

飞蝗抱对行为的进化意义及两型间相异的交配策略^{*}

朱道弘^{**}

(中南林业科技大学资源与环境学院 湖南 长沙 410004)

The evolutionary significance of precopulatory mounting and phase-related differences in mating strategy of *Locusta migratoria*. ZHU Dao-Hong^{**} (Laboratory of Zoology, College of Resources and Environment, Central South Forestry University, Changsha, Hunan 410004, China)

Abstract The migratory locust, *Locusta migratoria* L. shows frequent and prolonged mounting as well as prolonged copulation. The precopulatory mounting has been proposed to guard a female or ensure timely mating. Recent studies suggested that precopulatory mounting has a function other than guarding or just waiting in this locust; prolonged precopulatory mounting increases the length of copulation, which in turn increases the P_2 value. This locust shows phase polymorphism in which various morphological, physiological, and behavioral traits change according to population density. But mating strategy in different phase has not been investigated. The results of recent investigations showed that solitarious adults had a higher P_2 value, shorter precopulatory mounting, and longer copulation than gregarious adults. A significant positive correlation between length of precopulatory mounting and copulation was found in gregarious adults but not in solitarious adults in the two geographic strains, Okinawa strain and Tsukuba strain of Japan. The results demonstrate phase-related differences in reproductive strategy that are likely to be adaptive for locusts facing a large variation in chance of encounters between the two sexes.

Key words precopulatory mounting, sperm competition, phase polymorphism, *Locusta migratoria*

摘 要 飞蝗 *Locusta migratoria* L. 不仅交配时间长, 而且进行频繁的、长时间的交配前抱对。一般认为, 交配前抱对行为是雄虫为了等待时机获取适时的交配。最近的研究表明, 飞蝗的交配时间与 P_2 值(最后交配雄虫子代的比例)、交配前抱对时间与交配时间存在显著的正相关关系, 即飞蝗长时间的交配前抱对行为能延长其后续的交配时间, 从而提高 P_2 值。飞蝗具变型现象, 散居型和群居型在形态特征、生理机能、行为及体色等方面存在明显差异。最近的研究结果显示, 散居型较群居型具更高的 P_2 值, 较短的交配前抱对和较长的交配时间。冲绳和筑波种群散居型成虫的交配前抱对时间与交配时间存在显著的正相关关系, 而群居型无此相关性。这些结果证实飞蝗散居型和群居型之间存在着繁殖策略的差异。

关键词 交配前抱对, 精子竞争, 变型, 飞蝗

许多昆虫具有抱对(mounting)行为, 如直翅目的长额负蝗 *Atractomorpha lata*^[1]、小翅稻蝗 *Oxya yezoensis*^[2], 半翅目的一种猎蝽 *Triatoma phyllosoma*^[3], 鞘翅目的柳沙天牛 *Semanotus japonicus*^[4] 等。抱对行为可分为交配前抱对(pre-copulatory mounting)和交配后抱对(post-copulatory mounting)。一般认为, 交配前抱对是为了获得潜在的交配对象, 交配后抱对是一种交配守卫行为(mate guarding), 目的是阻止其他

雄虫与其交配对象再次交配^[5,6]。本文主要结合我们近年的研究, 介绍飞蝗 *Locusta migratoria* L. 的抱对行为、精子竞争及群居型和散居型间交配策略的差异。

^{*} 教育部高校博士学科点基金(20050538003), 湖南省科技攻关计划项目的资助, 本文为《昆虫知识》编委会特邀稿件。

^{**} E-mail: daohongzhuja@yahoo.com.cn

收稿日期: 2007-04-20, 修回日期: 2007

1 昆虫雌雄授精后联合 (postinsemination association, PIA) 的多样性

许多昆虫种类完成授精后, 具有延长交配或与交配相关联行为时间的现象, Aclock 将这种行为划分为 4 种类型^[9]。(1) 延长交配 (prolonged copulation): 雄虫维持交配器与雌虫连接的时间远远超过授精所需的时间。如一种蜡象 *Jadera haematoloma*, 一次交配的时间为 10 min 至 15 d, 即使是简短的交配亦能使绝大多数雌虫的卵受精, 这类昆虫在交配初期就完成了精子转送, 其后的交配时间是为了阻止其他雄虫与雌虫的再次交配^[7]。这种类型的 PIA 行为在蜻蜓目^[8]、鳞翅目^[9]、双翅目^[10]、鞘翅目^[11]、半翅目^[7] 等均有报道。(2) 交配栓 (mating plug): 一些鳞翅目^[9] 和双翅目^[12] 昆虫交配时, 以雄虫的分泌物封堵雌虫的交配孔, 阻止其他雄虫与之交配。而一些膜翅目^[13]、双翅目^[14] 昆虫交配后, 以腹部的一部分保持与雌虫交配孔的接触, 进化为一种类型的 PIA 行为。(3) 交配后抱对 (post-copulatory mounting): 完成交配、生殖器分离后, 雄虫与交配对象仍保持虫体的接触。如一种豆娘 *Ischnura graellsii* 交配后, 雄虫抱持雌虫保持一前一后的姿势直到雌虫产卵^[15]。小翅稻蝗完成交配后, 雄虫骑乘在雌虫背面数小时至十几小时^[2]。交配后抱对行为常发生在蜻蜓目^[15]、鞘翅目^[4]、半翅目^[3]、双翅目^[5] 及直翅目^[2] 等, 这种行为亦被称为接触守卫 (contact guarding)^[6]。(4) 配偶监视 (mate monitoring): 完成交配后, 雄虫不抱持交配对象, 但逗留在雌虫的附近, 亦被称为非接触守卫 (noncontact guarding)^[6]。如一种蜻蜓 *Nannophya pygmaea*^[16] 交配后, 雄虫在交配对象附近保持近距离的盘旋飞翔; 一种蟋蟀 *Teleogryllus commodus*^[17]、一种隐翅甲 *Ontholestes angulatus*^[18] 雄虫在交配器分离后, 逗留在交配对象附近, 进行近距离守卫。

2 昆虫雌雄交配前联合 (precopulatory association, PCA)

雌雄的交配后联合已有大量研究, 而交配

前联合进化意义的研究相对较少^[5,6]。雌雄的交配前结合一般被理解为雄虫发现潜在的交配对象后逗留于雌虫附近, 直到雌虫接受交配或等待适合的利于受精的精子转送时机, 被称为交配前守卫 (precopulatory guarding)^[9]。如一些种类的蝴蝶, 雄性成虫守卫在一定发育阶段的雌蛹附近, 待雌虫羽化后与其交配^[19]。一种蜻蜓 *Argia vivida* 雄虫在交配前抱持雌虫保持一前一后的姿势直至获得交配^[20]。飞蝗雄虫交配前往往骑乘在雌虫背面数小时或数十小时, 常被作为交配前抱对行为的实例加以引用^[21, 22]。

3 飞蝗的精子竞争

许多昆虫有多次交配行为, 交配后不同雄虫个体的精子被较长时间地贮存在雌虫的受精囊内, 这样, 雌虫卵子受精时就会发生不同雄虫的精子竞争 (sperm competition), 精子竞争是雌虫一种主要而有效的性选择方式^[23]。在多次交配的昆虫中, 不同雄虫精子的受精机率并不相同, 精子竞争的差异一般用 P_2 值 (最后交配雄虫子代的比例) 来表示。依据 P_2 值, 可将昆虫的精子竞争分为 3 种类型: (1) 最先雄虫精子优先 (first male sperm precedence), 卵子与最先交配雄虫精子受精的比例显著偏高, 而后来交配雄虫的精子几乎或完全不受精 (P_2 值很低), 如一种姬蜂 *Diadromus pulchellus*^[24]; (2) 最后雄虫精子优先 (last male sperm precedence), 卵子与最后交配雄虫精子受精的比例很高, P_2 值一般为 88% ~ 100%^[16], 如一种蜻蜓 *Nannophya pygmaea*, P_2 值为 97.9%^[25], 一种果蝇 *Drosophila ananassae*, P_2 值为 91% ~ 94%^[26]。(3) 无雄虫精子优先 (no male sperm precedence), 精子与卵子的受精与雄虫交配次序无关, 如 *Acromyrmex versicolor*^[16]。

Uvarov 曾描述过飞蝗的多次交配行为^[27]。Zhu 等利用飞蝗的白化变异作为遗传标记, 分析了其精子竞争的 P_2 值^[28]。白化型与普通型为一对相对性状, 普通型为显性, 白化型为隐性

性状^[29],引起白化的原因在于白化型不具备分泌黑化诱导激素——[His⁷]-corazonin 的功能^[30]。这样,普通型、白化型雄虫先后与白化型雌虫交配后,能根据子代的体色,直接、准确地判断其精子优先,计算 P_2 值。48 个交配组合的结果显示,飞蝗个体间 P_2 值变异显著,4 个交配组合的 P_2 值为 100%,6 个交配组合的 P_2 值为 0,其他交配组合的 P_2 值介于 0~100% 之间,平均 P_2 值为 53%,并无明显的雄虫精子优先(图 1A)^[28]。

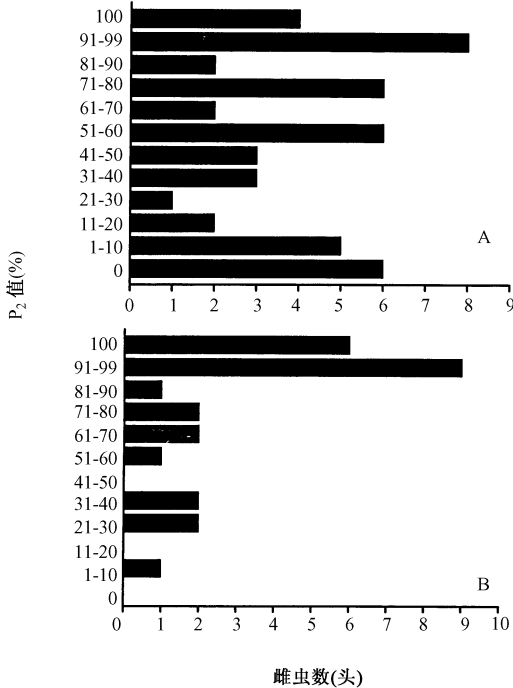


图 1 飞蝗群居型(A)和散居型(B) P_2 值的频度分布
根据 Zhu & Tanaka 和 Tanaka & Zhu 改绘^[28, 35]

4 飞蝗的抱对行为及其进化意义

Zhu 等连续 3 d 以 1 h 为单位观察了飞蝗的交配行为^[28]。飞蝗在实验室条件下,一次交配的平均时间为 5 h,最长达 9 h。平均交配前抱对时间为 10 h,最长达 57 h,93 % 的配对在交配前具抱对行为。尽管有 40 % 的配对在交配后具抱对行为,但平均交配后抱对时间只有 0.6 h,最长的也仅 3 h。可见飞蝗主要为交配

前抱对行为。具交配后抱对行为昆虫的 P_2 值一般为 88 % ~ 100 %^[6],而飞蝗的 P_2 值相对较低,交配后守卫不能给雄虫带来太大的利益。并且,飞蝗雄虫交配时会形成精包,并在交配后保持一定时间,增加了其他雄虫再次交配的困难^[22, 31]。这可能是飞蝗交配后抱对行为未进化的原因^[28]。

一般而言,昆虫的雄虫交配对象越多,留下子代也越多。而对于雌虫而言,由于相对于雄虫的精子数量,雌虫形成的卵粒数较少,当与雄虫的交配次数达到一定程度后,不能继续提高其子代的孵化率。换言之,如图 2 所示,雌虫在交配次数较少时,其适合度随着交配次数的增加而提高,但至一定程度后,交配不能给雌虫带来适合度的提高。而雄虫的交配次数与其适合度成正比,交配次数越多,其适合度越高。飞蝗的长时间抱对行为显然会影响雄虫寻找其他雌虫继续交配,同时,还会增加雄虫的生存压力,因为抱对中的雄虫既不能取食,也不能快速地逃避天敌的袭击。那么,飞蝗交配前长时间抱对的原因何在? 飞蝗的精子优先与最后雄虫交配时间的长短密切相关。最后雄虫交配时间越长, P_2 值越高,二者之间存在着显著的正相关关系(图 3)^[28]。进而 Zhu 等分析了交配前抱对与后续交配时间的关系,发现二者亦存在显著的正相关关系^[28]。交配前抱对会影响其后续的交配时间,交配前抱对时间越长,则雄虫获得的交配时间越长(图 4)。因此,飞蝗的交配前抱对行为,除了等待适时的交配时机而进行交配前守卫之外,尚有另一重要的进化意义,即延长交配时间,从而获得更高的 P_2 值,提高其精子的受精率^[28]。

5 飞蝗变型与交配策略

飞蝗具变型现象,群居型和散居型在形态特征、生理机能、行为及体色等方面存在明显差异^[27, 32, 33]。最近的研究证实一种脑神经分泌细胞分泌的神经肽——[His7]-corazonin 能诱导群居型形态的出现^[34]。飞蝗的群集、迁飞行为已有大量的研究,但群居型和散居型交配策略

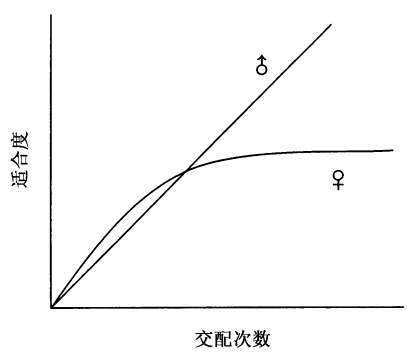


图 2 昆虫雌雄成虫交配次数与其适合度的关系

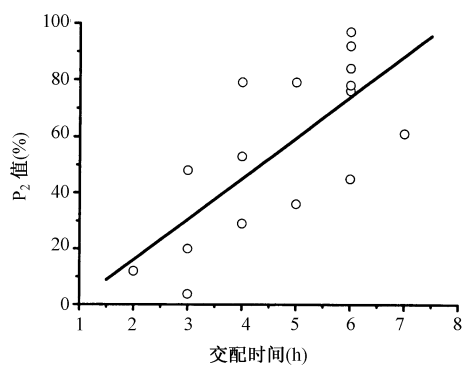


图 3 飞蝗的最后雄虫交配时间与 P₂ 值的相关关系 (Zhu & Tanaka)^[28]

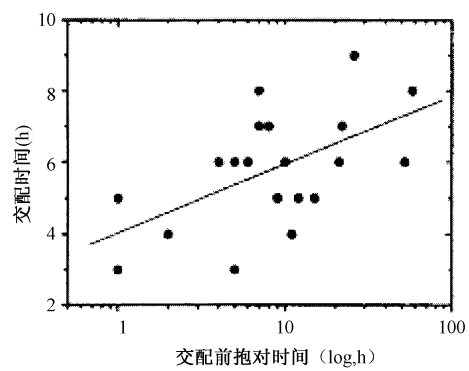


图 4 飞蝗交配前抱对时间与交配时间的关系 (Zhu & Tanaka)^[28]

料,分别确立二者的群居型和散居型系统,比较了群居型和散居型的交配策略,证实了二型间交配策略主要存在 3 个方面的不同。(1)精子竞争:尽管散居型与群居型一样,个体间 P₂ 值存在着明显的变异。然而,散居型的 P₂ 值达 76%,显著高于群居型的 53%(图 1)。(2)抱对和交配时间:冲绳种群和筑波种群的散居型亦如群居型个体,进行长时间的交配前抱对和长时间的交配,交配后抱对时间很短。然而,2 个地理种群散居型的交配前抱对时间均显著短于群居型,而交配时间均显著长于群居型,散居型飞蝗将时间更多地投入至交配,较少用于抱对(图 5)。(3)交配前抱对与后续交配时间的关系:无论是冲绳种群,还是筑波种群的群居型交配前抱对时间越长,则雄虫获得的交配时间越长,二者之间存在着显著的正相关关系。而在 2 个地理种群飞蝗的散居型中,交配前抱对与后续交配时间不存在相关关系^[35]。

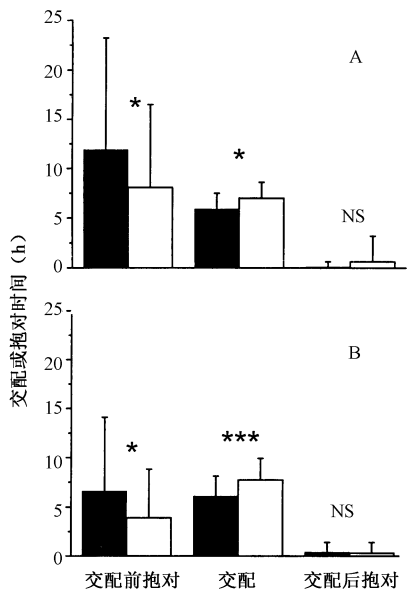


图 5 飞蝗群居型和散居型交配前抱对、交配及交配后抱对时间的差异
A. 冲绳种群 B. 筑波种群

黑色柱为群居型,白色柱为散居型。误差柱指 SD。 * P< 0.05, **P< 0.001, NS 无显著差异 (Mann-Whitney U-test)。根据 Tanaka & Zhu 改绘^[35]。

的差异最近才有报道^[35]。以往飞蝗交配策略的研究均在集团饲养的条件下进行,反映的是群居型的行为特征^[27, 28, 31]。Tanaka 等^[35]以日本冲绳和筑波 2 个地理种群的飞蝗为实验材

6 结语

本文介绍了飞蝗精子竞争的一些最新研究成果,而其精子竞争机理一直存在争议。Parker 等认为飞蝗的精子竞争方式主要是精子置换 (sperm displacement)^[22]。一些研究发现飞蝗交配后,雌虫受精囊内先前交配雄虫的精子数量显著减少,认为存在精子排除 (sperm ejection) 现象^[31]。Zhu 等根据实验结果,推测飞蝗在交配的不同阶段存在着不同的精子竞争机制,如精子置换、精子混合 (sperm mixing) 等^[28]。但这些结论均来自于间接的证据,尚有值得商榷之处,有进一步探讨的必要。

飞蝗的群居型、散居型均进行长时间的交配前抱对和长时间的交配,但相对于群居型,散居型的交配时间更长,而交配前抱对时间较短^[35]。就发现交配对象而言,低密度的散居型不如高密度的群居型容易。由于密度的关系,散居型个体间的竞争和防御行为也没有群居型重要。但如前文所述,抱对或交配中的雌雄成虫均面临更大的生存压力。这样,散居型缩短交配前抱对、延长交配时间,即能降低被捕食的危险,又能提高精子优先率。因此, Tanaka 等认为群居型、散居型间繁殖策略差异是二型间雌雄相遇概率存在很大差别的一种适应^[35]。

致谢 本文使用的部分插图得到了 Entomological Society of America 的许可,谨致谢意。

参 考 文 献

- Muse W. A., Ono T. *Appl. Entomol. Zool.*, 1996, **31**(2): 233~241.
- 朱道弘. 生态学报, 2004, **24**(1): 84~88.
- Rojas J. C., Cruzloplz L. J. *Mal. Entomol.*, 1992, **29**(1): 13~18.
- Sugiyama T., Washizu M., Itino T. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 1992, **36**(1): 5~12.
- Parker G. A. *Bio. Rev.*, 1970, **45**: 525~567.
- Alcock J. *Annu. Rev. Entomol.*, 1994, **39**(1): 1~21.
- Carroll S. P. *J. Insect Behav.*, 1991, **4**(4): 509~530.
- Michiels N. K. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1992, **29**(6): 429~435.

- Drummond B. A. In: Smith R. L. (ed.), *Sperm Competition and Evolution of Insect Mating Systems*. New York: Academic Press, 1984. 291~370.
- Thomhill R. *Anim. Behav.*, 1980, **28**(5): 405~412.
- Peschke K. *Ethology*, 1987, **75**(4): 265~284.
- Markow T. A. Ankney P. F. *Evolution*, 1988, **48**(5): 1 097~1 101.
- Koeniger G. *Bee World*, 1986, **67**(4): 141~150.
- Downes J. A. *Man. Entomol. Soc. Canada*, 1978, **104**: 1~62.
- Cordero A. *Anim. Behav.*, 1990, **40**(1): 43~48.
- Tsubaki Y., Ono T. *J. Ethol.*, 1985, **3**(1): 135~141.
- Loher W., Rence B. Z. *Tierpsychology*, 1978, **46**(3): 225~259.
- Aelock J. J. *Insect behav.*, 1991, **4**: 763~771.
- Thornhill R., Aelock J. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press. 1983. 547.
- Conrad K. F., Pitthard G. *Ecol. Entomol.*, 1990, **15**(4): 363~370.
- Parker, G. A., Hayhurst G. R. G., Bradley J. S. Z. *Tierpsychology*, 1972, **34**(1): 1~24.
- Parker, G. A., Smith J. L. *J. Entomol.*, 1975, **49**(5): 155~171.
- Simmons L. W., Siva-Jothy M. T. In: Birkhead T. R., Møller A. P. (ed.), *Sperm Competition and Sexual Selection*. London: Academic Press, 1998. 341~434.
- Agoze M. E., Poinre M., Periquet G. *Entomol. Exp. Appl.*, 1995, **75**(3): 251~255.
- Siva-Jothy M. T., Tsukuba Y. *Physiol. Entomol.*, 1994, **19**(4): 363~366.
- Singh B. N., Singh S. R. *Zool. Sci.*, 2001, **18**(2): 181~185.
- Uvarov, B. *Grasshoppers and Locusts*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University, 1966.
- Zhu D. H., Tanaka S. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2002, **95**(3): 370~373.
- Hasegawa, E., Tanaka S. *Jpn. J. Entomol.*, 1994, **62**(2): 315~324.
- Tanaka S. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 2001, **47**(3): 139~149.
- Reinhardt, K., Meister J. *J. Insect Behav.*, 2000, **13**(6): 839~849.
- Uvarov, B. 1977. *Grasshoppers and Locusts*. Vol. 2. London: Centre for Overseas Pest Research, 1977.
- 郭郭, 陈永林, 卢宝廉. 中国飞蝗生物学. 山东: 山东科技出版社, 1991.
- Tanaka S., Zhu D. H., Hoste B., Breuer M. J. *Insect Physiol.*, 2002, **48**(11): 1 065~1 074.
- Tanaka S., Zhu D. H. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 2003, **96**(4): 498~502.