榕树-传粉者共生体系的协同进化与系统学研究进展及展望

尧金燕 赵南先 陈贻竹*

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 榕树-传粉者共生体系是目前植物与昆虫协同进化研究中的典型模式之一。国内外已经开展了大量的相关研究, 从不同方面探讨了其特殊的一一对应的共生关系。榕树-传粉者的专一性互惠共生关系中蕴含了与系统发育有关的多因子协同进化的机理, 因此, 进行系统发育研究将有助于更好地揭示榕树-传粉者的协同进化历史和理解二者的专一性互惠共生关系。本文简单地介绍了目前榕树及其传粉者共生体系的研究状况之后, 论述了榕树-传粉者协同进化的系统发育分子生物学研究成果。同时针对国际上在榕属植物的传统的系统与分类研究中存在的一些分歧及榕树传粉者亚科分类不匹配等问题, 回顾了榕属的分类研究进展及其与传粉者的关系。最后, 结合我国榕树与传粉者共生体系的研究状况对我国榕属的重新分类和系统发育研究作了展望。

关键词 榕树-传粉者 互惠共生 协同进化 分类 分子系统发育

BRIEF REVIEW OF FIG-POLLINATOR COEVOLUTION AND *FICUS* CLASSIFICATION

YAO Jin-Yan ZHAO Nan-Xian and CHEN Yi-Zhu*

(South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract *Ficus* is the keystone plant in tropical forests, and it also occurs in subtropical and even temperate areas. More than 700 species in the genus *Ficus* (Moraceae: *Ficus*) and their species-specific pollinator, the fig wasp, (Chalcidoidae: Agaonidae) has been discovered. The interactions between them, which have become an obligate mutualist relationship, have a very long evolutionary history. Pollen dispersal in figs is completely dependent on fig wasps, which enter the syconium where viable seeds are produced. Fig pollinators are uniquely dependent on the fig for the completion of their life cycle. Each fig species attracts its own species of fig wasp by emitting specific volatile compounds during their receptive period and these wasps lay their eggs in the developing ovary of the host fig species. As ovipositing female wasps simultaneously carry pollen from other syconia and pollinate figs actively or passively, they show peculiar morphological and behavioral adaptations to figs and a life cycle highly synchronous with fig inflorescence. Such specialization and interactions make diversity in species, genetics, morphology and behavior in pollinators and their host plants an exciting example for studying interspecific coevolution. Although fig-pollinator symbiosis is now widely regarded as a model system of plant-insect coevolved mutualism, little is known about the history and process of their interactions. Current experiments and observations have suggested the fig/fig wasp obligate mutualism (this is not a complete sentence but I am not sure what the author is trying to say here). However, present fig and fig wasp classifications, which are based on morphological characteristics and their interactions, are still incomplete and controversial. This short review summarized the knowledge and questions on coevolved mutualism, the molecular phylogeny of fig/fig pollinator symbionts and the traditional classification of *Ficus*. Studies on the interactions between fig/fig pollinator and re-classification of *Ficus* in China based on molecular phylogeny were also discussed. Research on the phylogeny of about 100 species of fig trees, which mainly occur in tropical and subtropical areas in China, has just started and only a few reports on fig pollination biology and ecology exist. Much work should be done to make a thorough study of both symbiotic partners. Though systematic classification of *Ficus* is the basis of the coevolutionary study, application of molecular phylogeny is also necessary and feasible, which will promote further research and understanding of plant-insect coevolution in China.

Key words Fig-pollinator, Mutualism, Coevolution, Classification, Molecular phylogeny

榕树及其传粉者是植物与昆虫之间互惠共生关系最密切、最古老的一类生物(Galil *et al.* ,1973)。据化石记载,它们的这种关系早在白垩纪时期就已确立。但是,人们对它们的认识并着手研究始于上世纪 50 年代,近 20 年才成为研究的热点。世界各地不同种类的榕树意味着多种基本相似但又显著不同传粉系统的变体,这为解决进化生物学上的基本问题提供了试验模型,为研究协同进化和物种形成过程提供了素材,并为检验关于性别比的进化所提出的各种假设提供了材料。榕树与传粉者之间一对一的伙伴关系也为现存种群的保护生物学提出了新的课题(马炜梁等,1997)。上世纪 70 年代以来,各国学者已经从系统与进化、生物地理学、生态学、分子生物学、生物多样性等多个领域开展了研究(Galil *et al.* , 1973; Ramirez, 1974; Ware *et al.* , 1993; Weiblen, 1999; Carlos *et al.* , 2001; Machado *et al.* , 2001)。虽然榕树与其传粉者的系统演化进程尚未完全确定,但有关榕树的特点、榕树花序的形态结构及其传粉者的繁殖生物学的基本特征、榕树与传粉小蜂之间的利益冲突等已有了较多的研究(Wiebes, 1979; Berg & Wiebes, 1992; 陈勇等, 1997; 马炜梁等, 1997; Weiblen, 2002)。传统的榕树或其传粉者的分类系统却较少涉及到二者的一一对应关系。它们的协同进化研究中缺乏相关的系统发育学证据尤其是分子证据。因此,这些问题的解决需要通过系统发育分析,来确定榕属之间的亲缘关系及其与传粉小蜂之间的系统发育关系。但是,目前榕属传粉者共生体系的系统学研究还相对较少。这一对典型互惠共生伙伴的系统演化过程仍是协同进化研究的一个重要方面。

1 榕树-传粉者的协同进化

1.1 榕树的特点

榕树属桑科植物(Moraceae),是榕属(*Ficus*)树种的总称。榕属植物常以其乳汁和腋生的、由花序托形成的隐头花序(Syconia)而容易被人们所识别(Corner, 1965)。全世界榕属植物种类繁多,主要分布于热带、亚热带地区如亚洲、非洲,特别是澳大利亚、新几内亚是榕属多样性的分布中心(Ramirez , 1977; Anstett *et al.* , 1997; Weiblen, 2000)。全世界榕属植物共 712 种,其中新几内亚分布有 135 种,约占全世界榕树的 20%(Basset *et al.* , 1997)。榕属许多种具有较强的对环境适应的能力。它们既能生长在森林群落的深层,还能分布于群落的边缘,在城镇、

村庄、公园和江、河边;部分种类甚至可以依附在别的物体上,如植物的枝杆、岩石、石缝。它们具有攀缘、附生、半附生和寄生性。这些特点表现出它们生态的多样性。因此,榕树是热带雨林植物群落的关键种(Janzen, 1979; Wiebes, 1979; 许再富, 1994; 杨大荣等, 1997),无论是上层树种,还是林下树种都占据了很重要的位置,它们所具有的特殊的生态现象如老茎生花、板状根、支柱根、绞杀、附生等形成了热带雨林特有的生态景观。

1.2 榕树的传粉者及其特殊的传粉生物学特征

榕树的传粉者是与其专一性互惠共生的一种小蜂(以下通称榕小蜂)。每一种榕树有特有的小蜂给它传粉并在宿主树内生长繁殖。榕属植物和它们的传粉昆虫榕小蜂构成了一个互惠的共生体(Anstett , *et al.* , 1996; Rasplus, 1996; 陈勇等, 1997; 马炜梁等, 1997)。榕小蜂属于膜翅目(Hymenoptera)小蜂总科(Chalcidoidea)榕小蜂科(Agaonidae)昆虫,科以下根据榕小蜂的上颚形状又分为腮叶榕小蜂亚科(Blastophaginae)和齿突榕小蜂亚科(Agaoninae)杨大荣, 1997)。榕小蜂是榕树唯一的传粉者类型。虽然榕果内也能采到多种小蜂,如长尾小蜂科(Caliimomidae)、刻腹小蜂科(Eurytomidae)、小蜂科(Ormyiidae)、金小蜂科(Eulophidae)等类群(陈勇等, 1997),但这些类群是在榕小蜂传粉前或传粉后进入,多为了取食,或产卵在榕果内寄生,因此都属于非传粉小蜂。

没有榕小蜂的专一性传粉,榕树只能靠无性繁殖产生新个体,这不利于物种的进化与保存。因此,榕树的繁衍离不开传粉小蜂。同时,传粉小蜂也必须依靠榕树果实作为唯一的栖息场所和幼虫取食的食物,才能生长发育和繁殖后代,种群才得以发展。两者已经发展到缺一不可的协同进化的阶段。在榕树的隐头花序(俗称榕果)内,花分布于由花序托发育而成的榕果内壁,它分为 3 种类型:能产生花粉的雄花,能产生种子的具长柱头的雌花和为传粉小蜂提供栖息场所与营养的短柱头雌花,也称瘿花(Janzen, 1979; 陈勇等, 1997; 马炜梁等, 1997)。在雌雄同株种类(Monoecy)中,这三种花并存于一个花序内。雌雄异株种类(Dioecy)中,雌株花序中只有雌花,而功能上为雄株的花序内有雄花和瘿花。榕树的雌花成熟早于雄花。传粉小蜂的雌蜂在雌花成熟时从花序口(Ostiole)钻入其中,进行传粉,产卵(雌雄同株榕树长短柱头雌花存在于同一花序内,传粉产卵同时进行,而雌雄异株中,榕小蜂通常只在雌株

中传粉,在雄株中产卵)。其后代在花序内发育成熟后,雌雄小蜂进行交配,雌蜂携带后熟的雄花的花粉飞出花序,寻找新的传粉和产卵场所(Berg & Wiebes, 1992; 马炜梁等, 1997)。此过程交替进行,稳定地维持着榕树与传粉小蜂之间的利益互惠关系。

1.3 榕树与榕小蜂利益冲突中的协同进化

榕树与榕小蜂的协同进化史是一个不断协调利益冲突(Conflicts of benefit)的过程(Bronstein, 1988a; 1988b; 马炜梁等, 1989; Anstett *et al.*, 1996; Nefdt & Compton, 1996; 陈勇等, 1997; Anstett *et al.*, 1997)。陈勇等(1995; 1997)的研究指出,榕树榕小蜂通过在形态结构和生理生态上的适应、时间上的顺序性与同步性来维持共生体系。比如,榕树花序通道的大小、总苞片之间紧密程度、排列形态的特化只容许特定结构的传粉者进入,榕树花序口开张、花药开裂与榕小蜂的羽化及见光建立生物节律生理功能的配合等都体现了二者在向专性传粉进化过程中的相互适应(Coadaptation)。在榕树榕小蜂的互惠共生关系中,传粉与产卵之间的利益冲突引起了研究者的关注。Anstett 等(1996)研究了榕树互惠共生的传粉过程中的资源分配,结果表明,在雌雄同株榕树花序中,种子与榕小蜂后代的产生比例主要决定于进入花序内的第一批传粉小蜂(Foundress)的数量及花序内雌花的数量。Nefdt 和 Compton(1996)研究指出,榕树花序内长柄花的数量也与种子和榕小蜂的产生比例有关,进入花序的传粉小蜂的数量限制了产卵的数量,较短的产卵器决定了榕小蜂在短柄花中产卵,从而使长柄花中有一定数量的种子产生,以此来维持它们与榕树的互惠共生的稳定性。此外,在榕小蜂传粉方面,Ware 等(1993)研究了榕树花期挥发物在吸引榕小蜂及维持传粉专一性中的作用。Anstett 等(1997)认为榕小蜂的主动传粉行为是通过一种短期选择压力(Short term selective pressure)来维持的,即传粉后的花更有利于榕小蜂幼体的发育。Jousselin 和 Kjellberg(2001)的研究结果与 Anstett 的结论相吻合。其研究表明,雌雄异株榕树的雌花序中,主动传粉有利于花的发育,而缺少被传粉的花会增加榕小蜂幼体的死亡率。因此他们认为,主动传粉可能是作为一种改善个体发育的营养条件的方式逐渐演化而来的。在比较榕小蜂在雌株中的传粉和雄株中的产卵行为时,他们指出,雌花花柱的形状和功能是与传粉者的行为协同进化的。此外,Herre(1985)和 Bronstein 等(1990)分别研究了榕小蜂对后代性别比例(Sex ratio)的调节机理和榕树的树内花

期同步性(Synchrony)及树间花期的非同步性(Asynchrony)的现象,阐述了这些繁殖及物候学性征对榕树榕小蜂利益冲突的协调作用和对维持二者互惠共生关系的生物学意义。但是,榕树榕小蜂的协同进化研究才有几十年的历史,二者之间的利益冲突与相互适应的研究还远远不足以解释其协同进化的机理。我们仍需要进一步研究榕树与榕小蜂在漫长的协同进化史中,在形态、生理、生态、物候及行为特征上还发生了哪些与它们的专一性互惠共生关系密切的适应性变化,明确二者的系统发育关系,从而完善其多因子协同进化的理论。

2 榕树-传粉者共生体系相关分子生物学研究

迄今关于研究榕树-榕小蜂的进化关系仍有许多问题值得进一步探讨。如榕树-榕小蜂在漫长的进化历史中怎样形成种间的严格的专一性?它们的系统发育关系有没有严格的一一对应?许多榕树种的昆虫群落非常多样化,但传粉昆虫一般仍只有一种,少数例外有两到三种(马炜梁等, 1997),那么,榕树与传粉者在相互的选择压力下,如何维持它们的种间专一性并实现协同分枝进化(Cocladogenesis)的?还有研究表明榕小蜂亚科分类系统与宿主榕树的分类系统不匹配(Wiebes, 1979; Corner, 1985; Wiebes, 1994)及部分树种存在非专性传粉现象(Rasplus, 1996),这些现象是否与进化过程中宿主转移有关,榕树内昆虫的形态鉴定上是否有误等等。因此,这些问题为进一步深入研究榕树和榕小蜂的协同进化提供了新的角度,也给二者的分类工作提出了更多的要求,使得采用合理、有效的新方法进行分类鉴定和开展系统发育研究显得十分必要。

2.1 协同进化研究中的分子生物学技术

现代生物学技术的发展为系统与进化研究提供了技术途径。Becerra(1997)应用分子系统学的方法,成功地解释了昆虫和宿主植物之间的协同进化关系。国外不少学者已将这些分子标记技术应用到了榕树与榕小蜂的协同进化与系统发育关系研究中(Herre *et al.*, 1996; Machado *et al.*, 1996; Weiblen, 2000; 2001; Carlos *et al.*, 2001)。在我国,榕树榕小蜂协同进化研究刚刚起步,诸多相关问题有待于应用分子生物学技术来解决。

2.2 榕树榕小蜂协同进化的分子生物学研究

国外不少学者已开展了相关研究,得到了部分榕树种及榕小蜂系统发育关系的分子证据。Herre

等(1996)利用榕树的叶绿体基因 *rbcL* DNA 研究了白肉榕组(Sect. *Pharmacosycea*)与其它榕属的系统关系及它们与各自的传粉者之间的系统发育关系。Weiblen 根据榕树叶片 nrDNA 的 ITS 序列(Weiblen, 2000)和榕小蜂的线粒体 DNA (mtDNA)(Weiblen, 2001)分别对 46 种榕树(雌雄异株的无花果亚属和雌雄同株的各亚属代表种)和 44 种传粉小蜂系统发育关系进行了探讨。他对榕树分子(证据)与形态特征独立的分析(Separated analysis)结果表明,雌雄异株榕树不是单系起源,雌雄同株的聚果榕亚属是雌雄异株榕树的一个进化分枝;对分子和形态的综合分析(Combined analysis)推测,雌雄异株榕树在属内有一到两种起源,而且雌雄异株的谱系中至少有两次向雌雄同株的回复(Reversal);繁殖系统和相关性状分析也得出了同样的结论,即在榕树的进化过程中雌雄同株曾有两次向雌雄异株发生转变(Shifts),雌雄异株也存在两次相应的回复(Reversals)。同时,他对榕小蜂系统发育的研究也得到非常一致的结果(Weiblen 2001)雌雄异株榕树的传粉者不是单系起源,它们的系统发育与宿主有普遍的趋同性。这一发现为二者协同进化研究提供了基础,也为榕树和传粉者分类提供了依据,支持了根据其专一性和采用分子生物学方法进行系统分类的必要性和可行性。此外, Hugo(1999)对蛱蝶(Pinworm)和灵长类动物(Primate)的研究表明某些内寄生物(Endoparasites)与宿主也有明显物种协同形成关系。这些例子为研究榕树传粉小蜂与非传粉小蜂及其它昆虫开辟了新思路。Carlos 等(2001)应用分子方法研究了榕树的传粉小蜂与寄生小蜂的系统发育关系,发现了二者之间没有完全的趋同性,但系统进化末端分枝间却有对应。而且,对应的榕小蜂与寄生蜂的分子进化速率是相似的。Machado 等(1996)通过对传粉小蜂和非传粉小蜂线粒体基因的研究分析认为,在精确的分类水平上(Fine taxonomic scale),传粉者与寄生生物都具有宿主专一性。Rasplus 等(1998)采用 28S rDNA 序列的 D1 和 D2 功能区研究了小蜂总科的分子系统。其研究结果表明,榕小蜂亚科不是单系起源(Monophyletic)。而且,传统上认为榕小蜂科包括所有传粉小蜂及 5 种非传粉小蜂亚科的观点是不对的,他的分子数据分析表明榕小蜂亚科只包括传粉小蜂,非传粉小蜂应属于其它不同的小蜂类分支中;因此他建议把榕小蜂亚科单独列为一个科。此外,他的研究还表明,榕树传粉综合特征在早期的群体演化史上只出现过一次,此后不同

种类的小蜂分别独立占据了不同的榕树作为生存之源而逐渐形成了榕树传粉者的互惠共生关系,但这一共生关系的形成却经历了一个漫长相互适应的过程。

综上所述,这些研究在一定程度上揭示了榕树与榕小蜂的协同进化关系在分类系统上的复杂性。要求新的分类系统对榕树及其协同进化的昆虫进行更全面、更精细的研究,尤其是对榕属植物的种属关系的鉴定。由于目前榕小蜂的种类报道远少于榕树(仅为榕树种类的 1/5)(杨大荣, 1997),其进一步分类鉴定依赖于榕属植物与其专一性互惠共生关系。在高于种间关系的分类水平上,系统发育专一性关系是很明显的,亲缘关系相近的的榕树种其传粉者也有对应的近缘亲缘关系(Berg & Wiebes, 1992)。上述分子系统学研究也说明了这一点。但是在低一级(如组级或种级)分类水平上,还缺乏足够的变异性较大的序列来重建系统发育树。因此,二者种与种之间是否存在此关系,仍有待探讨。所以单独用传统的形态学分类已不能解决这一问题,而需要分子水平上的系统发育学证据来完成。我国对榕树-传粉者协同进化研究多为对种类的描述性工作和对个别榕树种与其传粉小蜂的生态学研究,有关系统分类及分子生物学研究尚未起步。分子技术在榕树上的应用也将推动榕树-传粉者协同进化研究的迅速发展。尤其是采用分子标记技术对我国现有榕树和榕小蜂系统发育关系进行研究,不仅是对我国榕树研究的需要,它的研究结果也将是对世界榕属与榕小蜂研究的重要补充。

3 榕树的系统分类研究

3.1 榕树的系统分类

Hooker(1885)作了第一个榕树属下分类系统的研究。Corney(1958 ;1962 ;1965)及 Berg(1986)曾做了大量工作,对亚洲和澳洲的榕属植物进行了分类与分布的研究。他们多是根据榕树的形态学特征如它的乳汁、具单性花的成对花序果(Corner, 1962),或其与繁殖相关的形态特征进行研究的(Berg, 1989)。Corney(1965)最初把榕属分成了 4 个亚属(表 1):A) 榕亚属:雌雄同株、绞杀、具腋生果的;B) 白肉榕亚属:雌雄同株、具腋生果的;C) 聚果榕亚属:老茎生花的;D) 雌雄异株的无花果亚属:多为乔木,具板根、腋生果和老茎生花的攀援型种。这一分类系统是现代榕树分类的基础,中国植物志的分类系统也依据了这一原则(吴征镒等, 1998)。

表 1 榕属的分类系统
Table 1 Classification of genus *Ficus* (Corner, 1965)

亚属 Subgenus	组/种 Sections/species
榕亚属 <i>Urostigma</i>	榕组 <i>Urostigma</i> , 心叶榕组 <i>Leucogyne</i> , 环纹榕组 <i>Conosycea</i> , 印度榕组 <i>Stilpnophyllum</i> , <i>Galoglychia</i> ¹⁾²⁾ , <i>Americana</i> ²⁾ , <i>Malvanthera</i> ²⁾
白肉榕亚属 <i>Pharmacosycea</i>	<i>Pharmacosycea</i> ²⁾ 白肉榕组 <i>Oreosycea</i>
无花果亚属 <i>Ficus</i>	无花果组 <i>Ficus</i> , 薜荔榕组 <i>Rhizocladus</i> , 岩木瓜组 <i>Sinosycidium</i> , 糙叶榕组 <i>Sycidium</i> , 大果榕组 <i>Neomorphe</i> , 对叶榕组 <i>Sycocarpus</i> , <i>Adenosperma</i> ²⁾
聚果榕亚属 <i>Sycomorus</i>	聚果榕组 <i>F. racemosa</i> ³⁾

1)Berg(1986)曾将此组分为 8 个亚组 Berg(1986) had divided this section into 8 subsections 2)仅产国外,中国尚未见 Section which has not been found in China 3)此亚属中国仅有 1 种 This subgenus comprises only one species in China

随着人们对榕树-传粉者共生体系的深入认识，它们之间的这种专性授粉(Obligate pollination)关系被应用到榕树分类的修订上。Ramirez(1974)在把榕属植物与榕小蜂分类相匹配的基础上对榕属的分类提出了修改建议。1977 年他对 Corner(1965)的分类系统做了一些具体修改,对雌雄同株及异株的一些物种进行了重新鉴定与分类。在他的研究中,维持 Corner(1965)原来 4 个亚属的结构,但亚属间及组内一些种在分类关系上有较大的调整。但是,由于当时没有统一的公认的分类学依据,研究者在榕树分类上有较大争议,这一分类系统并未被接受(Weiblen,1999;Corner,1985)。Berg(1986)对修正亚组种类提出了建议,他把 Corner(1965)分类系统中非洲分布的榕亚属(*Urostigma*)的 *Galoglychia* 组又做了次级分类,将其分成了由 6 个亚组组成的一个大组。Berg(1989)又对榕属作了全面的分类和分布的研究。他的工作与经典的分类相比有了很大的进步,就是从繁殖生物学的角度把这个属的植物和它们的传粉小蜂放在一起进行分类,不仅依据形态学的指标同时还考虑到它们的功能特征。此后,榕树的分类系统曾有过不少建议。但是至今仍没有一个正式修正的较为完善的分类系统可供广大研究者参考。目前国内外各种研究都是在 Corner 分类系统基础上开展的,但研究中不断产生的问题已对榕属的分类系统提出了新的要求(Ramirez,1974;Wiebes,1979;Corner,1985;Wiebes,1994;Rasplus,1996)。同时,新的分类系统也在不断探讨中(Berg,2003)。

3.2 榕树分类中存在的问题及其与传粉小蜂的关系

全世界 700 多种榕树及其相应的传粉者为协同进化研究提供了丰富的材料。根据目前研究的资料,榕属植物各属、各组间的进化关系与传粉小蜂各属间的关系有相当程度的吻合。虽然,榕属多数组都有特定的传粉者与之对应,但榕小蜂亚科分类系

统与其宿主榕树的分类系统之间并没有对应关系(Wiebes,1979;Corner,1985;Wiebes,1994)。至今,二者在高一级分类水平上的系统发育关系还没有清楚阐述,宿主榕树所表现的适应特征能否用于榕小蜂的形态分类尚有争议(Corner,1985)。榕小蜂的相似性也许是趋同进化造成的,而不是它们拥有共同祖先(Ramirez,1991)。同样的现象也可能存在于榕树的分类中(Corner,1985)。Ramirez(1977)根据榕小蜂对榕属分类所做的修改虽然未被接受,却在一定程度上反映了榕属分类上的分歧,为榕属的重新分类提出了新的要求。榕树分类到目前为止仍停留在经典的形态分类上,这样的分类局限在比较形态学上的简单分门别类,容易造成鉴定上的错误。比如把相似的但不同种的榕树鉴定为一个物种或只根据形态把由同一种小蜂传粉的同种榕树区分开来。Rasplus(1996)曾报道 *Ceratosolen appendiculatus*(附器榕小蜂)同时是 *Ficus varegata* 和 *F. viridicar* 两种榕树的传粉者;但 Weiblen(2002)却认为,这两种榕树在 Fig coloration(显色反应)上几乎没有差别,它们应归为一个种。同样,也有研究者把相应的进入不同树种或同一树种的形态相似的榕小蜂鉴定为一个物种(Ramirez,1977),或认为进入榕果内的膜翅目都是榕树的授粉昆虫(Galil *et al.*,1973;Wiebes,1979;Ware & Compton,1994;陈勇等,1997),因而造成对榕属的错误鉴定。这将给榕树-传粉者协同进化相关研究工作带来诸多不便,对进一步研究造成一定的阻碍。

因此,在榕树分类工作中,如果能参照榕树和其共生伙伴的关系,再应用现代分子生物学技术从系统发育角度并借助于生理学、生态学、物候学的及行为学的知识进行研究,其成果将不仅是对榕属进行更合理的分门别类,而且是对动、植物间协同进化的历史和途径做深入的探讨。在我国,榕树-传粉者共生体系研究远落后于国外(Galil *et al.*,1973;Janzen,1979;Wiebes,1979;马伟梁等,1989),二者的共生关

系研究始于 20 世纪 80 年代末(马炜梁等, 1989)。至今,对榕树的研究仅限于种类描述和生态学观察,对榕树-传粉者协同进化关系的认识极为有限。而且,我国各地植物志记录的榕属植物也是根据传统形态学分类系统对其进行归类。其中也难免存在榕树种鉴定或命名上的不一致。如关于黄葛树与笔管榕,广东植物志(陈封怀, 1987)将前者作为后的一个变种来处理,分别命名为 *F. virens* Ait. var. *sublanceolata* 和 *F. virens* Ait.;中国植物志(吴征镒等, 1998)则将其分在了不同的系,认为黄葛树是绿黄葛树(*F. virens* Ait.)的一个变种,而笔管榕是华丽榕系的笔管榕(*F. superba* Miq.)的变种(*F. superba* Miq. var. *japonica* Miq.)。近几年来,我国对榕树-传粉者协同进化研究逐渐增多,对二者的分类鉴定与系统发育关系研究更是显得必不可少。这不仅为我国在此方面的研究提供分类依据,同时,也对鉴定我国榕树种与世界各地的种类亲缘关系奠定必要的基础。就此,我们已开展了相关工作,希望能从系统发育关系上研究我国现有榕亚属植物与其传粉者之间的互惠共生关系及其协同进化历史。

4 结束语

我国具有独特的地理位置,气候带跨幅大,生境多样,为热带植物榕树的多样性辐射(Diverse radiation)提供了条件。但是我国的榕属与相关动物协同进化的研究却很少,只有个别树种如粗叶榕(*F. hirta*)对叶榕(*F. hispida*)薜荔榕(*F. pumila*)的传粉生物学及传粉小蜂已见报道(马炜梁等, 1989; 彭艳琼等, 2002; 李宏庆等, 2002)。而且在各地植物志和已有的分类系统中,榕属的描述仅限于形态学特征,并未将其与互惠共生的传粉者联系起来。但最近国外研究者在榕树分类中已注意到了这一点(Berg & Wiebes, 1992)。鉴于当前植物与昆虫协同进化研究的意义,及榕树榕小蜂之间的密切关系,确定榕树与榕小蜂之间的系统发育关系,并借其来补充完善榕树的分类系统已成为亟待解决的问题。现代分子技术的发展,使我们有望尽快解决榕树与榕小蜂的分类及系统发育关系,为其协同进化研究提供有力的科学依据。同时,我们也应该重视中国丰富的榕树资源(吴征镒等, 1998)在研究系统发育的基础上,进一步探讨中国特有的地理环境对不同种榕树-传粉者协同进化的影响。尤其是研究中国特有榕树种与其共生昆虫的关系,将为探讨榕树-传粉者的历史起源与途径提供极好的参考依据。

参 考 文 献

- Anstett, M. C., J. L. Bronstein & M. Hossaert-McKey. 1996. Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism? *Journal of Evolutionary Biology*, **9**: 417 ~ 426.
- Anstett, M. C., M. Hossaert-McKey & F. Kjellberg. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 94 ~ 99.
- Basset, Y., V. Novotny & G. Weiblen. 1997. *Ficus*: a resource for arthropods in the tropics, with particular reference to New Guinea. In: Watt, A., N. E. Stork & M. Hunter eds. *In forests and insects: 18th Symposium of the Royal Entomological Society*. London: Chapman & Hall. 341 ~ 361.
- Becerra, J. X. 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, **276**: 253 ~ 256.
- Berg, C. C. 1986. Subdivision of *Ficus* subg. *Urostigma* sect. *Galgylchia* (Moraceae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **89**: 121 ~ 127.
- Berg, C. C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, **45**: 605 ~ 611.
- Berg, C. C. & J. T. Wiebes. 1992. African fig trees and fig wasps. Amsterdam: Royal Netherlands Academy of Arts & Sciences. 9 ~ 46.
- Berg, C. C. 2003. Flora malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: The main subdivision of *Ficus*: the subgenera. *Blumea*, **48**: 167 ~ 178.
- Bronstein, J. L. 1988a. Limits to fruit production in a monoecious fig: consequences of an obligate mutualism. *Ecology*, **69**: 207 ~ 214.
- Bronstein, J. L. 1988b. Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology*, **69**: 1298 ~ 1302.
- Bronstein, J. L., P. H. Gouyon, C. Gliddon, F. Kjellberg & G. Michaloud. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. *Ecology*, **71**: 2145 ~ 2156.
- Carlos, L. V., J. Y. Rasplus, G. D. Weiblen & J. M. Cook. 2001. Molecular phylogenies of fig wasps: partial cladogenesis of pollinators and parasites. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **21**: 55 ~ 71.
- Chen, F. H. (陈封怀). 1987. *Flora of Guangdong*. Vol. 1. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press. 199 ~ 200. (in Chinese)
- Chen, Y. (陈勇), W. L. Ma (马炜梁) & G. T. Luo (罗光坦). 1995. Effects of light on circadian rhythm of fig wasps. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **16**: 160 ~ 166. (in Chinese with English abstract)
- Chen, Y. (陈勇), H. Q. Li (李宏庆) & W. L. Ma (马炜梁). 1997. Research on the mutualism system of fig trees and its pollinators. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **5**: 31 ~ 35. (in Chinese with English abstract)
- Corner, E. J. H. 1958. An introduction to the distribution of *Ficus*. *Reinwardtia*, **4**: 325 ~ 355.
- Corner, E. J. H. 1962. The classification of Moraceae. *The Gardens' Bulletin Singapore*, **19**: 187 ~ 252.
- Corner, E. J. H. 1965. Check-list of *Ficus* in Asia and Australia with keys to identification. *The Gardens' Bulletin Singapore*, **21**: 1 ~ 186.
- Corner, E. J. H. 1985. *Ficus* (Moraceae) and Hymenoptera (Chalcidoidea): figs and their pollinators. *Biological Journal of the Linnean Society*, **25**: 187 ~ 196.
- Galil, J., M. Zeroni & D. B. Shalom. 1973. Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadratrice* and the syconium *Ficus religiosa*. *New Phytologist*, **72**: 1113 ~ 1127.
- Herre, E. A. 1985. Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science*, **228**: 896 ~ 898.

- Herre, E.A., C.A. Machado, E. Bermingham, J.D. Nason, D. M. Windsor, S. S. McCafferty, W. V. Houten & K. Bachmann. 1996. Molecular phylogenies of figs and their pollinating wasps. *Journal of Biogeography*, **23**: 521 ~ 530.
- Hooker, J.D. 1885. *Flora of British India*. London: L. Reeve and Co. Ltd., NR. Ashford, Kent, **5**: 494 ~ 573.
- Hugo, J. P. 1999. Primates and their pinworms parasites: the Cameron hypothesis revisited. *Systematic Biology*, **48**: 523 ~ 546.
- Janzen, D.H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 13 ~ 51.
- Jousselin, E. & F. Kjellberg. 2001. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters*, **4**: 151 ~ 158.
- Li, H.Q. (李宏庆), Y. Chen (陈勇) & W. L. Ma (马炜梁). 2002. On synthetic research on fig trees (Moraceae) and related fauna in China. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **10**: 219 ~ 224. (in Chinese with English abstract)
- Ma, W. L. (马炜梁) & X. Wu (吴翔). 1989. Symbiosis of *Blastophaga pumilae* Hill and *Ficus pumila* L. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **9**: 9 ~ 14. (in Chinese with English abstract)
- Ma, W.L. (马炜梁), Y. Chen (陈勇) & H. Q. Li (李宏庆). 1997. A summary of the study on fig trees and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **17**: 209 ~ 215. (in Chinese with English abstract)
- Machado, C. A., E. A. Herre, S. S. McCafferty & E. Bermingham. 1996. Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism. *Journal of Biogeography*, **23**: 531 ~ 542.
- Machado, C. A., E. Jousselin, F. Kjellberg, S. G. Compton & E. A. Herre. 2001. Phylogenetic relationship, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proceeding Research Society of London. B*, **268**: 685 ~ 694.
- Nefdt, R.J.C. & S.G. Compton. 1996. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, **65**: 170 ~ 182.
- Peng, Y. Q. (彭艳琼), D. R. Yang (杨大荣) & S. J. Su (苏绍菊). 2002. Insect communities of *Ficus auriculata* and *Ficus hispida*. *Forest Research (林业科学研究)*, **15**: 136 ~ 142. (in Chinese with English abstract)
- Ramirez, B. W. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **61**: 770 ~ 780.
- Ramirez, B. W. 1977. A new classification of *Ficus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **64**: 296 ~ 310.
- Ramirez, B. W. 1991. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *Revista de Biología Tropical*, **39**: 87 ~ 95.
- Rasplus, Y.J. 1996. The one-to-one species specificity of the *Ficus* - Agaonidae mutualism: how causal? In: van der Manesen, L.J.G., X.M. van der Burgt & J.M. van Medenbach de Rooy eds. *The biodiversity of African plants*. The Netherlands: Kluwer Academic Publisher. 639 ~ 649.
- Rasplus, Y. J., C. Kerdelhué, I. L. Clainche & G. Mondor. 1998. Molecular phylogeny of wasps Agaonidae are not monophyletic. *Life Sciences*, **321**: 517 ~ 527.
- Ware, A.B., P.T. Kaye, S.G. Compton & S. van Noort. 1993. Fig volatiles: their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Systematics and Evolution*, **186**: 147 ~ 156.
- Ware, A.B. & S.G. Compton. 1994. Responses of fig wasps to host plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 785 ~ 802.
- Weiblen, G.D. 1999. Phylogeny and ecology of dioecious fig pollinators. Ph.D. dissertation of Harvard University.
- Weiblen, G.D. 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *American Journal of Botany*, **87**: 1342 ~ 1357.
- Weiblen, G.D. 2001. Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious *Ficus* based on mitochondrial DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, **50**: 243 ~ 267.
- Weiblen, G.D. 2002. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology*, **47**: 299 ~ 330.
- Wiebes, J. T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 1 ~ 12.
- Wiebes, J. T. 1994. Agaonidae (Hymenoptera chalcidoidea) and *Ficus* (Moraceae): fig wasps and their figs, XIV (conclusion-Old World). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **97**: 491 ~ 495.
- Wu, Z. Y. (吴征镒) & X. S. Zhang (张秀实). 1998. *Flora reipublicae popularis Sinicae*. Vol. 23. Beijing: Science Press. 66 ~ 69. (in Chinese)
- Xu, Z.F. (许再富). 1994. *Ficus* — a keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of South Yunnan. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **2**: 21 ~ 23. (in Chinese with English abstract)
- Yang, D. R. (杨大荣). 1997. Advances on coevolution of fig wasps in China. In: Chen, X.M. (陈晓鸣) ed. *Research development of resource insects*. Yunnan: Yunnan Science Press. 22 ~ 29. (in Chinese)
- Yang, D.R. (杨大荣), C.D. Li (李朝达) & B. Yang (杨兵). 1997. Studies on animals structure and biodiversity on *Ficus* in the tropical rain of Xishuangbanna, China. *Zoological Research (动物学研究)*, **18**: 189 ~ 196. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：张大勇 责任编辑：张丽赫