



Formosan Entomologist

Journal Homepage: entsocjournal.yabee.com.tw

Interspecific Competition between Gray Black Spiny Ant (*Polyrhachis dives*) and Red Imported Fire Ant (*Solenopsis invicta*): Evaluation of Ant Species with Biotic Resistance Potential 【Research report】

黑棘蟻與入侵紅火蟻之種間競爭：評估具生物抗性之潛力物種【研究報告】

Yueh-Hua Wu¹, Hung-Way Hsu¹, Cheng-Jen Shih¹, and Chin-Cheng Yang^{2*}

吳岳樺¹、許弘璋¹、石正人¹、楊景程^{2*}

*通訊作者E-mail: cayangstheman@ntu.edu.tw

Received: 2013/06/04 Accepted: 2013/06/30 Available online: 2013/06/01

Abstract

Invasion of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) was first reported in Taiwan in 2003 with infestation mainly located in Taoyuan, Taipei and Chiayi Counties. Current control strategies of fire ants in Taiwan involve intensive bait broadcast supplemented with single-mound injection, which is believed practical on lowering spread of fire ants but considerably expensive in term of bait purchase and highly vulnerable to weather conditions (e.g., wet seasons). Development of efficient and self-sustaining control methods therefore holds the key for successful long-term containment of fire ants in Taiwan. Seeking and reinforcing native species as natural enemies is one of many that not only satisfy such criteria but also potentially elevate the resistance level of target environment against species invasion, an ecological process termed as 'biotic resistance'. Preliminary field observation indicates that highly territorial gray black spiny ant (*Polyrhachis dives*) attacks fire ants in an active fashion when encountering, suggesting the potential of biotic resistance, and, however, the relevant information of this native ant remains poor. The present study reveals that *P. dives* are highly aggressive towards *S. invicta* at individual-level competition, and that, at group-level competition, *P. dives* possess extremely patrolling behaviors followed by mass attack against *S. invicta* once they locate the nests of *S. invicta*. Our data further indicate that mortalities of *S. invicta* nests can reach up to 70% due to interspecific competition even *S. invicta* have access to the food source before *P. dives* do. These findings, along with some additional behavioral observations, suggest that behaviors of such kind displayed by *P. dives* may play roles reducing the establishment success of *S. invicta*, thus ensuring the control efficiency by maintaining the level of biotic resistance of a given area.

摘要

台灣於2003年首次發現入侵紅火蟻 (*Solenopsis invicta*, red imported fire ant) 蹤跡，主要分布於桃園、台北與嘉義兩地區。以當前火蟻防治策略而言，大量且密集撒佈餌劑輔以獨立蟻丘灌注仍為目前慣行模式，雖具控制火蟻蔓延之效，但藥劑昂貴且防治成效受天候因素影響甚鉅，如何能降低火蟻防治成本，同時保持良好防治效率，成為目前發展火蟻蟲害管理框架之主要趨勢。其中，找尋並扶植本土生物天敵物種是其中一個值得考慮之方式，此法不但提升環境抵抗外來物種入侵之能力外，也能降低入侵物種定殖成功機率，此概念即稱為生物抗性 (biotic resistance)。因此，以台灣火蟻為例，強勢本土螞蟻為可能選項之一。田間觀察發現，強烈領域性之黑棘蟻 (*Polyrhachis dives*, gray black spiny ant) 具主動攻擊火蟻個體之趨勢，因此可視為生物抗性之潛力物種，但相關行為資料卻仍缺少。本研究因此進一步評估黑棘蟻於個體或群體模式下是否具備與火蟻競爭優勢，並透過觀察兩蟻種間競爭行為探究黑棘蟻之攻擊模式。試驗結果指出，於實驗室條件下，黑棘蟻遭遇火蟻之行為傾向為主動競爭/攻擊型，群體試驗則觀察到黑棘蟻強烈之領域性及主動巡邏並攻擊火蟻蟻巢，造成 50~70% 之火蟻死亡率。若以生物抗性角度而言，黑棘蟻似乎能於火蟻定殖初期，透過競爭/攻擊之方式降低火蟻建立族群之成功率。未來研究若著重於發現其他本土螞蟻物種，對於增加環境對於火蟻入侵時的生物抗性似乎有正面之幫助。

Key words: biotic resistance, gray black spiny ant, interspecies competition, invasive species, red imported fire ant

關鍵詞: 黑棘蟻、入侵紅火蟻、入侵種、種間競爭、生物抗性。

Full Text: [PDF \(0.8 MB\)](#)

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

黑棘蟻與入侵紅火蟻之種間競爭：評估具生物抗性之潛力物種

吳岳樺¹、許弘瑋¹、石正人¹、楊景程^{2*}

¹ 台灣大學昆蟲學系 10617 台北市羅斯福路四段 1 號

² 台灣大學植物醫學碩士學位學程 10617 台北市羅斯福路四段 1 號

摘 要

台灣於 2003 年首次發現入侵紅火蟻 (*Solenopsis invicta*, red imported fire ant) 蹤跡，主要分布於桃園、台北與嘉義兩地區。以當前火蟻防治策略而言，大量且密集撒佈餌劑輔以獨立蟻丘灌注仍為目前慣行模式，雖具控制火蟻蔓延之效，但藥劑昂貴且防治成效受天候因素影響甚鉅，如何能降低火蟻防治成本，同時保持良好防治效率，成為目前發展火蟻蟲害管理框架之主要趨勢。其中，找尋並扶植本土生物天敵物種是其中一個值得考慮之方式，此法不但提升環境抵抗外來物種入侵之能力外，也能降低入侵物種定殖成功機率，此概念即稱為生物抗性 (biotic resistance)。因此，以台灣火蟻為例，強勢本土螞蟻為可能選項之一。田間觀察發現，強烈領域性之黑棘蟻 (*Polyrhachis dives*, gray black spiny ant) 具主動攻擊火蟻個體之趨勢，因此可視為生物抗性之潛力物種，但相關行為資料卻仍缺少。本研究因此進一步評估黑棘蟻於個體或群體模式下是否具備與火蟻競爭優勢，並透過觀察兩蟻種間競爭行為探究黑棘蟻之攻擊模式。試驗結果指出，於實驗室條件下，黑棘蟻遭遇火蟻之行為傾向為主動競爭/攻擊型，群體試驗則觀察到黑棘蟻強烈之領域性及主動巡邏並攻擊火蟻蟻巢，造成 50~70% 之火蟻死亡率。若以生物抗性角度而言，黑棘蟻似乎能於火蟻定殖初期，透過競爭/攻擊之方式降低火蟻建立族群之成功率。未來研究若著重於發現其他本土螞蟻物種，對於增加環境對於火蟻入侵時的生物抗性似乎有正面之幫助。

關鍵詞：黑棘蟻、入侵紅火蟻、入侵種、種間競爭、生物抗性。

前 言

隨著人類的經濟貿易發展，交通運輸能力

與物資流通效率不斷提升，雖加速國際間貿易發展，但同時讓不同地理區之物種跳脫地理隔閡，於自然擴散能力所不及之棲地定殖，而形

*論文聯繫人

Corresponding email: ccyangistheman@ntu.edu.tw

螞蟻種間競爭 107

成外來種 (alien species) (Streftaris and Zenetos, 2006)。外來種不論動物或植物甚至其他微生物對於當地生態系都可能造成影響，其中大約十分之一的外來種會對於生態系產生破壞性衝擊，這些則稱為外來入侵種 (Invasive Alien Species, IAS) (McNeely, 2001)，國際組織 (Invasive Species Specialist Group, <http://www.issg.org>) 更依照入侵種對於環境和經濟等的破壞，歸結出世界百大入侵物種，其中社會性昆蟲就佔了 7 種之多，顯示此類群之昆蟲具備入侵成功之生物學特徵，若能進一步釐清這些特徵，將有助於防範此類入侵生物並降低其危害程度 (Kenis *et al.*, 2009)。

上述七種入侵社會性昆蟲中，又以入侵紅火蟻 (red imported fire ant, *Solenopsis invicta*，以下若無特別註明，皆稱為火蟻) 危害層面最廣並直接衝擊公共衛生及人身安全，也因此受到較多的關注。此蟻自 1930 年代進入美國後，於數十年間擴散範圍高達 14 州超過一億兩千八百萬公頃之土地，美國聯邦政府每年因火蟻防治和相關經濟損失即超過六十億美金 (Callcott and Collins, 1996)。然而，火蟻擴散並不僅止於美國，自 2001 年開始，火蟻以美國作為橋頭堡族群 (bridgehead population)，族群成功入侵至澳洲和東南亞地區等地 (Ascunce *et al.*, 2011)。其中台灣在 2003 年首次發現火蟻蹤跡，族群主要分布於桃園、台北和嘉義等地 (Yang *et al.*, 2009)。

台灣當前火蟻防治策略仍以大量且密集撒佈餌劑為主，並於某些低容忍度之域 (如學校) 輔以獨立蟻丘灌注 (Tsai *et al.*, 2009)，兩種防治模式雖有控制火蟻蔓延之效，但相關當局每年需編列龐大預算採購昂貴藥劑，造成相當沈重之財政負擔。如何能降低火蟻防治成本，同時保持良好防治效率之方法成為目前火

蟻害蟲管理上的趨勢 (Lard *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2011)。若以美國為例，Tschinkel (2006) 指出再入侵 (re-invasion，係指藥劑撒佈區內火蟻受防治而族群密度下降，但火蟻自周圍族群移入，造成防治區內火蟻密度回升) 以及防治區中缺乏足以與火蟻競爭之螞蟻物種為美國防治計畫初期失敗的主要因素 (Tschinkel, 2006)。因此，借鏡美國經驗，當前台灣火蟻防治策略擬定上，除了降低防治區周圍之火蟻密度外，另一方法將可著重於尋找強勢且具有防治效力之台灣本土性生物防治天敵，尤以本土螞蟻類群為主，將更能發揮其競爭取代以及生物抗性 (biotic resistance，係指環境中群落組成抵抗物種入侵之能力，可能藉由物種間的捕食、競爭、疾病感染或是寄生對入侵種帶來影響 (Elton, 1958)) 之效，確保防治區域內持續維持低火蟻密度 (Fitzgerald and Gordon, 2012)。

前人研究指出 (Tsai *et al.*, 2009)，火蟻發生區中往往可見黑棘蟻 (gray black spiny ant, *Polyrhachis dives*) 之族群分布並具有強烈領域性，初步觀察結果更顯示黑棘蟻具備主動攻擊火蟻個體之趨勢 (Wu and Yang, unpublished data)，於生物抗性的概念之下，此本土螞蟻似乎具備成為潛力物種的優勢因素。因此，本研究將進一步評估黑棘蟻於個體或群體模式下是否具備與火蟻之競爭優勢，並透過觀察兩蟻間的競爭行為 (競爭行為於個體層面泛指威嚇、攻擊或攫取等特定互動；群體層面則為兩者對食物資源及領域空間之競爭) 詳細探究黑棘蟻遭遇火蟻時之行為模式。最終也將把競爭行為以量化方式呈現，除了確認黑棘蟻具有防範火蟻再入侵之潛力物種外，也將建立標準化評估流程，期能透過此平台加速找尋更多足以增加生物抗性的本土螞蟻物種。

表一 螞蟻種間互動三種行為階段分類與定義 (改自Rao and Vinson, 2009)

Table 1. The classification and definition of three behavioral phases between ant species (modified from Rao and Vinson, 2009)

攻擊模式 (Aggressive) <ul style="list-style-type: none">a) 以張開大顎的威脅方式接近敵人，而無實質的攻擊。b) 撲上並抓取。螞蟻打開大顎迅速躍起，威脅並試圖抓住敵人。c) 抓取並咬。螞蟻前進並以大顎夾咬敵人頭部、腰節或附肢，並將之咬下造成傷害。d) 舉尾* (黑棘蟻)。螞蟻伸直前腿，抬高頭部、胸部，面向敵人彎曲腹部，釋放蟻酸噴灑敵人。
防禦模式 (Defensive) <ul style="list-style-type: none">a) 逃脫。遭遇後迅速離開。b) 靜止。在遭遇或被攻擊之後、下次動作前變得靜止不動 30 秒到 1 分鐘。c) 裝死。被敵人圍攻或濺毒時，裝死不回應敵人攻勢，保持 1 分鐘以上直到對方放棄攻擊為止。d) 舉尾* (火蟻)。螞蟻伸直前腿，抬高頭部、胸部，向敵人彎曲腹部，同時搖晃錘節釋放毒液威嚇敵人。
擾動模式 (Disturbed) <ul style="list-style-type: none">a) 不安。在敵人濺毒之後不安的浮躁移動。b) 癱瘓。因受到對方毒液麻痺，而以拖行肢體方式行走。c) 過度清理。螞蟻在被濺毒之後不斷的清理觸角與足。

* 雖同為舉尾行為，但家蟻亞科物種 (*Myrmicinae*) 與山蟻亞科物種 (*Formicinae*) 所呈現之生物學意義截然不同。家蟻亞科物種 (火蟻) 的舉尾行為屬於防禦行為，山蟻亞科 (黑棘蟻) 則為攻擊行為 (Santos *et al.*, 2005)。

材料與方法

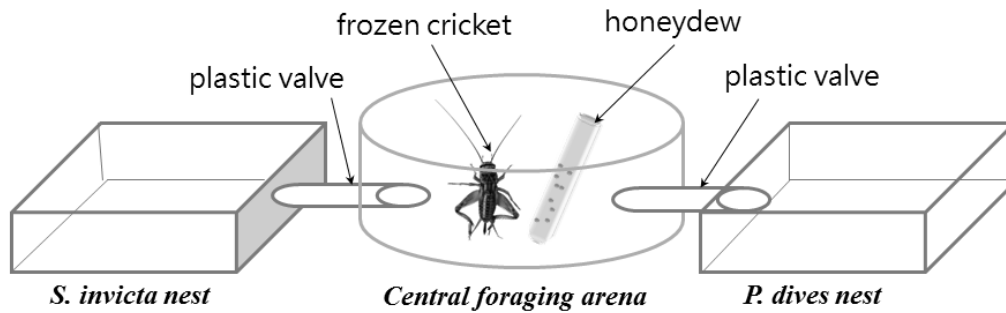
一、入侵紅火蟻及黑棘蟻採集與飼養

本試驗火蟻採至桃園縣大園與平鎮，攜回實驗室後進行土蟻分離，並將蟻巢飼養於塑膠盆內，邊緣塗有 *fluon* (東昇化工) 避免火蟻逃脫，並將塑膠盆置於 $28 \pm 1^\circ\text{C}$ 及 12 L : 12 D 光週期之控溫生長箱環境。黑棘蟻亦同樣採自桃園縣大園與平鎮，其蟻巢常築於具中空結構之物體中 (例如廢棄竹筒或飲料罐)，於本試驗中通稱野外著生物。蟻巢攜回實驗室後，連同其野外著生物置於塑膠盆中 (邊緣塗上 *fluon*)，於室溫下之通風環境內飼養。每日觀察兩蟻種之蟻巢並提供適量水分，以維持蟻巢內濕度。食物則提供有冷凍蟋蟀若蟲、雞蛋布丁以及蜂蜜水，平均三到四日清理蟻巢及填充所需食物。待兩者蟻巢皆穩定後，即進行以下試驗。

二、螞蟻個體層級間競爭

螞蟻族群之間的互動可藉由單隻工蟻個體間互動來推測 (Rao and Vinson, 2009)。依據前人研究 (Tsai *et al.*, 2009) 指出 1) 黑棘蟻具強烈領域性；2) 火蟻發生區中黑棘蟻族群仍廣泛分布；3) 火蟻具顯著種間攻擊性，本試驗可因此合理預測二螞蟻物種遭遇時，兩者可能均傾向攻擊行為。因此，為進一步測試種間互動行為是否符合預期，以及互動中何種物種為優勢方，試驗將觀察兩蟻種單一工蟻間交互行為的趨勢，利用修改自 Rao and Vinson (2009) 所提出之行為趨勢判定基準 (表一)，統計歸納出所屬的行為類型，共可分為攻擊、防禦以及擾動三種模式，藉著三組的資料的頻度詮釋兩種蟻種彼此遭遇時所採用的行為策略。

為了將人為影響縮減至最小，以水彩筆筆尖將受測工蟻個體由母巢中移至實驗裝置裡面。實驗裝置為直徑五公分的塑膠培養皿，皿



圖一 競爭試驗環境由三個塑膠容器所組成，分別為火蟻、黑棘蟻之人工蟻巢，以及放有冷凍蟋蟀及蜜露之中央覓食區。
Fig. 1. Design of setup for interspecific competition of study ants, which consists of artificial nests for *Polyrhachis dives* and *Solenopsis invicta*, respectively, as well as a central foraging arena with frozen crickets and honeydew as food sources.

壁上塗上 **fluon** 避免螞蟻逃脫，並在培養皿正中心倒立一直徑三公分管 50 mL 無蓋離心管，在管壁塗上 **fluon**。在離心管外放置火蟻工蟻個體，在離心管內則放置黑棘蟻工蟻個體，靜置十分鐘之後，將培養皿中離心管移除，使黑棘蟻與火蟻工蟻個體進行遭遇並開始交互行為。使用表一之行為模式，逐次記錄螞蟻間遭遇時的交互行為。此試驗共進行 132 組重複。值得注意的是，火蟻工蟻體長具連續性多態型變化 (1.6~5 mm 均有)，因此，依照前人研究之準則，本試驗進行時將受試火蟻個體分為兩群：體長 3 mm 以上屬體型大者 (**major**)，體長 3 mm 以下者屬體型小者 (**minor**)。於 132 筆的交互行為試驗中，有 72 筆資料來自 **major** 火蟻，另外 60 筆則源自 **minor** 工蟻，此試驗分群將可進一步比較黑棘蟻和火蟻於遭遇時的交互行為是否受火蟻體長大小之影響。最後將進一步紀錄兩蟻產生交互行為後，任一方受傷 (如斷足、斷觸角等) 或死亡之比例。

三、螞蟻群體層級間競爭

火蟻再入侵之過程中，外圍族群中新婚飛

蟻后 (**newly mated queen**) 扮演重要角色。新婚飛蟻后交配後自外圍飛入防治區內，若成功定殖後，將建立個體數較少 (通常為 10~20 隻工蟻) 之新生群落，此群落即為再入侵之創始族群 (**founder population**)。因此，本項試驗模擬新建火蟻之創始族群，一個群體包含 20 隻工蟻、10 隻幼蟲以及一隻蟻后。黑棘蟻族群則依群體數量不同分為三群，分別為 80、40 與 20 隻工蟻，搭配 40、20 與 10 隻幼蟲，每一群體也同樣放入單隻蟻后。在群體競爭試驗前，兩螞蟻皆進行三天飢餓處理，除了供應水分且保持蟻巢濕度之外並不提供食物。競爭試驗之環境由三個塑膠容器所組成 (圖一)，容器邊緣均塗上 **fluon** 避免螞蟻逃脫。三個容器分別是火蟻、黑棘蟻之人工蟻巢，以及放有冷凍蟋蟀及蜜露之中央覓食區，兩蟻巢皆以 5 公分塑膠筏門連接之。

試驗變因共分為三組，第一，於三天飢餓處理之第三天時，先行打開火蟻端之筏門，使其先佔有覓食區之食物；第二、於三天飢餓處理之第三天，先行打開黑棘蟻端之筏門，使其先行佔有覓食區之食物；第三、於三天飢餓處理後，同時打開兩蟻巢筏門。以上試驗各進行

表二 工蟻個體試驗中，相遇之兩蟻個體發生行為模式之頻率 (%)

Table 2. The average frequencies (%) of behavioral phases when workers of two species encounter under the individual competition experiment

	<i>P. dives</i> vs. major <i>S. invicta</i>		<i>P. dives</i> vs. minor <i>S. invicta</i>	
	Behavior of <i>P. dives</i>	Behavior of <i>S. invicta</i>	Behavior of <i>P. dives</i>	Behavior of <i>S. invicta</i>
Aggressive	58.745a	37.495a	67.813a	29.833a
Defensive	36.953b	61.742b	28.733b	69.981b
Disturbed	4.302c	0.7625c	3.449c	0.185c

Percentages followed by the same letter within a particular treatment (column) are significantly different at $p = 0.05$

三重複，於試驗開始後兩個小時內，每 15 分鐘記錄一次工蟻死亡率，爾後每小時記錄一次直到 24 小時。此外，也將進一步記錄工蟻死亡位置（火蟻蟻巢、中央覓食區或黑棘蟻蟻巢），並將數據進行分析並製作圖表。

四、數據分析統計

於蟻蟻個體層級間競爭試驗中，將使用 ANOVA 測定行為模式比例之趨勢。意即當兩蟻相遇時，檢定黑棘蟻所展現行為序列中（包括攻擊、防禦或擾動模式）某個行為模式之頻率是否具顯著差異，以確認黑棘蟻遭遇火蟻時所選擇的行為趨勢。同樣地，火蟻遭遇黑棘蟻之行為趨勢也將利用 ANOVA 進行檢定。於蟻蟻群體層級間競爭試驗中，計算兩蟻族群於不同記錄時間下之死亡率及死亡位置，以三組重複取平均值進行作圖，比較各處理間之死亡率與死亡個體分布情形。

結 果

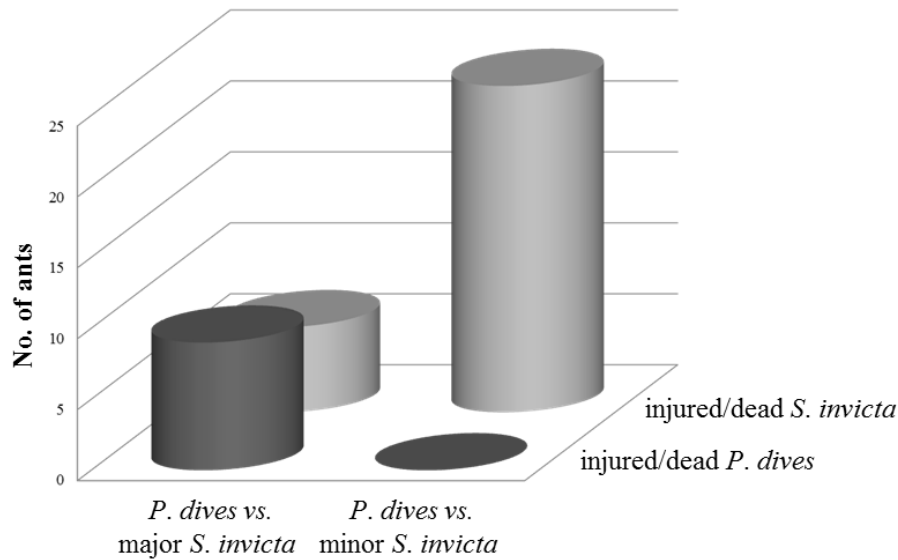
一、工蟻個體層級的競爭

當兩蟻相遇的時候，所發生之行為模式為彼此獨立事件，意即火蟻若採用攻擊行為，黑棘蟻可能採用攻擊、防禦或擾動行為進行應變。因此，個體層級試驗中之數據統計共可分

為四種狀況，分別為黑棘蟻遇 **major** 火蟻情形下黑棘蟻或火蟻的行為反應、黑棘蟻遇 **minor** 火蟻情形下黑棘蟻或火蟻的行為。結果顯示，無論於哪一個組別，不同蟻蟻物種所表現出之行為模式均有顯著差異（表二）。綜合而言，兩蟻相遇時，無論火蟻體型大小，黑棘蟻採取的主動攻擊行為皆顯著高過防禦行為與擾動行為，相反地，火蟻則較偏向防禦行為，比例上顯著高過攻擊及擾動行為，但 **major** 火蟻與黑棘蟻相遇時，採取主動攻擊行為之比例略高於遭遇黑棘蟻之 **minor** 火蟻（表二）。圖二為兩蟻產生交互行為後，任一方受傷（如斷足、斷觸角等）或死亡之比例，若將受傷與死亡合併計算（以傷亡數代表）後，結果顯示，當 **minor** 火蟻遭遇黑棘蟻時，平均傷亡隻數遠高於黑棘蟻，同時也高於 **major** 火蟻與黑棘蟻互動下之傷亡數。另一方面，當黑棘蟻與 **major** 火蟻產生交互行為時，兩蟻種死傷率並無顯著差異（圖二）。

二、蟻蟻群體層級間競爭

計算兩蟻族群於三種處理下之平均死亡率，可以發現於大部分處理下，火蟻與黑棘蟻群體中個體死亡率皆呈現顯著差異（圖三）。細究各組處理死亡率結果，當黑棘蟻群體數目超過火蟻情況下，火蟻死亡率都明顯高於



圖二 黑棘蟻與兩種體型大小火蟻於個體層級競爭後之傷亡數比較圖。

Fig. 2. The comparisons of the casualties when the two ant species encounter (*Polyrhachis dives* vs. minor *Solenopsis invicta*; *Polyrhachis dives* vs. major *Solenopsis invicta*, respectively).

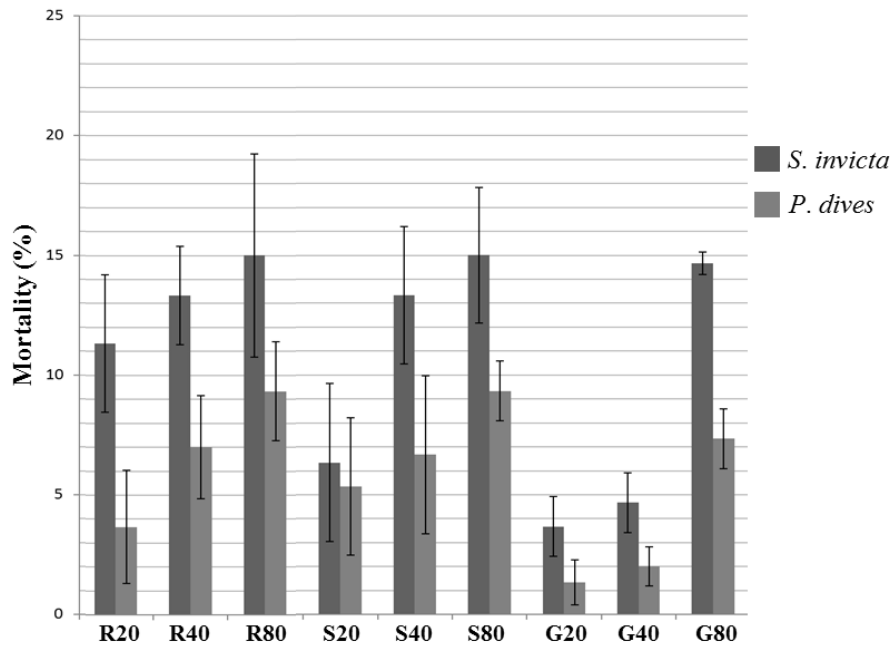
黑棘蟻；黑棘蟻 20 隻之組別中，火蟻死亡率變異幅度雖較大，但整體而言仍可觀察到火蟻死亡率較高的趨勢，整體而言，火蟻死亡率似乎與黑棘蟻群體數呈現正相關（圖三）。值得注意的是，當固定黑棘蟻數量時，比較不同處理下火蟻死亡率，結果顯示火蟻死亡率以火蟻先佔有覓食區處理組為最高，黑棘蟻先佔有覓食區的處理則為最低，但三者於統計上無顯著差異。進一步以兩種蟻於三種處理下之死亡分布情形評估其主要發生交互行為之主要場域，結果顯示，三組處理組中，火蟻死亡率主要發生於火蟻巢內，唯火蟻先佔有覓食區處理中也可於覓食區中發現可觀之火蟻死亡率（圖四），此結果指出兩蟻產生交互行為（競爭/攻擊）之主要場域以火蟻巢為主，當火蟻佔據食物來源時，則主要場域即延伸至中央覓食區。反觀黑棘蟻個體死亡分布較為平均，除了同時打開兩蟻巢筏門組別（且黑棘蟻群體數量

為 20 隻）中，可於黑棘蟻巢發現死亡個體外，主要死亡率皆發生於中央覓食區以及火蟻巢中（圖四～六）。此現象與火蟻死亡個體分布之結果似乎一致，意即，兩蟻相互競爭/攻擊而造成傷亡的地點皆於火蟻巢內發生（圖四～六）。若以黑棘蟻群體變化量之角度仔細探究兩蟻的死亡個體分布，當黑棘蟻群體提升至 40 隻的規模以後，火蟻死亡率皆發生於自身巢中，顯示正常競爭環境中，黑棘蟻群體量增加至火蟻的兩倍以上，火蟻分布將遭受限縮（圖四～六）。

討 論

一、螞蟻個體層級之種間競爭

於工蟻個體層級之試驗中，黑棘蟻遭遇火蟻（無論為 major 或 minor 工蟻）產生交互行為時，攻擊行為模式出現之頻率比起防禦及擾



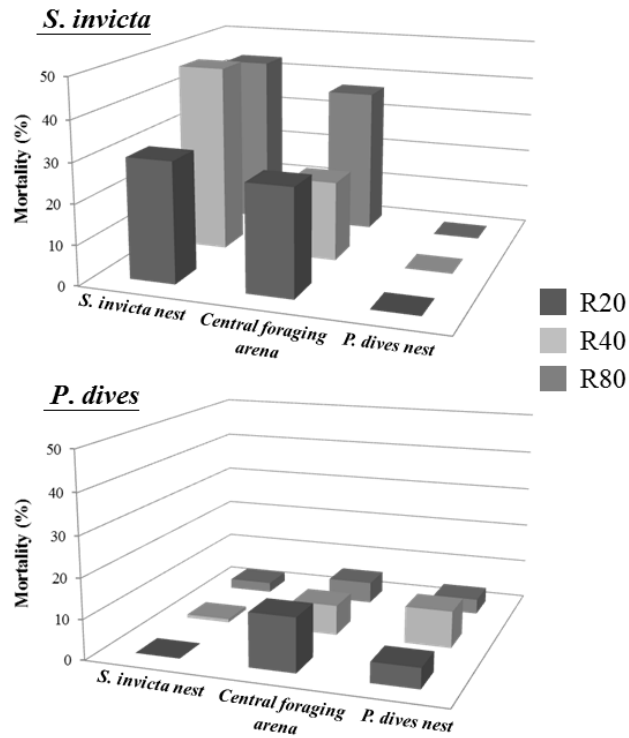
圖三 各處理下火蟻與黑棘蟻之死亡率 (R 代表火蟻先佔有覓食區之組別; S 代表兩蟻巢通往覓食區之棧門同時打開之組別; G 代表黑棘蟻先佔有覓食區之組別; 20、40、80 則代表黑棘蟻不同數量之群體, 分別為 20、40 與 80 隻工蟻之群體)。

Fig. 3. The mortalities of *Polyrhachis dives* and *Solenopsis invicta* under different experimental treatments. (R represents the treatment with *Solenopsis invicta* occupying the central foraging arena first; S represents the treatment with nests of two ant species being connected to the central foraging arena simultaneously; G represents the treatment with *Polyrhachis dives* occupying the central foraging arena first; numbers following the letter indicate different group sizes of *Polyrhachis dives*).

動高出 2~15 倍之多。細究黑棘蟻遭遇體型大小不同之火蟻時行為模式之變化, 發現黑棘蟻面對 **minor** 火蟻時, 主動攻擊行為比例升高, 顯示黑棘蟻似乎具備判斷競爭者體型之能力, 但此類體型應變法則 (**size-dependent**) 是透過何種機制調控, 目前仍舊未明 (Cushman *et al.*, 1988)。另一解釋可能為黑棘蟻行為模式可能遵循經驗應變法則 (**experience-dependent**), 於本試驗後續觀察中發現, 似乎可呼應這一項推論。觀察結果顯示, 當黑棘蟻遭遇體型大小不同之火蟻時, 其行為序列趨勢似乎隨著時間發生轉變; 遭遇 **major** 火蟻時, 攻擊行為會慢慢減少, 防禦行

為則會增加 (但攻擊行為比例仍較高); 而遭遇 **minor** 火蟻時, 攻擊行為則大幅提升 (Wu and Yang, unpublished data)。再者, 火蟻工蟻體型不論是 **major** 或 **minor** 都比黑棘蟻來的小, 若黑棘蟻競爭模式僅採用體型應變法則, 於遭遇不同體型之火蟻時應不會有如此明顯的行為趨勢轉變。此外, 從表二也可發現, **major** 火蟻對於黑棘蟻的主動攻擊頻率較高, 黑棘蟻為因應較多主動攻擊行為, 可能藉由競技之經驗累積進而修正自身行為模式, 提升被動防禦模式之比例。

以傷亡數結果而言, 可以明顯發現 **minor** 火蟻與黑棘蟻之競爭關係中趨於劣勢, 遭黑棘

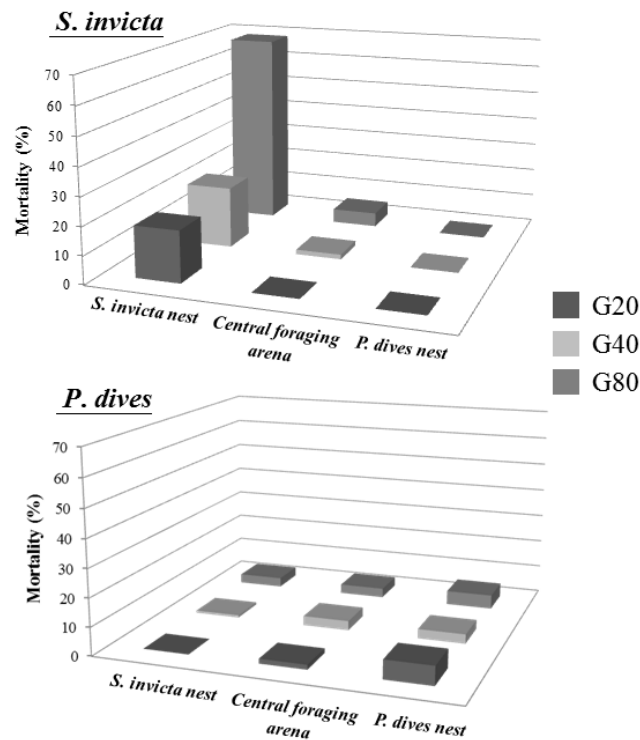


圖四 火蟻先佔有覓食區處理下，黑棘蟻與火蟻之死亡率及死亡地點分布。
 Fig. 4. The mortalities and distributions of cadavers of *Polyrhachis dives* and *Solenopsis invicta* under the treatment with *Solenopsis invicta* occupying the central foraging arena first.

蟻咬斷觸角或至少一足之比例為最多，其次為腹部 (gaster)，腹部受創之火蟻個體將於數小時後死去。相較之下，major 火蟻之傷亡數減少許多，多數僅失去觸角或至少一足，並無顯著之死亡率發生。此結果說明，除了體型大小可能為競爭成功之因素外 (McGlynn, 2000)，若表現出較多之主動攻擊，並不如過去所認為屬於高代價之行為 (例如主動攻擊亦提高自身受傷風險) (Tanner and Adler, 2009)；反之，以本試驗為例，可導致競爭對手累積不愉快之經驗，致使調整競爭策略，如同黑棘蟻面對 major 火蟻時趨向增加其防禦模式一般 (Wu and Yang, unpublished data)。

二、螞蟻群體層級之種間競爭

群體試驗結果顯示，無論於任何組別中，火蟻死亡率與黑棘蟻群體數量呈正相關趨勢。此結果進一步印證，螞蟻競爭遵循群體多寡應變原則 (colony size-dependent)，換句話說，決定螞蟻群體是否能成功競爭取代另一種螞蟻群體之重要關鍵在於蟻巢領地大小 (territory size)，而領地大小最直接之影響因素正是群體之數目 (Adams, 2003)。因此，當黑棘蟻群體數目上升，火蟻於該棲地中成功立足之機率相對低了許多。值得注意的是，火蟻死亡率分布區域以自身巢中之死亡率為最高，此現象顯示，兩蟻種互相競爭/攻擊之主要場域可能為火蟻蟻巢中，針對此現象，本研究

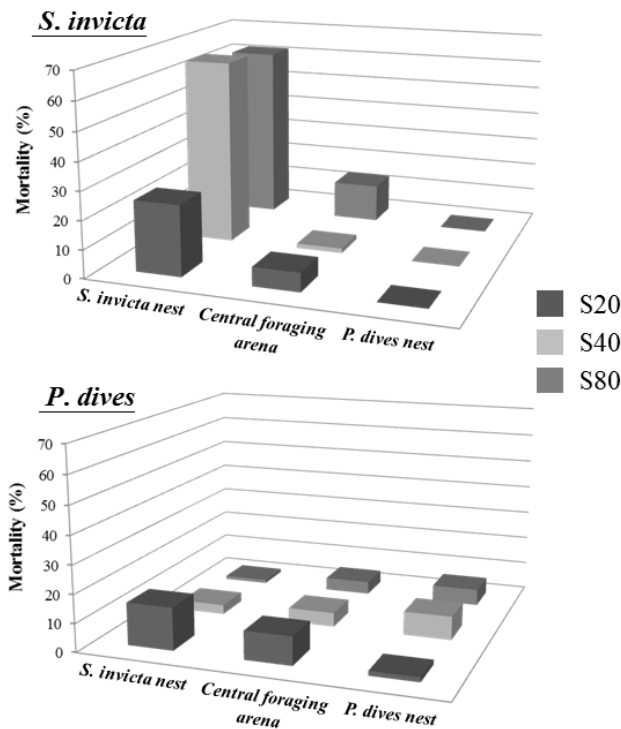


圖五 黑棘蟻先佔有覓食區處理下，黑棘蟻與火蟻之死亡率及死亡地點分布。
 Fig. 5. The mortalities and distributions of cadavers of *Polyrhachis dives* and *Solenopsis invicta* under the treatment with *Polyrhachis dives* occupying the central foraging arena first.

提出兩個解釋。第一，前人研究指出，新生群落或是群體大小驟減下，火蟻個體傾向留於巢中並減少出巢覓食的頻率 (Adams, 2003; Tschinkel, 2006)。即使本試驗已於競爭前對火蟻巢進行飢餓處理，但外出覓食之個體仍然偏少，待工蟻嗉囊中所儲存之食物消耗殆盡後，即開始同類相殘 (cannibalism) 取食雛蟻 (幼蟲或是蛹) 或甚至殺掉蟻后，此行為被認為可暫時減少食物消耗的速度，但最終仍將造成蟻巢死亡，尤其當覓食區又有強勢競爭者之存在，前往食物區覓食可能增加受攻擊之風險，加速蟻巢個體數之減少。第二，黑棘蟻具備相當活躍之領域性以及強烈巡邏領域 (patrolling) 之行為趨勢，本試驗競爭裝置之

大小使火蟻巢位於黑棘蟻工蟻之巡邏範圍中，因此，一旦黑棘蟻透過強烈搜索行為發現火蟻巢後，大量黑棘蟻隨即湧入火蟻巢中進行攻擊，加上火蟻皆傾向待於巢內，進而導致火蟻死亡率大都出現於自身巢中。相對的，這也進一步解釋為何黑棘蟻之死亡率也主要出現於火蟻巢中。此結果與工蟻個體層級試驗中所觀察到黑棘蟻表現較多主動侵略行為是相吻合之現象。

另一值得探討之現象，三組處理中僅於火蟻先佔有覓食區的組別中，火蟻於中央覓食區死亡率與其自身巢內相去不遠，此現象除了再度呼應蟻蟻個體體型為競爭成功之關鍵，也進一步說明，即使火蟻先佔據食物資源的優勢



圖六 兩蟻巢通往覓食區之筏門同時打開之處理下，黑棘蟻與火蟻之死亡率及死亡地點分布。
 Fig. 6. The mortalities and distributions of cadavers of *Polyrhachis dives* and *Solenopsis invicta* under the treatment with nests of two ant species being connected to the central foraging arena simultaneously.

下，由於其群體數量偏低，對於持續保護食物不讓其他蟻種取代資源主控權的能力（例如增援，recruitment）也相對下降。再者，前人研究皆指出，當兩蟻種之覓食領域重疊時，強勢蟻種對於重疊區域內食物之保護或增援，遠比未重疊領域內之食物高出許多（Boulay *et al.*, 2007）。因此，於本試驗中，相較火蟻而言，黑棘蟻明顯為強勢物種，對於其覓食領域且與他種蟻共域重疊情況下，提升增援強度，也因此提升火蟻於中央覓食區之死亡率。

三、黑棘蟻行為與生物抗性

不論是在野外或是實驗室觀察，黑棘蟻都具備了相當活躍的領域性，通常於田間皆可於

其蟻巢四周發現工蟻巡邏以及覓食，同時，這些工蟻也具備警戒、抵禦欲接近蟻巢敵人之能力（Jong, 2008）。此現象與本試驗觀察相吻合，本試驗中無論黑棘蟻群體數之多寡，皆有一定比例之工蟻於覓食區和火蟻巢中巡邏及駐守。此外，本實驗更發現某些更為極端之競爭行為：於某些組別中，黑棘蟻會快速佔據覓食區以及通往火蟻巢之通道，此行為與白蟻種間競爭中，實驗雙方會將互相遭遇之競技場封鎖並且派駐兵蟻於該處巡守之行為類似（Li *et al.*, 2010），也與田間觀察黑棘蟻進行增援駐守較靠近火蟻巢之區域，以阻絕火蟻影響其巢穴的行為相似（Wu and Yang, unpublished data）。

綜合而言，黑棘蟻之特殊生物特性（主動巡邏、主動攻擊以及快速增援）使其成為提升火蟻防治區內生物抗性強度的重要物種，當新婚飛之火蟻蟻后降落欲定殖時，巡邏之黑棘蟻可迅速攻擊甚至捕食，減少其建立新生火蟻群落之機會；倘若新生群落成功建立，也可透過黑棘蟻工蟻於覓食區內搜索，無論是確認火蟻蟻巢定點或是於食物資源上之競爭，黑棘蟻在火蟻蟻巢未達到成熟水準時，可以發揮其競爭取代之功效。加上其棲地偏好與火蟻類似 (Jong, 2008)，因此，於野外扶植或吸引黑棘蟻巢建立與現行火蟻綜合管理策略高度相容，可能成為增加環境生物抗性以及防治火蟻策略應用上之重要因子。

結 論

本研究以種間競爭試驗評估本土蟻種黑棘蟻於火蟻防治計畫中之角色，並特別著重於提升環境生物抗性上之潛力以及其相關應用的探討。試驗指出黑棘蟻遭遇火蟻之行為傾向為主動競爭/攻擊型，群體試驗則觀察到黑棘蟻強烈之領域以及主動巡邏特性，一來提升野外環境下兩種蟻間遭遇之機率，也能確保遭遇後黑棘蟻透過主動攻擊對火蟻適存值產生衝擊（個體或群體層級），於火蟻族群定殖初期以競爭/攻擊行為降低火蟻建立穩定族群之機會。於整個火蟻防治策略中，除了積極進行施藥及天敵應用之外，搭配本地物種所產生之環境生物抗性的技術評估與相關資訊也是當前重要課題之一，依照綜合病蟲害管理的理念，發展越多元之防治策略及管制措施將更能有效的壓制害蟲族群。因此，除了黑棘蟻外，未來研究也可著重於發現其他本土蟻物種，增加環境對於火蟻入侵時之生物抗性，才能真正有效且長遠的杜絕火蟻再次入侵之機會，並減

少其對於台灣本土生態系或環境衛生所帶來之破壞及損失。

誌 謝

本研究承行政院農業委員會動植物防疫檢疫局 101 農科-10.1.2-檢-B3(3) 計畫經費補助。感謝吳文哲、林宗岐及黃榮南教授對本文初稿提供極具建設性的意見，研究期間也感謝陳盈丞、張淳淳、曾鈺芳、吳威志及王信夫提供實驗上的協助，以及匿名審查者提供寶貴的意見，讓本研究更臻完美。

引用文獻

- Adams ES. 2003. Experimental analysis of territory size in a population of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behav Ecol* 14: 48-53.
- Ascunce MS, Yang CC, Oakey J, Calcaterra L, Wu WJ, Shih CJ, Goudet J, Ross KG, Shoemaker D. 2011. Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science* 331: 1066-1068.
- Boulay R, Cerdá X, Simon T, Roldan M, Hefetz A. 2007. Intraspecific competition in the ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the “dear enemy” effect? *Anim Behav* 74: 985-993.
- Callcott AMA, Collins HL. 1996. Invasion and range expansion of imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in North America from 1918-1995. *Florida Entomol* 79: 240-251.
- Chen YC, Kafle L, Shih CJ. 2011. Interspecific

- competition between *solenopsis invicta* and two native ant species, *Pheidole fervens* and *Monomorium chinense*. *J Econ Entomol* 104: 614-621.
- Cushman JH, Martinsen GD, Mazeroll AL.** 1988. *Density- and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition*. *Oecologia* 77: 522-525.
- Elton CS.** 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*, London: The University of Chicago Press. 181 pp.
- Fitzgerald K, Gordon DM.** 2012. Effects of vegetation cover, presence of a native ant species, and human disturbance on colonization by Argentine Ants. *Conserv Biol* 26: 525-538.
- Jong JJ.** 2008. Models of division of labor and expression of biological clock in the colony of gray-black spiny ant, *Polyrhachis dives* Smith (Hymenoptera: Formicidae). Taipei, Taiwan: National Taiwan University. 110 pp.
- Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Péré C, Cock MJW, Settele J, Augustin S, Lopez-Vaamonde C.** 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biol Invasions* 11: 21-45.
- Lard CF, Schmidt J, Morris B, Estes L, Ryan C, Bergquist D.** 2006. An economic impact of imported fire ants in the United States of America. Report of Texas Agricultural Experiment Station.
- Li HF, Yang RL, Su NY.** 2010. Interspecific competition and territory defense mechanisms of *Coptotermes formosanus* and *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environ Entomol* 39: 1601-1607.
- McGlynn TP.** 2000. Do Lanchester's laws of combat describe competition in ants? *Behav Ecol* 11: 686-690.
- McNeely JA.** 2001. *The great reshuffling : human dimensions of invasive alien species* Gland, Switzerland: IUCN. 242 pp.
- Rao A, Vinson SB.** 2009. The initial behavioral sequences and strategies of various ant species during individual interactions with *Solenopsis invicta*. *Ann Entomol Soc Am* 102: 702-712.
- Santos JC, Korndörfer AP, Del-Claro K.** 2005. Defensive behavior of the weaver ant *Camponotus (Myrmobrachys) senex* (Formicidae: Formicinae): drumming and mimicry. *Sociobiology* 46: 279-288.
- Stretzaris T, Zenetos A.** 2006. Alien marine species in the mediterranean-the 100 "worst invasives" and their impact. *Mediterranean Marine Science* 7: 87-118.
- Tsai YH, Yang CC, Lin CC, Shih CJ.** 2009. The impact of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, and bait treatment on the diversity of native ants-a case study at National Taipei University, Sanshia Campus. *Formosan Entomol* 29: 263-277.
- Tanner JC, Adler FR.** 2009. To fight or not to fight: context-dependent interspecific

aggression in competing ants. *Anim Behav* 77: 297-305.

收件日期：2013年6月4日
接受日期：2013年6月30日

Tschinkel WR. 2006. *The fire ants*. Cambridge: Harvard University Press. 723 pp.

Yang CC, Shoemaker DD, Wu JC, Lin YK, Lin CC, Wu WJ, Shih CJ. 2009. Successful establishment of the invasive fire ant *Solenopsis invicta* in Taiwan: insights into interactions of alternate social forms. *Divers Distrib* 15: 709-719.

Interspecific Competition between Gray Black Spiny Ant (*Polyrhachis dives*) and Red Imported Fire Ant (*Solenopsis invicta*): Evaluation of Ant Species with Biotic Resistance Potential

Yueh-Hua Wu¹, Hung-Way Hsu¹, Cheng-Jen Shih¹, and Chin-Cheng Yang^{2*}

¹ Department of Entomology, National Taiwan University, Taipei, 10617, Taiwan

² Master Program for Plant Medicine, National Taiwan University, Taipei, 10617, Taiwan

ABSTRACT

Invasion of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) was first reported in Taiwan in 2003 with infestation mainly located in Taoyuan, Taipei and Chiayi Counties. Current control strategies of fire ants in Taiwan involve intensive bait broadcast supplemented with single-mound injection, which is believed practical on lowering spread of fire ants but considerably expensive in term of bait purchase and highly vulnerable to weather conditions (e.g., wet seasons). Development of efficient and self-sustaining control methods therefore holds the key for successful long-term containment of fire ants in Taiwan. Seeking and reinforcing native species as natural enemies is one of many that not only satisfy such criteria but also potentially elevate the resistance level of target environment against species invasion, an ecological process termed as “biotic resistance”. Preliminary field observation indicates that highly territorial gray black spiny ant (*Polyrhachis dives*) attacks fire ants in an active fashion when encountering, suggesting the potential of biotic resistance, and, however, the relevant information of this native ant remains poor. The present study reveals that *P. dives* are highly aggressive towards *S. invicta* at individual-level competition, and that, at group-level competition, *P. dives* possess extremely patrolling behaviors followed by mass attack against *S. invicta* once they locate the nests of *S. invicta*. Our data further indicate that mortalities of *S. invicta* nests can reach up to 70% due to interspecific competition even *S. invicta* have access to the food source before *P. dives* do. These findings, along with some additional behavioral observations, suggest that behaviors of such kind displayed by *P. dives* may play roles reducing the establishment success of *S. invicta*, thus ensuring the control efficiency by maintaining the level of biotic resistance of a given area.

Key words: biotic resistance, gray black spiny ant, interspecies competition, invasive species, red imported fire ant