

五种鸡嗉子榕小蜂产卵器结构与其功能类群的相关性

王雨丹¹, 谢华¹, 杨培², 张媛¹, 李宗波^{1,3*}

(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. 云南中医药大学, 昆明 650224; 3. 西南山地森林

资源保育与利用教育部重点实验室, 昆明 650224)

摘要: 膜翅目寄生蜂的产卵器是专门用于刺破寄主体表而达到产卵目的的特化器官, 对于理解共存物种之间的竞争、合作以及多营养级联具有重要意义。本文以鸡嗉子榕 *Ficus semicordata* 果内共生的榕小蜂群落为研究对象, 应用光学显微镜和扫描电子显微镜对一种传粉榕小蜂-窝榕小蜂 *Ceratosolen graveleyi* 及 4 种非传粉榕小蜂-妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia*、拉长鞘榕小蜂 *Sycophaga cunia*、缩腹榕小蜂 *Apocrypta* sp. 和伪鞘榕小蜂 *Sycoscapter trifemmensis* 的产卵器进行了观察, 结合访果产卵时序和果壁厚度, 分析了 5 种鸡嗉子榕小蜂产卵器的功能性状与食性之间的相关性。结果表明: 产卵器端部的硬化程度随产卵时序的延后而逐渐增加, 进果产卵的传粉榕小蜂产卵器末端仅有 1 齿, 具有 2 种钟形感器和 1 种浅凹形感器, 而果外产卵的非传粉榕小蜂则有多齿和多种感器, 齿数量和感器类型亦随造瘿者到复寄生者依次增加, 且产卵器含齿区的长度与榕果壁厚度呈正相关关系; 聚类结果显示产卵器结构反映了榕小蜂所属的功能类群。这些结果将有益于理解榕小蜂的食性及其共存机制, 并为预测其它寄生蜂的功能类群提供依据。

关键词: 鸡嗉子榕; 榕小蜂; 产卵器; 功能性状; 食性

中图分类号: Q964 文献标识码: A

Correlation between ovipositor structure and functional categories of fig wasps in *Ficus semicordata*

WANG Yu-Dan¹, XIE Hua¹, YANG Pei², ZHANG Yuan¹, LI Zong-Bo^{1,3*} (1. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China; 3. Key Laboratory for Forest Resources Conservation and Utilization in the Southwest Mountains of China, Ministry of Education, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

基金项目: 国家自然科学基金 (32260719, 32160296, 31760107); 云南省应用基础研究项目 (202401AT070265, 202401BD070001-111); 兴滇英才支持计划“青年拔尖人才”项目 (YNWR-QNBJ-2018-131; YNWR-QNBJ-2019-123)

作者简介: 王雨丹, 女, 硕士研究生, 研究方向为森林昆虫学, E-mail: wyudan0@outlook.com

*通讯作者 Author for correspondence: 李宗波, 博士, 教授, 研究方向为化学生态和昆虫生态与害虫综合治理, E-mail: lizb@swfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-07-08; 修回日期 Revision received: 2024-10-02; 接受日期 Accepted: 2024-10-09

Abstract: The ovipositor of parasitic Hymenoptera is a specific organ for depositing eggs by piercing into a host's body, serving as a valuable index for understanding the competition, cooperation, and multitrophic cascades among co-occurring species. Here, we used light and scanning electron microscopy to gain the morphological characteristics of one pollinating fig wasp *Ceratosolen graveleyi* and four species non-pollinating fig wasp *Philotrypesis dunia*, *Sycophaga cunia*, *Apocrypta* sp., and *Sycoscapter trifemmensis*, which are endosymbiosis with the fig syconia of *Ficus semicordata*. According to the wasp ovipositing fig sequence and fig wall thickness, we explored the correlation between the ovipositor structure and diet of 5 wasps, as mentioned earlier. The results showed that the sclerotization degree of the ovipositor tip gradually increased with the later-ovipositing sequence wasps. The pollinator *C. graveleyi*, laying eggs inside, showed one ovipositor tooth and one campaniform sensillum at the surface of the ovipositor. Still, four non-pollinators, depositing eggs outside, had more teeth and sensilla at the same location of ovipositor. Furthermore, the number and diversity of ovipositor teeth and sensilla could increase from gall-makers to parasitoids. There was a positive correlation between the length of ovipositor teeth and fig wall thickness. Hierarchical cluster analysis using ovipositor traits mirrored the functional categories of fig wasp in *F. semicordata*. The results will help understand the diet and coexistence in the fig wasp community. Additionally, the detailed knowledge of ovipositor structure may predict the function categories of parasites in other communities.

Key words: *Ficus semicordata*; fig wasp; ovipositor; functional morphology; diet

榕-蜂育幼繁殖系统是由榕树 *Ficus* spp.和榕小蜂 Hymenoptera: Chalcidoidea 因传粉、取食、寄生等营养级联而形成的多功能群落, 具有不可替代的生物功能 (Kerdelhué *et al.*, 2000; Cook & Rasplus, 2003)。其中, 传粉榕小蜂既是榕树隐头花序 (又称榕果) 的专性传粉昆虫 (传粉者), 又会利用部分榕果资源来完成自身的繁殖 (造瘿者), 两者相互合作获利, 形成了高度的互惠共生关系 (Herre *et al.*, 2008; Bronstein, 2015), 而非传粉榕小蜂则完全依赖于这种互惠关系, 功能上包括了包括造瘿者 Gall-makers、寄居者 Inquilines 和复寄生者 Parasitoid 三类, 整体上对榕-蜂育幼繁殖共生体表现出负向作用 (Cook & Rasplus, 2003; Chen *et al.*, 2013)。但另外一方面, 无论是在榕果接收期产卵的传粉榕小蜂, 还是在接收期或者间花期产卵的非传粉榕小蜂, 这些不同种类的榕小蜂均会在雄花期同步发育成熟, 加之榕果为一个密闭且雌花资源有限的空间, 意味着不同榕小蜂的稳定共存就需要对繁殖资源进行合理的分配或者异质性利用, 如选择不同的产卵时间、产卵方式、产卵位点等, 以降低种内、种间的竞争 (Compton & Hawkins, 1992; Ghara & Borges, 2010)。根据生态位理论及其影响寄生蜂的共存因素 (Naeem & Hawkins, 1994; Bonsall *et al.*,

2002), 考虑到榕小蜂幼虫并不具有移动的特性, 榕小蜂后代的发育完全依赖雌蜂对产卵位点的选择, 并与寄生蜂的产卵器相关。而榕小蜂的产卵行为和产卵器结构有重要的适应功能, 允许其利用不同的产卵位点, 使得共生物种之间的生态位划分成为可能 (Quicke *et al.*, 1994; Elias *et al.*, 2018)。

寄生蜂的产卵器为一特化的“滑管状”器官, 外形呈针状, 细长能弯曲, 位于寄生蜂的腹部, 并与内生殖器相连。当产卵的时候, 寄生蜂会利用滑管将卵放于寄主体内, 但这个过程需要对产卵产所, 特别是微环境进行评估, 以免将卵产于错误或不准的位点 (甄文全等, 2004; Compton *et al.*, 2009)。在全球已知的 800 多种榕树中 (Berg & Corner, 2005), 每种榕树均有自身独特的榕小蜂群落, 包括传粉榕小蜂和数量不等非传粉榕小蜂 (Compton & Hawkins, 1992)。所有的传粉榕小蜂, 以及少数的非传粉榕小蜂, 如钝叶榕的杨氏金小蜂 *Diaziella yangi* 和 *Lipothymus sp.*, 能够进入榕果果腔 (李宗波等, 2013), 它们可直接通过触角、产卵器、足等感觉附肢来选择产卵位点。然而, 绝大多数非传粉榕小蜂并不进入榕果, 评估寄主是否适合产卵的方法就是通过产卵器, 意味着这些寄生蜂的产卵器不仅仅是产卵器官, 更是产卵微环境中物理与化学信息的感知器官, 进而引导产卵器进行定位产卵 (Quicke & Fitton, 1995)。例如, Cerkvenik *et al.* (2017) 发现前裂长管茧蜂 *Diachasmimorpha longicaudata* 产卵器表面存在一定数量的机械和化学感器, 待产卵器刺穿寄主后, 能实现“转向”、“弯曲”等运动而将卵精确的产于正确位点; 或者非传粉榕小蜂产卵瓣上的齿, 也能够帮助其刺穿榕果果壁而伸入果腔内部产卵 (Kundanati & Gundiah, 2014)。除了这些形态结构和感受器之外, 产卵器的黑化程度也决定了产卵器的坚硬度, 在确保刺穿果壁产卵于果内具有重要意义 (Rouquette & Davis, 2003)。当几种不同的寄生蜂共同寄生于同一寄主时, 产卵器形态与榕小蜂生活史之间存在密切的相关性, 其结构与产卵位点特征所施加的限制有关, 生活史和繁殖资源利用将促使产卵器发生相应的适应进化, 从而形成了不同的产卵器形态和结构 (Belshaw *et al.*, 2003; Elias *et al.*, 2018), 这对于研究不同竞争者的共存以及群落生态结构来说不可或缺, 但目前的研究仅局限在榕小蜂产卵时间及其雌花资源的空间分布上, 很少考虑到产卵器结构的功能适应性方面 (Compton & Hawkins, 1992; Sivinski & Aluja, 2003; Herre *et al.*, 2008)。因此, 本文以寄生在鸡嗉子榕 *F. semicordata* 果内的 5 种榕小蜂为研究对象, 通过对比和分析不同榕小蜂产卵器的硬化程度、超微形态及其感器类型, 结合产卵器形态聚类树, 探讨鸡嗉子榕小蜂功能类群与食性间的关系, 以期深入理解榕小蜂群落的稳定共存和适应性性状提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 鸡嗉子榕小蜂群落

鸡嗉子榕小蜂群落是由专性寄生于鸡嗉子榕的 5 种榕小蜂构成，包括 1 种传粉榕小蜂—窝榕小蜂 *Ceratosolen graveleyi* 和 4 种非传粉榕小蜂—妃延腹榕小蜂 *Philotrypesis dunia*、拉长鞘榕小蜂 *Sycophaga cunia*、缩腹榕小蜂 *Apocrypta* sp. 和伪鞘榕小蜂 *Sycosapter trifemmensis* (图 1)。其中，窝榕小蜂是鸡嗉子榕的唯一传粉昆虫，接收期时到达榕果并进入果腔传粉或者产卵；妃延腹榕小蜂紧随着窝榕小蜂达到，也在接收期产卵，只是需要等待窝榕小蜂进果后才会果外产卵 (赵健等, 2015)；随着榕果发育并进入间花期，拉长鞘榕小蜂、缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂依次达到榕果，并在果外用长的产卵器刺穿果壁产卵，而缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂的产卵时序有较大重叠。经历约 60 d (观测时间为 6-11 月) 的发育，榕果会发育至雄花期，此时在瘿花内的所有榕小蜂均会发育到成虫期，待传粉榕小蜂雄蜂开凿出蜂口后，完成交配的雌蜂从果内爬出，开始新一轮的生活史循环。

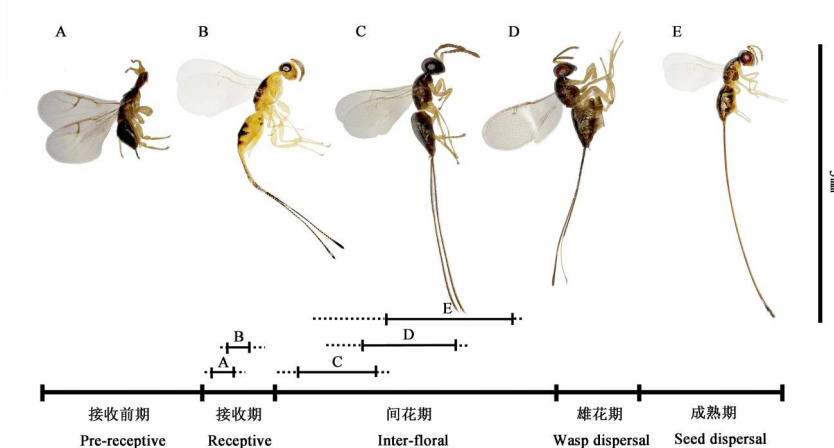


图 1 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂形态及其产卵时序

Fig. 1 The morphology and oviposition timing of the female of five fig wasps associated with *Ficus semicordata*

注：A，窝榕小蜂；B，妃延腹榕小蜂；C，拉长鞘榕小蜂；D，缩腹榕小蜂；E，伪鞘榕小蜂。图 2~图 3 同。Note: A, *C. graveleyi*; B, *P.*

dunia; C, *S. cunia*; D, *Apocrypta* sp.; E, *S. trifemmensis*. Same to Fig.2 and Fig.3.

1.2 产卵器的硬化程度

用光学显微镜测量每种榕小蜂产卵器长度，并对产卵器的末端进行拍照，得到的图像再通过 Adobe Photoshop CC 2018 转换为灰度图，随后用 RGB 量表量化产卵器末端的硬化程度 (即黑化程度，0 = 纯黑色，255 = 纯白色)。为了便于观察和量化，将产卵器末端颜色较深的更接近于 255，颜色较浅的更接近于 0，此时 0~255 之间的值被认为是产卵器硬化程度的代表值 (Ghara *et al.*,

2011)。

1.3 产卵器的超微形态与构成

将每种鸡嗉子榕小蜂的整体进行系列脱水处理，经临界点干燥后用 Leica 超景深体视镜（德国，EM CPD300）解剖出产卵器（去除产卵鞘），用 Quorum Q150RS 镀金仪镀金 50 s 后，经蔡司环境扫描电镜（德国，EVO MA 10/LS 10）对产卵器表面形态、结构及其感器进行观察，电压设定为 10 Kv。参照 Belshaw *et al.* (2003) 和 Elias *et al.* (2018) 的方法，确定 5 种鸡嗉子榕小蜂产卵器的齿类型（4 种，包括不具齿、具 1 或 2 个端齿、具多个不规则锯齿和具多个均匀的钝齿）、齿高、齿间距等量化指标（表 1）；然后，再根据 Ghara *et al.* (2011) 和 Yadav and Borges (2017) 对感器类型与功能划分的方法，确定 5 种鸡嗉子榕小蜂产卵器上的感器类型、数量、分布等。所有对产卵器各形态、结构、分布等测定均在 ImageJ (Version 1.53c, <https://imagej.nih.gov/ij>) 中完成，相关图片处理使用软件 Adobe Photoshop CC 2018。

表 1 产卵器特征值计算方法

Table 1 Quantitative metrics of ovipositor characteristics from the 5 fig wasps associated with *Ficus semicordata*

测量值 Measurements	测量方法 Metrics
具齿数 Number of ovipositor teeth	计数法 Counting method
平均齿高 Mean tooth height	Σ 齿高/齿数 Σ tooth height/Number of teeth
齿高变异系数 CV of tooth height	SD 齿高/平均齿高 SD tooth height/Mean tooth height
平均齿距 Mean tooth distance	Σ 齿间距离/齿数-1 Σ tooth distance/Number of teeth - 1
齿距变异系数 CV of tooth distance	SD 齿距/平均齿距 SD tooth distance/Mean tooth distance
具齿相对长度 Relative length with teeth	具齿长/总产卵器长度 Length with teeth/Total ovipositor length

1.4 产卵器形态的聚类分析

根据观察到的 5 种榕小蜂产卵器的超微形态和表 1 中统计的数据，结合产卵瓣表面齿的类型，进行二进制编码后，构建鸡嗉子榕小蜂聚类树状图，分析功能类群与食性之间的相似性。聚类分析在 R studio 平台 (R version 4.3.3, <https://cran.r-project.org/>) 上完成，基于欧氏距离，采用 Ward. D 方法系统聚类，加载 Permute 和 Lattice 包，在 Vegan 包 (<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>) 中完成，并用 Adobe illustrator CS 2023 对聚类树进行编辑修改。

2 结果与分析

2.1 榕小蜂产卵器的形态与组成

扫描电镜结果表明，5 种鸡嗉子榕小蜂的产卵器形态和基本结构较为相似，均由一个独立的下产卵瓣 lower valve 和两个愈合的上产卵瓣 upper valve 组合在一起，共同形成了产卵器（图 3），这一点类似于其它寄生蜂种类。从产卵器的尺寸来看，进果的传粉榕小蜂--窝榕小蜂的产卵器最短，

仅有 $790.63 \pm 14.93 \mu\text{m}$ ($N = 43$), 而在果外产卵的 4 种非传粉榕小蜂的产卵器显著长于窝榕小蜂, 且是后者长度的 4.5 ~ 11.5 倍, 而接收期产卵的妃延腹榕小蜂与间花期产卵的缩腹榕小蜂之间没有明显的差异 (表 2); 从产卵器的黑化程度来看, 窝榕小蜂的产卵器几乎不黑化, 随着产卵时序的逐步延后, 非传粉榕小蜂产卵器的黑化程度逐渐增加, 尤其是最后产卵的伪鞘榕小蜂, 黑化程度达到 79.12% (图 2, 表 2); 从产卵瓣末端具齿类型看, 窝榕小蜂为端齿型, 妃延腹榕小蜂和拉长鞘榕小蜂为多个均匀钝齿型, 而缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂则为不规则锯齿型。含齿区长度随着果壁的增厚而显著增加, 两者呈现极显著正相关 ($F_{1,41}=212.3, P<0.0001$) (图 3, 图 4, 表 2), 说明产卵时序延后将促使榕小蜂形成更为坚硬、锐利的产卵器才能刺破果壁, 完成产卵任务。

表 2 5 种鸡嗉子榕小蜂的产卵器特征值

Table 2 Ovipositor characters of five fig wasps associated with *Ficus semicordata*

特征值 Eigenvalue	窝榕小蜂 <i>C. gravelyi</i>	妃延腹榕小蜂 <i>P. dunia</i>	拉长鞘榕小蜂 <i>S. cumia</i>	缩腹榕小蜂 <i>Apocrypta</i> sp.	伪鞘榕小蜂 <i>S. trifemmis</i>
产卵器长 Ovipositor length	790.63 ± 14.93 (N=43)	$3\ 565.79 \pm 35.9$ (N=63)	$4\ 478.16 \pm 46.65$ (N=40)	$3\ 459.12 \pm 54$ (N=60)	$8\ 929.54 \pm 260$ (N=60)
上产卵瓣的齿 Teeth of upper valve	1	1	1	1	1
下产卵瓣的齿 Teeth of lower valves	0	0	0	1	1
齿的数量 Number of teeth	1	6	9	10	13
平均齿高 Mean tooth height	3.72 ± 0.19 (N=11)	1.79 ± 0.73 (N=35)	0.93 ± 0.38 (N=50)	2.15 ± 0.09 (N=63)	2.05 ± 0.07 (N=60)
齿高变异系数 CV of tooth height	0.22	0.44	0.32	0.41	0.28
平均齿距 Mean tooth distance	0	7.63 ± 0.63 (N=35)	6.61 ± 0.08 (N=50)	10.43 ± 0.59 (N=63)	9.12 ± 0.55 (N=60)
齿距变异系数 CV of tooth distance	0	0.526	0.615	0.630	0.584
具齿相对长度 Relative length with teeth	0.008	0.016	0.015	0.032	0.015
硬化强度 (%) Intensity of sclerotization	0	64.89	70.66	78.26	79.12

注: CV=变异系数; 测量单位为 μm 。Note: CV = coefficient of variation; unit of measurement was μm .

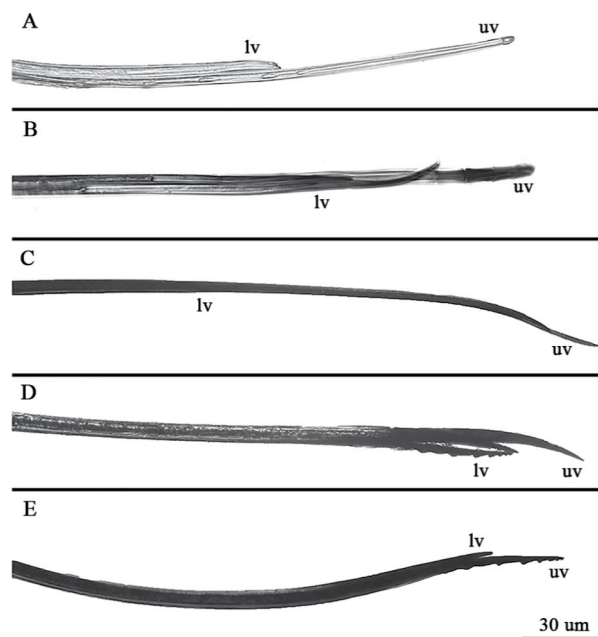


图 2 光学显微镜下的产卵器硬化程度

Fig. 2 Light microscopy image of ovipositor sclerotization of five fig wasps associated with *Ficus semicordata*

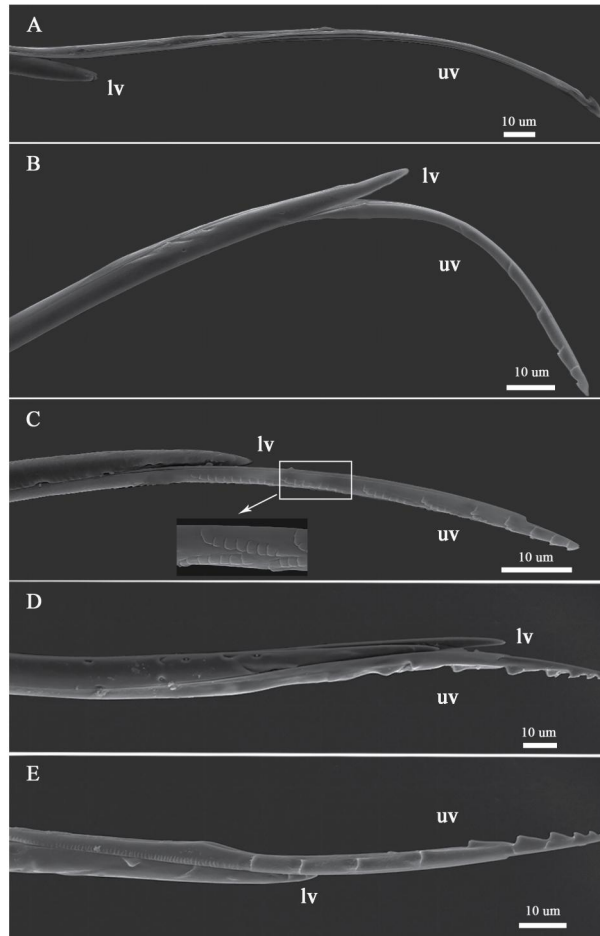


图 3 扫描电镜下的产卵器形态

Fig. 3 Scanning electron micrographs of ovipositor morphology of five fig wasps associated with *Ficus semicordata*

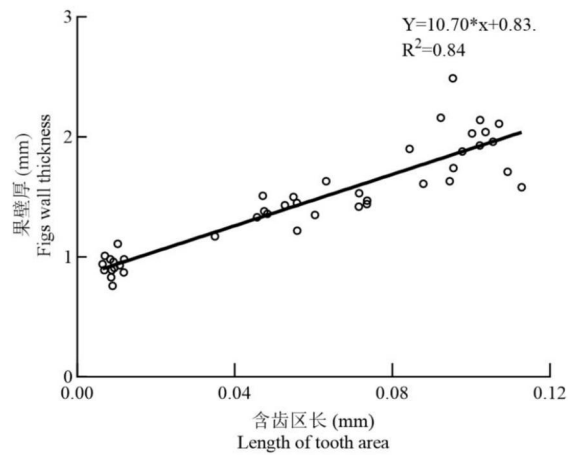


图 4 5 种鸡嗉子榕小蜂产卵器含齿区长度与果壁厚度间的相关性

Fig. 4 Correlation between length of ovipositor tooth area and wall thickness for five fig wasps associated with *Ficus*

2.2 榕小蜂产卵器上的主要感受器类型、数量与分布

共从 5 种鸡嗉子榕小蜂产卵器上鉴定出 5 类 12 种传感器，分别为 2 种锥形感器 *Basiconic sensilla*、5 种钟形感器 *Campaniform sensilla*、2 种指形感器 *Sensillum digitiformium*、1 种浅凹形感器 *Slight surface depression* 和 2 种腔锥形感器 *Coeloconic sensilla*，且这些传感器仅分布于下产卵瓣腹侧面的末端部分，但各个榕小蜂着生传感器的长度上有着明显差别。其中，进果产卵的窝榕小蜂含传感器的长度为 $116.76 \pm 0.17 \mu\text{m}$ ($N=43$)，占全部产卵器长度的 14.77%，也是含传感器长度占比最长的；而果外产卵的妃延腹榕小蜂、拉长鞘榕小蜂、缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂的含传感器长度分别为 $67.29 \pm 0.30 \mu\text{m}$ ($N=63$)、 $51.54 \pm 0.23 \mu\text{m}$ ($N=40$)、 $173.21 \pm 0.83 \mu\text{m}$ ($N=60$) 和 $138.80 \pm 0.67 \mu\text{m}$ ($N=60$)，占整个产卵器长度比 1.15%~5.01%。为了更准确的描述传感器的分布，本试验将产卵器末端至着生最后一个传感器的区域分为 5 个部分，即 0~10% 的区域作为端部 (TOS)、10%~40% 为近端部 1/3 (PTOS)、40%~70% 为中部 (MOS)，70%~90% 为近基部 1/3 (PBOS) 以及 90%~100% 为基部 (BOS)，各传感器着生的类型、数量和位置见表 3。

2.2.1 锥形感器 (*Basiconic sensilla*, BS)

锥形感器的外部形态类似于锥体，直立；端部钝圆，基部坐落于一个阔的卵圆形凹槽内 (图 5-A、B)。根据锥体的形态以及是否高于产卵器表面，将锥形感器分为两种，分别锥形感器 1 型 (BS-I) 和 2 型 (BS-II)。其中，BS-I 锥体长 $0.78 \pm 0.10 \mu\text{m}$ ，明显高于凹槽的深度，伸出的部分具有显著向内收缩而使其端部呈锐角状 (图 5-A)；BS-II 长 $0.64 \pm 0.11 \mu\text{m}$ ，锥体端部几乎与凹槽齐平，或者低于凹槽深，端部逐渐变细，为典型的锥体形态 (图 5-B)。BS-I 仅见于缩腹榕小蜂产卵器的端部，数量有 3 个，而 BS-II 则分布在妃延腹榕小蜂、拉长鞘榕小蜂、缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂等非传粉榕小蜂的产卵器上，数量 1~3 个不等 (表 3)，且该传感器的长度、基部宽和凹槽直径在各榕小蜂上均没有显著的差异性 ($P>0.05$)。

2.2.2 钟形感器 (*Campaniform sensilla*, CaS)

钟形感器可划分 5 种，分别为钟形感器 I-V (CaS-I~V)。其中，CaS-I 的突起呈丘状，高 $0.24 \pm 0.03 \mu\text{m}$ ，基部宽 $0.60 \pm 0.05 \mu\text{m}$ ，表面光滑无孔，位于一个较浅、阔的凹槽内 (图 5C)，见于窝榕小蜂和缩腹榕小蜂上，数量恒定为 2 个 (表 3)；CaS-II 的突起为乳突状，高 $0.42 \pm 0.04 \mu\text{m}$ ，基部宽 $0.55 \pm 0.06 \mu\text{m}$ ，突起几乎与凹槽齐平，凹槽宽大，且指向基部的一侧有一个明显的开口 (图 5-D)，仅见于窝榕下佛和妃延腹榕小蜂产卵的末端部分 (表 3)；CaS-III 的突起为唇状，位于一个深的卵形凹陷内，且唇形突起略微高于凹槽深度，均着生于妃延腹榕小蜂和拉长鞘榕小蜂产卵器含传感器区域的中部，前者数量恒定为 3 个，而后者为 2 个 (图 5-E，表 3)；CaS-IV 的突起为叶状，几

乎与凹槽齐平，或者叶状末端会向外突起而高于凹槽，分布较为广泛（图 5-F，表 3）；CaS-V呈倒心形，坐落于一个卵形凹槽的中间位置，且心形的侧面有一类似于微孔的凹刻（图 5-G），分布于缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂含传感器的端部至中部区域，前者有 4 个，但后者仅见到 1 个（表 3）。

2.2.3 指形感器（Sensillum digitiformium, SD）

指形感器外形类似于一根手指，平附于一个长形的凹穴内，分为指形感器I（SD-I）和II（SD-II）2种。SD-I位于一个浅的凹槽内，长 $0.80 \pm 0.02 \mu\text{m}$ ，基部宽 $0.24 \pm 0.03 \mu\text{m}$ ，几乎于凹槽的长度等长，仅见于拉长鞘榕小蜂产卵器含传感器区域的中部和基部两个位置（图 5-H，表 3）。SD-II位于一个深的凹槽内，且指形突起的末端明显向外延伸；长 $0.92 \pm 0.02 \mu\text{m}$ ，基部宽 $0.20 \pm 0.03 \mu\text{m}$ ，凹穴长度明显长于 SD-II 的长度；数量恒定为 2 个，见于伪鞘榕小蜂产卵器含传感器的基部（图 5-I，表 3）。

2.2.4 浅凹形感器（Slight surface depression, SSD）

浅凹形感器的凹陷较浅，呈卵圆形或者长卵圆形，与钟型感器 I 的凹陷相似，但腔中央平坦无突起，分布于窝榕小蜂和缩腹榕小蜂的产卵上，但前者数量仅有 1 个，见于含传感器的端部；后者数量有 3 个，分布于含传感器的中部和近基部 1/3 处（图 5-J，表 3）。

2.2.5 腔锥形感器（Coeloconic sensilla, CoS）

依据锥体的形态特征，腔锥形感器可分为 I（CoS-I）和 II（CoS-II）2 种，其中 CoS-1 自凹陷中有一个较大的锥状突起，端部突然收缩变尖，表面有纵向沟槽，分布于妃延腹榕小蜂和缩腹榕小蜂的产卵器上（图 5-K，表 3）。CoS-2 的突起为山丘状，陷于一个较为平缓且深的凹槽内，凹槽直径 $1.93 \pm 0.04 \mu\text{m}$ ，分布在缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂含传感器的中部区域（图 5-L，表 3）。

SSD	1	PTOS	-	-	-	-	3	MOS, PBOS	-	-
CoS-I	-	-	1	PBOS	-	-	3	MOS	-	-
CoS-II	-	-	-	-	-	-	2	MOS	2	MOS

注：感器类型和着生位置的缩写参照结果部分。TOS，端部；PTOS，近端部 1/3；MOS，中部；PBOS，近基部 1/3；BOS，基部。Note: The abbreviated names of ovipositor sensilla and its site view result in the main texts. TOS, Terminal site of ovipositor; PTOS, Proximal terminal site of ovipositor; MOS, Middle site of ovipositor; PBOS, Proximal basal site of ovipositor; BOS, Basal site of ovipositor.

2.3 榕小蜂产卵器的结构特征与功能类群

用产卵器的结构特征，如产卵器长度、平均齿高、平均齿距等产生的聚类树具有几乎一致高的 AU 值（89~99）和 BP 值（71~81），结果可信度高，可将鸡嗉子榕小蜂分为三个功能类群（图 6）。其中，首先达到的窝榕小蜂被单独聚为一支，具有传粉和造瘿的双重功能；随后到达的妃延腹榕小蜂和拉长鞘榕小蜂聚为第二个类群，其中拉长鞘榕小蜂行使造瘿功能，妃延腹榕小蜂则不造瘿，为寄居者；而最后达到，且在间花期产卵的 *Ceratosolen gravelyi* 缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂聚为第三个类群，为复寄生类的非传粉榕小蜂。

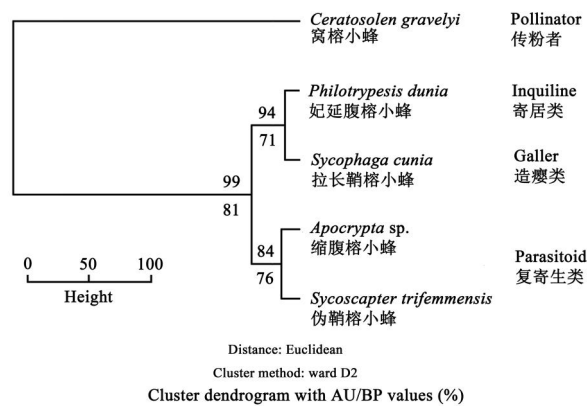


图 6 基于鸡嗉子榕小蜂产卵器的结构性状的聚类结果

Fig. 6 Clustering of ovipositor characters of five fig wasps associated with *Ficus semicordata*

3 结论与讨论

了解寄生蜂的生活史，对于深入解析寄生蜂群落结构及其资源竞争者的稳定、共存有着重要的指示性作用（Bonsall *et al.*, 2002; Bonsall & Mangel, 2004）。对于榕小蜂来说，不同功能类群的榕小蜂可通过产卵时序、产卵器结构特征以及不同层次雌花资源的利用，一方面可降低了物种对同一繁殖资源的激烈竞争，另一方面又可提高雌雄蜂存活率，利于雌雄蜂交尾、性比调整以及传粉榕小蜂挖掘出蜂口，从而实现了种间时空生态位的划分（Compton & Hawkins, 1992; Segar *et al.*, 2013; Ghara *et al.*, 2014）。本研究确定了 5 种鸡嗉子榕小蜂在不同时期面临不同产卵环境时，其产卵器无论是在形态上还是在超微结构上，都表现出一定的适应性，反应了它们之间不同的产卵方式及生态习性。例如，进果传粉、产卵的窝榕小蜂产卵瓣末端仅有一个齿，外形似一个倒勾

状的突起（图3），这可能具有刺穿雌花柱头并在产卵时起到固定的作用（Hawke *et al.*, 1973）。尽管所有果外产卵的非传粉榕小蜂产卵器上均有多个齿，但只有复寄生者的产卵器在上、下产卵瓣上都有齿，并且齿的平均高度相对造瘿者来说有所增加（表2），推测是因后期产卵时榕果果壁较硬才需要具有更多齿的产卵器。另外，榕树果的发育过程中，果壁会逐渐变厚变硬，而产卵器的硬化程度将会随着榕小蜂到达榕果产卵时间的延后而增加，反映出较晚到达果外产卵的榕小蜂需具有较硬的产卵器以刺穿更硬更厚的果壁，这是由产卵器末端不同含量的锌、锰等金属物质的存在导致的（Quicke *et al.*, 1998; Kundanati & Gundiah, 2014）。非传粉榕小蜂产卵器的长度与果壁厚度有关（甄文全等, 2004），也会随着榕小蜂产卵时序的延后而增长（Kerdelhué & Rasplus, 1996），但在鸡嗉子榕小蜂群落中，尽管产卵器的含齿区随着榕果果壁的增厚而增加（图6-D），但第4个到达榕果表面产卵的缩腹榕小蜂产卵器长度明显短于第3个到达的拉长鞘榕小蜂，同为复寄生者并且是最后产卵的伪鞘榕小蜂产卵器长度是其两倍以上，这可能与二者在产卵资源空间上的分化以及各自寄生对象所处位置的不同有关。因为缩腹榕小蜂的产卵器较短（表3，图6-C），故能将卵产在果腔内层虫瘿里的机率很小，而伪鞘榕小蜂的产卵器长度可以深达榕果内的各种位置。同时，在对鸡嗉子榕小蜂群落种群数量的调查中，本试验中也发现缩腹榕小蜂不是窝榕小蜂和拉长鞘榕小蜂的寄生者就是资源竞争者（甄文全等, 2004）。

另一方面，感器类型的多样性随着产卵时序和寄生方式的不同而有所不同，晚到的复寄生者感器类型要比早到的造瘿者和寄居者多，这可能与造瘿者产卵后诱发雌花细胞膨大、增生等变化有关，从而使果腔内的微环境更加复杂而促使后期复寄生者需要更精确的感知能力（Jansen-González *et al.*, 2012; Jansen-González *et al.*, 2014）。在前人的研究中，进果产卵的传粉榕小蜂产卵器上仅有一种感器（Ghara *et al.*, 2011），但在窝榕小蜂的产卵瓣上共观察到3种感器，其中有1种是其特有的（表3）。考虑到传粉榕小蜂需要从榕果苞片口进入榕果果腔，这个过程往往失去部分触角，这可能就需要产卵器表面的感器辅助于对产卵位点或者瘿花的识别（Kjellberg *et al.*, 2005; 李宗波等, 2013）。在5种鸡嗉子榕小蜂中，感器只出现在下产卵瓣上，这与在其它种类的寄生蜂类似（Gerling *et al.*, 1998; Yadav & Borges, 2017）。通常情况下，锥形感器被认为是一种化学感器，也可能具有味觉和嗅觉的双重感知功能，正如行为观察中发现寄生蜂产卵器端部进入榕果果腔后可来回摆动，利于识别特定的雌花或瘿花（甄文全等, 2004; Yadav & Borges, 2017; Elias *et al.*, 2018）。钟形感器分布范围较广，CaS-I和II可能是一种触觉感受器，可协助雌蜂找到适合的产卵位点，但也有报道该感器可能是一种特定的机械感器，能够对产卵过程中触觉刺激的不同反应来启动产卵器的运动模式；CaS-III和IV主要集中于产卵器的末端，一般被认为具有感受温度及味觉的双重功能（Brown & Anderson, 1998），Yadav and Borges（2017）发现聚果榕上的造瘿

者 *Sycophaga fusca* 和寄生者 *Apocrypta westwoodi* 产卵器末端存在 CO₂ 感受器，推测这些传感器可能还具有 CO₂ 的感知功能；CaS-V 类似于聚果榕小蜂产卵器上未被鉴定的传感器，可能是 CO₂ 传感器（Stange & Stowe, 1999），但也有报道其是一种机械传感器，在限制两个产卵瓣之间的位移上具有一定的作用（Kundanati & Gundiah, 2014）。指形传感器也被称为板形传感器，是典型的嗅觉器官，可能在榕小蜂刺穿果壁而增加了果腔内挥发性物质的浓度，末端的感受器有利于雌蜂利用这些挥发性线索在不同雌花或含有不同种类榕小蜂的瘿花之间寻找适合的产卵点（Niinemets & Reichstein, 2003; Yadav & Borges, 2017）。腔锥形传感器通常被认为化学传感器，对果腔内的瘿花挥发物做出反应，在寄主定位和判别寄主适应性方面发挥作用。此外，本研究发现大多数种类的传感器均存在于一个较深的传感器凹槽内，这在一定程度上可避免产卵器刺穿植物组织时造成接触伤害，特别是对于榕属这类泌乳植物来说（Berg & Corner, 2005），会加剧对传感器的潜在伤害，浅凹状传感器就是其中最好的体现，但关于其功能还未见报道（Spänhoff *et al.*, 2003）。

在榕小蜂发育过程中，其生活史特征与产卵时序有着密切的相关性，这一事实表明群落的建立并不是特殊的存在，而是受到个体组织结构的影响（Giacomini *et al.*, 2009; Ghara & Borges, 2010），正如 5 种鸡嗉子榕小蜂产卵器结构特性的聚类结果（图 6）。果内产卵的传粉榕小蜂窝榕小蜂单独聚为一支，较早到达的寄居者妃延腹榕小蜂和造瘿者拉长鞘榕小蜂聚为一支，而较晚到达的复寄生者缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂聚为一支，体现寄生蜂产卵器的结构特性会表现出适应环境的生态需求，而不受系统发育的限制（Belshaw *et al.*, 2003; Ghara *et al.*, 2011; Elias *et al.*, 2018），这对于判断一些未知寄生蜂所具有的生态功能类群或者食性具有重要意义。

参考文献（References）

- Belshaw R, Quicke DLJ, Grafen A. Inferring life history from ovipositor morphology in parasitoid wasps using phylogenetic regression and discriminant analysis [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2003, 139 (2): 213-228.
- Bonsall MB, Hassell MP, Asefa G. Ecological trade-offs, resource partitioning, and coexistence in a host-parasitoid assemblage [J]. *Ecology*, 2002, 83 (4): 925-934.
- Bonsall MB, Mangel M. Life-history trade-offs and ecological dynamics in the evolution of longevity [J]. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 2004, 271 (1544): 1143-1150.
- Bronstein JL. Mutualism [M]. Oxford: Oxford University Press, 2015: 36-41.
- Brown PE, Anderson M. Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositor of *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44 (11): 1017-1025.
- Cerkvenik U, Van De Straat B, Gussekloo SWS, *et al.* Mechanisms of ovipositor insertion and steering of a parasitic wasp [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114 (37): E7822-E7831.

- Chen HH, Yang DR, Gu D, *et al.* Secondary galling: A novel feeding strategy among 'non-pollinating' fig wasps from *Ficus curtipes* [J]. *Ecological Entomology*, 2013, 38 (4): 381-389.
- Compton S, Noort S, Mcleish M, *et al.* Sneaky african wasps that oviposit through holes drilled by other species [J]. *African Natural History*, 2009, 5: 9-15.
- Compton SG, Hawkins BA. Determinants of species richness in southern African fig wasp assemblages [J]. *Oecologia*, 1992, 91 (1): 68-74.
- Cook JM, Rasplus JY. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18 (5): 241-248.
- Elias LG, Kjellberg F, Farache FHA, *et al.* Ovipositor morphology correlates with life history evolution in agaonid fig wasps [J]. *Acta Oecologica*, 2018, 90: 109-116.
- Gerling D, Quicke DLJ, Orion T. Oviposition mechanisms in the whitefly parasitoids *Encarsia transvena* and *Eretmocerus mundus* [J]. *BioControl*, 1998, 43 (3): 289-297.
- Ghara M, Borges RM. Comparative life-history traits in a fig wasp community: Implications for community structure [J]. *Ecological Entomology*, 2010, 35 (2): 139-148.
- Ghara M, Kundanati L, Borges RM. Nature's Swiss army knives: ovipositor structure mirrors ecology in a multitrophic fig wasp community [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (8): e23642.
- Ghara M, Ranganathan Y, Krishnan A, *et al.* Divvying up an incubator: How parasitic and mutualistic fig wasps use space within their nursery microcosm [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2014, 8 (3): 191-203.
- Giacomini HC, De Marco P, Petrere M. Exploring community assembly through an individual-based model for trophic interactions [J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220 (1): 23-39.
- Hawke SD, Farley RD, Greany PD. The fine structure of sense organs in the ovipositor of the parasitic wasp, *Orgilus lepidus* Muesebeck [J]. *Tissue and Cell*, 1973, 5 (1): 171-184.
- Herre EA, Jandér KC, Machado CA. Evolutionary ecology of figs and their associates: Recent progress and outstanding puzzles [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39 (1): 439-458.
- Jansen-González S, Teixeira SDP, Kjellberg F, *et al.* Same but different: Larval development and gall-inducing process of a non-pollinating fig wasp compared to that of pollinating fig-wasps [J]. *Acta Oecologica*, 2014, 57: 44-50.
- Jansen-González S, Teixeira SDP, Pereira RaS. Mutualism from the inside: Coordinated development of plant and insect in an active pollinating fig wasp [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2012, 6 (4): 601-609.
- Kerdelhué C, Rasplus JY. Non-pollinating afro-tropical fig wasps affect the fig-pollinator mutualism in *Ficus* within the Subgenus *Sycomorus* [J]. *Oikos*, 1996, 75 (1): 3-14.
- Kerdelhué C, Rossi JP, Rasplus JY. Comparative community ecology studies on old world figs and fig wasps [J]. *Ecology*, 2000, 81 (10): 2832-2849.
- Kundanati L, Gundiah N. Biomechanics of substrate boring by fig wasps [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2014, 217 (11): 1946.

- Li ZB, Yang P, Yang DR. Differences of key morphology and behavioral characteristics between three fig wasps in *Ficus curtipes* [J]. *Sichuan Animal*, 2013, 32 (2): 199-204. [李宗波, 杨培, 杨大荣. 钝叶榕三种榕小蜂的关键形态和行为差异研究 [J]. 四川动物, 2013, 32 (2): 199-204]
- Naeem S, Hawkins BA. Minimal community structure: How parasitoids divide resources [J]. *Ecology*, 1994, 75 (1): 79-85.
- Niinemets Ü, Reichstein M. Controls on the emission of plant volatiles through stomata: A sensitivity analysis [J]. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2003, 108 (D7): 4211.
- Quicke DLJ, Fitton MG. Ovipositor steering mechanisms in parasitic wasps of the families Gasteruptionidae and Aulacidae (Hymenoptera) [J]. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 1995, 261 (1360): 99-103.
- Quicke DLJ, Fitton MG, Tunstead JR, et al. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonoidea [J]. *Journal of Natural History*, 1994, 28 (3): 635-682.
- Quicke DLJ, Wyeth P, Fawke JD, et al. Manganese and zinc in the ovipositors and mandibles of hymenopterous insects [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1998, 124 (4): 387-396.
- Rouquette J, Davis JA. *Drosophila* species (Diptera: Drosophilidae) oviposition patterns on fungi: The effect of allospecifics, substrate toughness, ovipositor structure and degree of specialisation [J]. *European Journal of Entomology*, 2003, 100 (3): 351-355.
- Segar ST, Pereira RaS, Compton SG, et al. Convergent structure of multitrophic communities over three continents [J]. *Ecology Letters*, 2013, 16 (12): 1436-1445.
- Sivinski J, Aluja M. The evolution of ovipositor length in the parasitic hymenoptera and the search for predictability in biological control [J]. *Florida Entomologist*, 2003, 86 (2): 143-150.
- Spänhoff B, Alecke C, Kaschek N, et al. Morphological characteristics of sensilla on the female ovipositor of *Lype phaeopa* (Psychomyiidae; Trichoptera) [J]. *Journal of Insect Science*, 2003, 3 (1): 12.
- Stange G, Stowe S. Carbon-dioxide sensing structures in terrestrial arthropods [J]. *Microscopy Research and Technique*, 1999, 47 (6): 416-427.
- Yadav P, Borges RM. The insect ovipositor as a volatile sensor within a closed microcosm [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2017, 220 (9): 1554-1557.
- Zhao J, Zhang Y, Li ZB, et al. Scanning electron microscopy observation on antenna sensilla of female *Philotrypesis dunia* (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Sichuan Animal*, 2015, 34 (2): 216-222. [赵健, 张媛, 李宗波, 等. 佩妃延腹榕小蜂雌蜂触角感器的扫描电镜观察 [J]. 四川动物, 2015, 34 (2): 216-222]
- Zhen WQ, Huang WQ, Yang DR, et al. Oviposition behaviour of *Philotrypesis pilosa* Mayr (Hymenoptera: Agaonidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47 (3): 365-371. [甄文全, 黄大卫, 杨大荣, 等. 佩妃延腹榕小蜂的产卵行为 [J]. 昆虫学报, 2004, 47 (3): 365-371]