

后浪出版公司

基于普利策奖获奖作品《蚂蚁》  
探寻昆虫社会的奥秘

# Journey

# To

# 蚂蚁的故事

## 一个社会的诞生

Bert Hölldobler

Edward O. Wilson

[德] 博尔特·霍尔多布勒

[美] 爱德华·威尔逊 著

毛盛贤 译

# The Ants

浙江教育出版社

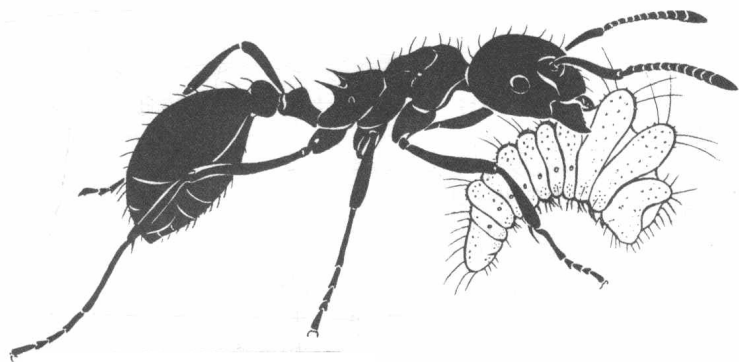
www.zjedu.com.cn

后浪出版公司

# 蚂蚁的故事

Bert Hölldobler  
Edward O. Wilson

[德] 博尔特·霍尔多布勒  
[美] 爱德华·威尔逊 著  
毛盛贤 译



浙江教育出版社·杭州

## 图书在版编目(CIP)数据

蚂蚁的故事 / (德) 博尔特·霍尔多布勒, (美) 爱德华·威尔逊著; 毛盛贤译. -- 杭州: 浙江教育出版社, 2019.8

ISBN 978-7-5536-8651-6

I. ①蚂… II. ①博… ②爱… ③毛… 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109061号

引进版图书合同登记号 浙江省版权局图字: 11-2018-340

JOURNEY TO THE ANTS: A Story of Scientific Exploration  
by Bert Hölldobler and Edward O. Wilson

Copyright © 1994 by Bert Hölldobler and Edward O. Wilson

Published by arrangement with Harvard University Press

through Bardon-Chinese Media Agency

Simplified Chinese translation copyright © 2019

by Ginkgo (Beijing) Book Co., Ltd.

ALL RIGHTS RESERVED

本书中文简体版权归属银杏树下(北京)图书有限责任公司

## 蚂蚁的故事

[德] 博尔特·霍尔多布勒 [美] 爱德华·威尔逊 著 毛盛贤 译

选题策划: 后浪出版公司

责任编辑: 江雷 沈久凌

美术编辑: 韩波

责任印务: 曹雨辰

营销推广: ONEBOOK

出版发行: 浙江教育出版社(杭州市天目山路40号 邮编: 310013)

印刷装订: 环球东方(北京)印务有限公司

开本: 720mm × 1030mm 1/16 印张: 16.5 插页: 68 字数: 233 000

版次: 2019年8月第1版 印次: 2019年8月第1次印刷

标准书号: ISBN 978-7-5536-8651-6

定价: 78.00元

出版统筹: 吴兴元

特约编辑: 崔星

责任校对: 余理阳

装帧制作: 墨白空间·黄海

读者服务: reader@hinabook.com 188-1142-1266

投稿服务: onebook@hinabook.com 133-6631-2326

直销服务: buy@hinabook.com 133-6657-3072

后浪出版咨询(北京)有限责任公司

常年法律顾问: 北京大成律师事务所 周天晖 copyright@hinabook.com

未经许可, 不得以任何方式复制或抄袭本书部分或全部内容

版权所有, 侵权必究

本书若有质量问题, 请与本公司图书销售中心联系调换。电话: 010-64010019

# 目录

前言	· 1
第一章 蚂蚁的优势	· 5
第二章 对蚂蚁的热爱	· 19
第三章 集群的生存和死亡	· 37
第四章 蚂蚁如何通信	· 51
第五章 战争和外交政策	· 71
第六章 原始蚂蚁	· 87
第七章 冲突和权力	· 99
第八章 协作的起源	· 111
第九章 超个体	· 125
第十章 社会寄生：破译密码	· 143
第十一章 营养共生	· 165
第十二章 行军蚁	· 179
第十三章 最奇怪的蚂蚁	· 199
第十四章 蚂蚁如何控制环境	· 217
第十五章 谁能幸存	· 233
附录 如何研究蚂蚁	· 235
致谢	· 253
译者后记	· 255
出版后记	· 257

# 前言

我们在1990年出版的专著《蚂蚁》获得了巨大的成功，惊喜地得到了广泛的关注。《蚂蚁》既是一本学术专著，也是一本关于蚂蚁科学研究的百科全书和蚁类学手册，主要面向该研究领域的学者。由于本书的主要目的是详尽地阐述蚂蚁的各项特点，所以里边呈现有大量的图表。此前《蚂蚁》精装版的封面尺寸为26厘米×31厘米，书重3.4千克。简言之，面对如此厚重的一本专著，人们既不会轻易购买，也无法轻松地从头读到尾。

因此，《蚂蚁的故事》力求将更多的蚁学知识浓缩，并少用学术语言，尽量包容与我们研究同样课题和同样物种的不同观点。针对书中出现的一些专业术语，我们会及时给予相应的解释。

本书开篇就直入主题，然后逐渐展开并深入讲解蚂蚁的自然历史。开头，我们解释了为什么蚂蚁会取得如此惊人的成功。因为蚂蚁集群成员间的相互协作效率极高，并且它们每时每刻都在进行这种协作。高度发展的化学通信使得这一高效的协作成为可能。这种化学通信指的是：蚂蚁身体的不同部位可释放能够让巢伴尝到或闻到的不同化学物质，通过释放的化学物质，以及当时的环境情况，对巢伴发出报警、吸引、照料幼虫、供应食物等活动信息现象。简言之，像人类一样，蚂蚁之所以能取得极大的成功，是因为拥有很好的通信系统。

蚂蚁以集群为生活单位，工蚁对集群的忠诚度近乎百分之百。这就造成了蚂蚁同一物种的不同集群间发生有组织的冲突远多于人类的战争。根据物种的不同，蚂蚁会单个地利用宣传、欺诈和监视等手段或将这些手段形成不同的组合以战胜对手。有一些极端情况：在一些冲突中，一方的蚂蚁会把石子投向对方；而在另一些冲突中，蚂蚁还会抢劫对方蚂蚁用作奴隶以增加所在集群的劳动力和战斗力。但是，在集群内部，甚至在那些为了捍卫领域完整而奋不顾身的集群内部，也并非总是和谐的。自私行为很普遍，特别是在争夺生育权期间，具有卵巢的工蚁有时会与蚁后竞争，它们会把自己产的卵放入公共抚育室。如果集群缺少蚁后，有时甚至是在蚁后还在的情况下，工蚁们也会为争夺蚁后地位而争斗。蚁学家已发现，蚂蚁集群在维系生存（对集群忠诚的一方）和发生争斗（意图控制集群的一方）之间维持着一种达尔文平衡。因此，集群成员的组织相当复杂，但也紧密相联。它们共同创造了一个巨大而协调良好的等价有机体，即著名的昆虫“超个体”（Superorganism）。

我们还会在书中谈到，蚂蚁出现于约1亿年前恐龙生活的时期，并很快遍及全球。像多数占据高度优势的生命形式一样——人类这一生命形式显然是个例外——蚂蚁经过繁衍出现了许多物种。<sup>①</sup>现在蚂蚁的物种总数可能要以万计。它们在扩散过程中，已经形成了一些惊人的广布各处的适应类型。蚂蚁的第二部分进化成就，就是本书后半部分的主题。我们将全方位地阐释蚂蚁的生物多样性，包括群居寄生、行军蚁、游牧蚁、伪装（拟态）女

---

① 人类经过繁衍只剩下一个物种，即我们这个智人种。——译者注

猎手和构建具有温度调控功能的摩天大楼的建造者。

在我们二人的共职生涯中，我们共同花费了 80 多年去专心研究蚂蚁。我们有许多故事要讲，既有个人轶事，也有对自然历史的解释。我们还吸收了数以百计的其他蚁学家的研究成果。我们希望与读者分享我们自己和其他科学家所经历的兴奋和快乐。我们也希望通过阅读本书，能使读者认识到，这类昆虫在许多方面对人类而言都至关重要。

博尔特·霍尔多布勒

爱德华·威尔逊

1994 年 1 月 3 日



# 第一章 蚂蚁的优势

我们喜爱蚂蚁，所以我们以蚁学作为专攻的研究领域。全世界的蚁学家不超过 500 位，和他们一样，我们倾向于用独特的眼光把地球表面看作蚂蚁集群的网络。我们的脑海里都有一幅关于这些奋斗不止的小蚂蚁的全球地图。我们所到之处都有它们，并且它们的本性是可预测的，这使我们能够自在地与之相处。因为，与理解我们自身的行为相比，我们更好地学会了阅读它们的部分语言和理解其社会组织的某些设计。

我们钦佩蚂蚁的独立生存能力。蚂蚁可在人为产生的移动残片上生存，只要为它们留下一小片干扰程度最小的环境供它们筑巢、觅食并让它们借此繁殖后代，它们似乎并不在乎人类存在与否。也门亚丁和美国圣何塞的城市公园，乌斯马尔的玛雅神庙台阶和圣胡安街旁的排水沟，都是我们曾经的调查地点。在这些地方，我们专心到忘我地观察它们，带着我们毕生的好奇心，并享受着由此带来的审美乐趣。

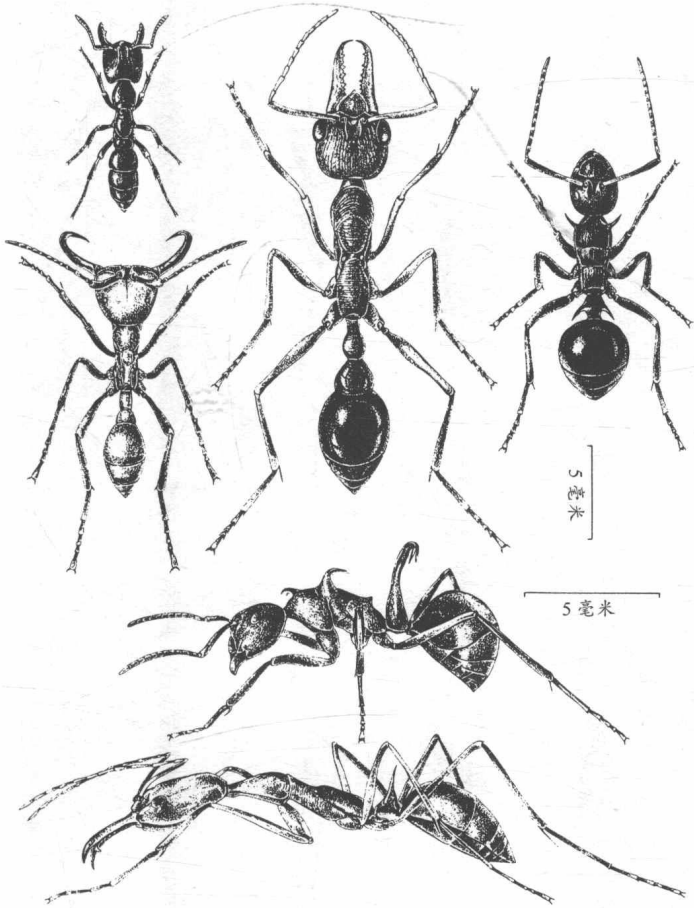
蚂蚁的数量非常惊人。虽然一只工蚁的大小不足一个人的百万分之一，但从总体看，蚂蚁却是在陆地上占优势的生物，甚至可以与人类竞争。无论在何地，当你倚靠在一棵树上时，爬到你身上的第一个生物就可能是蚂蚁。当你在郊区小道散步观察地面时，请你数数看到的不同类型的生物，不出意外的话，蚂蚁的



数量应该是最多的。英国昆虫学家威廉姆斯（C. B. Williams）计算过，在给定时间内，地球上成活昆虫的数量为一百万个百万兆（ $10^{18}$ ）。保守点说，如果其中的1%是蚂蚁，那么其整个群体就是一万个百万兆。一只工蚁的平均体重在1至5毫克之间（不同物种体重不一）。总体而言，地球上所有蚂蚁的总重量与我们全人类的总重量相等；但如果平均到各个小个体，其（单位面积的）生物量就会使整个地球陆地达到饱和。

因此我们可以说，在1平方毫米的地面范围内，你就能看到蚂蚁在动植物群的剩余空间生活着。它们围绕着这些生物，并影响着无数其他的动植物类型的进化。工蚁的主要捕食对象是昆虫和蜘蛛，大小相仿的工蚁组成狩猎队，把90%以上的猎物运回巢内用作食物。植物种子也是蚂蚁的食物，它们在运输种子时沿途散落的种子，还有未吃完的散布在巢内和巢外的种子，都为扩大植物物种的生存范围起了积极作用。它们疏松的土壤比蚯蚓的更多，并且由此使大量营养物得到了循环，这对陆地生态系统的健康发展有至关重要的作用。

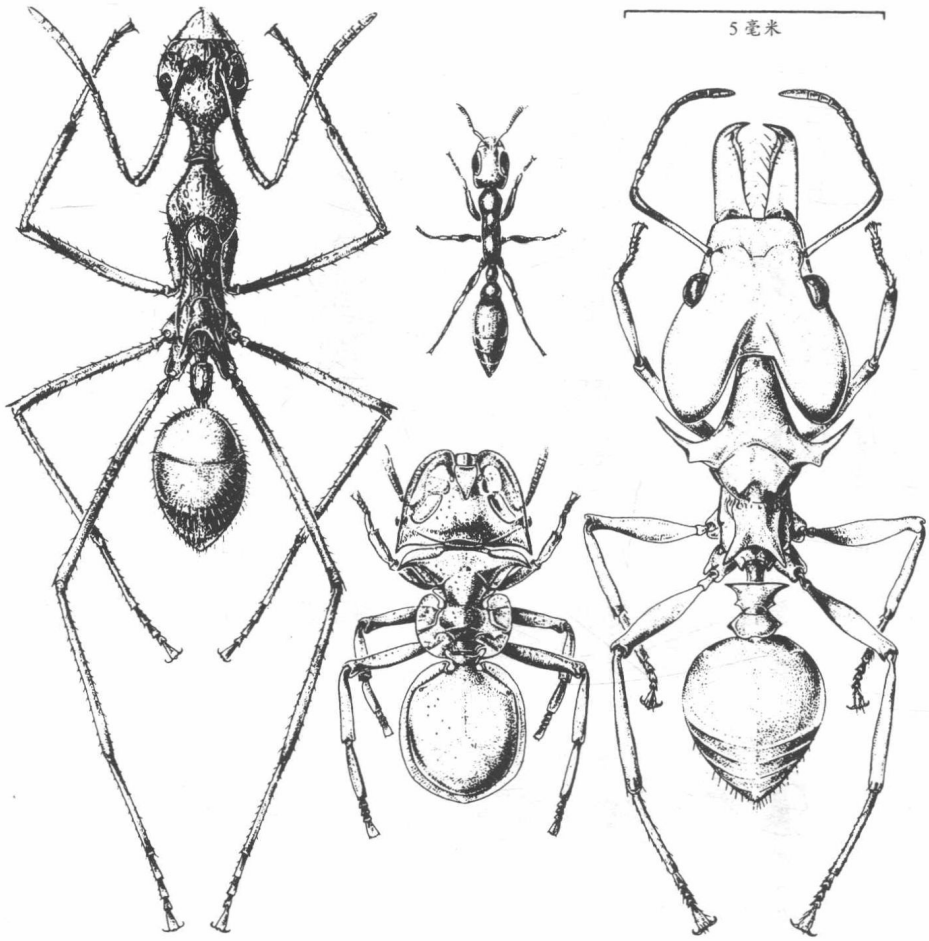
由于在解剖学和行为两个层面的特化，蚂蚁占领了遍布陆地环境的不同小生境。在中美洲和南美洲的森林中，带刺的红切叶蚁把鲜叶和花朵碎片带进地下蚁巢，用来培植各种真菌；刺颚蚁属（*Acanthognathus*）的小棘刺蚁利用其像夹子一样的上颚捕捉弹尾目类昆虫；矫美锯蚁属（*Prionopelta*）的盲眼管形矫美锯蚁，钻入朽木裂缝深处以捕获蠹虫；行军蚁（*army ants*）组成的多种多样的队列几乎可以捕食所有动物。蚂蚁可捕食的猎物种类几乎是无限的，如残尸、花蜜和植物等。其他昆虫能到达的领地，蚂蚁几乎都能到达。还有一些极端的蚂蚁种类，它们生活在土壤深层，



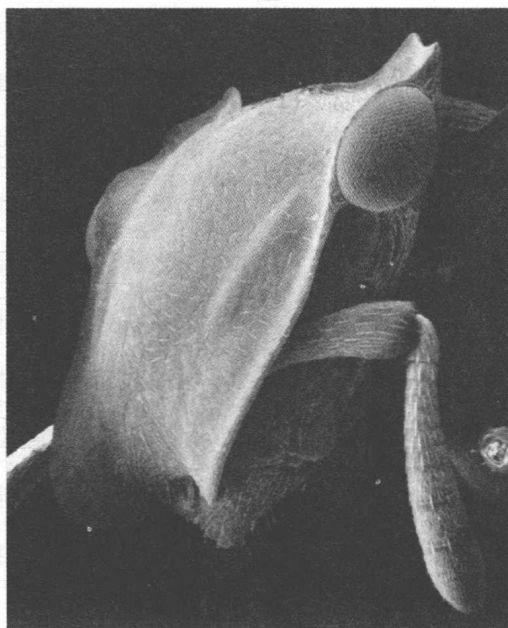
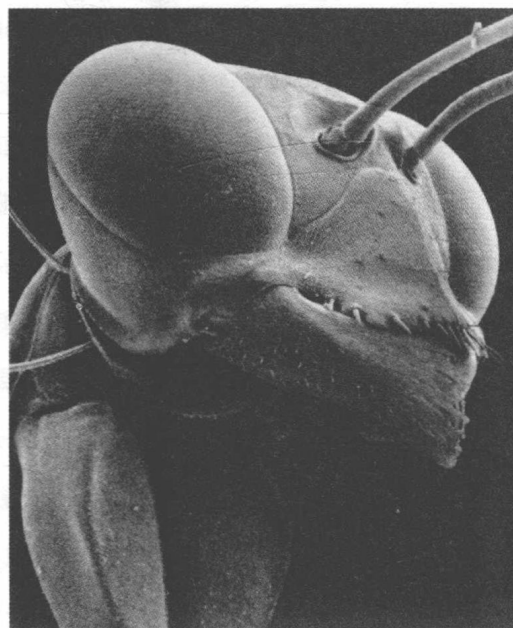
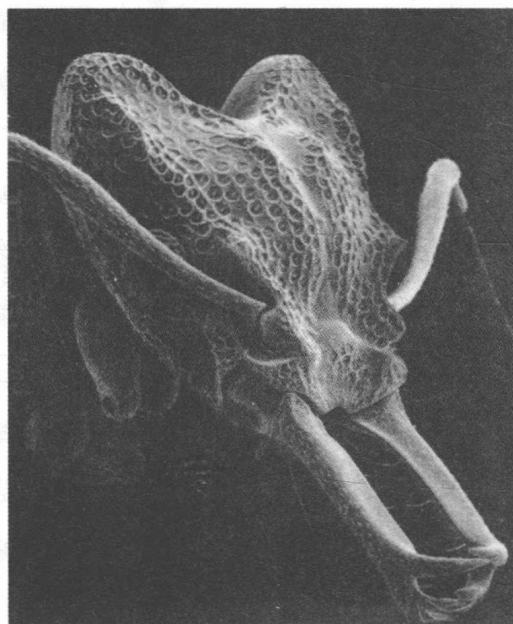
全球 9 500 个蚂蚁物种（以工蚁作代表）具有极端多样性。图上部中央是粗齿猛蚁属（*Myrmecia*）的喇叭狗大蚁；其左上上是身体粗壮的鲁钝蚁，左下是游蚁属（*Eciton*）具镰形上颚的行军蚁。喇叭狗大蚁的右边是只多刺蚁。图下部依次是另一种多刺蚁和长上颚蚁。（由 T. 福赛斯画图）

几乎不会到土壤表面；在这些物种的上方，大眼蚂蚁占领森林的树冠层，而少数几类蚂蚁则生活在用其吐的丝编织的巢内。

在芬兰调查期间，蚂蚁的优势以特别生动的方式给我们留下了深刻的印象。在芬兰以北到北极圈的寒冷森林里，我们发现蚂蚁在陆地表层仍占优势。5月的一天，南海岸多数落叶乔木开始长出嫩叶，那天阴天、下着小雨且气温不高于 12℃，这种天气至少对于我们这些衣着单薄的生物学家来说是不舒服的，但蚂蚁仍然



南美洲蚂蚁的多样性。图左是长颈臭蚁，图中部由上至下分别是伪切叶蚁和扁平龟蚁，图右是具有多刺和长钳形下颚的螯蚁。（由T.福赛斯画图）



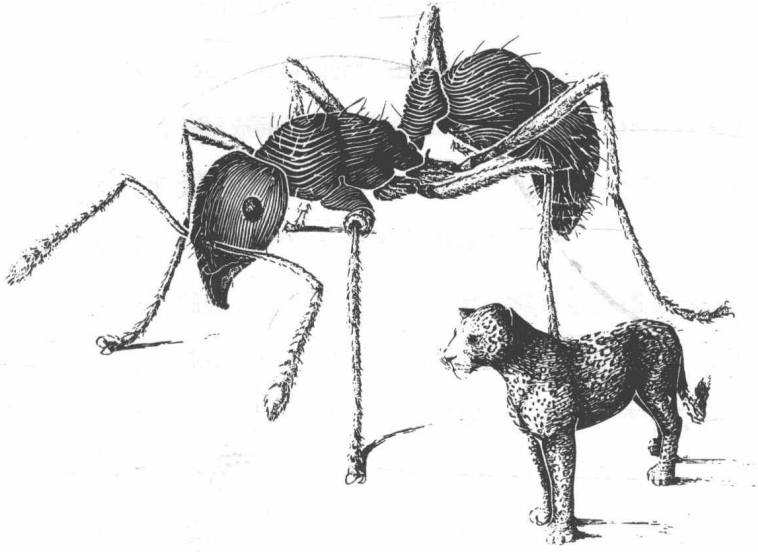
电子显微镜下蚂蚁头部的多样性。从左上开始顺时针方向依次是：来自澳大利亚的杂色长颚切叶蚁 (*Orectognathus versicolor*)，来自婆罗洲的世界最大蚁种之一的木工蚁 (*Camponotus gigas*)，来自南美洲的树蚁和坏巨蚁 (*Gigantiops destructor*)。(扫描电子显微镜照片由埃德·塞林提供)

活跃于各处。它们大量出现在林区的各小道上、密布苔藓类植物的碎石间和沼泽地的草丛中。数平方千米的范围内，我们就发现了蚂蚁的 17 个物种，这是芬兰动物区已知物种数的  $\frac{1}{3}$ 。

筑堤蚁是蚂蚁中的地面优势种，其中红、黑蚂蚁与家蝇大小相当。某些物种的蚁巢呈圆锥塔状，由新挖掘出的细土、细枝节段和叶片构筑而成，每个蚁巢可容纳数以万计的蚂蚁居住。巢塔高可达 1 米或更高，对蚂蚁来说，这相当于一座 40 层的摩天大楼。蚂蚁可以随意地在蚁巢的外表面游荡。它们排成数个队列，每队列可长达数十米，并在同一集群的两相邻蚁巢间游走。它们是纪律严明的部队，就像我们从低空飞行的飞机上见到的高速公路中的大量车流一样。其他队列的蚂蚁则沿着附近的松树干鱼贯而上，在那里它们需要照料不同类型的蚜虫，并搜集蚜虫的含糖粪便。一些小队列蚂蚁负责捕食，在蚁巢附近的中间地带寻找猎物。我们可以看到一些捕食者连推带拉地把毛虫和其他昆虫拉回巢内。另一些小队列蚂蚁，正在攻击较小的蚂蚁集群，取胜后，就带着失败者的尸体回巢以作食物。

在芬兰的森林里，蚂蚁是能力首屈一指的捕食者、清洁工和松土机。当我们同芬兰昆虫学家一道，在岩石下、腐殖质上层和枯枝落叶层上方的断木上搜寻蚂蚁时，几乎到处都有它们的踪迹。在一个地区的动物生物量中，蚂蚁可能占 10% 或更多，尽管更精确的数据还有待得出。

在热带生境中，有人发现了与上述等量甚至量更大的活蚂蚁群。巴西的马瑙斯市是一座位于亚马孙河中游的主要城市，在其附近的热带雨林中，德国生态学家 L. 贝克 (L. Beck)、E. J. 菲特考 (E. J. Fittkau) 和 H. 克林格 (H. Klinge) 发现，蚂蚁和白蚁的数量接近



在巴西亚马孙河  
雨林地区，所有蚂蚁的  
干重约为该地区所有陆  
地脊椎动物（哺乳动物、  
鸟类、爬行动物和两栖  
动物）干重的4倍。这  
种差别经换算的相对大  
小可用一只曲颊猛蚁和  
一只美洲虎来表示。（由  
凯瑟琳·布朗-温画图）

当地动物生物量的  $\frac{1}{3}$ ，这相当于给所有类型的动物称重时，不管是大的还是小的，是上至美洲虎和猴子还是下至蛔虫和螨，得到的重量与蚂蚁和白蚁的重量相当。这两类昆虫连同其他两类占优势的集群生物无刺蜜蜂和异腹黄蜂一起，构成了惊人的高达80%的昆虫生物量。在南美雨林区，生活在林冠层的蚂蚁占绝对优势。在秘鲁的林冠层高处，蚂蚁个体数占有所有昆虫个体数的70%。

热带地区蚂蚁的多样性，远高于芬兰和其他寒带国家的多样性。在秘鲁雨林区的一个8万平方米的样点，我们和其他研究者已经鉴定出300多个物种。在该样点的附近地区，仅在一棵树上我们就鉴定出43个物种，这几乎是整个芬兰或不列颠群岛的物种数。

尽管在其他地方我们还没有对蚂蚁的丰富性和多样性做出估算，但是我们认为，在世界其他大多数地区，蚂蚁和其他的社会性昆虫在陆地生境中占有同样程度的优势。总之，这些生物的生物量可能占整个昆虫生物量的一半或者更多。考虑到以下不均衡

性：已经高度社会化的昆虫仅有 13 500 个物种（其中的 9 500 个物种是蚂蚁），而至今生物学家已识别的昆虫有 750 000 个物种（到现在已有 100 万余种）。因此，超过一半的成活的社会性昆虫是由占 2% 的物种组成的，而且过着组织良好的集群生活。

我们认为，上述丰富性和多样性的不平衡，大部分是由残酷的、直接的竞争性排斥而引起的生存斗争造成的。高度社会化的昆虫，特别是蚂蚁和白蚁占领了陆地环境的中心位置，这些昆虫逐退了蠹虫、黄蜂、蟑螂、蚜虫、半翅目臭虫和多数其他类型的独居昆虫，使它们离开了理想的稳定巢址。独居昆虫倾向于移居到更远的、暂时的栖息地，如远处的细枝，或极端潮湿、干燥或过于细小的木料上，或碎叶片和新近挖掘出的堤坝泥土中。一般而言，独居昆虫或是很小的，或是可以快速移动的，或是经过机智伪装的，或是防御严密的一类昆虫。或许这样有些武断，但我们还是提出了昆虫生态学的总体模式：蚂蚁和白蚁位于生态学中心，独居昆虫处于生态学边缘。

蚂蚁和其他的社会昆虫是如何在陆生环境中称雄的呢？其优势就源于它们的社会性。如果把一类物种的所有成员组织起来，并让它们步调一致地行动，就会有许多长处。当然，这一品性不是社会昆虫所独有的。在所有的进化历史中，社会化组织是最成功的战略。接下来，我们来谈谈珊瑚礁，它几乎覆盖了浅热带海洋的全部底层，是由集群生物，即由珊瑚游动孢子组成的集体体构成的。更准确地说，它们是过着独居生活和生活富足的水母的远房亲戚。人类，是地质史上最具优势的哺乳动物，也是到目前为止最具社会性的动物。

最先进的社会性昆虫，即形成最大和最复杂社会的社会性昆

虫，是通过如下3个生物性状组合达到这一等级的：成体抚育幼体；在同一巢内，两个或更多个世代的成体生活在一起；每一集群的成员分成繁殖的“皇职”职别和非繁殖的“工职”职别。这一精英类群（昆虫学家称之为真社会类群）主要由我们熟悉的如下4类组成：

所有蚂蚁（依正式的分类学分类属于膜翅目的蚁科），在科学上已知的有9 500个物种（现已超过11 700个物种），至少是目前已知物种数的2倍<sup>①</sup>，多数分布在热带环境。

某些蜜蜂是真社会性昆虫。在隧蜂科（汗蜂）和蜜蜂科（蜜蜂、熊蜂和无刺蜂）内，至少有10个独立进化支达到了真社会水平。

某些黄蜂也具有真社会性。现已知胡蜂科内有约800个物种和细腰蜂科内的少数物种已经达到了这一进化水平。但是达到这一进化水平的物种只是极少数，这和蜜蜂的情况相同。数以万计属于黄蜂类，但分散在许多科内的其他黄蜂物种，仍是独居的。

白蚁构成了等翅目，它们都是真社会性的。它起源于类似蟑螂的祖先，距今1.5亿年，即中生代早期。其祖先在外部表现和社会行为方面的进化与蚂蚁趋于一致，但在其他方面与蚂蚁却毫无共同之处。在科学上，已确定的白蚁物种数有2 000多个。

在我们看来，促使蚂蚁成为世界优势类群的竞争优势在于，它是一个高度进化和具有自我牺牲行为的集群。

蚂蚁的长处在于劳动效率非常高。现用下面的劳动方案说明。假设有100只独居雌黄蜂与100只工蜂（同样是雌性）相互竞争，并排筑巢。在一天的劳作中，一只黄蜂可以筑一个巢，并捕获1条毛虫、1只蝗虫或其他猎物以作其子代的食物。然后，这只黄蜂在猎物上产卵和封巢。这些卵将孵化成如蛆样的幼虫，且幼虫以独

① 这里的数据指的是作者当时所在年代的数据，即1994年。——译者注