

榕属与榕小蜂科的分类研究进展

贾效成, 陈贻竹*, 赵南先

(中国科学院华南植物园, 广东广州 510650)

摘要: 简述了榕树与其传粉者的共生体系, 讨论了榕属植物与榕小蜂科的分类历史和现状, 指出了二者分类研究中存在的分歧, 并对榕属与榕小蜂科分类不匹配问题进行了评述。结合我国榕属与榕小蜂科分类的研究现状, 展望今后研究的方向及前景。

关键词: 榕属; 榕小蜂科; 协同进化; 分类; 研究进展

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2004)05-0407-04

A review of *Ficus* and *Agaonidae* classification

JIA Xiao-cheng, CHEN Yi-zhu, ZHAO Nan-xian

(South China Botanical Garden, CAS, Guangzhou 510650, China)

Abstract: About 750 species of genus *Ficus* (Moraceae; *Ficus* Linn.) and their pollinators (Chalcidoidae; *Agaonidae*) constitute the species-specific mutualism during their long evolutionary history. And this symbiont is now widely regarded as a model system for the study of plant-insect coevolution. This paper makes a brief introduction of this mutualism system of *Ficus* and its pollinators. The classification history and status of genus *Ficus* and family *Agaonidae* are reviewed. The mismatch between *Ficus* and *Agaonidae* considering their symbiotic relationship is also discussed. Finally, on the basis of *Ficus* and *Agaonidae* classification in China, we discuss the status, problem, strategy and perspective in the future.

Key words: *Ficus*; *Agaonidae*; coevolution; classification; progress

榕属植物(*Ficus*)与其传粉昆虫(*Agaonidae*)之间存在专一性的共生关系, 二者在形态结构、生理功能和生活史等方面相互依赖, 互惠互利, 是动植物间历史悠久、关系密切的协同进化模式系统(Wiebes, 1979)。榕树分雌雄同株和雌雄异株两种类型, 其传粉的过程如图1所示。雌雄同株榕树的隐头花序内雌花、瘿花和雄花共存, 雌性榕小蜂携带花粉由花序口钻入花序空腔内, 进行传粉和产卵, 最后死于花序空腔内。雌花接受花粉发育为种子, 榕小蜂幼虫在瘿花内发育为成虫, 新一代雌蜂在雄花期交配后携带花粉飞出隐头花序, 寻找处于雌花期的隐头花序产卵和传粉。雌雄异株指雌花两性花异株(Gynodioecy)。雌株的隐头花序内仅有长柱头(短花梗)的雌花, 仅可接受花粉而发育为种子; 雄株的隐头花

序内有短柱头(长花梗)的雌花和雄花, 榕小蜂可在此产卵, 但这些雌花不能发育为种子。雄花序和雌花序形态相近, 迁飞的榕小蜂往往受到“欺骗”而不能识别花序的类型(Grison-Pige等, 2002), 它们分别进入雌花序和雄花序完成传粉和产卵的任务。

全世界的榕树约有750种, 每一种榕树专一地由一种榕小蜂传粉, 只有极少数例外(Wiebes, 1979; Berg, 1989)。这种专一性的对应关系为榕属和榕小蜂科的进一步分类提供了新的线索。

1 榕属的分类历史和现状

全世界的榕属植物约750种(Berg, 1989)。对榕属植物的分类研究最早的是Hooker(1885)作的

收稿日期: 2003-10-08 修订日期: 2003-12-24

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-SW-105)资助

作者简介: 贾效成(1975-), 男, 山东成武人, 博士生, 进化生态学。* 责任作者, 研究员, 博士生导师, 进化生态学与植物生理学。

第一个属下分类系统的研究。Corner(1965)对亚洲和澳洲的榕属植物进行了分类(表 1)。他将榕属分为 4 个亚属,即榕亚属(*Urostigma*)、白肉榕亚属(*Pharmacosycea*)、无花果亚属(*Ficus*)和聚果榕亚属(*Sycomorus*)。亚属下又分成 17 个组,这是较早的关于榕属植物经典分类的工作。

Berg(1989)对榕属作了更为全面的分类和分布的研究。他的分类系统首次考虑到了榕属植物与其传粉者的共生关系,从繁殖生物学的角度把该属植物与其传粉小蜂放在一起进行分类,将榕属分为 4 个亚属,18 个组(表 2)。此分类系统与 Corner 的分类系统相比,亚属的数量没有改变,在无花果亚属中新增了 1 个橙黄榕组(*Kalosyce*)。无花果亚属主要是雌雄异株的种类,约 345 种;白肉榕亚属、聚果榕亚属和榕亚属主要是雌雄同株的种类,约 386 种。《中国植物志》采用了此分类系统。

最近 Berg(2003)在对马来群岛地区(含印度尼西亚、马来西亚、菲律宾、巴布亚新几内亚、新加坡和

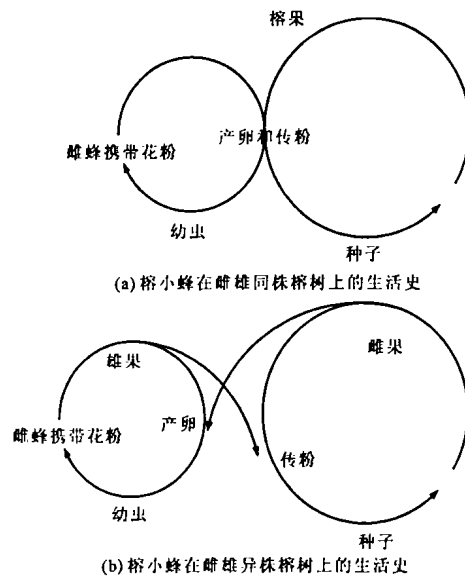


图 1 榕小蜂与榕树的相互作用及其生活史示意图 (Wieblen, 1999)

Fig. 1 Outline map of fig and fig wasp coevolution system and their life cycles

表 1 榕属的分类系统

Table 1 The classification of *Ficus* (Corner, 1965)

属 Genus	亚属 Subgenus	组 Sections
榕属 <i>Ficus</i>	榕亚属 <i>Urostigma</i>	<i>Urostigma, Leucogyne, Conosycea, Stilpnophyllum, Galoglychia, Americana, Malvanthera</i>
	白肉榕亚属 <i>Pharmacosycea</i>	<i>Pharmacosycea, Oreosycea</i>
	无花果亚属 <i>Ficus</i>	<i>Ficus, Rhizocladus, Sinosycidium, Sycidium, Neomorpha, Sycocarpus, Adenosperma</i>
	聚果榕亚属 <i>Sycomorus</i>	<i>Sycomorus</i>

表 2 榕属的分类系统

Table 2 The classification of *Ficus* (Berg, 1989)

属 Genus	亚属 Subgenus	组 Section	种数 spp.	分布 Distribution
榕属 <i>Ficus</i>	无花果亚属 <i>Ficus</i>	<i>Adenosperma</i>	23	马来群岛
		<i>Ficus</i>	60	马来群岛、亚洲、非洲
		<i>Kalosyce</i>	20	马来群岛、亚洲
		<i>Neomorpha</i>	6	马来群岛、亚洲
		<i>Rhizocladus</i>	55	马来群岛、亚洲
		<i>Sinosycidium</i>	1	亚洲
		<i>Sycocarpus</i>	75	马来群岛、亚洲
		<i>Sycidium</i>	105	马来群岛、亚洲、非洲
	白肉榕亚属 <i>Pharmacosycea</i>	<i>Oreosycea</i>	50	马来群岛、非洲
		<i>Pharmacosycea</i>	20	美洲
榕属 <i>Ficus</i>	聚果榕亚属 <i>Sycomorus</i>	<i>Sycomorus</i>	13	马来群岛、非洲
	榕亚属 <i>Urostigma</i>	<i>Americana</i>	120	美洲
		<i>Conosycea</i>	65	马来群岛、亚洲、非洲
		<i>Galoglychia</i>	75	非洲
		<i>Leucogyne</i>	2	亚洲
		<i>Malvanthera</i>	20	马来群岛
		<i>Stilpnophyllum</i>	1	亚洲
		<i>Urostigma</i>	20	马来群岛、亚洲、非洲

文莱)的榕属植物进行重新分类时,提出了榕属新的分类系统(表 3)。该分类系统参考了榕小蜂科的分类系统,尽量兼顾二者的共生对应关系,打破了雌雄同株和雌雄异株的界限,将榕属分为 6 个亚属,分别是榕亚属(*Urostigma*)、白肉榕亚属(*Pharmacosycea*)、无花果亚属(*Ficus*)、聚果榕亚属(*Syco-*

morus)、*Synoecia* 和糙叶榕亚属(*Sycidium*)。其组、亚组和系的分类系统将另文详细描述。

2 榕小蜂科的分类历史和现状

榕小蜂科早期的分类工作主要依据形态指标进

行。Wiebes(1986)最初把榕小蜂科分为 2 个亚科, 分别是齿突榕小蜂亚科(Agaoninae)和鳃叶榕小蜂亚科(Blastophaginae), 其分类依据主要是雌蜂上颚附器和柄节的形态特征。但 Boucek(1988)指出无论是雄蜂的形态特征还是榕小蜂与榕属植物的相关关系均不支持此种分类方法。Ramirez(1991)通过对榕小蜂上颚附器的研究, 认为榕小蜂亚科的 3 个类群虽具有相同的上颚附器, 但并不一定是单系起源, 因为也有可能是相同的生活史造成的趋同演化的结果。这一结果也反映出依据形态指标进行分类的局限性。Ramirez(1980)曾提出可以改变现有榕属的分类系统, 以便更好的完善榕属植物与榕小蜂

的对应关系。这一提议遭到 Corner(1985)的反对, 他认为要重新划分榕属与榕小蜂科必须从明确两者的系统发育关系出发, 而不应仅仅改变榕属的分类系统来适应榕小蜂科的分类系统。系统发育分析表明, 树虫关系对探索榕属植物的系统发育关系有很好的预测作用。Weiblen(2002)最近综合了榕小蜂科分类的研究成果, 提出了新的榕小蜂科的分类系统(表 4)。该系统将榕小蜂科分为 6 个亚科和 64 个属, 包括大约 692 个种。在小蜂总科(Chalcidoidea)中还有另外 5 个科与榕属植物的寄生有关, 分别是茧蜂科(Braconidae)、广肩小蜂科(Eurytomidae)、(?)Orymidae、金小蜂科(Pteromalidae)和

表 3 榕属的分类系统

Table 3 The classification of *Ficus* (Berg, 2003)

属 Genus	亚属 Subgenus	种数 spp.	类型及分布 Type & distribution	传粉小蜂属 Pollinator Genus
榕属 <i>Ficus</i>	榕亚属 <i>Urostigma</i>	280	雌雄同株, 非洲至亚洲、大洋州、太平洋地区及中美洲热带地区	<i>Agaon</i> , <i>Alfonsiella</i> , <i>Allotrioazon</i> , <i>Courtella</i> , <i>Deilagaon</i> , <i>Elisabethiella</i> , <i>Eupristina</i> (subgenera <i>Eupristina</i> and <i>Parapristina</i>), <i>Nigriella</i> , <i>Paragaon</i> , <i>Pegoscapus</i> , <i>Platyscapa</i> , <i>Pleistodontes</i> , <i>Watersoniella</i>
	白肉榕亚属 <i>Pharmacosycea</i>	80	雌雄同株, 非洲至大洋州、太平洋地区及中美洲热带地区	<i>Dolichoris</i> (sect. <i>Oreosycea</i>), <i>Tetrapus</i> (sect. <i>Pharmacosycea</i>)
	无花果亚属 <i>Ficus</i>	60	雌雄异株, 马来群岛东部至非洲东北部及地中海地区	<i>Blastophaga</i> (<i>Blastophaga</i> and <i>Valisia</i>)
	聚果榕亚属 <i>Sycomorus</i>	140	雌雄同株或雌雄异株, 非洲至太平洋地区	<i>Ceratosolen</i> (subgenera <i>Ceratosolen</i> , <i>Rothropus</i> , and <i>Streptitus</i>)
	(?) <i>Synoecia</i>	75	雌雄异株, 所罗门群岛和大洋州至日本和斯里兰卡	<i>Wiebesia</i>
	糙叶榕亚属 <i>Sycidium</i>	110	雌雄异株, 非洲至大洋州和太平洋地区	<i>Kradibia</i> (sect. <i>Sycidium</i>), <i>Liporropalum</i> (sect. <i>Palaeomorpha</i>)

注: “?”表示没有合适的中文译文。传粉小蜂种类没有统一的中文译名, 这里仅以拉丁文示出。

Note: ? means no suitable translation. We show the species of fig wasp with its lames since no standard translated names can be used.

长尾小蜂科(Torymidae)。这些科里的小蜂主要是一些寄生或拟寄生在榕树上的非传粉小蜂种类。

3 我国榕属与榕小蜂科的分类研究现状及存在问题

吴征镒等(1998)采用 Berg(1989)的分类系统对中国的榕属进行了分类, 中国共有榕树 98 种、3 亚种、43 变种和 2 变型。该分类系统主要依据形态指标进行分类, 如叶片形态、隐头花序形态、花梗、雌雄花、植被类型等, 没有考虑到榕树榕小蜂之间专一性的寄生关系, 因此, 在揭示物种起源和系统演化方面存在一定的局限性。随着当前对榕属植物及其传粉昆虫协同进化关系的逐渐明晰, 有必要根据新的

分类系统如 Berg(2003)的分类系统, 进行科属关系的重新调整。

对榕小蜂科的分类研究国内起步较晚, 基础也相对薄弱, 最近出版的《昆虫分类》只在科的水平上对榕小蜂科有简单的介绍, 并没有涉及亚科及属的内容。杨大荣(1999)报导中国已经记载的榕小蜂种类时仍采用了 Wiebes 对榕小蜂科的最初划分方法, 即将榕小蜂科划分为鳃叶榕小蜂亚科(Blastophaginae)和齿突榕小蜂亚科(Agaoninae), 这与当前的分类系统存在很大差距。台湾的 Chen YR 等(2001)在研究细叶榕(*Ficus microcarpa*)榕小蜂时已经采用了 Weiblen(2002)的分类方法, 但因为榕小蜂种类太少, 缺乏对整个榕小蜂科分类系统的描述。

表 4 榕果中传粉小蜂及非传粉小蜂科属的分类系统
Table 4 The classification of pollinating and un-pollinating fig wasp (Weiblen, 2002)

科 Family	亚科 Subfamily	属(已发表的种数) Genera(number of described species)
榕小蜂科 Agaonidae	Agaoninae	<i>Agaon</i> (11), <i>Alfonsiella</i> (7), <i>Allotriozoon</i> (3), <i>Blastophaga</i> (24), <i>Ceratosolen</i> (61), <i>Courtiella</i> (13), <i>Deliagaon</i> (4), <i>Dolichoris</i> (10), <i>Elisabethiella</i> (14), <i>Eupristina</i> (13), <i>Liporrhopalum</i> (18), <i>Kradibia</i> (23), <i>Nigeriella</i> (4), <i>Paragaon</i> (2), <i>Pegoscapus</i> (45), <i>Platsyscapa</i> (19), <i>Pleistodontes</i> (18), <i>Tetrapus</i> (6), <i>Waterstoniella</i> (20), <i>Wiebesia</i> (18)
	Epichrysomallinae	<i>Acophila</i> (2), <i>Asycobia</i> (1), <i>Camarothorax</i> (6), <i>Eufroggattisca</i> (1), <i>Epichrysomalla</i> (1), <i>Herodotia</i> (2), <i>Meselatus</i> (4), <i>Neosycophila</i> (2), <i>Odontofroggattia</i> (4)
	Otitesellinae	<i>Aepocerus</i> (19), <i>Eujacobsonia</i> (2), <i>Grandiana</i> (3), <i>Grasseiana</i> (2), <i>Guadalia</i> (1), <i>Heterandrium</i> (9), <i>Lipothymus</i> (4), <i>Marginalia</i> (1), <i>Micranisa</i> (5), <i>Micrognathophora</i> (1), <i>Otitsella</i> (18), <i>Philosycella</i> (1), <i>Walkerella</i> (~5)
	Sycoecinae	<i>Crossogaster</i> (16), <i>Diaziella</i> (12), <i>Philocaenus</i> (22), <i>Robertsia</i> (2), <i>Seres</i> (5), <i>Sycoecus</i> (10)
	Sycophaginae	<i>Anidarnes</i> (3), <i>Apocryptophagus</i> (~30), <i>Eukobelea</i> (4), <i>Idarnes</i> (15), <i>Pseudidarnes</i> (5)
	Sycoryctinae	<i>Adiyodiella</i> (1), <i>Apocrypta</i> (24), <i>Arachonia</i> (1), <i>Dobunabaa</i> (1), <i>Philotrypesis</i> (~50), <i>Philoverdante</i> (1), <i>Sycoryctes</i> (4), <i>Sycoscapter</i> (~46), <i>Sycoscapteridea</i> (4), <i>Tenka</i> (1), <i>Watshamiella</i> (~10)
茧蜂科 Braconidae		<i>Ficobracon</i> (1), <i>Psenobolus</i> (3)
广肩小蜂科 Eurytomidae		<i>B:uchophagus</i> (1), <i>Eurytoma</i> (1), <i>Sycophila</i> (3)
(?)Orymidae		<i>Orymus</i> (2)
金小蜂科 Pteromalidae		<i>Hansonia</i> (1), <i>Podivna</i> (1)
长尾小蜂科 Torymidae		<i>Physothorax</i> (7), <i>Torymus</i> (1)

注：“~”表示大约数值；“?”表示没有合适的中文译名。许多科、亚科和属没有统一的中文译名，这里仅以拉丁文示出。

总之，我国关于榕属植物与其传粉者的研究开展较晚。当前的研究也主要集中在传粉生物学、物候学、生理生态等少数几个领域，对性别比例、协同进化的起源与维持、物种形成及进化规律等涉及较少，暴露出研究的理论基础薄弱，重点不突出，没有形成完整的学科体系的问题。至 2003 年 9 月止，国内 98 种榕树的传粉榕小蜂仅鉴定了 23 种(未发表资料)，尚需要大量基本的采集和鉴定工作。我国具有悠久的生物历史背景，独特的地理条件，许多地区拥有中国特有的榕树种，相信这些生物及地理资源优势必将促进榕属和榕小蜂科分类研究工作。

参考文献:

- 吴征镒, 张秀实. 1998. 中国植物志(Vol. 23)[M]. 北京: 科学出版社, 66—220.
- 杨大荣. 1999. 资源昆虫学研究进展[M]. 昆明: 云南科技出版社, 22—29.
- 郑乐怡, 归 鸿. 1999. 昆虫分类[M]. 南京: 南京师范大学出版社, 882—978.
- Berg CC. 2003. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1; the main subdivision of *Ficus*: the subgenera [J]. *Blumea*, **48**: 167—178.
- Berg CC. 1989. Classification and Distribution of *Ficus*[J]. *Experientia*, **45**: 605—611.
- Boucek Z. 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera) [M]. Wallingford, UK: CAB Int., 832.
- Chen YR, Chou LS, Wu WJ. 2001. Regulation of fig wasps entry and egress: the role of ostiole of *Ficus microcarpa* L. [J]. *Formosan Entomol*, **21**: 171—182.
- Corner EJH. 1985. *Ficus*(Moraceae) and Hymenoptera(Chalcidoidea): figs and their pollinators[J]. *Biol J Linn Soc*, **25**: 187—195.
- Corner EJH. 1965. Check-list of *Ficus* in Asia and Australian with keys to identification[J]. *Garden's Bulletin Singapore*, **21**: 1—186.
- Grison-Pige L, Bessiere JM, Hossaert-Mckey M. 2002. Specific attraction of fig-pollinating wasps; role of volatile compounds released by tropical figs[J]. *J Chem Eco*, **28**(2): 283—295.
- Hooker JD. 1885. Flora of British India[M]. London: Reeve and Co Ltd., 494—573.
- Ramirez WB. 1980. Evolution of the monoecious and dioecious habit in *Ficus*(Moraceae)[J]. *Brenesia*, **18**: 207—215.
- Ramirez WB. 1991. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Review Bio Tropical*, **39**(1): 87—95.
- Weiblen GD. 1999. Phylogeny and ecology of dioecious fig pollination[A]. Massachusetts: Department of Biology, Harvard University, 1—368.
- Weiblen GD. 2002. How to Be a Fig Wasp[J]. *Annu Review Entomol*, **47**: 299—330.
- Wiebes JT. 1986. Agaonidae (Hymenoptera Chalcidoidea) and *Ficus*(Moraceae): fig wasps and their figs[J]. *Proc Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, **89**: 335—355.
- Wiebes JT. 1979. Figs and their insect pollinators[J]. *Annu Review Eco Syst*, **10**: 1—12.