

高榕的3类雌花形态及其繁殖特征

张媛^{1,2} 杨大荣¹ 彭艳琼^{1*}

¹中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; ²中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要 榕树(*Ficus* spp.)及其传粉榕小蜂(Agaonidae)之间经过长期的协同进化, 已形成了高度专一的互惠共生关系。在雌雄同株的榕树中, 同一个榕果内既繁殖种子, 又繁殖榕小蜂, 雌花资源在繁殖种子和榕小蜂之间是怎样分配的? 该研究选择广泛分布于西双版纳地区的高榕(*F. altissima*)及其传粉榕小蜂系统来回答这个问题。高榕果内的雌花柱头形态变异较大, 有3种类型的柱头——球型、弯钩型和火炬型, 它们分别占到雌花总量的54.00%、36.93%和9.07%。3种类型柱头的雌花分别具有不同长度的花柱, 球型柱头雌花的平均花柱长度最短, 火炬型柱头次之, 弯钩型柱头雌花的平均花柱长度最长。在高榕果内, 有传粉者*Eupristina altissima*和欺骗者*Eupristina* sp.两类小蜂进入榕果内繁殖, 前者的产卵器长度比96.01%以上的雌花花柱长, 后者的产卵器也要长于85.73%的雌花花柱, 从产卵器长度和雌花花柱长度的匹配情况看, 它们应该可以利用绝大多数雌花产卵繁殖后代。然而, 繁殖榕小蜂的雌花主要是短花柱的雌花, 其中60.64%是球型柱头的雌花; 而繁殖种子的主要是花柱较长的弯钩型柱头和火炬型柱头的雌花。显然, 繁殖榕小蜂和种子的雌花不仅花柱长度有差异, 柱头也分化出了不同的形态, 变异的柱头形状也是调节榕树-榕小蜂繁殖平衡的手段之一。

关键词 高榕, 榕小蜂, 柱头形态, 花柱长度, 繁殖特征

Reproductive characteristics of three different shaped stigma in flowers of the fig tree *Ficus altissima*

ZHANG Yuan^{1,2}, YANG Da-Rong¹, and PENG Yan-Qiong^{1*}

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Conflicts of interest can be seen in the mutualism between fig trees and their species-specific fig wasp pollinators, where tree reproduction depends on pollen-carrying wasps whereas wasp fitness depends only on the latter. The factors that influence the balance of seed and fig wasp production are still debated. We have found flowers with three different shaped stigmas in the monoecious fig tree *Ficus altissima* at Xishuangbanna, China, and our objectives were to investigate whether these differences are related to the production of either seeds or fig wasps.

Methods Flowers with different stigmal shapes were identified and counted using a dissecting microscope. We measured the style lengths associated with each stigma type and also the ovipositor length of the fig wasps *Eupristina altissima* and *Eupristina* sp. that attempt to lay their eggs down the styles. We identified the fate of flowers with each type of stigma using ovule differences after wasp entry and their style lengths.

Important findings Based on their shape, we refer to the three types of stigma as globular, hook-like and torch-like. They accounted for 54.00%, 36.93% and 9.07% of the total female flowers, respectively. The style lengths of flowers with globular stigmas were significantly shorter than the others, but 85.73% and 96.01% of the styles were shorter than the lengths of the ovipositors of *E. altissima* and *Eupristina* sp., respectively. Most of their eggs were laid in short styled flowers, with globular stigmas (60.64%), whereas most of the seeds were produced by flowers with long styles and hook-like or torch-like stigmas. Flowers producing seeds therefore tend to have a different shaped stigma to those that produce wasps, and stigma shape reflects specialization for either male (pollen-carrying wasp) or female reproductive function. Consequently, it may be one of the factors that influence the balance between fig and fig wasp reproduction in *F. altissima*.

Key words *Ficus altissima*, fig wasps, stigma shape, style length, reproductive traits

互利共生是指两个物种由于不能独立生存而共同生活在一起, 形成相互依存、缺一不可的一种共生关系, 共生双方通过协作获得一定的生存利益 (Herre *et al.*, 1999)。但是, 互利共生的物种, 在协作的同时, 还存在着普遍的利益冲突 (Thompson, 1982, 1994), 榕树 (*Ficus* spp.) 和榕小蜂 (Agaonidae) 之间也存在着这种利益冲突 (Nefdt & Compton, 1996)。全世界有榕树 750 多种 (Berg, 1989), 有雌雄同株与雌雄异株之分, 在雌雄同株的榕果中, 传粉榕小蜂在为榕树传粉的同时, 也将卵产在雌花子房内, 这样在榕果中, 一部分雌花受精发育为种子, 一部分雌花则被榕小蜂产卵而发育为瘿花 (Weiblen *et al.*, 1995)。榕树依赖榕小蜂获得了传粉机会, 而榕小蜂也依赖榕果获得了繁衍后代的场所, 二者相互依赖, 缺一不可 (Ramirez, 1970; Kjellberg *et al.*, 1987; Compton, 1993; Weiblen, 2002)。但即便是这样一对高度互惠共生的物种, 仍然存在着繁殖利益的冲突, 因为榕果内的雌花数量是有限的, 而一朵花只能发育成一粒种子或一只小蜂, 种子和小蜂的繁殖之间不可避免地存在着雌花资源竞争的问题。究竟是什么机制调控着雌花的发育命运? 这个问题一直以来受到了很多学者的关注 (Bronstein, 1988; West & Herre, 1994; Kathuria *et al.*, 1995; Anstett *et al.*, 1996; Nefdt & Compton, 1996; Anstett, 2001; Yu *et al.*, 2004)。

普遍的观点认为, 变异的花柱长度可调控雌花的命运。在雌雄同株的榕果内, 通常存在花柱长度不同的雌花, 短花柱的雌花, 传粉榕小蜂容易产卵到子房里, 因为其花柱长度与传粉榕小蜂产卵器的长度相匹配。对于花柱较长的雌花, 由于榕小蜂的产卵器通过花柱不能到达子房, 因此不能被产卵。如果花柱较长的雌花能接受到花粉, 将受精发育成种子 (Nefdt & Compton, 1996; Anstett, 2001)。然而, 一些研究证明, 花柱长度并不能限制传粉榕小蜂的产卵, 因为大部分花柱长度都在传粉榕小蜂可以利用的范围内 (Bronstein, 1988; Compton & Nefdt, 1990; Kathuria *et al.*, 1995; Nefdt & Compton, 1996)。还有一种假说是不可摧毁种子假说, 该假说认为是部分雌花中存在具有阻碍产卵或是幼虫发育的物质, 导致小蜂不能利用这部分小花 (Verkerke, 1989; West & Herre, 1994), 但是, 并没有直接的证据证明榕果内是否存在着只能发育为种子或者只能发育为瘿花的

雌花。还有一种解释被称为卵不饱满假说, 该假说认为是因为榕小蜂的卵的数量不足, 导致它不能利用所有的雌花 (Nefdt & Compton, 1996), 但是这个假说无法解释为什么当大量小蜂进入榕果内时, 仍然有部分雌花发育出种子 (Anstett *et al.*, 1996)。

所以, 在榕树-榕小蜂繁殖平衡这个问题上, 至今仍没有一个完美的解释, Joussetin 等 (2004) 认为: 可能在不同情况下, 控制榕树-榕小蜂繁殖平衡的因素是不一样的; 通过对雌雄同株榕树 *F. maxima* 的观察, 发现雌花的花柱长度和宽度呈负相关, 而且长花柱雌花柱头长度也长, 长而细的花柱以及较长的柱头使得小蜂产卵器的插入变得尤其困难。Zhang 等 (2009) 对钝叶榕 (*F. curtipes*) 柱头形态及榕小蜂产卵行为相关特征的研究中发现, 该种榕树的柱头呈楔型, 连接花柱的基部端较宽, 而顶端尖细, 榕小蜂是通过柱头的近基部端插入产卵器产卵, 选择从基部端插入产卵器应该是柱头形态与花柱长度共同作用下, 有利于传粉榕小蜂产卵的适应性演化的结果。柱头是接受花粉的平台, 也是传粉榕小蜂定位产卵的地方, 它的形状在一定程度上可能影响着榕树及其传粉榕小蜂的繁殖 (Joussetin *et al.*, 2004)。人们普遍认为, 同一种榕树, 其花柱有长短之分, 但柱头形态特征一致。然而, 在高榕 (*F. altissima*) 的果内, 分布着柱头形态各异的 3 类雌花, 本研究将对这 3 类柱头各异的雌花的形态及繁殖特征展开研究, 结果将对理解雌雄同株榕树上的榕树-榕小蜂繁殖平衡提供参考依据。

1 试验地概况

研究样地位于云南省西双版纳州勐仑植物园和景洪市, 样地平均海拔约 600 m, 气候分为干季、雨季和雾凉季, 干季为 3 月到 5 月, 雨季为 6 月到 10 月, 雾凉季从 11 月到翌年 2 月, 年降水量为 1 557 mm, 其中 79%–82% 的降雨量发生在雨季, 年平均相对湿度为 86%, 年平均气温为 21.4–22.6 °C, 其中 1 月为最冷月份, 平均气温 11.2 °C, 4 月最热, 平均气温为 33.5 °C (Yang *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2005; 朱华和蔡琳, 2005)。

2 材料和方法

2.1 研究材料

高榕, 雌雄同株, 为桑科榕属榕亚属 (subgen.

Urostigma)环纹榕组(sect. *Conosycaea*)的半附生的高大乔木, 高度可达40 m以上, 具有气生根形成的独木成林现象, 单株占地面积可达300 m²。主要分布于亚洲南部(Corner, 1965), 生长于热带雨林中, 也常被种植在城市、村庄或者寺庙附近, 作为绿化树或神树。单株树一年内可结果多次, 树内花期大多同步, 但树间花期异步。由高榕传粉榕小蜂(*Eupristina altissima*)传粉受精后形成种子, 较为奇特的是, 在该种榕树上, 共生在榕果内的另一种小蜂*Eupristina* sp.已经丧失了传粉功能, 转变为欺骗者, 但它与传粉榕小蜂有着惊人相似的繁殖特征。因此, 涉及到榕小蜂的繁殖特征, 就把两种都包括进去。

2.2 研究方法

2.2.1 高榕雌花柱头形态观察

雌花柱头形状可能会对榕树-榕小蜂繁殖系统带来影响, 我们采集刚进入雌花期(此期雌花成熟开放)的榕果鉴定雌花柱头形状, 以榕果内的传粉榕小蜂仍然存活作为榕果进入雌花期的标志。在1号、2号树上分别采集了10个雌花期的榕果, 带回实验室解剖、查看。在日本奥林巴斯公司生产的体式显微镜(OLYMPUS SZX12)下进行观察, 确定柱头形状类型。待形状确定后, 将不同柱头形状的小花挑出, 放在体式显微镜下, 用连接于体式显微镜上的OLYMPUS DP50相机进行拍照, 记录3类雌花的柱头形态。

2.2.2 统计不同类型柱头雌花的比率并测量其花柱长度

在榕果刚进入雌花期的第1天到第2天, 果内小蜂仍然存活时, 及时采摘榕果, 从1号树采集15个果, 2号树采集21个果, 带回实验室, 及时解剖榕果, 每果等分成4份, 每份随机挑选7-10朵小花, 放于湿润的载玻片上, 并置于OLYMPUS体式显微镜下记录每朵花的柱头形状, 并借助安装在体式显微镜里的测微尺测量每朵花的花柱长度。共记录、测量了两株树上36个果内的1 103朵雌花的柱头形状和花柱长度。

2.2.3 榕小蜂产卵器长度测量

选取两株树, 采集雄花期(即榕小蜂羽化前)的榕果10个, 单果分装于绢纱网袋内(120目, 20 cm × 15 cm), 让其自然出蜂, 每果随机挑选10只传粉小蜂, 在OLYMPUS体式显微镜下, 用测微尺测量小蜂

产卵器长度。用同样的方法, 收集10个榕果, 每果随机挑选10只欺骗者小蜂, 测量其产卵器长度。

2.2.4 辨别繁殖榕小蜂和种子的雌花及测量其花柱长度

雌花子房是接受传粉受精发育成种子, 还是被传粉者或者是欺骗者小蜂产卵后形成瘿花, 只有在子房不同的发育阶段才能辨别清楚。当榕小蜂进入榕果传粉或产卵后1-2天, 在体视显微镜下就能观察到被小蜂产过卵的雌花子房内呈黄色, 这部分雌花随后将发育成瘿花, 并最终繁殖榕小蜂。我们采集这个时期的榕果, 即刚进蜂1-2天的榕果8个, 每果4等分, 每份随机取7-10朵小花, 置于体视显微镜下挑选子房内呈黄色的小花, 记录柱头形状, 并在测微尺下测量花柱长度, 共测量了94朵花。相比之下, 发育成种子的雌花子房需在榕果发育一段时间后才能辨别出来, 我们采摘了适合于识别种子的榕果6个, 在体视显微镜下辨别种子, 通常子房形状规则, 外表光滑且呈白色的是正在发育的种子, 由于此期柱头及部分花柱已经萎缩, 且绝大部分粘附在一起, 我们从中挑选花柱仍然完整、正发育出种子的雌花, 每果挑选20朵, 置于体视显微镜下, 用测微尺测量花柱长度。

2.3 数据分析

采用SPSS 13.0软件包程序完成数据统计, 比较3类柱头雌花所占比率时, 采用 χ^2 检验的方法。当比较3类柱头雌花之间花柱长度的差异时, 用单因素方差分析方法中多重比较的方法, 由于方差不齐, 我们采用单因素方差分析中的Tamhane's T2法。当比较3类柱头类型花柱长度在不同树间的差异, 以及比较发育成瘿花的花柱长度和发育成种子的花柱长度差异时, 采用的是独立样本t检验方法(宋志刚等, 2008)。

3 结果和分析

3.1 高榕雌花柱头的形状

在高榕果内, 雌花的柱头不是一个面, 而是已出现了膨大或延伸, 呈现出3种不同的形状。一类是呈球型的柱头, 一类是形状似火炬的柱头, 还有一类是有一个钩状的弯钩型柱头, 因此分别称3类柱头为: 球型柱头、火炬型柱头和弯钩型柱头(图1)。

3.2 三种类型雌花的比率及其花柱长度

在两株抽样树及所统计的雌花中, 球型柱头雌

花所占的比率最高, 均超过50%; 其次是弯钩型柱头的雌花, 所占比率约37%; 火炬型柱头雌花所占的比率均最低, 约占9%, 同一柱头类型的雌花不同树间所占比率差异显著 ($\chi^2 = 10.77$, $df = 2$, $p < 0.05$) (图2)。

3.3 三种类型雌花的繁殖特征

在高榕果内, 球型柱头的雌花具有最短的花柱, 约有80%的球型柱头雌花花柱长度小于0.8 mm; 而火炬型柱头雌花的花柱长度次之, 主要分布在0.5–1.2 mm之间, 约占50%。相比之下, 弯钩型柱头雌花的花柱长度较长, 变异范围大, 分布在0.4–2.3 mm之间, 其中60%分布在0.5–1.3 mm内。在3种柱头形状的雌花中, 平均花柱长度最长的为弯钩型柱头雌花, 花柱长度平均为(1.09 ± 0.02) mm (mean $\pm$

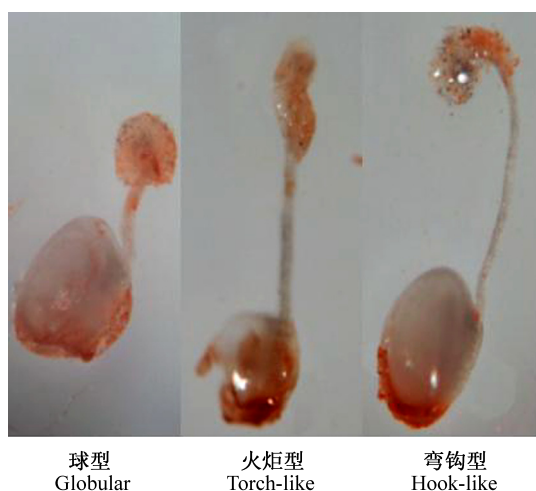


图1 高榕果内3种不同形态柱头的雌花。

Fig. 1 Female flowers with three different shaped stigmas in *Ficus altissima*.

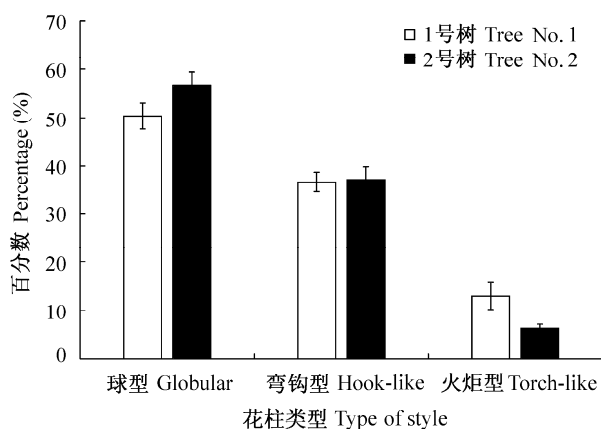


图2 三类柱头雌花所占百分数。

Fig. 2 Percentage of female flowers with three different shaped stigmas.

SD , $n = 407$), 其次为火炬型柱头雌花, 平均花柱长度为(0.99 ± 0.04) mm (mean $\pm$ SD , $n = 95$), 花柱长度最短的为球型柱头雌花, 花柱平均长度为(0.83 ± 0.02) mm (mean $\pm$ SD , $n = 600$)。球型柱头雌花的花柱长度显著短于弯钩型柱头雌花花柱($p < 0.001$)和火炬型雌花花柱($p < 0.05$), 但火炬型柱头雌花和弯钩型柱头雌花的花柱长度间没有显著差异($p = 0.09$)。不同柱头的花柱长度在两株样树上均呈现相似的分布规律, 但球形和弯钩型雌花的花柱长度在不同树间差异显著(球型柱头: $t = -5.19$, $p < 0.001$; 弯钩型柱头: $t = -2.19$, $p < 0.05$; 火炬型柱头: $t = -1.13$, $p = 0.26$) (图3A, 3B)。通过测量两类果内繁殖小蜂的产卵器长度, 结果显示传粉榕小蜂的产卵器长度为1.3–2.3 mm, 平均为(1.93 ± 0.02) mm (mean $\pm$ SD , $n = 100$), 欺骗者的产卵器长度略长, 在1.7–2.3 mm 之间, 平均为(2.17 ± 0.01) mm (mean $\pm$ SD , $n = 100$)。从产卵器长度和花柱长度的匹配关系看, 两类榕小蜂的产卵器比85%的雌花花柱还长, 即它们可以通过绝大部分的花柱产卵于子房中 (图3C)。

在实际的调查中发现, 两类果内繁殖的榕小蜂并没有利用80%的雌花子房, 而主要是在花柱长度为0.4–1.1 mm的雌花子房里产卵(图3D), 利用的是短花柱雌花, 这部分雌花中, 有60.64%的雌花是球型柱头, 36.17%的雌花是弯钩型柱头, 3.19%的雌花是火炬型柱头。这显示球型柱头的雌花主要是用来繁殖传粉榕小蜂和欺骗者的。再比较繁殖种子的雌花, 它们的花柱长度在0.9–2.0 mm范围内, 比用来繁殖榕小蜂的雌花花柱长度显著长($t = -27.41$, $p < 0.001$) (图3E)。由于能辨别种子的阶段, 柱头已萎缩和粘连, 无法辨别其形态, 但从花柱长度可推测, 火炬型柱头和弯钩型柱头的雌花更有可能发育为种子。

4 讨论

在雌雄同株中, 已知短花柱的雌花主要用于繁殖传粉榕小蜂, 长花柱的雌花用于繁殖种子(Nefdt & Compton, 1996; Anstett, 2001), 我们在研究高榕及榕小蜂系统中, 也得到了同样的结果。尽管榕小蜂的产卵器长度显示可以利用绝大多数的雌花, 但它们仍然主要产卵在短花柱的雌花子房中, 而发育成种子的雌花花柱较长, 雌花在繁殖榕小蜂和种子

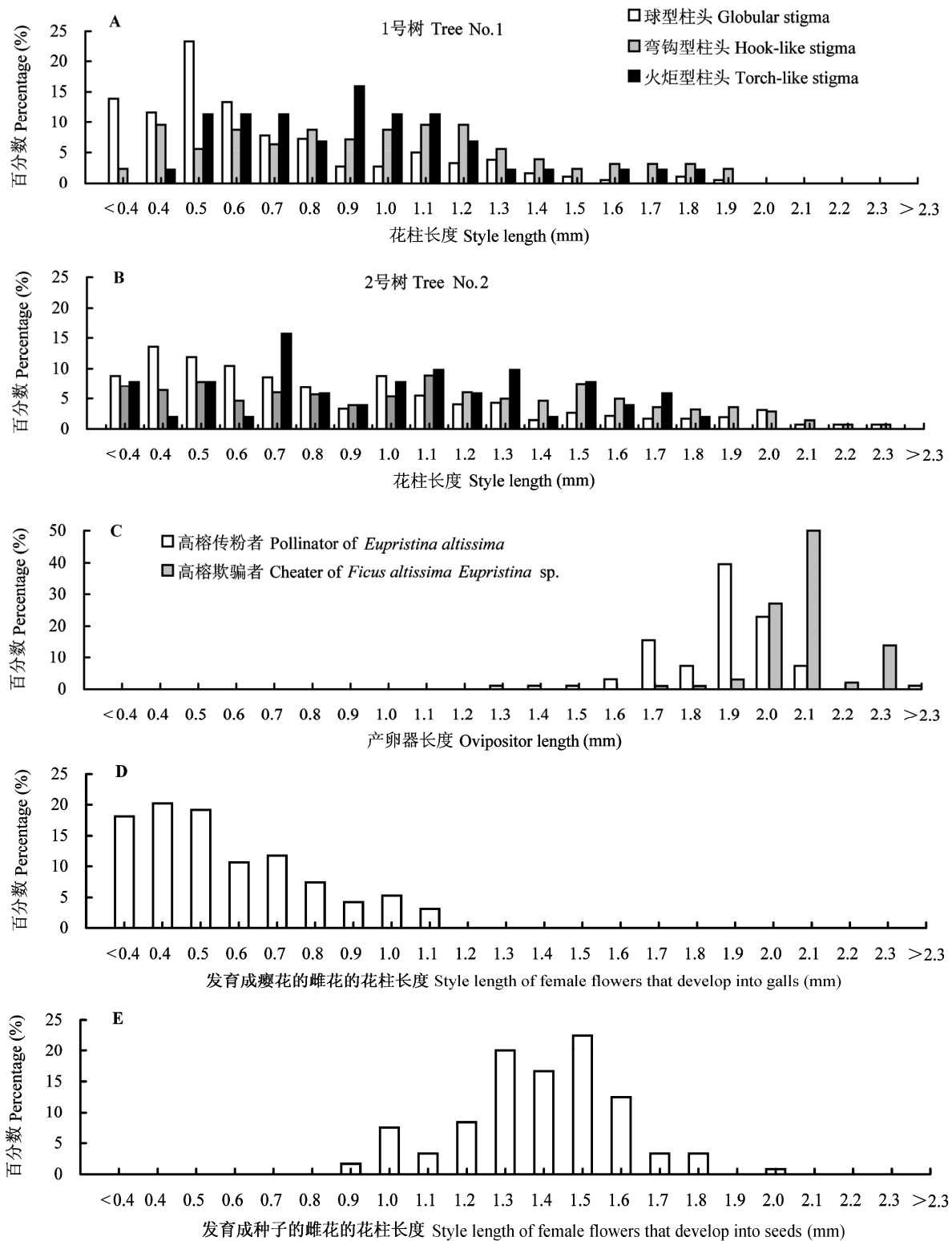


图3 三类柱头雌花的花柱长度(A和B)、榕小蜂产卵器长度(C)、发育成瘿花(D)和种子(E)的雌花的花柱长度比较。
Fig. 3 The comparison among the style length of female flowers with three different shaped stigmas (A, B), wasp ovipositor lengths (C), style length of female flowers that develop into galls (D) and seeds (E).

之间, 通过花柱长度的调节, 子房资源的利用几乎不重叠。除了关注花柱长度对榕树-榕小蜂繁殖的影

响之外, 也有部分研究开始关注柱头形状对二者繁殖平衡的影响(Jousselin *et al.*, 2004; Zhang *et al.*,

2009), 但都仅是从柱头长宽的角度去分析柱头形状对小蜂产卵以及授粉行为的影响, 而未对柱头形态多样性以及它们可能带来的雌花的繁殖差异进行深入研究。本文第一次报道了一种榕树的雌花有3种柱头形态, 并且不同的柱头形状具有不同的花柱长度和不同的繁殖特点, 并证明柱头的变异也是权衡榕树种子繁殖和传粉榕小蜂繁殖的手段之一。

对动、植物来说, 任何特征的进化, 都应具有一定的生物学意义, 我们分析高榕所演化出来的3种柱头形状, 以及所对应的花柱长度, 也具有生物学上的适应意义。比如, 短花柱雌花, 柱头形状多进化为球型, 这种柱头形状, 有利于榕小蜂在柱头上定位产卵器, 而且短而粗的花柱也利于产卵器通过, 产卵于子房中。通过对进蜂2–3天后小花子房的观察, 我们发现进蜂后不久, 便能辨认子房内是否被小蜂产过卵, 而这时小花柱头形状仍能清楚辨别, 统计被小蜂产卵的雌花后发现, 正是这类短花柱、球型柱头的雌花被榕小蜂产卵的概率最高, 占被产卵雌花总量的60.64%, 从花柱形态上看, 球形柱头应该是有利于小蜂产卵的, 因为无论从柱头的哪个位置插入, 产卵器都容易到达子房。此外, 还有36.17%的被产卵雌花是弯钩型柱头, 该类型柱头被产卵的方式可能与钝叶榕的雌花被产卵方式相似, 榕小蜂容易接触到柱头的基部(与花柱相连的一端), 产卵器可以从柱头的基部定位, 通过花柱将卵产于子房中(Zhang *et al.*, 2009)。当然, 与球型柱头的雌花相比, 这类雌花柱头让榕小蜂可以定位产卵的面积较小, 而且花柱细长, 不利于产卵器通过, 因此, 该类花被产卵的几率明显降低。被产卵雌花中还有3.19%的雌花是火炬型柱头, 不难理解这类花对榕小蜂产卵非常不利, 从高举的柱头形状看, 即使传粉榕小蜂接触到柱头顶端, 能定位产卵器, 但产卵器要通过整个柱头和花柱, 显得非常困难, 加之火炬型柱头的雌花本身花柱就较长, 可能榕小蜂的产卵器根本就到达不了子房。而不利于榕小蜂产卵的雌花, 恰好有利于传粉受精, 发育成种子。从火炬型柱头的形态上看, 柱头表面积较大, 能增加花粉和柱头附着的面积, 增加授粉机会; 弯钩型的柱头因为花柱长度较长, 容易接触到传粉者体表, 加之松散的弯曲状的柱头能够增加柱头表面积, 也应该更有利于传粉受精, 繁殖种子。我们通过测量雌花的花柱长度也证明, 繁殖种子的雌花基

本上都是长花柱雌花。这种花柱和柱头形态结构上的适应性演化, 可能是榕树-榕小蜂长期协同作用的一个结果。

在高榕上, 球型柱头雌花、弯钩型柱头雌花和火炬型柱头雌花所占的比率分别是54.00%、36.93%和9.07%。虽然不同树上榕果的大小影响着雌花花柱的长度, 通常榕果大的花柱较长, 但不同树间同一柱头类型雌花出现的比率是相似的, 即3种柱头类型的雌花以相似的分布方式出现在不同树上, 这说明高榕上3种柱头形态的雌花可能已经稳定分化。在雌雄同株的榕果里, 通常短花柱雌花主要繁殖传粉榕小蜂, 而长花柱雌花受精发育成种子, 同理可推测: 如果球型的短花柱雌花代表着高榕的雄性繁殖功能(传统上用雌性传粉榕小蜂代表榕树的雄性繁殖功能), 繁殖种子的火炬型和弯钩型雌花代表着高榕的雌性繁殖功能, 则高榕在雌雄性繁殖功能的分配几乎是相等的, 因此, 无论雌花形态怎样变异, 它的功能应该总是朝着有利于维持榕-蜂稳定共生的方向演化。

在雌雄同株的榕树中, 同一个榕果内既繁殖种子, 又繁殖榕小蜂, 雌花资源在繁殖种子和榕小蜂之间是怎样分配的? 先前的研究中, 提出了诸如短产卵器假说、不可摧毁种子假说和卵不饱和假说等, 但这些假说均没有很好地回答雌花资源在繁殖种子和榕小蜂之间的分配问题(Bronstein, 1988; Kathuria *et al.*, 1995; Anstett *et al.*, 1996; Nefdt & Compton, 1996; Anstett, 2001)。我们的研究结果表明: 繁殖榕小蜂和种子的雌花不仅花柱长度有差异, 柱头也分化出了不同的形态, 变异的柱头形状也参与调节雌花资源在繁殖种子和繁殖榕小蜂之间的分配。但这种柱头形态的分化在榕树种间是否具有普遍性, 以及柱头变异的演化机制是什么, 仍有待于进一步研究。

致谢 国家自然科学基金(30970439)资助项目。榕果采集和数据统计得到本课题组杨培和张进媛的帮助, 谨致谢忱。

参考文献

- Anstett MC (2001). Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism. *Oikos*, 95, 476–484.
- Anstett MC, Bronstein GL, Hossacrt-McKcy M (1996). Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism? *Journal of Evolutionary Biology*, 9, 417–428.

- Berg CC (1989). Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*, 45, 601–611.
- Bronstein JL (1988). Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology*, 69, 1298–1302.
- Compton SG (1993). One way to be a fig. *African Entomology*, 1, 151–152.
- Compton SG, Nefdt RJC (1990). The fig and fig wasps of *Ficus burtt-davyi*. *Mitteilungen aus dem Institut für Allgemeine Botanik Hamburg*, 23a, 441–450.
- Corner EJJ (1965). Checklist of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification. *The Gardens' Bulletin Singapore*, 21, 1–186.
- Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, Rehner SA (1999). The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 49–53.
- Jousselin E, Kjellberg F, Herre EA (2004). Flower specialization in a passively pollinated monoecious fig: a question of style and stigma? *International Journal of Plant Sciences*, 165, 587–593.
- Kathuria P, Ganeshiah KN, Shaanker RU, Vasudeva R (1995). Is there dimorphism for style lengths in monoecious figs? *Current Science*, 68, 1047–1049.
- Kjellberg F, Gouyon PH, Ibrahim M, Raymond M, Valdeyron G (1987). The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastrophaga psenes* L. *Evolution*, 41, 693–704.
- Nefdt RJC, Compton SG (1996). Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 65, 170–182.
- Ramirez BW (1970). Host specificity of fig wasps (Agaonidae). *Evolution*, 24, 680–691.
- Song ZG (宋志刚), Xie LL (谢蕾蕾), He XH (何旭洪) (2008). *SPSS 16.0 Guide to Data Analysis* (SPSS 16 实用教程). Posts & Telecom Press, Beijing. (in Chinese)
- Thompson JN (1982). *Interaction and Coevolution*. John Wiley and Sons, New York.
- Thompson JN (1994). *Coevolutionary Process*. University of Chicago Press, Chicago.
- Verkerke W (1989). Structure and function of the fig. *Experientia*, 45, 612–622.
- Wang RW, Yang CY, Zhao GF, Yang JX (2005). Fragmentation effects on diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa* L. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, 20–26.
- Weiblen G, Flick B, Spencer H (1995). Seed set and wasp predation in dioecious *Ficus variegata* from an Australian wet tropical forest. *Biotropica*, 27, 391–394.
- Weiblen GD (2002). How to be a fig wasp? *Annual Review of Entomology*, 47, 299–330.
- West SA, Herre EA (1994). The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 258, 67–72.
- Yang DR, Wang RW, Song QS (2000). Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Reservation*, 13, 477–484.
- Yu DW, Ridley J, Jousselin E, Herre EA, Compton SG, Cook JM, Moore JC, Weiblen GD (2004). Oviposition strategies, host coercion, and the stable exploitation of figs by wasps. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 271, 1185–1195.
- Zhang FP, Peng YQ, Compton SG, Yang DR (2009). Floral characteristics of *Ficus curtipes* and the oviposition behavior of its pollinator fig wasp. *Annals of the Entomological Society of America*, 5, 556–559.
- Zhu H (朱华), Cai L (蔡琳) (2005). The biogeography of tropical rainforest in Yunnan Province and its suggestions to the geological history. *Advanced Earth Science* (地球科学进展), 20(Suppl.), 1–57. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 葳