

DOI: 10.5846/stxb201407161447

鲁蒙, 赵菊鹏, 江庆生, 陈建, 刘凤想, 焦晓国. 拟环纹豹蛛雄蛛触肢上黑白相间毛饰物的功能. 生态学报, 2016, 36(5): - - .
Lu M, Zhao J P, Jiang Q S, Chen J, Liu F X, Jiao X G. The function of the black and white ornaments on male pedipalps in the wolf spider *Pardosa pseudoannulata*. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(5): - - .

拟环纹豹蛛雄蛛触肢上黑白相间毛饰物的功能

鲁 蒙¹, 赵菊鹏², 江庆生³, 陈 建¹, 刘凤想¹, 焦晓国^{1,*}

1 行为生态与进化研究中心, 湖北生物资源绿色转化协同创新中心, 湖北大学生命科学学院, 430062 武汉

2 广东出入境检验检疫局检验检疫技术中心, 510623 广州

3 湖北荆州农业科学院, 434000 荆州

摘要:狼蛛科雄蛛附肢上多样化的饰装往往与求偶行为相偶联, 这些特殊的饰装通常被认为是雌性选择的结果。拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata*, 属狼蛛科豹蛛属, 雄蛛触肢胫节密被白毛, 跗舟密被黑毛, 具有典型的性二型现象; 同时, 只有成熟的雄蛛才展现触肢黑白相间的毛饰物。我们推测拟环纹豹蛛雄蛛触肢这种黑白相间的毛饰物可能在物种识别中具有重要作用。在室内我们拟通过涂抹操作对拟环纹豹蛛雄蛛触肢黑白相间毛饰物的功能进行分析。实验分为四组, 分别是对照组(A组, 雄蛛不做任何处理)、雄蛛触肢白色胫节全部涂成黑色(B组)、雄蛛触肢黑色跗舟全部涂成白色(C组)和雄蛛触肢的黑色跗舟被涂成黑色(D组), 然后采用雌雄配对进行求偶交配行为测定。实验结果表明, B组雄蛛的交配成功率显著低于A、C和D组的雄蛛, 而后三组雄蛛的交配成功率无显著差异。相反, B组雄蛛被雌蛛相食百分率显著高于其它三组。可见拟环纹豹蛛雄蛛触肢上黑白相间毛饰物, 尤其是其胫节上的白色饰物在雌蛛种间识别中起重要作用。

关键词:拟环纹豹蛛; 毛饰物; 求偶; 同类相食; 交配

The function of the black and white ornaments on male pedipalps in the wolf spider *Pardosa pseudoannulata*

LU Meng¹, ZHAO Jupeng², JIANG Qingsheng³, CHEN Jian¹, LIU Fengxiang¹, JIAO Xiaoguo^{1,*}

1 Center for Behavioral Ecology & Evolution, Hubei Collaborative Innovation Center for Green Transformation of Bio-Resources, College of Life Sciences, Hubei University, Wuhan 430062, China

2 Guangdong Entry-Exit Inspection and Quarantine Technology Center, Guangzhou 510623, China

3 Jingzhou Academy of Agricultural Sciences, Jingzhou 434000, China

Abstract: Sexual selection has long been recognized as a driving force in shaping reproductive characteristics and hence in promotion of speciation. Elaborate ornamentation and courtship displays are among the most visible consequences of sexual selection. Sexual selection generally includes male-male competition and female mate choice. There are three levels of mate choice: species recognition, mate recognition, and mate assessment. Species recognition is the prerequisite for mate choice. In a wide range of wolf spider species in the family Lycosidae, males display a bewildering diversity of ornaments that have presumably evolved under the influence of female mate choice. Most studies on the function of male ornaments in lycosids have primarily focused on the genus *Schizocosa* and shown that conspicuous visual ornaments on male forelegs are frequently incorporated into complex courtship displays. Nonetheless, such secondary sexual traits of male wolf spiders in the genus *Schizocosa* do not play a vital role in female mate choice. In order to elucidate the origin and evolution of male ornaments among wolf spiders, comparative studies are needed. Few studies have addressed the function of male ornaments in other

基金项目: 国家自然科学基金(30800121)

收稿日期: 2014-07-16; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiaoxg@hubu.edu.cn

lycosid genera, such as *Pardosa*. The courtship displays of *Pardosa* males are characterized by complex movements of the pedipalps. The wolf spider, *Pardosa pseudoannulata*, is among dominant predators in paddy fields. *P. pseudoannulata* males have pedipalps with white tibia and black cymbium. When the males encounter sexually receptive females, they usually display courtship behavior by rowing their white and black pedipalps. It is assumed that complex movements of the white and black pedipalps may perform an important function in species recognition in *P. pseudoannulata*. In this study, we tested this hypothesis by manipulating male white and black pedipalps: Group A (control group; male pedipalps were not painted), Group B (white tibias of male pedipalps were painted black), Group C (the black cymbium of male pedipalps was painted white), and Group D (the black cymbium of male pedipalps was painted black). We then randomly paired individual males with 3-day-old virgin females and examined male mating success and female cannibalism. The mating success of Group B males was significantly lower than that of Groups A, C, and D, whereas no significant difference in male mating success was observed among Groups A, C, and D. In contrast, the rate of female cannibalism in Group B was significantly higher than that in the other three groups. We concluded that the white and black hairy ornaments on pedipalps of male *P. pseudoannulata* may be important for species recognition. We cannot rule out female mate choice.

Key Words: *Pardosa pseudoannulata*; black and white ornament; courtship; sexual cannibalism; mating; male sexual traits

性选择 (sexual selection) 是驱使动物进化的强大动力。性选择导致动物产生极为张扬的动物饰装 (ornaments) 和格斗武器 (weapons), 包括绚丽的色彩, 发达的角以及锐耳的鸣声和复杂的求偶舞蹈动作等^[1-2]。在众多动物中, 雄性和雌性在形态和行为上存在明显差异, 通常称为性二态 (sexual dimorphism), 这种具有明显两性差异的形态和行为特征又称性二型特征或性征 (sexually selected traits), 而性选择理论对动物两性间的这种明显差异提供了最好的解释。根据 Trivers 理论, 雌性在生殖上的投资通常大于雄性; “殷勤”的雄性个体通过与尽可能多的雌性个体交配来提高自己的生殖成功率, 而雌性个体则只能靠加速产卵和产仔来提高生殖成功率^[3]。对雄性动物来说, 雌性动物只是它们相互竞争的稀缺资源, 因此导致雄性个体为争夺稀缺雌性而展开激烈竞争。由于在竞争中取胜的雄性个体收益极大, 所以, 雄性动物面临着强大的选择压力, 不断提高其竞争配偶的能力。雌性动物不急于交配, 因为它们要慎重选择具有性征发育健全、优质基因和占有优质资源的雄性个体作配偶, 从而对雄性极为“挑剔”^[3]。

动物性选择通常分为性内选择 (male-male competition or intra-sexual selection) 和性间选择 (female mate-choice or inter-sexual selection)^[4]。由于雌性生殖投资多于雄性, 导致雌性是稀缺资源, 对雄性非常“挑剔”; 而雄性生殖投资较雌性少, 因此雄性更为“殷勤”^[4]。性内选择通常指雄性之间为了竞争配偶而进行的竞争, 通常导致格斗武器的多样化和复杂化。性间选择就是雌性对雄性的选择。在许多动物中, 雌性通常会被具有最为张扬饰装的雄性个体所吸引并与之交配^[4]。因此, 这些饰装可能是雄性传递个体质量优劣的可靠信号^[2], 这样雌性可以通过选择与具有最为张扬饰装的雄性个体交配从而获得最大的直接和/或间接利益^[2,4]。长期以来, 生物学家对这些性征的研究主要集中于雌性择偶中的饰装多样性及其进化上^[2,4]。

与动物界其他类群相比, 蜘蛛由于具有一系列特殊性状和行为而受到动物学家与行为研究者重视, 如蜘蛛一般都具雌雄二型现象, 有同类相食行为, 雄蛛交替使用两触肢交配。有些种类蜘蛛采用视觉、听觉、震动、嗅觉和触觉等多种通讯方式展示复杂的求偶及交配行为^[5-6], 它们已逐渐成为动物性选择研究中重要类群^[6]。特别是狼蛛科蜘蛛, 雌蛛性情凶猛, 雄蛛在雌蛛面前展示复杂的求偶行为。雄蛛附肢上通常具有特殊的饰装, 如发达的毛丛或不同颜色的毛饰物^[7-16]。雄蛛附肢上这些特殊的饰装往往与求偶行为相偶联, 因此狼蛛雄性附肢上这些特殊的饰装通常被认为是雌性选择的结果^[7-16]。相关研究越来越多, 但主要集中于狼蛛科裂腹蛛属的蜘蛛^[7-16]。已有研究结果存在一定分歧, 有些实验结果证实雄性附肢上这些特殊的饰装在雌性选择中确实起作用^[7-11,13,15], 相反, 而另一些实验结果并不支持雌性择偶假说^[12,14,16]。

拟环纹豹蛛 *Pardosa pseudoannulata*, 属狼蛛科豹蛛属, 是稻田生态系统中多种害虫的常见捕食性天敌, 在全国广为分布。与豹蛛属的其它种相似, 拟环纹豹蛛雌蛛一生只交配一次, 而雄蛛可进行多次交配^[17], 并且拟环纹豹蛛雌蛛具有较高的同类相食习性^[17-18]。拟环纹豹蛛雄蛛触肢胫节密被白毛, 而跗舟密被黑毛。当拟环纹豹蛛雄蛛面对雌蛛时, 上下挥舞触肢, 如同船夫划桨动作一样进行求偶, 若雌蛛接受雄蛛, 雌蛛就会向前展平自己的第一对步足, 并允许雄蛛爬上自己的背部, 随后进行交配^[17]。拟环纹豹蛛雄蛛触肢这种黑白相间毛饰物的排列方式, 加之在求偶过程中上下挥动, 据此推测它们极有可能在求偶中具有重要作用, 可能是雌性种内识别、避免种间杂交的一个可靠信号。为验证该假说, 我们在室内拟通过涂抹操作对拟环纹豹蛛雄蛛触肢黑白相间毛饰物的功能进行分析。

1 材料与方法

1.1 实验材料

我们于 2014 年 3 月至 4 月间在华中农业大学水稻试验田采集拟环纹豹蛛亚成蛛。亚成蛛采回后单头放入玻璃试管(直径 25 mm, 长度 120 mm)中单头饲养, 试管底部用一块蘸水的海绵保湿, 并用脱脂棉塞住管口以防蜘蛛逃逸。将所有试验用蛛置于培养箱内饲养, 培养箱温度控制在 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, 每天光照 14 h。每头蜘蛛每周饲喂 3 次, 每次提供 20—30 头黑腹果蝇成虫。每两周试管更换一次, 以保证试管的清洁。每天早晚观察各试管中拟环纹豹蛛的蜕皮情况, 记录蜘蛛的蜕皮时间及成熟时间, 成熟后备用。实验中使用的蜘蛛都为成熟未交配的蜘蛛。

1.2 实验方法

1.2.1 雄蛛的处理

按照雄蛛的不同处理方式分四组, 分别是 A 组: 对照组, 雄蛛不做任何处理(C)、B 组: 雄蛛触肢白色胫节全部涂成黑色(B)、C 组: 雄蛛触肢黑色跗舟全部涂成白色(W)、D 组: 雄蛛触肢的黑色跗舟被涂成黑色(WB)。在实验前随机挑选成熟健康的拟环纹豹蛛雄蛛, 用 CO_2 麻醉雄蛛 100 s, 将麻醉过的雄蛛正面朝上放置于滤纸上, 用毛笔蘸取涂料直接均匀地涂抹在雄蛛触肢相应部位的正面, 动作要轻且快速, 涂料干燥需要 60 s。在雄蛛完全苏醒后 10 min 后进行实验。对 A 组的雄蛛的处理除了不涂色以外, 其它操作均与 B、C 和 D 组相同。实验中所使用的涂料是纯黑色与白色马利牌国画涂料, 涂抹前用适量纯净水稀释, 正式实验前我们已经通过预实验验证了该种涂料不会对雄蛛的求偶交配产生明显影响。我们预实验采用白色涂料涂抹雄蛛触肢白色胫节, 比较涂抹雄蛛和对照雄蛛交配成功率差异, 发现涂抹雄蛛和对照雄蛛交配成功率分别为 75% (15/20) 和 80% (16/20), 差异不显著 ($\chi^2 = 0.143, df = 1, P = 0.705$)。

1.2.2 交配实验

4 个实验组, 每组雌雄各 25 对, 雌蛛都是未交配过、成熟日龄为 3 日龄的成蛛。本实验选择透明圆柱形两端开口的玻璃缸为交配场(直径 140 mm, 高度 120 mm), 罩在一底部垫有洁净白色滤纸的培养皿上(直径 160 mm)。交配前将雌蛛轻轻引入交配场中, 让其适应 30 min。随后我们将处理过的雄蛛轻轻引入交配场中, 同时进行计时和视频拍摄。由于拟环纹豹蛛交配的潜伏期较短, 我们将雄蛛交配潜伏时间设置为 30 min, 若雄蛛在 30 min 内成功爬上雌蛛背部, 则认为交配成功^[17]; 若雄蛛在 30 min 内未能成功爬上雌蛛背部或是直接被雌蛛捕食, 则认为交配失败^[17]。实验过程用索尼摄像机全程拍摄, 并记录下每组实验的交配或捕食结果。实验过程保持安静, 实验温度控制在 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 。

1.3 统计方法

数据采用 SPSS 软件进行处理, 采用独立性卡方检验来比较不同处理组交配和相食百分率之间的差异, 然后用精确测验比较不同处理两两间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 雄蛛触肢的不同处理对雄蛛交配成功率的影响

雄蛛触肢的不同涂抹处理对雄蛛交配成功率的影响见图 1, 未经任何处理的对照组雄蛛(C)、触肢黑色跗舟被涂成白色的雄蛛(W)和触肢的黑色跗舟被涂成黑色的雄蛛(WB)交配成功率显著高于触肢白色胫节被涂成黑色的雄蛛(B) ($\chi^2 = 16.456, df = 3, P = 0.001$)。而前 3 个处理的雄蛛之间交配成功率没有显著差异 ($P > 0.05$)。

2.2 雄蛛触肢的不同处理对雌蛛同类相食率的影响

雄蛛触肢的不同涂抹处理对雌蛛同类相食率的影响见图 2, 未经任何处理的对照组雄蛛(C)、触肢黑色跗舟被涂成白色的雄蛛(W)和触肢的黑色跗舟被涂成黑色的雄蛛(WB)同类相食率显著低于触肢白色胫节全部被涂成黑色的雄蛛(B) ($\chi^2 = 18.436, df = 3, P < 0.001$)。而前 3 个处理的雄蛛之间同类相食率没有显著差异 ($P > 0.05$)。

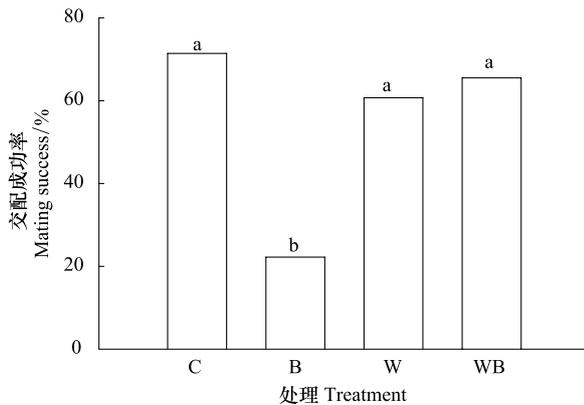


图 1 拟环纹豹蛛雄蛛触肢不同处理对雄蛛交配成功率的影响

Fig. 1 Effects of different treatments of male pedipalps *Pardosa pseudoannulata* on male mating success

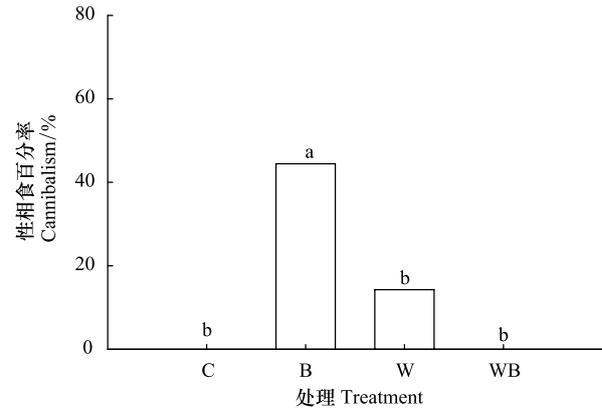


图 2 拟环纹豹蛛雄蛛触肢不同处理对雌蛛同类相食率的影响

Fig. 2 Effects of different treatments of male pedipalps *Pardosa pseudoannulata* on male sexual cannibalism

3 讨论

拟环纹豹蛛只有雄蛛触肢上才具有黑白相间的毛饰物, 具有典型的性二型现象; 同时, 只有成熟的雄性才展现触肢黑白相间的毛饰物; 并且该毛饰物与雄蛛用于求偶的附肢相偶联, 我们有理由推测该毛饰物极可能是雌性选择的结果。当前研究结果表明: 触肢白色胫节被涂成黑色的拟环纹豹蛛雄蛛, 其求偶交配成功率显著低于经过不同处理的另外 3 组雄蛛; 同时, 触肢白色胫节被涂成黑色的雄蛛被雌蛛捕杀的几率显著高于经不同处理的另外 3 组雄蛛。可见拟环纹豹蛛雄蛛触肢胫节上白毛较之于跗舟上黑毛可能具有更为重要作用。尽管拟环纹豹蛛雄蛛触肢白色胫节被涂成黑色的雄蛛交配成功率显著低于其他 3 组, 但其成功率接近 20%, 可见视觉并不是雌蛛唯一的择偶信号。已有研究表明, 狼蛛科雄蛛通常采用振动和/或视觉求偶^[11, 13-16]。在狼蛛科裂腹蛛属 *Schizocosa floridana*, 雄蛛在黑暗条件下通过向雌性传递振动信息而成功交配^[15]。通过对拟环纹豹蛛雄蛛触肢白色胫节被涂成黑色实验组中的交配成功组的一些视频进行分析, 发现这些成功交配的雄蛛往往选择避开雌蛛的视线, 在雌蛛感受到雄蛛的振动信息并采取性接受行为后, 雄蛛从侧面或后面快速爬上雌蛛的背部。雌蛛没有机会采用视觉感知雄蛛触肢的上下舞动, 感知雄蛛振动信号后而接受雄蛛的交配。因此雄蛛触肢白色胫节被涂成黑色的雄蛛成功交配的案例并不能说明胫节白毛在雌性择偶中没有作用。下一步我们要把振动通讯和视觉通讯分隔开, 才能真正验证视觉在择偶中作用。

狼蛛科雄蛛用于求偶的附肢上饰装多样, 加之求偶动作复杂多样, 它们可能在雌性物种识别或择偶中具

重要作用^[7-8]。有关狼蛛科雄蛛求偶行为的产生机制及其可能功能,主要集中于以下方面,一是种内识别,避免杂交;二是向配偶展示自己质量,获得交配机会;三是避免被配偶误作猎物而被捕食;四是唤醒配偶性欲望,获得交配机会^[5]。如前所述,拟环纹豹蛛雄蛛触肢上白色毛饰物相较于黑色毛饰物作用更大。由于雌蛛进行单次交配,其对配偶选择性强,促使雄蛛用于求偶的附肢饰装多样化和交配前求偶行为的复杂化。一方面,雄蛛触肢上白色毛饰物可能是拟环纹豹蛛避免种间杂交的一种重要的交配前隔离机制,在自然界中,同一区域内可能生活有豹蛛属的不同种的狼蛛,它们在个体大小,生活习性,行为模式等很多方面都很相似,而雄蛛触肢上的白色毛饰物是拟环纹豹蛛区别于另外几个近缘种的重要特征。为了避免种间杂交,拟环纹豹蛛雌蛛通过雄蛛触肢上的白色毛饰物来识别对方是否是同一物种。另一方面,拟环纹豹蛛是稻田中一种优势蜘蛛,在稻田荫蔽条件下,雄蛛触肢上胫节白色毛饰物很可能更易被雌蛛感知和识别,从而可以避免被雌蛛误杀,获得交配机会。如前所述,拟环纹豹蛛雄蛛触肢白色毛饰物与雄蛛用于求偶的附肢相偶联,到底是因为雄蛛触肢挥舞速率(求偶强度)还是白色毛饰物起第一性作用还需进一步验证。在狼蛛中,已有研究表明,有些狼蛛雄性求偶强度相较于附肢上的饰装作用更大,求偶强度对雌性择偶影响更强^[13-14]。在本实验中,实验所用雄蛛随机分配到每个处理,因此雄性求偶强度不大可能影响当前的实验结果。另外,我们预实验表明,我们的涂抹操作对雄蛛求偶行为也没有明显影响。

同时,为了排除涂料释放的化学气味对实验的影响,我们在实验设计中采用黑色涂料涂抹雄蛛黑色的跗舟,由结果来看,该处理雄蛛交配成功率和同类相食率较之空白对照都没有显著差异,可见该操作对雄蛛正常的求偶行为也没有明显影响。我们有理由相信该涂抹技术对其它类群的控制实验也有借鉴价值。

目前雄性狼蛛求偶所用饰装的研究主要集中于狼蛛科裂腹蛛属,该饰装主要分布于雄蛛第一对步足上^[7-16];而豹蛛属的雄蛛求偶所用饰装主要分布于触肢上^[17,19]。雄性狼蛛求偶所用饰装的形态及分布的系统进化也是一个非常吸引人的领域,值得做进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Darwin C. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871.
- [2] Andersson M. Sexual Selection. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994.
- [3] Trivers R L. Parental investment and sexual selection // Campbell B. Sexual Selection and the Descent of Man. Chicago: Aldine, 1972: 139-179.
- [4] Andersson M, Simmons L W. Sexual selection and mate choice. Trends in Ecology and Evolution, 2006, 21(6): 296-302.
- [5] Robinson M H. Courtship and mating behavior in spiders. Annual Review of Entomology, 1982, 27(1): 1-20.
- [6] Huber B A. Sexual selection research on spiders: progress and biases. Biological Review, 2005, 80(3): 363-385.
- [7] Stratton G E. Evolution of ornamentation and courtship behavior in *Schizocosa*: insights from a phylogeny based on morphology (Araneae, Lycosidae). Journal of Arachnology, 2005, 33(2): 347-376.
- [8] Framenau V W, Hebets E A. A review of leg ornamentation in male wolf spiders, with the description of a new species from Australia, *Artoria schizocoides* (Araneae, Lycosidae). Journal of Arachnology, 2007, 35(1): 89-101.
- [9] Hebets E A, Uetz G W. Leg ornamentation and the efficacy of courtship display in four species of wolf spider (Araneae: Lycosidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 2000, 47(4): 280-286.
- [10] Scheffer S J, Uetz G W, Stratton G E. Sexual selection, male morphology, and the efficacy of courtship signalling in two wolf spiders (Araneae: Lycosidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 1996, 38(1): 17-23.
- [11] Stafstrom J A, Hebets E A. Female mate choice for multimodal courtship and the importance of the signaling background for selection on male ornamentation. Current Zoology, 2013, 59(2): 200-209.
- [12] Griffero L, Aisenberga A, Costa F G. Female wolf spiders do not prefer made-up males: an experimental study in *Schizocosa malitiosa*. Ethology Ecology and Evolution, 2013, 26(4): 365-375.
- [13] Hebets E A, Stafstrom J A, Rodriguez R L, Wilgers D J. Enigmatic ornamentation eases male reliance on courtship performance for mating success. Animal Behaviour, 2011, 81(5): 963-972.
- [14] Shamble P S, Wilgers D J, Swoboda K A, Hebets E A. Courtship effort is a better predictor of mating success than ornamentation for male wolf spiders. Behavioral Ecology, 2009, 20(6): 1242-1251.
- [15] Rundus A S, Sullivan-Beckers L, Wilgers D J, Hebets E A. Females are choosier in the dark: environment-dependent reliance on courtship

- components and its impact on fitness. *Evolution*, 2011, 65(1): 268-282.
- [16] Hebets E A. Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: Exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(23): 13390-13395.
- [17] 陈占起, 焦晓国, 陈建, 彭宇, 刘凤想. 拟环纹豹蛛求偶和交配行为的初步研究. *湖北大学学报: 自然科学版*, 2009, 31(2): 176-179.
- [18] Wu L B, Zhang H P, He T, Liu Z L, Peng Y. Factors influencing sexual cannibalism and its benefit to fecundity and offspring survival in the wolf spider *Pardosa pseudoannulata* (Araneae: Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2013, 67(2): 205-212.
- [19] Chiarle A, Kronstedt T, Isaia M. Courtship behavior in European species of the genus *Pardosa* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 2013, 41(2): 108-125.