

## 椿象的護幼行為(三)：土椿象類的哺餵行為

文 / 蔡經甫 · 圖 / 向井裕美、安永智秀

### 摘要

亞社會性椿象具有不同發展程度的護幼行為，從簡單的利用身體保護卵塊，到攜幼照顧，甚至發展出近似於鳥類及哺乳類對幼體的哺餵行為。土椿象類便是著名例子，牠們除了會築巢護卵外，還有一列串的護幼細節，比如在卵快要孵化前做規律性振動，協助若蟲同時孵化(簡稱齊化現象)，接著再產下數量有限的營養卵提供若蟲第一餐，最後雌蟲開始哺餵行為，逐次從巢外帶回特定寄主的種子供若蟲食用，直到牠們能獨立覓食。透過振動協助若蟲齊化在演化上可能有兩個意義，1. 降低同類相殘的機會；2. 節省雌性護幼的投資時間與能量。目前尚無法解釋為何土椿類能發展出哺餵行為，不過顯然短暫的食物來源，及晚熟型發育模式，解釋了土椿必須延長照護後代的時間與方式。

關鍵詞：哺餵行為、孵化照顧、振動行為、營養卵、晚熟型發育模式

筆者在館訊 360 期及 372 期曾介紹過椿象多樣的護幼行為，從簡單的護卵及卵塗抹行為（如同椿象科），到攜幼照顧的負子蟲、南美樹皮椿象及東南亞的碩椿象類，親代會提供更多保護以增加後代的存活機會。這一期將介紹護幼的極致照顧：哺餵行為(provisioning)。談及哺餵行為，我們馬上能聯想到的動物即是鳥類及哺乳動物（包含人類），由於剛出生的雛鳥或幼仔有不少物種屬於晚熟型發育模式(altricial)，因此親代需再投入一段時間與精力照顧並哺餵幼體，直到牠們能獨立生活與覓食，這些複雜細膩的過程是護幼的極致表現。在昆蟲中，有哺餵、照顧能力的鮮明例子，就屬真社會性昆蟲了，如：螞蟻、蜜蜂、白蟻等這類有特化的生殖階級，牠們先羽化的雌性工蟻或工蜂會照顧、哺餵巢中正在發育的幼蟲。而哺餵行為在其他亞社會性昆蟲中，也有不少例子，如：隱尾蠊類(*Cryptocercus* spp.)及木蠊類(*Salganea* spp.)的食木性蟑螂，牠們靠著口-肛或口-口的交哺行為(traphallaxis)，藉此傳遞必要的共生菌（原生動物）給幼體，使其腸道能消化纖維素進而轉化為養分以便吸收、發育，類似初乳或益生菌的功效，可以強健幼體的消化系統。這種以母親糞便為食的現象，在其他動物像是無尾熊身上也相當常見，例如無尾熊幼仔需要吃進媽媽糞便裡的共生菌，才能消化尤加利葉而得以順利成長。順帶一提，隱尾蠊是白蟻的近親，牠們是親緣關係定義上的姊妹群，因此，說白蟻是高度特化、能吃木頭的蟑螂其實也不為過，但白蟻的祖先如何從亞社會性的隱蠊演化成真社會性的白蟻還有很多未知的環節有待進一步了解。此外，埋葬蟲會在屍體上，細心的準備肉球，提供給每隻幼蟲發育所需，而幼蟲的乞食行為是藉由表皮的化學氣味讓雌蟲了解幼蟲的營養狀態，藉此決定是否持續提供食物。歐洲蠟蛾(*Forficula auricularia*)的哺餵行為是對初齡若蟲以反芻哺餵(food regurgitation)，對老熟若蟲則直接提供食物哺餵(food provision)。

椿象的護幼模式相當多樣，其中土椿象類則發展出相當複雜的漸次哺餵行為(progressive provisioning)，意指除了護卵外，緊接著在孵化後的每階段哺餵照顧都有縝密的程序。如一種光土椿象(*Adomerus variagetus*)在產卵前會先利用地表的縫隙凹陷處築巢，並將產下的卵做成球形卵團以方便攜帶，並以抱握的方式保護卵團；卵團孵化後，雌蟲會持續地從巢外帶回榆樹(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)的種子，供給若蟲取食直到牠們能獨立覓食為止（註 1）（圖 1）。雌性親代外出覓食時，能以周圍的景物為線索進行定位，待找到食物後，才能快速準確地返回有幼蟲等待的巢穴。日本朱土椿象(*Parastrachia japonensis*)也有相似的護幼策略，雌蟲攜回鐵青樹科青皮木(*Schoepfia jasminodora*)的果實，哺餵若蟲（圖 2），若環境品質變差，雌蟲則會帶著球形卵團移巢。另一種光土椿象(*Adomerus rotundus*)，則

被記錄到更多的護幼細節（圖 3）。當牠的卵團準備孵化時，雌蟲會用身體對卵團做規律性的震動（註 2）（圖 4），歷時約 21 分鐘，這種震動會誘發若蟲一起孵化，簡稱齊化現象(synchronous hatching)，而雌蟲的震動行為被認為是一種協助若蟲破卵的機制。若蟲齊化後，雌蟲則開始產生未受精的營養卵(trophic egg)，做為一齡若蟲的第一餐，此時所有的若蟲便迅速地取食這些營養卵。由於營養卵的數量有限，很快就會進入下個階段，雌蟲開始分批逐次地從巢外攜回唇形科寶蓋草(*Lamium amplexicaule*)的種子給若蟲享用，其他種類則也會利用野芝麻屬(*Lamium* spp.)做為哺餵的食物來源。為了證明震動能提高卵的孵化率，日籍專家向井裕美博士(Dr. Hiromi Mukai)設計了一組實驗，探討比較雌蟲對卵團震動、人為震動及移除雌蟲的無震動之間的差異。結果顯示，維持雌蟲震動若蟲的孵化率在 20 分鐘內高達 100%的全孵化狀態，人工震動處理則在 90 分鐘內可達 50%以上，而直接移除雌蟲不做震動的孵化率則不到 30%（圖 5）。此項實驗簡單明瞭，說明了缺乏雌性振動的卵團，孵化率在 20 分鐘內顯著偏低，雖然最後還是會孵化，但是需要花更長的時間。而這種協助孵化的行為在演化上到底具有什麼意義？向井博士提出兩個解釋，第一是避免同類相殘相食，第二則是節省雌蟲護幼所投資的時間與能量。由於植物種類的限制使得資源有限，造成若蟲之間對食物的競爭相當強烈，在食物短缺的情況，使得這類的光土椿象有食卵和食同類若蟲的習性，尤其當發育速度不一致時，發育慢就很容易被發育快的個體吃掉。向井博士後續的研究證實透過震動協助齊化能降低同類相食的情況。由於土椿象類的生活史較為隱蔽，少有深入研究，目前僅知至少有 5 個屬(*Parastrachia*, *Sehirus*, *Adomerus*, *Canthophorus*, *Legnotus*)被記錄有護卵、產生營養卵及攜帶食物回巢的哺餵行為，牠們的確是將護幼發展到極致的椿象。沒想到這些不起眼而且體長也不過 5mm 的椿象能發展出如同高等動物般複雜的護幼行為，真的要對牠們肅然起敬！下次有機會若能在野外發現牠們的芳蹤，不妨追蹤一下看牠是否正在收集種子，準備回巢哺餵？

註 1: Mukai et al., 2010.can.Entomol.142-52-56

註 2: Mukai et al., 2012. Animal Behaviour 84: 1443-1448.

<https://www.youtube.com/watch?v=EY5eopPBwEU&t=12s>



圖 1. *Adomerus variegatus* 光土椿象護幼過程。a. 球形卵團；b. 在巢中護卵的雌蟲；c. 雌蟲正攜帶榆樹種子回巢；d. 雌蟲(藍箭號)與一旁取食種子的若蟲(藍點圈) (照片取自 Mukai 等人 2010 文章)。

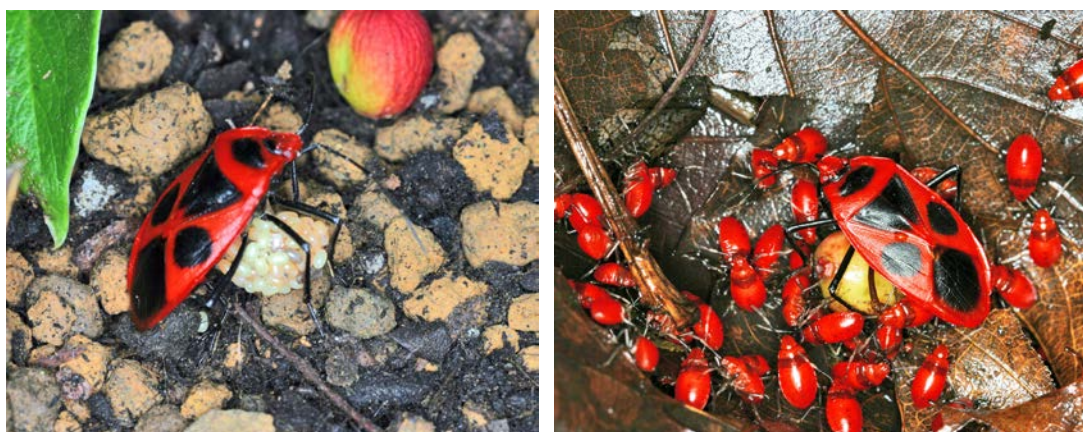


圖 2. 朱土椿象護卵及哺餵照顧行為(安永智秀博士提供)



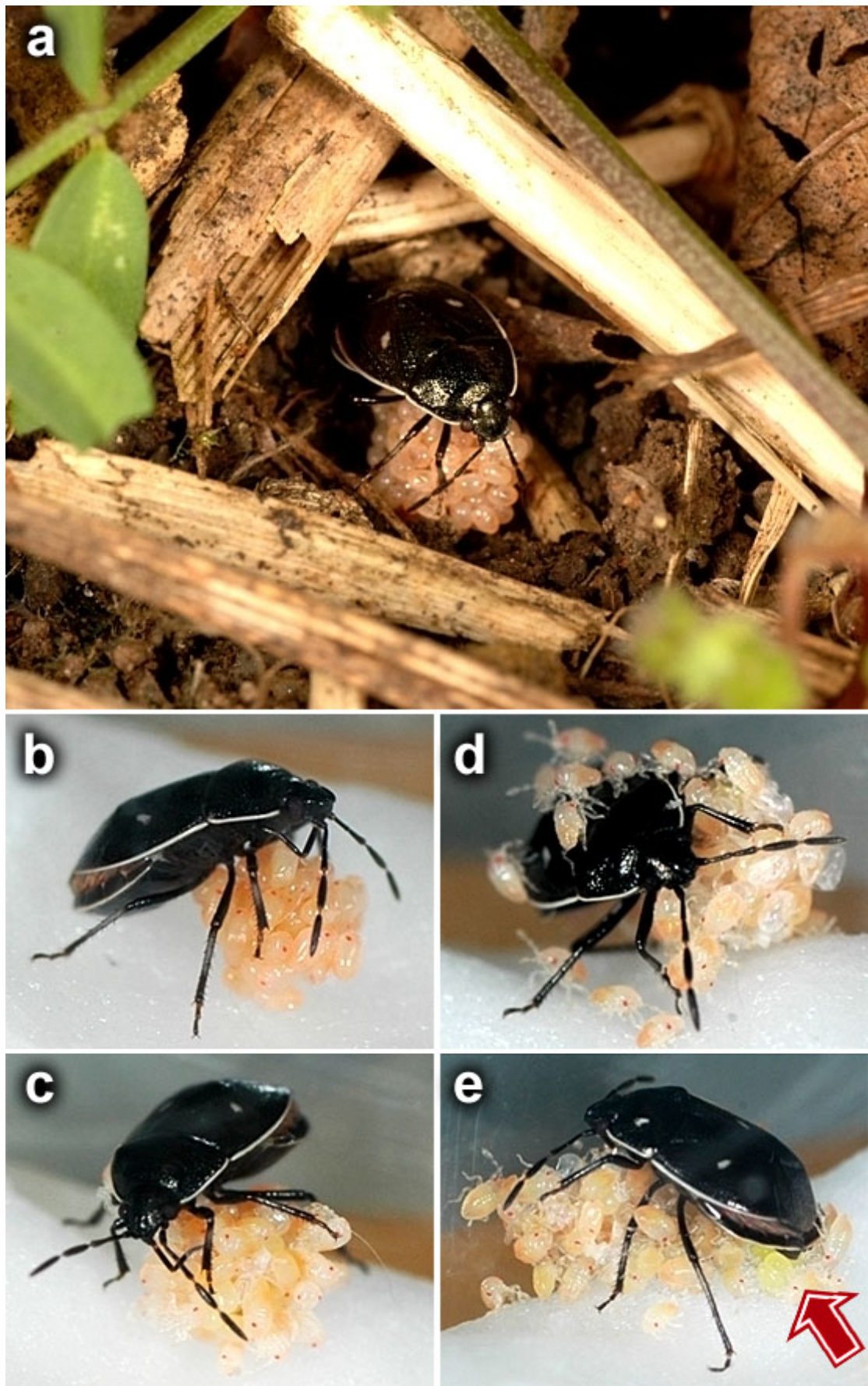


圖 3. *Adomerus rotundus* 光土椿象的護卵、震動協助孵化行為。箭號為營養卵

(取自 Mukai 等人 2012 文章)。

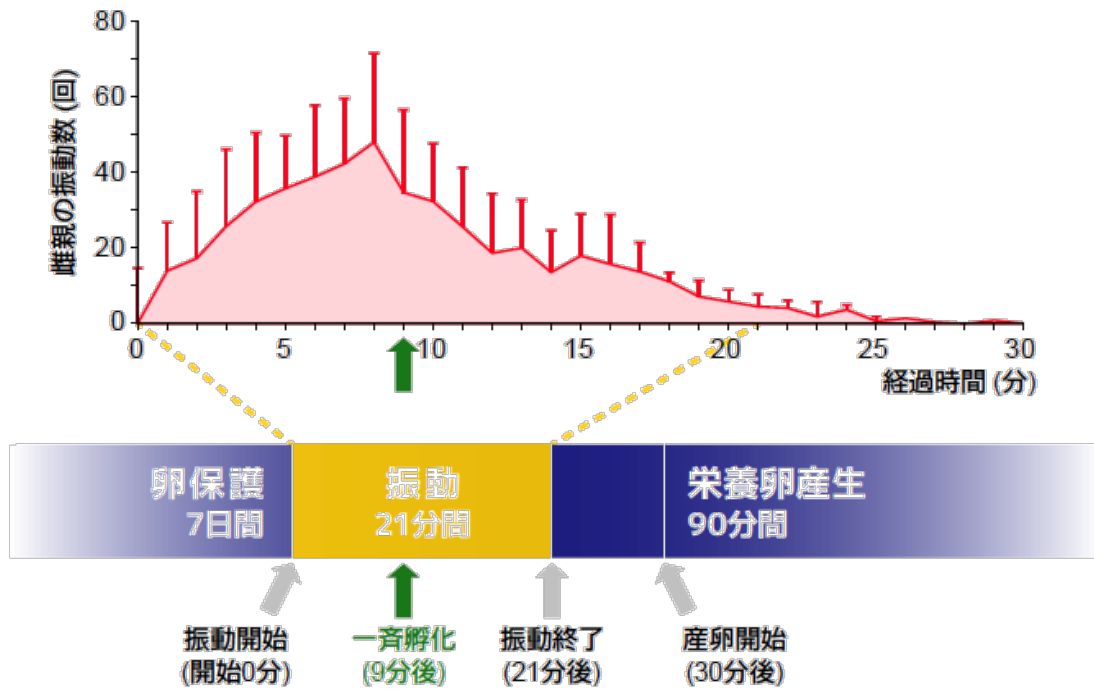


圖 4. *Adomerus rotundus* 光土椿象震動行為的發生模式 (取自 Mukai 等人 2012 文章)。

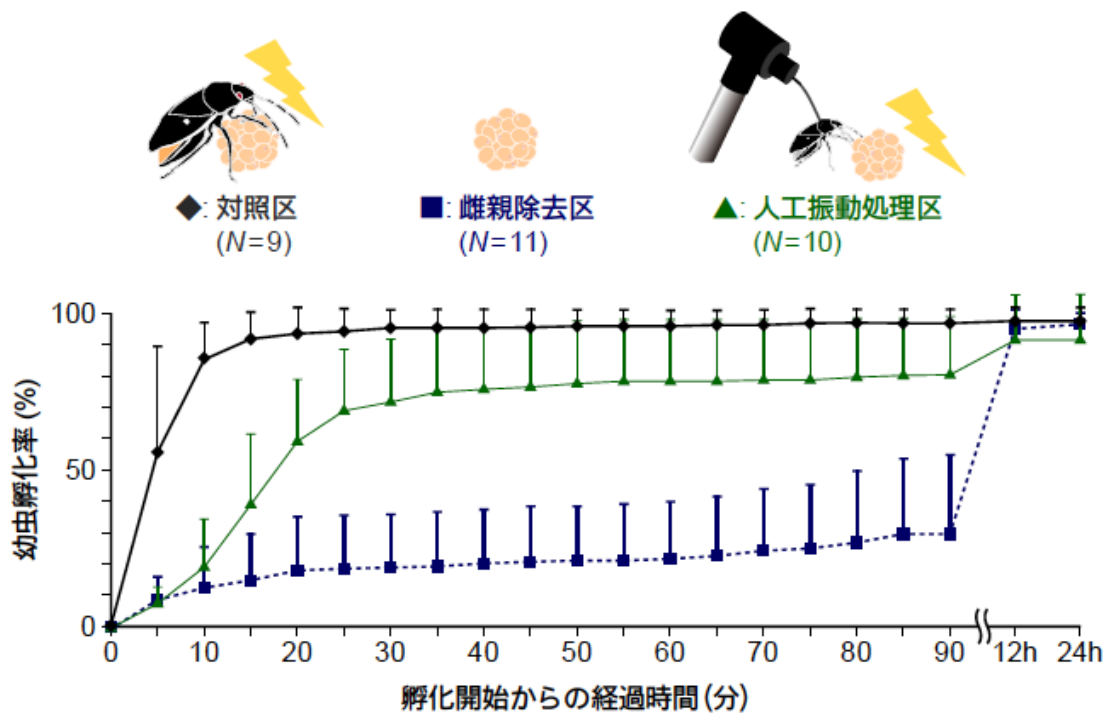


圖 5. 3 種不同處理(雌蟲自然震動、移除雌蟲不做震動、人為震動)的孵化率 (取自 Mukai 等人 2012 文章)。