

榕树及其传粉榕小蜂的系统发育和协同进化研究现状及展望

徐 磊 杨大荣*

(中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 榕属(*Ficus*)是有花植物中最大的木本属, 全世界有750多种。榕树及其传粉榕小蜂形成的种类专一的互惠共生系统, 长期以来被作为研究共生系统比较生物学和协同进化的模式材料。虽然从20世纪90年代才开始对榕树—榕小蜂体系开展分子系统发育研究, 但由于这个体系的特殊性和分子技术的快速发展, 越来越多的学者开始利用分子学手段来研究榕—蜂共生系统的一系列生物学问题。本文总结了近年来对榕树及其传粉榕小蜂开展的系统发育及协同进化方面的研究, 并分析了中国此方面的研究现状, 对未来的研究趋势和前景进行了展望。

关键词: 榕树, 榕小蜂, 互惠共生, 分子系统发育, 协同物种形成

A brief review of phylogenetic reconstruction and co-evolution of fig-wasp mutualism

Lei Xu, Darong Yang*

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

Abstract: Figs (*Ficus*, Moraceae) constitute one of the greatest genera of flowering plants with ca. 750 species worldwide. Figs and fig wasps form an obligate specific mutualism, which is treated as the model system to study comparative biology of mutualism and co-evolution. This extraordinary system has received increasing attention because of its specificity and the development of the molecular technologies, although the phylogenetic reconstruction of both partners began in the 1990's. In this paper, we summarized the research on phylogenetic relationships and fig-fig wasp co-evolution. We also analyzed interrelated researches in China and the future developing trends in research on this mutualism.

Key words: figs, fig wasps, mutualism, molecular phylogeny, co-speciation

榕树是荨麻目桑科榕属(*Ficus*)全部树种的总称, 分布在热带和亚热带地区, 是热带植物区系有花植物中最大的木本属(吴征镒, 1995), 无论种类数量还是生长型和生活型在有花植物中都是最多样化的一个属(许再富, 1994; Harrison, 2005)。每种榕树均由一种或几种只能在其隐头花序内产卵繁衍后代的榕小蜂为其传粉(Cook & Rasplus, 2003), 二者在长期的进化过程中形成一个独特的共生体系, 成为生物学家研究比较生物学、协同进化、协同物种形成以及协同分化的模式材料(Ramirez, 1969,

1970; Janzen, 1979; Bronstein & McKey, 1989; Herre, 1989; Herre *et al.*, 1996; Machado *et al.*, 2001; Jouselin *et al.*, 2003; Rønsted *et al.*, 2005)。

榕属植物的种类鉴定一直以来都是个复杂而困难的工作, 最初的工作都是基于叶片、果实以及雌花、雄花的形态特征进行种类划分(Corner, 1965), 这些分类方法均没有考虑到与其专性共生的传粉榕小蜂。随着对榕—蜂共生体系的不断认识, 许多学者提出应根据榕小蜂的分类对榕属内部群组进行重新划分。Ramirez (1977)最早提出应根据传粉榕

收稿日期: 2008-06-30; 接受日期: 2008-09-16

基金项目: 国家自然科学基金(30670358, 30571507), 中国科学院植物园与生物分类研究项目(KSCX2-YW-Z-003)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

小蜂类群重新修订榕属的分类系统, 并进行了初步探讨。1989年, Berg首次将榕树及其传粉榕小蜂进行了综合分析, 将榕属划分为4个亚属18个组。之后Berg 2003年又参考Weiblen (2000)的研究结果并结合传粉榕小蜂的分类, 将榕属由原来的4个亚属修订为6个亚属(19个组), 即榕亚属(*Urostigma*)、白肉榕亚属(*Pharmacosyce*)、聚果榕亚属(*Sycmorus*)、无花果亚属(*Ficus*)、糙叶榕亚属(*Sycidium*)和薜荔榕亚属(*Synoecia*) (Berg, 2003a, b, c, d, e, 2004a, b; Dixon, 2003), 其中榕亚属、白肉榕亚属全为雌雄同株种类, 聚果榕亚属既包括雌雄同株种类又包括雌雄异株种类, 其他3个亚属的种类均为雌雄异株。

Bouček(1988, 1993)根据榕小蜂的分类学和生物学特征, 将所有以榕果为生存繁衍场所的小蜂归为榕小蜂科(Agaonidae), 包括了一个传粉榕小蜂亚科(Agaoninae)和5个非传粉榕小蜂亚科。但Rasplus等(1998)对榕小蜂科进行的系统发育研究结果显示, Bouček(1988, 1993)划定的榕小蜂科并不是一个单系类群, 仅其中的传粉榕小蜂亚科在系统树上表现为一个单系类群, 因此提出将传粉榕小蜂亚科提升到科级水平即榕小蜂科, 其他5个非传粉榕小蜂亚科中的3个亚科归入金小蜂科(Pteromalidae), 另外2个非传粉榕小蜂亚科分类地位还不确定, 但它们也不属于榕小蜂科。此后的研究者便都以此为依据, 将传粉榕小蜂类群作为榕小蜂科对待, 本文沿用了这一分类方法。

自Herre等(1996)首次对榕树一榕小蜂分子系统发育研究报道以来, 这方面的研究越来越多、包括的种类也越来越丰富。本文总结了前人已经开展的榕树及其传粉榕小蜂的系统发育和协同进化研究以及中国在该领域的研究现状, 并对未来研究进行了展望。

1 榕树及其传粉榕小蜂系统发育研究现状

1.1 研究中常用的基因

对榕树而言, 系统发育研究中应用最多的基因是ITS和ETS序列(Weiblen, 2000; Jousselin *et al.*, 2003), 这两个序列片段在榕属植物中可以较容易获得, 且有一定的分支解决能力。虽然两者联合分析能较好地解决系统树中的大部分节点, 但仍有些内部分支得不到足够的支持。有学者认为对这么大的榕属, 应利用低拷贝蛋白质编码区序列分子标

记, 例如质体表达的谷氨酸合成酶(nuclear plastid-expressed glutamine synthetase, *nepGS*) (Emshwiller & Doyle, 1999) 和淀粉颗粒合酶(granule-bound starch synthase, *GBSSI* or *waxy*) (Mason-Gamer *et al.*, 1998), 它们被认为将在以后的分子系统学研究中发挥更大作用(Rønsted *et al.*, 2006), 但由于这些序列的扩增和测序都比较难实现, 目前还没有得到广泛应用。有研究者尝试利用单拷贝核编码基因3-磷酸甘油醛脱氢酶编码基因(glyceraldehydes-3-phosphate dehydrogenase gene, *G3pdh*)开展榕树系统发育研究(Rønsted *et al.*, 2008a), 结果显示虽然G3pdh序列单独分析没有足够的信息位点, 但与ITS-ETS序列联合分析可以增加100多个信息位点, 并且得到较好的系统树, 系统树中解决的分支数也大大增加, 因此被认为可以在以后的研究中广泛应用。

对传粉榕小蜂而言, 线粒体COI基因可以很好地构建小蜂的系统树(Weiblen, 2001; Weiblen & Bush, 2002; Jiang *et al.*, 2006b)。Kerdelhué等(1999)曾研究验证了线粒体Cyt *b*基因在榕小蜂系统发育研究中的效用, 这一基因已经在脊椎动物中被广泛应用(Kocher *et al.*, 1989; Irwin *et al.*, 1991; Janczewski *et al.*, 1995; Ledje & Arnason, 1996; Yoder *et al.*, 1996; Griffiths, 1997), 但在昆虫系统发育, 特别是榕小蜂的系统发育研究中应用得还比较少(Crozier & Crozier, 1993, 1994; Jermin & Crozier, 1994; Crozier *et al.*, 1995; Harry *et al.*, 1998)。

1.2 榕树及其传粉榕小蜂系统发育研究现状

第一个榕树和传粉榕小蜂分子系统发育研究是Herre等(1996)利用叶绿体基因*rbcL*和mtDNA COI-COII序列以及12S分子序列分别对15种榕树及其传粉榕小蜂进行的研究, 其结果显示出两者之间系统发育关系高度对应, 之后这方面的研究逐渐成为热点。

Weiblen(2000)用ITS分子标记结合榕树形态学特征、Jousselin等(2003)利用ITS和ETS序列, 先后开展了榕树的系统发育学研究, 这些研究结果均显示榕属为单系类群, 雌雄同株的白肉榕组榕树是最原始的类群。Rønsted等(2005)利用ITS和ETS联合序列分析了146种榕树的系统发育关系, 研究材料包括了除新划分到聚果榕亚属(Berg, 2004a)中的*Hemicardia*, *Bosscheria*, *Papuasyce* 3个组外所有的组。其结果与之前的相关研究基本一致(Weiblen,

2000; Joussetin *et al.*, 2003), 但有一个明显不同, 即聚果榕亚属不是单系类群, 其中的 *Adenosperma* 组与无花果亚属聚为一支, 但这一分支并没有足够的靴带支持率(bootstrap values), 并且也不被形态学证据支持, 研究者分析这可能是由于错误的系统发育评估造成的。该研究还根据来自早始新世时期沉积物中的榕树化石记录预测榕树—传粉榕小蜂共生体系至少形成于 6,000 万年前(Collinson, 1989)。

对传粉榕小蜂进行的系统发育研究(Lopez-Vaamonde *et al.*, 2001; Weiblen, 2001; Weiblen & Bush, 2002; Jiang *et al.*, 2006b)结果显示: 白肉榕亚属的 *Tetrapus* 属传粉榕小蜂为最原始的类群, 其他小蜂种属形成两个主要分支, 但其内部的一些分支还没有很好地解决。Machado 等(2001)根据传粉榕小蜂 *Pegoscapus* 属的化石证据和系统发育研究结果综合分析推测, 榕树和传粉榕小蜂共生系统大约在 9,000 万年前便形成了, 且传粉榕小蜂属的分化时间与其目前的分布区生物地理事件的发生时间相吻合, 如在白垩纪晚期发生的各大陆板块间的分离与连接。Jiang 等(2006b)的研究是目前包括种类最多的传粉榕小蜂系统发育研究(90种), 但相比榕树的系统发育研究而言, 传粉榕小蜂的研究还比较落后, 许多小蜂属内部和属间关系还没有解决。

到目前为止所进行的榕树及其传粉榕小蜂系统发育研究结果都显示, 榕树及其相应传粉榕小蜂类群在系统树上的位置具有较高的一致性, 每个传粉榕小蜂属或亚属都为—个单系榕树类群传粉, 如聚为—个支系的薜荔榕亚属种类均由 *Wiebesia* 属小蜂传粉(Ronsted *et al.*, 2008a)。因此可以推测榕树与其传粉榕小蜂在长期的进化过程中发生了一定程度的协同进化和协同物种形成事件。

2 榕树与传粉榕小蜂协同进化过程中的协同物种形成

竞争和协同作用是生物个体或种群之间普遍存在的两种相互关系, 协同作用比竞争更普遍、有意义, 更有利于生物的进化(王德利和高莹, 2005)。普遍意义上的物种协同进化是形成地球上生物多样性的—个重要过程之—(Thompson & Cunningham, 2002)。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)(Futuyma & Slatkin, 1983)。扩散协同进化

是物种的—个或多个特征受到其他物种的—个或多个特征影响而产生的进化现象, 是—种研究范围较广的协同进化(Futuyma & Slatkin, 1983); 而专性(—对—)协同进化, 是自然界中比较少见的生物种间关系, 主要有特殊性、相互性与同时性3个特征(Janzen, 1980)。榕树—榕小蜂(fig—fig wasp)、丝兰—丝兰蛾(*Yuccas—Yucca moth*)是这种专性协同进化的典型范例, 自20世纪50年代以来日益受到比较生物学者和进化生物学者的关注(马炜梁等, 1997)。

协同物种形成是生物在协同进化过程中, 由于生物间的相互影响和适应作用最终导致新物种形成的一—种方式。最初人们根据榕树—榕小蜂之间种间—对—的相互关系, 认为榕树—榕小蜂之间具有严格意义上的协同进化和紧密的协同物种形成(Ramirez, 1974; Wiebes, 1979, 1994; Berg, 1989)。随着对这一系统研究的不断深入, 发现这种—对—的关系并不是完全绝对的, 目前有研究者发现有的榕树存在两种或多种传粉榕小蜂, 有的传粉榕小蜂可以为两种榕树传粉(Michaloud *et al.*, 1996; Rasplus, 1996; Peng *et al.*, 2008)。已有的研究结果显示, —种榕树有两种传粉榕小蜂的情况要比—种传粉榕小蜂为两种榕树传粉更常见, 这可能是由于榕树的世代时间要比传粉榕小蜂的长, 以及种群大小、基因流等原因, 导致两者对协同进化或遗传漂变的适应方式有所不同(Rasplus, 1996)。此外传粉榕小蜂的寄主转移也可以打破这种“—对—”的规则(Cook & Rasplus, 2003), 从而出现—种小蜂为两种榕树传粉的现象。这些发现使人们对榕树—传粉榕小蜂之间严格意义上的协同物种形成产生了质疑。

在探询严格的协同物种形成在榕树—榕小蜂共生体系进化过程中的作用上, 目前的分子系统发育学研究都集中在少量比较古老、在亚分类水平上关系较远的种类(如由于物种分化形成事件发生在远古, 而造成现在属于—同类群的种类之间的进化关系较远)及其相关的传粉榕小蜂属(Herre *et al.*, 1996; Machado *et al.*, 2001; Weiblen, 2001; Joussetin *et al.*, 2003), 且只集中分析来自—个属(或几个属)的少数种类。这种只注重远古过程产物而忽略了生物进化过程的取样方式, 不可避免地会得出协同物种形成的结论。—些分子系统学研究(Yokoyama, 1995; Herre *et al.*, 1996; Machado *et al.*, 2001; Weiblen, 2001, 2004; Joussetin *et al.*, 2003) 结果显

示出传粉榕小蜂属与榕树组(亚属分类水平下的种类类群)之间在系统发育上的一致性。但最近的一些研究发现,即使是在传粉榕小蜂属和榕树组这样宽泛的分类水平上,它们的系统发育史也并不完全一致,例如榕亚属的传粉榕小蜂在系统树中聚为一支,但该亚属榕组的榕树种类在系统树中独立在榕亚属其他种类聚成的分支外(Rønsted *et al.*, 2005, 2008a)。即使在群组水平上榕树及其传粉榕小蜂的系统发育完全一致(现有的证据表明这是不可能的),由于群组内部物种之间的相互作用(如榕树之间的杂交或传粉榕小蜂的寄主转移),也不一定会导致榕树和小蜂之间严格意义上的一对一的协同物种形成。

我们对榕树—传粉榕小蜂进化史的了解还较少,迄今为止只有少数基于形态学或分子序列特征的系统发育研究(Yokoyama, 1994, 1995; Herre *et al.*, 1996; Machado *et al.*, 1996; Weiblen, 2000, 2001)。这些研究大都是为了验证榕树—榕小蜂在较高分类水平上(如传粉榕小蜂属—榕树亚属或组)的协同进化假说,只关注传粉榕小蜂属间和榕树亚属或组间的系统关系,而没有进一步深入探讨同组内榕树及同属内小蜂的系统发育关系。此外,现有的系统发育研究并不能清楚地区分个体水平上严格的协同物种形成与类群水平上的物种协同进化,而这一问题对理解共生体系中协同适应和协同物种形成的真正机制是至关重要的(Weiblen, 2000, 2001; Machado *et al.*, 2001, 2005; Jousselein *et al.*, 2003)。虽然Herre等(1996)和Machado等(1996)利用线粒体COII基因从物种水平上对巴拿马新热带区白肉榕亚属及榕亚属的几种榕树及其传粉榕小蜂进行了系统发育研究,结果显示两者之间呈现一致对应性。但这些研究的取样较少,包括的种类也很少,每个属只包括三四个种,因此只能推测榕树和传粉榕小蜂之间形成了经典的扩散协同进化,如两者在结构、生活史等方面的协同适应;但它们之间严格意义上的协同进化以及协同物种形成还有待于进一步考证。

3 榕—蜂共生体系的多样性

榕属有乔木、灌木、攀援灌木、绞杀、附生、木质藤本等几乎所有的木本植物生活型(Janzen, 1979),在森林内、山地、溪边、乡村、石灰岩等生

境内都可见,并且由于其常年为大量食果动物提供食物而成为热带森林的关键类群(Terborgh, 1986; Kalko *et al.*, 1996; Korine *et al.*, 2000)。新热带美洲(America)、非洲(Africa)和亚洲—大洋洲(Asia—Australasia)是榕树的3个主要分布中心区(Berg, 1989; Berg & Wiebes, 1992),其中马来西亚、巴布亚新几内亚是榕树种类多样性分布中心(Ramirez, 1977; Anstett *et al.*, 1997)。

现有的形态学和分子系统学研究已经证实榕树与其传粉榕小蜂由单一的祖先(雌雄同株榕树和被动传粉的小蜂)在至少6,000万年前从冈瓦纳大陆起源(Machado *et al.*, 2001; Rønsted *et al.*, 2005),之后在漫长的进化历程中,随着古大陆的变迁发生了复杂的演化。榕树在进化过程中至少发生了两次由异株向同株的反向进化(Weiblen, 2000; Jousselein *et al.*, 2003),而传粉榕小蜂的传粉行为也在被动和主动之间发生过多次反复(Kjellberg *et al.*, 2001; Cook *et al.*, 2004)。两者的分类系统组成也完全不同,榕树只形成了包括6个亚属19个组系的属级植物类群,传粉榕小蜂却形成一个包括20个属的榕小蜂科(Rasplus *et al.* 1998; Campbell *et al.* 2000; Berg & Corner, 2005)。同时榕属植物还表现出很大的种内多样性,并且由于传粉榕小蜂与其寄主榕树之间世代时间的巨大差异(传粉榕小蜂一个世代循环也就几个月甚至一个月的时间,而榕树则至少几年甚至几十年),它们的系统演化历程便有了巨大差异。传粉榕小蜂很容易由于地理隔离而发生物种形成事件,但榕树很少通过形成新种来适应环境,从而导致一种榕树在不同分布区由不同的传粉榕小蜂传粉,例如在新热带区(美洲)发现了由多种传粉榕小蜂为一种榕树传粉的现象(Molbo *et al.*, 2003)。此外由于传粉榕小蜂的寄主转移使不同榕树种类之间产生杂交和可能的基因交流,从而导致榕树与其传粉榕小蜂系统发育之间的不对应性,进一步加深了该系统内部的多样性分化。

4 中国榕树—传粉榕小蜂系统发育研究现状及意义

榕树及其传粉榕小蜂分子系统进化方面的研究在国内几乎是空白,目前只有关于中国榕树分布及榕树—榕小蜂系统协同进化研究方面的综述分析(林淑玲等, 2007, 2008)和Jiang等(2006a, b)对传粉

榕小蜂系统发育和一类非传粉榕小蜂进行的分子系统学研究。

中国榕树分布区属于世界榕树分布中心亚洲—大洋洲区域(亚洲、马来西亚、太平洋群岛和澳大利亚)的最北边缘,该中心榕树分布的特点是雌雄异株种类占60%以上(Weiblen, 1999),中国分布区的异株比例在65%以上(Zhou & Gilbert, 2003),这暗示着在联合古陆没有完全分裂前,榕属植物可能就已存在于中国大陆。目前中国已报道的榕树种类为99种,数量约占整个榕属种类的八分之一多(Zhou & Gilbert, 2003),其中不少种类是中国特有的,即使是广布种中国分布种类的形态学特征与其他分布区也有不同程度的区别,且6个亚属的种类在中国都有分布,这在其他榕树分布区是比较少见的(分布中心除外)。中国榕树的这些特点决定了其世界榕树进化史中必定起着重要的作用,了解中国榕树及其传粉榕小蜂的系统发生和协同进化过程,对进化生物学家更全面地认识榕树—榕小蜂的系统演化将会有很大帮助。

确定物种分类地位和系统发育关系,是将中国分布的榕树及其传粉榕小蜂的协同进化研究与国际上的相关工作进行比较,以及研究世界范围内榕树种群结构和榕蜂共生体系进化史的前提基础。虽然中国植物志和地方志对我国的榕属植物做了大量的收集和分类整理工作,但以形态学特征为主要依据的分类系统常受人为因素的干扰,而导致性状选用与物种鉴定上的混乱与分歧。因此只有完善了我国榕属植物的分类工作,分子系统发育方面的研究才能顺利开展。

5 榕树—传粉榕小蜂系统发育研究展望

榕属是一个包括了750多个物种的大属,且分布范围广泛,从非洲、南美洲到印度—大洋洲的热带、亚热带地区都有大量分布,且属内种间从生长型到生活型都有很大的变异。到目前为止,对榕树开展的分子系统发育研究还不能完全解决早期分化中各个分支的确切系统位置,一些较进化的内部分支也没有很好地解决,并且许多物种的位置关系与传统的分类系统存在不少分歧。因此尽可能全面地取样(至少包括大约1/3的种类数量)对于解决这样一个大属的系统发育关系是非常重要的,利用更多的序列片段进行联合分析也是一种可选择的解

决方法。根据目前对榕蜂共生体系的相关研究现状,未来可以从以下几个方面开展进一步研究:

(1) 榕树与传粉榕小蜂之间物种水平上的协同进化研究。针对榕属内的亚类群(如亚属、组或亚组)及其对应的传粉榕小蜂种类开展详细的协同进化研究(例如 Erasmus *et al.*, 2007; Rønsted *et al.*, 2008b),利用分子生物学方法从物种水平来研究榕树及其传粉小蜂之间的协同进化和协同物种形成关系,结合生物地理学和形态学、生态学特征的适应性进化以及榕—蜂系统资源分配竞争研究,探寻榕—蜂共生体系的协同进化和稳定维持机制。

(2) 榕树与传粉榕小蜂的生物地理演化和多样性分化研究。世界三大榕树分布中心的种类在现有的研究中都有涉及,而对中国分布的榕树及其传粉榕小蜂的相关研究才刚刚起步。整合已有的种类信息并尽可能地增加相关系统学和生物地理学信息,对全世界榕树开展生物地理演化研究(特别要加强亚洲—大洋洲地区种类的相关研究),探寻榕树的起源演化和多样性分化过程。传粉榕小蜂的系统发育研究相对落后,许多榕树的传粉榕小蜂种类尚未鉴定,但在属级水平上已有较多信息,可以结合相应的寄主榕树种类,利用生物地理学、分子系统学方法来研究它们之间的协同进化。

(3) 非传粉小蜂对榕树—传粉榕小蜂体系的影响。在榕树—传粉榕小蜂共生系统中还有一类非传粉小蜂与其长期稳定共存。非传粉榕小蜂与寄主榕树之间也表现出一定程度的种类专一对应关系(Jousselin *et al.*, 2001; Lopez-Vaamonde *et al.*, 2001; Jiang *et al.*, 2006a),并且某些非传粉榕小蜂种类有向传粉榕小蜂进化的现象(张凤萍等, 2008)。利用分子系统学研究方法结合生态学、生物学方法研究非传粉榕小蜂与榕树、传粉榕小蜂的关系,有助于对榕—蜂共生体系进化和稳定维持机制的探索。

参考文献

- Anstett ME, Hossaert-McKey M, Kjellberg F (1997) Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 94–99.
- Berg CC (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, **45**, 605–611.
- Berg CC (2003a) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 1. The main subdivision of *Ficus*: the subgenera. *Blumea*, **48**, 167–178.
- Berg CC (2003b) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 2. *Ficus* subgenus *Pharmacosycea* section

- Oreosyceae*. *Blumea*, **48**, 289–301.
- Berg CC (2003c) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 3. *Ficus* subgenus *Ficus*. *Blumea*, **48**, 529–550.
- Berg CC (2003d) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 4. *Ficus* subgenus *Synoecia*. *Blumea*, **48**, 551–571.
- Berg CC (2003e) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 5. *Ficus* subgenus *Sycidium*. *Blumea*, **48**, 573–597.
- Berg CC (2004a) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 6. *Ficus* subgenus *Sycomorus*. *Blumea*, **49**, 155–200.
- Berg CC (2004b) Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae. 7. *Ficus* subgenus *Urostigma*. *Blumea*, **49**, 463–480.
- Berg CC, Corner EJJ (2005) Moraceae (*Ficus*). In: *Flora Malesiana*, Series I, Vol. 17(2) (ed. Nooteboom HP), pp. 52. National Herbarium of Nederland, the Netherlands, Leiden
- Berg CC, Wiebes JT (1992) *African Fig Trees and Fig Wasps*. pp. 1–298. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, North-Holland, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- Bouček Z (1988) *Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): A Biosystematic Revision of Genera of Fourteen Families, with a Reclassification of Species*, pp. 1–832. CAB Int., Wallingford, UK.
- Bouček Z (1993) The genera of *Chalcidoid* wasp from *Ficus* fruit in the New World. *Journal of Natural History*, **27**, 173–217.
- Bronstein JL, McKey D (1989) The fig/pollinator mutualism: a model system for comparative biology. *Experientia*, **45**, 601–604.
- Campbell B, Heraty J, Rasplus JY, Chan K, Steffan-Campbell J, Babcock C (2000) Molecular systematics of the Chalcidoidea using 28S-rDNA. In: *The Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control* (eds Austin AD, Downton M), pp. 59–73. CSIRO Publishing, Canberra.
- Collinson ME (1989) The fossil history of the Moraceae, Urticaceae (including Cecropiaceae), and Cannabaceae. In: *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae: Higher Hamamelidae Vol. 2. (Systematics Association Special Volumes* (eds Crane P, Blackmore S), pp. 319–339. Clarendon Press, Oxford.
- Cook JM, Bean D, Power SA, Dixon DJ (2004) Evolution of a complex coevolved trait: active pollination in a genus of fig wasps. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 238–246.
- Cook JM, Rasplus JY (2003) Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 241–248.
- Corner EJJ (1965) Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification. *Gardens' Bulletin Singapore*, **21**, 1–186.
- Crozier RH, Crozier YC (1993) The mitochondrial genome of the honeybee *Apis mellifera*: complete sequence and genome organization. *Genetics*, **133**, 97–117.
- Crozier RH, Crozier YC (1994) The cytochrome *b* and ATPase genes of honeybee mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution*, **9**, 474–482.
- Crozier RH, Dobric N, Imai HT, Graur D, Cornuet JM, Taylor RW (1995) Mitochondrial-DNA sequence evidence on the phylogeny of Australian jack-jumper ants of the *Myrmecia pilosula* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **4**, 20–30.
- Dixon DJ (2003) A taxonomic revision of the Australian *Ficus* species in the section *Malvanthera* (*Ficus* subg. *Urostigma*: Moraceae). *Telopea*, **10**, 125–153.
- Emshwiller E, Doyle JJ (1999) Chloroplast-expressed glutamine synthetase (ncpGS): potential utility for phylogenetic studies with an example from *Oxalis* (Oxalidaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **12**, 310–319.
- Erasmus JC, van Noort S, Joussetin E, Greeff JM (2007) Molecular phylogeny of fig wasp pollinators (Agaonidae, Hymenoptera) of *Ficus* section *Galoglychia*. *Zoologica Scripta*, **36**, 61–78.
- Futuyma DJ, Slatkin M (1983) *Coevolution*, pp. 1–13. Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- Griffiths CS (1997) Correlation of functional domains and rates of nucleotide substitution in cytochrome *b*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **7**, 352–365.
- Harrison RD (2005) Figs and the diversity of tropical rainforests. *Bioscience*, **55**, 1053–1064.
- Harry M, Solignac M, Lachaise D (1998) Molecular evidence for parallel evolution of adaptive syndromes in fig-breeding *Lissocephala* (Drosophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 542–551.
- Herre EA (1989) Coevolution of reproductive characteristics in twelve species of new world figs and their pollinator wasps. *Experientia*, **45**, 637–647.
- Herre EA, Machado CA, Bermingham E, Nason JD, Windsor DM, McCafferty S, van Houten W, Bachmann K (1996) Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *Journal of Biogeography*, **23**, 521–530.
- Irwin DM, Kocher TD, Wilson AC (1991) Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, **32**, 128–144.
- Janczewski DN, Modi WS, Stephens JC, O'Brien SJ (1995) Molecular evolution of the mitochondrial 12S RNA and cytochrome *b* sequences in the pantherine lineage of Felidae. *Molecular Biology and Evolution*, **12**, 690–707.
- Janzen DH (1979) How to be a fig? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 13–51.
- Janzen DH (1980) When is it coevolution? *Evolution*, **34**, 611–612.
- Jermiin LS, Crozier RH (1994) The cytochrome *b* region in the mitochondrial DNA of the ant *Tetraponera rufoniger*: sequence divergence in Hymenoptera may be associated with nucleotide contents. *Journal of Molecular Evolution*, **38**, 282–294.
- Jiang ZF, Huang DW, Chen LL, Zhen WQ, Fu YG, Peng ZQ (2006a) Rampant host switching and multiple female body

- colour transitions in *Philotrypesis* (Hymenoptera : Chalcidoidea: Agaonidae). *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 1157–1166.
- Jiang ZF, Huang DW, Zhu CD, Zhen WQ (2006b) New insights into the phylogeny of fig pollinators using Bayesian analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**, 306–315.
- Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F (2001) Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos*, **94**, 287–294.
- Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F (2003) Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution*, **57**, 1255–1269.
- Kalko EKV, Herre EA, Handley COJ (1996) Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography*, **23**, 565–576.
- Kerdelhué C, Le Chainche I, Rasplus JY (1999) Molecular phylogeny of the *Ceratosolen* species pollinating *Ficus* of the subgenus *Sycomor* *sensu stricto*: biogeographical history and origins of the species-specificity breakdown case. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **11**, 401–414.
- Kjellberg F, Jousselin E, Bronstein JL, Patel A, Yokoyama J, Rasplus JY (2001) Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**, 1113–1121.
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Paabo S, Villablanca FX, Wilson AC (1989) Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **86**, 6196–6200.
- Korine C, Kalko EKV, Herre EA (2000) Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecologia*, **123**, 560–568.
- Ledje C, Arnason U (1996) Phylogenetic analysis of complete cytochrome *b* genes of the order Carnivora with particular emphasis on *Caniformia*. *Journal of Molecular Evolution*, **42**, 135–144.
- Lin SL (林淑玲), Zhao NX (赵南先), Chen YZ (陈贻竹) (2008) Co-speciation of figs and fig wasps. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **16**, 123–127. (in Chinese with English abstract)
- Lin SL (林淑玲), Zhao NX (赵南先), Chen YZ (陈贻竹), Yao JY (尧金燕), Jia XC (贾效成) (2007) Distribution of figs (*Ficus*) in China and its significance in the issues for interspecific co-evolution. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27**, 4278–4288. (in Chinese with English abstract)
- Lopez-Vaamonde C, Weiblen G, Rasplus JY, Cook JM (2001) Molecular phylogenies of fig wasps: partial cladogenesis of pollinators and parasites. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **21**, 55–71.
- Ma WL (马炜梁), Chen Y (陈勇), Li HQ (李宏庆) (1997) A summarize 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 CA, Herre EA, McCafferty S, Bermingham E (1996) Molecular phylogenies of fig pollinator 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 CA, Jousselin E, Kjellberg F, Compton SG, Herre EA (2001) Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig–pollinating wasps. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**, 685–694.
- Machado CA, Robbins N, Gilbert MTP, Herre EA (2005) Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **102**, 6558–6565.
- Mason-Gamer RJ, Weil CF, Kellogg EA (1998) Granule-bound starch synthase: structure, function, and phylogenetic utility. *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 1658–1673.
- Michaloud G, Carrie RES, Kobbi M (1996) Exceptions to the one-to-one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios. *Journal of Biogeography*, **23**, 513–520.
- Molbo D, Machado CA, Sevenster JG, Keller L, Herre EA (2003) Cryptic species of fig–pollinating wasps: implications for the evolution of the fig–wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 5867–5872.
- Peng YQ, Duan ZB, Yang DR, Rasplus JY (2008) Co-occurrence of two *Eupristina* species on *Ficus altissima* in Xishuangbanna, SW China. *Symbiosis*, **45**, 9–14.
- Ramirez WB (1969) Fig wasps: mechanism of pollen transfer. *Science*, **163**, 580–581.
- Ramirez WB (1970) Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, **24**, 681–691.
- Ramirez WB (1974) Co-evolution of *Ficus* and Agaonidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **61**, 770–780.
- Ramirez WB (1977) A new classification of *Ficus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **64**, 296–310.
- Rasplus JY (1996) The one-to-one specificity of the *Ficus*–Agaoninae mutualism: how casual? In: *The Biodiversity of African Plants* (eds van der Maesen LJG, van der Burgt XM, van Medenbach de Rooy JM), pp. 639–649. Kluwer Academic Publishers, Wageningen, the Netherlands.
- Rasplus JY, Kerdelhue C, Le-Chainche I, Mondor G (1998) Molecular phylogeny of fig wasps (Hym: Chalcidoidea): Agaonidae are not monophyletic. *Comptes-Rendus Academy of Sciences, Paris (Series III, Life Sciences)*, **321**, 517–527.
- Rønsted N, Weiblen GD, Cook JM, Salamin N, Machado CA, Savolainen V (2005) 60 million years of co-divergence in the fig–wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **272**, 2593–2599.
- Rønsted N, Weiblen GD, Clement W, Zerega N, Savolainen V (2008a) Reconstructing the phylogeny of figs (*Ficus*, Moraceae) to reveal the history of the fig pollination mutualisms. *Symbiosis*, **45**, 45–56.

- Rønsted N, Weiblen GD, Savolainen V, Cook JM (2008b) Phylogeny, biogeography, and ecology of *Ficus* section *Malvanthera* (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 12–22.
- Rønsted N, Yektaei-Karin E, Turk K, Clarkson JJ, Chase MW (2006) Species-level phylogenetics of large genera: prospects of studying coevolution and polyploidy. In: *Reconstructing the Tree of Life: Taxonomy and Systematics of Species Rich Taxa* (eds Hodkinson TR, Parnell JAN), pp. 125–143. CRC Press, London.
- Terborgh J (1986) Keystone plant resources in the tropical forest. In: *Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity* (ed. Soule ME), pp. 330–344. Sinauer, Sunderland.
- Thompson JN, Cunningham BM (2002) Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, **417**, 735–738.
- Wang DL (王德利), Gao Y (高莹) (2005) Competitive evolution and coevolution. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **24**, 1182–1186. (in Chinese with English abstract)
- Weiblen GD (1999) *Phylogeny and Ecology of Dioecious Fig Pollination*. PhD dissertation, Harvard University, Cambridge.
- Weiblen GD (2000) Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *American Journal of Botany*, **87**, 1342–1357.
- Weiblen GD (2001) Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious *Ficus* based on mitochondria DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, **50**, 243–267.
- Weiblen GD (2004) Correlated evolution in fig pollination. *Systematic Biology*, **53**, 128–139.
- Weiblen GD, Bush GL (2002) Speciation in fig pollinators and parasites. *Molecular Ecology*, **11**, 1573–1578.
- Wiebes JT (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology System*, **10**, 1–12.
- Wiebes JT (1994) *The Indo-Australian Agaoninae (pollinators of figs)*, pp. 1–208. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, North-Holland, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- Wu ZY (吴征镒) (1995) *Flora of Yunnan Province* (Vol. 6) (云南植物志). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Xu ZF (许再富) (1994) *Ficus* (Moraceae)—A keystone plant species in the tropical rainforests in south of Yunnan. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **2**, 21–23. (in Chinese)
- Yoder AD, Cartmills M, Ruvolo M, Smith K, Vilgalys R (1996) Ancient single origin for Malagasy primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **93**, 5122–5126.
- Yokoyama J (1994) Molecular phylogeny and coevolution. *Plant Species Biology*, **9**, 163–167.
- Yokoyama J (1995) Insect-plant coevolution and speciation. In: *Biodiversity and Evolution* (eds Arai A, Kato M, Doi Y), pp. 115–130. National Science Foundation, Tokyo.
- Zhang FP (张凤萍), Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣) (2008) Coevolution between two internal ovipositing fig wasps and host *Ficus curtipes*. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 768–775. (in Chinese with English abstract)
- Zhou ZK, Gilbert MG (2003) Moraceae: genus *Ficus*. In: *Flora of China* (Vol. 5) (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 37–71. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, Street Louis.

(责任编辑: 戈 峰 责任编辑: 闫文杰)