



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Use of Carcass by Burying Beetles *Nicrophorus nepalensis* Hope (Coleoptera: Silphidae) 【Research report】

尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis* Hope) (Coleoptera: Silphidae) 對鼠屍之利用 【研究報告】

Wenbe Hwang^{1*} and Shih-Feng Shiao¹
黃文伯^{1*}、蕭旭峰¹

*通訊作者E-mail: wenbe.hwang@gmail.com

Received: 2008/04/22 Accepted: 2008/07/20 Available online: 2008/10/01

Abstract

This paper investigated the size of carcass preferred by burying beetles *Nicrophorus nepalensis* Hope for reproduction. The first experiment was carried out using pairs of sexually mature beetles, which were given four carcasses of mice (ICR strain) of different size and age: 3.18 ± 0.26 g (5 days), 7.23 ± 0.81 g (14 days), 11.39 ± 1.46 g (21 days) and 21.03 ± 1.05 g (28-35 days old). The smaller carcasses tended to be preferred as a source of food and the larger ones for reproduction. In a second experiment, sexually immature individuals, (one male, one female or a pair), were noted to bury a mouse carcass even though it was not being used for reproduction. In the case of sexually mature beetles, the female and pairs would process and bury the carcass as soon as finding it, while most of the sexually mature males did not bury the carcass. Since *N. nepalensis* are also capable of burying larger rat carcasses, in a third experiment, one male and three females were provided with either a rat carcass (Wistar strain, about 130 g) or a mouse carcass (ICR strain, about 20 g). The size of the brood reared by *N. nepalensis* on either the rat or the mouse carcasses did not differ significantly. Therefore, the rat carcass was utilized in a considerably less efficient manner than the mouse carcass. However, the offspring raised on the rat carcass were significantly larger than those raised on the mouse carcass.

摘要

本論文研究尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 在繁殖時對屍體大小的偏好。第一個試驗以四組不同大小的ICR品系小鼠屍體供成對性熟之埋葬蟲成蟲選擇，分別是 3.18 ± 0.26 g (5日齡)、 7.23 ± 0.81 g (14日齡)、 11.39 ± 1.46 g (21日齡) 與 21.03 ± 1.05 g (28~35日齡)。埋葬蟲傾向將較小的屍體作為食用，將較大的小鼠屍體做繁殖之用。於第二個實驗中，未性熟的埋葬蟲個體，不論雌雄或是成對在無法進行繁殖的情況下，皆有埋葬屍體的行為。性熟之埋葬蟲個體，單一雌性與成對成蟲發現屍體便立即進行加工與掩埋，而大部分單一雄性則不立即掩埋屍體。由於尼泊爾埋葬蟲具備埋葬大鼠屍體的能力，在第三個試驗裡提供一雄三雌埋葬蟲以試驗用Wistar品系大鼠屍體 (約130 g) 與ICR品系小鼠屍體 (約20 g)，埋葬蟲於大鼠屍體上所養育的子代數目與在小鼠屍體上者無顯著差異，因此對大鼠屍體的利用率顯著低於小鼠屍體，但於大鼠屍體上所養育出來的子代個體大小，卻顯著大於在小鼠上所養育出來的子代。

Key words: burying beetles, *Nicrophorus*, reproduction, brood size, carcass

關鍵詞: 埋葬蟲、*Nicrophorus*、繁殖、子代數、屍體。

Full Text: [PDF \(0.51 MB\)](#)

下載其它卷期全文 Browse all articles in archive: <http://entsocjournal.yabee.com.tw>

尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis* Hope) (Coleoptera: Silphidae) 對鼠屍之利用

黃文伯^{1*}、蕭旭峰¹

¹ 國立台灣大學昆蟲學系 台北市羅斯福路四段1號

摘 要

本論文研究尼泊爾埋葬蟲 (*Nicrophorus nepalensis*) 在繁殖時對屍體大小的偏好。第一個試驗以四組不同大小的 ICR 品系小鼠屍體供成對性熟之埋葬蟲成蟲選擇，分別是 3.18 ± 0.26 g (5 日齡)、 7.23 ± 0.81 g (14 日齡)、 11.39 ± 1.46 g (21 日齡) 與 21.03 ± 1.05 g (28~35 日齡)，埋葬蟲傾向將較小的屍體作為食用，將較大的小鼠屍體做繁殖之用。於第二個實驗中，未性熟的埋葬蟲個體，不論雌雄或是成對在無法進行繁殖的情況下，皆有埋葬屍體的行為。性熟之埋葬蟲個體，單一雌性與成對成蟲發現屍體便立即進行加工與掩埋，而大部分單一雄性則不立即掩埋屍體。由於尼泊爾埋葬蟲具備埋葬大鼠屍體的能力，在第三個試驗裡提供一雄三雌埋葬蟲以試驗用 Wistar 品系大鼠屍體 (約 130 g) 與 ICR 品系小鼠屍體 (約 20 g)，埋葬蟲於大鼠屍體上所養育的子代數目與在小鼠屍體上者無顯著差異，因此對大鼠屍體的利用率顯著低於小鼠屍體，但於大鼠屍體上所養育出來的子代個體大小，卻顯著大於在小鼠上所養育出來的子代。

關鍵詞：埋葬蟲、*Nicrophorus*、繁殖、子代數、屍體。

前 言

埋葬蟲 (*Nicrophorus* spp.) 是分解者中重要的成員，其利用小型脊椎動物的屍體當作幼蟲與成蟲的食物 (Pukowski, 1933; Peck, 1986)。成蟲在屍體腐敗的早期或是中期抵達

屍體 (Payne, 1965; Johnson, 1975)。埋葬蟲的繁殖一般是由一對成蟲或先前受精的單一雌蟲 (Müller and Eggert, 1987) 獨占屍體後進行。成蟲尋獲適宜繁殖的屍體，即以口器把屍體的毛髮拔除，將口部與腹部分泌物塗抹於屍體表面上，藉此加工程序可以抑制細菌生

*論文聯繫人
e-mail: wenbe.hwang@gmail.com

長，防止屍體快速腐敗。埋葬蟲並非簡單地用泥土覆蓋屍體的方式掩埋屍體，而是在加工屍體的同時，進行複雜的埋葬行為，成蟲在屍體下方挖掘泥土，使屍體陷落土中，以前胸背板與翅鞘頂實屍體週邊泥土，以六足滾動屍體成球狀，使地表面下形成如墓穴般的密閉空間 (crypt)，中間放置屍球，成蟲即於此密閉空間內反芻餵食幼蟲 (Pukowski, 1933)。

埋葬蟲除了爲了繁殖而埋葬小型脊椎動物屍體，以提供後代食物之外，大型脊椎動物屍體對成蟲來說，也是食物的來源。屍體是營養但又稀少的資源 (Wilson, 1971; Hanski and Cambefort, 1991)，爲了它所引起的競爭非常地強烈 (Wilson and Fudge, 1984; Trumbo, 1990)。對埋葬蟲來說，只能逢機找到、埋葬一個適宜繁殖的屍體 (Scott and Gladstein, 1993)。同種或異種埋葬蟲往往會進行戰鬥以獨占屍體，戰鬥的勝出與否則取決於同種同性別之間的個體大小 (Pukowski, 1933; Bartlett and Ashworth, 1988; Otronen, 1988)。戰鬥失敗的個體仍可選擇其他策略進行繁殖，雄蟲有衛星雄性策略，而雌蟲則有寄生策略 (Müller *et al.*, 2007; Smiseth *et al.*, 2008)。

在實驗室的操作下，埋葬蟲會用 1 g 至 75 g 的小鼠屍體繁殖後代 (Easton, 1979; Bartlett and Ashworth, 1988; Otronen, 1988; Müller *et al.*, 1990)，但較大型的埋葬蟲也有能力埋葬 100 g 以上的大鼠屍體 (Kozol *et al.*, 1988; Trumbo, 1990)。由於屍體的大小與腐敗狀況相當不同，因此埋葬蟲會依屍體的大小，而有不同的適應策略，例如雌蟲藉由產卵的數量 (Müller, 1987)，或是雙親藉由殺死部份幼蟲 (Müller and Eggert, 1990)，來調整後代數目，致使最後存活的幼蟲數目與屍體大小成正相關 (Wilson and

Fudge, 1984; Bartlett and Ashworth, 1988; Otronen, 1988; Müller *et al.*, 1990; Beninger and Peck, 1992)。

尼泊爾埋葬蟲 (*N. nepalensis*) 由北台灣低海拔到南台灣中海拔以上皆有分佈，是台灣較爲廣佈的 *Nicrophorus* 種類。在北部的哈盆自然保留區，成蟲出現於二至五月與十至十一月 (Hwang, 2006)。在實驗室中，成蟲有能力埋葬 3 至 170 g 的小鼠與大鼠屍體，其繁殖行為亦與同屬其他種的埋葬蟲相似，會根據屍體大小來調節產卵的數目以及幼蟲的數目 (Hwang, 2006)。

本研究以哈盆自然保留區的尼泊爾埋葬蟲爲研究對象，探討尼泊爾埋葬蟲在不同大小屍體上的行為與其繁殖成效。

材料與方法

一、供試蟲源的飼養

由於野外的成蟲經常爲蟎與線蟲所寄生，加上無法得知甲蟲確切日齡與實際營養條件，爲避免在試驗期間寄生蟲與其他因素的影響，乃於實驗室以無寄生蟲的 F1 世代尼泊爾埋葬蟲進行研究。F1 世代的養殖，係以誘餌掉落式陷阱於北台灣福山地區採集野外成蟲，帶回實驗室將野外成蟲以二氧化碳麻醉，在解剖顯微鏡下以鑷子挑掉蟎類後，取直徑 11 cm 高 8.5 cm 之透明塑膠容器置放約 4 cm 高的培養土，土上擺放約 20 g 的 ICR 品系小鼠屍體，最後將成對的埋葬蟲置入此容器中。

埋葬蟲於 20°C 生長箱中交配產卵後，於暗室操作下將成蟲與屍體置於新容器中，另將產於舊容器培養土裡的卵尋出，置於直徑 8.5 cm 鋪有潮濕紙巾的塑膠培養皿內。幼蟲孵化後，將幼蟲交與同時正進行繁殖、無寄生蟲之養父母撫育。以約 20 g 的 ICR 品系小鼠屍體

養育最多 12 隻幼蟲情況下，幼蟲皆可獲得最佳的食物量 (Hwang 2006)，以此方法避免 F1 個體的大小差異影響。當幼蟲欲進行化蛹，而離開原先存放屍體的墓穴時，則以同樣大小的容器裝盛 4 cm 高的培養土，最多置入 8 隻幼蟲，於 20°C 全暗的生長箱中使其化蛹。成蟲羽化出來，再以同樣大小的容器盛以 3 cm 培養土，最多放入六隻同性別的成蟲，置於試驗所需的光週期與 20°C 的生長箱中，每週用剛剪去頭部的新鮮麵包蟲幼蟲 (*Tenebrio molitor*) 餵食甲蟲兩次。

二、鼠屍大小的選擇

為研究尼泊爾埋葬蟲在繁殖時是否偏好不同大小的屍體，將羽化後生存於光週期 12: 12 (L:D) 及 20°C 生長箱中 30 天的 F1 世代埋葬蟲，置於四組不同大小之 ICR 品系小鼠屍體上，分別是 3.18 ± 0.26 g (5 日齡)、 7.23 ± 0.81 g (14 日齡)、 11.39 ± 1.46 g (21 日齡) 與 21.03 ± 1.05 g (28~35 日齡)。每組屍體放入 18 對埋葬蟲，在各組試驗的序列裡，不同序號的甲蟲來自不同的父母，同一序號的雌雄亦來自不同父母，但不同組別中相同序號的雌蟲或雄蟲則來自相同父母，即各組甲蟲有相依性的配對下，將成對甲蟲置於直徑 11 cm 高 8.5 cm 之透明塑膠容器中，內鋪有 4 cm 高之培養土，觀察屍體是否被加工與埋葬，以及雌蟲是否產卵，來評定埋葬蟲是否進行繁殖。

三、成蟲於不同條件下對鼠屍的埋葬

受試昆蟲為來自不同父母的 F1 埋葬蟲。受試甲蟲羽化後即飼養於 12: 12 (L:D) 及 20°C 生長箱中，並不與異性接觸，受試甲蟲分為單一雄性、單一雌性或成對埋葬蟲三組，於羽化後第三天 (未性熟) 或第二十天 (性熟) 與一隻 20 g 的 ICR 品系小鼠屍體一起置放於

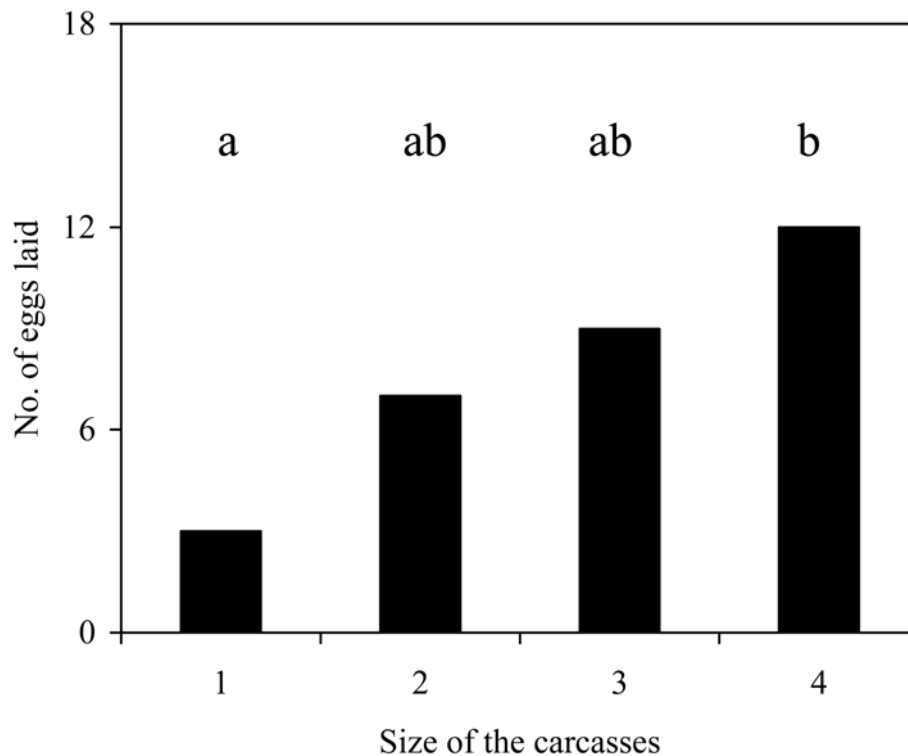
10 x 10 x 6 cm 內有 4 cm 高培養土之透明塑膠容器中。屍體置放後第三天，檢查鼠屍是否被受試甲蟲去毛並埋葬於土中，解剖甲蟲腹部，觀察其卵巢或精巢發育的程度，以確認甲蟲性熟與否，若雌蟲在三日內已經產卵，則視為性熟，不予解剖。

四、埋葬蟲對大小鼠屍的利用與繁殖成效

F1 世代埋葬蟲飼養於模擬福山四月份日長 12.5 小時與平均溫度 20°C 的條件，在顧及過多成蟲會引起彼此間戰鬥，以及擴大雌蟲產卵能力，本試驗以一雄三雌的配對方式，在羽化後第 30 天性熟的狀況下，給予 ICR 品系小鼠 (約 20 g) 或 Wistar 品系大鼠屍體 (約 130 g) (兩者同為 4~5 週齡)，一同放入內墊有 15 cm 高之培養土，直徑 15 cm 深 20 cm 的 PVC 水管內，PVC 水管存放於與實驗昆蟲飼養時相同條件的生長箱中。在 F2 幼蟲離開窩穴後，計算存活幼蟲數量。存活幼蟲置於直徑 11 cm 高 8.5 cm 內有約 4 cm 高培養土的透明塑膠容器中使之化蛹，每個容器的幼蟲數目皆不超過 8 隻。當幼蟲化蛹後，小心將蛹取出並予秤重。以每窩所有蟲蛹的總重量與所供應鼠屍重量的比值，可做為測量單一窩內埋葬蟲對現有資源的利用效率。

五、統計分析

第一與第二個試驗為檢定多組條件下卡方分布 (chi-square distribution) 的同質性，在計算出所試驗的卡方值後，對應該試驗所屬的自由度，當獲得之同質性機率低於 5% 時 (χ^2 -test: $p < 0.05$)，即表示該試驗各組間存在顯著差異。當試驗結果存在顯著差異時，顧及整體數據的交互影響，針對每兩組間的差異則可以用 Fisher's exact test (Post Hoc Test for χ^2 -test) 做進一步分析，當兩組間的



圖一 在實驗中於四個不同大小的小白鼠屍體 (1: 3.18 ± 0.26 g (5 日齡)、2: 7.23 ± 0.81 g (14 日齡)、3: 11.39 ± 1.46 g (21 日齡)、4: 21.03 ± 1.05 g (28-35 日齡))，行產卵的尼泊爾埋葬蟲雌蟲數目 ($n = 18$, χ^2 -test: $p < 0.05$) (不同的字母代表顯著差異, Post Hoc Test for χ^2 -test: $p < 0.05$)。

Fig. 1. Number of *Nicrophorus nepalensis* females laying eggs on four different-sized mouse carcasses (1: 3.18 ± 0.26 g (5 days), 2: 7.23 ± 0.81 g (14 days), 3: 11.39 ± 1.46 g (21 days), 4: 21.03 ± 1.05 g (28-35 days), $n = 18$, χ^2 -test: $p < 0.05$) (different letters represent various significant values, Post Hoc Test for χ^2 -test: $p < 0.05$).

$p < 0.05$ 時，則表示卡方同質性分佈的顯著差異是由此兩組表現出來。

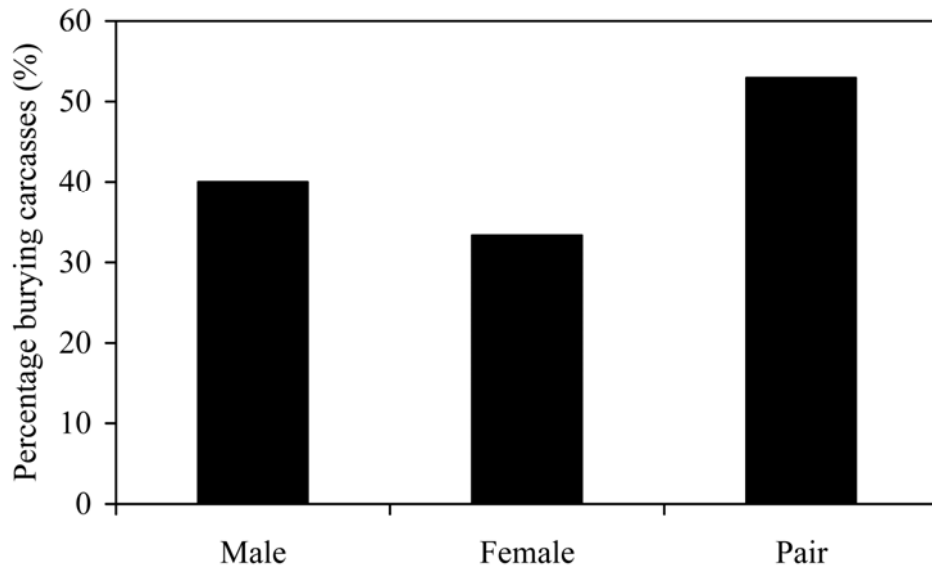
第三個試驗的數據屬於非常態分布與兩獨立樣品訊號等級，故使用魏克森等級測驗法 (The Wilcoxon rank sum test: Mann-Whitney U-test) 來檢測兩個非成對族群的隨機樣品， $p < 0.05$ 時則表示差異顯著。在顧及數據為非常態分布的情形下，第三個試驗則不以適用於常態分布的算數平均值與標準差呈現，而以中位數 (中量) 與 4 分位數呈現，當第一 4 分位數和中位數的距離與第三 4 分位

數和中位數的距離差異越大時，表示非常態分布曲線偏移的程度就越大。

結 果

一、鼠屍大小的選擇

在四組不同屍體大小，與每組各有 18 對埋葬蟲的試驗下，越大的鼠屍上產卵的雌蟲數目越多 (圖一， χ^2 -test: $p < 0.05$)。最小的屍體大多被成蟲視為食物來源，並不進行加工與埋葬，而越大的鼠屍，埋葬蟲選擇做為撫育後代



圖二 未性熟之單一雄性 (n = 15)、單一雌性 (n = 15)與成對尼泊爾埋葬蟲 (n = 17)埋葬 20 g 小白鼠屍體的百分比 (χ^2 -test: $p = 0.52$)。受試甲蟲在羽化後第三天與鼠屍一同安置。

Fig. 2. Percentage of sexually immature single males (n = 15), females (n = 15) and pairs (n = 17) of *Nicrophorus nepalensis* burying a 20 g mouse carcass by (χ^2 -test: $p = 0.52$). The immature beetles were presented with a carcass on the third day after emergence.

之用的比例越多。

二、成蟲於不同條件下對鼠屍的埋葬

(一) 未性熟個體對鼠屍的處理

部分的鼠屍於安置後第三天即被成蟲埋葬，但鼠屍被埋葬與否，並不受未性熟的單一雄性、單一雌性或成對的埋葬蟲三種不同狀況所影響 (圖二, χ^2 -test: $p = 0.52$)。

(二) 性熟個體對鼠屍的處理

單一雄蟲埋葬鼠屍的比例，顯著低於成對成蟲 (圖三, χ^2 -test: $p < 0.01$, Post Hoc Test for χ^2 -test: $p < 0.05$)。單一雄蟲埋葬鼠屍的比例亦顯著低於單一雌蟲 (Fisher's exact test: $p = 0.01$)。

三、埋葬蟲於大鼠小鼠不同大小屍體上的利用

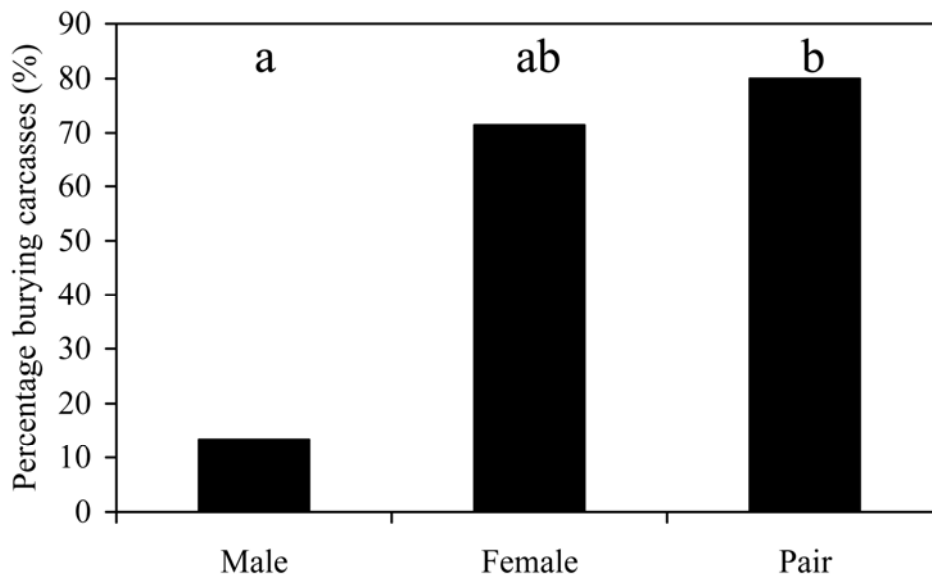
與繁殖成效

(一) 於大小鼠屍上可養育之幼蟲數目

在日長12.5小時與20°C的條件下，雖然大鼠能提供埋葬蟲六倍以上的食物資源，但成蟲於大鼠與小鼠屍體上可養育出來的幼蟲數目並無顯著差異 (圖四, Mann-Whitney U-test: $p = 0.11$)。小鼠每克屍體所能養活的幼蟲數目比在大鼠屍體上來得高，尼泊爾埋葬蟲於此試驗中顯示，並無能力對大鼠屍體進行最佳利用。

(二) 屍肉重量轉嫁埋葬蟲後代重量的轉換率

大鼠與小鼠屍體重量轉換成後代重量的轉換率呈現顯著差異 (圖五, Mann-Whitney U-test: $p < 0.001$)。雖然在試驗中每窩以提供三隻雌蟲來擴大雌蟲產卵的能力，在幼蟲存活



圖三 性熟且先前未交配之單一雄性 (n = 15)、單一雌性 (n = 7) 與成對尼泊爾埋葬蟲 (n = 15) 埋葬 20 g 小白鼠屍體的百分比。受試甲蟲在羽化後第二十天與鼠屍一同安置 (χ^2 -test: $p < 0.05$) (不同的字母代表顯著差異, Post Hoc Test for χ^2 -test: $p < 0.05$)。

Fig. 3. Percentage of sexually mature but unmated single males (n= 15), females (n = 7) and adult pairs (n = 15) of *Nicrophorus nepalensis* burying a 20g mouse carcass. The beetles were presented with a carcass on the 20th day after emergence (χ^2 -test: $p < 0.05$) (different letters represent various significant values, Post Hoc Test for χ^2 -test: $p < 0.05$).

數目並無顯著差異的情況下，尼泊爾埋葬蟲對大鼠屍體的利用率顯著低於小鼠屍體，幼蟲僅食用小部分屍肉，其餘大部分屍肉在撫育過程中，被微生物分解，即使雌蟲在養育第一批幼蟲後，仍可繼續產卵養育第二批幼蟲，但此時由於鼠屍過度腐敗，僅有少部分可供第二批幼蟲食用。

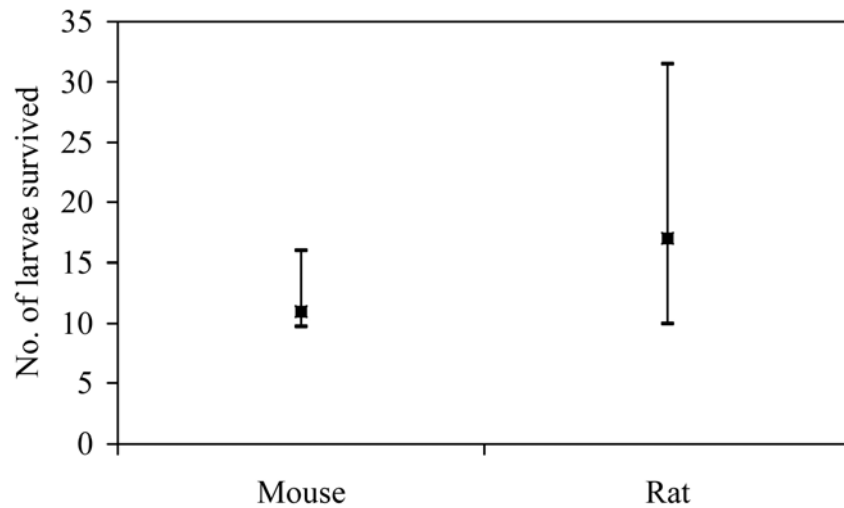
(三) 幼蟲於大鼠與小鼠屍體上可成長之個體大小

儘管尼泊爾埋葬蟲在大鼠與小鼠屍體上所能養育的後代數目並無顯著差異，但是幼蟲發育所形成的個體大小則有顯著差異。在大鼠屍體上每一窩蟲蛹的平均體重，顯著大於小鼠屍體上的蟲蛹 (圖六, Mann-Whitney U-test: $p < 0.01$)。

討 論

Nicrophorus 屬的各種埋葬蟲中，有體型上的差異，也各有偏好適於埋葬繁殖的鼠屍，例如較小型的蜂型埋葬蟲 (*N. vespilloides*) 於實驗室中可以埋葬 1 g 至 75 g 大小的屍體 (Easton, 1979; Bartlett and Ashworth, 1988; Otronen, 1988; Müller *et al.*, 1990)，而較大型的美洲埋葬蟲 (*N. americanus*) 則能埋葬 80 g 至 200 g 的屍體 (Holloway and Schnell, 1997)。在台灣廣泛分佈的尼泊爾埋葬蟲 (*N. nepalensis*) 個體大小介於前兩種埋葬蟲之間，能用以繁殖後代的屍體大小，則介於 3 g 至 170 g (Hwang, 2006)。

在野外，屍體可供利用的時間短暫，而且



圖四 於小鼠 (n = 16) 及大鼠 (n = 15) 屍體上存活的尼泊爾埋葬蟲幼蟲 (Mann-Whitney U-test: $p = 0.11$, 中位數、第一與第三四分位數)。

Fig. 4. Number of *Nicrophorus nepalensis* larvae surviving on mouse (n = 16) and rat carcasses (n = 15) (Mann-Whitney U-test: $p = 0.11$, medians, the first and third quartiles).

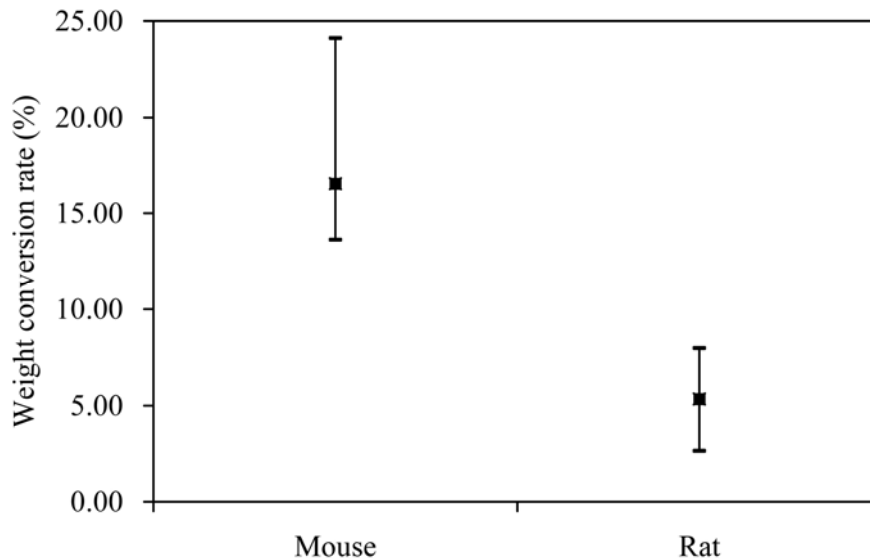
埋葬蟲能發現與使用的屍體大小不一，加上其他無脊椎動物，特別是蠅類幼蟲在較高溫度下發育也較快 (Nishida, 1984)，動物屍體腐敗與競爭者取食導致埋葬蟲在發現屍體時，屍體很可能在質與量上，已不足以讓幼蟲發育至蛹。如果尋獲的屍肉質量不佳，親代仍大量產卵，將使雌蟲死亡率提高 (Müller *et al.*, 1990)。在食物不夠分配的情況下，過多的幼蟲亦會降低雌蟲適存值，一窩內的幼蟲過多，代表幼蟲所能成長的個體大小也較小 (Bartlett and Ashworth, 1988)，在未來的繁殖上，也會有較低的成效 (Dressel, 1987; Bartlett and Ashworth, 1988; Otronen, 1988)。

針對不同大小的屍體，埋葬蟲應能藉由產卵數目的調節 (Easton, 1979; Müller, 1987; Bartlett and Ashworth, 1988)，以及幼蟲數目的調節 (Wilson and Fudge, 1984; Bartlett and Ashworth, 1988; Otronen,

1988; Müller and Eggert, 1990; Beninger and Peck, 1992) 使自身適存值最佳化，然而屍體過大或過小，在為避免自身無謂損耗，與增加自己後代數量與品質的演化過程中，勢必不能對不同的屍體狀況一視同仁地處理，應挑選適合的屍體作為繁殖之用，對不適合的屍體應視為食物來源。

尼泊爾埋葬蟲 (*N. nepalensis*) 除了能依照鼠屍大小來調節產卵數目與幼蟲數目外 (Hwang, 2006)，對於過小的鼠屍亦傾向做為食物之用，並無埋葬行為出現。以小鼠屍體的大小來說，越大的鼠屍被埋葬的比例越高，蓋因幼蟲能獲得的食物資源越充分，再控制窩內幼蟲的數目，埋葬蟲雙親可以養育出較大的後代，而在未來增加自身的適存值 (Bartlett and Ashworth, 1988)。

在歐美較常被研究、個體較小的蜂型埋葬蟲 (*N. vespilloides*)，在與其他同屬大型種類的競爭下，蜂型埋葬蟲在選擇繁殖用屍體時，



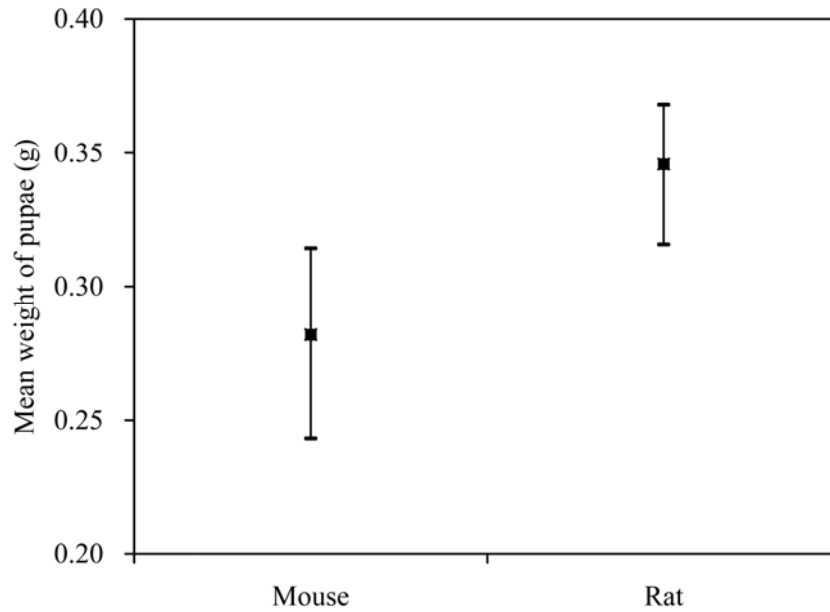
圖五 尼泊爾埋葬蟲對小鼠 (n = 16) 及大鼠 (n = 15) 屍肉的重量的轉換率 (%) (Mann-Whitney U-test: $p < 0.001$, 中位數、第一與第三四分位數)。

Fig. 5. The weight conversion rate of mouse (n = 16) and the rat carcasses (n = 15) by *Nicrophorus nepalensis* (Mann-Whitney U-test: $p < 0.001$, medians, the first and the third quartiles).

只能適應在小鼠的大小範圍 (Müller *et al.* 1990), 而台灣廣佈的尼泊爾埋葬蟲, 同屬中其個體屬於中型大小, 在哈盆自然保留區, 雖有個體屬於大型的大黑埋葬蟲 (*N. concolor*) 為其競爭者, 但是大黑埋葬蟲在此區域的族群數量遠低於尼泊爾埋葬蟲 (Hwang, 2006), 尼泊爾埋葬蟲在異種競爭壓力較低的情況下, 對屍體大小應有更廣的選擇。在台灣海拔200至2400 m的範圍, 刺鼠 (*Niviventer coxingi*) 是嚙齒目中最為優勢的物種 (Lee and Lin, 1992), 刺鼠屬於大鼠的範疇, 野外雄性重80 g至250 g, 雌性則介於60 g至200 g之間 (Chan, 2004), 刺鼠屍體應為尼泊爾埋葬蟲在繁殖上潛在且重要的資源, 在實驗室的試驗中證實, 尼泊爾埋葬蟲可接受120 g至170 g大白鼠屍體做為繁殖埋葬之用 (Hwang, 2006)。

當一隻以上的雌蟲在小鼠大小的屍體上

進行繁殖時, 優勢雌蟲後代數目會比自己獨占屍體來得少 (Müller *et al.*, 2007), 經常引起埋葬蟲雌蟲間獨占屍體的衝突 (Eggert and Müller, 1992)。然而若是屍體較大, 這較大的屍體經常被一對以上的埋葬蟲, 共同加工與埋葬 (Scott and Traniello, 1990), 屍體上若有兩對埋葬蟲, 比僅有一對埋葬蟲, 更能有效地防禦蠅類幼蟲 (Scott, 1994a)。但在同一屍體上, 雌蟲數目增加的情形下, 能擁有後代的雌蟲數目並不超過4隻 (Müller *et al.*, 2007), 依此本試驗以一雄三雌增大產卵能力, 於大鼠屍體上所能養育出的後代數目並不顯著多於小鼠屍體上, 大鼠屍體未獲最佳的利用, 很大一部分鼠屍被微生物分解。然而大鼠屍體所養育出來的後代個體顯著大於小鼠屍體上的後代, 較大的後代具備有較佳的競爭力, 子代在未來以個體大小為決勝關鍵的屍體競爭下, 擁



圖六 尼泊爾埋葬蟲於小鼠 (n = 16) 及大鼠 (n = 15) 屍體上每批蟲蛹的平均重量 (Mann-Whitney U-test: $p < 0.001$, 中位數、第一與第三四分位數)。

Fig. 6. The mean weight of the pupae in a brood of *Nicrophorus nepalensis* raised on mouse (n = 16) and rat carcasses (n = 15) (Mann-Whitney U-test: $p < 0.001$, medians, the first and the third quartiles).

有更高獨占屍體的機率，進而能提高母代潛在的適存值。這結果顯示，儘管大鼠屍體足夠供應數隻雌蟲所能養育的窩數，尼泊爾埋葬蟲雌蟲並不像同屬其他種類進行共同繁殖。

成對之尼泊爾埋葬蟲既然有能力埋葬大鼠屍體，若與其他雌蟲進行共同繁殖，優勢的雌蟲很可能因此減少了自己的後代數目。在獨占屍體單窩的撫育下，第一批幼蟲可以長得比較大，增加未來潛在的適存值，若屍體腐爛速率不快，屍肉尚有剩餘的情形下，尼泊爾埋葬蟲雌蟲也能如同屬其他種類，撫育第二批幼蟲 (Müller, 1987)。對優勢雌蟲來說，共同撫育並不一定比獨占撫育更能提高自身的適存值 (Müller *et al.*, 2007)。

倘使屍體過大，埋葬蟲若要埋葬較大的屍體，一來需要更浩大的繁殖前投資，例如去

毛、埋葬、防腐等等，埋葬蟲是否有能力完成，是一個很大的疑問；再者，埋葬大屍體所費的時間相對比較長，屍體因時間拖長無法立即妥善防腐的情況下，屍肉品質很可能已經劣化；第三個困難性在於野外眾多其他物種競爭者的存在 (Hwang, 2006)，過大的屍體就有如過大的領域一般，在埋葬蟲能力未及，無法完全防禦入侵者，撫育中的幼蟲在安全上亦受到相當大的威脅。在演化中造成尼泊爾埋葬蟲的繁殖，顯現出最佳化的策略，而適應在一定範圍的屍體大小。埋葬蟲若對過小或過大的屍體進行埋葬與撫育，投資耗費應大於最後應得的適存值，當評估出投資報酬率過低時，將屍體作為食物，補充自身在未來的競爭力，則是較佳的行為策略。

未性熟個體的行為應與性熟個體有所區

別，剛羽化出來、尚未性熟的埋葬蟲個體，外殼仍未完全硬化，與性熟個體競爭食物來源時，很容易在競爭過程中受到損傷。在策略選擇上，未性熟的埋葬蟲若有能力將屍體埋葬，應不分性別差異選擇埋葬屍體，來保障自身直至外殼硬化與性熟期間的食物供應。

不同性別的性熟個體在埋葬行為上，則應有所區別，雖然埋葬蟲雙親的共同撫育，在非社會性昆蟲間顯得相當特別，但是本屬不同種類的雄性，對於親養投資的耗費，則有相當大的差異 (Pukowski, 1933; Fetherston *et al.*, 1990)。單親或雙親撫育亦經常出現在同種埋葬蟲個體上 (Trumbo, 1990; Scott, 1994b)，在有雄性伴侶的幫助之下，屍體能獲得最佳的保存 (Halffter *et al.*, 1983)，而且能更快更有效率地排除雙翅目幼蟲 (Trumbo, 1994)，甚至在同種競爭時，成對埋葬蟲也比單一雌蟲更能保護屍體不被搶奪 (Bartlett, 1988; Scott, 1994b; Trumbo, 1990; Robertson, 1993)，此外，若雌蟲在撫育過程中死亡，雄蟲亦能替代雌蟲撫育 (Fetherston *et al.*, 1994)。

尼泊爾埋葬蟲性熟個體在處理屍體的行為上，一般是雌雄共同埋葬，雄蟲能在防禦競爭者、前期屍體加工埋葬與後期幼蟲撫育上協助雌蟲，但雄蟲或雌蟲亦有可能單獨發現屍體，此時雄蟲與雌蟲的行為便有顯著差異。雄蟲單獨發現屍體時，並不立即埋葬屍體，行為可能與同屬其他種類雄蟲相似，僅翹起腹部釋放費洛蒙 (pheromone) 吸引雌蟲前來 (Müller and Eggert, 1987; Eggert and Müller, 1989)。雄蟲不立即埋葬屍體，亦能散發出開洛蒙 (kairomone)，強化吸引雌蟲的作用。若單一雄蟲將屍體埋葬，於屍體加工期間減短了費洛蒙釋放的時間，屍體的開洛蒙無法散出，加上雄蟲不能自行產卵繁殖，不立即埋葬屍體則是雄蟲發現屍體時較佳的策略。

單一雌蟲對屍體的處理與雄蟲不同，雌蟲的行為如同成對埋葬蟲，發現屍體後立即埋葬屍體。雖然減少了散出開洛蒙的機會，防禦雙翅目幼蟲的效率亦不高於成對埋葬蟲，但立即埋葬可以縮短屍體被其他競爭者啃食的時間，也能比沒有作為更有效地保存屍體。此外，雌蟲若在發現屍體前便與雄蟲交配過，受精囊內仍有活躍的精子 (Müller and Eggert, 1987)，雌蟲有能力自行產卵、撫育後代來進行單親繁殖行為。

尼泊爾埋葬蟲在策略適應上，在單獨發現屍體時，兩性性熟個體呈現出不同的行為策略：雄蟲不埋葬屍體，直至雌蟲前來；雌蟲則不理會雄蟲前來與否，立即埋葬屍體，進行繁殖。

誌謝

本研究為國立台灣大學「邁向頂尖大學計畫」之經費補助。在此感謝農委會林業試驗所副所長趙榮台博士對此實驗的支持，並感謝 Prof. Dr. J. K. Müller 於 Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br. 的指導。

引用文獻

- Bartlett, J. 1988. Male mating success and paternal care in *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 297-303.
- Bartlett, J., and C. M. Ashworth. 1988. Brood size and fitness in *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 429-434.
- Beninger, C. W., and S. B. Peck. 1992. Temporal and spatial patterns of

- resource use among *Nicrophorus* carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) in *Sphagnum* bog and adjacent forest near Ottawa, Canada. *Can. Entomol.* 124: 79-86.
- Chan, H.-T.** 2004. Geographic variation of *Niviventer coxingi* in body size and mitochondrial D-loop region. Master thesis, National Sun Yat-Sen University. 48pp.
- Dressel, J.** 1987. Der Einfluß der Körpergröße und der Anwesenheit von Weibchen auf innerartliche Kämpfe der Männchen des Aaskäfers *Necrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 80: 307.
- Easton, C.** 1979. The ecology of burying beetles. Ph.D. dissertation, University of Glasgow, Glasgow. 142 pp.
- Eggert, A.-K., and J. K. Müller.** 1989. Pheromone-mediated attraction in burying beetles. *Ecol. Entomol.* 14: 235-237.
- Eggert, A.-K., and J. K. Müller.** 1992. Joint breeding in female burying beetles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 237-242.
- Fetherston, I. A., M. P. Scott, and J. F. A. Traniello.** 1990. Parental care in burying beetles: the organization of male and female brood-care behavior. *Ethology* 85: 177-190.
- Fetherston, I. A., M. P. Scott, and J. F. A. Traniello.** 1994. Behavioural compensation for mate loss in the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*. *Anim. Behav.* 47: 777-785.
- Halfpter, G. S., C. Huerta, and A. Huerta.** 1983. Nidification des *Nicrophorus* (Col. Silphidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 88: 648-666.
- Hanski, I., and Y. Cambefort.** 1991. Dung beetle ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 481 pp.
- Holloway, A. K., and G. D. Schnell.** 1997. Relationship between numbers of the endangered American burying beetle *Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera: Silphidae) and available food resources. *Biol. Conserv.* 81: 145-152.
- Hwang, W.** 2006. Konkurrenz und Aasnutzung necrophager und necrophiler Käfer in Nord- und Südtaiwan mit einem Beitrag zur Biologie von *Nicrophorus nepalensis* Hope (Coleoptera: Silphidae). Ph.D. dissertation, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 108 pp.
- Johnson, M. D.** 1975. Seasonal and microseral variations in the insect population on carrion. *Am. Midl. Nat.* 93: 79-90.
- Kozol, A. J., M. P. Scott, and J. F. A. Traniello.** 1988. The American burying beetle, *Nicrophorus americanus*: studies on the natural history of a declining species. *Psyche* 95: 167-176.
- Lee, L.-L., and L.-K. Lin.** 1992. Status and research of mammals in Taiwan. Proceedings of the Workshop on the Biological Resources and Information Management in Taiwan. The Biological Resources of Taiwan: A Status Report. Institute of Botany, Academia Sinica

- Monograph Series 11: 245-267. (in Chinese)
- Müller, J. K.** 1987. Replacement of a lost clutch: a strategy of optimal resource utilization in *Necrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Ethology* 76: 74-80.
- Müller, J. K., and A.-K. Eggert.** 1987. Effects of carrion-independent pheromone emission by male burying beetles (Silphidae: *Necrophorus*). *Ethology* 76: 297-304.
- Müller, J. K., and A.-K. Eggert.** 1990. Time-dependent shifts between infanticidal and parental behavior in female burying beetles: a mechanism of indirect mother-offspring recognition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 11-16.
- Müller, J. K., A.-K. Eggert, and E. Furlkröger.** 1990. Clutch size regulation in the burying beetles *Necrophorus vespilloides* Herbst (Coleoptera: Silphidae). *J. Insect Behav.* 3: 265-270.
- Müller, J. K., V. Braunisch, W. Hwang, and A.-K. Eggert.** 2007. Alternative tactics and individual reproductive success in natural associations of the burying beetle, *Necrophorus vespilloides*. *Behav. Ecol.* 18: 196-203.
- Nishida, K.** 1984. Experimental studies on the estimation of postmortem intervals by means of fly larvae infesting human cadavers. *Jap. J. Legal Med.* 38: 24-41.
- Otronen, M.** 1988. The effect of body size on outcome of fights in burying beetles (*Necrophorus*). *Ann. Zool. Fenn.* 25: 191-201.
- Payne, J. A.** 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology* 46: 592-602.
- Peck, S. B.** 1986. *Necrophorus* (Silphidae) can use large carcasses for reproduction (Coleoptera). *Coleopt. Bull.* 40: 44.
- Pukowski, E.** 1933. Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. Z. *Morphol. Ökol. Tiere* 27: 518-586.
- Robertson, I.** 1993. Nest intrusions, infanticide, and parental care in the burying beetle, *Necrophorus orbicollis* (Coleoptera: Silphidae). *J. Zool. Lond.* 231: 583-593.
- Scott, M. P.** 1994a. Competition with flies promotes communal breeding in the burying beetle, *Necrophorus tomentosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 367-373.
- Scott, M. P.** 1994b. The benefit of paternal assistance in intra- and interspecific competition for the burying beetle, *Necrophorus defodiens*. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 537-543.
- Scott, M. P., and J. F. A. Traniello.** 1990. Behavioural and ecological correlates of male and female parental care and reproductive success in burying beetles (*Necrophorus* spp.). *Anim. Behav.* 39: 274-283.
- Scott, M. P., and D. S. Gladstein.** 1993. Calculating males? An empirical and theoretical examination of the duration of paternal care in burying beetles. *Evol. Ecol.* 7: 362-378.

- Smiseth, P. T., W. Hwang, S. Steiger, and J. K. Müller.** 2008. Adaptive consequences and heritable basis of asynchronous hatching in *Nicrophorus vespilloides*. *Oikos* 117: 899-907.
- Trumbo, S. T.** 1990. Interference competition among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). *Ecol. Entomol.* 15: 347-355.
- Trumbo, S. T.** 1994. Interspecific competition, brood parasitism, and the evolution of biparental cooperation in burying beetles. *Oikos* 69: 241-249.
- Wilson, D. S., and J. Fudge.** 1984. Burying beetles: Intraspecific interactions and reproductive success in the field. *Ecol. Entomol.* 9: 195-203.
- Wilson, E. O.** 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge. 548 pp.

收件日期：2008年4月22日

接受日期：2008年7月20日

Use of Carcass by Burying Beetles *Nicrophorus nepalensis* Hope (Coleoptera: Silphidae)

Wenbe Hwang^{1*} and Shih-Feng Shiao¹

¹ Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei 106, Taiwan

ABSTRACT

This paper investigated the size of carcass preferred by burying beetles *Nicrophorus nepalensis* Hope for reproduction. The first experiment was carried out using pairs of sexually mature beetles, which were given four carcasses of mice (ICR strain) of different size and age: 3.18 ± 0.26 g (5 days), 7.23 ± 0.81 g (14 days), 11.39 ± 1.46 g (21 days) and 21.03 ± 1.05 g (28-35 days old). The smaller carcasses tended to be preferred as a source of food and the larger ones for reproduction. In a second experiment, sexually immature individuals, (one male, one female or a pair), were noted to bury a mouse carcass even though it was not being used for reproduction. In the case of sexually mature beetles, the female and pairs would process and bury the carcass as soon as finding it, while most of the sexually mature males did not bury the carcass. Since *N. nepalensis* are also capable of burying larger rat carcasses, in a third experiment, one male and three females were provided with either a rat carcass (Wistar strain, about 130 g) or a mouse carcass (ICR strain, about 20 g). The size of the brood reared by *N. nepalensis* on either the rat or the mouse carcasses did not differ significantly. Therefore, the rat carcass was utilized in a considerably less efficient manner than the mouse carcass. However, the offspring raised on the rat carcass were significantly larger than those raised on the mouse carcass.

Key words: burying beetles, *Nicrophorus*, reproduction, brood size, carcass