

# 鸡嗉子榕隐头果雌花期特征对传粉榕小蜂选择的影响

张媛<sup>1,2</sup>, 彭艳琼<sup>3</sup>, 杨大荣<sup>3\*</sup>

(1. 西南林业大学云南生物多样性研究院, 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:** 为了探讨榕树隐头果的发育期、性别、大小等外部特征对传粉榕小蜂选择的影响, 采取人为控制雌花期的方法, 对鸡嗉子榕(*Ficus semicordata*)及其传粉榕小蜂(*Ceratosolen graveleyi*)的选择行为进行研究。结果表明, 在隐头花序发育到雌花期后, 如果阻止传粉小蜂进入, 隐头果会继续生长。直径较小的雌果和雄果的进蜂量较多, 且在雌雄果同时存在时, 小蜂仍然会选择进入雌果, 但进蜂量显著低于雄果。小蜂优先选择进入雌花期前期的隐头花序, 雌雄果皆有此特点。对于相同发育期的隐头果, 果径和进蜂量呈正相关关系, 说明对于相同发育期的隐头果, 小蜂更倾向于进入较大的隐头果。因此, 真正控制小蜂行为的是隐头花序所处的发育期, 以及不同发育期所产生的化学挥发物, 而非隐头果直径大小。这为进一步研究榕-蜂系统的稳定机制提供依据。

**关键词:** 鸡嗉子榕; 榕小蜂; 互利共生; 发育期; 寄主识别

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.01.002

## Effects of *Ficus semicordata* Characteristics at Female Phase on the Choice of Pollinating Fig Wasp

ZHANG Yuan<sup>1,2</sup>, PENG Yan-qiong<sup>3</sup>, YANG Da-rong<sup>3\*</sup>

(1. Yunnan Academy of Biodiversity, 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:** The interaction between pollinating fig wasps (Agaonidae) and their host fig trees (*Ficus*) is a striking example of an obligate pollination mutualism. Successful pollination of fig trees depends on a specific species of fig wasp managing to find figs of the correct host plant, at their correct stage of development. Encounters between receptive figs and their pollinators are attained by figs emitting species-specific volatile chemicals to attract their fig wasps. However, whether and how the choice of fig wasps can be influenced by the characteristics of receptive figs are still controversial. The female phase of *Ficus semicordata* was deemed by whether fig wasps were willing to enter figs, the different developmental phase of male and female figs in receptivity were acquired at the same time by preventing figs from being pollinated by fig wasps, and the diameter of figs was also measured to examine how fig wasps preferences can be reflected by the size, developmental phase and gender of figs. The results showed that figs would keep growing if they were prevented from being pollinated during female phase, smaller figs were more likely to be entered by more fig wasps for both male and female figs, and fig wasps preferred younger figs. Some of fig wasps still chose female figs to enter when both receptive male and female figs were accessible at the same time, although the wasps number was significantly smaller than those of entering male

收稿日期: 2013-05-06

接受日期: 2013-07-25

**基金项目:** 云南省自然科学基金项目(2013FD023); 国家自然科学基金项目(31372253; 31100279); 云南省重点学科森林保护学项目(XKZ200905)资助

**作者简介:** 张媛(1983~), 助理研究员, 博士, 主要从事进化生态学方面的研究。E-mail: zhangyuan@xtbg.ac.cn

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

figs. Although the correlation between fig diameter and foundress number was positive within figs in the same developmental phase, such correlation only significant among four treatments of male figs. The results were not consistent with *Ficus pertusa* and *Ficus hispida*. These implied that different *Ficus* species might have different mechanism to control their pollinator's choice during female phase, it is developmental phase in receptivity and the change of chemical volatile as consequence rather than fig diameter has the direct effect on the choice of fig wasps, and fig wasps depend on olfactory rather than visual cue to locate their host figs. The results could help for further understand the stable mechanisms of fig-fig wasps.

**Key words:** *Ficus semicordata*; Fig wasp; Mutualism; Development phase; Host discrimination

榕树是榕属(*Ficus*)植物的总称,全世界有 750 多种<sup>[1]</sup>,每种榕树通常由一种传粉榕小蜂为其传粉,传粉榕小蜂也借助寄主榕树繁衍后代,二者之间呈高度专一的互惠共生关系。榕树和榕小蜂之间这种高度特化的互惠关系已协同进化了约 9 千万年,是研究物种间协同进化的经典材料<sup>[2-3]</sup>。榕树一年四季均可挂果,隐头果为兽类、鸟类等食果动物提供了不间断的食物来源,这为维持热带雨林地区的物种多样性起到了重要作用<sup>[4]</sup>。隐头花序的发育可分为 5 个时期,分别为:雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和花后期<sup>[5]</sup>。其中,雌花期是传粉榕小蜂与隐头果相遇的关键时期,雌花期的隐头果,苞片口松动,并释放种间特异性的挥发性化学物质来吸引其传粉榕小蜂,榕小蜂通过苞片口进入到果内产卵和传粉<sup>[6-7]</sup>,榕-蜂是否能够实现繁殖循环,主要取决于榕小蜂是否能准确定位并进入处于雌花期的隐头果,但自然界大多数榕树隐头果花期同步,这就意味着雌蜂必须飞离孕育它的隐头果去寻找其它树上的雌花期的隐头果<sup>[8-10]</sup>,而且单种榕树在热带亚热带地区的分布密度一般较低<sup>[11-12]</sup>,加之榕小蜂成虫寿命又很短暂(一般为 1 ~ 2 d)<sup>[13-14]</sup>,这就使得榕-蜂的相遇变得非常困难。雌花期传粉榕小蜂依靠隐头花序的雌花释放出来的化合物,准确找到接收期的隐头果<sup>[9,15-16]</sup>,传粉榕小蜂在进入隐头果之前,往往会在隐头果周围盘旋数秒,这个行为说明榕小蜂对隐头果是有主动选择性的<sup>[17]</sup>。对 *Ficus pertusa* 的研究结果表明小蜂更倾向于进入个体大的隐头果<sup>[18]</sup>。也有研究表明隐头果直径对于进蜂量的影响表现在:随果直径增加,进入果内的榕小蜂数量先增加,之后降低,其原因是雌花期挥发性化学物质的释放有一个先增加后减少的变化过程<sup>[19]</sup>。此外,对于榕小蜂对雌雄果是否具有辨别能力,也有不同的看法,对 *Ficus hispida* 的研究表明传粉榕小蜂对雌雄果并没有选择偏好,原因可能是

雌果成功模拟了雄果的形态和气味,也可能是传粉榕小蜂短暂的寿命迫使它们只能选择进入最快到达的隐头果<sup>[17,20]</sup>。除隐头果自身的特征外,环境因子也可能会对榕小蜂的选择起到很大的作用,例如风速、温度、湿度等<sup>[9]</sup>。

分布于西双版纳热带地区的鸡嗉子榕(*Ficus semicordata*)是已知唯一以释放单一化合物吸引其传粉榕小蜂的榕树种类<sup>[21]</sup>,已知其雌花期可达数天,本研究将通过人为控制雌花期时间的方法,比较雌雄果雌花期特征对传粉榕小蜂选择的影响,为进一步研究榕-蜂系统的稳定机制提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 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 ~ 1600 m 的路旁、林缘或沟谷。鸡嗉子榕每年约能结 2 ~ 3 批果,一般来说,树内榕果生长基本同步而树间生长异步。每个雌株果内的雌花数为 $(1631 \pm 15.6)$ 朵( $n = 116$ ),雄株果内雌花数为 $(1573 \pm 14.36)$ 朵( $n = 133$ )。雌花期的隐头花序通过释放一种少见的单一化学物质——4-甲基苯甲醚来吸引传粉小蜂,且雄株果释放的挥发性化合物量显著多于雌株果<sup>[21]</sup>。

鸡嗉子榕的唯一传粉昆虫为 *Ceratosolen gravelyi* Grandi,传粉类型为主动传粉,隶属膜翅目(Hymenoptera)小蜂总科(Chalcidoidea)榕小蜂科(Agaonidae)角鳃榕小蜂属(*Ceratosolen*)。雌雄异型,雌蜂有翅,雄蜂无翅。雌虫尾部可见部分产卵器,前胸有花粉筐,前足胫节上有花粉刷,触角索节上

有1~2排感受器;雄虫黄色,无翅,触角窝是封闭的,触角五节,有一节是轮形,并胸腹节上有很小的气孔缘,中足胫节和后足胫节的板上都没有刺,生殖器没有抱器。

### 1.2 雌花期时间测定

试验选取雌树和雄树各1株(两树相距约2 m),定期观察榕树结果情况,一旦发现雌雄树上同期结果时,选择相似大小的雌花前期的隐头果,用纱网袋将其套袋隔离,以防止传粉小蜂和非传粉小蜂干扰。待其发育接近雌花期时(苞片开始有松动迹象时),开始单果引入传粉榕小蜂,根据传粉榕小蜂对果的行为反应判断该果是否到达雌花期,具体方法是:将1只活力较好的传粉榕小蜂放置在果壁上,如果5 min内,传粉榕小蜂有钻入顶生苞片的行为,就认为这个隐头果已经到达雌花期,标记为第1天,然后将小蜂移走,重新用纱网袋套住;如果小蜂在5 min内没有任何进入顶生苞片的行为,隐头果就被判断为还未到达雌花期,继续用纱网袋套住,第2天再用同样的方法进行测定,直到隐头果到达雌花期。进入雌花期第1天后,可顺序将果分为雌花期后第1、2、3、4、5、6、7、8天共8个组合,每个组合根据可被利用的隐头果量进行标记,每个组合样本量在19~38之间,共标记237个雌果和191个雄果。

### 1.3 引入传粉榕小蜂试验

标记好的隐头果在同一时间段移走纱网袋,让处于不同雌花期的隐头果自然暴露出来;之后快速将提前准备好的100个雄花期隐头果在距树5 m的地方均匀围成一圈圆形,让雄花期隐头果中羽化、出飞的传粉榕小蜂可以自由地选择雌雄果以及处于不同雌花期的隐头花序。引蜂试验选择在传粉榕小蜂自然飞翔、活跃的上午进行,6 h后,传粉榕小蜂进入隐头果的整个过程已完成,及时采摘不同组合的隐头果,单果带标签分装,带回实验室统计每个隐头果内的进蜂量,同时测量隐头果的直径(每个隐头果直径为两个垂直角位置测量两次后取平均值)。在试验中,雌雄树是紧邻在一起的,所以风速、湿度、温度对小蜂的作用是相同的,这就排除了环境因子对小蜂选择产生的影响,同时,在引入传粉榕小蜂让其进行寄主选择时,移除了雌雄树上未进行控制性试验的隐头果,这样就排除了因为两

株上雌花期隐头果数量差异太大而导致的对小蜂吸引力的差异。试验确保了小蜂对隐头果的选择只是基于隐头果自身的特征来进行的。此外,还收集了自然状态下的隐头果,雌雄果各3批,并统计自然状态下隐头果的进蜂数量。

### 1.4 统计分析

采用线性模型(LM)分析隐头果直径随发育期的变化,即广义线性模型(GLM)中的正态分布组分析。采用广义线性模型中的泊松(Poisson)分布分析总体上的隐头果直径与进蜂量的关系,以及相同发育期的隐头果内直径与进蜂量的关系,以及隐头果性别和发育期对于进蜂量的影响,且性别和发育期被定义为交互作用因子。自然状态下的雌雄果进蜂量的差异,采用Wilcoxon秩检验进行分析。以 $P < 0.05$ 表示显著水平, $P < 0.01$ 表示极显著水平; $\beta$ 代表总体回归系数,SE代表标准误; $t$ 代表线性模型回归参数的显著性检验值; $Z$ 代表一般线性模型回归参数的显著性检验值; $W$ 代表Wilcoxon秩检验的显著性检验值。所有统计分析都采用R(2.11.1)统计软件完成。

## 2 结果和分析

### 2.1 雌花期隐头果的特征

在雌花期即将到来,但没有传粉者进入的状态下,隐头果的直径仍会继续增加,直到雌花期结束。对于鸡嗉子榕来说,如果雌花期结束时仍然没有小蜂进入,雌花会逐渐凋谢,隐头果也会最终脱落。在雌花期阶段,无论是雌果还是雄果,隐头果直径与发育期均呈正相关关系(雌果: $\beta \pm \text{SE} = 0.07 \pm 0.01$ ,  $t = 6.47$ ,  $P < 0.01$ ;雄果: $\beta \pm \text{SE} = 0.19 \pm 0.03$ ,  $t = 6.63$ ,  $P < 0.01$ ),且雄果直径极显著大于雌果直径( $\beta \pm \text{SE} = 3.74 \pm 0.07$ ,  $t = 52.85$ ,  $P < 0.01$ ) (图1)。

### 2.2 隐头果直径与进蜂量的关系

在没有传粉榕小蜂进入的情况下,鸡嗉子榕的雌花期能延长一段时间,这期间隐头果的直径继续增加,并且果直径大小影响着进入隐头果内的传粉榕小蜂数量,无论是雌果还是雄果,传粉榕小蜂均偏爱进入直径最小的隐头果,随着果直径的增加,进入果内的传粉榕小蜂数量极显著减少(雌果: $\beta \pm \text{SE} = -0.59 \pm 0.03$ ,  $Z = -7.80$ ,  $P < 0.01$ ;雄果: $\beta \pm \text{SE} =$

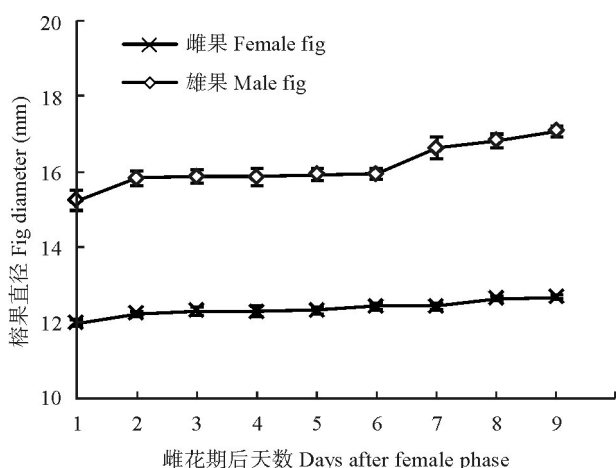


图1 雌花期隐头果的直径与发育期的关系

Fig. 1 Relationship between fig development phase and fig diameter

$-0.09 \pm 0.02$ ,  $Z = -4.40$ ,  $P < 0.01$ )。此外,鸡嗉子榕雄果发育到雌花期时的直径为( $16.24 \pm 0.23$ ) cm ( $n = 30$ ),而雌果只有( $12.16 \pm 0.18$ ) cm ( $n = 30$ ),雌雄果直径没有重叠。在同时具有雌雄果的同时,进入雄果的小蜂数量是雌果的2倍以上(图2)。

### 2.3 隐头果发育期与进蜂量的关系

当隐头花序发育到雌花期,随着雌花期延长,隐头果的发育期也逐渐延长,雌雄果的进蜂量均随发育期延长而极显著下降(雌果: $\beta \pm SE = -0.51 \pm 0.04$ ,  $Z = -14.43$ ,  $P < 0.01$ ; 雄果: $\beta \pm SE = -0.32 \pm 0.01$ ,  $Z = -21.14$ ,  $P < 0.01$ ),且雄果的进蜂时间可以延迟到雌花期后第8天,而雌果的进蜂期只能到雌

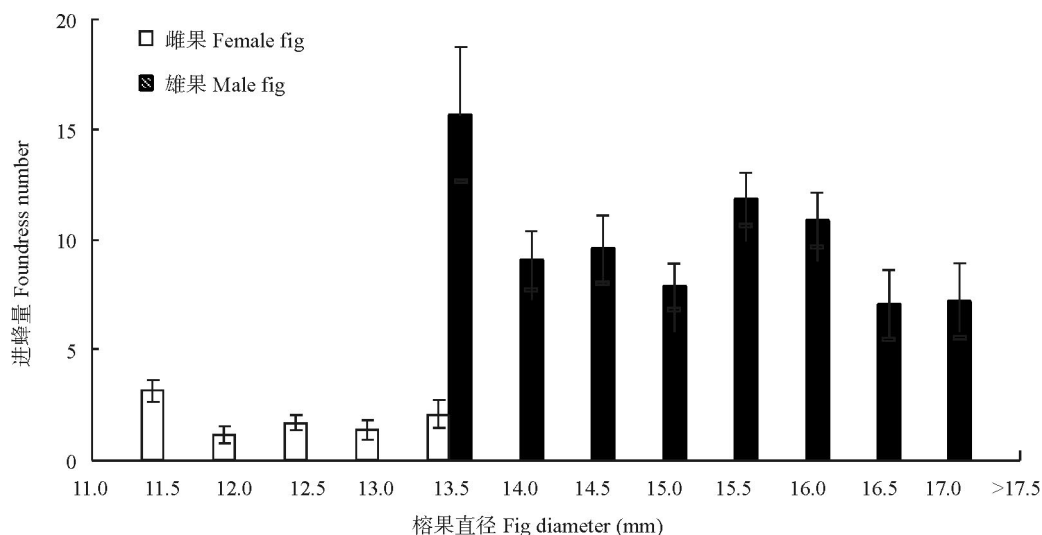


图2 雌花期隐头果直径与进蜂量的关系

Fig. 2 Relationship between diameter of receptive figs and foundress number

花期后的第6天,雌果的平均进蜂量为( $2.53 \pm 0.20$ )头( $n = 266$ ),雄果的平均进蜂量为( $9.51 \pm 0.56$ )头( $n = 207$ )。从进蜂量来看,当雌雄果同时存在时,雄果进蜂量极显著高于雌果,说明榕小蜂更倾向于进入雄果( $\beta \pm SE = -0.90 \pm 0.15$ ,  $Z = 5.88$ ,  $P < 0.01$ ) (图3)。在收集自然果时,雌果的进蜂量为( $1.96 \pm 0.08$ )头( $n = 234$ ),雄果进蜂量为( $1.67 \pm 0.08$ )头( $n = 182$ ),雌果进蜂量极显著高于雄果(Wilcoxon 秩检验:  $W = 98553$ ,  $P < 0.01$ )。

### 2.4 相同发育期隐头果的直径与进蜂量的关系

如表1所示,对于雌果来说,在同一发育期,除雌花期后第3天外隐头果大小与进蜂量均呈正相

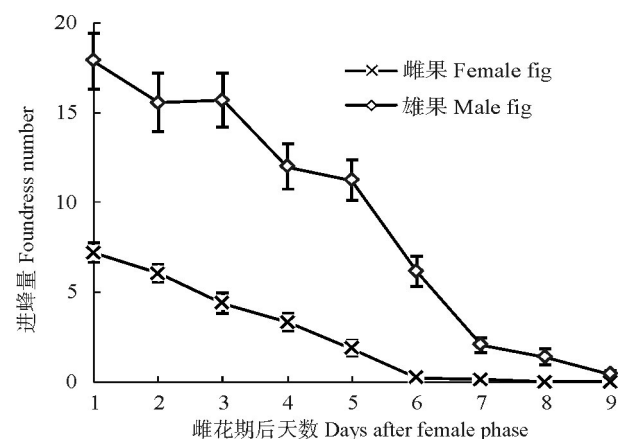


图3 隐头果发育期和性别与进蜂量的关系

Fig. 3 Relationship between development phase, sex of fig and foundress number

表 1 相同发育期的雌雄果直径与进蜂量的关系  
Table 1 Relationship between fig diameter and foundress number at the same age of male and female figs

| 雌花期<br>Female phase<br>(d) | 雌果 Female fig      |                                 |          | 雄果 Male fig        |                                 |          |
|----------------------------|--------------------|---------------------------------|----------|--------------------|---------------------------------|----------|
|                            | 样本量<br>Sample size | 相关系数<br>Correlation coefficient | <i>P</i> | 样本量<br>Sample size | 相关系数<br>Correlation coefficient | <i>P</i> |
| 1                          | 28                 | 0.05 ± 0.14                     | 0.71     | 19                 | 0.14 ± 0.05                     | < 0.01   |
| 2                          | 32                 | 0.36 ± 0.19                     | 0.07     | 21                 | 0.38 ± 0.06                     | < 0.01   |
| 3                          | 27                 | -0.29 ± 0.19                    | 0.13     | 22                 | 0.27 ± 0.06                     | < 0.01   |
| 4                          | 24                 | 0.08 ± 0.17                     | 0.65     | 31                 | 0.05 ± 0.04                     | 0.18     |
| 5                          | 38                 | 0.22 ± 0.17                     | 0.19     | 31                 | 0.34 ± 0.06                     | < 0.01   |
| 6                          | 26                 | 0.51 ± 0.36                     | 0.16     | 26                 | 0.09 ± 0.10                     | 0.39     |
| 7                          | 27                 | 0.17 ± 0.38                     | 0.66     | 20                 | 0.03 ± 0.11                     | 0.76     |
| 8                          | 35                 | 0.00 ± 0.00                     | 1.00     | 21                 | 0.04 ± 0.16                     | 0.82     |

关关系,但差异不显著。对于雄果来说,处于雌花期前期的隐头花序(雌花期第 1、2、3、5 天),进蜂量和隐头果直径呈极显著正相关关系,而在雌花期后期的隐头花序,隐头果直径与进蜂量之间的相关系数虽仍为正,但未达显著水平。

3 讨论

本研究结果表明,在隐头花序到达雌花期后,如果没有小蜂进入,隐头果仍会继续生长。对于鸡嗉子榕的雌果和雄果来说,都是直径较小的果进蜂量较多。这与 *Ficus pertusa* 的研究结果不同,后者的传粉小蜂更容易被同株树上的大果所吸引<sup>[18]</sup>;也不同于 *Ficus hispida* 的,它的传粉小蜂数量随着隐头果直径增大呈现先上升后下降的趋势<sup>[17]</sup>,原因可能是 *Ficus hispida* 的试验结果是将不同树的隐头果进行合并,是树间差异而非果径导致的进蜂量的差异。本研究结果有别于 *Ficus pertusa* 和 *Ficus hispida* 的最可能的原因是不同种的隐头果之间存在不同的特点,鸡嗉子榕的挥发性化学物质的释放是采用“专化”策略,即主要依靠释放一种少见的化学物质——4-甲基苯甲醚来吸引传粉者,化学物质的释放在雌花期时迅速达到最大,进蜂后又很快完全消失<sup>[21]</sup>,这种方式不同于其他种的隐头果所采用的“泛化”策略,即通过释放不同配比的多种化学物质来达到吸引物的专一性,且化学吸引物的释放随着雌花期的到来先上升后又逐渐下降<sup>[19,22]</sup>,所以应该是化学物质的释放而非直径本身在控制着对小

蜂的吸引。如果不将隐头花序所处的雌花期的阶段考虑进去,光谈直径对进蜂量的影响是没有意义的。本研究中有隐头果发育期,即雌花期不同时期的隐头果和进蜂量的关系进一步证明了这个结论,结果表明,随着雌花期的延长,隐头果的进蜂量逐渐减少,小蜂更倾向于选择那些处于雌花期前期的隐头果,因为这样的隐头果可能释放更多的挥发性化学物质,也意味着可能具有更高的繁殖能力<sup>[23]</sup>。为什么在“年轻”隐头果和“年老”隐头果同时存在的情况下,仍有小蜂会进入那些“年老”的隐头果,原因可能是先出果选择寄主的小蜂首先选择了那些“年轻”的隐头果,后出果的小蜂能够识别出那些已经进蜂的隐头果,所以它们宁愿选择进入那些未进蜂的老隐头果,即使老隐头果的繁殖资源相对较差,这就是行为上的一种“权衡”。我们认为这种识别是依靠化学物质的释放而非物理信号来完成的,也就是说小蜂是通过嗅觉识别而非视觉识别来选择他的寄主隐头果。因为鸡嗉子榕的苞片口比较松动,小蜂在进果后基本不会留下翅膀,所以我们认为是进入到果腔内的小蜂,或者是受损的隐头果苞片释放出的化学物质导致了这种识别。这可以使小蜂资源在榕树种群中实现合理分配,避免了某些隐头果占用过多小蜂资源,而另外一些隐头果却没有小蜂进入。这种资源的合理分配无论对小蜂种群还是榕树种群都是有利的。

本研究中小蜂的数量是过饱和的,远远大于自然界的平均进蜂数量。对于鸡嗉子榕来说,两头传粉小蜂就可以为所有的小花传粉和产卵(张媛,未

发表数据),说明当隐头果内的小蜂数量饱和后,即使没有合适的隐头果可以进入,小蜂仍然选择进入那些非最优的隐头果,而没有飞离最近的榕树去寻找远处的可能更有利于繁殖的隐头果,再次验证了“selection to rush”假说<sup>[17,20]</sup>。本研究结果还表明在相同发育期的隐头果内,隐头果直径和进蜂量呈正相关关系,尤其是对于雌花期前期的雄果,这种关系是显著的,说明大果能够吸引更多的小蜂进入,雌果的这种特征不显著,可能是因为雌果显著比雄果小,相同发育期的隐头果,果径变异过小,使得这种差异不易被验证。我们认为相同发育期的隐头果,如果果径变异很大(不同树上的隐头果可能存在较大变异),小蜂可能会倾向于选择较大的隐头果,但对于雌花期后期的果,直径大可能反而意味着隐头果生长发育快,雌花期已经结束,小蜂反而不会选择进入。

本研究还验证了当接收期的雌雄果同时存在时,鸡嗉子的传粉小蜂仍然会进入雌果,即使雌雄果的直径并无重叠,说明小蜂对雌雄果不具有辨别能力。之前的研究结果表明 *Ficus hispida* 以及 *Ficus montana* 的小蜂对雌雄果也没有选择偏好,我们认为小蜂不具备选择雌雄果的能力,主要是由于小蜂的短暂寿命不允许其花太多时间去对寄主隐头果进行选择,以及雌雄隐头果之间具有相互模仿的特点<sup>[17,20]</sup>。而 *Ficus carica* 的传粉小蜂更愿意进入雄果,这是因为 *Ficus carica* 种群中的雌雄树到达雌花期的时间异步,使得雌雄果不必进化出相互模仿的能力,因为出蜂时,大量雌果进入雌花期,小蜂除了进入雌果外别无选择<sup>[18]</sup>。对于鸡嗉子榕来说,在雌花期的雌雄果同时存在且距离很近的情况下,仍然有一部分小蜂进入雌果,可以排除掉“短暂的寿命不允许小蜂对雌雄果进行选择”(即“selection to rush”)这个原因,而是因为雌雄果间相互模仿的结果,这个结论也从化学上得到了证实:鸡嗉子雌雄果在雌花期所散发的挥发性化学物质是相同的,且雄果释放的的量要多于雌果<sup>[21]</sup>,所以小蜂不能从化学挥发物的种类上区分隐头果性别。进蜂量的不同只是因为挥发性化学物质的量不同导致的。我们认为在榕树中主要是由榕树而不是榕小蜂在控制着榕-蜂系统的繁殖平衡,且不同系统发育分支的榕树可能具有不同的生物学特征和

不同的物候规律,也可能会进化出不同的系统稳定维持机制。

在榕-蜂互惠共生体系中,榕-蜂系统的稳定维持机制可能是通过多途径控制实现的,且在不同种间是可变的,只有不断精确试验方法,采用生态学、生物学、化学等多重方法同时进行,才能真正弄清榕-蜂系统的进化和稳定机制。

## 参考文献

- [1] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, 1989, 45(7): 605–611.
- [2] Janzen D H. How to be a fig [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 1979, 10: 13–51.
- [3] Weiblen G D. How to be a fig wasp [J]. *Annu Rev Entomol*, 2002, 47: 229–230.
- [4] Shanahan M, So S, Compton S G, et al. Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review [J]. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 2001, 76(4): 529–572.
- [5] Galil J, Eisikowitch D. Flowering cycles and fruit types of *Ficus sycomorus* in Israel [J]. *New Phytol*, 1968, 67(3): 745–758.
- [6] 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.
- [7] Ware A B, Compton S G. Responses of fig wasps to host plant volatile cues [J]. *J Chem Ecol*, 1994, 20(3): 785–802.
- [8] Bronstein J L, Gouyon R H, Gliddon C, et al. Ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: A simulation study [J]. *Ecology*, 1990, 71(6): 41–48.
- [9] Ware A B, Compton S G. Dispersal of adult female fig wasps: 1. Arrivals and departures [J]. *Entomol Exp Appl*, 1994, 73(3): 221–229.
- [10] Windsor D M, Morrison D W, Estribi M A, et al. Phenology of fruit and leaf production by ‘strangler’ figs on Barro Colorado Island, Panamá [J]. *Experientia*, 1989, 45(7): 647–653.
- [11] Hubbell S P, Foster R B. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation [M]// Soulé M. *Conservation Biology*. Massachusetts: Sinauer Associates Inc., 1986: 205–231.
- [12] Mawdsley N A, Compton S G, Whittaker R J. Population persistence, pollination mutualisms, and figs in fragmented tropical landscapes [J]. *Conserv Biol*, 1998, 12(6): 1416–1420.
- [13] Herre E A, Jandér K C, Machado C A. Evolutionary ecology of figs and their associates: recent progress and outstanding puzzles [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2008, 39(1): 439–458.
- [14] Kjellberg F, Doumesche B, Bronstein J L. Longevity of a fig

- wasp (*Blastophaga psenes*) [J]. Proc K Ned Akad Wet C, 1988, 91(2): 117–122.
- [15] àvan Noort S, Ware A B, Compton S G. Pollinator specific volatile attractants released from the figs of *Ficus burtt-davyi* [J]. S Afri J Sci, 1989, 85(3): 323–324.
- [16] Herre E A, West S A, Cook J M, et al. Fig-associated wasps: Pollinators and parasites, sex ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequences [M]// Choe J C, Crespi B. The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 226–239.
- [17] Patel A, Anstett M C, Hossaert-McKey M, et al. Pollinators entering female dioecious figs: Why commit suicide? [J] J Evol Biol, 1995, 8(3): 301–313.
- [18] Anstett M C, Kejellberg F, Bronstein J L. Waiting for wasps: Consequences for the pollination dynamics of *Ficus pertusa* L. [J]. J Biogeogr, 1996, 23(4): 459–466.
- [19] Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey J E. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs [J]. Entomol Exp Appl, 1994, 70(2): 185–191.
- [20] Moore J C, Hatcher M J, Dunn A M, et al. Fig choice by the pollinator of a gynodioecious fig: Selection to rush, or intersexual mimicry? [J] Oikos, 2003, 101(1): 180–186.
- [21] Chen C, Song Q S, Proffit M, et al. Private channel: A single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata* [J]. Funct Ecol, 2009, 23(5): 941–950.
- [22] 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.
- [23] Khadari B, Gibernau M, Anstett M C, et al. When figs wait for pollinators: The length of fig receptivity [J]. Amer J Bot, 1995, 82(8): 992–999.