



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Effects of Host Experience During Different Stages on Oviposition Preference of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae) 【Research report】

四紋豆象不同蟲期寄主經驗對其產卵偏好之作用【研究報告】

Shiau-Min Dai, Rou-Ling Yang and Shwu-Bin Horng*

戴孝閔、楊若菱、洪淑彬*

*通訊作者E-mail: sbhorng@ntu.edu.tw

Received: 2005/09/27 Accepted: 2006/01/18 Available online: 2006/03/01

Abstract

The seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.) develops to the adult stage inside seeds before adult emergence, thus the larva or adult has an opportunity to obtain information about host traits, and this experience may influence the host preference of the adult. In this study, adults that had emerged from adzuki and mung beans were used to test whether larval or early adult experience effects host preference of the adult. In no-choice tests of host acceptance there was no significant difference in acceptance of adzuki bean, mung bean or black soybean by beetles reared on adzuki bean or mung bean. In free choice tests of host preference, adults exhibited significant preference for adzuki beans over mung beans, adzuki beans over black soybeans, and black soybeans over mung beans. However, host preferences did not differ significantly between adults with different experiences (e.g., reared on adzuki bean or mung bean, or emerged from adzuki and mung bean powder). These results indicate that larval or early adult host experience does not influence adult host preference. In addition, we provide evidence that the host ratio and the size of hosts affect host preference of the adult. When either big mung bean and small adzuki bean or normal sizes of each bean were provided in a free choice test, adults laid more eggs on adzuki bean than mung bean in both treatments, but the number of eggs laid on big mung bean was greater than on normal sized mung bean. These findings show that the host species is a more important factor affecting host preference by the seed beetle than host size.

摘要

四紋豆象為內食性昆蟲，其幼蟲及成蟲羽化時均有機會獲取關於寄主特性的資訊，進而可能影響成蟲之寄主選擇，故為檢驗寄主選擇相關理論的極佳材料。本試驗首次透過檢測羽化自不同寄主之成蟲的產卵表現來探討成蟲前經驗（包括幼蟲期及成蟲早期經驗）對四紋豆象產卵偏好之作用；並探討豆象經歷不同寄主經驗（例如：寄主種類、比例及寄主大小）對其產卵偏好影響之相對重要性。試驗結果顯示來自紅、綠豆之四紋豆象，以不同寄主豆進行非自由選擇產卵偏好試驗時，其對各種寄主之接受度並無顯著差異；但若同時供應不同寄主進行自由選擇產卵偏好試驗時，則四紋豆象顯著偏好紅豆或黑豆。但飼育寄主種類及羽化3環境對四紋豆象對不同寄主之偏好程度並無影響，顯示四紋豆象之成蟲前經驗並不會影響其產卵偏好。而成蟲所經歷之寄主種類、比例與寄主大小均會影響其產卵偏好。隨環境中寄主所佔比例增加，四紋豆象會提高在此寄主豆上產卵的相對比例，但在不同寄主組合處理間偏好性的改變並不一致。另提供大綠豆、小紅豆組合與一般紅、綠豆組合進行自由選擇產卵試驗比較，結果顯示四紋豆象仍舊顯著偏好在紅豆上產卵；但在大綠豆、小紅豆組合處理下，綠豆上的產卵比例顯著高於對照組，顯示寄主大小確實影響產卵偏好，但寄主種類之作用較寄主大小為大。

Key words: host experience, host size, oviposition preference, host proportion

關鍵詞: 寄主經驗、產卵偏好、寄主比例、寄主大小

Full Text:  [PDF \(0.58 MB\)](#)

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

四紋豆象不同蟲期寄主經驗對其產卵偏好之作用

戴孝閔 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

四紋豆象為肉食性昆蟲，其幼蟲及成蟲羽化時均有機會獲取關於寄主特性的資訊，進而可能影響成蟲之寄主選擇，故為檢驗寄主選擇相關理論的極佳材料。本試驗首次透過檢測羽化自不同寄主之成蟲的產卵表現來探討成蟲前經驗（包括幼蟲期及成蟲早期經驗）對四紋豆象產卵偏好之作用；並探討豆象經歷不同寄主經驗（例如：寄主種類、比例及寄主大小）對其產卵偏好影響之相對重要性。試驗結果顯示來自紅、綠豆之四紋豆象，以不同寄主豆進行非自由選擇產卵偏好試驗時，其對各種寄主之接受度並無顯著差異；但若同時供應不同寄主進行自由選擇產卵偏好試驗時，則四紋豆象顯著偏好紅豆或黑豆。但飼育寄主種類及羽化環境對四紋豆象對不同寄主之偏好程度並無影響，顯示四紋豆象之成蟲前經驗並不會影響其產卵偏好。而成蟲所經歷之寄主種類、比例與寄主大小均會影響其產卵偏好。隨環境中寄主所佔比例增加，四紋豆象會提高在此寄主豆上產卵的相對比例，但在不同寄主組合處理間偏好性的改變並不一致。另提供大綠豆、小紅豆組合與一般紅、綠豆組合進行自由選擇產卵試驗比較，結果顯示四紋豆象仍舊顯著偏好在紅豆上產卵；但在大綠豆、小紅豆組合處理下，綠豆上的產卵比例顯著高於對照組，顯示寄主大小確實影響產卵偏好，但寄主種類之作用較寄主大小為大。

關鍵詞：寄主經驗、產卵偏好、寄主比例、寄主大小。

前 言

昆蟲在選擇取食或產卵的寄主植物時，通常會偏好其幼蟲期曾經經驗過的植物種類 (Hopkins, 1917; Schoonhoven *et al.*, 1998)，為了解釋這些在遺傳上並非固定的寄主偏好的現象，有三種理論被提出來，分別為

Hopkins' host-selection principle、neo-Hopkins principle 與 Chemical legacy hypothesis。Hopkins 觀察到取食兩種或兩種以上寄主的物種，會偏好持續取食它已經適應的寄主 (Hopkins, 1917; Barron, 2001)。而後來的人將之解釋為成蟲寄主選擇的偏好會受到幼蟲對食物記憶的影響，也就是幼蟲期所

*論文聯繫人
e-mail: sbhorng@ntu.edu.tw

形成的取食記憶會存在於中樞神經系統，且會經過變態留存到成蟲期，因而影響成蟲取食或產卵的偏好 (Thrope, 1930; Dethier, 1954; Manning, 1967; Phillips, 1977; Corbet, 1985; Szentesi and Jermy, 1990; Rietdorf and Steidle, 2002)，是為 Hopkins' host-selection principle 的中心思想。而對於雙翅目蠅類的研究也證明了幼蟲的記憶的確能夠轉移到成蟲時期，Tully *et al.* (1994) 提供果蠅幼蟲某種氣味後隨即給予電擊，能使果蠅幼蟲學到避開與此一電擊關連的氣味，並且此現象於果蠅羽化後 8 天還能觀察到；Ray (1999) 將家蠅末齡幼蟲飼養在含有不同氣味的木屑，能使成蟲對此氣味產生偏好，而於幼蟲即將化蛹時，將訓練過的幼蟲的神經組織移植到未訓練過的幼蟲，也能使未訓練過的家蠅成蟲產生對氣味偏好的反應；另外對果蠅的研究也顯示即使經過變態，位於蕈狀體與觸角葉之間的嗅覺聯絡神經仍然留存，而這也是大腦中重要的嗅覺學習中心 (Tissot *et al.*, 1997; Tissot and Stocker, 2000)。

幼蟲的經驗會決定成蟲的行為，這點使 Hopkins' host-selection principle 受到很多質疑 (Jaenike, 1983; van Emden *et al.*, 1996; Rojas and Wyatt, 1999)。儘管這個理論受到很大的注意，但是對於幼蟲經驗會影響昆蟲寄主選擇還是很少有令人信服的證據。因為完全變態的昆蟲其神經組織在變態時會重組並且會締造新的連結 (Technau and Heisenberg, 1982; Truman, 1990)，因此不太可能看到記憶的留存。並且也有學者批評早期所做的寄主偏好實驗沒有將羽化的成蟲與幼蟲的環境有效的分開 (Jaenike, 1988)。另外有許多研究指出，成蟲期的經驗會影響昆蟲的偏好行為 (Jaenike, 1988; Vet *et al.*, 1995; Barron and Corbet, 2000)，而這些會影響行

為的成蟲經驗通常有一關鍵期 (critical period)，通常是在成蟲羽化後不久的一小段時間內 (Jaisson, 1980; Hoffmann, 1988; Kester and Barbosa, 1991; Bjorksten and Hoffmann, 1998; Breed *et al.*, 1998)。此即 neo-Hopkins principle (Jaenike, 1983)，他們主張寄主偏好只決定於從蛹羽化後的一小段成蟲前經驗，也就是成蟲羽化時所接觸到的環境才是影響寄主偏好的關鍵 (Smith and Cornell, 1979; Jaenike, 1988; Caubet and Jaisson, 1991; van Emden *et al.*, 1996; Barron and Corbet, 1999; Rojas and Wyatt, 1999)。

第三個理論則是包含範圍較為廣泛的 Chemical legacy hypothesis (Corbet, 1985)，這個理論所提出的解釋不同於前面兩個理論的是，許多存在於昆蟲體內或體表的微小化學物質，會增加昆蟲隨後選擇類似環境來取食或產卵的可能性，這可能發生於任何成長時期，所接觸的化學物質是從前一時期傳遞而來，而能影響中樞神經系統或化學感受器，此理論認為這種被引起的寄主偏好並不需要學習或記憶的參與。

至目前為止，鱗翅目 (Wiklund, 1973; Papaj, 1986; Landolt and Molina, 1996; Cunningham *et al.*, 1998; Rojas and Wyatt, 1999)、雙翅目 (Jaenike, 1983, 1988; Cooley *et al.*, 1986; Hoffmann, 1988; Ray, 1999)、膜翅目 (Caubet and Jaisson, 1991; Kester and Brabosa, 1991; van Emden *et al.*, 1996; Bjorksten and Hoffmann, 1998) 及鞘翅目 (Hopkins, 1917; Phillips, 1977; Rietdorf and Steidle, 2002) 等昆蟲皆有發現此類對於曾經經驗過的寄主產生偏好的現象。

四紋豆象 (*Callosobruchus maculatus*)

是一種為害豆科植物的倉儲害蟲，能危害多種豆科植物，雌蟲產卵於寄主豆上後，其幼蟲自卵孵化至成蟲羽化皆於寄主豆內完成，故自幼蟲至成蟲羽化早期，蟲體與寄主植物的化學物質緊密接觸，產生學習或影響的機會不小，但過去研究從未驗證豆象幼蟲取食或成蟲早期經驗對成蟲產卵偏好的影響。故本試驗首先想透過比較飼育自不同寄主、不同羽化環境（將蛹取出置於不同寄主之粉末中）的四紋豆象對不同寄主進行自由及非自由產卵選擇試驗結果，檢測幼蟲的取食經驗，抑或成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好之效應。

有關四紋豆象成蟲期的學習研究已有許多報告。過去研究指出，四紋豆象對寄主豆的種類、大小及其上之卵數均具有辨識能力 (Mitchell, 1975, 1990)。Hu *et al.* (1995) 的研究發現當提供不同比例之大、小紅豆給四紋豆象產卵時，豆象顯著偏好在在大紅豆上產卵，並且會受到經驗過大、小紅豆所佔比例的影響而改變對大紅豆的偏好程度。如以不同比例之紅豆與綠豆混合提供給四紋豆象產卵，則會發現其產卵於紅豆的比例會隨著提供紅豆比例的增加而增加，顯示提高偏好寄主比例也會顯著影響雌蟲的產卵偏好程度 (Shiau *et al.*, 1994)。而一般認為在紅豆、綠豆組合自由選擇下，四紋豆象顯著偏好紅豆是由於大小差異所致 (Thanthianga and Mitchell, 1990; Hu *et al.*, 1995; Cheng *et al.*, 2003)。但本研究顯示雌蟲在非自由選擇時，對三種供試寄主（紅豆、綠豆或黑豆）之產卵偏好並無顯著差異；在自由選擇時，卻會顯著偏好紅豆和黑豆。因此，值得進一步分析成蟲期的不同寄主經驗對產卵偏好影響的相對重要性。本試驗將透過提供小紅豆（小於一般綠豆大小）與大綠豆之組合供雌蟲進行產卵選擇，以釐清寄主大小及種類對四紋豆象產卵偏好的相對重要

性。另亦想透過調控總寄主豆數量相同，但減少四紋豆象偏好的寄主之數量，增加不偏好的寄主之數量，來評估對其產卵偏好的影響，以進一步探討四紋豆象因應寄主比例而調整的產卵反應。而此試驗結果將有助於未來對四紋豆象雌蟲學習經驗形式及能力的探明。

材料與方法

一、試驗蟲源及飼養方法

受試昆蟲為四紋豆象 4C6-4 品系，其源自於台大倉儲害蟲研究室胡燦博士於市售紅豆中採集而來 (Hu, 1989)，在實驗室內以高雄 6、7 號品系紅豆 (*adzuki bean*) (*Vigna angularis* Wight) 累代飼養多年，超過 100 世代以上，生物特性穩定。寄主豆以真空包裝購入，於使用前置於 -18°C 的冷凍庫裡至少兩週以上，以殺死寄主豆中可能存在的昆蟲或生物，然後再移至室溫下回溫至少兩週以上。飼養四紋豆象時，提供由網目 5.5 mm 的篩網所篩選出直徑 5.5 mm 以上且光滑飽滿之紅豆作為寄主豆。四紋豆象飼養在直徑 9.5 cm，高 5.5 cm 之塑膠盒中，其中加入約 1000 顆紅豆並接入 13 對雌、雄成蟲。飼養環境為 $28 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 、RH 50~70% 之全暗生長箱中。另外將由紅豆飼養的四紋豆象接種到台南 5 號綠豆以相同方式飼養一代。試驗之寄主豆為高雄 6、7 號品系紅豆、台南 5 號品系綠豆 (*mung bean*) (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) 及台南 3 號品系黑豆 (*black soybean*) (*Glycine max*)，並以交配過之四紋豆象雌蟲進行產卵偏好試驗。

二、幼蟲及成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好的影響

(一)幼蟲寄主經驗對四紋豆象產卵偏好的影響

為檢驗四紋豆象成蟲是否會偏好產卵在幼蟲期取食過的寄主 (Hopkins' host selection principle), 分別以紅豆或綠豆飼養四紋豆象, 俟其羽化後取離開寄主豆 12 小時內之豆象成蟲, 將雌蟲、雄蟲分開, 以 5.5 cm 培養皿置入 5~8 隻成蟲方式進行隔離處理, 24 小時後再將 5 對雌、雄蟲置於直徑 9 cm 的培養皿中 4 小時, 令其自由交配後, 取交尾完全之雌蟲進行非自由及自由選擇產卵試驗以檢測產卵偏好。

非自由選擇產卵試驗分為三組, 分別在直徑 9 cm 的培養皿中置入 100 顆紅豆、綠豆或黑豆, 並分別接入一隻羽化自紅豆或綠豆的四紋豆象雌蟲, 給予 24 小時讓其產卵, 之後記錄於各種寄主上的總產卵數。

自由選擇產卵試驗亦分為三組處理, 處理組 A 是在直徑 9 cm 的培養皿中置入 50 顆紅豆與 50 顆綠豆, 處理組 B 置入 50 顆紅豆與 50 顆黑豆, 處理組 C 置入 50 顆黑豆與 50 顆綠豆, 再分別接入一隻羽化自紅豆或綠豆的四紋豆象雌蟲, 給予 24 小時讓其產卵, 之後記錄於各種寄主上的總產卵數。

寄主偏好試驗以產卵數為評估標準。各處理之重覆數均為 20 組以上, 總卵數低於 10 顆則不予記錄。非自由選擇產卵試驗結果部分以變方分析 (two-way ANOVA) 檢測不同幼蟲經驗及產卵寄主對雌蟲寄主接受度之作用 (SAS, 1990)。自由選擇產卵試驗結果部分則以 *t*-test 分別檢測各處理中, 豆象在兩種不同寄主上產卵數之差異。並計算其不同寄主上之產卵比例, 以 *t*-test 檢測不同幼蟲經驗對不同處理中偏好性較高之寄主上產卵比例之作用 (SAS, 1990)。

(二)成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好的影響

為了檢驗四紋豆象於羽化時所接觸到的環境, 是否會影響其成蟲寄主偏好 (neo-

Hopkins principle), 分別以紅豆或綠豆飼養四紋豆象, 自卵孵化後約 25 天, 即相當於由幼蟲期進入蛹期時, 以解剖刀剖開寄主豆將其從豆內取出, 以毛筆清理蟲體上之寄主碎屑及其排泄物後, 放在直徑 9 cm 空培養皿、具紅豆粉末之培養皿或具綠豆粉末之培養皿等環境中待其羽化, 取開始活動之成蟲給其 4 小時自由交配, 隨後將之置於各含 50 顆紅豆與 50 顆綠豆之直徑 9 cm 培養皿中 24 小時進行自由選擇產卵試驗, 以變方分析分別比較以紅、綠豆飼養及不同羽化環境處理效應之顯著性, 以四紋豆象在紅豆上之產卵比例進行成蟲早期經驗的差異性比較 (SAS, 1990)。

三、影響產卵偏好因子檢定

(一)寄主比例對產卵偏好的影響

在相同數量之不同寄主豆自由選擇產卵試驗下, 四紋豆象能表現出明顯的寄主偏好, 顯示四紋豆象能評估寄主品質從而進行產卵選擇。如果增加偏好性低的寄主比例, 雌蟲在此寄主上產卵比例的增加顯著高於寄主比例之增加, 則支持寄主比例會影響其產卵偏好的假說。反之, 即不支持雌蟲遭遇寄主的經驗可影響其產卵偏好的假說。此試驗是利用在總寄主豆數量相同的情況下, 減少四紋豆象偏好的寄主之數量, 增加不偏好的寄主之數量, 評估對其寄主偏好的影響, 以探討四紋豆象能否因應寄主分布情形而調整其產卵選擇。

取以紅豆飼養, 依前述處理所獲得已交配之雌蟲分為三組試驗, 處理組 A 在 9 cm 培養皿中置入 20 顆紅豆與 80 顆綠豆; 處理組 B 置入 20 顆紅豆與 80 顆黑豆; 處理組 C 置入 20 顆黑豆與 80 顆綠豆, 分別接入一隻羽化自紅豆或綠豆的四紋豆象雌蟲, 給予 24 小時產卵, 各處理之重覆數均為 20 組, 記錄其在各

種寄主上之產卵比例，並以 Manly 氏之 α 指標校正供應不同寄主豆之比例 (Manly *et al.*, 1972)，以計算在供應相同數量之寄主豆時，四紋豆象雌蟲對不同寄主豆之偏好指數 (α)，

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \frac{1}{\sum (r_j/n_j)}$$

其中 α_i 代表經 Manly's α 校正後對寄主 i 的偏好指數， r_i (or r_j) 代表接受寄主中 i (或 j) 寄主所佔比例， n_i (or n_j) 代表所有寄主中 i (或 j) 寄主所佔比例。再以 t -test 分別檢測供應不同比例寄主 (即 1:1 及 1:4) 處理間偏好指數之差異 (SAS, 1990)。

(二)寄主大小對產卵偏好的影響

紅豆與綠豆自由選擇產卵試驗的結果，顯示四紋豆象在綠豆上幾乎不產卵，此結果顯示四紋豆象具顯著的寄主偏好性。由於紅、綠豆在外觀上具顯著之大小差異，正常紅豆之平均重量 (168.4 ± 3.91 mg, $n = 100$) 顯著高於正常綠豆 (58.62 ± 1.08 mg, $n = 100$) 之平均重量 ($t = 27.17$, $p < 0.0001$)，為瞭解四紋豆象之寄主偏好是否由於紅、綠豆明顯可見的大小差異所致，因此挑選較小之紅豆 (平均重量為 57.22 ± 0.91 mg, $n = 100$) 與較大之綠豆 (平均重量為 93.15 ± 1.09 mg, $n = 100$) 使紅豆之平均重量低於綠豆之平均重量 ($t = 25.3$, $p < 0.0001$)，進行自由選擇產卵試驗。

偏好試驗以產卵比例為評估標準，挑選小紅豆 50 顆與大綠豆 50 顆，置於直徑 9 cm 的培養皿中，接入以紅豆飼養、12 小時內羽化，依前述處理獲得交配完全之四紋豆象雌蟲進行 24 小時之產卵試驗，重覆數為 22 組。以 t -test 分別檢測豆象在兩種不同寄主上產卵數之差異 (SAS, 1990)。

結 果

一、幼蟲及成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好的影響

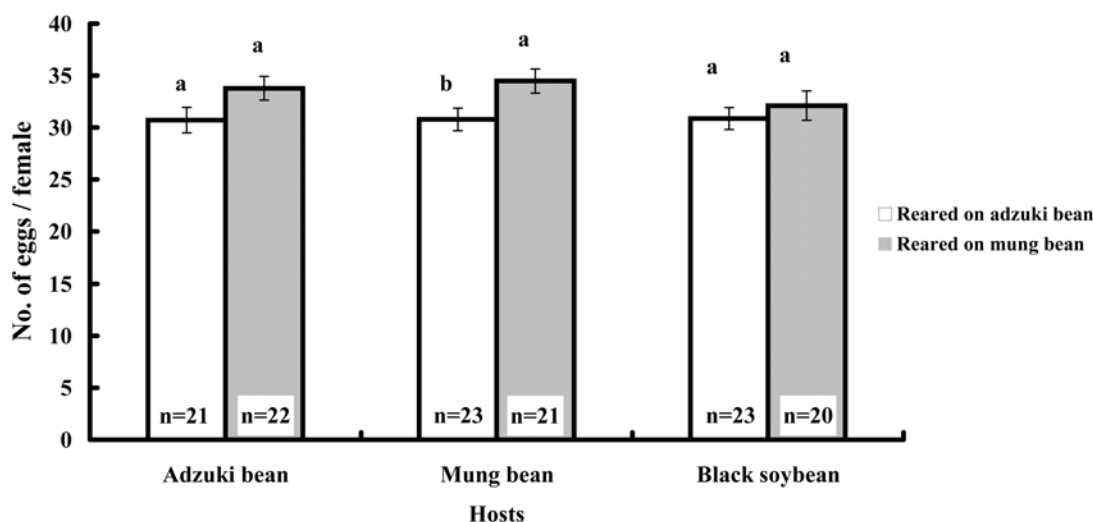
(一)幼蟲寄主經驗對四紋豆象產卵偏好的影響

1. 非自由選擇產卵試驗

羽化自紅豆的四紋豆象在紅豆、綠豆或黑豆三種供試寄主上進行非自由選擇產卵試驗，結果顯示成蟲在三種寄主之產卵數間並無顯著差異 ($F_{2,64} = 0.0$, $p = 0.995$; 圖一)。羽化自綠豆的四紋豆象於三種供試寄主進行非自由選擇產卵試驗，試驗結果顯示成蟲在三種寄主豆之產卵數間也無顯著差異 ($F_{2,60} = 0.95$, $p = 0.394$; 圖一)。因此，不論成蟲羽化自紅豆或綠豆，供應單種寄主豆時，成蟲對供試寄主之產卵接受度相近，即幼蟲寄主經驗不影響四紋豆象的寄主接受度。惟當供給其綠豆產卵時，以綠豆飼養的四紋豆象其產卵數顯著高於以紅豆飼養者 ($F_{1,42} = 5.41$, $p = 0.025$; 圖一); 而供給紅豆或黑豆時，飼養寄主對產卵數沒有顯著影響 (紅豆: $F_{1,41} = 3.33$, $p = 0.08$; 黑豆: $F_{1,41} = 0.5$, $p = 0.48$; 圖一)。

2. 自由選擇試驗

雖然非自由選擇產卵試驗中，四紋豆象在紅豆與綠豆的產卵數相近，但是同時提供紅、綠豆給予自由選擇時，則不論羽化自紅豆或是綠豆，四紋豆象幾乎將所有卵均產在紅豆上 (紅豆: $t = 27.68$, $p < 0.001$; 綠豆: $t = 21.64$, $p < 0.001$; 表一)，顯示四紋豆象明顯地偏好紅豆。同時供給紅、黑豆的自由選擇產卵試驗結果亦同 (紅豆: $t = 13.32$, $p < 0.001$; 綠豆: $t = 9.85$, $p < 0.001$; 表一)。而同時供給黑、綠豆進行自由選擇產卵試驗時，羽化自紅豆及綠豆之四紋豆象均偏好在黑豆上產卵 (紅豆: $t = 5.29$, $p < 0.001$; 綠豆: $t = 2.4$, $p = 0.024$; 表一)。因此，自由選擇產卵試驗顯示四紋豆象對



圖一 以紅豆或綠豆飼養之四紋豆象在紅豆、綠豆與黑豆等三種受試寄主豆上之非自由選擇產卵偏好 (mean ± S.E.)。不同字母代表以最小顯著差異比較來自不同飼養寄主之產卵數有顯著差異。

Fig. 1. No-choice test of host acceptance by the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* reared on adzuki bean, mung bean or black soybean. Error bars represent standard errors. Different letters indicate a significant difference in number of eggs between individuals reared on different hosts by Least Significant Test.

表一 飼養自紅豆及綠豆之四紋豆象在提供紅豆、綠豆及黑豆任兩組合之自由選擇產卵試驗中之產卵偏好

Table 1. Oviposition preference (mean ± S.E.) of *Callosobruchus maculatus* reared on adzuki beans or mung beans in free choice tests using combinations of adzuki beans, mung beans, and black soybeans

Treatments (Host a, Host b)	Rearing Host							
	Adzuki beans				Mung beans			
	No. eggs on		t	p	No. eggs on		t	p ¹⁾
Host a	Host b	Host a			Host b			
A (Adzuki beans, Mung beans)	30.74 ± 1.08	0.32 ± 0.17	27.68	< 0.001	28.97 ± 1.31	0.55 ± 0.17	21.64	< 0.001
B (Adzuki beans, Black soybeans)	26.5 ± 1.34	5.68 ± 0.69	13.32	< 0.001	25.32 ± 1.56	4.86 ± 0.91	9.85	< 0.001
C (Black soybeans, Mung beans)	23.95 ± 1.74	8.68 ± 1.62	5.29	< 0.001	21.12 ± 1.72	13.08 ± 1.81	2.4	0.024

¹⁾ p < 0.05 indicates significant difference based on t-test.

不同寄主具顯著的產卵偏好差異，但不同蟲源對產卵偏好並無顯著影響 ($t = 1.64$, $p = 0.106$ 、 $t = 0.96$, $p = 0.342$ 、 $t = 1.66$, $p = 0.103$; 表二)，即幼蟲寄主經驗並不影響四紋豆象的寄主偏好性。

(二)成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好的影響
將飼養於紅豆的四紋豆象於蛹期取出

後，分別置於空培養皿，紅豆粉或綠豆粉中待其羽化再進行寄主偏好的測試，結果發現四紋豆象均顯著偏好於紅豆上產卵，且羽化環境處理效應不顯著 ($F_{2,6} = 2.08$, $p = 0.206$; 表三)。以綠豆飼養之四紋豆象亦同樣顯著偏好於紅豆上產卵，羽化環境處理效應不顯著 ($F_{2,9} = 0.01$, $p = 0.987$; 表三)。因此，不論是以紅豆

表二 飼養自紅豆或綠豆之四紋豆象在提供紅豆、綠豆及黑豆任兩組合之自由選擇產卵試驗中之產卵偏好差異
 Table 2. Oviposition preference (%) of *Callosobruchus maculatus* reared on adzuki beans or mung beans in free choice tests with combinations of adzuki beans, mung beans and black soybeans

Treatments (Host a, Host b)	Rearing host		<i>t</i>	<i>p</i> ¹⁾
	Adzuki beans	Mung beans		
	Proportion of eggs on Host b	Proportion of eggs on Host b		
A (Adzuki beans, Mung beans)	0.99 ± 0.52	1.77 ± 0.54	1.64	0.106
B (Adzuki beans, Black soybeans)	17.53 ± 1.97	15.91 ± 2.86	0.96	0.342
C (Black soybeans, Mung beans)	26.11 ± 4.06	37.38 ± 4.73	1.66	0.103

¹⁾ $p > 0.05$ indicates that proportions of eggs on host b for the beetles that reared on adzuki and mung bean are not significantly different by *t*-test. Data were transformed to $\text{Sin}^{-1}(\sqrt{x})$ values prior to analysis.

表三 成蟲早期經驗對飼養自不同寄主四紋豆象產卵偏好的影響
 Table 3. Early adult experience on oviposition preference measured by proportion of eggs on adzuki beans by the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*, reared on adzuki beans or mung beans

Treatments	Rearing host	
	Adzuki beans (mean ± S.E.)	Mung beans (mean ± S.E.)
Control	100 ± 0	99.04 ± 0.96
Adzuki bean powder	98.37 ± 0.82	99.11 ± 0.89
Mung bean powder	97.02 ± 1.50	98.65 ± 1.35
<i>p</i> ¹⁾	0.206	0.987

¹⁾ $p > 0.05$ indicates that proportions of eggs laid on adzuki bean by females with different early adult experiences are not significantly different by ANOVA. Data were transformed to $\text{Sin}^{-1}(\sqrt{x})$ values prior to analysis.

或是綠豆飼養的四紋豆象，其於羽化時所接觸到的味道均不會影響其產卵偏好。由以上試驗結果，發現四紋豆象成蟲並不會對其幼期曾取食過或成蟲早期接觸過的寄主植物產生偏好。

二、影響產卵偏好的因子

(一) 寄主比例對產卵偏好之影響

四紋豆象於紅、綠豆寄主比例 1:4 之自由選擇產卵試驗中，顯著偏好於紅豆寄主上產卵 ($t = 10.68, p < 0.0001$; 表四)，與紅、綠豆寄主比例 1:1 之自由選擇產卵試驗結果比較，四紋豆象對綠豆之偏好指數會隨綠豆增加而顯著增加 ($t = 3.9, p < 0.001$; 表四)。與

紅、黑豆寄主比例 1:1 之自由選擇產卵試驗結果比較，四紋豆象於紅、黑豆寄主比例 1:4 之自由選擇產卵試驗中，對黑豆的偏好指數也有顯著增加 ($t = 2.88, p = 0.006$; 表四)。但是在黑、綠豆寄主比例 1:4 之自由選擇產卵試驗中，對綠豆的偏好指數卻沒有增加的情形 ($t = 0.39, p = 0.7$; 表四)。因此，環境中的寄主分布比例增加時會增加四紋豆象在此寄主豆上的產卵比例，但以偏好指數為指標加以比較時，顯示偏好性的改變並不是一致的現象。

(二) 寄主大小對產卵偏好之影響

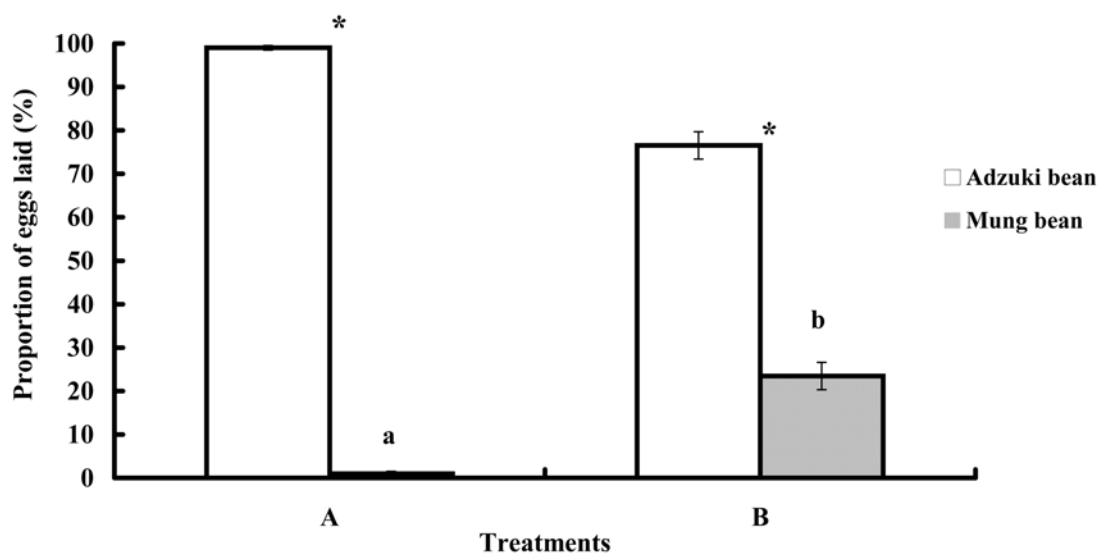
當四紋豆象遭遇小紅豆與大綠豆，和正常紅、綠豆之自由選擇產卵試驗結果比較，發現四紋豆象對綠豆之產卵偏好會顯著提高 (t

表四 寄主比例對四紋豆象產卵偏好的影響

Table 4. Effect of different ratios of adzuki beans, mung beans or black soybeans on oviposition preference of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*

Treatments (Host a, Host b)	Host ratio (host a : host b)		<i>t</i>	<i>p</i> ¹⁾
	1 : 1	1 : 4		
	Preference index of Host b	Preference index of Host b		
A (Adzuki beans, Mung beans)	0.01 ± 0.01	0.05 ± 0.01	3.9	< 0.001
B (Adzuki beans, Black soybeans)	0.18 ± 0.02	0.28 ± 0.04	2.88	0.006
C (Black soybeans, Mung beans)	0.26 ± 0.04	0.24 ± 0.04	0.39	0.7

¹⁾ *p* < 0.05 indicates significant difference based on *t*-test.



圖二 寄主大小對四紋豆象產卵偏好之作用 (mean ± S.E.)。 (A) 在正常紅豆與正常綠豆上之產卵百分比 (n = 31) ; (B) 在小紅豆與大綠豆上之產卵百分比 (n = 22) 。星號代表於兩寄主豆上之產卵比例有顯著差異。不同字母代表以最小顯著差異比較各處理組於綠豆之產卵比例有顯著差異。

Fig. 2. The effect of host size on proportion of eggs laid by the seed beetle, *C. maculatus*. (A) host preference on normal size of adzuki bean and mung bean; (B) host preference on small adzuki bean and big mung bean. Error bars represent standard errors. Asterisks above the bars indicate significant differences between the proportions of eggs laid on adzuki and mung beans. Different letters indicate a significant difference between the proportions of eggs laid on mung beans in two treatments.

=10.9, *p* < 0.001; 圖二), 顯示寄主大小的確會影響四紋豆象之產卵偏好。但是在小紅豆與大綠豆之自由選擇產卵試驗結果, 對紅豆之偏

好仍顯著高於綠豆 (*t* = 8.48, *p* < 0.0001), 證明寄主種類仍是影響產卵偏好較重要的因子。

討 論

本試驗首度探討四紋豆象成蟲前經驗（包括幼蟲期及成蟲早期經驗）對四紋豆象產卵偏好之作用；也首度發現其對綠豆與黑豆的產卵偏好在自由選擇試驗中會有明顯降低的現象，因此進一步比較經歷不同寄主經驗（例如：寄主種類、比例及寄主大小）對改變四紋豆象產卵偏好之相對重要性。

一、幼蟲及成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好的影響

雖然有許多研究發現，幼蟲經驗會影響成蟲之產卵偏好（Hopkins, 1917; Thrope, 1930; Dethier, 1954; Manning, 1967; Phillips, 1977; Corbet, 1985; Szentesi and Jermy, 1990; Rietdorf and Steidle, 2002）。即當選擇取食或產卵的植物時，昆蟲通常會偏好於幼期時曾經取食過的植物種類（Schoonhoven *et al.*, 1998）。但由非自由選擇與自由選擇試驗之結果，並不支持這個理論（圖一、表一）。在供應單種寄主之非自由選擇限制環境下，四紋豆象對單獨存在之寄主豆在接受度上並無差異（圖一），推測只要環境中存在可利用之寄主，四紋豆象就可在此寄主上產卵；亦有可能是為了解除載卵壓力，使得四紋豆象不得不接受此寄主。但當四紋豆象同時遭遇不同寄主豆時，四紋豆象會表現對不同寄主的偏好（表一），顯示其能同時對不同寄主豆進行品質評估。而不論是以紅豆或綠豆飼養之四紋豆象，在同時遭遇不同寄主豆時，對紅豆與黑豆的偏好皆顯著高於綠豆（表一），顯示幼蟲取食經驗對四紋豆象成蟲之產卵偏好並無顯著影響。

另有些研究認為，昆蟲從蛹羽化至成蟲的這小一段稱為成蟲早期經驗的時間內所接觸

到的環境，才是影響成蟲寄主選擇的決定因子（Smith and Cornell, 1979; Jaisson, 1980; Jaenike, 1983, 1988; Hoffmann, 1988; Caubet and Jaisson, 1991; Kester and Barbosa, 1991; van Emden *et al.*, 1996; Bjorksten and Hoffmann, 1998; Breed *et al.*, 1998; Barron and Corbet, 1999; Rojas and Wyatt, 1999）。但由成蟲早期經驗對四紋豆象產卵偏好之試驗顯示，不論來自紅豆或綠豆，三種蛹期處理之效應均不顯著（表三）。因此，儘管有這麼多研究支持幼蟲經驗或成蟲前經驗會影響成蟲寄主選擇的偏好，綜合本試驗結果發現，不論是幼蟲經驗影響成蟲偏好的 Hopkins' host-selection principle；或是由成蟲羽化時所獲得的經驗而改變寄主偏好的 neo-Hopkins principle，於四紋豆象均沒有發現這種現象。

另一方面，以綠豆飼養的四紋豆象在三種供試寄主豆上之產卵數皆高於以紅豆飼養的四紋豆象之產卵數（圖一），而四紋豆象在綠豆上之生長、發育及族群生長率均較紅豆上為佳（Lin, 2004），且紅豆與綠豆為同屬，親緣關係相當接近（Hu *et al.*, 2000），對四紋豆象來說綠豆也是一個非常適合的寄主，但是在自由選擇產卵試驗下，四紋豆象對紅豆的偏好顯著高於綠豆（表一），此結果與 Chiu and Messina (1994) 及 Cheng *et al.* (2003) 之結果相似。若從生長、發育方面來看，選擇綠豆產卵對其子代適存值更為有利，四紋豆象不應如此顯著偏好於紅豆上產卵，但考慮紅豆與綠豆之間大小的差異，則四紋豆象選擇於紅豆上產卵即可能為有利的行為。已有報導指出，四紋豆象能夠辨別寄主的大小並偏好於較大寄主產卵（Mitchell, 1990; Hu *et al.*, 1995; Yang and Horng, 2002; Cheng *et al.*, 2003; Cope and Fox, 2003）。而 Yang and Horng

(2002) 認為，能分辨寄主大小而將卵產於較大寄主上的行為在適應上具有重大的意義。在自然環境中，豆象不容易遭遇到完全乾淨的寄主 (Fox and Mousseau, 1995)，其遭遇到的寄主大多已被利用過或是已有其他幼蟲寄生其中，而隨著寄主豆內幼蟲密度增加，幼蟲的存活率會隨之降低 (Mitchell, 1990; Mitchell and Thanthianga, 1990)。在有幼蟲競爭的情況下，較大的寄主所能提供的資源相對較多，因而幼蟲於大寄主的存活率較高 (Mitchell, 1975; Visser, 1994; Hu *et al.*, 1995; Hoffmeister *et al.*, 1999)。因此，雖然四紋豆象在綠豆上之生長、發育及族群生長率均優於紅豆，但兩者皆為適合四紋豆象的寄主，而為了降低幼蟲競爭壓力，提升其子代存活率，偏好將卵產在較大的紅豆是較有利的選擇。

Cheng *et al.* (2003) 認為四紋豆象雌蟲對於不同寄主之偏好性與其子代存活率之間，具有顯著的相關性。四紋豆象於黑豆上之存活率低且發育期長 (大於 60 天)，羽化之成蟲非常瘦小 (雌成蟲約低於 300 mg)，而所產之卵亦顯著小於正常大小 (未發表資料)，將羽化自黑豆之四紋豆象與羽化自紅豆、綠豆之四紋豆象比較其發育期、卵大小 (Lin, 2004)，以及羽化成蟲重 (羽化自紅豆，雄蟲 507.23 ± 13.69 mg，雌蟲 786.69 ± 14.20 mg；羽化自綠豆，雄蟲 477.76 ± 7.32 mg，雌蟲 766.88 ± 10.23 mg)，發現四紋豆象於黑豆上之表現均不如取食紅豆或綠豆之四紋豆象，因此可知黑豆之重量雖然大於紅豆與綠豆，但並非適合四紋豆象之寄主。於紅、黑豆自由選擇產卵試驗，四紋豆象顯著偏好紅豆之現象看來 (表一)，四紋豆象之寄主偏好似乎與其子代存活率相關；但於黑、綠豆自由選擇產卵試驗，四紋豆象卻顯著偏好於較不適合之黑豆上產卵。此

外，本研究亦發現在非自由選擇與自由選擇產卵試驗中，四紋豆象在三種寄主豆上之產卵模式亦有所差異，顯示非自由選擇下之寄主接受度與自由選擇下之寄主偏好，其作用機制可能不同，值得更進一步探討。

二、影響產卵偏好的因子：寄主比例、大小對產卵偏好之影響

以不同比例之紅、綠豆混合提供四紋豆象產卵，發現豆象產卵於紅豆的比例，隨提供紅豆比例增加而增加 (Shiau *et al.*, 1994)。當提高原本較不偏好寄主豆的比例後，四紋豆象在紅豆上之產卵數仍顯著高於綠豆；但反觀紅、黑豆與黑、綠豆組合之自由選擇卻有不同的結果 (表四)，當提高原本較不偏好的黑豆之比例後，四紋豆象在黑豆上之總產卵數即顯著高於紅豆，而在黑、綠豆處理組則可發現兩者上之產卵數無顯著差異。以 Manley's α 指數校正供應寄主比例後，比較在供應相同數量寄主時，四紋豆象對寄主豆之相對偏好指數，結果發現較不偏好的寄主比例提高後，四紋豆象對其偏好性也會隨之增加 (表四)，此偏好性增加之現象相信對四紋豆象是有利的。由於寄主比例增加，四紋豆象遭遇此類寄主之機率上升，表示此類寄主於環境中是較豐富之資源，而較偏好的寄主所提供的資源較少，因此將卵分配於較豐富之寄主，可避免將卵集中產於資源量少的寄主而提高幼蟲競爭。但提高寄主比例只能提高偏好程度，由表中可發現四紋豆象於綠豆或黑豆比例較高的情況下仍顯著偏好紅豆；且因提高寄主比例而增加其偏好程度之現象並不一致，在黑、綠豆自由選擇，當綠豆比例提高後，四紋豆象對綠豆之偏好並未隨之增加 (表四)。

提供紅、綠豆予四紋豆象進行自由選擇產卵試驗時，四紋豆象在紅豆上之產卵數顯著高

於綠豆，顯示其對於紅豆有明顯之產卵偏好(表一)。四紋豆象在寄主辨識過程中，能夠精確地辨別寄主豆之間的大小差異 (Avidov *et al.*, 1965)，而進行產卵試驗時，四紋豆象先產卵之寄主豆的平均重量大於尚未產卵之寄主豆，並且在大、小紅豆的選擇上偏好於大紅豆上產卵 (Mitchell, 1975; Hu *et al.*, 1994; Yang and Horng, 2002; Cope and Fox, 2003)，顯示寄主大小對四紋豆象之產卵偏好具有一定的影響。由於紅豆與綠豆在外觀上具有顯著之大小差異，且紅豆之平均重量顯著大於綠豆，因此認為四紋豆象對紅豆具顯著之產卵偏好可能是由於紅豆與綠豆重量差異所致 (Shiau *et al.*, 1994; Cheng *et al.*, 2003)。但由小紅豆、大綠豆組合之自由選擇試驗結果顯示，四紋豆象只有 23.5% 的卵產於大綠豆上，其大多數的卵仍產在小紅豆上 (圖二)，顯示寄主大小差異並非四紋豆象對紅豆偏好的主因，影響產卵偏好較大的因子推測是寄主豆本身的特性，例如寄主所散發出來的氣味。Thanthianga and Mitchell (1990) 也發現四紋豆象在進行產卵決策時，會先依寄主之種類選擇，再選擇寄主豆之大小。再將此試驗結果與正常紅、綠豆之自由選擇產卵試驗作一比較，發現在這兩個試驗中，四紋豆象於綠豆寄主上之產卵比例有顯著差異，在正常紅、綠豆配對中，四紋豆象只有 1% 的卵產於綠豆寄主，而小紅豆、大綠豆配對中卻有 23.5% 的卵產於綠豆寄主上 (圖二)，顯示四紋豆象對大綠豆的產卵偏好雖然沒有高於小紅豆，卻已顯著增加其對綠豆的產卵偏好。由此結果可知，寄主大小雖然會影響產卵偏好，但其並非為影響產卵偏好改變之主要因子；在影響產卵偏好的因子中，不同寄主上所存在的化學物質可能才是影響的關鍵，而推測在紅豆寄主上可能有改變產卵偏好之物質，以致於四紋豆象在小紅

豆之產卵比例仍顯著高於大綠豆。雖然紅豆種皮具有產卵刺激物質已有報導 (Gokhale *et al.*, 1990)，但影響產卵偏好的物質是豆象學習的標的，兩者是否相同則仍有待進一步的釐清。

誌 謝

本研究蒙國科會 NSC 93-2313-B-002-003 經費補助，謹致謝忱。

引用文獻

- Avidov, Z., M. J. Berlinger, and S. W. Appelbaum. 1965. Physiological aspects of host specificity in the Bruchidae: III. Effect of curvature and surface area on oviposition of *Callosobruchus chinensis* L. *Anim. Behav.* 13: 178-180.
- Barron, A. B. 2001. The life and death of Hopkins' host-selection principle. *J. Insect Behav.* 14: 725-737.
- Barron, A. B., and S. A. Corbet. 1999. Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited. *Anim. Behav.* 58: 621-628.
- Barron, A. B., and S. A. Corbet. 2000. Behavioural induction in *Drosophila*: timing and specificity. *Entomol. Exp. Appl.* 94: 159-171.
- Bjorksten, T. A., and A. A. Hoffmann. 1998. Plant cues influence searching behaviour and parasitism in the egg parasitoid *Trichogramma* nr. *brassicae*. *Ecol. Entomol.* 23: 355-362.
- Breed, M. D., E. A. Leger, A. N. Pearce,

- and **Y. J. Wang**. 1998. Comb wax effects on the ontogeny of honey bee nestmate recognition. *Anim. Behav.* 55: 13-20.
- Caubet, Y., and P. Jaisson**. 1991. A post-eclosion early learning involved in host recognition by *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae). *Anim. Behav.* 42: 977-980.
- Cheng, I. C., R. L. Yang, and S. B. Horng**. 2003. Interaction between host preference and offspring survivorship of *Callosobruchus maculatus* (Fab.). *Formosan Entomol.* 23: 291-303. (in Chinese)
- Chiu, Y. J., and F. J. Messina**. 1994. Effect of experience on host preference in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): variability among populations. *J. Insect Behav.* 7: 503-515.
- Cooley, S. S., R. J. Prokopy, P. T. McDonald, and T. T. Y. Wong**. 1986. Learning in oviposition site selection by *Ceratitis capitata* flies. *Entomol. Exp. Appl.* 40: 47-51.
- Cope, J. M., and C. W. Fox**. 2003. Oviposition decisions in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): effects of seed size on superparasitism. *J. Stored Prod. Res.* 39: 355-365.
- Corbet, S. A.** 1985. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol.* 10: 143-153.
- Cunningham, J. P., M. F. A. Jallow, D. J. Wright, and M. P. Zalucki**. 1998. Learning in host selection in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Anim. Behav.* 55: 227-234.
- Dethier, V. G.** 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* 8: 33-54.
- van Emden, H. F., B. Sponagl, E. Wagner, T. Baker, S. Ganguly, and S. Douloupaka**. 1996. Hopkins' 'host selection principle', another nail in its coffin. *Physiol. Entomol.* 21: 325-328.
- 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.
- Gokhale, V. G., H. Honda, and I. Yamamoto**. 1990. Role of physical and chemical stimuli of legume host seeds in comparative ovipositional behaviour of *Callosobruchus maculatus* (Fab.) and *C. chinensis* (Linn.) (Coleoptera: Bruchidae). pp. 45-51. *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.
- Hoffmann, A. A.** 1988. Early adult experience in *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 34: 197-204.
- 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.
- Hopkins, A. D.** 1917. A discussion of H.G. Hewitt's paper on 'Insect Behaviour'. *J. Econ. Entomol.* 10: 92-93.
- Hu, J. M., M. Lavin, M. F. Wojciechowski, and M. J. Sanderson.** 2000. Phylogenetic systematic of the tribe Millettieae (Leguminosae) based on chloroplast trnK/matK sequences and its implications for evolutionary patterns in Papilionoideae. *Am. J. Bot.* 87: 418-430.
- 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*. *Chinese J. Entomol.* 15: 321-332. (in Chinese)
- Jaenike, J.** 1983. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58: 320-325.
- Jaenike, J.** 1988. Effects of early adult experience on host selection in insects: some experimental and theoretical results. *J. Insect Behav.* 1: 3-15.
- Jaisson, P.** 1980. Environmental preference induced experimentally in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Nature* 286: 388-389.
- Kester, K. M., and P. Barbosa.** 1991. Postemergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.* 4: 727-742.
- Landolt, P. J., and O. Molina.** 1996. Host-finding by cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae): learning of host odor upon contact with host foliage. *J. Insect Behav.* 9: 899-908.
- Lin, J. Y.** 2004. Oviposition behavior and its impact on interspecific competition in *Callosobruchus chinensis* (L.) and *C. maculatus* (F.). Ph. D. dissertation. National Taiwan University, 145 pp. (in Chinese)
- Manly, B. F. J., P. Miller, and L. M. Cool.** 1972. Analysis of a selective predation experiment. *Am. Nat.* 106: 719-736.
- Manning, A.** 1967. Pre-imaginal conditioning in *Drosophila*. *Nature* 216: 338-340.
- Mitchell, R.** 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*. *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.
- Mitchell, R., and C. Thanthianga.** 1990. Are the oviposition traits of the South India strain of *Callosobruchus maculatus* maintained by natural

- selection? *Entomol. Exp. Appl.* 57: 143-150.
- Papaj, D. R.** 1986. Interpopulation differences in host preference and the evolution of learning in the butterfly, *Battus philenor*. *Evolution* 40: 518-530.
- Phillips, W. M.** 1977. Modification of feeding 'preference' in the flea beetle *Haltica lythri* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomol. Exp. Appl.* 21: 71-80.
- Ray, S.** 1999. Survival of olfactory memory through metamorphosis in the fly *Musca domestica*. *Neurosci. Lett.* 259: 37-40.
- Rietdorf, K., and J. L. M. Steidle.** 2002. Was Hopkins right? Influence of larval and early adult experience on the olfactory response in the granary weevil *Sitophilus granaries* (Coleoptera, Curculionidae). *Physiol. Entomol.* 27: 223-227.
- Rojas, J. C., and T. D. Wyatt.** 1999. The role of pre- and post-imaginal experience in the host-finding and oviposition behaviour of the cabbage moth. *Physiol. Entomol.* 24: 83-89.
- SAS Institute.** 1990. SAS/STAT User's Guide. Version 6, 4th edition. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Schoonhoven, L. M., T. Jermy, and J. J. van Loon.** 1998. Insect-plant biology: from physiology to evolution. pp. 195-225. *In*: L. M. Schoonhoven, T. Jermy, and J. J. van Loon, eds. Host-plant Selection: Why Insect Do Not Behave Normally. Chapman and Hall, London.
- Shiau, Y. S., L. Y. L. Lai, and S. B. Horng.** 1994. Effects of oviposition behavior on host preference of *Callosobruchus maculatus*. *Chinese J. Entomol.* 14: 245-253. (in Chinese)
- Smith, M. A., and Cornell, H. V.** 1979. Hopkins host-selection in *Nasonia vitripennis* and its implications for sympatric speciation. *Anim. Behav.* 27: 365-370.
- Szentesi, A., and T. Jermy.** 1990. The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. pp. 39-74. *In*: E. A. Bernays, ed. Insect-Plant Interactions, Vol. II. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Technau, G., and M. Heisenberg.** 1982. Neural reorganisation during metamorphosis of the corpora pendunculata in *Drosophila melanogaster*. *Nature* 295: 405-407.
- Thanthianga, C., and R. Mitchell.** 1990. The fecundity and oviposition behavior of south Indian strain *Callosobruchus maculatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 57: 133-142.
- Thrope, W. H.** 1930. Biological races in insects and allied groups. *Biol. Rev.* 5: 177-212.
- Tissot, M., N. Gendre, A. Hawken, K. F. Störtkuhl, and R. F. Stoker.** 1997. Larval chemosensory projections and invasion of adult afferents in the antennal lobe of *Drosophila*. *J.*

- Neurobiol. 32: 281-297.
- Tissot, M., and R. F. Stocker.** 2000. Metamorphosis in *Drosophila* and other insects: the fate of neurons throughout the stages. *Progr. Neurobiol.* 62: 89-111.
- Truman, J. W.** 1990. Metamorphosis of the CNS of *Drosophila*. *J. Neurobiol.* 21: 1072-1084.
- Tully, T., V. Cambiazo, and L. Kruse.** 1994. Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drosophila*. *J. Neurosci.* 14: 68-74.
- Vet, L. E. M., W. J. Lewis, and R. T. Cardé.** 1995. Parasitoid foraging and learning. pp. 65-101. *In*: R. T. Cardé, ed. *Chemical Ecology of Insects 2*. Chapman and Hall, New York.
- 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.
- Wiklund, C.** 1973. Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Entomol. Exp. Appl.* 16: 232-242.
- Yang, R. L., and S. B. Horng.** 2002. Host size discrimination and oviposition behavior of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Formosan Entomol.* 22: 343-357. (in Chinese)

收件日期：2005年9月27日

接受日期：2006年1月18日

Effects of Host Experience During Different Stages on Oviposition Preference of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera: Bruchidae)

Shiau-Min Dai, Rou-Ling Yang and Shwu-Bin Horng*

Institute of Entomology, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 10617, Taiwan

ABSTRACT

The seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.) develops to the adult stage inside seeds before adult emergence, thus the larva or adult has an opportunity to obtain information about host traits, and this experience may influence the host preference of the adult. In this study, adults that had emerged from adzuki and mung beans were used to test whether larval or early adult experience effects host preference of the adult. In no-choice tests of host acceptance there was no significant difference in acceptance of adzuki bean, mung bean or black soybean by beetles reared on adzuki bean or mung bean. In free choice tests of host preference, adults exhibited significant preference for adzuki beans over mung beans, adzuki beans over black soybeans, and black soybeans over mung beans. However, host preferences did not differ significantly between adults with different experiences (e.g., reared on adzuki bean or mung bean, or emerged from adzuki and mung bean powder). These results indicate that larval or early adult host experience does not influence adult host preference. In addition, we provide evidence that the host ratio and the size of hosts affect host preference of the adult. When either big mung bean and small adzuki bean or normal sizes of each bean were provided in a free choice test, adults laid more eggs on adzuki bean than mung bean in both treatments, but the number of eggs laid on big mung bean was greater than on normal sized mung bean. These findings show that the host species is a more important factor affecting host preference by the seed beetle than host size.

Key words: host experience, host size, oviposition preference, host proportion