



熱帶火蟻在覓食過程中的路徑學習與記憶（膜翅目：蟻科）

賴麗娟*、趙子嫣

靜宜大學生態人文學系 43301 臺中市沙鹿區臺灣大道 7 段 200 號

* 通訊作者 email: lclai@pu.edu.tw

收件日期：2022 年 7 月 16 日 接受日期：2022 年 10 月 13 日 線上刊登日期：2022 年 11 月 4 日

摘 要

螞蟻可以使用不同的線索和信號進行導航，多數螞蟻物種的工蟻在覓食路程中會使用費洛蒙線索進行定位。本研究針對熱帶火蟻 (*Solenopsis geminata*) 覓食行為進行四種試驗，以探討其定位依據。試驗裝置為 Y 型管兩端連接塑膠容器。在訓練過程中，工蟻被訓練從蟻巢往 Y 型管右分支的容器內覓食。結果顯示訓練前，在第一個試驗（空白組試驗）中工蟻並沒有顯著偏好左轉或右轉。經過一週的右轉覓食訓練後，分別在控制組、左右交換組與更換新管組試驗中，工蟻均顯著偏好右轉。在覓食過程中，工蟻能學習並記住食物來源的路徑。從控制組試驗結果可知，費洛蒙路徑可促進工蟻的路徑學習。當面臨右轉記憶與費洛蒙衝突（左右交換組試驗）以及缺乏費洛蒙（更換新管組試驗）的狀況下，結果均顯示多數工蟻使用右轉記憶。這些研究結果指出，在熱帶火蟻工蟻的覓食活動中，轉向記憶可能被用來作為定位的依據。因此，我們推測熱帶火蟻工蟻在覓食過程中同時使用足跡費洛蒙與路徑記憶可提高其覓食效率。

關鍵詞：熱帶火蟻、覓食、Y 型管、費洛蒙、記憶。

前 言

螞蟻在探索外界環境或覓食的過程中，會利用不同訊號 (signals) 或線索 (cues) 進行定位 (orientation)，例如嗅覺、視覺、觸覺或使用本體定位 (idiothetic orientation) 等方式 (Jaffé *et al.*, 1990; Knaden and Graham, 2016; Freas and Schultheiss, 2018)。當工蟻外出覓食，對於覓食區域與蟻巢之間位置的確認，最常仰賴嗅覺線索 (olfactory cues)，即以足跡費洛蒙 (trail pheromones) 來協助定位 (Vilela *et al.*, 1987)。然而，費洛蒙容易揮發而喪失功能 (van Oudenhove *et al.*, 2011)，因此螞蟻需依賴其他訊息。日本山蟻

(*Formica japonica*) 便靠著視覺與記憶，依據地標線索 (landmark cues) 於覓食區與蟻巢間往返 (Fukushi and Wehner, 2004)。在實驗室 T 型管 (T-maze) 試驗中，同為山蟻屬的普拉特山蟻 (*Formica pratensis*) 工蟻被發現能使用本體記憶 (idiothetic memory) 進行左右轉的定位 (Aksoy and Camlitepe, 2005)，在視覺或其他外在訊息缺乏時，此為螞蟻一重要的後備選擇。

關於螞蟻定位導航系統的研究，早期發現箭山蟻屬的沙漠蟻 (*Cataglyphis fortis*) 的覓食工蟻能使用視覺觀察並記憶覓食路徑周遭的景物，再進行路徑整合 (path integration) 後返巢 (Müller and Wehner, 1988)。沙漠蟻透過持續估算並整合路徑長

度與方向等訊息後，便能在覓食區與蟻巢間來回移動 (Knaden and Graham, 2016)。皺家蟻屬的褐皺家蟻 (*Tetramorium caespitum*) 會利用光流法 (optic flow) 計算自己行走的速度與步數，再將這些資料彙整進行路徑整合，於覓食後順利回巢 (Shen *et al.*, 1998)。近期研究發現使用路徑整合方式覓食的蟻蟻，尚有原產於澳大利亞牙針蟻屬的 *Myrmecia croslandi*，其覓食工蟻雖不以足跡費洛蒙招募其他工蟻，但返巢時能進行路徑整合並掃描其身處的地標全景 (the landmark panorama) 後快速往蟻巢方向移動 (Zeil *et al.*, 2014)。由於路徑整合的方式有可能出錯 (Huber and Knaden, 2015)，沙漠蟻愈接近蟻巢時，覓食工蟻對於周遭環境所引起的視覺變化會愈警覺 (Buehlmann *et al.*, 2018)。因此，面對多變環境，覓食工蟻需同時使用多種訊息，如結合視覺、嗅覺或記憶等輔助線索，以精準定位 (Almeida *et al.*, 2018)。

除了上述所依賴的訊息與自身的記憶外，有些蟻蟻在外覓食時偏好特定方向。Hunt *et al.* (2014) 發現痕家蟻屬的 *Temnothorax albipennis* 在搜尋未知的人工蟻巢時偏好左轉，此轉向偏好可能由蟻蟻視覺、探索與遷移等因素交互作用後所產生，因此 Hunt *et al.* (2018) 進一步發現工蟻的左轉偏好與其左右小眼數 (ommatidia number) 不對稱有關。擬切葉家蟻屬的 *Acromyrmex lundii* 其行為研究也發現，工蟻有偏好左轉的傾向 (Endlein and Sitti, 2018)。然而，有些蟻蟻是採用隨機 (random) 的方式探索環境，例如阿根廷蟻 (*Linepithema humile*) 處於新環境時，便是隨機選擇方向行走 (Mahavni *et al.*, 2019)。Lai and Chao (2021) 曾以 T 型管進行測試，觀察熱帶火蟻 (*Solenopsis geminata*) 於 T 型管中行走時的方向選擇，在缺乏任何外界線索時，熱帶火蟻於 T 型管中並無顯著偏好左轉或右轉。

不同蟻蟻物種所使用的策略不盡相同，Li *et al.* (2014) 認為蟻蟻覓食過程不會進行隨意行走 (random walk)，而是在隨機環境 (random environment) 中進行決定性行走 (deterministic walk)。他們認為蟻蟻覓食過程有三個連續策略：捕獵 (hunting)、歸巢 (homing) 與路徑建立 (path building)，透過此動態轉變，將產生一種群體智能 (swarm intelligence)，以形成覓食最佳路徑 (optimal path) (Li *et al.*, 2014)。因此蟻蟻覓食時，其學習與記憶的連結是相當重要的能力，山蟻屬的 *Formica aquilonia* 能記住先前覓食路徑的距離和轉彎角度，並使用此儲存訊息去完成後來相同的路

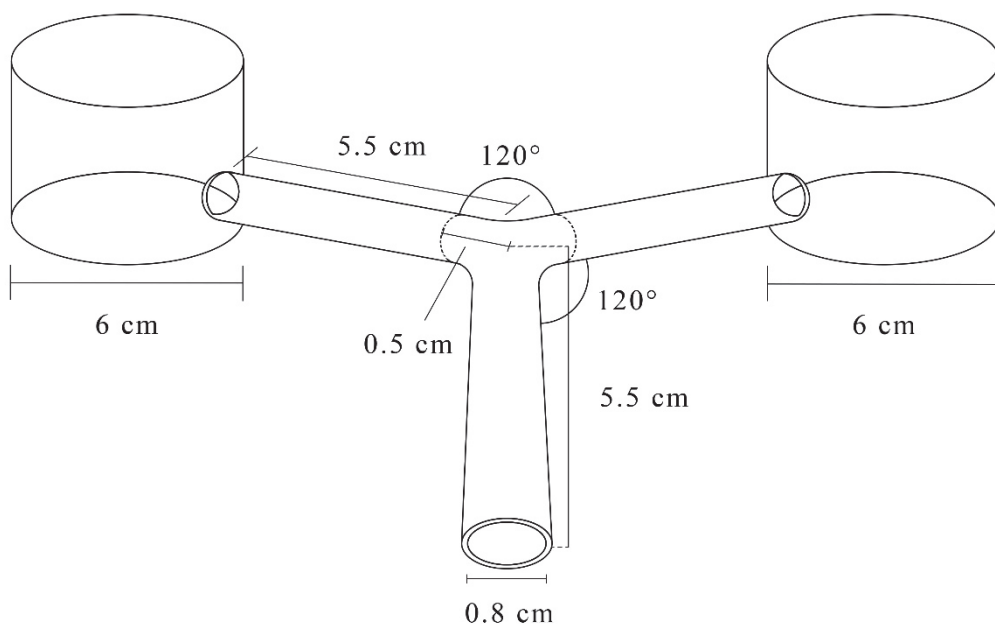
徑 (Cosens and Toussaint, 1985)。巨山蟻屬的 *Camponotus mus* 與 *C. fellah* 於實驗室中接受嗅覺與味覺連結訓練，結果顯示蟻蟻能區分兩種連結不同化學氣味的液體 (Dupuy *et al.*, 2006)，此種聯想學習 (associative learning) 試驗，可見於其他蟻蟻研究。例如沙漠蟻經過多次學習，能記住蟻巢的氣味；對於食物的氣味只要學習一次便能記住，且能分辨至少 14 種食物氣味 (Huber and Knaden, 2018)。此外，Nelson *et al.* (2020) 分別對山蟻屬的 *Formica podzolica* 與慌琉璃蟻屬的 *Tapinoma sessile* 進行聯想學習訓練，並且證實這兩種蟻蟻在野外能將兩種植物本身的化學物質氣味與碳水化合物做連結。

熱帶火蟻是臺灣中南部常見的入侵種蟻蟻 (Lai *et al.*, 2009)，其攻擊力強、招募同伴速度快 (Tsai *et al.*, 2015)。覓食方面，它們為雜食性 (omnivorous)，會收集並堆積植物種子於蟻巢內 (Lai *et al.*, 2018)。食物的來源還有土棲無脊椎動物、爬蟲類的卵和鳥類幼雛等 (Taber, 2000; Ness and Bronstein, 2004)。先前研究雖發現熱帶火蟻於密閉的 T 型管中，選擇左或右轉是隨機的 (Lai and Chao, 2021)。然而，當工蟻離開蟻巢出外覓食時，是否有特定偏好的方向？為瞭解熱帶火蟻在覓食時，是否能夠記住食物方向，以及面對費洛蒙與記憶的衝突時，會如何選擇？本研究於實驗室中以 Y 型管觀察熱帶火蟻的行為，再進一步進行覓食工蟻的方向訓練，最後探討覓食工蟻是否能利用記憶來通過之前經歷的路徑。本研究將提供熱帶火蟻工蟻在覓食過程中，費洛蒙路徑的學習與記憶等資訊，作為將來進一步探討此物種的覓食效率與其入侵特性間之關聯性參考。

材料與方法

一、採集與飼養熱帶火蟻

熱帶火蟻蟻巢分別於 2019 年 11 月與 2020 年 3 月採自台中梧棲區，挖掘蟻巢時盡可能含有蟻后與幼蟲，將火蟻和土壤一併放入內壁塗有氟龍 (Fluon (NP115; Northern Products Inc., Woonsocket, RI, USA)) 的塑膠箱中，再帶回實驗室飼養。採集回來的蟻巢會置於實驗室室溫 (26°C-27°C) 中，每一蟻巢內提供含水的試管，並提供足夠的果凍及冷凍黃斑黑蟋蟀 (*Gryllus bimaculatus*) 為食料。



圖一 試驗裝置：Y 型管連接兩個塑膠容器。

Fig. 1. Experimental apparatus: Y-maze connected to two plastic containers.

二、試驗裝置

試驗裝置為一玻璃 Y 型管 (管徑 0.8 cm、長度為 5.5 cm、角度為 120 度)。Y 型管左右兩分支分別連接直徑 6 cm 的塑膠容器 (布丁杯) 作為覓食區 (圖一)，Y 型管中心點距離左右兩分支各 0.5 cm 處分別以油性筆標記基準線，做為判斷螞蟻左右轉方向之依據。圖二為行為試驗時的裝置，Y 型管將以橡膠管與紙條來連接蟻巢，橡膠管套上塗有氟龍的透明塑膠片 (Polyvinylchloride, PVC)，以防止螞蟻沿著橡膠管爬出；紙條則作為螞蟻爬上 Y 型管的媒介。

三、行為試驗

採集回來的蟻巢於實驗室靜置一週後進行空白組行為試驗；接著，經為期一週的右轉訓練後，接續進行控制組、左右交換組與更換新管組等不同行為試驗。以下的四種試驗，將每分鐘分別計算左轉與右轉前往覓食區的螞蟻數量，持續紀錄 10 分鐘，最後分別總計左轉與右轉的螞蟻數。行為試驗共使用 6 巢蟻巢，意即以下的四種試驗皆使用此 6 巢蟻巢。

(一) 空白組試驗：欲瞭解工蟻在覓食時，是否具有先天轉向偏好？此試驗於螞蟻進行右轉訓練前實施。試驗裝置架設好後，將長形紙條連接入蟻巢內，讓工蟻爬上紙條，並進入 Y 型管。Y 型管兩端連接布丁杯 (內無放置食物)，測試工蟻自蟻巢走向 Y 型管後左右方向的選擇。每一蟻巢會進行 3 次空

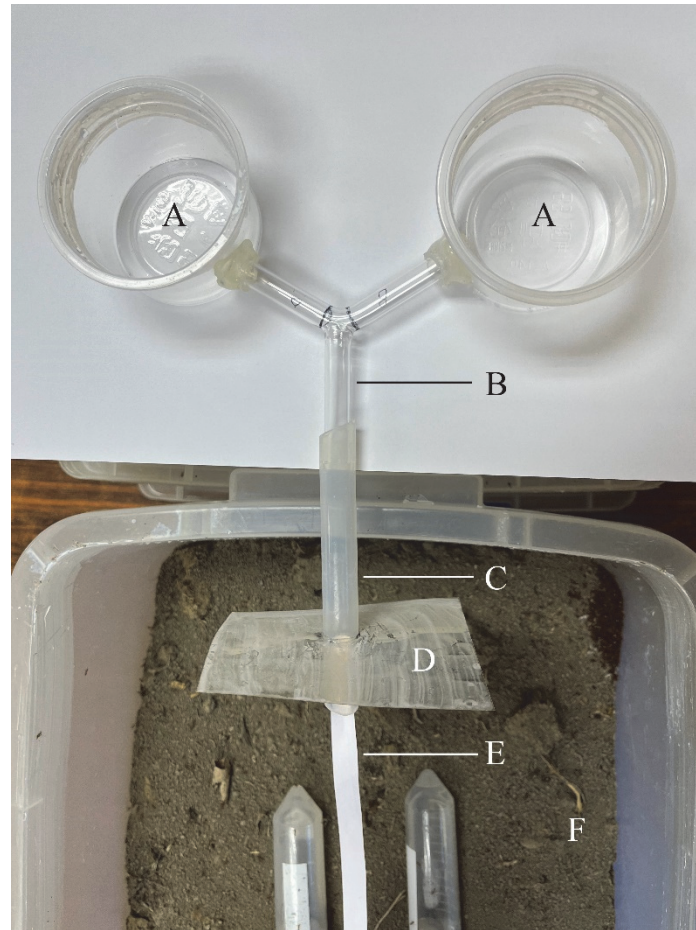
白組試驗，以期盡可能增加進入 Y 型管中選擇方向的螞蟻數量，瞭解蟻巢內多數覓食工蟻是否具有先天轉向偏好。

(二) 右轉訓練：空白組試驗後，工蟻進行一週的右轉訓練，訓練裝置如圖三。Y 型管右分支連接布丁杯，其內放置果凍作為覓食區的食物。覓食區不選擇放置冷凍蟋蟀作為食物，主要因為蟋蟀氣味較重，容易在試驗空間中散佈，影響螞蟻方向的選擇。Y 型管左分支以紙巾塞住阻斷，以防止螞蟻走入左分支。訓練工蟻向右轉覓食一週後，進行控制組試驗。

(三) 控制組試驗：本試驗使用右轉訓練後的 Y 型管，此時 Y 型管右分支仍殘留有工蟻覓食時所留下之費洛蒙 (Wilson, 1962; Hangartner, 1969)。在控制組試驗中，Y 型管左右分支各連接新的布丁杯，但不放置食物，以觀察熱帶火蟻的方向選擇。每一巢進行 1 次控制組試驗。

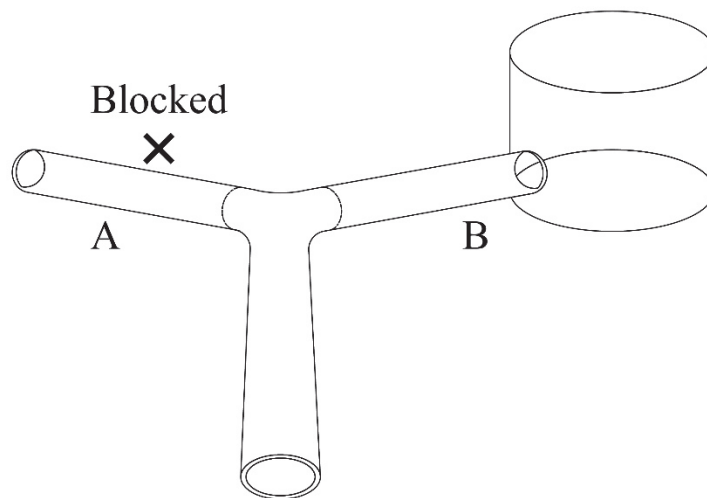
(四) 左右交換組試驗：此試驗欲測試覓食工蟻同時面對右轉記憶與左側殘餘之費洛蒙氣味時，是否產生衝突？工蟻將憑藉右轉記憶或是費洛蒙路徑？此試驗接續在控制組試驗後進行，但將 Y 型管翻轉致左右相反。原本 Y 型管右分支留有費洛蒙，經翻轉後變成在左側。Y 型管左右分支各連接布丁杯，但不放置食物，觀察工蟻的方向選擇。每一巢進行 1 次左右交換組試驗。

(五) 更換新管組試驗：此試驗欲瞭解當工蟻經過一週右轉訓練後，面對全新 Y 型管時，工蟻無費



圖二 試驗裝置用來測試工蟻的轉向行為。試驗時透過橡膠管與紙條來連接 Y 型管與蟻巢，其中的塑膠片 (Polyvinylchloride, PVC) 上塗有氟龍 (Fluon) 以防止螞蟻爬出。A：塑膠容器；B：Y 型管；C：橡膠管；D：PVC 塑膠片；E：紙條；F：蟻巢。

Fig. 2. Experimental set-up for testing the turning behavior of fire ant workers. Experiments were performed using a Y-maze connected to a nest through a rubber tube and disposable paper. A polyvinyl chloride (PVC) plastic sheet coated with Fluon prevented ants from escaping. Labels: A, plastic container; B, Y-maze; C, rubber tube; D, PVC plastic sheet; E, disposable paper; F, nest.



圖三 此實驗裝置為訓練覓食工蟻從蟻巢右轉至 Y 型管右分支 (B) 的塑膠容器內覓食之示意圖。Y 型管的左分支 (A) 被堵塞住以避免工蟻向左轉。

Fig. 3. Experimental setup for training workers to forage from nest to the plastic feeding container at the right branch of the Y-maze (B). The left branch (A) of the Y-maze was blocked to prevent workers from turning left.

表一 熱帶火蟻 (*S. geminata*) 在 Y 型管試驗中的左轉或右轉行為。A：空白組試驗 (乾淨的 Y 型管)；B：控制組試驗；C：左右交換組試驗；D：更換新管組試驗 (新的 Y 型管)。

Table 1. Left/right-turn behavior of tropical fire ant (*S. geminata*) in a Y-maze. Abbreviations: A, first experiment (clean Y-maze); B, control experiment; C, reversal experiment; D, cue-absent experiment (new Y-maze); N, number of workers; P, P-value (binomial tests).

Entry direction	A		B		C		D	
	N	P	N	P	N	P	N	P
Left	804 (47.9%)	0.097	207 (36.3%)	< 0.0001	117 (31.5%)	< 0.0001	99 (36.5%)	< 0.0001
Right	873 (52.1%)		364 (63.7%)		254 (68.5%)		172 (63.5%)	

洛蒙氣味可依循將如何選擇？此試驗接續在左右交換組試驗後進行，每一巢進行 1 次更換新管組試驗。

四、統計分析

空白組、控制組、左右交換組與更換新管組試驗中，左轉及右轉的覓食工蟻數目，皆以 IBM SPSS version 25 統計軟體 (IBM SPSS Statistics 25, 2021) 進行二項式檢定 (Binomial tests) 比較工蟻左轉與右轉的差異，顯著水準為 $\alpha=0.05$ 。

結果

表一顯示熱帶火蟻工蟻在右轉訓練前的空白組試驗，以及工蟻經過一週的右轉訓練後，控制組、左右交換組與更換新管組試驗等結果。

一、右轉訓練前：空白組試驗

本研究透過 Y 型管裝置，進行熱帶火蟻行為試驗。首先利用空白組試驗觀察熱帶火蟻於 Y 型管中是否具有特定的轉向偏好。結果顯示覓食工蟻在面對 Y 型管時，有 47.9% (N=804) 工蟻選擇左轉，52.1% (N=873) 工蟻選擇右轉，工蟻左轉與右轉比例並無顯著差異 ($P=0.097$)，可知熱帶火蟻工蟻並沒有先天的轉向偏好。

二、右轉訓練後

(一) 控制組試驗

工蟻在為期一週的右轉訓練後，立即以右轉訓練時所使用的 Y 型管進行控制組試驗。結果顯示 36.3% (N=207) 工蟻選擇左轉，63.7% (N=364) 工蟻選擇右轉，向右轉的工蟻比例顯著高於左轉的工蟻 ($P<0.0001$)。

(二) 左右交換組試驗

將 Y 型管翻轉致左右相反後，結果顯示 31.5%

(N=117) 工蟻選擇左轉，68.5% (N=254) 工蟻選擇右轉，工蟻右轉與左轉間具顯著差異 ($P<0.0001$)。

(三) 更換新管組試驗

使用全新的 Y 型管進行試驗，此試驗去除了費洛蒙的影響因子後，結果顯示 36.5% (N=99) 工蟻選擇左轉，63.5% (N=172) 工蟻選擇右轉，向右轉的工蟻比例顯著高於左轉的工蟻 ($P<0.0001$)。

討論

本研究以 Y 型管訓練熱帶火蟻向右覓食，隨後並進行試驗以檢視熱帶火蟻工蟻的路徑學習與記憶。首先以空白組試驗測試工蟻是否具有先天轉向偏好，從空白組試驗的結果可知，工蟻先天左轉與右轉並無顯著差異。此結果與 Lai and Chao (2021) 研究結果一致，即熱帶火蟻於 T 型管中的方向選擇並無顯著偏好左轉或右轉。熱帶火蟻在面對開放且陌生環境時，工蟻的探索方向亦是隨機的 (Lai *et al.*, 2022)。對於無法預測的環境，螞蟻隨機的探索方式被認為是一種有效的回應方式，例如沒有經驗的新針蟻屬的 *Neoponera apicalis* 工蟻，會以隨機方式覓食，其覓食區域離蟻巢較近 (Deneubourg *et al.*, 1986)。沙漠蟻與阿根廷蟻在陌生環境覓食時，也採取隨機探索的方式 (Schultheiss *et al.*, 2015; Mahavni *et al.*, 2019)。

工蟻出外覓食時，最常仰賴費洛蒙訊息，此訊息屬於群體訊息 (social information)。此外，工蟻也會使用自身的記憶 (memory)，此為個體訊息 (individual information)。當此兩種訊息同時存在時，覓食效率便會提高 (Almeida *et al.*, 2018)。工蟻可利用費洛蒙訊息與記憶去定位食物來源 (Grüter *et al.*, 2011)。因此，本研究在確認熱帶火蟻不具有先天轉向偏好後，以 Y 型管訓練熱帶火蟻向右覓食。此試驗欲瞭解透過人為右轉訓練後，工蟻

是否產生右轉覓食記憶？結果顯示經訓練後，控制組試驗中工蟻右轉比例高於左轉。控制組試驗中的 Y 型管右分支含有工蟻覓食所留下的費洛蒙 (Wilson, 1962; Hangartner, 1969)，加上工蟻右轉覓食的記憶影響，推測兩因素加成結果使得右轉工蟻比例較左轉高。

若工蟻自身記憶與群體費洛蒙訊息產生衝突時，工蟻將如何選擇？本研究設計左右交換組試驗，測試工蟻面對費洛蒙與記憶衝突時的選擇。當 Y 型管左右翻轉後，具費洛蒙氣味的右分支轉而變成在左側。工蟻此時面對左側的費洛蒙氣味以及右轉記憶的衝突，結果發現僅少數工蟻遵循費洛蒙向左轉，多數工蟻則遵循記憶向右轉。類似的研究如毛山蟻屬的黑褐毛山蟻 (*Lasius niger*) 工蟻在面對自身記憶與費洛蒙線索衝突時，會傾向優先遵循記憶來探索 (Grüter *et al.*, 2011)。Almeida *et al.* (2018) 發現擬切葉家蟻屬的 *Acromyrmex subterraneus* 面對個體自身的記憶與群體費洛蒙訊息衝突時，兩種訊息都會使用，但會優先選擇使用自身記憶再次造訪覓食區域 (Almeida *et al.*, 2018)。在同時面對費洛蒙與記憶衝突時，工蟻的選擇可能與其覓食經驗與否有關，如 Harrison *et al.* (1989) 發現初次外出覓食的副針蟻屬的棍棒副針蟻 (*Paraponera clavata*) 工蟻多遵循費洛蒙，而有經驗的工蟻則依靠先前對環境特徵的記憶探索。關於山蟻屬 *Formica rufa* 與 *F. uralensis* 的研究中也發現，缺乏經驗的工蟻會依循費洛蒙訊息覓食，而有經驗的工蟻則會依循記憶 (Rosengren and Fortelius, 1986; Salo and Rosengren, 2001)。本研究左右交換組試驗結果有 31.5% 工蟻選擇依循費洛蒙左轉，可推測為較無經驗的工蟻或初次覓食的工蟻。覓食過程中，有經驗的工蟻依據自身記憶覓食，無經驗的工蟻依賴費洛蒙訊息，並以此路徑學習，可因此提升覓食效率。如黑褐毛山蟻可以藉由費洛蒙加快路徑學習，並且能同時利用費洛蒙與記憶來提高覓食的效率 (Grüter *et al.*, 2011; 2015)。

當以全新 Y 型管進行試驗時，即在缺乏費洛蒙訊息可依循之下，覓食工蟻仍顯著偏向右轉，由此顯示工蟻能利用記憶來通過之前經歷的路徑。在全新 Y 型管試驗中，有 36.5% 工蟻選擇左轉，推測左轉工蟻可能是具有覓食經驗的工蟻選擇新路徑覓食。如 Wendt *et al.* (2020) 研究黑褐毛山蟻時發現，有些工蟻在覓食時，會避免已經有大量費洛蒙殘留的覓食路線，以找尋更多的食物來源。此外，研究發現有經驗痕家蟻屬的 *Temnothorax albipennis* 工蟻，

能使用先前探訪的記憶與視覺訊息快速找到類似的環境；反之，第一次出外的工蟻僅能以隨機方式探索環境 (Stroeymeyt *et al.*, 2011)。在全新 Y 型管的試驗中，或許有些螞蟻是採隨機方式轉向，此需進一步標記螞蟻方能確認。

本研究曾以壓克力顏料 (Mona acrylic colour; Master Business Systems Inc., Taiwan) 對覓食工蟻進行標記，但效果不佳，工蟻行為受顏料影響甚大。工蟻經壓克力顏料標記後，會不斷試圖以足部或觸角去清除顏料。此外，工蟻體型小，不容易標記，因此無法適當控制顏料的使用量，容易將顏料點得過少 (不易觀察) 或過量，造成螞蟻行走受影響或容易死亡。故本次研究以整個蟻巢連接覓食區進行試驗，由覓食工蟻自行前往覓食區，雖無法得知哪些工蟻為初次覓食者，哪些為較有覓食經驗之工蟻。然從空白組試驗結果可知，熱帶火蟻工蟻並無先天偏好左轉或右轉。經過一週的訓練後，以全新的 Y 型管測試時，向右轉的工蟻比例由 52.1% (空白組) 升至 63.5% (更換新管組)。由此可知，部分覓食工蟻具有先前向右探訪的記憶，並能以此定位。未來須克服顏料對工蟻的影響，以更精準瞭解覓食工蟻的角色與行為。本研究使用 Y 型管試驗瞭解熱帶火蟻工蟻在覓食過程中，可透過費洛蒙的路徑進行學習與記憶，推測此將有助於提升整個蟻巢的覓食效率，此或許是入侵種螞蟻能快速建立族群的優勢之一，未來值得進一步探討。

誌謝

感謝編審委員撥冗斧正與指導，亦感謝火蟻研究室成員林柏吟、張依潔、陳彥融、黃子綸、黃彩瑜、葉立偉、鍾凱安與鍾濬宇在實驗方面的協助。

引用文獻

- Aksoy V, Camlitepe Y. 2005. Use of idiothetic information for left/right turning memory by the ant *Formica pratensis*. *Biologia*, Bratislava 60: 197-200.
- Almeida NGD, Camargo RDS, Forti LC, Lopes JFS. 2018. Hierarchical establishment of information sources during foraging decision-making process involving *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae). *Rev Bras Entomol* 62: 36-39.

- Buehlmann C, Fernandes ASD, Graham P.** 2018. The interaction of path integration and terrestrial visual cues in navigating desert ants: what can we learn from path characteristics? *J Exp Biol* 221: jeb167304. doi: 10.1242/jeb.167304
- Cosens D, Toussaint N.** 1985. An experimental study of the foraging strategy of the wood ant *Formica aquilonia*. *Anim Behav* 33: 541-552.
- Deneubourg JL, Aron S, Goss S, Pasteels JM, Duerinck G.** 1986. Random behaviour, amplification processes and number of participants: How they contribute to the foraging properties of ants. *Physica D* 22: 176-186.
- Dupuy F, Sandoz JC, Giurfa M, Josens R.** 2006. Individual olfactory learning in *Camponotus* ants. *Anim Behav* 72: 1081-1091.
- Endlein T, Sitti M.** 2018. Innate turning preference of leaf-cutting ants in the absence of external orientation cues. *J Exp Biol* 221: 1-9.
- Freas CA, Schultheiss P.** 2018. How to navigate in different environments and situations: lessons from ants. *Front Psychol* 9: 841.
- Fukushi T, Wehner R.** 2004. Navigation in wood ants *Formica japonica*: context dependent use of landmarks. *J Exp Biol* 207: 3431-3439.
- Grüter C, Czaczkes TJ, Ratnieks FLW.** 2011. Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behav Ecol Sociobiol* 65: 141-148.
- Grüter C, Maitre D, Blakey A, Cole R, Ratnieks FLW.** 2015. Collective decision making in a heterogeneous environment: *Lasius niger* colonies preferentially forage at easy to learn locations. *Anim Behav* 104: 189-195.
- Hangartner W.** 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Z Vgl Physiol* 62: 111-120.
- Harrison JF, Fewell JH, Stiller TM, Breed MD.** 1989. Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Anim Behav* 37: 869-871.
- Huber R, Knaden M.** 2015. Egocentric and geocentric navigation during extremely long foraging paths of desert ants. *J Comp Physiol A* 201: 609-616.
- Huber R, Knaden M.** 2018. Desert ants possess distinct memories for food and nest odors. *Proc Natl Acad Sci USA* 115: 10470-10474.
- Hunt ER, Dornan C, Sendova-Franks AB, Franks NR.** 2018. Asymmetric ommatidia count and behavioural lateralization in the ant *Temnothorax albipennis*. *Sci Rep* 8: 5825. doi: 10.1038/s41598-018-23652-4
- Hunt ER, O'Shea-Wheller T, Albery GF, Bridger TH, Gumn M, Franks NR.** 2014. Ants show a leftward turning bias when exploring unknown nest sites. *Biol Lett* 10: 20140945. doi: 10.1098/rsbl.2014.0945
- Jaffé K, Ramos C, Lagalla C, Parra L.** 1990. Orientation cues used by ants. *Insectes Soc* 37: 101-115.
- Knaden M, Graham P.** 2016. The sensory ecology of ant navigation: from natural environments to neural mechanisms. *Annu Rev Entomol* 61: 63-76.
- Lai LC, Chao TY.** 2021. Random choice of the tropical fire ant in the enclosed space. *Taiwania* 66: 73-78.
- Lai LC, Chao TY, Chiu MC.** 2022. Searching behavior in the tropical fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Zool Stud* 61: 26. doi: 10.6620/ZS.2022.61-26
- Lai LC, Chiu MC, Tsai CW, Wu WJ.** 2018. Composition of harvested seeds and seed selection by the invasive tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in Taiwan. *Arthropod-Plant Inte* 12: 623-632.
- Lai LC, Hua KH, Yang CC, Huang RN, Wu WJ.** 2009. Secretion profiles of venom alkaloids in *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in Taiwan. *Environ Entomol* 38: 879-884.
- Li L, Peng H, Kurths J, Yang Y, Schellnhuber HJ.** 2014. Chaos-order transition in foraging

- behavior of ants. Proc Natl Acad Sci USA 111: 8392-8397.
- Mahavni A, Lessig EK, Nonacs P.** 2019. Exploratory behavior of Argentine Ants (*Linepithema humile*) encountering novel areas. Insectes Soc 66: 653-656.
- Müller M, Wehner R.** 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. Proc Natl Acad Sci USA 85: 5287-5290.
- Nelson AS, Zapata GD, Sentner KT, Mooney KA.** 2020. Are ants botanists? Ant associative learning of plant chemicals mediates foraging for carbohydrates. Ecol Entomol 45: 251-258.
- Ness JH, Bronstein JL.** 2004. The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. Biol Invasions 6: 445-461.
- Rosengren R, Fortelius W.** 1986. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group — hierarchy of orienting cues and long-term memory. Insectes Soc 33: 306-337.
- Salo O, Rosengren R.** 2001. Memory of location and site recognition in the ant *Formica uralensis* (Hymenoptera: Formicidae). Ethology 107: 737-752.
- Schultheiss P, Cheng K, Reynolds AM.** 2015. Searching behavior in social Hymenoptera. Learn Motiv 50: 59-67.
- Shen JX, Xu ZM, Hankes E.** 1998. Direct homing behaviour in the ant *Tetramorium caespitum* (Formicidae, Myrmicinae). Anim Behav 55: 1443-1450.
- Stroeymeyt N, Franks NR, Giurfa M.** 2011. Knowledgeable individuals lead collective decisions in ants. J Exp Biol 214: 3046-3054.
- Taber SW.** 2000. Fire ants. Texas A&M University Press, College Station. 308 pp.
- Tsai YH, Wu WJ, Lai LC.** 2015. Interspecific aggressive interaction between two invasive ant species, *Solenopsis geminata* and *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera: Formicidae) (in Chinese). Formosan Entomol 35: 49-67.
- van Oudenhove L, Billoir E, Boulay R, Bernstein C, Cerdá X.** 2011. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. Naturwissenschaften 98: 1009-1017.
- Vilela EF, Jaffé K, Howse PE.** 1987. Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). Anim Behav 35: 1443-1453.
- Wendt S, Kleinhoelting N, Czaczkes TJ.** 2020. Negative feedback: ants choose unoccupied over occupied food sources and lay more pheromone to them. J R Soc Interface 17: 20190661. doi: 10.1098/rsif.2019.0661
- Wilson EO.** 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 3. The experimental induction of social responses. Anim Behav 10: 159-164.
- Zeil J, Narendra A, Stürzl W.** 2014. Looking and homing: how displaced ants decide where to go. Philos T R Soc B 369: 20130034.

Route Learning and Memory of Tropical Fire Ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) during Foraging

Li-Chuan Lai* and Tzu-Yen Chao

Department of Ecological Humanities, Providence University, Taichung, Taiwan

* Corresponding email: lclai@pu.edu.tw

Received: 16 July 2022

Accepted: 13 October 2022

Available online: 4 November 2022

ABSTRACT

Ants use various cues and signals for navigation. In most ant species, workers use pheromonal cues for orientation during their foraging journeys. In this study, the foraging behavior of the tropical fire ant (*Solenopsis geminata*) was investigated through four types of experiments. A Y-maze was connected to two plastic containers to create experimental apparatus. Workers were trained to forage from their nest to the plastic feeding container located at the Y-maze's right branch. The results revealed that the workers did not exhibit a leftward or rightward turning bias in the first experiment (clean Y-maze) conducted before the training. After 1 week of training, the workers exhibited a significant right-turn preference in the control, reversal, and cue-absent (new Y-maze) experiments, indicating that the workers had learned and memorized the route to a food source during foraging. This finding suggests that the pheromone trails left in the control experiment improved route learning. When the workers encountered a situation in which conflicting information was provided (reversal experiment) or pheromonal cues were absent (cue-absent experiment), most used the right-turn memory. These results suggest that the turning memory can be applied to assist *S. geminata* workers in making orientation decisions during foraging activities. Thus, we speculate that *S. geminata* workers use both trail pheromones and route memory to improve their foraging efficiency during foraging.

Key words: *Solenopsis geminata*, foraging, Y-maze, pheromone, memory