

凰求鳳

有幾種蠱蜥，雌雄兩性所扮演的角色發生了變化。
雌性變得具有侵略性，爭搶具有選擇權的雄性，爲
什麼會產生這種顛倒的現象呢？

王效岳

臺灣省立博物館

當動物繁殖下一代的交配季節來臨時，通常我們知道的自然現象是雄性通常扮演彼此競爭、富有魅力色彩的角色，而雌性總是屬於挑選的一方。這種被自然學家所常常觀察到的兩性行爲的基本差異，從達爾文（Charles Darwin）之後就一直困惑了研究演化的生物學家們。達爾文曾經注意到有些雄性動物在和其它雄性的打鬥中取得優勢，或是由於擁有某些特點，而能更吸引雌性，使得這些雄性更能成功地繁殖其子代，而散佈其基因於族群中。但是達爾文的理論中，並未很清楚地解釋「何以雌雄兩性所扮演的角色會有如此明顯的基本差異存在？」。

美國加州大學的羅勃（Robert Trivers）提出一項理論來解釋這項差異：由於雌性投注於其子代的心血要比雄性更多，所以雌性在兩性中處於更具選擇性的地位。這項理論的正確性不僅建立在卵的體積使得精子相形見绌，並且在母體懷孕期間和產後對幼體的照顧方面亦成立。這項理論可幫助解釋何以雌性在交配時顯得比較害羞：「牠們經歷一次錯誤的交尾後，損失的比雄性更多。」但是對於雄性而言，牠們投注於子代的很少，促成繁殖成功的最佳戰略是儘可能地雜交。達爾文提到雌性這種「表現魅力的行爲」時寫道：「當動物交尾時，基本上是具有競爭性的雄性去誘服牠們感覺疲倦的伴侶的一項企圖。」如果這些理論都是正確的，那麼如果某種動物其雄性對於子代的付出要多於雌性，就應該顛倒過來由雄性具有選擇權。固然許多的動物種類雄性在繁殖和親代行爲上只扮演隨隨便便的角色，然而有些鳥類和青蛙的雄性已完全地從雌性接收了親代的責任，而雌性則彼此既活躍又具侵略性地爭相競逐這項服務。有幾種雄性的半翅目的昆蟲

(譬如田龜 giant waterbug) 將雌蟲產的卵背負於背上。另有些雄性昆蟲會將花蜜或捕獲的獵物做為禮物，在交尾時餵食其雌性伴侶。

我們發現有幾種螽斯，雄性在交尾時對子代的投注表現出不同的程度，我們可經由這幾種螽斯的繁殖行為之研究來驗證上述的理論。螽斯在分類上屬於直翅目螽斯科 (Tettigoniidae)，具有一對比身體還要長的觸角。雄螽斯在交尾時除釋出一個精包 (a package of sperm) 外，還釋出一個富有營養的蛋白質囊，做為雌螽斯的食物以滋養其卵和卵巢。但是大多數種類的雄螽斯所釋出的蛋白質囊含量並不多，所以你可猜想得到這些種類的雄螽斯彼此具侵略性地競逐差答答的雌性。但是有幾種的雄螽斯却投注極高的代價於其子代身上，這幾種的雄螽斯每次釋出大量的蛋白質，每當交尾一次過後，就可能損失高達 40 % 體重的重量。這些雄螽斯投注這麼多的代價於其子代，是否戲劇性地使得兩性之間的交尾行為受到影響呢？經過觀察後發現了一個簡單的答案：雌雄所扮演的角色完全地顛倒過來。

雄螽斯在交尾時提供給其伴侶的結婚大餐是位於其腹部的特殊腺體所分泌的。當交尾將結束時，雄螽斯收縮腹肌並釋出一個精包，植入雌性腹部末端的生殖腔開口，隨後雄螽斯慢慢地擠出一大堆白色的物質於腹部外，這球狀物便是蛋白質包 (spermatophylax)，黏附於先前釋出的精包上。當交尾終止，彼此分開後，雌螽斯便走到附近，彎身將蛋白質包啣至前方開始進食，這頓大餐可能要花費數小時。

蛋白質包的大小隨雄螽斯種類的不同而有很大的差異。有些種類其重量只佔其本身體重的 20 % 而已，但是有幾種的雄螽斯却釋出一個很大的蛋白質包，佔其體重 40 % 這麼高的比例，這差不多相當於一個中等體型的男人在一次性交中喪失了 60 磅的體重。

蛋白質包的含量以蛋白質為主，對於雌螽斯而言，是一種很重要的營養物。在實驗室利用一種產於澳洲的螽斯 (*Requena verticalis*) 做研究，顯示其所含的營養主要是用來滋養雌螽斯的卵巢和促使卵成熟。此外，雌螽斯吃下的蛋白質包含量愈多，便能產下愈多和愈大的卵。

雌雄螽斯在卵孵化後都不照顧其幼體，所以雄螽斯分泌的蛋白質包和雌螽斯產下的卵就構成兩性親體對其子代所投注的真正心血。如果前面所述之「兩性親體對子代投注的多寡決定選擇性」是正確的理論，則雄螽斯所釋的蛋白質包和體重的比例愈大，雄螽斯便愈具有挑選其伴侶的權利，而雌螽斯便應該從其傳統的性角色中獲得「解放」。經過實際觀察後，情況確實是發生了這樣的變化。

生活於草地的草叢螽斯 (*Orchelimum* 屬和 *Conocephalus* 屬) 是非常典型的風求鳳

種類，雄螽斯只釋出一個小的蛋白質包，所以交尾時的行為和大多數其他動物相似。當一隻這類的雄螽斯準備求偶時，使用一個前翅上的鏟狀器（scraper）去摩擦另一個前翅邊緣上的摩擦片（file），因而振動膜質的鼓膜區，便演奏出一曲美妙的情歌。這種聲音雖是用來吸引雌性，却兼具有警告其它的雄性不可闖入其領域內的作用。多倫多大學（Toronto）的格蘭（Glenn Morris）證明了鳴唱中的 *Orchelimum* 屬雄螽斯會在彼此之間保持正確的距離，有時並爲了領域而打鬥。北卡羅萊那州立大學的馬瑞（Marianne Feaver）描述雌性的草叢螽斯非常地害羞，常常花幾個小時的時間去選擇一個適宜的雄性伴侶。黑腹草叢螽斯在實驗室的實驗顯示，雌性若給予機會，總是會挑選一隻體型較重的雄性交尾，雌性可能經由雄性鳴聲的強度來判明其體重。這一類的選擇對於「優生」有一項明顯的利益：比較大的雄性會產生較大的蛋白質包，而提供較豐盛的營養給下一代。

摩門螽斯（*Anabrus simplex*）是生活在美國西北部高原山艾樹（sagebrush）上的居住者，最初遷移至猶他州，該州的摩門教徒農夫即面對這種可惡的害蟲，所以得到其渾名。摩門螽斯最令人所知的是其族群會形成特別高的密度，這種昆蟲往往成百萬的聚集在一起移動，形成一條巨大的帶狀，橫越平原、道路、房舍或其他擋住去向的障礙物。雄螽斯產生的蛋白質包很大，一次交尾便喪失高達30%的體重。

當清晨第一道溫暖的陽光出現時，雄摩門螽斯便發出求偶的鳴音，但是只有少數腹部具有膨大腺體的雄性螽斯會發出這種鳴音，而且這種鳴音所持續的時間不超過一分鐘，雄性便利用這短暫的鳴音來吸引雌性。被鳴音吸引的雌性便快速地跳越過開闊地，向雄性發音的地點跳去，常常會有2隻以上的雌性同時渴切地到達雄性所在地點，這時便會發生有趣的情況：這些雌性會彼此格鬥廝咬，其行為就像是許多其他種類具有領域性雄性間的典型戰鬥（包括大多數種類的雄螽斯）。有時雌性彼此打鬥持續太久的時間，使得失去耐性的雄摩門螽斯溜走，結果沒有任何一隻雌性得到牠的青睞。

當一隻最強壯的雌螽斯趕在其他的競爭者之後，牠便企圖爬上雄性的背上，並且放低牠的產卵管（位於雌螽斯腹部末端，長如軍刀狀，用以切開草莖，將卵一粒一粒的產入莖內），雌雄螽斯複雜的交尾器便很快地接合在一起。如果雄性滿意於這個伴侶，牠便開始將精液注出於雌性。但是令人驚奇的現象又發生了，大多數的雄螽斯（超過2/3以上）拒絕企圖和牠交尾的雌性！雄螽斯鬆開鉤住雌性的攫握器，並且走開。摩門螽斯表現出和其它動物典型的性行為完全相反的現象。雌性變得活躍而富有競爭性，雄性卻被動而具有選擇的權利。

這些驕傲的雄蜥蜴對其伴侶挑剔的標準是什麼呢？只有一個簡單的答案：體重。受到青睞的雌性要比被拒絕的體型大而重。雄性在交尾進行中具有衡量雌性重量的天賦能力。雄蜥蜴選擇較重的雌性，在演化上可以獲得兩項利益：

- (一) 體型較大的雌性，卵巢內富含較多的卵可供受精。
- (二) 較重的雌性可能具有較佳的基因，當食物短缺時，在惡劣的環境裏生存下去的機會較大，和這些雌蜥蜴交尾，子代也能夠繼承這些基因。

由於這兩項演化上的理由，那些體型較大的雌摩門蜥蜴要比其餘的更受歡迎。有些大型的雌蜥蜴能夠交尾達 12 次之多，而其他的却永遠忍受性飢渴之苦。雌蜥蜴在交尾成敗方面的差異，是達爾文所述「性選擇的力量」的一種方式。被雄蜥蜴所挑選上的「最適合者」總是最大的雌蜥蜴，牠們獲得最多的蛋白質包，並且留下較多的子代。

海濱蜥蜴 (*Metaballus* 屬) 是澳洲西部海岸沼澤區常見的種類，這種體型細長、翅膀長長的蜥蜴也表現出顛倒的性行為。海濱蜥蜴身上白色和綠色的彩色條紋是一種良好的偽裝色，當其不動地棲息在濃密的沼澤草叢間時不容易被發現。但是當一隻雄性發出柔和而咻咻的鳴聲時，雌蜥蜴便跳出了草叢，朝向鳴聲來源處飛去，當雌蜥蜴們遭遇時便彼此深具敵意的跳擊。這時雄蜥蜴通常從草叢中向上爬到頂端，靜候雌蜥蜴們格鬥的結果。最後雄蜥蜴和戰勝的雌性靠在一起，互相將長觸角像玩遊戲般彼此覆蓋住，雌性並將其後腳舉起做為企圖交尾的姿態。牠們交尾的時間很長，長達一個小時以上。

雄海濱蜥蜴也和雄摩門蜥蜴一樣，經常對牠們的伴侶覺得不夠滿意，牠們在交尾進行中藉著跳開或飛開來拒絕牠，或是在交尾時利用腹尾的攫握器伸在雌性身體的下側方探測其體重後再做決定（雌海濱蜥蜴不像雌摩門蜥蜴般交尾時會騎在雄性身上，所以雄性不能立即知道雌性的確實體重）。所以雄海濱蜥蜴在選擇伴侶時也表現出了同樣的反應：牠們只接受比較重而且具有更多卵的雌性。

這些反常的現象也許可說明雌雄兩性對子代投注的多寡是如何地影響其交尾的行為，投注得愈多的性別——通常是雌性——愈傾向於具有選擇權利，但是雄摩門蜥蜴付出 30% 體重的代價，變得雄性具有選擇力，相形之下，雌性的動作就開始呈現「肌肉發達的傾向」。但是實際的情形並非如此地簡單，經過更仔細的觀察後發現，摩門蜥蜴的交尾行為並非全體都是一致的。

摩門蜥蜴如前所述通常都是聚集成一大群做遷移旅行，但是在某些地區卻發現這種蜥蜴的族群密度很低（族群中的數目很少），雖然這些較小族群裏的雄蜥蜴仍產生大的蛋白質包，但是牠們的交尾行為中卻沒有發生顛倒的現象，而和草叢蜥蜴一樣，雄性之

間彼此具有領域性和侵略性，並且明顯的是雌性選擇其伴侶。為什麼同種的摩門螽斯在交尾行為上會有這樣的差異存在呢？我們不妨將數目少的族群和數目多的族群做一個比較。數目少的族群各個體有足夠豐盛的食物來源，所以低族群密度即意謂對食物的競爭性較小。相反地，對高密度的族群而言，食物的來源就顯得很珍貴而極富競爭性。

高密度族群所面臨食物缺乏的結果是，能夠產生大的蛋白質包的雄性只佔很小的比例，事實上，發出鳴音的雄性中只有極少數其腹部腺體變得膨大。但是低密度族群的情況却恰好相反，幾乎全部的雄性都具有膨大的腹部腺體，而且這些雄性的大多數都會鳴叫。

當生活環境裏的食物來源變得太少，雄性所提供的禮物（蛋白質包）就變成稀罕的「補品」來源，而却只有少數的雄性能夠提供這項「補品」時，雌螽斯處在這種情況下便會彼此競爭。如果一個高密度的族群找到了一個茂盛的青草區，由於獲得了食物的充分供應而能夠產生蛋白質包，便會有較多的雄性發出喚偶的鳴聲，有時雌性拒絕雄性的場面便又會出現。

摩門螽斯雄性的和雌性的交尾行為會隨著環境因素的變化而顯示彈性，和我們所習知的許多其他動物的交尾行為有明顯的差異，這種現象再次說明動物選擇伴侶的行為是朝向演化最有利的方向進行。同時，螽斯的這種行為更進一步的觸發了一項有趣的謎題：若賦予適宜的環境，較高等動物雌雄兩性間的角色是否也會發生戲劇性的改變呢？

取材於「自然歷史雜誌」10/83'

附：圖片見封面、封底彩圖