

昆虫多次交配的策略和利益*

胡 阳¹ 杨 洪² 李志宇² 傅 强^{1**}

(1. 中国水稻研究所 杭州 310006; 2. 贵州大学昆虫研究所, 山地农业病虫害重点实验室 贵阳 550025)

Mating strategies and benefits of multiple mated insects. HU Yang¹, YANG Hong², LI Zhi-Yu², FU Qiang^{1**} (1. *China National Rice Research Institute*, Hangzhou 310006, China; 2. *Institute of Entomology, The Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of Mountainous Region*, Guiyang 550025, China)

Abstract We briefly reviewed the mating system of insects with emphasizing a historical research on the sexual selection conducted by Bateman. Thereafter, we described the relation of sexual pressure of each sex. female and male have different strategies to access a mating because of different efforts and input on their offspring. In general, male insects are eager to mate as many as females, or try to make him to be accepted by many females. In contrast, female insects choose the best male to mate, or females have a right to choose who is acceptable. Consequently, male insects evolved many kinds of strategies to access mating chances. On the other side, female insects can gain material benefits, besides for genetic benefits, through their choices. These strategies and benefits of insects were then described and discussed.

Key words multiple mating, sexual selection, mating strategy, remated benefit, mating effort

摘 要 简要回顾昆虫交配系统的研究历史,并简述 Bateman 的性选择原理,讨论雌雄昆虫在交配过程中的角色和性选择压力的相对关系。一般而言,由于雌雄两性在交配过程中的角色和对后代投入的不同,往往是雄虫试图与尽可能多的雌虫交配,即雄虫使自己被尽可能多的雌虫接受,雌虫选择最好的雄虫进行交配,即雌虫选择交配对象。雄虫因而发展出各种类型的交配策略,以获取与更多雌虫的交配机会,而雌虫也通过交配选择权,选择对自己更有利的雄虫进行交配,雌虫在交配过程中除了可以获得基因利益,还可以获取物质利益。文章分别就昆虫的交配策略和利益展开叙述和讨论。

关键词 多次交配, 性选择, 交配策略, 交配利益, 交配投入

相比较于无性繁殖的生物类群而言,两性繁殖的生物类群给予其后代较好的遗传多样性,有性生殖中基因组合的广泛变异性能增加子代适应自然选择的能力。有性生殖还能够促进有利突变在种群中的传播,减低后代对环境的敏感性和增强适应性,两性生殖生物的繁殖速度要慢于无性繁殖生物,可以较好的控制种群密度进而减少种群生存资源的快速消耗,从而有利于种群在变动环境中的长期存活。有性生殖不仅加速了进化的进程,同时也保持了进化过程的持续发生,在目前已知的 150 余万种生物中,进行有性生殖的种类占了绝大多数,就说明了两性繁殖优于无性繁殖。例如,生活在夏

威夷 *Laupala* 属蟋蟀的进化速度达到每 100 万年产生 4.17 个新物种的水平,比其它无脊椎动物平均高 1 个数量级以上,严格的两性交配行为被认为是 *Laupala* 属蟋蟀快速形成新物种的主要因素^[1]。

然而,进行两性繁殖的生物也需要付出巨大的代价。例如,亲代个体只能将其一半的基因遗传给后代,此外,亲本个体还要花费相当的

* 中国水稻研究所留学回国人员启动项目 转基因生物新品种培育重大专项课题 2008ZX08012-04。

**通讯作者, E-mail: qiangfu1@yahoo.com.cn

收稿日期 2009-09-03, 修回日期 2009-12-28

时间和能量用于交配竞争以获得交配机会。因此在长期的进化过程中,两性个体间如何用尽可能小的代价,获得尽可能大的生殖利益,各自进化出相应的策略,以达到代价和利益的最佳组合。

昆虫是地球上生物多样性最高的一类生物,绝大多数以两性生殖的方式产生后代,它们个体小,种类繁多,发生种群密度较高,生活周期相对较短,生活史各异,其交配繁殖策略繁多,因而是一类非常好的研究交配策略和进化的对象和材料。本文以昆虫为对象就两性竞争和两性选择压力展开论述,并较为系统地探讨了雌雄昆虫的交配策略和利益。

1 昆虫性选择理论

达尔文很早就注意到了性选择压力和进化的关系,从那时起,性选择就成为生物学的一个基本研究内容。为了将自然选择与性选择加以区别,他将自然选择定义为与个体生存相关的选择,而性选择是关于增强个体交配成功性的选择。随后关于性选择的研究仍然以定性讨论为主,Fisher 将性选择归为自然选择的一个分支,并得到广泛的认同^[2]。

目前,性选择的概念常常包含两层意义或过程:同性间和异性间的性选择过程^[3],同性间的性选择是同一性别的个体间相互竞争交配的机会,即达尔文传统的性选择定义;异性间的性选择是有限性别(the limiting sex)施加给异性的选择压力,所谓有限性别指的是在交配过程中选择交配对象,甚至决定交配质量的那个性别。在多数情况下,往往是雌性昆虫选择与之交配的雄虫,雌性即是有限性别。有限性别的个体往往在交配过程中拥有一定的支配权,而非有限性别的个体往往要使其被有限性别的个体接受,这种异性间的性选择过程又称为引诱选择(the epigamic selection)。简单地说,异性间的性选择是有限性别的个体向非有限性别的个体施加的选择压力。现今,有关性选择的研究成为了一个理论和经验研究均较活跃的学科,特别是昆虫行为学与进化理论的结合更是

一个十分活跃的研究领域。

1.1 两性昆虫在交配过程中的角色与性选择压力

从遗传的角度来说,雌虫和雄虫各自为其后代贡献出一半的遗传材料。因此,在理论上,雌虫和雄虫都应该经历相等的同性间和异性间的性选择压力。然而,两性繁殖的昆虫几乎都是一种性别表现为性内竞争(intrasexual selection);而另一种性别表现为性间竞争(intersexual selection),又称引诱选择。由于对交配和后代投入的差异而导致雌雄成虫进行性内或性间竞争,一般而言,往往是雄虫进行性别内竞争,以获得与雌虫交配的机会,而雌虫则对雄虫施加性别间的选择压力,选择其中较好的个体进行交配。由于雌虫在交配过程中表现为有限资源,因而又被称为有限性别,而雄虫被称为非有限性别。

有限性别个体向异性个体施加了性别间的性选择压力,非有限性别的个体进行性别内竞争,表现出优于其它同性个体的某些特征,以获得有限性别个体的青睐。例如,黑色小毛蚊 *Plecia nearctica* 雄虫的优越性则通过其占据的优势位置来体现^[4,5],雄虫羽化后盘旋在空中形成一个巨大的飞虫群(swarm),飞虫群中的雄虫们会不断地相互挤碰,体型较小的雄虫被挤到飞虫群的上部,体型较大的雄虫们因而占据着飞虫群下部,刚羽化就可交配的雌虫爬到草的上部,然后飞入雄虫形成的飞虫群中,雌虫往往只需向上飞行几个厘米就会被雄虫捕获,有时甚至在草的上部就被雄虫捕获,由于在任何一个飞虫群中,总是雄虫的数量远多于雌虫,而且雌虫总是在虫群的下部或草上被捕获,因而只有处于飞虫群下部的雄虫才能获得交配机会,因此,雄虫之间的竞争非常强烈,甚至有 8 个雄虫抓着同一个雌虫的情况被观察到。雄虫和被其捕获的雌虫滑行到地面上完成交配,未成功交尾的雄虫重新回到飞虫群中,寻找下一次交配机会。这个例子中,雄虫是典型的非有限性别,而雌虫是典型的有限性别,雌虫通过与飞虫群下部的雄虫交配来选择优势雄虫,相应

的,优势雄虫的交配机会通过将其它雄虫挤到虫群的上部,自己占据飞虫群的下部来获得。尽管黑色小毛蚊的精子传送只需几个小时,成功捕获雌虫的雄虫会在其后长达几天的时间中保持着与雌虫的交配姿势,由此这种毛蚊也被称为爱情虫(the love bug)。小翅稻蝗 *Oxya yezoensis* 的雌雄成虫均具有多次交配的习性,且最后交配雄虫的精子优先用于受精,因此,小翅稻蝗的雄虫也通过相似的行为来保证其交配利益,例如,小翅稻蝗的交配行为本身持续 5.6 h,而且其交配后的抱对行为更长达 6.5 h,最长的抱对行为长达 17 h^[6]。在另一个例子中,雌性蝎蛉 *Hylobittacus apicalis* 在雄虫密度较低的情况下,可以自己捕食,然而如果雄虫密度较高,她们可以依赖雄虫呈上的交配礼物(nuptial gift)而生存,有交配意愿的雄虫首先要抓住一个猎物,同时释放出性信息素,被吸引过来的雌虫会上来取食雄虫准备的交配礼物,如果交配礼物够大且可口,该雌虫会允许雄虫与其交配 20 min 以上;否则,她只允许雄虫与其交配 5 min 或更短时间,甚至拒绝。研究发现 5 min 是蝎蛉雄虫能够送出精子的最短时间,从 5 min 到 20 min 的时间内,雄虫能够送出的精子量与其交配时间呈正相关关系^[7]。在这个例子中,雄虫的优越性通过所能提供的交配礼物的数量和质量来展现。

1.2 Bateman 原理和性选择压力的定量研究

1948 年 Bateman 发表了有关果蝇 *Drosophila melanogaster* 的交配次数与生殖力大小定量关系的研究论文^[8],Bateman 的研究不仅给出了雌雄两性性选择压力不均等性的直接证据,更重要的是,他的研究结果将性选择的研究推进到量化研究的新阶段。首先,Bateman 利用果蝇不同形态学的标记来跟踪果蝇的后代与其亲代之间的遗传关系,并且可以确定每个亲代个体的交配次数以及产生后代的个数,他将成虫的生殖力定义为某个个体对产生后代数量的实际贡献,因而可以分别计算雌雄亲代成虫生殖力的方差,方差反映了成虫生殖力变异的大小,变异大的表示选择强度大。研究结果

发现,雄虫生殖力的方差要明显大于雌虫的,因而雄虫的性选择压力要高于雌虫的,进而他还发现雄虫的生殖力与其交配次数有密切相关,而雌虫的生殖力与其交配次数没有雄虫那样明显的相关关系。Bateman 最后得出 3 点结论:第一、雄虫生殖成功率的方差比雌虫高;第二、雄虫生殖力大小受限于其交配次数;第三、雌虫对雄虫施行交配选择,而雄虫之间竞争与雌虫交配的机会。现在,这 3 个结论被称为 Bateman 的 3 个原理。

Bateman 将雌虫和雄虫对每个配子(精子/卵子)平均投入的不同作为同性间的竞争发生在雄性间的原因。就是说,因为雄虫对每一个生殖配子的平均投入要远少于雌虫的,精子与卵子的结合为一一对应关系,所以雄虫必须与同性个体间相互竞争,以使其产生的生殖配子获得与雌虫产生的生殖配子的结合机会。因此,雄虫(较小配子的制造者)在交配过程中的角色往往是寻找并保护交配机会,而雌虫(较大配子的制造者)在交配过程中则往往对雄虫进行选择。

然而,复杂而多样化的昆虫交配系统却总能找到一些 Bateman 原理不能解释的例子。例如,负子蝽 *Belostoma flumineum* 的有限性别是雄性(依然是较小配子的制造者),而非雌性(依然是较大配子的制造者)。雌性负子蝽在交配后将卵产在雄虫的背上,雄虫将背负这些卵并使其背上孵化,此时,雄虫在生殖过程中不仅投入了精子,而且还对卵的孵化有着进一步的投入,雄虫的这种行为称为父亲抚育(paternal care)。负子蝽的父亲抚育可以极大地增加后代的生存率,雄虫的负卵行为可以保证卵孵化率高于 90%,否则孵化率仅为 5% 或零,因而负子蝽生殖的成功更依赖于雄虫的生殖投入。然而负卵行为使得雄虫的移动变慢,取食效率降低和逃避天敌的机会减少,因此负卵行为使雄虫付出了巨大的代价,从而使得雄虫成为有限性别,雌性负子蝽之间不得不相互竞争以得到占据这个资源的机会,尤其在低温条件下,由于卵的孵化期延长而导致雄虫的负

卵期延长,雌虫不得不减少每个卵块的卵量来缩短产卵间隔,以更快的占据这些有限的生殖资源(雄虫的背部)^[9,10]。雄虫付出的生殖代价还可能是直接的物质形式,例如交配礼物(nuptial gift),螽斯类昆虫的雄虫由于提供了大量的交配礼物供雌虫取食而使得雄虫成为有限性别^[11]。

因此,两性生物有关生殖投入还可以分为两个部分:交配投入(mating effort)和亲代抚育(parental care)。交配投入即是某个个体与交配直接有关的投入,亲代抚育即是某个个体为增加某些后代的生存率而投入的时间和精力,并且因此减少了生殖更多后代的机会。Trivers提出了应该将雌雄亲代对后代的相对投入作为确定哪一个性别是有限性别的判断标准^[12]。负子螭的例子中,由于雄性对后代投入比雌性多,雄性就成为有限的生殖资源,雌性个体间展开竞争以获取这个资源。Bateman 原理因此可以表述为:无论哪一种性别,只要在生殖过程中投入了相对多的资源(时间,能量),就成为有限性别(limiting sex)并对另一种性别施予性选择压力;同时非有限性别的个体间进行性别内竞争。昆虫界中,因为绝大多数的雄性在生殖过程中的生殖投入小于雌性的,所以大多数情况下是雌虫为有限性别。

2 雄性昆虫的多次交配策略与利益

物种多样性极高的昆虫也有着多种多样的策略来攫取交配机会。由于大多数情况下是雄虫之间竞争与雌虫的交配机会,长期的进化使得雄虫发展出丰富多样的交配策略以进行交配竞争。

雄虫可以通过与交配过的雌虫保持身体接触,或者通过协助雌虫来防止她与其它雄虫交配。雄性花金龟 *Lethrus apterus* 协助雌虫建设藏身地道和收集幼虫食物^[13],2 头甲虫可以明显地加快修筑藏身地道和收集食物的速度,同时也可以更好地保证食物的质量,雄虫的协助也减少了雌虫暴露于天敌和不利环境的机会,它们后代的生存率因此得到提高,雄虫的这种

策略称为交配协助(mating assistance)。而 1 个一生只交配 1 次的雄虫为保证其精子被雌虫真正用于受精,可能采用牺牲与其他雌虫交配的机会来守卫该雌虫(female defending) 螻蛄科蚊子则采用交配栓(mating plug)的形式来防止已交配过的雌螻蛄发生再次交配,雌螻蛄在交配后将雄螻蛄吃掉,雄螻蛄则将其生殖器留在雌螻蛄生殖道里以起到交配栓的作用,这样可以防止该雌螻蛄与其它雄螻蛄交配。蜜蜂,白蚁和某些蛾子的雄虫也采用交配栓机制,但不被雌虫吃掉。

但是大多数种类的雄虫均可进行多次交配,并且其生殖利益与交配次数密切相关,雄虫因而发展出各种各样策略以获取多次交配的机会,下面我们就雄虫多次交配的 4 种类型的策略进行讨论。

2.1 雄虫多次交配策略的四种类型

如前所述,雄虫的生殖成功率与其交配次数密切相关,因而在昆虫世界中,雄虫多次交配的现象十分常见,雄虫采取的这些策略可以进一步分为 4 种类型(表 1)^[14,15]。

第一种类型称为雌虫守卫(female defending):地花蜂科(Andrenidae)的漠蜂 *Centris pallida* 雄虫往往需占据某个带有漠蜂幼虫的领域,同时将该地域内所有雄虫杀死并赶走入侵者,这样的话,该雄蜂便拥有了与其领地内羽化的多个处女雌蜂的交配机会。由于雌性漠蜂一生只交配 1 次,雄蜂因此可以保证其生殖的成功性^[15],雄漠蜂的这种策略称为雌虫守卫(female defending)。如果雄虫不能占据一个拥有处女雌蜂的领地,雄蜂将失去交配机会,因此雄蜂之间的交配竞争就变得十分激烈。

第二种类型称为资源守卫(resource defending):该资源为雌虫必须获得的,例如食物,产卵地点,筑巢地点等等,因此守卫这些资源就可能遇到多个雌虫。例如,水生环境中稍高于水面的稀泥地是一种广布性的蜻蜓 *Platthemis lydia* 雌虫的首要产卵地,雄蜻蜓赶走其它的雄虫并停息在稀泥地附近,那些来到此产卵地的雌虫就会被雄蜻蜓捕获并交配,在交配后,雄蜻蜓就会领着这个刚交配过的雌蜻蜓

到其守卫的产卵地产卵,在雌蜻蜓产卵的同时,雄蜻蜓还在其上方盘旋,以防止其它雄蜂的干扰。如果没有别的雄虫将其打败,该雄蜻蜓将

整天停留在同一个产卵地点,而且随后的几天也会回来,并与被该产卵地点吸引过来的雌虫交配^[16]。

表 1 昆虫交配系统的类型^[14,15]

雄虫交配系统	雌虫交配系统
① 单次交配 Monogamy 定义 单个雄虫在其交配季节中只与单个雌虫交配。	① 单次交配 Monogamy 定义 单个雌虫在其交配季节中只与单个雄虫交配。
② 多次交配 Polygyny : 定义 单个雄虫在其交配季节中与多个雌虫交配。	② 多次交配 Polyandry : 定义 单个雌虫在其交配季节中与多个雄虫交配。
雄虫获取多次交配机会的主要策略： 雌虫守护 雄虫守护一群雌虫并防止其它雄虫接近。 资源守护 雄虫守护某个对交配接受性雌虫必须的资源。 交配集会 某个吸引许多雄虫聚集和竞争交配机会的场所。 争夺竞争 排挤其竞争对手以获取交配机会。	雌虫多次交配的潜在利益： 精子补充 雌虫可以补充耗尽的精子、取代不合适的精子和避免携带过重的精子。 物质利益 雄虫可以提供营养物和一定的保护作用给其交配对象。 基因利益 雌虫可以从其获得的不同来源的精子中择优由于授精。 顺从利益 雌虫通过顺从雄虫的交配冲动而避免在性别冲突中受到伤害。

第三种类型称为求偶集会 (lekking behavior) 该机制是指雄性个体在某个地点内群聚炫耀并相互竞争交配机会。萤火虫 *Pteroptyx* spp. 雄虫在夜晚的时候聚集在某棵显眼的大树上,并且同步闪烁其荧光,从而可以使它们的求偶信号传到更远的距离^[17]。大型的雄虫可以借着在该聚集群体的占据的优势地位展示其优越性,生活在亚利桑那的塔兰图拉鹰蜂 (Tarantula hawk wasp) 雄虫聚集在某些山丘上,这些群聚求偶的地点常年保持不变,这些山丘上聚集的雄蜂有可能是借着占据这些标志性的地点以表示他们的生理优势性^[18]。求偶集会同时也是一种危险的行为,尽量大量个体的聚集更容易吸引天敌的注意,但大量聚集的群体可以有效减少个体的平均被捕食率^[19]。然而,人们对这种行为发生的原因依然缺乏足够的了解。

第四种类型称为争夺竞争 (scramble competition) 所谓争夺竞争是一种非聚集性的交配搜寻策略,当雌虫的分布范围太广时,直接搜寻可交配的雌虫可能要花掉太多的时间和精力才会得到一次交配机会 如果竞争对手太多,雄虫或许要花掉他所有的时间,精力,甚至生命

去守卫其领地。采用争夺竞争策略的雄虫则在一个具有较高的交配可能性的地方搜寻具有交配接受性的雌性个体。例如,雄性澳洲螺赢 *Abispa ephippium* 在筑巢雌性必须访问的溪流河段上巡逻,这个河段含有雌虫筑巢必须的水和粘性土,雄虫就有可能抓住来寻找筑巢材料的雌虫,并不断的获取交配机会^[15]。

2.2 雄虫交配策略的种内变异

交配策略除了物种间有不同,在同一物种内也会有不同。尽管某一种交配策略会较别的策略更为普遍和更具有优势,但总是有遗传基础来维持 2 种或 2 种以上交配策略的共同存在^[15]。某些昆虫的一些个体采用某种交配策略,另一些个体则采用另一种交配策略,有些个体甚至可以根据环境状况的变化而不断转换其交配策略。例如,雄蟋蟀通过鸣叫以吸引雌蟋蟀,但有一些雄蟋蟀却只是潜伏在鸣叫的雄蟋蟀周围并追逐那些被鸣声吸引的雌虫,这些不鸣叫的雄蟋蟀也可能成功的获得交配机会,总体而言,鸣叫雄蟋蟀比不鸣叫雄蟋蟀有较高的交配成功率。然而昆虫的发声行为是一种高耗能的行为,一种树蟋 *Oecanthus celerinictus* 发声行为消耗的能量可以占其日平均呼吸耗能的

56% 另一种树蟋 *Anurogryllus arboreus* 可以占到 26%^[20]。不发声的个体则节约了大量的能量,并且避开了吸引捕食者。褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 雄虫则有更复杂的发声策略,褐飞虱雄虫除发出求偶鸣声外,还能发出生殖竞争鸣声,当雌雄成虫单一配对时,该雄虫只发出求偶鸣声,然而当 2 头雄虫竞争 1 头雌虫时,其中 1 头雄虫会发出竞争鸣声,而且发出竞争鸣声的雄虫比不发出竞争鸣声的雄虫有更高交配率^[21],该研究显示了褐飞虱雄虫可以根据种群密度调整交配策略。Cade 通过对蟋蟀 *Gryllus integer* 的筛选试验,发现长时间鸣叫和短时间鸣叫的现实遗传力(realized heritability)有着明显区别,他们的研究结果证明了交配策略的种内变异性具有遗传基础^[22]。

理解交配策略的种内变异性除了考虑到遗传基础,还必须考虑到生态因素的作用。例如种群密度,年龄结构,有效性别比例,雄虫搜寻范围,食物分布以及温度,湿度,风力大小和方向等非生物因子^[23]。例如,小部分舞毒蛾的雄虫在种群密度高于每公顷 10 000 头时,可以直接通过‘步行’来找到雌虫,而不是通过常规的跟踪性信息素的方式来找到雌虫^[24]。灰蝶 *Lycaena hippothoe* 的雄虫能够根据环境状况转换其交配策略,一般情况下他们采用守卫花蜜的策略,如果天气有利,他们会转换成巡游策略,其总体交配成功率会因为交配策略的转换而提高^[25]。

3 雌虫多次交配的利益

尽管多次交配可能给雌虫带来一些负面影响,例如时间损失、能量消耗、被捕食率提高等^[26],然而多次交配的雌虫一般比单次交配的有着更高适合度和生殖率^[27]。以雌虫多次交配后获得的潜在利益为出发点,可以进一步将多次交配雌虫利益类型划分为四种类型(表 1)。

第一种类型称为精子补充型:再次交配的雌虫可以重新获得精子和替换不合适的精子,同时可以避免携带过多精子而带来的负担。其

次如果精子储备器官容量有限,雌虫可以通过额外的交配来补充精子储备,果蝇 *Drosophila mojavensis* 的雌虫每隔 2 d 交配 1 次,她可以将其产卵力在 14 d 的时间里保持在一个高水平,如果只交配一次的话,她只能维持 4 d 的高水平产卵力^[15]。松褐天牛 *Monochamus alternatus* 完成一次交配后,雄性输入到雌性体内的精子大约为 12 万个,多次交配雌虫的受精囊内精子数目在一定时间内保持 12 万个,而单次交配的雌虫精子数目则很快下降到 5 万个,相应的,多次交配雌虫的产卵量和卵孵化率均显著高于单次交配雌虫的^[28]。

第二种类型称为物质利益型:除了精子以外,雄性昆虫还可以提供给雌性以营养物质和/或其它的物质利益。物质利益的具体方式可以是雄虫精液、精包、交配礼物、产卵地、取食地、藏身处、避免其它雄虫的骚扰、父亲抚育等等。黄粉甲虫 *Tenebrio molitor* 的雌虫与同一个雄虫在同一天内交配 4 次,相比较于只交配 1 次,其繁殖率可以提高 1.8 倍,由于该雌虫是与同一个雄虫在短时间内进行多次交配,此时的多次交配更可能与物质利益相关,该结果为多次交配的雌虫获得物质利益提供了直接的证据^[29]。四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 雄虫精包的重量可以高达其体重的 10%,雌虫可以从雄虫的精液中获得她所需要的水分,因此,雌虫在缺水的情况下,可以通过增加与雄虫的交配次数来获取必要的水资源,尽管交配时雄虫生殖刺会刺伤雌虫的生殖道,但是如果水分的需求成为限制其生殖力的因子,雌虫则通过增加交配次数来获得必要的水资源^[30]。

第三种类型称为基因利益型:来源于多个雄虫的精子增加了雌虫获得精子的多样性。多次交配过的雌虫因此可以选择带有优越基因的个体的精子,雌虫基因的生存率可以通过这种选择而得到提高。除了精子质量的因素,多次交配的雌虫同样拥有数量的利益。2 次交配过的雌性拟蝎 *Cordylochernes scorpioides* 可以有效地减少其胚胎的失败率,由于是与不同雄虫个体的交配,这可以归结为基因利益而非物质利

益,多次交配的雌虫还有某种受精后的机制以避免那些基因不相容的精子^[31]。

第四种类型称为顺从利益型:性别间的冲突有时会对雌虫造成身体伤害,雄虫一般会想方设法的占有已经抓住的雌虫,因为雄虫放掉一个反抗的雌虫的话,下一个雌虫也有可能同样是反抗的。例如,雌性澳洲蜾蠃 *Abispa ephippium* 会避免被雄虫发现,如果她在喝水的时候被雄虫抓住,她不会反抗而是继续喝水,然后跟雄虫飞到上去完成交配,雌虫则在只需 2~3 min 的交配后,继续去筑巢。如果她反抗的话,反而会花掉更多时间和能量,雌性澳洲蜾蠃因此避免了任何身体伤害,同时不会消耗掉太多的时间^[15]。

4 讨论

相对于单次交配的昆虫,多次交配不仅可以提高性成熟个体繁殖其基因的机会,同时更提供了选择更好基因的机会。根据性选择原理,非有限性别(一般为雄虫)会尝试使更多限制性的性别(一般为雌虫)个体受精,有限性别的个体则选择最好的非有限性别的个体进行交配。然而,不论是雌虫或雄虫都有交配能力的上限,因为交配行为对雌雄双方都是一个昂贵的行为。一个雄虫能传送给雌虫的精子 and 精液肯定是有限的,比如雄蝴蝶 1 次交配就有可能送出他身体重量的 10%^[32];螽斯 *Requena verticalis* 的精包重量可以高达其体重的 40%^[33],并且精子和精液再造也需要时间、能量和营养物。交配还能降低雄虫的生存率,例如,在较低温度下,交配过的粉蝶 *Tatochila* 雄虫的生存率比未交配过的要低^[34]。棉斑实蛾的精包数量与雄虫生存率呈负相关关系^[35]。

雌虫有也相应的交配限制,尽管交配一般对雄虫更为昂贵。交配可以增加雌虫(包括雄虫)暴露给其天敌的机会;精包增加雌虫的体重,进而延缓其移动能力;使用已获得的精包同样也需要时间和能量,一般来说,交配后的雌虫都会有个交配沉默期^[36]。这些因素都会限制雌虫的总交配次数。

总体而言,雌雄两性昆虫都存在着如何平衡交配次数和交配利益的问题,如何在有限的交配次数中获得最大的生殖利益,又如何在同性竞争中胜出,得出对种群生存的最佳平衡点,各种昆虫都有自己独特的长期进化而来的独特而有趣的解决方案和策略,研究这些策略对于理解昆虫生殖系统的形态和昆虫的系统演化,昆虫性行为模式和交配系统都具有十分重要的意义。

无论是那种昆虫交配策略,其目的都是保证其有较高的交配成功率和后代的成活率,使优质基因能够延续,淘汰劣质基因使其后代可以尽可能的适应环境的改变,从而保证种族的延续。随着现代分子生物学和计算机技术的发展,科学家们能够将这 2 种手段运用到昆虫交配行为的研究中,从而更深入地研究昆虫丰富多彩的行为世界,展示出昆虫作为地球上最昌盛的类群,其不为人知的另一面。

对害虫的预防和控制也可以从昆虫交配行为方式入手,可以选择一些干扰交配行为或阻抑交配行为的方法来达到对害虫防治的目的^[37,38],从而作为一种害虫治理的新理念,应用在实际生产和生活当中去。

参 考 文 献

- 1 Mendelson T. C., Shaw K. L. Sexual behaviour: Rapid speciation in an arthropod. *Nature*, 2005, **433**: 375~376.
- 2 Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. New York, Oxford Univ Press, 1930.
- 3 Huxley J. S. Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it in the light of recent research. *Am. Natural.*, 1938, **72**: 416~433.
- 4 Thornhill R. Reproductive behavior of the lovebug, *Plecia nearctica*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 1976, **69**(5): 843~847.
- 5 Thornhill R. Sexual selection within mating swarms of the lovebug, *Plecia nearctica*. *Anim. Behav.*, 1980, **28**: 405~412.
- 6 朱道弘. 小翅稻蝗的精子竞争及交配行为的适应意义. *生态学报*, 2004, **24**(1): 84~88.
- 7 Thornhill R. Mate choice in *Hylobittacus apicalis* and its relation to some models of female choice. *Evolution*, 1980, **34**: 519~538.
- 8 Bateman A. J. Intra - sexual selection in *Drosophila*.

- Heredity*, 1948, **2** :349 ~ 368.
- 9 Kruse K. C. Male backspace availability in the giant waterbug (*Belostoma flumineum*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1990, **26** : 281 ~ 289.
- 10 Knight S. L., Kruse K. C. Factors affecting the allocation of paternal care in waterbugs (*Belostoma flumineum*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1992, **30** :409 ~ 414.
- 11 高勇, 康乐. 父方投资与性角色逆转现象 蠹斯类昆虫的婚礼食物及对性选择方向的影响. *昆虫学报*, 2002, **45** (3) :397 ~ 400.
- 12 Trivers R. L. Parental investment and sexual selection. In : Campbell B. ed, *Sexual Selection and the Descent of Man* 1 871 ~ 1 971. Chicago, Aldine. Pub. Co., 1972. 136 ~ 179.
- 13 Wilson E. O. *The Insect Societies*. Cambridge, Mass. Harvard University Press, 1971.
- 14 Shelly T. E., Whittier T. S. Lek Behavior of Insects. In : Choe J. C., Crespi B. J (ed)., *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press, 1997. 273 ~ 293.
- 15 Thornhill R., Alcock J. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Lincoln NE, the President and Fellows of Harvard College, 1983.
- 16 Jacobs M. E. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology*, 1955, **36** :566 ~ 586.
- 17 Lloyd J. E. Model for the mating protocol of synchronously flashing fireflies. *Nature*, 1973, **245** :268 ~ 270.
- 18 Turchin P., Kareiva P. Aggregation in *Aphis varians* an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology*, 1989, **70** :1 008 ~ 1 016.
- 19 Alcock J. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1981, **8** :309 ~ 317.
- 20 Prestwich K. N., Walker T. J. Energetics of singing in crickets : effect of temperature in three trilling species (Orthoptera : Gryllidae). *J. Comp. Physiol. B*, 1981, **143** : 199 ~ 212.
- 21 傅强, 陈伟, 张志涛, 等. 稻褐飞虱雄虫第二种鸣声及其生殖竞争意义. *昆虫学报*, 1997, **40** (3) :254 ~ 260.
- 22 Cade W. Alternative Male Strategies : Genetic Differences in Crickets. *Science*, 1981, **212** (4 494) :563 ~ 564.
- 23 Drummond B. A. Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In : Smith R. L., (ed), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Orlando, Academic Press, Inc., 1984. 291 ~ 370.
- 24 Carde R. T., Charlton R. E. Olfactory sexual communication in Lepidoptera : strategy, sensitivity and selectivity. In : Lewis T., (ed), *Insect Communication*. Academic Press, 1984. 241 ~ 265.
- 25 Fischer K., Fiedler K. Resource - based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Anim. Behav.*, 2001, **61** (4) :723 ~ 732.
- 26 刘晓明, 李明, 魏辅文. 雌性动物多次交配行为的机制及进化. *兽类学报*, 2002, **22** (2) :136 ~ 142.
- 27 刘兴平, 彭接辉, 何海敏, 等. 多次交配对昆虫适应性的影响. *江西农业大学学报*, 2008, **30** (4) :592 ~ 600.
- 28 杨洪, 王进军, 赵志模, 等. 多次交配对松褐天牛精子数量消耗、产卵量和孵化率的影响. *动物学研究*, 2006, **27** (3) :286 ~ 290.
- 29 Worden B. D., Parker P. G. Polyandry in grain beetles, *Tenebrio molitor*, leads to greater reproductive success : material or genetic benefits ? *Behav. Ecol.*, 2001, **12** (6) : 761 ~ 767.
- 30 Edvardsson M., Arnqvist G. Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castaneum*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 2000, **267** :559 ~ 563.
- 31 Newcomer S. D., Zeh J. A., Zeh D. W. Genetic benefits enhance the reproductive success of polyandrous females. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1999, **96** :10 236 ~ 10 241.
- 32 Rutowski R. L. Mate Choice and Lepidopteran mating behavior. *Florida Entomol.*, 1982, **65** :72 ~ 82.
- 33 Chapman R. F. *The Insects : Structure and Function*. New York, Cambridge University Press, 1998. 770 .
- 34 Shapiro A. M. Survival of refrigerated *Tatochila butterflies* (Lepidoptera : Pieridae) as an indicator of male nutrient investment in reproduction. *Oecologia*, 1982, **53** :139 ~ 140.
- 35 Kehat M., Gorden D. Mating ability, longevity and fecundity of the spiny bollworm, *Earias insulana*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 1977, **22** :267 ~ 273.
- 36 Ringo J. Sexual receptivity in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 1996, **41** :473 ~ 494.
- 37 薛艳花, 陆俊娇. 昆虫性信息素生物学研究与应用进展. *山西农业科学*, 2009, **37** (4) :80 ~ 83.
- 38 张清泉, 张雪丽, 陆温, 等. 昆虫交配行为、繁殖适度和性信息素在国内的研究进展. *广西农业科学*, 2009, **40** (2) : 164 ~ 168.