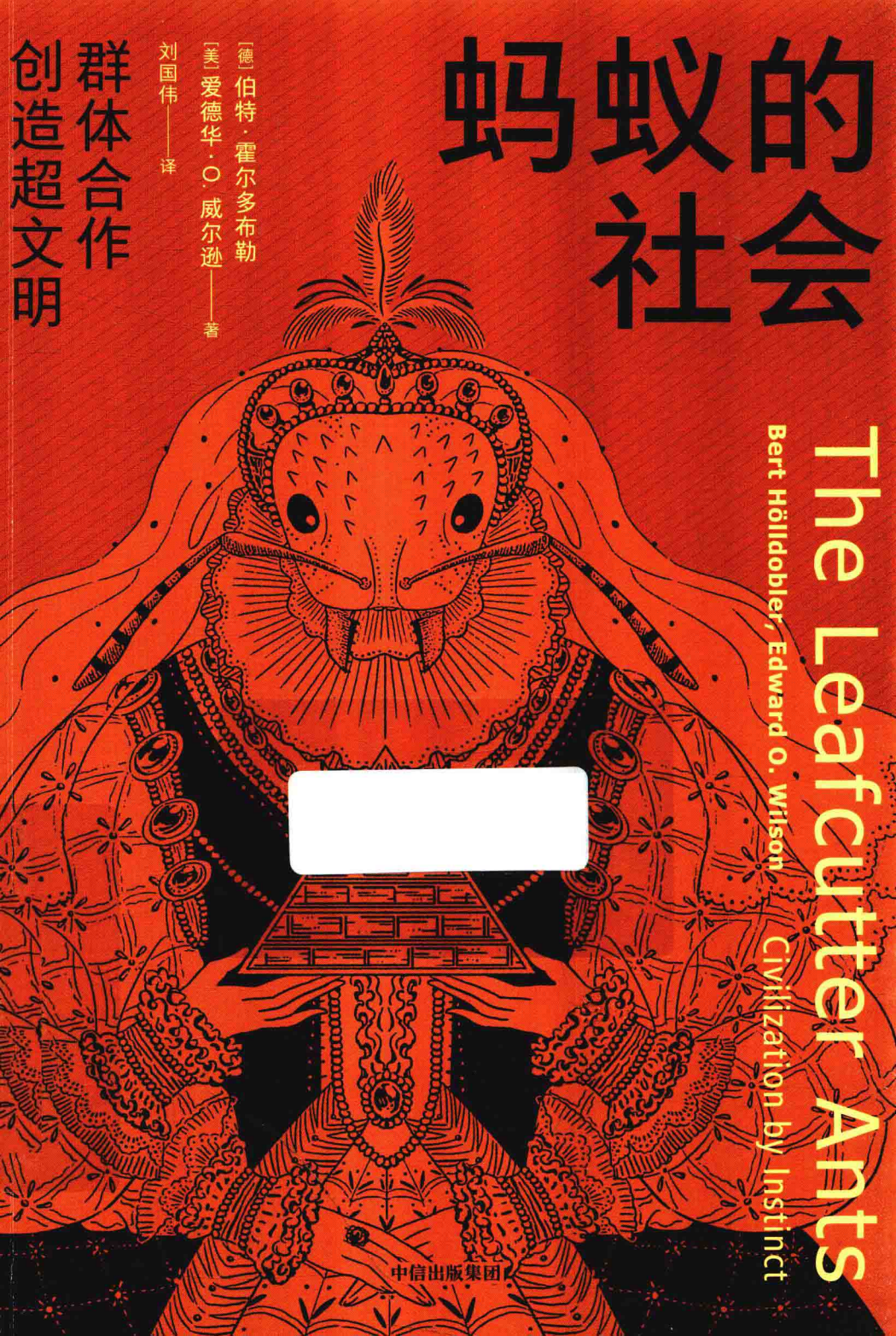
蚂蚁的社会

群体合作创造超文明

[德]伯特·霍尔多布勒
[美]爱德华·O.威尔逊——著
刘国伟——译



The Leafcutter Ants

Civilization by Instinct

Bert Hölldobler, Edward O. Wilson

中信出版集团

蚂蚁的社会

群体合作创造超文明

[德]伯特·霍尔多布勒
[美]爱德华·O. 威尔逊 著
刘国伟——译

Bert Hölldobler
Edward O. Wilson

The Leafcutter Ants

Civilization by Instinct

中信出版集团 | 北京

图书在版编目（CIP）数据

蚂蚁的社会 /（德）伯特·霍尔多布勒，（美）爱德华·O. 威尔逊著；刘国伟译. -- 北京：中信出版社，2019.5

书名原文：The Leafcutter Ants: Civilization by Instinct

ISBN 978-7-5217-0311-5

Ⅰ. ①蚂… Ⅱ. ①伯… ②爱… ③刘… Ⅲ. ①蚁科－普及读物 Ⅳ. ①Q969.554.2-49

中国版本图书馆CIP数据核字(2019)第058072号

The Leafcutter Ants: Civilization by Instinct
by Bert Hölldobler, Edward O. Wilson
Copyright © 2011 by Bert Hölldobler and Edward O. Wilson
Simplified Chinese translation copyright © 2019 by CITIC Press Corporation
ALL RIGHTS RESERVED

本书权限中国大陆地区发行销售

蚂蚁的社会

著　　者：[德]伯特·霍尔多布勒
　　[美]爱德华·O. 威尔逊
译　　者：刘国伟
出版发行：中信出版集团股份有限公司
　　（北京市朝阳区惠新东街甲4号富盛大厦2座　邮编　100029）
承 印 者：北京楠萍印刷有限公司

开　　本：880mm×1230mm　1/32　　印　　张：5.5　　字　　数：128千字
版　　次：2019年5月第1版　　印　　次：2019年5月第1次印刷
京权图字：01-2018-2595　　广告经营许可证：京朝工商广字第8087号
书　　号：ISBN 978-7-5217-0311-5
定　　价：38.00元

版权所有·侵权必究
如有印刷、装订问题，本公司负责调换
服务热线：400-600-8099
投稿邮箱：author@citicpub.com

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，无论你到中南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，用前腿和有力的颚打击寄生蝇，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，小室里面填充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，这种真菌只与如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“isaú”、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。

目录

序言 _ i

第一章 终极超个体 _ 1
第二章 小蚂蚁，大成就 _ 7
第三章 切叶蚁的兴起 _ 29
第四章 切叶蚁的生命周期 _ 33
第五章 美洲切叶蚁属的等级体系 _ 51
第六章 收获 _ 61
第七章 美洲切叶蚁属的通信 _ 79
第八章 蚁-真菌共生 _ 93
第九章 共生中的卫生 _ 99
第十章 废物处理 _ 111
第十一章 农业劫掠者和农业寄生者 _ 115
第十二章 切叶蚁的巢 _ 121
第十三章 小径和大路 _ 131

致谢 _ 137
相关专业术语汇编 _ 139
参考文献 _ 147

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[①]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。[1]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

① 动物区系，指在一定地域中动物的全体种类。——编者注

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。依赖种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）[2] 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）一起占到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，所有社会性昆虫占到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。[3]

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）[4]，马来半岛雨林中臭蚁属（*Dolichoderus* 或 *Hypoclinea*）迁徙的牧民[5]，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就不是蚂蚁。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，我们就必须以一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。[6] 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。

第二章 小蚂蚁，大成就

人类文明和终极昆虫超个体都要归功于农业——一种动物与植物、真菌互惠互利的生存形式。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



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默国家公园。（摄影：曼弗雷德·凯伯）

真菌并没被视为食物体[1]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（雄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

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