蚂蚁与排泄蜜露的同翅目昆虫的相互作用及其生态学效应*

王思铭** 陈又清***

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所 昆明 650224)

摘 要 同翅目昆虫多为植食性害虫,但有些种类也是重要的经济昆虫。以蜜露为纽带,蚂蚁与排泄蜜露的同翅目昆虫在漫长的进化过程中逐渐形成了复杂而密切的关系。研究蚂蚁-同翅目昆虫之间的相互作用,有选择的防治或保护某些同翅目昆虫,并控制其在寄主植物上的数量,可提高经济效益。本文介绍蚂蚁与排泄蜜露的同翅目昆虫的相互作用,以及相互作用对节肢动物群落和寄主植物产生的生态学效益,提出研究过程中的不足,并探讨蚂蚁-同翅目昆虫之间的相互作用在生物防治、生物多样性及生态系统功能方面的重要意义,以促进种间关系研究的进一步发展。

关键词 蚂蚁,同翅目昆虫,相互作用,生态学效应

Interactions and ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing homopteran

WANG Si-Ming** CHEN You-Qing***

(Research Institute of Resources Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China)

Abstract Homopterans are mostly herbivorous pests and some species cause significant economic losses. The relationships between ants, homopterans and honeydew are complex and have a long evolutionary history. By exploiting these relationships it may be possible to selectively prevent or control the establishment of specific homopteran insects on commercially significant plants, thereby improving the economic returns from these crops. We here review ant-homopteran interactions and the consequences of these for arthropod communities and their host plants. We point out limitations of current research, discuss the importance of interactions between ants and homopterans for biological control, biodiversity and ecosystem function and highlight the need for further research on interspecies relationships.

Key words ant, homopteran, interactions, ecological consequences

同翅目昆虫多为植食性害虫,但有些种类也是重要的经济昆虫。有些同翅目昆虫在吸取植物汁液的同时也排出蜜露。可以排泄这种蜜露的昆虫包括角蝉(角蝉科 Membracidae)、沫蝉(沫蝉科 Cercopidae)、叶蝉(叶蝉科 Jassidae)、木虱(木虱科 Chermidae = Psyllidae)、蚜虫(蚜科 Aphididae)、粉蚧(粉蚧科 Pseudococcidae)、介壳虫(蚧科 Coccidae = Lecaniidae)、紫胶虫(胶蚧科 Lacciferidae = Tachardiidae)等。蜜露中含有糖类、氨基酸、氨基化合物、蛋白质等物质(Fischer *et al.*,2002),是蚂蚁重要的食物资源之一(Buckley,1987;Rico-Gray,1993)。以蜜露为纽带,许多蚂蚁与排泄蜜露的同翅目昆虫之间发生复杂的关系(Del-Claro and Oliveira,1996)。波罗的海的琥珀化石证明蚂蚁与蚜虫之间的互利共生关系可追溯到渐新世早期(Wheeler,1914)。但并不是所有的蚂蚁种类都与排泄蜜露的昆虫发生关系,只有猛蚁亚科(Ponerinae)、伪切叶蚁亚科(Pseudomyrmecinae)、切叶蚁亚科(Myrmicinae)、臭蚁亚科(Dolichoderinae)和蚁亚科(Formicinae)

* 资助项目:中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金重点项目(riricaf200801z)。

**E-mail:wsm8539@yahoo.com.cn

***通讯作者,E-mail: cyqcaf@yahoo.com.cn

收稿日期:2010-07-26,接受日期:2010-09-14

的一些收集蜜露的种类与同翅目昆虫发生关系(Stadler and Dixon,2005)。

不同物种之间的相互作用所形成的关系即种间关系。物种间的相互作用可以是直接的相互影响,也可以是间接的相互作用。这种影响或作用对相互作用的物种可能是有害的,也可能是有利的。蚂蚁 - 同翅目昆虫之间的关系可为物种间相互作用的研究提供一个很好的典范,并且这种相互作用已成为昆虫生态学的研究热点之一(Stadler and Dixon,2005)。近年来,对蚂蚁 - 同翅目昆虫之间相互作用的研究多集中在蚂蚁与介壳虫、蚂蚁与蚜虫、蚂蚁与角蝉的研究。本文将从两者的相互作用以及相互作用对节肢动物群落和寄主植物的影响两方面进行综述,并探讨这种相互作用在生物防治、生物多样性及生态系统功能方面的重要意义,以促进种间关系研究的进一步发展。

1 蚂蚁 - 同翅目昆虫的相互作用对双方的影响

1.1 相互作用对蚂蚁的影响

同翅目昆虫排泄的蜜露能使树栖蚂蚁维持更高的种群密度(Davidson *et al.*,2003),影响蚂蚁的空间分布,并强化其作为捕食者的作用。Helms 和 Vinson(2008)证明无限制取食蛋白质的红火蚁 *Solenopsis invicta* 与其取食同翅目昆虫排泄的蜜露相比,种群小 50%;限制阿根廷蚁 *Linepithema humile* 与蜜露接近,能迫使整巢蚂蚁搬家去寻找新的蜜露资源(Brightwell and Silverman,2009),但是蚂蚁的分布是否依赖于排泄蜜露的同翅目昆虫还没有确切的定论;蜜露还能为运动能力强的蚂蚁提供更多的能量(Davidson,1998),并且取食蜜露的蚂蚁更具有攻击性,甚至原来被他们忽视的昆虫(包括不排泄蜜露的同翅目昆虫)都受到攻击(Way,1963)。另外,相互作用导致蚂蚁前胃和胃的变化。在蚁亚科和臭蚁亚科中,前胃的增大使它们能从同翅目昆虫上收集更多的蜜露,自如地扩张和收缩它们的胃以适应蜜露收集量的变化,也便于蚂蚁储存并携带大量的蜜露回巢(Davidson,1997;Davidson *et al.*,2004)。

对蚂蚁是否捕食分泌蜜露的同翅目昆虫存在争议。Schumacher 和 Platner(2009)报道了当糖类资源过剩时,黑毛蚁 *Lasius niger* 也不捕食排泄蜜露的蚜虫。Herzig(1937)认为,蚂蚁对蚜虫的大多数行为可以解释为是讨厌吃蚜虫肉体的逃避性和喜欢吃它们蜜露的趋向性这两种相对原始动机的妥协。但是,有些毛蚁属 *Lasius* 和蚁属 *Formica* 的蚂蚁却捕食它们照顾的蚜虫(Skinner and Whittaker,1981)。这些矛盾的行为可能显示蚂蚁群落内对不同营养物质的需求。一般认为蚂蚁的捕食行为是为满足蚁王产卵和幼虫生长对蛋白质的需求,而糖分是为工蚁提供能量资源(Pontin,1958)。据 Mordwilko(1907)报道,仅仅用一些柔软的物体摩擦蚜虫的腹部就像蚂蚁用触角和前足抚摸其腹部那样,许多蚜虫就会排泄露滴,蚂蚁寻求蜜露的方法,实质上与过去常常发生在蚂蚁巢群内的反刍方法是一样的,而蚂蚁能根据其自身群落对营养的需求和受照顾的同翅目昆虫的种群密度来决定其捕食行为,尤其黑毛蚁能够分辨已经被同伴照顾并为其同伴提供蜜露的蚜虫(Sakata,1994),似乎表明蚂蚁存在着更为重要的行为进化,而在蚂蚁照顾同翅目昆虫的同时,蚂蚁付出了什么,付出了多少等问题仍需要进一步研究。

1.2 相互作用对同翅目昆虫的影响

蚂蚁有规律的取食同翅目昆虫排泄的蜜露,促进同翅目昆虫的个体发育,并提高其存活率和繁殖率(Del-Claro *et al.*,2006)。蚂蚁照顾能增加同翅目昆虫体内 P 的积累,为其快速生长创造条件(El-Ziady,1960;Flatt and Weisser,2000);蚂蚁照顾还能使角蝉 *Publilia concava* 的产卵量提高 1.7 倍(Morales,2002),并且随着与蚁巢距离的增加,角蝉 *P. concava* 产卵量及存活率逐渐下降,其空间分布受蚂蚁影响(Morales,2000a)。蚂蚁取食同翅目昆虫排泄的蜜露,还能保护同翅目昆虫免受真菌感染,降低死亡率(Bishop and Bristow,2001)。但是,蚂蚁对同翅目昆虫的清洁作用有时也被认为是次要的或是间接的,因为有些同翅目昆虫也能自己清理掉蜜露,例如蚧虫可以通过肛门附近的蜡丝将蜜露排掉。

蚂蚁取食同翅目昆虫排泄的蜜露,增加了同翅目昆虫的代谢压力(Fischer and Shingleton,2001;Yao and Akimoto,2002)。尤其是蜜露成分的改变,使同翅目昆虫付出了更高的代价(Takeda *et al.*,1982)。例如蚜虫 *Tuberculatus quercicola* 排泄的蜜露中葡萄糖的比例下降,蔗糖和海藻糖的含量升高,被认为是蚂蚁改变了蚜虫 *T. quercicola*

的生理状态,并且蜜露中蔗糖和海藻糖的含量增加,导致蚜虫 *T. quercicola* 能量代谢中可用的碳水化合物缺乏,影响生长(Yao and Akimoto,2001)。El-Ziady 和 Kennedy(1956)认为,当甜菜蚜 *Aphis fabae* 受到黑毛蚁照顾时,甜菜蚜付出了更高的代价,其相对的生长率明显下降,子代数量变少,历经更长的时间到达成熟期,并且在生殖腺上的投资减少(Stadler and Dixon,1998),并通过实验证明,与毛蚁属 *Lasius* 和立毛蚁属 *Paratrechina* 蚂蚁一起生活的甜菜蚜种群延迟了有翅蚜的形成,从而延缓了种群扩散和中期密度增长。生活在艾菊(*Tanacetum ulgare*)上的兼性蚁冢昆虫也表现出潜在的生长率变低的现象(Stadler *et al.*,2002)。

相互作用使同翅目昆虫已进化到像经过驯化的家养物种,它们常用的防御性结构已经退化或消失(Doebeli and Knowlton,1998)。另一方面,它们又具有新的共生器官,即肛门附近的一圈可以挂住蜜露直至蚂蚁取食的硬毛,粉蚧的长肛毛明显具有相同的功能。另外,角蝉 *P. concava* 能够发出报警讯号,恐吓捕食者并召唤更多的蚂蚁驱赶捕食者(Morales *et al.*,2008)的现象亦是两者协同进化的表现之一。

1.3　相互作用关系的稳定性

种间关系研究的基本问题仍是相互作用的稳定性问题。因为物种间付出与回报之间的弹性变化会导致相互作用的不稳定性(Bronstein *et al.*,2003)。关于种间相互作用的稳定性机制研究较多,其中重要的机制包括:(1)增加物种多样性(包括增加蚂蚁和同翅目昆虫的捕食者和竞争者),使相互作用的结构复杂化,有利于相互作用的稳定性(Heithaus *et al.*,1980;Ringel *et al.*,1996);(2)随着蚂蚁和同翅目昆虫种群的增大,个体获利程度对相互作用关系的影响逐渐变小,能够促进相互作用的稳定性(Addicott,1981;Wolin and Lawlor,1984)。影响蚂蚁 – 同翅目昆虫之间相互作用的稳定性因素主要包括以下三个方面。

1.3.1　蚂蚁与同翅目昆虫本身的种群数量　蚂蚁与同翅目昆虫本身的种群数量影响其相互作用的稳定性。同翅目昆虫的获利程度随着蚂蚁种群数量而变化。特别是当蚂蚁作为一种有限资源,被同翅目昆虫竞争时,同翅目昆虫的获利程度取决于吸引蚂蚁的能力,受 3 头以上蚂蚁照顾的蚜虫比受 1 头或 2 头蚂蚁照顾的蚜虫具有更高的存活和繁殖能力(Cushman and Addicott,1989)。影响蚂蚁种群数量变化的因素包括蜜露的数量和质量(Fischer *et al.*,2001),同翅目昆虫的种群密度和空间分布。Katayama 和 Suzuki(2002)提出当蚜虫 *Aphis craccivora* 种群处于低密度时,蚂蚁照顾增加了蚜虫 *A. craccivora* 的蜜露排泄量,使其付出了更高的代价;反之,蚜虫 *A. craccivora* 种群处于高密度时,蚜虫 *A. craccivora* 会以最低的成本获得最高的利益。但是同翅目昆虫种群密度过高,也会遭到蚂蚁的捕食,一些研究表明蚂蚁会保持蚜虫的种群密度维持在最优的状态(Sakata,1995),也只有两者的种群密度维持在相对稳定的状态时,付出和回报相对平衡,相互作用才会稳定。

1.3.2　寄主植物　寄主植物影响蚂蚁 – 同翅目昆虫相互作用的稳定性。不同寄主植物生物学特性的差异,导致其上活动的蚂蚁种类和数量存在差异,影响相互作用的强度和稳定性(Jackson,1984;Cushman and Whitham,1991)。同翅目昆虫在不同的寄主植物上表现为从对抗到互利的关系,其种群大小受寄主植物的影响(Mooney and Agrawal,2008;Jennifer and Diane,2008)。寄主植物的分布和多度影响同翅目昆虫的个体适合度。另外,土壤无脊椎动物影响寄主植物对营养物质的吸收(Bonkowski *et al.*,2001)及次生物质的代谢(Pickett *et al.*,1992),影响同翅目昆虫的生存及行为,尤其影响蜜露的成分(Yao,2004),进而影响相互作用的稳定性。

1.3.3　同翅目昆虫的天敌数量　免受天敌的侵害是同翅目昆虫从蚂蚁照顾过程中获得的主要回报(Morales,2000b)。因为同翅目昆虫为满足蚂蚁需求而改变蜜露成分,导致用于合成表皮蛋白质和几丁质的 N 含量降低(Chapman,1997),表皮机械屏障作用减弱,使蚂蚁对其捕食性和寄生性天敌的控制尤显重要(Kay *et al.*,2004)。而同翅目昆虫的获利程度与其自身的种群密度、其天敌的种群密度、蚂蚁有效的保护能力及蚂蚁种类有密切的关系(Itioka and Inoue,1996)。同翅目昆虫的天敌数量越少,与蚂蚁互利共生的关系越弱;但当同翅目昆虫的天敌数量大,而蚂蚁的保护能力弱,其互利共生亦不明显。只有付出与回报的权衡(trade-off)达到一种动态平衡时,相互作用才能保持相对稳定。

2 蚂蚁 – 同翅目昆虫的相互作用所产生的生态学效应

2.1 相互作用对节肢动物群落的影响

相互作用影响同翅目昆虫天敌的存活和多度,并改变其空间分布。蚂蚁取食同翅目昆虫排泄的蜜露,可干扰同翅目昆虫天敌的产卵行为或破坏卵或取食卵、幼虫和成虫,减少被照顾昆虫的天敌数量(Schatz *et al.*,2006;Oliver *et al.*,2008)。Kaplan 和 Eubanks(2002)在研究入侵种红火蚁与棉蚜 *Aphis gossypii* 的关系时发现,红火蚁存在可使棉蚜的存活率提高两倍,其原因是红火蚁能使棉蚜的捕食性天敌甲虫和草蛉的存活率分别降低 92.9% 和 83.3%。在蚂蚁保护云南紫胶虫 *Kerria yunnanensis* 免受其天敌紫胶黑虫 *Holcocera pulverea* 捕食的试验中也得到了相似的结论(王思铭等,2010)。

相互作用改变寄主植物上蚂蚁的群落结构(Blüthgen *et al.*,2000),尤其是优势种群(Blüthgen *et al.*,2004)。在热带,照顾同翅目昆虫的蚂蚁降低其他蚂蚁类群的密度及多样性,形成树栖蚂蚁优势种和次优势种的斑块分布。例如,在有同翅目昆虫出现的寄主植物上,蚂蚁 *Camponotus brutus* 能有效的排除其他照顾介壳虫的蚂蚁;然而,若寄主植物上没有介壳虫时,蚂蚁 *C. brutus* 将作为次优势种,不再保护寄主植物和它的传粉者(Dejean *et al.*,1997)。

蚂蚁 – 同翅目昆虫的相互作用对寄主植物上的其他节肢动物群落的结构也有重要影响(Fowler and MacGarvin,1985)。蚂蚁 *Formica propinqua* 和被其照顾的蚜虫 *Chaitophorus populicola* 同时消失,使整个节肢动物群落的多度和丰富度分别增加了 80% 和 57%(Wimp and Whitham,2001);同样,棉蚜和红火蚁的互利共生关系显著的影响其他节肢动物群落的多度和分布(Eubanks *et al.*,2002),增加食物网的复杂性(Kaplan and Eubanks,2005)。然而,蚂蚁和其照顾的同翅目昆虫同时存在,却能降低不排泄蜜露的同翅目昆虫(Suzuki *et al.*,2004)和其他食草节肢动物(Grover *et al.*,2008)的存活率和多度,增加排泄蜜露的同翅目昆虫的多度。另外,并不是所有能排泄蜜露的同翅目昆虫都能受到蚂蚁的照顾,当蚜虫 *Aphis craccivora* 和 *Megoura crassicauda* 同时存在时,蚂蚁只照顾 *A. craccivora*,并且 *M. crassicauda* 受到蚂蚁的攻击,种群数量减少(Sakata and Hashinoto,2000)。蚂蚁有选择的照顾排泄蜜露的同翅目昆虫的原因,尽管存在很多假说,但目前仍没有一个统一的定论。

蚂蚁 – 同翅目昆虫相互作用在群落水平上的影响研究较少,相对于竞争和捕食的影响,相互作用关系对群落结构和多样性的影响常被忽略,但这种现象普遍存在。

2.2 相互作用对寄主植物的影响

蚂蚁 – 同翅目昆虫的相互作用对寄主植物产生直接和间接的影响。直接影响是排泄蜜露的同翅目昆虫对植物的破坏,而照顾同翅目昆虫的蚂蚁间接影响植物的适合度。对植物适合度的影响主要是对植物生长和繁殖的影响(Styrsky and Eubanks,2007)。如果被蚂蚁捕食或驱赶的食草节肢动物(包括不排泄蜜露的同翅目昆虫)比受蚂蚁照顾的同翅目昆虫对植物生长和繁殖造成的伤害大时,那么相互作用对植物有利;相反,由于受蚂蚁保护的同翅目昆虫受到刺激后,加速对寄主植物的取食,其繁殖力和散布能力增加,那么,相互作用对寄主植物产生了消极影响,包括对寄主植物产生的矮化生长,叶面积减少及病原体的传播等所有降低其适合度的现象(Delabie,2001)。这样,蚂蚁 – 同翅目昆虫的相互作用对寄主植物的影响权衡于受蚂蚁照顾的同翅目昆虫对寄主植物产生的直接影响和蚂蚁对其他食草节肢动物的捕食或驱赶对寄主植物产生的间接影响之间(Lach,2003)。

相互作用对寄主植物适合度产生的消极影响研究较少(Styrsky and Eubanks,2007)。黑毛蚁照顾寄生于蚕豆(*Vicia faba*)上的甜菜蚜,导致蚕豆的豆荚和种子都显著减少(Banks and Macaulay,1967)。Renault 等(2005)研究蚂蚁与蚜虫的相互作用对寄主植物产生的影响的试验中得到相似的结论。另外,红火蚁与蚜虫的相互作用显著增加被黄瓜花叶病毒 *Cucumber mosaic virus* 感染的番茄(*Lycopersicon esculentum*)植株数量(Cooper,2005)。

相互作用对寄主植物产生有利影响的研究相对较多。这方面的研究主要是通过蚂蚁对其他食草节肢动物的捕食及干扰,减少对寄主植物的破坏,提高寄主植物的适合度来实现的(Styrsky and Eubanks,2007)。例如蚂蚁 *Formica rufa* 和同翅目昆虫同时存在可使无花果树(*Acer pseudoplatanus*)

的生长速度提高 2 ~ 3 倍,推测其原因可能是由于照顾同翅目昆虫的蚂蚁对食草节肢动物的抑制而产生的结果(Whittaker and Warrington,1985);另外,蚂蚁 *F. rufa* 和蚂蚁 *Pheidole megacephala* 能够减少鳞翅目昆虫幼虫对叶的破坏,从而保护寄主植物(Bach,1991)。然而,这方面的实验多数是在排除蚂蚁后,调查相互作用对寄主植物产生的影响,这样的实验设计忽视了蚂蚁 - 同翅目昆虫之间的相互作用和同翅目昆虫单独作用时对寄主植物影响的差别。蚂蚁被排除后,若严格控制排泄蜜露的同翅目昆虫的种群密度,相互作用对寄主植物的影响才能更有说服力。

有时,环境的变化诱导植物产生一定的抗性,以抵抗不良因素造成的伤害。例如蚂蚁 *Formica aquilonia* 和蚜虫 *Pterocomma salicis* 同时存在的柳树上,叶片被破坏的程度显著降低,并且叶片水杨酸的含量也低;但是当这种相互作用不存在时,柳树通过提高叶片水杨酸的含量来抵御食草节肢动物的破坏。这说明,蚂蚁 - 同翅目昆虫的相互作用诱导植物水杨酸的变化,其结果是相互作用对寄主植物的影响可以被忽略(Sipura,2002)。

尽管蚂蚁 - 同翅目昆虫的相互作用普遍存在于自然界,但这种相互作用关系对食物网动态和涉及到寄主植物的多重相互作用的研究相对较少,加强这方面的研究亦是今后的工作重点之一。

3　研究展望

蚂蚁 - 同翅目昆虫的相互作用已成为当今生态学的研究热点之一,并且其研究逐渐开始转向相互作用在生物防治、生物多样性保护及生态系统功能方面的研究。

在生物防治方面,主要通过控制蚂蚁和同翅目昆虫的种群数量以达到保护有益生物的目的。Kaitaniemi 等(2007)报道了取食同翅目昆虫蜜露的蚂蚁能有效防治松黄叶峰 *Neodiprion sertifer*,控制同翅目昆虫的种群数量,并保护蚂蚁,能够间接保护欧洲赤松。这种相互作用在抑制菠萝和咖啡害虫方面也起到积极的作用(González-Hernández,1995;Perfecto and Vandermeer,2006)。蚂蚁 - 同翅目昆虫的相互作用对农业重要作物害虫的生物防治是非常重要的,但这种相互作用对其他节肢动物的影响或作物的产量却没有被量化(Ragsdale *et al.*,2004);相互作用对草本作物(例如蔬菜)的影响研究甚少。另外,一些入侵种蚂蚁对农业和城市环境等造成极大的破坏,同翅目昆虫排泄的蜜露对这些蚂蚁有着特殊的吸引,并且这种相互作用使生物入侵变得更加便利(Abbott and Green,2007),通过控制排泄蜜露的同翅目昆虫来控制入侵蚂蚁,亦是今后的研究方向之一(Holway *et al.*,2002;Rust *et al.*,2003)。

生物多样性是地球上生命的所有变异,是人类赖以生存的基础。近些年来,生物灭绝的速度大大加快,如何保护生物多样性是当前面临的重大问题之一。蚂蚁 - 同翅目昆虫的相互作用可影响排泄蜜露的同翅目昆虫、蚂蚁以及其他节肢动物的群落结构(Molnár *et al.*,2000)。某一种群或群落结构的变化是内因和外因共同作用的结果,但不同物种、不同生活史阶段或特定时空条件下其变化的主导因子不同,弄清其所在的生态系统的网络结构和功能,通过数学模型的定量描述,得到其变化的真正原因,以找出保护生物多样性的策略和方法。

在生态系统功能方面,了解生态系统功能变化的重要途径之一是通过对生态系统的生物地球化学循环。因为它有助于揭示生态系统中化学元素的变化,这些变化直接影响生态系统的功能。例如,受蚂蚁照顾的蚜虫,其生物学特性的变化影响了生态系统的物质循环(Stadler *et al.*,1998)。而不同物种在不同时期对群落结构和生态系统功能的作用亦是不同的,确定环境条件的变化对关键种或关键群落的影响,在今后的研究中逐渐变得重要,尤其对生态系统的管理。

参考文献(References)

Abbott KL, Green PT, 2007. Collapse of an ant-scale mutualism in a rainforest on Christmas Island. *Oikos*, 116 (7): 1238—1246.

Addicott JF, 1981. Stability properties of two-species models of mutualisms: Simulation studies. *Oecologia*, 49 (1): 42—49.

Bach CE, 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plant (*Pluchea indica*). *Oecologia*, 87 (2): 233—239.

Banks CJ, Macaulay EDM, 1967. Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia faba* L.). *Ann. Appl. Biol.*, 60: 445—453.

Bishop DB, Bristow CM, 2001. Effect of Allegheny mound ant (Hymenoptera: Formicidae) presence on homopteran and predator populations in Michigan jack pine forests. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 94(43): 33—40.

Blüthgen N, Stork NE, Fiedler K, 2004. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos*, 106(2): 344—358.

Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W, 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125(2): 229—240.

Bonkowski M, Geoghegan IE, Birch ANE, Griffiths BS, 2001. Effects of soil decomposer invertebrates (protozoa and earthworms) on an above-ground phytophagous insect (cereal aphid) mediated through changes in the host plant. *Oikos*, 95(3): 441—450.

Brightwell RJ, Silverman J, 2009. Effects of honeydew-producing hemipteran denial on local Argentine ant distribution and boric acid bait performance. *J. Eco. Entomol.*, 102(3): 1170—1174.

Bronstein JL, Wilson WG, Morris WF, 2003. Ecological dynamics of mutualist/antagonist communities. *Am. Nat.*, 162: 24—39.

Buckley RC, 1987. Ant-plant-homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.*, 16: 53—85.

Chapman RF, 1997. The Insects: Structure and Function. Cambridge: Harvard University Press. 69—90.

Cooper LB, 2005. The potential effects of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) on arthropod abundance and *Cucumber mosaic virus*. MSc Thesis. Auburn: Auburn University.

Cushman JH, Addicott F, 1989. Intra- and interspecific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. *Oecologia*, 79(3): 315—321.

Cushman JH, Whitham TG, 1991. Competition mediating the outcome of a mutualism: protective services of ants as a limiting resource for menbracids. *Am. Nat.*, 138: 851—865.

Davidson DW, 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, 61(2): 153—181.

Davidson DW, 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.*, 23(4): 484—490.

Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, 2004. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, 139(2): 255—266.

Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH, 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, 300: 969—972.

Dejean A, Bourgoin T, Gibernau M, 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience*, 4(4): 446—453.

Delabie JHC, 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotrop. Entomol.*, 30(4): 501—516.

Del-Claro K, Byk J, Yugue G. M, Morato MG, 2006. Conservative benefits in an ant-hemipteran association in the Brazilian tropical savanna. *Sociobioligy*, 47(2): 1—7.

Del-Claro K, Oliveira PS, 1996. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. *Anim. Behav.*, 51: 1071—1075.

Doebeli M, Knowlton N, 1998. The evolution of interspecific mutualisms. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95(10): 8676—8680.

El-Ziady S, 1960. Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser. A*, 35: 30—38.

El-Ziady S, Kennedy JS, 1956. Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Ser A*, 31: 61—65.

Eubanks MD, Blackwell SA, Parrish CJ, Delamar ZD, Hull-Sanders H, 2002. Intraguild predation of beneficial arthropods by red imported fire ants in cotton. *Environ. Entomol.*, 31(6): 1168—1174.

Fischer MK, Hoffmann KH, Völkl W, 2001. Competition for mutualists in an ant-homopteran interaction mediated by hierarchies of ant attendance. *Oikos*, 92(3): 531—541.

Fischer MK, Shingleton AW, 2001. Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Funct. Ecol.*, 15(4): 544—550.

Fischer MK, Völkl W, Schopf R, Hoffmann KH, 2002. Age-specific patterns in honeydew production and honeydew composition in the aphid *Metopeurum fuscoviride*: implications for ant-attendance. *J. Insect Physiol.*, 48(3): 319—326.

Flatt T, Weisser WW, 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology*, 81(12): 3522—3529.

Fowler SV, MacGarvin M, 1985. The impact of hairy wood ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*. *J. Anim. Ecol.*, 54: 847—855.

González-Hernández H, 1995. The status of biological control

of pineapple mealybugs in Hawaii. PhD Thesis. Honolulu: University of Hawaii.

Grover CD, Dayton KC, Menke SB, Holway DA, 2008. Effects of aphids on foliar foraging by Argentine ants and the resulting effects on other arthropods. *Ecol. Entomol.*, 33(1): 101—106.

Heithaus ER, Culver DC, Beattie AJ, 1980. Models of some ant-plant mutualisms. *Am. Nat.*, 116(3): 347—361.

Helms KR, Vinson SB, 2008. Plant resources and colony growth in an invasive ant: the importance of honeydew-producing Hemiptera in carbohydrate transfer across trophic levels. *Environ. Entomol.*, 37(2): 487—497.

Herzig J, 1937. Ameisen und Blattläuse. *Z. Angew. Entomol.*, 24: 367—435.

Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND, Case TJ, 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33: 181—233.

Itioka T, Inoue T, 1996. Density-dependent ant attendance and its effects on the parasitism of a honeydew-producing scale insect, *Ceroplastes rubens*. *Oecologia*, 106(4): 448—454.

Jackson DA, 1984. Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant mosaic hypothesis. *Oecologia*, 62(3): 318—324.

Jennifer SR, Diane RC, 2008. Effects of aggregation size and host plant on the survival of an ant-tended membracid (Hemiptera: Membracidea): Potential roles in selecting for generalized host plant use. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 101(1): 70—78.

Kaitaniemi P, Riihimäki J, Koricheva J, Vehviläinen H, 2007. Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfy in mixed tree stands. *Silva Fenn.*, 41(2): 259—268.

Kaplan I, Eubanks MD, 2002. Disruption of cotton aphid (Homoptera: Aphididae)—natural enemy dynamics by red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.*, 31(6): 1175—1183.

Kaplan I, Eubanks MD, 2005. Aphids alter the community-wide impact of fire ants. *Ecology*, 86(6): 1640—1649.

Katayama N, Suzuki N, 2002. Cost and benefit of ant attendance for *Aphis craccivora* (Hemiptera: Aphididae) with reference to aphid colony size. *Can. Entomol.*, 134(2): 241—249.

Kay AD, Scott SE, Schade JD, Hobbie SE, 2004. Stoichiometric relations in an ant-treehopper mutualism. *Ecol. Lett.*, 7(11): 1024—1028.

Lach L, 2003. Invasive ants: unwanted partners in ant-plant interactions? *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 90: 91—108.

Molnár N, Kovács é, Gallé L, 2000. Habitat selection of ant-tended aphids on willow tree. *Tiscia*, 32: 31—34.

Mooney KA, Agrawal AA, 2008. Plant genotype shape ant-aphid interactions implications for community structure and indirect plant defense. *Am. Nat.*, 171(6): 195—205.

Morales MA, 2000a. Survivorship of an ant-tended membracid as a function of ant recruitment. *Oikos*, 90(3): 469—476.

Morales MA, 2000b. Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracid mutualism. *Ecology*, 81(2): 482—489.

Morales MA, 2002. Ant-dependent oviposition the membracid *Publilia concava*. *Ecol. Entomol.*, 27(2): 247—250.

Morales MA, Barone JL, Henry CS, 2008. Acoustic alarm signaling facilitates predator protection of treehoppers by mutualist ant bodyguards. *Proc. R. Soc. B*, 275(1645): 1 935—1 941.

Mordwilko A, 1907. Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. *Biol. Zbl.*, 27(7): 212—224.

Oliver TH, Jones I, Cook JM, Leather SR, 2008. Avoidance responses of an aphidophagous ladybird, *Adalia bipunctata*, to aphid-tending ants. *Ecol. Entomol.*, 33(4): 523—528.

Perfecto I, Vandermeer J, 2006. The effect of an ant-hemipteran mutualism on the coffee beery borer (*Hypothenemus hampei*) in southern Mexico. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 117: 218—221.

Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, 1992. The chemical ecology of aphids. *Annu. Rev. Entomol.*, 37: 67—90.

PontinAJ, 1958. Preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius*. *Entomol. Mon. Mag.*, 94: 9—11.

Ragsdale DW, Voegtlin DJ, O'Neil RJ, 2004. Soybean aphid biology in North America. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(2): 204—208.

Renault CK, Buffa LM, Delfino MA, 2005. An aphid-ant interaction: effects on different trophic levels. *Ecol. Res.*, 20(1): 71—74.

Rico-Gray V, 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz Mexico. *Biotropica*, 25(3): 301—315.

Ringel MS, Hu HH, Anderson G, Ringel MS, 1996. The stability and persistence of mutualisms embedded in community interactions. *Theor. Popul. Biol.*, 50(3): 281—297.

Rust MK, Reierson DA, Klotz JH, 2003. Pest management of Argentine ants. *J. Entomol. Sci.*, 38: 159—169.

Sakata H, 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphid. *Res. Popul. Ecol.*, 36(1): 45—51.