

榕小蜂传粉行为对其繁殖的影响

谢晓波^{1,2}, 陶玫², 彭艳琼¹, 徐法健^{1,2}, 杨大荣^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2 云南农业大学植保学院, 云南 昆明 650201)

摘要: 在西双版纳热带雨林中, 对叶榕的传粉榕小蜂不同运载花粉的过程对寄主榕果和自身后代的繁殖都有影响。传粉榕小蜂主动为对叶榕传粉, 在雌株上的榕果内, 榕小蜂传粉使雌花受精发育成种子, 榕小蜂不能在雌果中繁衍后代; 在雄株上的榕果里, 只有雄花和榕小蜂寄生的雌花, 而不能产生种子。从雄花期榕果内出来的传粉榕小蜂雌蜂, 飞到其它雄树上寻找雌花期的榕果产卵繁殖后代, 经过飞翔的一只雌蜂在一个榕果内制造瘿花 353.93±91.72 朵, 最终发育到成虫期的榕小蜂数量为每果 283.28±101.42 只, 平均瘿花率和成蜂率分别是 0.26 和 0.81。通过控制实验阻断繁殖雌蜂的飞行过程, 一只雌蜂在一个榕果内可制造瘿花 446.74±60.06 朵, 完成发育的榕小蜂数量是 386.15±87.46 只, 平均瘿花率和成蜂率分别是 0.31 和 0.88。显然, 飞行运载花粉的代价直接减少了传粉榕小蜂繁育后代的数量。

关键词: 对叶榕; 传粉榕小蜂; 传粉行为; 繁殖

中图分类号: S718.4 文献标识码: A

The Impacts of Pollinating Behaviour of Fig Wasp on Its Reproduction

XIE Xiaobo¹, TAO Mei², PENG Yanqiong¹, XU Fajian^{1,2}, YANG Darong¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, Yunnan, China)

2. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, Yunnan, China)

Abstract Research was carried out on the reproductive impacts of different carry pollen process of fig-pollinating wasp of *Ficus hispida* in the tropical rainforest of Xishuangbanna. The results showed that the pollinator was active pollination and the female figs just produced seeds rather than wasps while the male figs produced wasps and there was a seed inside male fig. The pollinator's foundresses left male floral fig and looked for new receptive fig for reproduction. A foundress averagely made 353.93±91.72 galls, and only 283.28±101.42 wasps were able to complete life cycles. The ratio of galls and wasps was 0.26 and 0.81 respectively. In controlled experiment, a non-flying foundress was introduced inside single fig, which it made 446.74±60.06 galls and finally 386.15±87.46 completed life cycles. The ratio of galls and wasps was 0.31 and 0.88 respectively. In contrast, non-flying foundress always reproduced more offspring than that of flying foundress. This implies that carrying pollen and fly would increase reproductive costs of fig-pollinating wasp.

Key words *Ficus hispida*; fig-pollinating wasp; pollinating action; reproduction

榕树 (*Ficus* spp.) 只有依靠榕小蜂传粉才能完成有性繁殖, 榕小蜂是榕树唯一的传粉昆虫, 传粉榕

小蜂也必须依靠榕果内的雌花子房才能繁衍后代。榕树和榕小蜂之间有着一对一的专性共生关系, 两

收稿日期: 2005-10-25

基金项目: 国家自然科学基金 (30670358, 30571507) 和中国科学院植物园与生物分类学研究项目 (KSCX2-YW-Z-003)

作者简介: 谢晓波 (1981—), 男, 山西运城人, 在读研究生, 农业昆虫和害虫防治专业, 主要研究方向为植物保护和生态学。

* 通信作者: E-mail: yangd@xtbg.ac.cn

者这种互惠的关系早在白垩纪就已建立, 经过长期的协同进化, 二者关系已发展到高度专一, 互不可缺的高级阶段^[1~8]。榕树和传粉榕小蜂为了彼此的种群繁衍, 两者在结构、行为等许多方面已经发生了适应性改变^[9~11]。榕小蜂的传粉模式有主动传粉和被动传粉之分, 通过寄主榕果内花药与胚珠的比率, 以及榕小蜂胸部花粉筐、前足基节上花粉刷的有无, 能判断一种传粉榕小蜂的传粉模式, 主动传粉的榕小蜂通常有两个发达的花粉筐和一对花粉刷, 并且花药与胚珠的比率小于 0.16^[11]。其次榕小蜂的行为和寄主榕果内雄花的排列方式也能反映出传粉的模式, 榕小蜂有积极采粉行为, 而雄花是整齐排列在顶生苞片口的榕树种类常被认为是主动传粉的类型。在榕小蜂中, 大多数的种类是主动传粉的, 极少数种类还保留着祖先原始被动传粉的模式, 这种以主动的传粉为主的模式被认为是榕小蜂协同进化的一个结果^[12, 13]。

对叶榕 (*Ficus hispida* L.), 雌雄异株, 分布在广东、海南、广西、云南和贵州, 国外分布在印度、泰国、马来西亚等地^[14]。国外主要在印度开展过对叶榕的研究, 报道了对叶榕传粉小蜂 (*Ceratosolen sohn si marchali* Mayr) 的生态学和行为学, 以及在雌雄同株榕树上进行的榕树及其传粉榕小蜂繁殖特点的研究^[15, 16]。国内仅本课题组在西双版纳研究了对叶榕的传粉生物学、影响对叶榕及其传粉者繁殖的因素, 以及对叶榕果内榕小蜂群落结构等内容^[17~20]。虽然, Kjelberg 等曾经通过花药与胚珠的比率预测过对叶榕的传粉模式, 但是缺乏对榕小蜂传粉行为学的观察。更值得关注的是, 榕小蜂所有传粉行为学方面的观察目前仍然局限在采粉和散粉两个阶段^[21], 而中间运载花粉的过程, 国内外同行还没有对其开展研究。本研究将通过控制榕小蜂运载花粉的行为来了解这一过程对榕小蜂繁殖造成的影响。

1 研究材料和方法

1.1 研究材料

对叶榕, 灌木和小乔木, 雌雄异株, 枝被糙毛。叶通常对生, 厚纸质, 卵状椭圆形或倒卵状椭圆形, 长 10~25 cm, 宽 5~10 cm, 全缘或有钝锯齿; 榕果少有腋生或生于落叶枝上, 多数生于老茎发出的下垂无叶枝上, 陀螺形, 成熟时黄色, 直径 1.5~3.8 cm, 表面散生苞片和糙毛; 雄花生于雄株榕果内壁近口部, 四周多圈分布, 无花被, 有膜, 雄蕊 1 枚; 瘦

花生于内果腔, 占据果腔 80%, 无花被, 花柱近顶生, 粗短; 雌花生于雌株榕果内, 无花被, 子房红色, 短椭圆形, 花柱长, 被毛, 花间有刚毛。在西双版纳热带植物园中, 选取 4 株对叶榕雄株和 4 株对叶榕雌株作为观察对象, 以其中一株雄树作为控制性放蜂的实验树。

对叶榕小蜂, 雌雄异形。雌虫: 具翅, 体黑色, 一生要交配孕卵、采集榕树花粉、飞出其繁殖果, 寻找对叶榕隐头花序内雌花开放的榕树, 其中一部分雌蜂到新的雌株接受果内传粉, 受精后的雌花最后发育成种子; 另一部分雌蜂到雄株接受果内产卵、繁殖后代。

雄虫: 无翅, 色绛红, 具较发达的生殖器和口器, 一生仅起到与雌蜂交配和为雌蜂开凿出蜂口的作用。

1.2 研究方法

1.2.1 榕小蜂传粉模式的观察 采集接近雄花期榕果, 实验室内剖开榕果, 对雄花的着生方式拍照记录。当看到雌蜂离开瘦花进入果腔时, 把果移到 OLYMPUS-CO1 体视镜下观察传粉榕小蜂的采粉行为及花粉筐和花粉刷的结构。另外从雌树上采摘刚进入传粉榕小蜂的榕果, 带到实验室内, 在体视镜下观察榕小蜂的散粉行为。

1.2.2 雌雄株果内传粉的后果 从雌雄株上采集正处于雌花期的榕果, 在 OLYMPUS-CO11 体视镜下观察雌花结构上的差异, 当榕果发育到间花期的后期阶段, 从不同树上采集、解剖大量榕果, 记录雌果内是否有榕小蜂的后代出现, 雄果内是否有种子出现。

1.2.3 对叶榕单果的放蜂实验 为了使传粉榕小蜂有一段飞行距离, 选择一株孤立的对叶榕雄树, 该树与临近的对叶榕雄株至少相距 200 m, 在实验树结果量较多的时期, 用纱网袋 (20 cm × 20 cm, 120 筛目) 隔离刚结的隐头果, 当榕果发育到雌花期时, 准备蜂源进行单果放蜂试验。本实验用两种方法准备蜂源, 一种是作为对照的蜂源, 直接用在榕果周围盘旋、自然飞翔的传粉榕小蜂雌蜂对隔离单果进行放蜂, 为了保证这部分蜂源有一段距离的飞行过程, 在放蜂的前一天, 移走了试验树上所有成熟或接近成熟的榕果, 并抛弃到远离试验株的地方。次日放蜂时, 直接从实验树上的榕果周围捕捉飞翔的传粉榕小蜂雌蜂对隔离果放蜂, 每个果只放一头雌蜂。另一种蜂源的准备是在放蜂当日, 到其它对叶榕雄

株上采集雄花期榕果,放入隔离袋内让传粉榕小蜂自然羽化、进入袋中,然后取袋内的雌蜂对隔离单果进行放蜂实验,与前一处理不同的是,这部分蜂源没有飞行过程。两个处理放蜂实验均在 2005 年 10 月 8 日一天内完成,经过 38~40 d 的发育,榕果进入雄花期,榕小蜂完成了生活史。一共获得实验果 56 个,其中放飞翔雌蜂的榕果 29 个,放未飞翔雌蜂的榕果 27 个。榕果进入雄花期将被及时采摘,在封闭的纱网袋内,让榕小蜂自然羽化、从榕果进入袋内,再把每个样果内羽化出来的小蜂收集起来置于 75% 的酒精中,作好标签;最后统计雌雄蜂的数量、计数各个样果内的健全瘦花(瘦花壁上有出蜂孔)、败育花、雄花、发育不健全瘦花(瘦花壁上没有出蜂孔,瘦花瘦小、颜色浑浊)的数量等各项指标。

1.2.4 数据分析 由于两个处理所产生的总瘦花数量、榕小蜂数量,以及瘦花率和成蜂率不呈正态分布,因此选择 U 检验方法,对两个处理之间总瘦花数量和榕小蜂数量,相应的瘦花率和成蜂率之间的差异性进行比较,检验不同处理之间总瘦花数量和榕小蜂数量,相应的瘦花率和成蜂率之间是否有差异,以及差异性是否显著。

2 结果与分析

表 1 对叶榕传粉模式的指标

种类	样本量	雌花数量	雄花数量	花粉囊/胚珠	花粉筐	花粉刷	传粉模式
对叶榕	29	1 376.41 ± 323.14	47.96 ± 3.58	0.035	-	-	主动传粉
传粉榕小蜂	20	-	-	-	2个	1对	

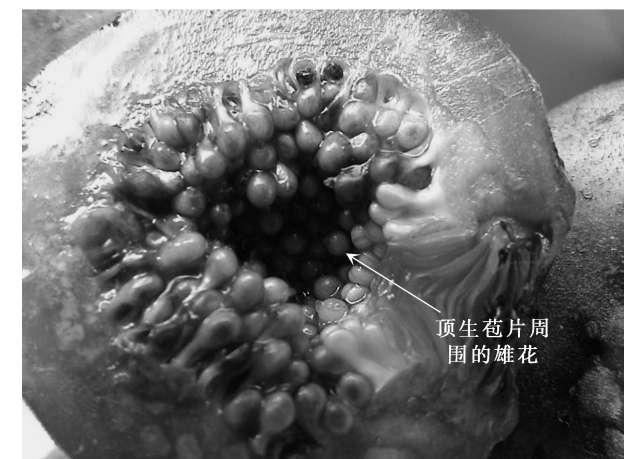


图 1 对叶榕雄株果内雄花的排列状

2.2 传粉对传粉榕小蜂繁殖的影响

着生在对叶榕雄株果内的雌花花柱比较短,光滑,柱头膨大向外扩散呈喇叭状,适合于榕小蜂产

2.1 对叶榕传粉小蜂的传粉模式

传粉榕小蜂胸部花粉筐的有无、大小,以及前足基节上花粉刷的有无,是预测榕小蜂主动还是被动传粉的重要指标。对叶榕传粉小蜂的胸部具有两个发达的花粉筐和一对花粉刷,它们会主动用前足基节上的花粉刷把花粉收集到胸部花粉筐内,然后飞行寻找处于接受期的隐头果。当进入接受期的隐头果内,它们又用花粉刷从花粉筐中掏出一些花粉放在柱头上。对叶榕传粉小蜂发达的花粉筐、花粉刷和主动的传粉行为从一个侧面示意其是主动传粉的。从寄主榕树的角度分析传粉模式,花粉囊/胚珠的比率是一个重要指标,对叶榕花粉囊/胚珠的比率为 0.035,远小于被动传粉类 0.16 的低限指标,说明对叶榕属于主动传粉类型(见表 1)。还有雄花的着生位置、散粉特征和传粉榕小蜂的雄蜂的行为也能从一个侧面作证榕树和榕小蜂的传粉模式。在对叶榕雄株榕果内,雄花着生在苞片口周围(图 1),雄蜂交配完后不去咬断雄花,雄花上的花粉粒也不散落到果腔中去,说明它们是主动传粉的类型。无论从传粉榕小蜂的特征还是寄主榕树的传粉特征,都显示对叶榕与其传粉榕小蜂是主动传粉的类型。

卵,即使被传粉的雌花也不能形成种子,因此雄株上的榕果只是提供给榕小蜂繁殖后代。相比之下,着生在雌果内的雌花花柱较长,花柱细小、弯曲,着生有一些细毛,并相互交织缠绕在一起,其结构有利于花粉的粘附和花粉管的萌发,而不利于榕小蜂产卵,因此在雌株的榕果内,只生产着种子。可见在雌雄株果内传粉对传粉榕小蜂的繁殖有两种结局——雌株果内传粉榕小蜂的繁殖成功为零,在雄株果内,传粉榕小蜂正常繁殖后代,受寄主榕果和传粉榕小蜂自身繁殖状态的影响。每只榕小蜂在每个榕果内繁殖后代数量最少为 276 只,最多为 444 只。

2.3 花粉运输对传粉榕小蜂后代数量的影响

榕果雄花期,传粉榕小蜂成虫采粉后离开,去寻找正处于雌花期的接受果繁殖后代,经过飞翔寻找寄主的传粉榕小蜂,一只雌蜂可制造的瘦花数量有 197~614 朵不等,平均制造的瘦花量为 353.93 ±

91.72 朵, 这些瘦花最终能完成发育, 羽化出 85~444 只不等, 平均 283.28 ± 101.42 只的传粉榕小蜂。如果阻断繁殖雌蜂的飞行过程, 一只雌蜂可制造的瘦花数量为 356~687 朵不等, 平均 446.74 ± 60.06 朵, 最终发育成 38~468 只榕小蜂, 平均榕小蜂 386.15 ± 87.46 只。经过飞行过程的传粉榕小蜂雌蜂生产瘦花数量和子代榕小蜂数量均极显著地低于未飞行雌蜂生产的瘦花和后代榕小蜂数量 (瘦花: $U = 127.50, P < 0.01$; 榕小蜂: $U = 137.00, P < 0.01$) (图 2)。

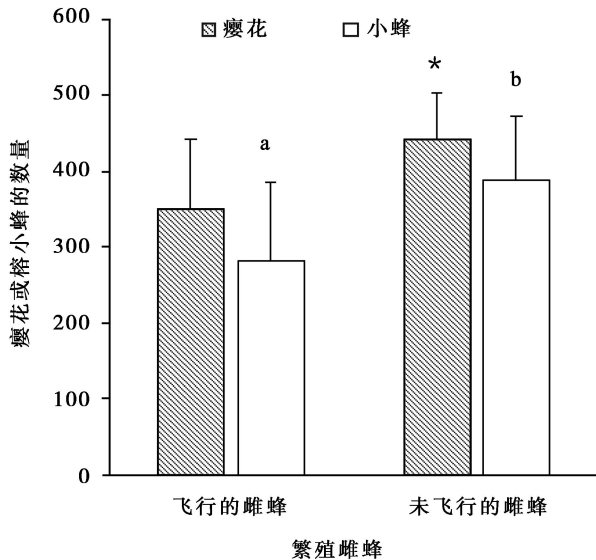


图 2 雌蜂飞行与否生产的瘦花和子代榕小蜂数量

2.4 花粉运输对传粉榕小蜂后代瘦花率和成蜂率的影响

榕小蜂的瘦花率等于总瘦花数量和总雌花数量的比值, 成蜂率等于榕小蜂成虫数量与总瘦花数量的比值。经过飞行过程的榕小蜂, 每只蜂制造的瘦花率从 0.14 到 0.39 不等, 平均瘦花率 0.26 ± 0.07 。没有飞行过程的雌蜂, 其瘦花率极显著地高于飞行雌蜂的 ($U = 195.00, P < 0.01$), 每只制造的影响率为 0.22 到 0.52 平均 0.31 ± 0.056 。对于成蜂率, 有飞行过程雌蜂, 其后代的成蜂率为 0.21~0.97 不等, 平均 0.82 ± 0.21 ; 而未飞行雌蜂, 其后代的成蜂率在 0.098~0.98 之间, 平均 0.88 ± 0.21 , 后者比前者显著地高 ($U = 213.00, P < 0.01$) (图 3)。

3 讨论

主动传粉在自然界中是很少发生, 见报道的只有榕小蜂为榕树主动传粉^[22], 丝兰蛾 (*Tegeticula yucca-*

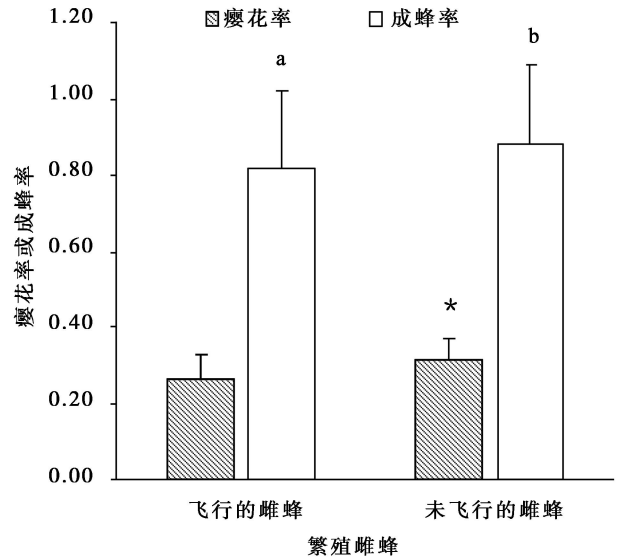


图 3 雌蜂飞行与否生产的瘦花率和子代榕小蜂的成蜂率

sella (Riley)) 为丝兰 (*Yucca smalliana* Fem) 主动传粉^[23], 以及仙人掌蛾 (*Upiga virescens*) 的主动传粉^[24]。在已知的 750 种榕树种类中, 大约 1/3 的榕树种类, 其榕小蜂是被动地为它们传粉, 而大多数的榕小蜂种是主动传粉的模式, 它被认为是榕小蜂长期协同进化的结果^[11-12]。当榕树从原始的雌雄同株类型进化到雌雄异株类型时, 榕树功能性分化导致了雌株果接受传粉, 受精后发育成种子, 而雄株果生产雄花, 以及让榕小蜂繁殖后代。虽然雌雄株榕果内雌花的形态和结构已经分别特异化, 但是研究证据表明, 无论在雌株果和雄株果内, 花粉管均能在雌花花柱内萌发, 但是雄株果内的雌花花柱光滑, 相互之间独立, 于是花粉管不能在花柱之间延伸, 导致最终不能形成种子, 而较短的花柱与传粉榕小蜂的产卵器长度相匹配, 适合于产卵繁殖榕小蜂后代。相比之下, 雌株果内的雌花通过花柱之间的细毛连接成一个联合的柱头平台 (Syn-stigma), 有利于接受花粉和花粉管的萌发, 而较长的花柱使榕小蜂不能产卵繁殖, 最终雌果就只生产种子。对叶榕是典型的雌雄异株类型, 其花部的形态特征及其传粉榕小蜂的行为学的观察研究结果与前人在雌雄异株种类上的研究结果一致^[11]。

为了彼此种群的繁衍, 榕树和传粉榕小蜂各自都有付出和回报, 榕树为传粉榕小蜂提供了繁殖的栖息地和食物, 并获得了传粉的回报, 而榕小蜂为了繁殖后代, 不惜进入雌株的榕果内, 丧失繁殖后代的机会。先前的作者报道: 虽然对叶榕雌雄株榕果吸引到的传粉榕小蜂数量不同, 但雌株榕果成功地模拟雄株上的榕果, 致使传粉小蜂仍不加选择地进入

雌果^[15 16]。榕小蜂除了付出部分进入雌果不能繁殖子代的雌蜂外,其自身的活动也影响到繁殖力的大小,在本研究中,有飞行过程的传粉榕小蜂,无论是产生的瘦花还是羽化出来的后代榕小蜂数量,均明显比未飞行雌蜂繁殖的少。可见,飞行消耗带来的后果是:减少其繁殖后代的数量。可以推测飞行距离的远近、携带花粉的量可能还影响着榕小蜂的繁殖力。

参考文献:

- [1] 马炜梁,陈勇,李宏庆. 榕树及其传粉者研究综述 [J]. 生态学报, 1997, 17(2): 209~215
- [2] Herre E A, Machado C A, Bermingham E, *et al* Molecular phylogenies of figs and their pollinating wasps [J]. Journal of Biogeography, 1996, 23: 521~530
- [3] Wiebes J T. Coevolution of figs and their insect pollinators [J]. Annual Review of Ecological System, 1979, 10: 1~12
- [4] Ramirez B W. Host specificity of fig wasps (Agaonidae) [J]. Evolution, 1970, 24: 680~691
- [5] Ramirez B W. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1974, 61: 770~780
- [6] Michabud G, Michabud Pelletier S, Wiebes J T, *et al* The co-occurrence of two pollinating species of fig wasp and one species of fig [J]. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse akademie van wetenschappen, Series C, 1985, 88: 93~119
- [7] Michabud G, Carrière S, Kobbim. Exceptions to the one-to-one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios [J]. Journal of Biogeography, 1996, 23: 513~520
- [8] Rasplus J Y. The one-to-one specificity of the *Ficus*-Agaonina mutualism: how casual [A]. In van der Meulen L J G, van der Burgt X M, van Medenbach de Rooy J M. The Biodiversity of African Plants [M]. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1994: 639~649
- [9] Verkerke W. Structure and function of the fig [J]. Experientia, 1989, 45: 612~622
- [10] 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 coevolutionary model [J]. Journal of Genetics, 1995, 74: 25~39
- [11] Joussetin E, Kjellberg F. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs [J]. Ecology Letters, 2001, 4: 151~158
- [12] Cook J M, Bean D, Power S A, *et al* Evolution of a complex co-evolved trait: active pollination in a genus of fig wasps [J]. Journal of Evolutionary Biology, 2004, 17: 238~246
- [13] Joussetin E, Hossaert-Mckey M, Herre E A, *et al* Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs [J]. Oecologia, 2003, 134: 381~387
- [14] 吴征镒,陈介,陈书坤,等. 云南植物志(第六卷) [M]. 北京: 科学出版社, 1995: 595~671
- [15] Patel A, Anstett M C, Hossaert-Mckey M, *et al* Pollinators entering female dioecious figs: why commit suicide [J]. Journal of Evolutionary Biology, 1995, 8: 301~313
- [16] Patel A, Hossaert-Mckey M. Components of reproductive success in two dioecious fig species *Ficus exasperata* and *Ficus hispida* [J]. Ecology, 2000, 81: 2850~2866
- [17] 彭艳琼,杨大荣,段柱标,等. 影响对叶榕及其传粉者繁殖的因素 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(5): 793~798
- [18] 王宪芳,彭艳琼,杨大荣. 对叶榕及其传粉榕小蜂的繁殖特点 [J]. 云南农业大学学报, 2005, 20(5): 632~635
- [19] 杨大荣,彭艳琼,王秋艳,等. 热带雨林三种榕树隐头果昆虫群落结构与功能生态群生态特性 [J]. 生态学报, 2003, 23(9): 1798~1806
- [20] 徐磊,杨大荣,彭艳琼,等. 西双版纳的榕树及其隐头果内的小蜂群落 [J]. 林业科学研究, 2005, 18(4): 497~503
- [21] Yang D R, Peng Y Q, Song Q S, *et al* Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rain forests of Xishuangbanna, China [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 44(5): 519~526
- [22] Kjellberg F, Joussetin E, Bronstein J L, *et al* Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits [J]. Proceedings of the Royal Society B, 2001, 268: 1113~1121
- [23] Pelnyr O. Pollinating seed eaters: why is active pollination so rare [J]. Ecology, 1997, 78: 1655~1660
- [24] Holland J N, Fleming T H. Mutualistic interactions between *Upiga virescens* (Pyralidae), a pollinating seed consumer and *Lophoceros schotti* (Cactaceae) [J]. Ecology, 1999, 80: 2074~2084