

聚果榕两种非传粉小蜂产卵与果实脱落的关系

孙宝发^{1,2}, 王瑞武^{2,*}, 胡 忠^{1,*}, 李耀堂³

(1. 汕头大学, 生物系 515063; 2. 中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223; 3. 云南大学, 数学与统计学院, 昆明 650223)

摘要:在聚果榕与其传粉榕小蜂 *Ceratosolen fusciceps* 组成的互利共生系统中, 与传粉榕小蜂共存的还有榕树的寄生性小蜂 *Platyneura testacea* 和 *Platyneura mayri*。这些寄生性小蜂由于不能给榕树带来任何收益而只是利用榕树的种子或与传粉小蜂竞争植物的雌花资源, 因而可能导致榕树与榕小蜂之间合作系统的崩溃。植物果实的脱落机制普遍被认为是维持系统稳定的关键因素之一。然而, 定量实验和野外观测发现 *P. mayri* 产卵并不会引起果实脱落, 只有 *P. testacea* 产卵会使果实大量脱落。通过对 3 株样树进行比较发现: 当产卵时的 *P. testacea* 数量越多时, 它产生的瘿花数就越多, 榕果发生脱落的比例越高。*P. testacea* 的过度产卵是导致榕果选择性脱落的主要原因。结果表明: 脱落机制并不能完全阻止非传粉小蜂的寄生, 榕树只能选择性地脱落掉先于传粉小蜂产卵的榕果。这也同时表明维持榕树与榕小蜂互利共存的机制不仅仅只有榕果的脱落机制, 可能还存在其它未被发现的机制。

关键词:互利共生; 聚果榕; 非传粉小蜂; 脱落; 产卵

文章编号: 1000-0933(2009)04-1770-07 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Relation between two non-pollinating wasps oviposition and the fruit abscission on *Ficus racemosa*

SUN Bao-Fa^{1,2}, WANG Rui-Wu^{2,*}, HU Zhong^{1,*}, LI Yao-Tang³

1 Biology Department, Shantou University, Shantou, Guangdong 515063, China

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

3 School of Mathematics and Statistics, Yunnan University, Kunming, Yunnan 650223, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1770 ~ 1776.

Abstract: In the fig-fig wasp obligate mutualism, parasitic wasps *Platyneura testacea* and *Platyneura mayri* coexist with pollinating wasps. These non-pollinating wasps only use the seeds of figs or compete with pollinating wasp for floral resources, bring no any benefits to figs. The parasitism of these non-pollinating wasps may result in the disruption of the cooperation between figs and fig wasps. The fruit abscission mechanism of plant is generally considered as one of the key factors maintaining system stability. However, our quantitative experiment and field observations of fig-fig wasp system showed that the figs did not abscise fruits oviposited by *Platyneura mayri*, but abscised fruits over-oviposited by *P. testacea*. The observation showed that tree oviposited by more *P. testacea* will have higher proportion of abscission. The over-ovipositing of *P. testacea* is the main reason for selective abscission of syconium. Our results indicate that the plant can only abscise fruits oviposited by parasitic wasps before pollinating wasps in fig-fig wasp mutualism, but do not abscise the fruits parasitized by wasps ovipositing simultaneous or later than pollinating wasps, implying that abscission can not sufficiently maintain the fig-fig wasp mutualism.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670272, 30770500); 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)资助项目(2007CB411600)

收稿日期:2007-11-08; **修订日期:**2008-06-23

致谢:西双版纳热带植物园协同进化组杨大荣老师在实验期间给予指导, 彭艳琼老师和杨培在野外工作中提供了帮助, 罗艳、周挺参加了部分样品采集和处理工作, 在此一并致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangrw@mail.kiz.ac.cn; hzh@stu.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

要验证脱落机制对造瘿者 *P. testacea*、*P. mayri* 的影响。

1.3 研究方法

于 2007 年 5 月~2007 年 6 月在西双版纳勐仑镇进行了野外观测和定量放蜂。对 *P. testacea*、*P. mayri* 和传粉小蜂进行定量单独放蜂,统计 3 种小蜂放蜂果的脱落数。结果发现单独放 *P. testacea* 的榕果大量脱落,而单独放 *P. mayri* 和传粉小蜂的榕果都只有少数发生脱落。将脱落的放蜂果剖开,观察 3 种小蜂产卵形成的瘿花形态及颜色差异。然后根据自然统计的成熟果内 *P. testacea* 的数量差异选择了 3 株样树。统计样树在果实发育过程的几个时期选定果枝上果实的挂果数及 *P. testacea* 产卵时各株树的果上产卵 *P. testacea* 密度和脱落果内 *P. testacea* 瘿花数量。

1.3.1 *P. testacea*、*P. mayri*、传粉小蜂的定量放蜂实验

在果实刚萌发花芽的时候用 120 筛目的绢纱袋进行套袋,共套了 480 个果。当果实发育到 *P. testacea*、*P. mayri* 和传粉小蜂的产卵期时,收集已经成熟的榕果让其自然出蜂,将出果的 *P. testacea*、*P. mayri* 和传粉小蜂雌蜂按袋分装。*P. testacea*、*P. mayri* 每袋 20 头,传粉小蜂每袋 5 头,用装好小蜂的纱网袋替换原来套袋的袋子,3 种小蜂各放 160 个果。在放蜂后的几天内,观察放了 *P. testacea*、*P. mayri* 和传粉小蜂的果实脱落情况,分析哪种小蜂会引起果实的大量脱落。将脱落果采回剖开观察 3 种小蜂各自所产生的瘿花形态及颜色。对能够引起果实大量脱落的 *P. testacea* 进行下面的数据收集:放 *P. testacea* 后脱落果和未脱落果果内的瘿花数。

1.3.2 *P. testacea* 产卵与果实脱落关系的实验

根据收集的成熟果内 *P. testacea* 绝对数量和相对小蜂总体数量在树间的差异,选择了 3 株样树,样树分别生长在镇上、江边及植物园内。当样树刚刚挂果时,每株树选择 3 个果枝进行榕果数统计。榕果的发育时期参照 Galil and Eisikowitch^[29] 的标准划分为以下 5 个时期:雌前期(A)、雌花期(B)、间花期(C)、雄花期(D)和花后期(E)。果实发育过程中,分别统计 A、B、C、D 4 个时期各株树选定果枝上的总挂果数。*P. testacea* 产卵时,每株树选择 60 个果,每果观察 3min,记录果上正在产卵的 *P. testacea* 数量。3 株树的发育时期并不同步,故每天只统计 1 株树,且都选在 8:00~11:00 进行。根据这些数据分别统计出各株树每次在每个榕果上产卵的 *P. testacea* 数量。同时将 3 株样树自然脱落的榕果采回,统计果内的 *P. testacea* 瘿花数。

1.4 数据的分析和处理

用 Excel 和 SPSS 软件对数据进行处理:用非参数检验对数据是否属于正态分布进行了检验,用独立样本 *T* 检验、One-Way ANOVA、LSD 多重比较等方法对放 *P. testacea* 的脱落果与未落果内的 *P. testacea* 瘿花数,3 株树成熟果内的 *P. testacea* 数量及产卵时 *P. testacea* 小蜂数量在树间的差异进行了比较。

2 结果与分析

2.1 *P. testacea*、*P. mayri*、传粉小蜂的定量放蜂实验

在 *P. testacea*、*P. mayri*、传粉小蜂的放蜂实验中,单独放 *P. testacea* 的 160 个榕果,有 139 果脱落,占总数的 87%,这说明 *P. testacea* 的过度产卵会引起果实的大量脱落。而单独放 *P. mayri* 的 160 个榕果仅有 12 果脱落,脱落比例仅为 7.5%;单独放传粉小蜂的 160 个榕果,有 10 果脱落,脱落比例仅为 6.25%。单独放 *P. mayri* 和单独放传粉小蜂的果实脱落比例相近,可见 *P. mayri* 产卵并不会导致果实选择性脱落。将脱落的果实剖开观察发现 *P. testacea* 产卵形成的瘿花呈乳白色,大而长,很多果实都被其充满。而 *P. mayri* 产卵形成的瘿花和传粉小蜂产卵形成的瘿花均为半透明状,在形态上也极其相似,用肉眼很难将它们区分开。

独立样本 *T* 检验结果表明:放 *P. testacea* 的脱落果与未落果内的 *P. testacea* 瘿花数并没有显著差异($t = 0.276, df = 39, P > 0.05$)。这说明果实的脱落不是瘿花数产量的函数,即不是 *P. testacea* 瘿花数越多,果实的脱落频率就越高。但植物脱落掉大部分只有 *P. testacea* 产卵的果实。

2.2 3 株样树的果实脱落实验

选择的 3 株样树成熟果内 *P. testacea* 平均数量和在果内小蜂总数中所占百分比如表 1 所示。One-Way

ANOVA 分析结果表明样树间成熟果内 *P. testacea* 数量有极显著差异。

表 1 3 株树成熟果 *P. testacea* 小蜂数量和百分比

Table 1 The <i>P. testacea</i> number and the proportion of <i>P. testacea</i> wasps among three trees			
样树号 Tree number	样本量 Sample N	<i>P. testacea</i> 数量(平均值 ± 标准差) Number of <i>P. testacea</i> (Mean ± SD)	<i>P. testacea</i> 百分比(平均值 ± 标准差) The percentage of <i>P. testacea</i> (Mean ± SD)
树 1 Tree1	24	109.92 ± 40.85	0.44 ± 0.13
树 2 Tree2	34	5.85 ± 6.94	0.02 ± 0.03
树 3 Tree3	20	56.80 ± 20.72	0.17 ± 0.10
显著性 Significance		$F_{2,75} = 119.414^{***}$	$F_{2,75} = 152.792^{***}$

*** $P < 0.001$

将 3 株样树在 4 个果实发育时期各自的挂果比例用曲线表示出来,如图 1 所示。

通过表 1 和图 1 可看出,成熟果内 *P. testacea* 越多的树,在榕果发育过程中果实的挂果比例越低,即脱落程度越高。

根据统计的产卵 *P. testacea* 数量计算出产卵时 3 株树选定榕果上的 *P. testacea* 平均数。*P. testacea* 产生的瘿花大而长,且为乳白色,与其它小蜂产卵形成的瘿花有很大区别,可以根据瘿花的形态和颜色将 *P. testacea* 瘿花与其它小蜂的瘿花区分开,分别统计出采回的 3 株样树自然脱落榕果内的 *P. testacea* 瘿花数量。对结果进行比较表明 3 株样树产卵时 *P. testacea* 小蜂数量差异极显著($F_{2,193} = 526.911, P < 0.001$),自然脱落果内的 *P. testacea* 瘿花数也有极显著差异($F_{2,212} = 808.215, P < 0.001$)。作图比较其均值差异(图 2,图 3)。

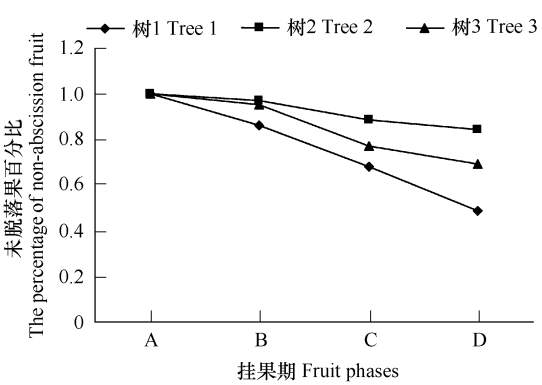


图 1 4 个果实发育时期 3 株树未脱落果百分比

Fig. 1 The percentage of non-abscission fruit in four fruit growth phases of three trees

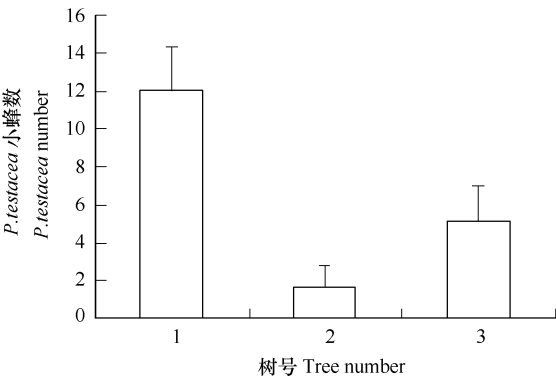


图 2 3 株树平均每次在每个榕果上产卵的 *P. testacea* 数量

Fig. 2 The mean number of ovipositing *P. testacea* of per fruit among three trees

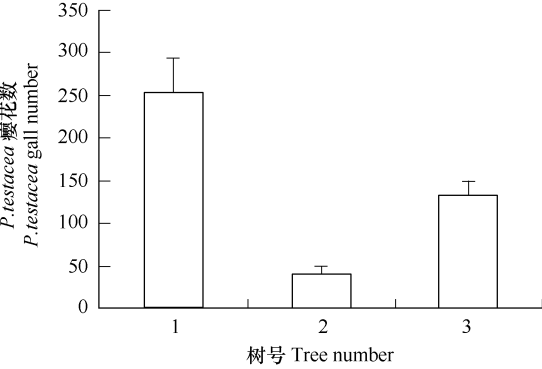


图 3 3 株树自然脱落果 *P. testacea* 瘿花数

Fig. 3 The mean number of galls containing *P. testacea* in the abscised fruits among three trees

通过图 1,2,3 可以看出,成熟果内 *P. testacea* 越多的树在 *P. testacea* 产卵期时的 *P. testacea* 小蜂密度越大,所产生的瘿花就越多,它的榕果发生脱落的比例也就越高。

3 讨论

通过对 *P. testacea*、*P. mayri* 和传粉小蜂的定量放蜂实验,发现 *P. mayri* 的产卵并不会引起榕果的选择性脱落。Bronstein 的资源掠夺者/互利共生者模拟假说认为非传粉小蜂在行为等各个方面模拟传粉小蜂,榕

树无法识别出传粉小蜂和非传粉小蜂,也就不能选择性的阻止非传粉小蜂产卵或阻止非传粉小蜂在榕果中发育^[30]。实验结果显示:仅被 *P. mayri* 产卵的榕果并没有脱落。*P. mayri* 和传粉小蜂的产卵期相重叠,如果榕树通过脱落来惩罚 *P. mayri* 的产卵,那也将会同时脱落掉传粉小蜂所产的卵,并且将可能丢掉其所有的种子,因而通过脱落惩罚 *P. mayri* 的产卵同时对榕树也是有害的。但作为最早期产卵的 *P. testacea*,它的产卵期和传粉小蜂相距甚远。通过观察,发现在雨季 *P. testacea* 比传粉小蜂产卵早 10d 左右,而在干季大约早 20d。如果它在榕果发育早期过多产卵,因其形成大而长的瘿花很容易充斥整个果腔^[31],不利于传粉小蜂进入传粉,而导致榕果发育早期败育脱落。对 3 株样树间产卵 *P. testacea* 密度和产下瘿花数及果实脱落情况进行比较发现:当果实被 *P. testacea* 产卵越多时,果实发生脱落的比例也越高。这说明脱落发生比例与 *P. testacea* 产卵多少密切相关,榕树能够通过 *P. testacea* 产生的瘿花数多少决定榕果是否脱落,这种早期的脱落对榕树是有利的。*P. testacea* 的瘿花对进入果腔产卵的传粉榕小蜂影响很大,既增加了种间竞争,又使其爬行寻找合适雌花的过程更加困难。*P. testacea* 的过度产卵对传粉小蜂和种子都有负面影响。榕树选择性脱落掉 *P. testacea* 过度产卵的果实,从而将 *P. testacea* 对系统的负面影响降低。

实验证明聚果榕为了防止 *P. testacea* 的过度产卵对系统稳定的影响,能够像丝兰一样通过果实的选择性脱落来控制它的种群数量。但脱落机制并不能阻止其它的非传粉小蜂寄生。这说明脱落机制对维持这一系统的稳定性上不像丝兰的脱落那样有着决定性的意义,聚果榕只能选择性地脱落掉先于传粉小蜂产卵的 *P. testacea* 寄生的榕果,而对其它种类的非传粉小蜂如 *P. mayri* 的过度产卵脱落不能起作用。

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,而脱落又不能足够维持系统的稳定,那么该系统除了依靠脱落机制外,又是如何消除或减弱非传粉小蜂对其的不利影响而得以稳定地存在和发展呢?在成熟果里发现:非传粉小蜂与传粉榕小蜂同时羽化,但它们必须依赖雄性传粉榕小蜂咬开的出蜂孔才能离开隐头果^[16],如果非传粉小蜂产卵过度导致榕果内传粉小蜂数量很少,没有传粉小蜂雄虫在果壁上打开出蜂口,那所有的小蜂就只能在果内死去。长期的进化使得非传粉小蜂一般将卵产到多个隐头果内繁殖后代,在每个果上产较少的卵,这样可以避免对传粉榕小蜂的过度负面影响,减少了全部灭亡的命运^[19]。

非传粉小蜂食性的分化在一定程度上也降低了它们对共生系统的影响。例如在聚果榕中,*P. testacea* 和 *P. mayri* 作为造瘿者和传粉小蜂利用相同的雌花资源,它们的先期产卵或与传粉小蜂的同时产卵对传粉小蜂的产卵有一定的影响^[1, 16, 19],但是它们的寄生者 *Apocrypta* sp2 和 *A. westwoodi* 却可以限制它们的种群数量^[32~34]。另外,在聚果榕的榕果上还有多种蚂蚁活动^[35],它们对小蜂的产卵及系统的稳定也有一定的影响。蚂蚁通过捕食或惊吓等方式对非传粉小蜂产卵造成干扰,降低了非传粉小蜂的产卵时间,从而防止了非传粉小蜂在同一个果内产更多的卵。而非传粉小蜂对蚂蚁的吸引也间接有益于榕树-传粉小蜂共生体系,如降低对传粉小蜂的捕食率^[19, 36~39]。Kerdelhué 和 Rasplus 研究还指出,榕树能通过雌雄异株的分化来达到阻止雌花过度利用的目的,非传粉榕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^[19]。

此外,可能还存在着其它更复杂的机制共同维持着该系统的稳定^[40]。在这些机制中,果实的选择性脱落是由植物来主动调节维持互利共生系统稳定的一项重要措施。它的广泛存在对研究互利合作系统的持续存在和发展有着重要的意义。

References:

- [1] West S A, Herre E A. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps Idarnes and the implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceeds of the Royal Society B*, 1994, 258: 67—72.
- [2] Morris W F, Bronstein J L, Wilson W G. Three way coexistence in obligate mutualist-exploiter interactions: the potential role of competition. *The American Naturalist*, 2003, 161: 860—874.
- [3] Wang R W, Yang C Y, Zhao G F, et al. Fragmentation effects diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(1): 144—152.
- [4] Wang R W, Zheng Q. Structure of a fig wasp community: Temporal segregation of oviposition and larval diets. *Symbiosis*. 2008, 45: 113—116

- [5] Pellmyr O, Huth C J. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature*, 1994, 372: 257 — 260.
- [6] Addicott J F, Bao T. Limiting the costs of mutualism: multiple modes of interaction between yuccas and yucca moths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. , 1999, 266: 197 — 202.
- [7] Pellmyr O, Leebens-Mack J. Reversal of mutualism as a mechanism for adaptive radiation in yucca moths. *The American Naturalist*, 2000, 156: S62 — S76.
- [8] Holland J N, DeAngelis D L, Bronstein J L. Population dynamics and mutualism: functional response of benefits and costs. *The American Naturalist*, 2002, 159(3): 231 — 244.
- [9] Pellmyr O. Yuccas, yucca moths and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2003, 90: 35 — 55.
- [10] Pellmyr O, Massey L K, Hamrick J L, *et al.* Genetic consequences of specialization: yucca moth behavior and self-pollination in yuccas. *Oecologia*, 1997, 109: 273 — 278.
- [11] Richter K S, Weis A E. Differential abortion in yucca. *Nature*, 1995, 376: 557 — 558.
- [12] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 1989, 45: 605 — 611.
- [13] Michaloud G, Carriere S, Kobbi M. Exceptions to the one:one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios. *Journal of Biogeography*, 1996, 23: 513 — 520.
- [14] Ramirez B W. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 1970, 24: 680 — 691.
- [15] Galil J, Dulberger R, Rosen D. The effect of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia in *Ficus sycomorus* L. *New Phytologist*, 1970, 69: 103 — 111.
- [16] Jazen D H. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, 10: 13 — 51.
- [17] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, 10: 1 — 12.
- [18] Ma W L, Chen Y, Li H Q. A summarize of the study on fig trees and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(2): 209 — 215.
- [19] Kerdelhu C, Rasplus J Y. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomorus*. *Oikos*, 1996, 75: 3 — 14.
- [20] Kerdelhu C, Rossi J P, Rasplus J Y. Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps. *Ecology*, 2000, 81(10): 2832 — 2849.
- [21] Murray M G. Figs (*Ficus* spp.) and fig wasps (Chalcidoidea, Agaonidae): Hypotheses for an ancient symbiosis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1985, 26(1): 69 — 81.
- [22] Nason J D, Herre E A, Hamrick J L. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature*, 1998, 391: 685 — 687.
- [23] Yang D R, Wang R W, Song Q S, *et al.* Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research*, 2000, 13(5): 477 — 484.
- [24] Yang D R, Zhao T Z, Wang R W, *et al.* Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 2001, 22: 125 — 130.
- [25] Anstett M C, Bronstein J L, Hossaert M M. Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism? *Journal of Evolutionary Biology*, 1996, 9: 417 — 428.
- [26] Beardsley J W. Chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with fruit of *Ficus microcarpa* In Hawaii's. *Proc Hawaii Entomol Soc.*, 1998, 33: 19 — 34.
- [27] Kjellberg F, Jusselin E, Bronstein J L, *et al.* Pollination mode in fig wasps: The predictive power of correlated traits. *Proceeds of the Royal Society B*, 2001, 268: 1113 — 1121.
- [28] Yang C Y, Wang R W, Zhao G F, *et al.* Diet of non-pollinator wasp and its impact on the fig-pollinator wasp mutualism. *Zoological Research*, 2005, 26(4): 379 — 385.
- [29] Galil J, Eisikowitch D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in east Africa. *Ecology*, 1968, 49: 259 — 269.
- [30] Bronstein J L. The non-pollinating wasp fauna of *Ficus pertusa*: exploitation of a mutualism? *Oikos*, 1991, 61: 175 — 186.
- [31] Zhai S W, Yang D R, Peng Y Q, *et al.* Compare of style length of female florets and relationship with their fig pollinating wasps in monoecious *Ficus racemosa* and dioecious *Ficus auriculata*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(6): 67 — 71.
- [32] Compton S G, Hawkins B A. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, 1992, 91: 68 — 74.
- [33] Godfray H C J. Parasitoids: behavioural and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1994.
- [34] West S A, Herre E A, Windsor D R M, *et al.* The ecology and evolution of the New World non-pollinating fig wasp communities. *Journal of*

Biogeography, 1996, 23: 447–458.

- [35] Yang D R, Peng Y Q, Zhang G M, *et al.* Structure and biodiversity of insect community on syconia fruits of *Ficus racemosa* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(10): 1710–1714.
- [36] Bronstein J L. Predators of fig wasps. *Biotropica*, 1988, 20: 215–219.
- [37] Compton S G, Ross S J, Thornton I W B. Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinating wasps. *Ecology*, 1988, 69: 1302–1305.
- [38] Schatz B, Hossaert-McKey M. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* with the fig/fig wasp mutualism. *Ecological Entomology*, 2003, 28: 359–368.
- [39] Wei Z D, Peng Y Q, Xu L, *et al.* Impact of *Oecophylla smaragina* on the percentage number of offspring of pollinator and non-pollinating wasps on *Ficus racemosa*. *Zoological Research*, 2005, 26(4): 386–390.
- [40] Wang R W, Shi L, Ai S M, *et al.* Trade-off between the reciprocal mutualists: local resource availability oriented interaction in fig/fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*. 2008, 77: 616–623.

参考文献:

- [18] 马伟梁, 陈勇, 李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述. *生态学报*, 1997, 17(2): 209–215.
- [23] 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. *林业科学研究*, 2000, 13(5): 477–484.
- [24] 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. *动物学研究*, 2001, 22: 125–130.
- [28] 杨成云, 王瑞武, 赵桂仿, 等. 非传粉小蜂的食性及其对榕树-传粉小蜂系统稳定性的影响. *动物学研究*, 2005, 26(4): 379–385.
- [31] 翟树伟, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 聚果榕与大果榕隐头果内雌花花柱分布方式及与其传粉小蜂关系. *林业科学*, 2007, 43(6): 67–71.
- [35] 杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕隐头果的昆虫群落结构与多样性. *应用生态学报*, 2003, 14(10): 1710–1714.
- [39] 魏作东, 彭艳琼, 徐磊, 等. 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*, 2005, 26(4): 386–390.