

垂叶榕的雌花子房分层对榕树传粉小蜂繁殖利益的影响^{*}

尧金燕^{1,2}, 赵南先¹, 陈贻竹¹, 贾效成^{1,2}, 邓源^{1,2}, 于慧^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要: 雌雄同株榕树 *Ficus* 具有显著的雌花花柱异长现象并在花序腔内形成子房的不同层次的空间结构。在每个子房层里的每一朵雌花都可能产生一个种子或是一个小蜂后代。研究针对雌雄同株的子房分层现象, 对榕亚属的垂叶榕 *F. benjamina* subgenus *Urostigma* 从雌花期到雄花期进行了跟踪调查。该种榕树雌花期的花序果可接收多于一只传粉小蜂 *E. koningsbergeri*, 说明小蜂间存在产卵竞争。雄花期产蜂雌花的子房层分布显示, 在雌花期传粉小蜂间有产卵竞争的情况下, 它们多将卵产在中间层的子房中。这一现象说明, 小蜂间为竞争产卵位置使其有增加在外层子房中产卵的趋势。同时, 对雄花期产种子的雌花子房分布调查表明, 产种子的雌花花柱显著长于产蜂的雌花, 即明显向子房外层分布方向增加。另外, 还发现在少数果中只有种子产生。与正常即产种子又产小蜂的花序果相比, 在短花柱雌花的子房中产生的种子明显增加, 这些种子多集中于中层子房花中。雄花期调查结果还表明, 最终种子的产出显著大于传粉小蜂后代的产出, 表现出明显的种子产出优势。产蜂与产种子的子房的空间分层分布与榕树雄花期的种子和小蜂产出之间的差异均表明, 榕树的雌花子房分层现象是调节榕树与传粉小蜂利益冲突的关键因素。榕树具有明显的种子优势可能也与雌花的子房分层有关。

关键词: 垂叶榕; 传粉小蜂; 雌花子房分层; 繁殖利益冲突

中图分类号: Q11 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2005) S1-0271-04

互惠共生是物种间的一种相互利用的关系。互惠共生的种间普遍存在利益冲突。通常利益冲突的失衡造成的后果是明显而强烈的^[1]。因此, 确定影响互惠共生的成本和利益的因素并量化这些影响是研究互惠共生关系稳定性机制的基本问题^[2]。榕树和榕小蜂是一对高度协同进化的共生伙伴。二者之间的专一性互惠共生关系的研究已开展了近一个世纪。关于其限制产卵和稳定冲突的机制的探讨也已有近 30 a 的历史了^[3-14]。雌雄同株榕树与传粉者间的冲突尤为尖锐, 因为雌雄同株榕树每一个花序内即要产生种子又要为小蜂后代提供发育必须的雌花子房^[4, 15]。针对雌雄同株榕树的花序果特点, 不同的假说从各个角度阐述了它们对冲突的调节和共生关系的稳定机制^[5-7]。这些假说认为传粉小蜂的产卵器和所携带的小蜂卵以及小蜂间的竞争都可限制小蜂占据较长花柱花。而且, 一些种子可能具有特殊的生理特点和机械结构来抵制传粉小蜂和非传粉小蜂的寄生使得非传粉小蜂多数也只在较短花柱花的子房中产卵。此外, 传粉小蜂寿命极短, 通常不供营养的情况下在花序果内只能存活几天^[4, 15]。

因此研究者认为产卵的时间和效率才是限制长柱花不被占据的主要原因^[7]。Nedft 等^[7]研究了不同种榕树的雌花期花柱长度与传粉小蜂的产卵器长度, 发现多数传粉小蜂的产卵器长度足以到达所有的雌花子房进行产卵。Jousselin 等^[14]认为未被传粉不会导致有卵的雌花败育或小蜂大小受影响, 而是降低了小蜂后代的数量, 因此, 小蜂积极为雌花传粉以获得更多的后代。Anstett^[11]对花序果的雌花分布研究表明, 花序果内的空间限制即雌花子房分层在稳定榕树一榕小蜂互惠共生关系中起重要作用。Jousselin 等^[13]和 Anstett 等^[8]均表明雌花期进入花序果产卵的小蜂数目及其间的产卵竞争是影响小蜂产卵部位及后代数量的关键因子。花柱的研究表明^[16], 雌雄同株中雌花花柱异常和花柄长度不一形成的子房分层可调节榕树种子和小蜂后代产出比例。但 Anstett^[11]对雄花期的花柱调查表明种子和小蜂均可在不同花柱长度的雌花子房中产生。Otero 等^[17]也发现雄花期产种子和产蜂的花花柱长并无显著的差异。本文在前人的研究基础上调查了垂叶榕的种子与小蜂产出及其与雌花花柱长度分布的关

* 收稿日期: 2005-01-20

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性基金资助项目 (KSCX2-SW-105)

作者简介: 尧金燕 (1976年生), 女, 博士生; 通讯联系人: 陈贻竹; E-mail: chengyiz@scib.ac.cn

系。以期探讨雌花子房分层和花柱异常对榕树 传粉小蜂繁殖利益的影响并验证榕树榕小蜂利益冲突与协调研究中的相关理论。

1 材料与方法

本试验中选取材料为生长于原华南植物所的一株雌雄同株垂叶榕 *F. benjamina* L. subgenus *Urostigma*。根据榕树的物候对不同花期进行跟踪调查，花期依据采样中多数果的花发育状态来确定。花期的划分依据 Galil 等^[3]的划分法。主要分为雌前期（A 期）：雌花发育期；雌花期（B 期）雌花成熟，小蜂传粉产卵时期；间花期（C 期）榕树种子和榕小蜂后代发育时期；雄花期（D 期）雄花成熟，小蜂后代出飞时期和花后期（E 期）种子散播时期。不同时期的花序果收集以后，带到实验室在体式显微镜下解剖观察花序果内的不同特征。所观察的果被纵切为 2~4 等份。随机选择其中一份进行观察。主要调查 B 期传粉小蜂 *E. koningsbergeri* 的数目与 D 期种子和小蜂产出情况及产种子和产蜂的雌花花柱分布情况。同时，我们统计了花序果的雌花期和只产传粉小蜂的花序果雄花期的特征。每次调查花序果的数目为 30 个。花柱长度测量选择 3 个果，每果测量产种子和产蜂的花各为 30。3 个只产种子的花序果每果选择约 60 朵花测量产种子的雌花花柱长度。花柱的测量方法参考文献 [7, 16]。最后应用 SPSS 11.5 软件对所调查数据进行统计分析。

2 结果与分析

调查结果表明（表 1），B 期进入花序果传粉的小蜂多为 1~2 只，也有 3 或 5 只，最多可达 7 只。

表 1 D 期雌花花柱长与种子和传粉小蜂的产出

Tah 1 Style length of female flowers and productions of seeds and wasps at D phase

既产种子又产小蜂的花序果中雌花花柱长/mm		只产种子的花序果中雌花花柱/mm	产蜂总数	外层子房产蜂数	产种子数	内层子房产种子数	败育雌花数	总雌花数	B 期 传粉小蜂数目												
产种子花的花柱	产小蜂花的花柱																				
1.75±0.49	1.16±0.41	1.55±0.50	144	1±56	0	26	9±26	5	200	6±46	9	73	8±28	3	164	6±61	1510	9±81	7	2	2±1.8

表 2 成对 T— 检验¹⁾

Tah 2 T-Test for paired samples

项目	标准差	平均标准误	平均误差	95%置信度		检测值	自由度	显著性差异（双尾）
				下尾	上尾			
Pair 1	— 0.59	0.59	0.063	— 0.714	— 0.47	— 9.481	89	0.000
Pair 2	— 34.93	59.12	11.38	— 58.31	— 11.54	— 3.070	26	0.005

1) pair 1 产传粉小蜂的雌花花柱-产种子的雌花花柱; pair 2 产传粉小蜂数目-产种子的数目

这说明雌花期花序果内的产卵竞争是比较强烈的。后期产出中，产种子的数量显著大于小蜂（表 2）。种子多产于外层靠壁的子房中；传粉小蜂则多分布于内层近腔的子房中。花柱长度分布显示（图 1~3），种子和传粉小蜂均可产生于具有不同花柱长度的子房中。但产种子的雌花花柱长度显著大于产传粉小蜂的雌花（表 2），且种子可分布于较多的子房层中。种子和小蜂分别在不同长度花的子房层中占有数量优势。靠壁具较长花柱的子房中，种子的数量要多于小蜂。花柱分布还显示（图 1），分布于靠花序果壁的雌花（即花柱较长的雌花）子房内的小蜂数量要多于近腔的雌花。这可能与雌花期小蜂间的竞争有关。传粉小蜂间的竞争使得后续传粉者有增加在外层子房中产卵的趋势。实验中发现有少数只产种子的花序果（3/30），与正常的花序果的产雌花相比，花柱长度明显增加（图 3）。种子多集中在中层子房中，而靠腔（内层）和靠壁（外层）的雌花子房中的种子明显较中层少。

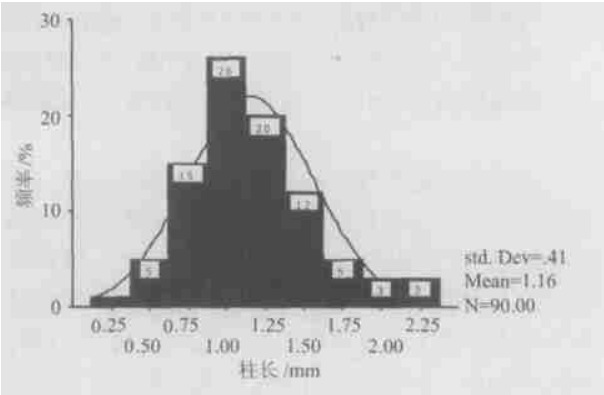


图 1 产传粉小蜂的雌花花柱分布
Fig. 1 Frequency of style length of flowers producing pollinating wasps

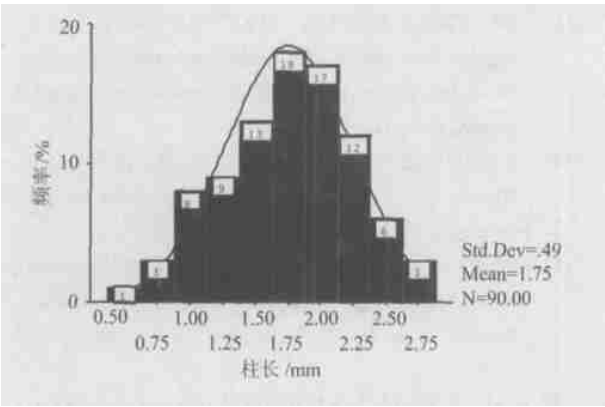


图2 产种子的雌花花柱分布

Fig. 2 Frequency of style length of flowers producing seeds

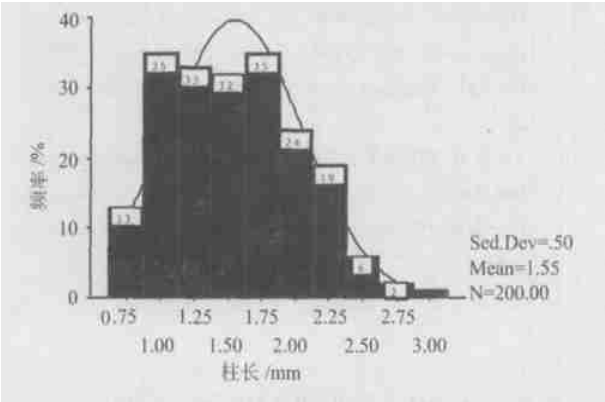


图3 只产种子的花序果中产种子的雌花花柱分布

Fig. 3 Frequency of style length of flowers producing seeds in only seed figs

3 讨论

雌雄同株榕树的花序果内雌花子房是明显分层的。通常4~5层，甚至更多。通常为了方便将其分为靠腔的内层，中层和靠壁的外层。子房分层是由于发育过程中花柄的长度不一造成的^[16]。同时，在榕树与传粉小蜂的长期互惠共生关系中，为了为传粉者提供一个传粉和产卵的平台，花柱异常作为对花柄生长的补偿使柱头位于同一高度而被选择^[16]。研究者认为，雌花子房分层和花柱异常是调节榕树种子和传粉小蜂产出比例的主要因素^[11-13, 16]。但榕树花柱与传粉小蜂产卵器长度的关系说明，花柱长度并不是限制小蜂产卵的因素。雌花子房分层和小蜂本身的传粉特性与传粉和产卵的协调也有密切关系^[7]。已有研究表明^[7]，传粉小蜂产卵器足以到达任何花柱长度的雌花子房。花序口的开闭速率和小蜂种群大小可能决定进入花序果产卵的小蜂数量。最终，种子和小蜂的产出受到传粉者数量的影响。此外，传粉者之间的竞争和雌花期柱头活性特点及接受期也会影响传粉小蜂在不同子房层中的分配^[18]。雄花期的花柱长度与种子和

小蜂的产出及产出部位之间的关系表明产种子和产小蜂的雌花花柱长度无显著差异^[11, 17]。本实验结果表明（表1），各层子房中都有种子和小蜂产生，它们分别在不同的子房层占有数量优势。种子多分布于外层具有较长花柱的子房中；而小蜂多数产生于靠腔的短柱花的子房中。这种现象在上述研究中已得到确证^[7-9, 11-14]。说明了子房分层与控制种子和小蜂产生部位有关。雄花期花柱调查结果显示（图1，2），产种子的花的花柱分布范围较广，种子多集中于外层子房长花柱，较短的内层子房花中很少。产蜂的花的花柱明显集中于短柱花。这与前人研究结果不一致^[11, 16]，但却符合花柱长度可调节种子和小蜂的产出这一观点^[13]。中层以下较长花柱花中的小蜂多于内层靠腔花。同时，靠壁的雌花中产蜂数却少于种子。据 Jousselein 等^[13]的研究，这种现象可能与小蜂间的产卵竞争有关。另外，我们还发现，雄花期种子的产出显著大于小蜂。此结果与 Jousselein 等^[13]的观点一致。说明雄花期种子和小蜂的产出在一定程度上取决于雌花期传粉小蜂的数量。在我们的观察中，有些花序果只产生种子而没有任何小蜂。据 Yu 等^[18]的观点，这说明种子的发育和产出在榕树—榕小蜂互惠共生关系和利益冲突中占有优势。这种现象也支持了他们认为榕树控制了共生关系中的物质资源由此也控制互惠共生关系的观点。但这种控制地位最终是与榕树花序果的形态结构尤其是雌花子房分层和花柱异常相关的。在这些只产种子的花序果中，种子多集中于中层子房，可能与其内未被产卵或者小蜂卵败育有关。这些果中只产种子的生理机制和相关的生态因子（如影响种子形成限制小蜂发育的因子）值得进一步探讨。

参考文献:

[1] BRONSTEIN J L. A mutualism at the edge of its range[J]. *Experientia*. 1989, 45: 622—637.

[2] HERRE E A, KNOWLTON N, MUELLER U G, et al. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, 14: 49—53.

[3] GAILL J, EISIKOWITCH D. On the pollination ecology of *Ficus sycamorus* in East Africa[J]. *Ecology*, 1968, 49: 259—269.

[4] JANZEN D H. How to a fig[J]. *Annual Review of Ecological Systematics*. 1979, 10: 13—51.

[5] MURRAY M G. Figs (*Ficus* spp) and fig wasps (Chalcidoidea: Agaonidae): Hypotheses for an ancient symbiosis[J]. *The Linnean Society of London*. 1985, 26: 69—81.

[6] WEST S A, HERRE E A. The ecology of the New World fig

- parasitizing wasps Idames and implications for the evolution of the fig— pollinator mutualism[J]. Proceeding Research Society of Lond. B. 1994, 258: 67— 72.
- [7] NEFD T R J C, COMPTON S G. Regulation of seed and pollinator production in the fig-fig wasp mutualism [J]. Journal of Animal Ecology, 1996, 65: 170— 182.
- [8] ANSTETT M C, BRONSTEIN J L, HOSSAERT-MCKEY M. Resource allocation: a conflict in the fig/ fig wasp mutualism [J]. Journal of Evolutionary Biology, 1996, 9: 417— 426.
- [9] ANSTETT M C, HOSSAERT-MCKEY M, KJELLBERG F. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism[J]. Trends in Ecology and Evolution, 1997, 12: 94— 99.
- [10] HERRE E A, WEST S A. Conflict of interest in a mutualism: documenting the elusive fig wasp-seed trade off [J]. Proceeding Research Society of Lond. B. 1997, 264: 1501— 1507.
- [11] ANSTETT M-C. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/ wasp mutualism[J]. Oikos, 2001, 95: 476— 484.
- [12] DUFAY M, ANSTETT M-C. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescence evolutionary variation on a theme[J]. Oikos, 2003, 100: 3— 14.
- [13] JOUSSELIN E, HOSSAERT-MCKEY M, VERNET D, et al. Egg deposition patterns of fig pollinating wasps: implications for studies on the stability of the mutualism. Ecological Entomology, 2001, 26: 602— 608.
- [14] JOUSSELIN E, HOSSAERT-MCKEY M, HERRE E A, et al. Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs[J]. Oecologia, 2003, 134: 381— 387.
- [15] BEG C C. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators[J]. Memoires of the New York Botanical Garden, 1990, 55: 169— 185.
- [16] GANESHAIAH K N, KATHURIA P. Does optimal packing of flowers in syconium style length variation in monoecious figs [J]. Biotropica, 1999, 31: 312— 320.
- [17] OTERO J T, ACKERMAN J D. Flower style length and seed production in two species of *Ficus* (Moraceae) in Puerto Rico[J]. Caribbean Journal of Science, 2002, 38: 249— 251.
- [18] YU D W, RIDLEY J, JOUSSELIN E. Oviposition strategies, host coercion and the stable exploitation of figs by wasps[J]. Proceeding Research Society of London. B. 2004, 271: 1185— 1195.

Effects of Ovary Stratification on the Reproduction of Fig Seeds and Pollinating Wasps in *F. benjamina* L.

YAO Jin yan^{1,2}, ZHAO Nan xian¹, CHEN Yi zhu¹, JIA Xiao cheng^{1,2}, DENG Yuan^{1,2}, YU Hui^{1,2}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

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

Abstract: In monoecious figs, ovaries of female flowers are stratified with different style lengths. Each female flower can produce either a seed or a wasp offspring. According to this, *Ficus benjamina* subgenera *Urostigma* was investigated at different flower phase. Results showed that there was more than one foundress in the receptive syconium at B phase which had successfully oviposited and pollinated, which indicated strong competition among pollinating wasps. Frequency of styles of female flowers producing pollinating wasps showed that, when with foundress competition, pollinating wasps preferred to oviposit in the midst layer of ovaries. Different style lengths between flowers near to the wall and near to the cavity indicated that competition made pollinating wasps deposit more of their eggs in ovaries near to the wall. Styles of female flowers producing seeds were significantly longer than that of flowers producing pollinating wasps. Seeds could be produced in different layers of ovaries but mostly be produced in ovaries near to the fig wall. In our observations, there are some figs producing only seeds without any wasps. Seeds in these ‘only seed figs’ were mostly produced in shorter-styled flowers. Besides, production of seeds at D phase was significantly more than that of wasps, which showed an obvious advantage of figs (and/or seeds). According to the difference between styles of flowers producing seeds and wasps and between the production of seeds and wasps, heterostyly may be the crucial factor regulating the conflict of interest between figs and their pollinating wasps.

Key words: *Ficus benjamina*; pollinating wasp; stratification of ovaries; conflict of interest