

叶下珠头细蛾与小果叶下珠互利共生的研究 ——生物学及系统稳定性*

杨晓飞** 李后魂***

(南开大学生命科学学院, 天津 300071)

摘 要 【目的】 为了确定小果叶下珠 *Phyllanthus microcarpus* 与叶下珠头细蛾 *Epicephala* sp. 之间专性互利共生系统稳定性的增强是否主要通过彼此之间相互遏制对方对自身进行过度开采。【方法】 通过对小果叶下珠上共生的叶下珠头细蛾形态及生物学的研究, 记述了叶下珠头细蛾专性寄生寄主植物时的行为特性及共生双方利益得失。【结果】 叶下珠头细蛾在广西一年两代, 成虫的羽化数量与寄主植物雌雄花总数峰值变化同步; 幼虫对小果叶下珠果实的寄生率为 96%, 单个果实内幼虫寄生数量 > 1, 但平均每个果实内被取食的种子为 56.9%, 叶下珠头细蛾低龄幼虫相对较高的死亡率限制了其对寄主种子的过度取食; 果实内种子的适度保留和低龄幼虫的高死亡率是小果叶下珠-叶下珠头细蛾互利共生体系维持稳定的关键因素。【结论】 小果叶下珠的表型性状出现了趋异性进化, 叶下珠头细蛾与不同表型的小果叶下珠均有互利共生关系。因此, 对叶下珠头细蛾形态及生物学进行详细研究有助于深入了解小果叶下珠与头细蛾共生体系物种组成多样性及进化生物学, 并为探讨大戟科植物同头细蛾属昆虫协同互利共生多样性形成原因提供依据。**关键词** 大戟科, 叶下珠属, 鳞翅目, 头细蛾属, 生物学, 互利共生稳定性

Mutualism between *Epicephala* sp. and *Phyllanthus microcarpus* — Biology and mutualistic stability

YANG Xiao-Fei** LI Hou-Hun***

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

Abstract 【Objectives】 To determine whether the mutualistic relationship between *Phyllanthus microcarpus* and *Epicephala* sp. involves one partner avoiding overexploitation of the other. 【Methods】 Based on studies of morphology and biology of *Epicephala* sp. that pollinate *P. microcarpus* exclusively, we clarified the behavioral traits of *Epicephala* sp. that have developed in response to their specific host and the benefits that each species has obtained from their mutualistic relationship. 【Results】 The results show that the lifespan of *Epicephala* sp. is six months with two generations per year. Changes in the number of adults synchronize with changes in the total number of the female and male flowers. The parasitism rate was 96%, and the number of larvae per fruit was above 1. However, only 56.9% of seeds were consumed per fruit and a high death rate of young instar larvae limited seeds from being overexploited. Moderate seed predation and the high death rate of young instar larvae appear to be the key factors maintaining the mutualistic relationship between these species. 【Conclusion】 *P. microcarpus* includes two phenotypic populations, both of which are mutualistic hosts of *Epicephala* sp. Thus, further morphological and biological studies of *Epicephala* sp. can contribute to understanding the evolutionary mechanisms underlying *Epicephala* sp.-*P. microcarpus* mutualism. This research provides a reference for further investigation of the mutualistic biodiversity between *Epicephala* and plants of the Phyllanthaceae (Euphorbiaceae).

Key words Phyllanthaceae, *Phyllanthus*, Lepidoptera, *Epicephala*, biology, mutualistic stability

* 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: yangxiaofei@nankai.edu.cn

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

收稿日期 Received: 2014-11-07, 接受日期 Accepted: 2014-11-24

随着协同进化研究的进一步升温,关于大戟科植物与头细蛾属昆虫专性协同互利共生体系的研究越来越细化。日本学者 Kawakita 和 Kato (2004)首次提出专性授粉互利共生关系广泛存在于叶下珠属 *Phyllanthus* (*Gomphidium* 亚属)植物与头细蛾属 *Epicephala* 昆虫之间。高度特化的叶下珠属植物与头细蛾互利共生经历了更为广泛的互惠多样性,与算盘子属共生体系的主要区别在取食模式上 (Goto *et al.*, 2010)。不同的机制导致维持共生进化稳定性的原因多样化。已记载与头细蛾具有专性协同进化关系的叶下珠属 *Phyllanthus* 植物在我国仅分布 2 种: 少子叶下珠 *P. oligospermus* 和小果叶下珠 *P. microcarpus*, 均隶属于浆果叶下珠亚属 *Kirganelia* 异萼叶下珠组 Sect. *Anisenema*。其中少子叶下珠为台湾特有种 (胡冰冰等, 2011), 小果叶下珠为我国广布种 (Li and Gilbert, 2008)。植物与昆虫彼此间所得利益的平衡是维持协同进化最为重要的一点。相比其他共生体系,小果叶下珠与头细蛾共生双方利益得失较容易衡量,且易于对每个物种协同进化的选择作用进行直接评估,在进行利益权衡过程中植物主要体现在种子产出和损失数量,而昆虫则主要体现在羽化数量上。因此,推动了在面对不稳定的因素时互利共生体系稳定性如何维持的思考。假设传粉者过度地消耗种子,会使植物付出重大的代价,随后会导致互惠共生体系的崩溃 (Herre *et al.*, 1999)。植物与昆虫之间互利共生体系的维持是以相互专一化和彼此独立为特点的 (Hembry *et al.*, 2011)。本文通过对叶下珠头细蛾 *Epicephala* sp. 生物学及共生双方利益得失的研究,得出叶下珠头细蛾低龄幼虫高死亡率和果实内种子的适度保留是叶下珠头细蛾-小果叶下珠互利共生体系维持稳定的关键。

1 材料与方法

小果叶下珠 *Phyllanthus microcarpus* 生于山地林下、山谷或灌木丛中,分布在我国福建、海南、广东、香港、广西、江西、云南和四川,在老挝、越南、泰国、印度、尼泊尔和斯里兰卡也

有分布 (Luo *et al.*, 2011)。

2011 年 11—12 月, 2012 年 3—8 月, 2013 年 3—4 月、9—10 月对已标定的小果叶下珠居群进行生物学观察研究,并对寄生其上的头细蛾生活习性、行为进行跟踪记录。采集及定点研究样地为广西自治区凭祥市中国林科院热带林业实验中心哨平实验场 (海拔 160~280 m, 22°01'~22°11'N, 106°89'~106°94'E)。

1.1 小果叶下珠发育形态及头细蛾生物学行为观察与统计

小果叶下珠 *Phyllanthus microcarpus*, 灌木, 高 2~5 m; 叶片膜质, 椭圆形、卵形至圆形; 雌雄花簇生于叶腋, 聚伞状花序; 雄花直径约 2 mm; 花梗细长, 全圆; 雄蕊 5, 其中 3 枚较长, 花丝合生, 2 枚较短, 花丝离生; 雌花花梗长 4~8 mm, 萼片 6, 不等大, 宽卵形; 子房圆球形或纺锤形, 6~12 室, 每室 2 粒胚珠, 花柱分离, 顶端 2 裂; 蒴果浆果状。在野外研究中小果叶下珠有两种表型, 一种为幼枝、叶及花果均被短柔毛或微毛, 另一种则全株光滑无毛 (图 1)。

1.2 头细蛾不同时期生活形态

叶下珠头细蛾 *Epicephala* sp. (Li and Yang, 新种, 另刊发表) 是翅展在 5.0~7.5 mm 的小型蛾类。与其他头细蛾属昆虫相比其前翅斑纹紧凑, 雄性外生殖器抱器腹狭窄, 雌性外生殖器具 2 枚带齿的囊突。

对小果叶下珠上头细蛾生活史及生物学行为进行观察记录。采集大量的成熟小果叶下珠果实进行分批分组饲养, 观察叶下珠头细蛾幼虫不同龄期形态、行为。对老熟幼虫进行解剖, 并详细作图, 对幼虫特征进行描述 (朱弘复, 1956; Zimmerman, 1978)。对幼虫结茧化蛹, 羽化及数量进行统计。在果期, 采集成熟小果叶下珠果实, 相同生活史内两亚种分别选取 10 株分 5 组, 每次随机采果 300 粒进行饲养, 饲养盒规格为底径 5.5 cm, 口径 8.5 cm, 高 10.5 cm。每天观察老熟幼虫爬出情况, 及时将其转入装有小果叶下珠新鲜叶片的另一饲养盒以供结茧, 统计老熟幼

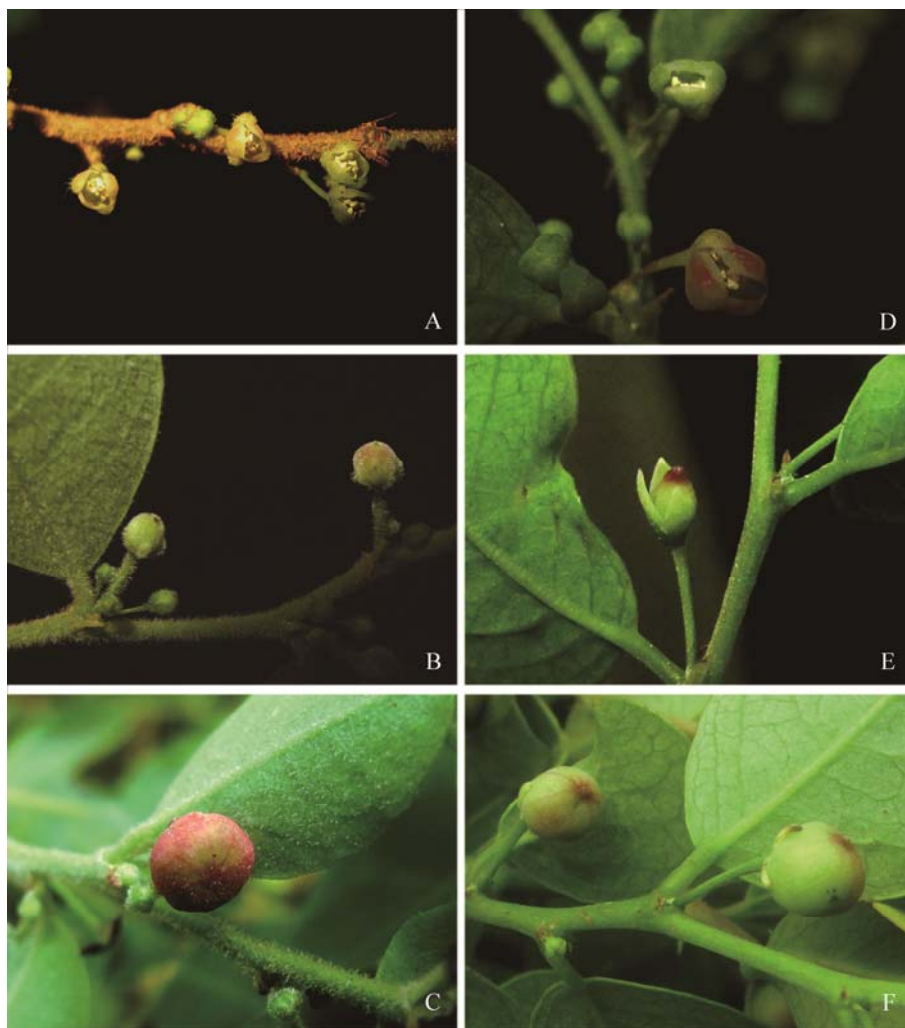


图1 小果叶下珠雌雄花和果实形态

Fig. 1 The morphology of flowers and fruits of *Phyllanthus microcarpus*

A~C. 全株被毛, A. 雄花, B. 雌花, C. 果实; D~F. 全株光滑无毛, D. 雄花, E. 雌花, F. 果实。
A-C. Pubescent plants, A. Male flower, B. Female flower, C. Fruit; D-F. Glabrous plants, D. Male flower, E. Female flower, F. Fruit.

虫数量, 以及结茧和成虫羽化数量, 记录并观察幼虫、蛹、成虫的生活形态。

1.3 小果叶下珠果实解剖记录与统计

对果实进行解剖统计, 对不同的现象进行记录和拍照。从果期开始在养果的同时分别在不同时间段内随机采集小果叶下珠果实进行详细解剖, 记录每个果实内完好种子数, 被幼虫取食的种子数, 头细蛾幼虫数等。对果实内幼虫蛀食情况进行观察研究。

2 结果与分析

2.1 叶下珠头细蛾生活史及行为

叶下珠头细蛾 1 年 2 代, 间隔时间大约为 2 个月。同一批幼虫从结茧到羽化多数为 15~20 d, 接近 1/3 的成虫羽化时间延长到 2 个月, 羽化时间延后现象使头细蛾在小果叶下珠无花无果期以蛹的形式度过不良环境, 因此头细蛾两个较长的蛹期保证了头细蛾能覆盖小果叶下珠所有花期以进行有效访花、传粉 (表 1)。叶下珠头细

蛾一个完整生活史历时约 4 个月：4 月上旬第 1 代成虫开始羽化，伴随小果叶下珠的花果期一直活动到 7 月中旬，在花期，小果叶下珠植株雌雄花数量变动和室内头细蛾成虫的羽化数量趋势基本保持一致（图 2），同步的物候模式是彼此相互选择的结果，加强了共生双方的特化。第 1 代成虫产卵约 15 d 以后，即从 4 月中旬开始就有老熟幼虫爬出并结茧，一直持续到 8 月上旬仍然有幼虫爬出，随后小果叶下珠进入无花无果期，叶下珠头细蛾则以蛹的形式存在，到 10 月上旬有成虫逐渐羽化，随即开始下一世代。第 2 代成虫期从 10 月上旬开始一直持续到 1 月上旬，老熟幼虫则在 2 月上旬进入蛹期（表 1）。

叶下珠头细蛾主要在夜间活动，雌成虫一生只交尾一次（图 3：A）。访问雄花时，将喙从萼片裂开处伸入，用喙端部碰触花粉柱以采取花粉，有时会将喙全部伸入萼片中，在采粉过程中将喙伸展，通过卷曲把花粉粒储存在喙基部，然后继续采粉（图 3：B）。在为雌花传粉产卵的过程中，头细蛾一般会在同一枝条上来回走动。先传粉后产卵，产卵后会进行补充性传粉（图 3：C），单个果实上产卵次数无规律，产卵时间长短不一，从 1 次到 4 次不等，平均 52.51 s ($n=24$)。一般为寻找一个合适产卵位置，会不断地调整产卵姿势，

产卵器从侧面穿透子房壁产卵于子房内（图 3：D）。

2.2 幼期形态特征

老熟幼虫（图 5：A）：体长 4.25 (± 0.03) mm ($n=28$)，体表暗红。头宽 0.56 mm，上唇缺口呈宽 V 形，深度约为上唇的 1/4。额约为头部长 1/2。前胸背中线两侧各具 1 个倒 Y 形乳白色斑纹，端部由 1 条白色横纹相连。第 1 腹节前半部暗红色，后半部乳白色；第 2~4 腹节前背中部有 4 个乳白色不规则斑点呈半环形排列；第 2、3 腹节暗红色，第 4、5 腹节前 1/3 暗红色，后 2/3 乳白色；第 6 腹节暗红色，背面前半部有 6 个乳白色不规则斑点半环形排列，中部有 8 个乳白色不规则斑点横向排列，后方中部有 2 个乳白色的不规则斑点；第 7、8 腹节暗红色，背侧前半部 4 个乳白色不规则斑点呈半环形排列，中部有 8 个乳白色不规则斑点呈横向排列；第 9、10 腹节暗红色。

头部毛序（图 4：A、B）：前群 A1、A2、A3 3 根前毛钝角排列，一个孔 Aa，A3 最长，位于第 2 单眼正后面，Aa 位于其右侧后上方，A2、A1 远离 A3，A2 在 A1 外侧左后方；后群具两个后毛 P1、P2 及两个孔 Pa、Pb，P2 位于 P1 外侧稍靠后，Pa 和 P1、P2 呈锐角三角形排列，Pa 处于顶角处，Pb 远离 P2，在其内侧后方；P1 长

表 1 叶下珠头细蛾生活史
Table 1 Life history of *Epicephala* sp.

	3 月 Mar.	4 月 Apr.	5 月 May	6 月 Jun.	7 月 Jul.	8 月 Aug.	9 月 Sep.	10 月 Oct.	11 月 Nov.	12 月 Dec.	1 月 Jan.	2 月 Feb.
	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L	F M L
		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
第 1 代 1st generation		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲	▲
									+	+	+	+
第 2 代 2nd generation									○	○	○	○
									-	-	-	-
	▲	▲	▲						▲	▲	▲	▲

F: 上旬；M: 中旬；L: 下旬；+ : 成虫；○: 卵；- : 幼虫；▲: 蛹。

F: The first ten days; M: The middle ten days; L: The last ten days; + : Adult; ○: Egg; - : Larvae; ▲: Pupa.

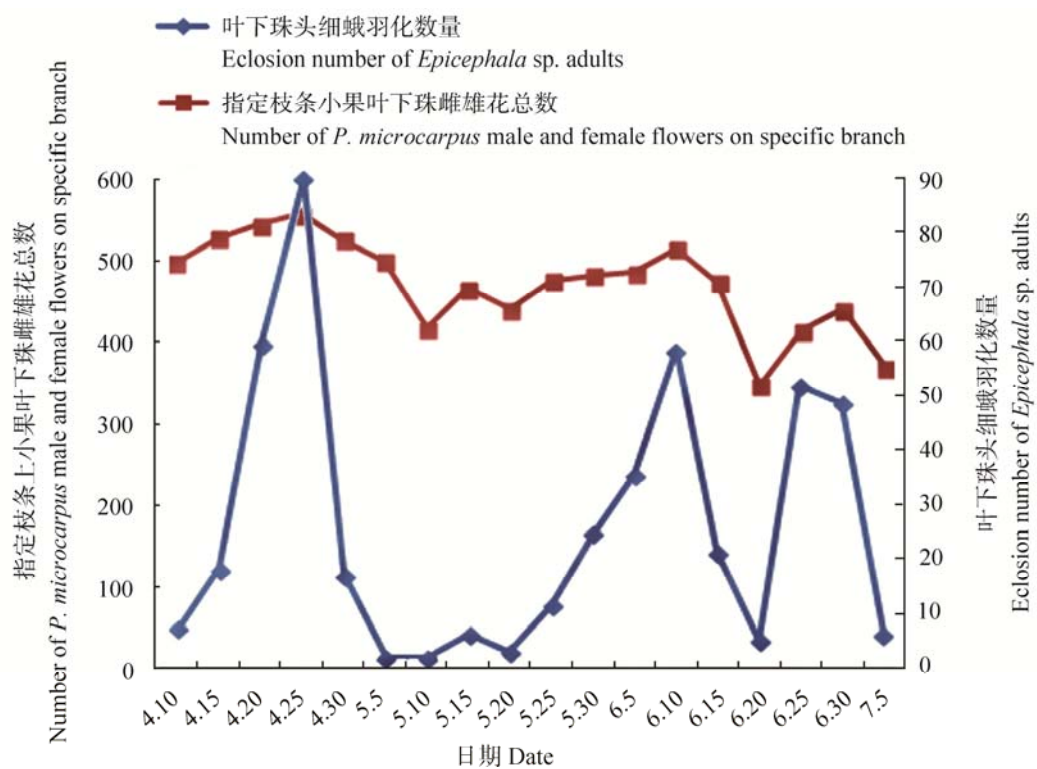


图 2 叶下珠头细蛾成虫羽化与小果叶下珠花期开花数量关系

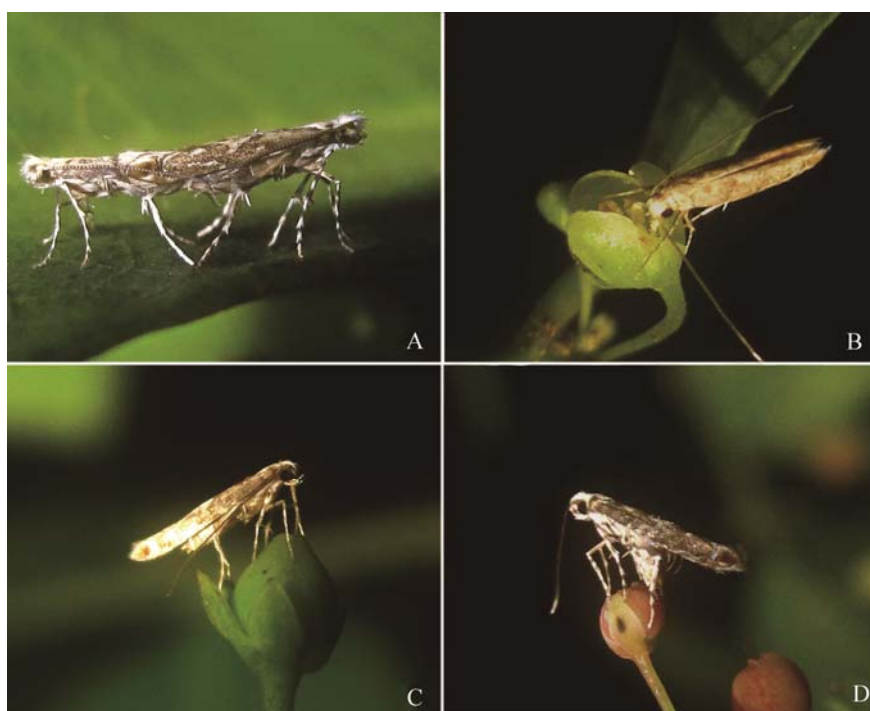
Fig. 2 Relationship between eclosion number of *Epicephala* sp. adults and number of *Phyllanthus microcarpus* flowers

图 3 叶下珠头细蛾雌蛾行为

Fig. 3 Behavior of female *Epicephala* sp.

A. 交尾; B. 采粉; C. 传粉; D. 产卵。

A. Mating; B. Collecting pollen; C. Pollinating; D. Laying egg.

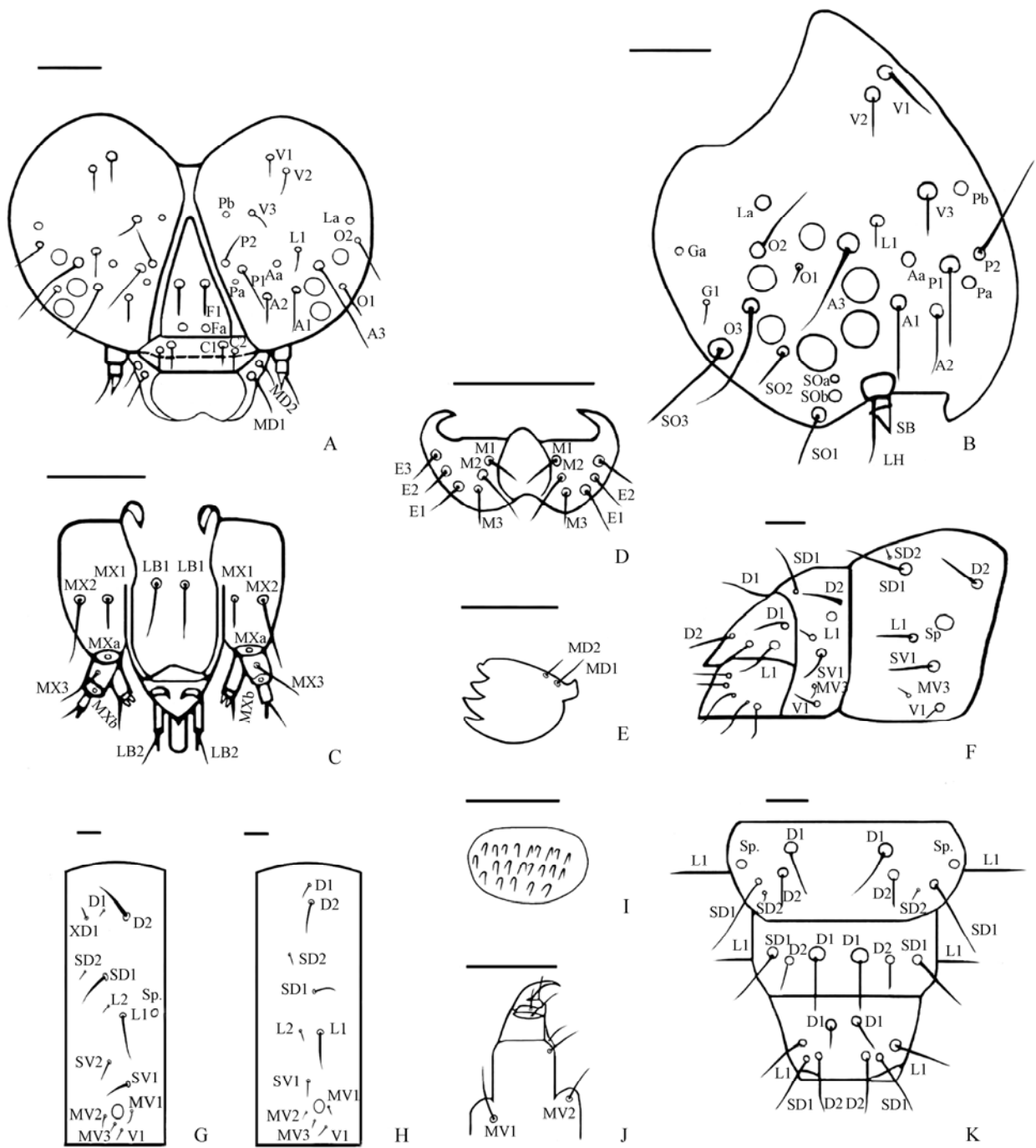


图4 叶下珠头细蛾幼虫特征

Fig. 4 Morphology of *Epicephala* sp. mature larvae

A. 头部前面观；B. 头部侧面观；C. 下颏和下唇；D. 上唇背面观；E. 左侧上颚；F. 腹部后3节侧面观；
G. 前胸；H. 中胸；I. 趾钩；J. 中足；K. 腹部后3节背面观 (比例尺=0.1 mm)。

A. Frontal view of head; B. Lateral view of head; C. Maxillae and labium; D. Dorsal labrum; E. Left mandible; F. Lateral of the three caudal abdominal segments; G. Prothorax; H. Mesothorax; I. Crochets of prolegs; J. Mesothoracic leg;

K. Dorsal of the three caudal abdominal segments (scales bar = 0.1 mm).



图 5 叶下珠头细蛾幼期形态和小果叶下珠果实表面及剖面

Fig. 5 Immature stages of *Epicephala* sp. and fruit sections of *Phyllanthus microcarpus*

A. 老熟幼虫; B. 初蛹; C. 蛹; D. 果实表面叶下珠头细蛾幼虫钻出的孔道形态;
E. 2头幼虫果实剖面; F. 多头幼虫果实剖面。

A. Mature larvae; B. Prepupa; C. Pupa; D. Shape of exit holes left by *Epicephala* sp. larvae;
E. Section of fruit including two larvae; F. Section of fruit including some larvae.

约 P2 的 2.5 倍;侧群有一根侧毛 L1 和一个孔 La, L1 和 La 相距较远, L1 在第 2 单眼外侧后方, La 在第 6 单眼内侧后方;顶群有 3 根长度几乎相等的顶毛 V1、V2、V3;眼群有 3 根眼毛 O1、O2、O3, 其中 O2 最长, O1 位于第 6 单眼内侧, O3 位于第 5 单眼后侧, O2 位于第 6 单眼外侧后方;眼下群有 3 根眼下毛 SO1、SO2、SO3 和两个孔 SOa、SOb, SO3 最长约为 SO1 和 SO2 的 2.5 倍, SO3 位于第 5 单眼外侧正前方, SO2 在第 4 和第 5 单眼中间前方, SO1 在第 4 单眼外

侧前方, SOb 和 SOa 分别在 SO1 的前方和后方;颊群有一根颊毛 G1 和一个孔 Ga, G1 在第 6 单眼外侧稍靠前, Ga 距离 G1 稍远, 在 G1 外侧后方;额群有一根额毛 F1 和一个孔 Fa, Fa 紧靠唇基, F1 位于 Fa 后方;唇基群有两根唇基毛 C1、C2, 位于唇基外侧, 斜向排列。

口器(图 4:D~E): 上颚(图 4:E), 4 齿, 具两根上颚毛 MD1 和 MD2, 等长;上唇(图 4:D), 3 根内侧毛 M1、M2、M3 和 3 根外侧毛 E1、E2、E3, 内侧毛和外侧毛呈 V 型排

列;下唇和下颚(图4:C),下唇毛LB1和LB2,分别为两根;下颚毛MX1、MX2、MX3和两个孔MXa、MXb, MX2最长。

前胸(图4:G):背毛D1位于前背毛XD1和背毛D2中间靠上侧,D2较长。亚背毛SD1在D1正下方,SD2在SD1前方稍靠上,SD1长度为SD2的3倍。侧毛L1位于L2的后方靠下,L1长约为L2的3倍。亚腹毛SV2位于侧毛L2正下方,SV1位于SV2后方靠下。微腹毛MV1、MV2、MV3位于基节窝下围,腹毛位于基节窝下方微靠后。

后胸(图4:H):背毛D1、D2呈横线排列,D2长于D1。亚背毛SD1和SD2间隔较远,呈斜线排列,SD1长约为SD2的3.5倍。侧毛L1和L2呈竖线排列,L1靠后,长约为L2的4倍。亚腹毛SV1位于基节窝上侧靠前。微腹毛围绕基节窝呈三角排列。腹毛位于基节窝下方为靠后。

胸足(图4:J):转节不明显,爪骨化特别强烈,呈尖锐鹰钩状。

腹足(图4:I):4对,分别位于3、4、5、10节上。趾钩3行单序。

腹节(图4:F,K):第8腹节背毛两根D1和D2,D1在D2前方靠上,长约D2的1.5倍;亚背毛SD1和SD2,SD1位于SD2右前方,长约SD2的4倍;侧毛L1位于气孔后方稍靠下,约与D2等长;亚腹毛SV1位于气孔下方,腹毛

V2位于SV1下方,SV1与V1中间靠后为MV3。第九腹节区别于第八腹节之处在于SD2缺失。

蛹(图5:B,C):纺锤形,初蛹为黄绿色,随后颜色逐渐变深,接近羽化时为深褐色,腹部背面可见7节,8~10节节间分界不明显,翅末端伸至第5节末端,触角几乎与蛹等长。

2.3 果实解剖记录与统计

经过统计,叶下珠头细蛾幼虫对小果叶下珠果实的寄生率为96.01%,如此高的果实寄生率在大戟科-头细蛾专性互利共生体系中较少出现。随着果实的成熟,幼虫也同步成熟并钻出果实。老熟幼虫钻孔爬出果实之后会在果皮表面留下一个覆盖薄膜的孔洞,该孔洞明显区别于其他昆虫如茧蜂 *Bracon* sp.爬出的孔洞(图5:D)。因此,果皮表面叶下珠头细蛾幼虫钻出后的孔数以及果实内部的幼虫数之和为叶下珠头细蛾幼虫对果实寄生的总数。解剖果实对幼虫进行统计,单个果实平均寄生叶下珠头细蛾幼虫>1头(图5:E,F;表2),每头幼虫平均取食5.03粒种子(图5:F;表2)。果实内的头细蛾死亡幼虫数占果实内头细蛾幼虫总数的30.03%,这种现象有效控制了叶下珠头细蛾的种群数量,是共生体系稳定的关键。果实内种子完好率为39%(表2),完好种子的适度保留一定程度上保证了小果叶下珠应得利益。

表2 小果叶下珠种子被蛀食情况

Table 2 Conditions of *Phyllanthus microcarpus* seeds infestation

编号 Number	种子数(n =果实数) Number of all seeds (n = number of all fruits)	完好种子数 Number of intact seeds	被蛀食种子数 Number of consumed seeds	头细蛾幼虫数 Number of larvae	一个果实平均幼虫数 Mean number of larvae in one fruit
1	262 ($n=14$)	127	133	32	2.21
2	676 ($n=40$)	272	403	84	1.84
3	460 ($n=28$)	192	269	55	1.78
4	460 ($n=28$)	113	345	53	1.93
5	908 ($n=58$)	339	569	123	1.52
6	376 ($n=25$)	210	166	34	1.36
7	358 ($n=23$)	194	164	35	2.12
8	934 ($n=58$)	377	557	112	1.89
9	866 ($n=58$)	340	526	103	1.96
10	738 ($n=49$)	216	522	90	2.10
11	518 ($n=33$)	177	340	73	2.29

表 3 小果叶下珠果实被寄生情况
Table 3 Conditions of parasitised fruits of *Phyllanthus microcarpus*

单个果实内幼虫数 Number of larvae in one fruit	0	1	2	3	> 3
总果实数 Total number of fruits	29	117	135	79	24
幼虫总数 Total number of larvae	0	117	270	237	106
果实数 (只寄生头细蛾幼虫) Number of fruits (contain <i>Epicephala</i> sp. larvae only)	0	73	90	55	17
果实数 (同时寄生幼虫和某种小蜂) Number of fruits (contain <i>Epicephala</i> sp. larvae and a kind of wasp)	0	44	45	24	7

3 讨论

叶下珠头细蛾成虫羽化与小果叶下珠花期的紧密结合体现了共生双方生活史与物候的协同性以及彼此变化的高度敏感,是长期协同进化的结果。结合小果叶下珠分类意义上的特殊性,不难得出在小果叶下珠发生分化之前,叶下珠头细蛾已经同小果叶下珠形成了共生关系。小果叶下珠在表型上呈现明显的分化,这种现象在已有大戟科-头细蛾属昆虫互利共生体系中是罕见的。寄主植物的分化从另一个角度体现了这种共生关系已经经历了相当长的时间,共生双方的形态结构都经历了严格的进化选择。雌花结构的特化,头细蛾积极主动的传粉行为,逐渐形成了现在的专性传粉互利共生状态。已知大戟科协同进化模式中有严格一对一模式、一对二模式和二对二模式(Kawakita, 2010; Zhang *et al.*, 2012)。因此,叶下珠头细蛾-小果叶下珠互利共生体系的进化方向是明确的。随着共生关系的持续演化,头细蛾可能会具有更为高效的物种分化现象。

叶下珠头细蛾幼虫腹足趾钩呈三行单序排列,这一形态特征明显区别于头细蛾属其他物种。尽管寄主植物分属于不同的属,但是同为头细蛾属昆虫,趾钩的排列呈现出与寄主植物分类相关联的现象。这可能和互利共生体系进化过程中寄主植物浆果状果实的形态特征相关。

在对叶下珠头细蛾幼虫的饲养过程中,最大限度的模拟自然生长环境,头细蛾的羽化率可能仍会存在一定的误差,但是这并不影响结果的正确性。低龄幼虫的高死亡率已经将头细蛾种群有效控制共生体系维持稳定的范围之内,而且互利共生利益的分配主要在共生双方结合最紧密的阶段,即头细蛾幼虫爬出果实之前。因此即使结茧的幼虫全部羽化对小果叶下珠从共生体系中获得利益的多少已经没有影响。

限制头细蛾幼虫对种子的过度消耗以及自身种群的数量是互利共生体系得以稳定最关键的因素。在丝兰-丝兰蛾互利共生体系中,丝兰蛾低龄幼虫较高的死亡率保证了丝兰一定的种子产量(Csotonyi and Addicott, 2001)。叶下珠头细蛾幼虫对小果叶下珠果实 96.01%的寄生率,且平均每个果实内幼虫数量在一头以上。如果幼虫全部发育成熟,小果叶下珠无法承受这种程度的种子消耗,互利共生体系根本无法维持。协同进化共生双方只有在都拥有防止对方过度消耗的机制时,进化体系才得以稳定(Herre *et al.*, 1999)。在黑面神属 *Breynia* 与头细蛾共生体系中头细蛾会取食单个果实内全部种子,共生关系稳定性的维持主要体现在对果实的适度寄生,宽瓣头细蛾对黑面神及喙果黑面神的果实寄生率分别为 31.67%和 65.05%(张晶等, 2012)。而在小果叶下珠上,叶下珠头细蛾对单个果实是

部分取食,这使得部分种子得以完好保留。

对头细蛾种群而言,互利共生体系平衡因素更精细的调节导致其自身种群内部发生更为复杂的竞争。头细蛾成虫在为寄主传粉的同时会在雌花内产卵而且产卵的次数没有规律。本研究对小果叶下珠果实进行了详细解剖,发现小果叶下珠果实内部分低龄幼虫未能发育成熟已经死亡。在里白算盘子 *Glochidion triandrum* 与头细蛾共生体系中,寄主植物会选择性切除掉被寄生超过两个卵的雌花,这一机制能够为寄主植物提升 16% 的种子保留率 (Goto *et al.*, 2010)。但是在本研究中小果叶下珠-叶下珠头细蛾体系寄主植物对共生稳定性调节的主动性可能表现的并不是那么明显。因为在小果叶下珠果实内含 3 头及以上老熟幼虫的现象十分常见,其比例为 26.82%。在互利共生体系中,幼虫发育所需较低的种子消耗量能有效降低共生双方利益冲突。但如果这一冲突发生,幼虫之间的竞争通常会降低种子被破坏的数量同时使得共生关系维持稳定 (Dufay and Anstett, 2003)。在对果实的解剖过程中,小果叶下珠单个果实内幼虫数在 4 头及以上的比例为 6%。当单个果实内幼虫数在 4 头及以上时,头细蛾可取食种子数量呈现紧张状态,幼虫之间会发生资源竞争,这会导致部分幼虫死亡。单个幼虫的平均取食种子数为 5 粒。假设不存在食物竞争,解剖统计的 106 头叶下珠头细蛾幼虫会取食 530 粒种子,但这 106 头幼虫寄生在 24 个果实内(表 3),而这 24 个果实一共有 416 粒种子,即使全部被幼虫取食,最多仅能维持 84 头幼虫完全发育成熟。因此,即便是这样至少也有 20 头幼虫因缺失食物而无法发育成熟。而实际上这 24 个果实的种子完好率为 14.4%,也就是说有能供 72 头头细蛾完全发育成熟的种子被取食,有 20~34 头幼虫因食物缺乏而死亡,死亡率为 18.9%~32.1%。同时,因为幼虫对食物资源的竞争使得种子被破坏的比例降低了 32.8%。

不存在食物资源紧张的果实内部,即单个果实内头细蛾幼虫在 4 头以下时,造成低龄幼虫高死亡率的原因与纯寄生性昆虫有很大相关。在每颗都寄生 2 头叶下珠头细蛾幼虫的 135 个果实中

(表 3),当只有头细蛾幼虫时,种子的完好保留率为 39.9%,头细蛾幼虫的存活率为 100%;同时寄生叶下珠头细蛾和某种小蜂时,种子的完好保留率为 34.4%,头细蛾幼虫的存活率为 51.1%。这一结果显示尽管植物牺牲了 5.5% 的完好种子,但是这样的牺牲换来头细蛾低龄幼虫 48.9% 的死亡率。寄主植物这样的牺牲看似多余实则非常有必要。如果没有这一机制,随着叶下珠头细蛾世代的不停交替,头细蛾存活率一直维持在一个很高的水平将导致种群数量会越来越大,共生体系的维持将无法持续。因此这种被动的以自身小部分的牺牲为代价换来对头细蛾种群间接的有效调控才是叶下珠头细蛾-小果叶下珠互利共生体系寄主植物对共生稳定性所做贡献的直接体现。寄主植物果实内部复杂的种内、种间竞争使得头细蛾种群得到有效控制,互利共生体系得以持续稳定。因此,小果叶下珠与叶下珠头细蛾互利共生稳定性的维持体现在果实内部多方面作用于头细蛾低龄幼虫导致其较高的死亡率以及寄主植物完好种子的适度保留上。

同黑面神属 *Breynia*、算盘子属 *Glochidion* 互利共生体系相比,小果叶下珠-叶下珠头细蛾共生体系稳定性调节模式发生了改变。一般来讲大戟科-头细蛾属昆虫互利共生体系中寄主植物所得利益主要表现在部分果实的完好保留上,而小果叶下珠完好果实仅占 3.99%。因此除了完好果实外,小果叶下珠在共生体系中所得利益还包括果实内部分完好的种子被保留下来。这使得小果叶下珠-叶下珠头细蛾共生体系稳定性调节机制更为多元化,共生双方利益分配表现的更加细致、精确。非亲缘关系的物种之间的协同进化方向能被不断提升的协同水平和竞争之间的正反馈所主导 (McNamara *et al.*, 2008)。因此,可以推测小果叶下珠共生叶下珠头细蛾种群物种组成成分相比其他共生体系的物种组成可能更为多样化。

参考文献 (References)

- Csotonyi J, Addicott JF, 2001. Competition between mutualists: the role of differential flower abscission in yuccas. *Oikos*, 94(3):

- 557–565.
- Dufay M, Anstett MC, 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. *Oikos*, 100(1): 3–14.
- 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.
- Hembry DH, Okamoto T, Gillespie RG, 2011. Repeated colonization of remote islands by specialized. *The Royal Society*. <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/subscriptions>.
- Herre EA, Knowlton N, Mueller UG, Rehner A, 1999. The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(2): 49–53.
- 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.]
- Kawakita A, Kato M, 2004. Obligate pollination mutualism in *Breynia* (Phyllanthaceae): further documentation of pollination mutualism involving *Epicephala* moth (Gracillariidae). *American Journal of Botany*, 91(9): 1319–1325.
- Kawakita A, 2010. Evolution of obligate pollination mutualism in the tribe Phyllanthae (Phyllanthaceae). *Plant Species Biology*, 25(1): 3–19.
- Li BT, Gilbert MG, 2008. Flora of China. Missouri Botanical Garden Press. USA. 11: 635.
- Li HH, Yang XF, 2015. Three new species of *Epicephala* Meyrick, 1880 (Lepidoptera: Gracillariidae) associated with *Phyllanthus microcarpus* (Phyllanthaceae). *ZooKeys* (submitted).
- Luo SX, Esser HJ, Zhang D, Renner SS, 2011. Nuclear ITS sequences help disentangle *Phyllanthus reticulatus* (Phyllanthaceae), an Asian species not occurring in Africa, but introduced to Jamaica. *Systematic Botany*, 36(1): 99–104.
- McNamara JM, Barta Z, Fromhage L, Houston AI, 2008. The coevolution of choosiness and cooperation. *Nature*, 451: 189–192.
- Zhang J, Hu B, Wang SX, Li HH, 2012. Morphological and biological studies of *Epicephala latalvalaris* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(5): 585–595. [张晶, 胡冰冰, 李后魂, 王淑霞, 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, 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.
- Zimmerman EG, 1978. Insects of Hawaii: A Manual of the Insects of the Hawaiian Islands, Including an Enumeration of the species and Notes on Their Origin, Distribution, Hosts, Parasites, etc. Hawaii, USA: University of Hawaii Press. 109–200.
- Zhu HF, 1956. The nomenclature of the Chaetotaxy of Lepidopterous Larvae and its application. *Acta Entomologica Sinica*, 6(3): 323–334. [朱弘复, 1956. 鳞翅目幼虫毛序命名及其应用. *昆虫学报*, 6(3): 323–334.]