

爱玉子花序挥发物成分以及对其传粉小蜂的吸引作用

陈友铃*, 吴文珊

(福建师范大学生命科学院, 福州 350108)

摘要: 利用动态顶空吸附法和 GC-MS 分析, 研究接受期以及传粉或产卵 5d 后爱玉子 (*Ficus awkeotsang*) 雌、雄隐头花序挥发物成分。研究结果表明: 爱玉子隐头花序挥发物的组成成分复杂, 种类繁多, 主要成分是对传粉小蜂具有显著吸引作用的芳樟醇。组成雌、雄花序的接受期挥发物信号的化合物种类与数量不同, 但两者之间的共有化合物却占花序挥发物总量的 70% 以上, 且接受期雌、雄花序挥发物组成比例相似, 小蜂无法通过花序挥发物信号的差异, 区别雌、雄花序, 从而支持“榕树雌、雄花序接受期挥发物存在相互模拟现象”的假说。爱玉子传粉(或产卵)前后花序挥发物信号发生变化, 表现在花序在传粉(或产卵)后, 一些挥发性化合物在榕果中消失或相对含量减少(如芳樟醇), 有些化合物的相对含量增加(如苯甲酸甲酯), 并出现新的化合物(如 2-乙基己醇); 在化合物组成上, 萜类化合物相对含量下降, 芳香族化合物、脂肪族化合物相对含量上升。嗅觉仪实验表明爱玉子接受期雌、雄花序挥发物对其传粉榕小蜂有极显著的吸引作用, 而传粉(或产卵)5d 后的雌、雄花序挥发物对传粉榕小蜂有显著的趋避作用。传粉小蜂对雌、雄接受期花序挥发物的选择没有偏向性。榕果通过挥发物的释放量和成分的改变反映出花发育与被授粉(被产卵)状况, 传粉小蜂通过接收榕果发出的化学信息, 判断选择适合的寄主。研究对于爱玉子的高产栽培以及植物与昆虫专性共生化学生态学机制的理论研究具有重要的意义。

关键词: 动态顶空吸附法; 爱玉子; 薜荔榕小蜂; 挥发物成分; 化学生态学

Volatile compounds from the syconia of *Ficus awkeotsang* Makino and their attractiveness to pollinator wasps

CHEN Youling*, WU Wenshan

College of Life Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China

Abstract: Volatile compounds from the female/male syconia of *Ficus awkeotsang* Makino in the receptive phase and on the fifth day after pollination/parasitization were collected by dynamic headspace adsorption and analyzed by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). The results showed that the volatile compound profiles of figs were complex, consisting of various compositions; the main component was linalool, which significantly attracts wasps. Although the numbers and types of volatile compounds from male and female syconia proved to be different in the receptive phase, more than 70% of the total were common with similar proportions between them, making fig wasps unable to distinguish them according to their volatile compounds. This supports the hypothesis that the volatile compounds of male and female syconia simulate each other in the receptive phase. The volatile compound profiles of figs changed after pollination/parasitization, with some components disappeared or reduced in amounts (e. g. linalool), while some others increased in amount (e. g. benzoic acid, methyl ester) and some new compositions emerged (e. g. 1-hexanol, 2-ethyl-). Generally, the relative content of terpenes decreased, while that of benzenoids and fatty acid derivatives increased. Olfactometer experiments showed that the volatile compounds of female and male syconia in receptive phase significantly attracted pollinating wasps, while those in the phase of 5 days after pollination or parasitization exhibited significant repellent effect on pollinating wasps. Pollinating wasps displayed similar preference to female and male receptive syconia. The changes in quantity and composition of the volatile compounds could reflect the situations of flower development and pollination or oviposition, which

基金项目: 福建省科技厅重点资助项目 (No. 2008I0014)

收稿日期: 2009-09-17; 修订日期: 2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenyouling2000@126.com

would help pollinating wasps to choose the proper hosts. The results would be of great significance on the high-yield cultivation of *F. awkeotsang* and the theoretical study on the mechanism of chemical ecology of species-specific mutualisms between fig and their pollinating wasps.

Key Words: dynamic headspace adsorption method; *Ficus awkeotsang* Makino; *Wiebesia pumilae* (Hill) Wieb.; volatile components; chemical ecology

爱玉子(*Ficus awkeotsang* Makino)为桑科榕属攀援灌木,是我国特产植物。20 世纪 80 年代,台湾科学家为爱玉子野生驯化与立地栽培付出大量心血,并取得了丰硕的成果,1994 年爱玉子作为台湾名优特果树引进大陆,目前在我国长江以南地区广为栽培,爱玉子瘦果作为低脂食品研发的重要资源而倍受关注,市场前景广阔^[1]。爱玉子的栽培极为独特,即爱玉子雌雄异株,必须依靠榕小蜂为其传粉,雄花期的雄花序口开裂,雌榕小蜂出飞,而接受期的雌、雄花序口开放,释放挥发物,吸引榕小蜂进入雌花序中传粉或进入雄花序中产卵。爱玉子雌花序必须由小蜂为其传粉方可产生种子;小蜂也必须在雄花序的瘦花内产卵才能完成其生活史,接受期花序的进蜂数量决定了雌花序的结实率以及雄花序中榕小蜂的后代数量。没有小蜂访问的花序就会凋落,严重影响爱玉子的产量^[2-4],由此也说明了传粉榕小蜂对寄主(爱玉子)的准确定位是这种共生关系存在的前提。复杂的环境条件、特殊的花期限制以及传粉者存活时间的短暂决定了传粉榕小蜂的迅速、正确定位,无论对于传粉者自身,还是与其共存的寄主爱玉子,都是关系到后代繁衍的关键问题。目前已有许多实验结果表明榕树花序释放的特殊的挥发性化合物,与传粉小蜂对其寄主的化学识别和定位紧密相关^[5-10],但由于植物的挥发性成分比较复杂,对传粉昆虫具有引诱活性的挥发物成分难以确定,花序发育的不同时期挥发性成分是否发生变化,雌雄异株型榕树的雌花序与雄花序间的挥发性成分有何异同,都有待进一步深入研究。本实验利用动态顶空吸附法收集爱玉子雌、雄隐头花序传粉前后的挥发物,并通过气-质联用仪进行成分分析,探讨爱玉子花序挥发物吸引传粉者的成分特异性,雌、雄花序之间挥发物成分的异同,以及传粉(或产卵)前后花序挥发物成分的变化,同时利用 Y 型嗅觉仪测定传粉小蜂对爱玉子接受期和间花期(传粉或产卵 5 天后)花序挥发物的行为反应,以期对植物与昆虫专性共生关系的化学生态学机制的理论研究和爱玉子的高产栽培提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 爱玉子花序

供试植株位于福建省福州市城门镇石步乡(119°31'E, 26°05'N)以及福建省莆田市大洋乡可山村(118°55'E, 25°31'N),对发育同期的花序进行标记和套袋,并定期进行形态学观察,适时采气、采集。

1.1.2 薜荔榕小蜂

采集接近出蜂的爱玉子雄花期花序,用 100 目纱网袋套袋,带回实验室水培观察,待其自然出蜂。选取当日出飞的活力强健的小蜂用于实验。

1.2 挥发物采集方法

2007 年 3 月至 2009 年 5 月定期对爱玉子花序进行形态观察并记录,在爱玉子花序发育未进入接受期(此期榕树植物花序内的雌花发育成熟,可接受小蜂传粉或产卵。)就进行套袋,防止传粉小蜂(薜荔榕小蜂 *Wiebesia pumilae* (Hill) Wieb.)进入花序内。待花序发育进入接受期(套袋外苞口处停集有传粉小蜂,或可闻到花序的芬芳气味时),进行接受期花序挥发物采集。挥发物采集完毕,对接受期花序进行人工放蜂(每次放入 1 只榕小蜂,待小蜂进入花序苞口 10min 后,再放入第 2 只,以此类推。每个花序共放入 10 只小蜂),放蜂结束后对花序进行套袋,5d 后再收集挥发物 1 次。

采用活体植株动态顶空吸附法采集挥发物,双泵(采样仪为 QC-2 型,购自北京市劳保所科技发展有限公司

司)循环采气,采样袋和管连接为特氟隆(聚四氟乙烯 PTEE,美国 PL 公司)材料。吸附剂选用 Tenax TA (60—80 目,美国 SUPELCO 公司),活化后烘干装柱,每柱装吸附剂 200mg,吸附 8h (10 个花序),空气流速 100—150mL/min;样品置于 -18℃ 冰箱中保存。采气一般选择在晴天进行,气温在 22—28℃ 之间,在 6:00—18:00 时段内完成。实验重复 3 次,并做 3 种对照组实验:(1)选取未受粉接受期雌花序或未产卵接受期雄花序(含枝、叶)为对照,花序数量同实验组;(2)选取同期无花序生长的果枝作为对照,枝条数目同实验组;(3)以空采集袋(无花序、无枝条)为对照组。

1.3 挥发物的分析方法

采用美国 Finnigan 公司制造的 TraceDSQ 高性能气相色谱-质谱联用仪进行挥发物成分分析。

TCT 条件:预吹扫 2min,阱温 180℃;吹扫 2min,阱温 180℃;吹扫干燥 2min,阱温 35℃;预脱附 1min,温度升至 200℃;脱附 2min,保持温度 200℃;干燥阱 5min,温度 300℃。

气相色谱条件:采用 TR-35ms 色谱柱(柱长 30m 内径 0.25mm,液膜厚度 0.25μm),进样口温度为 240℃,起始柱温为 100℃,保持 5min,以每分钟 5℃ 升至 210℃ 保持 13min,载气为氦气,纯度大于 99.999%,流速 1mL/min,不分流进样。

质谱条件:电离方式 EI,电离能量 70eV,阱温 180℃,阱外套温度 40℃,传输线温度 250℃,采用全谱扫描,扫描范围为 50—650m/z。化合物成分的判断是根据计算机提供的质谱峰图在质谱库中进行检索。谱图检索采用 NIST 谱库进行检索,并以保留时间为依据将报告保存在文档中。用色谱峰面积归一化法定量计算得各挥发性成分的相对百分含量。

1.4 爱玉子传粉小蜂行为反应测定

参考王建武等^[11]的方法进行测定。采用自行设计的玻璃 Y 型嗅觉仪测定爱玉子传粉小蜂对不同类型爱玉子花序挥发物的行为反应。Y 型嗅觉仪臂长 20cm,内径 1cm,两臂夹角 90°,柄长 15cm,管柄上离夹角 10cm 处连接有 5cm 长的释放管。每个管臂用 Teflon 管各接一味源瓶,进入味源瓶的空气先经活性炭过滤后再进入蒸馏水加湿瓶以净化和润湿空气,管柄接真空泵,调节抽气速率为 100—150mL/min。实验在完全遮光的室内进行。顶灯为 3 支 40W 平行灯管,室温(25 ± 2)℃,湿度 70%—75%。实验时间选择在昆虫活力较强的 12:00 之前。将待测雌蜂单个从释放管放入 Y 型嗅觉仪的管柄,记录进入两臂的小蜂数量,每只小蜂观察 5min。选择性的标准如下:当小蜂爬至超过某臂的 10cm 处,并持续 1min 以上者,记录小蜂对该臂的挥发物做出了选择。小蜂引入 5min 后没有做出选择的,则记为无反应。

处理组分别为(1)接受期雌花序与空白对照组;(2)接受期雄花序与空白对照组;(3)传粉 5d 后的雌花序与空白对照组;(4)产卵 5d 后的雄花序与空白对照组;(5)接受期雌花序与接受期雄花序;(6)接受期雌花序与传粉 5d 后的雌花序(7)接受期雄花序与产卵 5d 后的雄花序。每处理组所用花序均为 2 个,每个花序的湿重为(46.12 ± 4.41)g。每处理组测 30 只小蜂,重复 6 次。每测定 3 只小蜂,调换两臂方向,每处理组测定分 5d 进行(即每组合每天测 6 只小蜂)。每处理组测定完毕须更换同样的 Y 型管、味源瓶和连接管,并用乙醇和双蒸水清洗并在 100℃ 恒温干燥箱中烘干 30min。运用 SPSS 软件(11.0 版)做数据统计分析。利用 χ^2 检验分析爱玉子传粉小蜂对花序挥发物反应的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 爱玉子隐头花序挥发物成分

利用动态顶空吸附法采集传粉前后爱玉子雌、雄隐头花序的挥发物,并通过气-质联仪进行成分分析,分析结果见表 1。在爱玉子接受期雌(雄)花序中分别分离鉴定了 22(13)种挥发性物质,在传粉(或产卵)5d 后的雌(雄)花序中分离鉴定了 18(23)种挥发性物质,主要为萜类化合物、脂肪族化合物、芳香族化合物和含氮化合物。

爱玉子花序挥发物的组成成分比较复杂,种类繁多,雌、雄花序传粉(或产卵)前后的挥发物成分中共有的化合物种类仅有 4 种(芳樟醇、苯甲酸甲酯、壬醛和顺- α , α -5-三甲基-5-乙基四氢化呋喃-2-甲醇),但共有

表 1 芫玉子隐头花序挥发物成分

Table 1 Relative content of volatile compounds from *F. avkeotsang syconia*

序号 No.	化合物 Compounds	化学式 Formula	相对含量 Relative content/%			
			接受期(♀) Receptive stage	传粉后 5d(♀) 5 days after pollination	接受期(♂) Receptive stage	产卵后 5d(♂) 5 days after parasitization
1	顺式-氧化芳樟醇 cis-Linaloloxide	C ₁₀ H ₁₈ O ₂	-	-	-	0.99
2	芳樟醇 Linalool	C ₁₀ H ₁₈ O	45.73	13.56	61.98	19.67
3	6-亚甲基-1,5,5-三甲基环己烯 1,5,5-Trimethyl-6-methylene-cyclohexene	C ₁₀ H ₁₆	-	-	2.79	-
4	(Z)-3,7-二甲基-1,3,6-十八烷三烯 1,3,6-Octatriene, 3,7-dimethyl-, (Z)-	C ₁₀ H ₁₆	-	25.30	-	-
5	α-萜澄茄烯 α-Cubebene	C ₁₅ H ₂₄	0.97	-	-	0.76
6	古巴烯 Copaene	C ₁₅ H ₂₄	1.02	-	-	1.25
7	反式-α-佛手烯 trans-α-Bergamotene	C ₁₅ H ₂₄	-	-	-	0.50
8	β-榄烯 Cyclohexane, 1-ethenyl-1-methyl-2,4-bis(1-methylethenyl)-, [1S-(1α,2α,4α)]-	C ₁₅ H ₂₄	0.68	-	-	-
9	长叶烯 1,4-Methanoazulene, decahydro-4,8,8-trimethyl-9-methylene-, [1S-(1α,3αα,4α,8αα)]-	C ₁₅ H ₂₄	6.99	-	0.48	10.23
10	石竹烯 Caryophyllene	C ₁₅ H ₂₄	1.65	-	-	1.27
萜类化合物种类 Number of terpenes compounds						
萜类化合物相对含量的总和 Total of average percent of terpenes compounds						
11	苯甲醚 Benzene, methoxy-	C ₇ H ₈ O	57.04	38.86	65.25	34.67
12	苄基氯 Benzyl chloride	C ₇ H ₇ Cl	2.97	-	-	-
13	1-甲基-2-(1-甲基乙基)-苯 Benzene, 1-methyl-2-(1-methylethyl)-	C ₁₀ H ₁₄	-	1.48	-	-
14	1,2-二甲基-4-乙基苯 Benzene, 4-ethyl-1,2-dimethyl-	C ₁₀ H ₁₄	-	4.27	-	-
15	1-亚甲基 1H-茚 1H-Indene, 1-methylene-	C ₁₀ H ₈	-	1.01	-	-
16	萘 Naphthalene	C ₁₀ H ₈	2.78	-	-	-
17	2-羟基苯甲酸甲酯 Benzoic acid, 2-hydroxy-, methyl ester	C ₈ H ₈ O ₃	-	2.79	-	-
18	苯甲酸甲酯 Benzoic acid, methyl ester	C ₈ H ₈ O ₂	-	-	2.24	1.60
19	乙酰乙酸酯 3(10)-Caren-4-ol, acetoacetic acid ester	C ₁₄ H ₂₀ O ₃	4.46	11.76	4.03	11.30
20	E-苯甲酸-2-己烯酯 E-2-Hexenyl benzoate	C ₁₃ H ₁₆ O ₂	-	2.11	-	-
芳香族化合物种类 Number of benzenoids compounds						
芳香族化合物相对含量的总和 Total of average percent of benzenoids compounds						
21	辛醛 Octanal	C ₈ H ₁₆ O	3	7	2	2
22	壬醛 Nonanal	C ₉ H ₁₈ O	10.21	25.14	6.27	12.90
23	癸醛 Decanal	C ₁₀ H ₂₀ O	-	-	-	4.70
24	2-异丙基-5-甲基-4-壬烯醛 2-Isopropenyl-5-methylhex-4-enal	C ₁₀ H ₁₆ O	4.21	8.43	7.50	7.16
25	2-乙基己醇 1-Hexanol, 2-ethyl-	C ₈ H ₁₈ O	1.72	1.64	-	0.76
			-	0.46	-	-
			-	15.00	-	17.64

续表

序号 No.	化合物 Compounds	化学式 Formula	相对含量 Relative content/%			
			接受期(♀) Receptive stage	传粉后 5d(♀) 5 days after pollination	接受期(♂) Receptive stage	产卵后 5d(♂) 5 days after parasitization
26	4-甲基-2-乙基-1-戊醇 1-Pentanol, 2-ethyl-4-methyl-	C ₈ H ₁₈ O	-	-	-	1.35
27	4-甲氧环庚三烯酮 4-Methoxytropone	C ₈ H ₈ O ₂	0.61	-	-	-
28	甲基庚烯酮 5-Hepten-2-one, 6-methyl-	C ₈ H ₁₄ O	0.67	-	-	-
29	1-甲基-4-(1-甲基乙烯基)环己醇 Cyclohexanol, 1-methyl-4-(1-methylethenyl)-	C ₁₀ H ₁₈ O	0.57	-	-	-
30	4,6,6-三甲基二环[3.1.1]庚-3-烯-2-醇 Bicyclo[3.1.1]hept-3-en-2-ol, 4,6,6-trimethyl-	C ₁₀ H ₁₆ O	-	0.98	-	-
31	5-氯戊-2-丁酯 5-Chloropentanoic acid, 2-butyl ester	C ₉ H ₁₇ ClO ₂	6.22	-	-	-
32	顺-α,α-5-三甲基-5-乙基四氢呋喃-2-甲醇 2-Furanmethanol, 5-ethenyltetrahydro-α,α,5-trimethyl-, cis-	C ₁₀ H ₁₈ O ₂	4.98	6.96	9.91	2.22
33	E,E-2,6-二甲基-1,3,5,7-辛四烯 2,6-Dimethyl-1,3,5,7-octatetraene, E,E-	C ₁₀ H ₁₄	-	-	1.67	-
34	1,8-萆二烯醇 p-Mentha-1(7),8(10)-dien-9-ol	C ₁₀ H ₁₆ O	-	-	0.74	-
35	2-甲氧基甲烯基二环[2.2.2]辛-5-烯 Bicyclo[2.2.2]oct-5-ene, 2-methoxymethylene-	C ₁₀ H ₁₄ O	3.07	-	-	-
36	(E)-2-癸烯-1-醇 2-Decen-1-ol, (E)-	C ₁₀ H ₂₀ O	-	-	-	1.57
37	10-十一炔-1-醇 10-Undecyn-1-ol	C ₁₁ H ₂₀ O	-	1.28	-	-
38	月桂烷 Dodecane	C ₁₂ H ₂₆	-	-	-	9.91
39	2-乙基环己醇 2-Ethylcyclohexanol	C ₈ H ₁₆ O	4.77	-	-	-
40	2,2,6-三甲基-6-乙烯基-2,3(4)-二氢吡喃酮 2H-Pyran-3(4H)-one, 6-ethenylidihydro-2,2,6-trimethyl-	C ₁₀ H ₁₆ O ₂	-	-	6.55	-
41	E-9-十四碳烯醛 E-9-Tetradecenal	C ₁₄ H ₂₆ O	-	-	-	1.72
42	(Z)-2-己烯-1-醇 2-Hexen-1-ol, (Z)-	C ₆ H ₁₂ O	-	-	-	0.82
43	十一烷 Undecane	C ₁₁ H ₂₄	1.01	-	-	-
44	十三烷 Tridecane	C ₁₃ H ₂₈	-	0.87	1.14	0.72
45	2,4,4-三甲基-3-(3-甲基丁基)-2-环己烯酮 2,4,4-Trimethyl-3-(3-methylbutyl)cyclohex-2-enone	C ₁₄ H ₂₄ O	-	-	-	2.77
46	3,7,11-三甲基-1-十二醇 1-Dodecanol, 3,7,11-trimethyl-	C ₁₅ H ₃₂ O	-	-	-	0.49
47	2,6,10-三甲基十二烷 Dodecane, 2,6,10-trimethyl-	C ₁₅ H ₃₂	0.79	-	-	0.58
48	5-丙基癸烷 Decane, 5-propyl-	C ₁₃ H ₂₈	0.98	-	-	-
	脂肪族化合物种类 Number of fatty acid derivatives compounds		12	8	6	14
	脂肪族化合物相对含量的总和 Total of average percent of fatty acid derivatives compounds		29.6	35.62	27.51	52.41
49	4-(2,5-二氢-3-甲氧基)正丁胺 4-(2,5-Dihydro-3-methoxyphenyl)butylamine	C ₁₁ H ₁₉ NO	-	0.37	-	-
50	5-(对氨基苯基)-4-(4-双苯基)-2-氨基噻唑 5-(p-Aminophenyl)-4-(4-biphenyl)-2-thiazolamine	C ₃₁ H ₁₇ N ₃ S	-	-	0.26	-
51	3-苯基-3-哌啶基-苯丙酮 Propiophenone, 3-phenyl-3-piperidino-	C ₂₀ H ₂₃ NO	3.15	-	0.71	-
	含氮化合物种类 Number of nitrogen containing compounds		1	1	2	0
	含氮化合物相对含量的总和 Total of average percent of nitrogen containing compounds		3.15	0.37	0.97	0

注:表中“-”表明是没有该化合物或是含量难以检测到

化合物在挥发物总量中占有相当大比例(40%—83%),同时,也可以看出不同性别的花序之间,以及同一性别传粉前后花序挥发物均含有一定数量的特有化合物。

2.2 爱玉子花序挥发物对其传粉榕小蜂的吸引作用

采用 Y 型嗅觉仪测试了不同类型爱玉子花序挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用(图 1),结果表明,与空白对照相比,爱玉子接受期雌、雄花序挥发物对其传粉榕小蜂有极显著的吸引作用,而传粉(或产卵)5d 后的雌、雄花序挥发物对传粉榕小蜂有显著的趋避作用;由此说明传粉或产卵使花序挥发物组成发生改变,从而改变了对榕小蜂的吸引作用。

实验表明,与空白对照比较,爱玉子雌、雄隐头花序对传粉榕小蜂均具有极显著的吸引作用,但将雌、雄隐头花序分别放入 Y 型嗅觉仪两侧的气味瓶中时,雌、雄花序对传粉榕小蜂的吸引性没有显著差异($P = 0.06$),表明雌、雄隐头花序的挥发物成分可能存在相似性,传粉榕小蜂对雌、雄花序挥发物成分的选择没有偏向性。

3 讨论

3.1 爱玉子花序挥发物信号特征

昆虫寻找寄主植物的定位过程依赖于植物释放的挥发性化合物^[6-9,12]的观点已不容置否,但由于植物的挥发性成分比较复杂,对传粉昆虫具有引诱活性的成分究竟是复杂的花序挥发性成分中的某一种^[13],或是其中的少数几种^[14-15],还是各种挥发性成分严格按一定浓度和比例组成的化学图谱^[16-20],目前尚无定论。作者通过嗅觉仪检测实验表明爱玉子接受期花序挥发物中的共有化合物苯甲酸甲酯对传粉小蜂没有吸引作用,高浓度时有显著的趋避作用,显然并不是接受期花序挥发物的所有成分对小蜂都具有吸引作用。芳樟醇是爱玉子花序挥发物的主要成分,且在传粉前后其相对含量发生明显变化,嗅觉仪检测实验以及野外诱捕实验均表明多种榕小蜂对芳樟醇具有显著的趋向性^[21-22],因此芳樟醇可能是爱玉子花序挥发物中吸引传粉榕小蜂的主要物质,但芳樟醇常见于榕果花序挥发物以及许多显花植物花卉香气成分中^[7],因此,寿命短暂的小蜂在复杂的环境以及特殊的花期限限制条件下,若仅仅依靠某种或几种化合物的吸引力,难以实现对寄主快速、准确的定位,更难以形成严格对应的榕-蜂共生关系。作者认为爱玉子复杂的接受期花序挥发物中的某些成分对小蜂具有显著的吸引作用,并按一定浓度和比例组成化学图谱形成爱玉子花序的识别特征。小蜂受花序吸引性挥发物吸引,并根据花序挥发物的特异性将爱玉子与其他种类的榕果区别开来,同时还能区别出同一种榕果的不同发育时期,实现对爱玉子的识别与定位。

3.2 雌、雄花序挥发物信号的比较

组成雌、雄花序的挥发物信号的化合物种类与数量不同,但少量共有的化合物却占花序挥发物总量的较大部分,接受期雌、雄花序共有挥发物成分(芳樟醇、苯甲酸甲酯、壬醛、顺- α , α -5-三甲基-5-乙基四氢化呋喃-2-甲醇、长叶烯、3-苯基-3-哌啶基-苯丙酮)占花序挥发物总量 70% 以上,传粉 5d 后的花序共有挥发物成分(芳樟醇、2-乙基己醇、苯甲酸甲酯、壬醛、顺- α , α -5-三甲基-5-乙基四氢化呋喃-2-甲醇、癸醛、十三烷)有所下降,但仍占花序挥发物总量的 60% 左右,同时,接受期雌、雄花序挥发物组成比例相似,依次为萜类化合物 > 脂肪族化合物 > 芳香族化合物 > 含氮化合物;接受期雌、雄隐头花序均以萜类化合物为主要成分,而在萜类化合物中芳樟醇的相对含量最高;传粉后花序挥发物在组成比例上的变化也存在高度的相似性,即萜类化合物相对含量下降,脂肪族化合物相对含量升高;因此认为爱玉子雌、雄花序挥发物成分特点充分支持了“榕树植物雌雄花序挥发物相互模拟”假说^[18-19, 23-24],同时,嗅觉仪检测实验也证明了爱玉子传粉小蜂无法通过花

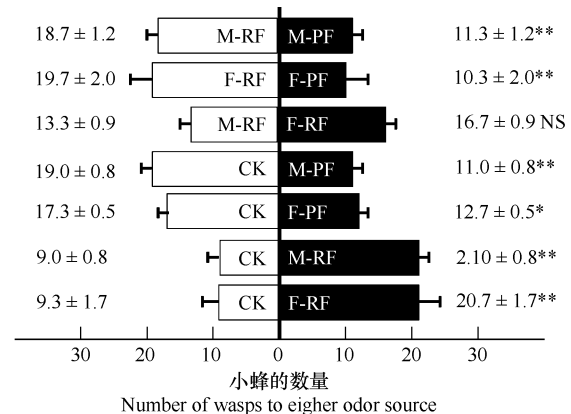


图 1 在嗅觉仪实验中传粉榕小蜂对花序挥发物的反应

Fig. 1 The response of female *W. pumilae* to syconia volatile compounds in olfactometry experiments

注:图中数据为平均数 ± 标准误差。* 有显著性差异(χ^2 检验, $P < 0.05$), ** 有极显著性差异(χ^2 检验, $P < 0.01$), NS 代表无显著性差异; F-RF: 接受期雌花序; M-RF: 接受期雄花序; F-PF: 传粉后的雌花序; M-PF: 产卵后的雄花序; CK: 对照组

序挥发物信号的差异,区别雌、雄花序。在雌雄异株种类中,由于雌株必须吸引小蜂为其传粉,使榕树得到延续,而传粉小蜂只能在雄花序中产卵,才能繁衍自身的后代,于是在雌雄异株的榕树和传粉小蜂之间不可避免地发生了繁殖利益的冲突,自然选择使传粉小蜂尽量避免进入雌榕果,而同时雌花序会释放与雄花序相似的挥发物信号吸引传粉小蜂,以确保小蜂进入雌榕果内为它们的花朵传粉^[25]。

3.3 传粉(或产卵)前后挥发物信号的比较

首先,爱玉子花序挥发物的组成化合物种类和数量发生变化。雌花序的挥发物的组成化合物数量在接受期为 22 种,传粉后减少为 18 种,雌花序传粉前后挥发物中共有化合物只有 5 种,主要是萜类化合物和脂肪族化合物的种类均减少了 4 种,而芳香族化合物的种类增加了 4 种;雄花序的挥发物的组成化合物数量在接受期为 13 种,传粉后为 23 种,雄花序传粉前后挥发物中共有化合物只有 7 种,主要是脂肪族化合物和萜类化合物的种类分别增加了 8 种和 4 种,而仅有的 2 种含氮化合物消失。其次,爱玉子花序挥发物组成比例发生变化,雌、雄花序挥发物在传粉(或产卵)后萜类化合物相对含量下降,芳香族化合物和脂肪族化合物的相对含量上升,其中变化最为明显的是对小蜂具有引诱作用的芳樟醇的相对含量减少,以及对小蜂可能产生趋避作用的苯甲酸甲酯的相对含量增加。嗅觉仪实验也表明,爱玉子接受期雌、雄花序挥发物对其传粉榕小蜂有极显著的吸引作用,而传粉(或产卵)5 天后的雌、雄花序挥发物对传粉榕小蜂有显著的趋避作用。榕果在授粉(或产卵)后花序挥发物信号发生改变的目的是为了限制小蜂进入已有传粉者的花序,传粉(或产卵)后花序减少或停止释放对小蜂具有引诱作用的挥发物,增加释放对小蜂可能产生趋避作用的挥发物是为了减少小蜂的无效拜访,增加其它未授粉花的被授粉机会。榕果有可能是通过挥发物的释放量和成分的改变反映出花发育与被授粉(被产卵)状况,传粉小蜂通过接收榕果发出的化学信息,判断选择适合的寄主,同时识别寄主的不同发育时期。

致谢:感谢福建省福州市南屿台湾爱玉子研究基地,闽台科技农业仙嶺生态研究基地、福州市农业科学研究所和闽侯县鸿尾山下山坪种养综合场爱玉子栽培基地为本研究提供的帮助。

References:

- [1] Wu W S, Lin W, Lin Y, Zheng C F, Chen Y L, Liu L. A study on nutritive composition of the achenia of *Ficus awkeotsang* Makino. *Journal of Fujian Normal University*, 2008, 24(6): 84-88.
- [2] Wu W S, Chen Y L. Comparison of reproduction ecology of different *Ficus awkeotsang* strains. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(10): 4692-4702.
- [3] Chen Y, Li H Q, Ma W L. Pollination ecology of cultivated *Ficus pumila* var. *awkeotsang*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(12): 2403-2407.
- [4] Chen Y, Li H Q, Ma W L. Biological features of syconia of *Ficus pumila* var. *awkeotsang*. *Journal of Jishou University*, 2002, 23(4): 19-21.
- [5] Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey J E. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1994, 70(2): 185-191.
- [6] Grison-Pigé L, Bessi re J M, Hossaert-McKey M. Specific attraction of fig-pollinating wasps, role of volatile compounds released by tropical figs. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28(2): 283-295.
- [7] Grison-Pigé L, Hossaert-McKey M, Greeff J M, Bessi re J M. Fig volatile compounds — a first comparative study. *Phytochemistry*, 2002, 61: 61-71.
- [8] Borges R M, Bessière J M, Hossaert-McKey M. The chemical ecology of seed dispersal in monoecious and dioecious figs. *Functional Ecology*, 2008, 22(3): 484-493.
- [9] Compton S G, Ellwood M D, Davis A J, Welch K. The flight heights of Chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) in a lowland bornean rain forest: fig wasps are the high fliers. *Biotropica*, 2000, 32(3): 515-522.
- [10] Song Q S, Yang D R, Zhang G M, Yang C R. Volatiles from *Ficus hispida* and their attractiveness to fig wasps. *Journal of Chemical Ecology*, 2001, 27(10): 1929-1942.
- [11] Wang J W, Zhou Q, Xu T, Luo S M. Roles of volatile infochemicals and learning behavior in the host selection process of *Anastatus japonicus*. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1791-1797.
- [12] Gibernau M, Hossaert-McKey M. Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? *Ecoscience*, 1998, 5(3): 306-311.
- [13] Chen C, Song Q S, Proffit M, Bessi re J M, Li Z B, Hossaert-McKey M. Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator

- attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, 2009, 23(5): 941-950.
- [14] Visser J H. Host odor perception in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 1986, 31: 121-144.
- [15] Bergstrom G. On the role of volatile chemical signals in the evolution and speciation of plants and insects: Why do flowers smell and why do they smell differently? //Labeyrie V., Fabres G., Lachaise eds. *Insects-Plants*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1987: 321-327.
- [16] Du Y J, Yan F S. The role of plant volatiles in tritrophic interactions among phytophagous insects, their host plants and natural enemies. *Acta Entomologica Sinica*, 1994, 37(2): 233-250.
- [17] Grison L, Edwards A A, Hossaert-McKey M. Interspecies variation in floral fragrances emitted by tropical *Ficus* species. *Phytochemistry*, 1999, 52: 1293-1299.
- [18] Grison-Pig L, Bessière J M, Turlings T C, Kjellberg F, Roy J, Hossaert-McKey M. Limited interspecific mimicry of floral odour in *Ficus carica*. *Functional Ecology*, 2001, 15: 551-558.
- [19] Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey J E. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1994, 70: 185-191.
- [20] Proffitt M, Schatz B, Bessière J M, Chen C, Soler C, Hossaert-McKey M. 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*, 2008, 45: 15-24.
- [21] Chen C, Song Q S. Responses of the pollinating wasp *Ceratosolen solmsi marchali* to odor variation between two floral stages of *Ficus hispida*. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34: 1536-1544.
- [22] Chen C, Song Q S, Zhang G M, Peng Y Q, Wang Q Y, Yang D R. Chemical attraction of fig volatiles to their pollinating fig wasps. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2794-2798.
- [23] Kjellberg F, Gouyon P H, Ibrahim M, Raymond M, Valdeyron G. The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators; a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution*, 1987, 41(4): 693-704.
- [24] Boomsma J J, Grafen A. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *Journal of Evolutionary Biology*, 1991, 3: 383-407.
- [25] Anstett M C, Hossaert-McKey M, Kjellberg F. Figs and fig pollinators: evolutionary conflict in a coevolved mutualism. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12(3): 94-99.

参考文献:

- [1] 吴文珊, 林玮, 林原, 郑翠芳, 陈友铃, 刘亮. 爱玉子瘦果营养成分的研究. *福建师范大学学报*, 2008, 24(6): 84-88.
- [2] 吴文珊, 陈友铃. 爱玉子不同品系繁殖生态学的比较. *生态学报*, 2008, 28(10): 4692-4702.
- [3] 陈勇, 李宏庆, 马伟梁. 栽培爱玉的传粉生态. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2403-2407.
- [4] 陈勇, 李宏庆, 马伟梁. 爱玉隐头花序的生物学特性. *吉首大学学报*, 2002, 23(4): 19-21.
- [11] 王建武, 周强, 徐涛, 骆世明. 挥发性信息化合物与学习行为在平腹小蜂寄主选择过程中的作用. *生态学报*, 2003, 23(9): 1791-1797.
- [16] 杜永均, 严福顺. 植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理. *昆虫学报*, 1994, 37(2): 233-250.
- [22] 陈春, 宋启示, 张光明, 彭艳琼, 王秋艳, 杨大荣. 榕果挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用. *生态学报*, 2004, 24, (12): 2794-2798.