

# 聚果榕雄花前期隐头果内小蜂瘿花分布格局的初步研究

翟树伟<sup>1,2</sup>, 杨大荣<sup>1\*</sup>, 彭艳琼<sup>1</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:** 雌雄同株榕树聚果榕隐头果内的瘿花在雄花前期分层明显, 根据花梗长度的不同, 可分为 3 层: 靠近果腔的内层 (花梗长度为  $5.13 \pm 0.65$  mm), 中层 (花梗长度为  $3.60 \pm 0.47$  mm) 以及靠近果壁的外层 (花梗长度为  $1.32 \pm 0.15$  mm)。3 个层次的瘿花子房大小明显不同, 内层瘿花子房显著大于中层和外层子房。各种小蜂所占据的瘿花子房大小也存在较大差异: *Platyneura testacea* 显著大于其它各类小蜂所在子房的大小, *P. mayri* 的瘿花子房大小与 *Apocrypta westwoodi* 和 *Apocrypta* sp. 差别不大, 却显著大于 *P. agrimensis* 与传粉榕小蜂。传粉榕小蜂所在的瘿花子房倾向于分布在内层以及中层, 而非传粉小蜂则多居于外层瘿花子房中, 造瘿者 *P. testacea* 所在的瘿花分布格局与其它非传粉小蜂的不同, 而与传粉榕小蜂的相似。无论是造瘿类还是寄生类非传粉小蜂对榕树种子和传粉榕小蜂种群发展均不利。

**关键词:** 雌雄异株; 传粉榕小蜂; 非传粉榕小蜂; 共存; 聚果榕

中图分类号: S718.7

文献标识码: A

## Distribution Patterns of Galls with Different Fig Wasps in Syconium of Monoecious *Ficus racemosa*

ZHAI Shu-wei<sup>1,2</sup>, YANG Da-rong<sup>1</sup>, PENG Yan-qiong<sup>1</sup>

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223 Yunnan, China

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039 China)

**Abstract** *Ficus racemosa* Linn. is monoecious, there exist several flower layers in figs at the stage of pre-post flora. According to the pedicel length, the galls are classified into three layers: galls projected into the cavity are named as inner layer (the length of pedicel is  $5.13 \pm 0.65$  mm), then intermediate layer (the length of pedicel is  $3.60 \pm 0.47$  mm), galls next to the fig wall belong to the outer layer (the length of pedicel is  $1.32 \pm 0.15$  mm). The size of ovaries in the different layers are not the same; the ovaries in the inner layer are significantly bigger than those in intermediate and outer layer. The ovaries are also with the different sizes the wasps. The ovaries contained *Platyneura testacea* are the biggest; they are significantly larger than the others. The ovaries occupied by *P. mayri* are larger than those by *P. agrimensis* and pollinators, but there exist little difference between *Apocrypta westwoodi* and *Apocrypta* sp. The distribution of ovaries contained pollinators are almost in inner and intermediate layers, but the non-pollinators are inclined to live in the outer layers. Specially, as gallmakers *P. testacea* are different to other non-pollinators, they prefer live in the ovaries of inner layer, which is quite similar to pollinators.

**Key words** monoecious; pollinator; non-pollinator; coexistence; *Ficus racemosa*

收稿日期: 2007-02-13

基金项目: 国家自然科学基金 (30571507, 30200220)

作者简介: 翟树伟 (1982—), 女, 山东淄博人, 硕士. 主要研究方向: 进化生态学.

\* 通讯作者.

作为研究物种协同进化关系的模式系统,榕树与榕小蜂互惠共生系统的研究已经持续了将近半个世纪。互惠系统虽然对组成共生系统的双方均有利,但是它们之间也存在着对共同资源竞争的负面关系<sup>[1-2]</sup>。在世界所知的 750 种榕树中,雌雄同株榕树占据了一半<sup>[3-4]</sup>。在这种繁育系统的榕树中,隐头果内的每朵小花既可以形成种子,也可以养育榕小蜂<sup>[5-6]</sup>,分别完成榕树的雌性功能与雄性功能。传粉榕小蜂将产卵器插入小花柱头进行产卵,卵只有产到珠被与珠心之间的小花子房内才能取食胚乳发育成为幼虫<sup>[7]</sup>,种子的形成也必须依赖传粉小蜂的授粉才能完成。因而隐头果产生的种子数量与传粉小蜂数量的多少就成为衡量资源分配冲突的一个最直接的方面。为此,在争夺共同繁殖资源的情况下,一方适合度的增加势必会减弱另外一方的适合度,当有限的资源不能在共生体系之间(榕树-榕小蜂)得到分配上的平衡时,最终将导致互惠共生系统的衰退甚至崩溃。怎样分配隐头果有限的小花资源成为研究维持榕蜂共生体系稳定的核心问题<sup>[8-13]</sup>。Anstett<sup>[14]</sup>认为雌花子房在隐头果内的空间位置可能是平衡小花资源分配的一个重要因素。在雌雄同株榕树隐头果的接受期,雌花可以分成几个层次:长花梗的雌花具有较短的花柱,短花梗的雌花具有较长的花柱<sup>[15-17]</sup>,这种长短互补使柱头处于同一个平台上,极利于进入隐头果的传粉雌蜂的产卵以及授粉活动。榕果成熟时,靠近果腔的雌花多产生小蜂,而靠近果壁的小花多形成种子<sup>[13,17-19]</sup>。Jousellin<sup>[20]</sup>等对传粉小蜂的产卵模式进行了研究,在接受期传粉小蜂进入隐头果产卵,倾向于将卵产到靠近果腔的雌花子房内;而在隐头果的雄花期,雌花的花柱已经失去了作用,花梗长度的不同成为影响小花层次的最主要因素<sup>[21]</sup>。

本文依照雌花花梗长度不同所造成的瘿花子房分层现象,研究了西双版纳聚果榕隐头果内各种不同小蜂所在瘿花子房的空间分布规律,以获得非传粉小蜂之所以能够与该共生系统长期稳定共存的因素。

1 材料和方法

1.1 材料

聚果榕 (*Ficus racemosa* Linn.), 隶属于桑科 (Moraceae) 榕属 (*Ficus*) 聚果榕亚属 (*Subgen. sycomorus*)。乔木,高达 25~30 m,雌雄同株;叶薄革质。

椭圆形倒卵形至椭圆形或者长椭圆形,先端钝尖或渐尖,基部楔形微钝,叶面深绿色,无毛,背面浅绿色,稍粗糙。榕果聚生于老茎上的瘤状短枝,梨形;雄花花被片 3~4 雄蕊 2。研究的昆虫种类见表 1。

表 1 聚果榕内的小蜂种类以及生物学特征

| 亚科           | 种类                           | 生物学特性          |
|--------------|------------------------------|----------------|
| Agaoninae    | <i>Ceratosolen fusciceps</i> | Pollinator 传粉者 |
| Sycoryctinae | <i>Apocrypta westwoodi</i>   | Parasite 寄生者   |
|              | <i>Apocrypta</i> sp.         | Parasite 寄生者   |
| Sycophaginae | <i>Phytomyza testacea</i>    | Gallmaker 造瘿者  |
|              | <i>Phytomyza mayri</i>       | Gallmaker 造瘿者  |
|              | <i>Phytomyza agrimensis</i>  | Gallmaker 造瘿者  |

1.2 研究方法

1.2.1 生物学特性观察 在西双版纳热带植物园,选取 3 株聚果榕观察小蜂的产卵情况。当寄生聚果榕的所有小蜂都频繁出现在隐头果周围产卵时,在同株树上确定一批聚果榕隐头果,当隐头果发育至雄花期尚未出蜂时采摘带回实验室,用 75% 酒精固定,防止出蜂。

1.2.2 瘿花特征测量 在实验室内测量并记录隐头果的直径、轴长以及果腔的大小。将隐头果平均分为四份,按花梗长度将瘿花分为 3 个层次:靠近果壁(花梗长度为  $1.32 \pm 0.15$  mm)的为外层,突出在果腔(花梗长度为  $5.13 \pm 0.65$  mm)的为内层,中间(花梗长度为  $3.60 \pm 0.47$  mm)的为中层。每份每层取 7~8 朵瘿花,最终每层解剖记录 30 朵瘿花。按顺序放到培养皿中。借助 Olympus (SZX 12-3141) 体视显微镜,测量并记录子房的长度、宽度以及花梗的长度。

1.2.3 小蜂种类鉴别记录 将尚未出蜂的瘿花解剖,挑出小蜂,在 Olympus (SZX 12-3141) 体视显微镜下鉴别并记录相应小蜂种类。

1.3 数据分析方法

(1)雄花期榕小蜂所在子房类似于球体,因此将所测量到的子房长宽进行换算,转化成子房体积:  $V = 4/3\pi[(子房长 + 子房宽)/4/3]$ 。(2)利用 SPSS 和 EXCEL 软件做相应的数据统计与方差分析,利用 Oneway ANOVA 比较不同层次子房体积以及不同小蜂所在子房体积是否具有差异,然后运用 Tamhane's T2 做多重比较分析。

2 结果与分析

2.1 3 个层次瘿花子房体积大小比较

各层次的瘿花子房体积具有明显的差异。内层

的子房体积显著大于中层和外层的, 而中层和外层的瘿花子房体积无显著差异 (图 1)。果腔相对宽松的生长空间可能是形成内层瘿花子房体积较大的原因。

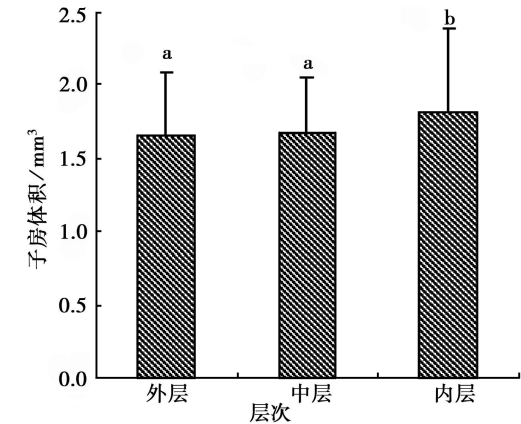


图 1 不同层次小蜂所在瘿花子房体积

注: 不同的字母表示二者间有显著差异, 相同的字母表示二者间差异不显著, 用 One way ANOVA 法检验在 0.05 水平上差异不显著。

2.2 不同种类小蜂瘿花子房体积大小的比较

不同种类的小蜂分别制造不同大小的瘿花子房 (图 2)。造瘿者 *P. testacea* 的瘿花子房体积最大, 显著大于其它小蜂。 *P. mayri* 的瘿花子房体积显著大于 *P. agrauensis* 和 *C. fusciceps*, 但与 *A. westwoodi* 和 *Apocrypta* sp 差异不大。 *C. fusciceps* 与 *P. agrauensis* 的瘿花子房体积大小没有显著差异。

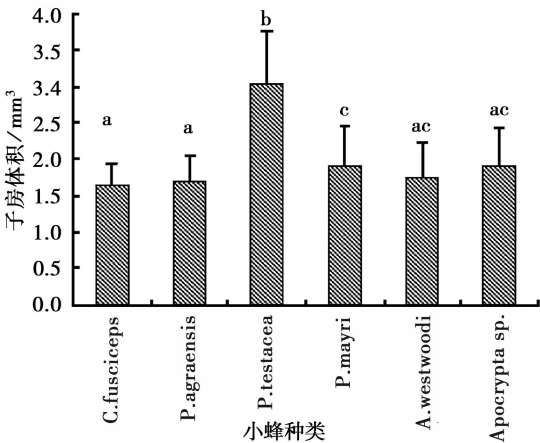


图 2 不同小蜂所在瘿花子房体积

注: 不同的字母表示二者间有显著差异, 相同的字母表示二者间差异不显著, 用 One way ANOVA 法检验在 0.05 水平上差异不显著。

2.3 隐头果内不同种小蜂瘿花的空间分布规律

隐头果内不同种小蜂所在瘿花子房具有明显的空间分布规律 (表 2)。传粉榕小蜂在 3 个瘿花层次中占有绝对的优势, 而以外层瘿花中分布最少, 占此层总数的 52.0%, 显著低于中层与内层的数量;

而非传粉小蜂总数量在外层瘿花占有较大的比例, 为 45.9%, 明显比其它 2 层高。各种非传粉小蜂在隐头果内的分布各自也具有一定的规律。 *P. testacea* 作为造瘿者, 绝大多数小蜂位于中层与内层的瘿花子房内, 其分布方式类似于传粉小蜂; 而其它非传粉小蜂的瘿花分布格局与上述二者不同, 都是由外层瘿花向内层瘿花呈现逐渐减少的现象, 其中, *P. mayri* 与 *A. westwoodi* 的后代小蜂分布在外层数量最多, 与中层和内层瘿花内的分布数量具有显著的差异; *P. agrauensis* 与 *Apocrypta* sp 所在瘿花大部分分布于外层以及中层, 内层数量非常少。

表 2 不同层次中各种小蜂所占数量百分比

| 小蜂种类                 | 各层中小蜂数量百分比 /%     |                   |                   |
|----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
|                      | 外层                | 中层                | 内层                |
| <i>C. fusciceps</i>  | 52.0 <sup>a</sup> | 87.7 <sup>b</sup> | 87.0 <sup>b</sup> |
| <i>P. agrauensis</i> | 9.2 <sup>a</sup>  | 6.2 <sup>a</sup>  | 0.8 <sup>b</sup>  |
| <i>P. testacea</i>   | 0.2 <sup>a</sup>  | 0.7 <sup>a</sup>  | 9.8 <sup>b</sup>  |
| <i>P. mayri</i>      | 18.0 <sup>a</sup> | 3.3 <sup>b</sup>  | 0.8 <sup>b</sup>  |
| <i>A. westwoodi</i>  | 14.8 <sup>a</sup> | 0.8 <sup>b</sup>  | 0.7 <sup>b</sup>  |
| <i>Apocrypta</i> sp  | 3.7 <sup>a</sup>  | 0.8 <sup>a</sup>  | 0.0 <sup>b</sup>  |

注: 每行中不同的字母表示差异显著, 相同的字母表示差异不显著, 用 One way ANOVA 法检验在 0.05 水平上差异不显著。

3 讨论

雌雄同株榕树的隐头果内雌花分层明显。通常为了方便, 大都分为 3 层: 靠近果壁的为外层, 靠近果腔的为内层, 中间的为中间层<sup>[14-18]</sup>。一般情况下, 在雌雄同株榕树上寄生的非传粉小蜂种类数要明显的高于雌雄异株, 而且通常雌雄异株榕树隐头果内的瘿花层次较少, 因此 Kerdelhue 等<sup>[22]</sup>认为子房层次的减少可能是限制非传粉小蜂发生的重要因素。本研究首次揭示聚果榕隐头果内不同种小蜂所在瘿花子房的空间分布规律。

3.1 瘿花子房大小对榕小蜂的影响

研究结果表明, 内层瘿花具有较大的子房体积, 这与 Anstett<sup>[21]</sup>的实验结果一致。生活在内层大瘿花中的小蜂具有较大的竞争优势。首先, 它们的个体一般较大, 所怀卵的数量也较多<sup>[23]</sup>, 因此当它们出果寻找新的寄主以及产卵的过程中就会比其它的同类小蜂具有更高的适合度; 其次, 内层瘿花所处空间较大, 有利于雄虫的爬行, 因而与其它层次相比, 此层瘿花中的雌蜂具有更多的交配机会, 这对整个榕-蜂共生体系来说是非常有益的, 因为只有交配过的雌蜂才能产下雌性个体, 而且雌性传粉榕小蜂

是榕树唯一的传粉者;再次,内层瘦花中的小蜂能够快速出蜂,当雄虫打好离开隐头果的通道后,内层的雌蜂很快就能飞离榕果,有利于逃避外界昆虫的捕食(如蚂蚁等),而且它们在寻找寄主以及产卵时会比后出蜂的小蜂具有更多的时间,这对于寿命较短的榕小蜂来说具有重要的意义<sup>[21]</sup>。

### 3.2 影响榕小蜂制造不同大小瘦花子房的因素

不同小蜂所在的瘦花子房大小具有较大的差异。非传粉小蜂根据食性可以分为以下 3 个类群:把卵产到没有其它小蜂的雌花子房内,与传粉小蜂和种子竞争资源的造瘦者;把卵产到已经有其它小蜂卵的瘦花子房内,靠寄生小蜂幼虫进行生长发育的寄生者;还有一种就是不寄生小蜂幼虫,但是依靠前者所制造的瘦花,与先产卵的小蜂争夺瘦花资源的寄居<sup>[24]</sup>。寄生在聚果榕上的非传粉小蜂,造瘦者有 3 种:*P. testacea*, *P. mayri* 以及 *P. agraensis*, 而 *A. westwoodi* 与 *Apocrypta* sp 是寄生者<sup>[25-26]</sup>。*P. testacea* 在传粉榕小蜂之前便到达隐头果产卵,使部分小花子房异常膨大,花梗明显伸长,占据了果腔内较大的空间,是与传粉榕小蜂争夺雌花资源的最强劲竞争者;而 *P. mayri* 在传粉榕小蜂产卵前后都可以在隐头果上产卵,此时可以利用的小花资源在数量上已经受到了限制,因此它的竞争力相对 *P. testacea* 要弱些,本文研究发现,这 2 种非传粉小蜂所在的瘦花子房体积都要显著大于传粉榕小蜂,而最后才产卵的 *P. agraensis* 所在瘦花子房体积与传粉榕小蜂没有显著差异。可见小蜂所在瘦花的大小受到它们产卵顺序(即相对的产卵时间)的影响,越早产卵的造瘦者可以获得越宽松的生长空间。传粉榕小蜂与两种寄生者 *A. westwoodi* 与 *Apocrypta* sp 的瘦花子房体积并没有显著差异,原因可能由于这 2 种非传粉小蜂都是寄生传粉榕小蜂的幼虫进行生长发育。由此可见,小蜂的食性以及产卵顺序可能是影响瘦花子房大小的重要因素。

### 3.3 瘦花分层原因及意义

在聚果榕隐头果果腔内,不同的小蜂分别倾向于占据不同层次的瘦花进行发育。一般规律是传粉榕小蜂倾向于占据比较靠近果腔的瘦花子房,非传粉小蜂除了 *P. testacea*, 都倾向于在外层瘦花子房内生长发育。本文所获得的传粉榕小蜂在隐头果内的分布格局与 Jouse lin<sup>[20]</sup> 等通过放蜂控制实验所得到的结果一致。聚果榕上寄生的非传粉小蜂都是在果外产卵,果态的变化可能是限制它们在内层子房中

产卵的原因。随着隐头果的增大,各种非传粉小蜂按照不同的顺序到达榕果产卵,而它们的产卵器长度也是不等的,越是后来产卵的小蜂具有越长的产卵器,这可能是在榕—蜂共生体系长期的进化过程中,它们跟随榕果的特征变化而发生的相应进化,榕果果壁的增厚限制了它们在内层子房中产卵,因而在不同的果壁厚度产卵的非传粉小蜂都把卵产到相同层次的瘦花子房内<sup>[27]</sup>。果外产卵的小蜂通常要受到其它昆虫以及外界因素的干扰。因此,在产卵的过程中,蚂蚁等有害昆虫的袭击,减少了它们的产卵时间。在有限的时间内,如何将卵产到合适的位置成为一个非常关键的问题,即使它们的产卵器长度足以到达所有的瘦花子房。如果将卵产到内层子房内,在以后的生长发育中它们将获得空间以及交配上的优势,而将卵产到外层子房中,它们又将获得时间上的优势,而且产卵器到达外层子房产卵将比深入内层产卵更加方便,因为在发育过程中瘦花为了竞争空间,相邻瘦花间排列紧凑,非传粉小蜂想通过这些障碍到达内层产卵是非常困难的。因此相比来说,将卵产到外层子房内具有更高的适应性。

因此,作者认为子房分层使在隐头果内的不同小蜂间形成了空间上的生态位,较多的子房层次就会养育较多的非传粉小蜂,当雌雄同株榕树向雌雄异株进化时,子房层次减少使非传粉小蜂繁殖资源和空间减少,它们之间的竞争加强,因而种类减少。

综合来说,聚果榕内的小蜂占据不同层次瘦花子房在维持榕—蜂共生体系的稳定方面具有较重要的意义。大部分非传粉小蜂占据外层子房可以减少对传粉小蜂的危害性,维持传粉小蜂种群的稳定,进而保证了榕树的雄性功能;而且各种小蜂所在的瘦花子房大小不同,这说明非传粉小蜂的数量特征只代表了影响榕—蜂共生体系的一个方面,它们所占据的瘦花大小在衡量非传粉小蜂的危害性方面也不可忽视。

### 参考文献:

- [1] Hene E A. Laws governing species interactions? Encouragements and caution from figs and their associates[M] // Keller L. Levels of Selection. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 1999. 209-237
- [2] Herre E A, Knowlton N, Mueller U G, et al. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation[J]. Trends of Ecology Evolution. 1999. 14: 49-53
- [3] Berg C C. Classification and distribution of Figius[J]. Experientia. 1989. 45: 605-611

- [ 4 ] Weiblen G D. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (*Moraceae*) based on ribosomal DNA sequences and morphology [J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87: 1342–1357
- [ 5 ] 杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学 [J]. *动物学研究*, 2001, 22(2): 125–130
- [ 6 ] Weiblen G D. How to be a fig wasp [J]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47: 299–330
- [ 7 ] Grover H, Chopra R N. Observations on oviposition, nutrition and emergence of some fig insects [J]. *Journal of Indian Botanical Society*, 1971, A50: 107–115
- [ 8 ] Bronstein J L. Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction [J]. *Ecology*, 1988, 69: 417–428
- [ 9 ] Jazen D H. How to be a fig [J]. *Annual Review Ecology System*, 1979, 10: 13–51
- [ 10 ] Kathuria P, Ganeshaiah K N, Shaanker R U, *et al*. Is there dimorphism for style lengths in monoecious figs [J]. *Current Science*, 1995, 68: 1047–1049
- [ 11 ] Kathuria P. The pollination biology of monoecious fig trees in India [D]. University of Leeds, 1999
- [ 12 ] Verkerk W. Structure and function of the fig [J]. *Experientia*, 1989, 45: 612–621
- [ 13 ] West S A, Herre E A. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Ildarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism [J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1994, B 258: 67–72
- [ 14 ] Anstett M C, Bronstein J L, Hossaert-McKey M. Resource allocation: a conflict in the fig/fig wasp mutualism [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 1996, 9: 417–428
- [ 15 ] Galil J, Eisikowitch D. Pollination ecology of *Ficus syamorus* in East Africa [J]. *Ecology*, 1968, 49: 260–269
- [ 16 ] Ganeshaiah K N, Kathuria P, Shaanker R U, *et al*. Evolution of style-length variability in figs and optimization of ovipositor length in their pollinator wasps: a coevolution model [J]. *Journal of Genetics*, 1995, 74: 25–39
- [ 17 ] Neftci T J C, Compton S G. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1996, 65: 170–182
- [ 18 ] Johri B M, Konar R N. The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn [J]. *Phytomorphology*, 1956, 6: 97–110
- [ 19 ] Galil J, Eisikowitch D. Studies on mutualistic symbiosis between syconia and cyclophorus wasps in monoecious figs [J]. *New Phytologist*, 1971, 70: 773–787
- [ 20 ] Jousset E, Hossaert-McKey M, Vernet D, *et al*. Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: implications for studies on the stability of the mutualism [J]. *Ecological Entomology*, 2001, 26: 602–608
- [ 21 ] Anstett M C. Unbeatable strategy: constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism [J]. *Oikos*, 2001, 95: 476–484
- [ 22 ] Kerdulhue C, Rasplus J Y. The evolution of dioecy among *Ficus* (*Moraceae*): an alternate hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism [J]. *Oikos*, 1996, 77: 163–166
- [ 23 ] Herre E A. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps [J]. *Experientia*, 1989, 45: 637–647
- [ 24 ] Weiblen G D, Yu D W, West S A. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs [J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, 2001, B268: 651–659
- [ 25 ] 张光明, 杨大荣, 徐磊, 等. 西双版纳聚果榕榕果小蜂种间联结性研究 [J]. *中国生态杂志*, 2003, 22(4): 20–26
- [ 26 ] 徐磊, 杨大荣, 彭艳琼, 等. 西双版纳聚果榕隐头果内小蜂群落结构及种间关系 [J]. *生态学报*, 2003, 23(8): 1554–1560
- [ 27 ] Compton S G, Rasplus J W, Ware A B. African fig wasp parasitoid communities [M] // Hawkins B A, Sheehan W. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1994: 343–370