

薜荔榕小蜂(*Blastophaga pumilae* Hill) 与薜荔 (*Ficus pumila* L.) 的共生关系*

马炜梁 吴翔**

(华东师范大学, 上海)

摘 要

榕属 (*Ficus*) 植物皆具隐头花序, 我国有120种, 分布很广。榕小蜂与榕树有着密切的共生关系。本文首次报道了我国此类动物、植物的共生现象, 发现了在同一个花序中雄花迟熟达一年的第一例植物, 摸清了我国大陆新分布的薜荔榕小蜂的生活史, 论述了发育的同步性、结构与功能的统一性。其内容可作为了解榕属植物的隐头花序与榕小蜂特殊的形态结构、生活方式、传粉过程及体现在其中的生物进化辩证法则的代表。因取材于分布最广的薜荔, 故为相关学科的教学、科研提供了生动易得的例证。文末提出尚待解决的问题。

关键词: 薜荔榕小蜂, 薜荔, 共生。

一、前 言

桑科榕属 (*Ficus*) 植物全世界共约500种, 瘿花中栖生着传粉昆虫。榕小蜂科 (*Agonidae*) 共有20属188种^[1], 它们之间的共生关系早在白垩纪即已确立^[2], 但人们对这种关系的确切了解, 只有几十年的历史。

Grandi, G. 于1916年研究了锡兰的榕小蜂^[3], 1929年又研究了无花果榕小蜂 (*Blastophaga psenes*) 的形态结构及其生物学特点^[4], Galil, J. 1967年发现公元前1186—1085年埃及第廿代长老随葬的贡品——埃及榕 (*Ficus sycamorus*) 果实中保留有完好的榕小蜂虫体^[5]。进而他和 Eisikowitch 一起对埃及榕小蜂 (*Ceratosolen arabicus*) 的行为作了详细的报道。Hill, D. S. 1967年研究了香港的榕小蜂, 发表了包括薜荔榕小蜂在内的4个新种, 他同意 Wiebes, J. T. 在1965年提出的观点: 所有的榕小蜂都是完全地专一寄生的^[6]。

我国贾思勰在《齐民要术》中写道: “古度树, 不花而实……色赤可食, 其实中如有蒲梨者, 取之数日不煮, 皆化为虫, 如蚁有翼, 穿皮飞出”^[7]。说明远在1500年前我们的祖先即已觉察到榕属隐花果中有小蜂的存在。

廖定熏等1987年记载了我国新分布的1个种——对叶榕榕小蜂^[8], 并指出: “本科小蜂以无花果小蜂最为常见, 但我们还未采到。”本作者曾在上海地区广泛采集, 亦未找到。

*工作中承陶银周工程师大力支持与协助, 徐志宏先生鉴定昆虫标本, 何丽芬先生、赖伟教授提供宝贵意见, 在此一并致谢。

**潘京生、吴翔、胡树凯、赵宏先后参加了部分工作。

本文于1987年8月16日收到。

二、取材与方法

取材：1986年5月上旬在浙江省临安县西天目山从3株薜荔上采得隐花果四、五十个，观察到一些基本的生物学现象。其后二年中分别于2、4、5、6、7、12月在原地和宁波共采得11批发育阶段不同的隐花果百余个，收集了成虫标本约2000个。

方法：剖开隐头花序，在解剖镜下观察花的结构、虫的结构与行为；取出瘦花子房中的卵、幼虫和蛹，在镜下观察其形态；将12月、2月和4月采集的带有隐花果的枝条水插培养，以观察虫体的冬态和变态，并用彩色照相摄影记录；将雌蜂用双氧水褪色，并用10%的KOH溶液软化虫体，供观察（未作永久封片）；取花粉作扫描电镜摄影；同时向民间了解俗名、利用等问题。

三、观察结果

1. 薜荔 (*Ficus pumila* L.) 的结构要点

薜荔广布于我国华东、华南和西南各省区。隐头花序又称隐花果（图1），内有3种花组成2种植株（表1），顶部有一直径约3毫米的小孔，孔的周围长出许多总苞片，该孔便成为在总苞片之间盘曲前进的一条螺旋状通道（图2）。雌株的隐花果俗称“木莲”，秋末冬初

成熟开裂，李时珍谓“乌鸟童儿皆食之”^[8]。

种子因之得以传播。雄瘦株的隐花果俗称

“怕喷”，不可食。瘦花在5月上旬长成，

接受榕小蜂产卵，此时不见雄花，至7月22日在隐头花序的上部已见大量雄花花蕾，估计是在6月底开始分化的，10个月后，即翌年5月3日左右花药成熟开裂，4、5天之内雌蜂带走花粉，隐花果落地腐烂。

2. 薜荔榕小蜂 (*Blastophaga pumilae* Hill) 的结构要点

薜荔榕小蜂属膜翅目 (Hymenoptera)，榕小蜂科 (Agaonidae)。雌雄体异型，高度特化（图3）。

3. 生活史（图4）



图1 薜荔枝条

A. 营养枝 B. 生殖枝（仿《江苏植物志》）

Fig. 1 The branch of *Ficus pumila* L.

表1 薜荔3种花组成的2种植株比较表

Table 1 The Comparison between three kinds of flowers forming two kinds of plants

花 型	雄 花	瘦 花	结 实 花
花的结构	花萼(3—)4裂,雄蕊2,花丝短,花粉粒极小。	花萼(2—)4(—5)裂,花柱短,柱头喇叭状,无结实能力,子房为榕小蜂栖生和发育的场所。	花萼(3—)4(—5)裂,花柱与柱头连成长鞭状,子房1室,横生胚珠斜挂,有结实能力。
植株类型	雄瘦株,生理上为雄株		雌株

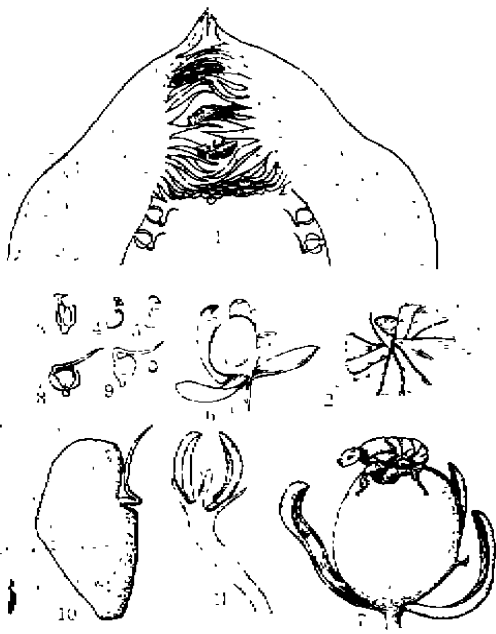


图2 薜荔的花与果

1. 隐头花序顶部纵剖, 总苞片之间夹有已死的榕小蜂; 2. 花序顶部横切, 示总苞片重叠成一螺旋通道, 上有 1 片扯落的蜂翅; 3. 短花柱花; 4. 短花柱花的子房; 5. 榕小蜂产卵于胚珠内; 6. 幼虫在膨大的子房内; 7. 交尾姿势; 8、9. 长花柱花子房剖面及一颗胚珠; 10. 瘦果; 11. 雄花。

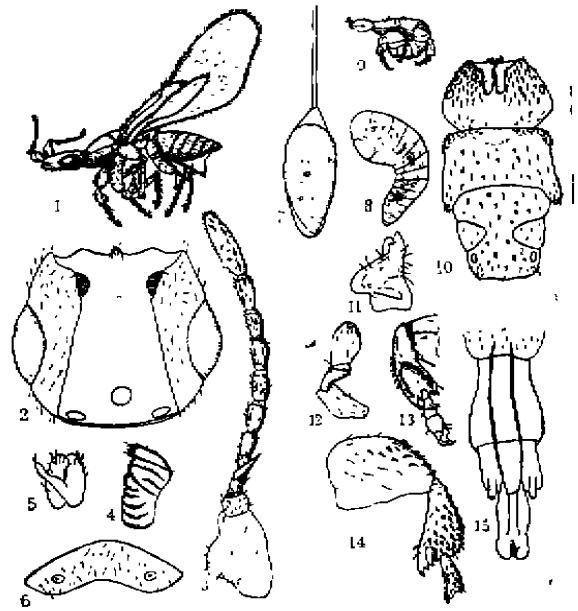
Fig. 2 The flower and fruit of *Ficus pumila* L.

图3 薜荔榕小蜂的结构

1—6 雌蜂。1. 成虫; 翅 2 对, 被密毛, 前后足腿节粗壮, 中足细弱, 腹部有产卵管; 2. 头部, 具复眼 1 对, 单眼 3 只; 3. 触角: 共 11 节, 膝状, 柄节发达; 4. 上颚; 5. 口器; 6. 第 8 腹节背片有 2 个气孔; 7. 卵: 长 0.15—0.2 毫米; 8. 幼虫, 具 14 体节, 无附肢; 9—15. 雄蜂。9. 成虫, 示虫体卷曲, 无翅, 前后足腿节粗壮, 中足极退化; 10. 头胸部背面观: 示背面有向后的刺, 复眼小, 单眼未见, 并胸腹节有 2 个气孔; 11. 上颚; 12. 触角: 短, 共 4 节; 13. 前肢腿节的一部分, 胫节和跗节; 14. 后肢的腿节和胫节, 示前后肢的胫节距锐利强壮; 15. 生殖器。

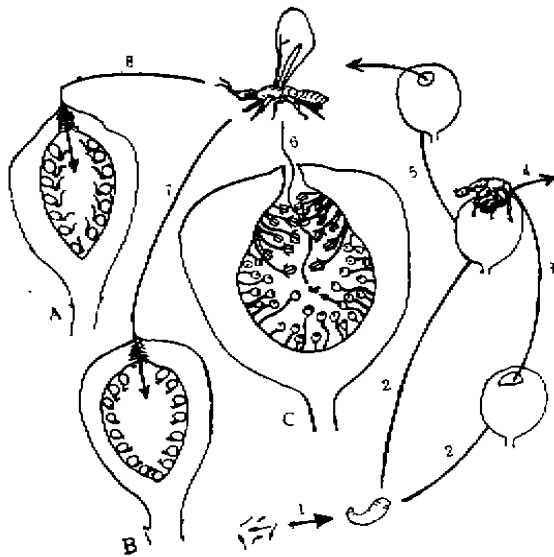
Fig. 3 The structure of *Blastophaga pumilae* Hill

图4 薜荔榕小蜂的生活史

1. 卵在囊花胚珠内发育成幼虫; 2. 第二年羽化, 各在子房壁上咬噬一个洞; 3. 雄蜂率先钻出子房与雌蜂交尾, 每次交尾近 2 小时; 4. 几次交尾后雄蜂死于隐花果内或爬出坠地而死; 5. 雌蜂出洞; 6. 雌蜂曲折地穿过雄花区; 7. 浑身沾满花粉, 去寻找产卵场所; 8. 雌蜂将产卵器插入喇叭状的柱头产卵于囊花子房内; 9. 部分雌蜂进入了雌株的隐头花序, 传粉后死于花序腔内或口部; A. 当年生雌株花序; B. 当年生雄株花序 (雄花尚未分化); C. 隔年的雄株花序。

Fig. 4 The life history of *Blastophaga pumilae* Hill.

四、分析与讨论

1. 寓得于失的共生现象

薜荔是为榕小蜂提供食物及栖身的场所, 榕小蜂为薜荔传粉, 对方提供的条件对本种族是性命攸关的, 互惠的同时又各有牺牲, 薜荔牺牲了所有的雌性的短花柱花, 榕小蜂牺牲了那些“误入”雌株花序的雌蜂。双方都以自己的牺牲促进了对方的繁荣, 对方的繁荣又反过来保证了本种族的生生不息。这种有得有失、寓得于失的关系比生物界常见的单纯互利的共生更高级更辩证。

2 突出的雄花迟熟的代表

在被子植物中, 雌雄蕊(花)不同时成熟的现象是十分寻常的, 这有利于实现异花传粉, 提高后代生活力, 但通常总在一个开花期中完成, 花期不遇的严重后果是不言而喻的。同一花序中的2种花隔一年开放, 上一年发育的雄花给下一年发育的另一株雌花授粉, 未见此类报道。就作者所知, 这是植物界之最。榕属植物中雄花迟熟也是常见的, 据报道无花果、埃及榕、菩提树(*Ficus religiosa* L.)等都是雌蜂产卵后几星期, 幼虫即变为蛹, 羽化出洞时雄花即开放^[3]。薜荔在本属植物中分布偏北, 冬季寒冷, 可能是促使迟熟期延长的自然因子。

3. 严格的同步性与顺序性

五月上旬是薜荔和它的榕小蜂生活史中极其关键的时刻, 从雌雄蜂各自在子房壁上打洞——雄蜂出洞, 交尾——花药开裂——雌蜂出飞(带上花粉)——另一株薜荔的幼花成熟开放——产卵或授粉这几个步骤都是在短短的7—10天内按部就班地逐个发生的, 时间上的同步性与顺序性是明显的。雌雄蜂之间、植物的不同植株之间、动物和植物之间好似有着某种默契, 若某一环节次序颠倒, 那么整个生活史就可能中断。

同步的机理是什么? Galil用已知CO₂浓度的密闭容器作了试验, 认为一定浓度的CO₂能促使花头成熟, 抑制或激活小蜂的活动^[8]。我们剖开隐花果, 观察处在大气之中的榕小蜂。能依次见到上述的活动过程。因此CO₂浓度的变化可能是虫体活动加剧的结果而不是其动因。我们再将剖开的花头重新合上, 保持在湿度高的环境下(喷了水的搪瓷器皿内), 经过一昼夜只有5只雌蜂爬出隐花果, 之后将此隐花果移至日光下并加灯光照射, 使内部温度适当升高, 在1小时内就有30只雌蜂飞出; 观察瓶插的多个花头, 小蜂出飞的昼夜变化是: 夜晚多为雄蜂, 雌蜂很少, 下午雌蜂大量飞出, 上午次之。在自然条件下, 只有晴天的下午隐花果内的温度才会升高, 隔年的隐花果口部的苞片已萎缩上翘, 里外直通, 里面的湿度随之降低, 有利于花药的开裂, 有利于雌蜂的飞翔, 要是连续阴雨几天, 这一过程也可能后延几天, 可见温度与湿度是同步出飞的主要因子。在它们协同进化的一亿三千万年中, 不同步的个体自动地离开了生活史的循环, 同步者的遗传性, 被反复强化, 双方的生物钟已被自然选择调节到十分精确的程度。

4. 高度统一的结构与功能

榕小蜂科的雌雄异态性已久为人们知晓, 它们的形态结构与功能相一致: 雄蜂的体型与终生生活在黑暗的花序内、打洞、交尾等活动相适应, 表现为无翅、眼与触角退化、腿节与胫节距发达, 有利于抓住窠壁、身体卷曲, 有利于在触角感觉到的雌窠洞口插入尾部; 雌蜂

的体型与钻入幼隐头花序、传粉、产卵的活动相适应,表现在有翅、眼和触角发育正常、三角锥形的触角柄节能指向前方,触角再向两侧后弯,犹如给圆形的头部戴上了一顶铲状的尖帽,像削尖了脑袋一样,加上体壁坚硬滑溜,有利于在总苞片之间钻行,全体多毛能带多量花粉。薛荔也有类似的适应:瘿花的柱头喇叭状互相靠拢连成一个平面,有利于榕小蜂在上面爬行并找到产卵点;总苞片的存在促使内外的通道成为只有小蜂才能通过的螺旋形弯道,既保证了传粉小蜂的进入又保护了花序中幼嫩的雌花不被其它昆虫咬噬;雄花的位置最近口部,是小蜂出飞的必经之路;花粉微小仅7.2微米,接近于植物界中最小的花粉(毋忘草属 *Myosotis* 5微米),有利于一只雌蜂带较多的花粉,观察1只小蜂可带5千至1万颗花粉粒,一个隐头花序有长花柱花1500朵左右,据此,只要钻进一只小蜂就足够给所有的雌花传粉了,而一个老熟的雄瘿花序中可以飞出1200—3000只雌蜂,更提高了传粉产卵的机率。达尔文的著名论述:“任何被自然选择所保留下来的细微结构,都是有它的必然性的”。再次得到了有力的证实。

五、问题讨论

薛荔及其榕小蜂给我们提供了自然造化的复杂而有意义的实例,有些问题尚待进一步研究,例如:

1. 榕小蜂的代谢产物何处去了? 7月22日子房被乳酪状营养物质充满,卷曲的幼虫已消耗了约1/4,相当于自身体积的一团营养物,未见任何排泄物。12月1日观察营养物已耗尽,子房内除了白色的虫体外干干净净,别无他物。五月初虫体钻出子房后也未见其有排除积聚在体内的类似胎粪的代谢产物的行为。是否薛荔提供的营养能全部转化成小蜂所需的一切,还是通过植物带走了某些废物。未经产卵的子房极少膨大,更无此种乳酪状营养物的积累。看来瘿花是否提供营养物还需每个小虫分别提出这种要求,那么这种信息的机理又究竟是什么?

2. 雌雄虫的比例失常是何原因? 据一个隐花果的统计雌蜂有2941只,雄蜂有957只,它们之比为3.07:1,这一比例是否稳定尚待进一步观察,但雌多于雄是普遍的,这一现象在遗传学上如何解释?

3. 薛荔为何雄瘿株较多? 据野外二个点的初步观察雄瘿株远较雌株多,这一现象是否普遍?若是,何以解释?

4. 虫体变态为何未见蜕皮? 12月1日榕小蜂已有雌雄之别,附肢已分化,分节尚不明显,末端呈指状,所有的附肢均能从体侧掰开。未见蛹壳包裹,直至五月初出飞,也未见子房内留有蜕皮,何故?

参考文献

- [1] Cronquist A., 1981, An Integrated System of Classification of Flowering Plants, p. 197, New York Columbia University Press.
- [2] Hill, D.S., 1967, Fig-Wasps (Chalcidoidea) of Honk Kong I. Agaonidae Zoologische verhandelungen, 89:3—55 Leiden, Netherland.
- [3] Barth F.G., 1985, Insect and Flowers, pp. 3—10.
- [4] Grandi G., 1916, Contributo alla conoscenza dell' Agaonidi (Hymenoptera, Chalcidid) di Ceylon e dell' India-Boll. Lab. Zool. Portici 11:183—234.

- [5], 1929, *Boll. Lab. Zool. Portici* p. 14
- [6] Wiebes, J.T., Host specificity of fig wasps (Hymenoptera Chalcidoidea, Agaonidae), *Proc. XII th Int. Congr. Ent.*, London 1964, pp. 95-96.
- [7] 廖定熹等, 1987, 中国经济昆虫志, 第三十四册, 膜翅目, 小蜂总科 (一), 44-45页, 科学出版社。
- [8] 李时珍, 《本草纲目》, 卷十八, 草部蔓草类。
- [9] 陈焕镛等, 1965, 海南植物志第二卷, 395页, 科学出版社。
- [10] 贾思勰, 《齐民要术》1956年版, 212页。

A PRELIMINARY STUDY OF [SYMBIOSES BETWEEN BLASTOPHAGA PUMILAE HILL (HYMENOPTERA) AND FICUS PUMILA L. (MORACEAE)]

Ma Weiliang Wu Xiang

(Department of Biology, East China Normal University)

Figs are an old group of plants, known to have existed in the Cretaceous Period. The ancestors of the fig wasps, (Chalcidoidea) lived as early as the Jurassic. In over a hundred million years, one of the most complicated symbioses relationship of between animals and plants has developed. The reciprocal adaptation is so fundamental and diverse that neither partner can exist without the other. In this paper the life cycle of *Blastophaga pumilae* (Agaonidae, Hymenoptera) has been described for the first time. The synchronism between the developmental cycles of male and female fig wasps and between fig and fig wasps has been discussed. The process of pollination, sexual dimorphism and the relationship between the structure and function have been discussed as well.

Key words: *Blastophaga pumilae* Hill, *Ficus pumila* L., symbiosis.