

红火蚁与热带火蚁间的干扰竞争*

雷妍圆^{1**} 吕利华^{1***} 何余容² 李世茂^{1,2} 石庆型^{1,2}

(1. 广东省农业科学院植物保护研究所/广东省植物保护新技术重点实验室, 广州 510640;

2. 华南农业大学农学院, 广州 510642)

摘要 【目的】为了探讨入侵火蚁在我国成功定殖及其之间的竞争机制。【方法】运用行为学方法研究红火蚁 *Solenopsis invicta* (Buren)和热带火蚁 *Solenopsis geminata* (Fabricius)在个体水平和群体水平上的攻击性、攻击手段及合作能力。【结果】一对一攻击试验中, 红火蚁和热带火蚁之间攻击级别多集中在3级, 两种入侵蚂蚁间以相互威胁为主; 红火蚁大型工蚁与热带火蚁兵、工蚁间最为好斗, 其攻击级别达到4级的比例最高, 分别为33.04%、37.92%。热带火蚁兵蚁与各型红火蚁间攻击强度差异不显著; 热带火蚁工蚁与红火蚁小型工蚁之间的攻击性最强, 其攻击性(3.49)显著高于热带火蚁工蚁与红火蚁大、中型工蚁的攻击性(3.32和2.97)。在攻击手段上, 3级打斗时各型红火蚁更倾向以物理攻击主动威胁热带火蚁, 而热带火蚁兵、工蚁会采取多种方式主动攻击红火蚁, 双方皆以躲避应对为主; 4级打斗时两种火蚁主要以混合攻击为主动或应对手段。群体攻击试验显示, 红火蚁群体间攻击强度和合作性会随着群体数量的增加而显著增加, 热带火蚁合作性较差, 其群体对抗红火蚁的优势仅仅是由于个体数量的增加。【结论】红火蚁比热带火蚁具有更强的竞争优势。研究结果为入侵蚂蚁间不对称竞争机制和长期群落替代的内在原因提供理论基础。

关键词 红火蚁, 热带火蚁, 干扰竞争, 攻击手段, 合作性

Interference competition between two invasive fire ants

LEI Yan-Yuan^{1**} LÜ Li-Hua^{1***} HE Yu-Rong² Li Shi-Mao^{1,2} SHI Qing-Xing^{1,2}

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology for Plant Protection, Institute of Plant Protection,

Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;

2. College of Agriculture, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, China)

Abstract 【Objectives】To explore the mechanism of interference competition between two successful invasive fire ant species, *Solenopsis invicta* (Buren) and *Solenopsis geminata* (Fabricius). 【Methods】A series of individual and group behavioral assays were conducted to examine the aggressive responses of these two species. 【Results】In individual aggression assays, aggression was mostly at level 3; workers or soldiers of both species tended to adopt threat postures rather than actually fighting. The greatest proportion of level 4 aggressive behavior was displayed by major workers of *S. invicta* and workers/soldiers of *S. geminate* (33.04% and 37.92%, respectively). Soldiers of *S. geminate*, and all castes of *S. invicta*, did not differ significantly in aggressive responses. Minor *S. invicta* workers and *S. geminata* workers had a significantly higher aggression index (3.49) than those of medium and major *S. invicta* workers and *S. geminata* workers (3.32 and 2.97, respectively), suggesting that aggression between minor *S. invicta* workers and *S. geminata* workers was more intense. Level 3 aggressive behavior, which was comprised of either physical attack, chemical attack, or both, was variable in either species. Physical attack was the first aggressive response by all *S. invicta* workers, whereas *S. geminata* employed any of the three aggressive modes at random. Either of the two species tended to avoid physical combat when they were defenders rather than

*资助项目 Supported projects: “十二五”国家科技支撑计划(2015BAD08B02); 美国农业部国际合作项目(58-6402-1-047FN); 广州市科技计划项目(201510010232); 广东省农业科学院院长基金项目(201426)

**第一作者 First author, E-mail: leiyanyuan@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: lhlu@gdppri.com

收稿日期 Received: 2016-02-29, 接受日期 Accepted: 2016-06-07

aggressors. At level 4, both physical and chemical attacks were the major mode of aggression, or defense, by either species. In interspecific group aggression tests, both aggressive intensity and conspecific interactions were stronger in *S. invicta* than in *S. geminata*, and the aggressive ability of *S. geminata* against *S. invicta* increased with cumulative individual biomass, suggesting that *S. invicta* was competitively superior to *S. geminata*. **[Conclusion]** This work lays a theoretical foundation for further study of the mechanism of interference competition and competitive displacement between these two invasive fire ant species.

Key words *Solenopsis invicta*, *Solenopsis geminata*, interference competition, competition mode, conspecific interactions

火蚁属 (*Solenopsis*) 蚂蚁的体型较大, 且具有螫针、毒液和庞大的种群数量, 有强大的攻击性 (Wojcik *et al.* 2001) 其中红火蚁 *Solenopsis invicta* (Buren) 和热带火蚁 *Solenopsis geminata* (Fabricius) 是全球重要检疫性有害生物 (Wetterer, 2011, 2013), 前者于 2004 年 9 月入侵我国广东 (曾玲等, 2005), 在我国南方共计 11 个省(区)相继发现为害 (Wang *et al.* 2013; 陆永跃和曾玲, 2015)。后者于 1931 年记载侵入我国台湾 (Chou and Terayama, 1991), 目前主要分布于海南, 在广东、广西等亚热带地区亦有少量存在 (许益鏊等, 2009)。两种火蚁的先后入侵不仅影响农林牧业生产和人畜健康, 而且通过资源竞争与当地蚂蚁争夺生态位, 使本地蚂蚁群落多样性乃至节肢动物的丰富度发生剧烈变化, 严重破坏当地生态系统平衡 (King and Tschinkel, 2006; 吴碧球等, 2008; 高燕等, 2011)。

当两种蚂蚁的觅食地点、食物偏好性、觅食节律和筑巢生境偏好性相似时, 两者间有可能因为争夺食物资源和领地的控制权, 发生干扰竞争来达到某种平衡 (Buczkowski and Bennett, 2008); 由于蚂蚁间在个体大小、种群数量方面的差异, 干扰竞争具有不对称性 (Holway *et al.*, 2002)。若将干扰竞争分为个体和群体两个水平。在个体水平上, 竞争强弱主要以打斗分级确定 (Suarez *et al.*, 2002; Grangier *et al.*, 2007), 按打斗的程度, 由轻到重分为互不理睬、试探、躲避、威胁和相互攻击等不同的等级; 个体间通过直接身体接触以上颚相互撕咬的打斗行为, 称之为物理攻击。释放具有驱避作用的毒性化学物质警示对手的行为, 称之为化学攻击; 还有先用上颚咬住对方, 再用腹针刺击, 释放毒液的物理化学手段混合并用的攻击, 称之为混合攻击

(Buczkowski and Bennett, 2008)。在群体水平上, 主要采用死亡率来衡量干扰竞争程度 (Morrison, 2000)。群体中参与攻击的个体总和, 称为有效群体数量, 个体间通过合作进行攻击, 攻击的合作性与群体数量有关 (Tanner, 2006), 在打斗中释放的化学物质是影响合作性的重要因素之一 (Buczkowski and Bennett, 2008)。

已有报道在多种生境中, 热带火蚁容易受到红火蚁的排挤, 并且后者比前者具有更强的存活能力 (Morrison, 2000; Wetterer, 2011; Lai *et al.*, 2015)。两种入侵蚂蚁在我国扩散和相互取代机制尚不明了。它们之间的竞争程度及竞争手段有何差异, 火蚁入侵后与本地蚂蚁的相互竞争关系, 以及本地蚂蚁与其共存的可能性等系列问题仍有待进一步探索。本研究利用行为观测法测定了红火蚁与热带火蚁之间在个体水平和群体水平的干扰竞争强度, 分析了两种蚂蚁利用攻击手段的差异及其对竞争强度的影响, 从个体、数量、物理及化学防御手段等方面探讨了入侵蚂蚁间的不对称竞争机制, 为入侵蚂蚁成功定殖的内在原因提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

红火蚁种群采自广州市花都区 (N 23°25.641', E 113°21.210'), 参照吕利华等 (2006) 方法开展田间采集、室内蚁群分离及饲养。供试时, 用 CO₂ 气体处理红火蚁蚁群 1.5 min, 致其昏迷, 然后用标准筛区分为大型工蚁 (头宽 > 1.35 mm), 中型工蚁 (头宽 1.0 mm ~ 1.35 mm) 及小型工蚁 (头宽 < 1.0 mm)。热带火蚁种群采自广州市广园快速路边的绿化带 (N 23°09'05.31", E 113°19'37.70"),

利用相同方法按品级分为兵蚁(头宽>1.40 mm)与工蚁(头宽<1.00 mm)。以上供试虫源被置于(25±1)℃、相对湿度 70%条件下饲养,每隔 2 d 饲喂蜂蜜水和黄粉虫。

1.2 红火蚁与热带火蚁间个体攻击性测定

为测定红火蚁与热带火蚁个体间一对一攻击强度,将 1 头红火蚁工蚁与 1 头热带火蚁兵蚁或工蚁罩在一个行为观察管(直径 15 mm,长 10 mm 的两端通透短管)中(高燕等, 2011),管上方设置有摄像机(SONY HDR-CX550E),观察记录蚂蚁个体间的攻击行为及程度。

蚂蚁种间个体攻击行为分 5 个级别,0 级为双方蚂蚁互不理睬;1 级为短时间触角接触(1 s);2 级为长时间触角接触(>1 s);3 级为张开上颚,翘起腹部摆出威胁的姿势对峙,或者一方用上颚迅速(1 s)撕咬对方;4 级为双方纠缠在一起相互攻击(>1 s),或者一方使用上颚或用螯针攻击另一方(Suarez *et al.*, 2002; Grangier *et al.*, 2007)。在 3 级和 4 级中,蚂蚁个体采用的攻击方式分为主动攻击和被动应对攻击,攻击手段有 3 种,分别为单纯用上颚的物理攻击,腹部螯针喷毒液的化学攻击,以及前两者的混合攻击。当 2 头蚂蚁放入观测管后,启动摄像机持续观察 10 min,记录蚂蚁间相互攻击级别、方式和手段。供试蚂蚁一对一处理共设置 6 个组合,分别为红火蚁大、中、小型工蚁其中一方对战热带火蚁兵蚁、工蚁其中一方,每个组合重复 10 次。

1.3 红火蚁与热带火蚁间的群体攻击性测定

为确定群体水平上红火蚁与热带火蚁间的攻击性及合作能力,在方盒(长 55 mm×宽 55 mm×高 33 mm)中进行群体攻击强度测定。将红火蚁与热带火蚁两种蚂蚁以 5:1、3:1、1:1、1:3、1:5 的比例混合,其中 1 份为 10 头,且红火蚁大型工蚁或热带火蚁兵蚁占每处理总数的 1/10。

试验时,将 2 种火蚁的供试数量个体分别放入塑料直筒中(直径 20 mm,长 40 mm,内壁靠

近瓶口 1/2 处及外壁都涂上滑石粉,防止蚂蚁逃逸),再将直筒倒扣在方盒(内壁涂布滑石粉)中,静置 5 min。然后迅速抽出直筒,允许两种蚂蚁发生接触,启动摄像机持续拍摄 30 min。记录两种蚂蚁的攻击行为,将打斗 30 min 后死亡及不能正常站立的个体定为死亡个体,再计算各组合的死亡率。分别记录每个组合中实际参与攻击的两种蚂蚁数量,计算合作率。每个处理重复 10 次。

1.4 数据处理

个体间攻击强度以攻击指数表示,群体间攻击强度以死亡率表示,群体间合作能力以合作率表示(Morrison, 2000; Tanner, 2006; Buczkowski and Bennett, 2008)。

$$\text{攻击指数} = \frac{\sum \text{各攻击级别} \times \text{各攻击次数}}{\sum \text{攻击次数}}$$

$$\text{死亡率}(\%) = \frac{\text{攻击后死亡不能站立的蚁数}}{\text{攻击前蚁数}} \times 100,$$

$$\text{合作率}(\%) = \frac{\text{参与攻击的A蚂蚁个体数}}{\text{参与攻击的B蚂蚁个体数}} \times 100。$$

采用 Duncan's 新复极差检验比较蚂蚁间一对一的攻击指数,采用 *t*-检验比较蚂蚁间群体攻击处理死亡率的差异。采用 DPS 数据处理系统(唐启义和冯明光, 2002)进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 红火蚁与热带火蚁个体间干扰竞争

2.1.1 干扰竞争强度测定 在一对一攻击试验中,红火蚁与热带火蚁的攻击强度存在差异,以 3 级和 4 级攻击为主(图 1)。热带火蚁兵蚁与红火蚁大、中、小型工蚁的攻击程度,等级 3 所占的比例分别为 37.39%、57.37%和 48.36%,等级 4 所占的比例分别为 33.04%、21.58%和 25.41%;热带火蚁工蚁与红火蚁大、中、小型工蚁间的攻击程度,等级 3 所占的比例分别为 31.74%、46.97%和 61.05%,等级 4 所占的比例分别为 37.92%、27.27%和 30.53%。在所有一对一干扰竞争组合中,攻击等级 3 所占的比例都比较高,

说明在两种蚂蚁间,以相互威胁为主要攻击方式。并且在第3等级竞争中,红火蚁以中、小型工蚁居多,它们更倾向于用威胁的方式面对热带火蚁兵工蚁。红火蚁与热带火蚁兵蚁、工蚁之间,达到第4等级的大型红火蚁工蚁数量最多,大型红火蚁与热带火蚁间较为好斗。

红火蚁与热带火蚁一对一攻击强度用攻击指数衡量时(表2),热带火蚁兵蚁与大、中、小型红火蚁间的攻击指数差异不显著,即热带火蚁兵蚁与大、中、小型红火蚁工蚁相遇时,均表现攻击性,而且攻击程度相当。当热带火蚁工蚁与3种类型红火蚁工蚁相遇时,其与小型红火蚁的攻击指数最高,达到3.49,显著高于与大型红火蚁的攻击强度,但与中型的差异不明显。

2.1.2 红火蚁与热带火蚁个体间攻击手段 红火蚁与热带火蚁个体攻击程度达第3级时,以相互威胁为主,个体采用的主动与应对攻击手段存在差异(图2)。当红火蚁大、中、小型工蚁主动威胁热带火蚁兵蚁时,随着红火蚁体型的减小,采用物理攻击的比例分别为93.1%、67.74%、51.72%,依次减少;采用混合攻击的比例依次增加,分别占3.45%、29.03%、45.45%,而热带火蚁兵蚁主要采取躲避的应对方式,其所占比例分别为90.00%、58.13%、72.33%;当热带火蚁兵蚁主动威胁2种类型红火蚁时,随着对方体型的减小,攻击方式从单一的物理攻击或化学攻击,过渡到两种方式并用,而红火蚁主要采取的应对方式也是躲避。

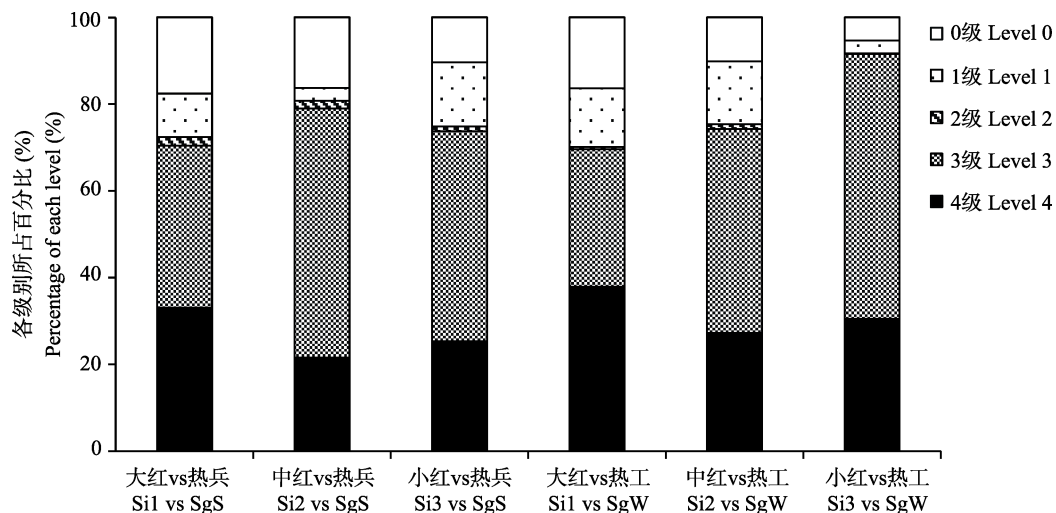


图1 红火蚁与热带火蚁个体间的攻击等级分布图

Fig. 1 Aggressive level between *Solenopsis invicta* and *Solenopsis geminata* in one-on-one competition

大红: 红火蚁大型工蚁; 中红: 红火蚁中型工蚁; 小红: 红火蚁小型工蚁; 热兵: 热带火蚁兵蚁;

热工: 热带火蚁工蚁。图2, 图3同。

Si1: Major workers of *S. invicta*; Si2: Medium workers of *S. invicta*; Si3: Minor workers of *S. invicta*; SgS: Soldiers of *S. geminata*; SgW: Workers of *S. geminata*. The same with Fig. 2 and Fig. 3.

表2 红火蚁与热带火蚁一对一处理组合的攻击强度测定

Table 2 The aggressive ability of *Solenopsis invicta* against *Solenopsis geminata* in one-on-one competition of different combinations

		与红火蚁的攻击指数 Aggressive indices between <i>S. invicta</i> and <i>S. geminata</i>		
		大型工蚁 Major workers	中型工蚁 Medium workers	小型工蚁 Minor workers
热带火蚁兵蚁	Soldiers of <i>S. geminata</i>	3.17±0.27 a	3.21±0.13 a	3.06±0.19 a
热带火蚁工蚁	Workers of <i>S. geminata</i>	3.32±0.13 ab	2.97±0.21 b	3.49±0.12 a

表中数据为平均数±标准误。同行数据后标有相同小写字母表示表示在0.05水平上差异不显著。

The data are mean±SE, and followed by the same lowercase letters in the same row indicate no significant difference at 0.05 level.

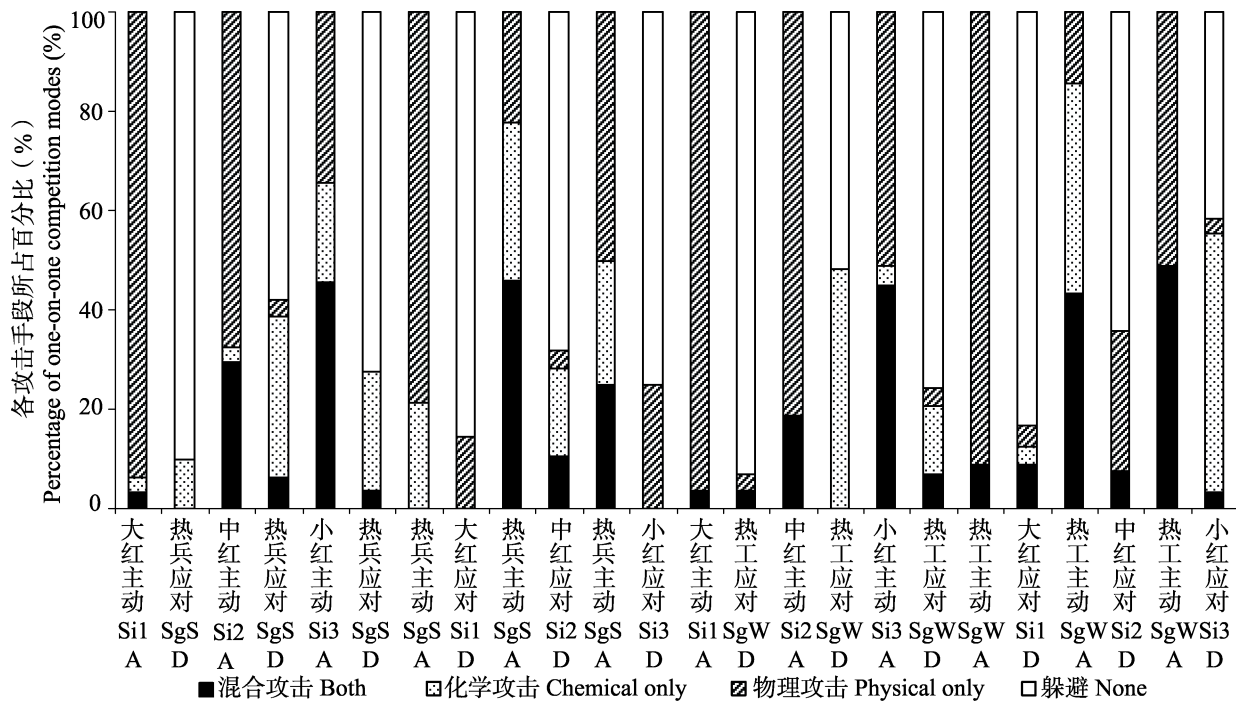


图 2 红火蚁与热带火蚁个体间干扰竞争等级 3 的攻击手段分布图

Fig. 2 One-on-one competition modes between *Solenopsis invicta* and *Solenopsis geminata* in level 3

A. 攻击方 Attacker; D. 应对方 Defender. 图 3 同 The same with Fig. 3.

当红火蚁工蚁主动攻击热带火蚁工蚁时, 红火蚁大、中、小型工蚁采用物理攻击的比例依次减少, 分别为 96.55%、81.25%、51.72%, 但采用混合攻击的比例依次增加, 分别为 3.45%、18.75%、44.83%; 热带火蚁工蚁主要采用的应对方式为躲避; 当热带火蚁工蚁主动攻击红火蚁工蚁时, 对大、中、小型红火蚁工蚁采用混合攻击的比例分别为 8.33%、33.3%、48.27%, 对手体型越小, 越多用混合式攻击; 对于热带火蚁工蚁的攻击, 大、中型红火蚁工蚁以躲避应对为主, 而小型红火蚁以化学攻击应对为主。

红火蚁与热带火蚁个体间攻击程度达第 4 级时, 所采取的攻击手段略有差异, 但主要以混合攻击为主要的主动或应对方式 (图 3)。红火蚁工蚁主动攻击热带火蚁兵蚁时, 以混合攻击手段为主, 大、中、小型红火蚁使用的比例依次为 83.33%、100%、84.62%, 而热带火蚁兵蚁的应对方式则随着红火蚁体型的减小而变化, 体现在化学攻击的比例增多, 混合攻击的比例减少; 当热带火蚁兵蚁主动攻击红火蚁时, 也是以混合攻

击手段为主, 而各型红火蚁皆以混合攻击应对为主。在应对过程中, 大、中型红火蚁有一定程度的躲避行为, 小型红火蚁并不躲避, 而是充分使用化学、物理和混合攻击手段应战。

当红火蚁主动攻击热带火蚁工蚁时, 主要用混合攻击的方式, 其比例随红火蚁体型大小依次增加, 为 74.29%、96.00%、100%。热带火蚁工蚁面对大、中型红火蚁时有一定比例的逃避行为, 但与小型红火蚁之间并无互相闪躲, 而是运用了各种攻击手段。当热带火蚁工蚁主动攻击红火蚁时, 主要是采用混合攻击的方式, 而红火蚁各型工蚁也主要采用混合攻击的应对方法。

2.2 红火蚁与热带火蚁群体间干扰竞争

本研究设置了红火蚁与热带火蚁以不同比例混合的处理, 并测定了两种火蚁群体间的攻击强度及合作能力 (表 3)。红火蚁与热带火蚁的数量比率为 1:1 时, 红火蚁的死亡率为 9.00%, 热带火蚁的死亡率为 2.00%, 前者为后者的 4.5 倍, 红火蚁的攻击能力低于热带火蚁; 双方互相

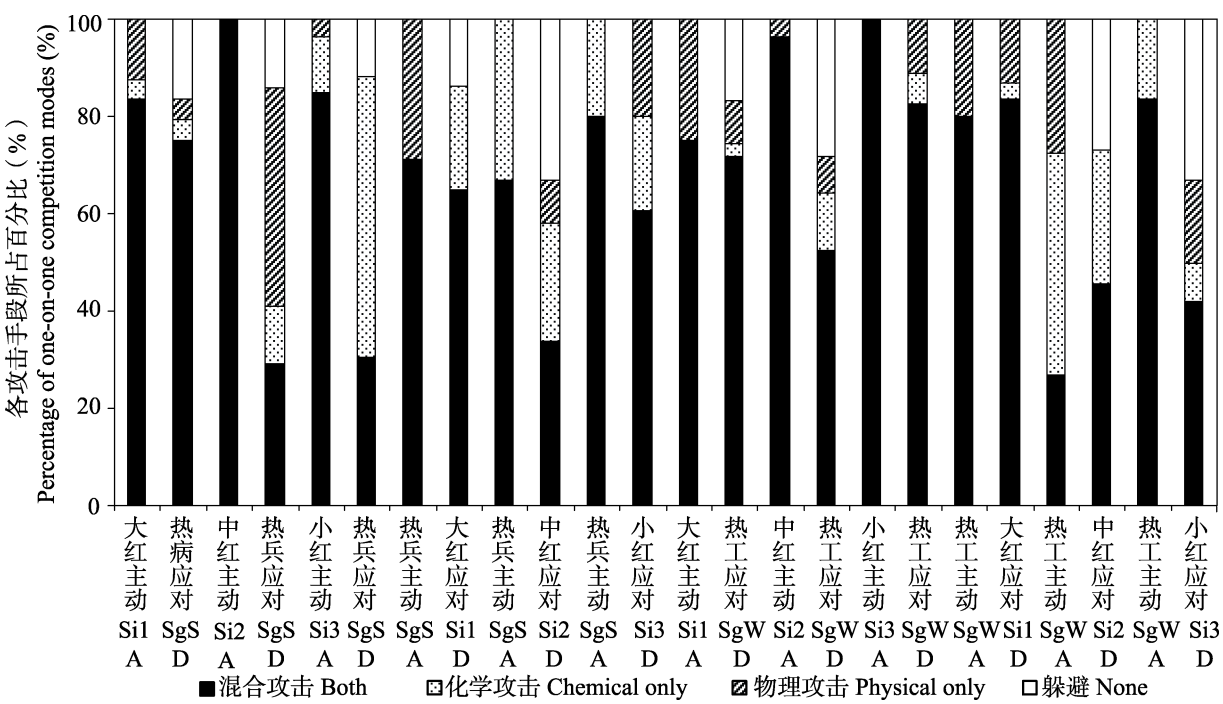


图 3 红火蚁与热带火蚁个体间干扰竞争等级 4 的攻击手段分布图
Fig. 3 One-on-one competition modes between *Solenopsis invicta* and *Solenopsis geminata* in level 4

表 3 红火蚁与热带火蚁群体间的攻击强度及合作能力				
Table 3 Aggressive ability and conspecific interaction between <i>Solenopsis invicta</i> and <i>Solenopsis geminata</i> at group level				
处理组合 (红 : 热) Combinations (<i>S. invicta</i> : <i>S. geminata</i>)	死亡率 (%) Mortality		合作率 (%) Interaction	
	红火蚁 <i>S. invicta</i>	热带火蚁 <i>S. geminata</i>	红火蚁/热带火蚁 (<i>S. invicta</i> / <i>S. geminata</i>)	
5 : 1	0.20±0.01c	58.00±0.07a	1.74±0.07a	
3 : 1	2.00±0.01c	19.67±0.05b	1.42±0.05b	
1 : 1	9.00±0.03b	2.00±0.01c	0.87±0.05c	
1 : 3	22.00±0.04a	2.33±0.01c	0.76±0.02c	
1 : 5	22.00±0.05a	0.80±0.01c	0.81±0.05c	

表中数据为平均数 ± 标准误。同列数据后标有相同小写字母表示表示在 0.05 水平上差异不显著。
The data are mean±SE, and followed by the same lowercase letters in the same column indicate no significant difference at 0.05 level.

攻击中，合作率为 0.87%，参加攻击的红火蚁个体数较热带火蚁的数量少。当热带火蚁数量不变，红火蚁的数量增加至原来的 3 倍和 5 倍时，红火蚁个体死亡率降低到 2.00%和 0.20%，而热带火蚁个体死亡率显著地增加到 19.67%，再显著增加到 58.00%，说明热带火蚁死亡率受到攻击强度的显著影响。攻击过程中，合作率增加到 1.42%和 1.74%，随着红火蚁数量的增加，其群体的攻击力显著增强。

相反，当红火蚁数量保持不变，热带火蚁数

量增加到 3 倍时，红火蚁的死亡率由 9.00%增加到 22.00%，再增加至 5 倍时红火蚁个体死亡率仍然为 22.00%，无显著性变化，说明热带火蚁的攻击力并非随着其数量增加而增加。而热带火蚁的死亡率变为 2.33%，最后减少到 0.80%，其之间并无显著性差异。此外，随着热带火蚁个体增加至 3 倍和 5 倍，合作率从 0.87%略有降低到 0.76%和 0.81%，但处理间无显著性差异，说明热带火蚁合作性并不随着参与攻击个体数量的增加而明显增加。

3 讨论

个体与种群数量是竞争能力的重要指标,两个群体之间的干扰竞争依赖于群体大小或工蚁召集能力,数量优势是群体水平干扰竞争的关键因素,而竞争关系的两群体间数量的不对称导致竞争不对称(Adams, 1990)。在群体干扰竞争中,个体间合作性反映了群体间数量的差异,也反映了个体在群体干扰竞争中的攻击意愿能力(Tanner, 2006)。

3.1 红火蚁与热带火蚁个体间干扰竞争

体型大小是干扰竞争中获胜的重要因素之一(Nowbahari *et al.*, 1999), Morrison (2000) 研究红火蚁、热带火蚁和杂交火蚁的个体相互间干扰竞争并发现,小型工蚁身体经常被大型的蚂蚁铁断,其死亡率高于大型工蚁,体型大的在干扰竞争中取得胜利机会极大。从本研究来看,两种火蚁间的攻击等级集中在高等级 3 和 4,说明两种入侵火蚁都表现出较强的战斗意愿。体型大小直接影响两种火蚁的攻击程度,表现为体型接近的个体间攻击增强,体型接近的组合比较好斗。观察结果显示红火蚁比热带火蚁具有更强的攻击性。大型红火蚁最为好斗,易于引发打斗;小型红火蚁体型与热带火蚁工蚁体型较为接近,也易于引发打斗。热带火蚁工蚁在面对比自己体型更大的大、中型红火蚁时,激烈程度下降,并且在打斗中表现出选择性。当两种入侵蚂蚁间以相互威胁为主,避免直接冲突时,某种程度上反映出生物间尽可能减少生存代价的生物本能(Starks *et al.*, 1998)。

3.2 竞争手段在两种火蚁干扰竞争中的物理和化学防御作用

个体的攻击能力直接影响群体的攻击水平(Tanner, 2006)。红火蚁与热带火蚁个体间攻击程度为 3 级时,当双方分别作为攻击方,皆选择了物理攻击为主要的攻击手段。这与两种火蚁具有强大的上颚有关(Wilson, 1978)。该阶段虽然以物理攻击为主,但化学攻击使用的比例呈

增长趋势,说明化学攻击被用作为一种高级的攻击手段。虽然双方皆倾向于使用物理攻击作为主动攻击手段,但热带火蚁兵、工蚁几乎很少使用物理攻击作为应对手段,而更多选择躲避或以喷射毒液为主的化学防御避免冲突。这可能是热带火蚁兵蚁的上颚虽很发达但并不锋利,其主要用于切割或磨碎种子类的食物,而非专门用于格斗(Wilson, 1978; Trager, 1991),在与红火蚁竞争中没有明显优势。攻击等级升至 4 级时,双方主要以混合攻击为主动或应对方式,两种火蚁在打斗中充分调动其所有的优势,化学攻击被充分的运用到高等级的竞争中。由于两种火蚁的毒液成分与毒性不同,红火蚁毒液成分比热带火蚁的更多更复杂,其能够根据对手释放毒液的成分组成来选择攻击的程度,且自身毒液对热带火蚁具有更强的驱避作用(Lai *et al.*, 2015),因而双方干扰竞争中化学攻击能力具有不对称性。从竞争手段来看,无论是物理还是化学攻击,红火蚁都较热带火蚁稍胜一筹。

3.3 红火蚁与热带火蚁间群体攻击强度与合作性

在群体干扰竞争中,胜者一般是数量占优方(Adams, 1990),对资源的保护能力随着本身种群数量的增加而增强(Tanner, 2008)。多蚁后型红火蚁蚁巢中的工蚁数量为热带火蚁的 5 倍时即可将其取代(Porter *et al.*, 1988)。然而群体的攻击水平取决于实际参与竞争的有效个体数量,而非群体的绝对数量(Tanner, 2006)。蚂蚁间以合作的方式来打斗,可增加竞争能力并减少自身的死亡率。阿根廷蚁 *Linepithema humile* 与臭家蚁 *Tapinoma sessile* 的等数量(20:20)群体干扰竞争中,平均 1.7 头阿根廷蚁攻击 1 头家臭蚁,而家臭蚁很少合作攻击(Buczkowski and Bennett, 2008)。本研究的两种火蚁在群体水平的竞争强度,尤其在个体的合作性上存在较大差异,当红火蚁数量增加到热带火蚁的 5 倍,热带火蚁死亡率增加了 28 倍,红火蚁个体之间的合作率增加了 1 倍;相反,当热带火蚁的数量增加到红火蚁数量的 5 倍时,红火蚁的死亡率只增加了 1.4 倍,合作率无显著变化。红火蚁群体间的

合作性会随着群体中个体数量的增加而显著增加,即对手死亡率显著增加是红火蚁数量增加与合作性增强的结果。而热带火蚁群体合作性并不随着个体数量的增加而发生显著变化,当它们数量占优势时,使红火蚁死亡数增加的主要原因仅仅是由于个体数量的增加。木蚁 *Formica integroides* 能够感知同伴数量的多少,并以此来调节自己的攻击强度与攻击意愿(Tanner, 2008)。红火蚁也可能存在这种潜在的能力,通过感知其本身群体数量,从而改变攻击强度与合作性。本研究仅从干扰竞争角度阐释红火蚁比热带火蚁具有更强的竞争优势,一方面需从资源竞争角度研究两种入侵火蚁与本地蚂蚁间的竞争关系,另一方面还需开展田间观察及野外长期群落替代试验。

参考文献 (References)

- Adams ES, 1990. Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Animal Behaviour*, 39(2): 321–328.
- Buczowski G, Bennett GW, 2008. Aggressive interactions between the introduced Argentine ant, *Linepithema humile* and the native odorous house ant, *Tapinoma sessile*. *Biological Invasions*, 10(7): 1001–1011.
- Chou LY, Terayama M, 1991. Name list of insects in Taiwan-Hymenoptera: Apocrita: Formicidae. *Chinese Journal of Entomology*, 11(1): 75–84.
- Gao Y, Lv LH, He YR, Qi GJ, Zhang JQ, 2011. Interference competition between the red imported fire ant (*Solenopsis invicta* Buren) and two native ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(5): 602–608. [高燕, 吕利华, 何余容, 齐国君, 张金强, 2011. 红火蚁与两种本地蚂蚁间的干扰竞争. 昆虫学报, 54(5): 602–608.]
- Grangier J, Breton JL, Dejean A, Orivel J, 2007. Coexistence between *Cyphomyrmex* ants and dominant populations of *Wasmannia auropunctata*. *Behavioural Processes*, 74(1): 93–96.
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND, Case TJ, 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 181–233.
- King JR, Tschinkel WR, 2006. Experimental evidence that the introduced fire ant, *Solenopsis invicta*, does not competitively suppress co-occurring ants in a disturbed habitat. *Journal of Animal Ecology*, 75(6): 1370–1378.
- Lai LC, Hua KH, Wu WJ, 2015. Intraspecific and interspecific aggressive interactions between two species of fire ants, *Solenopsis geminata* and *S. invicta* (Hymenoptera: Formicidae), in Taiwan. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 18(1): 93–98.
- Lu YY, Zeng L, 2015. 10 years after red imported fire ant found to invade China: history, current situation and trend of its infestation. *Plant Quarantine*, 29(2): 1–6. [陆永跃, 曾玲, 2015. 发现红火蚁入侵中国 10 年: 发生历史、现状与趋势. 植物检疫, 29(2): 1–6.]
- Lv LH, Feng X, Chen HY, Liu J, Liu XY, He YR, 2006. A technique for field collecting and laboratory rearing red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(2): 265–267. [吕利华, 冯夏, 陈焕瑜, 刘杰, 刘晓燕, 何余容, 2006. 介绍红火蚁的野外采集和实验室饲养的方法. 昆虫知识, 43(2): 265–267.]
- Morrison LW, 2000. Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. *Oikos*, 90(2): 238–252.
- Nowbahari E, Fénéron R, Malberbe M, 1999. Effect of body size on aggression in the ant, *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Aggressive Behavior*, 25(5): 369–379.
- Porter SD, Eimeren BV, Gilbert LE, 1988. Invasion of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae): Microgeography of competitive replacement. *Annals of the Entomological Society of America*, 81(6): 913–918.
- Starks PT, Fischer DJ, Watson RE, Melikian GL, Nath SD, 1998. Context-dependent nestmate discrimination in the paper wasp, *Polistes dominulus*: a critical test of the optimal acceptance threshold model. *Animal Behaviour*, 56(2): 449–458.
- Suarez AV, Holway DA, Liang D, Tsutsui ND, Case TJ, 2002. Spatiotemporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour*, 64(5): 697–708.
- Tang QY, Feng MG, 2002. DPS Data Processing System for Practical Statistics. Beijing: Science Press. 418–430. [唐启义, 冯明光, 2002. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统. 北京: 科学出版社. 418–430.]
- Tanner CJ, 2006. Numerical assessment affects aggression and competitive ability: a team-fighting strategy for the ant *Formica xerophila*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 273(1602): 2737–2742.
- Tanner CJ, 2008. Resource characteristics and competition affect colony and individual foraging strategies of the wood ant *Formica integroides*. *Ecological Entomology*, 33(1): 127–136.
- Trager JC, 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the*

- New York Entomological Society*, 99(2): 141–198.
- Wang L, Lu YY, Xu YJ, Zeng L, 2013. The current status of research on *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae) in mainland China. *Asian Myrmecology*, 5(1): 125–138.
- Wetterer JK, 2011. Worldwide spread of the tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 14(1): 21–35.
- Wetterer JK, 2013. Exotic spread of *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae) beyond North America. *Sociobiology*, 60(1): 50–55.
- Wilson EO, 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(4): 615–636.
- Wojcik DP, Allen CR, Brenner RJ, Forsy EA, Jouvenaz DP, Lutz RS, 2001. Red imported fire ants: impact on biodiversity. *American Entomologist*, 47(1): 16–23.
- Wu BQ, Lu YY, Zeng L, Liang GW, 2008. Influence of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae) on the diversity of ant communities in a newly infested longan orchard and grass areas nearby. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19(1): 151–156. [吴碧球, 陆永跃, 曾玲, 梁广文, 2008. 红火蚁入侵对广东多种生境中蚂蚁类群的影响. *应用生态学报*, 19(1): 151–156.]
- Xu YJ, Zeng L, Lu YY, 2009. Cold hardiness of worker ants of *Solenopsis geminata* (Fabricius). *Journal of Environmental Entomology*, 31(3): 187–190. [许益鏊, 曾玲, 陆永跃, 2009. 热带火蚁工蚁耐寒能力的测定. *环境昆虫学报*, 31(3): 187–190.]
- Zeng L, Lu YY, He XF, Zhang WQ, Liang GW, 2005. Identification of red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, to invade mainland China and infestation in Wuchuan, Guangdong. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(2): 144–148. [曾玲, 陆永跃, 何晓芳, 何晓芳, 张维球, 梁广文, 2005. 入侵中国大陆的红火蚁的鉴定及发生为害调查. *昆虫知识*, 42(2): 144–148.]