



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

The Effect of Travel Costs on Oviposition Behavior of the Bean Weevil (*Callosobruchus maculatus*) (Coleoptera: Bruchidae) 【Research report】

資源區間移動花費對四紋豆象(*Callosobruchus maculatus*) (鞘翅目：豆象科) 雌蟲產卵行為的影響【研究報告】

Huei-Yi Hsu and Shwu-Bin Horn
許惠怡、洪淑彬*

*通訊作者E-mail: sbhorn@ccms.ntu.edu.tw

Received: 2000/04/29 Accepted: 2000/07/14 Available online: 2000/09/01

Abstract

In this study, we explored how the quality of different patches, the costs of traveling between patches, and an individual's competitive ability might affect their search ability and hence the distribution of eggs laid by the bean weevil (*Callosobruchus maculatus*). In the low-travel-cost treatment, regardless of whether one or two females, which would entail competition, were provided, when there was one egg per seed on average, the distribution of eggs laid was concordant with the prediction of ideal free distribution (IFD). In the high-travel-cost treatment, the distribution of eggs laid by one female was not concordant with the prediction of IFD. In addition, the costs of traveling between patches decreased the longevity and fecundity of the female bean weevil. It was also found that in the high-travel-cost treatment, the eggs laid simultaneously by ten females were dispersed as predicted by IFD. Finally, it was found that the number of times of patch leaving had a significant effect on the distribution of eggs laid, while the mechanism of patch leaving was not only due to the pressure of the egg-load but also because the resource quality decreased to a specific threshold level.

摘要

本試驗目的是以理想自由分佈模式 (Ideal free distribution, IFD) 為理論基礎，透過豆象對資源區中寄主豆的搜尋與利用能力，探討不均質的資源和資源區間距離的不同，以及個體間競爭對個體的分佈及資源利用的作用。以四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* (Fab.)) 及紅豆 (*Vigna angularis*) 為材料，結果發現當紅豆區間的距離很小時，也就是對四紋豆象而言移動到另一個紅豆區花費能量很低時，則不論是一隻雌蟲或是兩隻雌蟲競爭情形下，當豆象搜尋過資源區中所有的寄主豆時，其產卵分佈就和IFD的預測相同，也就是與資源的分佈比一致；然而當紅豆區間的距離加大時，對四紋豆象而言移動到另一個紅豆區須花費較多能量，結果一隻雌蟲產卵情形就不符合IFD的預測。同時，移動的花費還使得四紋豆象的壽命和總產卵量減少；然而即使有移動的花費，十隻雌蟲競爭資源的結果使得產卵分佈符合IFD。此外，研究也發現轉換資源區次數會影響其產卵分佈；而豆象離開資源區的機制並非是載卵壓力解除或是環境劣化到達臨界值，即並非因為豆上卵的化學氣味增加至一定濃度。

Key words: bean weevil, travel costs, ideal free distribution.

關鍵詞: 豆象、移動花費、理想自由分佈

Full Text: [PDF \(0.6 MB\)](#)

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

資源區間移動花費對四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus*) (鞘翅目：豆象科) 雌蟲產卵行為的影響

許惠怡 洪淑彬* 國立台灣大學昆蟲學研究所 106 臺北市羅斯福路四段一號

摘要

本試驗目的是以理想自由分佈模式 (Ideal free distribution, IFD) 為理論基礎, 透過豆象對資源區中寄主豆的搜尋與利用能力, 探討不均質的資源和資源區間距離的不同, 以及個體間競爭對個體的分佈及資源利用的作用。以四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* (Fab.)) 及紅豆 (*Vigna angularis*) 為材料, 結果發現當紅豆區間的距離很小時, 也就是對四紋豆象而言移動到另一個紅豆區花費能量很低時, 則不論是一隻雌蟲或是兩隻雌蟲競爭情形下, 當豆象搜尋過資源區中所有的寄主豆時, 其產卵分佈就和 IFD 的預測相同, 也就是與資源的分佈比一致; 然而當紅豆區間的距離加大時, 對四紋豆象而言移動到另一個紅豆區須花費較多能量, 結果一隻雌蟲產卵情形就不符合 IFD 的預測。同時, 移動的花費還使得四紋豆象的壽命和總產卵量減少; 然而即使有移動的花費, 十隻雌蟲競爭資源的結果使得產卵分佈符合 IFD。此外, 研究也發現轉換資源區次數會影響其產卵分佈; 而豆象離開資源區的機制並非是載卵壓力解除或是環境劣化到達臨界值, 即並非因為豆上卵的化學氣味增加至一定濃度。

關鍵詞：豆象、移動花費、理想自由分佈。

前言

資源的分佈與動物的生存及繁衍息息相關, 因此動物對資源的分佈相當敏感。動物行為學者 Fretwell & Lucas 於 1970 年提出「理想自由分佈模式」(Ideal free

distribution, IFD) 以描述動物與資源分佈間的關係。所謂「理想」是指動物個體能因應資源在環境中的分佈而進入資源最豐富處, 以得到最大的適存值, 即食物攝取量最大或是繁殖率達到最佳狀態; 而「自由」則是指動物個體可移動到任一資源所

*論文聯繫人
e-mail: sbhorng@ccms.ntu.edu.tw

在，不受任何限制也沒有能量或時間的花費。一般而言，在不考慮競爭與干擾的情況下，資源最豐富處往往最先被動物佔領，然而隨著抵達的個體數越多時，平均每個個體所能利用的資源量就會逐漸地下降，終會減少到與每個個體去利用次佳之資源區所獲得的資源相同。此時，這些資源區被動物利用的機會是均等的。

在自然環境中動物的分佈情況，往往難以掌握，然而其所用的資源卻是相對地容易調查。因此可以透過 IFD 的模式，經由資源被利用的情形來加以預測動物的分佈情況。利用 IFD 來預測動物之分佈，有三種預測方法 (Kacelnik *et al.*, 1992)：第一為數量預測，即捕食者的數量比與被捕食者的數量比相同；第二為平均攝食率的預測，即每一個個體所吃的食物量相同；第三為獵物危險率的預測，即所有的被捕食者死亡率相同。一般來說三種預測方式預測的結果都相同，採用哪種方式視其研究對象何種值較易測量而定，但一般的生物材料較難從獵物危險率來預測，而這正是本研究所用材料的優點之一。在本試驗中所謂的獵物危險率即寄主豆被產卵的機率。

Milinski (1979) 發現出現在水槽兩端的絲魚 (sticklebacks) 數量會隨著水槽兩端所給予的食餌速率而變化，且兩端之絲魚數比和供給食餌速率比一致。在這個試驗中絲魚對食餌的分佈是非常敏銳的，絲魚能即時因應食餌分佈的變動，立即做出最佳的反應。這是一個較簡單的情況。然而在較自然的環境下，往往有許多其他的因素會影響動物的分佈與其對資源的利用情形，因而使得動物的分佈並不符合 IFD 的預測，例如個體間的競爭、干擾和領域行為。而這樣的問題也已經有許

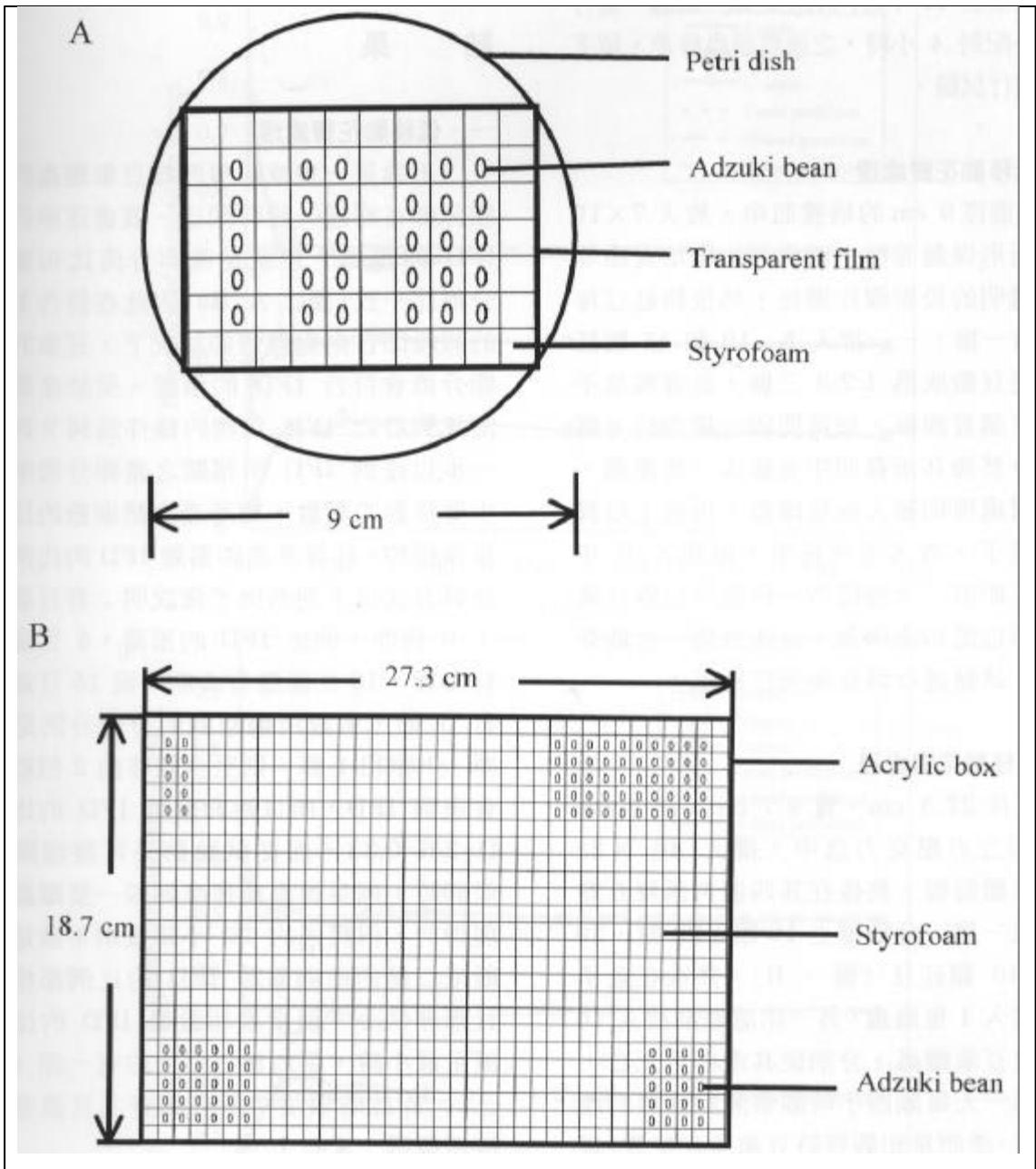
多學者進行研究 (Parker and Sutherland, 1986; Houston and McNamara, 1988; Milinski, 1988; Korona, 1989)。

本試驗目的即以 IFD 為理論基礎，以四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* (Fab.)) 為材料，透過其產卵分佈及轉換資源區的行為，探討在不均質的環境下及各資源區(patch) 間距離不同而造成不同的轉換資源區花費情況下，對豆象雌蟲之壽命和總產卵量有何影響、豆象雌蟲之產卵分佈是否會符合 IFD 的預測、豆象會將資源區中的資源利用至何種程度才會離開資源區，以及探討豆象離開資源區之機制為何？又將 IFD 的條件放寬，更進一步探討個體間競爭對個體及群體的分佈及資源利用的作用，以作為探討豆象所表現出之行為的特性及其決策機制的基礎。

材料與方法

一、蟲源與飼育

四紋豆象為 4C6-4 品系，成蟲體長約 3.5 - 5.5 mm，源自胡燦博士所提供 (Hu, 1989)，在本試驗室以紅豆 (*Vigna angularis*) 累代飼養。紅豆購入後隨即分裝在 -18℃ 之冷凍庫兩週，以殺死可能含有之昆蟲，之後再移至室溫下至少兩週，俟其溫度及含水量恢復正常後再用於飼養和試驗。飼養時挑選直徑 5.5 mm 大小以上之紅豆作為寄主豆，試驗時則挑選 6.0 - 6.5 mm 大小的寄主豆。利用直徑 9.5 cm，高 5.5 cm，蓋上有 1 cm 之十字細縫的圓形透明塑膠盒中，加入約 3 cm 深之紅豆，再接入 13 對三日內羽化的四紋豆象，不供給其它食物或水源，而使其在盒內紅豆上產卵至死。接蟲後之塑膠盒放入 $28 \pm 1^\circ\text{C}$ ，RH50-70% 之全暗生長箱中。試驗時挑選羽化孔明顯可見，且只有一卵之紅豆，然後將



圖一 A 低移動花費處理的試驗設計。在直徑 9 cm 的培養皿中，放入 7×10 格的保麗龍板，四周用透明的投影膠片圍住，然後將紅豆每五個為一排，一一排入 5、10 和 15 顆紅豆，且各組紅豆間間隔一排空格。

圖一 B 高移動花費處理為在大小長 27.3 cm、寬 18.7 cm、高 5 cm 的透明壓克力盒中，擺入 46×23 格的保麗龍板，然後在其四個角落每五顆紅豆為一排，隨機擺上 10、20、30 和 40 顆紅豆。

Fig. 1. Design of arrays in (A) low-travel-cost treatment and (B) high-travel-cost treatment of *Callosobruchus maculatus*.

每一顆紅豆分別放在直徑 2.2 毫升之離心管中。收集在 12 小時內羽化之雌、雄蟲，進行一對一配對 4 小時，之後將雄蟲移走，留下雌蟲進行試驗。

二、低移動花費處理

在直徑 9 cm 的培養皿中，放入 7×10 格的矩形保麗龍板，四周再以和培養皿等高之透明的投影膠片圍住，然後將紅豆每 5 個為一排，一一排入 5、10 和 15 顆紅豆，使豆數成為 1:2:3 三區，此資源量不同的三個資源區，每區間隔一排空行（圖一 A），然後在培養皿中央接入一隻雌蟲，另一組處理則接入兩隻雌蟲，再蓋上培養皿的蓋子，放入生長箱中，每組各 6 重覆，產卵第一天每隔四小時觀察記錄豆象的產卵位置和產卵量，之後每隔一天觀察紀錄，試驗進行到豆象死亡為止。

三、高移動花費處理

在長 27.3 cm、寬 8.7 cm、高 5 cm 的透明立方壓克力盒中，擺入 46×23 格的保麗龍板，然後在其四個角落每五顆紅豆為一排，分別擺上 10 顆、20 顆、30 顆和 40 顆紅豆（圖一 B），然後在盒子中央接入 1 隻雌蟲，另一組處理則接入 10 隻四紋豆象雌蟲，分別使其產卵至死亡，產卵第一天每隔四小時觀察記錄豆象的產卵位置、產卵量和觀察時豆象所在位置（以便計算豆象在各資源區間之移動次數），之後每隔一天觀察紀錄，試驗進行到豆象死亡為止。一隻雌蟲處理組進行 10 重覆，10 隻雌蟲處理組則進行 4 重覆。

將低移動花費處理與高移動花費處理之雌蟲壽命及總產卵量以 *t*-test 進行比較，以瞭解移動花費對四紋豆象雌蟲的壽

命及總產卵量的影響。

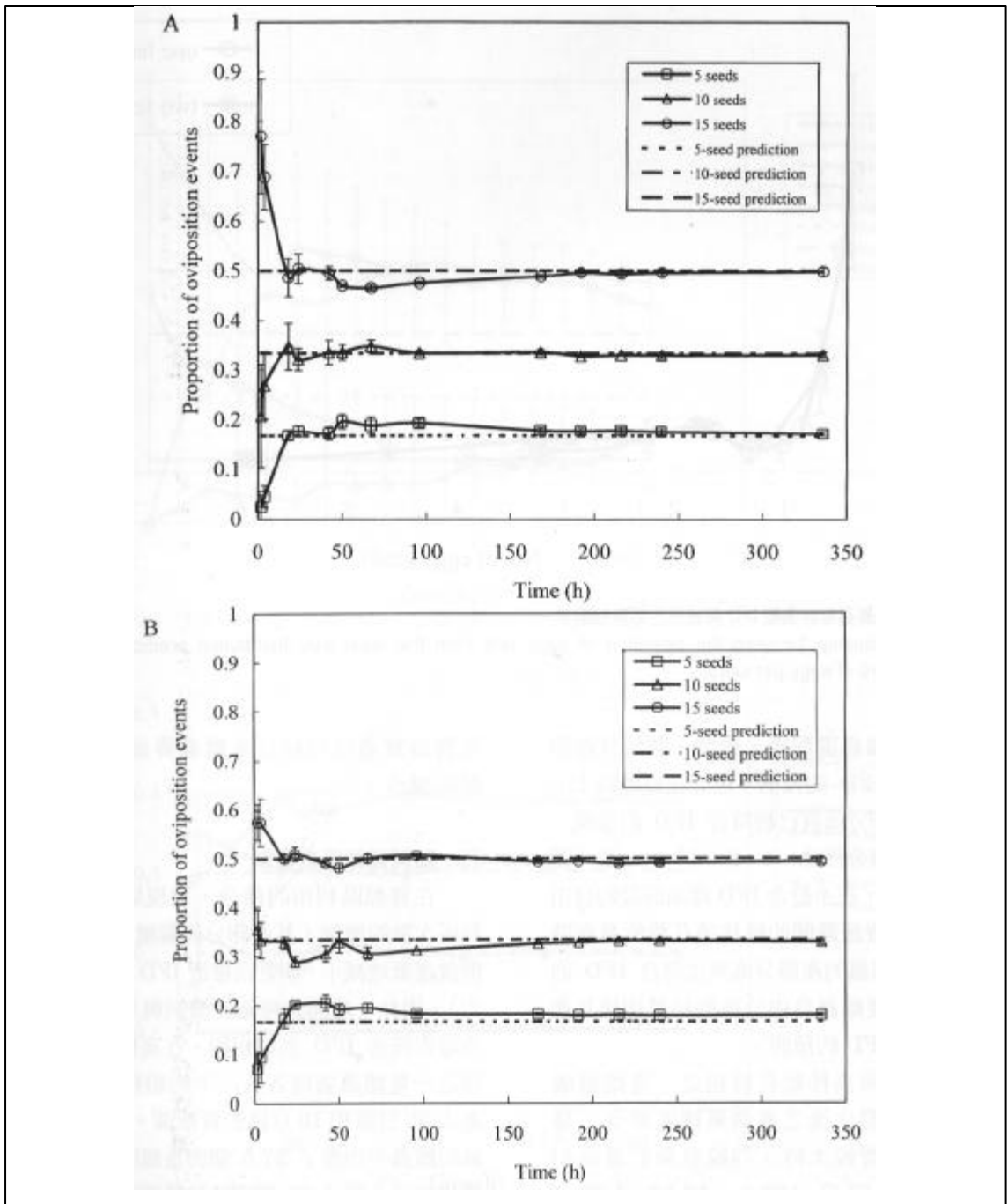
結 果

一、低移動花費處理

不論是一隻或兩隻四紋豆象雌蟲的產卵分佈在經過一段時間後，就會逐漸符合 IFD 的預測，也就是產卵分佈比和資源分佈比一致（圖二 A B），因此在符合 IFD 的假設即自由與理想的狀況下，豆象的產卵分佈會符合 IFD 的預測。至於產卵分佈達到符合 IFD 預測的條件為何？再進一步以達到 IFD 所預期之產卵分佈所至少要移動的卵數，和所產之總卵數的比例當做指標，計算其產卵偏離 IFD 的比例。計算方式以下列的例子做說明：若豆象產了 6 個卵，則依 IFD 的預測，5 豆區應有 1 卵，10 豆區應有 2 卵，而 15 豆區應有 3 卵，假設所觀察到的分佈分別是 2 卵、3 卵和 1 卵，則至少應移動 2 個卵才會達到 IFD，所以產卵偏離 IFD 的比例 $D=2/6=0.33$ 。而從試驗結果可發現開始產卵時，兩隻雌蟲處理產卵較一隻雌蟲處理均勻，但經過約 20 小時後則不論是一雌或二雌的產卵偏離 IFD 的比例都相似且都非常小。而當產卵偏離 IFD 的比例減至最小時，平均每一豆上約有一卵（圖三），即此時環境中所有的寄主豆都至少被搜尋過一次以上。

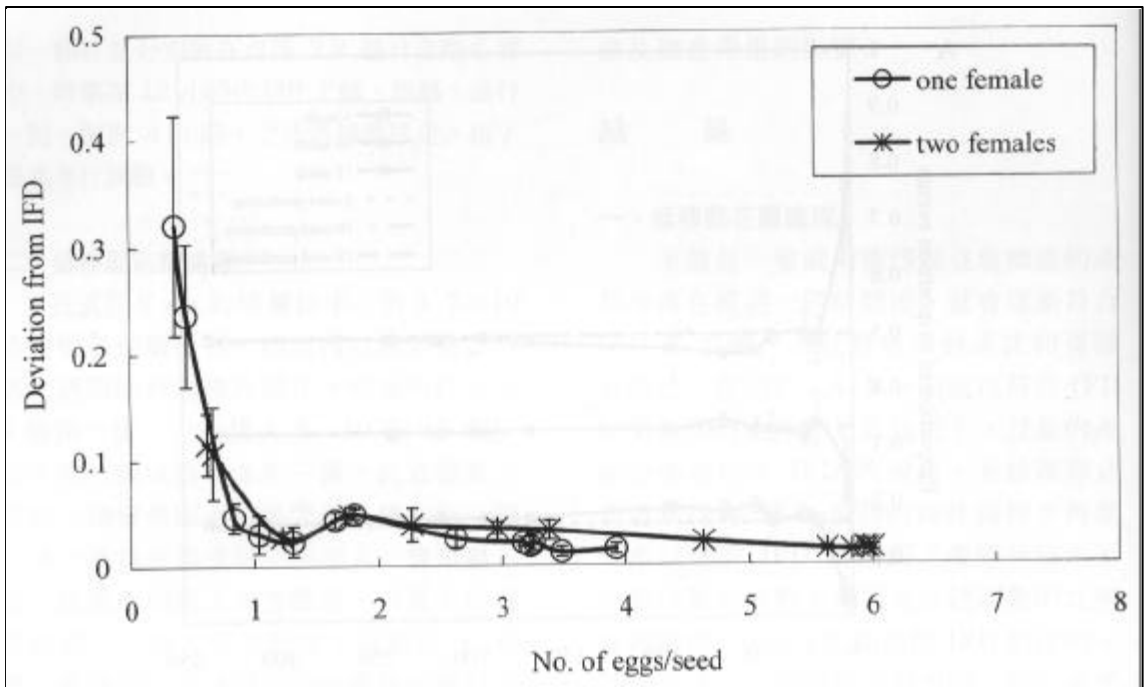
二、高移動花費處理

在高移動花費處理試驗中之一隻雌蟲處理，其產卵分佈一開始並不符合 IFD 的預測，即使在產卵經過一段時間之後，四個資源區都已經被四紋豆象利用過，其產卵分佈仍然不會符合 IFD 的預測（圖四 A）；



圖二 四紋豆象一隻雌蟲 (A) 和二隻雌蟲 (B) 在不同區域內產卵比例之變動趨勢。產卵分佈在經過一段時間後就會逐漸符合 IFD 之預測，也就是與資源之分佈一致。

Fig. 2. Ideal free-distribution predictions and observed distributions of eggs laid by (A) one female and (B) two females of the bean weevil in the experiment set of low-travel-cost treatment. Dashed lines are the ideal free-distribution predictions, and solid lines represent observed distributions.



圖三 四紋豆象雌蟲產卵偏離 IFD 與每豆上卵數的關係。

Fig. 3. Relationship between the deviation of eggs laid from the ideal free-distribution prediction and the numbers of eggs per seed.

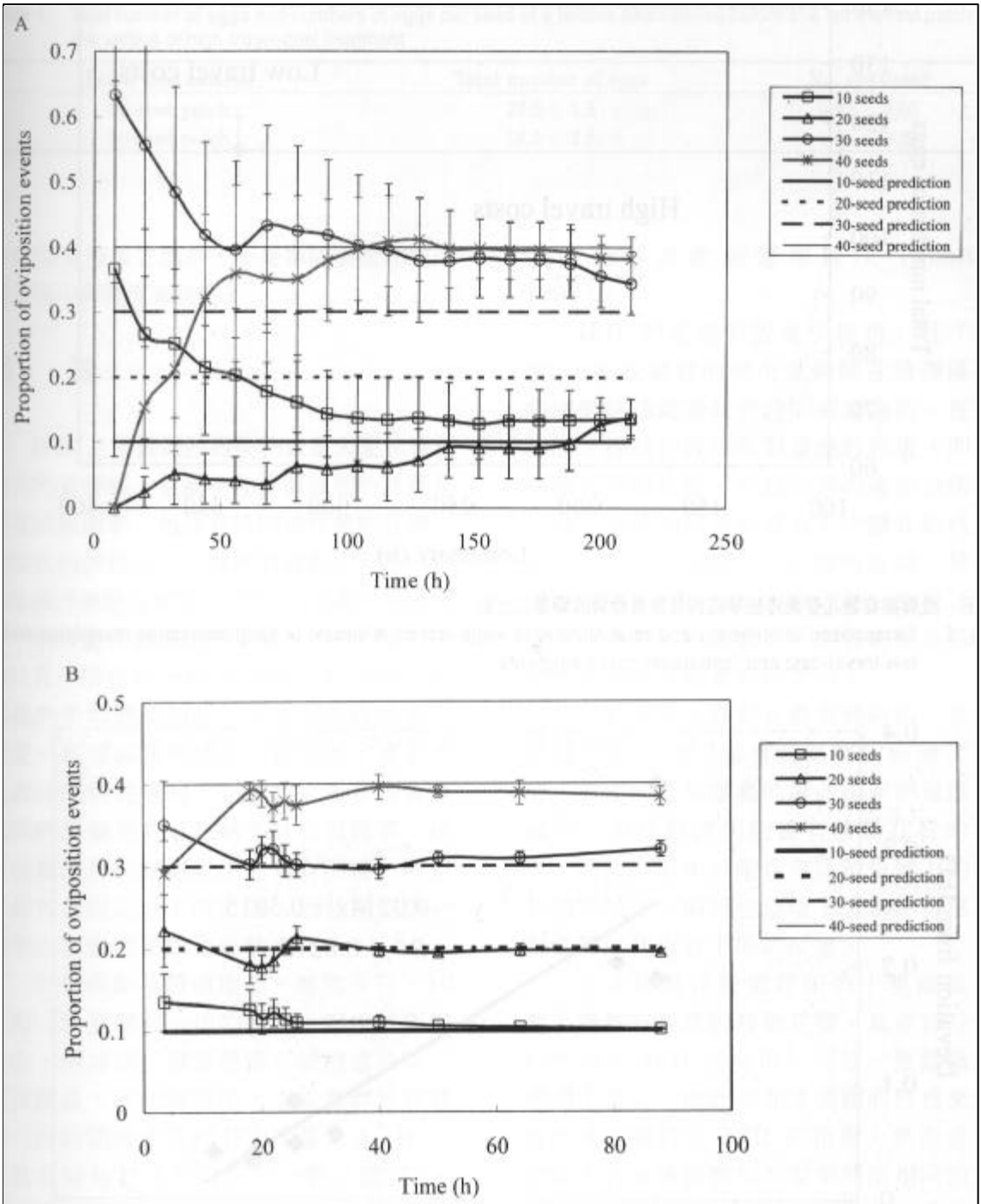
然而在十隻雌蟲處理組，雖然一開始其產卵分佈不符合 IFD 的預測，然而在經過四十小時後，其產卵分佈就已經符合 IFD 的預測，也就是和資源分佈比，1:2:3:4 一致(圖四 B)。因此，在不符合 IFD 理論假設的自由條件下，即資源區間的轉移須花費能量與時間時，一隻雌蟲的產卵分佈無法符合 IFD 的預測；但十隻雌蟲自由分佈的結果卻使其產卵分佈達到 IFD 的預測。

比較低與高移動花費組之一隻雌蟲處理，自成蟲羽化後之壽命與總產卵量，發現當移動花費較大時，四紋豆象的壽命和總產卵量分別為 192.0 ± 16.97 小時和 93.0 ± 4.20 粒卵，均顯著小於低移動花費組 (336.0 ± 9.80 小時和 114.8 ± 6.10 粒卵，壽命之 $P\text{-value}=0.01$ 而總產卵量之 $P\text{-value}=0.001$) (圖五)，因此，移動

花費確實造成四紋豆象雌蟲壽命與總產卵量的減少。

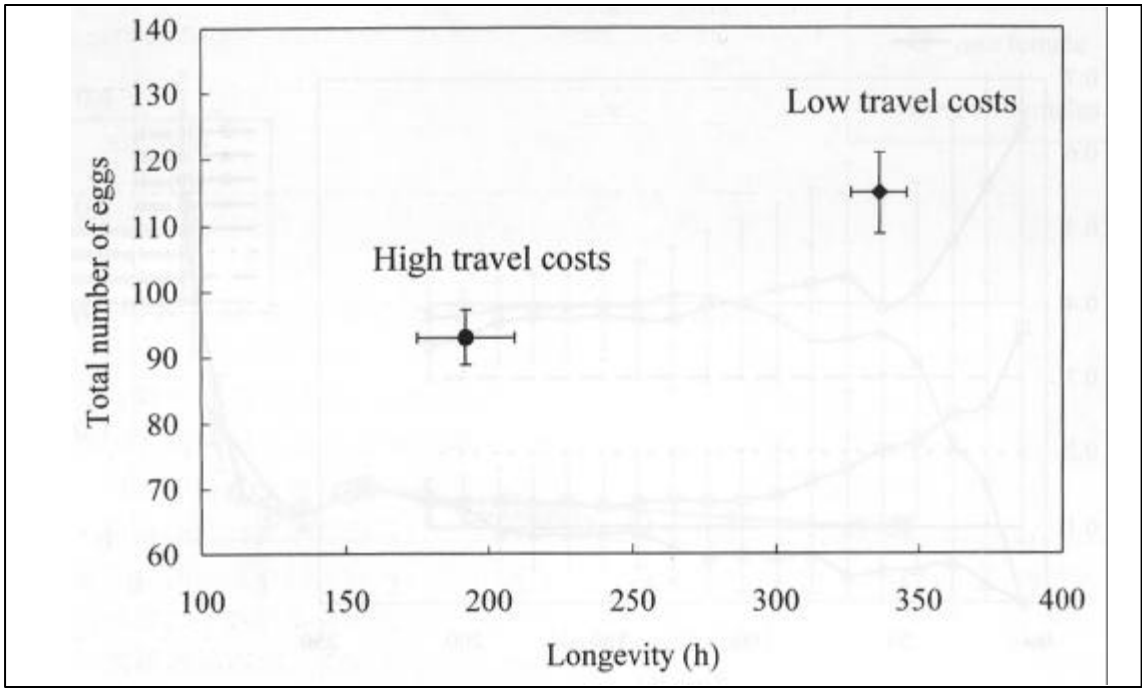
三、離開資源區之機制

在資源區利用的部分，發現隨著轉換資源區次數的增加，其產卵分佈偏離 IFD 的比例就逐漸地減小，即更為接近 IFD 的預測(圖六)。因此，離開資源區之機制與豆象產卵分佈是否符合 IFD 密切相關。在高移動花費處理之一隻雌蟲處理各有一半的組別分別最先進入 30 豆區和 10 豆區的資源區。進入 30 豆區的雌蟲平均產了 27.5 個卵後離開，也就是平均每豆上有 0.92 個卵時就離開資源區，繼續去尋找另一新的資源區；而先進入 10 豆區資源區之雌蟲，卻在平均產了 16.5 個卵後就離開資源區，即平均每寄主豆上有 1.65 個卵時離開這個資源區(表一)。因此，四紋豆



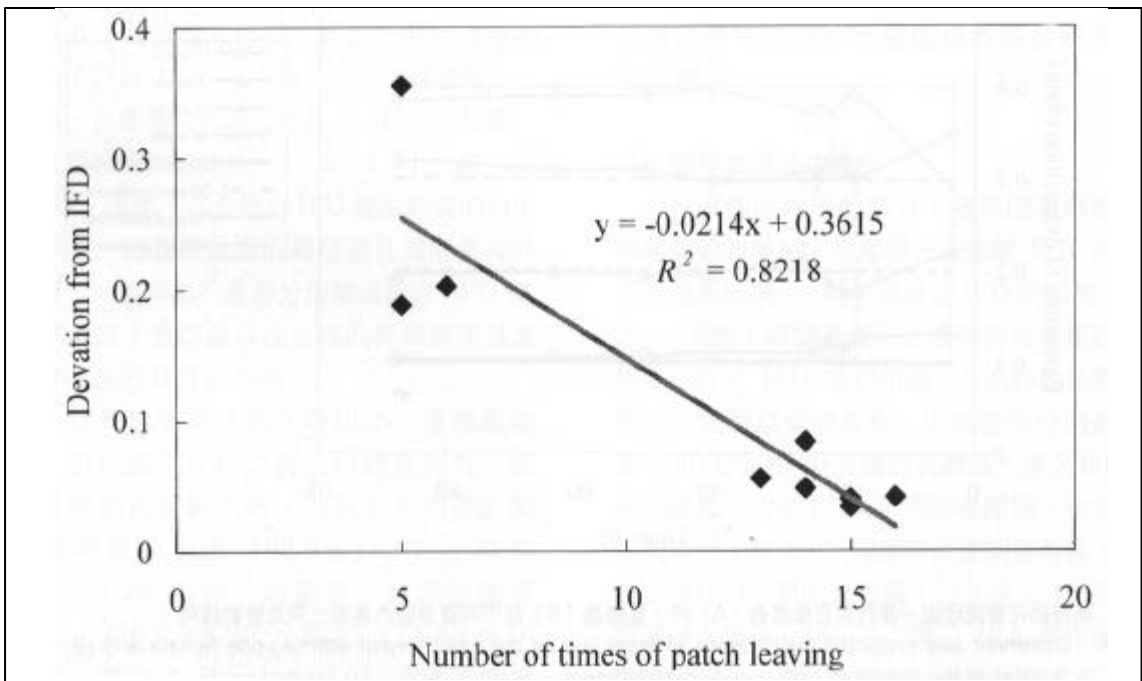
圖四 高移動花費處理組一隻四紋豆象雌蟲 (A) 和十隻雌蟲 (B) 在不同資源區內產卵比例之變動趨勢。

Fig. 4. Observed and predicted distributions of eggs laid by the bean weevil with (A) one female and (B) ten females in the setting of high-travel-cost treatment.



圖五 低與高移動花費處理組間四紋豆象壽命與產卵量之比較。

Fig. 5. Comparison of longevity and total number of eggs laid by a female of *Callosobruchus maculatus* under low-travel-cost and high-travel-cost treatments.



圖六 轉換資源區的次數與產卵分佈偏離 IFD 的關係。

Fig. 6. Relationship between the number of times of patch leaving and deviation of egg dispersion from IFD.

表一 在高移動花費處理下，一隻豆象雌蟲在離開第一個進入資源區前之利用情形

Table 1. Total number of eggs and numbers of eggs per seed of a female bean weevil before she left the first patch in the setting of high-travel-cost treatment

Patch first entered	Total number of eggs	No. eggs/seed
30-seed patch	27.5 ± 1.5	0.92 ± 0.05
10-seed patch	16.5 ± 2.5	1.65 ± 0.25

象離開資源區之機制，不是單純由產卵數或資源區中卵密度來決定。

討 論

IFD 之前提假設為動物會進入使其獲利最大的資源區，且動物在資源區間的移動是不受任何限制，也沒有時間或能量的花費。在如此的前提之下，豆象對資源之利用，即其產卵分佈是否會符合 IFD 的預測？因此設計了低移動花費處理的試驗。由於每區紅豆間只有一排空行，約 5 mm，和四紋豆象雌蟲的平均體長相近，所以對四紋豆象而言從一紅豆區移動到另一紅豆區，是不太耗費時間與能量的，也就是豆象在各資源區間的移動花費可忽略不計或視為零。使用保麗龍板的好處是由於具有凹槽，所以不但可以固定豆子的位置，而且還能讓豆象自由滾動豆子以進行檢查。

在低移動花費處理組，雖然 5 豆、10 豆和 15 豆間有一排間隔，但由於距離很小，所以這三個資源區可能被當成同一個資源區。在此處理中，豆象產卵是在經過一段時間後才達到 IFD (圖二 A、B)，而且此時每豆上平均約有一卵 (圖三)，換句話說即豆象至少已將整個資源區都搜尋過一遍以上，其產卵才會達到 IFD 預測的分佈。且兩隻豆象較一隻豆象更快達到 IFD，這也許是由於兩隻雌蟲共同搜尋的範圍較大，加上彼此有所競爭，所以

使得搜尋及產卵速率較快 (Smith, 1990)。

IFD 的前提假設是「理想」且「自由」，但較真實的情況是動物在資源區間的移動往往是得耗費時間與能量的。在此情況下探討四紋豆象對資源的利用，即在移動花費較高時，四紋豆象的產卵分佈及行為。由於四紋豆象雌蟲平均體長約為 5 mm，而資源區間 (即四個角落間) 最近的距離也有 85 mm，所以對豆象而言，從一個資源區移動到另一個資源區是需要耗費相對較多能量與時間的。

比較低與高移動花費處理組的一隻雌蟲處理組，發現當資源區間的距離加大時，會使得豆象雌蟲的壽命和產卵量顯著減少。由此可證明的確有移動花費的存在，而使得原本分配在存活和生殖上的能量相對減少，同時也造成了豆象的行為及對資源的利用有不同的反應。

在高移動花費處理組的十隻雌蟲處理，雖然有較高的移動花費，其產卵分佈仍然符合 IFD 的分佈，可是一隻雌蟲處理則不符合。由此可知從個體的行為來看雖然未必會符合 IFD 的預測，然而當資源區中有多數個體相互競爭利用相同的資源時，由於競爭的結果會使得所有的資源被均勻地利用，使個體的分佈符合自由的假設，而使其產卵分佈達到 IFD 的預期分佈。

關於轉換資源區的次數與資源利用之關

係，在高移動花費處理組的一隻雌蟲處理，其產卵分佈隨著豆象轉換資源區次數的增加而更為接近 IFD 的預測。顯示轉換資源區次數越多，使豆象相對地蒐集更多大環境中資源的分佈資訊，因此其產卵分佈就會較接近 IFD 的預測。這是否說明了一件事，即只有在動物對整個大環境中資源的分佈有全面性的了解時，才能對這些資源達到最佳的利用狀態？對於這個問題，「何時離開資源區？」是一個關鍵。

高移動花費處理組主要是透過資源區資源不均質的試驗設計，藉由觀察一隻雌蟲或是多隻雌蟲有競爭時之產卵行為，從功能性及機制性來探討其離開資源區之機制為何。由於此試驗設計中每個資源區所包含之資源量並不相同，豆象在進入一個資源區後，會利用到何種程度才會離開此資源區，即資源區逐漸劣化而導致豆象離開資源區之趨勢強度逐漸增加。而哪些訊息過程反應出資源區的變化是這個試驗設計所要探討的重點，以下提出四種可能的假說。

首先為臨界假說 (threshold hypothesis) 即豆象離開是因為豆上的卵數太多，豆上卵的化學氣味達到一定濃度，所以使得豆象離開資源區。也就是當環境逐漸劣化或資源逐漸匱乏而使得動物個體的攝食率下降到某一程度時，動物就會離開這個資源區 (Bell, 1991)。在本試驗結果中，先進入 10 豆區的豆象在平均每豆上有 1.65 個卵時離開這個資源區，然而先進入 30 豆區的豆象卻在平均每豆上僅有 0.92 個卵時就離開資源區(表一)。所以若豆象離開資源區之機制符合臨界假說，則進入 30 豆區的豆象也應在平均每豆上有 1.65 個卵時才離開資源區，但卻是在平均每豆上只有 0.92 個卵時就離開了，所以

豆象離開資源區之機制可能並非是因為環境劣化至臨界值所致。

第二個假說為載卵壓力假說 (egg-load hypothesis)，剛羽化之雌四紋豆象體內已經有八個成熟的卵母細胞，即使在缺乏寄主豆的情況下，其成熟的卵母細胞仍會繼續累積 (Credland and Wright, 1989; Wilson and Hill, 1989)，即豆象有一定的載卵壓力，所以豆象是否在將腹中的成熟卵產完後，載卵壓力解除就離開資源區，也就是說豆象離開資源區的趨勢會隨著產卵量的增加而增加，所以豆象會在產下一定的卵數後就離開資源區，在經過一段時間後，又開始有載卵壓力時而去重新尋找新的資源區嗎？在試驗結果中先進入 30 豆區的雌蟲，平均產了 27.5 個卵時離開，而先進入 10 豆區，平均只產了 16.5 個卵就離開。若豆象離開資源區之機制符合載卵壓力假說，則先進入 10 豆區的豆象也應該在產了 27.5 個卵才會離開資源區，但事實上卻只產 16.5 個卵就離開，所以豆象離開資源區之機制也不符合載卵壓力假說。

第三個假說為最佳覓食假說(optimal foraging hypothesis)，這個假說主要是從功能上來探討動物離開資源區的因素。簡單來說，在一個資源分佈不均質的環境中，不論動物進入哪一個資源區中利用資源，隨著個體在資源區中停留的時間越長，則動物在這個資源區中所能獲得利用的資源量也會越多，然而隨著停留時間的繼續增加，動物在單位時間內的獲利在達到最大值後，卻會開始逐漸地減少。因此在最佳的情況下，動物應在單位時間內的獲利最大時離開這個資源區 (Charnov, 1976; Parker & Stuart, 1976)。所以，不論動物個體進入何種資源區，均會在相

同的單位時間內獲利最大時離開資源區。也就是說，當個體進入資源較豐富的資源區時，動物會在資源區中停留較久，同時也會利用較多的資源；相對的，若是進入資源較匱乏的資源區時，停留時間較短且利用資源量也較少。比較豆象離開第一個資源區之前的利用情形，發現進入 30 豆區之雌蟲，平均產了 27.5 個卵後離開這個資源區；而進入 10 豆區之雌蟲，則在平均產了 16.5 個卵後離開。因此，從功能上來說，豆象離開資源區，是因為其對該資源區中的寄主豆已達較佳的利用效率。

第四個假說為動機假說 (motivation hypothesis)，主要是從機制上來探討離開資源區的因素。即當碰到資源時，在資源區中的離開機率就會下降，但並不會回到原點，若是沒有碰到可利用的資源，則離開機率會逐漸增加。同時隨著個體所利用資源量的增加，個體也逐漸地解除載卵壓力，或是逐漸地習慣資源區中資源的氣味，而對資源所在越來越不敏感，因此使得離開的機率不斷增加。由於離開機率增加的幅度大於下降的幅度，因此離開資源區之機率不斷在累積，當增加到 1 時個體就會離開資源區 (Waage, 1979)。

從目前的試驗結果來分析，豆象離開資源區之機制並不符合臨界壓力假說或是載卵壓力假說，但可能是這兩個因素皆有作用。而最佳覓食假說主要是從功能上的角度來解釋，即個體在單位時間內達到最大獲利時，便會離開資源區；動機假說則主要是機制上的解釋，同時也包括了臨界壓力假說及載卵壓力假說的範疇，所以離開資源區的機制，在功能上是在達到最佳的覓食效率時，而生理機制上的解釋，目

前由於資料不足需要更進一步的試驗，我們希望藉由行為錄影觀察，以蒐集更多的資訊，最後透過模式分析，一一驗證這些假說，以期能真正揭開離開資源區之謎。

誌謝

本研究承國科會經費補助 (NSC 88-2313-B002-044)，特此致謝。

引用文獻

- Bell, W. J.** 1991. Searching Behaviour: The Behavioural Ecology of Finding Resources. Chapman and Hall, London. 358 pp.
- Charnov, E. L.** 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129-136.
- Credland, P. F., and A. W. Wright.** 1989. Factors affecting female fecundity in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Stored Prod. Res.* 25: 125-136.
- Fretwell, S. D., and H. J. Lucas Jr.** 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* 19: 16-36.
- Houston, A. I., and J. M. McNamara.** 1988. The ideal free distribution when competitive abilities differ: an approach based on statistical mechanics. *Anim. Behav.* 36: 166-174.
- Hu, C.** 1989. Gamma radiation as control of

- cowpea weevil (*Callosobruchus maculatus* (Fab.)) in stored bean. Ph.D. dissertation. Graduate Institute of Plant Pathology and Entomology, National Taiwan University. 137 pp. (in Chinese).
- Kacelnik, A., J. R. Krebs, and C. Bernstein.** 1992. The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends Ecol. Evol.* 7: 50-55.
- Korona, R.** 1989. Ideal free distribution of unequal competitors can be determined by the form of competition. *J. Theor. Biol.* 138: 347-352.
- Milinski, M.** 1979. An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.* 51: 36-40.
- Milinski, M.** 1988. Games fish play: making decisions as a social forager. *Trends Ecol. Evol.* 3: 325-330.
- Parker, G. A., and R. A. Stuart.** 1976. Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *Am. Nat.* 110: 1055-1076.
- Parker, G. A., and W. J. Sutherland.** 1986. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype limited ideal free models. *Anim. Behav.* 34: 1222-1242.
- Smith, R. H.** 1990. Adaptations of *Callosobruchus* species to competition. pp. 351-360. *In:* K. Fujii, A. M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell, and T. Yoshida, eds. *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution.* Kluwer Academic Publisher, Dordrecht. 407 pp.
- Waage, J. K.** 1979. Foraging for patchily distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *J. Anim. Ecol.* 48: 353-371.
- Wilson, K., and L. Hill.** 1989. Factors affecting egg maturation in the bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Physiol. Entomol.* 14: 115-126.

收件日期：2000年4月29日

接受日期：2000年7月14日

The Effect of Travel Costs on Oviposition Behavior of the Bean Weevil (*Callosobruchus maculatus*) (Coleoptera: Bruchidae)

Huei-Yi Hsu and Shwu-Bin Horng* Institute of Entomology, National Taiwan University, 1 Roosevelt Road, Sec. 4, Taipei 106, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

In this study, we explored how the quality of different patches, the costs of traveling between patches, and an individual's competitive ability might affect their search ability and hence the distribution of eggs laid by the bean weevil (*Callosobruchus maculatus*). In the low-travel-cost treatment, irregardless of whether one or two females, which would entail competition, were provided, when there was one egg per seed on average, the distribution of eggs laid was concordant with the prediction of ideal free distribution (IFD). In the high-travel-cost treatment, the distribution of eggs laid by one female was not concordant with the prediction of IFD. In addition, the costs of traveling between patches decreased the longevity and fecundity of the female bean weevil. It was also found that in the high-travel-cost treatment, the eggs laid simultaneously by ten females were dispersed as predicted by IFD. Finally, it was found that the number of times of patch leaving had a significant effect on the distribution of eggs laid, while the mechanism of patch leaving was not only due to the pressure of the egg-load but also because the resource quality decreased to a specific threshold level.

Key words: bean weevil, travel costs, ideal free distribution.