

广聚萤叶甲地理种群间交配选择及子代的发育表现*

马立彬^{1,2} 李保平^{1,2} 孟 玲^{1,2**}

(¹ 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; ² 农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京农业大学, 南京 210095)

摘 要 为探究分布于我国不同地域的广聚萤叶甲 (*Ophraella communa*) 种群之间的分化现状, 本文对来自南京、长沙和福州等 3 个地理种群的交配选择行为及杂交后代发育表现进行了研究。结果表明, 在试验观察的 6 h 内南京种群与福州种群间个体发生交配的概率显著低于对照(种群内雌雄个体间的交配), 但南京种群与长沙种群个体间发生交配的概率与对照无显著差异; 南京和福州种群的雄性与同种群雌性交配选择次数显著多于与异种群雌性交配的次数, 但南京与长沙种群间个体交配的次数与对照无显著差异。3 个地理种群间个体杂交后代在卵孵化率、幼虫化蛹率和成虫羽化率等发育特性上与对照(种群内个体自交)无显著差异。根据研究结果推测, 广聚萤叶甲南京种群与福州种群间在个体交配行为上存在着一定程度的交配前隔离。

关键词 选型交配; 种群分化; 生殖隔离; 物种形成; 生物入侵

中图分类号 Q968.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)7-1332-05

Mating choice among *Ophraella communa* geographical populations and their offspring developmental performances. MA Li-bin^{1,2}, LI Bao-ping^{1,2}, MENG Ling^{1,2**} (¹ College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ² Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pest, Ministry of Education, Nanjing Agricultural University Nanjing 210095, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(7): 1332–1336.

Abstract: To assess the differentiation among the geographical populations of exotic leaf beetle *Ophraella communa* in China, a laboratory experiment was conducted to observe the assortative mating among the *O. communa* populations from Nanjing (32°N, 118.7°E), Changsha (28°N, 112.9°E), and Fuzhou (26°N, 119.3°E) and the offspring developmental parameters. The mating choice trial showed that in the six hours of observation, the probability of mating for the individuals of *O. communa* population from Nanjing with those from Fuzhou was significantly lower than that for the individuals within the population from Nanjing, but no significant differences were observed for the individuals between the populations from Nanjing and Changsha and within the population from Nanjing. When given choice between the females from different populations, the males of the populations from Nanjing and Fuzhou made more mating choice for the females from their own populations, but the males of the populations from Nanjing and Changsha exercised the same mating choice for the females from their own and other populations. The offspring from the mating among populations did not show any significant differences in egg hatching, pupation, and adult emergence rates. This study suggested that definite degree pre-mating isolation occurred between the *O. communa* populations from Nanjing and Fuzhou.

Key words: assortative mating; population differentiation; reproductive isolation; speciation; biological invasion.

种群分化是物种形成的前奏。两性间交流的行为为差异(行为隔离)常常迅速导致生殖隔离(Kirk-

patrick & Ravigne, 2002), 因为不同种群雌、雄个体之间行为上的差异导致吸引力、交配和受精成功率下降, 从而促进动物新物种的形成(Mayer, 1963; Coyne & Orr, 2004)。迄今对产生行为隔离的机理尚不清楚, 可能与感觉通讯的变化有关(Boughman,

* 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB119200)和国家科技支撑计划项目(2006BAD08A18)资助。

** 通讯作者 E-mail: ml@njau.edu.cn

收稿日期: 2011-01-05 接受日期: 2011-03-23

2002);也可能与环境因素的作用有关,如 Cocroft 等(2008)研究发现,二斑角蝉(*Enchenopa binotata*)不同种群随着对寄主植物的专化而导致两性交流(通过振动)出现差异。因此,探究导致两性交流发生变化的成因,对于理解行为隔离进化在物种形成与分化中的作用具有重要理论意义(Cocroft *et al.*, 2008)。

外来生物为研究快速进化提供了一个很好的模式(Sax *et al.*, 2007)。外来生物从其原产地到达新的环境中后,与其原产地不同的生态环境为其进化提供了一个理想的平台,遗传瓶颈和漂变、新环境中的定向选择压力以及分化选择压力均可能导致在新环境的种群有别于原产地种群(Vellend *et al.*, 2007)。例如,1982年入侵北美西海岸的果蝇(*Drosophila subobscura*)在入侵10年后,翅的大小产生了明显的变异,翅的长度随纬度的增加而增加(Huey *et al.*, 2000)。

原产于北美的广聚萤叶甲(*Ophraella communa*)是入侵豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)的专性植食性昆虫,于20世纪末传入亚洲的日本、韩国和我国台湾,随后在我国大陆发现(孟玲和李保平,2005),现在已扩散至江淮、长江流域及其以南的大部分地区,其分布北线在江苏徐州一带(孟玲等,2007)。根据气候适生区模拟预测,其适生范围的北线将达到我国华北和东北地区(曹振军等,2007)。广聚萤叶甲在野外主要取食豚草,偶尔取食近缘属的苍耳(胡亚鹏和孟玲,2007)。同样豚草也来自北美,20世纪初在我国发现,现已扩散蔓延至我国15个省、市(万方浩等,2008),成为我国大力防除的恶性害草,广聚萤叶甲为豚草的有效天敌(周忠实等,2008)。

为探究分布于我国不同地域的广聚萤叶甲种群之间的分化现状,本研究对来自南京、长沙和福州等3个地理种群的交配选择行为及杂交后代发育表现进行了研究,以期对研究不同地理种群广聚萤叶甲的适应性分化程度提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试植物与昆虫

供试豚草种子采自南京市浦口区南京农业大学附属江浦农场。豚草在室外花盆中栽培,生长到20 cm时备用。在不同的纬度带选择了3个代表性地理种群:南京(32°N, 118.7°E)、长沙(28°N, 112.9°

E)和福州(26°N, 119.3°E),从3地采集蛹带回室内羽化以获得成虫,将成虫用豚草叶片单头饲养于培养皿(5 cm)供试。

1.2 广聚萤叶甲不同地理种群的选择性交配试验

由于广聚萤叶甲雄性在交配中处于主动选择的一方(孟玲和李保平,2006),故选择性交配试验以雄性作为选择性别、以雌性作为被选择性别。由于3个地理种群位于3个不同纬度带,纬度相差最大的两个种群间(南京、福州)出现分化的可能性最大,故将另两个纬度带接近的种群选取其中之一(南京与长沙)作为“对照”,试验分别设以下4个处理:南京雄×(南京雌+长沙雌)、长沙雄×(长沙雌+南京雌)、南京雄×(南京雌+福州雌)以及福州雄×(福州雌+南京雌)等。将羽化后3 d的试虫用昆虫针将丙烯颜料涂抹在叶甲鞘翅上进行标记。把3头试虫放入培养皿(9 cm)中开始计时,当雄虫将阳具伸入雌虫生殖孔时定义为开始交配,一旦交配发生即可终止观察。预试验观察发现该叶甲在13:00—19:00的6 h内交配行为最活跃(可能与当时的气温较高有关),发生交配的比例最高,而超过这个时间不交配的个体在更长的时间内也不交配。所以,选择6 h作为观察交配前识别期的时间段,若在6 h内叶甲仍未发生交配,则终止观察,作为失败重复。试验于每天13:00—19:00进行。观察在室内进行(温度26℃~28℃,湿度55%~65%,自然光照)。每处理重复13~15次。

1.3 不同地理种群的杂交试验

对来自南京、福建和长沙等3个地理种群进行4个杂交组合处理,即南京(♂)×长沙(♀)、长沙(♂)×南京(♀)、南京(♂)×福州(♀)、福州(♂)×南京(♀);另设3个地理种群内自交处理作为对照:南京(♂)×南京(♀)、长沙(♂)×长沙(♀)、福州(♂)×福州(♀)。将3日龄成虫配对放在培养皿中,在培养皿内放一枝有叶片的豚草,枝基部用湿棉球外包裹保鲜膜以保鲜叶片。每天8:00和20:00各观察1次,及时更换豚草,当观察到卵块时将卵块取出,置于培养皿中观察幼虫孵化、化蛹直至成虫羽化。观察在室内进行(温度26℃~28℃,湿度55%~65%,自然光照)每处理重复20次。

1.4 数据分析

从将雌、雄虫引入培养皿直到交配开始的时间定义为识别期,由于时间变量数据通常不满足常规

统计测验的假定,故采用专门用于分析某事件发生的时间序列统计方法(生存分析,失效时间分析)进行分析,用 Cox 比例风险模型比较种群内发生交配和种群间发生交配的概率之间的差异。雄虫选择不同雌虫的频次数据用 Fisher 检验进行比较。用 T 测验比较种群内与种群间交配后产生的卵孵化率、幼虫化蛹率以及成虫羽化率等生活史特征,数据进行反正弦平方根转换后进行比较分析。数据分析用 R 软件(Crawley, 2005; R Development Core Team, 2007)。

2 结果与分析

2.1 不同地理种群的选择交配试验

来自 3 个不同地理种群之间雄虫的交配识别期存在一定程度的差异(表 1)。根据对识别期的 Cox 比例风险模型拟合可知,南京与长沙种群间雌、雄虫发生交配的概率与各种群内雌雄个体发生交配的概率在 5% 水平上没有显著差异;然而,南京与福州种群之间雌、雄虫之间发生交配的概率与种群内雌、雄

表 1 3 个地理种群选择性交配的识别期 (min)
Table 1 Recognition time to mating in males in relation to females between three geographical populations

交配组合		中值	25% 分位值	75% 分位值
N ♂ × (N ♀, C ♀)	N ♂ × N ♀	40.0	21.0	47.0
	N ♂ × C ♀	44.0	35.0	56.0
C ♂ × (N ♀, C ♀)	C ♂ × C ♀	42.5	39.5	63.0
	C ♂ × N ♀	64.0	33.0	71.0
N ♂ × (N ♀, F ♀)	N ♂ × N ♀	39.0	32.0	46.0
	N ♂ × F ♀	65.5	59.0	75.5
F ♂ × (N ♀, F ♀)	F ♂ × F ♀	35.5	25.5	48.5
	F ♂ × N ♀	60.0	52.5	64.0

N 代表南京种群, C 代表长沙种群, F 代表福州种群。下同。

表 2 不同地理种群选择性交配识别期的 Cox 比例风险模型拟合参数
Table 2 Estimated coefficients of Cox proportional hazard model fitting to recognition time to mating

交配组合		风险系数	95% 置信域	差异显著水平 P
N ♂ × (N ♀, C ♀)	N ♂ × N ♀	-	-	-
	N ♂ × C ♀	0.534	0.16 ~ 1.84	0.320
C ♂ × (N ♀, C ♀)	C ♂ × C ♀	-	-	-
	C ♂ × N ♀	1.020	0.32 ~ 3.27	0.980
N ♂ × (N ♀, F ♀)	N ♂ × N ♀	-	-	-
	N ♂ × F ♀	0.179	0.04 ~ 0.87	0.033
F ♂ × (N ♀, F ♀)	F ♂ × F ♀	-	-	-
	F ♂ × N ♀	0.137	0.02 ~ 1.09	0.060

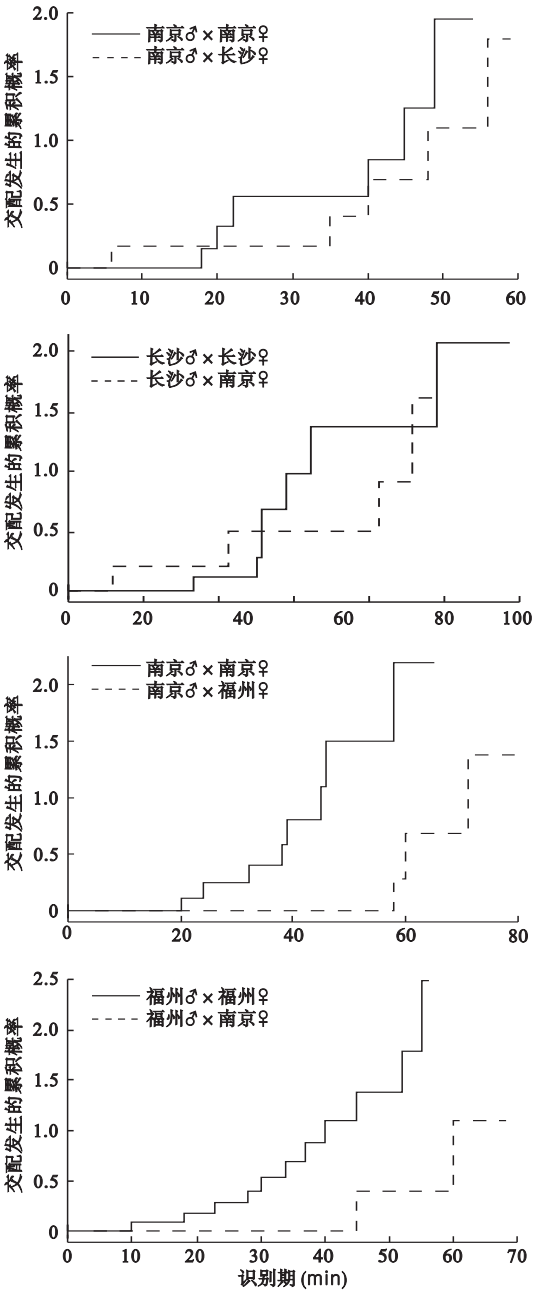


图 1 南京、长沙和福州种群间发生交配的累计概率曲线
Fig.1 Cumulative probability of mating between populations from Nanjing, Changsha and Fuzhou

个体发生交配的概率在 5% 水平上存在显著差异,南京雄虫与福州雌虫发生交配的概率只有南京种群内雌、雄虫发生交配的 18%,而福州雄虫与南京雌虫发生交配的概率只有福州种群内雌、雄虫发生交配的 14%(图 1,表 2)。从交配选择频次看,在南京与长沙种群之间,雄虫在异种群的雌虫与同种群的雌虫之间没有显著的偏好(Fisher 检验, $P>0.05$);但在南京与福州种群之间,两地的雄虫均显著偏好同域种群的雌虫(表 3)。

表 3 3 个地理种群交配选择的频次比较 (Fisher 检验)
Table 3 Comparison of frequency of choices between three geographical populations (Fisher test)

交配组合	选择同种群雌虫	选择异种群雌虫	P 值
N ♂ × (N ♀, C ♀)	7	6	≈ 1.000
C ♂ × (N ♀, C ♀)	8	5	0.434
N ♂ × (N ♀, F ♀)	10	3	0.018
F ♂ × (N ♀, F ♀)	12	3	0.003

2.2 不同地理种群间杂交后代的表现

3 个种群间杂交后代的卵孵化率、幼虫化蛹率和成虫羽化率等均与自交后代无显著差异 ($P > 0.05$), 福州雄虫和南京雌虫杂交后代与南京自交后代相比, 子代发育指标提高约 10%, 其他杂交处理后代与自交后代相比, 子代发育指标下降 5% ~ 30% (图 2)。

3 讨 论

生态物种形成 (ecological speciation) 指不同种群由于适应不同的环境或生态位而导致生殖隔离的现象, 是新物种产生的常见方式 (Schluter, 2009), 而两性间交流的行为差异 (行为隔离) 常常迅速导致生殖隔离 (Kirkpatrick & Ravigne, 2002)。本试验研究发现, 南京和福州的广聚萤叶甲地理种群间雌、雄性交流出现了一定程度的障碍, 无论从交配发生的概率还是选择的频次, 种群间的交流均显著小于种群内; 但种群间与种群内交配后产生的子代在主要发育特性 (卵孵化率、化蛹率和成虫羽化率等) 上尚无显著差异, 说明生殖隔离尚未形成。选型交配 (assortative mating) 发生在广聚萤叶甲南京与福州地理种群、而未发生在南京与长沙地理种群之间, 其原因可能在于以下两方面:

1) 福州与南京地理种群的来源不同, 即由境外不同的广聚萤叶甲种群分别传入定殖于福州和南京, 说明两地理种群的隔离经历了较长时间; 而南京与长沙种群可能源自同一境外种群。广聚萤叶甲现已定殖于中国台湾、韩国和日本 (孟玲和李保平, 2005), 虽然在这些地方先于我国报道, 但实际传入时间均无从考查。我国的广聚萤叶甲是来源周边地区, 还是直接源自北美尚未知。这些问题需要利用分子生物学技术对地理种群间的遗传多样性进行研究, 进而根据种群间亲缘关系做进一步探究。

2) 由于南京和福州相差 6 个纬度, 其气候环境差异远大于南京与长沙的差异, 因此, 福州与南京种群为适应各自地理环境而发生了快速的适应性变化。迄今, 从形态上尚未发现南京与福州种群间存在明显的差异, 可能在雌、雄虫化学通讯方面出现了差异。化学信号 (性外激素) 在昆虫雌、雄个体之间的交流中具有重要的作用 (Tegoni *et al.*, 2004), 如果通讯信号传输性状在不同环境间存在差异, 各自在其环境中使昆虫具有较高的适合度, 就可能出现生境特有的对感觉系统和交配偏好的分化选择压力

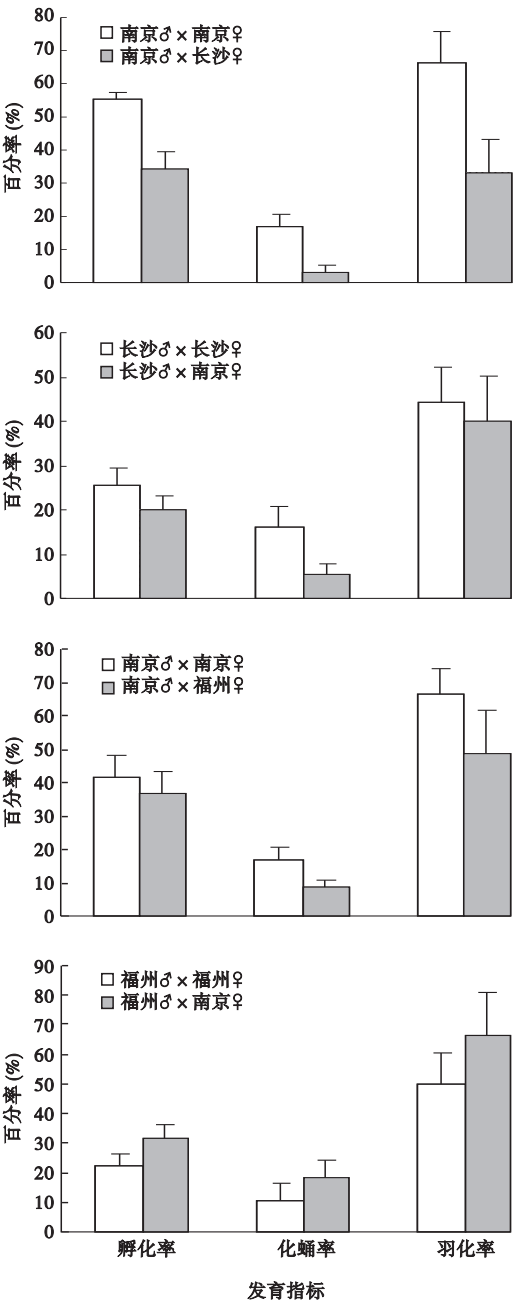


图 2 不同地理种群间交配的后代发育表现
Fig. 2 Developmental index of offspring from mating between populations from Nanjing, Changsha and Fuzhou

(Matsubayashi *et al.*, 2010), 即产生所谓的由感官驱动导致的新物种形成 (Boughman, 2002)。

本研究发现, 广聚萤叶甲南京与福州种群之间存在选型交配行为。但需进一步研究该行为是否具有遗传基础; 此外, 对两地理种群的其他生物学特性也需开展比较研究, 以深入探究两地理种群间适应性分化的程度和机理。

致谢 湖南省农业科学研究院植物保护研究所罗源华和郑兴汶、中国农业科学研究院植物保护研究所周忠实、福建省农业科学研究院植物保护研究所傅建炜等帮助采集叶甲; 南京农业大学植物保护学院曹振军、刘晓和须兆龙等在实验中给予帮助, 在此一并致谢。

参考文献

- 曹振军, 李保平, 孟 玲. 2007. 外来广聚萤叶甲在我国大陆潜在分布区的预测. *中国生物防治*, **23**(4): 310–315.
- 胡亚鹏, 孟 玲. 2007. 外来植食性广聚萤叶甲对非靶标植物的潜在影响. *生态学杂志*, **26**(1): 56–60.
- 孟 玲, 李保平. 2005. 新近传入我国大陆取食豚草的广聚萤叶甲. *中国生物防治*, **21**(2): 65–69.
- 孟 玲, 李保平. 2006. 广聚萤叶甲的交配和产卵行为. *昆虫知识*, **43**(6): 806–809.
- 孟 玲, 徐 军, 李海波. 2007. 外来广聚萤叶甲在我国的扩散及生活史特征. *中国生物防治*, **23**(1): 5–10.
- 万方浩, 李保平, 郭建英. 2008. 生物入侵: 生物防治篇. 北京: 科学出版社.
- 周忠实, 郭建英, 万方浩, 等. 2008. 低温冷藏对豚草天敌广聚萤叶甲存活和生殖力的影响. *中国生物防治*, **24**(4): 376–378.
- Boughman JW. 2002. How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 571–577.
- Cocroft RB, Rodriguez RL, Hunt RE. 2008. Host shifts, the evolution of communication, and speciation in the *Enchenopa binotata* species complex of treehoppers// Tilmon KJ, ed. *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. Berkeley (CA): University of California Press: 88–100.
- Coyne JA, Orr HA. 2004. *Speciation*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates.
- Crawley MJ. 2005. *The R Book*. London: John Wiley & Sons Ltd.
- Huey RB, Gilchrist GW, Carlson ML, *et al.* 2000. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*, **287**: 308–309.
- Kirkpatrick M, Ravigne V. 2002. Speciation by natural and sexual selection: Models and experiments. *The American Naturalist*, **159**: S22–S35.
- Matsubayashi KW, Ohshima I, Nosil P. 2010. Ecological speciation in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **134**: 1–27.
- Mayer E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA, USA: Harvard University Press.
- R Development Core Team. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL. [2009-5-31].
- Sax DF, Stachowicz JJ, Brown JH, *et al.* 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**: 465–471.
- Schluter D. 2009. Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, **323**: 737–741.
- Tegoni M, Campanacci V, Cambillau C. 2004. Structural aspects of sexual attraction and chemical communication in insects. *Trends in Biochemical Sciences*, **29**: 257–264.
- Vellend M, Harmon LJ, Lockwood JL, *et al.* 2007. Effects of exotic species on evolutionary diversification. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**: 481–488.

作者简介 马立彬, 女, 1983年生, 硕士研究生。主要从事入侵生物与生物防治等方面的研究。E-mail: 2008102101@njau.edu.cn

责任编辑 刘丽娟