

妙趣横生的通识读本

超个体

昆虫社会的美丽、优雅和奇妙

伯特·荷尔多布勒(Bert Hölldobler) 爱德华·O·威尔逊(Edward O. Wilson) 著
玛格丽特·C·纳尔逊(Margaret C. Nelson) 绘 焦鸿丽 张雁 译

THE SUPERORGANISM: THE BEAUTY, ELEGANCE, AND STRANGENESS OF INSECT SOCIETIES



中国人民大学出版社



妙趣横生的通识读本

超个体

昆虫社会的美丽、优雅和奇妙

THE SUPERORGANISM: The Beauty,
Elegance, and Strangeness of Insect Societies

伯特·荷尔多布勒 (Bert Hölldobler)
爱德华·O·威尔逊 (Edward O. Wilson) 著
玛格丽特·C·纳尔逊 (Margaret C. Nelson) 绘

焦鸿丽 张雁 译

中国人民大学出版社

· 北京 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

超个体: 昆虫社会的美丽、优雅和奇妙/荷尔多布勒等著; 纳尔逊绘; 焦鸿丽, 张雁译. —北京: 中国人民大学出版社, 2011

(妙趣横生的通识读本)

ISBN 978-7-300-13984-5

I. ①超… II. ①荷…②纳…③焦… III. ①生物学-通俗读物 IV. Q-49

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 119823 号

妙趣横生的通识读本

超个体

昆虫社会的美丽、优雅和奇妙

伯特·荷尔多布勒 (Bert Hölldobler)

爱德华·O·威尔逊 (Edward O. Wilson) 著

玛格丽特·C·纳尔逊 (Margaret C. Nelson) 绘

焦鸿丽 张雁 译

Chaogeti

出版发行 中国人民大学出版社

社 址 北京中关村大街 31 号

邮政编码 100080

电 话 010-62511242 (总编室)

010-62511398 (质管部)

010-82501766 (邮购部)

010-62514148 (门市部)

010-62515195 (发行公司)

010-62515275 (盗版举报)

网 址 <http://www.crup.com.cn>

<http://www.ttrnet.com>(人大教研网)

经 销 新华书店

印 刷 北京联兴盛业印刷股份有限公司

规 格 160mm×235mm 16 开本

版 次 2011 年 8 月第 1 版

印 张 21.25 插页 1

印 次 2011 年 8 月第 1 次印刷

字 数 338 000

定 价 39.00 元

版权所有 侵权必究

印装差错 负责调换

让我们想象一下，在人类历史还远未开始的一百万年前，有一队外星科学家在地球上着陆，他们的任务是研究这里的生命形式。在他们的第一份报告中，肯定会包含这样的描述：遍布这个星球的是超过 1 000 万亿的高度社会性的生命，代表着至少 2 万个物种。这份总结报告的概要也一定会包括下述几个要点：

- 绝大多数高度社会性生物是昆虫（6 条腿，头上有 2 只触角，身躯分 3 段）。它们全部生活在陆地上，在大海中没有这样的生命形式。

- 根据物种的不同，到成熟期时，每个族群的成员从少至十几只到多达 2 000 万只不等。

- 每个族群的成员被分成两个基本的品级：一个或少数母体以及大量的职虫，职虫以一种利他的方式从事劳动，通常不会试图进行繁殖。

- 在绝大多数族群性物种中，即那些属于膜翅目的物种（蚂蚁、蜜蜂、黄蜂等），族群成员都是雌性。它们在交配季节的短暂时期生育和照料雄虫。雄虫不从事任何工作。交配季节后，任何留在巢穴中的雄虫都会被它们的职虫姐妹们驱除或杀死。

- 另一方面，在少数属于等翅目的高度社会性物种（白蚁）中，一只蚁王和生殖性的雌性——蚁后一起生活。与膜翅目的职虫不同，白蚁中的这些工蚁分属两个性别，而且在某些物种中，劳动在一定程度上是在两性之间进行分工的。

- 这些奇异的族群性生物所使用的通信信号 90% 以上是化学物质。这些物质（即信息素）由位于身体不同部位的外分泌腺释放，当被族群中的其他成员的嗅觉或味觉器官接收后，会引起特殊的反应，如警告、吸引、集合或招募。许多物种也使用声音或次生振动以及触碰作为通信手段，但一般情况下，这些手段仅仅是为了增强信息素的效果。有些信号是复合的，结合了气味、味道、振动（声音）和触碰。最显著的例子就是蜜蜂的摆尾舞、火蚁招募同伴的尾迹，以及织叶蚁多种模式的通信。

- 通过使用触角接收器辨识其他昆虫硬壳表皮外层中的碳氢化合物的气味，社会性昆虫可以将其同巢伙伴与其他族群成员区分开来。它们通过辨别这些化学物质的不同混合物，可以判断同巢伙伴的品级、生命阶段和年龄。

- 每个族群借助于其通信系统和基于品级的劳动分工紧密结合起来，形成一个我们所说的超个体。然而，在社会性昆虫物种中，社会组织也是非常多样的，并且我们能够识别出超个体组织的不同进化等级。显然，一个“原始的”（较少分化的）等级可由数个猛蚁物种作为代表。在这些物种中，族群成员拥有全部的生殖潜能，每个族群中都存在大量的个体之间的生殖竞争。而在高度发达的等级代表物种（如南美切叶蚁的 *Atta* 属和 *Acromyrmex* 属，或者 *Oecophylla* 织叶蚁属）中，蚁后是唯一的生殖母体，数十万不能生育的工蚁属于形态学上的亚品级，它们通过劳动分工体系紧密地结合起来。这些品级显示出终极的超个体状态，其内部个体间极少发生或者根本不发生冲突。

- 超个体所处的生物组织层次介于有机体（构成超个体的单位）和生态系统（超个体又是它的一个单位）之间，这就是为什么社会性昆虫对生物学的一般理论而言非常重要的原因。

这就是我们这两位地球上的生物学家将要展开论述的一系列现象。蚂蚁、蜜蜂、黄蜂和白蚁属于我们已知的社会化程度最高的非人类生物体。在至少 5 000 万年的时间里，在生物量（指单位面积或单位体积内生物的数量）和对生态系统的作用方面，它们的族群在绝大多数的陆地生境中都是优势物种。在这之前，社会性昆虫物种存在了相当长的时间，只是相对来说不那么常见。其中一些蚂蚁与目前存活的物种尤其相似。设想一下它们将蚁酸刺入或喷向不小心践踏其巢穴的恐龙的情景，真是引人遐思。

如今，现代的昆虫社会有大量的信息要传递给我们。它们展示了如何利用信息素使其得以“说出”复杂的信息。在成千上万的实例中，它们向我们说明了如何通过灵活的行为程序构建劳动分工，从而使工作组获得最佳效能。由它们协同工作的个体所组成的网络启发了计算机的新型设计，并且揭示了大脑神经元在意识产生过程中相互作用的可能模式。在许多方面，它们都具有启发性。1920 年，哈佛大学的洛厄尔校长在为伟大的蚁学家威廉·莫顿·惠勒（William Morton Wheeler）授予荣誉学位时说：“对蚂蚁的研究已经证明，这些昆虫就像人类一样能够创造文明，而且它们不需要运用理性。”

超个体是科学家能够目睹生物系统中一个层次从另一个层次中产生出来的最近的窗口。这非常重要，因为几乎整个现代生物学就是一个对复杂系统进行还原、继而再合成的过程。在还原研究中，系统被分解成一个个的组成部分和过程。当这些部分和过程都能够被充分理解后，它们又被重新组合到一起。在还原研究中发现的特征则被用来解释复杂系统所呈现的特征。在大多数情况下，综合远比还原困难。例如，生物学家在定义和描述构成生命基础的分子和细胞器方面获得了极大的成果。在生物组织更高一级的层次上，生物学家进一步精确而详尽地描述了许多新的细胞结构和特性。但是这些成就距离完全了解分子和细胞器如何被组合、排列和激活以创建一个完全的活细胞这个目标仍然非常遥远。同样地，生物学家已经了解到组成一些生态系统（如池塘和林地）的有生命的部分物种的特征，他们已经掌握宏观过程，包括物质和能量循环。但是他们还远未能掌握许多复杂的途径，物种通过这些途径相互作用从而创造出更高层次的形式。

相比之下，社会性昆虫提供了生物组织两个层次之间更易于让人理解的关联。在这种情况下，较低级的单位（生物体）建立族群相互作用的模式要相对简单些，因此族群本身在结构和运作方面也远不如细胞和生态系统复杂。这两个层次——生物体和族群，能够很容易地被观察和实验性地操纵。就像我们将在后面的章节里展示的那样，这项生物学的基础研究现在有可能大幅度向前推进。

我们可以用一个猜想来结束本书前言。如果外星科学家着陆地球，研究这里人类出现以前的生物圈，他们最初的课题之一将会是蜂巢和蚁穴的建造。

我们的这个猜想似乎有失偏颇，因为在整个科学领域中，我们已经完全被这些社会性昆虫特别是蚂蚁迷住了。读者在这本书中到处都能发现这种偏爱。我们主要选择蚂蚁作为例子，并且将注意力集中在那些我们最为熟悉的物种上，但我们会一再“把目光投向藩篱之外”，特别是蜜蜂，这种被研究得最透彻的社会性物种。这本书并不试图写成像《蚂蚁》（1990）那样的综合性专著。这里，我们更倾向于介绍那些揭示了昆虫社会超个体特性的丰富而多样的博物学知识，进而描绘向完全社会性的最高级阶段演化的路线图。我们这样做的目的是，通过强调诸如劳动分工和通信之类的族群水平上的适应特性，复活超个体概念。最后，通过用这种方式阐述该主题，我们把族群形象化为一个自组织的实体和自然选择的目标。

在这本书中，我们将昆虫族群视为一个生物体，为了理解族群性物种的生物学特性而必须加以研究的单位。在所有的昆虫社会中，我们先来看一个与生物体类似的族群——非洲行军蚁的巨型族群。远远看去，一个行军蚁族群的巨大的攻击纵队就像单一的生命体。它伸展开来，像一只巨型阿米巴虫的伪足，在地上绵延大约 70 米长。近距离观察可以发现，它是由数百万从地下巢穴中一齐跑出来的工蚁聚集而成的。其巢穴呈不规则的网络状，由深入土中的隧道和蚁室组成。当纵队出现时，开始像一张展开的床单，接下来变形为一个树状编队，树干从巢穴中长出，树冠不断向前推进，约一个小房子宽，不计其数的枝条连接着这两部分（树干和树冠）。蚁群没有头领。工蚁在前沿附近前冲后突。那些处于前锋位置的蚂蚁先是向前推进一小段距离，然后折返回行进的蚁群中，将位置交给其他前进中的奔跑者。这些捕食者的纵队如同河流，蚂蚁在其中来来往往。前面的蚁群每小时前进 20 米，覆盖沿途的地面及低矮的植被，捕获并杀死所有的昆虫，甚至连蛇和其他更大的动物也不能幸免。几个小时后，流动的方向反转，纵队向后慢慢渗进蚁穴中。

将行军蚁族群或者其他的社会性昆虫，如将在第 9 章叙述的庞大的切叶蚁族群、蜜蜂的社会或者白蚁的族群，视为不仅仅是个体间的紧密聚群，这样就产生了超个体的概念，并引发了在（昆虫）社会和常规的生物体之间详细的对比。

在我们出版《蚂蚁》一书的 18 年后，我们在研究从属于射丝蚁类群的原始蚂蚁物种的系统时获得了惊人的信息，相关的主题将在第 8 章作深入的讨论。尽管这个类群中的一些物种呈现出超个体的所有关键特征，如品级、劳动分工、复杂的通信（在第 5、6 两章中分别加以讨论），但是其他为数众多的射丝蚁的社会则是以同巢伙伴之间为生殖特权而进行激烈竞争为特征的。类群成员是按优势等级来组织的，这个体系会不断地遭遇那些试图取得最高地位的成员的挑战和颠覆。尽管在这些社会中劳动分工和通信都非常原始，但同巢伙伴之间行为上的互动却是十分复杂的，有优势地位的昭示，有顺从行为的表示，还有生殖状态甚至个体辨认的化学信号等。这些组织显现出了超个体的特征，但是它们还远远不能与行军蚁和南美切叶蚁所展现出来的终极超个体组织相提并论。

第 1 章	超个体的构成/ 1
	为什么族群具有优越性/ 2
	超个体的构成/ 2
	组织的层次/ 4
	完全社会性和超个体/ 5
	昆虫社会生物学简史/ 6
第 2 章	社会进化的遗传论/ 9
	社会进化的遗传论节略史/ 9
	多级自然选择/ 15
	完全社会性的进化/ 18
	跨越完全社会性的门槛/ 19
	选择的抵消力量/ 27
	越过极限点/ 27
第 3 章	社会发生/ 31
	族群生命周期/ 31
	社会运算法则/ 33
	自组织及其出现/ 36
	种系发生的惯性和动态选择/ 37
第 4 章	决定法则的遗传进化/ 42
	完全社会性的遗传起源和进化/ 42
	社会遗传学和社会基因组学/ 43
	蜜蜂的基因组学/ 44
	社会基因组的保存/ 46

火蚁的例子/ 47
遗传变异和表型可塑性/ 49

第5章 劳动分工/ 50

生物体和超个体之间的对应关系/ 50
品级体系的生态学/ 51
品级的进化：原则/ 54
品级决定中的优势序位/ 57
时间性品级/ 59
时间性品级的生理学/ 62
品级分化中的遗传变异性/ 71
劳动分工中的记忆/ 72
任务交换和行为可塑性/ 74
未成年劳力/ 79
遗传性的品级决定/ 81
非遗传的品级决定/ 86
职虫亚品级/ 88
身体品级的生理学和进化/ 92
适应性种群统计/ 96
团队合作/ 102
更进一步的认识/ 105

第6章 通信/ 106

蜜蜂的舞蹈通信/ 106
蚂蚁社会中的通信/ 113
蚂蚁招募信号和踪迹导向的进化/ 116
信息素的设计和功效/ 132
招募通信的行为模式/ 138
织叶蚁的终极复合募集系统/ 140
多模式信号、简约性和仪式化/ 144
信息及其含义/ 148

调节性通信/	149
招募通信中的运动示意/	151
招募系统中的环境相关因素/	159
信息的度量/	161
触觉通信和交哺现象/	162
社会桶/	166
视觉通信/	170
化学信号的匿名性和特异性/	172
尸体移除行为/	174
同巢伙伴的识别/	176
族群内识别/	183
幼虫识别/	189
族群间“资源持有潜能”的交流/	190
结论/	194
 第 7 章 蚂蚁的兴起/	196
蚂蚁的起源/	197
蚂蚁的早期辐射/	199
新生代的辐射/	200
猛蚁的矛盾/	202
热带树生蚂蚁/	206
朝代演替假说/	207
 第 8 章 猛蚁：大辐射/	210
生殖的社会调解/	210
猎镰猛蚁：一个族群性建筑师的生命周期/	211
子弹蚁：巨大的“工蚁—蚁后”/	223
蚁后、工蚁和有性工蚁的转换/	229
双刺猛蚁：通过毁损来调节生殖/	232
小细颚猛蚁：优势与生育力解耦合/	235
有性工蚁和拟工蚁蚁后/	237

- P. fochi* 厚结猛蚁：大规模白蚁侵袭者/ 238
- 拟工蚁蚁后与军蚁/ 240
- 厚结猛蚁：社会生物学上最具多样性的蚂蚁种类/ 241
- 中间品级/ 245
- 双棱猛蚁：生殖的极端可塑性/ 249
- 攻击和优势：起源和丧失/ 250
- 猎镰猛蚁：生殖行为的恢复/ 251
- 族群规模是生态适应的结果/ 251

第 9 章 南美切叶蚁：终极超个体/ 256

- 真菌蚂蚁的成就/ 256
- 切叶蚁的兴起/ 258
- Atta* 的生命周期/ 259
- Atta* 的品级体系/ 266
- 收获植物/ 269
- Atta* 的通信/ 274
- 蚂蚁—真菌互利共生/ 278
- 共生关系中的卫生学/ 281
- 废物管理/ 283
- 暴力捕食和暴力寄生/ 285
- 切叶蚁的巢穴/ 286
- 踪迹及干线/ 289

第 10 章 巢穴建筑结构及住所的搜寻/ 292

- 后 记/ 312
- 致 谢/ 314
- 术语表/ 316
- 译后记/ 327

超个体的构成

请设想一只在花圃中采集花蜜的蜜蜂，它的行为看似简单，其实却是一项精湛的技艺。觅食者在其同巢伙伴的舞蹈的指引下找到采蜜的地点，这个舞蹈蕴涵着关于蜜源方向、距离以及品质的信息符号。为了到达目的地，蜜蜂如同进行超音速飞行，飞行距离对它来说相当于人类的数百英里。它可以在花蜜产量最丰富的一个小时之内到达。到达之后，觅食者用触觉和嗅觉近距离探查那些欣然奉献的花蕾，用腿部和鼻子的复杂动作来吸取花蜜，之后以直线方式飞回巢穴。所有这些都是在一粒沙子大小的大脑控制下完成的，而且此前经验很少，甚至根本没有经验。

觅食者是超个体的一员。超个体是具备单个有机体的许多特征，但又在生物组织的层级结构中比有机体高一级的一个群体。超个体的基本成分不是细胞和组织，而是相互之间紧密合作的动物。跟随一只蜜蜂回巢，窥探它所进入的蜂房，观察处于有序的忙碌中的大多数巢穴居民，可以理解为什么社会性昆虫（群居的蜜蜂、黄蜂、蚂蚁和白蚁）是数量最多的陆地节肢动物。尽管在世界上已知的约 90 万类昆虫物种中，这些社会性昆虫种类只占 2%，但它们可能占了生物总量的一半以上。在巴西西北部城市玛瑙斯附近的亚马孙雨林的一小块土地上，科学工作者们作了一项测试，结果发现社会性昆虫占了整个生物量的 80%。在同一个样本中，仅仅是蚂蚁和白蚁就占了整个生物量的 30%，而蚂蚁是哺乳动物、鸟类、爬行动物以及两栖动物总和的 4 倍。除了最寒冷和最多雨的地区，在全世界所有森林的每个层次中，社会性昆虫都是优势群体。在秘鲁雨林树冠层的一个样本中，蚂

蚁数量占有所有昆虫个体总和的 69%。在这个特殊的环境中，它们不是作为食肉动物和食腐动物，而是作为隐秘的食草动物来发挥功能。它们像照料家畜一样照料蚜虫、角蝉和其他吸食树液的同翅类昆虫，并收集其富含糖分的排泄物。

66 亿个体组成了“智人”，这一脊椎动物史上最具社会性并且生态学上最为成功的物种。而在任意特定时间存活的蚂蚁数量，据保守的估算为 1 000 亿到 1 万亿。如果后者估算的数量级正确，假定每个人的平均重量大约是一只蚂蚁个体的 100 万或 200 万倍，那么蚂蚁和人（同样也是粗略估算）具有相同的全球生物量。

——I 为什么族群具有优越性 I

蚂蚁和其他社会性昆虫在环境中的优势地位是合作性类群行为的结果。当多只职虫致力于同样的任务时，它们使用串并联的运转模式：每只职虫在需要时可以从一项任务转换到另一项任务，从而使每项任务都得以尽快开展，任务的每个步骤得以快速完成。与独处的昆虫相比，职虫们更具有侵略性甚至自杀的倾向。它们的勇敢几乎没有达尔文损失：个体的伤亡发生在觅食的过程中，巢穴可以保护族群的其他部分尤其是最重要的生殖品级不受伤害。除战斗的优势之外，被放大的昆虫力量和协作行为能够使族群成员建造错综复杂的巢穴。这些巢穴具有无与伦比的防御堡垒的功能，内部的小气候得到最完美的控制。

社会性昆虫具有族群性生活的优势。因此，从最有利的巢穴位点到可防御的觅食区域，它们都可以取代独处的昆虫，如蟑螂、蚱蜢和甲虫。总的来说，社会性昆虫控制着陆地环境的中心，而独处的昆虫支配着陆地环境的边缘。社会性昆虫占有植被和地面更大、更为持久的空间，而独处昆虫则占领外围的树枝、树叶表面、淤泥滩、湿的或极干的地域，以及枯木的碎屑。简而言之，只有在更偏僻、更短暂的生存空间里，独处昆虫才会胜过社会性昆虫。

——I 超个体的构成 I

社会性生命为何会如此成功？要回答这一问题，我们首先要解答这样一个经典的生物学问题：微小而短暂的生命体如何通过联合作用形成一个

超个体？这个问题又与人们对更低层次生物组织的研究有关，因而又出现了另外一只相关的问题：微小而短暂的细胞如何通过联合作用形成一个有机体？

在过去的半个世纪里，对社会性昆虫所进行的大多数研究的目的可以用一个短语来表达，即超个体的构成（construction of superorganisms）。构成的第一个层次是社会发生（sociogenesis），即通过形成特殊品级（caste）并作为一个功能性的整体共同行动而促成族群的发展。品级是通过发育算法（algorithms of development）形成的，序贯决策法则（sequential decision rules）引导族群内每个个体成员逐步生长，直至达到其最后的成虫期。对于社会性的膜翅目昆虫（蚂蚁、蜜蜂和黄蜂）来说，发育路径大致如下：在第一个决定点，雌性卵或幼虫的发育有两个路径，根据其自身的生理条件，它可以按照其中一个或另一个路径发育。如果未成熟的昆虫的发育进入了可以使其进一步生长发育的路径，到成年期它可以成为母虫；如果进入另一条路径，它的生长发育就会缩短，最终成为职虫。对于一些种类的蚂蚁来说，即将成为工蚁的幼蚁在通往成年的道路上会遭遇第二个决定点，沿其中一个路径发育成为大型工蚁（兵蚁），沿另外一个路径发育成为小型工蚁。

这些具有特殊分工的成员又作为一个功能单位协同工作，由一整套的行为规则来指导。这些规则按以下方式操作：在一个给定的环境里，职虫遇到某种刺激，意味着它需要执行某一项行动，如果它在另一个不同的环境里获得了同样的刺激，那么，它将执行不同的行动。例如，如果职虫在育幼室碰到一只饥饿的幼虫，就会给它喂食；如果在别的地方发现幼虫，职虫就会不管它饥饿与否，将其带到窝里和别的幼虫放在一起，等等。通过几十个这样的行为的集合，这些相对稀少和简单的反应的总体就组成了族群的社会行为。

在工蚁的头脑中没有社会秩序的概念，也没有监工或“头脑品级”来负责执行这样的规划。相反，族群生活是自我组织的产物。超个体是由其组成成员的单独程序化的反应形成的。后者遵循的指令集合包括发育算法和行为算法，发育算法制造了品级，行为算法负责各品级成员的瞬间行为。

品级形成算法及行为算法是构成超个体的第一个层次。第二个构成层次

是这些算法本身的遗传演变。至少在理论上，所有可能的算法可能会产生天文数字般的大量社会模式，而实际上，只有极少数的社会模式得以进化。这些算法事实上已经实现，对于一个活着的物种的某一方面来说每个算法都是独特的，是自然选择竞技场上的优胜者。它们适应于环境造成的压力，在各自的物种进化史上，作为一个被挑选出来的类群存在于这个世界。

—I 组织的层次 I

生命是一个多层次的自我复制体系，生物学研究的就是组成这个体系的各个层次。在任何层次上，如果要完全定义一个现象，都必须与其他层次产生的现象结合。基因决定蛋白质，蛋白质自我装配进入细胞，细胞增殖并聚集形成器官，器官成为有机体的一部分，有机体聚集继而形成社会、种群及生态系统。自然选择可以针对任意层次的一个性状，从而波及其他层次。组织中的所有层次都是自然选择的主要或次要目标。例如，在 20 世纪 50 年代，非洲化蜜蜂（或杀人蜂）的特色基因偶然被引入巴西，该基因可以使工蜂不安并好斗。在自由生存状态，非洲化的族群在竞争中胜过其他种类。在某种程度上，它们也深入并改变了野生环境，特别是热带雨林的树冠层。

随着生态系统因生物入侵（如那些非洲化蜜蜂的入侵）、气候变化或其他方式引起的变化而改变时，组成这些生态系统的物种相对多度（abundances）也会改变。一些物种可能会退出，新的物种会侵入。结果，对于个体及社会的选择压力改变了，导致一些物种最终发生遗传变异。

因此，生态系统的动态性是永恒的。生物学的层级是回响系统，在这个系统中，物种的历史及其所处的环境生态位（environmental niches）将决定社会秩序是否会演变。

在昆虫的社会进化中自然选择的主要目标是族群，而选择的单位是基因。因为族群的性状是族群成员性状的累计产物，这些性状在成员之间具有遗传差异，某一个族群的成员与其他族群的成员也存在遗传差异，社会性昆虫的进化是建立在一代又一代不断变化的基因频率的融合之上的。这一融合又反映出族群之间及构成族群的个体成员之间复杂的相互作用。

— I 完全社会性和超个体 I

超个体的概念使昆虫社会生物学得以有效地构建，其内容包括超个体的起源和进化。什么样的昆虫社会可以被称为超个体呢？最广义的超个体概念适用于任何完全社会性的昆虫族群，它包括三个特征：第一，其成虫被区分为生殖品级及部分或完全的非生殖的职虫品级；第二，在同一个巢穴中，两代或更多代的成虫共存；第三，非生殖或生殖能力较差的职虫负责照顾幼虫。如果要求一个更严格的定义，那么超个体这一术语，仅指那些处于完全社会性的高级阶段的族群，族群成员之间争夺生殖特权的斗争减少，在族群之间的竞争中，产生了专门的职虫品级，从而使其族群效率最大化。

在以后的章节中，我们将会以昆虫和节肢动物为例来阐述所有层次的社会进化，重点阐述完全社会性的物种的进化。例如，蚂蚁就是完全社会性的，而且不同种类的蚂蚁，社会结构的复杂性也具有极大的差异。更确切地说，在成熟族群的规模以及工蚁执行任务的专门化程度上，它们本身具有巨大的差异。族群成员之间的信息交换率，族群作为一个整体呈现出来的行为类型的数量，工蚁在履行这些行为时合作的次数，以及其巢穴的建筑，如饲养同翅类的“牛栏”和其他结构体，在这些方面，不同种类的蚂蚁差异更大。

在蚂蚁社会进化谱的一端是解剖学上最原始的澳大利亚巨响蚁（*Prionomyrmex macrop*）和世界性的钝猛蚁属（*Amblyopone*）。它们的族群只有不到 100 只工蚁，使用最基本的通信信号。除了蚁后和工蚁的区分之外，它们很少有或者没有劳动分工。在进化谱的另一端是南美切叶蚁（*Atta leafcutters*）、行军蚁（*doryline driver ants*）、军蚁（*ecitonine army ants*）以及织叶蚁（*Oecophylla weaver ants*）。这些文明化的物种具有复杂的劳动分工和通信系统，可以建造精致的巢穴，例如织叶蚁光滑的巢穴，军蚁像玩杂技般地将身体连接起来从而建造的巢穴。

在这两种极端种类之间，在社会复杂性的梯度中可以想象到的任意一点，是数以千计的其他蚂蚁种类。这些物种一起描绘出一幅画面，在这个画面上，我们可以清晰地看到关于超个体进化起源可能存在的中间和高级阶段。

——昆虫社会生物学简史——

超个体的概念由来已久。它产生于 19 世纪末 20 世纪初，当时人们对进化哲学产生了强烈的兴趣。一些杰出的思想家，如恩斯特·黑克尔（Ernst Haeckel）、赫伯特·斯宾塞（Herbert Spencer）和吉提·费希纳（Giti Fechner），都提到了整个宇宙秩序所蕴涵的层级结构，他们阐述了在宇宙伟大秩序的每个层次中所呈现出的特质。威廉·莫顿·惠勒在他 1911 年的一篇著名文章《作为一个有机体的蚂蚁族群》中，将这一概念清晰地引入社会生物学领域。“蚂蚁的族群是一个有机体，”他写道，“而不仅仅是人的类似物。”惠勒指出，这一族群具有几个标志性的特征：

（1）作为一个单位来运作。

（2）在行为、规模以及结构上显现出一些特质，有些是该物种所特有的，有些可以将同一物种的各个族群区别开来。

（3）经历一个生长和繁殖的周期，这一周期具有明显的适应性。

（4）可以分成“遗传物质”（蚁后和雄蚁）以及“体细胞”（工蚁）。

惠勒在他随后的作品《社会性昆虫：起源和进化》（1928）中，也第一次将社会性昆虫族群称为超个体。他强调社会自我平衡（social homeostasis）的概念。社会自我平衡包括生理和行为过程，族群通过该过程保持其生长和生殖的最佳状态。“我们已经看到，”他解释道，“昆虫族群或社会可以被认为是一个超级有机体，因此作为一个活的整体，有利于保持其变动的均衡和完整性。”

昆虫社会生物学的历史可以被看作是超个体概念演化的历史，随着它由盛而衰并再度兴盛。在可以被列为高级超个体的所有物种中，最广为人知的动物物种之一是意大利蜜蜂（*Apis mellifera*）。白蚁中也存在高级超个体，最远的有分布在非洲热带的筑垅大白蚁。但是只有蚂蚁这种社会性昆虫，其极端种类的数量最多，包含了最多的进化系，尤其在过去几十年，大多数种类都得到了广泛研究。这些昆虫也是我们研究的重点，是本书随后阐述的主要方面。

总之，一方面，蜜蜂和黄蜂为科学家们研究那些仍然处于族群进化的早期或中期的物种提供了重要的有利条件，它们清晰地显示了社会性生命本身