

## 歪叶榕繁殖生态学

石章红<sup>1,2</sup> 杨大荣<sup>1\*</sup>

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要** 该文主要从物候学、行为学和生态学 3 个方面首次研究报道了我国西双版纳热带雨林下的一种榕树——歪叶榕 (*Ficus cyrtophylla*) 的繁殖机制。研究表明,歪叶榕榕小蜂 (*Blastophaga* sp.) 是歪叶榕唯一的传粉昆虫,传粉行为方式为被动传粉,而且这种榕小蜂也只能在该种榕树中成功繁衍后代。物候学观察结果表明,歪叶榕常绿且叶量常年变化较小,10~11 月和 3~4 月是歪叶榕雄株落叶的高峰期,这时正值西双版纳的雾凉季和干热季,而雌株的落叶高峰期是 3~4 月;12 月和 5 月是歪叶榕雄株新叶萌发的高峰期,而 4~5 月是其雌株新叶萌发的高峰期,这时正值西双版纳干热季向雨季过渡的时期,新叶萌发后同时伴随着一次该种榕树的挂果高峰期,歪叶榕在种群水平上常年持续结果,在每年的 11 月和 4~5 月有两次结果高峰期,单株每年大量结果 2~3 次,单棵雄株内结果异步性较高,而雌株内结果高度同步。单果进蜂数 (Foundress number) 为 0~5 只,大多数雄果 (78.45%) 和雌果 (84.25%) 只有 1 只传粉榕小蜂,大约 16.02% 的雄果和 13.33% 的雌果内含有 2 只传粉榕小蜂,其它情况均很少。在自然情况下,雄果中的总瘦花量为  $147.32 \pm 62.61$  (SD) 枚,传粉榕小蜂出蜂量为  $110.94 \pm 62.82$  (SD) 只,其中雌蜂多而雄蜂少,传粉榕小蜂性比为  $0.1439 \pm 0.131$  (SD),瘦花形成率为  $64.13\% \pm 19.89\%$  (SD),雌果中的种子数为  $231.44 \pm 74.23$  (SD) 粒,种子形成率为  $85.72\% \pm 14.19\%$  (SD)。歪叶榕和其传粉榕小蜂在物候学、传粉行为与花药/胚珠比 (A/O ratio) 和雄花成熟与其羽化出蜂的时期等方面表现出高度的相互适应。

**关键词** 榕树 传粉榕小蜂 繁殖生态学 相互适应 共生

THE REPRODUCTIVE ECOLOGY OF *FICUS CYRTOPHYLLA*,  
AN UNDERSTORY FIG SPECIES IN XISHUANGBANNA  
TROPICAL RAINFOREST, CHINA

SHI Zhang-Hong<sup>1,2</sup> and YANG Da-Rong<sup>1\*</sup>

(1 The Kunming Division of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Kunming 650223, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract Background and Aims** The reproductive characteristics of fig species in the understory of tropical rainforest are rarely explored until now. *Ficus cyrtophylla* in Xishuangbanna tropical rainforest was chosen for a case study. We'd like to answer the following questions in this paper: 1) who is the pollen vector for *F. cyrtophylla*, 2) what reproductive characteristics does *F. cyrtophylla* have, and 3) compared with other fig species reported, what does *F. cyrtophylla* share with them and what is *F. cyrtophylla* different from them?

**Methods** An integrative approach combining investigation of the fig tree's phenology and its pollinator's behavior with Kruskal-Wallis tests and Mann-Whitney *U* tests was adopted. Data on the fig's phenology were collected by observing the sampled trees once a week from August 2004 to August 2005. The pollinator's behavior was observed at a dissecting microscope (OLMPUS-SZX12) in our lab.

**Key results** The results showed *Blastophaga* sp. was the only species-specific pollinator for *F. cyrtophylla*, and the passive pollinator only could produce their offspring within its figs. The range of the pollinator number trapped in the gall fig and seed fig cavity were both 0-5, and the majority (about 78.45% of gall fig and 84.25% of seed fig) had only one, other cases were very rare. For *F. cyrtophylla*, the fig trees were evergreen, and a little variation occurred in the quantity of the leaves. On the population level, they could continuously produce the figs year-round, synchrony within the single tree but asynchrony among the trees. The functional male tree's fruiting presented much more asynchrony than the female ones. There were two fruiting peaks in a year, November and April-May, respectively, and every tree could produce 2-3 crops in the whole year. Under the natural conditions, the mean number of galls and pollinators in every gall fig were re-

spectively  $147.32 \pm 62.61$  and  $110.94 \pm 62.82$ , the sex ratio of pollinators was  $0.1439 \pm 0.1316$ , the ratio of galls per fig was  $64.13\% \pm 19.89\%$ , the mean number of seeds per seed fig was  $231.44 \pm 74.25$ , and the ratio of seeds per fig was  $85.72\% \pm 14.19\%$ .

**Conclusions** The two partners in this symbiosis performed many high co-adaptations in many aspects, for example, between the pollination behavior and A/O ratio. Compared with those fig species reported until now, the reproductive ecology of *F. cyrtophylla* was different from them, which maybe suggest that various fig species in different geographic environment and those species with different life form in the same environment might adopt different reproductive strategies to stabilize their mutualism.

**Key words** Figs, Pollinating fig wasps, Reproductive ecology, Co-adaptation, Mutualism

对于进行有性生殖的生物来说,雌雄配子的相喻结合是其繁殖成功与否的最关键一步。因为植物自身不能移动,所以植物雄配子的移动只能依靠外界力量或载体来实现(Bateman, 1947; Squillace, 1967; Kohn & Barrett, 1992; Godt & Hamrick, 1993)。其中大约 2/3 的被子植物是由昆虫来传授花粉(钦俊德和王琛柱, 2001)。榕属(*Ficus*)植物也不例外,而且只有唯一的一种传粉昆虫——榕小蜂为其传粉,反过来,榕属植物为传粉榕小蜂提供栖息和繁殖场所,它们之间高度密切的互惠共生关系是动植物协同进化系统中最为特化的一种(Galil *et al.*, 1973; Wiebes, 1979; Weiblen 2002; 杨大荣等, 2000)。

榕树是榕属植物的总称,是热带植物区系中最大的木本属之一,它的单株结实率是所有树种中最高的,它在热带雨林植物群落中,占据了乔木层、灌木层、藤本、附生、寄生植物等层次的一定空间,而且它们中许多种类一年四季都在开花结果,为热带雨林中的许多动物和微生物等提供了宝贵的食物来源和栖息场所,是国际上公认的热带雨林中的一类关键植物(Janzen, 1979; Wiebes, 1976, 1979; 许再富, 1994; 杨大荣等, 1997)。因此,研究榕树的繁殖生态学特性将会为热带雨林的生物多样性保护和恢复提供科学的重要参考依据。虽然目前国内外已经有了一些关于榕树的繁殖生态学研究的报道,但是那些被报道的树种均分布于旷野或热带雨林边缘,极少有关于热带雨林下榕树种类的繁殖机制的研究报道。为此,研究热带雨林下榕树的繁殖生态学特性对于热带雨林生物多样性的恢复和保护显得更为重要和密切。

歪叶榕(*Ficus cyrtophylla*)是热带雨林下的一种灌木或小乔木树种,仅分布在亚洲的中国西南部云南、西藏、贵州及广西西部、缅甸、越南、泰国、印度东北部和锡金等地,到目前为止,还未见国内外对歪叶榕繁殖特性的研究报道,2003 年以来我们在西双版纳对歪叶榕的繁殖生态学展开了研究,现将有关实

验研究结果报道如下。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究材料

歪叶榕,雌雄异株,隶属于桑科榕属糙叶榕亚属(*Sycidium*)灌木或小乔木,高 3~6 m,树皮灰色,平滑,小枝、叶柄、榕果密被短绒毛,叶互生,排为两列,纸质、两侧极不对称,长圆形或长圆状倒卵形,长 9~10 cm,先端渐尖或为尾状,基部歪斜,榕果成对或簇生于叶腋、落叶枝或者主干上,卵状椭圆形,长 8~10 mm,基部瘦狭成短柄,成熟时橙黄色,表面密被短绒毛,侧生苞片小,散生,基生苞片 3 个,被短硬毛。在西双版纳地区主要分布于热带雨林的中下层,喜生在潮湿、阴暗的沟谷林下,主干常斜长出,树干和树枝常年被苔藓寄生;一年四季均挂果,见阳光多的植株叶腋间挂果较多,而少见阳光的植株则叶腋间不挂果,多为枝条和主干瘤状突上挂果(Wu *et al.*, 2003)。

歪叶榕榕小蜂(*Blastophaga* sp.)隶属于膜翅目(Hymenoptera)小蜂总科(Chalcidoidea)榕小蜂科(Agaonidae)榕小蜂属。雌蜂和雄蜂异型,雌蜂具翅,雄蜂无翅。雌蜂体长 1.2~1.8 mm,头扁平前倾,体呈黑褐色,触角 13 节,柄节扁平呈角状膨大,梗节端部具较粗附器,环状节较细短小,索节的 2~4 节膨大。前翅长和宽大,翅脉退化,痣脉粗短不明显;后翅短小,仅为前翅的 1/4 大小,翅脉完全退化。前后足发达,前足腿节膨大,中足细小相对退化,每个胫节末端具 2 尖齿。腹部较胸部短但呈扁平状,产卵器明显突出。雄蜂无翅,体呈黄棕色,复眼小,触角 2 节、短小呈棒槌状,位于颜面前端呈洼状的凹陷中,口器发达形成 2 大尖齿。前后足相对发达,中足退化,雄性外生殖器突出,骨化明显。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 物候学观察

根据人类活动干扰程度的不同,在西双版纳热

带植物园内选择了原始的沟谷雨林和吊桥西罗梭江边次生林两块样地,两块样地共选择了7棵雄株和6棵雌株作为定点观测对象。于2003~2004年开始展开隐头果内小蜂的收集工作;在2004年8月至2005年8月期间,除收集隐头果内小蜂外,开展了定期、定树观察,每周观测1次,详细记录每株榕树的挂果状况、树叶生长状况、叶量和叶生长期等,新叶和落叶的观察方法参照 Corlet(1987)已报道的方法进行。

### 1.2.2 单果进蜂量(Foundress number)调查

每当两个样地内有正处于雌花期或间花早期的榕果时,每次每批采摘不少于30个榕果带回实验室,测量直径并且详细记录苞片口夹死的蜂量和果腔内的蜂量。因为该数据呈非正态分布,所以数据的分析是采用 Kruskal-Wallis tests 和 Mann-Whitney *U* tests 来完成的。

### 1.2.3 传粉榕小蜂的交配行为和传粉行为观察

采摘即将出蜂的雄果(果已膨大且果皮已经变软但无出蜂口)带回实验室,将榕果纵切一分为二,放置于 OLYMPUS(SZX12)体视显微镜下观察和记录传粉榕小蜂的出蜂行为、交配行为和采集花粉的行为。传粉榕小蜂传粉行为的观察方法与上述相同,只是所用的榕果果期不同,即选用刚进蜂不久的雌花期榕果。每种观察所用的榕果数不少于10个,每次连续观察时间为2~3 h。

### 1.2.4 雌花花柱长度和传粉榕小蜂产卵器长度的测量

分别采摘雌花期雄果34个(来自10棵雄株)和雌果34个(来自9棵雌株)带回实验室,将榕果分为4等份,每份中随机挑选5~6朵雌花用于测量花柱长度,同时还测量了来自不同榕果的45只传粉榕小蜂的产卵器长度,这些测量都是采用生物测微方法在 OLYMPUS(SZX12)体视显微镜下完成的。

### 1.2.5 榕果发育生物学特点观察

2004年10月至2005年2月期间,在吊桥西罗梭江边次生林内分别选择了正结幼花期榕果的1棵雄株和1棵雌株,各自标记30个果实用于观察榕果发育生物学特性,每3天用电子数显式游标卡尺测量榕果直径并且详细记录果态状况和有无榕小蜂拜访等,一直持续到榕果种子发育成熟。

### 1.2.6 榕果内各类小花数量的统计

每次每批采摘即将出蜂的雄果不少于30个带回实验室,先将每个榕果掰开以辅助出蜂,然后分别分装于绢纱网袋(120目,20 cm × 15 cm)内进行单果

收蜂并保存于70%的酒精中,收蜂结束后,分别统计记录相应雄果内的雄花、瘦花和败育花数量。每次每批采摘成熟的雌果不少于30个带回实验室,分别统计记录种子数和败育花数量。

## 2 结果与分析

### 2.1 歪叶榕榕果各个发育时期的特征

歪叶榕每批榕果的总发育时间为90~140 d,榕果的发育时期参照 Galil 和 Eisikowitch(1968)的标准可以划分以下5个时期:

**雌前期(Pre-female phase):**果直径平均为0~3.47 mm( $SD = 0.56$ ,  $n = 44$ );果簇生于无叶枝条、茎干瘤状突或叶腋之间,果皮绿色,而且果皮表面布满绒毛,此时果腔内小花仅见微小突起;果腔几乎被苞口的苞片所占据。雌前期历时约20 d。

**雌花期(Female phase):**果直径平均为6.08 mm( $SD = 0.97$ ,  $n = 88$ );果皮绿或黄色,榕果的苞片松动,榕果释放出特定的挥发性化学物质吸引传粉榕小蜂,同时雌雄果内的雌花开放,每朵小花由6个花被片包裹,雌果中雌花柱头粉红色并且形成联合花柱,而雄果中的柱头白色呈现游离状,雄果内的雄花仍然处在发育过程中,雌花期历时7~19 d。

**间花期(Inter-floral phase):**果直径平均为7.04 mm( $SD = 0.91$ ,  $n = 200$ ),果皮黄色,雌果中的雌花被传粉受精后子房开始膨大并硬化,柱头变成黑褐色,雄果中的子房被传粉榕小蜂产完卵后开始膨大呈圆形,并且慢慢变黄、硬化,到间花后期时瘦花变成黑色,这时两种果的果腔变得很小,均被瘦花和种子所占据,这是榕果发育时间最长的一个时期,间花期历时为60~90 d。

**花后期(Post-floral phase):**雌果的直径平均为10.87 mm( $SD = 2.05$ ,  $n = 91$ ),果腔内的种子已经完全硬化并呈黄色,种子呈扁圆形,果皮开始软化变红,变得充满汁液,吸引鸟类和兽类等一些动物前来取食以实现其种子散播;雄果的直径平均为12.27 mm( $SD = 1.21$ ,  $n = 88$ ),果变软膨大,出现较大的果腔,雄花发育成熟,花药伸入果腔并且开裂,同时榕小蜂开始羽化出蜂交配,然后雌蜂离开养育它的榕果(Natal fig)去寻找新的处于雌花期的果实;花后期历时为5~7 d。

### 2.2 歪叶榕交配系统特征

歪叶榕是(功能性)雌雄异株类型(Functional dioecious)榕树,功能性雄树所结的隐头花序中着生雄花和雌花,但雌花不履行结实功能而是供给其传

粉榕小蜂繁殖,雌树所结的榕果中仅有雌花。雄果内壁着生雄花  $103.89 \pm 25.50$  (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 218$ ) 朵、雌花  $227.51 \pm 55.24$  (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 218$ ) 朵,雄花和雌花在雄果中相间排列;绝大多数花以单性为主,一朵雄花通常只有 1 个花药,有极少数雄果内含少量的两性花;雄果内花药/胚珠比(A/O ratio)为  $0.49 \pm 0.20$  (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 218$ );雄果内雌雄异熟,花药自行开裂,花粉粒自动散落于果腔内。雌果内壁着生雌花  $266.20 \pm 63.21$  (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 91$ ) 朵,雌花柱头由于其上毛状附属物的相互交织在一起而形成联合花柱(Syn-stigma),这给传粉榕小蜂传粉和花粉粒萌发提供了一个良好的工作平台,有利于提高传粉效率。

雄果内着生的雌花花柱长度为  $0.584 \pm 0.097$  mm (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 651$ ),变异系数为 0.166,而雌果内着生的雌花花柱长度为  $1.385 \pm 0.289$  mm (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 536$ ),变异系数为 0.209。经过独立样本 *T*-test 检验,两种不同类型果内的雌花花柱长度存在明显差异,即雌果内的雌花花柱长度显著地长于雄果内的。歪叶榕传粉榕小蜂的产卵器长度为  $0.852 \pm 0.099$  mm (Mean  $\pm 1SD$ ,  $n = 45$ ),略长于雄果内的花柱长度而短于雌果内的花柱长度。

### 2.3 歪叶榕的物候学特征

歪叶榕常年处于绿叶期而且枝叶茂盛,叶量变化很小。图 1 表明:10~11 月和 3~4 月是歪叶榕雄株落叶的高峰期,而雌株的落叶高峰期是 3~4 月,这时分别正值西双版纳的雾凉季和干热季;图 2 表明:12 月和 5 月是歪叶榕雄株长出新叶的高峰期,而 4~5 月是其雌株出新叶的高峰期,这时正值西双版纳干热季向雨季过渡的时期,新叶萌发后同时伴随着一次该种榕树的挂果高峰期。图 1 和图 2 研究结果表明,歪叶榕雄株和雌株落叶和出新叶的时期基本上各自保持同步,这样避免了该种榕树叶量的大幅度变化,同时也为榕树的常年挂果提供了良好的物质前提基础。

歪叶榕在整个种群水平上常年挂果,在每年的 11 月和 4~5 月有两个明显的结果高峰期,单株每年持续结果 2~3 次,而且雌雄株的两次结果高峰同步(图 3)。在歪叶榕种群内树间结果基本异步而树内同步,但是单棵雄株内同一批果内的异步性较高,而雌株则相对整齐,这样导致雌株在两次结果高峰时出现大量的未进蜂的雌花期落果。

### 2.4 歪叶榕单果进蜂数量及其动态

歪叶榕雄株和雌株的单果进蜂量情况如表 1 所

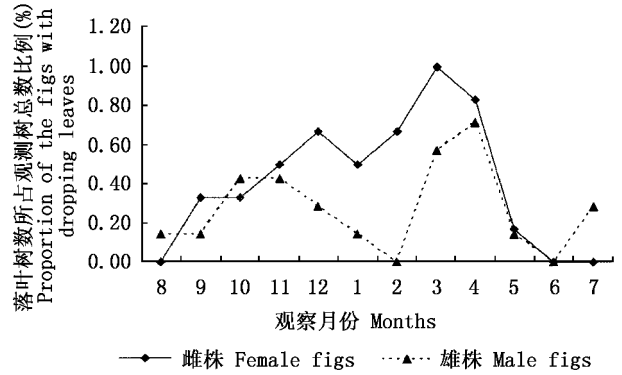


图 1 歪叶榕落叶树数量年变化动态

Fig.1 The annual variations of the proportion of the figs with dropping leaves

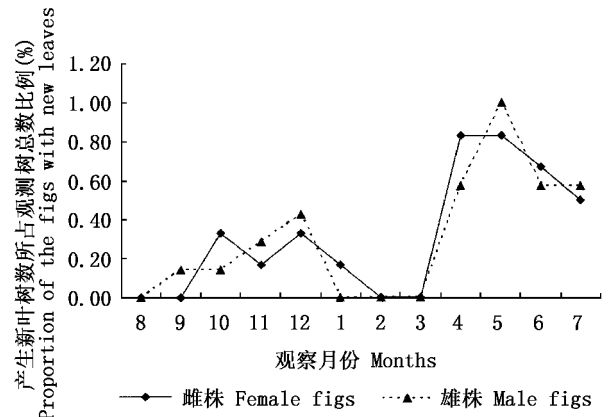


图 2 歪叶榕产生新叶树数量年变化动态

Fig.2 The annual changes of the proportion of the figs with new leaves

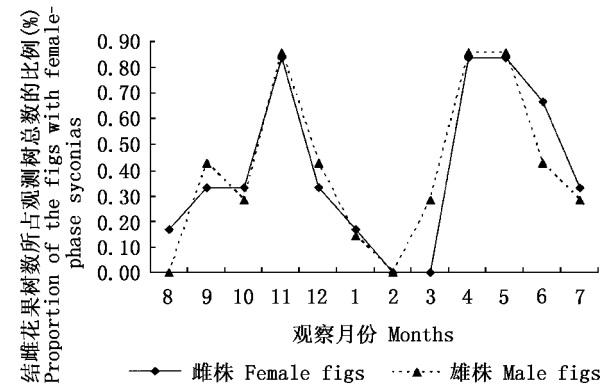


图 3 歪叶榕榕树挂雌花果子年数量动态

Fig.3 The annual fluctuations of the number of the figs with female-phase syconia

示。从进蜂率的角度来看,雄果的进蜂率显著高于雌果。图 4 结果表明,雄果和雌果中的单果进蜂数

表 1 歪叶榕雄株和雌株单果果腔内进蜂量采集解剖情况  
Table 1 The illustrations of the pollinator's number in the fig's cavity

性别 Sex	样树量 T	批数 Crop	果量 F	有蜂果量 FP	进蜂率 RFP	夹死率 RBP	进蜂范围 Range	平均进蜂量 Mean	标准差 SD
雄株 Male	7	8	811	262	22.32%	42.75%	0~5	0.89	0.78
雌株 Female	5	5	541	60	5.92%	55.00%	0~5	0.72	0.94

T: Number of the sampled trees F: Number of the sampled figs FP: Number of the sampled figs with pollinators RFP: Ratio of the sampled figs with pollinators RBP: Ratio of the sampled figs with the dead pollinators in the ostiole 计算方法 进蜂率 = 果腔内有蜂果量/有蜂果量, 夹死率 = 苞口有死蜂果量/有蜂果量 Calculations: RFP = FP in the cavity/FP; RBP = Number of the sampled figs with dead pollinators in the ostiole/FP

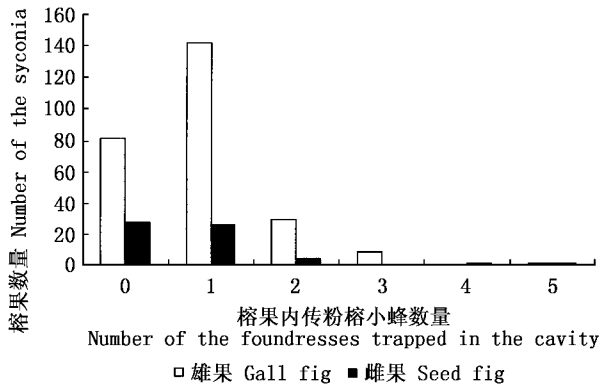


图 4 歪叶榕榕果果腔内传粉榕小蜂的数量分布  
Fig. 4 The distribution of the number of pollinators trapped in the fig cavity

都是 1~5 只; 在果腔有蜂的榕果中, 大多数雄果 (78.45%) 和雌果 (84.25%) 只有 1 只传粉榕小蜂, 大约 16.02% 的雄果和 13.33% 的雌果有 2 只传粉榕小蜂, 其它情况均很少。

通过 Kruskal-Wallis tests 和 Mann-Whitney *U* tests 检验发现 雄株和雌株的单果进蜂量分别在不同样树之间 ( $\hat{\sigma}: p > 0.05, n = 7; \hat{\sigma}: p > 0.05, n = 5$ ) 采集月份之间 ( $\hat{\sigma}: p > 0.05, n = 8; \hat{\sigma}: p > 0.05, n = 4$ ) 和采集地之间 ( $\hat{\sigma}: p > 0.05, n = 2; \hat{\sigma}: p > 0.05, n = 2$ ) 都没有显著差异, 而在雄株和雌株的单果进蜂量之间有显著差异 ( $p < 0.03, n = 2$ )。

## 2.5 歪叶榕传粉榕小蜂的特征、交配行为和传粉行为

传粉榕小蜂雌蜂和雄蜂二型 雌蜂有翅 雄蜂无翅。雄蜂比雌蜂早羽化出蜂, 雄蜂羽化离开自己的瘿花后开始在果腔中活动, 穿梭于雄花和瘿花之间, 寻找含有已发育成熟雌蜂的瘿花。当雄蜂找到合适的瘿花以后, 用其颚部在瘿花的顶端处咬孔, 然后转身将其可伸缩的产卵器插入瘿花中与雌蜂交配, 交配持续的时间很短, 大约 30 s。雄蜂之间无相互争斗行为, 即使相遇在一起, 它们也互不干扰, 而是各行其是。交配完后, 雄蜂又开始寻找新的交配对象, 1 只雄蜂可以与多只雌蜂交配; 刚交配过的雌蜂用

其头部自行顶大交配孔然后爬出瘿花, 此过程耗时 30~60 min。雌蜂爬出瘿花以后, 开始在果腔内爬行, 因为雄花散生而且花药伸入果腔, 花粉粒自行散落, 所以当传粉榕小蜂在果腔内爬行时, 花粉粒就被被动地沾到了传粉榕小蜂的身体上, 在它爬行的过程中并没有主动采集花粉的行为。传粉榕小蜂爬行数圈后, 停止爬行, 前中足支撑身体, 后足上举翻向背方而且两足交叉于背上方, 然后由上至下重复来回运动, 借以清理自己背方的花粉粒。雄蜂交配完后成群结队涌向榕果苞片口处相互协作咬出蜂孔; 最后雌蜂通过雄蜂在苞片口处咬开的出蜂孔离开养育它的榕果去寻找新的正处于雌花(接受)期的榕果。

在雌花期榕果所释放出的挥发性化学物质的吸引下, 当雌蜂找到雌花期榕果后它就迅速着落到该果表面, 围绕苞片口周围爬行并用其触角不停地敲打苞片口借以试探苞片口的松紧程度。一旦确定为雌花期榕果后, 传粉榕小蜂首先用前足伸入最外部的苞片, 中后足向前推进, 扁形的头部便紧接着迅速进入苞片内, 整个过程耗时 3~10 min。由于仅前面 2~3 层苞片交错排列而且交错程度较低, 所以雌蜂很容易通过榕果与外界的唯一通道——苞片口进入果内, 并且大多数到达果腔的雌蜂都有翅, 相对完好。到达果腔后, 雌蜂开始变得兴奋, 稍作整理后便开始迅速爬行并不时用触角敲打花柱柱头并且产卵器伸向腹部下方, 垂直于其身体, 寻找合适的产卵位点。在此过程中, 雌蜂并没有主动传粉行为, 因为柱头与爬行中的雌蜂腹部的不断接触, 花粉粒被动地落在柱头上面从而实现帮助榕树传粉的目的。

## 2.6 歪叶榕榕果的传粉榕小蜂出蜂量、瘿花形成率与结实率

在自然情况下, 雄果中的总瘿花量为  $147.32 \pm 62.61$  (Mean  $\pm$  1SD,  $n = 218$ ) 枚, 传粉榕小蜂出蜂量为  $110.94 \pm 62.82$  (Mean  $\pm$  1SD,  $n = 218$ ) 只, 其中雌蜂多而雄蜂少, 传粉榕小蜂性比为  $0.1439 \pm 0.1316$  (Mean  $\pm$  1SD,  $n = 215$ ), 瘿花形成率为  $64.13\% \pm$

19.89% (Mean  $\pm$  1 SD,  $n = 218$ ), 变化范围为 16.00% ~ 96.00%, 变异系数为 0.31; 雌果中的种子数为  $231.44 \pm 74.25$  (Mean  $\pm$  1 SD,  $n = 91$ ) 粒, 种子形成率为  $85.72\% \pm 14.19\%$  (Mean  $\pm$  1 SD,  $n = 91$ ), 变异系数为 0.32。本文研究结果表明, 雌株和雄株的单果进蜂量都是 1 只左右, 由此可见, 与其它种类榕树相比, 在自然状态下该种传粉榕小蜂对榕果中的资源利用效率是较高的。

### 3 讨论

在歪叶榕及其传粉榕小蜂所构成的专一性互惠共生系统中, 双方之间在以下几个方面表现出了高度的相互适应 (Co-adaptation): 1) 传粉行为与雄果内花药/胚珠比、雄花的排列方式和花粉散落方式之间, 因为歪叶榕传粉榕小蜂没有主动传粉行为, 所以这种榕树为了提高其雄性适合度, 增加了对雄花的资源投入, 雄果内花药/胚珠比平均值为 0.49, 而主动传粉榕小蜂对应的宿主内花药/胚珠比一般都低于 0.16 (Kjellberg *et al.*, 2001); 除此之外, 为了提高雄花花粉被转移的几率, 歪叶榕在雄花排列方式和开放方式上也分别采取了散生和花药自动开裂花粉粒散落 (Automatic dehiscence) 于果腔之内的策略。2) 雌果内雌雄异熟, 雄花的开放时间, 与传粉榕小蜂的羽化出蜂的时期保持高度一致; 3) 榕果内雌花花柱长度、形态结构与其功能上的适应, 雌果中的花柱长度不仅短于产卵器长度, 而且柱头呈喇叭状、变异小, 这样有利于提高传粉榕小蜂在其中的产卵繁殖效率, 而雌果中的花柱不仅比产卵器长, 而且柱头相互交织在一起形成联合花柱, 这不仅保证了雌花结实的功能, 同时也利于花粉粒萌发从而提高了传粉效率 (Joussellin & Kjellberg, 2001)。4) 歪叶榕雌株在种群水平上常年持续挂果保证了传粉榕小蜂的全年正常繁衍。以上这些也是该共生系统与其它榕-蜂共生系统所具有的相同之处, 同时也说明了榕-蜂共生系统已经进化到了一个互不可缺、高度密切的阶段。

在林冠层榕树的榕小蜂离开养育它的榕果以后, 可以借助风力飞行相当长的一段距离去搜寻雌花期榕果, 而歪叶榕是一个热带雨林下的榕树种类, 故其传粉榕小蜂不能借助风力飞行相当长的距离去寻找合适的繁殖场所。歪叶榕榕果小但是每一批果的果量非常大, 雌果果期整齐, 雌花期可以释放出大量的挥发性吸引物, 以吸引传粉榕小蜂前来传粉。同时, 歪叶榕在热带雨林中也是呈现集团式分布, 这

样有利于传粉榕小蜂在相对短的距离内就可以寻找到合适的宿主。因此, 如果打破了歪叶榕的这种分布格局, 那么将不利于榕树和榕小蜂的繁殖, 从而导致热带雨林生物多样性的可能性散失。

雌株内挂果呈现较大的异步性是歪叶榕的一大显著特点, 关于这种现象在国外也有过类似的报道, 研究认为这种现象是榕树对季节性环境的一种适应 (Janzen, 1979; Bronstein, 1989; Bronstein & Patel, 1992; Cook & Power, 1996)。我们认为这可能不仅仅是一种对季节性环境的适应, 同时也可以降低非传粉榕小蜂侵犯雌果的几率以保证其结实率, 还可以减少传粉榕小蜂搜寻合适产卵对象的时间, 提高其繁殖效率, 但是可能负面地影响雌株的繁殖成功率, 这种现象和雌雄株挂果高峰期重叠也许是雌株内榕果进蜂率和单果进蜂数相对较低的重要原因之一。相应地, 雌株也采取每批果量大且果期整齐的策略来提高传粉榕小蜂拜访雌果的可能性。据前人报道, 有些种类雌雄异株榕树, 如 *F. carica* (Kjellberg *et al.*, 1987), *F. variegata* (Spencer *et al.*, 1996) 和 *F. hispida* (Patel, 1996; Yang *et al.*, 2002; 彭艳琼等, 2005) 等, 依靠雌株和雄株结果高峰期的错开来迫使传粉榕小蜂没有选择地进入雌果传粉的策略来保证雌性适合度, 而歪叶榕所采取的策略则与这是有所区别的, 这也说明了不同地理环境中的、不同种类的和不同生活型的榕树与其传粉榕小蜂相互作用的历史演化过程中, 它们各自采取了不同的策略来维系共生系统的存在和发展。

歪叶榕成熟后的雄果和雌果的直径分别为 12.27 和 10.87 mm, 基本上属于榕属植物中榕果直径最小范围内的类群, 其瘦花形成率和结实率分别为  $64.13\% \pm 19.89\%$  (Mean  $\pm$  1 SD,  $n = 218$ ) 和  $85.72\% \pm 14.19\%$  (Mean  $\pm$  1 SD,  $n = 91$ )。与目前已报道的榕果较大的雌雄异株榕树相比, 如 *F. auriculata*、*F. hispida*、*F. semicordata*、*F. pumila* (陈勇等, 2002)、*F. variegata* (Weiblen *et al.*, 1995) 等, 歪叶榕的单果内瘦花形成率和结实率相对较高, 单果进蜂数也相对低, 仅为 1 只左右, 也就是说该种榕树内的资源利用效率相对较高。在资源有限的条件下, 榕树可以通过产生大量的、直径较小的榕果, 将有限的资源分割到多个相对较小的个体之中去以提高繁殖成功的几率。Douglas 等 (2004) 指出, 榕果直径相对较小的榕树内的榕树与传粉榕小蜂之间的繁殖利益冲突 (Wasp-seed conflict) 一般来说更加难以均衡 (Trade-off), 而且榕果直径大的性状可能是相对

原始的性状。这一问题还有待于今后开展对产生不同直径榕果的榕树之间的雄雌资源分配和资源利用效率等方面的比较研究以作更深入地探讨。

### 参 考 文 献

- Bateman AJ (1947). Contamination in seed crops. I. Insect pollination. *Journal of Genetics*, 48, 257–275.
- Bronstein JL (1989). A mutualism at the edge of its range. *Experimentia*, 45, 622–636.
- Bronstein JL, Patel A (1992). Causes and consequences of within tree phenological patterns in the Florida strangling fig, *Ficus aurea* (Moraceae). *American Journal of Botany*, 79, 41–48.
- Chen Y (陈勇), Li HQ (李宏庆), Ma WL (马炜梁) (2002). The reproductive character of *Ficus pumilar* var. *pumilar*, *Ficus pumilar* var. *awkeotsang* and their pollinators. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 58–63. (in Chinese with English abstract)
- Corlett RT (1987). The phenology of *Ficus fistulosa* in Singapore. *Biotropica*, 19, 122–124.
- Cook JM, Power SA (1996). Effects of within-tree flowering asynchrony on the dynamics of seed and wasp production in an Australia fig species. *Journal of Biogeography*, 23, 487–493.
- Douglas WY, Ridley J, Jousselein E, Herre EA, Compton SG, Cook JM, Moore JC, Weiblen GD (2004). Oviposition strategies host coercion and the stable exploitation of figs by wasps. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biology Science*, 767, 1–11.
- Galil J, Eisikowitch D (1968). On the pollination ecology of *Ficus sycamorus* in east Africa. *Ecology*, 49, 259–269.
- Galil J, Zerroni M, Shalom DB (1973). Carbon dioxide and ethylene effects in the coordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytologist*, 72, 1113–1127.
- Godt MJW, Hamrick JL (1993). Patterns and levels of pollen-mediated gene flow in *Lathyrus latifolius*. *Evolution*, 47, 98–110.
- Janzen DH (1979). How to be a fig? *Annual Reviews Ecological System*, 10, 13–51.
- Jousselein E, Kjellberg F (2001). The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters*, 4, 151–158.
- Kjellberg F, Gouyon PH, Ibrahim M, Raymond M, Valdeyron G (1987). The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. *Evolution*, 41, 693–704.
- Kjellberg F, Jousselein E, Bronstein JL, Patel A, Yokoyama J, Rasplus JY (2001). Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biology Science*, 268, 1–9.
- Kohn JR, Barrett SCH (1992). Experimental studies on the functional significance of heterostyly. *Evolution*, 46, 43–55.
- Patel A (1996). Variation in a mutualism: phenology and the maintenance of gynodioecy in two Indian fig species. *Journal of Ecology*, 84, 667–680.
- Peng YQ (彭艳琼), Yang DR (杨大荣), Duan ZB (段柱标), Deng XB (邓晓保) (2005). Reproductive components of *Ficus hispida* and its pollinators. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 793–798. (in Chinese with English abstract)
- Qin JD (钦俊德), Wang CZ (王琛柱) (2001). The relation of interaction between insects and plants to evolution. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), 44, 360–365. (in Chinese with English abstract)
- Spencer H, Weiblen GD, Flick B (1996). Phenology of *Ficus variegata* in a seasonal wet tropical forest at Cape Tribulation, Australia. *Journal of Biogeography*, 23, 467–475.
- Squillace AE (1967). Effectiveness of 400-foot isolation around a slash pine seed orchard. *Journal of Forestry*, 65, 823–824.
- Weiblen GD, Flick B, Spencer H (1995). Seed set and wasp predation in dioecious *Ficus variegata* from an Australian wet tropical forest. *Biotropica*, 27, 391–394.
- Weiblen GD (2002). How to be fig wasp? *Annual Review of Entomology*, 47, 229–330.
- Wiebes JT (1976). A short history of fig wasp research. *Garden's Bulletin of Straits Settlement*, 29, 207–236.
- Wiebes JT (1979). Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 10, 1–12.
- Wu ZY, Zhou ZK, Michael GG (2003). Flora of China. In: eFloras Home. Available via DIALOG. <http://www.efloras.org>. Cited 9 Oct. 2005.
- Xu ZF (许再富) (1994). *Ficus*—a keystone plant species in the tropical rainforest ecosystem of south Yunnan. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 2, 21–23. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Li CD (李朝达), Yang B (杨兵) (1997). Studies on animal structure and biodiversity on *Ficus* in the tropical rainforest of Xishuangbanna. *Zoological Research* (动物学研究), 18, 189–196. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Wang RW (王瑞武), Song QS (宋启示), Zhang GM (张光明), Zhao TZ (赵庭周) (2000). Rule of seasonal changes of the *Ceratosolen* sp. in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Forest Research* (林业科学研究), 13, 447–484. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR, Peng YQ, Song QS, Wang RW (2002). Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforests of Xishuangbanna China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 519–526.