

榕树隐头花序挥发物组成及其传粉榕小蜂寄主识别行为

张 亭^{1,2} 王 波¹ 苗白鸽¹ 彭艳琼^{1*}

¹中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 榕树(*Ficus* spp.)通过挥发性化学物质来吸引传粉榕小蜂(Agaonidae), 这种特异性的化学信号释放存在着两种模式, 一种是释放多种化合物的“泛化”模式, 另一种是释放不常见单一化合物的“专化”模式。为揭示榕树(*Ficus microcarpa*)及其传粉榕小蜂*Eupristina verticillata*之间的化学通讯机制, 该研究采用固相微萃取法提取榕树隐头花序不同发育期(花前期、雌花期传粉前后、间花期、雄花期和花后期)释放的挥发物, 并用气相色谱-质谱联用仪鉴定挥发物成分, 分析其变化动态, 再通过Y型嗅觉仪检测榕树传粉榕小蜂对各发育期隐头花序的行为反应。结果表明: 榕树隐头花序释放的挥发性化合物共鉴定出21种, 主要是脂肪酸衍生物、萜类化合物和芳香族化合物。不同发育期隐头花序的挥发物组分差异明显, 雌花期传粉前后的挥发物差异表现为传粉后萜类化合物含量下降, 脂肪酸衍生物含量增加, 特别是传粉前含量较高的特征化合物2-庚酮和3-辛酮消失, D-柠檬烯含量下降, 而可巴烯、环己烷和2-己烯醛含量上升。行为检测的结果也表明: 雌花期隐头花序对传粉榕小蜂的吸引作用最强, 而雄花期的隐头花序释放的挥发物对传粉榕小蜂有趋避作用, 形成了对传粉榕小蜂“推拉”的互作模式。有多种化合物在榕树传粉榕小蜂的寄主识别过程中发挥作用, 表明榕树及其传粉榕小蜂的互惠共生关系是通过多种化合物的“泛化”策略来维系的。

关键词 榕树; 传粉榕小蜂; 化学通讯; 隐头花序; 挥发物

引用格式: 张亭, 王波, 苗白鸽, 彭艳琼 (2017). 榕树隐头花序挥发物组成及其传粉榕小蜂寄主识别行为. 植物生态学报, 41, 549–558. doi: 10.17521/cjpe.2016.0250

Chemical composition of volatiles from the syconia of *Ficus microcarpa* and host recognition behavior of pollinating fig wasps

ZHANG Ting^{1,2}, WANG Bo¹, MIAO Bai-Ge¹, and PENG Yan-Qiong^{1*}

¹Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Chemical communication plays a key role in host plant recognition of pollinators. There are two recognized types of chemical communication between syconia and their pollinating fig wasps: one is “generalization”, of which the wasps respond to the relative ratio of multiple compounds, and the other is “specialization”, of which the key signal is a single uncommon, possibly unique, compound. The aims of this study were to identify the chemical composition of volatiles from the syconia of *Ficus microcarpa* at different developmental phases, and to determine if the signaling between *F. microcarpa* and its pollinating fig wasp, *Eupristina verticillata*, is of generalized type, or of specialized type.

Methods The volatiles from syconia of *F. microcarpa* were extracted using solid-phase micro extraction (SPME) at different developmental phases (pre-female, female (before and after pollination), interfloral, male and postfloral phases) and the chemical compounds were identified by gas chromatography mass spectrometry (GC-MS). We then tested the behavioral responses of *E. verticillata* to fresh syconia at different developmental phases using two-choice olfactometers.

Important findings There were 21 volatile compounds identified from the syconia at different developmental phases, which were mainly fatty acid derivatives, terpenoids and aromatic compounds. The components of the volatiles apparently differed among the developmental stages. The contents of terpenoids declined, but the contents of fatty acid derivatives increased, from before the pollination to after the pollination. Especially, the

收稿日期Received: 2016-07-28 接受日期Accepted: 2017-02-28

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: pengyq@xtbg.ac.cn)

characteristic compounds of 2-heptanone and 3-octanone before the pollination disappeared, D-limonene decreased after the pollination, but copanene, cyclohexane and 2-hexenal increased. The results of the two-choice olfactometer experiment showed that the pollinating fig wasps had higher selection ratio to chemicals found in the female phase syconia than those in other phases; whereas the volatile compounds from the male phase syconia had the function pushing the pollinating fig wasps to leave the natal syconia so that there existed the “push-pull” responses by fig wasps to volatiles released by their host syconia. We conclude that there are multiple chemical compounds playing the roles in host recognition of pollinating fig wasp *E. verticillata*. The mutualistic relationship between *F. microcarpa* and *E. verticillata* is maintained by the chemical communication of “generalization” strategy.

Key words *Ficus microcarpa*; pollinating fig wasps; chemical communication; syconia; volatiles

Citation: Zhang T, Wang B, Miao BG, Peng YQ (2017). Chemical composition of volatiles from the syconia of *Ficus microcarpa* and host recognition behavior of pollinating fig wasps. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 549–558. doi: 10.17521/cjpe.2016.0250

昆虫触角是其重要的嗅觉器官, 传粉昆虫的嗅觉在定位寄主植物过程中发挥着重要的作用(钦俊德和王琛柱, 2001)。昆虫的触角并不能感知所有挥发物, 而是仅仅接受特定的信息化合物, 并通过行为上的趋性来定位寄主(杜家纬, 2001)。植物挥发物可由植物的花、叶、果或者根部产生(Whittaker & Feeny, 1971)。除少数植物利用叶的挥发物吸引传粉者(Dufaÿ & Anstett, 2003)外, 绝大多数植物是依赖花的气味向传粉昆虫传递信息。花的挥发物是一种古老的传粉信号, 是植物与传粉昆虫之间交流的语言(Pellmyr & Thien, 1986)。对专性较强的传粉者而言, 其拜访的植物一般都具有区别于其他物种的专一性化学信息物质, 因此利用植物的专一性挥发物, 一些传粉昆虫与植物之间便建立了专性稳定的互利共生关系(Bronstein, 1987; Sakai, 2002)。

植物挥发物以两种方式实现对传粉者的特异性吸引(Grison-Pigé *et al.*, 2002; Hossaert-McKey *et al.*, 2010): 第一种是“泛化”(generalization)策略, 即通过一些常见的挥发性物质以区别于其他物种的组成比例形成特异性, 这些化合物一般是通过生物途径合成, 普遍存在于植物体中, 包括各种脂肪酸衍生物和萜类物质(Degenhardt *et al.*, 2003); 第二种是“专化”(specialization)策略, 即通过释放不常见的单一挥发性物质来实现其特异性, 这些化合物往往是植物次生代谢分解产生的, 如一些芳香族化合物(Dötterl *et al.*, 2005)。已知大多数植物种类采取“泛化”策略吸引传粉者, 采取“专化”策略的植物种类极为少见(Knudsen *et al.*, 1993; Chen *et al.*, 2009)。根据系统发育保守性(phylogenetic conservatism)假设, 亲缘关系较近的植物应该具有相似的挥发物种类和

组成(Grison-Pigé *et al.*, 1999), 并在分布于非洲的两种榕树上获得验证(Cornille *et al.*, 2012)。目前, 在大约800种榕树中, 仅提取分析了25种隐头花序雌花期释放的挥发物, 还不足以分析以植物挥发物构建的聚类树和分子数据构建的系统发育树之间的关系(与Proffit Magali个人交流)。因此, 增加榕树种类, 分析其挥发物组成和传粉者的识别机制, 对于掌握榕-蜂化学通讯、了解传粉昆虫-植物协同进化具有重要的意义。

榕树(*Ficus* spp.)是植物界唯一具有隐头花序(syconium或fig)结构的类群, 依赖专一的榕小蜂(Agaonidae)传粉, 并为传粉榕小蜂的繁衍提供场所, 构成动植物间典型的互惠共生关系, 是研究物种间互作和协同进化的理想材料(Harrison & Shanahan, 2005; Herre *et al.*, 2008; Cook & Segar, 2010; Cruaud *et al.*, 2012)。榕树隐头花序俗称榕果, 它有5个发育时期, 即: 1)雌花前期(pre-female phase, 从发芽到传粉榕小蜂进隐头花序之前这段时期, 在此阶段, 苞片口紧闭着, 雌性小花还未开放); 2)雌花期(female phase, 在此期间, 雌性小花开放, 苞片通道变松, 传粉榕小蜂可以进入隐头花序内传粉、产卵); 3)间花期(interfloral phase, 在此期间, 被传粉、产卵的雌花开始发育成种子及培育子代传粉榕小蜂, 雄花也逐渐发育成熟); 4)雄花期(male phase, 在此阶段, 传粉榕小蜂和雄花同步发育成熟, 羽化、交配后的雌蜂采集花粉离开隐头花序); 5)花后期(postfloral phase, 在此阶段, 种子发育成熟, 成熟隐头花序脱落或被动物取食)(Galil & Eisikowitch, 1968)。雌花期隐头花序能释放特异性挥发物吸引专一的传粉榕小蜂到访。在西双版纳, 同域分布的榕树种类多达

46种2个亚种19个变种(许再富等, 1996), 分布区高度重叠, 雌花期短, 传粉榕小蜂成虫寿命也较短, 因此, 雌花期隐头花序特异性化学信号是榕树和传粉榕小蜂成功相遇、稳定繁殖的关键。传粉榕小蜂寻找到专一的寄主是后者挥发性化合物的引诱及隐头花序表面物理特征综合作用的结果(Ware *et al.*, 1993)。目前已对25种榕树隐头花序雌花期释放的挥发物进行了研究, 只发现鸡嗉子榕(*Ficus semicordata*)执行“专化”策略, 其余种类采用“泛化”策略(Chen *et al.*, 2009)。进一步对不同榕树种类的挥发物及其对传粉昆虫的吸引力进行广泛地鉴定, 了解这两种策略与榕-蜂系统发育或生态特征上的相关性, 将有助于我们深入了解榕-蜂专性互惠关系的演化和维持机制。

榕树(*Ficus microcarpa*)是隶属于桑科(Moraceae)榕属(*Ficus*)榕亚属(Subg. *Urostigma*)榕亚组(Sect. *Urostigma*)环纹榕亚组(Subsect. *Conosycea*)的高大乔木(张秀实等, 1998)。榕树种群内全年有隐头花序, 通常树内花期同步, 树间花期异步, 每株榕树每年可多次开花。榕树自然分布于亚洲热带地区。由于它是优良的绿化树种, 被广泛引种到世界各地。榕树隐头花序内寄生有最为多样的榕小蜂种类, 全球共记录43种(Wang *et al.*, 2015)。西双版纳是榕树的原产地, 其榕小蜂种类丰富, 目前已知20种, 包括一种传粉榕小蜂*Eupristina verticillata*, 一种尚未描述的欺骗性传粉榕小蜂*Eupristina* sp., 以及18种非传粉小蜂(孔月, 2014)。已知隐头花序释放的挥发物对于维持榕-蜂互惠、共生系统扮演着重要角色(Ware *et al.*, 1993; Proffitt *et al.*, 2007), 但在榕树上还未开展相关研究。本研究采用固相微萃取法提取榕树各发育时期隐头花序的挥发物, 并进行分析鉴定, 再配合Y型嗅觉仪检测其传粉榕小蜂对不同发育期隐头花序挥发物的行为反应, 希望回答如下问题: (1)榕树不同发育阶段隐头花序释放的挥发物成分在雌花期传粉前后是如何变化的? (2)榕树不同发育期隐头花序释放的挥发物是否存在相似性? (3)榕树传粉榕小蜂对不同发育期隐头花序的行为反应怎样? 本文研究结果不但可以确定榕树及其传粉榕小蜂之间的化学信息交流策略, 而且可为深入探索榕-蜂互惠、欺骗性演化, 以及榕小蜂群落稳定共存提供化学生态学的支持依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点概况

研究地点在中国科学院西双版纳热带植物园内。该地区属于热带季风气候, 可分为干季、雨季和雾凉季; 年平均气温21.4–22.6 °C; 1月份气温最低, 月平均气温为11.2 °C; 4月份气温最高, 月平均温度为33.5 °C; 年降水量1 556 mm, 79%–82%的降水发生在雨季; 相对湿度为86% (张克映, 1963)。

1.2 研究材料

我们选择了两株刚长出隐头花序的榕树, 分别标记为样树1 (21.93° N, 101.26° E, 海拔547 m)和样树2 (21.26° N, 101.27° E, 海拔543 m), 也选择其传粉榕小蜂*Eupristina verticillata*为研究对象。

1.3 隐头花序挥发物的收集

在选择的两株样树上连续跟踪、采集不同发育期隐头花序释放的挥发物。当隐头花序发育到雌花前期时, 及时收集其挥发物。然后用120目纱网袋隔离隐头花序, 以防非传粉小蜂的干扰。当发育至雌花期时, 移走纱网袋, 收集进蜂前的隐头花序挥发物。然后人工引入传粉榕小蜂, 待传粉榕小蜂进入后, 再用纱网袋隔离隐头花序, 记录进蜂时间。一部分进蜂的隐头花序24 h后, 移走纱网袋, 收集传粉后隐头花序的挥发物; 另一部分进蜂的隐头花序继续用纱网袋隔离, 让其发育。分别在间花期、雄花期和花后期收集隐头花序的挥发物。

本研究采用顶空固相微萃取法收集榕树隐头花序不同发育期释放的挥发物。固相微萃取(SPME)是在基于萃取涂层与样品之间的吸附/溶解-解吸平衡而建立起来的集进样、萃取、浓缩功能于一体的样品前处理新技术。其特点是不用或少用溶剂, 操作简便, 样品无需净化, SPME石英纤维可以重复使用, 易于自动化和其他技术在线联用(如GC-MS气相色谱质谱联用技术)。取样时, 将萃取头置于待分析样品的上部空间进行萃取的方法即为顶空固相微萃取技术, 该方法适用于任何基质, 已用于采集聚果榕(*F. racemosa*)隐头花序挥发物(耿向宗等, 2014)和驱蚊草(*Pelargonium citrosum*)挥发物成分的采集与分析(路荣春等, 2015), 效果理想。具体方法是及时采摘处于不同发育期的隐头花序, 收集挥发物所用隐头花序的数量取决于其大小, 每个发育期的隐头花序称取20 g。于8:00–12:00, 在30 °C恒温条件下收集1 h。采集的挥发物在30 min内送中国科学院西双

doi: 10.17521/cjpe.2016.0250

版纳热带植物园中心实验室分析鉴定。以空采样瓶作为空白对照进行分析。

1.4 隐头花序挥发物的分析

已收集到的隐头花序挥发物, 采用气相色谱-质谱联用仪(GC-MS; GC, HP-7890A; MS, HP-5975C; Agilent Technologies, Palo Alto, USA)进行分析。GC的分析条件为: HP-5MS石英毛细管柱(30 mm × 0.25 mm × 0.25 μm); 进样采用不分流模式。柱温40 °C保持1 min, 程序升温以每分钟3 °C升温至80 °C; 再以每分钟3 °C升至260 °C, 保持10 min。柱流量为每分钟1.0 mL。柱前压100 kPa; 进样量2.0 μL。MS条件: 以电子轰击方式电离, 扫描范围35–500 u, 电子能量为70 eV; 传输线温度250 °C; 离子源温度230 °C; 四极杆温度150 °C; 隐头花序挥发物的分析鉴定首先是利用仪器自带的标准谱库(Wiley 7n.1)检索目标化合物, 然后参阅相关文献资料加以确定。各组分的相对含量用峰面积归一化法计算。

1.5 传粉榕小蜂的室内行为测试

参照Chen等(2009)的方法, 利用“Y”型嗅觉仪(以下简称“Y”型管)测定榕树传粉榕小蜂对榕树不同发育时期隐头花序的行为反应; “Y”型管直管为传粉榕小蜂入口, “Y”形管两臂分别连接2个味源瓶, 再用特氟隆管将味源瓶依次与流量计、活性炭、真空泵连接, 室内拉上窗帘, 尽量保持“Y”型管两臂的光线均匀。“Y”型管管内径为1.5 cm, 直臂管管长9 cm, 两臂管管长均为8 cm。味源为榕树雌花前期、雌花期传粉前后、间花期和雄花期隐头花序。实验前一天下午采集即将出蜂的雄花期隐头花序, 并将其装入纱网袋, 待其自然出蜂后用于实验。采用“Y”型嗅觉仪分别检测榕树传粉榕小蜂对榕树雌花前期、雌花期传粉前后、间花期和雄花期隐头花序的行为反应。味源瓶不放入隐头花序, 气泵中的空气流经活性炭后流入味源瓶作为空气对照。实验中若测试传粉榕小蜂爬过某气味源臂管的1/3处并持续停留20 s以上, 则记为该蜂对该气味有趋性; 若测试蜂在10 min内仍在直臂管内或未爬及某气味源臂管的1/3处, 则记录该蜂无反应; 每组(一对)味源至少测试30头传粉榕小蜂。测试时, 进入两臂管气流的流量均设置为100 mL·min⁻¹; 每测试5头传粉榕小蜂调转一次臂管, 以防臂管位置对传粉榕小蜂行为的影响; 每测试完一组味源, 将整个装置先用蒸馏水

清洗一次, 再用95%酒精清洗并吹干待用; 所有试验均在8:00–12:00、温度(25 ± 1) °C、相对湿度70%–80%、干净、光线较均匀的实验室内进行。

1.6 数据处理

数据分析中, 各化合物相对含量用峰面积表示, 利用Excel 2010进行峰面积比例计算。采用统计分析软件SPSS 19.0进行传粉榕小蜂对不同发育期隐头花序选择的 χ^2 检验。利用R 3.0.3软件(R Development Core Team, 2015)中Vegan、MASS和lattice数据包进行非度量多维尺度(NMDS)分析。NMDS分析是一种非参数降维方法, 可在二维平面显示不同隐头花序发育期化合物组成的相似性(基于Bray-Curtis距离)。应力值表示NMDS距离与观察矩阵的拟合程度, 该值越小表明拟合越好。同时, 我们使用非加权配对算术平均法(UPGMA)进行聚类分析, 将聚类树(基于Bray-Curtis距离)表示在NMDS二维平面上, 以更直观地表现不同发育期隐头花序释放挥发物的相似性(Wang *et al.*, 2014)。

2 结果

2.1 榕树隐头花序不同发育期释放的挥发物成分

对榕树雌花前期、雌花期传粉前、雌花期传粉后、间花期、雄花期和花后期隐头花序的挥发物进行提取、鉴定和分析。从6个发育时期的隐头花序中共鉴定出21种化合物, 雌花前期、雌花期传粉前、雌花期传粉后、间花期、雄花期和花后期隐头花序挥发物中分别含9、12、10、10、7和5种化合物(表1)。21种化合物可归为3类, 即脂肪酸类衍生物12种、萜类化合物7种、芳香族类化合物2种, 这3类化合物的比例随着隐头花序发育而有明显变化, 在雌花前期、雌花期传粉前、雌花期传粉后的榕树隐头花序挥发物中萜类化合物较多, 样树1上分别为78.89%、75.17%和91.28%, 样树2上分别为79.96%、78.19%和85.26%; 而脂肪酸类衍生物在这3个时期的隐头花序挥发物中所占比例均少于25%。脂肪酸类衍生物在间花期、雄花期和花后期的隐头花序挥发物中含量上升, 样树1上分别占30.69%、23.96%和27.22%, 样树2上分别占39.01%、28.60%和7.98%(图1), 与前3个时期相比, 萜类化合物含量均下降。花后期隐头花序中芳香族化合物明显增加, 样树1和样树2上分别达30.43%和36.80%。其他时期芳香

表1 榕树不同发育期隐头花序释放挥发物的相对含量
Table 1 The relative contents of volatile compounds released by syconia of *Ficus microcarpa* at different developmental phases

挥发物 Volatile	分子式 Formula	相对含量 Relative content (%)											
		PF1	PF2	F1	F2	PP1	PP2	IF1	IF2	M1	M2	P1	P2
脂肪酸衍生物 Fatty acid derivatives													
3,7-二甲基-1,6辛二烯-3-醇 3,7-dimethyl-1,6-octadien-3-ol	C ₁₀ H ₁₈ O	0	0	0	0	0	0	0	0	19.55	13.74	0	0
2-庚酮 2-Heptanone	C ₇ H ₁₄ O	0	0	11.94	8.29	0	0	0	0	0	0	0	0
2-己烯醛 2-Hexenal	C ₆ H ₁₀ O	2.96	6.24	1.24	0.84	1.78	1.29	4.41	10.13	0	0	0	0
3-己烯-1-醇 3-Hexen-1-ol	C ₆ H ₁₂ O	13.24	9.93	5.31	7.28	3.95	6.53	13.65	18.17	0	0	0	0
3-辛酮 3-Octanone	C ₈ H ₁₆ O	0	0	0.58	0.44	0	0	0	0	0	0	0	0
癸醛 Decanal	C ₁₀ H ₂₀ O	0	0	0	0	0	0	6.71	2.60	0	0	0	0
癸烷 Decane	C ₁₀ H ₂₂	0	0	0	0	0	0	4.16	6.12	0	0	0	0
十二烷 Dodecane	C ₁₂ H ₂₆	0	0	0	0	0	0	0	0	2.22	1.55	0	0
己醛 Hexanal	C ₆ H ₁₂ O	0	0	3.67	2.95	0.77	1.13	0	0	0	0	0	0
壬醛 Nonanal	C ₉ H ₁₈ O	0	0	0	0	0	0	0	0	2.19	13.31	0	0
辛酸乙酯 Octanoic acid, ethyl ester	C ₁₀ H ₂₀ O ₂	0	0	0	0	0	0	1.76	1.99	0	0	0	0
十三烷 Tridecane	C ₁₃ H ₂₈	0.32	0.30	0	0	0	0	0	0	0	0	27.22	7.98
萜类化合物 Terpenoids													
α-草澄茄油烯 α-cubebene	C ₁₅ H ₂₄	0	0	1.09	0.45	1.76	1.83	0	0	0	0	0	0
1,2,4-甲桥-苯并环戊烯 1,2,4-Metheno-1H-indene	C ₁₅ H ₂₄	9.23	6.46	7.89	8.84	0.99	1.88	4.37	3.85	8.26	8.49	0	0
3,7-二甲基-1,3,6环己烯 3,7-dimethyl-1,3,6-octatriene	C ₁₀ H ₁₆	0	0	0.47	0.55	2.34	1.09	11.63	13.75	12.33	11.17	0	0
反式-2,4-己二烯 (E,E)-2,4-hexadiene,	C ₆ H ₁₀	4.43	7.53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
石竹烯 Caryophyllene	C ₁₅ H ₂₄	8.04	7.95	5.92	8.19	2.71	1.45	6.70	8.89	6.94	8.71	6.06	11.44
可巴烯 Copaene	C ₁₅ H ₂₄	54.85	50.85	44.33	52.82	71.08	76.85	42.21	33.23	48.51	43.03	36.28	43.77
D-柠檬烯 D-limonene	C ₁₀ H ₁₆	2.34	7.17	15.46	7.34	12.40	2.16	0	0	0	0	0	0
芳香族化合物 Aromatic compounds													
苯甲酸乙酯 Benzoic acid, ethyl ester	C ₉ H ₁₀ O ₂	0	0	0	0	0	0	4.40	1.27	0	0	15.39	18.67
环己烷 Cyclohexane	C ₆ H ₁₂	4.59	3.57	2.09	2.00	2.21	5.78	0	0	0	0	15.04	18.13

F、IF、M、P、PF和PP分别表示榕树雌花期传粉前、间花期、雄花期、花后期、雌花前期、雌花期传粉后的隐头花序。带1表示样树1，带2表示样树2。
F, IF, M, P, PF and PP represent the syconia at female phase before pollination, interfloral phase, male phase, postfloral phase, pre-female phase, and post-pollination phase, respectively. No. 1 indicates sample tree 1 and No. 2 indicates sample tree 2.

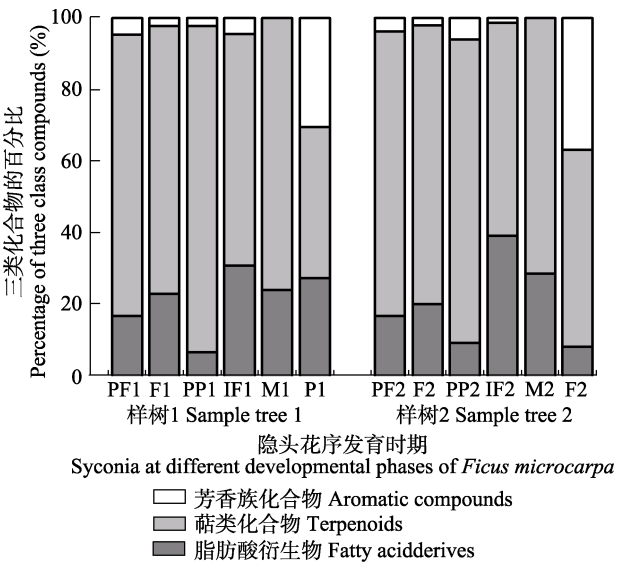


图1 脂肪酸类衍生物、萜类和芳香族化合物在榕树隐头花序不发育期间的变化情况。缩写同表1。
Fig. 1 Changes in fatty acid derivatives, terpenoids and aromatics compounds from syconia of *Ficus microcarpa* with developmental phases. Abbreviations are the same as in Table 1.

族化合物含量均小于5%，总之，两株榕树隐头花序释放的化合物随发育期的变化呈现相同规律。
虽然有些化合物同时存在于2个或多个发育时期隐头花序的挥发物中，如可巴烯和石竹烯在6个发育时期中都有，但它们在各时期所占的相对含量不同。隐头花序每个发育时期挥发物的化学特性均由少数几种化合物表征，例如，雌花期传粉前隐头花序共检测到12种挥发物，主要是可巴烯、D-柠檬烯和2-庚酮，样树1和样树2上的含量分别占该时期总量的71.73%和68.54%；传粉后的隐头花序只发现10种挥发物成分，以可巴烯、D-柠檬烯和3-己烯-1-醇为主，样树1和样树2上的含量分别占该时期总量的87.43%和85.54%；间花期主要以可巴烯和3,7-二甲基-1,3,6环己烯为主，样树1和样树2上的含量分别占该时期总量的53.84%和46.98% (表1)。在榕树隐头花序整个发育期，样树1和样树2上隐头花序挥

发物释放在雌花期传粉前均最多, 该期含量分别达39%和40%; 传粉后化合物释放量比传粉前明显降低, 分别为15%和24%; 花后期都最少, 化合物释放量分别为3%和2%; 花前期、间花期和雄花期化合物释放量较接近(图2)。

2.2 雌花期传粉前后挥发物的变化

雌花期传粉前, 榕树隐头花序挥发物主要以萜类化合物和脂肪酸衍生物为主, 传粉后萜类和芳香族化合物含量有所增加, 脂肪酸衍生物含量则下降。雌花期传粉前, 可巴烯、D-柠檬烯和2-庚酮含量相对较高。传粉24 h后2-庚酮和3-辛酮消失, D-柠檬烯、1,2,4-甲桥-苯并环戊烯、石竹烯、己烯醛和3-己烯-1-醇含量则下降, 推测这些物质主要起吸引传粉榕小蜂定位雌花期隐头花序的作用。而另外一些化合物如可巴烯、环己烷、2-己烯醛、3,7-二甲基-1,3,6环己烯和 α -萜澄茄油烯, 在传粉后含量有所增加, 推测这些挥发物可能利于趋避传粉榕小蜂选择已进过蜂的隐头花序(图3)。

2.3 榕树各发育时期隐头花序挥发物组成的相似性

通过对榕树不同发育期隐头花序挥发物进行聚类分析和NMDS分析(stress = 0.08, $R^2 = 0.99$), 结果发现: 花后期与其他时期隐头花序挥发物距离最远, 单独成支; 间花期与雄花期聚为一支; 花前期、雌花期传粉前后聚为一支, 雌花前期和雌花期传粉前距离最近, 雌花期传粉前后隐头花序挥发物组成有明显距离(图4)。

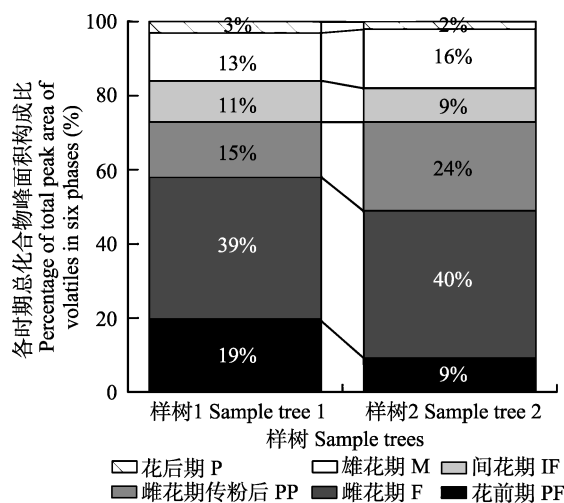


图2 隐头花序总挥发物在榕树隐头花序6个发育期的变化。缩写同表1。

Fig. 2 Changes in the total volatiles from syconia of *Ficus microcarpa* at six developmental phases. Abbreviations are the same as in Table 1.

www.plant-ecology.com

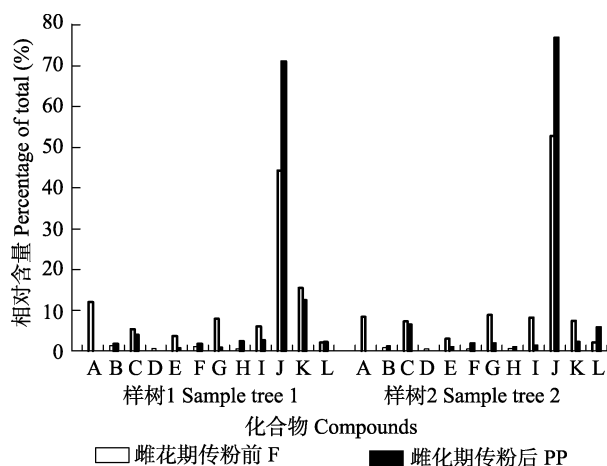


图3 榕树隐头花序挥发物中的12个主要化合物在雌花期传粉前后的变化。A, 2-庚酮; B, 2-己烯醛; C, 3-己烯-1-醇; D, 3-辛酮; E, 己醛; F, α -萜澄茄油烯; G, 1,2,4-甲桥-苯并环戊烯; H, 3,7-二甲基-1,3,6环己烯; I, 石竹烯; J, 可巴烯; K, D-柠檬烯; L, 环己烷。

Fig. 3 Changes in the 12 major compounds from syconia of *Ficus microcarpa* between the female phases before and after pollination. A, 2-heptanone; B, 2-hexenal; C, 3-hexen-1-ol; D, 3-octanone; E, hexanal; F, α -cubebene; G, 1,2,4-metheno-1H-indene; H, 1,3,6-octatriene,3,7-dimethyl; I, caryophyllene; J, copaene; K, D-limonene; L, cyclohexane. F, female phase before pollination; PP, post-pollination phase.

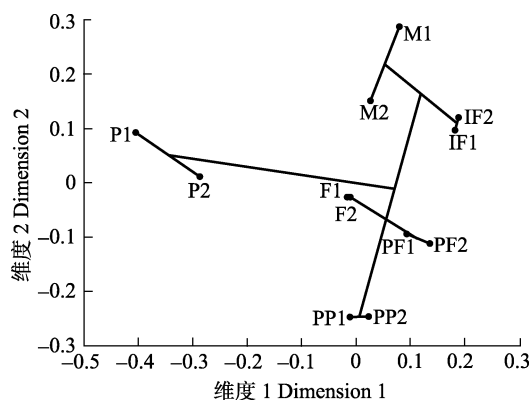


图4 榕树隐头花序各发育时期所对应的挥发物多维尺度分析和聚类树。F1、F2、IF1、IF2、M1、M2、P1、P2、PF1、PF2、PP1和PP2见表1。实线代表根据两株树上不同发育期隐头花序的化学物质组成, 基于Bray-Curtis距离, 使用UPGMA法生成的聚类树。

Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling (ordination) of chemical composition of volatiles from syconia of *Ficus microcarpa* at different developmental phases. F1, F2, IF1, IF2, M1, M2, P1, P2, PF1, PF2, PP1 and PP2 are the same as in Table 1. The solid line shows the dendrogram based on distance calculated from chemical percentage data using Bray-Curtis measures of dissimilarity. Each datum point represents a specific phase of a tree.

2.4 榕树传粉榕小蜂对不同发育期隐头花序的行为反应

当榕树传粉榕小蜂在各发育时期隐头花序挥发物与空气对照之间做选择时, 榕树传粉榕小蜂最

偏爱选择雌花期传粉前的隐头花序($\chi^2 = 17.19$, $N = 21$, $p < 0.001$), 对雌花前期($\chi^2 = 9.97$, $N = 29$, $p < 0.01$)和间花期隐头花序($\chi^2 = 4$, $N = 19$, $p < 0.05$)也有一定的趋向性, 而显著地避开雄花期隐头花序($\chi^2 = 16.20$, $N = 18$, $p < 0.001$), 对雌花期传粉后的隐头花序($\chi^2 = 1.80$, $N = 20$, $p = 0.18$)无明显的趋向性。当榕树传粉榕小蜂在对雌花前期与雌花期传粉后($\chi^2 = 0.80$, $N = 20$, $p = 0.371$)及间花期隐头花序($\chi^2 = 0.18$, $N = 49$, $p = 0.668$)间作选择时, 没有明显的趋向性, 而在雌花前期与雄花期隐头花序间做选择时, 显著地趋向于选择雌花前期隐头花序($\chi^2 = 12.46$, $N = 26$, $p < 0.001$)。当榕树传粉榕小蜂在雌花期传粉前与其他时期隐头花序间作选择时, 除对雌花前期隐头花序($\chi^2 = 2.38$, $N = 42$, $p = 0.123$)趋向性不明显外, 它们都显著地趋向于选择雌花期传粉前隐头花序; 当榕树传粉榕小蜂在雌花期传粉后与间花期($\chi^2 = 9.32$, $N = 31$, $p = 0.002$)及雄花期隐头花序($\chi^2 = 20.17$, $N = 22$, $p < 0.001$)间做选择时, 都显著趋向于雌花期传粉后隐头花序。传粉榕小蜂在间花期和雄花期隐头花序间选择时, 也显著地避开雄花期隐头花序(图5)。总之, 榕树雌花期隐头花序对传粉榕小蜂的吸引能力最强, 雄花期隐头花序则能趋避传粉榕小蜂, 表现出雌花期“拉”及雄花期“推”的作用模式。

3 讨论

3.1 榕树隐头花序挥发物的构成特征

榕树隐头花序挥发物显示“泛化”的特征, 其吸引传粉榕小蜂的挥发物是靠多种化合物不同配比实现的。隐头花序雌花期挥发物是维持榕-蜂传粉育幼系统稳定共存的关键信号, 在传粉后消失、减少或增多的化合物, 可间接地反映这些化合物的生物活性, 传粉后含量减少的化合物, 可能降低传粉榕小蜂对已进蜂隐头花序的选择。榕树雌花期传粉前后含量变化明显的化合物, 如2-庚酮、3-辛酮、D-柠檬烯、可巴烯、环己烷、2-己烯醛等是进一步筛选榕树吸引其传粉榕小蜂的目标活性化合物, 结合传粉榕小蜂对活性化合物的行为检测研究, 有利于揭示榕树与其传粉榕小蜂化学信息交流的机制。

雌花期隐头花序产生的挥发物含量最高, 且不同种榕树隐头花序的挥发物释放量有一定差异, 如钝叶榕(*F. curtipes*)(李宗波等, 2012)和对叶榕(*F. hispida*)(Proffitt *et al.*, 2008), 推测其隐头花序挥发

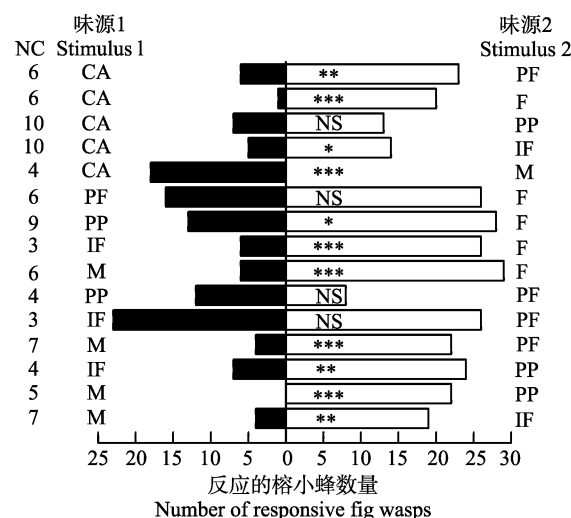


图5 用Y型嗅觉仪检测榕树传粉榕小蜂对榕树各发育期隐头花序的选择性行为反应结果。卡方检验: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$, NS, $p > 0.05$ 。CA, 空气对照; F, 雌花期传粉前隐头花序; IF, 间花期隐头花序; M, 雄花期隐头花序; NC, 无反应的榕小蜂数量; PF, 雌花前期隐头花序; PP, 雌花期传粉后隐头花序。

Fig. 5 Behavioural responses of *Eupristina verticillata* to syconia of *Ficus microcarpa* at different developmental phases in Y-tube olfactometer tests. χ^2 test: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$, NS, $p > 0.05$. CA, clean air; F, female syconia before pollination; IF, interfloral syconia; M, male phase syconia; NC, number of irresponsive fig wasps; PF, pre-female syconia; PP, post-pollination syconia.

物释放量的变异程度应在传粉榕小蜂行为阈值之内。由于环境导致的挥发物分化已在对叶榕和聚果榕(*F. racemosa*)(Soler *et al.*, 2011)上得到验证, 从榕树隐头花序挥发物的组成看, 可能促使不同地理分布的榕树产生种内特异性化学成分的差异, 导致广泛分布的榕树有不同的传粉榕小蜂种类。下一步增加不同环境挥发物的对比研究, 并结合气相色谱-触角电位联用仪(GC-EAD)测定榕小蜂的行为反应, 有助于揭示榕-蜂系统间化学信息的联系机制。

3.2 传粉榕小蜂对不同发育期隐头花序的行为反应

以空气为对照的行为双选实验表明传粉榕小蜂对雌花期隐头花序、雌花前期和间花期隐头花序都具有显著的行为趋向性, 但选择雌花期隐头花序的比率最高。然而, 在不同发育期隐头花序气味两两组合的比较中, 显示传粉榕小蜂最偏爱选择雌花期传粉前的隐头花序, 传粉后隐头花序对榕小蜂的吸引力显著降低。传粉榕小蜂进入雌花期隐头花序内既传粉又产卵, 两者都可能刺激隐头花序的挥发物发生变化, 榕树化合物组成的分析也证明这两个时期的化合物变化较大。但到底是哪种刺激(产卵/

传粉)导致了隐头花序挥发物的变化,是榕树根据自身是否被传粉来调节挥发物组成,还是根据产卵刺激改变挥发物组成,或者由两种作用共同决定?对这一问题的深入研究,将有助于我们进一步理解自然界互利共生关系的维持机制。雌花期的隐头花序对传粉榕小蜂的吸引力显著强于间花期和雄花期是逻辑上合理的结果,因为间花期和雄花期并不具有适合传粉榕小蜂产卵的雌花。传粉后及雌花前期隐头花序对传粉榕小蜂的吸引力显著强于间花期和雄花期隐头花序,说明传粉后和雌花前期隐头花序也会产生对传粉榕小蜂具有吸引作用的物质。因此,支持榕树隐头花序吸引传粉榕小蜂的挥发物是由多物质、不同配比决定的,并且不同发育期释放的引诱物质组成和含量有差异。雌花期隐头花序释放吸引的挥发物,而雄花期隐头花序释放趋避的挥发物,榕-蜂间这种“推拉”的互作模式在钝叶榕(*F. curtipes*)中被发现(Gu *et al.*, 2012)。虽然传粉榕小蜂对雌花前期和间花期隐头花序表现有一定趋性,但实际上这两个时期隐头花序顶生苞片紧闭,传粉榕小蜂不可能进入隐头花序内繁殖。顶生苞片只在雌花开放时松开,允许传粉榕小蜂进入隐头花序内传粉/产卵,行为和结构上的匹配才能实现繁殖成功(Verkerke, 1989; Chen *et al.*, 2001)。在缺乏传粉榕小蜂时,雌花期能延长一段时间,但苞片通道逐渐关闭,以致最终能进入隐头花序内的传粉榕小蜂都是个体小的(Zhang *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2013)。因此,传粉榕小蜂对不同发育期隐头花序的行为反应,需结合隐头花序挥发性化合物的引诱力及隐头花序结构特征,才能实现榕-蜂互惠系统的稳定繁殖。

3.3 榕树吸引传粉榕小蜂的特异性机制

Knudsen等(1993)归纳了利用顶空动态收集的38目90科991物种1 700多种花香成分,认为具有专一性功能的化合物并未在任何榕树种类中发现,即榕树隐头花序挥发物均是一些常见的化合物种类。Chen等(2009)分析鉴定了鸡嗉子榕(*F. semicordata*)隐头花序传粉前后挥发物释放的变化情况,发现存在一种含量超过95%的化合物4-对苯甲基醚,并通过Y型嗅觉仪双选实验证明这种化合物对其传粉者具有极高的引诱活性。之后,李宗波(2010)使用Y型嗅觉仪、EAG技术和野外诱捕实验进一步证明了这一结果。鸡嗉子榕是目前唯一被认为通过高含量4-对苯甲基醚,以“专化”模式引诱传粉榕小蜂前来传

粉或产卵的种类。4-对苯甲基醚并不是鸡嗉子榕特有的化合物,也存在于蔷薇科、兰科、石蒜科和番荔枝科等17科植物中。因此,榕树与其传粉榕小蜂间关系的维持主要依赖常见的挥发物种类,且除鸡嗉子榕外,其他已研究过的隐头花序挥发物均采用“泛化”策略,如聚果榕(Soler *et al.*, 2011)、对叶榕(Song *et al.*, 2001)和钝叶榕(李宗波等, 2012)的隐头花序挥发物都是依赖化学成分之间的种类配比实现挥发物的特异性。因此,各隐头花序发育期间主要化合物组成及其相对含量的不同可能是构成隐头花序各发育阶段化学信息特异性的基础,而各发育时期隐头花序间化学特性的差异可能是传粉榕小蜂识别隐头花序发育阶段的信息基础。

隐头花序挥发物释放的变化更可能是一个连续的过程,不同发育期隐头花序的挥发物差异往往是化合物组成含量上的变化,而非截然不同的有/无差异。行为实验的结果也验证了这一推测,因为除了雌花期隐头花序能对传粉榕小蜂产生较强的吸引作用外,雌花前期和间花期隐头花序也对传粉榕小蜂有一定的吸引作用。说明传粉榕小蜂在缺乏雌花期隐头花序的强选择压力下,也可能拜访雌花前期和间花期隐头花序,但由于顶生苞片太紧,难以进入隐头花序内(Liu *et al.*, 2013)。另一种可能是,在自然状况下,雌花前期和间花期隐头花序释放的挥发物量不足以有效地吸引到传粉榕小蜂。此外,本研究采用的Y型嗅觉仪双选实验主要是检测传粉榕小蜂对寄主隐头花序释放挥发物的行为反应,是对不同发育期隐头花序挥发物的初步筛选,进一步聚焦雌花期传粉前后明显变化的化合物,筛选具有引诱活性的化合物及配比,并结合野外诱捕,才能掌握榕树及其传粉榕小蜂相互作用的化学生态学机制。

基金项目 国家自然科学基金(31300318、31570418和31600302)和云南省应用基础研究计划项目(2016FA0069)。

致谢 感谢美国史密森热带研究所的Edward Allen Herre教授润色英文摘要。

参考文献

- Bronstein JL (1987). Maintenance of species-specificity in a neotropical fig: Pollinator wasp mutualism. *Oikos*, 48, 39–46.

- Chang XS, Wu CY, Cao ZY (1998). *Flora of China* 23 (1). Science Press, Beijing. 112–113. (in Chinese) [张秀实, 吴征镒, 曹子余 (1998). 中国植物志第23卷第1分册, 科学出版社, 北京. 112–113.]
- Chen C, Song QS, Proffitt M, Bessière JM, Li ZB, Hossaert-McKey M (2009). Private channel: A single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, 23, 941–950.
- Chen YR, Chou LS, Wu WJ (2001). Regulation of fig wasp entry and egress: The role of ostiole of *Ficus microcarpa* L. *Formosan Entomologist*, 21, 171–182.
- Cook JM, Segar ST (2010). Speciation in fig wasps. *Ecological Entomology*, 35, 54–66.
- Cornille A, Underhill JG, Cruaud A, Hossaert-McKey M, Johnson SD, Tolley KA, Kjellberg F, van Noort S, Proffitt M (2012). Floral volatiles, pollinator sharing and diversification in the fig-wasp mutualism: Insights from *Ficus natalensis*, and its two wasp pollinators (South Africa). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1731–1739.
- Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hanson PE, Hossaert-McKey M, Jabbour-Zahab R, Jousset E, Kerdelhué C, Kjellberg F, Lopez-Vaamonde C, Peebles J, Peng YQ, Pereira RA, Schramm T, Ubaidillah R, van Noort S, Weiblen GD, Yan DR, Yodpinyanee A, Libeskind-Hadas R, Cook JM, Rasplus JY, Savolainen V (2012). An extreme case of plant-insect codiversification: Figs and fig-pollinating wasps. *Systematic Biology*, 61, 1029–1047.
- Degenhardt J, Gershenzon J, Baldwin IT, Kessler A (2003). Attracting friends to feast on foes: Engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies. *Current Opinion in Biotechnology*, 14, 169–176.
- Dötterl S, Füssel U, Jürgens A, Aas G (2005). 1, 4-Dimethoxybenzene, a floral scent compound in willows that attracts an oligolectic bee. *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2993–2998.
- Du JW (2001). Plant-insect behavior and chemical communication and the behavior control. *Plant Physiology Communications*, 27(3), 193–200. (in Chinese with English abstract) [杜家纬 (2001). 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制. 植物生理学报, 27(3), 193–200.]
- Dufay M, Anstett MC (2003). Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: Evolutionary variations on a theme. *Oikos*, 100, 3–14.
- Galil J, Eisikowitch D (1968). On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49, 259–269.
- Geng XZ, Wang B, Jia AQ, Wang RW (2014). Roles of semiochemicals in regulating intraspecific competition of pollinating wasps of *Ficus racemosa*. *Biodiversity Science*, 22, 189–195. (in Chinese with English abstract) [耿向宗, 王波, 贾爱群, 王瑞武 (2014). 聚果榕小蜂种内竞争的化学信息调节机制初探. 生物多样性, 22, 189–195.]
- Grison-Pigé L, Edwards AA, Hossaert-McKey M (1999). Interspecies variation in floral fragrances emitted by tropical *Ficus* species. *Phytochemistry*, 52, 1293–1299.
- Grison-Pigé L, Hossaert-McKey M, Greeff JM, Bessière JM. (2002). Fig volatile compounds—A first comparative study. *Phytochemistry*, 61, 61–71.
- Gu D, Compton SG, Peng YQ, Yang DR (2012). ‘Push’ and ‘pull’ responses by fig wasps to volatiles released by their host figs. *Chemoecology*, 22, 217–227.
- Harrison RD, Shanahan M (2005). Seventy-seven ways to be a fig: Overview of a diverse plant assemblage. In: Roubik DW, Sakai S, Hamid AA eds. *Pollination Ecology and the Rain Forest Canopy: Sarawak Studies*. Springer-Verlag, New York. 111–127.
- Herre EA, Jandér KC, Machado CA (2008). Evolutionary ecology of figs and their associates: Recent progress and outstanding puzzles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 439–458.
- Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, Proffitt M (2010). Floral scents: Their roles in nursery pollination mutualisms. *Chemoecology*, 20, 75–88.
- Knudsen JT, Tollsten L, Bergström LG (1993). Floral scents—A checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry*, 33, 253–280.
- Kong Y (2014). *The Structure and Function of Fig Wasp Community on Ficus microcarpa in Different Locations in Yunnan*. Master degree dissertation, Institute of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming. 13–14. (in Chinese with English abstract) [孔月 (2014). 云南不同分布区榕树(*Ficus microcarpa*)果内榕小蜂群落结构和功能的研究. 硕士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明. 13–14.]
- Li ZB (2010). *The Role of Fig Volatiles on the Host Selecting Behavior of the Pollinating Fig Wasps*. PhD dissertation, Institute of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming. 106–108. (in Chinese with English abstract) [李宗波 (2010). 榕树隐头果挥发性化合物在传粉小蜂寄主选择过程中的作用. 博士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明. 106–108.]
- Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR (2012). Analysis on chemical compounds and characteristics of fig volatiles emitted from *Ficus curtipes* Corner. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 20, 292–298. (in Chinese with English abstract) [李宗波, 杨培, 彭艳琼, 杨大荣 (2012). 钝叶榕隐头果挥发物成分及其构成特征分析, 热带亚热带植物学报, 20, 292–298.]
- Liu C, Yang DR, Compton SG, Peng YQ (2013). Larger fig wasps are more careful about which figs to enter — With

- good reason. *PLOS ONE*, 8, e74117. doi: 10.1371/journal.pone.0074117.
- Lu RC, Chen JJ, Lin YJ, Wen HF, Shi WJ (2015). The analysis of the volatile compounds which collected from *Pelargonium citrosum* Van Leenii. *Journal of Northwest Forestry University*, 30, 213–216. (in Chinese with English abstract) [路荣春, 陈佳佳, 林宇杰, 闻海峰, 施文健 (2015). 驱蚊草(*Pelargonium citrosum* Van Leenii)挥发物成分的采集与分析. 西北林学院学报, 30, 213–216.]
- Proffitt M, Schatz B, Borges RM, Hossaert-McKey M (2007). Chemical mediation and niche partitioning in non-pollinating fig-wasp communities. *Journal of Animal Ecology*, 76, 296–303.
- Proffitt M, Schatz B, Bessière JM, Chen C, Soler C, Hossaert-McKey M (2008). Signalling receptivity: Comparison of the emission of volatile compounds by figs of *Ficus hispida* before, during and after the phase of receptivity to pollinators. *Symbiosis*, 45, 15–24.
- Pellmyr O, Thien LB (1986). Insect reproduction and floral fragrances: Keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon*, 35, 76–85.
- Qin JD, Wang CZ (2001). The relation of interaction between insects and plants to evolution. *Acta Entomologica Sinica*, 44, 360–365. (in Chinese with English abstract). [钦俊德, 王琛柱 (2001). 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. 昆虫学报, 44, 360–365.]
- R Development Core Team (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>. Cited: 2016-06-15.
- Sakai S (2002). *Aristolochia* spp. (Aristolochiaceae) pollinated by flies breeding on decomposing flowers in Panama. *American Journal of Botany*, 89, 527–534.
- Soler C, Hossaert-McKey M, Buatois B, Bessière JM, Schatz B, Proffitt M (2011). Geographic variation of floral scent in a highly specialized pollination mutualism. *Phytochemistry*, 72, 74–81.
- Song QS, Yang DR, Zhang GM, Yang CR (2001). Volatiles from *Ficus hispida* and their attractiveness to fig wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 27, 1929–1942.
- Verkerke V (1989). Structure and function of the fig. *Experientia*, 45, 612–622.
- Wang B, Geng XZ, Ma LB, Cook JM, Wang RW (2014). A trophic cascade induced by predatory ants in a fig-fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1149–1157.
- Wang R, Aylwin R, Louise B, Chen XY, Chen Y, Chou LS, Cobb J, Collette D, Caraine L, Giblin R, Ghana S, Harper M, Harrison R, Mcpherson J, Peng YQ, Pereira R, Reyes A, Rodriguez LJV, Strange E, van Noort S, Yang HW, Yu H, Compton SG (2015). The fig wasp followers and colonists of a widely introduced fig tree, *Ficus microcarpa*. *Insect Conservation & Diversity*, 8, 322–336.
- Ware AB, Kaye PT, Compton SG, van Noort S (1993). Fig volatiles: Their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Systematics & Evolution*, 186, 147–156.
- Whittaker RH, Feeny PP (1971). Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science*, 171, 757–770.
- Xu ZF, Zhu H, Yang DR (1996). Species diversity and ecological significance of *Ficus* in tropical rain forest of southern Yunnan Province. In: Chen XW, Zhang YH eds. *Collected Research Papers on the Tropical Botany (IV)*. Yunnan University Press, Kunming. 1–15. (in Chinese) [许再富, 朱华, 杨大荣 (1996). 滇南热带雨林榕树类群多样性及生态学意义. 见: 陈新文, 张永宏编. 热带植物研究论文报告集, 第4集. 云南大学出版社, 昆明. 1–15.]
- Zhang KY (1963). A preliminary analysis of the characteristics and formation factors of climate in south Yunnan. *Journal of Meteorology*, 33, 218–230. (in Chinese) [张克映 (1963). 滇南气候的特征及其形成因子的初步分析. 气象学报, 33, 218–230.]
- Zhang Y, Yang DR, Peng YQ, Compton SG (2012). Costs of inflorescence longevity for an Asian fig tree and its pollinator. *Evolutionary Ecology*, 26, 513–527.

责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 王 葳

