

# 垂叶榕和钝叶榕中两个非传粉小蜂属的种群结构

麻云翠<sup>1,2</sup>, 王振吉<sup>3</sup>, 彭艳琼<sup>1</sup>, 杨大荣<sup>1,\*</sup>

(1. 热带森林生态学重点实验室, 中国科学院西双版纳热带植物园 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049;

3. 楚雄师范学院化学与生命科学系 云南 楚雄 675000)

**摘要:** *Walkerella* 和 *Micranisa* 是生活在雌雄同株榕树隐头果内两个非传粉小蜂属的造瘿类昆虫。为弄清它们的种群结构及其与榕树一榕小蜂互利共生系统的相互关系, 本文以西双版纳热带植物园内的垂叶榕和钝叶榕为实验材料, 通过收集自然生长的隐头果内的所有小蜂, 统计 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属在单果内数量, 掌握其种群结构。此外, 根据果内两个非传粉小蜂属和种子数量的相关关系来推测这两个属的非传粉榕小蜂对榕树一榕小蜂系统的影响。结果表明: (1) 在垂叶榕隐头果整个小蜂群落中, 非传粉小蜂 *Walkerella* spp. 和 *Micranisa* spp. 所占比例很少, 分别为 7.92% 和 0.13%; 在钝叶榕的隐头果内没有出现 *Micranisa* 属小蜂, *Walkerella* spp. 所占比例为 12.80%。(2) 垂叶榕隐头果中 *Walkerella* spp. 与种子的繁殖存在显著的负相关; *Micranisa* spp. 对垂叶榕的雌性功能没有影响; 在钝叶榕隐头果内, *Walkerella* spp. 不影响种子形成。

**关键词:** 垂叶榕; 钝叶榕; *Walkerella*; *Micranisa*; 种群结构; 影响

中图分类号: Q145 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2011)suppl-0236-05

## The Population Structure of the two Genera of Non-pollinating Fig Wasps in *Ficus benjamina* and *F. curtipes*

MA Yun-Cui<sup>1,2</sup>, WANG Zhen-Ji<sup>3</sup>, PENG Yan-Qiong<sup>1</sup>, YANG Da-Rong<sup>1,\*</sup>

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming Yunnan 650223,

China; 2. Graduate School of the Chinese Academy Sciences, Beijing 100049; 3. Department of Chemistry and Life Science,

Chuxiong Normal University, Chuxiong Yunnan 675000, China)

**Abstract:** *Walkerella* and *Micranisa* are non-pollinating fig wasps that parasitize in *F. benjamina* and *F. curtipes*. They are gallers. In order to reveal the population structure of *Walkerella* spp. and *Micranisa* spp. which may interfere with fig-pollinator mutualism, the communities of *F. benjamina* and *F. curtipes* in XTBG were studied. All wasps in one fig were collected and *Walkerella* and *Micranisa* were count. The results showed that: (1) The ratios of *Walkerella* spp. and *Micranisa* spp. in both *F. benjamina* and *F. curtipes* were very low, 7.92% and 0.13%, respectively. There was no *Micranisa* spp. in *F. curtipes* but *Walkerella* spp. was 12.80%. (2) In *F. benjamina*, *Walkerella* spp. had a significant negative relationship with the production of seeds. On the contrary, the effect of *Micranisa* spp. on the female function was not significant. However, *Walkerella* spp. in *F. curtipes* had little effect on seeds.

**Key words:** *F. benjamina*; *F. curtipes*; *Walkerella*; *Micranisa*; population structure; effect

榕树是榕属(*Ficus*)植物的总称, 隶属于荨麻目(Urticales)桑科(Moraceae), 主要分布于热带和亚热带地区, 部分种类延伸至温带地区。西双版纳的榕树种类约占全国已知榕树种数的 69.4%, 是中国榕树种类最多的地区(Wu, 1995; Xu, 1994)。在热带雨林中, 榕树是最大的木本树种之一, 也是关键物种

之一。榕树可以分为两大类群: 雌雄同株和功能性雌雄异株。在雌雄同株的榕树中, 种子和榕小蜂在同一隐头果中发育。在雌雄异株榕树中, 功能型雄树隐头果内有雄花和雌花, 雌花被榕小蜂产卵产生小蜂后代, 不形成种子; 雌树隐头果仅生长雌性小花, 无雄花, 被传粉榕小蜂传粉后形成种子, 传粉

基金项目: 国家自然科学基金(30970403 和 30970439)资助

\*通讯作者(Corresponding author), E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

第一作者简介: 麻云翠(1987-), 女, 硕士研究生, 主要从事榕树和榕小蜂协同进化生态学研究

榕小蜂不能在雌株隐头果小花内产卵和繁殖后代(Zhang et al, 2009)。

榕树与其传粉榕小蜂之间高度专一的互惠共生关系是昆虫与植物协同进化体系中最特化的一种, 榕树一榕小蜂互利共生体系被认为是动植物间互作关系最具代表性的互利共生系统(Shi et al, 2006)。榕树没有榕小蜂传粉就不会受精形成种子, 没有种子就无法进行有性繁殖, 失去有性繁殖功能, 种群只会逐步萎缩直至消亡; 榕小蜂没有榕树就失去生活和繁殖场所, 导致榕小蜂种类和群落消亡。

除传粉榕小蜂外, 榕树的隐头果内还生活着一些非传粉小蜂(Boucek, 1988)。大多数非传粉小蜂进化出一些特征来适应其隐头果内的寄生生活, 如从果外穿透果壁的产卵器(Rasplus et al, 1988)。非传粉小蜂可以分成三大类: 造瘿者、寄居者和复寄生者。这些非传粉小蜂直接依赖榕树—榕小蜂共生体系来维持其生存, 传粉小蜂、非传粉小蜂与榕树三者共同组成榕树—榕小蜂体系, 这是经过漫长的进化历程而形成的一个复杂整体(Kerdelhué & Rasplus, 1996)。由于非传粉小蜂并不参与传粉, 它在利用榕树—榕小蜂共生体系繁衍的同时似乎不提供任何的贡献, 但是二者之间却可以稳定共存, 所以非传粉小蜂对榕—蜂共生体系的作用也越来越受到关注(Baijnath & Ramcharun, 1988; Bronstein, 1991; Morris et al, 2003; Wang et al, 2009)。

目前国内外主要采集自然的隐头果或通过定量的放蜂实验来收集隐头果内小蜂群落, 统计单个隐头果内各种小蜂、种子、败育花等数量, 来了解榕树隐头果内的小蜂群落结构, 分析传粉榕小蜂、寄主榕树以及非传粉小蜂之间的关系(Bai et al, 2006; Wang et al, 2009)。因此本研究选取榕属环纹榕亚组(Subsection *Conosycea*)的两种榕树: 钝叶榕(*F. curtipes*)和垂叶榕(*F. benjamina*)对其自然单果中的非传粉小蜂 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两属的种群结构进行研究, 从而明确这两个属分别对各自的榕—蜂共生体系所产生的影响, 为进一步研究非传粉小蜂的存在机制及其对榕—蜂共生体系的影响提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究地点

研究样地设在云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇中科院西双版纳热带植物园, 地处热带

雨林的北缘。属于热带季风型气候, 全年四季不分明, 但有明显的干季、雨季和雾凉季之分。全年的气温相对比较稳定, 年平均气温为 21.4~22.6℃, 一月气温最低, 平均气温为 11.2℃, 四月气温最高, 平均气温为 33.5℃。年均的降水量为 1556.80mm, 降雨主要发生在雨季, 其中 79%~82%的降水量集中发生在这一阶段, 相对湿度为 86%(Zhu, 2007)。

### 1.2 研究材料

1.2.1 榕树种类 垂叶榕 *F. benjamina*, 桑科(Moraceae), 榕属(*Ficus*), 榕亚属(Subgenus *Urostigma*), 榕组(Section *Urostigma*), 环纹榕亚组(Subsection *Conosycea*)。大乔木, 雌雄同株, 隐头果成对生或单生叶腋, 球形或卵圆球形, 成熟黄色至红色。在西双版纳热带植物园, 垂叶榕一年挂果2~4次, 具有典型的树内同步、树间不同步的特征(Wu, 1995)。

钝叶榕 *F. curtipes*, 桑科(Moraceae), 榕属(*Ficus*), 榕亚属(Subgenus *Urostigma*), 榕组(Section *Urostigma*), 环纹榕亚组(Subsection *Conosycea*)。乔木, 雌雄同株, 隐头果腋生。隐头果成对腋生, 无总梗, 球形至椭圆形, 成熟时深红至紫红色。在西双版纳热带植物园, 钝叶榕一年挂果二次(Wu, 1995)。

1.2.2 非传粉小蜂种属 *Walkerella* 属是最先到隐头果产卵的非传粉小蜂属, 雌雄异型, 雌虫有翅, 雌蜂在果外将产卵器刺入花前期的果内产卵; 雄虫无翅, 雄虫多型。

*Micranisa* 属是传粉榕小蜂开始进果后 1~2 天来果外产卵的非传粉小蜂属, 雌雄异型, 雌虫有翅, 产卵器下弯; 雄虫无翅。

*Walkerella* 和 *Micranisa* 两个非传粉榕小蜂属均隶属于锥尾榕小蜂亚科(Otitesellinae), 是造瘿者, 即将卵产在雌花子房内致使子房膨大转变为瘿花, 其幼虫以子房内膨大的胚乳为食, 与传粉榕小蜂幼虫竞争同一瘿花内的食物资源。

### 1.3 研究方法

2009年11月至2010年6月确定可用于实验的垂叶榕和钝叶榕的位置, 选择实验样树分别为: 西双版纳热带植物园游泳池旁垂叶榕和西双版纳热带植物园棕榈园内钝叶榕。每周观察样树的发育情况。2010年1月, 在实验树隐头花果处于雄花期但未出蜂时, 将其采摘回实验室(每种每棵树不少于20个隐头果), 单果放在绢纱袋(20×20cm, 120筛目)中, 使其自然出蜂。待小蜂出蜂结束后, 收集纱网

袋中的小蜂，并剖开隐头果收集果腔内瘿花中未出的小蜂，保证完全收集到单果中的所有小蜂。将单果收集的小蜂置于 75% 的酒精保存，做好收集记录，以备统计数量。2010 年 4~6 月，在体视镜下找出每个果内的 *Walkerella* spp. 和 *Micranisa* spp.，统计数量。分别统计果腔内雄花、瘿花、发育不良瘿花、败育花和种子的数目。

1.4 数据处理方法

本文的数据分析采用偏相关分析方法，通过 SPSS 16.0 软件包程序实现。文中图表制作主要使用 Excel 软件包完成。

2 研究结果与分析

2.1 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属的种群结构

2.1.1 垂叶榕中 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属的种群结构 实验样树共采集垂叶榕隐头果 29 个，收集小蜂 9507 只。单果内所有小蜂平均  $327.83 \pm 144.09(\text{mean} \pm \text{SD})$  只，最低 115 只/果，最高 636 只/果。整个小蜂群落中 *Walkerella* spp. 和 *Micranisa* spp. 所占比例分布见图 1 所示。29 个隐头果内共收集 *Walkerella* spp. 小蜂 753 只，占了整个小蜂群落的 7.92%，单果内 *Walkerella* spp. 小蜂平均  $25.97 \pm 22.70$  只，最低 4 只/果，最高 99 只/果。*Walkerella* spp. 在整个小蜂群落比例较少。29 个隐头果内共收集 *Micranisa* spp. 小蜂 12 只，占了整个小蜂群落的 0.13%，单果内 *Micranisa* spp. 平均  $0.41 \pm 1.15$  只，最低 0 只/果，最高 4 只/果。*Micranisa* spp. 在整个小蜂群落比例极少，采集的 29 个隐头果内只有 4 个果中存在 *Micranisa* spp.。

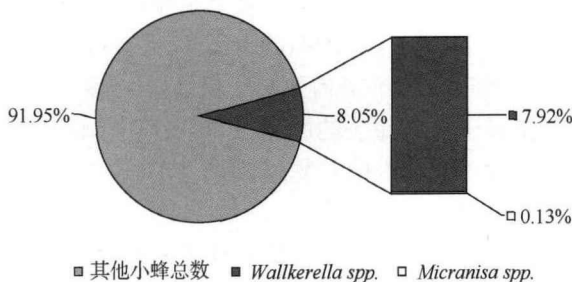


图 1 垂叶榕隐头果中 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属的群落组成比例  
Fig. 1 The community structure of *Walkerella* spp. and *Micranisa* spp. figs in *F. benjamina*

2.1.2 钝叶榕中 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属的种群结构 实验样树共采集钝叶榕隐头果 28 个，

共收集小蜂 617 只。单果内小蜂平均  $22.04 \pm 8.54(\text{mean} \pm \text{SD})$  只，最低 6 只/果，最高 45 只/果。整个小蜂群落中 *Walkerella* 和 *Micranisa* 属小蜂所占比例分布见图 2 所示。28 个隐头果内共收集 *Walkerella* spp. 小蜂 79 只，占了整个小蜂群落的 12.80%，单果内 *Walkerella* spp. 小蜂平均  $2.82 \pm 3.99$  只，最低 0 只/果，最高 13 只/果。*Walkerella* spp. 在整个小蜂群落比例很少。28 个隐头果内没有收集到 *Micranisa* 属小蜂。

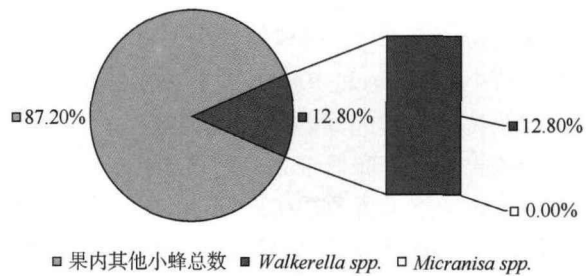


图 2 钝叶榕隐头果中 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属的群落组成比例  
Fig. 2 The community structure of *Walkerella* spp. and *Micranisa* spp. figs in *F. curtipes*

2.2 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属和榕树之间的相互关系

2.2.1 垂叶榕样树隐头果内小花资源的分配 自然情况下的垂叶榕样树隐头果内的小花总数为  $1037.72 \pm 304.35$  朵。雄花散生在果内，所占的比例较少。一半左右的雌花被小蜂产卵后发育成良好的小蜂瘿花；隐头果内种子形成率为  $26.89 \pm 9.14\%$ ；还有一些雌花未被利用最终败育，败育率为  $13.08 \pm 7.21\%$ (表 1)。

表 1 垂叶榕隐头果内小花资源  
Tab. 1 Flowers in figs of *F. benjamina*

| 样本量<br>Sample size | 小花种类<br>Type of flowers | 小花数量<br>Number of flowers | 占有小花的百分比(%)<br>Percentage of all flowers |
|--------------------|-------------------------|---------------------------|--|
| 29                 | 良好瘿花                    | 489.30±190.50             | 48.55±8.76                               |
| 29                 | 不良瘿花                    | 6.34±20.67                | 3.25±1.39                                |
| 29                 | 良好种子                    | 245.70±128.60             | 26.89±9.14                               |
| 29                 | 不良种子                    | 6.34±20.67                | 0.69±3.50                                |
| 29                 | 败育花                     | 139.91±78.43              | 13.08±7.21                               |
| 29                 | 雄花                      | 68.36±20.41               | 7.55±3.07                                |
| 29                 | 小花总数                    | 1037.72± 304.35           |  |

2.2.2 钝叶榕隐头果内小花资源的分配 自然情况下的钝叶榕隐头果内的小花总数为  $360.96 \pm 34.49$

朵, 相比之下, 其小花总数仅仅为垂叶榕小花总数的 1/3。雄花散生在雌花中间, 占小花总量近一半数量(47.29±3.28%)。雌花一部分被小蜂产卵后发育成良好的小蜂瘿花, 比例较低(6.58±2.52%); 隐头果内种子的形成率仅为 3.46±2.42%; 雌花败育率较高(35.21±5.22%)(表 2)。

表 2 钝叶榕隐头果内小花资源  
Tab. 2 Flower contents inside figs of *F. curtipes*

| 样本量<br>Sample size | 小花种类<br>Type of flowers | 小花数量<br>Number of flowers | 占有小花的百分比(%)<br>Percentage of all flowers |
|--------------------|-------------------------|---------------------------|--|
| 28                 | 良好瘿花                    | 23.86±9.39                | 6.58±2.52                                |
| 28                 | 不良瘿花                    | 12.54±7.52                | 3.55±2.25                                |
| 28                 | 良好种子                    | 12.50±8.75                | 3.46±2.42                                |
| 28                 | 不良种子                    | 1.57±2.99                 | 0.43±0.81                                |
| 28                 | 败育花                     | 127.43±25.19              | 35.21±5.22                               |
| 28                 | 雄花                      | 159.20±16.63              | 47.29±3.28                               |
| 28                 | 小花总数                    | 360.96± 34.49             |  |

2.2.3 在垂叶榕和钝叶榕上 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属对榕树一榕小蜂互惠共生体系的影响 将直径作为控制变量进行偏相关分析的结果显示, 非传粉小蜂 *Walkerella* spp. 的数量与垂叶榕种子数量呈显著负相关, 对钝叶榕种子没有影响。非传粉小蜂 *Micranisa* spp. 对垂叶榕种子数量没有影响(表 3)。

表 3 垂叶榕和钝叶榕上隐头果内 *Walkerella* spp. 和 *Micranisa* spp. 与良好种子之间的偏相关关系

Tab. 3 P-Correlation between *Walkerella* spp., *Micranisa* spp. and viable seeds in *F. benjamina* and *F. curtipes*

| 相关性(Correlation)           | 垂叶榕( <i>F. benjamina</i> ) |       | 钝叶榕( <i>F. curtipes</i> ) |       |
|----------------------------|----------------------------|-------|---------------------------|-------|
|                            | r 值                        | P 值   | r 值                       | P 值   |
| <i>Walkerella</i> spp. 与种子 | -0.431                     | <0.05 | -0.159                    | >0.05 |
| <i>Micranisa</i> spp. 与种子  | -0.124                     | >0.05 |                           |       |
| df                         | 29                         | 29    | 29                        | 29    |

### 3 讨论

#### 3.1 垂叶榕和钝叶榕隐头果中 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属的种群结构

在隐头果中, 传粉榕小蜂在整个小蜂群落中都具有绝对优势, 直接反映出它与榕树的密切关系, 非传粉小蜂没有为榕树提供贡献, 所以只占整个小蜂群落中的小部分(Bai et al, 2006)。有些造瘿者在隐头果发育早期在隐头果表产卵, 这类小蜂所造瘿花通常很大, 并且会有专一性寄生类小蜂对其寄生(Kerdelhué et al, 2000)。这类小蜂所寄生隐头果常常数量较少, 并且单果内该种小蜂数量也不多, 有专家认为此类小蜂的繁殖策略是在专性寄生者的选

择性压力下形成的(West et al, 1996)。 *Walkerella* 和 *Micranisa* 属的非传粉小蜂即为此类造瘿者, 所以在垂叶榕隐头果整个小蜂群落中, 非传粉小蜂这两个属所占比例很少, 在钝叶榕实验样树的隐头果内没有出现 *Micranisa* 属小蜂。 *Walkerella* 和 *Micranisa* 属的非传粉小蜂均属于 *Otitesella* 亚科。Kerdelhué 等发现中美洲的 *Otitesella* 亚科的小蜂也是早期到隐头果产卵, 每一批隐头果寄生率不高, 并且单果内后代数量不多。而且在果外产卵的非传粉小蜂, 它们先要在果外侦察、探测产卵位点后才产卵, 整个过程耗时几分钟, 甚至几个小时, 其产卵过程更易受外界干扰的影响。有研究表明在人为干扰少、植被覆盖度高的生境下, 榕树隐头果内小蜂群落的多样性显著增加, 有更多的非传粉小蜂共存(Duan et al, 2005)。钝叶榕实验样树的隐头果内没有出现 *Micranisa* 属小蜂, 有可能是因为西双版纳热带植物园棕榈园人为干扰太大有关。

#### 3.2 *Walkerella* 和 *Micranisa* 两个属与垂叶榕、钝叶榕之间的相互关系

有研究认为传粉和非传粉榕小蜂在繁殖上有不同的时空格局, 分别占领着不同的生态位, 它们通过这种生态位隔离而减少相互影响(Kerdelhué & Rasplus, 1996)。雌雄同株榕树中, 每个隐头果即会产生种子又会产生榕小蜂。在雌花期, 隐头果内的小花分层生长, 由于花柱长短不一, 柱头则排列在同一高度的平面上(Ganeshaiyah et al, 1999)。靠近果腔的为内层, 靠近果壁的为外层, 在外层和内层中间的是中层。在垂叶榕的隐头果内, 传粉榕小蜂偏爱于把卵产在靠近果腔的花柱较短的小花中, 而位于靠近果壁花柱较长的花产生种子(Nefdt & Compton, 1996; Anstett, 2001)。这样传粉榕小蜂和造瘿类非传粉榕小蜂就通过利用不同层次的小花资源而形成了空间生态位的分化。 *Walkerella* 属小蜂会选择将大多数卵产在靠近果壁的小花内, 表现出对小花选择的倾向性(Zhai et al, 2008)。正是由于 *Walkerella* 属小蜂倾向于在外层瘿花子房内生长发育, 它的生态位与种子处于的生态位发生了重叠, 因此我们的结果表明垂叶榕隐头果中 *Walkerella* spp. 与种子的繁殖存在显著的负相关, 即 *Walkerella* 属小蜂的寄生对垂叶榕的榕-榕小蜂共生体系有负面影响。 *Micranisa* 属小蜂数量极少, 只占整个小蜂群落的 0.13%, 结果表明其对垂叶榕的雌性功能没有影响。

钝叶榕雌花期隐头果内小花柱头较长且弯曲,每个柱头独立,没有形成有利于传粉和花粉粒萌发的联合柱头平台(Syn-stigma),而且钝叶榕传粉榕小蜂没有主动的传粉行为,所以这种榕树增加了对雄花的资源投入(Zhang et al, 2008)。实验结果再次验证钝叶榕种子生产效率极低,仅仅占有所有小花的 $3.46\pm 2.42\%$ ;而雄花占有所有小花的 $47.29\pm 3.28\%$ ,几乎一半。小花都没有花梗,这样所有小花都分布在同一层次。但是小花柱具有不同的形态,有的直,有的弯。在钝叶榕隐头果内, *Walkerella* 属小蜂与种子可能利用不同形态花柱的小花资源,因此两者不存在竞争关系,所以 *Walkerella* 小蜂不会对种子产生影响。

当然,非传粉小蜂对榕-蜂共生体系的影响在不同样树上的影响是不一样的,取决于隐头果内非传粉小蜂种群的大小、食性及小蜂的饱和度(Bai et al, 2006)。对高榕的研究中发现不同季节非传粉小蜂的种群动态对于榕-蜂共生体系的影响也不一样,一年中甚至有两个月非传粉小蜂在整个隐头果内

的比例几乎为0(Duan et al, 2005)。很可能非传粉小蜂能调整其种群的大小和发生规律,将这种寄生限制在局部水平,从而稳定整个榕-榕小蜂共生体系。由于多数种类的非传粉榕小蜂在单果内数量少,且在每批隐头果的寄生率不高,也不会对互利共生系统产生质的影响。本研究只对单个月份的两种榕树中做了相关研究,结果中垂叶榕样树各隐头果中小花资源分配波动较大(SD较大),所以推测温度、湿度等生态因子可能会影响榕树隐头果发育及小蜂种群变化,从而影响研究结果。因此,要想进一步弄清 *Walkerella* 属和 *Micranisa* 属小蜂在垂叶榕和钝叶榕中的分布状况和年际变化,还需要对分布更为广泛的地区的树进行采样分析,以及在不同季节和不同年际间进行研究。

**致谢:** 感谢中科院西双版纳热带植物园协同进化组杨培、赵江波等人对本实验研究提供的帮助和建议;感谢中科院西双版纳热带植物园协同进化组张进媛帮助统计隐头果内雌花数量。

#### 参考文献:

- Anstett MC. 2001. Unbeatable strategy, constraint and co-evolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism [J]. *Oikos*, **95**(3): 476-484.
- Bajjnath H, Ramcharun S. 1988. Reproductive biology and Chalcid symbiosis in *Ficus burtt-davyi* (Moraceae) [J]. *Monographs Syst Bot MBG*, **25**: 227-235.
- Bai LF, Yang DR, Shi HZ. 2006. Community structure of fig wasp in *Ficus benjamina* in different habitats [J]. *Biodiversity Sci*, **14** (4): 340-344. [白莉芬, 杨大荣, 石章红. 2006. 垂叶榕隐头果内小蜂的群落结构与生境关系的初步研究[J]. 生物多样性, **14**(4): 340-344.]
- Boucek Z. 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species. [M]. Wallingford, UK: CAB International.
- Bronstein JL. 1991. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? [J]. *Oikos*, **61**(2): 175-186.
- Duan ZB, Peng YQ, Yang DR. 2005. Fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima* [J]. *Acta Ecol Sin* **25**(10): 2590-2594. [段柱标, 彭艳琼, 杨大荣. 2005. 高榕隐头果内小蜂群落结构动态变化. 生态学报, **25**(10): 2590-2594.]
- Ganeshiah KN, Kathuria P, Shaanker RU. 1999. Does optimal packing of flowers in syconia shape style length variation in monoecious figs? [J]. *Biotropica*, **31**(2): 312-320.
- Kerdelhué C, Rasplus JY. 1996. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving nonpollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism [J]. *Oikos*, **77**(1): 163-166.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY. 2000. Comparative community ecology studies on Old World figs and fig wasps [J]. *Ecology*, **81**(10): 2832-2849.
- Morris WF, Bronstein JL, Wilson WG. 2003. Three-way coexistence in obligate mutualist-exploiter interactions: the potential role of competition [J]. *Am Naturalist*, **161**(6): 860-875.
- Nefdt RJC, Compton SG. 1996. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism [J]. *J Anim Ecol*, **65**(2): 170-182.
- Rasplus JY, Kerdelhue C, Le Chainche I, Mondor G. 1998. Molecular phylogeny of fig wasps Agaonidae are not monophyletic [J]. *C R l'Academie Sci Paris*, **321**(6): 517-527.
- Shi ZH, Yang DR, Peng YQ. 2006. The reproductive ecology of *Ficus cryptophylla*, an understory fig species in Xishuangbanna tropical rainforest, China [J]. *J Plant Ecol*, **30**(4): 610-616. [石章红, 杨大荣, 彭艳琼. 2006. 歪叶榕繁殖生态学. 植物生态学报, **30**(4): 610-616.]
- Wang ZJ, Zhang FP, Peng YQ, Yang DR. 2009. Reproductive strategy and impact on the fig-pollinator mutualism of one non-pollinating fig wasp species [J]. *Biodiversity Sci*, **17**(2): 168-173. [王振吉, 张凤萍, 彭艳琼, 杨大荣. 2009. 一种非传粉榕小蜂的繁殖策略及其对榕-蜂互利共生的影响. 生物多样性, **17**(2): 168-173.]
- West SA, Herre EH, Windsor DM, Green RS. 1996. The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities [J]. *J Biogeogr*, **23**(4): 447-458.
- Wu ZY. 1995. Flora Yunnanica [M]. Tonms 6. Beijing: Science Press. 595-671. [吴征镒. 1995. 云南植物志(第六卷). 北京: 科学出版社. 595-671.]
- Xu ZF. 1994. *Ficus*-a keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of south Yunnan [J]. *Biodivers Sci*, **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.]
- Zhai SW, Yang DR, Peng YQ. 2008. Distribution patterns of galls with different fig wasps in syconium of monoecious *Ficus racemosa* [J]. *For Res*, **21**(2): 145-149. [翟树伟, 杨大荣, 彭艳琼. 2008. 聚果榕雌花前期隐头果内小蜂瘿花分布格局的初步研究. 林业科学研究, **21**(2): 145-149.]
- Zhang FP, Peng YQ, Yang DR. 2008. Co-evolution between two internal ovipositing fig wasps and host *Ficus curtipes* [J]. *J Plant Ecol*, **32**(4): 768-775. [张凤萍, 彭艳琼, 杨大荣. 2008. 钝叶隐头果实内繁殖的两种榕小蜂与寄主榕树间的协同进化. 植物生态学报, **32**(4): 768-775.]
- Zhang FP. 2009. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig-wasp interaction. Ph.D. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences [D]. [张凤萍. 2009. 非传粉榕小蜂由寄生向互惠演化的机制. 博士学位论文, 中国科学院.]
- Zhen WQ, Huang DW, Yang DR, Zhu CD. 2004. Oviposition behavior of *Apocrypta westwood* [J]. *Entomol Knowl*, **41**(5): 446-448. [甄文全, 黄大卫, 杨大荣. 2004. 韦氏缩腹榕小蜂的产卵行为. 昆虫知识, **41**(5): 446-448.]
- Zhu H. 2007. On the Classification of Forest Vegetation in Xishuangbanna, Southern Yunnan [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, **29**(4): 377-387. [朱华. 论滇南西双版纳的森林植被分类. 云南植物研究, **29**(4): 377-387.]