

DOI: 10.20103/j.stxb.202305241104

倪美虹, 杨欣怡, 蒋明星. 蚂蚁入侵适应性进化及其机制. 生态学报, 2024, 44(13): 5423-5434.

Ni M H, Yang X Y, Jiang M X. Adaptive changes and underlying mechanisms in ant invasions. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5423-5434.

蚂蚁入侵适应性进化及其机制

倪美虹, 杨欣怡, 蒋明星*

浙江大学昆虫科学研究所/农业农村部农业昆虫学重点实验室/浙江省作物病虫害生物学重点实验室, 杭州 310058

摘要: 入侵种被传至一个新的区域后, 在面对当地某些生态因子的胁迫时如何发生适应性变化, 是入侵生物学研究的一个重要课题。这方面信息对评价物种的入侵性、制订防控策略具有重要指导意义。入侵性蚂蚁作为无脊椎陆生动物中入侵最成功、危害最严重的一类, 其生物学、生态学已得到大量研究, 许多报道表明它们在定殖和扩张过程中会发生适应性变化。基于 30 多年的文献资料, 从蚁群社会结构、超级蚁群形成能力、个体大小、觅食行为、种间竞争、天敌防御、适应低温能力、生态位转变等多个角度进行了全面总结, 并针对这些方面适应性变化的机制, 从表型可塑性、适应性进化、自身遗传学基础、与共生微生物的互利关系等角度进行了剖析。提出了今后有待重点研究的几个问题。将有助于深化对蚂蚁成功入侵机制的认识, 为推进我国红火蚁 (*Solenopsis invicta* Buren)、小火蚁 (*Wasmannia auropunctata* Roger) 等入侵性蚂蚁的研究与治理提供参考。

关键词: 入侵性蚂蚁; 定殖; 社会结构; 性状可塑性; 适应性进化

Adaptive changes and underlying mechanisms in ant invasions

NI Meihong, YANG Xinyi, JIANG Mingxing*

Institute of Insect Sciences, Zhejiang University/Ministry of Agriculture and Rural Affairs Key Laboratory of Agricultural Entomology/Key Laboratory of Biology of Crop Pathogens and Insects of Zhejiang Province, Hangzhou 310058, China

Abstract: During establishment and subsequent range expansion, invasive species experience abiotic or biotic factors that are different from those in their native range. As an adaptive response, some of their behavioral, physiological or morphological traits may change to certain degrees. Identifying such changes and underlying mechanisms is critical to invasibility evaluation and risk assessment, and thus informative for the planning of prevention and monitoring means. Invasive ants are among the most widespread and damaging invaders, and some of them have received much research attention in their biology, documented capable of undergoing adaptive changes in their introduced range. Based on the literature over the past 30 years, we summarized such changes by focusing on social structure of colonies, ability to form supercolonies, body size, foraging behavior, interspecific competition, and defense against enemies. Social structure may vary with environments in the division of labor, social form, and between-castes interactions. The ability of forming supercolonies in some invasive ants tends to be higher in introduced regions than in native range. Body size, a key life-history trait influencing invasive ants' biology and their ecological success, has been demonstrated extensively for its plasticity in invasive ants, which could benefit performances of workers. Foraging and competing behaviours have attracted much interest because of their significance for success of ants; they may be flexibly adjusted by ants according to situations of colonies, competitors, resources or other environmental factors. For a few invasive ants, release from enemies is regarded as one of the major reasons for their success outside native range, where the energy originally used for defences would be deployed to growth, reproduction or other aspects of life. Increased tolerance to adverse ambient temperatures, and adaptive

基金项目: 浙江省 2023 年度“尖兵”“领雁”研发攻关计划项目 (2023C02025)

收稿日期: 2023-05-24; 网络出版日期: 2024-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mxjiang@zju.edu.cn

shifts in ecological niches under pressures of resource limit, competitors, and climatic factors, have also been reported to some extent. After this, we analyzed the underlying mechanisms of these changes, in the contexts of phenotypic plasticity, adaptive evolution, genetic basis, and symbiotic relationships with microorganisms. We suggest some topics to be addressed in future studies, including associations between social structure and ecological adaptation in little-studied ant invaders; phenotypic plasticity in behavioural syndromes; increased competitive ability after enemy release; and genetic basis for adaptative changes. We also stress the importance of applying knowledge generated in this field to practice, and the need to strengthen international collaborations in researches. This review will hopefully deepen our understanding of ants' invasion mechanisms, and provide clues for the research and management of invasive ants in China, e.g., the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren, and the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* Roger.

Key Words: invasive ants; colonization; social structure; trait plasticity; adaptive evolution

外来种在定殖和扩张过程中,有可能受到传入地多种生态因素的胁迫,如天敌、竞争者、寄(宿)主或食物缺乏、不适气候条件等^[1]。当其中有些胁迫因素有别于原产地或其他入侵地,甚至比原产地更为苛刻时^[2],它们有可能在行为、生理、形态等方面发生适应性变化,从而实现传入地环境的快速适应^[3-7]。揭示生态适应性变化的具体表现并剖析相关机制,可为外来种入侵性(Invasibility)分析、入侵风险评估、防控策略制订提供科学依据,是入侵生物学研究的一项重要内容。

在已知的无脊椎陆生动物入侵种中,蚂蚁是入侵最成功、危害最严重的一类。据统计,全球入侵性蚂蚁多达 240 种左右^[8],其中许多种类能造成巨大的生态学灾难、经济损失和社会学危害,尤其能对生态系统的结构与功能造成严重影响。因此,多年来人们对入侵性蚂蚁的研究与防控一直相当重视^[9]。大量研究表明,入侵性蚂蚁具有许多有助于其定殖和扩张的生物学、生态学特点,例如:具有攻击性;生态幅度较广,能在不同气候区或多种生境中生存;能利用本地蚂蚁无法利用的筑巢资源^[10];有的种类发现和利用食物的效率明显高于本地蚂蚁,如阿根廷蚁(*Linepithema humile* Mayr)^[11]。不仅如此,有别于非社会性的入侵昆虫,有的入侵性蚂蚁还具有一些特有性状,如可形成超级蚁群(Supercolony),即由多个相互间有联系的巢组成一个庞大的蚁群^[12-14]。而且,许多性状还具有潜在可塑性,因此,入侵性蚂蚁的定殖很少受繁殖体数量的约束^[15],一旦传入,不仅能较快建立可自我维持的种群而成功定殖,并且短期内就能积累起较大的种群数量,实现对本地生物群落的支配^[16]。在此过程中,入侵性蚂蚁像其他许多入侵性昆虫一样,能在诸多方面发生适应性变化^[17-20]。

本文基于过去 30 多年的文献资料,从不同角度对入侵性蚂蚁在定殖与扩张过程中生态适应性的具体变化及相关机制进行了全面总结与剖析,以期深化对此类物种入侵机制尤其自身入侵性的认识,并为推进我国红火蚁(*Solenopsis invicta* Buren)、小火蚁(*Wasmannia auropunctata* Roger)等外来蚂蚁的研究与治理提供参考。

1 入侵性蚂蚁生态适应性变化的表现

1.1 蚁群社会结构可因环境而异

蚁群社会结构(Social structure)的许多性状,如品级(Caste)构成、劳动分工、品级之间的互作关系、社会型[单蚁后型(Monogyne form;每个蚁群由单个蚁后的后代组成)或多蚁后(Polygyne form;蚁群由数个蚁后及其后代组成)]、巢穴类型[单巢型(Monodomy)或多巢(Polydomy)]等,关系到蚁群数量增长、空间扩张的潜力,因此,社会结构状况是评价一种蚂蚁入侵性和定殖能力的一个重要指标^[21-22]。显然,入侵性蚂蚁传入之后若其中的某些性状能发生适应性变化,对定殖和扩张是相当有利的^[23]。

研究发现,入侵性蚂蚁蚁群的品级分化(形成工蚁、兵蚁、有翅生殖蚁、蚁后等不同类型个体)、工蚁品级内的进一步分化(形成工蚁亚品级)以及年龄分工(Age polyethism)等方面性状,均具有因环境而异的特点,由此形成因地制宜、生动有趣且高效运作的社会结构^[24-25]。例如,小火蚁的不同工蚁执行与各自年龄相关的劳动分工,即年轻工蚁负责在巢内照料蚁后、幼体以及防御敌害,年长工蚁则主要在巢外觅食,但是,当将蚁群中

年轻工蚁减少时,原本由其负责的护理和防御任务转而由年长工蚁代为执行;有趣的是,这种分工的调整很可能只是单向的,即年长工蚁的觅食任务不能由年轻者来执行^[26]。而且,蚁后也可发生分工上的变化:同样是小火蚁,当蚁群中工蚁的数量减少时,蚁后会出现照料幼体、出巢觅食等类似工蚁的行为^[27]。这显示,当蚂蚁入侵到新的环境中,或所处环境发生变化时,蚁群会在劳动分工上作出相应调整,以满足正常生活需要。

社会型可随环境发生变化,这是入侵性蚂蚁在社会结构上的又一适应性表现。具体而言,有些蚂蚁在原产地以单蚁后型为主,而在入侵地则变为多蚁后型,在新环境下表现出很强的定殖和种群快速增长能力^[10,28]。例如,酸臭蚁(*Tapinoma sessile* Say)在自然生境(类似于原产地生境)中的蚁群为单蚁后型,以单巢形式存在,工蚁群体小,但当入侵到城市生态系统中时则变成多蚁后型,以多巢形式存在,工蚁的群体数量要大几个数量级,由此形成大型超级蚁群^[29-30]。又如,红火蚁入侵至美国德克萨斯州中西部地区后,逐渐调整为以多蚁后型占优势,以保证其中有一部分蚁后可产下对当地季节性干旱具适应能力的后代,避免种群灭绝;反之,若不作此调整而以单蚁后型占优势,则抗干旱能力显著下降,对定殖不利。另一方面,纵观不同蚂蚁,可发现社会型与是否具入侵性之间并无必然的联系。有些入侵性蚂蚁如一种铺道蚁(*Tetramorium immigrans* Santschi)^[31]、巴塔哥尼亚短蚁(*Brachymyrmex patagonicus* Mayr)^[32]等,不论在原产地还是入侵地始终都是单蚁后型;有些蚂蚁不论是单蚁后型还是多蚁后型均具入侵性,均可适应入侵地不同类型的环境条件^[33]。

在不同品级间的互作方面,也表现出很强的适应性。对阿根廷蚁研究发现,工蚁与蚁后两者不仅各司其职,为蚁群存活与繁衍作出各自贡献,而且相互之间还存在一种受密度制约的正向反馈关系,即工蚁可正向作用于蚁后的产生,蚁后也可正向作用于工蚁的产生,同时蚁后还可正向影响工蚁的存活^[34]。因此,当入侵性蚂蚁遇到新的环境条件时,工蚁与蚁后不论哪一方的分化比例升高,均有可能促使蚁群个体数量扩大。这种正向反馈关系对入侵十分有利,在定殖期间,它有助于减轻阿利效应(Allee effect)的不利影响而提高成功定殖概率,在定殖之后,则有利于蚁群体量增大而提高对不利环境的适应能力,从而促进种群扩张^[34]。

1.2 具有形成超级蚁群的能力

大多数蚂蚁具有较强的同伴识别意识,工蚁积极捍卫巢穴领域,然而有些蚂蚁不同巢穴之间的攻击水平较弱,以致于形成超级蚁群,即呈现一个由大型巢穴网络组成的超级群体;在超级群体内,巢穴之间不表现出攻击性,但在超级群体之间存在高度的攻击性。一些入侵性蚂蚁即具有形成超级蚁群的能力,其中最具代表性的是阿根廷蚁^[14]。但是,它们通常只在入侵地具有此能力,在原产地基本不出现超级蚁群;而且,即便在原产地形成超级蚁群,其大小明显不及入侵地的。例如,Pedersen 等^[35]发现,阿根廷蚁虽然在原产地也形成超级蚁群,但其尺寸(直径 25—500 m)要比入侵地的(绵延数千千米^[36])小几个数量级。因此,对某些种类而言,形成超级蚁群的能力可视为其传入后适应当地环境而成功入侵的一个重要因素。

超级蚁群的一个典型特征是蚁后在巢内即能交配,且能在工蚁的帮助下通过分巢在原有蚁群附近建立新群体,而非必须通过飞行才能完成交配和达到扩散目的。因此,交配方式或行为发生变化,即从原先的需通过飞行才能交配进化成具有巢内交配的能力,可能是蚂蚁入侵性形成的重要原因。据 Cremer 等(2008)^[17]研究,花园蚁(*Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma & Andrásfalvy),一种只通过分巢进行扩散而且无飞行扩散能力的入侵性蚂蚁)在入侵至外地之前,在原产地即已可能获得巢内交配这一性状,达到入侵发生前的一种预适应(Pre-adaptation),同时具翅胸节变得较小,翅也变短,不复具有毛蚁属 *Lasius* 种类翅胸节较大、翅较长等适于交配和飞行扩散的外部形态特征。

需注意的是,能否形成超级蚁群可能不是入侵能否成功的决定性因素。据 Heller^[37]在美国加利福尼亚西北地区调查,阿根廷蚁虽入侵该地至少已有 10 年之久,但超级蚁群的许多性状与原产地(阿根廷)种群相比并无显著差异,包括巢的密度、大小、蚂蚁密度、巢间最小距离(Nearest-neighbor distances)等。据近年 Putri 等^[38]对日本三个不同岛屿上(八丈岛 Hachijojima、冲绳岛 Okinawa 和父岛 Chichijima)褐足扁琉璃蚁(*Technomyrmex brunneus* Forel)的调查,其中仅有最迟被入侵的 1 个岛屿上出现了超级蚁群。这说明超级蚁群是否形成、是否呈现与原产地不同的一些特点及其对定殖的贡献大小,受到许多因素的影响,除了定殖后所经

历的时间,还有当地的环境条件等。

1.3 个体大小可发生适应性变化

个体大小作为物种生活史重要性状之一,可因环境条件发生可塑性变化,甚至快速进化^[39-40]。早在 20 多年前,就有研究者猜测非本地蚂蚁与本地蚂蚁之间存在个体大小上的差异,且个体大小与入侵能力之间存在一定关系。McGlynn^[41]通过比较 26 个属共 78 种非本地蚁与同属本地蚁的个体大小,发现有 22 个属的非本地蚁要小于本地蚁;而且,在品级单一、竞争中采用攻击行为的所有属中,非本地蚁体形均要小于本地蚁;同时,在擅长攻击的一些属中,非本地蚁成为小个体的概率要大于本地蚁。其中具代表性的是小火蚁,它在入侵地的个体要明显小于原产地个体^[39],前者具有攻击力强于本地蚁(故在种间竞争中占有优势)、工蚁产生速度快等特点,在入侵地表现出很强的定殖与扩张能力。但是,与此相反的是,Lester^[42]对新西兰 66 种外来蚂蚁三类不同定殖情况(即成功定殖,无法定殖,可以观察到“定殖”但最终无法定殖)分析后认为,个体小反而不利于定殖。

有些研究曾比较入侵性蚂蚁个体大小、形态随地理的变化情况,研究结果一定程度上说明了其与生态适应性的关系。例如,Wills 等^[43]对广大头蚁(*Pheidole megacephala* Fabricius)五个不同地理种群(澳大利亚、美国夏威夷与佛罗里达、毛里求斯、南非)的形态比较后发现,兵蚁、工蚁的体重均以本地蚁多样性高的地区(澳大利亚)最大,但两者形态的地理变化特点明显不一样:兵蚁头部的长度和宽度以毛里求斯种群最大,而工蚁的头部长度、后足胫节长度均以南非种群明显较大,说明兵蚁、工蚁这些形态上的地理变化可能是对当地环境条件快速适应的结果。综上所述,我们认为有些蚂蚁确实可以通过改变个体大小或形态来适应入侵地环境,但这是否为普遍现象还有待研究。

1.4 觅食与竞争行为可发生适应性调整

通常认为,与非入侵种相比,入侵种具更强的食物资源发现能力、空间扩散能力,因而觅食成功的概率相对较大^[44]。入侵性蚂蚁除了此特点,还能在发现资源之后,利用工蚁个体数量多、相互间紧密协作的优势,采取有效的攻击行为对资源进行支配,从而竞争性排挤其他蚂蚁^[15, 45]。因此,觅食能力、竞争能力强被视作是蚂蚁成功入侵的一个重要机制^[46]。同样,这些似乎是入侵性蚂蚁“与生俱来”的能力,能在定殖与扩张过程中发生适应性变化。

多年之前人们即发现,入侵性蚂蚁能够通过觅食策略的调整来支配本地群落,使食物网结构朝着有利于自己的方向变化^[11, 47-50]。以小火蚁为例:它在原产地(墨西哥)呈分散的斑块状分布,并与其他物种镶嵌,迫于本地蚂蚁的竞争压力,它寻找资源的速度十分迅速;但在入侵地(波多黎各),它在种群丰度上占绝对优势,对资源的支配能力也很强,在此情况下,其觅食策略作出了相应调整,突出表现为发现食物的速度缩短为原产地种群的一半左右^[51]。近年还发现,觅食行为还可随蚁群发展出现较大变化,例如,随着群体规模增加,红火蚁发现食物所需时间缩短,对觅食者的招募速度加快,最大觅食量也显著增加^[52]。这说明,入侵性蚂蚁可通过觅食策略的调整节省用于此过程的能量支出,或将其转到其他生命过程,由此促进定殖和扩张。

攻击性作为反映竞争水平的一个重要指标,除了存在于蚂蚁种类之间,还存在于同种蚂蚁的不同个体之间。许多研究表明,入侵性蚂蚁种内不同个体之间的攻击行为往往较弱^[53-58];而且,有的蚂蚁如黄褐尼氏蚁(*Nylanderia fulva* Mayr)^[22],当传入到其他地方后,原本存在的种内攻击行为有可能消失。显然,这种种内攻击行为的消失是一种重要的适应性现象,它十分有利于来自不同蚁群的个体共存和超级蚁群形成,使其在生态系统中数量上占据明显优势^[57]。

1.5 天敌防御相关的资源投入策略可发生调整

天敌解脱假说(Enemy release hypothesis)认为,外来种在入侵地种群数量增大的原因之一是当地缺乏有效天敌^[59-60]。在入侵性蚂蚁中,天敌解脱的现象已有报道,甚至被认为是某些种类入侵的重要助推因素^[61]。其中一个较有说服力的例子来自红火蚁:在原产地南美洲,红火蚁至少有 30 种天敌^[62],受其控制,在当地不能成灾,而在入侵地美国等地方,天敌种类极少,极易造成严重危害^[62-63];而且,针对病原菌的调查也显示,入

侵地红火蚁种群被其感染的水平要低于原产地种群^[61,64]。在其他入侵性蚂蚁如花园蚁(*Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma & Andrásfalvy)^[17]、阿根廷蚁^[65]中,也可能存在天敌解脱现象。

在理论上,天敌解脱有利于原本用于防御天敌的资源流向生长、发育、繁殖等其他生活史过程,从而增强竞争力。这种情况在入侵性蚂蚁中的发生程度尚不十分清楚,但它确实存在。对花园蚁研究发现,刚入侵不久的种群因遭受的寄生物胁迫较轻,其向组成型免疫防御(Constitutive immune defences)的资源投入较低,具体表现为角质层黑化和硬化的程度(反映用于免疫防御的投入程度)下降,表明该蚂蚁在入侵后一段时间内具备调整防御投入的能力^[61]。类似现象也已发现于阿根廷蚁中:与原产地种群相比,多数入侵种群所感染的病毒多样性相对较低,表现出典型的天敌解脱现象;而且,与此相对应,入侵种群中与病毒防御相关的一些免疫通路基因出现下调,具有将部分防御投入转至其他生活史过程的可能^[66]。

1.6 对不适温度的适应能力增强

环境温度是决定入侵种能否定殖的最重要因素之一。有些入侵性蚂蚁对温度反应具较强的可塑性,由此增强对不适环境温度的适应能力^[67]。表现之一是,它们被引入到寒冷的气候区后,抗寒力会增强,从而在一些原先不能存活区域定殖下来,这种情况已发现于酸臭蚁(*Tapinoma magnum* Mayr)^[68]、小火蚁^[69]等种类。另一种表现是能忍受高温,例如,红火蚁对高温具较强的抵抗力,即使在夏日高温下也能在3/4的时间段内觅食,由此在跟本地蚂蚁的竞争中占有优势^[70]。

1.7 生态位可发生适应性转变

生态位是指一个种群在生态系统中在时间与空间上所占据的位置,及其与相关种群之间的功能关系与作用。据报道,入侵性蚂蚁可在营养生态位(Trophic niche)上表现出可塑性。例如,对阿根廷蚁、红火蚁^[71-72]、褐蚁(*Formica paralugubris* Seifert)等研究发现,与原产地种群相比,它们在入侵地所处的营养层要低一些,且更具多样性,存在从专门以蜜露为食(低营养层)至主要以捕食为生(高营养层)等情况^[73]。显然,这种营养生态位上的可塑性变化,不仅有利于入侵性蚂蚁克服定殖期间资源数量不足等方面的束缚,而且可减少与本地蚁对同一营养生态位的竞争,不仅有利于定殖,也有利于与本地蚁共存^[74]。

入侵性蚂蚁的时间生态位同样备受关注。如果它的时间生态位与主要本地蚁存在差异,理论上有利于避免产生激烈种间竞争,对其定殖或不同蚂蚁共存有利。迄今已有许多关于这方面的报道。例如,在美国加州北部,一种名为冬蚁(*Prenolepis imparis* Say)的本地蚁在0—2.5℃的条件下仍可活动自如,能在冬天数月与粉蚧维持稳定的互利关系;相比之下,低温下入侵当地的阿根廷蚁步行速度明显较慢,主要在相对比较温暖的5—11月活动及与粉蚧发生互利关系^[75],两者具有不同的时间生态位,由此得以共存。又如,在某些红火蚁的入侵地,本地蚁对高温的可塑性甚至要强于红火蚁,可在红火蚁不能活动的温度下觅食和活动^[8,70,76-77],这有利于高温时段内避免与红火蚁相遇,降低两者竞争发生机率。与此类似,在有些广大头蚁(*P. megacephala*)的入侵地,一些常见本地蚂蚁(如*Iridomyrmex*属的种类)对高温的耐受能力强于广大头蚁,即使在50℃以上的高温下也能存活和活动,而广大头蚁只在温度为18—28℃的时段活跃觅食,两者的时间生态位明显不同^[78]。

但是,在上述蚂蚁研究系统中,其中一方或者双方是否曾经发生时间生态位上的适应性调整?对此鲜有报道。但对入侵种而言,这种调整是完全可能存在的,理由是:如上所述,酸臭蚁(*T. magnum*)^[68]、小火蚁^[69]等种类在面对入侵地的不适温度时,能作出适应性响应,即理论上具有通过可塑性或其他机制对时间生态位作出调整的能力。

在未来气候变化条件下,入侵生物如何在生态位层面作出调整或变化,是令人感兴趣的科学问题。出乎意料的是,入侵性蚂蚁在新气候条件下的定殖能力与其入侵发生程度之间并不存在对应关系。Bates等^[79]对82种蚂蚁比较后发现,入侵性种类在新气候条件下作出生态位变化的程度还不及非入侵性外来种类;而有些入侵性种类虽然在原产地占据的生态位很小,发生范围窄,但在入侵地却表现出很强的对所处新生态位作出改变的能力。

2 生态适应性变化的机制

多年来,人们试图从不同角度去解释蚂蚁成功入侵背后的机制或生物学基础,包括物种内在优势、性状可塑性、快速进化、遗传学基础、天敌解脱、生态系统受到干扰等,这些方面不同程度地关系到生态适应性变化过程,并有可能相互间协同发挥作用。

2.1 表型可塑性

表型可塑性是指物种同一基因型在不同环境中出现不同表型的现象^[80]。研究表明,与非入侵种相比,入侵种在新环境中具有更高的可塑性^[81],故可塑性不仅是驱动生物入侵的重要内在机制,也是评价物种入侵性强弱的重要依据。与非社会性入侵种类相比,社会性入侵昆虫的“社会性”这一种群内在属性决定了其可塑性可能具有更多的形式,在适应新环境的过程中所起作用可能更加广泛^[30]。

迄今为止,入侵性蚂蚁性状的可塑性已发现于蚁群多个性状及与其他物种的互作关系中,涉及品级分化、社会型、觅食行为、对不适温度的响应、与本地蚂蚁的竞争关系等,其中,以社会型、品级分化(发育成有生殖能力的蚁后还是无生殖能力的工蚁)最为典型^[82]。已有研究表明,入侵性蚂蚁许多重要表型的可塑性变化无明显空间规律可循,也不存在区域间差异。例如,在入侵过程中,阿根廷蚁工蚁觅食活力、种间攻击行为可塑性变化并不呈现出某种特定的方向性,与种群所处的地理区域(是原产地还是入侵地)也无关系^[19,83]。而且,可塑性与生境条件也无明显关系,如:酸臭蚁(*T. sessile*)不论在城市生态系统中还是自然生态系统中,其蚁群社会结构均具有可塑性^[30]。表明作为蚂蚁适应生态环境的一个重要机制,可塑性的发生可能是相当普遍的。

2.2 适应性进化

非同社会性入侵昆虫一样,入侵性蚂蚁可在环境选择压(不适温度、人类干扰等)的作用下发生适应性进化,但是,它们的进化还涉及到蚁群的一些社会学性状,如品级分化、劳动分工等;而且,此类性状在新环境下所面临的正向选择压力可能要强于非社会学性状^[84],故它们发生适应性进化的速度可能会更快。

适应性进化可发生于蚂蚁对环境胁迫的响应、生殖方式、社会结构等生物学过程或性状中,它有以下两个重要特点:

一是,适应性进化的发生时间与地点具有多样性,既可以作为一种对新环境选择压力的响应而发生在入侵地,于近期发生,也可作为一种对环境长期适应的结果而发生在原产地^[85]。显然,若蚂蚁在原产地就已经发生适应性进化,则被引入到存在明显环境胁迫的外地后,有可能快速达到适应。该情况已发现于花园蚁^[17]、小火蚁^[86]等种类中。具体以小火蚁为例:小火蚁原来分布在阿根廷北部至墨西哥的新热带地区,在入侵至以色列之前,就已经在原产地的南部分布极限区发生适应性进化而获得较强耐寒力,故入侵至以色列之后就能较好适应当地的低温环境^[86]。

二是,人类干扰可显著促进入侵性蚂蚁的进化。同样以小火蚁为例:据 Foucaud 等^[87]报道,在原产地,由于土地利用导致小蚂蚁生境温度条件发生改变,该蚂蚁对高温的耐受能力随之增强,它高于自然生境(未被人类干扰过的生境)中的种群,但与入侵地的种群接近,表明小火蚁被传至外地之前,就已经在原产地通过进化达到对高温的适应。人类干扰引起社会结构的进化也不乏其例。例如酸臭蚁(*T. sessile*),在原产地,人类活动引起的生境退化、城市化会限制基因流动,并会施加强烈选择压,由此导致蚁群的社会型、空间结构以及生活史性状发生剧烈变化与分化,最终进化形成多蚁后型、多巢、超级蚁群等入侵相关性状^[29-30]。

人类干扰甚至会引起入侵性蚂蚁生殖方式发生适应性进化。这种现象已发现于小火蚁中。小火蚁的生殖方式较为特殊:其中一些种群像其他多数蚂蚁一样采用单倍二倍体繁殖系统,即雌性生殖蚁、工蚁通过有性生殖由受精卵发育而成,雄蚁通过孤雌生殖由未受精卵发育而成,但是,另外一些种群则不论雌性生殖蚁还是雄蚁均通过无性生殖产生;有趣的是,其中的有性生殖种群多数出现于自然环境中(很少或未受到人类干扰的生境中),而无性生殖种群则更多出现于受到过人类干扰的生境中,表明是在人类活动影响下,生境改变(选择压)已促使小火蚁生殖方式发生进化,其结果是当它进入干扰程度较多的生态环境中后,易出现大量雄

蚁和雌蚁无性生殖系,从而实现快速定殖与扩张^[88-90]。

2.3 遗传多样性下降的不利影响削弱

像其他入侵动物一样,入侵性蚂蚁在引入和定殖的过程中会遭遇瓶颈效应(Bottleneck effect),导致群体遗传多样性下降^[10,91],不利于适应新环境。但另一方面,有研究表明遗传多样性下降反而有利于定殖,其原因是:遗传多样性下降后,不同蚁群的个体之间相互攻击的可能性会随之减弱,甚至种内原本存在的攻击行为可能不复存在,这十分有利于蚁群繁衍,甚至会促使超级蚁群形成,在种群数量上为成功定殖和扩张创造重要条件^[10,92]。

某些入侵性蚂蚁基因组中存在丰富的转座子(Transposable element),这种遗传结构有利于提高遗传多样性,规避遗传多样性下降对入侵的潜在影响。Schrader 等^[92]对灰黑心结蚁(*Cardiocondyla obscurior* Wheeler)研究发现,其基因组中存在一个含有高密度转座子的“岛屿”,该蚂蚁原产地种群和入侵地种群之间差异明显的那些遗传区域很大一部分即位于该“岛屿”上。这一定程度上解释了该蚂蚁为何在近亲繁殖而遭受极端遗传瓶颈的不利情况下,仍然能在新环境中建立庞大的健康种群。

2.4 与共生微生物的互利关系

入侵性蚂蚁可与许多微生物建立共生关系^[93]。其中颇受关注的是 *Wolbachia* 类细菌。此类细菌已发现于多种入侵性蚂蚁中,包括红火蚁^[94]、阿根廷蚁^[95]、细足捷蚁(*Anoplolepis gracilipes* Smith)^[96]、长角立毛蚁(*Paratrechina longicornis* Latreille)^[97]等。但是,*Wolbachia* 感染是否会有利于宿主蚂蚁生殖,尚不得而知。对小黄家蚁(*Monomorium pharaonic* Linnaeus)研究发现,与未感染 *Wolbachia* 的蚁群相比,感染者会增加对生殖的能量投资(表现为产生更多的蚁后),蚁群生长速度较快,生殖蚁的生成时间提前,蚁群的整个生活史时间也缩短^[98]。故感染某些共生菌后,蚁群有可能发生某些正向变化,从而在适应新环境的过程中受益。

3 展望

作为社会性昆虫,红火蚁、阿根廷蚁、小火蚁等入侵性蚂蚁的蚁群社会结构、觅食与竞争等行为特征以及对人类干扰、环境胁迫的响应规律长期以来备受关注,这些方面所具有的适应性变化水平一定程度决定了这些蚂蚁在传入地的定殖与扩张潜力。尤其是社会结构,由于直接关系到蚁群数量发展潜力和蚁巢空间分布格局,是生态适应性研究的核心内容之一。在适应机制研究方面,最近十多年来人们从可塑性和进化着眼,试图揭示入侵性蚂蚁规避阿利效应、遗传瓶颈效应等不利因素的机制,取得较大进展。同时,人们开始充分挖掘组学数据,以深层次揭示生态适应的内在机制。今后,笔者认为以下几方面的研究还有待于加强:

一是蚁群社会结构及其与入侵性、生态适应性的关系。据 Kay 等^[99]估计,全球蚂蚁中,具有蚁后多型性(单蚁后或多蚁后型)的种类约占 2%,据此推算,目前被认为有入侵性的约 240 种蚂蚁中^[8],存在蚁后多型性的种类接近 50 种,但迄今为止,只有 5 种入侵性蚂蚁被研究过单蚁后或多蚁后的情况。故今后有关蚁群社会结构及其与入侵性、生态适应性关系的研究有待拓宽到更多种类,以揭示这些方面的普遍规律。另外,除了蚁群本身,入侵地群落中的其他生物因子,尤其是竞争者、天敌等胁迫因子,是否也与入侵性蚂蚁的生态适应性变化存在某种关联,或者说适应性变化是否还出现于与其他物种的互作关系中,也有待于研究。

二是可塑性发生情况及其对入侵的贡献。这方面已有一些研究,但显然不够。首先,在研究对象上,过去主要集中在阿根廷蚁、红火蚁等少数蚂蚁,且主要针对已长期定居的种群,对其他蚂蚁涉及甚少。其次,对组合性状的可塑性及其生态学意义研究不够。众所周知,不同性状之间往往存在关联。例如,热耐受性的可塑性除了关系到物种分布范围,还会影响觅食行为的持续时间、对食物资源的支配能力等,故热耐受性可塑性与营养生态位之间实际上存在某种重要联系^[69,79]。又如,阿根廷蚁的资源利用与攻击行为两者可形成“行为症候群”(Behavioural syndromes),其相关行为性状存在关联或协同:有的种群既表现出较强利用新环境的趋势,同时又表现较强的攻击性,能更快检测到食物资源,且占据更多空间^[19]。因此,成功入侵其实是相互关系的多个行为因素(性状)共同作用的结果。基于此,在考察各种(类)性状的可塑性及其生态学意义时,不能独立

开展,而应将其视作一类“组合”性状的可塑性,深入分析可塑性性状之间的联系。

另外,可塑性的研究方法有待规范化。需注意的是,许多性状在不同环境中确实有不同的表现,但不能仅基于此即认为物种具“可塑性”,甚至就此认为可塑性是定殖和扩张过程中适应环境的一个机制。为了明确可塑性是否在入侵中起作用,需将目标性状严格地在入侵地种群与原产地种群两者之间进行比较,或者视情况进行不同入侵地种群之间的比较、不同入侵阶段的种群之间的比较等^[38,44]。对不同种群进行比较时,还要考虑相关性状比较的生物学前提,保证被比较的种群在年龄(引入后所经历的时间)、遗传多样性等方面接近,否则难以得到可信的结论^[21]。但是近几十年来,采取此研究思路的报道较为有限。

如上所述,可塑性和适应性进化作为生物成功入侵的两大机制,同样在蚂蚁入侵中起重要作用。但是,两者所起作用的相对大小因种而异,对此极少在研究蚂蚁中有过系统的比较与分析,这方面研究有待加强。

三是天敌解脱与竞争力增强的关系。此方面报道仍较少,其重要原因是一些入侵性蚂蚁难以“有效”发生天敌解脱的情况。在入侵初期,天敌丰度确实会暂时性减少,但是随着时间推移,病原物或其他天敌的数量会逐渐增多,或者天敌通过进化达到对入侵种的适应,或获得对入侵种的攻击能力^[100]。因此,在研究入侵性蚂蚁天敌解脱问题时,需把它放在一个较长的时期内进行考察,以科学判断是否真正发生了天敌解脱。另外,对两者关系可考虑从更多角度去研究,如天敌解脱是否会引起防御用的毒液滴度下降从而改变生产和照料子代的策略,由此直接或间接增强竞争力等^[101]。

若要揭示天敌解脱与竞争力增强之间的确切关系,研究方法与思路上有明确要求。即:需要同时采用入侵地和原产地种群,设置不同的天敌处理条件,然后对相关生物学特性进行系统比较;其中,需重点考察天敌解脱之后,是否有些性状表现出有利于入侵和扩张的变化,是否会促成蚂蚁在入侵地利用一些新的生境条件等。诚然,研究过程中许多方面会不同程度地遇到困难,包括不同地理种群的采集、相关指标(如巢内蚁群的发育进度、产后代数)的考量等,对此需加以克服。

四是在组学水平上揭示适应性变化的遗传学基础。利用组学数据,不仅可提高对单个物种的研究水平,同时有助于开展不同物种之间更为精确的量化比较。相信随着组学技术的进一步发展,有可能揭示蚂蚁成功入侵背后鲜为人知的某些重要机制。

五是从防控角度,将生态适应性相关研究成果用于蚂蚁入侵风险评估等防控体系。例如,由于蚁群许多性状尤其是社会结构与入侵的关系十分密切,若发现社会结构发生改变,则可预测成功定殖和扩张的概率存在上升趋势,对此需在入侵风险评估时加以关注。又如,有些蚂蚁的城市种群与自然种群之间已出现明显遗传分化,表明城市化可限制基因流动,并对蚂蚁施加强烈选择压,为此,在分析入侵物种的进化过程时,城市化的潜在影响需予以重视^[30]。

六是国际协作有待增强。包括生态适应性在内的入侵相关研究,许多情况下需开展不同地理种群的比较,如在研究可塑性时,以及比较可塑性与适应性两者作用的相对大小时,需揭示某个性状的适应性变化是发生在向外扩张之前还是之后时,就要采集入侵种在原产地、不同入侵地的种群,并开展不同地区的种群生态学、数量动态特征等比较与分析,这需要不同国家和地区的研究人员通力协作。

参考文献(References):

- [1] Warren R J, Candeias M, Lafferty A, Chick L D. Regional-scale environmental resistance to non-native ant invasion. *Biological Invasions*, 2020, 22(2): 813-825.
- [2] Fitzpatrick M C, Weltzin J F, Sanders N J, Dunn R R. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(1): 24-33.
- [3] Dlugosch K M, Parker I M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 2008, 17(1): 431-449.
- [4] Whitney K D, Gabler C A. Rapid evolution in introduced species, ‘invasive traits’ and recipient communities: challenges for predicting invasive potential. *Diversity and Distributions*, 2008, 14(4): 569-580.
- [5] Colautti R I, Lau J A. Contemporary evolution during invasion: evidence for differentiation, natural selection, and local adaptation. *Molecular*

- Ecology, 2015, 24(9): 1999-2017.
- [6] Santi F, Riesch R, Baier J, Grote M, Hornung S, Jüngling H, Plath M, Jourdan J. A century later: adaptive plasticity and rapid evolution contribute to geographic variation in invasive mosquitofish. *Science of the Total Environment*, 2020, 726: 137908.
- [7] Wang D P, Liu X. Behavioral innovation promotes alien bird invasions. *The Innovation*, 2021, 2(4): 100167.
- [8] Bertelsmeier C, Ollier S, Liebhold A, Keller L. Recent human history governs global ant invasion dynamics. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(7): 0184.
- [9] Holway D A, Lach L, Suarez A V, Tsutsui N D, Case T J. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 181-233.
- [10] Tsutsui N D, Suarez A V. The colony structure and population biology of invasive ants. *Conservation Biology*, 2003, 17(1): 48-58.
- [11] McGrannachan C M, Lester P J. Temperature and starvation effects on food exploitation by Argentine ants and native ants in New Zealand. *Journal of Applied Entomology*, 2013, 137(7): 550-559.
- [12] Van Wilgenburg E, Torres C W, Tsutsui N D. The global expansion of a single ant supercolony. *Evolutionary Applications*, 2010, 3(2): 136-143.
- [13] Eyer P A, McDowell B, Johnson L N L, Calcaterra L A, Fernandez M B, Shoemaker D, Puckett R T, Vargo E L. Supercolonial structure of invasive populations of the tawny crazy ant *Nylanderia fulva* in the US. *BMC Evolutionary Biology*, 2018, 18(1): 209.
- [14] Helantera H. Supercolonies of ants (Hymenoptera: Formicidae): ecological patterns, behavioural processes and their implications for social evolution. *Myrmecological News*, 2022, 32: 1-22.
- [15] Sagata K, Lester P J. Behavioural plasticity associated with propagule size, resources, and the invasion success of the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Applied Ecology*, 2009, 46(1): 19-27.
- [16] Emiljanowicz L M, Hager H A, Newman J A. Traits related to biological invasion: a note on the applicability of risk assessment tools across taxa. *NeoBiota*, 2017, 32: 31-64.
- [17] Cremer S, Ugelvig L V, Drijfhout F P, Schlick-Steiner B C, Steiner F M, Seifert B, Hughes D P, Schulz A, Petersen K S, Konrad H, Stauffer C, Kiran K, Espadaler X, D'Ettore P, Aktaç N, Eilenberg J, Jones G R, Nash D R, Pedersen J S, Boomsma J J. The evolution of invasiveness in garden ants. *PLoS One*, 2008, 3(12): e3838.
- [18] Helantera H, Strassmann J E, Carrillo J, Queller D C. Uicolonial ants: where do they come from, what are they and where are they going? *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(6): 341-349.
- [19] Blight O, Josens R, Bertelsmeier C, Abril S, Boulay R, Cerdá X. Differences in behavioural traits among native and introduced colonies of an invasive ant. *Biological Invasions*, 2017, 19(5): 1389-1398.
- [20] Parr C L, Bishop T R. The response of ants to climate change. *Global Change Biology*, 2022, 28(10): 3188-3205.
- [21] Ingram K K. Flexibility in nest density and social structure in invasive populations of the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Oecologia*, 2002, 133(4): 492-500.
- [22] LeBrun E G, Plowes R M, Folgarait P J, Bollazzi M, Gilbert L E. Ritualized aggressive behavior reveals distinct social structures in native and introduced range tawny crazy ants. *PLoS One*, 2019, 14(11): e0225597.
- [23] Wilson E E, Mullen L M, Holway D A. Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(31): 12809-12813.
- [24] Wheeler D E. The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *The American Naturalist*, 1991, 138(5): 1218-1238.
- [25] Starkey J, Tamborindéguy C. Molecular mechanisms of task allocation in workers of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux*, 2023, 70(4): 475-486.
- [26] Ortiz-Alvarado Y, Fernández-Casas R, Ortiz-Alvarado C A, Diaz-Iglesias E, Rivera-Marchand B. Behavioral flexibility in *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Science*, 2021, 21(4): 16.
- [27] Alvarado Y O, Marchand B R. Worker queens? behavioral flexibility of queens in the little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, 8: 241.
- [28] Moller H. Lessons for invasion theory from social insects. *Biological Conservation*, 1996, 78(1/2): 125-142.
- [29] Buczkowski G. Extreme life history plasticity and the evolution of invasive characteristics in a native ant. *Biological Invasions*, 2010, 12(9): 3343-3349.
- [30] Blumenfeld A J, Eyer P A, Helms A M, Buczkowski G, Vargo E L. Consistent signatures of urban adaptation in a native, urban invader ant *Tapinoma sessile*. *Molecular Ecology*, 2022, 31(18): 4832-4850.
- [31] Flucher S M, Krapf P, Arthofer W, Suarez A V, Crozier R H, Steiner F M, Schlick-Steiner B C. Effect of social structure and introduction history on genetic diversity and differentiation. *Molecular Ecology*, 2021, 30(11): 2511-2527.
- [32] Eyer P A, Espinoza E M, Blumenfeld A J, Vargo E L. The underdog invader: breeding system and colony genetic structure of the dark rover ant

- (*Brachymyrmex patagonicus* Mayr). *Ecology and Evolution*, 2019, 10(1): 493-505.
- [33] Eyer P A, Vargo E L. Breeding structure and invasiveness in social insects. *Current Opinion in Insect Science*, 2021, 46: 24-30.
- [34] Luque G M, Giraud T, Courchamp F. Allee effects in ants. *The Journal of Animal Ecology*, 2013, 82(5): 956-965.
- [35] Pedersen J S, Krieger M J B, Vogel V, Giraud T, Keller L. Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2006, 60(4): 782-791.
- [36] Giraud T, Pedersen J S, Keller L. Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(9): 6075-6079.
- [37] Heller N E. Colony structure in introduced and native populations of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. *Insectes Sociaux*, 2004, 51(4): 378-386.
- [38] Putri D, Yokozawa M, Yamanaka T, Cronin A L. Trait plasticity among invasive populations of the ant *Technomyrmex brunneus* in Japan. *Animals: an Open Access Journal from MDPI*, 2021, 11(9): 2702.
- [39] Blanckenhorn W U. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, 2000, 75(4): 385-407.
- [40] Chown S L, Gaston K J. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2010, 85(1): 139-169.
- [41] McGlynn T P. Non-native ants are smaller than related native ants. *The American Naturalist*, 1999, 154(6): 690-699.
- [42] Lester P J. Determinants for the successful establishment of exotic ants in New Zealand. *Diversity and Distributions*, 2005, 11(4): 279-288.
- [43] Wills B D, Moreau C S, Wray B D, Hoffmann B D, Suarez A V. Body size variation and caste ratios in geographically distinct populations of the invasive big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2014, 113(2): 423-438.
- [44] Ali Siddiqui J, Bamisile B S, Khan M M, Islam W, Hafeez M, Bodlah I, Xu Y J. Impact of invasive ant species on native fauna across similar habitats under global environmental changes. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(39): 54362-54382.
- [45] Holway D A. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, 1999, 80(1): 238-251.
- [46] Calcatera L, Cabrera S, Briano J. Local co-occurrence of several highly invasive ants in their native range: are they all ecologically dominant species? *Insectes Sociaux*, 2016, 63(3): 407-419.
- [47] Human K G, Gordon D M. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia*, 1996, 105(3): 405-412.
- [48] Thomas M L, Holway D A. Condition-specific competition between invasive Argentine ants and Australian *Iridomyrmex*. *Journal of Animal Ecology*, 2005, 74(3): 532-542.
- [49] Dejean A, Moreau C S, Uzac P, Le Breton J, Kenne M. The predatory behavior of *Pheidole megacephala*. *Comptes Rendus Biologies*, 2007, 330(9): 701-709.
- [50] Rowles A D, O'Dowd D J. Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. *Biological Invasions*, 2007, 9(1): 73-85.
- [51] Yitbarek S, Vandermeer J H, Perfecto I. From insinuator to dominator: foraging switching by an exotic ant. *Diversity and Distributions*, 2017, 23(7): 820-827.
- [52] Roeder K A, Prather R M, Paraskevopoulos A W, Roeder D V. The economics of optimal foraging by the red imported fire ant. *Environmental Entomology*, 2020, 49(2): 304-311.
- [53] Holway D A, Suarez A V, Case T J. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science*, 1998, 282(5390): 949-952.
- [54] Le Breton J, Delabie J H C, Chazeau J, Dejean A, Jourdan H. Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior*, 2004, 17(2): 263-271.
- [55] Errard C, Delabie J, Jourdan H, Hefetz A. Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften*, 2005, 92(7): 319-323.
- [56] Fournier D, de Biseau J C, Aron S. Genetics, behaviour and chemical recognition of the invading ant *Pheidole megacephala*. *Molecular Ecology*, 2009, 18(2): 186-199.
- [57] Suhr E L, O'Dowd D J, McKechnie S W, MacKay D A. Genetic structure, behaviour and invasion history of the Argentine ant supercolony in Australia. *Evolutionary Applications*, 2011, 4(3): 471-484.
- [58] Hoffmann B D. Quantification of supercolonial traits in the yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*. *Journal of Insect Science*, 2014, 14(1): 25.
- [59] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(4): 164-170.
- [60] Colautti R I, Ricciardi A, Grigorovich I A, MacIsaac H J. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 721-733.

- [61] Ugelvig L V, Cremer S. Effects of social immunity and unicoloniality on host-parasite interactions in invasive insect societies. *Functional Ecology*, 2012, 26(6): 1300-1312.
- [62] 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.
- [63] Briano J, Calcaterra L, Varone L. Fire ants (*Solenopsis* spp.) and their natural enemies in southern South America. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 2012: 198084.
- [64] Yang C C, Yu Y C, Valles S M, Oi D H, Chen Y C, Shoemaker D, Wu W J, Shih C J. Loss of microbial (pathogen) infections associated with recent invasions of the red imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Biological Invasions*, 2010, 12(9): 3307-3318.
- [65] Lester P J, Sébastien A, Suarez A V, Barbieri R F, Gruber M A M. Symbiotic bacterial communities in ants are modified by invasion pathway bottlenecks and alter host behavior. *Ecology*, 2017, 98(3): 861-874.
- [66] Felden A, Paris C, Chapple D G, Suarez A V, Tsutsui N D, Lester P J, Gruber M A M. Native and introduced Argentine ant populations are characterised by distinct transcriptomic signatures associated with behaviour and immunity. *NeoBiota*, 2019, 49: 105-126.
- [67] Bujan J, Roeder K A, Yanoviak S P, Kaspari M. Seasonal plasticity of thermal tolerance in ants. *Ecology*, 2020, 101(6): e03051.
- [68] Bujan J, Charavel E, Bates O K, Gippet J M W, Darras H, Lebas C, Bertelsmeier C. Increased acclimation ability accompanies a thermal niche shift of a recent invasion. *The Journal of Animal Ecology*, 2021, 90(2): 483-491.
- [69] Coulin C, de la Vega G J, Chifflet L, Calcaterra L A, Schilman P E. Linking thermo-tolerances of the highly invasive ant, *Wasmannia auropunctata*, to its current and potential distribution. *Biological Invasions*, 2019, 21(12): 3491-3504.
- [70] Roeder K A, Roeder D V, Kaspari M. The role of temperature in competition and persistence of an invaded ant assemblage. *Ecological Entomology*, 2018, 43(6): 774-781.
- [71] Tillberg C V, Holway D A, Lebrun E G, Suarez A V. Trophic ecology of invasive Argentine ants in their native and introduced ranges. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(52): 20856-20861.
- [72] Wilder S M, Holway D A, Suarez A V, LeBrun E G, Eubanks M D. Intercontinental differences in resource use reveal the importance of mutualisms in fire ant invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(51): 20639-20644.
- [73] Balzani P, Vizzini S, Frizzi F, Masoni A, Lessard J P, Bernasconi C, Francoeur A, Ibarra-Isassi J, Brassard F, Cherix D, Santini G. Plasticity in the trophic niche of an invasive ant explains establishment success and long-term coexistence. *Oikos*, 2021, 130(5): 691-696.
- [74] Loureiro T G, Anastácio P M, de Siqueira Bueno S L, Wood C T, Araujo P B. Food matters: Trophodynamics and the role of diet in the invasion success of *Procambarus clarkii* in an Atlantic Forest conservation area. *Limnologica*, 2019, 79: 125717.
- [75] Nelson R A, MacArthur-Waltz D J, Gordon D M. Critical thermal limits and temperature-dependent walking speed may mediate coexistence between the native winter ant (*Prenolepis imparis*) and the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Journal of Thermal Biology*, 2023, 111: 103392.
- [76] Calosi P, Bilton D T, Spicer J I. Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology Letters*, 2008, 4(1): 99-102.
- [77] Verble-Pearson R M, Gifford M E, Yanoviak S P. Variation in thermal tolerance of North American ants. *Journal of Thermal Biology*, 2015, 48: 65-68.
- [78] Asfiya W, Yeeles P, Lach L, Majer J D, Didham R K. Abiotic factors affecting the foraging activity and potential displacement of native ants by the invasive African big-headed ant *Pheidole megacephala* (FABRICIUS, 1793) (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 2016, 22: 43-54.
- [79] Bates O K, Ollier S, Bertelsmeier C. Smaller climatic niche shifts in invasive than non-invasive alien ant species. *Nature Communications*, 2020, 11: 5213.
- [80] Richards C L, Bossdorf O, Muth N Z, Gurevitch J, Pigliucci M. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 2006, 9(8): 981-993.
- [81] Davidson A M, Jennions M, Nicotra A B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 2011, 14(4): 419-431.
- [82] Manfredini F, Arbetman M, Toth A L. A potential role for phenotypic plasticity in invasions and declines of social insects. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, 7: 375.
- [83] Felden A, Paris C I, Chapple D G, Haywood J, Suarez A V, Tsutsui N D, Lester P J, Gruber M A M. Behavioural variation and plasticity along an invasive ant introduction pathway. *The Journal of Animal Ecology*, 2018, 87(6): 1653-1666.
- [84] Privman E, Cohen P, Cohanin A B, Riba-Grognuz O, Shoemaker D, Keller L. Positive selection on sociobiological traits in invasive fire ants. *Molecular Ecology*, 2018, 27(15): 3116-3130.
- [85] Hufbauer R A, Facon B, Ravigné V, Turgeon J, Foucaud J, Lee C E, Rey O, Estoup A. Anthropogenically induced adaptation to invade

- (AIAI); contemporary adaptation to human-altered habitats within the native range can promote invasions. *Evolutionary Applications*, 2012, 5(1): 89-101.
- [86] Rey O, Estoup A, Vonshak M, Loiseau A, Blanchet S, Calcaterra L, Chifflet L, Rossi J P, Kergoat G J, Foucaud J, Orivel J, Leponce M, Schultz T, Facon B. Where do adaptive shifts occur during invasion? A multidisciplinary approach to unravelling cold adaptation in a tropical ant species invading the Mediterranean area. *Ecology Letters*, 2012, 15(11): 1266-1275.
- [87] Foucaud J, Rey O, Robert S, Crespin L, Orivel J, Facon B, Loiseau A, Jourdan H, Kenne M, Masse P S M, Tindo M, Vonshak M, Estoup A. Thermotolerance adaptation to human-modified habitats occurs in the native range of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* before long-distance dispersal. *Evolutionary Applications*, 2013, 6(4): 721-734.
- [88] Mikheyev A S, Bresson S, Conant P. Single-queen introductions characterize regional and local invasions by the facultatively clonal little fire ant *Wasmannia auropunctata*. *Molecular Ecology*, 2009, 18(14): 2937-2944.
- [89] Foucaud J, Orivel J, Loiseau A, Delabie J H C, Jourdan H, Konghouleux D, Vonshak M, Tindo M, Mercier J L, Fresneau D, Mikissa J B, McGlynn T, Mikheyev A S, Oettler J, Estoup A. Worldwide invasion by the little fire ant; routes of introduction and eco-evolutionary pathways. *Evolutionary Applications*, 2010, 3(4): 363-374.
- [90] Chifflet L, Guzmán N V, Rey O, Confalonieri V A, Calcaterra L A. Southern expansion of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native range and its relation with clonality and human activity. *PLoS One*, 2018, 13(11): e0206602.
- [91] Suarez A V, Holway D A, Tsutsui N D. Genetics and behavior of a colonizing species: the invasive Argentine ant. *The American Naturalist*, 2008, 172(Suppl 1): S72-S84.
- [92] Schrader L, Kim J W, Ence D, Zimin A, Klein A, Wyschetzki K, Weichselgartner T, Kemena C, Stökl J, Schultner E, Wurm Y, Smith C D, Yandell M, Heinze J, Gadau J, Oettler J. Transposable element islands facilitate adaptation to novel environments in an invasive species. *Nature Communications*, 2014, 5: 5495.
- [93] Cheng D F, Chen S Q, Huang Y Q, Pierce N E, Riegler M, Yang F, Zeng L, Lu Y Y, Liang G W, Xu Y J. Symbiotic microbiota may reflect host adaptation by resident to invasive ant species. *PLoS Pathogens*, 2019, 15(7): e1007942.
- [94] Bouwma A M, Shoemaker D. *Wolbachia* wSinvietaA infections in natural populations of the fire ant *Solenopsis invicta*; testing for phenotypic effects. *Journal of Insect Science*, 2011, 11(1): 11.
- [95] Tsutsui N D, Kauppinen S N, Oyafuso A F, Grosberg R K. The distribution and evolutionary history of *Wolbachia* infection in native and introduced populations of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology*, 2003, 12(11): 3057-3068.
- [96] Lee C C, Lin C Y, Tseng S P, Matsuura K, Yang C C S. Ongoing coevolution of *Wolbachia* and a widespread invasive ant, *Anoplolepis gracilipes*. *Microorganisms*, 2020, 8(10): 1569.
- [97] Tseng S P, Wetterer J K, Suarez A V, Lee C Y, Yoshimura T, Shoemaker D, Yang C C S. Genetic diversity and *Wolbachia* infection patterns in a globally distributed invasive ant. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 838.
- [98] Singh R, Linksvayer T A. *Wolbachia*-infected ant colonies have increased reproductive investment and an accelerated life cycle. *The Journal of Experimental Biology*, 2020, 223(Pt 9): jeb220079.
- [99] Kay T, Helleu Q, Keller L. Iterative evolution of supergene-based social polymorphism in ants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2022, 377(1856): 20210196.
- [100] Flory S L, Clay K. Pathogen accumulation and long-term dynamics of plant invasions. *Journal of Ecology*, 2013, 101(3): 607-613.
- [101] Haight K L. Increased investment in the defence of high-value offspring by a superorganism. *Animal Behaviour*, 2018, 143: 59-66.