



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Effect of Larval Density and Host on Interspecific Competition between *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) 【Research report】

綠豆象 (*Callosobruchus chinensis*) 與四紋豆象 (*C. maculatus*) (鞘翅目：豆象科) 幼蟲種間競爭之密度與寄主效應 【研究報告】

Jiunn-Yaw Lin and Shwn-Bin Horng*
林俊耀、洪淑彬*

*通訊作者E-mail: sbhorng@ccms.ntu.edu.tw

Received: 2002/09/16 Accepted: 2002/12/25 Available online: 2003/03/01

Abstract

Larvae of the bean weevil cannot move from bean to bean, so they have to compete for limited resources when two or more larvae are in the same bean. The competition among larvae results not only in a delay in larval development, reduced adult body weight, and a lower emergence rate, but also in decreased offspring fitness. Although adult females can avoid larval competition by ovipositing evenly on available beans, competition still occurs when the density of adult females is high. The bean weevils, *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus*, having the same host ranges show different developmental times and body sizes; the former is smaller than the latter, but has a shorter postembryo developmental time. We cannot predict the outcome of interspecific competition from the characteristics of these species. In this study, we attempted to understand the strategies used in interspecific competition by observing the effects of initial larval density in two host species. The results show that the larval competition of these bean weevils was density dependent. The initial density was very important: the species with the higher initial density had a higher ratio of survivors after competition. Furthermore, host species also affected the outcome of interspecific competition. The currently existing theoretical models using game theory suggest that the contest strategy should be selected for in a small host. However, our results contradicted to this prediction. Therefore, how larval strategies affect larval competition between the two bean weevils still needs to be further explored.

摘要

豆象是屬於內食性的昆蟲，因此當一個寄主豆中有一隻以上的幼蟲存在時，常有幼蟲競爭的現象產生。競爭的結果可導致幼蟲發育期延長、成蟲體重減輕和成蟲羽化率下降，進而對子代適存值(fitness)造成嚴重之影響。雖然雌蟲產卵傾向均勻分布，但當雌蟲密度較高時，即會發生幼蟲競爭的情形。綠豆象(*Callosobruchus chinensis*)以及四紋豆象(*C. maculatus*)之寄主範圍相似，綠豆象體型較小，發育期較短，而四紋豆象則是體型較大，發育期較長，所以幼蟲種間競爭的結果無法直接以此種生物的特性加以預測。現今以透過不同起始密度及不同寄主豆等因子，來探討此兩種豆象之幼蟲種間競爭策略。試驗結果顯示：綠豆象及四紋豆象幼蟲競爭的關係是屬於密度應變效應。寄主豆中起始幼蟲比例是競爭成敗的關鍵之一。當綠豆象幼蟲起始比例低時，對綠豆象較存活不利，而綠豆象幼蟲比例較高時，則對四紋豆象存活不利，因此種間競爭結果呈現一種不穩定平衡密度比；試驗結果也顯示兩種豆象的種間競爭作用受寄主豆種類影響。由於種間競爭試驗結果與幼蟲行為策略之關係，與遊戲理論模式之預測結果並不相符，因此有關幼蟲行為策略對種間競爭之效應仍需進一步的探討。

Key words: *Callosobruchus chinensis*, *C. maculatus*, interspecific competition, behavioral strategy

關鍵詞: 綠豆象、四紋豆象、種間競爭、行為策略

Full Text: [PDF \(5.33 MB\)](#)

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

綠豆象 (*Callosobruchus chinensis*) 與四紋豆象 (*C. maculatus*) (鞘翅目：豆象科) 幼蟲種間競爭之密度與寄主效應

林俊耀 洪淑彬* 國立台灣大學昆蟲學系 臺北市羅斯福路四段 113 巷 27 號

摘要

豆象是屬於內食性的昆蟲，因此當一個寄主豆中有一隻以上的幼蟲存在時，常有幼蟲競爭的現象產生。競爭的結果可導致幼蟲發育期延長、成蟲體重減輕和成蟲羽化率下降，進而對子代適存值(fitness)造成嚴重之影響。雖然雌蟲產卵傾向均勻分布，但當雌蟲密度較高時，即會發生幼蟲競爭的情形。綠豆象(*Callosobruchus chinensis*)以及四紋豆象(*C. maculatus*)之寄主範圍相似，綠豆象體型較小，發育期較短，而四紋豆象則是體型較大，發育期較長，所以幼蟲種間競爭的結果無法直接以此種生物的特性加以預測。現今以透過不同起始密度及不同寄主豆等因子，來探討此兩種豆象之幼蟲種間競爭策略。試驗結果顯示：綠豆象及四紋豆象幼蟲競爭的關係是屬於密度應變效應。寄主豆中起始幼蟲比例是競爭成敗的關鍵之一。當綠豆象幼蟲起始比例低時，對綠豆象較存活不利，而綠豆象幼蟲比例較高時，則對四紋豆象存活不利，因此種間競爭結果呈現一種不穩定平衡密度比；試驗結果也顯示兩種豆象的種間競爭作用受寄主豆種類影響。由於種間競爭試驗結果與幼蟲行為策略之關係，與遊戲理論模式之預測結果並不相符，因此有關幼蟲行為策略對種間競爭之效應仍需進一步的探討。

關鍵詞：綠豆象、四紋豆象、種間競爭、行為策略

前言

種間競爭是影響族群動態的一個重要因子，其相關研究相當多(Crombie, 1947; Park, 1962; DeBach and Sundby, 1963; Bellows, 1990)。綜觀之，種間競爭的結果不是固定不變的，影響因子有：起始族群密度，溫度與濕度條件，競爭種之品系的差異等。豆象雌蟲將

卵產於寄主豆表面，幼蟲不能自力分布，孵化後即鑽入寄主豆中直到羽化前皆不離開寄主。所以當一寄主豆中有一隻以上的幼蟲時，往往必須競爭有限資源(Singer, 1986)。豆象由於繁殖力強、世代短加上有許多不同品系，因此是研究競爭試驗時常用的材料(Bellows, 1982; Bellows, 1990; Smith, 1990; Toquenaga, 1990)。

*論文聯繫人
e-mail:sbhorng@ccms.ntu.edu.tw

同種幼蟲之間的競爭可能對其發育時間、羽化成蟲之體重及子代之產卵量等產生影響；當寄主豆上卵密度增加時，幼蟲發育日數即增長(Mitchell, 1975; Mitchell, 1990)，又羽化成蟲之重量及成蟲之產卵量亦隨幼蟲密度的增加而下降(Credland *et al.*, 1986; Messina, 1990; Smith, 1990)。不過，上述幼蟲競爭的影響在不同品系間其程度也有所不同，例如林(1993)指出，4C6-4品系四紋豆象(*Callosobruchus maculatus* (Fab.))不論紅豆內的幼蟲密度為何，只要能存活並羽化，雌蟲的產卵量、子代羽化率和子代存活率並無顯著差異。且幼蟲競爭的激烈程度，往往依不同品系而有差異(Dick and Credland, 1984)，同時也因寄主的種類與大小而有所差異(Mitchell, 1975)。

Thanthianga and Mitchell(1987)將四紋豆象幼蟲的競爭方式分成：競賽型(contest)與爭奪型(scramble)。競賽型豆象，在一顆寄主豆內有兩隻或兩隻以上的幼蟲時，只有其中一隻能取食，其它的幼蟲則被抑制取食。其優勢的決定在於進入寄主豆中央部位的先後，優勢者利用取食之振動來抑制其他幼蟲取食，甚至當取食孔道相交時，會咬死其他幼蟲。競爭的結果，優勢者可能為唯一取食者，其它幼蟲待優勢者化蛹後才開始取食，若資源足夠(如大型寄主豆)，則會造成其羽化時間的延遲，且羽化成蟲體重隨豆內幼蟲數增加而下降。而爭奪型幼蟲可共享所有資源，所以可以多隻羽化，但隨幼蟲密度增加，羽化的成蟲會驟減，甚至因資源不足造成全部死亡，而形成資源的浪費(Thanthianga and Mitchell, 1987; Toquenaga, 1990)。

就不同品系的四紋豆象而言，其幼蟲的行為策略會有所不同：體型較大的品系，因為消耗較多資源，所以一寄主往往只能容納一隻成

蟲羽化，寄主豆中雖有其他幼蟲存在，往往因競爭激烈而無法存活；體型較小的品系則無此種情況，因而其行為策略也自然不同(Dick and Credland, 1984)。有關不同品系四紋豆象幼蟲之種內競爭研究顯示競賽型幼蟲在小型寄主中佔優勢；反之，爭奪型幼蟲在大型寄主中較有利(Messina, 1991; Toquenaga, 1990)。雖然種內競爭作用及結果與幼蟲之行為策略密切相關(Takano *et al.*, 2001)，但幼蟲行為策略對種間競爭之作用如何，則未見報導。因此具有不同行為策略之不同品系豆象幼蟲再遭遇不同種幼蟲之競爭時，其種間競爭之效應如何？值得深入探討。

四紋豆象及綠豆象(*C. chinensis* (Lin.))其幼蟲寄主範圍相似，成蟲也常發生於同一棲所。四紋豆象體型較大，而且自卵發育至成蟲的期間較長；綠豆象則是體型小而發育期較短(Imura, 1990)。因此當棲群密度較高時，兩種成蟲即可能產卵於同一寄主上，致發生幼蟲的種間競爭。雖於室內飼養時曾發生四紋豆象取代綠豆象的情況，但尚不清楚其種間競爭的機制。又本研究之4C6-4品系四紋豆象在幼蟲種內競爭策略上接近競賽型(Horng, 1997)，而綠豆象則接近爭奪型，此種競爭策略差異是否與種間競爭之作用相關，亟待釐清。因此，本試驗就不同起始幼蟲比例及不同寄主種類進行試驗，以期瞭解此兩項因子對兩種豆象幼蟲競爭之效應，而作為探討競爭策略與競爭效應之關係的研究基礎。

材料與方法

一、供試蟲源與飼育方法

試驗用之4C6-4品系四紋豆象係由胡燦博士提供，分離自購買之紅豆(*Vigna angularis*) (Hu, 1989)。綠豆象係分離自購買之省產綠豆

(*V. radiata*)。供試豆象皆已在實驗室內累代飼養多年。

試驗與飼育使用紅豆、綠豆，購入後隨即分裝在三公升或四公升之保鮮盒中，置於-18℃之冷藏庫至少兩週，以確實殺死可能存於豆子中之豆象。使用前置於室溫下至少一週，俟其溫度與含水量恢復正常後，用於飼育及試驗。

四紋豆象與綠豆象分開飼育供給足量紅豆或綠豆，不另供給食物或水源，而令其在盒中寄主上產卵至死。此處理下的平均豆上卵密度小於2。接蟲後之塑膠盒即放入 $28 \pm 1^\circ\text{C}$ ，45~60% RH 之全暗生長箱。所有用於試驗的四紋豆象與綠豆象，均取自前述方法中所接蟲的第一子代。所有飼育與試驗均於同一生長箱中進行，且飼育與試驗過程中均不餵食成蟲或給予飲水。

二、綠豆內之幼蟲競爭

試驗材料為大小適中相近且表面無缺損之綠豆、一日內羽化的四紋豆象與綠豆象及直徑5.5公分高1.5公分之無色透明玻璃培養皿。處理a為每個玻璃皿中放入20顆綠豆，再接入不同密度之綠豆象雌蟲產卵2小時，而得到豆上卵密度1~5的綠豆。再於各密度處理之培養皿接入四紋豆象雌蟲1隻，產卵2小時後，挑出加產一個卵之寄主豆，使豆上之四紋豆象與綠豆象卵密度比為1/1至1/5。

處理b以類似上述之試驗步驟處理，以挑出豆上之四紋豆象與綠豆象卵密度比為1/1至5/1之寄主豆。上述處理皆於一週後檢查豆上卵之孵化情況，有未孵化卵之寄主豆則予以捨棄，最後獲得處理a之四紋豆象與綠豆象幼蟲密度比為1/1至1/5之寄主豆各21、25、30、23及18顆；處理b之四紋豆象與綠豆象幼蟲密度比為1/1至5/1寄主豆各30、34、28、45及38

顆，以進行幼蟲競爭試驗。

待成蟲羽化，24小時內分別記錄其性別、發育日數及體重，以上述參數對幼蟲密度進行迴歸分析，以檢測不同幼蟲密度對羽化成蟲之發育日數及體重之作用是否顯著。對不同處理下雌雄蟲之發育日數及體重之差異性，則進行變方分析檢定。此外，並記錄成蟲羽化率，即定義為豆象在該幼蟲密度之存活率。就兩種不同幼蟲密度處理，以存活率(P)對兩種不同幼蟲起始密度之處理分別以PROC GENMOD進行 logistic regression 分析，即令 $Y = \log(P / (1 - P))$ ，對兩種豆象幼蟲之起始密度進行迴歸分析，以檢測起始幼蟲密度對競爭結果之作用(SAS, 1996)。此外並以綠豆象之起始比例(即綠豆象幼蟲數/(綠豆象幼蟲數+四紋豆象幼蟲數))與羽化成蟲比例進行迴歸分析，再與 $Y = X$ 直線比較，以瞭解綠豆象與四紋豆象幼蟲種間競爭效應，如有競爭平衡點則可由兩直線之交點求得。

三、紅豆內之幼蟲競爭

試驗材料及方法如前述綠豆內之幼蟲競爭試驗，亦分為處理a及b。處理a，在每個玻璃培養皿中放入20顆紅豆，再接入不同密度之綠豆象雌蟲，產卵2小時，如此可獲得豆上卵密度1~8的紅豆。再於各密度處理之培養皿接入四紋豆象雌蟲1隻，產卵2小時後，挑出加產一個卵之寄主豆，使豆上之四紋豆象與綠豆象卵密度比為1/1至1/8。

處理b以類似上述之試驗步驟處理，如此可獲得豆上之四紋豆象與綠豆象卵密度比為1/1至6/1之寄主豆。皆於一週後檢查豆上卵之孵化情況，有未孵化卵之寄主豆則予以捨棄，最後獲得處理a之四紋豆象與綠豆象幼蟲密度比為1/1至1/8之寄主豆各19、16、22、23、19、21、17及12顆；處理b之四紋豆象與綠豆

象幼蟲密度比為1/1至6/1寄主豆各20、22、15、21、16及19顆，以進行幼蟲競爭試驗。兩種處理下，起始幼蟲密度對兩種豆象幼蟲競爭之影響，如發育日數、體重及存活率等記錄及分析方法同前。

結 果

一、豆象在綠豆內之幼蟲競爭

1. 幼蟲種內及種間競爭對羽化體重與發育日數之作用

在綠豆中，同種或異種幼蟲密度增加對綠豆象及四紋豆象羽化 24 小時內之體重及發育日數之效應如表一及表二。在體重方面，只有綠豆象雌蟲在異種幼蟲(四紋豆象)密度較高處理其體重顯著較重($p < 0.01$)。而在發育日數

上，綠豆象雌、雄成蟲在四紋豆象幼蟲密度增加之處理，其發育日數皆有顯延長($p < 0.01$ 及 $p < 0.01$)。四紋豆象雌蟲也在四紋豆象幼蟲密度增加之處理發育期顯著延長($p < 0.01$)，但四紋豆象雄蟲則在兩處理間無顯著差異($p > 0.05$)。因此，在綠豆中，四紋豆象密度高時，對兩種豆象的發育期有較顯著的延長作用；但綠豆象雌蟲在四紋豆象密度高時，卻仍生長良好。

2. 種間競爭對存活率之作用

分析幼蟲起始密度對兩種豆象羽化至成蟲之存活率的影響結果如圖一及圖二。圖一顯示，在以1至5隻綠豆象幼蟲與1隻四紋豆象幼蟲競爭之處理a中綠豆象之存活率均大於0.6以上，並未隨幼蟲密度增加而顯著降低($p > 0.05$)。反之，四紋豆象幼蟲的存活率則隨起始

表一 綠豆中同種或不同種幼蟲密度增加處理對綠豆象及四紋豆象體重之影響

Table 1. Effect of larval density treatments on body weight (mg) of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, *C. c.*) and cowpea weevil (*C. maculatus*, *C. m.*) in mung bean

Species	Sex	Treatment a ¹		Treatment b ¹		F ²
		Average body weight	N	Average body weight	N	
<i>C.c.</i>	Female	4.26	95	4.63	22	9.20**
	Male	2.98	116	2.99	31	0.04ns
<i>C.m.</i>	Female	6.53	18	6.87	60	2.14ns
	Male	4.40	15	4.53	104	0.75ns

1. Treatment a: inoculated with one to five larvae of adzuki bean weevil and one cowpea weevil.

Treatment b: inoculated with one to five larvae of cowpea weevil and one adzuki bean weevil.

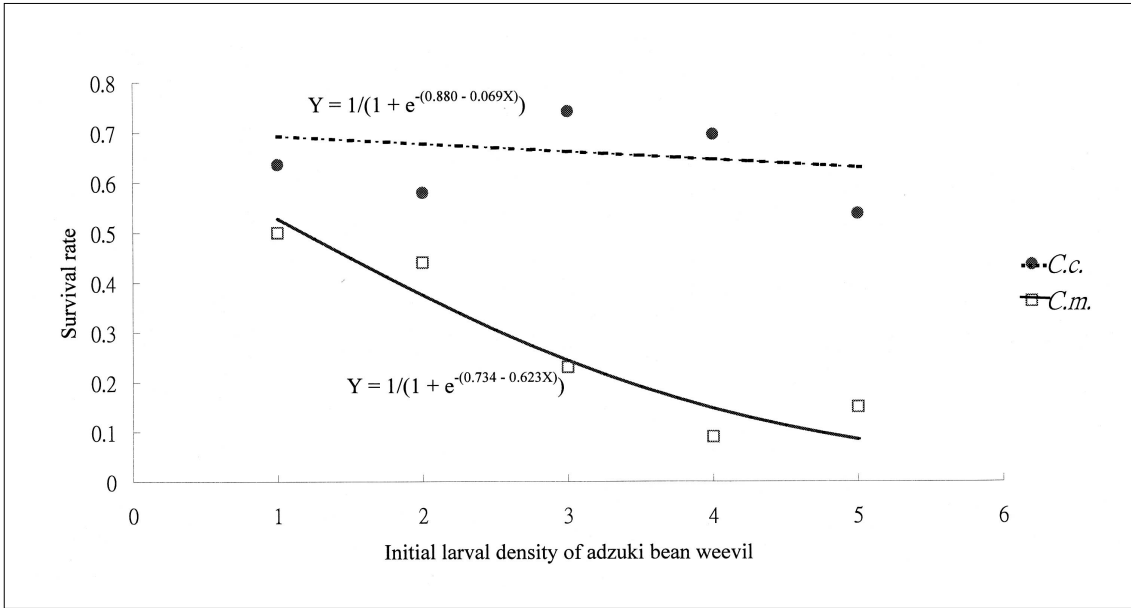
2. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: not significant.

表二 綠豆中同種或不同種幼蟲密度增加對綠豆象及四紋豆象發育日數之影響

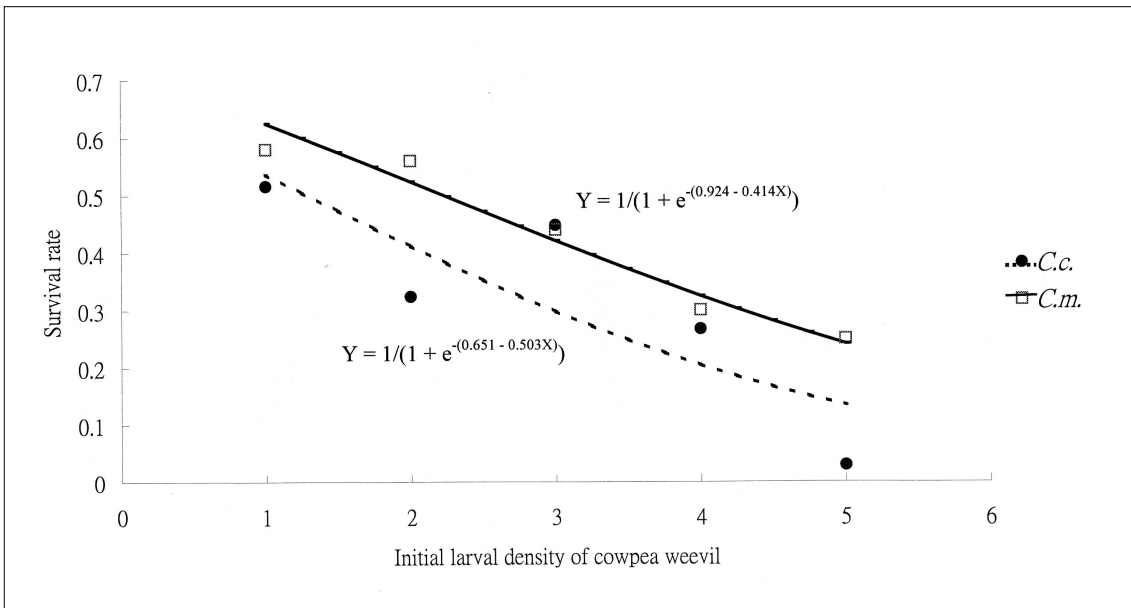
Table 2. Effect of larval density treatments on development time (d) of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, *C. c.*) and cowpea weevil (*C. maculatus*, *C. m.*) in mung bean

Species	Sex	Treatment a ¹		Treatment b ¹		F ²
		Development time	N	Development time	N	
<i>C.c.</i>	Female	23.5	95	25.6	22	20.65***
	Male	23.1	116	24.9	31	16.95***
<i>C.m.</i>	Female	29.8	18	31.3	60	8.97**
	Male	30.5	15	30.1	104	0.73ns

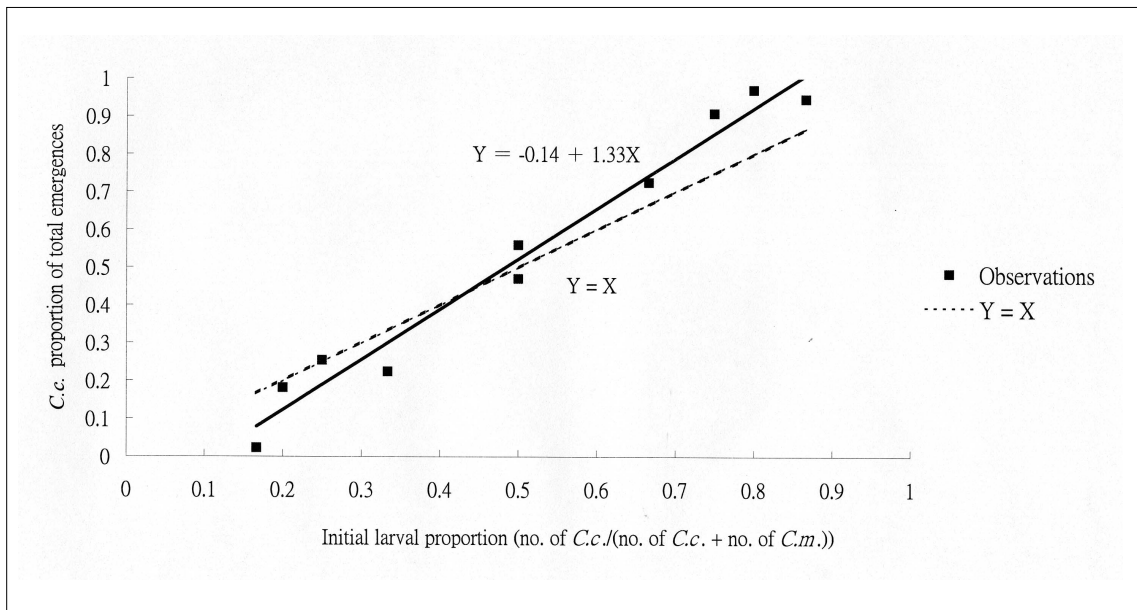
1, 2: see Table 1 for the explanation.



圖一 在綠豆中接入1至5隻綠豆象與1隻四紋豆象幼蟲競爭後兩種豆象之存活率
 Fig. 1. Survival rates of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, C.c.) and cowpea weevil (*C. maculatus*, C.m.) in a mung bean with one to five larvae of adzuki bean weevil and one cowpea weevil.



圖二 在綠豆中接入1至5隻四紋豆象與1隻綠豆象幼蟲競爭後兩種豆象之存活率
 Fig. 2. Survival rates of cowpea weevil (*C. maculatus*, C.m.) or adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, C.c.) in a mung bean with one to five larvae of cowpea weevil and one adzuki bean weevil.



圖三 綠豆象與四紋豆象於綠豆中競爭時綠豆象存活比例與其起始幼蟲比例之關係
 Fig. 3. Relationship of initial larval ratio and survival ratio of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, C.c.) in competition with cowpea weevil (*C. maculatus*, C.m.) in a mung bean.

幼蟲密度增加而顯著降低($p < 0.001$)，在高密度處理時幼蟲的存活率僅0.1。因此此種處理下，綠豆象幼蟲之存活率顯著較四紋豆象者為高。

圖二顯示，在以1至5隻四紋豆象幼蟲與1隻綠豆象幼蟲競爭之處理b中，四紋豆象及綠豆象的存活率均隨著四紋豆象幼蟲起始密度增加而顯著降低($p < 0.001$)，而綠豆象在高密度處理時，幼蟲的存活率僅0.1。顯示此種處理下，四紋豆象幼蟲之存活率顯著較綠豆象者為高。綜合圖一、二可知，當四紋豆象幼蟲密度較高時，綠豆象存活率很低，同樣地，當綠豆象幼蟲密度高時，四紋豆象也存活不易。

圖三中，以綠豆象羽化成蟲比例(Y，即綠豆象成蟲數/總羽化成蟲數)對其起始幼蟲比例(X)進行迴歸，其直線迴歸方程式為 $Y = -0.14 + 1.33X$ ($R^2 = 0.97$)，而 $Y = X$ 直線即表示競爭對兩種豆象幼蟲競爭對其羽化成蟲

比例並無影響，就是進入豆中的幼蟲比例等於羽化成蟲之比例。競爭結果顯示，四紋豆象幼蟲於綠豆象所佔比例較低時較具優勢，綠豆象幼蟲則於綠豆象所佔比例較高時，有競爭的優勢。此二直線的交點是綠豆象幼蟲佔0.424，表示此兩種豆象幼蟲在綠豆中發生競爭時，在達此比例時可獲得暫時性之平衡，因此兩種幼蟲在綠豆中之競爭結果受起始幼蟲密度顯著影響，而有一不穩定平衡點。

二、豆象在紅豆內之幼蟲競爭

1. 幼蟲競爭對羽化體重與發育日數之作用

在紅豆中，同種或異種幼蟲密度增加對綠豆象及四紋豆象羽化體重及發育日數之效應如表三及表四。在羽化體重方面，綠豆象雌蟲之羽化體重在兩處理間並無顯著差異，但綠豆象雄蟲在異種幼蟲(四紋豆象)密度較高之處理其羽化體重顯著較輕($p < 0.01$)。四紋豆象雌雄

表三 紅豆中同種或不同種幼蟲密度增加處理對綠豆象及四紋豆象體重之影響

Table 3. Effect of larval density treatments on body weight (mg) of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, *C. c.*) and cowpea weevil (*C. maculatus*, *C. m.*) in adzuki bean

Species	Sex	Treatment a ¹		Treatment b ¹		F ²
		Average body weight	N	Average body weight	N	
<i>C.c.</i>	Female	4.45	137	4.44	18	0.00ns
	Male	3.35	211	3.06	24	13.23***
<i>C.m.</i>	Female	6.43	29	6.87	75	5.46*
	Male	4.42	42	4.62	98	4.42*

1. Treatment a: inoculated with one to eight larvae of adzuki bean weevil and one cowpea weevil.

Treatment b: inoculated with one to six larvae of cowpea weevil and one adzuki bean weevil.

2. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: not significant.

表四 紅豆中同種或不同種幼蟲密度增加對綠豆象及四紋豆象發育日數之影響

Table 4. Effect of larval density treatments on development time (d) of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, *C. c.*) and cowpea weevil (*C. maculatus*, *C. m.*) in adzuki bean

Species	Sex	Treatment a ¹		Treatment b ¹		F ²
		Development time	N	Development time	N	
<i>C.c.</i>	Female	25.1	173	27.3	18	50.77***
	Male	24.6	211	26.5	24	35.82***
<i>C.m.</i>	Female	30.9	29	33.3	75	35.00***
	Male	30.5	42	31.5	98	3.67 ns

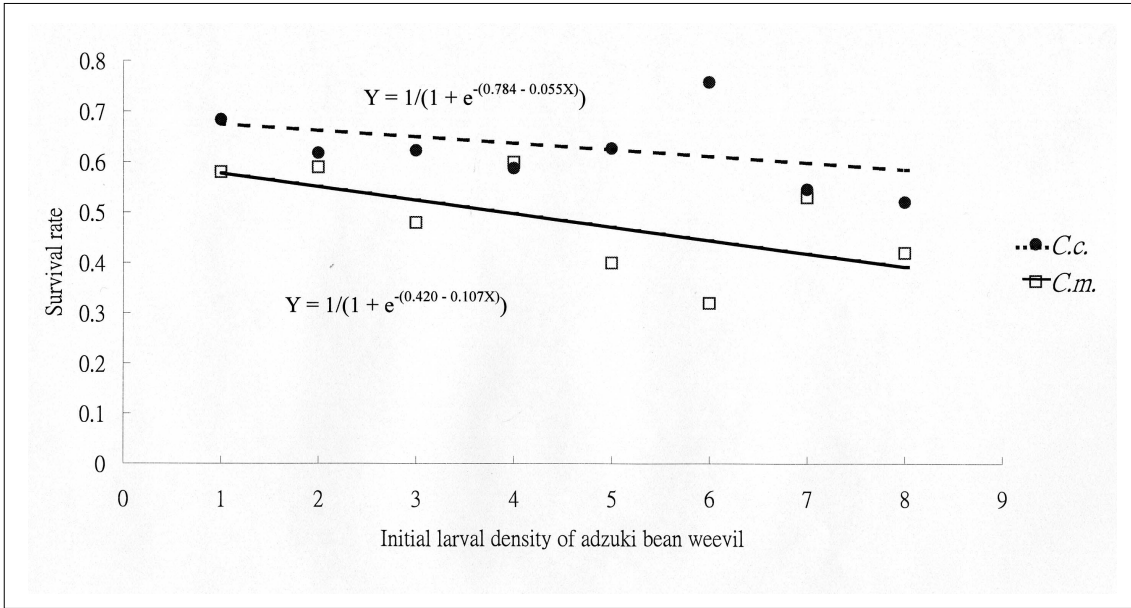
1, 2: see Table 3 for the explanation.

蟲則均在同種幼蟲密度較高之處理組體重顯著較重($p < 0.05$)。而在發育日數上，四紋豆象幼蟲密度較高之處理，兩種豆象發育日數皆顯著延長。因此，在紅豆中，也是四紋豆象幼蟲密度增加時，對兩種豆象發育期有較顯著的延長作用；而四紋豆象在本身密度較高時生長情況較佳。

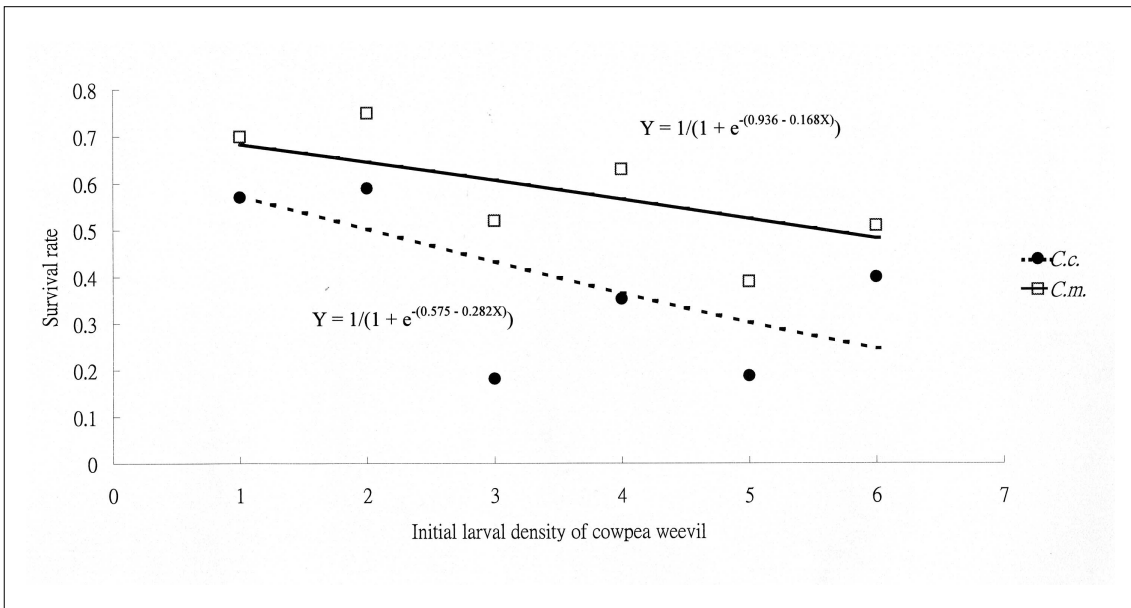
2. 種間競爭對存活率之作用

分析處理a和b之幼蟲起始密度對兩種豆象發育至成蟲之存活率的影響，其結果分別如圖四及圖五。圖四顯示綠豆象及四紋豆象之存活率並未隨綠豆象起始幼蟲密度增加而顯著降低($p > 0.05$)。而比較兩種幼蟲之存活率則顯示此種處理下綠豆象幼蟲之存活率顯著較四紋豆象者為高。圖五顯示在處理b中，四紋豆象及綠豆象的存活率均隨著四紋豆象幼蟲起

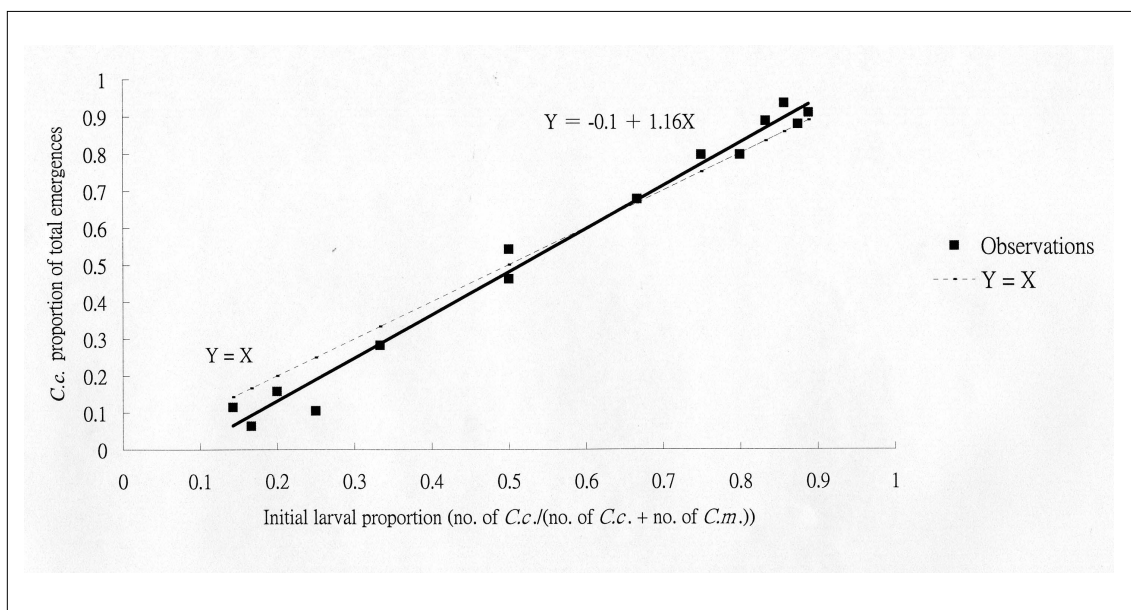
始密度增加而顯著降低。且於相同幼蟲密度下，四紋豆象之存活率較綠豆象者為高。由圖四，五可知，當四紋豆象幼蟲起始密度較高時，綠豆象存活率很低，同樣地，當綠豆象幼蟲起始密度高時，四紋豆象也存活不易。惟四紋豆象幼蟲起始密度高之處理下兩種幼蟲之存活率之降低較為顯著。兩種豆象幼蟲於紅豆中的競爭結果與綠豆上的競爭相似，但是以綠豆象存活比例(Y)對其起始幼蟲比例(X)進行迴歸分析，其結果則有不同(圖六)。以綠豆象存活比例對起始幼蟲比例求得之直線方程式為 $Y = -0.1 + 1.16X$ ($R^2 = 0.99$)，且其與 $Y = X$ 直線的交點在0.625。由圖可知此競爭亦有不穩定平衡點，而此交點向右方移動，即表示綠豆象在佔有較高的比例時才可能獲勝。所以可知：四紋豆象在紅豆上適應較佳，綠豆象則



圖四 在紅豆中接入1至8隻綠豆象與1隻四紋豆象幼蟲競爭後兩種豆象之存活率
 Fig. 4. Survival of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, *C.c.*) and cowpea weevil (*C. maculatus*, *C.m.*) in an adzuki bean with one to eight larvae of adzuki bean weevil and one cowpea weevil.



圖五 在紅豆中接入1至6隻四紋豆象與1隻綠豆象幼蟲競爭後兩種豆象之存活率
 Fig. 5. Survival of cowpea weevil (*Callosobruchus maculatus*, *C.m.*) and adzuki bean weevil (*C. chinensis*, *C.c.*) in an adzuki bean with one to six larvae of cowpea weevil and one adzuki bean weevil.



圖六 綠豆象與四紋豆象於紅豆中競爭時綠豆象之存活比例與其起始幼蟲比例之關係

Fig. 6. Relationship of initial larval ratio and survival ratio of adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis*, C.c.) in competition with cowpea weevil (*C. maculatus*, C.m.) in an adzuki bean.

在綠豆上稍具優勢。

討 論

不論以綠豆或紅豆為寄主，在四紋豆象密度較高之處理，對兩種豆象之發育期均有較顯著的延長作用(表二、四)，由於四紋豆象體重顯著較重(表一、三)，因此可能其幼蟲取食量較大，而使幼蟲競爭程度較高所致。但成蟲羽化體重之結果卻顯示，在綠豆中，四紋豆象密度高時，綠豆象反而體重較重，而在紅豆中，四紋豆象密度較高時，四紋豆象體重亦較重(表一、三)。因此，幼蟲競爭嚴重時，雖然使豆象發育期延長，但由於幼蟲死亡率高(圖二、四)存活之幼蟲體重反而較重。如此，幼蟲競爭可能選汰出較大而較能適應競爭環境之後代，此一假說值得進一步探討。

由幼蟲競爭之密度效應而言，綠豆象及四

紋豆象幼蟲競爭結果與寄主豆中起始幼蟲比例關係密切，且種間競爭結果有一不穩定平衡密度比。在綠豆中，四紋豆象羽化比例較起始比例高的條件為綠豆象的起始幼蟲比例佔 0.424 以下(圖三)；在紅豆中則四紋豆象在綠豆象起始幼蟲比例為 0.625 以下均有優勢(圖六)。顯示在綠豆中四紋豆象較居劣勢，可能是四紋豆象於綠豆中之種內競爭較為激烈(圖二)，當其密度高時對其本身之存活相當不利，因此亦導致綠豆象雌蟲之體重較高(表一)，反之綠豆象之種內競爭壓力較小(圖一)，因而其在綠豆中之競爭結果較四紋豆象具優勢。在紅豆中，因資源量較多，種內競爭效應相對降低，且因四紋豆象受綠豆象之種間影響較小(圖四)，而佔有較佳的優勢。試驗結果顯示，寄主效應亦是影響種間競爭結果的重要因素。Giga and Smith (1987)及Bellows(1990)均曾指出寄主豆種類對豆象競爭結果影響很大。另據

Shiau (1994)指出四紋豆象之幼蟲種內競爭在綠豆中比在紅豆中更為激烈，皆與本試驗結果相符。

Smith (1990)利用遊戲理論(game theory)來推測攻擊型(attack)與逃避型(avoid)幼蟲種內競爭結果。在小寄主中，攻擊型策略是進化穩定策略(ESS)，逃避型將被取代。在大寄主中，逃避型反而能佔優勢，並與攻擊型幼蟲共存(Maynard Smith, 1982; Harvey, 1985; Smith and Lessells, 1985; Smith, 1990)。而有些四紋豆象品系的幼蟲於競爭時，亦具有干擾性行為，且競爭結果多是壓倒性的勝利(Thanthianga and Mitchell, 1987)。本試驗使用綠豆及紅豆均為小型寄主，若四紋豆象可直接干擾綠豆象，則四紋豆象將可能有壓倒性的勝利。由結果四紋豆象並未佔有絕對優勢，推測試驗使用之4C6-4品系四紋豆象雖傾向競賽型幼蟲，但可能不具干擾性行為，因此綠豆象與四紋豆象幼蟲可能皆採逃避型競爭策略。而就競賽型與爭奪型之競爭策略而言，模式預測其兩型間競爭結果為競賽型於小豆子中佔有絕對之優勢；於大豆子中爭奪型則與競賽型共存(Toquenaga, 1990; Toquenaga and Fujii, 1991)。Takano *et al.* (2001)則指出種內競爭試驗以介於競賽型與爭奪型間之幼蟲佔優勢，與前述模式預測並不相符。本試驗結果可知以幼蟲的種間競爭而言，在綠豆中，爭奪型之綠豆象稍佔競爭優勢；在紅豆中則是接近競賽型之四紋豆象取勝機率較大。結果與模式預測亦不相符，因此由種間競爭發展而來之不同型豆象種內競爭策略模式，可能不適合於種間競爭情形之分析，值得未來深入探討。如要檢驗攻擊型與逃避型競爭之預測，則需使用具干擾作用之四紋豆象品系，如Campinas品系(Mitchell, 1990)。

在室內飼育四紋豆象與綠豆象時，曾發生

四紋豆象取代綠豆象之情形。雖在紅豆之幼蟲競爭試驗中四紋豆象佔有較佳的優勢，但在綠豆中，四紋豆象則反稍具劣勢，推測可能因為寄主豆較小，資源不足，四紋豆象體型大其種內競爭效應可能影響較大，因此四紋豆象競爭的優勢可能隨本身密度增加使競爭能力受影響，反觀綠豆象其種內壓力小，因此可能有競爭上的優勢。當然，在綠豆中四紋豆象與綠豆象的種間競爭，還有其他因素影響，如成蟲的產卵分布或成蟲爬行與產卵所引起的殺卵作用等。這些因子的重要性則有待進一步的研究探明。

誌 謝

本研究承國科會 NSC 86-2313-B-002-070 經費補助，特此致謝。又本文承朱耀沂教授、彭武康教授、李後晶教授提供寶貴建議及指正，特此致謝。

參考文獻

- Bellows, T. S. 1982. Analytical models for laboratory populations of *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus* (Coleoptera, Bruchidae). *J. Anim. Ecol.* 51: 263-287.
- Bellows, T. S. 1990. Population processes and dynamics of laboratory populations of *Callosobruchus* spp. pp. 373-383. *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 Publishers, London, UK.

- Credland, P. F., K. M. Dick, and A. W. Wright.** 1986. Relationship between larval density, adult size and egg production in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecol. Entomol.* 11: 41-50.
- Crombie, A. C.** 1947 Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.* 16: 44-73.
- DeBach, P., and P. A. Sundby.** 1963. Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia* 34: 105-166.
- 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: 211-227.
- Giga, D. P., and R. H. Smith.** 1987. Egg production and development of *Callosobruchus rhodesianus* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) on several commodities at two different temperatures. *J. Stored Prod. Res.* 23: 9-15.
- Harvey, P. H.** 1985. Intrademic group selection and the sex ratio. pp. 59-73. *In:* R. H. Smith ed. *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Blackwell, Oxford, UK.
- Hu, T.** 1989. Effect of gamma radiation on the cowpea weevil *Callosobruchus maculatus* (Fab.). Ph. D. thesis, National Taiwan Univ., Taipei. 127 pp (in Chinese).
- Hornig, S. B.** 1997. Larva competition and egg-laying decisions by the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Anim. Behav.* 53: 1-12.
- Imura, O.** 1990 Life histories of stored-product insect. pp. 257-269. *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 Publishers, London, UK.
- Lin, H. C.** 1993. The effects of oviposition behavior on offspring competition in *Callosobruchus maculatus* (Fab.) (Coleoptera: Bruchidae). Master's thesis, National Taiwan Univ., Taipei. 58 pp (in Chinese).
- Maynara Smith, J.** 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Messina, F. J.** 1990. Alternative life-histories in *Callosobruchus maculatus*: environmental and genetic bases. pp. 303-305. *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 Publishers, London, UK.
- Messina, F. J.** 1991. Life-history variation in a seed beetle: adult egg-laying vs. larval competitive ability. *Oecologia* 85: 447-455.
- Mitchell, R.** 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Eco-*

- logy 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 Publishers, London, UK.
- Park, T.** 1962. Beetles, competition, and populations. *Science* 138: 1369-1375.
- SAS Institute.** 1996. SAS/STAT software: changes and enhancements. SAS Institute, Cary, NC.
- Singer, M. C.** 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insect. *In*: J. R. Miller, and T. A. Miller, eds. Insect-plant interactions. Springer-Verlag Press, New York.
- Shiau, Y. S.** 1994. The effects of oviposition behavior on fitness in *Callosobruchus maculatus* (Fab.) (Coleoptera: Bruchidae). Master's thesis, National Taiwan Univ., Taipei. 57 pp. (in Chinese)
- 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 Publishers, London, UK.
- Smith, R. H., and C. M. Lessells.** 1985. Oviposition, ovicide and larval competition in granivorous insects. pp. 423-448. *In*: R. M. Sibly, and R. H. Smith, eds. Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour. Blackwell, Oxford, UK.
- Takano, M., Toquenaga, Y., and Y. K. Fujii.** 2001. Polymorphism of competition type and its genetics in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Popl. Ecol.* 43: 265-273.
- Thanthianga, C., and R. Mitchell.** 1987. Vibrations mediate prudent resource exploitation by competing larvae of the bruchid bean weevil *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 44: 15-21.
- Toquenaga, Y.** 1990. The mechanisms of contest and scramble competition in bruchid species. pp. 341-349. *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 Publishers, London, UK.
- Toquenaga, Y., and K. Fujii.** 1991. Contest and scramble competition in two bruchid species, *Callosobruchus analis* and *C. phaseoli* (Coleoptera: Bruchidae). II. Larval competition experiment. *Res. Popl. Ecol.* 33: 129-139.

收件日期：2002年9月16日

接受日期：2002年12月25日

Effect of Larval Density and Host on Interspecific Competition between *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus* (Coleoptera: Bruchidae)

Jiunn-Yaw Lin and Shwn-Bin Horng* Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

Larvae of the bean weevil cannot move from bean to bean, so they have to compete for limited resources when two or more larvae are in the same bean. The competition among larvae results not only in a delay in larval development, reduced adult body weight, and a lower emergence rate, but also in decreased offspring fitness. Although adult females can avoid larval competition by ovipositing evenly on available beans, competition still occurs when the density of adult females is high. The bean weevils, *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus*, having the same host ranges show different developmental times and body sizes; the former is smaller than the latter, but has a shorter postembryo developmental time. We cannot predict the outcome of interspecific competition from the characteristics of these species. In this study, we attempted to understand the strategies used in interspecific competition by observing the effects of initial larval density in two host species. The results show that the larval competition of these bean weevils was density dependent. The initial density was very important: the species with the higher initial density had a higher ratio of survivors after competition. Furthermore, host species also affected the outcome of interspecific competition. The currently existing theoretical models using game theory suggest that the contest strategy should be selected for in a small host. However, our results contradicted to this prediction. Therefore, how larval strategies affect larval competition between the two bean weevils still needs to be further explored.

Key words: *Callosobruchus chinensis*, *C. maculatus*, interspecific competition, behavioral strategy