



熱帶火蟻（膜翅目：蟻科）工蟻個體間探索行為的差異

賴麗娟*、徐崇斌、趙子嫣

靜宜大學生態人文系 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：2024 年 2 月 21 日 接受日期：2024 年 4 月 17 日 線上刊登日期：2024 年 4 月 26 日

摘 要

在蟻巢內和蟻巢間，工蟻個體的行為差異會影響族群的生存和繁殖成功。本研究探討熱帶火蟻 (*Solenopsis geminata*) 工蟻個體於圓形區域中的探索行為，並確認了工蟻個體的探索模式與平均探索時間。研究觀察到在蟻巢內與蟻巢間，工蟻皆有不同的探索模式和探索時間。不同蟻巢間工蟻花費的平均探索時間具顯著差異。本研究結果顯示，工蟻個體的探索可分為五種主要模式。此外，工蟻在五種探索模式中平均花費的探索時間具有顯著差異。以工蟻使用的彎曲路徑來看，不同巢之間的工蟻所使用的平均探索時間具顯著差異。多數工蟻傾向以繞圈方式並朝一個方向逐漸擴展探索區域（如順時針轉向或逆時針轉向）。工蟻個體在探索模式上的差異應可解釋為何它們採用多樣的探索策略，以增加發現目標的機會。熱帶火蟻工蟻在探索模式與探索時間上表現出差異，推測這些個體差異可能影響整個蟻巢的探索行為。

關鍵詞：熱帶火蟻、工蟻、個體差異、探索行為、探索模式。

前 言

社會性昆蟲不同於其他生物，他們是由一群個體所組成的群體，一般以整個有機體看待之，稱為超級有機體 (superorganism)。職務分工 (division of labor) 為社會性昆蟲的特性之一，即蟻后負責生殖，工蟻則負責築巢、育幼或覓食等工作 (Hölldobler and Wilson, 1990)。以不孕工蟻而言，不同任務 (task) 由不同階級 (caste) 工蟻來完成，因而形成任務特化 (或稱專化；task specialization) 現象。在多態型 (polymorphism) 的螞蟻物種中，由於工蟻的體型變化大，因此特定任務被分配給兩種或多種體型的工蟻時，就會產生任務劃分 (task partitioning)，如此可使得職務分工更具彈性

(Ratnieks and Anderson, 1999)。在切葉蟻 (*Atta* spp.) 覓食過程中便觀察到，大型工蟻負責鉗碎樹下的落果，小型工蟻負責運輸果實碎片 (Evison and Ratnieks, 2007)。類似的情形亦可在熱帶火蟻 (*Solenopsis geminata*) 中發現，巢內兵蟻負責磨碎種子，大型覓食工蟻則是將大型昆蟲肢解成片段後，再由小型工蟻搬運回巢 (Chiu *et al.*, 2020)。

社會性昆蟲特化的分工會受到工蟻體型、經驗、遺傳、年齡或社交等因素影響 (Iakovlev and Reznikova, 2019)，近年有關切葉蟻 (*Atta sexdens*) 的研究顯示，白天覓食的工蟻體型偏大且會參與運送葉片，但夜間覓食的工蟻體型偏小且不運送葉片 (Constantino *et al.*, 2021)。因此，從社會性昆蟲有效的行為分工中，可看見蟻巢內存在著個體差異

(individual differences) (Beshers and Fewell, 2001)。以巨山蟻屬的 *Camponotus aethiops* 為例，覓食工蟻相較負責照護的工蟻表現出更高的學習能力與對蔗糖的反應能力 (Perez *et al.*, 2013)。個體差異所造成的行為分工，讓個體能更快速反應與適應環境的變化。例如，較有攻擊性的個體可以保護群體 (Jandt *et al.*, 2014)。同時，Kühbandner *et al.* (2014) 發現窄胸家蟻屬的 *Leptothorax acervorum* 工蟻無論在攻擊、育幼或探索行為上皆表現出個體差異，且攻擊性與探索性較高的工蟻會花費較少時間休息。

在社會性昆蟲中，工蟻個性 (worker personality) 被認為決定了蟻巢個性 (colony personality)，因此工蟻的個體行為差異會對群體行為造成影響 (Pinter-Wollman, 2012)。Jeanson and Weidenmüller (2014) 亦認為工蟻的行為通常與其個體特性有關。過去螞蟻行為研究多著眼於整個蟻巢，近年的研究開始著重於螞蟻個體、群體甚至整個蟻巢的行為，以多層級方式探討螞蟻是否具有工蟻個性或蟻巢個性 (Wright *et al.*, 2019; Kolay *et al.*, 2020; Horna-Lowell *et al.*, 2021)。從個體層次來看，森尼斯長腳家蟻 (*Aphaenogaster senilis*) 被發現少數工蟻能使用工具，且對工具有選擇的偏好性與彈性 (Maák *et al.*, 2020)。紅家蟻 (*Myrmica rubra*) 的偵查蟻之攻擊行為比覓食蟻和育雛蟻高，顯示在個體行為上具有差異 (Chapman *et al.*, 2011)；此外，在群體行為上也表現出群體差異，如在蟻巢外的工蟻相較於蟻巢內的工蟻還要具攻擊性與趨光性 (Pamlinger *et al.*, 2014)。以蟻巢整體行為來看，不同蟻巢間也存在行為差異。例如在德州採集到的入侵紅火蟻 (*Solenopsis invicta*) 蟻巢，相較於密西西比州的蟻巢表現出更高招募能力，搜集食物與發現資源的速度也更快 (Bockoven *et al.*, 2015)。

熱帶火蟻 (*S. geminata*) 為台灣中南部鄉野或荒廢地常見的入侵種螞蟻，關於此種螞蟻的行為研究，初步結果顯示熱帶火蟻在密閉環境中，工蟻的探索方向是隨機選擇向左或向右轉 (Lai and Chao, 2021)。在開放空間中，多數工蟻會傾向以同方向繞圈並逐漸向外擴展的方式探索；部分工蟻則會在探索時改變方向，因此不同個體會採用不同的探索路徑，以增加工蟻尋找到目標的機率 (Lai *et al.*, 2022)。由於工蟻的個體行為與群體行為間存在關聯性 (Carere *et al.*, 2018)，因此本研究將設計熱帶火蟻覓食工蟻在固定的開放環境中進行探索，並重複

三次，以觀察工蟻在每一次探索中行為之變化。透過工蟻個體此種重複探索的行為，希冀瞭解工蟻的探索模式與探索時間，並比較同巢內工蟻與不同巢之間工蟻的探索行為是否具有個體差異。

材料與方法

一、螞蟻採集與飼養

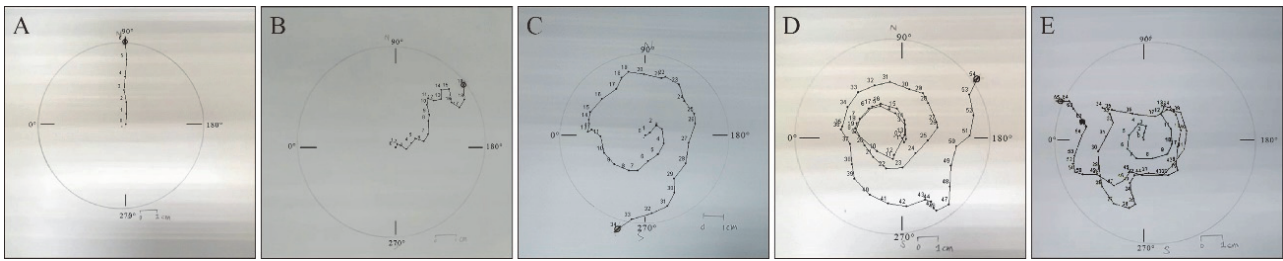
熱帶火蟻四巢蟻巢分別於 2022 年 3 月與 6 月採自彰化縣伸港鄉，挖掘蟻巢時將火蟻和土壤一併放入內壁塗有氟龍 (Fluon (NP115; Northern Products Inc., Woonsocket, RI, USA)) 的塑膠箱中，置於實驗室室溫 (26-27°C) 飼養。每一蟻巢提供含水的試管，並提供足夠的果凍 (Beetle jelly; Han Shuo Food Co., Ltd, Taiwan) 及冷凍黃斑黑蟋蟀 (*Gryllus bimaculatus*) 為食料。

二、探索行為試驗

為瞭解覓食工蟻在探索行為上是否具有個體差異，本試驗將觀察工蟻重複探索同一開放環境下的行為，記錄每一次探索的行為變化，並比較同巢內工蟻與不同巢間工蟻的探索路徑、模式與探索時間。首先，將採集回來的蟻巢靜置於實驗室一週後，再於塑膠箱 (37.5 × 23.5 × 15 cm) 內進行行為試驗。箱內放置一張白紙，紙上畫一圓形 (直徑 9 cm) 作為行為試驗場地 (arena)。取少許果凍置於蟻巢表面，等待前來取食的覓食工蟻。為避免驚動工蟻使其產生慌亂行為，會以竹籤尖端引導覓食工蟻爬上竹籤，再讓工蟻沿著竹籤順勢走入試驗場地的圓心位置，此時即試驗開始。工蟻於圓形區域行走的路徑皆全程錄影，直至工蟻走出圓形邊線外，即代表試驗結束。每次試驗將記錄每隻工蟻從圓心開始至走出圓形邊線外所花費的時間，此即為工蟻的探索時間。

每一隻工蟻進行三次探索行為試驗，每次間隔 10 min，故每隻工蟻將會有三次的路徑圖。每一巢取 30 隻工蟻，共使用四巢。每一次試驗後會以 75% 酒精清潔塑膠箱，並更換白紙以避免工蟻殘存的費洛蒙影響下一試驗。

每一工蟻的路徑皆以攝影 (iPhone 11) 紀錄之，再以影像分析工具 Tracker (Tracker 5.0.6; <https://physlets.org/tracker/>) 進行分析與繪製路徑圖。以間隔 0.5 s 標示工蟻位置，最後標示出工蟻的路徑圖。本研究試驗結果將工蟻的探索路徑分為「直走」、「彎曲」、「順時針」、「逆時針」，及「其他」等五種，記錄每一蟻巢在五種探索路徑的次數分配



圖一 熱帶火蟻於圓形試驗區域的五種探索路徑。A：直走路徑；B：彎曲路徑；C：順時針轉向；D：逆時針轉向；E：其他路徑。路徑上的圓點為每間隔 0.5 s 標示出的工蟻位置。

Fig. 1. Examples of five exploratory patterns of *S. geminata* workers in a circular arena. A, straight-line path; B, tortuous path; C, clockwise turning; D, counterclockwise turning; E, the others. Circled data points refer to the positions of the worker at 0.5 s intervals.

(frequency distribution)。

三、統計方法

不同蟻巢間以及不同探索路徑間，平均每隻工蟻所花費時間的差異，以單因子變異數分析 (one-way ANOVA) 進行，當具有顯著差異時 ($p < 0.05$)，再以薛費法 (Scheffé test) 進行事後檢定。不同蟻巢的工蟻所採取的五種探索路徑的次數的差異，利用卡方分析進行同質性檢定分析。此外，並以探索時間為反應變數，不同之蟻巢、工蟻及探索路徑為自變數，利用廣義線性混合模式 (general linear mixed model, GLMM) 進行分析探索路徑及個體對探索所花費的時間長度的影響。分析前探索時間經常態檢定及對數轉換 (Sokal and Rohlf, 1995)。

所有統計分析以 SAS 軟體 9.1 版進行 (SAS Institute, 2003)。

結 果

一、工蟻探索路徑種類

工蟻探索行為試驗結果顯示，工蟻的探索路徑可分為「直走」、「彎曲」、「順時針」、「逆時針」及「其他」等五種 (圖一)。當工蟻自圓心開始探索時，以直線方式直接走出圓形邊界，此屬「直走」探索路徑。「彎曲」探索路徑為工蟻忽左忽右搜尋而呈現出曲折形式的探索路徑；「順時針」路徑的工蟻，由圓心開始順時針方向探索，且逐漸往圓心外擴展其路徑；「逆時針」路徑的工蟻，則由圓心開始逆時針方向逐漸向外探索。工蟻探索過程中不斷改變方向，例如先順時針方向探索，再改為逆時針方向探索，或先逆時針再順時針方向探索等，此類均歸屬於「其他」探索路徑。

本研究中試驗四巢共 120 隻工蟻，每一隻工蟻

進行三次探索行為測試，因此共 360 個探索路徑。其中，「直走」路徑佔 2.5% (9/360)；「彎曲」路徑佔 17.2% (62/360)；「順時針」路徑佔 23.9% (86/360)；「逆時針」路徑佔 22.8% (82/360) 以及「其他」路徑佔 33.6% (121/360)。試驗 120 隻工蟻中，僅 5 隻工蟻三次探索路徑完全相同，其中 4 隻三次皆採取「順時針」方向探索，1 隻三次皆採「逆時針」方向探索。因此以單隻工蟻三次探索路徑的種類來看，多數工蟻在重複探索時並沒有一致性，意即每隻工蟻在三次探索中，幾乎都會改變路徑。大多數工蟻 (74.2%; 89/120) 在第二次探索時，便改變路徑。

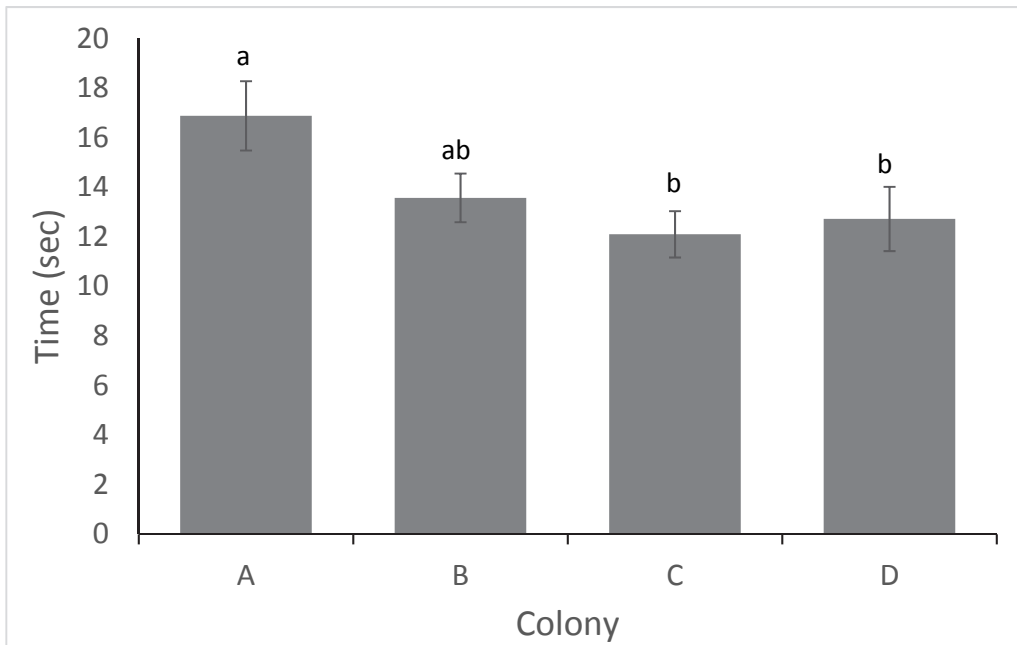
二、工蟻探索時間

圖二顯示四巢熱帶火蟻工蟻平均探索的時間，各巢工蟻在探索上平均花費的時間，以 A 巢工蟻所花費的時間 (16.88 ± 1.40 s) 最長，其次是 B 巢 (13.57 ± 0.98 s) 與 D 巢 (12.72 ± 1.30 s)，C 巢工蟻平均所花費的時間 (12.10 ± 0.94 s) 最短。四巢工蟻平均探索的時間具顯著差異 ($F = 5.33$; $P < 0.001$)。

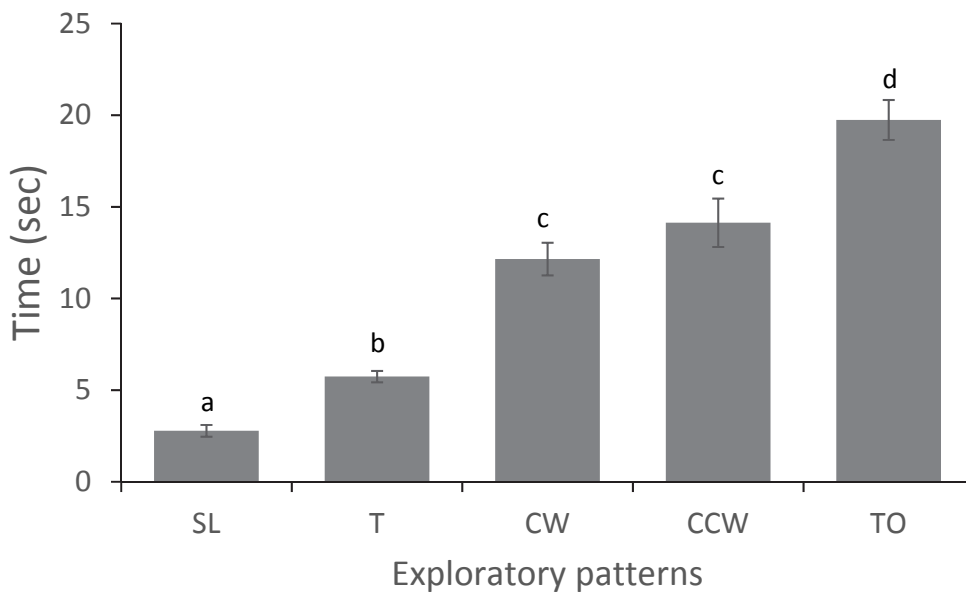
在探索試驗所花費的平均時間，工蟻在不同探索路徑之間具有顯著差異 ($F = 58.35$; $P < 0.0001$) (圖三)。從圖三結果亦可發現，「直走」路徑所花費的時間最短 ($N = 9$; 2.78 ± 0.32 s)。其次花費較短時間的是工蟻採取「彎曲」路徑 ($N = 62$; 5.74 ± 0.31 s)。採取「順時針」($N = 86$; 12.15 ± 0.89 s) 或「逆時針」($N = 82$; 14.13 ± 1.32 s) 路徑的工蟻所花費時間無顯著差異。在「其他」類型的的路徑，由於工蟻不斷變換方向，因此所花費的時間相對較長 ($N = 121$; 19.74 ± 1.09 s)。

三、蟻巢間路徑次數與花費時間

在歸納出工蟻的五種探索路徑後，由於每巢 30



圖二 各巢工蟻探索圓形試驗區域平均花費的時間。不同字母表示具顯著差異。
 Fig. 2. The average exploratory time workers in a circular arena spend each colony ($F = 5.33$; $P < 0.001$, ANOVA). Data with different letters have significant differences.



圖三 工蟻採取不同探索路徑所花費的平均時間。不同字母表示具顯著差異。SL：直走路徑；T：彎曲路徑；CW：順時針轉向；CCW：逆時針轉向；TO：其他路徑。
 Fig. 3. The average time spent exploring among the five patterns used by workers ($F = 58.35$; $P < 0.0001$, ANOVA). Data with different letters have significant differences. SL: straight-line path; T: tortuous path; CW: clockwise turning; CCW: counterclockwise turning; TO: the others. Data with different letters have significant differences.

隻工蟻各進行三次探索行為測試，故每巢共有 90 個探索路徑。表一為四巢工蟻採用的探索路徑次數，結果顯示各巢工蟻所呈現的探索路徑次數並無顯著差異 ($P = 0.417$)。

以相同的探索路徑來看，各蟻巢工蟻所花費的

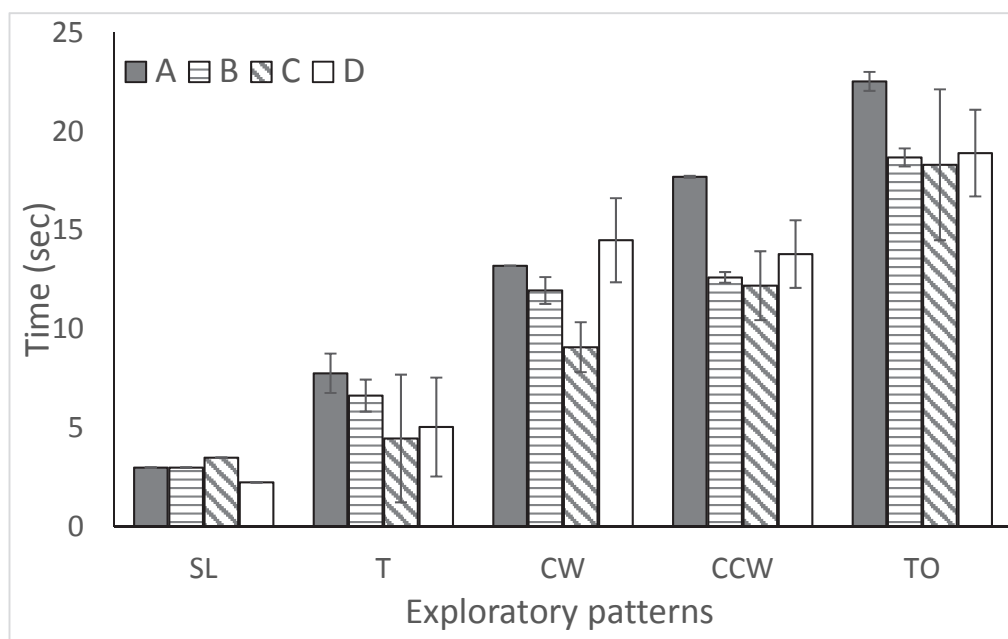
時間如圖四。統計結果顯示各巢工蟻在「直走」($F = 0.64$; $P = 0.6225$)、「順時針」($F = 2.04$; $P = 0.1145$)、「逆時針」($F = 1.52$; $P = 0.2170$)與「其他」($F = 0.82$; $P = 0.4837$)路徑所花費的時間並無顯著差異；然而，各巢工蟻以「彎曲」路徑探索所花費的時間具

表一 各蟻巢工蟻所採取的每一種探索路徑之次數 (SL: 直走路徑; T: 彎曲路徑; CW: 順時針轉向; CCW: 逆時針轉向; TO: 其他路徑; N: 探索路徑次數)

Table 1. The number of exploratory patterns taken by workers in each colony (SL: straight-line path. T: tortuous path; CW: clockwise turning; CCW: counterclockwise turning; TO: the others; N: total number of exploratory patterns)

| Colony | SL | T | CW | CCW | TO | N |
|--------|----|----|----|-----|-----|-----|
| A | 2 | 13 | 19 | 21 | 35 | 90 |
| B | 1 | 11 | 23 | 26 | 29 | 90 |
| C | 2 | 17 | 22 | 15 | 34 | 90 |
| D | 4 | 21 | 22 | 20 | 23 | 90 |
| | 9 | 62 | 86 | 82 | 121 | 360 |

Pearson Chi-Square test: $X^2=12.312$; $P=0.421$



圖四 各蟻巢工蟻在每一種探索路徑中所花費的平均時間。SL: 直走路徑; T: 彎曲路徑; CW: 順時針轉向; CCW: 逆時針轉向; TO: 其他路徑。

Fig. 4. The average time spent by workers in each colony on each exploratory pattern. SL: straight-line path; T: tortuous path; CW: clockwise turning; CCW: counterclockwise turning; TO: the others.

顯著差異 ($F=6.31$; $P<0.001$) (表二)。進一步探討不同巢工蟻在「彎曲」路徑下的探索時間，以 A 巢工蟻所花費的平均探索時間 ($N=13$; 7.77 ± 0.81 s) 最長；其次是 B 巢 ($N=11$; 6.64 ± 0.68 s)、D 巢 ($N=21$; 5.05 ± 0.46 s)、C 巢所花費的時間最短 ($N=17$; 4.47 ± 0.27 s) (表三)。

以廣義線性混合模式 (general linear mixed model, GLMM) 進行分析，比較蟻巢、個體及探索路徑所花費時間之效應 (表四)，結果顯示工蟻所花費的探索時間長短，除了受到蟻巢 ($F=5.7$; $P<0.001$) 及探索路徑 ($F=45.4$; $P<0.001$) 之外、不

同個體檢定亦具有明顯效應 ($F=1.59$, $P<0.01$)，即不同個體工蟻在探索時間上具有個體差異。

討 論

本研究觀察熱帶火蟻工蟻個體重複性的探索行為，結果顯示工蟻具有多樣的探索路徑，此與 Lai *et al.* (2022) 研究結果一致。熱帶火蟻工蟻個體在圓形開放環境中，共可歸納出 11 種探索路徑 (Lai *et al.*, 2022)。由於有些路徑僅有少數工蟻採用，因此本研究將工蟻的探索路徑分為五類型。其中，順時針或逆

表二 以單因子變異數分析檢定各探索路徑工蟻所使用之時間差異

Table 2. The differences of exploratory times in exploratory patterns were examined by one-way analysis of variance (SL: straight-line path; T: tortuous path; CW: clockwise turning; CCW: counterclockwise turning; TO: the others)

| Exploratory pattern | <i>F</i> value | <i>P</i> |
|---------------------|----------------|----------|
| SL | 0.64 | 0.6225 |
| T | 6.31 | < 0.001 |
| CW | 2.04 | 0.1145 |
| CCW | 1.52 | 0.2170 |
| TO | 0.82 | 0.4837 |

表三 各蟻巢工蟻採取彎曲路徑所花費的平均時間

Table 3. The average exploratory time spent by workers in each colony taking tortuous paths. Obs: number of observations

| Colony | Obs | Time (sec) \pm S.E. |
|--------|-----|-------------------------------|
| A | 13 | 7.77 \pm 0.81 ^a |
| B | 11 | 6.64 \pm 0.68 ^{ab} |
| C | 17 | 4.47 \pm 0.27 ^b |
| D | 21 | 5.05 \pm 0.46 ^b |

The mean value (\pm SE) followed by the same letter does not differ significantly according to the Scheffé test ($p > 0.05$).

表四 以廣義線性混合模式 (general linear mixed model) 比較蟻巢、個體及探索路徑所花費時間之效應

Table 4. Effects of colony, individual and exploratory pattern on the exploratory times using general mixed linear model

| Source | df | <i>F</i> value | <i>P</i> value |
|---------------------|-----|----------------|----------------|
| Colony | 3 | 5.7 | < 0.001 |
| Individual | 116 | 1.59 | < 0.01 |
| Exploratory pattern | 4 | 45.4 | < 0.001 |

Dependent variable: log (time)

時針繞圈並逐漸向外擴展的路徑，是多數工蟻最常採用的方式。以原點為中心逐漸向外擴展的探索方式，被認為是一種有效的探索，尤其在未知的環境下可確保工蟻找尋到目標 (Müller and Wehner, 1994; Schultheiss *et al.*, 2015)。

本試驗中發現少數工蟻在三次探索中採取相同探索方向，或以直線行走方式直接走出探索區域，此類工蟻的探索趨於保守。在巨山蟻屬 *Camponotus rufipes* 的研究 (Imirzian *et al.*, 2019) 中有類似的發現，研究者認為覓食工蟻以直走的方式重複探索相同環境，是屬於低探索性的個體 (less exploratory individuals)，此種方式可降低工蟻面

臨風險的機會。此外，工蟻採取忽左忽右的行走方式在本研究中被歸類於彎曲路徑，此路徑比直走花費較長的時間。然對覓食工蟻而言，彎曲路徑相較於直線路徑，可涵蓋更大的搜尋面積 (Schultheiss and Cheng, 2012; Ślipiński and Cerdá, 2022)。

從探索路徑的種類來看，即使是同一巢內的工蟻，個體仍具有不同的探索方式，顯示群體中存在著個體差異。在社會性昆蟲的行為研究上，已被認為工蟻的個體行為差異會對群體行為造成影響 (Pinter-Wollman, 2012)。個體差異造成的行為分工，讓個體可以更快反應與適應環境的變化。以阿根廷蟻 (*Linepithema humile*) 為例，若群體中含有較多具

高探索性的個體 (highly exploratory individuals)，將會比僅含少數高探索性個體的群體更快速且準確找到新巢位置 (Hui and Pinter-Wollman, 2014)。因此，高探索性的個體會透過尋找新的食物、增加資源的利用，使群體受益 (Madrzyk and Pinter-Wollman, 2022)。本研究中絕大多數工蟻每一次探索方向均與前一次探索方向不同，此意味著工蟻採取不同探索方向，可增加探索範圍並增加搜尋到目標的機會。未來研究值得進一步試驗在熱帶火蟻蟻巢中，是否具有較多高探索性的工蟻，以及它們將如何影響群體行為。

本研究中四巢工蟻在探索上平均花費的時間，具顯著差異。此外，工蟻以「彎曲」路徑探索所花費的時間，在各巢間亦具有顯著差異，此顯示巢與巢之間因工蟻個體的行為影響而存在著行為差異。工蟻在探索上花費的時間長短，將影響整個蟻巢尋找資源的效率。例如不同蟻巢間的入侵紅火蟻 (*S. invicta*) 群體覓食行為具有差異 (Bockoven *et al.*, 2015)。以五種探索路徑來看，工蟻平均花費的時間具有顯著差異，當工蟻採用順時針或逆時針等繞圈方式探索，其花費的時間將比採用直走方式的時間長。本研究中有 33.6% 工蟻採取「其他」路徑，即順時針方向搜尋後又改成逆時針方向，或整個搜尋路徑中反覆改變方向。此種搜尋方式耗費較長時間，Réale *et al.* (2007) 認為在開放環境下，若在中心花費更多時間探索的工蟻，被視為更具有探索性。Pearce-Duvet *et al.* (2011) 調查 10 種螞蟻的探索行為中發現，不同螞蟻物種在探索的速度與路徑上轉彎的次數皆有不同。因此，他們主張工蟻在探索時，若減少轉彎的頻率或是直線方式移動，將可增加發現食物的機率。工蟻採取不同的探索路徑，可能與個體經驗、環境狀況或探索範圍有關 (Schultheiss *et al.*, 2015)。因此，未來在連結個體和群體行為間的探討是必要的，藉此將可瞭解整個蟻巢的合作與分工。

誌謝

感謝審稿委員撥冗閱讀與指導，以及火蟻研究室成員葉大猷、黃祥祐、張懿、方威翔、賴一德在實驗方面的協助。

引用文獻

- Beshers SN, Fewell JH. 2001. Models of division of labor in social insects. *Annu Rev Entomol* 46: 413-440.
- Bockoven AA, Wilder SM, Eubanks MD. 2015. Intraspecific variation among social insect colonies: Persistent regional and colony-level differences in fire ant foraging behavior. *PLOS ONE* 10: e0133868. doi: 10.1371/journal.pone.0133868
- Carere C, Audebrand C, Rödel HG, d'Ettoire P. 2018. Individual behavioural type and group performance in *Formica fusca* ants. *Behav Processes* 157: 402-407.
- Chapman B, Thain H, Coughlin J, Hughes W. 2011. Behavioral syndromes at multiple scales in *Myrmica* ants. *Anim Behav* 82:391-397.
- Chiu MC, Wu WJ, Lai LC. 2020. Carriers and cutters: size-dependent caste polyethism in the tropical fire ant (*Solenopsis geminata*). *Bull Entomol Res* 110: 388-396.
- Constantino PB, Valentinuzzi VS, Helene AF. 2021. Division of labor in work shifts by leaf-cutting ants. *Sci Rep* 11: 8737. doi: 10.1038/s41598-021-88005-0
- Evison SEF, Ratnieks FLW. 2007. New role for majors in *Atta* leafcutter ants. *Ecol Entomol* 32: 451-454.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The Ants*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 732 pp.
- Horna-Lowell E, Neumann KM, O'Fallon S, Rubio A, Pinter-Wollman N. 2021. Personality of ant colonies (Hymenoptera: Formicidae) – underlying mechanisms and ecological consequences. *Myrmecol News* 31: 47-59.
- Hui A, Pinter-Wollman N. 2014. Individual variation in exploratory behaviour improves speed and accuracy of collective nest selection by Argentine ants. *Anim Behav* 93: 261-266.
- Iakovlev I, Reznikova Z. 2019. Red wood ants display natural aversive learning differently depending on their task specialization. *Front Psychol* 10: 710. doi: 10.3389/fpsyg.

2019.00710

- Imirzian N, Zhang Y, Kurze C, Loreto RG, Chen DZ, Hughes DP.** 2019. Automated tracking and analysis of ant trajectories shows variation in forager exploration. *Sci Rep* 9: 13246. doi: 10.1038/s41598-019-49655-3
- Jandt JM, Bengston S, Pinter-Wollman N, Pruitt JN, Raine NE, Dornhaus A, Sih A.** 2014. Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biol Rev Camb Philos Soc* 89: 48-67.
- Jeanson R, Weidenmüller A.** 2014. Interindividual variability in social insects-proximate causes and ultimate consequences. *Biol Rev Camb Philos Soc* 89: 671-687.
- Kühbandner S, Modlmeier AP, Foitzik S.** 2014. Age and ovarian development are related to worker personality and task allocation in the ant *Leptothorax acervorum*. *Curr Zool* 60: 392-400.
- Kolay S, Boulay R, d'Etterre P.** 2020. Regulation of ant foraging: A review of the role of information use and personality. *Front Psychol* 11: 734. doi: 10.3389/fpsyg.2020.00734
- Lai L-C, Chao T-Y.** 2021. Random choice of the tropical fire ant in the enclosed space. *Taiwania* 66: 73-78.
- Lai L-C, Chao T-Y, Chiu M-C.** 2022. Searching behavior in the tropical fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Zool Stud* 61: 26. doi: 10.6620/ZS.2022.61-26
- Müller M, Wehner R.** 1994. The hidden spiral: systematic search and path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J Comp Physiol A* 175: 525-530.
- Maák I, Roelandt G, d'Etterre P.** 2020. A small number of workers with specific personality traits perform tool use in ants. *eLife* 9: e61298. doi: 10.7554/eLife.61298
- Madrzyk M, Pinter-Wollman N.** 2022. Colonies of ants allocate exploratory individuals to where they are ecologically needed. *Curr Zool* 69: 585-591.
- Pamminger T, Foitzik S, Kaufmann KC, Schützler N, Menzel F.** 2014. Worker personality and its association with spatially structured division of labor. *PLOS ONE* 9: e79616. doi: 10.1371/journal.pone.0079616
- Pearce-Duvet J, Elemans C, Feener Jr D.** 2011. Walking the line: Search behavior and foraging success in ant species. *Behav Ecol* 22: 501-509.
- Perez M, Rolland U, Giurfa M, D'etterre P.** 2013. Sucrose responsiveness, learning success, and task specialization in ants. *Learn Memory* 20: 417-420.
- Pinter-Wollman N.** 2012. Personality in social insects: How does worker personality determine colony personality? *Curr Zool* 58: 579-587.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ.** 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev Camb Philos Soc* 82: 291-318.
- Ratnieks FLW, Anderson C.** 1999. Task partitioning in insect societies. II. Use of queueing delay information in recruitment. *Am Nat* 154: 536-548.
- SAS Institute.** 2003. SAS User's Guide: Statistics. Release 9. 1. SAS Institute Inc. Cary, NC.
- Schultheiss P, Cheng K.** 2012. Finding food: outbound searching behavior in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Behav Ecol* 24: 128-135.
- Schultheiss P, Cheng K, Reynolds AM.** 2015. Searching behavior in social Hymenoptera. *Learn Motiv* 50: 59-67.
- Ślipiński P, Cerdá X.** 2022. Higher soil temperatures cause faster running and more efficient homing in the temperate thermophilous ant *Formica cinerea* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News* 32: 149-158.
- Sokal RR, Rohlf FJ.** 1995. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in

Biological Research. 3rd ed. W.H. Freeman,
New York. 887 pp.

**Wright CM, Lichtenstein JLL, Doering GN,
Pretorius J, Meunier J, Pruitt JN. 2019.**

Collective personalities: present knowledge
and new frontiers. Behav Ecol Sociobiol 73:
31. doi: 10.1007/s00265-019-2639-2

Variation among Individual Workers in Exploratory Behavior of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae)

Li-Chuan Lai*, Chorng-Bin Hsu and Tzu-Yen Chao

Department of Entomology, National Chung Hsing University, Taichung City, Taiwan

* Corresponding email: lclai@pu.edu.tw

Received: 21 February 2024 Accepted: 17 April 2024 Available online: 26 April 2024

ABSTRACT

Behavioral variation among individual workers within and among colonies has consequences for the survival and reproductive success of the population. In the present study, the exploratory behavior of individual workers of the tropical fire ant *Solenopsis geminata* was conducted in a circular arena. The search patterns and average exploratory time of individual workers in a circular arena were also determined. Our observations within and among colonies showed that workers have different exploration patterns and different exploratory times. Significant differences exist in the average exploratory time workers spend among colonies. The results reveal that individual workers followed five major exploratory patterns. Additionally, there were significant differences in the average time spent exploring among the five patterns used by workers. The average exploratory time used by individual workers in tortuous paths significantly differs among colonies. Most workers tended to search in a looping pattern, and one direction progressively extended the search area (like clockwise turning or counterclockwise turning). Variations in the search patterns of individual workers may explain why they employ various exploration strategies to increase the chances of discovering targets. Tropical fire ant workers exhibit variations in exploratory pattern and time, inferring that these individual differences may influence the exploration behavior of the whole colony.

Key words: *Solenopsis geminata*, worker, individual differences, exploratory behavior, exploratory pattern