

行政院國家科學委員會專題研究計畫結果報告

綠豆象(*Callosobruchus chinensis*)產卵及交尾行為的適應

Adaptation of oviposition and mating behavior of *Callosobruchus chinensis*

計畫編號：NSC 88-2313-B-002-044

NSC 89-2313-B-002-013

NSC 90-2313-B-002-005

執行期限：87 年 8 月 1 日至 90 年 7 月 31 日

主持人：洪淑彬 臺大昆蟲系

一、中文摘要

綠豆象是重要的倉貯害蟲，由於生存環境穩定、寄主資源豐富，往往導致其族群的大發生。加上其幼蟲為內食性，寄主豆內資源有限，常有幼蟲競爭現象發生，因此容易選汰出具有下述適應特性的雌蟲。一般雌蟲具有辨識寄主品質（如：種類、大小或豆上卵數）的能力，而偏好在品質較佳的寄主上產卵；當棲所中寄主品質較差時，雌蟲往往減少產卵，降低生殖花費，以尋找較佳的棲所；此外，成蟲同時發生時，雄蟲常因求偶干擾雌蟲產卵選擇，而雌蟲可因應寄主的品質和雄蟲的多寡而有不同的再交尾機率。本研究目的即在探討這些適應性行為的共通現象及其機制。

本研究以改變雄蟲密度來探討雌蟲在不同干擾程度下的適應行為，如：在寄主豆上的檢查時間、產卵時間、產卵量、及產卵分佈的改變，並探明其適應意義。結果發現，隨雄蟲密度的增加，雌蟲花費在產卵上的時間顯著減短，產卵量降低，但同時亦伴隨著產卵擁擠度(m^* , mean crowding)降低的現象。因此產卵過程中雌蟲必然在產卵計策(oviposition tactics)上作了調整；亦即，雌蟲有可能採行混合型產卵法則(mixture of absolute and relative rule)，以達到較佳之適應。

藉著由行為觀察所得的產卵決定、產卵行為的序列資料及寄主大小特性等資料，經

統計分析可建立產卵行為法則，可以瞭解豆象依循何種法則進行寄主選擇而呈現由大至小依序接受寄主豆產卵的行為。試驗中以 4 種不同大小之紅豆供豆象產卵，發現較大的寄主豆被接受產卵的比例較高；以重量分析，結果相似。當以重量加權來預測不同大小寄主豆的產卵數時，發現觀測值與期望值間沒有顯著差異，因此寄主豆重量確是影響產卵之重要因子。分析 1 至 3 天的產卵分布發現，較重的寄主先被豆象利用，當大部份乾淨寄主被產卵後，較重的 1 卵豆才被接受產卵。顯示產卵過程豆象可能比較寄主豆品質，或因應環境品質進行產卵接受機率之調整。

ABSTRACT

Adzuki bean weevil (*Callosobruchus chinensis* (L.)) is an important stored product pest. The ecological condition of the stored products provides the pest a great opportunity for population outbreak. It tends to lead severe larval competition in a bean and oviposition competition among beans by females. Females with adaptive behavior are always selected when resource are limited. Bruchid females thus developed the ability to discriminate the quality of hosts (e.g., host species, sizes, or the number of eggs on the bean), and prefer to lay eggs on hosts of higher quality. Besides, females will decrease their fecundity to reduce cost of reproduction in a patch with hosts of lower quality.

Meanwhile, when males and females emerge at the same time, the solicitation of males always causes harassment on females' oviposition decision. The remating frequency of the female may change to adapt to both the quality of hosts and the number of males. This study will focus on exploring the generalization and underlying mechanism of those adaptive behaviors. By manipulation of male density, the adaptations of oviposition behavior of the females can be evaluated from calculation the egg dispersion index (m^* , mean crowding), total eggs laid, visitation time and frequency to the host bean, and oviposition time, etc. It shows that, the oviposition time decreases as the male density increases. But the mean crowding decreases as the male density increases. Therefore, there might be some adaptations in the changes of different oviposition tactics; such as shifting between two or more oviposition rules or using mixture rule. These ideas will be explored in the proceeding research.

Data from recording the behavioral sequences of this insect can be analyzed to formulate the oviposition rule. Based on the oviposition rule, we can explain why the female may choose largest bean available for oviposition. In the next experiment, each female was provided with 64 adzuki beans of 4 different sizes. Numbers of eggs laid on seeds of different sizes (or weights) were recorded each day for three days. It shows that the proportion of 1-egg seeds increased with increasing size of hosts. Similar result was obtained from analyzing the proportion of 1-egg seeds by host weight. Further, numbers of eggs laid by the female on different size hosts were predicted by weighting the seeds weight. The result shows that there is no significant difference between observation and the prediction by χ^2 -test. Based on the mean weight of the seed with various eggs on first to third days, it is found that heavier seeds were accepted to lay eggs first, while until most of the clean seeds were laid one egg, heavier 1-egg seeds were accepted. Therefore, the female may compare the quality of sequential encountered seeds or adjusted acceptance probability according to

environmental change in her egg-laying process.

二、緣由與目的

綠豆象 (*Callosobruchus chinensis* (L.), adzuki bean weevil) 屬豆象科 (Bruchidae), 主要為害豆科種子, 活動範圍包括倉庫和田間, 是世界性的重要經濟害蟲 (Umeya, 1981; Hariri, 1981), 因其具有繁殖力強、世代短、又易於飼養等特性 (Fox and Tatar, 1994), 故為研究動物行為及選汰理論的良好材料。探討動物行為的功能與機制是行為生態學的兩大課題, 功能性研究主要在探討動物行為的適應意義, 例如: 豆象雌蟲偏好在乾淨寄主上產卵的行為, 可避免幼蟲的競爭, 而增加子代的適存值。機制性研究則探討動物如何藉由本身及環境的條件來達到適應性的行為, 例如: 豆象雌蟲可藉著對產卵標記費洛蒙的忌避, 以選擇乾淨的寄主產卵, 而減少幼蟲的競爭。因此, 行為的功能性與機制性研究是互補的, 使我們得以對動物的行為有較深入的瞭解。

豆象雄蟲一生以交尾為主要活動, 而雌蟲除交尾、休息外, 大部分的時間則進行檢查寄主及產卵。卵在豆上經 2~3 天孵化後鑽入豆中取食, 直至羽化時才咬破豆種皮離開寄主。因此雌蟲的產卵行為對其子代的適存值 (fitness) 具有決定性的作用。也因此, 雌蟲在產卵前對寄主豆的檢查行為, 被視為提高子代適存值的適應行為。林 (1993) 探討四紋豆象產卵行為對子代競爭之影響, 即證實雌蟲的產卵選擇的確提高了子代的適存值。Mitchell (1990) 綜評指出四紋豆象雌蟲對與寄主豆品質相關的各種特性如: 寄主種類、大小、數量及豆上卵數等幾乎均有反應。

以資源選擇的行為為例, 食物、寄主或配偶的品質往往具有變異。動物如何辨別資源品質的優劣, 再依循何種法則進行選擇, 以提高其適存值, 是近年來極受重視的研究領域 (Wiegmann *et al.* 1996; Gibson & Langen, 1996)。豆象雌蟲一般偏好選擇較大的寄主產卵 (Hu, *et al.* 1994; Mitchell, 1975), 產卵過程的資料亦顯示豆象由大至

小接受寄主產卵,由於幼蟲在較大的寄主中的存活率較高 (Mitchell, 1975), 因此辨別寄主大小的行為可提高子代適存值。惟豆象辨別寄主大小的機制及其選擇寄主產卵的法則則仍未有報導。

Shiau *et al.* (1994)報導四紋豆象在大型寄主上的產卵檢查時間較長,產卵檢查時間與寄主大小呈高相關性,則時間可視為豆象辨識大小的一種機制。由於寄主大小與其曲度相關,而曲度與寄生蜂的觸角柄節及頭的夾角有很高的相關性,因此觸角的位置及曲度被視為寄生蜂辨別寄主大小的機制 (Schmidt and Smith, 1986)。曲度亦是影響綠豆象產卵偏好的主要因子 (Gokhale *et al.*, 1990), 因此, 蟲體位置及曲度在豆象辨別寄主大小上扮演角色如何值得探討。

有關資源品質選擇的法則一般可分為: 比較法則 (Comparison tactics) 和界限法則 (threshold tactics) 兩類。採行比較法則的動物的行為可能受前一個或前一群寄主特性影響, 又可分為順序比較 (Sequential comparison tactics; Wittenberger, 1983) 和群體比較 (Group comparison tactics; Jenetos, 1980) 兩類。採行界限法則的動物可能只接受高於某一界限 (如: 大小) 的寄主豆, 也可能因經驗而改變其接受寄主的界限 (Real, 1990)。

由於產卵法則的研究, 旨在尋找簡單而廣泛存在生物行為中的通則, 以期瞭解選汰過程對產卵行為演變的影響, 但此種簡單法則往往只以少數解釋變數來探討觀察到的行為現象, 實際上昆蟲的行為往往極為複雜, 就資料檢測不同法則時也往往遭遇困難。因此, Haccou *et al.* (1991) 發展由行為資料導出複雜的行為法則的方法, 此方法成功地用來探討寄生蜂的覓食行為 (Haccou *et al.*, 1991) 及產卵決策 (Visser, 1995), 其結果與覓食理論大致相符, 且可引導出新的假說, 進行驗證。Hornig *et al.* (1999) 則更進一步建議就覓食理論及簡單法則中的重要變數進行測量, 再以統計方法導出行為法則, 以檢測不同行為法則假說的正確性。

三、結果與討論

在不同供蟲時間及不同的雄蟲密度處理下, 發現雌蟲與四隻雄蟲配對之處理, 其產卵數明顯低於與一隻雄蟲配對之雌蟲, 顯示雄蟲密度過高時會降低雌蟲產卵數。單隻雌蟲之壽命與產卵數皆高於 4 隻雄蟲處理組。顯示過多雄蟲干擾會降低雌蟲壽命與生殖力, 進而降低雌蟲適存值。其原因可能為, 當雄蟲密度過高時, 雄蟲不斷地求偶, 瓜分了雌蟲產卵的時間, 並致使雌蟲耗費過多的能量在拒絕交尾, 致使雌蟲的產卵數降低, 甚至壽命亦減少。當雌蟲突然遭受雄蟲干擾時, 卵平均擁擠度會上升, 但這種效應在處理一天後即消失。顯示雄蟲的突然干擾會造成產卵中雌蟲的行為改變, 導致雌蟲產卵不均勻, 但雌蟲能在短時間內即產生適應行為。

在以 4 種不同大小之紅豆供豆象產卵試驗中, 分析第一天不同大小紅豆被接受產卵的情形發現, 豆象產卵過程對寄主大小的選擇似不支持所謂界限法則 (threshold tactics), 即僅接受某特定大小以上的寄主產卵。若以寄主豆的平均重量來看被利用的情形, 也有類似的結果。不過, 在第一天似乎比較重的寄主被接受產卵的機率較高, 比較輕的寄主豆被接受產卵的機率較低; 於是, 我們便作一假設: 若寄主重量是影響產卵分布的重要因子, 則各區卵數比應與各區重量比一致; 相對地, 若各區卵數比與各區重量比不一致, 則可能還有其他重要因子影響豆象的產卵分布。為檢驗這個假設, 首先以各區重量為權數計算各區卵數期望值, 再與觀測值比較進行 Chi-square 檢驗 ($\chi^2=7.17$, $P=0.927$), 結果顯示寄主重量確實是影響產卵分布的重要因子。

另外, 觀察連續三天寄主豆被利用情形, 第一天 1 卵豆的平均重量比 0 卵豆的平均重量來得重; 且隨著產卵天數增加, 1 卵豆及 0 卵豆的平均重量逐日減輕, 但整體上, 1 卵豆的平均重量仍高於 0 卵豆的平均重量; 到第三天時有 2 卵豆的出現, 而其平均重量比第一天 1 卵豆的平均重量還重。以上結果顯示豆象在產卵過程中, 似乎不斷地進行寄主間的比較。豆象先由較重的寄主開

始利用，所以第一天時，1 卵豆的平均重量較 0 卵豆平均重量來得重；到第二天時，豆象接受原本第一天拒絕產卵當中較重的寄主豆來產卵，故到第二天時，可更明顯地看出豆象是從 1 卵豆中選擇比較重的來產第 2 個卵。由此可知，豆象在產卵過程中不但一直進行寄主品質的比較，更會隨著產卵時間的增加而調整其對寄主的接受標準。

至於，四紋豆象在實驗過程中的產卵行為是否為適應性，可以就提供之寄主豆與雌蟲接受之寄主豆品質加以比較獲得。我們首先假設子代之羽化率與寄主豆重量成正相關，而與寄主豆上之卵數成負相關。結果發現四紋豆象產卵過程之適應值（即接受與提供寄主豆之品質比）均大於 1，且隨產卵數增加而上升。如果我們假設雌蟲不分辨寄主豆大小，而依據豆上卵數多少依序先接受卵數較少之寄主豆，則其適應值之預測與觀測結果相近。

因此，我們下一步要進行的試驗包括：

(1) 找出豆象辨識寄主品質的標準與機制。探討究竟是寄主大小或重量為豆象辨識寄主品質的依據；同時，藉由錄影方式記錄豆象的產卵行為，從產卵檢查時間的長短、在不同大小寄主上雌蟲 3 對足的相對位置、蟲體與寄主豆表面的距離與夾角，來推測豆象辨識寄主大小的機制。(2) 探討搜尋經驗是否會影響豆象的產卵反應。由於從初步實驗結果可知，豆象會隨著產卵時間增加而調整其對寄主的接受標準。因此，懷疑搜尋經驗會對其產卵反應造成影響，故希望藉由觀察時間的提前，觀察間隔縮短及利用不同空間配置來探討搜尋經驗對豆象在產卵過程中對寄主的產卵反應的影響。

四、計畫成果自評

本研究發現豆象的產卵行為除受雄蟲密度干擾作用之外，亦與其搜尋經驗關係密切，因此引導出新的試驗，將藉由 coarse vs. fine-grained 棲所的設計來進一步探討豆象產卵行為中的訊息處理（information processing）與決策（decision making）的關係。此外，豆象的搜尋行為具有適應的意

義，則是一個新的發現，深入的探討，預期會獲致新的成果。

五、參考文獻

- Credland, P.F., and A. W. Wright. 1989. Factors affecting female fecundity in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). J. stored Prod. Res. 25: 125-136.
- Fox, C.W., and D. L. Hickman. 1994. Influence of oviposition substrate on female receptivity to multiple mating in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 87: 395-398.
- Fox, C.W., and M. Tatar. 1994. Oviposition substrate affects adult mortality, independence of reproduction in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. Ecol. Entomol. 19: 108-110.
- Getty, T. 1995. Search, discrimination and selection: mate choice by pied flycatchers. Am. Nat. 145:145-153.
- Getty, T. 1996. Mate selection by repeated inspection: more on pied flycatchers. Anim. Behav. 51:739-745.
- Gibson, R. M. & Langen, T.A. 1996. How do animals choose their mates? TREE. 11:468-470.
- Gokhale, V. G., H. Honda., and I. Yamamoto. 1990. Role of physical and chemical stimuli of legume host seeds in comparative ovipositional behavior of *Callosobruchus maculatus* (Fab.) and *C. chinensis* (L.). (Coleoptera: Bruchidae). In: Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution. Ed. by K. Fujii, M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell, & T. Yoshida, pp45-51. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Haccou, P. de Vlas, S. J., Van Alphen, J. J. M. & Visser, M. E. 1991. Information processing by foragers: effects of intra-patch experience on leaving tendency of *Leptopilina heterotoma*. J. Anim. Ecol. 60:93-106.
- Hariri, G. 1981. Distribution and importance of Bruchid attacks on different species of pulses consumed in the Near East. Pp.

- 215-221. in V. Labeyrie ed. Series Entomologica, Vol. 19. Dr. W. Junk Publishers. The Hague.
- Horng, S. B. 1997. Larval competition and egg-laying decisions by the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*. Anim. Behav. 53:1-12.
- Horng, S. B., H. C. Lin, W. J. Wu and H. C. J. Godfray 1999. Behavioral processes and egg-laying decisions of the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*. Researches on Population Ecology 41: 283-290.
- 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.
- Janetos, A. C. 1980. Strategies of female mate choice: a theoretical analysis. Behav. Ecol. Sociobiol. 7:107-112.
- Luttbeg, B. A. 1996. A comparative Bayes tactic for mate assessment and choice. Behav. Ecol. 7:451-460.
- Mitchell, R. 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). Ecology 56:696-702.
- Mitchell, R. 1990. Behavioural ecology of *Callosobruchus maculatus*. In: Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution. Ed. by K. Fujii, M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell, & T. Yoshida, pp.317-330. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Real, L. 1990. Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination.. Am. Nat. 136:376-405.
- Rintamaki, P. T., R. V. Alatalo, J. Hoglund and A. Lundberg 1995. Mate sampling behaviour of black grouse females (*Tetrao tetrix*). Behav. Ecol. Sociobiol. 37:209-215.
- 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*. Chinese J. Entomol 14: 245-253.
- Umeña, K. 1981. Biology of Bruchids. The Insectarium. 18: 4-10.
- Visser, M. E. 1995. The effect of competition on oviposition decisions of *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). Anim. Behav. 49: 1667-1687.
- Wiegmann, D. D., A. Real, T. A. Capone, & S. Ellner. 1996. Some distinguishing features of models of search behavior and mate choice. Am. Nat. 147:188-196.
- Wittenberger, J. F. 1983. Tactics of mate choice. 435-447 in P. Bateson, ed. Mate choice. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yamamoto, I. 1990. Chemical ecology of bruchids. In: Bruchids and legumes: economics, ecology and coevolution. Ed. by K. Fujii, M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell, & T. Yoshida, pp.53-62. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.