

## 鸡嗉子榕果实和妃延腹榕小蜂性状的 地理马赛克分化动力初析\*

肖雪<sup>1,2</sup>, 王刚<sup>1</sup>, 陈进<sup>1</sup>

(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 勐仑 666303;

2.中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:**协同进化地理马赛克理论认为协同进化的物种双方的性状在种群间会出现适应性变异,且性状变异常呈现地理马赛克分布格局.在榕树与非传粉榕小蜂相互作用关系中,榕果(隐头花序)可能通过加厚果壁来降低种子和传粉榕小蜂幼虫被非传粉榕小蜂寄生的机会,而非传粉榕小蜂可能通过增长产卵器适应果壁加厚.这种现象为研究动植物协同进化在驱动双方物种性状变异的地理马赛克格局的机制,提供了理想材料.本研究选择西双版纳、宁洱、耿马、龙陵、瑞丽和澜沧 6 个彼此相距均大于 100 km 的种群,采集鸡嗉子榕(*Ficus semicordata* var. *semicordata*)雌花期榕果和仅在雌花期产卵的非传粉榕小蜂妃延腹榕小蜂(*Philotrypes dunia*)进行性状测量和变异动力分析.通过方差分析、线性回归和冗余分析,结果表明雌花期榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度的变异都存在显著的地理马赛克格局.榕果果壁厚度的地理马赛克分布格局很可能主要来自于环境异质性,主要是最低气温和平均降水的驱动,而受到妃延腹榕小蜂协同进化选择,如产卵器长度的影响不显著.另一方面,妃延腹榕小蜂产卵器长度的地理马赛克分布格局,很可能主要来自协同进化关系选择,即榕果果壁厚度的驱动,而受到环境异质性的影响不显著.尽管十分确切的结论尚需更多方面证据支持,但该研究结果强烈暗示,榕-非传粉榕小蜂系统的地理马赛克的性状分布格局中,气候因素作为最初选择压力影响榕树果壁厚度,而榕树果壁厚度进一步影响非传粉小蜂的产卵器长度.

**关键词:**种间关系;表型分歧;鸡嗉子榕;非传粉榕小蜂

**中图分类号:**Q 145.2 **文献标志码:**A **文章编号:**0258-7971(2017)05-0900-08

自然选择和遗传漂变被认为是重要的生物进化驱动力,对种内的地理变异和表型分化起到了促进作用<sup>[1]</sup>.然而,这样的说法通常只考虑单一物种对环境的响应<sup>[2-3]</sup>.自然界中,绝大多数生物都是身处在很多包含同种或异种的互惠或拮抗关系的协同进化网络之中,因此协同进化也是推动生物多样性的重要驱动力之一<sup>[4-6]</sup>,尤其对具有专性协同进化关系的物种意义更大.

为更好地理解协同进化促进物种多样化的机制,Thompson 提出协同进化地理马赛克理论<sup>[7-8]</sup>.该理论认为地理上的分歧选择是性状地理马赛克分布的主要推动力<sup>[9]</sup>,不同研究对象受到不同的

分歧选择压力<sup>[10-11]</sup>,按照来源可以将其分为协同进化关系和环境异质性两大类.因此地理上的分歧选择应综合考虑物种间协同进化关系和环境异质性的影响.但是目前此类研究仍是片面的:①部分研究仅考虑协同进化关系对性状马赛克分布的影响,如对粗皮蝾螈河豚毒素和花纹蛇耐毒性的研究,这类研究缺乏对环境异质性的考虑<sup>[12]</sup>;②部分综合考虑协同进化关系和环境异质性的影响的研究,如日本山茶花(*Camellia japonica*)果壁厚度和山茶花象鼻虫(*Curculio camelliae*)喙的长度<sup>[13]</sup>.在南美洲安第斯山脉分布的胡椒属植物(*Piper kelleyi*)化学防御物质含量及其专

\* 收稿日期:2017-04-10

基金项目:国家自然科学基金(U1402264).

作者简介:肖雪(1991-),女,山东人,硕士生,主要从事动植物关系研究.E-mail:xiaoxue@xtbg.ac.cn.

通信作者:陈进(1965-),男,江苏人,研究员,博士生导师,主要从事动植物关系研究.E-mail:cj@xtbg.org.cn.

性取食者 *Eois* 属幼虫多度之间的研究<sup>[14]</sup>. 此类研究都指出协同进化性状都会随一方性状或环境改变而改变导致性状马赛克分布格局的出现, 但该类研究主要关注协同进化一方而非双方性状变异的可能驱动因素, 没有分别指出协同进化双方性状的分歧选择来源. 综上, 目前综合协同进化关系和环境异质性研究协同进化性状, 特别是动植物间协同进化性状是否存在种群间马赛克分布的格局以及明确双方分布格局驱动力的案例相对比较匮乏.

榕树是榕属 (*Ficus*) 植物的总称, 全世界有 750 多种<sup>[15]</sup>, 是热带被子植物最大的木本属, 又因其大量结实和全年挂果为很多动物提供食物, 所以对热带森林生态系统的稳定性维持具有重要意义<sup>[16]</sup>. 所有榕属植物均具有的隐头花序构造又被称为无花果或榕果, 所有雄花和雌花都在密闭的榕果内生长发育. 榕果的发育可分为 5 个时期: 雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和花后期<sup>[17]</sup>. 雌花前期是榕果从幼芽逐步发育成型的时期. 雌花期时, 传粉榕小蜂通过榕果释放特殊的气味进行宿主定位, 钻过松动的苞片口进入果腔内部进行传粉和产卵; 之后榕果进入间花期, 榕树种子和榕小蜂后代逐渐发育; 雄花期时, 榕果内的花药和榕小蜂后代成熟, 交配后的雌性传粉榕小蜂后代携带花粉离开榕果去寻找其它位于雌花期的榕果开始下一个世代的循环; 之后榕果进入花后期, 榕果内种子继续发育直至成熟. 榕属植物包含雌雄同株和雌雄异株 2 种繁殖系统类型, 雌雄同株榕树上的所有榕果都可以孕育雄花、种子和榕小蜂后代; 而雌雄异株的榕树的雄株榕果内有雄花和雌花, 但所有的雌花一般会被榕小蜂产卵, 从而只提供花粉和传粉者; 而雌株榕果内只有雌花, 且一般都发育成种子<sup>[18]</sup>.

在榕果上发育的榕小蜂分为传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂<sup>[19]</sup>. 传粉榕小蜂只在雌花期钻入榕果为榕果内小花(雌花)传粉并产卵. 各类非传粉榕小蜂从雌花前期到间花期后期都有可能产卵而不提供授粉服务, 非传粉榕小蜂一般并不钻入榕果, 而是在果壁外侧通过长长的产卵器刺穿榕果果壁将卵产于榕果内雌花子房中<sup>[20]</sup>. 一种非传粉榕小蜂一般只在一种榕树上发育, 但是是一种榕树上可能有一至几十种非传粉榕小蜂寄生<sup>[19]</sup>. 榕树和非传粉榕小蜂的协同进化历史至少有 5 000 万年<sup>[21]</sup>, 因此非传粉榕小蜂和榕树间一般认为存在较强的专性寄生关系<sup>[19, 22]</sup>. 榕果可通过增厚果壁抵

御非传粉榕小蜂产卵, 对应的非传粉榕小蜂可通过增加产卵器长度以适应果壁增厚<sup>[23]</sup>.

在榕树-非传粉榕小蜂系统中有关协同进化关系如何导致双方的物种分化的研究仍然非常缺乏. 目前已发表的研究或是仅仅在某一种群研究榕-蜂共生系统的维持机制<sup>[24-25]</sup>, 或是不同种群的研究主要关注广域分布榕树的传粉榕小蜂或非传粉榕小蜂不同种群间的遗传物质是否存在差异<sup>[26-27]</sup>. 缺乏对不同种群的性状比较, 以及性状地理马赛克分布的驱动力研究.

为明确协同进化相关性状的种群间马赛克分布的驱动力, 特别是探讨协同进化关系和环境异质性对性状马赛克分布的贡献度, 同时增加对榕-蜂系统特别是榕树-非传粉榕小蜂系统的认识, 本研究以雌雄异株的鸡嗉子榕 (*Ficus semicordata* var. *semicordata*) 和一种与之有专性寄生关系的非传粉榕小蜂——妃延腹榕小蜂 (*Philotrypesis dunia*) 的集合种群为材料, 研究关注于鸡嗉子榕果壁厚度和妃延腹榕小蜂的产卵器长度是否分别存在种群间差异; 并分析协同进化关系即果壁厚度和产卵器长度协同进化关系与环境异质性对性状地理马赛克分布的相对贡献度.

## 1 材料与方法

**1.1 研究材料** 鸡嗉子榕 (*Ficus semicordata* Buch.-Ham. ex J. E. Sm.) 隶属于荨麻目 (Urticales) 桑科 (Moraceae) 榕属 (*Ficus*) 聚果榕亚属 (*Sycomorus*). 雌雄异株榕树, 小乔木, 高 3~10 m. 隐头果生于老茎发出的无叶枝上, 果枝下垂至根部或穿入土中, 单生或对生在主干基部下垂的无叶枝上, 常生于海拔 600~1 600 m 的路旁、林缘或沟谷<sup>[28]</sup>. 鸡嗉子榕每年约能结 2~3 批果, 果实生长期 4—6 月, 成熟期 7—9 月 (<http://www.haryanaforestflora.in/specimen/view/126>). 一般来说, 树内榕果生长基本同步而树间生长异步. 值得注意的是, 鸡嗉子榕在分类学上被认为存在 2 个变种榕树 (*Ficus semicordata* var. *semicordata* 和 *Ficus semicordata* var. *montana*). 2 个变种同域分布且叶片形态一致, 但两者在榕果形态特征、生境分布偏好、雌花期榕果挥发物构成等多方面都有显著差异, 且被不同传粉榕小蜂传粉, 因此可以被看做来自 2 个相对独立的形态种<sup>[29-30]</sup>. 本研究中的对象只针对 *Ficus semicordata* var. *semicordata*.

鸡嗉子榕唯一的传粉榕小蜂为 *Ceratosolen gravelyi*, 非传粉榕小蜂有 4 种, 按照产卵先后次序分别为妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia*、缩腹榕小蜂属 *Apocrypta* sp.、拉长鞘榕小蜂 *Platyneura cunia* 和伪鞘榕小蜂 *Sycosapter trifemmensis*<sup>[31]</sup>. 本研究仅关注在雌花期产卵的妃延腹榕小蜂. 由于妃延腹榕小蜂只在榕果雄花期发育成熟并爬出榕果, 本研究可通过采集鸡嗉子榕雄株雌花期榕果以收集与妃延腹榕小蜂产卵时相对应的榕果特征, 并采集雄花期榕果以收集妃延腹榕小蜂样品.

**1.2 样品的采集和处理** 2015 年和 2016 年 4—6 月鸡嗉子榕果实生长高峰期内, 先后在云南南部的西双版纳、宁洱、耿马、瑞丽、龙陵、澜沧六地收集榕果和妃延腹榕小蜂. 每地选取 11~22 雄株, 每株随机采雌花期榕果 20 颗保存于 FAA 固定液中以便后续性状测量. 同时, 处于雄花期的榕树每地采集至少 20 株, 每株尽可能多地采集雄花期榕果, 待小蜂爬出雄花期的榕果后将小蜂保存于 100% 酒精中以便后续性状测量.

每株榕树随机取雌花期榕果 5 颗, 以榕果果柄和苞片口所在直线为轴, 用电子游标卡尺(广陆 SF-2000)分别垂直于轴和平行于轴测量榕果果径并记录平均值, 然后垂直于轴横切, 用游标卡尺测量榕果果壁厚度 2 次并记录平均值, 同时测量苞片口长度和宽度作为中性对照. 每个种群随机取妃延腹榕小蜂 30 头, 在体视镜(江南-JSZ5B)下测量妃延腹榕小蜂的头部宽度、腹部长度和产卵鞘长度, 然后解剖小蜂腹部, 取出产卵器测量长度并记录<sup>[32]</sup>.

**1.3 气候数据的获取** 由于研究采集的榕果和小

蜂样品主要集中于 4—6 月, 所以本研究从中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>)下载各种群地点在 1981—2010 年间 4—6 月的可能影响果实生长的各项气候数据, 包括累年月平均温度、累年月平均最低气温、累年月平均最高气温和累年 20:00—第二日 20:00 时平均月降水量, 计算榕果生长期平均气温、平均最低气温、平均最高气温、平均降水量、总降水量(表 1).

#### 1.4 数据分析

**1.4.1 相互作用的性状的种群间歧化格局检测** 为观察榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度在种群间的分布格局, 在 R 3.3.0 使用 car 包分别对榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度进行单因素方差分析, 以分析同一批次鸡嗉子榕榕果和妃延腹榕小蜂的性状差异主要由种群内个体间差异还是种群间差异导致. 进一步使用 multcomp 包对各种群榕果果壁厚度、妃延腹榕小蜂产卵器长度分别进行多重比较方差分析(Tukey HSD).

**1.4.2 表型种群间歧化驱动力分析** 为了探讨榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度这一协同进化性状之间的可能的相互影响, 首先榕果和妃延腹榕小蜂各性状在种群水平取平均值, 然后采用线性回归模型(LM)单独分析鸡嗉子榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度之间是否存在相关性.

为了进一步确定协同进化关系和环境异质性的对榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度的种群间变异的相对贡献, 本研究分别对榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度与其它生物因子和环境异质性因子(榕果生长期平均气温、平均最低气

表 1 采样地榕蜂、表型性状及气象条件

Tab.1 The morphologies of fig of *Ficus semicordata* var. *semicordata* and *Philotrypesis dunia* and related environmental factors in research regions (Mean±SE)

采样地	鸡嗉子榕		妃延腹榕小蜂		最高气温/℃	最低气温/℃	平均气温/℃	月平均降水量/mm	生长季降水量/mm
	样本量	果壁厚度/mm	样本量	产卵器长度/mm					
宁洱	22	3.28±0.068	30	4.26±0.305	28.5	14.8	21.8±0.95	142.5±84.13	427.5
西双版纳	18	3.37±0.055	30	3.93±0.471	32.1	18.1	24.6±1.08	147.9±54.25	473.7
耿马	18	3.71±0.078	30	4.82±0.397	29.5	14.8	22.7±1.18	133.8±72.64	401.5
澜沧	11	3.89±0.053	30	4.11±0.32	30.8	14.2	22.6±1.19	157.0±105.7	471.0
瑞丽	17	4.54±0.069	30	5.46±0.760	29.3	13.6	28.8±1.53	180.2±123.83	540.6
龙陵	21	4.85±0.073	30	5.21±0.803	24.1	9.1	17.9±2.38	219.2±143.17	657.7

温、平均最高气温、平均降水量和总降水量)之间的关系进行综合分析.由于鸡嗉子榕雌花期榕果的性状种类少于可能影响性状分布的因子种类,无法进行空间排序分析,故本研究首先构建全部因素之间的相关关系矩阵,根据相关关系矩阵剔除相关性高的影响因子(影响因子间的相关系数大于 0.9)以缩减因子种类.之后采用 *vegan* 包对可能影响榕果果壁厚度或影响妃延腹榕小蜂性状的生物因子与环境异质性因子构成的综合数据矩阵进行空间排序分析.根据趋势对应分析(DCA)排序结果中,前 4 个轴最大值不超过 4 (Axis lengths)的情况,选择冗余分析(RDA)对可能影响果壁厚度的因子的作用大小进行排序分析.使用函数 *ordistep* () 对 RDA 模型的解释变量进行筛选,保留对果壁厚度分布有显著影响的因子.相同的分析也应用于各变量对妃延腹榕小蜂产卵器长度种群间马赛克分布的解释度研究.

## 2 结果和分析

**2.1 榕蜂性状种群间歧化格局验证** 榕果果壁厚度单因素方差分析结果表明榕果果壁厚度的种群间变异大于种群内变异 (one-way ANOVA,  $F = 130.48, P < 0.01$ ). 同样的妃延腹榕小蜂产卵器长度种群间变异也大于种群内变异 (one-way ANOVA,  $F = 30.92, P \leq 0.01$ ).

榕果果壁厚度的多重方差比较结果显示 (图 1) 榕果果壁厚度在西双版纳、耿马、瑞丽和龙陵四地存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 西双版纳和宁洱, 耿马和澜沧的果壁厚度没有明显差异 ( $P > 0.05$ ). 妃延腹榕小蜂产卵器长度的多重方差比较分析结果表明妃延腹榕小蜂产卵器长度在西双版纳、耿马和龙

陵四地存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 西双版纳、宁洱和澜沧, 耿马和龙陵, 瑞丽和龙陵的妃延腹榕小蜂产卵器长度没有明显差异 ( $P > 0.05$ ). 这说明榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度存在显著的种群间马赛克分布格局.

**2.2 榕果果壁厚度和小蜂产卵器长度的性状歧化驱动力研究** 线性回归分析结果表明 (图 2) 榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度存在很强的相关性 ( $P < 0.05, R^2 = 0.62$ ).

对可能影响榕果果壁厚度的生物因子和环境异质性因子的相关关系分析结果表明最高气温和最低气温的相关性大于 0.9, 可选择保留最低气温. 平均降水量和总降水量的相关性大于 0.9, 同样选择保留平均降水量. 对榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度数据进行趋势对应分析的结果均表明冗余分析更适合用于排序分析 (Axis lengths<sub>DCA1</sub> = 0.05, Axis lengths<sub>DCA1</sub> = 0.07). 进一步可能影响榕果果壁厚度的生物因子和环境异质性因子的 RDA 排序结果 (图 3(a)) 表明与榕果果壁厚度显著相关的 2 个变量是平均降水量 (Adjusted  $R^2 = 0.68, P < 0.05$ ) 和最低温度 (Adjusted  $R^2 = 0.65, P < 0.05$ ), 其中平均降水的解释度更大, 最低温度其次, 妃延腹榕小蜂的产卵器长度的解释度相对较小, 且与果壁厚度的相关性不显著 (Adjusted  $R^2 = 0.42, P > 0.05$ ). 榕果果壁厚度变化与平均降水量和妃延腹榕小蜂产卵器长度呈正相关关系, 与最低气温和平均气温呈负相关关系.

类似的对可能影响妃延腹榕小蜂产卵器长度的生物因子和环境异质性因子的 RDA 排序结果 (图 3(b)) 表明与妃延腹榕小蜂产卵器长度分布显著相关的只有榕果果壁厚度 (Adjusted  $R^2 = 0.62$ ,

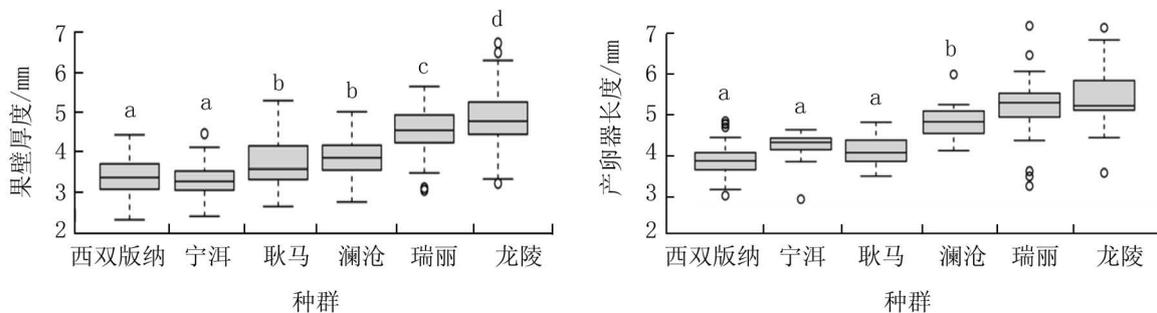


图 1 不同种群的榕果果壁厚度和小蜂产卵器长度的多重方差比较(不同字母表明种群间的性状存在显著差异, 相同字母表示种群间性状无明显差异)

Fig.1 Multiple comparisons fig fruits' wall thickness and wasps' ovipositor length among different populations. Different letters mean the significant differences among populations. Same letter means there is no significant difference among populations

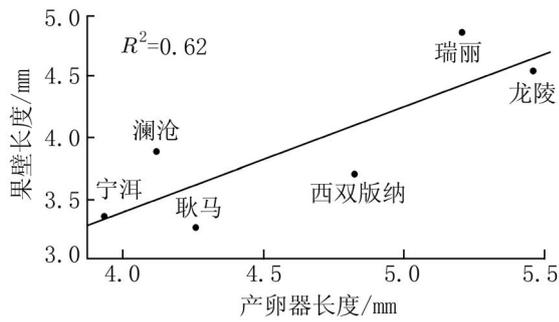


图 2 不同种群的榕果果壁厚度与妃延腹榕小蜂产卵器长度线性关系

Fig. 2 Linear regression between fig wall thickness and nonpollinating fig wasps ovipositor length among different populations

验了协同进化的物种间的性状种群间分布是否存在地理马赛克分布格局,并明确了分布格局形成的主要驱动力,进一步加深了对协同进化地理马赛克理论的理解.结果表明:①鸡嗉子榕雌花期榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度分布在特定种群间存在显著差异;②鸡嗉子榕雌花期榕果果壁厚度地理马赛克分布格局的主要驱动力很可能是环境异质性,具体为平均降水量和最低气温,而较少受到协同进化生物即妃延腹榕小蜂产卵器长度的选择.然而,妃延腹榕小蜂产卵器长度地理马赛克分布格局的主要驱动力很可能是协同进化性状即榕果果壁厚度的选择,而较少受到环境异质性的影响.因此,协同进化的动植物双方性状地理马赛克分布格局可能由不同的驱动力导致的.

$P=0.05$ )且解释度最大.环境异质性因子包括最低温度 (Adjusted  $R^2 = 0.35, P>0.05$ )、平均降水量 (Adjusted  $R^2 = 0.24, P>0.05$ ) 和平均温度 (Adjusted  $R^2 = -0.22, P>0.05$ ) 对妃延腹榕小蜂产卵器长度的解释度并不显著.

协同进化地理马赛克理论主要有 3 个要点:①冷热点,物种间相互选择作用的方向和强度存在地理差异,双向选择发生的地点称为协同进化热点,单向选择或物种间无选择发生的地点称为协同进化冷点;②选择马赛克,冷热点的存在导致不同地点的相互作用物种的适合度呈马赛克分布;③性状的重组合,不同地点间的基因流、遗传漂变、基因突变以及种群间的个体迁移、灭绝会改变种群的基因

### 3 讨论

本研究以鸡嗉子榕和妃延腹榕小蜂为材料,检

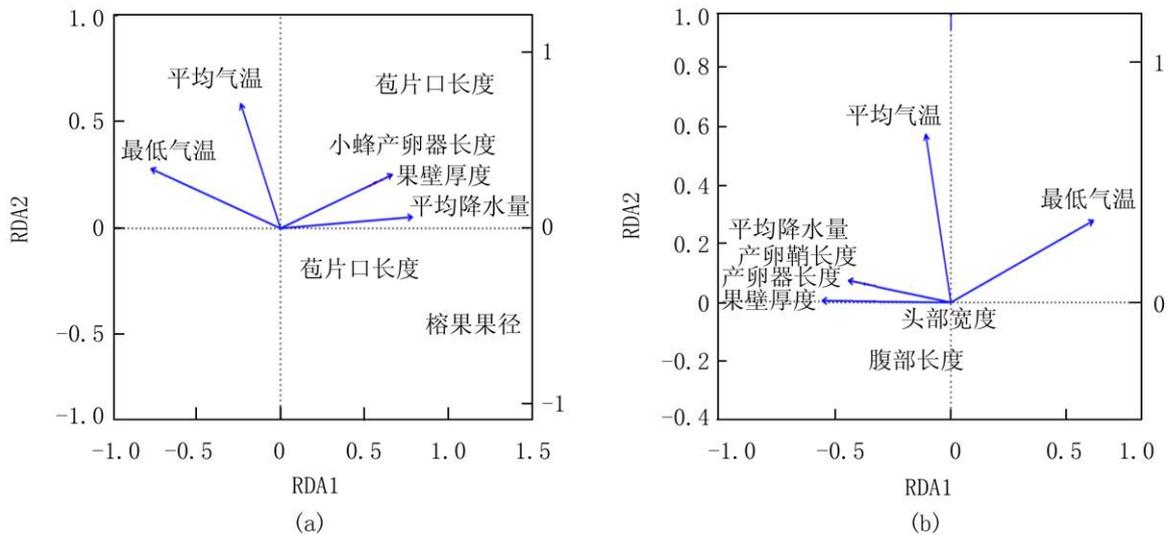


图 3 不同环境因子和生物因子分别对榕果(a)和妃延腹榕小蜂(b)性状分布影响的 RDA 排序图(箭头表示影响因子,箭头长度代表解释度,箭头所处象限表示影响因子与排序轴之间的正负关系,两两箭头的夹角代表了环境异质性因子之间的两两关系,锐角夹角越小,两者的相关程度越高;直角表明两者相互独立;钝角角度越大表明两者的负相关程度越大)

Fig.3 The graphs of RDA between environmental factors and wasps or fruits traits. Arrows stand for factors and the length of arrow stands for interpretation. The angle between two arrows stands for relationship between the two factors. The smaller angle between two arrows, the relationship between two factors is closer. The right angle between two arrows means the two factors are independent. And the bigger of the obtuse angle means the stronger negative relationship between two factors

型,从而在不同程度上影响性状的重新组合<sup>[8]</sup>.同时该理论预测了协同进化地理马赛克效应可能导致协同进化性状的空间变化,协同进化性状间的匹配度在不同地点存在差异和几乎没有协同进化性状可以在物种或更高水平得到统一<sup>[33]</sup>.以往对协同进化地理马赛克效应的研究如:西班牙3个种群的蓄奴蚁(*Rossomyrmex minuchae*)和寄主(*Proformica longiseta*)的角质层碳氢化合物聚类分析和通过微卫星技术的种群间基因流分析<sup>[34]</sup>和以西班牙8个种群的糖芥(*Erysimum mediohispanicum*)性状和各类传粉者以及植食者(*Capra pyrenaica*)的种群大小和适合度的研究<sup>[35]</sup>都证明了协同进化性状会发生种群间马赛克分布格局.但是以上研究并未明确探讨导致协同进化性状马赛克分布格局形成的驱动力.

本研究试图以存在较严格协同进化关系的鸡嗉子榕和妃延腹榕小蜂为材料,探讨双方是否存在协同进化性状的地理马赛克分布格局和导致格局形成的驱动力.协同进化地理马赛克理论认为地理上的分歧选择是性状地理马赛克分布的主要驱动力<sup>[9]</sup>,具体的原因可能是:协同进化双方在不同种群可能面临不同的环境条件和处于不同的生物关系网中,所以协同进化双方在不同种群收到的选择压的方向和大小可能存在差异,因此协同进化性状可能发生种群间马赛克分布的格局.同时由于协同进化双方的生活史等差异,双方对相同环境条件的响应机制可能不同,因此协同进化性状种群间马赛克分布的驱动力可能存在差异.对于本研究对象鸡嗉子榕和妃延腹榕小蜂,鸡嗉子榕雌花期榕果果壁厚度地理马赛克分布格局的主要驱动力很可能是环境异质性,具体为平均降水量和最低气温;然而妃延腹榕小蜂产卵器长度地理马赛克分布格局的主要驱动力很可能是榕果果壁厚度.即不同种群的鸡嗉子榕雌花期榕果果壁厚度适应不同的气候条件产生种群间地理马赛克分布格局;进而不同种群的妃延腹榕小蜂产卵器长度适应不同的榕果果壁厚度产生种群间地理马赛克分布格局.鸡嗉子榕雌花期榕果果壁厚度和妃延腹榕小蜂产卵器长度种群间地理马赛克分布的驱动力不同的原因可能是:由于榕树无法移动且一个世代至少几年甚至几十年<sup>[36]</sup>,所以榕树受到来自生境的选择压可能要大于妃延腹榕小蜂的选择压;而妃延腹榕小蜂一般只在榕果外存活1~2d<sup>[37]</sup>,存活期间环境急剧变化

的可能性并不大,所以妃延腹榕小蜂收到的选择压主要是来自榕果而非其他环境异质性因子.

协同进化关系尤其是对抗性的协同进化关系被认为是形成和维持生物多样性的关键<sup>[8,38]</sup>.寄生关系则是最典型的对抗性协同进化关系之一.研究寄生关系对加深理解协同进化的动态、机制,从而掌握协同进化是如何形成和维持生物多样性具有重要意义.以往以寄生关系为材料的协同进化研究主要关注协同进化一方,缺乏对协同进化双方的性状分歧选择来源的研究.

榕-传粉榕小蜂系统是专一性最强的协同进化体系之一,为研究协同进化、协同成种等问题提供了理想材料<sup>[39]</sup>.但是榕-传粉榕小蜂系统中不仅有传粉榕小蜂还有非传粉榕小蜂.非传粉榕小蜂与寄主榕树也表现出一定程度的种类专一对应关系,对榕-传粉榕小蜂共生系统的维持和稳定有重要意义<sup>[19]</sup>.同时由于中国榕树分布区位于世界榕树分布中心亚洲-大洋洲区域的最北缘,雌雄异株榕树所占比例远远高于其他地区(65%以上),其中不少种类是中国特有的,所以对中国榕树-非传粉榕小蜂系统的研究有助于全面了解榕树和榕小蜂系统<sup>[36]</sup>.

## 参考文献:

- [1] CHALCOFF V R, AIZEN M A, GALETTO L. Nectar concentration and composition of 26 species from the temperate forest of south america[J]. *Annals of Botany*, 2006, 97(3): 413-421.
- [2] GHALMBOR C K, REZHICK D N. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments[J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(3): 394-407.
- [3] JI M, ZHANG X, WANG Z, et al. Intra-versus inter-population variation of cone and seed morphological traits of *Pinus tabulaeformis* carr in Northern China: Impact of climate-related conditions[J]. *Polish Journal of Ecology*, 2011, 59(4): 717-727.
- [4] EHRlich P R, RAVEN P H. Butterflies and plants: a study in coevolution[J]. *Evolution*, 1964, 18: 586-608.
- [5] van VALEN L. A new evolutionary law[J]. *Evolutionary Theory*, 1973, 1: 1-30.
- [6] VERMEIJ G J. *Evolution and escalation* [M]. Princeton: Princeton University, 1987.
- [7] THOMPSON J N. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution [J]. *The American Naturalist*,

- 1999, 153:1-14.
- [ 8 ] THOMPSON J N. Coevolution: the geographic mosaic of coevolutionary arms races [ J ]. *Current Biology*, 2005, 15 ( 24 ): 992-994.
- [ 9 ] THOMPSON J N, CUNNINGHAM B M. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection [ J ]. *Nature*, 2002, 417 ( 6890 ): 735-738.
- [ 10 ] GEFFENEY S L, FUJIMOTO E, JR B E, et al. Evolutionary diversification of TTX-resistant sodium channels in a predator-prey interaction [ J ]. *Nature*, 2005, 434 ( 7034 ): 759-763.
- [ 11 ] BBNKMAN C W. Divergent selection drives the adaptive radiation of crossbills [ J ]. *Evolution*, 2003, 57 ( 5 ): 1 176-1 181.
- [ 12 ] HANIFIN C T, BRODIE E D, BRODIE E D. Phenotypic mismatches reveal escape from arms-race coevolution [ J ]. *Plos Biology*, 2008, 6 ( 3 ): e60.
- [ 13 ] TOJU H. Fine-scale local adaptation of weevil mouthpart length and camellia pericarp thickness: altitudinal gradient of a putative arms race [ J ]. *Evolution*, 2008, 62 ( 5 ): 1 086-1 102.
- [ 14 ] GLASSMIRE A E, JEFFREY C S, FORISTER M L, et al. Intraspecific phytochemical variation shapes community and population structure for specialist caterpillars [ J ]. *New Phytologist*, 2016, 212 ( 1 ): 208-219.
- [ 15 ] BERG C C. Classification and distribution of *Ficus* [ J ]. *Cellular & Molecular Life Sciences Cmls*, 1989, 45 ( 7 ): 605-611.
- [ 16 ] SHANAHAN M, SO S, COMPTON S G, et al. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review [ J ]. *Biological Reviews*, 2001, 76 ( 4 ): 529.
- [ 17 ] GALIL J, EISIKOWITCH D. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel [ J ]. *New Phytologist*, 1968, 67 ( 3 ): 745-758.
- [ 18 ] BORGES R M, KJELLBERG F. New insights from the fig-fig wasp model interaction system [ J ]. *Acta Oecologica*, 2014 ( 57 ): 3-4.
- [ 19 ] WEIBLEN G D. How to be a fig wasp [ J ]. *Annual Review of Entomology*, 2002, 47 ( 1 ): 299-330.
- [ 20 ] 张媛, 李宗波, 翟树伟, 等. 鸡嗉子榕内传粉小蜂与非传粉小蜂的繁殖稳定共存机制研究 [ J ]. *应用昆虫学报*, 2016, 53 ( 2 ): 340-346.
- ZHANG Y, LI Z B, ZHAI S W, et al. Reproductive behaviors facilitating stable coexistence between pollinating and non-pollinating fig wasps in *Ficus semicordata* [ J ]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53 ( 2 ): 340-346.
- [ 21 ] MACHADO C A, HERRE E A, MCCAFFERTY S, et al. Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism [ J ]. *Journal of Biogeography*, 1996, 23 ( 4 ): 531-542.
- [ 22 ] JANZEN D H. How to be a fig [ J ]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1979, 10 ( 1 ): 13-51.
- [ 23 ] ZHEN W Q, HUANG D W, XIAO J H, et al. Ovipositor length of three Apocryta species: Effect on oviposition behavior and correlation with syconial thickness [ J ]. *Phytoparasitica*, 2005, 33 ( 2 ): 113-120.
- [ 24 ] 张媛, 彭艳琼, 杨大荣. 鸡嗉子榕隐头果雌花期特征对传粉榕小蜂选择的影响 [ J ]. *热带亚热带植物学报*, 2014, 22 ( 2 ): 12-18.
- ZHANG Y, PENG Y Q, YANG D R. Effects of *Ficus semicordata* characteristics at female phase on the choice of pollinating fig wasp [ J ]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2014, 22 ( 2 ): 12-18.
- [ 25 ] 宋波, 彭艳琼, 管俊明, 等. 西双版纳鸡嗉果榕内一种非传粉小蜂的性比调节 [ J ]. *应用生态学报*, 2008, 19 ( 3 ): 588-592.
- SONG B, PENG Y Q, GUAN J M, et al. Sex ratio adjustment of a non-pollinating fig wasp species on *Ficus semicordata* in Xishuangbanna [ J ]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19 ( 3 ): 588-592.
- [ 26 ] TIAN E, NASON J D, MACHADO C A, et al. Lack of genetic isolation by distance, similar genetic structuring but different demographic histories in a fig-pollinating wasp mutualism [ J ]. *Molecular Ecology*, 2015, 24 ( 33 ): 5976.
- [ 27 ] SUTTON T L, RIEGLER M, COOK J M. One step ahead: a parasitoid disperses farther and forms a wider geographic population than its fig wasp host [ J ]. *Molecular Ecology*, 2016, 25 ( 4 ): 882.
- [ 28 ] 张秀实, 吴征镒, 曹子余. 中国植物志. 第二十三卷, 第一册 [ M ]. 北京: 科学出版社, 1998: 112-113.
- ZHANG X S, WU Z Y, CAO Z Y. *Flora of China Vol 23 ( 1 )* [ M ]. Beijing: Science and Technology of China Press, 1998: 112-113.
- [ 29 ] AMATYA S M. A new variety of *Ficus semicordata* ( Moraceae ) from Nepal [ J ]. *Novon A Journal for Botanical Nomenclature*, 1996, 6 ( 4 ): 323.
- [ 30 ] GANG W, COMPTON S G, JIN C. The mechanism of pollinator specificity between two sympatric fig varieties: a combination of olfactory signals and contact cues [ J ]. *Annals of Botany*, 2013, 111 ( 2 ): 173-181.
- [ 31 ] 甄文全, 黄大卫, 杨大荣, 等. 鸡嗉果榕榕小蜂产卵时序与种群数量分析 [ J ]. *昆虫学报*, 2004, 47 ( 6 ): 787-792.

- ZHEN W Q, HUANG D W, YANG D R, et al. Fig wasps associated with *Ficus semicordata*: oviposition timing and their population relationship [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47(6): 787-792.
- [32] 刘聪.传粉榕小蜂个体大小在榕—蜂互惠稳定中的作用[D].北京:中国科学院,2012.
- LIU C. Body size in a pollinating fig wasp and implications for stability in a fig-pollinator mutualism [D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, 2012.
- [33] GOMULKIEWICZ R, DROWN D M, DYBDAHL M F, et al. Dos and don'ts of testing the geographic mosaic theory of coevolution [J]. *Heredity*, 2007, 98(5): 249-258.
- [34] RUANO F, DEVERS S, SANLLORENTE O, et al. A geographical mosaic of coevolution in a slave-making host-parasite system [J]. *J Evol Biol*, 2011, 24(5): 1 071-1 079.
- [35] GÓMEZ J M, PERFECTI F, BOSCH J, et al. A geographic selection mosaic in a generalized plant-pollinator-herbivore system [J]. *Ecological Monographs*, 2009, 79(2): 245-263.
- [36] 徐磊, 杨大荣. 榕树及其传粉榕小蜂的系统发育和协同进化研究现状及展望 [J]. *生物多样性*, 2008, 16(5): 446-453.
- XU L, YANG D R. A brief review of phylogenetic reconstruction and co-evolution of fig-wasp mutualism [J]. *Biodiversity Science*, 2008, 16(5): 446-453.
- [37] 赵健, 张媛, 李宗波, 等. 佩妃延腹榕小蜂雌蜂触角感器的扫描电镜观察 [J]. *四川动物*, 2015, 34(2): 216-222.
- ZHAO J, ZHANG Y, LI Z B, et al. Scanning electron microscopy observation on antenna sensilla of female *Philotrypesis dunia* (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2015, 34(2): 216-222.
- [38] THOMPSON J N. The coevolving web of life [J]. *American Naturalist*, 2009, 173(2): 125.
- [39] 陈艳, 李宏庆, 刘敏, 等. 榕-传粉榕小蜂间的专一性与协同进化 [J]. *生物多样性*, 2010, 18(1): 1-10.
- CHEN Y, LI H Q, LIU M, et al. Species-specificity and coevolution of figs and their pollinating wasps [J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(1): 1-10.

## Drivers of phenotypes' geographic mosaic patterns between *Ficus semicordata* and *Philotrypesis dunia*

XIAO Xue<sup>1,2</sup>, WANG Gang<sup>1</sup>, CHEN Jin<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** One of the geographic mosaic theories of coevolution is that coevolutionary phenotypes diverge among populations, which shows mosaic geographic distribution. For *Ficus* and its non-pollinating fig wasps, *Ficus* could defend their seeds by thick fruit wall and non-pollinators would parasite inside fruits by injecting long ovipositor through fruit wall. To examine the spatial heterogeneity between *Ficus* and its non-pollinating fig wasps and reveal the most important factors that determine the traits divergence, *Ficus semicordata* var. *semicordata* and *Philotrypesis dunia*, one of its non-pollinating fig wasp species across 6 populations were investigated. By using ANOVA, linear regression and Redundancy Analysis, the results showed that both fruit wall thickness and non-pollinating fig wasps showed significant spatial divergence patterns. Mean temperature and precipitation of crop season have significant influence on the fruit wall thickness, according to Redundancy Analysis. Whereas, only fruit wall thickness has influence on the ovipositor length. Fruits protect their seeds against parasites and cold weather by allocating resources to wall thickness. Otherwise, fig wasps strengthen their offense by increasing whole body length. The results strongly indicate that for *Ficus*-non-pollinating fig wasps system, climatic factor is the most important drive on the divergence of fruit wall thickness. Stepwise, fruit wall thickness puts influence on the divergence of non-pollinating fig wasps ovipositor length.

**Key words:** plant-animal interaction; phenotypic divergence; *Ficus*; non-pollinating fig wasps