榕树-传粉者共生体系的研究*

陈勇¹⁾

(宁德师范高等专科学校, 福建宁德 352100)

李宏庆 马炜梁²⁾

(华东师范大学, 上海 200062)

摘 要 榕属(*Ficus*)植物与它的传粉昆虫榕小蜂之间有着专一性的互惠共生关系,它们是动植物间历史悠久关系最密切的共生伙伴,它们在形态结构、生理功能、生活史同步上构成了榕树-传粉者共生体系并协同进化至今,本文论述了榕属植物和榕小蜂的生物学特征以及二者的相互作用,阐述了榕树-传粉者共生体系的构成、维持及其生物学意义。

关键词 榕树,榕小蜂,共生,生活史

**Research on the mutualism system of fig trees and its pollinators/Chen Yong¹⁾/Li Hongqing²⁾ Ma Weil-
iang²⁾//CHINESE BIODIVERSITY. —1997 5(1) 31~35**

Fig trees have mutualism relation with their pollination insect. They are mutualism partner with closest relation and long history between animals and plants. They have formed figs-pollinators mutualism system in structure, physiological function and life cycle synchronism and coevolution in coordination up to now. This paper discusses the biological feature of fig trees and wasps, and interaction between them. It also expounds the formation, maintenance and biological significance of figs-pollinators mutualism system.

Key words fig trees, fig wasps, mutualism, life cycle

Author's address 1) Ningde Junior Teacher's College, Ningde, Fujian 352100

2) East China Normal University, Shanghai 200062

前言

桑科榕属植物(统称榕树)与它们的传粉者榕小蜂之间有着专一性的共生关系,构成了榕树-传粉者共生体系,相互之间不可缺一,是动植物间历史最悠久关系最密切的共生伙伴。然而这种共生关系长期以来不为人知,人们认识它们并着手研究始于 50 年代, Galil 1967 年发现公元前 1186~1085 年埃及第二代长老随葬贡品埃及榕(*Ficus sycmoros*)果实中榕小蜂虫体,进而对埃及榕小蜂(*Ceratosolen arabios*)的行为作了研究和详细报道,但对榕树及其配对的传粉者的确定和研究则主要在 70 年代之后,近年来各国学者已从系统与进化、生物地理学、生态学、分子生物学、生物多样性等领域来研究这种共生体系,成为国际上研究的新热点。

1 榕树的特点

1.1 皆形成隐头花序 榕树皆形成隐头花序,十分划一,在被子植物中是唯一形成隐头花序

收稿日期:1995-05-09,接受日期:1996-09-05

* 国家自然科学基金资助项目。

的类群。隐头花序在各种榕树之间虽大小相差悬殊,但形态结构却十分相似,由海绵质的花序托构成圆形、梨形或椭圆形的瓮状结构,内壁着生大量的花,花序口部内壁着生几十至数百片螺旋状排列的鳞片状总苞片,当花序内的花成熟开放时,最外数片革质总苞上翘,打开通道口,形成一条容许榕小蜂科昆虫进入的螺旋形通道(Ostium 图 1)。

图 1 榕树花序通道和 3 种花

1 雄花 2 雌花 3 瘿花

1.2 形态与生态的多样性 榕属植物全世界有 750 种^[1],我国有 120 种,它们的生活型有乔木、灌木、攀援灌木、藤本、寄生或附生的类型。它们有的常绿、有的落叶,甚至有的种类春夏之交落叶,在光秃秃树枝上仍长满花果,随后新芽萌发。

榕树的花着生于瓮状花序托的内表面,主要有 3 种花:产生花粉的雄花,形成种子的雌花和专为榕小蜂栖居提供营养物质的瘿花(图 1)。有的种类还有中性花。由于花的类型多,它们在花序中的比例,排列位置也有很大的不同,榕树有雌雄同株,这是原始的性状,雌花、

雄花、瘿花同在一花序中,通常成散杂分布,雌雄异株,这是由雌雄同株进化而来的,雌株的花序内只有雌花,雄株的花序内有雄花和瘿花,故又称雄瘿株,通常雄花分布于近花序口部,榕小蜂钻出花序必经雄花区把花粉带走,这样的雌雄异株实则为雌性两性异体(gynodioecy)也称雌全异株;次生雌雄同株,由雌雄异株回复进化而来。正是花和花序的复杂类型构成了现代丰富的榕树种类。在一个属内,表现出如此丰富的形态与生态的多样性,在植物界中是极其罕见的。

1.3 热带森林的关键种植物(Keystone species) 在各大陆热带森林中榕属植物的频度、多度、显著度总在所有木本类植物排列顺序的前列,并且是构成热带、南亚热带雨林标志性景观——绞杀、板根、气根、老茎生花等现象的主要类群,也是独具特色的热带、亚热带广布属。榕树巨大的分枝与树冠为众多树栖动物、附生植物提供着栖息场所。

榕属植物的单株产果量是所有植物中最高的,一年之中常能几次开花结果,一株榕树每期开花均能同步进行,而不同株之间则往往错开进行,种群内树间开花的不同步性与树内开花的同步性形成强烈的对照,因此它能向蚂蚁、鸟类、蝙蝠和猴等动物长年提供食物,构成了热带雨林生态系统食物链中重要一环,就保护生物多样性而论保护了榕树也就保护了热带雨林的主要景观,保护了众多栖身榕树的动、植物和以榕果、榕叶为食的一系列的生物。因此,称榕树为热带森林的关键种,是一点也不为过的。

1.4 雄花典型的迟熟 雌花或瘿花成熟开放时同一花序内的雄花尚处于花芽原基阶段^[3],以后随着雌花子房或虫瘿内榕小蜂幼虫发育而逐渐发育,直至果实成熟和榕小蜂羽化时雄花才成熟,花药开裂散出花粉。雌榕小蜂携带花粉飞向新一期花序,完成传粉,雄花迟熟长达一月至数月。这在植物界中实属罕见,雄花迟熟保证了花粉的传向只能是从前期的花序由榕小蜂携往此期花序,而绝无由传粉昆虫进入花序后将雄花的花粉传给同花序雌花的可能,因此其它昆虫若能进入花序也起不到传粉的作用,进入不了共生体系,榕树已将传粉的使命交给了特定的伙伴。花粉传播途径的确立大大增加了异株异花传粉的可能性,增强了后代的生活力。

植物学上人们通常将隐头花序内雌花子房发育膨大至果实成熟的这种聚花果称为隐头

果,从现在已知的果实成熟时雄花才开放来看,称为“果”已不合适,这是一个很有趣的问题:花序中雌花已经结果,从雄花来看它确实仍是一个花序。Galil 将埃及榕花序的发育分为 5 期^[4]。1. 雌前期:雌花瘦花发育至开放之前。2. 雌花期:雌花开放受粉、瘦花受孕。3. 间花期:果实和榕小蜂发育阶段,雄花渐渐发育成熟。4. 雄花期:榕小蜂羽化、交尾、雄花成熟花药开裂。5. 花后期:雌榕小蜂出飞以后,花序或体积增大,变红变软成为可食的果实,或枯萎掉落。这种花序生长期的划分已得到国际同行学者的公认。

1.5 榕属植物与人类的关系密切 早在公元前无花果种植业在地中海沿岸就已经十分发达,我国唐朝的《西阳杂俎》就有“无花而结实”的记载,故称无花果,现在无花果仍被世界各国广泛种植,我国一些城镇已建起上万亩的无花果园,菩提树蒙上了佛教的色彩,高山榕成为少数民族的神树;一些榕树的根、茎可作滋补的草药;一些榕树的叶和果实可作野生蔬菜和水果食用;聚果榕和斜叶榕可放养紫胶虫,爱玉子已作为低热量半饮料的食品,人工种植开发生产;高大的榕属植物早已是我国南部地区园林绿化的主要树种。

2 传粉昆虫的生物学特征

2.1 雌雄小蜂异形 榕树的传粉昆虫统称榕小蜂,它们属于膜翅目,榕小蜂科(Agaonidae)、广肩小蜂科(Euritomidae)、黄金小蜂科(Pteromalidae)、长尾小蜂科(Caliimomidae)等。榕小蜂雌雄明显二型,体长多 1.5~3.0 mm,雌蜂黑色具翅,能够做短距离或顺风较长距离飞行,头部具复眼单眼和一对膝状触角,胸部具足三对,前后腿足节发达,扁铲状的头部、坚硬的体表和发达的前后足有利于雌蜂在花序口部通道中钻行,腹部具产卵器,体表多毛,依靠体毛或有专门的花粉筐携带花粉;雄小蜂黄白色,无翅,复眼、触角退化,腹部弯曲,前、后足腿节特别发达,中足极退化,这些特征与雄小蜂终生生活于花序腔内的黑暗中,交尾后即完成使命相适应。榕小蜂雌雄异型是生物的形态结构与功能高度统一的极好例子。

2.2 榕小蜂的生活史 这里以薛荔榕小蜂(*Blastophaga pumilae*)为例讲述生活史(图 2),榕

图 2 薛荔榕小蜂生活史

1 卵产于瘦花子房内 2 幼虫,以浆汁状胚乳为食 3 蛹,位于瘦花子房内 4 雄蜂咬破瘦壁,钻出,寻找在虫瘿内等待交尾的雌蜂 5 交尾 6 雌蜂钻出虫瘿 7 雌蜂经雄花区钻出雄花期的花序 8 雌蜂出飞 9 雄蜂 10 雌蜂进入雌花序传粉 11 雌蜂进入雄瘦花序产卵

小蜂产卵在瘦花子房内孵化成幼虫,瘦花子房受刺激膨大,幼虫以胚珠内浆汁状的营养物质为食,发育成蛹(离蛹),足、翅渐渐形成,雌虫体色逐渐转黑,成熟后羽化时,雄蜂先用大颚在虫瘿壁上咬洞进入花序腔,雌蜂则在虫瘿壁咬洞后仍待在虫瘿中,等待雄蜂用发达的前后足抓牢虫瘿壁将弯曲的腹部末端插入洞口交尾,接着,已受精的雌蜂钻出瘿壁爬向花序口时经雄花区身上沾满花粉,钻出总苞片已萎缩的花序口部的通道,飞向雌花期的幼花序。雌雄同株的榕树,雌花、瘦花同在一花序内,艰难地进入幼花序的榕小蜂将产卵管自瘦花花柱喇叭状柱头插入,把卵产在瘦花子房内,小蜂在花序内爬行、产卵的同时,自然地雌花授了粉,而对雌雄异株的榕树而言(如薛荔),进入雄瘦花序的榕小蜂将卵产于瘦花子房内,确切地说,是产于胚珠的内珠被与珠心之间,完成了自身种族

的繁衍;“误入”雌花序的榕小蜂则无法在花柱雌花子房内产卵,在寻找产卵场所的过程中,完成了为榕树传粉的使命,自己却怀卵而终,中断了自身的生活史链。

交尾毕的雄小蜂大多死于花序内,少量爬出花序口落地而亡,也有的种类雄小蜂交尾毕还需完成在花序壁打通道的任务^[4],参与打通一个通道的雄小蜂需 30~35 只,如果雄小蜂数量不够,打不通通道则雌小蜂无法出飞死于花序腔内,这个花序就成为雌蜂死亡的陷阱。

2.3 传粉的特征 Galil 等人对哥斯达黎加的 2 种榕小蜂 *Blastophaga esterae* 和 *B. tonduzi* 的传粉行为作了研究^[5],发现这 2 种榕小蜂前足基节和中胸腹面都有 2 对携带花粉的器官,并描述了榕小蜂对花粉的装载,产卵时敲打前足抖落花粉的传粉行为。究竟有多少种榕小蜂有这样主动传粉的行为尚待研究,但这种主动传粉的行为与蜜蜂等的被动传粉有着根本的差别。

2.4 出飞的节律性 雌小蜂交尾后从雄花期的花序飞向新生的雌花期花序称为出飞(dispersal),根据对我国长江以南广布的薛荔榕小蜂的研究^[6],雌小蜂的出飞具有节律性,表现在出飞从始至终持续 8 天,以第 3 天为出飞的高峰,一天中的出飞自天亮开始,高峰在 9 h 前后,下午只有零星雌小蜂出飞。节律性使最易受外界气候环境影响的出飞在一天中的最佳时刻完成,减少不良条件的侵害,为以后艰难地通过花序通道进入花序产卵和授粉备足体力,同时亦与榕树树内开花的同步性,受粉的最佳时期相对应。

3 榕树-传粉者共生体系

3.1 协同进化 榕树的祖先榕叶属(*Ficophyllum*)化石发现于白垩纪,为被子植物最早的化石之一,榕小蜂的祖先则榕小蜂总科(Chalcidoidea)早在侏罗纪就已出现^[7],在一亿多年的历程中,它们二者协同进化,形成了形态结构高度特化和统一的榕树-传粉者互惠共生体系,现代榕树及其传粉昆虫的共生关系是自然界中形形色色生物现象的一朵奇葩,它们比其它动植物间的共生关系,如蚁-金合欢、蛾-缘兰、长舌花蜂-兰花、蚁-真菌等显得更加复杂,更为进化,成为研究系统与进化、生物地理学、生态学、动物行为学、生物多样性、保护生物学的好材料。

3.2 一对一的共生关系 榕树与它们的传粉昆虫榕小蜂之间有着一对一的专性共生关系,榕小蜂的幼虫绝对需要特殊种类榕树的虫瘿(gall-ovaries)来完成发育^[8],而榕树亦需特化的专一的榕小蜂来传粉才能结出种子,二者缺一不可,互相依赖已经到了一方的消亡必然导致另一方灭绝的程度。在全世界的 750 种榕树中,每一种专一性地由一种榕小蜂传粉,每一种榕小蜂通常只在其唯一的宿主榕树内生长期繁殖^[9],这种互惠共生体系是协同进化系统中最特化的一类,是长期协同进化自然选择的结果。750 对专一性共生伙伴是协同进化研究的极丰富的材料,为研究进化生物学上的一些基本问题提供了优良的试验模型。

3.3 有代价的共生 雌雄异株的榕树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,榕树的雄瘿株专供榕小蜂栖息不能结实,大量的光合作用产物为共生榕小蜂所消耗^[10]。雌雄异株的榕树及其传粉者的共生双方均付出了“牺牲”。各自为对方的繁荣付出了代价,而对方的繁荣将对自身的后代繁衍更为有利,从系统进化来看个体的“牺牲”,结果是种群得到繁衍。

3.4 榕树-传粉者共生体系的维持 榕树传粉者共生体系的维持是通过以下几个方面来实现的。第一,形态结构上的互适配合——榕树花序通道的大小,总苞片之间紧密程度、排列形状的特化只容许有特定结构的传粉者进入,榕小蜂特化的形态结构与宿主花序结构相吻合,产卵管的长度只能在相应长度花柱的瘿花子房内产卵,体表的毛携带花粉为专性共生伙伴传粉。第二,生理生态上的协调一致——榕树及其传粉者在花序口开张,花序腔内通气,雄花药开裂,

榕小蜂见光建立生物节律等生理功能上的配合。第三 ,时间上的顺序性与同步性——榕小蜂羽化交尾 ,携粉飞出、授粉、产卵与雄花序的通道口开张、雄花成熟 ,幼花序雌瘦花成熟开放同步。榕小蜂自卵到成虫的生活周期与榕树花序自雌花期到雄花期的发育周期等长 ,二者生活史高度吻合 ,生活史链任何一方任何一环脱节 ,受损的是共生双方。榕树及其传粉者在形态结构、生理功能、生活史同步上构成了榕树-传粉者共生体系 ,复杂而又精确的共生体系有效地阻止其它生物的介入 ,稳固地协同进化至今。

参 考 文 献

- 1 Berg C C. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* ,1989. **45** :11 ~ 605
- 2 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
- 3 马炜梁等. 薜荔榕小蜂(*Blastophaga pumilae* Hill)与薜荔(*Ficus pumila* L.)的共生关系. 生态学报 ,1989 , **9**(1) 9 ~ 14
- 4 Galil J et al. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology* ,1968 **49**(2) 169 ~ 259
- 5 Galil J et al. Pollination of *Ficus costaricana* and *F. hemsleyana* by *Blastophaga esteræ* and *B. tonduzi* in Costa Rica (Hymenoptera :Chalcidoidea ,Agaonidae). *Tijdschr. Entomol.* 1973 **116** 83 ~ 175
- 6 陈勇 ,马炜梁等. 薜荔榕小蜂出飞节律与光因子的关系. 生态学报 ,1996 **16**(2) :160 ~ 166
- 7 Galil J et al. Carbon dioxide and ethylene effects in coordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytol* ,1973 **72** 27 ~ 113
- 8 何坤耀. 爱玉授粉小蜂之生态及其平地立足之可能性调查. 中华昆虫(台湾) ,1987 **7** 37 ~ 44
- 9 Wiebes J T. Figs and their insect. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* ,1969 **10** :1 ~ 12
- 10 陈勇 ,马炜梁. 薜荔和薜荔榕小蜂的共生. 生物学通报 ,1990 **1** 9 ~ 10