

文章编号: 100F 1498(2004) 01 0060 06

木瓜榕的性表达和繁殖特点

彭艳琼, 杨大荣*, 王秋艳, 徐磊, 魏作东

(中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 云南 昆明 650223)

摘要: 木瓜榕雌雄异株, 种群内一年四季均挂有果实, 果量雌多雄少, 其中雌树有 2 次显著的挂果高峰, 占了全年挂果量的 80%; 雄树挂果多集中在 10 月至下一年的 3 月份。木瓜榕隐头花果发育进程中, 在间花期雌雄果明显分异, 雄果发育期长, 74% 的隐头果能正常成熟; 雌果完成生活周期所需时间短, 发育中落果率较高, 仅 22% 的隐头果能成功生产种子。木瓜榕隐头果还受 5 种非传粉小蜂的作用, 它们寄生于传粉小蜂或者与之竞争资源, 进而影响到寄主木瓜榕的传粉授精和种子生产。

关键词: 木瓜榕; 性表达; 繁殖特点

中图分类号: S722 文献标识码: A

木瓜榕常分布于林下、林缘、稀疏林间隙中及道路和沟渠旁^[1]。木瓜榕是榕属植物中果实最大的一种, 直径可达 12.5 cm, 单果质量可超过 400 g, 成熟时味甜可生食。在西双版纳热带雨林中木瓜榕给许多兽类、昆虫、鸟类、蝙蝠等动物和微生物提供食物和栖息场所, 是一类重要物种^[2]。虽然 Patel, Herre, Rasplus 等学者在印度、北美以及非洲等地研究了多种榕树的繁殖物候、传粉类和非传粉类榕小蜂(*Ceratosolen* sp.) 与寄主榕树的互作关系^[3-10], 但由于木瓜榕主要分布在东南亚不发达的山区, 仅见种类特征和分布区的记述^[11]。本课题组在西双版纳对木瓜榕的昆虫群落进行调查和传粉生物学研究的基础上^[12-14], 从 2000 年起对木瓜榕的年物候、繁殖特点及其性别表达的方式进行了 2 年多的系统观察和研究。

1 材料与方法

1.1 材料

木瓜榕(*Ficus auriculata* Lour.) 属于桑科 Moraceae, 榕属 *Ficus* L., 无花果亚属 Subgen. *Ficus* L., 大果榕组 Sect. *Neomorphe* King 植物, 小乔木, 树冠扩展、叶片宽大, 是典型的“老茎开花结果”榕树; 也是榕树类群中, 隐头果最大的一类物种。

1.2 研究样地与方法

1.2.1 研究样地 研究样地设在西双版纳热带植物园内的榕树园、荫生园、民族植物园、沟谷热带雨林、勐仑石灰山绿石林自然保护区 5 个地点; 共定点 47 株木瓜榕进行观察与研究, 其中

收稿日期: 2002 10 19

基金项目: 国家自然科学基金项目和云南省应用基础基金项目“榕小蜂的交配机制对榕树繁殖的影响”(30200220; 2002C0019Q); 中国科学院知识创新工程重要方向基金项目“榕属植物与榕小蜂协同进化机制及生态学效应”(KSCX2-SW-105)

作者简介: 彭艳琼(1974—), 女, 云南宜良人, 助理研究员, 主要从事进化生态学研究。

* 通讯作者

雌树 25 株, 雄树 22 株。

1.2.2 雌雄隐头果特征识别 在木瓜榕雌雄隐头果的不同发育时期, 解剖隐头果, 借助显微镜(Olympus SZX12), 观察雌雄果内小花的开放进程及开放特征, 并用测微尺分别对雌雄果内的 100 朵开放雌花测量花柱长短。当隐头果被榕小蜂传粉或产卵之后, 观察雄果内瘿花及雌果内种子空间分层的排列情况, 同时统计单个雌果内的种子及败育花数量, 雄果内的瘿花、雄花和败育花的数量。

1.2.3 雌雄树繁殖特征观测 统计每株树上的挂果量, 15 d 观察记数 1 次, 连续观察 2 a, 掌握木瓜榕种群年结果动态。在榕树园、荫生园、沟谷热带雨林和绿石林自然保护区, 每样点分别选取 1 雌 1 雄两株木瓜榕, 共 8 株作为固定研究对象。每株树结果时从幼花期分别挂牌标记 30 个果, 每隔 5 d 用游标卡尺测 1 次果直径和轴长, 直到果实成熟。同时每次解剖不同类型、不同发育历期的隐头果 10 个, 详细记录每个隐头果发育阶段的内外形态、颜色变化, 弄清木瓜榕隐头果发育进程。此外, 观察榕小蜂的访果特点, 传粉及产卵行为, 了解传粉和非传粉小蜂对木瓜榕种群繁殖的影响。

2 结果与分析

2.1 木瓜榕的性表达及适应特征

木瓜榕雌雄异株, 种群内雌树略多于雄树, 占 53.19%, 雌雄树的树形树貌和生境喜好无明显差异, 但雌雄隐头果的内部结构完全不同。雌果内仅分布着雌花, 雄果内则有雄花和中性花, 中性花本质上也是雌花, 只是花柱较短, 专供榕小蜂产卵后发育成瘿花。

同一发育期的雌果通常比雄果小, 其果腔内的雌花花柱较长, 并着生一些刚毛, 相邻的雌花之间通过这些刚毛交织联系成一个密集的整体, 在柱头漏斗孔四周密布多层柔毛, 整个结构适合于榕小蜂传粉而阻碍其产卵管接近子房产卵。雌花开放时柱头粉红色, 经榕小蜂传粉后, 37.74% 的雌花能正常受精。种子发育过程中, 通过花柄的异形伸长、使种子错落有序地排成 4 或 5 层, 这样可充分利用隐头果内有限的空间, 以利于生产出更多的种子。雄果内的中性花, 开放时柱头淡粉红色, 其花柱较短, 与榕小蜂的产卵器长度相匹配, 适合于榕小蜂产卵。榕小蜂利用子房产卵繁殖后代, 1 朵小花繁殖 1 只小蜂, 41.53% 的中性花被榕小蜂产卵后膨大成瘿花, 瘿花依靠花柄的参差不齐和改变瘿花壁的形状分别占据不同的空间层次, 通常分 3 层。雄果内沿顶生苞片周围长着一圈雄花, 平均 338.83 朵, 较雌花晚熟, 它的成熟散粉与子代榕小蜂的成虫羽化同步, 保证种群内有效传粉和生殖成功。

2.2 木瓜榕雌和雄树年结果动态

木瓜榕种群全年均有挂果, 雌株开花结果连续不断, 在干湿季交替的 4—6 月和 9—11 月有 2 次明显的结果高峰。树内、树间结果量、果发育期不断交替。雄树挂果期集中, 主要是 10 月上旬至下一年的 4 月下旬, 分 3 批连续结果, 1 月份果量最多, 与随后的雌树结果高峰紧密相连。7 月和 8 月, 是木瓜榕种群繁殖的低谷期, 部分雌树休眠无挂果, 少量雄树零星有果, 维持着种群的繁衍。干湿交替的深秋季节, 雌树繁殖最旺盛, 之后的低温季节, 雄树大量繁殖, 为榕小蜂提供稳定的越冬环境(图 1)。

2.3 木瓜榕雌雄隐头果发育进程

木瓜榕雌雄果发育进程中, 雌雄果发育有明显差异(图 2)。前 30 d, 果内雌花发育, 当果

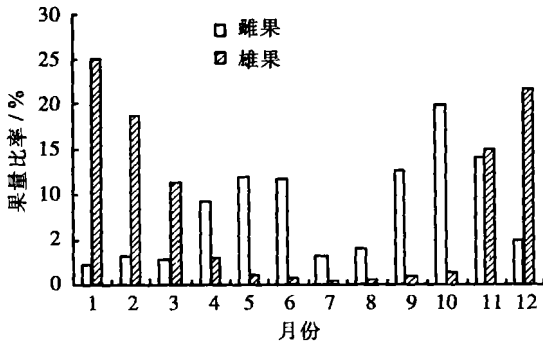


图1 木瓜榕雌雄树年结果动态

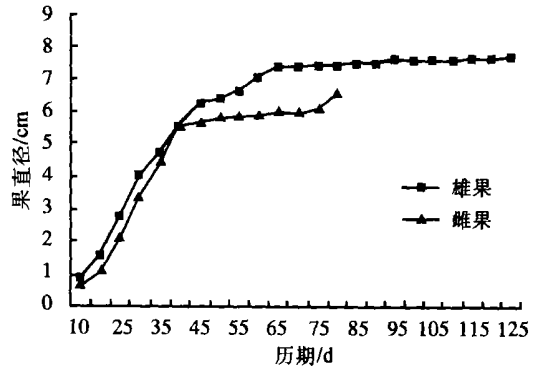


图2 木瓜榕雌雄果发育历期

腔内的雌花开放时,散发出来的专一化学物质吸引大果榕小蜂(*Ceratosolen emarginatus* Mayr)前来雌树上传粉或到雄树上产卵,雌花期较短,雌雄果均为4 d,之后,雌雄果进入漫长的间花期。自从榕小蜂在雌果内传粉和到雄果内产卵完成之后,外形相似的雌花期雌雄果步入各自的命运历程。雌果生产种子,雄果则抚育子代榕小蜂,致使雌雄果的内外形态、生理变化和发育期长短都出现了显著的差异。种群内呈现出雌果发育快,雄果发育慢的格局。雌果经历46 d的间花期,种子发育成熟,并很快成熟脱落或被动物取食而获得散布。而雄果需要83 d其子房中的榕小蜂才能发育至成虫,经过间花期,雄花发育成熟开放时,传粉榕小蜂羽化,雌雄榕小蜂在果腔内完成交配,雌榕小蜂爬到雄花区采粉后,爬出果外,出飞,开始下一轮生活周期。

2.4 木瓜榕雌雄果存活曲线

木瓜榕雌雄隐头果功能上的分化,导致它们在成功繁殖时所受到的压力不相同(图3)。在雌前期,隐头果内雌花形成和发育,果内环境稳定一致,雌雄树间无明显差异,常受病虫害危害,有11%~15%的果早期脱落,这些果的脱落,直接减少对传粉蜂源的竞争。直到雌花期,雌雄果存活率变化不大。进入间花期之后,雌果内发育种子,是糖份不断积累的过程,害虫偏爱取食,因此雌株的落果量较多,最终能正常发育到成熟期的雌隐头果只占22%;而雄果发育中积累的光合物质被瘿花内的传粉或非传粉小蜂所消耗,果外昆虫很少取食,使得雄果的存活率则始终保持较高水平,有

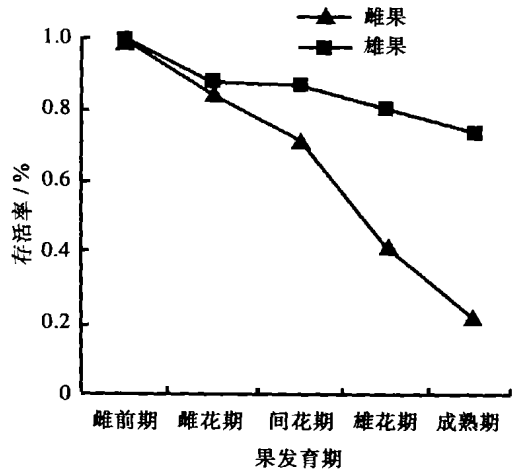


图3 木瓜榕雌雄果存活曲线

74%的隐头果可以发育到雄花成熟、榕小蜂羽化,完成生活史。雌树面对较大的繁殖压力,往往选择提高繁殖频率,增加结果数量的繁殖策略来维持或扩大木瓜榕种群。

2.5 传粉及非传粉榕小蜂对木瓜榕繁殖的影响

木瓜榕的唯一传粉者是大果榕小蜂(*Ceratosolen emarginatus* Mayr),其种群中的雌树靠大果榕小蜂传粉,才能受精发育成种子,由此获得有性繁殖后代的性能;木瓜榕以雄树作为代价,让榕小蜂在雄果内产卵、繁殖后代。两者已经是互惠共生的密切伙伴,它们在形态结构、生理及

物候等方面进行巧妙的配合, 维持着彼此的共同繁衍。木瓜榕的繁殖不仅受传粉榕小蜂的左右, 同时遭受几类非传粉小蜂的干扰, 非传粉小蜂均从隐头果外壁上通过长的产卵器把卵产到小花的子房内。

非传粉小蜂往往与传粉小蜂竞争雄果内的短柱雌花子房, 或者寄生于传粉小蜂幼虫体内, 以及利用传粉榕小蜂制造的瘿花营养(图 4)。其中 *Sycoscapter roxburghi* 寄生于传粉榕小蜂幼虫体内, 靠榕小蜂幼虫的营养物质发育生长, 致使传粉小蜂死亡, 直接减少传粉小蜂的数量。*Philotrypesis longicaudata* 部分雌蜂产卵到空的子房中, 发育形成瘿花, 另一些自己不制造虫瘿, 而是利用传粉榕小蜂的瘿花发育, 耗光营养, 让榕小蜂饥饿而死亡。*Platyneura* 的 3 个种主要是造瘿类, 可在榕小蜂进果前或之后产卵, 雌前期产卵的 *Platyneura* sp. 1 率先占据了部分小花资源, 直接减少传粉小蜂产卵的场所, 在间花期产卵的 *Platyneura* sp. 2 和 *Platyneura* sp. 3 则主要在发育空间和营养需求上与传粉小蜂展开争夺。这些非传粉小蜂偏利取食木瓜榕隐头果以及对传粉榕小蜂的危害, 致使木瓜榕光合营养物质被消耗, 传粉榕小蜂种群受制约, 进而影响到木瓜榕的种子生产。

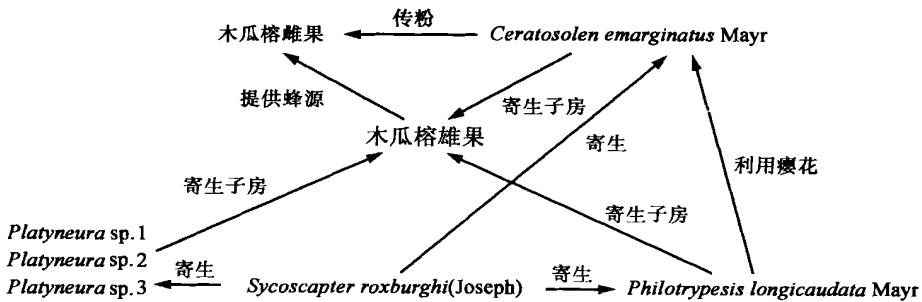


图 4 木瓜榕隐头果与其传粉和非传粉小蜂之间的关系

3 小结与讨论

(1) 木瓜榕雌果内带毛的长花柱及雄果内光滑的短花柱区分特征保证了雌雄功能的实现, 典型的大果类木瓜榕种群雌雄树间执行着完全不一致的繁殖方式, 除了保证榕小蜂延续的不间断挂果之外, 他们的年结果物候具有鲜明特点, 在约 1.14: 1 的雌雄群体中, 雌树结果次数多、果量大, 雄树则在榕小蜂越冬的季节集中挂果, 其它时期雄果零散分布。结果量雌多雄少的格局反映了雄树的繁殖成功, 少量的雄果既可维系榕—蜂体系的稳定, 经 7、8 月份的雄果低谷之后, 随后的雌树挂果高峰常面临传粉小蜂不足的问题。如此大量的雌果, 理论上应该造就庞大的木瓜榕群体, 事实上, 仅 22% 的雌果能正常成熟, 而雄果虽果量有限, 但 74% 的果均能发育到雄花成熟及传粉小蜂羽化, 从雌雄树的繁殖反差不难看出, 种群内雌雄繁殖投资和结果物候上的衔接呈现出不完全雌雄异株的特点, 继续探索这种过度型的特征, 可进一步弄清榕属植物从雌雄同株到雌雄异株进化的机制。

(2) 木瓜榕雌雄隐头花序果发育进程及雌雄果态表现出来的差异, 与小果类的榕树表现的结果不一致。对于小型的隐头果, 雌果内由于有大量的种子和吸引动物取食的较厚果肉层, 直径通常比雄果大^[10]。而大果型的木瓜榕, 在任何发育期, 雌果直径比雄果都小, 这是大果类榕

树繁殖策略上的一个显著特点,单个雄果可生产近万头传粉小蜂,可为几百个雌果传粉,相应地减少了雄树结果的压力。而且大型的雌果本身具有充足的果肉层,完全可以满足取食动物的需要,不必再通过加厚果肉层与雄果相区别。存活曲线反映着雌雄果的进化策略,雄树是典型的 k-对策者,在发育过程中,它产生的一些次生物质可以拒避其它动物的危害^[15];雌树则倾向于 r-对策者,它的发育过程是糖份积累的过程,受取食动物的偏好,成熟期前落果量多,因此,通过全年持续不断地结果的优势来缓解雌树的繁殖压力。

(3) 寄生于木瓜榕雄果内的非传粉小蜂与传粉榕小蜂利用同一生态位,但它们通过选择不同的产卵时间、利用不同部位的子房、以及不同的食性来分割同一生态位,达到稳定共生。但是各类小蜂之间的作用强度,非传粉小蜂对传粉小蜂种群的抑制,甚至对整个榕-蜂互惠系统的影响,还有待进行定量的研究。

参考文献:

- [1] 吴征镒. 云南植物志(第六卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1995. 595 ~ 675
- [2] 许再富. 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物[J]. 生物多样性, 1994, 2(1): 21 ~ 23
- [3] 杨大荣. 我国对榕树和榕小蜂协同进化研究的进展[A]. 见: 陈晓鸣. 资源昆虫学研究进展[M]. 昆明: 云南科技出版社, 1999. 22 ~ 29
- [5] Weiblen G D. How to be a fig wasp[J]. Annual Review Entomology, 2002, 47: 299 ~ 330
- [6] Kiehlberg F, Gouyon P H, Ibrahim M, etc. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. [J]. Evolution, 1987, 41(4): 693 ~ 704
- [7] Bronstein J L. Limits to fruit production in a monoecious fig: consequences of an obligate mutualism[J]. Ecology, 1988, 69(1): 207 ~ 214
- [8] Herre E A. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of new world figs and their pollinator wasps[J]. Experientia, 1989, 45: 637 ~ 647
- [9] Patel A, Mckey D. Sexual specialization in two tropical dioecious figs[J]. Oecologia, 1998, 115: 391 ~ 400
- [10] Patel A, Hossaert mckey M. Components of reproductive success in two dioecious fig species, *Ficus exasperata* and *Ficus hispida*[J]. Ecology, 2000, 81(10): 2850 ~ 2866
- [11] 张秀实, 吴征镒, 曹子余. 中国植物志(第23卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1998. 169 ~ 170
- [12] 彭艳琼, 杨大荣, 王秋艳, 等. 木瓜榕上昆虫群落结构及分布特征[J]. 昆虫学报, 2002, 45(5): 629 ~ 635
- [13] 彭艳琼, 杨大荣, 苏绍菊. 木瓜榕和对叶榕上昆虫群落结构[J]. 林业科学研究, 2002, 15(2): 136 ~ 142
- [14] 彭艳琼, 杨大荣, 周芳, 等. 木瓜榕传粉生物学[J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 111 ~ 117
- [15] Frank R L. Fig dimorphism in bird dispersed gynodioecious *Ficus*[J]. Biotropica, 1992, 24(2a): 214 ~ 216

The Sex Express and Reproductive Characters of *Ficus auriculata*

PENG Yan-qiong, YANG Da-rong, WANG Qiu-yan, XU Lei, WEI Zuo-dong

(Kunming Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, Yunnan, China)

Abstracts: *Ficus auriculata* is a gynodioecious plant. Its pollinator is *Ceratosolen emarginatus*, it is highly co-evolved mutualists that depended completely on each other for reproduction. Hence, their structures showed adaptive change. The female flower of *Ficus auriculata* varied markedly in style length. In the female inflorescence, the style of female flower was long and had some bristles; Stigma was funnellform and possessed short hairs. The structures of long-styled female flowers could prevent oviposition and be beneficial for sticking pollen. Short-styled female flowers developed in the male inflorescences, its style was smooth and suitable for laying eggs. The population of *Ficus auriculata* had inflorescences around the year, there were 2 peaks in production of female trees, the fruit-bearing ratio was 80%. Most male trees bore fruits from October to March of next year, the fruit-bearing ratio attained 90%. Male inflorescences mainly provide places for pollinating wasps to survive the winter, and producing enough pollination wasps to following fruit-bearing peak of female trees. In the population of *Ficus auriculata*, diameter of male inflorescence was larger and its developing time was longer than that of female inflorescence, which it costed 125 days to complete whole developmental period, and 78% of male inflorescences could normally be mature. However, female inflorescences only costed 80 days from pre-female to mature phases. 22% of female inflorescences could successfully produce seed because inflorescences were eaten by insects or affected by other factors. Moreover, five species of non-pollination also lived in inflorescences, they laid eggs outside fig to compete ovaries with pollinators, or parasitized pollinators. In result, the population of *Ceratosolen emarginatus* was restrained, and further influenced the pollination and seed production of *Ficus auriculata*.

Key words: *Ficus auriculata*; sex express; reproductive characters; *Ceratosolen emarginatus*