

# 论中国的榕树和相关动物的综合研究

李宏庆<sup>1</sup> 陈 勇<sup>2</sup> 马炜梁<sup>1</sup>

1 ( 华东师范大学生命科学学院, 上海 200062 )

2 ( 宁德师范高等专科学校, 福建宁德 352100 )

**摘要:** 榕属( *Ficus* )植物与其传粉昆虫榕小蜂之间有着一对一的专性共生关系,也与其他相关动物之间存在错综复杂的生态关系,已成为生态学领域的热点之一。榕属与榕小蜂亚科的系统分类、物种多样性、榕树雌雄异株的产生与维持、协同进化、个体生态学等方面的课题值得深入研究。中国生物区系历史悠久、气候带跨幅大、生境多样,有榕属植物 98 种( 其中 71 种为雌雄异株榕树 ),并具有丰富多样性的动物群落,能为进行共生生物学研究提供极好的素材和实验基地。迄今人们对其认识仍十分有限,可望利用中国的生物、地理资源优势,在这一领域里进行有规划的综合研究,促进榕树与相关动物的研究向纵深发展。

**关键词:** 榕属 榕小蜂 协同进化 生物多样性

中图分类号: Q948.12\*2.5 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2002)02-0219-06

## On synthetic research on fig trees ( Moraceae ) and related fauna in China

LI Hong-Qing<sup>1</sup>, CHEN Yong<sup>2</sup>, MA Wei-Liang<sup>1</sup>

1 School of Life Science, East China Normal University, Shanghai, 200062

2 Ningde Junior Teacher's College, Ningde, Fujian, 352100

**Abstract:** The 750 species of *Ficus* ( Moraceae ) constitute the most distinctive and widespread genus of tropical plants. There are species-specific mutualisms between fig trees and their pollinating insects ( *Agaonidae* ) and perplexing relationships within the ecosystem. Valuable research results in the areas of the systematics of *Ficus* and fig wasps, the origin and maintenance of dioecy, biodiversity, co-evolution and ethology are provided by the approaches of systematics, biogeography, ecology, and conservation biology. China's ancient biogeographic realm, its unique geographic traits and the diversity of its fig flora ( 71 dioecious species ) make it an ideal location to study these questions. Up to now, we have determined less than 20 species of pollinators ( *Agaonidae* ) of the 98 fig/pollinator mutualisms in China, and our knowledge of these fig trees and related animals is still very limited. In utilizing the resourceful advantages of Chinese biota and geography, well-organized programs will advance smoothly and stimulate further research into fig trees and associated animals.

**Key words:** *Ficus*, fig wasps, co-evolution, biodiversity

全世界榕属( *Ficus* )植物有 750 种( Berg, 1989 )榕树与相关动物的研究是十多年来生态学领域的热点之一,近年又有了更深入广泛的研究报道( Weiblen, 2000; Cabrita *et al.*, 2001; Patel & Hossaert-McKey, 2000; Kjellberg *et al.*, 2001; Hossaert-McKey & Bronstein, 2001; Song *et al.*, 2001;

李宏庆等 2001; 陈勇 2001; 陈勇等 2001; 杨大荣等 2000)。中国约有榕属植物 100 种(中国科学院中国植物志编委会, 1998),它们是独具特色的热带、亚热带植物区系的重要成分。迄今人们对中国榕属植物及相关动物的认识仍十分有限(马炜梁等, 1997)。

## 1 榕属植物的特点

榕属植物有多种生活型,如落叶或常绿、乔木、攀缘灌木、丛枝灌木、藤本、附生或半附生(Berg, 1990)。除了雌花、雄花外,还有瘿花、中性花和两性花;有雌雄同株、雌雄异株及次生雌雄同株等植株类型。多数榕树种群内树间开花的不同步性与树内开花的同步性形成强烈对比(Janzen, 1979; Berg, 1990)。榕属植物是热带雨林中具有极其重要生态意义的关键种(Keystone)(许再富, 1994),其结实率是所有种子植物中最高的,果实、种子营养价值丰富(赵庭周等, 2001),常年向松鼠、蝙蝠、猴、鸟、蚂蚁等提供食物。这些动物与其说是榕树果实和种子的捕食者,毋宁说是种子的传播者。在各大洲的热带森林中,榕属植物的频度、多度、显著度在所有木本属植物中始终位居前列(Berg, 1990),是构成热带雨林的标志性景观如绞杀、板根、气根、老茎生花等现象的主要植物类群。榕属植物与它们的传粉昆虫(榕小蜂亚科 Agaonidae)之间有着一对一的专性共生关系,从白垩纪以来历经 1 亿多年的协同进化,其相互依赖已经达到了不能互缺的程度(Galil *et al.*, 1973),比其他动植物间的共生关系(如:蚁-金合欢(*Acacia* spp.)、长舌花蜂(euglossine bees)-兰花、蛾-丝兰(*Yacca* sp.)、蚁-附生植物、蚁-真菌)更为复杂和高级。不论环境中几种榕属植物(同时就有几种共生小蜂),也不管其有性生殖的时期如何,在同一生境中的榕属植物种间不存在争夺传粉者的竞争(Janzen, 1979)。榕属植物常出现在村边田头,一株树上可以飞出上万乃至几百万只榕小蜂(pollinators),数量如此庞大的小昆虫却从来不骚扰居民,从来不侵害庄稼。

此外,榕属植物与人类关系密切:菩提树(*F. religiosa*)、高山榕(*F. altissima*)成为佛教和少数民族的神树;一些地方已建立起上万亩的无花果(*F. carica*)果园;一些榕树的果、叶被作为野生水果和蔬菜;一些榕树的不同部位可入药;聚果榕(*F. racemosa*)和斜叶榕(*F. gibbosa*)可以放养紫胶虫(*Kerria lacca*)生产紫胶;爱玉子(*F. pumila* var. *aukeotsang*)已作为低热量半饮料的现代食品开发生产;薜荔(*F. pumila*)隐头果内的榕小蜂富含赖氨酸和蛋氨酸,有开发前景(陈友铃等, 1999);在世界许多地方,榕树(*F. microcarpa*)等众多榕属植物早已成为

园林绿化的主要树种。

## 2 在中国开展此项研究的特殊意义

榕树及其传粉者之间互惠共生专一性方面的一些主要问题可以期望在中国的研究中找到答案,这是因为:

中国植物区系的古老性:华夏植物区系富含古老的被子植物类群。榕属植物化石 *Ficophyllum* 与被子植物的最早化石同时发现于白垩纪,它经历了一条独特的演化路线,从现今种类的解剖、形态和数量上看,亚洲和澳大利亚生物地理区的榕树多样性远比非洲和新热带区强,其中尤以亚洲为甚(Berg, 1989; Patel *et al.*, 1993)。在这一有着古老历史背景的区域研究榕树和传粉昆虫的比较生物学,对于探讨被子植物的起源和演化,植物与动物的协同进化是极具学术价值的。

中国独特的地理位置:中国气候带的跨幅大,生境多样,为热带植物榕树的多样性辐射演化(diverse radiation)提供了多种条件,因而与一些热带国家相比,当今在中国研究协同进化的机理、雌雄异株的演化及个体生态学问题,具备更全面、更优越的地理条件。

## 3 几个研究方面

### 3.1 系统分类方面的研究

有关榕属植物的分类各省区均已作了研究,云南有 64 种 27 变种(中国科学院昆明植物研究所, 1984)、海南有 33 种 6 变种(中国科学院华南植物研究所, 1965)、香港有 27 种(Hill, 1971),廖日京研究了台湾的榕树共有 45 种 23 变种,其中 27 种 10 变种为当地自生种(廖日京, 1991)。《中国植物志》(中国科学院中国植物志编委会, 1998)中记载中国共有榕树 98 种,其中雌雄异株种类为 71 种,中国特有种 17 种 15 变种,主要分布在中国的种有 9 种。小蜂(wasps)方面,台湾张吉清<sup>①</sup>对榕树(*F. microcarpa*)上的 9 种小蜂进行了分类研究, Hill(1967)发现了香港 4 个榕小蜂新种,香港共有 70 种小蜂,《中国经济昆虫志》上仅记载了 1 种——对叶榕榕小蜂(*Ceratosolen solmsi marchali*)(廖定熹等, 1987)。至

<sup>①</sup>张吉清, 1983. 台湾榕树果实蜂之研究. 台湾东海大学生物学研究所硕士学位论文.

今,我国已知的共生榕小蜂不足 20 种( 杨大荣等, 1999 )。国际上对榕树与榕小蜂进行了合作研究, 榕属 18 组中多数组都有特定的传粉者与之对应( Wiebes, 1979, 1994 ),而榕小蜂亚科分类系统与其宿主榕树的分类系统之间却没有绝对的对应关系, Wiebes( 1994 )呼吁:急需进行精确的系统发育分析才有可能探明二者的分类单元不相匹配的原因。

中国的榕树和榕小蜂的分类工作基本停留在经典的形态分类上。如果参照它们的共生伙伴,从系统发育的角度进行研究,有可能产生受到国际关注的新突破。因为这样的分类不再局限在比较形态学的范畴,它采用包括生理学的、生态学的、动物行为学的、分子生物学的指标,研究成果也不仅是分门别类的分类,而是对动植物间协同进化的历史和途径的探讨。

为了这一研究,需要昆虫学家和榕属分类学家进行种类鉴定,要有合适的样地或植物园以便定期采样记录物候与生活史,观察传粉生态,分辨哪一种小蜂是专一的共生者,哪些小蜂只是榕树的寄生者,哪些小蜂又是专食榕小蜂幼虫的寄生蜂,并进行解剖生理学的和分子生物学的研究。

3.2 与榕树相关的其他生物的生态学研究

一株榕树上通常可以聚集 10 种或更多种喜隐头花序的昆虫,它们是“榕树—传粉者”互惠共生体系的寄生者,它们在榕属祖先引起花序的关闭的选择上可能起了重要的作用,因此也间接地促进了“榕树—传粉者”的协同进化。它们或许有利于雌雄异株的分化,或许还在继续对当代榕属区系的多样性起作用。

多类有机体与榕树有着密切的关系,如线虫( Nematoda )、菌类( Fungi )、螨类( mites )、同翅目( Homoptera )、双翅目( Diptera )和鞘翅目( Coleoptera )昆虫等,它们与榕树之间的生态关系是很值得研究的。例如:蚂蚁是传粉小蜂的重要捕食者和榕树种子的传播者,蚂蚁的捕食也减少了非传粉昆虫的寄生率,而寄生的非传粉昆虫对蚂蚁的吸引也间接地有益于‘榕树—榕小蜂’的共生体系。西双版纳热带雨林榕树动物群落中蜚蠊类、昆虫类、伪蜚蠊类、蜘蛛类、唇足类、鸟类、兽类等大都围绕着榕树有规律地生存和发展( 杨大荣等, 1997 )。危害或取食木瓜榕( *Ficus auriculata* )和对叶榕( *Ficus hispida* )

的昆虫种类繁多( 苏绍菊, 2001 )。隔担子菌( *Septobasidium* sp. )引起榕树( *F. microcarpa* )的烂皮病( 杨佐忠等, 2000 );灰白蚕蛾( *Ocinara varians* )在福建福州是榕树的一种重要害虫( 罗佳,梁进新, 1997 )。榕树对食榕果脊椎动物传播种子的适应能力也是尚待研究的课题之一。

3.3 植物和昆虫协同进化的研究

750 种左右的‘榕树—传粉者’体系内种的专一性使得榕树成为协同进化研究的极丰富的实验材料,因而成为国际上的一个研究热点。榕属各组之间的进化关系与传粉小蜂各属间的进化关系有相当的吻合( Wiebes, 1994 )。但还有未确定的疑点,在高一级的分类水平上它们的系统发育关系还没有弄清,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。榕小蜂的一些形态特征的相似性也许是趋同进化造成的,而不是因为它们拥有共同的祖先。同样的问题也存在于榕树的分类中,因此需要运用与互惠共生无关的一些特征来分析。还可能由于宿主转移造成这 2 个分类系统的无法匹配,可以通过实验人为地干扰其专一性进行研究。

传粉小蜂在同一生境中能否准确地选择宿主,取决于其对宿主花序分泌物的辨别,研究并鉴定这些挥发性吸引物的成分有可能查清这类物质在物种形成、协同进化、宿主转移等过程中的作用( Hos-saert-McKey *et al.*, 1994 )。

雌雄异株的榕树必须有榕小蜂进入雌花序传粉才能结出种子,但是凡进入雌花序的榕小蜂皆不能产卵完成自身的繁殖,而雄瘿株的大量光合作用产物皆为共生小蜂所消耗,植株上却不能结出一粒种子。在进化过程中,凡不利于自身繁殖的特征常常是无后的,自然选择不予保留,那么动植物双方又是以怎样的对策来解决这一矛盾,从而维持这一共生体系的呢? Grafen & Godfray( 1991 )提出植物是靠模拟、靠“欺骗”引诱榕小蜂进入雌花序的; Song *et al.* ( 2001 )分析了 *F. hispida* 雌花期和间花期榕果的挥发性引诱物,发现雌雄花序在雌花期释放的挥发性引诱物相似,但不同时期榕果的挥发性成分则有明显差别,并证实只有雌花期榕果的挥发性成分才能吸引传粉小蜂( Song *et al.*, 2001 )。它们的群体选择效应,它们的形态学、生理学和生态学的基础是极值得研究的课题。马炜梁和吴翔( 1989 )、李宏庆等( 1999, 2000, 2001 )、陈勇等( 2001 )、杨大荣等

( 2000 )、Song *et al.* ( 2001 )为在中国开展榕—蜂共生关系研究作了开创性的尝试。

短命的榕小蜂出飞后如果找不到受粉期的花序就会导致雄性失败( male failure ) ;反之 ,受粉期的植株若无榕小蜂拜访则导致全失败( total failure ) ,榕小蜂将灭绝 ,榕树也无结实。在这里 ,榕树的濒危种群大小( critical population size , CPS )是维持榕小蜂种群的最低要求。与热带的非季节性环境相比 ,在季节性气候条件下 ,榕树与榕小蜂在一年中某个特定时期形成开花、出蜂的高潮。而在开花的低潮中 ,由于维持传粉者种群的需要 ,CPS 值增大。季节性气候对榕树与榕小蜂的极度影响会导致传粉者种群的灭绝以及随之而来的榕树的灭绝。种群数量高于 CPS 值时也会偶然发生雄性失败或全失败 ,这时季节性气候将增加这种失败的可能性。Bronstein ( 1989 )认为榕树和传粉者要在强烈的季节性环境条件下生存下来 ,需具备两个特性 :1 )榕小蜂进化出更长的寿命或更强的飞行能力 ;2 )隐头花序发育时间的可塑性增大 ,使榕小蜂在严酷的季节里可以留在花序中更长的时间。此外 ,可受粉阶段的延长将大大减少维持传粉者种群所必须的榕树数量。以上种种假设都需要实验验证。中国与热带国家相比具有广大的季节性气候地区 ,在不同环境下进行比较研究 ,其成果将会是十分引人注目的。李宏庆等 ( 1999 )证实 ,分布于中国福建的薜荔( *F. pumila* )雄瘿花序的发育时间可达半年以上。陈勇等 ( 1996 )对薜荔榕小蜂出飞节律与光因子的关系进行了探讨 ,发现光线是榕小蜂建立出飞节律的决定性因素之一。

预报人类活动对“ 榕树—传粉者 ”互惠共生关系稳定性的影响需要多方面的信息 ,如 :1 )榕树种群的 CPS 值是多少 ? 2 )榕树种群的密度和大小是多少 ? 3 )森林保护会导致榕树种群增大还是反而导致种群变小 ? 就保护生物学来说 ,研究如何使人类自身的活动有利于这种互惠共生关系的稳固 ,使一地的榕树数量保持在 CPS 值之上 ,以保护依赖这些关键物种生存的众多昆虫、鸟类和哺乳动物 ,具有深远的意义。在中国研究榕—蜂共生体系受威胁的程度 ,对全球生物多样性保护是一个重要贡献。

3.4 雌雄异株的榕树的进化和维持的研究

Kjellberg & Maurice ( 1989 )指出 :强烈的季节性气候使得榕树种子和榕小蜂的生产在一年中的不同

时间里形成高峰 ,榕树的雄性功能( male function )和雌性功能( female function )得到加强 ,榕树通过花柱长度的改变导致形成雌株和雄株两类表现型 ,因而他预言有三个方面的变化 :1 )雌雄异株的榕树拥有这样一种物候 :雄株开花在同一时期形成一个高峰 ,并传递花粉到同步开花的雌株 ,而在一年中的其他时间里雄株又在榕树内以少量的开花抚养传粉者 ;2 )这里的榕树与非季节性环境( 热带 )相比更高产 ;3 )这里的雌雄同株种类在树内或树间的花序会有单性化的倾向。这些预言有的已被证实 ,有的尚待研究。我国大面积的季节性环境和丰富的榕树种类为研究雌雄异株的进化提供了丰富的材料和极好的地理条件。进一步的研究又表明了榕属中一个雌雄异株的组 *Sycocarpus* 是在非季节性变化的环境中发生和维持的 ,因此 ,雌雄异株的榕树至少存在两条进化路线而且分布区有重叠 ,雌性和雄性植株在隐头花序的形态、发育时间和个体物候方面都是有差异的 ,它们所受的选择压力也是不同的。比较物候学研究将能揭示雌雄异株在不同气候条件下是如何体现其优越性的 ,它们在不同的谱系中是如何进化的 ,揭示它们最终的生物地理分布是怎样形成的。印度已建立了此项研究的专项基金( Patel *et al.* , 1993 ) ,然而在中国有关研究尚未起步。

作用于“ 雌雄异株榕树—传粉者 ”体系的破坏性因素会导致回复进化 ,成为次生雌雄同株。同时研究雌雄异株及雌雄同株榕树的发生发展历史 ,有可能提出对次生雌雄同株现象的解释。

3.5 “ 榕树—传粉者 ”相互关系的个体生态学

以上各个研究论题中 ,贯穿着许多个体生态学的问题。例如 :1 )Kjellberg *et al.* ( 2001 )对 88 个 *Ficus* 种及其传粉者的观察表明 ,通过榕树花药与胚珠的比率或榕小蜂是否出现基节栉( coxal combs ) ,能预测榕小蜂的传粉模式是主动的还是被动的。榕小蜂的主动传粉行为与蜜蜂的被动传粉有根本的差别。那么 ,榕小蜂是怎样从被动传粉体系演化成主动传粉的 ,主动传粉对榕小蜂有何优越性 ? 有一种论点认为瘿花的胚珠得到传粉受精对于传粉小蜂幼虫的成功发育是必须的 ,那么主动传粉的进化在植物进化上有何反应 ? 传粉效率的提高是否会导致主动传粉的榕树相应地减少产生花粉方面的“ 投资 ”? Kjellberg *et al.* ( 2001 )的工作提供了有益的指南 ;2 )在雌雄同株榕树上的榕小蜂的行为在榕树产生种

子、榕小蜂产生后代的相对数量上所起的作用是什么？3 )雌蜂怎样调节其后代的性比？雌蜂能否估计出自身后代以及同一果序内其他雌蜂后代的性比并相应地改变、调节其后代性比？4 )维持传粉者—宿主专一性的最可能的机制是什么？花序的挥发性吸引物的研究会引出榕小蜂对宿主化学所作反应的许多有趣的神经生物学问题。5 )雌雄异株榕树的传粉系统怎样维持？个体生态学在解释这些系统的进化稳定性方面能作出重要的贡献并可能阐明雌雄异株体系是怎样回复到雌雄同株状态的。

综上所述，“榕树—传粉者”的相互作用给分类学、生物地理学、生态学和系统与进化学提出了重要而有趣的课题，中国悠久的生物历史背景，独特的地理条件，多样的“榕树—传粉者”资源提供了进行这方面研究的极好的素材和实验基地，为运用进化生物学理论研究当代亟待解决的物种保护问题提供了大量的机会。利用中国的生物、地理资源优势，在这一领域里进行有规划的综合研究，必将促进榕树与相关动物的研究向纵深发展。

参考文献

陈 勇, 2001. 爱玉子及其传粉昆虫的研究. 宁德师专学报, 13(3): 204 ~ 207

陈 勇, 李宏庆, 马炜梁, 2001. 雀榕及其传粉昆虫传粉生态研究. 生态学报, 21(10): 1569 ~ 1574

陈 勇, 马炜梁, 罗光坦, 1996. 薛荔榕小蜂出飞节律与光因子的关系. 生态学报, 16(2): 160 ~ 166

陈友铃, 吴文珊, 方玉霖, 江剑平, 1999. 薛荔榕小蜂的营养成分研究. 生物学杂志, 16(4): 13 ~ 14

李宏庆, 陈 勇, 马炜梁, 2001. 天仙果的繁殖生物学研究. 生态学报, 21(8): 1385 ~ 1387

李宏庆, 陈 勇, 鲁心安, 马炜梁, 1999. 薛荔传粉的代价. 生态学杂志, 18(3): 66 ~ 69

李宏庆, 陈 勇, 鲁心安, 马炜梁, 2000. 薛荔榕小蜂繁殖的代价. 昆虫知识, 37(5): 302 ~ 303

廖定熹, 李学骧, 庞雄飞, 陈泰鲁, 1987. 中国经济昆虫志, 第 34 册, 膜翅目, 小蜂总科(一). 北京: 科学出版社, 44 ~ 45

廖日京, 1991. 台湾桑科植物之学名订正. 台湾省台北市国立台湾大学农学院森林学系出版, 17 ~ 184

罗 佳, 梁进新, 1997. 灰白蚕蛾生物学特性的研究. 华东昆虫学报, 6(1): 31 ~ 34

马炜梁, 吴 翔, 1989. 薛荔榕小蜂与薛荔的共生关系. 生态学报, 9(1): 9 ~ 14

马炜梁, 陈 勇, 李宏庆, 1997. 榕树及其传粉者研究综述. 生

态学报, 17(2): 209 ~ 215

苏绍菊, 2001. 木瓜榕和对叶榕上昆虫群落结构. 思茅师范高等专科学校学报, 17(3): 90 ~ 95

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, 李朝达, 杨 兵, 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, 王瑞武, 宋启示, 张光明, 赵庭周, 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

杨大荣, 李朝达, 韩灯保, 姚瑞英, 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

杨佐忠, 朱天辉, 邱德勋, 牟代全, 刘度南, 吴人柯, 刘玉梅, 何跃兵, 2000. 榕树烂皮病病原及流行原因初步研究. 四川林业科技, 21(3): 22 ~ 24

赵庭周, 杨大荣, 许继宏, 2001. 榕树在西双版纳热带雨林中的地位和综合利用价值. 林业科学研究, 14(4): 441 ~ 445

中国科学院华南植物研究所, 1965. 海南植物志. 北京: 科学出版社, 2: 384 ~ 400

中国科学院昆明植物研究所, 1984. 云南植物名录. 云南人民出版社, 699 ~ 711

中国科学院中国植物志编委会, 1998. 中国植物志. 北京: 科学出版社

Berg C C, 1989. Classification and distribution of *Ficus*. *Experiencia*, 45: 605 ~ 611

Berg C C, 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55: 169 ~ 185

Bronstein J L, 1989. A mutualism at the edge of its range. *Experientia*, 45: 622 ~ 637

Cabrita L F, U Aksoy, S Hepaksoy and J M Leitao, 2001. Suitability of isozyme, RAPD and AFLP markers to assess genetic differences and relatedness among fig (*Ficus carica* L.) clones. *Scientia Horticulturae*, 87: 261 ~ 273

Galil J, M Zeroni and D Bar Shalom, 1973. Carbon dioxide and ethylene effects in coordination between the pollinator *Blas-tophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *The New Phytologist*, 72: 1113 ~ 1127

Grafen A and H C J Godfray, 1991. Vicarious selection explains some paradoxes in dioecious fig-pollinator systems. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 245: 73 ~ 76

Hill D S, 1967. Fig-wasps (Chalcidoidea) of Hong Kong, I. Agaonidae. *Zoologische Verhandelingen*, 89: 3 ~ 55

Hill D S, 1971. Wasps and figs. *New Scientist and Science Journal*, 15: 144 ~ 146

- Hossaert-McKey M and J L Bronstein, 2001. Self-pollination and its costs in a monoecious fig (*Ficus aurea*, Moraceae) in a highly seasonal subtropical environment. *American Journal of Botany*, **88**(4): 685 ~ 692
- Hossaert-McKey M, M Gibernau and J E Frey, 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **70**: 185 ~ 191
- Janzen D H, 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 13 ~ 51
- Kjellberg F, E Joussetin, J L Bronstein, A Patel, J Yokoyama and J Y Rasplus, 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **268** (1472): 1113 ~ 1121
- Kjellberg F and S Maurice, 1989. Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus*: Its evolution and consequences. *Experientia*, **45**: 653 ~ 660
- Patel A and M Hossaert-McKey, 2000. Components of reproductive success in two dioecious fig species, *Ficus exasperata* and *Ficus hispida*. *Ecology*, **81**(10): 2850 ~ 2866
- Patel A, M Hossaert-McKey and D McKey, 1993. *Ficus*-pollinator research in India: past, present and future. *Current Science*, **65**(3): 243 ~ 253
- Song Q, D Yang, G Zhang and C Yang, 2001. Volatiles from *Ficus hispida* and their attractiveness to fig wasps. *Journal of Chemical Ecology*, **27**(10): 1929 ~ 1942
- Weiblen G D, 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *American Journal of Botany*, **87** (9): 1342 ~ 1357
- Wiebes J T, 1979. Figs and their insect. *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**(4): 491 ~ 495

(责任编辑:时意专)