

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2013.02.13

钝叶榕三种进果榕小蜂雌性触角的结构、 感器及其适生意义

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: 应用扫描电镜观察了钝叶榕三种进果榕小蜂—钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp.、杨氏金小蜂 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus* sp. 的触角, 对这三种小蜂的触角结构、感器类型、数量和分布特征进行了描述, 并对三者触角及感器之间的差异性进行了比较, 探讨其适生意义。结果发现, 三种榕小蜂触角均为膝形, 由柄节、梗节和鞭节组成, 但钝叶榕传粉榕小蜂索节第 I 亚节衍生出一脊骨突。触角上共着生 9 种类型的感器: 毛形感器 I 型和 II 型、刺形感器、长形和圆形板形感器、栓锥形乳突形感器、锥形感器 I 型和 II 型、角锥形感器, 圆形板形感器和角锥形感器仅分布于钝叶榕传粉榕小蜂上。 *Lipothymus* sp. 感器的数量显著多于钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏金小蜂, 但三种榕小蜂触角上的化学感器的形态、数量和分布模式间没有明显不同, 表明非传粉榕小蜂杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 化学信息感知方面已趋同于钝叶榕传粉榕小蜂。研究结果将有助于理解钝叶榕三种进果榕小蜂的特异性行为和寄主选择机制。

关键词: 钝叶榕; 传粉榕小蜂; 非传粉榕小蜂; 触角; 脊骨突; 感器;

中图分类号: Q964; Q968.1

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2013) 01-0217-09

Antennal structure, sensilla and their ecological implication of three internally ovipositing female parasites in *Ficus curtipes*

LI Zong-Bo¹, YANG Pei², YANG Da-Rong^{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: The antennal structure and sensilla of three internally ovipositing female parasites, *Eupristina* sp., *Diaziella yangi* and *Lipothymus* sp., were observed by scanning electron microscope. The types, numbers, morphology and distribution patterns of antennal sensilla of three species were described, and the differences among three species were also compared. Furthermore, the ecological implication were discuss on the basis of obligate life story of three wasps. The results showed that antenna of three wasps are geniculate in shape, and consist of scape, pedicel and flagellum. However, spine-like expansion on the first subsegment of funicle were only founded in *Eupristina* sp., one specific pollinator for *F. curtipes*. There were nine types of sensilla, including sensilla trichodea type I and II, chaetica sensilla, elongated and rounded placoid sensilla, basiconic capitate peg sensilla, basiconic sensilla type I and II, and sensillum obscurum, on the antenna of three wasps. Particularly, rounded placoid sensilla and sensillum obscurum only occurred on the antenna of *Eupristina* sp.. The numbers of total sensilla on the

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31100279, 30970403); 西南林业大学科研启动项目 (111122); 云南省重点学科森林保护学项目 (XKZ200905)

作者简介: 李宗波, 男, 1979 年生, 博士, 讲师, 主要从事化学生态和昆虫生态与害虫治理方面的教学和研究, E-mail: lzh226@gmail.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期 Received: 2012-12-23; 接受日期 Accepted: 2013-02-10

antenna of *Lipothymus* sp. were more significant than *Eupristina* sp. and *D. yangi*. However, the type, number and distribution patterns of chemoreceptors among the three wasps were similar. Therefore, we could draw a conclusion on the convergent evolution of sensilla of Agaonidae and two internal oviposition, *D. yangi* and *Lipothymus* sp., in response of host fig volatiles. These results are helpful to reveal the specific behavior and host selection of three wasps.

Key words: *Ficus curtipes*; pollinating fig wasp; non-pollinating fig wasp; antenna; spine-like expansion; sensilla;

榕小蜂是指在榕树 (*Ficus* spp., Moraceae) 榕果子房内生长发育的寄生性膜翅目小蜂总科昆虫, 包括传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂两类。传粉榕小蜂 (Chalcidoidea, Agaonidae) 与榕树已形成了高度专一的互利共生系统 (Weiblen, 2002), 在所有已知 800 多种榕树当中, 除少数外 (Michaloud *et al.*, 1996; Yang *et al.*, 2012), 每种榕树都有专一性的传粉榕小蜂为其传粉。榕果具有雌花前期、雌花期 (又称接受期)、间花期、雄花期和成熟期 5 个发育阶段, 仅雌花期苞片口会主动打开并允许传粉榕小蜂进入。非传粉榕小蜂从寄生的榕果中获益, 繁殖后代, 榕树没有获得任何益处, 对榕蜂互利共生系统有负的影响 (Kerdelhué *et al.*, 2000)。通常来说, 非传粉榕小蜂将卵产在不同的榕果中, 他们不大可能对榕果资源造成过度的寄生。另外, 同一种榕果中所寄生的非传粉榕小蜂种类通常较多, 如西双版纳的高榕 *Ficus altissima* 中有 25 种 (Duan *et al.*, 2005), 南非的 *F. thonningii* 有 30 种 (Compton and Hawkins, 1992), 不同种类非传粉榕小蜂间的相互影响可以降低他们对榕蜂互惠系统的负面影响 (彭艳琼 *et al.*, 2005)。而另一方面, 绝大多数非传粉榕小蜂在榕果的不同发育时期产卵, 且绝大多数种类具有较长的产卵器, 可在果外刺穿果壁在子房内产卵, 只有少数种类的非传粉榕小蜂能像传粉榕小蜂那样通过苞片口进入果腔产卵 (Kerdelhué *et al.*, 2000; Joussetin *et al.*, 2001; Zhang and Yang, 2009)。由于进果产卵的非传粉榕小蜂所在榕树均为被动传粉模式 (Joussetin and Kjellberg, 2001), 榕树花粉势必粘附于非传粉榕小蜂体表, 从而跟随非传粉榕小蜂进入而为榕树传粉, 榕树获得益处, 意味进果非传粉榕小蜂已开始由寄生向互惠方向演化。很多研究表明, 无论是传粉榕小蜂还是非传粉榕小蜂, 两者的寄主识别均是依赖榕果的阶段特异性挥发物的 (Chen *et al.*, 2004; Proffit *et al.*, 2007; Hossaert-McKey *et al.*, 2010)。因此, 进果的传粉榕小蜂和

非传粉榕小蜂形成的专一性榕蜂系统, 给我们提供了一个解析不同榕小蜂信息化学物质利用与分配及其嗅觉受体演化的极佳模型。

在西双版纳地区, 我们发现钝叶榕榕果存在三种进果的榕小蜂。一种是钝叶榕专一性的传粉昆虫: 钝叶榕传粉榕小蜂 (*Eupristina* sp.), 另两种为非传粉榕小蜂: 杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp.。当榕果处于雌花期时, 钝叶榕传粉榕小蜂首先挖掘一微小开口进入果内, 杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 随后跟随进入, 三者对榕果主要挥发物均表现出相似的行为反应 (Gu *et al.*, 2012)。由于三种榕小蜂雌雄二型, 雌蜂具翅, 一生需完成交配、产卵、迁飞、寻找合适榕果的任务; 雄蜂终生生活于榕果果腔内, 主要任务是与雌蜂交配和挖掘出蜂口。触角是寄生蜂感知外界信息主要器官, 其在帮助雌蜂栖境定位、寄主识别、产卵等过程具有重要的作用。因此, 为探索寄主选择行为的相似性在触角感器上反应, 并为电生理学研究 (EAG/GC-EAD) 提供基础, 本研究对这钝叶榕三种进果榕小蜂雌性的触角感器进行扫描电镜观察, 探讨其适生意义。

1 材料与方法

1.1 样品收集与保存

采集即将出蜂的钝叶榕榕果 (雄花期), 放入 20 目纱网袋内, 带回实验室。待其自然出蜂后, 立即将榕小蜂用乙酸乙酯麻醉、分类, 接着用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.2) 清洗 3 次, 体视镜下挑选形态完好者, 置于 2% 的戊二醛中固定。然后将固定的样品于 4℃ 冰箱内保存, 保存时间为 3 天。

1.2 样品的制备与观察

将样品从冰箱内取出, 待其自然解冻后, 弃固定液。然后用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液洗涤 3 次, 超声波清洗 30~60 s, 再用上述磷酸缓冲液洗涤 3 次, 然后酒精脱水 (50%, 70%, 80%, 90%,

95%, 无水乙醇), 再用乙酸异戊酯取代 2 次, 临界点干燥 (CPD-30)。然后于体视镜下随机摘取一条触角, 按照背面、腹面、侧面三种方式粘台, 每个面 5~7 条触角。接着用 E-1045 离子溅射仪 (Hitachi) 镀金, 再置于扫描电镜 (S-4800, Hitachi) 下进行观察。

1.3 感器分类与数据分析

触角感器主要依据 Schneider (1964) 的方法进行分类, 并参照 Amornsak *et al.* (1998)、Keil (1999)、Bleeker *et al.* (2004)、van Baaren *et al.* (2007)、Onagbola and Fadamiro (2008) 和 Dweck (2009) 的方法。感受器的数量特征采用 SEM Image 进行统计。用 ANOVA Turkey、独立样本 *t*-test、非参数 Kruskal-Wallis test 分析三种榕小蜂触角长度、感器数量的差异性, 采用 SAS 8.0 软件完成。

2 结果与分析

2.1 触角的一般形态

钝叶榕三种进果榕小蜂雌性触角均呈膝形, 由柄节、梗节和鞭节组成 (图 1 A, B, C)。钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏金小蜂的触角均为 10 节, 鞭节包括索节 5 节和棒节 3 节, 但前者索节第 1 亚节衍生出一短促的脊骨突 (Spine-like expansion, Se) (图 1 A)。Lipothymus sp. 触角为 12 节, 鞭节包括环节 2 节, 索节 5 节和棒节 3 节, 其中靠近梗节的第 1 和第 2 环节处连接紧密 (图 1 C)。

钝叶榕传粉榕小蜂触角长度为 $538.61 \pm 34.78 \mu\text{m}$, 杨氏金小蜂为 $527.57 \pm 20.05 \mu\text{m}$, Lipothymus sp. 为 $564.04 \pm 13.46 \mu\text{m}$, 三者没有显著的差异 ($P=0.148$)。从图 2 可知, 钝叶榕三种进果榕小蜂各亚节的长度间没有明显的差异 ($P>0.05$) (图 2), 但 Lipothymus sp. 明显粗于钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏金小蜂 (图 1 A, B, C)。另一方面, 钝叶榕传粉榕小蜂触角鞭节各亚节从基部至末端逐渐膨大, 尤以棒节处最为明显, 杨氏金小蜂和 Lipothymus sp. 鞭节各亚节间均匀等大。

2.2 感器的类型

钝叶榕三种进果榕小蜂雌性触角上共着生 6 类 9 种感器: 毛形感器 (I 型和 II 型)、刺形感器、板形感器 (长形和圆形)、栓锥形乳突形感器、锥形感器 (I 型和 II 型) 和角锥形感器。

2.2.1 毛形感器 (Sensillum trichodea, ST) 呈毛形, 是雌性触角上分布最广、数量最多的感器。

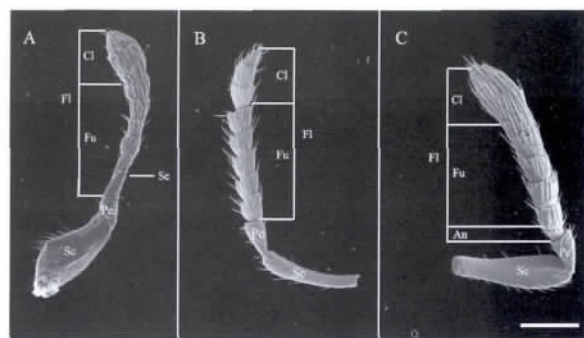


图 1 钝叶榕三种进果榕小蜂的触角形态

Fig. 1 The morphological characters of antennae of three internally ovipositing female parasites in *F. curtipes*

A, 钝叶榕传粉榕小蜂; B, 杨氏金小蜂; C, *Lipothymus* sp. A, *Eupristina* sp.; B, *Diaziella yangi*; C, *Lipothymus* sp. Se: 柄节; Pe: 梗节; Se: 脊骨突; Fl: 鞭节; Fu: 索节; Cl: 棒节; An: 环节; 下同; 比例尺 = $100 \mu\text{m}$. Sc: Scape; Pe: Pedicel; Se: spine-like expansion; Fl: Flagellum; Fu: Funicle; Cl: Club; An: Anellus; The same for following figures; Bar = $100 \mu\text{m}$.

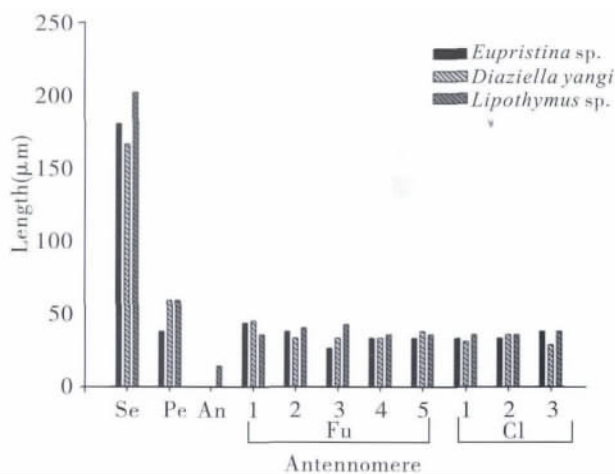


图 2 钝叶榕三种进果榕小蜂触角各亚节长度比较

Fig. 2 Comparison on the length of antennomere of three internally ovipositing female parasites in *F. curtipes*

按照其形状分为 I 型 (图 3 A1~A3, B1~B3, C1~C3; 图 4 D, G) 和 II 型 (图 3 A1, B1, C1~C2) 两种: I 型 (ST-I) 纤毛状, 具纵向的沟槽, 与触角呈 $30\sim45^\circ$ 角倾斜向触角末端方向, 基部到顶部逐渐变细。平均长度 $13.52 \pm 3.94 \mu\text{m}$, 基部直径 $0.88 \pm 0.19 \mu\text{m}$ 。II 型 (ST-II) 表面较光滑, 与 I 型相比明显长且粗。有些基部 1/3 处开始向触角纵轴弯曲, 近平行伸向触角端部方向。长 $43.85 \pm 2.37 \mu\text{m}$, 基部直径为 $1.87 \pm 0.27 \mu\text{m}$ 。

2.2.2 刺形感器 (Chaetica sensilla, ChS) 外形似刺,比毛形感器短且具有较强的刚性,顶端尖,基部着生于一圆形凹槽内(图3 A3;图4 A),但该感器着生角度变异较大,如在梗节基部呈40~60°夹角,在柄节基部近于直立。刺形感器长 $7.41 \pm 1.19 \mu\text{m}$,基部直径 $1.32 \pm 0.18 \mu\text{m}$ 。

2.2.3 板形感器 (Placoid sensilla, PS) 根据形状分为长形 (EPS) (图3 A1~A2; B1~B2; C1~C2; 图4 D, E) 和圆形 (RPS) (图4 D) 两种。EPS 呈纵长条形,略高于触角表面,从基部到端部宽度基本一致,沿纵轴方向与触角壁几乎完全愈合,仅在端部极小部分与触角纵轴分离。该感器平均长度为 $31.11 \pm 3.91 \mu\text{m}$,中部宽度为 $4.56 \pm 0.98 \mu\text{m}$ 。RPS 为近圆形,周围有一凹陷的沟槽和一个表皮突出的脊围绕着,凹槽直径为 $8.35 \pm 0.84 \mu\text{m}$ 。

2.2.4 栓锥形乳突形感器 (Basiconic capitate peg sensilla, BCPS) 由球形的头部和一短柄组成,头部钝圆,具8~11条纵向的沟槽,短柄的基部坐落于圆形的凹陷内(图3 A1~A2, B1~B2, C1; 图4 E, G)。栓锥形乳突形感器长 $3.92 \pm 0.76 \mu\text{m}$,基部直径 $1.58 \pm 0.42 \mu\text{m}$ 。

2.2.5 锥形感器 (Basiconic sensilla, BS) 该感器为末端钝圆的感觉毛,分布于触角的鞭节上。根据形态分为I型 (BS-I) (图3 A1, B1, C1; 图4 F) 和II型 (BS-II) (图3 A1, B1, C1; 图4 E) 两种:I型是直的感觉毛,表面具纵向沟槽,长 $19.02 \pm 4.32 \mu\text{m}$,基部直径 $1.73 \pm 0.63 \mu\text{m}$ 。II型表面光滑,基部与触角主轴呈10~40°夹角,中部略微弯,近平行伸向触角端部的方向。该感器长 $17.04 \pm 4.09 \mu\text{m}$,基部直径 $1.70 \pm 0.54 \mu\text{m}$ 。

2.2.6 角锥形感器 (Sensillum obscurum, SO) 似倒锥形,表面具纵向的沟槽。基部坐落于一卵圆

形凹槽内,端部略微弯曲、分叉,整个感器平伏于触角表面(图3 A3;图4 B, C)。该感器长 $12.50 \pm 1.21 \mu\text{m}$,基部直径 $1.36 \pm 0.30 \mu\text{m}$ 。

2.3 感器的数量与分布

圆形板形感器和角锥形感器仅出现在钝叶榕传粉榕小蜂触角上(表1),前者仅位于棒节第3亚节端部的腹面,聚集状,数量为4个(图4 A);后者分布于梗节的背侧面,指向触角的基部(图4 C)。毛形感器(I型和II型)、刺形感器、长形板形感器、栓锥形乳突形感器、锥形感器(I型和II型)均存在于三种榕小蜂触角上,但各感器的数量(表1)和分布各有不同。毛形感器I型散生于触角的各部位(图3),杨氏金小蜂的数量明显多于钝叶榕传粉榕小蜂和 *Lipothymus* sp. ($P = 0.001$),而钝叶榕传粉榕小蜂和 *Lipothymus* sp. 间没有显著差异 ($P = 0.432$)。毛形感器II型仅着生于触角的鞭节,以 *Lipothymus* sp. 最为明显,从索节第2亚节至棒节端部均以单轮状形式排列,而钝叶榕传粉榕小蜂和杨氏金小蜂触角上均为随机分布,数量极少。刺形感器着生于梗节和柄节与头部之间的节间膜上。长形板形感器均着生于鞭节上(钝叶榕传粉榕小蜂索节第1亚节和 *Lipothymus* sp. 环节除外),且在每一亚节上呈单轮状均匀分布,两个感器之间分布着其它类型的感器;栓锥形乳突形感器常见于索节第3~5亚节和棒节的腹面和侧面,每亚节1~2个,索节第1~2亚节偶见分布,背面、腹面和侧面均可能出现,而其它位置未观察到该感器。锥形感器I型仅分布于棒节第2亚节和第3亚节的端部,尤以第3亚节最为明显,呈簇状,显著高于其它感器;而II型位于鞭节的所有各亚节(钝叶榕传粉榕小蜂索节第1亚节和 *Lipothymus* sp. 的环节除外),数量1~2个,但棒节的第2亚节偶有4个并排排列。

表1 钝叶榕三种进果榕小蜂雌性触角上感器的数量比较

Table 1 Comparison of the number of different sensilla on the antennae of three internally ovipositing female parasites in *F. curtipes*

	ST-I	ST-II	ChS	EPS	RPS	BCPS	BS-I	BS-II	SO	总数 Total
榕小蜂 Fig wasps	98 ± 7 b	9 ± 2 b	26 ± 5 a	66 ± 10 a	4	6 ± 2 a	4 ± 1 a	9 ± 2 a	21 ± 3	243 ± 11 b
钝叶榕传粉榕小蜂 <i>Eupristina</i> sp.	160 ± 19 a	14 ± 4 b	23 ± 5 a	61 ± 2 a	0	7 ± 2 a	8 ± 3 a	10 ± 2 a	0	283 ± 23 b
杨氏金小蜂 <i>D. yangi</i> <i>Lipothymus</i> sp.	95 ± 12 b	111 ± 15 a	19 ± 2 a	69 ± 5 a	0	6 ± 2 a	6 ± 2 a	6 ± 2 a	0	313 ± 24 a

注:表中同一列中不同字母的数据示差异显著 ($P \leq 0.05$)。The data followed by different letters in the same column are statistically different at $P \leq 0.05$.

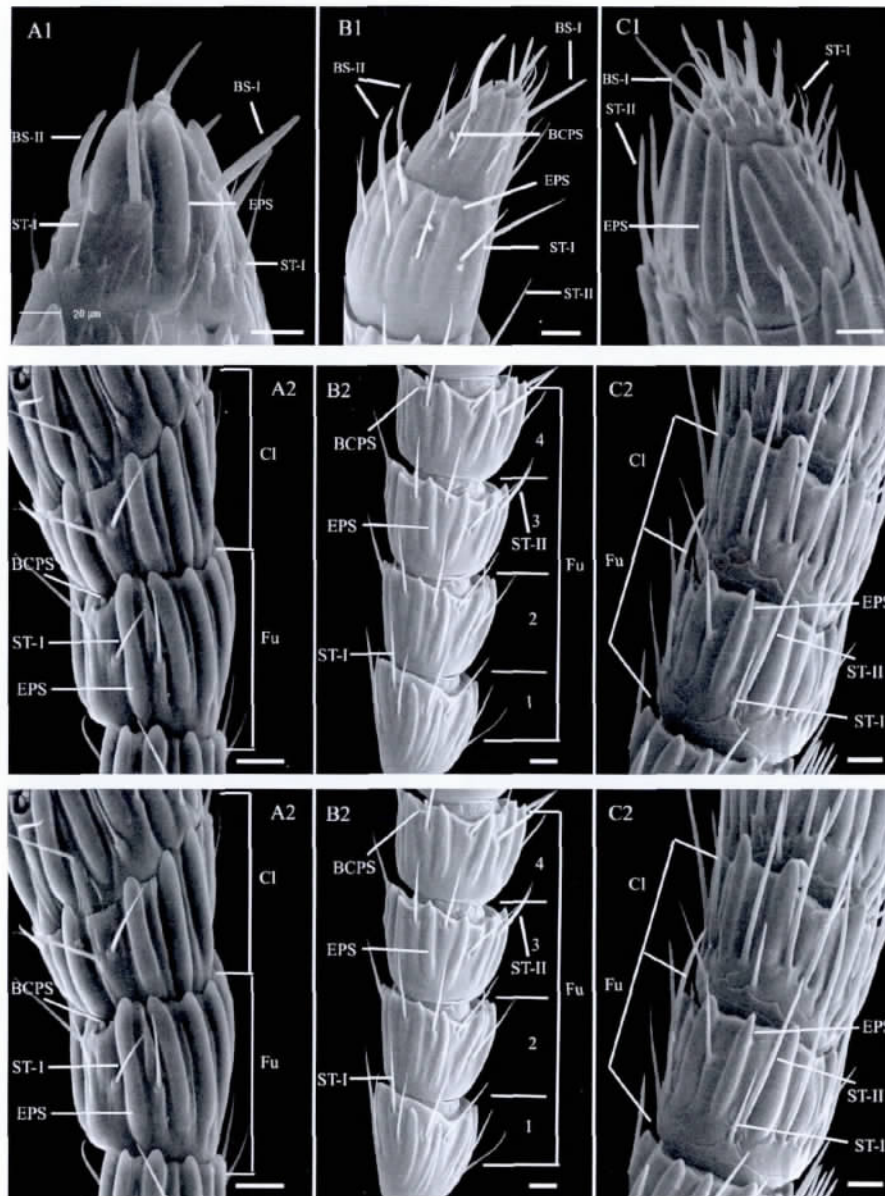


图3 钝叶榕三种进果榕小蜂触角不同亚节上的感器类型

Fig. 3 Different types of sensilla on the antennomere of three internally ovipositing female parasites in *F. curtipes*

A. 钝叶榕传粉榕小蜂; B. 杨氏金小蜂; C. *Lipothymus* sp.; A1. 棒节第3亚节; A2. 索节第5亚节和棒节第1亚节; A3. 柄节和梗节背面观; B1. 棒节第2和3亚节; B2. 索节第1~4亚节; B3. 柄节、梗节及索节的第1亚节; C1. 棒节第3亚节; C2. 索节第5亚节和棒节第1亚节; C3. 柄节、梗节、环节及索节的第1亚节。ST-I: 毛形感器I型; ST-II: 毛形感器II型; EPS: 长形板形感器; BS-I: 锥形感器I型; BS-II: 锥形感器II型; BCPS: 栓锥形乳突状感器; ChS: 刺形感器; SO: 角锥形感器; 比例尺=10 μm; 下同。

A. *Euoristina* sp.; B. *D. yangi*; C. *Lipothymus* sp.; A1. The third subsegment of club; A2. The fifth subsegment of funicle and the first subsegment of club; A3. The dorsal view of scape and pedicel; B1. The second and third subsegment of club; B2. The first, second, third and fourth subsegment of funicle; B3. Scape, pedicel and the first subsegment of funicle; C1. The third subsegment of club; C2. The fifth subsegment of funicle and the first subsegment of club; C3. Scape, pedicel, anellus and the first subsegment of funicle. ST-I: Sensilla trichodea type I; ST-II: Sensilla trichodea type II; EPS: Elongated placoid sensilla; BS-I: Basiconic sensilla type I; BS-II: Basiconic sensilla type II; BCPS: Basiconic capitate peg sensilla; ChS: Chaetica sensilla; SO: Sensillum obscurum; The same for following figures; Bar = 10 μm.

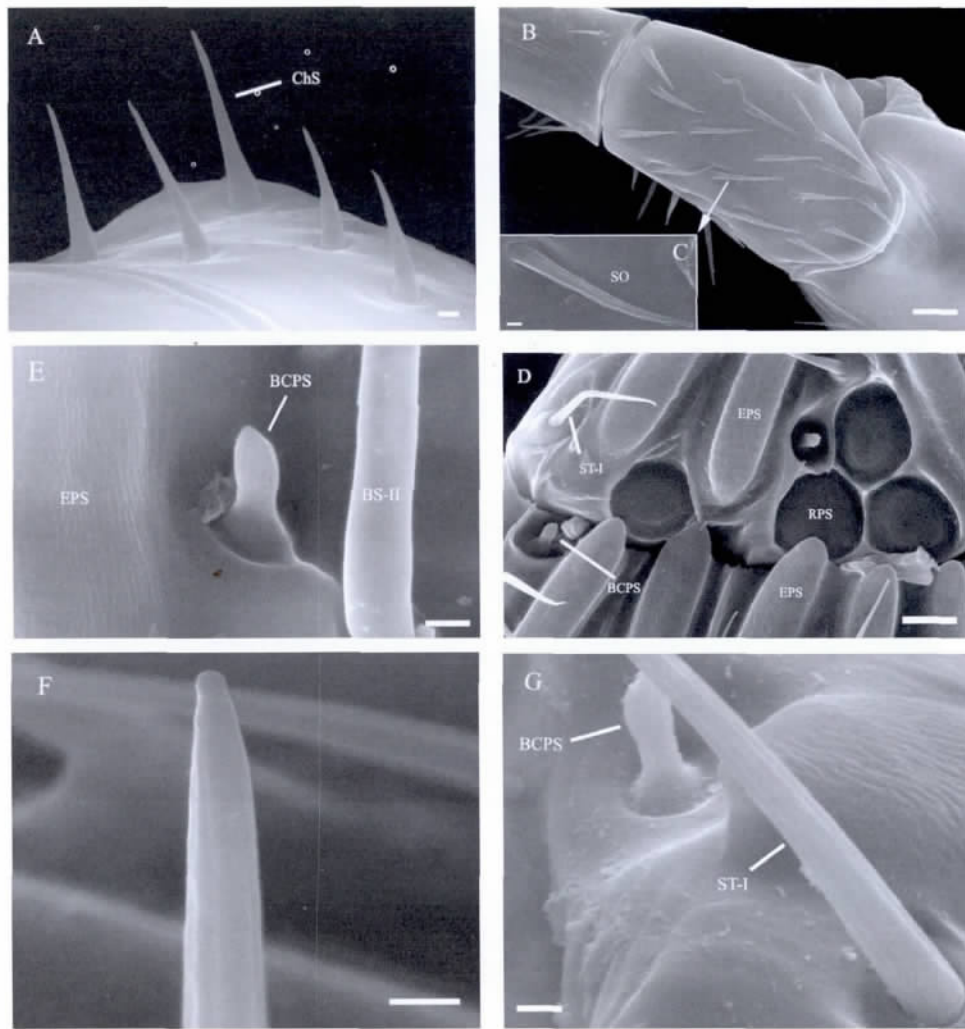


图4 钝叶榕二种进果榕小蜂触角感器的微观形态

Fig. 4 The surface morphology of different sensilla on the antennae of two internally ovipositing female parasites in *F. curtipes* A ~ F. 钝叶榕传粉榕小蜂; G. 杨氏金小蜂; A. 柄节基部的刺形感器, 比例尺 = 1 μm ; B. 梗节上的角锥形感器, 比例尺 = 10 μm ; C. 角锥形感器的形态, 比例尺 = 1 μm ; D. 棒节第2-3亚节上的感器, 比例尺 = 5 μm ; E. 棒节第2亚节上的感器, 比例尺 = 1 μm ; F. 锥形感器I的形态, 比例尺 = 1 μm ; G. 索节第5亚节上的感器, 比例尺 = 1 μm . A ~ F. *Eupristina* sp.; G. *D. yangi*; A. Chaetia sensilla on the proximal part of scape, Bar = 1 μm ; B. Sensillum obscurum on the pedicel, Bar = 10 μm ; C. The morphology of sensillum obscurum, Bar = 1 μm ; D. The antennal sensilla on the second and third subsegment of club, Bar = 5 μm ; E. The antennal sensilla on the second subsegment of club, Bar = 1 μm ; F. The morphology of basiconic sensilla type I; G. The antennal sensilla on the fifth subsegment of funicle, Bar = 1 μm .

RPS: 圆形板形感器; RPS: Round placoid sensilla.

3 结论与讨论

一般来说, 毛形感器根据表面是否具孔分为壁孔型毛形感器、顶孔型毛形感器和无孔型毛形感器 (Keil, 1999; Liu and Kang, 2005), 壁孔型和顶孔型为化学感受器官, 对寄主信息物质具有极高灵敏度, 所以在寄主搜寻和识别过程中具有重要的作用; 无孔型感器的淋巴腔内通常含有管胞体, 能感知空气振动, 有利于寄生蜂确定被测

物质的位置 (Schmidt and Smith, 1985)。因此, 根据本研究中I型毛形感器应为机械感器, 特别是位于杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. 棒节端部“探索区”的, 由于这两种寄生蜂在进入榕果内部前, 主要依靠触角端部在榕果表面进行敲击, 以此判断榕果是否适合, 因而这两种榕小蜂端部的I型感器较为发达, 具有重要的感触敲击振荡刺激功能。II型感器与传粉榕小蜂 *Courtella armata* 和 *Elisabethiella baijnathi* 触角上着生的分支型感器较为相似 (Ware and Compton, 1992), 但其比后两

者所着生的感器更具刚性、表面无孔,且基部着生于一臼形窝内(图3 C1, C2),这是机械感器的典型特征。由于II型毛形感器轮状排列,且弯向触角主轴,其可能具有调节飞行方向的功能(Krishnan *et al.*, 2012)。

刺形感器为机械感器,可对触角的位置进行感测(Schneider, 1964)。根据其在三种进果榕小蜂雌性触角上的着生位置,推测刺形感器可以调节触角的运动和位置,如传粉榕小蜂触角横扫果面的频率和强度(Hossaert-McKey *et al.*, 1994),是本体感器。

板形感器是膜翅目寄生蜂触角上的典型感受器官(Barlin and Vinson, 1981; Steinbrecht, 1997; Basibuyuk and Quicke, 1999; van Baaren *et al.*, 2007),本研究中的3种寄生蜂的雌性触角上存在2种板形感器,并且三者数量和分布间没有差异。长形板形感器与多数膜翅目昆虫触角上的板形感器相似,圆形板形感受器类型于蜜蜂科、胡蜂科、锤腹姬蜂科、长腹蜂科触角上的感器(Basibuyuk and Quicke, 1999),表面多孔的特征允许大量的挥发性物质进入触角内部,是一种典型的嗅觉器官,有利于寄生蜂检测来自栖境的长距离信息物质(Barlin and Vinson, 1981; Ochieng *et al.*, 2000)。

对于栓锥形乳突形感器的功能有两种观点,一种认为该感器具有感知气味的功能,特别是对特殊的信息物质(如信息素)更具选择性(Steinbrecht, 1997; Cônsoli *et al.*, 1999; Keil, 1999; van Baaren *et al.*, 2007; Dweck, 2009; Silva *et al.*, 2010);另一种认为该感器具有感知湿、热的功能(Amornsak *et al.*, 1998)。本研究中,我们赞同第一种观点,栓锥形乳突形感器多分布于鞭节的腹面,数量少,并且明显位于其它类型感器的下面,从而不利于接触榕果的表面,所以该感器为嗅觉感器。

一般认为,锥形感器具有嗅觉和味觉的功能,有的还兼有的机械功能(van Baaren *et al.*, 2007; Onagbola and Fadamiro, 2008)。本研究中,锥形感器I型和II型多数着生于触角鞭节的端部,I型明显高于其它触角感器(图3 A1, B1, C1),因三种进果榕小蜂均具有明显的利用触角端部敲击榕果表面的行为,从而推测I型感器应为味觉感器;II型弯曲、平行于触角主轴,其顶端接触到榕果表面的几率较少,所有不太可能是味觉器官,有可能是一种嗅觉感器来感知榕果表面低挥发性的

近距离信息物质。

角锥形感器仅着生于钝叶榕传粉榕小蜂雌性触角梗节背侧的,易于与榕果苞片接触,具有类似于下颚骨瓣的作用(Weiblen, 2002),可防止进果榕小蜂从苞片口滑脱,为机械感器。

除圆形板形感器和角锥形感器,三种榕小蜂均存在毛形感器I型和II型、刺形感器、长形板形感器、栓锥形乳突形感器、锥形感器I型和II型。从触角感器的功能和分布来看,特别是寄主选择过程中所涉及的嗅觉和味觉感器,三种进果进果榕小蜂之间并没有明显的差异(表1)。而与此同时,钝叶榕传粉榕小蜂雌性触角上的感器类型和分布与其它榕小蜂昆虫较为相似(Ware and Compton, 1992; Li *et al.*, 2009a, b),而杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp. 与相同科的其它寄生蜂有着明显的不同,尤其是感器的数量和分布(Slifer, 1969; Pettersson *et al.*, 2001; Onagbola and Fadamiro, 2008; Dweck, 2009)。可以得出,亲缘关系较近的物种具有相似的触角感器类型和分布,进果的非传粉榕小蜂—杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp. 触角感器已趋同于传粉榕小蜂。

另一方面,榕果苞片口是榕小蜂进入榕果所必须克服的物理障碍。触角作为首先接触的器官,要求其必须衍生出相应组织结构以撬动、挖掘微小开口。钝叶榕传粉榕小蜂触角也的确产生了与此相应的结构—脊骨突,位于触角鞭节第1索节处,这与其它传粉榕小蜂较为相似(Weiblen, 2002; Li *et al.*, 2009a, b),但钝叶榕传粉榕小蜂的脊骨突较为尖锐,可能与钝叶榕榕果苞片口为密闭型有关。对于非传粉榕小蜂,无论是进果者(图1B, C)还是非进果者(Cruaud *et al.*, 2011),其雌性触角均不具有脊骨突,这是典型的适应性特征,也决定进果杨氏金小蜂和*Lipothymus* sp. 必须依赖钝叶榕传粉榕小蜂才能进果的关键。

总之,钝叶榕三种进果榕小蜂雌性触角具有相似的触角感器类型、数量和分布,这与其相似的行为特征相一致(Gu *et al.*, 2012),特别是三种进果榕小蜂具有相似的长形板形感器,但钝叶榕传粉榕小蜂明显具有增粗、加厚的现象,这有利于提高感受器的灵敏度,增强对栖境内长距离信息物质的识别(Ware and Compton, 1992; Cônsoli *et al.*, 1999)。另一方面,钝叶榕榕果发育具有高度异步性,要求同步从成熟的榕果内羽化的三种进果榕小蜂,必须离开母树以寻找处于雌花

期的榕果,但钝叶榕传粉榕小蜂寿命明显低于杨氏金小蜂和 *Lipothymus* sp. (Li, Unpublished data),加之蚂蚁捕食、线虫和瘿蚊寄生等威胁,钝叶榕传粉榕小蜂触角具有较高灵敏度的板形感器是合理,应为一种适应性的演化特征。圆形板形感器唯一存在于钝叶榕传粉榕小蜂雌性触角上,为何会出现此种类型的感器?这种感器是否与横扫果面的行为有关?其中原因还有待进一步探讨。

参考文献 (References)

- Amornsak W, Cribb B, Gordh G, 1998. External morphology of antennal sensilla of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 27 (2): 67–82.
- Barlin MR, Vinson BS, 1981. Multiporous plate sensilla in antennae of the Chalcidoidea (Hymenoptera). *Int. J. Insect. Morphol. Embryol.*, 10 (1): 29–42.
- Basibuyuk HH, Quicke DLJ, 1999. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zool. Scr.*, 28 (1–2): 51–67.
- Bleeker MAK, Smid HM, Van Aelst AC, Van Loon JJA, Vet LEM, 2004. Antennal sensilla of two parasitoid wasps: A comparative scanning electron microscopy study. *Microsc. Res. Tech.*, 63 (5): 266–273.
- Chen C, Song QS, Zhang GM, Peng YQ, Wang QY, Yang DR, 2004. Chemical attraction of fig volatiles to their pollinating fig wasp. *Acta Ecol. Sin.*, 24 (12): 2794–2799. [陈春, 宋启示, 张光明, 彭艳琼, 王秋艳, 杨大荣, 2004. 榕果挥发物对传粉榕小蜂的吸引作用. *生态学报*, 24 (12): 2794–2798]
- Cônsoli FL, Kitajima EW, Parra JRP, 1999. Sensilla on the antenna and ovipositor of the parasitic wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hym., trichogrammatidae). *Microsc. Res. Tech.*, 45 (4–5): 313–324.
- Compton SG, Hawkins BA, 1992. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, 91 (1): 68–74.
- Cruaud A, Jabbour-Zahab R, Genson G, Kjellberg F, Kobmoo N, van Noort S, Da RY, Yan QP, Ubaidillah R, Hanson P, Santos-Mattos O, Farache F, Pereira R, Kerdellhue C, Rasplus JY, 2011. Phylogeny and evolution of life-history strategies in the Sycophaginae non-pollinating fig wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea). *BMC Evol. Biol.*, 11 (1): 178.
- Dweek HKM, 2009. Antennal sensory receptors of *Pteromalus puparum* female (Hymenoptera: Pteromalidae), a gregarious pupal endoparasitoid of *Pieris rapae*. *Micron*, 40 (8): 769–774.
- Duan ZB, Peng YQ, Yang DR, Xu L, 2005. Fig wasp community in the syconia of *Ficus altissima*. *Acta Ecol. Sin.*, 25 (10): 2589–2594. [段柱标, 彭艳琼, 杨大荣, 徐磊, 2005. 高榕隐头果内小蜂群落的动态变化. *生态学报*, 25 (10): 2589–2594]
- Gu D, Peng YQ, Yang DR, 2012. Convergence in host recognition behavior between obligate pollinating fig wasps and non-pollinating fig wasps. *Biodivers. Sci.*, 20 (3): 324–329. [顾丁, 彭艳琼, 杨大荣, 2012. 传粉榕小蜂与非传粉小蜂间寄主识别行为的趋同进化. *生物多样性*, 20 (3): 324–329]
- Hossaert-McKey M, Gibernau M, Frey J, 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomol. Exp. Appl.*, 70 (2): 185–191.
- Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, Proffit M, 2010. Floral scents: their roles in nursery pollination mutualisms. *Chemoecology*, 20 (2): 75–88.
- Jousselin E, Kjellberg F, 2001. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecol. Lett.*, 4 (2): 151–158.
- Jousselin E, Rasplus JY, Kjellberg F, 2001. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos*, 94 (2): 287–294.
- Keil TA, 1999. Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: Hansson BS, ed. *Insect Olfaction*. New York: Springer-Verlag. 5–47.
- Kerdellhue C, Rossi JP, Rasplus JY, 2000. Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps. *Ecology*, 81 (10): 2832–2849.
- Krishnan A, Prabhakar S, Sudarsan S, Sane SP, 2012. The neural mechanisms of antennal positioning in flying moths. *J. Exp. Biol.*, 215 (17): 3096–3105.
- Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR, 2009a. Ultrastructure of antennal sensilla of female *Ceratosolen solmsi* Marchali (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae: Agaoninae). *The Canadian Entomologist*, 141 (5): 463–477.
- Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR, 2009b. Antennal sensilla of female fig pollinator *Ceratosolen* sp. and its ecological implication. *Chin. J. Entomol.*, 46 (6): 941–950. [李宗波, 杨培, 彭艳琼, 杨大荣, 2009. 苹果榕传粉小蜂雌性触角感器及其生态学意义. *昆虫知识*, 46 (6): 941–950]
- Liu TX, Kang L, 2005. *Entomological Research Progress and Prospect*. Beijing, Science Press. [刘同先, 康乐, 2005. *昆虫学研究: 进展与展望*. 北京: 科学出版社]
- Michaloud G, Carrière S, Kobbi M, 1996. Exceptions to the one: one relationship between African fig trees and their fig wasp pollinators: possible evolutionary scenarios. *J. Biogeogr.*, 23 (4): 513–520.
- Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, Baker TC, 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod. Struct. Dev.*, 29 (3): 231–240.
- Onaghola EO, Fadamiro HY, 2008. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Micron*, 39 (5): 526–535.
- Peng YQ, Yang DR, Wang QY, 2005. Adjustment and stabilization of sex ratio in *Ceratosolen solmsi* Marchali. *Acta Ecol. Sin.*, 25 (6): 1347–1351. 彭艳琼, 杨大荣, 王秋艳, 2005. 对叶榕传粉小蜂性比率的调节和稳定. *生态学报*, 25 (6): 1347

- 1351.
- Pettersson EM, Hallberg E, Birgersson G, 2001. Evidence for the importance of odour - perception in the parasitoid *Rhopalicus tutela* (Walker) (Hym., Pteromalidae). *J. Appl. Entomol.*, 125 (6): 293 - 301.
- Proffit M, Schatz B, Borges RM, Hossaert - Mckey M, 2007. Chemical mediation and niche partitioning in non - pollinating fig - wasp communities. *J. Anim. Ecol.*, 76 (2): 296 - 303.
- Schmidt J, Smith J, 1985. Host volume measurement by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: the roles of curvature and surface area. *Entomol. Exp. Appl.*, 39 (3): 213 - 221.
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9 (1): 103 - 122.
- Silva CCA, de Capdeville G, Moraes MCB, Falcão R, Solino LF, Laumann RA, Silva JP, Borges M, 2010. Morphology, distribution and abundance of antennal sensilla in three stink bug species (Hemiptera: Pentatomidae). *Micron*, 41 (4): 289 - 300.
- Slifer EH, 1969. Sense organs on the antenna of a parasitic wasp, *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera, Pteromalidae). *Biological Bulletin*, 136 (2): 253 - 263.
- Steinbrecht RA, 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts. *Int. J. Insect. Morphol. Embryol.*, 26 (3 - 4): 229 - 245.
- van Baaren J, Boivin G, Bourdais D, Roux O, 2007. Antennal sensilla of hymenopteran parasitic wasps: variations linked to host exploitation behavior. In: Mendez - Vilas A, Diaz J, eds. *Modern research and educational topics in microscopy*. Badajoz: Formatex. 345 - 352.
- Ware AB, Compton SG, 1992. Repeated evolution of elongate multiporous plate sensilla in female fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae: Agaoninae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 95 (2): 275 - 292.
- Weiblen GD, 2002. How to be a fig wasp. *Annu. Rev. Entomol.*, 47 (1): 299 - 330.
- Yang P, Li ZB, Peng YQ, Yang DR, 2012. Exchange of hosts: can agaonid fig wasps reproduce successfully in the figs of non - host *Ficus*? *Naturwissenschaften*, 99 (3): 199 - 205.
- Zhang FP, Yang DR, 2009. Oviposition timing and community structure of ficus curtipes fig wasp. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 20 (8): 2005 - 2011. [张凤萍, 杨大荣, 2009. 钝叶榕榕果内榕小蜂的产卵顺序及其群落结构. *应用生态学报*, 20 (8): 2005 - 2011]