

钝叶榕三种榕小蜂的关键形态和行为差异研究

李宗波¹, 杨培², 杨大荣^{2*}

(1. 西南林业大学林学院, 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 昆明 650224;

2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

摘要: 比较钝叶榕三种同步进果的榕小蜂——钝叶榕传粉榕小蜂、杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 的关键形态, 结合它们的进果行为, 分析非传粉榕小蜂的形态适应性和依赖传粉榕小蜂进果的原因。结果表明, 杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 的胸部、前后足均趋同于钝叶榕传粉榕小蜂, 但两者体表较为光滑, 有鳞片状刻纹, 少毛, 且触角第三部分未衍生出刺突形结构, 下颚也无骨板。钝叶榕传粉榕小蜂利用刺突和下颚来撬动苞片, 形成微小开口, 这一过程约耗费总进果时间的 2/3。无论钝叶榕传粉榕小蜂是否进入果腔, 一旦苞片处形成开口, 杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 即可顺利进入, 进入果腔的时间无显著的差异。因此, 缺少刺突形结构和骨板是杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 不能独自进果的关键, 也意味两者进果必须依赖钝叶榕传粉榕小蜂。

关键词: 钝叶榕; 传粉榕小蜂; 非传粉榕小蜂; 进果产卵; 形态适应性; 行为; 刺突; 骨板

中图分类号: Q964; Q968.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083(2013)02-0199-06

Differences of Key Morphology and Behavioral Characteristics between Three Fig Wasps in *Ficus curtipes*

LI Zongbo¹, YANG Pei², YANG Darong^{2*}

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

Abstract: To test morphological adaptation and entrance dependency of non-pollinating fig wasps, experiments were designed to analyze the differences of key morphology and behavioral characteristics between three internally ovipositing parasites, *Eupristina* sp., *Diaziella yangi* and *Lipothymus* sp.. The results indicated that the morphology of thorax, foreleg and hindleg of two non-pollinating wasps, *D. yangi* and *Lipothymus* sp., were highly convergent to the obligate pollinating wasp, *Eupristina* sp.. However, both of *D. yangi* and *Lipothymus* sp. possessed smooth body surface area with flake-shaped groove and sparse hair. Furthermore, there was no spine-like expansion on the third antennal segment or lamellae bear on the mandible. According to behavioral observation, *Eupristina* sp. dug the bract ostiole with spine-like expansion and mandible for one slightly slit. This process consumed 2/3 all of the total time. Once slit were shaped, *D. yangi* or *Lipothymus* sp. could smoothly enter the fig cavity independently. There were no statistically significant difference in time consuming between *D. yangi* and *Lipothymus* sp.. Therefore, we could draw a conclusion that the deficiency of spine-like expansion and lamellae determined the specific entrance dependency on the *Eupristina* sp..

Key words: *Ficus curtipes*; pollinating wasp; non-pollinating wasp; internal oviposition; morphological adaptation; behavior; spine-like expansion; lamellae

榕树和榕小蜂间的互作关系是研究种间协同进化的经典模型(Janzen, 1979; Weiblen, 2002; Herre et al., 2008)。榕小蜂种类复杂, 分为传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂两类。传粉榕小蜂指寄生于榕果内的

传粉榕小蜂科 Agaonidae 的寄生蜂, 与榕树已形成了高度专一的“传粉育幼互惠共生系统”(Rasplus et al., 1998; Dufaÿ & Anstett, 2003), 两者在形态结构、发育节律、信息联系等方面出现了许多适应性的

收稿日期: 2012-09-29 接受日期: 2012-11-04

基金项目: 国家自然科学基金青年基金资助项目榕蜂互作系统中化学信息物质的分配与调控(31100279); 国家自然科学基金资助项目榕树非传粉小蜂由寄生向互惠演化的机制(30970403); 云南省重点学科森林保护学项目(XKZ200905)

作者简介: 李宗波(1979~), 男, 博士, 讲师, 研究方向为化学生态和昆虫生态与害虫治理, E-mail: lzb226@gmail.com

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

特征,如传粉榕小蜂头部扁平、前口式,榕果接受期产生特异性挥发物等(Van Noort & Compton, 1996; Hossaert-McKey *et al.*, 2010)。非传粉榕小蜂指寄生于榕果内而非传粉榕小蜂科的寄生蜂,这些寄生共存的非传粉榕小蜂被称为这个互惠系统的“开发者”、“掠夺者”和“欺骗者”,它们寄生在榕果内,从中受益,但榕树没有得到任何益处,表现为典型的寄生关系(Kerdelhué & Rasplus, 1996; Rasplus *et al.*, 1998)。与互惠的传粉榕小蜂不同,非传粉榕小蜂在榕果的不同发育时期、不同的榕果中产卵,而且绝大多数种类有较长的产卵器,在果外刺穿果壁产卵(Cook & Rasplus, 2003; 谷海燕等, 2003; 张凤萍, 杨大荣, 2009)。但是,少数的非传粉榕小蜂,如短尾榕小蜂亚科 Sycoecinae、长鞘榕小蜂亚科 Sycophaginae 和锥尾榕小蜂亚科 Otitesellinae 三个亚科中的一些种类,能够像传粉榕小蜂那样通过榕果苞片口进入果腔产卵(Van Noort, 1994),并可为榕树传粉,即榕树获得了益处,意味着这些非传粉榕小蜂已开始由寄生向互惠方式演化(张凤萍等, 2008; Zhang *et al.*, 2009)。目前,对于进果的非传粉榕小蜂的形态适应性已有了一些了解,例如头型(Van Noort & Compton, 1996; 张凤萍等, 2008)。但是进果除与头型相关外,还取决于虫体的其他部位,而关于这方面的研究还很少。

钝叶榕 *Ficus curtipes* 榕果中存在三种同步进果的榕小蜂,一种是协同进化的传粉榕小蜂 *Eupristina* sp., 另两种为杨氏金小蜂 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp., 这两种非传粉榕小蜂能够有效的为榕树传粉(张凤萍等, 2008; Zhang *et al.*, 2009)。而另一方面,传粉榕小蜂能够独立进入榕果,杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 不能独自进入,须等待传粉榕小蜂进入后才能进入,后两者不存在进果的先后顺序。因此进果非传粉榕小蜂具备哪些形态特征使其进入榕果? 缺少哪些关键形态特征决定其必须依赖传粉榕小蜂进果? 三者的进果行为有何异同? 针对此问题,本研究对钝叶榕三种同步进果榕小蜂的关键形态和行为特征进行了比较和分析。

1 材料与方法

1.1 榕小蜂

钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp. 雌雄二型,雌蜂体黑,具翅,产卵期短;雄蜂黄色,无翅。雌蜂进入榕果内产卵。

杨氏金小蜂 *Diaziella yangi*, 雌雄二型,雌蜂的头、背板和产卵期鞘为铜绿色,足为黄褐色,有翅,前翅有一大黑色的翅痣,极易识别,进入榕果产卵;雄蜂体黄褐色,有翅,但翅透明,无飞翔能力。

Lipothymus sp. 体较大,产卵器短,雌雄二型,雌蜂具翅,透明,雄蜂无翅。雌蜂的头、背板和产卵期鞘为深铜绿色,擅跳跃,能进入榕果。

1.2 进果行为观察

采摘处于接受期的榕果,将其置于体视镜下(Discovery V12 Zeiss),然后分别放上三种榕小蜂于榕果表面,观察其进果行为。处理分为(1) *Eupristina* sp. 独自进入;(2) *Eupristina* sp. 进入后 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 各自跟随进入;(3) *Eupristina* sp. 头部进入榕果苞片口 1/2 时,将其拔出,然后 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 各自进入。同时,记录榕小蜂进入榕果所需要的时间,时间从稳定接触苞片直至身体完全进入榕果为止。

1.3 关键形态的观察与测量

三种榕小蜂与进果相关的形态特征用扫描电子显微镜进行观察。将三种榕小蜂保存于 2.5% 的戊二醛固定液中,经超声波清洗、磷酸缓冲液洗涤、逐级脱水(50%、75%、80%、95%、100% 乙醇,乙酸异戊酯)、临界点干燥后,于体视镜下解剖、粘台,然后镀金(E1045 Hitachi),用冷场发射扫描电子显微镜(S 4800 Hitachi)进行观察,扫描电压 10 kV。虫体各部位的长宽采用 ScreenRuler 软件进行测量。

1.4 数据统计与分析

数据分析采用 *t* 检验、ANOVA、Turkey 多重比较、Tamhane's T2 多重比较和偏相关分析等,通过 SPSS 11.5 软件来完成,作图采用 Sigmaplot 10.1 和 Coreldraw 12.0 完成。

2 结果与分析

2.1 三种进果榕小蜂关键形态的比较

2.1.1 触角第三部分刺突形结构 刺突形结构是传粉榕小蜂科昆虫与榕树协同进化形成的适应性结构,正如 *Eupristina* sp. 观察到的一样,触角第 3 部分,即鞭节第 1 鞭小节产生一强有力的刺突,刺突表面着生一些触角感器(图 1 A)。两种非传粉榕小蜂 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 触角形态较为相似,柄节明显延伸、棒槌形,梗节末端略微膨大,鞭节呈正常的念珠状,未产生任何刺突形结构(图 1 B、C)。

2.1.2 头部 *Eupristina* sp. 为典型的传粉榕小蜂

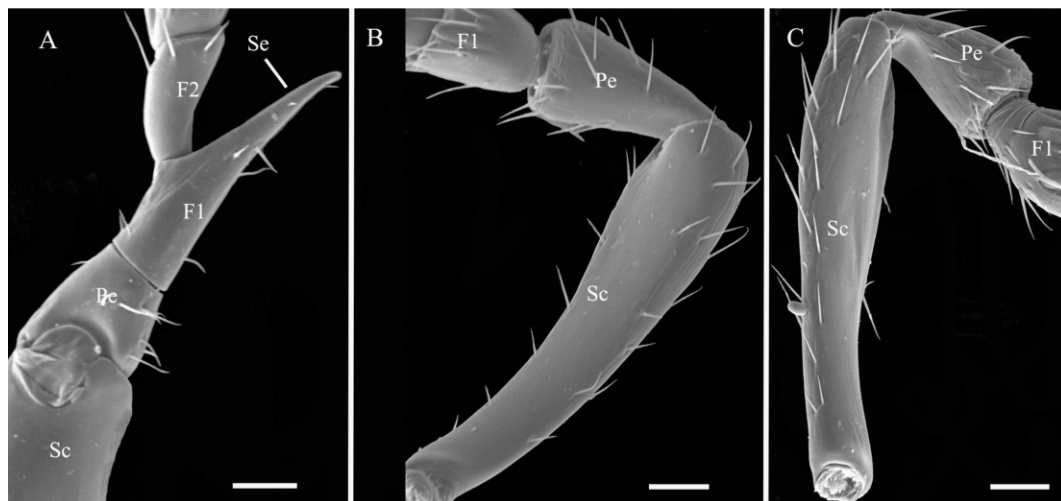


图 1 三种进果榕小蜂的触角结构(Se: 柄节; Pe: 梗节; F: 鞭节, 其后数字示鞭小节位置; Se: 刺突; 比例尺 = 20 μm)

Fig. 1 Antennae structure of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes* (Se: Scape; Pe: Pedicel; F: Flagellum, the followed number showed the site of flagellomere; Se: spine-like expansion; Bar = 20 μm)

A. 钝叶榕传粉榕小蜂 B. 杨氏金小蜂 C. *Lipothymus* sp. 下同

A. *Eupristina* sp. , B. *Diaziella yangi* , C. *Lipothymus* sp. , the same below

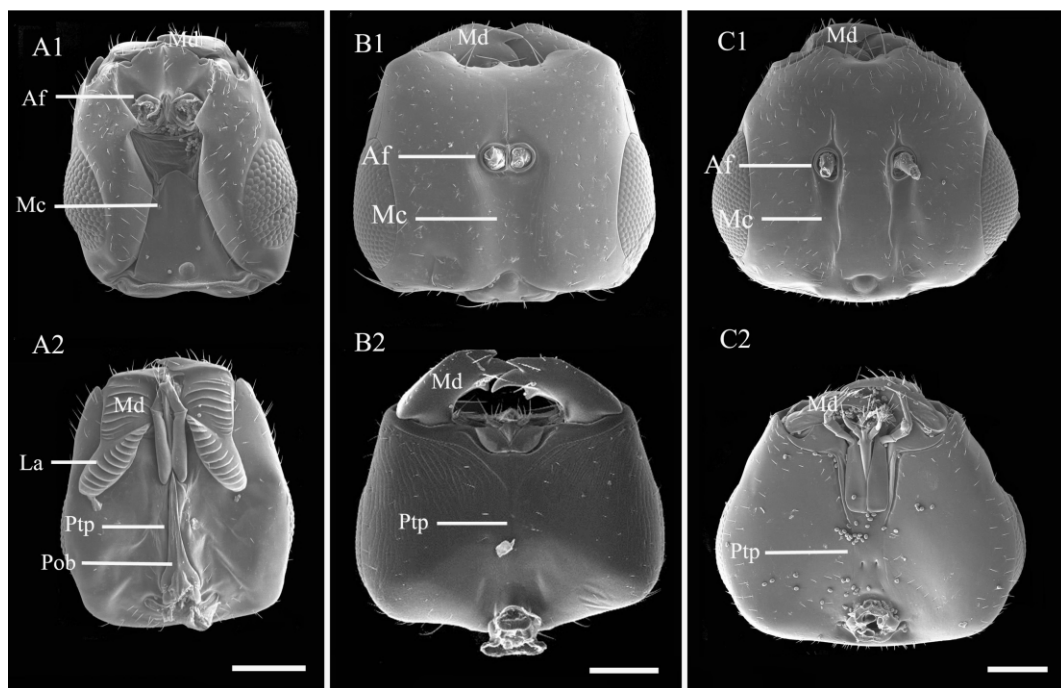


图 2 三种进果榕小蜂头部特征(Af: 触角窝; Mc: 额区中部一大的凹陷; Md: 下颚; La: 骨瓣; Ptp: 后幕骨陷;

Pob: 次后头沟; 1 为正面观, 2 为腹面观; 比例尺 = 100 μm)

Fig. 2 Head morphology of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes* (Af: antennal fossa; Mc: broad median channel; Md: mandible; La: lamellae; Ptp: posterior tentorial pit; Pob: postoccipital suture; the number 1 showed the facial view of head, the number 2 is ventral; Bar = 100 μm)

的结构特征, 头扁平、楔形, 触角窝周围呈半圆形凹陷, 有一定的深度, 额区中部凹陷成一宽的凹槽(图 2, A1), 可容纳传粉榕小蜂的部分触角; 下颚特化, 着生 20~23 个骨瓣, 次后头沟和后幕骨陷较为明显(图 2, A2)。 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的触角窝呈卵圆形, 额面中部有较大的沟槽, 但 *D. yangi* 的凹槽为一个, 相对较浅, *Lipothymus* sp. 的凹槽有两个, 中间以隆起分隔(图 2, B1、C1); 下颚强壮, 有 2~3 个

齿, 后幕骨陷不明显(图 2, B2、C2)。 *Eupristina* sp. 的头长明显长于宽 ($t = 2.64$, $P = 0.019$), 而 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的头长均明显短于宽 ($D. yangi$, $t = -3.799$, $P = 0.003$; *Lipothymus* sp., $t = -10.353$, $P < 0.001$), 但三者的头长/宽比没有显著差异 ($P = 0.19$), 说明 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 头型已趋同于 *Eupristina* sp. (图 3)。

2.1.3 胸部 *Eupristina* sp. 胸部体表多毛, 向内侧

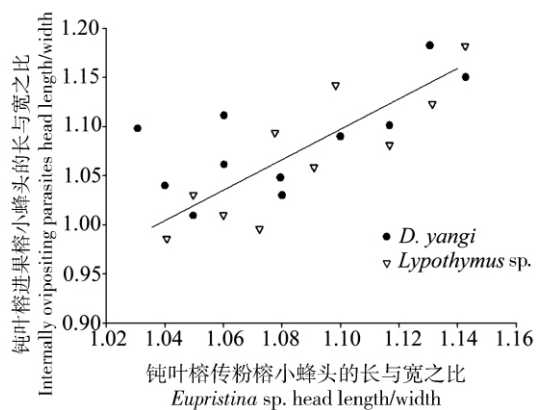


图 3 三种进果榕小蜂头部长/宽比间的关系
Fig. 3 The relationship between head shapes of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes*

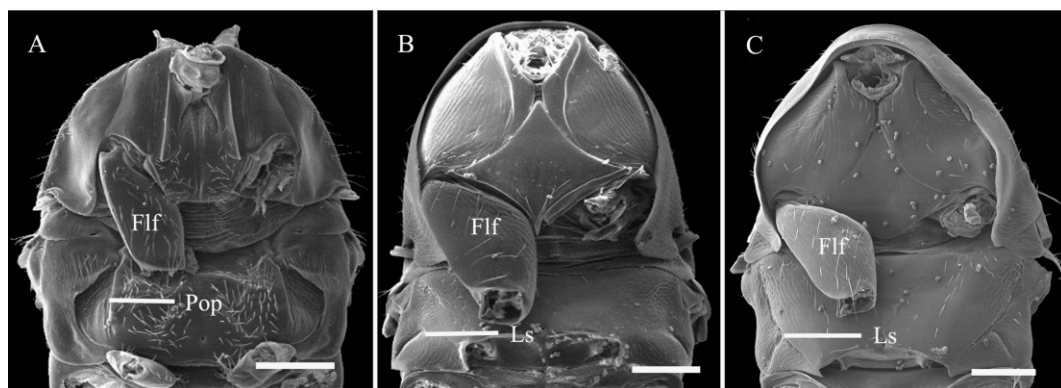


图 4 三种进果榕小蜂胸部形态特征(Flf: 前足腿节, Pop: 花粉筐, Ls: 纵向裂缝, 比例尺 = 100 μm)
Fig. 4 The thorax characteristic of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes* (Flf: fore-leg femur, Pop: pollen pocket, Ls: longitudinal suture, Bar = 100 μm)

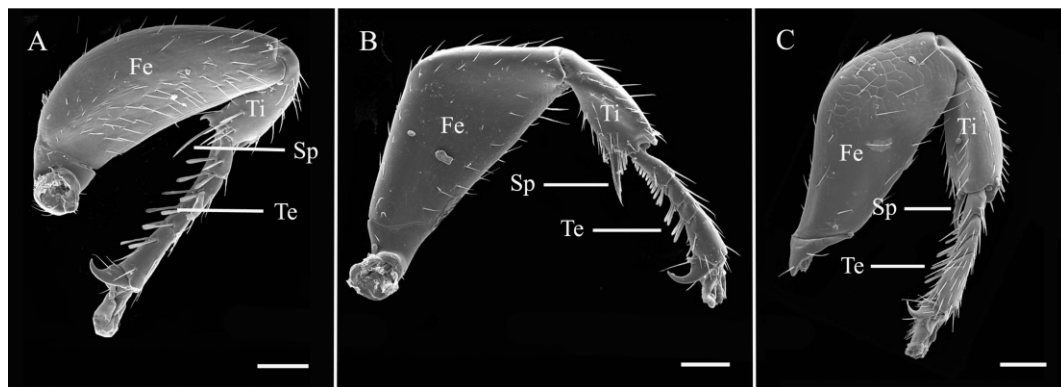


图 5 三种进果榕小蜂前足形态特征(Fe: 腿节, Ti: 胫节, Sp: 距, Te: 骨刺, 比例尺 = 50 μm)
Fig. 5 The foreleg morphology of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes* (Fe: femur, Ti: tibia, Sp: spur, Te: teeth, Bar = 50 μm)

刚毛,但数量上和密度上明显不同,顺序为 *Lipothymus* sp. > *D. yangi* > *Eupristina* sp.。

2.1.5 后足 *Eupristina* sp. 的后足明显强壮于 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp.,尤以胫节处最为明显,*D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的胫节均明显延伸、纤细(图 6),末端着生一距,但没有 *Eupristina* sp. 强壮。三种进果榕小蜂的附节均有刚毛和骨刺,但数量和密度顺序为 *Eupristina* sp. > *Lipothymus* sp. > *D. yangi*。

弓曲,有一对大型的花粉筐,花粉筐周围没有着生的刚毛,前足无花粉刷(图 4 A),为被动传粉形式。*D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 形态趋近于 *Eupristina* sp.,但两者体表较为光滑,有鳞片状刻纹,少毛,无花粉刷和花粉筐结构,但花粉筐位置处存在一纵裂形的沟槽(图 4 B、C)。

2.1.4 前足 三种进果榕小蜂的前足形态较为相似(图 5)。*Eupristina* sp. 腿节表面密被刚毛,而 *D. yangi* 明显稀疏,*Lipothymus* sp. 仅 10~20 根。在胫节上 *Eupristina* sp. 末端着生一纽扣状附属物和距,*D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 末端仅着生一强壮的距。附节上 *Eupristina* sp.、*D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 均着生骨刺和

2.2 进果行为和时间的比较

榕小蜂进果的主要任务是进行产卵。*Eupristina* sp. 开始进果时,首先会用触角横扫榕果表面,横扫频率随趋近榕果苞片而增加,待确定榕果适合后,用触角第三部分刺突形结构撬动苞片,再利用下颚挖掘,形成微小开口后,直至整个头部进入。这个过程最为耗时,约为其进入榕果时间的 2/3。随后,传粉榕小蜂利用柔软的身体,挤压着通过苞片,前后足着

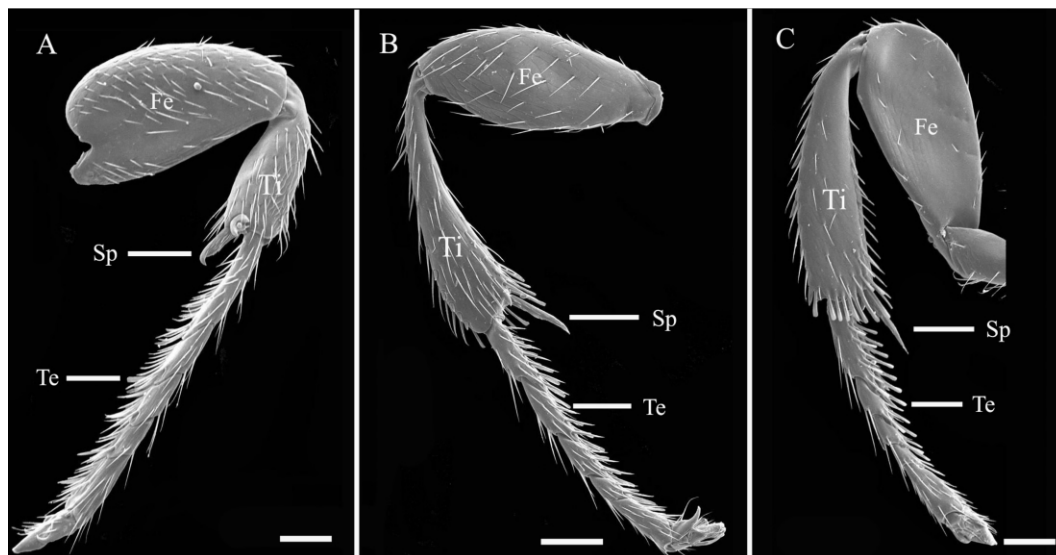


图 6 三种进果榕小蜂后足形态特征 (Fe: 腿节, Ti: 胫节, Sp: 距, Te: 骨刺, 比例尺 = 50 μm)

Fig. 6 The hindleg morphology of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes* (Fe: femur, Ti: tibia, Sp: spur, Te: teeth, Bar = 50 μm)

生的距和骨刺提供额外的推力 (Kjellberg *et al.*, 2005)。此时, *D. yangi* 或 *Lipothymus* sp. 将在榕果苞片附近等待, 但两者或多只同种小蜂出现则会打斗。 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 利用触角敲击果面, 并寻找 *Eupristina* sp. 进入的位置, 确定后利用下颚挖掘苞片, 随之整个身体进入。进入榕果的时间明显短于 *Eupristina* sp. 进果时间 (图 7, 处理 2, $P < 0.001$)。处理 3 条件下, *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的进果时间有所增加, 但与处理 2 所耗费的时间没有明显的差异 (*D. yangi*: $t = -1.409$, $P = 0.175$; *Lipothymus* sp.: $t = -1.333$, $P = 0.199$) , 表明苞片微小开口的出现是其进入榕果的关键。

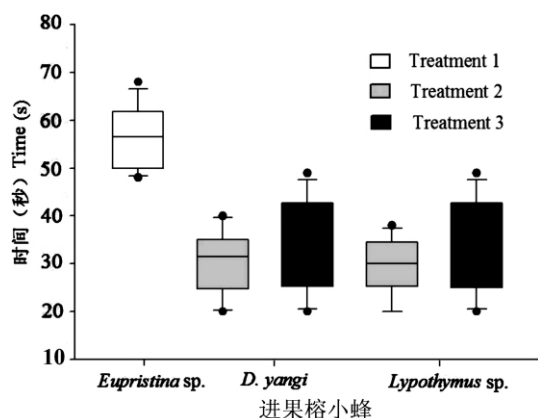


图 7 三种进果榕小蜂进果所耗费的时间

Fig. 7 Time-consuming enter the receptive fig cavity of three internally ovipositing parasites in *Ficus curtipes*

3 讨论

形态特征是适应选择压力的产物 (Darwin ,

1891)。在榕果的选择压力下, 传粉榕小蜂形态上表现出诸多与榕果密切联系的特征, 如雌雄同株榕树上的传粉榕小蜂的产卵期明显长于雌雄异株的传粉榕小蜂 (Ramirez, 1974; Weiblen, 2004), 传粉榕小蜂产卵器长度与榕果雌性小花的花柱长度密切相关 (Weiblen, 2004), 传粉榕小蜂扁平、楔形的头部和齿形的下颚均有利于进果 (Ramírez-Benavides, 1991; van Noort & Compton, 1996; Weiblen, 2002; Kjellberg *et al.*, 2005)。对于进果的非传粉榕小蜂来说, 榕果同样会施加相似的进化压力, 非传粉榕小蜂可能产生相似的适应性特征。我们研究结果表明, 进果的非传粉榕小蜂——*D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的进果关键形态上表现出高度趋同于 *Eupristina* sp. 的特征, 甚至一些形态明显强于 *Eupristina* sp. , 但是 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的触角第三部分缺少刺突形结构和下颚无骨板。目前, 所有观察的传粉榕小蜂, 即使在没有选择压力的条件下, 即榕果苞片口完全开放的状态下, 如糙叶榕 *F. irisana*, 其传粉榕小蜂触角的第三部分均存在刺突形结构, 下颚出现骨板 (Cruaud *et al.*, 2010), 说明刺突形结构和骨板是适应性进化最直接的体现。因此, 刺突形结构和骨板是进果榕小蜂所必须的, 决定 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 必须依赖传粉榕小蜂才能进果。

一般认为, 非传粉榕小蜂不具备花粉传播能力, 但对于进果者, 其身体表面势必携带部分花粉, 花粉可能随非传粉榕小蜂进入而带入榕果, 产生种子, 从而使榕树获得了额外的收益 (Jousselin & Kjellberg, 2001)。 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 可为榕树带来

40% ~ 50% 收益(张凤萍等, 2008; Zhang *et al.*, 2009)。但是, *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 身体表面较为光滑, 有鳞片状刻纹, 少毛, 加之两种榕小蜂必须离开母树飞行一段距离才能寻找到合适的寄主榕树。因此, 推测 *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 为榕树提供的收益是有限的, 这需要进一步实验证明。另一方面, *D. yangi* 和 *Lipothymus* sp. 中胸已出现花粉筐的雏形, 我们在形态观察过程中也发现了其裂缝中存在花粉粒, 说明两者形态上已开始由寄生向互惠关系的演化。但是, 这些非传粉小蜂为什么没有像传粉榕小蜂一样与其寄主榕树建立起互惠关系? 这值得继续研究。

4 参考文献

- 谷海燕, 杨大荣, 张光明, 等. 2003. 高榕隐头果内寄生蜂种类及生态学特征初步观察[J]. 生态学杂志, 22(2): 70 ~ 73.
- 张凤萍, 彭艳琼, 杨大荣. 2008. 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[J]. 植物生态学报, 32(4): 768 ~ 775.
- 张凤萍, 杨大荣. 2009. 钝叶榕果实内榕小蜂的产卵顺序及其群落结构[J]. 应用生态学报, 20(8): 2005 ~ 2011.
- Cook JM, Rasplus JY. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs[J]. Trends Ecol Evol, 18(5): 241 ~ 248.
- Cruaud A, Jabbour-Zahab R, Genson G, *et al.* 2010. Laying the foundations for a new classification of Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), a multilocus phylogenetic approach [J]. Cladistics, 26(4): 359 ~ 387.
- Darwin C. 1891. The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favoured races in the struggle for life[M]. London: John Murray.
- Dufay M, Anstett M-C. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme [J]. Oikos, 100(1): 3 ~ 14.
- Herre EA, Jandér KC, Machado CA. 2008. Evolutionary ecology of figs and their associates: Recent progress and outstanding puzzles [J]. Annu Rev Ecol Evol S, 39(1): 439 ~ 458.
- Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, *et al.* 2010. Floral scents: their roles in nursery pollination mutualisms [J]. Chemoecology, 20(2): 75 ~ 88.
- Janzen DH. 1979. How to be a fig [J]. Annu Rev Ecol Syst, 10(1): 13 ~ 51.
- Jousselin E, Kjellberg F. 2001. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs [J]. Ecol Lett, 4(2): 151 ~ 158.
- Kerdelhué C, Rasplus JY. 1996. The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism [J]. Oikos, 77(1): 163 ~ 166.
- Kjellberg F, Jousselin E, Hossaert-McKey M, *et al.* 2005. Biology, ecology, and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae) [M]. Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods. Enfield, New Hampshire, and Plymouth: Science Publishers, Inc.: 539 ~ 572.
- Ramírez-Benavides W. 1991. Evolution of the mandibular appendage in fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. Rev Biol Trop, 39(1): 87 ~ 95.
- Ramirez W. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae [J]. Ann Mo Bot Gard: 770 ~ 780.
- Rasplus JY, Kerdelhué C, Le Clainche I, *et al.* 1998. Molecular phylogeny of fig wasps Agaonidae are not monophyletic [J]. C R Acad Sci Ser III Sci Vie, 321(6): 517 ~ 527.
- Van Noort S. 1994. Systematics of the sycoecine fig wasps (Agaonidae, Chalcidoidea, Hymenoptera), V (*Philocaenus* concluded, generic key, checklist) [J]. Proc Kon Ned Akad Wet Ser C, 97(3): 341 ~ 375.
- Van Noort S, Compton SG. 1996. Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology [J]. J Biogeogr, 23(4): 415 ~ 424.
- Weiblen GD. 2002. How to be a fig wasp [J]. Annu Rev Entomol, 47(1): 299 ~ 330.
- Weiblen GD. 2004. Correlated Evolution in Fig Pollination [J]. Syst Biol, 53(1): 128 ~ 139.
- Zhang FP, Peng YQ, Compton SG, *et al.* 2009. Host pollination mode and mutualist pollinator presence: net effect of internally ovipositing parasite in the fig-wasp mutualism [J]. Naturwissenschaften, 96(4): 543 ~ 549.