

# 中国榕属榕亚属植物的系统发育初探

尧金燕<sup>1,2</sup>, 赵南先<sup>2</sup>, 郝刚<sup>3</sup>, 陈贻竹<sup>2</sup>

(1. 广西农业科学院 园艺研究所, 南宁 530007; 2. 中国科学院 华南植物园, 广州 510650; 3. 华南农业大学 生命科学学院, 广州 510642)

**摘要:** 对分布于中国的榕亚属植物的 15 个种和 2 个变种(分别代表榕亚属的 3 个组)的 nrDNA 的 ITS 序列和系统发育关系进行分析。结果表明,榕亚属是非单系起源,其中榕组构成了一个独立的单系群,与无花果亚属有较近的亲缘关系,而与榕亚属其它组间并未表现出近缘关系。榕亚属的其它 5 个组构成一单系群并得到中度的支持率。来自中国的种类分别聚在相应的组内。但环纹榕组被分成 2 个单支,其中来自中国的大叶水榕(*F. glaberrima*)和环纹榕(*F. annulata*)构成一个分支,二者表现较近的亲缘关系。榕亚属的亚洲特有组印度榕组在 ITS 树中聚在环纹榕组的另一个分支中,但它与此组其它种的亲缘关系并不清楚。

**关键词:** 中国榕亚属; ITS 序列; 系统发育分析

中图分类号: Q941 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2009)01-0007-06

## Preliminary study on phylogeny of *Ficus* subg. *Urostigma* (Moraceae) in China

YAO Jin-Yan<sup>1,2</sup>, ZHAO Nan-Xian<sup>2</sup>, HAO Gang<sup>3</sup>, CHEN Yi-Zhu<sup>2</sup>

(1. Institute of Horticultural, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; 2. South China Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. College of Biological Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** Based on the ITS sequences of nuclear ribosomal DNA, 15 species and two varieties of 3 sections of *Ficus* subgenus *Urostigma* from China were selected for phylogenetic analysis. Maximum Parsimonious analysis suggested that subgenus *Urostigma* was not monophyletic. Sect. *Urostigma* was a monophyletic group, and was closely related with subg. *Ficus* instead with subg. *Urostigma*. Five other sections of subg. *Urostigma* formed a clade with moderate support (75%). In this clade, sect. *Conosycea* was classified into two sister groups. *F. glaberrima* and *F. annulata* constitute one unique group with close relationship. From this study, the systematic position of sect. *Stilpnophyllum* endemic to Asia is not resolved, *F. elastica* falls in sect. *Conosycea* in the ITS tree, but its relationship remains unclear within the latter section.

**Key words:** subg. *Urostigma* in China; ITS sequences; phylogenetic analysis

桑科(Moraceae)榕属(*Ficus*)植物(榕树)全世界约 750 种。主要分布在亚洲、非洲、澳大利亚和新几内亚等地的热带亚热带地区(Corner, 1965; Berg, 1989)。Corner(1965)根据榕属植物的繁殖系统,生

活习性以及花序果的着生位置将其分为 4 个亚属,制定了较早的榕属分类系统。20 世纪 50 年代以来,榕属植物与传粉昆虫之间的专一性互惠共生关系开始被认识,至今仍是国内外协同进化研究的热

收稿日期: 2007-12-17 修回日期: 2008-09-21

基金项目: 中国科学院知识创新重要方向性项目(KSCX2-SW-105)[Supported by Knowledge Innovation Research Program of Chinese Academy of Sciences (KSCX2-SW-105)]

作者简介: 尧金燕(1976-),女,河南汤阴县人,博士,主要从事园艺作物研究,(E-mail)jinyan.yao@gxaas.net.

通讯作者(Author for correspondence, E-mail: chengyiz@scbg.ac.cn)

点(于慧等,2003)。因此,不少研究者将分类研究转向了植物—昆虫的对应关系上,不断探讨榕属系统分类的新方法,并从不同角度提出了各种修订系统(Ramirez,1977;Wiebes,1979;Berg,1989,1990,2003)。榕树和传粉昆虫的分子系统发育研究也证实了部分榕属植物与传粉昆虫系统发育之间存在趋同性(Weiblen,2001,Rasplus等,1998)。近年来,非专性传粉现象不断被发现(陈勇等,2001;Rasplus,1996;谷海燕等,2003)。这对榕树—传粉者之间的专一性协同进化关系提出了挑战,也给二者的系统发育关系研究提出了新的问题。因此,研究者又开始从分子生物学角度探讨榕属植物系统发育(Herre等,1996;Weiblen,2000;Jousselin等,2003;Rønsted等,2005),以期为榕树—传粉者协同进化的研究提供重要参考依据。Herre等(1996)首先利用叶绿体基因确立了白肉榕亚属的系统位置以及该亚属与其它三个亚属的姐妹群关系。Weiblen(2000)和Jousselin等(2003)分别选用线粒体DNA和nrDNA的ITS+ETS序列,对榕属植物的系统发育进行了分析。据他们的分析结果,白肉榕亚属和无花果亚属均为非单系起源。聚果榕亚属和榕亚属的榕组分别起源于无花果亚属的不同分支,但是榕亚属的起源及各组间关系与传统分类不一致,仍值得探讨。Rønsted(2005)最新的研究也得到了与前人一致的系统发育关系,结果证实了榕亚属是非单系起源,其中榕组起源于雌雄异株的无花果亚属。前人的这些研究均表明了榕属植物的分子系统发育关系与传统分类系统之间存在很大分歧。同时研究结果也为其重新修订提供了必要依据。因此,研究者已经开始根据分子研究的证据对世界各地的榕属系统分类进行修订(Berg,2003)。

我国具有独特的地理位置,气候和生境多样性为热带植物榕树的多样性辐射提供了条件,具有丰富的榕树种类(李宏庆等,2002;张秀实等,1998)。我国分布的榕属植物的系统发育关系是世界榕属研究的重要组成部分,对于揭示榕属植物的演化历史必不可少。但是目前我国榕属植物分子系统研究工作还很少,国际上大量系统发育研究中也缺乏中国的材料,这从一定程度上限制了我国榕树及共生昆虫的相关研究的发展(贾效成等,2004)。因此,有必要在国外榕属植物研究的基础上对中国的榕属种类的系统位置进行探讨。鉴于前人研究中榕亚属的起源和组间关系与传统分类的分歧,本研究分析了中

国榕亚属的系统位置,并进一步探讨了其中各组间和种间的系统发育关系,研究结果将为世界榕属植物的系统发育提供必要补充。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料来源

中国榕亚属植物的试验材料共17个个体(共15种,包括两个变种),分别代表分布于中国的榕亚属各组:榕组、印度榕组、环纹榕组(心叶榕组没有取得材料),每组或组内每个系至少一个代表种。材料分别采自广东、广西、云南等地。为探讨榕亚属是否为一单系群,在系统发育分析中另从Genbank下载了41种榕亚属植物的ITS序列(无花果亚属的无花果*F. carica*和白肉榕亚属的一个种*F. sp*为本次实验测定)。榕亚属外的三个亚属每组至少两个代表种。所有用于分析的材料见表1。根据Herre等(1996)、Weiblen(2000)和Jousselin等(2003)的研究,本实验选择与榕亚属近缘的、分布于新世界的白肉榕亚属的2个种*F. insipida*和*F. maxima*作为系统发育分析的外类群。

1.1.1 DNA提取,PCR扩增,产物纯化与DNA测序 野外采集新鲜叶片,用硅胶快速干燥,用于DNA提取。提取方法采用改进的2×CTAB法(Doyle & Doyle,1987)。用通用引物ITS4,ITS5(White等,1990)扩增ITS区段序列(包括ITS-1,5.8S,ITS-2)。反应体系为50 μL。扩增反应中加入DMSO(二甲基亚砷)以提高引物的特异性。扩增程序:94℃预热3 min;94℃变性1 min,55℃退火1 min,72℃延伸1 min;35个循环;最后,72℃延伸7 min。PCR反应在PCT-200热循环仪上进行。PCR产物经QIAGEN试剂盒(QIAquick Gel Extraction Kit)纯化后在ABI377自动测序仪上直接测序。测序引物为N18L18(Wen & Zimmer,1996)和ITS4(White等,1990)。

1.1.2 系统发育分析 获得的ITS序列(ITS-1,5.8S,ITS-2)先通过CLUSTAL X(Thomson等,1997)进行序列对比重排,并进行适当人工调整。系统发育分析采用PAUP4.0版本(Swofford,1998)中的简约法(parsimony)进行。简约性分析中所有的空位(gap)作缺失(missing)处理。用TBR分支交换与随机类群附加进行完全启发式搜索,并计算其严格一致性树(strict consensus tree)。分支的支

表 1 系统发育分析的材料来源  
Table 1 *Ficus* species used for phylogenetic analysis

亚属 Subgenera 组 Section 种 Species	来源/标本号 Source/Voucher	基因序列号 Genbank accession No.	亚属 Subgenera 组 Section 种 Species	来源/标本号 Source/ Voucher	基因序列号 Genbank accession No.
subg. <i>Pharmacosycea</i> 白肉榕亚属 sect. <i>Pharmacosycea</i> <i>F. insipida</i> <i>F. maxima</i> sect. <i>Oreosycea</i> 白肉榕组 <i>F. sp.</i> <i>F. callosa</i> 硬皮榕 <i>F. racemigera</i>	委内瑞拉 Venezuela 巴西 Brazil 中国, China/OUT3 印度 India 新喀里多尼亚 New Caledonia	AF165390 AF165392 AY063565 AY063587	subg. <i>Urostigma</i> 榕亚属 sect. <i>Conosycea</i> 环纹榕组 <i>F. drupacea</i> var. <i>glabrata</i> 美丽枕果榕 <i>F. glaberrima</i> 大叶水榕 <i>F. maclellandi</i> 瘤枝榕 <i>F. maclellandi</i> var. <i>Corner</i> 杜鹃叶榕	中国, China/GD10 中国, China/YN7 中国, China/YN16 中国, China/YN15	
subg. <i>Urostigma</i> 榕亚属 sect. <i>Americana</i> <i>F. nymphaeiifolia</i> <i>F. pertusa</i> <i>F. schumacheri</i>	法国 French 圭亚那 委内瑞拉 Guyana Venezuela	AY063566 AF165400 AY063567	<i>F. microcarpa</i> 细叶榕 <i>F. pellucidopunctata</i> <i>F. pisocarpa</i> 豆果榕 <i>F. stricta</i> 劲直榕 <i>F. subgeldereri</i>  <i>F. xylophylla</i> sect. <i>Galoglychia</i>	中国, China/GD12 波罗洲 Borneo 中国, China/YN10 中国, China/YN11 婆罗洲 Brunei 婆罗洲 Brunei	AF165399 AY063556 AY063557
sect. <i>Conosycea</i> 环纹榕组  <i>F. altissima</i> 高山榕 <i>F. amulata</i> 环纹榕 <i>F. benjamina</i> 垂叶榕 <i>F. binneedykii</i> <i>F. consociata</i> <i>F. curtipes</i> 钝叶榕	法国 圭亚那 French Guyana  中国, China/GD9 中国, China/GD7 婆罗洲 Brunei 婆罗洲 Brunei 婆罗洲 Brunei 中国, China/YN14	 AY063559 AY063561 AY063558  AY063563 AY063562 AY063561	  <i>F. cyathistipuloides</i> <i>F. glumosa</i> <i>F. lutea</i> sect. <i>Malvanthera</i> <i>F. destruens</i> <i>F. hesperidiiiformis</i>	南非 South Africa 象牙海岸 Ivory Coast 澳大利亚 Australia 新几内亚 New Guinea	AY063563 AY063562 AY063561 AF165384 AF165387
subg. <i>Urostigma</i> 榕亚属 sect. <i>Malvanthera</i> <i>F. macrophylla</i> <i>F. pleurocarpa</i> <i>F. rubiginosa</i> <i>F. xylosyca</i> sect. <i>Stilpnophyllum</i> 印度榕组 <i>F. elastica</i> 印度榕 sect. <i>Urostigma</i> 榕组 <i>F. cardiophylla</i> 龙州榕 <i>F. concinna</i> 雅榕 <i>F. orthoneura</i> 直脉榕 <i>F. prasinicarpa</i>  <i>F. prolixa</i> <i>F. religiosa</i> 菩提榕 <i>F. salicifolia</i> <i>F. superba</i> 笔管榕 <i>F. virens</i> 黄葛树 <i>F. virens</i> var. <i>sublanceolata</i> 绿黄葛树	澳大利亚 Australia 澳大利亚 Australia 澳大利亚 Australia 新西兰 New Zealand 中国, China/GD6 中国, China/GX4 中国, China/YN2 中国, China/GD5 所罗门群岛 Soloman Is 塔希提 Tahiti 中国, China/GD4 南非 South Africa 波罗洲 Borneo 中国, China/GD1 中国, China/GD2	AY063571 AY063568 AY063569 AF165419 AF165402 AY063581 AY063586 AF165410 AY063585 AY063582	subg. <i>Ficus</i> 无花果亚属 sect. <i>Adenosperma</i> <i>F. adenosperma</i> <i>F. ochrochlora</i> sect. <i>Ficus</i> 无花果组 <i>F. carica</i> 无花果 <i>F. grossularioides</i> f. sect. <i>Kalosyce</i> 橙黄榕组 <i>F. punctata</i> <i>F. ruginerva</i> sect. <i>Neomorpha</i> 大果榕组 <i>F. auriculata</i> 大果榕 <i>F. nodosa</i> Teysm. Et Binn. sect. <i>Rhizocladus</i> 薜荔榕组 <i>F. pumila</i> 薜荔 <i>F. odoardi</i> sect. <i>Sycidium</i> 糙叶榕组 <i>F. lateriflora</i> <i>F. pungens</i> sect. <i>Sycocarpus</i> 对叶榕组 <i>F. condensata</i> <i>F. uncinata</i>	新几内亚 New Guinea Guinea 新几内亚 New Guinea 中国, China/OUT1 婆罗洲 Borneo 婆罗洲 Borneo 婆罗洲 Borneo 中国, China 新几内亚 New Guinea 新几内亚 New Guinea Ornamental 新几内亚 New Guinea La Reunion 新几内亚 New Guinea 婆罗洲 Brunei 婆罗洲 Brunei	AF165375 AF165396 AF165386 AY063584 AF165407 AF165376 AF165395 AY063580 AF165397 AY063585 AF165404 AY063577 AY063576
subg. <i>Sycomor</i> 聚果榕亚属 sect. <i>Sycomor</i> 聚果榕 <i>F. sycomor</i> <i>F. sur</i>	坦桑尼亚 Tanzania 坦桑尼亚 Tanzania	AY063575 AY063572		婆罗洲 Brunei 婆罗洲 Brunei	

注: 榕属的划分采用 Corner(1965)的系统. 表中基因序列号标有 AF 和 AY 的标本表示序列分别来源于 Weiblen(2000)和 Joussetin(Joussetin 等, 2003)的研究.

Note: the classification is according to Corner(1965). Vouchers with AF and AY Genbank accession Number were cited from Weiblen(2000) and Joussetin(Joussetin 等, 2003)

持度用完全启发式搜索进行 1 000 次自展 (Bootstrap) 计算。

## 2 结果

### 2.1 ITS 序列特点

ITS 区域(包括 ITS-1, 5.8S, ITS-2)长度在本研究的材料中变化为 526~789 bp。对位排列后长度为 793 bp。完全一致的碱基位点为 195 个。信息位点为 208 个。

### 2.2 系统发育分析

简约法分析共得到 6 088 个同等简约树, 树长为 939, 一致性系数(CI)为 0.629, 保持性系数(RI)为 0.758。其严格一致树见图 1。从分析的结果看, 榕亚属表现为一并系群。榕亚属除榕组外的其它组构成一个单系群, 并得到了中度的支持率(75%); 榕组组成一个单系群(获得了 59%的支持率), 但却与无花果亚属的一支构成姐妹群。来自中国的种类分别聚在了相应的组内。但环纹榕组被分成了两个单支, 其中来自中国的大叶水榕和环纹榕构成了一个分支, 二者表现了较近的亲缘关系。榕亚属的亚洲特有组印度榕组在 ITS 树中聚在了环纹榕组的另一个分支中。

系统发育关系分析表明(图 1), 中国榕亚属有些种没有表现出传统分类中的种间和系间关系, 与中国植物志的分类系统不一致。来自榕组的绿黄葛树(原变种)和黄葛树(变种)、环纹榕组的瘤枝榕(原变种)和杜鹃叶榕(变种)之间没有表现出种和变种的亲缘关系, 它们可能不是一个种, 而分别是独立的种。所分析的中国榕亚属种类中, 只有榕组菩提榕系的两个种菩提榕与龙州榕组成的分支获得了 65%的支持率, 符合中国植物志的分类系统, 而环纹榕组各种的亚组及系内关系均与中国植物志分类系统不一致。分析结果表明, 环纹榕系的环纹榕与大叶水榕系的大叶水榕、枕果榕系的高山榕与钝叶榕系的细叶榕、垂叶榕系的劲直榕与豆果榕系的豆果榕及瘤枝榕系的瘤枝榕分别表现了不同程度的亲缘关系。在亚组水平上, 环纹榕组的不同亚组间的一些种也表现了较近的亲缘关系。

## 3 讨论

在 Corner(1965)的分类系统中, 榕亚属是雌雄

同株种类中最大的一个亚属。据 Weiblen(2000)统计, 亚洲、非洲和澳大利亚的热带、亚热带地区是其分布中心。榕亚属植物幼时多半附生, 具绞杀特性。成年后长为直立大乔木。其花序果多腋生。板根、气生根、支柱根、绞杀特性和腋生果是该亚属区别于其他亚属的主要形态特征。中国植物志对榕亚属的划分也是以此为基础的(张秀实等, 1998; Zhou and Michael, 2003)。但是, 分子系统发育研究却对此亚属的单系起源提出了疑问。Weiblen(2000)和 Jous-selin 等(2003)的研究结果以及最新的分子钟证据(Rønsted 等, 2005)一致表明, 雌雄同株榕亚属的榕组是雌雄异株的无花果亚属一个分支的姐妹群。这两个亚属均不是单系起源。本研究也表明榕亚属为一并系, 其中榕组与无花果亚属可能有更近的亲缘关系。我们在榕亚属的一些种中发现了与一些雌雄异株的无花果亚属相同的生长特性, 如老茎生花、雄花散生和多雄蕊等现象。这在一定程度上支持了前人和本次分子数据分析的结果, 说明这些特征可能是榕组从雌雄异株类型向同株类型演化的过程中保留的祖征。但是榕属植物种类繁多, 中国榕亚属的界定和与其他亚属的关系还需要更多的试验材料和分子技术来解决。

本研究结果表明, 在构成榕亚属的主要单系群中(图 1), 主要在亚洲分布的环纹榕组 *sect. Conosyceae* 与主要分布于澳大利亚的 *sect. Malvanthera* 具有较近的亲缘关系; 这与 Corner(1959)和 Ramirez(1977)分别依据形态特征的研究和依据传粉昆虫对 *sect. Malvanthera* 所做的系统修订较一致, 支持榕属植物与传粉昆虫的系统发育存在趋同性的观点(Weiblen, 2001, Rasplus 等, 1998), 但不支持 Berg 关于 *sect. Malvanthera* 与 *sect. Galoglychia* 之间有近缘性的观点(Berg, 2003)。此外, 榕亚属的亚洲特有组印度榕组被聚在了环纹榕组的一个分支中。此结果与 Wiebes(1979)从传粉昆虫角度的研究结果及 Jous-selin 等(2003)对 ITS 序列的分析结果一致, 但并没有得到自展运算大于 50%的支持度。Rønsted 等(2005)的最新研究证实了这两个组之间具有亲缘关系。至于本实验分析中的两对原变种和变种: 绿黄葛树(原变种)和黄葛树(变种), 瘤枝榕(原变种)和杜鹃叶榕(变种), 其关系也不支持《中国植物志》依形态学的划分(张秀实等, 1998)。在 ITS 树中, 两对原变种与变种分别被归入了榕组和环纹榕组的不同分支; 而《中国植物志》认为前两

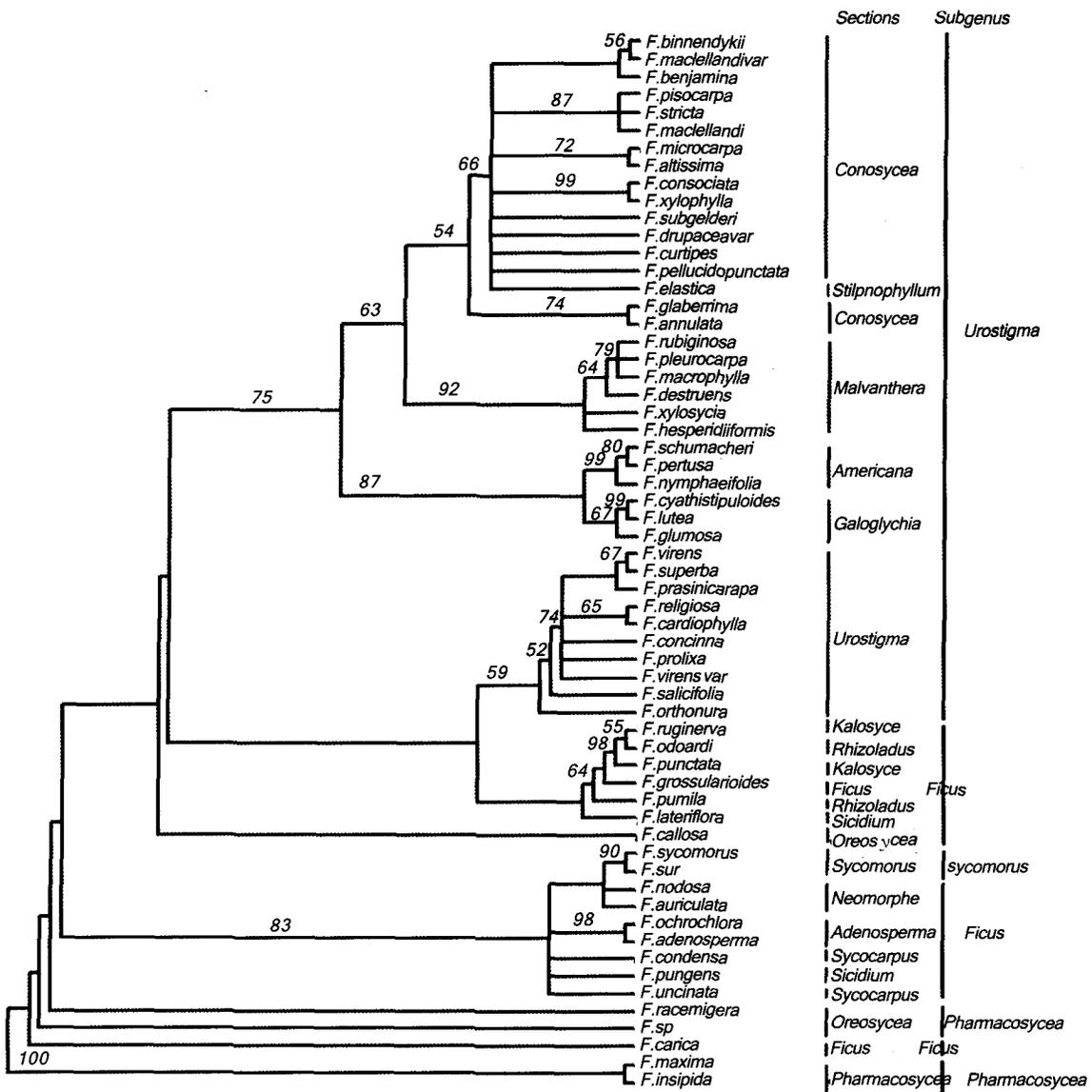


图 1 ITS 序列数据同等简约树的严格一致树(自展值标于分支上方)

Fig. 1 The strict consensus tree generated from 6088 equally parsimonious trees of ITS sequences(bootstrap values were given above the branches)

个种的区别仅在于花序果是否有柄,后两者的区别仅在于叶片是否有毛。可见,形态学特征与分子数据的分歧还需要进一步综合分析才能够解决。同样,中国榕亚属的各组间及组内系间系统发育关系也与《中国植物志》传统分类不一致。因此,榕亚属组间及组内种间关系还需要分子数据与形态特征及相关的地理环境特点相互综合比较,才能最终明确。此外,鉴于榕属植物与传粉者之间的特殊关系,结合协同进化在形态比较的基础上对榕属植物进行系统分类研究也是非常必要的(于慧等,2006)。

**致谢** 葛学军博士和 Gorge Weiblen 博士对分子实验提出了宝贵建议及葛学军博士对本项目实验室工作条件的支持。叶玉石先生帮助鉴定标本;贾效成、邓源同学参与了部分样品采集和室内实验工作;华南植物园分子系统学实验室的同学们在实验过程中给予了热心帮助。一并表示衷心感谢!

**参考文献:**

张秀实,吴征镒. 1998. 中国植物志(第 23 卷)[M]. 北京:科学出版社,66-69  
 Berg CC. 1989. Classification and distribution of *Ficus*[J]. *Expe-*

- rientia, **45**:605—611
- Berg CC. 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators [C]. Mem NY Bot Gard, **55**:169—185
- Berg CC. 2003. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: the main subdivision of *Ficus*; the subgenera [J]. *Blumea*, **48**:167—178
- Chen Y (陈勇), Li HQ (李宏庆), Ma WL (马炜梁). 2001. A study in pollination ecology of *Ficus virens* and its insect pollinators (雀榕及其传粉昆虫传粉生态研究) [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **10**:1 570—1 574
- Corner E.J.H. 1959. Taxonomic notes on *Ficus*, Asia and Australasia [J]. Sect. 1—4. *Gdms' Bull Sin*, **18**:368—485
- Corner E.J.H. 1965. Checklist of *Ficus* in Asia and Australia with keys to identification [J]. *Gdms' Bull Singapore*, **21**:1—186
- Corner E.J.H. 1985. *Ficus* (Moraceae) and *Hymenoptera* (Chalcidoidea); Figs and their pollinators [J]. *Bio J Linn Soci*, **25**(2): 187—196
- Doyle JJ, Doyle JL. 1987. A rapid DNA isolation method for small quantities of free tissues [J]. *Phytochem Bull*, **19**:11—15
- Gu HY (谷海燕), Yang DR (杨大荣), Zhang GM (张光明), et al. 2003. Species of fig wasps in *Ficus altissima* and their ecological characters (高山榕隐头果内小蜂及生态学特性) [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **22**(2):70—73
- Herre EA, Machado CA, Bermingham E, et al. 1996. Molecular phylogenies of figs and their pollinating wasps [J]. *J Biogeogr*, **23**:521—530
- Jia XC (贾效成), Chen YZ (陈贻竹), Zhao NX (赵南先). 2004. A review of *Ficus* and Agaonidae classification (榕属与榕小蜂科分类研究进展) [J]. *Guihaia* (广西植物), **24**(5):407—410
- Jousselin E, Rasplus YJ, Kjellberg F. 2003. Convergence and coevolution in a mutualism; evidence from molecular phylogeny of *Ficus* [J]. *Evol*, **57**:1 255—1 269
- Li HQ (李宏庆), Chen Y (陈勇), Ma WL (马炜梁). 2002. On synthetic research on fig trees (Moraceae) and related fauna in China (论中国的榕树和相关动物的综合研究) [J]. *Biodiversity Sci* (生物多样性), **10**:219—224
- Ramirez BW. 1977. A new classification of *Ficus* [J]. *Am Miss Bot Gard*, **64**:296—310
- Rasplus YJ. 1996. The one-to-one species specificity of the *Ficus-Agaoninae mutualism*; how causal? In: van der Manesen LJG, van der Burgt XM, van Medenbach de Rooy JM (eds). The Biodiversity of African Plants [M]. Netherland; Kluwer Academic Publisher, 639—649
- Rasplus YJ, Kerdelhué C, Clainche IL, et al. 1998. Molecular phylogeny of wasps: *Agaonidae* are not monophyletic [J]. *Life Sci*, **321**:517—527
- Rønsted N, Weiblen GD, Cook JM, et al. 2005. 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis [J]. Proc R Soc B doi: 10.1098/rspb.3 249
- Swofford DL. 1998. PAUP \* 4. 0; phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) [M]. Sunderland; Sinauer Associates
- Thomson JD, Gibson TJ, Plewniak F. 1997. The Clustal X windows interface; flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. *Nucleic Acid Res*, **25**:4 876—4 882
- Weiblen GD. 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology [J]. *Am J Bot*, **87**:1 342—1 357
- Weiblen GD. 2001. Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious figs based on mitochondrial DNA sequences and morphology [J]. *Sys Bio*, **50**:243—267
- Wen J, Zimmer EA. 1996. Phylogeny and biogeography of *Panax* (the ginseng genus, Araliaceae); inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **6**:166—177
- White TJ, Bruns T, Lee S, et al. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes of phylogenetics. In: Innis M, Gelfand D, Sninsky J, (eds). PCR protocols: A guide to methods and applications [M]. San Diego; Academic Press, 315—322
- Wiebes JT. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. *Ann Rev Ecol Sys*, **10**:1—12
- Yu H (于慧), Zhao NX (赵南先), Chen YZ (陈贻竹), et al. 2003. A study of symbioses between *Ficus hirta* and *Blastophaga javana* (粗叶榕—爪哇榕小蜂共生体系的研究) [J]. *Guihaia* (广西植物), **23**(6):573—576
- Yu H (于慧), Zhao NX (赵南先), Yao JY (尧金燕), et al. 2006. On synthetic research on fig trees (Moraceae) and related fauna in China (种间专性协同进化关系对榕属分类的影响) [J]. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), **14**(5):439—443
- Zhou ZK (周浙昆), Michael GG. 2003. Flora of China [M]. Beijing; Science Press and Missouri Botanical Garden Press, **5**:21—73