

## 动物城邦系列（共四册）

作者：伯特·霍尔多布勒 (作者), 爱德华·D.威尔逊 (作者), 达里奥·马埃斯特里皮埃里 (作者), 托马斯·D.西利 (作者), 凯特琳·奥康奈尔 (作者)

### 目录

[序言](#)

[第一章 终极超个体](#)

[第二章 小蚂蚁，大成就](#)

[第三章 切叶蚁的兴起](#)

[第四章 切叶蚁的生命周期](#)

[第五章 等级体系 美洲切叶蚁属的](#)

[第六章 收获](#)

[第七章 美洲切叶蚁属的通信](#)

[第八章 蚁-真菌共生](#)

[第九章 共生中的卫生](#)

[第十章 废物处理](#)

[第十一章 农业寄生者 农业劫掠者和](#)

[第十二章 切叶蚁的巢](#)

[第十三章 小径和大路](#)

[致谢](#)

[相关专业术语汇编](#)

[版权页](#)

# 序言

如果有一天，一伙博物学家要聚在一起选出动物世界的七大奇迹，他们将不得不把切叶蚁异乎寻常的、强大的文明考虑在内。在美洲热带和亚热带的广大区域里，这种昆虫主宰了森林、草原和牧场。

从蛮荒的内陆到城市中心的广场和空地，无论你到中美大陆的什么地方旅行，你都会很快邂逅切叶蚁。首先引起你的注意的是一列列体形较大、红棕色的工蚁。它们排成纵队疾行，10只蚂蚁并排，紧凑程度堪比阅兵中疾行的士兵方阵。它们在宽不过一个人的手掌的微型公路上行走，行经之处，植物和碎屑被一扫而光。它们中的一些是向外走的，一些是回家的，二者数量大体相当。后者中绝大多数蚂蚁携带着新鲜的叶子或花瓣切片。它们用上颚叼着切片，直接把“战利品”背在背上，就像打着一把遮阳伞，所以得克萨斯和路易斯安那地区的人一般称它们为“阳伞蚁”（parasolants）。

仔细观察那些负重的蚂蚁，你很有可能看见一些小蚂蚁骑在运输中的叶子碎片上，就像在搭便车。这些小蚂蚁难道像象夫那样，在引导着它们的大伙伴回家？不，它们的作用甚至更加奇特，它们是活的苍蝇拍。行进中的蚂蚁纵队会吸引致命的寄生蝇，寄生蝇就像俯冲轰炸机那样从天而降，如果不加以阻止，它们就会在大蚂蚁的脖子或脖子附近产卵。蛆很快就会孵化出来，并设法进入蚂蚁的身体，吃掉蚂蚁的组织。蝇拍警卫站在携带叶子的姊妹身上，用前腿和有利的颚打击寄生蝇，阻止它们寄生。

如果你一路跟随载货的蚂蚁商队，它们会把你带到蚁巢的所在之处。想要抵达蚁巢，你可能要沿着小径走50米，甚至100多米。这趟行程可能会穿越浓密的灌木丛，甚至还会经过一两个陡峭的小沟谷。最终，蚁巢必将豁然呈现在你的视线中。那是一座有着数百万居民的城市，一个地下大都会。它的上部是一个由挖掘出的土壤构成的一般高两米甚至两米以上的圆顶。在地下，蚂蚁们挖掘了数千个小室，每间大小和一个人的头部差不多；更准确地说，小室的容积为三分之一公升至50公升（约33立方厘米至5000立方厘米）。所有这些小室都由一个迷宫似的隧道连接，小室里面充满着绒毛状的灰色物质。它们薄薄的墙壁使单位容积达到最大。墙壁上生长着一种真菌，这种真菌只与切叶蚁以及它们在进化上不太先进的近亲那样的“农业蚂蚁”共存。这种真菌只有很少一部分能发育成有梗和菌盖的蘑菇，多数以由细线一样的菌丝构成垫子的形式增殖。

这种真菌的养料是一种糊状的细胞壁。这种好似制型纸浆的物质是用那些觅食的工蚁带进来的植物碎片制成的。

除了从新被切割的植物上获取的植物汁液，切叶蚁完全靠自己栽培的真菌生存。它们发明了一种方法，把新鲜的植物（蚂蚁的消化系统无法处理的材料）转化成了对它们来说可食用的食品。在一定程度上，切叶蚁取得的成就堪与人类农业科学家取得的成就媲美。不仅如此，它们还在生物进化上取得了一项突破：利用新鲜的植物使它们的作物生长，这意味着它们开发出了一种几乎取之不尽的食物源。

切叶蚁和它们栽培的真菌的相互依赖是亘古以来最成功的共生之一。切叶蚁是新鲜植物材料的主要消费者，因而也是美洲热带地区陆地环境中的一种主导力量。一个发育完全的切叶蚁群落所消费的植物材料的量大致和一头牛所消费的量相当。在美洲热带地区的大多数地方，以及在切叶蚁能够侵入花园和农田的任何地区，它们都是主要的农业害虫。

因此，处在它们广阔的生存区域内的人都熟悉它们。它们是巴西的“saúva”、巴拉圭的“saú”、圭亚那的“cushi”、哥斯达黎加的“zampopo”、尼加拉瓜和伯利兹的“wee-wee”、墨西哥的“cuatalata”、古巴的“bibijagua”，以及得克萨斯和路易斯安那的城镇蚂蚁或阳伞蚁。

从科学角度看，把切叶蚁群落看作复杂的有机结构也许是最恰当的。切叶蚁群落只有一个目的，就是把植物转化成更多的切叶蚁群落。它们是自然选择所设计的文明，生存目的是在它们不可避免的死亡之前尽可能多地复制自身。由于它们拥有动物中已知的最复杂的交流系统之一、最精致的等级体系之一，拥有可调节温度和湿度的巢穴构造、动辄数百万的居民，切叶蚁群落理应该被认为是地球上的终极超个体（superorganism）。更为引人注目的是，蚁群全都只由一只身为母亲的蚁后和它的女儿构成。雄蚁只是季节性地被养育，即使在繁殖季节也只占群落的很小一部分，它们的角色仅仅是在远离巢穴的交配飞行中为处子蚁后授精。由于雄蚁的身体和本能行为就是被这样设计的，交配后它们就会死去。

如果来自另外一个星系的访客在100万年前人类尚未兴起时到访地球，它们也许会断定，切叶蚁群落是这个星球所能产生的最先进的社会。然而这个星球又向前迈了一步，文明得以诞生，于是才可能出现这本关于切叶蚁的书。

# 第一章 终极超个体

关于现在有多少种动物生活在地球上，没有人能给出一个准确的数字。但是所有的生物学家都同意，除了迄今为止已经得到描述的约190万种动物外，还有数百万种动物从未被人类发现。在许多栖息地进行的动物区系<sup>[1]</sup>定量研究显示现存物种约800万种，其他估算结论是3000万种，甚至更多。<sup>[2]</sup>绝大多数与我们共享地球母亲的动物物种仍不为科学所知，可悲的是，由于人为造成的栖息地破坏及随之发生的物种灭绝仍在继续，它们也许将永远不为科学所知。

在所有已发现动物物种中，将近一半是昆虫，大约有90万种。在这一集群中，只有约2%生活在最先进或“真社会性”的体系之中。只有符合某些标准，我们才会认为一个昆虫社会是真社会性社会，这些标准包括：合作照顾发育不完全的个体，同一社会内至少包含两代成员，生殖成员与非生殖成员共存。

在每种处于进化上先进的真社会性动物中，我们都观察到了明显的形态学或至少是生理学意义上的社会阶层，其中包括生殖阶层（王后）和非生殖阶层（劳动者）。劳动者可以被进一步划分为几个在形态学上独特的亚等级，如小工、中工和大工。在先进的真社会性社会中，劳动者展现出一种复杂的劳动分工体系，于是任务和角色分配要么依据个体的年龄（“年龄分工”），要么依据生理学特征（“身体分工”），要么二者都会参考。依赖特异性的社会组织和发育阶段，群落（社会）在劳动者的角色、任务分配上具有一定程度的灵活性。虽然如此，最常见的模式依然是，年轻的劳动者主要在巢里忙碌，主要照顾王后和幼体；年长的劳动者更多地参与巢外有风险的行动，例如堆垃圾、筑巢、觅食、保卫巢和领地。

劳动合作与分工的结合赋予社会性昆虫一种巨大优势。在任何特定时刻，一个独居的生物只能做几件事且只能待在一个地方，而通过部署其劳动力，一个昆虫社会能够同时进行多个活动，并保证群落成员同时处在不同的位置。其结果是，社会性昆虫，尤其是蚂蚁和白蚁，在绝大多数陆地生态系统中扮演了主导角色。尽管仅有2%的已知昆虫种类是真社会性的，但它们是小动物主要的捕食者和食腐者、土壤的翻动者、其他动物的捕食对象。

举个例子，厄恩斯特·约瑟夫·菲特考（Ernst Josef Fittkau）和H.克林奇（H. Klinge）<sup>[3]</sup>发现，在巴西大陆上，森林蚂蚁和白蚁（它的全部种类都生活在真社会性社会中）一起占据了全部动物生物量的30%。如果把无刺蜜蜂和有刺蜜蜂也加上，所有社会性昆虫占据了全部昆虫生物量的75%。在数据以及来自博物学其他证据的支持下，我们认为这些生物，尤其是蚂蚁和白蚁，占据了陆地环境的中心舞台，并且这一情况已经在世界各地持续了数千万年。它们把独居的昆虫从最佳的巢址赶了出去。现在，独居的昆虫只能占据比较偏远的细枝，那些都非常潮湿或非常干燥、分外破碎的木头，或者叶子的表面，简言之，都是一些比较偏远、脆弱的筑巢地。虽然实际情况可能更为复杂，但我们看到的景象大致如下：社会性昆虫把持着生态中心，独居的昆虫只得屈居边缘。

蚂蚁如今被分成19个亚科。到目前为止，在所有昆虫群体中，它们表现的适应多样性最令人印象深刻。目前已知的蚂蚁接近1.4万种，但基于物种发现速度，分类学家估计现存的蚂蚁多达2.5万种。虽然所有种类的蚂蚁都是真社会性的，但各种类的社会组织的聚合方式大为不同。举个例子，在一些种类中，每个群落只有一个王后（“孤雌”），在其他种类中，每个群落有多个王后（“多雌”）。一些种类形成的群落包含的工蚁的数量相对较少（50-200），其他种类形成的群落，例如在一些切叶蚁群落中则包含成百上千，甚至数百万工蚁。同样多样的是群落创建模式、群落繁殖模式，以及劳动系统部门的组织方式、个体交流方式、团体中的个体功能、群落觅食方式和它们的资源开发方式。<sup>[4]</sup>

蚁学家（研究蚂蚁的科学家）辨识出了蚂蚁进化中的几个高峰，其中包括新热带地区的行军蚁（Army Ant）和非洲的矛蚁（Driver Ant），活跃在非洲、亚洲、澳大利亚树居的编织蚁属（Oecophylla）的编织蚁，石狩红蚁（Formica yessensis）的“超级群落”（在日本北海道石狩海岸上发现的一个群落包含3.06亿只工蚁、108万只蚁后，它们生活在4.5万个互相连通的巢里，巢的分布区域达2.7平方千米<sup>[5]</sup>，马来半岛雨林中臭蚁属（Dolichoderus或Hypoclinea）迁徙的牧民<sup>[6]</sup>，以及绝非最小的，美洲切叶蚁属（或称“芭切叶蚁属”）中的真菌栽培者。以上这些显然不是对蚂蚁生活方式的多样性的完整列举，只是其中最惊人的蚂蚁生活方式的部分采样。这些生活方式是蚂蚁在其约1.2亿年的进化史中进化而来的。

在这一进化过程中，单个蚂蚁的脑容量可能已经被拓展到了极限。当个体进化达到一定程度，进化线就会转而在社会组织方式上发展出优势。行军蚁、编织蚁、切叶蚁的惊人壮举并非源于单个群落成员的复杂行为，而是众多同巢“工友”共同协作的结果。如果你想观察一只游离于其群落之外的蚂蚁，那么最多能看到田野里的一位雌性猎手，或者一只稀松平常地在地里掘洞的小生物。无论如何，就其自身而言，这只蚂蚁的表现都会令观者大失所望。游离于群落之外的蚂蚁根本不是蚂蚁。重要的是整个群落，它相当于整个非社会性有机体。要理解群落，理解作为它的一部分的蚂蚁，我们就必须以整个群落为单位进行考察。

超个体并不是一种简单的类比和比喻，因而我们需要对社会性的生物体和传统意义上单个生物体进行详细的比较。存在某种超出生物个体的有机体的概念在20世纪初期非常流行。就像众多同时代的人那样，伟大的美国昆虫学家威廉·莫顿·惠勒（William Morton Wheeler）在其著作中一再复述这一概念。在其1911年发表的颇有影响力的论文《作为一种有机体的蚂蚁群落》（“The Ant Colony as an Organism”）中，他提出，蚂蚁群落毫无疑问是一种有机体，这并不仅仅是一种比喻。他认为，蚂蚁群落作为一个单位行动，拥有独特的规模、行为、组织特征，并且代代相传。蚁后是繁殖器官，工蚁是起支撑作用的大脑、心脏、内脏和其他组织。群落成员之间的液体和食物交换相当于血液和淋巴液的循环。然而，无论多么精致，多么具有启发性，这种研究视角最终丧失了活力。随着生物学家发现了存在于群落组织核心的交流模式、等级结构、劳动分工等更多细节，这一主要基于类比的方法的局限变得越发明显。到了1960年，“超个体”完全从科学家的词汇表中消失了。

然而，科学中的旧思想很少消亡。就像神话中的希腊巨人安泰（Antaeus），很多旧思想并不仅仅是落到了地上就朽败了，而是从大地获取了新的力量，重新兴起。由于现在对有机体和群落有了更为深入的了解，人们逐渐接受了这样一种观点：整个群落代表着一种延伸的表型，其中包括蚁后和经由进化选择诞生的它的配偶。有机体和超个体这两个层面的生物组织之间的比较已经重新开始，并且更为深入、精确。<sup>[7]</sup>新的分析比较有着更大的目标，不仅仅是为了获得类比所带来的智力愉悦。它现在可以让我们把来自发展生物学的信息和来自动物社会学的信息结合起来，以发现普遍、精确的生物组织原理。引发普遍兴趣的生物学问题是在形态发生（morphogenesis）和社会发生（sociogenesis）之间产生的相似性、共同规则和公式。

蚂蚁群落大于组成它部分的总和。蚂蚁群落是一些运作单位，拥有从群落成员的复杂互动中自然产生的特征。美洲切叶蚁（Atta）和顶切叶蚁（Acromyrmex）也许最充分地展现了超个体进化的终极可能性，我们现在就将把它们呈现在你的面前。

[1] 动物区系，指在一定地域中动物的全体种类。——编者注

[2] T. L. Erwin, “Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species,” *Coleopterist Bulletin* 36(1): 74–75 (1982).

[3] E. J. Fittkau and H. Klinge, “On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem,” *Biotropica* 5(1): 2–15 (1973).

[4] B. Hölldobler and E. O. Wilson, *The Ants* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

[5] S. Higashi and K. Yamauchi, “Influence of a supercolonial ant *Formica* (*Formica*) *yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast,” *Japanese Journal of Ecology* 29(3): 257–264 (1979).

[6] U. Maschwitz and H. Hänel, “The migrating herdsman *Dolichoderus* (*Diabolutus*) *cuspidatus*: an ant with a novel mode of life,” *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17(2): 171–184 (1985).

[7] B. Hölldobler and E. O. Wilson, *The Superorganism* (New York: W. W. Norton, 2009).

## 第二章 小蚂蚁，大成就

人类文明和终极昆虫个体都要归功于农业——一种动物与植物、真菌互惠共生的生存形式。人类农业起源于约1万年前，这是一项重大文化变革，使我们迅速从狩猎-采集过渡到了一种技术性的、逐渐城市化的生活方式，同时令人口急剧扩张。人类因而将其自身转化成了一种地球物理层面上的力量，开始改变整个星球表面的环境。

在人类这一重大变革出现约6000万至5000万年前，一些社会性昆虫已经完成了从狩猎-采集到农业的进化变革。尤其是旧世界的大白蚁亚科白蚁和新世界的美洲切叶蚁，它们发明了真菌栽培，由此真菌成了它们日常饮食的基本组成。

大白蚁亚科中栽培真菌的白蚁大多集中栖息在热带非洲和东南亚。它们构建起被称作黏土城堡的巨大巢穴（彩色插图1）。位于巢中央的“秘密花园”是由这些昆虫粪便建造的真菌苗圃（彩色插图2）。菌圃看起来类似于海绵，有无数盘旋的山脊和隧道。担子菌类（basidiomycete）真菌围绕着从培养基里长出的白色小球发芽，但这些真菌并没被视为食物<sup>[1]</sup>而受到青睐。相反，白蚁食用菌圃里的一切，包括培养基、菌丝体、真菌球等等。在一个用类似水泥的材料建成的一个特殊穴室里居住着巨大的蚁后和它的“王”，周围环绕着不同等级的工蚁和兵蚁，戒备森严（彩色插图3）。蚂蚁社会和其他社会性膜翅目昆虫（例如蜜蜂和胡蜂）的社会一样，都是雌性社会（雌性生存只是为了让具有繁殖力的雌性受精，交配后就死去）。与此形成对照的是，白蚁社会由雄性和雌性共同构成。

彩色插图1 栽培真菌的非洲大白蚁（*Macrotermes bellicosus*）空间封闭的巨大巢丘，位于西非科特迪瓦戈歇国家公园。（摄影：曼弗雷德·凯伯）

彩色插图2（从左向右，顺时针）肯坦大白蚁（*Macrotermes michaelseni*）的巢被破开，露出了位于巢中心的真菌花园。肯坦大白蚁巢内真菌花园里的菌圃，菌圃上的白点是真菌球。肯坦大白蚁巢里的菌圃和真菌球的特写照片。（摄影：曼弗雷德·凯伯）

彩色插图3 在“王家穴室”里，肯坦大白蚁的蚁后被工蚁、兵蚁和工蚁幼虫围绕。（摄影：曼弗雷德·凯伯）

就像农业先进的人类部落最先崛起，这些最先进的农业昆虫社会崛起并确立了生态优势。这一趋势在切叶蚁中尤其显著。<sup>[2]</sup>

绝大多数栽培真菌的美洲切叶蚁属切叶蚁在解剖学和行为上构成了“原始”物种，它们收集、加工腐烂的叶子碎片和死去的有机原料，依靠这些原料来种植特殊的真菌。在进化过程中习得的切割收集、栽培收获活植物原料的生存方式为顶切叶蚁和美洲切叶蚁属切叶蚁打开了一座新的、巨大的营养库。正如人类历史向我们展示的那样，创新驱动了进一步的进化发展。<sup>[3]</sup>

植菌蚂蚁在形态学上是一个非常特殊的群体，仅栖息于美洲。它有13个属，230种，绝大多数栖息于墨西哥和中南美洲的热带地区。还有一些种出现在美国南部地区，或者美国环境干燥的西南各州。北方粗切叶蚁（*Trachymyrmex septentrionalis*）的栖息地向北延伸至新泽西的松林泥炭地，而在南方，顶切叶蚁属的几个种则渗透到了阿根廷中部的低温沙漠。<sup>[4]</sup>

植菌蚂蚁都是真菌种植者，总体上是一个单源的群体，也就是说它们都起源于一个共同的祖先。通常被称为切叶蚁的顶切叶蚁属蚂蚁和美洲切叶蚁属蚂蚁，与另外3个属的蚂蚁合在一起，形成了衍生的、单源“高级植菌蚂蚁”。还有8个属组成了“低级植菌蚂蚁”。这是一个按照基本谱系组成的并系组合。<sup>[5]</sup>

植菌蚂蚁种植的绝大多数真菌属于担子菌家族中的环柄菇科（*Lepiotaceae*，伞菌目担子菌门），大多可归于白环菇属（*Leucoagaricus*）和白鬼伞属（*Leucocoprinus*，白鬼伞族）这两个属。<sup>[6]</sup>乌尔希·米勒（Ulrich Mueller）及其同事推断，因为“绝大多数基本谱系的植菌蚂蚁栽培白鬼伞属共生生物，真菌种植和栽培文化可能起源于对白鬼伞属真菌的种植。<sup>[7]</sup>低级植菌蚂蚁栽培的绝大多数真菌是白环菇属内的一个多源混合品种，形态上呈现出两个分支。<sup>[8]</sup>但是，这种偏爱也有几个值得注意的例外，植菌蚂蚁 *Apterostigma* 属的一些种还辅助性地种植一些非环柄菇科的口蘑科真菌。<sup>[9]</sup>此外，一小类低级植菌蚂蚁栽培处在单细胞阶段的酵母菌，不过与此前的推测相反，这不是真菌栽培的原始状态。对种植酵母菌的植菌蚂蚁（*Cyphomyrmex rimosus*）进行的谱系分析显示，这一种系分支不是基本谱系的分支，它实际上起源于低级植菌蚂蚁内部。<sup>[10]</sup>所以，所有高级植菌蚂蚁都有栽培白鬼伞属单源真菌的行为。

小结：根据植菌蚂蚁（所有栽培真菌的蚂蚁都属于 *Attini* 族）特殊的形态学特征、仅在美洲有栖息地并且在美洲所属的新热带地区数量繁多等特点，研究者推测，在南美洲和非洲分离不久的一个时期内，农业蚂蚁在南美洲开始出现。在最近的一次全面分析中，特德·舒尔茨（Ted Schultz）和肖恩·布雷迪（Sean Brady）制作了植菌蚂蚁系统发生史，并附有蚂蚁农业系统起源时代的估计。这使重构植菌蚂蚁中的主要进化变革成为可能，而这些变革在顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属的诞生过程中达到了高峰。在植菌蚂蚁中，目前已经识别出5种独特的农业系统。最初的真菌栽培模式涉及其中一种，这一系统包含了各种真菌的种植。这些真菌都属于白鬼伞族（“伞菌”），是距今6000万到5000万年在落叶层培养基里进化形成的。正如前文提到的那样，最初栽培真菌的蚂蚁不是切叶蚁，而是收集植物碎屑和枯萎植物细小残余的一种蚂蚁。蚂蚁把这些东西衔回它们的巢里，制备成一种混合肥料，用来栽培各种白鬼伞属真菌。这些栽培真菌“与现在自然生长的真菌要么一致，要么关系极为密切<sup>[11]</sup>”。这些早期的植菌蚂蚁的群落不大，包含数百只工蚁和一只蚁后。在 *Apterostigma*（彩色插图4，下图）、*Cyphomyrmex*（彩色插图5）、*Mycocarpus*（彩色插图6）、*Mycetosoris*（彩色插图7）、*Mycetarotes*（彩色插图8）和另外几个属（彩色插图9）的现存蚂蚁种类中，可以找到这种“低级农业”模式。

3000万年间，植菌蚂蚁的这一原始真菌培养体系衍生出三种真菌培养系统，每种系统都包含在系统发生上独特的真菌栽培品种。衍生系统之一（*Trachymyrmex* 群的“高级驯化农业”）进化出了栽培单一真菌种类的切叶蚁农业。

彩色插图4 上图：一种植菌蚂蚁（*Cyphomyrmex rimosus*）的蚁后，采集自佛罗里达南部。下图：巴拿马的植菌蚂蚁（*Apterostigma auriculatum*）用有机碎屑培育它们的真菌。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

彩色插图5 上图：*Cyphomyrmex wheeleri* 工蚁在照料它们的菌圃。这种蚂蚁在温带地区分布广泛，在旧金山以北很远的加利福尼亚州都能够见到。下图：*Cyphomyrmex wheeleri* 的菌圃中长出翅膀的蚁后和雄蚁。这些长出翅膀的蚂蚁很快就会离开巢，进行婚飞。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

彩色插图6 上图：来自巴拿马的植菌蚂蚁 *Mycocarpus curvispinosus* 的工蚁。下图：来自巴拿马的 *Mycocarpus smithi* 的真菌花园内部。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

彩色插图7 上图：来自得克萨斯的植菌蚂蚁 *Mycetosoris hartmanni* 的工蚁。下图：*Mycetosoris hartmanni* 的真菌苗圃。这种蚂蚁用从巢外收集的有机碎屑培养真菌。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

彩色插图8 上图：来自阿根廷北部伊瓜苏国家公园属名为“*Mycetarotes*”的觅食工蚁。下图：一只 *Mycetarotes* 雄蚁。注意它的大眼睛和长长的触须，很多种蚂蚁的雄性都有这样的特征。这些庞大的感觉器官很有可能可以帮助雄蚁在婚飞中找到蚁后的位置。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

*Trachymyrmex*（包含 *Sericomyrmex*，彩色插图10和11）在系统发生上是顶切叶蚁属（彩色插图12）和美洲切叶蚁属（彩色插图13、14、15）一个姊妹群。就是说，在大约1700万年前，它们是从一个共同的祖先物种分化而来。尤其是 *Trachymyrmex septentrionalis* 种群，它和顶切叶蚁属、美洲切叶蚁属关系很近，被学界认为是它们最亲密的姊妹群，它们都是在约1200万至800万年前从一个共同的祖先物种分化而来的。这种分化标志着从“一般的高级农业”向切叶蚁农业过渡的一种最为重要的进化变革（也许用“突破”这个词更好）的发生。实际上，舒尔茨和布雷迪报告说，他们曾观察到，这一 *Trachymyrmex* 群的一些物种偶尔会切割叶子。

长期以来，科学家认为真菌传递是严格的垂直传递。就是说，真菌栽培品种从蚂蚁父母的巢传递到了子女的巢。这意味着，在数百万年的时间内，无性繁殖的真菌谱系的进化和蚂蚁共生生物的进化是平行的。然而，至少一些低级植菌蚂蚁传递的栽培品种是最后才从非共生的环柄菇种群被驯化来的<sup>[12]</sup>。虽然“高级植菌蚂蚁”仍被认为传递了有数百万年历史的古老无性繁殖谱系<sup>[13]</sup>，但这些无性繁殖谱系究竟有多古老仍不得而知。实际上，在低级植菌蚂蚁 *Cyphomyrmex* 属中，真菌栽培品种的横向转移模式已经得到证

明(彩色插图5)。被剥夺了其真菌花园的实验室群落想要重新获得栽培品种,要么通过加入一个附近群落,窃取某位邻居的作物,要么侵入这样一个菌圃并将其占领。正如我们稍后将展示的那样,在自然条件下,病菌可能会毁灭植菌蚂蚁群落的菌圃。菌圃尽失时,加入、窃取或侵占邻居的菌圃也许是一种重要的适应。否则,对遭受折磨的群落来说,失去菌圃会是一场致命的灾难<sup>[14]</sup>。研究已经证明,在两种同域的Acromymex之间,存在相似的、偶发的真菌物质横向转移模式<sup>[15]</sup>。

彩色插图9 一个以时间为轴的植菌蚂蚁系统发生史,附有5种已知的蚂蚁农业系统的起源的时代估计。农业体系由彩色矩形显示,是通过在系统发生上独特的真菌栽培品种群体来界定的。[特德·舒尔茨,改编自T. R. 舒尔茨和S. G. 布雷迪,《蚂蚁农业中的主要进化变革》(“Major evolutionary transitions in ant agriculture”),《美国国家科学院学报》(Proceedings of the National Academy of Sciences USA) 105 (14), 5435-5440 (2008)。]

彩色插图10 上图:真菌花园中的Sericomymex anabilis工蚁。这些蚂蚁采集于巴拿马。下图:来自亚利桑那南部的Trachymymex desertorum的菌圃。(摄影:亚历克斯·怀尔德)

彩色插图11 上图:Trachymymex arizonensis的创立蚁后,采集自亚利桑那的土桑附近。下图:Trachymymex carinatus的一个掠食者正往巢里拖拽一片花瓣,在那里花瓣将被用来栽培真菌。照片是在亚利桑那州波特托附近的田野里拍摄的。(摄影:亚历克斯·怀尔德)

彩色插图12 来自阿根廷的一种切叶蚁(Acromymex striatus)的工蚁。(摄影:亚历克斯·怀尔德)

不仅如此,虽然研究者一度普遍认为切叶蚁的共生真菌是专性无性繁殖的,但最近的基因证据却与这一观点存在冲突。这一研究证明“在中南美洲切叶蚁类和古巴特有的切叶蚁类之间长期存在的共生生物采用横向传递”。这显示,切叶蚁和它们的共生真菌的协同进化并不是相互的。研究者提出,“一种单一的、广泛分布的、有性繁殖的共生真菌和不同的蚂蚁谱系进行了多种相互作用。”<sup>[16]</sup>

彩色插图13 两只塞氏美切叶蚁媒介工蚁合作,从一株植物的活细枝上切下一片叶。(摄影:伯特·霍尔多布勒)

彩色插图14 上图:得克萨斯切叶蚁的一只蚁后和它的工蚁女儿。在这一群落发展的早期阶段,成年工蚁体形很小。下图:一只大头切叶蚁(Atta cephalotes)巢内菌圃中的特大型职蚁(兵蚁)和媒介工蚁。兵蚁通常不参与菌圃中的劳作。(摄影:亚历克斯·怀尔德)

彩色插图15 巴拿马的一个已具规模的大头切叶蚁群落的蚁后被工蚁覆盖,它们在照料、保护它。注意蚁后近旁的小个子和插图左侧的特大型工蚁。(摄影:伯特·霍尔多布勒)

[1] 食物体,又名贝尔塔体,富含脂质、糖和蛋白质的羽片状尖端,颜色通常为红色,与蚂蚁有共生关系。——编者注

[2] R. Wirth, H. Herz, R. J. Rye, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, *Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama* (New York: Springer-Verlag, 2003).

[3] For an inspiring comparison of the convergent appearances of agriculture in human and ant societies, we refer to T. R. Schultz, U. G. Mueller, C. R. Currie, and S. A. Rehner, “Reciprocal illumination: a comparison of agriculture in humans and in fungus-growing ants,” in F. E. Vega and M. Blackwell, eds., *Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution* (New York: Oxford University Press, 2005), pp. 149–190.

[4] B. Hölldobler and E. O. Wilson, *The Ants* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

[5] T. R. Schultz and R. Meier, “A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae,” *Systematic Entomology* Property of W. W. Norton & Company 20(4): 337–370 (1995); T. R. Schultz and S. G. Brady, “Major evolutionary transitions in ant agriculture,” *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105(14): 5435–5440(2008); U. G. Mueller, S. A. Rehner, and T. R. Schultz, “The evolution of agriculture in ants,” *Science* 281: 2034–2038 (1998).

[6] I. H. Chapela, S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller, “Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi,” *Science* 266: 1691–1694(1994); G. Hinkle, J. K. Wetterer, T. R. Schultz, and M. L. Sogin, “Phylogeny of the attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences,” *Science* 266: 1695–1697 (1994).

[7] U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D. Malloch, “The origin of the attine ant-fungus mutualism,” *Quarterly Review of Biology* 76(2): 169–197(2001).

[8] T. R. Schultz and R. Meier, “A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini) based on morphological characters of the larvae,” *Systematic Entomology* 20(4): 337–370 (1995).

[9] U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D. Malloch, “The origin of the attine ant-fungus mutualism,” *Quarterly Review of Biology* 76(2): 169–197(2001); P. Villesen, U. G. Mueller, T. R. Schultz, R. M. M. Adams, and A. C. Bouček, “Evolution of ant-cultivar specialization and cultivar switching in *Apterostigma* fungus-growing ants,” *Evolution* 58(10): 2252–2263 (2004).

[10] J. K. Wetterer, T. R. Schultz, and R. Meier, “Phylogeny of fungus-growing ants (tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology,” *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9(1): 42–47 (1998); S. L. Price, T. Murakami, U. G. Mueller, T. R. Schultz, and C. R. Currie, “Recent findings in the fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis,” in T. Kikuchi, N. Azuma, and S. Higashi, eds., *Genes, Behavior and Evolution of Social Insects* (Sapporo, Japan: Hokkaido University Press, 2003), pp. 255–280.

[11] T. R. Schultz and S. G. Brady, “Major evolutionary transitions in ant agriculture,” *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105(14): 5435–5440 (2008).

[12] U. G. Mueller, S. A. Rehner, and T. R. Schultz, “The evolution of agriculture in ants,” *Science* 281: 2034–2038 (1998).

[13] I. H. Chapela, S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller, “Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi,” *Science* 266: 1691–1694(1994).

[14] R. M. M. Adams, U. G. Mueller, A. K. Holloway, A. M. Green, and J. Narozniak, “Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants,” *Naturwissenschaften* 87(11): 491–493 (2000).

[15] A. N. M. Bot, S. A. Rehner, and J. J. Boomsma, “Partial incompatibility between ants and symbiotic fungi in two species of *Acromymex* leaf-cutting ants,” *Evolution* 55(10): 1980–1991 (2001).

[16] A. S. Mikheyev, U. G. Mueller, and P. Abbot, “Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis,” *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103(28): 10702–10706 (2006).

### 第三章 切叶蚁的兴起

绝大多数植菌蚂蚁所处的生存水平仍远低于最高等级的超个体组织。低级植菌蚂蚁大多生活在相对较小的群落里，群落个体介于100~1000，甚至有的群落个体数少于100。它们的巢不大，巢中央菌圃相对较小。低级植菌蚁并不会切割叶片当作共生真菌的主要培养基，而是收集各种各样已死的植物物质，包括碎叶、植物种子、水果，以及昆虫粪便、尸体<sup>[1]</sup>。它们的社会组织相对简单，充其量只在小型工蚁体形上存在极低水平的多态性，这些特征与顶切叶蚁属（24种，35个亚种）、美洲切叶蚁属（15种）的切叶蚁形成了鲜明对比。在极端情况下，某些美洲切叶蚁的成熟社会包含数百万只工蚁，它们居住在巨大的地下巢穴结构中。巢穴中有数百个互相连通的菌圃小室。就蚂蚁在其超过1.2亿年的进化史中“发明的”壮观生活方式而言，美洲切叶蚁属切叶蚁社会代表着一种基准。美洲切叶蚁属各种切叶蚁的主要生活史特征非常相似，我们将描绘关于切叶蚁的自然史画卷。

切叶蚁在热带、亚热带生态系统中非常重要，也是中南美洲耕地中的植食性害虫<sup>[2]</sup>。举个例子，雷纳·沃思（Rainer Wirth）及其同事断定，一个成熟的哥伦比亚切叶蚁群落每年收获的总植物生物量为85~470千克（干重），相当于每年从835~4550平方米的土地上收获叶子总量<sup>[3]</sup>。收获并加工如此大量的植物材料是栽培共生真菌所需的，只有通过数以千计的个体的合作和劳动分工才有可能做到。

---

[1] I. R. Leal and P. S. Oliveira, "Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil," *Insectes Sociaux* 47(4):376-382 (2000).

[2] For reviews, see J. M. Cherrett, "History of the leaf-cutting ant problem," in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer, eds., *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management* (Boulder, CO: Westview Press, 1986), pp. 10-17; and B. Hölldobler and E. O. Wilson, *The Ants* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

[3] R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, *Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on *Atta colombica* in the Tropical Rainforest of Panama* (New York: Springer-Verlag, 2003); H. Herz, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, "Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (*Atta colombica*) colonies through short-term refuse deposition counts," *Biotropica* 39(4): 476-481 (2007); H. Herz, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, "Herbivory rate of leaf-cutting ants in tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales," *Biotropica* 39(4): 482-488 (2007).



## 第四章 切叶蚁的生命周期

美洲切叶蚁属切叶蚁群落虽然庞大，但每群通常只有一只专门负责生殖的蚁后，以及数十乃至数百万不同体形、外形的不育工蚁（彩色插图15）。成熟的群落每年都生产年轻的生殖性雌蚁和雄蚁，它们会离开母亲群落进行婚飞（交配，彩色插图16）。属于同一蚁种并生活在同一栖息地的所有顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属的群落的婚飞在时间上似乎是同步的。例如，在南美的塞氏美切叶蚁（*Atta sexdens*）中，婚飞发生在10月末到12月中旬的任意一天的下午；而在美国南部的得克萨斯切叶蚁（*Atta texana*）中，婚飞发生在夜间。在美洲切叶蚁属切叶蚁中，交配这一行为发生在高空。由于众多群落在一天的同一时间进行婚飞，远交的概率很大。顶切叶蚁属切叶蚁也在飞行中交配，但交配的一对常常落到地上，并且立即被另外的雄蚁包围。这些后围过来的雄蚁显然也正在为和雌蚁交配而努力（彩色插图16）。尽管美洲切叶蚁属切叶蚁中的交配在自然环境中从来没有被研究者观察到，但根据刚刚交配的塞氏美切叶蚁后受精囊中的精子数量估计，大约有3~8只雄蚁专职为蚁后授精<sup>[1]</sup>。后来，在运用DNA（脱氧核糖核酸）分析的研究中，这种多雄性得到了证实。例如，在哥伦比亚切叶蚁中，每个群落的平均父亲数量略低于3个。由于共有父系的变化，这一蚁种中有效的父系频率只有2。<sup>[2]</sup>每个塞氏美切叶蚁群落的父亲数量为1~5个<sup>[3]</sup>。顶切叶蚁属蚁后的交配频率为1~10只雄蚁<sup>[4]</sup>。与之形成对照的是，丝蚁（*Sericonymex*）和粗面蚁（*Trachynymex*）等低级植菌蚂蚁各属的蚁后全都只和一只雄蚁交配。<sup>[5]</sup>

☐

彩色插图16上：亚利桑那沙漠上空成群的沙漠切叶蚁（*Acronymex versicolor*）的雄蚁。雌蚁很有可能受雄性释放的信息素的吸引，飞进群里交配。这些切叶蚁交配群出现在夏季季风雨之后。左下图：沙漠切叶蚁的一只雄性。右下图：沙漠切叶蚁的一只蚁后落到了地上，被几只雄蚁包围，它们争着和它交配。顶切叶蚁属切叶蚁的蚁后通常和几只雄性交配。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

切叶蚁中的重父本的生物学意义尚不完全清晰。很显然，蚁后的多次交配降低了群落中的工蚁的平均亲缘度。曾有人提出，基因多样性的增加也许会赋予一种群落适应性优势，例如在抵御疾病方面表现得更好<sup>[6]</sup>。在能够进行广泛扩张，且存在多年，一直在培养真菌的蚂蚁群落里，这一点也许尤为重要。这样一种地下有机体和数量如此之多的蚂蚁非常容易受到寄生物和病菌的侵袭。在基因决定的防御机制上的提高显然有益于蚂蚁群落生存。在一些植菌蚂蚁中，基因多样性的增加显然非常重要。这些植菌蚂蚁栽培一种无性系真菌，并赖以生达数百万年之久。可以预料，这种蚂蚁的长期存在会降低花园中的基因多样性，从而导致栽培品种更容易患病。这相应地要求蚂蚁加强卫生防御<sup>[7]</sup>。

几项对蜜蜂的研究提供了令人信服的证据，支持了研究人员提出的那种假说，即：虫后的多次交配提高了群落的生命力，增加了昆虫社会的抗病能力。一项研究发现，与基因单一的群落相比，基因多样的群落的育幼巢室温度更加稳定<sup>[8]</sup>。甚至更为重要的是，托马斯·西利（Thomas Seeley）和戴维·塔皮（David Tappé）证明，单雌多雄会提高群落的抗病能力<sup>[9]</sup>。实验中的蜜蜂群落被接种了幼虫芽孢杆菌（*Paenibacillus larvae*）的孢子，结果引发了高致命的、名为美洲幼虫腐臭病的疾病。相对以单次受精为首的蜂后的群落，以多次受精的蜂后为首的群落的疾病强度明显较低，群落活力较高。不仅如此，希瑟·马蒂拉（Heather Mattila）和托马斯·西利还发现，具有基因多样性的群落“掠夺食率、食物存储、种群成长方面积累的差异造成了”雌蜂生产、冬季生存、群落创建方面“令人印象深刻的提高”<sup>[10]</sup>。

解释多次交配的另一假说认为，蚁后一生中需要大量的精子。切叶蚁群落通常个体极多，寿命达10~15年，甚至更长。在其一生中，蚁后将繁育1.5亿~2亿个雌性后裔（有翅的雌蚁和工蚁），在其受精囊中可储存2亿~3.2亿个精子细胞<sup>[11]</sup>。我们可以推测，要获得可持续使用超过10年的最佳精子库，蚁后必须与多只雄蚁交配。有记录显示，正如研究者预料的那样，多次交配的确提高了美洲切叶蚁属蚁后受精囊中的精子量<sup>[12]</sup>。

第三种假说认为，群落内的高基因多样性对工蚁的工作效率产生了积极影响，从而强化了美洲切叶蚁属群落里的形态学亚种发展的基因配置<sup>[13]</sup>。劳动分工的部分硬连线也许受到了群落层面选择的支持。

这三种假说中都有间接的、非排他性的证据的支撑，并且群落内基因多样性也许具有多重适应意义。

在婚飞后，所有的雄性都会死去。雄蚁的唯一功能是提供精子。这些精子会被储存在蚁后的受精囊中，并存活多年。雄蚁（从未受精卵发育而来，因而是单倍体）的寿命非常短暂，然而由于精子可以在蚁后体内的“精子银行”里长期保存，雄蚁在死后多年依然可能成为父亲。年轻蚁后的死亡率也非常高，尤其是在婚飞中，以及婚飞后不久蜕去翅膀，尝试开创新的群落时（彩色插图17）。一项研究跟踪了巴西俘囚切叶蚁（*Atta capiguara*）的1.33万个新创建的群落，结果发现，三个月后只有12个群落存活了下来。在塞氏美切叶蚁3558个初始群落中，仅有90个（2.5%）在三个月后存活了下来。在另外一项研究中，在大头切叶蚁群落中，仅有10%挺过了群落创建后的头几个月。<sup>[14]</sup>

☐

彩色插图17上图：在交配后，顶切叶蚁属蚁后蜕去了翅膀。下图：对年轻的蚁后来说，发现一个适宜的地方挖掘初始巢室是一项危险的活动。在这里，两只收获工蚁（*Aphaenogaster cockerelli*）在攻击一只年轻的沙漠切叶蚁蚁后。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

在出发去进行婚飞之前，每只美洲切叶蚁属蚁后都会把一小团共生真菌菌丝体放进自己的口下囊（食囊，位于食道开口下面的一个空腔）里。在婚飞之后，蚁后蜕去它的翅膀，开始在土壤里挖巢室。这一初始巢室包含一个狭窄的入口通道。通道向下延伸20~30厘米，通道尽头是一个长约6厘米的巢室（图示1）。蚁后此时吐出那团菌丝体，用最初排出的卵来培养菌丝体，然后以这团菌丝体充当接种体，开拓一片新的菌圃（彩色插图18）。到第三天，崭新的菌丝体已经开始生长，蚁后已经排出3~6个卵<sup>[15]</sup>。到第一个月的月末，幼雏（包含卵、幼虫，也许还有蛹）被埋入一个由激增的真菌构成的垫子的中心。在群落创建的这一最初阶段中，蚁后自己耕耘菌圃，主要是用粪液给它们施肥。这时蚁后已消耗体内90%的卵。当第一批幼虫孵化出来时，蚁后继续用卵来喂养它们。显然，因为现阶段真菌还很脆弱，蚁后没有靠最初培养的真菌来喂养幼虫。如果蚁后未能建起一个健康的菌圃，整个群落就在劫难逃。作为替代，蚁后完全靠自己身体内的能量储备为生，并且还分解了现在已经无用的翼肌。

第一批工蚁孵化后，它们开始以真菌为食，并且接管起真菌培养活动。蚁后的产卵率开始增加。它的卵并非全是能发育的，一些大型的营养卵是通过两个或以上独特但畸形的卵合并，在其输卵管里形成的。工蚁用这些卵来培育幼虫。在差不多一个星期后，年轻的工蚁打开被堵住的巢口，开始在周围搜集粮草。它们收集碎叶，将其添加到真菌培养的培养基里。这时候，蚁后已经停止照料幼虫和菌圃，成了一台“产卵机”。在它的余生中，它将一直扮演这种角色。蚁后一直被工蚁环绕着，工蚁们照料它，用排出的营养卵喂养它。说真的，蚁后是群落最宝贵的部分（彩色插图15）。它是超个体的繁殖单位，如果它死去，群落就会厄运难逃。工蚁已经承担了群落的所有“身体”职责，其中包括收集粮草，照看菌圃，养育幼虫，扩大巢的结构，抵御捕食者和竞争者对群落的侵袭。<sup>[16]</sup>

☐

图示1 美洲切叶蚁属切叶蚁的群落创建过程。A：在第一个巢室内，蚁后和初生的菌圃待在一起。B：蚁后给花园施肥。它扯开菌丝团，在上面滴了一滴粪液。真菌生长和第一批幼虫生长的三个阶段是同时发生的。[由玛格丽特·尼尔森（Margaret Nelson）重绘，基于图里德·霍尔多布勒-福赛斯（Turid H. Idobler-Forsyth）所绘制的原图。

☐

彩色插图18上：一只年轻的沙漠切叶蚁蚁后在培养真菌。它用口腔里的小袋子（口下囊）携带来的真菌接种体已经被吐出，并且用新排出的卵施了肥。下：在一个比较先进的群落创建阶段，沙漠切叶蚁蚁后照料初生菌圃里的幼虫。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

当切割下来的新鲜叶子和植物被带进巢里时，它们被切割成了越来越小的片，然后浇上蚂蚁的粪液，被加入菌圃培养基里（彩色插图19—24）。蚂蚁接着把一簇簇菌丝体从菌圃扯出来，种在新形成的培养基上。接种体随后迅速增殖。被移植的菌丝体1个小时最多生长13微米。随着规模不断增加，菌圃也起到了分隔在土壤里挖掘出来的巢穴的作用。幼虫和蛹被安置在菌圃小室里，在那里接受保育蚁的照料（彩色插图23）。

美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属切叶蚁栽培的真菌会产生一种菌丝顶端膨大，这种膨大被称为真菌结（*gongylidia*）。真菌结层层包裹，形成了一簇簇被称为葡萄球菌簇（*staphylae*，彩色插图22）的东西。蚂蚁很容易将这些集合体扯下来，吃掉，或喂给幼虫。它们富含脂质和碳水化合物，而菌丝含有较多的蛋白质<sup>[17]</sup>。在喂食实验中，可以选择，美洲切叶蚁属蚂蚁会选择食用葡萄球菌簇，而非菌丝<sup>[18]</sup>。这样看来，葡萄球菌簇似乎拥有最均衡的营养成分组合。

☐

彩色插图19上图：查科切叶蚁（*Atta volkenweideri*）的奠基蚁后。在给初生的菌圃提供一定的养料后，蚁后开始养育它的第一批工蚁女儿。（摄影：海尔格·海尔曼）下图：来自阿根廷的一个查科切叶蚁的奠基蚁后，被它的第一批小个子工蚁女儿环绕着。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

☐

彩色插图20 一只正在将叶片带回巢的大头切叶蚁工蚁。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

彩色插图21 图为一个成熟的塞氏美切叶蚁群落的菌圃，我们可以从中看出，育幼室和菌圃紧密交织。注意图中投入不同活动的工蚁等级的多样性。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

彩色插图22 上图：小个子和中等体形的工蚁处理菌圃里的植物材料，照看真菌。下图：美洲切叶蚁属切叶蚁的真菌花园里名为真菌结的菌丝膨大体显微镜照片。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

彩色插图23 上图：塞氏美切叶蚁群落菌圃中间的蛹孵化室。你可以看到一些蚁腿和触须紧紧地贴着不成熟的蚂蚁那仍旧无色的身体。下图：在菌圃中间的育幼室内，一只着色的特大型（兵蚁）大头切叶蚁的蛹被保育蚁环绕、照料着。可以轻易辨认出正在发育的兵蚁的一只眼睛、上下颚和腿。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

彩色插图24 上图：大头切叶蚁中的特大型和小型（最小的）工蚁。这张照片醒目地揭示了一个群落中的工蚁的体形的极限。（摄影：亚力克斯·怀尔德）下图：体形最小的工蚁。在收获行动中，它们通常待在被运输的植物的上面。这些搭便车者保护着搬运植物的蚂蚁，使后者免遭寄生蚤蝇的攻击。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

在一项对塞氏美切叶蚁培养的真菌对植物多糖的代谢研究中，研究结果揭示出切叶蚁和共生真菌之间一种重要的营养相互依赖性。研究人员一般认为，一旦真菌降解并吸收了纤维素、木聚糖、果胶、淀粉，就能够促成碳从植物质向蚂蚁的转移。这种代谢整合能够使蚂蚁利用一些在别的情况下得不到的固体植物物质。整合主要涉及木聚糖和淀粉，二者都支持真菌的快速生长。与此前的假设正相反，纤维素似乎不太重要，因为它很难被真菌降解、吸收。因此，如果这些源自实验室栽培的生物化学结果正确地反映了真菌在自然界共生中的作用，那么木聚糖和淀粉就是给蚂蚁提供营养的主要叶片多糖，而非纤维素<sup>[19]</sup>。

在最近对美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属的研究中，以上这些发现已经得到证实。结果证明，对真菌-蚂蚁结合而言，纤维素不是主要的能量和碳的来源。实际上，可靠的旁证显示，真菌完全无法降解纤维素<sup>[20]</sup>。相应地，最近的研究成功地确定了一种负责降解切叶蚁菌圃里的木聚糖的真菌基因。<sup>[21]</sup>

另外一项研究报告说，工蚁提取物在淀粉、麦芽糖、蔗糖、一种葡萄糖苷上显示出高度的酶活性。幼虫提取物表现出相似的情况，但显示了更高的酶活性。这些酶可以降解蔗糖、麦芽糖、昆布多糖，而昆布多糖是植物的一种半纤维素细胞壁成分。在与不同的顶切叶蚁属切叶蚁共生的真菌的提取物中，酶活性有所变化。在研究中，地道切叶蚁（*Acromyrmex subterraneus*）的真菌提取物在昆布多糖、木聚糖、纤维素上活性最强，而海胆切叶蚁（*Acromyrmex crassispinus*）的真菌提取物在昆布多糖、淀粉、麦芽糖、蔗糖上活性最强。<sup>[22]</sup>

这些结果，尤其是与昆布多糖、纤维素降解有关的结果，似乎与先前的发现存在矛盾，尤其是蚂蚁提取物能够降解植物大分子昆布多糖这一点让人产生疑问。这一难题也许可以被这一事实解答，即：真菌酶通过了蚂蚁的肠道并排出。最有可能的答案是，在蚂蚁幼虫提取物里被检测到的酶可能部分来源于被消耗了的真菌。

无论如何，真菌都不是切叶蚁工蚁的唯一营养源。至少在实验室里，美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属工蚁直接摄取植物液体为食。植物液体就像“燃料”一样为切叶蚁工蚁和收获运输蚁提供能量。实际上，植物液体的摄取似乎对工蚁至关重要，因为在实验室实验中，只有5%的能量需求是通过摄取真菌葡萄糖菌簇得到满足的<sup>[23]</sup>。相形之下，幼虫能够完全靠葡萄糖菌簇活下去并且成长，蚁后则从工蚁排出的营养卵中获取其大部分食物，工蚁会频繁地把营养卵喂给蚁后。

[1] W. E. Kerr, "Tendências evolutivas na reprodução dos himenópteros sociais," *Arquivos do Museu Nacional* (Rio de Janeiro) 52: 115–116 (1962).

[2] E. J. Fjerdingstad, J. J. Boomsma, and P. Thorén, "Multiple paternity in the leafcutter ant *Atta colombica*—a microsatellite DNA study," *Heredity* 80(1): 118–126 (1998).

[3] E. J. Fjerdingstad and J. J. Boomsma, "Queen mating frequency and relatedness in young *Atta sexdens* colonies," *Insectes Sociaux* 47(4): 354–356 (2000).

[4] J. J. Boomsma, E. J. Fjerdingstad, and J. Frydenberg, "Multiple paternity, relatedness and genetic diversity in *Acromyrmex* leaf-cutter ants," *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 249–254 (1999).

[5] T. Murakami, S. Higashi, and D. Windsor, "Mating frequency, colony size, polythism and sex ratio in fungus-growing ants (*Attini*)," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48(4): 276–284 (2000).

[6] W. D. Hamilton, "Kinship, recognition, disease, and intelligence: constraints of social evolution," in Y. Itô, J. L. Brown, and J. Kikkawa, eds., *Animal Societies: Theories and Facts* (Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1987), pp. 81–102; P. W. Sherman, T. D. Seeley, and H. K. Reeve, "Parasites, pathogens, and polyandry in social Hymenoptera," *American Naturalist* 131(4): 602–610 (1988).

[7] R. M. M. Adams, U. G. Mueller, A. K. Holloway, A. M. Green, and J. Narozniak, "Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants," *Naturwissenschaften* 87(11):491–493 (2000). The most convincing evidence in support of the "disease resistance hypothesis" was recently published by W. O. H. Hughes and J. J. Boomsma, "Genetic diversity and disease resistance in leaf-cutting ant societies," *Evolution* 58(6): 1251–1260(2004). This paper also presents a thorough review of these topics.

[8] J. C. Jones, M. R. Myerscough, S. Graham, and B. P. Oldroyd, "Honey bee nest thermoregulation: diversity promotes stability," *Science* 305: 402–404 (2004).

[9] T. D. Seeley and D. R. Tarpay, "Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies," *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 67–72 (2007).

[10] H. R. Mattila and T. D. Seeley, "Genetic diversity in honeybee colonies enhances productivity and fitness," *Science* 317: 362–364 (2007).

[11] W. E. Kerr, "Tendências evolutivas na reprodução dos himenópteros sociais," *Arquivos do Museu Nacional* (Rio de Janeiro) 52: 115–116 (1962).

[12] E. J. Fjerdingstad and J. J. Boomsma, "Multiple mating increases the sperm stores of *Atta colombica* leafcutter ant queens," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42(4): 257–261(1998). Similar observations were reported for the African honeybee, *Apis mellifera capensis*, in F. B. Kraus, P. Naumann, J. van Draagh, and R. F. A. Moritz, "Sperm limitation and the evolution of extreme polyandry in honeybees (*Apis mellifera* L.)," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55(5): 494–501 (2004).

[13] R. H. Crozier and R. E. Page, "On being the right size: male contributions and multiple mating in social Hymenoptera," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18(2): 105–115(1985); R. E. Page Jr., "Sperm utilization in social insects," *Annual Review of Entomology* 31: 297–320 (1986). Also suggested is that polyandry reduces the occurrence of diploid males in honeybee colonies; see D. R. Tarpay and R. E. Page Jr., "Sex determination and the evolution of polyandry in honey bees (*Apis mellifera*)," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52(2): 143–150 (2002).

[14] H. G. Fowler, V. Pereira-da-Silva, L. C. Forti, and N. B. Saes, "Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review," in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer, eds., *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management* (Boulder, CO: Westview Press, 1986), pp. 123–145.

[15] M. Autuori, "La fondation des sociétés chez les fourmis champignonnistes du genre 'Atta' (Hym. Formicidae)," in M. Autuori, M.-P. Bénassy, J. Benoit, R. Courrier, Ed.-Ph. Deleurance, M. Fontaine, K. von Frisch, R. Gesell, P.-P. Grassé, J. B. S. Haldane, Mrs. Haldane-Spurway, H. Hediger, M. Klein, O. Koehler, D. Lehman, K. Lorenz, D. Morris, H. Piéron, C. P. Richter, R. Ruyer, T. C. Schneirla, and G. Viaud, *L'Instinct dans le Comportement des Animaux et de l'Homme* (Paris: Massone et Cie Éditeurs, 1956), pp. 77–104.

[16] B. Hölldobler and E. O. Wilson, *The Ants* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

[17] M. Bass and J. M. Cherrett, "Fungal hyphae as a source of nutrients for the leafcutting ant *Atta sexdens*," *Physiological Entomology* 20(1): 1–6 (1995).

[18] For a review, see J. M. Cherrett, R. J. Powell, and D. J. Stradling, "The mutualism between leaf-cutting ants and their fungus," in N. Wiking, N. M. Collins, P. M. Hammond, and J. F. Webber, eds., *Insect-Fungus Interactions* (New York: Academic Press, 1989), pp. 93–120. Also see U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D. Malloch, "The origin of the attine ant-fungus mutualism," *Quarterly Review of Biology* 76(2): 169–197 (2001).



- [19] C. Gomes De Siqueira, M. Bacci Jr., F. C. Pagnocca, O. Correa Bueno, and M. J. A. Hebling, "Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus*, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L.," *Applied and Environmental Microbiology* 64(12): 4820–4822 (1998).
- [20] A. B. Abril and E. H. Bucher, "Evidence that the fungus cultured by leaf-cutting ants does not metabolize cellulose," *Ecology Letters* 5(3): 325–328 (2002).
- [21] M. Schiott, H. H. De Fine Licht, L. Lange, and J. J. Boomsma, "Towards a molecular understanding of symbiont function: identification of a fungal gene for the degradation of xylan in the fungus gardens of leaf-cutting ants," *BMC Microbiology* 8(40): 1–10 (2008).
- [22] P. D'Ettore, P. Mora, V. Dbangou, C. Rouland, and C. Errard, "The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of two species of fungus-growing ants," *Journal of Comparative Physiology B* 172(2): 169–176 (2002).
- [23] R. J. Quinlan and J. M. Cherrett, "The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.)," *Ecological Entomology* 4(2): 151–160 (1979).

## 第五章 美洲切叶蚁属的等级体系

在头两年里，新生的切叶蚁群落成长缓慢，但在接下来的3年里，群落将飞速成长。等到群落开始产生有翅膀雄蚁和蚁后，它的成长会逐渐停止。成熟的美洲切叶蚁群落规模都十分庞大。据统计，在哥伦比亚切叶蚁中，单个群落工蚁的数量有100万~250万；滑头切叶蚁达350万；塞氏美切叶蚁有500万~800万；德伦怀德切叶蚁（*Atta vollenweideri*）有400万~700万<sup>[1]</sup>。

在真菌栽培蚂蚁中，只有顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属的切叶蚁族群中拥有高度多态的工蚁。在体形和解剖比例上，这些工蚁差异很大，这种引人注目的多态性在群落的复杂劳动分工中得到了反映。就美洲切叶蚁属的劳动分工而言，现有文献丰富，涉及各个方面。绝大多数研究对美洲切叶蚁属群落劳动分工特点的主要模式达成了一致意见<sup>[2]</sup>。下面将以大头切叶蚁和塞氏美切叶蚁的劳动体系为基础进行说明。<sup>[3]</sup>

在工蚁群体中，美洲切叶蚁属切叶蚁的体形亚等级（图示2）数量众多。例如，在塞氏美切叶蚁中，从最小的小型工蚁到巨大的大型工蚁，头部宽度相差8倍，干重相差200倍（彩色插图24）。然而，在同一蚁后开创不久的发展中的群落里，工蚁体形近乎一致，头部宽度频率变化相对较窄，在0.8~1.6毫米之间浮动（彩色插图14—19）。实验证明，有这样的限制是必然的：要成为共生真菌栽培者，头部宽度需要在0.8~1.0毫米之间；要成为能够切割平均硬度植物的工蚁，头部宽度最小要为1.6毫米。这一组合范围（0.8~1.6毫米）也涵盖了大多数参与育幼工作的工蚁群体。于是，蚁后繁育出大量体形差不多的个体，让它们一起执行所有基本的群落任务。随着群落继续成长，工蚁的体形变化会在两个方向上拓宽，头部宽度最低0.7毫米或稍低于0.7毫米，最高则高达5毫米左右，频率分布的峰值变得更加尖锐，明显偏向较大体形的类别。这一复杂的等级体系反映出美洲切叶蚁属的劳动分工。这种分工非常适于收集和加工真菌培养基所需新鲜植物，也适于真菌的栽培。

图示2 滑头切叶蚁工蚁的亚等级。美洲切叶蚁属切叶蚁拥有蚂蚁中已知最为复杂的劳动分工。[里德·霍尔多布勒-福赛斯绘制，来自G. Oster and E. O. Wilson, *Caste and Ecology in the Social Insects* (Princeton, NJ: Princeton University Press, 1978) ]

美洲切叶蚁属切叶蚁按照工业生产流水线的方式组织栽培操作。流水线的起始段是掠食蚁，由头部宽度2.0~2.2毫米的工蚁构成；末端是体形很小、头部宽度主要为0.8毫米的工蚁，它们需要在巢内工作，照料娇弱的真菌菌丝。至于中间步骤，则由体形中等的工蚁来执行（彩色插图20—22）。

在返巢后，掠食蚁（图示3，步骤1）把植物碎片丢在一个巢室的地上。然后，体形稍小的工蚁捡起植物碎片，把它们切成1~2毫米宽的片段（步骤2）。再过几分钟，体形更小的蚂蚁接过工作，把那些片段压碎，团成潮湿的小球，添加粪液（步骤3），然后小心地把它们插入相同的原料堆中（步骤4）。接下来，体形甚至比刚才描述的工蚁更小的工蚁从密集生长真菌的地方扯下一缕缕真菌，将其种植在新构建的培养基表面上（步骤5）。最后，体形最小、数量最多的那种工蚁巡视真菌菌圃，用它们的触须轻轻探测真菌，舔真菌的表面，把相异的霉菌的孢子和菌丝挑出来（步骤6）。

图示3 大头切叶蚁群落的“流水线”。通过它，群落用刚被切下的叶子和植物创建了菌圃。（玛格丽特·尼尔森绘制）

这一劳动分工以工蚁解剖学上的亚等级为基础。叠加在这种分工之上的，是年龄的多态性。绝大多数亚等级的年轻工蚁在巢内执行任务，年长的工蚁一般参与巢外的任务。最小的工蚁亚等级（就是所谓的最小工蚁）突出地阐释了这种区别：小型工蚁在巢里照看真菌和幼虫，虽然它们不能切割、运送叶子碎片，但也会现身于收获地点。它们中有很多不会自己走回巢去，而是骑在正在被带回巢的叶片上（“搭便车”，见于彩色插图24—37）。在巢外工作的小型工蚁个体很有可能较为年轻，它们的作用是抵御寄生苍蝇对叶片运送者的攻击，防止寄生苍蝇在蚂蚁身上产卵。但是，搭便车者的作用也可能比较多样。蒂莫西·林克斯维耶（Timothy Linksvayer）及其同事观察了哥斯达黎加拉塞尔瓦的大头切叶蚁群落中的搭便车者。这些群落在夜间觅食，因为夜间寄生苍蝇不会飞过来。详尽观察搭便车者的行为后，他们提出一种猜想：搭便车者也负责清理叶片，除去真菌污染和其他有害的微生物。后来，E. H. M. 维埃拉-内托（E. H. M. Vieira-Neto）牵头进行了一项实验性研究，研究成果有力地支持了这一观点<sup>[4]</sup>。

美洲切叶蚁属群落中体形最大的群体致力于群落防御。但是，最后可能攻击入侵者、捍卫领地的又是比较年长的工蚁（彩色插图25）。与此同时，群落防御在一定程度上是按照工蚁体形来组织的，例如，群落中存在一种真正的士兵等级，这是一些体形极大的蚂蚁，它们拥有由大块肌肉驱动的锋利双颚（彩色插图26）。它们特别善于驱逐大块头的敌手，尤其是脊椎动物。在对滑头切叶蚁进行的一项研究中，研究者记录了不同等级的工蚁在群落防御中的不同参与程度。当群落遭受脊椎动物捕食者的威胁时，大多数巨大的兵蚁被征召起来。然而，当一个群落必须保卫它的巢或觅食区，使其免遭同种或异种蚂蚁竞争者的侵扰时，对征召信号做出回应的主要是体形较小的蚂蚁。小型蚂蚁数量更多，更适合和敌对蚂蚁开展领土战争<sup>[5]</sup>。对俘囚切叶蚁进行的研究也报告了相似的结果。根据实验，在这一蚁种中，小型工蚁最容易对觅食小径附近的俘囚切叶蚁工蚁的上颚腺释放的报警信息素做出反应。当信息素在小径附近被释放时，回应最为强烈<sup>[6]</sup>，但运输草片的觅食蚁完全不做回应。然而，在哥伦比亚切叶蚁中，当它们的巢受到行军蚁“*Nomamyrmex esenbeckii*”的突袭时，受到征召的主要是体形巨大的工蚁（兵蚁），这些工蚁会对行军蚁的攻击做出具体的回应。<sup>[8]</sup>

彩色插图25 *Nomamyrmex*属的行军蚁经常攻击切叶蚁群落。在这幅照片中，巴拿马热带雨林中的两只美洲切叶蚁属工蚁攻击了“*Nomamyrmex esenbeckii*”的一只侦察蚁。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

彩色插图26 上图：大头切叶蚁特大型工蚁（兵蚁）的头。由大块肌肉驱动的锋利双颚能够轻易切开人的皮肤。（摄影：亚力克斯·怀尔德）下图：大头切叶蚁中的一只特大型工蚁（兵蚁）。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

[1] H. G. Fowler, V. Pereira-da-Silva, L. C. Forti, and N. B. Saes, "Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review," in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer, eds., *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management* (Boulder, CO: Westview Press, 1986), pp. 123–145.

[2] J. K. Wetterer, "Nourishment and evolution in fungus-growing ants and their fungi," in J. H. Hunt and C. A. Nalepa, eds., *Nourishment and Evolution in Insect Societies* (Boulder, CO: Westview Press, 1994), pp. 309–328.

[3] E. O. Wilson, "Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), I: The overall pattern in *A. sexdens*," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7(2): 143–156 (1980); E. O. Wilson, "Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), II: The ergonomic optimization of leaf cutting," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7(2): 157–165 (1980); E. O. Wilson, "Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), III: Ergonomic resiliency in foraging by *A. cephalotes*," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14(1): 47–54 (1983); E. O. Wilson, "Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), IV: Colony ontogeny of *A. cephalotes*," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14(1): 55–60 (1983).

[4] I. Eibl-Eibesfeldt and E. Eibl-Eibesfeldt, "Das Parasitenabwehren der Minima-Arbeiterinnen der Blatt-schneider-Ameise (*Atta cephalotes*)," *Zeitschrift für Tierpsychologie* 24(3): 278–281 (1967); D. H. Feener and K. A. G. Moss, "Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26(1): 17–26 (1990); T. A. Linksvayer, A. C. McCall, R. M. Jensen, C. M. Marshall, J. W. Miner, and M. J. McKone, "The function of hitchhiking behavior in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*," *Biotropica* 34(1): 93–100 (2002); E. H. M. Vieira-Neto, F. M. Mundim, and H. L. Vasconcelos, "Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: an experimental evaluation of three hypotheses," *Insectes Sociaux* 53(3): 326–332 (2006).

[5] M. E. A. Whitehouse and K. Jaffé, "Ant wars: combat strategies, territory and nest defence in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*," *Animal Behaviour* 51(6): 1207–1217 (1996).

[6] W. O. H. Hughes and D. Goulson, "Polyethism and the importance of context in the alarm reaction of the grass-cutting ant, *Atta capiguara*," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49(6): 503–508 (2001).

[7] *Nomamyrmex*属行军蚁是唯一敢袭击有百万大军的切叶蚁的蚂蚁，是专业的蚂蚁猎手，暂无中文译名。——编者注

[8] S. Powell and E. Clark, "Combat between large derived societies: a subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies," *Insectes Sociaux* 51(4): 342–351 (2004).

欢迎访问：电子书学习和下载网站 (<https://www.shgis.com>)

文档名称：《动物城邦系列（共四册）》伯特·霍尔多布勒（作者），爱德华·D. 威尔逊（作者）

请登录 <https://shgis.com/post/3887.html> 下载完整文档。

手机端请扫码查看：

