

基础知识

真社会性生活方式在隧蜂亚科中的分布格局*

牛泽清 吴燕如 黄大卫*
(中国科学院动物研究所 北京 100080)

Pattern of eusocial life modes in Halictinae. NIU Ze Qing, WU Yan Ru, HUANG Da Wei** (Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract The life modes of halictids are explained in this paper. The pattern of eusociality in Halictinae are verified based on related literatures, and so as to give a frame of reference for studying the origin and evolution of sociality in insects.

Key words eusociality, life mode, halictinae, pattern

摘要 对隧蜂的各种生活方式的涵义作了解释。基于文献资料,总结了营真社会性生活方式的种类在隧蜂亚科中的分布格局,旨在为研究昆虫真社会性的起源和进化奠定理论基础。

关键词 真社会性,生活方式,隧蜂亚科,格局

昆虫真社会性(eusociality)的起源和进化,长期以来一直是进化生物学和行为生物学研究领域所关注的焦点之一。研究昆虫真社会性的起源和进化,将有助于对一些诸如“群居为什么本质上是有益的,为什么居群会沿遗传上的血缘关系而形成,为什么有亲缘关系的居群对后代的性比控制有不同的机制”等理论问题的解释。

目前,在营群居生活的昆虫中,仅在等翅目 Isoptera 的白蚁、蚁总科 Formicoidea 的蚂蚁、胡蜂亚科 Vespinae 中的大部分种类、泥蜂(sphacid wasp)中的 *Microstigmus comes* Krombein 和蜜蜂(bees)中的许多种类中发现有真社会性生活方式的存在^[1];但像白蚁、蚂蚁、蜜蜂中蜜蜂族 Apini 和麦蜂族 Meliponini 的种类,由于其社会行为从白垩纪即开始演化,经历时间长,已发展到社会行为的顶端——高级真社会性,加之在这些类元中已不存在其它等级的社会行为,所以这些类元已不适用于探讨昆虫真社会性的起源和进化^[2];但隧蜂(halictid bees)却不然,因隧蜂有极其多样的生活方式,尤其在隧蜂亚科(Halictinae)中,既有营独栖生活的种类,也有营共生、初级真社会性和寄生性生活方式的种类,而且在营真社会性生活方式的种类中,又存在

真社会性的多种等级,另外,一些广布种还因物候因素的不同表现出在生活方式上的多态性,因此,隧蜂亚科一直是研究昆虫真社会性起源和进化的一个理想的模式类群。

然而,隧蜂亚科中许多种类的生物学极其复杂,生物学方面的许多内容还未搞清,不同学者对各种生活方式的界定有着不同的看法,对蜂群中个体间是否存在等级差异的确定还缺乏一种切实可行的方法,因此,有关隧蜂亚科不同种类生活方式的报道中还有许多令人值得质疑的信息。

为深入开展昆虫真社会性起源和进化方面的研究,极有必要对隧蜂各种生活方式的涵义作进一步的说明,同时也需对隧蜂亚科中营真社会性生活方式的种类作进一步的确认。

1 隧蜂的生活方式

由于采食、筑巢、集群和繁殖等特性的长期

* 国家自然科学基金(NSFG 30330090)和国家基础科学人才培养基金(NSFG J0030092)资助项目。

** 通讯作者, E-mail: huangdw@ioz.ac.cn

收稿日期:2005-08-17, 修回日期:2005-10-17

适应和演化,隧蜂的生活方式逐步分化为寄生、独栖和群居3种方式。

1.1 寄生(parasitic)

与膜翅目寄生部的真寄生不同,营寄生生活方式的隧蜂,其自身不筑巢,亦不贮粮,而是潜入其它蜜蜂(寄主)已筑好的巢内产卵,其幼虫依赖寄主贮存的蜂粮而生长发育。

根据寄主生活方式类型的不同,隧蜂的寄生方式可分为社会性寄生(social parasitic)和盗寄生(cleptoparasitic)2种类型。

1.1.1 社会性寄生:寄主为营社会性生活方式的种类。营社会性寄生生活方式的隧蜂,其雌性成虫进入寄主巢内,杀死或替代寄主的蜂王,从而与寄主的工蜂组成新的蜂群,进而由寄主的工蜂对其后代进行抚育。

1.1.2 盗寄生:寄主为营独栖性生活方式的种类。营盗寄生生活方式的隧蜂,其雌性成虫进入寄主巢内,在寄主的每个巢室内产1粒卵,产卵后雌性成虫大多离开寄主的巢,其幼虫以寄主幼虫的蜂粮为食而发育。

1.2 独栖(solitary)

营独栖性生活方式的隧蜂,成虫除雌雄性别有差异外,雌蜂无形态上的区别,亦无职能上的分工。为繁殖后代,每一成熟雌蜂独自营筑自己的巢;当一个巢室建好后,成熟雌蜂一次性提供其后代成熟所需要的全部蜂粮,并在蜂粮上产卵,然后成熟雌蜂封盖巢室口,继续在同一个巢内营筑另一个巢室,或异地另建新巢;通常在其后代成熟前,成熟雌蜂死亡或飞离其巢,因此,亲代与子代之间无任何接触。

1.3 群居(colonial)

营群居生活方式的隧蜂,在其巢内至少有2只或2只以上的成熟雌蜂,与其未成熟的后代共同构成蜂群(colony)。

根据蜂群内成熟雌蜂个体是否属于同一世代、个体间是否有职能上的分工、生活方式的繁简及母代与亲代之间的关系等,群居的生活方式又有不同的层次类型。

1.3.1 真社会性(eusocial):真社会性是群居生活方式中最进化的一种生活方式类型,在同一

巢内蜂群中的成熟雌蜂属于2个世代——亲代和子代,蜂群中的成熟个体之间存在职能上的合作与分工,根据其方式的繁简,又可分为初级真社会性和高级真社会性两类。

(1) 初级真社会性(primitively eusocial):营初级真社会性生活方式的种类,其蜂群内的成熟雌蜂由营巢雌蜂(foundress)及其后代中的雌蜂组成。蜂群内成熟雌蜂无形态上的差异,但个体大小、生理、行为和分工上则有不同。可产卵的营巢雌蜂起类似“蜂王”的作用(称之为foundress queen)。

(2) 高级真社会性(highly eusocial):是蜜蜂类中进化最高等的一种生活方式类型。营高级真社会性生活方式的种类,其蜂群等级的分化明显,蜂王(queen)、工蜂和雄蜂(drone)同处一巢内,三者形态、生理和行为上都有明显不同,有严格的社会分工;在生殖季节可连续繁殖,亲代和子代关系很密切;蜂王不能独立生活,必须由工蜂为其提供食物;蜂巢固定,可连续使用;工蜂由于从不交配,故工蜂不能单独建立新的蜂群,需要时通过分蜂的方式另建新群。蜜蜂类中只有蜜蜂族Apini和麦蜂族Meliponini的种类营高级真社会性的生活方式。

隧蜂中无营高级真社会性生活方式的种类,但初级真社会性在隧蜂中的进化等级层次是最丰富的,其进化的等级经历以下4个不同的层次^[1,3]: ① 过渡阶段(transitional stage):是向初级真社会性过渡、形成偶发而又极其原始的初级真社会性的一个等级层次,蜂群内只有一部分成熟雌蜂营初级真社会性生活方式,成熟雌蜂后代对亲代的帮助极其有限,工蜂(worker brood)内雄性比例高,蜂群常常通过多雌建群(polygynous colony foundation)的方式创立。② 低级阶段(lower primitive eusocial stage):是初级真社会性稳定和扩充的一个等级层次,所有越冬的雌蜂在其子代工蜂的帮助下都建立生殖蜂(reproductive brood),工蜂内雄性比例低,成熟雌蜂个体间出现偶发的劳动分工和初始的形态差异。③ 中级阶段(middle primitive eusocial stage):是蜂群一体化的一个等

级层次,工蜂 内无雄性,蜂王对其子代雌蜂显示出明显的行为上或信息素上的控制,成熟雌蜂个体间存在非世代重叠而引发的形态差异。

④成熟阶段(mature primitive eusocial stage):是蜂群生活效率增高的一个等级层次,工蜂 的数量增高,所有蜂群都是通过单雌建群(monogynous colony foundation)的方式创立。

除真社会性外,营群居生活方式的隧蜂中还存在一些其它的生活方式类型,包括亚社会性、共生性、半社会性和准社会性,而共生性、半社会性和准社会性合称并社会性(parasocial),是一个含糊的综合称谓,泛指由同一世代的成熟雌蜂构成的小蜂群在彼此之间的关系不清时的一种状态。

1.3.2 亚社会性(subsocial):与营独栖性生活方式的种类相同,营亚社会性生活方式的种类其蜂巢亦由单个的成熟雌蜂营造,但成熟雌蜂会对其后代进行抚育,并保护其后代不受侵犯,或对其后代进行渐进式饲养,所以亲代与子代有一定的接触。隧蜂中营亚社会性生活方式的种类,成熟雌蜂只对其后代进行抚育或清扫巢室,并不进行渐进式饲养。

1.3.3 共生性(communal):营共生性生活方式的种类,在同一个蜂巢内存在2个或多个成熟雌蜂,但这些成熟雌蜂来源于同一世代,彼此之间无劳动上的分工,行为上也极其相似,各自修建自己的巢室、提供蜂粮并产卵于自己的巢室。

1.3.4 准社会性(quasisocial):营准社会性生活方式的种类,在同一个蜂巢内存在2个或多个同一世代的成熟雌蜂,彼此之间无等级和劳动上的分工,行为上也极其相似,但不同于共生性生活方式之处在于这些同一世代的成熟雌蜂共同修建巢室并提供蜂粮,均保护其后代的成熟。

1.3.5 半社会性(semisocial):营半社会性生活方式的种类,蜂群内的成熟雌蜂来源于同一世代,互为姊妹关系,出现主营产卵和取食的分工。该种生活方式与初级真社会性极其相似,但蜂群内成熟雌蜂均属同一世代,又使其区别于初级真社会性。

至于某一特定的隧蜂种类究竟营何种生活

方式,是由该种的栖息地及栖息地的环境直接决定的。亲缘关系极其相近的种或同种的不同地理种群,生活方式都有可能不同。同种的不同地理种群,如营不同的生活方式,则称该种在生活方式上具有多态性。

2 隧蜂亚科中真社会性生活方式的分布格局

根据 Michener 的分类系统^[4],隧蜂亚科分2族48属,全世界目前已知种类约2143种。隧蜂族 Halictini 分布极广,全世界均有分布;缘隧蜂族(Augochlorini)的分布仅限于西半球,主要分布于美洲热带地区,有些种类可伸达加拿大的南部。

早在19世纪初期,许多学者就推测在隧蜂亚科中存在真社会性的生活方式,但当时学者们认为隧蜂亚科蜂群中的雌性成虫即使彼此之间有劳动的分工,每个雌性成虫也都能生育后代,直至1931年,Noll才首次证明在隧蜂亚科蜂群中雌性成虫间确实存在非生殖的等级差异,从而证实了隧蜂亚科中真社会性生活方式的存在^[5],随后,从20世纪50年代开始,Plateaux-Quénu, Michener, Sakagami等学者分别在法国、美国和日本就营真社会性生活方式的隧蜂亚科种类开展了广泛的调查研究,结果发现了大量的营真社会性生活方式的隧蜂亚科种类,同时也发现在隧蜂亚科中还广泛存在其它的生活方式类型。

到目前为止,已有一些学者根据文献资料统计过真社会性生活方式在隧蜂亚科中的分布^[1,3,6-8],但由于分类系统的变更和行为学研究的不断深入,加之不同的学者界定各种生活方式时的依据不同,因此,前人的统计结果中势必存在一些偏差,这无疑会影响到昆虫真社会性起源和进化方面的研究,所以极有必要对隧蜂亚科中营真社会性生活方式的种类作进一步的确认。

根据作者所掌握的文献资料^[9-61],在前人研究结果的基础上,作者重新对隧蜂亚科中营真社会性生活方式的种类作了进一步的确认,现将隧蜂亚科中真社会性生活方式的分布格局

进行汇总, 结果如表 1 所示。

表 1 真社会性生活方式在隧蜂亚科中的
分布格局一览表

Halictini (隧蜂族)

Halictus/Argalictus: *H. cochlearitarsis*, *H. fulvipes*, *H. resurgens*, *H. scabiosa*, *H. senilis*, *H. sexanctus*.

/Monilapis: *H. compressus*, *H. patellatus*, *H. saji*, *H. simplex*,

/Nealictus: *H. fainosus*,

/Odontalictus: *H. ligatus*, *H. poeyi*,

/Ramalictus: *H. laisignatus*

/Protohalictus: *H. rubicaudus*,

/Seladonia: *H. aearius*, *H. confusus*, *H. gemmeus*, *H. hesperus*, *H. jucundus*, *H. kessleri*, *H. laeä*, *H. lucidipennis*, *H. lutescens*, *H. sardonius*, *H. semitectus*, *H. smaragdulus*, *H. subauratus*, *H. tripartitus*, *H. tumulorum*, *H. vivinus*,

/Tythallictus: *H. constrictus*, *H. maculatus*, *H. palustris*,

Lasioglossum /Dialictus: *L. breddi*, *L. cressonii*, *L. coeruleum*, *L. exiguum*, *L. guaruanae*, *L. imitatus*, *L. laevisimum*, *L. lineatulus*, *L. pilosum*, *L. problematicum*, *L. rohwei*, *L. seabrai*, *L. umbripennis*, *L. versatum*, *L. zephyrum*,

/Eurylaeus: *L. affine*, *L. anguligularis*, *L. albipes*, *L. aristatus*, *L. baleicum*, *L. boreale*, *L. calceatum*, *L. cinctipes*, *L. comagenense*, *L. cooleyi*, *L. dualis*, *L. duplex*, *L. fratellum*, *L. glabriusculum*, *L. interruptum*, *L. laticeps*, *L. leucopus*, *L. lineare*, *L. malachurum*, *L. marginatum*, *L. morio*, *L. nigripes*, *L. paxillum*, *L. politum*, *L. sexstrigatum*, *L. subtipicum*, *L. trichopygum*, *L. truncatum*,

/Lasioglossum s. str.: *L. aegyptiellum*,

Augochlorini (缘隧蜂族)

Augochlora / A. nominata,

Augochlorella / A. persimilis,
A. striata,

Augochloopsis / A. iris,
Pereirapis / P. semiauratus,

由表 1 的汇总结果来看, 目前隧蜂亚科中营真社会性生活方式的种类共计 83 种, 其中 14 种生活方式具多态性(种名带下划线者); 从属级水平来看, 隧蜂亚科中营真社会性生活方式的种类仅在隧蜂族的 *Halictus*, *Lasioglossum* 和缘隧蜂族的 *Augochlora*, *Augochlorella*, *Augochloopsis*, *Pereirapis* 中存在。

参 考 文 献

- 1 Pesenko Y. A., Banaszak J., Radchenko V. G., Cierznak T. Bees of the Family Halictidae (Excluding Sphecoidea) of Poland: Taxonomy, Ecology, Bionomics. Poland: Bydgoszcz Press, 2000. 348.
- 2 Danforth B. N. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, **99**(1): 286~290
- 3 Pesenko Yu. A., Radchenko V. G. In: Gerstmeier R., Scherer G. (ed.), *Verhandlungen des 14. Intern. Symp. über Entomofaun. in Mitteleuropa* (4~9. Sep. 1994, München). Gerny: München Press, 1996. 310~317.
- 4 Michener C. D. *The Bees of the World*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, 2000. 913.
- 5 Noll J. Z. *Morph. Ökol. Tiere*, 1931, **23**: 285~368
- 6 Sakagami S. F., Okasawa T. *Kontyû*, 1985, **53**(4): 645~651.
- 7 Radchenko V. G. *Eusocial Colonies of Halictine Bees* (Hymenoptera, Halictidae, Halictinae). Kiev: Academiya Nauk Ukraina, Institut Zoologii, 1993. 60.
- 8 Danforth, B. N., Eickwort G. C. In: Crespi B., Choe J. C. (eds.), *Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids*. London: Cambridge University Press, 1997. 270~292.
- 9 Batra S. W. T. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 1966, **46**(10): 359~423.
- 10 Batra S. W. T. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1968, **41**(1): 120~133.
- 11 Batra S. W. T. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1987, **60**(1): 100~108.
- 12 Breed M. D. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1975, **48**(1): 64~80.
- 13 Brooks R. W., Roubik D. W. *Sociobiology*, 1982, **7**(3): 263~282.
- 14 Buckle G. R. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1984, **57**(1): 1~6
- 15 Carman G. M., Packer L. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1996 (suppl.), **69**(4): 168~176.
- 16 Coelho B. W. T. *Insectes Soc.*, 2002, **49**(2): 181~190.
- 17 Cronin A. L., Hirata M. *Insectes Soc.*, 2003, **50**(3): 379~386.
- 18 Danforth B. N., Conway L., Shuqing J. *Syst. Biol.*, 2003, **52**(1): 23~36
- 19 Danforth B. N., Mitchell P. L., Packer L. *Ann. Entomol.*

- Soc. Amer., 1998, **91**(4): 387~ 391.
- 20 Dum M., Mitchell P. L., Packer L. *Can. J. Zool.*, 1998, **76**(12): 2 207~ 2 213.
- 21 Eickwort G. C. *Par Pacific Entomol.*, 1985, **61**(2): 122~ 137.
- 22 Eickwort G. C. *Florida Entomol.*, 1986, **69**(4): 742~ 754
- 23 Eickwort G. C., Eickwort J. M., Gordon J., Eickwort M. A. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1996, **38**(4): 227~ 233
- 24 Eickwort G. C., Eickwort K. R. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1972, **45**(1): 18~ 45.
- 25 Field J. *Insectes Soc.*, 1996, **43**(2): 167~ 182.
- 26 Grozdanić S. *Glasn. Srp. Acad. Nauka*, 1969, **32**: 9~ 24
- 27 Grozdanić S., Mučalića Z. *Arch. Biol. Nauka*, 1968, **20**: 9~ 10.
- 28 Hogendoom K., Leys R. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1997, **70**(4): 347~ 352.
- 29 Knerer G. *Naturwissenschaften*, 1980, **67**(3): 133~ 135
- 30 Knerer G. *Zool. Anz.*, 1981, **206**(1/2): 1~ 10.
- 31 Knerer G. *Zool. Anz.*, 1983, **211**(3/4): 177~ 186.
- 32 Knerer G., Atwood C. E. *Canad. Entomol.*, 1964, **96**(7): 957~ 962.
- 33 Kukuk P. F., May B. *Insectes Soc.*, 1991, **38**(2): 171~ 189
- 34 Michener C. D. *The Social Behavior of the Bees*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 1974. 404.
- 35 Michener C. D., Wille A. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 1961, **42**(11): 1 124~ 1 202.
- 36 Michener C. D., Breed M. D., Bell W. J. *Rev. Biol. Trop.*, 1979, **27**(1): 13~ 34.
- 37 Miyanaga R., Maeta Y., Sakagami S. F. *Insectes Soc.*, 1999, **46**(3): 224~ 232.
- 38 Mueller U. G. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1996, **69**(4): suppl., 116~ 138.
- 39 Ordway E. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1966, **39**(2): 270~ 313.
- 40 Packer L. *Insectes Soc.*, 1983, **30**(4): 367~ 375.
- 41 Packer L. *Par Pacific Entomol.*, 1985, **61**(4): 291~ 298.
- 42 Packer L. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1990, **27**(5): 339~ 344.
- 43 Packer L. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1991, **29**(3): 153~ 160.
- 44 Packer L. *Canad. J. Zool.*, 1992, **70**(9): 1 767~ 1 774.
- 45 Packer L., Owen R. E. *Canad. Entomol.*, 1989, **121**(6): 431~ 438.
- 46 Packer L., Owen R. E. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994, **34**(1): 1~ 10.
- 47 Packer L., Simpson B., Lockerbie C., Jessome W. *Canad. J. Zool.*, 1989, **67**(12): 2864~ 2870.
- 48 Plateaux Quénu C., Plateaux L., Packer L. *Insectes Soc.*, 2000, **47**(3): 263~ 270.
- 49 Richards M. H. *Insectes Soc.*, 1994, **41**(3): 315~ 325.
- 50 Richards M. H. *Canad. J. Zool.*, 2000, **78**: 1 259~ 1 266.
- 51 Richards M. H. *Canad. J. Zool.*, 2001, **79**: 2 210~ 2 220.
- 52 Richards M. H., Packer L. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994, **34**(6): 385~ 391.
- 53 Sakagami S. F., Fukuda H. *Res. Popul. Ecol.*, 1989, **31**(1): 139~ 151.
- 54 Sakagami S. F., Hirashima Y., Maeta Y., Matsumura T. *Esakia*, 1982, **19**: 161~ 176.
- 55 Sakagami S. F., Miyanaga R., Maeta Y. *Bull. Fac. Agr. Shimane Univ.*, 1994, **28**: 5~ 21.
- 56 Sakagami S. F., Munakata M. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 1972 (VI) **18**: 411~ 439.
- 57 Singh A., Tivari, V. K. *J. Adv. Zool.*, 1988, **9**(1): 74~ 75.
- 58 Soucy S. L. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 2002, **95**(1): 57~ 65.
- 59 Stockhammer K. A. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 1967, **40**(2): 177~ 189
- 60 Vasić, Z. *Bull. Mus. National Hist. Nat.*, (B) (Beograd), 1966, **21**: 103~ 118.
- 61 Von der Heidi A. *Drosera*, 1992, (2): 171~ 188
- 62 Wille A., Orozco E. *Rev. Biol. Trop.*, 1970, **17**(2): 199~ 245.
- 63 Yanega D. *Insectes Soc.*, 1993, **40**(2): 169~ 180.

封面照片

暇夷翠雀蚜 *Delphiniobium yezoense* Miyazaki

蚜虫类 Aphidinea 是同翅目昆虫中一个较大的类群,世界已知 4 500 余种,我国有 1 000 余种。成虫体长约 0.5~ 7.5 mm,多为 1.0~ 4.0 mm。体多椭圆形,体色丰富。吸食植物汁液。具有复杂多样的生活周期、孤雌生殖、多型现象、转主寄生、分泌蜜露、蚁访等特性,绝大多数是农林牧业的重要害虫。

本期封面照片为暇夷翠雀蚜 *Delphiniobium yezoense* Miyazaki,隶属于蚜科 Aphididae 长管蚜亚科 Macrosiphinae 翠雀蚜属 *Delphiniobium*。活体桔红色、桃红色及淡黄色,附肢黑色。寄主植物为毛茛属 (*Ranunculus*)、乌头属 (*Aconitum*) 植物。在寄主植物的嫩茎上取食。分布于我国的河北、四川;以及日本等地。

方燕 乔格侠(中国科学院动物研究所)