



半翅目蜜露醣類成分對長腳捷山蟻 (*Anoplolepis gracilipes*) (膜翅目: 蟻科) 入侵性的影響

賀茵芝¹、楊世綵¹、吳文哲^{1,2}、楊景程^{2,3*}

¹ 國立臺灣大學昆蟲學系 10617 臺北市大安區羅斯福路四段 1 號

² 國立臺灣大學植物醫學碩士學位學程 10617 臺北市大安區羅斯福路四段 1 號

³ 目前地址: 京都大學生存圈研究所 611-0011 京都府宇治市五ヶ庄京都大學

* 通訊作者 email: ccyang@rishi.kyoto-u.ac.jp

收件日期: 2016 年 1 月 20 日 接受日期: 2016 年 4 月 5 日 線上刊登日期: 2016 年 8 月 31 日

摘 要

半翅目昆蟲產生之蜜露常被認為是加速入侵螞蟻族群擴張及增強其競爭力的主因之一, 但蜜露成分極為複雜且因不同產蜜昆蟲物種與植物組合而異, 若能確認蜜露中增強螞蟻入侵性 (invasiveness) 之主要成分或其相關機制, 將有助於後續防範措施之擬訂。本研究觀測百大入侵種之一的長腳捷山蟻 (*Anoplolepis gracilipes* (Smith)) 對於蜜露成分中各式醣類之偏好, 並測試受偏好之醣類是否提升其入侵性。結果顯示, 長腳捷山蟻最偏好蜜露中的松三糖 (melezitose) 與蔗糖 (sucrose), 且蔗糖有效增加幼體產量, 但對於種內及種間競爭皆無顯著影響; 松三糖則皆無影響。此結果符合前人假說, 蔗糖為主要能量來源, 能加速族群成長, 而松三糖則僅具蜜露指示功能。後續防治策略除了控制環境中醣源 (尤其蔗糖) 避免長腳捷山蟻族群量增加外, 或可考慮將松三糖應用於餌劑製作, 將可提升餌劑誘引效率。

關鍵詞: 半翅目昆蟲蜜露、入侵螞蟻、松三糖、互利共生、蔗糖

前 言

物種間的互利共生 (mutualism) 關係能協助外來物種拓殖並適應更廣泛的棲地環境, 增加彼此適存度 (fitness), 提高外來種定殖成功機會, 同時增強其對生態造成的威脅 (Richardson *et al.*, 2000; Callaway *et al.*, 2004; Wilder *et al.*, 2011)。世界百大入侵物種名單中, 共列舉五種入侵螞蟻, 且此五種螞蟻於入侵地中皆發現與產蜜昆蟲具密切共生關係 (O'Dowd *et al.*, 2003; Abbott and Green, 2007; Lach, 2007; Green *et al.*, 2011;

Tanaka *et al.*, 2011; Wilder *et al.*, 2011; Helms, 2013), 因此, 此現象常被認為可能是螞蟻入侵成功之重要因素之一 (Wilder *et al.*, 2011; Helms, 2013), 惟相關研究往往侷限於入侵紅火蟻 (*Solenopsis invicta* Buren) 或阿根廷蟻 (*Linepithema humile* (Mayr)) 等較令人熟知之物種, 對於同屬百大入侵種之長腳捷山蟻 (*Anoplolepis gracilipes* (Smith), yellow crazy ant) 相對較缺乏 (Helms, 2013)。

前人研究發現長腳捷山蟻的確具強烈嗜醣類 (carbohydrate) 特性, 於入侵地之大發生通常與當

地產蜜昆蟲之豐富蜜露產出量具強烈相關性 (Abbott and Green, 2007)。以聖誕島 (Christmas island, Australia) 為例，長腳捷山蟻於七十多年前即入侵該島，但長久以來維持極低之族群密度，直至 1989 年第一次偵測到其超級群落 (supercolony)，隨後族群快速壯大並達到極高的密度 (每平方公尺高達 2,254 螞蟻個體)，對島上原生紅陸蟹 (*Gecarcoidea natalis* Pocock) 和特有食果鳥 (*Turdus poliocephalus erythropleurus* Sharpe 與 *Zosterops natalis* Lister) 之生存產生嚴重衝擊 (O'Dowd *et al.*, 2003; Davis *et al.*, 2010)。後續研究指出，長腳捷山蟻族群於短時間內大幅增長，與島上出現多種入侵產蜜露昆蟲有關，大量蜜露吸引長腳捷山蟻保護產蜜露昆蟲，受保護之產蜜露昆蟲族群增長率因而增加，製造更為可觀之蜜露量提供長腳捷山蟻利用，此種共生關係導致兩者族群增長形成正回饋循環 (positive feedback loop)，長腳捷山蟻族群量因此急速攀升，並成為威脅聖誕島上原生生態系之主要入侵種 (O'Dowd *et al.*, 2003; Abbott, 2005)。

由前例可知，獲取蜜露對於長腳捷山蟻之入侵性具舉足輕重之影響，惟長腳捷山蟻偏好蜜露中之主要醣類成分為何，以及該成分對長腳捷山蟻生物學 (尤其入侵性 *invasiveness*) 上之影響，目前仍未有詳盡報導。長腳捷山蟻於 1909 年在臺灣早已有採集記錄 (Wetterer, 2005)，目前雖未有族群大發生之報導，但仍可能影響臺灣原生生態系；因此，對於此入侵蟻種之相關研究著實刻不容緩，尤其針對可能導致族群增長之因素更具其急迫性。本研究因此將針對此兩大主題：一、提供長腳捷山蟻半翅目昆蟲蜜露成分中之各式純醣成分，測試其取食偏好性；二、觀測長腳捷山蟻藉由取食該醣類成分後蟻巢成長率以及競爭能力 (包括種間及種內) 之改變，探討蜜露醣成分如何型塑其生態優勢，並如何將此優勢進一步轉換成入侵成功之實質特性。

材料與方法

一、長腳捷山蟻對蜜露醣類成分偏好性

前人研究指出蜜露醣類成分雖因物種或寄主植物不同而有所差異，但主要組成大致上約為八種醣類，分別為葡萄糖 (glucose)、果糖 (fructose)、蔗糖 (sucrose)、麥芽糖 (maltose)、海藻糖 (trehalose)、棉子糖 (raffinose)、松三糖 (melezitose) 及木糖 (xylose) (Völkl *et al.*, 1999;

Fischer *et al.*, 2005; Detrain *et al.*, 2010; Vantaux *et al.*, 2011)，因此本試驗即採用此八種蜜露醣成分測試長腳捷山蟻之醣類偏好性。進行偏好試驗之六巢分別採自台北、桃園、苗栗及台中等地 (N = 6)，各蟻巢皆包含蟻后、工蟻及各時期幼體的完整蟻巢，採集回來於實驗室穩定飼養至少半月後方進行試驗。試驗設置將長腳捷山蟻巢區 (設置於大塑膠盆內，長 45 cm、寬 34 cm、高 11 cm) 與試驗區 (醣類放置區域，設置於小塑膠盆內，長 24 cm、寬 18 cm、高 9.5 cm) 以竹筷為橋相連，於蟻巢中供應水及蛋白質食物 (冷凍蟋蟀或蜂蛹)，於試驗區放入八個小秤藥盤，各裝入不同 10% w/v 醣水溶液，並於後續觀察期間隨時補充醣水保持足夠供應量，試驗區內各醣類排列則為隨機排列。試驗共進行 48 小時 (第一日中午 12 時至第三日中午 12 時)，共拍照記錄 26 次 (每日早上 8 點至晚上 8 點，每小時記錄一次)，每次計算於盤中取食醣類之工蟻數，判別特徵包括聚集於醣水液面周圍、面朝醣水與低頭觸及醣水液面等 (排除在盤子上但明顯不在取食的個體)。

二、偏好醣類對長腳捷山蟻競爭力之影響

1. 種間競爭

將上述試驗中長腳捷山蟻最偏好之醣類 (松三糖及蔗糖，如圖一) 測試其對長腳捷山蟻競爭能力之影響。選擇同樣於臺灣郊區常與半翅目共生之土本種螞蟻黑棘蟻 (*Polyrhachis dives* Smith) (Shen *et al.*, 2007) 與長腳捷山蟻作個體競爭測試。試驗分成三個小部分，分別為控制組：測試兩種螞蟻分別在沒有醣類狀況下的競爭情形；蔗糖試驗組：額外給予長腳捷山蟻蔗糖，記錄兩者競爭情形；松三糖試驗組：額外給予長腳捷山蟻松三糖。

使用分別採自台北、桃園及新竹三大巢長腳捷山蟻 (N = 3)。將每大巢的工蟻各分出九個小巢接受三種醣類處理，重複三次 (Treatment = 3, n = 3)。以 40 隻工蟻為一小巢，設置於小塑膠密盆內 (長 24 cm、寬 18 cm、高 9.5 cm)，盆壁塗有氟隆 (flulon, 東昇化工) 以防螞蟻逃脫，盆內提供 50 ml 離心管作為蟻巢，管內裝水並以棉花填塞保濕，管壁同時避光處理。每小巢作不同餵食處理至少七天，每週餵食二至三次，每次提供 1.5 ml 一次水、10% w/v 蔗糖水溶液或 10% w/v 松三糖水溶液等醣類處理 (裝於 1.5 ml 微量離心管內，以棉花填塞管口)，以及冷凍蟋蟀或是蜂蛹作為蛋白質食物。黑棘蟻巢採自臺北近郊，設置於盆

壁塗有氟隆的大塑膠盆（長 45 cm、寬 34 cm、高 11 cm）內，盆內提供塑膠空管作為蟻巢，並提供水及蛋白質食物。待七天後開始進行競爭試驗。每小巢使用 30 隻長腳捷山蟻工蟻分別與黑棘蟻進行個體競爭試驗共 30 次，每大巢每種醴處理測試三次（ $n = 3$ ），三種醴處理共九組競爭試驗。競技場為底直徑 3.5 cm、高 5.5 cm 的圓柱型塑膠容器，中間隔以活動塑膠片，直立壁面皆塗以氟隆防止螞蟻逃脫，每次試驗後更新墊底紙片，避免殘留任何化學氣味而影響試驗。試驗開始時，於中央塑膠隔片左右各放入一隻受試螞蟻，靜置一分鐘後移除隔片開始觀察競爭行為。由於前測試驗時發現，錄影方式受限於解析度及角度，無法清楚辨識個體攻擊行為，以及大部分之勝負會在一小時內決定（若超過一小時未分勝負則此狀況通常維持至隔日），故試驗進行方式以顯微鏡下人為觀察一小時為限。個體競爭行為記錄項目包括：隔片移除後兩分鐘內先攻擊之蟻種，以及第 5、10、30、60 分鐘時先被殺死之蟻種。攻擊行為特徵包括向前衝並咬住對方、擺出蟻酸噴射姿勢或噴射蟻酸等。將三重複測試結果（ $n = 3$ ）取平均值代表該大巢競爭結果，以三大巢競爭結果（ $N = 3$ ）做統計分析顯示長腳捷山蟻的競爭能力是否受醴類影響。

2. 種內競爭

測試長腳捷山蟻最偏好的醴類（松三糖及蔗糖，如圖一）對其種內競爭能力的影響。使用採集自臺北、桃園和苗栗之蟻巢進行種內競爭試驗（ $N = 3$ ），前測確認此三巢確有巢間競爭行為後，將每大巢分出三小巢分別接受不同醴類處理（Treatment = 3）：無糖、蔗糖或松三糖。由於種內競爭試驗為期較長，為確保可供實驗之覓食工蟻數量，故每小巢設有 120 隻覓食工蟻（forager）提供 30 次競爭試驗，進行三重複測試（ $n = 3$ ），並加入三隻處女蟻后、三團卵塊（包含少許幼蟲）及 36 隻巢內看護蟻（nurse），以維持覓食工蟻的健康狀態。另外於桃園及苗栗巢中，同時也分出六個及三個小巢作為巢間競爭對手，餵食處理如種間競爭之黑棘蟻，僅提供水及蛋白質食物。由於長腳捷山蟻攻擊行為相當迅速，在競爭試驗中難以區別來自不同蟻巢之個體，因此使用不同顏色之食用色素水溶液（5% v/v，優奇）提供各巢取用，使不同巢之工蟻腹部呈現不同顏色，以資辨識（Loke and Lee, 2004）。

三、醴類成分對族群成長的影響

為測試不同醴類對長腳捷山蟻族群成長的影響，

選擇分別來自苗栗、台中及花蓮之三大巢進行族群成長測試（ $N = 3$ ），將每一大巢分成三小巢（ $n = 3$ ），分別供給 1.5 ml 一次水、10% w/v 蔗糖水溶液及 10% w/v 松三糖水溶液等醴類處理（裝於 1.5 ml 微量離心管內，以棉花填塞管口），每個起始小巢包括兩隻蟻后（以確保至少一隻蟻后能夠正常產卵使族群量增長）及 100 隻工蟻（包含巢內看護工蟻和巢外覓食工蟻）。由於苗栗松三糖試驗組蟻后數量不足，因此，該組試驗僅以一隻蟻后為蟻巢設定進行試驗。將小巢設置於盆壁已塗氟隆防逃的小密盆裡，提供一個 50 ml 離心管及一個小玻璃試管當作蟻巢及基本供水處，管內裝半管水以棉花填塞，管壁同時避光處理。於分巢兩天後確認蟻巢皆有產卵後，將受試蟻巢移入生長箱進行試驗，生長箱光週期設定為 12L : 12D，白天溫度 29°C，晚上溫度 27°C（長腳捷山蟻於地面溫度 25~30°C 時有最佳覓食活動力，Haines and Haines, 1978）。每週兩至三次給予不同醴類處理及蛋白質食物（冷凍蟋蟀或蜂蛹 0.5~1.5 隻）。每次餵食皆可見上次未食用完食物，確保供應充裕。本試驗以幼體產量及工蟻死亡隻數作為族群成長指標。根據 Fluker and Beardsley (1970)，飼養於 20~22°C 時長腳捷山蟻的幼期需 76~84 天，而各期天數分別為卵期 18~20 天、幼蟲期 16~20 天、及蛹期 20 天 (Mau and Kessing, 1992)。為避免新生工蟻影響族群估算，本試驗持續兩個月觀察記錄各時期持續天數，並於第一隻工蟻羽化時停止試驗（觀察是否有體色較淺之工蟻及廢棄蛹殼出現），冷凍蟻巢後並計算幼體（卵、幼蟲、蛹）及死亡工蟻數量，作為族群成長指標值。

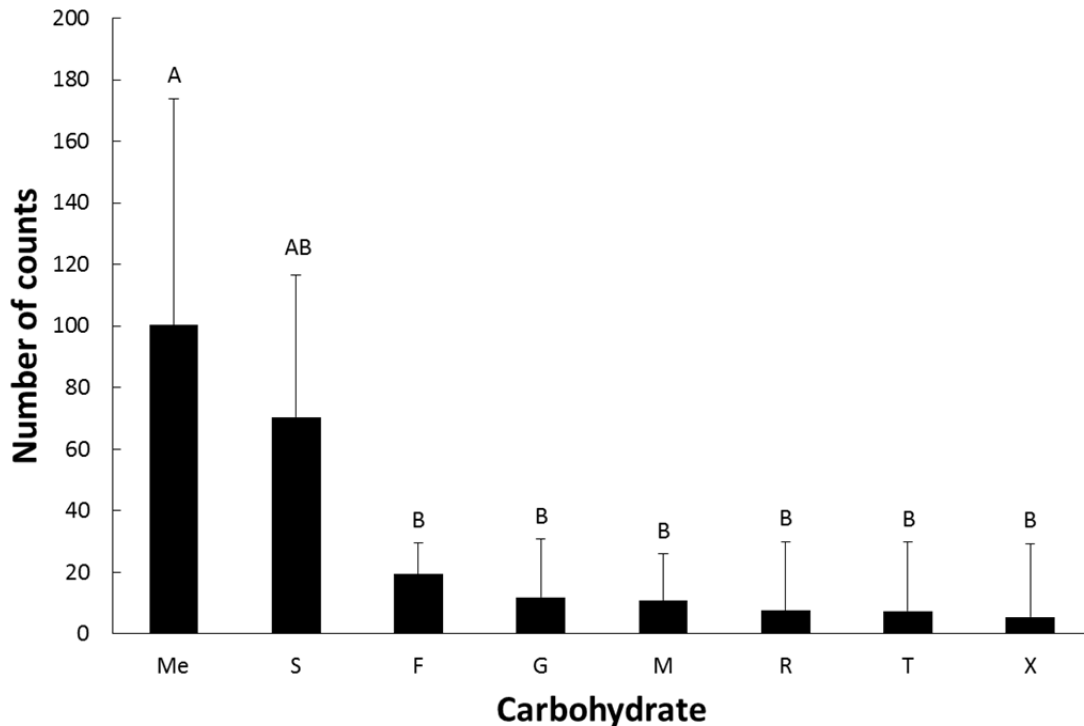
四、統計分析

1. 蜜露醴類成分偏好性試驗

使用工蟻個體計次資料，利用區集設計（randomized complete block design, RCBD）將蟻巢因素排除，以單因子變異數分析（one-way ANOVA）做顯著性分析（JMP® 7.0, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA），測試長腳捷山蟻對不同醴類之偏好程度，再以 Tukey's HSD 檢驗均值差異。

2. 種間/種內競爭暨族群成長試驗

使用每 30 次競爭試驗中，醴類處理之長腳捷山蟻平均先攻擊的試驗次數（ $n = 3$ ）及平均先死亡的試驗次數（ $n = 3$ ），利用區集設計（RCBD）將蟻巢因素排除，以單因子變異數分析（one-way ANOVA）



圖一 長腳捷山蟻對蜜露中主要八種醣類成分之偏好性。受測醣類包括松三糖 (Me)、蔗糖 (S)、果糖 (F)、葡萄糖 (G)、麥芽糖 (M)、棉子糖 (R)、海藻糖 (T) 及木糖 (X)。偏好程度以覓食工蟻計次資料表示，誤差線為平均值標準差。(不同英文字母顯示統計上達顯著差異， $p < 0.001$)

Fig. 1. The preference of *Anoplolepis gracilipes* for eight major carbohydrate components in honeydew. These components include melezitose (Me), sucrose (S), fructose (F), glucose (G), maltose (M), raffinose (R), trehalose (T) and xylose (X). The preference is expressed by the number of foragers counted on a given carbohydrate component. The error bars represent standard deviations. Carbohydrates that share the same letter are not significantly different from each other at $p < 0.001$.

做顯著性分析 (JMP[®] 7.0, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)，測試長腳捷山蟻之種間/種內攻擊及防禦能力是否受不同醣類處理而顯著改變，事後以 Tukey's HSD 檢驗均值差異。族群成長試驗則使用幼體數及工蟻死亡隻數等資料，進行與前述相同之統計分析。

結 果

一、長腳捷山蟻對蜜露成分的偏好

分析兩天觀測資料，長腳捷山蟻之醣類偏好維持相似趨勢，造訪個體次數雖隨時間下降，但總造訪個體次數來看，不同醣類的吸引力達顯著差異 ($p < 0.001$)，且其中松三糖為最具吸引力，其次為蔗糖 (圖一)。

二、偏好醣類對長腳捷山蟻競爭力的影響

1. 種間競爭

根據本試驗觀察，當長腳捷山蟻與黑棘蟻於競技場內進行種間單隻競爭時，長腳捷山蟻的行動反應相當迅速，黑棘蟻行動反應則較為遲緩。當兩者相遇時，於 30 次競爭試驗中，有 60% 的試驗觀察到長腳捷山蟻先攻擊 (黑棘蟻先攻擊僅占 26%)，但難以造成體型較大之黑棘蟻死亡 (黑棘蟻先死亡僅占 3%)。一旦黑棘蟻產生攻擊行為後，有 67% 機會能造成長腳捷山蟻死亡。個體攻擊試驗中有 55% 試驗於五分鐘內結束，倘若黑棘蟻並無攻擊行為產生，則通常一小時內不會有任何個體死亡 (占試驗的 30%)。試驗結果經統計分析顯示，長腳捷山蟻之先攻擊試驗次數於不同醣類處理間沒有顯著差異 ($p = 0.22$ ，表一)，其競爭死亡試驗次數在醣類處理間也沒有顯著差異 ($p = 0.28$ ，表一)。

2. 種內競爭

整體而言，於 30 次種內競爭試驗中，醣類處理組與競爭對手組具有相似之先攻擊次數，處理組先攻擊次數略高於對手組 (處理組占 44%，對手占

36%)，而超過半數的結果為兩者皆存活 (占 56%)，競爭對手的死亡次數 (占試驗的 21%) 約為試驗組死亡次數的兩倍。統計分析發現不同醴類處理對長腳捷山蟻種內競爭行為表現沒有顯著影響，先攻擊試驗次數於醴類處理間無顯著差異 ($p = 0.49$, 表二)，先死亡試驗次數於醴類處理間也未達顯著差異 ($p = 0.43$, 表二)。

三、醴類成分對族群成長的影響

族群成長採用工蟻死亡個體數及幼體產出個體數為指標。從幼體產出個體數來看，不同處理組別中有顯著差異 ($p < 0.01$, 表三)，蔗糖組的平均幼體產出數約為其他組別的二至三倍，但工蟻死亡隻數則於處理組間沒有顯著差異 ($p = 0.91$, 表三)。

討 論

本研究結果顯示，長腳捷山蟻偏好松三糖及蔗糖，此結果不僅與前人對長腳捷山蟻之蜜露偏好初探結果吻合 (Savage *et al.*, 2011)，也與其他蟻種如黑褐毛山蟻 (*Lasius niger* Linnaeus) (Detrain *et al.*, 2010) 及入侵紅火蟻 (Huang, 2015) 之偏好相似。但前述兩種蟻種也同時偏好之棉子糖，長腳捷山蟻則無顯著偏好性。進一步測試偏好醴類對於長腳捷山蟻之影響，發現結果符合 Detrain *et al.* (2010) 提出之假說：蔗糖能提供能量，而松三糖為蚜蟲蜜露中特有物質，具有長期穩定醴源之指示功能，防治上似乎可嘗試將松三糖應用於餌劑製作中，增加其誘引性並提升防治效果。本試驗同時觀察到蔗糖能有效提高長腳捷山蟻的幼體產量，此情形與入侵紅火蟻一致 (Wilder *et al.*, 2011)。不同的是，蔗糖能有效降低阿根廷蟻工蟻的死亡率 (Kay *et al.*, 2010)，但長腳捷山蟻並無觀察到此現象，顯示不同蟻種物獲得蔗糖資源後所轉換之生態優勢面向不同，也可能影響不同蟻種之生活史策略。

由於入侵種蟻通常較當地蟻具有更優秀之醴類資源利用能力，譬如搜尋、增援、捍衛、競爭或利用能力等 (Lach, 2007; Savage *et al.*, 2009, 2011; Drescher *et al.*, 2011; Tanaka *et al.*, 2011; Wilder *et al.*, 2013)，過去研究也證實長腳捷山蟻在這方面的能力甚至優於其他入侵蟻種 (Lach, 2005)；但本研究中，長腳捷山蟻與黑棘蟻進行單隻競爭時並無顯著優勢 (無論有無醴類處理)，且將近七成之競爭結果為長腳捷山蟻死亡，顯示體型仍是蟻種於個體層級 (individual level) 競爭之主要決定因素

(McGlynn, 2000)。但此體型上之競爭劣勢，不僅可藉由長腳捷山蟻之蟻巢中個體數量優勢 (numerical advantage) 彌補，本研究結果更指出，若環境中有穩定蔗糖成分來源 (分泌高蔗糖含量之產蜜昆蟲族群或人為蔗糖資源之供給)，此數量優勢仍可進一步增強，同時有效提升長腳捷山蟻之入侵性。此現象也正呼應聖誕島上外來產蜜露昆蟲定殖後，長腳捷山蟻族群量呈幾何級數增長之案例 (Abbott and Green, 2007)，顯示管理並減少環境中蔗糖來源 (尤其為產蜜露昆蟲族群) 可能是降低長腳捷山蟻為害之一大關鍵。

前人研究顯示缺醴對入侵蟻與本土蟻有截然不同之影響。本土蟻缺醴時，蟻巢傾向增加覓食工蟻比例及攻擊時間 (Barbieri *et al.*, 2014; Grangier and Lester, 2014)；對入侵蟻而言，缺醴則限制其競爭攻擊力及活動力、增加工蟻死亡率並降低幼體產量等 (Grover *et al.*, 2007; Kay *et al.*, 2010; Wilder *et al.*, 2011)，長腳捷山蟻也不例外。因此，若能有效縮減環境中醴類來源，將能確保長腳捷山蟻族群維持較低之密度，其生態上之競爭優勢 (尤其數量優勢) 因而削弱；再者，本土蟻缺醴時，將投資更多覓食工蟻數目於搜尋醴源，並顯著提升自身競爭能力以捍衛該醴源 (Barbieri *et al.*, 2014; Grangier and Lester, 2014)，因此，雙方此消彼長之情況下，本土蟻將可能扮演限制長腳捷山蟻族群增長之間接因素。本試驗中所使用之黑棘蟻即是於缺醴條件下與長腳捷山蟻進行競爭，結果顯示黑棘蟻於此狀態下能維持其優勢競爭能力 (此優勢可能來自其體型較大、缺醴耐受度較高或是未知之機制)；加上 Wu *et al.* (2013) 指出，黑棘蟻具強烈領域性以及主動巡邏等特性，並造成入侵紅火蟻 50~70% 之族群量下降，足見利用本土蟻間接管理長腳捷山蟻之可行性。

臺灣目前已廣受入侵紅火蟻的危害，加上長腳捷山蟻等其他入侵蟻種之長期潛在威脅，制定完備的預防策略乃是當務之急，未來若能透過管理田間醴源 (例如清除半翅目昆蟲) 輔以具生物抗性 (biotic resistance) 之本土蟻物種，將能有效控制嗜醴入侵蟻之發生動態，降低其入侵性，確保臺灣生態免於入侵蟻之嚴重危害。

誌 謝

本研究承科技部計畫編號 MOST 103-2621-M-002-017-、MOST 103-2621-M-002-018- 及農

表一 長腳捷山蟻於 30 次與黑棘蟻的種間競爭試驗中，平均先攻擊黑棘蟻之試驗次數以及先受黑棘蟻攻擊致死之試驗次數

Table 1. Average number of trials for *Anoplolepis gracilipes* attacking first and dying first in 30 interspecific competition trials against *Polyrhachis dives*

Treatment	N	n	YCA attack first				YCA die first			
			Mean	±	SD	p	Mean	±	SD	p
Control	3	3	20.00	±	4.74	0.22	19.78	±	10.12	0.28
Melezitose	3	3	17.33	±	5.50		18.56	±	9.84	
Sucrose	3	3	16.33	±	5.10		21.56	±	7.65	

RCBD, one-way ANOVA; YCA: *Anoplolepis gracilipes*

表二 醣類處理之長腳捷山蟻於 30 次種內競爭試驗中，平均先攻擊之試驗次數以及先受攻擊致死之試驗次數

Table 2. Average number of trials for treated *Anoplolepis gracilipes* attacking first and dying first in 30 intraspecific competition trials

Treatment	N	n	Treated YCA attack first				Treated YCA die first			
			Mean	±	SD	p	Mean	±	SD	p
Control	3	3	12.22	±	6.14	0.49	3.11	±	2.37	0.43
Melezitose	3	3	13.00	±	3.87		3.67	±	2.29	
Sucrose	3	3	14.33	±	2.55		2.44	±	2.51	

RCBD, one-way ANOVA; YCA: *Anoplolepis gracilipes*.

表三 長腳捷山蟻於不同醣處理之幼體產量及工蟻死亡個體數

Table 3. Number of brood and dead workers of *Anoplolepis gracilipes* in colonies treated with different carbohydrates

Treatment	N	Number of brood				Number of dead workers			
		Mean	±	SD	p	Mean	±	SD	p
Control	3	74.00 ^b	±	33.78	< 0.01**	79.33	±	5.03	0.91
Melezitose	3	93.33 ^b	±	84.61		74.33	±	28.57	
Sucrose	3	225.33 ^a	±	69.37		76.00	±	26.29	

RCBD, one-way ANOVA, groups that share the same letter are not significantly different from each other

委會 101 農科-10.1.2-檢-B3(3) 經費補助。感謝馬來西亞理科大學生物科學系李昭揚教授及臺灣大學昆蟲學系曾書萍小姐對研究內容提供寶貴建議。

引用文獻

Abbott KL. 2005. Supercolonies of the invasive yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*, on an oceanic island: Forager activity patterns, density and biomass. *Insectes Soc* 52: 266-273.

Abbott KL, Green PT. 2007. Collapse of an ant-scale mutualism in a rainforest on Christmas Island. *Oikos* 116: 1238-1246.

Barbieri RF, Grangier J, Lester PJ. 2014. Synergistic effects of temperature, diet and colony size on the competitive ability of two ant species. *Austral Ecol* 40: 90-99.

Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731-733.

Davis NE, O'Dowd DJ, Mac Nally R, Green PT.

2010. Invasive ants disrupt frugivory by endemic island birds. *Biol Lett* 6: 85-88.
- Detrain C, Verheggen FJ, Diez L, Wathelet B, Haubruge E.** 2010. Aphid-ant mutualism: how honeydew sugars influence the behaviour of ant scouts. *Physiol Entomol* 35: 168-174.
- Drescher J, Feldhaar H, Blüthgen N.** 2011. Interspecific aggression and resource monopolization of the invasive ant *Anoplolepis gracilipes* in Malaysian Borneo. *Biotropica* 43: 93-99.
- Fischer MK, Völkl W, Hoffmann KH.** 2005. Honeydew production and honeydew sugar composition of polyphagous black bean aphid, *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae) on various host plants and implications for ant-attendance. *Eur J Entomol* 102: 155-160.
- Fluker SS, Beardsley JW.** 1970. Sympatric associations of three ants: *Iridomyrmex humilis*, *Pheidole megacephala*, and *Anoplolepis longipes* in Hawaii. *Ann Entomol Soc Am* 63: 1290-1296.
- Grangier J, Lester PJ.** 2014. Carbohydrate scarcity increases foraging activities and aggressiveness in the ant *Prolasius advenus* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecol Entomol* 39: 684-692.
- Green PT, O'Dowd D J, Abbott KL, Jeffery M, Retallick K, Mac Nally R.** 2011. Invasional meltdown: invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology* 92: 1758-1768.
- Grover CD, Kay AD, Monson JA, Marsh TC, Holway DA.** 2007. Linking nutrition and behavioural dominance: carbohydrate scarcity limits aggression and activity in Argentine ants. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274: 2951-2957.
- Haines IH, Haines JB.** 1978. Colony structure, seasonality and food requirements of the crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerd.), in the Seychelles. *Ecol Entomol* 3: 109-118.
- Helms KR.** 2013. Mutualisms between ants (Hymenoptera: Formicidae) and honeydew-producing insects: are they important in ant invasions? *Myrmecol News* 18: 61-71.
- Huang CL.** 2015. Effect of carbohydrates in hemipteran honeydew on invasion success of red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) [Master thesis]. Taipei (Taiwan): National Taiwan University. 52 pp.
- Kay AD, Zumbusch T, Heinen JL, Marsh TC, Holway DA.** 2010. Nutrition and interference competition have interactive effects on the behavior and performance of Argentine ants. *Ecology* 91: 57-64.
- Lach L.** 2005. Interference and exploitation competition of three nectar-thieving invasive ant species. *Insectes Soc* 52: 257-262.
- Lach L.** 2007. A mutualism with a native membracid facilitates pollinator displacement by Argentine ants. *Ecology* 88: 1994-2004.
- Loke PY, Lee CY.** 2004. Foraging behavior of field populations of the big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 43: 211-220.
- Mau RFL, Kessing JLM.** 1992. *Anoplolepis longipes* (Jerdon) - longlegged ant. http://www.extento.hawaii.edu/kbase/crop/Type/A_longip.htm.
- McGlynn TP.** 2000. Do Lanchester's laws of combat describe competition in ants? *Behav Ecol* 11: 686-690.
- O'Dowd DJ, Green PT, Lake PS.** 2003. Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecol Lett* 6: 812-817.
- Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmánek M.** 2000. Plant invasions - the role of mutualisms. *Biol Rev* 75: 65-93.
- Savage AM, Rudgers JA, Whitney KD.** 2009. Elevated dominance of extrafloral nectary-bearing plants is associated with increased abundances of an invasive ant and reduced native ant richness. *Divers Distrib* 15: 751-761.
- Savage AM, Johnson SD, Whitney KD, Rudgers JA.** 2011. Do invasive ants

respond more strongly to carbohydrate availability than co-occurring non-invasive ants? A test along an active *Anoplolepis gracilipes* invasion front. *Austral Ecol* 36: 310-319.

Shen HM, Wu HH, Chang NT. 2007. Population fluctuation of the pink mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* (Green) (Hemiptera: Pseudococcidae), and the ants associated with it in Pingtung, Taiwan. *Formosan Entomol* 27: 245-260. (in Chinese)

Tanaka H, Ohnishi H, Tatsuta H, Tsuji K. 2011. An analysis of mutualistic interactions between exotic ants and honeydew producers in the Yanbaru district of Okinawa Island, Japan. *Ecol Res* 26: 931-941.

Vantaux A, Van den Ende W, Billen J, Wenseleers T. 2011. Large interclone differences in melezitose secretion in the facultatively ant-tended black bean aphid *Aphis fabae*. *J Insect Physiol* 57: 1614-1621.

Völkl W, Woodring J, Fischer M, Lorenz MW, Hoffmann KH. 1999. Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and

honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia* 118: 483-491.

Wetterer JK. 2005. Worldwide distribution and potential spread of the long-legged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 45: 1-21.

Wilder SM, Holway DA, Suarez AV, LeBrun EG, Eubanks MD. 2011. Intercontinental differences in resource use reveal the importance of mutualisms in fire ant invasions. *Proc Nat'l Acad Sci USA* 108: 20639-20644.

Wilder SM, Barnum TR, Holway DA, Suarez AV, Eubanks MD. 2013. Introduced fire ants can exclude native ants from critical mutualist-provided resources. *Oecologia* 172: 197-205.

Wu YH, Hsu HW, Shih CJ, Yang CC. 2013. Interspecific competition between gray black spiny ant (*Polyrhachis dives*) and red imported fire ant (*Solenopsis invicta*): evaluation of ant species with biotic resistance potential. *Formosan Entomol* 33: 107-120. (in Chinese)

The Effect of Carbohydrate Components in Hemipteran Honeydew on Invasiveness of the Yellow Crazy Ant (*Anoplolepis gracilipes*) (Hymenoptera: Formicidae)

Han-Chih Ho¹, Shih-Tsai Yang¹, Wen-Jer Wu^{1,2}, and Ching-Cheng Yang^{2,3*}

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

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

³ Current address: Research Institute for Sustainable Humanosphere, Kyoto University, Uji, Kyoto, Japan

* Corresponding email: ccyang@rishi.kyoto-u.ac.jp

Received: 20 January 2016 Accepted: 5 April 2016 Available online: 31 August 2016

ABSTRACT

The mechanism and critical elements of the honeydew from hemipterans responsible for enhanced invasiveness of invasive ants are highly diverse. This is due to the fact that the components of honeydew are complex and are modulated differentially across species and host plants. The present study therefore attempted to understand how the invasive yellow crazy ant (*Anoplolepis gracilipes* (Smith)) responds behaviorally to honeydew and how this response transforms into ecological success for this invasive pest ant. Eight carbohydrate components that are commonly present in hemipteran honeydew were offered to *A. gracilipes*, and preferences were observed. The performance of interspecific/ intraspecific competition and the colony growth between colonies treated with preferred carbohydrates and control also were compared. The results indicated that *A. gracilipes* significantly preferred melezitose and sucrose, with the consumption of the latter being tightly linked to increased colony productivity, but not for the former. The two preferred carbohydrates, however, showed no significant influence on the performance of interspecific/intraspecific competition for *A. gracilipes*. The patterns observed in the present study are consistent with previous findings for other invasive ants, suggesting that reducing the sources of carbohydrate (especially sucrose) may prevent outbreaks of the yellow crazy ant. Further applications based on this study are also discussed.

Key words: hemipteran honeydew, invasive ants, melezitose, mutualism, sucrose