

盗寄生性蜜蜂——艳斑蜂的行为生物学观察*

丁亮¹ 黄敦元^{1,2} 张彦周¹ 黄海荣^{1,3} 朱朝东^{1**}

(1. 中国科学院动物研究所 北京 100101; 2. 安徽师范大学生命科学院 芜湖 241000;

3. 北京林业大学省部共建森林培育与保护重点实验室 北京 100083)

Behavioral biology of a species of cleptoparasitic bee, *Nomada* sp. DING Liang¹, HUANG Dun-Yuan^{1,2}, ZHANG Yan-Zhou¹, HUANG Hai-Rong^{1,3}, ZHU Chao-Dong^{1**} (1. *Institute of Zoology, China Academy of Sciences*, Beijing 100101, China; 2. *College of Biology, Anhui Normal University*, Wuhu 241000, China; 3. *The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University*, Beijing 100083, China)

Abstract Cuckoo bee, *Nomada* sp., was found to be a common cleptoparasitic bee to *Andrena camellia* Wu in Yichun (Jiangxi) and Chenzhou (Hunan). After working in the field in Yichun and Chenzhou for more than 3 months in 2006, we analyzed and summarized the host, the intruding behavior into its host's nest, the breeding behavior, the living behavior, the survival strategy, and the population dynamics of *Nomada* sp. Finally, we proposed further plans to study this group and cleptoparasitism.

Key words Cleptoparasitism, cuckoo bees, *Nomada* sp., *Andrena camellia*

摘要 江西宜春、湖南郴州普遍存在一类“杜鹃蜂”——艳斑蜂 *Nomada* sp., 该蜂对油茶地蜂 *Andrena camellia* Wu 有盗寄生行为。作者于2006年在江西宜春为期3个月的野外观察,对观察到的该种艳斑蜂的寄主、艳斑蜂侵入寄主巢穴的行为、艳斑蜂的繁殖行为、艳斑蜂的生存行为、艳斑蜂的生存策略、艳斑蜂的种群生态等6个方面作出分析。

关键词 盗寄生, 杜鹃蜂, 艳斑蜂, 油茶地蜂

盗寄生,是动物界中哺喂方式的一种,即一者从另一者处掠食。所掠食物包括由另一者所捕获的、杀死的或者准备好的贮藏食料;盗寄生现象同时也可能表现为一者从另一者处“偷盗”筑巢材料或其他非生命的材料。盗寄生包括种内和种间2种形式。迄今,鸟类、昆虫、蜘蛛类等许多动物类群中均有盗寄生行为的报道。

许多鸟类具有盗寄生行为。杜鹃科 Cuculidae 鸟类,它们将卵产在寄主(主要为雀形目)的巢中,卵由寄主孵化,幼鸟杀死寄主的卵或幼鸟并由寄主喂养至换羽;杜鹃科包括6亚科约138种鸟类,几乎均为盗寄生种类^[1,2];现在通常将杜鹃的寄生方式称为巢寄生。军舰鸟 *Fregata* sp.,这类具有超强飞行能力与技巧的大型海鸟形成了掠夺其他鸟类食物的习性,当鲣鸟 *Sula* sp. 在海中捕获鱼类等猎物浮出海面起飞后,早已等在空中的军舰鸟立即实施对寄主的抢夺^[3]。部分鸥类(*Laridae*; *Larus* sp.)对

海鸬鹚 *Phalacrocorax* sp.、燕鸥 *Sterna* sp. 等海鸟实行食物的掠夺,就像军舰鸟一样^[4]。蛎鹬 *Haematopus ostralegus*,种内的盗寄生发生在这种鸟类中,年轻缺乏经验的或比较笨拙的个体无法打开牡蛎的外壳,就靠掠夺其它蛎鹬打开的蚌来获取食物^[5]。

许多种类的蜘蛛都具有盗寄生行为。比如:球蛛科 Theridiidae、卷叶蛛科 Dictynidae、跳蛛科 Salticidae、愈螯蛛科 Symphytognathidae、密蛛科 Mysmenidae 等科中均有盗寄生行为的报道^[6]。

蝇类中盗寄生的研究较比其它盗寄生生物要深入。秆蝇科 Chloropidae 与叶蝇科 Milichiidae 中部分种类具有盗寄生行为,这些双

* 国家自然科学基金委面上项目资助(30670242, 30500056)。

** 通讯作者, E-mail: zhued@jz.ac.cn

收稿日期: 2007-06-22, 修回日期: 2007-10-10

翅目的类群会利用其他捕食性节肢动物的猎物进行盗寄生^[7-10]。

盗寄生性蜂类(Cuckoo bees/Cuckoo wasps),是由具有盗寄生行为的不同蜂类组成的,青蜂科 Chrysididae^[11]、胡蜂科 Vespidae^[12]、隧蜂科 Halictidae、切叶蜂科 Megachilidae、泥蜂科 Sphecidae、蜜蜂科 Apidae^[13,14]等科中都有营盗寄生的类群。这类特殊的蜂类,将卵产在由其它采蜜的蜂类制作的花粉团上或卵室中,其幼虫以寄主提供的食料生长。

1 盗寄生性蜂类的研究历史与现状

由于寄主及其巢穴的多样性与复杂性、盗寄生性蜂类种类的多样性与行动的隐蔽性,其研究一直都处在个别类群某个方面的片断化状态,没有形成系统,行为学与生态学更是多有空白。尤其国内对于盗寄生性蜂类及其盗寄生的研究尚未起步。

1.1 系统学研究

由于标本收集相对容易,所以这方面的研究相对比较全面与深入,如: Pedersen, Backman 和 Tiainen 等对拟熊蜂属 *Psithyrus* 及其寄主熊蜂属 *Bombus* 系统关系的探讨^[15,16]; Niehuis 和 Wagele 对青蜂科 Chrysididae 系统关系的探讨等^[11]。但是国内对于盗寄生性蜂类,尤其是艳斑蜂属 *Nomada* 的系统分类研究至今尚未开展。

1.2 行为学、行为机理及其相关研究

Thorpe 曾对 *Melecta separate callura* 的盗寄生行为与生活史进行了研究^[17]; Tengo 和 Bergstrom 在 1977 年就对艳斑蜂 *Nomada* 化学代谢物在交配和盗寄生中作用的研究^[18]; Franks 通过人工饲养对拟熊蜂属 *Psithyrus* 盗寄生策略的研究^[19]; Cerro 等人通过实验室中不同寄主源导向实验对胡蜂科 Vespidae 盗寄生性蜂类寻找寄主机理的研究等^[12]; Liersch 和 Schmid-Hempel 对寄生压力下社会性膜翅目种群中遗传变异的研究^[20]; Bogusch 的多篇论文广泛涉及了对蜂类盗寄生行为的探讨^[21-23]。

从国外的研究历史与现状可以看出,拟熊

蜂属的盗寄生是研究最完善的一个类群。这与该类蜜蜂种类少,体型大,寄主为可人工繁育的社会性蜜蜂——熊蜂属 *Bombus* 有关。而对于寄主为独栖性蜂类的盗寄生性蜂类,深入的研究仍然凤毛麟角。

1.3 艳斑蜂的盗寄生方式

艳斑蜂属是盗寄生性蜂类中一个较大的类群,寄主包括分舌蜂科 Colletidae、地蜂科 Andrenidae、准蜂科 Melittidae、切叶蜂科 Megachilidae 与蜜蜂科 Apidae^[24],其盗寄生方式在盗寄生性蜂类中很具代表性、特殊性和典型性^[18]。

通常盗寄生性蜂类具有以下 5 种侵入寄主巢穴产卵的方式^[21]: (1) 驱逐或杀死寄主蜂王取而代之^[15,16]; (2) 在洞口等待寄主外出访花趁机侵入产卵; (3) 拟态寄主的性状; (4) 释放模拟寄主的性激素; (5) 拟态危险的动物。上述方式也可能两者或多者共存于同一种盗寄生性蜂类。作者于 2006 年在江西宜春进行为期 3 个月的野外观察,在多个油茶重要种植林内(如:江西巫家、西村样地等)均观察到一种艳斑蜂对油茶地蜂的盗寄生现象。观察表明:江西、湖南两地的艳斑蜂对于地蜂的盗寄生属于第(2)种。现将结果报道如下。

2 观察样地概况

2.1 样地选择和观察方法

观察样地和观察方法详细资料参见作者另一篇文章^[25]。

2.2 艳斑蜂的寄主油茶地蜂

2.2.1 油茶地蜂的寄主植物 江西宜春是茶油产出重镇,同时也是油茶种植的集中地。这里油茶的主要传粉昆虫为油茶地蜂 *Andrena camellia* Wu (Andrenidae),其经常在油茶林内或边缘挖洞繁殖^[25]。油茶地蜂通常被认为是单食性的,在初步的野外观察中也是如此,通常只采访山茶科 (Theaceae) 植物油茶 (*Camellia oleifera* Abel.), 吸食、采集花蜜和花粉;而对同时、同域开花且为数不少的野牡丹属 (*Melastoma* sp.) 野牡丹科 (Melastomataceae)、鸡

儿肠属(*Kalimeris* sp.) 菊科(Compositae)、佩兰属(*Eupatorium* sp.) (菊科 Compositae) 等草本植物没有采访行为。

2.2.2 油茶地蜂的生活习性 油茶地蜂营独栖性生活。与食性相适应,油茶地蜂洞穴选址一般在油茶林中或油茶林附近。1头雌虫挖掘筑造1个巢穴;巢穴为土中无分支的洞穴;每一个洞穴中筑造3~20个虫室,通常为10个左右;在筑好1个虫室后地蜂外出访花携粉归巢,回洞建造一个近圆形花粉球(蜂粮),在蜂粮表面产1枚卵,然后封闭虫室,开始筑造下一个虫室。

3 结果与分析

3.1 艳斑蜂侵入寄主巢穴的行为

3.1.1 艳斑蜂对地蜂洞口的“寻找”与“选择”

白天活动时间内艳斑蜂大部分时间都在低飞“选择”地蜂的洞穴,活动范围较窄。地蜂巢区洞口密集,初步观察发现艳斑蜂的降落似乎没有选择性与规律性。

3.1.2 艳斑蜂在地蜂洞口降落后的2种相反行为

艳斑蜂一旦“选定”洞口就要降落。但是降落却发生了2种截然相反的行为,一种是立即“钻入”地蜂洞穴;另一种是停留在洞口进行长时间的“等待”。初步观察2种行为发生频率相近。作者多次观察到:立即“钻入”的艳斑蜂遇到洞内的地蜂而退出洞口;而“等待”的个体在长时间固定同一姿势的“等待”后也会突然飞走,使得这2种截然相反的行为的动机带有了更多值得探讨的空间。

3.1.3 艳斑蜂在地蜂洞口的“等待”与“放弃等待”行为

艳斑蜂在地蜂洞口的长时间“等待”行为通常被解释为等待洞内地蜂飞出访花从而趁机进洞产卵(封4彩版④1)。但是观察发现2点可疑现象:(1)普遍的“放弃等待”行为,即在长时间的等待之后,多数艳斑蜂会“放弃”等待而飞走;(2)有些等待的个体在看到洞内地蜂飞出以后却仍然不进行侵入而继续“等待”。

3.2 艳斑蜂的繁殖行为

3.2.1 交配行为 交配是繁殖的前提,但连续

1周观察到的都是失败的交配行为,雌性似乎拒绝交配,且雄性也没有任何求偶行为与准备,都是采取偷袭的方式。

3.2.2 产卵与盗寄生率 初步的地表行为观察与记录显示,艳斑蜂的进洞率很高,同一地蜂洞穴1天之中被“侵入”的次数也较多;多数情况下艳斑蜂在地蜂洞穴中滞留时间很短,在1~3 min左右,但也有时间较长的达到14 min。然而在进一步对地蜂洞穴的发掘中却发现:艳斑蜂的寄生率极低,这种与地表成虫数量与入洞率成反比的现象凸现了产卵行为的问题;地蜂在营造完成1个虫室、制造完成1个花粉球、产完1枚卵之后将封闭该虫室。

3.3 艳斑蜂的生存行为

3.3.1 取食行为 江西艳斑蜂以花蜜为食,主要访问油茶,但个体每天访花时间很短,每次访花时间极短,在花上降落后直接扎入底部取食花蜜(彩版④2),然后立即飞离花体。一个值得注意的现象是每天16:00~16:30似乎大量艳斑蜂开始访花,而一天的其它时间都极少看到其访花;另一个现象是雄性艳斑蜂似乎比雌性艳斑蜂在花上逗留时间长,而雌性的访花行为更多传达出一种“恐花”的信号。但是其它地区如北京等地观察到的其它艳斑蜂种类并未出现这种现象。

3.3.2 过夜方式 只用大颚咬住植物叶片的边缘,身体悬空,六足紧缩。这种奇特的休憩方式也见于其它一些蜜蜂,尤其是同营盗寄生的类群如盾斑蜂 *Crocisa* sp. 中。对此现象,目前还没有令人信服的阐释(彩版④3)。

3.4 艳斑蜂的生存策略

3.4.1 “保护色”与“警戒色” 保护色与警戒色通常在一种动物上是不共存的,而艳斑蜂似乎兼具,这种体色构成似乎暗示着色彩功能分布的分化与整合。当静止状态双翅合拢时,尤其是降落在地蜂洞穴周围的裸土上时,身体与翅膀反射的光线与土色极为相似,形成良好的保护色,甚至具有较强大微聚功能的数码相机(FinePixS602)也无法完成自动焦点识别与对焦。而当飞翔时艳斑蜂露出具有明亮黑黄相间

横纹的腹部,加上体型的特化,似乎在拟态胡蜂科种类,可能是一种“警戒色”(彩版④4)。

3.4.2 天敌 除了未被证实的鸟类等高等脊椎动物外,节肢动物中发现2种天敌:一种盗虻和平行绿蟹蛛(Thomisidae: *Oxytate striatipes*) (彩版④5)。在观察中发现盗虻往往不能成功地猎杀艳斑蜂,一个主要的原因似乎是艳斑蜂光滑的体表使其能够在被捕获后获取更大的逃脱机会。平行绿蟹蛛对叶面休憩的艳斑蜂捕获率较高。

3.5 艳斑蜂的种群生态

3.5.1 种群变动 同一片地蜂巢区洞口密集,艳斑蜂数量也极大,但是深入的洞穴发掘却发现寄生率很低。艳斑蜂在羽化之后是在同一巢区立刻开始交配和盗寄生,还是迁移和“寻找”新的巢区,是一个有待研究的问题。同时同一片地蜂巢区是如何聚集起较大数量的艳斑蜂也是一个值得关注的问题。

3.5.2 群体行为 在地蜂巢区附近,每天气温与湿度到达一定值后,艳斑蜂开始一天的活动,一个有趣的现象是缓慢低飞的艳斑蜂似乎往往是结成小群的。这种疑似的群体行为是否有隐藏意义有待进一步发掘。

4 讨论

尽管文献记载,艳斑蜂属的寄主广泛^[24],江西、湖南等地的艳斑蜂的盗寄生似乎主要针对地蜂。在进化的过程中,这种寄生的配对关系是如何建立与形成的,是一个进化与系统学上的焦点问题。

在初步的野外观察中,作者发现艳斑蜂对地蜂的反应是灵敏的;但是同时地蜂却似乎对艳斑蜂“无动于衷”(彩版④6),即使两者相遇在洞穴之中地蜂也未对艳斑蜂产生任何应激行为或护巢措施;Tengo 等对这个现象作出了化学代谢物相似的实验和阐释^[18]。艳斑蜂是在什么样的时机和采取什么样的方式侵入入室完成1次盗寄生?这将是我们需要着重解决的问题。长期细致的行为记录甚至室内养殖,结合地蜂巢穴进一步发掘与DNA分析可能对上述

所需解决的问题有所助益。类似值得深入研究探讨的问题还有很多,如寄生率和访问频率不成正比等等。

致谢 本工作得到江西宜春青龙高科公司的支持和帮助。中国科学院动物研究所吴燕如研究员提供了重要的指导和资料支持;中国科学院动物研究所余丽江博士、周文卿同学、罗阿蓉同学,山西农业大学周宏宇同学在资料的收集集中提供了帮助。

参 考 文 献

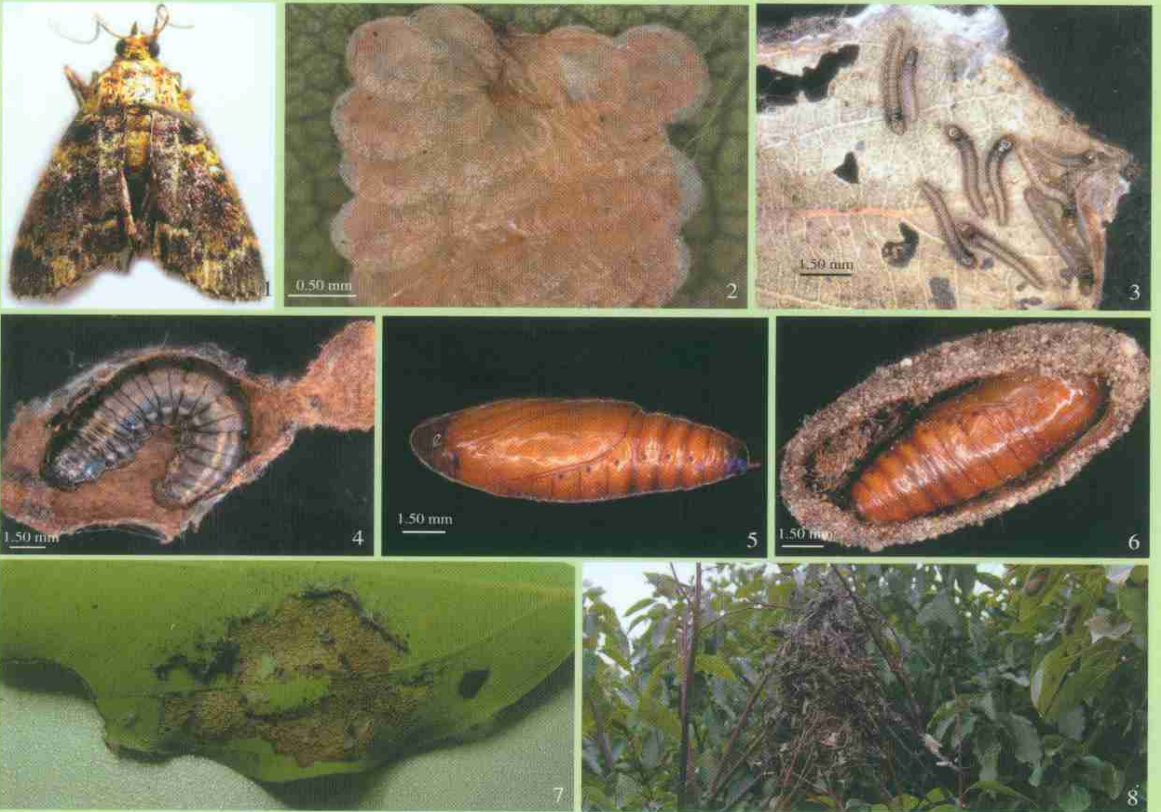
- 1 Payne R. B. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 1977, **8**: 1~ 28.
- 2 Yamauch A. *The Amer. Natural.*, 1995, **145**(3): 434~ 456
- 3 Vickery J. A., Brooke M. D. *The Condor*, 1994, **96**(2): 331~ 340.
- 4 Hulsman K. *Emu*, 1976, **76**(3): 143~ 149.
- 5 Ens B. J., Goss-Custard J. D. *J. Anim. Ecol.*, 1984, **53**: 217~ 231.
- 6 Cobl F. A., O' Shieks T. C., Pedmutter D. G. *J. Arachnol.*, 1991, **19**: 62~ 66.
- 7 Frost C. A. *Psyche*, 1913, **20**: 37.
- 8 Robinson M. H., Robinson B. *Psyche*, 1977, **84**: 150~ 157.
- 9 Sivinski J., Stove M. *Psyche*, 1980, **87**: 337~ 348.
- 10 Landau G. D., Gaylor M. J. *J. Arachnol.*, 1987, **15**(2): 270~ 272.
- 11 Niehuis O., Wagele J. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2004, **30**: 615~ 622.
- 12 Cerro R., Bertocci F., Turillazzi S. *Behav. Proc.*, 1996, **36** (1996): 213~ 218.
- 13 Michener C. D. *The Bees of the World*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, 2000. 913.
- 14 吴燕如. 中国经济昆虫志, 第9册, 膜翅目: 蜜蜂总科. 北京: 科学出版社, 1965.
- 15 Pedersen B. V. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 1996, **5**(2): 289~ 297.
- 16 Backman J. C., Tainin J. *Agric., Ecosys. Environ.*, 2002, **89**: 53~ 68.
- 17 Thorp R. W. *Amer. Midland Natural.*, 1969, **82**(2): 338~ 345.
- 18 Tengo J., Bergstrom G. *Science*, 1977, **196**(4 294): 1 117~ 1 119.
- 19 Franks N. R. *TREE*, 1987, **2**(11): 324~ 326.
- 20 Liersch S., SchmieHempel P. *Proc. Biol. Sci.*, 1998, **265** (1 392): 221~ 225.
- 21 Bogusch P. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 2003, **67**: 65~ 70.
- 22 Bogusch P. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 2005, **78**(1): 1~ 12.
- 23 Bogusch P. *Klapalekiana*, 2005, **41**(3~ 4): 139~ 143.
- 24 Rozen J. G. *Navitates*, 2001, (3 309): 27.
- 25 丁亮, 黄敦元, 张彦周, 等. 昆虫学报, 2007, **50**(10): 1 077~ 1 082.

图版 II 丁亮等：盗寄生性蜜蜂——艳斑蜂的行为生物学观察（正文见 P604）



1. 艳斑蜂在寄主油茶地蜂洞穴入口等待入侵时机 2. 艳斑蜂集中在每天16:00左右访花吸蜜 3. 夜间艳斑蜂用上颚衔住叶缘、身体悬空、六足紧缩休憩 4. 艳斑蜂在寄主洞口的保护色与飞行时的警戒色 5. 艳斑蜂的寄主之一平行绿蟹蛛 6. 归巢的地蜂对守在洞口的艳斑蜂无动于衷

图版 III 魏书军等：香樟害虫——嫩绿瘤丛螟的生物学特性（正文见 P562）



1. 成虫 2. 卵 3. 低龄幼虫 4. 老熟幼虫 5. 蛹 6. 茧内的蛹 7. 低龄幼虫危害状 8. 虫苞

刊号: CN 11-1829/Q 代号: 国外发行: BM-407
ISSN 0452-8255 国内邮发: 2-151

定价: 25.00 元

ISSN 0452-8255

广告许可证: 京海工商广字第 8086 号

