

榕树 (*Ficus*) 在中国的分布及其在 协同进化研究上的意义

林淑玲^{1,2}, 赵南先¹, 陈贻竹^{1,*}, 尧金燕^{1,2}, 贾效成³

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 华南师范大学, 广州 510631)

摘要: 中国有丰富的榕属资源 (共 99 种), 世界上 6 个亚属的榕树在中国均有不同程度的分布。因此, 中国榕属植物的资料对从大地理尺度研究种和种间协同进化具有重要的参考价值。介绍了榕树在世界的分布规律, 着重阐述了榕树在中国的分布及中国榕树分布种的研究现状与存在的问题, 探讨了中国榕树的花序特点、开花物候及在协同进化中的意义, 指出了中国榕树资料在世界研究中的地位和作用。

关键词: 榕树; 分布; 开花物候; 协同进化

文章编号: 1000-0933 (2007)10-4278-11 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Distribution of figs (*Ficus*) in China and its significance in the issues for interspecific co-evolution

LIN Shu-Ling^{1,2}, ZHAO Nan-Xian¹, CHEN Yi-Zhu^{1,*}, YAO Jin-Yan^{1,2}, JIA Xiao-Cheng³

1 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 South China Normal University, Guangzhou 510631, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (10) 4278 ~ 4288.

Abstract: Figs (*Ficus*) and their pollinators (Agaonidae) constitute fascinating extreme case of specialization in plant-insect interaction. About 750 species of *Ficus* occur worldwide in the tropics and subtropics, and are considered keystone species in tropical forests owing to their year-round bearing fruit. There are 99 species of *Ficus* in China, and most are dioecious (about 72%). They are mainly distributed in the Southwest and South of China. Generally dioecious figs have greater adaptive capacity than monoecious ones and can exist in higher seasonal environment. The distribution of fig trees in the world was presented in this paper, and then the distribution and research advance of fig species in China were elaborated, suggesting the importance of understanding of *Ficus* species occurred in China for the worldwide researches.

Key Words: *Ficus*; distribution; phenology; co-evolution

竞争和协同作用是生物个体或种群之间普遍存在的两种表现行为, 而且协同作用比竞争更普遍、更有意义, 更有利于生物进化^[1]。在普遍意义上种的协同进化是构成地球上生物多样性的一个重要过程之一^[2]。协同进化主要有两种类型: 扩散协同进化 (diffuse coevolution) 和专性协同进化 (specific coevolution)^[3]。扩散协同

基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX2-SW-105)

收稿日期: 2006-08-09; 修订日期: 2007-03-02

作者简介: 林淑玲 (1976 ~) 女, 吉林舒兰人, 博士生, 主要从事植物进化生态学研究。E-mail: linshuling2004@scib.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengyiz@scib.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by the Innovation Key Project of CAS (No. KSCX2-SW-105)

Received date: 2006-08-09; **Accepted date:** 2007-03-02

Biography: LIN Shu-Ling, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant evolution ecology. E-mail: linshuling2004@scib.ac.cn

进化为某一个或多个物种的特征受到多个其它物种特征的影响而产生的相互进化现象,是一种研究范围较广的协同进化^[3],而专性协同进化主要包括 3 个特征:特殊性、相互性与同时性,是一种自然界比较少见的物种间共生关系^[4]。榕树-榕小蜂 (*Ficus-Agaonidae*)、丝兰-丝兰蛾 (*Yuccas-Yucca moth*)及金合欢-蚂蚁 (*Acacia-Ant*)则是这种专性协同进化的典型范例,自 20 世纪 50 年代以来日益受到关注^[5]。

榕树 (*Ficus* Linn.)是桑科榕属植物,为热带植物区系中最大的木本属之一^[6]。榕树有两种繁殖系统:雌雄同株 (*monoecy*)和雌雄异株 (*dioecy*),其数量约各占一半^[7]。通常,每种榕树只被一种它自己的专性传粉小蜂主动地或被动地传粉。因此,榕树和它们的传粉小蜂在形态上和生理生态上均表现出了高度适应^[8],构成了可能是目前已知的最完美的传粉互惠共生^[9-13],是研究协同进化、性比进化、毒力演变及寄主-寄生者相互作用的典型模式系统^[14]。

近年来,国际上对榕树-榕小蜂的研究兴趣主要集中在雌花资源的分配与利益冲突及物种共形成等方面,提出了许多假说并取得了许多有理论意义的结果^[7,13,15-22]。但是,不少观点或假说还缺乏足够的证据支持。榕属植物种类繁多和榕小蜂种类鉴定十分有限之间的矛盾很可能是很多假说难以获得充分支持的主要原因之一。我国榕属植物有着特殊的地理分布和由此而可能造成的繁殖策略的本地适应。对榕属植物从它分布中心向全世界散布的进化史和种间共适应与环境的相互作用的研究,中国分布种能提供重要信息是显然易见的。我国对榕树的研究起步较晚,近 10 多年才逐渐得到重视,不少学者在榕树种类的描述^[23-26]、小蜂的传粉生物学^[27-31]、群落生态^[32-36]及榕树的繁殖生物学^[37,38]、生理生态^[39-43]等方面做了一些有价值的开创性工作。然而,由于还缺乏许多基础研究,如榕属种类的实际地理分布、在原生地的生长状况(包括密度和种子散布)及繁殖系统的地域性特点等,阻碍了这方面研究的进一步开展。本文试图对榕属植物的分布及研究现状进行阐述,对榕树的地理结构对种间相互作用和生态过程产生的影响等进行分析和讨论,希望能为今后更深入开展种间协同进化研究提供一些思考。

1 榕树在全世界的分布

1.1 分布规律

全世界有榕属植物大约 750 种,有半附生、全附生、攀援、蔓生灌丛等,在森林内、山地、溪边、城镇、村边甚至石缝中随处可见,是生境、生长型、生活型等最多多样化的植物类群之一^[44]。

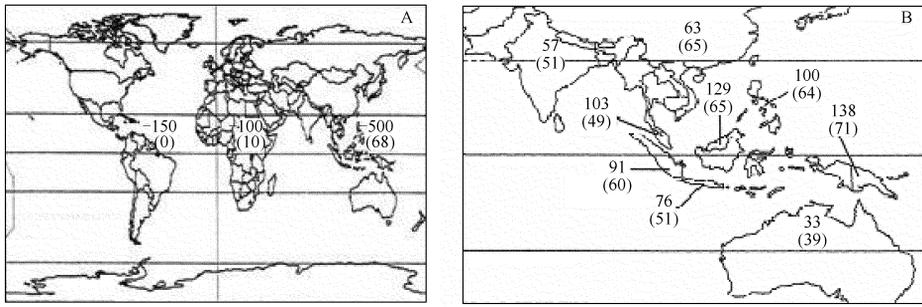
榕属植物在世界上主要分布于热带、亚热带地区,其中非洲 (Africa)、美洲 (America)和亚洲-大洋洲 (Asia-Australasia)为 3 个主要分布区^[45,46],马来西亚、巴布亚新几内亚是榕属植物起源及多样性分布中心^[18,47]。在 3 个主要分布区中,其中新大陆的美洲和非洲主要是雌雄同株榕树,很少有雌雄异株的分布(图 1A)。在新热带的美洲地区,榕属只有两组:白肉榕组 (Sect. *Oreosyce*)和榕组 (Sect. *Urostigma*),共约有 150 种^[45]。非洲(包括马达加斯加和相邻的群岛)有榕属植物 112 种^[48],其中 *Galoglychia* (未有中文译名)是最大的组,包括 72 种,是非洲植物区特有的种类。第二大组是聚果榕组 (Sect. *Sycomorus*)除聚果榕 (*F. racemosa*)分布在亚洲外,其它 12 种雌雄同株种均生长在非洲。在非洲植物区,雌雄异株榕树种仅限在 10 种以内^[45]。

大约 500 种榕树存在于印度-大洋洲区域(亚洲、马来西亚、太平洋群岛和澳大利亚),这一分布区的特点是种类多,而且雌雄异株类型占有很大的比例(约 68%) (图 1A)。而最新的资料显示这一分布区有榕树约 511 种,其中仅马来西亚中心就有 359 种^[49,50]。因此,就种的丰富度及特有分布而言,马来西亚是雌雄异株榕树多样性的分布中心。除马来西亚外,巴布亚及新几内亚等地区雌雄异株类型也都占 60% 以上,周边其它地区也在 50% 左右,只有澳大利亚偏低 (39%) (图 1B)。从图 1B 也可以看出,在中国榕树的种类中雌雄异株类型所占比例也达到了 65%,这个比例与雌雄异株榕树的世界分布中心的比例 (68%)很相近,而且中国又在这个中心的最北缘,暗示可能在当时的联合古陆没有完全分裂前,榕属植物就已存在于中国大陆。

由此可以看出,中国榕属植物的资料及相关的研究对在大地理尺度上比较研究种和种间的协同进化过程具有重要的价值。

1.2 分布密度

榕树的生境适应能力较强,种子可通过鸟类传播在其它树上发芽、生长,也可以通过附生在死树或岩石上



榕属植物的数目(雌雄异株所占比例)
Number of *Ficus* species (dioecious %)

图1 榕属植物的地理分布^[66]

Fig. 1 The geographical distribution of *Ficus* species^[66]

A 三个热带地区的榕树种的数目 Number of *Ficus* species in the three tropical regions ; B : 印度-大洋洲区域的榕树种数 Number of *Ficus* species in the Indo-Australasian region

繁殖, 它们的幼苗多喜好生长在岩缝或建筑物的墙壁上^[44]。虽然如此, 在自然的植物群落中榕树植株的密度是非常低的, 例如, 根据分散的观察资料^[51], 在3个成熟的热带雨林, 非洲、亚洲和新热带区(美洲)榕树的分布密度虽然彼此很不相同但都很低。巴拿马的Barro Colorado岛50hm²样地发现8种榕树, 其中一种榕树密度最大, 但也只有1.3株/hm²; 在非洲的加蓬*F. Ottoniifolia*密度更小, 1株/10hm²; 在亚洲, 印度尼西亚的东加里曼丹岛Kutai国家公园记录了30个榕树种的平均密度为3.3株/0.5hm², 而对单个种来说则是1个个体/5hm²。这些地区的地理位置都是处在赤道或赤道附近。在地处亚热带地区的广东、广西、福建以及云南的热带雨林, 自然开放的空地或保护区的林内亦很少见到自然生长的雌雄同株类型的成龄树及其幼苗。在城市或公园内, 它们作为园林绿化树种被人工种植而形成了密度很大的榕树种群。相反, 雌雄异株的榕树, 如小乔木或灌木的对叶榕、粗叶榕等则具有较高的自然分布密度^[57]。

榕树种子的形成、散播受很多因素的影响。如花序果的着生位置^[7, 45], 榕果花序孔对小蜂形态结构的选择^[1, 52]; 只有适合花序孔形态的小蜂才能进入, 小蜂头部形状与花序孔长度是高度相关的; 榕果内雌花的空间排布对种子及小蜂的产出也起重要作用^[38]; 在一般情况下, 位于靠近花序腔的短柱花产生传粉小蜂及寄生蜂, 而位于靠近果壁的长柱花产生种子; 此外, 榕树在长期进化中形成了雄花迟熟、树内开花同步、树间非同步等物候特点。所有这些因素都直接或间接地影响、调节着种子形成、散布及花粉的散播。因此, 虽然榕树拥有大量的花序果, 且果内有成百上千的能产生种子的雌花, 榕树的分布密度仍然是很低的。细叶榕(*F. microcarpa*)是一种很常见的、用于园林装饰和绿化的雌雄同株榕树, 它在美国夏威夷被认为是一种有危害性的入侵植物^[53]。用这种榕树的种子做的发芽试验表明, 它在石灰性基质中有较高的种子发芽率但成苗率仍很低, 是否这是影响榕树分布密度低的关键因素还需进一步验证。

由此可以看出: (1) 榕树低的分布密度可能不取决于或者主要不取决于温度等气候因素及种子分散者的多寡及行为; (2) 榕树具有广泛分布的特点, 因为它们作为园林树种几乎可以在任何土壤条件下种植, 某些种甚至被看作“入侵种”, 需要人为干预^[53]; (3) 雌雄异株类型的榕树与雌雄同株榕树在种子的散布水平和小苗的成功率上存在明显的区别。通常情况下, 雌雄同株榕树有大量的种子和较高的发芽率, 环境适应能力强, 而分散密度却很低。这可能是由于雌雄同株类型的榕树多为大乔木, 它们为了维持数量巨大的小蜂种群而产生同样数量巨大的花序果, 结果导致生产出大量的种子。在一个有限的区域内, 高密度的榕树种群将会形成对资源的激烈竞争, 由此生存压力可能促使榕树进化出降低对资源争夺失衡的选择——减少个体的密度; 而雌雄异株的榕树多为灌木, 少量的花序果和少量的小蜂种群, 而且由于雌性功能(种子的产出)和雄性功能(小蜂的产出)分离, 种子和小蜂的产出会减少一半, 因此必须增加个体的分布密度来补偿。

2 榕树在中国的分类与分布

2.1 榕树的分类及发展

榕属的分类研究始于19世纪80年代^[54], 经过不断的修订、完善, 尤其是把其共生的小蜂考虑进入以后,

榕属的分类才得以全面地发展,从原来的 4 个亚属发展到现在的 6 个亚属,而且打破了雌雄同株和雌雄异株之间的界限^[45, 49, 55]。相比之下,榕小蜂的研究则相对滞后,晚了有 100a^[12, 56, 57]。目前仅有约 300 种传粉小蜂、400 种非传粉小蜂被描述^[12]。中国对榕树-榕小蜂的分类学研究起步较晚,基础也较薄弱。目前中国榕属植物共记录了 99 种,雌雄同株 28 种,雌雄异株 71 种^[58]。而其传粉小蜂仅鉴定了 23 种,尚有大量的工作有待进一步开展^[59]。

虽然目前中国榕树种的数量仅为世界的 1/8,但所有 6 个亚属的榕树种类在中国均有不同程度的分布^[58],表明中国榕属植物的多样性是丰富的,这对研究种和种群的地理结构与由此而产生的潜在的环境压力之间的关系可提供有价值的实验材料。

2.2 榕树在中国的分布

在我国,榕树主要分布在西南部和南部,尤以云南最多^[60]。其次是广东、广西、贵州和海南等地区(表 1);在中部的山西、上海、陕西、江苏、河南、安徽等省市仅有雌雄异株类型,而雌雄同株类型的榕树未见记载(图 2)。虽然在中国雌雄异株榕树的分布可以更向北,但在热带雨林的云南,异株榕树仍占了 60% 以上。同时,广东在榕树种类的总数和异株的种类上也都占了较高的比例(表 1),说明异株类型榕树的分布和气候并不存在直接关系,在热带和亚热带一样保持着较高的比例。邓源^[61]的研究也表明异株对低温的较强的忍耐性可能不是同株向异株进化的原初压力,而是生态位扩展(从林冠扩展到林下)的“副产品”。

中国植物志和地方志对我国丰富的榕属植物资源做了大量的收集和整理,但以形态为主要依据的分类系统常受人因因素的干扰,往往导致了性状选用与物种鉴定上的混乱与分歧。例如,黄葛树曾被记载为 *Ficus lacor*^[62], *Ficus viren* var. *sublanceolata*^[63, 64], *Ficus virens*^[58];笔管榕被记为 *Ficus wightiana*^[62], *Ficus virens*^[63], *Ficus superba* var. *japonica*^[64], *Ficus subpisocarpa*^[58]。

表 1 几个主要中国榕树分布区的榕属植物数目

Table 1 The number of *Ficus* species in several major distribution areas in China

	总数 Total number	雌雄同株 Monoecious	雌雄异株 Dioecious	变种 Variety	文献 References
云南 Yunnan	67	24	43	29	[64]
广东 Guangdong	62	17	45	17	[65]
	38	9	32	12	[63]
广西 Guangxi	39	8	31	2	[66]
贵州 Guizhou	37	11	26	11	[64]
海南 Hainan	33	8	27	6	[62]
香港 Hong Kong	33	11	22	7	[68]

3 榕树花序的特性及其在协同进化上的意义

3.1 榕树的花序特征

花序的大小、形态、结构与小蜂的行为密切相关^[11]。花序的特性是产生在与传粉小蜂复杂的生态相互作用的过程中^[69],它直接影响双方繁殖的成功率,也与两类繁殖系统——雌雄同株和雌雄异株榕树的繁殖策略(如种子的成功分散)密切相关。

从表 2 可以看出,在中国分布的榕属植物中,雌雄同株榕树的花序一般偏小,成熟时大约为 7~20mm,而

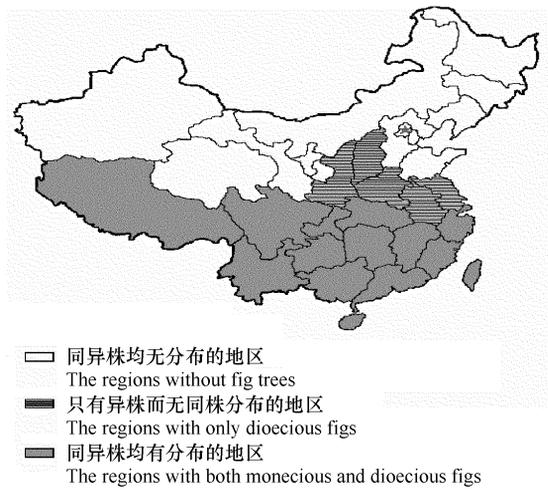


图 2 榕属植物在中国的分布^[61]

Fig. 2 The distribution of *Ficus* in China^[61]

表2 一些常见榕树的基本数据
Table 2 The fundamental data of some common fig species

种 Species	榕果直径 Diameter (mm)	花期数 Number of Crops	成熟果的颜色 Ripe fig color	雌花数 Number of female flowers	雄花数 Number of male flowers	传粉小蜂 Pollinating fig wasp	参考文献 References
榕亚属							
Subgenus <i>Urostigma</i>							
细叶榕 <i>F. microcarpa</i>	10.4 D-E ^{②③}	1~4	紫红 purple	233.6	18.7	<i>Eupristina verticillata</i>	观察 Obs.
垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	11.2 D-E	1~4	红色/黄色 red/yellow	510.9	55.4	<i>Eupristina koningsbergeri</i>	观察, [71] Obs.
高山榕 <i>F. altissima</i>	18.6 D-E	1~3	红色/黄色 red/yellow	560.3	58.4	<i>Eupristina Altissima</i> ; <i>Eupristina</i> sp.	[72]
黄葛树 <i>F. virens</i>	7.9 D-E	1~2	暗红 dark red	386.1	23.0	<i>Platyscapa coronata</i>	[72]
笔管榕 <i>F. subpisocarpa</i>	11.9 D-E	1~2	暗红 dark red	317.6	31.4		观察 Obs.
菩提树 <i>F. religiosa</i>	7.6 B ^①	1~2	红色/紫色 red/purple	334.0	32.0	<i>Blastophaga quadriceps</i>	观察, [73] Obs.
环纹榕 <i>F. annulata</i>	18.9B	1~2	红橙色 reddish orange	616.0	334.0		观察 Obs.
大叶水榕 <i>F. glaberrima</i>	9.1 B	?	橘黄色 orange	387.0	237.0		观察 Obs.
豆果榕 <i>F. pisocarpa</i>	8.6 B	?	黄色/微红 yellow/red	275.0	20.0		观察 Obs.
钝叶榕 <i>F. curtipes</i>	12.2 B	?	暗红/紫红 dark red/purple	269.0	147.0		观察 Obs.
美丽枕果榕 <i>F. drupacea</i> var. <i>glabrata</i>	24.9 D	3	鲜红/橙红 bright red/ orange red	3621.7	262.9		观察 Obs.
印度榕 <i>F. elastica</i>	7.8 B	1~4	红色 red	172.7	131.3		观察 Obs.
聚果榕亚属							
Subgenus <i>Sycomorus</i>							
聚果榕 <i>F. racemosa</i>	24~36	4~6	橙红色 orange red	3584~6520	56~148	<i>Ceratosolen fusciceps</i>	[74]
对叶榕 <i>F. hispida</i>	23.4 D-E	3	黄色 yellow	1383.6 (♂) 2156.2 (♀)	46.6	<i>Ceratosolen solmsimarchali</i>	[29]
无花果亚属							
Subgenus <i>Ficus</i>							
木瓜榕 <i>F. auriculata</i>	40.3 B	全年有果 year-round	红色 red	27278 (♂) 27275 (♀)	454	<i>Ceratosolen emarginatus</i>	[31]
粗叶榕 <i>F. hirta</i>	13~18 D	全年有果 year-round	紫红 purplish red	981 (♂) 1035 (♀)	132	<i>Blastophaga javana</i>	[37]
天仙果 <i>F. erecta</i> var. <i>beecheyana</i>	10~12 B	1~2	紫红色 purplish red	600~700 (♂)	150~300	<i>Blastophaga silverstriana</i>	[75, 76]
糙叶榕亚属							
Subgenus <i>Sycidium</i>							
鸡嗉子榕 <i>F. semicordata</i>	8~18 B	2~3	橙黄/红色 orange/red	940~3187	30~96	<i>Ceratosolen gravelyi</i>	[77]
薜荔榕亚属							
Subgenus <i>Synocia</i>							
薜荔 <i>F. pumila</i>	34~60	全年有果 year-round	暗紫色 dark purple	3939.8 (♂) 4621.4 (♀)	531.8	<i>Wiebesia pumilae</i>	[78, 79]
爱玉子 <i>F. pumila</i> L. var. <i>awkeotsang</i>	36~38 B	2	红色 red	6308.2 (♂) 5503.2 (♀)	1060	<i>Wiebesia pumilae</i>	[78, 80]

①B: 雌花期 female phase; ②D: 雄花期 male phase; ③E: 花后期 post-floral phase

雌雄异株榕树的榕果偏大,成熟时一般均超过 20mm,有的甚至达 60~70mm。而且花序越大,其内所含的雌花、雄花数目就越多,如无花果亚属的木瓜榕和薜荔。Kjellberg 等^[15]根据 1997 年以前发表的数据作的不完全统计资料的分析也发现类似的结果,只是这些资料中缺少中国大陆的数据。解释同株向异株进化的假说之一就认为由于分散者偏好大、有营养的果实而导致对同株的压力^[70]。

3.2 开花物候及季节性适应

通常一年当中,榕树至少有一个花期,有的甚至全年均有挂果(表 2)。在雌雄同株榕树的一个群体内,大多数榕树均呈现出个体内高度的开花同步与树间的不同步。但一般在季节性明显的环境中,尤其是恶劣的气候条件下,某些雌雄同株榕树也常发生一个个体内非同步开花现象(如细叶榕 *F. microcarpa*)。当树内开花的异步性促使不同花序果的雌花期(B 期)与雄花期(D 期)相遇时,榕树就有可能发生树内自交。从长远利益来说,树内自交对榕树的基因进化是不利的,但在短期内,这却能提高小蜂的存活率,保证榕树和榕小蜂种群的成功延续,从而稳定两者的互利共生关系。因此,树内非同步性开花可能是维持小蜂种群与两者共生关系长期稳定的一种适应性策略。

尧金燕^[81]首次用分子手段验证了雌雄同株树(聚果榕 *F. racemosa* 和绣叶榕 *F. rubiginosa*)内自花授粉的存在,表明树内自交种子是可育的。然而,不同榕树种间会存在差异,例如绿黄葛树树内自交是可育的^[72],而美丽枕果榕的树内自交则是败育的^[82]。这暗示在稳定互利共生的长期稳定上,不同的榕树种可能会表现出不同的适应对策。细叶榕(*F. microcarpa*)、垂叶榕(*F. benjamina*)也是典型的树内非同步开花,与榕亚属的其它榕树相比,有相对更多的花期(表 2),但却有相对较低的种子及小蜂产出率^[83]。这或许是由于它们发生了树内自交,或是与它们自然分布密度低,为哺育同样大数量的花序及小蜂,减少种内竞争、增加种间竞争,从而选择了小数量的种子有关。总之,不管导致这样的生态结果的原因如何,可以肯定的是榕树-榕小蜂在长期的进化过程中,在自然选择的压力下,已经形成了这样互相适应的特征。

3.3 垂叶榕的地理分布特点

雌雄同株的垂叶榕(*F. benjamina*)是一种广泛分布于东南亚的榕树,在中国主要分布于广东、广西、贵州、海南、台湾及云南等地^[84],在澳大利亚也有生长。在对地处亚热带地区的广州华南植物园(N23°06', E113°18')样地的垂叶榕一个群体进行的观察表明,垂叶榕通常全年均有可结果的个体,花期数为 1~4 个,常发生树内非同步开花的花期交叠现象,尤以 6~8 月份较多。垂叶榕有 1 种专性传粉小蜂和 3 种非传粉小蜂,一般每个榕果内进入的 foundress 数量为 1 个,在花序发育初期花序果为绿色,成熟时黄色或紫色。澳大利亚的汤思维尔(Townsville)位于南半球(S19°18', E146°45'),属热带地区,在那里生长的垂叶榕也呈现树内非同步开花,花期交叠主要发生在当地 12~翌年 2 月份的雨季^[85]。它的每个花序中进入的 foundress 数量比广州多,大于 2 个,且其叶片明显偏小,树冠较紧密,榕果开始一般即为鲜红色,少有黄色,成熟时红褐色或暗紫色(尧金燕的观察)。值得注意的是,在广州生长的垂叶榕与此地区生长的榕亚属其它种类相比,有较低的种子和小蜂繁殖成功率(表 3),而生长在澳洲的垂叶榕这两者的成功率甚至更低,尤其是种子产出的比例仅为广州亚热带地区的一半,只有 10%(表 3)。两地这个种都有极高的败育率。显然,雌花资源分配在地区之间也存在异同。

4 讨论

4.1 中国榕属植物的分布特点

中国榕属资源丰富多样,其中大部分为异株类型,尤以无花果亚属(*Subgenus Ficus*)的榕树种最丰富,所占比例超过了全世界已知无花果亚属种总数的一半^[88]。雌雄同株类型榕树的总数则相对较少,不足 1/3。在季节性环境中,尤其是恶劣环境下,由于存在雄株可被选择的可能,所有的雌性功能可在最好的时期被表达,所以雌雄异株能更好的繁殖^[86]。相比之下同株类型榕树的小蜂种群对季节性变化的气候更敏感,因此限制了同株种的小蜂种群向高季节性地区扩张。Bronstein^[87]的研究也表明榕树繁殖系统的地理分布为雌雄异株在季节性环境中处于选择优势提供了支持,这也可能是中国榕属、特别是雌雄异株榕属植物丰富的原因(图

1 2)。

表 3 垂叶榕在不同地区雌花资源的分配比例 (%) 及成熟榕果的颜色

Table 3 Resource allocation of female flowers and color of ripe figs of *Ficus benjamina* in different areas

项目 Item	小蜂 Wasps (%)	种子 Seeds (%)	败育 Aborted (%)	成熟果的颜色 Color of ripe figs
广州 Guangzhou	13.9	22.5	63.6	黄色/紫色 Yellow/purple
汤思维尔 Townsville	16.9	10.4	72.7	红褐色/暗紫色 Mahogany/dark purple

虽然一些雌雄异株榕树种的分布范围是很广的,如 *F. variegata*, 从印度东部到新几内亚、从澳大利亚北部到日本南部均有分布^[55]。但大多数雌雄异株种的地理分布区却是受限制的,如无花果亚属的 8 个组中有 5 个组集中在马来西亚^[46]; *Adenosperma* 组主要限于新几内亚、澳大利亚和所罗门群岛^[88]; 对叶榕组 (*Sycocarpus*) 组中至少 11 种只在新几内亚被发现^[88]。这样的分布特点可能表明,地理结构带来了本土适应。大多数雌雄异株榕树种(如一些以中国原发现地命名的种)在中国被限制在一个很有限的范围里也是至今为止现存的资料可以证明的^[58]。另外,榕属植物所有 6 个亚属和包含雌雄异株类型的 4 个亚属在中国均有不同程度的分布^[55], 这在世界其他地区是不多见的(除了分布中心)。这种多样性分布存在的原因是什么?是地理结构的特殊性及由此产生的特异生境?还是由于历史上的地质变迁引起的?

4.2 存在的问题与展望

中国榕属植物的研究还是起步阶段,对其分类的研究还主要依据形态指标,没有考虑到榕树-榕小蜂的专性共生关系,致使某些种的名称不统一,甚至出现错误(如笔管榕)。同时,从另一侧面也反映榕属植物的某些种可能发生了本土的表型变异,致使在种的鉴别上产生错误。如果真发生这种情况,那么表型特征的改变是否会引起种间的相互作用发生变化,也是一个值得关注的问题。除最新的 Zifeng Jiang^[14]的研究外,以前的系统发育研究均没有涉及到中国的榕树种,重建中国榕亚属的分类系统迫在眉睫。对榕属植物及其传粉者,特别是中国的特有种的研究也极需开展。一些榕树-榕小蜂互惠共生关系中存在的现象也还需要各方面足够的证据去解释、验证,如同为雌雄同株榕树,高山榕有较高的种子与小蜂产出比率^[83],垂叶榕却相反,不管是在季节性环境中,还是非季节性环境中,均显示了较低的小蜂产出(表 3)。而且在不同的地理环境下(如广州和汤思维尔),垂叶榕呈现不同的开花规律,引起所有这些差异的直接因素还不知道,但有一点可以肯定,源自地理差异对榕树-榕小蜂相互作用的潜在压力和连续的作用不容忽视。随着研究的深入开展,相信会发现更多由于地理原因引起这两者之间互利关系的调整。对于这些复杂相互作用后果的研究能使我们对种内、种间和多种间协同进化所面临的两个前沿问题有着更深的理解:协同进化进程中地理尺度的作用和种是怎样和一个或一个以上的种共同进化的^[89]。

总之,中国榕树的资料在世界研究范围内还非常有限,但却占据很重要的位置,大量的更详细、系统的工作还有待进一步开展。今后应加强中国榕属种的分子遗传研究,并与中国特有的地理结构相结合,把榕树、榕小蜂及其它寄生者(非传粉者)的共生机制有机结合起来,以提高对传粉互利共生体系的全面认识,这也可以对自然界其它种、种群的形成与进化研究提供思路。

References :

- [1] Wang D L, Gao Y. Competitive evolution and coevolution. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24 (10): 1182 - 1186.
- [2] Thompson J N, Cunningham B M. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, 2002, 417: 735 - 738.
- [3] Futuyma D J, Slatkin M. *Coevolution*. Massachusetts Sinauer Associates Inc, 1983, 1 - 13.
- [4] Janzen D H. When is it coevolution? *Evol.*, 1980, 34: 611 - 612.
- [5] Ma W L, Chen Y, Li H Q. A summarize of the study on fig trees and its pollinators. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17 (2): 209 - 215.
- [6] Shu M. A Survey of the Research on Banyan Trees in the Tropical Rainforests in Southern Yunnan. *Journal of Simao Teachers College*, 2005, 21 (3): 13 - 15.
- [7] Berg C C. Reproduction and evolution of *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Mem. NY Bot. Gard.*,

1990 , 55 : 169 — 185.

- [8] Galil J, Zeroni M, Bar Shalom D. Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadriceps* and the syconium in *Ficus retigiosa*. *New Phytol.* , 1973 , 72 : 1113 — 1127.
- [9] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* , 1979 , 10 : 1 — 12.
- [10] Galil J, Eisikowitch D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* , 1968 , 49 (2) : 259 — 269.
- [11] Janzen D H. How to be a fig. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* , 1979 , 10 : 13 — 51.
- [12] Weiblen G D. How to be a fig wasp. *Annual Review of Entomology* , 2002 , 47 : 299 — 330.
- [13] Cook J M, Rasplus J Y. Mutualists with attitude : coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution* , 2003 , 18 : 241 — 248.
- [14] Jiang Z F, Huang D W, Zhu C D, *et al.* New insights into the phylogeny of fig pollinators using Bayesian analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution* , 2006 , 38 : 306 — 315.
- [15] Kjellberg F, Jousset E, Bronstein J L, *et al.* Pollination mode in fig wasps : the predictive power of correlated traits. *Proc. R. Soc. Lond. B* , 2001 , 268 : 1113 — 1121.
- [16] Nefdt R J C, Compton S G. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology* , 1996 , 65 : 170 — 182.
- [17] Anstett M C, Bronstein J L, Hossaert-McKey M. Resource allocation : a conflict in the fig/fig wasp mutualism ? *J. Evol. Biol.* , 1996 , 9 : 417 — 428.
- [18] Anstett M C, Hossaert-McKey M, Kjellberg F. Figs and fig pollinators : evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution* , 1997 , 2 (3) : 94 — 99.
- [19] Herre E A, West S A. Conflict of interest in a mutualism : documenting the elusive fig-wasp-seed tradeoff. *Proc. R. Soc. London Ser. B* , 1997 , 264 : 1501 — 1507.
- [20] Ganeshaiah K N, Kathuria P, Shaanker R V. Evolution of style-length variability in figs and optimization of ovipositor length in their pollinator wasps : a coevolutionary model. *Journal of Genetics* , 1995 , 74 (1&2) : 25 — 39.
- [21] Anstett M C. Unbeatable strategy , constraint and coevolution or how to resolve evolutionary conflicts : the case of the fig/ fig wasp mutualism. *Oikos* , 2001 , 95 : 476 — 484.
- [22] Weiblen G D. Correlated evolution in fig pollination. *Systematic Biology* , 2004 , 53 : 128 — 139.
- [23] Xu Z F. *Ficus*-a keystone plant species of tropical rainforest ecosystem of south of Yunnan. *Chinese Biodiversity* , 1994 , 2 : 21 — 23.
- [24] Li Y X, Zhang D M, Mo X M, *et al.* The morphological and structure of flowers between *Ficus* sp. And *Ficus microcarpa* L. *Ecologic Science* , 1999 , 18 : 30 — 34.
- [25] Lu S Y, Cheng Y P, Lo R M. New cultivars from native plants of Taiwan (VII). *Taiwan J for Sci* , 2003 , 18 (3) : 259 — 261.
- [26] Lu S Y, Cheng Y P, Lo R M. New cultivars from native plants of Taiwan (VIII). *Taiwan J for Sci* , 2004 , 19 (3) : 259 — 262.
- [27] Yang D R, Zhao T Z, Wang R W, *et al.* The propagated characteristic and pollinated behavior of fig wasps (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna , China. *Tropical Botanical Research* , 2000 , 46 : 1 — 8.
- [28] Yang D R, Zhao T Z, Wang R W, *et al.* Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna , China. *Zoological Research* , 2001 , 22 (2) : 110 — 128.
- [29] Yang D R, Peng Y Q, Song Q S, *et al.* Pollination Biology of *Ficus hispida* in the Tropical , Rainforests of Xishuangbanna , China. *Acta Botanica Sinica* , 2002 , 44 (5) : 519 — 526.
- [30] Chen Y, Li H Q, Ma W L. The biological character of fig tree pollination. *Journal of Hangzhou Teachers College (Natural Science Edition)* , 2002 , 1 (3) : 59 — 61.
- [31] Peng Y Q, Yang D R, Zhou F, *et al.* Pollination biology of *Ficus auriculata* Lour. in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Acta Phytoecologica Sinica* , 2003 , 27 (1) : 111 — 117.
- [32] Su S J. Insect communities of *Ficus auriculata* and *Ficus hispida*. *Journal of Simao Teacher' College* , 2001 , 17 (3) : 90 — 95.
- [33] Xu L, Yang D R, Peng Y Q, *et al.* The Community structure and the interspecific relationship of the fig wasps in syconia of *Ficus racemosa* L. in Xishuangbanna , China. *Acta Ecologica Sinica* , 2003 , 23 (8) : 1554 — 1560.
- [34] Zhang G M, Gu H Y, Song Q S, *et al.* Comparison of habitats and seasonally differentiated distribution patterns of fig wasp populations associated with *Ficus racemosa* in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 2004 , 15 (4) : 627 — 633.
- [35] Yang D R, Li C D, Yang B. Studies on animal structure and biodiversity on *Ficus* in the tropical rain of Xishuangbanna , China. *Zoological Research* , 1997 , 18 (2) : 189 — 196.
- [36] Yang D R, Peng Y Q, Zhang G M, *et al.* Structure and biodiversity of insect community on syconia fruits of *Ficus racemosa* in tropical rainforest of Xishuangbanna , China. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 2003 , 4 (10) : 1710 — 1714.

- [37] Yu H, Zhao N X, Jia X C, *et al.* Reproductive characters of *Ficus hirta* Vahl (Moraceae) and its symbiotic fig wasps. Chinese Bulletin of Botany, 2004, 21 (6): 682–688.
- [38] Yao J Y, Zhao N X, Chen Y Z, *et al.* Effects of ovary stratification on the reproduction of fig seeds and pollinating wasps in *Ficus benjamina* L. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2005, 44: 271–274.
- [39] Zhao P, Sun G C, Zeng X P, *et al.* A comparative study on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11 (3): 327–332.
- [40] Li B C, Dong Y L, Li C, *et al.* Distribution and compound specific carbon isotope of individual long chain alkanes from leaves of *Kandelia candel* and *Ficus microcarpa* and their photosynthesis. Journal of Tropical Oceanography, 2003, 22 (1): 62–69.
- [41] Zhao S W, Liu D H, Zhang Z S, *et al.* Effect of shading on photosynthetic characteristics of areca triandra and *Ficus microcarpa* in Greenhouse in Summer. Scientia Silvae Sinicae, 2004, 40 (6): 50–55.
- [42] Hu W H, Xiao Y A, Yu J Q, *et al.* Effects of different light intensity after low night temperature stress on PS II functions and absorbed light allocation in leaves of *Ficus microcarpa*. Bulletin of Botanical Research, 2005, 25 (2): 159–162.
- [43] Hu W H, Huang L F, Xiao Y A, *et al.* Effects of low temperature stress at night on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of *Ficus microcarpa* growing under two leaves of irradiance. Journal of Zhejiang Forestry College, 2005, 22 (1): 20–23.
- [44] Berg C C, Wiebes J T. African fig trees and fig wasps. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, 1992, 1–298.
- [45] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus*. Experientia, 1989, 45: 605–611.
- [46] Weiblen G D. Phylogeny and ecology of dioecious fig pollination. A thesis for the degree of Doctor of Philosophy, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 1999.
- [47] Ramirez B W. A new classification of *Ficus*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1977, 64: 29–310.
- [48] Burrows J, Burrows S. Figs of southern & south-central Africa. Hatfield: Umdaus Press, 2003, 379.
- [49] Berg C C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: The main subdivision of *Ficus*: the subgenera. Blume, 2003, 48: 167–178.
- [50] Berg C C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 6: *Ficus subgenus* Sycomorus. Blumea, 2004, 49: 155–200.
- [51] McKey D. Population Biology of Figs: Applications for Conservation. Experientia, 1989, 45: 661–673.
- [52] Ramirez W B. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. Ann. Mo. Bot. Gard., 1974, 61: 770–780.
- [53] Loope, Lloyd L, Ronald J, *et al.* Alien plants in Haleakala National Park. Univ. of Hawai'i Press for Univ. of Hawai'i Cooperative National Park Resources Studies Unit: Honolulu, 1992. 551–576.
- [54] Hooker. Flora of British India. London: Reeve and Co Ltd., 1885, 494–573.
- [55] Corner E J H. Check List Of Ficus In Asia And Australasia, With Keys To Identification. Garden's Bulletin, Singapore, 1965, 21: 1–186.
- [56] Wiebes J T. Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) and *Ficus* (Moraceae): fig wasps and their figs I. Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C, 1986, 89: 335–355.
- [57] Ramirez W B. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). Rev. Biol. Trop., 1991, 39: 87–95.
- [58] Zhou Z K, Gilbert M G. Flora of China, 2003, 5: 21–73.
- [59] Jia X C, Chen Y Z, Zhao N X. A review of *Ficus* and Agaonidae classification. Guihaia, 2004, 24 (5): 407–410.
- [60] Yang D R, Xu L, Peng Y Q, *et al.* Species composition and diversity of fig wasps and figs in Yunnan. Biodiversity Science, 2004, 12 (6): 611–617.
- [61] Deng Y. Research on hypothesis of the evolution of dioecy- 'Niche expanding theory' (A thesis for the Degree of Master). South China of Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2004.
- [62] South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. Flora of Hainan (Vol. 2). Beijing: Science Press, 1965. 384–440.
- [63] South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. Flora of Guangdong (Vol. 1). Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1987. 186–214.
- [64] Wu Z Y. Flora Yunnanica. Tomus 6. Beijing: Science Press, 1995. 595–671.
- [65] Ye H G, Xing F W. Checklist of Guangdong plants. Guangzhou: Guangdong World Publishing Corporation, 2005.
- [66] Guangxi Institute of Botany. Checklist of Guangxi Plants (vol. 2). Guangxi: Guangxi Institute of Botany, 1971. 113–115.
- [67] Editorial committee of the Flora of Guizhou. Flora of Guizhou (Vol. 1). Guiyang: Guizhou People Press, 1982. 136–162.
- [68] Wu D L. Checklist of HongKong. HongKong: Agriculture, fisheries and Conservation Department, The Government of the HongKong Special Administrative Region, 2002. 50–52.
- [69] Bronstein J L, McKey D. The fig/ pollinator mutualism: a model system for comparative biology. Experientia, 1989, 45: 601–604.
- [70] Harrison R D, Yamamura N. A few more hypotheses for the evolution of dioecy in figs (*Ficus*, Moraceae). Oikos, 2003, 100: 628–635.

- [71] Gu H Y, Yang D R, Zhang G M, *et al.* Species of fig wasps in *Ficus altissima* and their ecological characters. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22 (2): 70–73.
- [72] Yao J Y, Zhao N X, Chen Y Z, *et al.* Seed and wasp production in the mutualism of figs and fig wasps. *Forestry Studies in China*, 2005, 7 (1): 25–28.
- [73] Galil J, Eisikowitch D. On the pollination ecology of *Ficus religiosa* in Israel. *Phytomorphology*, 1968, 18: 356–363.
- [74] Yang D R, Peng Y Q, Zhao T Z, *et al.* Relationship between activity of *Ceratosolen fusciceps* and seasonal changes of the seed Number of *Ficus racemosa*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41 (1): 25–29.
- [75] Li H Q, Chen Y, Lu X A, *et al.* Reproductive biology of *Ficus erecta* Thumb. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (8): 1385–1387.
- [76] Chen Y, Li H Q, Ma W L. Relationships between *Ficus erecta* var. *beeheyana* and two *Sycophilus* wasps. *Zoological Research*, 2002, 23 (1): 38–43.
- [77] Wang Y Q, Yang D R, Peng Y Q. Pollination behavior and propagation of pollinator wasps on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna, China. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, 46 (1): 27–34.
- [78] Chen Y, Li H Q, Ma W L. The Reproductive character of *Ficus Pumila* var. *Pumilar*, *F. Pumila* var. *awkeotsang* and their pollinators. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, 26 (1): 58–63.
- [79] Chen Y, Li H Q, Ma W L. Studies on developmental cycle of syconia of *Ficus pumila*. *Journal of Ningde Teachers College (Natural Science)*, 2003, 15 (1): 24–27.
- [80] Chen Y, Li H Q, Ma W L. Biological features of syconia of *Ficus Pumila* var. *awkeotsang*. *Journal of Jishou University (Natural Science Edition)*, 2002, 23 (4): 19–25.
- [81] Yao J Y. Studies on biological characters of monoecious fig species and their coevolution with pollinating wasps. A thesis submitted for the degree of Doctorate at the Graduate School of Chinese Academy of Sciences 2006.
- [82] Jia X C, Zhao N X, Chen Y Z, *et al.* Artificial pollination in *Ficus drupacea* var. *glabrata*. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2003, 42 suppl (2): 222–225.
- [83] Yao J Y, Zhao N X, Fang W K, *et al.* Conflicts and resource allocation in the coevolved mutualism of figs and fig wasps. *Acta Botanica Yunnanica*, 2004, 26 (5): 507–512.
- [84] Editorial Board of the Flora of China. *Flora of China (Vol. 23)*. Beijing: Science Press, 1998. 66–220.
- [85] Jia X C. Coevolution between figs and fig wasps: phenology and life history stratage. A thesis submitted for the degree of Doctorate at the Graduate School of Chinese Academy of Sciences 2005.
- [86] Kjellberg F, Maurice S. Seasonality in the reproductive phenology of *Ficus* — its evolution and consequences. *Experientia*, 1989, 45: 653–660.
- [87] Bronstein J L. A mutualism at the edge of its range. *Experientia*, 1989, 45: 622–636.
- [88] Corner E J H. An introduction to the distribution of *Ficus*. *Reinwardtia*, 1958, 4: 325–355.
- [89] Thompson J N. The population biology of coevolution, *Res. Popul. Ecol.*, 1998, 40 (1): 159–166.

参考文献:

- [1] 王德利, 高莹. 竞争进化与协同进化. *生态学杂志* 2005, 24 (10): 1182–1186.
- [5] 马炜梁, 陈勇, 李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述. *生态学报* 1997, 17 (2): 209–215.
- [6] 舒梅. 滇南热带雨林榕树的研究综述. *思茅师范高等专科学校学报* 2005, 21 (3): 13–15.
- [23] 许再富. 榕树-滇南热带雨林生态系统中的关键种. *生物多样性* 1994, 2: 21–23.
- [24] 李煜祥, 张德明, 莫熙穆, 等. 湖容和小叶榕花形态结构特征的研究. *生态科学*, 1999, 18: 30–34.
- [25] 吕胜由, 郑育斌, 罗荣盟. 纪台湾原生植物之新栽培品种 (七). *台湾林业科学* 2003, 18 (3): 259–261.
- [26] 吕胜由, 郑育斌, 罗荣盟. 纪台湾原生植物之新栽培品种 (八). *台湾林业科学* 2004, 19 (3): 259–262.
- [27] 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂繁殖和传粉特性. *热带植物研究*, 2000, 46: 1–8.
- [28] 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 热带雨林聚果榕小蜂传粉生态学. *动物学研究* 2001, 22 (2): 110–128.
- [30] 陈勇, 李宏庆, 马炜梁. 榕树传粉生物学的特性. *杭州师范学院学报 (自然科学版)*, 2002, 1 (3): 59–61.
- [31] 彭艳琼, 杨大荣, 周芳, 等. 木瓜榕 (*Ficus auriculata* Lour.) 传粉生物学. *植物生态学报* 2003, 27 (1): 111–117.
- [32] 苏绍菊. 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* 2001, 17 (3): 90–95.
- [33] 徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 西双版纳聚果榕隐头果内小蜂群落结构及种间关系. *生态学报* 2003, 23 (8): 1554–1560.
- [34] 张光明, 谷海燕, 宋启示, 等. 聚果榕小蜂种群分布格局及其生境和季节差异比较. *应用生态学报* 2004, 15 (4): 627–633.
- [35] 杨大荣, 李朝达, 杨兵. 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* 1997, 18 (2): 189–196.
- [36] 杨大荣, 彭艳琼, 张光明, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕隐头果的昆虫群落结构与多样性. *应用生态学报* 2003, 14 (10): 1710–1714.

- [37] 于慧,赵南先,贾效成,等.粗叶榕(*Ficus hirta*)繁殖系统的特征及其共生的榕小蜂.植物学通报,2004,21(6):682~688.
- [38] 尧金燕,赵南先,陈贻竹,等.垂叶榕的雌花子房分层对榕树-传粉小蜂繁殖利益的影响.中山大学学报,2005,44:271~274.
- [39] 赵平,孙谷畴,曾小平,等.两种生态型榕树的叶绿素含量、荧光特性和叶片气体交换日变化的比较研究.应用生态学报,2000,11(3):327~332.
- [40] 李宝才,董玉莲,李超,等.秋茄和榕树叶片中正构烷烃分布和单体化合物 $\delta^{13}C$ 值及其光合作用.热带海洋学报,2003,22(1):62~69.
- [41] 赵世伟,刘东焕,张佐双,等.夏季温室遮荫对榕树和三雄蕊棕榈光合作用的影响.林业科学,2004,40(6):50~55.
- [42] 胡文海,肖宜安,喻景权,等.低夜温后不同光强对榕树叶片PS II功能和光能分配的影响.植物研究,2005,25(2):159~162.
- [43] 胡文海,黄黎锋,肖宜安,等.夜间低温对2种光强下榕树叶绿素荧光的影响.浙江林学院学报,2005,22(1):20~23.
- [59] 贾效成,陈贻竹,赵南先.榕属与榕小蜂科的分类学研究进展.广西植物,2004,24(5):407~410.
- [60] 杨大荣,徐磊,彭艳琼,等.云南省榕小蜂和榕树的物种组成及多样性.生物多样性,2004,12(6):611~617.
- [61] 邓源.对榕树雌雄异株进化假说——“生态位扩展”假说的探讨.中国科学院华南植物园硕士学位论文,2004.
- [62] 中国科学院华南植物研究所.海南植物志(第二卷).北京:科学出版社,1965.384~440.
- [63] 中国科学院华南植物研究所.广东植物志(第一卷).广州:广东科技出版社,1987.186~214.
- [64] 吴征镒.云南植物志(第六卷).北京:科学出版社,1995.595~671.
- [64] 叶华谷,邢福武.广东植物名录.广州:广东世界图书出版社,2005.
- [66] 广西植物研究所.广西植物名录(第二册).广西:广西植物研究所,1971.113~115.
- [67] 贵州植物志编委会.贵州植物志(第一卷).贵阳:贵州人民出版社,1982.136~162.
- [68] 吴德邻.香港植物名录.香港:香港特别行政区政府渔农自然护理署,2002.50~52.
- [71] 谷海燕,杨大荣,张光明,等.高榕隐头果内寄生蜂种类及生态学特征初步观察.生态学杂志,2003,22(2):70~73.
- [74] 杨大荣,彭艳琼,赵庭周,等.聚果榕果内种子季节变化与聚果榕小蜂活动的关系.林业科学,2005,41(1):25~29.
- [75] 李宏庆,陈勇,鲁心安,等.天仙果的繁殖生物学研究.生态学报,2001,21(8):1385~1387.
- [76] 陈勇,李宏庆,马炜梁.天仙果与两种隐头花序小蜂的相互关系.动物学研究,2002,23(1):38~43.
- [77] 王秋艳,杨大荣,彭艳琼.西双版纳鸡嗉果榕小蜂繁殖和传粉行为.昆虫学报,2003,46(1):27~34.
- [78] 陈勇,李宏庆,马炜梁.薜荔和爱玉及其传粉昆虫繁殖特性.植物生态学报,2002,26(1):58~63.
- [79] 陈勇,李宏庆,马炜梁.薜荔隐头花序生长周期的研究.宁德师专学报,2003,15(1):24~27.
- [80] 陈勇,李宏庆,马炜梁.爱玉隐头花序的生物学特性.吉首大学学报,2002,23(4):19~25.
- [81] 尧金燕.雌雄同株榕属植物的生物学特征及其与传粉小蜂的协同进化研究.中国科学院华南植物园博士论文,2006.
- [82] 贾效成,赵南先,陈贻竹,等.美丽枕果榕的人工授粉试验.中山大学学报(自然科学版),2003,42(suppl 2):222~225.
- [83] 尧金燕,赵南先,方位宽,等.榕树与其共生小蜂的利益冲突及资源分配.云南植物研究,2004,26(5):507~512.
- [84] 中国科学院中国植物志编委会.中国植物志(第二十三卷).北京:科学出版社,1998.66~220.
- [85] 贾效成.榕属植物与榕小蜂的协同进化.物候学与生活史对策.中国科学院华南植物园博士论文,2005.