

鸡嗉子榕蜂群落中雌蜂触角感器及适生意义*

刘志祥^{1**} 杨培² 李宗波^{1***}

(1. 西南林业大学生物多样性保护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 650500)

摘要 【目的】感知化学信息是榕小蜂群落组成和功能分化的基础, 以触角为代表的感觉器官, 恰能反映其寄主识别和繁殖中所承受的进化压力和适应形态。本文旨在对当前唯一以“专有信息通道”为基础形成的鸡嗉子榕 *Ficus semicordata* 榕蜂群落中雌蜂触角感器进行系统研究, 探讨感器的形态分化及生态适应性。【方法】采用扫描电镜技术观察 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂的触角及其感器, 确定了 5 种雌蜂触角感器的类型、形态、数量和分布, 分析了多孔板形感器的比表面积与挥发物释放量之间的相关性。【结果】5 种雌蜂触角均呈膝状, 由柄节、梗节和数量不等的鞭亚节形成的鞭节组成, 传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂触角的主要差别在于第 1 鞭亚节处着生的脊骨突和梗节背面的角锥形感器。触角上共发现 7 类 10 种感器, 分别为毛形感器、刺形感器 (类型 1、类型 2 和类型 3)、锥形感器 (类型 1 和类型 2)、栓锥型乳突状感器、腔锥形感器、多孔板形感器和角锥形感器, 其中腔锥形感器和角锥形感器仅见于传粉榕小蜂触角上, 毛形感器和刺形感器 1 数量最多, 分布最广泛; 锥形感器和栓锥型乳突状感器常见于鞭节中上部; 多孔板形感器分布于触角的索节和棒节处, 交替环状排列, 且随榕小蜂产卵时序后延, 多孔板形感器感知指数呈递减趋势, 并与不同发育期榕果的挥发物释放量呈显著正相关关系。【结论】不同功能物种的榕小蜂触角及其感器有明显的生态适应性, 特别是增加多孔板形感器数量和长度来提高对气味物质的感知, 利于解释榕蜂群落内的信息调控与稳定共存。

关键词 鸡嗉子榕; 榕小蜂群落; 雌蜂; 触角感器; 进化适应性; 多孔板形感器; 感知指数

Antennal sensilla and ecological adaptations of female symbiotic fig wasps in *Ficus semicordata*

LIU Zhi-Xiang^{1**} YANG Pei² LI Zong-Bo^{1***}

(1. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control in Yunnan Province, College of Biodiversity Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2. Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China)

Abstract [Objectives] Sensing chemical cues from the environment is critical to the multispecies interactions and ecological guilds of fig wasps. The antennae, a significant sensory organ of fig wasps, have morphological adaptations that reflect the evolutionary pressure on this species for accurate host recognition and reproduction. This study aims to investigate the morphological diversity and ecological adaptation of different sensilla on the antennae of female fig wasps associated with *Ficus semicordata*, which hosts fig wasp colonies based on the private channel of only known case of pollination mutualism. [Methods] The antennae and associated sensilla of five fig wasp species were observed by scanning electron microscopy and the sensilla type, ultramorphology, abundance and distribution of each species were compared. The correlation between the MPS surface area ratio and amounts of volatiles released during fig development was also analyzed. [Results] The antenna of each wasp are geniculate, consisting of a scape, a pedicel, and a flagellum that differs in the number of flagellomeres. A significant difference between pollinating and non-pollinating fig wasps is that the latter have a spine-like expansion from the first flagellomere and sensilla obscurum on the dorsal surface of the pedicel. Ten morphological types of antennal sensilla,

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金项目 (31760107, 31100279); 云南省高层次人才支持计划青年拔尖项目 (51900110); 云南省教育厅科学研究基金项目 (2019J1067)

**第一作者 First author, E-mail: zxliu@swfu.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: lizb@swfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-05-06; 接受日期 Accepted: 2021-01-14

including sensilla trichodea, three types of sensilla chaetica, two types of sensilla basiconica, sensilla basiconic capitate peg, sensilla coeloconica, multiporous placoid sensilla and sensilla obscurum, were identified and described in the five species. Of the identified sensilla, sensilla coeloconica and sensilla obscurum occur only on the antennae of pollinating fig wasps, whereas sensilla trichodea and sensilla chaetica type 1 were both more abundant and found on the antennae of all five species. Sensilla basiconica and sensilla basiconic capitate peg occur most often on the upper-middle part of the flagellum. Multiporous placoid sensilla show a circular arrangement and are distributed exclusively on the funicle and clava of the antennae. Furthermore, the sensory index tended to be lower in species in which oviposition occurred later. There is a significant positive correlation between the sensory index and amounts of volatile compounds released during fig development. **[Conclusion]** The antennae and sensilla of fig wasps display morphological adaptations related to host identification and the detection of volatile compounds, particularly thickening and lengthening of multiporous placoid sensilla for trapping volatile odors. These results further understanding of the role of chemical mediation in promoting the stability of fig wasp colonies.

Key words *Ficus semicordata*; fig wasp community; female wasp; antennal sensilla; evolutionary adaptation; multiporous placoid sensilla; sensory index

榕小蜂群落是由依赖于榕树隐头花序(称榕果, Fig 或 Syconium)而完成发育的多种专性寄生蜂组成,群落结构和功能的复杂程度与榕小蜂物种数量联系密切(Compton *et al.*, 2018)。榕小蜂群落涉及的种类越多,种间互作关系越复杂,功能分化越明显,一般分为传粉榕小蜂和非传粉榕小蜂两大功能类群(Compton and Hawkins, 1992; Cook and Rasplus, 2003)。其中,传粉榕小蜂与榕树 *Ficus* spp.至少经历了 7 500 万年的协同进化,两者已形成了紧密的传粉互惠共生体(Pollination mutualism),合作双方彼此依赖,不可或缺。传粉榕小蜂既是主动“服务者”,为榕树传粉,有传粉功能;又是资源的“开拓者”,利用部分雌花资源来繁殖,有造瘿功能(Cook and Rasplus, 2003; Cruaud *et al.*, 2012; Borges, 2016)。局域尺度下,一种传粉榕小蜂仅为一种榕树传粉,而在广泛的自然分布区,一种榕树可能有多种传粉榕小蜂。如广泛分布于印度至澳大利亚北部的聚果榕 *F. racemosa*, 在中国和泰国有同一种传粉者,在印度大陆、澳大利亚北部及中间的岛屿分别有 3 种不同的传粉榕小蜂(Bain *et al.*, 2016);再如分布于中国广东、云南及东南亚等地的粗叶榕 *F. hirta* 共有 8 种传粉者,但每一地区仅有 1 种(Yu *et al.*, 2019)。非传粉榕小蜂种类众多,每种榕树有 1-40 种不等,除少数种类能够进入榕果外,其它种类均在榕果外部产卵,不为榕树提供任何服务,而

是互惠共生体的“利用者”、“欺骗者”或“掠夺者”,具有造瘿、寄居、复寄生等多种功能(Cook and Rasplus, 2003; Compton *et al.*, 2018)。多项研究表明无论是传粉榕小蜂还是非传粉榕小蜂,均依赖不同发育期(Stage-specific)榕果产生的特异性挥发物进行榕果识别而产卵(Proffitt *et al.*, 2007, 2008; Chen *et al.*, 2009; Borges, 2016),并且这种识别通常以泛化特定配比(Unique ratios)和专有信息通道(Private channel)2 种方式进行,前者见于多种榕树,后者仅在鸡嗉子榕 *F. semicordata* 中发现(Chen *et al.*, 2009)。

鸡嗉子榕果发育期分为雌花前期、雌花期、间花期、雄花期和成熟期 5 个时期,仅雌花期释放的对苯甲醚能够吸引传粉榕小蜂窝榕小蜂 *Ceratosolen gravehii* 进入榕果,因对苯甲基醚活性强、含量高(平均含量>90%)、传粉后消失以及在其它榕树中均未发现等,被认为是以专有信息通道形成的互惠共生体(Chen *et al.*, 2009)。待传粉小蜂传粉后,非传粉榕小蜂佩妃延腹榕小蜂 *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* 先后在果外产卵,其中佩妃延腹榕小蜂最为特殊,在窝榕小蜂进入榕果后即刻开始产卵,同样利用对苯甲基醚对榕果进行定位(李宗波等,待发表),而后 3 种榕小蜂在产卵时序上存在重叠,尤其是缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂(图 1),显示出鸡嗉子榕蜂群落内信

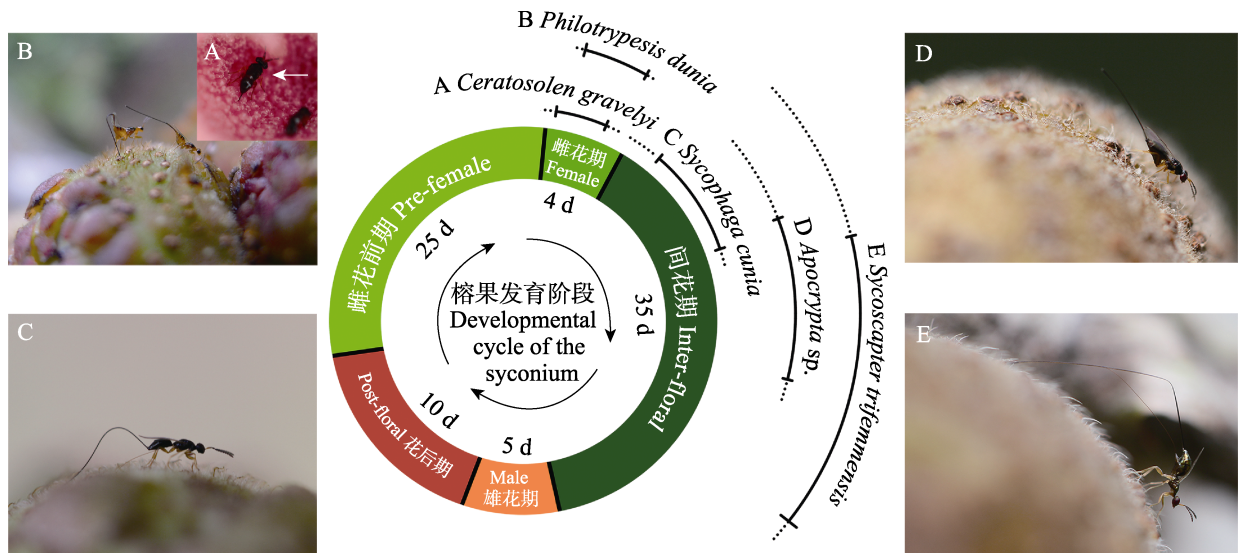


图 1 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂的产卵时序与行为

Fig. 1 Female ovipositing sequence and behavior across the syconium development phases in *Ficus semicordata*

A-E. 5 种榕小蜂产卵顺序和行为。白色箭头示窝榕小蜂果内传粉。

A-E. The number labelled on the photo shows female oviposition sequence and behavior in *Ficus semicordata*. The white arrow shows the pollinating behavior in fig cavity of *Ceratosolen graveleyi* passing through the ostiole.

息化合物利用和分配上有着其独特的一面。另一方面,随着榕果的发育,榕果产生的挥发物含量会随之降低(Proffit *et al.*, 2008),考虑到榕小蜂成虫寿命较短(传粉 1-2 d, 非传粉 2-8 d)、榕树资源的斑块状分布以及不同发育期榕果的持续时间短等特征(Yang *et al.*, 1999; Ghara and Borges, 2010; Borges, 2016),使得榕小蜂准确快速找到合适的榕果显得尤为重要和迫切,特别是对长距离气味信息的感知,应存在明显的生态和进化适应性,也可能与灵敏的嗅觉感官间有着进化权衡(Trade-off)(Ware and Compton, 1992; Angioy *et al.*, 2003; 李宗波等, 2014),这特别需要进一步的对比分析。触角作为昆虫最为重要的感觉器官,其表面着生的各类感器恰能反映这种信息利用模式和生态适应进化(Ware and Compton, 1992; 李宗波等, 2014; 孟晶等, 2015; Elgar *et al.*, 2018)。因此,本文采用扫描电镜技术观察鸡嗉子榕蜂群落中的 5 种雌蜂触角的形态,综合分析群落中雌蜂触角感器的类型、数量、分布及其与化学信息感知的相关性,探讨不同功能类群间触角感器的形态与生态适应性,以期对榕蜂群落的构建与功能维持提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 5 种雌蜂产卵时序与功能

鸡嗉子榕是雌雄异株榕树,雌树产生种子,雄树繁殖榕小蜂。榕小蜂完成一个生活史约需要 68 d(图 1)。在 5 种榕小蜂中,窝榕小蜂是鸡嗉子榕的唯一传粉昆虫,当榕果发育到雌花期时,其顶端苞片口会略微松动并允许窝榕小蜂通过,进而进入榕果果内传粉或产卵,具有在雌果内传粉、雄果内产卵造瘿的双重功能;佩妃延腹榕小蜂同样利用雌花期榕果,但需等待传粉榕小蜂进入榕果后才会果外产卵,是一种寄居类小蜂;而拉长鞘榕小蜂、缩腹榕小蜂和伪鞘榕小蜂均在榕果间花期产卵。其中,拉长鞘榕小蜂在榕果进入间花期 2-3 d 后开始产卵,为一种造瘿寄生蜂;缩腹榕小蜂约在传粉 13-15 d 后开始果外产卵,伪鞘榕小蜂在缩腹榕小蜂产卵 5-7 d 后开始,两者有明显的产卵期重叠,且两种小蜂均为复寄生蜂(Cook and Rasplus, 2003; Darwell *et al.*, 2018)。最后,随着榕果进入成熟期,雌果种子成熟,为鸟类和蝙蝠等食果动物提供食物,而雄果发育至雄花期,果内各种榕小蜂全部发育至成

虫期,待窝榕小蜂雄蜂挖掘出蜂口后,从果内爬出并开始迁飞,寻找新的榕果,从而开启新生活史循环。

1.2 触角感器观察

按照 Li 等 (2009) 收集和处理榕小蜂的方法,先采集从雄花期榕果羽化而出的雌蜂,经清洗、梯度酒精 (75%、80%、95%、无水酒精) 和二甲苯脱水、临界点干燥 (Quorum K850, UK)、解剖,按照背面、腹面、侧面三个方位进行定向粘台,然后镀金 (Quorum Q150RS, UK),置入蔡司扫描电子显微镜 (EVO LS 10, Germany) 进行观察,扫描电压 10 kV。

1.3 感器命名与数据分析

依据感器的形态、基部凹槽、表面孔的有无,并参照 Keil (1997)、van Baaren 等 (2007)、Li 等 (2009) 及 Elgar 等 (2018) 的规则对感器进行分类和描述。用 Adobe Photoshop CC2018 处理图片,用 Image J 测量各感器形态参数,用 2/3

($2\pi rh + \pi r^2$) 计算多孔板形感器的表面积 (Ware and Compton, 1992; 李宗波等, 2014)。为了对比各感器长度、宽度或表面积等的种间差异性,采用非参数检验 Kruskal-Wallis test 进行验证,并用 Nemenyi test 进行多重比较;结合已经获得的不同发育期榕果挥发物,用 Pearson 相关性分析多孔板形感器总表面积与其着生位置触角表面积之比与单个榕果挥发物释放量间的相关性。所有的统计分析均在 R studio (R version 4.0.0, <https://cran.r-project.org/>) 中完成,制图在 GraphPad Prism (Version 8.0.2) 中完成。

2 结果与分析

2.1 触角形态

5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂的触角均为膝状,由柄节、梗节和鞭节三部分组成 (图 2)。其中,柄节基部有一转节与触角窝相连,两者虽有一明显的界线,但实质上应视作柄节的一部分;鞭节包括环节 (1 或 2 亚节)、索节 (5 或 7 亚节) 和棒节

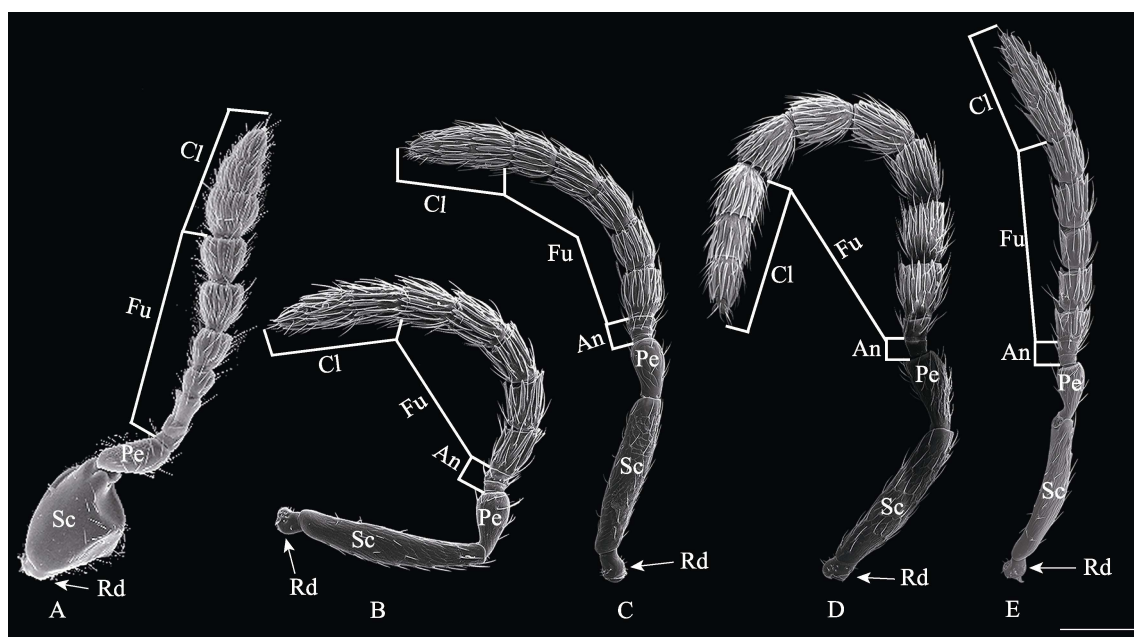


图 2 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂的触角形态

Fig. 2 The antennae morphology of female of five symbiotic fig wasps in *Ficus semicordata*

A. 窝榕小蜂; B. 缩腹榕小蜂; C. 佩妃延腹榕小蜂; D. 拉长鞘榕小蜂; E. 伪鞘榕小蜂。Rd: 转节; Sc: 柄节; Pe: 梗节; An: 环节; Fu: 索节; Cl: 棒节; 下图缩写相同。比例尺=100 μm 。

A. *Ceratosolen graveyi*; B. *Apocrypta* sp.; C. *Philotrypesis dunia*; D. *Sycophaga cunia*; E. *Sycoscapter trifemmensis*.
Rd: Radicula; Sc: Scape; Pe: Pedicel; An: Anellus; Fu: Funicle; Cl: Clava.

The same acronyms for following figures. Scale bar = 100 μm .

(3 亚节), 是触角中最长的部分, 占比 59.20%-67.60% (图 2; 表 1)。窝榕小蜂触角最为特殊, 全长 (737.69±1.97) μm, 相对短小粗壮; 柄节和梗节外形约呈流体纺锤状, 且柄节前端内侧有一明显深凹槽, 可能与其进果时收纳部分触角有关; 环节中的第 1 亚节分支形成一个坚硬的脊骨突 (图 3: C), 用于撬开苞片。佩妃延腹榕小蜂、缩腹榕小蜂、拉长鞘榕小蜂和伪鞘榕小蜂触角相对纤细, 柄节呈圆桶状, 梗节为倒梨形, 鞭节为套筒状, 长度分别为 (835.25±9.63) μm、(912.88±1.53) μm、(1 087.57±10.34) μm、(951.12±18.65) μm, 有着明显的种间差异($\chi^2=13.23, P=0.0102$) (表 1)。

表 1 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂触角的长度比较
Table 1 The mean length of female antennae of five symbiotic fig wasps in the *Ficus semicordata*

物种 Species	柄节 Scape	梗节 Pedicel	鞭节 Flagellum	总长 Total length
窝榕小蜂 <i>Ceratosolen gravelyi</i>	182.91±0.86b	94.98±0.24a	466.52±2.28b	737.69±1.97b
佩妃延腹榕小蜂 <i>Philotrypesis dunia</i>	266.00±6.17b	77.01±3.51b	494.45±3.47b	835.25±9.63b
缩腹榕小蜂 <i>Apocrypta</i> sp.	277.13±6.08a	81.79±1.76a	549.5±0.56b	912.88±1.53b
拉长鞘榕小蜂 <i>Sycophaga cunia</i>	248.49±7.96b	98.58±1.31a	734.84±4.03a	1 087.57±10.34a
伪鞘榕小蜂 <i>Sycoscapter trifemmensis</i>	223.08±24.04b	89.25±0.77a	637.52±8.63b	951.12±18.65b

表中数据为均值±标准误, 同一列数据后标有不同小写字母表示经 Nemenyi 多重比较有显著差异 ($P\leq 0.05$)。下表同。
Data are mean±SE, and followed by different lowercase letters in the same column indicate significantly different by the post-hoc Nemenyi's test ($P\leq 0.05$). The same below.

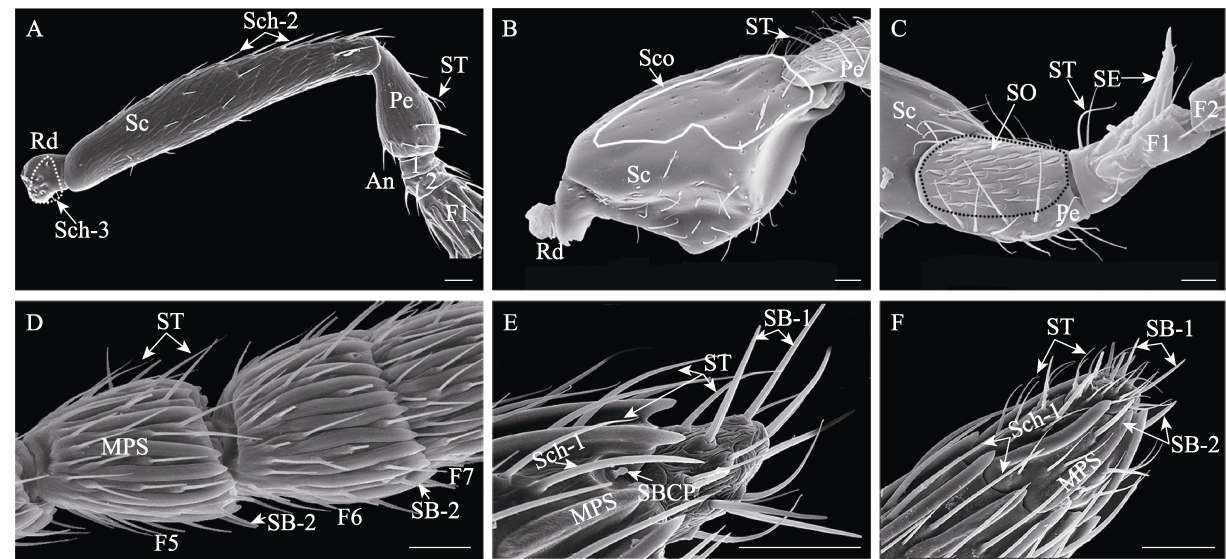


图 3 5 种鸡嗉子榕小蜂各类感器形态与分布
Fig. 3 Sensilla and distribution of different types on the female antennae of five symbiotic fig wasps in the *Ficus semicordata*

A. 缩腹榕小蜂柄节; B. 窝榕小蜂柄节; C. 窝榕小蜂梗节; D. 窝榕小蜂第 5-6 鞭节; E. 伪鞘榕小蜂棒节端部; F. 佩妃延腹榕小蜂棒节端部。SE: 脊骨突; ST: 毛形感器; Sch-1, Sch-2, Sch-3 示 3 类刺形感器; Sco: 腔锥形感器; SO: 角锥形感器; MPS: 多孔板形感器; SB-1, SB-2 示 2 类栓锥形乳突状感器; F 后数字示鞭亚节数。下图缩写相同。比例尺=20 μm。
A. The scape of *Apocrypta* sp.; B. The scape of *Ceratosolen gravelyi*; C. The pedicel of *Ceratosolen gravelyi*; D. The fifth and sixth flagellomere of *Ceratosolen gravelyi*; E. The apical segment of clava of *Sycoscapter trifemmensis*; F. The apical segment of clava of *Philotrypesis dunia*. SE: Spine-like expansion from the first flagellum; ST: Sensilla trichodea; Sch-1, Sch-2, Sch-3 display the three types of sensilla chaetica; Sco: Sensilla coeloconica; SO: Sensilla obscurum; MPS: Multiporous placoid sensilla; SB-1, SB-2 show the two types of sensilla basiconic capitate peg; The letter F followed the number indicate the subsegment on the flagellum. The same acronyms for following figures. Scale bar = 20 μm.

2.2 感器类型与分布

2.2.1 毛形感器 (Sensilla trichodea, ST) 外形呈毛发状, 基部向端部逐渐变细, 表面具纵向沟槽, 长度变异极大, 最短的 $5.91\ \mu\text{m}$, 最长的 $46.36\ \mu\text{m}$, 广泛分布于 5 种雌蜂触角上 (图 3; 图 4: A, F), 且种间差异极显著 ($\chi^2=51.73, P<0.000\ 1$) (表 2)。

2.2.2 锥形感器 (Sensilla basiconica, SB) 根据锥形感器表面形态, 可将其分为两个亚型: 锥

形感器 1 (SB-1) 和锥形感器 2 (SB-2)。SB-1 外形似锥, 直立, 基部位于臼形窝内, 表面有纵向沟槽, 端部钝圆, 仅分布在棒节顶端, 5 种雌蜂上均有 (图 3: E, F; 图 4: A), 但佩妃延腹榕小蜂的感器长度明显短于其它 4 种 ($\chi^2=36.42, P<0.000\ 1$) (表 2)。SB-2 形状与 SB-1 相似, 但表面光滑无孔, 锥体中上部略微弯向触角主轴, 仅着生在窝榕小蜂和佩妃延腹榕小蜂索节和棒节上 (图 3: F, 图 4: D), 但

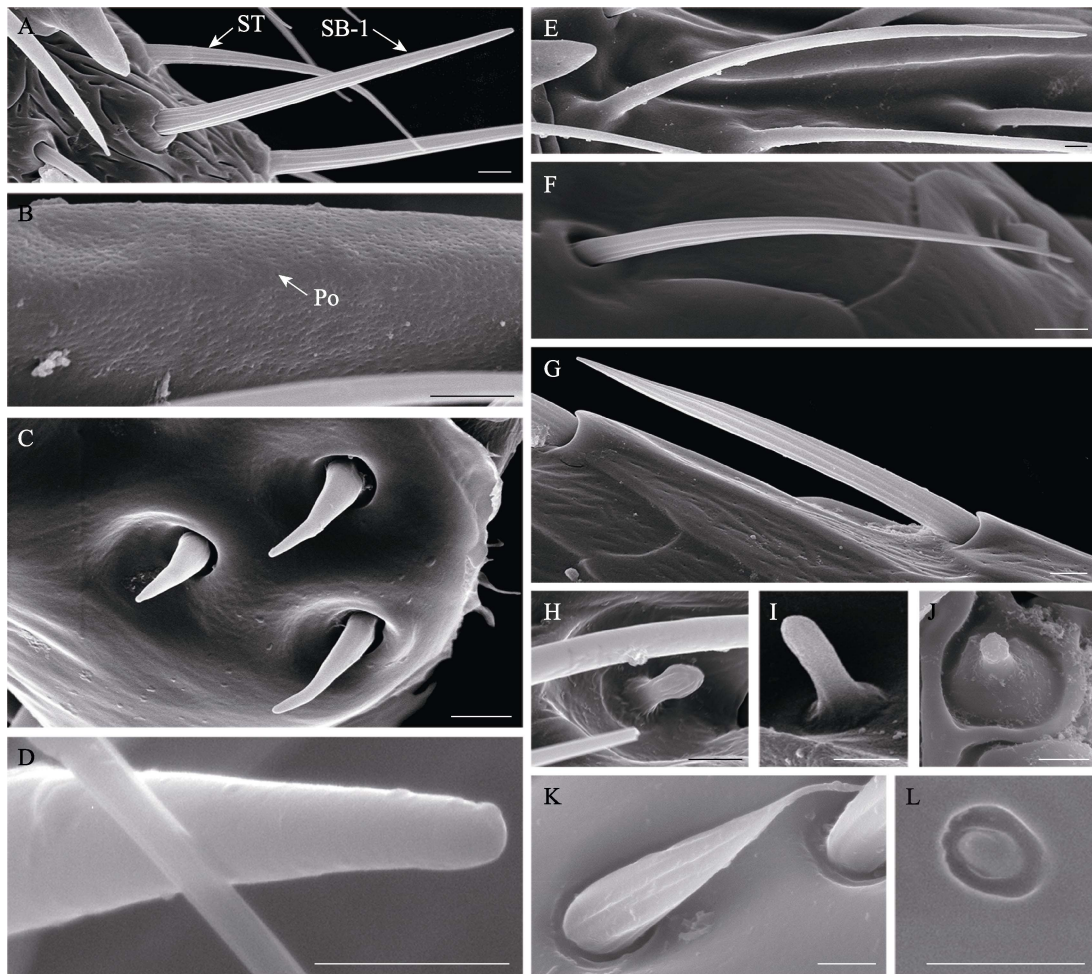


图 4 5 种鸡嗉子榕小蜂触角上各类感器的超微形态

Fig. 4 Ultramorphology of different sensilla types on the female antennae of five symbiotic fig wasps in the *Ficus semicordata*

A. 毛形感器和锥形感器 1; B. 多孔版形感器及其表面微孔; C. 刺形感器 3; D. 锥形感器 2 的光滑表面;

E. 刺形感器; F. 毛形感器; G. 刺形感器; H-J. 分别示栓锥形乳突状感器的侧面、腹面和顶端;

K. 角锥形感器; L. 腔锥形感器。比例尺=2 μm 。

A. The morphology of sensilla trichodea and sensilla basiconica 1; B. Many pores on the surface of multiporous placoid sensilla; C. Sensilla chaetica 3; D. The smooth surface of sensilla basiconica 2; E. Sensilla chaetica 1; F. Sensilla trichodea; G. Sensilla chaetica 2; H-J. The views from the lateral and ventral as well as apical site of sensilla basiconic capitate peg on the flagellum of *Sycoscapter trifemmensis*, *Apocrypta* sp. and *Philotrypesis dunia*, respectively;

K. Sensilla obscurum; L. Sensilla coeloconica. Scale bar = 2 μm .

表 2 5 种鸡嗉子榕小蜂触角上着生同类感器的长度比较
Table 2 Mean length of different sensilla types on the female antennae of five
symbiotic fig wasps in the *Ficus semicordata*

物种 Species	毛形感器 ST	锥形感器 1 SB-1	刺形感器 1 Sch-1	刺形感器 3 Sch-3	多孔板形感器 MPS	栓锥形乳突状感器 SBCP
窝榕小蜂 <i>Ceratosolen gravelyi</i>	25.13±0.80bc	21.68±0.84a	—	5.76±0.12bc	41.14±0.82b	2.54±0.48a
佩妃延腹榕小蜂 <i>Philotrypesis dunia</i>	19.07±0.55c	10.62±0.54b	40.88±0.68a	6.65±0.24ab	46.08±1.33a	2.34±0.39a
缩腹榕小蜂 <i>Apocrypta</i> sp.	31.67±0.57a	21.95±0.57a	40.88±1.08a	5.09±0.21c	47.51±1.62a	3.05±0.22a
拉长鞘榕小蜂 <i>Sycophaga cunia</i>	30.00±0.77a	22.68±0.64a	31.05±0.60b	7.73±0.35a	45.05±0.75ab	3.17±0.18a
伪鞘榕小蜂 <i>Sycosapter trifemmensis</i>	28.00±0.57ab	22.62±0.56a	32.14±0.42b	7.48±0.31a	42.79±1.02ab	2.78±0.14a

ST: 毛形感器; SB: 锥形感器; Sch: 刺形感器; MPS: 多孔板形感器; SBCP: 栓锥形乳突状感器。
ST: Sensilla trichodea; SB: Sensilla basiconica; Sch: Sensilla chaetica; MPS: Multiporous placoid sensilla; SBCP: Sensilla basiconic capitate peg.

窝榕小蜂上的长度 (17.33±0.25) μm 明显长于佩妃延腹榕小蜂 (16.48±0.33) μm ($\chi^2=4.56$, $P=0.0327$)。

2.2.3 刺形感器 (Sensilla chaetica, Sch) 该感器形如针刺, 坚硬直立, 可分为刺形感器 1 (Sch-1)、刺形感器 2 (Sch-2) 和刺形感器 3 (Sch-3) 3 个亚型。Sch-1 表面光滑, 基部直接从触角表面延伸而出, 近于触角主轴平行, 端部尖锐, 仅分布在非传粉榕小蜂触角上 (图 3: E, F; 图 4: E; 表 2)。Sch-2 表面具纵向沟槽, 基部位于一窄的臼形窝内, 仅分布于佩妃延腹榕小蜂 (22.63±0.83) μm 和缩腹榕小蜂 (22.63±0.83) μm 触角的柄节处 (图 3: A, 图 4: G), 且两者几乎等长。Sch-3 表面光滑, 基部位于一较阔的、近圆形凹槽内, 斑块状分布在转节侧腹面和柄节与梗节的连接处, 5 种雌蜂均有分布 (图 3: A; 图 4: C), 拉长鞘榕小蜂和伪鞘榕小蜂的平均长度要明显长于其它 3 种 ($\chi^2=40.52$, $P<0.0001$) (表 2)。

2.2.4 多孔板形感器 (Multiporous placoid sensilla, MPS) 似腊肠, 平附于索节和棒节表面, 略微隆起, 端部与触角主轴分离, 表面密布大量微孔 (图 3: D-F; 图 4: B), 孔密度为 (17.00±2.00) 个/μm²。MPS 普遍存在于 5 种榕

小蜂上, 缩腹榕小蜂最长 (47.51±1.62) μm, 窝榕小蜂最短 (41.14±0.82) μm, 不同种类间有着明显的长度差异 ($\chi^2=15.54$, $P=0.0037$) (表 2)。

2.2.5 栓锥形乳突状感器 (Sensilla basiconic capitate peg, SBCP) 外形如乳突, 位于一个阔圆形凹槽内, 高度略微高于凹槽深度, 常见于索节和棒节, 以棒节第 2-3 亚节处的侧腹面最为明显 (图 3: E)。5 种雌蜂触角上均有分布, 高度大致相同 (表 2), 但乳突的形状和表面沟存在不同 (图 4: H-J)。

2.2.6 腔锥形感器 (Sensilla coeloconica, Sco) 丘状锥体位于一个阔圆形凹槽内, 锥体顶端钝圆, 长 (0.59±0.02) μm, 不从凹槽内伸出, 仅分布于窝榕小蜂柄节侧面的中上部, 呈斑块状 (图 3: B; 图 4: L)。

2.2.7 角锥形感器 (Sensilla obscurum, SO) SO 外形似一个锥体, 锥体表面有纵向沟槽, 平伏于一椭圆形的凹槽内, 端部柔弱易弯曲 (图 4: K)。该感器长 (16.65±0.34) μm, 基部宽 (3.12±0.10) μm, 仅分布于传粉榕小蜂梗节的背面, 斑块状, 且指向触角基部 (图 3: C)。

2.3 感器形态、丰度与适应性

在 5 种雌蜂触角上, 各类感器形态、排列形

式、数量等均有所不同(图 3: B, E; 图 4: H-J; 表 3)。例如, 栓锥型乳突状感器, 其在伪鞘榕小蜂、窝榕小蜂和拉长鞘榕小蜂中乳突明显膨大, 表面纵向沟槽明显, 为经典形态的栓锥型乳突状感器(图 4: H); 而在缩腹榕小蜂和佩妃延腹榕小蜂中乳突膨大不明显, 尤以缩腹榕小蜂最为突出, 乳突几乎与锥体基部等大, 且表面沟槽较浅(图 4: I)。另一方面, 栓锥型乳突状感器一般每一鞭亚节(环节除外)仅着生 1 个, 偶尔会见到 2 个, 甚至 4 个的, 一般位于第 1 或 2 棒亚节处, 对称分布。毛形感器数量最为丰富, 以窝榕小蜂最多, 明显多于其它 4 种榕小蜂($\chi^2=13.50$, $P=0.009\ 1$)。锥形感器 1 显著突出于触角表面(图 3: E, F), 着生数量上没有不同($\chi^2=9.74$, $P=0.05$)。刺形感器 1 的丰度变化较大,

雌花期产卵的佩妃延腹榕小蜂数量最多, 达到 194 个, 而间花期末期产卵的伪鞘榕小蜂仅有 54 个, 且随着产卵时间延后, 刺形感器数量有明显的降低趋势($\chi^2=10.39$, $P=0.016$)。角锥形感器和腔锥形感器仅着生在传粉榕小蜂触角上, 可能与进果行为和感知果腔内部有关系。多孔板形感器是触角鞭节处最明显的感受器官, 呈轮状交替排列, 以窝榕小蜂数量最多, 缩腹榕小蜂数量最少, 但各物种间的多孔板形感器总表面积没有明显不同($\chi^2=8.97$, $P=0.062$)(表 4)。另外, 多孔板形感器比表面积, 即多孔板形感器总表面积与鞭节表面积之比, 与单个榕果挥发物释放量有明显的正相关性($r=0.77$, $P=0.000\ 7$), 说明阶段性产卵的榕小蜂会通过多孔板形感器数量增加和延伸以提高感器敏感度(表 2; 表 3; 图 5)。

表 3 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂触角上各类感器的着生数量
Table 3 Abundance of different sensilla types on the female antennae of five symbiotic fig wasps in the *Ficus semicordata*

感器类型 Sensilla types	窝榕小蜂 <i>Ceratosolen gravelyi</i>	佩妃延腹榕小蜂 <i>Philotrypesis dunia</i>	缩腹榕小蜂 <i>Apocrypta</i> sp.	拉长鞘榕小蜂 <i>Sycophaga cunia</i>	伪鞘榕小蜂 <i>Sycoscapter trifemmis</i>
毛形感器 Sensilla trichodea	545±3	128±1	79±1	317±2	464±1
锥形感器 1 Sensilla basiconica-1	11±0	9±0	9±0	8±0	8±0
锥形感器 2 Sensilla basiconica-2	20±1	10±0	—	—	—
刺形感器 1 Sensilla chaetica-1	—	194±1	114±1	94±1	54±1
刺形感器 2 Sensilla chaetica-2	—	10±0	21±0	—	—
刺形感器 3 Sensilla chaetica-3	14±0	19±1	15±0	17±0	22±0
角锥形感器 Sensilla obscurum	41±1	—	—	—	—
腔锥形感器 Sensilla coeloconica	40±0	—	—	—	—
多孔板型感器 Multiporous placoid sensilla	110±1	89±1	78±1	95±2	94±2
栓锥形乳突状感器 Sensilla basiconic capitate peg	8±0	4±0	8±0	9±0	8±0
总数 Total number	787±1	461±3	323±1	540±4	649±2

表 4 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂触角及其多孔板形传感器的总表面积 (μm²)

Table 4 Total surface area of antennae and multiparous placoid sensilla from the female of five symbiotic fig wasps (μm²)

物种 Species	触角全部表面积 Total surface area of antennae	鞭节部分 Flagellum	多孔板形传感器 MPS
窝榕小蜂 <i>Ceratosolen graveleyi</i>	125 843.52 ± 1 625.23	59 717.88 ± 954.48	36 661.11 ± 819.89
佩妃延腹榕小蜂 <i>Philotrypesis dunia</i>	120 824.14 ± 8 221.26	70 476.47 ± 4 452.27	28 140.59 ± 1 823.27
缩腹榕小蜂 <i>Apocrypta</i> sp.	121 612.43 ± 4 471.40	73 461.50 ± 1 110.62	29 542.31 ± 876.17
拉长鞘榕小蜂 <i>Sycophaga cunia</i>	163 569.43 ± 191.14	114 337.59 ± 743.99	35 372.03 ± 1 129.20
伪鞘榕小蜂 <i>Sycoscapter trifemmensis</i>	155 478.99 ± 2 301.79	100 146.14 ± 1 350.32	27 464.59 ± 3 402.90

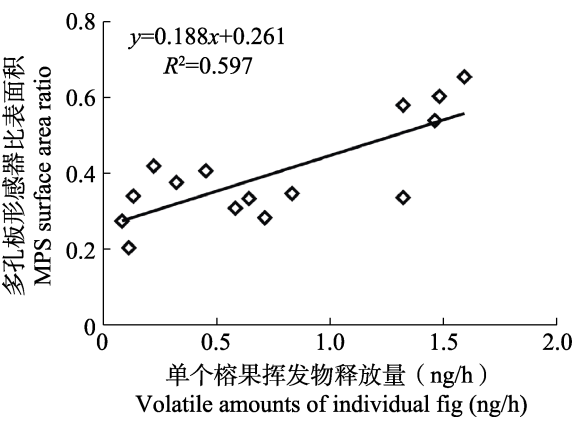


图 5 5 种鸡嗉子榕小蜂雌蜂多孔板形传感器比表面积与榕果挥发物释放量间的关系

Fig. 5 Correlation on the MPS surface area ratio and volatile amounts of the different stage figs of *Ficus semicordata*

3 讨论

感觉器官是昆虫与环境间进行信息联系的桥梁与媒介,反映其所承受的进化压力和形态适应,特别是利用相同繁殖资源的寄生蜂群落 (Ware and Compton, 1992; Keil, 1997; van Baaren *et al.*, 2007; 李宗波等, 2014; 孟晶等, 2015; Elgar *et al.*, 2018)。根据传感器形态、分布、表面孔等特征,并参照对叶榕传粉榕小蜂和钝叶榕传粉榕小蜂触角传感器的内部结构以及榕果理化特征 (Li *et al.*, 2009, 2014; Souza *et al.*, 2015; Sutton *et al.*, 2018),将鸡嗉子榕小蜂中的 7 类 10 种传感器分为机械、化学、温湿度或 CO₂ 3 类功能传感器 (Keil, 1997; Yadav and Borges, 2017; Elgar *et al.*, 2018)。毛形传感器、刺形传感器和角锥形传感器为典型的机械传感器,较长的毛形传感器和刺形传感器 1 分布较广,可能具有协同和缓冲作用,以避免榕小蜂在果面爬行并横扫果面时对下层

的化学传感器造成损害;刺形传感器 3 仅分布在转节侧腹面及柄节和梗节交接处,为本体传感器,有感知触角位置和协调运动的功能 (Keil, 1997; Elgar *et al.*, 2018)。着陆在榕果表面的榕小蜂,常常会用触角顶端敲击果面,从触角表面突出的锥形传感器 1 可能会最先触碰到果面,其可能是一种味觉器官,便于其对榕果表面非挥发性或榕果腺体分泌的物质进行判断识别 (Souza *et al.*, 2015);尽管锥形传感器 2 未观察到表面孔,但中部略微弯曲,分布数量有限,又与传粉榕小蜂上的形态和位置高度类似 (Li *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2018),推测为一种嗅觉器官,能够对近距离的榕果气味有感知能力。对于多孔板形传感器,传感器表面可见大量微孔,是一种嗅觉传感器,并且电生理实验已证明其是一种浓度依赖型感官,对信息素和植物挥发物有灵敏的感知能力 (Barlin and Vinson, 1981; Basibuyuk and Quicke, 1999; Ochieng *et al.*, 2000)。由于腔锥形传感器仅在窝榕小蜂触角上观察到,且该传感器表面光滑无孔,与对叶榕传粉榕小蜂触角上的腔锥形传感器 3 较为类似 (Li *et al.*, 2009),又普遍存在于榕小蜂的产卵器上 (Ghara *et al.*, 2011; Yadav and Borges, 2017),由于榕果内部具有较高的温度和 CO₂ 浓度 (Sutton *et al.*, 2018),结合传粉榕小蜂的进果行为,推测该腔锥形传感器是一种温湿度或 CO₂ 传感器,能够使传粉榕小蜂进果时对果内特征进行判断 (Yadav and Borges, 2017)。

在寄主选择和繁殖的双重压力作用下,榕小蜂的主要感知器官触角表现出诸多与进果方式、产卵行为、群落功能等相应的结构和适应形态,如传粉榕小蜂触角鞭节衍生出的脊骨突和梗节的角锥形传感器 (图 2: A, 图 3: C),利于其挖

掘苞片并防止其进入时滑脱 (Li *et al.*, 2009; 孟晶等, 2015; Yang *et al.*, 2018), 而果外产卵的非传粉榕小蜂则不具备这样的特征 (图 1: B-E) (孟晶等, 2015; Yang *et al.*, 2018), 这与 5 种鸡嗉子榕小蜂触角所观察到的结果相一致。榕果表面有着丰富的腺体及微绒毛 (Souza *et al.*, 2015), 这就要求着陆在榕果表面的榕小蜂须对阶段性榕果进行识别, 特别是腺体分泌的阶段性、非挥发性化学物质, 触角敲击和横扫的行为即是很好的例证。敲击有利于锥形感器 1 与榕果果壁接触, 而依赖于鸡嗉子榕、对叶榕 *F. hispida* (孟晶等, 2015)、木瓜榕 *F. auriculata* (Yang *et al.*, 2018) 等繁殖的榕小蜂以及其它传粉榕小蜂 (Li *et al.*, 2009, 2014), 其触角端部均着生锥形感器 1, 且感器的分布、数量、排列形式等具有趋同性 (van Noort and Compton, 1996); 而横扫果面为一种机械运动, 外加果面的微绒毛会随着榕果发育变得坚硬, 使得产卵时序靠后的榕小蜂, 触角鞭节需要产生数量更多、强度更坚硬的刺形感器 1, 以利于缓冲横扫过程中的机械压力, 保护触角下层的化学感器, 如多孔板形感器和栓锥形乳突状感器, 但在鸡嗉子榕中, 其进入间花期后, 随着榕果发育, 榕果表面的微绒毛逐渐弱化, 这也使得在间花期产卵的几种小蜂刺形感器 1 逐渐减少, 毛形感器逐渐增多易于理解。另一方面, 挥发物感知是榕小蜂识别不同发育期榕果的基础 (Proffitt *et al.*, 2007, 2008; Chen *et al.*, 2009; Borges, 2016), 多孔板形感器又是膜翅目昆虫最典型的触角感器, 在感知长距离气味中有着关键作用 (Barlin and Vinson, 1981; Basibuyuk and Quicke, 1999)。为了提高信息接收和感知能力, 多孔板形感器通常会通过增加数量 (小型化)、长度延伸 (增长) 和分支 (与触角主轴分离) 等方式加以实现 (Ware and Compton, 1992; 李宗波等, 2014), 类似于雄性夜蛾 *Uraba lugens* 触角的生长会提高对信息素的感知 (Johnson *et al.*, 2017)。本文通过多孔板形感器比面积, 或称为感知指数, 尝试以定量化的方式评估榕小蜂对阶段性榕果挥发物的感知能力, 并与其利用的榕果挥发物进行相关性分析, 可以明显看出二者呈现显著的正相关关系

($P=0.0007$) (图: 5)。由于多孔板形感器普遍存在于寄生蜂的索节和棒节, 计算获得的感觉指数将会是介于 0 和 1 之间的连续数值, 类似于寄生蜂的孵育指数 (Ovigeny index) (Jervis *et al.*, 2001), 可能对于寄生蜂的生活史及其相关行为有指示功能, 特别是涉及到更多寄生蜂种类时。另外, 榕小蜂是一种专性寄生蜂, 成虫寿命都比较短, 又受到蚂蚁捕食及线虫寄生, 加之榕果产卵窗口期短 (Cook and Rasplus, 2003; Ghara and Borges, 2010), 同时从雄花期榕果内飞出的雌蜂必须及时找到合适的榕果, 这要求其提高对气味的敏感度, 多孔板形感器的数量增加和长度延伸就显得易于理解, 这也是提高信息感知能力及接收概率的体现。此外, 信息感知与定向行为产生往往取决于嗅觉器官中的转运蛋白 (如 OBPs、CSPs、NPC2s) 和膜蛋白 (如 ORs、IRs、SNMPs) 对气味分子的接受有关。因此, 下一步利用单感器记录并结合多孔板形感器受体的克隆分析, 将有利于阐明榕小蜂气味感知与感觉器官的关系和进化趋势。

参考文献 (References)

- Angioy AM, Desogus A, Barbarossa IT, Anderson P, Hansson BS, 2003. Extreme sensitivity in an olfactory system. *Chemical Senses*, 28(4): 279–284.
- Bain A, Borges RM, Chevallier MH, Vignes H, Kobmoo N, Peng YQ, Cruaud A, Rasplus JY, Kjellberg F, Hossaert-Mckey M, 2016. Geographic structuring into vicariant species-pairs in a wide-ranging, high-dispersal plant-insect mutualism: The case of *Ficus racemosa* and its pollinating wasps. *Evolutionary Ecology*, 30(4): 663–684.
- Barlin MR, Vinson SB, 1981. The multiporous plate sensillum and its potential use in braconid systematics (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist*, 113(10): 931–938.
- Basibuyuk HH, Quicke DLJ, 1999. Gross morphology of multiporous plate sensilla in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta*, 28(1/2): 51–67.
- Borges RM, 2016. On the air: Broadcasting and reception of volatile messages in brood-site pollination mutualisms//Blande JD, Glinwood R(eds.). *Deciphering chemical language of plant communication*. Cham: Springer International Publishing. 227–255.
- Chen C, Song QS, Proffitt M, Bessière JM, Li ZB, Hossaert-McKey M, 2009. Private channel: A single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, 23(5): 941–950.
- Compton SG, Hawkins BA, 1992. Determinants of species richness

- in southern African fig wasp assemblages. *Oecologia*, 91(1): 68–74.
- Compton SG, Chen XY, Chen Y, Hatcher MJ, Peng YQ, Quinnell RJ, Rodriguez LJ, Yu H, Ouyang A, Wei FL, Cai ZT, Wang R, 2018. Host-parasitoid relationships within figs of an invasive fig tree: A fig wasp community structured by gall size. *Insect Conservation and Diversity*, 11(4): 341–351.
- Cook JM, Rasplus JY, 2003. Mutualists with attitude: Coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5): 241–248.
- Craud A, Ronsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hanson PE, Hossaert-McKey M, Jabbour-Zahab R, Jouselin E, Kerdelhue C, Kjellberg F, Lopez-Vaamonde C, Peebles J, Peng YQ, Pereira RA, Schramm T, Ubaidillah R, van Noort S, Weiblen GD, Yang DR, Yodpinyanee A, Libeskind-Hadas R, Cook JM, Rasplus JY, Savolainen V, 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: Figs and fig-pollinating wasps. *Systematic Biology*, 61(6): 1029–1047.
- Darwell CT, Segar ST, Cook JM, 2018. Conserved community structure and simultaneous divergence events in the fig wasps associated with *Ficus benjamina* in Australia and China. *BMC Ecology*, 18(1): 13.
- Elgar MA, Zhang D, Wang Q, Wittwer B, Thi Pham H, Johnson TL, Freelance CB, Coquilleau M, 2018. Insect antennal morphology: The evolution of diverse solutions to odorant perception. *The Yale Journal of Biology and Medicine*, 91(4): 457–469.
- Ghara M, Borges RM, 2010. Comparative life-history traits in a fig wasp community: Implications for community structure. *Ecological Entomology*, 35(2): 139–148.
- Ghara M, Kundanati L, Borges RM, 2011. Nature's Swiss army knives: Ovipositor structure mirrors ecology in a multitrophic fig wasp community. *PLoS ONE*, 6(8): e23642.
- Jervis MA, Heimpel GE, Ferns PN, Harvey JA, Kidd NAC, 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: A comparative analysis of 'ovigeny'. *Journal of Animal Ecology*, 70(3): 442–458.
- Johnson TL, Symonds MRE, Elgar MA, 2017. Sexual selection on receptor organ traits: Younger females attract males with longer antennae. *The Science of Nature*, 104(5): 44.
- Keil TA, 1997. Comparative morphogenesis of sensilla: A review. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 26(3/4): 151–160.
- Li ZB, Yang P, Peng YQ, Yang DR, 2009. 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, 2014. Ultrastructure and distribution of sensilla on the antennae of female fig wasp *Eupristina* sp. (Hymenoptera: Agaonidae). *Acta Zoologica*, 95(1): 73–83.
- Li ZB, Yang P, Zhao J, Yang DR, 2014. Morphological adaptation and evolution of multiporous placoid sensilla in female Agaonids (Chalcidoidea, Hymenoptera). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(4): 1086–1097. [李宗波, 杨培, 赵健, 杨大荣, 2014. 传粉榕小蜂雌蜂多孔板形感器的形态与适应进化. 应用昆虫学报, 51(4): 1086–1097.]
- Meng J, Bu J, Xiao J H, Huang DW, 2015. Morphological characteristics and evolutionary adaptation analysis of the antennal sensilla of fig wasps from China. *Acta Entomologica Sinica*, 58(7): 800–810. [孟晶, 卜文俊, 肖金花, 黄大卫, 2015. 中国榕小蜂触角感受器形态特征及进化适应性分析. 昆虫学报, 58(7): 800–810.]
- Ochieng SA, Park KC, Zhu JW, Baker TC, 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Arthropod Structure & Development*, 29(3): 231–240.
- Proffitt M, Schatz B, Borges RM, Hossaert-McKey M, 2007. Chemical mediation and niche partitioning in non-pollinating fig-wasp communities. *Journal of Animal Ecology*, 76(2): 296–303.
- Proffitt 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.
- Souza CD, Pereira RAS, Marinho CR, Kjellberg F, Teixeira SP, 2015. Diversity of fig glands is associated with nursery mutualism in fig trees. *American Journal of Botany*, 102(10): 1564–1577.
- Sutton TL, DeGabriel JL, Riegler M, Cook JM, 2018. A temperate pollinator with high thermal tolerance is still susceptible to heat events predicted under future climate change. *Ecological Entomology*, 43(4): 506–512.
- van Baaren J, Boivin G, Bourdais D, Roux O, 2007. Antennal sensilla of hymenopteran parasitic wasps: Variations linked to host exploitation behavior//Mendez-Vilas A, Diaz J(eds.). Modern research and educational topics in microscopy. Badajoz: Formatex. 345–352.
- van Noort S, Compton SG, 1996. Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography*, 23(4): 415–424.
- 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.
- Yadav P, Borges RM, 2017. The insect ovipositor as a volatile sensor within a closed microcosm. *The Journal of Experimental Biology*, 220(9): 1554–1557.
- Yang DR, Li CD, Han DB, Yao RY, 1999. The effects of fragmenting of tropical rainforest on the species structure of fig wasps and fig trees, China. *Zoological Research*, 20(2): 126–130. [杨大荣, 李朝达, 韩灯保, 姚瑞英, 1999. 热带雨林片断化对榕小蜂和榕树物种的影响. 动物学研究, 20(2): 126–130.]
- Yang P, Li ZB, Yang DR, Peng YQ, Kjellberg F, 2018. Comparison of the antennal sensilla of females of four fig-wasps associated with *Ficus auriculata*. *Acta Oecologica*, 90: 99–108.
- Yu H, Tian E, Zheng L, Deng X, Cheng Y, Chen L, Wu W, Tanming W, Zhang D, Compton SG, Kjellberg F, 2019. Multiple parapatric pollinators have radiated across a continental fig tree displaying clinal genetic variation. *Molecular Ecology*, 28(9): 2391–2405.