12 Wootton, R.J. In: Rayner, J.M.V., wooton., R.J. ed. Biomechanics in Evolution. Cambridge Univ. Press, 1991. 99 – 112.
13 Kukalova – Peck, J. *J. Morphol.*, 1978, **156**: 53 – 125.
14 Edmunds, G.F., Traver, J.R. *J. Wash. Acad. Sci.*, 1954, **44**: 390 – 400.
15 Wigglesworth, V.B. *Proc. R. Ent. Soc. London*, Ser. C. 1963, **28**: 23 – 32.
16 Wigglesworth, V.B. *Symp. R. Ent. Soc. London*, 1976, **7**: 255 – 269.
17 Carpenter, F.M. *Psyche*, 1948, **54**: 65 – 85.
18 Carpenter, F.M., Burnham, L. *Annu. Rev. Earth Plan. Sci.*, 1985, **13**: 297 – 314.
19 Carpenter, F.M., Richardson, E.J. *Psyche*, 1968, **74**: 295 – 309.
20 陈世骧.昆虫学报,1955,**5**(1):1 ~ 44.
21 Sharov, A.G. *Paleont. Zh.*, 1966, **3**:84 – 93.
22 沙洛夫,A.Г.昆虫学译报,1958,**3**(4):151 ~ 154.
23 Kristensen, N.F. *Ann. Rev. Ent.*, 1981, **26**:135 – 158.
24 Snodgrass, R.E. *Smithson Misc. Coll.*, 1954, **122**(9):1 – 124.
25 Hinton, H.E. *Trans. Pro. S. Lond. Ent. Nat. Hist. Soc.*, 1949, **100**:111 – 154.
26 Hinton, H.E. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 1948, **99**:395 – 409.
27 Duporte, E.M. *Can. Ent.*, 1958, **90**:436 – 439.
28 郭郛.昆虫的变态.北京:科学出版社,1965. 1 ~ 180.
29 Edmonds, G.F. *Ann. Rev. Ent.*, 1972, **17**:21 – 42.
30 陈世骧.昆虫学报,1962,**11**(1):1 ~ 16.
31 Sharov, A.G. *Proc. 15th Congr. Zool.*, 1959, 105 – 108.
32 Sharov, A.G. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.*, 1965, **3**:349 – 358.
33 Hennig, W. Insect Phylogeny. Great Bri. at Pitman Press Bath., John Wiley & Sons, 1981. 1 – 443.
34 Stoche, K., *Stuttg. Beitr. Naturk.*, 1963, **110**:1 – 6.
35 Anderson, D.T. *Devolop. Syst. Insect*, 1972a, **1**:165 – 242.
36 Anderson, D.T. *Develop. Syst. Insect*, 1972b, **1**:95 – 163.

蚂蚁行为生态研究进展*

贺达汉 长有德
(宁夏农学院农学系 永宁 750105)

蚂蚁行为包括筑巢、觅食、育幼、共生和组织社会生活等社会性与非社会性行为。从研究层次上可分为个体行为和群体行为,前者研究蚂蚁个体行为特性,后者研究其社会组织特性。蚂蚁行为记载历史悠久,但直到本世纪 30 年代计算机和数字照像机的相继问世,蚂蚁行为学研究才获得了突破性进展,其研究内容在广度和深度上都得到了很大的发展[1]。近年来,许多昆虫学和生态学家更加注重蚂蚁行为对环境因子生态反应的研究[1]。配合自己的研究工作,作者对近年来国内外有关蚂蚁行为生态学研究文献资料进行了搜集、整理和总结。现就蚂蚁筑巢、觅食、育幼行为及其对环境因子反应方面的研究进展作一简介。

1 筑巢行为

其研究主要涉及到筑巢过程中工蚁间信息传递机制[2]、营巢行为调节机制[3]、蚁巢空间结构和穴外堆土特征[1,3]及巢穴位置选择等与环境因子的关系[3~5]等。这一领域一直是蚂蚁行为研究的薄弱环节,一是野外蚁巢的筑巢过程和空间结构很难进行系统调查;二是蚁巢的三维空间结构增加了调查、数量描述和统计分析的难度[6]。近年来,利用细胸蚁属 *Leptothrax* 种类的特殊筑巢行为制作人工蚁巢使其研究取得了较大发展。本属种类群体蚁量少(< 500 头),1 头蚁后,喜于在岩石缝隙中营建巢穴,以岩石为周围巢壁,巢室只有 1 个。利用这种特性,Franks[7]用两块载玻片相并,四周夹有硬纸板,中空部分为蚁巢,制成人工蚁巢进行该蚁筑巢行为的观察与分析。该方法的突出优点是其

* 国家自然科学基金资助项目。
收稿日期:1998-06-26。

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

巢穴空间二维化,便于观察、照像和数量描述,易于环流统计法、棋盘格状法和概率密度函数技术等描述其蚁巢结构变化及最终格局。Franks[2]用此人工蚁巢以计算机图形模拟法描述了 *Leptothorax tubero-interruptus*(F.)的筑巢行为和过程,得出其筑巢行为的调节机制。

自然蚁巢分无巢型、植物巢型、木巢型、纸巢型、悬巢型和土巢型[8]。土巢的空间结构随蚂蚁种类不同变化很大[1]。穴外堆土形状(又称蚁山)有馒头形、火山口形、圆锥形等[8]。这方面的研究包括筑巢行为对地表和地貌特征[3,9]和植被结构与演替特征[3,9,10]的反应、对土壤改良[9]等的生态作用等。英国南部草地黄毛蚁 *Lasius flavus*(F.)蚁山的筑建往往伴生着其独特的植物区系[10]。阿根廷北部 Chaco 地区弓背蚁 *Camponotus punctulatus*(Mayr)蚁山所形成的特殊地貌类型,对植被类型和植物丰富度有着显著的影响[4]。

蚂蚁群落组成和种类分布亦与环境中植被[7,11]、地表和地貌特征[4,12]以及土壤类型和耕作频率[4]等因子有着密切关系。Restelmeyer 等[4]报道了撂荒生态系统地面觅食的蚂蚁群落结构与土地利用强度变化的关系。Fontenla 报道了蚂蚁群落结构和组成与植被演替的关系。Jardan[5]的研究结果表明沙漠不同演替阶段蚂蚁群落组成与植被存在着明显的相关性。Anderson[11]报道了澳大利亚半干旱地区和干旱、季节性干旱地区蚂蚁群落的组成变化。宁夏沙坡头人工固沙草地不同封育年限区中蚂蚁的种类与种群数量明显不同,与封育时间、表土层厚度、植被结构等表现出明显的相关性。蚂蚁营巢行为有一定的调节机制[3,31]。温度调节是部分种类所常有的一种方式[32],穴巢面向太阳,易于吸收热量;穴巢深度随季节性温度变化而变化。作者室内饲养发现,针毛收获蚁 *Messor aciculatus*(Smith)通过穴巢孔口数量变化适应季节性温度变化。猛蚁属仅有一巢口,通常以巢口开封适应昼夜温度变化。弓背蚁 *Camponotus* sp.筑巢没有特定的方向性,但具有一种避水调节机制(escape flood mechanism)[3],易于遭水淹的低位地区蚁山较高,水淹机会较少的高位地区蚁山明显较低。

2 觅食行为

觅食行为涉及觅食对策[13,14]、觅食范围和偏嗜性[15,16]及觅食过程中工蚁间的信息传递与相互配合机制[17]等。觅食行为的研究以野外试验和调查为多[14,15,17]。觅食对策多种多样,有些种类通过产生有毒物质或征集大的工蚁群体方式垄断食物[13,16];有些种类侵占对方蚁巢区域干扰对方觅食活动和掠夺其食物[8];有些种类以强的种间竞争占据较大的觅食区域获取较多食物[18,19]。植食性蚂蚁包括食种类、切叶类和食菌类,其中研究较多的是食种类[15,21]。食种类觅食行为的研究对于探讨蚂蚁觅食对环境中植物群落组成与结构动态及土壤种子库的影响十分重要[15,21~26]。食种蚂蚁对种子的选择性与种子的形态、大小及可获性有关[23~25]。Thomas[15]发现通常多数种类喜于选择小而"健全"的种子。这类种子易于搬运、耐衔镊和贮存[15~26]。宁夏荒漠草原针毛收获蚁冬贮种子中亦发现此种现象。蚁巢内种子坚硬且无损坏,巢外废弃种子堆中种子种类与巢内的一致,但90%以上均有不同程度的损坏。这说明蚂蚁在种子贮藏过程中对种子是进行了一定的选择和处理的。Thomas[15]还发现种子可获性亦影响蚂蚁对种子的选择性,离穴巢 2~7m 范围内土壤中的种子密度明显低于 7~12m 范围内的;觅食活动随与穴巢距离的增加而降低。自然条件下,西方收获切叶蚁 *Pogonomyrmex occidentalis*(Cresson)多选择小而易获的种子,但在人工对照试验中对穴巢附近的小种子则很少选择,较多选择的是离穴巢较远(7~10m)具有相似能量的大型种子。对此,可根据 Stephens[27]曾提出的觅食理论学说解释,即低的可遇率导致低的选择性。自然条件下觅食者遇到种子的机率小,因而对种子的选择性较低。蚂蚁对含有某些特殊物质的种子有一定的偏食性[15,16]。对某些内生真菌感染种子和正常种子亦表现出不同的选择性[16]。国内有报道认为,蚂蚁对种

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

子的贮存会引起种子窒息,影响发芽,从而导致草场植被退化,加剧沙化,这一工作应是今后研究的重要内容之一。

3 育幼行为

育幼行为是社会性昆虫的重要特性[1,8]。蚂蚁育幼行为研究涉及卵和幼蚁的空间排列[28]、育幼护理的有效时空分配[29,30]以及育幼过程中工蚁间的信息传递机制[29]。Franks[28]发现 *Leptothorax unifascitus* 亦是研究育幼行为的理想材料,一是群体蚁量小,二是幼蚁集中,呈二维空间排列,位置相对固定,且很少搬动。他还发现不同发育阶段的幼蚁以同心圆方式放置,中心放卵和小型幼蚁,外周放较大和较成熟个体。棋盘格状分析表明,分配给每一幼蚁个体的瓦状区域随该个体离圆心距离的增加而增大。瓦状区域代表该个体所需要的"护理空间"(Domain of Care),工蚁抚育该区域幼蚁时,可根据其护理空间进行"适量"护理。当该群体被迫转移穴巢时,在新巢中会很快排列出具有以上特征的幼蚁排列格局。Stickland 等[30]用人工蚁巢和计算机图形分析法模拟了 *L. tubero-interruptus*(F.)巢内活动的空间分配,发现巢内活动依赖于巢穴空间结构。并认为幼蚁排列格局及对幼蚁的护理行为随季节而变化。许多研究还表明,工蚁用于幼蚁护理时间占整个活动的40%,幼蚁与工蚁比例一般是 0.5 ~ 2。Hatcherk[29]在 *L. acervorum* 幼蚁护理中发现一种互斥机制(mutual exclusion mecharism),通过此机制工蚁间可以进行信息交流,知道哪些个体已被护理,哪些个体需要护理,从而实现护理行为的有效时空分配。*L. acervorum* 在幼蚁护理中具有明显的周期性[11,12]。此周期性在细胸蚁属其他种类也有发现[31]。对育幼行为的深入研究对于了解蚂蚁种群数量消长机制,有效地控制种群数量有着十分重要的意义。

蚂蚁行为活动是对复杂多变的外界环境的长期适应,深入了解这些活动规律以及对环境因子的生态反应,有助于揭示蚂蚁生命活动的机理,达到有效地控制蚂蚁种群数量,以利于自然生态系统的维持与演替和人工生态体系的可持续发展。

参 考 文 献

1 Sudd, J. H., Franks, N. R. The behavioural ecology of ants. Blackie, Glasgow, 1987. 1-186.

2 Franks, N. R., Wilby, A., Silverman, B. W., *et al*. *Anim. behav*., 1992, **44**(22): 357-375.

3 Eduardo, F. P., Patricia, S. T., Omar, P. R., *et al*. *Rev. Biol. Trop*., 1991, **39**(1): 71-76.

4 Restelmeyer, B. T., John, A. W. *Ecolo. Appl*., 1991, **6**(4): 1225-1240.

5 Jardan, C., Galle, L., Margoczi, K. *Tisicial* (*Szeged*), 1993, **27**: 9-15.

6 Sharka, V., Deneubourg, J. L., Belic, M. R. *J. Theor. Biol*., 1990, **147**: 1-16.

7 Franks, N. R., Brgant, S., Griffiths, R., *et al*. *J. Math. Bid*., 1990, **52**: 596-612.

8 吴坚,王常禄. 中国蚂蚁. 北京:中国林业出版,1995. 1 ~ 4.

9 Carlson, S. R., Whiteford, W. G. *Am. Midl. Nat*., 1991, **126**(1): 12-139.

10 King, T. T. *Ecology*, 1977, **65**: 235-315.

11 Anderson, A. M. *Austr. J. Zool*., 1993, **41**(4): 399-414.

12 Diaz, M. *Insectes Soc*., 1991, **38**(4): 315-364.

13 Holldobler, B. *Oecologia*, 1982, **52**: 208-213.

14 Holldobler, B., Stanten, R. C., Markl, H. *Behav. Ecol. Sociobiol*., 1978, **4**: 163-181.

15 Thomas, O. C., James, A. M. *Ecology*, 1992, **73**(5): 1768-1779.

16 Tom, R. K., Stanleg, H. F., Diane, L. A. *Oecologia*, 1993, **95**: 470-473.

17 Muller, M., Wehner, R. J. *Comp. Physio. Sens. Neur. Behav. Pluysio*., 1994, **125**(5): 525-530.

18 Duncan, F. D., Crewe, R. M. *Insec. Soc*., 1994, **41**: 85-98.

19 Greenlade, P. J. M. *J. Appl. Ecol*., 1971, **8**: 323-352.

20 Rosengren, R. *Ann. Zool. Fenn*., 1986, **23**: 297-302.

21 Steven, W. R. *Oecologia*, 1986, **68**: 231-234.

22 Lopez, F., Frarcisco, J. A., Jose, M. S. *Acta Oecologica*, 1993, **14**(3): 405-414.

23 Whitford, W. G. *Ecology*, 1978, **59**: 185-189.

24 Briese, P. T., Macauley, B. J. *Austr. J. Ecol*., 1985, **6**: 1-19.

25 Hobbs, R. J. *Oecologia*, 1985, **67**. 519-523.

26 Roberts, H. A. *Advan. Appl. Biol*., 1981, **6**: 1-55.

27 Stephens, D. W., Kerbs, J. R. Forgaing theory. New York: Princeton university press, 1986.

28 Franks, N. R., Sendova-Franlcs, A. B. *Behav. Ecol. sociobiol*., 1992, **30**: 109-123.

(下转第 352 页)

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

种蠼螋 *Termitaradus* sp.以白蚁为食,生活于白蚁巢穴内。这种螨为与其生活习性相适应,表现出极度特化的外形特征,如身体扁平,头和附肢隐藏在身体下方,单、复眼均退化等。从墨西哥琥珀中发现的一种螨具有与之相似的形态特征,身体也明显变得宽扁,其形态特点及在该琥珀中同时发现的两只干瘪的白蚁尸体,证明这种螨的原始种类也曾生活于白蚁穴中。Boucot以琥珀昆虫为对象,就昆虫行为及协同进化进行了深入研究。根据自己的研究结果,他提出,生物的行为保持着一定的连续性,已灭绝的生物的行为特点与其现存的后代十分相似。

2.4 提供有关昆虫病原物及寄生物的化石证据

关于从琥珀昆虫中发现的几种病原菌迄今已有一些报道,这些已发现的侵染昆虫的病原物看起来似昆虫体表的一些细微结构,辨别困难,其种类大部分仍难以鉴定。从多米尼加琥珀中发现了几种寄生摇蚊和果蝇的寄生性线虫,从两种蛾类和一种摇蚊躯体上则发现了不少寄生性螨类。这些例子表明,早在2500~4000万年前,与现存种类生活史相似的寄生类群就已出现[4]。

3 有关琥珀昆虫的新发现及研究前景

人们通常会认为,琥珀中保存下来的仅仅是昆虫的外骨骼,其内部组织已因细胞的自溶作用或微生物的分解作用而破坏。然而,研究人员利用电子显微镜对黎巴嫩琥珀中的一只摇蚊进行研究后惊奇地发现,这只摇蚊的表皮和肌肉细胞均得到了不同程度的保存。观察中还发现,其细胞核内含有具一定密度,与染色质合成有关的核质,同时还发现核膜、线粒体、脂滴、核糖体以及气管、微气管等结构及成分[4]。更有意义的是,近年来研究人员将现代分子生物学技术应用于琥珀昆虫的研究,取得了可喜的成果。Cano等继对多米尼加琥珀中的一只蜜蜂 *Proplebeia dominicana* 成功地进行了DNA的分离和部分鉴定之后,又从黎巴嫩琥珀中(距今1.20~1.35亿年)成功地扩增了一种象甲(鞘翅目、毛象科)的18S rDNA。将这种象甲与鞘翅目另两个科的两个种,以及两种双翅目昆虫的18S rDNA序列比较表明,该种已经灭绝,而且鞘翅目与双翅目应从不同的分支进化而来[3]。

我国幅员辽阔,陆相地层发育完整,昆虫化石十分丰富,在世界昆虫产地中占有十分重要的地位[5]。近几十年来,我国的古昆虫学研究取得了可喜的成绩,有的研究成果在一些领域处于国际领先地位。有理由相信,随着研究的进一步深入,琥珀昆虫这一大自然匠心独运的艺术品,必将在相关的科学领域焕发出更加美丽的光彩。

参 考 文 献

1 玉钰,金玉玕,戎嘉余.古生物学·古无脊椎动物与植物.北京:科学出版社,1982.6~10.

2 邹树文.中国昆虫学史.北京:科学出版社,1981.81.

3 刘伟,陈晓峰,王瑛.昆虫知识,1998,**35**(2):123~126.

4 Poinar, G. O. Jr. *Annu. Rev. Entomol.*, 1993, **46**: 145~159.

5 洪友崇.琥珀中的昆虫化石.北京:地质出版社,1981.11~16.

(上接372页)

29 Hatcher, M. J., Tofts, C., Franks, N. R. *Naturwissenschaften* 1992, **79**.32-34.

30 Stickland, T. R., Franks, N. R. *Proc. R. Sco. Lond.* B., 1994, **257**:279-286.

31 Cole, B. J. *Am. Nat.*, 1991, **137**:244-259.

32 Galle, L. *Acta Biol. Szeged*, 1973, **19**:139-142.

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net