

行政院國家科學委員會專題研究計劃結果報告

四紋豆象之配偶選擇產卵決策與生活史

計畫編號：NSC 90-2313-B-002-336

執行期限：90年8月1日至91年7月31日

主持人：洪淑彬 台大昆蟲系

一、中文摘要

有關豆象的研究指出，豆象雄蟲交尾時所傳遞的物質中包含營養物質，而該營養物質由雌蟲吸收後，會轉而貢獻到蟲體及生殖組織上，因而使得雌性壽命、生殖力及所產子代品質增加。而雄性提供之營養物質的量在個體之間有差異，其會受雄性個體體型大小所影響。由於雄蟲之體型大小使得其所能提供之營養物質在量上面有所變化，進而使得未來與其交尾之雌蟲獲益程度不同，故豆象雌蟲在遭遇不同特性如體型大小之雄蟲時，是否會表現出雌性選擇，是值得探討的。本試驗以綠豆象為試驗對象，藉由提供綠豆象雌蟲不同體型大小雄蟲之組合，透過行為觀察紀錄，嘗試了解不同體型大小之雄蟲所提供之效應，對交尾行為、交尾結果及雌蟲生殖力的影響。由試驗結果來看，綠豆象雌蟲對生殖力、子代品質及交尾行為之影響力較大；雄蟲之體型大小對生殖力、子代品質、交尾偏好及交尾行為無任何影響。然而雄蟲在求偶行為的表現上有差異，此差異會影響交尾時間的長短，進而影響雌蟲之生殖力。由交尾成功與否在拒絕行為上的差異，可看出綠豆象雌蟲似乎有表現出雌性選擇，而雌蟲選擇配偶的標準與雄蟲之體型大小無關，可能是其他雄性特質，如雄蟲的求偶能力，或其他未檢驗之雄性因子。

關鍵詞：

豆象、雄蟲體型、雌性選擇、交尾行為

Abstract

The studies on animals indicated that their life history and reproductive strategy could be

affected by some male traits, such as male body size, when such traits actually influence female fecundity, longevity, offspring quality or mating behavior. Studies of seed beetle indicated that the male transfers considerable nutrients to the female via ejaculates. Such nutrients are incorporated into female's somatic and reproductive tissues, which in turn increase female's longevity, fecundity and offspring quality. Male's nutritive contribution can vary with male size and thus it may vary considerably among individuals. Because the amount of nutrient that females received may be influenced by body size of males they mated with, females may benefit in several ways by discriminating different males, that is, females may exhibit "female choice". In this study, we examined the influence of male body size of adzuki seed beetle, *Collosobruchus chinensis*, on mating success, mating behavior and female fecundity. Our results showed that, female's body size of adzuki seed beetle represented a major influence on lifetime fecundity, offspring quality and mating behavior. While male body size showed little or no effects on female fecundity, offspring quality and mating behavior. However, the courtship behavior showed considerable variation among males, and the courtship duration was positively correlated with mating duration. This result indicates that male behavior may influence female fecundity by affecting the persistence of mating. On the other hand, the analysis of rejection behavior showed a significant difference between mating or non-mating pairs, which implied female choice exists in the mating decision. The representation of female choice was not affected by male body size, instead, it may be influenced by other male

traits, such as male courtship ability, or other male effects which remains to be explored.

Keywords:

male body size, mating behavior, seed beetle, female choice

二、計畫緣由與目的

過去學者對動物的研究中發現，雄性動物所具備之各種特質，包括個體之體型大小、覓食能力、領域競爭能力等等，能透過影響雌性個體之各項生活史特徵，而造成動物在繁殖策略的變化。

在自然界中，有許多動物包括昆蟲，其雄性個體能經由交尾所傳遞的物質 (ejaculate)、精胞 (spermatophore)，或是求偶禮物 (nuptial gift)，提供雌性個體營養物質。這些由雄性個體所提供之額外營養物質可用於維持雌性個體自身之代謝所需，而延長雌性個體壽命，或可貢獻至雌性個體之生殖組織，而增加雌性個體之產卵量。這些由雄性個體所貢獻之營養物質可視為雄性個體在交尾過程中對繁殖所付諸的投資 (paternal investment) (Fox *et al.*, 1995a; Savalli, *et al.*, 2000)，能實際藉由影響雌性生殖力 (fecundity)、子代數 (offspring size) 及子代品質 (offspring quality)、雌性壽命 (longevity)、及雌性交尾行為 (mating behavior) 等生活史特徵而影響動物的生活史及生殖策略。

在有關豆象的研究報告中指出，豆象雄蟲在交尾時所傳遞的物質中包含若干營養物質，而該營養物質由雌蟲吸收後，則會轉到身體組織 (somatic) 及生殖組織上 (Huignard, 1983; Boucher & Huignard, 1987)，而使得雌蟲在產卵數及子代品質上有所提昇。雄性提供之營養物質影響雌性生活史及生殖策略的程度，會因其所貢獻的量而有所不同。而雄性提供之營養物質的量在個體間是有差異的 (Savalli & Fox, 1998a)，其可能會受雄性個體體型大小 (body size) 所影響。而雄蟲之個體特質如體型大小則使得其所能提供之營養物質在量上面有所變化，進而使得未來與其交尾之雌蟲獲益程度不

同。故豆象雌蟲在面臨不同條件 (體型大小) 之雄蟲時，是否會表現出具交尾上的偏好性，也就是一般所稱之雌性選擇 (female choice)，是值得探討的課題。

在本試驗我們檢驗雄性個體大小及其交尾行為的表現上的變異對綠豆象繁殖策略的影響。綠豆象在生物特性及生態習性上與其近緣種四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus*) 極為類似，但綠豆象在體型上，不論雌雄皆較四紋豆象明顯的小很多。綠豆象之雌雄蟲外表呈現所謂的性別雙型性 (sexual dimorphism)，雌蟲體型較大於雄蟲，且雄蟲觸角呈現櫛齒狀，雌蟲之觸角則呈現絲狀。在豆象科 (Bruchidae) 中，傳遞物質量的大小隨物種不同有很大的變化，四紋豆象在交尾中所傳遞之物質約佔其體重之 8% (Savalli & Fox, 1999a)，而 *Bruchidius dorsalis* 雄蟲之傳遞物質約佔其體重之 7% (Takakura, 1999)，*Stator limbatus* 雄蟲之傳遞物質則約佔其體重之 4.8% (Savalli & Fox, 1998b)，而綠豆象與前所提這幾個物種相比，其平均傳遞物質的量相對少的多，僅佔體重之 2% 以下 (Takakura, 1999)。因此，可預期綠豆象在性擇上之表現，有可能異於其他種類，而表現出不同的繁殖模式。

由前述得知，豆象雌蟲可因接收雄蟲所提供之營養物質而獲得生殖力提高、子代品質提高的利益，而雄蟲之個體特質如體型大小則使得其所能提供之營養物質在量上面有所變化，進而使得未來與其交尾之雌蟲獲益程度不同。但綠豆象傳遞物質相對很小，因此在繁殖模式上表現可能不同於其他豆象，而值得探討比較。故本試驗的目的在於：(1) 檢驗綠豆象雌蟲對不同體型大小之雄蟲，是否表現出選擇上的偏好；(2) 檢驗綠豆象雌蟲與體型大之雄蟲交尾，是否能獲得適存值上之優勢；(3) 除了體型大小差異外，檢驗其他雄性特質如交尾行為的變化，是否影響雌蟲的繁殖結果。

三、結果與討論

在過去有關雄性提供營養物質的研究

中，大部分著重於討論單一物種中的變化，如雄性提供之營養物質對雌性個體的影響，或探討有什麼因素會影響雄性所提供營養物質之量的變化等等 (Credland & Wright, 1989; Fox, 1993; Wilson *et al.*, 1999)。少有主題探討在生物特性及生態習性等相關條件相似的近緣種之間，是否因所傳遞之營養物質在量上的差異，而對雌性未來適存值有不同的影響，並具體表現出在兩性之繁殖模式上的差異。本試驗即藉由比較綠豆象及其近緣種四紋豆象，嘗試釐清上述之問題。

由試驗結果得知，綠豆象雌蟲之體型大小，對其生殖力及子代品質有很顯著的影響力，此結果與在四紋豆象之研究上所得之結果相同 (Savalli & Fox, 1999a)，這也與大部分動物呈現出的趨勢相同，事實上在許多昆蟲物種中，個體在體型上所呈現之雌大於雄之同種二形的現象 (Savalli & Fox, 1999b)，大部分可歸於此因素所造成，這是因為大雌蟲能生產較多之子代，故選汰傾向於偏好大雌蟲。在綠豆象雄蟲體型大小對生殖力及子代品質的影響上，呈現不顯著的關係，換句話說，雄蟲體型大小對與其交配雌蟲之生殖力及子代品質無關，這部份之結果與四紋豆象頗為不同，四紋豆象之雄蟲體型大小對生殖力及子代品質有相當程度的影響，體型愈大之四紋豆象雄蟲影響力愈大 (Savalli & Fox, 1999a)。這二物種在此方面的差異，可能是由於其在傳遞物質大小上的差異，四紋豆象之傳遞物質佔體重 8%，明顯的較綠豆象之傳遞物質僅佔體重 2% 大許多 (Savalli & Fox, 1999a; Takakura, 1999)。

在有關雌蟲對不同體型大小雄蟲之交尾偏好性的檢驗上，試驗結果顯示，雌蟲對不同大小之雄蟲，未顯現在交尾上的偏好性。四紋豆象在這方面則顯示雄蟲之體型大小，對交尾是否成功有顯著的影響，體型大之雄蟲傾向於有較高之交尾率 (Savalli & Fox, 1999b)。這二物種在此表現上的不同，在此推測可能是由於綠豆象雄蟲之傳遞物質太少，對於雌蟲在適存值上之貢獻不大，故選汰未篩選出雌蟲對具備體型大這項特質的雄蟲具有偏好性。

在有關雌雄體型大小對交尾行為的影響方面，試驗結果顯示，雄蟲之體型大小對交尾行為之表現沒有影響；而在雌蟲方面，則顯示雌蟲之體型大小與交尾時間有顯著的關係，雌蟲體型愈大，交尾時間有愈長的趨勢。四紋豆象之雌蟲在這方面則未呈現有相關性 (Savalli & Fox, 1999b)。對於綠豆象雌蟲體型大小與交尾時間的關係，在這裡推測可能是由以下的因素所造成：(1) 體型大的雌蟲需要較長之交尾時間，以獲取充足的精子或營養物質以供產卵所需；(2) 由於體型大之雌蟲具備較大之生殖力，且其子代品質相對較好，故雄蟲對不同體型大小之雌蟲具有辨識能力，在與體型較大之雌蟲交尾時，投注較大之交尾努力以延長交尾時間，增加精子傳遞量，進而獲取較大之繁殖優勢；(3) 交尾時間的長短為隱藏性雌性選擇 (cryptic female choice) 的表現，體型大的雌蟲傾向於表現嚴格的雌性選擇。有關以上這些推測，究竟何者為造成上述之現象的機制，則需進一步的探討。

而對綠豆象交尾行為的觀察，探討各項交尾行為的相互關係，其對交尾結果的影響，及對生殖力的影響，試驗結果顯示，豆象在求偶過程中，表現出來之拒絕時間和交尾是否成功有顯著之相關性，未交尾的豆象所表現出來的拒絕時間，較有交尾的豆象所表現出來的拒絕時間為長，二者之間具有顯著差異。綠豆象雌蟲接不接受交尾在拒絕行為上表現出來的差異，顯示其在交尾過程中對具備不同特質之雄蟲，在交尾行為上有不同的反應，這可視為具有雌性選擇的一種表現，但在這裡，雌蟲所挑選的雄性特質為何，則有待進一步研究。

另外，就交尾前求偶行為來看，試驗結果顯示，當雄蟲交尾前之求偶時間愈長，則雌雄蟲交尾延續的時間就愈長，亦即雄蟲之求偶時間對交尾時間之長短有一定之影響力。有關這部分的結果，在這裡提出二個可能的想法：(1) 作為一種雄性特質的表現，雌蟲偏好求偶時間長的雄蟲，其偏好可能是由於求偶時間長的雄蟲代表其具備較好的健康狀況。(2) 求偶時間長的雄蟲代表其具備較佳的能力，較能

在交尾過程中控制雌蟲，達到延長交尾時間的結果。這二種想法，前者為雌性選擇的表現，後者則代表雄性競爭 (male-male competition) 的結果，然二者間不一定呈現互斥的關係，二機制亦可能同時存在，並共同發揮作用。

綜合以上各項結論，綠豆象雌蟲，由於其體型大小對生殖力及子代品質有顯著的影響，故對交尾行為有較大之影響力。雄蟲之體型大小對生殖力、子代品質、交尾偏好及交尾行為無顯著影響。然而雄蟲在求偶行為的表現上有差異，此差異會影響交尾時間的長短，進而影響雌蟲之生殖力。

四、計畫成果自評

本研究發現綠豆象雌蟲對生殖力、子代品質及交尾行為之影響力較雄蟲大。然而雄蟲在求偶行為的表現上有差異，進而影響雌蟲之生殖力。關於本部分的研究成果，已著手準備投稿發表。此外本研究亦發現綠豆象雌蟲似乎有表現出雌性選擇，而雌蟲選擇配偶的標準與雄蟲之體型大小無關，可能是其他雄性特質的影響，則尚待更進一步的研究。

五、參考文獻

- Boucher, L., and J. Huignard. 1987. Transfer of male secretions from the spermatophore to the female insect in the *Caryedon serratus* (Ol): analysis of the possible trophic role of these secretions. *J. Insect Physiol.* 33: 949-957.
- Credland, P. F., and A. W. Wright. 1989. Factors affecting female fecundity in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.* 25: 125-136.
- Fox, C. W. 1993. Multiple mating, lifetime fecundity and female mortality of the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Func. Ecol.* 7: 203-208.
- Fox, C. W., D. L. Hickman, E. L. Raleigh, and T. A. Mousseau. 1995. Paternal investment in a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae): influence in male size, age, and mating history. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 101-103.
- Huignard, J. 1983. Transfer and fate of male secretions deposited in the spermatophore of females of *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Bruchidae). *J. Insect Physiol.* 29: 55-63.
- Krohne, D. T. 1998. Life history strategies. pp.260-297. *In: D. T. Krohne. General Ecology.* Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA.
- Savalli, U. M., and C. W. Fox. 1998. Genetic variation in paternal investment in a seed beetle. *Anim. Behav.* 56: 953-961.
- Savalli, U. M., and C. W. Fox. 1999a. The effects of male history on paternal investment, fecundity and female remating in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Funct. Ecol.* 13: 169-177.
- Savalli, U. M., and C. W. Fox. 1999b. The effect of male size, age, and mating behavior on sexual selection in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ethology, Ecology, & Evolution* 11: 49-60.
- Savalli, U. M., M. E. Czesak, and C. W. Fox. 2000. Paternal investment in the seed beetle *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): variation among populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.*
- Takakura, K. 1999. Active female courtship behavior and male nutritional contribution to female fecundity in *Bruchidius dorsalis* (Fahraeus) (Coleoptera: Bruchidae). *Res. Popul. Ecol.* 41: 269-273.
- Thornhill, R. 1976. Sexual selection and nuptial feeding behaviour in *Battacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). *Am. Nat.* 110: 529-548.
- Wilson, N., T. J. Tufton, and P. E. Eady. 1999. The effect of single, double, and triple matings on the lifetime fecundity of *Callosobruchus analis* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Insect Beh.* 12: 295-306.