

粗叶榕—爪哇榕小蜂共生体系的研究

于 慧, 赵南先, 陈贻竹, 胡晓颖

(中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650)

摘 要: 粗叶榕是榕属灌木或小乔木, 雌雄异株。一年到头皆有不同发育阶段的花序, 序内开花同步, 株内开花异步。雌花序有长柱雌花平均为 641.2 枚, 雄花序中有短柱雌花(瘿花)平均为 488.2 枚, 自然状态下结实率和成虫率分别为 51.37% 和 36.11%。榕小蜂科的爪哇榕小蜂是粗叶榕的传粉者, 是共生体系的真正的互惠共生伙伴。二者在形态结构、生理功能上高度互适, 粗叶榕必须依靠爪哇榕小蜂的传粉才能获得有性生殖; 而爪哇榕小蜂又必须依赖粗叶榕的短柱头雌花作为繁殖后代的场所, 才能获得种群的繁衍。

关键词: 粗叶榕; 爪哇榕小蜂; 共生体系

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2003)06-0573-04

A study of symbioses between *Ficus hirta* and *Blastophaga* (B.) javana

YU Hui, ZHAO Nan-xian, CHEN Yi-zhu, HU Xiao-ying

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: *Ficus hirta* is dioecious, belongs to a kind of shrub or small tree in Subgenus *Ficus*. Its syconia blossom and bear fruit all year round, synchronously in syconia and asynchronously intra-tree. In the female syconium there are averagely 641.2 long-styled female flowers; in the male syconium averagely 488.2 short-styled (gall ones); under the natural condition its fruit-bearing and gall-producing rates are 51.37% and 36.11% respectively. *Blastophaga* (B.) javana is the pollinator of *F. hirta* and a legitimate companion of the mutualism system. They suit each other quite well in structure and physiological function. *F. hirta* must depends on the pollination of *Blastophaga* (B.) javana to complete its sexual reproduction. Meanwhile the fig wasps are dependent upon the gall flower (short stigmas) of the fig, in which their eggs and larvae and pupa develop.

Key words: *Ficus hirta*; *Blastophaga* (B.) javana; mutualism system

粗叶榕(*F. hirta*)灌木或小乔木,为榕属无花果亚属植物(张秀实等,1998),主要分布于广东、广西、云南和贵州村寨附近旷地或山坡林边,多数生长在上层乔木,下层草本植物的半荫蔽环境。榕属植物统称榕树,是热带森林中的一类关键种植物(许再富,1994;杨大荣,1999),每一种榕树专一地由一种小蜂传粉,极少例外,这种共生关系已发展到一对一、不能互缺的高级阶段,在形态、生理、生态、行为

等各方面已全面适应,为协同进化的研究提供了理想的实验材料(马伟梁,1997)。粗叶榕与其他榕属植物一样皆为隐头花序,依赖专一互惠共生的昆虫传粉(Wiebes,1979)。粗叶榕分布广泛,实验材料易得,具有重要的药用价值,对它的观察及研究却很少见报道,为此我们对广东的粗叶榕和传粉昆虫的关系进行观察和研究,以期为此类共生体系的研究提供基础材料。

收稿日期: 2002-12-11 修订日期: 2003-04-21

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目

作者简介: 于 慧(1974-),女,黑龙江五常人,在职博士,进化生物学专业,主要从事物种间协同进化及植物系统学研究。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 粗叶榕 雌雄异株。榕果成对腋生或生于已落叶枝上,有时在同一节上有 3 枚或 4 枚榕果,中间的 1 枚或 2 枚榕果通常受挤压而变形,但里面的结构不变。孔口呈脐状突起,口部由苞片覆盖。最外层 3~5 片褐色坚硬;内部苞片颜色逐渐转淡,粉红色,通常为 30~50 枚,层层叠叠构成榕小蜂进入花序的通道;最里面的苞片为白色,细长,边缘有锯齿,并有黏液,数目在 60~120 之间。孔口开裂时外层苞片通常向外展开,而内层苞片通常向内展开,构成榕小蜂进出花序的通道。雄株花序含有雄花和短柱雌花(瘿花),雄花通常分布在内壁孔口接近苞片的区域,在内壁有星散分布的情况,几率约为 0.02。雄蕊 1~3 枚,通常为 2 枚。迟育。瘿花存在于花序内部,子房球形,花柱侧生,短,柱头漏斗形。雌株花序内只有长柱雌花,它分布于整个花序内部,与瘿花类似,与瘿花最明显的区别是花柱较长,柱头棒形具微毛。

1.1.2 传粉昆虫 爪哇榕小蜂(*Blastophaga* (B.) *javana*)为粗叶榕的专一性互惠共生伙伴,是粗叶榕的专性传粉者(Hill, 1967; 杨大荣, 1999)。

爪哇榕小蜂雌雄明显二型性,能够作短距离或顺风较长距离飞行,雌虫体长约 1 mm,黑色具翅,头部具复眼和 1 对膝状触角,胸部具足 3 对,前后腿足节发达,腹部具产卵器,体表多毛,依靠体毛携带花粉。雄虫体长约 0.8 mm,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,交尾后通常会死在榕果内。此外,在粗叶榕的榕果内经常可以看到两种非授粉小蜂 *Sycoscapter* sp. 和 *Philotrypesis* sp., 它们在榕果外壁产卵。

1.2 样地和样株

研究地点选择在广州市华南植物所和植物园,位于 23°11' N, 113°11' E, 海拔 20~327 m, 年平均气温 21.8 °C, 属于热带亚热带气候。以植物所 9 枚粗叶榕和植物园 8 枚粗叶榕为样株,观察取材。

1.3 方法

摘取 7 类不同生长期的隐头花序进行室内解剖,体视镜下观察花的结构、昆虫的形态和生物学行为,数目不少于 100 枚:a. 刚结出的隐头花序的果实(雌前期);b. 繁殖雌蜂刚进嫩隐头花果时期的果实

(雌花期);c. 榕小蜂卵、幼虫和蛹及粗叶榕隐头花果内种子发育的青果期(间花期);d. 快成熟的榕果;e. 成熟未出蜂的榕果(雄花期);f. 正出蜂的榕果;g. 成熟落地榕果(花后期)。

2 结果和分析

2.1 花序发育进程

一年到头皆有不同发育阶段的花序,序内开花同步,株内开花异步。榕属植物的隐头花序区别于其它花序的重要特征之一是雄花迟熟, Galil (1968) 根据这一特点并结合榕小蜂的发育把雌雄同株的埃及榕 *Ficus sycomorus* 花序发育进程分成 A—E 期进行表述。具体如下:1. 雌前期(A):雌花瘿花发育至开发之前;2. 雌花期(B):雌花开放受粉,瘿花受卵;3. 间花期(C):果实和榕小蜂发育阶段,雄花渐渐发育成熟;4. 雄花期(D):榕小蜂羽化、交尾,雄花成熟花药开裂;5. 花后期(E):雌性榕小蜂出飞以后,花序体积增大,变红变软成为可食的果实或枯萎掉落。然而,雌雄异株的花序类型同雌雄同株存在着一定的差别,为描述和交流的方便,参照 Galil 的分期标准,雄花序的生长发育分为:雌前期(A);雌花期(B);间花期(C);雄花期(D);花后期(E)。由于雌花序没有雄花,建议雌花果的生长发育分为:雌前期(A);雌花期(B);间花期(C);花后期(E)。对粗叶榕花序发育进程区分如下。

A 期:雌花瘿花发育至开放之前,孔口关闭。粗叶榕叶腋或已落叶枝上常有 2 个花序芽,初时很小,包于 3 枚基生苞片中,随后迅速膨大,突出苞片之外。在雌前期的榕果中,花序中花的数量极多。随着子房的膨大,在以后的生长时期中,瘿花、雌花的数目均变少。

B 期:孔口最外层苞片上翘,孔口开放。标志雌花或瘿花已发育成熟,具备承接花粉和卵的能力,此时小蜂携带花粉受诱导物质诱导进入雌花序花序口总苞片间钻入花序腔为雌花传粉或进入雄花序在瘿花内产卵。

C 期:本期孔口最外层苞片重新关闭。雌花序内雌花接受花粉后,迅速地生长发育,子房乳白色晶莹剔透,本期末雌花变成黄棕色,并形成种子。雄花序中瘿花被产卵后,子房迅速膨大成虫瘿,腔内虫瘿乳白色晶莹剔透,花序进一步成长,到本期末虫瘿变成黄棕色,瘿内小蜂羽化,雄花发育成熟。

D 期:本期以雄花发育成熟,小蜂羽化为主要特征。雄花序变红膨大,达最大体积,原本充满虫瘿和雄花的花序腔略显宽松,孔口开放,苞片失水收缩上翘,出飞孔形成,标志花序进入雄花期,此时花序成为一个开放的结构,空气进入花序腔,雄花花药开裂,榕小蜂羽化、交尾后携粉直接从孔口形成的出飞孔飞出。在雄花期榕果内的瘿花大致有以下 3 种类型:子房干瘪;子房饱满,但里面没有虫,以后有可能发育成种子;子房饱满分别含有授粉小蜂和非授粉小蜂。

E 期:雌性榕小蜂出飞以后,花序体积增大,壁浆汁化变红变软,孔口开放,成为蚂蚁可食的果实,或枯萎掉落。雌花序由间花期直接进入花后期,果质软,颜色红紫,富含种子,种子可随鸟粪传播或枯萎掉落入土。

表 1 粗叶榕花序中各部分的数量

Table 1 The number of the different parts of syconia

花序号 No. of syconia	雌花序 Female syconia		雄花序 Male syconia	
	果实	雌花	虫瘿	瘿花
1	516	636	377	587
2	520	1005	174	381
3	236	824	152	948
4	788	1096	296	914
5	230	732	214	502
6	431	648	188	516
7	121	529	60	242
8	282	447	42	167
9	90	212	70	294
10	80	283	190	331
平均值 Average	329.4	641.2	176.3	488.2
百分率 Rate(%)	结实率 Fruit-bearing rate	51.37	产卵率 Gall-producing rate	36.11

2.2 花序的结实率和产卵率

为了测定花序结实率和产卵率,分别在 2、4、7、9、12 月份采集处于雄花期和花后期的榕果,解剖统计每个花序产生虫瘿和果实的数目,每组实验各进行 10 个花序,结果见表 1。可以看出,粗叶榕花序中花的数量不是很多,雌花序中平均有 641.2 朵雌花,雄花序中平均有 488.2 朵瘿花,自然状态下雌、瘿花结实率和成虫瘿率分别可达 51.37% 和 36.11%,如温度下降,上面的百分率还会更低一些。

2.3 小蜂的行为

2.3.1 羽化和交尾 当榕果孔口开放空气进入花序腔中,虫瘿内的小蜂活跃起来,雌、雄蜂在各自的虫瘿壁上咬出羽化孔。雄蜂先钻出虫瘿,在花序中爬来爬去寻找雌蜂所在的虫瘿交尾。交尾完毕后,雄蜂通常都会留在花序中,直至死亡。受精的雌蜂钻

出虫瘿后爬向孔口。

2.3.2 携粉和出飞 雄花位于花序口,雌蜂从孔口飞出必须要经过雄花区,身上沾满花粉。J. Galil (1977)提到在 *F. carica* 的雌性传粉昆虫 *Blastophaga psenes* 在飞向新的接收榕果之前,对自身有清理行为。我们观察爪哇榕小蜂也存在这一现象,当雌性全身都沾满花粉后,前足对头部及触角有清理行为,后足对翅膀等有自上而下的清理作用,掸掉花粉使翅展开。

2.3.3 钻入花序 出飞的小蜂停在新形成的处于 B 期的花序壁上,通常会在壁上停留一会儿,似乎是要休息一下以待更艰难的行程。接着爬向花序孔钻入花序中,处于雌花期花序孔口虽然开放,但里层苞片的排列还是比较紧密,所以即使雌蜂具备特殊的形态结构,钻入花序仍然是个艰难的历程,体力不支者往往死于通道区苞片之间,进入花序腔者,大多成为缺翅、少腿、断触角的伤残者。

2.3.4 产卵和授粉 进入雌雄花序进行产卵和传粉的授粉小蜂通常为 1~3 个。钻入雄花序的小蜂将产卵器插入瘿花花柱,把卵产于珠被和珠心之间,每个子房仅产 1 枚卵,卵以胚珠中的浆汁为食,瘿花子房迅速膨大成虫瘿。钻入雌花序的小蜂,由于产卵器和花柱不能匹配,因此无法在雌花子房内产卵,在寻觅产卵场所过程中为雌花授了粉,直至力竭死于花序腔中。雌花序成为小蜂死亡的“陷阱”,小蜂为产卵付出了代价。

3 讨 论

粗叶榕与它的传粉昆虫爪哇榕小蜂之间有着一对一的专性共生关系,在形态结构、生理功能、生活史等方面已经完全适应。粗叶榕为小蜂提供栖息的场所并依赖小蜂传宗接代,小蜂为粗叶榕授粉并借宿主得以繁衍。雌雄异株的粗叶榕必须有榕小蜂进入雌花序传粉才能结实,但凡是进入雌花序的小蜂皆不能产卵完成自身的繁殖,粗叶榕的雄瘿株专供榕小蜂栖息而不能结实,二者均为共生双方作出了“牺牲”,从而使种群得到繁衍(李宏庆,2000)。

粗叶榕花序通道较长,总苞片之间结合紧密、花序孔口的开合只容许有特定结构的传粉者进入(其他寄生小蜂只能在壁外产卵),榕小蜂特化的形态结构与宿主花序结构相吻合,产卵管只能在相应长度的瘿花子房内产卵,雄花迟育与榕小蜂成熟出飞携

带花粉为雌花授粉相适应。作者在观察过程中发现有雌性传粉小蜂卡在花序孔口,头部朝向花序腔,估计其在孔口已经关闭或关闭末期来到花序而未能进入,由此,口部苞片可以调节小蜂进入花序时期使之与花药开裂同步,这是保证传粉和产卵获得最大成功的一种机制。

在榕与榕小蜂的共生体系中,如小蜂几天内不能找到宿主,会死亡(Ramirez,1970)。但如果一棵榕树在一段时间内不能被传粉,它可以活到另一时期再接受传粉。在这一意义上讲,榕树是有利的。但如果没有这专一的传粉者,这种共生关系将不能维持。所以,榕树可以在一年的任何时期结果,来避免这一情况的发生。粗叶榕一年到头树上皆有不同发育阶段的花序,保证在一年的任何时期都有适合于传粉者幼虫生存的花序,同时也保证粗叶榕一年四季都有种子生成。序内开花同步,株内开花异步还可使种群内的雌花期和雄花期相对延长,从而提高整个种群的传粉率和产卵率。这也是榕和榕小蜂在长期进化过程中形成的一种适应性机制。

参考文献:

- 李宏庆,陈勇,鲁心安,等. 2000. 辟荔榕小蜂繁殖的代价[J]. 昆虫知识, 37(5): 302—303.
- 杨大荣. 1999. 我国对榕小蜂与榕树协同进化研究的进展[A]. 见:李晓明. 资源昆虫学研究进展[C]. 昆明: 昆明科技出版社, 22—29.
- 张秀实,吴征镒,曹子余. 1998. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 23(1): 160—165.
- Galil J, Eisikowitch D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa[J]. *Ecology*, 49(2): 69—259.
- Galil J, Neeman G. 1977. Pollen transfer and pollination in the common fig (*Ficus carica* L.)[J]. *New Phytol.*, 79: 163—171.
- Hill HD. 1967. Figs of Hong Kong[M]. Hong Kong University Press.
- Ma WL(马炜梁), Chen Y(陈勇), Li HQ(李宏庆). 1997. A summarize of the study on fig trees and its pollinators(榕树及传粉者研究综述)[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 7(2): 209—215.
- Ramirez WD. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae)[J]. *Evolution*, 24: 680—691.
- Wiebes JT. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators[J]. *A Rev Ecol Syst*, 10: 1—2.
- Xu ZF(许再富). 1994. *Ficus* a keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of south Yunnan(榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物)[J]. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), 2: 21—23.
- Yang DR(杨大荣), Li ChD(李朝达), Han DB(韩灯保), et al. 1999. The effects of fragmenting of tropical rainforest on the species structure of fig wasps and fig trees, China (热带雨林片断化对榕小蜂和榕树物种的影响)[J]. *Zoological Research*(动物学研究), 20(2): 126—130.
- 23(1): 63—65.
- Wu YX(吴毅歆), Xie QH(谢庆华). 2001. Study on tissue culture of explants from *Amorphophallus albus* under different conditions(白魔芋不同外植体的组培和分化条件初探)[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯), 37(6): 513—514.
- Xiao GL(肖关丽), Yang QH(杨清辉), Li FS(李富生), et al. 2002. Study on endogenous hormones in different leaf nodes of sugarcane(甘蔗不同叶位幼叶鞘内源激素与愈伤诱导率关系研究)[J]. *Seed*(种子), (1): 6—8.
- Xu G(徐刚), Wang CL(王彩莲), Shen M(慎玫), et al. 1994. Shoot tips culture and plants regeneration in *Amorphophallus konjak* in vitro(魔芋茎尖组织培养和植株再生的研究)[J]. *Biotechnology*(生物技术), 4(1): 19—21.
- Zen ZC(曾昭初), Luo HY(罗鸿源), Ge JH(葛菁华), et al. 1994. Tissue culture of konjak plants(魔芋组织培养技术研究初报)[J]. *Guizhou Agricultural Science*(贵州农业科学), (5): 19—21.
- Zen ZC(曾昭初), Gao X(高翔), Luo HY(罗鸿源), et al. 1997. Rapidly reproductive technique of tissue culture of konjak plants(白魔芋组织培养快速繁殖技术的研究)[J]. *Guizhou Agricultural Science*(贵州农业科学), 25(1): 28—31.
- 何家庆. 1995. 魔芋栽培及加工技术[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 73—78.
- Liu J(柳俊), Xie CH(谢从华), Yu ZS(余展深), et al. 2001. Research on the propagation of *Amorphophallus* in vitro(魔芋离体繁殖研究)[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*(华中农业大学学报), 20(3): 283—285.
- Peng CC(彭昌操). 2000. The callus induction culture of *Riviera Glanturum Amorphophallus rivieri*(花魔芋愈伤组织诱导研究)[J]. *Journal Hubei Institute for Nationalities*(Nat. Sci.) (湖北民族学院学报(自然科学版)), 18(3): 1—3.
- Su CG(苏承刚), Zhang XG(张兴国), Zhang SL(张盛林). 2001. Tissue culture of *Albus guripingensis*(桂平魔芋组织培养研究)[J]. *Journal of Southwest Agricultural University*(西南农业大学学报), 23(3): 228—229.
- Wang PH(王平华), Xie QH(谢庆华), Wu YX(吴毅歆), et al. 2001. Study on conditions for differentiation tissue culture on different explants from *Amorphophallus albus*(白魔芋不同外植体组培分化条件研究)[J]. *Journal of Southwest Agricultural University*(西南农业大学学报),

(上接第 557 页 Continue from page 557)

研究工作,特此致谢!

参考文献: