

传粉榕小蜂雌蜂多孔板形感器的形态与 适应进化*

李宗波^{1**} 杨培² 赵健¹ 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 【目的】获得传粉榕小蜂 (Chalcidoidea: Agaonidae) 雌蜂触角上的多孔板形感器的形态特征，并结合系统发育关系，探讨多孔板形感器的适应性进化。【方法】应用扫描电子显微技术，对传粉榕小蜂 12 属 70 种雌蜂触角上多孔板形感器的超微形态、密度、排列形式等进行观察，并采用相关性分析方法研究多孔板形感器的形态适应性。【结果】传粉榕小蜂雌蜂触角上共存在长形、刺形和圆形 3 种多孔板形感器，长形多孔板形感器有单螺旋环状（类型Ⅰ）和多螺旋环状（类型Ⅱ）2 种排列形式，刺形多孔板形感器有边缘着生型（类型Ⅲ）和轴向螺旋环型（类型Ⅳ）2 种，圆形板形感器仅存在于 *Eupristina*、*Ceratosolen*、*Waterstoniella*、*Tetrapus* 属中，且只分布于触角第 3 棒节的腹面。从类型Ⅰ到类型Ⅳ，多孔板形感器具有明显的延伸、增多、末端分离等形态特征，而末端分离程度是提高感器灵敏度的一种重要方式。多孔板形感器的数量与榕果果径呈正相关 ($r=0.249, P=0.003$)，分离程度与榕果直径负相关 ($r=-0.231, P=0.017$)。【结论】传粉榕小蜂雌蜂触角上存在长形、刺形和圆形 3 种多孔板形感器，其延伸、增多、末端分离等特征是一种明显的形态适应性，使之在复杂的生态环境中感知寄主的特异性挥发物。

关键词 传粉榕小蜂，雌蜂，多孔板形感器，形态，进化

Morphological adaptation and evolution of multiporous placoid sensilla in female Agaonids (Chalcidoidea, Hymenoptera)

LI Zong-Bo^{1**} YANG Pei² ZHAO Jian¹ YANG Da-Rong^{2***}

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

Abstract [Objectives] To describe the ultramorphology of the multiporous placoid sensilla (MPS) located on the antennae of female Agaonids (Chalcidoidea: Agaonidae) and discuss the morphological adaptation and evolution of these organs in the context of the phylogeny of the Agaonidae. [Methods] The morphology, density and distribution of MPS in females of 70 species from 12 genera of the Agaonidae were observed by SEM. [Results] There are 3 types of MPS on the antennae of female Agaonids: elongated multiporous placoid sensilla (MPS-E), chaetica multiporous placoid sensilla (MPS-C) and rounded multiporous placoid sensilla (MPS-R). MPS-E can have either a single whorl arrangement (Type I) or a multiple whorl arrangement (Type II). MPS-C also have two distinct arrangements; lateral arrangement (Type III) and socket situated, axial arrangement (Type IV). MPS-R only occur on the third club on the ventral surface of antennae in the genera *Eupristina*, *Ceratosolen*, *Waterstoniella*, *Tetrapus*. Although all 4 different arrangements increase MPS receptor surface area by lengthening and increasing the number of sensilla, branching is the key way of improving sensillar sensitivity. On the other

* 资助项目：国家自然科学基金项目（No. 31200292；31100279）；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（XKZ200905）

**E-mail: lizb@outlook.com

***通讯作者，E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期：2013-04-17，接受日期：2014-02-28

hand, numbers of MPS were positively correlated to fig diameter ($r=0.249, P=0.003$), but branching was negatively correlated to fig diameter ($r=-0.231, P=0.017$). [Conclusion] The antennae of female Agonids have 3 types of MPS; MPS-E, MPS-C and MPS-R. Elongation and branching of MPS were typical morphological adaptations the repeated evolution of which may help female agaonids to effectively locate species-specific compounds of female floral figs in complex rainforest.

Key words Agaonidae, female wasp, multiporous placoid sensilla, morphology, evolution

传粉榕小蜂(Chalcidoidea, Agaonidae)是在榕果子房内发育并为榕树传粉的一类单系群寄生蜂,(Machado *et al.*, 2001; Cruaud *et al.*, 2010),包括20属350多种,均具有明显的雌雄二型现象(Weiblen, 2002)。雌蜂具翅,具迁飞能力,一生需完成交配、孕卵、收集花粉、寻找合适榕果的任务;雄峰无翅,终生生活于果内,主要任务是交配和为雌蜂挖掘出蜂口。除少数外(Michaloud *et al.*, 1996; Yang *et al.*, 2012),一种传粉榕小蜂仅为一种榕树传粉,一种榕树也仅为一种传粉榕小蜂提供繁殖产所,两者相互依赖,缺一不可,构成了高度复杂而精确的传粉育幼互惠共生系统(Weiblen, 2002; Dufay and Anstett, 2003)。榕树榕果具雌花前期、雌花期(又称接收期)间花期、雄花期和成熟期5个发育阶段,已有研究表明:榕蜂相遇的基础主要是依赖雌花期榕果释放的微量特异性挥发物(Ware *et al.*, 1993; Gibernau *et al.*, 1998; Grison-Pigé *et al.*, 2002; 陈春等, 2004; Hossaert-McKey *et al.*, 2010)。

植物挥发物常作为一种长距离信息物质,其感知主要取决于寄生蜂触角上的嗅觉器官,特别是最典型的多孔板形感受器(Snodgrass, 1925; Barlin and Vinson, 1981; Bouček, 1988; Basibuyuk and Quicke, 1999)。多孔板形感受器被认为是一种剂量依赖型的嗅觉器官(Ochieng *et al.*, 2000),是寄生蜂感知外界环境信息的重要通讯系统单元,其超微形态、密度、排列形式等往往反映进化压力和自选选择的最佳特征之一(Basibuyuk and Quicke, 1999)。因此,基于传粉榕小蜂与榕树高度专一的互惠共生系统,加之传粉榕小蜂雌蜂寿命短(1~2 d)(Kjellberg *et al.*, 1988)长距离迁飞(Harrison and Rasplus, 2006)捕食者扑食等(Schatz and Hossaert-McKey, 2003),

决定传粉榕小蜂雌蜂须在复杂的生态环境中迅速、准确的寻找到合适发育阶段的榕果,推测传粉榕小蜂雌蜂触角上多孔板形感受器应具有更多形态和适应进化特征。因此,本文对传粉榕小蜂雌蜂触角上的多孔板形感受器的超微形态、分布、密度、排列形式等进行观察,并结合传粉榕小蜂单系起源(Monophyly)的进化关系(Cruaud *et al.*, 2010),探讨多孔板形感受器形态和适应进化关系。

1 材料与方法

1.1 传粉榕小蜂

根据多孔板形感受器的形态特征(Basibuyuk and Quicke, 1999),结合传粉榕小蜂系统发育关系(Cruaud *et al.*, 2010),筛选和观察的传粉榕小蜂雌蜂有12属70个种(表1)。传粉榕小蜂的收集和保存包括两种方法:一为在西双版纳地区可采集到的,待传粉榕小蜂出蜂后,用乙酸乙酯麻醉,经10%的生理盐水洗涤后,放入2.5%戊二醛固定液中保存;二为中国科学院西双版纳热带植物园协同进化研究组和Rhett Harrison先前收集的传粉榕小蜂样本,保存在75%酒精中。

1.2 电镜观察

针对样品保存方式的不同,采取两种方式加以处理:(1)2.5%戊二醛保存的样品,按照Li等(2009)的方法,首先将样品超声波清洗,酒精梯度脱水(50%, 70%, 80%, 90%, 95%和无水酒精),再经醋酸异戊酯置换2次,临界点干燥(CPD-030, Bal-Tec)。然后于体视镜下摘取触角,粘附于载物台上;(2)75%酒精保存的样品,参照van Noort(1995)方法,直接将样

表 1 不同传粉榕小蜂及其对应的寄主榕树
Table 1 Pollinating fig wasp and their associated *Ficus* involved in this study

传粉榕小蜂 Pollinating fig wasps	寄主榕树 <i>Ficus</i> hosts	榕果果径 (cm) Fig diameter (cm)	保存方法 Sample presevation
对叶榕小蜂 <i>Ceratosolen solmsi marchali</i>	对叶榕 <i>F. hispida</i>	1.5-2.5	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
木瓜榕小蜂 <i>Ceratosolen emarginatus</i>	木瓜榕 <i>F. auriculata</i>	5.8-12	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
窝榕小蜂 <i>Ceratosolen gravelyi</i>	鸡嗉子榕 <i>F. semicordata</i>	1.2-2.5	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
聚果榕小蜂 <i>Ceratosolen fusciceps</i>	榕果榕 <i>F. racemosa</i>	2.0-5.1	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
青果榕小蜂 <i>Ceratosolen appendiculatus</i>	青果榕 <i>F. variegata</i>	1.0-2.0	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
狭缩榕小蜂 <i>Ceratosolen constrictus</i>	水同木 <i>F. fistulosa</i>	1.0-2.2	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
糙叶榕小蜂 <i>Ceratosolen brongersmai</i>	糙叶榕 <i>F. irisana</i>	1.0-1.2	75% alcohol
水同木榕小蜂 <i>Ceratosolen hewitti</i>	水同木 <i>F. fistulosa</i>	1.0-2.2	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
北碚榕小蜂 <i>Ceratosolen sp1.</i>	北碚榕 <i>F. beipeiensis</i>	1.0-2.0	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
海南榕小蜂 <i>Ceratosolen sp2.</i>	海南榕 <i>F. hainanensis</i>	2.0-3.5	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
苹果榕小蜂 <i>Ceratosolen sp3.</i>	苹果榕 <i>F. oligodon</i>	2.0-3.5	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
地石榴榕小蜂 <i>Ceratosolen sp4.</i>	地石榴 <i>F. tikoua</i>	1.0-2.0	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
昆嵩榕小蜂 <i>Ceratosolen sp5.</i>	昆嵩榕 <i>F. koutumensis</i>	1.0-1.5	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
肉托榕小蜂 <i>Ceratosolen sp6.</i>	肉托榕 <i>F. squamosa</i>	1.5-2.0	75% 酒精 75% alcohol
平枝榕小蜂 <i>Ceratosolen sp7.</i>	平枝榕 <i>F. prostata</i>	0.8-1.0	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
垂叶榕小蜂 <i>Eupristina koningsbergeri</i>	垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	0.8-1.7	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
细叶榕小蜂 <i>Eupristina verticillata</i>	细叶榕 <i>F. microcarpa</i>	0.4-0.7	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
劲直榕小蜂 <i>Eupristina cyclostigma</i>	劲直榕 <i>F. stricta</i>	1.5-2.0	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
钝叶榕小蜂 <i>Eupristina sp1.</i>	钝叶榕 <i>F. curtipes</i>	1.5-2.2	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde

续表 1 (Table 1 continued)

传粉榕小蜂 Pollinating fig wasps	寄主榕树 <i>Ficus</i> hosts	榕果果径 (cm) Fig diameter (cm)	保存方法 Sample presevation
高山榕小蜂 <i>Eupristina altissima</i>	高山榕 <i>F. altissima</i>	1.7-3.8	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
豆果榕小蜂 <i>Eupristina parapristian</i>	豆果榕 <i>F. pisocarpa</i>	0.5-0.7	75% 酒精 75% alcohol
科荷纹榕小蜂 <i>Eupristina leightoni</i>	科荷纹榕 <i>F. kerkhovenii</i>	1.5-2.5	75% 酒精 75% alcohol
枕果榕小蜂 <i>Eupristina belgaumensis</i>	枕果榕 <i>F. drupacea</i>	1.5-3.0	75% 酒精 75% alcohol
瘤枝榕小蜂 <i>Eupristina</i> sp2.	瘤枝榕 <i>F. maclellandii</i>	0.6-0.8	75% 酒精 75% alcohol
椭叶榕小蜂 <i>Eupristina</i> sp3.	椭叶榕 <i>F. spathulifolia</i>	0.4-0.5	75% 酒精 75% alcohol
毛果枕果榕小蜂 <i>Eupristina</i> sp4.	毛果枕果榕 <i>F. drupacea</i> var. <i>pubescens</i>	1.5-2.5	75% 酒精 75% alcohol
白肉榕小蜂 <i>Dolichoris umbilicata</i>	白肉榕 <i>F. vasculosa</i>	0.7-1.0	75% 酒精 75% alcohol
厚皮榕小蜂 <i>Dolichoris malabarensis</i>	厚皮榕 <i>F. callosa</i>	2.5-2.8	75% 酒精 75% alcohol
九丁榕小蜂 <i>Dolichoris</i> sp.	九丁榕 <i>F. nervosa</i>	1.0-1.8	75% 酒精 75% alcohol
环纹榕小蜂 <i>Deilagaon annulatae</i>	环纹榕 <i>F. annulata</i>	2.0-2.5	75% 酒精 75% alcohol
斜叶榕小蜂 <i>Liporrhopalum gibbosae</i>	斜叶榕 <i>F. tinctoria</i>	0.6-1.0	75% 酒精 75% alcohol
假斜叶榕小蜂 <i>Liporrhopalum subulatae</i>	假斜叶榕 <i>F. subulata</i>	0.7-1.0	75% 酒精 75% alcohol
蒙塔纳榕小蜂 <i>Liporrhopalum tentacularis</i>	蒙塔纳榕 <i>F. montana</i>	0.4-1.4	2.5% 戊二醛 2.5% gluteraldehyde
棒果榕 <i>Liporrhopalum</i> sp.	棒果榕 <i>F. subincisa</i>	1.2-2.5	75% 酒精 75% alcohol
矮小天仙果榕小蜂 <i>Blastophaga silverstriana</i>	矮小天仙果 <i>F. erecta</i>	0.7-1.0	75% 酒精 75% alcohol
粗叶榕 <i>Blastophaga javana</i>	粗叶榕 <i>F. hirta</i>	1.2-1.5	75% 酒精 75% alcohol
歪叶榕小蜂 <i>Blastophaga</i> sp1.	歪叶榕 <i>F. cyrtophylla</i>	0.8-1.2	75% 酒精 75% alcohol
壶托榕小蜂 <i>Blastophaga</i> sp2.	壶托榕 <i>F. ischnopoda</i>	1.0-2.5	75% 酒精 75% alcohol
青藤公榕小蜂 <i>Blastophaga (Valisia)</i> sp1.	青藤公 <i>F. langkokensis</i>	0.7-0.8	75% 酒精 75% alcohol

续表 1 (Table 1 continued)

传粉榕小蜂 Pollinating fig wasps	寄主榕树 <i>Ficus</i> hosts	榕果果径 (cm) Fig diameter (cm)	保存方法 Sample presevation
竹叶榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) sp2.	竹叶榕 <i>F. stenophylla</i>	0.7-0.8	75% 酒精 75% alcohol
耳毛榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) <i>auratae</i>	耳毛榕 <i>F. aurata</i>	1.0-1.2	75% 酒精 75% alcohol
石榴榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) <i>malayana</i>	石榴榕 <i>F. grossularioides</i>	0.5-1.2	75% 酒精 75% alcohol
笔管榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) <i>coronata</i>	笔管榕 <i>F. subpisocarpa</i>	0.6-1.0	75% 酒精 75% alcohol
尖叶榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) sp3	尖叶榕 <i>F. henryi</i>	1.0-2.0	75% 酒精 75% alcohol
森林榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) sp4.	森林榕 <i>F. nerifolia</i>	0.8-1.0	75% 酒精 75% alcohol
金毛榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) sp5.	金毛榕 <i>F. fulva</i>	1.5-3.8	75% 酒精 75% alcohol
黄毛榕小蜂 <i>Blastophaga</i> (<i>Valisia</i>) sp6.	黄毛榕 <i>F. esquiroliana</i>	2.0-4.6	75% 酒精 75% alcohol
亚脉榕小蜂 <i>Platyscapa innumarabilis</i>	亚脉榕 <i>F. subcordata</i>	2.0-2.5	75% 酒精 75% alcohol
曲枝榕小蜂 <i>Platyscapa paschimaghatis</i>	曲枝榕 <i>F. geniculata</i>	0.5-0.7	75% 酒精 75% alcohol
菩提树榕小蜂 <i>Platyscapa quadraticeps</i>	菩提树 <i>F. religiosa</i>	0.5-0.8	75% 酒精 75% alcohol
黄葛树榕小蜂 <i>Platyscapa coronata</i>	黄葛树 <i>F. virens</i>	0.7-1.2	75% 酒精 75% alcohol
雅榕小蜂 <i>Platyscapa</i> sp1.	雅榕 <i>F. concinna</i>	0.4-0.7	75% 酒精 75% alcohol
直脉榕小蜂 <i>Platyscapa</i> sp2.	直脉榕 <i>F. orthoneura</i>	1.0-1.4	75% 酒精 75% alcohol
大青树榕小蜂 <i>Platyscapa</i> sp3.	大青树 <i>F. hookeriana</i>	2.0-3.5	75% 酒精 75% alcohol
心叶榕小蜂 <i>Platyscapa</i> sp4.	心叶榕 <i>F. rumphii</i>	1.0-1.5	75% 酒精 75% alcohol
大叶水榕小蜂 <i>Platyscapa</i> sp5.	大叶水榕 <i>F. glaberrima</i>	0.7-1.2	75% 酒精 75% alcohol
雅榕小蜂 <i>Elisabethella</i> sp.	雅榕 <i>F. concinna</i>	0.4-0.7	75% 酒精 75% alcohol
贝里尼榕小蜂 <i>Pegoscapus gemellus</i>	贝里尼榕 <i>F. bullenei</i>	0.3-0.5	75% 酒精 75% alcohol

续表 1 (Table 1 continued)

传粉榕小蜂 Pollinating fig wasps	寄主榕树 <i>Ficus</i> hosts	榕果果径 (cm) Fig diameter (cm)	保存方法 Sample presevation
拟脉榕小蜂 <i>Watersoniella borneana</i>	拟脉榕 <i>F. binnendy</i>	0.3-0.6	75% 酒精 75% alcohol
迪洛斯榕小蜂 <i>Watersoniella delicata</i>	迪洛斯榕 <i>F. delosyce</i>	0.4-0.7	75% 酒精 75% alcohol
斯图达榕小蜂 <i>Waterstoniella masii</i>	斯图达榕 <i>F. stupenda</i>	2.5-3.5	75% 酒精 75% alcohol
粗穗榕小蜂 <i>Waterstoniella</i> sp1.	粗穗榕 <i>F. soepadmoi</i>	0.5-0.8	75% 酒精 75% alcohol
淡金榕小蜂 <i>Waterstoniella</i> sp2.	淡金榕 <i>F. subgelderi</i>	0.8-1.2	75% 酒精 75% alcohol
脊果榕小蜂 <i>Waterstoniella</i> sp2.	脊果榕 <i>F. paracampyophylla</i>	0.3-0.6	75% 酒精 75% alcohol
匍茎榕小蜂 <i>Wiebesia callida</i>	匍茎榕 <i>F. sarmentosa</i>	0.5-2.0	75% 酒精 75% alcohol
薛荔榕小蜂 <i>Wiebesia pumilae</i>	薛荔 <i>F. pumila</i>	2.0-3.0	75% 酒精 75% alcohol
羊乳榕小蜂 <i>Wiebesia flava</i>	羊乳榕 <i>F. sagittata</i>	1.0-1.2	75% 酒精 75% alcohol
光叶榕小蜂 <i>Wiebesia</i> sp1.	光叶榕 <i>F. laevis</i>	1.5-2.5	75% 酒精 75% alcohol
爬藤榕小蜂 <i>Wiebesia</i> sp2.	爬藤榕 <i>F. sarmentosa</i> var. <i>impressa</i>	0.6-1.0	75% 酒精 75% alcohol
岩木瓜榕小蜂 <i>Kradibia</i> sp.	岩木瓜 <i>F. tsiangii</i>	0.7-1.3	75% 酒精 75% alcohol

品移入丙酮溶液内保存至少 3 h , 经 60 W 白炽灯烘烤后 , 体视镜下解剖、粘台。每种榕小蜂粘附触角 5~15 个不等。最后用 E-1045 离子溅射仪 (Hitachi) 镀金 , 放入扫描电镜(S-4800 , Hitachi) 进行观察 , 扫描电压 25 kV 。

1.3 多孔板形感器的命名与统计分析

根据形态特征 , 多孔板形感器的命名参照 Snodgrass (1925) 、 Barlin 和 Vinson (1981) 、 Ware 和 Compton (1992) 及 Basibuyuk 和 Quicke (1999) 的方法。感受器的长宽、密度、排列形式等特征采用 SEM Image 进行统计 , 数量以 2/3 的面积进行估算。感受器的表面积按照 Ware 和 Compton (1992) 公式计算 , 圆形多孔板形感器

按 $2\pi r^2$ 进行计算。为对感器的末端分离程度进行判断 , 对末端分离程度进行如下赋值 : 分离程度 <25% , 赋值为 0 ; 25%~50% 赋值为 1 ; 50%~75% 赋值为 2 ; >75% 或完全分离的赋值为 3 。利用非参数 Kruskal-Wallis test 分析种间的分布差异 , Kendal's tau-b 检验与榕果果径间的相关性 , 采用 R 2.15 (Dalgaard , 2008) 完成。

2 结果与分析

2.1 多孔板形感器类型与分布

多孔板形感器仅分布于传粉榕小蜂雌蜂触角的第 2~5 索节和棒节处 , 根据外部形态 , 多孔板形感器分为长形 (图 1 : A~D) 刺形 (图 1 :

E, F) 和圆形 (图 1:A) 3 种。

2.1.1 长形多孔板形感器 (Elongated multiporous placoid sensilla, MPS-E) 形似腊肠, 平附于触角, 周围有脊环绕, 但感器明显高于触角表面; 从基部到端部宽度基部一致, 顶端钝圆, 多数与触角主轴分离, 但分离程度变化极大 (5%

~85%); 感器表面具有大量的微孔, 密度约 30.3 ± 6.7 个/ μm^2 (图 2:A)。MPS-E 广泛存在于各传粉榕小蜂中 (图 3), 但不同种间感器的长度变化较大。*Deilogaon annulatae* 最短长 20.87 μm , *Eupristina* sp4. 最长 79.41 μm , 多数感器 32.67~50.37 μm (图 4)。

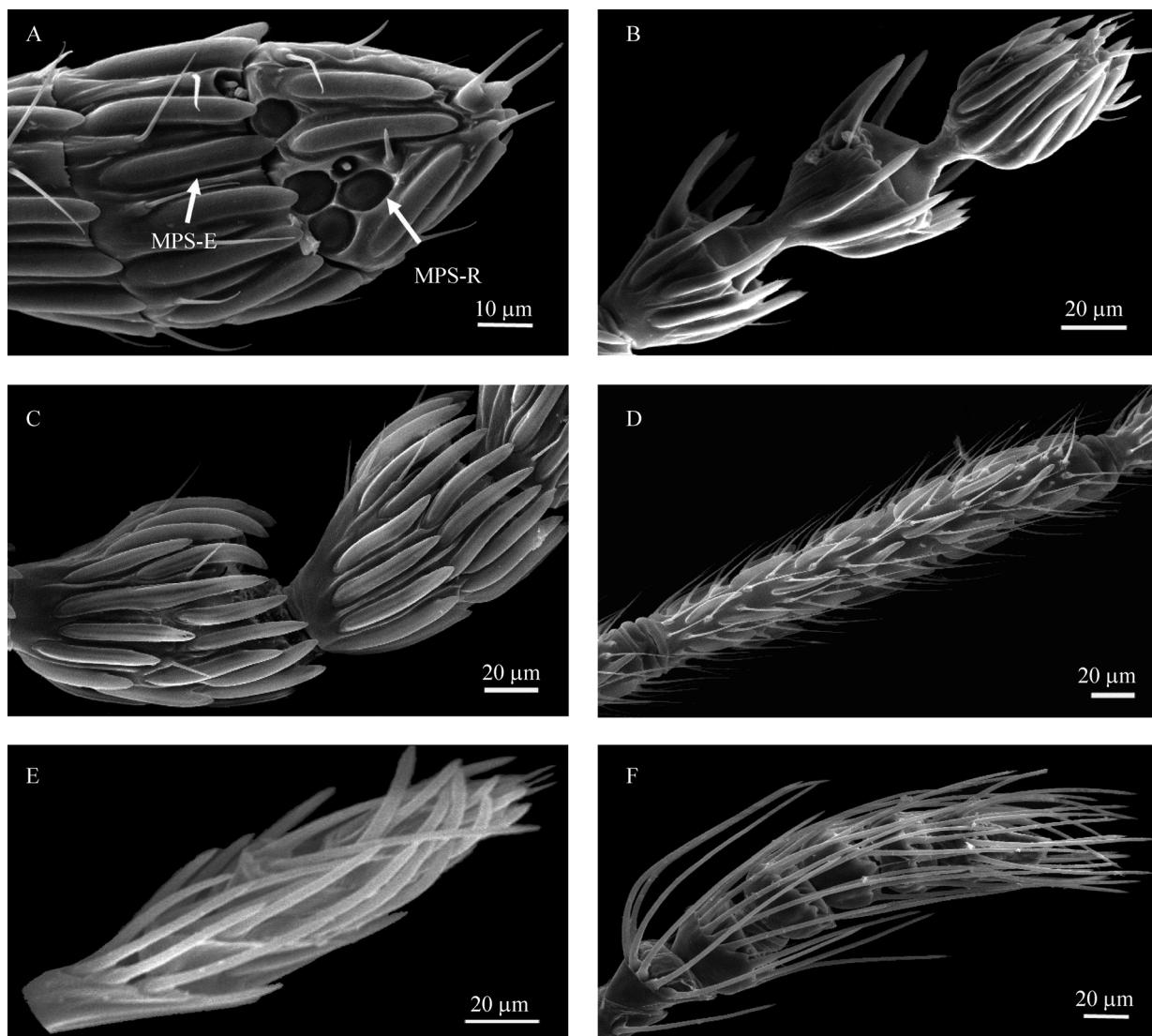


图 1 传粉榕小蜂多孔板型感器形态与排列方式

Fig. 1 Morphology and arragement of MPS occurred on female Agonid

A. 排列方式 , 分示长形和圆形多孔板型感器 Type I shows elongated multiporous placoid sensilla (MPS-E) and rounded multiporous placoid sensilla (MPS-R) on the *Eupristina* sp1.; B. 排列方式 , 示长形板型感器的端部分离状, Type I shows obvious distal separation on the *Elisabethella* sp; C. 排列方式 Type II on the *Dolichoris nervosae*; D. 排列方式 Type III on the *Liporrhopalum tentacularis*; E. 排列方式 , 示刺形多孔板型感器 Type IV shows chaetica multiporous placoid sensilla (MPS-C) on the *Platyscapa quadraticeps*; F. 排列方式 Type V on the *Eupristina verticillata*. 以下缩写相同 The same acronyms for following figures.

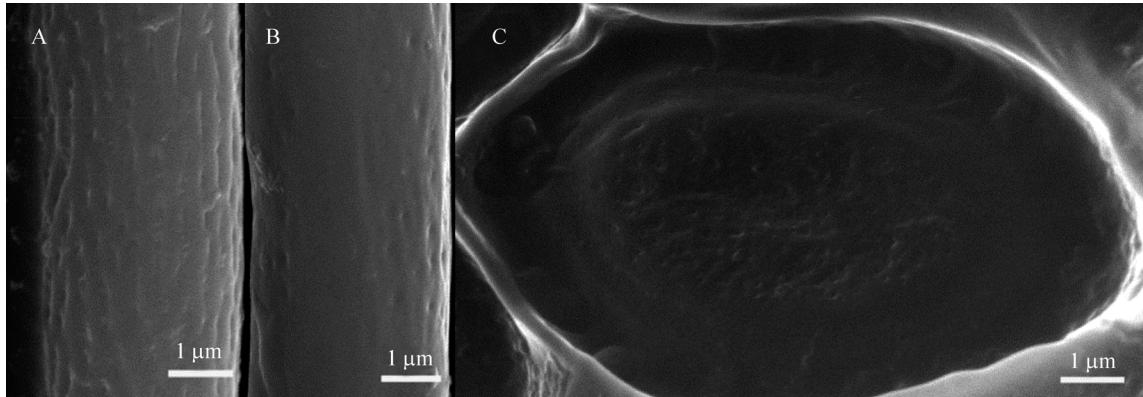


图 2 多孔板形感器的超微形态
Fig. 2 Ultramorphology of MPS occurred on the female Agaonid

A. 长形多孔板形感器表面 The surface of MPS-E on the *Eupristina koningsbergeri*; B. 刺形多孔板形感器 The surface of MPS-C on the *Liporrhopalum gibbosae*; C. 圆形多孔板形感器表面 The surface of MPS-R on the *Eupristina* sp1.

2.1.2 刺形多孔板形感器 (Chaetica multiporous placoid sensilla, MPS-C) 形似刺状, 除基部与触角主轴相连外, 其它部分均与触角完全分离; 从基部到端部逐渐变细, 中上部弯曲, 朝向触角主轴; 感器的表面与 MPS-E 较为相似, 多孔的表面, 孔的密度为 (6.3 ± 1.2) 个/ μm^2 (图 2:B)。MPS-C 发现于 *Liporrhopalum*、*Platyscapa*、*Elisabethella*、*Eupristina*、*Pegoscapus* 等传粉榕小蜂上 (图 3), 感器长度也存在着明显的变化, *Platyscapa* sp5. 最短长 52.73 μm , *Platyscapa* sp4. 最长长 160.87 μm 。

2.1.3 圆形多孔板形感器 (Rounded multiporous placoid sensilla, MPS-R) 形为圆形或椭圆形, 凹陷或凸起于触角表皮; 圆中心处排列着辐射状的微孔, 孔的密度 (17 ± 1.6) 个/ μm^2 (图 2:C)。MPS-R 仅发现于 *Eupristina*、*Ceratosolen*、*Waterstoniella*、*Tetrapus* 上 (图 3), 且仅分布于触角第 3 棒节的腹面, 数量 2~4 个。

2.2 多孔板形感器的排列形式

根据多孔板形感器的类型和螺旋数的多少, 将其分为 4 种类型。类型 和类型 由 MPS-E 构成 (图 3), 类型 和类型 均由 MPS-C 构成 (图 3)。

类型 是最简单的一种构成方式, 每一鞭小节均为单螺旋环状 (图 1:A, B); 在所有检查

的榕小蜂中, 有 34 个种为类型 , 占总数的 47.22%; 一些榕小蜂 如 *Ceratosolen emarginatus*、*Eupristina koningsbergeri*、*Eupristina* sp1.、*Watersoniella borneana* 等具有典型的 MPS-E 形态, 板形几乎覆盖整个鞭小节 (图 1:A), 另一些 MPS-E 顶端与触角主轴分离非常明显, 如 *Eupristina* sp2.、*Blastophaga* (*Valisia*) sp1.、*Platyscapa* sp1. 分离长度达到 50%以上(图 1:B)。

类型 为多螺旋环状, 至少有一鞭小节呈双环或多环螺旋排列 (图 1:C, D); 有 28 个种为类型 , 占总数的 38.89%。

类型 起源于触角鞭小节边缘部分, 感器基部常常坐落于一个圆形的凹陷内 (图 1:E), 有些为规则的螺旋环状形式, 如 *Platyscapa quadraticeps* (图 1:E), 有些随机分布于鞭小节上, 如 *Liporrhopalum gibbosae*。

类型 位于起源于鞭小节的中部, 沿触角主轴方向延伸, 呈现规则螺旋环状排列 (图 1:F)。

2.3 多孔板形感器的数量与形态分化

不同传粉榕小蜂触角上的多孔板形感器数量变化极大, *Blastophaga* (*V*) sp4. 最少, 有 27 个, 排列形式为类型 ; 最多的为 *Liporrhopalum tentacularis*, 达到 252 个, 排列形式为类型 。

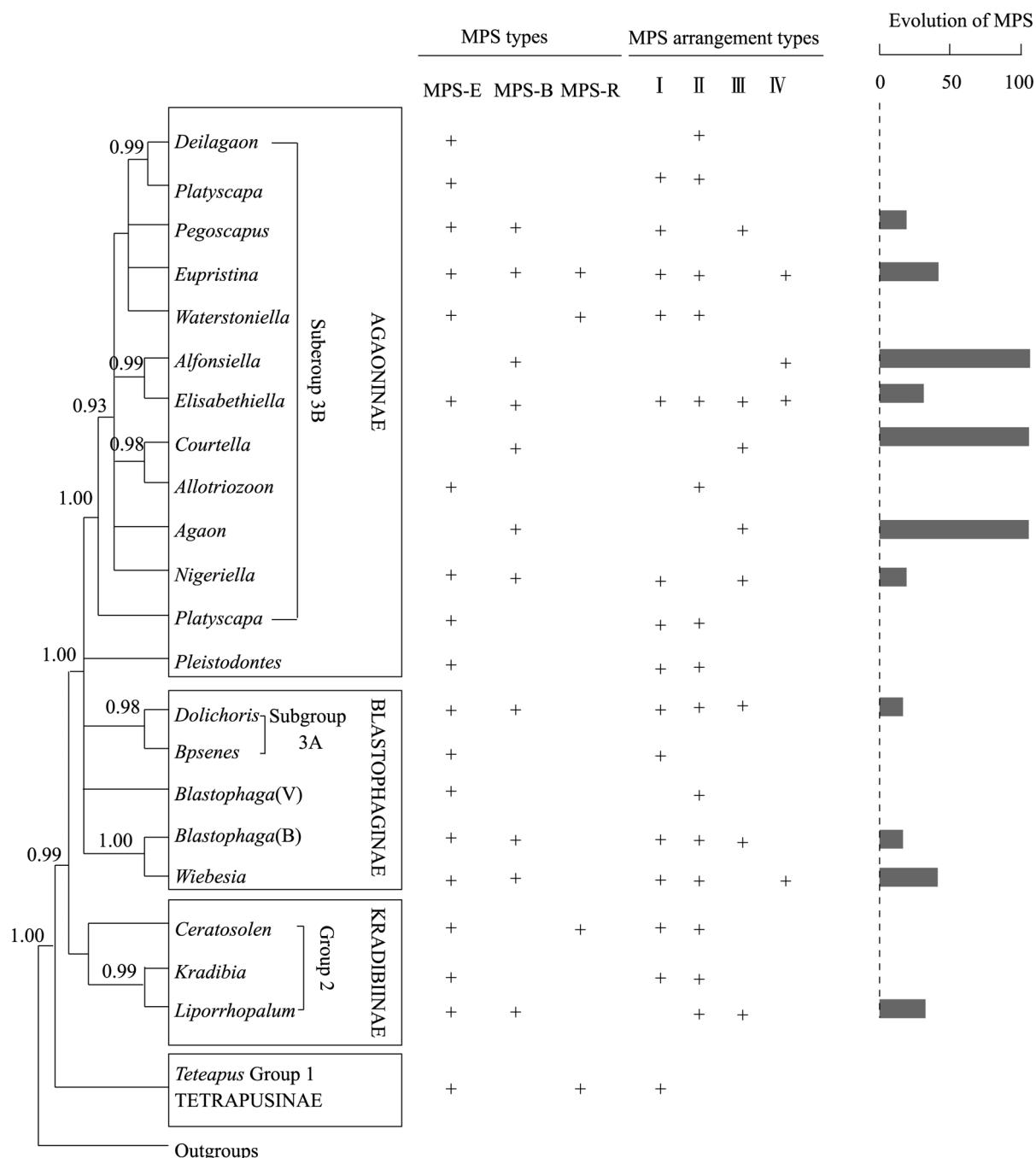


图 3 传粉榕小蜂多孔板型感器构成特征与系统演化(改绘于 Cruaud 等, 2010)

Fig. 3 The characteristics and evolution of MPS in female Agaonid (modified from Cruaud et al., 2010)

从表 2 可知, 类型 I 的感器数量明显多于类型 II 和 III ($\chi^2=18.94, P=0.0003$); 类型 IV 和类型 I 是感器与触角主轴完全分离的排列形式, 其数量与类型 II 没有显著的差别 ($\chi^2=2.85, P=0.249$), 但其与外界接触的表面积明显高于类

型 II 和 III ($\chi^2=29.66, P<0.0001$)。感器的延伸、数量增多、末端分离程度可提高感器的灵敏度, 从类型 II 到类型 IV 的特点来看, 感器末端分离程度是提高感应灵敏度的一种最重要方式。另一方面, 多孔板形感器的数量与榕果直径呈正相关

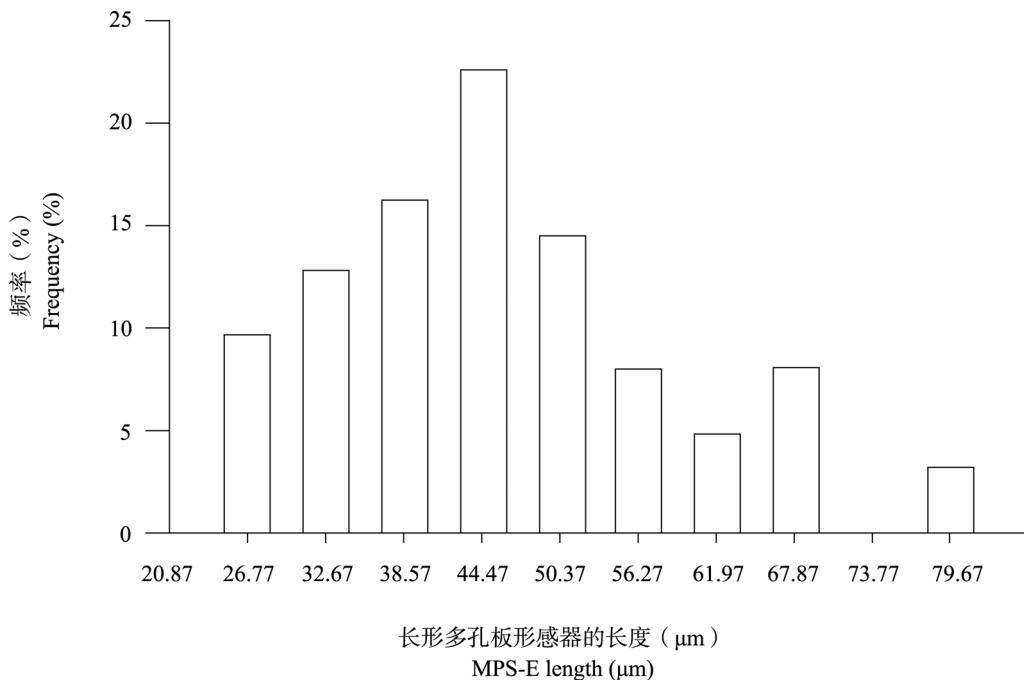


图 4 长形多孔板形感器的长度频率分布
Fig. 4 The distribution of the length of MPS-E occurred on female Agoind

表 2 4 种排列形式的多孔板形感器数量和表面积比较
Table 2 Comparision of the numbers and exposed surface areas of MPS arrangements on the female Agaonid

排列方式 MPS arrangement	类型 MPS type	分离程度赋值 Assignment of free ending	感器数量 Numbers	感器表面积 (mm ²) Exposed surface areas (mm ²)
Type	MPS-E	0, 1, 2	60±3 ^b	0.43±0.03 ^b
Type	MPS-E	0, 1	93±8 ^a	0.64±0.06 ^b
Type	MPS-R	3	59±8 ^b	15.20±3.63 ^a
Type	MPS-R	3	59±6 ^b	35.07±9.82 ^a

表中同一列中不同字母的数据表示经 Kruskal-Wallis 多重比较差异显著 ($P < 0.05$)。

The data followed by different letters in the same column are statistically different by Kruskal-Wallis test ($P \leq 0.05$)。

(Kendall 系数 $r=0.249$, $P=0.003$), 而其表面积与榕果直径没有相关性 (Kendall 系数 $r=0.109$, $P=0.189$); 感器末端与触角主轴的分离程度与榕果直径呈负相关 (Kendall 系数 $r=-0.231$, $P=0.017$)。

基于 6 个基因 (Cytb, OI, 8SrRNA, 8SrMRN, Wg) 和形态特征确定的传粉榕小蜂单系起源的进化关系, 我们将多孔板形感器的类型、数量、末端分离程度等形态特征融入该系统

发育关系中。结果显示多孔板形感器的形态分化在属内是独立分化的, 在属间重复进化, Agaoninae 亚科约进行了 7 次, Blastophaginae 亚科 3 次, Tetrapusiinae 亚科 1 次, 共发生了 11 次重复进化 (图 3)。

3 讨论

传粉榕小蜂雌蜂触角有长形、刺形和圆形 3

种类型的多孔板形感器，具明显的延伸、增多、末端分离等形态特征，这是进化压力和自然选择的表征性反应 (Basibuyuk and Quicke, 1999)，而其它小蜂总科类群，特别是寄生蜂，其多孔板形感器的形态分化常发生在雄峰触角上，这可能与配偶识别有关 (Ware and Compton, 1992；Amornsak *et al.*, 1998)。但传粉榕小蜂雌雄二型，仅雌蜂参与栖境定位、寄主定位和寄主接受等过程 (Vinson, 1998)，说明传粉榕小蜂雌蜂触角上的多孔板形感器的形态分化不可能与配偶识别有关，而仅仅与寄主选择过程特异性信号的识别有关 (Ware *et al.*, 1993；Gibernau *et al.*, 1998；Grison-Pigé *et al.*, 2002；Chen *et al.*, 2009；Hossaert-McKey *et al.*, 2010)。榕树生活在生态环境复杂和生物多样性丰富的热带雨林地区，生物型和生态型多种多样，既有匍匐于地表生长或攀附型的物种，如地石榴、薜荔；又有灌木类型的，如对叶榕、糙叶榕；还有高大的乔木，如大青树、聚果榕 (吴征镒等, 2003；Berg and Corner, 2005)。因此，在如此专一的榕蜂互惠共生系统中，传粉榕小蜂雌蜂具有形态多样的多孔板形感器是显而易见。

多孔板形感器是最原始的嗅觉感器 (Snodgrass, 1925)。传粉榕小蜂大致经历 11 次重复进化 (图 3)，这种进化可能与传粉榕小蜂生活的微环境有关。榕果是孕育传粉榕小蜂的产所，榕果直径变化极大 (表 1)，本文的研究显示多孔板形感器的数量随榕果直径增加而增加，多孔板形感器末端的分离程度随榕果直径的减少而加重，这与寄主特异性信号的释放量是有关系的，如木瓜榕、对叶榕、鸡嗉子榕和钝叶榕间挥发物释放量间存在着明显不同，榕果直径越小，单个榕果单位时间释放挥发物量越少 (Proffit *et al.*, 2008；Chen *et al.*, 2009；李宗波等, 2012a, 2012b)。Aldworth and Stopfer (2012) 认为多孔板形感器的形态与排列方式与寄主特异性挥发物识别无关，而取决于感器内部神经元的空间排列方式或专性气味突触，意味传粉榕小蜂雌蜂多孔板形感器的多样的形态分化和不同

排列方式是为了提高多孔板形感器与外界接触的表面积 (表 2)，从而为有效获取微量的特异性挥发物与受体结合提供的支撑。因此，这应是一种为高效获取寄主信号而产生的，未来的神经解剖学研究和专一性气味蛋白的解析可能有利于解释多孔板形感器的形态分化和榕蜂互惠共生系统的稳定共存。

参考文献 (References)

- Aldworth ZN, Stopfer M, 2012. Olfactory coding: tagging and tuning odor-activated synapses for memory. *Curr. Biol.*, 22 (7): R227–R229.
- 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.
- Berg CC, Corner EJH, 2005. Moraceae (Ficus) //Nootboom H (ed). Flora Malesiana. Series I, Seed plants. Leiden: Nationaal Herbarium Nederland. 78–762.
- Bouček Z, 1988. Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera), Wallingford: C. A. B. International. 156–209.
- Chen C, Song Q, Proffit M, Bessière JM, Li ZB, Hossaert-McKey M, 2009. Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Funct. Ecol.*, 23 (5): 941–950.
- Craaud A, Jabbour-Zahab R, Genson G, Craaud C, Couloux A, Kjellberg F, Van Noort S, Rasplus JY, 2010. Laying the foundations for a new classification of Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), a multilocus phylogenetic approach. *Cladistics*, 26 (4): 359–387.
- Dalgaard P, 2008. Introductory Statistics with R. New York: Springer Verlag. 95–127.
- Dufay M, Anstett MC, 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos*, 100 (1): 3–14.
- Gibernau M, Hossaert-McKey M, Frey J, Kjellberg F, 1998. Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? *Ecoscience*, 5 (3): 306–311.

- Grison-Pigé L, Bessière JM, Hossaert-McKey M, 2002. Specific attraction of fig-pollinating wasps: role of volatile compounds released by tropical figs. *J. Chem. Ecol.*, 28 (2): 283–295.
- Harrison RD, Rasplus JY, 2006. Dispersal of fig pollinators in Asian tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.*, 22 (6): 631–639.
- Hossaert-McKey M, Soler C, Schatz B, Proffit M, 2010. Floral scents: their roles in nursery pollination mutualisms. *Chemoecology*, 20 (2): 75–88.
- Kjellberg F, Doumesche B, Bronstein JL, 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). *Proc. K. Ned. Akad. Wet. C.*, 91 (2): 117–122.
- Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR, 2009. Ultrastructure of antennal sensilla of female *Ceratosolen solmsi* Marchali (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae: Agaoninae). *Can. Entomol.*, 141 (5): 463–477.
- Machado CA, Jousselin E, Kjellberg F, Compton SG, Herre EA, 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci.*, 268 (1468): 685–694.
- 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.
- Proffit M, Schatz B, Bessiere J, Chen C, Soler C, Hossaert-McKey M, 2008. 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*, 45 (1/3): 15–24.
- Quicke DLJ, Basibuyuk HH, Rasnitsyn AP, 1999. Morphological, palaeontological and molecular aspects of ichneumonoid phylogeny (Hymenoptera, Insecta). *Zool. Scr.*, 28 (1/2): 175–202.
- Schatz B, Hossaert-McKey M, 2003. Interactions of the ant *Crematogaster scutellaris* with the fig/fig wasp mutualism. *Ecol. Entomol.*, 28 (3): 359–368.
- Snodgrass RE, 1925. The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. *Smithsonian Misc. Collect.*, 77 (8): 1–80.
- van Noort S, 1995. A simple yet effective method for drying alcohol preserved specimens. *Chalcid Forum*, 18: 3–4.
- Vinson SB, 1998. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biol. Control*, 11 (2): 79–96.
- Ware AB, Compton SG, 1992. Repeated evolution of elongate multiporous plate sensilla in female fig wasps (Hymenoptera: Agaonidae: Agaoninae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, 95 (2): 275–292.
- Ware AB, Kaye PT, Compton SG, Noort S, 1993. Fig volatiles: Their role in attracting pollinators and maintaining pollinator specificity. *Plant Syst. Evol.*, 186 (3): 147–156.
- Weiben 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.
- 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.
- 李宗波, 杨培, 彭艳琼, 杨大荣, 2012a. 钝叶榕榕果挥发物成分及其构成特征分析. *热带亚热带植物学报*, 20 (3): 292–298.
- 李宗波, 杨培, 彭艳琼, 杨大荣, 2012b. 木瓜榕隐头果传粉前后挥发性化合物构成及其变化规律. *云南大学学报(自然科学版)*, 34 (1): 90–98.
- 吴征镒, 周秀实, Michael GG, 2003. *中国植物志*. Vol. 5. 北京: 科学出版社. 37–71.