



**HAL**  
open science

## 无花果及其授粉

Xiaoxia Deng, Finn Kjellberg, Annick Lesne

► **To cite this version:**

| Xiaoxia Deng, Finn Kjellberg, Annick Lesne. 无花果及其授粉. Master. France. 2020. ⟨hal-02532564⟩

**HAL Id: hal-02532564**

**<https://hal.science/hal-02532564>**

Submitted on 5 Apr 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# 无花果及其授粉

DENG Xiaoxia (邓小侠)  
KJELLBERG Finn (芬恩·谢尔贝里)  
LESNE Annick (安霓可·莱斯内)

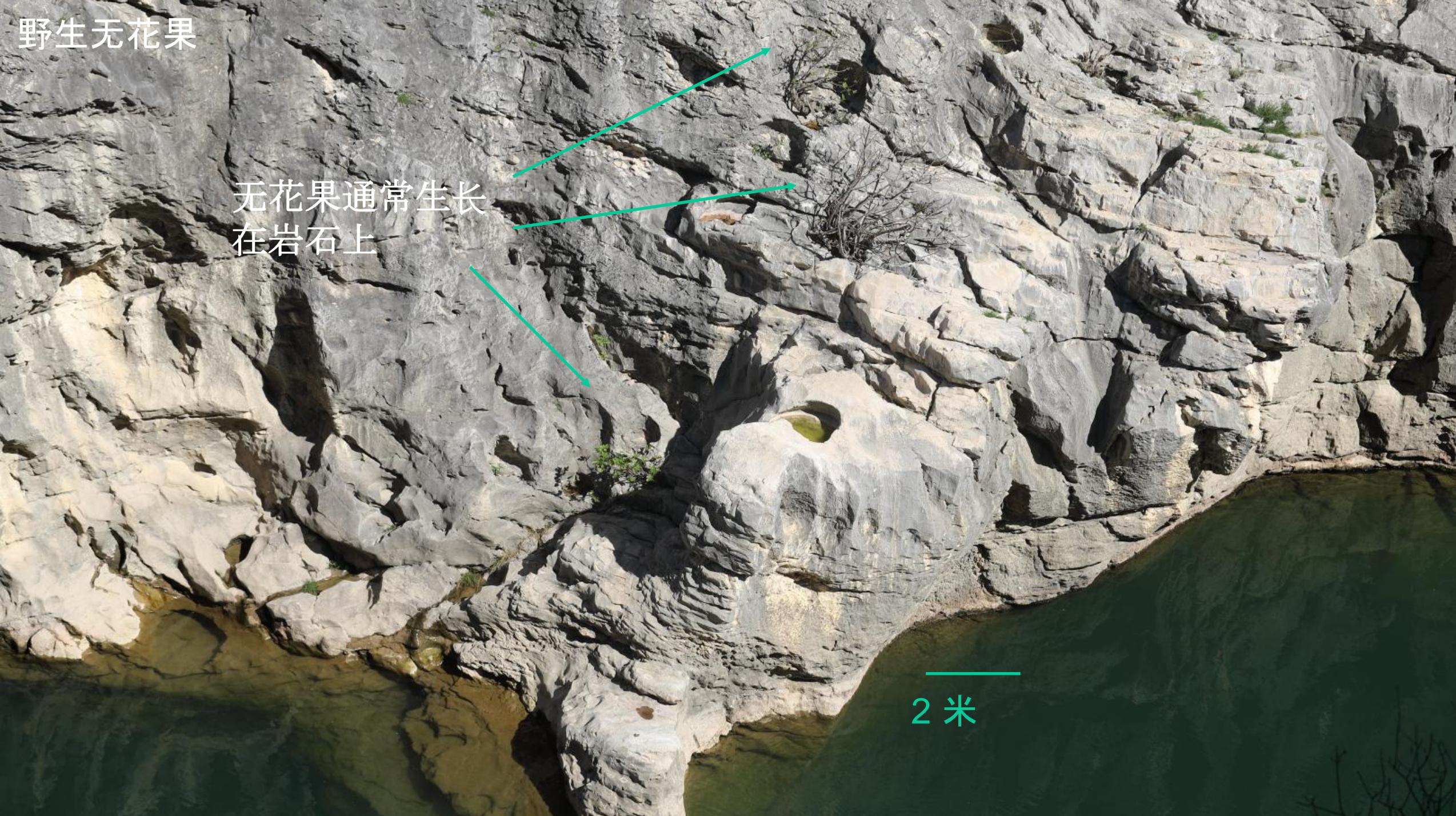


野生无花果

无花果通常生长在岩石上



2 米

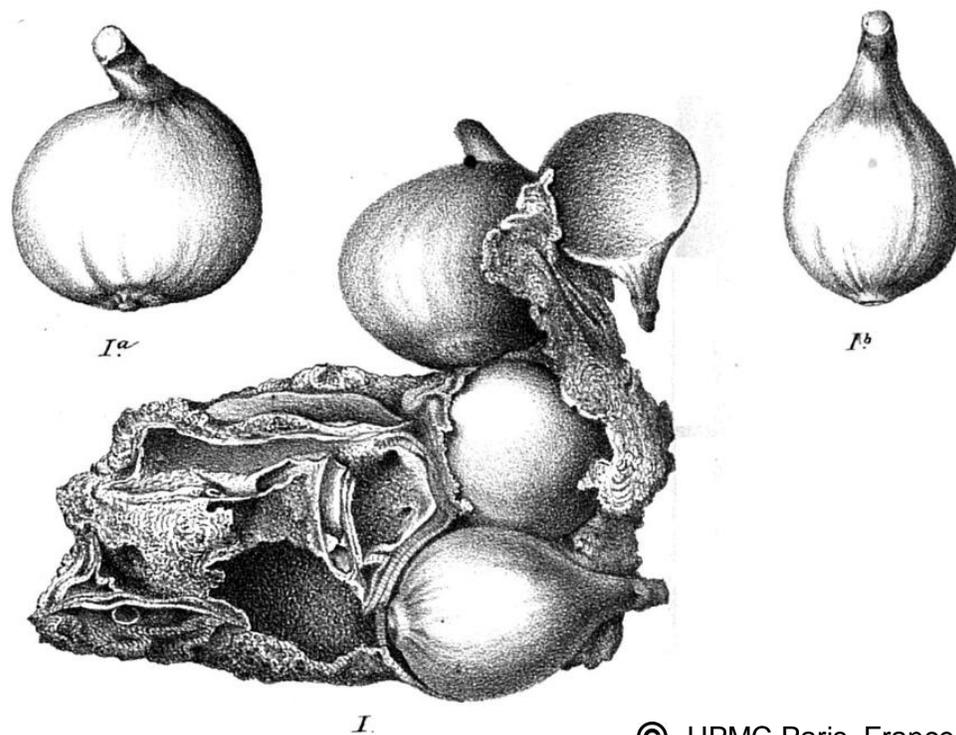




野生无花果

无花果

法国埃罗省 持续的凝灰岩沉积



© UPMC Paris, France

I: 原始的凝灰岩凝结物

Ia and Ib, 来自法国埃罗省 超过60000 年的无花果化石 BP

G. Planchon 1864, Paris, France

# 野生无花果

*Ficus colchica* Grossh 是 *Ficus carica* 的异名。

在土耳其黑海海岸发现的 *Ficus colchica* Grossh, 在形态上与 *Ficus carica* 是最不一样的。

## 野生无花果

在土耳其黑海海岸，无花果 *Ficus carica* 被命名为 *Ficus colchica* Grossh，值得注意的是：枝干变细长，叶子也更柔韧。

土耳其中南部阿德亚曼省发现的旁遮普无花果 (*Ficus palmata*)

旁遮普无花果 是唯一与无花果亲缘关系密切的种，分布于埃塞俄比亚、印度和尼泊尔。



土耳其阿德亚曼省拍摄的\_旁遮普无花果 (*Ficus palmata*)

旁遮普无花果  
*Ficus palmata*  
植株

2 米



# 野生无花果

孔口



未发育成熟的雄花

雌花

榕果呈瓮形，通过孔口闭合，里面排列着卵形的雌花和雄花。



# 野生无花果

装载了花粉的雌性 *Blastophaga psenes*

孔口

无花果的专性传粉者 *Blastophaga psenes*, 它是通过孔口进入果内并产卵的。



# 野生无花果

正在产卵的雌性 *Blastophaga psenes*

雌花胚珠

花柱

图中:*Blastophaga psenes*正在往雌花中产卵，他们将会发育成虫瘿。在此过程中，产卵器通过花柱插入，并将卵产于胚珠位于内珠被和珠心之间的位置。

从功能上划分，无花果属于雌雄异株榕树：

-**雌树**有长花柱的雌花，这些长柱花不能为榕小蜂幼虫提供寄居场所；雌树上的榕果能产生种子，但不产生花粉。

-**雄树**有短花柱的雌花，他们能为榕小蜂幼虫提供寄居场所并且几乎不产生种子；它们的榕果会产生榕小蜂(花粉载体)和花粉，也就是说，它们在功能上是雄性的。

# 野生无花果

长柱花:发育成种子



产卵器

种子



短柱花:发育成含有幼虫的瘿花



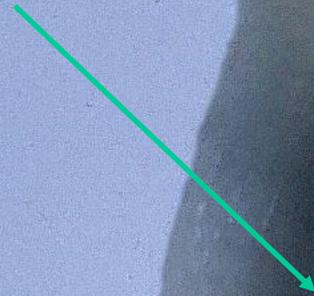
在长花柱花中，产卵器达不到胚珠，未产卵，花产生种子。在短柱花中，产卵，胚珠变成虫瘿。

# 野生无花果

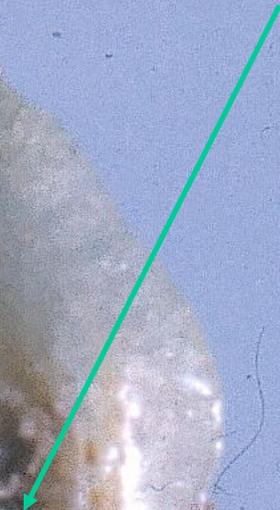


雄性 *Blastophaga psenes*

已完成交配的雌蜂



具交配孔的瘿花



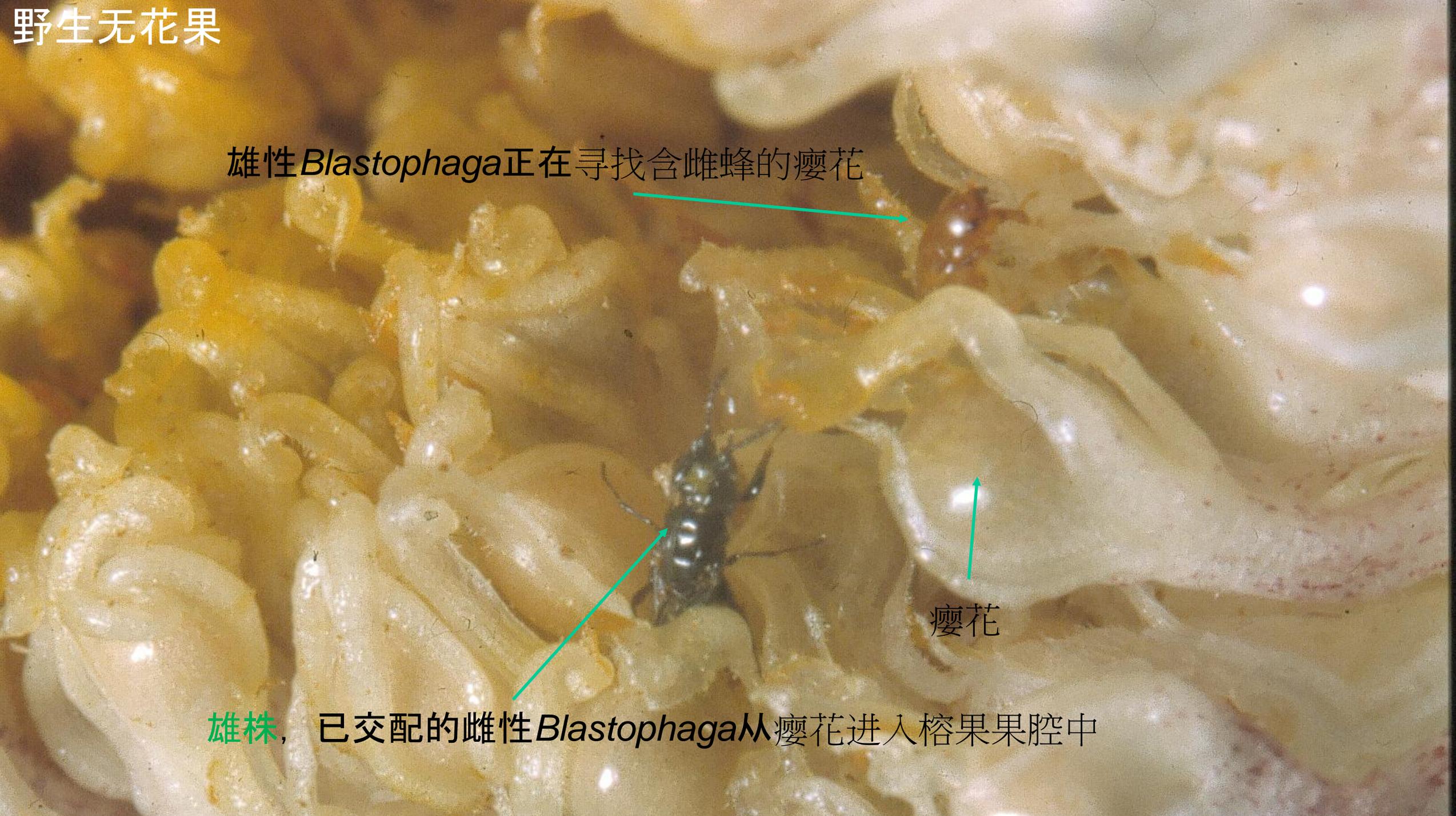
雄株，雌雄交配完成，雌虫仍被困瘿花中

# 野生无花果

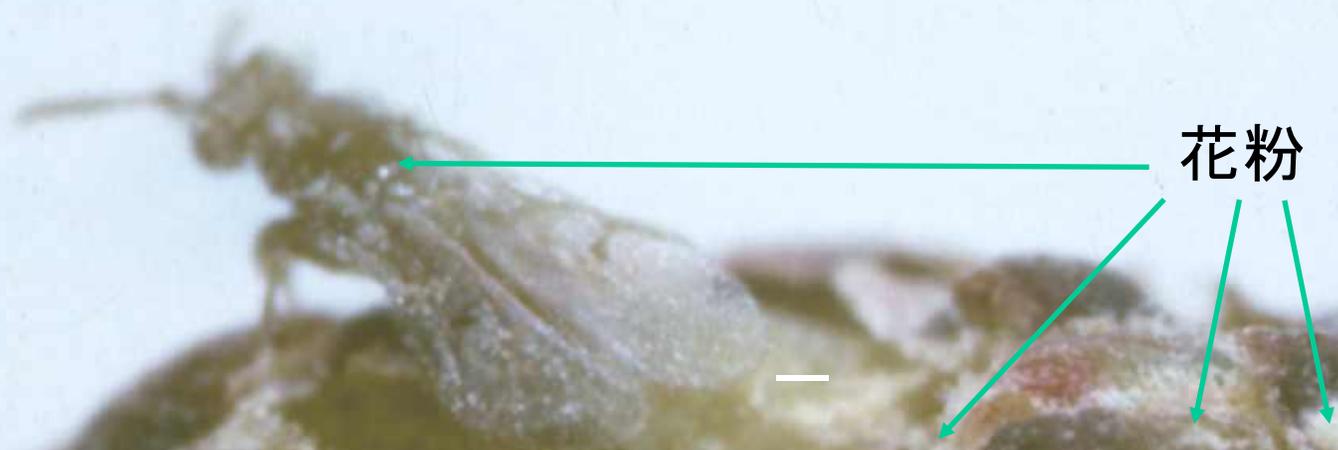
雄性 *Blastophaga* 正在寻找含雌蜂的瘦花

瘦花

雄株, 已交配的雌性 *Blastophaga* 从瘦花进入榕果果腔中



# 野生无花果



**雄株**: 榕小蜂通过孔口从果腔中爬出。刚一出来，身体就被大量的花粉附着，造成了大量的花粉被浪费。榕小蜂在其短暂的果外存活期间（大约1天），会离开去寻找接受期的榕果。

野生无花果

野生无花果在法国蒙彼利埃的全年周期

# 读懂N年早春无花果枝条

N-1年以原始嫩芽发育的越冬榕果

在N-1年的果柄痕

托叶痕

叶腋处的果柄痕

叶痕

N-3的嫩枝

叶芽

N-1年的嫩枝

N-2年的嫩枝

休眠期(8月N-3年8月 ~ N-2年3月)  
顶芽的节间缩短

休眠期(N-2年8月 ~ N-1年3月)  
顶芽的节间缩短



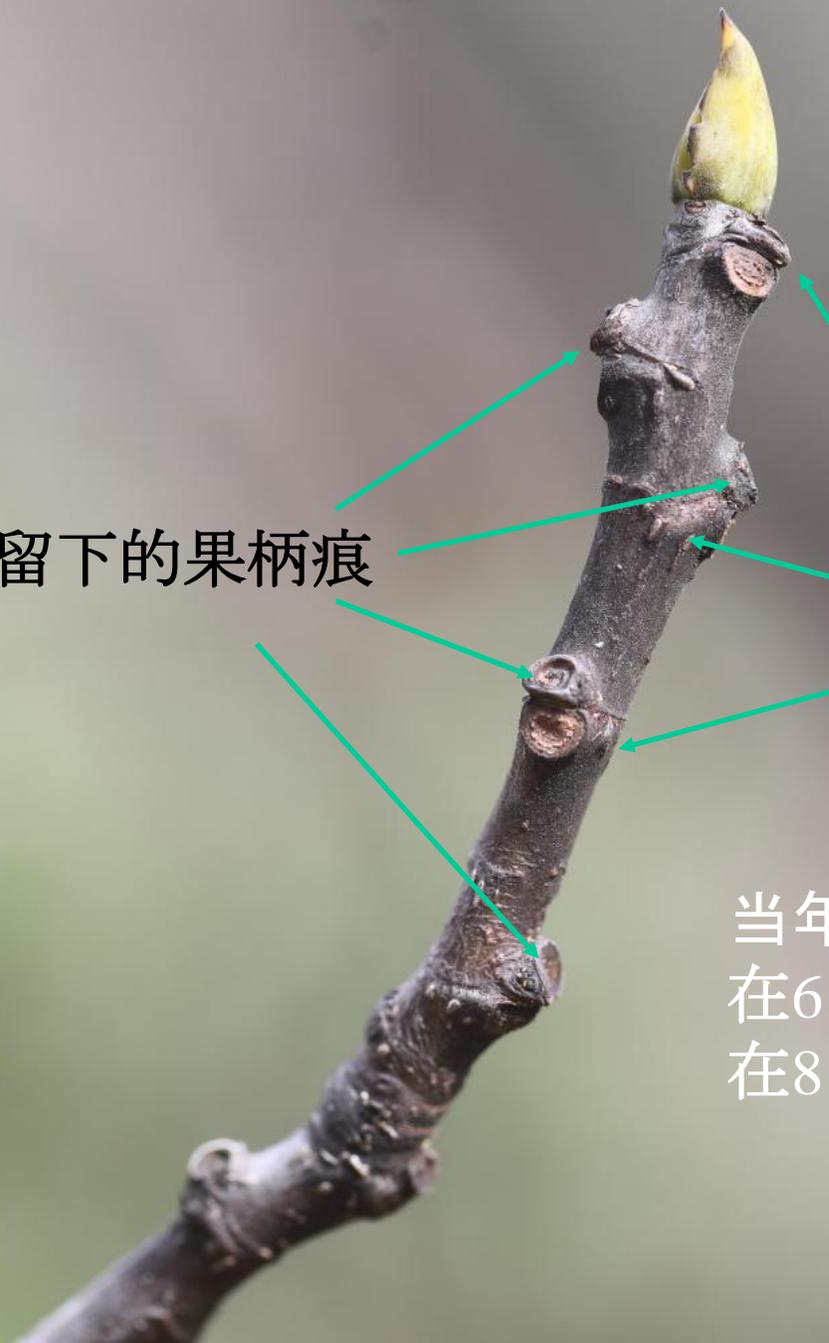
# 野生无花果

8 - 9月留下的果柄痕

叶痕

当年，在无花果嫩枝上出现的嫩芽，  
在6 - 7月直接发育成无花果，  
在8 - 9月成熟

冬季：雌株



# 野生无花果

来自上一生长季无花果芽，将在春季恢复生长。

越冬无花果，其中包含最后阶段的 *Blastophaga* 幼虫

冬季的雄株

嫩芽



# 野生无花果

具榕小蜂幼虫的瘿花



此雌花具短花柱，含幼虫，几乎不含种子。

冬季：雄株榕果

# 野生无花果

无花果嫩芽

越冬榕果，内含榕小蜂幼虫

去年夏天，接收期的因无榕小蜂造访而产生的果柄痕

冬末: 雄株

每年的7-9月，接收期榕果在嫩枝上逐渐出现。它们的命运取决于在接收期榕小蜂的造访和气候条件。

# 野生无花果

接收期的榕果  
(对榕小蜂具吸引力)

内含榕小蜂的  
越冬无花果

4月: **雄树**,榕小蜂会从越冬的无花果中出来, 去造访雄株接收期无花果。

# 野生无花果

接收期榕果 (对榕小蜂具吸引力)

榕小蜂越冬的榕果

4月: **雄株**, 榕小蜂羽化, 从越冬榕果进入到接受期的, 将会产生花粉的榕果。

接收期榕果已经长大, 等待着 *Blastophaga* 的造访。

# 野生无花果

接收期榕果 (对榕小蜂具吸引力)

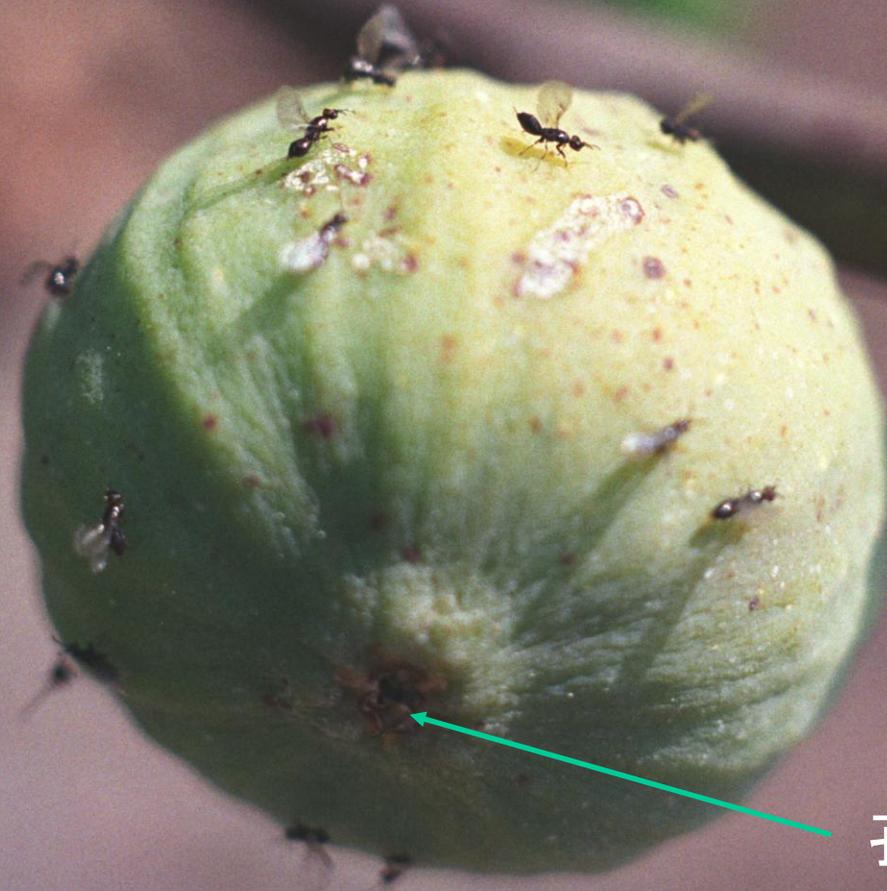
4月:没有越冬榕果的雄株

接受期榕果已经长大, 仍然在等待着来自其他雄株的 *Blastophaga* 的造访。

# 野生无花果

4月:雄株, 榕小蜂通过孔口从越冬无花果中钻出来。

这些榕小蜂未携带花粉, 因为此时的无花果并不产生花粉。



孔口

# 野生无花果



4月: 雄株, 一新生的雌性 *Blastophaga psenes* 到达接收期榕果表面。

# 野生无花果



4月：雄株，一只雌性 *Blastophaga psenes* 靠近接收期榕果的孔口

# 野生无花果

4月:雄株, 接收期榕果中, 榕小蜂能在短柱花中产卵。

胚珠

花柱

柱头



# 野生无花果

4月：**雄株**，接收期榕果中，花柱头为榕小蜂提供了一个行走的平台。

# 野生无花果



4月:雄株, 正在接收期榕果中产卵的*Blastophaga*

# 野生无花果

没有产卵器插入

延伸花梗

传粉者产卵后，胚珠会膨大

产卵器插入花柱后，会产生褐色痕迹

4月:雄株, 传粉者产卵后不久  
产卵完成后, 花柱变为褐色, 花梗伸长, 胚珠开始膨胀, 变成虫瘿。

# 野生无花果



4月:雄株, 非传粉小蜂 *Philotrypesis caricae* – 是 *Blastophaga psenes* 的一种盗寄生性蜂。在 *Blastophaga* 进入后不久才往榕果内产卵。

# 野生无花果



此图由B. Schatz拍摄

4月：雄株，在 *Blastophaga* 进入不久后， *Philotrypesis caricae* 正在往榕果内产卵。

# 野生无花果



4月:雄株



*Philotrypesis*的产卵器通过果壁插入，从花梗部进入，卵被下到 *Blastophaga* 所产卵的周围，并位于内珠被和珠心之间的位置。

# 野生无花果

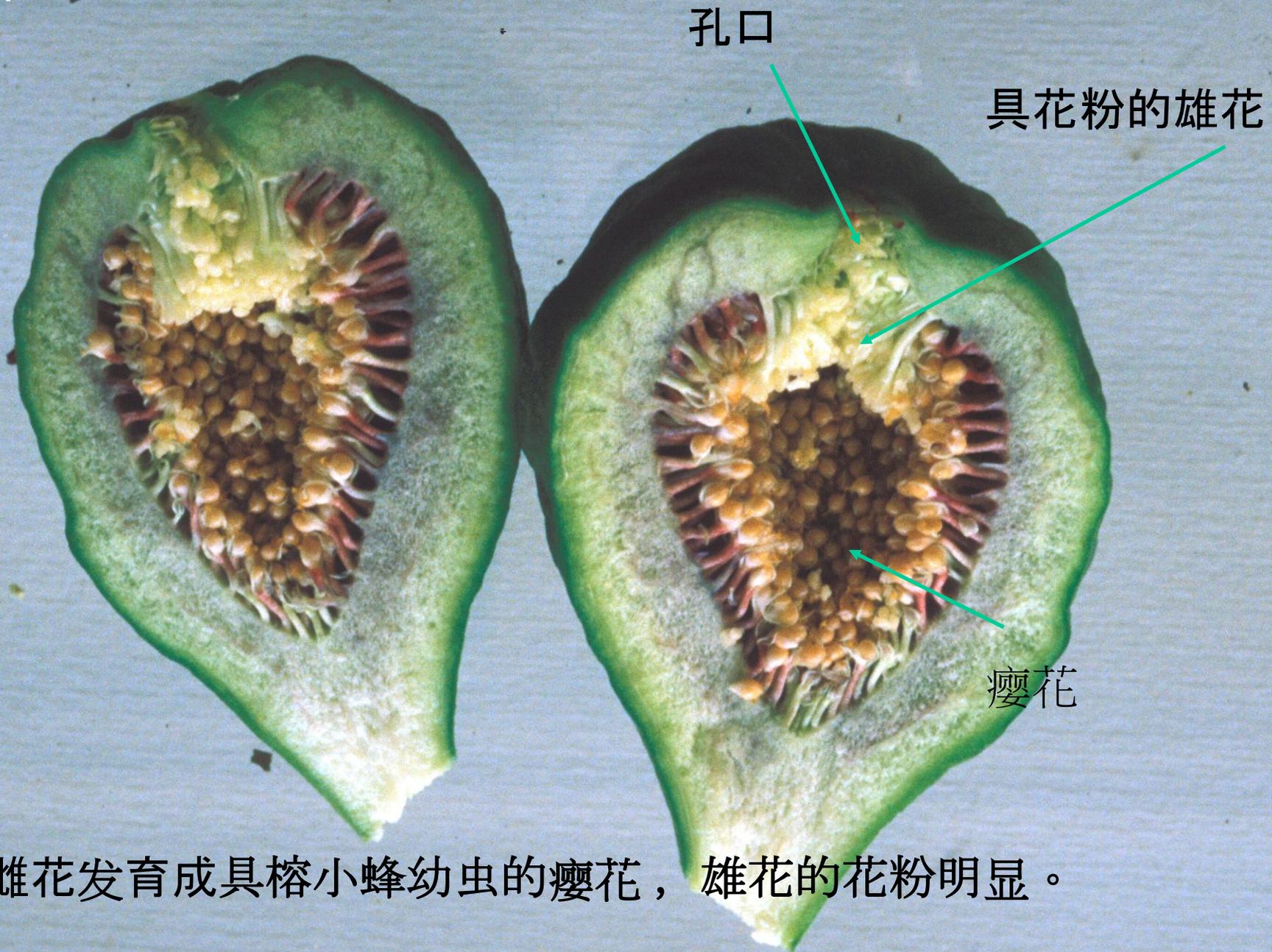


未成熟的雄花

瘦花

4月：雄株，产卵几天后的榕果，里面有很多雄花

# 野生无花果



六月: 雄株, 雌花发育成具榕小蜂幼虫的瘿花, 雄花的花粉明显。

# 野生无花果



孔口开放

6-7月: **雄株**, *Blastophaga*通过孔口从产花粉的榕果出来, 在清理之前, 全身布满了花粉。部分花粉被卡在胸膜间节。

# 野生无花果

孔口开放

6-7月:雄株, *Blastophaga*从携花粉的榕果中出来。



雌雄野生无花果

6-7月

雌株: 两个授粉不久的接收期榕果

在那个时期，雄株上没有处于接收期的榕果。  
榕小蜂只能从雄株飞到雌株。

雄株: 雄花期榕果，榕小蜂即将羽化



# 野生无花果

接收期榕果

雌前期榕果

间花期榕果

6-7: 雌株

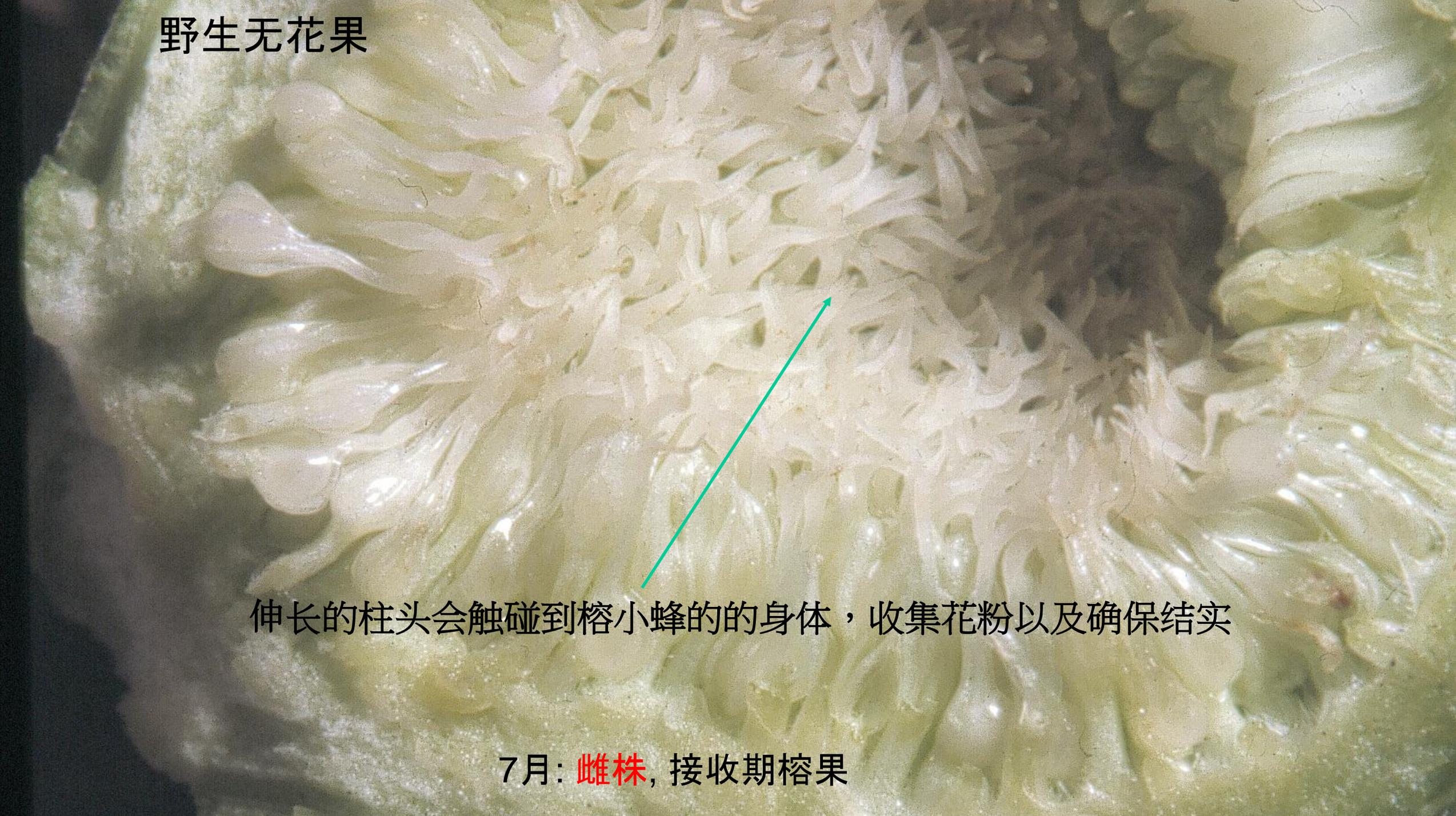


# 野生无花果



7月:雌株, 携带花粉的榕小蜂正尝试进入榕果内

# 野生无花果



伸长的柱头会触碰到榕小蜂的身体，收集花粉以及确保结实

7月: 雌株, 接收期榕果

# 野生无花果

胚乳

长柱花，榕小蜂不能产卵

具乳突的长柱头，花粉会附着在柱头上

7月：**雌株**，接收期榕果



# 野生无花果

榕小蜂出飞后的榕果

榕果新嫩芽

7月末:雄株,最早的雌花期榕果会被刚从雄花期榕果中飞出的榕小蜂造访。这一敏感点会出现在无花果的整个野生分布区

野生无花果

9月：**雌株**，无花果后期榕果，果内具种子



9月：**雌株**，花后期无花果

无花果在成熟过程中有呼吸跃变现象，此过程会伴随养分转移、乙烯的产生和呼吸峰等现象的出现。可以通过在孔口上滴一滴橄榄油来实现人为地加速成熟。

野生无花果

9月:被哺乳动物传播的无花果种子



# 人造栖息地中的野生无花果

无花果植株



法国埃罗省瓦勒罗格镇



人造栖息地中的野生无花果

无花果植株

叙利亚风格的圣西蒙教堂

# 人造栖息地中的野生无花果



在传粉者范围之外，拍摄于法国布列塔尼的野外萌发的无花果植株

# 无花果栽培驯化

从野生到栽培

野生无花果几乎和栽培的一样好

# 无花果栽培



法国埃罗省蒙彼卢 栽种的野外萌发的无花果植株

# 无花果栽培



叙利亚的无花果种植园

# 无花果栽培

## 土耳其曲流河山谷的无花果种植园



# 无花果栽培

A wide-angle photograph of a large-scale fig orchard. The orchard is planted on a steep, reddish-brown soil hillside. The trees are arranged in neat, parallel rows, covering most of the slope. In the foreground, a paved road curves along the base of the hill. A person wearing a white cap and a brown shirt stands on the road, looking towards the orchard. The sky is clear and blue. A semi-transparent text box is overlaid at the bottom of the image.

如果没有被授粉，能生产最优质无花果干的无花果树上的榕果就会掉落。  
大型无花果种植园是如何完成授粉的呢？

# 无花果栽培



六月: **雌株**, 第二季接收期榕果(= 野生雌无花果只在此时开花), 需要授粉

# 无花果的栽培



在叙利亚伊德利卜省，雄株会被种植在雌株的逆风处，这样榕小蜂就会被吹向雌株。

# 无花果栽培



雌株

新鲜的春季无花果

老旧的春季无花果

六月：在希腊卡拉马塔，来自雄株的具有花粉的无花果被挂在雌株上，以确保授粉。

# 无花果栽培

六月:在希腊卡拉马塔，人们会将雄株上能授粉的无花果系放在一起挂在雌树上。



春季无花果

# 无花果栽培

雌株

新鲜的春季无花果

老旧的春季无花果

六月: 除草被忽视了, 但授粉仍在进行。  
在希腊卡拉马塔, 随着授粉的进行, 许多雌株可以靠少数遥远的野生雄株完成授粉。

# 无花果栽培



被系在一起的一  
对春季无花果

第二季接收期无花果

六月:叙利亚伊德利卜省, 生产无花果干的雌株的人工授粉过程。

# 无花果栽培

在一个生产无花果干的村庄，人们正在准备授粉的榕果。

土耳其曲流河山谷



# 无花果栽培

一个专门栽培授粉无花果的村庄，并且这些榕果会在城市的市场上进行销售。  
土耳其曲流河山谷

当天未售罄的无花果



# 无花果栽培

春季无花果

接收期榕果

六月：专门生产春季无花果产品的野生品种授粉者的繁殖受益于当年嫩枝上新一代无花果的早期发育。

图片拍摄于土耳其曲流河山谷

# 无花果栽培

土耳其曲流河山谷的野生无花果的栽培品种

这个表型的无花果，榕小蜂造访同株的榕果，而不能确保花粉被转移到雌树上以及雄株的繁殖。

在野外，这是与自然选择效果相反的特征。

大量的传粉榕小蜂被同株的同个接收期的果吸引

刚从榕果出来的榕小蜂

六月:土耳其曲流河山谷，从专门生产春季无花果的村庄挑选的带有早期接收期的野生栽培无花果品种。

# 无花果栽培

在春季的海岛上，含榕小蜂的越冬无花果可能会缺乏:榕小蜂是从大陆引进的

春季无花果

春天成熟的越冬无花果(=在雄树上越冬的无花果) 在大陆上采摘的，用于确保春季无花果被授粉的榕果

Photo G. Valdeyron

六月:突尼斯克尔肯纳群岛的无花果雄株的人工授粉

# 无花果栽培

由传粉榕小蜂传播的疾病



美国加州，长在春天成熟的越冬无花果内的镰胞菌

无花果栽培

由传粉榕小蜂传播的疾病

在美国加州，传粉者*Blastophaga*上的串珠镰刀菌



# 无花果的栽培

由传粉榕小蜂传播的疾病

第二季榕果内,由镰孢菌引起的无花果疫霉果腐病

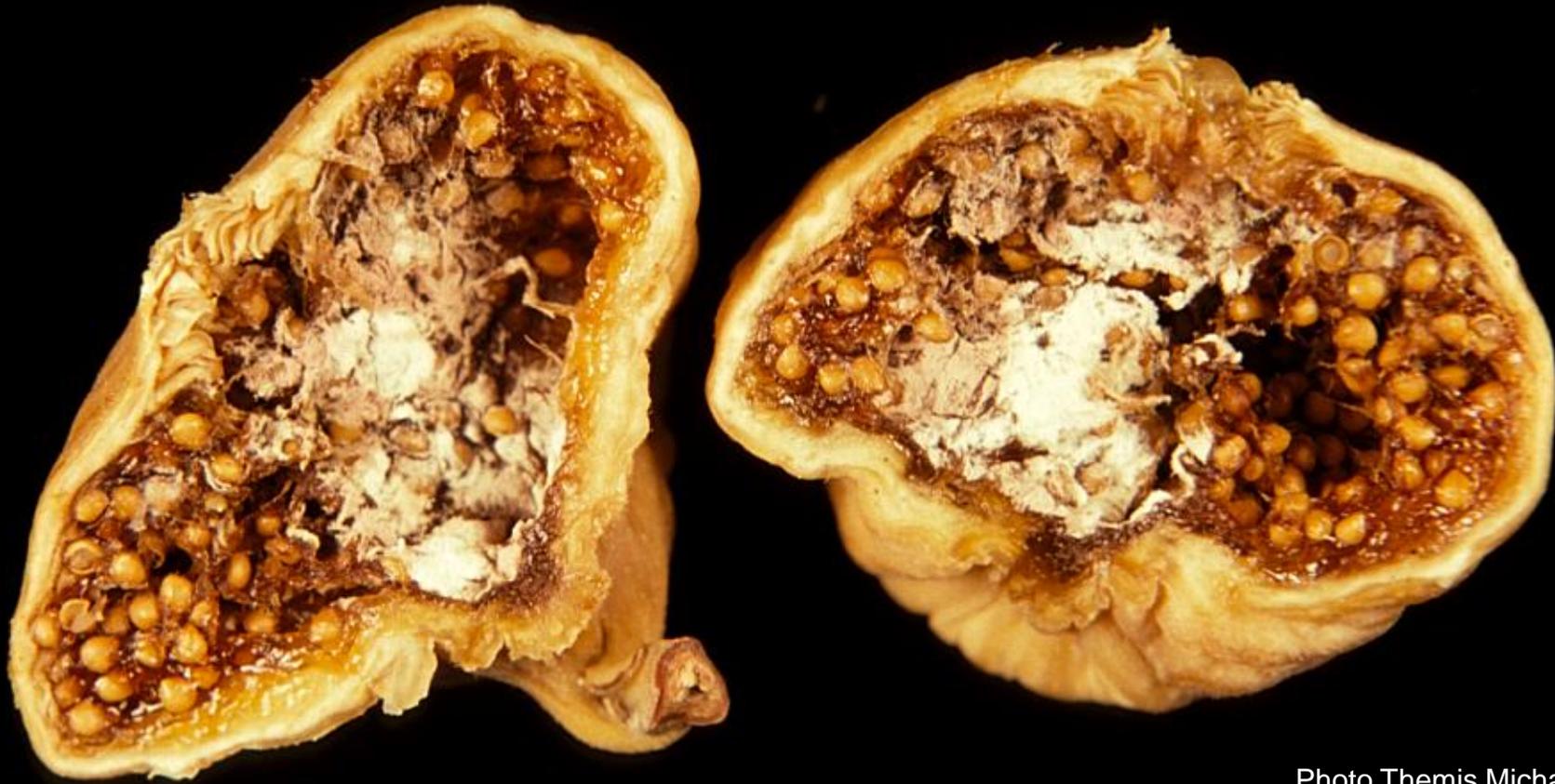
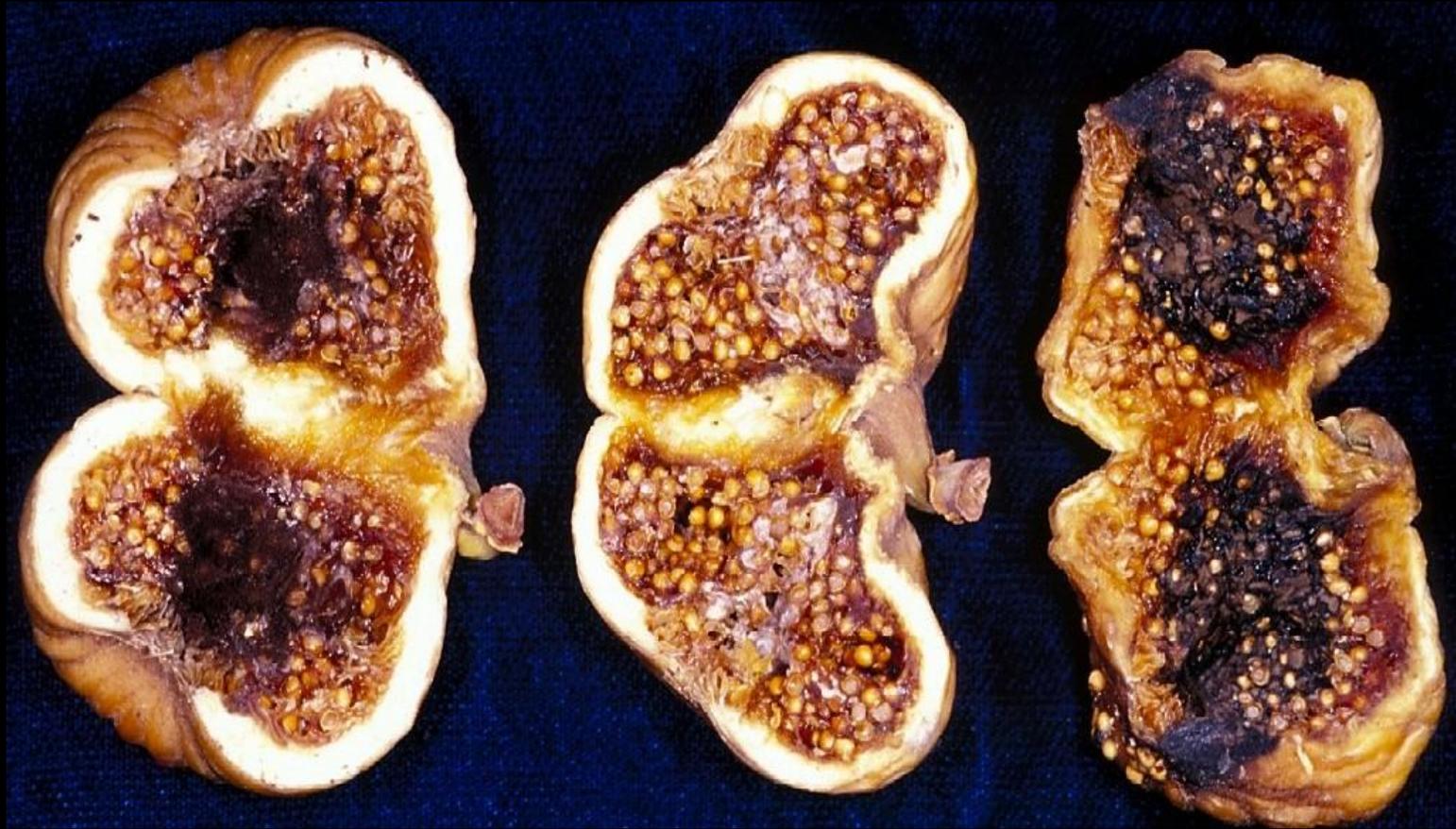


Photo Themis Michailides UC Davis



黑粉病

*Aspergillus niger*

*Aspergillus japonicus*

*Aspergillus carbonarius*

无花果疫霉果腐病

*Fusarium* spp.

无花果黑斑病

*Alternaria, Ulocladium*

# 无花果栽培

## 榕小蜂疾病传播的控制



美国加州，一个人工授粉无花果种植园，为了环境卫生准备收集春季成熟无花果。

# 无花果栽培

在美国加州，一人工授粉无花果专业园中，先把春季无花果收集起来，再进行清洁。



Photo Themis Michailides UC Davis

## 无花果栽培



美国加州，在人工授粉无花果产业园，先把春季无花果收集起来，再进行清洁。

Photo Themis Michailides UC Davis

# 无花果栽培



在传粉小蜂出来之前，先用杀菌剂处理劈开的无花果

此图由 Themis Michailides UC Davis提供



此图Themis Michailides UC Davis提供

在榕小蜂出飞之前，专业人员对清洁过的春季无花果进行包装，以备授粉使用。

# 无花果栽培

第二季榕果 (在典型野生雌株上出现) 着生在当年的嫩枝上

第一季果 (相当于长在雌株上的春季无花果) 着生在上一年年的嫩枝上

六月: **雌株**, 两季结实的品种(=2 次结实, 出现在典型野生雌株上的那次结实, 以及与春季无花果相对应的那一次结实, 这种情况只出现在栽培种中。)  
越冬无花果不生产花粉, 所以第一季无花果未被传粉。  
第一季榕果没有完成授粉, 他们属于单性结实。在一些品种中, 第二季果实也是单行结实的。

# 无花果栽培



去年夏天的嫩枝

第一季榕果的嫩芽

第二季结实后留下的果柄痕

去年夏天的嫩枝

冬季: **雌株**, 结实两次的品种

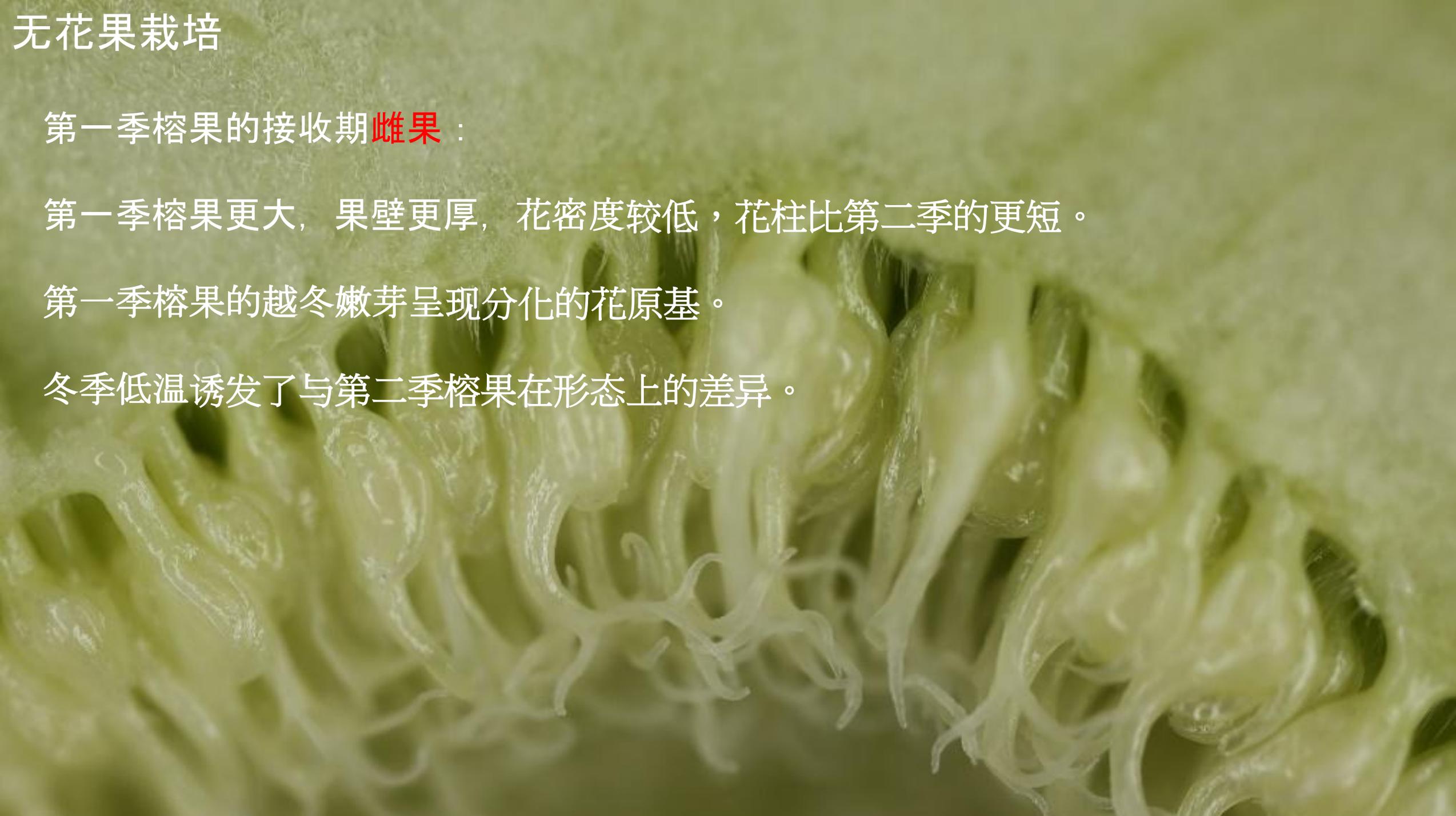
# 无花果栽培

第一季榕果的接收期**雌果**：

第一季榕果更大，果壁更厚，花密度较低，花柱比第二季的更短。

第一季榕果的越冬嫩芽呈现分化的花原基。

冬季低温诱发了与第二季榕果在形态上的差异。



# 无花果栽培

## 第一季雌性接收期榕果

由于成熟春季无花果不产生花粉，柱头永远不能被授粉。  
第一季榕果运用保存的花粉，采用人工授粉产生种子。

# 无花果栽培



下一个八月会产出第一季榕果的嫩芽

在北方临界线：  
法国诺曼底，3月，榕树枝头上永远不会成熟的第二季榕果。

# 无花果栽培

榕小蜂分布范围之，栽培的无花果品种  
在法国布列塔尼，产生可食用的无花果

# 其他榕树的栽培



台湾爱玉子 (*Ficus pumila* var *awkeotsang*)  
榕果果酱

