大果榕亚组三种榕树传粉榕小蜂核型研究*

武士波[1,2] 柳 青[1,2] 杨 培[1] 杨大荣[1**]

(1. 热带森林生态学重点实验室 中国科学院西双版纳热带植物园 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

摘 要 研究了木瓜榕(*Ficus auriculata* Loureiro)、苹果榕(*F. oligodon* Miquel)及未知榕(*Ficus* sp.)3 种榕树传粉榕小蜂的核型。结果表明:3 种榕树对应的传粉榕小蜂具有非常相似的核型,染色体数目相同为 2n = 10,染色体全部为中着丝粒染色体;核型公式 2n = 2X = 10 = 10M,核型均为 Stebbins-1A 型。以臂比不对称性系数 D_c 和相对长度不对称性系数 D_t 作二维散点图,*Ceratosolen emarginatus* Mayr (木瓜榕传粉榕小蜂)和 *C. emarginatus* Mayr (苹果榕传粉榕小蜂)具有非常相近的核型不对称系数,核型不对称性大于 *Ceratosolen* sp.(未知榕传粉榕小蜂),显示出两者更近的亲缘关系,而 *Ceratosolen* sp.(未知榕)与前两者亲缘关系较远。此外,比较了 *Ceratosolen* 属和 *Blastophaga* 属在核型方面的差异,认为染色体数目包括染色体形态能够作为准确区分 *Ceratosolen* 属和 *Blastophaga* 属的依据,并对 *Ceratosolen* 属的核型进化进行了初步探讨。

关键词 传粉榕小蜂,染色体,核型,核型不对称性系数

Karyotype analysis of pollinating wasps (Hymenoptera: Agaonidae) of three *Ficus* species

WU Shi-Bo[1,2] LIU Qing[1,2] YANG Pei[1] YANG Da-Rong[1**]

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Metaphase chromosomes and karyotypes of *Ceratosolen emarginatus* Mayr (*Ficus auriculata* Loureiro), *C. emarginatus* Mayr (*F. oligodon* Miquel) and *Ceratosolen* sp. (*Ficus* sp.) were investigated and compared. The results show that these three species have a highly similar karyotype with a diploid number of 2n = 10 and all chromosomes large and metacentric. The karyotype formula is 2n = 2X = 10 = 10M. The karyotype is of the type 1A according to the criteria of Stebbins (1971). A plot of two body dimensions indicates that *Ceratosolen* sp. (*Ficus* sp.) is less asymmetrical than *C. emarginatus* (*F. auriculata*) and *C. emarginatus* (*F. oligodon*). In other words, *C. emarginatus* (*F. auriculata*) and *C. emarginatus* (*F. oligodon*) are a much more closely related than either species is to *Ceratosolen* sp. (*Ficus* sp.). Moreover, a comparison of the karyotypes of *Ceratosolen* and *Blastophaga* indicates that chromosome number and morphology can be used to distinguish these two genera. Likely scenarios for the evolution of the *Ceratosolen* karyotype are discussed.

Key words pollinating fig wasps, chromosome, karyotype, karyotype asymmetry coefficients

榕树是榕属(*Ficus*)植物的总称,隶属于荨麻目(Urticales),桑科(Moraceae)。目前,世界上已知榕树 800 余种(Berg, 2003)。在热带雨林中,榕属植物是热带植物区系中最大的木本属种之一(Janze, 1979; Wiebes, 1979; 许再富, 1994; 杨大荣和李朝达, 1997; 杨大荣, 1999; 杨大荣等, 1999)。榕树必须依赖其专一的传粉昆虫榕小蜂为其传粉才能产生有性繁殖。榕小蜂体型微小,属膜翅目(Hymenoptera),小蜂总科(Chalcidoidea),榕小蜂科(Agaonidae),它只有在专一的榕树隐头果内才能繁衍和生存。在长期的互惠进化过程中,榕树与传粉榕小蜂之间形成了

* 资助项目:国家自然科学基金(30970403;30970439)。

**通讯作者,E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期:2011-03-15,接受日期:2011-09-27

高度专一的榕—蜂互惠共生系统,是研究动植物协同进化的经典模型之一。即每一种榕树专一性地由一种榕小蜂传粉才能繁殖有性后代;每一种榕小蜂也只给一种榕树传粉并在该种榕树隐头果内的短花柱雌性小花上产卵繁殖后代,两者间的互惠共生关系是昆虫与植物协同进化系统中最为特化的,它们的相互关系已经发展到"一对一"的不可互缺的高级阶段(Galil, 1973,1986; Wiebes, 1979, 1994; 杨大荣等, 1999; 杨大荣和王瑞武, 2000)。

目前,有关传粉榕小蜂核型的研究仅报道一例,即俄罗斯的 Gokhman 和 Mikhailenko (2010) 对无花果(*Ficus carica* L.)的传粉榕小蜂 *Blastophaga psenes* L. 的核型进行了研究。除此以外,到目前未见对其它榕树传粉小蜂核型的研究文献报道。究其原因主要是存在技术上的障碍(Gokhman and Kuznetsova,2006),因为要获得清晰、良好的榕小蜂核型必须同时满足 2 个先决条件:其一,必须拥有一定数量分裂旺盛的有丝分裂或者减数分裂组织,此类寄生蜂要求预蛹期虫体为材料;其二,研究材料必须得到确切的种类鉴定。由于种类鉴定一般依靠成虫个体的特征进行,而寄生性小蜂具有特殊的生活史,使得在初蛹阶段无法对其进行正确鉴定;此外,榕树及榕小蜂材料的分散分布等原因也成了采集和试验的巨大障碍。这些都极大限制了榕小蜂染色体的研究(Gokhman and Gumovsky, 2009)。

木瓜榕(*Ficus auriculata* Loureiro)、苹果榕(*F. oligodon* Miquel)和未知榕(*Ficus* sp.)3 种榕树隶属于聚果榕亚属(subgen. *Sycomorus*),聚果榕组(set. *Sycomorus*),大果榕亚组(subset. *Neomorphe*),均为雌雄异株榕树。木瓜榕和苹果榕是西双版纳的常见种,这 2 种榕树在外部形态特征上非常相近,被认为是同一种榕树的不同地理型,两者对应的传粉榕小蜂在外部形态上也没有明显的差别,Rasplus 于 2003 年个人鉴定认为两者的传粉榕小蜂为同一种,即 *Ceratosolen emarginatus* Mayr,作者在文中采用这一观点。未知榕 *Ficus* sp. 主要沿河流分布,在西双版纳分布有 3 个种群,一处在勐仑与勐醒之间的南醒河沿岸,一处在勐醒至勐远的沟谷溪流边,另一处位于勐远至龙林的瀑布边。该种榕树在形态上与木瓜榕、苹果榕有很大差异,其传粉榕小蜂与后两者的相比也表现出很大不同,前者个体明显小于后两者,产卵器长度和发育历期也较前两者短(杨培,2010)。

本文选择木瓜榕、苹果榕和未知榕 *Ficus* sp. 对应的传粉榕小蜂为材料进行染色体核型研究,目的是明确 3 种榕树对应的传粉小蜂核型特征,并从核型的角度明确 3 种小蜂的分类关系,也可以为研究榕—蜂这一典型的互利共生系统提供细胞学基础资料。

1　材料与方法

1.1　研究材料

本研究所用的材料为木瓜榕、苹果榕和未知榕 *Ficus* sp. 3 种榕树对应的传粉榕小蜂(表 1)。在西双版纳热带植物园的沟谷雨林中选择木瓜榕实验样树,苹果榕样树选择在植物园的榕树园内,在离植物园最近的南醒河边选择 *Ficus* sp. 的实验样树。

1.2　榕果套袋放蜂

每种榕树各选择样树一棵,待各样树刚刚萌发结果时,用纱网袋(20×20, 120 筛目)进行套袋隔离为避免非传粉榕小蜂的干扰。根据 3 种榕树发育特征,计算发育时间,将进入雄花期的时间与控制放蜂榕树进入雌花期时间大致相同的榕树作为蜂源树备用。待榕果进入接收期,采集蜂源单果放蜂 2~4 头,再将纱网袋套好,等到榕果发育至间花期采集进行后续试验。

表 1　大果榕亚组 3 种榕树及其对应传粉榕小蜂
Table 1　Three species in subsection *Neomorphe* and their pollinators

榕树 Fig trees	传粉榕小蜂 Pollinators
木瓜榕 *Ficus auriculata*	*Ceratosolen emarginatus*
苹果榕 *F. oligodon*	*C. emarginatus*
未知榕 *Ficus* sp.	*Ceratosolen* sp.

1.3　传粉榕小蜂染色体制备

将发育至间花期合适取材的榕果采摘回实验室并切开,从瘿花中剥离出榕小蜂幼虫,迅速用昆虫针挑取放入 Ringer 液或蒸馏水中冲洗 2~3 次,然后再放入 Ringer 液中,用昆虫针在解剖镜下解剖出脑组织,并迅速挑入含秋水仙素浓度为 0.07~0.08 mg/mL 的小牛血清培养液中,置(25 ±

2)℃的恒温培养箱进行培养，经 3～4 h 后将材料放入浓度为 1% 的柠檬酸钠溶液在(25 ± 2)℃下低渗 30～50 min，加入新配制的卡诺氏固定液(甲醇∶冰醋酸 = 3∶1)4℃冰箱处理 1～3 h，之后将材料移至滴有 60% 冰醋酸的干净载玻片上处理 30～60 min，使组织充分软化，然后用解剖针充分撕碎材料，自然条件下晾干，5% Gimsa 染色，运用 ZEISS Discovery V12 显微拍照。

1.4　核型分析

每种小蜂选取 30 个良好的有丝分裂中期细胞，统计细胞的染色体数目，并从中选取 5 个染色体分散程度好的细胞，核型类别参照 Stebbins (1971) 的分类原则，核型相关参数分析按照 Levan 等(1964)的方法计算：

(1) 臂比(r) = $\frac{长臂}{短臂}$，差值(d) = 长臂 − 短臂，

(2) 着丝粒点指数(CI) = $\frac{短臂}{染色体全长} \times 100$，

(3) 相对长度(RL) = $\frac{染色体长度}{染色体组总长度} \times 100$。

核型不对称性的定量测量及二维作图方法按照熊治廷等(1992)提出的方法稍作改动进行操作，数据再经标准化后作图：

$$D_c = \frac{m}{k}\sum_{i=1}^{\frac{kx}{m}}\left(1-\frac{1}{r_i}\right),\ D_t = \sum_{i=1}^{\frac{kx}{m}}\left|l_i - \frac{mL}{kx}\right|,$$

式中 D_c 表示臂比不对性系数；D_t 表示相对长度不对称性系数；r 为臂比；l 为 m 条同源染色体的平均相对长度，k = 倍性，此处为 $k = 2$；x = 基数，此处为 $x = 5$；m = 测量平均臂比时同源染色体数，此处为 $m = 2$；令 $L = 100$。

2　结果与分析

每种榕小蜂各选择染色体分散良好、形态稳定的 5 个细胞，进行染色体计数和测量相关的核型参数。

C. emarginatus（木瓜榕传粉榕小蜂）的染色体数目为 2n = 10，染色体全部为中着丝粒染色体（图 1）；核型公式为 2n = 2X = 10 = 10M，染色体相对长度变化范围为 11.545～8.834，最长与最短染色体的比值为 1.307，不对称性核型为 Stebbins－1A 型（表 2），核型不对称系数 D_c 为 0.798，D_t 为 0.500（表 3）。

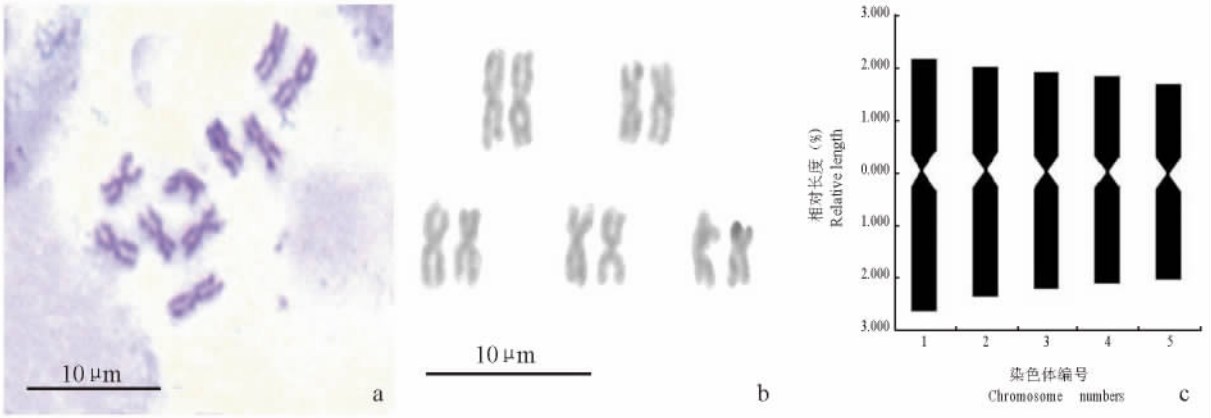

图 1　木瓜榕传粉榕小蜂 *Ceratosolen emarginatus* 有丝分裂中期染色体核型及核型模式图

Fig. 1　The metaphase chromosomes and karyotype and ideogram of *Ceratosolen emarginatus* (*F. auriculata*)

a. 有丝分裂中期染色体；b. 染色体核型；c. 染色体核型模式图。

a. the metaphase chromosomes; b. karyotype of *C. emarginatus*; c. ideogram of *C. emarginatus*.

C. emarginatus（苹果榕传粉榕小蜂）的染色体数目为 2n = 10，全部为中着丝粒染色体（图 2），核型公式为 2n = 2X = 10 = 10M，染色体相对长度变化范围为 11.189～8.838，最长与最短染色体的比值为 1.266，不对称性核型为 Stebbins－1A 型（表 2），核型不对称系数 D_c 为 0.805，D_t 为 0.500（表 3）。

Ceratosolen sp.（未知榕传粉榕小蜂）与前两者

相比具有相同的染色体数目 2n = 10,染色体全为中着丝粒染色体(图 3);核型公式为 2n = 2X = 10 = 10M,染色体相对长度变化范围为 11.448 ~ 8.906(表 2),最长与最短染色体的比值为 1.285,不对称性核型为 Stebbins - 1A 型(表 2),核型不对称系数 D_c 为 0.668,D_t 为 0.499(表 3)。

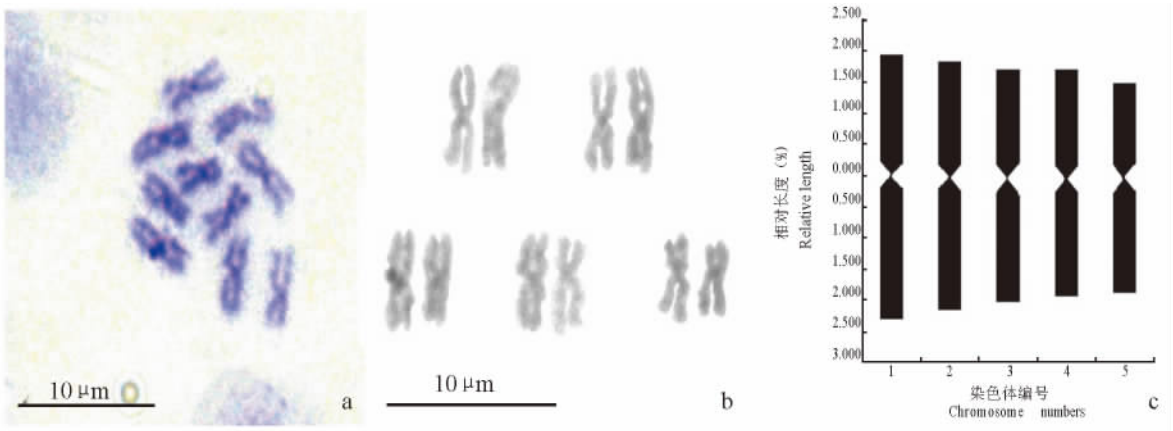

图 2　苹果榕传粉榕小蜂 *Ceratosolen emarginatus* 有丝分裂中期染色体核型及核型模式图

Fig. 2　The metaphase chromosomes and karyotype and ideogram of *Ceratosolen emarginatus* (*F. oligodon*)

a. 有丝分裂中期染色体; b. 染色体核型; c. 染色体核型模式图。

a. the metaphase chromosomes; b. karyotype of *C. emarginatus*; c. ideogram of *C. emarginatus*.

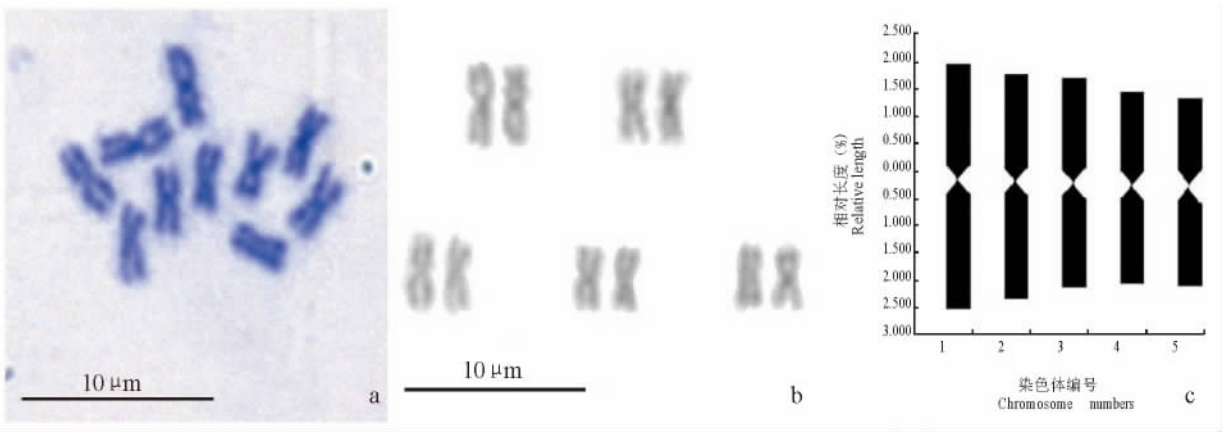

图 3　未知榕 *Ficus* sp. 传粉榕小蜂 *Ceratosolen* sp. 有丝分裂中期染色体核型及核型模式图

Fig. 3　The metaphase chromosomes and karyotype and ideogram of *Ceratosolen* sp. (*Ficus* sp.)

a. 有丝分裂中期染色体. b. 染色体核型. c. 染色体核型模式图。

a. the metaphase chromosomes; b. karyotype of *C. emarginatu*; c. ideogram of *C. emarginatus*.

3　讨论

3.1　核型特征的异同

本实验所研究的 3 种榕树对应的传粉榕小蜂隶属小蜂总科榕小蜂科 *Ceratosolen* 属。研究结果表明,三者具有非常相似的核型,染色体数目相同为 2n = 10,全部为中部着丝粒染色体,核型均为 Stebbins - 1A 型,核型公式 2n = 2X = 10 = 10M;此外,在染色体相对长度方面,三者也没有表现出明显差异。

然而,三者的核型不对称性比较结果显示,三者在核型对称性方面仍然存在一定的差别,其中,*C. emarginatus*(木瓜榕)和 *C. emarginatus*(苹果榕)具有非常相近的核型不对称系数,核型不对称

性大于 *Ceratosolen* sp.（未知榕），显示出两者具有更近的亲缘关系，而 *Ceratosolen* sp.（未知榕）与前两者亲缘关系较远（图 4，表 3）。这一结果支持 Rasplus 的观点，也在一定程度上佐证了一直以来对 3 种榕树分类关系的鉴定，即木瓜榕和苹果榕属同一种榕树的不同地理型（Berg and Corner，2005），而 *Ficus* sp. 是与这两者截然不同的种。

3.2　染色体数目反应属级阶元线索

结合柳青等在对叶榕（*F. hispida* Linnaeus）传粉榕小蜂 *C. solmsi* Mayr 以及鸡嗉子榕（*F. semicordata* Buchanan－Hamilton *ex* Smith）传粉榕小蜂 *C. gravelyi* Grandi 的染色体研究（与柳青交流），作者发现 *Ceratosolen* 属 5 种传粉小蜂核型特征表现出高度的稳定性，染色体数目都为 2n＝10（n＝5），染色体类型全部为中着丝粒染色体，可以推测这一核型特征可能是 *Ceratosolen* 属的属征。

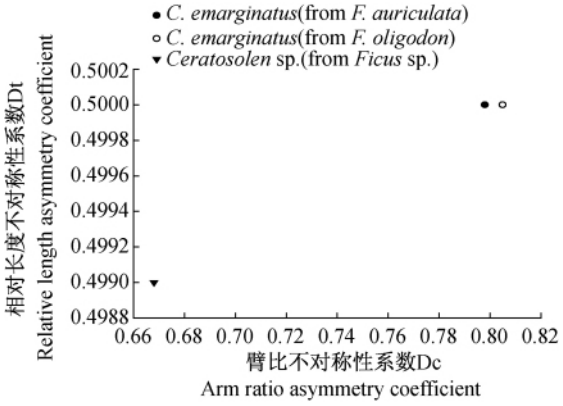

图 4　*C. emarginatus*（木瓜榕）、*C. emarginatus*（苹果榕）和 *Ceratosolen* sp.（未知榕）核型不对称性比较

Fig. 4　Comparison of karyotype asymmetry among *C. emarginatus*（*F. auriculata*）、*C. emarginatus*（*F. oligodon*）and *Ceratosolen* sp.（*Ficus* sp.）

表 2　3 种榕树传粉榕小蜂核型分析参数

Table 2　Karyomorphological parameters of the three pollinators（means ± SE）

榕小蜂种类 Fig wasps	染色体编号 Chromosome numbers	臂比值 *r* Arm ratio	差值 *d* Deference between long arm and short arm	着丝粒点指数 *CI*（%）Centromeric index	相对长度 RL（%）Relative length	染色体类型 Chromosome type
C. emarginatus（木瓜榕）	1	1.163 ± 0.049	0.299 ± 0.071	48.507 ± 0.357	11.545 ± 0.002	M
	2	1.159 ± 0.057	0.288 ± 0.094	48.562 ± 0.468	10.660 ± 0.002	M
	3	1.071 ± 0.024	0.122 ± 0.040	49.393 ± 0.199	9.874 ± 0.002	M
	4	1.230 ± 0.053	0.336 ± 0.060	48.319 ± 0.301	9.086 ± 0.001	M
	5	1.365 ± 0.099	0.506 ± 0.123	47.469 ± 0.613	8.834 ± 0.001	M
C. emarginatus（苹果榕）	1	1.196 ± 0.074	0.374 ± 0.142	48.130 ± 0.709	11.189 ± 0.003	M
	2	1.190 ± 0.071	0.337 ± 0.116	48.313 ± 0.579	10.493 ± 0.001	M
	3	1.155 ± 0.054	0.255 ± 0.081	48.725 ± 0.404	9.944 ± 0.002	M
	4	1.139 ± 0.043	0.241 ± 0.079	48.797 ± 0.396	9.535 ± 0.002	M
	5	1.290 ± 0.034	0.408 ± 0.054	47.958 ± 0.271	8.838 ± 0.002	M
Ceratosolen sp.（未知榕）	1	1.208 ± 0.052	0.455 ± 0.116	47.726 ± 0.581	11.448 ± 0.003	M
	2	1.171 ± 0.034	0.332 ± 0.066	48.339 ± 0.332	10.447 ± 0.003	M
	3	1.150 ± 0.041	0.281 ± 0.078	48.595 ± 0.389	9.752 ± 0.001	M
	4	1.126 ± 0.026	0.233 ± 0.048	48.836 ± 0.241	9.446 ± 0.002	M
	5	1.120 ± 0.081	0.336 ± 0.120	48.322 ± 0.600	8.906 ± 0.003	M

Gokhman 和 Mikhailenko（2010）对无花果（*F. carica*）的传粉小蜂 *B. psenes* 的研究结果表明，*B. psenes* 的染色体数目为 2n（♀）＝12，具有 5 对中着丝粒染色体和 1 对较小的端着丝粒染色体。这一结果与 *Ceratosolen* 属的核型特征具有很大差

异,这说明染色体数目包括染色体形态能够作为准确区分 *Ceratosolen* 属和 *Blastophaga* 属的依据。

表 3　3 种传粉榕小蜂核型不对称性系数

Table 3　Karyotype asymmetry coefficients of chromosome complements of the three pollinators

小蜂种类 Fig wasps	臂比不对称性系数 D_c Arm ratio asymmetry coefficient	相对长度不对称性系数 D_t Relative length asymmetry coefficient
C. emarginatus(木瓜榕)	0.798	0.500
C. emarginatus(苹果榕)	0.805	0.500
Ceratosolen sp.(未知榕)	0.668	0.499

3.3　榕小蜂的适应与核型进化

榕小蜂在榕果内营寄生生活,并在榕果内完成一生的生长发育,包括雌雄小蜂的交配也必须在榕果内完成,这种高度特化的生活方式保证了榕—蜂共生体系的稳定,但也造成了榕小蜂较高比例的近亲交配行为,进而阻碍了不同榕小蜂群落之间基因的交流。从目前的研究结果来看,*Ceratosolen* 属染色体核型高度稳定,变化微乎其微,这种相对保守的核型特征可能与榕小蜂特殊的生活史有很大的关系。

近百年来,动物核型进化研究一直存在着争论。有关昆虫核型演化趋势的讨论,主要集中在染色体数目增减上,而对于核型的对称性演化方向的研究少有报道。从目前的研究文献来看,是以染色体向着数目增加这一进化趋势为主(陈航等,2008)。如 Imai 等(1977)在研究膜翅目蚁科的染色体后认为:低染色体数目为原始,高染色体数是通过染色体的断裂、多倍化及重复等演化而成。Crozier (1977)在研究蚁类染色体时也得出了相同的结论;但 Thomas(1987)认为异翅目染色体进化具有双向性,即一部分种类染色体为增加,另一部分为减少。就榕小蜂的核型研究结果而言,*Ceratosolen* 属核型为 Stebbins-1A 型,属于最对称的核型类型;相比较,*Blastophaga* 属核型为 Stebbins-2A 型,已经呈现出不对称性的变化。

当然,仅仅依据现有的结果难以勾画出整个榕小蜂科核型进化趋势,在以后的工作中,必须更加广泛而全面的涉及更多的属、种并结合染色体各种显带技术如银染带、C 带、G 带以及荧光原位杂交(FISH)等技术方法以便对榕树传粉榕小蜂细胞遗传学进行更加精细和深入的研究。

参考文献(References)

Berg CC, 2003. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceaea 3: *Ficus* subgenus *Ficus*. *Blumea*, 48(3):529—550.

Berg CC, Corner EGH, 2005. Flora Malesiana, National Herbarium Nederland, University Leiden Branch. Volume. 17. 338—343.

Crozier RH, 1977. Evolutionary genetics of the Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 22:263—288.

Galil J, 1973. Pollination in dioecious figs: Pollination of *Ficus fistulosa* by *Ceratosolen hewitti*. Garden Bulletin of Singapore. Volume 26. U. S. Government Printing Office. 303—311.

Galil J, Eisikowitch D, 1986. On the pollination ecology of *Ficus religiosa* in Israel. *Phytomorphology*, 18:356—363.

Gokhman VE, Gumovsky AV, 2009. Main trends of karyotype evolution in the superfamily Chalcidoidea (Hymenoptera). *Comparative Cytogenetics*, 3(1):63—69.

Gokhman VE, Kuznetsova VG, 2006. Karyotypes of parasitic Hymenoptera: Diversity, evolution and taxonomic significance. *Insect Sci.*, 13(4):237—241.

Gokhman VE, Mikhailenko AP, 2010. Chromosomes of *Blastophaga psenes* (Hymenoptera: Agaonidae). *J. Hymenopt. Res.*, 19:187—188.

Imai HT, Crozier RH, Taylor RW, 1977. Karyotype evolution in Australian ants. *Chromosoma*, 59(4):341—393.

Janzen DH, 1979. How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10:13—51.

Levan AK, Fredga, Sandberg AA, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52(2):201—220.

Stebbins GL, 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants, (Chapter 5: Morphological, Physiological, and Cytogenetic Significance of Polyploidy). 124—154.

Thomas DB, 1987. Chromosome evolution in Heteroptera (Hemiptera): Agmatoploidy versus aneupoidy. *Ann. Rev. Entomol. Soc. Amer.*, 80(6):720—730.

Wiebes JT, 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:1—12.

Wiebes JT, 1994. The Indo-Australian Agaoniae (pollinators of figs), Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, North-Holland, Amsterdam, Oxfoxd, New York, Tokyo. 1—208.

陈航，陈晓鸣，冯颖，杨子祥，石雷，2008. 胶蚧属 7 种紫胶虫染色体的核型与演化分析. 林业科学研究，21(4):446—450.

熊治廷，洪德元，陈瑞阳，1992. 核型不对称性的一种定量测定法及其在进化研究中的应用. 植物分类学报，30(3):279—288.

许再富，1994. 榕树－滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物. 生物多样性，2(1):21—23.

杨大荣，1999. 我国对榕小蜂和榕树协同进化研究的进展. 资源昆虫学研究进展. 昆明:云南科技出版社. 22—29.

杨大荣，李朝达，1997. 西双版纳热带雨林中榕树动物群落结构与多样性研究. 动物学研究，18(2):189—196.

杨大荣，李朝达，韩灯保，1999. 热带雨林片断化对榕小蜂和榕树物种的影响. 动物学研究，20(2):126—130.

杨大荣，王瑞武，2000. 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，13(5):477—484.

杨培，2010. 大果榕亚组三种榕树榕—蜂互惠共生关系的研究. 博士学位论文. 北京:中国科学院研究生院.