

寄生垂叶榕的两种非传粉榕小蜂的产卵行为

王振吉^{1,2}, 沈慧¹, 彭艳琼², 杨大荣^{2*}

(1. 楚雄师范学院化学与生命科学系, 云南楚雄 675000; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 通过对两种果外产卵非传粉榕小蜂 *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 产卵行为的详细观察, 发现两种小蜂产卵期都集中在榕果发育的间花期, 并且只在进过传粉榕小蜂的榕果内产卵。这两种小蜂的产卵行为基本都可以分为寻找产卵位点、刺壁、产卵和回收产卵器等步骤。落在果面上的两种小蜂的繁殖雌蜂都通过触角敲击果面寻找产卵位点。产卵结束后, *Philotrypesis* sp. 大多数情况在原位收回产卵针, 而 *Sycoscapter* sp. 必须向前爬行才能将产卵针从果内收回。为了争夺产卵位点, 在同一榕果产卵的 *Philotrypesis* sp. 繁殖雌蜂之间会进行打斗。而 *Sycoscapter* sp. 繁殖雌蜂之间未观察到打斗行为。两种小蜂产卵器长度虽显著长于各自产卵时榕果果壁厚度, 但却显著短于其产卵时榕果果壁和子房层的总厚度, 说明这两种小蜂采用产卵针直接刺穿小花子房的产卵模式。

关键词: 榕小蜂; 产卵模式; 产卵器; 隐头果

中图分类号: Q969; Q968.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083(2012)02-0177-04

Oviposition Behavior of Two Fig Wasp Species Associated with *Ficus benjamina*

WANG Zhen-ji^{1,2}, SHEN Hui¹, PENG Yan-qiong², YANG Da-rong^{2*}

(1. Department of Chemistry and Life Science, Chuxiong Normal University, Chuxiong, Yunnan Province 675000, China;

2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Kunming 650223, China)

Abstract: Oviposition behavior of two externally ovipositing non-pollinating fig wasps species: *Philotrypesis* sp. and *Sycoscapter* sp. was investigated by means of visual observation. Results indicated that both species oviposit in inter-floral phase syconia which have been oviposited in by pollinating fig wasp. Oviposition behavior of *Philotrypesis* sp. and *Sycoscapter* sp. can be generally divided into the following steps: seeking for oviposition site, piercing fig wall, ovipositing and withdrawing ovipositor. Arriving at syconium surface, foundresses of both species began seeking oviposition site by tapping syconium surface with their antenna. After oviposition, *Sycoscapter* sp. foundresses withdraw their ovipositors by crawling on the fig wall, while *Philotrypesis* sp. foundresses could directly withdraw their ovipositor. For oviposition site, *Philotrypesis* sp. foundress would fight with each other, while *Sycoscapter* sp. foundress did not show such behavior. The lengths of ovipositors of both species are significantly longer than the thickness of fig wall, and significantly shorter than the total thickness of ovary and fig wall, indicating both species directly pierce the floret ovary with their ovipositors when they oviposit.

Key words: fig wasp; oviposition model; ovipositor; syconium

榕树与榕小蜂互利共生体系被认为是动植物间互动关系最特化、最具代表性的互利共生系统 (Janzen, 1979; Wiebes, 1979; Herre *et al.*, 1999)。在榕-蜂共生体系中, 除了传粉榕小蜂外, 还寄居着许多种类的非传粉榕小蜂 (West & Herre, 1994; Kerdelhué & Rasplus, 1996; Jusselin *et al.*, 2001)。虽然非传粉榕小蜂种类很多, 但目前我们对非传粉榕小蜂的生物学特性还知之甚少 (Compton & Hawkins, 1992; Compton *et al.*, 2009)。

少数种类的非传粉榕小蜂同传粉榕小蜂一样, 会进入榕果内将产卵器沿着花柱插入雌花子房产卵, 并且它们的产卵期也同传粉榕小蜂一样被限制在雌花期 (Galil & Eisikowitch, 1970; Compton & van Noort, 1992; Kerdelhué & Rasplus, 1996)。在西双版纳地区寄生高榕 *Ficus altissima* 的 *Eupristina* sp. 以及寄生钝叶榕 *Ficus curtipes* 的 *Diaziella yangi* 和 *Liporhymus* sp. 就属于进入榕果产卵的种类 (Zhang *et al.*, 2008)。而大多数种类的非传粉榕小蜂在果

收稿日期: 2011-06-17 接受日期: 2011-09-28 基金项目: 国家自然科学基金 (No. 30970403, 30970439); 楚雄师范学院基金 (10YJYB02)

作者简介: 王振吉, E-mail: wangzj@xtbg.ac.cn

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

致谢: 感谢中国科学院西双版纳热带植物园协同进化组各位老师、同学在试验过程中给予的帮助。

外用产卵器刺穿果壁,将卵产于果内雌花子房中,或者是产在果内已形成的瘿花中(Tzeng *et al.*, 2008)。由于在果外产卵,它们的产卵时间就不一定要被限制在雌花期(Kerdelhué & Rasplus, 1996)。有些果外产卵的非传粉榕小蜂的产卵方式类似于传粉榕小蜂,即其产卵针沿花柱插入到子房内。在巴西的两种 *Idarnes* 属小蜂属于该种类型。这种产卵模式优点可能是其产卵器通过中空的花柱时可以减少阻力,从而减少其刺子房壁所花费时间和繁殖损耗。另外一些果外产卵的小蜂则会直接刺穿小花或瘿花的子房壁产卵,产卵器不需要通过花柱(甄文全等, 2004)。采用这种产卵方式的小蜂可能是受其产卵器长度的限制。

甄文全等(2004)研究了果外产卵的非传粉榕小蜂 *Apocrypta westwoodi* 的产卵行为,并将其产卵行为归纳为寻找产卵位置、刺壁、产卵、回收产卵针等步骤。果外产卵非传粉榕小蜂虽然在一个榕果通常会选择多个产卵位点产卵,但它们并不会仅仅将卵产在同一榕果,而是将卵产于多个榕果。当完成产卵的历史使命后,这些雌性非传粉榕小蜂便会死亡,而它们的后代则在榕果内发育成熟。当榕果发育到雄花期,多数非传粉榕小蜂后代依靠传粉榕小蜂的雄虫咬开的苞片口离开榕果(Abdurahiman, 1986; Yu, 2001; Weiblen, 2002; Peng *et al.*, 2005),并继续寻找其他合适榕果繁殖自己的后代。这些非传粉榕小蜂在产卵过程中还经常受到外界因素,比如蚂蚁、同种其他个体的干扰(Compton & Hawkins, 1992)。它们对干扰的反应通常是直接拉出产卵针,并迅速在果面爬行,或者飞离榕果。

本文以寄生西双版纳地区垂叶榕 *Ficus benjamina* 的两种果外产卵非传粉榕小蜂为试验材料,研究了它们的产卵模式以及产卵行为,并提出如下两个主要问题:(1)两种非传粉榕小蜂产卵行为有何异同?(2)两种非传粉榕小蜂产卵器如何进入小花子房内?

1 材料与方法

1.1 研究材料

垂叶榕 *Ficus benjamina* Linnaeus 隶属桑科 Moraceae 榕属 *Ficus* 榕亚属 Subgenus *Urostigma* 榕组 Section *Urostigma* 环纹榕亚组 Subsection *Conosycea*, 乔木,雌雄同株(Monoecy)。该种榕树分布区域遍布全球(Bai *et al.*, 2008)。在西双版纳地区,垂叶榕四

季挂果,树内同步而树间不同步。成熟榕果黄色,近圆球状,榕果直径为 12 ~ 25 mm(Bai *et al.*, 2008),每个榕果内有(614.71 ± 18.61)朵雌花以及(59.29 ± 2.16)朵雄花。

本文观察的两种非传粉榕小蜂 *Philotrypesis* sp.、*Sycoscapter* sp. 均为果外产卵类型。

1.2 研究方法

当垂叶榕榕果发育到所研究小蜂产卵时期,直接观察这两种小蜂的产卵行为,并用 Nikon 4500⁺ 型数码照相机对产卵行为进行拍摄。通过比较两种小蜂产卵器长度及其各自产卵时榕果果壁厚度、小花子房层厚度来确定这几种小蜂的产卵模式。

1.3 数据分析方法

采用两独立样本 *t* 检验比较非传粉榕小蜂产卵器长度与其产卵时果壁厚度差异、产卵器长度与子房层厚度差异。所有计算分析都采用 R2.5.1 软件。

2 结果

2.1 *Philotrypesis* sp. 的产卵行为

Philotrypesis sp. 在垂叶榕榕果进过传粉榕小蜂后约 1 ~ 2 d 来榕果产卵。产卵期持续约 8 d。繁殖雌蜂落到合适产卵的榕果后,就会用两触角不断地敲击果面来寻找产卵位点(封 2 图 1-4),通常在一个榕果上可见 1 ~ 5 只繁殖雌蜂。当发现一个合适的产卵位点时,它们会停下来用触角连续敲击此位点以确定产卵位点的准确性,然后会向前爬行几步,使产卵器末端触及到刚刚选择的产卵位点,整个身体向上抬起,胸部几乎与果面呈 45° 角,头部接触果面,前足和中足共同将整个身体支撑起来。腹部与果面近乎垂直,产卵鞘与腹部末端的部分弯折与果面垂直。接着繁殖雌蜂用力将产卵针端部刺入坚硬的果壁表层(图 1-2)。当刺穿果壁后,小蜂会用产卵器在果内搜索合适的小花进行产卵(图 1-3, 1-4)。产卵时,繁殖雌蜂整个身体及产卵器都几乎不动。我们观察到 *Philotrypesis* sp. 在一个产卵位点停留时间最长达 28 min。产卵结束后,雌蜂伸直各足,拉出部分产卵针,再抬高腹部,拉出剩余的部分。有些个体还可以向前行走,逐渐地拉出全部产卵针(图 1-5)。拉出产卵针并将其回收至产卵鞘后,雌蜂会用后足清理产卵器上的一些残留物(图 1-6)。然后小蜂身体恢复产卵前状态,并在榕果上继续寻找合适的产卵位点。若发现没有合适的产卵位点,小蜂会飞离该榕果,并继续寻找其他适合产卵的榕果。

在产卵过程中, *Philotrypesis* sp. 繁殖雌蜂会通过打斗来争夺产卵位点。若一只雌蜂正在产卵。它附近的雌蜂会使用以下三种方式来驱赶正在产卵的雌蜂: a. 向前猛冲并用头部撞击产卵雌蜂的身体或产卵器; b. 用前足推正在产卵的雌蜂; c. 用产卵器扫正在产卵雌蜂的产卵器。

2.2 *Sycoscapter* sp. 的产卵行为

Sycoscapter sp. 在榕果进过传粉榕小蜂后约 3 ~ 4 d 开始产卵, 产卵期持续约 7 d。落到合适产卵的榕果后, 繁殖雌蜂在榕果表面上用两触角不断地敲击果面仔细搜索产卵位点(封 2, 图 2-1)。在一个榕果上可见 1 ~ 3 只 *Sycoscapter* sp. 繁殖雌蜂。当发现一个合适的产卵位点时, 它会通过产卵器末端敲击果面或是产卵针末端一小部分刺入果壁来检测产卵位点的准确性。确定产卵位点后, 雌蜂身体前倾, 中足和后足伸直, 抬高腹部离开果面。产卵器末端接触果面(图 2-2 2-3)。当产卵针端部刺入果壁后, 下生殖板开始与腹下体表分离, 可见一部分产卵针在近腹部处外露(图 2-4)。随着产卵针慢慢刺入果内, 产卵针与产卵鞘慢慢分离。当产卵针与产卵鞘完全分离后, 产卵鞘末端弯曲(图 2-5)。然后雌蜂逐渐后退, 产卵针逐渐刺入果壁, 产卵针外露部分逐

渐变短(图 2-6), 直到绝大部分刺入果内(图 2-7)。在榕果内部, 雌虫用产卵针在果内搜索产卵位置(图 2-8)。小蜂产卵时其身体基本保持静止。雌蜂在一个产卵位点最长可停留 40 min。产卵结束后, 雌蜂伸直各足, 拉出一小段产卵针, 然后向前爬行, 逐渐拉出在果内余下的产卵针。产卵针全部拉出果外后, 又归回到产卵鞘内, 小蜂恢复到产卵前状态。然后小蜂会继续在果上寻找其他产卵位点, 若发现没有合适的产卵位点, 小蜂会飞离该榕果, 并继续寻找其他适合产卵的榕果。

2.3 非传粉榕小蜂产卵模式

Philotrypesis sp. 和 *Sycoscapter* sp. 均在传粉榕小蜂产卵后产卵, 并且这两种小蜂产卵期比较接近, 它们产卵时榕果果径无显著差异。两种小蜂产卵器长度虽均显著长于各自产卵时榕果果壁厚度(*Philotrypesis* sp.: t test, $t = 45.46$, $P < 0.01$; *Sycoscapter* sp.: t test, $t = 42.15$, $P < 0.01$), 但却显著短于其产卵时榕果果壁和子房层的总厚度(*Philotrypesis* sp.: t test, $t = -54.77$, $P < 0.01$; *Sycoscapter* sp.: t test, $t = -40.11$, $P < 0.01$)。说明这两种小蜂产卵器长度不足以通过花柱进入子房, 而只能采用产卵器直接刺穿小花子房的产卵模式。

表 非传粉榕小蜂卵时榕果果态
Table The situation of syconia when non-pollinating fig wasps ovipositing

小蜂种类 Fig wasp species	样本量 Sample size	小蜂产卵器长度 Ovipositor length (mm)	榕果果径 Diameter of figs (mm)	果壁厚度 Thickness of fig wall (mm)	果壁和子房层厚度 Thickness of fig wall and ovary layer (mm)
<i>Philotrypesis</i> sp.	15	5.48 ± 0.03	15.31 ± 0.13	2.46 ± 0.16	8.32 ± 0.24
<i>Sycoscapter</i> sp.	15	5.43 ± 0.04	15.41 ± 0.41	2.74 ± 0.05	8.40 ± 0.17

3 讨论

Philotrypesis sp. 和 *Sycoscapter* sp. 的产卵行为基本都可以分为寻找产卵位点、刺壁、产卵和回收产卵器等步骤, 这和甄文全等(2004)的研究结果相一致。但这两种小蜂其产卵方式也存在一定的差异, 表现出种属的特异性。

Philotrypesis sp. 和 *Sycoscapter* sp. 均具有长产卵鞘, 产卵针藏于其中。在刺壁时, *Philotrypesis* sp. 和 *Sycoscapter* sp. 的产卵鞘必须弯曲, 直到末端贴到果面, 小蜂才开始刺果壁。*Philotrypesis* sp. 产卵鞘与果面垂直, 而 *Sycoscapter* sp. 产卵鞘与果面呈约 45° 角。这是因为 *Philotrypesis* sp. 产卵鞘与体长接近, 当身体抬起时, 其腹部末端到果面大体上就是产卵鞘的长度, 而 *Sycoscapter* sp. 产卵鞘要明显长于其身体, 当身体抬起时, 其产卵鞘必须与果面呈一定角

度才能伸展开来。另外, *Sycoscapter* sp. 产卵鞘和腹部末端结合方式也可能是导致这一结果的原因。从刺壁到产卵的整个过程, *Philotrypesis* sp. 产卵针与产卵鞘不完全分离。*Sycoscapter* sp. 从一开始刺壁, 产卵针与产卵鞘就开始逐渐分离并弯折产卵鞘末端, 直到大部分产卵针刺入果壁后两者分离完全, 并继续将外露产卵针刺入榕果。*Sycoscapter* sp. 回收产卵针时必须向前爬行才能将产卵针从果内抽出, 而 *Philotrypesis* sp. 多数情况下回收产卵针时不须向前爬, 这可能是由于两者产卵器长度与身体比例差异造成的。

Philotrypesis sp. 繁殖雌蜂为争夺产卵位点, 会采用不同的方式来驱逐其他竞争者。它要么向前猛冲并用头部撞击正在产卵雌蜂的身体或产卵器, 要么用前足推正在产卵的雌蜂, 或者用产卵器扫正在产卵雌蜂的产卵器。但并未观察到 *Sycoscapter* sp.

繁殖雌蜂存在打斗现象。这也体现了不同属小蜂间行为的差异。

有些果外产卵非传粉榕小蜂的产卵方式可能类似于传粉榕小蜂, 即其产卵针沿花柱插入到子房内(甄文全等 2004)。另外一些果外产卵的小蜂会直接刺穿小花或瘿花的子房而产卵, 产卵器不需要通过花柱(甄文全等 2004)。本研究所涉及两种非传粉榕小蜂产卵器长度均大于其各自产卵时榕果果壁厚度, 然而却短于果壁和子房层总厚度, 因此这些小蜂不可能通过花柱将卵产于子房, 而是直接刺穿子房壁产卵。这两种小蜂之所以采用这种产卵方式, 肯定是由于其自身产卵器长度的限制。虽然可能会在刺子房壁时花费较多时间, 但是这种刺子房壁的产卵模式也有其自身的优点。比如小蜂能够以其刺入果壁的位点为圆心, 将产卵器伸到周围更远距离的小花子房, 从而达到在单一位点产较多个卵的目的。另外, 产卵器伸入榕果内的部分较短便于其在受到外界干扰时快速将产卵器拔出, 达到躲避敌害的目的。

4 参考文献

- 甄文全, 黄大卫, 杨大荣, 等. 2004. 韦氏缩腹榕小蜂的产卵行为[J]. 昆虫知识, 41(5): 446~448.
- Abdurahiman UC. 1986. Biology and behaviour of *Philotrypes pilosa* Mayr (Torymidae: Hymenoptera) [J]. Bulletin of Entomology, 27(2): 121~127.
- Bai LF, Yang DR, Compton SG. 2008. A gall midge inhabiting the figs of *Ficus benjamina* in Xishuangbanna, south-western China[J]. Symbiosis, 45(1-3): 149~152.
- Compton SG, Hawkins BA. 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages[J]. Oecologia, 91(1): 68~74.
- Compton SG, van Noort S, McLeish M, et al. 2009. Sneaky African fig wasps that oviposit through holes drilled by other species[J]. African Natural History, 5: 9~15.
- Compton SG, van Noort S. 1992. Southern African fig wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): resource utilization and host relationships [J]. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 95: 423~435.
- Galil J, Eisikowitch D. 1970. The effect of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of syconia in *Ficus sycomorus* [J]. New Phytologist, 69: 103~111.
- Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, et al. 1999. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation [J]. Trends in Ecology and Evolution, 14(2): 49~53.
- Janzen DH. 1979. How to be a fig [J]. Annual Review of Ecological Systematics, 10: 13~51.
- Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F. 2001. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp Interaction [J]. Oikos, 94(2): 287~294.
- Kerdellu  C, Rasplus JY. 1996. Non-pollinating Afrotropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the subgenus *Sycomor* [J]. Oikos, 75(1): 3~14.
- Peng YQ, Yang DR, Wang QY. 2005. Quantitative tests of interaction between pollinating and non-pollinating fig wasps on dioecious *Ficus hispida* [J]. Ecological Entomology, 30: 70~77.
- Tzeng HY, Tseng LJ, Ou CH, et al. 2008. Confirmation of the parasitoid feeding habit in *Sycoscapter*, and their impact on pollinator abundance in *Ficus formosana* [J]. Symbiosis, 45(1-3): 129~134.
- Weiblen GD. 2002. How to be a fig wasp [J]. Annual Review of Entomology, 47(1): 299~330.
- West SA, Herre EA. 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism [J]. Proceedings of the Royal Society of London B, 258(1351): 67~72.
- Wiebes JT. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 10: 1~12.
- Yu DW. 2001. Parasites of mutualisms [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 72: 529~546.
- Zhang FP, Peng YQ, Guan JM, et al. 2008. A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators [J]. Evolutionary Ecology Research, 10(4): 611~620.

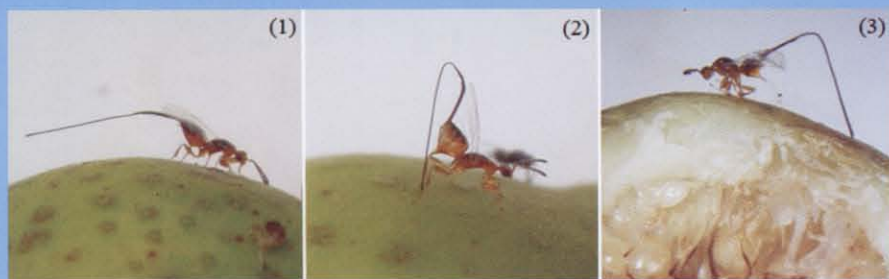
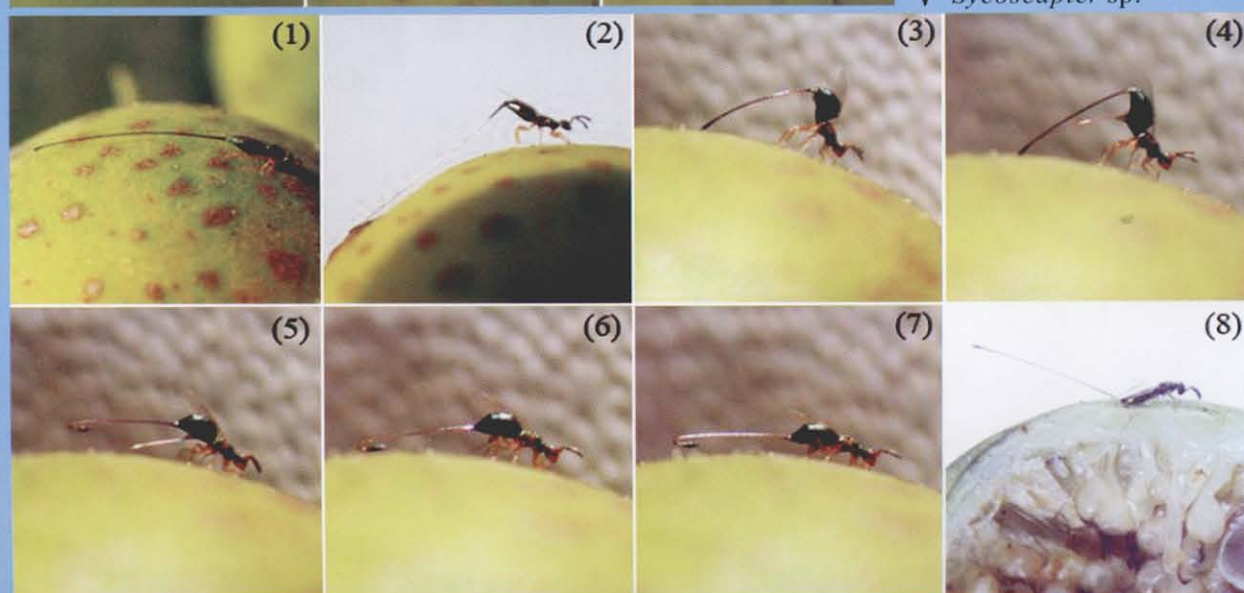


图1 *Philotrypesis* sp.的产卵行为
Fig. 1 Oviposition behaviour of *Philotrypesis* sp.



图2 *Sycoscapter* sp.的产卵行为
Fig. 2 Oviposition behaviour of *Sycoscapter* sp.



王崇财, 陈星恒, 谭润谦, 等: 海南霸王岭发现库蠓属二新种(双翅目: 蠓科)

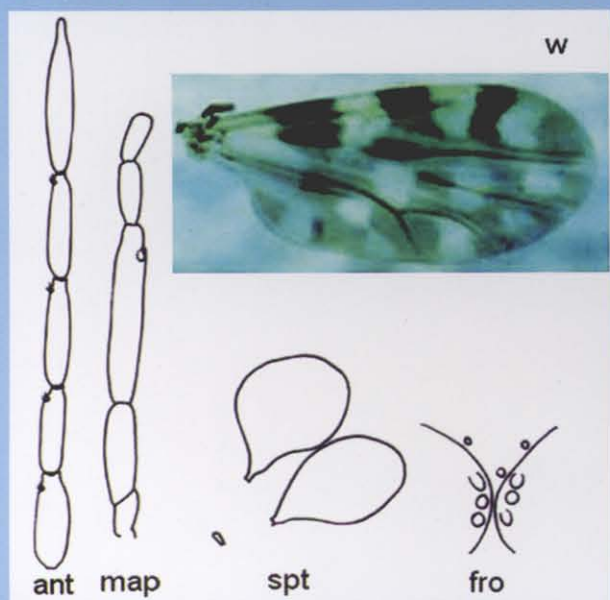


图1 霸王岭库蠓 *Culicoides bawanglingensis* Yu, Wang and Chen, sp. nov. (雌, Female)
ant. 触角 antenna, map. 触须 maxillary papus, fro. 额 front, spt. 受精囊 spermatheca, w. 翅 wing

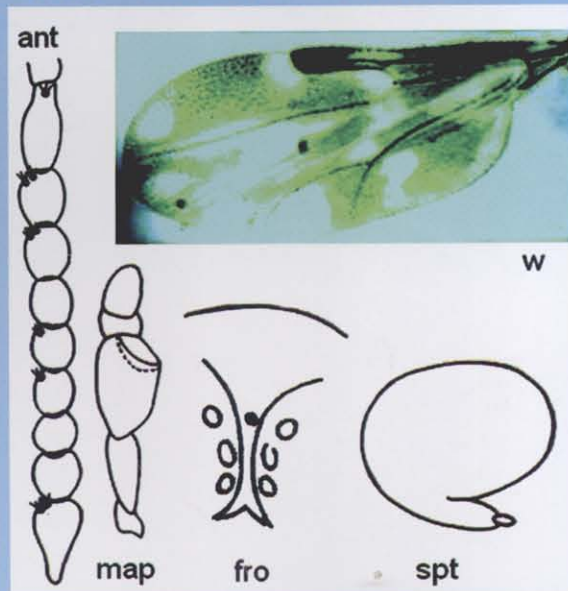


图2 曲囊库蠓 *Culicoides reduncutheca* Yu, Wang and Tan, sp. nov. (雌, female)
ant. 触角 antenna, fro. 额 front, map. 触须 maxillary papus, spt. 受精囊 spermatheca, w. 翅 wing