

聚果榕传粉榕小蜂性比率调节机制初步研究*

马晨迪¹, 杨丽媛², 刘涛^{1**}

(1. 云南农业大学 农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201;

2. 西北工业大学 生态与环境保护研究中心, 陕西 西安 710072)

摘要:【目的】榕小蜂是检验局域交配竞争和近交条件下性比调节机制的模式动物, 通过控制放蜂试验可进一步了解榕小蜂的性别资源分配策略。【方法】通过控制亲本雌蜂数量(1~12头), 统计在不同亲本雌蜂数的情况下, 榕小蜂后代的性比(sex ratio)、窝卵数(clutch size)和后代数(broods size), 并用R软件对数据进行分析。【结果】不同亲本雌蜂量的后代性比调节与LMC模型的预测基本一致, 尤其是当用基于分子方法估计近交系数(inbreeding coefficient) $F=0.21$ 时, 模型预测与试验结果最为接近。同时, 亲本雌蜂量为1头和多头的平均每头雌性后代数有明显差异; 当亲本雌蜂量超过1头时, 平均每头雌蜂的雌性后代数基本保持不变, 但窝卵数(clutch size)则随着进蜂量的增加而减少, 窝卵数与性比存在显著的负相关关系。【结论】聚果榕榕小蜂的性比率调节基本符合局域交配竞争理论的预测, 但通过定量的模型预测与实际试验得出的性比仍存在误差, 且认为该误差一方面来源于近交对榕小蜂的影响, 另一方面来源于聚果榕榕小蜂在1头蜂和多头蜂时存在不同的评估局域交配竞争强度的方法。

关键词: 传粉榕小蜂; 局域交配竞争; 近交; 窝卵数; 性比

中图分类号: Q 968.1

文献标识码: A

文章编号: 1004-390X(2019)03-0393-06

The Primary Research of Sex Ratio Mechanism of Pollinating Fig Wasp in *Ficus racemosa*

MA Chendi¹, YANG Liyuan², LIU Tao¹

(1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Research Center for Ecology and Environmental Sciences, Northwestern Polytechnical University, Xi'an 710072, China)

Abstract: [Purpose] Fig-pollinating wasp is one of the most well-known model animals to examine the sexual ratio regulation mechanism under the local mating competition and the inbreeding condition. Our aim was to learn more about the sex allocation strategy of fig wasp by foundress manipulating experiment. [Method] We investigated the sex ratio, clutch size, broods size of offspring under different foundress density by controlling the number of foundress (1-12) in each syconium and analyzed the data with R. [Results] The predicted sex ratio of wasp *Ceratosolen fusciceps* presented very close to the experiment result under the LMC and inbreeding theory. The predicted value was more consistent with the experiment sex ratio when using the molecular method to estimate the inbreeding coefficient ($F=0.21$) than using the average foundress number. The average male offspring

收稿日期: 2018-03-15

修回日期: 2018-06-28

网络出版时间: 2019-03-15

*基金项目: 国家博士后基金面上项目(2017M613194); 国家自然科学基金青年基金项目(31700328); 国家自然科学基金项目(81473310)。

作者简介: 马晨迪(1992—), 男, 山西阳泉人, 在读硕士研究生, 主要从事生态学研究。

E-mail: machendi6412@foxmail.com

**通信作者 Corresponding author: 刘涛(1978—), 男, 河南南阳人, 博士, 副教授, 主要从事药用植物栽培研究。E-mail: 52133490@qq.com

网络出版地址: [http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201803025](http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).201803025)



number was significantly higher in the multiple foundress treatments than single foundress treatment but there was no difference between the multiple foundress treatments (foundress number varies from 3 to 12). As the increase of the foundress number, the average offspring per foundress (clutch size) decreases and there was a significant negative correlation between clutch size and sex ratio. [**Conclusion**] LMC theory predicted the sex ratio adjustment mechanism of fig pollinating wasp *C. fus-ciceps* in *Ficus racemosa* basically. However, by comparing the quantitative LMC model prediction with the experimental results, it was found that there are still errors. We believed that there are two reason for the errors. One is the effect of inbreeding on fig wasp, the other is that there are different cues to assess potential LMC between single foundress or multiple foundress.

Keywords: pollinating fig wasp; local mate competition; inbreeding; clutch size; sex ratio

对生物性比的研究一直都是研究进化学的热点, 生物的性别资源分配对生物的适合度有明确的、直接的影响^[1]。HAMILTON^[2]提出的局域交配竞争理论 (local mate competition, LMC) 认为: 在有限的环境斑块内, 雄性后代之间为了交配机会而进行争夺, 对母亲的适合度的贡献就会下降, 即母亲生的儿子越多, 每个儿子的交配机会就越少, 故预期自然选择将导致偏雌的性比率。在只有 1 个母亲侵占 1 个资源斑块的极端情况下, 最佳的繁殖策略是生产尽可能多的雌性后代, 雄性后代则尽量少, 能够保证后代雌性受精即可。同时, 局域交配竞争理论预测: 进入同一资源斑块的母代数量越多, 后代个体中雄性所占的比例越大^[3]。

榕树和榕小蜂之间存在着紧密的互利共生关系^[4], 传粉榕小蜂会进入榕树的榕果内进行产卵, 下一代传粉榕小蜂在果内完成交配后, 雄虫在榕果果壁咬出一个洞, 雌蜂飞出寻找其他合适的榕果繁衍后代^[5]。传粉榕小蜂是单双倍型昆虫, 可以通过控制卵是否受精来调节性比^[6], 这些特性使其成为研究性比调节的理想材料^[1, 7-9]。在单双倍型昆虫中, 雄性是由未受精的卵子发育而来的单倍体个体, 其全部基因组来自母亲; 雌性是由受精卵发育而来的二倍体个体, 其遗传物质的一半来自于母亲。同一只或几只雌蜂的后代在同一斑块内交配会导致近亲交配, 在此种情况下, 由于交配更可能发生在亲缘关系较近的个体之间, 女儿与母亲的亲缘关系会随着近交水平的提高而增加, 而儿子与母亲的亲缘关系并不会发生改变, 导致性比偏雌^[8-10]。

HAMILTON^[5]认为: 种群具有固定的近交水平和局域交配竞争强度。然而, 局域交配竞争强度与单雌进蜂量有关, 近交水平也与不同地区的平均进蜂量有关。HERRE 进一步优化了 LMC 条件下的性比模型, 并利用榕小蜂验证了 HAMILTON 的模型^[7, 10], 表明榕小蜂的性比率能够随着近交水平和局域交配竞争强度而进行调节, 随后很多数据也证实了 HAMILTON 的模型^[11-15]。MOLBO 等^[16]通过分子方法得到一个地区的榕小蜂的近交系数, 又对 HAMILTON 的模型做了进一步的修正。用分子方法估计的近交系数可能比用平均进蜂量估计得出的更为准确。

虽然利用 LMC 与近交很好的预测了榕小蜂的性比调节规律, 但是很难解释的是, 榕小蜂是如何判断局域交配竞争强度的, 又是如何调节性比率的? 榕小蜂是否能够识别榕果内进入的小蜂数量? 是否能够判断出其他小蜂的产卵量? 传统的观点认为: 亲本雌蜂会通过感知有多少其他雌蜂的存在而改变产卵策略。但是, 最近的研究发现: 榕小蜂的性比与平均每头蜂所产的后代数 (称之为窝卵数, clutch size) 有关。随着进蜂量增加 (局域交配竞争强度减弱) 性比增大 (雄性比例增加) 的现象很有可能仅仅因为榕小蜂先产雄性卵后产雌性卵^[12, 17-19]。本研究通过人为控制榕小蜂的进蜂量, 来检验不同进蜂情况下榕小蜂后代性比率以及雌雄个体数量的变化。本试验发现聚果榕传粉榕小蜂可以根据进蜂量调节雄性后代数量, 但是只存在两个档位: 在一头蜂的情况下, 产生较少的雄性个体; 在一个榕果内同时进入多头蜂的情况下, 产生较多且数量恒定的雄性后代。

1 材料与方法

1.1 材料

聚果榕 (*Ficus racemosa*) 隶属于桑科 (Moraceae) 榕属 (*Ficus*), 是雌雄同株的高大乔木, 广泛分布于亚洲热带雨林。本研究于 2014—2016 年的 5—11 月在云南南部的中国科学院西双版纳热带植物园 (N20°4', E101°25') 进行放蜂试验。西双版纳平均海拔约 600 m, 气候分为雾凉季、干热季和雨季, 5—10 月为雨季, 11—2 月为雾凉季, 其余时间为干季。聚果榕在西双版纳全年挂果, 挂果周期为 2~3 个月不等^[20], 故全年都可以进行人工放蜂试验。

聚果榕传粉榕小蜂 (*Ceratosolen fusciceps*) 隶属于膜翅目小蜂总科榕小蜂科榕小蜂亚科栉颏榕小蜂属 (*Ceratosolen*)。聚果榕传粉榕小蜂是聚果榕 (*F. racemosa*) 的传粉小蜂。聚果榕传粉榕小蜂是雌雄异型。雌蜂一般体长 2.8~3.2 mm, 褐色, 有翅; 雄蜂体型比雌蜂小, 无翅^[20]。

1.2 方法

试验共选取 2 棵树 4 批果, 其中, 每个处理都分别在 2 棵树上进行。在雌花前期, 隐头花序 (榕果) 较小时, 用 120 目的绢纱缝制成不同尺寸的纱网袋套住聚果榕的结果枝, 将袋口绑紧, 防止试验外的传粉小蜂及非传粉小蜂产卵对试验造成影响。在雌花期, 榕果苞片口松动, 散发出特殊香味吸引传粉榕小蜂时, 选择健康、大小相近的榕果进行放蜂试验。分别设置亲本雌蜂量为 1、3、5、9 和 12 只, 每个处理保证所有小蜂在 0.5 h 内全部进入榕果, 保证每个榕果内的所有小蜂有同等的产卵机会。待小蜂全部进入榕果后, 再用小纱网袋将每个试验果分别隔离套袋, 防止其他传粉小蜂以及非传粉小蜂产卵, 并用标签标记。待榕果成熟后 (约 3~4 周) 收集榕果, 统计每个榕果内的雄蜂和雌蜂后代数量。

为了验证 LMC 与近交对榕小蜂性比的影响, 我们将本研究的性比率结果与以下 3 种模型进行比较。

(1) HAMILTON (1969) 所建立的局域交配竞争模型, $r = \frac{(n-1)}{2n}$ 。

(2) HAMILTON (1972) 所建立的固定近交水平 LMC 模型, $r = \frac{(n-1)(4n-2)}{2n(4n-1)}$ ^[5]。

(3) 将 KOBMOO 等^[21]通过遗传数据所估计的西双版纳地区的聚果榕的传粉榕小蜂近交系数 $F=0.21$, 代入 HAMILTON (1979) 基于不同近交水平下的近交-LMC 模型, $r = \frac{1}{2} \frac{(1+F)(n-1)}{(1+2F)n}$ ^[8,11]。

1.3 分析方法

使用 R 软件 (3.4.3) 对数据进行统计分析。利用 R 语言的 nortest 程序包, 用 1 个样本的 K-S 检验对数据进行正态分布检验; 利用 multcomp 程序包的 One-way ANOVA 对不同处理条件下, 每个榕果小蜂后代数量、雄性后代数以及后代性比进行检验, 若结果显著, 再用 Tukey-HSD 多重比较对各个处理进一步检验; 用 Pearson 相关分析检验性比和窝卵数的相关性, 若具有相关性, 则进一步用一元线性模型进行线性回归分析。利用 ggplot 2 程序包制图以对榕小蜂后代性比率进行比较。

2 结果与分析

2.1 聚果榕榕小蜂后代性比变化与 LMC 模型的对比

通过 Tukey-HSD 多重比较对比不同处理的性比发现: 亲本雌蜂量从 1 增加到 5 时, 小蜂后代性比率 (雄性个体所占比例) 会逐渐增大 ($P<0.001$); 当亲本雌蜂量增加到 9 头和 12 头的时候, 性比率不再发生明显变化 ($P=0.605$) (表 1、图 1)。性比率随亲本雌蜂量增加的变化趋势与局域交配竞

表 1 不同亲本雌蜂数量下的后代性比、后代总数、窝卵数和平均雄性后代数 (mean±SE)

Tab. 1 Sex ratio, broods size, clutch size and average of male offspring number under different foundress densities

亲本雌蜂量 foundress number	样本量 sample size	后代性比 sex ratio	后代总数 broods size	窝卵数 clutch size	平均雄性后代数 average of male offspring number
1	10	0.088±0.002 67 a	254.30±6.184 a	254.30±6.184 a	22.30±0.925 a
3	24	0.239±0.002 33 b	713.83±4.249 b	237.94±1.416 a	56.50±0.501 b
5	22	0.337±0.002 01 c	820.00±6.612 b	164.00±1.322 b	55.45±0.585 b
9	21	0.344±0.002 62 c	1701.62±7.519 c	189.07±0.835 b	64.30±0.345 b
12	15	0.346±0.003 20 c	1984.00±33.461 d	165.33±2.788 b	56.82±1.068 b

注: 同列不同字母表示差异显著 ($P<0.001$)。
Note: In the same group of data, different letter represents significant difference ($P<0.001$).

争预测的趋势大致相符,但试验得出的性比率都低于理论预测值。进一步将本试验的性比率结果与 HAMILTON 局域交配竞争模型 (1969)、HAMILTON 固定近交水平 LMC 模型 (1972)、HAMILTON 近交-LMC 模型 (1979) 比较发现:3 种模型的理论预测值都高于本试验的性比率。其中不考虑近交的 LMC 模型的性比最高,加入固定近交水平的 HAMILTON (1972) 模型的性比与本试验结果更为接近, HAMILTON (1979) 的模型所预测的结果最为相符,尤其是在亲本雌蜂量等于 5 时。但相比于亲本雌蜂量为 5 的处理,其他处理得性比率都与理论预期值仍有一定的偏差 (图 1)。

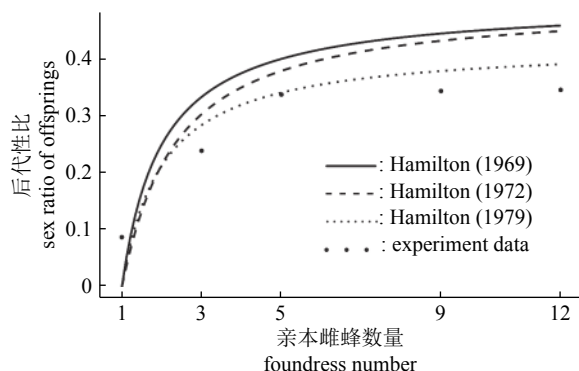


图 1 不同模型的性比预测曲线与实际性比率的对比

Fig. 1 The comparison of the sex ratio between the prediction curve of the different models and the sex ratio of this experiment

2.2 亲本雌蜂数量对窝卵数的影响

当亲本雌蜂量从 1 头增加到 3 头蜂时,窝卵数没有显著变化;从 3 头蜂增加到 5 头时,窝卵数显著下降 ($P < 0.001$);当进蜂数量超过 5 只后则无显著变化 (表 1)。窝卵数的变化规律与性比的变化规律相反,两者呈显著的负相关 ($r = -0.576$, $P < 0.001$)。进一步对窝卵数和性比做线性回归 (图 2),说明单个小蜂的后代数对性比有着重要的影响。

2.3 亲本雌蜂数量对雄性后代数的影响

由表 1 还可知:亲本雌蜂量为 1 头与多头处理间,平均每头亲本雌蜂的雄性后代数量有显著差异 ($P < 0.001$)。亲本雌蜂数量只有 1 头时,小蜂倾向于产极少数的雄性卵,将更多的资源投入在雌性后代上,性比显著偏雌;当亲本雌蜂为多头时,平均每头蜂的雄性后代数量几乎是亲本雌蜂为 1 头时的两倍有余,但随着亲本雌蜂数量的增

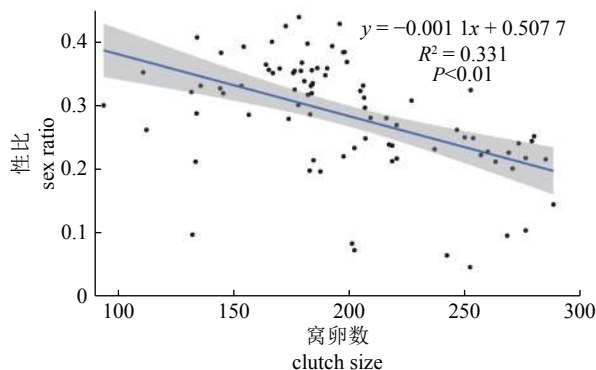


图 2 不同亲本雌蜂数量下窝卵数与性比的关系

Fig. 2 The correlation between clutch size per foundress and sex ratio under different foundress density

加,平均每头蜂的雄性后代数量没有显著性差异。结合窝卵数的变化可知:当亲本雌蜂从 1 头增到 3 头时,雄性和雌性后代数量同时改变,而 3 头以上时只有雌性后代减少,雄性不再变化。也就是说 3~5 头蜂时性比下降的原因主要是窝卵数下降,雌性后代减少。

3 讨论

3.1 LMC 与近交对聚果榕榕小蜂后代性比的影响
在局域交配竞争 (local mate competition, LMC) 条件下,动物会产生偏雌的性比率^[2]。针对聚果榕传粉小蜂的人工控制放蜂试验结果可知:随着单个榕果的进蜂量增加,性比的变化趋势与 LMC 理论所预测的结果相一致,即随着局域竞争的配偶竞争强度降低,性比率逐渐增加。但局域交配竞争模型的预测结果总是高于本试验统计的榕小蜂性比 (图 1),这与前人的研究结果^[2, 10, 16]相同。

榕小蜂的性比不仅仅只受局域交配竞争的影响,单双倍型昆虫的近交同样会导致性比偏雌。因此我们进一步用固定近交水平的模型和加入近交系数的 LMC 模型与单纯的 LMC 模型对比,发现两种考虑近交的模型所预测的性比都要低于单纯的 LMC 模型,与试验结果更为符合。其中,将 KOBMOO 等^[21]利用来自 7 棵树的 40 个聚果榕传粉榕小蜂个体的分子遗传数据估计得出的近交系数 ($F = 0.21$) 代入 HAMILTON (1979) 的模型后,预测结果与本试验统计的性比最为接近。

3.2 窝卵数和固定雄性卵对聚果榕榕小蜂性比的影响

传统的局域交配竞争理论认为:榕小蜂会感

知到同一榕果内的其他小蜂的产卵, 从而改变自己的产卵策略, 在这种情况下, 小蜂的雄性后代数会与雌性后代数一起发生改变^[13, 16]。但随后部分学者发现榕小蜂的窝卵数对性比有显著的影响, MOORE 等^[12]提出固定雄性后代数量假说 (constant male) 认为: 如果亲本雌蜂的雄性后代数与总后代数 (brood size) 无关, 并且窝卵数 (clutch size) 随着亲本雌蜂的数量的增加而减少, 亲本雌蜂就能在同一榕果内其他小蜂产卵的情况下使性比达到 LMC 的预测, 导致窝卵数随着榕果内亲本雌蜂数量的增加而减少的原因可能是榕果内的产卵位点有限。

本研究表明: 聚果榕榕小蜂的性比与窝卵数存在显著的负相关关系。进一步通过多重比较发现在 1 个榕果内进入 1 头蜂与 3 头蜂两种情况下, 窝卵数没有显著下降, 雄性后代数明显增加。正如传统的局域交配竞争理论的观点所认为的: 小蜂可以感知到其他在同一榕果内产卵的小蜂, 并随之改变了产卵策略, 产更多的雄性后代, 导致性比上升。但当多头蜂存在的情况下, 平均每头亲本雌蜂的雄性后代数量基本保持不变, 窝卵数 (clutch size) 成为影响性比调节的一个主要因素。

根据以上试验结果, 我们推测在聚果榕榕小蜂的性比调节中, 存在两种不同的评估局域交配竞争强度的方法: 当 1 个榕果的进蜂量从 1 头增加为多头时, 榕小蜂会感知到周围其他小蜂在产卵, 从而产更多的雄性卵以保证自身繁殖的适合度最大化; 随着同一榕果内小蜂数量的进一步增加, 由于雌花资源的有限性, 榕小蜂不会再产更多的雄性后代, 雌性后代减少, 因此性比上升。

总的来说, 通过西双版纳聚果榕传粉榕小蜂的梯度放蜂试验, 证明了聚果榕的传粉榕小蜂的性比虽然基本符合 LMC 理论的预测, 但仍受到多方面的因素的影响, 包括近交 (inbreeding)、后代数 (broods size)、窝卵数 (clutch size)、产卵顺序等, 导致其现实的性比与预测值存在误差。这一结果可以帮助我们进一步了解传粉榕小蜂性比的调节机制, 同时也能够更加了解榕树—榕小蜂互利共生系统。

[参考文献]

[1] WEST S A, HERRE E A, SHELDON B C. The benefits

of allocating sex[J]. *Science*, 2000, 290(5490): 288. DOI: [10.1126/science.290.5490.288](https://doi.org/10.1126/science.290.5490.288).

- [2] HAMILTON W D. Extraordinary sex ratios[J]. *Science*, 1967, 156(3774): 477. DOI: [10.1126/science.156.3774.477](https://doi.org/10.1126/science.156.3774.477).
- [3] KJELLBERG F, BRONSTEIN J L, VAN GINKEL G, et al. Clutch size: a major sex ratio determinant in fig pollinating wasps[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2005, 328(5): 471. DOI: [10.1016/j.crvi.2004.11.005](https://doi.org/10.1016/j.crvi.2004.11.005).
- [4] WEIBLEN G D. How to be a fig wasp[J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47(47): 299. DOI: [10.1146/annurev.ento.47.091201.145213](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145213).
- [5] HAMILTON W D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1972, 3(1): 193. DOI: [10.1146/annurev.es.03.110172.001205](https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.001205).
- [6] COOK J M. Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence[J]. *Heredity*, 1993, 71(4): 421. DOI: [10.1038/hdy.1993.157](https://doi.org/10.1038/hdy.1993.157).
- [7] HERRE E A. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios[J]. *Nature*, 1987, 329(6140): 627. DOI: [10.1038/329627a0](https://doi.org/10.1038/329627a0).
- [8] HAMILTON W D. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects[M]//BLUM M. Sexual selection & reproductive competition in insects. New York: Academic Press, 1979.
- [9] FRANK S A. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps[J]. *Evolution*, 1985, 39(5): 949. DOI: [10.2307/2408727](https://doi.org/10.2307/2408727).
- [10] HERRE E A. Sex ratio adjustment in fig wasps[J]. *Science*, 1985, 228(4701): 896. DOI: [10.1126/science.228.4701.896](https://doi.org/10.1126/science.228.4701.896).
- [11] WEST S A, HERRE E A. Stabilizing selection and variance in fig wasp sex ratios[J]. *Evolution*, 1998, 52(2): 475. DOI: [10.2307/2411083](https://doi.org/10.2307/2411083).
- [12] MOORE J, COMPTON S, HATCHER M, et al. Quantitative tests of sex ratio models in a pollinating fig wasp[J]. *Animal Behaviour*, 2002, 64(1): 23. DOI: [10.1006/anbe.2002.3034](https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3034).
- [13] KATHURIA P, GREEFF J M, COMPTON S G, et al. What fig wasp sex ratios may or may not tell us about sex allocation strategies[J]. *Oikos*, 1999, 87(3): 520. DOI: [10.2307/3546816](https://doi.org/10.2307/3546816).
- [14] MACKE E, MAGALHAES S, BACH F, et al. Experimental evolution of reduced sex ratio adjustment under local mate competition[J]. *Science*, 2011, 334(6059): 1127. DOI: [10.1126/science.1212177](https://doi.org/10.1126/science.1212177).
- [15] 张媛, 彭艳琼, 杨大荣. 母代雌蜂数, 进果时间及非传粉小蜂对传粉榕小蜂后代数量及性比的影响[J]. *昆虫学报*, 2014, 57(5): 587. DOI: [10.16380/j.kcxb.2014.05.005](https://doi.org/10.16380/j.kcxb.2014.05.005).
- [16] MOLBO D, MACHADO C A, HERRE E A, et al. Inbreeding and population structure in two pairs of cryptic fig wasp species[J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13(6): 1613. DOI: [10.1111/j.1365-294X.2004.02158.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02158.x).
- [17] WANG R W, SUN B F, HE J Z, et al. Non-quantitative

- adjustment of offspring sex ratios in pollinating fig wasps[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 13057. DOI: [10.1038/srep13057](https://doi.org/10.1038/srep13057).
- [18] RAJA S, SULEMAN N, COMPTON S G, et al. The mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp[J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2008, 275(1643): 1603. DOI: [10.1098/rspb.2008.0136](https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0136).
- [19] KINOSHITA M, KASUYA E, YAHARA T. More highly female-biased sex ratio in the fig wasp, *Blastophaga nipponica* Grandi (Agaonidae)[J]. *Researches on Population Ecology*, 1998, 40(2): 239. DOI: [10.1007/bf02763409](https://doi.org/10.1007/bf02763409).
- [20] 杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律[J]. *林业科学研究*, 2000, 13(5): 477. DOI: [10.13275/j.cnki.lykxyj.2000.05.004](https://doi.org/10.13275/j.cnki.lykxyj.2000.05.004).
- [21] KOBMOO N, HOSSAERT-MCKEY M, RASPLUS J Y, et al. *Ficus racemosa* is pollinated by a single population of a single agaonid wasp species in continental South-East Asia[J]. *Molecular Ecology*, 2010, 19(13): 2700. DOI: [10.1111/j.1365-294X.2010.04654.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04654.x).

责任编辑: 何馨成