

DOI: 10.20103/j.stxb.202211163313

王 偲, 朱 婷, 杨欣亚, 梁晓晗, 王 磊, 陆永跃, 温秀军, 华 彦. 入侵红火蚁对脊椎动物的影响研究进展. 生态学报, 2024, 44(9): 3575-3585.

Wang C, Zhu T, Yang X Y, Liang X H, Wang L, Lu Y Y, Wen X J, Hua Y. Advances in red imported fire ant impacts on vertebrates. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(9): 3575-3585.

入侵红火蚁对脊椎动物的影响研究进展

王 偲¹, 朱 婷¹, 杨欣亚¹, 梁晓晗¹, 王 磊², 陆永跃², 温秀军¹, 华 彦^{3,*}

¹ 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642

² 华南农业大学植物保护学院, 广州 510642

³ 广东省林业科学研究院广东省森林培育与保护利用重点实验室, 广州 510520

摘要: 红火蚁 (*Solenopsis invicta*) 具有扩散迅速、攻击性强等特点, 常对入侵地区造成巨大的生态危害。虽然很多文献报道了红火蚁对无脊椎动物的影响, 但红火蚁对脊椎动物影响的研究较少, 也缺乏系统的总结。综述了红火蚁对不同脊椎动物类群的影响和主要的研究方法 (野外调查、案例分析、实验室评估、比较分析和人工移除红火蚁), 以及脊椎动物对红火蚁的行为和生理防御机制。一般而言, 红火蚁常以腹部末端的螫针攻击其他动物并释放毒液, 可直接捕食、伤害各种脊椎动物的卵、幼体和成体, 并影响动物的行为。此外, 红火蚁可降低生境内无脊椎动物的丰度, 间接影响捕食者的种群数量。尽管红火蚁是陆生生物, 但鱼类可能取食掉落在水面的有翅繁殖蚁而中毒, 且漂浮于水面的红火蚁蚁筏也可能对鱼类造成威胁。由于两栖类动物通常体型较小, 运动能力较弱, 且皮肤缺乏角质层与鳞片毛发等结构的保护, 极易受到红火蚁的攻击和伤害。对于鸟类和爬行类, 红火蚁主要捕食卵和幼体, 并干扰成体的筑巢和育幼行为, 降低其繁殖成功率。此外, 红火蚁对小型哺乳动物的觅食行为和种群数量均可造成负面影响, 并可蛰刺伤害牛羊等家畜, 对畜牧业造成巨大的经济损失。一些动物对红火蚁具有行为防御, 如用四肢蹬掉体表的红火蚁, 或避免取食或接触红火蚁。此外, 一些动物能对红火蚁的毒素产生抗体, 或调整体内荷尔蒙水平以应对红火蚁的攻击。然而, 仍不清楚这些行为和生理反应是否普遍存在于其他脊椎动物, 以及能在多大程度上保护其免受红火蚁伤害。值得注意的是, 几乎所有的相关研究都是由国外研究者完成的, 建议我国学者更多的关注红火蚁对我国经济物种、珍稀动物和食蚁物种的影响。

关键词: 红火蚁; 脊椎动物; 珍稀物种; 研究方法; 进化

Advances in red imported fire ant impacts on vertebrates

WANG Cai¹, ZHU Ting¹, YANG Xinya¹, LIANG Xiaohan¹, WANG Lei², LU Yongyue², WEN Xiujuan¹, HUA Yan^{3,*}

¹ College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

² College of Plant Protection, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

³ Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization, Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China

Abstract: The red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, is a highly aggressive species with rapid dispersal speed, causing significant ecological impacts in invaded areas. Although many studies reported the impact of *S. invicta* on invertebrates, only a little attention has been paid to vertebrates, and a systematic review still needs to be provided. This paper aims to review the impact of *S. invicta* invasion on various taxa of vertebrates at individual and population levels. In addition, the physiological and behavioral defenses of vertebrates against *S. invicta* are discussed. Methods such as field surveys, case reports, laboratory evaluation, comparative analysis, and artificial removal of *S. invicta* in certain vertebrate habitats have been widely used to investigate the impact of *S. invicta* on vertebrates. In general, *S. invicta* usually attacks vertebrates by

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2021YFD1000500); 广东省林业科技创新项目 (2023KJCX023)

收稿日期: 2022-11-16; **网络出版日期:** 2024-02-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wildlife530@hotmail.com

injecting venom with the stinger on the end of the abdomen. Therefore, *S. invicta* can directly prey on eggs, immatures, and adults of various vertebrates and negatively affect their behaviors. In addition, *S. invicta* can decrease the abundance of invertebrate species in the habitat and indirectly influence the population of vertebrate predators. Although *S. invicta* is a terrestrial animal, fish may be poisoned by consuming the winged *S. invicta* falling into the water and threatened by *S. invicta* rafts that can float during flood. Because amphibians usually have relatively small body sizes and low mobility, and their skin lacks the protection of stratum corneum, scales and feathers, they are vulnerable to *S. invicta* attacks. For reptiles and birds, *S. invicta* usually preys on eggs and immature individuals and disturbs the reproductive behaviors of adults, decreasing their breeding success. In addition, *S. invicta* negatively affects foraging behaviors and the population of small mammals and causes enormous economic losses in animal industries due to its sting on domestic animals. A few vertebrates have behavioral strategies (e.g., kicking off fire ants with appendages or avoiding consuming or closing to *S. invicta*) to protect themselves from *S. invicta* attacking. Also, various physiological reactions (e.g., producing venom antibodies and adjusting hormone levels) can be observed in some vertebrates after *S. invicta* stinging. However, it is unclear whether such mechanisms are widespread in vertebrate animals and how they can protect vertebrates from *S. invicta* attacks. It is worth noting that almost all relative studies were conducted by foreign researchers. More attention should be paid to the potential impact of *S. invicta* on economic-important, endangered, or ant-feeding vertebrate species in China.

Key Words: red imported fire ant; vertebrate; endangered species; research method; evolution

红火蚁 (*Solenopsis invicta*) 隶属于膜翅目 Hymenoptera, 蚁科 Formicidae, 切叶蚁亚科 Myrmicinae, 火蚁属 *Solenopsis*, 原产于南美洲巴拉那河流域, 在 20 世纪 30 年代中期通过货物携带运输进入美国, 随后迅速扩散至澳大利亚、新西兰、马来西亚等环太平洋地区^[1-2]。我国大陆地区于 2004 年首次在广东吴川发现红火蚁^[3]。截止到 2022 年 7 月, 红火蚁已传播至我国 12 个大陆省份, 579 个县(市、区)^[4]。根据模型预测, 未来 15 年我国红火蚁的发生面积仍将处于快速增长阶段^[5]。红火蚁具有两种社会型态, 即“多后型”和“单后型”蚁群^[6]。在原产地南美洲, 单后型是红火蚁主要的社会型, 而多后型蚁群仅局限分布在少量地区^[7]。在我国广东地区, 多后型与单后型蚁群的比例约为 3:1 (66:20), 而广西地区红火蚁的多后型与单后型比高达 7:1 (21:3)^[8]。由于单位面积内多后型蚁群的巢群密度可比单后型蚁群高 10 倍以上^[9], 且单个蚁巢内繁殖蚁数量众多, 在较短时间内即可产生大量后代, 使得红火蚁在我国更易暴发成灾^[10]。

红火蚁具有扩散能力强、难以防治等特点, 常对入侵地区造成巨大的生态危害, 被世界自然保护联盟认定为 100 种最危险的入侵物种之一。红火蚁不仅取食各种植物的果实、种子和幼苗, 还会捕食大量昆虫等无脊椎动物^[11-12]。此外, 红火蚁攻击性极强, 常以腹部末端的螫针攻击其他动物并释放毒液^[13]。目前, 多数研究是关注红火蚁对无脊椎动物的影响。如 Epperson 和 Allen^[14]报道在美国密西西比州, 节肢动物的生物量、物种多样性和物种丰富度均与红火蚁的丰度呈负相关。Wetterer 和 Moore^[15]报道在 154 个哥法地鼠龟 (*Gopherus polyphemus*) 挖掘的洞穴中, 33% 的洞穴发现大量红火蚁, 严重威胁了共栖于洞穴中的其它物种, 尤其是无脊椎动物。使用饵剂对哥法地鼠龟洞穴内的红火蚁进行防治后, 无脊椎动物的丰度、丰富度和多样性均显著提高, 且一些鳞翅目、蜚蠊目和半翅目的共栖昆虫仅见于红火蚁被防治后的洞穴中^[16]。在我国, 红火蚁的入侵使果园、荒地和城市绿地等多种生境中其他蚂蚁的个体数量、丰富度、多样性、均匀度明显下降, 并成为这些生境中优势度和丰度最高的蚂蚁种类^[17-20]。然而, 也有少数研究表明在某些生境中, 红火蚁的入侵并未导致其他蚂蚁种类多样性的丧失^[21], 部分节肢动物甚至因红火蚁的入侵而受益^[22], 说明红火蚁对无脊椎动物的影响是十分复杂的。

目前, 红火蚁对脊椎动物的影响获得的关注较少, 也缺乏系统的总结和综述。此外, 已有的相关研究大部分是由国外学者完成的, 而国内相关研究几乎处于空白状态。近 20 年来, 红火蚁广泛入侵我国农田、果园、林地、湿地、草原、自然保护区等多种生态系统。然而, 国内大部分的红火蚁相关研究都是在农业生态系统完成

的,林草湿地和自然保护区红火蚁发生规律和危害程度的研究较少^[23]。有必要充分重视红火蚁对这些生态系统中的脊椎动物,尤其是对珍稀保护动物和重要经济物种的不良影响。

1 红火蚁对脊椎动物影响的研究方法

1.1 野外调查与案例分析

野外调查通过对脊椎动物群体进行检查,研究红火蚁对脊椎动物种群的实际影响。案例分析则通过细致观察少数遭遇红火蚁攻击的动物个体,详细描述整个攻击过程及所造成的伤害。两者相比较,野外调查可评估红火蚁对某个动物种群的危害水平,并可对数据进行统计分析;而案例观察不仅可提供丰富的信息,还可直观地揭示红火蚁对一些动物(尤其是种群数量较少的珍稀动物)的伤害情况。两者结合,可更全面地理解红火蚁对动物的危害程度和方式。

1.2 实验室评估

实验室评估指在可控条件下让红火蚁攻击脊椎动物个体,或人为注射纯化的红火蚁毒素,随后记录动物的死亡率、生理功能、激素水平、行为反应、活跃程度和生长速度等指标。实验室评估有两方面的优点:(1)通过控制红火蚁的暴露时间、蛰刺次数或注射的毒液量,可较好地建立红火蚁蛰刺(毒素)与脊椎动物不良反应的剂量关系;(2)野外调查与案例分析通常仅能记录脊椎动物死亡、受伤等易于观察的指标,而实验室评估可在较长时间内对动物的生理、行为和生长发育进行研究,更好地揭示红火蚁蛰刺(毒素)对脊椎动物的亚致死作用和长期影响。然而,实验室评估也存在某些局限,如不易对濒危保护动物进行红火蚁蛰刺(毒素)测试。同时,在研究过程中应充分考虑动物福利和实验伦理^[24-25]。

1.3 比较分析

通过对红火蚁入侵前后的历史数据进行比较分析,或比较已被红火蚁入侵区域和尚未被入侵区域的脊椎动物的不同种群,揭示红火蚁对其种群数量的影响。这一方法可对大数据进行分析,能在较大的地理和时间尺度上反映红火蚁入侵与脊椎动物种群数量变化的相关性。然而,影响脊椎动物种群数量变化的因素较多,很难完全排除其他因素的影响,从而确定红火蚁与动物种群变化的因果关系。此外,对于很多珍稀物种,往往无法获得足够充分的数据进行统计分析。为了更好地排除其他影响因素,比较分析可结合实验室评估方法。

1.4 红火蚁移除法

对于已有红火蚁发生的地区,可通过饵剂和杀虫剂对某些区域的红火蚁进行防治,随后比较防治和未防治区域脊椎动物的种群数量、生长速度、行为模式。这一方法的优点在于可通过随机区组设计和裂区设计等方法控制组间变量,从而更好地揭示红火蚁对脊椎动物的直接影响。应用该方法的前提是能有效除灭防治区域内的红火蚁或显著降低红火蚁数量(密度)。然而,在实际操作中,红火蚁的防治仍存在一定的技术局限,难以完全除灭,且在防治一段时间后,红火蚁可能重新迁入^[26]。因此,有必要对红火蚁进行监测,确保在整个试验进行期间防治和未防治区域中的红火蚁发生程度始终存在显著差异。

2 红火蚁对不同脊椎动物类群的影响

2.1 鱼类

通常认为红火蚁是陆生生物,而鱼类是水生生物,两者接触的概率较小。但在婚飞期间,大量红火蚁的有翅繁殖蚁可能掉落水面^[27],并被鱼类取食。Contreras 和 Labay^[28]报道在红火蚁婚飞季节,单尾虹鳟鱼(*Oncorhynchus mykiss*)可取食 17—456 只有翅繁殖蚁(平均取食 110 只),当取食的繁殖蚁数量足够多时,虹鳟鱼会失去平衡甚至死亡。由于红火蚁繁殖蚁通常不进行蛰刺,研究者推测虹鳟鱼的死亡可能是由于摄入繁殖蚁的毒液造成的。此外,在雨季红火蚁巢穴被洪水淹没后,大量个体聚集成“蚁筏”,可在水面漂浮数日^[29]。这些工蚁被鱼类吞食后可能蛰刺消化道,也可能在消化过程中释放大量毒素,最终导致鱼类死亡。如 Green 和 Hutchins^[30]在野外发现死亡的太阳鱼(*Leflomis* sp.)胃部有大量红火蚁工蚁;在实验室内,饲喂大量红火蚁的

太阳鱼在数分钟后即失去平衡,并在 45 min 内死亡。虽然很多鱼类可能吞食婚飞或聚集漂浮在水面的红火蚁,但红火蚁蜇刺和毒液对这些鱼类的影响知之甚少,未来应开展更多野外观察和实验室评估。

2.2 两栖类

两栖类动物皮肤缺乏角质层与鳞片毛发等结构的保护,且许多物种体型较小,活动范围有限,极易受到红火蚁的攻击和伤害。Darracq 等^[31]报道在对南方蟾蜍(*Anaxyrus terrestris*)野外栖息地进行红火蚁防治的当年及下一年,捕捉到的蟾蜍数量较未防治区域分别增加了 9.5 和 21 倍,表明红火蚁可导致大量南方蟾蜍死亡。虽然红火蚁防治地区的蟾蜍体型小于未防治地区,但这一现象可能是由于未防治地区蟾蜍的种群密度更低、种间竞争较小造成的^[31]。然而,在美国德克萨斯州奥氏角雉国家野生动物保护区使用饵剂对红火蚁进行防治,未发现防治和未防治区域中幼年休斯顿蟾蜍(*Anaxyrus houstonensis*)的生长和存活存在显著差异,但研究者建议在更多地区开展试验以全面评估红火蚁对该濒危物种的影响^[32]。在对美国南卡罗莱纳州沿海平原区域的红火蚁进行防治后,两栖动物的物种丰富度显著高于未防治区域,前者为 3.67 种/样点,而后者仅为 2.53 种/样点^[33]。由于红火蚁对两栖类动物影响的相关研究较少,目前尚无法窥其全貌,未来应开展更多研究。

2.3 爬行类

爬行动物是重要的类群,近年来爬行动物数量的大幅减少引起学界高度重视^[34]。Gibbons 等^[35]列举了六个主要原因:栖息地丧失和退化、外来入侵物种、环境污染、疾病、资源不可持续利用和全球气候变化。作为重要的外来入侵生物,红火蚁不仅降低爬行动物的繁殖成功率,也对个体的健康和行为造成持续的负面影响。由于红火蚁影响爬行动物的研究较多,本文对爬行纲各目(龟鳖目、鳄目、有鳞目)分别进行了归纳。

2.3.1 龟鳖目

龟鳖目通常挖掘巢穴并产卵,而红火蚁可迅速修建地下通道进入巢穴。Parris 等^[36]于 1997—1998 年在佛罗里达州圣布拉斯角对 111 个绿海龟(*Chelonia mydas*)巢穴进行调查,在 24 个巢穴中发现红火蚁。红火蚁侵入巢穴后,可从以下几个方面直接或间接影响龟鳖的繁殖成功率:(1)直接穿透并取食龟卵:Buhlmann 和 Coffman^[37]报道红火蚁可穿透表面有褶皱的巴西彩龟(*Trachemys scripta*)卵,但不能穿透表面光滑的龟卵。当然,一些物种(如绿海龟)的卵壳较为坚硬,红火蚁无法穿透^[36];(2)攻击破壳的幼龟:Allen 等^[38]发现当纳尔逊伪龟(*Pseudemys nelson*)幼龟用破卵齿在卵壳上形成孔洞后,红火蚁迅速进入卵内攻击幼龟,导致大量幼龟死在卵内,少量出壳的幼龟也在 1 h 内死亡。Epperson 和 Heise^[39]报道红火蚁攻击捕食出壳的哥法地鼠龟幼龟,导致 127 只幼龟中的 9 只(7%)在巢穴内死亡;而 Dziadzio 等^[40]则报道红火蚁可造成 50%的哥法地鼠龟幼龟死亡,这些差异可能是由于不同的红火蚁密度及环境因素(如土壤类型和降水)等造成的。

2.3.2 鳄目

鳄目通常建造结构精巧的巢穴并表现出一系列复杂的繁殖行为(如护巢和护幼行为等)。然而,巢穴中相对恒定和适宜的环境条件同样吸引红火蚁在其中活动。如 Parachú Marcó 等^[41]研究发现宽吻凯门鳄(*Caiman latirostris*)巢穴为红火蚁提供了丰富的食物,并保护红火蚁免受洪水和雨水的威胁,因此红火蚁倾向于在宽吻凯门鳄巢穴内活动。此外,当雨季降雨量超过 200 mm 时,红火蚁更可能进入宽吻凯门鳄巢穴并筑巢^[42]。与龟鳖目类似,红火蚁可直接捕食鳄卵和破壳的幼鳄,幸存的幼鳄也可能被红火蚁蜇刺而受伤。如 Allen 等^[43]发现红火蚁导致 50%的美洲短吻鳄(*Alligator mississippiensis*)幼体受伤(主要受伤部位集中在爪的末端和眼睛周围),且 1—3 周后这些幼鳄的体重显著低于对照组。此外,红火蚁还可干扰成年雌鳄的繁殖行为。Parachú Marcó 等^[44]报道红火蚁降低了宽吻凯门鳄 43%的繁殖成功率,其中 14.5%是由于红火蚁直接捕食鳄卵和幼鳄,28.5%是由于红火蚁间接干扰雌鳄的繁殖行为。Reagan 等^[45]也报道在有红火蚁的美洲短吻鳄巢穴中,雌鳄的护巢率和繁殖成功率都显著降低。

2.3.3 有鳞目

红火蚁对蜥蜴类影响的研究相对较多,但主要集中于东方强棱蜥(*Sceloporus undulatus*)等少数物种。红火蚁通过捕食东方强棱蜥卵,直接降低其孵化成功率。如 Thawley 和 Langkilde^[46]在有红火蚁的区域设置人

工东方强棱蜥巢穴,20d 内有 24%的人工巢穴内的卵被红火蚁捕食,且人工巢穴与红火蚁蚁丘的距离及是否有遮盖物对捕食率无显著影响,表明成体对产卵地点的选择可能无助于避免卵被红火蚁捕食。进一步使用模型进行预测,在整个卵孵化期内可能有高达 61%的巢穴被红火蚁破坏。此外,红火蚁可直接攻击东方强棱蜥,且幼年个体更易受到红火蚁的伤害。Darracq 等^[47]比较了对红火蚁进行防治和未防治的区域,在防治区域内可捕捉到更多的东方强棱蜥。Gifford 等^[48]在两个有红火蚁的岛屿释放刚孵化的东方强棱蜥幼蜥,在红火蚁密度较高的岛屿上,幼蜥的存活率仅为 25.1%,而在密度较低的岛屿上,幼蜥的存活率可达 51.8%。

红火蚁对蛇类影响的研究相对较少。Swartwout 和 Willson^[49]发现红火蚁对缢缩游蛇(*Coluber constrictor*)、草原王蛇(*Lampropeltis calligaster*)、斑点王蛇(*Lampropeltis holbrooki*)、糙鳞绿树蛇(*Opheodrys aestivus*)和大平原鼠蛇(*Pantherophis emoryi*)蛇卵的捕食率很高,但不能破坏豹斑蛇(*Pantherophis obsoletus*)的卵。虽然缢缩游蛇的孵化时间明显短于其他几种蛇类,但它们的卵被红火蚁捕食的概率无显著差异,表明蛇卵的孵化时间与红火蚁捕食率无明显关联^[49]。此外,被红火蚁蜇刺后,这几种蛇类幼蛇的翻身能力都有所下降,但对幼蛇的游泳速度无明显影响^[50]。

2.4 鸟类

红火蚁主要通过以下四个方面降低鸟类的繁殖成功率:(1)直接捕食幼鸟:红火蚁对在地面上筑巢的鸟类影响较大。如 Legare 和 Eddleman^[51]报道红火蚁在黑南美田鸡(*Laterallus jamaicensis*)巢穴下修建蚁巢,并杀死未出壳的雏鸟。1924—1937 年在佛罗里达州观测的 2456 个鹌鹑(*Coturnix coturnix*)巢中,有 6.1%巢穴中的雏鸟被红火蚁捕食,从而导致其繁殖失败^[52]。由于红火蚁具有较强的攀爬能力,一些离地面较高的鸟巢也可能受到红火蚁攻击。如 Ridlehuber^[53]报道红火蚁进入放置在木杆上的人工巢箱,并捕食林鸳鸯(*Aix sponsa*)的雏鸟。(2)蜇刺幼鸟并影响幼鸟健康和行为:红火蚁蜇刺幼鸟眼部可能会导致其失明,蜇刺幼鸟足和翅膀可能会影响其行走和飞翔能力。如 Giuliano 等^[54]研究了不同的红火蚁暴露时间和水平对山齿鹑(*Colinus virginianus*)的影响,发现暴露在 50 只红火蚁 60 s 或 200 只红火蚁 15 s 后,山齿鹑幼鸟存活率显著降低。此外,暴露在 200 只红火蚁 15 s 后存活幼鸟的体重也显著下降,表明红火蚁叮咬对山齿鹑幼鸟的存活和发育有直接的负面影响。Mueller 等^[55]也报道红火蚁防治显著提高了山齿鹑幼鸟孵化 21 d 后的存活率,但对幼鸟的孵化率无显著影响。此外,蜇刺带来的疼痛也可能干扰幼鸟的正常行为。如 Pedersen 等^[56]报道与对红火蚁进行防治的区域相比,生活在未防治区域的山齿鹑幼鸟花更多的时间行走和应对红火蚁(如啄掉脚上的红火蚁),且睡眠时间减少,这些行为的改变间接增加了幼鸟被捕食者发现和捕食的风险。(3)干扰亲鸟筑巢、孵卵和抚育幼鸟:如 Sikes 和 Arnold^[57]发现在没有红火蚁的区域,美洲燕(*Hirundo pyrrhonota*)的筑巢成功率为 74.9%,而在有红火蚁区域,美洲燕的筑巢成功率降到 40.5%。Smith 等^[58]在 48 个繁殖失败的黑顶莺雀(*Vireo atricapilla*)巢中,发现 6 个巢的亲鸟在红火蚁侵入后放弃孵蛋。(4)减少幼鸟食物来源:Morro 等^[59]发现红火蚁会降低无脊椎动物的数量和生物量,减少奥氏角雉(*Tympanuchus cupido attwateri*)幼鸟主要的食物来源,从而降低幼鸟的存活率。

一般认为,红火蚁对鸟类种群数量有较大的负面影响。如 Allen 等^[60]发现红火蚁入侵佛罗里达和北卡罗来纳州后,野生山齿鹑的种群数量显著降低。比较红火蚁防治区域和未防治区域,也发现防治区域的山齿鹑数量高于未防治区域^[61]。然而,红火蚁对鸟类的影响十分复杂,不同的研究方法可能得出不同的结论,不同地域和时间的研究结果也可能不尽相同。但总体而言,通过分析鸟类种群数据得出的结果能够更加真实的反映红火蚁的影响。如 Kopachena 等^[62]对两个群体的家燕(*Hirundo rustica*)巢进行监测,发现在其中一个群体中,25%的鸟巢被红火蚁侵入并导致繁殖完全失败。而在另一个群体中,未发现鸟巢被红火蚁攻击,表明筑巢地点和位置可能影响红火蚁侵入鸟巢。有趣的是,最终两个家燕群体的繁殖成功率并无显著差异。对历史数据进行比较,也未发现红火蚁入侵后德克萨斯州的家燕种群数量发生明显下降,这可能是由于家燕的繁殖成功率受到多种因素的影响。Yosef 和 Lohrer^[63]未发现红火蚁侵入呆头伯劳(*Lanius ludovicianus*)的巢穴并捕食卵和幼鸟,且红火蚁对亲鸟的领地面积、产蛋数、幼鸟数量、出飞数、捕食猎物数量和飞行时间等指标均未造成

显著影响。然而,Allen 等^[64]发现在使用饵剂对红火蚁进行防治的区域,昆虫的生物量、物种丰富度和多样性更高,能观察到更多的呆头伯劳。

个别研究甚至发现红火蚁对鸟类有一定正面作用。如婚飞的红火蚁占紫岩燕(*Progne subis*)猎物总数量的 56%,总生物量的 27%,且捕食婚飞红火蚁提高了紫岩燕的捕食效率^[65]。但总体而言,红火蚁对鸟类的影响弊大于利。鸟类种类繁多,覆盖了各种生境,然而只有鸡形目(Galliformes)和雀形目(Passeriformes)鸟类受红火蚁影响的研究较多,红火蚁对其他种类鸟类的影响未来应得到更多重视。

2.5 哺乳类

与爬行类和鸟类相比,哺乳类动物大多没有卵的发育阶段(原兽亚纲除外),因此红火蚁对哺乳类动物繁殖的影响相对较小。然而,红火蚁仍可能蜇刺哺乳动物并导致其受伤感染。此外,红火蚁可能干扰哺乳动物的觅食行为。由于小型哺乳类动物体型较小,活动能力有限,与大型哺乳动物相比更易被红火蚁蜇伤,且毒素的剂量效应更为显著。因此本文对两者分而述之。

2.5.1 小型哺乳类

红火蚁对小型哺乳动物影响的研究主要集中在啮齿目(Rodentia)。红火蚁主要影响这些啮齿哺乳动物的觅食行为。如 Orrock 和 Danielson^[66]发现红火蚁对灰背鹿鼠(*Peromyscus polionotus*)觅食行为的负面影响(降低种子的取食量)较其它因素(满月和捕食者尿液)更为显著。Darracq 等^[67]也发现在有红火蚁的区域,刚毛棉鼠(*Sigmodon hispidus*)在投食点剩余的食物量显著高于没有红火蚁的区域。此外,红火蚁可对啮齿动物的种群数量造成直接影响。如 Killion 等^[68]报道在夏秋两季,在红火蚁防治区域中诱捕到的北侏鼠(*Baiomys taylori*)数量高于未防治区域。Morehart 等^[69]也发现红火蚁防治显著提高了基拉戈棉鼠(*Peromyscus gossypinus*)和刚毛棉鼠的存活率和种群的平均变化率。有趣的是,在没有红火蚁的情况下,灰背鹿鼠更倾向于在有遮蔽物的区域觅食;然而在红火蚁存在的情况下,是否有遮蔽物对灰背鹿鼠觅食行为的影响不再显著^[66]。Long 等^[70]也发现在本地捕食者存在时,红火蚁对刚毛棉鼠存活率无显著影响;而在本地捕食者不存在时,红火蚁在一定程度上降低了刚毛棉鼠存活率。这些研究结果表明红火蚁对小型哺乳类动物的影响可与其他因素交互作用。

2.5.2 大型哺乳类

红火蚁常攻击圈养的家畜和宠物。在 1993 年对德克萨斯州兽医的一项调查中,三分之二的受访者报告曾治疗过被红火蚁蜇刺受伤的家畜和宠物,其中 17.5%是牛^[71]。红火蚁常攻击家畜的皮肤、腿部、眼睛和鼻孔粘膜等部位,甚至导致动物失明和窒息,对围栏内活动受限的动物或新生的动物影响尤为严重^[72]。Conceicao 等^[73]报道被红火蚁蜇刺后,在家犬皮肤上观察到了与人类症状相似的脓疱型皮炎。Waldridge^[74]报道一匹断奶的马被火蚁蜇伤后引起严重的脚膜炎,甚至需要被安乐死。红火蚁侵入食物和水源也可减少家畜的取食量,造成营养不良等症^[75]。除了直接伤害,红火蚁还会对家畜价格产生间接影响。如在驯马产业中,红火蚁的蜇刺可能导致赛马出现疼痛、瘙痒和皮肤刺激等症状,从而影响其表现,降低其市场价值^[75]。此外,红火蚁同样威胁野生大型哺乳动物。如 Mueller 等^[76]报道一只幼年白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)后肢被红火蚁蜇伤后受惊狂跑,可能增加其被其他捕食者发现的风险。Allen 等^[77]使用饵剂对一些区域进行红火蚁防治后,发现幼鹿指数(幼鹿数量/成年母鹿)是未防治区域的 2 倍,但鹿的种群密度无显著差异,表明高密度的红火蚁主要对幼鹿造成负面影响。

3 动物对红火蚁的应对

3.1 行为应对

一些脊椎动物可使用一系列行为摆脱红火蚁攻击。如球趾虎(*Sphaerodactylus macrolepis*)在遭遇红火蚁后,可用爪和尾弹开红火蚁,改变姿势,以及迅速逃离,且这些行为的频率随着红火蚁密度的增加而增加^[78]。东方强棱蜥也常用后肢拨开或蹬开红火蚁。有趣的是,拥有更长后肢的东方强棱蜥能更容易地移除红火蚁,

长期暴露在红火蚁的东方强棱蜥种群也迅速进化出了更长的后肢^[79-80]。主动避开红火蚁也是常见的行为策略。如 Long 等^[81]发现幼年南方蟾蜍在有红火蚁容器中的移动速度是对照容器中的 1.5 倍,此外,蟾蜍在靠近有红火蚁区域时,其活动时间下降了 35%。Langkilde^[82]对四个东方强棱蜥地理种群(红火蚁入侵栖息地的时间从 23—70 a 不等)进行研究,发现它们并不会主动避免在蚁丘周围活动,对红火蚁的气味也无避忌行为,表明这些蜥蜴并未进化出主动避开红火蚁的行为。然而,作为食蚁物种,东方强棱蜥能迅速学习避免取食红火蚁。Venable 和 Langkilde^[83]发现东方强棱蜥幼体无差别地取食红火蚁和布伦锥臭蚁(*Dorymyrmex bureni*),而成体捕食的布伦锥臭蚁数量是红火蚁的三倍,这可能是由于成体经历过蜇刺后学会避免取食红火蚁。进一步研究表明,在实验室饲喂 100% 红火蚁 1 d 后,东方强棱蜥幼体即开始避免取食红火蚁(取食量下降 2/3);而取食 50% 红火蚁和 50% 布伦锥臭蚁 1 d 后,东方强棱蜥幼体对红火蚁的取食量仅略有下降,且 5 d 后对红火蚁的取食量恢复到第一天的水平,表明刺激强度影响东方强棱蜥幼体避免取食红火蚁的行为^[84]。有趣的是,在实验室饲喂红火蚁 5 d 后,东方强棱蜥取食红火蚁和布伦锥臭蚁的数量都显著下降,表明避免取食红火蚁的行为也会对其正常的觅食活动造成干扰^[85]。Killion 等^[68]也报道北侏鼠在挖掘洞穴时可能避开红火蚁密度较高的区域。在实验室中,北侏鼠同样会避开有红火蚁的迷宫臂^[86]。然而,小型哺乳动物对红火蚁的应对策略较为复杂,常受到其它环境因素的影响。如在夏季,暂居的北侏鼠倾向于避开红火蚁密度较高的区域活动,但这一效应在其他季节并不显著^[87]。研究者推测这可能是由于夏季温度较高,红火蚁更多的在夜间活动,与夜行性的北侏鼠活动时间高度重叠。

3.2 生理应对

红火蚁蜇刺常迅速引发动物的免疫反应,并造成其体内激素水平的变化。这些变化可帮助动物主动抵抗红火蚁毒素的影响,但也可能触发应激反应,对动物健康造成不同程度的负面影响。被红火蚁蜇刺一次后,东方强棱蜥的皮质酮(与压力相关的荷尔蒙)浓度上升,而当东方强棱蜥被长期饲养在有红火蚁的环境中时,血液中的皮质酮浓度下降^[88]。然而,Boronow 和 Langkilde^[89]比较了连续暴露在红火蚁 35 代和从未接触红火蚁的两个东方强棱蜥种群,被红火蚁蜇刺后,两者的生理指标(溶血活性、咬合力、翻身能力、冲刺速度)无显著差异,表明长期暴露于红火蚁的东方强棱蜥种群并未进化出对红火蚁毒素更强的抗性。Powell^[90]使用酶联免疫吸附测定技术(ELISA)检测了红火蚁蜇刺后牛和羊产生的特异性 IgG 抗体,发现该抗体含量的个体差异较大,且不同基因型牛体内的特异性 IgG 抗体含量差异显著。尽管有较多研究关注红火蚁蜇刺人类后的病理反应和生理生化指标,在动物中的相关研究仍较少,有必要进一步关注。

4 小结与展望

在现有文献中,红火蚁对鱼类和两栖类动物影响的研究较少,对鸟类、爬行类和哺乳类的研究相对较多。红火蚁主要威胁繁殖期的鸟类和爬行类,直接捕食卵和活动能力较低的幼体,此外还可通过干扰成体的筑巢和育幼等行为,间接降低繁殖成功率。对于哺乳动物,红火蚁主要通过蜇刺影响动物健康,并干扰其觅食活动。一些动物对红火蚁有避忌行为和复杂的免疫应答,可能在一定程度上减轻了红火蚁的伤害,然而这方面的研究主要集中在东方强棱蜥、北侏鼠和牛等少数物种,其研究结论可能无法推广到其他动物。值得注意的是,本领域几乎所有的研究都是由国外学者完成的。王磊等^[4]系统检索了 2004—2022 年中国大陆与红火蚁直接相关的科技课题、学术论文与著作、硕士与博士学位论文和相关科技成果,无一以红火蚁对我国脊椎动物的危害和影响为主要研究内容,仅有少量综述指出了红火蚁对我国野生动物的威胁^[91]。这可能是因为红火蚁入侵我国时间较短,学界尚未关注到这一领域。

目前,我国已发现红火蚁分布的省份包括广东、广西、台湾、香港、澳门、福建、海南、江西、四川、贵州、浙江、云南、重庆、湖南和湖北。Wang 等^[92]用气候模型对红火蚁在国内的适生区域进行了预测,未来红火蚁发生的高风险区还包括安徽、上海、江苏、河南等省(市)。然而,大部分的研究主要关注以上地区的农田、果园等农业生态系统,对林草湿地和自然保护区红火蚁的发生和为害情况尚未有详实的调查数据,而这些生境是

各种脊椎动物主要的栖地。建议我国学者尽快开展动物学、昆虫学、动物医学、保护生物学和生态学的交叉研究与联合攻关,关注这些地区和生境中的红火蚁对脊椎动物的影响,并重点关注以下几个类群:

(1)经济动物:红火蚁攻击各种具有经济价值的禽类和家畜,并可造成巨大的经济损失。如 Wylie 和 Janssen-May^[75] 估计澳大利亚牧场每年用于治疗红火蚁蛰伤的家畜、维修器材设备和进行红火蚁防治的费用高达 3.08 亿澳元。仅在昆士兰州,由于牛只数量达到 1130 万头,红火蚁造成的经济损失即超过 1.28 亿澳元/年(平均每头牛 9.5 美元/a)。Barr 和 Drees^[72] 报道在美国德克萨斯州,红火蚁对养牛业造成的经济损失约为 5.8 美元/头。而在美国夏威夷州,红火蚁对养牛业造成的经济损失约为 6.3 美元/头^[93]。值得注意的是,这些研究时间跨度较大(1994—2017 年)。由于红火蚁的发生在上述地区尚未得到有效控制,且红火蚁防治和家畜治疗的成本有所上升,估计目前红火蚁对澳洲和美国畜牧业造成的经济损失可能会进一步增加。在我国,红火蚁对家禽和牲畜等经济动物的影响未见统计报道,但考虑到我国巨大的禽畜数量和以圈养为主的饲养方式,危害可能不容乐观。建议对我国牧场和养殖场进行红火蚁发生情况普查,对禽畜生产和加工企业、养殖户和管理人员进行问卷或走访调查,尽快摸清红火蚁对我国经济动物的影响。

(2)珍稀动物:红火蚁对珍稀物种影响的研究较少,仅绿海龟、休斯顿蟾蜍和哥法地鼠龟等少数物种有所报道。这可能是由于濒危物种数量少、分布范围小、活动较为隐匿,难以在野外直接观察到红火蚁对这些动物的危害。此外,对濒危物种开展实验评估也存在一系列伦理和法律的问题。对于一些极度濒危的物种和极小种群,即使红火蚁仅导致少量个体的伤亡也可能对种群的延续造成巨大影响。此外,红火蚁对栖息地的破坏也可能间接危害这些动物的生存和繁衍。在我国,红火蚁存在着蔓延和扩大的趋势,但是对于珍稀濒危脊椎动物的影响关注极少。在红火蚁刚入侵我国的 2006 年,林芙蓉等^[91] 即指出《国家重点保护野生动物名录(1988 年版)》中的 1 种两栖类、18 种爬行类和 22 种鸟类可能受到红火蚁的影响,但至今尚未有具体的研究数据和评估结果。随着红火蚁在我国超乎预期的扩散速度和对多种类型生境的入侵,实际受到红火蚁影响的珍稀脊椎动物物种数很可能高于这一数字,未来有必要结合红外摄像、大数据分析、遥感等新技术,全面评估红火蚁对珍稀野生动物的影响。同时,研发适用于自然保护区的红火蚁监测和根除技术也迫在眉睫。

(3)食蚁物种:目前,在红火蚁的原产地南美洲发现了 44 种红火蚁天敌,包括寄生蚤蝇、寄生蜂、捻翅目昆虫和多种线虫^[94—95],但尚未报道南美洲存在以红火蚁为主要食物来源的脊椎动物。这可能是由于在长期的进化中,当地的脊椎动物已学会避免取食红火蚁。然而在新入侵的地区,捕食性的脊椎动物,尤其是食蚁物种,在其漫长的进化史中从未遭遇红火蚁,在较短时间内可能无法学习准确辨别和避开红火蚁。这些动物在捕食红火蚁的过程中可能被直接蛰伤体表、口腔和消化道黏膜。此外,被吞食的红火蚁可能在消化道内释放毒素。需要注意的是,取食红火蚁对食蚁动物的影响可能较为复杂。最新的研究表明,取食少量红火蚁后东方强棱蜥体内产生了与被红火蚁蛰刺后相似的免疫反应,体内抗红火蚁毒素的特异性 IgM 抗体和嗜碱粒细胞含量均显著升高,这可能帮助东方强棱蜥抵抗红火蚁的毒素,可应对红火蚁蛰刺带来的伤害^[96]。我国也存在本土食蚁物种(如穿山甲等),有必要特别关注红火蚁对这些动物的影响。

参考文献(References):

- [1] Inoue M N, Goka K. The invasion of alien ants across continents with special reference to Argentine ants and red imported fire ants. *Biodiversity*, 2009, 10(2/3): 67-71.
- [2] Ascunce M S, Yang C C, Oakey J, Calcaterra L, Wu W J, Shih C J, Goudet J, Ross K G, Shoemaker D. Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science*, 2011, 331(6020): 1066-1068.
- [3] 曾玲, 陆永跃, 何晓芳, 张维球, 梁广文. 入侵中国大陆的红火蚁的鉴定及发生为害调查. *昆虫知识*, 2005, 42(2): 144-148, 230-231.
- [4] 王磊, 许益鏊, 曾玲, 梁钰铃, 李潘潘, 吴娇, 陆永跃. 发现红火蚁入侵中国 19 年:科技支撑体系构建. *环境昆虫学报*, 2022, 44(6): 1341-1350.
- [5] 王磊, 陈科伟, 冯晓东, 王晓亮, 陆永跃. 我国大陆红火蚁入侵扩张趋势长期预测. *环境昆虫学报*, 2022, 44(2): 339-344.
- [6] Ross K G, Fletcher D J C. Comparative study of genetic and social structure in two forms of the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1985, 17(4): 349-356.
- [7] Mescher M C, Ross K G, Shoemaker D D, Keller L, Krieger M J B. Distribution of the two social forms of the fire ant *Solenopsis invicta*

- (Hymenoptera: Formicidae) in the native South American range. *Annals of the Entomological Society of America*, 2003, 96(6): 810-817.
- [8] 邵敬国, 罗礼智, 陈浩涛, 江幸福, 雷朝亮. 应用多元 PCR 技术对我国红火蚁社会型的鉴定. *昆虫学报*, 2008, 51(5): 551-555.
- [9] Porter S D, Savignano D A. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, 1990, 71(6): 2095-2106.
- [10] Vargo E L, Fletcher D J C. On the relationship between queen number and fecundity in polygyne colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Physiological Entomology*, 1989, 14(2): 223-232.
- [11] Allen C R, Epperson D M, Garmestani A S. Red imported fire ant impacts on wildlife: a decade of research. *The American Midland Naturalist*, 2004, 152(1): 88-103.
- [12] Jetter K M, Hamilton J, Klotz J H. Eradication costs calculated: red imported fire ants threaten agriculture, wildlife and homes. *California Agriculture*, 2002, 56(1): 26-34.
- [13] MacConnell J G, Blum M S, Fales H M. The chemistry of fire ant venom. *Tetrahedron*, 1971, 27(6): 1129-1139.
- [14] Epperson D M, Allen C R. Red imported fire ant impacts on upland arthropods in southern Mississippi. *The American Midland Naturalist*, 2010, 163(1): 54-63.
- [15] Wetterer J K, Moore J A. Red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) at gopher tortoise (Testudines: Testudinidae) burrows. *Florida Entomologist*, 2005, 88(4): 349-354.
- [16] Epperson D M, Allen C R, Hogan K F E. Red imported fire ants reduce invertebrate abundance, richness, and diversity in gopher tortoise burrows. *Diversity*, 2020, 13(1): 7.
- [17] 沈鹏, 赵秀兰, 程登发, 郑永权, 林芙蓉. 红火蚁入侵对本地蚂蚁多样性的影响. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2007, 32(2): 93-97.
- [18] 吴碧球, 陆永跃, 曾玲, 梁广文. 红火蚁入侵对广东多种生境中蚂蚁类群的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 151-156.
- [19] 宋侦东, 许益鏖, 陆永跃, 黄俊, 曾玲. 化学防治对绿化带中红火蚁及本地蚂蚁的影响. *生态学报*, 2009, 29(11): 6148-6155.
- [20] 吴碧球, 陆永跃, 梁广文, 曾玲. 红火蚁对新入侵龙眼园和荒草地蚂蚁类群多样性的影响. *生态学报*, 2010, 30(8): 2075-2083.
- [21] King J R, Tschinkel W R. Experimental evidence that the introduced fire ant, *Solenopsis invicta*, does not competitively suppress co-occurring ants in a disturbed habitat. *Journal of Animal Ecology*, 2006, 75(6): 1370-1378.
- [22] 席银宝, 陆永跃, 梁广文, 曾玲, 许益鏖. 红火蚁对荔枝园无脊椎动物群落多样性及稳定性的影响. *生态学报*, 2010, 30(8): 2084-2099.
- [23] 杜澄举, 王磊, 陆永跃, 贾彩娟, 林绪平, 许少嫦, 温秀军, 王偲. 林草湿地与城市绿地红火蚁发生特点与监测防控研究进展. *昆虫学报*, 2023, 66(8): 1128-1138.
- [24] 金玫蕾. 我国实验动物科学带来的动物伦理及福利问题. *生命科学*, 2012, 24(11): 1325-1329.
- [25] 李山梅, 刘海宁. 东西方动物伦理的共识与实践应用. *南京林业大学学报: 人文社会科学版*, 2012, 12(4): 73-76.
- [26] Rust M K, Su N Y. Managing social insects of urban importance. *Annual Review of Entomology*, 2012, 57: 355-375.
- [27] Morrill W L. Dispersal of red imported fire ants by water. *Florida Entomologist*, 1974, 57(1): 39-42.
- [28] Contreras C, Labay A. Rainbow trout kills induced by fire ant ingestion. *The Texas Journal of Science*, 1999, 51(2): 199-200.
- [29] Adams B J, Hooper-Bùi L M, Strecker R M, O'Brien D M. Raft formation by the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Science: Online*, 2011, 11: 171.
- [30] Green H B, Hutchins R E. Laboratory study of toxicity of imported fire ants to bluegill fish. *Journal of Economic Entomology*, 1960, 53(6): 1137-1138.
- [31] Darracq A K, Hromada S, Neighbors L, Smith L, Conner L, McCleery R. Reducing populations of an invasive ant influences survival, growth, and diet of southern toads (*Anaxyrus terrestris*). *Journal of Herpetology*, 2022, 56(1): 84-91.
- [32] Sirsi S, Marsh M J, Forstner M R J. Evaluating the effects of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) on juvenile Houston Toads (*Bufo* [= *Anaxyrus*] *houstonensis*) in Colorado County, TX. *PeerJ*, 2020, 8: e8480.
- [33] Allen C R, Birge H E, Slater J, Wiggers E. The invasive ant, *Solenopsis invicta*, reduces herpetofauna richness and abundance. *Biological Invasions*, 2017, 19(2): 713-722.
- [34] Todd B, Willson J, Gibbons J. The global status of reptiles and causes of their decline. *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*, Second Edition: CRC Press, 2010: 47-67.
- [35] Gibbon J W, Scott D E, Ryan T J, Buhlmann K A, Tuberville T D, Metts B S, Greene J L, Mills T, Leiden Y, Poppy S, Winne C T. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience*, 2000, 50(8): 653-666.
- [36] Parris L B, Lamont M M, Carthy R R. Increased incidence of red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) presence in loggerhead sea turtle (Testudines: Cheloniidae) nests and observations of hatchling mortality. *Florida Entomologist*, 2002, 85(3): 514-517.
- [37] Buhlmann K A, Coffman G. Fire ant predation of turtle nests and implications for the strategy of delayed emergence. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 2001, 117(2): 94-100.
- [38] Allen C R, Forsy E A, Rice K G, Wojcik D P. Effects of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) on hatching turtles and prevalence of fire ants on sea turtle nesting beaches in Florida. *Florida Entomologist*, 2001, 84(2): 250-253.
- [39] Epperson D M, Heise C D. Nesting and hatchling ecology of gopher tortoises (*Gopherus polyphemus*) in southern Mississippi. *Journal of Herpetology*, 2003, 37(2): 315-324.
- [40] Dziadzio M C, Chandler R, Smith L, Castleberry S. Impacts of red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) on nestling and hatchling gopher tortoises

- (*Gopherus polyphemus*) in southwest Georgia, USA. *Herpetological Conservation and Biology*, 2016, 11(3): 527-538.
- [41] Marcó M V P, Piña C I. Hormigas coloradas (*Solenopsis invicta*; Hymenoptera: Formicidae) en nidos de yacaré overo (*Caiman latirostris*; Crocodylia: Alligatoridae): ¿Aleatorio o elección? Instituto Superior de Correlacion Geologica, Serie Miscelanea, 2008, 17(1): 201-210.
- [42] Marcó M V P, Piña C I, Larriera A. Presence of red fire ants (*Solenopsis invicta* Buren) in broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*) nests. *Journal of Herpetology*, 2012, 46(2): 228-232.
- [43] Allen C R, Rice K G, Wojcik D P, Percival H F. Effect of red imported fire ant envenomization on neonatal American alligators. *Journal of Herpetology*, 1997, 31(2): 318-321.
- [44] Marcó M V P, Larriera A, Piña C I. Red fire ant (*Solenopsis invicta*) effects on broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*) nest success. *Journal of Herpetology*, 2015, 49(1): 70-74.
- [45] Reagan S R, Ertel J M, Wright V L. David and Goliath retold: fire ants and alligators. *Journal of Herpetology*, 2000, 34(3): 475-478.
- [46] Thawley C J, Langkilde T. Invasive fire ant (*Solenopsis invicta*) predation of eastern fence lizard (*Sceloporus undulatus*) eggs. *Journal of Herpetology*, 2016, 50(2): 284-288.
- [47] Darracq A K, Smith L, Oi D, Conner L, McCleery R. Invasive ants influence native lizard populations. *Ecosphere*, 2017, 8(1): e01657.
- [48] Gifford M E, Robinson C D, Clay T A. The influence of invasive fire ants on survival, space use, and patterns of natural selection in juvenile lizards. *Biological Invasions*, 2017, 19(5): 1461-1469.
- [49] Swartwout M C, Willson J D. Southeastern US snake species are vulnerable to egg predation by red imported fire ants (*Solenopsis invicta*). *Herpetologica*, 2022, 78(2): 139-144.
- [50] Warner H, Swartwout M. Sublethal effects of red imported fire ant envenomation on hatchlings of North American oviparous snakes. Fayetteville: University of Arkansas, 2021.
- [51] Legare M L, Eddleman W R. Home range size, nest-site selection and nesting success of black rails in Florida. *Journal of Field Ornithology*, 2001, 72(1): 170-177.
- [52] Travis B V. The fire ant (*Solenopsis* spp.) as a pest of quail. *Journal of Economic Entomology*, 1938, 31(6): 649-652.
- [53] Ridlehuber K T. Fire ant predation on wood duck ducklings and pipped eggs. *The Southwestern Naturalist*, 1982, 27(2): 222.
- [54] Giuliano W M, Allen C R, Lutz R S, Demarais S. Effects of red imported fire ants on northern bobwhite chicks. *The Journal of Wildlife Management*, 1996, 60(2): 309-313.
- [55] Mueller J M, Dabbert C B, Demarais S, Forbes A R. Northern bobwhite chick mortality caused by red imported fire ants. *The Journal of Wildlife Management*, 1999, 63(4): 1291-1298.
- [56] Pedersen E K, Grant W E, Longnecker M T. Effects of red imported fire ants on newly-hatched northern bobwhite. *The Journal of Wildlife Management*, 1996, 60(1): 164-169.
- [57] Sikes P J, Arnold K A. Red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) predation on cliff swallow (*Hirundo pyrrhonota*) nestlings in east-central Texas. *The Southwestern Naturalist*, 1986, 31(1): 105-106.
- [58] Smith J E, Taylor S J, Whelan C J, Denight M L, Stake M M. Behavioral interactions between fire ants and vertebrate nest predators at two black-capped vireo nests. *The Wilson Bulletin*, 2004, 116(2): 163-166.
- [59] Morrow M E, Chester R E, Lehnen S E, Drees B M, Toepfer J E. Indirect effects of red imported fire ants on Attwater's prairie-chicken brood survival. *The Journal of Wildlife Management*, 2015, 79(6): 898-906.
- [60] Allen C R, Willey R D, Myers P E, Horton P M, Buffa J. Impact of red imported fire ant infestation on northern bobwhite quail abundance trends in southeastern United States. *Journal of Agricultural and Urban Entomology*, 2000, 17(1): 43-51.
- [61] Allen C R, Lutz R S, Demarais S. Red imported fire ant impacts on northern bobwhite populations. *Ecological Applications*, 1995, 5(3): 632-638.
- [62] Kopachena J G, Buckley A J, Potts G A. Effects of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) on reproductive success of barn swallows (*Hirundo rustica*) in northeast Texas. *The Southwestern Naturalist*, 2000, 45(4): 477-482.
- [63] Yosef R, Lohrer F E. Loggerhead shrikes, red fire ants and red herrings? *The Condor*, 1995, 97(4): 1053-1056.
- [64] Allen C R, Lutz R S, Lockley T, Phillips Jr S A, Demarais S. The non-indigenous ant, *Solenopsis invicta*, reduces loggerhead shrike and native insect abundance. *Journal of Agricultural and Urban Entomology*, 2001, 18(4): 249-259.
- [65] Helms J A IV, Godfrey A P, Ames T, Bridge E S. Are invasive fire ants kept in check by native aerial insectivores? *Biology Letters*, 2016, 12(5): 20160059.
- [66] Orrock J L, Danielson B J. Rodents balancing a variety of risks: invasive fire ants and indirect and direct indicators of predation risk. *Oecologia*, 2004, 140(4): 662-667.
- [67] Darracq A K, Conner L, Brown J S, McCleery R. Cotton rats alter foraging in response to an invasive ant. *Plos One*, 2016, 11(9): e0163220.
- [68] Killion M J, Grant W E, Vinson S B. Response of *Baiomys taylori* to changes in density of imported fire ants. *Journal of Mammalogy*, 1995, 76(1): 141-147.
- [69] Morehart M A, Gitzen R A, Terhune T M, Lepczyk C A, Sisson D C. Changes in native small mammal populations with removal of invasive ant. *Journal of Mammalogy*, 2021, 102(5): 1318-1330.
- [70] Long A K, Conner L M, Smith L L, McCleery R A. Effects of an invasive ant and native predators on cotton rat recruitment and survival. *Journal of*

- Mammalogy, 2015, 96(6): 1135-1141.
- [71] Barr C L, Drees B M. Results from the Texas veterinarian survey: impact of red imported fire ants on animal health. Proceedings of the 1994 Imported Fire Ant Conference, 1994: 9-11.
- [72] Barr C L, Drees B M. Texas cattle producer's survey: impact of red imported fire ants on the Texas cattle industry. Texas Agricultural Extension Service, Texas A&M University, College Station, TX, 1996.
- [73] Conceição L G, Haddad V Jr, Loures F H. *Pustular dermatosis* caused by fire ant (*Solenopsis invicta*) stings in a dog. Veterinary Dermatology, 2006, 17(6): 453-455.
- [74] Walldridge B. Fire ants and horses. Journal of Equine Veterinary Science, 2008, 28(7): 443-444.
- [75] Wylie F R, Janssen-May S. Red imported fire ant in Australia: what if we lose the war? Ecological Management & Restoration, 2017, 18(1): 32-44.
- [76] Mueller J M, Dabbert C B, Forbes A R. Negative effects of imported fire ants on deer; the "increased movement" hypothesis. The Texas Journal of Science, 2001, 53(1): 87.
- [77] Allen C R, Demarais S, Lutz R S. Effects of red imported fire ants on recruitment of white-tailed deer fawns. The Journal of Wildlife Management, 1997, 61(3): 911-916.
- [78] Kelehear C, Graham S P, Langkilde T. Defensive strategies of Puerto Rican dwarf geckos (*Sphaerodactylus macrolepis*) against invasive fire ants. Herpetologica, 2017, 73(1): 48-54.
- [79] Langkilde T. Invasive fire ants alter behavior and morphology of native lizards. Ecology, 2009, 90(1): 208-217.
- [80] Owen D A S, Robbins T R, Langkilde T. Trans-generational but not early life exposure to stressors influences offspring morphology and survival. Oecologia, 2018, 186(2): 347-355.
- [81] Long A K, Knapp D D, McCullough L, Smith L L, Conner L M, McCleery R A. Southern toads alter their behavior in response to red-imported fire ants. Biological Invasions, 2015, 17(7): 2179-2186.
- [82] Langkilde T. Holding ground in the face of invasion: native fence lizards (*Sceloporus undulatus*) do not alter their habitat use in response to introduced fire ants (*Solenopsis invicta*). Canadian Journal of Zoology, 2009, 87(7): 626-634.
- [83] Venable C P, Langkilde T. Eastern Fence Lizards (*Sceloporus undulatus*) display an ontogenetic shift in relative consumption of native and invasive prey. Canadian Journal of Zoology, 2019, 97(5): 419-423.
- [84] Venable C P, Adams T S, Langkilde T. Aversion learning in response to an invasive venomous prey depends on stimulus strength. Biological Invasions, 2019, 21(6): 1973-1980.
- [85] Venable C P, Langkilde T. Avoidance of invasive prey reduces subsequent consumption of similar native prey. Food Webs, 2022, 32: e00247.
- [86] Holtcamp W N, Williams C K, Grant W E. Do invasive fire ants affect habitat selection within a small mammal community? International Journal of Ecology, 2010, 2010: 642414.
- [87] Smith T S, Smith S A, Schmidly D J. Impact of fire ant (*Solenopsis invicta*) density on northern pygmy mice (*Baiomys taylori*). The Southwestern Naturalist, 1990, 35(2): 158-162.
- [88] Graham S P, Freidenfelds N A, Thawley C J, Robbins T R, Langkilde T. Are invasive species stressful? The glucocorticoid profile of native lizards exposed to invasive fire ants depends on the context. Physiological and Biochemical Zoology: PBZ, 2017, 90(3): 328-337.
- [89] Boronow K E, Langkilde T. Sublethal effects of invasive fire ant venom on a native lizard. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology, 2010, 313A(1): 17-23.
- [90] Powell J. Immunological response to *Solenopsis invicta* in cattle of different genetic types. Lubbock: Texas Tech University, 1999.
- [91] 林芙蓉, 程登发, 乔红波, 陈林. 红火蚁对我国一些生物潜在影响的初步分析. 昆虫知识, 2006, 43(5): 608-611.
- [92] Wang X L, Qin Y J, Xu Y L, Feng X D, Zhao S Q, Lu Y Y, Li Z H. Surveillance and invasive risk of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren in China. Pest Management Science, 2023, 79(4): 1342-1351.
- [93] Gutrich J J, VanGelder E, Loope L. Potential economic impact of introduction and spread of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in Hawaii. Environmental Science & Policy, 2007, 10(7/8): 685-696.
- [94] Porter S D, Williams D F, Patterson R S, Fowler H G. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): escape from natural enemies? Environmental Entomology, 1997, 26(2): 373-384.
- [95] Valles S M, Wetterer J K, Porter S D. The red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in the West Indies: distribution of natural enemies and a possible test bed for release of self-sustaining biocontrol agents. Florida Entomologist, 2015, 98(4): 1101-1105.
- [96] Tylan C, Engler H I, Villar G, Langkilde T. Consumption of fire ants, an invasive predator and prey of native lizards, may enhance immune functions needed to combat envenomation. Biological Invasions, 2023, 25(3): 725-740.