



肖瑞迪, 张智英, 李维, 杨柳, 陈小兰, 赵倩倩, 周廷予, 苏文华. 温度及种子含水量对剪枝栎实象和青冈象卵发育的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (3): 737–744.

## 温度及种子含水量对剪枝栎实象和青冈象卵发育的影响

肖瑞迪<sup>1</sup>, 张智英<sup>1\*</sup>, 李 维<sup>1</sup>, 杨 柳<sup>2</sup>, 陈小兰<sup>2</sup>,  
赵倩倩<sup>1</sup>, 周廷予<sup>1</sup>, 苏文华<sup>1</sup>

(1. 云南大学生态学与环境学院, 昆明 650500; 2. 云南大学生命科学学院, 昆明 650500)

**摘要:** 剪枝栎实象 *Mechoris ursulu* 和青冈象 *Curculio megadens* 是危害多种壳斗科植物坚果的重要害虫, 在长期与寄主的相互作用中已进化出相应的反防御策略。了解两种象甲与植物间的相互关系, 可有助于对其进行科学防治。本文通过温度等因子对具有相近生态位的剪枝栎实象和青冈象卵发育影响的比较研究, 探讨产卵于寄主组织内的两种象甲卵期与植物防御的相互关系及青冈象的适应进化策略。结果显示, 温度对剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期有显著影响。在 15 ~ 30℃ 内, 两种象甲卵的发育历期逐渐缩短, 发育速率加快; 相同温度下青冈象卵的历期比剪枝栎实象长。温度对剪枝栎实象和青冈象卵的存活有显著影响。在 15 ~ 25℃ 内, 两种象甲卵的存活率逐渐增高; 相同温度下剪枝栎实象卵的存活率高于青冈象卵的存活率。种子含水量对两种象甲卵的历期及存活率无显著影响, 但相同含水量下剪枝栎实象卵的存活率高于青冈象卵的存活率。青冈象卵及卵室均明显小于剪枝栎实象, 其卵的大小为 0.0836 mm<sup>3</sup>, 卵室为 0.4650 mm<sup>3</sup>; 剪枝栎实象卵的大小为 0.2368 mm<sup>3</sup>, 卵室为 3.9589 mm<sup>3</sup>。研究结果可为进一步探讨两种象甲与寄主植物的相互关系及青冈象的适应进化奠定理论基础。

**关键词:** 剪枝栎实象; 青冈象; 卵历期; 温度; 昆虫与植物相互关系; 植物防御; 适应进化

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 03-0737-08

## Effect of temperature and seed water content on egg development of *Mechoris ursulu* and *Curculio megadens*

XIAO Ru-Di<sup>1</sup>, ZHANG Zhi-Ying<sup>1\*</sup>, LI Wei<sup>1</sup>, YANG Liu<sup>2</sup>, CHEN Xiao-Lan<sup>2</sup>, ZHAO Qian-Qian<sup>1</sup>, ZHOU Ting-Yu<sup>1</sup>, SU Wen-Hua<sup>1</sup> (1. School of Ecology and Environmental, Yunnan University, Kunming 650500, China; 2. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650500, China)

**Abstract:** *Mechoris ursulus* and *Curculio megadens* are important pests of many plants nuts of Fagaceae and damage their nuts. They have evolved anti-defense strategies during long-term interaction with their hosts. It is basic for effectively controlling weevils to understand their relationship with the plants. We made the comparative study that temperature and other factors affected growth and development of eggs of *M. ursulus* and *C. megadens* which are similar ecological niche in order to discover the relationship between their eggs developmental period in host tissues and their hosts defense as well as the adaptive evolutionary strategies of *C. megadens*. The results showed that temperature significantly affected egg developmental period of two weevils. In the range of 15 ~ 30℃, their egg development periods gradually

基金项目: 国家自然科学基金 (31960221, 30960061)

作者简介: 肖瑞迪, 女, 1994 年生, 云南玉溪人, 硕士研究生, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: 18214179109@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence: 张智英, 女, 博士, 教授, 研究方向为昆虫生态学, E-mail: zhyzhang@ynu.edu.cn

收稿日期 Received: 2020-04-09; 接受日期 Accepted: 2020-05-29

reduced and was the shortest at 30°C and egg development rate speeded up and was the fastest at 30°C; and egg developmental period of *C. megadens* was longer than one of *M. ursulus* at the same temperature. Temperature also significantly affected egg survival rate of the two weevils. In the range of 15 ~ 25°C, egg survival rate of the two weevils increased gradually and egg survival rate of *M. ursulus* was higher than one of *C. megadens* at same temperature. Seed's water content did not significantly affect developmental period and survival rate of two weevils' egg, and however the egg survival rate of *M. ursulus* was higher than one of *C. megadens* at the same water content. The egg and egg chamber of *C. megadens* were obviously smaller than ones of *M. ursulus*. The egg and egg chamber of *C. megadens* were 0.0836 mm<sup>3</sup> and 0.4650 mm<sup>3</sup>, respectively, and those of *M. ursulus* were 0.2368 mm<sup>3</sup> and 3.9589 mm<sup>3</sup>. The results could provide some theoretic implications for the further study of the relationship between the two weevils and their host plants and the adaptive evolution of *C. megadens*.

**Key words:** *Mechorhis ursulus*; *Curculio megadens*; egg developmental period; temperature; relationships between insects and plants; plant defense; adaptive evolution

植食性昆虫与植物的相互关系, 不仅表现在成虫及幼虫取食阶段, 还反映在成虫产卵及卵发育时期。产卵是昆虫维持种群, 繁衍后代的关键环节, 它关系到后代的发育和存活。大多数植食性昆虫选择在寄主的表面产卵 (Hilker and Meiners, 2011), 少数产卵于植物组织中 (李永福等, 2015)。在长期的相互作用共同进化中, 植物对产卵于体表的昆虫演化出一系列防御特性, 如形成刺、毛及次生代谢物质等, 阻碍昆虫产卵 (Shapiro, 1981; 吴文伟等, 2002; 常金华等, 2004; 唐宇翀等, 2010); 着卵部位形成肿瘤或产卵部位周围叶片组织坏死, 造成卵脱落 (Berdnikov *et al.*, 1992; Doss *et al.*, 2000)。而针对植物对产于组织内的卵产生的防御反应报道较少 (崔丽婷, 2017)。

象甲属鞘翅目 Coleoptera 象甲总科 Curculionoidea, 为植食性昆虫。大部分种类的象甲产卵时用喙在产卵部位钻孔, 再利用喙将卵送入植物组织中, 其被认为是成功进化的一项关键创新 (Anderson, 1995; Oberprieler *et al.*, 2007)。将卵产于寄主组织内有助于初孵幼虫获取食物, 躲避天敌侵害, 减少降雨、风吹、日晒等气候因子的影响, 从而提高卵的存活率 (Hilker and Meiners, 2011)。在进行剪枝栎实象 *Mechoris ursulu* (鞘翅目: 卷叶象甲科) 雌虫产卵前后剪断产卵果枝的独特产卵行为研究时发现, 如果由于阻止雌虫的剪枝行为, 卵直接产在活的壳斗科 Fagaceae 寄主植物种子中, 则因产卵损伤寄主植物种子的组织, 诱导了寄主的防御反应。最明显的表现就是在卵室部位形成愈伤组织 (图 1), 使大部分的

卵被挤压致死。而与剪枝栎实象同寄主且同样危害种子的象甲科 Curculionidae 青冈象 *Curculio megadens*, 雌虫产卵时没有剪枝行为, 可直接将卵产于活的寄主种子中。为了弄清青冈象能在活的寄主植物中产卵的机制, 了解它是如何避免寄主植物愈伤组织对卵的影响, 有必要对这两个生态位相近的象甲进行生物生态学等特性的比较研究。前期研究发现, 剪枝栎实象产卵于寄主植物内是诱导寄主产生防御的关键, 而在植物与昆虫卵的相互作用中, 卵历期的长短及寄主形成愈伤组织的动态决定着卵的存活情况, 而卵发育历期及存

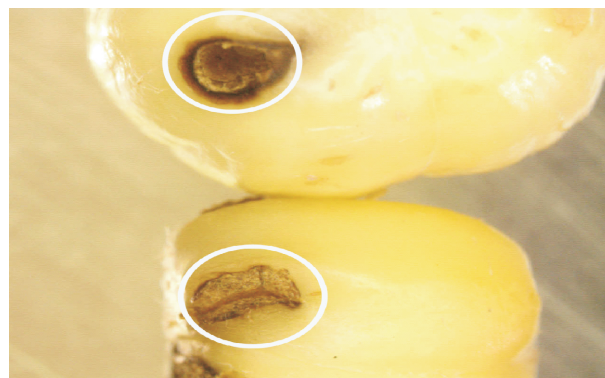


图 1 剪枝栎实象雌虫剪枝后在锥连栎坚果上自然产卵 (上) 与人为阻止剪枝后产卵 (下) 5 d 后卵室对比情况, 显示被人阻止剪枝后的坚果中卵室 (下) 被愈伤组织所填满

Fig. 1 The egg chamber (no callus, above) in a acorn of *Quercus franchetii* 5 days after female of *Mechoris ursulus* cut off fruit branch in natural oviposition was compared to one (filled callus, below) in same 5 days after the female was artificially prevented from cutting off fruit branch in oviposition

活率通常受温度、湿度及寄主含水量的影响。因此, 摸清两种象甲卵生长发育与温度等因子的关系, 对进一步分析寄主愈伤组织对卵的致死效应及青冈象如何避免寄主植物愈伤组织对卵的影响均有重要的理论意义。此外, 由于两种象甲均是危害许多种壳斗科植物种子的重要害虫, 摸清生态因子对两种象甲各虫态的影响, 均可为有效防治其危害提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

昆明植物园地处东经  $102^{\circ}41'$ , 北纬  $25^{\circ}1'$ , 海拔 1 980 m, 属于中亚热带内陆高原气候, 干湿季节分明, 冬春季低温干燥, 晴朗少雨, 日照充足, 春季多风; 夏季高温多湿, 雨量集中。年平均温度  $14.7^{\circ}\text{C}$ , 年平均降雨量为 1 006.5 mm, 平均相对湿度为 73%。土壤为典型的酸性红壤, pH 5.59, 有机质含量低 (龚洵等, 2003)。昆明植物园现有植物近 4 000 种, 设有 10 个专类植物区, 其中的壳斗科植物区, 种植有锥连栎 *Quercus franchetii*、麻栎 *Q. acutissima*、槲栎 *Q. aliena*、柞栎 *Q. mongolica* 和滇青冈 *Cyclobalanopsis glaucooides* 等众多壳斗科植物。

### 1.2 供试虫源

由于野外无法判断青冈象是否产卵, 本试验采取室内饲养的方法获取青冈象当天所产的卵。剪枝栎实象由于产卵前期长达 2–3 月, 室内饲养获取大量当天产的卵较难, 而野外由于成虫产卵前后具有剪断产卵果枝的行为, 便于识别。因此, 实验所用的卵均为野外采集。青冈象卵采集方法: 在昆明植物园收集受青冈象为害较严重的坚果, 分别放入盛有细泥土的容器中, 适时浇水以保持泥土湿度, 用尼龙网罩住容器, 待翌年成虫羽化出土后, 将成虫放入饲养笼内, 以 10% 蜂蜜水和清水饲养, 待雌虫开始产卵后, 每天放入新鲜的种子供其产卵, 当天解剖种子, 取出卵供实验用。剪枝栎实象卵采集方法: 从 8 月下旬剪枝栎实象雌虫开始一定规模产卵后, 在昆虫植物园锥连栎种植区, 每天收集剪枝栎实象当天产卵掉落地上的果枝, 解剖种子, 取出卵供实验用。

### 1.3 试验方法

#### 1.3.1 温度对剪枝栎实象和青冈象卵发育的影响

试验温度分别设置为 15、20、25、30 和

$35^{\circ}\text{C}$ , 无光照。将青冈象和剪枝栎实象当日产的卵分别置于装有滤纸直径为 9 cm 的培养皿中, 加灭菌水使滤纸相对含水量保持在 50% ~ 60%, 每个培养皿放 30 粒卵, 分别置于不同温度的培养箱内, 各处理 3 个重复。每天 9:00 和 16:00 观察 2 次, 并添加适量的水保持滤纸湿度。同时记录卵孵化日期和存活情况, 统计不同温度下两种象甲卵的发育历期、发育起点温度、有效积温及卵的存活率。

#### 1.3.2 含水量对剪枝栎实象和青冈象卵发育的影响

剪枝栎实象和青冈象的主要寄主植物是壳斗科的柞栎和锥连栎。两种植物坚果的含水量明显不同, 前期实验高温烘干测两种坚果的含水量, 110.36 g 新鲜柞栎测得绝对含水量为 49.02 g, 130.13 g 新鲜锥连栎测得绝对含水量为 21.23 g, 其寄主的含水量是否会影响卵的发育, 试验通过设置不同含水量的滤纸, 模拟不同的种子含水量, 研究对两种象甲卵发育的影响。试验含水量分别设置为 20%、40%、60% 和 80%, 温度为  $25^{\circ}\text{C}$ , 无光照。在直径为 9 cm 的培养皿中分别置入不同含水量的滤纸, 然后将当日产的青冈象和剪枝栎实象卵放于滤纸上, 每个培养皿放 30 粒卵, 置于温度为  $25^{\circ}\text{C}$  的培养箱内, 各处理 3 个重复。每天观察记录卵孵化及存活情况。统计不同含水量下两种象甲卵的发育历期、发育起点温度、有效积温及卵的存活率。

#### 1.3.3 剪枝栎实象和青冈象卵和卵室体积的测量

实验样地收集大量受两种象甲危害严重的坚果, 在解剖镜下解剖受虫害的坚果, 然后取出卵和卵室, 并在电镜下测量卵和卵室的体积, 各处理 30 个重复。按照公式计算: 体积  $V_1 = 4/3 * \pi r^3$  ( $r$  为半径) 或体积  $V_1 = 4/3 * \pi abh$  ( $a$  为长,  $b$  为宽,  $h$  为高)。统计和比较两种象甲卵和卵室的差异, 并从两种象甲卵和卵室的形态特征分析其适应和进化的意义。

### 1.4 数据处理

加权平均法求出各剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期 ( $N = \text{孵化日期} - \text{产卵日期}$ ), 用发育历期的倒数表示两虫卵的发育速率  $V$ , 根据有效积温法则, 采用回归直线法计算虫卵的发育起点温度和有效积温, 其公式如下:

$$V = \frac{1}{N}$$

$$K = N (T - C)$$

$$K = \frac{n \sum VT - \sum V \sum T}{n \sum V^2 - (\sum V)^2}$$

$$C = \frac{\sum V^2 \sum T - \sum V \sum VT}{n \sum V^2 - (\sum V)^2}$$

$$S_k = \sqrt{\frac{\sum (T - \bar{T})^2}{(n-2) \sum (V - \bar{V})^2}}$$

$$S_c = \sqrt{\frac{\sum (T - \bar{T})^2 \left( \frac{1}{n} + \frac{\bar{V}^2}{\sum (V - \bar{V})^2} \right)}{n-2}}$$

式中,  $n$  为试验中温度处理的组数;  $V$  为发育速率,  $N$  为象甲完成生长发育期所需的时间 (d);  $T$  为该期的平均温度;  $T$  为理论日均温度, 可由  $T' = C + KV$  计算而得;  $K$  为有效积温,  $S_k$  为有效积温的标准误;  $C$  为发育起点温度,  $S_c$  为发育起点温度的标准误。

采用 Excel 进行实验数据的整理, 然后用 SPSS 13.0 软件进行分析和显著性检验。采用单因素方差分析不同温度和含水量对卵的发育历期的显著差异性, 运用 Duncan 氏新复极差法进行多重比较分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同温度和种子含水量下剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期和发育速率

温度对剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期有显著影响 (表 1)。在 15 ~ 30℃ 温度范围内, 两象卵发育速率随温度的升高而明显加快, 发育历期缩短。但在 35℃ 时, 剪枝栎实象卵发育历期延长, 发育速率减慢, 而青冈象卵发育历期和发育速率均为 0, 其卵无法正常发育。当温度低于 30℃, 剪枝栎实象和青冈象卵的发育速率随温度降低而延长发育历期, 当温度高于 30℃, 剪枝栎实象和青冈象卵的发育速率随温度升高而延长发育历期, 甚至卵死亡。30℃ 为其最适发育温度, 两种象甲的卵发育速率最快, 发育历期最短。说明温度过高或过低, 对两种象甲的卵发育有抑制作用; 当温度适宜时, 对两种象甲的卵发育有促进作用。两种象甲在相同温度下, 发育速率和发育历期不同。除了 20℃ 外, 相同温度下剪枝栎实象的卵发育速率大于青冈象的卵发育速率, 剪枝栎实象卵的发育历期短于青冈象卵的发育历期。

表 1 不同温度下剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期和发育速率

Table 1 Eggs developmental period and developmental rate of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens* at different temperatures

| 温度 (℃)<br>Temperature | 剪枝栎实象 <i>Mechorhis ursulus</i>   |                                  | 青冈象 <i>Curculio megadens</i>     |                                  |
|-----------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
|                       | 发育历期 (d)<br>Developmental period | 发育速率 (1/d)<br>Developmental rate | 发育历期 (d)<br>Developmental period | 发育速率 (1/d)<br>Developmental rate |
| 15                    | 14.069 ± 0.93 d                  | 0.071 a                          | 15.130 ± 0.85 e                  | 0.066 b                          |
| 20                    | 9.606 ± 0.63 c                   | 0.104 b                          | 8.421 ± 0.41 d                   | 0.120 c                          |
| 25                    | 7.219 ± 1.00 b                   | 0.139 c                          | 7.328 ± 0.57 c                   | 0.134 d                          |
| 30                    | 4.620 ± 0.43 a                   | 0.216 d                          | 6.171 ± 0.47 b                   | 0.162 e                          |
| 35                    | 4.831 ± 0.17 a                   | 0.207 d                          | 0 a                              | 0 a                              |

注: 表中数据为 3 个重复平均值 ± 标准误。同列数据后不同小写字母表示  $P > 0.05$  水平差异显著。Note: Date in the table were mean ± SE. Date in the same column with different small letters in same column were significantly different at  $P > 0.05$ . The same below.

根据表 1 中不同温度下剪枝栎实象和青冈象卵的发育速率, 可求出发育速率  $V$  和温度  $T$  之间的线性回归方程: 剪枝栎实象的卵  $V = 0.008T - 0.052$ ,  $r = 0.957$ ; 青冈象的卵  $V = 0.0056T - 0.06$ ,  $r = 0.967$ 。在适宜的温度条件下, 剪枝栎实象和青冈象的发育速率和温度之间呈显著正相关 (表 2)。

不同含水量处理对剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期无显著差异 (表 3)。在含水量为 20% ~ 40% 内, 剪枝栎实象卵的发育历期随含水量的增大而缩短, 发育速率增大; 在含水量为 40% ~ 80% 内, 剪枝栎实象卵的发育历期随含水量的增大而延长, 发育速率减小。当含水量为 40% 时, 剪枝栎实象卵的发育历期最短, 发育速率最快, 故 40% 为其卵最适发育的种子含水量。

表 2 剪枝栎实象和青冈象卵的发育速率与温度的回归方程  
Table 2 Regression equations of the eggs development rate of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens* and temperatures

|                                   | 回归方程<br>Regression equations | 相关系数 (r)<br>Correlation coefficient |
|-----------------------------------|------------------------------|-------------------------------------|
| 剪枝栎实象<br><i>Mechorhis ursulus</i> | $V = 0.008T - 0.052$         | 0.957*                              |
| 青冈象<br><i>Curculio megadens</i>   | $V = 0.0056T - 0.006$        | 0.967*                              |

注: 表中同列数据后\* 表示  $P > 0.05$  水平差异显著。Note: Data in the same column with \* in same column were significantly different at  $P > 0.05$ .

在含水量为 40% ~ 60% 内, 青冈象卵的发育历期随含水量增大而延长, 发育速率减慢。在含水量为 60% ~ 80% 时, 青冈象卵的发育历期随含水量增大而缩短, 发育速率加快。在含水量为 20% 时, 青冈象卵的发育历期最短, 发育速率最快, 故 20% 为其卵最适发育的种子含水量。在相

同含水量时, 剪枝栎实象卵的发育历期均长于青冈象卵的发育历期, 其卵发育速率均小于青冈象卵的发育速率。实验结果显示, 含水量过高或过低, 剪枝栎实象卵的发育历期延长, 发育速率减慢, 而青冈象卵的发育随含水量的降低历期缩短, 发育速率加快。

2.2 剪枝栎实象和青冈象卵的发育起点温度和有效积温

根据有效积温法则, 可算出剪枝栎实象和青冈象卵的发育起点温度和有效积温 (表 4)。剪枝栎实象卵的发育起点温度是  $7.41 \pm 0.09^{\circ}\text{C}$ , 有效积温是  $119.33 \pm 20.25$  日·度。青冈象卵的发育起点温度是  $3.83 \pm 0.08^{\circ}\text{C}$ , 有效积温是  $154.45 \pm 26.93$  日·度。剪枝栎实象卵的发育起点温度大于青冈象卵的发育起点温度, 青冈象卵的发育起点温度较低, 说明其对温度的适应能力强。剪枝栎实象卵的有效积温小于青冈象卵的有效积温。根据发育起点温度和有效积温, 可建立发育历期预测式  $N = K / (T - C)$ 。

表 3 模拟不同含水量下剪枝栎实象和青冈象卵的发育历期和发育速率  
Table 3 Eggs developmental period and developmental rate of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens* at different simulated water contents

| 含水量 (%)<br>Water content | 剪枝栎实象 <i>Mechorhis ursulus</i>   |                                  | 青冈象 <i>Curculio megadens</i>     |                                  |
|--------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
|                          | 发育历期 (d)<br>Developmental period | 发育速率 (1/d)<br>Developmental rate | 发育历期 (d)<br>Developmental period | 发育速率 (1/d)<br>Developmental rate |
|                          |                                  |                                  |                                  |                                  |
| 20                       | $7.239 \pm 0.96$ a               | 0.138 a                          | $5.993 \pm 1.55$ a               | 0.167 a                          |
| 40                       | $6.600 \pm 1.04$ a               | 0.151 a                          | $6.557 \pm 1.07$ a               | 0.153 a                          |
| 60                       | $7.333 \pm 0.50$ a               | 0.136 a                          | $6.591 \pm 0.64$ a               | 0.152 a                          |
| 80                       | $8.149 \pm 0.74$ a               | 0.122 a                          | $6.397 \pm 0.81$ a               | 0.156 a                          |

表 4 剪枝栎实象和青冈象卵的发育起点温度和有效积温  
Table 4 Eggs developmental threshold temperature and effective accumulative temperature of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens*

|                                   | 发育起点温度 (°C)<br>Developmental threshold temperature | 有效积温 (日·度)<br>Effective accumulative temperature | 发育历期预测式<br>Developmental period prediction         |
|-----------------------------------|--|--|--|
| 剪枝栎实象<br><i>Mechorhis ursulus</i> | $7.41 \pm 0.09$                                    | $119.33 \pm 20.25$                               | $N = \frac{154.45 \pm 26.93}{T - (3.83 \pm 0.08)}$ |
| 青冈象<br><i>Curculio megadens</i>   | $3.83 \pm 0.08$                                    | $154.45 \pm 26.93$                               | $N = \frac{119.38 \pm 20.25}{T - (7.41 \pm 0.09)}$ |

### 2.3 不同温度和种子不同含水量下剪枝栎实象和青冈象卵的存活率

温度对剪枝栎实象和青冈象卵的存活率有显著影响(表5)。在15~25℃时,随着温度的上升,剪枝栎实象和青冈象卵的存活率逐渐增大;温度为25℃时,剪枝栎实象和青冈象卵的存活率最高。在30~35℃时,随着温度的上升,剪枝栎实象和青冈象卵的存活率逐渐减小。35℃时,青冈象的卵无法正常发育,其存活率为0,说明青冈象的卵在35℃下不能孵化。实验结果显示,温度过高或过低,对剪枝栎实象和青冈象卵的生长和发育有抑制作用,在相同温度下,剪枝栎实象卵的存活率高于青冈象卵的存活率。

表5 不同温度下剪枝栎实象和青冈象卵的存活率  
Table 5 Eggs survival rate of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens* at different temperatures

| 温度(℃)<br>Temperature | 卵存活率(%) Eggs survival rate        |                                 |
|----------------------|-----------------------------------|---------------------------------|
|                      | 剪枝栎实象<br><i>Mechorhis ursulus</i> | 青冈象<br><i>Curculio megadens</i> |
| 15                   | 34.72 a                           | 29.40 b                         |
| 20                   | 79.09 bc                          | 39.35 bc                        |
| 25                   | 92.97 c                           | 49.57 c                         |
| 30                   | 73.24 bc                          | 44.10 c                         |
| 35                   | 62.08 ab                          | 0 a                             |

注:表中数据为3个重复平均值。表中同列数据后不同小写字母表示 $P > 0.05$ 水平差异显著。Note: The data in the table were mean. Data in the same column with different small letters in same column were significantly different at  $P > 0.05$ . The same below.

模拟种子不同含水量对剪枝栎实象和青冈象卵的存活率无显著影响(表6)。在含水量20%~80%,剪枝栎实象卵的存活率分别为63.33%, 62.67%, 71.59%, 90.93%。结果显示除含水量40%外,剪枝栎实象卵的存活率随含水量增大而

增大。在含水量为80%时,剪枝栎实象卵的存活率高达90.93%。说明寄主含水量较高,有利于剪枝栎实象卵的存活。在含水量20%~80%,青冈象卵的存活率分别为22.18%, 22.32%, 16.37%, 29.13%。结果显示在含水量为20%~40%时,青冈象卵的存活率相近。在含水量为60%~80%时,随含水量增大,青冈象卵的存活率逐渐增大。说明寄主含水量较高,有助于提高青冈象卵的存活率。在相同含水量下,剪枝栎实象卵的存活率均大于青冈象卵的存活率。在含水量为80%时,剪枝栎实象和青冈象卵的存活率达到最大。说明寄主含水量越高,越有利于提高剪枝栎实象和青冈象卵的存活率。

表6 模拟不同含水量下剪枝栎实象和青冈象卵的存活率  
Table 6 Eggs survival rate of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens* at simulated water contents

| 含水量(%)<br>Water content | 卵存活率(%) Eggs survival rate        |                                 |
|-------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|
|                         | 剪枝栎实象<br><i>Mechorhis ursulus</i> | 青冈象<br><i>Curculio megadens</i> |
| 20                      | 63.33                             | 22.18                           |
| 40                      | 62.67                             | 22.32                           |
| 60                      | 71.59                             | 16.37                           |
| 80                      | 90.93                             | 29.13                           |

### 2.4 剪枝栎实象和青冈象卵和卵室体积

在电镜下测得剪枝栎实象和青冈象的卵和卵室大小有显著差异(表7)。30粒剪枝栎实象卵的平均体积为 $0.2368 \text{ mm}^3$ ,范围为 $0.0704 \sim 0.9502 \text{ mm}^3$ ;30粒青冈象卵的平均体积为 $0.0836 \text{ mm}^3$ ,范围为 $0.0454 \sim 0.2439 \text{ mm}^3$ 。30粒剪枝栎实象卵室的平均体积为 $3.9589 \text{ mm}^3$ ,范围为 $0.6770 \sim 9.4118 \text{ mm}^3$ ;30粒青冈象卵室的平均体积为 $0.4650 \text{ mm}^3$ ,范围为 $0.0633 \sim 1.6268 \text{ mm}^3$ 。结果说明青冈象卵和卵室明显小于剪枝栎实象卵和卵室。

表7 剪枝栎实象和青冈象卵和卵室的测量  
Table 7 Measure the egg and egg chamber of *Mechorhis ursulus* and *Curculio megadens*

|                                | 卵 Egg                         |                                | 卵室 Egg chamber                |                                |
|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
|                                | 体积( $\text{mm}^3$ ) Volume    | 范围( $\text{mm}^3$ ) Size range | 体积( $\text{mm}^3$ ) Volume    | 范围( $\text{mm}^3$ ) Size range |
| 剪枝栎实象 <i>Mechorhis ursulus</i> | $0.2368 \pm 0.1459 \text{ b}$ | $0.0704 \sim 0.9502$           | $3.9589 \pm 2.3131 \text{ b}$ | $0.6770 \sim 9.4118$           |
| 青冈象 <i>Curculio megadens</i>   | $0.0836 \pm 0.0383 \text{ a}$ | $0.0454 \sim 0.2439$           | $0.4650 \pm 0.3700 \text{ a}$ | $0.0633 \sim 1.6268$           |

### 3 结论与讨论

温度是昆虫生长发育的重要影响因素, 对其研究的应用主要涉及对昆虫种群消长的评估, 利用有效积温法则预测昆虫在某一地区的发生代数及其在地理上的分布界限等 (沈建平等, 2003; 雷仲仁等, 2007; 何莉梅等, 2019)。本文通过研究温度等因子对剪枝栎实象及青冈象卵生长发育的影响, 为进一步探讨植物与产卵在其组织内的昆虫相互作用及昆虫的适应进化奠定基础。研究结果显示剪枝栎实象和青冈象卵的发育和存活均受温度的显著影响。两种象甲卵的发育速率与温度呈显著正相关。在  $15 \sim 30^{\circ}\text{C}$  的温度范围内, 卵的发育历期随温度的升高而缩短, 发育速率加快。 $30^{\circ}\text{C}$  时卵的发育历期最短。 $35^{\circ}\text{C}$  时剪枝栎实象发育速率减慢, 历期延长, 而青冈象的卵则不能完成生长发育。在相同温度下, 青冈象卵的发育历期比剪枝栎实象长。由此可见, 青冈象并不是通过缩短卵期来避免寄主愈伤组织对卵的防御。

人为阻止剪枝栎实象剪枝行为后, 寄主锥连栎形成愈伤组织充满卵室并致卵死亡, 该过程通常需要 5 d, 而剪枝栎实象在昆明的产卵期为 8 – 10 月, 期间室内变温情况下, 剪枝栎实象卵的发育历期约 7 d, 与本研究恒温  $25^{\circ}\text{C}$  处理较为一致。因此, 寄主形成的愈伤组织明显快于卵的发育, 这是愈伤组织能对卵形成较高致死率的原因之一。野外人为阻止剪枝栎实象雌虫剪枝行为后, 产在活的寄主种子中的卵, 死亡率为 82.1% ( $n=28$ ), 而孵化出幼虫的卵通常是卵室中种子形成的愈伤组织较少或没有, 原因可能是种子损伤后个体间形成愈伤组织的能力存在差异。

本实验在室内恒温条件下, 剪枝栎实象卵的发育起点温度为  $7.41 \pm 0.09^{\circ}\text{C}$ , 卵的有效积温为  $119.33 \pm 20.25$  日·度; 青冈象卵的发育起点温度为  $3.83 \pm 0.08^{\circ}\text{C}$ , 卵的有效积温为  $154.45 \pm 26.93$  日·度。室内变温条件下, 欧洲栗象 *C. elephas* 卵的发育起点温度为  $6.5^{\circ}\text{C}$ , 卵的有效积温为 108.9 日·度 (Manel and Debouzie, 1995); 豆象科的豌豆象 *Bruchus pisorum* 卵的发育起点温度为  $11.76 \pm 0.71^{\circ}\text{C}$ , 卵的有效积温为  $74.0 \pm 6.89$  日·度 (谢成君, 2003); 蚕豆象 *B. rufimanus* 卵的发育起点温度为  $11.45^{\circ}\text{C}$ , 卵的有效积温为 79.68 日·度 (郑兴国等, 1991)。对比这两类亲缘关系较近的

昆虫, 象甲总科的这 3 种昆虫卵的发育起点温度比叶甲总科的这两种昆虫要低, 而卵发育所需的有效积温却更多。而从温度对两种象甲卵的发育影响可以看出, 剪枝栎实象卵发育适宜的温度范围比青冈象广, 特别对高温的适应能力更强, 这从剪枝栎实象分布区比青冈象广得以佐证。青冈象是滇中地区特有种, 而夏季的云南中部地区气温不高, 与剪枝栎实象相比, 青冈象更适应夏季温度相对较低的地区。因此, 愈伤组织致卵死亡的情况是否存在地区间差异, 或者愈伤组织形成快的地区, 卵的历期也较短, 这些需进一步的研究才能摸清寄主愈伤组织与卵的相互关系。

从模拟种子含水量对剪枝栎实象和青冈象卵的发育看, 种子不同的含水量对两象甲的卵历期无显著影响。但不同含水量的种子对愈伤组织的形成是否有影响有待进一步研究。如果愈伤组织受含水量影响, 那么在卵历期不变的情况下, 愈伤组织生长越快, 可能对卵的致死能力就越强。

青冈象在含水量实验中卵的存活率比温度实验的结果低, 发育历期也缩短。这可能是因为青冈象的卵是利用室内饲养的种群进行, 而该实验是在雌虫产卵后期进行, 雌虫后期所产的卵可能生活力降低。而剪枝栎实象是野外种群, 实验所用的卵来自不同的种群, 卵的活力未受到影响。

在相同的温度和含水量下, 青冈象卵的存活率明显低于剪枝栎实象, 这可能与两者卵及卵室的大小有关。青冈象开始产卵的时期比剪枝栎实象晚, 产卵期寄主果实更大, 然而电镜测量结果显示青冈象的卵和卵室明显小于剪枝栎实象, 这可能是青冈象的一种适应进化, 而青冈象卵的低存活率可能是其进化不完善性的表现。此外, 本次实验中将青冈象的卵从卵室中取出培养, 卵周围没有了寄主组织的包围, 也可能是导致青冈象卵存活率降低的原因之一。当青冈象的卵连同卵室周围的组织一起置于培养皿中观察时, 又因实验材料发霉而没有得到最终结果。故青冈象卵存活率低的原因还有待进一步探究。

除象甲外, 鞘翅目天牛科、双翅目实蝇科等昆虫也将卵产于植物组织中, 这些昆虫各自有一些自身的产卵特性 (李焕存, 2000; 胡陇生等, 2012; 李永福等, 2015), 但它们是如何避免产卵引起的寄主防御反应也待进一步研究。

致谢: 本研究野外调查取样得到中国科学院昆明植物园的大力支持, 特此致谢!



## 参考文献 (References)

- Anderson RS. An evolutionary perspective on diversity in Curculionoidea [J]. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 1995, 14: 103–114.
- Berdnikov VA, Trusov YA, Bogdanova VS, *et al.* The neoplastic pod gene (*Np*) may be a factor for resistance to the pest *Bruchus pisorum* L. *Pisum* [J]. *Genetics*, 1992, 24: 37–39.
- Cui LT. Effects of the Oviposition of *Saperda populnea* on the Expression in Auxin-related Genes of *Populus* cv Xiaohai [D]. Haerbin: Northeast Forestry University Master Thesis, 2017: 1–80. [崔丽婷. 青杨天牛产卵对小黑杨生长素相关基因表达的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学硕士论文, 2017: 1–80]
- Chang JH, Zhang L, Xia XY, *et al.* Aphid resistant characteristics and the relations with physical characteristics of sorghum [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2004, 27 (2): 5–7, 12. [常金华, 张丽, 夏雪岩, 等. 不同基因型高粱植株的物理性状与抗蚜性的关系 [J]. 河北农业大学学报, 2004, 27 (2): 5–7, 12]
- Doss RP, Oliver JE, Proebsting WM, *et al.* Bruchins: Insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97 (11): 6218–6223.
- Gong X, Zhang QT, Pan YZ. The relationship between floristic character and conservation ex situ of endangered plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, 25 (3): 354–360. [龚洵, 张启泰, 潘跃芝. 濒危植物的区系性质与迁地保护 [J]. 云南植物研究, 2003, 25 (3): 354–360]
- Hilker M, Meiners T. Plants and insect eggs: How do they affect each other? [J]. *Phytochemistry*, 2011, 72 (13): 1612–1623.
- Hu LS, Zhu YF, Qi CJ, *et al.* Oviposition preference of ber fruit fly [J]. *Plant Protection*, 2012, 38 (6): 65–71. [胡陇生, 朱银飞, 齐长江, 等. 枣实蝇产卵选择习性研究 [J]. 植物保护, 2012, 38 (6): 65–71]
- He LM, Ge SS, Chen YC, *et al.* The developmental threshold temperature, effective accumulated temperature and prediction model of developmental duration of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (5): 18–26. [何莉梅, 葛世帅, 陈玉超, 等. 草地贪夜蛾的发育起点温度、有效积温和发育历期预测模型 [J]. 植物保护, 2019, 45 (5): 18–26]
- Li YF, Dong DB, Guo KK, *et al.* Mating, incision and oviposition of *Saperda papulnea* [J]. *Forest Pest and Disease*, 2015, 34 (3): 27–29. [李永福, 董德北, 郭康康, 等. 青杨天牛成虫交配刻槽产卵习性初步研究 [J]. 中国森林病虫, 2015, 34 (3): 27–29]
- Li HC. The behavior mechanism of *Cryptorrhynchus lapathi* L. adult [J]. *Forest Pest and Disease*, 2000, 19 (1): 22–26. [李焕存. 杨干象成虫行为机制的研究 [J]. 森林病虫通讯, 2000, 19 (1): 22–26]
- Lei ZR, Yao JM, Zhu CJ, *et al.* Prediction of suitable areas for *Liriomyza trifolii* (Burgess) in China [J]. *Plant Protection*, 2007, 33 (5): 100–103. [雷仲仁, 姚君明, 朱灿健, 等. 三叶斑潜蝇在中国的适生区预测 [J]. 植物保护, 2007, 33 (5): 100–103]
- Manel S, Debouzie D. Prediction of egg and larval development times in the field under variable temperatures [J]. *Acta Oecologica*, 1995, 16 (2): 205–218.
- Oberprieler RG, Marvaldi AE, Anderson R. Weevils, weevils, weevils everywhere [J]. *Zootaxa*, 2007, 520 (1668): 491–520.
- Sheng JP, Chen QJ, Zhang GS, *et al.* Studies on development duration, development zero and effective accumulated temperature of Warehouse moth, *Ephesia elutella* (Hübner) [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2003, 25 (3): 366–368. [沈建平, 陈乾锦, 张根顺, 等. 烟草粉蛾的发育历期、发育起点温度与有效积温研究 [J]. 江西农业大学学报, 2003, 25 (3): 366–368]
- Shapiro AM. Egg-mimics of *Streptanthus* (Cruciferae) deter oviposition by *Pieris sisymbrii* (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *Oecologia*, 1981, 48 (1): 142–143.
- Tang YC, Zhou CL, Chen XM. Progress in the oviposition behavioral ecology of herbivorous insects [J]. *Forest Research*, 2010, 23 (5): 770–777. [唐宇翀, 周成理, 陈晓鸣. 植食性昆虫产卵行为生态学研究进展 [J]. 林业科学研究, 2010, 23 (5): 770–777]
- Wu WW, Chen JX, Song DL, *et al.* Progress in the study and application of oviposition-detering semiochemicals of insects [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2002, 15 (3): 105–110. [吴文伟, 陈建新, 宋敦伦, 等. 昆虫产卵忌避信息化学物质的研究及其应用 [J]. 西南农业学报, 2002, 15 (3): 105–110]
- Xie CJ. Determination on threshold temperature and effective accumulated temperature for the egg development of *Bruchus pisorum* (Linnaeus) [J]. *Plant Quarantine*, 2003, 17 (4): 220–223. [谢成君. 豌豆象卵发育起点温度和有效积温测定 [J]. 植物检疫, 2003, 17 (4): 220–223]
- Zheng XG, Yuan BC, Yao ZY. Study on threshold temperature and effective accumulated temperature for the egg development of *Bruchus rufimanus* (Bheman) [J]. *Plant Pest Forecasts*, 1991, 3: 26–28. [郑兴国, 袁宝成, 姚政一. 蚕豆象卵的发育起点温度和有效积温的研究初报 [J]. 病虫测报, 1991, 3: 26–28]