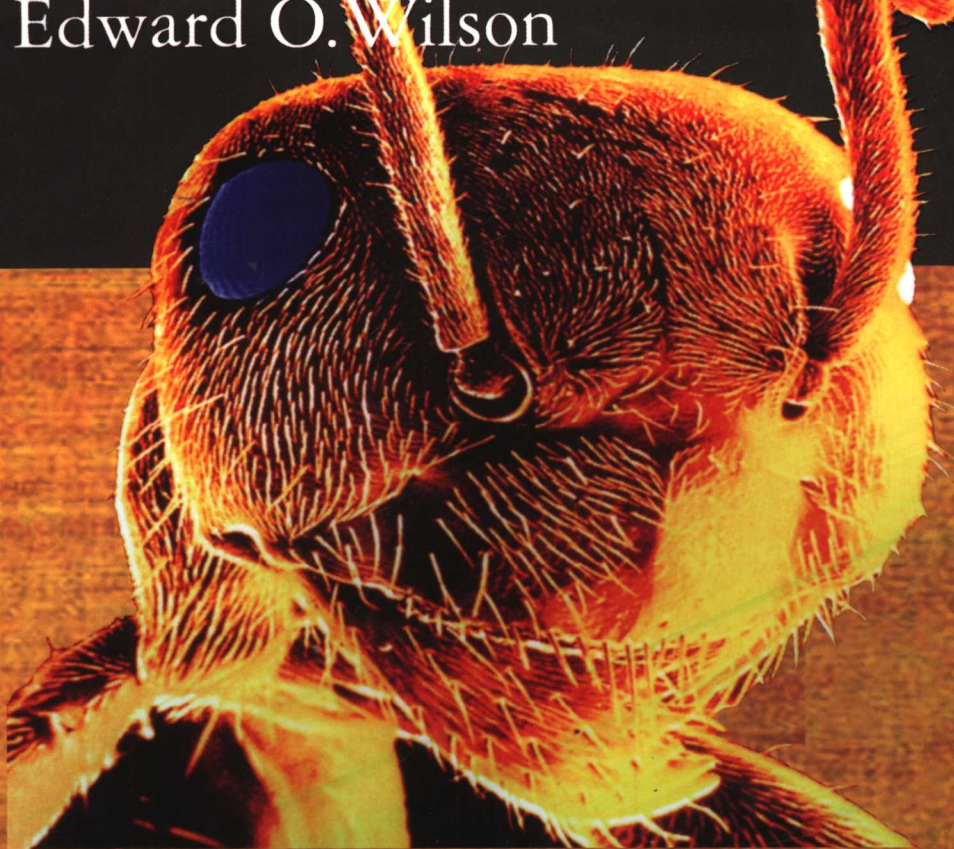


Edward O. Wilson



昆虫的社会

The Insect Societies 第一部中文全译本

[美] 爱德华·O·威尔逊 著

Thomas Brown Martin

William H. Riebsch, Robert H. May, Arthur W. Lawrence, B.

Stearns in their thoughtful sharing of population biology. Each

will recognize the impact of his teaching somewhere in this page, and

I am happy to take this particular opportunity to acknowledge his

teaching in the past years of the course. They have made it

possible for me to write this book. I would like to thank

the chapters which will be read and all as in past, and follow it. N. O. Martin



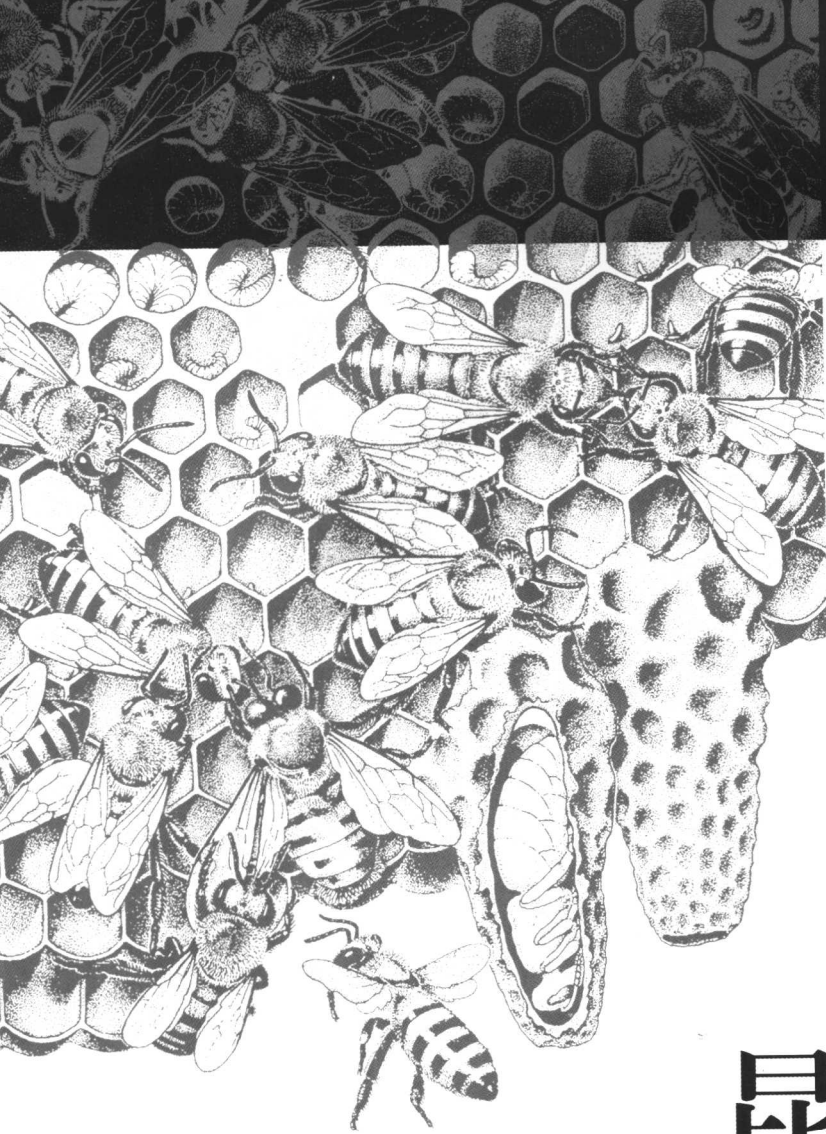


昆虫的社会

The Insect Societies

[英] 威尔逊 著

浙江人民出版社



Edward O. Wilson

第一部中文全译本

昆虫的社会

The Insect Societies

[美] 爱德华·O·威尔逊 著

翻译：（按姓氏笔画为序）：

王一民 / 王子春 / 冯 波 / 李 智 / 豆 威

吴 婧 / 张 楠 / 彭水香 / 程伟霞

译校：黄同陵

重庆出版集团  重庆出版社

THE INSECT SOCIETIES by EDWARD O. WILSON

Copyright: © 1971 BY THE PRESIDENT AND FELLOWS OF HARVARD COLLEGE

This edition arranged with HARVARD UNIVERSITY PRESS through BIG APPLE

TUTTLE-MORI AGENCY, LABUAN, MALAYSIA

Simplified Chinese edition copyright:

2006 CHONGQING PUBLISHING HOUSE

All rights reserved.

本书中文简体字版由原出版社 Harvard University Press 授权重庆出版集团·重庆出版社在中国大陆地区独家出版发行。未经出版者书面许可, 本书的任何部分不得以任何方式抄袭、书录或翻印。

版权所有 侵权必究

图书在版编目(CIP)数据

昆虫的社会/[美]威尔逊著;王一民等译. —重庆:重庆出版社, 2007.1

ISBN 978-7-5366-8232-0

I. 昆... II. ①威... ②王... III. 社会性昆虫—研究 IV. Q96

中国版本图书馆CIP数据核字(2006)第130759号
版贸核渝字(2004)第68号

昆虫的社会

KUNCHONG DE SHEHUI

[美]爱德华·O·威尔逊 著

王一民等 译

出版人: 罗小卫 策划编辑: 陈慧
责任编辑: 朱子文 陈红兵 责任校对: 廖应碧
封面设计: 金乔楠 版式设计: 黄俊棚



重庆出版集团 出版
重庆出版社

重庆长江二路205号 邮政编码: 400016 <http://www.cqph.com>

重庆出版集团艺术设计有限公司制版

自贡新华印刷厂印刷

重庆出版集团图书发行有限公司发行

E-MAIL: fxchu@cqph.com 电话: 023-68809452

全国新华书店经销

开本: 850mm × 1168mm 1/16 印张 37.75 字数: 830 千

2007年1月第1版 2007年1月第1版第1次印刷

印数: 1~5 000

定价: 88.00 元

如有印装质量问题, 请向本集团图书发行有限公司调换: 023-68809955 转 8005

《昆虫的社会》有关评论

就研究范围的丰富性和观察眼光的现代性来看,《昆虫的社会》确实可以称为独一无二的。在未来许多年内,该书必将被所有的专业研究人员和业余爱好者作为一种基本的衡量标准,对他们来说,在整个自然界中社会性昆虫展示的景观是最令人注目和迷人的。此书完全可能成为藏书家们的珍品。

Caryl F. Haskins, 《纽约时报书评》

《昆虫的社会》异乎寻常地完成和更新了社会性昆虫的自然历史,包括它们众多的类、种及行为类型……在这些领域,现代遗传学、选择理论和生物数学正日益发展起来,用以解释昆虫社会的进化以及它们的体量和寿命的多样性。在社会昆虫的研究中,这是一个不断发展和研究的问题,而威尔逊则对此作出了重要贡献。

O.W.Richards, 《科学》

在过去的20年里,没有一部生物学方面的著作像这本关于蚂蚁、蜜蜂、黄蜂和白蚁等昆虫的论述这样令人满意。这本书的语言清晰、生动,但它的与众不同却在于它对生物学知识的广泛运用,从古生物学到形式遗传学,从动物行为学到生物化学。对全世界的社会学同仁来说,它提供了一个恰当的基准,而作者恰好具有达成这个基准的勇气和精力。生物学是一门完整的科学,从这部著作就可以看出它非常真实又非常丰富,足以使我们被它的智慧魅力所折服……

《科学美国人》

这本书配有精致的插图,写作风格清晰直接,在词汇表中威尔逊列出了他认为有必要解释的专业技术性术语。很显然,他希望该书能为更广大的读者接受,而不仅局限于专业的昆虫学家——这本书确实值得这样做……毫无疑问,这部煌煌巨著将被广泛地阅读,并产生深远影响。

R.A.Crowson, 《自然》

因为对人类来说,蚂蚁、黄蜂、蜜蜂和白蚁都是重要的,因为它们宰制着土地的生态,还因为它们的活动使人类联想到自身,所以这本百科全书式的著作将吸引普通的读者、学生、生物学家和昆虫学家……这本内容丰富的著作必将被公认为是对生物学文献的出色贡献。

《图书馆期刊》

仅就这本书的罕见和作者的声望而言……《昆虫的社会》也会被认为是一部重要的著作。在未来的许多年内,它必将对社会昆虫的研究重点及其公共信息的内容产生影响……不管是外行还是专家,如果对本部内容专一、写作风格简洁明快、对昆虫社会的重大事实和理论的权威性记述有兴趣,则这部书就是最佳读物,并且在很多年中都是最佳的。

Mary Jane West Eberhard, 《自然史》

致 谢

无论是谁,对昆虫社会学进行综合都必须在范围极广的生物学分支中汲取思想。在从事这项工作的过程中,我受益于多年交往的朋友的深切关注,并受惠于他们所从事的生物学研究的优异成果:在分类学和昆虫的进化方面的 William L. Brown 和 Frank M. Carpenter,在动物比较行为学方面的 Howard E. Evans、Andrew J. Meyerriecks 和 Charles D. Michener,在生物生理实验学方面的 Thomas Eisner、Martin Lindauer 和 Carroll M. Williams,在生物化学方面的 John H. Law、Barry P. Moore 和 Fred Regnier,在生物数量的计量理论方面的 Stuart Altmann、William H. Bossert、Robert H. MacArthur 和 Lawrence B. Solbodkin。他们均同意在这本书中引用他们的学说,我也很高兴地借此特殊机会对他们报以谢忱。

我还要感谢审读本书各个部分原稿的同事。他们的审读所纠正的错误比我愿意承认的更多,使我工作中的问题得以补救。审读全部或部分章节的同事分别是: R. D. Alexander(第 7 章)、M. V. Brian(第 8、21 章)、W. L. Brown(第 4、8、17、19 章)、R. H. Crozier(第 17 章)、H. V. Daly(第 17 章)、Mary Jane West Eberhard(第 2、3 章)、A. E. Emerson(第 6 章)、H. E. Evans(第 3、5、12、14、15 章)、T. H. Goldsmith(第 11 章)、W. D. Hamilton(第 3、17 章)、W. Hangartner(第 5、6、12、13、14、17 章)、B. Hölldobler(第 7、19、20 章)、R. L. Jeanne(第 3、21 章)、W. E. Kerr(第 9、17 章)、M. Lindauer(第 5、11、13 章)、C. D. Michener(第 2、5、19 章)、C. W. Rettenmeyer(第 4、20 章)、O. W. Richards(第 3、21 章)、J. W. Truman(第 8 章)、N. Weaver(第 9 章)、N. A. Weber(第 4 章)、P. H. Wells(第 13 章)、A. M. Wenner(第 13 章)、R. Zucchi(第 9、17 章)。我还向以下同事借用了标本,使用了他们未曾发表的手稿,并且得到他们许多其他形式的帮助: R. D. Alexander、R. H. Arnett、W. L. Brown、J. H. Calaby、F. M. Carpenter、K. A. Christiansen、Mary Jane West Eberhard、A. E. Emerson、T. L. Erwin、W. Faber、R. C. Froeschner、F. J. Gay、B. Hocking、B. Hölldobler、G. A. Horridge、H. F. Howden、D. H. Janzen、B. Kraffe、H. Kutter、J. F. Lawrence、H. W. Levi、E. G. MacLeod、M. M. Martin、U. Maschwitz、E. L. Mockford、S. A. Peck、C. W. Rettenmeyer、L. M. Roth、S. F. Sakagami、R. Stumper、J. Van der Vecht 和 R. E. Woodruff。为了得到 W. M. Wheeler 在 1910 年所出书中图片的较好的复制品质,Adaline Wheeler 小姐提供了她父亲制作的一些蚂蚁图片的原作。

我要对 Kathleen M. Horton 小姐表示特别的感谢,她完成了原稿形成之前的三次艰难的录入工作,同时协助查找出参考文献的每一段文字。Turid Hölldobler 夫人、Sarah Landry 夫人和 William G. Minty 先生主要负责图表工作。Turid Hölldobler 夫人和 Sarah Landry 夫人准备了

图片, William G. Minty 先生制作了曲线图并且重新绘制了先前出版物中的许多图片。

承蒙下列人士许可复制某些他们赠送的图表: R. D. Alexander, H. -J. Autrum, Suzanne W. T. Batra, M. V. Brian, D. J. Burdick, J. Calaby, F. M. Carpenter, R. Chauvin, W. S. Creighton, J. Delachambre, V. G. Dethier, Mary Jane West Eberhard, I. Eibl-Eibesfeldt, T. Eisner, H. E. Evans, W. Faber, J. B. Free, K. Von Frish, F. J. Gay, P. -P. Grassé, R. E. Gregg, Dorothy Hodges, B. Hölldobler, J. Ishay, R. Jeanne, W. E. Kerr, T. W. Kirkpatrick, D. H. Kistner, G. Knerer, B. Krafft, H. Kutter, G. Le Masne, M. Lindauer, H. Martin, U. Maschwitz, R. W. Matthews, C. D. Michener, E. M. Miller, H. Oldroyd, A. Raignier, C. W. Rettenmeyer, K. D. Roeder, S. F. Sakagami, S. H. Sudd, J. Van der Vecht, N. Weber, Adaline Wheeler。承蒙下列机构许可复制其拥有版权的图表: 学院出版社、法兰西学院自然科学院、美国科学促进联合会(《科学》杂志)、《美中部地区博物家学报》、《澳大利亚动物学杂志》、蜜蜂研究协会、大英博物馆(自然历史博物馆, 包括《自然历史杂志》)、剑桥昆虫学会、伦敦威廉·柯林斯出版公司、哥伦比亚大学出版社、《生态学专论》、南非昆虫学会、菲尔德自然历史博物馆、W.H.弗瑞曼公司(《科学美国人》)、夏威夷甘蔗种植园主协会、国际社会昆虫研究联合会、《昆虫生理学》、巴黎普朗出版社、伦敦朗曼-格林公司、密歇根大学动物博物馆、自然科学家协会、《生物学季评》、莱顿国立博物馆自然历史馆、伦敦皇家昆虫学会、伦敦《科学》杂志(与《发现》合办)、史密森尼出版社、施普林格出版集团(《动物生理学杂志》)、联合国教科文组织、芝加哥大学出版社(《美国博物学家》)、《瓦斯曼生物学杂志》、约翰·威利父子图书公司、沃斯图书出版公司、《动物生理学杂志》。

本书第 8、14、16 章的部分内容出现在我先前发表的论文中, 包括在《生物学季评》上发表的《蚂蚁多态的起源与进化》(1953 年)以及 J. Alibert 等合作发表在《动物群体行为的影响》上的《超有机体概念与性质》(1968 年)。在本书中使用这些文章得到了《生物学季评》的编辑和巴黎的国家科研中心的许可。

本书中报告的大多数个人研究得到了 1958 年成立的“自然科学基金”持续不断的支持, 这些资金使得对昆虫社会组织中信息素作用进行全面调查的工作得以完成。

目 录

致 谢	(1)
第 1 章 前言:社会性昆虫的重要性	(1)
第 2 章 社会性行为的等级	(5)
第 3 章 社会性胡蜂	(8)
马蜂的生物学	(12)
异腹胡蜂的生物学	(16)
胡蜂亚科的自然史	(21)
胡蜂社会性行为的演化	(24)
第 4 章 蚂 蚁	(30)
蚂蚁的起源	(37)
蚂蚁的分类	(40)
蚂蚁的培养与观察技术	(41)
蜜蚁属 <i>Myrmecia</i> ——一类原始蚂蚁的生物学	(41)
变红蚁 <i>Myrmica rubra</i> ——一种典型的“高等蚂蚁”的生物学	(44)
生活史发生调变的高等蚂蚁——小家蚁 <i>Monomorium pharaonis</i> 的生物学	(46)
培菌蚁(美洲切叶蚁族 <i>Attini</i>)的生物学	(47)
适蚁植物及其蚂蚁的生物学	(56)
行军蚁的生物学	(61)
蚂蚁的社会性(群居性)行为的起源	(77)
第 5 章 社会性蜜蜂	(81)
隧蜂亚科 <i>Halictinae</i> 中完全社会性隧蜂的生活史	(86)
完全社会性小芦蜂的生活史	(91)
野蜂的生活史(熊蜂属 <i>Bombus</i>)	(94)
无刺蜂的生活史(无刺蜂族 <i>Meliponini</i>)	(97)
意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i> 的生活史	(103)
蜜蜂社会性行为的起源	(108)
第 6 章 白 蚁	(113)
原始的现存物种,达尔文澳白蚁 <i>Mastotermes darwiniensis</i> 的生活史	(123)
较低等的白蚁,木白蚁科 <i>Kalotermitidae</i> 生活史	(124)
较高等白蚁,白蚁科 <i>Termitidae</i> 类群的生活史	(127)

	白蚁社会性行为的起源	(132)
第 7 章	前社会性昆虫	(134)
	半翅目 Hemiptera 和同翅目 Homoptera 的亲代养育	(135)
	蟋蟀的亲代抚育	(136)
	甲虫的亲代抚育和劳动分工	(137)
	昆虫幼虫间的合作与劳动分工	(144)
	蜘蛛的亚社会性和准社会性	(145)
	有利于前社会性行为产生的条件	(148)
第 8 章	蚂蚁的品级	(150)
	品级的类型	(150)
	品级的进化	(154)
	雌性品级的决定	(161)
	其他蚁属品级决定的要素	(168)
	内分泌系统的作用	(170)
	兵蚁品级的决定	(170)
	品级生态学	(171)
	劳动分工	(172)
	品级行为多型	(172)
	年龄行为多型	(180)
第 9 章	社会性蜜蜂和黄蜂的品级	(183)
	隧蜂:从行为品级到形态品级	(184)
	野蜂:等级与优势品级的组成部分	(187)
	蜜蜂:先进的营养来源和劳动分工	(189)
	无刺蜂:从营养来源到基因决定	(196)
	社会性黄蜂的品级	(199)
	巢群规模的功能与品级进化	(202)
第 10 章	白蚁的品级	(204)
	白蚁品级的类型	(204)
	劳动分工	(206)
	低等白蚁的品级决定	(211)
	高等白蚁中的品级决定	(216)
第 11 章	社会性昆虫的行为	(220)
	社会性昆虫的感觉能力	(221)
	社会性昆虫的智慧	(242)
	社会性昆虫复杂社会的建立	(251)
第 12 章	通讯:报警和集聚	(262)
	通讯的普遍特征	(262)
	报警通讯	(266)
	招引与集聚	(276)

第 13 章	通讯:招引	(279)
	视觉通讯	(279)
	化学招引的几种简单形式	(279)
	纵列行进	(280)
	蚂蚁的气味痕迹	(281)
	白蚁的气味痕迹	(292)
	蜜蜂的气味痕迹	(294)
	成虫搬运	(296)
	蜜蜂的舞蹈	(298)
第 14 章	交流:识别、食物交换和清洁修饰	(308)
	表面外激素的作用	(308)
	巢群气味	(308)
	品级和生命阶段的识别	(314)
	死者的识别和运输	(316)
	嗜食同类和营养性卵	(318)
	交哺(液体食物交换)	(320)
	链式运输	(331)
	清洁修饰	(332)
第 15 章	群体效应和巢友控制	(334)
	群体效应	(334)
	统治层级和蚁(蜂)后控制的演化	(337)
第 16 章	社会性稳态和超个体	(346)
	蜜蜂的温度调节	(347)
	其他社会性昆虫对小气候的控制	(350)
	其他社会性稳态的例子	(358)
	超个体概念和其他	(358)
第 17 章	社会行为的遗传理论	(362)
	自然选择的单位	(362)
	个体利他行为	(363)
	群体利他行为	(364)
	性别决定	(367)
	单倍二倍性决定的含义	(371)
	自私的利他行为和利他行为的自私	(379)
第 18 章	社会性进化中的妥协和优化	(381)
	社会性进化的可逆性	(382)
	单后现象的意义	(384)
	工蚁效率低下的意义	(387)
	品级的生物工程学	(388)
第 19 章	社会性昆虫中的共生现象	(396)

“完全”社会性寄生	(396)
蚂蚁社会性寄生的种类	(398)
复合巢群(compound nests)	(406)
混合巢群(mixed colonies)	(406)
社会性寄生现象遍及蚂蚁	(407)
蚂蚁的社会性寄生进化	(409)
暂时性寄生路线	(411)
奴役进程	(414)
宾主共栖和营养性寄生	(424)
异种共生现象	(426)
寄食性的等级	(427)
黄蜂的社会性寄生现象	(431)
蜜蜂的社会性寄生现象	(437)
白蚁的社会性寄生现象	(442)
社会性昆虫中主要类群之间的寄生现象	(444)
第 20 章 与其他节肢动物的共生现象	(445)
喜黄蜂生物、蚁冢客虫、蜜蜂巢客虫、白蚁巢客虫	(445)
外共生者的多样性	(447)
外共生适应性	(462)
为什么社会性的黄蜂和蜜蜂客虫很少?	(476)
营养共生者	(477)
第 21 章 巢群的种群动态学	(484)
巢群的生存	(485)
群体(巢群)的成长规律	(489)
巢群的存活	(506)
竞争与领域性	(510)
巢群的密度控制和物种多样性	(519)
巢群的扩散	(523)
第 22 章 对一体化社会生物学的展望	(526)
词汇表	(530)
参考文献	(538)

第 1 章

前言:社会性昆虫的重要性

为什么要研究社会性昆虫?这是因为它们同人类、蜂鸟、刺果松一样,都代表着生物进化的了不起的大成就。它们的社会组织无与伦比。虽说社会昆虫智能低下,又没有形成社会文化,其社会组织远远赶不上人类,但就群体的凝聚力、品级特化的精细度和个体忘我的利他行为^①而言,它们却是人类不可企及的。之所以要请生物学家来研究昆虫社会,是因为它从下到上,从分子到社群,充分展现了各个层次组织的品级分化的极致水平。在种类数以万计的胡蜂、蚂蚁、蜜蜂、白蚁中,我们会看到,它们是运用社群组织的力量来解决各种生态问题的,而其他生物体却通常是靠自己单枪匹马去对付。常有人把昆虫的巢群(insect colony)称为“超有机体”(super-organism)^②,因为这样一个群体显示出的许多社会现象,可以同生物体的器官和组织的生理学特性相比拟。然而,这一超有机体的种种特性全然来自群体内各个成员靠简单的技能所形成的行为方式,这些特性可以分解开来,远比生理学的分子机制更易于理解。

把社会昆虫单列出来讨论的第二条理由是它们在陆地上占有的生态优势。在全世界大多数地区,社会性昆虫(特别是蚂蚁)是其他无脊椎动物的捕食者。它们的群体,像多年生木本植物一样,常年扎根在一个地方,它们派出的搜索队昼夜不停在各自的地盘内搜寻食物。在大多数陆地生境,它们消耗的食物和能源超过了脊椎动物。社会昆虫在热带地区特别多。17 世纪殖民巴西的葡萄牙人称蚂蚁为“巴西之王”,后来的旅行家有的把蚂蚁叫做“亚马孙流域的真正主人”,有的把它叫做“巴西的真正征服者”。曾有人说过:“巴西是个人蚁穴。”在其他热带国家,你免不了也得到同样的印象。实际情况是,蚂蚁的数量实在太庞大了,以至于在热带地区,它超过蚯蚓而成为首屈一指的泥土翻动昆虫(earth mover)(Branner, 1910)。最近的研究表明,在温带偏北地区的森林里,蚂蚁的重要性也几乎与蚯蚓相当。据 Lyford (1963) 在马萨诸塞州的调查,在 1 平方米的面积上,蚂蚁每年把 50 克土壤搬到地表,每 250 年可使土表增厚 1 英寸。在热带地区,白蚁是朽木和枯枝落叶、腐殖质等纤维碎屑的主要降解者,所以,对土壤的翻动也有很大贡献。

研究生态学问题,最好把昆虫巢群看做一个“离散性有机体”(diffuse organism)。昆虫巢群

① 利他行为(altruism):牺牲自身生存和生殖而增加其他个体生存机会和生殖成功率的行为。如社会性昆虫膜翅类的白蚁中的工蚁、兵蚁帮助蚁后繁殖的行为可认为是典型的利他行为。——译注

② 超有机体(superorganism):有类似单个有机体生理特征的具有社群组织的群体;作为一个功能单位而活动的一群有机体。——译注

的重量有的在1克以下,有的达到1千克,巢群的虫口少则100上下,多者可达100万或更多。这样一种动物像阿米巴虫一样在几平方米的固定领地内搜集食物。例如,每巢欧洲草地蚁(*Tetramorium caespitum*)通常拥有工蚁1万只,总体重6.5克,控制40平方米的地盘(Brian等,1967)。美洲收获蚁(*Pogonomyrmex badius*)每巢平均有工蚁5000只,总体重约40克,管辖范围有数十平方米。非洲行军蚁(*Anomma wilverthi*)算得上这类“超生物体”中的巨人,每巢的工蚁头数可达2200万,总重量20千克以上。在它们的生活周期的稳定期(statary phase),其部队巡逻的范围在4000平方米到5000平方米(Raignier和van Boven,1955)。要是把所有的居留蚁种群(resident ant populations)做一次统计,数字更是惊人。据Cory和Haviland于1938年在美国马里兰州做的调查,有一群墩巢蚁(*Formica exsectoides*)总共有蚁巢73个,占地10英亩,工蚁数量达1200万只。这种蚂蚁的工蚁体型较大,每只体重为(11.6±0.13)毫克(Dreyer,1942),那么,整个种群的总体重可达100千克左右。而且,这只是生活在该地区的许多种蚂蚁中的一种而已——虽说它是数量最多的一种。白蚁种群的数量大致也差不多。在热带地区,它们的种群密度与蚂蚁相当。在非洲的稀树草原,培育大白蚁的巨型蚁冢星罗棋布,高达5至20米,内藏工蚁200万只之多。每一群体的全体成员都是一头肥胖得出奇的蚁后的子女,蚁后体重超过10克。

之所以能够有如此大的群体,是因为各大类的社会性昆虫在过去1亿年到5千万年间的大部分时间里发生过“适应辐射”(adaptive radiation)^①。在群居性胡蜂、蚂蚁、蜜蜂和白蚁中,进化趋同(evolutionary convergence)^②致使某些相同的基本设计特征(the same basic design features)反复出现:品级和劳动分工系统随年龄而变化;精巧的化学交际系统(一般包括有报警、聚集、识别等);精心筑巢,以调节巢内温度、湿度,等等。我在讨论“进化”问题时,使用“适应辐射”这一术语不是十分严格的,其标准是:有共同祖先的若干物种,假如其中一种或数种是其他近缘物种的专化捕食者(specialized predator),那么,我们就说这些物种是的确经历了适应辐射。蚂蚁在这方面是突出的例子。行军蚁亚科(Dorylinae)许多种类主要取食蚂蚁和其他社会性昆虫,而迄今为止所有经过调查的各种粗角猛蚁亚科(Cerapachyinae)昆虫则完全靠捕食蚂蚁为生。无螫针蜂属中的力莫盗麦峰(*Lestrimelitta limao*)专门抢掠同属的其他蜂种,而大胡蜂(*Vespa deusta*)经常掠夺铃腹胡蜂属(*Ropalidia*)和狭腹胡蜂属(*Stenogaster*)的种群。上述四大类社会昆虫均有社会性寄生的现象,即一个种生活在另一个种的巢里,有时还单方面的得到对方的食物和侍候。人们不禁会推测(也许不可能证明),社会性昆虫作为一个整体,在它们的节肢动物大脑所允许的范围内,几乎是已经使用了全部能够使用的社会策略,充分利用了它们群体系统

① 适应辐射(adaptive radiation):一个分类单位进化为许多适宜各种生境的类型。这种现象在地质史中曾大量发生,就生活场所而论有陆地的、水生的、掘土的、栖树的、飞行的等等,时间上则有昼行的、夜行的,而食性则分化为食肉的、食虫的、食植的、杂食的等各种生活类型。——译注

② 趋同(性)(convergence)遗传上无关系或关系较远的物种因适应相似环境而形成相似特征的进化现象。例如哺乳类的鲸,生活于水中,体型似鱼;蜂鸟和雀蛾(humming moth)的相似,等等。或在演替早期某个物种因竞争力强占据优势,但是随后别的物种显示同样的竞争力,使演替发展为多个物种占优势的过程。——译注

的特点。

本书试图提供一本“昆虫社会学”的现代综合版。此前出过的同类的书籍,除普及性的综述文献之外,年代最近的是 W. M. Wheeler 的经典著作《社会昆虫》(*The Social Insects*, 1928)和 Franz Maidl 那本写得极为精彩却几乎被人遗忘了的《社会性昆虫的生活习性和本能》(*Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten*, 1934)。其后这几十年,关于这个题目的文献不仅数量大大增加了(单是有关白蚁的论文就达 7 000 篇之多,有关蚂蚁的论文达 12 000 篇),而且有了研究社会性昆虫的全新的方法。我指的是把昆虫群体作为种群的实验和统计分析。我们终于开始懂得“品级决定”的生理学机制、职虫间信息交流的性质、后蚁控制群体内其他个体的原理、社会性寄生昆虫赖以深入巢群内交通通讯系统的手段、制约群体成长的因素,以及调节生活周期的刺激等等。此外,我们正在为创建关于社群性(sociality)的真正的进化理论奠定基础,以便能从群体水平上的“最有效、最合理”(maximal efficiency and fitness)的角度对各种内在的生理现象提供解释。了解昆虫社会学的下述 3 个发展阶段将有助于认识这门学科的现状。

自然历史^①阶段 社会昆虫学的奠基工作必然少不了发现和描述社会性昆虫这一内容,以及对它们的行为和生态进行分类和提出进化论的解释。这一阶段诚然是下一步发展的前提,但至今还远未完结。例如,大多数社会性蜜蜂所属的隧蜂科(Halictidae)的自然历史至今仍处于初期探索阶段。

生理学阶段 第二步顺理成章地是对社会性系统及其生理学基础的实验分析。von Frisch 在上世纪 20 年代对蜜蜂的研究大大推动了这方面的工作。目前,人们积极地把实验的方法应用到许多课题的研究中,其中包括品级决定、食物交换、通信联络、活动的昼夜节律、巢室小气候,等等。

种群生物学阶段 前两个阶段的研究方法获得的知识为下一阶段工作打下了坚实的基础,因此,现在有了开始创建一个崭新的、更加严密的社会进化理论(theory of social evolution)的可能。这一理论不局限于 19 世纪那样的系统发生的重建(phylogenetic reconstructions),它还试图利用种群遗传学和种群生态学的基本原理来解释社会性现象。它像其他任何成熟的科学一样,运用假设-推论法,依靠数学模型来预测尚未发现的现象的存在和各种现象之间的联系,建立量化的公式来描述内在的机理,并提出量度和描述复合系统的最佳方法。这一思路目前还只限于少数几个题目的研究,如社群性的起源、品级比例的决定等。我在本书第 17、18 和 21 章将一一举例说明。

撰写本书的目的不仅在于客观地、明确地评述昆虫社会学的实质,而且要提出一个论题,用以厘清上述 3 个历史阶段的研究途径之间的关系。沿着这 3 条路径的探索将永无止境地延续下去,将必然得出令人振奋的发现。最后,所有的信息将会在种群生物学的框架内整合在一起,

① 本书原文多次出现“自然历史”(natural history)一词。根据黄同陵教授的意见,如果介绍某属昆虫的 natural history,则中文表达为“……的生物学”。——译注

成为这一大学科下面的重要分支。因此可以说,本书的主题是按种群生物学的原理来表述昆虫社会学。

现在还有什么快乐能大得过,
我们去懂得神圣蜜蜂的奥秘,
明白缪斯女神鸟儿的秘密,
所有这一切本书都会告诉你。
若你所渴求的是有用的东西,
那将是很多你会从这儿得到,
他们的果实最甜蜜也最美好,
你不用付出大的代价和辛劳。
若为消遣,或为了从中获益
你才动心去打开本书来读它,
亲爱的读者,在此小小专著里,
你会发现它含有两者的精华。

——引自查理·巴特勒:《女王》(1609)^①

^① 即便昆虫学家也对野蜂生物学这方面的研究历史淡忘了,因而 Schjelderup-Ebbe(1922)和后来的学者致力于家禽以及其他脊椎动物社会行为中的统治等级研究也就成为一种理所当然的事情。但很显然,许多年以前,Hoffer 在对野蜂的研究中曾经提出过同样的基本概念。而且,后来的学者(尤其是 Lindhard)证实并完善了他的观察,进而很好地推动了脊椎动物研究的发展。——译注

第 2 章

社会性行为的等级

“真正的”社会性昆虫(有时也叫做“完全社会性昆虫”或“真社会性昆虫”, eusocial)包括蚂蚁、白蚁以及组织程度较高的蜜蜂和胡蜂。此类昆虫具备 3 个共同的特征:同种的个体协力抚育、照顾幼体;繁殖上进行分工,有繁殖能力的个体不从事劳动,劳动任务由基本无生殖能力的个体承担;至少有两个世代生活在一起,共同参与群体的劳动,子代在一段生活时期内协助其亲代。昆虫学家在定义“真社会性昆虫”时不约而同采用这 3 条标准。如果我们记住这三大特性是互不关联,可以各自独立发生的,那么,我们就可以进一步相当明确地把“只具备其中两种或一种特性”的种种情况定义为“非完全社会性”(也叫“先社会性”, presocial)。换言之,只要多少表现出社会性的行为(性行为除外)而又未完全符合“真正社会性”的标准,都属于“先社会性”的范畴。在这一大类别下,又可细分出若干较低级的社会性阶段。Michener (1969a)提出的分类如下:

独居的(solitary)——不具备以上 3 条中的任何一条。

亚社会性的(subsocial)——在一定的时间内,成虫照看自己的若虫或幼虫。

群居的(communal)——同代的成员共用同一个复巢,但不合作照管幼体。

准社会性的(quasisocial)——同代的成员共用同一个复巢,并且合作照管幼体。

半社会性的(semisocial)——与“准社会性”相同,但还存在生殖方面的劳动分工,即职虫品级(即工蚁、工蜂)也喂养繁殖型品级的幼体。

真社会性的(eusocial)——与“半社会性”相同,但存在世代重叠,即存在后代协助亲代的关系。

按照这样的排列,“先社会性”指的就是介于独居和真社会性之间所有的中间阶段。Michener (1969a)还提出了另一个术语——“类社会性的”(parasocial),它涵盖一切涉及同代成员相互作用的先社会性阶段,也就是群居、准社会性、半社会性。这样分类的一大优点在于它明确地承认亚社会性和群居这两种状态虽然肯定是早期的进化阶段,但并不具备真社会性的任何特征。昆虫的“聚集体”(aggregation)也同样不具备真社会性的任何特征,如蚜虫、鳞翅类的幼虫和蝗虫,在聚集过程中,由于相当复杂的群体生理效应而发生协调一致的群飞(Chauvin 和 Noiro, 1968)。这一分类系统使通向真社会性的两条途径可以用图表展示出来,一条是“类社会性途径”,一条是“亚社会性途径”(见表 2.1 和表 2.2)。上述种种社会性的情况,本书以后各章讨论的昆虫几

乎全都会涉及到,但唯有胡蜂最为明显,既涉及到独居和真社会性这两个极端,也包含亚社会性和类社会性行为。在第3章和第7章讨论社会性胡蜂和先社会性昆虫时,我们将对表2.1和表2.2所列的亲代关爱(parental care)的各个阶段详加阐述。

表 2.1 不同程度的社会性(中间表现为“类社会性”)

社会性程度	社会性的特征		
	协同养育幼体	有繁殖品级	世代重叠
独居、亚社会、群居	-	-	-
准社会性	+	-	-
半社会性	+	+	-
真社会性	+	+	+

表 2.2 不同程度的社会性(中间表现为“亚社会性”)

社会性程度	社会性的特征		
	协同养育幼体	有繁殖品级	世代重叠
原始亚社会性	-	-	-
中间亚社会性 I	-	-	+
中间亚社会性 II	+	-	+
真社会性	+	+	-

不过,在我们讨论“社会进化”(social evolution)之前,先花一点时间来回顾一下关于如何定义“社会性昆虫”的历史。“社会性昆虫”的定义曾相当混乱,大多数研究者著文时,往往把“社会性昆虫”和上文定义的“真社会性昆虫”混用。之所以出现语义上的混淆,完全是因为对“真社会性”应包括哪些要素有不同的理解。然而,问题之关键所在却被争论双方忽略了。问题的实质在于,自 W. M. Wheeler 开始,一些研究者把上述3条视为“真社会性”的必要条件,而另一些(他们的人数较少一些)则只要两条,把世代重叠这一条标准略去了。

Wheeler在他最后一部巨著(1928)里对“社会性昆虫”作了狭义的定义,说社会性昆虫指的是“这样一些昆虫,子代不仅得到亲代的养育和保护,而且最终会协同亲代喂养其后新增的幼体,于是亲代和子代常年或多年生活在同一个社群里”。近来许多研究者的著作都一直采用 Wheeler 的这一定义。Michener 是这样的研究者之一,在他大量的论述社会性蜜蜂的演化的文章里,这一定义是他的术语体系的核心(1953b、1969a)。

O. W. Richards 和 Maud J. Richards(1951)明显地试图采用更宽泛的定义来说明“社会性胡蜂”。他们写道:“当亲代及其后代(也许还包括若干姊妹)共同营巢和喂养幼体时,就出现了真正的社会性生活。最恰当的标准是:一只胡蜂喂养另一只胡蜂产下的幼虫或者协助建造幼虫的巢室。”后来(1965),O. W. Richards 完全取消了世代重叠这条标准,而且认为“具有繁殖型品级”这一条也可有可无。他说:“所谓‘社会性’,是指这样的具有不少于一个雌虫的昆虫群体,其中一个或多个雌虫无生育能力,未受精,并抚育另一个或另几个雌虫产下的幼虫。在成年的巢群中,产卵的母虫通常不再从事其他的工作。”Emerson(1959)也略去了“世代重叠”这条标准,