



# Formosan Entomologist

Journal Homepage: [entsocjournal.yabee.com.tw](http://entsocjournal.yabee.com.tw)

## 【Research report】

### 四紋豆象產卵選擇模式之初步研究【研究報告】

洪淑彬

\*通訊作者E-mail:

Received: Accepted: 1993/04/15 Available online: 1993/09/01

## Abstract

### 摘要

四紋豆象雌蟲在豆上產卵，一般趨向於均勻分布，此種行為可以減少幼蟲的競爭，而使子代適存值增大。本文中假設豆上卵粒分布為二點分布，而族群中有依行絕對法則、相對法則和無選擇能力等三種雌蟲個體存在。無選擇能力雌蟲，會接受任何所遭遇的豆子並產卵；採絕對法則的雌蟲，則以 $\exp(-i)$ 的機率，接受具有*i*粒卵的豆子並產卵；採相對法則的雌蟲，則能記憶和比較前後兩粒豆子上的卵數，並在後者卵數多時拒絕產卵。在具有不同卵數分布豆上，依上述三種法則建立模式，模擬雌蟲產卵行為，並計算和比較其期望適存值。分析模式結果發現具有辨識豆上卵數的能力，而採相對或絕對法則，均可提高雌蟲的子代適存值。但此二種雌蟲在不同卵數分布之豆中，其產卵行為則各有優劣。文中並討論雌蟲檢視豆數的限制，對產卵後之子代適存值的作用。分析模式顯示，雌蟲所能檢視的豆數愈少，則採行相對法則愈有利。由於依固定的機率產卵無法解決不同程度的幼蟲競爭作用，並與實際的產卵分布情形不符。因此，欲瞭解四紋豆象雌蟲真正採行的產卵決策法則，應在模式中併入與幼蟲競爭作用相關之參數。

### Key words:

關鍵詞: 四紋豆象、產卵選擇、模式。

Full Text:  [PDF\( 8.67 MB\)](#)

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

# 四紋豆象產卵選擇模式之初步研究

洪淑彬 國立臺灣大學植物病蟲害學系 台北市羅斯福路四段 1 號

## 摘 要

四紋豆象雌蟲在豆上產卵，一般趨向於均勻分布，此種行為可以減少幼蟲的競爭，而使子代適存值增大。本文中假設豆上卵粒分布為二點分布，而族群中有依行絕對法則、相對法則和無選擇能力等三種雌蟲個體存在。無選擇能力雌蟲，會接受任何所遭遇的豆子並產卵；採絕對法則的雌蟲，則以  $\exp(-i)$  的機率，接受具有  $i$  粒卵的豆子並產卵；採相對法則的雌蟲，則能記憶和比較前後兩粒豆子上的卵數，並在後者卵數多時拒絕產卵。在具有不同卵數分布之豆上，依上述三種法則建立模式，模擬雌蟲產卵行為，並計算和比較其期望適存值。分析模式結果發現具有辨識豆上卵數的能力，而採相對或絕對法則，均可提高雌蟲的子代適存值，但此二種雌蟲在不同卵數分布之豆中，其產卵行為則各有優劣。文中並討論雌蟲檢視豆數的限制，對產卵後之子代適存值的作用。分析模式顯示，雌蟲所能檢視的豆數愈少，則採行相對法則愈有利。由於依固定的機率產卵無法解決不同程度的幼蟲競爭作用，並與實際的產卵分布情形不符。因此，欲瞭解四紋豆象雌蟲真正採行的產卵決策法則，應在模式中併入與幼蟲競爭作用相關之參數。

**關鍵詞：**四紋豆象、產卵選擇、模式。

## Preliminary Study on Models of Egg-laying Decisions of *Callosobruchus maculatus*

Shwu-Bin Horng Department of Plant Pathology and Entomology, National Taiwan University  
1 Roosevelt Road, Sec. IV, Taipei, Taiwan, R.O.C.

## ABSTRACT

The females of *Callosobruchus maculatus* produce a nearly uniform distribution of eggs on beans, so minimizing larval competition within beans, and increasing their fitnesses. Based on a two-point distribution of eggs loads, we constructed analytic models to analyse the oviposition behavior of females according to one of three rules: no choice, meaning acceptance of all beans encountered; an "absolute" rule that takes into account only the current egg load, and with the acceptance probability of a bean with  $i$  eggs to be  $\exp(-i)$ ; a "relative" rule, involving comparison between the number of eggs on the present bean and that on the last encountered bean, with rejection of the present bean when it bears more eggs. The females that can assess the number of eggs on a bean and use the "absolute" or "relative" rule to make an egg-laying decision invariably acquire greater fitness at various densities of egg loads, but the superiority of these two rules depend on the density of egg loads. The model also describes the inspection limitation on the fitnesses of the females applying these two rules, which concludes that the fewer beans that a female can inspect, the less the fitness acquired by females that use the absolute rule. The acceptance probabilities of beans are set constant in these models which cannot generate varied distributions of egg loads, but the distribution of egg loads vary with the levels of larval competition within beans. Therefore the parameter of larval competition should be incorporated into the model; then the real rule of egg-laying decision used by the females is properly explored.

**Key words:** *Callosobruchus maculatus*, egg-laying decision, models.

## 前 言

豆象的幼蟲屬內食性昆蟲，無法自行選擇棲所，僅能在雌成蟲選定的寄主內取食，生長和發育。因此如果幼蟲的存活受到豆子的品質和大小影響，選汰壓力應會選出具有鑑別能力而能避免在一個豆子上產下過多卵的雌蟲(Mitchell, 1975)。四紋豆象 *Callosobruchus maculatus* 的雌蟲即可藉著分散產卵，來減低幼蟲競爭，而使子代的適存值增大。有關四紋豆象的產卵行為已有廣泛的研究，產卵雌蟲似乎對豆子的各種特性均有反應：豆的種類、大小、破裂情形、甚至豆上

的卵數都可影響雌蟲的產卵行為。許多報告顯示雌成蟲可以正確地鑑別豆上的卵數，藉以使產卵分布均勻(Credland *et al.*, 1986; Messina and Renwick, 1985; Mitchell, 1975; Utida, 1943; Wilson, 1988)。雖然此種能力普遍存在於各種品系的四紋豆象中(Mitchell, 1990)，但此種資訊如何為雌豆象所運用則仍不清楚。Mitchell (1975)提出一個簡單的模式來描述豆象雌蟲的產卵決定過程。他假設雌蟲能比較前、後豆上的卵數，而在碰到卵數少的豆子時產卵。Wilson (1988)依經驗的影響將模式分為兩類：(1)絕對性模式：有固定的產卵反應，不受已往經驗的影

響；(2)相對性模式：依據過去的經驗和目前的情況來決定是否產卵。他同時提出兩種絕對性模式和三種相對性模式。Mitchell (1990)認為評估這些產卵決策模式對錯的標準有二：(1)對的模式必須能產生與觀察結果一樣的產卵分布；(2)模式預測的產卵反應必須與觀察的行為一致。Wilson (1988)所提的模式中，有些無法產生均勻的產卵分布，既然試驗品系大多趨向於均勻分布 (Messina, 1990)，這些模式顯然不對。

為瞭解四紋豆象採行何種法則產卵並探討其演化上之意義，本研究首先以在豆上產卵為均勻分布的品系為對象，選擇三種產卵模式加以檢測：模式 1 屬絕對性模式，產卵決定只與目前豆上的卵數有關，其產卵機率為  $\exp(-i)$ ，式中  $i$  為豆上的卵數；模式 2 屬相對性模式，即為 Mitchell (1975) 所提出之模式；模式 3 則假設雌蟲無鑑別能力，而在所有遭遇的豆上產卵。如果我們假設雌蟲的產卵行為是為了減低幼蟲的競爭，並促使子代的適存值最佳化 (optimize)，則我們可以比較在不同卵密度下採行上述法則的雌蟲的適存值，以瞭解各法則的優劣，另外亦比較採行各種法則雌蟲每產一卵所需檢視的豆數，以瞭解採行不同法則所需消耗的能量。並由此進而瞭解各種產卵決策法則在演化過程中發展和保留的背景。

## 材料與方法

四紋豆象 South India 品系的幼蟲競爭相當激烈 (Thanthianga and Mitchell, 1987)，而雌蟲在豆上的產卵分布接近均勻分布 (Mitchell, 1990)。本研究即以此品系為模式昆蟲，從演化的觀點探討其可能採行的產卵法則。在豆子數量遠多於雌蟲數情況下，一隻雌蟲面臨的豆上卵粒分布可視為一定。

我們假設豆上卵粒分布為二點分布，而雌蟲作產卵選擇時，只有每豆上  $i$  和  $i+1$  卵的情況。另外假設族群中有 A、R 和 N 三種基因型個體，其產卵法則分別為絕對法則 (absolute rule)、相對法則 (relative rule) 和無選擇能力 (no-choice)，亦即無鑑別豆上卵數能力，會接受所有豆子產卵。依絕對法則決定產卵的雌蟲對具有  $i$  粒卵豆子的接受機率為  $\exp(-i)$  (Wilson, 1988)，碰到  $i$  和  $i+1$  粒卵豆子的機率為  $(1-m)$  和  $m$ ，因此在一次檢視中接受  $i$  和  $i+1$  粒卵豆產卵的機率  $P_i, P_{i+1}$  分別為  $(1-m) \times \exp(-i)$  和  $m \times \exp(-(i+1))$ ，而每一次檢視的接受機率  $P_a = P_i + P_{i+1}$ 。如果豆上有  $i$  粒卵時，每一卵粒存活並羽化的機率為  $F_i$ ，則採絕對法則的雌蟲每碰到一個豆子所能獲得的預期適存值 (Fitness)，亦即有效的存活子代數為： $P_i \times F_{i+1} + P_{i+1} \times F_{i+2}$ ，而雌蟲產下 1 粒卵預期可得存活子代數為：

$$(P_i \times F_{i+1} + P_{i+1} \times F_{i+2}) / P_a \quad (1)$$

如果假設  $F_{i+2} = a_{i+1} F_{i+1}$ ，此處  $a_{i+1}$  可視為幼蟲的競爭係數，其意義為在具有  $i$  粒卵的豆子上，增加一卵時，豆中幼蟲羽化率與原來幼蟲羽化率之比值。如果  $a_{i+1} = 1$ ，表示幼蟲較小或寄主很大，增加一隻幼蟲不影響其羽化率；而  $a_{i+1} = 0$  則表示幼蟲競爭激烈，增加一隻幼蟲則羽化率為 0。競爭係數除受幼蟲食物需求和寄主食物供應量影響外，可能與幼蟲的行為有關。由於 South India 品系的羽化率隨豆中幼蟲密度成指數下降 (Mitchell and Thanthianga, 1990)，模式中假設  $a_{i+1}$  為定值，以  $a$  表示。因此

$$F_i = a^{i-1} \cdot F_1 \quad (2)$$

此處  $0 \leq a \leq 1$ ，將式(2)代入式(1)，式(1)成為：

$$(P_i + a P_{i-1}) \times F_{i-1} / P_a \quad (3)$$

在雌蟲產卵期間內，一隻雌蟲所能產出的卵數設為  $E$ ，由於豆子很多，如果雌蟲所能檢視的豆子數極多，我們可以假設最後所有卵均

可產出，而這段時間內雌蟲所獲得的適存值  $F_a$  為：

$$F_a = \frac{(P_i + aP_{i+1})F_{i-1}}{P_a} E \quad (4)$$

事實上，當  $i$  增加，即在卵密度很高時，雌蟲接受豆子的機率隨之降低，而雌蟲能檢視的豆子數並非無限，因此如果最多能檢視的豆子數為定值， $S$ ，則真正能產出的卵數之期望值為  $SP_a$ ，但不大於  $E$ ，即  $\min(SP_a, E)$ 。亦即雌蟲對豆子的接受機率大於  $E/S$ ，則產卵數的期望值為  $E$ ，否則為  $SP_a$ ，令此機率為  $P_c (=E/S)$ 。則(4)式可表為：

$$F_a = \frac{(P_i + aP_{i+1})F_{i+1}}{P_a} E \quad P_a \geq P_c \quad (5a)$$

$$\text{或 } F_a = \frac{(P_i + aP_{i+1})F_{i+1}}{P_a} SP_a \quad P_a < P_c \quad (5b)$$

由於  $S = E/P_c$ ，因此式(5b)成爲：

$$F_a = \frac{(P_i + aP_{i+1})F_{i+1}}{P_c} E \quad P_a < P_c \quad (5c)$$

我們假設依行相對法則的雌蟲只能記憶前、後兩次碰上的豆上的卵數，加以比較以作產卵決定。如此則依行相對法則的雌蟲，所面臨選擇的情況有4，即前後兩粒豆子的卵數分別為(1) $i$  和  $i$ ；(2) $i$  和  $i+1$ ；(3) $i+1$  和  $i$ ；(4) $i+1$  和  $i+1$ 。如果  $i+1$  粒卵的豆子比例為  $m$ ，則遭遇上述4種情況的機率分別為： $(1-m)^2$ ， $m(1-m)$ ， $m(1-m)$  和  $m^2$ 。雌蟲僅於情況(2)，即從卵粒少的豆子至卵粒多的豆子時，拒絕產卵。由於雌蟲在情況(1)、(3)和(4)所獲得的適存值分別為  $(1-m)^2 F_{i+1}$ ， $m(1-m) F_{i+1}$  和  $m^2 F_{i+1}$ ，而雌蟲接受豆子產卵的機率  $P_r$  為  $1-m(1-m)$ 。因此雌蟲在這段時間產卵所獲得的適存值， $F_r$ ，可表為

$$F_r = \frac{1-m+am^2}{P_r} F_{i+1} E \quad P_r \geq P_c \quad (6a)$$

$$F_r = \frac{1-m+am^2}{P_c} F_{i+1} E \quad P_r < P_c \quad (6b)$$

同理，無選擇力的雌蟲在這段時間所獲得的適存值， $F_n$ ，為

$$F_n = (1-m+am) F_{i+1} E \quad (7)$$

根據上述模式，我們將探討下述問題：

1. 在不同卵數密度和分布下，N、A 和 R 型三種雌蟲的子代適存值，其優劣如何？
2. 雌蟲檢視豆數與產卵接受機率，對不同行爲雌蟲之適存值有何作用？
3. 競爭作用對雌蟲產卵期望適存值之影響如何？

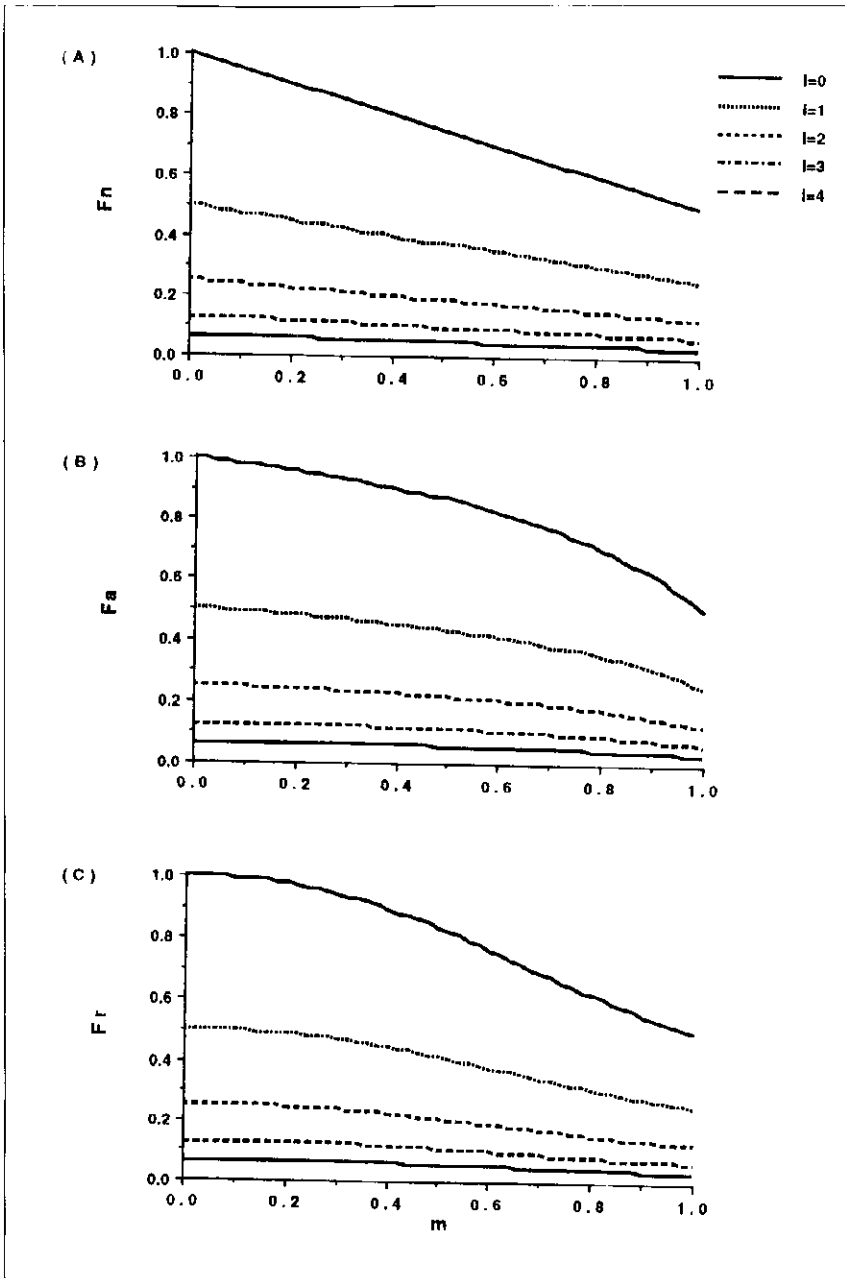
## 結 果

### 一、豆上卵數( $i$ )及其分布( $m$ )對雌蟲產卵期望適存值之影響

由於豆象雌蟲的產卵分布，一般趨向均勻分布(Messina, 1990)。因此模式中假設，雌蟲僅遭遇具有  $i$  和  $i+1$  粒卵的豆子(豆上卵數分布爲二點分布)，且具有  $i+1$  粒卵的豆子所佔的比例為  $m$ ，其中  $0 \leq m \leq 1$ ，此時豆上卵粒密度為  $i(1-m) + (i+1)m$ ，亦即當  $m$  增加或  $i$  增加時，卵密度即隨之增加。

又模式中假設了代適存值  $F_i$ (即卵孵化成長後之羽化率)與豆上卵數( $i$ )的關係為  $F_i = a^{-i} F_1$ ，此處  $F_1$  設爲 1，而  $a$  代表幼蟲的競爭係數。 $a=1$  時，表幼蟲間，完全沒有競爭，增加卵粒不影響成蟲羽化率，當  $a$  減少時，則幼蟲競爭趨於激烈，因此其羽化率隨豆上的卵數增加而成指數降低。

首先，假設雌蟲可以檢視許多豆子，即子代適存值不受產卵機率影響，並令  $a = 1/2$ ，探討  $i$  和  $m$  對 N 型(no-choice type)、A 型(Absolute type)和 R 型(relative type)等三型雌蟲產卵期望適存值的影響。由(5a)、(6a)和(7)式得知，N 型、A 型和 R 型成蟲的期望適存值  $F_n$ ， $F_a$  和  $F_r$ ，均隨豆上卵粒密度增加(即  $i$  和  $m$  增加)而降低(圖一



圖一 不同豆上卵數( $i$ )及分布( $m$ )對 A. 無選擇能力; B. 依行絕對法則和 C. 依行相對法則之四紋豆象雌蟲產卵期望適存值之影響。圖中  $i$  為豆上卵數;  $m$  為  $i+1$  卵豆子之比例;  $F_n$ ,  $F_a$  和  $F_r$  分別為無選擇能力、依行絕對法則和相對法則雌蟲每產一卵之期望適存值。

Fig. 1. Influence of egg numbers on bean ( $i$ ) and the distribution ( $m$ ) on the fitnesses acquired by the females of *Callosobruchus maculatus* which use A. no choice, B. an absolute rule or C. a relative rule for the egg-laying decision;  $i$  is the numbers of eggs on the bean;  $m$  is the proportion of beans with  $i+1$  eggs;  $F_n$ ,  $F_a$  and  $F_r$  are fitnesses acquired by females that use no choice, the absolute rule and the relative rule respectively.

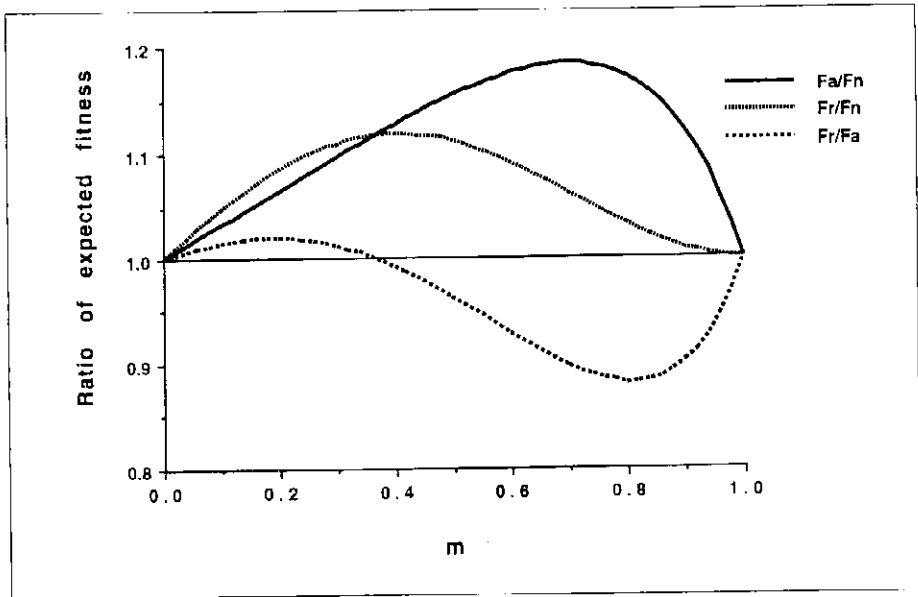
A、B 和 C)，其中  $m$  對期望適存值的影響在  $i$  小時較為顯著，且  $i$  對雌蟲產卵之期望適存值的作用較  $m$  為顯著。這是因為模式中假設  $a=1/2$ ，每增加 1 卵於豆上，幼蟲存活率即減半，幼蟲間競爭作用較大所致。又比較圖一可知，當  $m$  增加時， $F_n$  呈直線降低； $F_a$  和  $F_r$  則分別於  $m$  值較小和較大時，以較緩的速度降低，亦即  $m$  小時  $F_r$  值較高，但  $m$  增加時  $F_a$  相對較大，此種趨勢以三者比值表示將更明顯。

在豆上卵粒密度和分布不同(即  $i$  和  $m$  不同)時，分別比較 N 型、A 型和 R 型雌蟲產卵之期望適存值  $F_n$ ， $F_a$  和  $F_r$  之比值，結果如圖二。採行絕對法則，而對具有  $i$  粒卵豆子的接受機率為  $\exp(-i)$  的雌蟲或採行相對法則的雌蟲，其產卵期望適存值均大於無辨識能力的雌蟲(即  $F_a / F_n$  和  $F_r / F_n$  均大於或等

於 1)。因此能辨別豆上卵數而減少產卵於卵數多的豆上，將有利於雌蟲的選汰競爭。圖中  $F_r / F_a$  之比值，在  $m > e^{-i}$  時小於 1，而  $m < e^{-i}$  時則大於 1。因此，當具有  $i+1$  粒卵的豆子比例低時，採行相對法則較為有利，反之當具有  $i+1$  粒卵的豆子比例高時，則採行絕對法則較為有利。

## 二、雌蟲檢視豆數(S)之限制對子代適存值之作用

由模式中知道，A 型雌蟲每一次檢視豆子，會接受並產卵的機率為  $P_a$ ，而 R 型雌蟲則為  $P_r$ 。如果  $P_a$  或  $P_r$  太低，由於雌蟲可檢視豆數  $S$  有限，因此雌蟲無法將可產的卵數全部產出，而其實際產卵數之期望值為可檢視豆數( $S$ )與接受產卵機率( $P_a$  或  $P_r$ )之乘積。令  $S_a$  和  $S_r$  分別代表 A 型和 R 型雌蟲每產一卵所需檢視豆數的期望值，即  $1 / P_a$  及

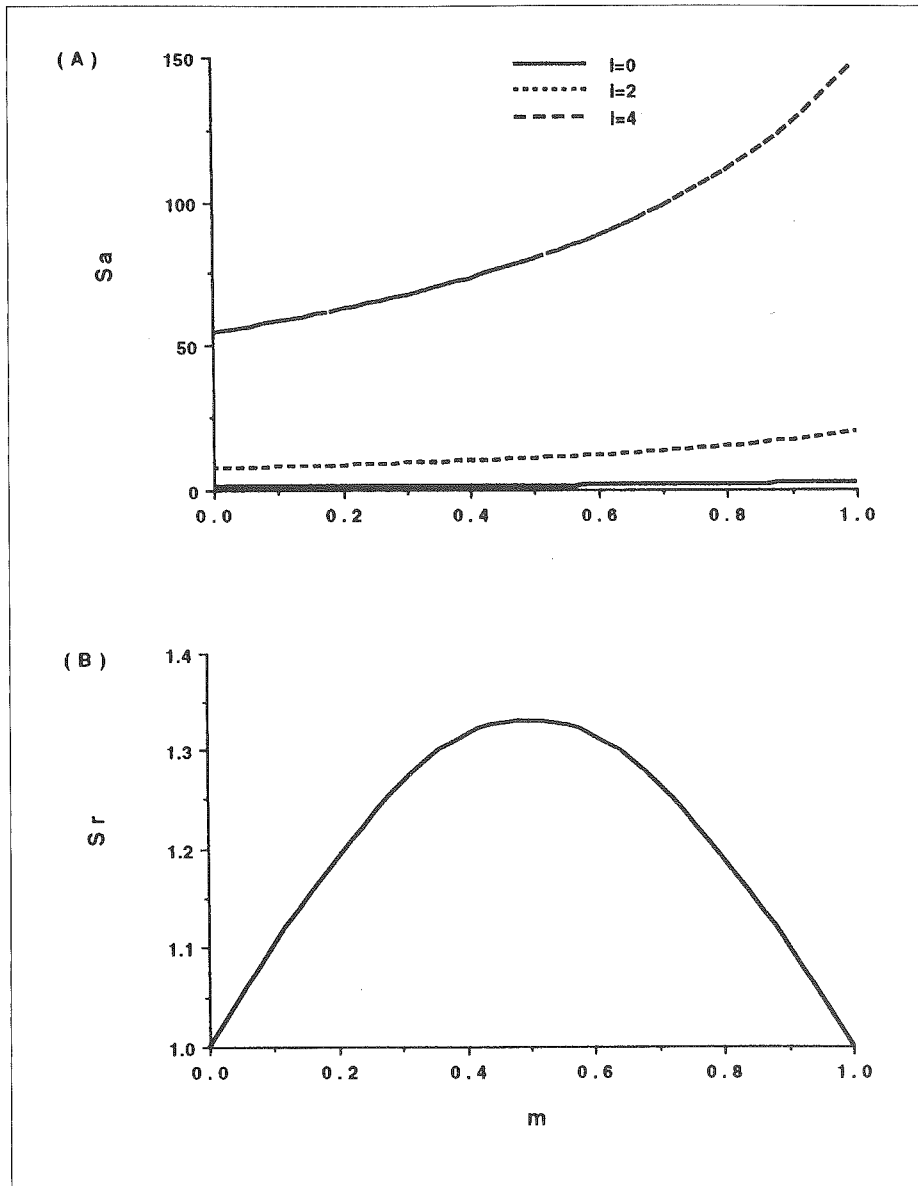


圖二 無選擇能力、採行絕對法則和相對法則的四紋豆象雌蟲在具不同卵數( $i$ )和分布( $m$ )豆上產卵之期望適存值比。各參數意義見圖一說明。

Fig. 2. Ratio of expected fitnesses acquired by females of *Callosobruchus maculatus* which use no choice, the absolute rule or the relative rule for an egg laying decision under various distribution of egg loads on beans; see fig. 1 for the definition of the parameters.

$1 / Pr$ 。圖三 A 和 B 分別為不同卵數密度和分布情形下，A 型和 R 型雌蟲所需檢視的豆數。Sa 隨豆上卵數  $i$  增加而明顯增加，在空白豆上每一次檢視均產下一卵，反之在  $i=4$

時，需檢視 50 個以上豆子才產下一卵。又具  $i+1$  卵的豆數增加(即  $m$  增加)時，Sa 亦增加，此種情形在  $i=4$  時更為明顯(圖三 B)。反之，R 型雌蟲所需檢視的豆數，並不受每



圖三 在豆上卵數( $i$ )及分布( $m$ )不同時，採行 A. 絕對法則和 B. 相對法則之四紋豆象雌蟲每產一卵所需檢視的豆數(Sa 和 Sr)。其他參數見圖一說明。

Fig. 3. Number of beans that must be surveyed (Sa or Sr) before laying one egg on a bean by the female *Callosobruchus maculatus* that use A the absolute rule or B the relative rule; see fig. 1 for the definition of other parameters.



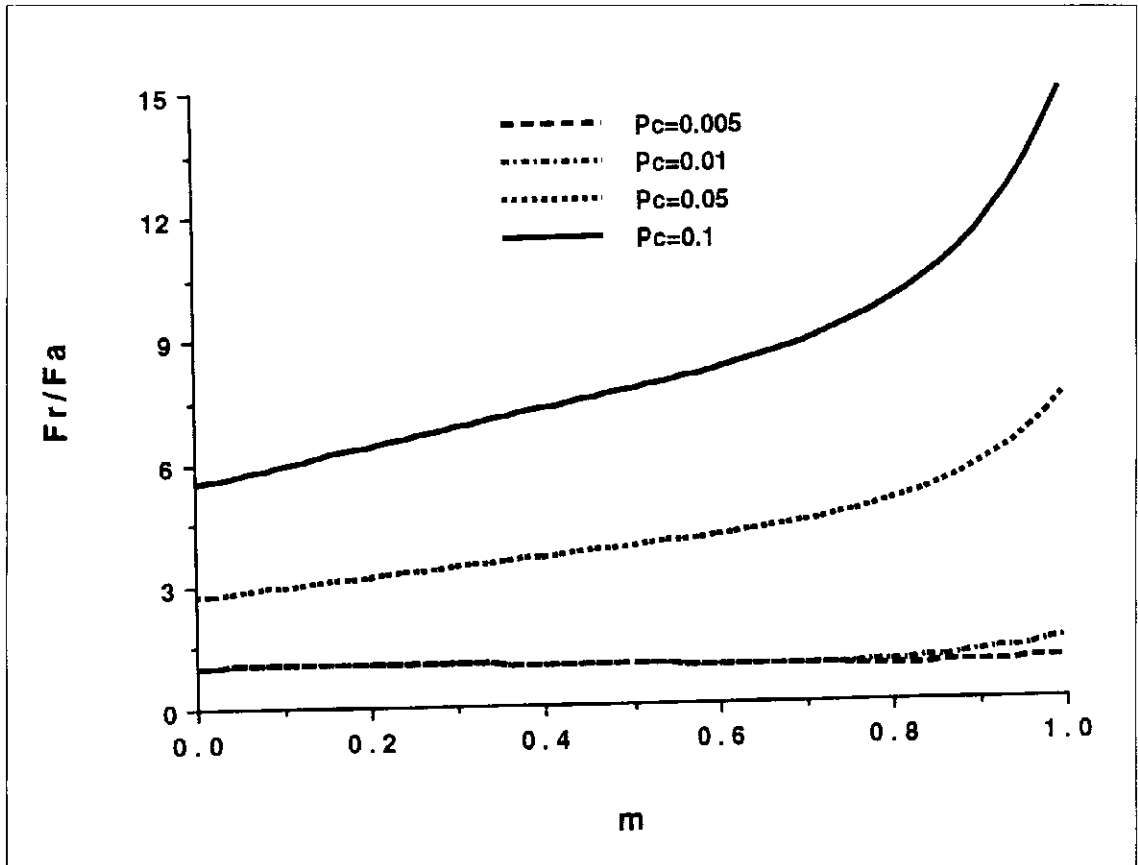
一豆上卵數影響，而僅隨  $m$  值改變，在  $m=0.5$  時，約需檢視 1.3 個豆子即產下一卵。當  $m$  值增加或減少時， $S_r$  隨之減少，在  $m=0$  或 1 時，R 型雌蟲產卵機率為 1。

如果雌蟲需產出之卵數  $E$  為定值，由於可花費來檢視寄主的能量有限制，假設雌蟲最多僅能檢視  $S$  個豆子，則雌蟲對豆子的接受機率 ( $P_a$  或  $P_r$ )，需大於  $P_c (=E/S)$ ，否則產卵數期望值僅為  $SP_a$  或  $SP_r$ 。當尋找寄主的能量減少 (即  $S$  減少) 時， $P_c$  即增大，而影響雌蟲的子代適存值。 $P_c$  改變時，對 R 型和 A 型雌蟲之適存值比的作用如圖四。雌蟲

可用來尋找寄主的能量愈多， $S$  愈大，而  $P_c$  愈小，此時  $Fr/F_a$  的比值愈接近 1；反之當  $S$  愈小時，A 型雌蟲所能產出的卵數愈少，而 R 型雌蟲並不受  $P_c$  影響，因此 R 型雌蟲的相對適存值愈佳。

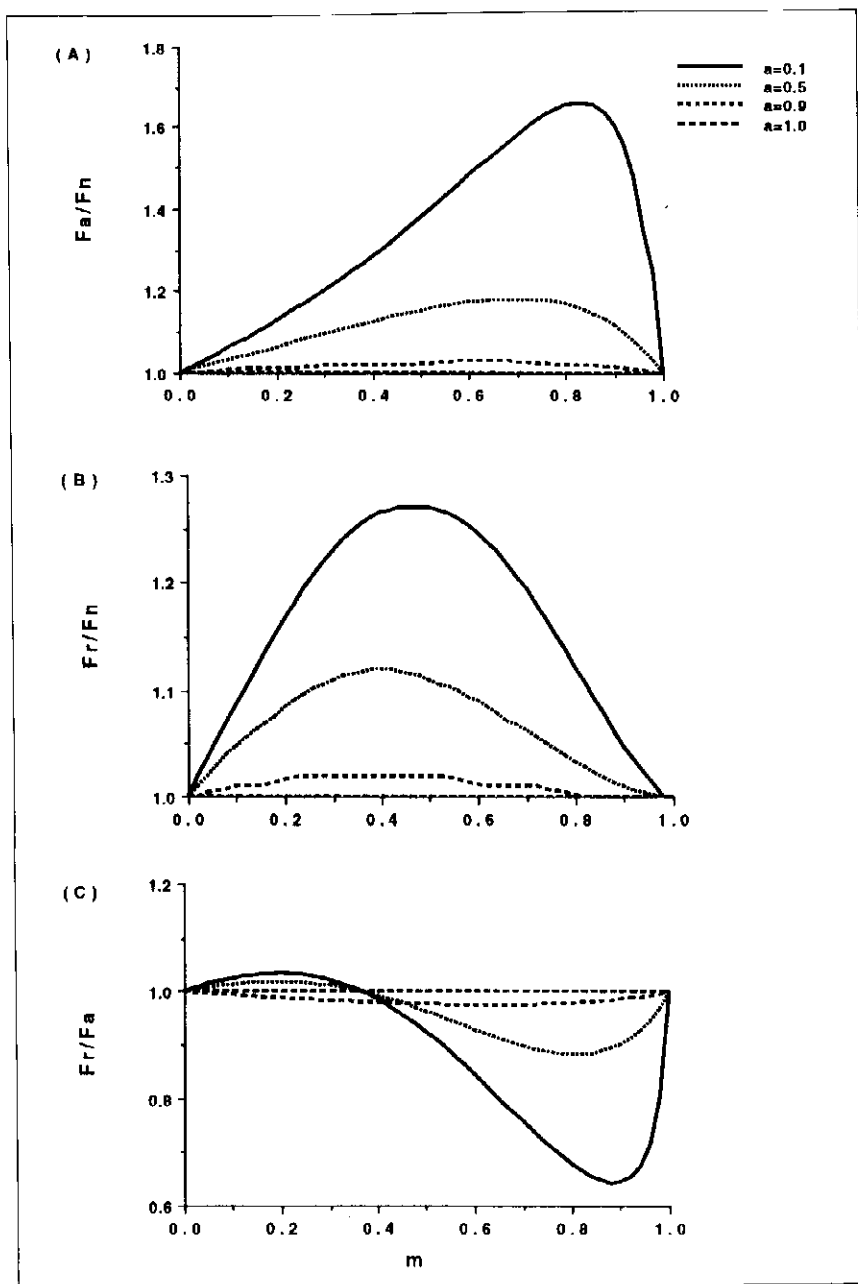
### 三、競爭作用對雌蟲子代適存值之影響

模式中假設每增加 1 卵，幼蟲的羽化率與原來豆中幼蟲羽化率之比值為  $a$ ，因此  $a$  可視為幼蟲的競爭係數。不同競爭係數對 N 型、A 型和 R 型雌蟲的子代適存值比之作用如圖五 A、B 和 C。當  $a=1$  時， $F_a/F_n$ 、 $Fr/F_n$  及  $Fr/F_a$  均為 1，即採行相對或絕



圖四 四紋豆象雌蟲產完卵所需之最低接受機率 ( $P_c$ ) 對其子代適存值之作用。

Fig. 4. Influence of the critical acceptance probabilities ( $P_c$ ) on fitnesses acquired by the female *Callosobruchus maculatus* that uses the absolute or relative rule for an egg-laying decision.



圖五 不同競爭係數  $a$  對無選擇能力、採行絕對法則和相對法四紋豆象雌蟲之子代適存值比之影響。  
 Fig. 5. Influence of the competition coefficient  $a$  on the ratio of expected fitnesses acquired by the female *Callosobruchus maculatus* that uses no choice, the absolute or the relative rule for an egg-laying decision.

對法則與無辨識能力雌蟲之子代適存值相同；當  $a$  減少(即幼蟲競爭增加)時， $F_a/F_n$  和  $F_r/F_n$  均隨之增加(圖五 A 及五 B)。因

此在幼蟲競爭趨於激烈時，發展出辨識卵數和記憶卵數的能力，有利於雌蟲之子代適存值之增加。當  $a$  減少時， $F_r/F_a$  的變動增

加，即  $m$  小時，隨幼蟲競爭增加，採相對法則的雌蟲有較佳的子代適存值；反之  $m$  大時，隨幼蟲競爭增加，採絕對法則的雌蟲子代適存值隨之增加(圖五 C)。

## 討 論

Mitchell (1975) 證明四紋豆象幼蟲對食物的競爭，影響其羽化率，並發現在幾乎所有豆子均具一或二粒卵時，雌蟲才開始在豆上產第二或第三粒卵，因此提出相對法則，即雌蟲比較前一豆子與目前豆子之重量及其上之卵數，而作產卵決定。Wilson (1988) 觀察四紋豆象的產卵行為過程，證實雌蟲對具有多卵的豆子，接受機率較低，推論雌蟲採行絕對法則決定產卵。至於何者為四紋豆象真正依行的法則，則仍不清楚。產卵決策模式的建立與分析之目的，在於提供此兩種法則在演化過程中可能發展和保留的背景。

產卵決策模式中，假設豆上卵粒分布為二點分布，且具  $i+1$  粒卵之豆子比例為  $m$ 。而  $a$  被設定為  $1/2$ ，即每增加 1 卵，子代適存值即減半，(亦即  $F_{i+1} = 1/2F_i$ )。圖一及圖二均顯示產卵為二點分布時，選汰壓力有利於 R 型或 A 型雌蟲的存活。由式(7)得知，當  $i$  固定(即  $F_{i-1}$  固定)， $F_n$  隨著  $m$  增加，以  $(1-1/2m)$  的比例降低，因此  $F_n$  呈直線降低(圖一 A)；而 R 型雌蟲在一次檢視豆子中，從情況(1)、(3)和(4)所獲得的適存值，分別為  $(1-m)2F_{i-1}$ 、 $m(1-m)F_{i-1}$  和  $m^2aF_{i+1}$ 。 $m$  增加時，(1)情況減少而(4)情況增加，即接受  $i+1$  卵的機會增加，因此對 R 型雌蟲的適存值較不利。反之， $m$  增加時，A 型雌蟲遇見  $i+1$  卵的機率增加，而其接受機率相對較低，因此，此時對 A 型雌蟲的子代適存值存有利(圖二)。

由於 R 型雌蟲接受豆子產卵的機率，不受  $i$  影響；而 A 型雌蟲，則在豆上卵數高

時， $S_a$  明顯增加。由圖三結果可知，觀察豆象在產卵過程中檢視的豆數，即可測試其採行相對或絕對法則。由 Wilson (1988) 的資料顯示，雌蟲對 1 卵豆子和 5 卵(或 11 卵)豆子的接受機率明顯不同，對後者的接受機率極低，因此，豆象並非採行相對法則。又其對具不同卵數的豆子之接受機率，隨時間而變動，並非固定，因此，雌蟲似乎亦非採行絕對法則。由於生活習性的關係，豆象常面對為數眾多的豆子，尋找下一個寄主十分容易，因此，檢視豆數可以較多，但檢視豆子仍然花費許多時間和能量(Wilson, 1988)，在競爭激烈時，對豆象極為不利。由圖四結果可知檢視豆子所需的代價愈大，將愈有利於採相對法則雌蟲的生存。因此當豆象密度較高，產卵競爭激烈，而豆子上已產有多數卵粒時，對相對法則的演化，將較為有利。此種情形在飼養時較常發生，因此，室內高密度飼育情況下，可能有利於採行相對法則品系的產生。

由於四紋豆象的幼蟲無法自行遷移和選擇棲所，因此，其存活受到豆子的品質、大小及豆上卵數的影響(Mitchell, 1975; 1990)。模式中  $a$  值減少(即幼蟲競爭激烈)時，採行絕對或相對法則，均有助於子代適存值的提高。反之  $a=1$  時，三種法則的子代適存值均相同(圖五)。因此，雌蟲發展出特殊的產卵行為，乃是為了降低幼蟲的競爭。如果豆子所能提供的食物，遠大於豆內幼蟲所需，而幼蟲存活率又不受豆上卵數影響，或豆子數量遠多於雌蟲產卵所需，則特殊的產卵行為，即無從在族群中發展和保留。

Mitchell (1990) 觀察四種品系四紋豆象的產卵行為，發現 Campinas 品系幼蟲的存活率，幾乎不受豆中幼蟲密度增加的影響，反之，South India 品系幼蟲的存活率，則隨

豆中幼蟲密度明顯下降；前者雌蟲的產卵分布接近逢機，而後者產卵則呈均勻分布。因此，我們推測雌蟲產卵行爲，乃是因應幼蟲競爭程度而發展出來的。

根據模式的分析：雌蟲均勻產卵的行爲只有在幼蟲競爭趨於激烈時，才可能發展和保存。本文中提出的模式，不論絕對法則或相對法則，均假設一種產卵決定法則，因此也只能產生一種產卵分布。事實上，四紋豆象雌蟲的產卵分布隨品系和寄主的不同而不同，可能爲逢機或接近均勻分布(Mitchell, 1990)。如果雌蟲採取絕對法則，則在幼蟲競爭程度大時，對具有多卵豆子的接受機率應該較低；反之，幼蟲競爭程度小時，雌蟲對具不同卵數豆子的接受機率，可以較爲接近。亦即合理的產卵法則，必須包含幼蟲競爭係數，才能與真正的現象吻合。又依行絕對法則只能降低幼蟲的競爭行爲。而當雌蟲密度高時，雌蟲間仍有產卵的競爭。採行絕對法則的雌蟲在豆上卵數密度高時，其產卵接受機率較低，因此相對地將不如採相對法則的雌蟲，亦即當雌蟲密度高或豆上卵數多時，雌蟲記憶和比較豆上卵數的學習行爲才得以發展。

本文中假設產卵分布爲均勻分布，以討論採絕對法則、相對法則或無選擇能力四紋豆象雌蟲的子代適存值，並藉以瞭解雌蟲發展出絕對法則或相對法則的背景，期望能推論四紋豆象雌蟲產卵法則的演化過程。以上的分析顯示，在幼蟲競爭激烈，且雌蟲檢視豆數的限制較小時，雌蟲會傾向於採取絕對法則，而當豆上卵數密度較高時，有利於雌蟲發展出相對法則。但由於不同品系豆象雌蟲的產卵分布，可能從逢機分布至接近均勻分布，因此當要探討何以有些品系的雌蟲產卵仍爲逢機分布時，則必須先假設其產卵分布爲逢機再進行才合理。

又本文中假設豆數遠多於雌蟲，因此豆上卵數分布爲固定。此假設使模式較爲簡化，但當雌蟲數較多時，豆上卵數密度和分布即隨時間而變動，尤其在進行試驗檢測雌蟲的產卵行爲過程，往往無法在豆數很多的情形下進行，此時產卵分布往往隨時變動。如果雌蟲採行相對法則，則其經驗亦隨時變動，描述此種情況之分析模式已太過複雜，僅能以模擬模式進行分析(Hornig, 1993)。當然本文中討論的產卵模式亦非最佳策略，由於雌蟲在產卵過程中，其產卵壓力可能會隨時間和腹中的卵數而變動(Wilson, 1989)，因此雌蟲的產卵法則可能更複雜，而難以進行試驗加以檢測。Hornig (1993)建立動態規畫模式以分析最佳產卵策略，發現採行相對法則的雌蟲其子代適存值與最佳化行爲極爲接近。由於最佳產卵法則的演化牽涉更複雜的生理作用(Mangel, 1987; Mangel and Clark, 1988)，雌蟲是否已具有此種特性或僅採行相對法則，仍需進一步試驗驗證。綜合前而產卵模式的分析結果：我們推測雌蟲產卵決策法則的演進如下：如果一個豆子能維持許多幼蟲，而產卵在具有多卵的豆上，仍有極高的子代適存值，則成蟲不需排斥卵數多的豆子；反之，一個豆子僅能維持一、兩隻幼蟲，而在卵數多的豆上產卵，幼蟲的適存值即明顯降低時，則雌蟲必須能鑑別豆上的卵數並避免集中產卵。

獲得辨識豆上卵數能力的雌蟲，必須能依據豆子的價值，即產卵後所能獲得的子代適存值，來決定接受機率，才能提高了代適存值。亦即如果接受空白豆的子代適存值爲  $F_1$ ，而接受  $i$  卵豆的適存值爲  $F_{i-1} = a^i F_1$ ，則對空白豆的接受機應爲 1，而對  $i$  卵豆的接受機率應爲  $a^i$ 。

獲得辨識豆上卵數能力，並選汰出對不同卵數豆子的適當接受機率後，如果雌蟲能

知道目前豆上卵數分布，而優先選擇少卵的豆子產卵，依序再產卵於次少至較多卵的豆上，即可獲得最大的子代適存值。但雌蟲經常面對數量龐大的豆子，並有其他雌蟲競爭，因此最簡單的法則，即為雌蟲發展出記憶能力，而可比較前、後豆上的卵數，當後一豆子卵數少時即產卵。依行此法則的雌蟲，在雌蟲競爭激烈而豆上卵數多時，即可減少檢視豆數，而增加競爭力。當然，究竟雌蟲採行絕對法則或相對法則，亦可能因情況而異，直接的證據，仍然需實際進行雌蟲產卵過程的觀察，才得以瞭解。至於要驗證我們的推論是否正確，則可比較不同品系豆象，在不同種類寄主上的產卵行為，或進一步將同一品系的豆象，移至不同種類的寄主上飼養，經過不同時間後，觀察其產卵行為的改變。

## 誌 謝

本文承臺灣大學農藝系林燦隆教授、中央研究院動物所林飛棧老師及臺灣大學植物病蟲害學系張慧羽教授、李後晶教授提供寶貴意見，特此致謝。又本研究承國科會經費補助(NSC 81 0409 B002 562)，亦一併致謝。

## 參考文獻

- Credland, P. F., K. M. Dick, and A. W. Wright.** 1986. Bionomic variation among three populations of the Southern cowpea weevil *Callosobruchus maculatus*. *Ecol. Entomol.* 11: 41-50.
- Hornig, S. B.** 1993. What will be the real rule of oviposition decision used by bean weevil, *Callosobruchus macula-*

*tus*. (manuscript).

- Mangel, M.** 1987. Oviposition site selection and clutch size in insects. *J. Math. Biol.* 25: 1-22.
- Mangel, M., and C. W. Clark.** 1988. *Dynamic modelling in behavioral ecology*. Princeton University Press.
- Messina, F. J.** 1990. Alternative life-histories in *Callosobruchus maculatus*: environmental and genetic bases. 305-315. In K. Fujii *et al.* (eds.) *Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution*.
- Messina, F. J., and J. A. A. Renwick.** 1985. Ability of ovipositing seed beetles to discriminate between seeds with differing egg loads. *Ecol. Entomol.* 10: 225-230.
- Mitchell, R.** 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*(F.) *Ecology* 56: 696-702.
- Mitchell, R.** 1990. Behavioral ecology of *Callosobruchus maculatus*, 317-330. In K. Fujii *et al.* (eds.) *Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution*.
- Mitchell, R., and C. Thanthianga.** 1990. Are the oviposition traits of the South India strain of *Callosobruchus maculatus* maintained by natural selection? *Entomol. exp. appl.* 57: 143-150.
- Thanthianga, C., and R. Mitchell.** 1987. The fecundity and oviposition behavior of a South India strain of *Callosobruchus maculatus*. *Entomol.*

*exp. appl.* 44: 15-21.

**Utida, S.** 1943. Studies on the experimental population of the azuki bean weevil *Callosobruchus maculatus* (L.) VIII. Statistical analysis of the frequency distribution of the emerging weevils on beans. Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto Imperial University. 54: 1-22.

**Wilson, K.** 1988. Egg laying decisions by bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Ecol. Entomol.* 13: 107-118.

**Wilson, K., and L. Hill.** 1989. Factors affecting egg maturation in the bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Physio. Entomol.* 14: 115-126.

收件日期：1993年2月19日

接受日期：1993年4月15日