

狼毒种群蓟马的访花特征及其对狼毒繁殖的影响

孙淑范, 郑一凡, 袁宗琦, 张夺霖, 张勃*

(甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 甘肃 兰州 730070)

摘要:【目的】明确狼毒(*Stellera chamaejasme*)花性状变异对蓟马访花和狼毒个体雌性适合度的影响。【方法】在高寒草地狼毒种群中, 观测蓟马访花特征并测量狼毒花性状。【结果】蓟马成虫多在狼毒花序开花初期和全开期进行访花。在夜间, 狼毒花序上蓟马成虫的数量显著高于白天。蓟马(若虫)数量与狼毒的冠口宽度存在显著的正相关关系, 与其他性状之间不存在显著的相关性。通径分析发现, 狼毒的小花数量和蓟马数量对狼毒雌性适合度的直接作用最大, 而冠筒长和冠口宽的直接作用较小。【结论】蓟马访花与狼毒花性状(如花期、冠口大小)密切相关, 其活动频次对狼毒雌性适合度有显著影响。

关键词:狼毒; 花性状; 蓟马; 活动节律; 雌性适合度

中图分类号:S812 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2023)06-0026-06

DOI:10.13817/j.cnki.cyycp.2023.06.004



昆虫和被子植物丰富的多样性被认为是二者之间相互作用的结果^[1]。植物与昆虫的相互作用主要表现为植物可以为昆虫提供食物或产卵、生活的场所; 昆虫可为植物传递花粉、搬运种子、抵御其他的植食者或收集营养成分等^[2-3]。普遍认为, 植物与昆虫的传粉互惠作用是促进被子植物花多样性进化的主要动力^[4-6], 在二者互作过程中, 植物的形态、花结构以及花报酬会影响传粉者的行为, 反过来, 昆虫的传粉效率也会影响植物的繁殖成功^[7-8]。

蓟马是缨翅目(Thysanoptera)昆虫的统称。由于植食类蓟马可将病毒疾病传播给寄主植物, 人们通常将这类蓟马归入一般的害虫类别^[9]。然而, 蓟马的高丰度和短距离移动能力, 也可使其成为部分植物的有

效传粉者^[10]。研究发现蓟马与多种植物之间存在传粉互惠的关系, 即在蓟马为植物传粉的同时, 植物也可为其提供食物或繁殖场所作为报酬, 如蓟马与桑科橡胶属植物 *Castilla elastic*^[11], 大蓟马(*Thrips major*)与西洋接骨木(*Sambucus nigra*)^[12]等。最新研究表明, 花蓟马(*Frankliniella intonsa*)与狼毒(*Stellera chamaejasme*)之间也存在传粉互惠的关系, 即蓟马为狼毒传粉的同时, 狼毒细长的花冠筒也可为蓟马提供产卵孵化的场所, 二者之间存在传粉—孵育互惠的关系(brood-pollination mutualism)^[13]。目前的研究仅对该传粉互惠关系中蓟马的传粉效率及二者的互惠方式进行了研究^[13], 而对狼毒花(花序)性状与蓟马的互作关系以及二者互作对狼毒雌性适合度的影响并未深入研究。因此, 本研究对狼毒花性状变异对蓟马访花和狼毒个体雌性适合度的影响展开研究, 主要回答以下3个科学问题:(1)蓟马成虫在狼毒花序不同花期的活动;(2)蓟马的访花频次与狼毒花性状的相关关系;(3)狼毒个体花性状变异及蓟马访花频次对狼毒个体雌性适合度的影响。

收稿日期:2022-04-17; 修回日期:2022-05-11

基金项目:国家自然科学基金(31960349、41461014)

作者简介:孙淑范(1997-), 女, 甘肃庄浪人, 硕士研究生。

E-mail:sunshfan@163.com

*通信作者。E-mail:zbsonny@163.com

1 材料和方法

1.1 试验材料

本研究以甘肃省天祝藏族自治县抓喜秀龙镇(N 37°12'50'', E 102°47'33'')的狼毒种群为试验材料。该种群狼毒花白色,芳香,多分枝或单分枝,头状花序顶生。花冠筒细长,雄蕊于花冠内上下两轮排列,每朵小花仅1个胚珠。本研究的种群花期为6月中下旬到7月下旬,约35 d。

1.2 试验方法

1.2.1 狼毒花性状测量 在盛花期狼毒种群中,选择开花一致的狼毒个体若干(>120株),并在每个个体上标记一个全开的花序。同时,统计已标记花序上的小花数量。对于每个已标记的狼毒花序,用卷尺量株高,并选取4—5朵小花,用游标卡尺(GB/T21389—

2008,0~150 mm)测量冠口宽、冠筒长及花冠径(即相对的两个狼毒小花花萼裂片之间的距离)。并在种子成熟后(花败后7~10 d),统计每个标记花序的结籽数作为雌性适合度估测。

1.2.2 不同时段狼毒花内蓟马成虫数量统计 白天与夜间花序内蓟马成虫数量统计:在狼毒种群盛花期,于白天和夜间(3~4 d)分别采集狼毒花序若干(>35个),将花序置于100目的尼龙袋中并抖动花序,统计花序内蓟马成虫的数量。

不同花期狼毒花内蓟马成虫数量统计:狼毒花期可分为花蕾期,初花期,全花期,败花期4个阶段^[13]。在盛花期狼毒种群中,分别选择初花期,全花期,败花期狼毒花序各若干(>30个),将花序置于100目的尼龙袋中并抖动花序,统计每个花序内蓟马成虫的数量。

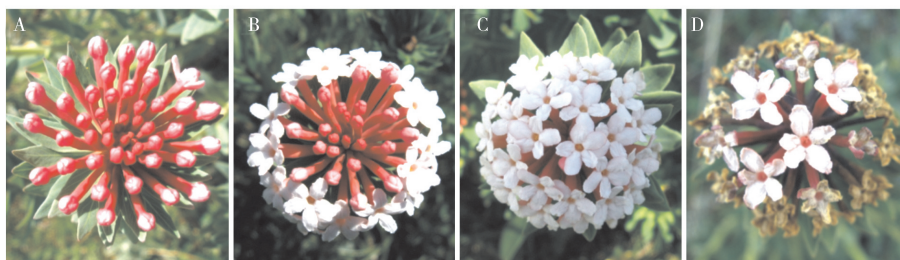


图1 狼毒不同开花阶段的花序状态

Fig. 1 Inflorescence status of *Stellera chamaejasme* at different flowering stages

注:A 花蕾期狼毒花序,B 初花期狼毒花序,C 全花期狼毒花序,D 败花期狼毒花序。图片引自 Zhang 等^[13]。

1.2.3 狼毒花内蓟马若虫数量的统计 由于蓟马成虫活动隐秘,且狼毒花期较长,很难直接监测统计蓟马在花序上的活动频率。根据 Zhang 等^[13]之前的研究,蓟马成虫在狼毒花序上活动的主要目的之一是产卵并在花中孵化若虫。因此,蓟马若虫数量可以反应整个花期蓟马在狼毒花序的活动情况。所以,笔者统计了狼毒花中孵化的蓟马若虫数量作为访问该狼毒花序的蓟马数量的代表,并以此估测蓟马在狼毒花序上的活动频率。狼毒花序在全开(图1-C)之后,由花序边缘向中间顶端逐渐萎蔫(图1-D),并持续10 d左右。因此,为了准确统计败花期狼毒花序中活动的蓟马数量,在已标记(测量性状时标记)的狼毒花序处于半败期向全败期过渡阶段时,分别于第一轮花败时、第二轮花败时以及中间顶部花败时3个时间段^[14],挑选对应位置的2朵小花,统计小花花冠筒中的蓟马若虫数量,并将3次统计的蓟马若虫数量之和作为访问

该狼毒花序的蓟马数量。

1.3 数据分析

狼毒花序中蓟马成虫数量在白天和夜间的差异,以及同一时段内有无蓟马的花序数量的差异,采用 Pearson 卡方检验进行检测。采用具有负二项式分布族的广义线性模型(log 链接函数)对不同花期单花序中蓟马成虫数量的差异性进行检测。采用 Pearson 相关分析对狼毒花序内的蓟马若虫数量与各个花性状(小花数量、株丛花序数、冠筒长、冠口宽及花冠径)之间的相关关系进行分析。采用通径分析对各原因性状(小花数量、冠筒长、冠口宽及蓟马若虫数量)与结果性状(雌性适合度)之间的相关性进行分解,以此分析各花性状及蓟马若虫数量对雌性适合度的直接重要性和间接重要性。其中,用直接通径系数估测各原因性状对结果性状产生的直接影响;用间接通径系数来估测某一原因性状通过其他原因性状对结果性状

产生的间接影响。某一原因性状与结果性状的直接通径系数(直接作用)与该原因性状与结果性状的所有间接通径系数(间接作用)之和为某一原因性状与结果性状之间的相关系数(总作用)^[15]。本研究中的所有数据分析均在 R 4.1.1^[16]中完成,所有图在 Sigma-plot 10.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 蓟马成虫在狼毒花序上的活动节律

2.1.1 狼毒花序内蓟马发生的昼夜节律 在白天和夜晚,狼毒花序内的蓟马成虫数量存在显著差异($\chi^2=4.440, P=0.035$)(图2)。在白天调查的所有花序($n=51$)中,有蓟马活动的花序数量占11.76%,无蓟马的花序数量占88.24%,二者存在显著差异($\chi^2=29.824, P<0.0001$)。在夜晚调查的花序($n=37$)中,有蓟马的花序数量占总花序数的70.27%,无蓟马的花序数量占29.73%,二者也存在显著差异($\chi^2=6.081, P=0.014$)。

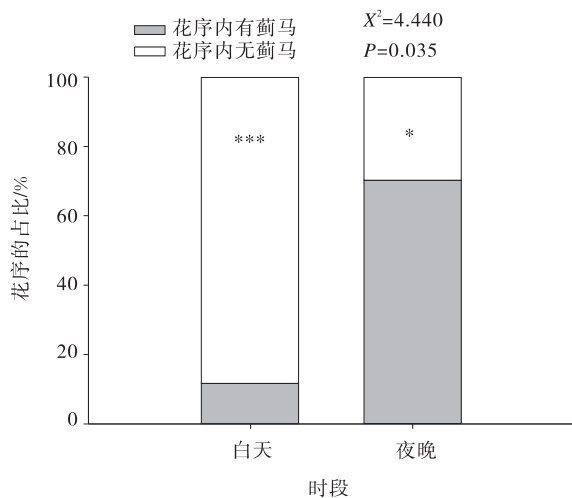


图2 不同时段有无蓟马花序的占比

Fig. 2 The proportion of inflorescence with and without thrips in different periods.

注:星号表示同一时段内有蓟马的花序数量与无蓟马的花序数量之间存在显著差异,“***”表示 $P<0.0001$,“*”表示 $P<0.05$

2.1.2 不同花期狼毒花序中蓟马成虫的数量 在不同花期,狼毒花内的蓟马成虫数量存在显著差异(图3)。总体上,在初花期,花内的蓟马数量最多,全花其次之,败花期最少。其中,初花期花内的蓟马数量为 1.496 ± 0.161 头($n=51$),显著高于全花期的蓟马数量 0.632 ± 0.084 头($P<0.001, n=51$),以及败花期的

0.038 ± 0.011 头($P<0.001, n=51$)。另外,全花期的花内蓟马数量也显著高于败花期($P<0.001$)。

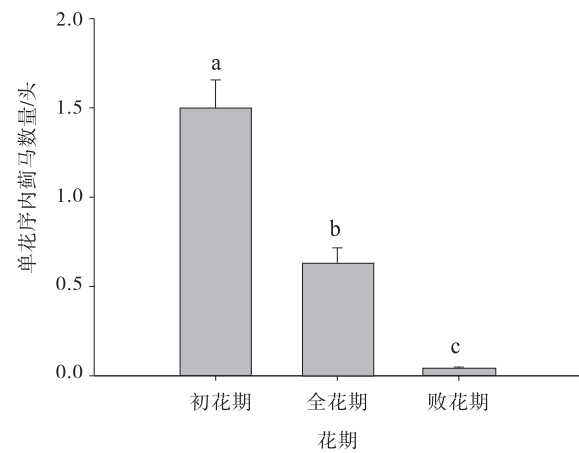


图3 不同花期狼毒单花序内的蓟马成虫数量(平均值±标准误)

Fig. 3 Thrips number per inflorescence (mean ± SE) at different flowering stages.

注:不同小写字母表示不同花期的蓟马成虫数量存在显著差异($P<0.05$)。

2.2 狼毒花性状与蓟马(若虫)数量的关系

狼毒花内蓟马若虫数量与花冠口宽存在显著的正相关($P=0.011$),相关系数为0.222,与花冠筒长不存在显著的相关性($P=0.588$)。此外,蓟马若虫数量与小花数量、花冠径及狼毒株高均存在弱相关性($P=0.130, P=0.103, P=0.138$),而与株丛花序数则不存在显著的相关性($P=0.855$)。

2.3 花性状及蓟马数量对狼毒雌性适合度的影响

小花数量(x_1)、冠筒长(x_2)、冠口宽(x_3)以及蓟马数量(x_4)对狼毒雌性适合度(y)的直接作用和间接作用如表2所示。花性状和蓟马数量对狼毒雌性适合度的直接通径系数按大小依次为:小花数量>蓟马数量>冠筒长>冠口宽。小花数量对单个花序雌性适合度的直接作用较高,直接通径系数为0.187;与之相对,小花数量通过冠筒长、冠口宽及蓟马数量对雌性适合度产生的间接作用均较小,通径系数依次为 $-0.006, -0.005, -0.017$ 。蓟马数量的直接通径系数为0.129,对雌性适合度表现出较高的正向直接作用。冠筒长的直接通径系数为 -0.035 ,对雌性适合度的直接作用为负向影响。冠筒长通过小花数量对雌性适合度的正向间接作用相对其他性状较高,间接通径系数为0.030;通过冠口宽和蓟马数量对雌性适

表 1 蓟马数量与狼毒花性状的相关性

Table 1 Correlation between thrips number and floral traits of *Stellera chamaejasme*

花性状	花性状值	花性状与蓟马数量的相关系数	<i>t</i> 值	<i>P</i> 值
小花数量(朵)	28.832 ± 0.439	-0.133	-1.522	0.130
冠筒长/mm	11.882 ± 0.087	0.048	0.543	0.588
冠口宽/mm	1.131 ± 0.014	0.222	2.582	0.011
花冠径/mm	3.917 ± 0.031	0.143	1.643	0.103
株高/cm	20.373 ± 0.214	0.130	1.492	0.138

合度的正向间接作用相对较小,间接通径系数分别为 0.009 和 0.006。冠口宽对雌性适合度的直接通径系数为 0.031,冠口宽通过小花数量对雌性适合度的间

接作用较高,间接通径系数分别为-0.030;同时,冠口宽也通过蓟马数量对雌性适合度有较高的正向间接作用,间接通径系数为 0.028。

表 2 花性状和蓟马数量对狼毒雌性适合度的影响

Table 2 The effects of floral traits and thrips number on female fitness of *Stellera chamaejasme*

性状	相关系数	直接作用	间接作用			
			$x_1 \rightarrow y$	$x_2 \rightarrow y$	$x_3 \rightarrow y$	$x_4 \rightarrow y$
小花数量(x_1)	0.163	0.187		-0.006	-0.005	-0.017
冠筒长(x_2)	0.008	-0.035	0.030		0.009	0.006
冠口宽(x_3)	0.024	0.031	-0.030	-0.010		0.028
蓟马数量(x_4)	0.110	0.129	-0.024	-0.002	0.007	

3 讨论

植物与其传粉者的相互作用被认为是被子植物花进化的重要推动力^[2]。一方面,植物花部特征会影响传粉者的访花行为和花粉传递机制;另一方面,传粉者的传粉效率会影响植物的雌性(种子)或雄性(花粉输出)繁殖成功^[7]。

3.1 狼毒花部特征对蓟马访花的影响

研究发现,在被子植物中,具有香味、大小中等的黄色或白色花更易于吸引蓟马访花^[17-18]。本研究表明,蓟马成虫在狼毒初花期和全花期的活动频率较高,在败花期较低。Zhang 等^[13]研究发现,蓟马与狼毒之间存在传粉-孵育的互惠关系,初花期狼毒能为蓟马提供适宜的产卵场所和孵化条件,并能保证在小花开败之前蓟马的卵完成孵化。因此,在狼毒花序的开花初期和全开期,蓟马成虫访花更有利于其产卵和繁殖。此外,本研究还发现,夜晚狼毒花序内活动的蓟马成虫数量显著高于白天。蓟马所表现出的这种昼夜活动节律可能与其觅食行为有关。Liang 等^[19]对西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)的研究发现蓟马更喜欢在早晨觅食;在夜间,蓟马的摄食需求相对较低,

在以寄主植物为主的休息场所。从植物的角度看,蓟马的这种昼夜活动节律有助于其在狼毒植株间的活动,能够促进狼毒异株传粉,在一定程度上是它为狼毒传粉的保障。

除环境中的光、色、味以及昆虫自身的活动节律外,植物花结构性状也会影响昆虫的访花行为^[20-22]。研究表明,蓟马更倾向于访问花结构较为紧密的花,因为它能为蓟马提供适宜的栖息条件^[18]。但是,本研究发现,蓟马数量与冠口宽度表现出显著的正向相关,即冠口大的花能吸引更多的蓟马来访问。这可能是由于冠口和花报酬存在一定的关联性。较大的花冠口通常意味着有更多的花报酬(如花蜜量,花粉等),可以吸引更多的蓟马访花。另外,冠口较宽的狼毒小花通常有较大的空间,在一定程度上有利于蓟马产卵。

3.2 蓟马访花及花性状对狼毒雌性适合度的影响

本研究发现,蓟马数量与狼毒雌性适合度之间存在较高的正相关,这主要是因为蓟马数量对狼毒雌性适合度有较大的正向直接影响。总体表明狼毒花序内蓟马数量越多时,其雌性适合度越高,即蓟马活动频次对狼毒雌性适合度有显著影响。

另外,不同花性状对狼毒个体的雌性适合度也产生不同程度的影响。小花数量直接决定植物的胚珠数和花粉量,因此,小花数量可通过影响植物的交配机会而影响其适合度^[23-24]。本研究结果表明,小花数量对狼毒雌性适合度的直接作用最大,两者之间相关系数最高,而且其他花性状,如冠筒长、冠口宽,也可通过小花数量间接影响狼毒个体的雌性适合度,因此,小花数量是狼毒雌性适合度的主要决定性状。相比小花数量,狼毒冠筒长和冠口宽对其雌性适合度的影响较小。其中,冠筒长对雌性适合度的影响主要以负向直接作用和通过小花数量的正向间接作用为主,因该性状对雌性适合度所产生的间接正效应可以有效地对直接负效应进行平衡,最后导致它对雌性适合度的总影响较低。冠口宽对个体雌性适合度的总的影响效应略高于冠筒长,这是因为冠口宽通过小花数量的负向间接作用可以通过蓟马数量的正向间接作用抵消,使得冠口宽对雌性适合度的直接作用并未受到间接作用的影响。

4 结论

在狼毒与蓟马相互作用所形成的传粉—孵育互惠关系中,蓟马在狼毒初花期和全花期的活动频率较高,在败花期较低。蓟马在狼毒花序上的活动存在明显的昼夜节律。通径分析结果表明,小花数量和蓟马数量是影响狼毒雌性适合度的主要因素。

参考文献:

- [1] Wilson E O. The Diversity of Life[M]. New York: W W Norton, 1992.
- [2] 黄双全. 植物与传粉者相互作用的研究及其意义[J]. 生物多样性, 2007, 15(6): 569—575.
- [3] 钦俊德. 昆虫与植物的关系: 论昆虫与植物的相互作用及其演化[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 12—15.
- [4] Ramos S E, Schiestl F P. Rapid plant evolution driven by the interaction of pollination and herbivory [J]. Science, 2019, 364(6436): 193—196.
- [5] Harder L D, Johnson S D. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation [J]. New Phytologist, 2009, 183(3): 530—545.
- [6] Sletvold N, Ågren J. Experimental reduction in interaction intensity strongly affects biotic selection [J]. Ecology, 2016, 97: 3091—3098.
- [7] 曹坤方. 植物生殖生态学透视[J]. 植物学通报, 1993, 10(2): 15—23.
- [8] 路广梅, 路宁娜, 马妍. 同域分布两种马先蒿植物的花特征及其对传粉昆虫访花行为的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2021, 57(3): 338—343.
- [9] 梁兴慧. 两种蓟马的日活动规律及其对植物挥发物的趋性研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2010.
- [10] Eliyahu D, Andrew C M C, Marina L, et al. Minute Pollinators: The role of thrips (Thysanoptera) as pollinators of Pointleaf Manzanita, *Arctostaphylos pungens* (Ericaceae) [J]. Journal of Pollination Ecology, 2015, 16(10): 64—71.
- [11] Sakai S. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest [J]. American Journal of Botany, 2001, 88(9): 1527—1534.
- [12] Scott-Brown A S, Arnold S E, Kite G C, et al. Mechanisms in mutualisms: a chemically mediated thrips pollination strategy in common elder [J]. Planta, 2019, 250(1): 367—379.
- [13] Zhang B, Sun S F, Luo W L, et al. A new brood—pollination mutualism between *Stellera chamaejasme* and flower thrips *Frankliniella intonsa* [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21: 562.
- [14] 李佳欣, 张勃, 夏建强, 等. 高寒草地瑞香狼毒的开花物候特征及花寿命[J]. 草业科学, 2021, 38(10): 1958—1965.
- [15] 武路广, 霍梅俊, 刘思奇, 等. 白羊草干草产量与主要农艺性状的多元回归及通径分析[J]. 草地学报, 2013, 21(4): 697—701.
- [16] R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing [M]. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2011.
- [17] Kirk W D J. Feeding [M]. Cambridge: CAB International, University Press Cambridge, 1997: 119—174.
- [18] Varatharajan R, Maisnam S, Shimray C V, et al. Pollination potential of thrips (insecta: Thysanoptera) — an overview [J]. Zoo's Print, 2016, 8: 6—12.
- [19] Liang X H, Lei Z R, Wen J Z, et al. The diurnal flight activity and influential factors of *Frankliniella occidentalis* in the greenhouse [J]. Insect Science, 2010, 17: 535—541.
- [20] Muchhala N, Thomson J D. Going to great lengths: selection for long corolla tubes in an extremely specialized

- bat—flower mutualism [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276: 2147—2152.
- [21] Van der Niet T, Peakall R, Johnson S D. Pollinator—driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives [J]. Annals of Botany, 2014, 113(2): 199—211.
- [22] Trunschke J, Sletvold N, Ågren J. Manipulation of trait expression and pollination regime reveals the adaptive significance of spur length [J]. Evolution, 2020, 74(3): 597—609.
- [23] Benitez-Vieyra S, Glinos E, Medina A M, *et al.* Temporal variation in the selection on floral traits in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae) [J]. Evolutionary Ecology Research, 2012, 26(6): 1451—1468.
- [24] Zhang B, Li Q J. Phenotypic selection on the staminal lever mechanism in *Salvia digitaloides* (Labiaceae) [J]. Evolutionary Ecology, 2014, 28(2): 373—386.

Thrips visitation and their effects on reproductive of *Stellera chamaejasme*

SUN Shu-fan, ZHENG Yi-fan, YUAN Zong-qi, ZHANG Duo-lin, ZHANG Bo*

(College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory for Grassland Ecosystem, Ministry of Education, Grassland Engineering Laboratory of Gansu Province, Sino-U. S. Centers for Grazing Land Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China)

Abstract:【Objective】The study was conducted to explore the characteristics of thrips foraging *Stellera chamaejasme* and its effect on female fitness of the species in the alpine grasslands. 【Method】Thrips flower-visiting behavior on *Stellera chamaejasme* were observed and the flower traits of *Stellera chamaejasme* were measured. 【Results】The results showed that adult thrips tended to forage the inflorescence that were at half-flowering and fully-flowering. The occurrence of thrips in the flowers was much higher at night than during the day. The number of larvae was positively correlated with the corolla entrance diameter, but no significant correlation with other floral traits. Through path analysis, it was showed that the number of flowers and larvae in inflorescence had the strongly direct effect on female fitness, while the corolla tube length and corolla entrance diameter had less direct effect. 【Conclusion】It was indicated that thrips foraging was closely related to the floral traits of *S. chamaejasme*, such as flowering period and corolla entrance diameter, and its activity frequency had a significant effect on the female fitness of *S. chamaejasme*.

Key words: *Stellera chamaejasme*; floral traits; thrips; activity rhythm; female fitness