

# 壳斗科三种植物种子大小对昆虫寄生及种子存活率的影响

胡兴华<sup>1,2</sup>, 陈小勇<sup>1</sup>

(1. 华东师范大学 环境科学系, 上海 200062; 2. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

**摘要:** 种子内的寄生昆虫可以严重影响种子的发育、损害种子活力。种子足余策略理论认为大种子有利于抵御和适应昆虫寄生取食,但动物最优觅食理论推测,大种子更易遭受昆虫寄生。为对这两种对立观点进行验证,本实验以青冈、苦槠和麻栎各2个种群种子为材料,对昆虫寄生与完好种子间的体积和萌发率进行比较,并对寄生种子萌发率与种子体积的关系进行了分析。结果显示:(1)在6个种群种子中,只有松阳麻栎和青冈种群的寄生种子体积大于完好种子,其余4个种群的寄生种子体积小于完好种子,但这种差异不显著;(2)所有寄生种子的整体萌发率(18%)显著低于完好种子(45.66%)( $P < 0.001$ ),在不同种群内,寄生种子的萌发率也分别显著低于完好种子。(3)比较同种植物体积差异显著的寄生种子的萌发率发现,大种子总比小种子具有更高的萌发率,但差异不显著;在不同植物的寄生种子间比较时,体积最大的麻栎种子萌发率显著高于体积较小的青冈和苦槠种子。研究结果表明,象虫在种子上产卵时,对大种子没有选择偏好,在昆虫寄生取食严重损害种子活力的压力下,大种子比小种子具有更强的耐受力。

**关键词:** 最优觅食理论; 种子进化; 种子萌发; 种子足余策略; 种子体积

**中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2012)02-0208-06

## Effects of seed size on the survival of insect-infested acorns in three oak species

HU Xing-Hua<sup>1,2</sup>, CHEN Xiao-Yong<sup>1</sup>

(1. Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

**Abstract:** Endogenous parasitizing insects greatly affect the development and survival of seeds. Seed satiation hypothesis propose that large seeds always survive better from insect infestation than small seeds, but animal optimal foraging theory suggests that large seeds may be infested by insect at a higher rate. Our objective was to test which one of the two conflicting hypotheses was actually in conformity with the seed adaptive strategy against insect parasitism in three oak species. Seeds of three oak species, *Quercus glauca*, *Castanopsis sclerophylla* and *Q. acutissima* were collected as study materials from Hangzhou city and Songyang county of Zhejiang, an eastern province of China. The size and germination rate of infested and sound seeds were studied for each species, and the relationship between germination rates and seed size of infested and non-infested seeds were examined within species and between species. The results showed that: (i) the sizes of infested seeds of *Q. acutissima* and *Q. glauca* were insignificantly larger than those of sound seeds in populations from Songyang, but were insignificantly smaller in other 4 populations; (ii) germination rate of infested seeds was signifi-

① 收稿日期: 2011-12-23 修回日期: 2012-02-28

基金项目: 国家自然科学基金(30970430)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(30970430)]

作者简介: 胡兴华(1974-),男,广西南丹县人,博士研究生,助理研究员,从事动植物关系及生物多样性保育研究,(E-mail)huxh773@163.com。

cantly lower than that of sound seeds in each population of the three species; (iii) for infested seeds of each oak species, large sized seeds always had a higher germination rate than small sized seeds, but the difference in germination rate was not statistically significant. Infested seeds of *Q. acutissima*, the species with largest seed, had a significant higher germination rate than the other two species. The results suggested that the weevils do not have a preferences to oviposit on large seed, but large seeds might be more tolerant to insect parasitism.

**Key words:** optimal foraging theory; seed evolution; seed germination; seed satiation strategy; seed size

种子内昆虫寄生可以对种子的发育和存活造成严重危害(Crawley, 2000; Pulido & Diaz, 2005), 植物抵御和适应这种危害的机制一直是生态学与进化研究的重要内容(Janzen, 1971; Kuprewicz & Garcia-Robledo, 2010)。由于寄生昆虫的早期生长发育通常在单个种子内完成(Fox 等, 1996; Crawley, 2000), 近年来有研究(Crawley & Long, 1995; Moles & Westoby, 2006; Bonal 等, 2007)认为, 植物通过种子足余策略(Seed satiation strategy)适应种子内昆虫寄生。这种适应策略的植物通过增加种子体积, 使其胚乳可满足或超过昆虫的取食需求, 降低种胚被取食的概率, 即使种子被寄生, 多数仍有萌发能力(Dalling 等, 1997; Fukumoto & Kajimura, 2000)。所以, 与小种子相比, 大种子更有利于植物抵御和适应昆虫寄生(Mack, 1998)。但这种观点与动物最优觅食理论(Optimal foraging theory)的预期结果正好相反。最优觅食理论认为, 动物因取食最大化或者繁育健壮后代需要, 通常对较大的种子存在选择偏好(Stephens & Krebs, 1986; Mucunguzi, 1995)。昆虫选择大种子产卵, 可以使孵化的幼虫进食更多营养(Moegenburg, 1996; Bonal & Muñoz, 2009)。同时, 由于大种子需要更多的时间来完成生长发育, 暴露在取食昆虫面前的时间也更长, 增加了被取食的几率(Moles & Westoby, 2003), 所以, 与小种子相比, 大种子并不利于植物逃避动物取食的危害(Gómez, 2004)。针对这种互相矛盾的推论, 未见相关报道进行比较, 本文以实验对此进行验证。

壳斗科植物是亚热带常绿阔叶林优势树种, 多数植物的种子存在昆虫寄生现象, 鞘翅目象甲科象甲属(*Curculio*)昆虫是其中最常见的寄生类群之一(曹诚一, 1989)。壳斗科植物种子从母树脱落前, 象甲雌虫将卵产于种子内表皮(Gibson, 1969), 孵化出的幼虫靠啃食种子内部组织生长, 至老熟阶段, 咬破种皮钻出并入土越冬(Aoki 等, 2009), 因此, 其幼虫生长阶段对种子造成严重损害。本文选择华东地区常绿阔叶林常见的青冈(*Quercus glauca*, 又名 *Cy-*

*lobalanopsis glauca*)、麻栎(*Q. acutissima*)和苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)来研究种子体积大小对昆虫寄生的适应意义。研究重点是(1)象甲是否偏好选择大种子产卵;(2)象甲寄生取食对种子活力的影响;(3)寄生种子生存率与种子体积存在何种关系。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

2009年11月分别在浙江松阳县象溪镇南坑源(28°21'24.03" N, 119°34'36.61" E)和浙江杭州西湖区九溪(30°13'08.30" N, 120°06'44.94" E)采集青冈、苦槠和麻栎种群的种子, 采样点生境为次生林。在各采样点, 每种植物选择3株成年大树采种, 每树采集不同方位和高度枝条的种子共100粒, 然后将3株树种子混合装袋, 在两地点共采集3种植物6个种群的种子样品。

### 1.2 寄生种子判别

种子样品分别置于透明塑料盆内, 每3d观察是否有新的象甲幼虫从种子中钻出, 2009年11月26日第一只象甲幼虫出现, 最后一只幼虫出现于2010年3月17日。象甲幼虫从种子内钻出时, 咬破种皮并留下直径约1mm的圆形虫孔; 把出现这种虫孔的种子归为寄生种子, 而无虫孔的种子归为完好种子。

### 1.3 种子体积计算

先通过种子排水质量—体积转换法获得20粒种子的体积( $V_s$ ), 然后以这批种子的体积对长度( $L_s$ )和直径( $D_s$ )作回归方程拟合, 得回归方程:  

$$V_s = 0.65(D_s/2)^2 L_s, (R^2 = 0.98)$$

在6份种子样品中分别随机取出各自的寄生种子和完好种子各50粒, 以游标卡尺测量长度和直径, 代入上式计算体积。

### 1.4 种子萌发

2010年3月底, 将每袋种子中进行了体积计算的寄生和完好种子各50粒, 在铺垫吸水纸的塑料盘上萌发, 适时洒水保持吸水纸湿润。2010年5月底

统计种子萌发率,参照 Weckerly 等(1989)以及 Furukumoto & Kajimura(2000)的处理方法,只要种子的胚根长出种皮外,即将该种子计为萌发。鉴于实验前的预分析发现每种植物两个地理种群间的寄生种子在体积上差异显著,研究将每种植物不同地理种群的取食种子设为一对处理,共 3 对处理,通过比较各对处理内大种子组与小种子组的萌发率差异,以及不同植物间的寄生种子萌发率差异来探讨种子体积大小与耐受昆虫寄生能力的关系。

### 1.5 数据分析

以二项分布检验分析 3 种植物寄生种子与完整种子的萌发率差异;以独立样本 t 检验分析寄生种子与完整种子体积差异,以及植物种内和种间寄生种子的体积差异,以卡方检验和 Fisher 检验分析寄

生种子的萌发率差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 寄生种子与完好种子的体积比较

在 6 个种群种子中,只有松阳的麻栎和青冈种群的寄生种子平均值大于完好种子,但差异均不显著( $P$  值分别为 0.310 与 0.107)。其余种群分别为:杭州麻栎寄生种子小于完好种子( $P=0.482$ ),杭州青冈寄生种子小于完好种子( $P=0.573$ ),杭州苦槠寄生种子小于完好种子( $P=0.584$ ),而松阳苦槠寄生种子也小于完好种子( $P=0.911$ )(图 1)。除平均值差异不显著之外,3 种植物寄生种子与完好种子大小的中位数也很接近(图 1)。

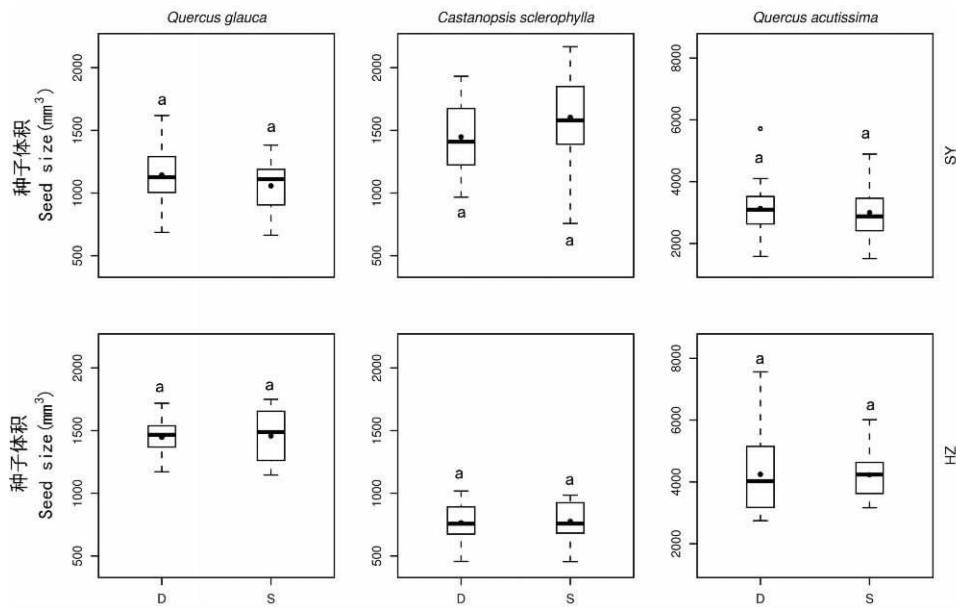


图 1 3 种植物取食种子与完整种子体积大小比较 D. 寄生种子; S. 完整种子; SY. 松阳种群种子; HZ. 杭州种群种子。下同。箱线图中横线指示种子体积平均值,实心圆点指示种子体积中位数;有相同字母的箱形图差异不显著( $P>0.05$ )。

Fig. 1 Seed sizes of sound and infested seeds of three oak species D. Infested seeds; S. Sound seeds; SY. Seeds collected from Songyang; HZ. Seeds collected from Hangzhou. The same below. The horizontal line in the boxplots indicate the mean value of seed size, black spots indicate the median of seed size; boxplots with the same letter are not significantly different( $P>0.05$ ).

### 2.2 寄生种子与完好种子的萌发率

从 3 种植物种子整体而言,寄生种子萌发率(18%)显著低于完好种子(45.66%)( $P<0.001$ )。3 种植物的萌发率分别是:松阳象溪和杭州九溪青冈种群的寄生种子萌发率分别为 4%和 12%,显著低于其完好种子的 26%和 30%( $P$  值分别小于 0.001 和 0.01);松阳和杭州九溪苦槠种群的寄生种子萌发率分别为 12%和 6%,显著低于完好种子的 40%和 32%( $P$  值均小于 0.001);松阳和杭州麻栎

种群的寄生种子萌发率分别为 34%和 40%,也显著低于完好种子的 50%和 96%( $P$  值分别小于 0.05 和 0.001)(图 2)。

### 2.3 寄生种子萌发率与体积关系

每种植物不同地理种群寄生种子的平均体积间存在显著差异,其中,杭州青冈大于松阳青冈( $P<0.001$ ),松阳苦槠大于杭州苦槠( $P<0.001$ ),杭州麻栎大于松阳麻栎( $P<0.05$ )(图 3)。寄生种子的萌发率明显受种子体积大小影响,同一物种内,体积

大的种子萌发率总是相对较高,但差异不显著,如杭州青冈萌发率(12%)高于松阳青冈(4%)( $P=0.269$ );松阳苦槠萌发率(12%)高于杭州苦槠(6%)( $P=0.487$ );杭州麻栎萌发率(40%)高于松阳麻栎

(34%)( $P=0.534$ )(图3)。三种植物中,麻栎的寄生种子的平均体积最大,其寄生种子萌发率(37%)显著高于体积较小的青冈(8%)( $P<0.001$ )和苦槠(9%)( $P<0.001$ )的被寄生种子(图4)。

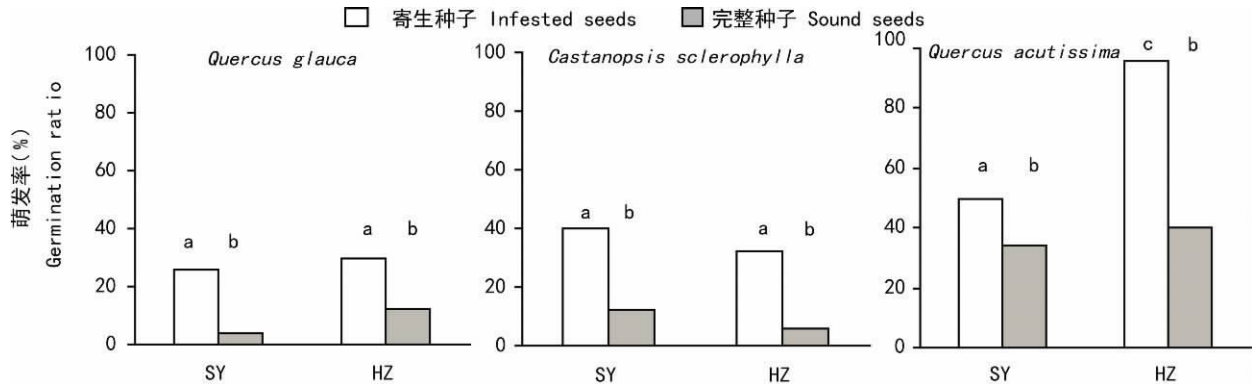


图2 3种植物完整种子与寄生种子萌发率

Fig. 2 Germination proportion of sound seeds and infested seeds of three oak species

有相同字母的柱形图差异不显著( $P>0.05$ )

Bars with the same letter are not significantly different( $P>0.05$ )

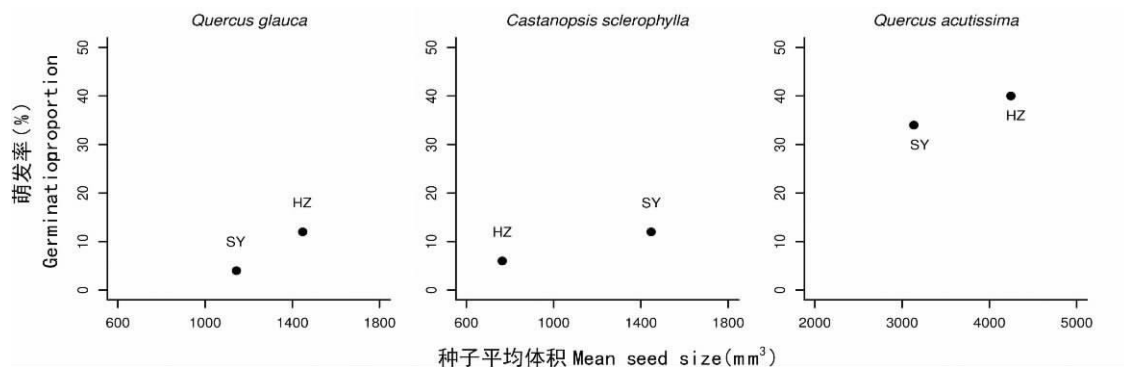


图3 3种植物寄生种子萌发率与体积的关系

Fig. 3 Relationship between seed size and germination of infested seeds of three oak species

### 3 结论与讨论

在寄生象甲的生活史中,幼虫体重是影响其适合度的关键因素,壮实的幼虫不仅在越冬休眠期具有更高的存活率,而且羽化成虫的体型更加健硕,在觅偶竞争中占据优势(Reitz & Adler, 1995; Desouhant 等, 2000)。因此,象甲幼龄虫有生长到潜在最大体重的趋势(Bonal & Muñoz, 2009)。从最优觅食理论和足余策略理论分析,保证象甲幼虫充分生长的营养来源有两种可能的方式,第一种是雌虫依据种子表型进行选择,直接将卵产在大种子里;第二种是随机在种

子上产卵,产在大种子内的孵化成幼虫后得到充分生长(Bonal & Muñoz, 2009),但产在小种子内的因营养不足生长受到限制(Bonal & Muñoz, 2008)。象虫获取营养方式不同,寄生种子与完好种子的体积比较结果也随之而异。如果象虫按最优觅食原则选择种子产卵,寄生种子就会比完好种子具有更大的体积;另一种方式下,即象虫在种子上随机产卵,则寄生种子与完好种子体积应该不存在显著差异。

本研究对寄生种子与完好种子的体积进行比较,发现并不存在前者大于后者的规律,这从体积平均值比较和样本独立性检验中得到明确的表现。首先,除了2个种群(松阳的麻栎和青冈)出现寄生种子平均

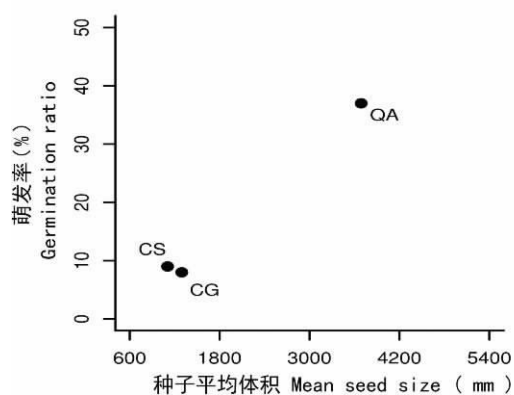


图4 麻栎、苦槠和青冈寄生种子体积及萌发率比较  
CG. 青冈; CS. 苦槠; QA. 麻栎。

Fig. 4 Size and germination of infested seeds of *Quercus glauca*, *Q. acutissima* and *Castanopsis sclerophylla*—CG. *Quercus glauca*; CS. *Castanopsis sclerophylla*; QA. *Quercus acutissima*.

体积大于完好种子外,其余4个种群中均为寄生种子小于完好种子(图1);其次,独立样本检验揭示,所有种群中,寄生种子与完好种子的体积没有显著差异。其他壳斗科植物中的研究也有相似结果,于晓东等(2001)研究辽东栎(*Quercus liaotungensis*)种子受昆虫寄生取食格局时,发现寄生种子平均体积并没有大于完好种子;非壳斗科植物中同样未发现昆虫取食与种子大小间的显著正相关关系(Moles等,2003)。由此看来,象虫在种子上产卵时,可能并不存在对大种子的选择偏好。

种子萌发实验的结果显示,昆虫寄生对种子活力造成严重损害,但体积差异显著的种子受影响程度不同。一方面,种子被象虫寄生取食后,萌发率大幅下降。图2显示,3种植物中,每种植物2个种群寄生种子的萌发率显著低于完好种子,说明被象虫寄生后,相当数量的种子已经损及种胚,致使萌发力丧失。对其他植物的研究(Burgos等,2008)也发现昆虫寄生能显著降低种子萌发率,严重的甚至引起幼苗更新失败的现象(Kaye,1999;Weekly等,2010)。另一方面,在寄生种子中,大种子处理组比小种子处理组维持着相对较高的萌发率。从图3可知,物种内体积差异显著的寄生种子,体积大的总是具有相对高的萌发率,尽管这种萌发率差异在统计上未达到显著水平,但3种植物一致的生物学特性显示了一种清晰的趋势,即大种子比小种子具有更高的幸存率。物种间比较的结果进一步证明这种趋势的存在,图4显示,麻栎寄生种子在3物种中体积最大,相应地也具有最高

的萌发率,且与青冈和苦槠比较时差异达到显著水平。被昆虫寄生后,物种内的大种子比小种子具有更高幸存率的现象也在其他研究(Dalling等,1997;Mack,1998)中报道,还有一些研究(Espelta等,2009;Xiao等,2007)则发现种子较大的物种比小种子物种具有更高的幸存率。本研究中,体积差异显著的同种植物的寄生种子萌发率差异不显著的原因,可能与大小种子分组的方式有关。按体积平均值差异划分的大种子和小种子组间,难免有部分种子的体积相同或相近,可能因此降低了两组种子萌发率的差异程度。总体来说,昆虫寄生对种子造成很大生存压力,当种子体积较大时对这种危害有较强的耐受力。

综上所述,本研究没有检测到寄生种子普遍大于完好种子的现象,表明象虫不太可能偏好选择大种子产卵,初步认为象虫在种子内寄生取食的过程并不遵循最优觅食原则。研究同时发现,种子的体积大小明显影响其耐受昆虫寄生的能力,无论是物种内还是物种间的种子体积变异都会导致种子幸存率的变化,这种变化在种间比较时体现得尤为强烈。据此,初步推断植物适应象虫寄生取食的机制中存在足余策略,是植物与象虫长期适应进化的结果。由于没有检测象甲种类和幼虫体重,所以本研究无法对种子体积与象甲幼虫体重增长的关系进行探讨,这有待于今后进一步的研究进行验证。

致谢 华东师范大学蒋凯、刘敏和童鑫等同学协助完成野外种子采集工作,松阳县林业局为采集当地种子提供帮助,在此一并致谢。

#### 参考文献:

- 曹诚一. 1989. 中国壳斗科树木害虫[M]. 昆明:云南科技出版社:62—68
- Aoki K, Kato M, Murakami N. 2009. Phylogeographical patterns of a generalist acorn weevil: insight into the biogeographical history of broadleaved deciduous and evergreen forests[J]. *BMC Evolutionary Biology*, **9**:103
- Bonal R, Muñoz A. 2008. Seed growth suppression constrains the growth of seed parasites: premature acorn abscission reduces *Curculio elephas* larval size[J]. *Ecol Entomol*, **33**:31—36
- Bonal R, Muñoz A. 2009. Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio larvae* [J]. *Ecol Entomol*, **34**:304—309
- Bonal R, Muñoz A, Díaz M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels [J]. *Evol Ecol*, **21**:367—380
- Burgos A, Grez AA, Bustamante RO. 2008. Seed production, predispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile[J].

