

國立臺灣大學生物資源暨農學院昆蟲學系

碩士論文

Department of Entomology

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

築巢空間對黃喙螺羸（膜翅目：胡蜂科）

育兒室建造及子代表現影響

Effects of Nest-building Space on the Brood Cell and Offspring
Performance of *Rhynchium brunneum* Fabricius (Hymenoptera:
Vespidae)

徐謙

Chien Hsu

指導教授：陸聲山博士、蕭旭峰博士

Advisors: Sheng-Shan Lu, Shiuh-Feng Shiao

中華民國 110 年 1 月

January 2021



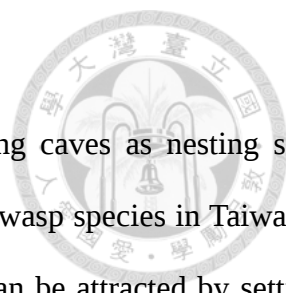
摘要



借坑性蜂類 (trap-nesting bees and wasps) 以於既有孔道內建造育兒室為其特徵，黃喙螺蠃 (*Rhynchium brunneum* Fabricius, 1793) 為臺灣平地地區最常見之借坑性蜂類，因其可以多種農業害蟲作為幼蟲存糧，且可透過布置竹管進行誘引而具潛在生物防治價值；然而過去本人進行獨居蜂旅館調查時，發現黃喙螺蠃所使用之管道數低於誘引裝置所含之管道總量一半，當中部分管道僅有單個育兒室，少數封閉管道內甚至全無內容物。過去針對借坑性螺蠃築巢空間利用之研究極少，且多以雌蟲體型相對穩定的 *Euodynerus* 屬螺蠃為研究對象；然而黃喙螺蠃雄雌蟲皆觀察到體型變異性，顯示不同屬螺蠃對不同築巢空間或許有與過往研究不同的反應。本研究以管長 150-430 mm、管徑 4-22 mm 之竹管誘引黃喙螺蠃並進行飼養，分析比較管長、管徑對育兒室數量、長度、及子代性別比與體型之影響。自 2017 年 9 月至 2020 年 8 月間共收取 92 根竹管，總計 259 個育兒室，成功羽化 190 隻成蟲，共計雄蟲 128 隻、雌蟲 62 隻。結果顯示，黃喙螺蠃育兒室數量隨竹管長度增加而呈上升趨勢，數量最多可至八個，育兒室長度則不隨管長變化；管徑增加時，育兒室長度呈下降趨勢、容積則上升。在子代表現上，雄蟲比例隨管徑上升而下降；形態測量結果顯示黃喙螺蠃成蟲根據頭寬及中胸背板長可分為大頭型及小頭型兩型，且僅有小頭型雌蟲體型與管徑呈正相關、其餘則皆與管徑無相關；於人工飼養時則觀察到，子代存糧量若發生後天性的增減時，個體羽化後會與同巢其他個體有明顯體型差異。

關鍵詞：築巢行為、借坑性、黃喙螺蠃、育兒室

Abstract

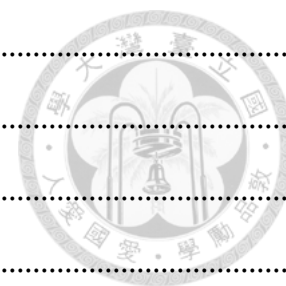


Trap-nesting bees and wasps are characterized by using pre-existing caves as nesting site. *Rhynchium brunneum* (Fabricius, 1793) is the most common trap-nesting wasp species in Taiwan's plain region. It hunts various agriculture pests as larva's provision and can be attracted by setting bamboo canes, therefore, this species has the potential of biological control value. Yet, during trap-nesting bee survey, tunnels used by *R. brunneum* are lesser than half of the total tunnel number; some tunnels only contain single brood cell; some tunnels even been sealed without anything inside. Studies focus on the use of space in trap-nesting eumenid wasp are very rare, and usually use wasps from genus *Euodynerus*, which female body size is relatively stable, as research object. But *R. brunneum* has been observed body size difference in both sex, which shows that different eumenid wasps genus might have different reaction than past studies. This study uses bamboo cane with tunnel length 150-430 mm, diameter 4-22 mm to attract *R. brunneum* in artificial breeding, analyzing the influence of tunnel length and diameter on brood cell number, length, offspring's gender, and body size. From September, 2017 to September, 2020, 92 bamboo canes had been collected, 259 brood cells in total with 190 successful eclosion, including 128 males and 62 females. Results show that brood cell number of *R. brunneum* increases when tunnel length increases, and the largest number is 8. On the other hand, brood cell length doesn't change with tunnel length. When tunnel diameter increases, brood cell length decreases and cell volume increases. In offspring performance, male ratio decreases as tunnel diameter increases. Results of morphometric character measurement show *R. brunneum* can be divided into large-head type and small-head type base on head width and mesoscutum length in both sexes, and only the body size of small-head type female correlate with tunnel length while others have no correlation. During artificial breeding, if brood cell provision has acquired increasing or decreasing, individual size will be different from others in the same nest.

Key words: nesting behavior, trap-nesting, *Rhynchium brunneum*, brood cell

目錄

摘要.....	ii
Abstract.....	iii
目錄.....	iv
表目錄.....	vi
圖目錄.....	vii
壹、前言.....	1
貳、文獻回顧.....	3
參、材料與方法.....	6
一、築巢空間對育兒室建造影響.....	6
(一) 室內築巢試驗.....	6
1. 試驗蟲源.....	6
2. 獵物飼養.....	6
3. 人造巢材.....	7
4. 築巢試驗環境設置.....	7
5. 雌蟲築巢策略試驗.....	8
(二) 野生育兒室觀察.....	8
(三) 統計方法.....	9
二、子代表現觀察.....	9
(一) 子代形質測量.....	9
(二) 管道尺寸對子代表現.....	9
(三) 幼生期時間記錄.....	9
(四) 非目標物種記錄.....	10
(五) 統計方法.....	10
肆、結果.....	11



一、築巢空間對育兒室建造影響.....	11
(一) 室內築巢試驗.....	11
(二) 管道尺寸對育兒室之影響.....	11
二、子代表現觀察.....	12
(一) 黃喙螺羸形質測量.....	12
(二) 管道尺寸對子代表現之影響.....	13
(三) 黃喙螺羸幼生期時間紀錄.....	14
(四) 非目標物種.....	15
伍、討論.....	16
一、築巢空間與育兒室建造.....	16
(一) 室內築巢試驗失敗.....	16
(二) 管道尺寸對黃喙螺羸育兒室影響.....	17
二、子代表現觀察.....	18
(一) 黃喙螺羸體形二型性.....	18
(二) 育兒室尺寸對子代表現影響.....	18
(三) 黃喙螺羸幼生期時間紀錄.....	19
(四) 非目標物種.....	20
陸、結論.....	22
柒、參考文獻.....	24

表目錄

表一、黃喙螺羸兩性別之大小頭型個體頭寬及大顎長之常態性.....	28
表二、黃喙螺羸育兒室性別配置方式.....	29
表三、黃喙螺羸幼生期各階段長度.....	30
表四、於竹管所收到非目標借坑性蜂類群紀錄.....	31
表五、於竹管所收取之伴生物種類群相關紀錄.....	32

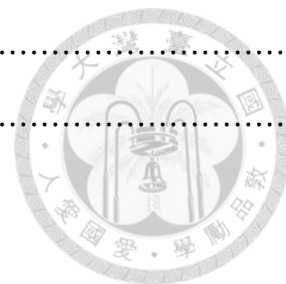


圖目錄



圖一、黃喙螺羸成蟲標本背面照.....	33
圖二、借坑性蜂類巢室結構圖.....	34
圖三、黃喙螺羸兩性別之體型差異比較.....	35
圖四、誘引用竹管之製備流程.....	36
圖五、育兒室建造完畢後之處理流程.....	37
圖六、斜紋夜蛾飼養容器.....	38
圖七、研究使用之人造巢片.....	39
圖八、黃喙螺羸築巢試驗裝置.....	40
圖九、巢室長度測量基準.....	42
圖十、黃喙螺羸形質測量部位圖.....	43
圖十一、確認空間因素對交配行為影響所使用之網籠.....	44
圖十二、於進行成蟲配對階段所觀察到之部分行為.....	45
圖十三、竹管管長對前庭室長之散佈圖.....	46
圖十四、管長與育兒室數據之散佈圖.....	47
圖十五、管徑與育兒室數據之散佈圖.....	49
圖十六、育兒室受寄生率與竹管長度數據之散佈圖.....	51
圖十七、黃喙螺羸形質測量數據之散佈圖.....	53
圖十八、根據成蟲頭寬與中胸背板長所做之聚類分析圖.....	56
圖十九、竹管管徑與雄蟲比例之散佈圖.....	57
圖二十、管徑與子代形質數據之散佈圖.....	58
圖二十一、育兒室容積與子代形質數據之散佈圖.....	63
圖二十二、後天存糧減少所造成子代體型差異比較.....	68
圖二十三、後天存糧增加所造成子代體型差異比較.....	70
圖二十四、黃喙螺羸幼生期時間軸及每月月均溫折線圖.....	71

圖二十五、於部分具有蚤蠅之育兒室內出現之死亡蜂卵.....	72
圖二十六、於腐爛存糧上孳生的蚤蠅幼蟲.....	73



壹、前言

膜翅目為昆蟲綱中多樣性最高的目之一，其多樣性反映在分類學及生態學兩方面；在分類上，膜翅目於全世界共有 27 個總科、132 科，將近 153,000 個已描述物種 (Aguiar *et al.*, 2013)。在生態行為上，膜翅目則具有社會性、多樣的取食行為及築巢行為：多數的社會性昆蟲類群皆屬於膜翅目；在取食行為上，膜翅目的生態角色則包含了植食者 (herbivore)、擬寄生者 (parasitoid)、掠食者 (predator)、收集者 (collector)、以及授粉者 (pollinator) (Branstetter *et al.*, 2017; Gullan and Cranston, 2014; Triplehorn *et al.*, 2005)，其中以作為授粉者進行人工養殖並應用於農業活動的西方蜜蜂 (*Apis mellifera*) 最為人所知；然而近年因氣候變遷、疾病、及人為用藥問題造成蜜蜂族群下降，嚴重影響蟲媒作物的產量 (Lebuhn *et al.*, 2013; Potts *et al.*, 2010)，而研究顯示，獨棲性蜂類 (Solitary wasps/ Solitary bees) 具有不亞於西方蜜蜂的授粉能力 (Garibaldi *et al.*, 2013; Jauker *et al.*, 2012; Winfree *et al.*, 2007)，因此獨棲性的授粉蜂在農業應用上具有替代西方蜜蜂的潛力。目前已有部分地區開發出商業性使用之獨棲性授粉蜂，如日本地區所應用於早春果樹授粉之角額壁蜂 (*Osmia cornifrons*)、美國地區應用於蘋果與李子園的藍壁蜂 (*O. lignaria*)、以及中國山東省地區於果樹及蔬菜園所使用的凹唇壁蜂 (*O. excavata*) (Hirashima and Maeta, 1974; Torchio, 1976; Wei *et al.*, 1991)。根據 Lu *et al.* 於 2012 年所進行之物候調查結果，黃喙螺羸 (*Rhynchium brunneum*) (圖一) 為臺灣平原地區最常見之借坑性螺羸物種，除作為授粉蜂外，更因可捕捉多種鱗翅目害蟲幼蟲作為其幼蟲存糧而具有蟲害管理上的應用價值。黃喙螺羸可捕捉夜蛾科、螟蛾科、及舟蛾科之幼蟲，以毒液麻痺後存於育兒室中作為幼蟲存糧，於早期研究中曾記錄過捕捉包含斜紋夜蛾、玉米螟、棉鈴蟲等 13 種害蟲 (Li *et al.*, 1975)；黃喙螺羸於長約 14 cm 的管道內可建造 3-5 個蜂室，單隻雌蟲一日可製作至多 12 個育兒室 (Li *et al.*, 1975)，因此能夠有效誘引黃喙螺羸之人造巢室可作為生物防治技術之重要工具。然而本人在進行獨居蜂旅館的使用狀況調查時，卻常觀察到黃喙螺羸建造育兒室之管道數低於誘引裝置所提供之管道總量一半，使用情形較預期為低，且不同口徑的管道使用情況也有所差異，部分管道僅建造一個蜂室便已封口，少數封閉管道內甚至全無內容物，顯示黃喙螺羸築巢行為或許受管道口徑或其他外在因素等影響，因此了解黃喙螺羸之築巢策

略為製作有效誘引黃喙螺贏之人造巢室的重要前置作業。本研究將自野外誘引黃喙螺贏進行人工飼養、並於人造環境下給予固定大小的管道供其築巢，分析比較在不同管長、管徑下所建造的育兒室數量、長度、及容積，並測量子代形質數據與性別比，以瞭解黃喙螺贏在不同築巢空間下的築巢策略，並瞭解築巢空間與子代表現間的關係。



貳、文獻回顧

一、借坑性蜂類

獨棲性蜂類包含多數狩獵蜂 (hunting wasps) 及花蜂 (bees)(Michener, 2007)，常建造育兒室 (brood cell)、於其中存放幼蟲食糧並將其封口後離去；育兒室的材料與建造環境多樣，包含了地下築巢 (ground-nesting)、於植物體中築巢 (plant-burrowing)、建造泥巢 (building mud-nest)、以及於既有坑道中建造育兒室者特稱為借坑性 (trap-nesting) (Krombein, 1967; O'Neill, 2001)。

借坑性蜂類以既有孔道作為築巢空間為其特徵，於管道內部建造育兒室並放置存糧以供其子代取食；孔道來源主要為鑽食性鞘翅目羽化鑽出時所產生之坑道或其他蜂類羽化離開後所遺棄之舊巢 (Hisamatsu and Suzuki, 1988; Krombein, 1967; O'Neill, 2001)，育兒室之建造材質根據類群而有所不同，多數類群以泥團堆砌分隔巢室而稱為隔泥 (mud partition)，此外尚有其他類群以草莖、剪切之葉片、或是樹脂團塊等多樣材質分隔巢室，少數種類甚至具有於隔泥間填塞蟻科屍體以作為掠食者忌避劑的行為 (Staab *et al.*, 2014)；巢室結構種類包含底端空室 (empty space, ES)、隔泥、育兒室、間室 (intercalary cell, IC)、及前庭室 (vestibular cell, VC)，管道開口處則由厚度較隔泥為厚的封口層 (closing plug, CP) 將開口密封 (圖二) (Krombein, 1967; Polidori *et al.*, 2011)。

二、以人造巢材誘引借坑性蜂類

除了由其他昆蟲所產生之自然孔道外，本人曾觀察到借坑性蜂類於人為產生之管道，如建築體上之螺絲孔、閒置堆積之塑膠水管、甚至長期未使用之自行車後座腳踏筒等孔道內建造育兒室，顯示可利用簡單材料誘引借坑性蜂類築巢，並具有可大量培養之潛在能力。

以人為孔道進行借坑性蜂之誘引最早可追溯至 1967 年，Krombein (1967) 觀察到部分蜂類利用空心植物莖幹、具孔道之樹枝、及枯木上的孔洞作為築巢地點，並開始嘗試以人造之孔道誘引借坑性蜂類；人造巢室的設計與使用材料在五十多年間經過了多次的改良：早期發展之人造巢室製作方式主要以收集竹管、蘆葦、或是紙捲等植物性材質的管狀物並排列於箱中，或直接於木塊鑽出不同尺寸之孔道 (Huang *et al.*, 2012; Krombein, 1967)，鑽有孔洞之木塊

及成束之竹管至今仍為借坑性蜂類物候調查之常用誘引工具(Barthélémy, 2012; Buschini *et al.*, 2010; Huang *et al.*, 2012; Tylianakis *et al.*, 2005)；而在借坑性蜂類相關的物候調查需求下，部分公司開發了如 Binderboard®(USA) 等可方便開啟並觀察育兒室內容物的商業化巢體；近年則由於推廣教育的興起，部分團體開始以複合材料製作便於觀察巢內狀態之誘引巢體，如以透明壓克力板覆蓋於木板溝槽上並堆疊而成的獨居蜂旅館，或由透明塑膠管所製作之抽出式觀察巢體；3D 列印技術的發展更使誘引巢體的製作更為便利、形式更為多樣化。

三、借坑性螺羸研究現況

臺灣地區具有借坑築巢行為的類群包含切葉蜂科 (Megachillidae)、銀口蜂科 (Crabronidae)、細腰蜂科 (Sphecidae)，以及胡蜂科 (Vespidae) 下的螺羸亞科 (Eumeninae)(Lu *et al.*, 2016; O'Neill, 2001)，根據 Lu *et al.* 於 2012 年所做之物候調查結果，螺羸亞科佔臺灣平原地區之借坑性類群比例最高，佔所誘集之借坑性蜂類之 61.4 %。

然而過去對於借坑性蜂類築巢行為研究主要以銀口蜂科及切葉蜂科為對象 (Asís *et al.*, 2007; Buschini *et al.*, 2010; Coville and Coville, 1980; Krombein, 1967; Seidelmann, 1999; Wang *et al.*, 2018)，對其他科的研究相對缺乏；近年針對借坑性螺羸築巢行為的研究主要集中於棲息地環境、巢寄生性生物、及獵物種類對築巢行為的影響 (Boesi *et al.*, 2005; Buyanjargal and Abasheev, 2015; Sears *et al.*, 2001)，僅有少數著重於不同築巢空間對育兒室建造或子代體型與性別的影響 (Budrys *et al.*, 2010; Dang and Nguyen, 2019; Polidori *et al.*, 2011)。Budrys *et al.* (2010) 的研究以 *Ancistrocerus* 及 *Symmorphus* 兩屬下共 20 種螺羸為研究對象，假設育兒室的長度決定機制受管徑影響，並提出五種假說：雌蟲根據所使用管道之管徑而改變育兒室建造長度以使育兒室容積、育兒室內部表面積、育兒室縱向截面積、或育兒室縱向截面周長，四項參數之一維持定值，抑或是育兒室長度與管徑並無相關；結果顯示兩屬下各物種之育兒室建造策略對上述五種假說之符合並無一致性，而是各物種皆有各自所符合的假說。根據 Polidori *et al.* 於 2011 年所進行的研究，透過於野外設置兩種鑽有不同尺寸孔道之木塊誘引 *Euodynerus* 屬的 *E. (Pareuodynerus) posticus*，並分析不同築巢空間對其築巢行為及子代的影響，結果顯示在較細的管道中，育兒室的數量下降、個別育兒室長度增加，然而個別育兒室

容積仍然降低；對子代表現的影響則主要反映在雄蟲體型降低及雄蟲比例上升，雌蟲體型則維持不變。Dang and Nguyen 則於 2013 年至 2014 年間，自越南地區之 7 個樣點設置竹管及蘆葦之誘引陷阱，觀察分析管長與管徑對 *R. brunneum brunneum* 之育兒室數量、育兒室長度、及前庭室長度之關係，並記錄獵物種類、築巢時間、子代生活史及性別數量、及育兒室內之伴生生物。結果顯示，管長對育兒室數量及育兒室長度呈偏弱的正相關，管徑對育兒室數量及育兒室長度則同樣呈偏弱的正相關，前庭室長度則與管長呈偏弱的正相關；而在所記錄的幼生期各階段長度上，*R. b. brunneum* 於前蛹階段可分為非越冬世代及越冬世代並有明顯的長度差異；此外，非越冬世代之蛹期長度具有雄雌差異，非越冬雌蟲蛹期長於非越冬雄蟲蛹期，越冬蛹期則無性別差異。

四、黃喙螺羸生物學

黃喙螺羸廣泛分布於東洋區 (oriental region)。雌蟲體長 13-16 mm，體色紅棕色，並於觸角間、頭部背側後方、單眼區等部位具有黑色斑紋；唇基紅棕色；中胸背板前緣具有倒三角形黑色斑紋，後緣則有兩個較小的三角形黑色斑紋；後體節第 1-2 節前緣黑色，向後漸至紅棕色；翅呈黃色半透明，末端顏色則加深至黑；體表具有細小點刻、佈有金色細毛。雄蟲體長 (頭+中體節+後體節第 1-2 節) 11.5-12.5 mm，體色分布與雌蟲相似；於觸角間、複眼區、頭部上緣具有黃色斑紋；唇基黃色；觸角末端呈勾狀 (Kumar and Gaurav, 2013)。

與 Polidori *et al.* (2011) 所研究的 *Euodynerus* 屬相比，黃喙螺羸雄雌皆具有體型差異 (圖三)；此外，在實際以竹管誘引的過程中也發現，相較於 Dang and Nguyen 於 2019 年所發表的研究結果，黃喙螺羸於較長竹管中建造育兒室時也可能出現僅建造一至三個育兒室的狀況。根據 Sears *et al.* 於 1998 年至 1999 年間於美國加利福尼亞州對兩棲息地內 *Symmorphus* 屬螺羸族群之築巢行為研究結果，於兩地所建造之巢室除育兒室內存糧之物種差異外，尚有結構上的不同，顯示對借坑性螺羸築巢行為之研究結果可因地域上的差異而有所不同，而有待對臺灣地區之族群進行研究。



參、材料與方法

一、築巢空間對育兒室建造影響

(一) 室內築巢試驗

1. 試驗蟲源

本試驗蟲源取自分布於臺灣大學園藝分場及鄰近地區之野生族群，採集方式採用以成束竹管誘引雌蟲建造育兒室後，收集巢室內之幼生期子代並飼養至個體羽化；竹管來源取自臺灣大學農業昆蟲館，使用堆放於館外竹林旁之傾倒竹段，並選用經日曬等作用而黃化之段落（圖四 A），以手斧將側枝去除後，取尺寸落於長度 150-430 mm、內徑 4-22 mm 區間之竹節，以鋸子自一側鋸斷使竹管僅有單一開口（圖四 B），並以手斧垂直劈開（圖四 C），將竹管內壁之碎屑狀物體以牙刷刷除後以短鐵絲重新綁回（圖四 D），共使用 47 根竹管，排列堆放於置物籃，設置於農業昆蟲館網室區之半陰環境以誘引雌蟲建造育兒室。

待育兒室建造完成、觀察到竹管以封口層封口後，小心將鐵絲解開並緩慢打開竹管以避免幼蟲、存糧掉落及隔泥破裂（圖五 A）；將巢室內幼蟲連同內部存糧取出，根據育兒室於竹管內之排序個別裝入管長 65 mm、管徑 20 mm，鋪設有紙巾的玻璃管中，並以棉花團塞住管口，於玻璃管外以油性筆標註竹管收取時間及育兒室編號（圖五 B），以利後續發育時間記錄並剔除巢寄生者及其他非目標物種，竹管則保留以待後續測量育兒室長度，並於測量完畢後將內部隔泥去除、洗淨後，再次用於誘引雌蟲建造育兒室；裝有幼蟲之玻璃管將放置於紙盒並加蓋以遮光，飼養於步入式生長箱（walk-in incubator）中，溫度設置 $27 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ ，每日觀察記錄生長狀況、齡期轉變、以及非目標物種的顯現與辨識；待個體羽化一日後，將成蟲以鑷子夾出，單獨飼養於直徑 115 mm、高 140 mm 底部鋪有紙巾之塑膠圓桶中；桶蓋中央挖有直徑 50 mm 之圓洞，並裝設紗網以避免成蟲脫逃；桶中設置裝有砂糖之小培養皿及裝有堵水棉花之小塑膠管以供取食（圖五 C），飼養至少一周後進行試驗。

2. 獵物飼養

本試驗選用斜紋夜蛾（*Spodoptera litura*）三齡至四齡幼蟲作為黃喙螺贏之幼蟲存糧，種

源來自臺灣大學昆蟲學系昆蟲病理實驗室所飼養之試驗蟲源，飼養方式使用調整自 Tuan *et al.* 於 2016 年所使用之人工飼料配方，將製作過程使用之水量降低後所製作較低濕之人工飼料；將斜紋夜蛾卵片放置於鋪有紙巾之 250 ml 小塑膠杯中，杯蓋挖洞後以網目 500 目之細紗網封口 (圖六 A)，放置於步入式生長箱中，溫度設置 $27\pm0.5^{\circ}\text{C}$ ，相對濕度 70 %，光週期 L:D = 12:12，於卵片孵化後開始給予小塊人工飼料。

孵化後的初齡幼蟲集中飼養於同一塑膠杯中，根據飼料消耗狀況，每一至二日添加新的人工飼料；待成長至三齡後，為避免環境擁擠造成同類相食，將預備用於繁殖之個體密度降低，以四隻為一組分開飼養，每日添加飼料飼養至五齡；五齡幼蟲則以兩隻為一組飼養至化蛹。化蛹個體則以軟鑷移至與飼養黃喙螺贏成蟲相同規格之塑膠圓桶中，圓筒底部鋪設紙巾，並以紙巾圍繞內壁 (圖六 B) 以供成蟲產卵；產卵完畢後將紙巾取出，剪下卵片後置入塑膠杯中等待孵化。

3. 人造巢材

為試驗黃喙螺贏於不同管長與管徑下的築巢空間利用，本研究使用管道規格可訂製的人造誘引巢體。為方便觀察，並減少於管道開啟時可能造成的隔泥破損或脫落進而影響巢室長度的測量，本研究使用由 COME BACK to ME™ 團隊所製作，於獨居蜂旅館所使用之觀察型人造巢片：巢片主體為長方型木板，於一側挖有長條溝槽，單片巢片共具五道溝槽，其上以透明壓克力板覆蓋並以螺絲釘固定以形成孔道，並可透過壓克力板直接觀察孔道內部巢室狀態 (圖七)；而為將管長與管徑兩因子分離，所訂製之巢片規格則包含長度 100, 150, 200 mm，寬度 7.5, 10, 15 mm，共九種不同管道尺寸組合。

試驗進行時將以紅色玻璃紙覆蓋壓克力板，並將壓克力板面朝下放置以製造黑暗孔道，於蜂室建造完成前將壓克力板持續遮光，待雌蟲建造育兒室完畢，以封口層將孔道封口後將該巢片取出，並觀察蜂室狀況。

4. 築巢試驗環境設置

築巢試驗於 $30\times30\times30\text{ cm}^3$ 網箱 (BugDorm-1 Insect Rearing Cage; BugDorm, MegaView

Science, Taichung, Taiwan) (圖八 A) 中進行，取相鄰兩側使用開口板片，於其中一片開口內部貼以透明塑膠板 (圖八 B) 以利錄影觀察築巢行為。

網箱設置於步入式生長箱中，溫度設置 $27\pm0.5^{\circ}\text{C}$ ，相對濕度 70%，光週期 L:D=12:12，內部四角設有不同物件 (圖八 C)。規格之人造巢片以三片重疊倒放設置 (圖八 D) 以供雌蟲築巢及後續數據收取；水源與泥沙分裝於 100 ml 塑膠杯中以供成蟲作為築巢資源，並於水中放置摺疊之紙巾 (圖八 E, F) 以避免成蟲落水溺斃，泥沙則取自臺灣大學園藝分場之非田地區域；三齡至四齡斜紋夜蛾幼蟲與人工飼料共同放置於 250 ml 塑膠杯內以供成蟲捕捉作為幼蟲存糧；15 % 蜂蜜水及砂糖分裝於小培養皿中，提供成蟲所需之能量來源。

5. 雌蟲築巢策略試驗

九種不同管道組合之人造巢片共分為九組，分別於網箱中進行試驗，每組試驗進行三次重複，每次以一對成蟲進行；將羽化一周以上之成對黃喙螺羸放入網箱中，待兩者交配後雌蟲建造育兒室。試驗過程中將同步攝影，記錄於各試驗所取得之蜂室建造之過程與完成時間；試驗以雌蟲停止建造新的育兒室達一日或是人造巢片之十五個孔道皆以封口層封口作為結束判定點。

試驗結束後將巢片取出，記錄各巢室之使用狀況，並以游標尺測量各巢室大小及隔泥厚度，巢室大小測量方式採取兩側隔泥所構成之曲面中心距離 (圖九)。蜂室測量完畢後將巢片壓克力板取下，以軟鑷將幼蟲及存糧取出，個別裝入鋪有紙巾的玻璃管並以棉花塞住管口，於管外以油性筆標註管道編號及所在蜂室順序；放置於 27°C 步入式生長箱中培養，觀察記錄生活史、羽化之成蟲性別，羽化之子代成蟲則再次配對並進行試驗。

(二) 野生育兒室觀察

野生育兒室數據來自於試驗蟲源收集時所收取的竹管，取出育兒室內容物後，以游標尺測量各巢室大小及隔泥厚度，並計算育兒室受寄生率，巢室大小測量方式同樣採取兩側隔泥所構成之曲面中心距離，育兒室寄生率則以出現寄生者之育兒室數量除以管道育兒室總數進行計算。數據收取完畢之竹管則將內容物清除後重新綁回，並回放至網室以再次誘引野生蟲源。



(三) 統計方法

於室內築巢試驗所取得之數據將於統計軟體 R (<https://www.r-project.org/>) 使用雙因子變方分析 (Two-way ANOVA) ，以管長與管徑為因子，對育兒室數量、長度、及容積進行分析；野生育兒室數據則以簡單線性迴歸分析 (Simple regression analysis) 檢定管道數據對育兒室數據的相關性，若數據不符合常態分布時，則參考 Dang and Nguyen (2019) 對野生竹管數據所使用之統計方法，以肯德爾等級相關係數 (Kendall tau rank correlation coefficient) 對竹管及育兒室數據進行分析。

二、子代表現觀察

(一) 子代形質測量

子代體型測量除參考 Polidori *et al.* (2011) 所採用之形質特徵，以成蟲頭部寬度作為體型判斷基準外，另有增加大顎長度及中胸背板長 (圖十) 之測量數據；待個體死亡後進行插針，製成乾燥標本，以電腦外接式解剖顯微鏡 (LEICA Z16 APO; Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) 拍照並以 Helicon focus 程式 (www.heliconsoft.com/heliconsoft-products/helicon-focus) 進行疊圖，記錄各形質部位影像；疊圖所取得之各部位影像，則以 Image J (<https://imagej.nih.gov/ij/>) 程式進行形態測量，計算兩性別之各形質數據，並比較不同形質間的比例是否具有的一致性。

(二) 管道尺寸對子代表現

在子代的性別表現上，以管道內之個體皆羽化後，記錄各管道內的性別配置，性別配置分類參考 Dang and Nguyen (2019) 所使用的雌蟲於內側-雄蟲於外側 (females in inner cells and male in outer cell, IFOM)、全為雌蟲 (all female, AF)、及全為雄蟲 (all male, AM)，並以管內雄蟲隻數除以羽化個體總數作為雄蟲比例，比較管徑對雄蟲比例的影響。而在管道對子代體型的關係上，將以管徑與育兒室容積分別對兩性別子代之形質數據進行比較。

(三) 幼生期時間記錄

將管道開啟並將內容物移置玻璃管後，記錄管道開啟日期及個體當下之齡期，每日觀察、記錄齡期變化時間，以觀察到完整階段時間者作為有效數據。比較各階段長度於不同性別及築巢月份間是否具有差異。



(四) 非目標物種記錄

於收集試驗蟲源時所收取之育兒室內容物統一標註育兒室編號後，飼養於 27°C 步入式生長箱中飼養至羽化，非黃喙螺贏之借坑性蜂類則待鑑定至科級後，記錄並保存於 95 % 酒精；於竹管開啟時所出現之伴生生物，將記錄所出現之育兒室編號後直接採集，鑑定至科級後保存於酒精中；若伴生生物為寄生性或擬寄生性時，則待其化蛹後取出並隔離飼養，羽化後再進行鑑定並保存於酒精中。

(五) 統計方法

黃喙螺贏不同形質間比較、育兒室數據對子代形質的相關性皆以簡單線性迴歸分析進行檢定，若數據不符合常態分布時，則同樣改以肯德爾等級相關係數進行分析。幼生期各階段長度比較上，參考 Dang and Nguyen (2019) 所採用的方法，以曼惠特尼 U 檢定法 (Mann-Whitney test) 檢定黃喙螺贏幼生期各階段長度是否具有季節或性別差異。

肆、結果

一、築巢空間對育兒室建造影響

(一) 室內築巢試驗

於 30x30x30 cm³ 網箱中的配對結果顯示，雄雌之主要行為皆為於網箱上緣飛行或僅停棲於箱底，兩者並無明顯交配相關行為 (N=11)，初步判斷為網箱內環境擁擠而不適合交配行為；在試驗設計經過修改，改為於 63x63x63 cm³ 網籠 (圖十一) 中進行後發現，兩性別之行為皆與 30x30x30 cm³ 網箱中相似，雄蟲仍無尋找雌蟲並與其交配之相關行為 (N=6)；而為排除空間過大導致雄蟲無法正確定位雌蟲之可能，再次改為先成對飼養於塑膠圓桶中 (N=12) (圖五 C)，待交配完成後再將雌蟲放入試驗用網箱中。結果顯示，部分雄蟲表現出攀附於雌蟲背上並嘗試與其交配 (圖十二 A) 的行為 (N=5)，顯示雄蟲已具有交配能力，然而在所有觀察到雄蟲試圖交配的事件皆以雌蟲掙脫雄蟲作結；此外，在嘗試於 30x30x30 cm³ 網箱進行配對飼養時，有觀察到尚未交配的雌蟲已表現出以少量泥沙填補人造巢片主體與壓克力板間的細微縫隙等初步築巢行為 (圖十二 B)，然而雌蟲對斜紋夜蛾幼蟲僅有捕食行為而非捕捉作為存糧。

由於雌蟲築巢試驗並不如預期順利進行，成蟲於人工環境下無法成功交配，因此後續資料分析改為僅以收取自野外之竹管資料進行分析。自 2017 年 9 月至 2020 年 8 月間共收取 92 根竹管，當中確認為黃喙螺羸所利用以建造育兒室之竹管共 72 根，總計 259 個育兒室，並有 190 隻個體成功羽化，包含 128 隻雄蟲及 62 隻雌蟲。

(二) 管道尺寸對育兒室之影響

由於竹管管長 (Shapiro-Wilk test: $p=1.848e-05$)、竹管管徑 (Shapiro-Wilk test: $p=0.01409$)、前庭室長度 (Shapiro-Wilk test: $p=0.003627$)、育兒室數量 (Shapiro-Wilk test: $p=0.004234$)、育兒室長度 (Shapiro-Wilk test: $p=1.492e-10$)、及育兒室容積 (Shapiro-Wilk test: $p=1.538e-11$) 皆不符合常態分布而無法使用簡單線性迴歸分析，因此改以肯德爾等級相關係數對各數據進行分析。

結果顯示，管道長度 (N=72) 與前庭室長度無相關性 (Kendall rank correlation test:



$\tau=0.1016$, $p=0.2156$) (圖十三)；管道長度與育兒室數量 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2677$, $p=0.002179$) 及育兒室容積 ($N=258$) (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1917$, $p=7.337e-06$) 具有相關性，與育兒室長度 ($N=258$) (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0639$, $p=0.142$) 則無相關。因此，當管道長度增加時，育兒室數量呈上升趨勢 (圖十四 A)，育兒室長度不隨管長有趨勢變化 (圖十四 B)，育兒室容積則呈較低的上升趨勢 (圖十四 C)

管徑 ($N=72$) 則與育兒室數量無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1307$, $p=0.1566$)，與育兒室長度 ($N=258$) (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0952$, $p=0.03836$) 及育兒室容積 ($N=258$) (Kendall rank correlation test: $\tau=0.6725$, $p < 2.2e-16$) 具有相關性。而當管徑增加時，育兒室數量不隨管徑有趨勢變化 (圖十五 A)；育兒室長度呈現低度負相關 (圖十五 B)，育兒室容積則呈上升趨勢 (圖十五 C)。

此外，育兒室中遭寄生者或擬寄生者寄生之比例則與管長相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1935$, $p=0.04286$)，管長上升時寄生率呈下降趨勢 (圖十六 A)；但寄生率與前庭室佔管長之比例則無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0506$, $p=0.5919$) (圖十六 B)。

二、子代表現觀察

(一) 黃喙螺羸形質測量

在不同形質特徵的比較下，由於黃喙螺羸雄蟲 ($N=108$) 與雌蟲 ($N=56$) 之頭寬 (Shapiro-Wilk test: $p_{\delta} < 2.2e-16$, $p_{\varphi}=3.041e-11$)、大顎長 (Shapiro-Wilk test: $p_{\delta}=3.16e-16$, $p_{\varphi}=4.922e-11$) 皆不符合常態分布，僅有中胸背板長 (Shapiro-Wilk test: $p_{\delta}=0.8928$, $p_{\varphi}=0.4224$) 符合常態分布，因此同樣以肯德爾等級相關係數進行分析。

雄雌蟲頭寬與大顎長間皆呈近乎完全正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau_{\delta}=0.8678$, $p_{\delta} < 2.2e-16$, $\tau_{\varphi}=0.8890$, $p_{\varphi} < 2.2e-16$) (圖十七 A, B)，顯示頭部構造比例穩定，然而頭寬與中胸背板長則皆呈較低的相關性 (Kendall rank correlation test: $\tau_{\delta}=0.5536$, $p_{\delta} < 2.2e-16$, $\tau_{\varphi}=0.4327$, $p_{\varphi}=7.789e-07$) (圖十七 C, D)；於形質特徵間所做之散佈圖中可見，資料點於座標圖中分散於圖表兩側，顯示黃喙螺羸形質特徵應可分為兩個群，而根據聚類分析 (cluster analysis) 結果 (圖十八) 顯示，形質特徵根據頭部特徵及中胸背板長之比例，雄雌蟲皆可分為兩型，稱為大

頭型及小頭型；而將雄雌蟲跟據大小兩型分開後，頭寬及中胸背板長則分別符合常態分布（表一）。



(二) 管道尺寸對子代表現之影響

子代性別配置數量如表所示（表二），雌蟲於內側、雄蟲於外側者共 26 根竹管、全為雌蟲者 9 根、全為雄蟲者 35 根；然而，另有 2 根竹管之性別排列雖大致符合雌內雄外的排列方式，但出現有單個雌蟲育兒室出現於雄蟲育兒室之外側。管徑與雄蟲比例 (N=72) 具有相關性 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.3572$, $p=0.0001736$)，當管徑上升時，雄蟲比例呈下降趨勢（圖十九）。

在管徑與子代頭寬的相關性上，管徑與大頭型雄蟲 (N=10) (Kendall rank correlation test: $\tau=0$, $p=1$)（圖二十 A）、小頭型雄蟲 (N=99) (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1333$, $p=0.07184$)（圖二十 B）、大頭型雌蟲 (N=8) (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1132$, $p=0.7041$)（圖二十 C）皆無相關，僅與小頭型雌蟲 (N=47) 具有相關性 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.3168$, $p=0.003795$)（圖二十 D）；而在管徑與子代中胸背板長上，則同樣與大頭型雄蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0197$, $p=0.9361$)（圖二十 E）、小頭型雄蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0810$, $p=0.2741$)（圖二十 F）、大頭型雌蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0$, $p=1$)（圖二十 G）皆無相關，而與小頭型雌蟲有相關性 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2686$, $p=0.01441$)（圖二十 H）。育兒室容積則與大頭型雄蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2$, $p=0.4208$)（圖二十一 A）、小頭型雄蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0457$, $p=0.5076$)（圖二十一 B）、大頭型雌蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.2546$, $p=0.3828$)（圖二十一 C）、小頭型雌蟲頭寬 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1853$, $p=0.07177$)（圖二十一 D）、大頭型雄蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2$, $p=0.4208$)（圖二十一 E）、小頭型雄蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0465$, $p=0.4998$)（圖二十一 F）、大頭型雌蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1429$, $p=0.6207$)（圖二十一 G）、以及小頭型雌蟲 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1782$, $p=0.0844$)（圖二十一 H）中胸背板長皆無相關。

此外，於幼蟲飼養過程中有觀察到部分育兒室之存糧體內具有以繭蜂（圖二十二 A）為

主的寄生性生物，雖然獵物寄生者並不會直接影響黃喙螺羸幼蟲存活能力，但仍足以顯著消耗育兒室內之存糧量，於所觀察到具有繭蜂寄生的育兒室中，存糧之最高消耗量可達到近乎過半，該育兒室內所羽化之螺羸成蟲體型則相較於同一竹管內其他育兒室羽化之個體而有所差異 (圖二十二 B, C)。另外，試驗中曾嘗試將數個因不明原因死亡之螺羸幼蟲所在育兒室內之剩餘存糧集中，放置於飼養另一個體之玻璃管內，該個體羽化後體型則大於其他產自相同管徑竹管之個體 (圖二十三 A, B)。

(三) 黃喙螺羸幼生期時間紀錄

黃喙螺羸約於每年五至六月開始建造育兒室，幼蟲約於建造完成後 1 個月羽化；九至十月後所建造之育兒室內之子代則會維持前蛹階段渡過冬季，至隔年三月後羽化。前蛹進入滯育期至隔年化蛹者稱為越冬世代 (overwinter generation)，無前蛹滯育期者稱為非越冬世代 (non-overwinter generation)，單一築巢空間於 1 年內最高可容納 3 次非越冬世代及 1 次越冬世代 (圖二十四)。

在幼生期持續時間的比較上，根據於幼生期記錄時所觀察到有越冬前蛹出現的時間，以九月為分界點，將五月至八月所建造的育兒室作為非越冬世代、九月後所建之育兒室作為越冬世代，並比較幼生期各階段長度是否具有越冬世代與否或性別的差異。結果顯示，卵期長度在越冬世代與否 (Mann-Whitney test, $U=184$, $p=0.33054$) 及性別 (Mann-Whitney test, $U=176$, $p=0.10438$) 上皆無差異；幼蟲期長度在越冬世代與否具上有差異 (Mann-Whitney test, $U=185.5$, $p=0.001233$)，性別上則無差異 (Mann-Whitney test, $U=806.5$, $p=0.86719$)；在前蛹期長度上，除越冬世代差異外 (Mann-Whitney test, $U=0$, $p=1.0373e-18$)，非越冬世代中有表現出性別差異 (Mann-Whitney test, $U=334$, $p=0.00437$)，越冬世代中則無性別差異 (Mann-Whitney test, $U=154.5$, $p=0.8914$)；蛹期無越冬世代與否差異 (Mann-Whitney test, $U=2187.5$, $p=0.63473$)，但具有性別差異 (Mann-Whitney test, $U=1247.5$, $p=2.6289e-06$)。因此，黃喙螺羸幼生期各階段長度紀錄則包含：卵期 1.53 ± 0.08 日 ($N=11$)；非越冬幼蟲期 5.66 ± 0.16 日 ($N=80$)、越冬幼蟲期 6.82 ± 0.23 日 ($N=11$)；非越冬世代雄蟲前蛹期 6.27 ± 0.24 日 ($N=49$)、非越冬世代雌蟲前蛹期 7.22 ± 0.25 日 ($N=23$)、越冬世代前蛹期 145.33 ± 2.80 日 ($N=40$)；雄蟲蛹期 12.47 ± 0.25 日

(N=94)、雌蟲蛹期 14.00 ± 0.59 日 (N=50) (表三)。

(四) 非目標物種

自 2017 年 9 月至 2020 年 8 月間所收取的 92 根竹管中，根據竹管開啟時育兒室內所殘留之存糧及巢室材料判斷，共誘引到胡蜂科螺贏亞科 (N=86)、細腰蜂科 (N=2)、及切葉蜂科 (N=4) 三科；螺贏亞科所佔之竹管中，扣除經確認為黃喙螺贏者後共有 14 根，當中因育兒室全數死亡而無法確認物種者 11 根 (表四)。

於黃喙螺贏於育兒室中所出現之其他物種次數紀錄如表所示 (表五)；採集到的物種中以寄生蠅科 (Tachinidae) 出現次數最多 (N=28)，約佔育兒室總數 10.81 %，然而所造成的死亡數 (N=16) 佔其出現量之 57.14 %；蚤蠅科 (Phoridae) 出現次數較少 (N=23)，佔整體育兒室數量約 8.88 %，當中多數蚤蠅具有腹部膨大的現象，推測為懷卵個體；所出現之育兒室中有 14 隻螺贏幼蟲死亡，然而當中僅有 4 例螺贏於竹管開啟時便已死亡：3 例於卵階段死亡，且蜂卵呈顯凹陷狀 (圖二十五)，然而後續並無觀察到蚤蠅幼蟲的產生，顯示蜂卵的凹陷死亡與蚤蠅的產卵行為應無關聯；另 1 例則於開啟竹管時便已觀察到內部存糧已腐爛、並有蚤蠅幼蟲孳生 (圖二十六)，其餘蜂卵則成功孵化，其後於已與蚤蠅隔離之人工飼養階段因其他因素死亡，顯示有無蚤蠅出現與多數螺贏育兒室存活率並無明顯相關；繭蜂科 (Braconidae) (N=12) 則佔 4.63 %，並有 6 個育兒室內螺贏幼蟲死亡；其餘出現的類群則包含大花蚤科 (Ripiphoridae) (N=6)、青蜂科 (Chrysididae) (N=1)、蜂蠹科 (Stylopidae) (N=4)、及蟻形蜂科 (Bethyridae) (N=1)。

伍、討論

一、築巢空間與育兒室建造

(一) 室內築巢試驗失敗

於以竹管收取蟲源之過程中，部分竹管於以鐵絲網綁後仍會露出些許可透光縫隙，而雌蟲會以長條隔泥將該縫隙封起後繼續於管內建造育兒室，此行為與網箱中雌蟲以泥沙填補人造巢片縫隙之行為相似，可能代表研究所使用之人造巢片孔道受黃喙螺羸判別為可建造育兒室之候選環境，而對孔道內進行加工使其預備用以建造育兒室。

此外，試驗中觀察到雌蟲取食所捕捉的獵物；根據過往觀察，在多數擬寄生蜂類群中，包含蛛蜂科 (Evans and West-Eberhard, 1970; Evans and Yoshimoto, 1962)、細腰蜂科 (Leclercq, 1959; Lin, 1978)、胡蜂科下的螺羸亞科 (Malyshev, 1968; Rau, 1945)、蟻形蜂科 (Finlayson, 1950)、及其他擬寄生蜂科 (Burdick and Wasbauer., 1959) 內皆有紀錄雌蟲取食獵物的情形，並呈現多種取食方式 (Askew, 1971; Finlayson, 1950)，然而取食行為的有無以及發生時間則較無規律 (Evans, 1966)。根據 Chilcutt and Cowan 於 1992 年所做對 *Euodynerus* 屬螺羸雌蟲營養狀況與產卵能力關係的觀察，產卵前有攝取蛋白質資源的雌蟲與僅餵食糖水的雌蟲間之差異為卵巢中卵的發育程度，攝取蛋白質的個體所含之卵的大小為未攝取蛋白質個體之 2.5 倍，且僅餵食糖水之個體所含之營養僅足以使單顆卵發育完成，顯示產卵前之營養攝取為螺羸卵發育之重要因子。然而試驗所提供之斜紋夜蛾幼蟲數應已滿足雌蟲補充蛋白之所需，因此營養狀況應非造成試驗失敗之主要因子。

在試驗個體的選擇上，為避免成蟲生殖系統未成熟造成無法交配，築巢試驗選用羽化至少一周之成蟲進行試驗，且雄蟲有明顯表現出交配之行為，顯示日齡不足應非造成試驗失敗之主因；而在過往對借坑性螺羸交配行為的觀察上，雄蟲羽化時間早於該世代之雌蟲，並會據守於管道開口、等待新羽化之雌蟲離巢時與其交配 (Cowan, 1979)，結合本試驗之交配失敗結果，雄蟲較早羽化以等待雌蟲之現象除競爭交配機會外，或許尚與新羽化雌蟲活動力較差、可使雄蟲較易成功交配有關係。因此，在未來人工飼養技術的改進上，選取試驗個體時應可嘗試以羽化數日之雄蟲與剛羽化之雌蟲共同飼養。



在試驗設計上，為檢驗所產生的子代體型與親代體型是否相關，因此試驗個體之交配採用成對成蟲飼養，可能導致缺乏於自然環境下可能具有的性擇或其他交配前行為，而無法觸發交配行為。因此，在人工飼養技術的改進上，則應考慮交配時以單隻雌蟲配以多隻雄蟲，透過於雄蟲中胸背板上以醒目顏料進行標記，並在交配階段全程錄影記錄，以確認實際與雌蟲交配之雄蟲個體，並於後續進行形質測量並與子代進行比較。

此外，為避免開啟巢室時可能造成的隔泥破損或脫落而影響巢室長度測量，試驗設計上選用具有透明壓克力板之觀察型人造巢片以直接進行測量，然而由於需將管道內容物透過壓克力板對外呈現，因此該人造巢片之管道形狀設計為拱形，而非自然狀況下常見的圓形孔道，造成實際建造的育兒室容積會較於圓柱形管道所建者為大，在後續數據分析上則可能產生偏差。

(二) 管道尺寸對黃喙螺羸育兒室影響

於不同長度管道中的空間分配比較上，前庭室長度不受管道長度影響；育兒室長度不隨管道長度變化，僅有育兒室數量與管道長呈正相關，顯示於較長管道中，雌蟲傾向於建造更多的育兒室而非增加單個育兒室的長度；而於較小管徑管道中的空間分配結果則顯示，育兒室數量與管徑無關，個別育兒室長度與管徑呈負相關，而育兒室容積則呈上升趨勢，此結果與 Polidori *et al.* 於 2011 年所觀察記錄之結果相符合，但與 Dang and Nguyen 於 2019 年所發表的結果相比，在管長對育兒室長度及管徑對育兒室數量的結果上則出現差異；此外，Dang and Nguyen (2019) 所觀察到黃喙螺羸育兒室數量上限為 11 個，而本研究所收取之竹管內育兒室最多則為 8 個。上述差異與 Sears *et al.* (2001) 所做之環境資源差異對借坑性螺羸巢室結構影響之結果相符合，顯示借坑性螺羸在管道空間資源利用策略上，即使為同一物種也容易產生地域上的差異。

然而由於研究數據來源之誘引竹管為直接取用自然生長之竹段，並未經由裁切製造特定管道尺寸，而導致管道較長之竹管多具有較寬的管徑、較小管徑之竹管管長多較短，因此部分結果，如育兒室容積隨管道長度上升、育兒室數量於較小管徑中較少等，則可能受上述之竹管天然尺寸組合的影響，而與實際之空間利用策略有所偏差。

而在管長與寄生率間的關係討論上，最早於 1967 年，Krombein (1967) 便提出前庭室的存在僅為演化所殘留的行為痕跡之假說，當中提到前庭室的發展僅在借坑性行為演化初期具有防禦寄生者及掠食者的功能，在其後續的演化競爭下，寄生者及掠食者多以發展出穿透前庭室以入侵育兒室的能力而使其失去防禦功能；根據 Seidelmann (1999) 對 *Osmia* 屬切葉蜂的巢室觀察結果，前庭室的有無與育兒室受寄生與否無相關；而 Asís *et al.* (2007) 對 *Trypoxylon* 屬銀口蜂的觀察結果則顯示，前庭室可降低由病原體或其他未確認原因所導致的死亡，然而對青蜂科的寄生則無抵禦能力。本研究結果同樣顯示寄生率與前庭室佔管道長度之比例並無關連，而符合 Krombein (1967) 所提出的演化痕跡假說。

二、子代表現觀察

(一) 黃喙螺羸體形二型性

黃喙螺羸之體形二型性或許與其獵物捕捉及搬運攜帶能力相關，以斜紋夜蛾為例：斜紋夜蛾幼蟲體型於不同齡期間具有明顯差異，尤其以三齡轉至四齡時體型變化最為明顯，導致較高齡期之獵物需要較大之力量及構造以穩定搬運，小頭型的雌蟲適合捕捉偏低齡期之獵物，而大頭型則可狩獵較高齡期之獵物。而根據 Nalepa and Swink 於 2018 年對銀口蜂科 *Cerceris* 屬物種頭部寬度與獵物重量負載能力之觀察結果，頭部寬度確實可影響個體負重搬移能力；因此，黃喙螺羸之體形二型性應可使個體在同樣的胸節大小下具有不同大小的頭部，造成個體的負載能力產生差異，而使大頭型個體可搬運齡期較高、重量較重的獵物，進而使可使用的獵物資源與小頭型個體分開，以降低種內競爭，並最大化族群對狩獵領域內獵物之利用能力。

(二) 育兒室尺寸對子代表現影響

在黃喙螺羸子代性別育兒室排列上，大致保持雌蟲於內側、雄蟲於外側者的基本原則，然而出現 2 根竹管之性別排列稍有偏差；偏差之產生原因推測有兩種可能：其一為雌蟲在分配子代性別配置時即有機率發生錯誤，其二則為管道內育兒室並非由同一隻雌蟲建造，或許為第一隻雌蟲建造育兒室後，剩餘空間在作為前庭室蜂口前便被另一隻雌蟲用以建造育兒室，而使管道內子代性別排列呈現非典型狀態。

在子代的性別分配上，早期建立的理論即認為，在具有雄雌二型性的類群中，子代性別分配受親代根據育幼條件而調控 (Trivers and Willard, 1973)，相關的研究觀察則主要以內寄生性蜂類為研究對象，結果顯示，寄生性蜂類之性別分配受宿主體型影響，親代根據宿主所能提供之營養總量決定所產入的卵之性別比例 (Charnov and Bull, 1977)；在子代表現上，由於雌蟲體型與其繁殖能力相關，然而大型雄蟲在繁殖能力上與小型雄蟲並無顯著差異 (Assem, 1971; Southwood, 1966)，因此親代傾向於當資源量僅適合小型個體發育時產出較高比例的雄蟲。而根據 Longair 於 1981 年所對 2 科共 7 種借坑性蜂於不同大小管道所產生之子代性別比觀察結果，借坑性蜂親代對子代性別分配原理與寄生性蜂類相同，主要差異為將宿主體型之因子替換為築巢空間，因此，對具有雄雌二型性的借坑性蜂，子代體型易親代所選擇之管道內徑影響，且雌蟲傾向於在狹小空間產下空間需求較小的性別。在本試驗結果中，雄蟲比例隨管徑上升而下降，符合過往研究中借坑性蜂親代對子代性別之分配機制。

黃喙螺蠃兩性別皆具體型差異，且成蟲體型可因後天因素而與同巢個體有所差異，顯示黃喙螺蠃具有體形可塑性。然而與 Polidori *et al.* (2011) 所做的觀察相比，黃喙螺蠃成蟲除雄雌蟲外，體型尚有大小頭型之分；根據比較結果，黃喙螺蠃成蟲體型與管徑的相關性隨性別及體型而有所差異：兩型雄蟲及大頭型雌蟲頭寬及中胸背板長皆不隨管徑改變而變化，而小頭型雌蟲頭寬及中胸背板長皆隨管徑上升而增加，顯示 Polidori *et al.* (2011) 於 *Euodynerus* 屬螺蠃的觀察中僅以成蟲頭寬作為體形判斷基準所進行的研究方法並不適用於所有借坑性螺蠃類群。此外，黃喙螺蠃雄雌兩性別及大小頭型之頭寬及中胸背板長皆不隨育兒室容積改變而變化，顯示幼生期的生長空間或許並非體形決定之主要關鍵因子，結合前述關於後天獵物量變化對體形的影響，存糧量或許為親代調控子代體型之重要機制。因此，待人工飼養技術成熟後，或許可藉由記錄雌蟲所放入育兒室之獵物齡期及隻數進行存糧量的量化，以檢驗子代體型與存糧量是否相關。

(三) 黃喙螺蠃幼生期時間紀錄

與過往對黃喙螺蠃生活史紀錄比較，Li *et al.* 於 1973 年至 1974 年間自杭州地區所進行的觀察結果顯示，黃喙螺蠃一年僅有兩世代：七月至八月的非越冬世代及九月至隔年五、六月

的越冬世代，與本研究所觀察到之一年四代相比有明顯差異，而 Dang and Nguyen 於 2013 年至 2014 年的觀察則無記錄一年內的世代數。在各階段長度差異上，Li *et al.* 並無記錄越冬世代長度；Dang and Nguyen 的觀察結果顯示，除前蛹期越冬差異外，蛹期也具越冬與否之差異，且非越冬世代蛹期具有性別差異；本研究則觀察到幼蟲期越冬與否、非越冬世代前蛹性別、以及蛹期性別具有差異。在造成三次研究結果中生活史差異的可能原因上，應考慮 Li *et al.* 所進行之年代較早，且記錄方式較不嚴謹，而使數據相對缺乏精確性；其他原因則推測為緯度差異：Li *et al.* 進行觀察之農業區緯度約 30°N，Dang and Nguyen 所設置管道之地點分布於 20-22°N，臺灣大學園藝分場緯度則約 25°N，三地緯度差異導致月均溫變化不同，而造成越冬世代起始時間於越南、臺灣、及揚州地區分別為十月、九月、九月，越冬世代結束時間為五月、五月、及七月。

此外，臺灣地區 2020 年非越冬世代育兒室出現時間異常、延遲至近七月中旬才出現，推測原因為該年度四月份氣溫異常下降，造成前一年越冬世代延後羽化或個體羽化後死於低溫。

(四) 非目標物種

於黃喙螺羸育兒室中所收到之伴生物種可大致分為三群：以螺羸為寄主之寄生者及擬寄生者、以獵物為寄主之擬寄生者、及其他非寄生性物種，潛在病原體則因試驗設計並無包含微生物相關的檢測而未進行鑑定。以螺羸為寄主者包含蜂蠅科、大花蚤科、青蜂科、以及一部分的寄生蠅科物種，而以獵物為寄主之擬寄生者則包含其餘的寄生蠅科、繭蜂科、及蟻形蜂科物種，而含有上述獵物寄生者之育兒室於竹管開啟時並未觀察到鄰近巢室之隔泥有破損，且部分寄生者為育兒室內物移至玻璃管中飼養後才出現，顯示該寄生者於育兒室封閉前便已進入寄主體內；可能原因有二：其一為該獵物寄生者於螺羸雌蟲外出尋找獵物時入侵建造中的育兒室並進入寄主體內，其二為寄生者先行寄生於寄主體內，其後寄主再被螺羸雌蟲捕捉而進入育兒室；上述可能原因皆顯示螺羸雌蟲對獵物品質之檢驗能力或許不足以辨別獵物是否已受寄生。此外，在具有繭蜂出現的螺羸幼蟲死亡案例上，由於繭蜂僅消耗所寄生的獵物個體，螺羸幼蟲仍可取食其餘未被寄生的存糧，至多僅造成體型上的差異；而 6 例死亡中有 4 例之螺羸幼蟲實則因其他尚未確認之因素而先死亡，其後繭蜂再由殘存未被取食的獵物

體內鑽出並羽化，顯示繭蜂並非導致黃喙螺羸幼蟲死亡之常見原因。

另一值得探討的部分則為出現於育兒室中的蚤蠅科物種，根據鑑定結果，所出現之物種皆為平凡蚤蠅 (*Megaselia trivalis* Brues, 1911)，屬於腐生性蚤蠅，應不具有主動攻擊蜂卵的行為；於少數育兒室中，螺羸幼蟲於完全消耗所存放之存糧前便已化蛹，剩餘存糧則會留存直至腐爛，推測蚤蠅的主要出現原因為取得腐爛存糧以作為產卵基質，而於螺羸雌蟲完成育兒室後被隔泥困於其中，因此，在有蚤蠅幼蟲孳生的死亡育兒室上，推測該死亡案例實際為蚤蠅進入育兒室後，螺羸幼蟲因為其他因素死亡，其後才由蚤蠅以螺羸屍體及腐爛存糧作為基質而產卵。然而對於蚤蠅雌蟲選擇育兒室進入之依據，根據 Disney (1994) 所述，*Megaselia* 屬為腐生蚤蠅中取食範圍較廣的類群，幼生期可取食植物性及動物性之腐爛基質，且部分類群可辨識即將死去之生物體並聚集於近處等待其死亡後將其作為產卵基質。因此，目前判斷出現於育兒室中之蚤蠅為受存放之已麻痺鱗翅目獵物吸引，並進入建造中的育兒室以等待腐爛基質產生，而於後續隔泥建造時受困其中；此外，在以竹管誘引以收取育兒室時僅有一個育兒室內之蚤蠅成功繁殖，原因則可能為多數獵物於死亡而成為蚤蠅產卵基質前便先被螺羸幼蟲取食完畢，而使蚤蠅失去原先選定的產卵處所。

陸、結論

根據本次研究結果，黃喙螺羸在築巢空間的使用分配上與過往研究大致相符：於較長的管道中會建造較多育兒室；當管徑下降時，育兒室長度上升，而單個育兒室容積則下降。形質測量結果則顯示雄雌蟲頭部構造與中體節比例皆非固定不變，可劃分為大頭型與小頭型，而過往其他螺羸研究僅以成蟲頭寬作為體形判斷基準，或許不足以完全代表該研究對象的體形資料，而有待對於其他物種之體型比例進行測量分析。而在管道尺寸對子代表現的影響上，黃喙螺羸雄蟲比例同樣隨管徑下降而上升，然而子代中僅有小頭型雌蟲體型會隨管徑改變。此外，於黃喙螺羸幼蟲飼養過程中發現後天的存糧量變化對成蟲體型的影響，顯示幼生期所獲取的營養或許為影響成蟲體型之重要因子，然而自竹管收取之育兒室存糧多已被部分取食而尚無法精確量化原始存糧量。

在生物防治的應用上，考量築巢空間大小對育兒室數量、子代體型、及性別比例的影響，在誘引巢體的設計上，管長應有 200 mm 以上，以容納 5 個以上的育兒室；在管徑設計上，則應避免使用過小的孔洞而導致雄性比例偏高或是產生體型較小之小頭型雌蟲，導致可狩獵獵物範圍縮窄及獵捕能力較低，而使下一世代之總獵物捕捉量降低。

然而現階段由於黃喙螺羸人工飼養技術的不成熟，無法透過於封閉環境下供給單一化的管道以收集數據，而無法取得如小管徑搭配極長管道等較極端築巢空間組合下的巢室數據，或是經由記錄雌蟲所放入育兒室之獵物齡期及隻數以進行存糧量的量化，並透過後天性地增減獵物存量，以進一步了解存糧量對子代體型之影響。

分析本研究中人工飼養的失敗結果，目前判斷可能原因為試驗個體日齡數過大或缺乏交尾前之部分生殖競爭行為。因此，在日後人工飼養技術上，可改進的部分則包含選取試驗個體時應選取羽化數日之雄蟲與剛羽化之雌蟲進行配對飼養，或是以多隻雄蟲配以單隻雌蟲，於雄蟲中胸背板上以醒目顏料進行標記以辨別個體，並在交配階段全程錄影記錄，以確認實際與雌蟲交配之雄蟲個體，以便後續進行形質測量並與子代進行比較。

此外根據過往研究結果顯示，不同棲息地間之氣候及資源差異可對借坑性蜂類生活史及巢室結構造成影響，而本研究進行蟲源收集之樣點位於為臺灣島北部，然而臺灣島因南北緯

度差異而具有明顯地域差異，因此本試驗結果可能與臺灣島南部之黃喙螺羣族群具有差異。



柒、參考文獻

- Aguiar AP, Deans AR, Engel MS, Forshage M, Huber JT, Jennings JT, Johnson NF, Lelej AS, Longino JT, Lohrmann V. 2013. Order Hymenoptera. In: Zhang, Z.-Q.(Ed.) Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). Zootaxa 3703: 51-62.
- Askew RR. 1971. Parasitic Insects. New York: American Elsevier Publishing Company. 316 pp.
- Assem JVD. 1971. Some Experiments on the Sex Ratio and Sex Regulation in the Pteromalid *Lariophagus distinguendus*. Neth. J. Zool. 21: 373-402.
- Asís J, Beneitez Villamor A, Tormos J, Gayubo S, Tomé M. 2007. The Significance of the Vestibular Cell in Trap Nesting Wasps (Hymenoptera: Crabronidae): Does its Presence Reduce Mortality? J. Insect Behav. 20: 289-305. Available from: doi: 10.1007/s10905-007-9080-5.
- Barthélémy C. 2012. Nest Trapping, a Simple Method for Gathering Information on Life Histories of Solitary Bees and Wasps. Bionomics of 21 Species of Solitary Aculeate in Hong Kong. Hong Kong Entomol Soc 4: 3-37.
- Boesi R, Polidori C, Bevacqua S, Tormos J, Asís J, Andrietti F. 2005. Trap-nesting *Ancistrocerus sikhimensis* (Hymenoptera: Eumenidae) in Nepal: Nest Structure and Associates (Hymenoptera: Chrysididae; Acarina: Saproglyphidae). Fla. Entomol. 88: 135-140. Available from: doi: 10.1653/0015-4040(2005)088[0135:TASHEI]2.0.CO;2.
- Branstetter MG, Danforth BN, Pitts JP, Faircloth BC, Ward PS, Buffington ML, Gates MW, Kula RR, Brady SG. 2017. Phylogenomic Insights into the Evolution of Stinging Wasps and the Origins of Ants and Bees. Curr. Biol. 27: 1019-1025. Available from: doi: 10.1016/j.cub.2017.03.027.
- Budrys E, Budrienė A, Nevronytė Ž. 2010. Dependence of Brood Cell Length on Nesting Cavity Width in Xylocolous Solitary Wasps of Genera *Ancistrocerus* and *Symmorphus* (Hymenoptera: Vespidae). Acta Zool Litu 20: 68-76. Available from: doi: 10.2478/v10043-010-0010-y.
- Burdick DJ, Wasbauer. MS. 1959. Biology of *Methoca californica* Westwood. Wasmann J Biol 17: 75-88.
- Buschini M, Borba N, Brescovit A. 2010. Prey Selection in the Trap-nesting Wasp *Trypoxylon (Trypargilum) opacum* Brèthes (Hymenoptera; Crabronidae). Braz. J. Biol. 70: 529-536.
- Buyanjargal B, Abasheev RY. 2015. Nesting Biology and Behavior of *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790)(Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in Central Mongolia. Mong J Biol Sci 13: 25-33. Available from: doi: 10.22353/mjbs.2015.13.04.
- Charnov EL, Bull J. 1977. When is Sex Environmentally Determined? Nature 266: 828-830. Available from: doi: 10.1038/266828a0.
- Chilcutt CF, Cowan DP. 1992. Carnivory in Adult Female Eumenid wasps (Hymenoptera: Vespidae:

- Eumeninae) and its Effect on Egg Production. *Great Lakes Entomol.* 25: 8.
- Coville RE, Coville PL. 1980. Nesting Biology and Male Behavior of *Trypoxylon (Trypargilum) tenocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 110-119. Available from: doi: 10.1093/aesa/73.1.110.
- Cowan DP. 1979. Sibling Matings in a Hunting Wasp: Adaptive Inbreeding? *Science* 205: 1403. Available from: doi: 10.1126/science.205.4413.1403.
- Dang HT, Nguyen LTP. 2019. Nesting Biology of the Potter Wasp *Rhynchium brunneum brunneum* (Fabricius, 1793) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in North Vietnam. *J Asia Pac Entomol* 22: 427-436. Available from: doi: <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2019.02.003>.
- Disney RHL. 1994. *Scuttle Flies : the Phoridae*. London: Chapman & Hall. Available from: doi: <https://doi.org/10.1007/978-94-011-1288-8>.
- Evans HE. 1966. *The Comparative Ethology and Evolution of the Sand Wasps*. Cambridge, Mass: Harvard University Press. 526 pp.
- Evans HE, West-Eberhard MJ. 1970. *The Wasps*. Ann Arbor: University of Michigan Press. 265 pp.
- Evans HE, Yoshimoto CM. 1962. The Ecology and Nesting Behavior of the Pompilidae of the Northeastern United States. *Misc Publ Ent Soc Am* 3: 65-119.
- Finlayson LH. 1950. The Biology of *Cephalonomia waterstoni* Gahan (Hym., Bethyridae), a Parasite of *Laemophloeus* (Col., Cucujidae). *Bull. Entomol. Res.* 41: 79-97. Available from: doi: 10.1017/S0007485300027498.
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, Aizen MA, Bommarco R, Cunningham SA, Kremen C, Carvalheiro LG, Harder LD, Afik O, Bartomeus I, Benjamin F, Boreux V, Cariveau D, Chacoff NP, Dudenhöffer JH, Freitas BM, Ghazoul J, Greenleaf S, Hipólito J, Holzschuh A, Howlett B, Isaacs R, Javorek SK, Kennedy CM, Krewenka KM, Krishnan S, Mandelik Y, Mayfield MM, Motzke I, Munyuli T, Nault BA, Otieno M, Petersen J, Pisanty G, Potts SG, Rader R, Ricketts TH, Rundlöf M, Seymour CL, Schüepp C, Szentgyörgyi H, Taki H, Tscharntke T, Vergara CH, Viana BF, Wanger TC, Westphal C, Williams N, Klein AM. 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339: 1608. Available from: doi: 10.1126/science.1230200.
- Gullan PJ, Cranston PS. 2014. *The Insects: an Outline of Entomology*. John Wiley & Sons. 595 pp.
- Hirashima Y, Maeta Y. 1974. Bees of the Genus *Megachile* sensu lato (Hymenoptera, Megachilidae) of Hokkaido and Tohoku District of Japan. *Kontyu* 42: 157-173.
- Hisamatsu M, Suzuki K. 1988. Habits of Some Eumenid Wasps. *Bull Fac Edu Chiba Univ* 36: 83-92.
- Huang D-y, Zhu C-d, Xiao Z-y, Huang M-g, Hu D-n. 2012. Application of Trap-nesting Technique in the Research of Entomology. *J Anhui Agric Sci*: 94.
- Jauker F, Bondarenko B, Becker H, Steffan-Dewenter I. 2012. Pollination Efficiency of Wild Bees and Hoverflies Provided to Oilseed Rape. *Agric. For. Entomol.* 14: 81-87. Available from: doi: 10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x.

- Krombein KV. 1967. *Trap-nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests, and Associates*. Washington: Smithsonian Press. 594 pp.
- Kumar PG, Gaurav S. 2013. A Taxonomic Study on the Genus *Rhynchium* Spinola (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from the Indian Subcontinent. *Rec zool Surv India* 113: 105-122.
- Lebuhn G, Droege S, Connor EF, Gemmill-Herren B, Potts SG, Minckley RL, Griswold T, Jean R, Kula E, Roubik DW, Cane J, Wright KW, Frankie G, Parker F. 2013. Detecting Insect Pollinator Declines on Regional and Global Scales. *Conserv. Biol.* 27: 113-120. Available from: doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01962.x.
- Leclercq J. 1959. Une Population de *Mellinus arvensis* L. Dans Laquelle Les Femelles Chassent Pour Leur Propre Compte (Hym. Sphecidae Nyssoninae). *Bull Soc Royale Sci Liege* 28: 246-249.
- Li S, Wang T, Don S. 1975. A Preliminary Study of the Pot Wasp *Rhynchium brunneum* and its Utilization. *Acta Entomol Sinica* 18: 151-155. Available from: doi: 10.16380/j.kcxb.1975.02.004.
- Lin N. 1978. Sequential Hypermalaxation in the Digger Wasp *Diodontus Franclemonti* Krombein (Hymenoptera: Sphecidae). *J Kansas Entomol Soc* 51: 235-238.
- Longair RW. 1981. Sex Ratio Variations in Xylophilous Aculeate Hymenoptera. *Evolution* 35: 597-600. Available from: doi: 10.2307/2408206.
- Lu S-S, Yeh W-C, Sung I-H. 2016. Phenology and Community Analyses of Trap-Nesting Wasps and Bees in the Agricultural Fields and Forests of Yunlin and Chiayi Counties, Taiwan. *Formosan Entomol* 36: 107-123. Available from: doi: 10.6662/TESFE.2016012.
- Malyshev SI. 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the Phases of their Evolution*. Methuen, London: Springer Science & Business Media. 319 pp.
- Michener CD. 2007. *The Bees of the World*. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press. 992 pp.
- Nalepa C, Swink W. 2018. Wasp Size and Prey Load in *Cerceris fumipennis* (Hymenoptera, Crabronidae): Implications for Biosurveillance of Pest Buprestidae. *Insects* 9: 86. Available from: doi: 10.3390/insects9030086.
- O'Neill KM. 2001. *Solitary Wasps: Behavior and Natural History*. Ithaca, United States: Cornell University Press. 406 pp.
- Polidori C, Boesi R, Borsato W. 2011. Few, Small, and Male: Multiple Effects of Reduced Nest Space on the Offspring of the Solitary Wasp, *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (Hymenoptera: Vespidae). *C. R. Biol.* 334: 50-60. Available from: doi: 10.1016/j.crv.2010.11.003.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE. 2010. Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers. *Trends Ecol Evol* 25: 345-353. Available from: doi: https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007.
- Rau P. 1945. The Carnivorous Habits of the Adult Wasp *Odynerus dorsalis* Fab. *Bull Brooklyn*

Entomol Soc 40: 29-30.

- Sears AL, Smiley JT, Hilker M, Müller F, Rank NE. 2001. Nesting Behavior and Prey Use in Two Geographically Separated Populations of the Specialist Wasp *Symmorphus cristatus* (Vespidae: Eumeninae). Am. Midl. Nat. 145: 233-246. Available from: doi: 10.1674/0003-0031(2001)145[0233:NBAPUI]2.0.CO;2
- Seidelmann K. 1999. The Function of the Vestibulum in Nests of a Solitary Stem-nesting Bee, *Osmia rufa* (L.). Apidologie 30: 19-29.
- Southwood TRE. 1966. Ecological Methods. London: Methuen. 391 pp. Available from: doi.
- Staab M, Ohl M, Zhu C-D, Klein A-M. 2014. A Unique Nest-Protection Strategy in a New Species of Spider Wasp. Plos One 9: e101592. Available from: doi: 10.1371/journal.pone.0101592.
- Torchio PF. 1976. Use of *Osmia lignaria* Say (Hymenoptera: Apoidea, Megachilidae) as a Pollinator in an Apple and Prune Orchard. J Kansas Entomol Soc 49: 475-482.
- Triplehorn CA, Johnson NF, Borror DJ. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects. Australia: Thomson, Brooks/Cole. x, 864 pp.
- Trivers RL, Willard DE. 1973. Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. Science 179: 90. Available from: doi: 10.1126/science.179.4068.90.
- Tuan S-J, Yeh C-C, Atlihan R, Chi H, Tang L-C. 2016. Demography and Consumption of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) Reared on Cabbage and Taro. J. Econ. Entomol. 109: 732-739. Available from: doi: 10.1093/jee/tov325.
- Tylianakis J, Veddeler D, Lozada T, López RM, Benítez P, Klein A-M, Koning GD, R., Olschewski, Veldkamp E, Navarrete H, Onore G, Tscharrntke T. 2005. Biodiversity of Land-use Systems in Coastal Ecuador and Bioindication Using Trap-nesting Bees , Wasps , and their Natural Enemies. Lyonia 2: 7-15.
- Wang L, Yan Z, Ou Y, Men X, Ye B. 2018. The Inner Diameter of Nest Tubes Influences Reproductive Parameters of *Osmia excavata* Alfken (Hymenoptera: Megachilidae). Chin J Appl Entomol 55: 1001-1006. Available from: doi: 10.7679/j.issn.2095-1353.2018.121.
- Wei S, Wei S, Wang R, Zhou W, Xu Z. 1991. Study on the Morphology and Biology of the *Osmia cornifrons* Bee in Fruit Trees. Entomol Knowl 28: 106-108.
- Winfree R, Williams NM, Dushoff J, Kremen C. 2007. Native Bees Provide Insurance Against Ongoing Honey Bee Losses. Ecol. Lett. 10: 1105-1113. Available from: doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x.

表一、黃喙螺羸兩性別之大小頭型個體頭寬及大顎長以 Shapiro-Wilk test 進行常態分布檢定結果



Table. 1. Results of the normality of head width and mesoscutum length of *Rhynchium brunneum* in two sexes and two types tested by using Shapiro-Wilk test

Sex	Type	measurement	N*	p-Statistics	Normal distribution
Male	Large-head	Head width	11	0.8477	Yes
Male	Large-head	Mesoscutum length	11	0.4175	Yes
Male	Small-head	Head width	116	0.6072	Yes
Male	Small-head	Mesoscutum length	116	0.8833	Yes
Female	Large-head	Head width	9	0.379	Yes
Female	Large-head	Mesoscutum length	9	0.1188	Yes
Female	Small-head	Head width	53	0.8258	Yes
Female	Small-head	Mesoscutum length	53	0.0556	Yes

*N=sample size.

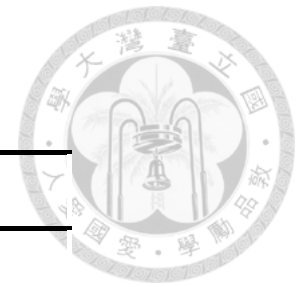
表二、黃喙螺羸育兒室性別配置方式

Table. 2. Sex arrangement in brood cell of *Rhynchium brunneum*

Arrangement type	Number
IFOM	26
IFOM with an exception *	2
AF	9
AM	35

Note: IFOM: females in inner cells and male in outer cells; AF: all females; AM: all males.

* Basically, the overall arrangement match IFOM, but with a single female brood cell in outer side of male cell.



表三、黃喙螺羸幼生期各階段發育時間

Table. 3. Developmental time of immature stages of *Rhynchium brunneum*

Stage	N*	Range (day)	Mean $\pm$ SEM (day)
Egg	11	0-3	1.53 $\pm$ 0.08
Non-overwinter larva	80	1-9	5.66 $\pm$ 0.16
Overwinter larva	11	6-8	6.82 $\pm$ 0.23
Non-overwinter male prepupa	49	2-10	6.27 $\pm$ 0.24
Non-overwinter female prepupa	23	4-9	7.22 $\pm$ 0.25
Overwinter prepupa	40	110-202	145.33 $\pm$ 2.80
Male pupa	94	8-20	12.47 $\pm$ 0.25
Female pupa	50	7-38	14.00 $\pm$ 0.59

*N = sample size.

表四、於竹管所收到非目標借坑性蜂類群紀錄及出現次數

Table. 4. Non-target trap-nesting wasp species from bamboo canes and their occurrences

Family	Occurrences (times)
Non-target Vespidae	3
Unidentifiable Vespidae	11
Sphecidae	2
Megachilidae	4



表五、於竹管所收取之伴生物種類群、出現次數、佔整體育兒室比例、造成螺贏幼蟲死亡次數、及造成之死亡率紀錄

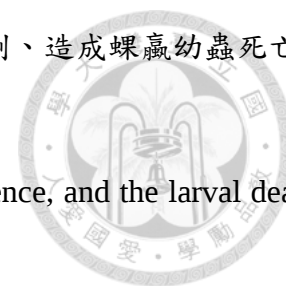


Table. 5. Association organism from bamboo canes, the numbers, occurrence, and the larval deaths and larval mortality of *Rhynchium brunneum* caused by those organisms

Family	Occurrence in brood cell	Occurrence rate*	<i>R. brunneum</i> larval death	<i>R. brunneum</i> mortality**
Bethylidae	1	0.004	0	0.00
Braconidae	12	0.046	6***	0.50
Chrysididae	1	0.004	1	1.00
Phoridae	23	0.089	14*****	0.61
Ripiphoridae	6	0.023	6	1.00
Stylopidae	4	0.015	0	0.00
Tachinidae	28	0.108	16	0.57

* Occurrence rate = Occurrence/total brood cell number in this research (N=259)

** mortality = *R. brunneum* larval death/occurrence

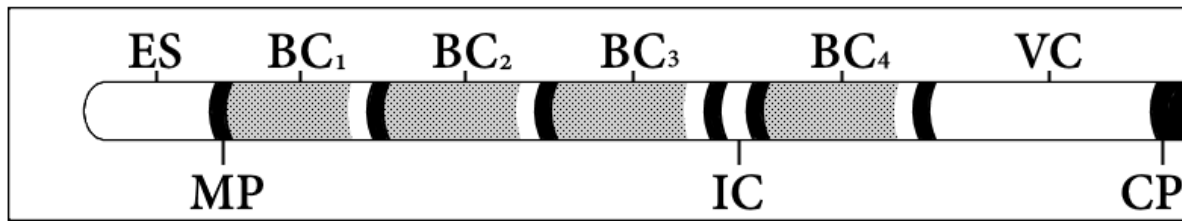
*** 4 case of larval death happened before brood cell opening, and then braconid wasps emerged from remain provision.

***** 4 case of larva death happened before brood cell opening, other 10 death happened in artificial breeding process.



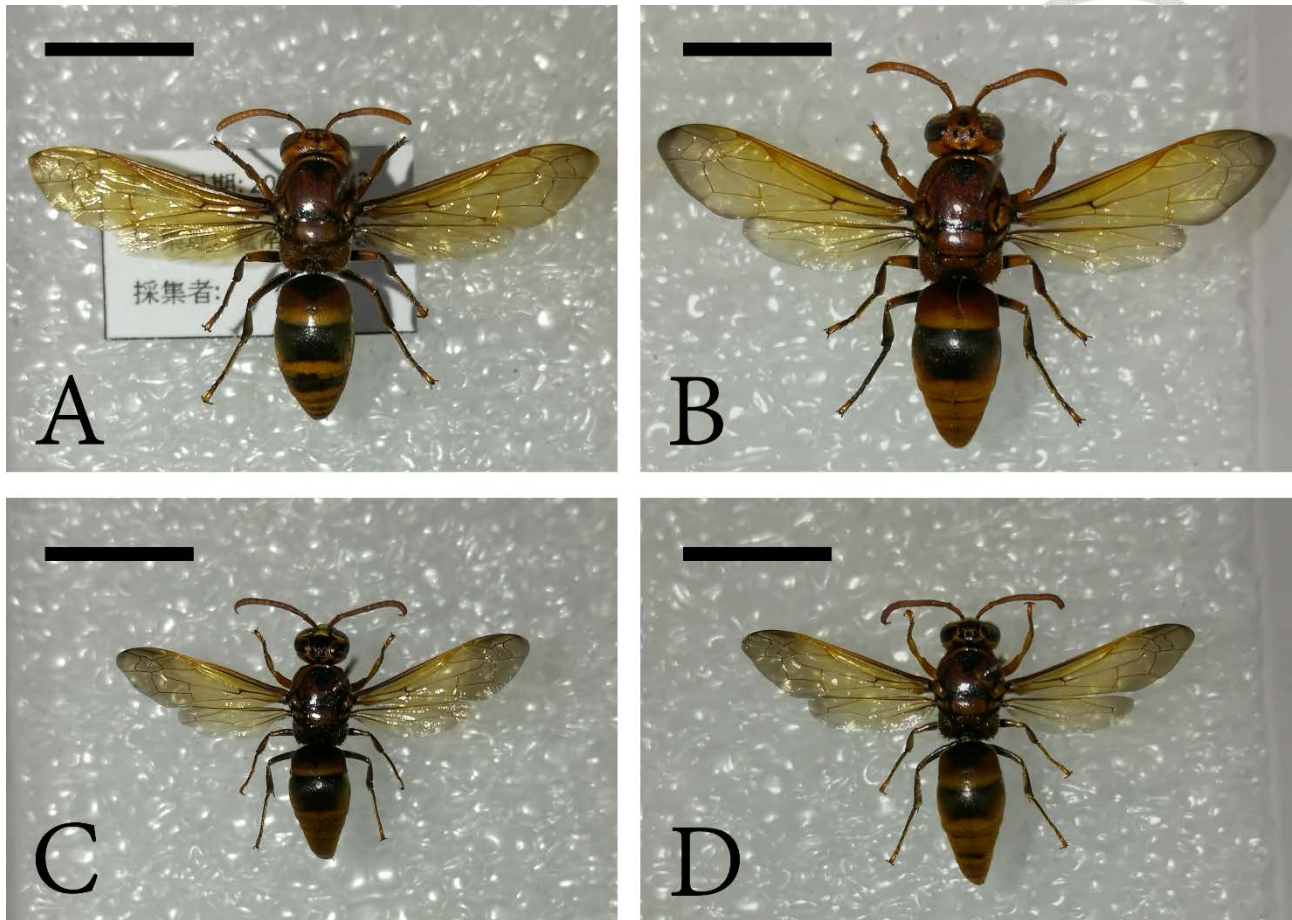
圖一、黃喙蜾蠃成蟲標本背面照，比例尺為 10 mm。A：雄蟲；B：雌蟲

Fig.1. Dorsal view of *Rhynchium brunneum*. Scale bar = 10 mm. A: male; B: female.



圖二、借坑性蜂類巢室結構圖。ES：底端空室；MP：隔泥；BC：具有存糧之育兒室；IC：間室；VC：前庭室；CP：封口層。修改自 Krombein (1967)

Fig. 2. Structure of the nest of trap-nesting bees/ wasps. ES: empty space; MP: mud partition; BC: provisioned brood cell; IC: intercalary cell; VC: vestibular cell; CP: closing plug. Modified from Krombein (1967).



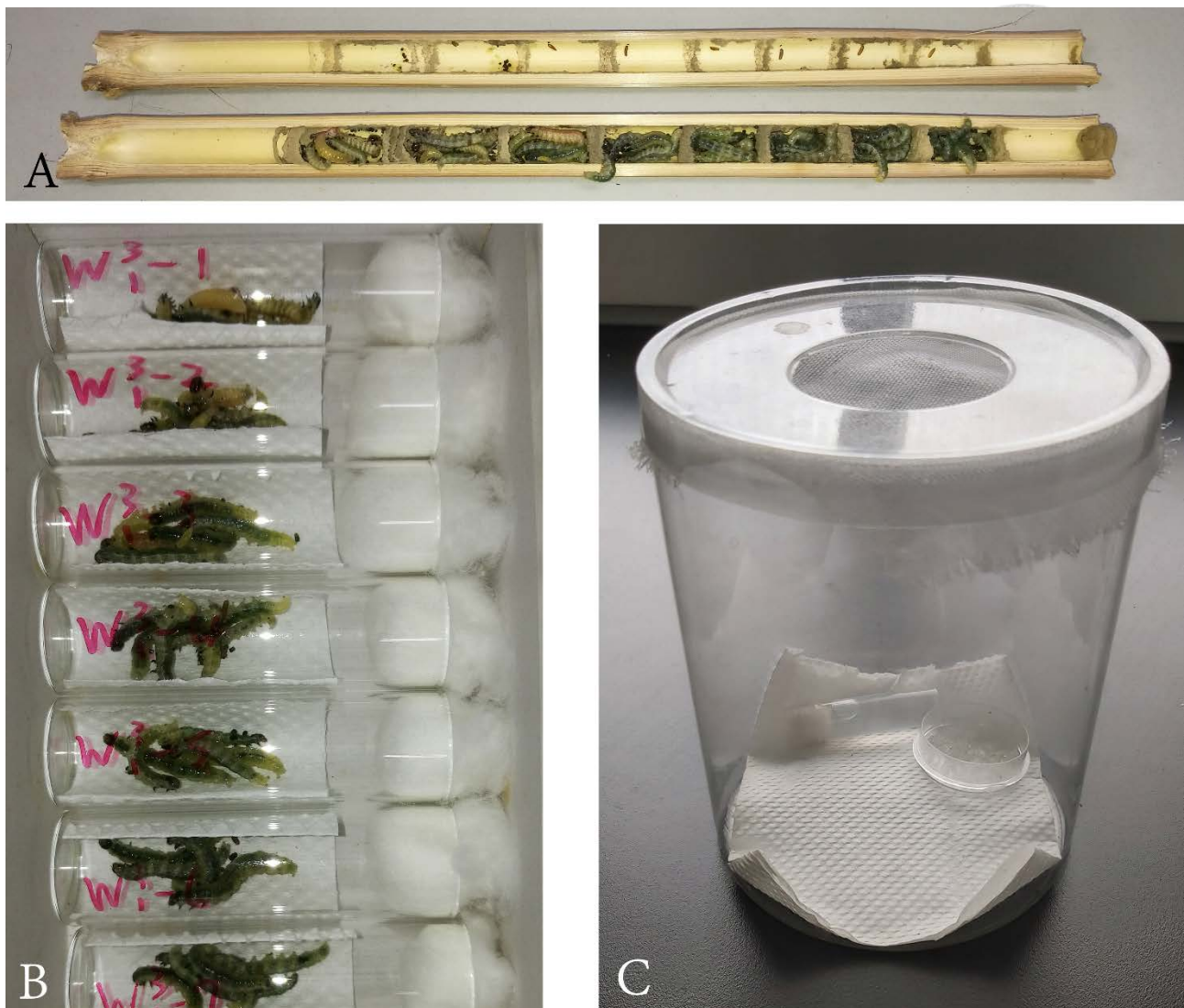
圖三、黃喙螺羸兩性別之體型差異比較，比例尺為 10 mm。A：小型雌蟲；B：大型雌蟲；C：小型雄蟲；D：大型雄蟲。

Fig. 3. Body size comparison of two sexes in *R. brunneum*. Scale bar = 10 mm. A: small female; B: large female; C: small male; D: large male.



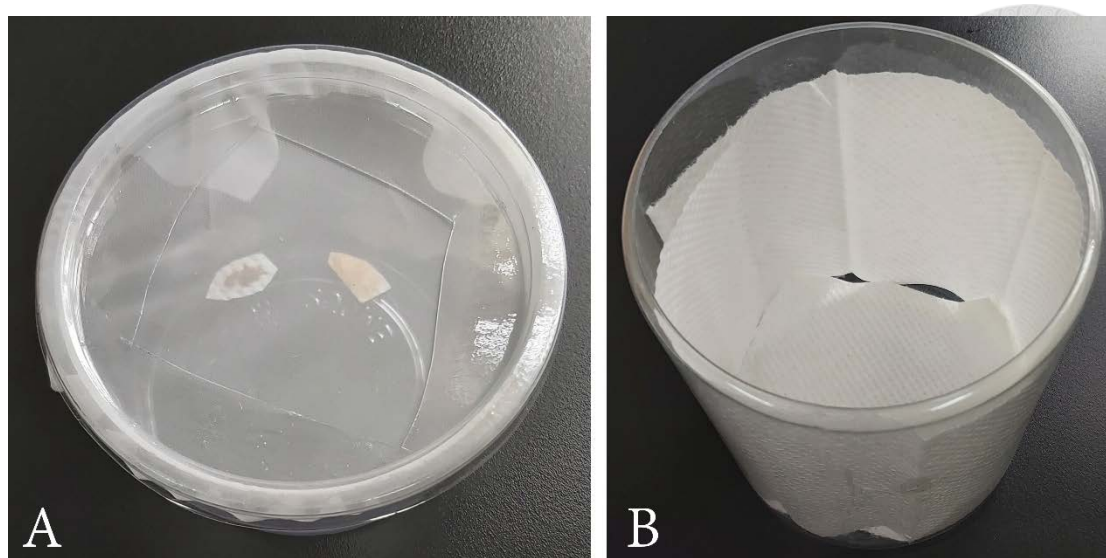
圖四、誘引用竹管之製備流程。A：誘引用竹管來源之傾倒竹段堆，多數竹段已受日曬而乾燥黃化；B：自竹節一側所鋸斷的竹管，僅保留單端開口；C：以手斧劈開的竹段，並已刷除內部纖維碎屑；D：竹管合併後重新以鐵絲綁回。

Fig. 4. Bamboo cane nest trap preparation process. A: the source of bamboo cane, most sticks have become dry and yellowish due to sun exposure; B: bamboo cane was sawed in one side to create single opening; C: bamboo cane was cleaved by hand axe, debris inside the cane has been brushed out; D: bamboo cane was tightened by iron wire after recombining.



圖五、育兒室建造完畢後之飼育處理流程。A：將鐵絲解開後開啟的誘引竹管，當中含有 8 個育兒室；B：將育兒室內之蜾蠃幼蟲及存糧移至鋪有紙巾的玻璃管，以棉花團封口後以油性筆於管上標註育兒室編號；C：飼養黃喙蜾蠃之塑膠桶，內部設有一裝有砂糖之小培養皿及一支以棉花堵水之塑膠管以供成蟲取食及攝取水份。

Fig. 5. Rearing protocol after brood cell was constructed. A: untied and opened bamboo cane, containing 8 brood cells; B: moving wasp larva and nest provision into glass tube with paper towel inside, sealing with cotton ball, and marking brood cell serial number on tube; C: *R. brunneum* adult rearing device, a petri dish with sugar and water in a plastic tube sealed by cotton ball were provided for wasp to ingest and intake water.



圖六、斜紋夜蛾飼養容器。A：幼蟲飼養之 250 ml 小塑膠杯，杯蓋挖洞後以網目 500 目之細紗網封口，於內部放置卵片，待孵化後開始給予人工飼料；B：與黃喙螺羸成蟲飼養所使用之相同規格塑膠圓桶，於底部及內壁圍有紙巾，將斜紋夜蛾蛹放入其中，待羽化、交配後產卵於內壁紙巾，再將產卵部份剪下以取得卵片。

Fig. 6. Rearing devices for *Spodoptera litura*. A: 250 ml plastic cup for larva rearing, lid had been drilled and sealed by 500 mesh/in nylon gauze. Moth egg clusters were placed inside, and providing artificial diet after hatching; B: same container as used in adult wasp rearing, with paper towels around inner wall and bottom. Moth pupa will be placed inside, waiting for eclosion, mating, and laying eggs. After laying eggs, take out paper towel to collect egg clusters.



圖七、由 COME BACK to ME™ 團隊所製作，獨居蜂旅館所使用之人造巢片；圖中為孔道長 100 mm、直徑 15 mm 之巢片。

Fig. 7. Artificial nest plate for solitary bee hotel, made by COME BACK to ME™ team. Plate was equipped with tunnels of 100 mm in length and 15 mm in diameter.

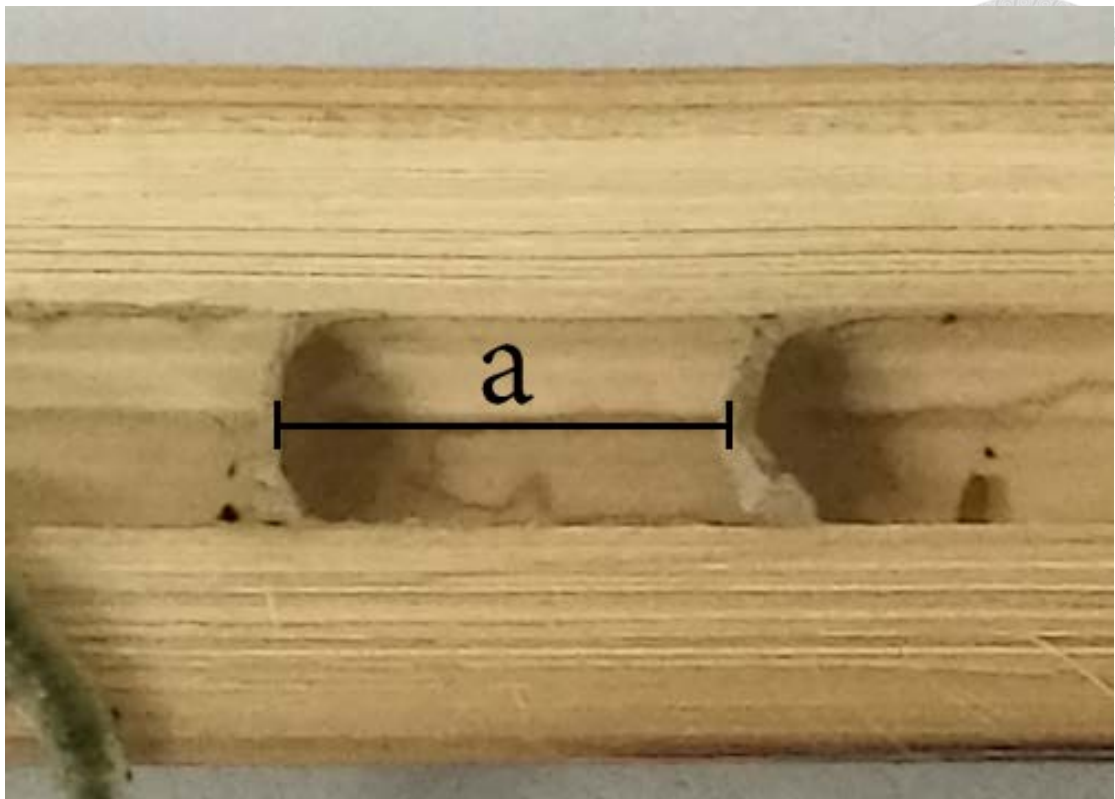


(接續後頁)

(接續前頁)

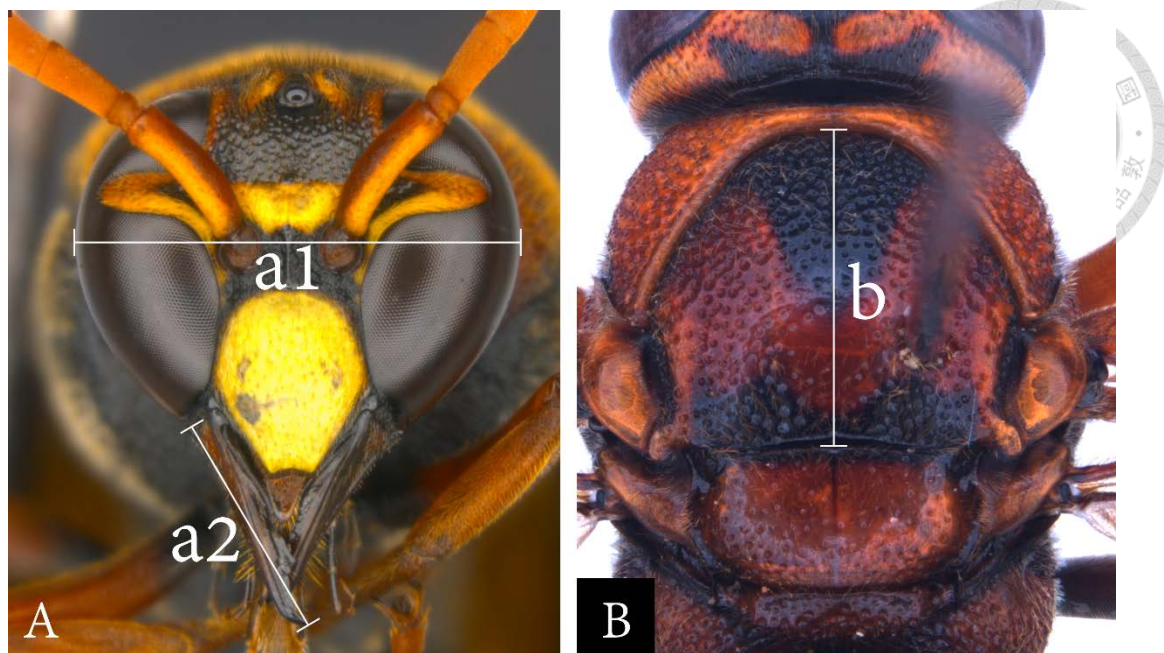
圖八、黃喙螺嬴築巢試驗裝置。A：試驗使用之 30x30x30 cm³ 網箱；B：將網袋取下後於開口內側黏貼透明塑膠板所做成的觀察窗口。C：試驗用網箱之內部配置，自左上起順時針方向分別為：人造巢片、蜂蜜水及砂糖、斜紋夜蛾幼蟲、及作為巢材之泥沙與水源；D：以相同規格三片堆疊倒置之人造巢片；E：取自臺灣大學園藝分場非田地區域之泥沙；F：供成蟲飲用及製作泥團之水源，內部放有折疊之紙巾以避免成蟲落水溺斃。

Fig. 8. Nesting experiment device: A: 30x30x30 cm³ net cage; B: remove entrance net bag and paste a transparent plastic plate on inner side of the entrance to make an observation window; C: internal configuration of net cage, clockwise from top left: artificial nest plate, honey water and sugar, larva of *S. litura*, mud and water source as nesting material; D: three nest plates stack upside down; E: mud from non-agricultural region of National Taiwan University Experimental Farm, horticulture plot; F: water source for adult to drink and making mud ball, folded paper towel was placed inside cup to prevent wasp from falling and getting drown.



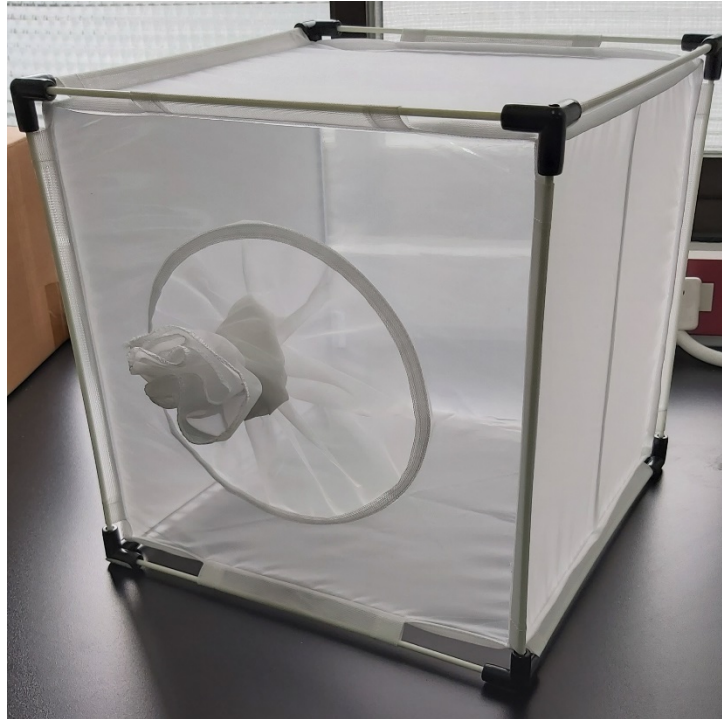
圖九、巢室長度測量根據圖中黑色線段 a: 所示。

Fig. 9. Length of nest cell measured by the black line (a).



圖十、黃喙螺羸形質測量所選擇之部位圖，拍照以測量圖中白線段所標示之長度。A：頭部寬度取複眼兩側之最大距離 (a1)；大顎長度取大顎末端齒凸尖端至複眼旁之基部距離 (a2)。B：中胸背板背板長取頭端至尾端之中央距離 (b)。

Fig. 10. Selected morphometric characters of *R. brunneum*, as shown by white lines in figures. A: head width (a1) was determined by the widest distance between each compound eye margin, mandible length (a2) was determined by the distance between apical mandible tooth and mandible joint beside compound eye; B: mesoscutum length (b) was determined by the distance between anterior and posterior margin.



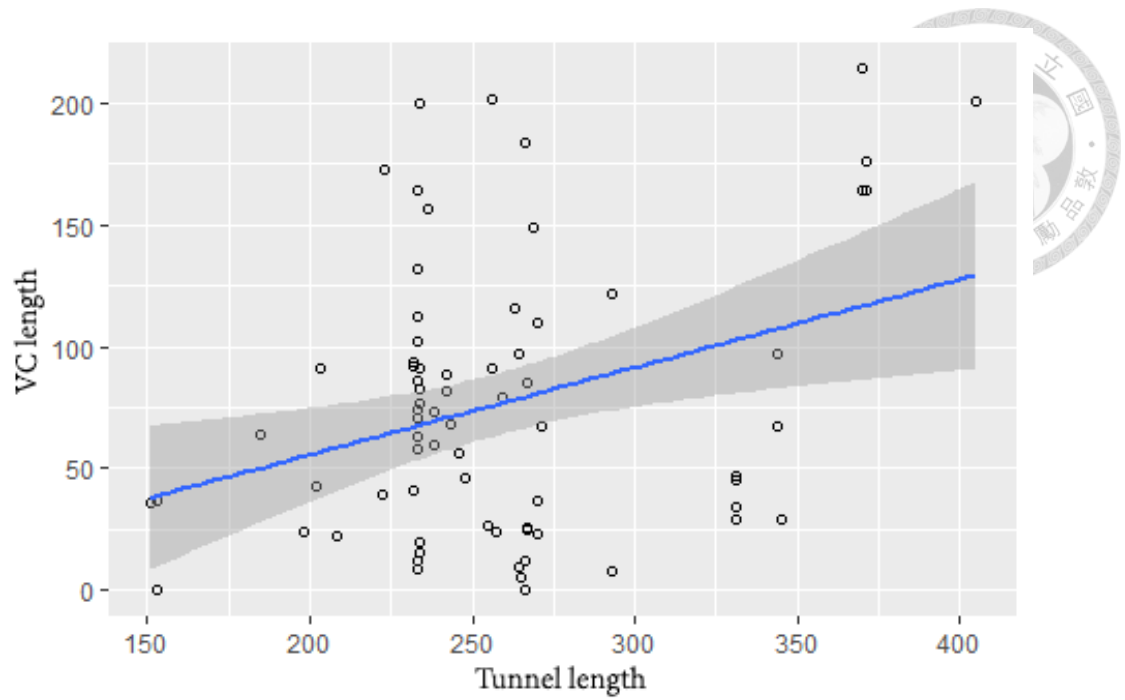
圖十一、為確認是否因網箱內環境擁擠造成蜾蠃無交配行為所使用之 63x63x63 cm³ 網籠。

Fig. 11. The 63x63x63 cm³ net cage for testify if crowded space will affect wasp mating behavior.



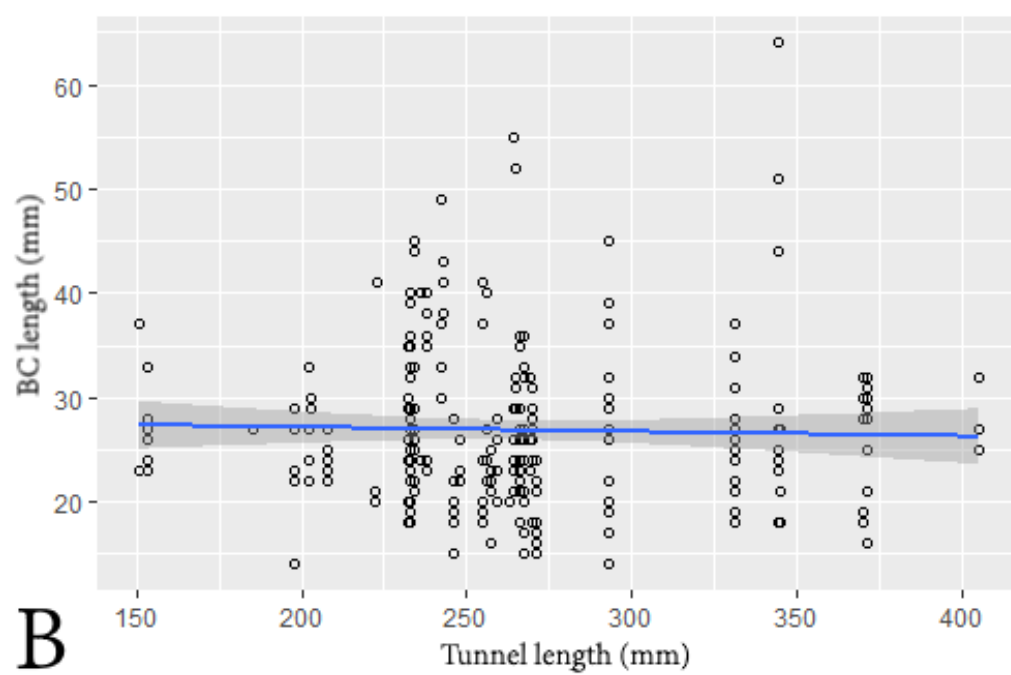
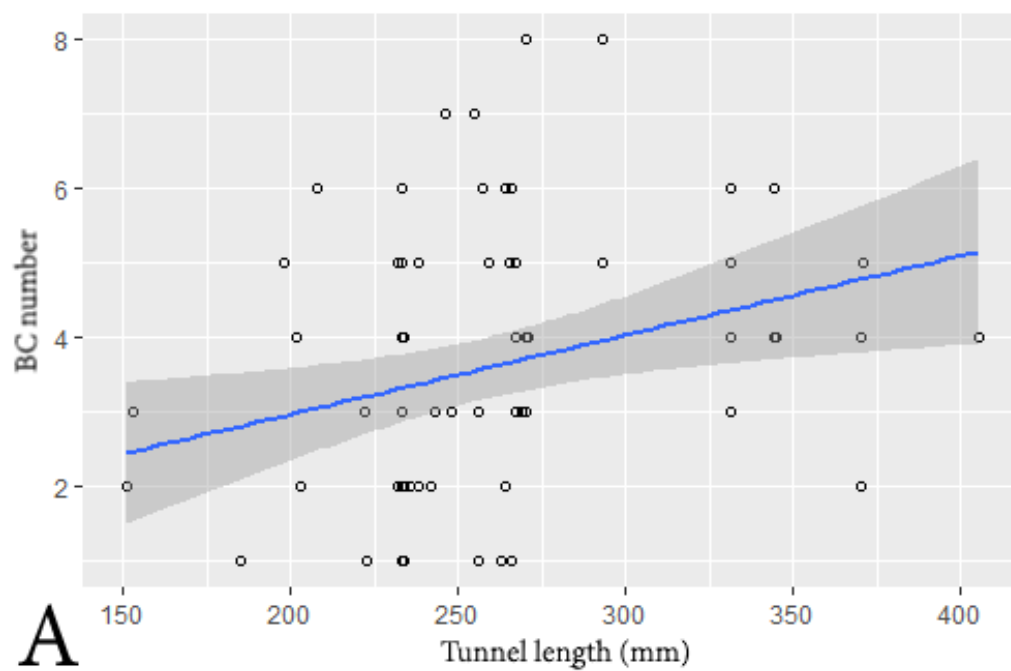
圖十二、於進行成蟲配對階段所觀察到之部分行為。A：雄蟲具有附於雌蟲背上並嘗試與其交配之行為。B：雌蟲以泥沙填塞人造巢片之縫隙。

Fig. 12. Behavioral observation during adult wasp pair rearing stage. A: male climbed on female's back and tried to mate; B: female filled the small gapes inside nest plate with mud.



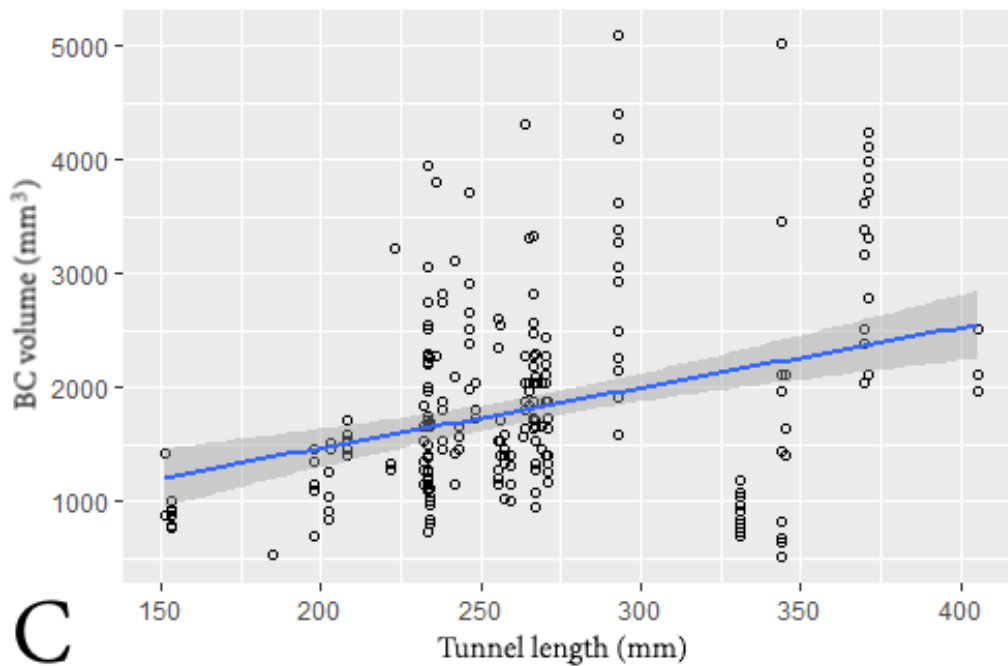
圖十三、竹管管長對前庭室長 (N=72) 所做之散佈圖，根據肯德爾等級相關係數分析結果，兩者並無相關性 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1016$, $p=0.2156$)。

Fig. 13. Scatter plot of tunnel length and vestibular cell length (N=72), correlation was compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. Result shows no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1016$, $p=0.2156$).



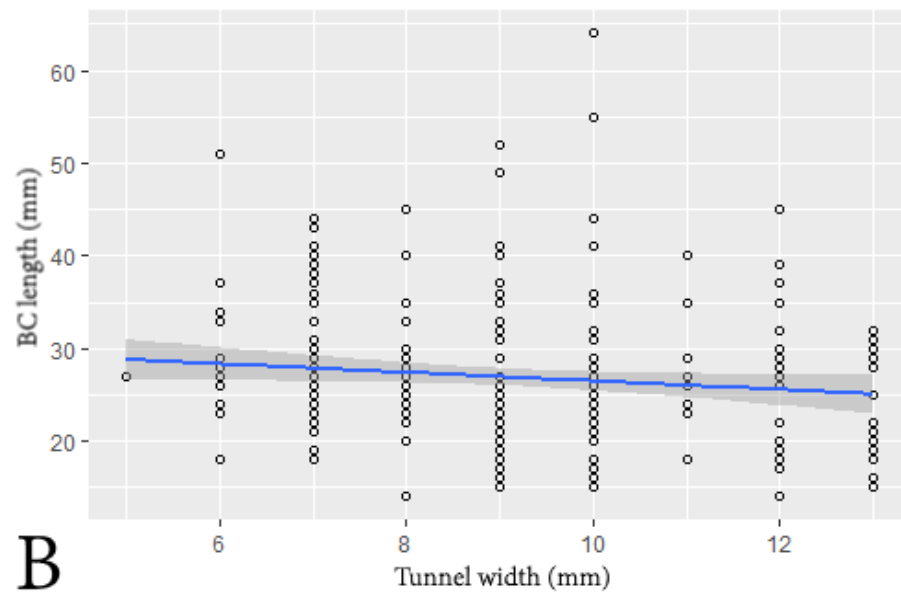
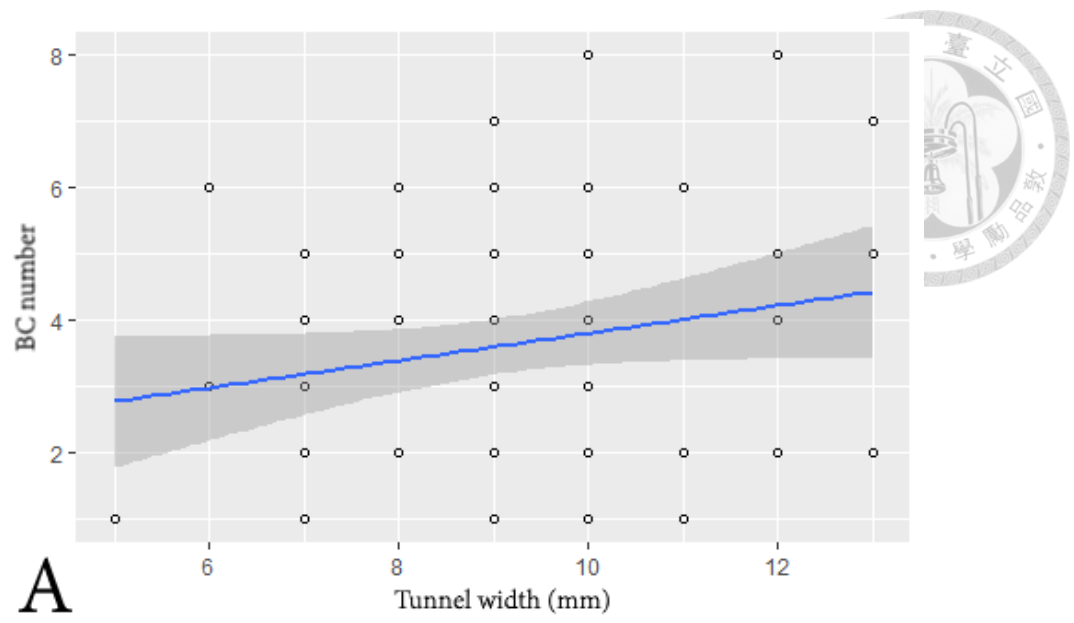
(接續後頁)

(接續前頁)



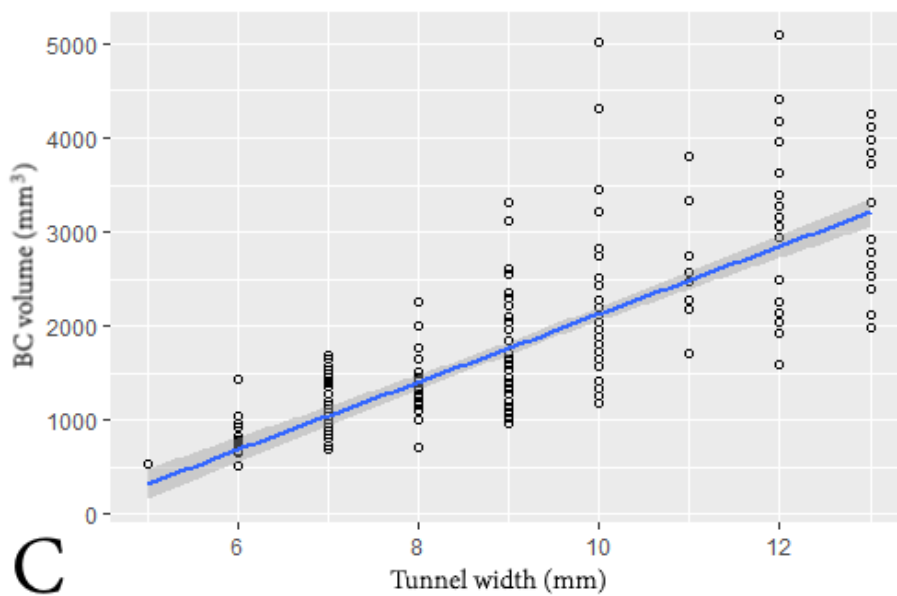
圖十四、管長與育兒室數據之散佈圖，以肯德爾等級相關係數進行相關性檢定。A：管長 (N=72) 與育兒室數量呈正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2677$, $p=0.002179$)；B：管長與育兒室長度 (N=258) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0639$, $p=0.142$)；C：管長與育兒室容積 (N=258) 呈較低的正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1917$, $p=7.337e-06$)。

Fig. 14. Scatter plot of tunnel length and brood cell data, correlation was compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. A: tunnel length (N=72) and brood cell number have positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2677$, $p=0.002179$); B: tunnel length and brood cell length (N=258) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0639$, $p=0.142$); C: tunnel length and brood cell volume (N=258) have lower positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1917$, $p=7.337e-06$).



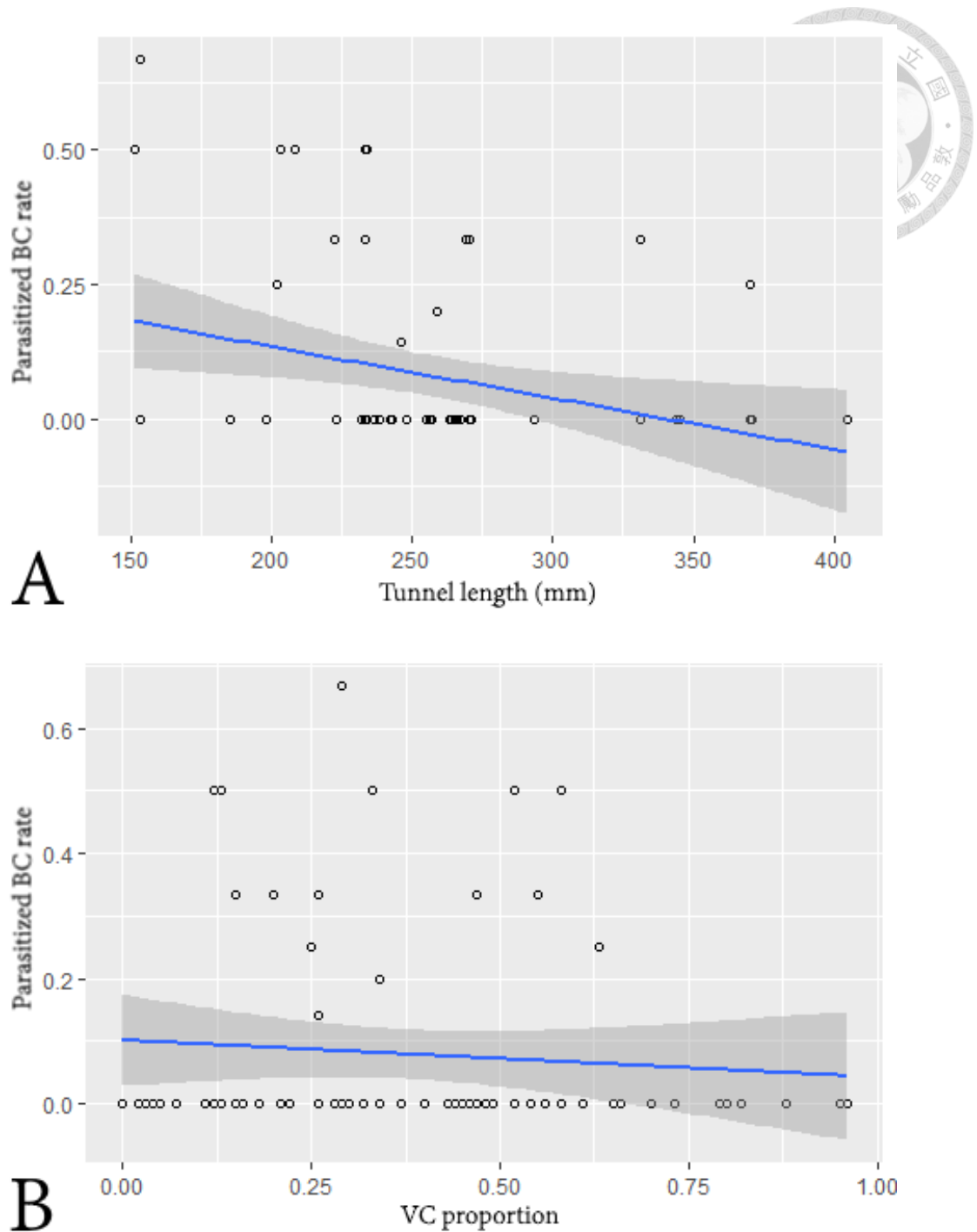
(接續後頁)

(接續前頁)



圖十五、管徑與育兒室數據之散佈圖，以肯德爾等級相關係數進行相關性檢定。A：管徑 (N=72) 與育兒室數量無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1307$, $p=0.1566$)；B：管徑與育兒室長度 (N=258) 呈偏低的負相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0952$, $p=0.03836$)；C：管徑與育兒室容積 (N=258) 呈正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.6725$, $p < 2.2e-16$)。

Fig. 15. Scatter plot of tunnel diameter and brood cell data, correlation was compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. A: tunnel diameter (N=72) and brood cell number have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1307$, $p=0.1566$); B: tunnel diameter and brood cell length (N=258) have lower negative correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0952$, $p=0.03836$); C: tunnel diameter and brood cell volume (N=258) have positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.6725$, $p < 2.2e-16$).



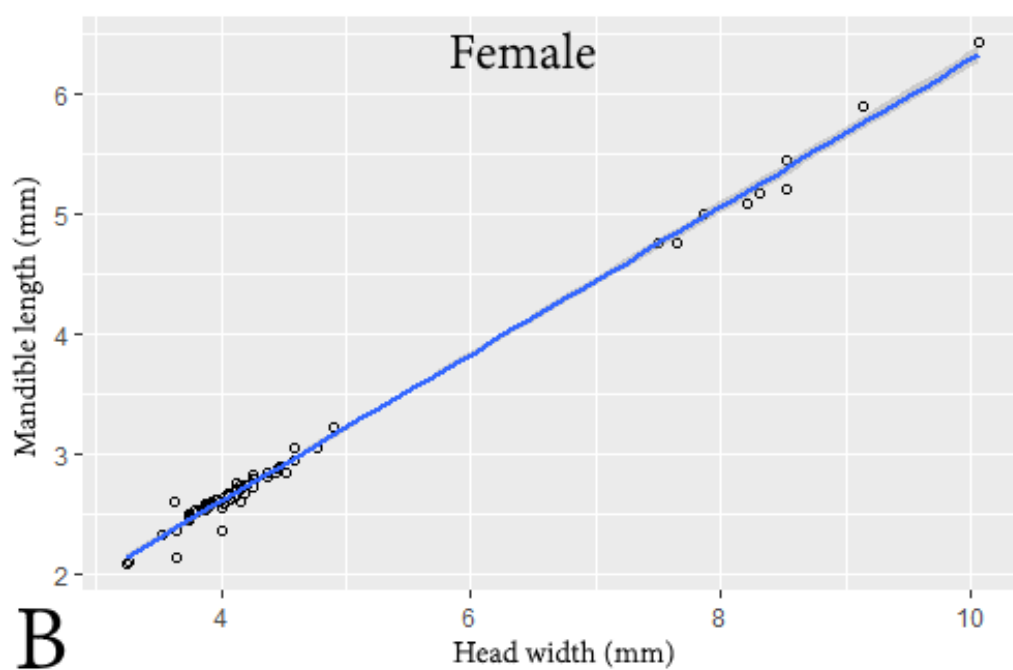
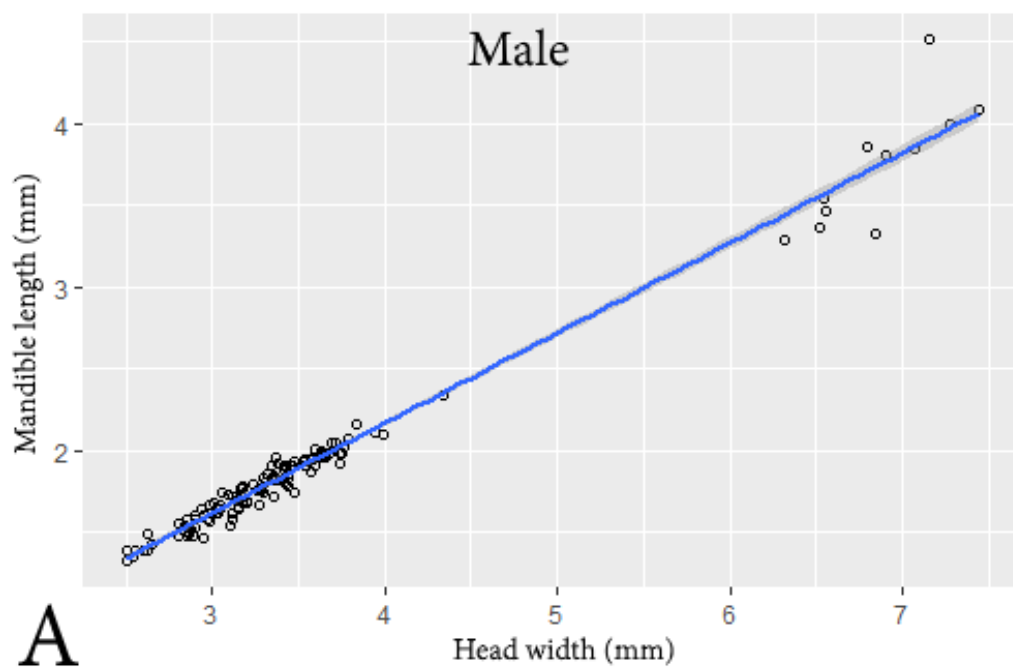
圖十六、育兒室受寄生率與竹管長度數據之散佈圖，以肯德爾等級相關係數進行相關性檢定。
 A：管長與育兒室受寄生率呈負相關。(Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1935$, $p=0.04286$)。B：
 前庭室佔竹管管長之比例與育兒室受寄生率無相關。(Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0506$,
 $p=0.5919$)。

Fig. 16. Scatter plot of brood cell parasitic rate and tunnel length data, correlation was compared by

(to be continued)

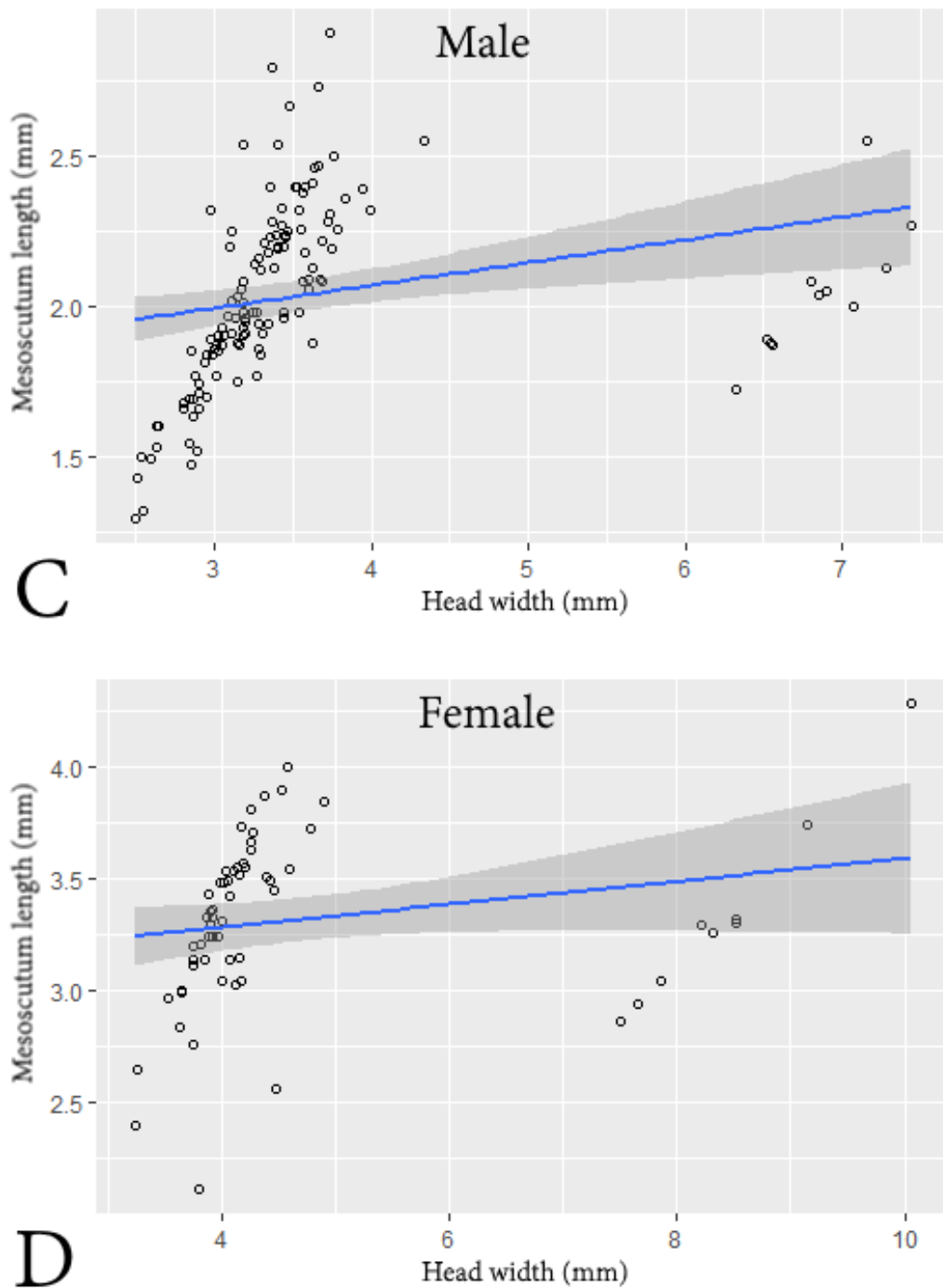
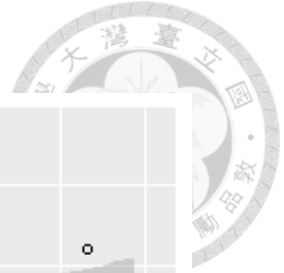
(continued)

using Kendall tau rank correlation coefficient. A, tunnel length and brood cell parasitic rate have negative correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1935$, $p=0.04286$); B: vestibular cell proportion and brood cell parasitic rate have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.0506$, $p=0.5919$).



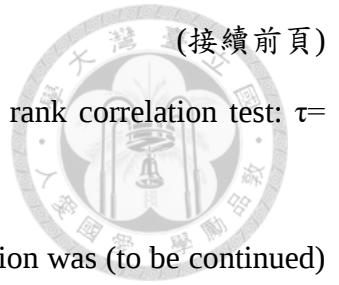
(接續後頁)

(接續前頁)



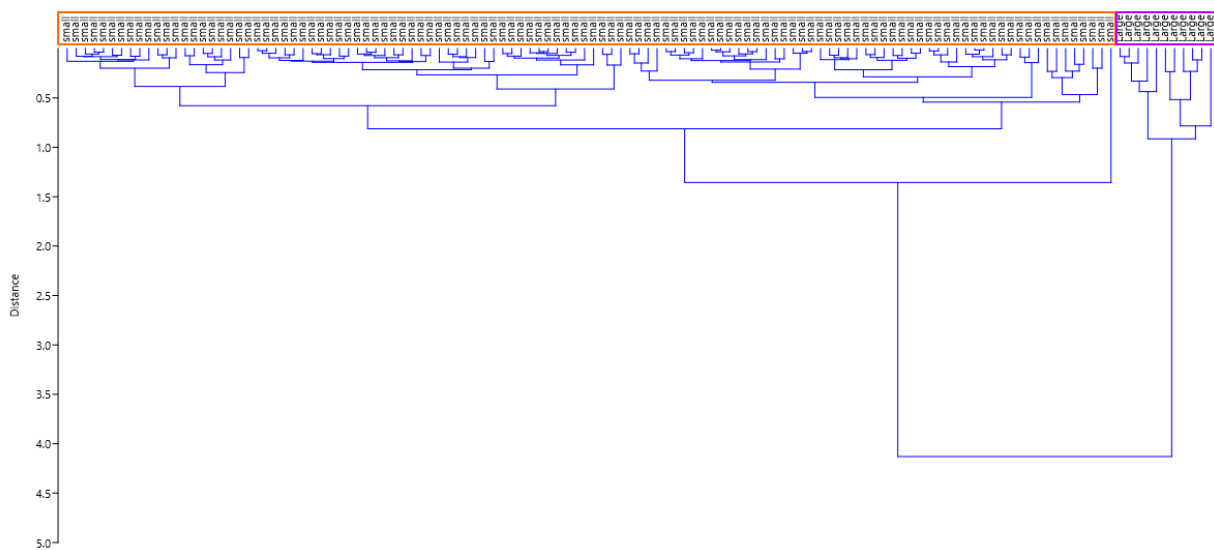
圖十七、黃喙螺羸形質測量數據之散佈圖，以肯德爾等級相關係數進行相關性檢定。A：雄蟲頭寬 (N=127) 與大顎長呈高度正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.8678$, $p<2.2e-16$)；B：雌蟲頭寬 (N=62) 與大顎長呈高度正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.8890$, $p<2.2e-16$)；C：雄蟲頭寬與中胸背板長 (N=127) 呈正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.5536$,

(接續後頁)

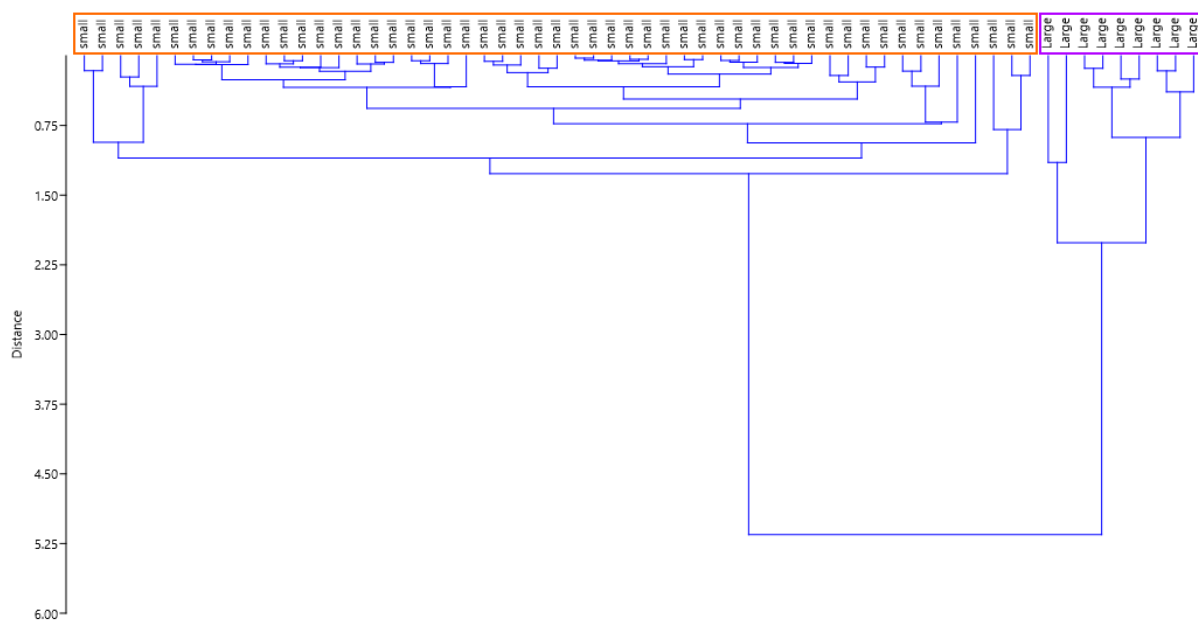


$p < 2.2e-16$) ; D : 雌蟲頭寬與中胸背板長 (N=62) 呈正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.4327$, $p=7.789e-07$) 。

Fig. 17. Scatter plot of *R. brunneum* morphometric character data, correlation was (to be continued) (continued) compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. A: head width (N=127) and mandible length of male have highly positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.8678$, $p < 2.2e-16$); B: head width (N=62) and mandible length of female have highly positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.8890$, $p < 2.2e-16$); C: head width and mesoscutum length (N=127) of male have positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.5536$, $p < 2.2e-16$); D: head width and mesoscutum length (N=62) of female have positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.4327$, $p=7.789e-07$).



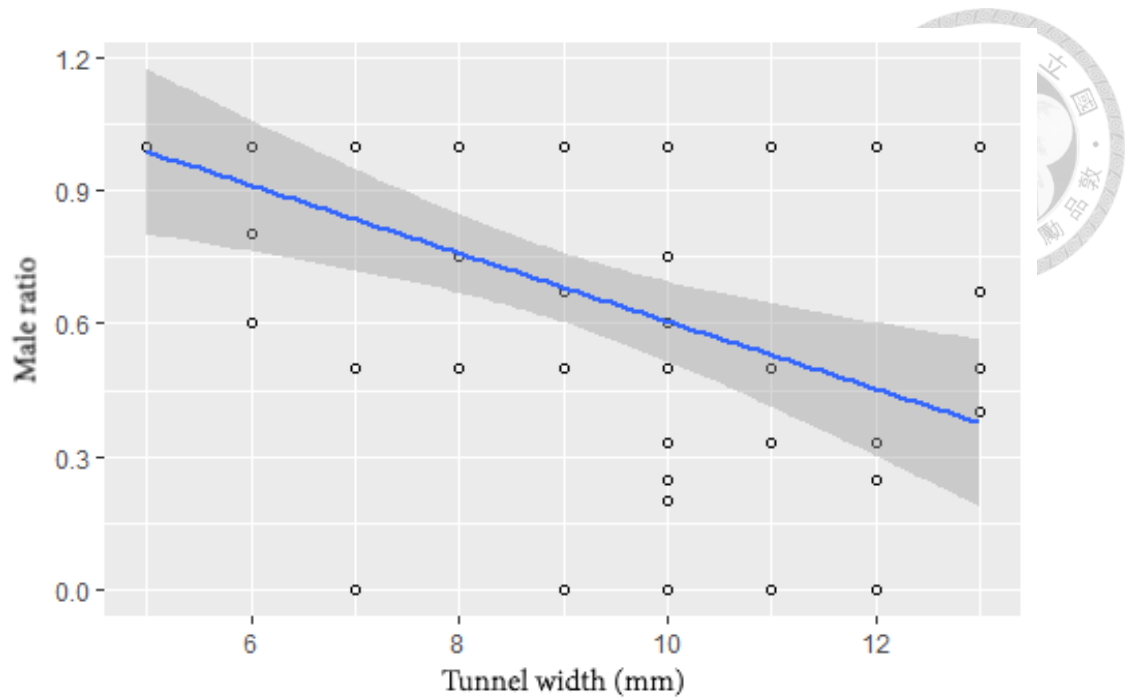
A



B

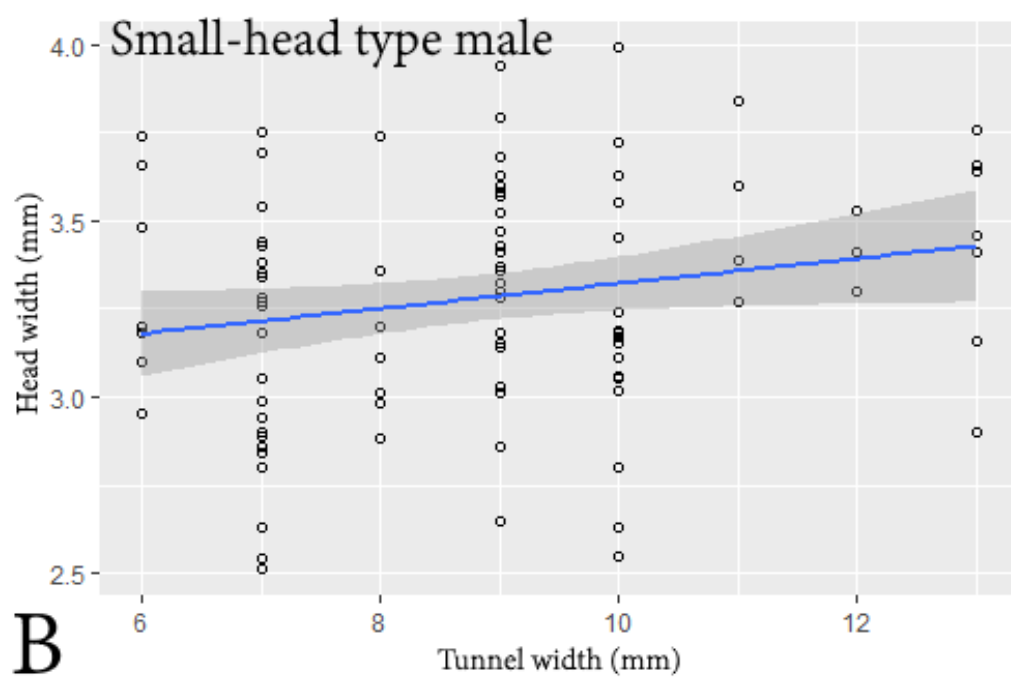
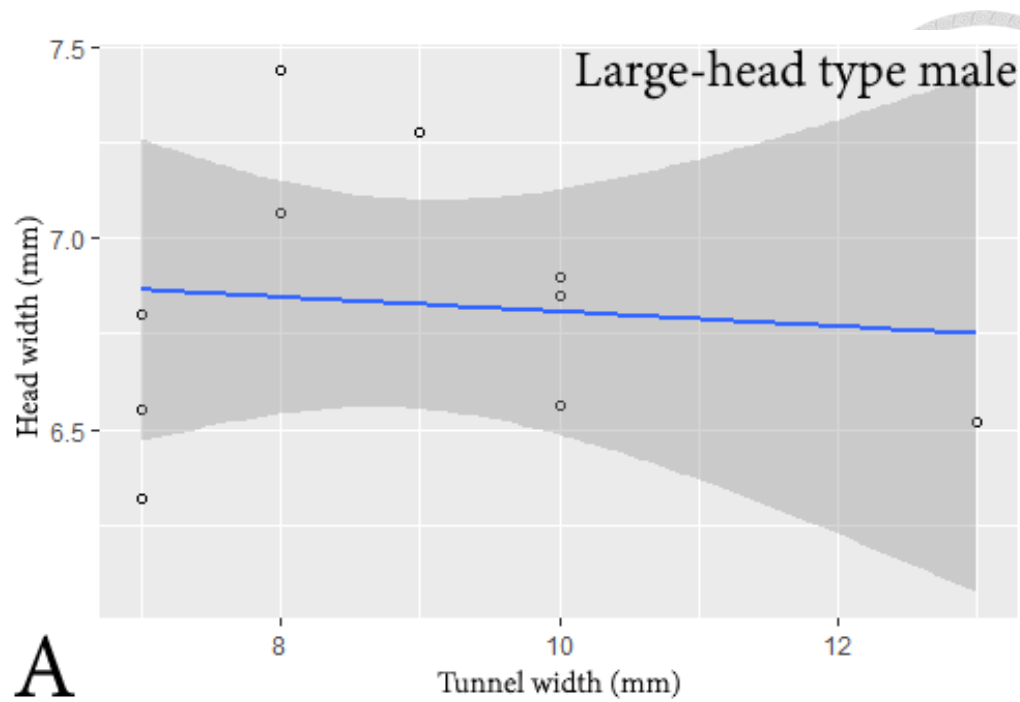
圖十八、根據成蟲頭寬與中胸背板長所做之聚類分析。A：雄蟲形質聚類分析圖；(B)雌蟲形質聚類分析圖，結果顯示兩性別體型皆可分為兩型，紫色方框內為大頭型，橘色方框為小頭型。

Fig. 18. Cluster analysis of head width and mesoscutum length. A: cluster analysis of male characters; B: cluster analysis of female characters. Result shows both sexes can be divided into two types, large-head type in purple square frame and small-head type in orange square frame.



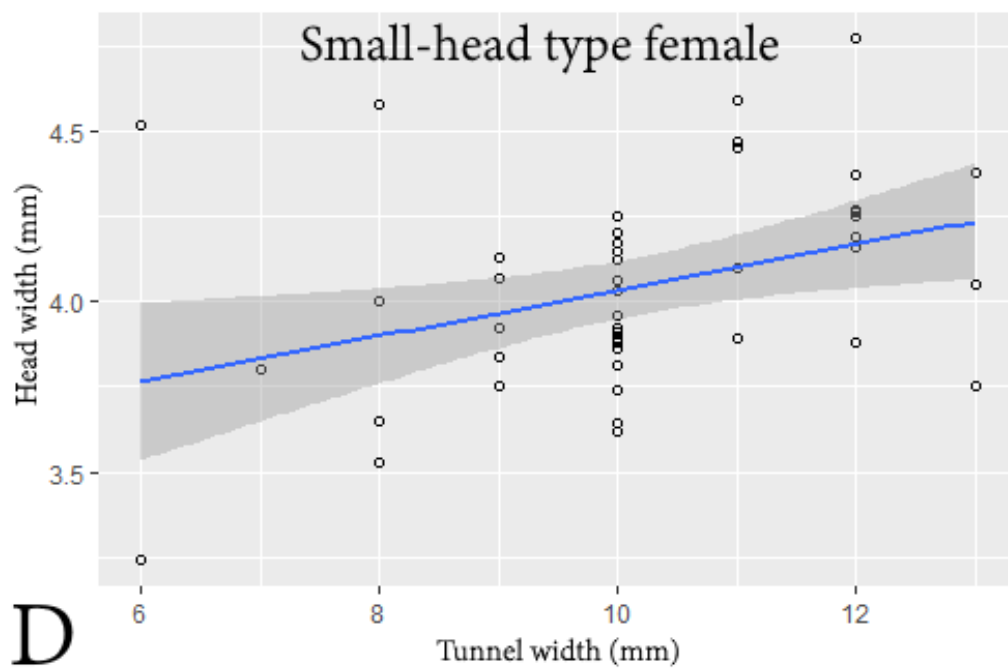
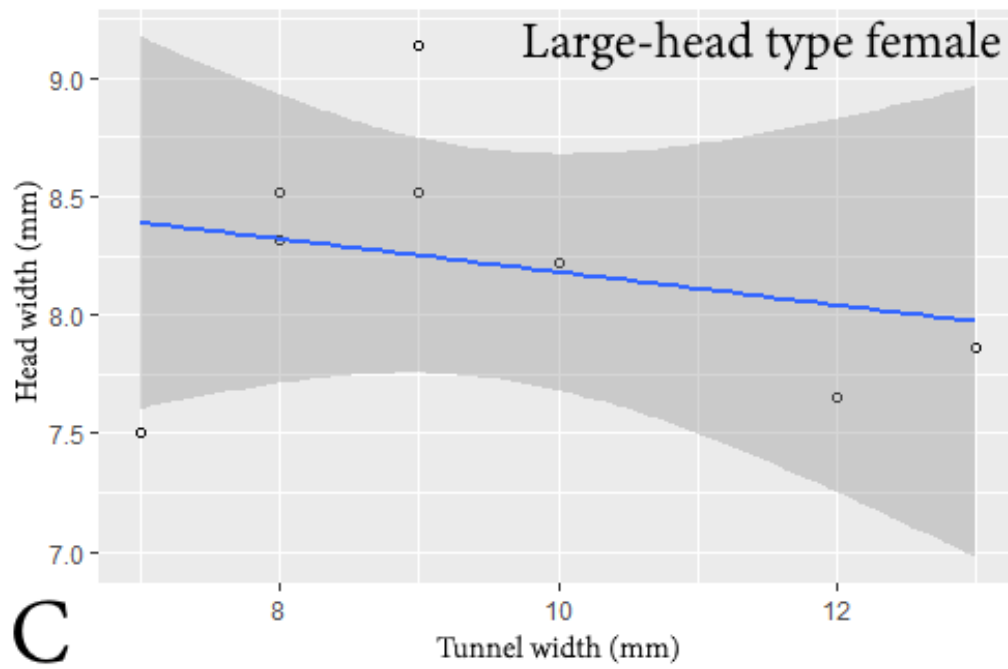
圖十九、竹管管徑與雄蟲比例 (N=72) 之散佈圖，根據肯德爾等級相關係數分析結果，兩者呈負相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.3572$, $p=0.0001736$)。

Fig. 19. Scatter plot of tunnel diameter and male ratio (N=72), correlation was compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. Result shows negative correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.3572$, $p=0.0001736$).



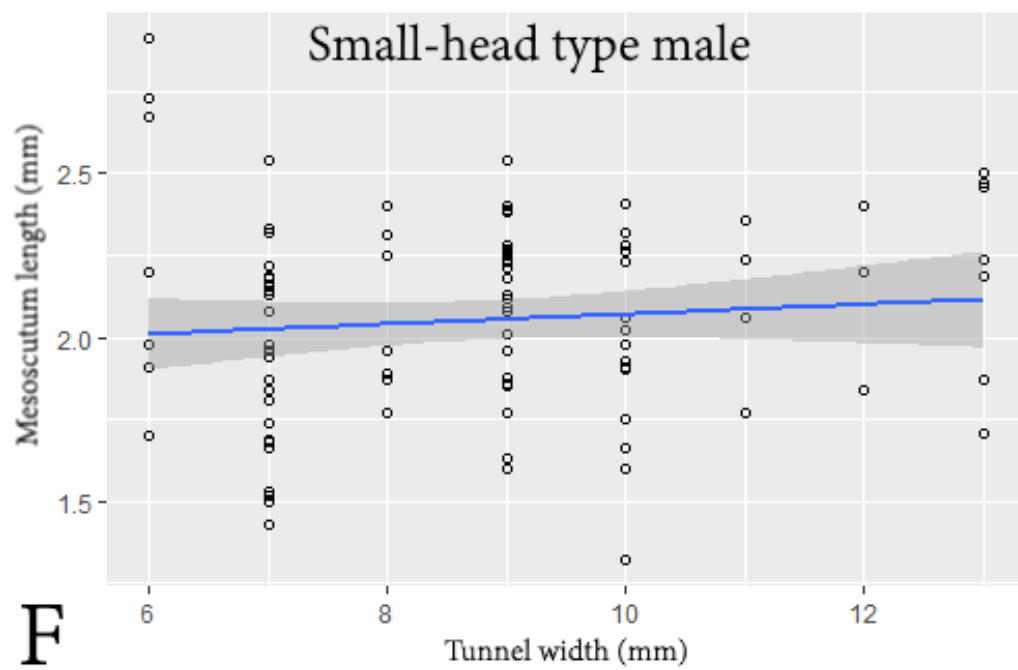
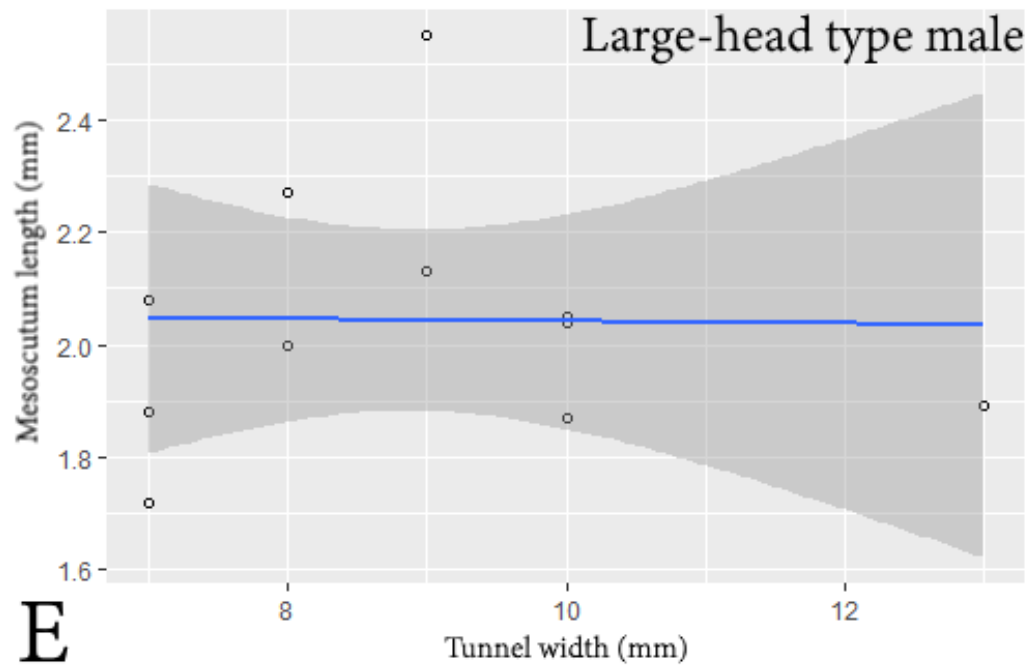
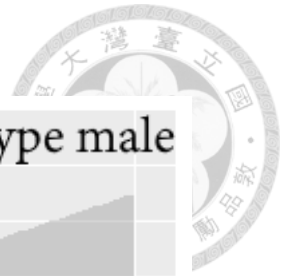
(接續後頁)

(接續前頁)



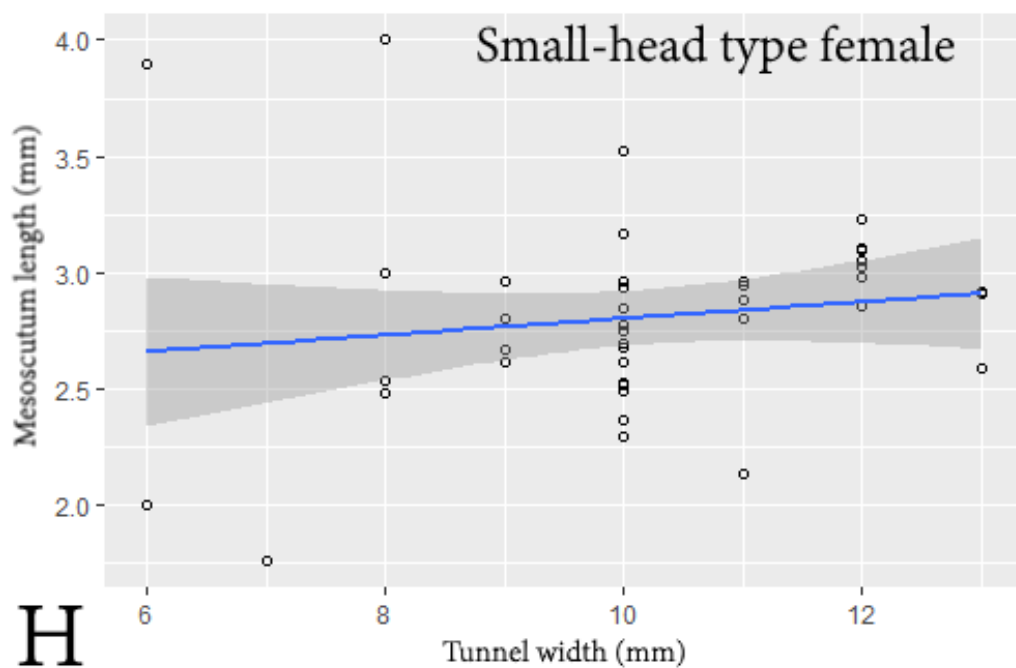
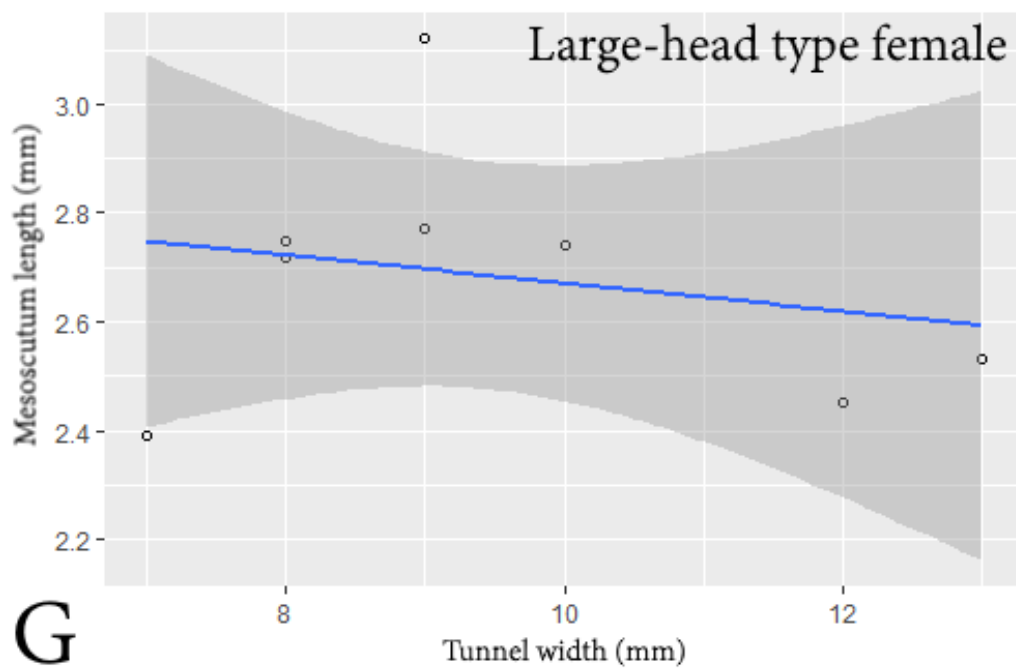
(接續後頁)

(接續前頁)



(接續後頁)

(接續前頁)

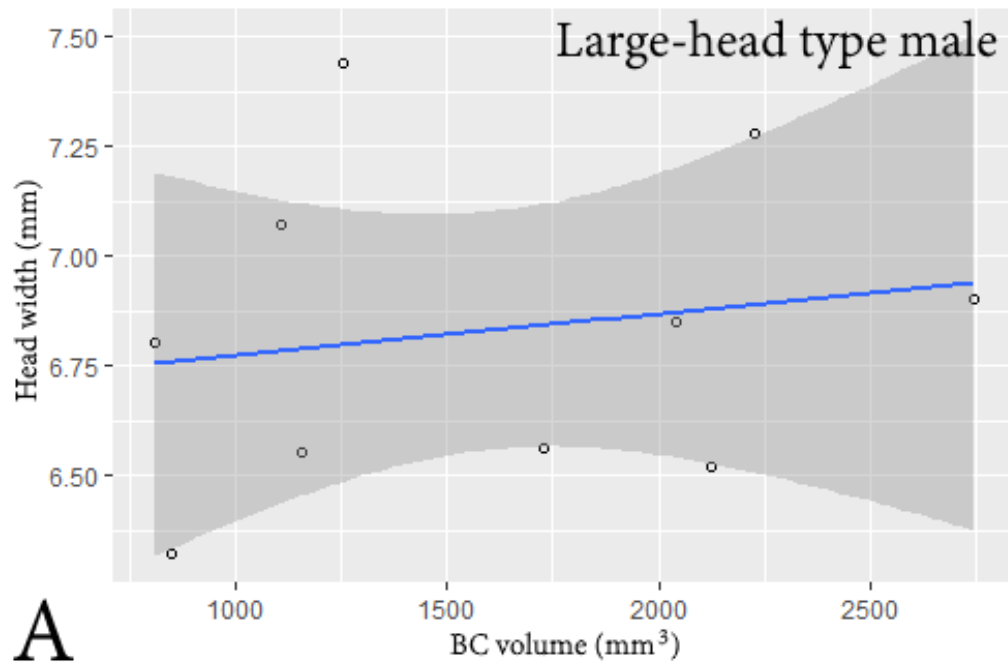


圖二十、管徑與子代形質數據之散佈圖，以肯德爾等級相關係數進行相關性檢定。A：管徑 與大頭型雄子代頭寬 (N=10) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0$, $p=1$)；B：管徑與小頭型雄子代頭寬 (N=99) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.13333$, $p=0.07184$)；C：管徑與大頭型雌子代頭寬 (N=8) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1132$, $p=0.7041$)；

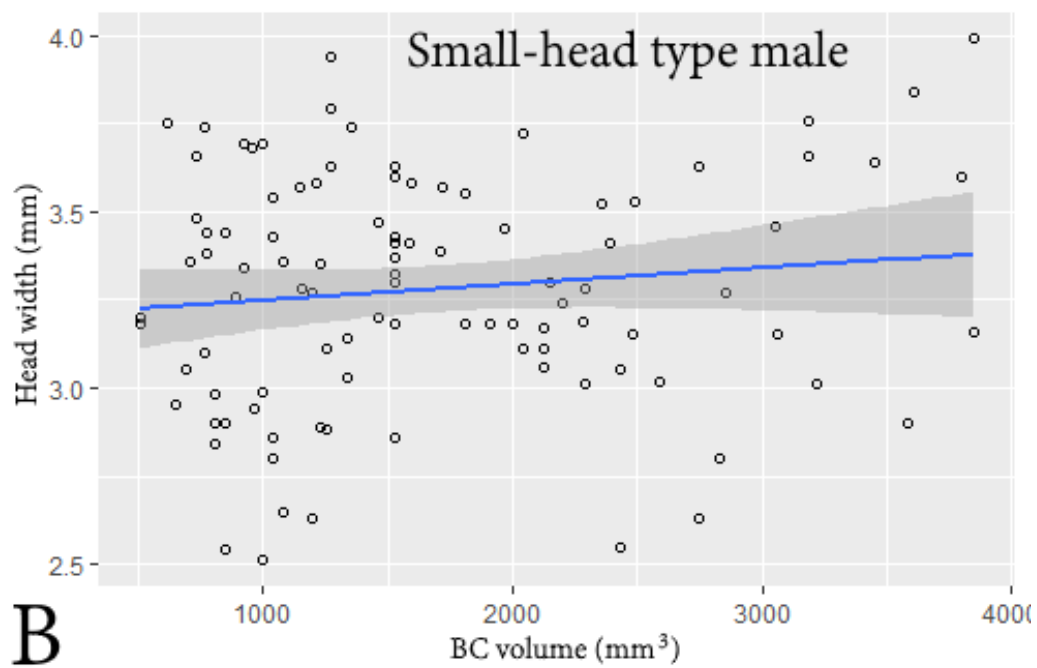
(接續後頁)

D：管徑與小頭型雌子代頭寬 (N=47) 呈正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.3168$, $p=0.003795$)；E：管徑與大頭型雄子代胸長 (N=10) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0197$, $p=0.9361$)；F：管徑與小頭型雄子代胸長 (N=99) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0810$, $p=0.2741$)；G：管徑與大頭型雌子代胸長 (N=8) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0$, $p=1$)；H：管徑與小頭型雌子代胸長 (N=47) 呈正相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2686$, $p=0.01441$)。

Fig. 20. Scatter plot of tunnel diameter and *R. brunneum* morphometric character data, correlation was compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. A: tunnel diameter and head width of large-head type male (N=10) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0$, $p=1$); B: tunnel diameter and head width of small-head type male (N=99) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1333$, $p=0.07184$); C: tunnel diameter and head width of large-head type female (N=8) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1132$, $p=0.7041$); D: tunnel diameter and head width of small-head type female (N=47) have positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.3168$, $p=0.003795$); E: tunnel diameter and mesoscutum length of large-head type male (N=10) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0197$, $p=0.9361$); F: tunnel diameter and mesoscutum length of small-head type male (N=99) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0810$, $p=0.2741$); G: tunnel diameter and mesoscutum length of large-head type female (N=8) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0$, $p=1$); H: tunnel diameter and mesoscutum length of small-head type female (N=47) have positive correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2686$, $p=0.01441$).



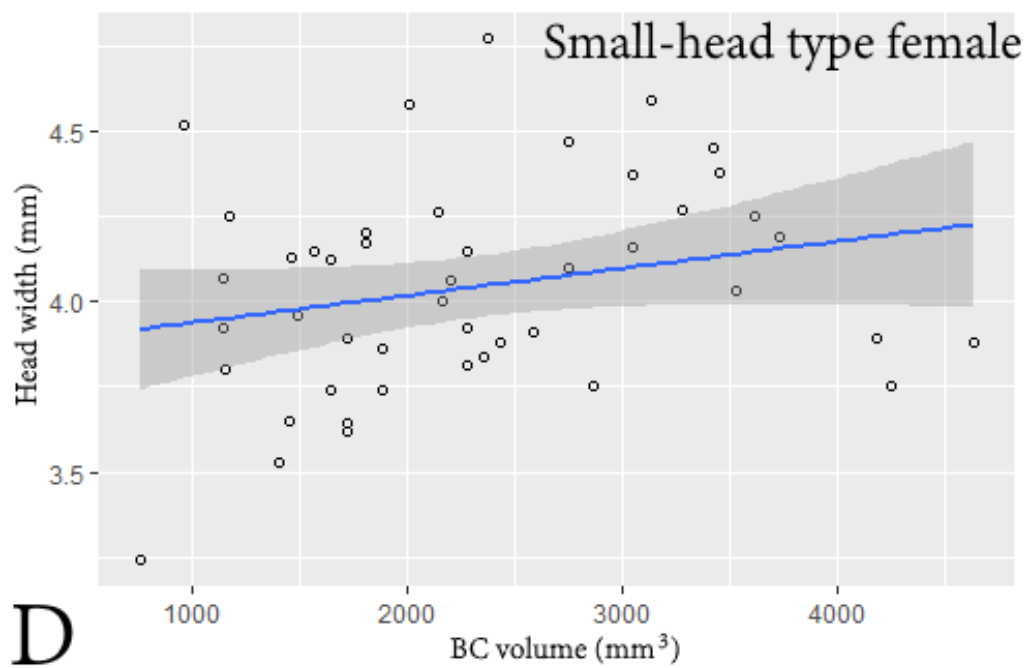
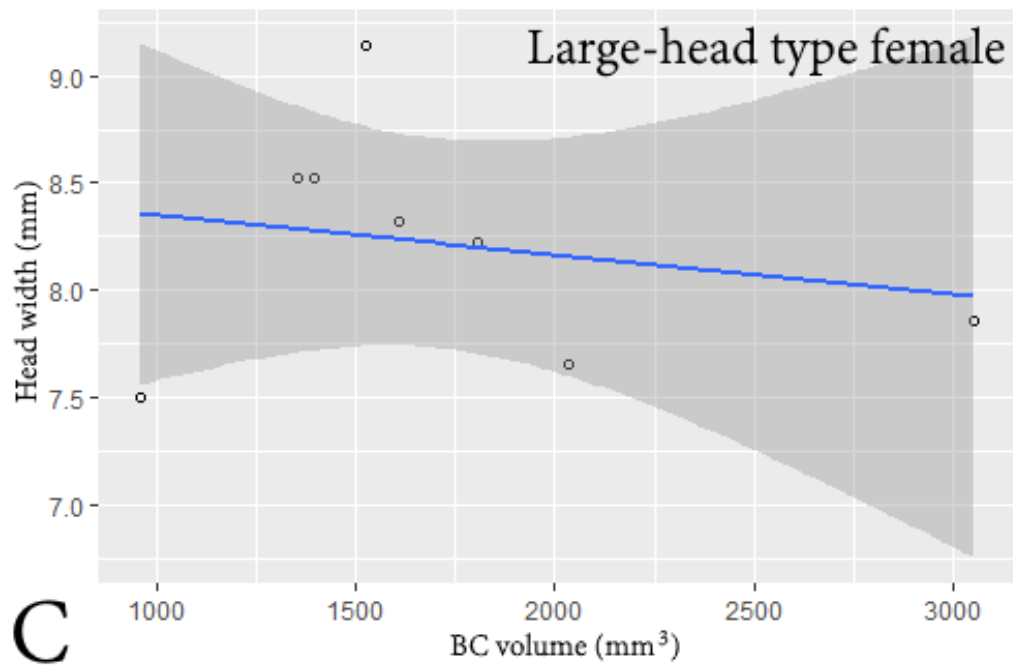
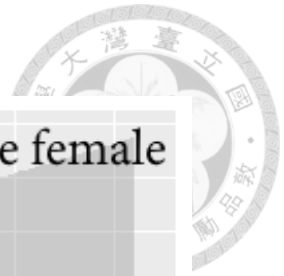
A



B

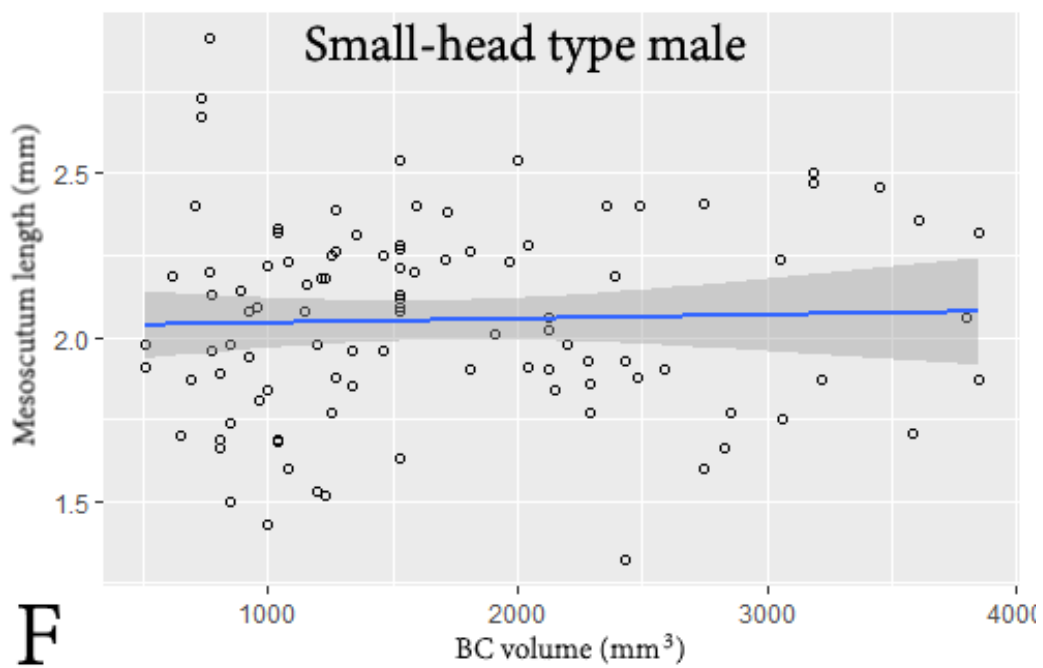
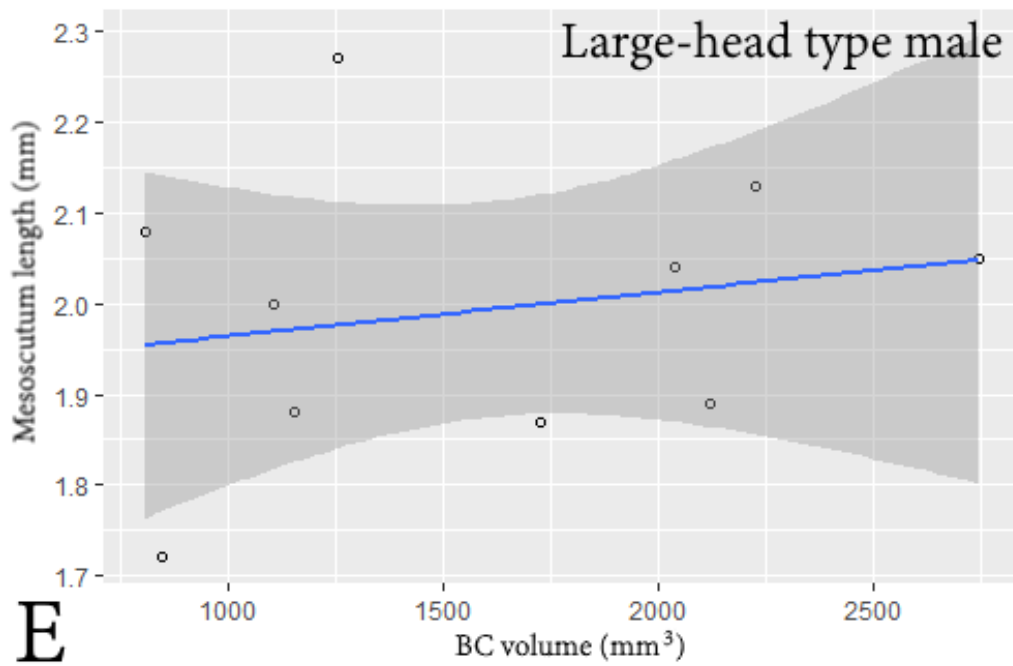
(接續後頁)

(接續前頁)



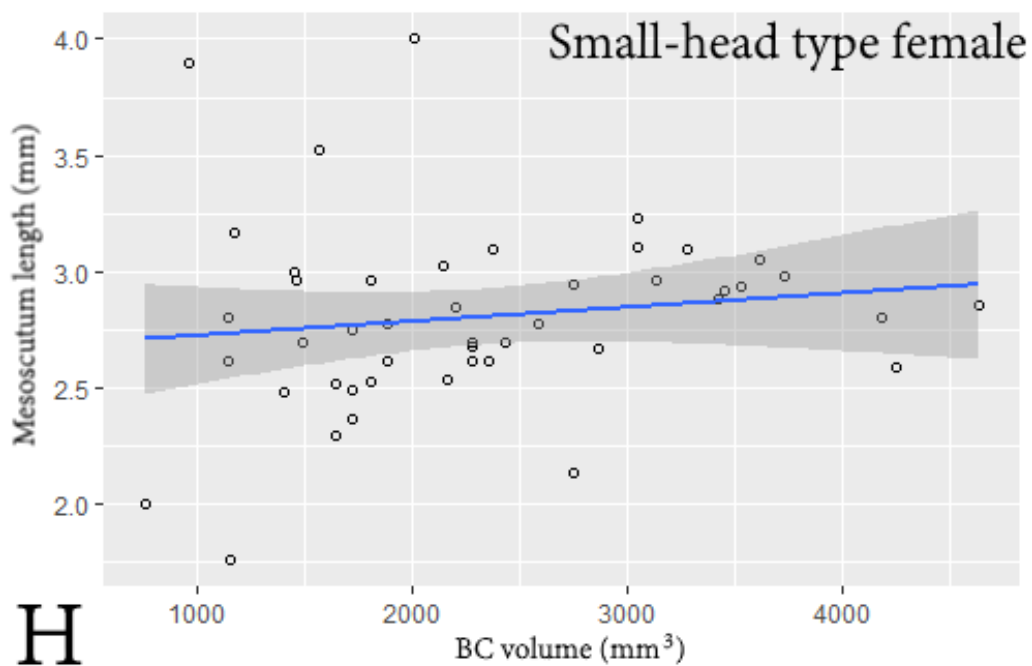
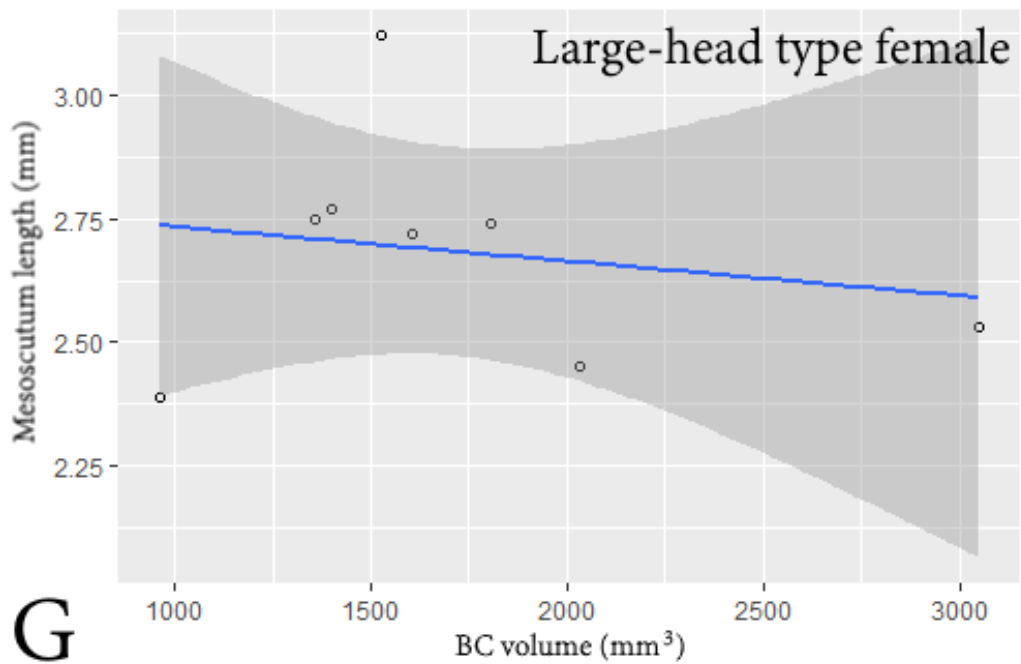
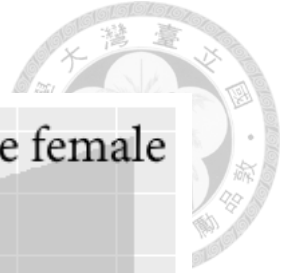
(接續後頁)

(接續前頁)



(接續後頁)

(接續前頁)



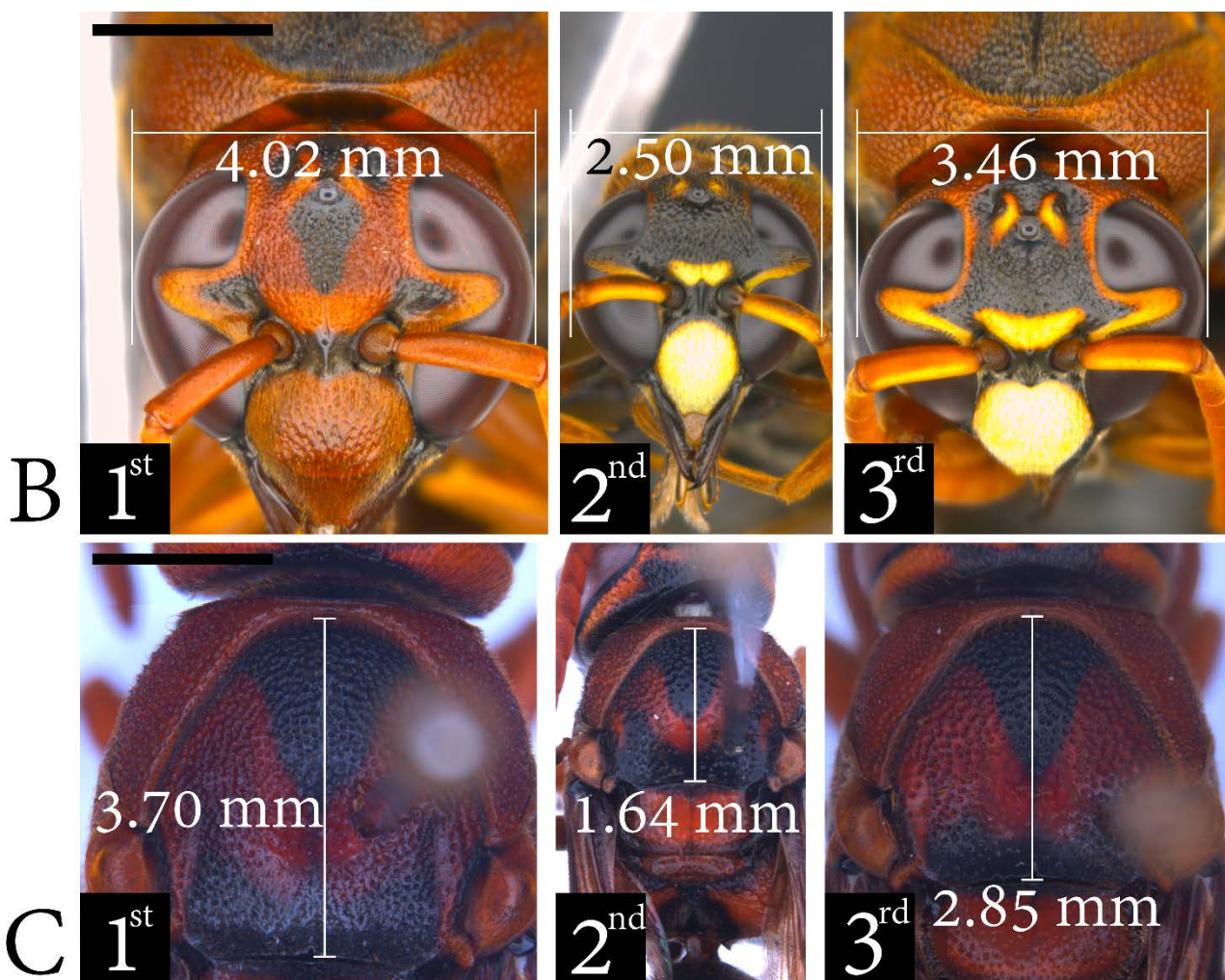
圖二十一、育兒室容積與子代形質數據之散佈圖，以肯德爾等級相關係數進行相關性檢定。

A：育兒室容積與大頭型雄子代頭寬 (N=10) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2$, $p=0.4208$)；B：育兒室容積與小頭型雄子代頭寬 (N=99) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0457$, $p=0.5076$)；C：育兒室容積與大頭型雌子代頭寬 (N=8) 無相關 (Kendall rank

(接續後頁)

correlation test: $\tau=-0.2546$, $p=0.3828$) ; D : 育兒室容積與小頭型雌子代頭寬 (N=46) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1853$, $p=0.07177$) ; E : 育兒室容積與大頭型雄子代胸長 (N=10) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2$, $p=0.4208$) ; F : 育兒室容積與小頭型雄子代胸長 (N=99) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0465$, $p=0.4998$) ; G : 育兒室容積與大頭型雌子代胸長 (N=8) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1429$, $p=0.6207$) ; H : 育兒室容積與小頭型雌子代胸長 (N=46) 無相關 (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1782$, $p=0.0844$) 。

Fig. 21. Scatter plot of brood cell volume and *R. brunneum* morphometric character data, correlation was compared by using Kendall tau rank correlation coefficient. A: brood cell volume and head width of large-head type male (N=10) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2$, $p=0.4208$); B: brood cell volume and head width of small-head type male (N=99) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0457$, $p=0.5076$); C: brood cell volume and head width of large-head type female (N=8) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.2546$, $p=0.3828$); D: brood cell volume and head width of small-head type female (N=46) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1853$, $p=0.07177$); E, brood cell volume and mesoscutum length of large-head type male (N=10) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.2$, $p=0.4208$); F: brood cell volume and mesoscutum length of small-head type male (N=99) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.0465$, $p=0.4998$); G: brood cell volume and mesoscutum length of large-head type female (N=8) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=-0.1429$, $p=0.6207$); H: brood cell volume and mesoscutum length of small-head type female (N=46) have no correlation (Kendall rank correlation test: $\tau=0.1782$, $p=0.0844$).

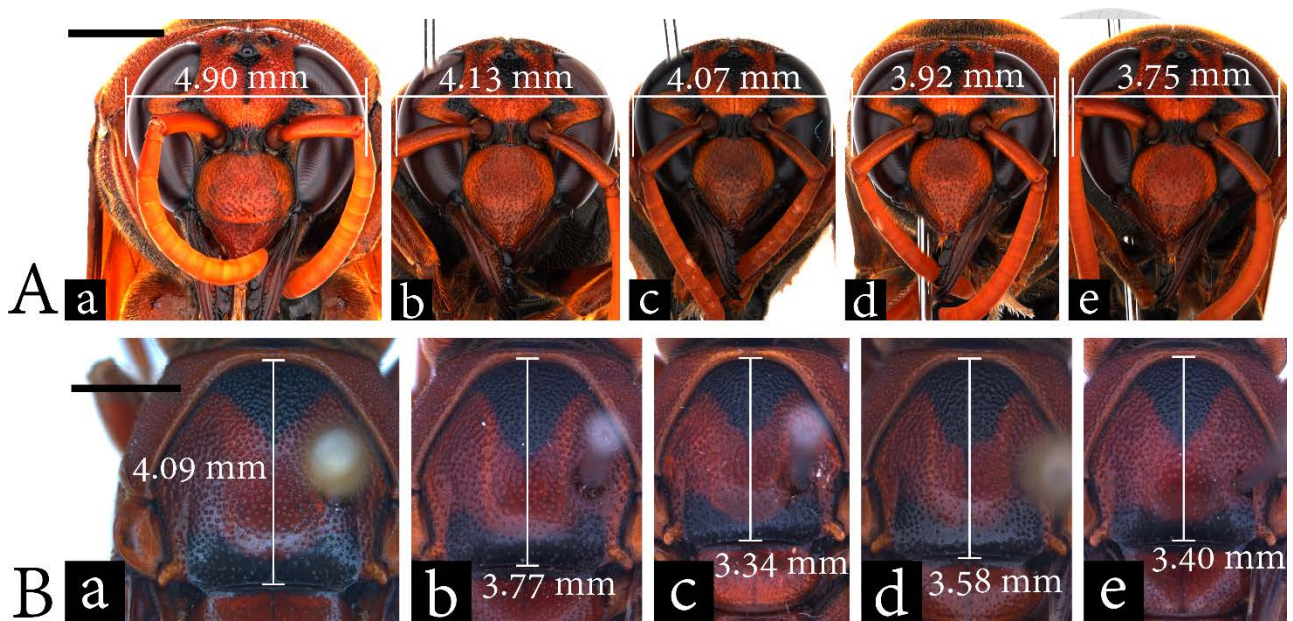


(接續後頁)

(接續前頁)

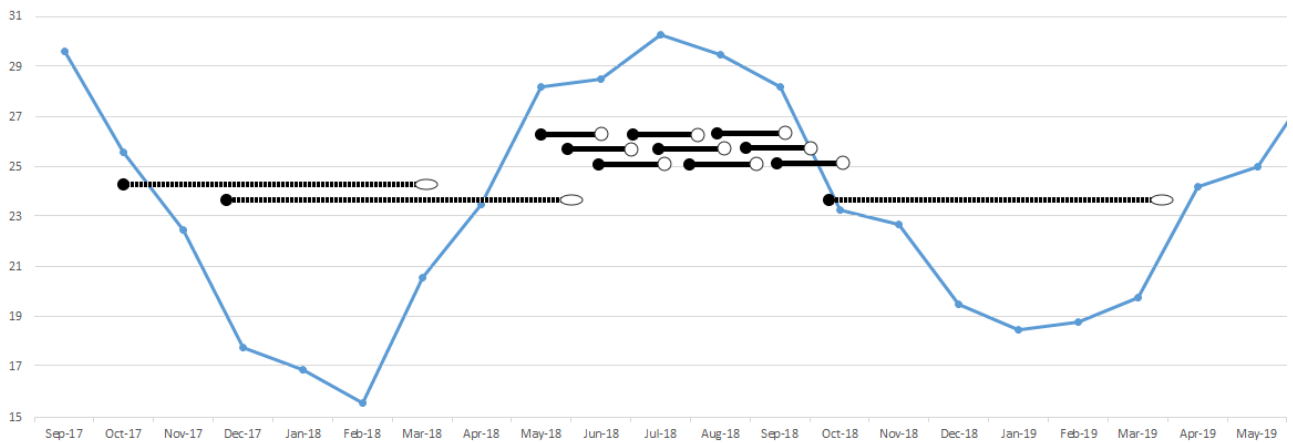
圖二十二、由後天存糧量減少所造成子代體型差異，比例尺為 2 mm。A：移至玻璃管飼養後自存糧體內鑽出結繭的繭蜂，造成蜾蠃幼蟲可食用之存糧量減少。B：育兒室中出現繭蜂之竹管所羽化出的個體，第二育兒室之個體因幼蟲期存糧量受繭蜂影響而減少，個體頭寬明顯較第一及第三育兒室之個體為小；C：第二育兒室之個體中胸背板長明顯較第一及第三育兒室之個體為小。

Fig. 22. Body size differences caused by acquired provision loss. Scale bar=2 mm. A: braconid wasp larva cocooned after being moved into glass tube, causing nest provision amount decrease; B: individuals from bamboo cane with braconid wasp, 2nd individual was influenced by braconid wasp in brood cell and causing head width smaller than 1st and 3rd individuals; C: mesoscutum length of 2nd individual is smaller than 1st and 3rd individuals.

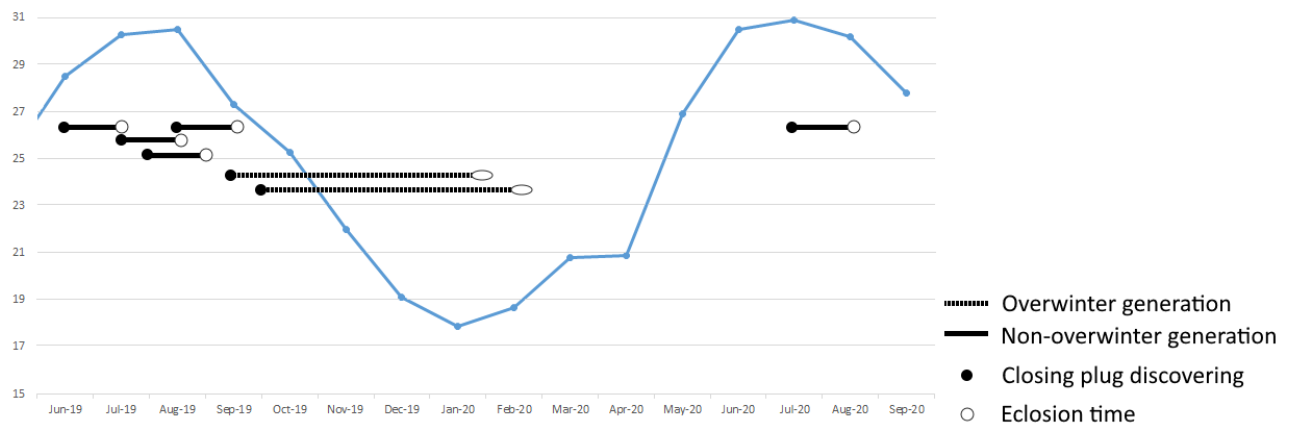


圖二十三、由後天存糧量增加所造成子代體型差異，比例尺為 2 mm。A：幼蟲期接受來自其他育兒室之額外存糧可造成個體頭寬較同管徑育兒室之個體為大：a：幼蟲期取食額外存糧之個體；b, c, d, e：僅取食育兒室內存糧之個體；B：接受額外存糧所造成個體中胸背板長較同產自管徑育兒室之個體為大：a：幼蟲期取食額外存糧之個體；b, c, d, e：僅取食育兒室內存糧之個體。

Fig. 23. Body size differences caused by acquired provision gain. Scale bar=2 mm. A: wasp larva accepting extra provision from other brood cell will cause individual head width larger than individuals from same diameter brood cell: a: larva stage with extra provision; b, c, d, e: larva stage without extra provision; B: accepting extra provision cause individual mesoscutum length larger than individuals from same diameter brood cell: a: larva stage with extra provision; b, c, d, e: larva stage without extra provision.



A



B

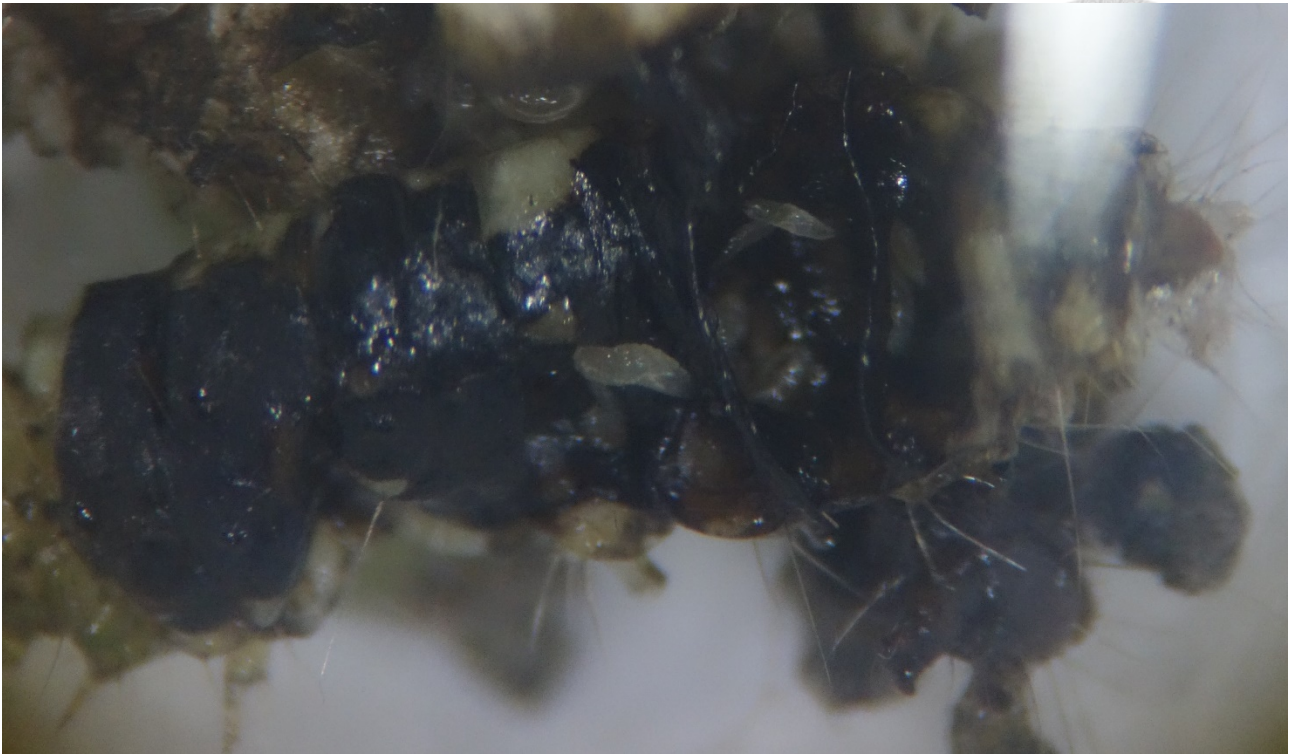
圖二十四、2017 年九月至 2020 年九月間黃喙螺蠃育兒室發現至幼蟲羽化時間軸及每月月均溫折線圖。A：2017 年越冬世代及 2018 年全世代；B：2019 年全世代及 2020 年非越冬世代；2020 年四月月均溫僅 21°C 而較往年為低，且非越冬世代育兒室延遲至近七月中旬出現。

Fig. 24. Timeline of *R. brunneum* immature stage and monthly average temperature from September, 2017 to September, 2020. A: overwinter generation of 2017 and all generation of 2018; B: all generation of 2019 and non-overwinter generation of 2020. The average temperature of April in 2020 is 21°C, lower than previous years. Brood cells of non-overwinter generation of 2020 were delayed to about middle July.



圖二十五、於部分具有蚤蠅之育兒室內出現之死亡蜂卵，呈現凹陷乾癟狀。

Fig. 25. Dead eggs in some brood cells with phorid fly, which are sunken and shriveled.



圖二十六、於腐爛存糧上孳生的蚤蠅幼蟲。

Fig. 26. Phorid fly larvae that breed on decaying provision.