应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2015, 52(1): 162–172. DOI: 10.7679/j.issn.2095–1353.2015.017

优头细蛾（鳞翅目：细蛾科）的生物学特性及生存对策研究*

王志博** 李后魂***

（南开大学生命科学学院 天津 300071）

摘 要 **【目的】** 探探索优头细蛾 *Epicephala* sp.适应圆果算盘子 *Glochidion sphaerogynum* 特点而采取的生存对策，对揭示圆果算盘子与优头细蛾协同进化关系有重要的意义。**【方法】** 本文通过对圆果算盘子物候、优头细蛾生活史、成虫活动规律以及圆果算盘子种子被幼虫蛀食情况这几方面的研究对优头细蛾适应性生存对策进行了探讨。**【结果】** 圆果算盘子在整个算盘子属中呈现了一些与众不同的特点，特别体现在物候和雌花形态这两方面。在海南鹦哥岭，圆果算盘子每年只有一个花期，优头细蛾每年相应只有一个世代。优头细蛾是圆果算盘子的专性寄生者，承担着为圆果算盘子传粉的任务。头细蛾幼虫出果率为 56.33%，完整种子保存率为 56.58%，每头幼虫平均消耗 4.53 粒种子。**【结论】** 优头细蛾通过以卵越夏对策，能够实现成虫发生期与圆果算盘子花期精准匹配。成虫选择了在雌花顶端小孔插入产卵器的产卵方式，并形成了与之相应的雌花选择和先产卵后传粉的生存对策，这样的产卵对策是适应圆果算盘子雌花形态的表现，同时对提高传粉效率、限制种子过度开采等方面体现了积极作用。

关键词 圆果算盘子，优头细蛾，生物学特性，互惠共生，生存对策

The biology and survival strategy of *Epicephala* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae)

WANG Zhi-Bo** LI Hou-Hun***

(College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract **[Objectives]** To investigate the survival strategies of *Epicephala* sp., in particular those pertaining to the coevolutionary relationship between it and the plant *Glochidion sphaerogynum* (Müller Argoviensis). **[Methods]** The survival strategies of *Epicephala* sp. are discussed with reference to the phenology of *G. sphaerogynum*, including life history, adult activity patterns and larval seed consumption. **[Results]** Some aspects of the phenology and morphology of the female flower of *G. sphaerogynum* differ from those of other *Glochidion* plant species. In Hainan Yingge Mountain Nature Reserves, *G. sphaerogynum* has one flowering season, and *Epicephala* sp. one generation, each year. *Epicephala* sp. is an obligate parasite and pollinator of *G. sphaerogynum*. The rate of larvae emerging from fruits was 56.33%, and the proportion of intact seeds was 56.58%. The average number of seeds consumed by each larva was 4.53. **[Conclusion]** One survival strategy of *Epicephala* sp. is spending the *G. sphaerogynum* non-flowering period in the egg stage and synchronizing eclosion with the flowering season. Another is that *Epicephala* sp. inserts its ovipositor into the hole on the top of the style of the *G. sphaerogynum* female flower, an adaption to host morphology that both improves pollination efficiency and prevents seeds being over exploited.

Key words *Glochidion sphaerogynum*, *Epicephala*, biological character, mutualism, survival strategy

---

* 资助项目 Supported projects：国家自然科学基金资助项目（No. 30930014）

**第一作者 First author，E-mail: wangzhibo9527@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail: lihouhun@nankai.edu.cn

收稿日期 Received：2014-12-21，接受日期 Accepted：2014-12-26

头细蛾属 *Epicephala* 隶属于细蛾科 Gracillariidae，全世界已知 50 种，主要分布在澳洲区和东洋区。中国现有 13 个种（白海燕和李后魂，2008；De Prins and De Prins，2011；Hu *et al.*，2011；Zhang *et al.*，2012；Li and Wang，2014）。头细蛾是专性种子寄生昆虫，幼虫多数寄生在大戟科叶下珠族植物果实内，以种子为食。雌性成虫有主动为寄主传粉的习性（Kato *et al.*，2003）。头细蛾能够通过花的气味对寄主进行识别（Okamoto *et al.*，2007； Goto *et al.*，2010），这使得头细蛾与寄主植物建立了专性的互惠共生关系，两者在进化过程中逐渐形成了相互适应的生存对策，因此成为研究协同进化的良好模型。目前，头细蛾的寄主包括算盘子属 *Glochidion*（Kawakita *et al.*，2004；Kawakita and Kato，2006），叶下珠属 *Phyllanthus*（Kawakita and Kato，2004a），黑面神属 *Breynia*（张晶等，2012；Kawakita and Kato，2004b），白饭树属 *Flueggea*（Kawakita and Kato，2009；胡冰冰等，2011）。虽然，在不同的寄主上，头细蛾幼虫对种子的消耗存在差异，但各个系统中总有一部分种子并没有被取食，这使得头细蛾与寄主能够长期稳定的保存着互惠关系（Kato *et al.*，2003；Kawakita and Kato，2004b）。分子系统发育研究显示，寄生同属寄主的头细蛾有着更近的亲缘关系（Kawakita and Kato，2009），这很好的体现了头细蛾属的进化历程。虽然，头细蛾与寄主的保持了“一对一”的高度专一性，但有时这种专一性也会被打破（Kawakita and Kato，2006），这可能是在特定的选择压力下头细蛾发生了寄主迁移的结果（Kawakita *et al.*，2004；Kawakita and Kato，2006；Hembry *et al.*，2013）。

圆果算盘子 *Glochidion sphaerogynum* 中共同寄生了 4 种头细蛾。优头细蛾 *Epicephala* sp. 是第一优势种，种群数量远远大于其他 3 种头细蛾，承担着为圆果算盘子传粉的任务，对整个系统的稳定起到至关重要的作用。圆果算盘子具有独特的雌花形态和物候特征，在长期的进化过程中，优头细蛾也形成了相应的生存对策。本文对圆果算盘子的物候、优头细蛾生活史、优头细蛾成虫活动规律以及圆果算盘子种子被蛀食情况这几方面进行了研究，并对优头细蛾为适应圆果算盘子而形成的生存对策进行了探讨。本研究能够让我们对头细蛾的生物学特性有进一步的了解，并对揭示优头细蛾与圆果算盘子之间协同进化关系有重要的意义。

1　材料与方法

1.1　研究地点概况

海南鹦哥岭自然保护区位于中国海南省中南部山区，横跨白沙、琼中、五指山和乐东 4 个县市，面积约占 50 000 hm^2。保护区地处北热带，属于热带海洋季风气候。全年平均气温 20~24 C°，平均降雨量 1 800~2 700 mm。保护区内以山地地形为主，植被类型属于山地雨林，地理条件优越，植被保护良好，蕴藏着丰富的动植物资源（郝清玉等，2013）。本研究的采样地点位于鹦哥岭保护区鹦哥嘴分站，地理经纬度 19°02′21″N，109°34′04″E，研究地点海拔 450 m。

1.2　研究对象

圆果算盘子 *Glochidion sphaerogynum* (Müller Argoviensis) Kurz.，1875 隶属大戟科 Euphorbiaceae 算盘子属 *Glochidion*，乔木。多生于海拔 100~1 600 m 山地疏林中或旷野灌木丛中，在我国主要分布于广东、海南、广西和云南等省区，另外印度、缅甸、泰国、越南等也有分布。圆果算盘子雌雄同株，伞形花序，花簇生于叶腋内。雄花萼片 6 枚，3 个雄蕊合生；雌花萼片 6 枚，花柱合生呈扁球状。蒴果扁球状，8 室，具明显的纵沟，顶端具有扁球状花柱宿存（Li and Gilbert，2008）。

优头细蛾 *Epicephala* sp.是在海南鹦哥岭发现的新种（Li and Wang，另文发表），其前翅斑纹与头细蛾属的多数种相似，但可以从雌雄外生殖器来区分。优头细蛾的寄主是圆果算盘子，在圆果算盘子花期，我们首次对该种的生物学及其传粉行为进行了详细的观察研究。

1.3 研究方法

从 2009 年 12 月至 2014 年 2 月对海南鹦哥岭（图 1：A）的 75 株圆果算盘子（图 1：B）及以寄主圆果算盘子的优头细蛾进行了定点研究。对选定的圆果算盘子植株进行标记，并对花果期以及不同月份植株整体发育状态进行了详细的记录。采集圆果算盘子成熟果实，用高 11 cm ×内径 8 cm 的养虫盒对寄生在圆果算盘子上的头细蛾幼虫进行人工饲养，并结合野外观察情况，记录头细蛾的发育过程及生活世代。野外观察包括花期和花间隔期观察，观察时间主要分为 4 个时间段 7:00—11:30 ； 12:00—17:30 ； 18:00—23:00 ； 23:30—6:30。观察到头细蛾访花、传粉、产卵等一系列行为用 Cannon G10 数码相机进行拍照，拍照结束后用高 60 mm ×内径 15 mm 的塑料管将其捕获，浸置于无水乙醇中或制成干制标本，带回实验室进行深入研究。选择被头细蛾幼虫取食过的果实在 Olympus SZ11 解剖镜下进行解剖，对每粒果实内头细蛾幼虫数量、其他昆虫种类和数量、完整种子数量、被取食的种子数量逐一进行统计。我们通过对果实的解剖可以进一步的了解头细蛾幼虫的食量以及种内及种间的竞争关系。

图 1 研究地环境及圆果算盘子形态

Fig. 1 Environment of researching site and the morphology of *Glochidion sphaerogynum*

A. 海南鹦哥岭自然保护区 Yingge Mountain Nature Reserves in Hainan；B. 植株 Individual plant；C. 花间隔期授粉后未发育的雌花 Female flower not developed after pollination during the flower interval season；D. 果实 Fruits；E. 雌花 Female flowers；F. 雄花 Male flowers.

2　结果与分析

2.1　圆果算盘子物候

圆果算盘子每年有一个花期和一个花期间隔（植株上只有叶片和授粉后未发育的雌花）（表 1）。11 月中旬间隔期过后，植株上的雌花（图 1：C）开始发育，8~12 d 左右发育成果实，此时的果实个体已经成型，外形并不再增长。但果实内的种子还比较软嫩，呈鲜绿色。15 d 后种子发育成熟，种皮坚硬呈黄白色并逐渐变成橙红色。

成熟的果实（图 1：D）最长可在植株上继续保存 2 个月，然后开始枯萎，果皮变成灰黑色，沿纵沟干裂，种子自然脱落。果实开始发育的同时，圆果算盘子逐渐开始长出新鲜的小枝，小枝初期最先长出幼嫩的叶芽，大概 7 d 左右，叶芽开始展开成黄绿或红色小叶，雌雄花开始在叶腋处滋生，初生花芽为嫩绿色。20~25 d 左右雌花（图 1：E）发育成熟，花柱膨大，变成黄色。雌花会以这种状态在植株上保存 2 个月之久。授粉后的雌花会在植株上保存下来，而没有授粉的雌花最终会干瘪枯萎并脱落。同一花序上的雄花会在雌花成熟 5~7 d 后开始开放。雄花（图 1：F）傍晚 5:00 左右开放，并伴有浓郁的芳香。一般情况下，花粉可在花药上附着 7~9 d，再过 5~6 d 雄花枯萎并从在植株上脱落。一朵雄花从开放到脱落大概 12~15 d。而从 12 月开始，新芽不断的开始长出，伴随着果实的发育，整个植株进入花果期。

花期长达次年 4 月，此时果实和雄花逐渐干枯脱落，而没有被授粉的雌花也开始脱落，被优头细蛾授粉的雌花逐渐变成红褐色，并以这种状态进入休眠期，在植株上保存长达 7 个月之久。11 月中旬，被授粉的雌花开始发育并长成果实。

2.2　优头细蛾生活史

优头细蛾在海南鹦哥岭每年只发生一代（表 1）。每年 11 月，随着圆果算盘子果实开始发育，头细蛾的卵也开始孵化，幼虫在果内取食圆果算盘子的种子。

初龄幼虫全身白色半透明（图 2：A），行动迟缓，只在一粒种子内取食。25 d 左右，随着头细蛾幼虫身体的逐渐增长，身体出现青白相间的环状条带（图 2：B），这时一粒种子已经不能满足幼虫对食物的需求，它将种子咬开一个小洞钻到邻近的种子里继续取食。这个阶段的幼虫食量大增。15 d 左右，发育成老熟幼虫，身体呈现出红白相间的环状条带。之后它会将果壁咬开一个小孔从果里爬出（图 2：C），吐丝将身体坠到地面枯枝落叶层（图 2：D），在干枯的树叶上结茧（图 2：E）。

结茧后，老熟幼虫逐渐不再活动，3 d 左右化蛹（图 2：F）。化蛹初期，当受到惊扰时，蛹会不停地扭动。大概 15~21 d，头细蛾成虫羽化，破茧钻出。羽化后的成虫会飞到附近的圆果算盘子上等待交尾。交尾后的雌性成虫会选择合适的雌花产卵（图 2：G），产卵结束后并为该雌花传粉（图 2：H）。由于被产卵-授粉的雌花并不立即发育成果实，因此头细蛾的卵也要在雌花中保存（休眠）7 个月之久。

2.3　优头细蛾成虫活动规律

野外观察总时长 748.5 h，花期观察时长 478.5 h。圆果算盘子花间隔期各间段均没有观察到过优头细蛾成虫，而在花期 4 个时间段都观察到了头细蛾成虫。这说明头细蛾的羽化期与圆果算盘子花期是同步的。7:00—11:30；12:00—17:30；23:30—6:30 这个 3 个时间段我们在圆果算盘子上观察到的优头细蛾并不多，而且这些时间段观察到的优头细蛾都是在小枝或叶片上休息，在不受外界干扰的情况下，这样的状态可保持长达 5 h。优头细蛾的活动期主要集中在 18:00—23:00 时间段（表 2）。

自 18:00 点开始陆续观察到优头细蛾在圆果算盘子植株上活动的现象。雌性优头细蛾在植株上沿着小枝爬行寻找雄花，触角一直不停地摇动。当它选中一朵雄花后，就用喙在雄花的柱头上前后磨擦，这样的行为能够使花粉附着头细蛾长有纤毛的喙上。收集完花粉后，优头细蛾沿小枝基部向端部爬行，到附近的雌花上用喙对圆果算盘子雌花顶端小孔进行检测，检测时间 1~2 s。

表 1 圆果算盘子物候及优头细蛾生活史

Table 1 Phenology of *Glochidion sphaerogynum* and life history of *Epicephala* sp.

月份 Month	圆果算盘子 *Glochidion sphaerogynum*				优头细蛾 *Epicephala* sp.			
	旬	雄花 Male	雌花 Female	果实 Fruit	卵 Egg	幼虫 Larva	蛹 Pupa	成虫 Adult
1	上 F	+	+	+		+	+	+
	中 M	+	+	+		+		+
	下 L	+	+	+	+			+
2	上 F	+	+		+			+
	中 M	+	+		+			+
	下 L	+	+		+			
3	上 F	+	+		+			
	中 M	+	+		+			
	下 L	+	+		+			
4	上 F	+	+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
5	上 F		+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
6	上 F		+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
7	上 F		+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
8	上 F		+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
9	上 F		+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
10	上 F		+		+			
	中 M		+		+			
	下 L		+		+			
11	上 F		+		+			
	中 M		+		+	+		
	下 L		+	+		+		
12	上 F		+	+		+		
	中 M	+	+	+		+	+	
	下 L	+	+	+		+	+	+

+: 代表存在 Existence; F: First ten days; M: Middle ten days; L: Last ten days.

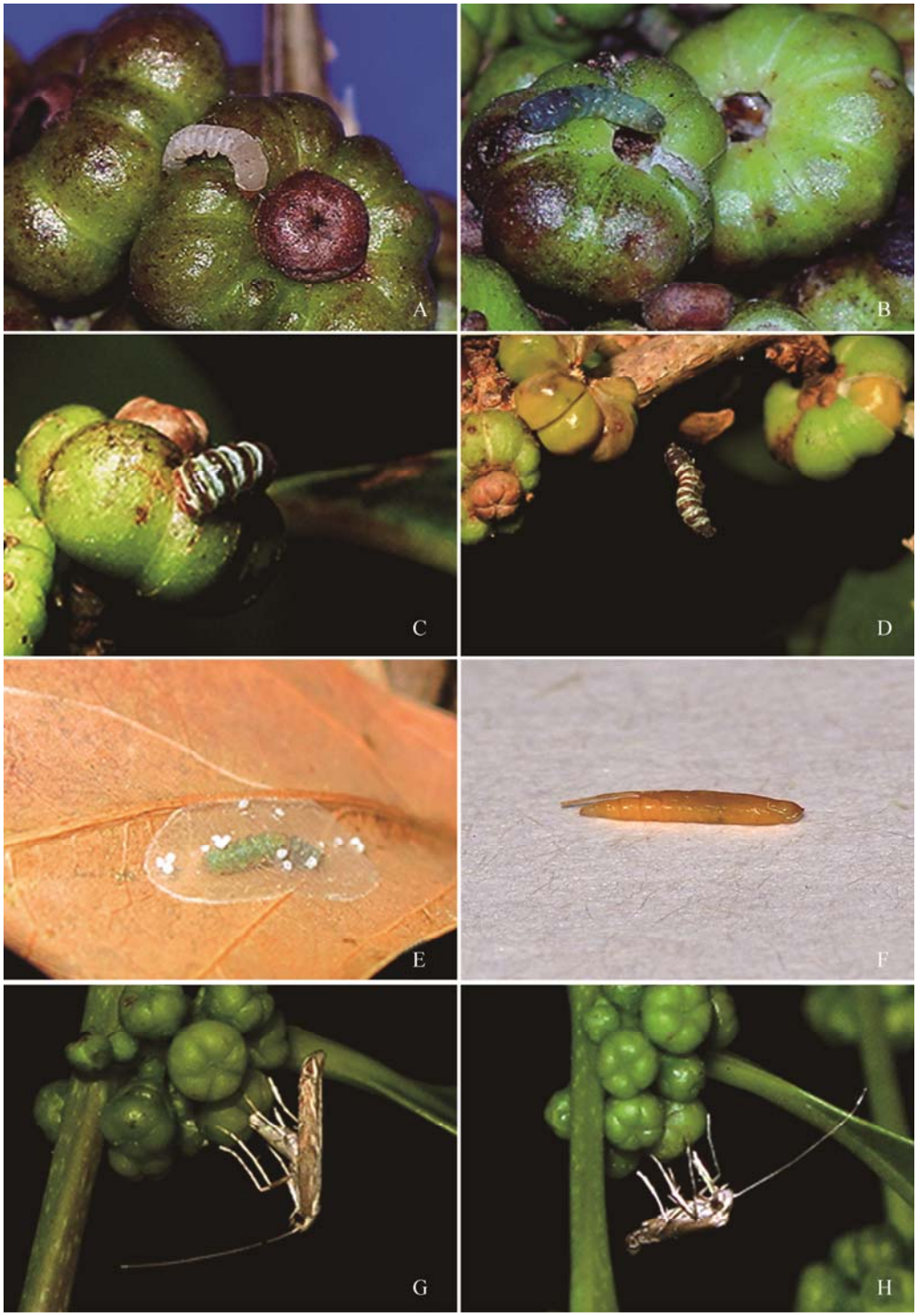

图 2　优头细蛾的发育过程

Fig. 2　Development process of *Epicephala* sp.

A. 初龄幼虫 First instar larva; B. 低龄幼虫 Low instar larva; C. 老熟幼虫从果中爬出 Mature larva climbing out from fruit; D. 老熟幼虫吐丝下地 Mature larva hanging down the ground along its silk; E. 老熟幼虫在干枯的叶子上结茧 Mature larva spining a cocoon on a dry leaf; F. 蛹 Pupa; G. 雌性成虫在圆果算盘子雌花上产卵 Female moth ovipositing on female flower of *Glochidion sphaerogynum*; H. 雌性成虫为圆果算盘子雌花传粉 Female moth pollinating female flower of *Glochidion sphaerogynum.*

检测结束后，优头细蛾会将腹部拱起，将产卵器从雌花顶端小孔插入进行产卵。整个产卵过程 60~90 s。产卵结束后，优头细蛾会用沾满花粉的喙插入雌花顶端的小孔主动为雌花传粉，整个传粉过程 35~40 s（n = 143）。

优头细蛾收集一次花粉最多能够为 15 朵雌花传粉。优头细蛾在圆果算盘子雌花上产卵及为圆果算盘子传粉的系列行为从 18:30—19:30 到达高峰期。20:00 左右，优头细蛾逐渐停在圆果算盘子叶子或小枝上进入休息状态。有些头细蛾开始飞走。23:00 以后，植株上很少再见到头细蛾的踪迹（图 3）。

表 2　优头细蛾活动规律

Table 2　The activity rule of *Epicephala* sp.

	花期 Flower season				花间隔期 Flower interval season
	7:00-11:30	12:00-17:30	18:00-23:00	23:30-6:30	全部时段 All time
累计观察时间（h） Observation time in all (h)	69	57.5	282	70	270
头细蛾数量（头） Number of *Epicephala* sp.	5	3	128	15	0
产卵-传粉行为次数（次） Times of oviposite-pollinating behaviors	0	0	143	0	0

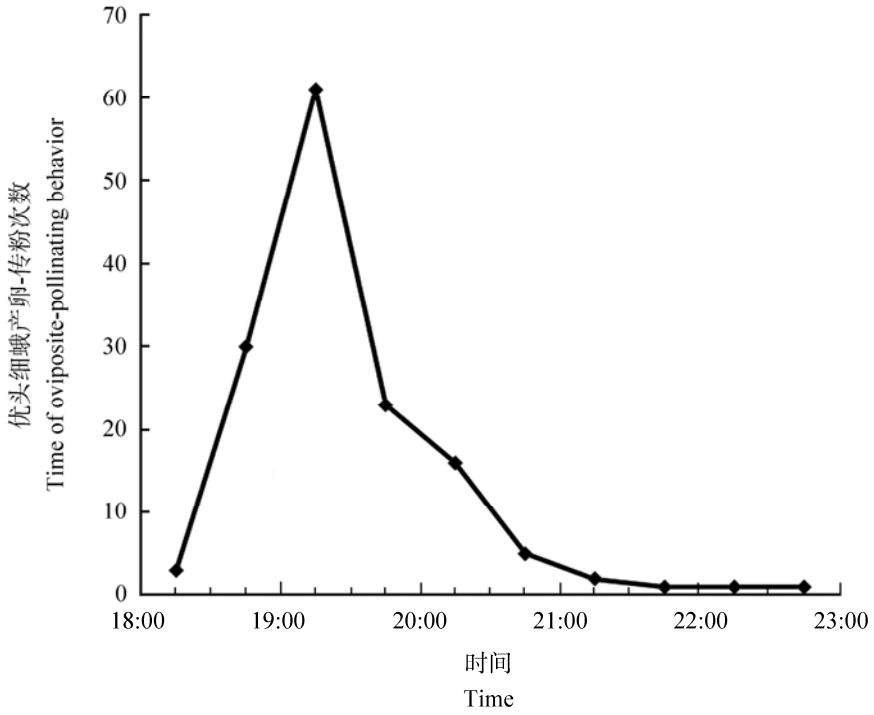

图 3　优头细蛾产卵-传粉活动高峰期

Fig. 3　Peak hour of oviposite-pollinating behaviors of *Epicephala* sp.

2.4　圆果算盘子果实种子被蛀食情况

我们采集了 600 个圆果算盘子果实，出果头细蛾幼虫 338 头，出果率为 56.33%，没有爬出头细蛾的果实基本没有被取食的痕迹。

我们对 500 个被头细蛾幼虫取食过的果实进行解剖，统计结果显示（图 4），500 个果实中被取食 4 粒种子的果实数量最多共有 169 个，占 33.80%; 8 粒种子全部被取食的果实共有 26 个，占 5.20%。完整种子保存率为 56.58%。根据果实表面的孔洞数以及被取食的圆果算盘子种子数计算，平均每头头细蛾幼虫要消耗掉 4.53 粒种子（表 3）。

3　讨论

3.1　优头细蛾以卵越夏对策

算盘子的果实能够为头细蛾幼虫提供食物来源和寄生场所。多数算盘子每年有连续的多个花期，与之对应的头细蛾每年也有多个生活世代。而海南鹦哥岭的圆果算盘子每年只在 12 月份至 4 月份有一个花期，其他时间植株处于长达 7 个多月花间隔期。这样的物候特点在算盘子属中是非常独特的。间隔期授粉的雌花处于休眠状态并不发育成果实，因此也不能为优头细蛾提供食物和生存空间。

为了适应圆果算盘这样的物候特点，优头细蛾每年只有 1 个世代。它将卵直接产在胚珠中，卵在雌花胚珠中并不立即发育，与雌花共同度过 7 个多月的休眠期。一直到授粉雌花开始发育时，胚珠里面的头细蛾卵才开始孵化。这种应对方式，使优头细蛾世代发生期与圆果算盘子的花期精准的匹配在一起。圆果算盘子的花期完全覆盖了优头细蛾的成虫期（图 5），而且优头细蛾的成虫期基本与圆果算盘子的开花高峰期重叠，这使得头细蛾羽化后会有大量的雌雄花供选择，以满足其产卵需求。然而一年多世代的头细蛾，在冬季多以蛹越冬的方式度过寄主植物花果间隔期（Goto *et al.*，2010；Zhang *et al.*，2012）。

优头细蛾这种以卵越夏的应对策略，在鳞翅目中并不常见，但却体现了很大的优越性。卵在雌花的胚珠里，有花柱等组织的保护，不仅减少

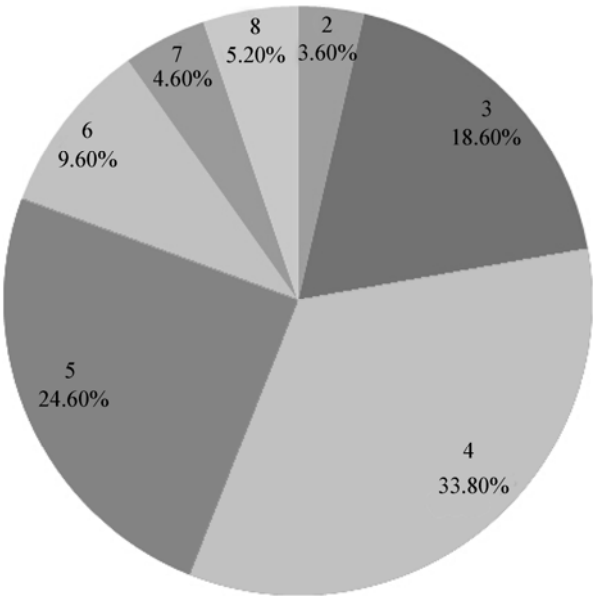

图 4　优头细蛾取食圆果算盘子种子情况

Fig. 4　The situation of seeds consumed by *Epicephala* sp. in fruit of *Glochidion sphaerogynum*

数字代表被取食种子数 Number represents quantity of consumed seeds；百分数代表被取食的果实所占比例 Percentage represents proportion of consumed fruit.

表 3　圆果算盘子内优头细蛾幼虫蛀食情况

Table 3　The situation of *Epicephala* sp. larvae feeding on seeds in the fruit of *Glochidion sphaerogynum*

	被取食种子数（粒）Number of consumed seeds								完整种子保存率（%）Proportion of intact seeds	每头幼虫平均消耗种子数量（粒）Average number of seeds consumed by each larva
	1	2	3	4	5	6	7	8		
果实数量（个）Number of fruits	0	18	93	169	123	48	23	26	56.58	4.53±1.4

了被天敌破坏的机率，而且为卵的保存提供了相对稳定的温度和湿度，最重要是优头细蛾卵和圆果算盘子雌花两者实现了同步发育。由此我们可以看出，植物的生长发育有内因限制，但也受到外界环境的影响。在其繁衍不断的扩大生存空间的同时，也需要不断的改变自身的特点来适应环境。相应的当植物的自身特点发生改变时，寄生在植物上昆虫的习性也会适应寄主的变化而发生改变。算盘子的物候特征与头细蛾相应的生存对策，为我们很好的揭示了协同进化的意义所在。

3.2 优头细蛾产卵对策

雌花花柱合生是算盘子属植物的一个共同特征，在算盘子属中虽然雌花花柱均发生了特化，但不同的种类特化的程度不尽相同。从算盘子属植物雌花花柱闭合程度上来看（我们所调查的算盘子属植物：圆果算盘子、白背算盘子 *Glochidion wrightii*、香港算盘子 *G. zeylanicum*、厚叶算盘子 *G. hirsutum*、毛果算盘子 *G. eriocarpum*、倒卵叶算盘子 *G. obovatum*、湖北算盘子 *G. wilsonii*、算盘子 *G. puberum*，可分为三大类型：柱状花柱型、锥状花柱型和球状花柱型（图 6）。圆果算盘子属于球状花柱型（图 6：C），这在我们已调查的算盘子植物中是唯一的。

这种雌花类型与其他两种类型相比较，顶端小孔的孔径更小，因此特化程度也更高，并且球状花柱更加肥厚，如果头细蛾从花柱侧面产卵，它需要刺穿花柱壁，难度更大。然而优头细蛾产卵器末端的产卵瓣呈铲形（Li and Wang，2014），与其他种类头细蛾相比（Hu *et al.*，2011；Zhang *et al.*，2012），这种铲形产卵器并不发达，因为它的产卵瓣不尖锐，不利于刺穿雌花花柱组织。这种情况下，优头细蛾选择了从顶端小孔刺入产卵器的产卵方式。虽然这样的产卵方式在香港算盘子和厚叶算盘子上也有出现，但这种产卵方式使得头细蛾传粉和产卵共用了同一通道。头细蛾传粉后产卵将部分花粉粘带出来，从而降低了传粉效率（Aker and Udovic，1981）。事实上，我们目前所知道的算盘子与头细蛾互惠关系中，头细蛾都是先传粉然后再产卵，只有优头细蛾是先产

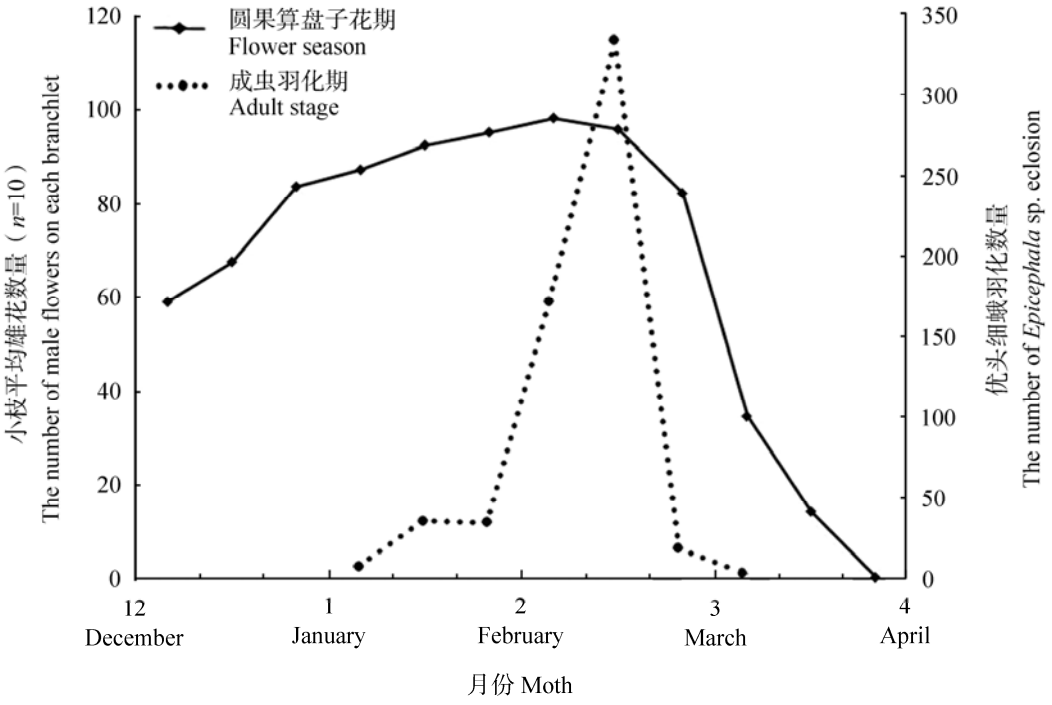

图 5 圆果算盘子花期与优头细蛾成虫期

Fig. 5 Flower season of *Glochidion sphaerogynum* covered adult stage of *Epicephala* sp.

卵再传粉的顺序。在丝兰-丝兰蛾协同进化体系中，丝兰蛾（Tegeticula 和 Parategeticula）也是这种先产卵后传粉的行为（Pellmyr，2003）。我们认为，在产卵和传粉共用同一通道的系统中，优头细蛾这种先产卵后传粉的对策在提高雌花授粉成功率方面能够体现出一定的优越性。

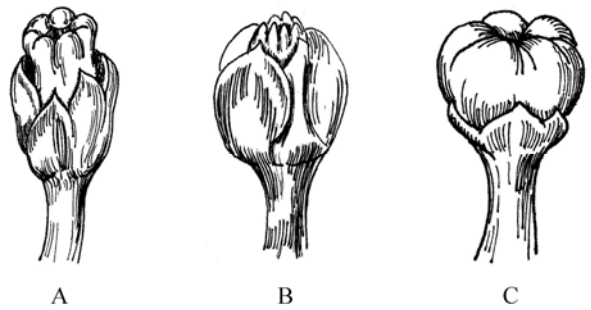

图 **6**　算盘子属植物雌花类型

Fig. 6　Female flower style type of *Glochidion* plants

A. 柱状花柱型 Columnar type; B. 锥状花柱型 Cone type; C. 球状花柱型 Globose type.

除此之外，我们发现优头细蛾在产卵前，对雌花有选择对策。优头细蛾在产卵前会对该雌花进行检测。检测的时间很短 1~2 s，我们可以确定这不是主动的传粉行为，因为它的头并不会像传粉时那样摇动，只是用喙的在雌花顶端小孔处点触。雌花被检测合适后，优头细蛾才会产卵，否则它会放弃该朵雌花继续检测下一朵。我们认为优头细蛾可以通过这样的检测行为来判断该雌花是否已经被产过卵。因为我们在大量的观察研究过程中，从来没有发现过任何一头优头细蛾在同一朵雌花上有过重复产卵的行为。

从圆果算盘子果实被蛀食情况来看（表 3），500 个果实种子被蛀食情况存在一些差异，这可能是由于头细蛾幼虫个体差异或者在果内寄生过程中受到了其他因素的影响。根据头细蛾的平均食量，两头头细蛾幼虫就能消耗掉一个果实内的全部种子，但事实上种子全部被取食的果实仅占 5.20%，除了被头细蛾幼虫吃掉的种子外，还有 56.58%的种子是完好的。这说明在圆果算盘子与头细蛾的互惠共生系统中，圆果算盘子的种子尚未达到被过度开采的程度。这一结果与雌花选择对策的作用一致，因此，我们认为雌花选择产卵对策，可以有效的避免优头细蛾在同一朵雌花上产卵过多引起的空间和食物上的竞争，有利于保持头细蛾与算盘子协同进化系统的平衡发展。

4　结论

优头细蛾专性寄生圆果算盘子，二者形成了互惠共生的协同进化关系。在海南鹦哥岭圆果算盘子每年只有一个花期，相应的优头细蛾每年也只有一个生活世代。为了适应圆果算盘子的物候特点，优头细蛾形成了以卵越夏的生存对策。这样的生存对策使圆果算盘子的花期与优头细蛾的羽化期紧密重叠在了一起。

与其他头细蛾相比，优头细蛾的产卵器并不特别发达，而圆果算盘子特化的球状花柱却更加肥厚。优头细蛾为了适应圆果算盘子这一特点，采取了从雌花顶端小孔插入产卵器的产卵方式，并形成了与之相应的雌花选择机制和先产卵后传粉的产卵对策。面对不同寄主植物的特点，头细蛾必须找到适合自身的生存方式才能在寄主上获得生存的机会。从这点看来优头细蛾从多个方面都找到了适应寄主的生存对策，这是优头细蛾与圆果算盘子二者协同进化意义很好的体现。

致谢：感谢海南鹦哥岭自然保护区的工作人员在野外研究工作中提供的方便。感谢南开大学鳞翅目研究室的师生在论文整理时参与问题的讨论和给予的有益建议。

参考文献 (References)

Aker CL, Udovic D, 1981. Oviposition and pollination behavior of the yucca moth, *Tegeticula maculata* (Lepidoptera: Prodoxidae), and its relation to the reproductive biology of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia*, 49(1): 96–101.

Bai HY, Li HH, 2008. Brief review of obligate pollination mutualism between *Epicephala* moths and Euphorbiaceae trees. *Entomological Knowledge*, 45(1): 166–169. [白海燕, 李后魂, 2008. 传粉细蛾与大戟科植物专性授粉的互惠共生体系. 昆虫知识, 45(1): 166–169.]

De Prins W, De Prins J, 2011. Global taxonomic database of

gracillariidae (Lepidoptera). World Wide Web electronic publication, http: //www.gracillariidae.net [accessed 13 October 2014]

Goto R, Okamoto T, Kiers ET, Kawakita A, Kato M, 2010. Selective flower abortion maintains moth cooperation in a newly discovered pollination mutualism. *Ecology Letters*, 13(3): 321–329.

Hao QY, Liu Q, Wang S, Zhong QX, Wang YC, Ruan CL, Yan TL, Du S, Huang YC, 2013. Biomass of forest communities at different altitude regions in Yinggeling montane tropical rainforest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 21(6): 529–537. [郝清玉, 刘强, 王士泉, 钟琼芯, 王亚陈, 阮长林, 严廷良, 杜爽, 黄奕财, 2013. 鹦哥岭山地雨林不同海拔区森林群落的生物量研究. 热带亚热带植物学报, 21(6): 529–537.]

Hu BB, Li HH, Shi FC, 2011. Advance in the study of the mutualism between *Epicephala* moths (Lepidoptera, Gracillariidae) and Euphorbiaceae plants in China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 36(2): 447–457. [胡冰冰, 李后魂, 石福臣, 2011. 中国头细蛾属昆虫（鳞翅目，细蛾科）与大戟科植物互利共生关系研究进展. 动物分类学报, 36(2): 447–457.]

Hembry DH, Kawakita A, Gurr NE, Schmaedick MA, Baldwin BG, Gillespie RG, 2013. Non-congruent colonizations and diversification in a coevolving pollination mutualism on oceanic islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1761): 1–10.

Hu BB, Wang SX, Zhang J, Li HH, 2011. Taxonomy and biology of two seed-parasitic gracillariid moths (Lepidoptera, Gracillariidae), with description of a new species. *ZooKeys*, 83: 43−56.

Kato M, Takimura A, Kawakita A, 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(9): 5264–5267.

Kawakita A, Kato M, 2004a. Evolution of obligate pollination mutualism in New Caledonian *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, 91(3): 410–415.

Kawakita A, Kato M, 2004b. Obligate pollination mutualism in *Breynia* (Phyllanthaceae): further documentation of pollination mutualism involving *Epicephala* moths (Gracillariidae). *American Journal of Botany*, 91(9): 1319−1325.

Kawakita A, Kato M, 2006. Assessment of the diversity and species specificity of the mutualistic association between *Epicephala* moths and *Glochidion* trees. *Molecular Ecology*, 15(12): 3567–3581.

Kawakita A, Kato M, 2009. Repeated independent evolution of obligate pollination mutualism in the Phyllantheae-*Epicephala* association. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1656): 417–426.

Kawakita A, Takimura A, Terachi T, Sota T, Kato M, 2004. Cospeciation analysis of an obligate pollination mutualism: have *Glochidion* trees (Euphorbiaceae) and pollinating *Epicephala* moths (Gracillariidae) diversified in parallel? *Evolution*, 58(10): 2201–2214.

Li BT, Gilbert MG, 2008. Flora of China. Missouri Botanical Garden Press. USA. 11: 635.

Li HH, Wang ZB, 2015. Four new species of *Epicephala* Meyrick, 1880 (Lepidoptera: Gracillariidae) associated with two *Glochidion* plants (Phyllanthaceae). *Zootaxa* (submitted).

Okamoto T, Kawakita A, Kato M, 2007. Interspecific variation of floral scent composition in *Glochidion* and its association with host−specific pollinating seed parasite (*Epicephala*). *Journal of Chemical Ecology*, 33(5): 1065–1081.

Pellmyr O, 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1): 35–55.

Zhang J, Hu B, Wang SX, Li HH, 2012. Morphological and biological studies of *Epicephala lativalvaris* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(5): 585–595. [张晶, 胡冰冰, 王淑霞, 李后魂, 2012. 宽瓣头细蛾形态及生物学特性研究. 昆虫学报, 55(5): 585–595.]

Zhang J, Hu BB, Wang SX, Li HH, 2012. Six new species of Epicephala Meyrick, 1880 (Lepidoptera: Gracillariidae) associated with Phyllanthaceae plants. *Zootaxa*, 3275: 43–54.

Zhang J, Wang SX, Li HH, Hu BB, Yang XF, Wang ZB, 2012. Diffuse coevolution between two *Epicephala* species (Gracillariidae) and two *Breynia* species (Phyllanthaceae). *PLoS ONE*, 7(7): e41657.