

209-215

19664(12)

第17卷第2期
1997年3月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 17, No. 2
Mar., 1997榕树及其传粉者研究综述^{*}

马伟梁

陈勇

李宏庆

(华东师范大学, 上海, 200062)

(* 宁德师范高等专科学校, 福建宁德, 352100)

Q949.737.4

A 摘要 榕属植物(*Ficus*)统称榕树, 是热带森林中的一类关键种植物。榕树及其传粉者为协同进化的研究提供了丰富的实验材料, 也是近年来国际上研究植物-昆虫相互作用的一个热点。本文对研究历史、植物、昆虫、传粉、产卵以及协同进化等方面的研究进展作了简要的介绍。

关键词: 榕树, 榕小蜂, 综述, 传粉, 桑科;

桑科;

A SUMMARIZE OF THE STUDY ON FIG TREES
AND ITS POLLINATORS

Ma Weiliang Chen Yong* Li Hongqing

(East China Normal University, Shanghai, 200062, China)

(* Ningde Junior Teachers College, Ningde, Fujian, 352100, China)

Abstract Fig trees are the keystone species in tropical forest. Figs and their pollinators offer rich materials for the study of coevolution. Much recent work on insect/plant interactions has focused on them. This paper introduced a short history of the study, an advance in plants, insects, pollination, oviposition and coevolution.

Key words: fig tree, agaonidae, wasp, summary.

桑科的榕树(*Ficus* spp.)和它们的传粉者, 膜翅目、榕小蜂科(Agaonidae)是植物和昆虫之间互惠共生关系中最密切、最古老的一类伙伴, 榕属植物的祖先榕叶属(*Ficophyllum*)的化石发现于白垩纪, 是被子植物中最早的化石之一; 榕小蜂的祖先小蜂总科(Chalcidoidea)的一些种类早在侏罗纪就已出现^[1]。人们认识到它们的共生关系并着手研究则始于本世纪50年代^[2]。对榕属各种的配对传粉者的发现与确定则主要是在70年代以后^[2]。1994年5月在挪威卑尔根(Bergen)召开的“榕树及相关动物”的国际研讨会更标志着这一研究达到了一个新的热点^[3], 会议的论文集集中发表在《*Biogeography*》杂志上。

全世界的榕树约有750种, 每一种榕树专一性地由一种小蜂传粉, 极少例外; 每一种小蜂通常只在其唯一的宿主榕树内生长繁殖^[4], 两者的互惠共生关系是协同进化系统中最特化的一类^[2], 它们之间的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, 它们与其它传粉昆虫的进化路线没有直接的联系, 在进化上是一个独立的分支^[1], 榕属植物的一个(隐头)花序内雄

* 国家自然科学基金资助项目。

收稿日期: 1995-05-07, 修改稿收到日期: 1996-01-15。

花迟熟可达半年以上,这在被子植物中也是绝无仅有的。榕属是热带植物区系中最大的木本属之一,它的单株结实量是所有树种中最高的^[5],它为多种鸟类、蝙蝠、猴子、松鼠、昆虫常年提供着连续生产的食物,是热带森林生态系统中的重要成分,是公认的关键种(Keystone)植物^[6]。

750 种榕树意味着有 750 种基本相似又显著不同的传粉系统的变体,这为解决进化生物学上的一些基本问题提供了优良的试验模型、为研究协同进化和物种形成过程提供了素材、为检测关于性比的进化所提出的各种假设提供了充足的材料。例如榕小蜂能够根据周围交配竞争的程度,操纵其后代的性比。榕树的繁殖系统包括雌雄同株(在属内为原始类型)、雌雄异株(由前者发展而来)以及次生的雌雄同株(由雌雄异株回复进化而来)。榕树传粉系统要求维持榕-蜂两个种之间一对一的专性伙伴关系,它们为现存种群的保护生物学研究提出了新的课题^[7]。

为了使下面的阐述更加明了,先简短地叙述一下榕树传粉的过程:

隐头花序是榕树皆有的,肉质的花托形成了一个空心的腔,花分布于腔的内表面,共有 3 种:能产生花粉的雄花、能产生种子的雌花和为传粉小蜂提供栖息场所与营养物质的一种特化的雌花,也称瘿花。在雌雄同株种类中,这 3 种花并存于一个花序内;在雌雄异株种类中,雌株的花序内只有雌花,而“雄株”的花序内有雄花和瘿花,这种雄株称雄瘿株更为恰当^[8],因为严格来说它是雌性两性异体(gynodioecy),也称为雌全异株。雌性榕小蜂带着花粉通过花序口部的由总苞片构成的螺旋形通道艰难地钻入花序腔内,受总苞片的挤压,大多数成了缺翅断腿的伤残蜂,并且再也不可能离开这一花序。在雌花序内,小蜂在寻找产卵场所——瘿花的同时为雌花传粉,最后满腹怀卵而死于口部总苞片之间;在雄瘿花序内,小蜂既传了粉,又在每朵瘿花的子房内产下 1 卵,子代小蜂以榕树提供的营养随着子房的膨大而长大,羽化的雄蜂咬破瘿壳——子房壁,爬向栖居雌蜂的虫囊(子房)与雌蜂交配,然后雌蜂穿过雄花区,全身沾满花粉爬出瘿果,振翅飞去,寻找新的产卵场所。

在这一过程中,榕树与小蜂二者在形态结构上、生理、生态上、物候上交织成一个十分复杂而精确的 3 维立体生活史网络,任何一个环节上的差错将使生活史链断裂,受损的必然是动、植物双方,而不是单方,对它的研究也必须是几个方面互相联系的。

1 植物方面的研究

无花果(*Ficus carica*)的种植业早在史前时期已经成为地中海农业的重要组成部分。埃及第 12 代王朝(公元前 20 世纪)的古墓上已有无花果的残画,无花果在基督教会中是作为天堂的果品的。我国最早的文献见于唐代《酉阳杂俎》(公元 860 年)记有“无花而结实”,由此得名“无花果”^[9]。对榕属植物的分类研究最早的是 Hooker 在 1885 年作了第一个属下分类系统的研究^[10]。Corner 1965 年对亚洲和澳洲的榕属植物进行了分类^[11]。Berg 在 1989 年对该属作了全面的分类和分布的研究^[12]。他的工作与经典的分类相比有了很大的进步,就是从繁殖生物学的角度把这个属的植物和它们的传粉小蜂放在一起进行分类,也就是说不仅依据形态学的指标还考虑到它们的功能特征^[12]。榕属植物可以分为 4 个亚属,18 个组,其中 *Pharnacosycea* 和 *Urostigma* 两个亚属是雌雄同株,共约 350 种。而 *Ficus* 和 *Sycomorus* 两个亚属则是分布在旧世界(the old world)的种,也有 300 余种,主要是雌雄异株的乔灌木种类,寄生(?)或攀缘的较少^[12]。

榕属是整个热带植物区系中最大的木本属之一^[5],在任何一个热带地区按属的大小进行排序时,榕属几乎总是处于序列的最前端,它的种类丰富,个体的分布相当广泛。Janzen 就此提出了 5 点原因:它们没有共同的传粉者;在同种树木密度很低的情况下也能受粉(其他树对小蜂不具吸引力);结实的异步性很显著(任何时候都有结实的树);种子能被多种脊椎动物所散布;植物有多种生活型^[5]。榕树常常沿着河边生长,这主要是散落在林中的种子易被其他昆虫捕食,林中光线过暗也不利于幼苗的生长,而掉落水中的种子则避免了这一厄运,同时,猴、鸟等种子传播者常聚集于河边,使得河边有了更多的种子播种。

榕树的开花常常是一年到头树上有各个发育阶段的隐头果,由于羽化后的传粉雌蜂寿命一般只有 1~3 d,所以以通常在一棵特定的树上,同一批的果实都是在同一天中受粉的^[5]。花序若未经小蜂拜访,可保持二周的高吸引力^[13]。Corlett 1984 年调查了新加坡两种榕树的物候,发现一年中会产生 2~4 或 2~6 批果实^[14]。McClure 发现 *F. glauca* 在同一地区有一年结 2 次甚至一年不结果的植株,种内个体间的同步

性不高,树间缺乏同步性与树内强烈的同步性形成了鲜明的对照^[14]。物候与降水之间也无明显的相关性,Corlett 在 1993 年研究了新加坡的 *F. grossularioides* 的繁殖物候学发现不存在典型的热带榕树那样严格的树内同步性,雄树多少有些同步性,雌树则整年有不同发育阶段的花果,他认为每批果实的诱发因素也许是复杂得难以找出规律的^[15]。

Galil 等 1968 年在东非研究埃及榕(*F. Sycomorus*)的传粉生态时提出了将隐头花序的发育周期分为 5 个时期:① 雌前期 Phase A(Pre-female) ② 雌花期 Phase B(Female) ③ 间花期 Phase C(Interfloral) ④ 雄花期 Phase D(Male) ⑤ 花后期 Phase E(Postfloral)^[16]。这一分期被诸多学者所引用,具有合理性与权威性,为深入研究花的发育和传粉提供了一个公认的尺度。

榕属植物通常是长花柱的雌花结实,短花柱的瘦花育虫,这种分工是生物进化的结果,在现存的榕树中有介于两者之间的情况。Galil 的发现是很有意义的,在埃及榕的花序中,短花柱的瘦花有 53%~87% 成为虫瘦的同时却有 3.8%~12.3% 结出了种子,长花柱雌花有 56%~85% 结出种子的同时却有 6.6%~53.1% 成为虫瘦,这一现象说明在雌雄同株的埃及榕花序内,瘦花在形态上与功能上有了分化,但是在生理上还没有截然分开,这是现有 *Ficus* 属中的较为原始的性状,也说明瘦花是由雌性花特化而成的一种中性花。在雌雄同序的花序中也是雌花先开花接受花粉而雄花要等几周以后小蜂孵化时才开花散出花粉,其客观的效果是雄花不可能为同序列的雌花传粉,并保证了出飞的雌蜂身上带着花粉飞向另一花序^[17],在产卵的同时进行异花(序)传粉。*F. macrophylla* 是雌雄同序的,它的雄花不像其他榕树集中在花托口部,而是分散在花序内壁,这分明这是一种分化低级的性状。

榕树和小蜂的繁殖成功都有赖于榕树释放一种强烈的化学信息,小蜂依靠嗅觉寻找雌花期的花序进行长距离的飞翔。Hossaert-McKey 等进行了化学生态学的研究,发现雌花期花序的戊烷提取液能吸引 5 m 以上距离的传粉者,将此提取物涂于非雌花期的花序口部,也能诱使小蜂进入花序,同一环境中虽有多种榕树正在开花,小蜂却能准确地选择宿主榕树,证明化学引诱剂是专一的。他们还做了不同部位提取物的比较试验(全花序提取物;花序内部的提取物;外部提取物)以及雌、雄花序提取物的对比试验,得出了一系列有趣的结果。研究吸引物的专一性,对于揭示一对一的互惠共生系统的维持,吸引物在协同物种的形成、宿主转移以及榕-蜂进化辐射的其它可能机制中的作用是十分重要的,这方面的工作报道得还很少。

榕树的雌性隐头花序结果时常常变红,有甜味,吸引动物采食,食果的动物将种子随粪便播撒于异地,有的果实如无花果(*F. carica*)、埃及榕(*F. sycomorus*)成为果品上市,商品化的无花果雌株与雄瘦株之比要求为 100:3~5,以保证雌花花序得到足够的传粉,但是在商品果实中发现有单性结实(无融合生殖)的现象。据了解上海近年新建的数百公顷无花果园种苗来自法国,毋需配植雄瘦株,在人工选择下,无花果树的品种达数百个,隐头花序可分 4 种类型^[18],未经授粉的雌花序已能发育成为商用果品。有些种如藤荔、爱玉隐头花序成熟时,花序的外壳干燥、坚硬,最后被里面大量肉质的小型核果(通常被称为瘦果)挤破而开裂成为一种特殊的“裂果”,它们的可食部分主要是子房壁和花被,其主要成分是果胶^[19],制成凝胶冻放在不太甜的冰水中加上果汁,成为颇具乡土风味适合现代食品要求(低热量、低脂肪、口感好)的半饮料,这方面的栽培、采收、加工,在台湾已有不少报道^[20~23]。

2 动物方面的研究

大约在公元前 340 年,古希腊的哲学家亚里斯多德(Aristotle)和泰奥弗拉斯托斯(Theophrastus)首先注意到榕树和榕小蜂之间有联系^[24]。最早对榕小蜂研究的兴趣是发现了无花果的坐果率与具瘦蜂的无花果树有联系,对它们的真正了解则经历了一个漫长的时期。Wiebes 把榕小蜂的研究历史分为 4 个阶段,分别以 1885 年,1928 年,1950 年为界^[2]。林奈曾把无花果榕小蜂的雌蜂和雄蜂分别定为 2 个种,第 2 年(1758 年)他又将这 2 个学名合并于 *Cynips psenes* L. 之中,他已意识到这是一个物种的不同性别。50 年代当人们了解到榕树和小蜂的共生关系之后,研究的兴趣开始增加。Grandi 最早提出了榕小蜂和榕属植物的严格的专一性关系,1959 年开始由植物学家 Corner 和昆虫学家 Vecht、Joseph、Wiebes、Ramirez、Hill 等联手进行了合作研究。此后,Wiebes 发表了一系列的研究报告,他们参照寄主榕树的特征对小蜂进

行了新的分类^[25-42]。

Wiebes 把榕小蜂科分为两个亚科, Agaoninae 亚科的雌蜂具有多数齿突的上颌附属物和伸长的柄节而 Blastophaginae 亚科的雌蜂具有鳃叶状的上颌附属物和短而粗壮的柄节。Ramirez 对榕小蜂上颌附属物的进化问题进行了研究, 认为榕小蜂亚科(Agaoninae)的3个类群可能不是起源于同一祖先而是由于它们都得通过非常相似的孔口才能进入隐头花序这一条件造成的趋同演化的结果^[34]。而 Wiebes 则认为雌性的小蜂上颌附属物的存在以及雄蜂的沟胃(Solenogastri)的存在支持了单系起源的假说。

Grandi 对于雌雄二态的小蜂, 雌性和雄性的器官何以有如此大的差异提出了几条可能的演化途径, 即退化、残留、消失、过度发达、移位、转移以及部分新器官的生成, 尽管器官总是与功能相联系的, 事实上“常常看起来是不必要的, 甚至是无用的, 有时甚至是有碍于功能的”, Wiebes 提出, 为了更好地理解任何一个特殊变异是趋前的还是保守的, 必须充分地去研究小蜂在共生关系中的行为。在此, 本文作者想借用达尔文的一个有名的论点, 大意是: 凡是被自然选择所保留下来的任何细微的结构都是有它的必然性的。雄蜂的单眼和复眼退化、触角退化、翅消失和前肢发达等等结构均与它在花序内生活, 交配有关, 雌蜂的形态则和它钻入花序产卵传粉的行为有关。

Hill 在香港的一株榕树果中发现了 22 种小蜂, 在非洲的一种榕树上发现了 20 种小蜂^[32]。台湾东海大学的张吉清在校内 57 棵榕树(*F. microcarpa*)中采得 9 种小蜂*, 说明隐头花序常被多种小蜂寄生, 到底有没有专一共生的一种蜂呢? Galil 对东非埃及榕(*F. sycamorus*)中 6 种蜂的分析是很说明问题的, 通过形态学、物候学与繁殖行为的分析, Galil 有说服力地指出生长在雌雄同序的埃及榕果中的 6 种蜂只有 *Ceratosolen arabicus* 一种是真正的传粉者, 是互惠共生的对象, 只有它进入隐头花序既能传粉结籽又能产卵进行自身的繁殖; 第 2 种小蜂 *Sycophaga sycamori* 的产卵器很长, 它能在短花柱花中产卵, 也能在长花柱花中产卵, 所以它是雌花子房的破坏者, 虽然能为埃及榕的雌花传粉, 却不能由此产生种子, 它是与埃及榕繁殖无关的寄生者; 另外 3 种小蜂则是以虫粪为食的寄生昆虫, 它们不影响种子的形成, 但是却咬噬了共生小蜂的幼虫; 对第 6 种小蜂 *C. galil* 他没有作更多的说明, 只说它是 *Ceratosolen arabicus* 的合作者。Ware 在 1994 年做了进一步的阐述^[34], 他指出: 埃及榕的真正传粉者依然只有一种, 即 *C. arabicus*, 而 *C. galil* 只是利用了埃及榕的胚珠, 让幼蜂得以寄生, 它并不传粉, 好比杜鹃鸟借巢孵卵一样, 它与传粉者并非姐妹种。它之所以能识别埃及榕的化学吸引物并进入花序, 可能是祖先宿主转移的结果。以上例子说明榕树对小蜂的进入是比较宽容的, 因而有 20 余种小蜂进入同一种花序的记录, 经过实验分析, 到目前为止学者们仍强烈地支持一对一专性共生的观点。就是说每种榕树的互惠共生、协同进化的伙伴只有一种小蜂, 进入花序的其它小蜂是该种榕树或共生小蜂的寄生者。由于生活史链的多环性和复杂性, 只有共生小蜂才能与榕树的物候匹配, 最后起到传粉的作用。动植物双方由原来的一方寄生, 另一方被害的对立关系转化为互惠共生的协同进化伙伴。

Galil 等对哥斯达黎加的 2 种榕小蜂的传粉结构和行为作了迄今为止最为详细的观察, 为了报道的准确, 他将小蜂的相关部位作了纵向和横向的连续切片, 也做了整体装片和扫描电镜观察^[35], 发现这 2 种传粉小蜂都有 2 对传粉器官: 位于前足基节的花粉筐和位于中胸腹侧的花粉袋, 二者都是开放式的器官, 没有完整的盖, 在每个花粉筐的内侧有一特殊的栉, 雌蜂离开隐头花序之前向花粉筐和花粉袋中装花粉是由前足来完成的, 从裂开的花药中取出花粉送到胸部腹面之后利用栉将花粉移到花粉袋中, 每次产卵后又将花粉袋中的花粉移出, 并进行随后的传粉活动, 利用前足的中垫可以将花粉从花粉袋中移回到花粉筐中, 又可以从花粉筐中取出来。通过两只前足的互相敲打, 花粉就被抖落到柱头上。他们将整个传粉过程分为容易辨别的 4 个阶段: ① 准备阶段: 产卵。② 把花粉袋中的花粉梳到花粉筐中。③ 将花粉从基节的花粉筐传到前足的爪垫间。④ 正式传粉: 花粉抖落到柱头上。对榕小蜂基节的传粉器虽然也采用了花粉筐(Corbiculae)这一术语, 但是它与蜜蜂的相应器官是很不一样的, 这不仅表现在位置和结构上, 在

* 张吉清. 台湾榕树果实蜂之研究. 台湾东海大学生物学研究所硕士论文. 1983.

功能上也不一样, 蜜蜂的花粉筐所载的花粉是预定哺养幼虫的。在进化程度高的蜜蜂类群中, 积累在胫节花粉筐中的花粉被花蜜浸润成粘稠的团块, 已不再适用于传粉, 而大多数榕小蜂花粉筐(袋)中的花粉并不是作为营养物的(成年小蜂和幼虫均不以此作营养), 其唯一的任务就是传粉。小蜂对 *Ficus* 的传粉是特意进行的, 并非其它活动附带引起的, 榕属不同组的传粉小蜂在结构和行为上还有多种差别, 有时同一组内各种间差别也很大, 做过详细研究的只是很少几个, 扩大对其他组的传粉生态的研究获得榕属植物与其传粉小蜂之间进化关系的概况将是很有价值的。

Ramirez 发现无花果(*F. carica*)的传粉小蜂 *Blastophaga psenes* 缺乏花粉筐, 但具有 2 个位于头部腹侧的纵向排列的窝, 窝中有少数花粉粒, 无法确认其是否与花粉筐为同功器官, 然而在其消化道中却发现了大量花粉。他指出 *Tetrapus* 雌蜂也可以体内携带花粉, 再回吐到雌花的柱头上去。

Janzen 指出刚从隐头果中出来的小蜂具有飞行一段时间后才试图进入花序的行为特点, 正像一些蚜虫在飞行一定距离之前拒绝摄食一样^[5]。笔者在福建、浙江对薜荔(*F. pumila*)进行放蜂实验中, 付出了大量时间才获得同样的认识。

Galil 1973 年研究了小蜂的行为与菩提树(*F. religiosa*)花序内气体成分的关系, 指出处于成熟期(即雄花期 Phase)的榕果内氧的含量很少, 仅有 10%, CO₂ 的含量和乙烯的含量却较多, 这时雄蜂表现出正常的活动; 从虫瘿内爬出与雌蜂交尾然后穿透榕果壁落地而死, 而受胎的雌蜂则保持不活跃, 当雄蜂穿透了榕果壁以后, 榕果腔内的气体成分与外界大气平衡了, 这时雄蜂转为呆滞而雌蜂却活跃起来, 带上花粉飞出。为了精确说明其过程, 他们把菩提树持续约 24 h 的 D 期(雄花期), 根据雌雄蜂的行为分成 D₁ 期~D₈ 期 8 个阶段, 在此从略。

雌小蜂在花序口部总苞片之间挤进花序时通常都是缺翅断腿断触角的; 同时雄性小蜂在交配竞争中也有发生斗争而受损伤的, 受伤的程度随雌小蜂的比例升高而增强^[36]。在 *Ficus grossularioides* 的传粉者中也发现了不愿交配的雌蜂咬伤雄蜂阴茎的情况, 并不是所有的种类都有这种竞争。交尾的方式一般是雄蜂先出瘿壳爬到雌蜂已咬出一个洞的虫瘿上将生殖器插入瘿内而完成, 但也有在雌蜂从虫瘿里爬出的一瞬间, 在虫瘿的外面与雄蜂交配, 也发现雌蜂出瘿壳后先在花序内徘徊一阵之后与雄蜂交尾的。Murray 1987 年把雄蜂受损伤的严重程度定为 0~8 级, 例如: 失去一只触角, 对个体竞无明显影响, 这就定为 0.5 级; 丢失一条腿属于 3.0 级, 将一个个体各部分受伤的级数加在一起最大是 8 级, 依据所有的雄蜂受伤级数的平均值便可推算出这一种群的受损程度^[37]。

小蜂的平均生命期只有 1~3 d^[7], 成熟的小蜂不需要食物^[38], 小蜂在飞行中会被天敌——蜻蜓所捕食。Janzen 曾在哥斯达黎加见到数百只蜻蜓在一棵大榕树的树冠上飞快地进进出出捕食刚从榕果内出来的小蜂, 就象它们捕食蚊子一样。笔者曾看到薜荔 D 期的榕果口部聚集着几只蚂蚁, 等待从里面爬出的小蜂, 蚂蚁的身体虽不比小蜂大, 但是小蜂被它拖了就走, 毫无搏斗的能力, 有的蚂蚁甚至等不及了, 爬到口内去逮小蜂, 弄得双方出来时都沾满了花粉变成了白色的蚁和蜂。

3 传粉与产卵方面的研究

小蜂在榕果内交尾后, 雌小蜂通过榕果口部正在开花的雄花区时全身沾满花粉, 再通过萎缩上翘的总苞片区钻出榕果, 经过一番身体的清理, 去寻找新的等待传粉或产卵的处于 B 期(雌花期)的花序。它们必须找到数十、数百米以外的花序才能维持一对一的共生关系, 这一过程中有榕树间、榕树和小蜂间物候的一致性问题, 有形态结构的互适问题, 有化学生态学的问题, 更有动物行为学的问题。对这一时期各方面的深入研究将极大地促进人们对专一性维持机理的理解。Ramirez 对榕小蜂的传粉机制做了专门报道^[17]。Galil 对交尾后雌雄蜂行为的进化意义做了分析^[16]。Hossaert-McKey 对小蜂的长距离定向飞行是凭视觉的还是嗅觉的、雌树和雄树对小蜂是否具有同等的吸引力做了实验观察^[13]。本文作者对小蜂出飞行为与环境因子的关系做了观察统计^[39]。Grafen 等对小蜂为何被自然选择保留了进入自身“坟墓”的雌花序这一特性; 进入雄花序的小蜂为何也有传粉的行为、雄花序是否对小蜂施加了选择压力等问题作了分析研究^[40]。Hill 发现经常有 6~10 只小蜂死于总苞间、只有 1~2 只能进去, 提出了小蜂进入花序的群体效应问题^[24]。本作者也发现 32 只小蜂争相挤进口去卡在总苞片间而实际进入的仅 2~3 只。Wiebes 指出

小蜂产卵于胚珠的珠被与珠心之间,每只小蜂可产卵 300~400 个^[2],雌蜂产卵后注入的微量化学物质可以刺激胚乳的单性发育,使之成为幼虫的营养物^[24],一只小蜂可使 *F. goldmanii* 结出 682 粒种子^[17]。

4 一些相关问题的讨论

讨论得最多的当算协同进化的问题。台湾大学黄志林 1980 年^{*}提出了榕树与小蜂互适共生协同进化研究的几个方面:① 隐头花序口部大小、苞片宽紧和小蜂特化的头部和下颚的坚硬程度。② 花柱及产卵管长度的配合。③ 生理上的配合。④ 雄蕊与雌蜂携带花粉构造之配合。⑤ 榕树与小蜂生活史的配合。

Janzen 认为在海岛上有可能打破一对一专一性的状况,因为新登岛的榕树有可能产生趋同演化,由于人类的干预,原来蜂-树的关系变为蜂-树-人三者的关系。以食用无花果为例,野生种是雌雄同序的,而栽培种已成为雌雄异株,其中斯米尔类型(*smyrna fig*)必须有小蜂传粉,若无传粉,结果就不良,而食用果品类型的花序中已是中性花为主,仅有少量雌花,不经授粉即可成果品^[14]。

Patel 列举了引种情况下专一性被打破的实例^[7]。原产印度的 *Ficus altissima* 和它的传粉者 *Eupristina altissima* 被引种到美国佛罗里达州,后者除了进入正常的宿主外还进入了另外 3 种无小蜂传粉的榕树 *F. religiosa*, *F. benjanina* 和 *F. drupacea* 成为新的传粉者,但是成功的传粉者不一定能成功地寄生,两者生活史的时间表不能吻合而成为一时的“同路人”的可能性更大。

Petal 发现在季节性明显的地区和不明显的地区都有雌雄异株存在,这就提示人们至少存在两条雌雄异株的进化路线,进一步对它们在形态上和物候学上的性别差异的研究将有助于确定在各种环境下雌雄异株的其它优越性或向着雌雄异株进化的优势究竟在哪里。另外,小蜂的短暂的生命(1~3 d)对榕树开花的时间造成了强大的选择压力,凡不在此时间内开花的植株将失去传粉和产卵的机会,这也许是维系榕树-小蜂系统极为重要的一个方面^[38]。

由于小蜂不能在雌花序中产卵繁殖,自然选择就会倾向于保留能辨别雌花序的小蜂,选择进入含有瘦花的花序,然而若果真如此又会导致共生系统的毁灭,因此榕树本身的选择将与之对抗,即能够迷惑小蜂,吸引雌蜂进入雌花序,榕树才能得到后代,逐代将此特点增强的结果必然又是雌雄难辨,依此就有二条可能的途径:① 雌花序在外形和化学引诱物方面变得和雄瘦花序一样具有吸引力,所以 Hossaert-McKey 认为二种性别的榕树选择了互相模拟对方的方式,使得小蜂无法区别。② 生态和物候方面产生差异,雌花序内部提取物的吸引力只有雄花序提取物的一半,说明确实存在着雄瘦花序具有更强的吸引力。但是,本作者发现薛荔在当年的第一期小蜂出飞时,雌花序明显多于雄瘦花序,这就迫使小蜂飞向雌花序以“自杀”的代价完成传粉的任务,实际上创造了更多的薛荔幼苗,将为小蜂若干年后子孙提供更多的栖息场所。所以,从系统进化的意义上说,这种“自杀”对小蜂种群的繁衍决不是消极的,而是一种利他的群体行为。群体选择和物种选择的进一步研究将有助于解释为什么没有发生这些蜂-树系统的毁灭,但是至今还未见有合理的有说服力的机理的报道。

参 考 文 献

- Galil J, Zeroni M and Bar Shalom D. Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytol.*, 1973, 72: 1113~1127
- Wiebes J T. A short history of fig wasp research. *Gard. Bull. Straits Settlement*, 1976, 29: 207~236
- Compton S. *Fig News*. 1994, No. 5
- Wiebes J T. Figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1979, 10: 1~12
- Janzen D H. How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1979, 10: 13~51
- 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
- Patel A, Hossaert-McKey M and McKey D. *Ficus*-pollinator research in India. Past, present and future. *Current Science*. 1993, 65(3): 243~253
- 马精梁, 吴 翔. 薛荔榕小蜂(*Blastophaga pumilae* Hill)与薛荔(*Ficus pumila* L.)的共生关系. 生态学报, 1989, 9

* 黄志林. 无花果与无花小蜂. 台湾大学植物系, 复印件. 1991, 1~15

- (1): 8~14
- 9 星川清亲, 段传德, 丁法元译. 栽培植物的起源与传播. 郑州: 河南科学技术出版社, 1981. 220~221
 - 10 Hooker J D. *Flora of British India*. L. Reeve and Co Ltd. Kent, 1883, 5: 494~573
 - 11 Corner E J H. Check-list of *Ficus* in Asia and Australasia with keys to identification. *Gdn's Bull. Singapore*. 1965, 21: 1~186
 - 12 Berg. C C. Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*. 1989, 45: 605~611
 - 13 Hossaert-McKey M, Gibernau M and Frey J E. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.* 1994, 70: 185~191
 - 14 Corlett R T. The phenology of *Ficus benjamina* and *Ficus microcarpa* in Singapore. *J. Singapore Nat. Acad. Sci.* 1984, 13: 2
 - 15 Corlett R T. Sexual dimorphism in the reproductive phenology of *Ficus grassularioides* Burm. f. in Singapore. *Malayan Nat. J.* 1993, 149~155
 - 16 Galil J, Eisikowitch D. On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*. 1968, 49(2): 259~269
 - 17 Ramirez W B. Fig wasps, mechanism of pollen transfer. *Science*. 1969, 163: 580~581
 - 18 俞德浚. 中国果树分类学. 北京: 农业出版社, 1979. 241
 - 19 黄永传, 陈文彬. 爱玉冻原料植物——爱玉之回顾与前瞻. 中国园艺, 1979, 25(4): 103~111
 - 20 刘哲政, 林赞标, 黄吴清. 不同营养系爱玉子之生长表现——太和试验区五年生结果. 台湾省林业试验所研究报告季刊, 1994, 9(1): 29~38
 - 21 黄永传, 陈文彬, 邵云屏. 爱玉冻凝胶机构之机构研究. 中国园艺, 1980, 26(4): 117~126
 - 22 何坤耀. 爱玉授粉小蜂之生态及其在平地立足之可能性调查. 中华昆虫, 1987, 7: 37~44
 - 23 刘哲政等. 爱玉栽培. 行政院农业委员会编印. 台湾省政府农林厅, 1984(1), 1~16
 - 24 Hill D S. Wasps and figs. *New Scientist and Sci. J.*, 1971, 15 April 144~146
 - 25 Wiebes J T. Agaonidae (Hymenoptera Chalcidoidea) and *Ficus* (Moraceae): fig wasps and their figs. I. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. (C)*. 1986, 89: 335~355
 - 26 Wiebes J T. —Do., I (*Alfonsiella*). *Ibid.* 1988, 91: 429~436
 - 27 Wiebes J T. —Do., II (*Elisabethiella*). *Ibid.* 1989, 92: 117~136
 - 28 Wiebes J T. —Do., III (*African Ceratosolen*). *Ibid.* 1989, 92: 251~266
 - 29 Wiebes J T. —Do., IV (*Pleistodontes*) *Ibid.* 1991, 94(1): 137~152
 - 30 Wiebes J T. —Do., V (*Eupristina* s. l.) *Ibid.* 1992, 95(2): 109~25
 - 31 Wiebes J T. —Do., VI (*Waterstoniella*) *Ibid.* 1992, 95(4): 499~514
 - 32 Wiebes J T. —Do., VII (*Wiebesia*) *Ibid.* 1993, 96(1): 91~114
 - 33 Ramirez W B. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae). *Rev. Biol. Trop.*, 1991, 39(1): 87~95
 - 34 Ware A B, Compton S G. Responses of fig wasps to host plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology*. 1994, 20(3): 785~802
 - 35 Galil J, Ramirez W B and Eisikowitch D. Pollination of *Ficus costaricana* and *F. hemsleyana* by *Blutophaga esterue* and *B. tonduzi* in Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea, Agonidae). *Tijdschr. Entomol.* 1973, 116: 175~83
 - 36 Murray M G. Environment constraints on fighting in flightless male fig wasps. *Anim. Behav.*, 1989, 38: 186~193
 - 37 Murray M G. The closed environment of the fig receptacle and its influence on male inflex in the Old World fig wasps *Phyllostypis pilosa*. *Anim. Behav.* 1987, 35: 488~506
 - 38 Bronstein J L, Patel A. Temperature-sensitive development: Consequences for local persistence of two subtropical fig wasp species. *Am. Midl. Nat.* 1992, 128: 397~403
 - 39 Ma W L, Chen Y and Lu H J. The effects of ecological factors on the female wasps flying out from the syconia. 1995
 - 40 Grafen A, Godfray H C J. Vicarious selection explains some paradoxes in dioecious fig-pollinator systems. *Proc. R. Soc. Lond. B* 1991, 245: 73~76