

蜻蜓的王國

——雄蜻蜓在交尾的競爭中，最後交尾的那隻
雄蜻蜓成爲後來居上的優勝者——

王效岳 譯

臺灣省立博物館

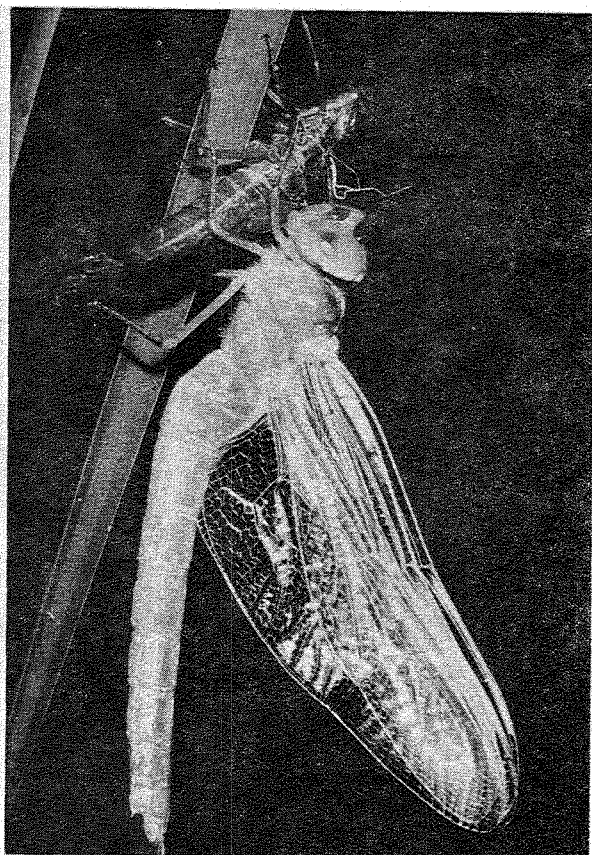
有些種類的動物，一隻雌性動物也許先後和兩隻以上的雄性交尾，隨後將雄性的精子貯藏於體內特殊的腔室內直到產卵時才用以使卵受精，這些種類的雜交習性使雄性與雌性彼此之間的競爭形成了有趣的方式——雄性達成繁殖成功的因素並非取決於是否能夠爭取到交配權，亦非取決於是否能夠搶先爭取到交配權，而是決定於「精子競賽」，即一隻雄性是否能夠贏得使雌卵受精的雄性之間的競賽，譬如較高等的動物雄蝙蝠其精子便須面臨競爭的命運，而這種現象在昆蟲界中也屢見不鮮地出現在許多種類的交尾行爲上。有些生物學家相信造成這種現象有兩個主要的原因：①昆蟲往往不分雌雄地混雜一起生活。②許多種類的雌蟲生殖器官具有特殊的腔室可貯藏雄性精子，雌蟲將精子貯存於體內直到產卵時才利用精子使本身的卵受精。

實施「多夫制」的許多昆蟲種類，雄蟲和一隻特定的雌蟲發生交尾的次序若排在最後，便最能成功地傳遞其子代，而在演化上獲得最多的繁殖成功機率，我們稱之爲「最後雄性的優勢」(Last male's advantage)，生物學家尚未充分地瞭解這種性行爲在演化上的運作。有人提出報告指出某些種類的雄豆娘在將自身的精子注入雌蟲體內前，先用性器將其他雄蟲遺留在雌蟲體內大多數精塊清除出去。一些其他種類的雄蟲在交尾進行時，新的精子會將其他雄蟲遺留的精子推向雌蟲貯藏腔的深內方去，而使先前的精子面臨萎縮或不能達成受精作用的命運。經由諸如上述的方式，獲得最後交配權的雄蟲便具有「後來居前」的取代利益，領先羣倫。

雄蟲在交尾的次序上彼此競爭的奇特概念，導源於達爾文所提出的性選擇理論 (Sexual



圖片(一)：嚴寒將至，繁殖季節趨近尾聲，一隻蜻蜓滿覆冰霜，棲息在蕨類植物上。



圖片(二)：在生活史中經過最後一次的脫殼，就成為蜻蜓。剛離開舊殼的蜻蜓，身體柔軟而潮濕，也沒有飛翔能力，特別容易遭受捕食者的侵害。許多種類在成為蜻蜓後的幾個星期內開始性成熟。

selection)。達爾文注意到有些雄性個體在繁殖時比其他雄性更容易獲得成功，這些雄性個體在競逐雌性時能夠擊敗其他雄性，或是比其他雄性更具有吸引雌性的特質，結果使得天擇朝向有利於這些雄性個體的方向發展。但若雌性動物是屬於能夠貯藏雄性精液的種類，則雄性僅僅獲得交配權仍不意謂獲得最後成功，真正的成功因素須計算他最後能使多少的卵達成受精作用而定。在這種情況下，雄性在交尾行為中必須增加一項額外的努力——必須在交尾後努力地去守衛住雌性以防再和其他雄性交尾，一直到雌性產卵為止。最能有效的守住這項「最後交配的王座」的雄性便是這項演化競賽中的優勝者。

我們如何證明雄性之間的這種競爭存在呢？最明顯的實例便是蜻蜓和豆娘的「交尾守衛」(mate guarding)，一隻雄蟲會緊緊地看護其伴侶直到牠產下牠的卵為止。交尾守衛又分為兩種方式，第一種方式是「接觸守衛」(contact guarding)，交尾

完畢後，雄蟲仍以尾端緊緊地抓住雌蟲的頭部後方，當雌蟲沿者水邊飛行並產卵於浸在水內的植物莖葉中時，雄蟲仍堅守著崗位。另一種方式是「不接觸守衛」(noncontact guarding)，當雌蟲產卵於水中時，雄蟲飛翔於雌蟲的上方，準備隨時將其他闖入的雌蟲驅逐開。對於這些種類的昆蟲而言，雄蟲演化出有效率的「交尾守衛」行為以保證自己的「精液投資」成功，做父親的代價就是守衛和警戒。然而一隻雄蟲在繁殖時期所能投注的時間和精力都有限度，所以「交尾守衛」也隱含著不利於雄蟲的因素，譬如當一隻雄蟲耗費時間和精力去守衛一隻雌蟲時，便可能使本身容易遭受捕食者所傷害，而且減少和其他雌蟲交尾的機會，於是產生了一項有趣的疑問：雄蟲如何在下述的矛盾之中獲致平衡而取得最大的效益呢？①在一隻雌蟲開始產卵前，成為最後一個和牠交尾的幸運兒。②達成和儘可能多的雌蟲個體交尾的任務。

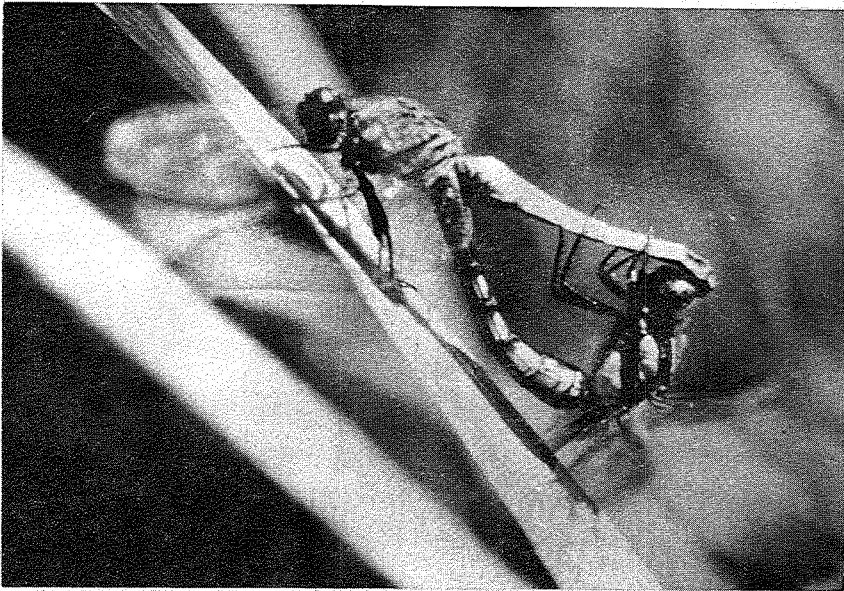
為了解答這些疑惑，便須在野外實地進行長期的觀察研究，生物學家選定了一種廣泛分布於北美的一種蜻蜓(*Plathemis lydia*)著手進行這項工作，這種體型細長的蜻蜓常在北美的池畔或湖邊飛翔，在交尾完後，通常雌蜻蜓在溫暖有陽光的下午產卵於池中，而雄蜻蜓在上方進行長時間的「不接觸守衛」，因此在野外不難觀察這種蜻蜓的「交尾守衛」行為，以後的敘述就是對這種蜻蜓交尾行為的觀察結果。

每年6月到8月的繁殖季節，雄蜻蜓們便飛到池塘，彼此建立起各自的活動領域，為了分辨進行調查中的各隻雄蜻蜓，可用昆蟲網捕捉後用彩漆加以標誌再予釋放，當然這種處理須不影響蜻蜓的正常行為。這種生活於北美的雄蜻蜓生殖活動可持續達數星期之久，天氣晴朗時，一隻雄蜻蜓每天可在池塘巡飛長達幾小時的時間，而其巡飛的領域大小每天都有變化，甚至於在同一個下午都會有所變化。然而雌蜻蜓却非經常地飛到池塘來，而且每次只逗留幾分鐘，這個時間足夠完成交尾和產卵，隨後便飛離池塘在附近的野地去休息和進食，可能於數日後再懷著另一批成熟的卵飛回池塘。由於池塘區的雄蜻蜓數量總是超過雌蜻蜓，所以雄蟲彼此間的競爭往往很激烈。

蜻蜓在空中飛行時的主要感覺器官是視覺，可察覺四十英尺範圍內物體的移動，當一隻雌蜻蜓在池際出現時，通常立即被一隻雄蜻蜓抓住，其他的雄蜻蜓則在旁追逐。交尾的行為很快速地在空中進行，從發生到結束只持續三秒鐘，而且事前沒有前奏曲。交尾開始時，雄蜻蜓以腹部末端的攫握器緊緊地抓住牠的頭部後方，成為「輪形姿態」交尾。精液移轉後，雄蜻蜓在其領域內適於產卵的地點放開雌蜻蜓，通常是有植物的淺水區或有木頭等物體露出水面的區域，分開後不久，雌蜻蜓便開始在地面上盤旋，不斷將其腹部探入水中，所產的卵便沉入水中，這些卵在排出體外時便被貯藏在雌蜻蜓生殖腔

道內的精子所受精。

此時，雄蜻蜓在牠的上方像是一架直昇機般盤旋著，監視其他的雄蜻蜓並準備將牠們驅逐開。雌蜻蜓在進行產卵時有時會遭受困擾，多達 2 或 3 隻的雄蜻蜓可能同時衝上來要抓住這隻雌蜻蜓，在這種情況下，雌蜻蜓可能會停止產卵的活動，飛到池畔棲息不飛，此時，雄蜻蜓們（包括那隻最後交尾的伴侶）便會終止對牠的行動。經過幾秒或幾分鐘的靜息後，雌蜻蜓通常會飛回池塘去完成產卵，而原先的雄蜻蜓又重新回到牠的守衛位置。當然極少會有雄蜻蜓去保衛最近所未曾交尾過的雌蜻蜓。



圖片(二)：雄蜻蜓的輸精管開孔位於第九腹節，交尾器却位於第 2、3 腹節間腹方的生殖窩，雄蜻蜓交尾前，須彎曲其腹部將精液移至第 2、3 腹節間的生殖窩內。當雄蜻蜓在空中追逐雌蜻蜓發生交尾行為時，雄蜻蜓以腹末的攫握器 (abdominal claspers) 握持雌蜻蜓頸部，而雌蜻蜓以腳從下方握住雄蜻蜓腹部，並將腹部曲向前方，使其位於第八腹節的生殖開孔與雄蜻蜓第二、三腹節間之交尾器相接，達成精子的移轉。

雖然雄蜻蜓是機靈的守衛者，然而其他雄蜻蜓的競爭却也很激烈。當交尾完畢分開後，雌蜻蜓開始沿著水池快速地飛行以尋找適當的地點產卵，這時的奇怪飛翔方式使雄伴侶很不容易去跟隨，特別是當牠的伴侶同時要驅開其他追逐的雄蜻蜓時。此外，一半的雌蜻蜓在產下一粒卵或在產完所有卵粒之前，便會受到其他的雄蜻蜓所騷擾，如果在池塘活動的雄蜻蜓愈多，雌蜻蜓受到的騷擾也就愈多，則能夠順利產下所有卵粒的可能

性也就愈少。有時一隻產卵中的雌蜻蜓遭受騷擾時會逃入茂密的植物中或飛入其他雄蜻蜓的領域去，而使得守衛的雄蜻蜓完全地喪失牠的伴侶，結果這隻雌蜻蜓便被統治其他領域的雄蜻蜓抓住，交尾並努力地去守衛住，結果原先的雄蜻蜓精子便可能被後繼者的精子所取代。

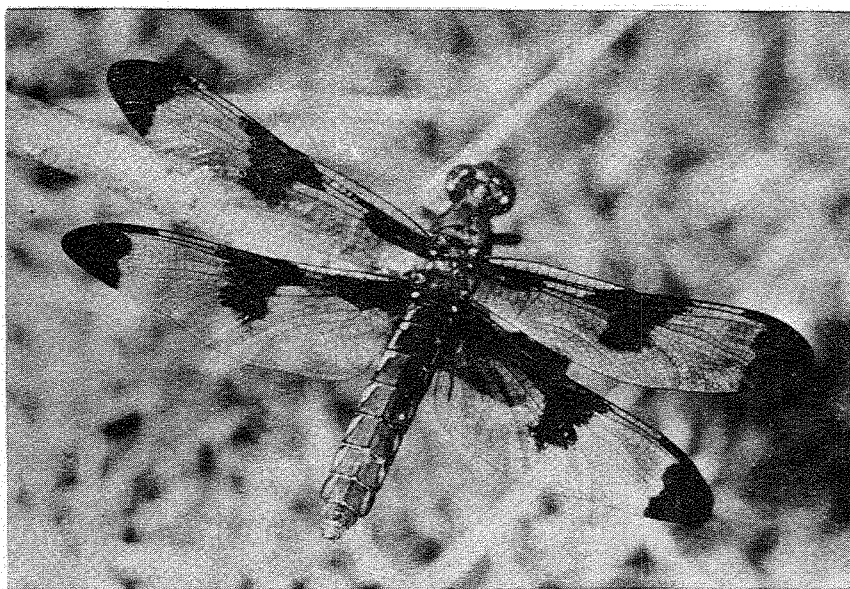
當雌蜻蜓選定了產卵地點並在上方盤旋時，有80%的時間用於產卵活動，其中有一半的時間會遭受到其他雄蜻蜓的騷擾，這是否意謂著雄蜻蜓的守衛工作沒有效用呢？從雄蜻蜓的立場來看，守衛是唯一的選擇餘地，一隻不進行守衛工作的雄蜻蜓只有極少的機會能夠繁殖後代，相反地，對於保衛其伴侶直到開始產卵的雄蜻蜓而言，繁殖後代的機會就要高的多。從雌蜻蜓演化的立場來看，因受騷擾而逃離池塘的雌蜻蜓，沒有其他的性接觸而於稍後返回池塘繼續產卵的情況是很少見的，通常牠們會被其他雄蜻蜓抓住交尾，結果只有受到保護的雌蜻蜓才能夠安然地產卵，所以交尾守衛對於雌蜻蜓而言也是不可或缺的。

有些生物學家指出，「接觸守衛」成功的效率幾達100%，因為這種態勢的守衛可使其他的雄蜻蜓無法和被守衛的雌蜻蜓交尾，既然如此，為什麼有些種類的蜻蜓要進行「不接觸守衛」呢？有學者認為，「不接觸守衛」使守衛中的雄蜻蜓能夠伺機投向其他的交尾機會，所以實行「不接觸守衛」的種類包含具有高度領域性的種類，雄蜻蜓所守衛的領域為狹小的產卵地點，在短時間內可能會有超過一隻以上的雌蜻蜓會光臨其領域，這種情況下，一隻「不接觸守衛」的雄蜻蜓，可以有充分的自由和可能出現的其他雌蜻蜓交尾。

生物學家觀察後發現，此種蜻蜓尚有其特性，使本種蜻蜓成為理想的「不接觸守衛」的守衛者。第一，雄蜻蜓能夠在最短的時間內完成交尾行為，是所有蜻蜓種類中時間最短的種類，所以一隻雄蜻蜓可隨時自由地從守衛位置飛向出現的第二隻雌蜻蜓，而不致於發生時間上的延誤。其次，雌蜻蜓產卵的時間最多只花費4或5分鐘，這意謂著雄蜻蜓原先所守衛的伴侶很快地結束產卵並離開池塘前，和第二隻新雌蜻蜓開始產卵的重疊時間可縮短至最少，可減少雄蜻蜓「分身乏術」之苦。最後，雌蜻蜓產卵時能夠容忍出現於附近的雌蜻蜓，而不會「醋海生波」，所以雄蜻蜓往往能夠在領域中同時擁有兩隻雌蜻蜓。然而這種「齊人之福」的際遇畢竟不多，發生的頻率只佔約2%的機會，當這種機會來臨時，雄蜻蜓便突然飛離所守衛的雌蜻蜓而朝向新來的雌蜻蜓飛去。當雄蜻蜓成功地完成迅速交尾後，便引導新伴侶飛向第一隻雌蜻蜓，在相距僅數英吋的距離釋放開，然後企圖同時在兩隻雌蜻蜓的上方盤旋守衛，若第二隻雌蜻蜓欲飛離去稍遠

的地點產卵時，牠便會加以阻止；這時雄蜻蜓守衛兩個伴侶的時間分配並無一定的規則。有時會出現更有趣的現象，一隻雄蜻蜓正忙著守衛第二隻雌蜻蜓時，又抓住了第三隻飛入其領域的雌蜻蜓，真是忙得不可開交。

在池塘活動的雄蜻蜓密度如果很大，守衛中的雄蜻蜓被取代的機會便升高，在這種情況下，雄蜻蜓很少在產卵結束前離開其守衛崗位。反之若競爭的雄蜻蜓很少，雌蜻蜓受騷擾的顧慮降低，守衛的雄蜻蜓便有飛離雌蜻蜓稍遠距離外盤旋的傾向，甚至於完全離開，在其領域內的其他區域做一次迅速地繞飛，此時的雄蜻蜓雖然冒著被其他雄蜻蜓取代的危險，却也相對地增加了本身更多的交尾機會。這個有趣的觀察也可以藉著人為的實驗而重現，在有雄蜻蜓活動的一個池塘區，利用捕蟲網捕捉或驅逐所有的雄蜻蜓，而僅留一隻雄蜻蜓在池上巡飛，結果便發現這隻雄蜻蜓的交尾守衛顯得很懶散，有些甚至於完全不守衛，而只是在雌蜻蜓稍遠距離外緩慢的巡飛，結果不出所料，這隻落單的雄蜻蜓能夠和比平常多的雌蜻蜓交尾。

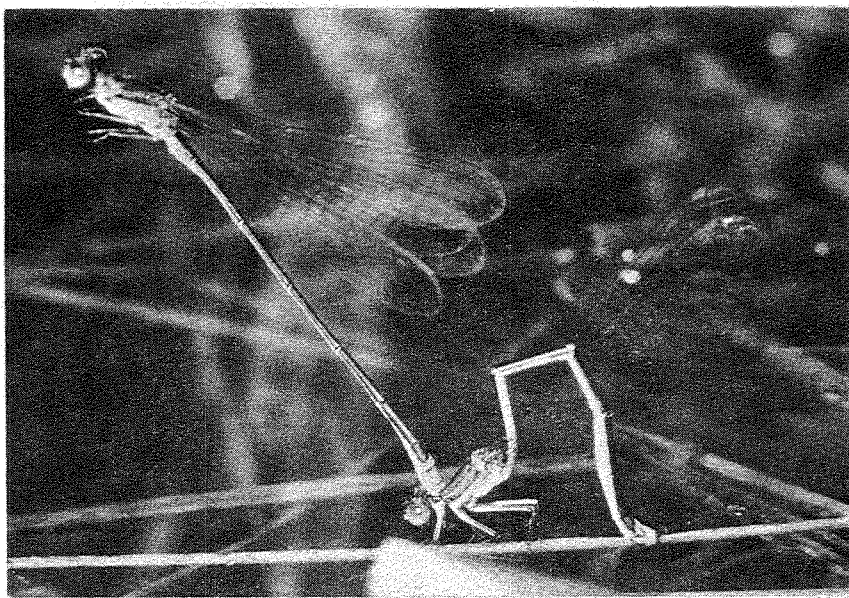


圖片四：一隻雌白尾蜻蜓 (White-tailed skimmer) 產完卵後，在池邊樹枝上休息。因為最後和雌蜻蜓交尾的雄蜻蜓能使大多數的卵受精，所以交尾完畢後，雄蜻蜓企圖守衛雌蜻蜓，在上方盤旋並趕走其他的雄蜻蜓。

交尾守衛行為的另一項有趣的觀察是「當雌蜻蜓產卵時，守衛的雄蜻蜓和雌蜻蜓保持距離的遠近關係。」當雌蜻蜓刚开始產卵時，雄蜻蜓飛得很靠近雌蜻蜓，但隨著時間的消逝，雄蜻蜓便往往會拉長其盤飛的距離，也就是當雌蜻蜓產的卵愈多，牠的守衛價

值對雄蜻蜓而言也就愈少，雄蜻蜓也就愈可能從牠身上轉移注意力去尋找其他的交尾機會，若無其他雄蜻蜓侵擾雌蜻蜓時，其注意力的轉移就更加快速。反之，如果雌蜻蜓有遭受侵擾的顧慮時，雄蜻蜓在整個產卵時間都會聚精會神地嚴密監護。這些觀察證明雌蜻蜓能隨著環境的改變而調整交尾的行為。最有效率的雄蜻蜓不僅是一隻交尾守衛的佼佼者，而且能夠靈敏的偵察周圍的環境，隨時調整交尾守衛的行為，以達成儘可能多次數的「成功受精」。

守衛交尾行為不僅對雄蜻蜓的演化有利，從雌蜻蜓的演化觀點來看也是有利的。雌蜻蜓一次交尾接受的精量足夠使全部的卵受精，如果雌蜻蜓在產卵時受到完好的守衛，則極可能在短時間內一次產完全部的卵，反之，若雌蜻蜓在產卵時受到其他雄蜻蜓的騷擾而中止產卵飛開，隨後仍須飛回池塘繼續產卵的任務，如此既耗費時間和精力，更使本身暴露於捕食者的機會增加，所以產卵時良好的守衛對於雌蜻蜓是有利的。如果雄蜻蜓提供的守衛服務不夠良好，雌蜻蜓受騷擾中斷產卵而飛開池塘，則當雌蜻蜓重返池塘產卵前，通常會和另一隻雄蜻蜓再度交尾，再度交尾可使雌蜻蜓繼續產完剩下的卵時，可重新獲得另一隻雄蜻蜓的守衛，況且由於交尾的行為很短促，雌蜻蜓只須花費極少的時間和精力，所以雌蜻蜓並不逃避多一次的交尾行為。最後雌蜻蜓在一隻善於守衛的雄



圖片(四)：許多種類的雄蜻蜓或雄豆娘交尾後藉著身體的接觸以防止其他雄蜻蜓再和雌蜻蜓交尾。圖片為豆娘 (the *Nehalennia irene*) 的交尾防衛。

蜻蜓監護下，安然地產完牠的卵。顯然只有那些在「交尾守衛行爲」有優良表現的雌雄個體，才能夠成功地將遺傳基因傳遞予其子代，演化朝向有利於「具有交尾守衛行爲的個體」發展。

有些種類蜻蜓的交尾行爲是「不接觸守衛」，有些種類是「接觸守衛」，有些種類則完全不守衛，隨種類不同而有很大的差異。即使同種類的蜻蜓彼此對牠們伴侶的交尾行爲也有程度上的差異，這些差異的存在，對於蜻蜓個體是否能成功地繁殖其子代實扮演著重要的角色。

詞語淺釋

光纖電纜

「光纖電纜」(Optical Fiber Cable)，是由許多光纖組成的電纜。從很純的石英中抽出比頭髮還細的這種「光纖維」。(分爲核心和外殼兩個主要部分)，用帶有電信訊息的電氣信號調變成雷射光，雷射光射入光纖後，藉光波折射，以全反射的方式，把訊息傳送到遠方。

光纖通信的原理，二十幾年前就已開始發展，但因雜質問題無法解決而不能達到實用階段，直到一九七〇年，由一位從中國移居英國的科學家查理士·高(Charles KAO)提出可祛除雜質的理論後，美國 Corning Glass 公司實驗成功，做出有實用價值的光纖維。

體積小、傳輸容量大是光纖電纜的最大優點，兩根光纖就可以傳送一千四百四十個電話，而目前普遍使用的銅絲電纜，兩根銅絲只能傳送一個電話，因此，光纖勢必取代銅線成爲未來通信的主要媒介。

編輯室