



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Superparasitism of Seeds Affects the Life History Strategy of the Adult Bean Weevil, *Callosobruchus maculatus* (Fab.) 【Research report】

幼蟲期資源競爭對四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus*) (鞘翅目：豆象科) 成蟲期生活史策略之影響【研究報告】

Chi-Chun Huang and Shwu-Bin Horng
黃啟鈞、洪淑彬*

*通訊作者E-mail: sbhorng@ccms.ntu.edu.tw

Received: 2001/04/09 Accepted: 2001/06/06 Available online: 2001/09/01

Abstract

Previous studies showed that when providing a female bean weevil, *Callosobruchus maculatus*, with a smaller number of host beans, the female will lay more than one egg on a bean, and thus possibly causing the larvae to compete for the limited resources in the host bean. In addition, the level of larval competition may influence the size of emergent adults, and this in turn affects the life history traits of the adult. We first proposed the hypothesis that environmental effects on larval stages may change the adaptation of a female adult to her environment. Environmental manipulations were used to explore the effects of larval competition on the life history strategy of the bean weevil, *C. maculatus*. The effect of larval competition on the performances of adult life history strategies were studied when host beans were abundant or scarce. The results show that the female adult that had experienced larval competition decreases her lifetime fecundity and increases her longevity when provided with fewer host beans per day. In addition, the experience of larval competition also shortens the reproductive period of the female adult when provided with fewer host beans per day. Furthermore, comparing the ratio of weight loss to fecundity showed that the female adult that had experienced larval competition may invest more resources in each egg. On the contrary, if host beans are provided in abundance, no differences were observed in those life history traits between female adults with or without larval competition experience. In this study, the significance of changes in or maintenance of life history traits by females is discussed.

摘要

在四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* Fab.) 的研究上發現，當寄主豆數量供應不足時，雌蟲有在同一寄主豆上重複產卵的現象，而使得同一寄主豆內之幼蟲遭遇寄主資源之競爭。曾經歷幼蟲競爭之四紋豆象成蟲在體型上會有所改變，而體型大小又與生活史特徵的表現有關。本研究首次提出幼蟲期環境經歷會影響成蟲期生活史策略反應的假說，並探討四紋豆象幼蟲競爭經歷對成蟲生活史特徵的影響，以對此假說加以檢測。試驗中取有或無幼蟲競爭經歷之四紋豆象雌蟲，提供寄主豆不足與充裕兩種資源狀況，以比較兩者在成蟲期生活史特徵表現上之差異。結果指出，具幼蟲競爭經歷之雌蟲，在每日供應少量寄主豆時，其平均產卵量減少而壽命延長。且產卵形式上雌蟲有在短時間內產下所有卵的現象。此外，比較雌蟲重量損失與產卵量之比值，則發現有幼蟲競爭經歷之雌蟲，比值顯著大於無幼蟲競爭經歷者。而供應足量寄主豆時，有或無幼蟲競爭處理間上述生活史特徵卻無顯著差異。即曾經歷幼蟲競爭之雌蟲，於限制成蟲期資源時，其產卵量、壽命及產卵行為等策略上均有所調整。文中進一步探討此種生活史特徵改變與維持之適應意義。

Key words: larval competition, host availability, life history traits.

關鍵詞: 幼蟲競爭、寄主資源、生活史特徵

Full Text: [PDF\(0.16 MB\)](#)

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

幼蟲期資源競爭對四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus*) (鞘翅目：豆象科) 成蟲期生活史策略之影響

黃啟鈞 洪淑彬 國立台灣大學昆蟲學系 北市羅斯福路四段 113 巷 27 號

摘 要

在四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* Fab.) 的研究上發現，當寄主豆數量供應不足時，雌蟲有在同一寄主豆上重複產卵的現象，而使得同一寄主豆內之幼蟲遭遇寄主資源之競爭。曾經歷幼蟲競爭之四紋豆象成蟲在體型上會有所改變，而體型大小又與生活史特徵的表現有關。本研究首次提出幼蟲期環境經歷會影響成蟲期生活史策略反應的假說，並探討四紋豆象幼蟲競爭經歷對成蟲生活史特徵的影響，以對此假說加以檢測。試驗中取有或無幼蟲競爭經歷之四紋豆象雌蟲，提供寄主豆不足與充裕兩種資源狀況，以比較兩者在成蟲期生活史特徵表現上之差異。結果指出，具幼蟲競爭經歷的雌蟲，在每日供應少量寄主豆時，其平均產卵量減少而壽命延長。且產卵形式上雌蟲有在短時間內產下所有卵的現象。此外，比較雌蟲重量損失與產卵量之比值，則發現有幼蟲競爭經歷之雌蟲，比值顯著大於無幼蟲競爭經歷者。而供應足量寄主豆時，有或無幼蟲競爭處理間上述生活史特徵卻無顯著差異。即曾經歷幼蟲競爭之雌蟲，於限制成蟲期資源時，其產卵量、壽命及產卵行為等策略上均有所調整。文中進一步探討此種生活史特徵改變與維持之適應意義。

關鍵詞：幼蟲競爭、寄主資源、生活史特徵。

前 言

外在的環境因素常影響生物生活史的表現。在四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* Fab.) 上，當寄主豆供應不足或寄主隔離 (host deprivation) 處理後，雌蟲有在同一寄主豆上重複產卵的現象。這常造成同一豆內幼蟲之競爭，幼蟲競爭經歷的有無則常影響到四

紋豆象幼蟲期之生長、發育及存活等生活史特徵。一般言之，隨著豆上卵數的增加，同一豆內幼蟲競爭的結果改變，有成蟲羽化數下降，或成蟲體型變小的現象 (Mitchell, 1975; Credland *et al.*, 1986)。而成蟲期環境資源的缺乏，如在寄主豆供應數量不足或缺乏時，常造成雌蟲一生平均之產卵量減少或壽命延長的現象 (Wilson, 1994; Li, 1995; Messina

*論文聯繫人

e-mail: sbhorng@ccms.ntu.edu.tw

and Slade, 1999)。在成蟲期，改變寄主豆的品質，如有卵豆及乾淨之寄主豆交替供給時，雌蟲在產卵速率上則出現了調整的現象 (Messina and Renwick, 1985)。在近似種的豆象 (*Stator limbatus*) 上，當提供不同種類且大小差異懸殊之寄主豆時，雌蟲所產的卵的大小甚至有改變的彈性 (Fox *et al.*, 1997)。換言之，環境改變會影響豆象生活史的表現，當環境狀態改變時豆象具有一定的調整彈性。

然而，在針對環境經歷對四紋豆象生活史的影響之研究，多著重於幼蟲期資源競爭對幼蟲期生活史之影響，或成蟲期於不同環境下生活史表現上的差異。如控制寄主豆內幼蟲的數目，探討幼蟲期食物資源競爭對幼蟲發育期、存活率或成蟲重之影響 (Mitchell, 1975; Dick and Credland, 1984; Credland, 1986; Credland *et al.*, 1986; Smith, 1990)。或是在成蟲期給予不同大小或數量之寄主豆，或是改變寄主資源供應的方式，探討成蟲期生活史上的應變方式 (Dick and Credland, 1984; Credland, 1986; Messina and Mitchell, 1989; Credland, 1990; Mitchell, 1990; Thanthianga and Mitchell, 1990; Messina, 1991; Lin, 1993)。在幼蟲期競爭對成蟲期生活史的影響上，卻未見學者探討。而 Fox and Savalli (1998) 進一步探討親代環境經驗對子代的影響。其探討環境經歷經由母系效應 (maternal effect) 傳遞於子代的試驗中指出，因幼蟲競爭經歷而造成體型較小的雌蟲，其次一世代縱使不再經歷幼蟲競爭，體型仍會有較小的趨勢，即其證實親代之環境經驗可影響子代之表現。故本試驗假設幼蟲期之環境經驗將影響成蟲期之表現，欲探討在控制幼蟲競爭經歷下，成蟲於環境壓力持續 (即寄主豆缺乏) 或舒緩 (即寄主豆充裕) 後，生活史特徵是否改變，即探討幼蟲競爭經歷對成蟲期生活

史特徵之影響。

本研究將探討成蟲期在供應較少寄主豆時，具幼蟲競爭經歷之雌蟲，相較於無幼蟲競爭經歷之雌蟲，在平均之產卵量上是否減少而有平均壽命延長的現象？此外，平均之產卵期是否有縮短的趨勢？因產卵期縮短則產卵向前集中，推測先產下的卵先孵化，在資源缺乏時可提升子代競爭寄主豆時之優勢。此外，具幼蟲競爭經歷之雌蟲相較於未具幼蟲競爭經歷之雌蟲，是否平均之重量損失較高而平均之產卵量較少？因為此現象可能代表著，四紋豆象雌蟲亦具有改變卵大小的現象。另外，在供應較多寄主豆時，有或無幼蟲競爭經歷之雌蟲，在平均壽命、產卵期、產卵量及重量損失上是否相似？推測因幼蟲時具競爭經驗之雌蟲，於成蟲期環境壓力紓解後，雌蟲應可回復到原先典型的產卵方式。簡言之，本研究旨在探討在不同環境下有或無幼蟲競爭經歷的雌蟲，在生活史的表現上是否可能因適應與限制 (constraints) 而有所差異。

材料與方法

一、蟲源之飼育

試驗用蟲為四紋豆象 4C6-4 品系，已於本實驗室中以省產紅豆 (*Vigna angularis*) 累代飼養多年，已逾 100 世代。寄主豆於使用前先經 -18 低溫處理至少兩週以上，以期能殺死豆內可能存在之其他昆蟲或生物。低溫處理後分裝入二或三公升大小的保鮮盒中，回溫至少兩週後始得使用，並僅挑選乾淨且光滑飽滿之紅豆使用。蟲源繼代時，以 13 隻已交尾過之雌蟲接入約含 1000 顆紅豆的白色塑膠盒中，供其一生產卵所需，其間並不供應食物或飲水。飼育的環境控制為 28 ± 1 °C, 45-60% RH 全暗之生長箱。

二、試驗用蟲之處理

在試驗用蟲上，先獲得具有幼蟲競爭經歷與無幼蟲競爭經歷之成蟲。在幼蟲競爭經歷之處理為：自本實驗室所飼育之蟲源中取已交過尾之四紋豆象雌蟲 12 隻，置於直徑 8.5 cm 之培養皿內，並供給經由網目為 5.5 及 6.0 mm 之篩網所選出之紅豆 60 顆。產卵 24 小時後，由其中取出 3 卵豆待用，共 10 重複。五日後，將所製備之 3 卵豆置於解剖顯微鏡下觀察，以幼蟲腸道之蠕動或豆上幼蟲鑽入孔為幼蟲孵化及存活之指標。將具未孵化蟲卵之紅豆捨棄不用後，分別置入於 2 ml 之離心管中。並置於 28 ± 1 °C, 45-60 % RH 之生長箱中待其羽化。無幼蟲期競爭經驗之處理為：自蟲源中取已交過尾之四紋豆象雌蟲 35 隻，供給經由網目為 5.5 及 6.0 mm 之篩網所選出之紅豆約 3000 顆產卵，24 小時後由其中取出一卵豆待用。五日後，以同樣方式確認幼蟲之孵化及存活。並各別置入於 2 ml 之離心管中，於相同溫濕度條件下之生長箱中待其羽化。

三、寄主豆之供應

試驗時，分別取有及無幼蟲競爭經歷之一日內羽化之雌蟲，與蟲源中同一日內羽化，未曾交尾之雄蟲一對一隨機配對。交尾四小時後移除雄蟲，隨即供應雌蟲經由上述相同網目之篩網所選出之寄主豆產卵，以探討幼蟲競爭經歷對成蟲期生活史策略的影響。因寄主豆數量不同時，四紋豆象在壽命與產卵量間之相關性也會有差異 (Messina and Slade, 1999)，故所供應之寄主豆再分為每日供應 5 顆或 50 顆，以探討成蟲期環境資源持續缺乏或環境壓力舒緩時，四紋豆象雌蟲之反應。各種處理均為 10 重複。

四、統計分析

個別記錄有及無幼蟲競爭處理之雌蟲，在不同量寄主處理下，其成蟲重、死亡重、日產卵量、產卵期及壽命等生活史特徵；且計算雌蟲一生之重量損失 (成蟲重與死亡重之差)，並以 *t*-test 比較不同環境中，有或無幼蟲競爭經歷之雌蟲，在上述生活史特徵上之差異。

結 果

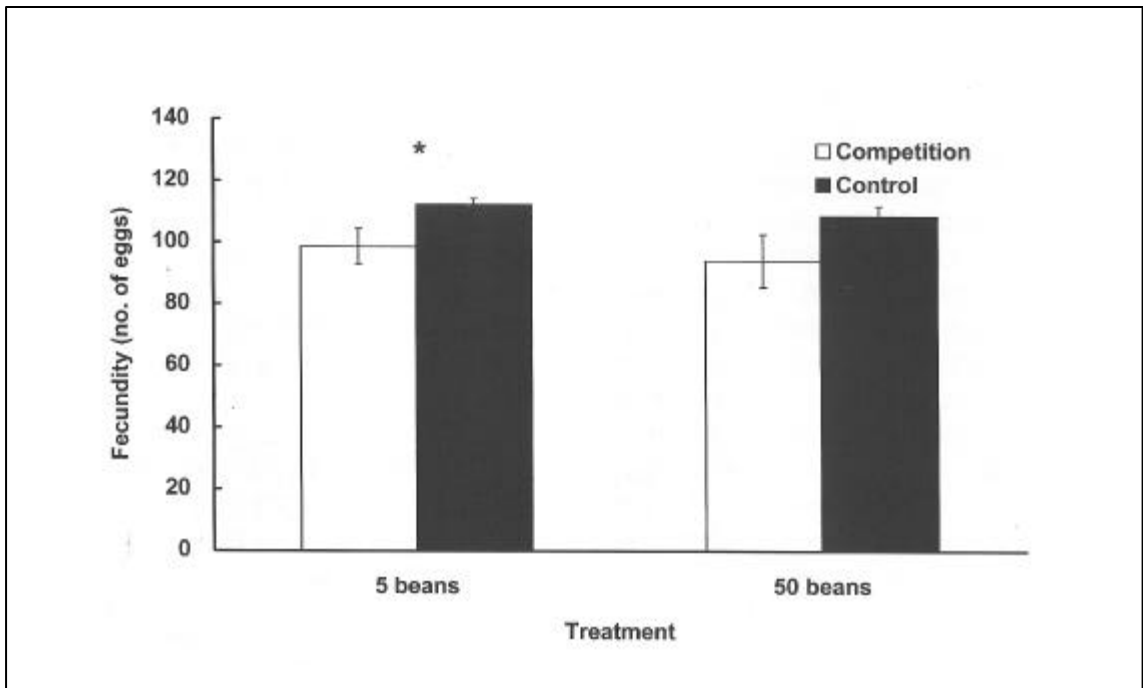
一、幼蟲競爭對雌蟲壽命與產卵量之影響

在壽命與產卵量上，當每日僅供給五顆乾淨之寄主豆，具幼蟲競爭經歷之四紋豆象，一生平均之產卵量顯著地較無幼蟲競爭經歷的雌蟲來得低 (圖一, $t_{0.05,18} = 2.2323$, $P = 0.0474$)。且其平均壽命也顯著地較無幼蟲競爭經歷的雌蟲來得長 (圖二, $t_{0.05,18} = -2.6109$, $P = 0.0226$)。

但當每日供給足量的寄主豆時，即每日供給 50 顆乾淨之寄主豆，四紋豆象雌蟲無論是否有幼蟲競爭經歷，在平均之產卵量上兩者間並無顯著差異 (圖一, $t_{0.05,20} = 1.5759$, $P = 0.1394$)。在平均壽命上，有幼蟲競爭經歷與無幼蟲競爭經歷之雌蟲，在每日供給足量之寄主豆的前提下，兩者的平均壽命亦無顯著差異 (圖二, $t_{0.05,20} = -0.9531$, $P = 0.3525$)。亦即有幼蟲競爭處理之雌蟲在寄主豆供應不足時，產卵量減少，而壽命延長。但寄主豆供應充足時，則與無幼蟲競爭處理雌蟲之反應一致。

二、幼蟲競爭對雌蟲產卵期之影響

在平均之產卵期上，有幼蟲競爭經歷之四紋豆象雌蟲，當所供應的寄主豆較少時，其一生平均之產卵期顯著地較無幼蟲競爭經歷的雌蟲來得短 ($t_{0.05,18} = 3.7196$, $P = 0.0017$)。



圖一 有或無幼蟲競爭經驗之四紋豆象雌蟲，於每日供應 5 顆或 50 顆寄主豆時雌蟲平均之產卵量比較。

Fig. 1. Comparison of fecundity of female bean weevils from larval competition and control treatments providing 5 or 50 beans per day. * Significant difference ($P < 0.05$).

但當供應足量寄主豆時，有幼蟲競爭經歷與無幼蟲競爭經歷之雌蟲，兩者在平均之產卵期上並無顯著差異（圖三， $t_{0.05,20} = -0.3553$, $P = 0.7263$ ）。

在平均之產卵後期上，有幼蟲競爭經歷之四紋豆象雌蟲，當所供應的寄主豆較少時，其一生平均之產卵後期顯著地較無幼蟲競爭經歷的雌蟲來得長（ $t_{0.05,18} = -4.8677$, $P = 0.0005$ ）。但當供應足量寄主豆時，有幼蟲競爭經歷與無幼蟲競爭經歷之雌蟲，兩者在平均之產卵後期上並無顯著差異（圖四， $t_{0.05,20} = -0.7243$, $P = 0.4777$ ）。亦即有幼蟲競爭處理的雌蟲在寄主豆供應不足時，有產卵期縮短及產卵後期延長的現象。

三、幼蟲競爭對雌蟲重量損失之影響

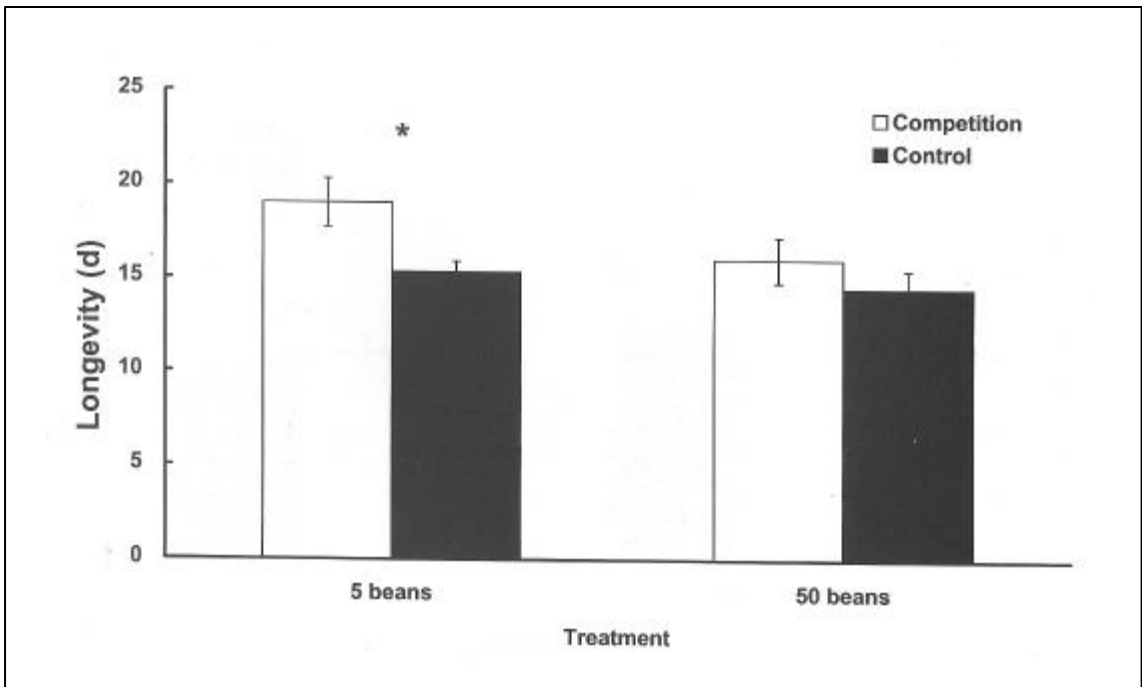
在重量損失上或重量損失百分比（重量損

失/成蟲重）上，無論是每日供應 5 顆或 50 顆寄主豆，並不因幼蟲競爭經歷而有所差異（表一， $t_{0.05,18} = 1.5502$, $P = 0.1501$; $t_{0.05,20} = 1.2288$, $P = 0.2342$ ）。

在重量損失與產卵量之比較中，當所供給之寄主豆較少的情況下，有幼蟲競爭處理之四紋豆象雌蟲，在比值上顯著地較沒有競爭處理的雌蟲來得高（ $t_{0.05,18} = -2.3566$, $P = 0.04$ ）。但是當所供應的寄主豆足量時，有幼蟲競爭與沒有幼蟲競爭處理雌蟲間，其比值並無顯著差異（表一， $t_{0.05,20} = -1.7987$, $P = 0.1003$ ）。亦即有幼蟲競爭處理的雌蟲在寄主豆供應不足時，每產一粒卵相對地投資較多的生物量。

討 論

一、幼蟲競爭對雌蟲壽命與產卵量之影響

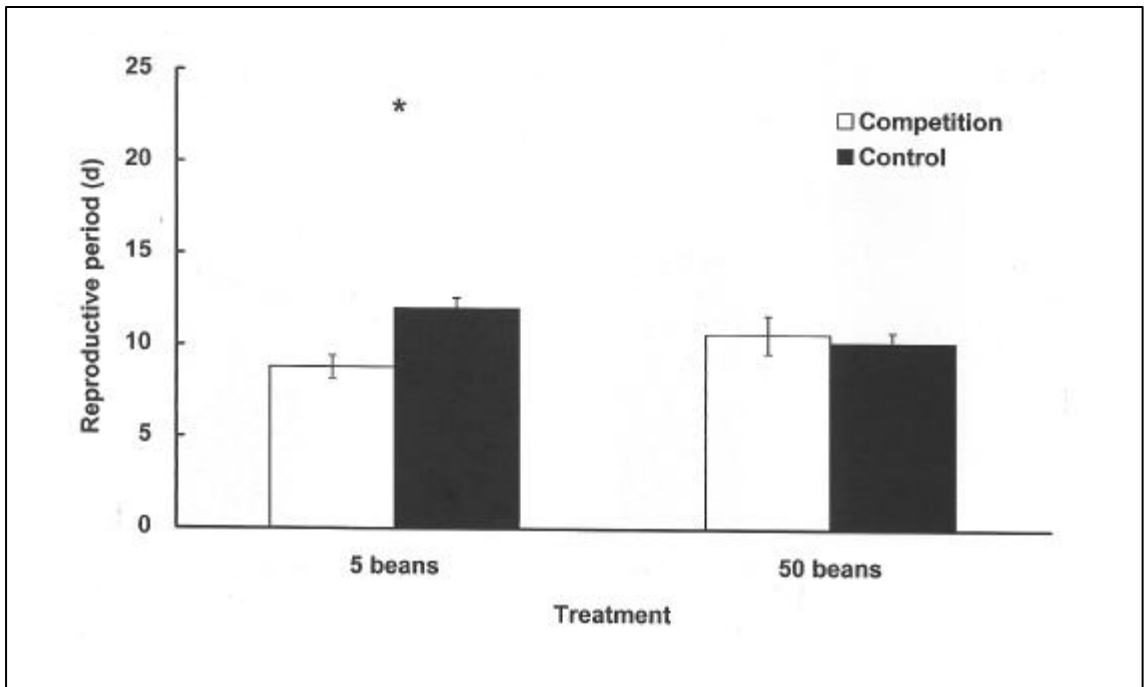


圖二 有或無幼蟲競爭經驗之四紋豆象雌蟲，於每日供應 5 顆或 50 顆寄主豆時雌蟲之平均壽命比較。

Fig. 2. Comparison of mean longevity of female bean weevils from larval competition and control treatments providing 5 or 50 beans per day. * Significant difference ($P < 0.05$).

影響生活史特徵表現方式的因素，可由內在與外在因素探討。內在因素，如遺傳上的差異使不同物種間或品系間的生物具有不同的生活史特徵。外在因素則主要是環境因素，例如環境資源的缺乏。因此，個體或物種間因為品系、遺傳上的差異及環境經歷上的不同，而在生活史上往往有著顯著的差異。在豆象上，常以控制幼蟲期或成蟲期寄主資源的方式，探討生活史特徵的表現方式及其適應上的意義。然而，生活史指的是生物一生中生活史特徵的表現方式，前人的研究中則多針對幼蟲期環境經歷，對幼蟲階段生活史的影響；或是成蟲期環境的經歷，對成蟲壽命及產卵量等生活史特徵的影響（如 Mitchell, 1975; Dick and Credland, 1984; Credland, 1986; Credland *et al.*,

1986; Messina and Mitchell, 1989; Mitchell, 1990; Smith, 1990)。本試驗則嘗試以曾經歷及未經歷幼蟲競爭的雌蟲為材料，探討成蟲期在不同環境下表現的差異。結果顯示，成蟲期當寄主資源限制時，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，在一生平均的產卵量上，顯著地較未經歷幼蟲競爭的雌蟲來得低（圖一）。而且曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，平均之壽命亦顯著地較未經歷幼蟲競爭的雌蟲為長（圖二），即成蟲期在寄主資源限制下，經歷與未經歷幼蟲競爭的雌蟲間，在平均壽命與平均產卵量間呈現取捨 (trade-off) 的負相關。然而，在成蟲期給予足量乾淨的寄主豆時，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，其一生平均之產卵量或是一生平均的壽命，與未經歷幼蟲競爭的雌蟲間並無顯著地差異。



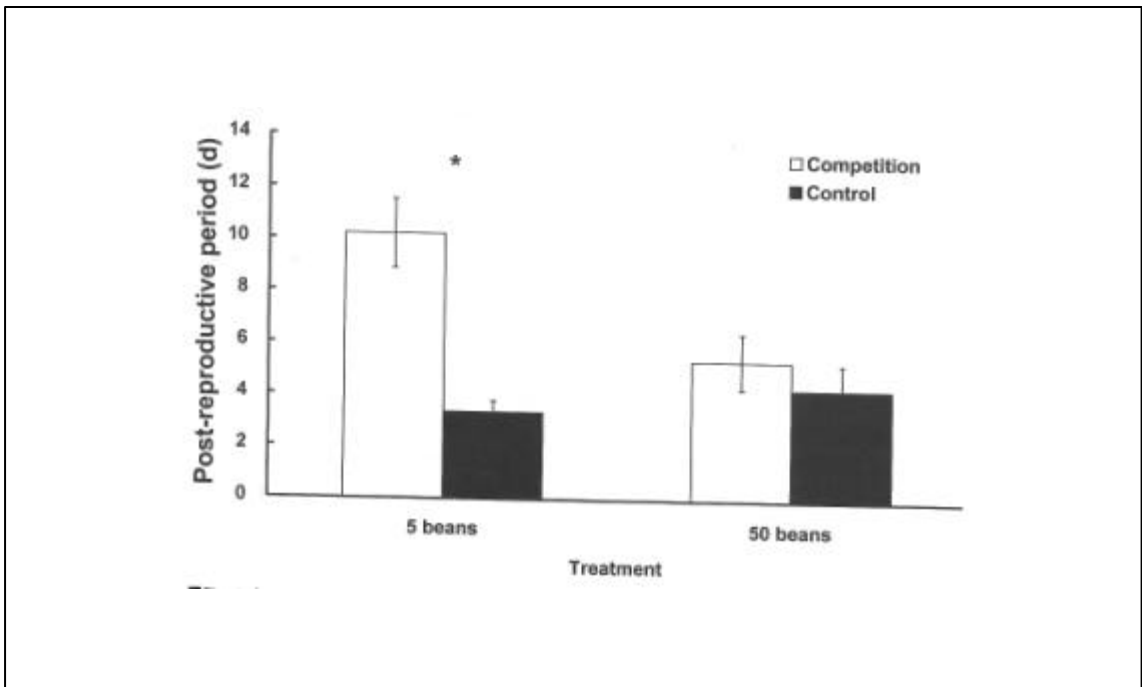
圖三 有或無幼蟲競爭經驗之四紋豆象雌蟲，於每日供應 5 顆或 50 顆寄主豆時雌蟲平均之產卵期比較。

Fig. 3. Comparison of reproductive periods of female bean weevils from larval competition and control treatments providing 5 or 50 beans per day. * Significant difference ($P < 0.05$).

二、幼蟲競爭對雌蟲產卵期之影響

在成蟲期資源較缺乏的情況下，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，平均的產卵期較未經歷幼蟲競爭的雌蟲來得短（圖三）。這意味著，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，在成蟲期的產卵形式上有所改變。曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，一生中所製造的卵，多集中在成蟲階段的前期產下。而未經歷幼蟲競爭的雌蟲，卻在較長的產卵期內，產下所有的卵。推論上，雌蟲將一生中所製造的卵，集中在成蟲階段的前期產下，可能是一種適應的行為。因四紋豆象是屬於內食性的昆蟲 (Thanthianga and Mitchell, 1987)，雌蟲為子代選擇適當的寄主豆後產下卵。豆上幼蟲孵化後，由卵殼向下鑽食入豆內。由卵產下到幼蟲孵化約需 4-5 天 (Fox and Tatar, 1994)，

自一齡到二齡約需五天 (Thanthianga and Mitchell, 1987)，此時幼蟲開始向豆子中央鑽食。根據 Thanthianga and Mitchell (1987) 的研究中指出，當同一豆內同時具有多隻幼蟲時，先鑽入豆子中央取食的幼蟲，在競爭上具有較高的優勢。先鑽入豆子中央取食的幼蟲，其體型較大且存活率較高。位於豆內近表皮處取食的幼蟲，除體型小及死亡率較高外，亦有停止取食或停止生長的現象 (Fabre, 1923; Thanthianga and Mitchell, 1987)。因此，在齡期固定，且先鑽入豆子中央取食的幼蟲為優勢的情況下，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，將卵較早產下，推論上是可增加子代的存活率並使子代具較高的競爭能力。因此，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，在成蟲期資源缺乏下產卵行為的調整，可能是增加適應值的一種表現。



圖四 有或無幼蟲競爭經驗之四紋豆象雌蟲，於每日供應 5 顆或 50 顆寄主豆時雌蟲平均之產卵後期比較。

Fig. 4. Comparison of post - reproductive periods of female bean weevils from larval competition and control treatments providing 5 or 50 beans per day. * Significant difference ($P < 0.05$).

表一 有或無幼蟲競爭經驗之四紋豆象雌蟲，於每日供應 5 顆或 50 顆寄主豆時，其重量損失及重量損失與產卵數比值之比較

Table 1. Comparisons of weight loss and ratio of weight loss to fecundity of female bean weevils from larval competition or control treatments that provided 5 or 50 beans per day

Life history traits	5 beans			50 beans		
	Competition	Control	<i>P</i>	Competition	Control	<i>P</i>
Weight loss (mg)	4.7±0.2	4.6±0.1	0.68	4.8±0.1	4.6±0.2	0.34
Weight loss ratio ¹ (%)	59.9±2.3	63.7±0.7	0.15	61.3±2.0	63.8±1.2	0.29
Weight loss /fecundity	4.93±0.34	4.11±0.08	0.04*	5.26±0.57	4.22±0.11	0.10

* Significance ($P < 0.05$).

1. Weight loss ratio = Weight loss / emergence weight

然而，幼蟲期曾經歷寄主競爭的雌蟲，在成蟲期若供給足量乾淨之寄主豆時，雌蟲在產卵期上，卻與未經歷幼蟲競爭之雌蟲間無顯著差異。曾經歷幼蟲競爭之雌蟲，在成蟲期也限制寄主資源時，在成蟲階段的前期，在時間上以較密集的方式產下卵，使幼蟲孵化的時刻相

對提早，子代競爭之優勢也相對較高。但在成蟲期若每日供給足量之寄主豆時，因雌蟲產卵時傾向將卵均勻分布於環境中之寄主豆上 (Mitchell, 1975; Messina and Renwick, 1985; Messina and Mitchell, 1989)。因此在成蟲期寄主資源充足時，曾經歷幼蟲競爭的雌

蟲，因雌蟲均勻產卵的特性，雌蟲重複產卵的情形較少，幼蟲競爭的情形也較少發生。因此在成蟲資源豐富時，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲，在產卵形式上，與未經歷幼蟲競爭的雌蟲間無顯著差異，即並未出現以產卵期縮短，而降低幼蟲競爭壓力的現象。

三、雌蟲因應幼蟲競爭之生活史改變是適應性的嗎？

前述現象支持幼蟲期環境經驗的訊息，可傳遞到成蟲階段的假說。即經歷幼蟲競爭的雌蟲，當限制成蟲期寄主資源時，在產卵行為上的調整方式，與未經歷幼蟲競爭的雌蟲間有所差異。推測幼蟲對環境資源之經歷傳遞到成蟲期之機制，應類似母系效應：子代之表型，受到母親所經歷的環境影響的現象。Fox and Savalli (1998) 曾針對四紋豆象因幼蟲競爭造成的體型改變，經由母系效應對其子代及孫代體型上之影響的研究中指出：親代經歷幼蟲競爭時，體型將變小，且即使子代及孫代不再經歷幼蟲競爭，體型仍會較小。即親代所經歷之環境訊息可經由母系效應傳遞至子代。由此推測，幼蟲期所經歷之環境訊息應可傳遞至成蟲階段，而對成蟲階段之行為反應造成一定之影響。在環境壓力上，限制成蟲寄主資源，對曾經歷幼蟲競爭之雌蟲而言，環境中之選汰壓不斷加強。其環境資源不足之刺激經驗可能強於未經歷幼蟲競爭的雌蟲。因此，具幼蟲競爭經歷的雌蟲在產卵形式上，有改變產卵行為而降低子代競爭機會，造成子代在寄主豆上競爭之優勢，而增加其適應值的現象。而若成蟲期經歷資源充足之環境時，則幼蟲期寄主資源競爭的經驗則可能受到補償，產卵行為亦隨之調整為與未經歷幼蟲競爭之雌蟲相似的典型產卵模式。

產卵行為隨著環境資源變化而調整的現

象在 Messina and Renwick (1985) 的研究中亦曾發現。當交替供給雌蟲已被產卵的寄主豆及乾淨之寄主豆時，雌蟲在單位時間內的產卵速率有隨寄主豆品質而調整的現象。即四紋豆象雌成蟲似乎可比較前後所經歷之環境差異，在生殖行為上有所調整。惟其探討的僅為成蟲期環境改變對成蟲生殖行為之影響。本試驗中更進一步指出，環境訊息是可跨階段傳遞的。幼蟲期所經歷的環境壓力亦可傳遞到成蟲階段，並影響雌成蟲的產卵行為。

此外，豆象所產卵之大小具有可塑性。所產的卵會因日齡、體型等因素改變大小 (Fox *et al.*, 1997)。幼蟲競爭經歷，是否也會影響卵之大小？本試驗中未直接測量卵之大小，但在平均重量損失與產卵量之比值上，在成蟲寄主資源限制的情況下，曾經歷幼蟲競爭的雌蟲其比值顯著地較未經歷幼蟲競爭的雌蟲高 (表一)。是否意味著，曾經歷幼蟲競爭之雌蟲所產的卵較大？較大的卵孵化為較大的幼蟲？Thanthianga and Mitchell (1987) 的研究中指出，當兩隻四紋豆象幼蟲競爭同一顆寄主豆時，體型較大的幼蟲具較高的競爭優勢。因此，經歷幼蟲競爭之雌蟲，除生殖行為改變外，在生理上是否也有所調整？較大的卵是否孵化為較大的幼蟲而使得經歷幼蟲競爭的雌蟲較能適應資源缺乏的環境，則仍需更進一步探討。

誌 謝

本研究承國科會經費補助 (NSC 89-2313-B-002-220)，特此致謝。

引用文獻

Credland, P. F. 1986. Effect of the host

- availability on reproductive performance in *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). J. Stored Prod. Res. 23: 91-98.
- Credland, P. F.** 1990. Biotype variation and host change in bruchids: causes and effects in the evolution of bruchid pests. pp. 271-287. In: K. Fujii, A. M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell, and T. Toshida, eds. Bruchids and Leumens: Economics, Ecology and Coevolution. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht. 407 pp.
- Credland, P. F., K. M. Dick, and A. W. Wright.** 1986. Relationships between larval density, adult size and egg production in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. Ecol. Entomol. 11: 41-50.
- Dick, K. M., and P. F. Credland.** 1984. Egg production and development of three strains of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). J. Stored Prod. Res. 20: 221-227.
- Fabre, J. H.** 1923. Souvenirs Entomologiques. Ser. VIII. Delagrave, Paris: pp. 25-69 (cited by Thanthianga, and Mitchell, 1987).
- Fox, C. W., and M. Tatar.** 1994. Oviposition substrate affects adult mortality, independent of reproduction in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. Ecol. Entomol. 19: 108-110.
- Fox, C. W., and U. M. Savalli.** 1998. Inheritance of environmental variation in body size: superparasitism of seeds affects progeny and grandprogeny body size via a nongenetic maternal effect. Evolution 52: 172-182.
- Fox, C. W., M. S. Thakar, and T. A. Mousseau.** 1997. Egg size plasticity in a seed beetle: an adaptive maternal effect. Am. Nat. 149: 149-163
- Lin, H. C.** 1993. The Effects of Oviposition Behavior on Offspring Competition in *Callosobruchus maculatus* (Fab.) (Coleoptera: Bruchidae). M.S. thesis, National Taiwan University, Taipei, Taiwan (in Chinese).
- Li, H. Z.** 1995. Effects of Host Availability and Female Density on Oviposition Strategy of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae). M.S. thesis, National Taiwan University, Taipei, Taiwan (in Chinese).
- Messina, F. J.** 1991. Life-history variation in a seed beetle: adult egg-laying vs. larval competitive ability. Oecologia 85: 447-455.
- 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.
- Messina, F. J., and R. Mitchell.** 1989. Intraspecific variation in the

egg-spacing behavior of the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *J. Insect Behav.* 2: 727-742.

Messina, F. T., and A. F. Slade. 1999. Expression of a life-history trade-off in a seed beetle depends on environmental context. *Physiol. Entomol.* 24: 358-363.

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*. pp. 317-330. *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.

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.

Thanthianga, C., and R. Mitchell. 1987. Vibrations mediate prudent resource exploitation by competing larvae of the bruchid bean weevil *Callosobruchus chinensis*. *Entomol. Exp. Appl.* 44: 15-21.

Thanthianga, C., and R. Mitchell. 1990. The fecundity and oviposition behavior of a South Indian strain of *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 57: 133-142.

Wilson, K. 1994. Evolution of clutch size in insects. II. A test of static optimality models using the beetle *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *J. Evol. Biol.* 7: 365-386.

收件日期：2001年4月9日

接受日期：2001年6月6日

Superparasitism of Seeds Affects the Life History Strategy of the Adult Bean Weevil, *Callosobruchus maculatus* (Fab.)

Chi-Chun Huang and Shwu-Bin Horng* Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan 106, R.O.C.

ABSTRACT

Previous studies showed that when providing a female bean weevil, *Callosobruchus maculatus*, with a smaller number of host beans, the female will lay more than one egg on a bean, and thus possibly causing the larvae to compete for the limited resources in the host bean. In addition, the level of larval competition may influence the size of emergent adults, and this in turn affects the life history traits of the adult. We first proposed the hypothesis that environmental effects on larval stages may change the adaptation of a female adult to her environment. Environmental manipulations were used to explore the effects of larval competition on the life history strategy of the bean weevil, *C. maculatus*. The effect of larval competition on the performances of adult life history strategies were studied when host beans were abundant or scarce. The results show that the female adult that had experienced larval competition decreases her lifetime fecundity and increases her longevity when provided with fewer host beans per day. In addition, the experience of larval competition also shortens the reproductive period of the female adult when provided with fewer host beans per day. Furthermore, comparing the ratio of weight loss to fecundity showed that the female adult that had experienced larval competition may invest more resources in each egg. On the contrary, if host beans are provided in abundance, no differences were observed in those life history traits between female adults with or without larval competition experience. In this study, the significance of changes in or maintenance of life history traits by females is discussed.

Key words: larval competition, host availability, life history traits.