



吴婷婷, 吴文珊, 陈友铃, 陈小贞, 黄镇, 周莲香. 爱玉子传粉榕小蜂幼虫龄数的划分 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (1): 204–211.

爱玉子传粉榕小蜂幼虫龄数的划分

吴婷婷¹, 吴文珊¹, 陈友铃^{1*}, 陈小贞¹, 黄镇¹, 周莲香²

(1. 福建师范大学生命科学学院/福建省发育与神经生物学重点实验室, 福州 350117;

2. 台湾大学生态学与演化生物学研究所, 台北 10617)

摘要: 桑科榕属植物爱玉子既是亚热带植物生态系统的关键树种, 也是驯化成功的特有果树, 它依赖爱玉子传粉榕小蜂传粉才能结实, 而榕小蜂幼虫生活在密闭的榕果内, 虫体小、历期长, 龄数划分困难。本文旨在确定爱玉子传粉榕小蜂的龄数及其划分标准, 探讨其个体发育进度的最佳形态特征和指标。采用野外定期取样的方法, 对 662 头爱玉子传粉榕小蜂幼虫的头壳宽、体长和第 3 体节宽等进行测量, 利用频次分布分析、均差分析和回归分析等方法分析幼虫形态与龄数的关系。以头壳宽、体长和第 3 体节宽为分龄指标的频次分布分析表明, 爱玉子传粉榕小蜂幼虫的龄数共有 5 个龄期; 回归分析显示, 幼虫头壳宽、体长和第 3 体节宽的测量值与龄数之间均呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 由于头壳宽与龄数回归曲线 ($y = 23.49e^{0.49x}$) 的判定系数 ($R^2 = 0.98$) 最高, 头壳宽可作为分龄的最佳测量指标。冬季爱玉子传粉榕小蜂 1~5 龄幼虫的龄期分别为 8.05, 10.47, 14.70, 46.07 和 91.35 d, 幼虫期约 171 d, 并对各龄幼虫的形态特征进行了描述和比较。头壳宽可作为划分榕小蜂幼虫龄数可靠的分龄指标, 为进一步研究榕小蜂生物学特性及其保护榕小蜂资源奠定基础。

关键词: 头壳宽; 体长; 第 3 体节宽; 频次分布; 幼虫形态特征

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2022) 01-0204-08

Determination of larval instars of *Ficus pumila* L. var. *awkeotsang* pollinating fig wasp, *Wiebesia pumilae* (Hymenoptera: Agaonidae: Agaoninae)

WU Ting-Ting¹, WU Wen-Shan¹, CHEN You-Ling^{1*}, CHEN Xiao-Zhen¹, HUANG Zhen¹, ZHOU Lien-Siang² (1. Fujian Normal University, College of Life Science, Provincial Key Laboratory for Developmental Biology and Neurosciences, Fuzhou 350117, China; 2. Institute of Ecology and Evolutionary Biology, College of Life Science, Taiwan University, Taipei 10617, China)

Abstract: *Ficus pumila* L. var. *awkeotsang* is not only the key tree species of subtropical plant ecosystems, but also the successful domestication of special fruit trees. It depends on *Wiebesia pumilae* pollination to produce fruit, and the larvae of *W. pumilae* live in syconium for a long time, with special features of small body, long duration, larvae instars division is difficult. The research aimed to establish criteria for the larvae instars of fig wasp and to explore a reliable method for determining the larvae instars of recessive insect. Head capsule width, body length and third somite width of 662 *W. pumilae* were measured by means of field sampling at regular intervals. The relationship between larva morphology and larval instars was analyzed by frequency distribution analysis, mean difference analysis and regression analysis. The

基金项目: 国家自然科学基金 (31670431, 31270440); 福建省自然科学基金 (2020J01179)

作者简介: 吴婷婷, 女, 1995 年生, 福建漳州人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫发育学, E-mail: 854849866@qq.com

* **通讯作者** Author of corresponding: 陈友铃, 男, 研究员, 研究方向为昆虫发育学, E-mail: chenyouling2000@126.com

收稿日期 Received: 2021-06-15; **接受日期** Accepted: 2021-11-03

analysis of frequency distribution using the head capsule width, body length and third somite width as instar indicators showed that the instar of larval fig wasps, which larvae of *W. pumilae* were divided into 5 instars. Regression analysis showed that the head capsule width, body length and third somite width were significantly correlated with the larval instars ($P < 0.01$). Because the coefficient of determination ($R^2 = 0.98$) of regression curve ($y = 23.49e^{0.49x}$) for head capsule width measurement and larval instars was the highest, the head capsule width was the optimal measurement index for larval instars division. The duration of 1st ~ 5th instar larva of *W. pumilae* in winter were 8.05, 10.47, 14.70, 46.07 and 91.35 d, respectively, and the larval duration was about 171 d. The morphological characteristics of different instars of larvae were described and compared. The head capsule width can be used as a reliable index to larval instars division of fig wasp, which laid a foundation for further research on biological properties of fig wasp and protection of its resources.

Key words: Head capsule width; body length; third somite width; frequency distribution; morphological characteristics of larva

桑科榕属植物爱玉子 *Ficus pumila* L. var. *aukeotsang* 是亚热带植物生态系统的关键树种, 分布于中国台湾、福建和浙江等地 (张尧挺, 1991; 中国植物志编辑委员会, 1998)。爱玉子瘦果 (爱玉子雌果内雌花经授粉形成瘦果) 水洗可制成风味独特的凉粉, 故爱玉子从森林副产品转变为经济作物 (赖柏全, 2010), 目前在台湾和大陆长江以南地区作为特种经济果树被广泛栽培 (吴文珊和陈友铃, 2008; 2010)。爱玉子依赖爱玉子传粉榕小蜂 *Wiebesia pumilae* (Hill) Wiebes 传粉才能结实, 爱玉子传粉榕小蜂也必须借助榕果产卵, 才可繁育后代, 二者彼此依赖不可或缺 (林赞标等, 1990; 吴文珊和陈友铃, 2008; 杨升等, 2017)。因此, 研究爱玉子传粉榕小蜂幼期发育是爱玉子栽培的重要技术环节 (赖柏全, 2010; 杨升, 2016), 而幼虫龄数划分是昆虫发育生物学的重要内容 (Cazado *et al.*, 2014; 李志文等, 2015)。

榕小蜂很难人工繁殖, 其幼期阶段须生活在封闭的榕果中 (Yadav and Borges, 2018), 故不能对小蜂个体发育过程进行连续观察, 无法根据幼虫蜕皮情况确定龄数。目前, 榕小蜂幼期发育的研究报道极少, 多基于形态特征进行龄数划分 (姚若洁, 1998; Jansen-González and Sarmiento, 2008; Jansen-González *et al.*, 2012; 2014; Jia *et al.*, 2014; Yadav and Borges, 2018)。Dyar, Brooks 和 Crosby 等人认为: 昆虫幼虫大小随龄数增加呈几何级数增长, 且生长率 (也称 Brooks 指数) 恒定 (Brooks, 1886; Dyar and Rhinebeck, 1890; Crosby, 1973)。根据各龄幼虫形态指标测

量值呈正态分布的假设, 认为幼虫形态指标测量值的频次分布图中每一个峰代表 1 龄, 即可通过对幼虫某个外部形态指标的测量确定龄数。头壳宽、口钩和头咽骨等为首选的指标, 因其骨化程度较高, 测量值具有较高的精确性 (李志文等, 2015; 邓侨等, 2015; 贺春玲等, 2015; Shi *et al.*, 2017); 其次, 体长、体宽、体重等指标虽然准确性低, 但因侧量便利, 也常作为重要的参考指标 (贺春玲等, 2015; 万喻等, 2015; 王芳等, 2016)。为此, 本研究以头壳宽、体长、第 3 体节宽为测量指标, 运用频次分布分析确定自然条件下爱玉子传粉榕小蜂幼虫龄数, 为幼虫期发育期长、体型小、生活场所隐蔽, 又无法离虫瘿培养的榕小蜂幼虫建立龄数划分的方法和标准, 为榕小蜂生物学研究和保护资源保护奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

爱玉子传粉榕小蜂幼虫采集于福建省泉州市德化县爱玉子种植园。根据多年野外观察已知福建地区爱玉子传粉榕小蜂一年有两代, 第一代在 5 月份月上旬产卵, 在 7 月中下旬进入蛹期, 8 月下旬出飞, 卵至成虫的发育期约 100 d; 第二代在 8 月下旬产卵, 在爱玉子雄果中越冬, 翌年 3 月中旬进入蛹期, 5 月上旬出飞, 卵至成虫的发育期约 256 d (吴文珊和陈友铃, 2008; 2010; 杨升, 2016)。2018 年 8 月 15 日, 通过套袋放蜂获得 150 个同期进蜂的爱玉子雄果, 每周采集 3 个被产

卵的雄果，带回实验室插水保存，每隔 1 ~ 4 d (为确保采集到 1 龄幼虫，放蜂后的前两周每天取样；第三周开始每周取样两次) 随机选取 10 ~ 20 头幼虫进行发育状况观察并测量。采样在 2019 年 3 月 15 日结束，此时果内榕小蜂已全部进入蛹期。

1.2 幼虫分龄指标的测量

Dyar 法则指出昆虫幼虫相邻两个龄期某一位的长、宽度存在一定的几何级数关系，据此可以推断幼虫的龄数。由于头壳是榕小蜂幼虫唯一骨化部分；体长是最直观体现榕小蜂个体大小的参数；虫体第 3 体节宽是榕小蜂幼虫虫体的最宽处 (姚若洁, 1998; Jia *et al.*, 2014)，所以选择头壳 (Y1)、体长 (Y2)、第 3 体节宽 (Y3) 作为幼虫分龄指标 (图 1)。

在立体显微镜 (Nikon SMZ1500) 下解剖虫瘿，将虫瘿内的幼虫挑出，置于载玻片上。应用生物显微镜 (Olympus BX51) 配合成像系统 (SteREO Lumar V12)，以及景深扩展和测量软件 (Image-Pro Plus) 对幼虫拍照，并显微测量各个部位。测量虫体不弯曲幼虫时，在同一张照片完成测量 (图 1-A)；测量虫体弯曲的幼虫时，头壳 (图 1-B) 和体长、第 3 体节宽 (图 1-C) 分别拍照测量。本研究测量了 763 头爱玉子传粉榕小蜂幼虫的 3 项分龄指标，剔除不完整及可疑数据后，对剩余的 662 头幼虫的测量值进行统计分析。运用扫描电子显微镜技术 (Jia *et al.*, 2014) 对幼虫头部细节进行观察。

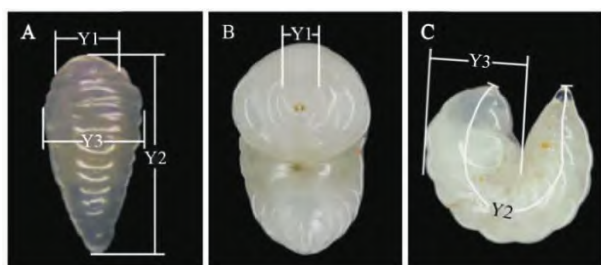


图 1 爱玉子传粉榕小蜂幼虫分龄指标测量示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the measurements for

Wiebesia pumilae larvae

注：A，未弯曲的幼虫；B、C，弯曲的幼虫；Y1，头壳宽；Y2，体长；Y3，第 3 体节宽。Note: A, Stretched larva; B, C, Curved larva; Y1, Head capsule width; Y2, Body length; Y3, Third somite width.

1.3 数据处理与分析

对各项分龄指标进行测量，记录各分龄指标

测量值的最小值、最大值，计算出极差，确定最佳组数、组距和锚值 (即第一组的下限，设定为最小值外扩 1 个组距之内的某个整数)。根据组距和锚值，利用 SPSS 17.0 软件对测量的各项指标值分别进行频次分布分析，通过变异系数 (变异系数应小于 20%)、Brooks 指数、Crosby 指数 (Crosby 指数大于 10% 时，划分的龄期数不合理) 等指标验证幼虫分组和分龄的合理性 (李志文等, 2015; 朱利明, 2017; 崔小林, 2020)，结合线性回归，以及利用最小显著差法对测量值进行多重比较差异显著度分析，筛选最合适的分龄指标。

确定爱玉子传粉榕小蜂的龄数之后，参考王芳等 (2016) 的方法统计，依据每个样本的龄数与日龄 (发育天数) 的关系，计算出各龄幼虫的龄期。

2 结果与分析

2.1 爱玉子传粉榕小蜂幼虫的龄数划分

头壳宽、体长、第 3 体节宽等测量指标值的频次分布图 (图 2) 均显示无明显的分布聚集区 (即无间隔聚集分布)，只能依据波峰与波谷的分布规律，将连续的分布区分出区间，每个区间代表 1 龄。以头壳宽和体长为分龄指标的频次分布图呈明显的 4 个区间，但若分 4 龄，由于 1 龄幼虫的变异系数大于 30%，即 1 龄的数据离散程度太大，表明分为 4 龄不合理。依此，必须对第 1 区间重新划分，发现以头壳宽为分龄指标的频次分布第 1 区间存在极窄的波谷 (仅 1 个低频峰柱)，即分为 5 龄；但以体长为分龄指标的频次分布第 1 区间不存在波谷 (即两波峰柱相邻将波谷峰隐藏)；以第 3 体节宽为分龄指标的频次分布图缺乏波峰波谷的分布规律。因此，通过增加分组数，实现对叠加峰柱的拆分。图 2 为分组数为 60 组的频次分布图，头壳宽、体长和第 3 体节宽测量值的频次分布图中均能将连续的分布区分出 5 个区间，即分为 5 龄。各分龄指标的数据处理结果 (表 1) 显示每项均通过变异系数 (除体长 4 龄的变异系数偏大)、Brooks 指数和 Crosby 指数的检验，且头壳宽、体长均值在各龄间存在显著差异 ($P < 0.05$)，表明将爱玉子传粉榕小蜂幼虫分为 5 龄期是合理的，头壳宽为最佳的分龄指标，体长和第 3 体节宽可作为辅助的分龄指标。

表 1 爱玉子传粉蜂幼虫分龄的各项指标值
Table 1 Results of examination of the five variables separating larval instars of *Wiebesia pumilae*

形态指标 Morphological variable	幼虫龄期 Larval instars	样本数 Sample size	变幅(μm) Range	平均值±SE $\bar{X} \pm SE$	标准差 SD	变异系数 Variance coefficient	Brooks 指数 Brooks' ratio	Crosby 指数 Crosby's ratio
头壳宽度 Head capsule width	1	69	28.99~45.42	35.65±0.52 e	4.35	0.12	-	-
	2	70	47.20~97.08	63.55±1.20 d	10.05	0.16	1.78	-
	3	39	106.85~142.90	123.28±1.33 c	8.33	0.07	1.94	0.09
	4	128	150.09~210.79	178.13±1.19 b	13.34	0.06	1.44	-0.26
	5	356	213.03~323.40	267.70±0.99 a	18.63	0.07	1.50	0.05
体长 Body length	1	77	103.34~224.94	163.92±3.35 e	29.40	0.188	-	-
	2	63	228.61~417.14	299.41±6.63 d	52.59	0.17	1.83	-
	3	42	423.07~713.46	598.86±13.88 c	89.97	0.15	2.00	0.09
	4	138	716.65~1558.70	1165.28±24.04 b	282.39	0.25	1.95	-0.03
	5	342	1619.00~3053.70	2296.83±17.59 a	325.34	0.14	1.97	-0.01
第3体节宽度 Third somite width	1	63	48.10~84.89	65.26±0.94 e	7.43	0.12	-	-
	2	72	96.88~194.78	140.40±3.28 d	27.82	0.20	2.15	-
	3	60	199.58~351.91	295.22±5.74 c	44.43	0.15	2.10	-0.02
	4	129	356.32~685.84	532.56±9.21 b	104.97	0.20	1.80	-0.14
	5	338	687.14~1097.10	880.47±5.03 a	92.42	0.11	1.65	-0.08

注: 表中同一指标平均值后标有不同字母表示经 LSD 多重比较在 5% 水平上具有显著差异。Note: Different letters within the same column indicate significant difference between instars based on LSD at 5% level.

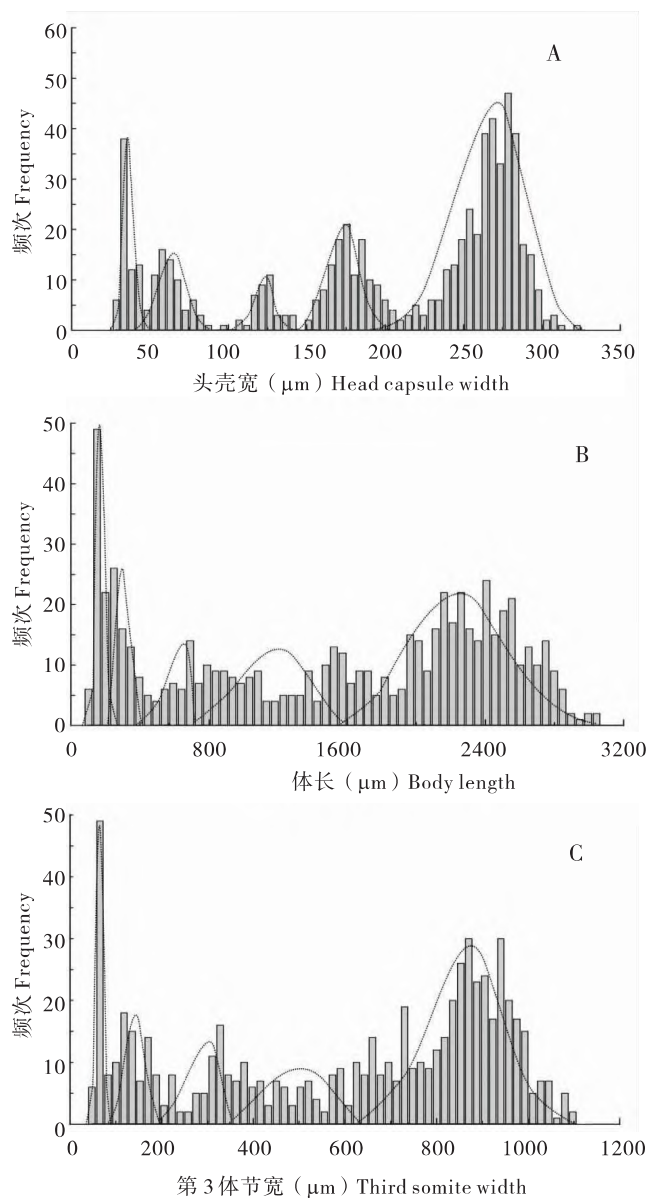


图2 爱玉子传粉榕小蜂各龄幼虫频次分布图

Fig. 2 Frequency histograms of *Wiebesia pumilae* larvae

注: A, 头壳宽; B, 体长; C, 第3体节宽。Note: A, Head capsule width; B, Body length; C, Third somite width.

2.2 分龄指标测量值与龄数之间的回归分析

对爱玉子传粉榕小蜂不同虫龄幼虫的头壳宽、体长、第3体节宽的测量值与龄数进行回归分析,拟合结果如图3所示,表明各分龄指标与龄数之间符合Dyar法则的所描述的指数关系,且各分龄指标测量值与龄数之间均呈极显著相关性($R^2 > R_{0.01} = 0.96$),证明幼虫分为5龄是合理的,其中头壳宽的相关性最高,表明头壳宽为最佳的分龄指标。

2.3 各龄幼虫的发育龄期

确定龄数后,以头壳宽的分龄样本数分组为

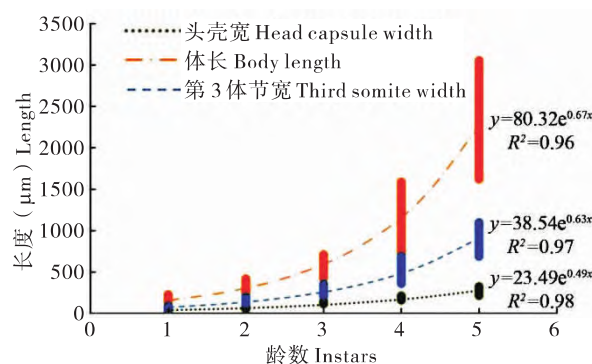


图3 分龄指标与龄数的回归关系

Fig. 3 Regression relationship between larval instar and morphological variables

基准,以放蜂时间为小蜂发育起点,依据榕小蜂龄数与日龄关系(图4)计算龄期。相邻龄期存在日龄交叉现象,依据交叠样本比例拆分重叠的龄期。计算结果表明,爱玉子传粉榕小蜂冬季幼虫发育约需171 d,1~5龄幼虫的发育龄期分别为8.05、10.49、14.70、46.07、91.35 d。

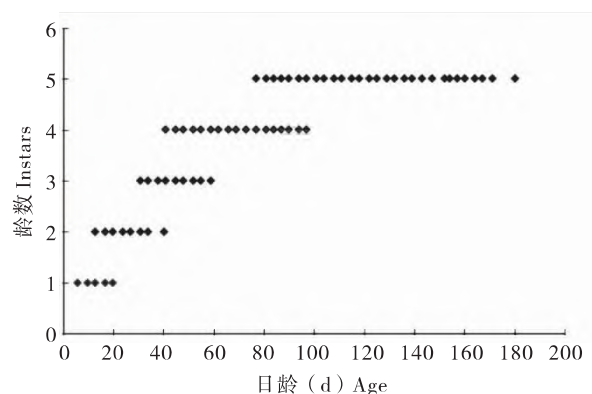


图4 爱玉子传粉蜂幼虫龄数与日龄关系

Fig. 4 Relationship between larval instars and its duration of *Wiebesia pumila*

2.4 幼虫形态特征

不同龄期的爱玉子传粉榕小蜂在形态上共同点:幼虫虫体呈圆柱形,头端大,尾端逐渐变细;体表光滑,躯体柔软,骨化不明显(图5);具体节,分为头部、中躯3节和后躯10节(图5-A);不同点:(1)1~2龄幼虫虫体直,3~5龄虫体弯曲呈“C”型;(2)1、2、5龄幼虫的体节较明显(图5-A, B, E),而3、4龄幼虫的体节较不明显(图5-C, D);(3)1~3龄幼虫虫体白色半透明,可看到中肠充满了白色或黄色颗粒,4、5龄幼虫的体壁肌肉组织发达,呈不透明的白色;(4)中

躯在 5 龄幼虫期膨大 (1~4 龄的幼虫中躯膨大不明显)。

头壳 (图 5-F) 和口器 (图 5-G) 是幼虫骨化的部分, 1~3 龄期幼虫骨化程度低, 1 龄、2 龄幼虫口器颜色浅, 不易观察, 3 龄期后可观察到口器

的镰刀形下颚, 呈棕色; 幼虫通过肌肉的舒张和收缩蠕动, 带动中肠内含物的流动。5 龄幼虫最后一次蜕皮后进入预蛹阶段。幼虫体不再进食, 排净消化道内的残留物, 虫体变得更加洁白。各龄幼虫均无法分辨雌雄。

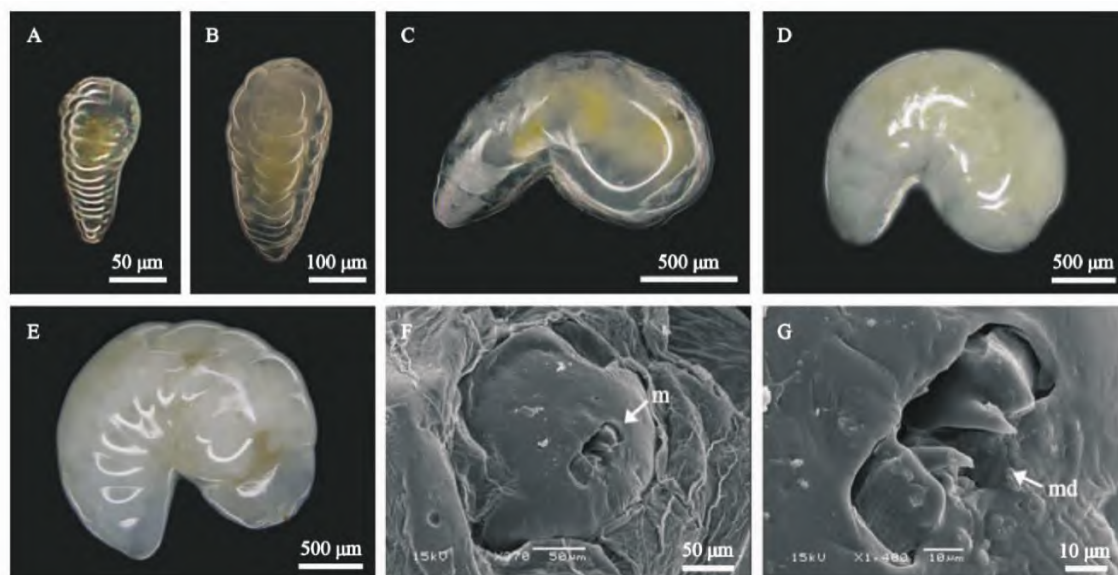


图 5 爱玉子传粉榕小蜂各龄幼虫及头部与口器特征

Fig. 5 Larvae of *Wiebesia pumilae*

注: A; 1 龄幼虫; B, 2 龄幼虫; C, 3 龄幼虫; D, 4 龄幼虫; E, 5 龄幼虫; F, 5 龄幼虫的头部; G, 5 龄幼虫的口器; m, 口器; md, 上颚。Note: A, 1st instar larva; B, 2nd instar larva; C, 3rd instar larva; D, 4th instar larva; E, 5th instar larva; F, Head of 5th instar larva; G, Mouthparts of 5th instar larva; m, mouthparts; md, mandible.

3 结论与讨论

榕小蜂虫体小, 低龄幼虫仅数十微米 (Weiblen, 2002), 且生活在由子房发育而成的虫瘿内, 尚无法进行人工培养, 蜕皮现象难以观察到 (Yadav and Borges, 2018), 因此, 应用定期采样和频次分布分析是确定榕小蜂龄数较为科学的方法。目前, 关于榕小蜂龄数测定方法的相关研究鲜见, 多依据幼虫形态特征的差异进行分龄: Jansen-González 等 (2008) 将榕树 *Ficus andicola* 的传粉榕小蜂 *Pegoscapus bacataensis* 幼虫分为 5 龄; Jia 等 (2014) 也将对叶榕 *Ficus hispida* 的传粉榕小蜂 *Ceratosolen solmsi* 幼虫分为 5 龄; 但 Yadav 等 (2018) 根据 Jansen-González 等 (2012, 2014) 和 Jia 等 (2014) 的结果, 将聚果榕 *Ficus racemosa* 3 种非传粉榕小蜂 *Sycophaga testacea*、*Apocrypta* sp. 2、*Apocrypta westwoodi* 幼虫分为 4 龄。由于榕

小蜂早期幼虫头壳和下颚难以观测, Jansen-González 等 (2012, 2014) 选用体长为分龄指标, 运用频次分布发确定了榕树 *Ficus citrifolia* 的传粉蜂 *Pegoscapus* sp. 幼虫为 4 龄, 以及非传粉蜂 *Idarnes flavicollis* 幼虫为 3 龄。在实践中体长虽是最简便的参数, 但体长由于变异较大, 一般不宜用于作为龄数划分的指标和依据。

本研究结果显示以各分龄测量指标形成的频次分布图均无明显的分布聚集区 (即无间隔聚集分布), 表明各龄间测量指标值存在相互重叠现象, 其原因: (1) 个体差异大。昆虫发育易受环境因素影响, 如温湿度、食物源、种内种间竞争等 (Wise and Weinberg, 2002; Shintani *et al.*, 2003; Hanks *et al.*, 2005; Goguen and Moreau, 2013), 实验样本在不同时期野外采集于同株不同的果, 或不同植株, 其个体差异大于可室内培养的昆虫; (2) 榕小蜂个体小, 小到几乎进入显微镜的测量误差范围, 从而造成了测量值的高标准

差; (3) 低龄幼虫 (即 1 龄、2 龄幼虫) 不仅个体极小, 且发育历期短, 因此 1 龄、2 龄幼虫之间测量指标值的叠加尤为明显, 且同样的定期定量采样, 低龄幼虫的样本量少于高龄的幼虫, 因此, 在频次分布图中 1 龄、2 龄测量指标值的波形规律不明显, 难以分区, 造成龄数误判的可能性大。本研究中, 龄数为 5 龄的爱玉子传粉榕小蜂幼虫极易被误判为 4 龄。密集采样 (即每天或隔天采样), 多采样 (提高样本量), 以及提高频次分布分析的分组数, 均可解决这一难题。此外, 虽然昆虫幼虫虫体按一定规律增长, 但只有骨化部分如头壳等是间断式增长的, 每蜕皮一次便显著增大一次 (王芳等, 2016; Go *et al.*, 2019), 本研究结果进一步表明依据头壳宽的变化来划分榕小蜂龄数更为可靠。

参考文献 (References)

- Brooks WK. Report on the Stomatopoda collected by H. M. S. Challenger during the Years 1873–1876 [M]. London: Neill and Co, 1886, 5: 105.
- Cazado LE, Van Nieuwenhove GA, Gastaminza GA, *et al.* Determination of number of instars of *Rhyssomatus subtilis* (Coleoptera: Curculionidae) based on head capsule widths [J]. *Florida Entomologist*, 2014, 97 (2): 639–643.
- Chen YL, Wu WS. Volatile compounds from the syconia of *Ficus awkeotsang* Makino and their attractiveness to pollinator wasps [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30 (8): 2212–2219. 陈友铃, 吴文珊. 爱玉子花序挥发物成分以及对其传粉小蜂的吸引作用 [J]. *生态学报*, 2010, 30 (8): 2212–2219
- Crosby TK. Dyar's rule predated by Brooks's rule [J]. *New Zealand Entomol.*, 1973, 5 (2): 175–176.
- Deng Q, Yang LR, Yang XY, *et al.* Determination of the larval instars of horn flies *Haematobia irritans* and *H. titillans* (Diptera: Muscidae), the vectors of camel parabroneiosis [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 (3): 341–350. 郎乔, 杨莲茹, 杨晓野, 等. 骆驼斯氏副柔线虫病传播媒介西方角蝇和截脉角蝇的幼虫龄期划分 [J]. *昆虫学报*, 2015, 58 (3): 341–350
- Dyar HG, Rhinebeck NY. The number of molts of lepidopterous larvae [J]. *Psyche*, 1890, 5: 420–422.
- Cui XL, Wang HM, Zhang J, *et al.* Determination of larval instars and the observation of head morphology and sensilla of the final instar larva of *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Bruchidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2020, 63 (4): 512–522. 崔小林, 王宏民, 张静, 等. 绿豆象幼虫虫龄的划分及末龄幼虫头部形态和感器观察 [J]. *昆虫学报*, 2020, 63 (4): 512–522
- Flora of China Editorial Committee. Flora of China (volume 23) [M]. Beijing: Science Press, 1998: 205–206. [中国植物志编辑委员会. 中国植物志 (第 23 卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1998: 205–206]
- Goguen J, Moreau G. Factors affecting head capsule development in field populations of *Altica sylvia* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Canadian Entomologist*, 2013, 145 (1): 40–47.
- Go MS, Kwon SH, Kim SB, *et al.* The developmental characteristics for the head capsule width of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) larvae and determination of the number of instars [J]. *Journal of Insect Science*, 2019, 19 (1): 1–9.
- Hanks LM, Paine TD, Millar JG. Influence of the larval environment on performance and adult body size of the wood-boring beetle *Phoracantha semipunctata* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 114 (1): 25–34.
- He CL, Cao L, Li M. Division of larval instars of *Xylocopa tranquebarorum* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2015, 37 (1): 128–132. 贺春玲, 曹磊, 李梦. 长木蜂幼虫龄期的划分 [J]. *环境昆虫学报*, 2015, 37 (1): 128–132
- Jansen-González S, Sarmiento CE. A new species of high mountain Andean fig wasp (Hymenoptera: Agaonidae) with a detailed description of its life cycle [J]. *Mbiosis*, 2008, 45: 135–141.
- Jansen-González S, Teixeira SDP, Pereira RAS. Mutualism from the inside: Coordinated development of plant and insect in an active pollinating fig wasp [J]. *Arthropod Plant Interactions*, 2012, 6 (4): 601–609.
- Jansen-González S, Teixeira SDP, Kjellberg F, *et al.* Same but different: Larval development and gall-inducing process of a non-pollinating fig wasp compared to that of pollinating fig-wasps [J]. *Acta Oecologica*, 2014, 57 (3): 44–50.
- Jia LY, Xiao JH, Niu LM, *et al.* Delimitation and description of the immature stages of a pollinating fig wasp, *Ceratosolenopsis marchali* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2014, 104 (2): 164–175.
- Lai BC. Improved Cultivation Method of Jelly Fig (*Ficus pumila* L. var. *awkeotsang* (Makino) Corner) and Ecological Habit of its Pollinating Fig Wasp [D]. Taiwan: National Chung Hsing University, 2010. 赖柏全. 爱玉子栽培改善的方法及其授粉小蜂的生态习性 [D]. 台湾: 国立中兴大学, 2010
- Lin TP, Liu CC, Yang CY, *et al.* Morphological and biochemical comparison of syconium of *Ficus awkeotsang* and *Ficus pumila* [J]. *Taiwan Forestry Research Institution New Series*, 1990, 5 (1): 37–43. 林赞标, 刘哲政, 杨居源, 等. 爱玉与薛荔隐花果形态与其生化特性比较 [J]. *台湾林业试验所研究报告季刊*, 1990, 5 (1): 37–43
- Li ZW, He LH, Xia J, *et al.* Determination of larval instars of the camellia weevil, *Curculio chinensis* (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2015, 58 (2): 181–189. 李志文, 何立红, 夏姣, 等. 油茶象幼虫虫龄的划分 [J]. *昆虫学报*, 58 (2): 181–189
- Shintani Y, Munyiri FN, Ishikawa Y. Change in significance of feeding during larval development in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49 (10): 975–981.

- Shi Y, Wang L, Dou W, Wei DD. Determination of instars of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) [J]. *Florida Entomol*, 2017, 100 (2): 270–275.
- Wang F, Yu Q, Guo GM, et al. Determination of larval instar number and duration of the *Grapholitha molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53 (2): 390–395. 王芳, 庾琴, 郭贵明, 等. 梨小食心虫幼虫龄数和龄期的划分 [J]. *应用昆虫学报*, 2016, 53 (2): 390–395]
- Wan Y, Liu TH, Wang JJ, et al. Identification of the larval instars of the *Depressaria falkovitshi* Lvovsky (Lepidoptera: Elachistidae: Depressariinae) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (6): 1491–1495. 万喻, 刘廷辉, 王静静, 等. 法氏柴胡宽蛾幼虫龄期的划分 [J]. *应用昆虫学报*, 2015, 52 (6): 1491–1495]
- Weiblen GD. How to be a fig wasp [J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47: 299–330.
- Wise MJ, Weinberg AM. Prior flea beetle herbivory affects oviposition preference and larval performance of a potato beetle on their shared host plant [J]. *Ecological Entomology*, 2002, 27 (1): 115–122.
- Wu WS, Chen YL. Comparison of reproduction ecology of different *Ficus avkeotsang* strains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (10): 4692–4702. 吴文珊, 陈友铃. 爱玉子 *Ficus avkeotsang* 不同品系的繁殖生态学比较 [J]. *生态学报*, 2008, 28 (10): 4692–4702]
- Yadav P, Borges RM. Host-parasitoid development and survival strategies in a non-pollinating fig wasp community [J]. *Acta Oecol*, 2018, 90: 60–68.
- Yang S. Behavioral Responses of *Wiebesia pumilae* to the Female Phase Fig Volatiles of *Ficus pumila* L. var. *pumila* and *Ficus pumila* L. var. *awkeotsang* [D]. Fuzhou: Fujian Normal University, 2016. 杨升. 薛荔榕小蜂对薛荔和爱玉子雌花期榕果挥发物的行为反应 [D]. 福州: 福建师范大学, 2016]
- Yang S, Chen Y L, Wu W S, et al. Behavioral responses of *Wiebesia pumilae* to the female phase fig volatiles of *Ficus pumila* L. var. *pumila* and *Ficus pumila* L. var. *awkeotsang* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37 (21): 7161–7169. 杨升, 陈友铃, 吴文珊, 等. 薛荔榕小蜂对薛荔和爱玉子雌花期榕果挥发物的行为反应 [J]. *生态学报*, 2017, 37 (21): 7161–7169]
- Yao JC. Mummification Between *Wiebesia pumilae* (Hill) and *Ficus pumila* var. *pumila* L. [D]. Taiwan: National Taiwan University, 1998. 姚若洁. 薛荔榕小蜂 (*Wiebesia pumilae* (Hill)) 与薛荔 (*Ficus pumila* var. *pumila* L.) 之共生关系 [D]. 台湾: 国立台湾大学, 1998]
- Zhang RT. Flora of Fujian (Vol. 1) [M]. Fuzhou: Fujian Science and Technology Publishing House, 1991: 453–455. 张尧挺. 福建植物志 (第1卷) [M]. 福州: 福建科学技术出版社, 1991: 453–455]
- Zhu LM, Wen H, Feng LH, et al. Determination of larval instars of *Chironmus flaviplumus* Tokunag (Chironimidae: Diptera) [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2017, 54 (2): 298–308. 朱利明, 温虹, 冯立辉, 等. 黄羽摇蚊 *Chironmus flaviplumus* Tokunaga 幼虫龄期的研究 [J]. *应用昆虫学报*, 2017, 54 (2): 298–308]