

寄生蜂性别分配行为^{*}

胡好远^{1**} 朱小力¹ 陈中正¹ 牛黎明² 符悦冠²

(1. 安徽师范大学生命科学学院/安徽省高校生物环境与生态安全省级重点实验室 芜湖 241000;

2. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所/农业部热带农林有害生物入侵监测与控制重点开放实验室/
海南省热带农业有害生物检测监控重点实验室 儋州 571737)

Sex allocation of parasitoid wasps. HU Hao-Yuan^{1**}, ZHU Xiao-Li¹, CHEN Zhong-Zheng¹, NIU Li-Ming², FU Yue-Guan² (1. Key Laboratory of Biotic Environment and Ecological Safety in Anhui Province, College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China; 2. Key Laboratory of Monitoring and Control of Tropical Agricultural and Forest Invasive Alien Pests, Ministry of Agriculture; Key Laboratory of Pests Detection and Control for Tropical Agriculture, Hainan Province; Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou 571737, China)

Abstract Parasitoid wasps are currently hot subjects for the study of sex allocation. The sex determination of these wasps is haplodiploid. Unfertilized haploid eggs develop into males, and fertilized diploid eggs develop into females. Because of factors such as local mate competition and inbreeding a female-biased sex ratio is the evolutionary stable strategy in those wasps. Founder females can adjust the sex ratio of their offspring according to environmental conditions in order to obtain the highest fitness benefits. The theory of local mate competition (LMC) explains the adjustability of the sex ratio, which provides excellent evidence of evolution.

Key words local mate competition, evolutionary stable strategy, adaptation, sex ratio, behavior

摘 要 寄生蜂是性比分配行为领域的研究热点对象,其性别决定方式为单双倍型,一般情况下,未受精的单倍型卵发育成雄蜂,受精的二倍型卵发育为雌蜂。局部配偶竞争和近交等因素使得偏雌性比成为这类生物的进化稳定策略;其性比具有可调节性,产卵个体可以根据对产卵环境的判定来调控后代性比,从而获得最大适合度。在此基础上形成的局部配偶竞争理论阐述了寄生蜂性比的这种可调节性,成为进化论的优秀论据。

关键词 局部配偶竞争,进化稳定策略,适应,性比,行为

自 20 世纪中后期,行为学研究受到世界范围内的重视,成为生物学中极为活跃的分支学科^[1]。关于后代性比(一般指雄性数量的百分比)的动物性别分配行为是动物行为的重要组成部分,因其能够对进化和适应等进行易于操作的定量研究,已经成为进化生物学领域的重要理论基础^[2~5]。单双倍型性别决定方式的寄生蜂是研究动物性别分配行为的热点生物类群^[3,6,7],寄生蜂的雄性个体一般为未受精的单倍型卵发育,而雌性个体由受精的二倍型卵发育。与其它性别决定方式相比,单双倍型是最易进行性比调节的性别决定方式^[8];母体可以通过控制受精作用来调整后代性比^[2]。本

文综述了寄生蜂后代性别分配行为及解释该行为的局部配偶竞争理论的研究进展。

1 寄生蜂的偏雌后代性比

1.1 寄生蜂性比调整的遗传基础

在长期的进化过程中,寄生蜂形成了偏雌性比(female-biased sex ratio)。在蜂类性比调

^{*} 资助项目:公益性行业(农业)科研专项(200803023)、农业部热带农林有害生物入侵监测与控制重点开放实验室开放课题基金(MACKL0904)、重要生物资源保护和利用研究安徽省重点实验室专项基金、安徽师范大学博士科研启动基金。

^{**} 通讯作者, E-mail: haoyuanhu@126.com

收稿日期:2010-03-22,修回日期:2010-08-09

整中,亲代雌蜂与两性后代间亲缘性差异(亲缘性不对称,asymmetry in relatedness)是促使后代性比变化的重要原因。Hamilton 对膜翅目昆虫的这种亲缘性差异进行了阐述^[9]。因为雄蜂由未受精的单倍体卵发育而来,后代雄蜂与亲代雄蜂间无亲缘关系;雌蜂由受精卵发育,后代雌蜂则与两性亲代均有亲缘性。当近交不存在时,亲代雌蜂与两性后代间的亲缘性相等。而近交存在时,单倍体雄蜂与二倍体雌蜂中的遗传物质亲缘性因近交而增加;同时由于后代雌蜂与两性双亲均有亲缘性,而后代雄蜂仅与亲代雌性有亲缘关系,这使得与后代雄蜂相比,后代雌蜂与其亲代雌蜂之间的亲缘性增加更显著;从而导致了近交引起的亲代雌蜂与两性后代间亲缘性差异,亲代雌蜂与后代雌蜂亲缘性更强。这种亲缘性差异被认为是导致膜翅目昆虫性别不均等分配、社会性以及利他行为等的遗传基础^[9,10]。

对蜜蜂等膜翅目昆虫的最新研究表明,核基因中存在补充性别决定位点(complementary sex determiner,csd)^[11-13]。csd 位点杂合时,个体表型为正常雌性个体;csd 位点纯合时,个体表型为无生殖力或无生存力的双倍体雄性;csd 位点单倍时,个体表型为有生殖能力的单倍体雄性。csd 有数十个等位基因,不同等位基因编码 CSD 蛋白结合形成有活性的杂合蛋白复合物,编码的 CSD 蛋白是雌性个体发育的决定性信号,而纯合的 CSD 蛋白则没此功能。这些研究进一步说明了蜜蜂等单双倍体性别决定的分子机理。csd 机制可能存在于膜翅目的一些较为原始的类群中,如广腰亚目、细腰亚目针尾部 and 锥尾部的姬蜂总科。但在小蜂总科、瘿蜂总科、细蜂总科等类群中并不存在^[14]。

1.2 寄生蜂性别分配行为进化上的自然选择压力

进化论认为自然选择是一切适应现象的唯一解释。寄生蜂性比调整中的自然选择压力如下:

1.2.1 局部配偶竞争 Hamilton^[10]认为分布受空间限制的亚种群(subpopulation),如榕小

蜂和一些寄生蜂,其种群具有以下特点:后代具有聚集性,雄性个体不扩散就能完成与多个雌性个体的交配,雌性个体在交配后再进行扩散。交配常发生在有限的环境空间和亲属间,交配时雄性个体间存在争夺交配资源而进行的竞争——局部配偶竞争(local mate competition, LMC),并且经常发生在兄弟间,这显著降低了亲代雌性(建群者 foundresses,对于膜翅目习惯性称建群蜂)的适合度。

1.2.2 近交 对于上述空间分布受限的种群,同样会导致近交经常发生,近交促使了雌性亲代与两性后代间的亲缘性差异产生,建群者与后代中的雌蜂更亲。

1.3 性别分配进化策略和性比的可调节性

在性别分配行为研究中,常把性比视作表型特征。性比具有可调整性,可根据消耗和获利原理进行调整,并获得产卵个体的最大适合度;博弈论(game theory)和进化稳定策略(evolutionary stable strategy, ESS)提供了该领域的研究框架^[15-19]。进化稳定策略指种群中全部或大部分个体拥有的一个共同策略,该策略被种群大部分成员所采用,是比其它策略更优的最佳策略,而具有另一策略突变的个体不具有选择上的优势,从而防止某个突变策略进入该群体^[20]。一旦某种 ESS 确立,偏离者会被自然选择淘汰。在大的随机交配种群中,雌雄两性数量均等成为一种进化稳定策略;如果性比出现偏离,较少比例的性别将更多产出,依赖于频率的选择最终导致两性数量均等^[21]。但在分隔的亚种群中,局部配偶竞争和近交等选择压力使得偏雌性比带来较大的适合度^[10]。性比进化呈现出进化稳定性特点。

性比的适应性表现在根据环境变化的可调整性上。Trivers 和 Willard^[22]第一次提出亲本会随外界环境的改变而调整后代性比,状况好的母体产出高质量雄性后代,在后代雄性竞争中将更加有利,所以高质量的雌体将产出较多雄性后代。在一些哺乳动物类群中,该理论得到证明^[4,23]。生殖方式为单双倍型的寄生蜂,其雌体通过卵受精与否来控制后代性比,使得

性比调整更加容易进行^[2,8]。性比调整依据产卵个体能够获得的最大适合度来进行^[2,6,7,10]。产卵个体的适合度(适合度 $\propto$ 雌体数量+雄体交配受精的雌体数量)可通过其子二代的数量增加来获得,在子一代中表现为雌雄两性数量比例^[10]。性比调整是可以预测的,局部配偶竞争理论给出具体的模型分析了性比调整规律^[24~27]。

2 局部配偶竞争理论的形成和发展

2.1 性别均等不再是普遍规律

Fisher^[21]提出后代两性数量均等是一种进化稳定策略,如果性比出现偏离,较少比例的性别将更多产出,依赖于频率的选择最终导致雌雄比为1:1。Fisher是在假设种群足够大,两性个体间随机交配的基础上,并未考虑到亲缘性差异和种群受限等问题。

Hamilton^[10]对分布受空间限制的亚种群进行了研究,提出了不可变性比(unbeatable sex ratio)的概念,这与Smith^[18]提出的进化稳定性比(evolutionary stable sex ratio)概念是一致的。

$$x = \frac{n-1}{2n} \quad (1)$$

性比 x 为后代中雄性数量的百分比, n 为给定建群者数量。随 n 减少至1,后代性比减少,所产雄性后代数量仅需满足与亲属间雌性个体(姐妹间)进行交配,从而有效地减少了LMC;而雄性后代数量的减少也相对会促进雌性后代数量的增加,从而获得更多的子二代数量,增加了建群者的适合度^[2]。反过来,随建群者数量增加,后代中雄性比例增加带来建群者的适合度增加;这时适合度增加主要体现在雄性后代可以与源于其它母体的雌性后代进行交配,从而增加了子二代的数量。当种群为随机交配的不受限种群时,两性数量趋向均等。

Hardy 和 Mayhew 认为 Hamilton^[10] 和 Fisher^[2]理论间最主要的差异源于对种群交配结构的考虑,随机交配的种群中近交可以认为是偶然的;而非随机交配的分隔种群内,交配主要在亲属间进行,从而导致近交和 LMC 压力增

加,降低了均等性比带来的适合度^[28]。

2.2 局部配偶竞争理论模型

LMC 理论认为在扩散受限制的环境条件下,因近交而产生亲代雌性与后代两性间的亲缘性差异,亲代与雌性后代的亲缘关系更近,倾向于产生偏雌后代性比;产卵个体在数量较少时产出偏雌后代性比,能有效地减少雄性在亲属间的 LMC,增加适合度;随产卵个体数量的增加,后代中雄性比例增加,建群者适合度增加,性比偏雌程度降低^[10,29~33]。该理论打破了传统上认为的两性后代数量均等观点,为探讨种群结构等环境因素对性别分配行为的影响奠定了基础。

Hamilton 在公式(1)中加入近交系数 c ,则进化稳定性比 x 为^[30]:

$$x = \left(1 - \frac{1}{c}\right) \times \frac{n-1}{2n} \quad (2)$$

$c = 4N - 1$, N 为自然种群平均建群者数量(下同), c 反映了种群近交程度。 c 代入公式(2)获得:

$$x = \frac{2N-1}{4N-1} \times \frac{n-1}{n} \quad (3)$$

随给定建群蜂数量(n)增加,后代性比增加;随自然种群平均建群蜂数量(N)降低,种群近交程度增加(c 减小),使定建群蜂数量(n)下的后代性比更加偏雌(图1)。

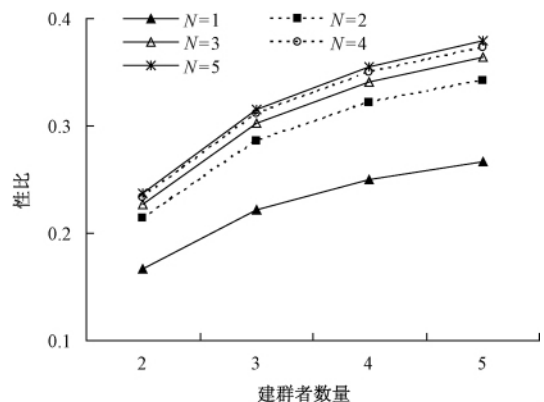


图1 LMC 理论模型

n 为给定建群蜂数量, N 为自然种群平均建群蜂数量;
随 n 或 N 的增加, 后代性比增加。

该公式在不同的研究中有以下几种演化:

Frank^[29]:

$$x = \frac{1}{2}R \times P_{d(n)t} \quad (4)$$

$$\text{其中 } R = \frac{1+F}{1+2F}, P_{d(n)t} = \frac{n-1}{n}, F = \frac{1}{4N-3}$$

R 是亲本与两性后代亲缘性差异,对于单双倍体 $R = (1+F)/(1+2F)$;对于二倍体 $R = 1$; F 是种群近交系数。公式(4)可以推导为(3)。

Herre^[31]:

$$x = \frac{(1-m) \times (2N-1)}{(4N-1)} \quad (5)$$

其中 $m = 1/n$, 该公式同样可以推导为公式(3)。

Werren^[6]:

$$x = \frac{1}{1+G} \times \frac{n-1}{n} \quad (6)$$

$$\text{其中 } G = \frac{2}{2-S}, S = \frac{1}{N}$$

G 为亲代雌蜂与两性后代间亲缘性差异度,在二倍体中 $G = 1$,即获得公式(1);在单双倍体中, G 随近交程度增加而增大; S 为种群近交程度,在完全近交种群中, $G = 2$,在完全非近交种群中, $G = 1$ 。公式(6)也可以演化为公式(3)

研究中存在的其它形式^[34, 35]:

$$x = \frac{2-p}{4-p} \times \frac{n-1}{n} \quad (7)$$

p 为个体在亲属间交配的比例($p = 1/N$)。公式(7)也可以演化为公式(3)。

不同学者使用不同形式的理论模型公式,意在强调不同的因素。公式(5)重点反映各平均建群者数量(N)时,后代性比变化趋势,可用在种间比较。公式(6)突出了亲代雌蜂与后代雌雄两性间亲缘性差异。公式(7)突出了近交程度。理论模型均指出:在统计获得种群平均建群者数量(N)的情况下,可以预测给定建群者数量(n)时的后代性比。理论的假设条件:后代间随机交配、种群无近交衰退、给定的建群蜂之间无亲缘性、多个建群蜂时各个建群蜂后

代数数量和性比一致等^[29, 31]。多数情况下,理论模型与实际模型拟合很好。

LMC 理论研究的主要受试对象为寄生蜂。一些寄生在其它昆虫寄主体内的寄生蜂易饲养、易观察,这使得实验操作相对容易得多,特别是获得了丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 的红眼突变株^[33],可以直接通过红眼区分两建群蜂的后代。传粉榕小蜂以其独特的生活史而成为性别分配领域中理想的受试对象之一。非传粉榕小蜂的雄性多型现象也为 LMC 的研究提供了素材。

2.3 LMC 理论的深入研究

2.3.1 部分 LMC 一些寄生蜂类群的雄性后代可以部分扩散,交配可发生在产卵地之外,称作“部分 LMC”(partial LMC)^[36-38]。非传粉榕小蜂具有在这方面研究的优势。非传粉榕小蜂在榕果外或进入榕果内产卵,为造瘿类或寄生类,一般在榕果发育成熟时同步出蜂,交配并扩散种群,具有形成局部交配的种群结构。同时非传粉榕小蜂的一些种类具有雄性多型现象,雄体具有有翅类型和无翅类型,交配可以发生在榕果内和果外^[30];有翅类型雄体与雌体同时扩散,从而获得可能的交配机会;无翅类型雄体在榕果内交配。研究认为“部分 LMC”时的后代性比高于完全 LMC 时,对于给定数量的非传粉榕小蜂而言,具有有翅类型雄体的种类性比高于那些仅有无翅类型比例的种类^[30, 39-41]。对于一些非传粉榕小蜂而言,无翅类型的雄蜂比例随榕果内小蜂数量的增大而增加^[42]。

2.3.2 不对称 LMC 早期 LMC 研究中,均假定后代同步出蜂,或者各个雌体的后代是独立的。但寄生蜂寄生时可能是混杂的,寄生蜂多次寄生时,产卵和出蜂不同步。较早产卵个体的雄性后代继续留在产卵场所与较迟产卵个体的雌性后代交配,称作不对称 LMC (asymmetrical LMC)^[43, 44]。

Shuker 等发现寄生蜂性比调整与 2 次寄生的时间间隔相关^[43, 44]。当 2 头寄生蜂在同一寄主上先后产卵时,后产卵的寄生蜂后代性比变化与 2 寄生蜂的产卵时间间隔相关;间隔时

间较短时,后产卵者后代中雄性比例较高(2次寄生相隔时间较短,雄性后代可与先产卵者的雌性后代交配,后产卵者适合度增加);但随时间间隔延长,后产卵者的后代性比偏雌显著(太久的相隔时间,导致其后代仅能在亲属间交配,LMC压力增加,性比偏雌)。另外,性比调整与寄主被寄生的比例有关。如果寄主中有已经被寄生的寄主,则寄生蜂的后代性比偏雌程度降低,即使是在未被寄生的寄主上产卵,未被寄生的寄主占有所有寄主的比例越高,性比越低。

2.3.3 近交 研究指出,随种群近交程度增加,寄生蜂后代性比的偏雌程度会增大^[5,6,32,45]。Greeff^[46]指出如果建群者在亲属间进行交配,其后代性比将更加偏雌。但对丽蝇蛹集金小蜂的研究表明,亲属间的交配并未导致建群蜂后代性比产生显著改变^[34,35]。作者在对叶榕传粉榕小蜂 *Ceratosolen solmsi* 的研究中,也发现连续3代在亲属间进行交配建群蜂,其后代性比并未发生显著改变^[47]。可见,近交对寄生蜂性比的影响可能与长期的种群近交程度相关^[34,47]。

2.3.4 LMC理论机理分析 Moore等^[48]指出关于LMC理论的定量研究较少,而性别控制机制很少得到验证。对产卵个体数量的判定和雄性先产是对LMC机理分析中的重点^[48~53]。

一般认为建群蜂对产卵个体数量的判定是导致后代性比随建群蜂数量增加而增大的主要原因^[10,29~33]。寄生蜂之间可以通过直接相遇来感知另一产卵寄生蜂的存在,或通过感知寄主是否已经被寄生以及产卵位点中被寄生的寄主频率等来调整后代性比^[6,33~35]。Kinoshita等^[50]通过放射性元素⁶⁰Co在一定剂量下处理榕果,使得传粉榕小蜂能够正常产卵但卵不能发育,从而实现对不同建群蜂后代的区分;其研究表明建群蜂数量增加确实能促进更多的雄性后代产出。Moore等^[48]证明了传粉榕小蜂对建群蜂数量的判定也可以不是个体间的直接遇见,还能根据榕果中是否已经被其它建群蜂产卵来判定并调整后代性比。可见,建群蜂对

产卵个体的数量判定可以是直接遇见或者是间接根据寄主环境条件变化来获得。

已有研究揭示了在产卵顺序上,雄性可优先产出,其数量不受产卵数量的显著影响^[48~54]。雄性先产使得后代性比随产卵量的增加而减小,这被认为是多个建群蜂产卵时导致后代总体性比偏雌程度降低的重要原因^[53]。Kjellberg等^[51]提出如果雄性先产存在,随建群蜂增多,产卵位点的相对不足可形成后代性比增加,也就是说性比受产卵量数量的频率影响,那么在性比调节中的建群蜂根据对产卵个体数量的判定来调整后代性比的作用可能就不存在。可见,关于LMC理论的机理尚存在不确定性。

2.4 LMC理论的适应精确度

一些研究表明实验模型与理论模型之间存在偏离。早期的研究常常会用一定的新模型来解释这种偏离,试图找出一种或多种完美的模型^[29,30]。Herre等^[3]提出关于性比理论实验模型与理论模型偏离的两个层次的思考:(1)用实验模型来验证理论模型是否正确;(2)分析实验模型与理论模型之间适应性的精确度。Hamilton^[30]和Frank^[29]均提出理论模型的修改方式,力争用新理论模型推翻旧理论模型。而Herre^[32]则认为实验模型与理论模型之间的差异源于适应上的限制因素,进化稳定性比存在进化上的长期适应性,如果给定建群蜂数量接近自然条件下的平均建群蜂数量,实验模型则呈现与理论模型精确匹配;而当给定的建群蜂数量在自然情况下很少出现时,获得的性比将显著偏离理论预测。West和Herre^[45]的结果表明,自然条件下,如果单建群蜂榕果比例较高(选择压力较为稳定),则单建群蜂的后代性比变异范围较小;不同种类间,单建群蜂后代性比变异与自然情况下单建群蜂榕果频率呈负相关;选择压力的稳定程度影响到理论的适应精确度。

物种对环境预测的准确性也影响了后代性比调整,预测准确,则性比调整更精确^[55]。除了LMC之外,寄主大小也影响到寄生蜂后代性

比调整^[6,22]。大寄主可以提供更多的营养,寄生蜂可以产出更大的后代,拥有更大的产卵量^[56];产卵个体产卵时,倾向在大的寄主上产出更多的雌性个体,在小的个体上产出更多的雄性后代^[7,55~57]。如果存在多种因素的作用,则 LMC 的作用大小和适应精确度自然会受到影响。这表明当实验模型与理论预测之间存在差异时,应加深对当前体系的理解^[45]。

3 展望

随着分子生物学手段的运用,一些分子标记逐渐被开发,其中微卫星标记具有高度的多态性、共显性遗传和便于基因分型等特点。使用该标记对寄生蜂种群中的隐存种以及后代与亲代建群者从属关系的区分,可增加对寄生蜂性别分配行为规律的准确认识^[58,59];通过该标记可获得遗传分化程度不同的种群,这将有助于探讨近交程度等种群结构因素对性别分配行为规律的影响程度^[60]。另外,关于 *Wolbachia* 对寄生蜂种群后代性别分配行为规律的影响也值得进一步研究。*Wolbachia* 属细菌是大多数节肢动物及丝虫线虫的细胞内共生菌^[61],一些研究表明,寄生蜂存在较高的 *Wolbachia* 感染率,该菌可能会导致种群性比产生改变^[62,63]。对影响寄生蜂性比因素的综合分析,将有助于增加对性别分配理论适应范围认识。

参 考 文 献

- 尚玉昌. 动物行为学. 北京: 北京大学出版社, 2005.
- Charnov E. L. The Theory of Sex Allocation. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- Herre E. A., West S. A., Cook J. M., et al. Fig-associated wasps: Pollinators and parasites, sex-ratio adjustment and male polymorphism and male polymorphism, population structure and its consequences. In: Choe J. C., Crespi B. J. (eds.). Mating Systems in Insects and Arachnids. Fig-associated wasps: Pollinators and Parasites, Sex-ratio Adjustment and Male Polymorphism, Population Structure and its Consequences. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 226 ~ 239.
- Sheldon B. C., West S. A. Sex ratios. In: Pagel M. D. (ed.). Encyclopedia of Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2002. 1 040 ~ 1 044.
- West S. A., Herre E. A., Sheldon B. C. The benefits of allocating sex. *Science*, 2000, **290**: 288 ~ 290.
- Werren J. H. Labile sex ratios in wasps and bees. *BioScience*, 1987, **37**: 498 ~ 506.
- Godfray H. C. J. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton: Princeton University Press, 1994.
- West S. A., Shuker D. M., Sheldon B. C. Sex-ratio adjustment when relatives interact: a test of constraints on adaptation. *Evolution*, 2003, **59**: 1 211 ~ 1 228.
- Hamilton W. D. The genetical evolution of social behaviour II. *J. Theor. Biol.*, 1964, **7**: 17 ~ 52.
- Hamilton W. D. Extraordinary sex ratios. *Science*, 1967, **156**: 477 ~ 488.
- Beye M., Hasselmann M., Fondrk M. K., et al. The gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein. *Cell*, 2003, **114**: 419 ~ 429.
- Evans J., Shearman D., Oldroyd B. Molecular basis of sex determination in haplodiploids. *Trends Ecol. Evol.*, 2004, **19**: 1 ~ 3.
- Stahlhut J. K., Cowan D. P. Single-locus complementary sex determination in the inbreeding wasp *Euodynerus foraminatus* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Heredity*, 2003, **92**: 189 ~ 196.
- Heimpel G., de Boer J. Sex determination in the Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 2008, **53**: 209 ~ 230.
- Abe J., Kamimura Y., Ito H., et al. Local mate competition with lethal male combat: effects of competitive asymmetry and information availability on a sex ratio game. *J. Evol. Biol.*, 2003, **16**: 607 ~ 613.
- Gross M. R. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends Ecol. Evol.*, 1996, **11**: 92 ~ 98.
- Smith J. M. Game theory and the evolution of behaviour. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 1979, **205**: 475 ~ 488.
- Smith J. M. Evolution and the Theory of Games. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- Smith J. M., Price G. R. The logic of animal conflict. *Nature*, 1973, **246**: 15 ~ 18.
- Maynard, Smith J. Evolution and the theory of games. *Am. Sci.*, 1976, **64**: 41 ~ 45.
- Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- Trivers R. L., Willard D. E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 1973, **179**: 90 ~ 92.
- Sheldon B. C., West S. A. Maternal dominance, maternal

- condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *Am. Nat.*, 2004, **163**: 40 ~ 54.
- 24 Sean N., Stuart A. W., Andrew F. R. Inbreeding and parasite sex ratios. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 2002, **269**: 755 ~ 760.
- 25 West S. A., Reece S. E., Read A. F. Evolution of gametocyte sex ratios in malaria and related apicomplexan (protozoan) parasites. *Trends Parasitol.*, 2001, **17**: 525 ~ 531.
- 26 West S. A., Reece S. E., Read A. F. *Toxoplasma gondii*, sex and premature rejection. *Trends Parasitol.*, 2003, **19**: 155 ~ 157.
- 27 West S. A., Smith T. G., Read A. F. Sex allocation and population structure in apicomplexan (protozoa) parasites. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 2000, **267**: 257 ~ 263.
- 28 Hardy I. C. W., Mayhew P. J. Partial local mating and the sex ratio: indirect comparative evidence. *Trends Ecol. Evol.*, 1998, **13**: 431 ~ 432.
- 29 Frank S. A. Hierarchical selection theory and sex ratios. II. On applying the theory, and a test with fig wasps. *Evolution*, 1985, **39**: 949 ~ 964.
- 30 Hamilton W. D. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: Blum M. S., Blum N. A. (eds.). Reproductive Competition, Mate Choice and Sexual Selection in Insects. Wingless and Fighting Males in Fig Wasps and Other Insects. New York: Academic Press, 1979. 167 ~ 220.
- 31 Herre E. A. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, 1985, **228**: 896 ~ 898.
- 32 Herre E. A. Optimality, plasticity and selective regime in fig wasp sex ratios. *Nature*, 1987, **329**: 627 ~ 629.
- 33 Werren J. H. Sex ratio adaptations to local mate competition in a parasitic wasp. *Science*, 1980, **208**: 1 157 ~ 1 159.
- 34 Reece S. E., Shuker D. M., Pen I., et al. Kin discrimination and sex ratios in a parasitoid wasp. *J. Evol. Biol.*, 2004, **7**: 208 ~ 216.
- 35 Shuker D. M., Reece S. E., Whitehorn P. R., et al. Sib-mating does not lead to facultative sex ratio adjustment in the parasitoid wasp, *Nasonia vitripennis*. *Evol. Ecol. Res.*, 2004, **6**: 473 ~ 480.
- 36 Godfray H. C. J., Cook J. M. Mating system of parasitoid wasps. In: Choe J. C., Crespi B. (eds.). The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids. Mating Systems of Parasitoid Wasps. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 211 ~ 225.
- 37 Hardy I. C. W. Sex ratio and mating structure in the parasitoid Hymenoptera. *Oikos*, 1994, **69**: 3 ~ 20.
- 38 Werren J. H., Simbolotti G. Combined effects of host quality and local mate competition on sex allocation in *Lariophagus distinguendus*. *Evol. Ecol.*, 1989, **3**: 203 ~ 213.
- 39 Fellowes M. D. E., Compton S. G., Cook J. M. Sex allocation and local mate competition in Old World non-pollinating fig wasps. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1999, **46**: 95 ~ 102.
- 40 Flanagan K. E., West S. A., Godfray H. C. J. Local mate competition, variable fecundity and information use in a parasitoid. *Anim. Behav.*, 1998, **56**: 191 ~ 198.
- 41 West S. A., Herre E. A. Partial local mate competition and the sex ratio: a study on non-pollinating fig wasps. *J. Evol. Biol.*, 1998, **11**: 531 ~ 548.
- 42 Niu L. M., Hu H. Y., Huang D. W., et al. Brood size: a major factor influencing male dimorphism in the non-pollinating fig wasp *Sycobia* sp. *Ecol. Entomol.*, 2009, **34**: 696 ~ 701.
- 43 Shuker D. M., Pen I., Duncan A. B., et al. Sex ratios under asymmetrical local mate competition: theory and a test with parasitoid wasps. *Am. Nat.*, 2005, **166**: 301 ~ 316.
- 44 Shuker D. M., Pen I., West S. A. Sex ratios under asymmetrical local mate competition in the parasitoid wasp *Nasonia vitripennis*. *Behav. Ecol.*, 2006, **17**: 345 ~ 352.
- 45 West S. A., Herre E. A. Stabilizing selection and variance in fig wasp sex ratios. *Evolution*, 1998, **52**: 475 ~ 485.
- 46 Greeff J. M. Alternative mating strategies, partial sibmating and split sex ratios in haplodiploid species. *J. Evol. Biol.*, 1996, **9**: 855 ~ 869.
- 47 Hu H. Y., Ma G. C., Niu L. M., et al. The effects of relatedness on offspring sex ratio in pollinating fig wasps. *Evol. Ecol. Res.*, 2010, **12**: 143 ~ 150.
- 48 Moore J. C., Compton S. G., Hatcher M. J., et al. Quantitative tests of sex ratio models in a pollinating fig wasp. *Anim. Behav.*, 2002, **64**: 23 ~ 32.
- 49 Kinoshita M., Kasuya E., Yahara T. More highly female-biased sex ratio in the fig wasp, *Blastophaga nipponica* Grandi (Agaonidae). *Res. Popul. Ecol.*, 1998, **40**: 239 ~ 242.
- 50 Kinoshita M., Kasuya E., Yahara T. Effects of time-dependent competition for oviposition sites on clutch sizes and offspring sex ratios in a fig wasp. *Oikos*, 2002, **96**: 31 ~ 35.
- 51 Kjellberg F., Bronstein J. L., van Ginkel G., et al. Clutch size: a major sex ratio determinant in fig pollinating wasps? *Comptes Rendus Biologie*, 2005, **328**: 471 ~ 476.
- 52 Moore J. C., Zavodna M., Compton S. G., et al. Sex ratio strategies and the evolution of cue use. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 2005, **72**: 1 287 ~ 1 294.
- 53 Raja S., Suleman N., Compton S. G., et al. The

- mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 2008, **275**: 1 603 ~ 1 610.
- 54 孙宝发, 王瑞武, 胡忠. 榕小蜂的产卵模式及其对子代性比的影响. *动物学研究*, 2009, **30**: 559 ~ 564.
- 55 West S. A., Reece S. E., Sheldon B. C. Sex ratios. *Heredity*, 2002, **88**: 117 ~ 124.
- 56 Charnov E. L., Los-den Hartogh R. L., Jones W. T., *et al.* Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 1981, **289**: 27 ~ 33.
- 57 West S. A., Flanagan K. E., Godfray H. C. J. The relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zuelferi* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Anim. Ecol.*, 1996, **65**: 631 ~ 639.
- 58 Molbo D., Machado C. A., Sevenster J. G., *et al.* Cryptic species of fig-pollinating wasps: implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2003, **100**: 5 867 ~ 5 872.
- 59 Zavodna M., Knapp S. M., Compton S. G., *et al.* Reconstruction of fig wasp mating structure: How many mothers share a fig? *Ecol. Entomol.*, 2007, **32**: 485 ~ 491.
- 60 Yu H., Zhang T. X., Hu H. Y., *et al.* Isolation of microsatellite loci in the pollinating fig wasp of *Ficus hispida*, *Ceratosolen solmsi*. *Insect Sci.*, 2008, **15**(4): 303 ~ 306.
- 61 Werren J. H. Biology of *Wolbachia*. *Annu. Rev. Entomol.*, 1997, **42**: 587 ~ 609.
- 62 Chen L. L., Cook J. M., Xiao H., *et al.* High incidences and similar patterns of *Wolbachia* infection in fig wasp communities from three different continents. *Insect Sci.*, 2010, **17**(2): 101 ~ 111.
- 63 Dedeine F., Vavre F., Fleury F., *et al.* Removing symbiotic *Wolbachia* bacteria specifically inhibits oogenesis in a parasitic wasp. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2001, **98**: 6 247 ~ 6 252.