环境昆虫学报 2022，44（6）：1458－1465
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2022. 06. 15



高杰，徐艳勤，王文凯，陈立. 红火蚁搬尸信号物质的初步研究［J］. 环境昆虫学报，2022，44（6）：1458－1465.

红火蚁搬尸信号物质的初步研究

高　杰[1]，徐艳勤[2]，王文凯[2]，陈　立[1*]
（1. 河北大学生命科学学院，生命科学与绿色发展研究院，河北保定 071002；2. 长江大学农学院，湖北荆州 434025）

摘要：蚂蚁死亡后在密闭、潮湿的巢穴环境内非常容易滋生病原菌，威胁巢穴健康。为了防止尸体的存在危害健康个体，工蚁识别尸体上的“死亡信号”并将其搬离巢穴。本研究采用溶剂提取法提取工蚁尸体化合物，并利用化学方法转化尸体提取物，然后测试红火蚁 *Solenopsis invicta* 工蚁对 4 种主要提取成分——酯、脂肪酸、表皮碳氢化合物以及哌啶生物碱的行为反应。结果表明，红火蚁尸体的正己烷提取物具有很强的搬尸活性，高达 76% 的滤纸条被搬运到弃尸堆。酯、自由脂肪酸和结合态脂肪酸都能引起红火蚁的搬尸行为，搬尸活性分别为 40%、28% 和 19%。自由脂肪酸转化成甲酯后搬尸活性不变，但结合态脂肪酸转化成甲酯后搬尸活性丧失。此外，红火蚁尸体还释放出多种能够诱导搬尸行为的未知成分，说明“死亡信号”具有复杂性。

关键词：红火蚁；脂肪酸；酯；表皮碳氢化合物；生物碱；搬尸行为
中图分类号：Q968. 1；S433　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1674－0858（2022）06－1458－08

Preliminary study on chemical cues involved in necrophoresis in *Solenopsis invicta*

GAO Jie[1], XU Yan-Qin[2], WANG Wen-Kai[2], CHEN Li[1*] (1. School of Life Sciences, Institute of Life Science and Green Development, Hebei University, Baoding 071002, Hebei Province, China; 2. School of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou 434000, Hubei Province, China)

Abstract: In confined and humid nest, pathogens multiply quickly on the corpse of dead ants, which pose a direct threat to colony health. To prevent spread of pathogens from corpse to healthy nestmates, worker ants recognize the “death signals” released by the corpses and remove them from the nest. In this study, we used a solvent extraction method to extract the compounds from corpses of workers of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. A series of transformation experiments were performed using conventional chemical methods to obtain different portions of the extract that contained esters, fatty acids, cuticular hydrocarbons and piperidine alkaloids. They were further subjected to behavioral test with fire ant workers. The results showed that the *n*-hexane extract of fire ant corpses displayed strong necrophoric activity, and up to 76% of filter paper pieces treated by the crude extract were moved to refuse piles. Esters, free fatty acids, and bound fatty acids all elicited necrophoric behavior with necrophoric activities of 40%, 28%, and 19%, respectively. Methyl esterified products of free fatty acids retained necrophoric activity, whereas methyl esterification of bound fatty acids resulted in loss of necrophoric activity. In addition, corpses of fire ant workers released other unknown components that might be able to trigger necrophoric behavior, suggesting complexity of “death signals”.

Key words: *Solenopsis invicta*; fatty acids; ester; cuticular hydrocarbons; alkaloids; necrophoric behavior

---

基金项目：国家重点研发计划项目（2021YFD1000500）
作者简介：高杰，男，1996 年生，四川南充人，硕士研究生，从事化学生态学研究，E－mail：923015588@qq. com
* 通讯作者 Author for correspondence：陈立，男，博士，研究员，研究方向为化学生态学，E－mail：chenli@ioz. ac. cn
收稿日期 Received：2022－10－16；接受日期 Accepted：2022－10－28

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

社会性昆虫营集群生活，当有个体死亡时，尸体携带的病原菌或寄生虫可能会在群体内快速传播，对健康成员构成直接威胁。尤其是在封闭、潮湿的巢穴环境内，死亡个体更容易滋生病菌(Chouvenc *et al.*，2012；Sun *et al.*，2013；Jouquet *et al.*，2022)。为了切断这种传播方式，社会性昆虫如蚂蚁进化出多种机制来避免巢内出现尸体，造成交叉感染：1) 即将死亡的工蚁主动离开巢穴，在巢穴外死亡(橡果蚁 *Temnothorax unifasciatus*)(Heinze *et al.*，2010)；2) 健康工蚁迅速将同伴的尸体埋葬(切胸蚁 *Temnothorax lichtensteini*)(Renucci *et al.*，2011)；3) 健康工蚁蚕食同伴的尸体(秃背林蚁 *Formica polyctena*)(Driessen *et al.*，1984)；4) 健康工蚁将同伴的尸体搬出巢穴(Romanes，1882；Bot *et al.*，2001；Diez *et al.*，2011)。作为避免病菌交叉侵染的重要手段(Diez *et al.*，2013a)，搬尸行为在绝大多数蚂蚁，如西部收获蚁 *Pogonomyrmex occidentalis*(Zelagin *et al.*，2018)、*Messor sancta*(Challet *et al.*，2005)、急逃火蚁 *Solenopsis fugax*(Moser，1963)、红火蚁 *Solenopsis invicta*(Howard *et al.*，1976) 和欧洲小红蚁 *Myrmica rubra*(Diez *et al.*，2012) 中均存在。

搬尸行为是蚂蚁固有的一种清洁活动，死亡个体会被同伴快速搬离巢穴，在巢外形成弃尸堆。健康工蚁能快速识别死亡的蚂蚁(López-Riquelme *et al.*，2006)，它们通过感知蚂蚁的生命信号或死亡信号来判断同伴的存活状态，是搬尸行为的主要承担者(Trumbo *et al.*，2010)。蚁素(iridomyrmecin) 和臭蚁醛(dolichodial) 是阿根廷蚁 *Linepithema humile* 的生命信号，工蚁死亡后这两种化合物从表皮快速消失，从而引发工蚁的搬尸行为(Choe *et al.*，2009)。蚂蚁死亡后，甘油三酯水解产生的脂肪酸通过体壁孔道被释放到体表充当死亡信号，诱导工蚁进行搬尸(Lockey，1988)。脂肪酸充当死亡信号是诱使蚂蚁进行搬尸活动的重要化学信号(Yao *et al.*，2009；McAfee *et al.*，2018)，在绝大多数蚂蚁如红蚁属 *Myrmica*、收获蚁属 *Pogonomyrmex* 和火蚁属 *Solenopsis* 中广泛存在(Haskins *et al.*，1974；Diez *et al.*，2013b；Qiu *et al.*，2015)。

红火蚁具有发达的嗅觉系统，触角上的气味结合蛋白(OPB) 和化学感受蛋白(CSP) 都能感知化学物质，其中化学感受蛋白 Si-CSP1 通过识别油酸和亚油酸来调控工蚁的搬尸行为(Qiu *et al.*，2017)。红火蚁尸体含有油酸和亚油酸，这两种脂肪酸均能促进红火蚁的搬尸行为，并且浓度越高，搬尸行为越显著(徐艳勤等，2018)。此外，红火蚁尸体体表的 1，2-二哌啶基乙烷(1,1′-(1,2-ethanediyl) bis-piperidine) 的含量也能影响健康工蚁对尸体的识别和搬运速度(Qin *et al.*，2020)，并且健康工蚁对异巢尸体更为敏感，能以更快的速度丢弃异巢尸体(Qiu *et al.*，2020)。这些证据表明影响红火蚁搬尸行为的物质不仅仅只有油酸和亚油酸，体表的其它物质也能影响工蚁的搬尸行为。红火蚁尸体浸提液主要包含生物碱和脂质，脂质是一类极其复杂的混合物，包含脂肪酸、醇类、酯、甘油酯、固醇类醛、酮和烃类(Blomquist *et al.*，1979)；除了油酸、亚油酸和 1，2-二哌啶基乙烷外，还未见其它物质影响搬尸行为的报道。本研究旨在运用活性追踪法，分离并鉴定红火蚁提取液中能引起搬尸行为的主要成分，为探寻引起蚂蚁搬尸行为的关键物质奠定基础。

1　材料与方法

1.1　材料

供试虫源：红火蚁采自广东省广州市天河区广州科学城园区内。将采集的蚂蚁巢穴放入侧壁涂有聚四氟乙烯悬浮液的塑料储物盒(25 L) 中，静置 2 d 后，用滴水法将蚁群从土壤中逼出，转到新储物盒中，并为其提供人工蚁巢。分别供以清水和 20% 蔗糖水，每天投放 3 ~ 5 头蟋蟀补充蛋白质，室内饲养(温度 25 ± 1℃，相对湿度 60% ~ 70%，光周期 14 L∶10 D)。

1.2　正己烷提取液对红火蚁搬尸行为的影响

在 -20℃冰箱中冷冻红火蚁工蚁，解冻 48 h 后准确称取 9 g 尸体，分别用 120 mL 色谱正己烷溶剂浸泡两次，每次 12 h，合并浸提液。

用移液枪取 2 μL 浸提液样品，均匀涂抹在滤纸条上(2 mm × 4 mm)，共处理 20 个滤纸条。待溶剂挥发后，将 20 个滤纸条放在 φ = 4 cm 的铝箔纸上，然后将铝箔纸放在离人工巢 3 cm 的位置，每隔 5 min 观察并记录被搬运到弃尸堆上的滤纸条数量，共记录 60 min。用正己烷处理的滤纸条作为对照，处理和对照均重复 4 次。

1.3　强酸与强碱处理对红火蚁搬尸信号的影响

取 10 mL 工蚁尸体的正己烷提取液，加入

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

10 mL 强酸溶液（10% HCl）或 10 mL 强碱溶液（10% NaOH），搅拌 30 min 后用 10 mL 色谱纯正己烷萃取，重复 3 次。有机相部分合并后经无水硫酸钠干燥，抽滤，最后浓缩至 10 mL，得到有机相 a（强酸处理）和 b（强碱处理）；水相部分定容至 10 mL，得到水相 a（强酸处理）和 b（强碱处理）。按 1.2 节方法测试红火蚁对所得有机相 a、b 和水相 a、b 的行为反应（见图 1）。

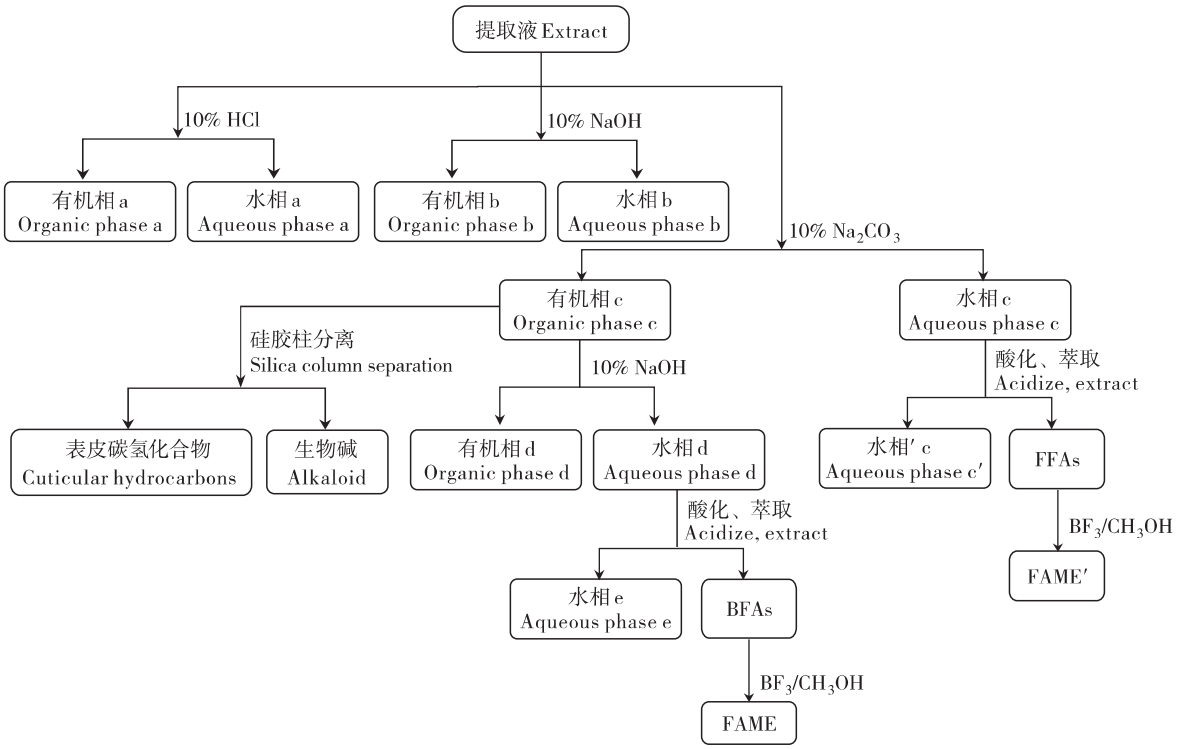


图 1 研究红火蚁搬尸信号物质的方法示意图

Fig. 1 Schematic representation of methods used in studies designed to test the chemical cues involved in necrophoresis in *Solenopsis invicta*

1.4 红火蚁搬尸信号的活性追踪

（1）取 10 mL 正己烷提取液，加入 10 mL 10% Na_2CO_3溶液，搅拌 30 min 后，用 10 mL 色谱纯正己烷萃取，重复 3 次。有机相部分合并后经无水硫酸钠干燥、抽滤，最后浓缩至 10 mL，得到有机相 c；水相部分定容至 10 mL，得到水相 c。按 1.2 节方法测试红火蚁对有机相 c 和水相 c 的行为反应。

（2）在玻璃滴管底部放少量玻璃棉，加 0.75 g 硅胶（300～400 目），加 1 mL 步骤（1）中的有机相 c，分别用 1 mL 色谱纯正己烷，丙酮和甲醇溶液冲洗硅胶柱，收集从硅胶柱中分离出的所有流分，通过 GC-FID 分析，将所有收集到的流分合并为 2 个流分：表皮碳氢化合物（CHCs）和生物碱（Alkaloids），并分别浓缩至 1 mL。按 1.2 节方法测试红火蚁对 2 个流分的行为反应。

（3）取 4 mL 步骤（1）中的有机相 c，加入 10 mL 强碱溶液（10% NaOH），搅拌 30 min 后进行萃取、干燥、抽滤、浓缩（有机相部分至 4 mL），得到有机相 d。水相部分浓缩至 4 mL，得到水相 d。取 3 mL 水相 d，用稀盐酸溶液酸化后，进行萃取操作，水相部分浓缩至 3 mL，得到水相 e；干燥有机相部分后，浓缩至 3 mL，得到有机相结合态脂肪酸（Bound fatty acids，BFAs）。取 2 mL 有机相 BFAs，加入 4 mL BF_3/CH_3OH 溶液，在室温下反应 90 min，加水进行萃取、干燥、抽滤、浓缩（有机相至 2 mL）操作后，得到有机相结合态脂肪酸甲酯（Mehyl esterification of bound fatty acids，FAME）。按 1.2 节方法测试红火蚁对有机相 d、水相 d、有机相 BFAs、水相 e、有机相 FAME 的行为反应。

（4）取 4 mL 步骤（1）中的水相 c，加入稀盐酸酸化，萃取后有机相部分浓缩至 3 mL，得到有机相自由脂肪酸（Free fatty acids，FFAs）；水相部分定容至 4 mL，得到水相 c′。取 2 mL 有机相 FFAs，加 4 mL BF_3/CH_3OH 溶液，在室温下反应 90 min，加水进行萃取、干燥、抽滤、浓缩（有机相至 2 mL）操作后，得到有机相自由脂肪酸甲酯

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

(Methyl esterification of free fatty acids, FAME′) 。按 1.2 节方法测试红火蚁对有机相 FFAs、水相 c′、有机相 FAME′的行为反应。

1.5　数据分析

用统计软件 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 17.0 (SPSS Inc., 美国) 进行数据分析，两两比较采用 t 检验分析，多重比较采用 Tukey′s-b (k) 检测数据间差异显著性。

2　结果与分析

2.1　正己烷提取液对红火蚁搬尸行为的影响

随着时间的延长，红火蚁工蚁对涂有正己烷提取液的滤纸条搬运量逐渐增加。在 60 min 时，工蚁对涂有正己烷提取液的滤纸条的搬运率达到 76%，显著高于对照组 ($P < 0.05$) (图 2)，表明正己烷能提取出诱导红火蚁搬尸行为的搬尸信号。

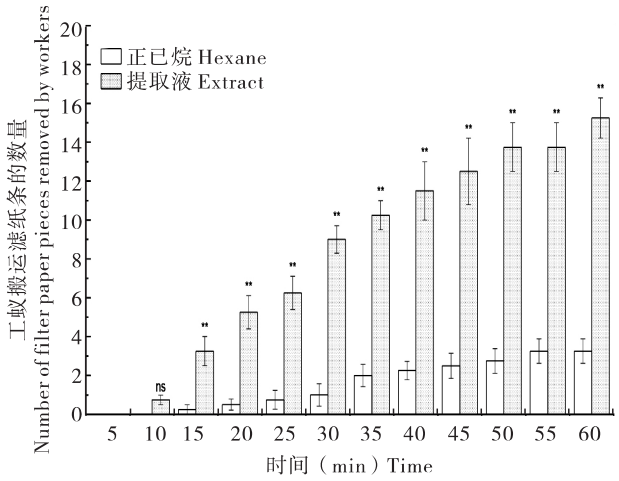


图 2　红火蚁工蚁搬运涂有正己烷提取液的滤纸条的数量的动态变化

Fig. 2　Dynamics of the number of hexane extract-treated filter paper pieces removed by *Solenopsis invicta* workers

2.2　强酸和强碱处理对红火蚁搬尸信号的影响

提取液用酸处理后，红火蚁工蚁对涂有提取液和有机相 a 的滤纸条搬运量随着时间的增加而增加。30 min 后，涂有提取液和有机相 a 的滤纸条搬运量显著高于水相 a 和对照组 (正己烷) ($P < 0.05$)，但提取液和有机相 a 之间没有显著性差异 (图 3)。提取液用碱处理后，红火蚁工蚁对涂有提取液的滤纸条搬运量在 40 min 后显著高于有机相 b 和水相 b。在 60 min 时，有机相 b 的搬运量显著高于水相 b 和对照组 (图 4)。

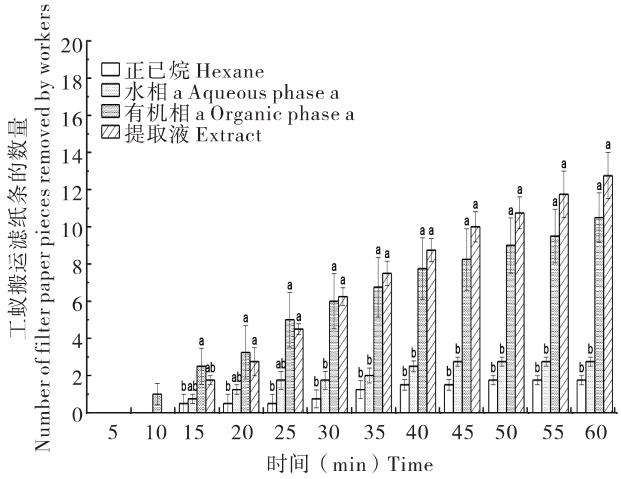


图 3　10% HCl 处理提取液对滤纸条搬运量的影响

Fig. 3　Effect of 10% HCl treatment of the crude extract on the removal of filter paper pieces

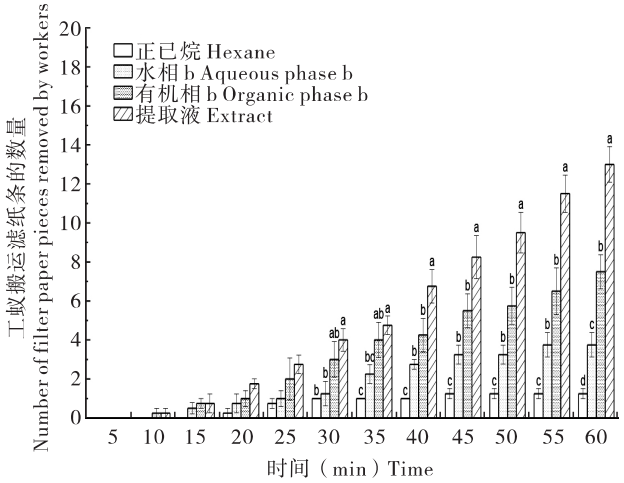


图 4　10% NaOH 处理提取液对滤纸条搬运量的影响

Fig. 4　Effect of 10% NaOH treatment of the crude extract on the removal of filter paper pieces

2.3　引起红火蚁搬尸行为线索的活性追踪

用 Na_2CO_3处理提取液后，红火蚁工蚁对涂有提取液的滤纸条搬运量在 55 min 后显著高于有机相 c 和水相 c，后两者的滤纸条搬运量没有显著性差异，但显著高于对照组 (正己烷) ($P < 0.05$) (图 5)。

红火蚁工蚁对涂有柱层析分离有机相 c 得到的表皮碳氢化合物流分的滤纸条搬运量在 55 min 后与对照组 (正己烷) 有显著性差异 ($P < 0.05$)，但其搬运量远低于有机相 c (图 6)。然而红火蚁工蚁对涂有柱层析分离得到的生物碱流分的滤纸条搬运量和对照组 (正己烷和甲醇) 没有显著性差异 (图 7)。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

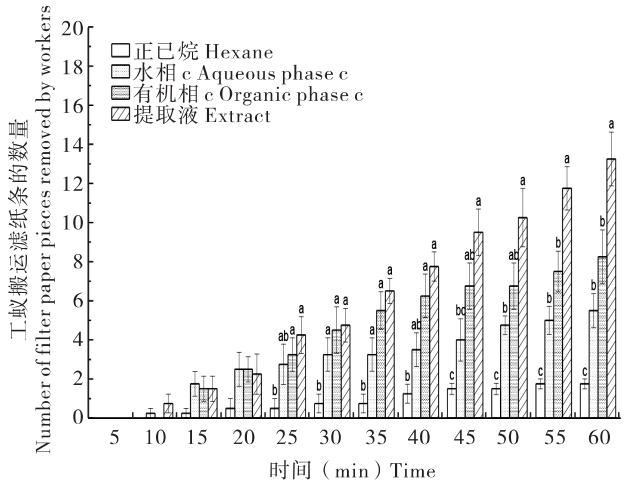


图 5 10% Na_2CO_3 处理提取液对滤纸条搬运量的影响

Fig. 5 Effect of Na_2CO_3 treatment of the crude extract on the removal of filter paper pieces

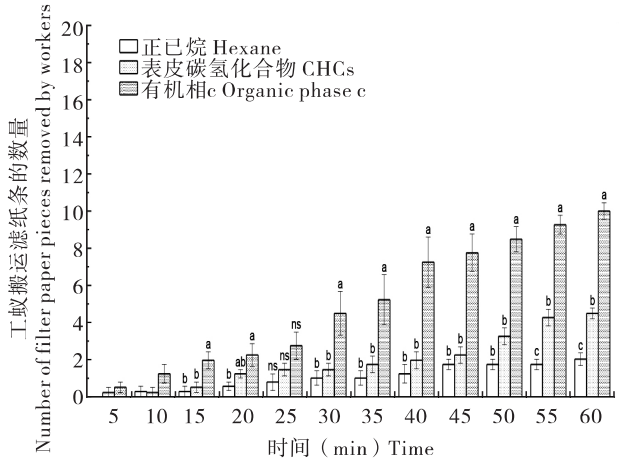


图 6 表皮碳氢化合物流分对滤纸条搬运量的影响

Fig. 6 Effect of the fraction CHCs on the removal of filter paper pieces

有机相 c 用 NaOH 处理后得到有机相 d 和水相 d，红火蚁工蚁对涂有有机相 d 的滤纸条搬运量在 35 min 后显著高于水相 d，然而水相 d 的滤纸条搬运量和对照组无差异（图 8）。

水相 c 和水相 d 经酸化萃取后分别得到水相 c′和自由脂肪酸 FFAs 以及水相 e 和结合态脂肪酸 BFAs。水相 c 的酸化产物中，红火蚁工蚁在 30 min 后对自由脂肪酸处理的滤纸条搬运量显著高于对照组，但其搬运量显著低于水相 c（$P < 0.05$）（图 9）。在水相 d 的酸化产物中，也只有结合态脂肪酸 BFAs 处理的滤纸条搬运量显著高于对照组，并且其搬运量显著低于水相 d（$P < 0.05$）（图 10）。

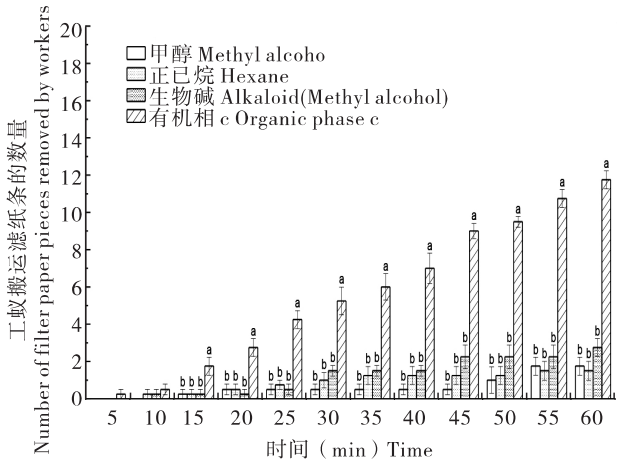


图 7 生物碱流分对滤纸条搬运量的影响

Fig. 7 Effect of the alkaloids fraction on the removal of filter paper pieces

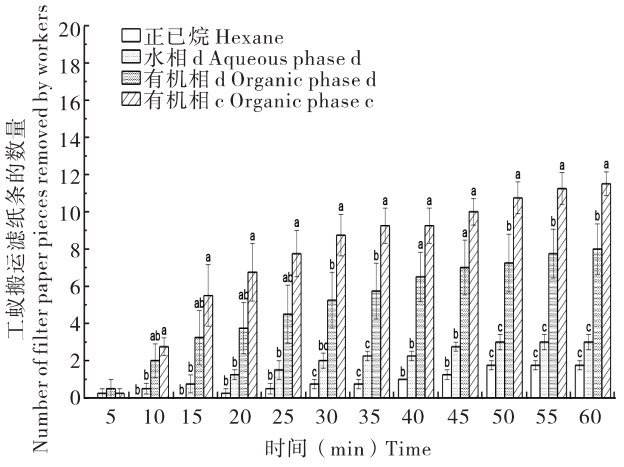


图 8 10% NaOH 处理有机相 c 对滤纸条搬运量的影响

Fig. 8 Effect of 10% NaOH treatment of the organic phase c on the removal of filter paper pieces

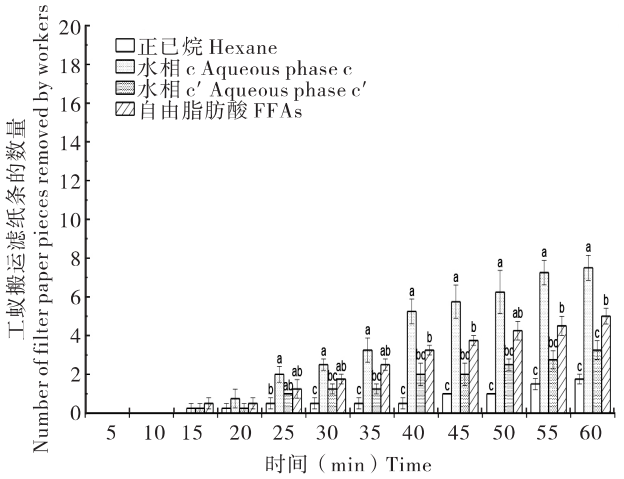


图 9 水相 c 酸化处理对滤纸条搬运量的影响

Fig. 9 Effect of acidification of organic phase c on the removal of filter paper pieces

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

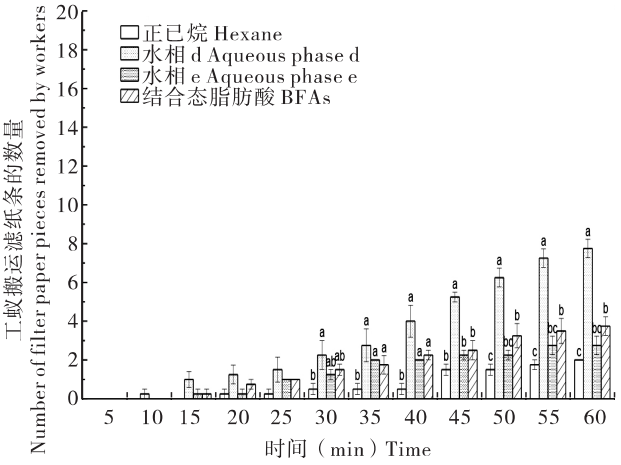


图 10　水相 d 酸化处理对滤纸条搬运量的影响

Fig. 10　Effect of acidification of the aqueous phase d on the removal of filter paper pieces

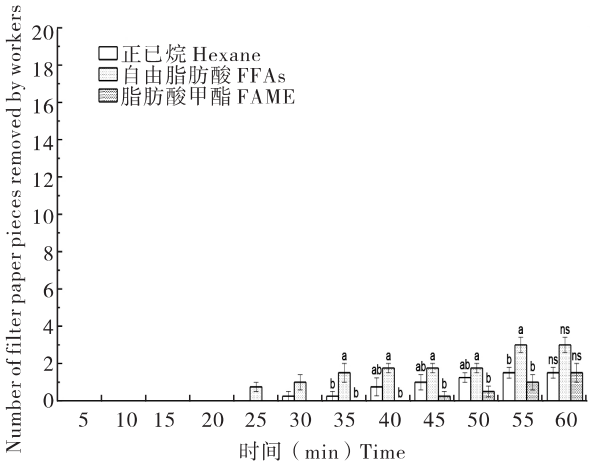


图 12　结合态脂肪酸对滤纸条搬运量的影响

Fig. 12　Effect of bound fatty acids on the removal filter paper pieces

虽然结合态脂肪酸对红火蚁的搬尸行为有一定诱导作用，但其搬运量非常低。

自由脂肪酸和结合态脂肪酸经甲基化处理后得到脂肪酸甲酯，红火蚁工蚁仅对自由脂肪酸的甲基化产物表现出微弱的偏好性，在 50 min 后搬运涂有自由脂肪酸的甲基化产物 FAME′的滤纸条数量显著高于对照组（$P<0.05$）（图 11），而搬运涂有结合态脂肪酸的甲基化产物 FAME 的滤纸条数量和对照组无差异（$P<0.05$）（图 12）。

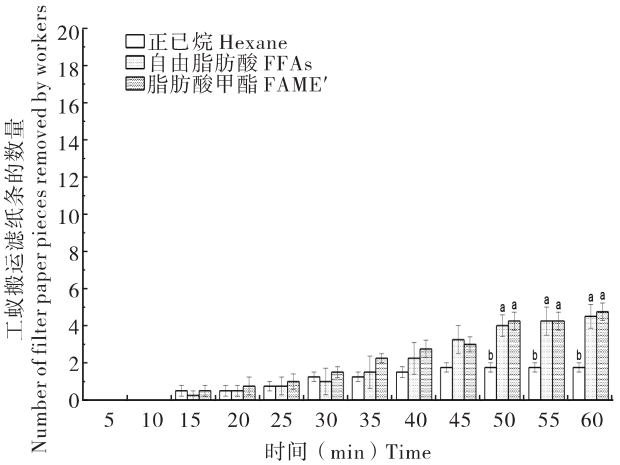


图 11　自由脂肪酸对滤纸条搬运量的影响

Fig. 11　Effect of free fatty acids on the removal of filter paper pieces

3　结论与讨论

蚂蚁的搬尸行为能减少病原菌感染、保护蚁群健康。工蚁死亡后，存活的工蚁在短期内就能感知到尸体释放的死亡信号并将其搬运到巢穴外形成弃尸堆（Hart *et al.*，2001）。有时蚂蚁还会把真菌孢子转移至弃尸堆并用土壤覆盖，以免疾病传播（Pereira *et al.*，1992；Jaccoud *et al.*，1999）。搬尸行为和嗅觉密切相关（Guarna *et al.*，2015；Qiu *et al.*，2017）。本研究结果表明工蚁会将涂有正己烷提取液的滤纸条搬运到弃尸堆（图 2），也支持上述观点。当然，触觉也有可能会参与昆虫的搬尸行为（Ulyshen *et al.*，2012）。

社会性昆虫主要通过嗅觉感受死亡线索相关的化学物质而触发搬尸行为（Haskins *et al.*，1974；Chouvenc *et al.*，2012；McAfee *et al.*，2018）。本研究通过利用强酸除掉提取液中的碱性物质和强碱除掉提取液中的酸性物质来初步确定引起搬尸行为的信号物质的特性。除掉碱性物质如毒液生物碱的有机相 a 有很强的搬尸活性（图 3），而除掉酸性物质如脂肪酸后的有机相 b 有一定的搬尸活性，但显著低于提取液（图 4）。这些结果表明引起红火蚁搬尸行为的活性物质呈酸性，且能与碱液结合或被碱液分解，这类活性物质很有可能是酯和脂肪酸类化合物。酯和脂肪酸能引起佛罗里达收获蚁 *Pogonomyrmex badius* 和巴西火蚁 *Solenopsis saevissima* 的搬尸行为（Wilson *et al.*，1958），油酸和亚油酸也能引起红火蚁的搬尸行为（Qiu *et al.*，2015；徐艳勤等，2018）。

用弱碱 Na_2CO_3 处理正己烷提取液，酯留在有机相 c 中而脂肪酸溶解在水相 c 中，稀盐酸酸化水相 c 后就能得到含脂肪酸的有机相 FFAs。有机相 c（含酯）的搬运率仅为 45%，低于正己烷提取液的

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

搬运率69%，但却高于正己烷的搬运率9%。这些结果（图5）表明酯在一定程度上能引起红火蚁工蚁的搬尸行为。而水相c（含脂肪酸）的搬运率低于35%（为正己烷提取液搬运率的一半），可能是水在滤纸条上不易挥发导致工蚁触角感受到的脂肪酸浓度较低，从而降低了滤纸条的搬运率。

含酯的有机相c继续用强碱进行处理，强碱能促进酯分解出结合态的脂肪酸，得到有机相d和含结合态脂肪酸的水相d。红火蚁工蚁对涂有含结合态脂肪酸的水相d的滤纸条搬运率仅为15%，显著低于有机相d的滤纸条搬运率（40%）；有机相d和水相d的搬运率加起来与有机相c的搬运率（57%）相当。这些结果（图8）说明有机相c含有除了酯和脂肪酸外的其他活性物质，也对红火蚁搬尸行为有调控作用。红火蚁尸体体表的1,2-二哌啶基乙烷（Qin *et al.*，2020）可能就在有机相d中。

含结合态脂肪酸的水相d经酸化、萃取后得到水相e和结合态脂肪酸BFAs，只有结合态脂肪酸BFAs表现出微弱的搬尸活性（图10），说明结合态脂肪酸不是红火蚁尸体释放的关键搬尸信号。将结合态脂肪酸甲酯化后，得到的脂肪酸甲酯，其搬尸活性要低于结合态脂肪酸（图12），这说明结合态脂肪酸在甲酯化后丧失了活性。

含脂肪酸的水相c经酸化、萃取后得到水相c′和自由脂肪酸FFAs，FFAs有显著的搬尸活性，且略高于水相c′；虽然水相c′的滤纸条搬运量要略高于对照组，但是不存在显著性差异（图9）。这些结果说明含脂肪酸的水相c中的搬尸活性物质主要是自由脂肪酸。将自由脂肪酸甲酯化之后得到脂肪酸甲酯FAME′，搬尸活性没有变化（图11），说明甲酯化不影响自由脂肪酸的活性。

红火蚁的正己烷提取物主要含有表皮碳氢化合物和哌啶生物碱（Liu *et al.*，2017）。对含酯的有机相c直接进行硅胶柱层析分离，可以得到两个流分：表皮碳氢化合物流分和生物碱流分。表皮碳氢化合物流分表现出较显著的搬尸活性（23%）（图6），说明表皮碳氢化合物或酯有搬尸活性。生物碱流分的滤纸条搬运率和对照组没有差别（图7），说明生物碱不会引起工蚁的搬尸行为。蚂蚁具有很强的巢群观念，可以通过表皮碳氢化合物来辨别出“异己”，即使死亡很久的蚂蚁也能被区分（Diez *et al.*，2013b）。红火蚁在搬运尸体时同样也能辨别出巢友和非巢友尸体，非巢友尸体会被优先移走（Qiu *et al.*，2020），因此表皮碳氢化合物也有可能促进工蚁的搬尸行为。

综上所述，本研究对引起红火蚁搬尸行为活性跟踪结果表明：自由脂肪酸是引起红火蚁搬尸行为的重要物质。自由脂肪酸是比较复杂的混合物，除了油酸和亚油酸外，具体还有哪些成分具有搬尸活性还需要进一步的结构鉴定验证。自由脂肪酸的搬尸活性显著低于水相c（图9），有机相c和d表现出显著的搬尸活性（图5和8），说明除了自由脂肪酸和酯外，还存在多种能够诱导红火蚁进行搬尸行为的活性物质。

参考文献（References）

Blomquist GJ, Jackson LL. Chemistry and biochemistry of insect waxes [J]. *Progress in Lipid Research*, 1979, 17(4): 319-345.

Bot A, Currie CR, Hart AG, *et al.* Waste management in leaf-cutting ants [J]. *Ethology Ecology & Evolution*, 2001, 13(3): 225-237.

Challet M, Jost C, Grimal A, *et al.* How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviors in the ant *Messor sancta* [J]. *Insectes Sociaux*, 2005, 52(4): 309-315.

Choe DH, Millar JG, Rust MK. Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in argentine ants [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(20): 8251-8255.

Chouvenc T, Robert A, Sémon E, *et al.* Burial behaviour by dealates of the termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Termitidae, Macrotermitinae) induced by chemical signals from termite corpses [J]. *Insectes Sociaux*, 2012, 59(1): 119-125.

Diez L, Deneubourg JL, Detrain C. Social prophylaxis through distant corpse removal in ants [J]. *Naturwissenschaften*, 2012, 99(10): 833-842.

Diez L, Deneubourg JL, Hoebeke L, *et al.* Orientation in corpse-carrying ants: Memory or chemical cues? [J]. *Animal Behaviour*, 2011, 81(6): 1171-1176.

Diez L, Borgne HL, Lejeune P, *et al.* Who brings out the dead? necrophoresis in the red ant, *Myrmica rubra* [J]. *Animal Behaviour*, 2013a, 86(6): 1259-1264.

Diez L, Moquet L, Detrain C. Post-mortem changes in chemical profile and their influence on corpse removal in ants [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2013b, 39(11): 1424-1432.

Driessen GJJ, Raalte VAT, Bruyn DGJ. Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae) [J]. *Oecologia*, 1984, 63(1): 13-22.

Guarna MM, Melathopoulos AP, Huxter E, *et al.* A search for protein biomarkers links olfactory signal transduction to social immunity [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 63-78.

Hart AG, Ratnieks FLW. Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes* [J]. *Behavioral Ecology and*

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Sociobiology, 2001, 49 (5): 387 – 392.

Haskins CP, Haskins EF. Notes on necrophoric behavior in the archaic ant *Myrmecia vindex* (Formicidae: Myrmeciinae) [J]. *Psyche*: *A Journal of Entomology*, 1974, 81 (2): 258 – 267.

Heinze J, Walter B. Moribund ants leave their nests to die in social isolation [J]. *Current Biology*, 2010, 20 (3): 249 – 252.

Howard DF, Tschinkel WR. Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant, *Solenopsis Invicta* [J]. *Behaviour*, 1976, 56 (1): 157 – 178.

Jaccoud D, Hughes WOH, Jackson CW. The epizootiology of a metarhizium infection in mini-nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1999, 93 (1): 51 – 61.

Jouquet P, Bultelle A, Djouraev I, *et al*. Termite graveyards. hidden geochemical patches? [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 170: 108678.

Liu HW, Lu YY, Wang WK, *et al*. Whole body solvent soak gives representative venom alkaloid profile from *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) workers [J]. *Florida Entomologist*, 2017, 100 (3): 522 – 527.

Lockey KH. Lipids of the insect cuticle: Origin, composition and function [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 1988, 89 (4): 595 – 645.

López-Riquelme GO, Malo EA, Cruz-López L, *et al*. Antennal olfactory sensitivity in response to task-related odours of three castes of the ant *Atta mexicana* (Hymenoptera: Formicidae) [J]. *Physiological Entomology*, 2006, 31 (4): 353 – 360.

McAfee A, Chapman A, Iovinella I, *et al*. A death pheromone, oleic acid, triggers hygienic behavior in honey bees (*Apis mellifera* L.) [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 5719.

Moser JC. Contents and structure of *Atta texana* nest in summer [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1963, 56 (3): 286 – 291.

Pereira RM, Stimac JL. Transmission of *Beauveria bassiana* within nests of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory [J]. *Environmental Entomology*, 1992, 21 (6): 1427 – 1432.

Qin D, Zhang P, Zhou Y, *et al*. Different lethal treatments induce changes in piperidine (1, 1′-(1, 2-ethanediyl) bis-) in the epidermal compounds of red imported fire ants and affect corpse-removal behavior [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 194: 110391.

Qiu HL, Lu LH, Shi QX, *et al*. Differential necrophoric behaviour of the ant *Solenopsis invicta* towards fungal-infected corpses of workers and pupae [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2015, 105 (5): 607 – 614.

Qiu HL, Cheng DF. A chemosensory protein gene *Si-CSP1* associated with necrophoric behavior in red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2017, 110 (3): 1284 – 1290.

Qiu HL, Qin CS, Fox EGP, *et al*. Differential behavioral responses of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) workers toward nestmate and non – nestmate corpses [J]. *Journal of Insect Science*, 2020, 20 (4): 11 – 15.

Renucci M, Tirard A, Provost E. Complex undertaking behavior in *Temnothorax lichtensteini* ant colonies: From corpse – burying behavior to necrophoric behavior [J]. *Insectes Sociaux*, 2011, 58 (1): 9 – 16.

Romanes GJ. The honey ants of the garden of the gods, and the occident ants of the American plains [J]. *Nature*, 1882, 25 (644): 405 – 407.

Sun Q, Zhou X. Corpse management in social insects [J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2013, 9 (3): 313 – 321.

Trumbo ST, Robinson GE. Learning and task interference by corpse – removal specialists in honey bee colonies [J]. *Ethology*, 2010, 103 (11): 966 – 975.

Ulyshen MD, Shelton TG. Evidence of cue synergism in termite corpse response behavior [J]. *Naturwissenschaften*, 2012, 99 (2): 89 – 93.

Wilson EO, Durlach NI, Roth LM. Chemical releasers of necrophoric behavior in ants [J]. *Psyche*: *A Journal of Entomology*, 1958, 65 (4): 108 – 114.

Xu YQ, Chen L, Wang WK. Influence of fatty acids on the necrophoric behavior of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (12): 1414 – 1420. [徐艳勤, 陈立, 王文凯. 脂肪酸对红火蚁搬尸行为的影响 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (12): 1414 – 1420]

Yao M, Rosenfeld J, Attridge S, *et al*. The ancient chemistry of avoiding risks of predation and disease [J]. *Evolutionary Biology*, 2009, 36 (3): 267 – 281.

Zelagin DM, Hund AK, Breed MD. Spatial aspects of corpse removal in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2018, 31 (3): 241 – 254.

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net