

Oviposition Behavior and Host Selection of the Frogfly, Caiusa coomani (Diptera: Calliphoridae) [Research report]

越北絳蠅(Caiusa coomani)(雙翅目:麗蠅科)產卵行為及寄主選擇【研究報告】

Shiann-Sheng Lin*, Chiung-Hua Kuo and Kuang-Yang Lue 林獻升、郭瓊華、呂光洋

*通訊作者E-mail: good frogfly@kimo.com.tw

Abstract

Oviposition behaviors and host selection of Caiusa coomani Seguy were studied in Hualin, northern Taiwan from March through August 1999. The times of oviposition were from 5 to 8AM. Up to three flieees were found oviposition on a single rhacophorid foam nest. The oviposition sequence can be divided into five steps: preparing, searching, exploring, ovipositing, and cleaning. It took 4 to 35 min to complete the oviposition procedure on one foam nest. The selection tests showed that female flies oviposited on fresh and unparasitized nests; no oviposition behaviors were observed on decayed beef or infested nests; foam-like objects attracted female flies, but no eggs were laid. Rhacophorid nests were mostly infected at the early embryo development stages (Gosner stage 7-8). The average mortality of embryos was 100% for both stage 7-8 and stage 15-16 infested nests, dropped to 50% for stage 17-18 infested nests, and was 5.3% for non-infested nests. On average there were 45.2 maggots in one nest of Rhacophorus prasinatus and 47.3 maggots per nest of Polypedates meagcephalus. No correlation between the size of nests and the number of maggots was found.

摘要

自1999年3月至8月於台灣北部華林地區進行越北絳蠅(Caiusa coomani)產卵行為觀察及寄主選擇試驗。產卵行為觀察結果顯示,雌蠅產卵時間為清晨5點至8點之間;最多有3隻雌蠅同時產卵於一個樹蛙卵泡上;雌蠅產卵行為序列分為5個步驟:準備、尋找、探測、產卵及清潔,其中產過程所需時間最短4分鐘,最長35分鐘。寄主選擇試驗結果顯示,雌蠅主要將卵產於新鮮且未遭寄生的卵泡,腐爛的牛肉及已遭寄生的卵泡未曾吸引雌蠅注意及產卵,而外觀類似卵泡的泡沫狀物質曾吸引雌蠅注意,但未產卵;卵泡主要在蛙胚胎發育早期(Gosner stage 7-8)遭寄生,胚胎發育早期(stage 15-16以前)遭寄生的卵泡,胚胎死亡率均為100%,無蚪孵化,而晚期(stage 17-18)才遭寄生的卵泡,死亡率平均為50%,未遭寄生的卵泡死亡率平均為5.3%;平均一個翡翠樹蛙卵泡內有45.2隻蛆,47.3隻於一個白頜樹蛙卵泡內,卵泡大小與蠅蛆數量無相關性。

Key words: frogfly, rhacophorid, foam nest, oviposition behavior, host selection.

關鍵詞: 蛙蠅、樹蛙、卵泡、產卵行為、寄主選擇

Full Text: PDF(0.11 MB)

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

越北絳蠅 (Caiusa coomani) (雙翅目:麗蠅科) 產卵行為 及寄主選擇

林獻升* 郭瓊華 呂光洋 國立台灣師範大學生物學系 台北市汀州路四段 88 號

摘 要

自 1999 年 3 月至 8 月於台灣北部華林地區進行越北絳蠅 (Caiusa coomani Seguy) 產卵行為觀察及寄主選擇試驗。產卵行為觀察結果顯示,雌蠅產卵時間為清晨 5 點至 8 點之間;最多有 3 隻雌蠅同時產卵於一個樹蛙卵泡上;雌蠅產卵行為序列分為 5 個步驟:準備、尋找、探測、產卵及清潔,其中產卵過程所需時間最短 4 分鐘,最長 35 分鐘。寄主選擇試驗結果顯示,雌蠅主要將卵產於新鮮且未遭寄生的卵泡,腐爛的牛肉及已遭寄生的卵泡未曾吸引雌蠅注意及產卵,而外觀類似卵泡的泡沫狀物質曾吸引雌蠅注意,但未產卵;卵泡主要在蛙胚胎發育早期(Gosner stage 7-8)遭寄生,胚胎發育早期(stage 15-16 以前)遭寄生的卵泡,胚胎死亡率均為100%,無蝌蚪孵化,而晚期(stage 17-18)才遭寄生的卵泡,死亡率平均為50%,未遭寄生的卵泡死亡率平均為5.3%;平均一個翡翠樹蛙卵泡內有45.2隻蛆,47.3隻於一個白頷樹蛙卵泡內,卵泡大小與蠅蛆數量無相關性。

關鍵詞:蛙蠅、樹蛙、卵泡、產卵行為、寄主選擇。

前言

一種生物攻擊或殺死另一種生物,並以 其為食,此行為稱之為「捕食」,廣義的捕食 包含四類,典型捕食(classic predation)、 食草(herbivory)、寄生(parasitism)及擬 寄生者(parasitoid)(Hedrick, 1984)。擬寄 生者的幼蟲寄生後,生活史早期與典型寄生 者相同,但等到消耗完寄主資源之後,會將 寄主殺死,成為自由活動的成蟲,所以也稱 之為 protelean parasites (Askew, 1971), 藉以區別典型寄生者。演化成為擬寄生者,雌蟲至少要面對四種選擇:(1)選擇何種寄主,(2)去那裡尋找寄主,(3)一個寄主內產下多少數目的卵,及(4)一個寄主內子代的性別比例(Charnov and Skinner, 1984)。另外,綜合Salt (1935)、Flanders (1953)、Doutt (1964)及Vinson (1976)等人的看法,成功的寄主選擇(host selection)過程包含五個步驟:(1)寄主棲地定位(host habitat location),(2)寄主定位(host location),(3)寄主確認(host acceptance),(4)寄主適合性(host

suitability) ,及(5)寄主調節 (host regulation)。

「蛙蠅」(frogfly) 為將卵產在 蛙卵上,並且其卵、幼蟲及蛹部份階 段或是全程在蛙卵上發育的雙翅目 (Diptera) 昆蟲 (Villa, 1977)。越北 絳蠅 (Caiusa coomani Seguy) (麗蠅科 Calliphoridae) 為台灣新記錄種蛙蠅,將卵 產於樹蛙 (Rhacophoridae) 卵泡 (foam nest) 上,幼蟲階段生活於卵泡內,以卵泡為食物, 之後羽化成為自由活動的成蟲 (Lue and Lin, 2000)。在全省採集地中, Lue and Lin (2000) 只發現越北絳蠅幼蟲普遍寄生於卵泡上,並 未發現其他種蠅類幼蟲,因此越北絳蠅為台 灣地區樹蛙卵泡唯一寄生者。一般雙翅目擬 寄生者主要為寄生蠅科 (Tachinidae) 蠅類 (Vinson, 1976), 麗蠅科蠅類主要產卵於動 物死屍或腐敗的植物體上 (Richards and Davies, 1977), 越北絳蠅演化為樹蛙卵泡寄 生者,勢必要演化出相對應的行為及能力, 才能夠利用此資源,因此本研究的目為瞭解 越北絳蠅產卵行為過程及寄主選擇能力。

材料與方法

一、研究樣區

本研究地點位於台北縣翡翠水庫集水區內大桶山山腰之華林地區(24°54°N、121°34°E)(圖一),海拔約370m,實驗地附近的植被主要為低海拔次生闊葉林和人工栽植的果園及茶園,於栽植的茶園內有許多收集雨水灌溉用之廢棄浴缸及塑膠水桶,吸引翡翠樹蛙翡翠樹蛙(Rhacophorus prasinatus Mou, Risch, and Lue)及白額樹蛙(Polypedates megacephalus Hallowell)產卵泡於集水容器附近的植物體上,或是直接

將卵泡產於器壁上,實驗期間並未發現卵泡出現於其他環境。依據台北翡翠水庫 (Feitsui Reservoir) 管理局測站的氣候資料 (距研究樣區北方約3公里,圖一),自1996年10月至1998年3月,月均溫平均為21.4,月均溫最低為1月的15.3,最高為7月的27.7;月平均降雨量為11.0 mm。

二、產卵行為觀察

Chang (1989) 及 Chen (1992) 在研究 樹蛙生殖行為時,只於清晨 5 點左右發現蠅 類產卵於卵泡上,但未詳細描述產卵過程。 為了瞭解越北絳蠅產卵時間及與環境因子的 關係,我們自1999年3月至8月之間,於清 晨 4 點至實驗地觀察雌蠅產卵行為,並記錄 以下資料:(1) 雌蠅出現於一個卵泡附近的時 間與隻數,(2) 雌蠅寄生過程及行為,(3) 雌 蠅產卵所需時間,(4)離卵泡 30 cm 處之光 照度(luminosity),單位為 Lux(由於不同 季節及地點的日出時間不一,因此我們以光 照度資料來標示日出時間,當光照度由夜間 約 3-5 Lux 漸漸增加時,此時為日出)。出現 隻數及光照度資料每十分鐘記錄一次。另外 在 1999 年 7 月 28 日進行 24 小時連續觀察 記錄,同樣記錄出現時間、隻數、寄生過程、 所需時間及光照度資料,並記錄實驗地之 24 小時溫度及溼度資料 (每一小時記錄一次)。 此外,為了瞭解絳蠅產卵行為序列 (behavior sequence),於行為觀察時記錄絳蠅表現的行 為與所歷經的時間。

三、寄主選擇試驗

1.寄主專一性

為了瞭解雌蠅是否會將卵產於非卵泡的 寄主上,於實驗地絳蠅經常出現之水桶旁放 置1塊腐肉(發出臭味)及1個新鮮的卵泡供雌

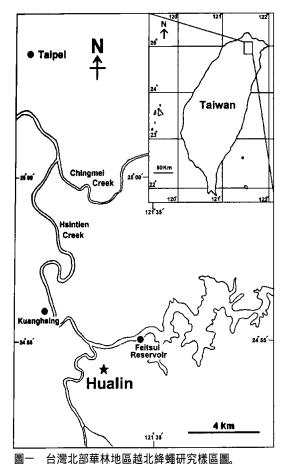


Fig. 1. Study area of *Caiusa coomani* in Hualin, northern Taiwan.

蠅產卵選擇,腐肉與卵泡大小相似,放置的 位置相距約 1 m,共重複 5 次試驗。

2.寄主辨識

為了瞭解雌蠅是否能辨識卵泡及非卵泡物質,於實驗地放置 1 個外觀與顏色類似卵泡之泡沫狀物質 (此物質為雞蛋白用打蛋器打成泡沫狀) 及 1 個新鮮卵泡供雌蠅選擇,兩者大小相似,放置的位置相距約 1 m,共重複五次試驗。此試驗也可瞭解絳蠅尋找卵泡時,有無攝食影像 (search image) 存在,對於泡沫狀物質有反應。

3.寄主適合性

為了瞭解雌蠅是否會將卵產於內已有蠅蛆寄生的卵泡上,於實驗地放置 1 個已遭絳蠅寄生的卵泡(被產卵 2-3 天後,卵泡已開始腐爛)及 1 個新鮮卵泡供雌蠅選擇,新鮮與遭寄生的卵泡大小相似,放置的位置相距約 1 m,共重複五次試驗。

四、蛙胚胎死亡率

我們於清晨絳蠅產卵後,採集卵泡並帶回實驗室內檢視蛙胚胎發育期,發育期判斷依據 Gosner (1960) 為標準。等至蛆化蛹後,計數孵化蝌蚪數與胚胎死亡數,換算成胚胎死亡率 (embryo mortality),計算公式:胚胎死亡率 (%) = (胚胎死亡數 / 總卵數) × 100%,總卵數 = 孵化蝌蚪數 + 胚胎死亡數。最後統計不同發育期遭寄生卵泡數及胚胎死亡率。另外,在樣區內採集未遭寄生且產下 2-3 天的卵泡,帶回實驗室內,等到蝌蚪孵化後同樣計數孵化蝌蚪數與胚胎死亡數,換算成自然胚胎死亡率。最後比較遭寄生與未寄生的卵泡兩者胚胎死亡率之差異,以瞭解寄生對蛙胚胎的影響。

五、卵泡大小與蠅蛆數量

為了瞭解卵泡大小與卵泡內寄生蛆數量是否有相關,於華林樣區內採集遭越北絳蠅產卵的卵泡,帶回實驗室內測量卵泡大小與計數卵泡內蠅蛆數量。以卵泡體積代表卵泡大小,體積測量為以游標尺測量卵泡的長度(cm)、寬度(cm)及厚度(cm)(精確至0.1 cm),換算成體積(ml),換算公式: V = (4/3 r³)(d/2r),其中 V 為體積、r 為卵泡長度與高度平均之半、d 為卵泡高度(Seymour and Loveridge, 1994)。卵泡大小與蛆數量之相關性以 Pearson Correlation 法檢定。

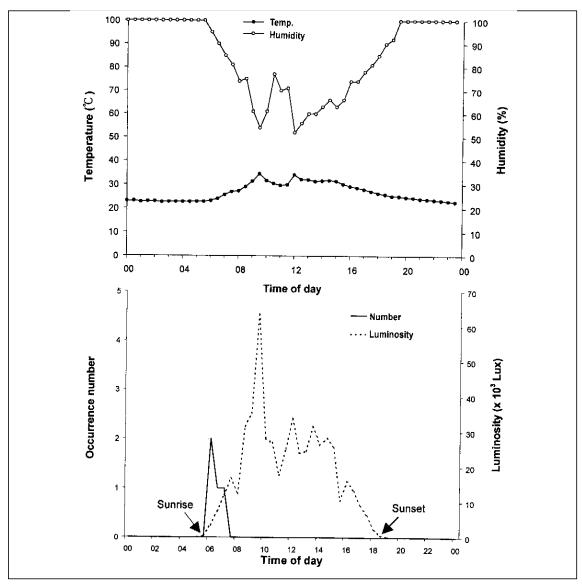
結 果

一、產卵行為

1.產卵時間

1999 年 7 月 28 日於華林實驗地進行 24

小時連續觀察記錄(圖二),光照度資料顯示華林實驗地當天日出時間約清晨5點10分至20分,日落時間約傍晚7點20分至30分。 實驗地溫度整日變化大,白天溫度較高,最高為34.0 ,夜晚溫度下降,最低為22.6 。



圖二 越北絳蠅雌蠅出現於一個卵泡附近的數量與實驗地溫度、溼度與光照度因子之 24 小時變化 (於 1999 年 7 月 28 日華林實驗地)。

Fig. 2. Data of temperature, humidity, luminosity, and the occurrence number of female flies, *Caiusa coomani*, around one foam nest during a period of 24 h in Hualin on 28 July 1999.

溼度變化極大,夜晚溼度接近 100%,日出後漸漸下降,最低約為 50%,日落後,溼度再度上升接近 100% (圖二)。晚上,實驗地附近的植物葉片及草地上均沾有露水,卵泡外層也由白天乾硬變為黏滑潮溼。7月 28 日只於清晨 5 點至 8 點之間曾發現越北絳蠅出現於卵泡周圍(圖二),並飛至卵泡上產卵寄生,其餘時間並未發現。另外,7月 18、19、31日及8月11日,也只於同一時間之內發現越北絳蠅產卵於卵泡上(圖三)。根據這五天的觀察結果,7、8月(夏季)越北絳蠅產卵寄生時間為清晨 5 點至 8 點之間,此時日出時間約在 5 點 10 分至 20 分之間,因此雌蠅選擇在天亮後不久,馬上產卵於卵泡上。

2. 蠅數量

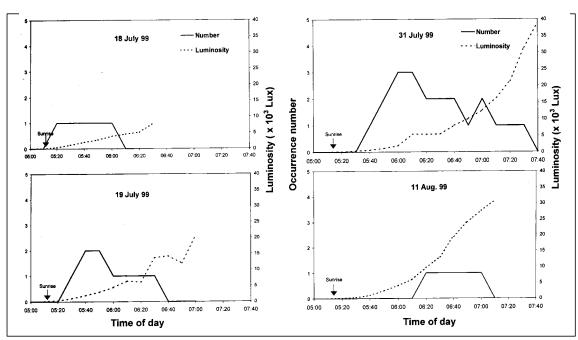
觀察期間,經常見到 2-3 隻雌蠅同時出現於一個卵泡周圍,最多有 4 隻。卵泡大部

分遭一隻雌蠅產卵寄生,也曾見到有 2 隻, 甚至 3 隻雌蠅同時產於一個卵泡上。

3.產卵行為序列

越北絳蠅產卵行為序列大約可分為下列 5 個步驟:

- (1) 準備(preparing):清晨五點天剛亮後不久,即可見到雌蠅出現於集水容器旁,停棲於植物葉上暖身,並清潔身體與翅膀。 停留時間約 10-20 分鐘。
- (2) 尋找(searching): 雌蠅飛至集水容器上空盤旋,尋找卵泡。由於卵泡均產於水桶或浴缸附近,雌蠅大約在 30 秒之內即能找到卵泡。
- (3) 探測 (exploring): 雌蠅飛至卵泡上四處 走動,並不時利用足之跗節及口器探測卵 泡狀況。最後牠停留在卵泡底部或不易直 接照射陽光處。整個探測過程約需 1-2 分



圖三 越北絳蠅雌蠅出現於一個卵泡附近的數量及光照度因子每十分鐘之變化 (於 1999 年 7 月 18 日、19 日、31 日及8 月 11 日 5:00 - 7:40 am, 華林實驗地)。

Fig. 3. Luminosity and the occurrence number of female flies, *Caiusa coomani*, around one foam nest from 5:00 to 7:40 AM in Hualin in 18 July, 19 July, 31 July, and 11 August 1999 (Data were recorded every 10 min).

Table 1. Time duration of oviposition for female frogflies, Caiusa coomani, to oviposit on one foam nest

Date -	Oviposition duration			
Date	Beginning	Ending	Total (min)	
28 July 1999	6:44 am	7:19 am	35	
31 July 1999	6:43 am	6:59 am	16	
19 July 1999	5:45 am	5:59 am	14	
31 July 1999	6:27 am	6:39 am	12	
28 July 1999	5:51 am	5:56 am	5	
19 July 1999	6:10 am	6:14 am	4	
			mean = 14.3	

鐘。

- (4) 產卵 (ovipositing): 等雌蠅靜止不動後, 牠會將腹部埋入卵泡內產卵, 雌蠅並不會 將卵全部產於同一個部位, 牠會四處走 動, 然後停下再產卵。整個產卵所需時間 最短為4分鐘, 最長為35分鐘(表一)。
- (5) 清潔(cleaning):產卵完後,同樣飛至卵 泡旁的植物葉上整理身體與翅膀。經過 5-10分鐘後飛離,不再出現於卵泡周圍。

二、寄主選擇

1.寄主專一性

在 5 次試驗中,雌蠅均選擇新鮮的卵泡 產卵,腐爛發出臭味的牛肉均未引發雌蠅產 卵行為。此結果顯示絳蠅產卵習性與一般麗 蠅不同,絳蠅與卵泡可能有寄主專一性關係。

2.寄主辨識

在 5 次試驗中,雌蠅均飛至新鮮卵泡上產卵,外觀與顏色類似卵泡的泡沫狀物質,曾有 3 次吸引雌蠅飛至上空盤旋,一段時間後即飛離。由此結果推測,雌蠅可能先用視覺尋找卵泡,具有攝食影像,對於泡沫狀物質有反應。

3.寄主適合性

在 5 次試驗中,雌蠅均選擇新鮮未遭寄生的卵泡產卵,已遭絳蠅寄生的卵泡均未吸

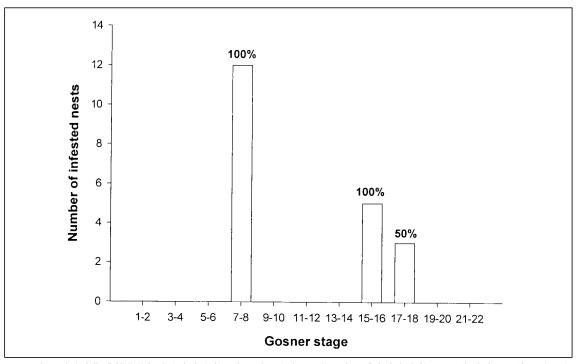
引雌蠅飛至其上產卵。由此可知雌蠅會避免 將卵產於內已有蠅蛆寄生的卵泡上。

三、胚胎死亡率

12個卵泡 (60%) 於蛙胚胎發育至 Gosner stage 7-8 時遭越北絳蠅產卵寄生,胚胎死亡率均為 100%; 5 個卵泡 (25%) 於 stage 15-16 遭寄生,死亡率均為 100%; 3 個卵泡(15%)於 stage 17-18 遭寄生,死亡率為 95%、31%與 24%,平均為 50% (圖四)。此結果顯示卵泡主要在胚胎發育較前期遭到寄生(²=10.8,尺 0.05),而卵泡越晚才遭寄生者,胚胎死亡率较低,蝌蚪孵化的機會較大。統計 20 個遭寄生的卵泡,其胚胎死亡率平均為 92.5%,而 29 個未遭寄生的卵泡,其胚胎配产率平均為 92.5%,而 29 個未遭寄生的卵泡,其胚胎自然死亡率平均為 5.3%,由此可知越北絳蠅寄生後對於卵泡內的胚胎存活有極大的影響,使胚胎死亡率增加約 17 倍,極少有蝌蚪能成功孵化落水。

四、卵泡大小與蠅蛆數量

翡翠樹蛙一個卵泡內平均有 45.2 隻蛆 (N=25),最多有 108 隻,最少有 8 隻;白額 樹蛙一個卵泡內平均有 47.3 隻蛆 (N=14),最多有 138 隻蛆,最少有 18 隻蛆(表二)。比較卵泡內蛆數量與卵泡大小之關係,結果卵泡大小與蛆數量並無相關性(r=0.02,P>



圖四 各胚胎發育期遭越北絳蠅產卵寄生之數量與胚胎死亡率 (長條圖表示遭寄生卵泡數,圖上數字表示平均胚胎死亡率。發育期判斷依據 Gosner (1960))。

Fig. 4. Number of infested nests and embryo mortality at every embryo development stage. Bars represent the number of foam nests. The numbers over the bars represent the mean of embryo mortality. The development stages are based on Gosner (1960).

表二 翡翠樹蛙與白頷樹蛙一個卵泡內三齡蛆數量之比較

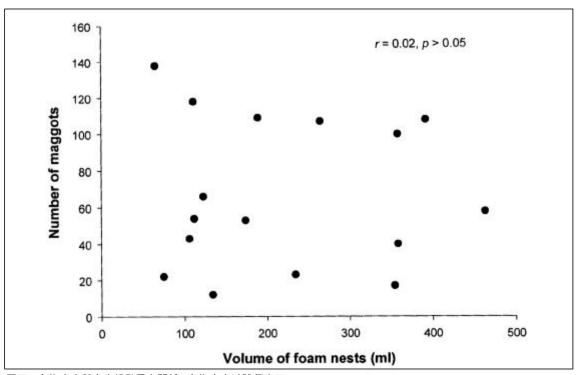
Table 2. Comparisons of number of maggots in single nests of *Rhacophorus prasinatus* and *Polypedates megacephalus*

3				
Charles of form next	No. of maggots/nest			
Species of foam nest	Mean ±SE	Range	<u>N</u>	
Rhacophorus prasinatus	45.2 ± 6.6	100 (8-108)	25	
Polypedates megacephalus	47.3 ± 9.9	120 (18-138)	14	

0.05) (**圖五**)。

討 論

產卵行為觀察期間我們發現雌蠅只於清 晨 5 點至 8 點之間出現於卵泡周圍,其餘時 間均未發現, Chang (1989) 及 Chen (1992) 也發現同樣的現象。根據實驗地 24 小時溫溼度資料顯示,夜晚溼度接近 100%,卵泡周圍植物的葉片上均沾有露水,卵泡外層也由白天的乾硬,吸收水氣之後,轉變為黏滑溼潤。但天亮之後溼度下降及陽光照射,使得卵泡外層再度硬化,形成一保護層。而越北絳蠅雌蠅不像一些擬寄生蜂,有著長長的產卵管,



圖五 卵泡大小與寄生蛆數量之關係 (卵泡大小以體積表示)。

Fig. 5. Relationship between the size of nests and the number of maggots infesting single foam nests (Nest volume represents nest size).

可以插入卵泡內部產卵,此保護層反而形成 產卵的障礙。此外,蠅類為日行性昆蟲,夜 晚無法活動,也無法產卵寄生,所以只有天 剛亮這段時間之內,卵泡外層尚未硬化,利 於越北絳蠅產卵。此為絳蠅選擇清晨產卵寄 生的可能原因。

行為序列是指一種行為從發生到結束,期間一連串按序進行的各種步驟,可稱為一固定行為模式 (fixed action pattern)。越北絳蠅產卵行為序列約可分為五個步驟,其中在「探測」步驟中雌蠅飛至卵泡上,未馬上產卵,反而於卵泡上到處走動,推測此行為可能有兩個作用,一是在探測卵泡內是否有蠅蛆活動,Askew (1971) 認為跗節及眼睛對於雙翅目擬寄生者十分重要,雌蠅探測動作可能是利用足上的剛毛感覺卵泡內有無蛆

活動。若是將卵產於已有蛆的卵泡上,孵化的蛆無法與之前孵化的幼蟲競爭有限的食物,其子代會因食物量不夠而死亡。此外,由產卵行為觀察中得知,雌蠅會選擇卵泡背光面或是不會直接照射到陽光的位置產卵,雌蠅若是產卵於陽光直接照射的位置,可能會被強烈的陽光照射而脫水乾死,因此四處走動的另一個作用也可能是雌蠅要尋找最適合的產卵位置。

在寄主專一性試驗上,絳蠅並不會將卵產於腐肉上,雖然此結果無法直接證明越北 絳蠅與卵泡有寄主專一性關係,但暗示著越 北絳蠅與其他常見的麗蠅有著不同的產卵習 性。而從行為觀察中發現絳蠅即使沒有卵泡 出現,也會飛至集水容器上尋找,由此行為 及試驗結果我們認為越北絳蠅與樹蛙卵泡具 有專一性關係。

寄主辨識能力關係著擬寄生者之寄生潛能,許多物理及化學因子有助於寄主辨識 (Vinson, 1976)。類似卵泡的物質雖然會吸引雌蠅飛至上空盤旋,但未引發雌蠅產卵行為,我們認為可能是此物質缺少卵泡上某些特殊的化學分子或味道。許多寄主與擬寄生者關係的文獻中,從寄主身上發出的味道,在寄主辨識上扮演著重要角色,雖然許多學者認為非化學因子也很重要 (Richerson and Borden, 1972),如寄主形狀、大小、運動及聲音等,不過化學因子或味道仍是最主要的關鍵因子(Vinson, 1976)。

我們未觀察到雌蠅對於已遭寄生且腐敗發出味道的卵泡有產卵行為,其原因可能有兩點,一是卵泡外觀已改變,不是雌蠅熟悉的寄主特徵;二是卵泡上可能有抑制因子存在,Salt (1937) 首次注意到擬寄生者留下一個因子抑制寄主再度遭受攻擊。許多擬寄生者會避免將卵產於已遭寄生的寄主上,以避免子代與之前孵化的幼蟲競爭有限的資源(Vinson, 1976)。

寄主棲地探討實驗期間,5次的行為觀察中均發現絳蠅出現於實驗地,有一次前一天未有母蛙產下卵泡,雌蠅同樣出現於水桶附近,飛至水桶上尋找卵泡。集水容器或水池對於雌蠅之寄主棲地定位可能有很大的幫助,因為翡翠樹蛙與白頷樹蛙只會將卵泡產於此環境,雌蠅只要於母蛙常去產卵的水桶或水池附近尋找,極容易找到卵泡,如此一來可以降低尋找寄主時間及所需之能量,也可以增加產卵效率,產卵於較多的卵泡上。Thrope (1939)及 Arthur (1967)兩人也認為膜翅目擬寄生者可以藉由學習而聚集在生殖產所。Chen (1992)曾在晚上見到蛙蠅在華林實驗池附近的樹葉上休息,因此越北絳

蠅也有可能經過幾次學習後,而聚集於水桶 或水池附近活動,不過對此看法還需更深入 的研究,才能知道絳蠅是否有學習能力。

我們發現產於水桶或水池壁上的卵泡容 易遭到絳蠅寄生,其原因可能是絳蠅可以探 測出水桶或水池的位置。一些寄主容易被攻 擊是因為寄主經常存在於某一特定的棲地, 而且此棲地很容易被雌蟲找到。Salt (1935) 認為擬寄生者第一要尋找適合的寄主環境, Laing (1937) 將寄主選擇過程分為環境因子 及寄主因子,相信藉由化學及物理因子的作 用,導引擬寄生者至寄主環境。許多擬寄生 者是經過一連串物理及化學因子導引, 雌蟲 藉此慢慢縮小及限制於特定區域及棲地,而 找到寄主,此狀況在寄主專一性的擬寄生者 上更容易見到。一般,擬寄生者對寄主棲地 的偏好及地點選擇,是由於雌蟲對寄主棲地 的溫度、溼度、光照度、風及食物等因子特 別敏感 (Vinson, 1976)。翡翠樹蛙與白頷樹 蛙卵泡均產於廢棄的浴缸或水桶旁,水桶或 水池內經常盛滿水,溼度會比其他地點還高, 越北絳蠅可能對溼度變化十分敏感,可以輕 易判斷水桶或水池位置,定位卵泡出現的環 境或地點。

物種相遇過程或分布的模式有兩類:「Fine-grained」及「Coarse-grained」(patchy),在 Fine-grained 模式下,擬寄生者遇到寄主是在隨機的情況下;但在 patchy模式下,擬寄生者遇到寄主是寄主聚集一起的情況下(Levins,1968;Stephens and Krebs,1986)。而翡翠樹蛙與白頷樹蛙卵泡均產於廢棄的浴缸或水桶內,卵泡聚集一起(patchy),因此只要雌蠅能找到水桶或浴缸,極為容易發現卵泡,同時產卵於多個卵泡上,不用花費額外的能量於尋找寄主上。翡翠樹蛙與白頷樹蛙這種產卵習性使得卵泡十分容

易遭受絳蠅攻擊,而這樣的產卵習性會造成 這兩種樹蛙族群多大的傷害是未來研究的方 向。

實驗期間我們曾經連續 5 天進行觀察研究,發現每天都有雌蠅出現於實驗地尋找卵泡寄生,只要前一晚有母蛙產下卵泡,大部分隔天清晨即遭到寄生,因此卵泡主要在蛙胚胎發育早期遭到寄生(圖四),而其原因可能是雌蠅為了將卵產於最新鮮的卵泡上,讓幼蟲有充裕的時間將蛙卵全部吃完,否則太晚才寄生,蛙胚胎發育速度比蠅蛆生長快,則會有蝌蚪孵化落水,而蛙蠅子代將無法得到最大的食物量 (Villa and Townsend, 1983)。

卵泡遭寄生後,胚胎死亡率與產卵時間 有著密切的關係,於蛙胚胎發育早期產卵寄 生,幼蟲可以將蛙卵全部吃完,胚胎死亡率 均為 100%, 而越晚者, 死亡率較低(圖四)。 Chen (1992) 曾發現翡翠樹蛙卵泡於胚胎發 育後期遭蛙蠅寄生,則快孵化的蝌蚪可以利 用肌肉扭動以避開蠅蛆攻擊而存活。再者, 擬寄生者於天擇壓力下,會設法將卵產於高 品質的寄主身上,而且選擇適合的寄主,可 以增加子代的存活率及適應力 (McClure et al.. 1998)。因此蠅蛆若無法於蝌蚪孵化前攝 食完所有的卵,將無法得到最大的食物量, 適應力可能會降低。我們的實驗結果與 Chen (1992) 觀察結果相似。 Villa (1977) 以人工 餵食的方法,在不同蛙胚胎發育時期,計算 每隻蛆攝食的胚胎數量,發現胚胎發育越晚 期,每隻蛆平均能攝食到的卵數就越少。根 據此結果 Villa (1977) 認為蛙蠅產卵時間與 蛙胚胎發育時間的一致性對於雌蠅產卵選擇 相當重要。Villa 與 Townsend (1983) 及 Vonesh (unpublished) 也認為蛙胚胎發育至 一定時期, 快孵化的蝌蚪可以利用肌肉扭動 以避開蠅蛆攻擊。我們的實驗結果顯示發育 後期遭寄生的卵泡胚胎死亡率較低,樹蛙胚 胎是否到發育後期也利用肌肉扭動以避開蠅 蛆攻擊?這是我們未來研究的方向。

引用文獻

- **Arthur, A. P.** 1967. Influences of position and size of host on host searching by *Itoplectis cinquisitor*. Can. Entomol. 99: 877-886.
- **Askew, R. R.** 1971. Parasitic Insects. American Elsevier, New York.
- Charnov, E. L., and S. W. Skinner. 1984.

 Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasps. Fla. Entomol. 67: 5-51.
- **Chang, S. M.** 1989. The reproductive behavior of *Polypedates megacephalus*. Master thesis, Institute of Zoology, National Taiwan Univ. (in Chinese).
- Chen, S. L. 1992. The reproductive behavior of emerald green tree frog (*Rh. samaraginus*). Master thesis, Dept. of Biology, National Taiwan Normal Univ. (in Chinese).
- Doutt, R. L. 1964. Biological characteristics of entomophagous adults. pp. 145-167. *In*: P. DeBach, ed. Biological Control of Insect Pests and Weeds. Chapman and Hall, London.
- **Flanders, S. E.** 1953. Variations in susceptibility of citrus-infesting coccids to parasitization. J. Econ. Entomol. 46: 266-269.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for

- staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16: 183-190.
- **Hedrick, P. W.** 1984. Population Biology. Jones and Bartlett Publishers, Portola Valley, CA.
- **Laing, J.** 1937. Host-finding by insect parasites. **I**. Observation on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. J. Anim. Ecol. 6: 298-317.
- **Levins, R.** 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Lue, K. Y., and S. S. Lin. 2000. Investigation of foam nests (Rhaco-phoridae) infested by frogflies (Diptera) in Taiwan. Chinese J. Entomol. 20: 267-280.
- McClure, M., D. T. Quiring, and J. J. Turgeon. 1998. Proximate and ultimate factors influencing oviposition site selection by endoparasities on conifer seed cones: two sympatric dipteran species on larch. Entomol. Exp. Appl. 87: 1-13.
- Richerson, J. V., and J. H. Borden. 1972.

 Host finding behavior of *Coeloides brunneri*. Can. Entomol. 104: 1235-1250.
- Richards, O. W., and R. G. Davies. 1977.

 General Textbook of Entomology. Vol.
 2: Classification and Biology. J. Wiley,
 New York.
- Salt, G. 1935. Experimental studies in

- insect parasitism. . Host selection. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 117: 413-435.
- **Salt, G.** 1937. Experimental studies in insect parasitism. V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. Proc. Roy. Soc. London Ser. B. 122: 57-75.
- Seymour, R. S., and J. P. Loveridge. 1994. Embryonic and larval respiration in the arboreal foam nests of the African frog *Chiromantis xerampelina*. J. Exp. Biol. 197: 31-46.
- **Stephens, D. W., and J. R. Krebs.** 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- **Thrope, W. H.** 1939. Further studies on preimaginal olfactory conditioning in insects. Proc. Roy. Soc. London Ser. B. 127: 424-433.
- Villa, J. 1977. A symbiotic relationship between frog (Amphibia, Anura, Centrolenidae) and fly larvae (Drosophilidae). J. Herpetol. 11: 317-322.
- Villa, J., and D. S. Townsend. 1983. Viable frog eggs eaten by phorid fly larvae. J. Herpetol. 17: 278-281.
- **Vinson, S. B.** 1976. Host selection by insect parasitoids. Annu. Rev. Entomol. 25: 371-397.

收件日期:2000年6月12日接受日期:2000年9月1日

Oviposition Behavior and Host Selection of the Frogfly, Caiusa coomani (Diptera: Calliphoridae)

Shiann-Sheng Lin', Chiung-Hua Kuo and Kuang-Yang Lue

Department of Biology, National Taiwan Normal University, No. 88, Dingchou Road, Sec. 4, Taipei 117, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

Oviposition behaviors and host selection of Caiusa coomani Seguy were studied in Hualin, northern Taiwan from March through August 1999. The times of oviposition were from 5 to 8 AM. Up to three flies were found ovipositing on a single rhacophorid foam nest. The oviposition sequence can be divided into five steps: preparing, searching, exploring, ovipositing, and cleaning. It took 4 to 35 min to complete the oviposition procedure on one foam nest. The selection tests showed that female flies oviposited on fresh and unparasitized nests; no oviposition behaviors were observed on decayed beef or infested nests; foam-like objects attracted female flies, but no eggs were laid. Rhacophorid nests were mostly infected at the early embryo development stages (Gosner stage 7-8). The average mortality of embryos was 100% for both stage 7-8 and stage 15-16 infested nests, dropped to 50% for stage 17-18 infested nests, and was 5.3% for non-infested nests. On average there were 45.2 maggots in one nest of Rhacophorus prasinatus and 47.3 maggots per nest of Polypedates meagcephalus. No correlation between the size of nests and the number of maggots was found.

Key words: frogfly, rhacophorid, foam nest, oviposition behavior, host selection.