

蚁群密度, 温度和光照强度对红火蚁 *Solenopsis invicta* 聚集时间的影响

王磊¹ Bertrand M. ROEHNER² 陆永跃¹ 狄增如³ 许益鏊¹ 曾玲^{1*}

1 华南农业大学红火蚁研究中心

2 Institute for Theoretical and High Energy Physics (LPTHE), University Pierre and Marie Curie, Paris, France

3 北京师范大学系统科学系

* 通讯作者. 地址: 中国广东省广州市华南农业大学资源环境学院, 510642, Tel:+8620 85283518

电子邮箱: zengling@scau.edu.cn (曾玲).

摘要: 聚集行为在社会性昆虫中扮演着重要角色, 环境因子和个体互作都会对其产生影响。本文调查了个体密度, 温度和光照强度对红火蚁聚集所需时间的影响。种群密度只有高于1.5头/cm²时才会对聚集时间产生影响。结果显示温度与聚集时间存在负相关, 温度越低聚集所需时间越长。红火蚁在高强度光照(1200lux)下聚集所需时间为96.5分钟, 显著快于低强度光照(10lux)。研究结果揭示红火蚁的聚集行为会随着环境条件的变化而变化。

关键词: 红火蚁 聚集行为 环境 互作

1 前言

聚集普遍发生于多种类型的生物, 例如: 鸟类、鱼类和 社会性昆虫。生物可以通过聚集在防御、取食和繁殖等方面获得益处 (Depick ère等, 2008a)。日本蜜蜂*Apis cerana japonica*可以通过在捕食性天敌*Vespa mandarina japonica*周围聚集成球状来抵御其捕食 (Anderson等, 2002)。尘螨*Dermatophagoides farinae*可以通过聚集来降低水分丢失 (Glass等, 1998); *Chlosyne lacinia*幼虫也可以通过聚集来提高存活率(Clark和Faeth, 1997)。

影响聚集的因素可以分为个体互作和环境因子。Devigne 等 (2011) 指出聚集中的个体间相互吸引可以影响个体的偏向。研究发现 *Harmonia axyridis* 分泌的信息素中包含一种长链的碳氢化合物可以引起聚集 (Brown 等, 2006; Durieux 等, 2012)。外界环境因子的影响的研究显示 *Lasius niger* 在黑暗条件下聚集程度较高, 但是在红光条件下聚集不稳定且聚集点小 (Depick ère 等, 2004a)。对四种等翅目昆虫 (*Philoscia muscorum*, *Oniscus asellus*, *Porcellio scaber*, *Armadillidium vulgare*) 研究发现个体会在低湿和高温条件下选择聚集以降低水分的丢失 (Hassall 等, 2010)。蜜蜂也会在低温情况下聚集在一起 (Wang 等, 未发表)。

许多动物都有改变自己的行为的能力以应对环境的变化 (Nussey 等, 2005)。对于外来生物, 行为的可塑性为其入侵的成功提供了基础 (栾军波和刘树生, 2011), 蚂蚁就是一个不错的例子。红火蚁 *S. invicta* 是一种危险的入侵生物, 现在已经在亚太的许多国家和地区发现了其危害 (Zhang 等, 2007)。在其入侵区内, 红火蚁的种内敌对和攻击行为下降 (Holway 和 Suarez, 1999)。聚集行为也是工蚁应对不适环境的一种策略。Wilson (1971) 指出火蚁在蚁巢外会迅速聚集在一起。在洪水季节, 红火蚁会聚集在一起来应对洪水, 直到随水流漂到新的建巢点 (Mlot 等, 2011), 同时蚁群的攻击行为也会提高, 以降低在漂渡期间其他生物对其的破坏性 (Haight, 2006)。聚集时间显示了蚂蚁对环境变化的响应时间, 然而很少有研究关注。本文研究了种群密度, 温度和光照强度对红火蚁聚集时间的影响。

2. 试验方法

红火蚁采集方法参考 Chen (2007)。将红火蚁整个蚁巢挖起后，放入四周涂有 Fluon 的整理箱内，Fluon 可以防止红火蚁爬出。静止 48 小时后，使用水滴法将红火蚁从土壤中分离出来。分离出的红火蚁在实验室条件下饲养，温度为 26°C，湿度为 60%–70%，同时提供水，10%糖水和黄粉虫。根据蚁巢内的蚁后数量来鉴定红火蚁社会型(Shoemaker 等, 2006)。

聚集水平根据Depick ère等(2004b)和Devigne等(2011)所描述的进行判断。当多于两头红火蚁工蚁彼此距离少于0.5cm时，我们就认为其出现聚集。

在进行温度和光照强度试验前，使用软毛笔挑取100头工蚁并使用二氧化碳使其静止。之后将工蚁随机分布在一个塑料盒内（长*宽*高=12cm*8cm*8cm），塑料盒内涂有Fluon以防止工蚁逃离。将塑料盒放入培养箱内（宁波江南仪器厂，宁波，浙江）。整个试验湿度条件为80%。同时，开始时每10分钟观察一次，当60%的工蚁出现聚集行为时，每5分钟观察一次。当塑料盒内的90%以上的工蚁出现聚集时试验终止。

2.1 个体密度对聚集时间的影响

分别将5、10、25、50、100和200头工蚁放置到塑料盒内（长*宽*高=12cm*8cm*8cm），这样种群密度相应的为 0.04 头/cm², 0.08头/cm², 0.19头/cm², 0.38头/cm², 0.75头/cm², 1.50头/cm²。之后将盒子放置于湿度为80%的全暗条件下的培养箱内。开始时每10分钟观察一次，当60%的工蚁出现聚集行为时，每5分钟观察一次。当塑料盒内的90%以上的工蚁出现聚集时试验终止。试验重复10次。

2.2 温度对聚集时间的影响

温度梯度分别为15°C, 20°C, 25°C, 30°C, 35°C，之后将盒子放置于湿度为80%的全暗条件下的培养箱内，个体密度为0.75头/cm²。试验重复10次。

2.3 光照强度对聚集时间的影响

选择10lux和1200lux的光照强度。将盒子放置于温度为25°C，湿度为80%的培养箱内，个体密度为0.75头/cm²。试验重复10次。

2.4 数据分析

所有数据使用Shapiro-Wilk test检验正态分布，并使用Levene's test进行方差齐性分析。当ANOVA的分析结果差异显著时，使用LSD post-hoc analysis进行平均值的多重比较。当方差不齐时，使用非参数检验Kruskal-Wallis test进行分析，当Kruskal-Wallis test比较下各数据在0.05水平上差异时，使用Mann-Whitney test (or the two-sample Kolmogorov-Smirnov test) 进行两两比较。

3 结果分析

3.1 个体密度对红火蚁聚集时间的影响

个体密度对红火蚁聚集时间有显著差异 ($F=2.874$, $df=5$, $P=0.024$, LSD; 如图1)。0.04, 0.08, 0.19 和 0.75 头/cm² 之间的聚集时间差异不显著 ($P>0.05$)。但是当密度超过0.38头/cm²时，聚集时间迅速下降。当密度在1.5头/cm²时，聚集时间除与0.75头/cm²差异不显著外 ($t=-1.413$, $df=18$, $P=0.175>0.05$)，显著低于其他密度（与0.04 头/cm²比较: $t=-2.802$, $df=18$, $P=0.012$; for 0.08头/cm²比较: $t=-2.734$, $df=18$, $P=0.014$; for 0.19头/cm²比较: $t=-2.662$, $df=18$, $P=0.016$; for 0.38头/cm²比较: $t=-2.488$, $df=18$, $P=0.023$)。

3.2 温度对红火蚁聚集时间的影响

温度与红火蚁的聚集时间存在负相关 ($F=91.985$, $df=4$, $P=0.00$, LSD ; 图2)。红火蚁在不同温度下的聚集水平不同。随着温度的升高, 红火蚁聚集速度减缓 ($P<0.05$)。红火蚁工蚁在35℃下需要141.5分钟聚集才能达到稳定状态, 而在15℃只需要77分钟。

3.3 光照强度对红火蚁聚集时间的影响

红火蚁在 1200lux 条件下聚集时间为 96.5 分钟, 要显著快于在 10lux 下的 ($t=-2.294$, $df=13.829$, $P=0.038$; 图 3)。

4 讨论

许多物种对环境变化的响应速度都非常快 (Clergeau 和 Yésou, 2006)。本文发现红火蚁的聚集行为随着环境的变化而变化。红火蚁在低温下、高密度下聚集速度较快, 同时在不同光照强度下聚集时间也不相同。结果说明个体间互作, 温度和光照强度对红火蚁的聚集行为具有显著影响。

Depick ère 等 (2004c) 认为聚集点里的 *L. niger* 工蚁数量对聚集行为中起主要作用, 而密度的作用较少。本文结果显示在密度不超过 0.75 individuals/cm² 时, 各密度下 90% 的红火蚁聚集在一起所需的时间相差不大, 在 85 分钟左右。这与 Depick ère 等 (2004c) 的研究结果相似, *L. niger* 工蚁密度从 0.1 to 1.02 头/cm² 时, 80%-100% 的工蚁发生聚集所需时间大约在 90 分钟。但是, 对于红火蚁。当密度超过 1.5 头/cm² 时, 工蚁聚集所需时间仅为 75 分钟。这可能是工蚁间互作导致的。越多的工蚁放在一起, 他们彼此之间遇到的机会就越多, 这回导致聚集加速。另外一个原因可能是当工蚁密度超过蚁巢内的正常密度时, 可能意味着蚁群内出现非正常状态, 迅速聚集可以使红火蚁保护自己 and 蚁巢。

另一个结果显示温度与聚集所需时间之间存在负相关。随着温度的升高, 工蚁聚集速度迅速减缓。作为节肢动物, 红火蚁对环境温度变化十分敏感。温度越低意味着红火蚁丧失越多能量。聚集可以保持聚集群里的温度来减少热量丧失。许多昆虫通过聚集来越冬, 例如 Asian ladybird 和 始红蝽 (Durieux 等, 2012; 苏延乐等, 2007)。聚集行为可以降低能量消耗从而帮助他们成功越冬。Challet 等 (2005) 指出蚂蚁的移动速度与温度正相关, Lu 等 (2012) 研究发现红火蚁的觅食活性在 12-25℃ 时随着温度的增加而提高。因此, 随着温度的提高, 红火蚁的活动性也增加, 从而增加聚集所需时间。但是这个结果与对蜜蜂 *A. cerana cerana* 观察的结果不同 (Wang 等, 未发表)。蜜蜂在 26℃ 聚集的时间是 16℃ 下 4 倍。这可能是由于两个不同物种间的行为和温度敏感性差异造成的。例如 *A. cerana cerana* 可以在气温超过 6.5℃ 出巢觅食 (Zhou 和 Xu, 1988), 但是红火蚁只有在气温超过 20℃ 时才出巢觅食 (Lu et al., 2012)。另外一个解释可能跟他们的生活环境有关: 红火蚁作为地栖生物, 蚁巢内的温度较为恒定; 而 *A. cerana cerana* 生活的蜂箱则受外界环境影响很大。

本文还发现红火蚁在不同的光照强度下聚集水平也不相同。红火蚁工蚁在强光照下聚集时间明显短于低光照强度, 超过 50% 的工蚁在强光照下紧密聚集在一个聚集点内, 而在弱光照下工蚁则聚集成几个点, 且聚集较散。我们的结果与对单蚁后型蚂蚁 *Crematogaster scutellaris* 和 *L. niger* 研究得到结论略有不同 (Depick ère 等 2004a; Depick ère 等, 2008b)。在黑暗情况下, *C. scutellaris* and *L. niger* 工蚁聚集较紧密, 之后转换成红光持续照射也不会影响 *C. scutellaris*, 但是对 *L. niger* 而言, 转换红光后对 *L. niger* 的抚幼蚁聚集程度没有影响, 但是觅食蚁在红光下聚集点较小且不稳定。这可能是由以下原因造成的, 首先, 本文试验中使用的是日光灯而非红光灯。红火蚁是地栖昆虫, 它们大部分时间是生活在完全黑暗或者弱

光条件下。强光照对红火蚁可能意味这周围没有躲藏或避荫处。快速的聚集可以使红火蚁更好的面对潜在的危险。Depickère 等 (2004a) 指出弱光可以刺激工蚁出巢觅食。这可能是红火蚁在弱光下聚集需要较长时间的原因。第二原因可能是因为红火蚁的社会型。红火蚁分为单蚁后型和多蚁后型。这两种社会型在生物学和行为学上存在差异 (Kintz-Early 等, 2003)。本试验使用的是多蚁后型, 这可能引起结果与 Depickère 等 (2004a, 2008b) 报道的不同。当然这些假设还需要试验来证明。不同社会型在红火蚁聚集中扮演的角色需要进一步调查。

参考文献

- Depickère S., Ávila G.M.R., Fresneau D. and Deneubourg J.L. 2008a. Polymorphism: a weak influence on worker aggregation level in ants. *Ecological Entomology* 33(2): 225-231
- Anderson C., Theraulaz G., and Deneubourg J.L. 2002. Self-assemblages in insect societies. *Insectes Sociaux* 49(2): 99-110
- Glass E.V., Yoder J.A., and Needham G.R. 1998. Clustering reduces water loss by adult American house dust mites *Dermatophagoides farinae* (Acari: Pyroglyphidae). *Experimental & Applied Acarology* 22: 31-37
- Clark B.R. and Faeth S.H. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecological Entomology* 22: 408-415
- Devigne C., Broly P., and Deneubourg J.L. 2011. Individual preferences and social interactions determine the aggregation of woodlice. *Plos One* 6(2): e17389
- Brown A.E., Riddick E.W., Aldrich J.R., and Holmes W.E. 2006. Identification of (-)-beta-caryophyllene as a gender-specific terpene produced by the multicolored Asian lady beetle. *Journal of Chemical Ecology* 32: 2489-2499.
- Durieux D., Fischer C., Brostaux Y., Sloggett J.J., Deneubourg J.L., Vandereycken A., Joie E., Wathelet J.P., Lognay G., Haubruge E., and Verheggen F.J. 2012. Role of long-chain hydrocarbons in the aggregation behaviour of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera:

- Coccinellidae). *Journal of Insect Physiology* 58: 801–807
- Depickère S., Fresneau D., and Deneubourg J.L. 2004a. The influence of red light on the aggregation of two castes of the ant, *Lasius niger*. *Journal of Insect Physiology* 50: 629-635
- Hassall M., Edwards D.P., Carmenta R., Derhé M.A., and Moss A. 2010. Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. *Behaviour* 147(2): 151-164
- Wang Z., Wang L., Tan K., Di Z., and Roehner B.M. Clustering experiments. Unpublish
- Nussey D.H., Postma E., Gienapp P., and Visser M.E. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310: 304
- 栾军波, 刘树生. 2011. 动物入侵的行为机制. *生物安全学报*, 20(1):29-36.
- Zhang R., Li Y., Liu N., and Porter S.D. 2007. An overview of the red imported fire ant (Hymenoptera:Formicidae) in mainland China. *Florida Entomologist* 90(4): 723-731
- Holway D.A. and Suarez A.V. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology and Evolution* 14(8): 328-330.
- Wilson E.O. 1971. *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.
- Mlot N.J., Tovey C.A., and Hu D.L. 2011. Fire ants self-assemble into waterproof rafts to survive floods. *PNAS*. 108(19): 7669–7673
- Haight K.L. 2006. Defensiveness of the fire ant, *Solenopsis invicta*, is increased during colony rafting. *Insectes Sociaux* 53: 32–36
- Chen J. 2007. Advancement on techniques for the separation and maintenance of the red imported fire ant colonies. *Insect Science* 14: 1-4

- Shoemaker D.D., Deheer C.J., Krieger M.J.B., and Ross K.G. 2006. Population genetics of the invasive fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the United States. *Annals of the Entomological Society of America* 99(6): 1213-1233
- Depickère S., Fresneau D., and Deneubourg J.L. 2004b. Dynamics of aggregation in *Lasius niger* (Formicidae): influence of polyethism. *Insectes Sociaux* 51: 81-90
- Clergeau P. and Yésou P. 2006. Behavioural flexibility and numerous potential sources of introduction for the sacred ibis: causes of concern in western Europe? *Biological Invasions* 8: 1381-1388
- Depickère S., Fresneau D., and Deneubourg J.L. 2004c. A basis for spatial and social patterns in ant species: dynamics and mechanisms of aggregation. *Journal of Insect Behavior* 17(1): 81-97
- 苏延乐, 吕昭智, 宋菁, 苗伟. 2007. 始红蟻越冬聚集行为对其能量代谢的影响. *昆虫学报*, 50(12): 1300-1303
- Challet M., Jost C., Grimal A., Lluc J., and Theraulaz G. 2005. How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviors in the ant *Messor sancta*. *Insectes Sociaux* 52(4): 309-315
- Lu Y., Wang L., Zeng L., and Xu Y. 2012. The effects of temperature on the foraging activity of red imported fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae) in South China. *Sociobiology* 59(2): 573-383
- Zhou B. and Xu Z. 1988. Study on the bees foraging activity at low temperature. *Apiculture of China* 5: 7-9
- Depickère S., Fresneau D., and Deneubourg J.L. 2008b. Effect of social and environmental factors on ant aggregation: A general response? *Journal of Insect Physiology* 54: 1349-1355
- Kintz-Early J., Parris L., Zettler J., and Bast J. 2003. Evidence of polygynous red imported fire ants

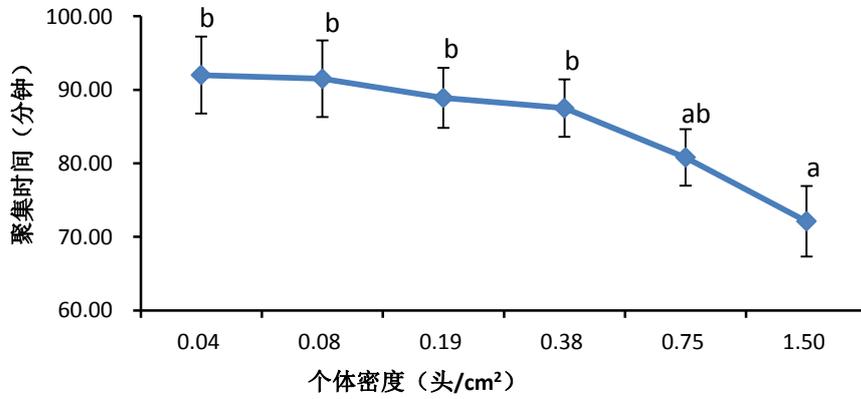


图1 个体密度对红火蚁聚集时间的影响 (平均值 \pm 标准误); 试验在25°C和黑暗情况下进行

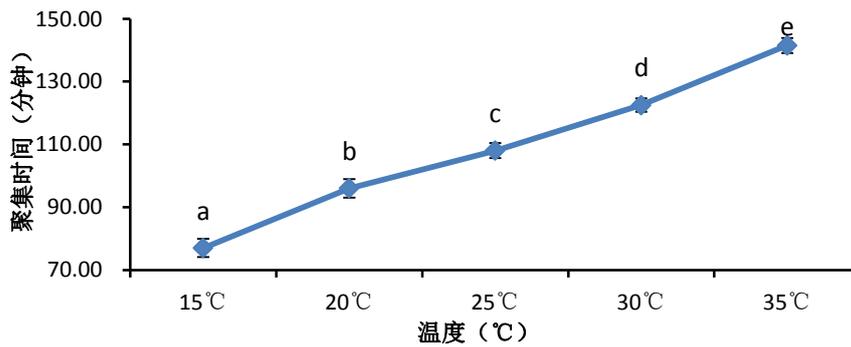


图2 温度对红火蚁聚集时间的影响(average \pm SE); 试验在黑暗情况下进行, 种群密度为0.75 头/cm²

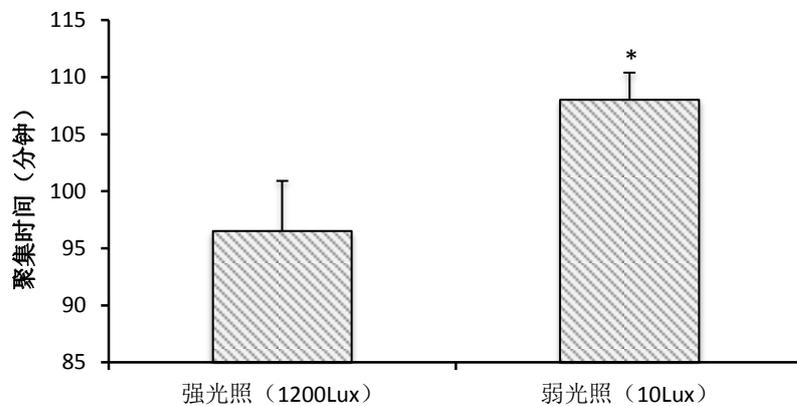


图3 光照强度对红火蚁聚集时间的影响(average \pm SE); 试验中温度为25°C, 种群密度为0.75 头/cm²

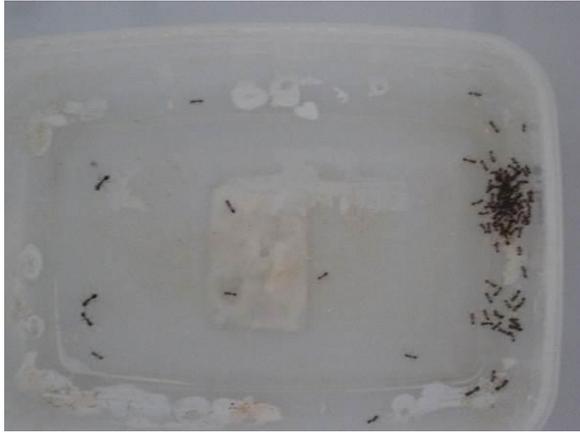


图 4 红火蚁工蚁在高密度时的聚集状态

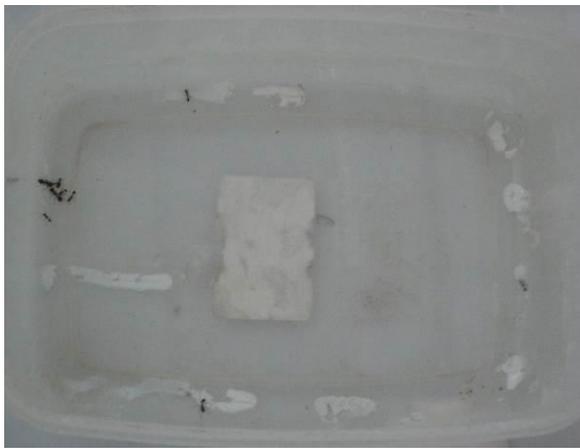


图 5 红火蚁工蚁在低密度时的聚集状态