

2011 年臺灣國際科學展覽會

優勝作品專輯

編號：050027

作品名稱

Thelytokous Parthenogenesis by egg-laying workers in the Black Ant, *Ochetellus glaber*. (Hymenoptera: Formicidae)

得獎獎項

二等獎

作者姓名：陳丰陽、林廷諭、徐伯瑋

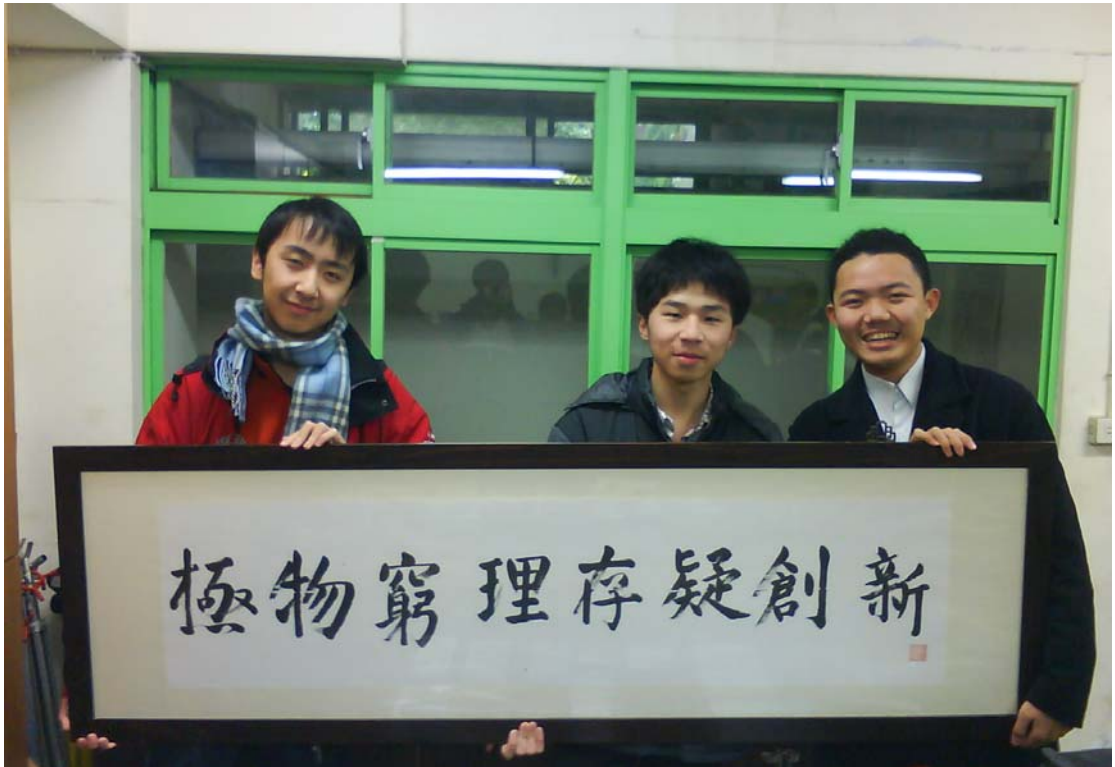
就讀學校：國立臺灣師範大學附屬高級中學、

臺北市立建國高級中學

指導教師：鍾兆晉、張瑜紋

關鍵字：孤雌產雌(thelytokous parthenogenesis) 、產卵工蟻(egg-laying worker) 、缺后聚落(queenless colony)

作者簡介



陳丰陽，小時候住的老家山環水繞，四處探險常常能發現有趣的生物，因此那時就與大自然成為不錯的朋友。升上國中後，幸運地，有接觸到科展與螞蟻的機會，自此開始科學研究之路，一直到現在仍持續研究著螞蟻。在做科展的過程中，研究對我來說不只是研究，更是一種樂趣，真正使我著迷的是解開未知事物的喜悅。感謝父母、師長與身邊的好朋友，我的收穫不只是做研究中學習到的知識與經驗，更是對於探索一切能夠樂在其中的力量。

林廷諭，我從小對各種事物抱持極大的好奇心，對於未嘗試過的事情都想去探索、了解。升上國中後遇到鍾老師，使我的各項能力精進不少，在他的帶領之下進行科學研究，至今已經有四年的時間了。研究過程中，我學到的不僅是書中的知識，我學習到了科學研究精神以及許多寶貴研究經驗，更學習到了團隊與分工合作的重要性。感謝一路上支持我的父母、師長、同儕以及所有幫助過我的人，

萬分感謝。

徐伯瑋，目前是建國中學二級的學生。上國中時我有幸參加林口國中自然科學研究社，並接受老師指導，開始接觸螞蟻，即使現在上了高中，卻時常在假日回到母校，繼續和老師討論與螞蟻相關的問題，並竭盡所能地將自己學到的一切，繼續教導給同樣對科展抱有熱忱的學弟妹。在這次的研究中，除了要感謝指導老師與同組組員的陪伴與付出，更有其他許多老師及同學的協助，若非大家支持，這一直以來的過程，一個人肯定無法成就的吧。

摘要

孤雌產雌(Thelytokous Parthenogenesis) 是一種雌性個體未經過交配，自行產出擁有雙套染色體之雌性子代的生殖行為。目前在其他已發表的文獻中，僅有四種亞科的十一種螞蟻採取此種生殖方式，並依照其形式的不同，區分成三種孤雌產雌的類型。本研究主要針對光滑管琉璃蟻工蟻的孤雌產雌行為進行探討，證實未與雄蟻交配過的工蟻，能自行產下具有雙倍體的後代。統計結果指出，超過 87% 的大型聚落是由產卵工蟻領導，形成缺后聚落，而每一個蟻巢至少會有 80% 以上的工蟻轉變為產卵工蟻。

研究中也發現，產卵工蟻的產卵速率明顯高於蟻后、其子代發育週期亦較蟻后短，顯示出光滑管琉璃蟻缺后聚落以孤雌產雌擴張的優勢。大多數的產卵工蟻在外型上較一般工蟻長，我們能夠在其腹間膜膨大時觀察腹部內加以區分二者。當蟻巢位處於休眠狀態產卵工蟻的表面碳氫化合物與內部腺體的組成成分與一般工蟻有別，而解剖後可在其微卵管中發現卵。此外，兩者在分工上，產卵工蟻除了確保聚落的繁衍，還需照顧其手足；一般工蟻則負責巢外的覓食與警戒等工作。

本研究首次記錄了琉璃蟻亞科行孤雌產雌的行為，而這種對於孤雌產雌與有性生殖並行之蟻種的探討，也為孤雌產雌創立了一個新的研究方向。

Abstract

Thelytokous parthenogenesis in which diploid daughters are produced from unfertilized eggs, is only reported in eleven ant species in four subfamilies before, and divided into three type according to their reproductive strategy. Here, we document thelytokous reproduction by workers in the polygynous species *Ochetellus glaber*. The results showed that more than 87% large colonies were queenless and led by the egg-laying workers. In this time, at least 80% workers will become reproductive in each colony.

Also, we found that egg-laying rate of reproductive workers is higher than the rate of queens, and the development days of egg-laying workers' offspring is less than queens. Our data revealed the advantage of queenless colonies reproduction by thelytokous parthenogenesis for this species. Most of egg-laying workers were larger than ordinary workers. Both Egg-laying workers' cuticular hydrocarbons and glands chemistries are different with ordinary workers', and we can observe the mature oocytes and yellow bodies in the ovarioles after anatomizing. In addition, egg-laying workers performed tasks for reproduction and nursing, and ordinary workers go foraging and guiding in contrast.

This is the first record of thelytokous parthenogenesis in subfamily Dolichoderinae. This work opens up new perspectives for studies on the adaptive significance and behaviour stability of mixed queenless and queenright reproduction systems in superorganisms.

Thelytokous Parthenogenesis by egg-laying workers in the Black Ant, *Ochetellus glaber*. (Hymenoptera: Formicidae)

壹、前言

光滑管琉璃蟻(*Ochetellus glaber*)，分佈於台灣、日本、夏威夷、中國、菲律賓及紐西蘭等地，為野外常見的蟻種。其工蟻體長約 2 毫米至 3 毫米 (Mayr. 1862)，鑑定時可藉由腰節的數量及觸角的節數做區分。此蟻種喜好居住於朽木以及鬆軟土質內(林威任等, 2010)，較大的聚落規模中的蟻群數量可以多至數十萬隻。而光滑管琉璃蟻是白蟻的天敵之一(Cornelius et al, 1996)，在野外常可看見光滑管琉璃蟻徘徊於白蟻聚落周圍等待覓食的機會。

孤雌生殖是一種卵不需經過授精便能發育成新個體的特殊生殖方式，部分昆蟲的孤雌生殖為偶發性發生，如家蛾等；另外如蜜蜂、竹節蟲等為經常性的發生。目前已知的膜翅目昆蟲中約有 1500 種有發現孤雌生殖的現象(Pearcy et al, 2006)，其中孤雌生殖又可分為孤雌產雌(thelytokous parthenogenesis) 以及孤雌產雄(arrhenotokous parthenogenesis)。

世界上僅有少數幾種螞蟻可以行孤雌產雌來繁衍後代，目前已知可行此種生殖策略的螞蟻有 11 種(Himler et al.2009; Rabeling et al, 2009)，再加上不久前確定的光滑管琉璃蟻(*Ochetellus glaber*) (林威任等, 2010) 目前共有 12 種。依據生殖策略的不同可將上述螞蟻細分為三類：Type A，蟻后僅會利用孤雌產雌生產處女蟻后(virgin queen)、工蟻(worker)，但工蟻不能行孤雌產雌，且巢中幾乎沒有雄蟻的存在，如 *Mycocepurus smithii*、*Cataglyphis livida*、節膜角瘤顎蟻(*Pyramica membranifera*)，而 *Monomorium triviale* 則疑似行此種生殖方式(Rabeling et al. 2009; Ito et al. 2010; Timmermans et al. 2009)；Type B，工蟻能以孤雌產雌生產工蟻，且有機會產出處女蟻后，蟻后亦能產雄蟻、以孤雌產雌產工蟻，目前畢氏粗角蟻

(*Cerapachys biroi*)、*Messor capitatus*、堅硬雙針蟻(*Pristomyrmex punctatus*) 及 *Platythyrea punctata* 皆為此種生殖方式(Itow et al. 1984; Tsuji et al. 1995; Heinze et al. 1995; Grasso et al. 2000)；Type C，蟻后能產雄蟻、可有性生殖產下工蟻以及能孤雌產雌產下處女蟻后，而工蟻可孤雌產雌產出處女蟻后，如 *Cataglyphis cursor*、*Wasmannia auropunctata*、愛默網蟻(*Vollenhovia emeryi*) (Pearcy et al. 2004; Fournier et al. 2005; Kobayashi et al. 2008)。

前人的研究顯示，光滑管琉璃蟻的工蟻可以在未經交配下出現產卵行為(林穀政等, 2008)，而產下的卵能夠正常地羽化為成蟲，並非滋養卵，更進一步地確認缺后的聚落將由工蟻代替蟻后行產卵之職，而此現象於光滑管琉璃蟻中屬於相當普遍、非偶發的情形(林威任等, 2010)。但前人的研究並未提及缺后聚落的形成是否屬於常態現象，亦未探討缺后聚落的出現是蟻后死亡而導致缺后，或是蟻巢原本就不存在蟻后而單靠工蟻的孤雌產雌繁衍，故本研究將進一步研究這個現象。在可行孤雌生殖的螞蟻中，*Cataglyphis cursor* 工蟻的體型大小確實影響孤雌產雌行為(Clémencet et al. 2007)，而光滑管琉璃蟻巢中專職產卵的工蟻(egg-laying worker)，亦可粗略用體型大小來區別(林威任等, 2010)，但如此簡略的區分並無法判別體型較大的螞蟻與真正產卵工蟻的差別，為避免影響實驗進行以及方便判別產卵工蟻，故本研究將進一步利用解剖以及分析表面碳氫化合物與內部腺體的組成成分來界定產卵工蟻。

貳、研究目的

本研究目的為深入探討光滑管琉璃蟻孤雌產雌的行為，並從不同面向比較以孤雌產雌方式繁衍之產卵工蟻，與採取有性生殖的蟻后，兩者間的差異與優劣；此外，我們針對前人研究未詳細提及的孤雌產雌聚落之運作型態，進一步設計實驗加以驗證。此研究欲探討之問題如下：

一、光滑管琉璃蟻行孤雌產雌聚落之比例

二、比較光滑管琉璃蟻有后聚落與孤雌產雌聚落的差異

(一) 蟻后與產卵工蟻的產卵速率

(二) 蟻后與產卵工蟻聚集費洛蒙(aggregating pheromone)的強度

(三) 蟻后子代(offspring)與產卵工蟻子代的成長週期

(四) 蟻后子代與產卵工蟻子代的成蟲體型

三、比較光滑管琉璃蟻蟻后、產卵工蟻與工蟻三者間的差異

(一) 生理構造

(二) 表面碳氫化合物組成成分

(三) 內部腺體組成成分

四、光滑管琉璃蟻孤雌產雌聚落運作型態

(一) 一般工蟻與新生工蟻轉變成產卵工蟻之機制

(二) 產卵工蟻與工蟻在巢中的分工比例

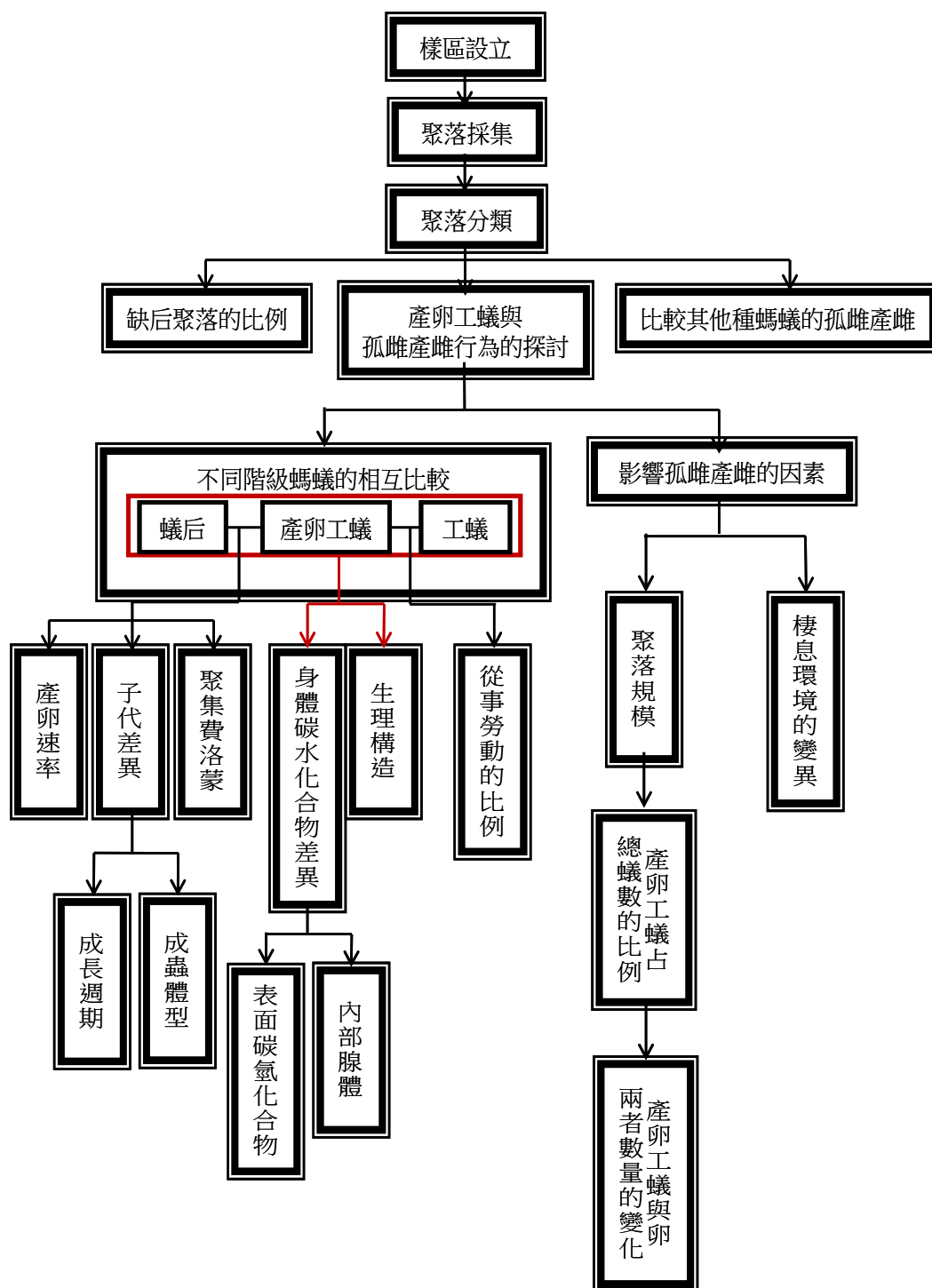
(三) 工蟻與聚落總卵數的比例

(四) 聚落規模與產卵速率的關係

(五) 棲息環境變異與產卵速率的關係

五、比較光滑管琉璃蟻與不同蟻種其孤雌產雌方式的異同

參、研究材料與方法



圖一、實驗流程圖

一、光滑管琉璃蟻基礎生物學之探討

(一) 樣區(sample area)設立：

將採集光滑管琉璃蟻聚落的地點分為四個樣區，分別為雜木林地、頂福地區、新林步道、山林區，以便日後記錄與統計。



圖二、採集光滑管琉璃蟻(*O. glaber*)聚落的四個樣區。(A、山林區；B、雜木林地；C、新林步道；D、頂福)

(二) 聚落(colony)的採集：

光滑管琉璃蟻喜好棲息於朽木之中，因此採集時，須將對象所居住の木段整段取回後，於實驗室中先以二氧化碳迷昏，再以工具破壞木頭，而後將其移至飼養用的容器。

(三) 飼養方式：

於飼養螞蟻時，我們主要以維持原棲息環境為前提，保留採集回來的蟻巢碎片，將其飼養於大塑膠盆裡。為了利於實驗的觀察，每個塑膠盒都被放置了數根試管，使螞蟻能居住於其中；若因進行實驗，需特別記錄少數或是單一螞蟻之行為時，則將對象取出，另外飼養於其他試管內，並放入底部鋪有石膏的塑膠盒中，以建立新的生活區域。

(四) 聚落的分類：

研究中為了探討不同聚落的情況，且讓實驗的記錄更為方便，我們根據聚落的不同，將其按照下列性質做不同的分類：

1. 聚落的規模大小：

根據巢中光滑管琉璃蟻數量的不同，將聚落作三個階層的分類。此分類是依據採集記錄中所統計的各個蟻巢總蟻數之平均範圍做為區分。

(1) 大聚落：一千五百隻以上。

(2) 中聚落：五百隻到一千五百隻。

(3) 小聚落：五百隻以下。

2. 蟻后與產卵工蟻：

根據巢中是否有蟻后或產卵工蟻來做分類。有蟻后的聚落可分為單后與多后，無蟻后的聚落即為有產卵工蟻的聚落。

二、光滑管琉璃蟻行孤雌產雌聚落之比例

由於缺后的光滑管琉璃蟻聚落，其繁衍方式皆以產卵工蟻的孤雌產雌為主，因此在統計時便可直接將其區分為缺后以及有蟻后的兩種聚落。

計算所有採集記錄中缺后聚落所佔的比例，進行分析，再依據 (一)樣區、
(二)規模 的不同分別統計出結果。

三、比較有后聚落與孤雌產雌聚落的差異

(一) 蟻后與產卵工蟻的產卵速率

爲了探討產卵工蟻與蟻后在生殖上的差異，我們藉由觀察其產卵的速率，比較兩者的生殖策略的不同，以及該生殖方式對於聚落擴張的影響。按照下列步驟進行計算產卵速率的實驗：

1. 將一有蟻后的光滑管琉璃蟻蟻巢，取出半數工蟻另行飼養成另一個聚落，直到出現產卵工蟻。
2. 取蟻后與產卵工蟻各一隻，以及原本聚落中的一般工蟻各六十隻，分別置入新的試管中飼養。
3. 每天記錄試管中卵數量的變化，並且比較兩者的差異。

(二) 蟻后與產卵工蟻聚集費洛蒙(aggregating pheromone) 的強度

在正常情況下，蟻后会以聚集費洛蒙吸引工蟻前來照顧，產卵工蟻亦有此種行為產生。我們藉由計算蟻后以及產卵工蟻其周圍一般工蟻的數量，間接探討兩者聚集費洛蒙強度的差異。計算的動作和計算蟻后與產卵工蟻產卵速率的實驗並行，間隔為一天。

(三) 蟻后子代(offspring) 與產卵工蟻子代的成長週期

接續產卵速率的實驗，我們進一步的比較產卵工蟻所產下的子代與蟻后子代於成長週期的差異。比較的項目如下：

1. 卵孵化的天數

分別將產卵工蟻與蟻后置入相同飼養環境，待產下卵之後記錄卵的發育情形並計算卵變成幼蟲的天數。

2. 幼蟲期天數

延續上一個實驗，待幼蟲出現之後開始記錄幼蟲的發育情形，並計算幼蟲變成裸蛹的天數。

3. 蛹期的天數

延續上一個實驗，待蛹出現之後開始記錄裸蛹的發育情形，並計算裸蛹轉變為成蟲的天數。

(四) 蟻后子代(offspring) 與產卵工蟻子代的成蟲體型

待光滑管琉璃蟻蟻后子代與產卵工蟻子代發育為成蟲後，將成蟲置於精準度為 0.02 英吋的游標尺上，並以放大鏡觀察，計算其體長，比較兩者間是否有顯著差異。

四、比較光滑管琉璃蟻蟻后、產卵工蟻與工蟻三者間的差異

(一) 生理構造

1. 測量蟻后、工蟻與產卵工蟻體型大小

分別取出光滑管琉璃蟻聚落中的蟻后、產卵工蟻與一般工蟻，置於顯微鏡底下精準度為 0.02 英吋的游標尺上，以放大鏡觀察，計算其體長並比較兩者間的差異。



圖三、於游標尺上測量光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 工蟻的體長。

2.解剖蟻后、工蟻與產卵工蟻

依照下列步驟自行製作解剖針：

(1) 取出零號蟲針以及竹筷各一。

(2) 以美工刀於竹筷由上正中往下縱切 3cm 深，將蟲針沒入約五分之三。

(3) 以橡皮筋纏緊切口處。

(4) 重複上述步驟，製做 4 枝解剖針。(圖四) 解剖針製



圖四、自製解剖針。

作完成後，將蟻后、工蟻與產卵工蟻取出後以二氧化碳迷昏，再置於解剖顯微鏡下，依照下列驟進行解剖與記錄：

(1) 兩解剖針交錯，將對象從腰部截斷。

(2) 將腹部的尾端對準自己，且腹面朝下，再以右針輕按腹部以固定，隨後以左針壓住腹部最末節。

(3) 將右針自腹部中央的腹間膜刺入，掀開上部外皮。

(4) 將右針刺於某一處固定腹部，並以左針將最末節拖離。



圖五、於解剖顯微鏡下解剖光滑管琉璃蟻(*O. glaber*)。

(5) 視情況清除其餘外皮，最後拍攝照片。

(二) 表面碳氫化合物與內部腺體的組成成分

1. 製備表面碳氫化合物檢液

採用溶劑萃取法 (Solvent Extraction)。首先於同一光滑管琉璃蟻聚落中挑出 20 隻工蟻與 20 隻產卵工蟻，置於冷凍庫約 90 秒後取出，再將其分別裝入 12ml 標本瓶，並注入 n-hexane 300 μ l 浸泡 180 秒以粹取表面碳氫化合物。

2. 製備內部腺體成分檢液

亦採用溶劑萃取法 (Solvent Extraction)。於同一光滑管琉璃蟻巢中挑出 20 隻工蟻與 20 隻產卵工蟻，置於冷凍庫約 90 秒後取出，再將其分別裝入 12ml 標本瓶，並注入 n-hexane 300 μ l 浸泡約 18 小時以萃出內部腺體成分。

3. 清洗自動注射器

以電腦設定 GC/MS 的自動注射器，使其汲取 10 μ l 的甲醇清洗極性物質，注射至廢液瓶後再汲取 10 μ l 的 n-hexane 清洗非極性物質。重複以上步驟三次。

4. 分析檢液

採用氣相層析法(Gas Chromatography)。將待測檢液用 pipement 抽出 200 μ l 放入 2ml 的瓶子後 (圖六)，放置於 GC/MS 的 vial 孔盤上，將其注入氣象層析儀(Varian CP 3800)，設定注射溫度為 250 $^{\circ}$ C。接著通過烘箱之火焰離子偵測器(FID)，載流氣體為 He，流速為 1ml/s。GC 烘箱起始溫度設定為 80 $^{\circ}$ C，維持三分鐘後，以 10 $^{\circ}$ C/min 的速度上升至 150 $^{\circ}$ C 再維持三分鐘，接著以 5 $^{\circ}$ C/min 的速度上升至 285 $^{\circ}$ C，升溫總時間共花 50 分鐘。之後進入質譜儀(Varian Saturn 2200) (圖七)，經過分析後，將氣象層析的結果輸入資料系

統。

5. 分析結果

氣象層析結果輸入資料系統後，將結果輸出成圖，比較工蟻與產卵工蟻的表面碳氫化合物以及內部腺體組成成分是否有所不同。



圖六、以 pipement 將待測檢液抽出。



圖七、氣象層析質譜儀。(A、氣象層析儀 Varian CP 3800，B、質譜儀 Varian Saturn 2200，C、vial

五、光滑管琉璃蟻孤雌產雌聚落運作型態

(一) 一般工蟻與新生工蟻轉變成產卵工蟻之機制

自缺后的光滑管琉璃蟻聚落中分別取出三十隻一般工蟻與顏色較淡的新生工蟻另行飼養，觀察並紀錄巢中何時開始有卵產生，並統計繪製成圖表。

(二) 產卵工蟻與工蟻在巢中的分工比例

在此實驗中，計算產卵工蟻在聚落中的隻數佔聚落總蟻數的比例，接著計算工蟻與產卵工蟻在巢中進行以下行為的比例：1.照育子代、2.於巢外活動、3.巡邏警戒。最後統計成表格。

(三) 工蟻與聚落總卵數的比例

為了探討光滑管琉璃蟻聚落規模與總卵數的關係，探討每隻工蟻所能負擔的卵數，此實驗將各個聚落的總卵數除以工蟻總數，並將結果繪製成圖表。

(四) 聚落規模與產卵速率的關係

將飼養中的蟻巢分為大聚落、中聚落、小聚落，統計各窩每天卵總數的變化，共 25 天，並將其繪製成圖表。

(五) 棲息環境變異與產卵速率的關係

飼養數窩規模大小相等的光滑管琉璃蟻缺后聚落，將其區分成實驗組與對照組。每日於餵食前驚擾實驗組的聚落，使蟻巢處於不穩定的狀態，而對照組則否，並記錄兩者聚落中總卵數變化的趨勢。

六、比較光滑管琉璃蟻與不同蟻種間孤雌產雌的異同

觀察光滑管琉璃蟻繁衍的方式，並查詢文獻，與其它採取孤雌產雌繁衍的蟻種之生殖策略作比較，繪製出樹狀圖，並將各蟻種按照亞科的不同

做分類，隨後統計成圖表。

七、統計方法

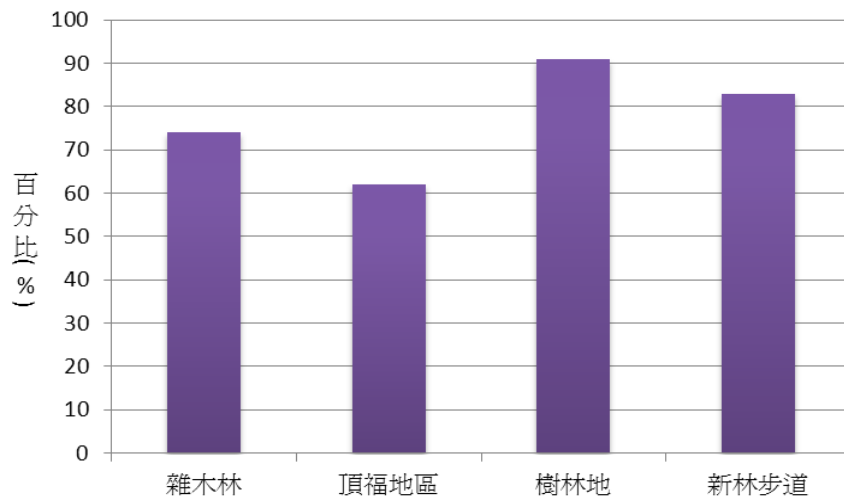
本研究利用Microsoft office Excel 2003、2010軟體，以T-Test函數進行統計分析，比較蟻后與工蟻的聚集費洛蒙、產卵速率、子代發育速率是否有顯著差異。

肆、研究結果

一、光滑管琉璃蟻行孤雌產雌聚落之比例

(一) 不同樣區的比例

我們在設立的四個樣區中共採集了 83 窩光滑管琉璃蟻，雜木林 24 窩、頂福地區 20 窩、樹林地 20 窩、新林步道 19 窩。其中四個樣區行孤雌產雌聚落的比例皆超過 60%(圖八)，相較於有蟻后的聚落皆佔有較高的比例。

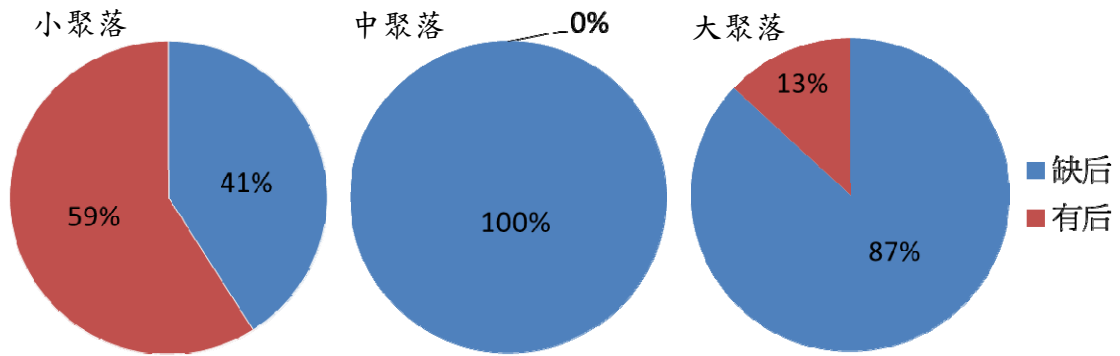


圖八、在採集紀錄中，各樣區裡的光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 缺后聚落所占的比例。(樣本數：雜木林 24 窩、頂福地區 20 窩、樹林地 20 窩、新林步道 19 窩)

(二) 不同聚落規模的比例

依據不同的聚落規模作分類，統計其缺后聚落的比例。結果顯示小聚落的有后聚落佔超過 50%以外，中聚落及大聚落的缺后比例都

超過 80%，顯著大於有后聚落比例($P < 0.01$) (圖九)。

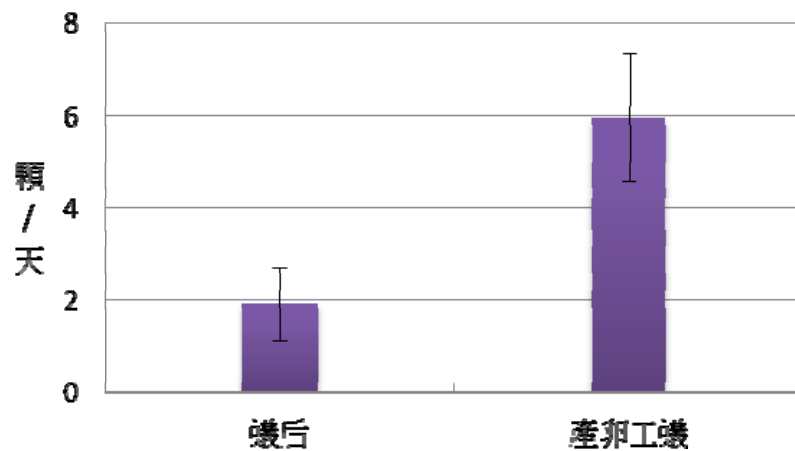


圖九、採集記錄中，不同規模的光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 聚落缺后的比例。

二、比較光滑管琉璃蟻有后聚落與孤雌產雌聚落的差異

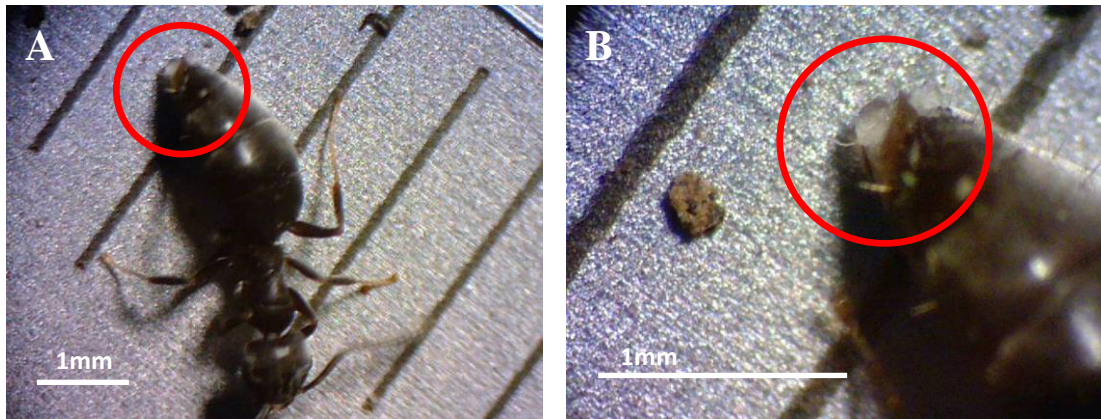
(一) 蟻后與產卵工蟻的產卵速率

蟻后平均每天所產下的卵數量明顯小於產卵工蟻平均每天所產下的卵數量 ($P < 0.01$)，後者的產卵速率約為前者的 3 倍 (圖十)。
蟻后與產卵工蟻皆測 11 天取平均值。



圖十、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 蟻后與產卵工蟻的平均產卵速度。(n=11; t-test, $p < 0.01$)

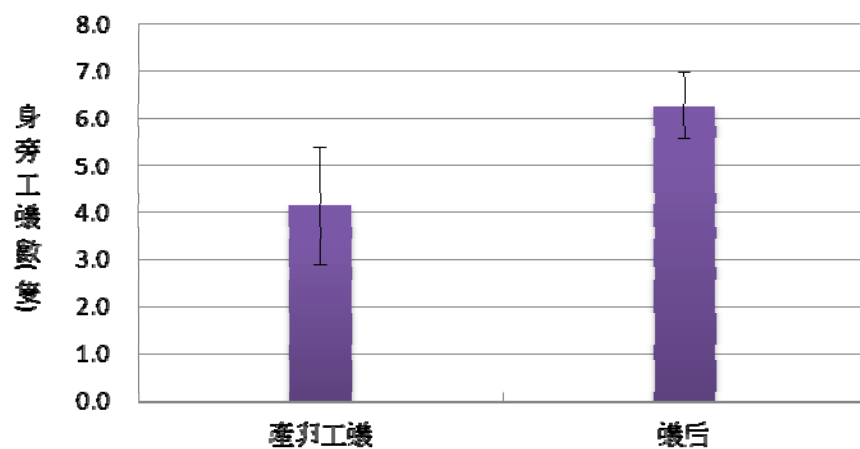
當產卵工蟻要開始產卵時，尾部會微微上揚，且靜止不動一段時間。接著劇烈的擺動腳，排出約二分之一的卵後繼續保持不動。最後會再劇烈的擺動，將整個卵產出。(圖十一)



圖十一、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 產卵工蟻產卵瞬間。

(二) 蟻后與產卵工蟻聚集費洛蒙(aggregating pheromone) 的強度

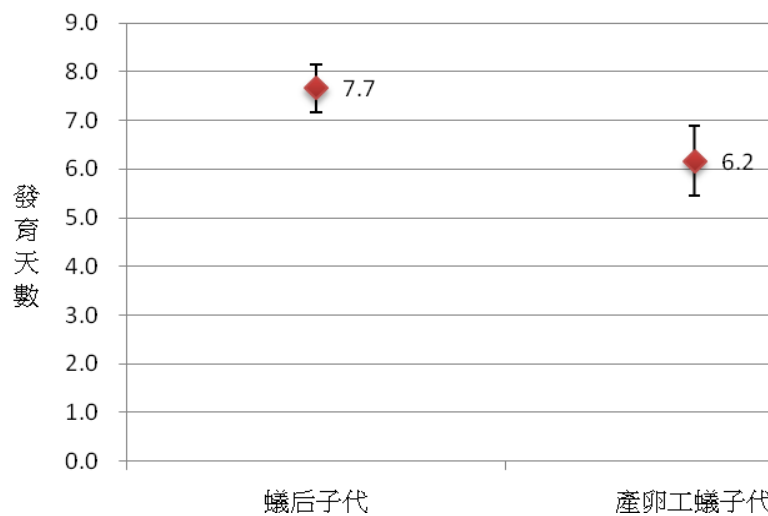
圍繞在產卵工蟻身旁的工蟻數量顯著大於圍繞在蟻后身旁的工蟻數量 ($P < 0.01$)，後者的數量約為前者的 1.5 倍(圖十二)。蟻后與產卵工蟻皆測七次取平均值。



圖十二、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 有后與缺后聚落中，照顧蟻后與產卵工蟻的工蟻數量比較。(n=7; t-test,

(三) 蟻后子代(offspring) 與產卵工蟻子代的成長週期

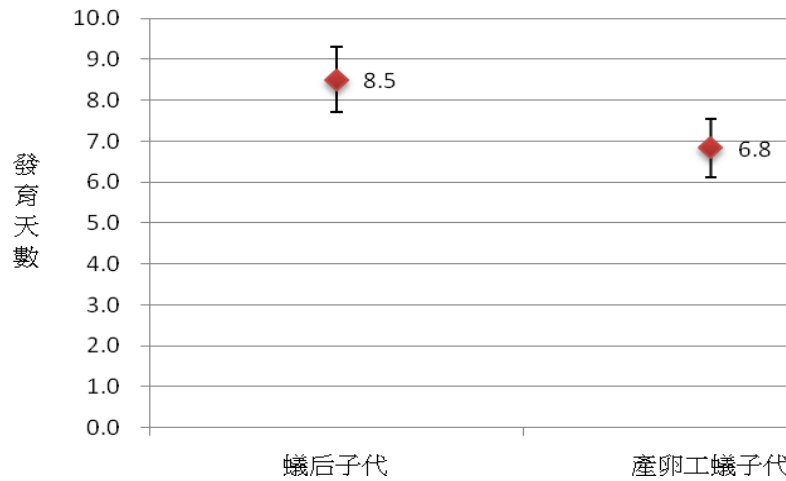
蟻后子代由卵發育至成蟲所需的總天數高於產卵工蟻子代所需的天數 5 天以上，且蟻后子代的卵期、幼蟲期、蛹期的發育天數皆高於產卵工蟻子代各階段的發育天數(圖十三到圖十五)。蟻后子代與產卵工蟻子代皆測八窩取平均值



圖十三、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 蟻后與產卵工蟻子代由卵發育成幼蟲所需的天數。(n= 8; t-test, $p<0.01$)

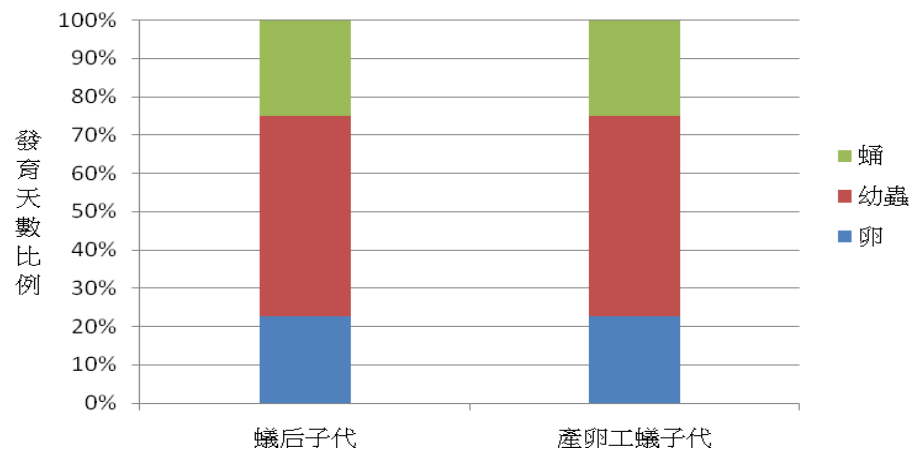


圖十四、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 蟻后與產卵工蟻子代由幼蟲發育成裸蛹所需的天數。(n= 8; t-test, $p<0.01$)



圖十五、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 蟻后與產卵工蟻子代由裸蛹蛻變成成蟲所需的天數。(n= 8; t-test, $p<0.01$)

其中蟻后子代於三個階段的發育天數佔卵發育至成蟲的總天數比例，與產卵工蟻子代於各階段的發育天數佔總天數的比例相比，無顯著差異(圖十六)。



圖十六、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 蟻后與產卵工蟻子代於卵期、幼蟲期、蛹期的發育天數佔總發育天數的比例。(n= 8; t-test, $p<0.01$)



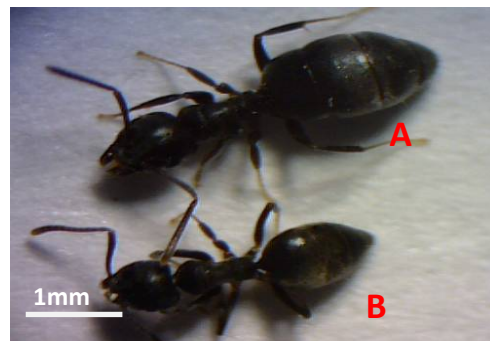
圖十七、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 的發育過程。
(A、卵；B、幼蟲；C、蛹；D、成蟲)

三、比較光滑管琉璃蟻蟻后、產卵工蟻與工蟻三者間的差異

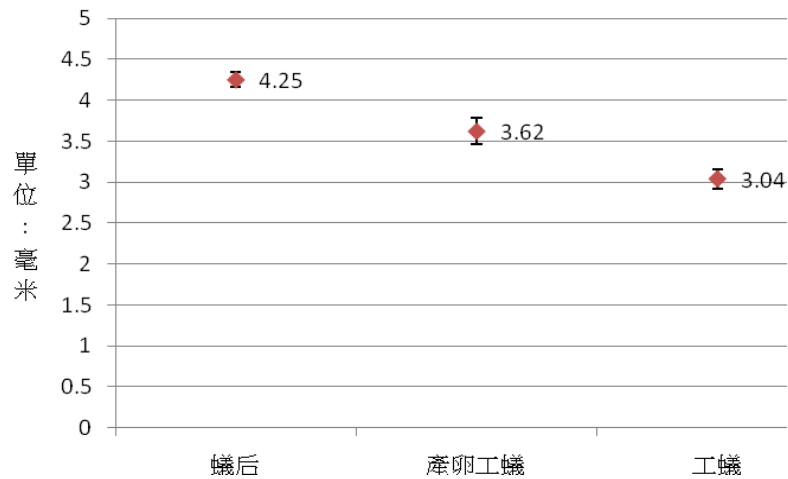
(一) 生理構造

1. 測量蟻后、工蟻與產卵工蟻體型大小

蟻后平均體長為 4.25 釐米，產卵工蟻平均體長為 3.62 釐米，
一般工蟻平均體長為
3.04 釐米，三者體長兩
兩比較皆有顯著差異。
($P < 0.01$) (圖十九) 蟻
后胸部較另兩者大，而
蟻后與產卵工蟻的腹
部皆較一般工蟻大。



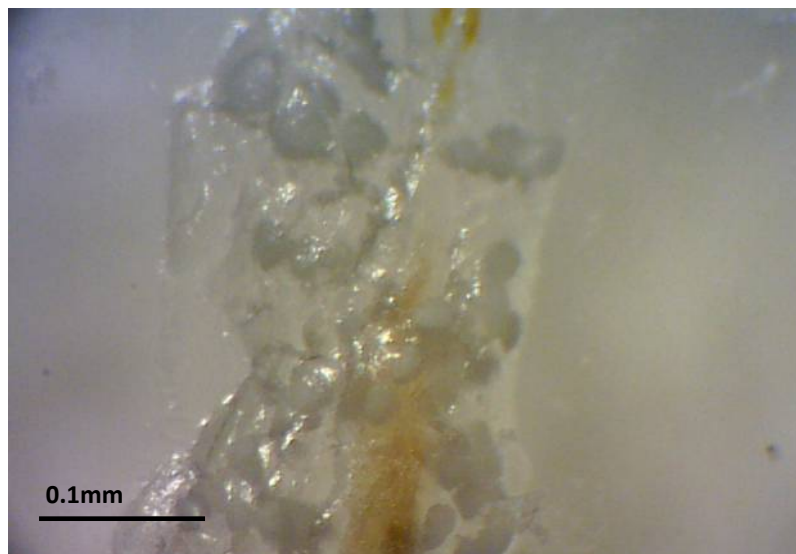
圖十八、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 的
產卵工蟻與一般工蟻的體型比較圖。
(A、產卵工蟻；B、一般工蟻)



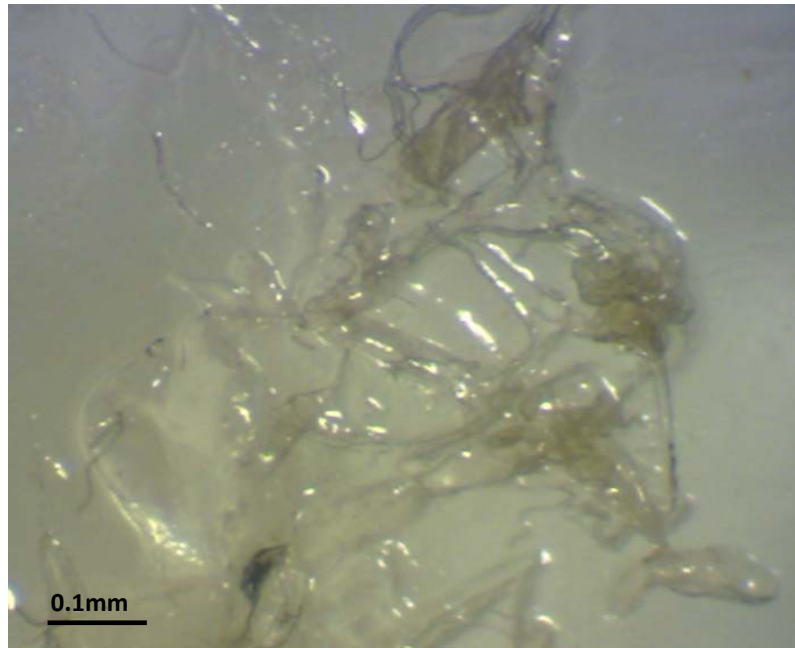
圖十九、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 的蟻后、產卵工蟻與一般工蟻的體型比較。(n= 25; t-test, $p < 0.01$)

2. 解剖工蟻與產卵工蟻

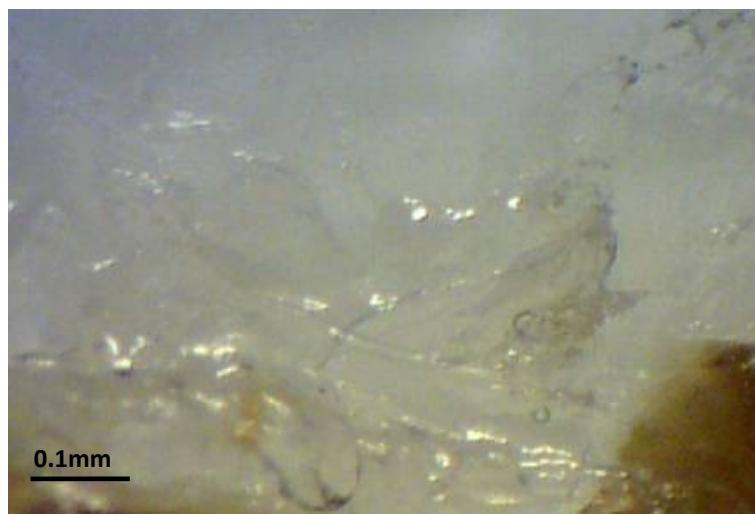
剖開腹部後拖出微卵管，可明顯看出有產卵行為蟻巢中的產卵工蟻有大量的卵分布於微卵管內(圖二十)，產卵行為停止的蟻巢中，產卵工蟻的微卵管內亦有少數卵，但不產出(圖二十一)。而一般工蟻的微卵管中則無發現任何卵(圖二十二)。



圖二十、顯微鏡下解剖光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 有產卵行為之聚落中的產卵工蟻腹部，所見的微卵管與卵。



圖二十一、顯微鏡下解剖光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 產卵行為停止之聚落中的產卵工蟻腹部，所見的微卵管與卵。

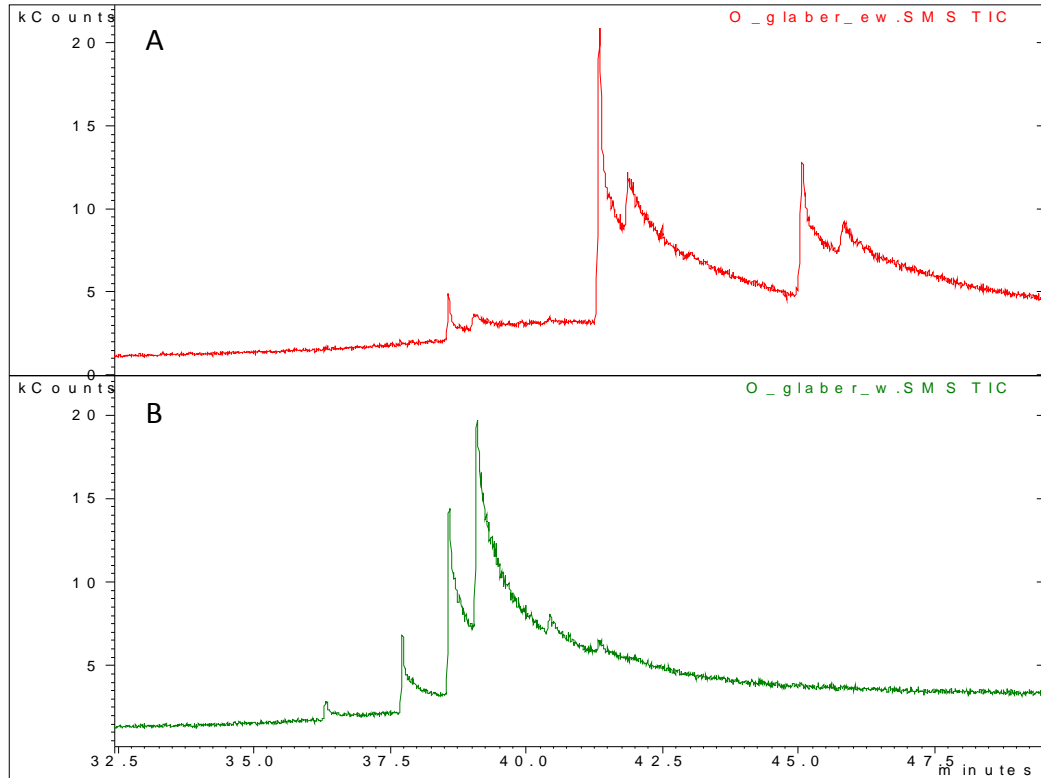


圖二十二、顯微鏡下解剖光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 一般工蟻腹部所見的微卵管。

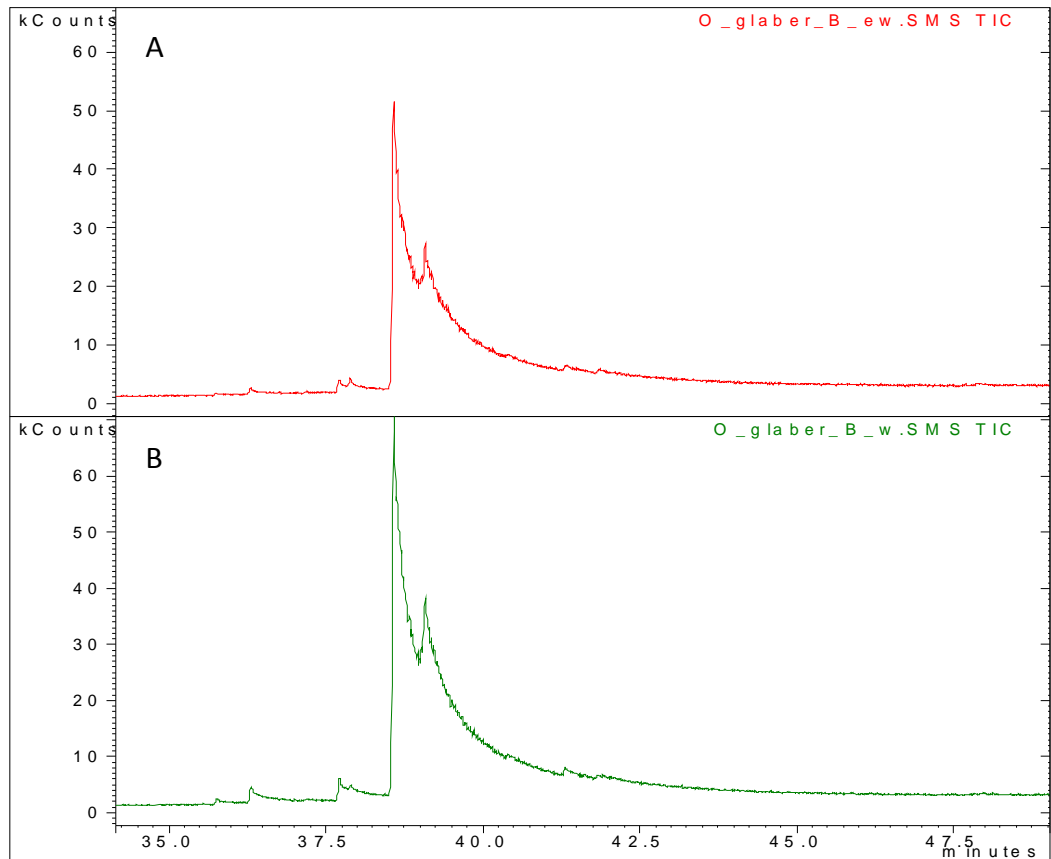
(二) 表面碳氫化合物組成

卵數仍持續增加的蟻巢中，產卵工蟻與一般工蟻的表面碳氫化合物

經過質譜儀層析後，顯示出產卵工蟻有明顯多出一般工蟻所沒有的物質（圖二十三）。產卵行為停止的蟻巢中，產卵工蟻與一般工蟻表面碳氫化合物則無明顯差異（圖二十四）。



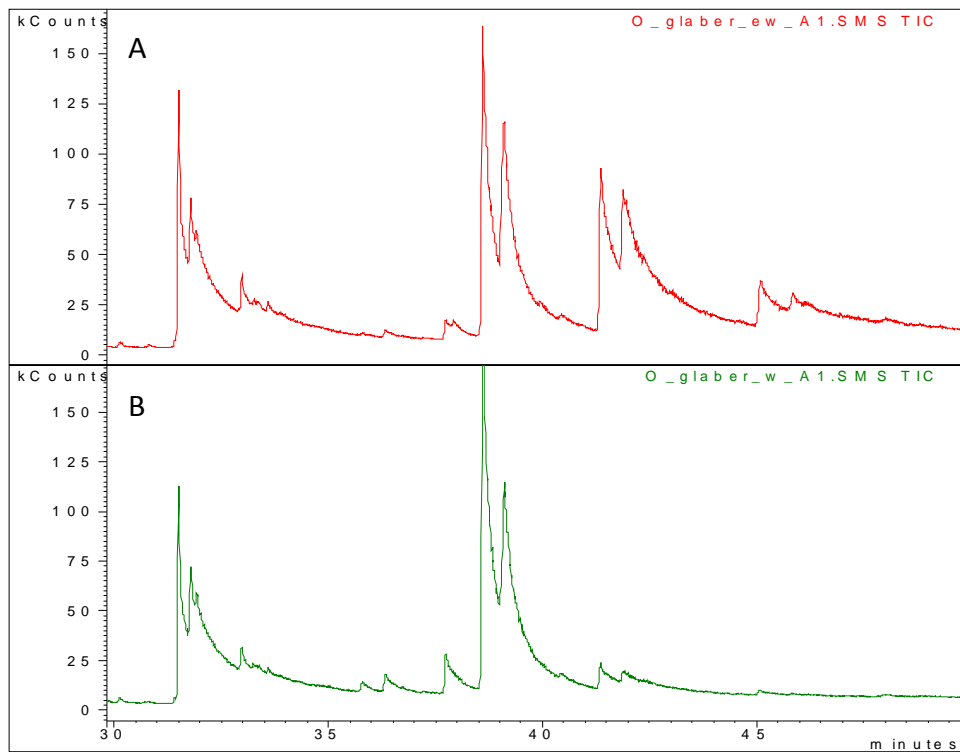
圖二十三、質譜儀分析產卵行為正常的光滑管琉璃蟻聚落中(*O.glaber*)，產卵工蟻與一般工蟻其表面碳氫化合物組成。(A、產卵工蟻；B，一般工蟻) 此圖取 32.5-50min 的部分。



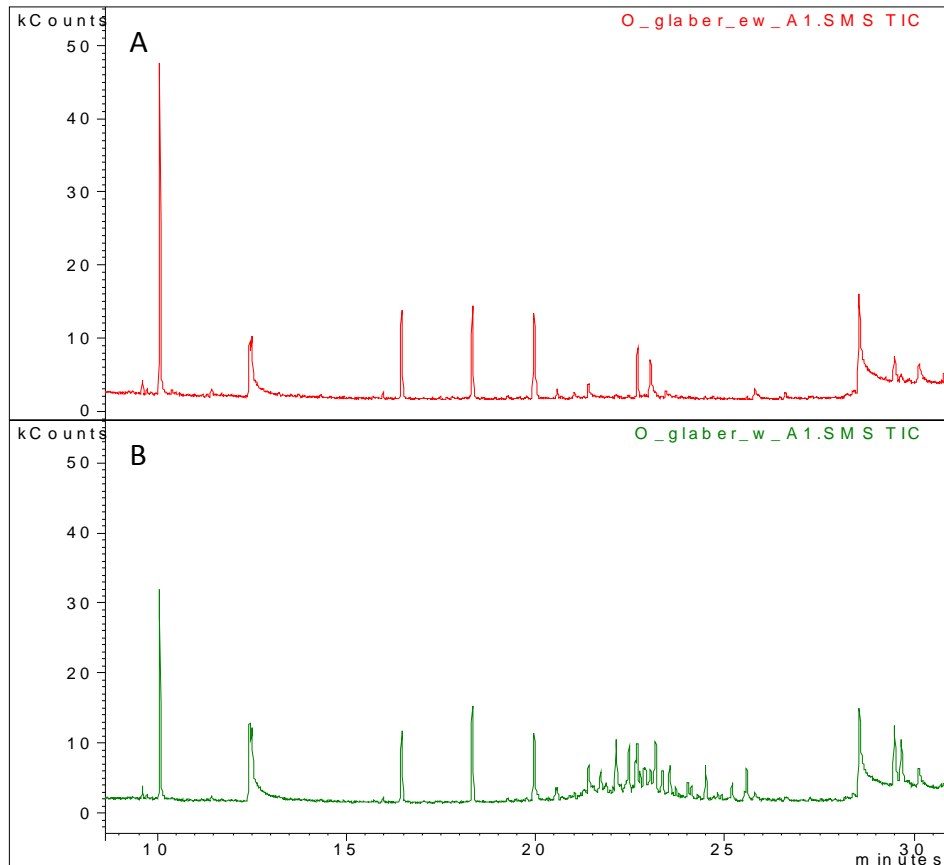
圖二十四、質譜儀分析休眠的光滑管琉璃蟻(*O.glaber*) 聚落中，產卵工蟻與一般工蟻其表面碳氫化合物組成。(A、產卵工蟻；B、一般工蟻) 此圖取 35-50min 的部分。

(三) 分析內部腺體組成成分

卵數量仍持續增加的蟻巢中，產卵工蟻與一般工蟻的內部腺體經過質譜儀層析後，可發現到產卵工蟻的內部腺體含有一般工蟻所沒有的物質(圖二十五)。而在休眠的聚落中，產卵工蟻與一般工蟻內部腺體組成成分亦有同樣差別，但較為不明顯(圖二十六)。此外，工蟻的內部腺體組成成分亦有產卵工蟻沒有的物質(圖二十七)



圖二十五、質譜儀分析產卵行為正常的光滑管琉璃蟻(*O.glaber*) 聚落中，產卵工蟻與一般工蟻其內部腺體的組成成分。(A、產卵工蟻；B、一般工蟻) 此圖取 30-50min 的部分。

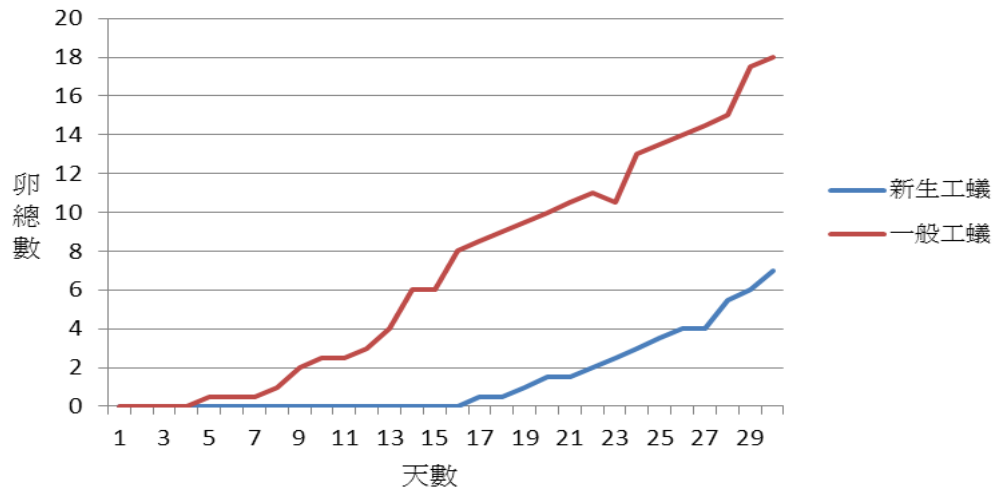


圖二十七、質譜儀分析產卵行為正常的光滑管琉璃蟻(*O.glaber*)聚落中，產卵工蟻與一般工蟻其內部腺體的組成成分。(A、產卵工蟻；B、一般工蟻) 此圖取 10-30min 的部分。

四、光滑管琉璃蟻孤雌產雌聚落運作型態

(一) 一般工蟻與新生工蟻轉變成產卵工蟻之機制

一般工蟻置入新環境後，第五天開始有產卵現象，且於實驗期間持續增加。新生工蟻則是於第十七天開始有產卵現象，卵總數亦持續增加(圖二十八)。



圖二十八、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 的一般工蟻與新生工蟻置入新環境後，卵總數隨時間變化的趨勢。

(二) 產卵工蟻與工蟻在巢中的分工比例

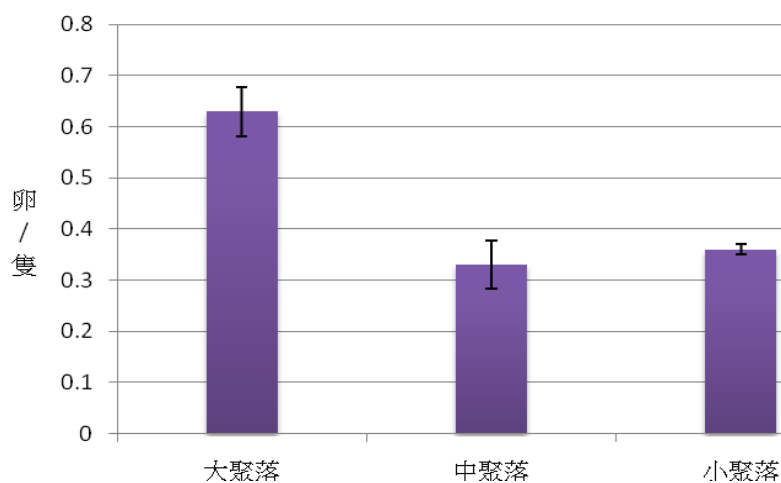
缺后聚落中平均有 89.0%是產卵工蟻，照育子代的工蟻中有 86.0%是產卵工蟻；在巢外活動的工蟻中有 87.0%是普通工蟻，負責警戒的工蟻中則有 85.0%是普通工蟻。(表一)

表一、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 產卵工蟻與普通工蟻在巢中的分工比例。(n=9; t-test, $p < 0.01$)

	產卵工蟻 (%)	普通工蟻 (%)
佔聚落總蟻數	89.0±5.0	11.0±5.0
照育子代	86.0±8.0	14.0±6.0
巢外活動	13.0±6.0	87.0±9.0
負責警戒	15.0±5.0	85.0±6.0

(三) 工蟻與聚落總卵數的比例

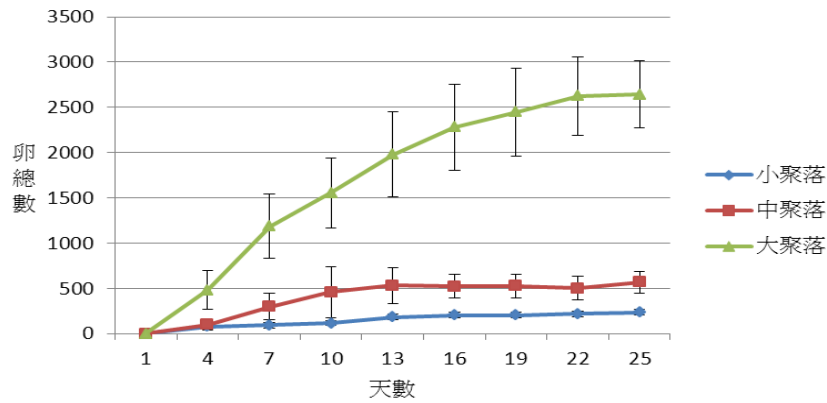
中聚落與小聚落的工蟻，平均每隻所能負擔的卵約為 0.36 顆以及 0.33 顆，並無明顯差異；而大聚落的工蟻所能負荷的卵的最大數為 0.63 顆，約為中小聚落的兩倍(圖二十九)。大聚落樣本數為四窩，中聚落為五窩，小聚落為四窩。



圖二十九、不同規模的光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 缺后聚落中，平均每隻工蟻所能負擔的卵的最大數量。(樣本數：大聚落 4 窩、中聚落 5 窩、小聚落 4 窩)

(四) 聚落規模與產卵速率的關係

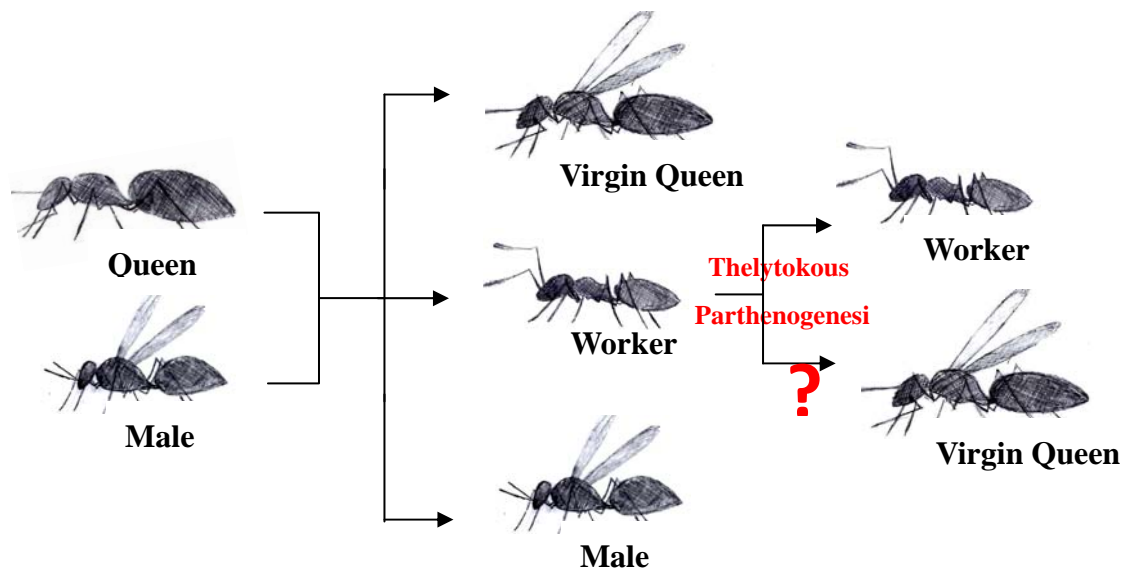
由結果可知，卵增加的速度與聚落規模大小呈現正相關。中聚落與小聚落到了第十天左右，蟻巢裡的卵總數便到達一極限值，卵總數呈平衡狀態，而大聚落卵總數一開始增加速度快，隨時間發展漸趨平緩(圖三十)。大聚落樣本數為四窩，中聚落為五窩，小聚落為四窩。



圖三十、不同規模之光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 缺后聚落的產卵總數的變化。(樣本數：大聚落 4 窩、中聚落 5 窩、小聚落 4 窩)

五、比較光滑管琉璃蟻與不同蟻種間孤雌產雌的異同

蟻后與雄蟻交配後，會將精子保留於儲精囊中，依照聚落的發展需要，進而產下工蟻、雄蟻或是處女蟻后。而在光滑管琉璃蟻的聚落中，當蟻后死亡後，便會出現產蟻工蟻來取代蟻后繼續蟻巢的繁衍，並領導整個蟻群。此時的產卵工蟻能以孤雌產雌的方式產出工蟻後代，但實驗中還未發現處女蟻后和雄蟻的後代，故目前推測缺后的光滑管琉璃蟻聚落屬於 Type B 的繁殖方式。(圖三十一)



圖三十一、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 之生殖策略示意圖。(Queen 為蟻后；Virgin Queen 為處女蟻后；Worker 代表工蟻；Male 代表雄蟻；Thelytokous Parthenogenesis 代表孤雌產雌；問號代表尚未確認。)

伍、討論

從以上的研究結果，可以看出產卵工蟻的孤雌產雌與蟻后的有性生殖在各個方面皆有所不同，且產卵工蟻與蟻后、工蟻的各項比較大多都有顯著差異。以下我們針對各部份的實驗結果在行為生態上所代表的意義加以討論。

一、根據統計結果發現，採行孤雌產雌的光滑管琉璃蟻聚落佔大多數。在我們設立的樣區中，採集到的缺后聚落的比例皆高於 60%，其中甚至有數個採集點的比例高達 90%，可推測孤雌產雌對於發展到一定程度的光滑管琉璃蟻聚落屬於常態。在相關文獻中發現，*Cataglyphis cursor* 蟻后的高死亡率，會迫使工蟻在蟻后死亡之後取代蟻后的職責來繁衍後代，且有 60% 的蟻巢是由工蟻生產的蟻后領導(Pearcy et al. 2006)。光滑管琉璃蟻亦有相似的情況，由此推測，光滑管琉璃蟻形成缺后聚落可能與蟻后容易死亡的因素有關，因而造成產卵工蟻取代蟻后進行產卵工作的現象。

二、蟻后與產卵工蟻在各方面皆有所差異。在身體結構上，蟻后的胸部明顯大於產卵工蟻以及其它工蟻，而蟻后與產卵工蟻的腹部皆明顯大於一般工蟻。

在探討聚集費洛蒙的實驗中，可以從結果發現蟻后的聚集費洛蒙明顯較產卵工蟻強，因此我們認為行孤雌產雌的缺后聚落，其產卵工蟻雖然能行產卵的功能，但在聚集費洛蒙強度上的劣勢有可能導致其對蟻巢的控制力不足，所以我們推測光滑管琉璃蟻行孤雌產雌的蟻巢中需要較多的產卵工蟻才能對蟻巢有足夠的控制力，而這也是在蟻巢中會觀察到較多產卵工蟻的原因。

另外在比較蟻后與產卵工蟻之產卵速率的實驗中，可以明顯發現產卵工蟻的產卵速率較蟻后的產卵速率快上許多，因此我們認為孤雌產雌相較

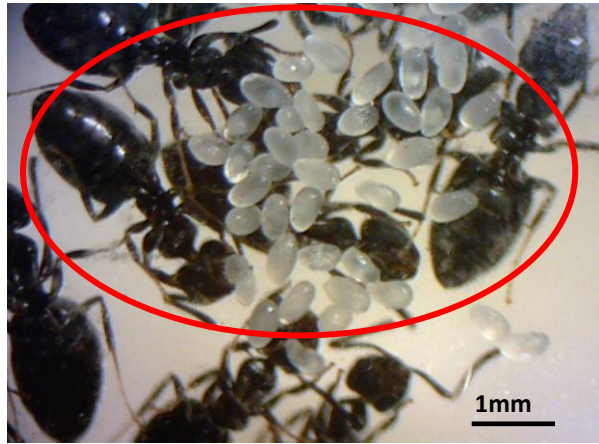
於蟻后的有性生殖，在產卵速率上有顯著的優勢，可以幫助孤雌產雌聚落快速的擴大蟻群規模，因而在自然環境中能成為較具優勢的族群。對於蟻后產卵速率較慢的原因，我們根據其生殖方式不同，推測行有性生殖的過程需耗費較多時間，相較之下，孤雌產雌的方式應較有性生殖簡單，所以能在較短的時間中產出較多的卵，快速擴張其規模。

在蟻后子代與產卵工蟻子代的比較中，可以觀察到蟻后的子代欲從卵發育至成蟲的時間較產卵工蟻的子代遲上五天，但卵期、幼蟲期、蛹期三個階段佔總發育天數的比例幾乎相同，可以看出即使兩者的子代成長所需天數不同，發育週期仍無明顯改變。目前我們尚無足夠的數據來推測造成這種結果的原因，僅能從此實驗中推得產卵工蟻的子代成長其較短，使孤雌產雌聚落有較快的成長速度，有利於其規模快速擴張。

三、在前人的研究中提到行孤雌產雌的聚落中，大多只有一隻產卵工蟻，且聚落中能發現兩種行為：工蟻向產卵工蟻臣服、產卵工蟻消滅工蟻的卵。如：

Platythyrea punctata 的蟻

巢中除了一隻主要的產卵工蟻外，若有工蟻開始有產卵的行為，就會被消滅 (Brunner et al. 2009)。但在我們採集的所有光滑管琉璃蟻聚落中，皆無觀察到這些行為，且可發現不止一隻的產卵工蟻，密集群聚在一起(圖三十二)。



圖三十二、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 產卵工蟻密集群聚。

探討巢中分工比例時，產卵工蟻佔孤雌產雌聚落的工蟻比例高達

89.0%，可推測在光滑管琉璃蟻缺后聚落中，產卵工蟻抑制產卵工蟻的現象極小，甚至無此現象。在分工中，可知產卵工蟻主要除了負責產卵以外，也大多負責照育子代的工作，而一般工蟻則通常在巢外活動、覓食，以及負責警戒。不過孤雌產雌聚落產卵工蟻的分工並沒有蟻后明確，例如我們也觀察到少數產卵工蟻會主動到巢外覓食的情況。

四、產卵工蟻與工蟻的比較，可以明顯看出產卵工蟻的體長大於工蟻，其中頭部和胸部並無明顯差別，但產卵工蟻的腹部較工蟻大上許多。有類似情況的文獻指出，*Cataglyphis cursor* 此種工蟻體型大小確實影響能否行孤雌產雌(Clémencet et al. 2007)，此外，亦有前人的研究發現蟻后死亡後，將會有一隻工蟻成為產卵工蟻負責產卵(Hölldobler et al. 1988)，由此推測工蟻變成產卵工蟻後，經過產卵的過程其腹部會有所差別，造成和工蟻體型大小的不同。

除了外觀上的差異，產卵工蟻與工蟻的生理結構亦有明顯不同。在解剖工蟻腹部時，可發現微卵管的構造，但內部明顯沒有任何卵，且微卵管有萎縮的情況；而解剖產卵工蟻腹部時，則可明顯看出產卵工蟻的微卵管內有卵，由此亦可證明產卵工蟻與工蟻與產卵行為上確實是有專職的，且由此推測一般工蟻有微卵管構造，也可能有產卵能力，只是尚未發生產卵行為而已。

五、分析表面碳氫化合物組成時，有產卵行為的蟻巢中可明顯看出產卵工蟻與一般工蟻的差異，但產卵行為停止的蟻巢中，產卵工蟻與一般工蟻的表面碳氫化合物卻幾乎相同。由此可知，表面碳氫化合物應會隨此光滑管琉璃蟻是否處於產卵時期而有所變化，因此可由分析表面碳氫化合物來推斷此產卵工蟻近期是否有產卵行為。

比較內部腺體組成成分時，無論是有產卵行為的蟻巢或是產卵行為停

止的蟻巢，產卵工蟻與工蟻皆有差異，由此可知若是工蟻開始產卵，轉變成產卵工蟻後，其內部腺體或是分泌的費洛蒙亦會有所改變，可由此來推斷此光滑管琉璃蟻是否已經變成產卵工蟻。其中，實驗分析時，發現產卵行為停止的產卵工蟻雖有和產卵中的產卵工蟻相近成分的內部腺體，但停止產卵的產卵工蟻波峰較不明顯，推測是因為此產卵工蟻已停止產卵所以內部腺體有逐漸減弱的現象。

內部腺體的組成成分中亦有發現工蟻多出某種產卵工蟻沒有的物質。前人的文獻曾發現過某些蜂后及 *Diacamma* 屬的蟻后，juvenile hormone 的分泌量皆較同巢的工蜂或工蟻低(Robinson et al. 1991; Sommer et al. 1993; Vargo 1992)，由此推測分析光滑管琉璃蟻的內部腺體組成成分時，工蟻較產卵工蟻多出的物質應是此種荷爾蒙，也可由此推測產卵工蟻的位階應較一般工蟻高，荷爾蒙分泌情況亦與蟻后相似。

產卵中蟻巢無論是表面碳氫化合物或是內部腺體組成成分，產卵工蟻皆比工蟻多出一種分子量相同的成分，此方法也可作為分辨產卵工蟻與工蟻的一大指標。但目前僅知產卵工蟻在產卵期的情況下，此成分濃度會較產卵行為停止的產卵工蟻高。因此，未來分析此種成分可做為我們進一步的研究目標。

六、不同規模的孤雌產雌聚落中，可以明顯觀察出產卵速率有所不同。其中越大的規模產卵速率越快，是由於巢內有較多的產卵工蟻可以行孤雌產雌，且有較多的工蟻可以幫忙巢中的事務。

其中值得注意的是，中聚落與小聚落在第十天時總卵數皆停止變化，產卵的速率會等於卵孵化的速率，由此推測十天這個界線可能是中聚落與小聚落行孤雌產雌聚落的一個平衡點。但大聚落的總卵數仍會持續增加。由此推測，產卵速率與聚落總蟻數有相當的關係，且若是聚落總蟻數到達

一定的數量後，蟻巢內有足夠的負擔力，產卵數即會突破平衡點不斷的上昇。此外總卵數的變化更與產卵工蟻的數量密切相關。

在此一實驗中，可發現中小聚落的標準差都較小，但大聚落卻有較大的標準差，造成此結果是因大聚落的分類標準將總蟻口超過一千五百隻皆歸類於大聚落，且大聚落的總卵數即使聚落規模相近，仍然可能有極大的差異。為什麼會造成同規模聚落總卵數如此的明顯差別，是可再深入探討的問題。

探討不同規模所負擔卵的最大量與總蟻口的比例時，發現大聚落與中、小聚落皆有顯著差異，而中聚落與小聚落則無顯著差異。大聚落的比例會特別突出，推斷是在自然環境中，總蟻口到達一定的數量後相較於中、小聚落會佔有各方面的優勢，如覓食、抵擋外敵等，且亦有較大的能力負擔風險，故能負擔的卵會明顯高於另外兩組。

七、在探討蟻后與產卵工蟻的生殖策略中，可以發現光滑管琉璃蟻有一定的生殖模式。前人研究將孤雌產雌分為三種形態，我們認為其中的 Type B：工蟻利用孤雌產雌生產工蟻，且有機會產出蟻后 (Pearcy et al. 2004)，與光滑管琉璃蟻缺后聚落的生殖策略極為相似，因此將光滑管琉璃蟻缺后聚落歸類在此類。

目前已確定光滑管琉璃蟻蟻后的生殖策略，除了產出未受精的卵發展成雄蟻，也可以授精的卵發展成工蟻與處女蟻后，但尚未發現蟻后行孤雌產雌的現象。而工蟻並無發現與雄蟻交配的現象，所以工蟻的生殖策略則皆為孤雌產雌，且我們認為工蟻除了能利用孤雌產雌生產工蟻以外，也應能用孤雌產雌生產處女蟻后。我們的實驗中並未觀察到工蟻生產處女蟻后的情形，推測是由於多項外在因素影響：如蟻后亦需於適當的季節與生存環境、以及聚落規模擴張到一定程度，才會生產處女蟻后；工蟻亦需於適

當的季節與特定的環境下，才能行孤雌產雌產處女蟻后。

至於處女蟻后是否會行孤雌產雌？若將處女蟻后與雄蟻隔開不讓其受精，若處女蟻后產下工蟻即可確定其為藉由孤雌產雌所生。但目前尚無法辨別已授精的蟻后所生的工蟻是否皆藉由有性生殖所產下，因此蟻后是否會行孤雌產雌的機制值得再做進一步研究。

八、一般工蟻與新生工蟻置入新環境中，經過一段時間皆會有卵產生，由此可證明兩者皆可轉變成產卵工蟻。但一般工蟻變成產卵工蟻的時間明顯較短，由此結果推測新生工蟻仍需一段適應期才有辦法開始產卵，但只要有產卵需求，仍可在一個月內轉變成產卵工蟻。亦有文獻指出其它蟻種的相似結果，研究指出 *Cerapachys biroi* 這種蟻種的年輕工蟻都有機會變成產卵工蟻(Tsuji et al. 1995)。

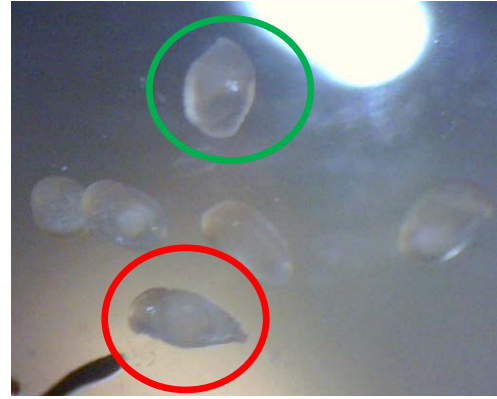
文獻中亦發現，將 *C.biroi* 這種可行孤雌產雌的蟻種聚落分散多處之後總卵數會增加(Tsuji et al. 1995)，而我們在飼養光滑管琉璃蟻時亦有發現與此現象類似的情形，因此推測，若將孤雌產雌聚落分散多處，會使巢中的光滑管琉璃蟻產卵速率增快，未來設計實驗時可加入此研究，探討分窩與產卵速率的關係。

九、早期有文獻發現 *Oecophylla longinoda* 的工蟻可以產下卵，此卵較蟻后的卵小，但最後仍發育成工蟻(Ledoux 1950)，但有後人再次研究卻發現此種現象，僅發現與蟻后分離的工蟻可以產下雄性個體而已(Way 1954; Crozier 1971)。然而，我們的產卵工蟻產下的卵大小幾乎都與蟻后產下的卵差不多，且皆確實能發育成產卵工蟻，可確定其生殖方式是孤雌產雌。

十、總合所有比較孤雌產雌優劣的實驗，可以得出孤雌產雌的優點有：產卵速度快、子代成長速度快，因此聚落規模的發展速度快，但其缺點除了子代的基因型並無法像蟻后行有性生殖多樣以外，也尚未發現產卵工蟻有孤雌

產雌生產處女蟻后、婚飛後再擴大族群的現象。產卵工蟻的聚集費洛蒙弱，使其對蟻巢僅有較低的控制程度，但反而會使整個蟻巢多出更多的產卵工蟻，增加幫助產卵的助力。

缺后而行孤雌產雌的蟻巢幾乎未觀察到生產處女蟻后的現象，但為何能在自然環境中佔有較多的聚落數？我們推測有下列幾個可能。首先，我們多次觀察到蟻后產卵時有可能會產出畸型卵，這些畸形卵在發育成成蟲前就會死亡(圖三十三)。



圖三十三、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 蟻后產下的正常卵與畸形卵。(綠圈內為正常卵、紅圈內為畸形卵)

其次，光滑管琉璃蟻的蟻后壽命較短，在繁衍過程中容易死亡，使得缺后聚落趨於常態，缺后的工蟻為了使聚落生存下去，勢必得開始負責行孤雌產雌產卵，而成為產卵工蟻，造成孤雌產雌聚落越來越多。另外，產卵工蟻的抑制費洛蒙並不強，所以同一個蟻巢中會有許多產卵工蟻，因此當規模擴大以致產卵工蟻無法控制整個蟻巢，就有可能導致新的產卵工蟻向外組成一個孤雌生殖聚落。最後，產卵工蟻應可藉孤雌產雌生產處女蟻后，但可能是由於飼養季節與飼養環境不符，導致其幾乎不產處女蟻後來擴大族群。綜合這幾點，可以推測孤雌產雌在自然環境中確實較蟻后的有性生殖更為優勢，在未來的演化方向，蟻后有可能會減少，而產卵工蟻領導的聚落會更加普遍。

十一、統整所有產卵工蟻與一般工蟻的比較，我們的研究發現了幾種方法。首先，從外觀上來看產卵工蟻體長顯著較工蟻長，腹部明顯較大。且餵食後

在顯微鏡下觀察產卵工蟻與工蟻，可透過腹間膜觀察到內部是否有卵，藉此辨別其為工蟻或產卵工蟻。(圖三十四、圖三十五)



圖三十四、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 普通工蟻腹間膜，其腹部內無卵。



圖三十五、光滑管琉璃蟻(*O. glaber*) 產卵工蟻腹間膜，紅圈內為卵。

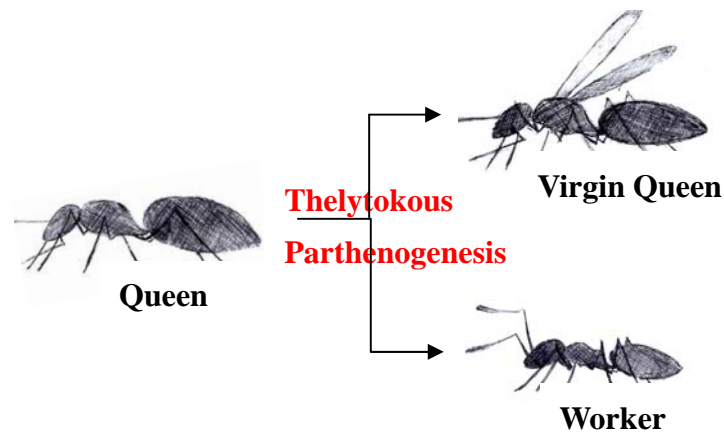
解剖腹部觀察微卵管是第二種方法，若其為產卵工蟻即可於腹部的微卵管發現卵，但若是產卵工蟻產卵不活躍仍然無法由此與工蟻做辨別。第三種方法即是分析其表面碳氫化合物，產卵工蟻明顯有工蟻沒有的物質，但若產卵工蟻已經停止產卵行為，此物質會非常不明顯。第四種方法即為檢測其內部腺體組成成分，無論近期是否有產卵行為，產卵工蟻與工蟻在內部腺體組成成份上都可看到明顯的差異。由以上方法即可辨別產卵工蟻與工蟻，也可了解牠們在蟻巢的定位上確實有不同的位階。

十二、目前在世界上，可行孤雌生殖策略的螞蟻共有 12 種(Rabeling et al, 2009 ;Himler et al.2009 ;林威任等. 2010) ，細分彼此間的生殖策略又可大致將其區分為三大類，分別為：

Type A，蟻后僅會利用孤雌產雌生產處女蟻后(virgin queen) 、工蟻

(worker) ，但工蟻不能行孤雌產雌，且巢中幾乎沒有雄蟻的存在，*Mycocepurus smithi*、*Cataglyphis livida* 與節膜角瘤顎蟻(*Pyramica membranifera*) 採行此繁殖策略，而 *Monomorium triviale* 亦疑似屬於行此種生殖方式(Rabeling et al. 2009; Ito et al. 2010; Timmermans et al. 2009) 。

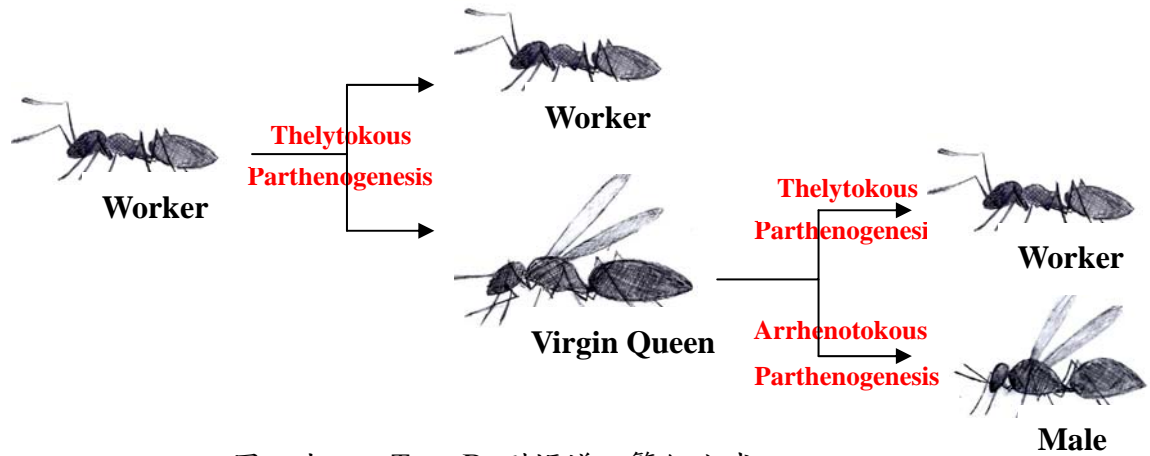
(圖三十六)



圖三十六、Type A 型螞蟻之繁衍方式。
(Queen 為蟻后；Virgin Queen 為處女蟻后；Worker 代表工蟻；
Thelytokous Parthenogenesis 代表孤雌產雌。)

Type B，工蟻能以孤雌產雌生產工蟻，且有機會產出處女蟻后，蟻后亦能產雄蟻、以孤雌產雌產工蟻。目前有四種螞蟻如畢氏粗角蟻(*Cerapachys biroi*)、*Messor capitatus*、堅硬雙針蟻(*Pristomyrmex punctatus*)及 *Platythyrea punctata* 行此繁殖策略(Itow et al. 1984; Tsuji et al. 1995; Heinze et al. 1995; Grasso et al. 2000) 。

(圖三十七)



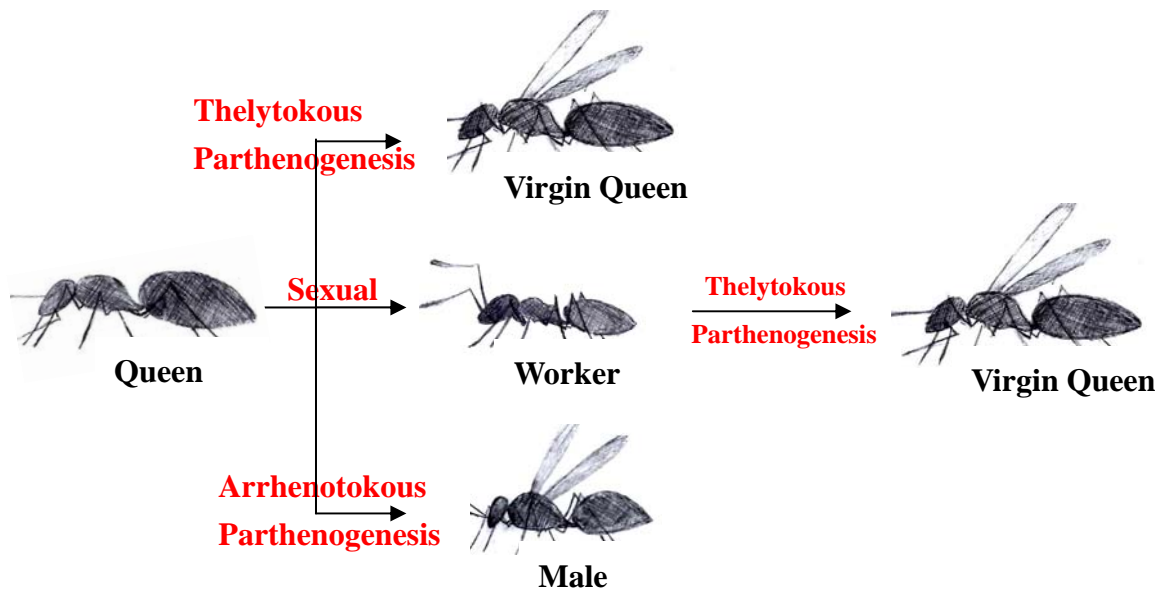
圖三十七、Type B 型螞蟻之繁衍方式。

(Virgin Queen 為處女蟻后；Worker 代表工蟻。

Thelytokous Parthenogenesis 代表孤雌產雌；

Arrhenotokous Parthenogenesis 代表孤雌產雄。)

Type C，蟻后能產雄蟻、可有性生殖產下工蟻以及能孤雌產雌產下處女蟻后，而工蟻可孤雌產雌產出處女蟻后，目前 *Cataglyphis cursor*、*Wasmannia auropunctata*、愛默網蟻(*Vollenhovia emeryi*) 三種蟻種皆行此種繁殖策略(Pearcy et al. 2004; Fournier et al.2005; Kobayashi et al.2008)。(圖三十八)



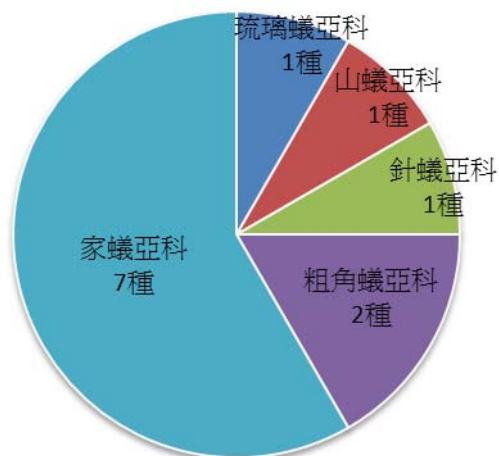
圖三十八、Type C 型螞蟻之繁衍方式。

(Queen 為蟻后；Virgin Queen 為處女蟻后；Worker 代表工蟻。

Thelytokous Parthenogenesis 代表孤雌產雌；Sexual 代表有性生殖；

Arrhenotokous Parthenogenesis 代表孤雌產雄。)

其中，我們將各種亞科統計成圖表(圖三十九)，可以發現目前已發表可行孤雌產雌的十二種蟻種中，家蟻亞科佔有大部分，粗角蟻亞科佔有兩種，其他三個亞科皆僅發現一種可行孤雌產雌的蟻種。光滑管琉璃蟻即是最新發現的琉璃蟻亞科中目前唯一可行孤雌產雌的蟻種。



圖三十九、能行孤雌產雌的蟻種於各亞科的分布。

陸、結論

本研究藉由探討光滑管琉璃蟻蟻后與產卵工蟻差異，了解缺后聚落的競爭優勢；亦針對產卵工蟻的行為、特徵，以及孤雌產雌聚落的運作型態，結果顯示：

- (一) 光滑管琉璃蟻是琉璃蟻亞科中目前發現唯一可行孤雌產雌的蟻種。
- (二) 在自然環境中光滑管琉璃蟻大多為缺后聚落。
- (三) 蟻后的產卵速率較產卵工蟻慢。
- (四) 蟻后的聚集費洛蒙較產卵工蟻強。
- (五) 蟻后子代在卵、幼蟲、蛹三個時期的發育天數皆多於產卵工蟻的子代。
- (六) 產卵工蟻體型顯著大於工蟻。
- (七) 解剖產卵工蟻後可在其微卵管中發現卵，一般工蟻則無。
- (八) 有產卵行為的聚落中，產卵工蟻的表面碳氫化合物，以及內部腺體組成成分，皆含有一般工蟻沒有的物質；而休眠的聚落中，兩者的表面碳氫化合物則無明顯差別，但產卵工蟻的內部腺體組成成分可分析出一般工蟻沒有的物質。
- (九) 一般工蟻與新生工蟻皆有機會成為產卵工蟻，且一般工蟻所需的時間較新生工蟻短。
- (十) 孤雌產雌聚落的工蟻有 89% 為產卵工蟻，而產卵工蟻與一般工蟻有分工的現象。產卵工蟻主要負責產卵與照育子代，一般工蟻則負責覓食與警戒。
- (十一) 光滑管琉璃蟻在孤雌產雌分類上，屬於 B 型：產卵工蟻可孤雌產雌產出工蟻，且有機會產出蟻后。

柒、應用與展望

對於蟻后與產卵工蟻孤雌產雌的生殖策略仍有許多方向可做研討，如：光滑管琉璃蟻的蟻后是否會行孤雌產雌產工蟻？未受精的處女蟻后是否有可能行孤雌產雌繁衍後代？產卵工蟻在何種條件下會孤雌產雌產處女蟻后等，都值得再設計實驗，做更進一步的探討。

在分析表面碳氫化合物與內部腺體的部份，目前我們僅將產卵工蟻與工蟻的分析結果做比較，未來可更深入分析探討兩者差異的成分為何。此外將來也要將蟻后以 GC/MS 分析其表面碳氫化合物與內部腺體組成成分，加以與產卵工蟻及工蟻的成分做比較，來瞭解三者於荷爾蒙、費洛蒙分泌成份上的差異，為孤雌產雌建立一個新的研究方向。

捌、參考資料

- 林威任，王雋朝，毛弘仁，陳冠穎。2010。孤軍——光滑管琉璃螞蟻缺后聚落之探討。第50全國科學展覽作品說明書。
- 林毅政，韓琳，徐伯瑋，林廷諭。雄蟻先成之矛盾與現實。2006。第48屆全國科學展覽作品說明書。
- 鍾兆晉。2010。教育部九十八學年度中小學科學教育專案成果報告。計劃名稱：光滑管琉璃螞蟻(*Ochetellus glaber*, Mayr, 1862) 人工養殖技術之開發與研究——中學生生物科實驗動物教材開發。
- Biseau, J. C., L. Passera, D. Daloze, & S. Aron. 2004. Ovarian activity correlates with extreme changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Physiology* 50:585–593.
- Brunner, E., K. Katrin, & H. Juergen. 2009. Policing and dominance behaviour in the parthenogenetic ant *Platythyrea punctata*. *Animal Behaviour* 78:1427-1431.
- Clémencet, J., Q. Rome, P. Fédérici, & C. Doums. 2007. Aggressions and size-related fecundity of queenless workers in the ant *Cataglyphis cursor*. *Naturwissenschaften* 95:133–139.
- Crozier, R. H. 1971. Heterozygosity and sex determination in haplo-diploidy. *The American Naturalist* 105:399-412.
- Cuvillier-Hot, V., M. Cobb, C. Malosse, & C. Peeters. 2001. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless

- ant. *Journal of Insect Physiology* 47:485–493.
- Dahbi, A., A. Hefetz, & A. Lenoir. 2008. Chemotaxonomy of some cataglyphis ants from Morocco and Burkina Faso. *Bio. Sys. Eco.* 36:564–572.
- Foucaud, J., D. Fournier, J. Orivel, J. H. C. Delabie, A. Loiseau, J. L. Breton, G.J. Kergoat, & A. Estoup. 2007. Sex and Clonality in the Little Fire Ant. *Mol. Biol. Evol.* 24(11) :2465–2473.
- Fuminori, I., Y. Touyama, A. Gotoh, S. Kitahiro, & J. Billen. 2010. Thelytokous parthenogenesis by queens in the dacetine ant *Pyramica membranifera* (Hymenoptera: Formicidae) . *Naturwissenschaften* 97:725–728.
- Grasso, D. A., T. Wenseleers, A. Mori, F. L. Mori, & J. Billen. 2000. Thelytokous worker reproduction and lack of *Wolbachia* infection in the harvesting and Messor capitatus. *Ethology Ecology Evolution.* 12:309–314.
- Heinze, J., B. Hölldobler. 1995. Thelytokous Parthenogenesis and Dominance Hierarchies in the Ponerine Ant *Platythyrea punctata*. *Naturwissenschaften* 82, 40-41.
- Hartmann, A., J. Wantia, & J. Heinze. 2005. Facultative sexual reproduction in the parthenogenetic ant *Platythyrea punctata*. *Insect. Soc.* 52:155-162
- Itow, T., K. Kobayashi, M. Kubota, K. Ogata, H. T. Imai, & R. H. Crozier. 1984. The reproductive cycle of the queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Insectes Sociaux* 31:87-102.
- Kellner, K., B.Barth, & J.Heinze. 2009. Colony fusion causes within-colony variation in a parthenogenetic ant. *Behav Ecol Sociobiol* 64:737–746.

- Ledoux, A. 1950. Étude du comportement et de la biologie de la fourmi fileuse (*Oecophylla longinoda* Latr.) . Ann. Sci. Nat, Zool. 11(12) :314-461.
- Okamoto, M., K. Ohkawara. 2010. Genetic Structures in Colonies at a New Site of *Vollenhovia emeryi* (Hymenoptera: Formicidae) With Clonal Reproduction. *Sociobiology* 55:191-196.
- Pearcy, M., O. hardy, S. Aron. 2006. Thelytokous parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity* 96: 377-382.
- Rabeling, C., J. Lino-Neto, S. C. Cappellari, I. A. Dos-Santos, U. G. Mueller and M. Bacci, Jr. 2009. Thelytokous Parthenogenesis in the Fungus-Gardening Ant *Mycocepurus smithii* (Hymenoptera: Formicidae) . PLoS One 4(8) : e6781.
- Ravary, F., P. Jaisson. 2004. Absence of individual sterility in thelytokous colonies of the ant *Cerapachys biroi* Forel (Formicidae, Cerapachyinae) . Insect. Soc. 51:67-73.
- Robinson, G. E., C. Strambi, A. Strambi, and M. F. Feldlaufer. 1991. Comparison of juvenile hormone and ecdysteroid haemolymph titers in adult worker and queen honey bees. *J. Insect Physiol.* 37:929-935.
- Slobodchikoff, C.N., H. V. Daly. 1971. Systematic and Evolutionary Implications of Parthenogenesis in the Hymenoptera. *Amer. Zool.* 11 (2) : 273-282.
- Sommer, K., B. Hölldobler, and H. Rembold. 1993. Behavioral and physiological aspects of reproductive control in a *Diacamma* species from Malaysia (formicidae, ponerinae) . *Ethology* 94:162-170.
- Timmermans, I., L. Grumiau, A. Hefetz, & S.Aron. 2009. Mating system and population structure in the desert ant *Cataglyphis livida*. *Ins. Soc.* 57:39-46.

- Tsuji, K., K. Yamauchi. 1995. Production of females by parthenogenesis in the ant, *Cerapachys biroi*. *Ins. Soc.* 42:333-336.
- Vargo, E. L. 1992. Mutual pheromonal inhibition among queens in polygyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Begav. Ecol. Sociobiol.* 31:205-210
- Way, M. J. 1954. Studies on the Association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae) . *Bulletin of Entomological Research* 45:113-134.

評語

1. 研究題目有趣，學生觀察仔細，結果也很有趣具有教學效果。
2. 壁報上的成果呈現，整體感很有效果，對研究的成果敘述很有力。
3. 美中不足是 GC/MF 成果不能有效解釋研究主題要問的問題。