



Host Size Discrimination and Oviposition Behavior of the Seed Beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.) 【Research report】

四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* (F.)) 對寄主大小之辨識及其產卵行為【研究報告】

Rou-Ling Yang and Shwu-Bin Horng*
楊若苓、洪淑彬*

*通訊作者E-mail: sbhorng@ccms.ntu.edu.tw

Received: 2002/10/07 Accepted: 2002/11/01 Available online: 2002/12/01

Abstract

Callosobruchus maculatus can adjust its oviposition behavior to variable host qualities. Previous studies showed that larvae on larger beans have higher survivorship, especially when larval competition is severe. Therefore, discriminating host size in the oviposition process is crucial for enabling female beetles to increase their fitness. In our experiments, four sizes of adzuki beans were arranged into a 4×4 array to test the beetle's discrimination ability through out its life. The results showed that females laid a higher proportion of eggs on larger rather than smaller beans, while the threshold of accepting beans was not observed in our treatment. In the period when the egg density increased from zero to one, differences between the proportions of eggs on large beans and small ones decreased. But even in this period, the mean number of eggs laid on large beans per unit time was still higher than that on small ones. When the mean egg density was greater than one, the preference for laying on larger beans again became significant. Further, the mean weight of each size of bean was used to predict the egg distribution on different sizes of hosts, and Chi-square test was applied to test the goodness of fit between the observed and predicted distributions. The results showed that Chi-square values were significantly lower when the egg density was less than one-half or greater than one. Therefore, bean weight can be used to predict egg distribution, especially when the mean egg density is greater than one. Furthermore, based on the data of larval survival being influenced by host size, the adaptation of host size discrimination by the seed beetle was explored.

摘要

四紋豆象雌蟲可分辨寄主品質而調整其產卵行為。由於過去研究顯示在有幼蟲競爭情形下，產在越大寄主上其幼蟲存活率會越高，故雌豆象在產卵時若能分辨寄主大小則可提高其適應值。本試驗提供4個大小等級的紅豆排放呈4 x 4的矩陣以測試四紋豆象在整個產卵過程對寄主大小的分辨能力，進而瞭解豆象產卵偏好與寄主重量之關係。試驗結果發現豆象在剛開始產卵時會偏好利用大寄主，但各大小等級寄主都有被接受產卵，只是有比例上的差異，因此並未發現支持界限法則之證據。隨產卵時間的增加，平均卵密度由0.5上升到1時，對各等級寄主利用比例會逐漸接近，但始終維持較大寄主被利用比例較小寄主為高，單位時間產卵數亦得到相同結果。當平均卵密度超過1，對各等級寄主利用比例之差異又會逐漸拉大，因此豆象對寄主大小的辨識終生存在，但其表現可能受環境變異影響。於是我們更進一步嘗試以各等級寄主重量所佔比例來預測產卵分布，並以卡方分析來檢測其與實際產卵分布的差異。結果發現，不論是描述剛開始產卵或在有卵豆上產卵的時候，其卡方值都不顯著。故我們認為用寄主大小（重量）來預測四紋豆象產卵分布情形是可行的，特別是要描述多卵豆的分布時，更為準確。文中進一步根據寄主大小對幼蟲存活影響的資料，探討四紋豆象對寄主大小辨識之適應意義。

Key words: *Callosobruchus maculatus*, discrimination ability, host size, egg distribution

關鍵詞: 四紋豆象、分辨能力、寄主大小、產卵分布

Full Text: [PDF \(2.18 MB\)](#)

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

四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus* (F.)) 對寄主大小之辨識及其產卵行爲

楊若苓 洪淑彬* 國立台灣大學昆蟲學研究所 台北市羅斯福路四段 113 巷 27 號

摘要

四紋豆象雌蟲可分辨寄主品質而調整其產卵行爲。由於過去研究顯示在有幼蟲競爭情形下，產在越大寄主上其幼蟲存活率會越高，故雌豆象在產卵時若能分辨寄主大小則可提高其適應值。本試驗提供 4 個大小等級的紅豆排放呈 4 x 4 的矩陣以測試四紋豆象在整個產卵過程對寄主大小的分辨能力，進而瞭解豆象產卵偏好與寄主重量之關係。試驗結果發現豆象在剛開始產卵時會偏好利用大寄主，但各大小等級寄主都有被接受產卵，只是有比例上的差異，因此並未發現支持界限法則之證據。隨產卵時間的增加，平均卵密度由 0.5 上升到 1 時，對各等級寄主利用比例會逐漸接近，但始終維持較大寄主被利用比例較小寄主為高，單位時間產卵數亦得到相同結果。當平均卵密度超過 1，對各等級寄主利用比例之差異又會逐漸拉大，因此豆象對寄主大小的辨識終生存在，但其表現可能受環境變異影響。於是我們更進一步嘗試以各等級寄主重量所佔比例來預測產卵分布，並以卡方分析來檢測其與實際產卵分布的差異。結果發現，不論是描述剛開始產卵或在有卵豆上產卵的時候，其卡方值都不顯著。故我們認為用寄主大小（重量）來預測四紋豆象產卵分布情形是可行的，特別是要描述多卵豆的分布時，更為準確。文中進一步根據寄主大小對幼蟲存活影響的資料，探討四紋豆象對寄主大小辨識之適應意義。

關鍵詞：四紋豆象、分辨能力、寄主大小、產卵分布

前言

四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus*) 為亞熱帶及熱帶重要倉儲害蟲，主要危害豆科作物；其幼蟲取食種子內部，會造成貯藏作物品質和市場價值下降，故對豆象的基礎研究開始得很早。而由於豆象是屬於內食性昆蟲，即

生活史中除成蟲外均生活於雌蟲產卵之寄主豆中 (Southgate, 1979)，故雌豆象的產卵決策會直接影響到其子代的適應值 (fitness)。因此，有關豆象產卵行爲的探討，長久以來一直是學者很感興趣的主題。四紋豆象雌蟲產卵會傾向均勻分布 (Mitchell, 1975; Messina and Renwick, 1985; Credland *et al.*, 1986;

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

Wilson, 1988; Messina and Mitchell, 1989; Lin, 1993), 而此種行為通常發生在幼蟲無法任意遷移, 而其資源分布是局部且有限的狀況, 如種子或果實 (Thompson, 1983; Roitberg and Prokopy, 1987), 因此, 推測其發展應與降低子代競爭有關 (Mitchell, 1975; Credland *et al.*, 1986)。且根據 Mitchell (1990) 之綜評, 四紋豆象在產卵過程中對寄主的大小、種類、數量及其上卵數等反應寄主品質的特性也都會有行為上的反應。

Mitchell (1975) 首先報導四紋豆象在產卵過程中會先從大的寄主開始利用。Hu *et al.* (1995) 更指出當提供不同比例大小寄主給四紋豆象產卵時, 豆象明顯偏好產卵在大寄主上。而其他豆象如 *Stator beali* 亦在產卵時會偏好大寄主, 且在大的寄主上一次產較多的卵 (Fox and Mousseau, 1995)。產卵時偏好大型寄主的行為在寄生蜂也很常見, 例如 *Aphytis aonidia* 雌蜂會偏好在大寄主中產雌性比例較高的子代, 或將大的寄主用於產卵, 而將小的寄主當作食物 (Heimpel *et al.*, 1996)。這種偏好寄主大小行為之所以會發展, 推測應與發育自較大而較營養寄主中的子代具適應上的優勢有關 (Charnov *et al.*, 1981; Visser, 1994; Hu *et al.*, 1995; Hoffmeister *et al.*, 1999), 例如可使存活率提高, 羽化重增加, 或產卵數增加等。但 Mitchell (1975) 認為僅在卵密度低時, 分辨寄主大小的行為才具有適應上的意義, 因此當豆上卵密度高時, 分辨寄主大小的行為應會消失, 此假說仍未有學者進行檢驗。

一般認為選擇寄主方式有兩種, 一是所謂界限法則 (threshold tactics), 即一定大小標準以上的寄主才會被接受; 另一比較法則, 則是相對較大或較佳的寄主會被接受。而關於豆象在產卵過程中的產卵決策, 則有二派看法:

Wilson (1988) 提出所謂絕對法則 (absolute rule), 即豆象對不同品質寄主具一對應固定之接受機率; 而 Mitchell (1975, 1990) 及 Horng (1997) 則認為豆象在目前這顆寄主上決定產卵與否, 會受到遭遇寄主經驗的影響, 至少與其遭遇前一顆寄主的品質有關, 即採行所謂相對法則 (relative rule)。Thanthianga and Mitchell (1990) 即認為當豆象在產卵過程中, 若先遭遇小寄主, 再遭遇大寄主時, 會誘發偏好產卵在大寄主上的行為。

雖然前人研究指出四紋豆象應會從環境中較大的乾淨寄主開始利用, 然而關於四紋豆象在產卵過程中接受大小寄主的確實情形為何, 仍未見報導; 而其對寄主接受與否有無一定的標準也未嘗得知。而此分辨寄主大小的表現, 是否會隨產卵時間及產卵環境而有所改變, 即遭遇寄主經驗是否會影響其產卵表現也需進一步檢驗。在環境中乾淨豆佔多數或都是有卵豆時, 豆象分辨大小表現是否會有不同, 都是值得再深入探討的問題。因此, 本試驗主要目的即在檢驗四紋豆象在產卵過程中對寄主大小的辨識表現, 並根據子代在不同大小寄主上之存活率, 嘗試從此行為在功能上的意義去探討其演化發展。

材料與方法

一、蟲源與飼養方法

試驗蟲源為實驗室中四紋豆象 4C6-4 品系, 是胡燦博士自市售紅豆分離而得 (Hu, 1989), 在實驗室中飼育已超過百代, 生物特性穩定。自朴子農會購入之省產紅豆 (*Vigna angularis*) (高雄六、七號), 經分裝冷凍於 -20°C 冰櫃中至少二星期, 以殺死原寄生之昆蟲或蟲卵, 再移至室溫下回溫至少二星期, 待其回復至正常溫度及含水量後供飼養蟲源使

用。品系的維持是在羽化高峰期時取 13 對雌、雄蟲，置入內含約 1,000 顆長徑長 5.5 mm 以上紅豆之不透明塑膠盒中，使其產卵，盒蓋上以刀片畫十字形切口以透氣，飼養於 28 ± 1 °C，RH 60-80 % 之全暗生長箱中，生活史約 30 天。

二、四紋豆象對寄主大小辨識表現

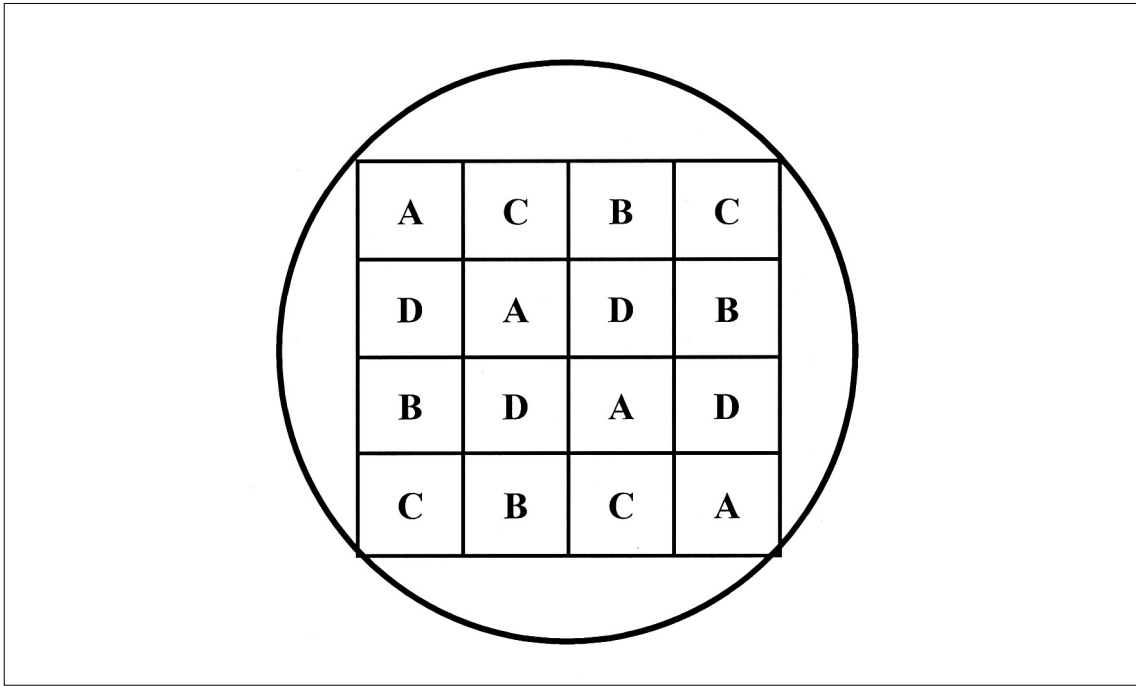
省產紅豆高雄五號，自購入經分裝冷凍至少二星期以殺蟲，再移至室溫下回溫至少二星期才可使用。以不同網目篩子將紅豆過篩分成四個大小等級供試驗用，分別是 5.0-5.5 mm (87.22 ± 0.96 mg)、5.5-6.0 mm (114.66 ± 0.74 mg)、6.0-6.5 mm (146.4 ± 1.83 mg)、6.5-7.0 mm (180.6 ± 2.65 mg)，因此在本試驗中寄主大小與寄主重量間為正相關。將紅豆秤重後排放在 9 公分內徑之玻璃培養皿中如圖一所示，分成 16 區。將小寄主區周圍都排上大寄主區，相對大寄主區亦被小寄主區所包圍，因此每經過三個寄主，豆象便有機會遭遇相同及不同大小等級的寄主，其主要目的是想藉由此排列達到突顯豆象在產卵過程中對辨識寄主大小的表現。試驗用蟲取 4 小時內自 1 卵豆羽化之雌、雄蟲，靜置 2 小時待其性成熟後，以 1 對 1 方式令其進行交配，4 小時後移除雄蟲。將雌蟲移入試驗配置中產卵，試驗持續進行至雌蟲死亡為止。過程中前五天每 4 小時觀察一次（夜晚除外），第六到十天每 12 小時觀察一次，之後每天觀察一次。每次觀察記錄每顆豆上卵數，但並不更換豆子。共 13 組重複。在各大小等級寄主上產卵比例進行變方分析，處理效應顯著者，再以 LSD 進行各處理平均值差異性檢定 (SAS, 1990)。在各大小等級寄主上產卵數的相關性則進行皮爾森相關分析檢定 (SAS, 1990)。

三、寄主大小對產卵分布之影響

我們嘗試以二個假設來描述第二部份試驗所得豆象之產卵分布，並以卡方檢驗來檢測描述效果。第一個假設是寄主大小不影響豆象的產卵分布，即各大小等級寄主被接受產卵機率應相同，卵會平均分布在各大小等級寄主上。第二個假設則是寄主大小會影響產卵分布，由於寄主大小與重量間有某種程度之正相關，故我們以各等級寄主之平均重量佔配置中寄主總重量的比例來預測產卵分布。即假設總卵數是 100，如符合第一個假設，則產在各大小等級寄主上卵數應接近 25 顆；若符合第二個假設，則預測產在 5.0-5.5 mm 上的卵數 = $100 \times (5.0-5.5 \text{ mm 寄主平均重量} / \text{四個等級寄主平均重量的和})$ 。

四、寄主大小對四紋豆象子代存活率之影響

為檢驗豆象的寄主選擇反應是否與適應值相關，進行不同寄主大小對四紋豆象子代存活率影響的試驗。試驗寄主處理與前同，分成四個大小等級。取 24 小時內自 1 卵豆羽化之雌、雄蟲，交尾 4 小時後，移除雄蟲，將雌蟲放入已裝好特定等級的紅豆之塑膠培養皿中令其產卵 24 小時，培養皿中雌蟲數對紅豆數分別有 1:20, 1:10, 2:10, 3:10, 4:10 共五種處理，目的是要得到卵密度 1 到 5 的有卵豆，每處理至少 25 個重複。有卵豆經秤重，個別置於離心管中，放入生長箱，六天之後在顯微鏡下觀察卵孵化率。幼蟲有成功孵化者才進行羽化成蟲數的調查，並依照孵化幼蟲數分成幼蟲密度 1 到 5，約三星期後記錄其羽化成蟲數。四個大小等級紅豆都做相同處理。子代存活率（從幼蟲孵化到成蟲羽化）隨競爭幼蟲數變動情形，及與寄主平均重量間的關係進行迴歸分析 (SAS, 1990)。其中，子代存活率 (y) 對競爭幼蟲數 (x) 作迴歸分析 ($y = ax^{-b}$)，b



圖一 四紋豆象雌蟲對寄主大小辨識試驗之 16 區空間配置, A: 5.0–5.5 mm, B: 5.5–6.0 mm, C: 6.0–6.5 mm, D: 6.5–7.0 mm 之寄主豆。

Fig. 1. The 16-patch design to test the discrimination abilities of host size by the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. A: bean size between 5.0 and 5.5 mm, B: bean size between 5.5 and 6.0 mm, C: bean size between 6.0 and 6.5 mm, D: bean size between 6.5 and 7.0 mm.

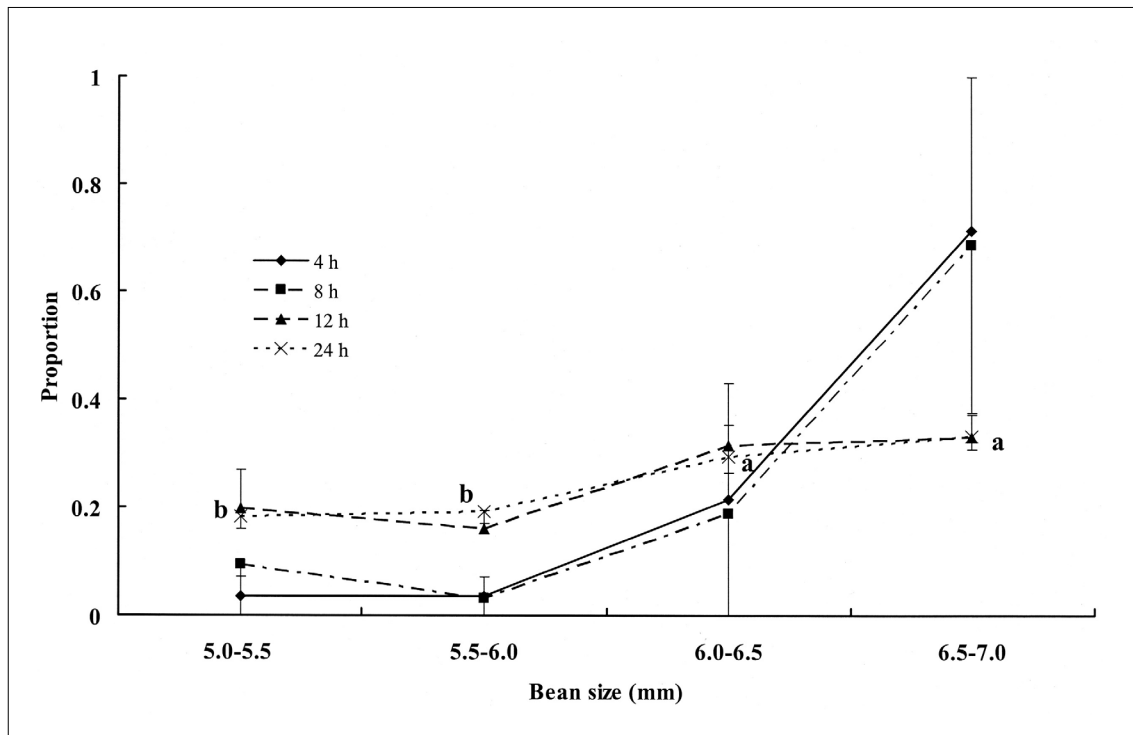
為競爭係數 (Horng, 1997)。

結 果

一、四紋豆象對寄主大小辨識表現

開始產卵 4 小時後觀察雌蟲產卵分布, 從比例上來看, 四紋豆象雌蟲產卵在大型紅豆上比例 (0.71 ± 0.29) 較在小型紅豆 (0.04 ± 0.04) 上為高, 但因變異較大, 故變方分析結果並不顯著 ($F_{3,7} = 3.16, P = 0.1475$)。而之後分別在第 8、第 12 及第 24 小時再觀察紀錄其產卵分布, 雖然隨產卵時間增加, 大型寄主被利用比例有降低, 小型寄主被利用比例有增加的趨勢, 但整體上仍以大型寄主被利用比例較高, 尤其在第 12 及 24 小時, 產卵在 6.0-6.5

mm (12 h: 0.31 ± 0.04 ; 24 h: 0.29 ± 0.03) 和 6.5-7.0 mm 寄主上比例 (12 h: 0.33 ± 0.04 ; 24 h: 0.33 ± 0.02) 顯著高於較小兩個等級寄主 ($F_{3,51} = 2.95, P = 0.042$; $F_{3,51} = 8.79, P = 0.0001$) (圖二)。產卵 24 小時後, 如以利用寄主重量分布來看, 則會發現越重寄主被利用比例越高, 但即使平均是 60 mg 之小型寄主仍有 31% 被利用 (圖三)。即在供試豆大小範圍內, 雌蟲產卵並沒有依循界限法則, 拒絕一定大小以下的寄主。再從產卵前三天, 具不同卵密度之寄主豆重量變化情形來看 (圖四), 第一天時, 1 卵豆的平均重量 (138.42 ± 2.49 mg) 顯著大於 0 卵豆的平均重量 (128.76 ± 1.83 mg; $F_{1,830} = 9.75, P = 0.0019$), 可見一開始被產卵的寄主確實是環



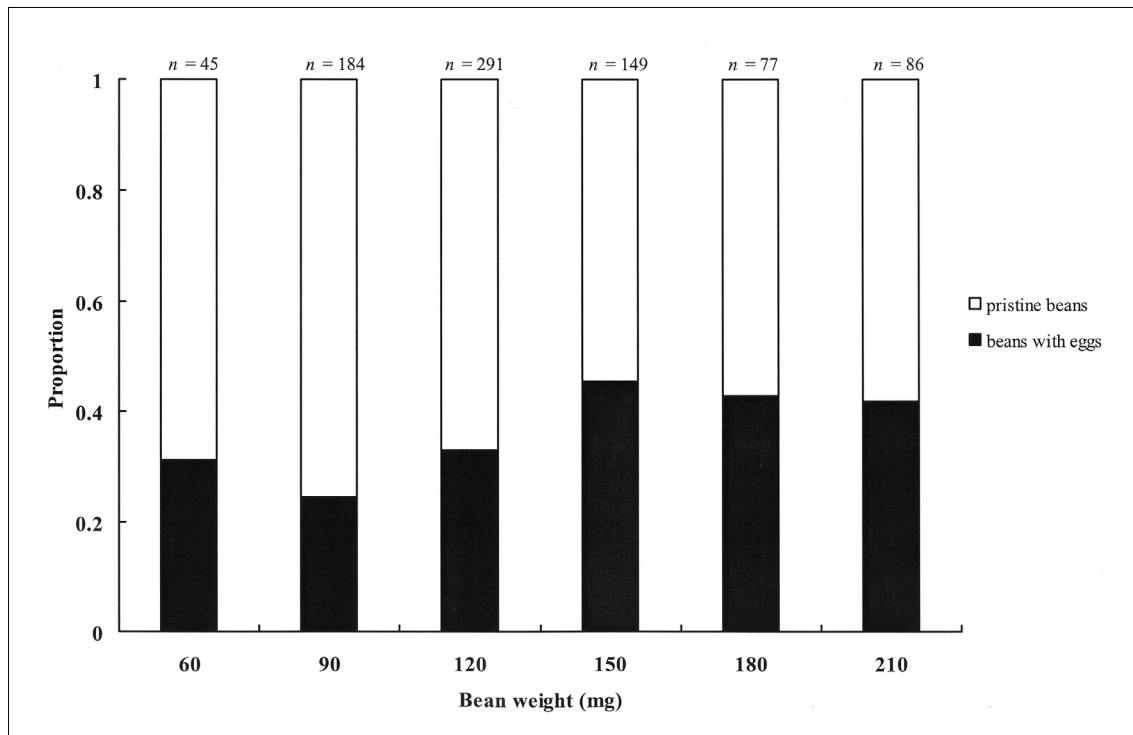
圖二 四紋豆象雌蟲開始產卵4小時、8小時、12小時及24小時，各大、小等級寄主被利用情形。不同字母表示在第24小時大、小寄主間的利用比例有顯著差異。

Fig. 2. The proportion of eggs laid on four sizes of adzuki beans 4, 8, 12, and 24 h after female beetles began to oviposit. Different letters indicate a significant difference between the proportions of eggs laid on the four sizes of beans 24 h after female beetles began to oviposit according to the LSD test.

境中較重（即較大）的寄主；而隨著產卵時間增加，被利用寄主的平均重量會逐漸下降，表示乾淨的小寄主接著被利用來產卵。若從卵密度來看則可發現，2 卵豆的平均重量 (167.47 ± 9.06 mg; 160.64 ± 5.74 mg) 始終顯著比 1 卵豆 (134.67 ± 1.93 mg; 130.3 ± 1.69 mg) 及 0 卵豆的平均重量 (126.75 ± 2.33 mg; 130.09 ± 3.26 mg) 還高 ($F_{2,831} = 9.81$, $P = 0.0001$; $F_{2,831} = 13.1$, $P = 0.0001$)；而在前二天，1 卵豆平均重量也顯著高於 0 卵豆的平均重量 ($F_{1,830} = 9.75$, $P = 0.0019$; $F_{2,831} = 9.81$, $P = 0.0001$)。這表示產卵數越多的寄主豆同時也是環境中較重（較大）的寄主。

如從長時間觀察大、小寄主上累計被產卵

比例會發現，一開始較大二個等級寄主被產卵比例較高 (0.33 ± 0.02 , 0.29 ± 0.03)，較小二個等級被產卵比例較低 (0.19 ± 0.02 , 0.18 ± 0.02)，二群寄主間被利用比例有顯著差異 ($F_{3,51} = 8.79$, $P = 0.0001$)。但隨著產卵時間增加，大、小寄主上累計被產卵比例會逐漸接近，尤其是較小寄主間（例如第 3 天 (5.0-5.5 mm: 0.22 ± 0.01 ; 5.5-6.0 mm: 0.24 ± 0.01 ; 6.0-6.5 mm: 0.26 ± 0.01 ; 6.5-7.0 mm: 0.28 ± 0.02 ; $F_{3,51} = 4.75$, $P = 0.0056$) 或第 5 天 (5.0-5.5 mm: 0.23 ± 0.02 ; 5.5-6.0 mm: 0.24 ± 0.01 ; 6.0-6.5 mm: 0.25 ± 0.02 ; 6.5-7.0 mm: 0.28 ± 0.01 ; $F_{3,51} = 2.54$, $P = 0.0677$)，之後差異又會逐漸明顯（例如第 7



圖三 開始產卵第一天，被四紋豆象雌蟲利用產卵的寄主重量分布情形。

Fig. 3. Proportions of beans used for ovipositing in different weight classes on the first day of oviposition by female beetles.

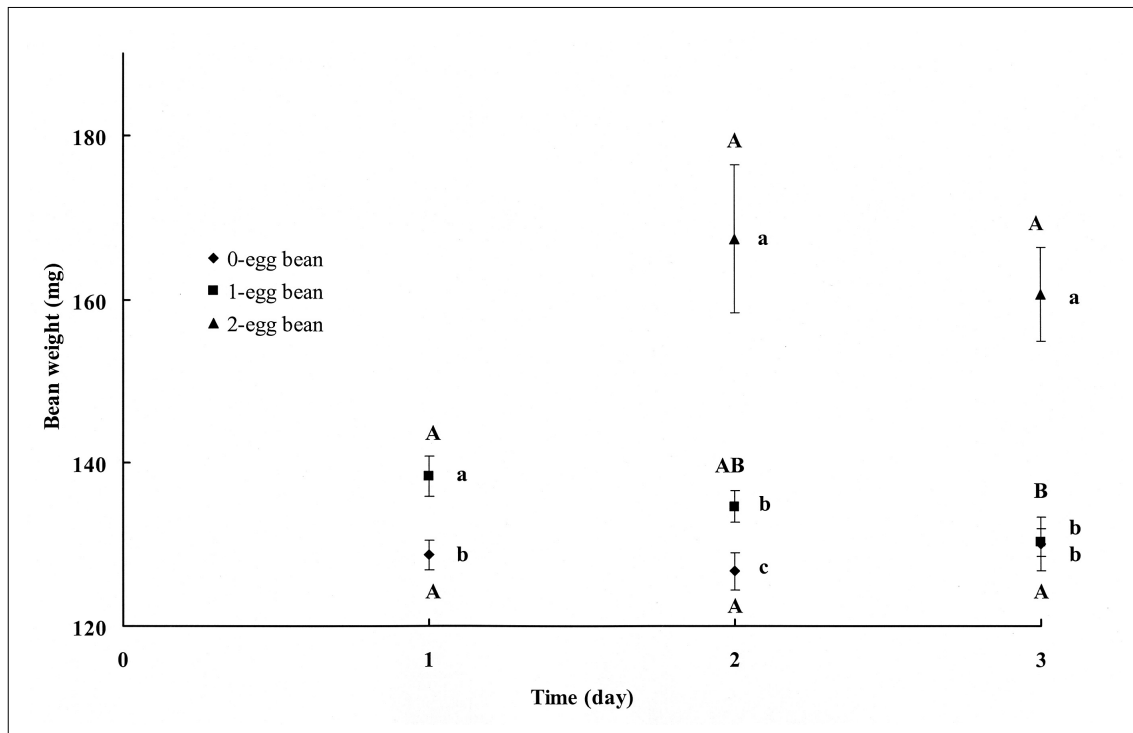
天 (5.0-5.5 mm: 0.21 ± 0.01 ; 5.5-6.0 mm: 0.24 ± 0.01 ; 6.0-6.5 mm: 0.26 ± 0.01 ; 6.5-7.0 mm: 0.28 ± 0.01 ; $F_{3,51} = 11.38$, $P = 0.0001$)。但大寄主被產卵比例始終高於小寄主被產卵比例 (圖五)。由於豆象產卵係採相對法則，故就產卵前 8 天，每單位時間 (12 小時) 產於各等級寄主上的卵數進行相關性分析，結果發現不同等級寄主上的卵數間皆存在顯著的正相關關係 (表一)。顯示豆象在前 8 天中，對大小寄主的辨識與偏好一直存在。

二、寄主大小對產卵分布之影響

爲了進一步驗證寄主大小和豆象產卵分布之間的關係，以第一部分試驗中所得產卵分布資料，用不同的假設來預測豆象的產卵

分布，並以卡方分析進行檢驗。因爲從前面結果可知，豆象分辨大小表現可能發生在剛開始產卵時 (即環境中大多是乾淨寄主豆)，及要產在已有卵的寄主豆時。因此，我們分別針對剛開始產卵時，及產卵一段時間後，環境大多是 1 卵豆時的產卵分布進行檢測。

我們先假設各大、小等級寄主被接受產卵機率相同，去作產卵分布預測，結果如圖六。不論是剛開始產卵時 ($X^2 = 20.32$, $X^2_{0.05,3} = 7.81$)，或產卵於有卵豆時 ($X^2 = 49.33$, $X^2_{0.05,3} = 7.81$)，其卡方值均極顯著 ($P < 0.05$)，而且產在有卵豆的卡方值比剛開始產卵所得之卡方值更高。再以各等級寄主平均重量比來作產卵分布的預測，結果發現不論是剛開始產卵 ($X^2 = 3.33$, $X^2_{0.05,3} = 7.81$)，或產卵於



圖四 產卵前三天，具不同卵密度寄主之重量變化。不同卵密度寄主重量之差異以 a, b 來表示，不同日寄主重量之差異以 A, B 表示。

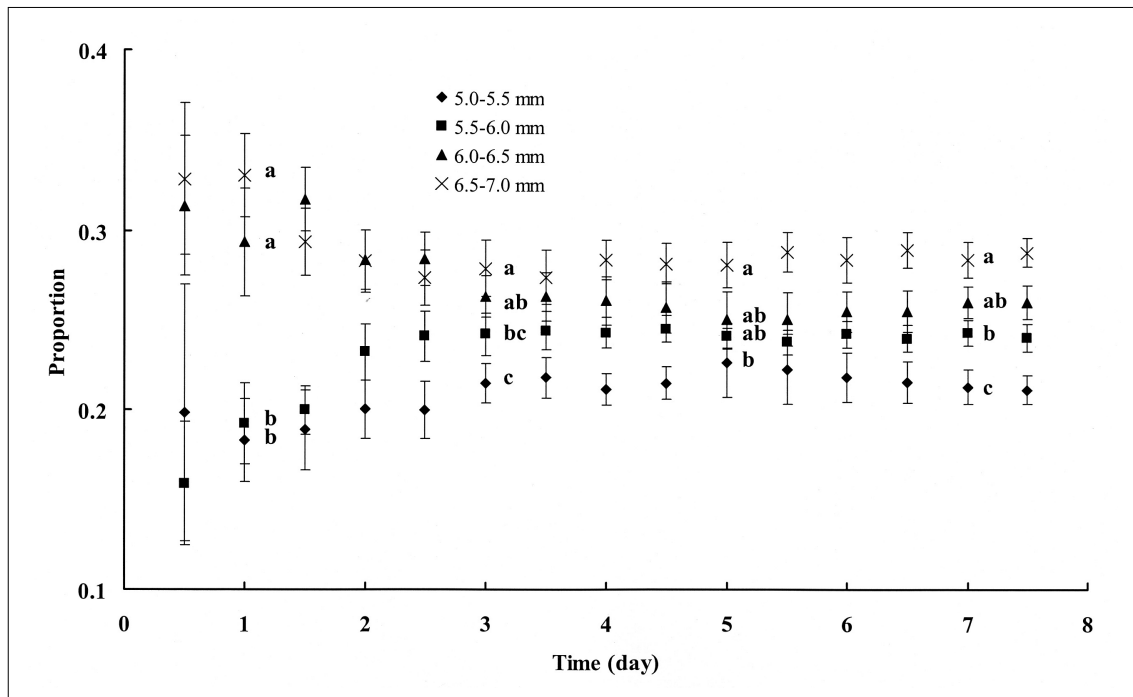
Fig. 4. Changes of mean weights of beans with variable numbers of eggs during the first 3 days of oviposition. Different lowercase letters indicate a significant difference between mean weights of host with varied numbers of eggs, while different capital letters indicate a significant difference between mean weights of the host on different days according to the LSD test.

有卵豆時的產卵分布 ($X^2 = 4.45$, $X^2_{0.05,3} = 7.81$)，以各等級寄主平均重量比來預測產卵分布所得之卡方值均分別下降至不顯著 ($P = 0.34$, $P = 0.22$)。相較於第一個假設的結果，由寄主重量比來預測產卵分布較接近豆象實際的產卵分布，尤其是要描述高卵密度寄主的分布情形時。

三、寄主大小對四紋豆象子代存活率之影響

在不同大、小等級紅豆和不同卵密度之處理組中，四紋豆象卵孵化率均超過九成。當沒有競爭時（幼蟲密度=1），以大寄主中子代存活率（從幼蟲孵化到成蟲羽化）最高（0.98），

但在小等級寄主中子代存活率也將近九成（0.88），差異不大；但隨著豆內競爭幼蟲數的增加，不論大、小紅豆處理，子代存活率均下降，尤以在小紅豆（5.0-5.5 mm）處理組，其子代存活率隨競爭幼蟲數增加下降最明顯（圖七）。如以子代存活率（y）對競爭幼蟲數（x）作迴歸（ $y = ax^{-b}$ ）則可發現，競爭係數（b）以在小紅豆組最高（ $b = 0.6345$ ），這表示在小紅豆上，每增加一隻幼蟲對子代存活率影響最大。再從不同幼蟲密度處理組間子代存活率和寄主重量的關係圖來看（圖八），子代存活率隨寄主重量增加而增加，且當幼蟲密度越高時，迴歸線斜率越大，亦即子代存活率隨寄主



圖五 產卵前 8 天，累計分布在各等級寄主上卵比例的變動情形。不同字母表示大、小寄主被利用比例間有顯著差異。
 Fig. 5. Dynamic pattern of the proportions of beans of the four sizes used for oviposition during the first 8 days. Different letters indicate a significant difference between proportions of beans of the four sizes used for oviposition according to the LSD test.

重量增加越呈顯著增加。

討 論

從辨識大小表現之試驗結果及用寄主大小來描述剛開始產卵分布之結果都可確定在四紋豆象產卵過程中確實會分辨寄主大小（圖

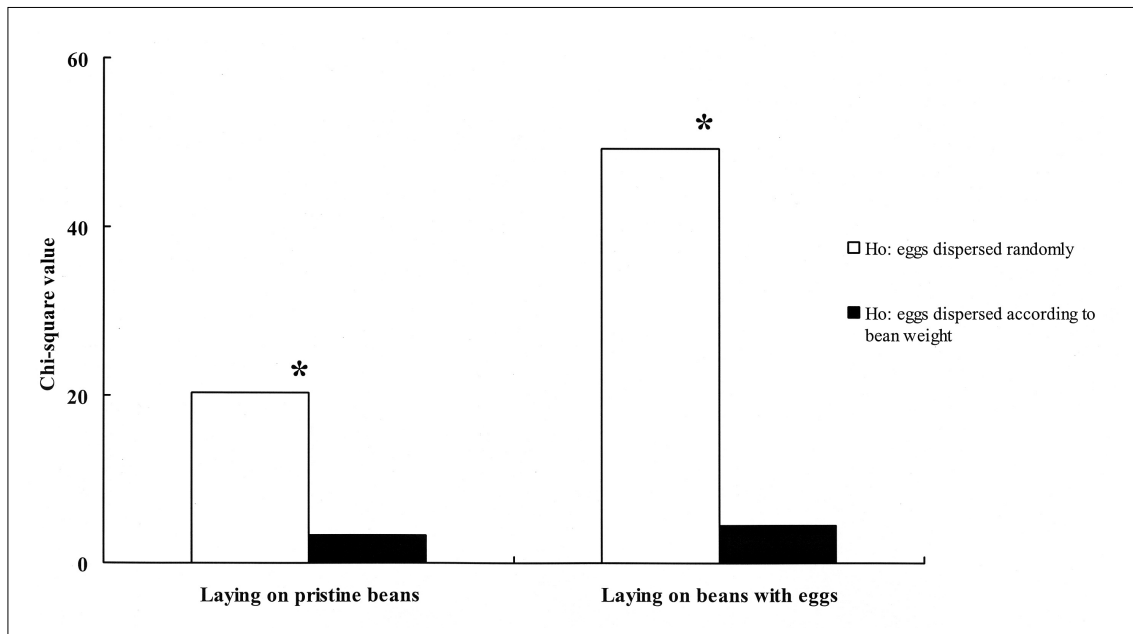
二及圖六），且偏好利用較大（或較重）乾淨的寄主，此結果與 Mitchell (1975) 及 Hu *et al.* (1995) 結果相似。但我們發現大、小寄主僅在被接受比例上有程度上的差異，並未見到某一大小等級完全不被接受產卵（圖三），而 5.0-5.5 mm 等級寄主已是紅豆中最小的，故我們推測四紋豆象雌蟲對紅豆大小接受標準

表一 四紋豆象於產卵前 8 天，單位時間（12 小時）內在各大小等級寄主上產卵數的相關性

Table 1. Correlations between eggs laid on four sizes of adzuki beans per unit time (12 h) during the first 8 days of oviposition by the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*

| Pearson correlation coefficients | A | B | C | D |
|----------------------------------|---------|---------|---------|---------|
| A | 1.00 | 0.92*** | 0.72** | 0.87*** |
| B | 0.92*** | 1.00 | 0.73*** | 0.81*** |
| C | 0.72** | 0.73*** | 1.00 | 0.89*** |
| D | 0.87*** | 0.81*** | 0.89*** | 1.00 |

** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$; A: 5.0-5.5 mm, B: 5.5-6.0 mm, C: 6.0-6.5 mm, D: 6.5-7.0 mm.



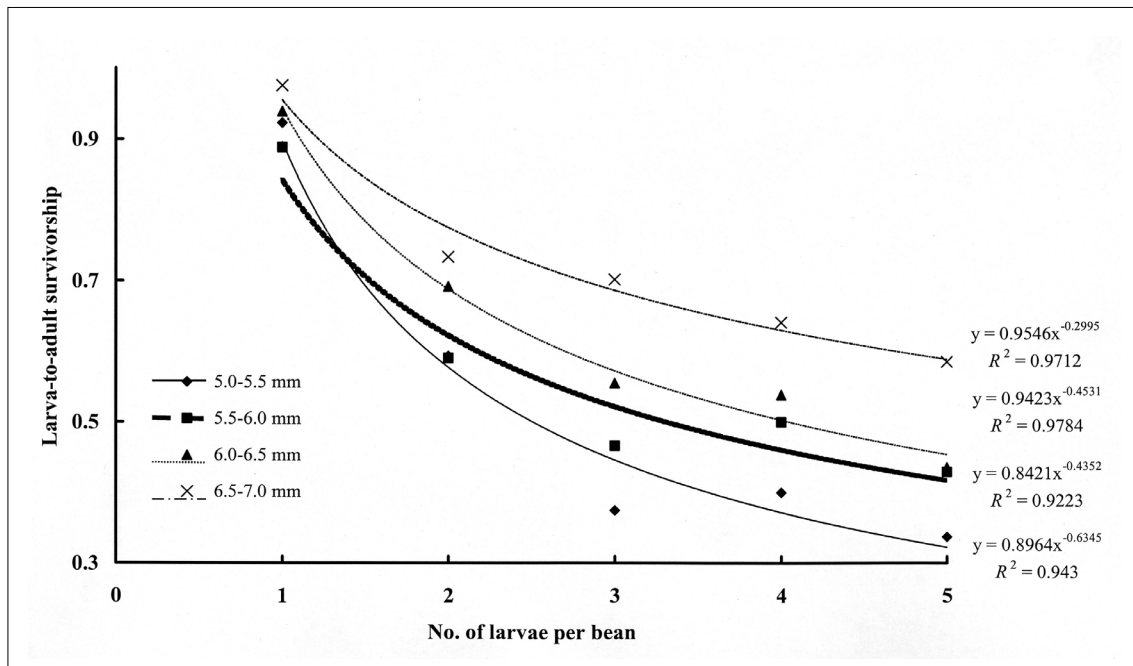
圖六 剛開始產卵 (卵密度 = 0.21) 及產卵於有卵豆時 (卵密度 = 1.36)，以均勻分布及假設產卵分布依重量比的卡方檢測結果。* 表示卡方檢測結果顯著 ($P = 0.05$)。

Fig. 6. Use of Chi-square test to compare egg dispersion at the beginning of oviposition (with an egg density of 0.21) and oviposition which occurred on beans with eggs (with an egg density of 1.36) as hypothesized with eggs being laid randomly or according to host weight. An asterisk (*) indicates a significant difference according to Chi-square test ($P = 0.05$).

非採取所謂界限法則 (即僅接受某一大小以上的寄主豆)，而可能會受其在環境中遭遇寄主品質經驗來影響其產卵決策。由於試驗配置中排放有 4 種大小等級寄主，每一小區內有 4 顆相同大小的寄主，推測豆象有機會因連續遭遇到小寄主而接受產卵；而在大寄主上產卵比例高，則是因為配置中小寄主周圍都被大寄主所包圍，推測由小寄主到大寄主的搜尋經驗會促使雌蟲產卵所致，*Thanthianga and Mitchell (1990)* 亦曾有類似推論。然而亦有可能是供試寄主大小等級仍無法檢測出豆象對寄主的接受界限，惟 5.0-5.5 mm 等級寄主已是紅豆中最小的，因此要檢驗只能以其他種更小型寄主加以檢測。

若從寄主大小對豆象子代存活率的影響

來看，1 卵豆時，在大、小豆間存活率其實差異不顯著 (圖八)，若依據自然選汰的法則，應該不需發展出行為上的偏好，如 *Heimpel et al. (1996)* 在寄生蜂所作的推論。那麼豆象為何在一開始產卵仍保有偏好大寄主的行為呢？在此提出一些可能的解釋，首先在野外，豆象所能利用的寄主資源可能大小差異很大，像野生型的綠豆就只有栽培綠豆體積的 1/4；在紅豆上我們看到小寄主 (5.0-5.5 mm) 就已經使豆象子代存活率降低，更小的寄主對豆象子代存活率一定會造成更大的影響；而且寄主大小也可能不只影響存活率，成蟲羽化重會間接受資源利用情形的影響 (*Sibly and Calow, 1983*)，可利用資源量多寡自然扮演一重要角色。羽

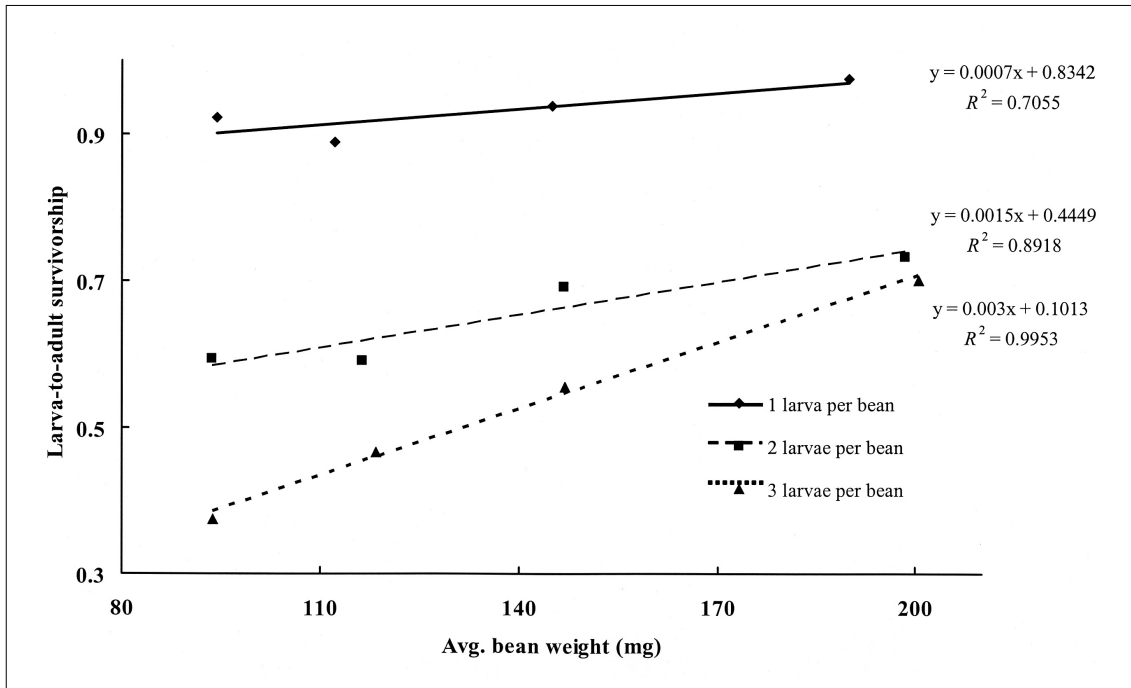


圖七 不同大、小寄主中子代存活率 (y) 隨競爭幼蟲數 (x) 變化情形。 $(P_{5.0-5.5 \text{ mm}} = 0.006, P_{5.5-6.0 \text{ mm}} = 0.009, P_{6.0-6.5 \text{ mm}} = 0.001, P_{6.5-7.0 \text{ mm}} = 0.002)$ 。
 Fig. 7. Survivorship (y) of *Callosobruchus maculatus* on different sized adzuki beans with varied numbers of larvae (x). $(P_{5.0-5.5 \text{ mm}} = 0.006, P_{5.5-6.0 \text{ mm}} = 0.009, P_{6.0-6.5 \text{ mm}} = 0.001, P_{6.5-7.0 \text{ mm}} = 0.002)$.

化重大小在不同性別具不同意義，在雌蟲通常羽化重與生殖力會成正相關 (Credland *et al.*, 1986)，而雄蟲的羽化重則可能會影響其交尾成功機率 (Savalli and Fox, 1999)，故羽化重與成蟲之適應值有一定程度之相關。因此，能分辨寄主大小而將卵產在較大寄主上行為的保留可能具適應上的重大意義。此外，在田間或倉庫，豆象其實都不容易遭遇到完全乾淨的寄主 (Messina and Renwick, 1985; Fox and Mousseau, 1995)，而在實驗室中觀察麻袋裝堆疊的紅豆被豆象危害情形亦發現，其多半集中在儲藏物上層密集危害，故其遭遇寄主多半是已經被利用過或處於過寄生的狀態。而在有幼蟲競爭的情形下，大寄主相對可提供較多食物或具較好的營養而能提高幼蟲的存活率 (Charnov *et al.*

1981; Visser, 1994; Hu *et al.*, 1995; Hoffmeister *et al.*, 1999)；或者是大寄主可提供相對較大的空間以躲避天敵 (Freese, 1995)，因而能辨識寄主大小而將卵產在較大寄主上的個體，其子代便有較大的機會被選汰留存下來。另一種可能是，雌蟲分辨寄主重量的好處是可以此分辨寄主是否已被利用過，越輕的寄主豆可能代表已經被其他個體利用過 (Ofuya and Agele, 1990)，為降低子代競爭，提高子代存活率，長時間的選汰應會有利於雌豆象分辨寄主大小行為的保留，而偏好將卵產在較大寄主上。

再就產卵過程來看，產卵一開始，豆象對寄主大小分辨便十分清楚，而大部分產卵在較大的寄主上 (圖二、五)。而隨產卵時間增加，平均卵密度逐漸升到 1 時，由於大的乾淨寄主



圖八 不同幼蟲密度競爭下，寄主重量 (x) 與子代存活率 (y) 之關係。(P_{1 larva} = 0.16, P_{2 larvae} = 0.06, P_{3 larvae} = 0.002)。
 Fig. 8. Survivorship as a function of host bean weight and larval density. (P_{1 larva} = 0.16, P_{2 larvae} = 0.06, P_{3 larvae} = 0.002).

豆減少，豆象會去利用較小而乾淨的寄主豆，此均勻產卵特性會遮蓋住分辨寄主大小的表現。故在大、小寄主上累計被產卵比例會逐漸接近（圖五），這表示豆象在產卵過程中辨識寄主大小表現是會因應當時資源被利用情形而有所調整。

但當環境中大多是 1 卵豆時，即平均卵密度超過 1 時，豆象對大、小寄主分辨的表現會再度出現，由圖五見到累計產卵比例在各等級寄主間之差異又逐漸明顯可得到驗證，且此時假設豆象均勻產卵所得之卡方值比剛開始產卵時高出許多，而當我們用各等級寄主平均重量所佔比例來預測多卵豆分布情形時，可以使卡方值明顯降到不顯著，表示用各等級寄主平均重量所佔比例來對產卵分布的描述能力很好，更可確定豆象產卵在有卵豆時不是均勻分布，而是在較大（較重）的寄主上產較高密度

的卵，這也與圖四及圖六的結果互相印證。但卻與 Mitchell (1975) 提出當產卵於有卵豆時，豆象產卵行為應屬於逢機分布是不一致的。在試驗結果中，有幼蟲競爭的情形下，子代存活率與寄主重量（大小）間是呈正相關的（圖八），而且在小寄主之中因競爭而導致的存活率下降是很明顯的（圖七），因此豆象雌蟲會發展出在較大有卵豆上產較高密度的卵的行為。而 Mitchell (1975) 的試驗材料是綠豆，四紋豆象在其上的存活率（無競爭情形下）最多不超過 8 成，在更高卵密度時，存活率更是都降到 5 成以下，且寄主重量與存活率之間已找不到相關性，故會有此推論上的差異。

雖然在產卵過程中均勻產卵特性一度會遮蓋住豆象分辨寄主大小的表現，但從圖五發現在整個產卵過程中大寄主累計被利用比例始終高於小寄主，且配合這段時間內調查單位

時間內在各等級寄主上產卵數的相關性來看，發現各等級寄主上產卵數間有正相關關係（表一），這表示大寄主持續一直被偏好利用來產卵。而且在試驗中發現，豆象在環境中平均卵密度接近 1 之後，產卵分布即開始不均勻。在平均卵密度未達 2 時，已有 3 卵、4 卵，甚至 5 卵豆的出現；這點不同於以往學者所發現豆象會儘量避免在有卵豆上再產高於平均卵密度的卵數（Mitchell, 1975; Messina and Renwick, 1985）。關於這樣的結果，我們配合在不同幼蟲密度下，寄主重量與子代存活率之間的關係（圖八）來看，會發現當供試寄主中最大等級寄主豆（6.5-7.0 mm）中幼蟲密度為 3 時，其子代存活率比幼蟲密度為 2 的最小等級（5.0-5.5 mm）寄主豆還高。因此我們推測，在我們的試驗配置中因包含四種大小等級的紅豆供其產卵，而大寄主上子代存活率在高競爭時甚至還高於小寄主上的子代存活率，故就行為的功能性角度來看，豆象在產卵於有卵豆時不會是均勻產卵。另從機制的角度去看，由於豆象一次產卵巡迴，多半會在局部進行密集搜尋，而試驗中是讓 1 隻雌蟲在配置中搜尋及產卵，故可能個體局部搜尋經驗容易造成對整體資源品質的誤判，而讓豆象提早接受產卵在有卵豆上。而過去試驗因多採用相同大小的寄主豆，或以多隻雌蟲一起進行試驗，當有多隻個體同時在利用一環境資源時，相較之下較易獲得較準確的環境品質估計，因此不會看到此現象。故我們推測當環境中資源品質不均質時（如：大小寄主混雜），豆象在產卵於多卵豆時不會遵循均勻產卵的原則。

本試驗雖證明豆象在產卵過程中確實一直偏好產卵在大寄主，而且以寄主重量可將豆象在剛開始產卵及產卵於有卵豆時的產卵分布描述得很好，顯示寄主大小對豆象產卵分布確實有影響，特別是多卵豆的分布；而我們也

驗證此行為的確可提高豆象子代適應值。但關於豆象分辨大小的機制為何，迄今仍未有詳盡報導。雖然寄主大小與重量間具一定程度之正相關，而過去研究也多半以寄主重量表示寄主大小（Mitchell, 1975; Thanthianga and Mitchell, 1990），但對要探究其辨識機制而言，勢必要將此二者分開討論。Shiau *et al.* (1994) 的試驗結果顯示在紅豆上產卵檢查時間明顯比綠豆多很多，雖不能排除不同寄主的效應，但也不失為一豆象分辨寄主大小的可能機制；而在寄生蜂則有以觸角和身體其他部位的夾角來判斷寄主大小而調整產卵量的實例（Schmidt and Smith, 1986）。因此，未來欲更進一步探討辨識大小機制或可分別從行為觀察及生理機制二方面來著手。

引用文獻

- Charnov, E. L., L. R. Los-den Hartogh, W. T. Jones, and J. van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- 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.
- Fox, C. W., and T. A. Mousseau. 1995. Determinants of clutch size and seed preference in a seed beetle, *Stator beali* (Coleoptera: Bruchidae). *Environ. Entomol.* 24: 1557-1561.
- Freese, G. 1995. Structural refuges in two stem-boring weevils on *Rumex*

- crispus*. Ecol. Entomol. 20: 351-358.
- Heimpel, G. E., J. A. Rosenheim, and M. Mangel.** 1996. Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. Ecology 77: 2410-2420.
- Hoffmeister, T. S., R. F. Lachlan, and B. D. Roitberg.** 1999. Do larger fruits provide a partial refuge for rose-hip flies against parasitoids? J. Insect Behav. 12: 451-460.
- Horng, S. B.** 1997. Larval competition and egg-laying decisions by the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*. Anim. Behav. 53: 1-12.
- Hu, T.** 1989. Effects of gamma radiation on the cowpea weevil (*Callosobruchus maculatus* (Fab.)). Ph. D. dissertation. National Taiwan University, 127 pp (in Chinese).
- Hu, W. T., Y. C. Lan, and S. B. Horng.** 1995. Effects of bean size on larval competition and oviposition preference of *Callosobruchus maculatus*. Chin. J. Entomol. 15: 321-332 (in Chinese).
- Lin, H. C.** 1993. The effects of oviposition behavior on offspring competition in *Callosobruchus maculatus* (Fab.) (Coleoptera: Bruchidae). Msc thesis. National Taiwan University, 58 pp (in Chinese).
- Messina, F. J., and R. Mitchell.** 1989. Intraspecific variation in the egg-spacing behaviour of the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. J. Insect Behav. 2: 727-742.
- Messina, F. J., and J.A.A. Renwick.** 1985. Ability of oviposition 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*. pp. 317-330. In: K. Fujii, M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell, and T. Yoshida, eds. Bruchids and Legumes: Economics, Ecology, and Coevolution. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Ofuya, T. I., and S. O. Agele.** 1990. Ability of oviposition *Callosobruchus maculatus* females to discriminate between seeds with differing numbers of emergence holes. J. Stored Prod. Res. 26: 117-120.
- Roitberg, B. D., and R. J. Prokopy.** 1987. Insects that mark host plants. Bioscience 37: 400-406.
- SAS Institute.** 1990. SAS/STAT User's Guide. Version 6, 4th edition. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Savalli, U. M., and C. W. Fox.** 1999. The effect of male size, age, and mating behavior on sexual selection in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. Ethol. Ecol. Evol. 11: 49-60.
- Schmidt, J. M., and J.J.B. Smith.** 1986.

- Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurement. *J. Exp. Biol.* 125: 271-285.
- Shiau, Y. S., L.W.L. Lai, and S. B. Horng.** 1994. Effects of oviposition behavior on host preference of *Callosobruchus maculatus*. *Chin. J. Entomol.* 14: 245-253 (in Chinese).
- Sibly, R. M., and P. Calow.** 1983. An integrated approach to life-cycle evolution using selective landscape. *J. Theor. Biol.* 102: 527-547.
- Southgate, B. J.** 1979. Biology of the Bruchidae. *Annu. Rev. Entomol.* 24: 449-473.
- Thanthianga, C., and R. Mitchell.** 1990. The fecundity and oviposition behavior of South Indian strain *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 57: 133-142.
- Thompson, J. N.** 1983. Selection pressures of phytophagous insects feeding on small plants. *Oikos* 40: 438-444.
- Visser, M. E.** 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Anim. Ecol.* 63: 963-978.
- Wilson, K.** 1988. Egg laying decisions by the bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Ecol. Entomol.* 13: 107-118.

收件日期：2002年10月7日

接受日期：2002年11月1日

Host Size Discrimination and Oviposition Behavior of the Seed Beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.)

Rou-Ling Yang and Shwu-Bin Horng* Institute of Entomology, National Taiwan University, Taipei 106, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

Callosobruchus maculatus can adjust its oviposition behavior to variable host qualities. Previous studies showed that larvae on larger beans have higher survivorship, especially when larval competition is severe. Therefore, discriminating host size in the oviposition process is crucial for enabling female beetles to increase their fitness. In our experiments, four sizes of adzuki beans were arranged into a 4×4 array to test the beetle's discrimination ability through out its life. The results showed that females laid a higher proportion of eggs on larger rather than smaller beans, while the threshold of accepting beans was not observed in our treatment. In the period when the egg density increased from zero to one, differences between the proportions of eggs on large beans and small ones decreased. But even in this period, the mean number of eggs laid on large beans per unit time was still higher than that on small ones. When the mean egg density was greater than one, the preference for laying on larger beans again became significant. Further, the mean weight of each size of bean was used to predict the egg distribution on different sizes of hosts, and Chi-square test was applied to test the goodness of fit between the observed and predicted distributions. The results showed that Chi-square values were significantly lower when the egg density was less than one-half or greater than one. Therefore, bean weight can be used to predict egg distribution, especially when the mean egg density is greater than one. Furthermore, based on the data of larval survival being influenced by host size, the adaptation of host size discrimination by the seed beetle was explored.

Key words: *Callosobruchus maculatus*, discrimination ability, host size, egg distribution