交配状态对雄性短翅鸣螽(*Gampsocleis gratiosa*)交配投资的影响*

高 勇 康 乐**

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要 雄性短翅鸣螽在交配过程中具有较大的交配投资, 包括营养投资(精包)和遗传投资(精子)两部分. 考查在交配过程中雌雄交配状态的 4 种组合处理对雄性释放出的精包与其组分以及精子数量的影响发现: 精包和精护鲜重与雄性体重成正相关关系, 而与雌性体重不相关, 这说明雄性营养投资强度取决于雄性质量而非雌性质量, 该结果支持父方投资假说. 精包及其精护、精荚鲜重在 4 种交配状态组合条件下没有差异, 而精子数目在雄性第二次交配过程中比第一次显著降低; 雄性在与已交配雌虫配对时, 没有显著提高繁殖投资, 该结果不支持精子竞争假说.

关键词 交配状态 繁殖投资 短翅鸣螽

许多昆虫在交配活动前、后或交配活动进行中雄性必须要给予雌性一定的“彩礼”才能使交配活动顺利进行, 其中包括捕获的猎物、腺体分泌物以及包含精子的精包等[1,2]. 这些“彩礼”对雄性来讲是巨大的繁殖投资, 没有能力付出这些投资的雄性往往难以获得交配权. 螽斯在交配过程中雄虫通常会产生精包, 悬挂在雌性生殖孔上. 精包由精护、精荚以及精荚中包裹的精液组成. 交配结束后, 雌虫取食精护和精荚, 促使精子进入雌虫生殖道内. Gwynne[3]试验证明精包的营养成分将转移到卵中, 因此提出雄性投资的对象是其后代而非其配偶, 这种假说被称为亲代投资假说.

然而获得交配权的雄性并不能保证其投资和繁殖的成功. 许多雌性昆虫具有储精囊结构, 多次交配的雌性储精囊内将储存来自不同雄性的精子, 这些精子必须通过竞争才能获得对雌性卵子的授精权[4], 因此交配史是精子竞争的重要因素[5,6]. 数量机制理论认为当精子竞争强度加强时, 有能力在一次交配过程中产生较大量精子的雄性在竞争中将具有优势[7~9], 这迫使雄性在应对不同强度的竞争时采取相应精子投资对策[6]. 除增加一次射精量外, 增加对精子保护的结构也是重要的精子保护对策, Simmons等人[5]和Wedell[10]认为螽斯精包的主要功能是延长精子进入雌性体内的时间, 以应对精子竞

收稿日期: 2005-04-02; 接受日期: 2005-09-25
* 中国科学院知识创新工程资助项目(批准号: KSCX2-1-02)
** 联系人, E-mail: lkang@panda.ioz.ac.cn

争带来的风险.

首次交配是昆虫生活史中的重要事件, 是其进行有性繁殖的关键过程, 但雄性昆虫能否根据配偶或自身的交配状态调整交配投资强度还存在争议. Simmons等人[5]认为雄蟋蟀无法分辨雌虫的交配状态; 而在一种蛾类(*Plodia interpunctella*)中, 当雄蛾与有交配史的雌蛾交配时, 精子数量特别是精子中的无核精子明显增加[11].

短翅鸣螽(*Gampsocleis gratiosa*)是中国北方常见的一种昆虫. 交配结束后, 雌性将需要 1~5 h来取食精包(个人观察). 研究表明雄虫交配中精包各组分和精子数量有较大变动, 但关于交配状态对雄性交配投资影响的研究尚未见报道[12~14]. 以此物种为对象, 我们研究了雌雄不同交配状态组合对雄性交配过程产生的精包各组分及精子数量的影响.

1　材料与方法

1.1　试验动物来源与饲养方法

自河北易县采集若虫状态螽斯(>200 只), 在室内单笼喂养至成虫, 以保证在实验前各实验用虫均没有交配经历. 饲养笼为 640 mL 塑料瓶做成, 剪掉两侧部分, 代之以窗纱. 食物为黄粉虫(*Tenebrio molitor*)和萝卜等蔬菜, 每天喂一次水. 实验室光照周期为 14 h 光照接 10 h 黑暗, 实验室温度为(30±2)℃. 解剖和观察发现羽化 7 天后的成虫性腺已经发育成熟并且表现出强烈的求偶行为. 随机选择性成熟的雌雄虫各 80 只作为实验用虫, 其余个体作为备用虫. 实验前测量每只个体的体重和前胸背板长度, 并用阿拉伯数字法进行标记.

1.2　试验设计

将实验用虫按性别各分为 4 组, 每组 20 只. 实验前随机选择两组雄虫和两组雌虫与非实验用虫配对各交配一次, 记为已交配组, 其余组记为无交配经历组. 根据有无交配经历设计了 4 组交配状态组合(雄: 雌)作为实验处理, 分别为: 无∶无, 无∶有, 有∶无和有∶有. 每次实验时把 4 个处理各一对同时进行, 每天进行这样的 4 组实验作为一个重复, 共计 5 个重复. 实验时将标记的雌雄虫各一只放入交配笼(30×30×30 cm^3)中, 中间用纱网隔开, 正常饲喂食物和水. 24 h后, 取走纱网, 采用焦点事件法观察和记录其求偶和交配行为. 每天的观察时间自晚 9 点开始. 实验以雄虫释放精包作为交配成功标志, 一个配对实验最长观察 3 h, 若未交配则记为失败. 交配结束后, 立即取下精包用精确到 0.0001 g的电子天平称重. 然后切开精包, 剥离精护和精荚, 分别称 重. 切开精荚取出精液并溶于 5 mL的PBS缓冲液中, 振荡摇匀, 血细胞计数板法计数精子数[5,15].

1.3　统计分析方法

采用Kolmogorov-Smirnov检验分析各组数据是否符合正态分布. 利用单因子方差分析(ANOVA)检验交配事件在各交配状态组合处理间是否存在显著差异. 交配投资参数有精包鲜重、精护鲜重、精荚鲜重、精子数、精护占精包的比例、精荚占精包的比例. 用Pearson相关分析了各交配投资参数与雄虫和雌虫体重的相关性. 由于参与相关分析的参数较多, 为消除各参数之间的叠加影响, 采用Bonferroni序贯法对相关分析的结果进行了校正[16]. 以交配状态组合为固定变量, 以雄虫体重为协变量采用GLM模型分析了上述交配投资参数在 4 种处理间的差异[17]. 用Tukey's检验比较投资指标间的处理组间差异. 数据以平均值±标准差表示. 统计分析使用SPSS 11.0 软件包完成.

2　结果

2.1　交配成功率

共进行了 80 次交配实验, 其中记录到 65 次成功交配事件, 总交配成功率达 81.2%. ANOVA 分析表明交配事件在各交配状态组合处理间没有显著差异($F_{1,18}$=0.248, P=0.312).

2.2　雄性交配投资强度

实验前各组雄虫、雌虫个体间体重没有差异(雄: $F_{1,63}$=0.006, P=0.999; 雌: $F_{1,63}$=0.252, P=0.859). 精包鲜重为(0.56±0.08) g, 平均占到雄虫体重的 12.6%. 精护和精荚鲜重分别为(0.40±0.07) g 和(0.14±0.03) g, 每次射精的精子数为(4.16±2.86)×10^4/μL, 详细结果见表 1.

表 1 短翅鸣螽雄虫在 4 种交配状态组合处理下的交配投资参数

	交配状态 (雄:雌)			
	无:无	无:有	有:无	有:有
鲜重/mg				
精包	542.4±21.5	565.9±18.6	585.8±23.9	541.8±25.0
精护	392.9±17.14	406.8±15.4	419.9±18.2	385.1±22.9
精荚	139.3±8.1	148.8±5.1	149.7±6.1	143.1±4.4
精子数/$10^4\cdot\mu L^{-1}$	5.900±0.62	6.743±1.27	2.088±0.3852	2.839±0.22

交配投资参数之间以及与雄虫和雌虫体重的相关分析表明，雄虫体重与精包、精护及精荚鲜重显著相关；精包内精护和精荚鲜重显著相关，但精护与精荚在精包中的含量呈明显负相关；精子数量与其他因素均无显著相关关系(表 2).

2.3 不同交配状态组合对精包各组分和精子数量的影响

GLM 模型分析表明精包、精护鲜重和精子数量在各处理中差异显著(GLM, $P<0.05$; 表 3)，但精包和精护主要受到协变量雄虫体重的影响；只有精子数量受交配状态组合影响显著(GLM, $F_{1,18}=9.829$, $P=0.000$; 表 3). 雄虫在第二次交配时射精量平均降低了 54.19%(Tukey's 检验, $P<0.05$).

3 讨论

交配过程中的营养投资和精子投资是许多昆虫雄性交配投资的重要内容. 以短翅鸣螽为模型，研究表明雄虫可以根据自身及配偶交配状态对精子数目进行调整，但交配状态对精包、精护和精荚的鲜重没有影响. 雄虫在首次交配时的射精量明显大于第二次交配，这表明雄性具有根据自身条件及社会因素调整交配投资对策的能力.

在许多关于昆虫交配投资的研究中，实验对象的交配史背景不明[5,19,20]或采用交配状态标准化[12,14]的办法，而本实验使用在室内羽化的个体，保证了实验对象交配状态的一致性. 在讨论多个变量之间相关关系时，各相关变量之间的叠加效应往往被忽视，导致相关显著性增加. Rice[16]提出了两种消除叠加效应的方法，一种是将显著性水平除以变量数以降低显著性水平($\alpha'=\alpha/n$)，一种是采用Bonferroni序贯法校正($\alpha'=\alpha/(k-i+1)$, $i=1, \cdots, n-1$)，本文采用了后者.

精包和精护的鲜重与雄性体重相关而与雌性体重不相关，说明雄虫没有根据配偶质量调整其营养投资强度，该结果支持父方投资假说，即雄性投资方向指向其后代，投资强度依赖于自身条件. 贾志云等人[14]研究发现精护与精荚呈强相关关系，并指出精护具有精液保护功能；但本研究中这种相关关系在Bonferroni校正前存在，但校正后发现相关关系不显著，因此本文不支持精液保护假说. Gwynne[18]以精护的演化过程构建了螽斯科的进化树，认为进化早期的精护起源于性选择的压力，最初作为吸引雌性的物质来促进交配活动顺利进行，后期受自然选择的压力，主要功能转变为后代早期发育所需的营养物质. 短翅鸣螽的精包结构在Gwynne构建的进化树中处于进化的高级阶段，因此我们认为精包主要功能是为后代提供营养物质.

已有许多研究证明雄虫可以调整精子数目[19,20]. 本研究中，首次交配雄性射精量显著高于二次交配雄性，可能是因为雄虫首次交配总是释放全部精子，而有交配经历的雄虫则会控制射精量以保证下次交

表 2 短翅鸣螽雄虫交配参数相关分析

	精护鲜重	精荚鲜重	精护占精包比例	精荚占精包比例	精子数	雄虫体重	雌虫体重
精包鲜重	0.9535[a)]	0.5390[a)]	0.2999	−0.3662	0.0660	0.4274[a)]	0.1805
精护鲜重		0.2699	0.5661[a)]	−0.5828[a)]	0.0359	0.3779[a)]	0.1974
精荚鲜重			−0.4959[a)]	0.5691[a)]	0.0709	0.1328	0.0312
精护占精包比例				−0.8690[a)]	0.0074	0.1938	0.1570
精荚占精包比例					−0.0064	−0.2695	−0.1482
精子数						0.1937	0.0612
雄虫体重							0.0328

a) 显著性经 Bonferroni 序贯法校正

表 3　短翅鸣螽的交配参数 GLM 模型分析 a)

自变量	因变量	df	*F*	*P*
模型	精包	4	3.685	0.010
	精护	4	3.535	0.012
	精荚	4	1.252	0.300
	精护占精包比例	4	1.084	0.373
	精荚占精包比例	4	1.388	0.250
	精子数	4	8.055	0.000
雄虫体重	精包	1	11.849	0.001
	精护	1	12.403	0.001
	精荚	1	1.173	0.283
	精护占精包比例	1	2.382	0.128
	精荚占精包比例	1	3.207	0.079
	精子数	1	2.320	0.133
交配状态组合	精包	3	0.825	0.486
	精护	3	0.466	0.707
	精荚	3	1.249	0.301
	精护占精包比例	3	0.636	0.595
	精荚占精包比例	3	0.743	0.531
	精子数	3	9.829	0.000

a) 以交配状态组合为固定变量, 以雄虫体重为协变量

配所需. 在环境不稳定或雄性寿命较短的情况下, 提高首次射精水平以最大限度保证授精所需, 是一种比较有效的繁殖对策.

当有较多竞争对手或配偶年龄较大时雄性增加射精量[5]来应对潜在的竞争风险, 然而本研究中雌虫交配与否对射精量影响不明显, 这可能因为雄虫没有识别雌虫交配状态的能力. 有研究证明雄虫可以识别雌虫年龄[5], 但能否通过行为或化学因素判定雌虫交配状态还需要进一步研究证明.

总之, 本文支持亲代投资假说, 同时发现雄性首次交配射精量明显较大, 而今后的研究需要深入探讨雄虫的射精量控制方法以及精子在雌虫体内的竞争方式.

致谢　本研究受到中国科学院动物研究所郝树广、赵云鲜和王宪辉的大力协助和指导.

参　考　文　献

1 Thornhill R. Sexual selection and paternal investment in insects. Am Nat, 1976, 110: 153~163

2 Zeh D W, Smith R L. Paternal investment by terrestrial arthropods. Am Zool, 1985, 25: 785~805

3 Gwynne D T. Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. In: Smith R L, ed. Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. London: Academic Press, 1984. 117~149

4 Parker G A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biol Rev, 1970, 45: 525~567

5 Simmons L W, Graig M, Llorens T, Schinzig M, Hosken D. Bushcricket spermatophores vary in accord with sperm competition and parental investment theory. Proc R Soc Lond B, 1993, 251: 183~186

6 Gage R A, Barnard J C. Male crickets increase sperm number in relation to competition and female size. Behav Ecol Sociobiol, 1996, 38: 349~353 [DOI]

7 Parker G A. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. J Theo Biol, 1982, 96: 281~294 [DOI]

8 Parker G A. Sperm competition games: Raffles and roles. Proc R Soc Lond B, 1990, 242: 120~126

9 Parker G A. Sperm competition games: Sneaks and extra pair copulations. Proc R Soc Lond B, 1990, 242: 127~133

10 Wedell N. Sperm protection and mate assessment in the bushcricket *Coptaspis sp* 2. Anim Behav, 1998, 56: 357~363 [DOI]

11 Cook P A, Gage M J G. Effects of risks of sperm competition on the numbers of eupyrene and apyrene sperm ejaculated by the moth *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). Behav Ecol Sociobiol, 1995, 36: 261~268

12 Jia Z Y, Jiang Z G. Effects of nutrition on the reproductive investment in *Gampocleis gratiosa* males. Acta Zool Sin, 1999, 45: 37~43

13 Jia Z Y, Jiang Z G. Ethograms and mating behaviors of *Gelerifictorus micado* and *Gampsocleis gratiosa*. Acta Zool Sin, 1999, 45: 49~56

14 Jia Z Y, Jiang Z G, Sakaluk S K. Nutritional condition influences investment by male katydids in nuptial food gifts. Ecol Entomo, 2000, 25: 115~118 [DOI]

15 Vahed K, Gilbert F S. Differences across taxa in nuptial gift size correlate with differences in sperm number and ejaculate volume in bushcrickets (Orthoptera: Tettigoniidae). Proc R Soc Lond B, 1996, 263: 1257~1265

16 Rice W R. Analyzing tables of statistical tests. Evolution, 1989, 43: 223~225

17 Freckleton R P. On the misuse of residuals in ecology: Regression of residuals vs. multiple regression. J Anim Ecol, 2002, 71: 542~545 [DOI]

18 Gwynne D T. The katydid spermatophore: Evolution of a parental investment. In: Baily W J, Rentz D C F, eds. The Tettigoniidae: Biology, Systematics and Evolution. Bathurst: Crawford House Press, 1990. 27~40

19 Gage M J G. Risk of sperm competition directly affects ejaculate size in the Mediterranean fruit fly. Anim Behav, 1991, 42: 1036~1037

20 Gage M J G., Baker R R. Ejaculate size varies with socio-sexual situation in an insect. Ecol Entomol, 1991, 16: 331~337