

钝叶榕榕果挥发物成分及其构成特征分析

李宗波^{1,2}, 杨培³, 彭艳琼³, 杨大荣^{3*}

(1. 西南林业大学林学院, 昆明 650224; 2. 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224; 3. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 为揭示钝叶榕与其传粉榕小蜂及两种协同进果的非传粉榕小蜂 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp. 间的化学联系与分配机制, 采用顶空动态法提取钝叶榕 (*Ficus curtipes* Corner) 雌花期和传粉后的榕果挥发物, 用定性和定量的方法鉴定、分析了挥发物的成分和变化动态。结果表明: 从钝叶榕榕果中共鉴定出 45 种挥发物成分, 主要是单萜类和倍半萜类化合物。6-甲基-5-庚烯-2-酮、 β -罗勒烯、反- β -金合欢烯、 α -金合欢烯、 α -派烯、香桉烯、顺- β -罗勒烯、顺- β -香柠檬烯、大香叶烯 D 和 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯可能是构建钝叶榕特异性化学信息的基础。雌花期榕果挥发物释放量明显高于传粉后挥发物的释放量, 且两者在时间和空间上存在异质性。这说明榕蜂育幼繁殖系统间存在着化学信息的联系。

关键词: 钝叶榕; 榕小蜂; 传粉育幼繁殖系统; 顶空动态法; 雌花期; 挥发物

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2012.03.013

Analysis on Chemical Compounds and Characteristics of Fig Volatiles Emitted from *Ficus curtipes* Corner

LI Zong-bo^{1,2}, YANG Pei³, PENG Yan-qiong³, YANG Da-rong^{3*}

(1. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, Kunming 650224, China; 3. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

Abstract: In order to understand the chemistry relation between figs (*Ficus* spp., Moraceae) and their pollinators (Agaonidae, Chalcididae, Hymenoptera) and allocation mechanism, the volatiles from *Ficus curtipes* fruits at female phase and post-pollination stage were extracted by dynamic headspace technique and identified by GC and GC-MS analysis. The results showed that there were 45 volatile compounds isolated from *F. curtipes* fruits, and mainly consisted of monoterpenes and sesquiterpenes. The compounds, including 6-methyl-5-hepten-2-one, (E)- β -ocimene, trans- β -farnesene, α -farnesene, α -pinene, sabinene, cis- β -ocimene, cis- β -bergamotene, germacrene D and (E)-4,8-dimethyl-1,3,7-nonatriene may involve in the specificity of chemical signals. The volatile release amount at female phase was obviously higher than that at post-pollination stage. There were significant temporal and spatial variations among floral stages and different individuals. These implied that specific chemical interactions existed in nursery pollination mutualisms between figs and their pollinators, such as *Eupristina* sp., *Diaziella yangi* and *Lipothymus* sp.

Key words: *Ficus curtipes*; Fig wasp; Nursery pollination mutualisms; Dynamic headspace technique; Receptivity; Fig volatile

收稿日期: 2011-08-15 接受日期: 2011-10-24

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31100279; 30970403; 30970439); 西南林业大学科研启动项目 (111122); 云南省重点学科森林保护学项目 (XKZ200905) 资助

作者简介: 李宗波 (1979 ~), 男, 讲师, 博士。E-mail: lzb226@gmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

榕树是榕属(*Ficus*, *Moraceae*)植物的总称, 大约有 800 多种, 几乎每一种榕树都必须依赖其特定的传粉榕小蜂为其传粉, 双方已形成种类高度专一、相互依赖的“传粉育幼繁殖系统”^[1-3]。因此, 在如此严密的育幼繁殖系统中, 榕树花期和传粉榕小蜂的相遇是至关重要的一步。很多研究已经证明榕果气味能够促进双方的相遇^[4-11]。榕果呈“坛型”, 顶端有一与外界相联系的唯一通道——苞片口, 果腔内壁着生大量的雌性小花, 榕果具有 5 个发育阶段^[12]: 雌花前期(*Pre-female phase*)、雌花期(*Female phase*)、间花期(*Inter-floral phase*)、雄花期(*Male phase*)和后雄花期(*Post-floral phase*), 仅有雌花(也称接受期)的榕果苞片口会主动打开并允许传粉榕小蜂进入。在另一方面, 榕树种类繁多, 生态分布重叠严重, 榕果接受期的时间短^[2-3], 传粉榕小蜂寿命也较短^[13-15]。因此, 对于榕蜂“传粉育幼繁殖系统”稳定共存来说, 雌花期榕果特异性化学信号的产生是其关键。

在榕蜂“传粉育幼繁殖系统”中, 还存在大量的非传粉榕小蜂, 也被认为与寄主榕树间存在专一性的对应关系^[16]。非传粉榕小蜂通常从果壁外将卵产在雌性小花内, 随着榕果发育而发育。在榕果内, 几乎所有非传粉榕小蜂与传粉榕小蜂同步完成发育, 并随着传粉榕小蜂从榕果内扩散出去, 开始搜寻新的寄主, 这种搜寻过程与非传粉榕小蜂准确识别不同阶段、不同时期榕果挥发物有关^[17]。我们在西双版纳地区观察到两种非传粉榕小蜂 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp. 能够进入钝叶榕雌花期榕果^[18], 并推测这两种非传粉榕小蜂与传粉榕小蜂 *Eupristina* sp. 均是利用雌花期榕果挥发物来进行寄主搜寻与识别的, 因此, 对榕树雌花期和榕小蜂进入榕果后挥发物的成分进行分析有重要意义。本文用顶空动态法提取了钝叶榕雌花期及 3 种进果榕小蜂进入榕果后的挥发物, 并进行了分析和鉴定, 为揭示榕蜂“传粉育幼繁殖系统”的化学信息联系与分配机制奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

钝叶榕(*Ficus curtipes* Corner)为雌雄同株榕树, 榕果成对腋生, 无总梗, 球形至扁球形, 顶部平压, 苞片小而闭合, 略微凹陷, 果实成熟时呈紫红

色^[19]。花期 9–11 月, 雌花期 1–2 周, 伴随着青果的香味, 传粉后, 青果气味消失。

1.2 榕果挥发物的收集

采用顶空动态法收集榕果挥发物。首先用 120 目纱网袋将刚着生的榕果隔离, 以防止非传粉榕小蜂产卵或传粉榕小蜂进入。待闻到青果香味时, 揭开纱网袋, 使用 PET 无味透明塑料袋(Kalle Nalo GmbH, Wursthüllen Ltd., German)将接受期的榕果包裹, 袋的两端设进气口和出气口, 使用特氟隆管(PTFE, VICI Jour Ltd., Sweden)连接。进气口速度 400 mL min^{-1} , 出气口速度 300 mL min^{-1} , 收集时间 3 h, 采样时间为 12:30–15:30。进气端使用活性炭(ORBO™-32, Bellefonte, PA, Supelco Ltd., USA)过滤, 出气端接吸附管(30 mg Alltech Super-Q, Gainesville, Florida, ARSLtd., USA)。传粉后的榕果, 即 *Eupristina* sp., *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp. 进入榕果 3 d 后, 采用相同的方法收集。采集完毕的吸附管用 $100\text{ }\mu\text{L}$ 正己烷(色谱纯, Tedia, USA)分别洗涤 3 次, 并将洗涤液收集在 2 mL 容量的棕色试剂瓶内, 置于冰箱内(-18°C)保存待用, 保存时间不超过 1 个月。

1.3 榕果挥发物的分析

为进行样品的定量测定, 加入正辛烷(*Octane*, 0.702 g cm^{-3})和乙酸癸酯(*Decyl acetate*, 0.865 g cm^{-3}) 2 种内标化合物, 按 $300\text{ ng }\mu\text{L}^{-1}$ 加入内标化合物。采用 GC(Agilent HP5890)和 GC-MS 联用仪(Agilent HP6890/5973MS 和 Finnigan Trance GC 2000/Trace DSQ MS)分析榕果挥发物, 检测器为火焰离子检测(FID)。GC 分析条件是取 $5\text{ }\mu\text{L}$ 样品由注射器加入进样口, 采用非极性石英柱 HP-5($30\text{ m}\times 0.32\text{ mm}\times 0.25\text{ mm}$), 进样采用 50:1 的分流模式。炉温升温程序为: 50°C 保持 1 min, 然后以 $3^{\circ}\text{C min}^{-1}$ 升温至 250°C , 再以 $20^{\circ}\text{C min}^{-1}$ 升至 280°C 。GC-MS 分析条件是取 $1\text{ }\mu\text{L}$ 样品由注射器加入进样口, 气相色谱柱型号为极性 HP-5MS 型石英柱($30\text{ m}\times 0.32\text{ mm}\times 0.25\text{ mm}$), 进样采用 10:1 的分流模式, 升温程序为: 30°C 保持 4 min; 然后以 $3^{\circ}\text{C min}^{-1}$ 升温至 180°C , 再以 $20^{\circ}\text{C min}^{-1}$ 升至 240°C , 柱流量 1.0 mL min^{-1} , 柱前压 100 kPa。MS 离子轰击源设为扫描功能, 扫描范围 35–450 amu, 电离方式 EI, 电子能量 70 eV, 传输线温度 250°C , 离子源温度 230°C , 四级杆温度 150°C 。

化合物的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,然后依据保留指数并参阅相关文献资料加以确定。

1.4 数据分析和处理

数据分析采用 SPSS 统计分析软件 (Version 11.5)。所有的百分率数据在分析前进行 $\arcsin(x^{-1/2})$ 转换,化合物的绝对含量进行 $\text{Log}(x+1)$ 转换。利用配对样本 t-test 检验雌花期和传粉后挥发物的相对含量,利用单因素方差分析中的 Tukey's 方法检验雌花期和传粉前后的挥发物的绝对量。为了检验各主要挥发物成分(>5%)对特异性信号构建的贡献程度,用 MVPS 软件(Version 3.3)进行了主成分分析。此外,为了对比不同样本间挥发物的空间异质性,采用 R 统计分析软件(Version 2.10)中 Vegan 数据包进行多反应序列程序 (Multiple response permutation procedure, MRPP, Permutation 设定为 10000)检验^[5,20]。

表 1 钝叶榕雌花期和传粉后挥发物的相对含量

Table 1 Relative contents of volatile compounds from *Ficus curtipes* figs in receptivity and post-pollination stages

挥发物 Volatile	RI	相对含量 Relative content (%)	
		接受期 Receptivity stage	传粉后 Post-pollination stage
脂肪酸衍生物 Fatty acid derivatives			
2-庚酮 2-Heptanone	834	0.61 ± 0.00	0.23 ± 0.00
3-己烯-1-醇 (z)-3-Hexen-1-ol	858	1.83 ± 1.04	2.25 ± 0.01
2-乙基-1-己醇 2-Ethyl hexanol	949	—	0.33 ± 0.05
壬醛 Nonanal	1089	0.39 ± 0.26	0.51 ± 0.42
十二烷 Dodecane	1200	0.65 ± 0.15	0.46 ± 0.08
癸醛 Decanal	1295	0.48 ± 0.14	0.82 ± 0.00
己醇 1-Hexanol	1360	0.71 ± 0.28	0.72 ± 0.01
十四烷 Tetradecane	1400	—	0.42 ± 0.01
十六烷 Hexadecane	1600	—	0.33 ± 0.04
单萜类 Monoterpenes			
α-派烯 α-Pinene	939	1.23 ± 0.10	6.50 ± 0.40
莰烯 Camphene	952	0.07 ± 0.00	—
香桉烯 Sabinene	972	1.44 ± 0.69	12.04 ± 1.20
6-甲基-5-庚烯-2-醇 6-Methyl-5-hepten-2-ol	974	0.31 ± 0.15	1.20 ± 0.28
6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-Methyl-5-hepten-2-one	974	10.66 ± 10.1	0.22 ± 0.21
β-派烯 β-Pinene	978	0.79 ± 0.30	0.12 ± 0.36
2-甲基-2-丙烯酸丁酯 2-Methyl-2-propenoic acid butyl ester	980	—	0.68 ± 0.08
月桂烯 Myrcene	988	—	0.68 ± 0.00
对-聚伞花素 p-Cymene	1016	0.42 ± 0.30	0.27 ± 0.07

2 结果和分析

2.1 钝叶榕榕果挥发物的成分

钝叶榕榕果挥发物共鉴定出 45 种成分,包括脂肪酸衍生物、单萜类、倍半萜类和莽草酸途径生成的化合物(表 1)。雌花期榕果共检测到 35 种挥发物,主要是 6-甲基-5-庚烯-2-酮(10.66 ± 10.10)%、α-金合欢烯(18.05 ± 3.76)%、顺-β-金合欢烯(19.35 ± 1.81)%、β-罗勒烯(21.48 ± 10.80)%和 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯(12.21 ± 4.13)% ,含量占总量的 80%;传粉后榕果发现 43 种成分,以 α-蒎烯(6.50 ± 0.40)%、香桉烯(12.04 ± 1.20)%、β-罗勒烯(6.82 ± 5.51)%和顺-β-香柠檬烯(23.52 ± 4.12)%和大香叶烯 D(5.05 ± 0.89)%为主,约占总量的 50%。

2.2 单个榕果挥发物释放量

雌花期时,钝叶榕榕果挥发物释放量相对较高,为(1.01 ± 0.15) ng h⁻¹fig⁻¹;传粉后,挥发物释放量显著降低,为(0.22 ± 0.09) ng h⁻¹fig⁻¹(F₁₅ = 84.56 P < 0.001)。

续表(Continued)

挥发物 Volatile	RI	挥发性含量 Relative content(%)	
		接受期 Receptivity stage	传粉后 Post-pollination stage
柠檬烯 Limonene	1023	0.34 ± 0.19	0.40 ± 0.12
1,8-桉叶素 1,8-Cineole	1025	1.27 ± 0.1	1.41 ± 0.49
顺-β-罗勒烯 cis-β-Ocimene	1027	—	2.29 ± 0.00
β-罗勒烯 (E)-β-Ocimene	1042	21.48 ± 10.8	6.82 ± 5.51
呋喃型樟醇氧化物 cis-Furanoid linalool oxide	1074	0.51 ± 0.21	0.25 ± 0.14
芳樟醇 Linalool	1097	2.45 ± 2.98	1.84 ± 1.67
4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 (E)-4,8-Dimethyl-1,3,7-nonatriene	1106	12.21 ± 4.13	4.16 ± 6.17
1,3,8-对薄荷三烯 1,3,8-p-Menthatriene	1119		2.01 ± 1.26
2,6-二甲基-1,3,5,7-辛四烯 2,6-Dimethyl-1,3,5,7-octatetranene	1134	1.87 ± 0.26	0.63 ± 0.22
异丁酸-3-己烯-1-酯 cis-3-Hexenyl isobutyrate	1144	0.61 ± 0.33	0.17 ± 0.00
倍半萜类 Sesquiterpenes			
α-古巴烯 α-Cubebene	1362	0.22 ± 0.16	0.31 ± 0.04
α-澄椒烯 α-Copaene	1378	4.54 ± 1.1	0.31 ± 0.22
顺-α-香柠檬烯 cis-α-Bergamotene	1406	0.7 ± 0.08	0.44 ± 0.19
反-β-金合欢烯 trans-β-Farnesene	1426	19.35 ± 1.81	2.42 ± 1.62
β-石竹烯 β-Caryophyllene	1432	2.74 ± 2.07	1.32 ± 0.92
α-愈创木烯 α-Guaiene	1436		0.50 ± 0.00
β-金合欢烯异构体 cis-β-Farnesene	1443	1.26 ± 0.79	0.38 ± 0.21
反-α-香柠檬烯 trans-α-Bergamotene	1445	1.45 ± 0.9	1.32 ± 0.32
反-β-金合欢醇 trans-α-Farnesol	1449	—	0.30 ± 0.19
顺-β-香柠檬烯 cis-β-Bergamotene	1457	1.8 ± 1.27	23.52 ± 4.12
大香叶烯 D Germacrene D	1482	0.4 ± 0.05	5.05 ± 0.89
α-榄香烯 α-Elemene	1495	1.04 ± 0.34	1.08 ± 0.65
α-金合欢烯 α-Farnesene	1501	18.05 ± 3.76	3.60 ± 2.27
δ-杜松烯 δ-Cadinene	1504	0.39 ± 0.04	0.30 ± 0.16
别芳萜烯 Veridifloral	1590	0.44 ± 0.16	0.20 ± 0.00
莽草酸途径类 Shikimic compounds			
水杨酸甲酯 Methyl salicylate	1190	0.24 ± 0.23	1.32 ± 0.51
吲哚 Indole	1296		0.51 ± 0.04

RI: 保留指数

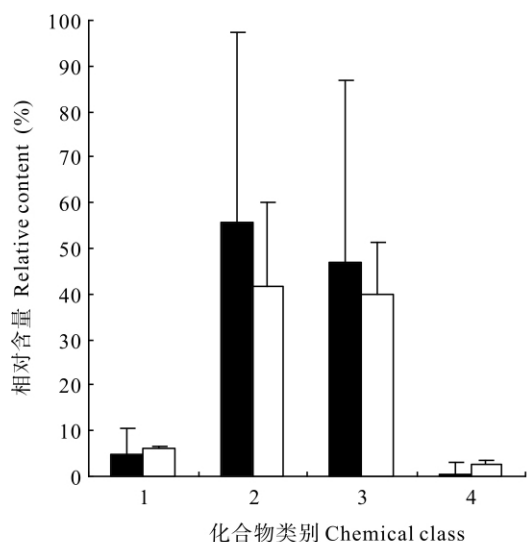
RI: Retention indices

2.3 雌花期与传粉后化合物类别的变化

无论是雌花期还是传粉后,钝叶榕榕果化合物主要以单萜类和倍半萜类为主,含量基本相当,雌

花期分别为(53.66 ± 30.64) %、(42.92 ± 11.19) %; 传粉后分别为(41.69 ± 18.18) %、(39.99 ± 11.35) %。但传粉后,这两类化合物均呈降低的趋势,但变化

不明显(单萜类: $t = 1.03$, $P = 0.411$; 倍半萜类: $t = 0.09$, $P = 0.937$), 而脂肪酸衍生物变化不明显($t = 0.397$, $P = 0.73$), 莽草酸途径合成的化合物有明显升高的趋势($t = -12.26$, $P = 0.007$)(图 1)。



■ 接受期 Receptive stage □ 传粉后 Post-pollination stage

图 1 钝叶榕雌花期和传粉后挥发物类别含量的变化。1. 脂肪酸衍生物; 2. 单萜类; 3. 倍半萜类; 4. 莽草酸途径类。

Fig. 1 Changes in relative contents of chemical classes from *Ficus curtipes* figs in receptivity and post-pollination stages. 1. Fatty acid derivatives; 2. Monoterpenes; 3. Sesquiterpenes; 4. Shikimic compounds.

2.4 雌花期和传粉后主要挥发物的变化

图 2 显示了钝叶榕挥发物中主要挥发性成分的变化情况。雌花期时, 6-甲基-5-庚烯-2-酮、 β -罗勒烯、反- β -金合欢烯和 α -金合欢烯的含量最高; 传粉后, 这些化合物含量显著降低($P < 0.05$), 而另外一些化合物含量明显增加, 如 α -蒎烯、香桉烯、顺- β -罗勒烯、反- β -香柠檬烯和大香叶烯 D。还有一些化合物, 如 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯的变化不明显($t = 1.252$, $P = 0.337$)。此外, 传粉后也出现了很多含量甚微的新型挥发性化合物, 如月桂烯、 α -愈创木烯等, 这些化合物可能利于驱避传粉榕小蜂远离。主成分分析表明这些挥发物对钝叶榕榕果特异性信号贡献较大, 第一载荷因子大于 0.3 的化合物均是传粉后含量变化较剧烈者(表 2)。

2.5 雌花期和传粉后榕果挥发物的空间分布

利用多反应序列程序对钝叶榕榕果挥发物释放量进行了显著性检验, 结果表明, 传粉后榕果挥发物释放量显著减少($A = 0.15$, $P = 0.0019$), 且不同样本间存在着空间上的差异性($A = 0.21$, $P < 0.001$)(图 3)。

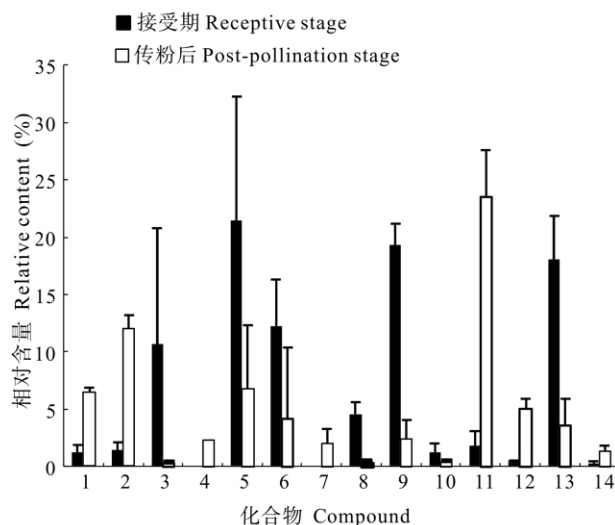


图 2 钝叶榕雌花期和传粉后主要挥发物成分含量的变化。

1. α -蒎烯; 2. 香桉烯; 3. 6-甲基-5-庚烯-2-酮; 4. 顺- β -罗勒烯; 5. β -罗勒烯; 6. 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯; 7. 1,3,8-对-薄荷三烯; 8. α -澄桉烯; 9. 反- β -金合欢烯; 10. 顺- β -金合欢烯; 11. 顺- β -香柠檬烯; 12. 大香叶烯 D; 13. α -金合欢烯; 14. 水杨酸甲酯。

Fig. 2 Changes in relative contents of main volatile compounds from *Ficus curtipes* figs in receptivity and post-pollination stages. 1. α -Pinene; 2. Sabinene; 3. 6-methyl-5-hepten-2-one; 4. cis- β -Ocimene; 5. (E)- β -Ocimene; 6. (E)-4,8-Dimethyl-1,3,7-nonatriene; 7. 1,3,8-p-Menthatriene; 8. α -Copaene; 9. trans- β -Farnesene; 10. cis- β -Farnesene; 11. cis- β -Bergamotene; 12. Germacrene D; 13. α -Farnesene; 14. Methyl salicylate.

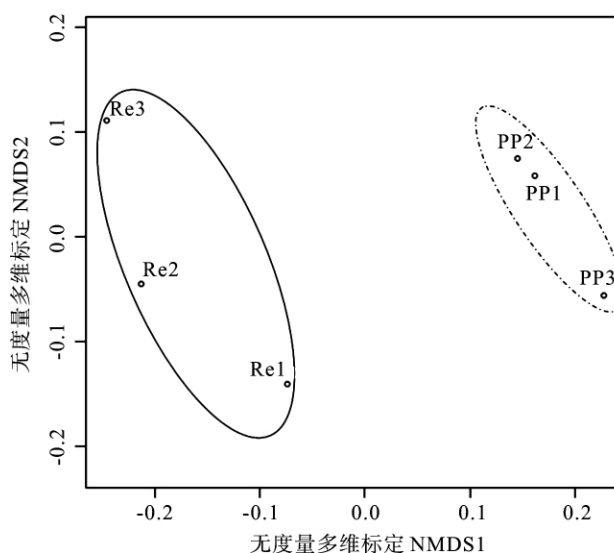


图 3 不同植株间钝叶榕榕果传粉前后挥发物的构成特征。Re: 接受期; PP: 传粉后; 其后的数字表示不同样本。

Fig. 3 Non-metric multidimensional scale (NMDS) ordination of volatile quantity of *Ficus curtipes* figs in receptivity and post-pollination stages. Re: Receptivity stage; PP: Post-pollination stage. Different number followed the abbreviation indicated different samples.

表 2 钝叶榕榕果主要挥发物(>5%)主成分分析中的第一与第二主成分载荷因子
Table 2 Case scores of main volatile compounds from *Ficus curtipes* figs in receptivity and post-pollination stages

主要挥发性化学成分(>5%) Main volatile compounds	第一主成分载荷系数 PCA 1 case scores	第二主成分载荷系数 PCA 2 case scores
α-派烯 α-Pinene	-0.247	-0.026
香桉烯 Sabinene	-0.368	0.127
6-甲基-5-庚烯-2-酮 6-Methyl-5-hepten-2-one	0.494	-0.182
顺-β-罗勒烯 cis-β-Ocimene	-0.186	-0.371
β-罗勒烯 (E)-β-Ocimene	0.151	0.393
4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯 (E)-4,8-Dimethyl-1,3,7-nonatriene	0.160	0.197
1,3,8-对薄荷三烯 1,3,8-p-Menthatriene	-0.164	-0.393
α-澄椒烯 α-Copaene	0.345	-0.296
反-β-金合欢烯 Trans-β-Farnesene	0.338	0.171
顺-β-香柠檬烯 cis-β-Bergamotene	-0.500	0.307
大香叶烯 D Germacrene D	-0.277	-0.161
α-金合欢烯 α-Farnesene	0.253	0.233

3 讨论

3.1 榕果挥发物的构成特征

Grison-Pigé 等^[21]将榕树榕果挥发物的性质分为泛化性(Generalization)和专化性(Specialization)两种,依赖化学成分之间的种类、配比实现挥发物特异性的称为泛化性,依赖特殊化学成分实现特异性的称为专化性。但是,在目前鉴定的 40 多种榕树雌花期挥发物中,认为是特殊挥发物的有 37 种,但仅有 6 种成分含量在 4%~10%,其它化合物的含量均<1%。Knudsen 等^[22-23]归纳了利用顶空动态收集的 38 目 90 科 991 物种 1700 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,即榕树榕果挥发物均是一些常见的化合物种类。鸡嗉子榕(*F. semicordata*)是目前唯一认为通过高含量 4-对苯甲基醚,以自私通道形式(Private channel)引诱传粉榕小蜂到来传粉或产卵的^[5,24],但 4-对苯甲基醚并非罕见的化合物,其也存在于蔷薇科(Rosaceae)、兰科(Orchidaceae)、石蒜科(Amaryllidaceae)、番荔枝科(Annonaceae)等 17 科植物中^[24]。若鸡嗉子榕唯一依赖 4-对苯甲醚,这对于鸡嗉子榕“榕蜂传粉育幼繁殖系统”稳定共存是非常危险的。在我们深入分析鸡嗉子榕榕果挥发物过程中,发现榕果挥发物中含量低微的吲哚具有相当高的生物活性,其电生理(EAG)、行为测定及野外诱捕能力超过 4-对苯甲基醚,且两者间具有增盈效应(未公开的数据)。因此,我们有理由相信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。钝叶榕榕果也符合泛化性的特征,其挥发物及其主

要化合物种类(表 1 图 2)并未有罕见的化合物。

3.2 榕果挥发物的时间与空间的异质性

榕果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,其挥发物的变化状况,如传粉后降低、消失或增高的化合物,可反映化合物的生物活性^[6,8],如传粉后含量降低的芳樟醇,可能驱动传粉榕小蜂远离^[6,25]。钝叶榕榕果主要挥发物含量变化明显的化合物,如 6-甲基-5-庚烯-2-酮、β-罗勒烯、反-β-金合欢烯、α-金合欢烯、α-派烯、香桉烯、顺-β-罗勒烯、反-β-香柠檬烯、大香叶烯 D 和 4,8-二甲基-1,3,7-壬三烯等可能是筛选钝叶榕化学活性物质的基础。

昆虫对活性化学物质的反应具有一定的阈值范围。在阈值范围之内,昆虫对化合物具有反应,趋近或是远离;高于或低于阈值范围,昆虫将没有任何行为反应^[26]。雌花期榕果产生的挥发物含量最高^[9,27-28],且不同种榕树榕果的挥发物释放量有明显差异,如钝叶榕榕果和对叶榕(*F. hispida*)榕果^[28],推测榕果挥发物释放量的变异程度应在传粉榕小蜂行为阈值之内。而另一方面,钝叶榕榕果挥发物的空间异质性(图 3),可能促使不同地理分布的钝叶榕产生种内特异性化学成分的差异,这已在对叶榕和聚果榕(*F. racemosa*)上得到了证明^[29]。钝叶榕分布于孟加拉国、尼泊尔、越南、不丹、泰国、印度、锡金、印度尼西亚、缅甸、马来西亚以及我国的贵州、云南等地,生长于海拔 530~1350 m 的地区^[19],其地理跨度之大,环境之复杂,远远高于对叶榕和聚果榕。因此,钝叶榕榕果挥发物可能存在

地理变异。一般来说,从母树出来的传粉榕小蜂需经长距离的飞行才能发现接受期的榕果^[30]。那么,传粉榕小蜂如何识别不同空间、不同地理分布的寄主特异性化学信号?下一步结合 GC-EAD 技术和行为测定将有助于揭示榕蜂育幼繁殖系统间化学信息的联系与分配机制。

参考文献

- [1] Dufay M, Anstett M C. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: Evolutionary variations on a theme [J]. *Oikos*, 2003, 100(1): 3–14.
- [2] Kjellberg F, Jusselin E, Hossaert-McKey M, et al. Biology, ecology and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae) [M]//Raman A, Schaefer C W, Withers T M. *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-inducing Arthropods*. Enfield, USA and Plymouth, UK: Science Publishers, 2005: 539–572.
- [3] Yang D R(杨大荣), Xu L(徐磊), Peng Y Q(彭艳琼), et al. Species composition and diversity of fig wasps and figs in Yunnan [J]. *Biodiv Sci(生物多样性)*, 2004, 12(6): 611–617.(in Chinese)
- [4] Chen C(陈春), Song Q S(宋启示), Zhang G M(张光明), et al. Chemical attraction of fig volatiles to their pollinating fig wasps [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 2004, 24(12): 2794–2798.(in Chinese)
- [5] Chen C, Song Q S, Proffitt M, et al. Private channel: A single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata* [J]. *Funct Ecol*, 2009, 23(5): 941–950.
- [6] Chen C, Song Q S. Responses of the pollinating wasp *Ceratosolen solmsi marchali* to odor variation between two floral stages of *Ficus hispida* [J]. *J Chem Ecol*, 2008, 34(12): 1536–1544.
- [7] Gibernau M, Hossaert-McKey M, Frey J, et al. Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? [J]. *Ecoscience*, 1998, 5(3): 306–311.
- [8] Grison-Pigé L, Bessière J M, Hossaert-McKey M. Specific attraction of fig-pollinating wasps: Role of volatile compounds released by tropical figs [J]. *J Chem Ecol*, 2002, 28(2): 283–295.
- [9] Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, et al. Floral scents: Their roles in nursery pollination mutualisms [J]. *Chemoecology*, 2010, 20(2): 75–88.
- [10] Proffitt M, Chen C, Soler C, et al. Can chemical signals, responsible for mutualistic partner encounter, promote the specific exploitation of nursery pollination mutualisms? The case of figs and fig wasps [J]. *Entomol Exp Appl*, 2009, 131(1): 46–57.
- [11] Song Q S, Yang D R, Zhang G M, et al. Volatiles from *Ficus hispida* and their attractiveness to fig wasps [J]. *J Chem Ecol*, 2001, 27(10): 1929–1942.
- [12] Galil J, Eisikowitch D. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycamorus* in Israel [J]. *New Phytol*, 1968, 67(3): 745–758.
- [13] Dunn D W, Yu D W, Ridley J, et al. Longevity, early emergence and body size in a pollinating fig wasp—implications for stability in a fig-pollinator mutualism [J]. *J Anim Ecol*, 2008, 77(5): 927–935.
- [14] Ghara M, Borges R M. Comparative life-history traits in a fig wasp community: implications for community structure [J]. *Ecol Entom*, 2010, 35(2): 139–148.
- [15] Kjellberg F, Doumesche B, Bronstein J L. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*) [J]. *Proc K Ned Akad Wet*, 1988, 91(2): 117–122.
- [16] Cook J M, Rasplus J Y. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18(5): 241–248.
- [17] Proffitt M, Schatz B, Borges R M, et al. Chemical mediation and niche partitioning in non-pollinating fig-wasp communities [J]. *J Anim Ecol*, 2007, 76(2): 296–303.
- [18] Zhang F P, Peng Y Q, Guan J M, et al. A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators [J]. *Evol Ecol Res*, 2008, 10(4): 611–620.
- [19] Zhang X S(张秀实), Wu Z Y(吴征镒). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 23(1)* [M]. Beijing: Science Press, 2003: 113–114.(in Chinese)
- [20] Oksanen J. *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan Tutorial* [M]. Oulu: University of Oulu Computer Services Centre, 2008: 1–39.
- [21] Grison-Pigé L, Hossaert-McKey M, Greeff J M, et al. Fig volatile compounds: A first comparative study [J]. *Phytochemistry*, 2002, 61(1): 61–71.
- [22] Knudsen J T, Tollsten L, Bergström L G. Floral scents: A checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques [J]. *Phytochemistry*, 1993, 33(2): 253–280.
- [23] Knudsen J T, Eriksson R, Gershenzon J, et al. Diversity and distribution of floral scent [J]. *Bot Rev*, 2006, 72(1): 1–120.
- [24] Raguso R A. Wake up and smell the roses: The ecology and evolution of floral scent [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2008, 39(1): 549–569.
- [25] Grison-Pigé L, Bessière J M, Turlings T C J, et al. Limited intersex mimicry of floral odour in *Ficus carica* [J]. *Funct Ecol*, 2001, 15(4): 551–558.
- [26] Yan F M(阎凤鸣). *Chemical Ecology* [M]. Beijing: Science Press, 2003: 12–20.(in Chinese)
- [27] Borges R M, Bessière J M, Hossaert-McKey M. The chemical ecology of seed dispersal in monoecious and dioecious figs [J]. *Funct Ecol*, 2008, 22(3): 484–493.
- [28] Proffitt M, Schatz B, Bessière J M, et al. Signalling receptivity: Comparison of the emission of volatile compounds by figs of *Ficus hispida* before, during and after the phase of receptivity to pollinators [J]. *Symbiosis*, 2008, 45(1/2/3): 15–24.
- [29] Soler C, Hossaert-McKey M, Buatois B, et al. Geographic variation of floral scent in a highly specialized pollination mutualism [J]. *Phytochemistry*, 2011, 72(1): 74–81.
- [30] Ahmed S, Compton S G, Butlin R K, et al. Wind-borne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometers apart [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(48): 20342–20347.