DOI: 10.3969/j.issn.1000 - 7083.2012.05.012

黄猄蚁对大蜜蜂的捕食行为及其潜在影响

陈发军[1]，李建军[2*]

(1. 内江师范学院生命科学学院，四川内江 641100；2. 中国科学院西双版纳热带植物园，云南勐腊 666303)

摘要： 捕食作用会对访花昆虫的种群、行为以及植物适合度产生影响，是植物与传粉者相互关系研究中常被忽视的因素。本文报道了黄猄蚁对大蜜蜂的捕食行为，并模拟捕食的关键环节研究了捕食过程对重要访花昆虫行为的影响。结果表明，黄猄蚁能够利用局部环境主动攻击猎物，利用群体合作捕获采集过程中的体型较大的大蜜蜂，捕食威胁是其影响植物-访花者关系的重要机制。大蜜蜂具有感知花上危险的能力，模拟处理的个体会逃离危险的花或植株并在花上留下标记，将危险信息传递给其它个体。其它拜访者对具有危险信号花的采集频次明显减少，采集时间缩短；模拟处理的影响会随时间推移而较快地消失。此外，该实验没有发现大蜜蜂在花上停留采集过程中具有明显的防御行为。

关键词： 捕食；访花行为；模拟实验；黄猄蚁；大蜜蜂

中图分类号： Q958.1；Q969.554.2；Q969.54　　**文献标识码：** A　　**文章编号：** 1000 - 7083(2012)05 - 0751 - 04

Weaver Ants Prey Giant Honeybees Under Flowers and its Potential Impact on Flower Visiting Behavior of Giant Honeybees

CHEN Fa-jun[1], LI Jian-jun[2*]

(1. College of Life Sciences, Neijiang Normal University, Neijiang, Sichuan Province 641100, China;
2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan Province 666303, China)

Abstract: Predation affects the population and behaviors of flower visiting insects and plant fitness, most studies on plant-pollinator interactions have neglect this factor. This study reported weaver ants prey giant honeybees under flowers, and tried to understand the role of predation process on important foraging insects by simulated experiments. The results showed that, weaver ants forwardly attack their prey in good position and capture giant honeybees, indicated predation is an important factor to the interactions of plants and flower visiting insects. Giant honeybees had the ability to perceive predation risk on flowers, and they leave the dangerous warning to other bees. The treated individuals fled away from risky inflorescence and plants, leaving the sign on the inflorescence. Significantly lower foraging frequency was observed to the inflorescence where the bee has been attacked, and duration of foraging was also shorter than that of the control. The effect of simulated treatment disappeared quickly in few minutes. This study found no obvious defense behavior when honeybees were foraging nectar.

Key words: predation; foraging behavior; simulated experiment; weaver ants; giant honeybees

花朵是喜食花蜜和花粉昆虫的主要拜访对象，也是昆虫天敌守候的场所(Heiling & Herberstein，2004)。研究证明捕食行为对传粉者和植物具有显著的影响，胡蜂、蜘蛛和鸟类等都能成为访花昆虫的捕食者，而在传粉者与植物相互作用的研究中却未得到足够重视(Dukas，2005；Romero *et al.*，2011)。蜜蜂在外出采访时面临较高的风险，部分个体由于被捕食等原因未能返回，因此采集蜂需要平衡食物采集与捕食风险之间的关系，在活动时间和采集行为上做出适应性调整(Chittka & Thomson，2001)。除自身经验外，种群中其它个体的被捕食经历也将有利于访花者提高对捕食者的防御能力，个体间的信息交流能够有效地增强对危险地点的敏感性(Abbott，2006；Ings & Chittka，2009)。昆虫在遇到危险时往往会发出报警信号(刘若楠，颜忠诚，2009)，一些隐藏在花周围的捕食者在抓获猎物后不能立即吃掉或带走，捕获过程中猎物发出的声音和气味可能成为其它个体的信息。蚂蚁是常见的访花昆虫，它

收稿日期： 2012-02-29　　**接受日期：** 2012-05-26

作者简介： 陈发军(1984～)，男，硕士，主要从事生态学研究，E-mail：fjchen@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author

们既能够为植物传粉、保护花朵，也可能会排斥其它传粉者(Willmer & Stone，1997; Tsuji *et al.*，2004)，竞争干扰和捕食威胁等原因都可能存在。黄猄蚁被人们用来开展生物防治并收到了良好的效果(杨沛，2002; 张祖兵等，2010)。相关研究还发现其对访花昆虫的影响具有选择性，既可能减少传粉昆虫拜访而造成负面影响，也可能有利于有效传粉者和植物繁殖(Tsuji *et al.*，2004; 魏作东等，2005)。

在自然界中，多数情况下访花昆虫在花上被捕食的概率较低，针对性地野外调查和模拟实验可以集中再现这种情景，对捕食行为作用的研究有利于理解该行为的广泛影响(Morse，1986; Chittka & Thomson，2001)。本研究报道了在访花昆虫调查中发现的一种捕食现象，证实黄猄蚁能够通过捕食影响大体型昆虫的访花行为，通过模拟关键的捕食过程定量地说明捕食带来的短期作用，进而探讨了捕食风险敏感性和防御行为的习得。

1　材料与方法

1.1　研究对象

黄猄蚁 *Oecophylla smaragdina* 是一种攻击性很强的蚂蚁，在我国云南等地有分布，经常可见其拜访花朵。大蜜蜂 *Apis dosata* Fabricius 又名排蜂、岩蜂等，为膜翅目蜜蜂属昆虫，分布于我国云南、广西、海南，以及南亚和东南亚等地(吴燕如，2000)。大蜜蜂采集花蜜和花粉作为食物，在自然界中是一种重要的传粉昆虫。朱缨花 *Calliandra haematocephala* Hassk. 为含羞草科金合欢属常绿灌木，在我国是引种栽培植物，开花期间常吸引众多动物拜访，实验以由小花紧密排列所组成的头状花序为单位。在研究地，大蜜蜂是朱缨花最主要的访花者，在花序中采集花蜜，访花频率较高。

1.2　研究方法

实验于 2009 年和 2011 年在西双版纳热带植物园内开展，观察和行为测试均在自然状态下进行。采用随机调查和定株调查结合的方法，在冬季朱缨花开花期内进行，发现捕食现象后随即持续观察，记录黄猄蚁、被捕大蜜蜂及其它蜜蜂个体的行为，并拍摄照片进行分析; 初步研究发现捕获状态下大蜜蜂发出的声音对其它个体几乎无影响，故模拟实验主要研究气味物质的影响。利用自制的木质夹子模拟捕获过程在朱缨花花序上对大蜜蜂进行处理，确保下次处理时夹子上无残留物质。随机选择枝条上 2 个开花阶段相似的花序，一个为模拟捕食的场所，另一个作为实验对照，观察同时进行。当采集蜂在花序上采集花蜜时，用木夹夹住其胸部或胸腹之间，模拟黄猄蚁对大蜜蜂的捕食，既需要使蜜蜂表现出类似蚂蚁捕获的挣扎，又不至于造成伤害，计时 10 s 后释放，观察其行为; 放开处理个体时开始计时 5 min，期间记录其它个体对花序的拜访次数和访花行为。在上午、中午和下午 3 个时段重复以上步骤，实验组和对照组每组共计观察 30 个花序; 并在另外两个不同日期重复捕获操作对试验结果进行验证。根据访花行为过程，将蜜蜂近距离且方向明确地飞向目标花序判定为“来访”，将其最终停在花上采集花蜜判定为“停留”。为进一步分析行为，将捕获时间缩短为 3 s(轻度干扰)重复以上实验。

1.3　统计分析

对比分析捕食发生处的环境特征; 模拟实验以大蜜蜂个体和花序为对象整理实验数据，利用 SPSS 和 Excel 进行统计及作图，用配对 T 检验分析两组访花行为差异的显著性。

2　结果

2.1　捕食行为过程和位置

观察发现，黄猄蚁对大蜜蜂的捕食是一种主动利用局部环境获取食物的行为。黄猄蚁常在花下的小枝或叶片上活动，数量不多，一般几只。当大蜜蜂个体停留在花上采集花蜜时，移动到花序侧面或下部时容易接近蚂蚁，并且采集时大蜜蜂的头部在花序中，缺乏对周围环境的观察。在适当的时机，黄猄蚁个体会突然咬住大蜜蜂，周围的蚂蚁迅速地集结过来咬住触角、翅膀等不同部位，逐渐将挣扎的大蜜蜂固定。被捕获的大蜜蜂挣扎时发出振翅的声音，并散发出人也可闻到的气味，随着时间推移和蚂蚁数量越来越多，挣扎逐渐减少。黄猄蚁并不立即移走猎物，一般在原处停留数小时，之后沿着植物枝干缓慢搬运。在一次观察案例中，下午捕获的大蜜蜂，4 小时内只移动了很短距离(约 20 cm)。

对 6 次捕食行为出现的局部环境的分析发现，捕食现象更容易出现在花序下面小枝或叶片较多的位置，这些地方有利于黄猄蚁接近采集花蜜的大蜜蜂，也有利于捕食前期为赶来的黄猄蚁个体提供更多的空间。同时还发现，这些位置平时往往也活动着较多的蚂蚁。

2.2　模拟捕食中被捕获者的行为

朱缨花花蕊较长，花蜜藏在紧密排列的小花底部，加之大蜜蜂体型较大，故采集花蜜的蜜蜂需费力将头部伸入花蕊中，对捕食的防御能力较差。当被木夹夹住时，个体的采集活动立即停止，同时振动翅膀并扭动腹部以试图挣扎逃脱，发出间断的振翅声响，身体与花序产生更有力的接触。

捕获后释放的个体表现出两种明显的行为：(1) 迅速飞离发生危险的花序和植株，甚至离开该觅食斑块；(2) 立即飞离发生危险的花序，但在其周围的叶片上做短时间的停歇。

2.3 对其它访花个体的影响

自然条件下，发生捕食行为的花序上未见其它大蜜蜂拜访，而周围的其它花序上采蜜行为正常。化学信号是昆虫重要的通讯方式，大蜜蜂被捕获时在花序上留下的化学物质对同类其它访花个体具有明显的驱避作用。

模拟实验中，就访花者数量而言，处理组和对照组来访的大蜜蜂数量相当（$T = 0.193$，$P > 0.05$），但处理组中停留采集花蜜的个体数量显著低于对照组，分别为 24.7% 和 97.3%（$T = 6.700$，$P < 0.01$）（表）。对访花频率的分析也表明，模拟捕食在一定时间内降低了其它采集蜂对花序的有效拜访行为。对照组每个花序 5 min 平均停留蜜蜂数为 2.43 只，而实验组仅为 0.70 只。拒绝停留在处理花序上的大蜜蜂选择去拜访周围其它的花。对植物花序而言，在每组观测的 30 个花序中，处理组中共有 27 个花序有蜂来访，其中 14 个最终有蜂停留采集，而存在大蜜蜂个体接近花序后又拒绝停留采集花蜜情况的花序占 92.6%；而在对照组中为 30 个花序有蜂来访，30 个有蜂停留，6.7% 的花序上观察到拒绝采集行为。图中显示了大蜜蜂停留采集行为受到影响的花序的比例。除降低花序上采集蜂的数量外，模拟捕食还明显地增加了个体作出停留选择的时间，减少了其在花上停留的时间。一般情况下，一只采集蜂在一个花序上的采集时间能持续数十秒甚至更长；而处理组中个体的停留时间往往较短，部分仅持续几秒钟。不同日期进行的两次验证性模拟实验得到了类似的结果。

随着时间的推移，访花者开始在花序上停留，处理组中多数停留事件发生在计数的后期，5 min 后逐渐恢复至对照组的水平。轻度干扰处理实验中，18 个花序中有 12 个（66.7%）在 5 min 内观察到正常采集的大蜜蜂，被捕获蜂受干扰的强度对驱避效果具有重要影响。

表　大蜜蜂对两组花序的访花频次

Table　Visiting number of bees in treated and controlled groups

组别 Group	来访蜜蜂数（只） Number of coming bees	停留蜜蜂数（只） Number of landing bees	停留比例（%） Proportion of landing
对照组 Controlled	75	73	97.3
实验组 Treated	77	19	24.7

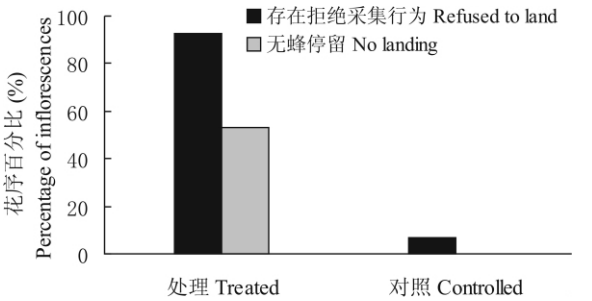

图　大蜜蜂停留采集行为受到影响的花序比例

Fig.　Percentage of inflorescences which were affected in the study

3　讨论

恰当的捕食策略是黄猄蚁在食物匮乏季节捕获大蜜蜂的关键。大蜜蜂主要停留在采集的花上，且拜访频次高，是其数量较多的地方。和蜘蛛结网捕食策略不同（蒋平等，2011），黄猄蚁通过选择靠近花序的枝条和叶片就最易接近猎物，提高捕食成功的几率。和多数访花昆虫不同的是大蜜蜂体型较大，挣扎有力，需要较多的蚂蚁才能有效地捕获和搬运。因此选择附近枝条（或叶片）较多的花序等候，同时较快地集结更多数量的个体也是其捕食成功的因素。相关研究已报道了蚂蚁“埋伏”捕猎、“设计陷阱”等有效而独特的捕食策略（Schatz & Wcislo，1999；Dejean *et al.*，2005）。本文研究了黄猄蚁对大体型飞行昆虫的捕食行为，有利于理解蚂蚁捕食行为的多样性，体现了黄猄蚁极强的主动攻击和捕获猎物的能力。

受到捕食处理后大蜜蜂的行为反应说明其具有感知花上危险的能力。逃离后直接飞走或停歇在叶片上是拒绝停留在危险花序上的表现，甚至也拒绝停留在其它的花上；飞向处理之后的花而最后放弃采集，也表明个体能够接受同伴的信号从而判断拜访目标的安全性。如果个体通过这种信号产生一致的排斥反应，没有经历过实际捕食威胁的个体也将逐步提高其对捕食的敏感性。该结果与 Abbott（2006）和 Ings 等（2009）的研究一致。但观察发现，访花过程中大蜜蜂并没有产生明显的反捕食行为，

采集活动极少受到干扰;附近花上的个体也没有受到被捕获蜂发出的声音和气味的影响。这可能与该物种的采集习性,以及其它开花植物较少,蜜源缺乏有关。在 Dukas(2005)对熊蜂的研究中,被捕食个体释放的气味物质并未使其它个体逃离采集地,甚至被攻击的个体继续采集以致再次被捕食者攻击。

捕食作用在生物防治中具有积极意义(张祖兵等,2010),但也会对访花昆虫种群、行为以及植物繁殖产生显著影响(Chittka & Thomson,2001; Dukas,2005; Ings & Chittka,2009)。研究发现捕食风险降低了访花频率和在花上的时间(Romero,2011),这与该模拟实验中黄猄蚁对大蜜蜂的影响相似。实验还表明花序上残留物质的作用随时间而变化,其产生作用的持续时间很重要。对访花者而言,强烈的驱避作用有利于其它个体识别并远离危险地点;但随着时间推移,该地点的危险程度将变得不确定,而花蜜等回报物则可能得到了积累,此时由访花者自身决定采集与否可避免对觅食行为的干扰。另一方面,植物依赖访花者完成传粉过程,较多的拜访对植物将是有利的,尤其是对于那些访花率很低的种类(王立龙等,2005)。在没有传粉者限制的地区,与捕食造成传粉者局部种群下降不同(Dukas,2005),访花行为的短时间改变似乎不会对植物适合度造成明显影响。但是传粉者可能在植物选择和采集花序的部位等方面发生变化,从而对植物产生负面影响。

植物往往存在多样的访花昆虫种类,且其访花目的和作用存在差异(魏作东等,2005),捕食关系等可能对植物与传粉昆虫相互作用造成直接或间接的影响。相关研究中应认识到捕食影响的重要性和广泛性,同时在利用蚂蚁等进行生物防治时需要考虑其对有效访花昆虫的潜在影响。

4 参考文献

蒋平,吴梦玲,肖永红,等. 2011. 不同体重肩斑银鳞蛛和大腹园蛛圆网的结构特征[J]. 四川动物,30: 332~337.

刘若楠,颜忠诚. 2009. 社会性昆虫的组织及通讯行为[J]. 生物学通报,44: 3~7.

王立龙,王广林,刘登义,等. 2005. 珍稀濒危植物小花木兰传粉生物学研究[J]. 生态学杂志,24: 853~857.

魏作东,彭艳琼,徐磊,等. 2005. 聚果榕上黄猄蚁对传粉小蜂和非传粉小蜂后代数量的影响[J]. 动物学研究,26: 386~390.

吴燕如. 2000. 中国动物志,昆虫纲,第二十卷,膜翅目(准蜂科,蜜蜂科)[M]. 北京: 科学出版社.

杨沛. 2002. 黄猄蚁史料及其用于柑桔害虫防治的研究[J]. 中国生物防治,18: 28~32.

张祖兵,高世德,周明,等. 2010. 黄猄蚁对柚子花期害虫的影响[J]. 生态学杂志,29: 329~332.

Abbott KR. 2006. Bumblebees avoid flowers containing evidence of past predation events[J]. Canadian Journal of Zoology, 84: 1240~1247.

Chittka L, Thomson JD. 2001. Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution[M]. Cambridge: Cambridge University Press.

Dejean A, Solano PJ, Ayroles J, *et al*. 2005. Arboreal ants build traps to capture prey[J]. Nature, 434: 973.

Dukas R. 2005. Bumble bee predators reduce pollinator density and plant fitness[J]. Ecology, 86: 1401~1406.

Heiling AM, Herberstein ME. 2004. Floral quality signals lure pollinators and their predators[J]. Annales Zoologici Fennici, 41: 421~428.

Ings TC, Chittka L. 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276: 2031~2036.

Morse DH. 1986. Predatory risk to insects foraging at flowers[J]. Oikos, 46: 223~228.

Romero GQ, Antiqueira PAP, Koricheva J. 2011. A meta-analysis of predation risk effects on pollinator behaviour[J]. PLoS ONE, 6: e20689.

Schatz B, Wcislo WT. 1999. Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* roger (Formicidae) on a sweat bee *Lasioglossum umbripenne* (Halictidae), in Panama[J]. Journal of Insect Behavior, 12: 641~663.

Tsuji K, Hasyim A, Harlion, *et al*. 2004. Asian weaver ants, *Oecophylla smaragdina*, and their repelling of pollinators[J]. Ecological Research, 19: 669~673.

Willmer PG, Stone GN. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in acacia flowers[J]. Nature, 388: 165~167.