



Effect of Starvation on Population Development and Population Parameters of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) (Homoptera: Chaitophoridae) 【Research report】

饑餓對欒樹圓尾蚜(同翅目：毛蚜科)族群發展及族群介量【研究報告】

Yu-Chang Liu, Tung-Yun Chiang, and Mei-Hwa Kuo*

劉玉章、江東運、郭美華*

*通訊作者E-mail: mhkuo@dragon.nchu.edu.tw

Received: 2003/04/29 Accepted: 2003/07/16 Available online: 2003/09/01

Abstract

Experiments were conducted to investigate the effects of brief spells of starvation or consecutive daily brief spells of starvation on the longevity and fecundity of adults, and the survival rate as well as the proportion of alate progeny of the goldenrain tree aphid, *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi). The longevity of adults, which ranged from 8.5 to 12 days, was not significantly affected by starvation treatments. Yet, fecundity was reduced by starvation for over 36 hours, with the highest fecundity of 33.0 offspring/female with 24-hour starvation and the lowest of 15.7 offspring/ female with 72-hour starvation. The survival rate of progeny was also reduced by starvation, and 72-hour starvation resulted in the lowest survival of 41.8 %, in contrast to the 93.7% survival of control aphids. Alate progeny were recorded only with 24- and 48-hour starvation treatments, and the peak appearance of alate progenies was observed for 3-day-old adult aphids. The longevity and fecundity of adults and the survival rate of progeny were reduced by on increasing duration of the daily starvation period and reached the lowest with respective values of 4.9 days, 11.2 offspring/female, and 66.5% with 20-hour daily starvation. Adults starved for 4, 12, 16, and 20 hours daily produced alate progeny, with 2-day-old adults having the highest percentage. Starvation treatments resulted in an early decline in the age-specific survivorship (I_x) of adults, an early appearance of 50% natural mortality time and top fecundity (m_x), as well as a reduction in population parameters, e.g., r , R_0 , t , and λ . The population could still grow even when adults were continuously starved daily for 20 or 72 hours.

摘要

以飢餓減少母蚜營養之攝取量，探討營養對欒樹圓尾蚜母蚜壽命、繁殖率及其子蚜之存活率與有翅型比率之影響。以飢餓24、28、36、48及72小時之不同飢餓時間處理及每日飢餓4、12、16及20小時之連續處理方式，進行試驗評估。不同飢餓時間處理對母蚜壽命並無顯著影響，母蚜壽命介於8.5至12日之間；繁殖率隨飢餓之時間增加而降低，但於飢餓36小時內不受影響，以僅飢餓24小時平均每隻母蚜可產33.0隻子蚜為最多，而以飢餓72小時處理之15.7隻子蚜為最少；子蚜之存活率，亦隨飢餓之時間增加而降低，以72小時飢餓處理最低為41.8%，無飢餓之對照組為93.7%最高；僅飢餓24與28小時處理時有有翅型子蚜產生，高峰出現於母蚜第三日齡。每日不同飢餓時間連續處理下，母蚜壽命隨飢餓時間延長而減短，以每日飢餓20小時之4.9日為最短；繁殖率隨每日飢餓時間增加而減少，以每日20小時飢餓處理之11.2隻子蚜為最少；子蚜存活率亦隨每日飢餓時間之增加而降低，每日20小時飢餓處理之子蚜存活率僅66.5%；每日4、12、16及20小時飢餓處理會使母蚜產有翅子蚜，且以第二日齡母蚜為產有翅子蚜之高峰。飢餓處理下其齡別存活率(I_x)提早下降，50%自然死亡時間較早，齡別繁殖率(m_x)高峰會提前，其族群介量：內在增殖率(r)、淨增殖率(R_0)降低，平均世代時間(T)縮短，終極增殖率(λ)減小，即使母蚜飢餓72小時或每日飢餓20小時，其族群依然呈正成長。

Key words: *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi), starvation, population parameters

關鍵詞: 欒樹圓尾蚜、飢餓、族群介量

Full Text: [PDF \(0.5 MB\)](#)

饑餓對欒樹圓尾蚜(同翅目：毛蚜科)族群發展及族群介量之影響

劉玉章 江東運 郭美華* 國立中興大學昆蟲學系 台中市 402 國光路 250 號

摘要

以飢餓減少母蚜營養之攝取量，探討營養對欒樹圓尾蚜母蚜壽命、繁殖率及其子蚜之存活率與有翅型比率之影響。以飢餓 24、28、36、48 及 72 小時之不同飢餓時間處理及每日飢餓 4、12、16 及 20 小時之連續處理方式，進行試驗評估。不同飢餓時間處理對母蚜壽命並無顯著影響，母蚜壽命介於 8.5 至 12 日之間；繁殖率隨飢餓之時間增加而降低，但於飢餓 36 小時內不受影響，以僅飢餓 24 小時平均每隻母蚜可產 33.0 隻子蚜為最多，而以飢餓 72 小時處理之 15.7 隻子蚜 / 卯為最少；子蚜之存活率，亦隨飢餓之時間增加而降低，以 72 小時飢餓處理最低為 41.8%，無飢餓之對照組為 93.7% 最高；僅飢餓 24 與 28 小時處理時有有翅型子蚜產生，高峰出現於母蚜第三日齡。每日不同飢餓時間連續處理下，母蚜壽命隨飢餓時間延長而減短，以每日飢餓 20 小時之 4.9 日為最短；繁殖率隨每日飢餓時間增加而減少，以每日 20 小時飢餓處理之 11.2 隻子蚜 / 卯為最少；子蚜存活率亦隨每日飢餓時間之增加而降低，每日 20 小時飢餓處理之子蚜存活率僅 66.5%；每日 4、12、16 及 20 小時飢餓處理會使母蚜產有翅子蚜，且以第二日齡母蚜為產有翅子蚜之高峰。饑餓處理下其齡別存活率(I_x)提早下降，50% 自然死亡時間較早，齡別繁殖率(m_x)高峰會提前，其族群介量：內在增殖率(r)、淨增殖率(R_0)降低，平均世代時間(T)縮短，終極增殖率(λ)減小，即使母蚜飢餓 72 小時或每日飢餓 20 小時，其族群依然呈正成長。

關鍵詞：欒樹圓尾蚜、飢餓、族群介量

前 言

欒樹圓尾蚜(*Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi))終年生活在單一寄主植物臺灣

欒樹 (*Koelreuteria formosana* Hayata) 上，屬於毛蚜科(Chaitophoridae)多態毛蚜屬(*Periphyllus*)之特有種蚜蟲。在台灣可以有性世代產卵越冬，並於春夏交接時產越

*論文聯繫人
e-mail:mhkuo@dragon.nchu.edu.tw

夏型(aestivating forms)一齡若蚜滯育；生活史中具卵、幹母(fundatrix)、越夏型(aestivating form)、孤雌胎生雌蚜(viviparous female)、卵生雌蚜(oviparous female)及雄蚜等(Liu et al., 1999a)，為本省目前對生活史為完全生活環之蚜蟲有較多瞭解的昆蟲(Liu et al., 1999b; Lin et al., 2001a, b; 2002; Kuo et al., 2001)，是從事環境因子對蚜蟲族群影響試驗的好材料。

蚜蟲受外在環境因子影響，可調節其外部型態，以利於族群之生存及繁衍，影響蚜蟲多態型之因子很多，如溫度、光週期、擁擠、營養、親代之型態、齡期及品系等(Lees, 1966)，且不同因子間或具交互作用，有報導指出蚜蟲可於低溫、短日照下產生雄蚜及有性雌蚜(Bordel and Schaefers, 1980; Kodet and Nielson, 1980; Lushai et al., 1996; Dedryver et al., 1998)，於擁擠及營養差時，則有翅型產生之比率提高(Lees, 1966; Watt and Dixon, 1981; Kawada, 1987; De Barro, 1992; Siktelius, 1992; Dixon, 1998; Kuo, 1999; Kuo et al., 1999)。

本試驗嘗試探討飢餓對欒樹圓尾蚜成蚜壽命、繁殖率、子蚜之存活率及其有翅型出現之影響，並以不同飢餓時間及每日不同飢餓時間連續處理之方式進行試驗，希望能對在環境不良如飢餓條件下，欒樹圓尾蚜族群發展及族群介量之影響有進一步瞭解。

材料與方法

一、供試蟲之飼育

試驗用之欒樹圓尾蚜(*Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi))採自中興大學校園，於光照 12L : 12D、溫度 20°C 之走入

式生長箱中，以臺灣欒樹(*Koelreuteria formosana* (Hayata))苗盆栽進行飼育，作為蟲源供試驗之用。

二、供試寄主植物之選用

自中興大學校園及建成路旁之臺灣欒樹上，取枝條頂端第二、三片羽狀複葉，攜回實驗室中，剪取前端之四至八片羽狀複葉，將葉片清潔處理後，葉柄以濕潤脫脂棉包裹保濕，維持葉片新鮮，平置於直徑 15 公分之培養皿內，作為試驗用之寄主植物。

三、試驗前之準備

欒樹圓尾蚜單隻飼育於含欒樹浮葉之培養皿中，待其成長至無翅膀母蚜後(約 12 日)，選 24 小時內脫皮的成蚜，進行各項試驗。

四、不同飢餓處理時間對無翅成蚜壽命、繁殖率、子蚜之存活率及其有翅型出現之影響

1. 不同飢餓時間處理之影響

將試驗前準備之無翅母蚜置於空培養皿中，分別飢餓 24、28、36、48 及 72 小時後，再將母蚜移至新鮮供試寄主植物上，共作 5 組不同飢餓時間處理，並以正常供食之無飢餓處理為對照組，共六個處理組，每一處理組重複數 20 個以上。每日更新培養皿，觀察母蚜所產之子蚜數，記錄其繁殖率，直到母蚜死亡為止，記錄其成蚜壽命。並將每日所產之子蚜繼續飼育到成蚜，記錄子蚜之存活率及其有翅型出現之比率。

2. 每日不同飢餓時間連續處理之影響

將試驗前準備之母蚜置於空培養皿中，以所置時間，設定為試驗所需不同程度之飢餓處理，分別為母蚜每日飢餓 4、8、12、16

及 20 小時，對照組為正常供食之無飢餓處理，共 6 組處理，每一處理重複數 20 個以上。每日觀察母蚜所產之子蚜數後，再將母蚜移至新的培養皿中，繼續進行每日不同飢餓時間處理，直至母蚜死亡為止，記錄各處理之母蚜壽命及繁殖率。將每日所產之子蚜繼續飼育至成蚜後，記錄子蚜之存活率及其有翅型出現之比率。

3. 分析方法

將試驗所得之成蚜壽命、繁殖率及子蚜存活率分別以 SAS 之 Proc GLM 進行於不同飢餓時間之變方分析後，若有顯著差異，再以 Tukey 之 HSD 法(Tukey's honestly significant difference method)進行分析比較，並加以討論(SAS, 1982)。

將母蚜之每日存活率(I_x)及每日繁殖率(m_x)之資料製圖表示，並利用 Chi (1997) 之電腦程式計算內在增殖率(intrinsic rate of increase, r)、淨增殖率(net reproduction rate, R_0)、平均世代時間(mean generation time, T)、終極增殖率(finite rate of increase, λ)及齡別期望壽命(age-specific expectation of life, E_x)等族群介量。再利用 Jackknife 方法計算各定溫下族群介量之標準機差。Jackknife 估算法為由原始資料中所有個體(n)所求得之族群介量(r_{all})後，每次刪去第 i 個個體資料後，再計算 $n-1$ 個個體之族群介量(r_{n-i})。利用 $r_i = n(r_{all}) - (n - 1)(r_{n-i})$ 求得假的 r 值，反覆求 n 個假 r 值後，再依 $r_j = 1/n(\sum r_i)$, $SE(r_j) = \sqrt{s^2} r_i/n$ ，求得族群介量之標準機差(SE)。最後利用 SAS 之 Proc GLM 進行不同處理下各族群介量之變方分析，有顯著差異時，再以 Tukey 之 HSD 法進行分析比較，並加以討論((Sokal and Rohlf, 1981; SAS, 1982))。

結 果

一、不同飢餓時間處理對無翅成蚜壽命、繁殖率、子蚜存活率及其有翅型出現之影響

不同飢餓時間處理下欒樹圓尾蚜之無翅成蚜壽命、繁殖率及其子蚜存活率，列於表一，由表中可知，不同飢餓時間處理對成蚜壽命並無顯著影響($F = 2.2$, d.f. = 5, 163, $p = 0.0566$)，各試驗組與對照組間無顯著差異，其成蚜壽命介於 8.5 至 12 日之間。

母蚜繁殖率於不同飢餓時間處理下具顯著差異($F = 6.29$, d.f. = 5, 163, $p < 0.0001$)。母蚜於飢餓 24、28 及 36 小時之繁殖率與對照組間無顯著差異，繁殖率以僅飢餓 24 小時試驗平均每隻母蚜可產 33.0 隻子蚜為最多，而以飢餓 72 小時處理之 15.7 隻子蚜 / ♀ 為最少，28、36 及 48 小時飢餓處理下，其繁殖率分別為 26.8、27.9 及 17.2 隻子蚜 / ♀，48 小時及 72 小時飢餓與 24 小時飢餓及對照組間具顯著差異。

各飢餓處理下子蚜之存活率，亦隨飢餓之時間增加而降低($F = 20.55$, d.f. = 5, 163, $p < 0.0001$)，以 48 及 72 小時飢餓處理，子蚜存活率分別為 46.2% 及 41.8% 為最低，與對照組之 93.7% 有顯著差異，飢餓處理 24 小時至 36 小時，其子蚜存活率分別為 87.0%、79.2% 及 77.3%，但與對照組間無顯著差異。

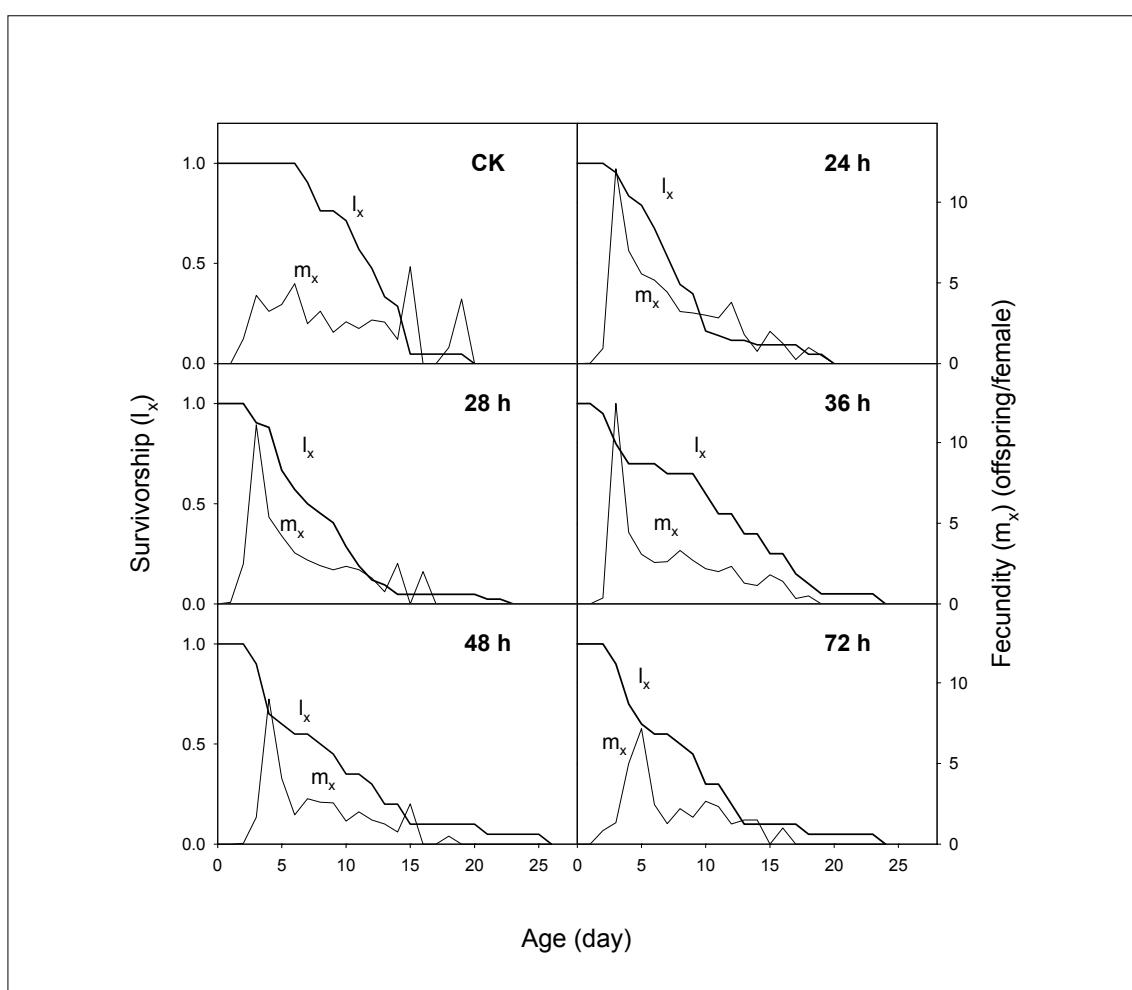
不同飢餓時間處理下欒樹圓尾蚜無翅成蚜之存活率(I_x)與繁殖率(m_x)曲線，繪於圖一，其中對照組成蚜 50% 自然死亡時間為 12 日，可存活 20 日，試驗組 50% 自然死亡時間提早為 7~10 日，且存活時間較對照組延長。飢餓處理使存活率提早下降，隨著飢餓時間的增加，存活率下降的幅度加大。經飢餓處

表一 不同餓餓時間處理下欒樹圓尾蚜之母蚜壽命、繁殖率及其子蚜存活率

Table 1. Longevity and fecundity of adults and survival rate of progeny of *Periphyllus koelreuteriae* with different starvation times

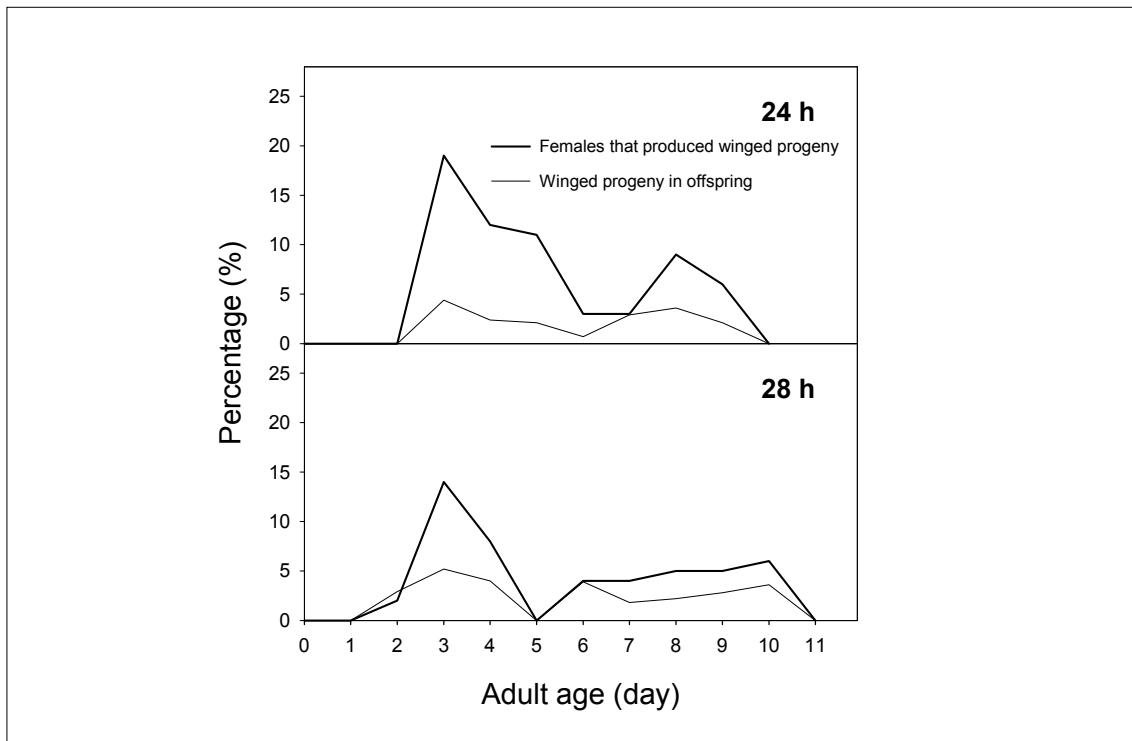
Starvation time (h)	n	Longevity (day) mean \pm SD	Fecundity (offspring/ φ) mean \pm SD	Survival rate of progeny (%) mean \pm SD
CK	21	12.0 \pm 3.3	30.0 \pm 13.6a ¹	93.7 \pm 6.8a
24	43	8.5 \pm 4.2	33.0 \pm 16.9a	87.0 \pm 16.1a
28	42	8.5 \pm 4.4	26.8 \pm 12.5abc	79.2 \pm 22.1a
36	20	11.0 \pm 6.4	27.9 \pm 16.7ab	77.3 \pm 14.7a
48	20	9.5 \pm 6.4	17.2 \pm 12.6bc	46.2 \pm 28.3b
72	23	9.0 \pm 5.5	15.7 \pm 12.0c	41.8 \pm 35.9b

¹ Means within a column followed by the same letter do not significantly differ at the 5% confidence level according to Tukey's honestly significant difference method.



圖一 不同飢餓時間處理下欒樹圓尾蚜成蚜之存活率 (l_x) 及繁殖率 (m_x)。

Fig. 1. Survivorship (l_x) and fecundity (m_x) of adult *Periphyllus koelreuteriae* with different starvation times.



圖二 24 小時及 28 小時飢餓處理下不同日齡之欒樹圓尾蚜產有翅子代母蚜及有翅子蚜之比率。

Fig. 2. Percentage of females that produced winged progeny and percentage of winged progeny among offspring of *Periphyllus koelreuteriae* with treatment of 24 and 28 hours of starvation.

理後，繁殖率高峰會提前發生，而隨飢餓時間之增加，繁殖高峰延後，以飢餓 24、28 及 36 小時處理時其繁殖高峰出現於母蚜第三日齡為最早，且繁殖率皆超過 10 隻子蚜 / ♀，48 小時飢餓處理之繁殖高峰出現在母蚜第四日齡，繁殖率為 9 隻子蚜 / ♀，72 小時飢餓處理則出現在第五日齡母蚜，繁殖率為 7 隻子蚜 / ♀，對照組繁殖高峰出現為最晚，且繁殖率較試驗組為低，其出現在母蚜第六日齡，每隻母蚜僅可產 5 隻子蚜。

於不同飢餓時間處理下，僅飢餓 24 與 28 小時處理時有有翅型子蚜產生（圖二），其產有翅子蚜高峰出現在第三日齡母蚜，各有 19% 及 14% 之母蚜會產生有翅子蚜，所產之子蚜於第二日齡時開始持續有有翅子蚜出

現。以第三日齡母蚜所產子蚜中，有翅型子蚜所佔比率最多，於 24 小時及 28 小時飢餓處理下各佔 4.4% 及 5.2%。

溫度 20°C，光週期 12L: 12D 的環境下，欒樹圓尾蚜之若蟲期平均為 12.90 日 (Lin et al., 2001a)，本試驗以 12 日為其發育期，輸入 Chi (1997) 之電腦程式中，計算不同飢餓時間飢餓處理下欒樹圓尾蚜之族群介量，結果如表二，飢餓處理 24 小時至 36 小時之內在增殖率 (r) 皆較對照組為高，其中以 24 小時飢餓處理之 r 值達 0.2002 (1/day) 為最高，飢餓 48 與 72 小時之 r 值較對照組為低，分別為 0.1535 及 0.1509 (1/day)。平均世代時間，皆需 17 至 19 日，而以對照組之 18.81 日為最長。終極增殖率

表二 不同餓餓時間處理下欒樹圓尾蚜之族群介量

Table 2. Population parameters of *Periphyllus koelreuteriae* with different starvation times

Starvation time (h)	Intrinsic rate of increase (1/day) r	Net reproduction rate (offspring/♀) R_0	Mean generation time (day) T	Finite rate of increase (1/day) λ
CK	0.1811a ¹ (0.0041) ²	30.00a (2.97)	18.81a (0.24)	1.1990a (0.0051)
24	0.2002a (0.0040)	32.95a (2.57)	17.48bc (0.14)	1.2216a (0.0050)
28	0.1907a (0.0039)	26.81abc (1.92)	17.25c (0.15)	1.2102a (0.0047)
36	0.1834a (0.0064)	27.85ab (3.74)	18.19ab (0.24)	1.2015a (0.0077)
48	0.1535b (0.0084)	17.20bc (2.81)	18.62a (0.28)	1.1665b (0.0098)
72	0.1509b (0.0081)	15.90c (2.59)	18.42a (0.29)	1.1625b (0.0098)

¹ Same as in table 1.² Standard error estimated using the Jackknife method.

(λ)以 24 小時試驗組為最大達 1.2216 (1/day)，飢餓 72 小時之 1.1625 (1/day)為最小。不同飢餓時間處理下欒樹圓尾蚜成蚜之期望壽命分布如圖三，亦呈一階梯狀逐漸下降，雖然試驗組之起始點較對照組為低，但是只要能渡過惡劣的試驗條件，其期望壽命反較對照組為長。

二、每日不同飢餓時間連續處理對無翅成蚜壽命、繁殖率、子蚜存活率及其有翅型出現之影響

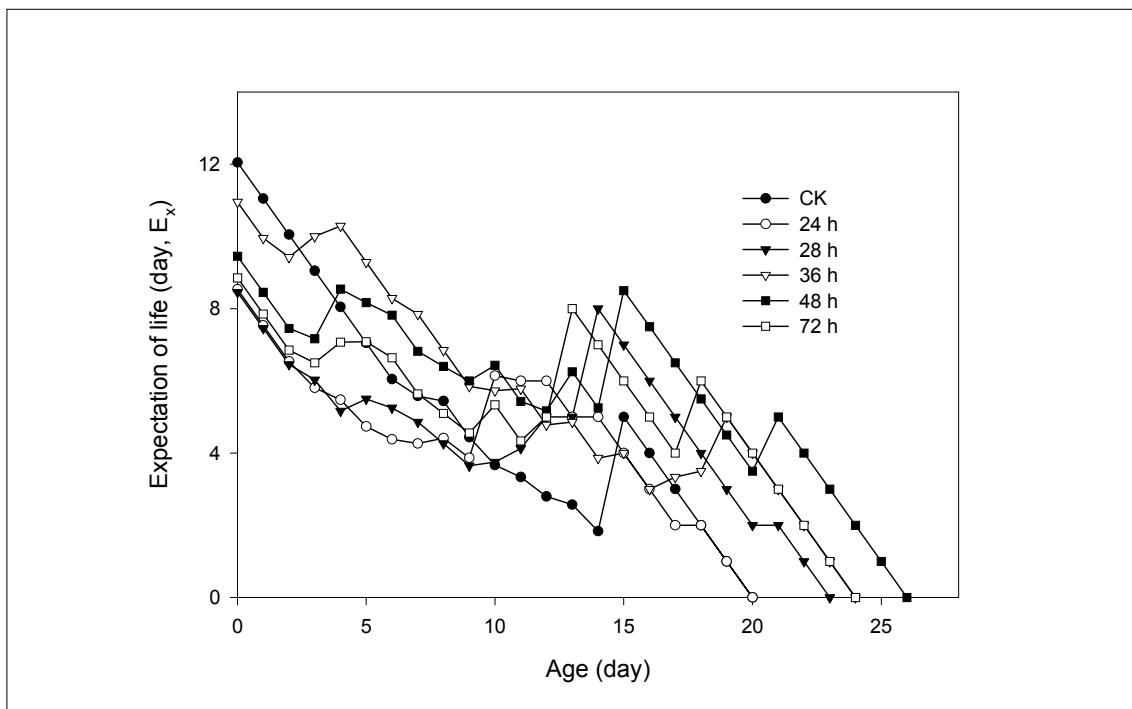
每日不同飢餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜之無翅成蚜壽命、繁殖率及其子蚜存活率，列於表三，由表中可知，成蚜壽命隨飢餓時間延長而減短($F = 14.82$, d.f. = 5, 220, $p < 0.0001$)，以每日飢餓 20 小時之 4.9 日為最短，其次為 16 小時之 7.3 日，12 小時之 8.1 日，8 小時之 9.9 日及 4 小時之 9.2 日，各試驗組除 8 小時外，與對照組之 12.0

日間有顯著差異。

繁殖率隨每日飢餓時間增加而減少($F = 12.52$, d.f. = 5, 220, $p < 0.0001$)，以對照組之繁殖率平均每隻雌蚜產 30.0 隻子蚜為最多，而以每日 20 小時飢餓處理之 11.2 隻子蚜 / ♀ 為最少，4、8、12 及 16 小時飢餓處理之繁殖率分別為 17.0、15.1、21.3 及 20.7 隻子蚜 / ♀，各處理間無顯著差異。

不同飢餓處理下之子蚜存活率，亦隨每日飢餓時間之增加而降低($F = 7.52$, d.f. = 5, 220, $p < 0.0001$)，以對照組之 93.7% 存活率為最高，每日 4、8、12 及 16 小時飢餓處理下，其子蚜存活率分別為 93.3%、81.2%、74.3% 及 80.5%，而以每日 20 小時飢餓處理之子蚜存活率僅 66.5% 明顯為最低，飢餓 4 小時及 8 小時與對照組之子蚜存活率間無顯著差異。

每日不同飢餓連續處理下欒樹圓尾蚜成蚜之存活率(I_x)與繁殖率(m_x)曲線，繪於圖



圖三 不同飢餓時間處理下欒樹圓尾蚜成蚜之齡別期望壽命分布。

Fig. 3. Distribution of age-specific life expectancy of adult *Periphyllus koelreuteriae* with different starvation times.

表三 每日不同饑餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜之母蚜壽命、繁殖率及其子蚜存活率

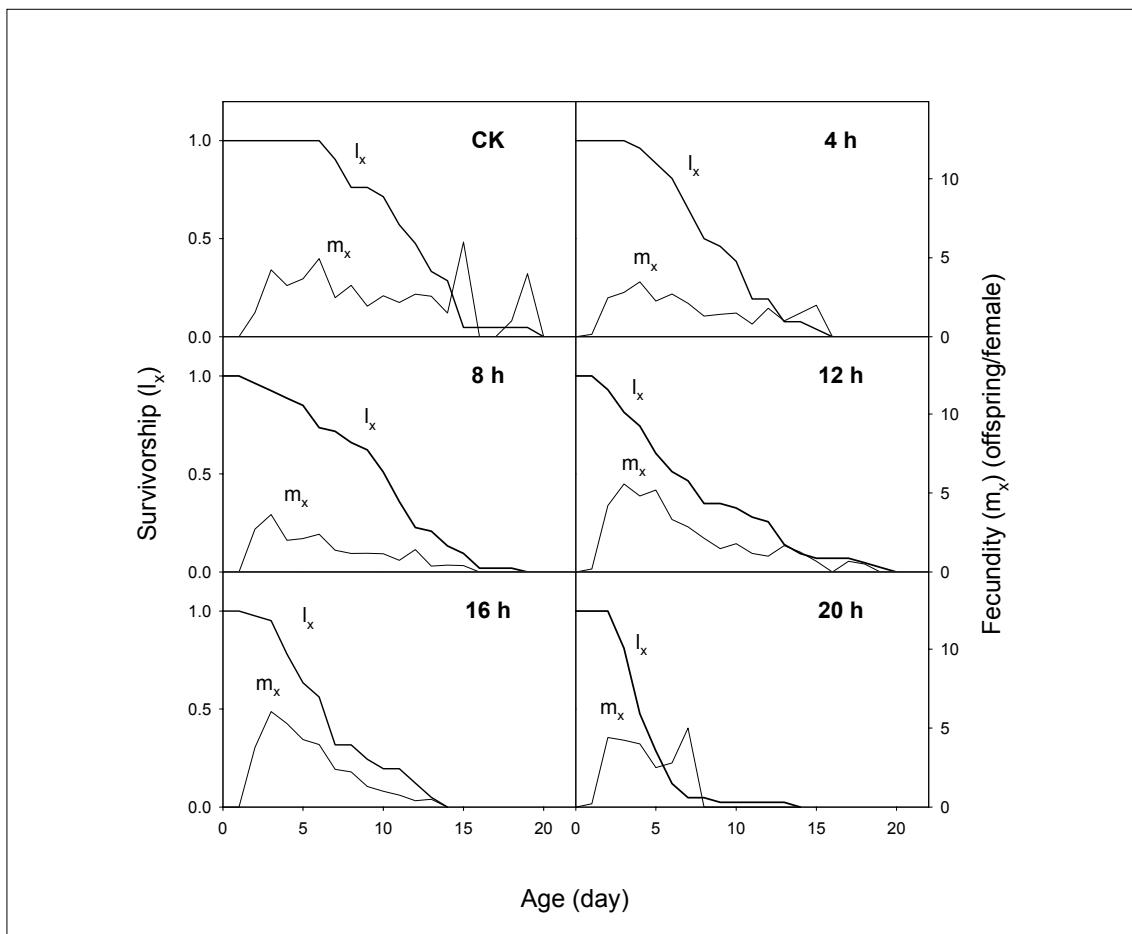
Table 3. Longevity and fecundity of adults and survival rate of progeny of *Periphyllus koelreuteriae* under continuous treatments of daily different starvation times

Starvation time (h/day)	n	Longevity (day) mean ± SD	Fecundity (offspring/♀) mean ± SD	Survival rate of progeny (%) mean ± SD
CK	21	12.0 ± 3.3a ¹	30.0 ± 13.6a	93.7 ± 6.8a
4	26	9.2 ± 3.2bc	17.0 ± 7.8bc	93.3 ± 10.5a
8	53	9.9 ± 4.0ab	15.1 ± 7.6bc	81.2 ± 18.8ab
12	43	8.1 ± 4.9bc	21.3 ± 13.3b	74.3 ± 18.4bc
16	41	7.3 ± 3.3cd	20.7 ± 10.7b	80.5 ± 20.1abc
20	42	4.9 ± 2.0d	11.2 ± 5.8c	66.5 ± 28.1c

¹ Same as in table 1.

四，其中對照組成蚜 50% 自然死亡時間為 12 日，存活達 20 日之久，每日飢餓 4 小時之成蚜 50% 自然死亡時間為 8 日，可存活 16 日，每日飢餓 8 小時之成蚜 50% 自然死亡時

間為 10 日，可存活 19 日，每日飢餓 12 小時之成蚜 50% 自然死亡時間為 6 日，可存活至 20 日，每日飢餓 16 小時之成蚜 50% 自然死亡時間為 6 日，可存活 14 日，每日飢餓

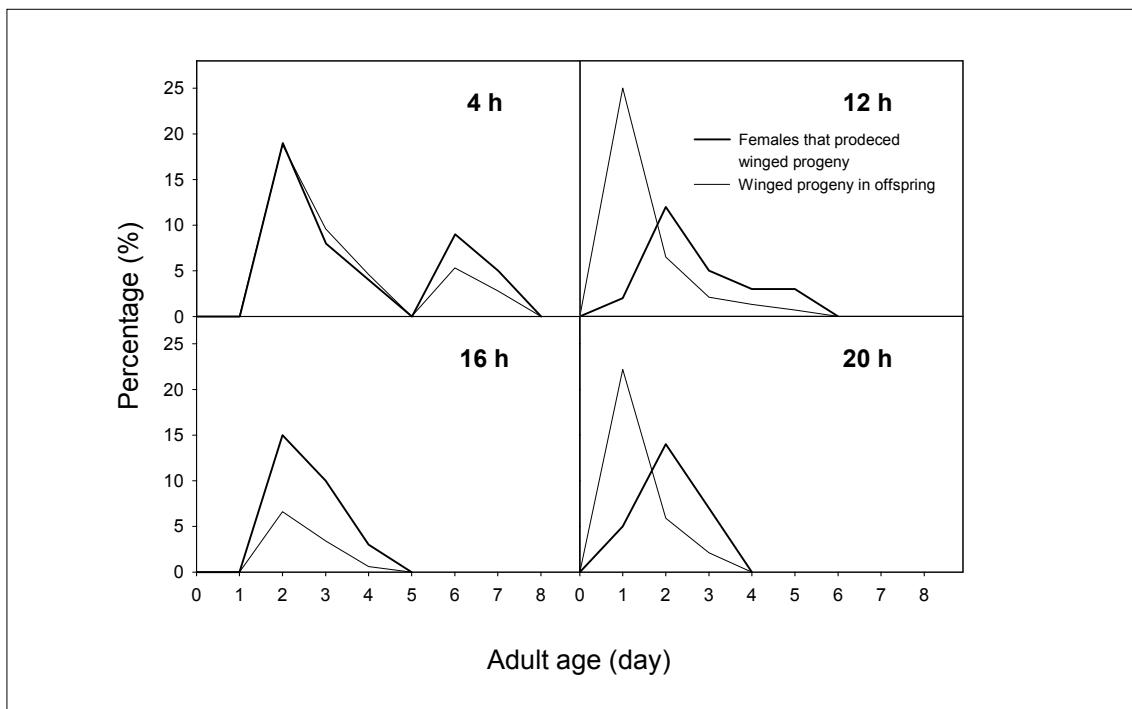


圖四 每日不同飢餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜成蚜之存活率(l_x)及繁殖率(m_x)。

Fig. 4. Survivorship (l_x) and fecundity (m_x) of adult *Periphyllus koelreuteriae* with continuous treatment of different daily starvation times.

20 小時之成蚜 50% 自然死亡時間為 4 日，可存活 14 日。每日飢餓 4 與 8 小時試驗中，其存活率為緩慢下降，而每日飢餓 12、16 及 20 小時試驗則有快速下降的趨勢。繁殖率高峰對照組出現於母蚜第六日齡，唯每隻母蚜僅可產 5 隻子蚜，末期有且波動情形。而每日各不同時間飢餓處理均會使繁殖高峰提早約三日左右，其中每日 12 與 16 小時飢餓處理，其繁殖高峰不但較對照組為早且較之為高。

圖五為每日不同飢餓時間連續處理對欒樹圓尾蚜產有翅子代之無翅母蚜及有翅型子蚜比率之影響，唯對照組及每日飢餓 8 小時試驗組並無有翅子蚜產生，每日 4、12、16 及 20 小時飢餓處理，皆以第二日齡母蚜為產生有翅子蚜之高峰，分別有 19%、12%、15% 及 14% 之母蚜會產有翅子蚜。有翅子蚜所佔比率，每日 4 與 16 小時飢餓處理皆以第二日齡母蚜所產有翅子蚜比率為最高，分別為 18.8% 及 6.6%；而每日 12 與 20 小時飢



圖五 每日不同飢餓時間連續處理下不同日齡之欒樹圓尾蚜產有翅子代之無翅母蚜及有翅子蚜之比率。

Fig. 5. Percentage of females that produced winged progeny and percentage of winged progeny among offspring of *Periphyllus koelreuteriae* with continuous treatments of different daily starvation times.

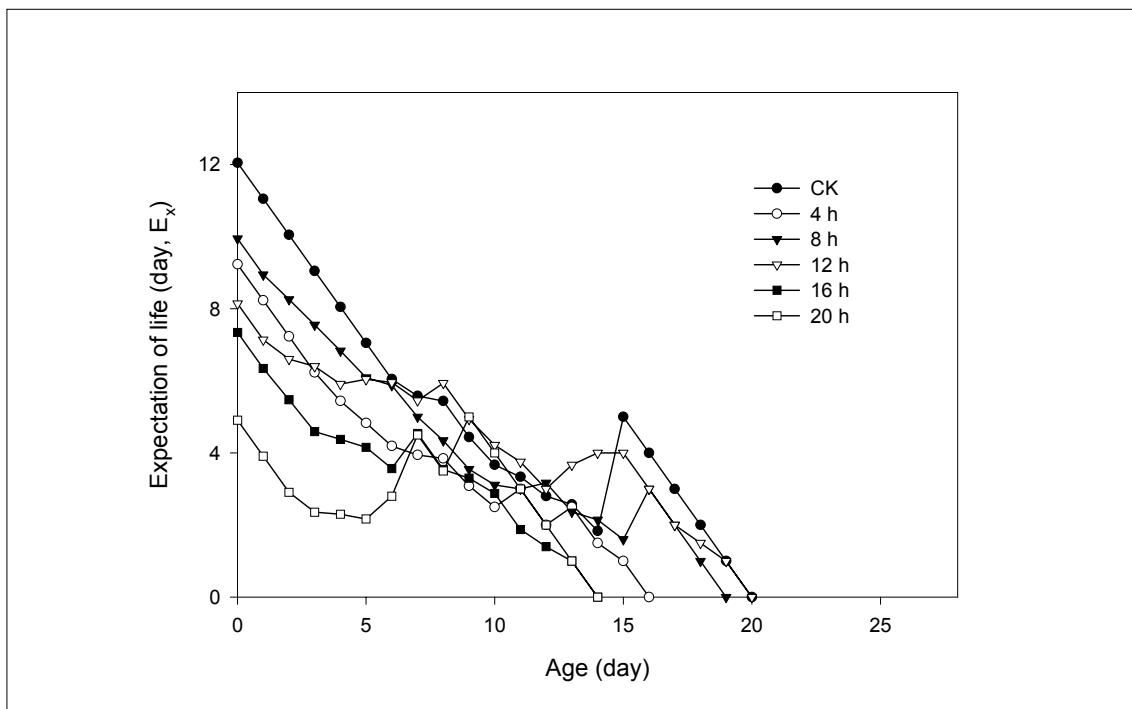
表四 每日不同饑餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜之族群介量

Table 4. Population parameters of *Periphyllus koelreuteriae* under continuous treatments of different daily starvation times

Starvation time (h/day)	Intrinsic rate of increase (1/day) r	Net reproduction rate (offspring/♀) R_0	Mean generation time (day) T	Finite rate of increase (1/day) λ
CK	0.1811a ¹ (0.0041) ²	30.00a (2.97)	18.81a (0.24)	1.1990a (0.0051)
4	0.1614bc (0.0048)	17.00bc (1.51)	17.58b (0.26)	1.1750bc (0.0057)
8	0.1549c (0.0036)	15.11bc (1.05)	17.55b (0.15)	1.1674c (0.0044)
12	0.1779ab (0.0045)	21.26b (2.02)	17.21b (0.17)	1.1942ab (0.0055)
16	0.1796ab (0.0042)	20.68b (1.68)	16.88b (0.13)	1.1963ab (0.0052)
20	0.1520c (0.0046)	11.24c (0.90)	15.94c (0.11)	1.1640c (0.0054)

¹Same as in table 1

²Same as in table 2.



圖六 每日不同飢餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜成蚜之齡別期望壽命分布。

Fig. 6. Distribution of age-specific life expectancy of adult *Periphyllus koelreuteriae* with continuous treatments of different daily starvation times.

餓處理則以第一日齡母蚜所產有翅子蚜為最多，分別為 25.0% 及 22.2%。

每日不同飢餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜之族群介量，結果如表四，對照組之內在增殖率(r)為 0.1811 (1/day)最高，而以每日飢餓 20 小時之 0.1520 (1/day)為最低。淨增殖率(R_0)因飢餓處理而降低。平均世代時間，以對照組之 18.81 日為最長，隨著每日飢餓時間延長而縮短，至每日 20 小時飢餓之 15.94 日為最短。終極增殖率($\lambda = e^r$)之變化趨勢與 r 相似，各試驗皆大於 1，但皆較對照組為小，對照組為 1.1990 (1/day)最大，每日飢餓 20 小時為 1.1640 (1/day)最小。每日不同飢餓時間連續處理下欒樹圓尾蚜成蚜之期望壽命分布如圖六，期望壽命隨著飢餓時間增長而縮短，呈一階梯狀逐漸下

降，連續飢餓確實會使壽命減短。

討 論

一、飢餓對母蚜壽命之影響

於 24、28、36、48 及 72 小時不同飢餓時間處理下，母蚜壽命並未因飢餓時間之長短而有顯著影響，但每日經 4、8、12、16 及 20 小時連續飢餓處理，母蚜壽命則隨每日飢餓處理時間之增加而有顯著減短。Leather *et al.* (1983)指出增加飢餓時間，會減低蚜蟲再回原寄主上之能力，其死亡率會隨飢餓時間延長而提高，但蚜蟲一旦能再回原寄主上，其壽命則不受影響。欒樹圓尾母蚜經不同時間飢餓處理後再接回寄主上，其會尋找適當位置，恢復其正常取食與棲

息，似乎尚未影響到其再回原寄主之能力，因此僅一次飢餓處理時，其壽命並沒有顯著影響。但每日不同飢餓時間連續處理時，母蚜每日均遭受不同時間飢餓之干擾，於每次接回寄主上後，均需重新尋找適當位置恢復取食，花費較多時間與能量於回原寄主上，其相對取食時間減少，生活屢受干擾，使母蚜壽命明顯減短。

二、飢餓對繁殖率之影響

母蚜之繁殖率受飢餓處理而有顯著影響，隨飢餓時間之延長繁殖率明顯減少，但僅一次飢餓處理於 36 小時內，其繁殖率不受影響。Grüber and Dixon (1988) 指出玫瑰蚜(*Metopolophium dirhodum*, Wlk.)可承受 48 小時之飢餓而繁殖率不減，唯其試驗條件為 15°C，溫度較低時新陳代謝較慢，因而可能對飢餓之忍受力較強。蚜蟲具有一定程度之飢餓忍受能力，較長時間之飢餓確實會減少繁殖率，且每日連續飢餓處理亦使繁殖率顯著降低，推測是因蚜蟲胚胎被再吸收之結果 (Ward and Dixon, 1982; Leather et al., 1983; Grüber and Dixon, 1988; Stadler, 1995)。

三、飢餓對子蚜存活率之影響

子蚜之存活率隨飢餓時間增加而降低，行胎生孤雌生殖之蚜蟲，其體內之胚胎必須靠母體提供充足之養分方能完成發育，蚜蟲之胚胎於 4 齡若蚜期即於其體內開始發育，如於發育為母蚜後施予飢餓處理，其卵巢內較小之胚胎可被再吸收，較大之胚胎並無法再吸收，繼續發育(Ward and Dixon, 1982; Stadler, 1995)，與母蚜一起競爭體內僅存之營養，營養不良，繁殖率下降，尤其是長時間飢餓處理，營養嚴重缺乏，導致子蚜之

存活率下降。

四、飢餓下母蚜之齡別存活率(I_x)齡別繁殖率(m_x)

由母蚜之齡別存活率(I_x)齡別繁殖率(m_x)線，可以進一步看出欒樹圓尾蚜之生存策略。母蚜經飢餓處理後，存活率曲線較無飢餓之對照組為早開始下降，50%自然死亡時間較早。不同飢餓時間處理，存活率曲線下降之幅度，隨飢餓時間延長而加深，但存活時間較長。每日不同飢餓時間連續處理，存活率曲線隨每日飢餓時間增加而快速下降。母蚜經飢餓處理繁殖率高峰會提前發生，尤其是僅一次飢餓處理，當蚜蟲接回寄主上，恢復取食後，繁殖率會立即急驟的增加，黑豆蚜(*Aphis fabae* Scopoli)之飢餓試驗中 (Leather et al., 1983)，亦有相同現象。繁殖率於急驟增加後即快速下降，隨後平緩減少，但無似對照組於繁殖末期有波動之情形，顯示母蚜體內胚胎有被吸收，且以年輕未骨化之小胚胎先吸收，已開始骨化之大胚胎則繼續發育(Ward and Dixon, 1982; Stadler, 1995)，而使有飢餓處理母蚜之中後期繁殖率較低。胎生母蚜之生殖策略在於犧牲長期之繁殖率，保持短期間之繁殖能力，使將完成發育之胚胎繼續發育，維持生存及族群繁衍(Kouamé and Mackauer, 1992)，以於環境及食物變動之不良條件下，蚜蟲具有較高之適存性(fitness)(Dixon, 1976)。

五、飢餓處理下欒樹圓尾蚜之族群介量

利用電腦程式計算欒樹圓尾蚜之族群介量結果，對照組與 Kuo et al. (2001)文中正常型 20°C 之族群介量相比較，僅淨增殖率(R_0)低外，其餘族群介量於相似之環境條件

下，具有類似之特性。試驗中飢餓不超過 36 小時，其內在增殖率(r)及終極增長率(λ)較對照組為高，是由於繁殖提早所致。飢餓處理使蚜蟲之內在增殖率(r)、淨增殖率(R_0)低，平均世代時間(T)縮短，終極增殖率(λ)減小，但即使母蚜飢餓 72 小時或每日飢餓 20 小時，其族群依然呈正成長。飢餓使母蚜齡別期望壽命(E_x)起始點較低，中期重疊，僅一次飢餓處理，蚜蟲若能渡過不良之飢餓試驗條件，其期望壽命反較對照組為長。這種以繁殖為導向之無翅膀生孤雌生殖蚜，儘可能利用可繁殖之時機，但於食物嚴重缺乏時，其生存之道是先保命後繁殖。Dixon and Kund (1998)研究蚜蟲資源利用之報告指出，當食物品質好時，投資於生殖腺上相對較多，當食物品質差時，投資於脂肪儲存者相對較多。從出生開始每日飢餓處理，豌豆蚜(*Acythosiphon pisum*)資源之分配，亦是首先要維生，然後才是繁殖(Kouamé and Mackauer, 1992)。

六、飢餓處理母蚜對子蚜有翅型產生之影響

欒樹圓尾蚜於飢餓處理使其營養差時，可使母蚜產生有翅型子蚜，如 Srivastava (1987)所述有翅型之發生是為了離開營養狀況日漸下降之寄主植物，藉飛行去尋找新的食物與棲所。Johnson (1966)觀察黑豆蚜指出，母蚜之飼育於營養較差之浮葉上者，尤其是老葉上，其產生之有翅子蚜比率高於飼育於營養好之幼苗上者。當蚜蟲於營養差之寄主植物上取食時，易產生有翅型，有翅型出現之比率提高(Kawada, 1987; Kuo, 1999; Kuo et al., 1999)。

本試驗以不同飢餓處理時間，僅於 24 小時及 28 小時飢餓試驗中，母蚜有翅子蚜產生，並以母蚜第三日齡之有翅型比率最

高，但 36、48 及 72 小時飢餓，母蚜於其繁殖高峰並無有翅子蚜產生，較長時間之飢餓會使母蚜營養量攝取不足，Parry (1977, 1978)指出母蚜所攝取之營養量必需高到一定程度，才有利於翅之形成，可能為其無有翅子蚜產生之原因，翅發育所需之營養物質供給不足，導致有翅型之發生率降低(White, 1971)，而本試驗是由飢餓後轉移到新鮮之寄主植物上，其方式如同由營養差轉變成營養好，Kawada (1987)指出蚜蟲於新鮮幼苗上取食時，會使產有翅子蚜之母蚜，停止產生有翅子蚜，轉而產生無翅子蚜，亦是為無有翅子蚜產生之可能原因。每日不同飢餓時間連續處理，限制母蚜每日營養之攝取量，較有可能使母蚜產有翅子蚜，每日 4、12、16 及 20 小時飢餓，可刺激母蚜產生有翅子蚜，但飢餓下母蚜產生有翅子蚜之數目與比率皆不高。

另有學者指出，劣質食物亦會減少有翅型之數量，Schaefers (1972)指出草莓毛管蚜(*Chaetosiphon fragaefolii* (Cockerell))因高密度造成之營養失調，反而抑制有翅子蚜產生，飢餓對無翅型之發生有利，母蚜經飢餓後仍只產無翅膀生孤雌生殖型子蚜，並沒有轉變成產有翅子蚜(Lees, 1966; Sutherland, 1967)，有翅型與無翅型子蚜皆產之母蚜經飢餓後，子代無翅型之比例反而增加 (Johnson, 1966; Mitter and Kleinjan, 1970; Lees, 1984)。黑豆蚜於若蚜四齡期經長時間飢餓處理，發育為成蚜後，無翅型母蚜產之子蚜仍為無翅型，有翅型母蚜則會產少數有翅子蚜(Hardie, 1985)。營養與翅二型態之關係時有爭論，於欒樹圓尾蚜，母蚜飢餓會促進產生有翅子蚜。

引用文獻

- Bordel, C. F., and G. A. Schaefers.** 1980. The influence of temperature on the production of sexuals by *Aphis rubicola* under short-day conditions. *Entomol. Exp. Appl.* 24: 127-132.
- Chi, H.** 1997. The computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan. Available at <ftp://ftp.nchu.edu.tw/nchu/Ecology/VB6/>.
- De Barro, P. J.** 1992. The role of temperature, photoperiod, crowding and plant quality on the production of alate viviparous females of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Entomol. Exp. Appl.* 65: 205-214.
- Dedryver, C. A., J. F. Le Gallic, J. P. Cauthier, and J. C. Simon.** 1988. Life cycle of the cereal aphid *Sitobion avenae* F.: polymorphism and comparison of life history traits associated with sexuality. *Ecol. Entomol.* 23: 123-132.
- Dixon, A. F. G.** 1976. The reproductive strategies of the alate morphs of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* L. *J. Anim. Ecol.* 45: 817-830.
- Dixon, A. F. G.** 1998. Aphid Ecology: An Optimization Approach. 2nd ed. Blackie and Son, Chapman and Hall, New York, 300 pp.
- Dixon, A. F. G., and R. Kundu.** 1998. Resource tracking in aphids: programmed reproductive strategies anticipate seasonal trends in habitat quality. *Oecologia* 114: 73-78.
- Grüber, K., and A. F. G. Dixon.** 1988. The effect of nutrient stress on development and reproduction in an aphid. *Entomol. Exp. Appl.* 47: 23-30.
- Hardie, J.** 1985. Starvation-induced oviparae in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Entomol. Exp. Appl.* 38: 287-289.
- Johnson, B.** 1966. Wing polymorphism in aphids III. The influence of the host plant. *Entomol. Exp. Appl.* 9: 213-222.
- Kawada, K.** 1987. Polymorphism and morph determination. pp. 255-318. In: A. K. Minks, and P. Harrewijn, eds. *World Crop Pests 2A: Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. A. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- Kodet, R. T., and M. W. Nielson.** 1980. Effect of temperature and photoperiod on polymorphism of the blue alfalfa aphid, *Acyrtosiphon kondoi*. *Environ. Entomol.* 9: 94-96.
- Kouamé, K. L., and M. Mackauer.** 1992. Influence of starvation on development and reproduction in apterous virginoparae of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae). *Can. Entomol.* 124: 87-95.
- Kuo, M. H.** 1999. Effects of temperature,

- photoperiod and crowding treatment on alate formation in the turnip aphid, *Lipaphis erysimi* (Kalt.). Plant Prot. Bull. 41: 255-264 (in Chinese).
- Kuo, M. H., Y. C. Liu, and Y. Y. Ma.** 1999. Effects of temperature, photoperiod and crowding treatment on alate formation of *Myzus persicae* (Sulzer) Chinese J. Entomol. 19: 1-18 (in Chinese).
- Kuo, M. H., Y. C. Lin, and Y. C. Liu.** 2001. Effects of temperatures on population parameters of polymorphic forms of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) (Homoptera: Chaitophoridae). Formosan Entomol. 21: 269-286 (in Chinese).
- Leather, S. R., S. A. Ward, and A. F. G. Dixon.** 1983. The effect of nutrient stress on life history parameters of the black bean aphid, *Aphid fabae* Scop. Oecologia 57: 156-157.
- Lees, A. D.** 1966. The control of polymorphism in aphids. Adv. Insect Physiol. 3: 207-277.
- Lees, A. D.** 1984. Parturition and alate morph determination in the aphid *Megoura viciae*. Entomol. Exp. Appl. 35: 93-100.
- Lin, Y. C., Y. C. Liu, and M. H. Kuo.** 2001a. Development, survival and fecundity of polymorphic forms of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) at various constant temperatures. Plant Prot. Bull. 43: 95-104 (in Chinese).
- Lin, Y. C., Y. C. Liu, and M. H. Kuo.** 2001b. Effects of temperatures on the development, longevity and reproduction of the sexual form of *Periphyllus koelreuteriae* (Homoptera: Chaitophoridae). Formosan Entomol. 21: 147-157 (in Chinese).
- Lin, Y. C., Y. C. Liu, and M. H. Kuo.** 2002. Effects of photoperiod and temperature on the production of aestivating females of *Periphyllus koelreuteriae* (Homoptera: Chaitophoridae). Formosan Entomol. 22: 215-227 (in Chinese).
- Liu, Y. C., Y. C. Lin, and M. H. Kuo.** 1999a. The holocyclic life cycle and the morphological characters of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) in Taiwan. Plant Prot. Bull. 41: 227-240 (in Chinese).
- Liu, Y. C., Y. C. Lin, and M. H. Kuo.** 1999b. Effect of temperature on development and reproduction by normal form and aestivating form of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi). Plant Prot. Bull. 41: 241-253 (in Chinese).
- Lushai, G., J. Hardie, and R. Harrington.** 1996. Diapause termination and egg hatch in the bird cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. Entomol. Exp. Appl. 81: 113-115.
- Mitter, T. E., and J. E. Kleinjan.** 1970. Effect of artificial diet composition on wing-production by the aphid *Myzus persicae*. J. Insect Physiol. 16: 833-850.
- Parry, W. H.** 1977. The effects of nutrition

- and density on the production of alate *Elatobium abietinum* on Sitka spruce. *Oecologia* 30: 367-376.
- Parry, W. H.** 1978. A reappraisal of flight regulation in the green spruce aphid *Elatobium abietinum*. *Ann. Appl. Biol.* 89: 9-14.
- SAS Institute.** 1982. SAS User's Guide: Statistics. SAS Institute, Cary, NC.
- Schaefers, G. A.** 1972. The role of nutrition in alary polymorphism among the aphididae – an overview. *Search Agric.* 2: 1-8.
- Siktelius, S.** 1992. The induction of alatae in *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hom., Aphididae) in relation to crowding and plant growth stage in spring sown barley. *J. Appl. Entomol.* 114: 491-496.
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf,** 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman, San Francisco, CA. 859 pp.
- Srivastava, P. N.** 1987. Nutritional physiology. pp. 99-121. In: A. K. Minks, and P. Harrewijn, eds. World Crop Pests 2A: Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol. A. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- Stadler, B.** 1995. Adaptive allocation of resources and life-history trade-offs in aphids relative to plant quality. *Oecologia* 102: 246-254.
- Sutherland, O. R. W.** 1967. Role of host plant in production of winged forms by a green strain of pea aphid *Acyrthosiphon pisum* Harris. *Nature* 216: 387-388.
- Ward, S. A., and A. F. G. Dixon.** 1982. Selective resorption of aphid embryos and habitat changes relative to life-span. *J. Anim. Ecol.* 51: 859-864.
- Watt, A. D., and A. G. F. Dixon.** 1981. The role of cereal growth stages and crowding in the induction of alatae in *Sitobion avenae* and its consequences for population growth. *Ecol. Entomol.* 6: 441-447.
- White, D. F.** 1971. Corpus-allatum activity associated with development of wingbuds in cabbage aphid embryos and larvae. *J. Insect Physiol.* 17: 761-773.

收件日期：2003年4月29日

接受日期：2003年7月16日

Effect of Starvation on Population Development and Population Parameters of *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi) (Homoptera: Chaitophoridae)

Yu-Chang Liu, Tung-Yun Chiang, and Mei-Hwa Kuo*

Department of Entomology, National Chung-Hsing University, Taichung 402, Taiwan, R.O.C.

ABSTRACT

Experiments were conducted to investigate the effects of brief spells of starvation or consecutive daily brief spells of starvation on the longevity and fecundity of adults, and the survival rate as well as the proportion of alate progeny of the goldenrain tree aphid, *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi). The longevity of adults, which ranged from 8.5 to 12 days, was not significantly affected by starvation treatments. Yet, fecundity was reduced by starvation for over 36 hours, with the highest fecundity of 33.0 offspring/female with 24-hour starvation and the lowest of 15.7 offspring/female with 72-hour starvation. The survival rate of progeny was also reduced by starvation, and 72-hour starvation resulted in the lowest survival of 41.8 %, in contrast to the 93.7% survival of control aphids. Alate progeny were recorded only with 24- and 48-hour starvation treatments, and the peak appearance of alate progenies was observed for 3-day-old adult aphids. The longevity and fecundity of adults and the survival rate of progeny were reduced by an increasing duration of the daily starvation period and reached the lowest with respective values of 4.9 days, 11.2 offspring/female, and 66.5% with 20-hour daily starvation. Adults starved for 4, 12, 16, and 20 hours daily produced alate progeny, with 2-day-old adults having the highest percentage. Starvation treatments resulted in an early decline in the age-specific survivorship (l_x) of adults, an early appearance of 50% natural mortality time and top fecundity (m_x), as well as a reduction in population parameters, e.g., r , R_0 , t , and λ . The population could still grow even when adults were continuously starved daily for 20 or 72 hours.

Key words: *Periphyllus koelreuteriae* (Takahashi), starvation, population parameters