



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

The Life History and Morphology of *Onthophagus rectecornutus* Lansberge (Coleoptera: Scarabaeidae) 【Research report】

直角漂蟻 (*Onthophagus rectecornutus* Lansberge) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) 之生活史與形態【研究報告】

Chung-Jung Lin, Ching-Hui Hsu, and Wenbe Hwang*
林佳蓉、徐淨慧、黃文伯*

*通訊作者E-mail: wenbehwang@mail.nutn.edu.tw

Received: 2014/11/19 Accepted: 2015/02/11 Available online: 2015/03/01

Abstract

Dung beetles serve as decomposers in the ecosystem by decomposing fecal matter into organic matter thereby accelerating nutrient cycling. Consequently, dung beetles can be used in animal husbandry as a biological control agent against coprophagous flies. Domestic literature on the life cycle of dung beetles is fairly limited. This study explores the morphology and life cycle of *O. rectecornutu* at Hsiuhua Ranch. Its life cycle is as follows: oviposition over a period of approximately 1.84 ± 0.60 days, hatching for 2.62 ± 0.65 days, first instar larva stage for approximately 2.18 ± 0.43 days, second instar larva stage for approximately 2.53 ± 0.69 days, third instar larva stage for approximately 5.93 ± 0.98 days, and the pupa stage for approximately 12.58 ± 1.80 days. There is a significant difference in life span between males and females of the F1 generation. In the brooding ball produced by a male-female pair of *O. rectecornutu*, the higher eclosion rate results in a higher ratio of male *O. rectecornutu*. A significant difference in body size and horn length between male and female *O. rectecornutu* is found in the wild. However, among the male and female specimens of the F1 generation only the horn length differs. Horn length is correlated to body size in both wild and F1 generation specimens. Understanding the basic life cycle of tunneling dung beetles (i.e., *O. rectecornutu*) is necessary for a more in-depth investigation of their tunneling patterns and behavior.

摘要

糞金龜在生態系統中是扮演分解者的角色，能有效分解糞便並加速營養物質的循環，所以在畜牧業中可以利用糞金龜來對食糞性蠅類做生物防治。然而有關台灣糞金龜生活史的研究並不多，而本研究是在探討新化牧場中的優勢食糞物種 *Onthophagus rectecornutus* (直角漂蟻) 的個體形態及生活史。直角漂蟻的生活史：交尾後產卵期約 1.84 ± 0.60 天，卵期為 2.62 ± 0.65 天，一齡幼蟲平均發育日數 2.18 ± 0.43 天，二齡幼蟲平均發育日數 2.53 ± 0.69 天，三齡幼蟲平均發育日數 5.93 ± 0.98 天，蛹期約 12.58 ± 1.80 天，且 F1 世代的雌雄蟲之間的壽命長短有顯著差異。一對直角漂蟻所產的糞球當中，後代羽化數量越多，雄蟲出現的比率也越高。直角漂蟻野外兩性成蟲的體型大小與頭角長有顯著差異，F1 世代兩性成蟲則只有頭角長有顯著差異，且無論野外或 F1 世代的體型越大其頭角長越長。本研究建立了直角漂蟻的基本生物學資料，再對日後築巢模式與行為進行深入調查。

Key words: dung beetle, *Onthophagus rectecornutus*, life history, morphology, operational sex ratio

關鍵詞: 糞金龜、直角漂蟻、生活史、形態、有效性比。

Full Text: [PDF\(3.51 MB\)](#)

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

直角漂蜣 (*Onthophagus rectecornutus* Lansberge) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) 之生活史 與形態

林佳蓉、徐淨慧、黃文伯*

國立台南大學生態科學與技術學系 70005 台南市中西區樹林街二段 33 號

摘 要

糞金龜在生態系統中是扮演分解者的角色，能有效分解糞便並加速營養物質的循環，所以在畜牧業中可以利用糞金龜來對食糞性蠅類做生物防治。然而有關台灣糞金龜生活史的研究並不多，而本研究是在探討新化牧場中的優勢食糞物種 *Onthophagus rectecornutus* (直角漂蜣) 的個體形態及生活史。直角漂蜣的生活史：交尾後產卵期約 1.84 ± 0.60 天，卵期為 2.62 ± 0.65 天，一齡幼蟲平均發育日數 2.18 ± 0.43 天，二齡幼蟲平均發育日數 2.53 ± 0.69 天，三齡幼蟲平均發育日數 5.93 ± 0.98 天，蛹期約 12.58 ± 1.80 天，且 F1 世代的雌雄蟲之間的壽命長短有顯著差異。一對直角漂蜣所產的糞球當中，後代羽化數量越多，雄蟲出現的比率也越高。直角漂蜣野外兩性成蟲的體型大小與頭角長有顯著差異，F1 世代兩性成蟲則只有頭角長有顯著差異，且無論野外或 F1 世代的體型越大其頭角長越長。本研究建立了直角漂蜣的基本生物學資料，再對日後築巢模式與行為進行深入調查。

關鍵詞：糞金龜、直角漂蜣、生活史、形態、有效性比。

前 言

糞金龜在畜牧場 (pasture) 生態系中是扮演著分解者 (decomposer) 角色，能使動物糞便分解為有機質，加速營養物質的循環 (Hanski and Cambefort, 1991)，成為牧草、

雜草或野生植物的養分。新鮮的糞便是提供許多昆蟲用來繁殖後代和作為食物的重要資源，其中包括蠅類和糞金龜 (Ridsdill-Smith *et al.*, 1986)。當糞金龜和蠅類幼蟲利用相同的糞便時，會發生種間競爭，且蠅類幼蟲存活率會降低 (Bornemissza and Williams,

*論文聯繫人
Corresponding email: wenbehwang@mail.nutn.edu.tw

1970; Hughes *et al.*, 1978; Moon, 1980)。因為糞金龜成蟲採取快速築巢且供應食物給幼蟲之策略，使其成為糞便微棲地 (dung microhabitat) 的優勢者 (Hanski and Cambefort, 1991)，不僅能加速糞便分解，也減少像是牛流行熱 (bovine ephemeral fever) 等的疾病傳播 (Bornemissza and Williams, 1970; Standfast and Dyce, 1972; Bergstrom *et al.*, 1976; Ridsdill-Smith and Hayles, 1987; Ridsdill-Smith and Mathiessen, 1988; Tyndale-Biscoe and Vogt, 1991)。

糞金龜也是植物種子的次級傳播者 (secondary seed disperser)，植物種子被哺乳動物取食後經由消化道隨糞便排出，再經由糞金龜將其糞便中的植物種子帶入土壤中築巢，因此增加種子的存活率 (Shepherd and Chapman, 1998; Feer, 1999; Andresen, 1999, 2001; Andresen and Levey, 2004)；而推糞型 (ball-rollers) 的糞金龜可協助種子擴散 (Shepherd and Chapman, 1998; Andresen, 1999, 2001; Feer, 1999; Andresen and Feer, 2005)。因此，糞金龜在生態系中扮演著推動能量再循環及傳播種子的雙重角色。

糞金龜會將糞便埋進土壤中儲存，直接食用或製成育兒糞球 (brood balls)，糞球可提供幼蟲成長所需之營養來源及庇護。依據糞金龜處理糞便的方式，可將其分成推糞型 (rollers or telecoprid nesters)、地道型 (tunnelers or paracoprid nesters) 以及糞居型 (dweller or endocoprid nesters) 三種類型 (Peck and Forsyth, 1982; Doube, 1990; Hanski and Cambefort, 1991)；而 Hanski (1991) 將上述三型糞金龜利用糞便的順序與時間，分為 type I 與 type II 兩類同功群 (guild)，type I 是能快速利用新鮮糞便的推糞型及糞居型物種，type II 則是較晚利用糞便的

地道型及少數糞居型物種。而本研究物種直角漂蟻 (*Onthophagus rectecornutus* Lansberge) 則是屬於地道型糞金龜，Doube (1990) 則將地道型的糞金龜分成兩個功能群 (functional group)，第一群是快速埋糞便的地道型糞金龜，體型大多數屬於中、大型之糞金龜，而某些種類會製作育兒糞球，如 *Coprini* 之種類 (Doube, 1990; Joseph, 1998)；第二群是慢速埋糞便的地道型糞金龜，體型屬於中、小型，此類群的糞金龜會在地道內填滿糞便並於地道末端製作育兒糞團 (brood masses)，且在育兒糞團中產一顆卵，如 *Onthophagus* 屬 (Klemperer, 1981, 1982, 1983; Barkhouse and Ridsdill-Smith, 1986; Doube, 1990; Moczek, 1998; Sato, 1998; Moczek and Emlen, 1999; Emlen, 2000)。

目前台灣現有文獻中，關於糞金龜生活史方面之研究仍然有限，如 Huang (2001) 研究四種糞金龜對四種糞便的食糞選擇及其繁殖生態、Huang *et al.* (2002) 針對黑推糞金龜 (*Paragymnopleurus sinuatus* Oliver) 的採集及繁殖進行初步介紹、Lin (2003) 釐清福山試驗林中糞金龜扮演植物種子次級傳播者的角色、Liu (2007) 從生活周遭的環境著手調查都市中二種常見的糞金龜、Wang (2007) 探討象山市民森林公園遊客攜狗登山，狗排遺對糞金龜取食現象及族群之間的消長、Hwang (2007) 對南北台灣屍食性糞金龜的種類與生態進行調查，以及 Hsu (2008) 於墾丁國家公園社頂鄰近地區進行田野調查，共採集到 20 種糞金龜，並針對三種金龜子亞科的糞金龜生活史做探討，由於相關文獻皆以城市公園或自然環境為研究區域，較少關於畜牧場內糞金龜基礎生態調查之研究。

直角漂蟻 (*Onthophagus rectecornutus* Lansberge) 是 2011 年由徐淨慧在台灣新化



圖一 行政院農業委員會新化畜產試驗所內之牧場，於圖中黃色虛線範圍內進行採集。

Fig. 1. The Hsiuhua Ranch of the Livestock Research Institute, Council of Agriculture, Executive Yuan; specimens were collected from the area marked by the yellow line.

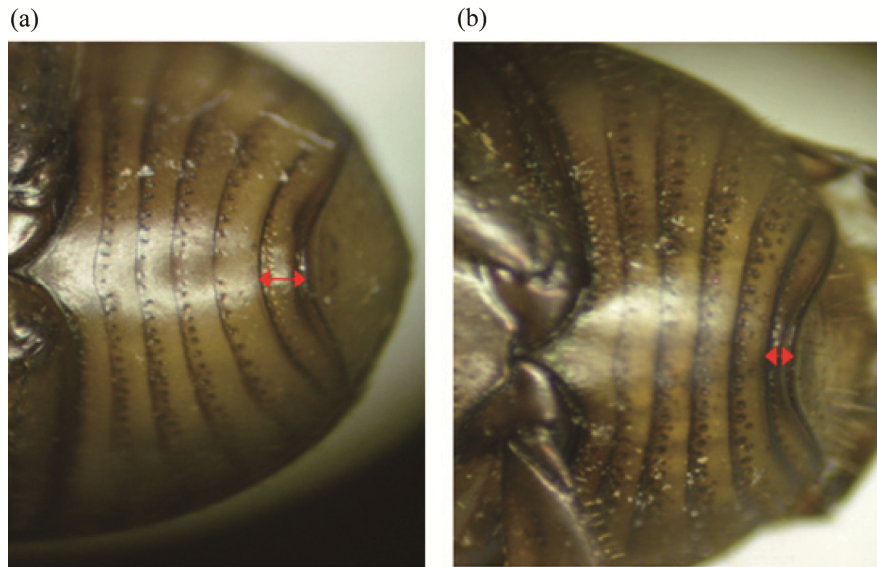
牧場發現的新紀錄種，而由 Masumoto *et al.* (2011) 鑑種及發表，屬於地道型糞金龜，模式產地在印尼爪哇與松巴哇島 (Sumbawa)，廣泛分布於南亞與東南亞地區，形態上具有地理變異。台灣族群其形態與大巽群島的族群 (The Greater Sunda Islands) 反較相似，推測直角溲蛭可能從這些島嶼當中意外引入台灣。直角溲蛭會利用牛糞、象糞等草食性哺乳動物的糞便 (Sabu *et al.*, 2006)，利用糞便的時間與順序屬於 Hanski (1991) 所敘述的 Type II，即利用排出時間較久的糞便 (see Sabu *et al.*, 2006)。形態方面，由於雌雄皆有頭角所以並無明顯的性別二型性 (sexual dimorphism)。而有關 *O. rectecornutus* 的生

物學資料相當少，僅如 Sabu *et al.* (2006) 利用象糞同功群的結構組成、Veenakumari and Veeresh (1996) 生殖行為。因此本研究將以南部新化牧場最為優勢的直角溲蛭 (*Onthophagus rectecornutus* Lansberge) 為研究對象，建立其幼蟲、成蟲的形態、生活史及 F1 世代成蟲壽命的資料。

研究方法

一、樣區

新化牧場隸屬於行政院農業委員會畜產試驗所，位於北緯 23.04°，東經 120.26° 的臺南市中部偏南的新化區，土地面積約 443



圖二 *Onthophagus rectecornutus* 成蟲個體雌雄辨識。雌蟲個體腹部第 6 節較寬，雄蟲則較窄。如圖 a 為雌蟲，圖 b 為雄蟲。

Fig. 2. The difference between male and female *Onthophagus rectecornutus*; the sixth segment of the abdomen is wider in females and narrower in males: (a) a female specimen; and (b) a male specimen.

ha，海拔約 31 m (圖一)。夏日平均溫度為 24.6°C，最高溫以 7、8 月之平均 31.8°C 最為炎熱，冬天以 1、2 月氣溫驟降最為明顯，平均約為 11.1°C 左右。其年平均雨量約為 1,500 mL，雨量集中於夏季。放牧地牛群種類為台灣黃牛 (*Bos taurus*) 及台灣水牛 (*Bubalus bubalis*)。

二、採集時間與取樣方式

在其他亞熱帶地區糞金龜族群的波動，於初春 4 月至 5 月間出現，而在梅雨季糞金龜族群數量會漸漸下降，至夏季 7~10 月間則會再一次小高峰的出現 (Kingston and Coe, 1977; Edwards, 1986, 1988; Doube *et al.*, 1991)，所以糞金龜大多會活動於潮濕的夏季期間，較少活動於乾旱的冬季。因此選擇 2010 年 4 至 10 月間在新化牧場中調查及捕捉直角漂蜣 (*Onthophagus rectecornutus* Lansberge)，

每個月於新化牧場隨機選取 15 坨新鮮的台灣黃牛糞便，僅採集 *O. rectecornutus* 個體，捕捉到的 *O. rectecornutus*，則裝入長 17 cm、寬 11.5 cm、高 8.5 cm 的塑膠盒帶回實驗室飼養。以腹板第 6 節來分辨雌、雄蟲 (圖二)，並將雌、雄蟲個體分開飼養避免交尾而影響雌蟲產卵實驗。捕捉到其他種的糞金龜也已經鑑定至種 (表一)。

三、飼育

將於新化牧場挖掘牛糞所蒐集到的 *O. rectecornutus* 成蟲個體帶回實驗室飼養。將野外成蟲雌雄分開飼養於長 17 cm、寬 11.5 cm、高 8.5 cm 的半透明塑膠飼育盒，內裝 3 cm 高的砂土，每隻個體單獨飼養，並每星期提供兩次足夠的牛糞做為食物，每次提供的牛糞量約 5 g，再將飼育盒放置 27°C (12L/12D) 的生長箱中。

表一 新化牧場之糞金龜名錄

Table 1. Catalogue of dung beetles in the Hsiuhua Ranch

Genus	Scientific name	Chinese name
<i>Aphodius</i> 蜉金龜屬	<i>Aphodius insularis</i> Petrovitz, 1961	島嶼蜉金龜
	<i>Aphodius marginellus</i> Fabricius, 1781	茶色蜉金龜
	<i>Aphodius sublimbatus</i> Motschulsky, 1860	黃帶蜉金龜
	<i>Aphodius postpilosus</i> Reitter, 1895	端毛蜉金龜
<i>Ataenius</i> 扁蜉金龜屬	<i>Ataenius picinus</i> Harold, 1867	八重山偽筒蜉金龜
<i>Catharsius</i> 蜣螂屬	<i>Catharsius molossus</i> Linnaeus, 1758	莫洛弭溷蜣
<i>Onthophagus</i> 喻蜣螂屬	<i>Onthophagus nagasawai</i> Matsumura, 1938	長澤氏溷蜣
	<i>Onthophagus recticornutus</i> Lansberg, 1883	直角溷蜣

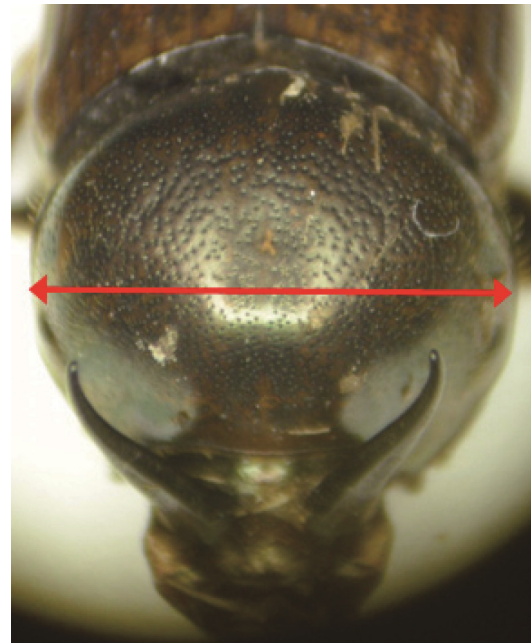
將從野外帶回飼養之成蟲個體，隨機選擇 30 對雌雄配對繁殖。為了避免野外個體尚未性熟，飼養 1 星期後再進行配對繁殖。於相同大小容器中給予成對糞金龜 100 g 的牛糞作為提供繁殖的資源，並置於 27°C (12L/12D) 的生長箱裡。配對後第三天，利用烤肉刷輕輕刷開砂土，挑出飼育盒中的糞團，再將挑出的糞團撥開確認是否有卵粒。之後將內有卵粒的育兒糞團移至長 10 cm、寬 6 cm、高 6 cm 的容器內，容器內鋪有 3 cm 的潮濕培養土，並記錄育兒糞團數目，接著則每 12 小時紀錄幼蟲數與發育齡期、化蛹至羽化所需的時間；成蟲與糞便則放回原配對的飼育盒內，再每隔兩天重複上續步驟確認有無糞團和卵粒。而放有育兒糞團之容器，同樣放置於 27°C (12L/12D) 的生長箱裡待孵化；在幼蟲形態測量上，待有育兒糞團開始，則每 12 小時紀錄幼蟲數，並且隨機選擇一隻幼蟲泡酒精，直到其化蛹為止，利用電子游標卡尺測量各齡期的頭寬，以確認其幼蟲的齡期數。

為瞭解 *O. recticornutus* 雌、雄蟲存活的時間長短，因此以生活史實驗中繁殖羽化後的 F1 成蟲個體來觀察。於相同容器與環境條件下，每星期餵食兩次約 5 g 的牛糞，每次餵食間隔 2~3 天，直到其死亡後，記錄其存活的天數。F1 成蟲死亡後，再測量每隻成蟲個體

的前胸背板寬度、頭角長與頭寬。

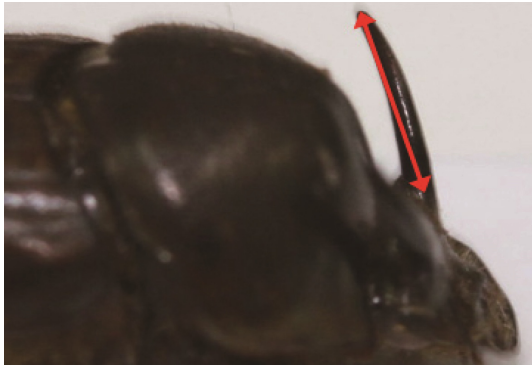
四、形質測量

利用電子游標卡尺測量前胸背板寬 (圖三) 及頭角長 (圖四)。糞金龜的頭角長是測量由頭



圖三 *Onthophagus recticornutus* 前胸背板寬度測量方式，以電子式游標卡尺測量。

Fig. 3. Procedure for measuring the pronotum width of *Onthophagus recticornutus* using a digital vernier caliper.



圖四 *Onthophagus rectecornutus* 頭角長測量方式，以電子式游標卡尺測量。

Fig. 4. Procedure for measuring the horn of *Onthophagus rectecornutus* using a digital vernier caliper.

植相接處的基部至角頂端之距離 (Hunt *et al.*, 1999; Moczek and Emlen, 1999)。為瞭解野外及實驗室繁殖的 F1 世代兩性形態的差異 (配對方式參見飼育)，統計比較野外以及 F1 世代兩性個體前胸背板寬度與頭角長之差異。以此探討成蟲體型大小與其壽命之間是否有關係，並比較 F1 世代兩性成蟲個體的壽命差異。

五、分析方法與軟體

資料分析均利用 SPSS 統計軟體進行分析，統計結果檢測均以 $p < 0.05$ 為顯著水準測試。以敘述性統計分析判別 *O. rectecornutus* 的幼蟲不同齡期外表型態的變化、幼蟲各階段生長天數以及成蟲壽命，均計算平均值及標準差。

利用簡單線性迴歸 (simple linear regression) 探討一個自變數與一個依變數之間的關係，判斷兩項連續變數之間是否有顯著相關，探討 *O. rectecornutus* 野外與後代兩性成蟲個體前胸背板寬、頭角長與頭寬之相關程度、後代羽化數量對性別比的影響、成蟲體型

大小與其壽命長短的相關程度。

計算兩個平均值之間是否有顯著差異則利用獨立樣本 t 檢定 (independent sample t -test)，探討 *O. rectecornutus* 野外與後代兩性成蟲個體的體型大小之差異、野外與後代雌、雄成蟲個體的頭角長以及前胸背板寬之差異、兩性成蟲的壽命長短。

結 果

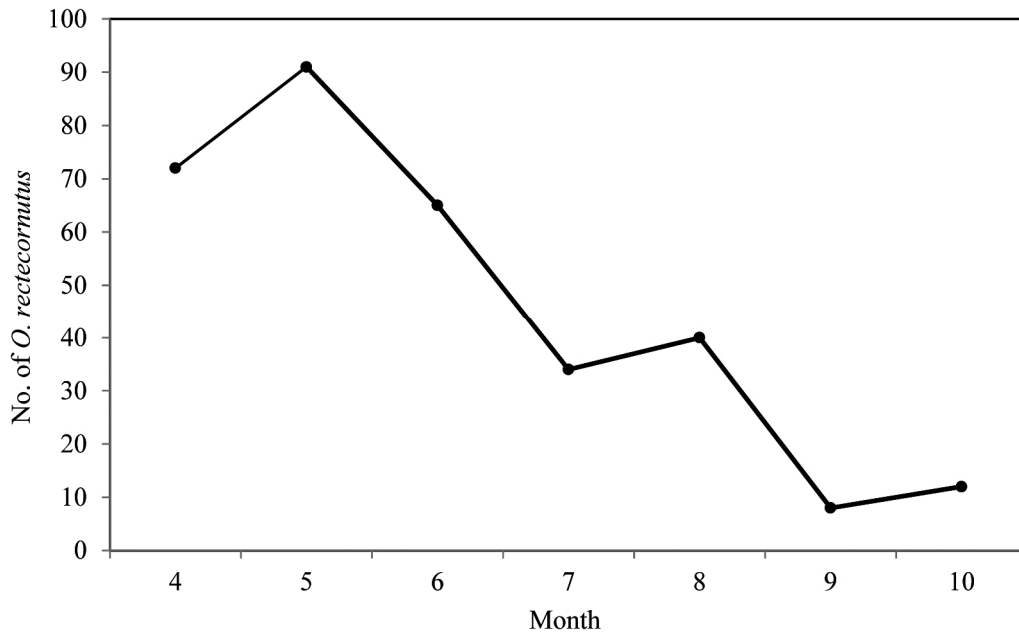
一、野外 *O. rectecornutus* 的活躍期

野外蟲源採集自新化牧場，於 2010 年 4 月至 10 月每月挖掘固定數量的黃牛糞便，7 個月份皆有捕獲 *Onthophagus rectecornutus* 個體，總計共 322 隻 (圖五)，其中 5 月為捕獲的高峰期。

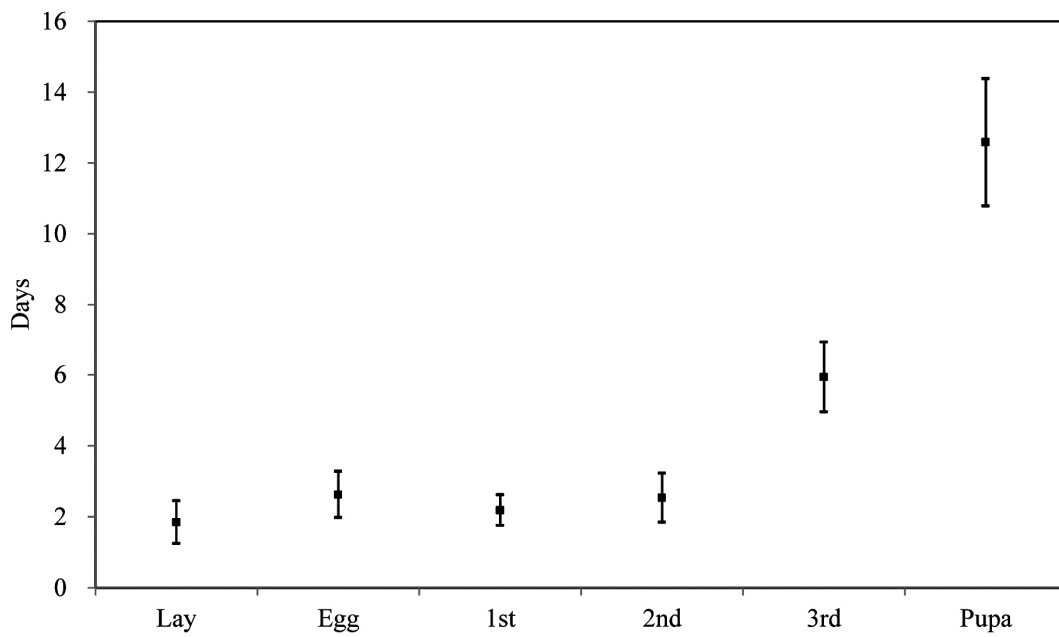
二、*O. rectecornutus* 各階段的發育時間與形態

成對的 *Onthophagus rectecornutus* 利用 100 g 的牛糞，平均可製作 4.24 ± 0.33 顆育兒糞團。從給予糞便至產卵所需時間為 1.84 ± 0.60 天；卵至孵化為一齡幼蟲約需 2.62 ± 0.65 天；一齡幼蟲成長至二齡幼蟲的時間約需 2.18 ± 0.43 天；二齡幼蟲成長至三齡幼蟲的時間約需 2.53 ± 0.69 天。*O. rectecornutus* 的三齡幼蟲為終齡幼蟲，終齡幼蟲成長至化蛹的時間約需 5.93 ± 0.98 天，而蛹期所需時間為 12.58 ± 1.80 天 (圖六， $n = 37$)。

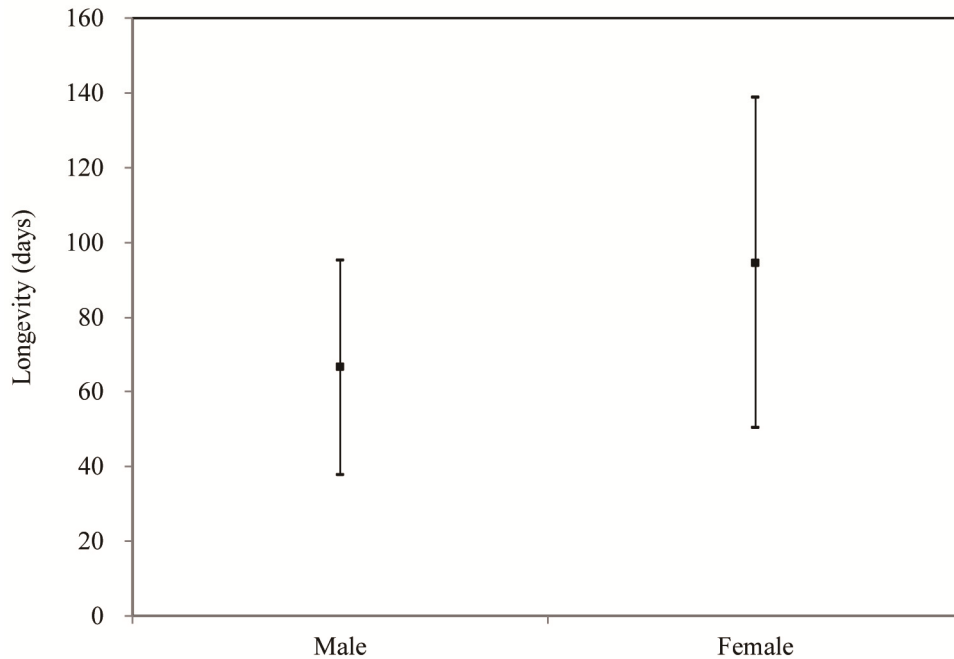
F1 世代成蟲羽化後開始計算壽命，於獨立飼養 27°C 的環境下，雄蟲壽命為 66.54 ± 28.77 天 ($n = 63$)；雌蟲壽命為 94.56 ± 44.24 天 ($n = 50$)。兩性壽命有顯著的差異 (independent sample t -test: $p < 0.05$ ；圖七)。但成蟲的體型大小對羽化後兩性壽命的長短並無顯著相關 (simple linear regression: male: $p = 0.195$, $n = 63$; female: $p = 0.811$,



圖五 2010年4至10月於新化牧場每個月採自15坵糞便所捕獲 *Onthophagus rectecornutus* 的個體數目。
 Fig. 5. Number of *Onthophagus rectecornutus* collected from 15 dung pats in Hsiuhua Ranch every month from April to October 2010.



圖六 *Onthophagus rectecornutus* 發育各階段所需時間 (n = 37)。
 Fig. 6. Development of *Onthophagus rectecornutus* at each stage (n = 37).



圖七 *Onthophagus rectecornutus* F1 世代雄蟲 (n = 63) 與雌蟲 (n = 50) 的壽命比較 (independent sample *t*-test: $p < 0.05$, mean \pm SE)。

Fig. 7. Comparison of longevity of F1 generation between male (n = 63) and female (n = 50) using independent samples *t*-test ($p < 0.05$; mean \pm SE).

n = 50)。

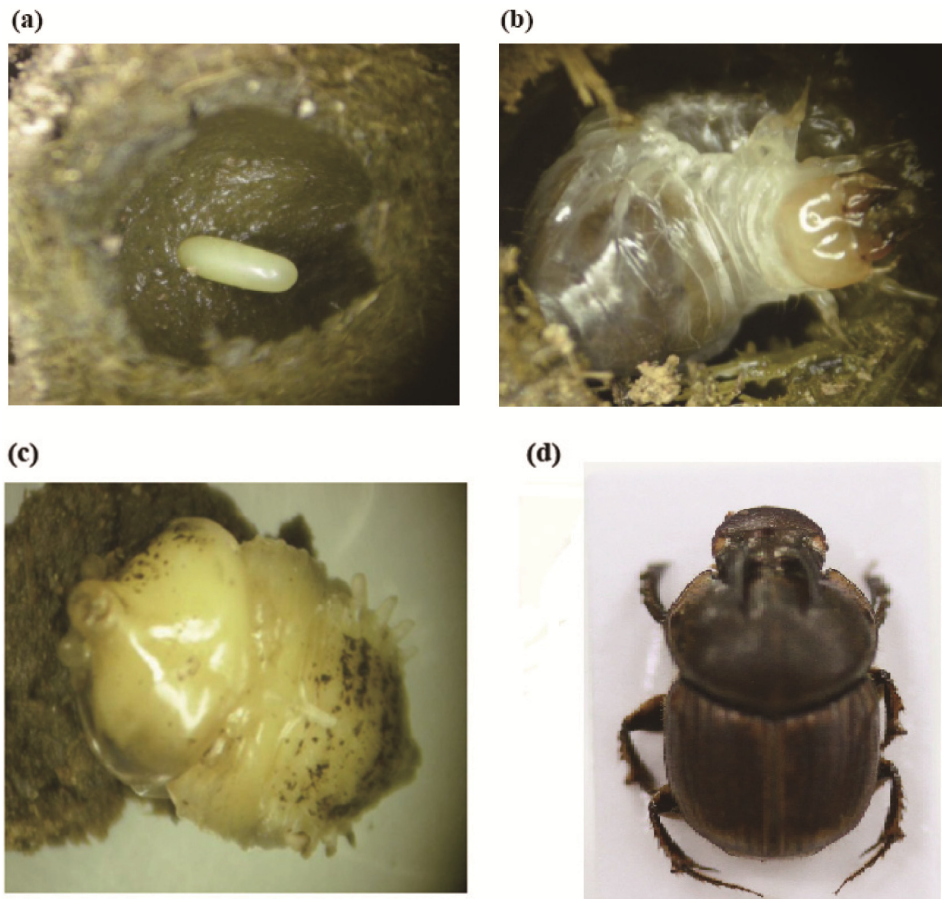
Onthophagus rectecornutus 的卵呈細長橢圓形的乳白色 (圖八 a)。三齡幼蟲體表光滑，背部中央彎拱呈一 V 字型；頭部具棕色硬殼，口器具有發達之大顎，下顎鬚 4 節 (圖八 b)；蛹呈奶油色，口器及觸鬚片狀不分節 (圖八 c)；成蟲體色由棕至棕黑色，頭部圓扁，兩性皆具角，背部表面有光澤感，翅鞘上有條溝，足部脛節具有齒突，前足較為粗大以利挖掘，中足及後足較細，後足脛節端部具棘刺 (圖八 d)。

Onthophagus rectecornutus 幼蟲成長階段依照其幼蟲頭寬大小呈現三個齡期，一齡幼蟲的頭寬為 1.10 ± 0.50 mm (n = 30)；二齡幼蟲的頭寬為 1.60 ± 0.10 mm (n = 30)；三齡

(終齡) 幼蟲的頭寬為 1.93 ± 0.06 mm (n = 30) (one-way ANOVA: $p < 0.001$, n = 90) (圖九)。

三、子代數量與性別比之間的關係

為瞭解一對親蟲所製作的糞球數量是否會影響後代性別比例，本研究統計每窩羽化成蟲總數與性別比例 (雄蟲數量對雌蟲數量的比值) 之間的關係，結果顯示每窩羽化的成蟲數量與性別比例之間呈現正相關 (simple linear regression: $r^2 = 0.22$, $p < 0.05$, n = 37)，亦即當單窩子代數量越高，性別比越偏向雄性 (圖十)。



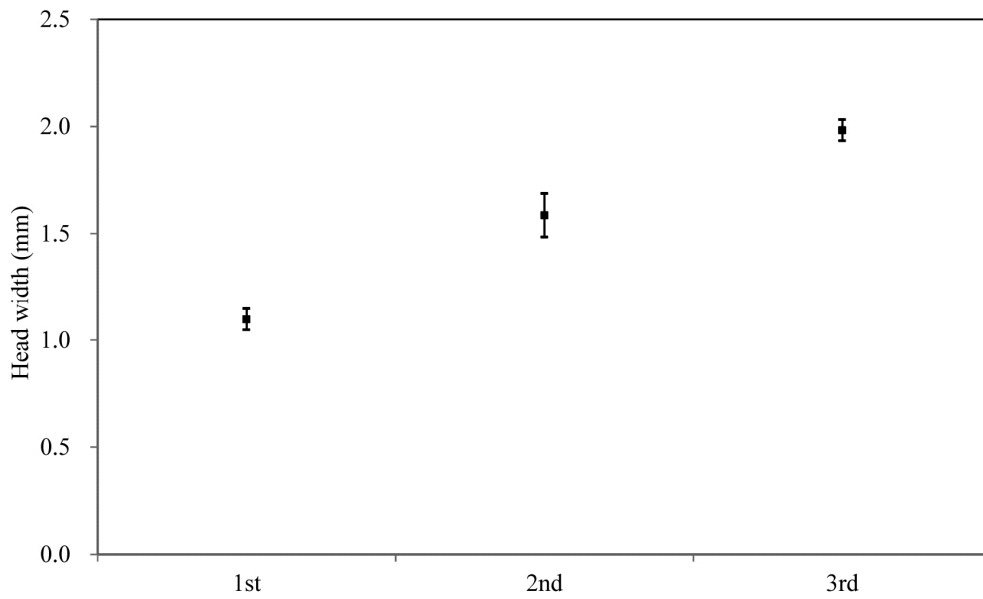
圖八 *Onthophagus rectecornutus* 之生活史各階段的形態 (a: 卵, b: 三齡幼蟲, c: 蛹, d: 成蟲)。
 Fig. 8. Morphology of *Onthophagus rectecornutus* at each life cycle stage: (a) egg, (b) larva, (c) pupa, (d) adult.

四、兩性成蟲的形態差異

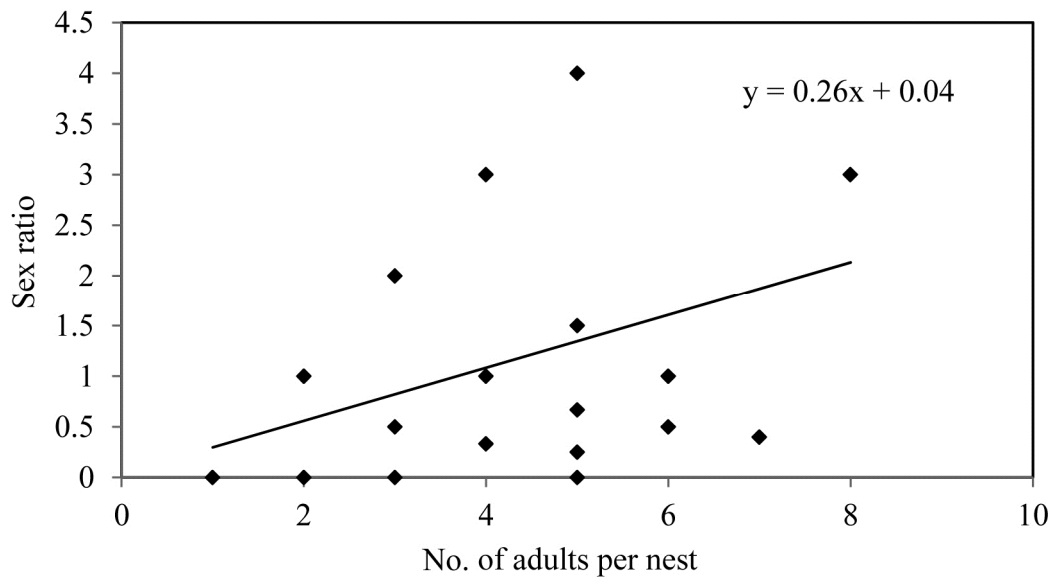
野外雄蟲的前胸背板寬度為 4.41 ± 0.40 mm ($n = 210$)，雌蟲為 4.49 ± 0.34 mm ($n = 216$)，兩者有顯著差異 (independent sample t -test: $p < 0.05$)。雄蟲頭角長為 1.95 ± 0.83 mm ($n = 210$)，雌蟲頭角長為 1.79 ± 0.63 mm ($n = 216$)，兩性頭角長亦有顯著性差異 (independent sample t -test: $p < 0.001$)。兩性成蟲頭角長與前胸背板寬度皆呈現顯著正相關 (simple linear regression: male: $r^2 = 0.827$, $p < 0.001$, $n = 210$; female: $r^2 =$

0.676 , $p < 0.001$, $n = 216$)，兩性體型越大，其頭角長也越長 (圖十一)，並非如 Emlen (1994) 研究的 *Onthophagus acuminatus* 之雄性呈現形態二型性。

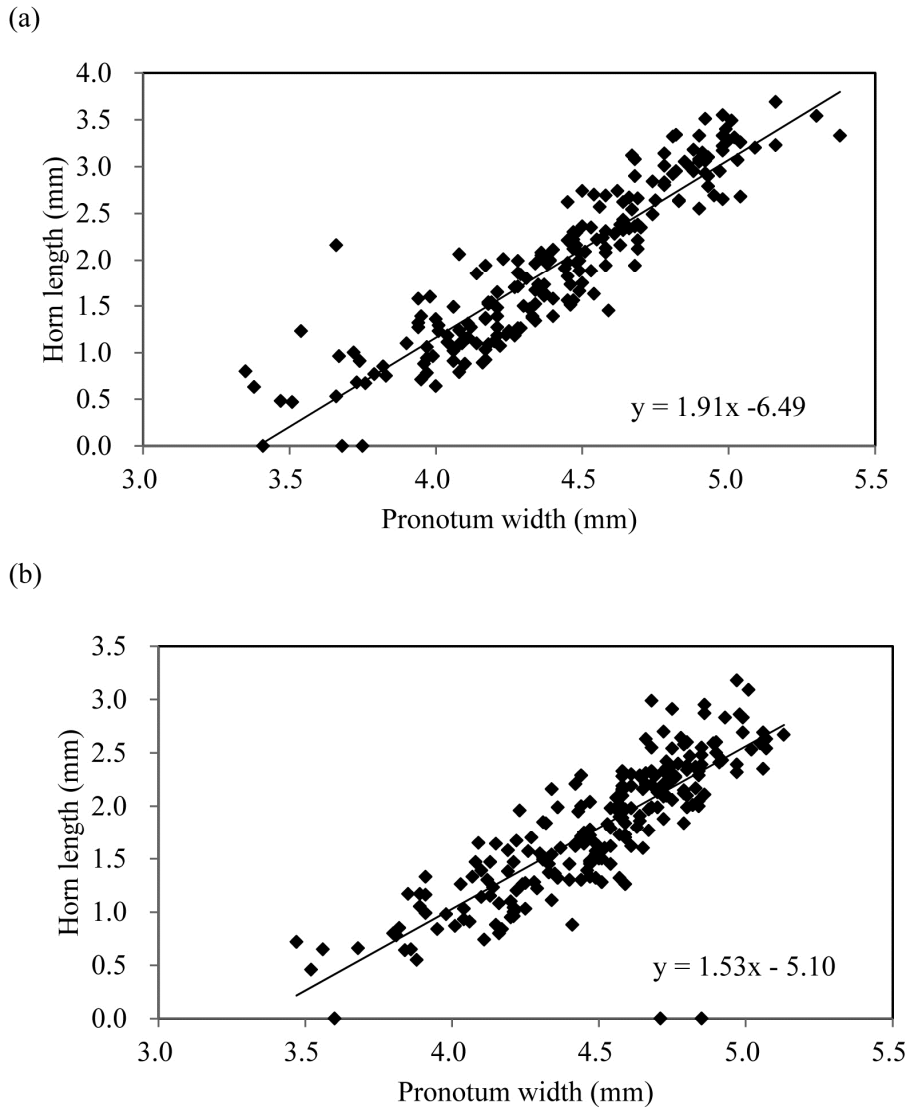
實驗室繁殖的 F1 世代，雄蟲的前胸背板寬度為 4.63 ± 0.03 mm ($n = 173$)，雌蟲的前胸背板寬度為 4.61 ± 0.02 mm ($n = 144$)，兩性之間並無顯著的體型大小差異 (independent sample t -test: $p = 0.548$)。而 F1 世代雄蟲頭角長為 2.70 ± 0.05 mm ($n = 173$)，雌蟲頭角長為 2.32 ± 0.03 mm ($n =$



圖九 *Onthophagus rectecornutus* 各齡期幼蟲的頭寬 (mean \pm SE, n = 30)。
 Fig. 9. Head width of the *Onthophagus rectecornutus* (mean \pm SE, n = 30) in each instar larva stage.



圖十 *Onthophagus rectecornutus* 每窩羽化成蟲數量與性別比例之關係 (雄蟲數量/雌蟲數量) (simple linear regression: $r^2 = 0.22$, $p < 0.05$, n = 37)。
 Fig. 10. The relationship between the number of adults that emerge from a nest and the ratio of males to females using to simple linear regression ($r^2 = 0.22$, $p < 0.05$, n = 37).



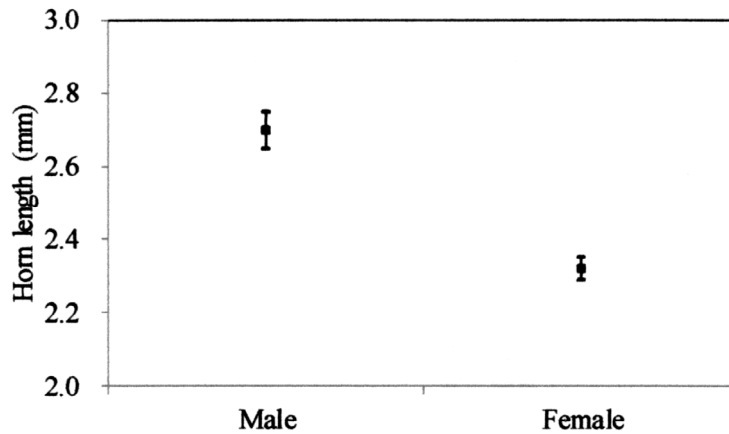
圖十一 *Onthophagus recticornutus* 野外成蟲頭角長大小與前胸背板寬度的關係 (simple linear regression : a: male, $r^2 = 0.827$, $p < 0.001$, $n = 210$; b: female, $r^2 = 0.676$, $p < 0.001$, $n = 216$)。

Fig. 11. The relationship between horn size and pronotum width for adult *Onthophagus recticornutus* found in the wild according to simple linear regression: (a) male: $r^2 = 0.827$, $p < 0.001$, $n = 210$; and (b) female: $r^2 = 0.676$, $p < 0.001$, $n = 216$.

144) F1 世代兩性頭角長與野外個體相同仍存有顯著性差異 (independent sample *t*-test: $p < 0.001$; 圖十二)。

結果顯示 *Onthophagus recticornutus*

F1 世代兩性成蟲頭角長與體型大小的相關性，亦呈現顯著正相關 (simple linear regression: male: $r^2 = 0.742$, $p < 0.001$, $n = 173$; female: $r^2 = 0.416$, $p < 0.001$, $n =$



圖十二 *Onthophagus rectecornutus* F1 世代雄蟲與雌蟲的頭角長比較 (independent sample *t*-test: $p < 0.001$, mean \pm SE; male: $n = 173$, female: $n = 144$)。

Fig. 12. Comparison of the horn length between male and female of F1 generation of *Onthophagus rectecornutus* using an independent samples *t*-test ($p < 0.001$, mean \pm SE; male: $n = 173$; female: $n = 144$).

144)，成蟲體型越大其頭角長也越長（圖十三）。

比較野外 (field) 個體與實驗室繁殖 F1 世代的形態，兩性前胸背板 (independent sample *t*-test: $p < 0.001$; male: field = 4.41 ± 0.40 mm, $n = 210$; F1 = 4.63 ± 0.03 mm, $n = 173$ and female: field = 4.49 ± 0.34 mm, $n = 216$; F1 = 4.61 ± 0.02 mm, $n = 144$) 與頭角長 (independent sample *t*-test: $p < 0.001$; male: field = 1.95 ± 0.83 mm, $n = 210$; F1 = 2.70 ± 0.05 mm, $n = 173$ and female: field = 1.79 ± 0.63 mm, $n = 216$; F1 = 2.32 ± 0.03 mm, $n = 144$) 皆呈現顯著性的差異。

討 論

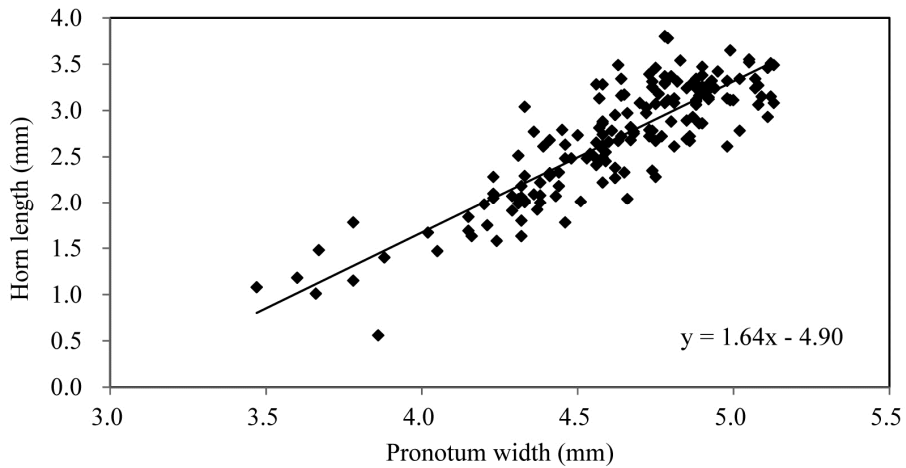
一、生活史各階段的發育記錄

Blume (1975) 研究指出 *Onthophagus gazella* 於 29°C 室溫下，從卵發育至成蟲平均

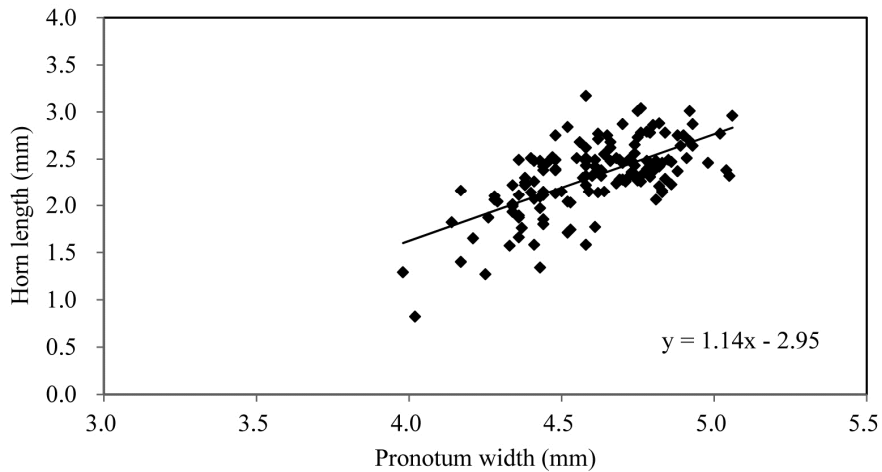
約需 29.8 天。Dadour and Cook (1996) 研究 *Onthophagus binodis* 指出其飼養在 30°C 時，生活史約為 40 天的時間。Hunt *et al.* (1999) 研究指出 *Onthophagus taurus* 於 25°C 環境下，卵孵化為幼蟲通常需約 2~3 天。幼蟲在育兒糞團中生長期約 30 天後會化蛹，化蛹後約 2~3 天即羽化為成蟲。Gonzalez-Vainer and Morelli (1999) 研究發現 *O. hirculus* 於 22°C 的溫度下，從卵至成蟲之平均時間為 44 天，而雌蟲壽命為 74.3 ± 10.28 天。

台灣往昔糞金龜研究中，Liu (2007) 進行台灣常見之三瘤糞金龜 (*O. trituber*) 與紅斑糞金龜 (*O. proletarius*) 的生殖行為觀察發現，於平均溫度為 27.68°C 之環境下，卵經過 3~4 天會孵化為幼蟲，幼蟲期為 2~3 週，而蛹經過 5~7 天後會變為成蟲。Hsu (2008) 針對墾丁國家公園社頂鄰近地區的悍獨駝濼蜣 (*O. viduus*) 與恆春司氏濼蜣 (*O. kuraruanus*) 的生活史進行研究發現，飼養於

(a)



(b)



圖十三 *Onthophagus recticornutus* F1 世代的成蟲前胸背板寬度與頭角長大小的關係 (simple linear regression: a: male, $r^2 = 0.742$, $p < 0.001$, $n = 173$; b: female, $r^2 = 0.416$, $p < 0.001$, $n = 144$)。

Fig. 13. The relationship between horn size and pronotum width in F1 generation adult *Onthophagus recticornutus* according to simple linear regression: (a) male: $r^2 = 0.742$, $p < 0.001$, $n = 173$; and (b) female: $r^2 = 0.416$, $p < 0.001$, $n = 144$.

30°C 的環境溫度下幼蟲的生長期約為 4~6 星期，成蟲壽命約為 1~6 個月。

在 2010 年 4 至 10 月於新化牧場所記錄的溫度平均為 $28.55 \pm 0.58^\circ\text{C}$ ，所以本實驗於

27°C 的室溫環境下進行實驗。*Onthophagus recticornutus* 的成蟲約於 3 天內能夠完成築巢繁殖。*Onthophagus recticornutus* 從卵發育至成蟲所需時間約 32.8 天，卵經過約 2~4

表二 *Onthophagus* 屬糞金龜的生活週期
Table 2. The life history of *Onthophagus* dung beetles

Species	Body size (mm)	Temp. (°C)	Duration of development (days)	Literature
<i>O. gazelle</i>	10-13 mm	29°C	29.8 days	Blume and Aga, 1975
<i>O. binodis</i>	8-10 mm	30°C	40 days	Dadour and Cook, 1996
<i>O. taurus</i>	10 mm	25°C	36 days	Hunt <i>et al.</i> , 1999
<i>O. hirculus</i>	4-6.4 mm	22°C	44 days	Gonzalez-Vainer and Morelli, 1999
<i>O. trituber</i>	5-8 mm	27.68°C	35 days	Liu, 2007
<i>O. proletarius</i>	5-7 mm	27.68°C	35 days	Liu, 2007
<i>O. viduus</i>	5-9 mm	30°C	4~6 weeks	Hsu, 2008
<i>O. kuraruanus</i>	8-9 mm	30°C	5~6 weeks	Hsu, 2008

天可孵化成一齡幼蟲，一齡幼蟲至第三齡幼蟲各齡期發育的時間分別為 2~3 天、2~4 天及 4~7 天。在幼蟲期間如果育兒糞團有裂縫，幼蟲會立刻用肛門的排出的糞便塗抹糞團的內壁，終齡（三齡）幼蟲會以自己的排遺做一個橢圓形的蛹室並化蛹，蛹再經過 10~15 天羽化為成蟲。本實驗的研究結果與同屬的 *O. trituber* 與 *O. proletarius* 的成蟲相似，約在 27.68°C 的環境下，同樣於 3 天內完成所有築巢繁殖，生活史（卵至成蟲）約需 35 天，幼蟲期為 2~3 週，蛹經過 9~13 天羽化 (Liu, 2007)；*O. viduus* 的成蟲在 30°C 的環境下生活史約 4~6 週，其卵的發育約需 3~4 天，幼蟲期約 3~4 週，蛹期約 11 天 (Hsu, 2008)；而另一種 *O. kuraruanus* 的成蟲生活史約 5~6 週，卵的發育期為 4~5 天，幼蟲期約為 4~5 週，蛹期則約為 13 天 (Hsu, 2008)；Hunt *et al.* (1999) 研究指出 *O. taurus* 於 25°C 環境下成蟲交配完後，雌蟲會將卵產於育兒糞團的卵室中，卵通常在 2~3 天後孵化為幼蟲。幼蟲在育兒糞團中約 30 天後會利用自己的排遺製作蛹室並化蛹，化蛹後約 2~3 天即羽化為成蟲。另外，Blume and Aga (1975) 研究指出，*Onthophagus* 屬的三齡幼蟲的發育期大約 7 天，此結果與本研究三齡幼蟲的發育時

間相似 (表二)。

二、成蟲壽命

在 27°C 的環境且食物供給相同的情況下，*O. recticornutus* 的 F1 世代雄性成蟲平均壽命約為 67 天，雌性成蟲平均壽命約為 95 天，顯示雌蟲的壽命顯著長於雄性；而從每窩羽化的成蟲數量與性別比例之間呈正相關，顯示單窩後代數越多，雄性數量即較雌性多，雌雄蟲性別比例偏向雄性，即為雄蟲數量多壽命短、雌蟲數量少壽命長，且假設兩性性熟時間一致，則推測操作性性別比 (operational sex ratio) 可能仍是 1:1。有些物種會利用其他的方法來使其操作性性別比為 1:1，如 Metcalf (1980) 研究 *Polistes metricus* 中發現，此種黃蜂雄性體型大於雌性，雌雄性別比就偏向雄性，但是對於雌雄的投資仍為 1:1。*Onthophagus recticornutus* 沒有明顯的雌雄二型性，所以雄蟲在競爭方面應不激烈，加上野外雄蟲體型比雌蟲小，以及雄蟲壽命較短、數量較多，而雌蟲壽命較長、數量較少，操作性性別比仍可能是 1:1。

過去的研究中指出，雄性會花費較多的能量在求偶 (Cordts and Partridge, 1996; Kotiaho, 2000)、交配 (Kotiaho and Simmons,

2003)、睪丸 (Simmons and Emlen, 2008)、外生殖器 (Moczek and Nijhout, 2004; Parzer and Moczek, 2008)、免疫系統 (Cotter *et al.*, 2008) 及與其他雄性競爭上 (Gaskin *et al.*, 2002), 而這些行為能量的花費也都會影響並降低雄性的壽命 (Simmons and Kotiaho, 2007)。而雌性壽命的減少則會因為雄性的求偶 (Partridge and Fowler, 1990)、交配 (Fowler and Partridge, 1989; Chapman *et al.*, 1995)、生殖 (Dean, 1981; Partridge *et al.*, 1987) 或是撫育後代 (Hunt *et al.*, 2002) 所需的能量而有影響。而從同屬的 *O. taurus* 的研究發現, 未交配過的雌蟲個體壽命會較長於交配過的雌蟲, 可能是因為交配行為所消耗的能量直接影響壽命, 或因交配後雌蟲需消耗更多的能量來提高生殖力和撫育後代的能力 (Hunt *et al.*, 2002)。

三、野外個體與實驗室子代成蟲形態差異

於實驗室繁殖的 *O. recticornutus* 兩性個體的體型大小並無顯著差異。不過, 繁殖的 F1 世代與野外捕捉個體一致, 無論是雄蟲或雌蟲, 體型大小與頭角長及頭寬兩者呈現顯著的正相關, 且頭角長呈現連續性的表現。但是, 由實驗室繁殖出來的 *O. recticornutus* 兩性成蟲個體, 在體型大小與頭角長皆顯著地大於野外的兩性成蟲個體。推測因實驗室的環境條件是穩定的, 沒有其他像是食蟲虻 (Asilidae) 及獵蝽 (Reduviidae) 的掠食者 (Chen, 2002) 或是同樣利用糞便的昆蟲來競爭食物資源, 加上野外的糞便會因太陽的照射, 更加速糞便的水分散失與乾燥 (Larsen and Forsyth, 2005), 也會使得糞金龜沒有新鮮的食物資源可利用, 因此實驗室內繁殖出的 *O. recticornutus* 兩性個體體型會較大於野外的個體。另外, 對於糞金龜的幼蟲而言, 最具威

脅性的是乾燥的問題 (Hsu, 2008)。在野外的環境下, 乾燥的空氣一旦進入育兒糞球, 育兒糞球變乾燥使得幼蟲無法取食進而餓死; 有些蜂類, 尤其是土蜂科 (Scoliidae) 的幼蟲會寄生在糞金龜的幼蟲身上, 會吸食糞金龜幼蟲體內的汁液, 導致糞金龜幼蟲的死亡 (Chen, 2002); 而在實驗室穩定且無其他競爭者的環境條件下, 實驗室繁殖出的幼蟲, 不會因食物資源的缺乏導致發育不良或中斷, 進而影響到其成蟲的體型大小。

四、實驗室子代成蟲兩性形態差異

在許多同屬的研究中, 大部分的種類會有性別二型性 (sexual dimorphism), 即雄蟲頭部或前胸背板有角, 雌蟲則無角; 且雄蟲依據體型的大小有形態二型性, 體型較大的雄蟲有長角, 體型較小的雄蟲則短角或無角 (Lee and Peng, 1981; Cook, 1987; Eberhard and Gutierrez, 1991; Emlen, 1996, 1997; Moczek, 1996, 1998; Hunt and Simmons, 1998; Hunt *et al.*, 1999; Moczek and Emlen, 1999; Huang, 2001; Liu, 2007)。Emlen (1994) 與 Hunt and Simmons (1997) 研究指出, 雄蟲頭角的發育是不連續的, 而是呈現 S 形的曲線, 當體型大於某個閾值 (switch point) 會具有長頭角; 小於閾值則短頭角或無頭角。糞金龜雄蟲頭角的功能主要是在競爭與雌蟲交尾時, 雄蟲之間的打鬥 (Moczek and Emlen, 2000)。Onthophagus 屬的雄蟲因頭角的形態二型性會採取不同的生殖策略, 長頭角的雄性會有守衛 (guarding) 甬道的行為 (Eberhard, 1982; Cook, 1990; Emlen, 1994, 1997; Moczek, 1996; Hunt *et al.*, 1999; Moczek and Emlen, 1999, 2000), 守在地道入口; 短頭角或無頭角的雄性會挖掘新的地道連接其他有雄性守衛的地

道，趁守衛者不注意時與雌性進行交配。

本物種 *O. rectecornutus* 的雌性成蟲很特別，也具有頭角，但頭角長比雄性短（圖十二），而雌性頭長角能利於繁殖後代 (Rosenqvist, 1990; Berglund *et al.*, 1997)，也可增加後代的質量 (Weiss *et al.*, 2009) 及撫育後代 (Watson and Simmons, 2010)。Simmons and Emlen (2008) 研究 *O. sagittarius* 指出雌蟲體型大小與頭角的大小是可以預期雌蟲的生殖能力、壽命及親養照顧。從其研究發現 *O. sagittarius* 雌蟲體型的大小和頭角長呈現正相關；而體型較大的雌蟲具有較高的繁殖力，能夠提供後代較多的糞便量，投入更多的親代照顧。Liu (2007) 研究台灣 *O. trituber* 與 *O. proletarius* 生殖生態結果顯示，二種糞金龜育兒糞團的重量與雌蟲的體型成正比，亦即體型較大的雌蟲可製作較重的育兒糞團 (Hunt and Simmons, 1997, 2000; Moczek, 1998; Moczek and Emlen, 1999)，而本實驗 *O. rectecornutus* 沒有做雌蟲體型大小與其糞球大小之關係的實驗，或許未來可以往這部份進行深入探討。然而 *O. rectecornutus* 是兩性成蟲個體皆有頭角，且無論是雄蟲或雌蟲的體型大小與頭角長的發育皆無呈現 S 形曲線，而是屬於正相關的線性關係，表示體型較大的個體，其頭角長越長，經實驗室觀察推測 *O. rectecornutus* 可能是因為兩性在生殖行為的分工上沒有像其他物種一樣的明確，而是採取共同合作的情況，例如共同防衛、搬運糞便或一起製作育兒糞團等，不是依照頭角長的大小來分工，所以雌雄蟲在頭角的特徵上沒有明顯分化出來。但是 *O. rectecornutus* 的兩性成蟲形態與其生殖行為，仍需要再仔細研究是否有差異性。

本研究提供了地道型 *O. rectecornutus* 成蟲及幼蟲的形態、生活史、成蟲壽命等基本資

料，讓我們此物種有了基本的認識，而其挖掘地道的行為在初步觀察中，發現雌雄蟲對於挖掘地道與繁殖有合作的情況發生，可針對其地道結構與合作繁殖的方式做更進一步研究。

引用文獻

- Andresen E.** 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. 31: 145-158.
- Andresen E.** 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *J Trop Ecol* 17: 61-78.
- Andresen E, Levey DJ.** 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139: 45-54.
- Andresen E, Feer F.** 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. pp 331-349. In: Forget PM, Lambert JE, Hulme PE, Vander-Wall SB (eds). *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI International, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- Barkhouse J, Ridsdill-Smith TJ.** 1986. Effect of soil moisture on brood ball production by *Onthophagus binodis* Thunberg and *Euoniticellus*

- intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeinae). Aust J Entomol 25: 75-78.
- Berglund A, Rosenqvist G, Bernet P.** 1997. Ornamentation predicts reproductive success in female pipefish. Behav Ecol Sociobiol 40: 145-150.
- Bergstrom BC, Maki RL, Werner BA.** 1976. Small dung beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostongylid eggs in sheep and cattle feces. Proc Helm Soc Wash 43: 171-174.
- Blume RR, Aga A.** 1975. *Onthophagus gazella*: mass rearing and laboratory biology. Environ Entomol 4: 735-736.
- Bornemissza GF, Williams CH.** 1970. An effect of dung beetle activity on plant yield. Pedobiologia 10: 1-7.
- Chapman T, Liddle LF, Kalb JM, Wolfner MF, Partridge L.** 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. Nature 373: 241-244.
- Chen KM.** 2002. An introduction to *Scarabaeinae* of the world. Taipei: Owl Publishing house. 304 pp. (in Chinese)
- Cook DF.** 1987. Sexual selection in dung beetles. I. a multivariate study of the morphological variation in two species of *Onthophagus* (Scarabaeidae: Onthophagini). Aust J Zoo 35: 123-132.
- Cook DF.** 1990. Differences in courtship, mating and postcopulatory behavior between male morphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera: Scarabaeidae). Anim Behav 40: 428-436.
- Cordts R, Partridge L.** 1996. Courtship reduces longevity of male *Drosophila melanogaster*. Anim Behav 52: 269-278.
- Cotter SC, Myatt JP, Benskin CMH, Wilson K.** 2008. Selection for cuticular melanism reveals immune function and life-history trade-offs in *Spodoptera littoralis*. J Evol Biol 21: 1744-1754.
- Dadour IR, Cook DF.** 1996. Survival and reproduction in the scarabaeine dung beetle *Onthophagus binodis* (Coleoptera: Scarabaeidae) on dung produced by cattle on grain diets in feedlots. Environ Entomol 25: 1026-1031.
- Dean JM.** 1981. The relationship between lifespan and reproduction in the grasshopper *Melanoplus*. Oecologia 48: 385-388.
- Doube BM.** 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. Ecol Entomol 15: 371-383.
- Doube BM, Macqueen A, Ridsdill-Smith TJ, Weir TA.** 1991. Native and introduced dung beetles in Australia. pp 225-278. In: Hanski I, Cambefort Y (eds). Dung Beetle Ecology. Princeton University Press.
- Eberhard WG.** 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. Am Nat 119: 420-426.

- Eberhard WG, Gutierrez EE.** 1991. Male dimorphisms in beetles and earwigs and the question of developmental constraints. *Evolution* 45: 18-28.
- Edwards PB.** 1986. Phenology and field biology of the dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern Africa. *Bull Entomol Res* 76: 433-446.
- Edwards PB.** 1988. Field ecology of a brood-caring dung beetle *Kheper nigroaeneus*-habitat predictability and life history strategy. *Oecologia* 75: 527-534.
- Emlen DJ.** 1994. Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 256: 131-136.
- Emlen DJ.** 1996. Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 50: 1219-1230.
- Emlen DJ.** 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behav Ecol Sociobiol* 41: 335-341.
- Emlen DJ.** 2000. Integrating development with evolution: a case study with beetle horns. *Bioscience* 50: 403-418.
- Feer F.** 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J Trop Ecol* 15: 129-142.
- Fowler K, Partridge L.** 1989. A cost of mating in female fruitflies. *Nature* 338: 760-761.
- Gaskin T, Futerman P, Chapman T.** 2002. Increased density and male-male interactions reduce male longevity in the medfly, *Ceratitis capitata*. *Anim Behav* 63: 121-129.
- Gonzalez-Vainer P, Morelli E.** 1999. Phenology and biology of the dung beetle *Onthophagus hirculus* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae). *Coleopt Bull* 53: 303-309.
- Hanski I, Cambefort Y.** 1991. Dung beetle ecology. New Jersey, USA: Princeton University press. 481 pp.
- Hsu PK.** 2008. The field research of dung beetles (Scarabaeinae) in the Kenting National Park Shedding area [thesis]. Taipei: National Taipei University of Education. 61 pp. (in Chinese)
- Huang MS.** 2001. Dung selection and breeding ecology of four species of dung beetles [thesis]. Kaohsiung: National Kaohsiung Normal University. 64 pp. (in Chinese)
- Huang MS, Shieh BS, Liang SH.** 2001. Food selection and reproductive success of three *Onthophagus* species (Coleoptera: Scarabaeidae) on four kinds of dung. *Formos Entomol* 21: 339-352. (in Chinese)
- Huang MS, Shieh BS, Liang SH.** 2002. *Paragymnopleurus sinuatis* Oliver. *Nat Conserv Quart* 37: 27-29. (in

- Chinese)
- Hwang W.** 2007. Species and ecology of necrophagous dung beetles in southern and northern Taiwan. *Forestry Res News* 14(2): 41-44. (in Chinese)
- Hughes RD, Tyndale-Biscoe M, Walker J.** 1978. Effects of introduced dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the breeding and abundance of the Australian bushfly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *Bull Entomol Res* 68: 361-372.
- Hunt J, Simmons LW.** 1997. Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signalling hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol* 41: 109-114.
- Hunt J, Simmons LW.** 1998. Patterns of parental provisioning covary with male morphology in a horned beetle (*Onthophagus taurus*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behav Ecol Sociobiol* 42: 447-451.
- Hunt J, Kotiaho JS, Tomkins JL.** 1999. Dung pad residence time covaries with male morphology in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Ecol Entomol* 24: 174-180.
- Hunt J, Simmons LW, Kotiaho JS.** 2002. A cost of maternal care in the dung beetle *Onthophagus taurus*? *J Evol Biol* 15: 57-64.
- Joseph KJ.** 1998. Biology and breeding behaviour of the elephant dung beetle, *Heliocopris dominus* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomon* 23: 325-329.
- Kingston TJ, Coe M.** 1977. The biology of a giant dung-beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *J Zool (Lond)* 181: 243-263.
- Klemperer HG.** 1981. Nest construction and larval behaviour of *Bubas bison* (L.) and *Bubas bubalus* (O1.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecol Entomol* 6: 23-33.
- Klemperer HG.** 1982. Parental behaviour in *Copris lunaris* (Coleoptera, Scarabaeidae): care and defence of brood balls and nest. *Ecol Entomol* 7: 155-167.
- Klemperer HG.** 1983. The evolution of parental behaviour in Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae): an experimental approach. *Ecol Entomol* 8: 49-59.
- Kotiaho JS.** 2000. Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behav Ecol Sociobiol* 48: 188-194.
- Kotiaho JS, Simmons LW.** 2003. Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. *J Insect Physiol* 49: 817-822.
- Larsen TH, Forsyth A.** 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 37: 322-325.
- Lee JM, Peng YS.** 1981. Influence of adult

- size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. *Environ Entomol* 10: 626-630.
- Lin YL.** 2003. Effects of dung beetles on seed dispersed by Formosan Macaques (*Macaca cyclopis*) at Fushan [thesis]. Taipei: National Taiwan University. 48 pp. (in Chinese)
- Liu SC.** 2007. Male dimorphism and breeding ecology of *Onthophagus trituber* Wiedeman and *Onthophagus proletarius* Harold [thesis]. Taichung: National Chung-Hsing University. 82 pp. (in Chinese)
- Masumoto K, Ochi T, Tsai JF.** 2011. Occurance of *Onthophagus* (Serrophorus) *rectecornutus* Lansberge in Taiwan. *Kogane* 12: 67-68.
- Metcalf RA.** 1980. Sex ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*. *Am Nat* 116: 642-654.
- Moczek AP.** 1996. Male dimorphism in the scarab beetle *Onthophagus taurus* Schreber, 1759 (Scarabaeidae: Onthophagini): Evolution and plasticity in a variable environment [thesis]. Würzburg, Germany: Julius-Maximilians-University.
- Moczek AP.** 1998. Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. *Behav Ecol* 9: 636-641.
- Moczek AP, Emlen DJ.** 1999. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J Evol Biol* 12: 27-37.
- Moczek AP, Emlen DJ.** 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? *Anim Behav* 59: 459-466.
- Moczek AP, Nijhout HF.** 2004. Trade-offs during the development of primary and secondary sexual traits in a horned beetle. *Am Nat* 163: 184-191.
- Moon RD.** 1980. Effects of larval competition on face fly. *Environ Entomol* 9: 325-330.
- Partridge L, Fowler K.** 1990. Non-mating costs of exposure to males in female *Drosophila melanogaster*. *J Insect Physiol* 36: 419-425.
- Partridge L, Green A, Fowler K.** 1987. Effects of egg-production and of exposure to males on female survival in *Drosophila melanogaster*. *J Insect Physiol* 33: 745-749.
- Parzer HF, Moczek AP.** 2008. Rapid antagonistic coevolution between primary and secondary sexual characters in horned beetles. *Evolution* 62(9): 2423-2428.
- Peck SB, Forsyth A.** 1982. Composition, structure and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae).

- Can J Zool 60: 1624-1634.
- Ridsdill-Smith TJ, Mathiessen JN.** 1988. Bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae), control in relation to seasonal abundance of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia. Bull Entomol Res 78: 633-639.
- Ridsdill-Smith TJ, Hayles L, Palmer MJ.** 1986. Competition between the bush fly and a dung beetle in dung of differing characteristics. Entomol Exp Appl 41: 83-90.
- Ridsdill-Smith TJ, Hayles L, Palmer MJ.** 1987. Mortality of eggs and larvae of the bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae), caused by scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in favourable cattle dung. Bull Entomol Res 77: 731-736.
- Rosenqvist G.** 1990. Male mate choice and female-female competition for mates in the pipefish *Nerophis ophidian*. Anim Behav 39: 1110-1115.
- Sabu TK, Vinod KV, Vineesh PJ.** 2006. Guild structure, diversity and succession of dung beetles associated with Indian elephant dung in South Western Ghats forests. J Insect Sci 6: 1-12.
- Sato H.** 1998. Payoffs of the two alternative nesting tactics in the African dung beetle, *Scarabaeus catenatus*. Ecol Entomol 23: 62-67.
- Shepherd VE, Chapman CA.** 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: Impact on seed predation and germination. J Trop Ecol 14: 199-215.
- Simmons LW, Emlen DJ.** 2008. No fecundity cost of female secondary sexual trait expression in the horned beetle *Onthophagus Sagittarius*. J Evol Biol 21: 1227-1235.
- Simmons LW, Kotiaho JS.** 2007. Quantitative genetic correlation between trait and preference supports a sexually selected sperm process. Proc Natl Acad Sci USA 104, 16604-16608.
- Standfast HA, Dyce AL.** 1972. Potential vectors of arboviruses of cattle and buffalo in Australia. Aust Vet J 48: 224-227.
- Tyndale-Biscoe M, Vogt WG.** 1991. Effects of adding exotic dung beetles to native fauna on bush fly breeding in the field. Entomophaga 36: 395-401.
- Veenakumari K, Veeresh GK.** 1996. Some aspects of the reproductive biology of *Onthophagus gazella* (F.) and *Onthophagus recticornutus* Lansb. (Coleoptera: Scarabaeidae). J Bombay Nat Hist Soc 93: 252-256.
- Wang CC.** 2007. The impacts of recreation on the ecology - A case study at Xiang Shan in Taipei on the dung beetles [thesis]. Taipei: Taipei Municipal University of Education. 77 pp. (in Chinese)
- Watson NL, Simmons LW.** 2010. Mate choice in the dung beetle *Onthophagus sagittarius*: are female horns

ornaments? Behav Ecol 21: 424-430.

Weiss SL, Kennedy EA, Bernhard JA.

2009. Female-specific ornamentation predicts offspring quality in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. Behav Ecol 20: 1063-1071.

收件日期：2014年11月19日

接受日期：2015年2月11日

The Life History and Morphology of *Onthophagus rectecornutus* Lansberge (Coleoptera: Scarabaeidae)

Chung-Jung Lin, Ching-Hui Hsu, and Wenbe Hwang*

Department of Ecoscience and Ecotechnology, National University of Tainan, 33, Sec. 2, Shu-Lin St., Tainan City 70005, Taiwan

ABSTRACT

Dung beetles serve as decomposers in the ecosystem by decomposing fecal matter into organic matter thereby accelerating nutrient cycling. Consequently, dung beetles can be used in animal husbandry as a biological control agent against coprophagous flies. Domestic literature on the life cycle of dung beetles is fairly limited. This study explores the morphology and life cycle of *O. rectecornutu* at Hsiuhua Ranch. Its life cycle is as follows: oviposition over a period of approximately 1.84 ± 0.60 days, hatching for 2.62 ± 0.65 days, first instar larva stage for approximately 2.18 ± 0.43 days, second instar larva stage for approximately 2.53 ± 0.69 days, third instar larva stage for approximately 5.93 ± 0.98 days, and the pupa stage for approximately 12.58 ± 1.80 days. There is a significant difference in life span between males and females of the F1 generation. In the brooding ball produced by a male-female pair of *O. rectecornutu*, the higher eclosion rate results in a higher ratio of male *O. rectecornutu*. A significant difference in body size and horn length between male and female *O. rectecornutu* is found in the wild. However, among the male and female specimens of the F1 generation only the horn length differs. Horn length is correlated to body size in both wild and F1 generation specimens. Understanding the basic life cycle of tunneling dung beetles (i.e., *O. rectecornutu*) is necessary for a more in-depth investigation of their tunneling patterns and behavior.

Key words: dung beetle, *Onthophagus rectecornutus*, life history, morphology, operational sex ratio

* Corresponding email: wenbehwang@mail.nutn.edu.tw