

雀榕及其传粉昆虫传粉生态研究

陈 勇¹, 李宏庆², 马炜梁²

(1. 宁德师范高等专科学校生物系, 福建, 宁德 352100; 2. 上海华东师范大学生物系, 上海 200062)

摘要:雀榕(*Ficus virens*)花是单性的,雌雄同株,每一个隐头花序里同时具有雌花和雄花,雌花有长柱花和短柱花(瘦花)的分化,但二者均能结实和形成虫瘿,在生理上仍未分离。在这些花序中生长着 4 种小蜂总科的昆虫,其中榕小蜂科的 2 个种是雀榕的传粉者,尤以雀榕小蜂(*Blastophaga* sp.)为雀榕的主要传粉者,是共生体系的真正的互惠共生伙伴。冠缝榕小蜂(*B. coronata*)则是次要的传粉者也是主要传粉者的竞争者。食榕小蜂(*Sycophila* sp.)和刻腹小蜂(*Ormyrus* sp.)是上述 2 种榕小蜂的寄生者,但是刻腹小蜂的雄蜂也能参与出飞孔开掘。首次报道了我国雌雄同株的榕属植物和传粉昆虫在季节性环境胁迫下的共生关系,并探讨了共生体系维持的对策。

关键词:雀榕;榕小蜂;共生;传粉生态

A study on pollination ecology of *Ficus virens* and its insect pollinators

CHEN Yong¹, LI Hong-Qing², MA Wei-Liang² (1. Ningde Teacher's College, Ningde Fujian 352100, China; 2. East China Normal University, Shanghai 200062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(10): 1569~1574.

Abstract: *Ficus virens* is monoecious, with each syconium bearing both male and female flowers. The female flowers are divided into long-styled flowers and short-styled ones, but both bear fruits and form galls and are not separated physiologically. In these syconia live 4 kinds of insects of Chalcidoidea, of which two species of Agaonidae are the pollinators of *Ficus virens*, especially *Blastophaga* sp. is a main pollinator of *Ficus virens* and a legitimate companion of the mutualism system. *Blastophaga coronata* is the secondary pollinator and also the competitor of the main pollinator. *Sycophila* and *Ormyrus* are the parasites of the above two fig wasps, but male *Ormyrus* sp. also takes part in digging holes of dispersal in the syconia. This article for the first time reports the mutualism relationship between fig trees with monoecism and its pollinators under the seasonal environmental stress in China. The article also discusses the sustaining countermeasures of the mutualism system.

Key words: *Ficus virens*; fig wasps; mutualism; pollination ecology

文章编号: 1000-0933(2001)10-1569-06 中图分类号: Q18, Q969.54+5.5 文献标识码: A

雀榕(*Ficus virens*)在我国分布于广东、广西、云南、福建和台湾,在福建主要分布在沿海县市,常生长在低海拔的村旁、溪边和林缘,由于树形美观,常被视为观赏树并加以保护。因为鸟雀喜食其成熟的果实,种子随鸟粪传播于树干上,所以雀榕也能以气生根附生树干上,形成绞杀现象,为热带和南亚热带地区森林景观之一。

雀榕与其它榕属植物一样形成隐头花序,隐头花序中栖息着膜翅目小蜂总科的一些昆虫,它们大多是寄生者,而榕小蜂科昆虫为特定的花粉传递者,与榕属植物种子的形成密切相关,二者在形态结构、生活史、生理、生态上构成了榕-榕小蜂共生体系。这种共生关系早在白垩纪即已确立^[1],1965年 Wiebes, J. T. 指出所有的榕小蜂都是完全地专一寄生(共生)的^[2], Hill, D. S. 1967年研究了香港的榕小蜂并同意 Wiebes

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39670134)

收稿日期: 2000-09-06 修回日期: 2001-02-27

作者简介: 陈 勇(1954~),男,南京人,副教授。主要从事榕-榕小蜂共生体系的研究。

的观点^[3],1968年 Galil, J. 和 Eisikowich, D. 对东非埃及榕和传粉小蜂做了研究^[4],我国马炜梁等也对薜荔榕作了研究和报道^[5],并指出此类专一性的共生关系,为研究进化生物学上的一些基本问题提供了优良的试验模型^[6]。

从传粉生态的角度出发,研究了雀榕分布北缘的中亚热带地区榕-榕小蜂共生体系在季节性环境胁迫下,是如何互惠共生繁衍后代的。本文以1998年1月至1999年12月份的资料整理而成。

1 材料和方法

为了研究传粉生态,选择福建东北部福安市甘棠镇相对分布集中的8株雀榕和宁德市二都乡相距2km的2株雀榕为样株,每10d野外观察记录花序的形成和发育进程,定期采集不同发育程度的花序,新鲜材料带回室内解剖观察小蜂生物学行为,统计花序中花、虫瘿、种子的数目。小蜂采用75%酒精固定,以后在浙江大学植保系进行研究。

选择甘棠镇为样地仅仅是因为附近5km内没有其它植株,试图研究其最小种群密度和小蜂传粉距离。

2 实验和结果

2.1 花和花序

在福建东北部地区雀榕长年不定期开花,隐头花序圆球形,直径约1~1.2cm,1~2个生于叶腋或3~5个簇生无叶的老枝以及主干上,特别是着生于主干上的花序,生于无叶的呈瘤状突出的果枝顶端,构成老茎生花的景观。1株雀榕常产生数量极多的隐头花序。

雀榕的花是单性的,雌雄花位于同一花序内,雌花由2~3裂的花被和1枚花柱侧面发生的雌蕊构成,柱头卷曲长满茸毛。雌花有长、短花柱的分化,长柱花无柄,花柱长约0.7mm,短柱花(又称瘿花)有花柄或有子房柄,花柱长约0.3mm(图1)。雄花由2~3裂的花被和1枚粗短的雄蕊构成,花药2室。

隐头花序的开口由数十枚总苞片封闭,最外层6~8片总苞片螺旋状重叠,构成榕小蜂进入花序的通道。雌花生于隐头花序内壁形成布满花序腔内壁的雌花层(图2)。雌花层大致可分为3层,最下面是无柄长柱花子房层,中间为有柄或有子房柄的短柱花子房层,最上面是由长柱花和短柱花花柱卷曲交织成的柱头层,这种交织成的柱头层为榕小蜂进入花序活动(传粉、产卵)做好了准备,构成榕小蜂活动的“地毯”和榕树本身的“受粉面”。雄花分布于花序口接近总苞的区域,一般围绕总苞2至3圈,雀榕的雄花迟熟,在雌花受粉和雄花花药开裂之间有相当长的间花期。

2.2 小蜂

雀榕的隐头花序中生活着2种榕小蜂科(Agaonidae)、1种广肩小蜂科(Eurytomidae)和1种刻腹小蜂科(Ormyridae)的昆虫,小小的隐头花序就是一个“微型栖息地”^[7]。这些小蜂有的是榕树的寄生者,有的是榕树专一性互惠共生的伙伴。由于该项研究不是分类方面的,因此以下仅对小蜂做简要描述(图3)。

2.2.1 冠缝榕小蜂(*Blastophaga coronata*)

这种榕小蜂为福建东北部地区雀榕的传粉小蜂之一,在花序中形成虫瘿的数量最多。该蜂雌虫体长约1mm,黑褐色,头呈扁平,颜面下凹,触角11节,产卵管长达0.6mm,有翅和正常的复眼,能携带花粉飞翔。雄虫体长约0.8mm,淡黄褐色,复眼退化,双翅消失,腹部呈管状向前弯曲,中足退化,前、后足腿节发达,有利于抱握虫瘿与雌蜂交尾。

2.2.2 雀榕榕小蜂(*Blastophaga* sp.)

雀榕小蜂是雀榕另一种传粉小蜂。该蜂雌虫黑褐色,体长约1.6mm。产卵管伸出腹部尾端,易与冠缝榕小蜂区别,雄虫除体长达1mm外,与前者雄虫相似,该小蜂在花序中形成虫瘿的数量较前者少。

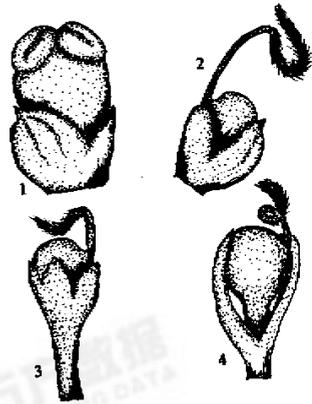


图1 雀榕的雌雄花

Fig. 1 The female and male flowers of *Ficus virens*

1. 雄花 Male flower; 2. 长柱花 Long-styled flower; 3. 有花柄短柱花 Short-styled flower with pedicel; 4. 有子房柄短柱花 Short-styled flower with pistil stem

2.2.3 广肩小蜂 福建东北部地区雀榕的花序中还有 1 种广肩小蜂科的食榕小蜂(*Sycophila* sp.)。该小蜂雌雄同形,体长约 2.4mm,体浅黄色腹部背面和前翅痣脉处有 1 黑斑,产卵管能伸缩,该小蜂在花序中形成数个巨大的虫瘿。

2.2.4 刻腹小蜂 雀榕的花序中还生活着 1 种刻腹小蜂(*Ormyrus* sp.)。该小蜂雌雄异形,雌蜂黑色体长约 2mm,前翅无痣脉,腹部末节有 2 根刚毛。雄蜂翅退化只残余 1 分支粗刚毛,具强劲的大颚,腹部末端稍弯曲,善于爬行,该小蜂在花序中形成少量较大的虫瘿。

2.3 雀榕花序的生长期和小蜂的生活史配合 隐头花序有别其它类型花序的特点在于其雌花结果成熟和虫瘿发育成熟小蜂即将羽化时,雄花方才发育成熟。也

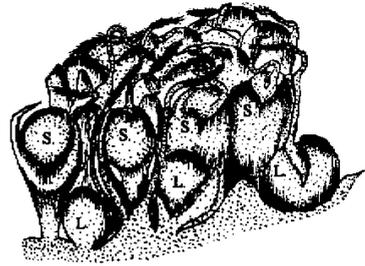


图 2 雌花分层

Fig. 2 The different layers of female flowers
S. Short styled flower; L. Long styled flower

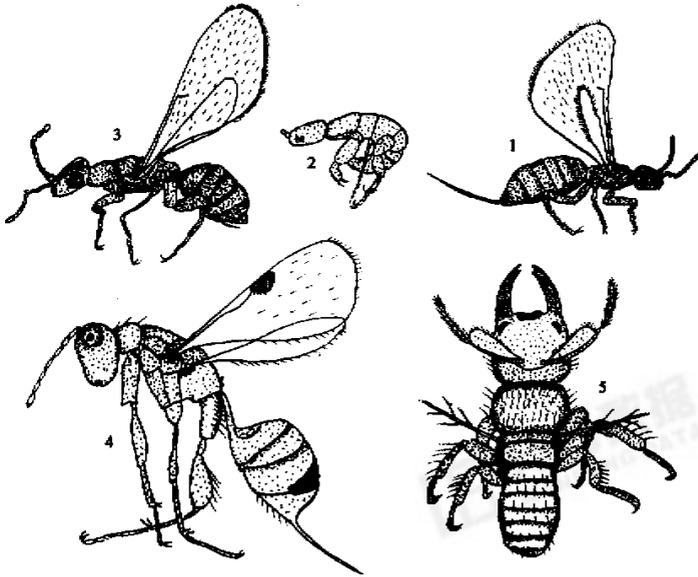


图 3 雀榕花序中的小蜂

Fig. 3 The wasps in the syconia of *Ficus virens*

- 1. 冠缝榕小蜂 *Blastophaga coronata*; 2. 冠缝榕小蜂(♂) *B. coronata* (♂); 3. 雀榕榕小蜂 *Blastophaga*, sp.; 4. 食榕小蜂 *Sycophila* sp.; 5. 刻腹小蜂 *Ormyrus* sp.

就是说,通常见到长成的仍着生于树上的“隐头果”并非果,而是花序。鉴于这种生物学特性,参照国际上采用的标准,雀榕的花序发育可分为以下 5 个时期(图 4)。

A 期 又称雌前期,幼花序发生在叶腋内极短的果枝顶端及至老干上的由于长期形成花序而呈瘤状凸起的果枝顶端。花序原基起初很小,包被于 3 片同样很小的基部苞片内,后来花序渐大而突出苞片直至花序内的雌花发育成熟之前。

B 期 又称雌中期,隐头花序内的雌花(长柱花和短柱花)发育成熟开放释放挥发性诱导物质,柱头具有承接花粉、子房具有承接小蜂卵的能力。花序口苞片略为舒展,此时携带花粉的冠缝榕小蜂和雀榕榕小

蜂雌蜂受诱导物质诱导,飞来自花序口总苞片间钻入花序腔内,将卵产入短柱花或长柱花子房的胚珠内,携粉的雌蜂在产卵的同时完成了传粉。解剖 B 期花序,检查花序入蜂情况(排除还未入蜂的)见表 1。从表 1 可以看出 B 期时花序只有榕小蜂进入,食榕小蜂和刻腹小蜂未进入花序。

冠缝榕小蜂有长的产卵管,它可以在雌花层的短柱花子房内产卵,也可以在长柱花子房内产卵。而雀榕榕小蜂的产卵管短,只能在短柱花子房内产卵。

C 期 又称间花期,在季节性环境里,该期的长短不等,在冬季该期持续时间相对长,夏季则短。授粉的长柱花子房迅速膨大,种子逐渐发育,此时花序内近总苞的四周形成雄花原基,雄花才逐步发育。受卵的子房迅速膨大成虫瘿并突入花序腔内,雀榕榕小蜂、冠缝榕小蜂的幼虫以胚珠内的组织为食。

食榕小蜂、刻腹小蜂在该期之初,从花序之外将产卵管插入花序口的总苞或花序的壁,将卵产于短柱花虫瘿中,形成数量较少但较大或巨大的虫瘿。因此它们与雀榕的传粉无关,因为它根本未进入花序,它们只是危害雀榕花序和危害传粉昆虫的寄生者。

D 期 又称雄花期,以雄花发育成熟,小蜂羽化为主要特征。榕小蜂的雄雌蜂分别各自在虫瘿上咬洞,雄蜂先进入花序腔,寻找各自雌蜂交尾,此过程与薛荔榕小蜂的行为相似^[8]。不同的是花序口总苞片并不失水收缩张开,因此隐头花序仍是一个封闭的球形,完成交尾的雌小蜂无法钻出花序出飞(Dispersal)。

表 1 10 个 B 期花序中进入小蜂的情况

Table 1 The number of female wasps that enter 10 phase B syconia

花序号 Number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	总数 Total
榕小蜂 ^①	4	2	3	3	3	3	2	6	2	3	31
食榕小蜂 ^②	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
刻腹小蜂 ^③	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

①Blastophaga, ②Sycophila, ③Ormyrus

若榕小蜂的数量不足,刻腹小蜂的雄蜂便承担起打通出飞孔的任务,对有强劲大颚行为敏捷的刻腹小蜂雄蜂打通出飞孔并非难事,一个 D 期花序内往往只羽化几只刻腹小蜂,但打通一个孔已绰绰有余。

完成交尾怀卵的榕小蜂雌蜂从出飞孔钻出花序腔出飞时,途经总苞周围的雄花区,身体粘花粉,携粉飞往 B 期花序。

E 期 又称花后期、果期,榕小蜂出飞之后,花序体积增大变成软富含浆汁的红黑色隐头果,其中的种子完全成熟。这种果实是雀类的美味佳肴,常吸引鸟雀取食。地上也有不少落果,数天之内果实全部落光,雀榕进入了两个花期之间的休花阶段。

2.4 花序的组成 解剖 5 个 D 期花序,对雄花、虫瘿、果实等进行统计,结果见表 2。从表 2 可以得出以下结果:雀榕的开花数据中平均每个有雄花 25.8 朵,长柱花 236.2 朵,短柱花 133.8 朵。长柱花大多授粉产生种子或被冠缝小蜂产卵形成虫瘿,部分长柱花未受粉和受卵,短柱花也可产生种子,但绝大部分被冠缝榕

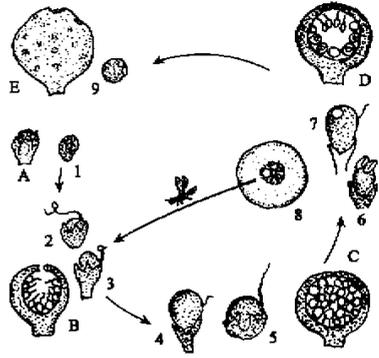


图 4 花序分期示意图

Fig. 4 Diagram of developmental cycle of syconium of *Ficus virens*

- 1. 雌花原基 Female floral primordium; 2. 长柱花 Long-styled flower; 3. 短柱花 Short-styled flower; 4. 虫瘿 Gall; 5. 果实 Fruit; 6. 雄花 Male flower; 7. 虫瘿壳 Gall shell; 8. 花序顶面观(示出飞孔) Syconium top surface (showing outlet hole); 9. 种子 Seed; A~E 期 Phase A~E

打通花序出飞孔的任务主要是由数量最多的冠缝榕小蜂的雄蜂完成的,该雄蜂交尾毕伸直腹部爬向总苞,在总苞片上奋力用大颚啮咬,咬通一个孔致使花序腔与外界沟通,腔内湿度下降,总苞内周的雌花花药开裂。由于雀榕真正封闭花序口的总苞只有 6~8 片,在一侧咬洞只需咬穿几片总苞,因此出飞孔大多发生在总苞的一侧,一个花序毫无例外只打通一个出飞孔。尽管如此打通出飞孔仍是一件艰巨的任务,它需要至少 10 只以上的雄蜂通力合作前赴后继,倘

若榕小蜂的数量不足,刻腹小蜂的雄蜂便承担起打通出飞孔的任务,对有强劲大颚行为敏捷的刻腹小蜂雄蜂打通出飞孔并非难事,一个 D 期花序内往往只羽化几只刻腹小蜂,但打通一个孔已绰绰有余。

完成交尾怀卵的榕小蜂雌蜂从出飞孔钻出花序腔出飞时,途经总苞周围的雄花区,身体粘花粉,携粉飞往 B 期花序。

E 期 又称花后期、果期,榕小蜂出飞之后,花序体积增大变成软富含浆汁的红黑色隐头果,其中的种子完全成熟。这种果实是雀类的美味佳肴,常吸引鸟雀取食。地上也有不少落果,数天之内果实全部落光,雀榕进入了两个花期之间的休花阶段。

2.4 花序的组成 解剖 5 个 D 期花序,对雄花、虫瘿、果实等进行统计,结果见表 2。从表 2 可以得出以下结果:雀榕的开花数据中平均每个有雄花 25.8 朵,长柱花 236.2 朵,短柱花 133.8 朵。长柱花大多授粉产生种子或被冠缝小蜂产卵形成虫瘿,部分长柱花未受粉和受卵,短柱花也可产生种子,但绝大部分被冠缝榕

小蜂和雀榕榕小蜂产卵形成虫瘿,其中部分虫瘿被刻腹小蜂和食榕小蜂产卵寄生形成较大或巨大的虫瘿。长、短柱花的功能上尚未截然分开。

表 2 雀榕 5 个 D 期花序中各部分数量表

Table 2 The number of the different parts of 5 phase D syconia

花序号 Number	雄花 Male flowers	种子 (长柱花) Seeds (L.)	虫瘿 (长柱花) Galls (L.)	未育子房 (长柱花) Ungrowing flowers	长柱花 Long- styled flowers	种子 (短柱花) Seeds (S.)	虫瘿 (短柱花) Galls (S.)	大虫瘿 (短柱花) B. galls (S.)	巨虫瘿 (短柱花) H. galls (S.)	短柱花 Short- styled flowers
1	30	115	60	62	237	0	129	5	2	136
2	16	79	86	43	208	7	101	8	5	121
3	23	99	74	76	249	0	135	8	4	147
4	33	127	43	81	251	0	133	7	4	144
5	27	108	71	57	236	4	98	12	7	121
平均数 Average	25.8	105.6	66.8	63.8	236.2	2.2	119.2	8	4.4	133.8
(%)		44.71	28.28	27.01		1.64	89.09	5.98	3.29	

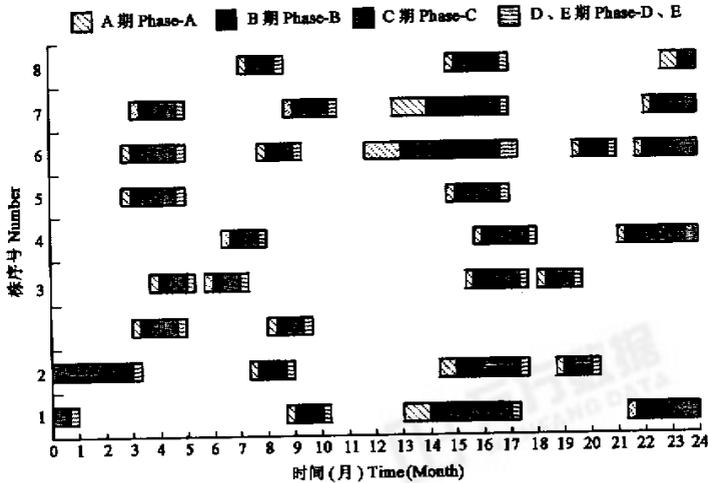


图 5 1998~1999 年 8 株雀榕的花期

Fig. 5 The inflorescent phase of 8 *Ficus virens* from 1998 to 1999

2.5 雀榕的花期 根据 8 株样株 1998 年 1 月至 1999 年 12 月份,每 10d 1 次的观察、取样、室内解剖的记录(图 5),得到以下结果。其一,在季节性环境条件下,树间开花不同步,8 株雀榕种群内长年皆有花果,B、D 期近 2/3 不能衔接,很多 B 期花序小蜂来自外种群,也很多 D 期出飞的小蜂飞往外种群,这有利于种群间的基因交流。小蜂的飞行能力强,出飞距离至少在 5km 以上。其二,树内开花同步,花序从 A 至 D 期总在一定的时间内完成,但该时期长短与季节有关,夏季持续约 50d,春秋两季持续 60~70d,冬季持续时间最长,可达 170d。2 号株 1998 年发生 2 次开花重叠,各期并存的现象,这是非季节性地区原始开花性状的保留。其三,季节性环境条件下存在休花期,一株雀榕一年 1~2 次形成花序,或两年间 3~5 次形成花序。但在季节性环境胁迫下,存在 6 月中、上旬的 E、D 期高峰。

3 结论和讨论

3.1 雀榕在榕属中的进化地位与结实策略

通常榕属植物的雌花有长柱花、短柱花的分化,长花柱的雌花结实,短花柱的瘦花形成虫瘿,是传粉小蜂的生活场所,二者已有明确的分工。然而,雀榕的长、短柱花虽然在形态上有了初步的分化,但在生理上仍然是一致的,二者都可结果也都可能成虫瘿,事实上实验得到的结果是 28.28% 的长柱花被产卵形成虫瘿,1.64% 的短柱花结实,在生理上二者尚未分离,这是现有的榕属植物中较原始的性状。那么雀榕是依靠什么来实现结实和形成虫瘿的平衡,保证自身一定有长柱花能结实,这就是依靠长、短柱花的分层。位于下层的长柱花由于上层短柱花子房的遮挡,相当部分能避免被小蜂产卵而受粉结实,从而保证了自身种族的延续,这就是雌雄同序的榕属植物中,长、短柱花均有分层现象,而雌、雄异序的进化类型的榕树短柱花特化为喇叭状柱头的瘦花,长柱花、瘦花却均匀地摆成一层的原因。进而可以得出这么一个结论,子房分层是造成花柱长短分化的主要原因,而后才有短柱花的特化,雌雄异序乃至雌雄异株的分化。

3.2 4 种小蜂在共生体系中的地位分析

Hill, D. S. 描述了黄葛树 (*Ficus virens* Ait. var. *sublanceolata*) 的传粉小蜂为冠缝榕小蜂。本实验证实了该榕小蜂也是雀榕(黄葛树的原变种)的传粉昆虫之一。但雀榕在其分布北缘,真正的传粉昆虫却是雀榕榕小蜂,冠缝榕小蜂既在短柱花子房中产卵又在长柱花子房中产卵,减少种子的形成,占据部分短柱花子房,尽管它也能传粉,但仍是长柱花的破坏者和雀榕共生伙伴的竞生者。而雀榕榕小蜂只在短柱花中产卵并为雀榕传粉,才是主要的传粉者,专性互惠共生的伙伴。

食榕小蜂、刻腹小蜂是以虫瘿为食的寄生昆虫,它们的头不是扁平的,体形大,不能进入 B 期花序,在花序外将卵产入花序中,虽然它不影响种子的形成,却危害传粉小蜂的幼虫。但是刻腹小蜂的雄虫,也是出飞孔的开拓者之一,如此看来怎样评判非榕小蜂科隐头花序昆虫在此类共生关系中的作用,尚待进一步研究。尽管刻腹小蜂开掘出飞孔是自身的需要,但毕竟出飞孔是榕-榕小蜂共生体系中二者种族繁衍的必经之路。

3.3 雀榕为保证传粉付出的代价

前面从互惠共生的生态学角度,探讨了两种榕小蜂谁是雀榕专一性共生伙伴的问题。那么冠缝榕小蜂在这种共生关系中起到什么作用?雀榕在季节性环境的胁迫下,树间开花的不同步性和树内开花强烈的同步性形成鲜明的对照,已不同于非季节性环境中一年到头每株树上有各个发育时期的花序。显然环境对共生体系的维护施加了极大的压力,当外界出飞的主要传粉小蜂无法满足数量极多的花序的传粉需要时,雀榕许多花序无法传粉形成种子,雀榕不仅以短柱花培育小蜂还牺牲大量的长柱花赡养了大量次要的传粉者,以保证至少有少量种子形成,在其整个种群延续中发挥积极作用,在季节性环境下尤其显得必要,并且是高级进化的雌雄异株榕属植物(如薜荔)所没有的。在季节性环境胁迫下,雌雄同株的榕-蜂共生体系选择了最低限度保证传粉的对策,使共生体系得以维持。

参考文献

- [1] Galil J. Fig biology. *Endeavour, New Series*, 1977, 1(2): 52~56.
- [2] Wiebes J T. Host specificity of fig wasps (Hymenoptera Chalcidoidea, Agaonidea). *Proc. XIIth Int. Congr. Ent.*, London 1964, 1965. 95~96.
- [3] Hill D S. Fig-wasps (Chalcidoidea) of Hong Kong I. Agaonidae. *Zool. Verh. Leiden*, 1967, 89: 3~55.
- [4] Galil J, Eisikowitch D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 1968, 49(2): 259~269.
- [5] 马炜梁, 吴翔. 薜荔榕小蜂 (*Blastophaga pumilae* Hill) 与薜荔 (*Ficus pumila* L.) 的共生关系. *生态学报*, 1989, 9(1): 9~14.
- [6] 陈勇, 李宏庆, 马炜梁. 榕树-传粉者共生体系的研究. *生物多样性*, 1997, 5(1): 31~35.
- [7] Grandi G. The hymenopterous insects of the superfamily Chalcidoidea developing within the receptacles of figs. *Boll. Inst. Ent. Univ. Bologna*, 1961, 26: 1~13.
- [8] 陈勇, 马炜梁, 李宏庆. 薜荔榕小蜂出飞节律与光因子的关系. *生态学报*, 1996, 16(2): 160~166.
- [9] 马炜梁, 陈勇, 李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述. *生态学报*, 1997, 17(2): 209~215.