

doi:10.3969/j.issn.2095-1736.2015.01.018

榕果及其传粉榕小蜂形态特征相关性研究

张媛¹, 陈欢欢², 李宗波³

(1. 西南林业大学 云南生物多样性研究院, 昆明 650224; 2. 中国科学院 西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 3. 西南林业大学林学院 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224)

摘要 榕树和传粉榕小蜂是研究物种协同进化的经典模型, 对分布于云南西双版纳地区的3种榕树的进蜂量、榕果直径、榕果雌花总数进行相关性分析, 并对每种榕树的专一性传粉小蜂的体大小进行了测量。结果表明, 3种榕树的榕果直径与单果进蜂量并无种间相关性。3种榕树的进蜂量、榕果直径、单果雌花数呈现相同的种间规律, 均为垂叶榕 > 高榕 > 钝叶榕, 但3种榕树的传粉小蜂的体大小的对比却不同于其他3个特征, 为高榕 > 钝叶榕 > 垂叶榕。研究结果说明, 在大部分特征上, 榕果与小蜂之间已经产生了种间严格的对应特征, 这一结果为进一步研究榕-蜂系统的稳定机制提供了依据。

关键词 榕树; 榕小蜂; 互利共生; 寄主选择; 体大小

中图分类号 Q948

文献标识码 A

文章编号 2095-1736(2015)01-0018-04

The study of morphological characteristics correlation between fig and pollinating fig wasp

ZHANG Yuan¹, CHEN Huan-huan², LI Zong-bo³

(1. Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223; 3. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract The interaction between pollinating fig wasps (Agaonidae) and their host fig trees (*Ficus*) is a striking example of an obligate pollination mutualism. The experiment was conducted to analyze the interspecific correlation of foundress number, fig diameter and female flower number and the body size of pollinating fig species for each species further was measured. The results showed that there was no intraspecific significant relationship between fig diameter and foundress number for all experimental fig species, and the interspecific comparison of foundress number, fig diameter and female flower number showed the same pattern, which was *Ficus benjamina* > *Ficus altissima* > *Ficus curtipes*. While the body size of pollinating fig wasps showed different pattern, which was *Ficus altissima* > *Ficus curtipes* > *Ficus benjamina*. Results suggested that fig-fig wasps have evolved the interspecific corresponding pattern for most of characteristics. The results could help us for further understanding the stable mechanisms of fig and fig wasps.

Keywords fig tree; fig wasps; mutualism; host selection; body size

榕树是榕属(*Ficus*)植物的总称, 全世界共有750多种。榕树与榕小蜂二者的互利共生关系早在7500万年前就已经形成, 是植物和昆虫之间互惠共生关系最密切、最古老的一对伙伴^[1]。每种榕树通常由一种传粉榕小蜂为其传粉, 传粉榕小蜂依靠榕果小花子房繁

衍后代, 二者之间呈高度专一的互惠共生关系。榕树和榕小蜂之间这种高度特化的互惠关系是研究物种间协同进化的经典材料^[2-3]。榕树一年四季均可挂果, 榕果为兽类、鸟类等食果动物提供了不间断的食物来源, 这为维持热带雨林地区的物种多样性起到了重要作

收稿日期: 2014-05-21; 修回日期: 2014-05-24

基金项目: 国家自然科学基金(31100279); 云南省自然科学基金(2013FD023); 西南林业大学科研启动基金

作者简介: 张媛, 博士, 助理研究员, 主要从事进化生态学研究, E-mail: zyogo@163.com;

通讯作者: 李宗波, 博士, 副教授, 主要从事昆虫生态学及化学生态学研究, E-mail: lzb226@gmail.com。

用^[4]。榕果的发育分为5个时期,分别为:雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和花后期^[2]。其中,雌花期是传粉榕小蜂与隐头果相遇的关键时期,雌花期的隐头果,苞片口松动,并释放种间特异性的挥发性化学物质来吸引其传粉榕小蜂,榕小蜂通过苞片口进入到果内产卵和传粉^[5-6]。榕-蜂是否能够实现繁殖循环,主要取决于榕小蜂是否能准确定位并进入处于雌花期的隐头果,但自然界大多数榕树隐头果花期同步,这就意味着雌蜂必须飞离孕育它的隐头果去寻找其它树上的雌花期的隐头果^[7],而且单种榕树在热带亚热带地区的分布密度一般较低^[8],加之榕小蜂成虫寿命极短暂(一般为数小时至2 d)^[9],这就使得榕-蜂的相遇变得非常困难^[10]。为了促进榕-蜂的相遇,榕蜂进化出了一些特征来促进二者的相遇,例如释放化学物质、苞片口适时地闭合及延长雌花期等^[11]。对于榕树和榕小蜂之间的协同进化关系,前人的研究多是从种内榕-蜂的协同进化来开展的,对于榕果与其传粉榕小蜂种间主要形态特征的相关性对比研究还未开展过,本文对分布于西双版纳地区的3种雌性同株榕树的进蜂量、榕果大小、单果雌花数及传粉小蜂体大小等特征进行了统计,并对种内和种间相关性进行了研究。所得结果有助于进一步研究榕-蜂系统的稳定机制,同时为研究动植物间的协同进化机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究样地位于云南省西双版纳州勐仑植物园,样地平均海拔约600 m,气候分为干季、湿季和雾凉季,干季为3月到5月,湿季为6月到10月,雾凉季从11月到翌年2月,年降雨量为1557 mm,年平均相对湿度为86%,年平均气温为21.4~22.6℃,其中1月为最冷月份,平均气温11.2℃,4月最热,平均气温为33.5℃^[12]。

1.2 研究材料

高榕(*Ficus altissima*)、垂叶榕(*Ficus benjamina*)、钝叶榕(*Ficus curtipes*)均隶属于桑科(Moraceae)榕属(*Ficus*)榕亚属(subgen. *Urostigma*)环纹榕组(sect. *Conosyceae*),均为雌雄同株,乔木。

高榕、垂叶榕、钝叶榕的传粉小蜂分别为 *Eupristina altissima*, *Eupristina koningsbergeri* 和 *Eupristina* sp. 均隶属于膜翅目(Hymenoptera),小蜂总科(Chalcidoidea)榕小蜂科(Agaonidae),均呈性二型现象。雌虫黑色,有翅,雄虫黄色,无翅。

1.3 榕果直径与进蜂量之间的种内关系

3种榕树各选取1株实验树,对其进行物候观测,待榕果发育到雌花期时,榕果苞片口开始松动,肉眼可

见其变化,采集雌花期的自然果,带回实验室进行单果进蜂统计,统计每个榕果果腔内的小蜂数量,夹死在苞片口的小蜂因未成功产卵和传粉,不计算在内,未进蜂的榕果也不计算在内。另外用电子游标卡尺对每个榕果进行直径测量,测量1次后旋转180°再测量1次,取两次测量的平均值。共统计高榕和垂叶榕的榕果各100个,钝叶榕榕果50个。

1.4 不同种榕树的榕果直径、单果雌花总数、传粉小蜂体大小及进蜂量的比较

采集雄花期的榕果,每种榕果30个,将其单果分装在纱网袋内,带回实验室,待小蜂自然出蜂,统计小蜂数量、种子数量及败育花数量,三者相加为榕果雌花总数。每种榕树取10个榕果,每果测量5只自然出蜂的传粉雌蜂,共50只传粉小蜂,放置于70%的酒精中保存,并滴入丙三醇防止其变形,尽快测量其体大小,具体方法是:用体视镜OLYMPUS-SZX12的测微尺测量雌蜂的头长和头宽,头宽取两复眼之间的距离,计算出小蜂头面积,用来估算小蜂体大小^[9]。榕果直径和进蜂量的获取方法同1.3。

1.5 数据处理

采用一般线性模型(GLM)分析单果进蜂量和果径的关系,采用单因素方差分析(ANOVA)中的多重比较(LSD)分析3种榕果间的进蜂量、果直径、单果雌花数及小蜂体大小的差异, $P < 0.05$ 时差异显著。采用IBM SPSS Statistic软件包程序进行数据分析。

2 结果

2.1 榕果直径与单果进蜂量之间的关系

从图1可以看出,钝叶榕的进蜂量为1~4只,多集中在2~3只,榕果进蜂量与榕果直径间无显著相关性(GLM: $P > 0.05$);高榕的进蜂量为1~8只,多集中在2~6只,榕果进蜂量与榕果直径间也无显著相关性(GLM: $P > 0.05$);垂叶榕的进蜂量为1~10只,多集中在2~4只,榕果进蜂量与榕果直径间同样无显著相关性(GLM: $P > 0.05$)。

2.2 不同榕树的榕果直径、单果雌花总数、传粉小蜂体大小及进蜂量的比较

从图2可以看出,钝叶榕、高榕和垂叶榕3种榕果间,进蜂量(图2A)、榕果直径(图2B)、单果雌花数(图2C)3种特征呈现相同的种间规律,种间有显著差异(LSD: $P < 0.05$)。3种特征均为垂叶榕 > 高榕 > 钝叶榕,两两比较的结果表明钝叶榕的这3种特征在垂叶榕和高榕间有显著差异(LSD: $P < 0.05$),而高榕和垂叶榕间无显著差异(LSD: $P > 0.05$)。此外,3种榕树的传粉小蜂体大小两两间均有显著差异(LSD: $P < 0.05$),趋势为高榕 > 钝叶榕 > 垂叶榕(图2D)。

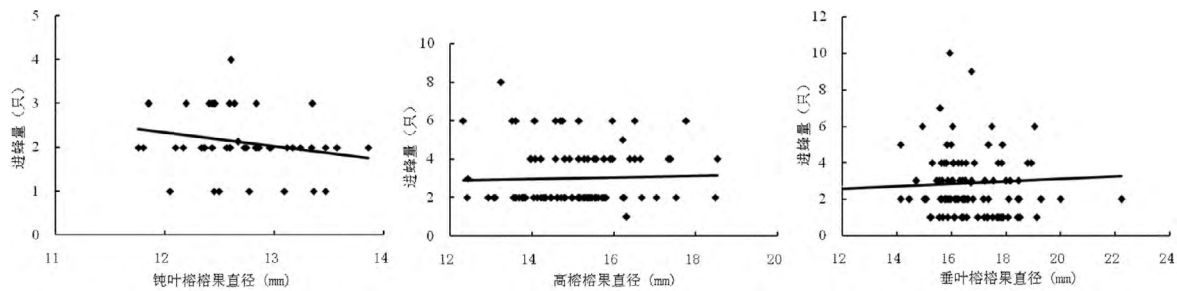


图1 3种榕树的榕果直径与进蜂量的相关性

Fig 1 The relationship between fig diameter and foundresses number for 3 fig species

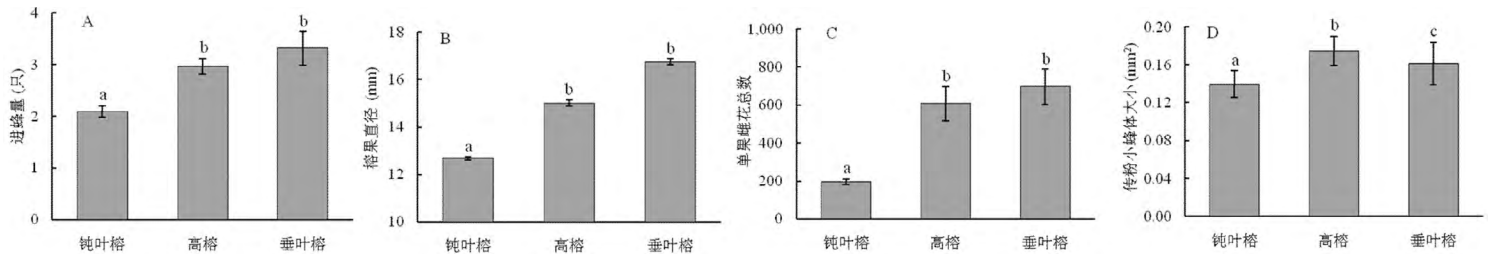


图2 3种榕树的进蜂量(A)、榕果直径(B)、雌花总数(C)及传粉小蜂体大小(D)
(柱状图上的不同字母代表差异显著)

Fig 2 The foundress number (A), fig diameter (B), female flower number of each fig (C) and body size of pollinating fig wasps (D) for 3 fig tree species

3 讨论

在热带地区,单种榕树的种群密度一般较低,导致榕-蜂之间的相遇比较困难^[10],榕小蜂能否找到合适时期的榕果并进入到果腔内产卵和传粉决定着榕-蜂种群能否延续下去。对于榕树来说,除了进化出释放种间专一性的挥发物来吸引其传粉小蜂外^[6],还需要进化出形态上与传粉小蜂匹配的特征来保证榕小蜂能顺利进入果腔^[13]。我们通过研究3种不同的雌雄异株榕树的榕果及传粉榕小蜂的形态特征,探讨榕-蜂系统在种内和种间的特征相关性,选择雌雄同株榕树可以排除榕果性别对进蜂量等的影响。结果表明:对于3种榕树来说,进蜂量与榕果直径均无显著关系,这一结果不同于之前研究的正相关^[14]或先正相关后负相关^[15]的关系,我们分析差异原因是选择的榕树种类不同,或之前研究的样本量过小。我们认为,真正影响传粉小蜂数量的应该是榕果所处的时期,而非榕果直径,因为刚发育到雌花期的榕果所释放的化合物的含量最多,榕小蜂是依靠嗅觉而非视觉来选择进入的榕果^[11],小蜂会进入到定位到的第一个榕果而不会花时间去挑选较大的榕果(selection to rush假说)^[15-16]。

我们的研究还表明:在3种榕树中,在进蜂量、榕果直径及单果雌花数均呈现相同的种间规律,而传粉小蜂种间规律异于其他3个特征。一般来说,较大的榕果包含较多的雌花数量,需要较多的小蜂传粉和产卵,但由于不同榕果的果壁厚度不同,在测定的3种榕树中,由于钝叶榕果壁最厚,所以雌花数量最少,我们认为果壁可能是防止或减少在果壁上产卵的非传粉小

蜂寄生的一种机制。3种特征的对应关系表明:榕-蜂系统不但在互利共生双方之间产生了协同进化机制,在种间也进化出了较为严格的对应特征。但在榕小蜂的大小上,进化出与其他特征不对应的关系,因为榕小蜂在短暂的一生(几小时到2 d)中需要完成交配、采集花粉、出果、寻找寄主树、进果、产卵及传粉等一系列活动^[2,10],所以小蜂寿命对榕-蜂的繁殖成功来说都是非常关键的因素,传粉榕小蜂的体大小决定着体表面积,从而决定其保水能力,最终决定其寿命和飞翔距离^[9,13],所以小蜂的大小成为了一个独立进化的特征。在我们研究的3种传粉小蜂中,高榕传粉小蜂的寿命最长,因为在高榕上有特殊的蜂等果现象,所以高榕小蜂需要进化出较长的寿命来适应这种等待行为^[17]。

对于榕-蜂系统来说,共生双方的每个特征都会影响到二者的繁殖成功和适合度,例如榕小蜂的寿命、榕树的物候影响着榕-蜂相遇的概率^[10,18],榕果的大小决定着可以被何种鸟类捕食从而影响种子传播距离^[4],榕果的苞片结构决定小蜂能成功进入的比例^[19],所以榕-蜂的特征可以看做对环境特征等的适应。采用生态学、生物学、化学等多重方法系统性地研究榕-蜂形态特征的进化将能更加深入地认识二者的进化关系,也可为相似系统的研究提供参考。

参考文献:

- [1] Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, et al. An extreme case of plant-insect co-diversification: figs and fig-pollinating wasps [J]. Syst

- Biol, 2012, 61(6): 1029–1047.
- [2] Weiblen G D. How to be a fig wasp [J]. Annu Rev Entomol, 2002, 47: 229–230.
- [3] Xiao J H, Yue Z, Jia L Y, et al. Obligate mutualism within a host drives the extreme specialization of a fig wasp genome [J]. Genome Biol, 2013, 14: 141.
- [4] Shanahan M, So S, Compton S G, et al. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review [J]. Biol Rev Camb Philos Soc, 2001, 76(4): 529–572.
- [5] Chen C, Song Q, Proffitt M, et al. Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata* [J]. Funct Ecol, 2009, 23(5): 941–950.
- [6] Grison-Pig L, Bessi re J M, Hossaert-McKey M. Specific attraction of fig-pollinating wasps: role of volatile compounds released by tropical figs [J]. J Chem Ecol, 2002, 28(2): 283–295.
- [7] Bronstein J L, Gouyon R H, Gliddon C, et al. Ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study [J]. Ecology, 1990, 71(6): 41–48.
- [8] Mawdsley N A, Compton S G, Whittaker R J. Population persistence, pollination mutualisms, and figs in fragmented tropical landscapes [J]. Conserv Biol, 1998, 12(6): 1416–1420.
- [9] Dunn D W, Yu D W, Ridley J, et al. Longevity, early emergence and body size in a pollinating fig wasp—implications for stability in a fig-pollinator mutualism [J]. J Anim Ecol, 2008, 77(5): 927–935.
- [10] Ware A B, Compton S G. Dispersal of adult female fig wasps: 1. arrivals and departures [J]. Entomol Exp Appl, 1994, 73(3): 221–229.
- [11] Zhang Y, Yang D R, Peng Y Q, et al. Costs of inflorescence longevity for an Asian fig tree and its pollinator [J]. Evol Ecol, 2012, 26(3): 513–527.
- [12] 杨大荣, 王瑞武, 宋启示, 等. 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂季节性变化规律 [J]. 林业科学研究, 2000, 13(5): 477–484.
- [13] Liu C, Yang D R, Compton S G, et al. Larger fig wasps are more careful about which figs to enter—with good reason [J]. PLoS ONE, 2013, 8(9): e74117.
- [14] Anstett M C, Kejellberg F, Bronstein J L. Waiting for wasps: consequences for the pollination dynamics of *Ficus pertusa* L [J]. J Biogeogr, 1996, 23(4): 459–466.
- [15] Patel A, Anstett M C, Hossaert-McKey M, et al. Pollinators entering female dioecious figs: why commit suicide? [J]. J Evol Biol, 1995, 8(3): 301–313.
- [16] Moore J C, Hatcher M J, Dunn A M, et al. Fig choice by the pollinator of a gynodioecious fig: selection to rush, or intersexual mimicry? [J]. Oikos, 2003, 101(1): 180–186.
- [17] Zhang Y, Peng Y Q, Compton S G, et al. Premature attraction of pollinators to inaccessible figs of *Ficus altissima*: a search for ecological and evolutionary consequences [J]. PLoS ONE, 2014, 9(1): e86735.
- [18] Peng Y Q, Compton S G, Yang D R. The reproductive success of *Ficus altissima* and its pollinator in a strongly seasonal environment: Xishuangbanna, Southwestern China [J]. Plant Ecol, 2010, 209(2): 227–236.
- [19] Hu H Y, Liu L M, Ma G C, et al. Permeability of receptive fig fruits and its effects on the re-emergence behaviour of pollinators [J]. Ecol Entomol, 2010, 35(2): 115–125.

(上接 17 页)

- [9] 郑少华. 川黔地区第四纪啮齿动物化石 [M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [10] Allen G M. Some Chinese vertebrates, mammalian [J]. Memories of the Museum of Comparative Zoology of Harvard College, 1912, 40: 201–247.
- [11] Allen G M. Mammals of China and Mongolia [M]. New York: American Museum of Natural History, 1940.
- [12] Hinton M A C. On the voles collected by Mr. G. Forrest in Yunnan; with remarks upon the genera *Eothenomys* and *Neodon* and upon their allies [J]. Annals and Magazine of Natural History, 1923, 9(11): 145–162.
- [13] Hinton M A C. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae), living and extinct [M]. London: British Museum (Natural History), 1926.
- [14] Ellerman J R. The families and genera of living rodents [M]. London: British museum (Natural History), 1941.
- [15] Ellerman J R, Morrison S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946 [M]. London: British Museum (Natural History), 1951.
- [16] Yukibumi K. Morphological variation and geographical and altitudinal distribution in *Eothenomys melanogaster* and *E. uchronatus* (Rodentia, Arvicolinae) in China, Taiwan, Bruma, India, Thailand, and Vietnam [J]. Mammal Study, 2002, 27: 31–63.
- [17] Maddison W P, Maddison D R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis [M]. Version 1.1. <http://mesquiteproject.org>, 2006.
- [18] 王应祥. 中国哺乳动物种和亚种分类名录与分布大全 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2003.
- [19] 马勇, 姜建青. 绒鼠属 *Caryomys* 地位的恢复 (啮齿目: 仓鼠科: 田鼠亚科) [J]. 动物分类学报, 1996, 21(4): 493–497.
- [20] 罗泽润, 陈卫等. 中国动物志: 兽纲第六卷啮齿目下册仓鼠科 [M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [21] 刘少英, 刘洋. 绒鼠系统学研究概况 [J]. 四川动物, 2005, 24(1): 98–103.
- [22] Luo J, Y D, Suzuki H, et al. Molecular phylogeny and biogeography of oriental voles: genus *Eothenomys* (Muridae, Mammalia) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004, 33: 349–362.
- [23] Losos J B. Geomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis lizarda*: an evolutionary analysis [J]. Ecol Monogr, 1990, 60: 369–388.
- [24] Wainwright P C. Functional morphology as a tool in ecological research. In: ecological morphology: integrative organismal biology [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1994.
- [25] Pang J F, Wang Y Z, Zhong Y, et al. A phylogeny of Chinese species in the genus *Phrynocephalus* (Agamidae) inferred from mitochondrial DNA sequences [J]. Mol Phylogenet Evol, 2003, 27: 398–409.
- [26] Bergmann C. Systematic and the origin of species [M]. New York: Columbia University Press, 1847.
- [27] McNab B K. On the ecological significance of Bergman's rule [J]. Ecology, 1971, 52: 845–854.
- [28] 许祥誉. 云南主要生态类型及开发 [M]. 昆明: 云南大学出版社, 1993.
- [29] Muller E F. Basal metabolic rate in primate's the possible role of phylogenetic and ecological factor [J]. Comp Biochem Physiol, 1985, 81(4): 707–711.