

# 种间专性协同进化关系对榕属分类的影响

于 慧, 赵南先, 尧金燕, 陈贻竹\*

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

**摘要:**榕与榕小蜂的专性共生系统为人们提供了研究生物协同进化规律和进化历史的完美范例,已成为国际上研究植物与昆虫相互作用的一个热点。这也给仅根据外部形态等传统方法进行的榕属经典分类带来了极大的影响和冲击。为了进一步研究榕属的系统与进化,介绍了该属分类学研究的历史、主要分类系统和存在的问题,并对今后榕属分类的发展趋势进行展望。

**关键词:**综述;种间专性协同进化;榕属;分类系统;共适应

中图分类号:Q949.737.4

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2006)05-0439-05

## The Influence of Species-specific Coevolution of Figs and Fig Wasps on *Ficus* (Moraceae) Classification

YU Hui, ZHAO Nan-xian, YAO Jin-yan, CHEN Yi-zhu\*

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** *Ficus* and their species-specific pollinator wasps (Agaonidae) form a remarkable plant-insect obligate mutualism. The studies on co-evolution of them caused much attention to the classification of *Ficus*. For further study of the systematics and evolution of the genus, the present authors introduce the taxonomic history and some known classification systems in this review. In addition, some unresolved problems in *Ficus* taxonomy are discussed and some advices on the future study are given.

**Key words:** Review; Species-specific coevolution; *Ficus*; Classification system; Co-adaptation

榕属植物统称为榕树,是热带雨林的关键植物<sup>[1]</sup>,广泛分布于热带、亚热带地区,部分种类延伸至温带,全世界约 750 种<sup>[2]</sup>,为整个热带植物区系中最大的木本属之一。榕属多为无刺乔木和灌木,叶基枝条具有托叶环痕、具乳汁,雄蕊 1-3 枚或更多,隐头花序,膨大的花托将花序包裹在一个几乎完全封闭的球果内,这种独特的繁殖系统和传粉昆虫榕小蜂之间构成了一个十分独特的、专一性很强的互利共生体系<sup>[3-4]</sup>。榕小蜂为榕树传粉,榕树为榕小蜂提供繁衍和栖息的场所,这种协同关系已延续了近 9 千万年<sup>[5-6]</sup>。在这漫长的进化过程中双方形成了一

系列共适应的特征,成为了通过进化关系(或系统演化关系)研究种和种以上分类系统的很典型的模式。

由于形态多样性和与传粉昆虫的共生关系,榕属通常被认为是最难研究的类群之一。人们从 20 世纪 50 年代开始对它们的共生关系进行研究,对榕属各种配对传粉者的发现则主要是在 70 年代以后。目前对榕与榕小蜂协同进化的研究,已是国际上研究植物-昆虫相互作用的一个热点<sup>[7]</sup>,这给植物分类学这一古老的学科注入了新的活力。自从林奈 1753 年<sup>[8]</sup>建立榕属后,该属已由最初的 7 种发

收稿日期:2005-10-09 接受日期:2006-03-13

基金项目:中国科学院知识创新工程方向项目(KSCX2-SW-105);国际基金项目(D/3830-1)资助

\* 通讯作者 Corresponding author

展到如今的 750 多种。纵观榕属植物 250 多年的分类历史,可以分为两个阶段:一是 1965 年 Corner<sup>[9]</sup>之前以植物形态特征为主的分类系统;二是 70 年代后,随着协同进化研究的发展,一对一共生关系的发现,结合多学科研究结果,逐渐形成了与传粉昆虫相对应的分类系统。

在我国,榕树-榕小蜂协同进化研究刚刚起步,多为种类的描述性工作和对个别榕树种与其传粉小蜂的生态学研究。到目前为止,国内还没有人根据协同进化的关系对中国榕属进行深入的分系统研究。1998 年出版的中国植物志 [23 卷第 1 分册(桑科)]<sup>[10]</sup>采用 Corner (1965 年)系统,记载中国榕属 98 种 3 亚种 43 变种 2 变型,主要包括榕亚属 (*Urostigma*)、白肉榕亚属 (*Pharmacosycea*)、聚果榕亚属 (*Sycomorus*) 和无花果亚属 (*Ficus*) 植物。此外,我国的地方植物志也都是根据形态性状采用 Corner (1965 年)系统进行榕属分类。最近的英文版中国植物志<sup>[11]</sup>采用 Berg (2003 年)系统,记载 99 种榕属植物,其中 16 个特有种,2 个引入种,包括了 *Urostigma*、*Pharmacosycea*、*Sycomorus*、*Ficus*、*Sycidium* 和 *Synoecia* 6 个亚属。这些分类系统并没有根据榕属植物与榕小蜂的协同进化关系对中国榕属分布种做深入的分系统研究,因此在揭示系统演化关系方面存在着一定的局限性。随着我国对榕树-传粉者协同进化研究的逐渐增多,对中国榕属进行深入分系统研究的必要性也逐渐显现出来。

为了进一步研究榕属的系统与进化,探讨专性协同进化对植物分类系统的影响,本文对主要的榕属分类系统研究进行简要综述,并展望今后的研究方向。

## 1 榕属植物的分类

对榕属最早进行下一级划分的是 Thunberg<sup>[12]</sup>,他根据叶浅裂和全缘把榕属分为两部分,前一部分只有一个种 *F. carica*,其余的则为另一部分。随后 Sprengel<sup>[13]</sup>、Blume<sup>[14]</sup>等学者在编写系统或植物志时都涉及到榕属并增加了许多种类,但他们都没有仔细观察花序和小花结构,只是根据外部特征对榕属进行分类。

Roxburgh<sup>[15]</sup>是第一个尝试描述花特征的学者,他发现所记录的榕属物种中,只有两个物种不是雌

雄同株,而且大部分物种都是单一雄蕊。

随后,Gasparrini<sup>[16]</sup>和 Miquel<sup>[17]</sup>对花的结构和分布进行了仔细的研究。Gasparrini 在 1844 年发表了一篇非常有影响力的论文,他把榕属植物分为 8 个亚属,即 *Ficus*、*Caprificus*、*Tenorea* (后改名为 *Macrophthalma*)、*Urostigma*、*Visiania*、*Cystogyne*、*Galoglychia* 和 *Covellia*。Miquel 在 1847 年根据花的结构和分布、雄蕊的数目和柱头特征把榕属植物分为 7 个亚属。在对榕属植物进行世界性调查(约 550 种)的基础上,Miquel<sup>[18]</sup>于 1867 年把 7 个亚属合并为榕属,并下分为 6 个亚属:*Urostigma*、*Pharmacosycea*、*Erythroglyne*、*Synoecia*、*Eusyce* 和 *Covellia*。这种划分较以前的工作有了很大的进步,不仅把花特征,而且把花序形态、着生位置和叶形态等都作为划分亚属的依据。

King<sup>[19]</sup>首先把进化论思想引入榕属的分类系统中。他讨论了花序在颜色、形态、大小、着生位置等方面的差别,描述了孔口苞片和基生苞片的特征,各型花(雄花,假两性花,中性花,可育雌花和瘦花)的形态和分布、发育特征及共生昆虫的行为,并注意到传粉小蜂飞出和雄花成熟是同时发生的。他把印度-马来西亚的榕属植物分为两大类,一类是雄花中有雌性器官残迹的种类,作为原始类群。另一类是较为进化的类群,包括雌雄同株和雌雄异株。

Corner<sup>[9]</sup>对亚洲和澳大利亚的榕属植物所作的分类系统在上世界上影响很大,此后陆续发表的分系统都是在他的基础上进行补充和修订的。依据繁殖系统类型、生活型和花序着生位置,他把榕属分为以下 4 个亚属:1) 榕亚属 *Urostigma*,具腋生花序的雌雄同株的绞杀植物;2) 白肉榕亚属 *Pharmacosycea*,具腋生花序的雌雄同株乔木;3) 聚果榕亚属 *Sycomorus*,具茎生花序的雌雄同株植物;4) 无花果亚属 *Ficus*,包括所有生活型的雌雄异株植物。

## 2 与传粉昆虫相对应的分类系统

由于榕与榕小蜂密切的共生关系,其协同进化的研究进展也势必会对榕属的分类产生一定的影响。Janzen<sup>[20]</sup>把协同进化定义为“一个物种的性状是对另一物种的性状的反应而进化的,而后的性状本身又是从对前一物种性状的反应进化而来”。这

样,协同进化过程将会产生高度特化、相互依赖并彼此不可缺少的种<sup>[21]</sup>。繁殖性状在植物分类系统中一直起着非常重要的作用。在漫长的协同进化过程中,作为构成这种特殊传粉方式的不可缺少的成员—传粉昆虫无疑在某种程度上已改变了榕树的繁殖特征,从而对榕树的分类产生了极大的影响。因此要想建立一个自然的分类系统,需要把传粉昆虫所起的作用考虑进去。

Corner 对榕属花序形态和结构的研究主要是依据对无花果 *F. carica* 和少量传粉昆虫分类的认识进行的。随着榕与榕小蜂共生关系研究的深入,Corner 系统受到 Ramirez 和 Berg 等学者的挑战。Ramirez<sup>[22]</sup>提出应根据榕与榕小蜂的专一性、共生昆虫 (Agaonidae) 的形态、传粉系统等对榕属进行分类,以更好地反映榕小蜂的系统和分类。他的分类系统基于 Corner 系统对亚属以下阶元按传粉小蜂的特征进行了调整。

Berg<sup>[23]</sup>对该属作了全面的分类和分布研究。Berg 的工作与经典的分类相比有了很大的进步,在 Corner 分类系统的基础上从形态学和繁殖生物学的角度特别是参照了榕树专一性的传粉系统,对该属主要的属下分类等级 (亚属和组) 进行重排。他把 750 种榕属植物分为两部分: 第一部分主要是雌雄同株植物,代表了新旧大陆的 350 个种。雌花表现出不完美的花柱异长,主要有 *Pharmacosycea* 和 *Urostigma* 两个亚属; 第二部分主要是雌雄异株植物和少部分的雌雄同株植物,为 *Ficus*、*Sycidium* 和 *Sycomorus* 3 个亚属,主要分布于旧大陆。最近, Berg<sup>[2]</sup>对榕属重新进行了整理,分为 6 个亚属,大体上与传粉者的分类系统相对应,分别为 *Pharmacosycea*、*Urostigma*、*Ficus*、*Synoecia*、*Sycidium* 和 *Sycomorus*。其中 *Pharmacosycea* 和 *Urostigma* 为雌雄同株植物; *Ficus*、*Synoecia* 和 *Sycidium* 为雌雄异株植物; *Sycomorus* 主要是雌雄异株植物,但也包含少部分的雌雄同株植物。

现代生物学技术的发展为分类系统研究提供了新的、更可靠的技术平台。Herre 等<sup>[24]</sup>利用榕树的叶绿体 *rbcL* 基因研究确定了白肉榕组 (Sect. *Pharmacosycea*) 的祖先地位。Weiblen<sup>[25]</sup>根据榕树叶片核糖体 DNA 的 ITS 序列和形态性状对榕属系统的 46 种榕树进行研究,结果部分支持 Ramirez 和 Berg 系统。他的研究还表明聚果榕亚属 (Subgen.

*Sycomorus*) 是从雌雄异株中衍生的,雌雄异株有一到两种起源,雌雄同株有两次向雌雄异株演化,而且雌雄异株至少有两次回复进化到雌雄同株。同时,他还利用 mtDNA 对 44 种传粉小蜂的系统发育关系进行了探讨,结果表明雌雄异株榕树的传粉者不是单系起源,它们的系统发育与宿主有普遍的趋同性。Machado 等<sup>[26]</sup>利用核序列 COI 更深入地研究了榕与榕小蜂之间的演化关系,结果表明雌雄同株是原始性状,雌雄异株是进化性状,两种繁殖系统之间存在着回复进化,从而支持了 Subgen. *Pharmacosycea* 为最原始的类群。

### 3 榕属分类系统中存在的问题

虽然榕与榕小蜂的协同进化研究已经取得了很大进展,但对榕属的系统学研究还很少,由于形态上变异较大和分类群界限模糊,现今的榕属分类系统仍充满着困惑和不足<sup>[27]</sup>,主要存在以下的问题。

#### 3.1 榕属与传粉昆虫分类系统的对应关系尚需探讨

两个系统在对应的关系上存在有不同的层次矛盾: 1) 种级水平上的对应关系。现在普遍认为榕与榕小蜂在种级水平上是一对一的共生关系,但只有 200 多种榕树的传粉小蜂被鉴定,还有近 2/3 的榕属物种的传粉小蜂没有被鉴定<sup>[28]</sup>。Patel<sup>[29]</sup>曾列举了引种情况下专一性被打破的实例: Molbo<sup>[30]</sup>对 8 种榕树的传粉小蜂进行微卫星分析,结果表明近一半榕属植物的传粉小蜂存在着隐形种。这个结果如果被进一步证实的话,毫无疑问会动摇榕与榕小蜂一对一共生关系的稳定,对榕属的分类系统和现存的协同进化理论都是一种挑战。2) 种级以上的对应关系。形态学<sup>[22,27]</sup>和分子生物学数据<sup>[24,26]</sup>都支持榕属在组级水平上和传粉昆虫已建立的各属存在着协同分枝进化和相互适应。大体上是亲缘关系近的榕树由亲缘关系近的榕小蜂来传粉<sup>[31]</sup>。但在此等级上仍然存在着不对应的情形,几种不同属的传粉小蜂可以给同一组或同一亚组的榕树传粉,或者是同一属的传粉小蜂给不同组或亚组的榕树传粉,如榕属 *Conosycea*、*Galoglychia*、*Sycidium*、*Ceratosolen* 组中的物种最多可以有 7 个属的榕小蜂物种为之传粉; *Ceratosolen* 中的榕小蜂可分别给 *Sycomorus* 和 *Ficus* 亚属下的组和亚组内种进行传粉。榕树和传粉小蜂

的亲缘关系也存在着不对应的情形: *Galoglychia*、*Malvanthera* 和 *Pharmacosycea* 组的传粉小蜂同属于 *Agaoninae* 亚科, 关系密切, 但 *Pharmacosycea* 组与 *Galoglychia* 和 *Malvanthera* 组的关系较远<sup>[23]</sup>。

### 3.2 较低阶元的演化关系不清楚

亚属之间的演化关系已经由形态和分子数据相互引证, 即雌雄同株是原始类群, 雌雄异株由雌雄同株进化而来, *Subgen. Pharmacosycea* 是原始类群。但较低阶元的演化关系少有人涉及, 还存在着许多分歧<sup>[22]</sup>。无论是榕树系统还是榕小蜂系统都还没有梳理清楚。

### 3.3 分类群界限模糊, 组、种的划分还需界定

在以往榕属分类修订工作中, 还存在着种复合体的现象<sup>[33]</sup>。由于形态多样性和许多物种具有较强的生态适应性, 给标本鉴定和命名带来一定的困难。如无花果亚属的粗叶榕 (*F. hirta*)。它有众多的变种, 各变种目前仅依据果大小、具毛与否、叶片边缘是否有锯齿、叶表皮毛等形态性状进行分类<sup>[10]</sup>。笔者在广东省及邻近地区对粗叶榕进行野外调查的过程中, 发现各变种之间很难明确区分, 许多划分变种的形态差异如叶片形态、花序大小、毛被长短等都是适应不同生态环境而出现的连续性性状。陈伟球<sup>[34]</sup>也提到现有的形态依据很不可靠, 即在同一植株, 其被毛、叶形都有很大不同。

## 4 展望

现代生物学技术的发展为系统学与进化研究提供了多种的技术途径, 由于榕与榕小蜂密切的共生关系, 其协同进化的研究进展也势必会对榕属的分类产生一定的影响。从传粉生物学角度开展专科专属的系统发育研究无疑是一个全新的、具有挑战性的课题。可以说, 在榕属的分类系统中, 传粉者—榕小蜂所起的作用是不能忽视的, 甚至花序内寄生的非传粉小蜂也会起到一定的作用。因此, 为更好地对榕属进行系统发育研究, 笔者认为以后应着重于以下几个方面研究。

### 4.1 昆虫学家和榕属分类学家的合作鉴定

榕小蜂相对于榕树只有很少的种类被鉴定出来, 因此榕小蜂的分类鉴定工作是十分紧迫的。如

果榕与榕小蜂专一性共生关系是正确的话, 那么还将有大量的榕小蜂新种有待发现。而对于研究榕属植物的分类学家, 则应对一些分类界限模糊的类群进行重点研究和区分, 如我们前面提到的种下阶元的划分和一些近缘种的分类鉴定等。

### 4.2 系统发育性状、协同进化性状和生态性状的研究

本文根据以往的工作经验提出一个设想, 即在榕属的系统演化研究中, 我们可以用系统发育性状、协同进化性状和生态性状这一理念来界定榕属植物的一些形态特征。系统发育性状主要指由系统发育因素控制的, 总有一些特征在同属部分种中是相同的, 如雌雄同株和雌雄异株、花序的大小、形态和着生位置、雌雄蕊数目及分布等; 协同进化性状主要是指榕属植物与传粉昆虫在长期协同进化的过程中所产生的一些适应性性状, 主要包括隐头花序口部大小、苞片宽紧、孔口通道类型、花柱长短及分层、柱头形态、花序物候等; 生态性状是指榕树因环境变化而引起的性状, 如不定根和气生根、叶片形态、表皮毛、生活型等, 在以往的榕属分类系统中, 对生态性状阐述的较多。笔者认为生态性状是植物与外界环境相互作用而产生的, 多是一种表现型, 当环境变化后可能又会表现出另一种性状, 所以建议在以后的研究中适当淡化此一类性状的作用。协同进化性状是榕树为适应传粉需要而改变的物种的形成式样, 研究此一类性状可以对物种的变异式样有深入的理解; 而系统发育性状可以用来探讨物种起源和演化顺序, 因此在比较形态学基础上进行榕属分类研究, 应主要运用这两类性状, 并注意摒弃趋同进化的特征。

### 4.3 对榕树与榕小蜂共生体系的协同进化研究

榕与榕小蜂的协同进化研究在历史上曾对榕属的分类产生了巨大的影响, 在未来同样会有深远的影响。榕与榕小蜂的协同进化研究只有几十年的历史, 二者之间的利益冲突和相互适应的研究还远远不能解释其协同进化的机理。榕与榕小蜂两组分类系统之间的不协调性相信随着榕属和传粉昆虫分类系统的进一步的研究、对一些性状特征的重新衡量而逐渐消失<sup>[23]</sup>。因此, 在榕属植物的分类工作中, 如果能参照与传粉小蜂的共生关系, 从花序、小花、果实成熟物候和传播方式以及榕树吸引

小蜂传粉机制以及小蜂形态及行为特征等方面,充分利用各种综合性状,采用多学科方法,才能完成体现系统发育原理的分类。随着研究的不断深入,相信会对榕属的分类系统作出更合理的处理。

**致谢** 徐凤霞博士提供部分邱园分类文献,胡启明教授帮助修改英文摘要,特此致谢。

### 参考文献

- [1] Wiebes J T. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1979, 10:1-12.
- [2] Berg C C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 1: the main subdivision of *Ficus*: the subgenera [J]. *Blumea*, 2003, 48:167-178.
- [3] Ramirez W B. Host specificity of fig wasps (Agaonidae) [J]. *Evolution*, 1970, 24:680-691.
- [4] Jazen D H. How to be a fig [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1979, 10:13-51.
- [5] Kerdelhué C, Rasplus J Y. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure in the fig-pollinator mutualism [J]. *Oikos*, 1996, 77: 163-166.
- [6] Weiblen G D. How to be a fig wasp [J]. *Ann Rev Entomol*, 2002, 47:299-330.
- [7] Ma W L(马炜梁), Chen Y(陈勇), Li H Q(李宏庆). Review on figs and fig wasps [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1997, 17:209-215. (in Chinese)
- [8] Linnaeus C. Moraceae [A]. In: *Species Plantarum Vol. 2* [M]. *Holmiae: Impensis Laurentii Salvii*, 1753. 1059-1060.
- [9] Corner E J H. Check-list of *Ficus* in Asia and Australia with keys to identification [M]. *Gdns' Bull Sing*, 1965, 21:1-186.
- [10] Zhang X S(张秀实), Cao Z Y(曹子余). Moraceae [A]. In: *Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 23(1)* [M]. Beijing: Science Press, 1998. 66-220. (in Chinese)
- [11] Wu Z Y, Zhou Z K, Gilbert M G. Moraceae [A]. In: *Flora of China Vol. 5* [M/OL] (2004-08-15) <http://WWW.eFloras.org>.
- [12] Thunberg C P. *Dissertationes Botanicae: Ficus Genus* [M]. *Upsaliae*, 1786. 1-16.
- [13] Sprengel K, Linnaeus C. *Systema Vegetabilium Vol. 3* [M]. 16 ed. *Gottingae*, 1826. 779-780.
- [14] Blume C L. *Bijdragen tot de Flora van Nederland sch Indië* [M]. *Batavia: Lands Drukkerij*, 1825. 456-479.
- [15] Roxburgh W. *Flora Indica Vol. 3* [M]. *Calcutta*, 1832. 516-560.
- [16] Gasprini G. *Nova Genera, Quae Super Nonnullis Fici Specibus Struebat* [M]. *Napoli*, 1844. 1-11.
- [17] Miquel F A W. *Prodromus monographiae Ficum* [J]. *London J Bot*, 1847, 6:514-588.
- [18] Miquel F A W. *Annotationes de Ficus speciebus* [J]. *Ann Mus Lugd-Bat*, 1867, 3(9):260-315.
- [19] King G. The species of *Ficus* of the Indo-Malayan and Chinese countries [J]. *Ann Roy Bot Gard Calcutta*, 1888, 1:1-66.
- [20] Janzen D H. When is it coevolution? [J]. *Evolution*, 1980, 34(3): 611-612.
- [21] Thompson J N. The population biology of coevolution [J]. *Res Popul Ecol*, 1998, 40(1):159-166.
- [22] Ramirez B W. A new classification of *Ficus* [J]. *Ann Miss Bot Gard*, 1977, 64:296-310.
- [23] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, 1989, 45:605-611.
- [24] Herre E A, Machado C A, Bermingham E, et al. Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps [J]. *J Biogeog*, 1996, 23: 521-530.
- [25] Weiblen W D. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87:1342-1357.
- [26] Machado C A, Joussetin E, Kjellberg F, et al. Phylogenetic relationship, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps [J]. *Proc R Soc Lond B*, 2001, 268:685-694.
- [27] Sonibare A M, Jayeola A A, Egunyomi A. A morphometric analysis of the genus *Ficus* Linn. (Moraceae) [J]. *Afr J Biotechn*, 2004, 3 (4): 229-235.
- [28] Wiebes J T. Coevolution as a test of the phylogenetic tree [A]. In: *Hovenkamp P. Systematics and Evolution: A Matter of Diversity* [M]. *Utrecht: Utrecht Univ*, 1987. 309-314.
- [29] Patel A, Hossaert-McKey M, McKey D. *Ficus*-pollinator research in India: past, present and future [J]. *Curr Sci*, 1993, 65 (3):243-253.
- [30] Molbo D, Machado A C G, Sevenster J, et al. Cryptic species of fig-pollinating wasps: implications for the evolution of the fig-wasp mutualism, sex allocation, and precision of adaptation [J]. *PNAS*, 2003, 100(10):5867-5872.
- [31] Wiebes J T. *Agonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) and Ficus (Moraceae): fig wasps and their figs, XIV (conclusion\_Old world)* [J]. *Proc Kon Ned Akad Wet Ser C*, 1994, 97:491-495.
- [32] Berg C C, Wiebes J T. *African Fig Trees and Fig Wasps* [M]. *Amsterdam: Royal Netherlands Academy of Arts & Sciences*, 1992. 9-46.
- [33] Dixon D J. Figs, wasps and species concepts: a re-evaluation of the infraspecific taxa of *Ficus macrophylla* (Moraceae: *Urostigma* sect. *Malvanthera*) [J]. *Aust Syst Bot*, 2001, 14:125-132.
- [34] Chen W Q(陈伟球). *Ficus hirta* [A]. In: *Flora of Guangdong Vol. 1* [M]. *Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press*, 1987, 194. (in Chinese)