

雌花期榕小蜂进入榕果的行为及其活动时间^{*}

侯堂云¹ 赵 焱^{1,2} 彭艳琼¹ 杨大荣^{1**}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

Behavior and the time of being active of internal ovipositing fig wasps in female floral phase. HOU Tang-Yun¹, ZHAO Yi^{1,2}, PENG Yan-Qiong¹, YANG Da-Rong^{1**} (1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract In Xishuangbanna, both *Eupristina* sp. and *Diaziella yangi* enter the fig of *Ficus curtipes* to reproduce offspring and pollinate the *Ficus* host. Their behaviors of visiting and entering the receptive fig were comparatively studied, and further their active time inside the fig was also investigated. The results showed that these two wasp species had intra-specific fighting behavior when they looked for the ostiole, and the fight of *D. yangi* was more drastic. However, there was no inter-specific fight between *Eupristina* sp. and *D. yangi*. In all cases the two wasps entered the figs on the same day, *D. yangi* entered the fig always later than *Eupristina* sp. When the wasps looked for and entered the ostiole, *Eupristina* sp. spent more minutes than *D. yangi*. Inside the fig, oviposition and pollination period of *Eupristina* sp. and *D. yangi* were similar, which it was at most three days. *Eupristina* sp. and *D. yangi* showed some similar biological traits in the female floral phase, which is possibly resulted from long-term coevolution between the two wasps and *Ficus* host.

Key words *figus*, fig wasps, female floral phase, biology

摘 要 在西双版纳,钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp. 和杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi* 均在雌花期进入钝叶榕果内繁殖和传粉,比较研究它们进入榕果的行为和活动时间。结果显示:在搜寻苞片处进蜂口时,2种榕小蜂的种内均出现打斗行为,并且杨氏榕树金小蜂的打斗更为激烈,但种间没有打斗行为发生,杨氏榕树金小蜂总是等待钝叶榕传粉榕小蜂先期进入榕果,然后才跟随着进入。在搜寻和进入苞片口通道阶段,钝叶榕传粉榕小蜂均比杨氏榕树金小蜂花费较长时间;而在果腔内产卵、传粉的时间,2种榕小蜂均最多不超过3 d。相似的进蜂过程和活动时间,可能是2种榕小蜂与寄主榕树长期协同进化的结果。

关键词 榕树,榕小蜂,雌花期,榕小蜂生物学

榕小蜂为榕树传粉,榕树又为榕小蜂提供榕小蜂繁殖场所,两者繁殖上互相依赖,这种互惠共生的关系早在白垩纪时期就已建立,长期协同进化至今,已发展到高度专一,互不可缺的阶段,被认为是动植物界协同进化历史最悠久,关系最密切的共生伙伴^[1]。榕树与其传粉榕小蜂主要是通过化学物质联系,在榕树雌花期,开放的雌花能释放出特殊的气味吸引专一的榕小蜂,长期适应性选择,每种花散发的挥发性次生物质已具有固定的组分和浓度比例,只对其专一的传粉小蜂有刺激、引诱作用^[2,3]。

榕果内除了有传粉榕小蜂外,还寄生着很

多非传粉小蜂,这里所有隶属于榕小蜂科 Agaonidae 的小蜂被称为传粉榕小蜂,它们都是通过顶生苞片通道进入榕果果腔里产卵、繁殖后代。其它的小蜂被统称为非传粉小蜂,决大多数的非传粉小蜂是在果壁外产卵,只有少量形态上与传粉榕小蜂发生趋同演化的金小蜂科 Pteromalidae 部分种类能进入果腔产卵,它们只

^{*}中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目 (082 Y051 K01)。

^{**}通讯作者, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期:2008-07-17,修回日期:2008-08-19

分布在非洲大陆、亚洲至澳大利亚一带的热带、南亚热带区域^[4]。*Diaziella* 是其中的一个属, 目前已知该属有 14 种小蜂, 仅分布于亚洲至澳大利亚区域, 西双版纳热带地区有 2 种^[5]。寄生于钝叶榕果内的杨氏榕树金小蜂相似于其钝叶榕传粉榕小蜂, 在雌花期进入榕果内繁殖后代, 并且能有效地为榕树传粉^[6], 这为比较研究果内不同繁殖蜂之间的生物学提供了契机, 本研究将针对雌花期 2 种榕小蜂访果、进果的行为, 以及在果内活动的时间进行比较研究。

1 材料和方法

1.1 材料

钝叶榕和进入果腔内繁殖的 2 种榕小蜂——钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp. 和杨氏榕树金小蜂 *Diaziella yangi*。

1.2 方法

在榕果发育的花前期, 用绢纱网袋 (20 cm × 20 cm, 120 筛目) 隔离榕果, 防止其它昆虫干扰, 当榕果发育到雌花期时, 开始接蜂试验, 此期的榕果顶生苞片口变松, 外苞片新鲜无创伤痕迹。准备接蜂时, 首先从其它树上采摘钝叶榕的雄花期果, 放置于绢纱网做成的羽化袋里, 让榕小蜂羽化后自然进入袋内, 然后到试验树下及时进行接蜂试验。在观察钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂的进蜂顺序时, 发现杨氏榕树金小蜂必须依赖钝叶榕传粉榕小蜂的先期进入, 然后该种才选择进入, 因此, 我们先放入钝叶榕传粉榕小蜂, 当钝叶榕传粉榕小蜂进入后, 再放杨氏榕树金小蜂。具体的接蜂方法是: 先移走隔离袋, 挑选适合接蜂的雌花期榕果, 之后把钝叶榕传粉榕小蜂的雌蜂引到榕果果壁上, 果壁上接蜂的位置离顶生苞片口约 5 mm, 让榕小蜂自由搜寻苞片口通道, 记录搜寻时间, 当看到榕小蜂的头部进入第 1 片顶生苞片时, 记录进入开始时间, 当榕小蜂的身体完全进入顶生苞片时, 再记录进入完成时间。然后杨氏榕树金小蜂的雌蜂被引放到榕果壁上, 同样让其自由搜寻苞片口通道, 记录搜寻时间, 当看到其头部进入第 1 片顶生苞片时, 记录进入开始

时间, 当其身体完全进入顶生苞片时, 再记录进入完成时间。并对搜寻、进蜂过程拍照记录。每个榕果只放 1 头钝叶榕传粉榕小蜂和 1 头杨氏榕树金小蜂, 共完成 30 个榕果。在接蜂完成后的第 24 h、第 30 h 和第 50 h, 分别采摘 10 个已接蜂果, 检查果腔内小蜂的活动情况, 记录果腔内活蜂和死亡蜂的个体数量。

1.3 数据分析

采用非参数检验中 2 个独立样本检验的方法, 比较钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂搜寻和进入顶生苞片的时间差异。

2 结果与分析

2.1 榕小蜂进入榕果的行为

当钝叶榕的榕果发育到直径约 11~12 mm 时, 榕果进入雌花期, 果腔内成熟开放的雌花将释放出特殊的气味, 吸引钝叶榕传粉榕小蜂前来传粉。钝叶榕传粉榕小蜂借助特殊的气味找到榕果后, 便着落果表面, 寻找进入果腔的苞片通道。在果壁上, 榕小蜂一边爬行, 一边用触角敲打、探寻, 当寻找到顶生苞片区时, 爬行速度减慢, 并迂回在苞片区搜寻进入点。当第 1 块苞片口被找到, 并有所松动后, 榕小蜂使用触角柄节的末端进行定位, 撬开第 1 块苞片, 随后头部、胸部和腹部沿着第 1 苞片口裂缝进入苞片, 头部进入的初期看似很费劲, 一旦头部完全进入, 胸腹部将很快进入苞片, 消失于眼前 (封三彩版 V: 图 1)。第 1 块苞片边缘处留下 1 条经摩擦损伤后形成白色的痕迹 (封三彩版 V: 图 2A), 随着时间推移, 白色痕迹将变深、变暗。

在钝叶榕上一种杨氏榕树金小蜂也进入榕果的果腔内繁殖, 它相似于钝叶榕传粉榕小蜂, 利用钝叶榕雌花释放的气味找到雌花期榕果, 并与传粉榕小蜂同一天访问、进入雌花期榕果。然而杨氏榕树金小蜂不能独立进入雌花期榕果, 它必须等待钝叶榕传粉榕小蜂进入一个榕果过后, 它才跟随着进入这个榕果。它与钝叶榕传粉榕小蜂有相同的搜寻、进入榕果的行为, 它沿钝叶榕传粉榕小蜂经过的苞片口通道进入榕果, 因此进入过程显得较为轻松, 进入苞片的

速度很快,进蜂完成后,一个明显的特征是:翅膀留在了进入的苞片口处(封三彩版 V:图 2B)。

在自然情况下,并不是每个榕果只有 1 只拜访的钝叶榕传粉榕小蜂,有时 2 头或几头雌蜂同时拜访 1 个榕果,在果壁上爬行,搜寻苞片口通道,通常在苞片口相遇(封三彩版 V:图 3A),钝叶传粉榕小蜂间有简单的打斗行为,弱者迅速撤退。同样地,2 头或多头杨氏榕小蜂也会同时拜访 1 个榕果,但要是 2 头杨氏榕树金小蜂在果上相遇,打斗非常激烈,对峙时间长(封三彩版 V:图 3B),往往是较量一番后,弱一方才离开。也有钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂同时拜访 1 个榕果的情形,此时,杨氏榕树金小蜂将放慢行动,等候钝叶榕传粉榕小蜂进入苞片口通道,然后它随之跟着进入苞片口通道,种间相遇,没有打斗行为。

2.2 榕小蜂搜寻顶生苞片口时间

钝叶榕传粉榕小蜂放置于雌花期果上后,搜索到顶生苞片处进蜂口的平均时间为 6.26 ± 0.91 (Mean $\pm$ SE, $n = 31$) min, 最短的搜寻时间有 1 min,最长的需要 18 min。而杨氏榕树金小蜂放于榕果上后,用于搜寻顶生苞片处进蜂口的时间为 1~7 min,平均为 2.73 ± 0.59 (Mean $\pm$ SE, $n = 11$) min,前者的平均搜索时间显著比后者长(Mann-whitney U test, $U = 92.50$, $P = 0.024$) (图 1)。

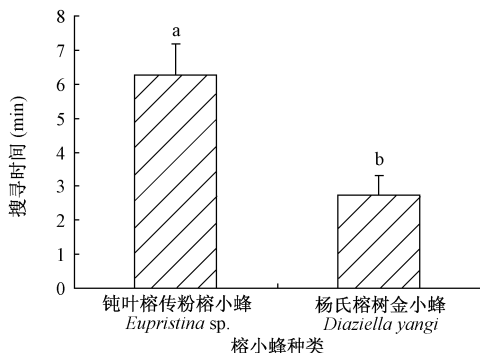


图 1 比较 2 种榕小蜂搜寻顶生苞片的时间

2.3 榕小蜂进入顶生苞片时间

钝叶榕传粉榕小蜂进入顶生苞片需要 1~11 min,平均 1.73 ± 0.20 (Mean $\pm$ SE, $n = 59$)

min。后来的杨氏榕树金小蜂就沿着钝叶榕传粉榕小蜂进入的位置钻入苞片通道,平均需要 1.34 ± 0.11 (Mean $\pm$ SE, $n = 29$) min,短至 1 min,长达 3 min。虽然杨氏榕树金小蜂进入苞片的时间略短,但是与钝叶榕传粉榕小蜂的进入时间相比,并没有显著差异(Mann-whitney U test, $U = 786.00$, $P = 0.448$) (图 2)。

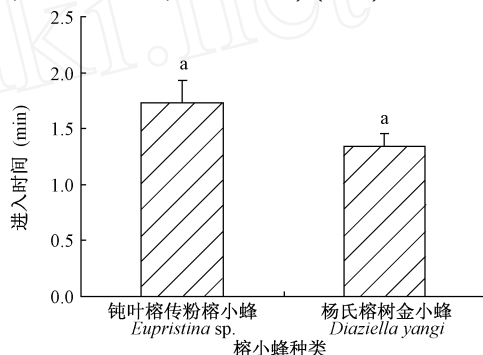


图 2 比较 2 种榕小蜂进入顶生苞片的时间

2.4 榕小蜂产卵、传粉时间

间隔榕小蜂进入顶生苞片通道后 24 h 检查,钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂均有 60 %在果腔内活动,说明这些榕小蜂在产卵或者是传粉。到第 30 个 h 再检查一批接蜂果,在果腔里,有 80 %的钝叶榕传粉榕小蜂和 40 %的杨氏榕树金小蜂仍然活着,它们仍然具有产卵和传粉的可能。到第 50 h 检查第 3 批接蜂果,2 种榕小蜂均只有 10 %的个体活着,所放的蜂大部分死于果腔里,说明钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏榕树金小蜂在果腔里产卵或传粉的时间最多就 3 d(表 1)。

表 1 比较 2 种榕小蜂产卵和传粉的时间

榕小蜂种类	成活比		
	24 h	30 h	50 h
钝叶榕传粉榕小蜂	0.6	0.8	0.1
杨氏榕树金小蜂	0.6	0.4	0.1

3 小结与讨论

在全世界范围内仅 Sycoecinae、Sycophaginae 和 Otitesellinae 3 个亚科内的非传粉小蜂相似于传粉榕小蜂(Agaonidae)进入果腔产卵,为了能通过顶生苞片通道,这些小蜂的雌虫已经发生

了形态上适应,例如头扁,身体光滑,足上有齿^[4,7]。这些非传粉小蜂的某个属往往只发生于榕树的某个组里,如非洲热带地区的 *Sycoecus*、*Seres*、*Crossogaster* 和 *Philocaenus* 这 4 个属的小蜂只存在于 *Galoglychia* 组的榕树里,亚洲地区的 *Diaziella* 和 *Lipothymus* 属小蜂只出现在环纹榕组(*Conosycea*)的榕树里^[6,7]。Jousselin 等报道了 6 种分布于文莱的环纹榕组榕树,在它们的榕果里均寄生有 *Diaziella* 和 *Lipothymus* 属的小蜂,它们相似于榕树的传粉者 *Waterstoniella* 属小蜂,能有效地为寄主榕树传粉,甚至传粉效率比 *Waterstoniella* 传粉者的还高^[8]。在本研究中,*Diaziella* 属的小蜂同样发生在属于环纹榕组的榕树里,但传粉榕小蜂与文莱的不同属,在文莱环纹榕组榕树的传粉榕小蜂是 *Waterstoniella* 属,而西双版纳环纹组榕树的传粉榕小蜂是 *Eupristina* 属。这暗示着 *Diaziella* 属小蜂的发生在环纹榕组榕树传粉小蜂的分化中并没有受到影响。杨氏榕树金小蜂和钝叶榕传粉榕小蜂依据同样的线索找到雌花期的榕果,并具有相似的进蜂行为和不足 3 d 的产卵、传粉时间,说明杨氏榕树金小蜂相似于钝叶榕传粉榕小蜂,与寄主钝叶榕已经协同进化了很长时间。在进蜂顺序的观察中,杨氏榕树金小蜂必须依赖钝叶榕传粉榕小蜂的先期进

入,才紧跟着进入榕果,这是杨氏榕树金小蜂繁殖需求造成的,杨氏榕树金小蜂不能造瘿,只能借助钝叶榕传粉榕小蜂产卵制造的瘿花繁殖后代^[6]。在搜索和进蜂过程中,后进果的杨氏榕树金小蜂花费的时间总比钝叶榕传粉榕小蜂的短,可能是先进入的钝叶榕传粉榕小蜂留下了明显线索,并且让顶生苞片更为松动,使得杨氏榕树金小蜂更容易搜索和进入。种内打斗行为的激烈程度与小蜂的形态相关,杨氏榕树金小蜂有发达的上颚和强壮的身体,因此打斗比较激烈。

参 考 文 献

- 1 Wiebes J. T. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, **10**:1~12.
- 2 陈春,宋启示,张光明,等. 榕果挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用. *生态学报*, 2004, **24**(12): 2 794~2 798.
- 3 Song Q. S., Yang D. R., Zhang G. M., et al. Volatiles from *Ficus hispida* and its attraction of fig wasps. *J. Chem. Ecol.*, 2001, **27**(10): 1 929~1 942.
- 4 van Noort S., Compton S. G. *J. Biogeogr.*, 1996, **23**(4): 415~424.
- 5 van Noort S., Peng Y. Q., Rasplus J. Y. *Zootaxa*, 2006, **1 337**(23): 39~59.
- 6 Zhang F. P., Peng Y. Q., Guan J. M., et al. *Evol. Ecol. Res.*, 2008, **10**(1): 1~10.
- 7 张凤萍,彭艳琼,杨大荣. 钝叶榕果实内繁殖的两种榕小蜂与寄主榕树间的协同进化. *植物生态学报*, 2008, **32**(4): 768~775.
- 8 Jousselin E., Rasplus J. Y., Kjellberg F. *Oikos*, 2001, **94**: 287~294.

果蝇大脑感知声音和重力机制与人相似

东京大学研究人员在 3 月 12 日出版的《自然》杂志上报告说,他们经实验确认果蝇触角根部的感觉神经能和人类的耳朵一样感知声音和重力,其与声音和重力相关的脑神经回路与人类极为相似。

研究人员用绿色荧光蛋白从果蝇触角的运动着手,确定了果蝇感知声音和重力的区域。这一区域是由约 500 个神经细胞排列而成的“Johnston's organ”。

雄性果蝇有听到“情歌”就开始寻找雌性果蝇的习性,但研究人员在实验中发现,如果使“Johnston's organ”中与声音相关的神经细胞不发挥作用,再用扬声器播放情歌,雄果蝇就不会像通常一样向扬声器聚拢。

在针对果蝇受惊吓后会向上行走的习性进行实验时,研究人员让“Johnston's organ”中与重力相关的神经细胞不发挥作用,结果果蝇大多数情况下不再向上飞。

研究人员还证实,果蝇大脑在比较左右两侧传来声音的机制方面,以及感受重力后将这一信息传递到大脑其他区域的机制都与人类非常相似。

研究人员解释说,在生物的进化过程中,人类与果蝇在距今约 6 亿年前分道扬镳。人和果蝇之所以有相似的脑神经回路,或许是因为两者在进化时都在寻求对处理声音和重力信息来说最合适的构造。

此前研究曾表明,果蝇感知气味、光线和味道的大脑机制和人类相似,加上这次的研究成果,果蝇在对生物来说最重要的 5 种感知的大脑机制方面都与人类相似。(来源:新华网,发布时间:2009-03-12)

《自然》(*Nature*), 458: 165~171, Azusa Kamikouchi, Kei Ito

图版 V 侯堂云等：雌花期榕小蜂进入榕果的行为及其活动时间（正文见 P280）

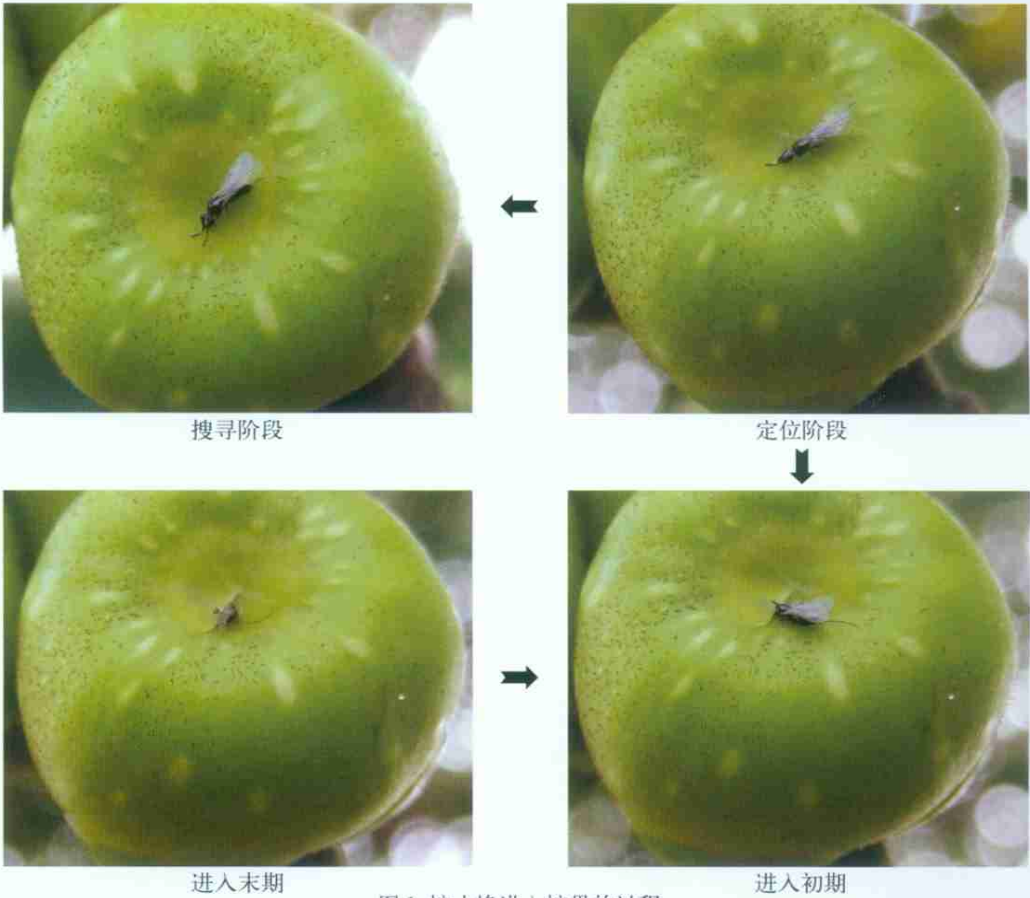


图 1 榕小蜂进入榕果的过程



图 2 榕小蜂果过后留下的痕迹

图 3 同时搜寻进果的榕小蜂

图版 VI 王海鸿等：估计粉虱若虫存活数量的新方法 —— 氧化镁薄板法（正文见 P309）



图 1 使用中的氧化镁薄板

图 2 蜜露于氧化镁薄板上形成的圆坑