

三种螽斯的性选择行为比较研究*

李廷友^{1**} 林育真²

(1. 连云港师范高等专科学校生物系 连云港 222006; 2. 山东师范大学生命科学学院 济南 250014)

Comparative study on sexual selection behaviors of three species of bushcrickets. LI Ting-You^{1**}, LIN Yu-Zhen² (1. Department of Biology, Lianyungang Teacher' College, Lianyungang 222006, China; 2. School of Life Science, ShanDong Normal University, Jinan 250014, China)

Abstract Mating behavior and sexual selection behavior of females of three bushcrickets, *Gampsocleis gratiosa*, *G. sedakovii obscura* and *Uvarovites inflatus* were studied with "Y" puzzle trials. The results showed that the mating behavioral patterns of three species were roughly same, but the temporal distribution of mating was different. Females preferred to larger males. The spermatophore weight was complicatedly correlated to male body weight, in which the cubic function was best fitted with highest value of R^2 . Percentages of spermatophore in body weight were all more than 10.0%, i. e. *G. gratiosa* 11.1%, *G. sedakovii obscura* 12.5% and *U. inflatus* 14.9%.

Key words *Gampsocleis gratiosa*, *Gampsocleis sedakovii obscura*, *Uvarovites inflatus*, sexual selection, behavior, copulation

摘 要 本文通过设计 Y 形迷宫实验,对螽斯属的优雅蝈螬 *Gampsocleis gratiosa*、暗褐蝈螬 *Gampsocleis sedakovii obscura* 和鸣螽属的鼓翅鸣螽 *Uvarovites inflatus* 雌虫的性选择行为和交配行为进行了观察研究。结果表明:3 种螽斯的交配行为谱一致,但交配时间上有差别;3 种螽斯雌虫趋于选择体重较大的雄虫交配;体重和精包重之间呈现较复杂的相关性,但均以三次函数的拟合度(R^2)最大;雄虫精包重占体重均在 10.0% 以上,分别为优雅蝈螬 11.1%、暗褐蝈螬 12.5%、鼓翅鸣螽 14.9%。

关键词 优雅蝈螬,暗褐蝈螬,鼓翅鸣螽,性选择,行为,交配

螽斯是有名的鸣虫,螽斯在繁殖期间一般是雄虫鸣叫、求偶,吸引雌虫前来交配。交配结束后雄虫产生一精包(spermatophore)挂在雌虫生殖器末端,雄虫的精包由外层的精护(spermatophylax,富含蛋白质等营养成分)、里层的精英(spermampulla)及精英中的精液组成^[1]。交配后雌虫即取食精护和精英。通过放射性标记雄性的精包,发现精包中的营养成分可以进入卵,即后代体内^[2],所以精包是一种对后代的投资,精包代表父方投资,具有提高后代存活率和提高雌性产卵率的作用,Gwynne 等学者将其称为父方投资^[3-5]。对螽斯科 26 属 43 种的研究证明,雄性体重与精护重量之间存在正相关关系^[6]。本文以螽斯科 Tettigoniidae 螽斯属的优雅蝈螬 *Gampsocleis*

gratiosa 和暗褐蝈螬 *Gampsocleis sedakovii obscura* 及鸣螽属的鼓翅鸣螽 *Uvarovites inflatus* 为材料,对螽斯的交配行为和性选择行为进行了初步的观察。

1 材料与方法

1.1 试验昆虫

本研究的优雅蝈螬和暗褐蝈螬成虫采自山东济南市郊丘陵荒坡,鼓翅鸣螽成虫采自山东潍坊市郊。成虫采回后在实验室模拟野外栖息地的温湿度(温度 23 ~ 29℃,相对湿度 33% ~ 61%),雌雄分开饲喂,饲喂以白菜、菜豆、苹果、

* 资助项目:江苏省“青蓝工程”(2007)项目。

** E-mail:tingyoul@hotmail.com

收稿日期:2009-06-24,修回日期:2009-11-25

黄粉虫、鲜活的小型蝗虫及蟋蟀类等为饲料。

1.2 试验方法

3 种昆虫的性选择试验通过设计的 Y 形迷宫进行^[1] (图 1)。

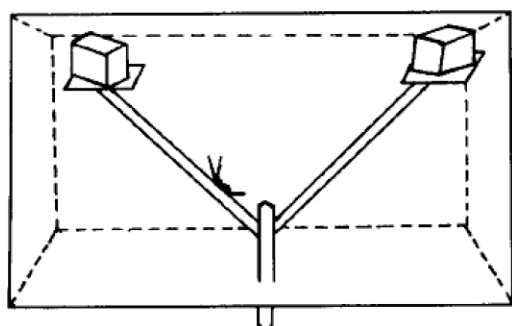


图 1 雌虫性选择的 Y 形迷宫

限于采集到的昆虫数量限制,共进行了 20 组优雅蝻、10 组暗褐蝻、10 组鼓翅鸣蝻的性选择实验,每组实验包括 2 只鸣叫的雄虫和 1 只雌虫。

试验前对雄虫精确称重,使每组的 2 只雄虫的体重有差别,2 只优雅蝻雄虫间体重相差 0.5 g 以上、2 只暗褐蝻雄虫间体重也相差 0.5 g 以上,2 只鼓翅鸣蝻雄虫间体重相差 0.1 g 以上。

雌虫性选择后即进行交配,交配后立即称取交配雄虫体重。交配前后雄虫的体重之差即认为是精包中(迷宫中未放置食物,雄虫每日排便 1~2 粒,每粒重约 0.01 g,鸣叫时雄虫耗能与精包之能量相比可忽略)。称重用托盘式扭力天平,精确度 0.01 g。

持续观察交配结束后雌虫食完精包的时间,雄虫交配后再次鸣叫的时间。夜间观察记录用红光灯照明。

用 SPSS 统计软件分析各测定指标,以 pearson 相关系数(r 值)表示各指标之间的线型相关性,以相关指数(R^2)表示曲线回归程度和拟合度。

2 结果

2.1 交配行为

交配时间因种类不同而存在差异,暗褐蝻

一般在凌晨至上午时间段交配;优雅蝻和鼓翅鸣蝻在白天和晚上都有交配发生,交配持续时间因种而异,约 10~25 min (图 2)。3 种蝻的交配行为谱固定且相似,可划分为 3 个阶段:(1)交配前期:雄虫鸣叫,雌虫趋声反应;(2)交配期:雌虫主动爬上雄虫背部,此时雄虫停止鸣叫并积极调整位置,以外生殖器贴近雌虫腹部末端,阳具复合体伸出与雌虫生殖器相贴合,继而腹部不断张缩带动生殖器反复摩擦,当雄虫排出乳白色精包后,雌虫便向前爬动,雄虫则向后行动而分离,精包则挂在雌虫的生殖器外;(3)交配后期:雄虫整理交配器官,不再鸣叫,雌虫咬食精包。

2.2 雌虫的性选择

优雅蝻共有 15 组进行了成功交配,其中 12 组雌虫选择体重较大的雄虫交配;暗褐蝻共有 6 组成功交配,其中 4 组雌虫选择体重较大雄虫;鼓翅鸣蝻共 8 组成功交配,其中 6 组雌虫选择体重较大雄虫。3 种雄虫体重与精包重的关系见图 3~5。

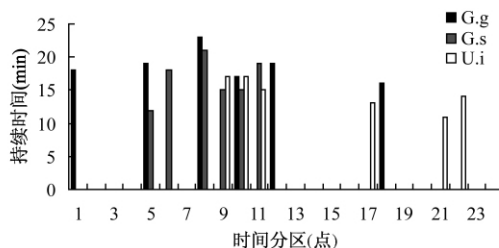


图 2 3 种蝻交配时间分布

图中 G. g 为 *G. gratiose*, G. s 为 *G. sedakovii obscura*, U. i 为 *U. inflatus*。(下同)

体重大的雄虫产生较大的精包,体重和精包重之间呈现较复杂的相关性,但均以三次函数的拟合度(R^2)最大,其中优雅蝻拟合不显著($R^2=0.554$),暗褐蝻和鼓翅鸣蝻体重和精包重拟合度高度相关。3 种蝻雄虫的平均体重分别为:优雅蝻 4.80 g,暗褐蝻 3.91 g,鼓翅鸣蝻 0.87 g;相对精包重分别为优雅蝻为 11.1%,暗褐蝻为 12.5%,鼓翅鸣蝻为 14.9%。

2.3 停鸣期和食包期

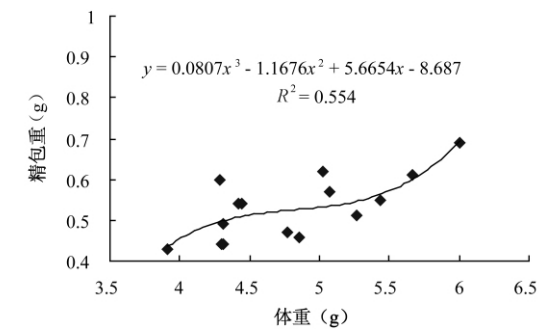


图 3 G. s 雄虫体重与精包重关系

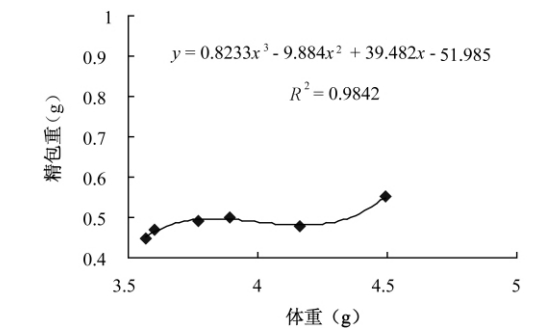


图 4 G. s 雄虫体重与精包重关系

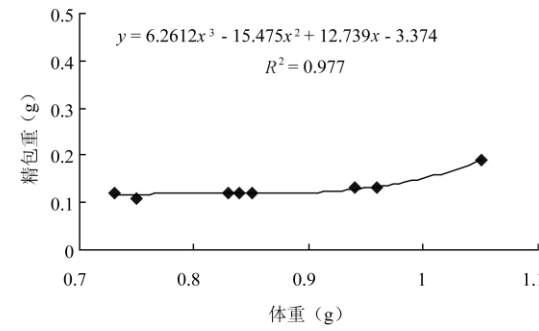


图 5 U. i 雄虫体重与精包重关系

雄虫在交配后都有一段不再鸣叫,这段时间可称为停鸣期;雌虫在交配完成时获得雄性的精包后,一般不再取食其它食物而专食精包,其食完精包需要一段时间,这段时间可称为食包期。雄虫的停鸣期和雌虫的食包期见表 1。优雅蝽雄虫的停鸣期长于雌虫的食包期,而暗褐蝽和鼓翅鸣蝽的雄虫停鸣期均短于雌虫的食包期。

表 1 3 种蝽斯雌雄交配后停鸣期和食包期记录 (h)

种名	交配雄虫编号	1	2	3	4	5	6
优雅蝽	停鸣期	17.9	7.2	15.3	14.5	11.0	13.7
	食包期	8.9	7.5	6.9	10.7	11.6	15.0
暗褐蝽	停鸣期	2.1	3.7	1.4	2.3	2.2	4.8
	食包期	6.8	6.0	3.5	2.6	6.4	7.2
鼓翅鸣蝽	停鸣期	0.1	0.3	0.3	0.2	0.2	0.5
	食包期	9.0	7.3	4.5	4.5	5.8	9.6

3 讨论

3.1 雌性取食较大的精包缩短了子代发育的时间,将使子代成虫的个体较大,在与同性的竞争中获胜,因而雌虫一般选择体重较大的雄虫交配^[6,8],但并不是体重越重的雄虫产生的精包越重,本研究中,3 种蝽斯精包和体重均以三次函数的拟合度(R^2)最大,其中暗褐蝽和鼓翅鸣蝽体重和精包重拟合度高度相关,优雅蝽拟合却不显著,这与 Vahed 等^[6],贾志云等^[6],高勇等^[10]认为的精包与体重呈线型正相关不同。

3.2 关于停鸣期与食包期。3 种蝽斯雄虫在交配后有一段生理停鸣期,而雌虫则有一段专门咬食精包的食包期(这段时间也可称为雌性性不应期),雄性付出精包后,身体恢复及再次产生精包需要较长时间,如 *R. verticalis* 为 5 d, *G. gratoriosa* 为 3 d^[6]。本研究中,3 种蝽斯的停鸣期较短,优雅蝽需要 13.7 h,而鼓翅鸣蝽仅需 0.5 h。雄虫恢复鸣叫和再次产生精包之间的关系还有待于进一步研究,但可以肯定的是,雄虫停鸣期的出现意味着雄性交配次数就要受限,交配机会减少。雌虫由于精包堵住了生殖孔,只有全部食完后方可再次交配,这也保证了雄虫交配的有效性;同时,雌虫躲在隐蔽处咬食精包,减少了被天敌发现的几率,也节约了体能,有利于孕育受精卵。

3.3 本文研究的 3 种蝽斯的精包占体重分别为优雅蝽为 11.1%,暗褐蝽为 12.5%,鼓翅鸣蝽为 14.9%,这和许多学者的研究较相一致^[6,11,12]。精包远大于保证精子完成传输所需,表明雄虫在产生精包上的投资不仅是一种

保证受精的需要,还是对后代的投资,作为投资方的雄性为雌性提供精包总的利益就在于传递自己的优良遗传基因,同时增强后代的竞争能力^[2]。

3.4 在性选择实验中,大部分雌虫直接爬向体重较重的正在鸣叫的雄虫,而对复鸣后的雄虫选择却不是根据体重(内部资料,待发表)。这说明雌虫是通过鸣叫的音频参数来确定雄虫的质量。Morris 等研究 *C. buckelli* 和 *C. monstrosa* 发现,雄虫通过载波频率和脉冲强度来确定其占区范围,雌虫则通过雄虫鸣叫声中的高频衰减来区分雄虫的大小,利用鸣声强度来判断雄虫的距离^[13];雌虫会优先与鸣声能量高的雄性进行交配^[4,15]。关于螽斯雄虫鸣声与体重或精包重的关系以及雌虫利用雄虫鸣声的性选择机制等问题,还有待于进一步研究。

参 考 文 献

- 高勇,康乐. 父方投资与性角色逆转现象:螽斯类昆虫的婚礼食物及对性选择方向的影响. 昆虫学报, 2002, 45 (3): 397 ~ 400.
- Gwynne D. T. Courtship feeding in katydids benefits the mating male's offspring. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1988, 23: 373 ~ 377.
- Gwynne D. T. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature*, 1984, 307: 361 ~ 363.
- Simmons L. W. Relative parental expenditure, potential reproductive rates, and the control of sexual selection in katydids. *Am. Nat.*, 1995, 145(5): 797 ~ 808.
- Wedell N. Dual function of the bushcricket spermatophore. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 1994, 258: 181 ~ 185.
- Vahed K., Gibert F. S. Differences across taxa in nuptial gift size correlate with differences in sperm number and ejaculate volume in bushcrickets (Orthoptera: tettigoniidae). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 1996, 263: 1 257 ~ 1 265.
- 李廷友,杨春贵. 优雅螽螂雌性选择. 昆虫知识, 1998, 35(5): 262 ~ 264.
- Brown W. D., Wideman J., Andradae M., et al. Female choice for an indicator of male size in the song of black-horned tree cricket, *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). *Evolution*, 1998, 50 (6): 2 400 ~ 2 411.
- 贾志云,蒋志刚. 营养对短翅鸣螽繁殖投资的影响. 动物学报, 2000, 46(1): 37 ~ 43.
- 高勇,康乐. 交配状态对雄性短翅鸣螽交配投资的影响. 中国科学 C 辑 生命科学, 2006, 36(2): 180 ~ 183.
- Gwynne D. T. Courtship feeding in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): investment in offspring or in obtaining fertilizations? *Am. Nat.*, 1986, 128: 342 ~ 352.
- Ritchie M. G., Sunter D., Hockham L. R. Behavioral components of sex role reversal in the tettigoniid bushcricket *Ephippiger ephippiger*. *Insect Behav.*, 1998, 11 (4): 481 ~ 491.
- Morris G. K., Deluca P. A., Norton M., et al. Calling-song function in male haglids (Orthoptera: Haglidae, Cyphoderris). *Can. J. Zool.*, 2002, 80: 271 ~ 285.
- Minckley R. L., Greenfield M. D. Psycho acoustics of female phonotaxis and the evolution of males signal in teractions in Orthoptera. *Evolution*, 1995, 7(3): 225 ~ 243.
- Alvarol B., Michael D., Green F. Sexual selection in insect choruses: influences of call power and relative timing. *J. Insect Behav.*, 2005, 18: 79 ~ 83.