

160-166

23436(8)

第16卷第2期

生态学报

Vol. 16, No. 2

1996年4月

ACTA ECOLOGICA SINICA

Apr., 1996

薛荔榕小蜂出飞节律与光因子的关系

陈勇

(宁德师范高等专科学校, 福建, 宁德, 352100)

Q949.737.4

马伟梁

罗光坦

Q969.545.5

(华东师范大学, 上海, 200062)

(泉州教育学院, 福建, 泉州, 362000)

A

摘要 本文论述薛荔榕小蜂(*Wiebesia pumilae*)从薛荔(*Ficus pumila*)的隐头花序中出飞的节律和光因子对此节律的影响。实验结果表明了光线是小蜂建立昼夜节律的决定性因素之一, 清晨漫射进花序的第一束光线是节律的起始点, 在实验条件下, 小蜂的节律可以被颠倒, 但是节律一旦启动则不再改变。每个隐头花序平均出飞 1190 只雌蜂, 持续 8 d, 以第 3 天为最多, 一天中的出飞高峰在 9:00 前后。

薛荔; 关键词: 榕树, 榕小蜂, 节律, 生态因子。出飞节律; 光因子;

EFFECTS OF LIGHT ON CIRCADIAN RHYTHM OF FIG WASPS

Chen Yong

(Ningde Junior Teacher's College, Ningde, Fujian, China, 352100)

Ma Weiliang

Luo Guangtan

(East China Normal University, Shanghai, China, 200062) (Quanzhou Educational College, Quanzhou, Fujian, China, 362000)

Abstract A study on the female fig wasps (*Wiebesia pumilae*, Agaonidae) dispersal (flying out) from the syconia (*Ficus pumila*, Moraceae) and on the ecological effects of light was conducted. The experiment shows that light was the determining factor for female of fig wasps to establish their circadian rhythm of flying out. The time of first bundle of diffused light passing through the ostiole into syconia was the starting point of the rhythm. The reversal circadian rhythm experiments show that the fig wasps were able to establish a reversal circadian rhythm and that it could not be changed by reversing daily cycle once the rhythm established. The average number of female fig wasps flew out from each syconium was 1190. The flying out continued for 8 days. The dispersion reached the highest peak on the third day. The time at which most female fig wasps flew off was round 09:00 am.

Key words: fig wasps, rhythm, light.

• 国家自然科学基金资助项目。

收稿日期: 1995 01 20, 修改稿收到日期: 1995 07 25。

榕属植物(*Ficus* spp.)统称榕树,我国有 120 种。它们是森林生态系统中的一类关键植物(Keystone)在保护生物多样性方面有着特别重要的地位^[1],是当前国际研究的一个热点。榕树皆有隐头花序,每种都有专一的小蜂与之共生,双方的生活史互相交织成一个立体的网络。两者的关系已密切到了一方的灭绝必然导致另一方的消亡,如此密切的共生关系在生物界是不多见的。它们是现今所知道的被子植物与昆虫之间历史最悠久的共生伙伴。这方面,已作过初步报道^[2],1994 年的国际专业会议对 10 a 来的研究作了汇总^[3]。

薜荔是一种榕树,雌雄异株,广泛分布于长江以南。薜荔榕小蜂(以下简称小蜂)是一种双翅目的寄生昆虫,专以薜荔的瘿花为栖生处,雌雄二态性明显,交尾后雌蜂爬出花序时经过了雄花区带上花粉,飞向正在开花的雌株或雄瘿株进行传粉或产卵(图 1)。

本实验的目的是观察出飞的节律、节律与光因子的关系以及节律的生物学意义,为我国 120 对同类动植物的生态研究提供例证。本文以 1993 年 4 月 21 日—30 日的资料整理而成。

1 取材与方法

薜荔常攀缘于大树、土墙、坟堆上,一株薜荔挂果数由 3、5 个至数百个不等,为了实验条件的一致性,在福建省宁德市金涵选择一株攀缘于大树上的薜荔为样株,4 月 19 日采得小蜂尚未出飞,雄花即将开放的雄瘿花序(以下简称果序)70 余个,剔除不正常的和已开口的,然后逐个称重、编号、瓶插水培,并用乳白色半透明的塑料袋罩住向光的一侧(图 2),雌小蜂有极强的趋光性,凡从果序中爬出的,全部飞向塑料袋底部,每 0.5—1 h 计数 1 次,连续 8 d 对 41 个果序分别计数,同时记录下当时的温度和湿度,对昼夜颠倒的果序则白天置于暗箱中,晚间置于 300 lx 的光照下,计数 5 次。

2 实验与结果

2.1 雌蜂出飞的一般规律

2.1.1 出飞的总量 以 20 个果序为标准,与下面的实验组进行对照,结果见表 1。由表 1 可以看出如下几点:(1) 每果序平均出飞雌小蜂 1190 只,最多为 2137 只,最少为 393 只。(2) 出飞持续 8 d,第 2、3 天的出飞量分别为 6050 及 6686 只,占总量的 53.5%、79.5%(≈80%)的小蜂在 5 d 内均已出飞。

2.1.2 出飞的昼夜节律 以第 3 天的出飞记录列于(表 2)。

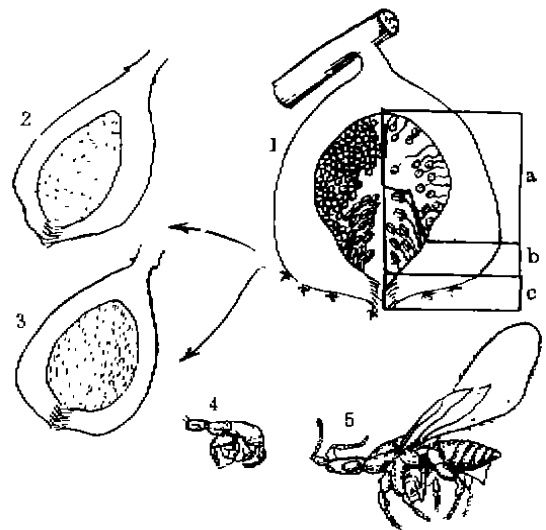


图 1 薜荔与薜荔榕小蜂的主要形态

Fig. 1 The primary shape of *Ficus pumila* and *Wiebesia pumilae*

- 1 雄花期的雄瘿花序,小蜂在瘿花子房内羽化,交尾后雌蜂飞向雌株或雄瘿株的花序
- 2 瘿花期的雄瘿花序(接受小蜂产卵)
- 3 雌花序(接受小蜂授粉) 4 雄蜂 5 雌蜂
- a. 瘿花区; b. 雄花区; c. 总苞区

由表 2 可以看出: (1) 20 个果序在第 3 d 出飞总数为 6686 只, 每果序平均出飞数为 334.3 只, 单个果序的最高出飞数可达 638 只。(2) 每天的出飞从天亮以后开始, 9:00 前后为当天的高峰, 有 5982 只小蜂(占当天出飞量的 89.47%) 在 7:00—10:00 之间出飞, 11:00 以后就急剧下降, 下午只有零星的数量, 晚上则停止出飞。

表 1 小蜂从 20 个果序中出飞的数量

Table 1 The number of female fig wasps flying out from 20 syconia

果 序	重 量		第 1 天	第 2 天	第 3 天	第 4 天	第 5 天	第 6 天	第 7 天	第 8 天	总 数
Number	Weight(g)		April 21	22	23	24	25	26	27	28	Total
1	75	48	19	288	638	631	16	375	131	39	2137
2	78	57	27	348	581	354	58	274	232	17	1891
3	67	44	142	569	408	241	17	91	124	9	1601
4	75	46	65	676	420	202	7	69	3	0	1442
5	72	48	7	67	185	479	13	173	427	74	1425
6	76	12	26	144	291	333	13	217	321	54	1399
7	75	57	223	508	426	106	30	80	14	0	1387
8	76	55	345	536	341	80	11	3	3	0	1319
9	72	56	114	359	352	85	35	118	224	29	1316
10	70	45	14	173	331	280	117	288	55	2	1260
11	80	54	161	331	377	140	23	117	12	0	1161
12	80	55	109	292	325	169	14	87	22	3	1021
13	62	44	108	396	230	102	12	115	24	22	1009
14	54	35	2	37	114	200	48	347	172	36	956
15	65	45	8	185	457	93	8	152	27	0	930
16	55	41	11	250	391	126	11	66	49	0	904
17	67	44	243	314	171	39	4	19	1	0	791
18	64	46	78	303	289	60	4	43	2	0	779
19	72	39	67	156	239	149	2	8	65	0	686
20	57	32	15	116	120	105	3	22	10	0	393
69.9/只 46.75/只											
总数 Total			1784	6050	6686	3974	446	2664	1918	285	23807
每果序平均出飞数			89.2	302.5	334.3	198.7	22.3	133.2	95.9	14.3	1190
Average No. for each syconium											
占出飞总数的百分率(%)			7.5	25.4	28.1	16.6	1.9	11.2	8.0	1.2	
Percentage of the total											
累计百分率(%)			7.5	32.9	61	77.6	79.5	90.7	98.7	99.9	
Accumulative percentage											

小蜂的这一节律是如何建立起来的, 为此, 进行了改变光照条件的实验。

2.2 提早光照对小蜂出飞节律的影响

清晨 3:00—6:00 在 100 W 的灯光下, 不同距离处分别放置正常出飞进入第 3 天的果序, 使每个果序的受光强度分别为 300 lx(距灯约 50 cm), 75 lx(距灯约 150 cm) 和 18 lx(距灯约 300 cm), 模拟天亮提早 2.5—3 h, 观察小蜂能否调整自己的节律(图 3)。由图 3 可以看出: (1) 提早光照能引起少量小蜂的提早出飞, 照度强则出飞的数量多, 说明小蜂对外界光照的变化有一定的可塑反应, 环境一变即有部分小蜂作出及时的调节。(2) 少量小蜂提早出飞(光照后 15 min 即开始出飞)的同时却延迟了大部分小蜂出飞的时间, 照度强

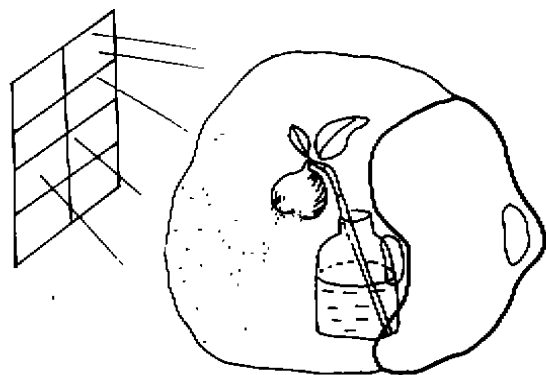


图 2 以乳白色塑料袋收集小蜂

Fig. 2 Collecting fig wasps with white mulkey plastic bags

则延迟也长, 300 lx 的一组甚至在 8:00—9:00 之间产生了间隔。

2.3 颠倒昼夜条件下小蜂的出飞规律

2.3.1 对未开口的果序颠倒昼夜 小蜂羽化交尾后, 果序口部的总苞片即萎缩并靠向 4 壁, 使原来封闭的口部即刻打开, 漫射的光线得以进入, 小蜂见到光线后建立起相应的昼夜节律, 开始出飞。在人工光照颠倒 12 h, 取 3 个果序, 在 21 日夜 20:00 尚未开口时给以 300 lx 的灯光照射, 第 2 天 8:00 再转入暗箱, 如此持续 10 d, 22 日果序即已开口, 小蜂出飞的结果见表 3。

由表 3 可以看出:(1) 1987 只小蜂中有

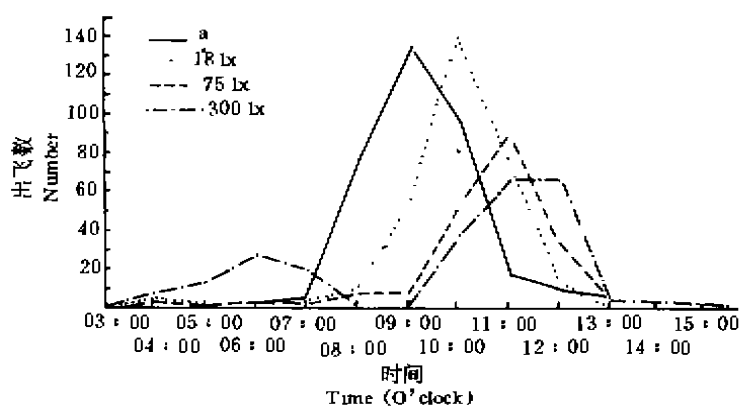


图 3 提早光照 3 h 对雌蜂出飞的影响

Fig. 3 The effects of the female fig wasps flying out under an artificial light exposing syconia 3 hours in advance

a. 小蜂从 20 个果序中出飞的正常曲线 The normal curve of 20 syconia

1983 只($\approx 99.8\%$)小蜂均在晚上光照条件下出飞, 说明小蜂的节律确实是受外界光照的节律决定的, 昼夜颠倒则出飞节律也颠倒。(2) 昼夜颠倒后的第 2 天(22 日)果序开口, 但是小蜂不像正常情况那样即刻出飞, 而是等到第 4 天(25 日)晚才开始出飞, 其原因尚待研究。

2.3.2 对已开口的果序颠倒昼夜 取 7 个 21 日在自然状态下已开口的果序(个别小蜂已出飞), 22 日晚开始颠倒其节律, 结果十分有趣(图 4)。从图 4 可以看出:(1) 大部分小蜂以正常的节律出飞, 不因昼夜被颠倒而改变, 所以从 23 日开始, 每天上午(但是在黑暗中)按时出飞, 一直持续到最后的第 8 天, 这部分小蜂占 80.4%(4026/5007), 由此说明 21 日的光照已为 80% 的小蜂建立了不可改变的节律。(2) 昼夜颠倒到第 4 天(25 日)晚上开始, 出现了一个很有意思的情况, 约有 15.5%(776/5007)的小蜂按照颠倒的节律, 每天晚上 22:00

表2 第3天(4月24日)小蜂出飞的日变化

Table 2 The variations of numbr of female figwasps flying out in third day(April 24)

果序 Numbler	6:00 —7:00	7:00 —8:00	8:00 —9:00	9:00 —10:00	10:00 —11:00	11:00 —12:00	12:00 —13:00	13:00 —14:00	14:00 —18:00	总数 Total
1	2	28	304	276	18	2	2	2	4	638
2	3	27	281	228	29	4	0	1	9	581
3	6	71	37	268	9	11	4	2	0	408
4	6	45	281	58	18	4	2	3	3	420
5	0	25	116	35	4	4	0	0	1	185
6	2	139	99	42	2	0	1	2	4	291
7	3	19	194	153	50	5	0	0	2	426
8	12	65	213	43	5	0	1	1	1	341
9	7	19	53	233	27	9	2	1	1	352
10	0	93	105	112	8	4	1	2	6	331
11	7	7	197	45	84	34	1	0	2	377
12	4	159	60	16	19	44	17	3	3	325
13	3	83	20	75	36	13	0	0	0	230
14	5	0	100	7	2	0	0	0	0	114
15	6	356	40	51	0	3	1	0	0	457
16	2	42	258	77	8	1	0	0	3	391
17	4	18	107	15	20	1	3	1	2	171
18	2	231	30	10	1	14	1	0	0	289
19	0	18	115	78	15	9	0	3	1	239
20	0	39	47	19	9	2	1	3	0	120
总数 Total	74	1484	2657	1841	364	163	37	24	42	6686
每果序平均出飞数 Average No. for each syconium	3.7	74.2	132.8	92.1	18.2	8.2	1.85	1.2	2.1	334.3
占出飞总数的百分率(%) Percentage of the total	1.11	22.2	39.74	27.53	5.44	2.44	0.55	0.36	0.63	
累计百分率 Accumulative percentage (%)	1.11	23.31	63.05	90.58	96.02	98.46	99.01	99.37	100	

表3 对未开口的序颠倒昼夜条件下,小蜂的出飞情况

Table 3 Reverse the daily light and dark schedule a day before the ostioles open, the number of female fig wasps flying out

No.	日 期 Date (Date/Month)																				总数		
	21/4		22/4		23/4		24/4		25/4		26/4		27/4		28/4		29/4		30/4		31/4		Total
	昼 d 光 l	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk	夜 n 光 l	昼 d 暗 dk		
101	0	0	0	0	0	0	0	0	0	79	0	464	4	412	0	123	0	8	0	7	0		1097
102	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	46	0	216	0	172	0	59	0		493
103	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	43	0	127	0	170	0	47	0	1	0		397
总数 Total	0	0	0	0	0	0	0	0	0	88	0	507	4	585	0	509	0	227	0	67	0		1987
平均出飞数	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29.3	0	169	1.3	195	0	169.7	0	75.7	0	22.3	0		622.3
Average No. for each syconium																							

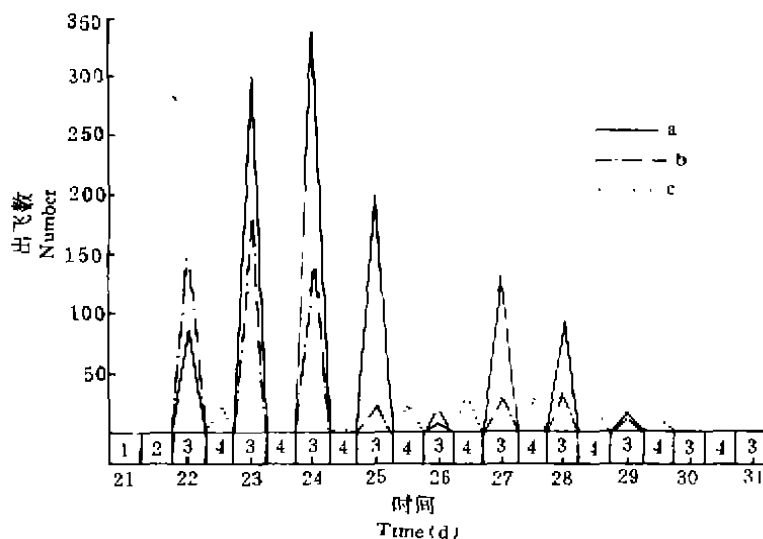


图 1 对已开口的果序颠倒昼夜条件下小蜂的出飞情况

Fig. 4 Reverse the light and dark schedule after the ostioles have opened, the number for wasps flying out

a. 得自 20 个果序的正常曲线 The normal of 20 syconia

b. 按正常节律出飞的小蜂 The normal daily activity rhythm c. 颠倒节律的小蜂数 Reversed rhythm

1. 昼光 Day light 2. 夜暗 Night dark 3. 昼暗 Day dark 4. 夜光 Night light

左右在灯光下出飞。这样,便有两个时间相隔 12 h 的节律并存于一个果序内。(3) 第 1、2、3 个晚上在灯光下不久便有总数为 205 只占 4.1% 的小蜂出飞。这是提早光照的效应。

3 结论与讨论

3.1 节律对小蜂完成其生活史是至关重要的

清晨,大气中湿度还很大,随着阳光的照射,林间露水渐干,相对湿度从几近饱和下降到 80% 以下,被太阳晒暖的气团沿着山坡向上升腾,当小蜂爬出开口之后,在干燥的空气中很容易地清理掉身上大部分的花粉,随着上升的气团和风力边飞行边滑翔,到达另一植株,在风力较小的枝叶间飞翔,找到新的花序,中午前后气温较高,也正是它活力最强的时间,为它出飞后最关键的一步准备了充分的体力——艰难地挤开总苞片之间的狭缝,经由螺旋通道进入花序腔内,这时的小蜂几乎全成了缺翅、断肢、断触角的伤残者,接着便在每朵花产一个卵,共可产下上千个卵,或者进入雌株花序的蜂为上千朵花传粉后满腹怀卵而死去,通常死于总苞区。小蜂出飞的时机与大气湿度、温度、气流的升腾以及薛荔新花序分泌化学引诱物质等因素有关,按时出飞使它的洁身、飞翔、钻入花序、产卵等一系列活动在最佳的环境条件下完成。设想如果在傍晚出飞,那么它遇到的将是难辨方向的黑暗、气团下降、湿度上升、泌香减少等不利因素,将使它的生活史循环难以完成,节律的生物学意义便在于此,那么这一节律是如何建立的呢?

3.2 小蜂以清晨的光线为节律的启动因子

颠倒昼夜的实验证实了小蜂的节律是可以被颠倒的,小蜂从卵、幼虫、蛹直到羽化交尾始终在隐头花序内虫瘿中,处于黑暗状态下,只有在总苞片和雄花向四周萎缩即果序开口时才有一束光线得以进入,小蜂即以此为起点,建立起昼夜的节律。所以,节律的启动点

不是中午、下午的光线,而是清晨它能感受到的第一束光线。

3.3 节律在启动前是可以改变或颠倒的,但是,一个正常的或颠倒的节律一旦建立将以其时间表行事,不因出飞时外界明亮与否而改变。

3.4 在实验条件下,同一种群(果序)中可以并存 2 种独立的节律。

3.5 种群中有一小部分能及时调整其节律以适应当天提早的光照。这在自然状态下是很有现实意义的。风和日丽的晴好天气,天亮得较早,在此情况下先出飞的那部分小蜂在这一天就具有了更充分的活动时间,它们可以优先寻找幼花序以产卵。这也是薛荔榕小蜂的一种适应对策。

3.6 通过本系列实验也取得了一些常规数据,如每果序平均重 69.6 g, 8 d 后降为 46.75 g; 从中飞出 1190 只雌蜂,最多可达 2137 只;持续出飞 8 d, 第 2、3 天为出飞高峰,以 9:00 前后 1—2 h 为最多等等。

3.7 尚有几个无法解释的现象,例如,提早光照使少量小蜂提早出飞的同时为什么大部分小蜂却延迟了出飞;正常情况下开口以后第 2 天小蜂出飞,为什么颠倒昼夜组到第 4 天才有颠倒节律的小蜂出飞,是否意味着尚未开口时,昼夜温差等因素对它节律的形成已起着作用,光照只是作最后的校正,这些都有待于进一步研究。

参 考 文 献

- 1 许再富. 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物. 生物多样性, 1994, 2(1): 21—23
- 2 马炜梁等. 薛荔榕小蜂(*Blastophaga pomilae* Hbl.)与薛荔(*Ficus pumila* L.)的共生关系. 生态学报, 1989, 9(1): 9—14
- 3 Compton S. Fig News. Number 5. 1994
- 4 Corlett R T. The phenology of *Ficus benjamina* and *Ficus microcarpa* in Singapore. *Journal of the Singapore National Academy of Science*, 1984, 13:2
- 5 Corlett R T. The sexual dimorphism in the reproductive phenology of *Ficus grossularioides* Burm. f. in Singapore. *Malayan Nature Journ.*, 1993, 46(3—4): 149—155
- 6 Wiebes J T. Agaonidae(Hymenoptera chalcidoidea) and *Ficus*(Moraceae): fig wasps and their figs X(wiebesia). *Proc. Kon. Ned. Akad. V. Wet.* 1993, 96(1), 91—114