

昆蟲的求偶行爲

——結婚的獻禮

譯自「自然歷史雜誌」

王效岳

省立博物館動物組

昆蟲兩性的行爲十分普遍易見，有些固然非常單純，有些却演化得非常複雜而有趣。我們常認為雄性昆蟲僅只提供精液，雌性昆蟲才在孕育子代的過程中採取較活躍的角色。而各種有關對昆蟲演化的討論通常都認為「當各個體究竟能將多少牠們不同的基因成功地繼續傳給下一代的時候，就決定了演化的發生。」

我們相信大多數雄性昆蟲只提供精液給雌性昆蟲，並且交尾時間極短，以便在有限的生命期間，雌性產下卵而雄性能幫助一個或更多的雌性伴侶。一個雄性昆蟲能產生大量的精蟲，在理論上牠可以使所能接近的極大比率雌性受孕，果真如此則這個和一大群雌性交尾的「花花公子」必然對下一代產生極大的基因影響，結果潛在的演化能力受抑制，而悲劇的產生機會隨著極端增大。相反的如果一個雄蟲將尋覓許多異性和交尾的精力轉用於幫助其配偶的行爲，自然就可將牠的基因限制於只傳給牠能幫助的少數雌性的後代。

許多種類的雌性螳螂在交尾後會將雄螳螂吃掉，以充當卵發育的營養，雄螳螂爲子代的這種犧牲委實太悲壯了些。許多種類的雄蟲是代之以

高品質的服務及物質食糧提供給伴侶，如雄性負子蟲（water bugs）將雌蟲產的卵背於背上直到幼蟲孵化爲止。有些種類的糞甲蟲（dung beetles）雄蟲會幫伴侶挖一個溝巢並準備一個精選的糞球在育嬰室內，讓雌蟲產卵於其上，做爲寶寶的食物。另外還有一些雄蟲搜集食物供伴侶補充營養的例子。這些種類昆蟲在兩性行爲上的特徵顯示出昆蟲在演化上的疑問：爲什麼這種幫助伴侶的雄蟲，比起那些以全部時間和力量去追尋比較多數目的雌蟲交尾的雄蟲更能夠將基因傳遞下去？雄性的擬大蚊（hanging flies）會抓住一隻昆蟲，殺死它，做爲送給雌蠅的結婚禮物，以便她在交尾時食用，如果雌擬大蚊沒有收到這份禮物，她就拒絕交尾。而且如果禮物不夠豐盛，雌蟲就會提早結束交尾並尋覓另一個雄蟲。如果雌蟲滿足於雄蟲所提供的大婚禮並和牠完成交尾，她會在以後一段相當時間內不再接受其它雄性的交尾，在這段期間她所產下的一系列卵事實上是雄蟲所提供食物的結果，這個雄蟲所提供的禮物使得自己的基因獲得成功地傳遞。這時候演化已決定了方向：當同一種類的雄蟲行爲產生變化——某一部分雄蟲只提供精液，而另一部分還提供幫助給雌蟲，這兩種型式的基因群經久會決定出那一種行爲可持久散佈於族群中，而另一種行爲將會消失。

某些產於澳洲的寄生蜂（thynnine wasps）在交尾行爲上也提供了同樣的演化解釋。下面我將詳述這種寄生蜂的行爲。這類蜂屬於膜翅目，在澳洲的種類超過500種，仍有許多種類尚未經過描述和研究。從已知少數種類行爲的研究推測，這種行爲特性可能遍及整個族群。這些原始蜂類的雌蟲沒有翅膀，牠們像土撥鼠般在林地或草地潮濕的土地下挖坑道找尋甲蟲的幼蟲。當牠在土中遇到寄主時，牠便刺螫該幼蟲並使其麻痺，在寄主體內產下一卵，並在寄主體周挖一個小

室算是育嬰室。這個卵就在寄主體內孵化，並以寄主為營養物，最後長大為成蜂。從蛹中孵化的雌蜂即挖通路至地表並爬上草莖。在適當位置腹部向外伸出，採取期待伴侶的姿態。目前所有已知的種類，在這種期待的狀況下皆會釋放出一種性費洛蒙（sex pheromone）。雖然幾個不同種類的雌蟲會在同一地區放出費洛蒙，牠們只能吸引同種的雄蟲，可以確定各種類的費洛蒙具有專一性。許多生化和防治專家正從事這方面的研究，希望經由對費洛蒙的瞭解而能夠控制昆蟲。

雄蜂具有翅，牠們主要的活動就是在雌蜂召喚的地區飛來飛去。我們將捕獲的雄蜂胸部背方漆上白色，然後釋放這些帶有標記的雄蜂。以後每隔兩星期就會在同樣地區再度捕獲這些雄蜂，甚具規律性，證明當雄蜂日復一日找尋伴侶時，其巡飛路線是有範圍的。當雄蜂偵覺雌蜂的費洛蒙，牠逆風盤旋飛近雌蜂附近處，瘋狂地半攀爬、半飛行以穿越草莖或枝梢，以在其它競爭者發現前努力爭取第一。牠幾無例外的會獲得青睞，然後將新娘舉起呈交尾狀態而行結婚蜜月飛行。

通常為了飛行時便於攜行，雌蜂在雄蜂腹末呈蜷曲姿勢，抵達植物蜜源後，雌蜂頭部蜷曲至雄蜂腹下位置，而雄蜂則穿梭於花叢間，搜集蜜露貯藏於喙囊內。每隔幾分鐘，雄蜂停止採集並以某種訊號傳給雌蜂，雌蜂伸長體軀，而雄蜂則吐出一滴液狀體給她。但是隨著種類有別，雌蜂被攜行時蜷曲的姿勢和食物的移換方式也各有分別，有些種類雄蜂攜帶伴侶到食物處（花蜜或植食性甲蟲的糖分泌物），雄雌蜂一起吸食花蜜。有些種類雄蜂將食物含於口中，雌蜂趨前去取食。有些種類雄蜂將食物留在枝葉上，雌蜂伸長身軀吸食這份液體，再恢復原來的攜行姿勢，雄蜂再將剩下的液體舐光。有些種類的雄蜂並非持續的供應許多小餐給雌蜂，而是在找到伴侶之前拚命的進食，然後在交尾期一次提供給雌蜂一個大餐。

另有一種雄蜂在完成交尾後，從腹部末端分泌出一大滴的液狀物，在其腹部下呈“U”字形蜷曲姿勢的雌蜂就吸食它。

“婚餵”之後，這對蜂飛到可能有甲蟲幼蟲的地點貼地低飛，雄蜂和雌蜂分開使其落在地面，雌蜂維持一兩分鐘靜止不動狀態，然後突然在土地上快跑一段距離，隨即開始挖洞鑽入土內，其地點通常在草莖或草叢基部。雌蜂在逗留土中的一個星期間若能成功地找到一個甲蟲的幼蟲，她就將得自最近伴侶所受孕的一個卵產入其體內。相反的雌蜂若未能獲取充分的營養物以支持其在地下的活動，雌蜂會在雄蜂放開後立刻再度恢復召喚的姿態，以吸引其它雄蜂，重新獲取營養品和精液，原先那位贈送禮物表現不佳的雄蜂地位可能就被取代了一贈送豐盛婚禮的雄蜂其基因才能獲得延續。

下面是一項簡單而有趣的實驗。如將許多種正進行交尾但尚未完成“婚餵”的伴侶網捕後強行分開，大多數雌蜂就會立刻恢復召喚的姿態，有時候甚至還未及從網中取出來，雌蜂召喚雄蜂的姿態已經開始。在雌雄蜂分開一兩分鐘後，常常就會有幾隻雄蜂狂亂地在網周圍飛舞。這些實驗顯示，這類寄生蜂雌性沒有翅，較不容易收集食物，而雄蜂提供給雌蜂的禮物，可以省去她收集花蜜的力量和時間，而轉移至找尋甲蟲的幼蟲以便產卵。雄蜂提供充分的營養給雌蜂，便可鼓舞她進入地下去找甲蟲的幼蟲以產卵，而不致於滯留地上期待更多的營養和另一次交尾。而且這些禮物直接或間接的對卵的發育有貢獻，可以說“婚餵”的工作是對自己基因持續的保證。結婚獻禮的習性開始發源後，這種行為特性很快就散布於整個族群，因為只有具有這種行為的雄蜂基因，經由雌蜂的選擇，才最容易留存下來。有一種類（*Hemithynnus hyalinatus*）的雌蜂獲得充分營養而進入土中一星期後，重新出現地表召喚

另一個雄蜂，以獲取另一次營養補充和交尾，更加速了這種有利基因的傳遞。

其它種類的雌性昆蟲是否也演化出這種挑選會體貼太太的雄性昆蟲行爲呢？這種行爲可能以另一種方式在進行著。從家蠅到蝴蝶，我們發現有許多種類的雄蟲在交尾時，隨伴精液而傳遞營養物，然而這些營養物數量的多寡，就可決定她再度接受另一個雄性交尾的時間長短。這些營養物是用來滋養卵使其發育成熟的。其結果只有那些提供豐盛禮品的雄性昆蟲，才能在演化的考驗下，使自己的基因獲得雌性昆蟲的孕育。

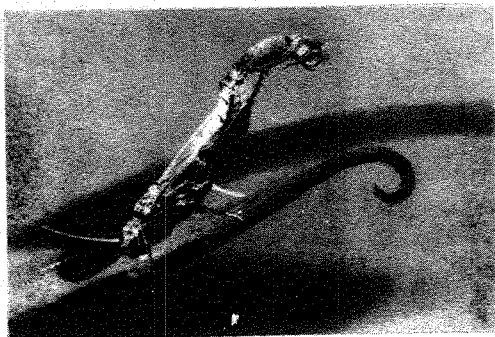
圖片說明

圖(一)：這隻雌蜂剛從地下挖溝至地表，就爬上莖端，在空中放出具有專一性的性費洛蒙以召喚雄性。

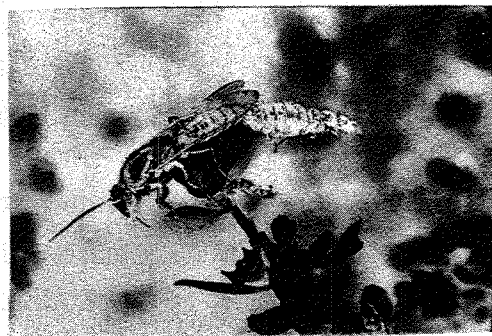
圖(二)：雄蜂將蜜滴自喙囊中吐在葉上，交尾中的雌性，則屈身於雄蟲下去吸食。

圖(三)：雄蜂交尾時穿梭於花間採蜜，每隔數分鐘，雄蜂屈身直接從雌蟲口中吸食食物。

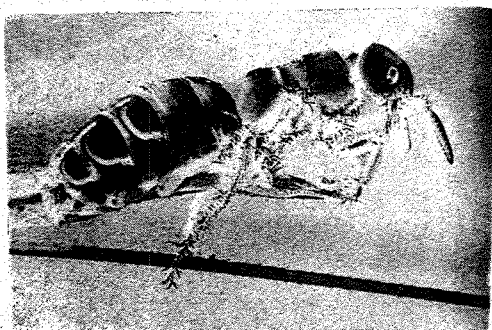
圖(四)：雄蜂晚上成對在花間採集花蜜，早晨時恢復餵食伴侶的工作。照片中的蜷曲擺行姿勢是該種所特有。



圖二



圖三



圖一



圖四