : 386 – 390. [魏作东, 彭艳琼, 徐磊, 杨大荣, 2005. 聚果榕上黄猄蚁对传粉小蜂和非传粉小蜂后代数量的影响. *动物学研究* 26(4) : 386 – 390]
- Xu L, Yang DR, Peng YQ, Wan QY, Zhang GM, 2003. The community structure and the inter-specific relationship of the fig wasps in syconia of *Ficus racemosa* in Xishuangbanna, China. *Acta Ecol. Sin.*, 23 : 1 554 – 1 560. [徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 王秋艳, 张光明, 2003. 西双版纳聚果榕隐头果内小蜂群落结构及种间关系. *生态学报*, 23(8) : 1554 – 1560]
- Zhen WQ, Huang DW, Yang DR, Zhu CD, 2004. Fig wasps associated with *Ficus semicordata* : oviposition timing and their population relationship. *Acta Entomol. Sin.*, 47(6) : 787 – 792. [甄文全, 黄大卫, 杨大荣, 朱朝东, 2004. 鸡嗉果榕榕小蜂产卵时序与种群数量分析. *昆虫学报* 47(6) : 787 – 792]

(责任编辑 : 袁德成)