

松褐天牛肿腿蜂的产卵模式：雄性先产的有利原则

唐艳龙¹, 王丽娜¹, 吴胜勇¹, 欧邦飞¹, 王小艺², 杨忠岐², 魏可^{2*}

(1. 遵义师范学院生物与农业科技学院/贵州省赤水河流域动物资源保护与应用研究重点实验室, 遵义 563002; 2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所/国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091)

摘要: 本研究分别设计了去除松褐天牛肿腿蜂 *Sclerodermus alternatusi* 母蜂第 1 d 所产的卵 (处理 1) 和在松褐天牛肿腿蜂产卵 1 d 后去除母蜂 (处理 2), 并统计其子代性别构成和比例这 2 组数据来明确其产卵行为特征, 进而来验证松褐天牛肿腿蜂在一次产卵行为中是否会优先产出未受精的卵。研究发现, 在处理 2 中仅保留了肿腿蜂第 1 d 所产的卵后, 24 例有效重复中仅有 1 例无雄性后代; 对照组 (接蜂后无处理) 中所有重复均有雄性后代。然而, 在处理 1 去除了肿腿蜂第 1 d 所产的卵后, 25 例有效重复中子代无雄蜂的样本数达到了 10 例, 其雄蜂缺失的比例显著高于处理 2 和对照组。处理 1 和处理 2 均羽化出 26 头雄蜂, 其平均单雌产雄量分别为 1.04 和 1.08 头, 显著低于对照组的 1.98 头。以上研究结果表明, 松褐天牛肿腿蜂的群体构成是显著的偏雌性, 母蜂一次产卵行为中会在最初的时间内将雄性后代产出, 而后再陆续地产出雌性后代。这种雄性后代先产的行为特征对肿腿蜂控制其较高的子代雌性比和子代雌蜂在羽化后可第一时间完成交配是有利的。

关键词: 产卵顺序; 性别分配; 偏雌性比; 松褐天牛肿腿蜂

中图分类号: S476.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2020)05-0832-05

Oviposition Pattern of *Sclerodermus alternatusi*: Benefits of Laying Unfertilized Eggs First

TANG Yanlong¹, WANG Lina¹, WU Shengyong¹, OU Bangfei¹, WANG Xiaoyi², YANG Zhongqi², WEI Ke^{2*}

(1. College of Biology and Agriculture, Zunyi Normal University/Laboratory of Regional Characteristic for Conservation and Utilization of Plant Resource in Chishui River Basin, Zunyi 563002, China; 2. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Forest Protection of State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: To understand whether the bethylid parasitic wasp, *Sclerodermus alternatusi* Yang, adjusts the sex ratio of their offspring by laying the unfertilized eggs first, the oviposition traits of this parasitoid were investigated in the laboratory. Three treatments of the parasitoid eggs, including removal of the eggs laid in the first day (T_1), reserve of the eggs laid in the first day only (T_2), and reserve of all the eggs laid in all days (CK), were established for the analysis. It was found that only one out of 24 samples did not have male offspring in T_2 , while all of the samples in CK had male offspring. In contrast, in T_1 , there were male offspring in 15 out of 25 samples, which was significantly higher than those in T_2 and CK. There were a total of 26 males emerged from T_1 or T_2 . The mean numbers of male offspring per mother wasp in T_1 (1.04) and T_2 (1.08) were significantly lower than that in the CK (1.98). The results indicate that extremely female-biased sex ratio is a general phenomenon in this bethylid wasp, and the unfertilized eggs are preferentially laid first by the mother wasps. Laying unfertilized eggs first can

收稿日期: 2020-01-17

基金项目: 国家自然科学基金 (31700573); 国家重点研发计划 (2018YFC1200400)

作者简介: 唐艳龙, 博士, 副教授, E-mail: 15120086160@163.com; *通信作者, 博士, 助理研究员, E-mail: weike@caf.ac.cn。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2020.05.027

guarantee the female-biased sex ratio of offspring in one clutch and contribute to the efficient and abundant mating for females.

Key words: oviposition sequence; sex allocation; female biased sex ratio; *Sclerodermus alternatusi*

研究认为膜翅目昆虫可通过产下受精卵和非受精卵来调控子代性别。从非社会性的寄生蜂到社会性的蜜蜂, 它们都具有相同的性别决定机制, 但它们的子代性别比例却千差万别。有些膜翅目昆虫的群体性别结构符合 Fisher^[1]提出的雌雄等比理论。有些膜翅目昆虫符合 Hamilton 提出的局部交配竞争 (local mate competition, LMC) 理论^[2]。与大多数非社会性寄生蜂子代性比偏向 1:1 不同, 目前报道的肿腿蜂类寄生蜂子代性别构成均极度偏雌。以子代雌雄数量比为例, 家天牛肿腿蜂 *Sclerodermus domestica* Klug 为 2:1, 移居肿腿蜂 *S. immigrans* Bridwell 为 5:1, 土库曼肿腿蜂 *S. turkmenica* Man. et Krav. 为 10:1^[3], 管氏肿腿蜂 *S. guani* Xiao et Wu 平均为 17:1, 最高达 57:1^[4], 川硬皮肿腿蜂 *S. sichuanensis* Xiao 为 6~8:1^[5], 白蜡吉丁肿腿蜂 *S. pupariae* Yang et Yao 为 19~49:1^[6]。在已明确的肿腿蜂类寄生蜂的性比分配规律中, 它们既不符合 Fisher 所提出的理论, 也与 LMC 理论差异较大^[7]。

对于具有近交特点的寄生蜂而言, 少量的雄蜂即可满足交配。因此, 母蜂会倾向于产出更多的雌性后代, 以此来维持其最大的生殖适合度。然而, 为了确保其后代种群中有雄性出现, 在一次连续的产卵行为中, 未受精的卵先产显然是最有利的进化稳定性策略。很多研究对多种榕小蜂的性别分配证实了它们存在雌性后代先产的策略^[8-12]。目前发现的肿腿蜂与多种榕小蜂一样均属完全近交的寄生蜂, 其是否会通过先产未受精卵来保证有且仅有少量雄性后代尚未见报道。

松褐天牛肿腿蜂 *S. alternatusi* Yang 与当前我国广泛应用的管氏肿腿蜂、川硬皮肿腿蜂和白蜡吉丁肿腿蜂同属膜翅目 Hymenoptera 肿腿蜂科 Bethyridae 硬皮肿腿蜂属 *Sclerodermus*, 是 2010 年发现于云南原始寄生松褐天牛 *Monochamus alternatus* Hope 的寄生蜂^[13,14]。该蜂对松褐天牛的寄生率较高, 成虫个体较大, 扩散能力、攻击能力和搜索能力强, 具有较好的应用前景^[14]。基于此, 本文以松褐天牛肿腿蜂为研究对象, 研究肿腿蜂母蜂是否会通过先产未受精卵来保证有且仅有少量雄性后代, 为亚社会性寄生蜂的性别分配机制研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料和条件

松褐天牛肿腿蜂由国家林业和草原局森林保护学重点实验室提供, 肿腿蜂繁殖所用寄主为麻天牛 *Thyestilla gebleri* Faldermann。肿腿蜂繁殖条件为 27 °C, RH 50%~70%, 光周期 8L:16D, 光照强度为 3000 lx 的人工气候箱。

1.2 试验方法

接蜂前的处理: 用 75% 的酒精对玻璃指形管和所要用的器具进行消毒。称取重量在 0.2~0.25 g 的麻天牛幼虫作为寄主, 单头放入指形管内。记录每管中麻天牛幼虫的体质量, 共选取 90 头。

接蜂处理: 选择健壮, 有光泽, 活动能力强, 已交配的 4~5 日龄松褐天牛肿腿蜂无翅雌蜂作为母蜂。按照蜂虫比 1:1 的比例用毛笔接入松褐天牛肿腿蜂雌蜂, 然后用脱脂棉塞紧管口。将接好松褐天牛肿腿蜂的指形管编号分成 3 组放进塑料盒中, 放入上述培养箱中进行培养。

试验共设 2 个处理组。第 1 组: 去掉母蜂第 1 d 所产的卵粒, 即在解剖镜下观察看到卵粒后立即用毛笔挑除, 记录去掉的卵粒数, 后放回培养箱中继续培养观察。第 2 组: 观察到母蜂已经产卵后, 便把母蜂去掉, 放回培养箱中继续培养观察。第 3 组为对照组, 不做任何处理。待子代都羽化后, 计数子代雄蜂数量、雌蜂数量, 计算子代总蜂数和子代性比 (雄性占总子代数的比例)。

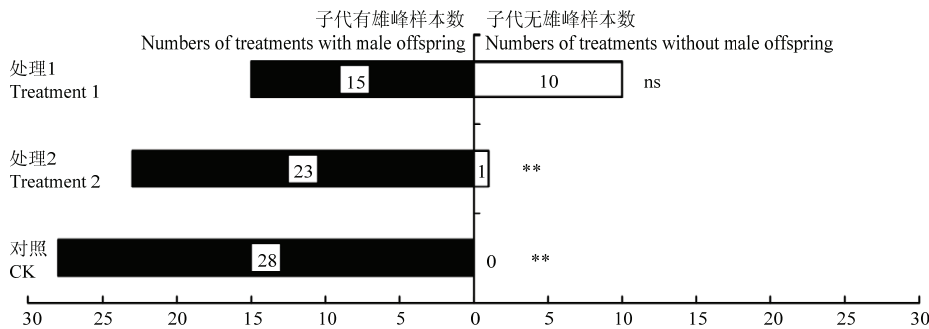
1.3 数据统计与分析

用精确性 Fisher 测验分析各处理存在雄蜂样本数的差异。各处理间雄性子代数量和雄性比用单因素方差分析检验其差异性, LSD 法检验处理间的差异。其中雄性比数据经对数变换正态化后用以统计。数据统计和分析使用 SPSS 20.0 完成。

2 结果与分析

2.1 不同处理子代有雄蜂和无雄蜂数差异

处理 1 (去掉母蜂第 1 d 所产的卵粒, 下同) 成功寄生且产卵的样本数为 25 例, 累计剔除母蜂第 1 d 所产卵数量为 100 粒, 平均每个样本剔除卵粒数为 4 粒。处理 1 子代羽化后, 其子代有雄蜂的样本数为 15 例, 无雄蜂的样本数为 10 例。处理 2 (观察到母蜂已经产卵后, 去掉母蜂, 下同) 成功寄生且产卵的样本数为 24 例, 其子代有雄蜂的样本数为 23 例, 无雄蜂的样本数为 1 例。对照组 (未处理) 成功寄生且产卵的样本数为 28 例, 其子代均有雄蜂 (表 1)。处理 2 和对照组子代中无雄蜂的样本数均显著少于子代有雄蜂的样本数 (处理 2: $\chi^2=17.64$, $df=1$, $P<0.01$; 对照: $\chi^2=26.04$, $df=1$, $P<0.01$), 但处理 1 在剔除掉肿腿蜂第 1 d 所产卵后, 其子代无雄蜂的样本数较处理 2 和对照组显著增加 ($\chi^2=20.17$, $df=2$, $P<0.01$), 且较其自身子代有雄蜂的样本数无显著差异 ($\chi^2=0.64$, $P>0.05$) (图 1)。



注: 处理 1 为去掉母蜂第 1 d 所产的卵粒, 处理 2 为观察到母蜂已经产卵且去掉母蜂, 对照为未处理。ns 代表差异不显著, **代表 0.01 水平上差异极显著。

Note: Treatment 1 indicated removed the eggs which laid in the first day, Treatment 2 indicated only reserved the eggs which laid in the first day, CK indicated parasitoid without any treatment once inoculated. ns indicated no significant difference, ** indicated significant difference at 0.01 level.

图 1 处理组和对照组子代有雄蜂处理数和无雄蜂样本数差异

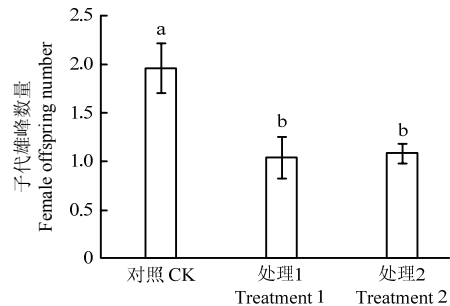
Fig. 1 Differences of sample numbers with or without male offspring in each treatments

2.2 不同处理子代雄蜂数量差异

处理 1 和处理 2 子代雄蜂数显著少于对照组 ($F=6.429$, $df=2, 74$, $P=0.0027$)。处理 1 的各个重复中子代雄蜂数最多为 3 头, 平均为 1.04 头; 处理组 2 母蜂平均单雌产雄量最多为 3 头, 多数仅 1 头, 平均为 1.08 头; 对照组母蜂平均单雌产雄量最多为 7 头, 最少为 1 头, 平均为 1.96 头 (图 2)。

3 讨论

寄生蜂的性比分配是昆虫行为学研究的热点问题之一^[15]。关于寄生蜂的性比分配, Fisher^[1]最早提出后代两性数量均等是一种进化稳定策略, 如果性比出现偏离, 较少比例的性别将会被更多地产出, 依赖于频率的选择最终使得雌雄比趋于 1:1。Fisher^[1]理论在多种较为低等的非社会性寄生蜂中得到证实, 在具有近交特点的寄生蜂的性别构成研究中发现, 它们的子代往往是偏雌的特征。Hamilton^[2]最早提出 LMC 理论解释具有近交特点寄生蜂的性别分配规律, 对蝇蛹集金小蜂 *Pachycrepoides vindemmiae* Rondani 和多种传粉榕小蜂性比的研究也证实了 LMC 理论^[11]。目前, 以上两种理论只在低等



注: 处理 1 为去掉母蜂第 1 d 所产的卵粒, 处理 2 为观察到母蜂已经产卵且去掉母蜂, 对照为未处理。

Note: Treatment 1 indicated removed the eggs which laid in the first day, Treatment 2 indicated only reserved the eggs which laid in the first day, CK indicated parasitoid without any treatment once inoculated.

图 2 处理组与对照组子代雄蜂数量

Fig. 2 The female offspring number of treatments and CK

的非社会性寄生蜂中找到了证据, 对于具有亚社会性习性的寄生蜂而言, 以上两种理论都不适用, 如 Tang 等^[16]对管氏肿腿蜂性比分配的研究均证实其子代性比高度偏雌, 与 LMC 模型理论值差异较大。

关于寄生蜂如何控制子代性比, 较早提出的学说认为精子以一个固定的速度从受精囊流出, 以保证一定比例的卵受精, 结果出现雌雄呈随机分布^[15]。对蝇蛹金小蜂的研究表明其性别分配亦是随机分布^[17], 不过当其卵子通过输卵管时, 输卵管有 25% 时间扭转方向, 使得卵的受精孔遭到遮蔽, 这样卵不能受精, 从而导致其后代偏雌。目前已报道的多种肿腿蜂子代性别均高度偏雌^[3-7], 但并没有一个稳定的雄性比例^[6,7,13,18], 这说明肿腿蜂的性别分配不是随机分布, 本研究发现松褐天牛肿腿蜂的性比分配规律与上述研究一致, 对照组中子代性比不同重复间差异较大。本研究同时还发现, 松褐天牛肿腿蜂在产卵过程中具有先产出未受精卵的行为特征。在处理 2 中将产卵 1 d 后的母蜂移除指型管, 发现在所有 24 例有效重复中, 仅有 1 例没有雄性后代羽化, 表明了松褐天牛肿腿蜂第 1 d 所产的卵中普遍含有未受精的卵。然而, 在处理 1 中我们在母蜂开始产卵后将其第 1 d 所产的卵剔除, 随后再接回母蜂使其继续产卵, 发现在所有 25 例有效重复中, 子代缺乏雄蜂的样本量达到了 10 例, 该结果进一步证明了松褐天牛肿腿蜂在一次产卵行为中会最优先产出未受精的卵。对于肿腿蜂这类子代高度偏雌且完全近交的寄生蜂, 为保证子代有雄蜂出现, 雄蜂先产显然是最有利的策略。当然, 在处理 1 中最终同样存在 15 例样本有雄性后代羽化, 推测这种结果的产生源于部分母蜂在重新接入后对卵粒缺失现象产生了识别, 进而后续补充产出了未受精的卵。前期研究发现, 肿腿蜂具有学习和记忆能力^[19,20], 而且肿腿蜂具有抚育后代的习性, 其产卵后还会清除卵表面的病菌和杂物^[21]。在这一行为过程中, 母蜂极有可能发现寄主表面的卵已丢失, 进而补充产卵。

本研究还发现, 无论是移除松褐天牛肿腿蜂第 1 d 所产的卵 (处理 1) 还是在母蜂产卵 1 d 后移除母蜂 (处理 2), 虽其子代有雄蜂的样本数存在差异, 但其平均雄性子代数量无显著差异 (处理 1: 共 26 头, 1.04 头/管; 处理 2: 共 26 头, 1.08 头/管)。处理 1 中共 15 例有雄性子代羽化, 即证明所有后期产出未受精卵的母蜂其平均产雄量为 1.73 头/管, 与对照组 (1.96 头/管) 差异不显著。该结果表明, 当去除肿腿蜂第 1 d 所产卵后, 那些有继续产下未受精卵的母蜂 (15 例) 同样会产出与一次常规的寄生行为近似相等数量的雄性后代; 但仍有很高比例的母蜂 (10 例) 不能识别其初始卵粒被移除, 故而后续无继续产出雄性子代的行为。同时, 发现当仅保留肿腿蜂第 1 d 所产的卵直至完成羽化 (处理 2), 其平均产雄量显著低于对照组 (处理 2: 1.08 头/管; 对照: 1.96 头/管)。该结果表明, 肿腿蜂虽然在第 1 d 优先产出部分未受精的卵, 其后期也会继续产出少量的未受精卵。

本研究中无论肿腿蜂处于何种处理, 其子代均是显著偏雌的。处理 2 的雄性比显著高于处理 1 和对照组并不是由于在该组中雄性子代显著增多的原因, 而是由于该处理仅保留了第 1 d 所产的卵, 故而子代总数减少, 间接地造成了雄性比例更高。但是, 即便是如处理 2 一样仅保留肿腿蜂首日所产卵, 其子代雄性比也不足 30%, 也更进一步说明了肿腿蜂群体内个体偏雌特征的稳定性。

参 考 文 献

- [1] Fisher R. The genetical theory of natural selection[M]. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- [2] Hamilton W. Extraordinary sex ratios[J]. Science, 1967, 156: 477-488.
- [3] 徐崇华, 严静君. 国外肿腿蜂属研究概述[J]. 林业科技通讯, 1985, 7: 32-33.
- [4] 陈君, 程惠珍. 肿腿蜂的应用研究进展[J]. 中国生物防治, 2000, 16(4): 166-170.
- [5] 周祖基, 杨伟, 曾垂惠, 等. 川硬皮肿腿蜂生物学特性的研究(膜翅目: 肿腿蜂科)[J]. 林业科学, 1997, 33(5): 475-479.
- [6] 武辉, 王小艺, 李孟楼, 等. 白蜡吉丁肿腿蜂的生物学和生态学特性及繁殖技术研究[J]. 昆虫学报, 2008, 51(1): 46-54.
- [7] 唐秀云. 管氏肿腿蜂亲代抚育和性别分配的适应性[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [8] Kinoshita M, Kasuya E, Yahara T. More highly female biased sex ratio in the fig wasp, *Blastophaga nipponica* Grandi (Agaonidae)[J]. Researches on Population Ecology, 1998, 40: 239-242.
- [9] Moore J C, Compton S G, Hatcher M J, et al. Quantitative tests of sex ratio models in a pollinating fig wasp[J]. Animal of Behavior, 2002, 64: 23-32.
- [10] Moore J C, Zavodna M, Compton S G, et al. Sex ratio strategies and the evolution of cue use[J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 2005, 72: 1287-1294.

- [11] Raja S, Suleman N, Compton S G, *et al.* The mechanism of sex ratio adjustment in a pollinating fig wasp[J]. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2008, 275: 1603-1610.
- [12] 孙宝发, 王瑞武, 胡忠. 榕小蜂的产卵模式及其对子代性比的影响[J]. *动物学研究*, 2009, 30(5): 559-564.
- [13] Jiang Y, Yang Z Q, Wang X Y, *et al.* Molecular identification of sibling species of *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethyilidae) that parasitize buprestid and cerambycid beetles by using partial sequences of Mitochondrial DNA Cytochrome Oxidase Subunit 1 and 28s Ribosomal RNA gene[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(3): 1-15.
- [14] 杨忠岐, 王小艺, 曹亮明, 等. 管氏肿腿蜂的再描述及中国硬皮肿腿蜂属 *Sclerodermus* (Hymenoptera: Bethyilidae)的种类[J]. *中国生物防治学报*, 2014, 30(1): 1-12.
- [15] 王问学. 寄生蜂的性比分配[J]. *生物防治通报*, 1990, 6(4): 173-178.
- [16] Tang X Y, Li M, Kapranos A, *et al.* Mutually beneficial host exploitation and ultra-biased sex ratios in quasisocial parasitoids[J]. *Nature Communication*, 2014, 5(12): 4942.
- [17] van Alphen J J M, Thunnissen I. Host selection and sex allocation by *Pachycrepoideus vindemiae* Rondani (Pteromalidae) as a facultative hyperparasitoid of *Asobara tabida* Nees (Braconidae; Alysiinae) and *Leptopilina heterotoma* (Cynipoidea; Eucilidae)[J]. *Netherlands Journal of Zoology*, 1982, 33(4): 497-514.
- [18] Wei K, Gao S K, Tang Y L, *et al.* Determination of the optimal parasitoid-to-host ratio for efficient mass-rearing of the parasitoid, *Sclerodermus pupariae* (Hymenoptera: Bethyilidae)[J]. *Journal of Applied Entomology*, 2017, 141(3): 181-188.
- [19] 唐艳龙, 魏可, 王小艺, 等. 白蜡吉丁肿腿蜂学习行为的研究[J]. *环境昆虫学报*, 2015, 37(5): 1064-1069.
- [20] 杨桦, 杨伟, 杨春发, 等. 学习经历对川硬皮肿腿蜂寄生云斑天牛幼虫的影响[J]. *林业科学*, 2011, 47(8): 95-101.
- [21] 伍绍龙, 徐福元, 李保平, 等. 管氏肿腿蜂雌性抚育中幼虫转移行为的启动和节律[J]. *昆虫学报*, 2013, 56(4): 392-397.