



赵萌, 吴文珊, 陈友铃, 陈杨菲. 蛹期薜荔榕小蜂的人工气候箱培养 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (2): 446–452.

蛹期薜荔榕小蜂的人工气候箱培养

赵萌, 吴文珊*, 陈友铃*, 陈杨菲

(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 350108)

摘要: 薜荔瘦果具有食用价值, 但其结实依赖薜荔榕小蜂传粉。本研究利用人工气候箱培养蛹期薜荔榕小蜂, 以期在蜂源缺失的季节为开花薜荔输送传粉蜂。研究结果表明: 28℃条件下小蜂的发育时长为 27 d, 比同期自然条件下的小蜂发育时长缩短 53 d, 雌蜂平均出飞率为 51.90%, 雄蜂出飞时将果瓣合并, 可提高 24.27% 的雌蜂出飞率, 果瓣内层的小蜂出飞率极显著高于外层。在 28℃培养的小蜂羽化时的虫瘿含水率为 16.78%, 极显著低于野生对照组 (51.63%, $P < 0.01$), 虫瘿脱水硬化增加了小蜂破壳出飞的难度。雌蜂有自主破壳出飞的能力, 但出飞率仅 15.11%, 极显著低于野生对照组 (86.22%, $P < 0.01$), 表明雄蜂在虫瘿壳上开掘的交配孔有助于雌蜂出飞。人工培养的小蜂寿命为 8.7 d, 与野生携粉出飞的小蜂寿命相比, 存在极显著差异 (10.8 d, $P = 0.002$), 但与野生不携粉小蜂之间无明显差异 (9.0 d, $P = 0.416$), 表明花粉可能对延长小蜂寿命有重要作用。研究结果为榕-蜂共生体系的生态修复提供参考依据。

关键词: 预蛹; 发育时长; 温度; 虫瘿含水率; 寿命

中图分类号: Q968.1; S89

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2022) 02-0446-07

Artificial climate incubator culture of *Wiebesia pumilae* (Hymenoptera: Agaonidae) in pupal stage

ZHAO Meng, WU Wen-Shan*, CHEN You-Ling*, CHEN Yang-Fei (Provincial Key Laboratory for Developmental Biology and Neurosciences, College of Life Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China)

Abstract: The achene of *Ficus pumila* L. var. *pumila* has edible value, but *F. pumila* depends on the pollination of *Wiebesia pumilae* (Hill) Wiebes, so that it can bear fruit. In this study, we used the artificial climate incubator cultivate *W. pumilae* pupae in order to transport pollinating wasps for flowering *F. pumila* during the season when pollinating wasps are missing. The results showed: Under the condition of 28℃, the developmental duration of the wasps was 27 d, which was 53 d shorter than that in the wild at the same period, the average eclosion rate of female wasps was 51.90%; the figs can be merged to increase the eclosion rate of female wasps by 24.27% when the male wasps flew out, and the eclosion rate of the inner layer of figs was significantly higher than that of the outer layer. The water content of galls was 16.78% when the fig wasps emerged at 28℃ in the climate incubator culture, which was significantly lower than that for the wild (51.63%, $P < 0.01$), the galls were hardening after dehydration that increased the difficulty for the wasps to bite through the gall shell to fly out. The female wasps had the ability of independent eclosion, but the eclosion rate was only 15.11%, which was significantly lower than that in the wild (86.22%, $P < 0.01$), and indicated that the copulatory

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

作者简介: 赵萌, 男, 1993年生, 河南洛阳人, 硕士研究生, 主要研究方向为昆虫学, E-mail: 675148984@qq.com

* 共同通讯作者 Author for corresponding: 吴文珊, 博士, 教授, 主要研究方向为昆虫学, E-mail: wuwenshan@126.com; 陈友铃, 教授, 主要研究方向为昆虫学, E-mail: chenyouling2000@126.com

收稿日期 Received: 2020-06-29; 接受日期 Accepted: 2020-11-02

apertures dug by male wasps were helpful to the eclosion of female wasps. There's quite a noticeable difference in longevity between the artificial cultured wasps (8.7 d) and pollen-carried wasps in the wild (10.8 d, $P=0.002$), but there was no significant difference between the artificial cultured wasps and the wasps without pollen (9.0 d, $P=0.416$), which indicated that pollen maybe play an important role in prolonging the longevity of wasps. The results provided a reference for the ecological restoration of the fig-fig wasp symbiotic system.

Key words: Prepupa; developmental duration; temperature; water content of gall; longevity

薛荔 *Ficus pumila* L. var. *pumila* 属荨麻目 Urticales 桑科 Moraceae 榕属 *Ficus* 常绿攀援藤本植物, 广泛分布于我国长江以南各个省区, 是热带和亚热带植物生态系统的关键树种 (张秀实和吴征镒, 1998)。薛荔食用部分富含果胶、蛋白质、维生素及矿质元素等养分 (吴文珊和方玉霖, 1999), 是开发低脂低热保健饮品的首选资源且具有广阔的开发利用前景 (陆春等, 2007; 秦爱文等, 2016), 但薛荔结实依赖膜翅目 Hymenoptera 榕小蜂科 Agaonidae 的薛荔榕小蜂 *Wiebesia pumilae* (Hill) Wiebes, 没有榕小蜂造访的薛荔花序必将凋落, 而薛荔榕小蜂也依赖薛荔雄花序的瘦花做为繁育后代的场所, 一方消亡将导致另一方的绝灭, 二者之间为互惠共生关系 (马炜梁等, 1997)。薛荔雌、雄株一年产生 1~3 次花序, 不同植株、植株所处生境和地理位置以及年气候条件均影响植株产生花序的批次 (何坤耀, 1991; 陈勇等, 2002), 只有当雌、雄花序的雌花期与雄花序的小蜂出飞期一致时, 雌株才能结实, 小蜂才能完成繁殖 (Harrison, 2003; Cook and Rasplus, 2003; 张媛等, 2016), 但野生状态下, 时常出现小蜂出飞期滞后于花序雌花期的现象, 从而导致大量落果。本研究利用人工气候箱对蛹期薛荔榕小蜂进行培养, 探究温度对小蜂发育和出飞率的影响, 以期缩短小蜂的发育时长, 为蜂源缺失的榕树花序提供人工培养的雌蜂, 维持榕-蜂共生体系的稳定, 并为植食性寄生蜂的培养提供技术参考。

1 材料与方 法

1.1 野生薛荔榕小蜂及虫瘿发育观测

薛荔榕小蜂为薛荔的传粉小蜂, 样品采集于福州闽侯镇 (119°12'E, 26°01'N)。

2019 年 8 月初, 对新生长的薛荔雄花序进行标记, 并选取其中的 90 个用 100 目的尼龙网袋 (20 cm × 20 cm) 罩住以阻止小蜂进入薛荔果实干

扰实验, 每天观察花序发育状态, 8 月 31 日隐头花序的苞口开始松动, 果内散发出芳香气味, 表明花序小花开放进入雌花期, 于是打开网袋, 每果放入 15 头小蜂产卵, 以小蜂进入榕果产卵的时间为准, 翌日统计每果进蜂数, 共获得产卵薛荔雄果 88 个。此后, 每 7 d 随机采摘 3 个已被产卵的雄果, 用密封袋装好带回实验室, 将其纵向剖开, 随机取 30 个虫瘿在立体显微镜下解剖, 用解剖针将虫瘿划开并取出小蜂, 置于载玻片上, 使用显微镜观察并记录小蜂发育过程中的形态变化及虫瘿表皮层、保护层、内皮层的形态变化, 监测榕小蜂发育期, 并对以下数据进行统计:

(1) 小蜂发育成熟度: 将榕小蜂发育分为 6 个阶段: 预蛹、初期蛹、中期蛹、成熟蛹、羽化成虫 (虫瘿内), 出飞成虫。为了能够更加直观地在图表中反映出其发育程度, 分别用 1~6 依次为各发育阶段赋值, 则发育成熟度为实验小蜂的各发育阶段的平均值 (每隔 7 d 测定一次);

(2) 虫瘿壳含水率的测定: 每隔 14 d 测定一次, 将剔除榕小蜂后的虫瘿壳 (最后一次测定是收集榕小蜂羽化离开虫瘿后第 1 天上午 10 时的虫瘿壳) 立即置于 2 mL 指形管内, 防止水分流失, 每管 10 个虫瘿, 共三组, 使用分析天平称量, 记录烘干前虫瘿壳重量, 随后置于 80℃ 烘箱内烘干至恒重后, 记录虫瘿烘干后重量。虫瘿含水率 (%) = (烘干前虫瘿壳重量 - 烘干后虫瘿壳重量) / 烘干前虫瘿壳重量 × 100;

(3) 羽化期榕小蜂陆续离开虫瘿, 出飞 5 d 后, 统计:

雌(雄)蜂出飞率 (%) = 雌(雄)蜂出飞数 / 雌(雄)蜂总数 × 100

雌(雄)蜂未出飞率 (%) = 雌(雄)蜂未出飞数 / 雌(雄)蜂总数 × 100

总出飞率 (%) = (雌蜂出飞数 + 雄蜂出飞数) / 虫瘿总数 × 100

(4) 雌蜂寿命: 在榕小蜂出飞的第 1 天上午,

用 120 目的绢纱网袋分别收集野生未携粉出飞的雌蜂（去除果内雄蕊）与携粉出飞的雌蜂。在直径 9 cm 的培养皿中放置 1 张无菌滤纸，在滤纸上分散滴加 2% 无菌水配制的蜂蜜液 100 μ L，用毛笔将小蜂放入培养皿中，并用封口膜密封，根据薛荔榕小蜂最佳贮藏条件（戴志聪等，2010），将其置于 10 $^{\circ}$ C 恒温箱中。分别在 8:00、16:00 和 24:00 对小蜂进行观察，记录死亡数量与活性。每个培养皿 60 有小蜂，重复 6 次。

雌蜂的平均寿命 = $\sum L_i / N$ ， L_i 为第 i 头雌蜂寿命， N 为雌蜂总数。

利用 Excel 2016 和 SPSS 21.0 软件进行实验数据分析，利用单因素方差分析（one-way ANOVA）实验数据的差异显著性，以 P 值检验。

1.2 蛹期薛荔榕小蜂的人工气候箱培养

2019 年 11 月 11 日，镜检表明薛荔榕小蜂已发育至预蛹期，采集携蜂榕果 50 个带回实验室，用 5% NaClO 溶液对薛荔榕果进行 30 min 浸泡后，用 75% 酒精擦拭，并立即用刀片纵切将其均分为 4 瓣，随机抽取一部分虫瘿镜检，进一步确认果内薛荔榕小蜂的发育状态（剔除小蜂发育非预蛹期的薛荔榕果）。分别选取 15 个果（60 瓣）将其编号后，平铺在 26 $^{\circ}$ C、28 $^{\circ}$ C、30 $^{\circ}$ C（已通过薛荔榕小蜂的琼脂培养的预实验，对 22~32 $^{\circ}$ C 范围的温度进行筛选）人工气候箱内（无光照，依据自然状态下的幼期榕小蜂生存于高湿度的榕果中，相对湿度设定为 90% \pm 5%）。每 3 d 对虫瘿进行一次镜检，每次分别从各温度处理的果中随机取 30 粒虫瘿，观察小蜂的发育状况以及虫瘿的形态特征。待第 1 头雄蜂从其中一瓣果出飞后，立即将它与其余 3 瓣重新合并（28 $^{\circ}$ C 保留 5 个果、共 20 瓣不合并），单果放入 120 目的绢纱网袋（防止小蜂逃逸），待无小蜂出飞时，将榕果内虫瘿分为内、外两层，外层厚度为 3 mm，分别统计榕果内、外层的小蜂出飞率：内（外）层出飞率（%）= 内（外）层小蜂出飞数 / 内（外）层虫瘿数 \times 100；统计雌、雄蜂的出飞数量和虫瘿总数，并借助体视显微镜观察记录未出飞的小蜂的发育状况。计算 1.1 中的各项，但每 3 d 测定一次小蜂发育成熟度，每 6 d 测定一次虫瘿含水率，其余采样周期不变。

1.3 雌蜂自主出飞率研究

野生自然条件下，在小蜂即将出飞时，采集 3 个雄花序带回实验室备用。切开榕果用镊子将内

含雌蜂的虫瘿（雌蜂黑色，雄蜂棕色，成虫颜色能透出虫瘿，供判断）取下 30 粒，分别装入 0.5 mL PCR 管内（每管 1 粒，并将蘸有蒸馏水的无菌滤纸条一并放入，起保湿作用），设 5 个重复。其余榕果切成相等的 9 块（虫瘿集生于果瓣上），分别将含雄成虫的虫瘿去除，装入放有湿润无菌棉条的广口瓶中，室温下观察，2 周后待小蜂全部死亡，统计已出飞雌蜂数量、咬破虫瘿但未出飞的雌蜂（图 1）数量，以及未咬破虫瘿的雌蜂数量，计算雌蜂出飞率，并与 1.1 中野生雌蜂（整果）出飞率进行比较。



图 1 咬破虫瘿但未能出飞的雌蜂

Fig. 1 Female wasp bit through the gall but failed to fly out

2 结果与分析

2.1 温度对小蜂发育及出飞的影响

28 $^{\circ}$ C 培养条件下，薛荔榕小蜂从预蛹至出飞的发育时长为 27 d，较 26 $^{\circ}$ C 提早 3 d 出飞，比同期野生小蜂提早 53 d（图 2）；28 $^{\circ}$ C 培养条件下，雄蜂的出飞率与 26 $^{\circ}$ C 无显著差异（ $P > 0.05$ ），但 28 $^{\circ}$ C 的雌蜂出飞率极显著高于 26 $^{\circ}$ C（ $P < 0.01$ ）（表 1）。雄蜂出飞时若将切分开的榕果果瓣合并，可提高 24.27% 的雌蜂出飞率，雄蜂出飞率无显著差异（ $P > 0.05$ ）。比较 28 $^{\circ}$ C 条件下果瓣内外层的小蜂总出飞率，内层 80.56%，而外层仅 38.91%，差异极显著（ $P < 0.01$ ），这可能由于外层虫瘿易脱水，导致虫瘿壳硬化，给小蜂的破壳造成的困难。

30 $^{\circ}$ C 条件下，榕小蜂在预蛹、初期蛹和中期蛹发育阶段的死亡率分别为 16.67%、33.33% 和 51.67%，尽管有近一半的小蜂（48.33%）能发育至成熟蛹阶段，但在 4 d 内全部死亡，未能羽化。推测 30 $^{\circ}$ C 可能是薛荔榕小蜂的高温耐受性极限，小蜂对高温的耐受性存在个体差异。

表 1 不同温度条件下羽化期榕小蜂的出飞率及虫瘿内未出飞小蜂的发育状态 (%)

Table 1 Eclosion rate of wasps in emergence period and developmental condition of wasps in galls at different temperatures

温度 (°C) Temperature	雌 Female				雄 Male				总出飞率 Total eclosionrate
	未出飞率 No eclosionrate			出飞率 Eclosion rate	未出飞率 No eclosionrate			出飞率 Eclosion rate	
	羽化成虫 Emerged adult	成熟蛹 Mature pupa	中期蛹 Intermediate pupa		羽化成虫 Emerged adult	成熟蛹 Mature pupa	中期蛹 Intermediate pupa		
26	49.60 ± 1.51 B	7.97 ± 1.60 a	-	42.43 ± 1.21 C	25.28 ± 1.64 Aa	3.78 ± 0.36 a	-	70.94 ± 1.61 Bb	52.84 ± 1.35 C
28	40.27 ± 1.59 C	7.83 ± 0.21 a	-	51.90 ± 1.59 B	22.72 ± 1.07 Aa	3.21 ± 0.33 a	-	74.07 ± 1.20 Bb	61.32 ± 1.47 B
28*	64.51 ± 1.52 A	7.86 ± 0.55 a	-	27.63 ± 1.55 D	21.63 ± 2.27 Aa	3.53 ± 0.51 a	-	74.83 ± 2.61 Bb	42.34 ± 1.58 D
CK	1.99 ± 0.46 D	7.11 ± 1.34 a	4.67 ± 1.95	86.23 ± 1.89 A	1.61 ± 0.79 Bb	2.92 ± 1.07 a	2.60 ± 0.53	92.88 ± 1.54 Aa	88.56 ± 1.54 A

注: * 表示第一头雄蜂出飞后, 榕果不合并。数据为平均值 ± 标准误, 同列数据后大小字母分别表示差异极显著 ($P < 0.01$) 和显著 ($P < 0.05$), 下同。Note: * indicated the figs not be merged after the first male wasp flew out. Data in the table were mean ± SE, different small and capital letters following the data in the same column indicated extremely significant differences ($P < 0.01$) and significant differences ($P < 0.05$), same as below.

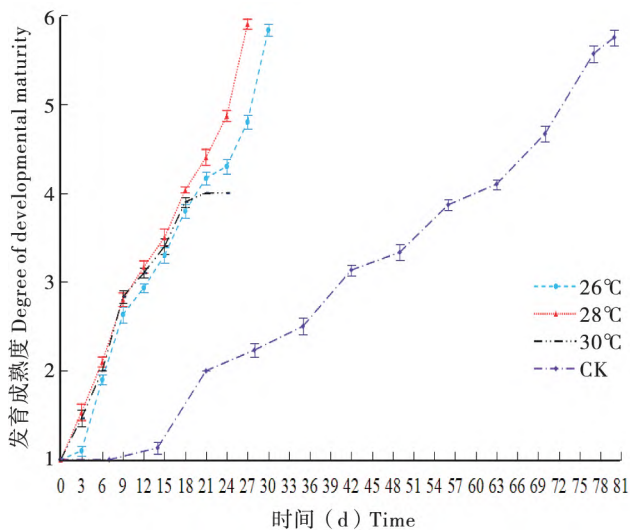


图 2 温度对蛹期薜荔榕小蜂发育的影响

Fig. 2 Effect of temperatures on the development of *W. pumilae* at the pupal stage

2.2 人工气候箱培养下的虫瘿壳含水率及结构变化

对虫瘿壳含水率进行测定, 结果表明, 28°C 时虫瘿含水率下降最快 (图 3), 但 28°C 培养下小蜂的出飞时间比 26°C 提早 3 d, 导致 28°C 小蜂出飞

时的虫瘿含水率 (16.78%) 极显著高于 26°C (13.16%), 推测 26°C 条件下雌蜂的出飞率极显著低于 28°C 的原因, 是小蜂所在虫瘿壳的低含水率增加了其破壳出飞的难度。

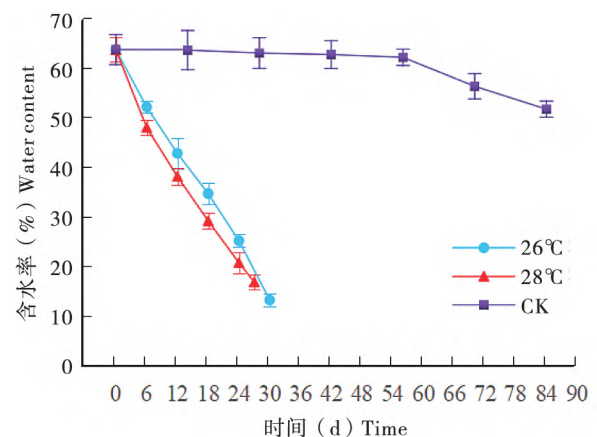


图 3 不同温度条件下的虫瘿含水率

Fig. 3 Water content of galls at different temperatures

虫瘿壳分为: 表皮层、保护层和内皮层 (图 4-A), 虫瘿腔被小蜂占据。野生初蛹期的虫瘿表皮层呈浅黄色, 湿润且柔软; 保护层呈米白色且富有弹性, 为虫瘿腔内的蛹提供良好的生存发育

空间; 内皮层呈褐色, 质感湿润柔软; 羽化成虫阶段表皮层变为浅褐色, 略有脱水, 依然较为湿润, 保护层无明显变化, 内皮层无颜色变化, 但因失水质感较脆 (图 4-B); 人工气候箱培养条件下, 初蛹期的虫瘿表皮层呈黄色, 但明显较薄

(与野生型比较), 而保护层和内皮层无明显变化 (图 4-C); 羽化成虫阶段表皮层极度干燥, 紧贴在保护层上, 而保护层几乎失去弹性, 硬度极大; 内皮层干硬, 易碎成粉末状 (图 4-D)。

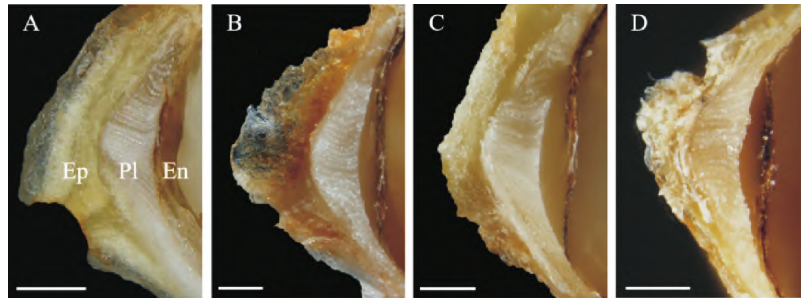


图 4 野生和人工气候箱培养条件下初蛹期及羽化成虫阶段的虫瘿壳结构比较

Fig. 4 Comparison of structure of gall shell at the primary pupal and emerged adult stages in the wild and in the artificial culture within climate incubator

注: A - B, 野生初蛹期和羽化成虫阶段虫瘿壳结构; C - D, 人工气候箱培养初蛹期和羽化成虫阶段虫瘿壳结构; Ep, 表皮层; Pl, 保护层; En, 内皮层; 比例尺 = 0.25 mm。Note: A - B, Structure of the gall shell at primary pupal and emerged adult stages in the wild; C - D, Structure of the gall shell at primary pupal and emerged adult stages in the climate incubator; Ep, Epidermis; Pl, Protective layer; En, Endodermis; Scale bar = 0.25 mm.

2.3 雌蜂自主出飞的可能性

无雄蜂条件下, 单粒与集生虫瘿的雌蜂出飞率均极显著低于野生组 (表 2), 表明雌蜂具备自主出飞的能力, 但破壳效率低, 同时也表明雄蜂在雌蜂所在的虫瘿上开掘的交配孔有助于雌蜂扩孔出飞, 可大幅提高雌蜂出飞率。

单粒虫瘿的雌蜂出飞率低于集生虫瘿的原因在于: 单粒虫瘿中存在雌蜂已咬破虫瘿但未能出飞的现象 (9.33%), 这可能是因为虫瘿未被固定, 雌蜂破壳更耗体力; 或可能是单粒虫瘿更易于脱水, 虫瘿壁较硬, 小蜂活性更弱的缘故。这也正是人工气候箱培养时, 在羽化期将开瓣的薜荔再合并成整果可提高雌蜂交配率、出飞率的原因。

2.4 雌蜂寿命比较

对野生携粉、不携粉出飞和人工培养出飞的雌蜂寿命进行比较 (图 5), 结果表明: 小蜂平均寿命依次为 10.8、9.0、8.7 d, 野生携粉出飞的小蜂寿命极显著长于野生不携粉出飞和人工培养的小蜂 ($P < 0.01$), 后二者之间的平均寿命无显著差异 ($P > 0.05$), 表明花粉可能对延长小蜂寿命有重要作用。

野生携粉出飞、不携粉出飞以及人工培养的雌蜂在前 4 d 未出现死亡 (图 5), 且活力较强, 因而在小蜂野外放飞应用过程中, 小蜂储存和运输的时间若能控制在 4 d 以内则效果最佳。

表 2 雌蜂自主出飞率与未出飞雌蜂所在的虫瘿状态 (%)

Table 2 Independent eclosion rate of female wasps and gall state with female wasps not flying out

分组 Group	未出飞率 No eclosion rate		出飞率 Eclosion rate
	已咬破虫瘿 Biting through the gall	未咬破虫瘿 No biting through the gall	
单粒 Single	83.33 ±	9.33 ±	7.33 ±
	1.83 Aa	1.25 A	1.25 B
集生 Dense growth	83.98 ±	0.91 ±	15.11 ±
	0.95 Aa	0.30 B	0.78 C
野生 Wild	13.78 ±	0	86.22 ±
	0.77 Bb		0.77 A

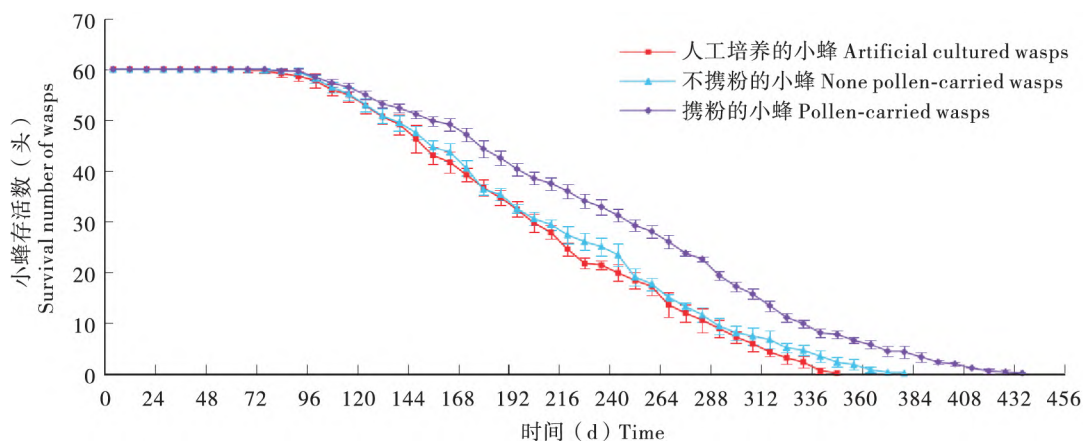


图5 野生与人工培养薛荔传粉雌蜂的存活曲线

Fig. 5 Survival curve of female wasps of *Wiebesia pumilae* in the wild and in artificial culture

3 结论与讨论

薛荔榕小蜂生活在榕树雌花子房形成的虫瘿内,羽化小蜂必须咬破虫瘿壳才能离开寄主 (Anstett, 2001; Yang, 2002), 因此小蜂能否顺利出飞是人工培养成败的标志, 而影响出飞的原因主要有: (1) 培养过程中虫瘿壳含水率的下降, 导致虫瘿壳硬化, 造成榕小蜂开凿虫瘿壁的难度增大, 阻碍雌、雄蜂出飞, 同时, 也导致虫瘿内环境湿度降低, 影响小蜂的活力与寿命 (Patino *et al.*, 1996; Dunn *et al.*, 2008)。尽管设置了高湿度 (RH90%) 培养条件, 但 28℃、27 d 的长培养周期仍旧导致虫瘿壳的严重脱水, 因此, 如何提高虫瘿含水率是亟待克服的技术瓶颈。(2) 雌蜂出飞依赖于雄蜂, 即雄蜂先于雌蜂钻出虫瘿, 通过嗅觉感知雌蜂产生的气味信息寻找虫瘿内未出飞的雌蜂 (Ortiz-Barrientos *et al.*, 2004; Krishnan *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2019), 雄蜂开凿交配孔并与雌蜂交配 (Howard and Blomquist, 2005; Nagamoto *et al.*, 2005), 而后雌蜂扩大交配孔后出飞。本试验结果表明, 在没有交配孔的情况下, 雌蜂的自主出飞率低于 15%, 在 28℃ 雄蜂出飞期果瓣不合并条件下的雌蜂出飞率为 27.63%, 果瓣合并可使雌蜂出飞率达到 51.90%, 推测果瓣开放导致部分已出虫瘿的雄蜂掉落在瓣外, 为雌蜂开凿交配孔的雄蜂数量减少; 同时开放系统削弱了雌蜂产生的气味, 降低了雄蜂对雌蜂精确定位的效率, 从而导致雌蜂出飞率下降。(3) 尽管 28℃ 培养缩短了蛹期薛荔榕小蜂发育时长, 但并不是

薛荔榕小蜂成虫生存的最适温度, 由于一定温度范围内, 榕小蜂寿命随温度降低而延长 (戴志聪等, 2010)。因此, 建议将榕小蜂发育至成熟期的榕果转至相对较低的温度环境中 (例如, 22℃ 或 25℃), 既延长榕小蜂寿命, 提高榕小蜂活力 (提高打洞能力), 也有利于虫瘿提高含水量 (易被榕小蜂打穿), 从而提高榕小蜂的出飞率。

参考文献 (References)

- Anstett MC. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: The case of the fig / wasp mutualism [J]. *Oikos*, 2001, 95 (3): 476–484.
- Chen Y, Li HQ, Ma WL. The reproductive character of *Ficus pumila* var. *pumila*, *F. pumila* var. *awkeotsang* and their pollinators [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2002, 26 (1): 58–63. [陈勇, 李宏庆, 马炜梁. 薛荔和爱玉及其传粉昆虫繁殖特性 [J]. 植物生态学报, 2002, 26 (1): 58–63]
- Cook JM, Rasplus JY. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18 (5): 241–248.
- Dai ZC, Chen YL, Liu L, *et al.* Effects of different storage conditions on survival of *Wiebesia pumilae* [J]. *Journal of Fujian Normal University*, 2010, 26 (6): 109–113, 120. [戴志聪, 陈友铃, 刘亮, 等. 贮藏条件对薛荔榕小蜂存活的影响 [J]. 福建师范大学学报, 2010, 26 (6): 109–113, 120]
- Dunn DW, Yu DW, Ridley J, *et al.* Longevity, early emergence and body size in a pollinating fig wasp – implications for stability in a fig-pollinator mutualism [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77 (5): 927–935.
- Harrison RD. Fig wasp dispersal and the stability of a keystone plant resource in Borneo [J]. *Proceedings of the royal society of London Series B: Biological Sciences*, 2003, 270, S76–S79.
- He KY. Studies on Pollination Ecology of *Ficus pumila* L. var. *pumila* and var. *awketosang* [D]. Taichung: National Chung Hsing

- University, 1991. [何坤耀. 爱玉子与薜荔授粉生态之研究 [D]. 台中: 台湾中兴大学, 1991]
- Howard RW, Blomquist GJ. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons [J]. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50: 371–393.
- Krishnan A, Joshi KA, Abraham A, et al. Finding hidden females in a crowd: Mate recognition in fig wasps [J]. *Acta Oecologica*, 2014, 57: 80–87.
- Liu ZX, Yang P, Zhang Y, et al. Antennae and the role of olfaction and contact stimulation in mate recognition by males of the pollinating fig wasp *Ceratosolen gravelyi* (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Journal of Natural History*, 2019, 53 (13–14): 779–795.
- Lu C, Mo ZG, Liang JZ, et al. Extraction of polysaccharides from *Ficus pumila* L. [J]. *Guangxi Agricultural Sciences*, 2007, 38 (6): 678–680. [陆春, 莫肇高, 梁家作, 等. 薜荔中多糖提取的试验 [J]. 广西农业科学, 2007, 38 (6): 678–680]
- Ma WL, Chen YH, Li HQ. A summarize of the study on fig trees and its pollinators [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17 (2): 209–215. [马炜梁, 陈勇, 李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述 [J]. 生态学报, 1997, 17 (2): 209–215]
- Nagamoto J, Aonuma H, Hisada M. Discrimination of conspecific individuals via cuticular pheromones by males of the cricket *Gryllus bimaculatus* [J]. *Zoological Science*, 2005, 22 (10): 1079–1088.
- Ortiz-Barrientos D, Counterman BA, Noor MAF. The genetics of speciation by reinforcement [J]. *PLoS Biology*, 2004, 2 (12): 2256–2263.
- Patino S, Herre EA, Tyree MT. Physiological determinants of *Ficus* fruit temperature and implications for survival of pollinator wasp species: Comparative physiology through an energy budget approach [J]. *Oecologia*, 1994, 100: 13–20.
- Qin AW, Fan GD, Zhan ZY, et al. Utilization prospect and research status of *Ficus pumila* [J]. *South China Forestry Science*, 2016, 44 (6): 54–57, 73. [秦爱文, 樊国栋, 占志勇, 等. 薜荔的开发前景及研究现状 [J]. 南方林业科学, 2016, 44 (6): 54–57, 73]
- Yang DR, Peng YQ, Song QS, et al. Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna, China [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44 (5): 519–526.
- Wu WS, Fang YL. A study on nutritive composition of the achenia of *Ficus pumila* L. [J]. *Journal of Natural Resources*, 1999, 14 (2): 51–55. [吴文珊, 方玉霖. 薜荔瘦果的营养成分研究 [J]. 自然资源学报, 1999, 14 (2): 51–55]
- Zhang XS, Wu ZY. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* [M]. Beijing: Science Press, 1998. [张秀实, 吴征镒. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1998]
- Zhang Y, Deng GB, Li ZB. Research on effecting factors for reproduction and survivability of pollinating fig wasps in fig–fig wasps mutualism [J]. *Journal of Biology*, 2016, 33 (6): 43–47. [张媛, 邓国宾, 李宗波. 榕–蜂系统中影响传粉榕小蜂繁殖及存活的因素研究 [J]. 生物学杂志, 2016, 33 (6): 43–47]