



# 黑腹壮猎蝽与其猎物暗翅无刺蜂的声音模拟现象

魏雨欣<sup>1,2</sup>, 汪正威<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态重点实验室, 西双版纳 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要：**拟态是自然界中十分常见的一种生态适应现象，是了解自然选择理论最为典型的一类研究案例。目前被报道的拟态案例大多集中在视觉模拟上，而在声音模态方面的报道相对较少。本研究报道了基于捕食关系下暗翅无刺蜂 *Tetragonilla collina* 和黑腹壮猎蝽 *Biastiscus ventralis* 间的声音模拟案例。分别采集了暗翅无刺蜂蜂巢门口的归巢蜂、出巢蜂以及黑腹壮猎蝽飞行时的音频，并对其音频进行提取和分析。随后以基频、第1谐波、第2谐波、第1频率四分位数、第2频率四分位数、第3频率四分位数、频谱标准差等7个声音频率参数来进行多元统计分析，比较它们之间的相似性高低。结果表明，基于7个声音频率参数的偏最小二乘法判别分析无法有效的将黑腹壮猎蝽和暗翅无刺蜂的归巢蜂、出巢蜂发出的声音区分开来。经似然比卡方检验，发现其中黑腹壮猎蝽与暗翅无刺蜂的归巢蜂的7个声音频率参数均无显著性差异 ( $P>0.05$ )。对比分析发现，在两个与暗翅无刺蜂关联的拟态系统中，暗翅无刺蜂归巢蜂与黑腹壮猎蝽的模拟程度更高。该拟态系统的发现为声音模态方面提供了新的研究案例，进而为从多模态角度了解拟态起源和演化的过程提供了一定的参考依据。

**关键词：**声音模拟；昆虫拟态；进攻性拟态；飞行声音频率

中图分类号：Q968.1；

文献标识码：A

## Acoustic simulation between assassin bug (*Biastiscus ventralis*) and its prey, the stingless bee (*Tetragonilla collina*)

基金项目：云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目 (202105AC160084)；省部共建云南生物资源保护与利用重点实验室开放课题 (gzkf2022004)；质兰基金会项目 (2023070511A)

作者简介：魏雨欣，硕士研究生，研究方向为进化生态学，E-mail: weiyuxincj@163.com

\*通讯作者 Author for correspondence：汪正威，博士，研究员，主要研究方向为社会昆虫在胁迫环境的交流机制，E-mail: wangzhengwei@xtbg.ac.cn

收稿日期 Received: 2024-09-24; 修回日期 Revision received: 2024-10-25; 接受日期 Accepted: 2024-10-30

WEI Yu-Xin<sup>1,2</sup>, WANG Zheng-Wei<sup>1\*</sup> (1. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun Town, Xishuangbanna 666303, Yunnan Province, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Mimicry is a very common ecological adaptation phenomenon in nature and is also one of the most typical research cases to understand natural selection. However, most reported cases of mimicry are concentrated in the visual modality, and there are still few reports on the acoustic modality. This study reports a sound simulation case between *Tetragonilla collina* and *Biastiscus ventralis* based on predator-prey relationships. We collected audio recordings of Homing *T. collina*, Outbound *T. collina*, and *B. ventralis* flying at the entrance of the *T. collina* stingless bee hive, and extracted and analyzed their audio recordings. Subsequently, multivariate statistical analysis was conducted on seven sound frequency parameters, including fundamental frequency, first harmonic, second harmonic, first frequency quartile, second frequency quartile, third frequency quartile, and spectral standard deviation, to compare their similarities. The results indicate that the partial least squares discriminant analysis based on 7 sound frequency parameters cannot effectively distinguish the sounds emitted by Homing and Outbound *T. collina* and the *B. ventralis*. According to the likelihood ratio chi square test, it was found that there was no significant difference ( $P>0.05$ ) in the seven sound frequency parameters between the Homing *T. collina* and *B. ventralis*. Comparative analysis revealed that in two mimetic systems associated with the *T. collina*, the homing *T. collina* and the *B. ventralis* had a higher degree of simulation. The discovery of this mimetic system provides a new research case for sound modality, and thus provides a certain reference basis for understanding the origin and evolution of mimicry from a multimodal perspective.

**Key words:** Acoustic mimicry; insect mimicry; aggressive mimicry; flight sound frequency

拟态是在自然选择压力下生物能够更好地适应生存环境的一种进化现象。在拟态系统中，信号接收者感知到模仿者和模型之间的相似性，从而为模仿者提供选择性优势，使得其中一方或多方从中获益（Jamie, 2017）。目前已经有很多经典的拟态研究案例被报道，例如一种适合捕食者口味的蝴蝶模仿另一种不适口或不可食的蝴蝶能够避免捕食者捕食提高生存几率；两种不适口的蝴蝶互相模仿可共同分担被年幼鸟类在学习期间误食所造成的死亡率等（Müller, 1879; Bates, 1981）。拟态系统已经成为我们了解自然选择理论不可或缺的一部

分 (Anderson & de Jager, 2020)。自然界中, 动物经常使用多种模态信号进行交流, 需要根据来自不同感觉渠道的信息来做出决定。因此, 从多种模态的角度研究拟态可以更全面、更系统地了解拟态的机制、功能和进化。拟态研究也从单一模态逐渐向多模态进行发展 (Bagnères *et al.*, 2010; Wilson *et al.*, 2015; Casacci *et al.*, 2019)。当前视觉拟态是最常见、研究最深入的一种拟态模式 (Thompson *et al.*, 2014; Cuthill *et al.*, 2015; VanKuren *et al.*, 2019), 研究手段从最初的基于行为与生理的形态测量和行为观察, 现在已经发展为从分子与生物信息层面的基因测序与系统生物学分析 (Jeffords *et al.*, 1979; Kapan *et al.*, 2001; Cuthill *et al.*, 2019; Kawahara *et al.*, 2023)。而关于听觉、嗅觉甚至是触觉拟态的研究相对较少。

声音拟态是指模仿者模仿目标模型产生相似的声音 (Barber & Conner, 2007), 这种拟态可使模仿者实现吸引猎物、躲避捕食者或寄生等不同的目的。例如澳大利亚内陆的螽斯 *Chlorobalius leucoviridis* 通过模仿雌蝉发出的应答声来吸引雄蝉达到捕食的目的 (Marshall & Hill, 2009)。二纺蛛 *Palpimanus* 可以模仿胡蜂的声音从而避免被如壁虎等其它捕食者捕食 (Pekár *et al.*, 2020)。寄生蝴蝶 *Maculinea rebeli* 的蛹和幼虫可以模拟蚂蚁 *Myrmica schencki* 中蚁后的声音欺骗工蚁从而获得更多的哺育机会, 实现生长发育的目的 (Barbero *et al.*, 2009)。另外, Skowron 等人 (2021) 发现两种马来西亚透翅蛾 *Heterosphecia pahangensis*、*Heterosphecia hyaloptera* 会模仿同域存在的暗翅无刺蜂 *Tetragonilla collina* 飞行时所产生的声音欺骗捕食者实现对自己的保护。

暗翅无刺蜂是典型的社会性昆虫, 工蜂体长可达 7~9 mm 左右, 具有土栖筑巢习性。黑腹壮猎蝽 *Biastiscus ventralis* 是暗翅无刺蜂的天敌之一, 体型比暗翅无刺蜂略大, 体色与暗翅无刺蜂相比存在一定程度的差别。暗翅无刺蜂和黑腹壮猎蝽两者体表均大部分被黑色覆盖, 但黑腹壮猎蝽腹部腹面存在部分白色斑块区域而暗翅无刺蜂则不存在白色斑块区域。黑腹壮猎蝽通过潜伏在蜂巢口附近对进出巢的暗翅无刺蜂进行捕食。黑腹壮猎蝽在蜂巢门口停留时, 暗翅无刺蜂却很难发现其存在, 因此常被捕食。在此过程中本研究推测黑腹壮猎蝽可能通过模仿暗翅无刺蜂进出巢时飞行的声音来欺骗暗翅无刺蜂进而实现捕食的目的。

本研究拟通过采集暗翅无刺蜂巢口的归巢蜂、出巢蜂及黑腹壮猎蝽的飞行声音, 随后提取并分析其中 7 个音频参数 (基频、第 1 谐波、第 2 谐波、第 1 频率四分位数、第 2 频率四分位数、第 3 频率四分位数、频谱标准差)。此外, 本研究基于 4 个声音频率参数 (基频、第 1 谐波、第 2 谐波、第 3 频率四分位数) 与 Skowron 等人 (2021) 提供的研究结果对两

个拟态系统进行了模拟相似程度的对比分析。本研究在声音拟态研究提供了支撑案例，为进一步从多种模态角度系统解析拟态的演化过程提供了参考。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 研究对象

暗翅无刺蜂饲养于中国科学院西双版纳热带植物园无刺蜂蜂场内(25°87' N, 101°32' S), 黑腹壮猎蝽为周围分布的常见昆虫。试验时间为2023年5月30日到6月9日每天上午10:00到下午4:00, 是暗翅无刺蜂和黑腹壮猎蝽活动的高峰期。

### 1.2 昆虫的声音采集

选择在暗翅无刺蜂巢口附近分别采集暗翅无刺蜂归巢蜂、出巢蜂及黑腹壮猎蝽接近过程的飞行音频。音频由内置声音信号放大器和噪音屏蔽器模块组成的声音探测仪采集, 由Audacity 2.3.2软件完成声音数据记录和分析。

将声音探测仪固定于长约1 m的木棍上, 并且在声音采集装置上粘贴一片树叶作为伪装, 避免对目标产生惊扰。同时在巢口前安装运动相机(Go pro 8 black)作为视频记录设备, 以方便在后期对采集到的音频数据确定采集目标的类别。所有昆虫的飞行音频都在自由、不受干扰的条件下被采集, 确保记录的飞行音频不是警报信号。采集时将声音探测仪缓慢靠近飞行的黑腹壮猎蝽和暗翅无刺蜂, 同时进行音频和视频的记录。音频信号采样率为0~8 kHz, 位深24 bits, 信号储存格式为Wav格式, 每次记录时长5 min。

在为期11 d的采集中共采到音频数据和视频数据76组, 音频时长共计7 h 20 min。其中谐波数量在3个以上的被认定为有效片段, 暗翅无刺蜂归巢蜂有效片段为35组, 暗翅无刺蜂出巢蜂有效片段为34组, 黑腹壮猎蝽有效片段为25组。

### 1.3 数据处理与提取

将采集好的音频文件及视频文件导入Audacity 2.3.2中, 截取不同个体300 ms时长的目标片段, 并利用praat 6.4软件进行滤波降噪处理, 设定滤波器的范围为50~2 000 Hz, 该频率范围排除了由其它动物(例如鸟类)产生的发声, 确保所研究的信号均为研究对象产生的目标信息。

提取上述处理后的目标音频7个声学参数: 分别是基频(Hz)、第1谐波(Hz)、第2谐波(Hz)(基频以上的第1和第1分量的频率)、第1、第2(质心频率)和第3频率四分位数(Hz)、质心频率的标准差(Hz)。由于昆虫在录音过程中没有被拴系住, 而是

自由飞行，因此在统计分析中不包括任何依赖于声源与声音探测仪距离的参数即声音强度、振幅、功率和能量。另外，由于主频率在相同个体间亦会产生不同变化，因此被排除。

#### 1.4 统计分析

为了明确黑腹壮猎蝽与暗翅无刺蜂产生的声音间的异同，本研究基于提取的 7 个声学参数进行了偏最小二乘判别分析（PLS-DA），其中 7 个频率参数为响应变量矩阵，采集对象分组作为预测变量矩阵，通过构建回归模型来判断其相似程度。为了减少模型过拟合的风险，在进行内部交叉验证时使用留一法，即每次从总体中移出一个样本作为验证集，剩余的所有样本作为训练集来构建模型。依据模型的判别结果正确与否计算判别的正确率与错误率，错误率越高则表明两者的相似程度越高。可变重要性（VIP）值反映了每个频率参数的加载权重以及该参数解释的响应的可变性，因此依据 VIP 来判断 7 个音频参数对模型构建出的主成分的贡献程度，通常  $VIP > 1$  为高贡献值参数。在进行 PLS-DA 分析后，依据碎石图对贡献率高的成分进行单因素方差分析，事后多重比较采用 Tukey 检验。

利用 Shapiro-Wilk 检验对音频数据的 7 个频率参数进行正态性检验。根据数据分布再进行似然比的卡方检验（使用线性混合模型，以研究对象分组作为固定因子，个体作为随机因子），在似然比的卡方检验基础上进行了 Tukey 检验，对 7 个频率参数进行组间差异性检验。

此外，以基频（Hz）、第 1 谐波（Hz）、第 2 谐波（Hz）、第 3 频率四分位数（Hz）等 4 个音频参数为响应变量矩阵，对本研究收集到的暗翅无刺蜂和猎蝽，与 Skowron 等人研究报告中的马来西亚暗翅无刺蜂 *T.collina*，两种透翅蛾 *H.pahangensis*、*H.hyaloptera*，及同域内小蜜蜂 *Apis florea* 和无垫蜂 *Amegilla sp.* 进行偏最小二乘判别分析。并参照上述方法进行单因素方差分析和事后多重比较。上述统计分析及可视化均在 R 语言 4.3.2 中完成。

## 2 结果与分析

利用声音采集技术，本研究获得了暗翅无刺蜂出巢蜂（图 1-A）和归巢蜂（图 1-B）以及黑腹壮猎蝽（图 1-C）的声音频谱图。研究结果显示，暗翅无刺蜂出巢蜂的基频为  $132.39 \pm 7.04$  Hz，归巢蜂的基频为  $129.03 \pm 7.56$  Hz，黑腹壮猎蝽的基频为  $124.00 \pm 8.84$  Hz。从频谱图中可以观察到，暗翅无刺蜂出巢蜂可产生除基频外其它 8 个谐波，最高频率可达 1 000 Hz，暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽可产生除基频外其它 7 个谐波，最高频率达 1 000 Hz（图 1）。

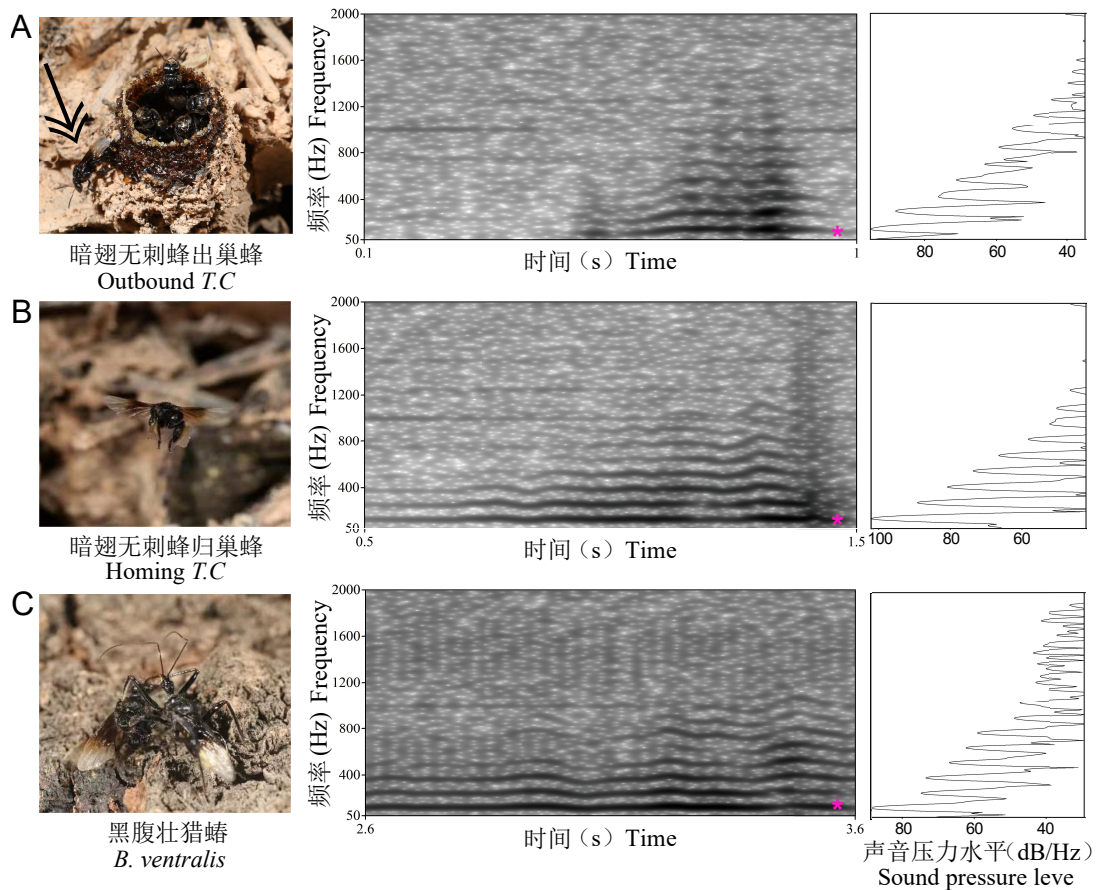


图 1 暗翅无刺蜂和黑腹壮猎蝽飞行时声音的频谱和快速傅立叶变换切片图

Fig 1 Spectrograms and FFT slices of sound during flight of *Tetragonilla collina* and *Biastiscus ventralis*

注：从左到右依次为研究对象示意图、声音的频谱图、声音频谱的快速傅里叶变换切片图，其中 A 为暗翅无刺蜂出巢蜂，B 为暗翅无刺蜂归巢蜂，C 为黑腹壮猎蝽。频谱图中最下边的黑色带为基频（\*），基频往上黑色带依次为谐波。图 A 双箭头表示暗翅无刺蜂出巢蜂。Note: From left to right, there was a schematic diagram of the research object, a spectrogram of sound, and a fast Fourier transform slice of the acoustic spectrum, in which A was the Outbound *T. collina*, B was the Homing *T. collina* bee, and C was the *B. ventralis*. The bottom black band in the spectrum was the fundamental frequency (\*), and the black bands above the fundamental frequency are harmonics in sequence. The double arrows in Figure B indicated the Outbound *T. collina*.

根据 7 个频率参数构建的模型不能将暗翅无刺蜂归巢蜂、出巢蜂和猎蝽进行明显的分离，在图中它们的分布区域相互重叠（图 2-A），表明猎蝽产生的声音与进出巢的无刺蜂产生的声音非常相似。PLS-DA 模型构建出的 comp1 成分的解释程度为 97.1%，comp2 成分的解释程度为 1.6%，两个成分累计的解释程度为 98.7%。另外，在 comp1 成分中 VIP 值超过 1 的变量包括第 1 谐波（1.07）、频率的第 1（1.05）、第 2（1.01）、第 3（1.02）分位数，提供了大的贡献值。交叉验证结果表明在 comp1 方向上猎蝽的判别错误率约为 44%，归巢蜂

的判别错误率约为 69%，暗翅无刺蜂出巢蜂的判别错误率约为 29%（图 2-B）。

依据 PLS-DA 分析碎石图中成分贡献值拐点，选择降维后的 comp 1 值进行单因素方差分析，对 PLS-DA 分离结果进行进一步的差异性分析。结果显示在 comp 1 方面暗翅无刺蜂归巢蜂、出巢蜂和猎蝽之间存在显著性的差异（One-Way ANOVA,  $F_{2,91}=11.111$ ,  $P<0.001$ , 图 2-B）。事后多重比较结果显示，在暗翅无刺蜂归巢蜂与猎蝽之间差异不显著（Tukey test,  $q=1.284$ ,  $P=0.637$ ），在暗翅无刺蜂出巢蜂和黑腹壮猎蝽及暗翅无刺蜂归巢蜂之间均存在显著差异（Tukey test,  $q=6.075$ ,  $q=5.249$ ,  $P<0.05$ , 图 2-C）。

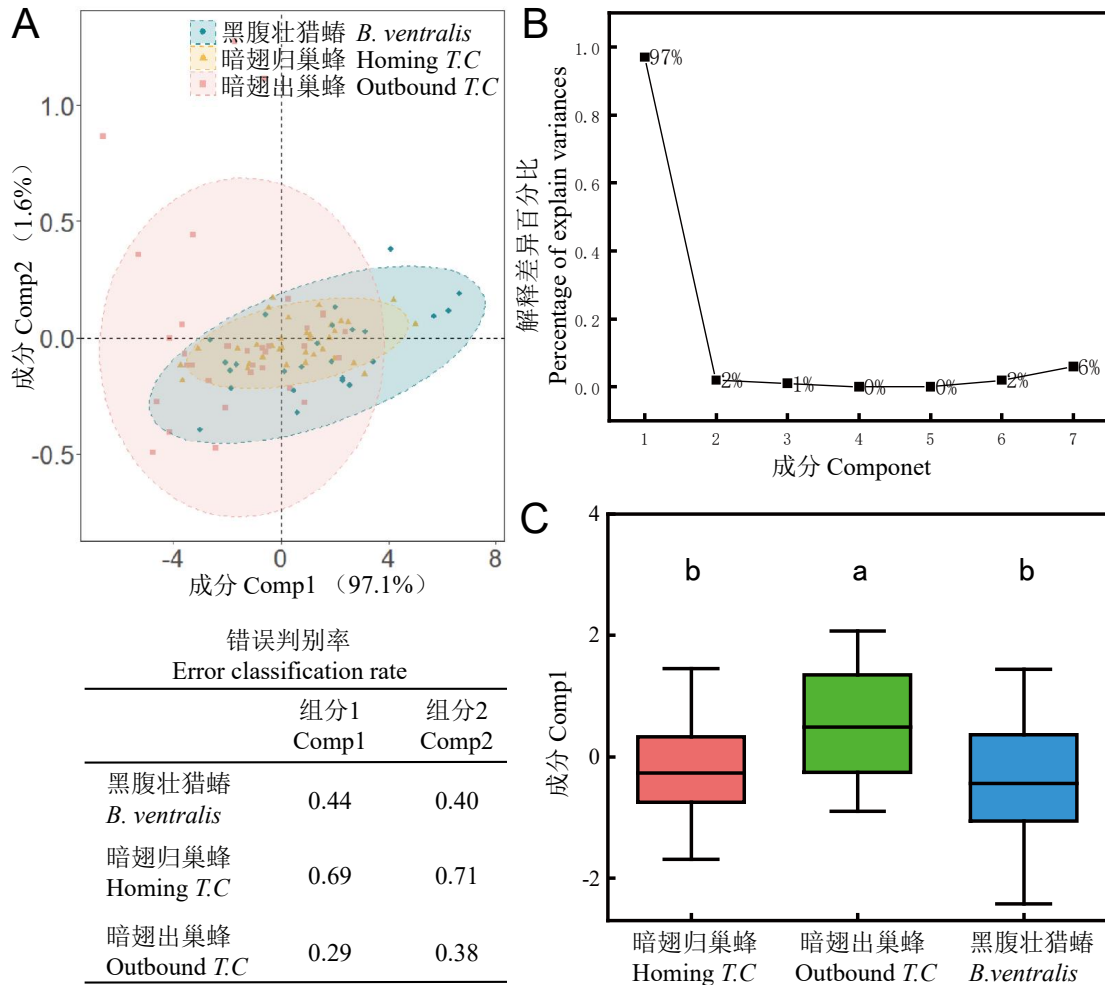


图 2 暗翅无刺蜂和黑腹壮猎蝽声音频率参数的 PLS-DA 分析及 comp1 差异性比较

Fig. 2 PLS-DA of sound frequency parameter and differences analysis in comp1 of *Tetragonilla collina* and

*Blasticus ventralis*

注：A，暗翅无刺蜂归巢蜂、出巢蜂及黑腹壮猎蝽的七个声音频率参数基频、第 1 谐波、第 2 谐波、第 1 频率四分位数、第 2 频率四分位数、第 3 频率四分位数及频谱标准差的偏最小二乘法判别分析结果图。其中表格中的数值表示对应组别在 PLS-DA 分



析中的错误判别率。B, PLS-DA 分析后各 component 的方差解释度占比碎石图。C, 暗翅无刺蜂归巢蜂、出巢蜂及黑腹壮猎蝽 PLS-DA 分析后对 comp1 (97.1%) 的单因素方差分析图, 不同字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )。图中暗翅归巢蜂及归巢蜂均代指暗翅无刺蜂归巢蜂, 暗翅出巢蜂及出巢蜂均代指暗翅无刺蜂出巢蜂, 猎蝽代指黑腹壮猎蝽。Note: A, PLS-DA results of the seven sound frequency parameters of the fundamental frequency, the first harmonic, the second harmonic, the first frequency quartile, the second frequency quartile, the third frequency quartile, and the spectral standard deviation of the Homing and Outbound *T. collina* and *B. ventralis*. The numerical values in the table represented the misdiscrimination rate of the corresponding group in the PLS-DA analysis. B, The variance interpretation degree of each component after PLS-DA analysis was a gravel plot. C, One-way ANOVA of comp1 (97.1%) after PLS-DA analysis of the Homing and Outbound *T. collina* and *B. ventralis*, showed significant differences in different letters ( $P<0.05$ ).

依据 7 个声音频率参数进行似然比的卡方检验结果显示, 总体上暗翅无刺蜂归巢蜂与黑腹壮猎蝽差异不显著, 而暗翅无刺蜂出巢蜂与黑腹壮猎蝽差异显著。具体在不同参数上的差异如图 3 所示。

基频 (FF): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的基频为  $132.39 \pm 7.04$  Hz, 显著高于暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=1.209$ ,  $z=1.515$ ,  $P<0.05$ ), 后两者的基频无显著差异 (Tukey test,  $z=0.319$ ,  $P=0.946$ ), 分别为  $129.03 \pm 7.56$  Hz 和  $124.00 \pm 8.84$  Hz (图 3-A)。

第 1 谐波 (H1): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的第 1 谐波为  $269.54 \pm 15.62$  Hz, 显著高于暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=1.165$ ,  $z=1.573$ ,  $P<0.05$ ), 后两者的第 1 谐波频无显著差异 (Tukey test,  $z=0.416$ ,  $P=0.909$ ), 分别为  $262.02 \pm 15.59$  Hz 和  $249.38 \pm 15.75$  Hz (图 3-B)。

第 2 谐波 (H2): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的第 2 谐波为  $399.98 \pm 20.51$  Hz, 显著高于暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=1.158$ ,  $z=1.566$ ,  $P<0.05$ ), 后两者的第 2 谐波频无显著差异 (Tukey test,  $z=0.419$ ,  $P=0.908$ ), 分别为  $390.49 \pm 21.02$  Hz 和  $374.43 \pm 24.58$  Hz (图 3-C)。第 1 谐波约为基频的 2 倍, 第 2 谐波约为基频的 3 倍 (图 3-D)。

第 1 频率四分位数 (Q1): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的第 1 频率四分位数为  $200.97 \pm 10.52$  Hz, 显著高于暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=1.188$ ,  $z=1.570$ ,  $P<0.05$ ), 后两者的第 1 频率四分位数无显著差异 (Tukey test,  $z=0.390$ ,  $P=0.919$ ), 分别为  $195.52 \pm 11.15$  Hz 和  $186.69 \pm 12.14$  Hz (图 3-E)。

第 2 频率四分位数 (Q2): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的第 2 频



率四分位数为  $267.30 \pm 13.70$  Hz, 显著高于, 黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=0.928$ ,  $P<0.05$ ), 暗翅无刺蜂出巢蜂与暗翅无刺蜂归巢蜂之间不存在显著差异 (Tukey test,  $z=0.691$ ,  $P=0.769$ )。暗翅无刺蜂归巢蜂与黑腹壮猎蝽的第 2 频率四分位数不存在显著差异 (Tukey test,  $z=0.239$ ,  $P=0.969$ ), 分别为  $260.51 \pm 14.35$  Hz 和  $249.27 \pm 16.26$  Hz (图 3-F)。

第 3 频率四分位数 (Q3): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的第 3 频率四分位数为  $334.76 \pm 17.54$  Hz, 显著高于暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=1.166$ ,  $z=1.576$ ,  $P<0.05$ ), 后两者的第 1 频率四分位数无显著差异 (Tukey test,  $z=0.420$ ,  $P=0.907$ ), 分别为  $326.25 \pm 18.03$  Hz 和  $311.91 \pm 20.12$  Hz (图 3-G)。

频谱标准差 (SD): 事后多重比较分析结果表明, 暗翅无刺蜂出巢蜂的频谱标准差为  $109.32 \pm 5.95$  Hz, 显著高于黑腹壮猎蝽 (Tukey test,  $z=1.570$ ,  $P<0.05$ ), 暗翅无刺蜂出巢蜂与暗翅无刺蜂归巢蜂之间不存在显著差异 (Tukey test,  $z=1.122$ ,  $P=0.501$ )。暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽的第 2 频率四分位数不存在显著差异 (Tukey test,  $z=0.459$ ,  $P=0.890$ ), 分别为  $106.78 \pm 5.82$  Hz 和  $102.25 \pm 6.27$  Hz (图 3-H)。

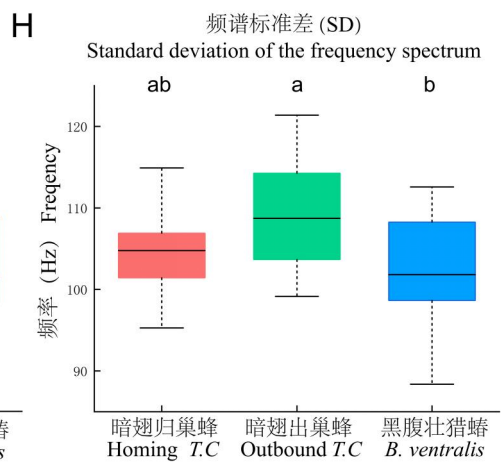
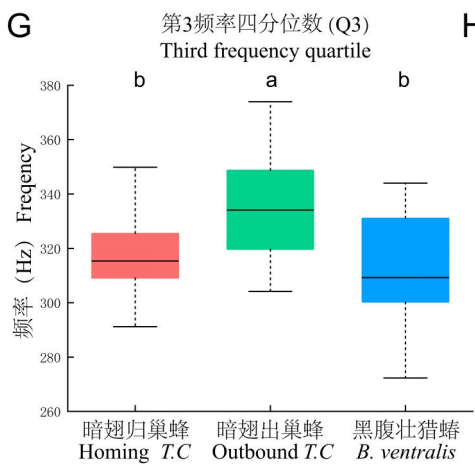
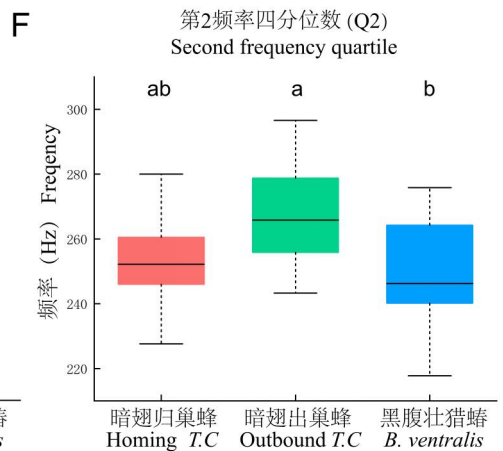
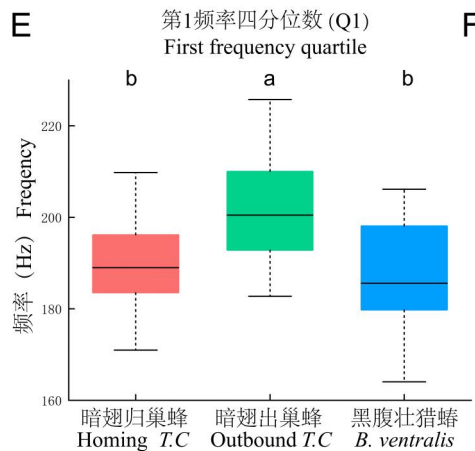
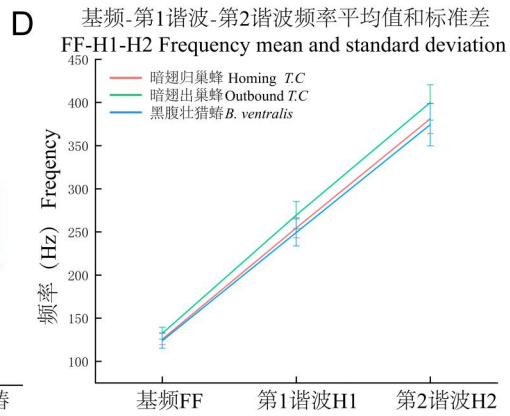
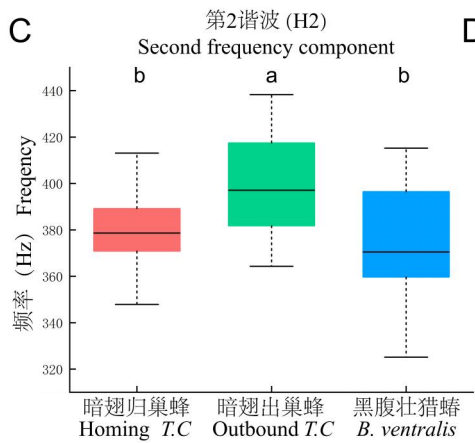
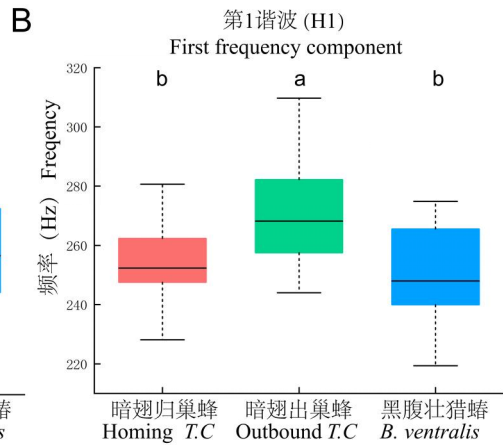
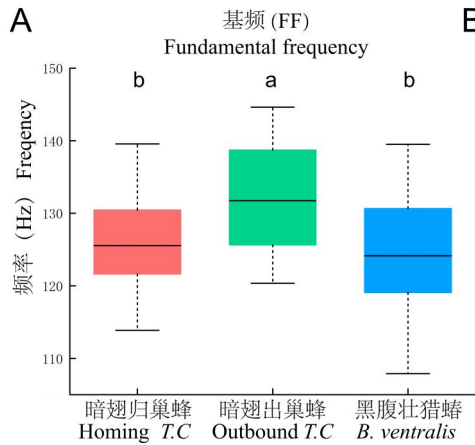


图3 暗翅无刺蜂归巢蜂、出巢蜂和黑腹壮猎蝽的7个声音频率参数差异性分析

Fig. 3 Box plot of seven frequency parameter differences analysis of Homing and Outbound *Tetragonilla collina* and *Blasticus ventralis*

注：似然比卡方检验，不同的字母代表差异性显著（LR,  $P<0.05$ ）。图中归巢蜂代指暗翅无刺蜂归巢蜂，出巢蜂代指暗翅无刺蜂出巢蜂，猎蝽代指黑腹壮猎蝽。Note: Likelihood ratio chi-square test, different letters represented significant differences (LR,  $P<0.05$ ).

基于以上结果,将本研究中的暗翅无刺蜂的归巢蜂和黑腹壮猎蝽与 Skowron 等人(2021)获得的研究结果进行 PLS-DA 分析比较(图4)。结果显示小蜜蜂、无垫蜂被明显分离出去,而2种马来西亚透翅蛾和暗翅无刺蜂及本研究中的暗翅无刺蜂归巢蜂和猎蝽存在大部分重叠区域没有被明显的进行分离(图4-A)。PLS-DA 模型构建出的 comp1 成分的解释程度为 97.1%, comp2 成分的解释程度为 2.7%,两个方向上累计的解释程度为 99.8%。另外,在 comp1 中 VIP 值超过 1 的变量包括基频(1.0106)、第 1 谐波(1.0099)、第 2 谐波(1.0118),提供了大的贡献值。选择 comp 1 进行单因素方差分析,结果显示在 comp 1 方面 7 个类别存在显著性的差异(One-Way ANOVA,  $F_{6,185}=644.2$ ,  $P<0.001$  图 4B),事后多重比较结果显示,差异主要出现在无垫蜂属和小蜜蜂中。其中无垫蜂和小蜜蜂显著性的高于暗翅无刺蜂归巢蜂(Tukey test,  $q=62.446$ ,  $q=50.681$ ,  $P<0.05$ )、黑腹壮猎蝽(Tukey test,  $q=60.634$ ,  $q=48.898$ ,  $P<0.05$ )、马来西亚透翅蛾 1(Tukey test,  $q=58.698$ ,  $q=46.864$ ,  $P<0.05$ )、马来西亚透翅蛾 2(Tukey test,  $q=65.863$ ,  $q=54.343$ ,  $P<0.05$ )和暗翅无刺蜂(Tukey test,  $q=61.901$ ,  $q=50.355$ ,  $P<0.05$ ),而暗翅无刺蜂归巢蜂、黑腹壮猎蝽、两种马来西亚透翅蛾和暗翅无刺蜂之间均无显著性的差异(Tukey test,  $q=1.129$ ,  $q=0.018$ ,  $q=0.253$ ,  $q=3.424$ ,  $q=1.028$ ,  $q=1.023$ ,  $q=2.141$ ,  $q=3.091$ ,  $q=3.553$ ,  $P>0.05$ )。

PLS-DA 模型交叉验证结果显示,本研究发现的暗翅无刺蜂的归巢蜂与猎蝽之间声音相似程度高于 Skowron 等人(2021)发现的暗翅无刺蜂与两种马来西亚透翅蛾之间的现相似性(图 4-C)。依据 PLS-DA 模型交叉验证结果提取预测概率生成矩阵,预测概率矩阵显示在 comp1 方向上暗翅无刺蜂归巢蜂被判别为猎蝽的概率为 17%;暗翅无刺蜂被判别为马来西亚透翅蛾 1 的概率为 4%;暗翅无刺蜂被判别为马来西亚透翅蛾 2 的概率为 4%。猎蝽被判别为暗翅无刺蜂归巢蜂的概率为 44%。马来西亚透翅蛾 1 被判别为暗翅无刺蜂的概率为 23%。马来西亚透翅蛾 2 被判别为暗翅无刺蜂的概率为 40%。预测概率越高则表明两者之间的相似程度越高。

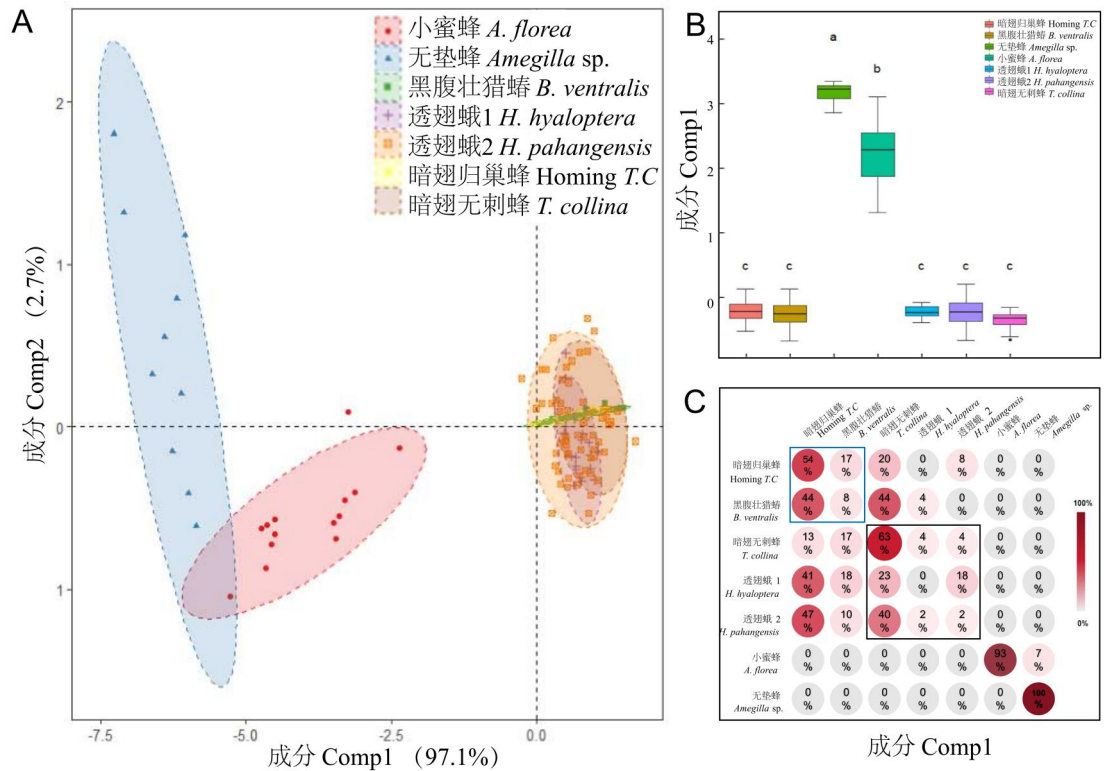


图 4 无刺蜂-猎蝽和无刺蜂-透翅蛾两个拟态系统的模拟相似程度对比分析

Fig. 4 Comparative analysis of the simulated similarity of two mimic systems of stingless bee-bug and stingless bee-moth

注：A，两个拟态系统的 PLS-DA 分析，小蜜蜂与无垫蜂属为对照组，其余为模拟组。其中黑腹壮猎蝽与暗翅无刺蜂归巢蜂为本研究中的拟态系统。透翅蛾 1 和透翅蛾 2 与暗翅无刺蜂为 Skowron 等人（2021）研究中的拟态系统。B，依据 PLS-DA 分析中的碎石图选择 comp1（97.1%）进行单因素方差分析检验其对应对象的差异性，不同字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）。C，PLS-DA 分析中模型的预测概率矩阵。图中暗翅归巢蜂代指暗翅无刺蜂归巢蜂，暗翅出巢蜂代指暗翅无刺蜂出巢蜂。Note: A, PLS-DA analysis of two mimic systems, the control group was the *A. florea* and the *Amegilla* sp., and the rest were the mimicry group. Among them, the *B. ventralis* and the *T. collina* were the mimicry systems in this study. *H. pahangensis* and *H. hyaloptera* with the *T. collina* were mimicry systems in the study of Skowron *et al.* (2021). B, According to the lithogram in the PLS-DA analysis, comp1 (97.1%) was selected to test the difference of the corresponding objects by one-way ANOVA, and the different letters represented significant differences ( $P < 0.05$ ). C, Predictive probability matrix of the model in PLS-DA analysis.

### 3 结论与讨论

拟态系统在自然界中是在多种不同的选择压力下进化而来的，常见的拟态系统有以下几种，贝茨拟态、穆勒拟态、进攻性拟态等（Dalziell and Welbergen, 2016）。其中进攻性拟态是一种拟态形式，捕食者、寄生虫或寄生蜂使用无害的模型共享相似的信号，从而避免被猎物或宿主正确识别（Robert *et al.*, 2018）。如蜘蛛可以模仿蚂蚁的“Z”字形运动模式，

挥动它们的第 1 或第 2 对足来产生类似蚂蚁触角的错觉，此外，还可通过修改自身的体型和颜色来模仿蚂蚁实现捕食的目的 (Allan *et al.*, 2002; Zeng *et al.*, 2023)。一些蚁形目蜘蛛还可以模仿蚂蚁的化学信号，如跳蛛 *Cosmophasis bitaeniata* 会产生与黄猄蚁 *Oecophylla smaragdina* 相似的表皮碳氢化合物以欺骗黄猄蚁，从而能够捕食其幼虫 (Cushing *et al.*, 2012)。上述进攻性拟态研究主要集中在对行为和气味的模拟来欺骗猎物，进而实现捕食或寄生的目标。本研究中黑腹壮猎蝽是暗翅无刺蜂天敌之一，通常无刺蜂也会利用其上颚的撕咬和分泌粘胶来抵御天敌，因此本研究推测该猎蝽为了能够避免与暗翅无刺蜂的冲突，通过模拟飞行中暗翅无刺蜂的声音靠近猎物，并在短时间内发起攻击，使暗翅无刺蜂不能做出准确的回应。通过这种模拟可以使其更容易接近猎物，进而可能增加对猎物的捕食成功几率。

目前已有大量的研究报道证明，社会性昆虫在巢入口会通过声音和化学信号进行信息的传递 (Kirchner, 1997; Teasdale, 2012; Richard *et al.*, 2013)，尤其是当巢门口附近有入侵者时 (Leonhardt *et al.*, 2016)。另外，当环境中能见度低时，声音信号和化学信号会为昆虫提供更多的环境信息 (Dominoni *et al.*, 2020)。关于声音方面模拟的研究，Gaul (1952) 最早从理论层面提出在食蚜蝇 *Spilomyia hamifera* 与其视觉模拟者石长黄胡蜂 *Dolichovespula arenaria* 具有非常相似的振翅频率，随后 Rashed (2009) 和 Moore 及 Hassal (2016) 分别证明了食蚜蝇与其模拟者胡蜂存在声音信号的模拟。然而这种声音信号模拟的意义还有待进一步研究清楚。在进一步的研究中本试验发现暗翅无刺蜂归巢蜂与黑腹壮猎蝽存在更高的相似程度，推测可能是黑腹壮猎蝽在暗翅无刺蜂巢门口进行捕食时将捕捉目标更多集中在归巢蜂上。而这一现象并不是只在无刺蜂中出现，早在胡蜂与其猎物蜜蜂的捕食研究中就曾指出，胡蜂对归巢蜜蜂的捕食效率更高 (Requier *et al.*, 2019)。另外，有研究表明在不同状态下的昆虫飞行时所发出的声音存在区别 (Greenfield, 2016; Eichorn *et al.*, 2017)，这可能是同种暗翅无刺蜂中归巢蜂与出巢蜂在飞行声音方面存在差异的原因。目前已经有学者提出拟态系统并不是一成不变的，而是处在一个不断进化的过程中 (Beatty *et al.*, 2004; Jamie, 2017)。猎蝽与归巢蜂具有更高的相似程度这一现象也提示我们拟态系统可能会朝着对模拟者更有利的方向进化。

近年来 Skowron 等人 (2021) 研究了野外正常状态下透翅蛾对暗翅无刺蜂的声学模拟现象，他们发现两种透翅蛾会产生与该无刺蜂飞行时所产生的类似声音信号，这种声音模拟可能为透翅蛾躲避天敌提供了优势。与 Skowron 等人的研究结果类似，在声音频率方面对照组小蜜蜂与无垫蜂属被明显的分离出去，而暗翅无刺蜂归巢蜂与黑腹壮猎蝽则无法被进行明显的分离，并且暗翅无刺蜂归巢蜂和黑腹壮猎蝽与 Skowron 等人研究中的暗翅无刺蜂和

两类透翅蛾也无法进行明显的分离。Skowron 等人在研究中指出对照组小蜜蜂与无垫蜂属之所以被明显分离是因为它们的身体大小和飞行行为有显著差异。本研究中的暗翅无刺蜂归巢蜂-黑腹壮猎蝽系统模拟的相似程度高于暗翅无刺蜂-透翅蛾系统模拟的相似程度。这极有可能是两个拟态系统基于不同的进化驱动力下所导致的不同结果。虽然两个拟态模型均为暗翅无刺蜂，但在蜂-蝽拟态系统中拟态进化的驱动力为黑腹壮猎蝽对暗翅无刺蜂的直接捕食压力，这对模拟者（猎蝽）提出了更高的模拟要求。而在蜂-蛾拟态系统中拟态进化的驱动力来自透翅蛾模拟暗翅无刺蜂躲避捕食者对其捕食的间接捕食压力，模拟者（透翅蛾）发出的声音不必与模型（暗翅无刺蜂）完全相同，在其主要特征之一上显示出相似性达到欺骗被騙者（捕食者）的目的即可（Casacci *et al.*, 2019）。另外，在本研究中同样发现基频及 2 个谐波在区分无垫蜂与小蜜蜂和模拟系统中其他的昆虫时提供了最大的贡献值，这同样提示我们在生物学背景下这些特征极有可能传递的是信号发出者的物种身份信息，而在相同物种间第 1 谐波及频率的四分位数可能与其飞行时的状态相关。最早发现暗翅无刺蜂与透翅蛾存在飞行轨迹模拟，透翅蛾在野外飞行时会模拟暗翅无刺蜂的飞行轨迹（Skowron *et al.*, 2018），这表明在一个拟态系统中并非只存在一个模态方面的模拟。提示我们或许在暗翅无刺蜂与黑腹壮猎蝽的拟态系统中也同时存在多模态模拟，未来可以从视觉信号、化学信号、行为信号等模态对该系统进行更加深入的验证及剖析。本研究发现的拟态系统不仅为全面了解拟态进化的起源和发展方向提供了研究案例和参考依据，同时对该系统未来进一步在多模态及拟态进化生物之间互作的过程等方面具有一定的研究潜力。

**致谢:** 感谢中国农业大学陈兆洋博士提供的暗翅无刺蜂归巢蜂和出巢蜂及黑腹壮猎蝽的图片。感谢王明飞协助获取养殖暗翅无刺蜂实验蜂群。

### 参考文献 (References)

- Allan RA, Capon RJ, Brown WV, *et al.* Mimicry of host cuticular hydrocarbons by salticid spider *Cosmophasis bitaeniata* that preys on larvae of tree ants *Oecophylla smaragdina* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28: 835-848.
- Anderson B, de Jager ML. Natural selection in mimicry [J]. *Biological Reviews*, 2020, 95 (2): 291-304.
- Bagnères AG, Lorenzi MC. Chemical deception/mimicry using cuticular hydrocarbons. In: Blomquist GJ, Bagnères AG, eds. *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*. [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.
- Barber JR, Conner WE. Acoustic mimicry in a predator-prey interaction [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104 (22): 9331-9334.
- Barbero F, Thomas JA, Bonelli S, *et al.* Queen ants make distinctive sounds that are mimicked by a butterfly social parasite [J]. *Science*, 2009, 323 (5915): 782-785.

- Bates HW. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley Lepidoptera: Heliconidae [J]. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*, 1981, 16 (1): 41-54.
- Beatty CD, Beirincx K, Sherratt TN. The evolution of müllerian mimicry in multispecies communities [J]. *Nature*, 2004, 431 (7004): 63-66.
- Casacci LP, Bonelli S, Balletto E, *et al.* Multimodal Signaling in Myrmecophilous Butterflies [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019,7: 454.
- Cushing PE. Spider-ant associations: An updated review of myrmecomorphy, myrmecophily, and myrmecophagy in spiders [J]. *A Journal of Entomology*, 2012, 2012: 1-23.
- Cuthill JFH, Charleston M. Wing patterning genes and coevolution of Müllerian mimicry in Heliconius butterflies: Support from phylogeography, cophylogeny, and divergence times [J]. *Evolution*, 2015, 69 (12): 3082-3096.
- Cuthill JFH, Guttenberg N, Ledger S, *et al.* Deep learning on butterfly phenotypes tests evolution's oldest mathematical model [J]. *Science Advances*, 2019, 5: eaaw4967.
- Dalziel AH, Welbergen JA. Mimicry for all modalities [J]. *Ecology Letters*, 2016, 19 (6): 609-619.
- Dominoni DM, Halfwerk W, Baird E, *et al.* Why conservation biology can benefit from sensory ecology [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4: 502-511.
- Eichorn C, Hrabar M, Van Ryn EC, *et al.* How flies are flirting on the fly [J]. *BMC Biology*, 2017, 15: 2.
- Gaul AT. Audio mimicry: An adjunct to color mimicry [J]. *A Journal of Entomology*, 1952, 59: 82-83.
- Greenfield MD. Evolution of Acoustic Communication in Insects. Insect Hearing [G]. Springer: Springer Handbook of Auditory Research, 2016.
- Jackson RR, Wilcox RS. Aggressive mimicry, prey specific predatory behavior and predator recognition in the predatory prey interactions of *Portia fimbriata* and *Euryattus* sp., jumping spiders from Queensland [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1990, 26: 111-119.
- Jamie GA. Signals, cues and the nature of mimicry [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2017, 284 (1894): 20162080.
- Jeffords MR, Sternburg JG, Waldbauer GP. Batesian mimicry: field demonstration of the survival value of pipevine swallowtail and monarch color patterns [J]. *Evolution*, 1979, 33 (1Part2): 275-286.
- Kapan DD. Three butterfly system provides a field test of Mullerian mimicry [J]. *Nature*, 2001, 409: 338-340.
- Kawahara AY, Storer C, Carvalho APS, *et al.* A global phylogeny of butterflies reveals their evolutionary history, ancestral hosts and biogeographic origins [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2023, 7: 903-913.
- Kirchner WH. Acoustical communication in social insects. Orientation and Communication in Arthropods [G]. Basel: Birkhäuser, 1997.



Leonhardt SD, Menzel F, Nehring V, *et al.* Ecology and evolution of communication in social insects [J]. *Cell*, 2016, 164 (6): 1277-1287.

Marshall DC, Hill KBR. Versatile aggressive mimicry of cicadas by an Australian predatory katydid [J]. *PLoS ONE*, 2009, 4 (1): e4185.

Moore CD, Hassall C. A bee or not a bee: An experimental test of acoustic mimicry by hoverflies [J]. *Behavior Ecology*, 2016, 27 (6): 1767-1774.

Müller F. Ituna and Thyridia; a remarkable case of mimicry in butterflies [J]. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1879, 1879: 20-29.

Nelson XJ, Jackson RR. Aggressive use of Batesian mimicry by an ant-like jumping spider [J]. *Biology Letters*, 2009, 5 (6): 755-757.

Pekár S, García LF, Bulbert MW. Spiders mimic the acoustic signalling of mutillid wasps to avoid predation: Startle signalling or Batesian mimicry? [J]. *Animal Behaviour*, 2020, 170: 157-166.

Rashed A, Khan MI, Dawson JW, *et al.* Do hoverflies (Diptera: Syrphidae) sound like the Hymenoptera they morphologically resemble? [J]. *Behavior Ecology*. 2009, 20 (2): 396-402.

Requier F, Rome Q, Chiron G, *et al.* Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe [J]. *Journal of Pest Science*, 2019, 92: 567-578.

Richard FJ, Hunt JH. Intracolony chemical communication in social insects [J]. *Insect Societies*, 2013, 60: 275-291.

Robert P, Rubio GD. A wolf in sheep's clothing: The description of a fly resembling jumping spider of the genus *Scoturius* Simon, 1901 (Araneae: Salticidae: Huriini) [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13 (1): e0190582.

Skowron VM, Casacci LP, Volponi P, *et al.* Southeast Asian clearwing moths buzz like their model bees [J]. *Frontiers in Zoology*, 2021, 18 (1): 35.

Skowron VMA, McLean DJ, Volponi P, *et al.* Moving like a model: Mimicry of hymenopteran flight trajectories by clearwing moths of Southeast Asian rainforests [J]. *Biology Letters*, 2018, 14 (5): 20180152.

Teasdale CJ. The Role of Sound and Pheromone in the Sexual Communication of the Raspberry Crown Borer (Lepidoptera: Sesiidae): Implications for Monitoring and Management [M]. Vancouver: Simon Fraser University, 2012.

Thompson MJ, Timmermans MJTN. Characterising the phenotypic diversity of *Papilio dardanus* wing patterns using an extensive museum collection [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (5): e96815.

VanKuren NW, Massardo D, Nallu S, *et al.* Butterfly mimicry polymorphisms highlight phylogenetic limits of gene reuse in the evolution of diverse adaptations [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2019, 36 (12): 2842-2853.

Wilson JS, Jahner JP, Forister ML, *et al.* North American velvet ants form one of the world's largest known Müllerian mimicry complexes [J]. *Current Biology*, 2015, 25 (15): R704-R706.

Zeng H, Zhao D, Zhang ZX, *et al.* Imperfect ant mimicry contributes to local adaptation in a jumping spider [J]. *iScience*, 2023, 26 (6): 106747.