

白蚁采食行为中的信息交流

文平¹, 嵇保中^{1,*}, 刘曙雯²

(1. 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037; 2. 南京市中山陵园管理局, 南京 210014)

摘要: 白蚁作为社会性昆虫, 其采食个体间依赖各种信息交流机制进行联系与协作, 其中包括踪迹、警戒、食物信息、同伴识别和助食等。通常的联系信号为挥发性或半挥发性化学物质或者一定频谱和功率的机械振动波。其中踪迹信息素、蚁源烃类、警戒信息素、助食素和机械振动信号等都在白蚁采食过程中起着重要作用。白蚁采食过程中食物定向和食物品质信息的传达主要依靠腹板腺分泌的踪迹信息素, 已发现有十二碳烯醇类、降碳倍半萜类和大环二萜类。蚁源的机械振动也在食物品质表达方面起到一定作用, 但食物品质的表达机制还不明确。白蚁采食协作的基础是同伴识别, 蚁源烃类(C21 ~ C35)是同伴识别的主要信息物质, 采食个体分泌的助食素则可促成共同取食。警戒信息素传递白蚁采食的安全信息, 通常为一些兵蚁源的萜类物质, 但得到功能鉴定的结构还不多。近来研究还发现特殊的蚁源机械振动也可起到示警作用。已初步证实各种信息交流机制间存在交互作用, 但交互作用的机理有待进一步解析。生物物理因素在白蚁采食行为中的作用值得更多重视。本文以白蚁的采食行为为线索, 评述白蚁采食个体间信息交流机制的研究进展及利用问题, 并对今后的研究提出展望。

关键词: 白蚁; 社会性昆虫; 采食行为; 食物信息; 信息交流; 踪迹信息素

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2011)03-0352-09

Communication in foraging behavior of termites

WEN Ping¹, JI Bao-Zhong^{1,*}, LIU Shu-Wen² (1. College of Forest Resources and Environment in Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. The Administration of Dr. SunYat-sen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract: The systematic searching for food in termite society depends on the multiple communication mechanisms among the foraging individuals, including trail-following, alerting, exchanging of food information, nest-mate recognition, phago stimulation, *etc.* Basic communication signals include volatile or semi-volatile chemicals and mechanical vibrations. Alarm pheromones (soldier derived terpenes), cuticular hydrocarbons (C21 – C35), trail pheromones (dodecenols and terpenes secreted by sternal gland), phago-stimulating pheromone, mechanical vibration signals with certain frequency spectrum and power level, *etc.*, are important information carriers in foraging behavior of termite society. Food information including directions, quality and quantity was somewhat shown to be carried by trail pheromones, and as recently discovered mechanic vibrations made by foragers could also transfer food information. Ways to express food quality and quantity information should be clearly understood. Cooperation in foraging was realized through the integration of nest-mate recognition based on the cuticular hydrocarbons and phago-stimulants secreted by the salivary glands, or even the gnawing vibrations as recently discovered in some wood-dwelling termites. Alarm of the foraging process was conducted by alarm pheromones and some special mechanic vibrations made by the stirred foraging individuals. Interactions between food information were seldom known and still need to be further understood. More attention should be paid to the biophysical factors in the termite foraging behavior. With termite foraging behavior as clue, this article reviewed the research works on foraging behavior related to communication mechanisms of termite society such as food information communication, nest-mate recognition and collaboration. Then, some unsolved problems and trends of these research works were put forward.

Key words: Termite; social insect; foraging behaviour; food information; information communication; trail pheromones

基金项目: 南京市建委中山陵园管理局资助课题(200409)

作者简介: 文平, 男, 1984年7月生, 四川自贡人, 博士研究生, 主要从事森林昆虫学研究, E-mail: w684402@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jbz9999@sina.com

收稿日期 Received: 2010-09-02; 接受日期 Accepted: 2011-01-09

白蚁社会群体个体数量众多, 个体之间信息交流机制复杂, 常见有踪迹(trailing)、警戒(alarming)、卵识别(egg recognition)、品级区分(class differentiation)、同伴识别(nest-mate recognition)、助食(phago-stimulation)、食物信息表达(food information communication)等。个体联系通常使用挥发性或半挥发性的化学信号物质, 或使用机械振动等物理信号。在采食过程中, 白蚁个体之间需要通过严密的信息交流才能协作完成采食行为, 包括食物寻觅、定位、定性和定量、召集同群进行采食, 抵抗采食过程中的风险等。白蚁采食过程中需要对各种信号进行综合调控, 才能获得最高采食效益。白蚁群体取食活动期长、食量大而对人类社会造成直接危害, 是防治工作的主要靶标环节。利用取食行为进行诱杀, 通过干扰个体间的通讯联系进行种群调控, 已经成为白蚁无公害防治的趋势之一。本文综述白蚁采食信息交流机制的研究进展, 以作为相关研究和防治工作的参考。

1 觅食路线标记机制

大多数白蚁在觅食过程中, 觅食个体通常都会对寻觅过程进行标记, 故其寻觅速度相对较慢。白蚁觅食时, 其腹部紧贴基质表面, 释放可以标记路线的踪迹信息素(Reinhard *et al.*, 1997)。觅食工蚁会标记寻找到食物的路径, 同巢其他个体则沿此路径开始采食。近年来, 固相微萃取(solid phase micro-extraction, SPME)技术的运用, 促进了新白蚁踪迹信息素的发现与鉴定(Peppuy *et al.*, 2001a, 2001b; Robert *et al.*, 2004; Sillam-Dussès *et al.*, 2007; Bordereau *et al.*, 2010)。已报道的白蚁踪迹信息素有 3,6,8(*Z, Z, E*)-十二碳三烯-1-醇(DTE-OH)、3(*Z*)-十二碳单烯-1-醇(DOE-OH)、3,6(*Z, Z*)-十二碳双烯-1-醇(DDE-OH)、(1*E, 5E, 9E, 12R*)-1,5,9-三甲基-12-(1-甲乙烯基)-1,5,9-环十四碳三烯[新松柏烯 A (neocembrene A)]等, 这些踪迹信息素主要存在于一些高等白蚁种类中。在一些低等白蚁中还发现降碳倍半萜结构的踪迹信息素。

1.1 十二碳烯醇类

1.1.1 3,6,8(*Z, Z, E*)-十二碳三烯-1-醇(DTE-OH): Esenther 等(1961)首先发现密褐褶孔菌 *Gloeophyllum trabeum* 含对黄肢散白蚁 *Reticulitermes flaviceps* 具引诱活性的物质, 随后发现这种真菌提取物对其他许多白蚁也具引诱活性。Matsumura 等

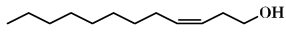
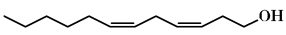
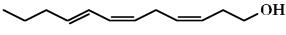
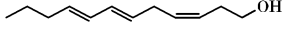
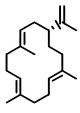
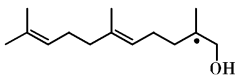
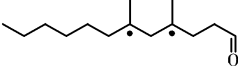
(1968)通过对比蚁源和腐木提取物中分离的活性物质, 并通过质谱(MS)分析推测出这些物质的可能结构, 进而合成类似化合物进行活性测定, 将其鉴定为 3,6,8(*Z, Z, E*)-十二碳三烯-1-醇(DTE-OH)。迄今, 在鼻白蚁科(Rhinotermitidae)和白蚁科(Termitidae)多种白蚁已经鉴定出以 DTE-OH 为踪迹信息素主要组分(表 1)。

DTE-OH 的主要活性结构为 3(*Z*)戊烯-1-醇基。这个结构的破坏会导致活性丧失, 部分具有类似 3(*Z*)戊烯-1-醇基结构的半挥发性物质也具有踪迹活性。Tai 等(1971)合成南方散白蚁 *Re. virginicus* 踪迹信息素类似物, 并通过改变其结构检测其生物活性部位, 推测 3(*Z*)戊烯-1-醇基为活性结构。Kaib 等(1982)发现多种白蚁对具有 3(*Z*)戊烯-1-醇基类似结构的物质具有跟踪反应, 说明这些白蚁的踪迹信息素具有相似结构。Yamaoka 等(1987)利用气相色谱-质谱联用(GC-MS)、气相色谱-傅立叶变换红外光谱联用(GC-FTIR)等方法确定白蚁信息素 DTE-OH 的双键几何构型为 3(*Z*), 6(*Z*), 8(*E*)。Tokoro 等(1990)对黄胸散白蚁 *R. speratus* 工蚁的研究发现, DTE-OH 在白蚁体内以酯化前体贮存, 其前体分别是与硬酯酸、油酸、亚油酸的酯化物, 水解后的踪迹活性比酯化物前体强 20 倍以上。

DTE-OH 的一些几何异构体也可作为天然踪迹信息素的组分。Tokoro 等(1994)研究发现 DTE-OH 的异构体 3,6,8(*Z, E, E*)-十二碳三烯-1-醇是台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 踪迹信息素的微量组分, 其含量比 DTE-OH 少得多, 这种异构体在台湾乳白蚁中存在, 在黄胸散白蚁 *Re. speratus* 中却没有检测到, 因此具种类特异性。

1.1.2 3(*Z*)-十二碳单烯-1-醇(DOE-OH): Peppuy 等(2001a, 2001b)研究发现越南分布的几种地下培菌白蚁: 土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei*, 黄翅大白蚁 *Ma. barneyi*, 海南土白蚁 *Odontotermes hainanensis* 和 *O. maesodensis* 的踪迹信息素主要组分为 3(*Z*)-十二碳单烯-1-醇(DOE-OH), 其含量超过 DTE-OH, 推测其为大多数大白蚁亚科(Macrotermitinae)踪迹信息素主要组分(表 1)。Sillam-Dussès 等(2009a)研究了分别属于 4 种昆虫分布类型(古北界、马达加斯加界、新热带界和世界广布)的木白蚁科(Kalotermitidae)6 属 9 种白蚁, 发现 DOE-OH 为其踪迹信息素的主要组分(表 1)。

表 1 几类白蚁踪迹信息素
Table 1 Termite trail pheromones

类别 Groups	名称 Name	化学结构 Chemical structure	来源白蚁种类及参考文献 Source termites and references
十二碳烯醇类 Dodecenols	3(Z)-十二碳单烯-1-醇 3(Z)-Dodecen-1-ol		大白蚁亚科 (Macrotermitinae) (Peppuy <i>et al.</i> , 2001a, 2001b), 木白蚁科 (Kalotermitidae) (Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2009a), 巴基斯坦钩白蚁 <i>Ancistrotermes pakistanicus</i> (Robert <i>et al.</i> , 2004)
	3,6(Z,Z)-十二碳双烯-1-醇 3,6(Z,Z)-Dodecadien-1-ol		巴基斯坦钩白蚁 <i>Ancistrotermes pakistanicus</i> (Robert <i>et al.</i> , 2004)
	3,6,8(Z,Z,E)-十二碳三烯-1-醇 3,6,8(Z,Z,E)-Dodecatrien-1-ol		鼻白蚁科 (Rhinotermitidae) 如: 黄胸散白蚁 <i>Re. speratus</i> (Yamaoka <i>et al.</i> , 1987), 西方散白蚁 <i>Re. hesperus</i> (Saran <i>et al.</i> , 2007), 南方散白蚁 <i>Re. virginicus</i> (Matsumura <i>et al.</i> , 1968; Tai <i>et al.</i> , 1969), 台湾乳白蚁 <i>Co. formosanus</i> (Tokoro <i>et al.</i> , 1992), 大和白蚁 <i>Leucotermes speratus</i> (Matsumura, 1972), 桑特散白蚁 <i>Re. santonensis</i> (Laduguie <i>et al.</i> , 1994; Wobst <i>et al.</i> , 1999), 南欧网纹散白蚁 <i>Re. lucifugus</i> (Wobst <i>et al.</i> , 1999), 简原鼻白蚁 <i>Pr. simplex</i> (Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2009a) 等; 白蚁科 (Termitidae) 如: <i>Pseudacanthotermes spiniger</i> (Bordereau <i>et al.</i> , 1991) 等
	3,6,8(Z,E,E)-十二碳三烯-1-醇 3,6,8(Z,E,E)-Dodecatrien-1-ol		台湾乳白蚁 <i>Co. formosanus</i> (Tokoro <i>et al.</i> , 1994)
大环二萜 Macrocyclic diterpenes	新松柏烯 A Neocembrene A		象白蚁属 <i>Nasutitermes</i> (Moore, 1966), <i>Trinervitermes bettonianus</i> (McDowell and Oloo, 1984), <i>Tr. Trinervoides</i> (Tschinkel and Close, 1973), 原鼻白蚁亚科 (Prorhinotermitinae) 如: <i>Prorhinotermes simplex</i> , <i>Pr. canalifrons</i> 和 <i>Pr. Inopinatus</i> (Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2005)
降碳倍半萜 Norisoprenoids	2(R),6,10-三甲基-5(E),9-二烯-十一碳-1-醇 (E)-2,6,10-Trimethylundeca-5,9-dien-1-ol		澳白蚁科 (Mastotermitidae) 如: 达尔文澳白蚁 <i>Mastotermes darwiniensis</i> , 澳洲盲白蚁 <i>Porotermes adamsoni</i> ; 冑白蚁亚科 (Stolotermitinae) 如: 维多利亚冑白蚁 <i>Stolotermes victoriensis</i> (Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2007)
其他 Others	顺-4,6-二甲基十二碳-1-醛 4,6-Dimethyldodecanal		原白蚁科 (Termopsidae) 如: 内华达动白蚁 <i>Zootermopsis nevadensis</i> 和细腰湿木白蚁 <i>Zo. Angusticollis</i> (Bordereau <i>et al.</i> , 2010)

化学结构式中的点标示原子为手性异构位点。Dots in the chemical formulas show the chiral carbon atoms.

1.1.3 3,6(Z,Z)-十二碳双烯-1-醇(DDE-OH): Robert 等 (2004) 发现了巴基斯坦钩白蚁 *Ancistrotermes pakistanicus* 踪迹信息素的主要组分为 3,6(Z,Z)-十二碳双烯-1-醇(DDE-OH), 同时还发现在该白蚁腹腺腺体内有相对微量的 DOE-OH 的存在, 工蚁对这两种物质均有活性反应(表 1)。

1.1.4 其他烯醇类: 白蚁信息素研究的一般技术

路线是提取分离纯化后经仪器分析鉴定其结构, 然后合成标样进行对照试验。但在一些白蚁种类的研究中, 研究者通过化学方法初步揭示了其踪迹信息素的结构, 或用已知的信息素进行生物测定表明对这些白蚁具有活性。杜桐源等 (1982) 通过黑翅土白蚁 *Od. formosanus* 抽提液柱层析、薄层层析和微量化学反应结果推测, 其跟踪物质可能是含有双键

的醇类化合物; 密褐褶孔菌及其感染的腐木块抽提液以及人工合成的白蚁踪迹信息化合物 DDE-OH 对黑翅土白蚁均有较强的踪迹活性。Larue 和 Barbier (1976) 研究发现, 油梨长鼻白蚁 *Schedorhinotermes lamanius* 的踪迹信息素可初步判定为一种十四碳烯醇或者其酯化物。Arab 等 (2004) 和 Batista-Pereira 等 (2004) 通过生物测定和电生理反应发现两种巴西的白蚁 *Co. gestroi* 和 *Heterotermes tenuis* 均对 DTE-OH 有活性反应。这些种类白蚁的踪迹信息素可能都属于十二碳烯醇类物质。有报道十二碳烯醇类踪迹信息素, 在较高浓度 (>10 ng/cm) 时, 会对取食工蚁产生驱避作用; 而在中等浓度 (约 $0.1 \sim 100$ ng/cm²) 范围内, 对繁殖蚁有性引诱活性, 多种白蚁使用其作为性信息素 (Bordereau *et al.*, 1991, 2002; Laduguie *et al.*, 1994; Robert *et al.*, 2004)。

1.2 新松柏烯 A

Moore (1966) 首先鉴定出象白蚁属 *Nasutitermes* 中 *Na. corniger* 的踪迹信息素为新松柏烯 A。Birch 等 (1972) 采用各种微量化学方法发现象白蚁属多数种类的踪迹信息素均为新松柏烯 A (表 1)。随后, McDowell 和 Oloo (1984) 发现一种草白蚁 *Trinervitermes bettonianus* 的踪迹信息物质也为新松柏烯 A; Tschinkel 和 Close (1973) 研究非洲同属另一种草白蚁 *Tr. trinervoides*, 发现其踪迹信息素为一中等极性的挥发性物质, 可能是新松柏烯 A (表 1)。Roomi 等 (1981) 对一种巴基斯坦白蚁 *Coptotermis heimi* 研究发现, 其踪迹信息素为一种不饱和双萜, 分子式为 C₂₀H₃₂O, 是新松柏烯的一种羟基衍生物。Sillam-Dussès 等 (2005) 通过对原鼻白蚁亚科 (Prorhinotermitinae) 中 *Prorhinotermes simplex*, *Pr. canalifrons* 和 *Pr. Inopinatus* 的研究发现新松柏烯 A 是其踪迹信息素的主要成分, 同时也发现 DTE-OH 为 *Pr. simplex* 踪迹信息素中一微量组分, DTE-OH 的存在与否对踪迹活性影响非常显著; 对此两组分进行触角电位 (EAG) 和气相色谱-触角电位联用 (GC-EAD) 反应测试 (Sillam-Dussès *et al.*, 2009b), 结果表明, 二者均能产生一定触角电位反应。但鼻白蚁科 (Rhinotermitidae) 其他属的白蚁均以 DTE-OH 为踪迹信息素。Hall 和 Traniello (1985) 的研究发现, 新松柏烯的两种手性异构体单独做高浓度 ($10^{-1} \sim 10^{-3}$ mg/mL) 生物测定时, 它们对 *Na. costalis* 的工蚁和兵蚁均有活性反应, 但活性反应较不稳定。

1.3 低等白蚁的踪迹信息素

一些低等白蚁群体活动范围常局限在一块木头内, 拟工蚁不常沿着固定路线活动, 但仍从其腹腺中提取分离到踪迹信息素。Sillam-Dussès 等 (2007) 发现达尔文澳白蚁 *Mastotermes darwiniensis*, 澳洲盲白蚁 *Porotermes adamsoni* 和维多利亚胃白蚁 *Stolotermes victoriensis* 的踪迹信息素为一种降碳倍半萜: 2(R), 6, 10-三甲基-5(E), 9-二烯-十一碳-1-醇。Bordereau 等 (2010) 对原白蚁科 (Termopsidae) 两种湿木白蚁: 内华达动白蚁 *Zootermopsis nevadensis* 和细腰湿木白蚁 *Zo. angusticollis* 的研究发现, 其踪迹信息素与雄成虫的性信息素组分均为顺-4, 6-二甲基十二碳-1-醛, 比较天然信息素与人工合成的两种顺反异构体混合物的活性发现, 天然信息素顺式结构的活性比合成信息素混合物的活性强 10 倍以上。

2 食物信息交流机制

白蚁表达食物品质信息有多种方式, 常见为踪迹信息素调节和机械振动信号两类。工蚁发现食物后, 沿最佳的采食路线释放踪迹信息素, 引诱其他工蚁个体快速达到食物场, 这时的踪迹信息素中包含食物的数量和品质等信息; 同时, 工蚁个体还会以蚁体振动方式获悉和传达食物信息。依据食物信息, 对蚁道中的踪迹信息素活性进行调节。白蚁分泌的其他物质, 比如脂肪酸等, 可与踪迹信息素结合以降低其活性, 减少通过的工蚁数量, 甚至废弃此蚁道; 与此相反, 有些物质可使踪迹信息素不易降解而维持其活性。针对食物量以及环境的改变等, 白蚁通过控制踪迹信息素的释放量来调节取食活动。

不同白蚁种类有不同的踪迹信息素活性浓度范围, 通常为 $0.001 \sim 100$ pg/cm (Wobst *et al.*, 1999; 邓晓军等, 2002; Robert *et al.*, 2004; Saran *et al.*, 2007; Bland *et al.*, 2007; Sillam-Dussès *et al.*, 2007)。由于活性浓度范围极低, 采食个体较易通过浓度来调节其活性。Grace 等 (1995) 在研究西方散白蚁 *Re. hesperus* 时发现腹腺提取物的活性比包含头、胸部提取物的活性高, 推测头胸部一些分泌物可能会抑制踪迹信息素的活性。在采食过程中, 这种抑制则可以用来调节踪迹信息素的活性。Reinhard 和 Kaib (1995) 研究油梨长鼻白蚁 *Se. Lamanius* 的取食行为时发现, 由腹腺释放的踪迹、聚集信息素与由下唇腺分泌的助食素之间存在

交互作用,挥发性的腹腺分泌物对下唇腺分泌的非挥发性助食素具有活性抑制作用,可以通过这种抑制来实现对取食进度的动态调节。Souto 和 Kitayama (2000) 对象白蚁亚科的 *Constrictotermes cyphergaster* 的研究发现,工蚁排泄物可以增加踪迹信息素活性的持效时间使之长达数月。以上这些增效或者抑制作用可以认为是白蚁自然采食过程中通过调节踪迹信息素活性以表达不同信息的机制。

Affolter 和 Leuthold (2000) 对一种安哥拉的大白蚁 *Ma. subhyalinus* 的研究发现,工蚁往返于泥土时的踪迹信息素有别于往返于食物源时的踪迹信息素。Runcie (1987) 发现黄肢散白蚁 *Re. flavipes* 在发现食物时释放的踪迹信息素量远远超过漫游时。而 Gessner 和 Leuthold (2001) 发现可司大白蚁 *Ma. bellicosus* 小工蚁在觅食过程中产生的踪迹信息素对大小工蚁都具有活性,这些觅食踪迹中还包含食物信息,小工蚁对不同踪迹无选择性,大工蚁则明显地选择与觅食相关的踪迹。Reinhard 等 (1997) 对桑特散白蚁 *Re. santonensis* 寻觅食物过程的观察发现,工蚁总是能够按照食物气味或者通过其他信号的综合反馈调整踪迹信息素的活性,在到达食物源距离最快捷的路径上产生活性最强的踪迹信息素。

白蚁对扰动极敏感,常会对各种轻微扰动作出反应,白蚁在取食过程中通常也会振动身体,释放一定的机械振动信号,以传达食物数量和品质信息。Evans 等 (2005, 2007) 和 Inta 等 (2007) 对两种堆砂白蚁 *Cryptotermes domesticus* 和 *Cr. secundus* 的研究发现,取食工蚁的振动信号可以吸引觅食工蚁,并且其信号变化可以表示食物的品质。

3 共同取食信息交流机制

3.1 助食素

白蚁采食时释放至食物上的分泌物中含有可刺激其他个体进行取食的物质,被称为助食素 (phagostimulant), 又称诱食信息素。白蚁集中取食是通过助食素刺激作用实现的。Reinhard 等 (2002) 研究表明,多数等翅目昆虫具有相同的助食素,这类信息素由工蚁下唇腺 (labial gland) 分泌,可以刺激其他个体取食;经鉴定为对苯二酚及其近似物,任何其他下唇腺提取物组分对此物质不具协同作用。Huang 等 (2007) 通过对黑翅土白蚁 *Od. formosanus* 工蚁下唇腺分泌物中提取物的生物测定表明,黑翅土白蚁下唇腺分泌物中含有极性的助食

素。其组分可能有丙氨酸、乙醛酸、天门冬酰胺、L-脯氨酸、L-缬氨酸、尿素、4-甲氧基苯酚、3, 5-二羟基甲苯、苹果酸、辛二酸、壬二酸、癸二酸等,但未检测到对苯二酚。助食素的性质并不稳定,白蚁取食过后很容易就被氧化成醌或者由体内酶促降解,这也导致对其进行研究比较困难。

此外,一些研究还表明存在其他蚁源的助食素。Reinhard 等 (2003) 发现散白蚁属白蚁 *Re. santonensis*, *Re. lucifugus*, *Re. grassei* 和 *Re. banyulensis* 工蚁活体的正己烷提取物对其他个体具有引诱作用,其主要组分为源自表皮的辛酮-3、辛醇-3 以及 (C14 ~ C18) 等 6 种脂肪酸,其含量具种间差异;单组分测试只发现醇、酮和一种脂肪酸具显著引诱活性,但其活性低于总提取物的活性。此外,兵蚁额腺分泌的种特异性混合萜烯类有单萜、倍半萜烯、双萜烯醇和二倍半萜烯。这些物质比同种工蚁的提取物具更强的引诱活性。白蚁取食活动时,这些源自体表的助食信息素通过接触摩擦等方式释放至食物表面而引起其他个体产生取食反应。

3.2 同群个体识别的信息机制

白蚁取食协作行为限于同群个体,同巢识别在取食中起重要作用,一旦非同群个体大量出现,取食活动则演变为群体保卫战。白蚁踪迹信息素结构分化不明显,甚至部分同域分布的白蚁都使用相同踪迹信息素;群体间的隔离机制,虽然可能通过信息素的浓度范围及组分比例来实现 (Tokoro *et al.*, 1994; Smith and Koehler, 2006), 但并不如表皮烃的作用明显。白蚁种间或种内群体的识别,都主要依赖于表皮碳氢化合物 [(cuticular hydrocarbons, CHCs), 主要为 C21 ~ C35] 组分。Cornelius 和 Bland (2001) 对具有相同踪迹信息素的台湾乳白蚁和北美散白蚁的研究发现,两种白蚁在发现食物初期,蚁道比较清洁,数小时内对对方的蚁道没有明显选择性;数天后,蚁源烃类通过粪便或者表皮接触,释放到蚁道表面,使蚁道具有了各自群体的特性,二者均表现为只选择各自群体的蚁道,说明蚁源烃类对蚁群隔离的重要性。Arab 等 (2004) 也发现两种同域分布的白蚁 *Co. gestroi* 和 *He. tenuis* 具有相同的踪迹信息素组分——DTE-OH, 其种间识别机制则可能依赖于蚁源烃类等组分。

表皮烃的组分复杂,白蚁表皮烃的组分具有群体间的差别 (Brown *et al.*, 1996a, 1996b; Haverty *et al.*, 1996)。自从 Bland 等 (2001) 使用 SPME 方法

研究台湾乳白蚁的表皮烃后,对白蚁表皮烃种内和种间差异的研究越来越多。蚁源烃类,无论是源自表皮还是排泄物,其组分谱已经十分广泛地运用于白蚁的分类和种类鉴定(Haverty *et al.*, 2000, 2005; Nelson *et al.*, 2001; Kaib *et al.*, 2002, 2004; Brown *et al.*, 2004; Klochkov *et al.*, 2005; Dronnet *et al.*, 2006)。但一些高等培菌白蚁种类,以表皮烃为鉴定依据似乎并不可靠。Marten 等(2009)通过对比表皮烃和线粒体 DNA 的差异研究了不同地域大白蚁属白蚁发现,尽管表皮烃组分差异很明显,但是通过线粒体 DNA 比较却表明具有很近的遗传距离,不足以划分同形种。这也在一定程度上说明蚁源烃类用于白蚁群体的区分较为合适,相同种不同巢群体之间蚁源烃类的差别,也可以促使白蚁完成种内群体的行为。Rojas 等(2005)和 Florane 等(2004)研究台湾乳白蚁的表皮烃组分与种内斗争的关系时,发现不同食物源可影响表皮烃的组分,引起工蚁个体之间的种内斗争,而基因型与表皮烃组分和种内斗争没有相关性。Fan 等(2004)的研究表明,白蚁血淋巴中载脂蛋白参与表皮烃的合成后转运,推测白蚁群体内死亡或衰老的白蚁个体因不能持续合成而维持表皮烃的平衡,会发生表皮烃组分的改变,从而被其他工蚁清理。Evans 等(2009)对可能活动在同一木块内的两种堆砂白蚁 *Cr. domesticus* 和 *Cr. Secundus* 研究发现,其取食时产生的机械振动信号也会起种间群体的识别作用。

4 取食防御与进退机制

4.1 取食过程中的警戒信号

采食过程中,一旦蚁道某处受到惊扰,白蚁群体会快速扰动,扰动信号顷刻之间便传送到蚁群各处,未受到直接干扰的个体也纷纷返回蚁巢或聚集至受惊扰的部位参与保卫战斗,这与白蚁群体警戒信息素的作用有密切关系。Kettler 和 Leuthold (1995)观察大白蚁 *Ma. subhyalinus* 与不同来源小股白蚁战斗时的反应发现,该白蚁不攻击隔离处理一定时期的群体内白蚁,而对不同种的外源白蚁具有极强的攻击性。在攻击过程中,发现敌情的工蚁返回蚁巢通过触角告知警情,并且在战斗部位和巢之间分泌踪迹信息素,召集其他个体参与战斗。Reinhard 和 Kaib (2001)对桑特散白蚁 *Re. santonensis* 的研究发现工蚁寻找食物时所释放的踪迹信息素量,远远少于发现食物之后的踪迹信息素

量;兵蚁能够感受的踪迹信息素浓度比工蚁高。导致取食时蚁道全程有兵蚁伴随;而在觅食时,少有兵蚁相伴。Reinhard 等(2003)研究散白蚁属 *Re. santonensis*, *Re. lucifugus*, *Re. grassei* 和 *Re. banyulensis* 发现,兵蚁源的挥发性单萜和倍半萜具有警戒作用;属于散白蚁属警戒信息素的重要组分,具有高引诱活性和强警戒作用。Šobotník 等(2008)利用 EAG 和行为测定分析额腺分泌物的两个主要组分后发现,肯纳尼原鼻白蚁 *Pr. canalifrons* 的警戒信息素为(*E,E*)- α -法尼烯。

白蚁个体产生的机械振动信号也能作为警戒信息。Kirchner 等(1994)发现湿木白蚁 *Zo. nevadensis* 工蚁和兵蚁在受到干扰时,用头壳叩击基质发出的振动信号对同伴具有警戒作用,并且通过录音分析和播放机械信号进行生测,分析其主要机械能量所在振动波的频率组成和具有警戒活性的最小功率。Connétable 等(1999)研究两同域分布的大白蚁种类 *Ps. spiniger* 和 *Ps. militaris* 发现,工蚁和兵蚁对兵蚁源振动信号均有警戒行为反应,但未证实这种振动信号具种类识别功能。Hu 等(2003)研究台湾乳白蚁和黄肢散白蚁各个品级对外界扰动信号作出的反应发现,工蚁对外界扰动时群体的调配起主要作用。粉红噪音是自然界最常见的噪音,其频率主要分布在中低频段,而白蚁振动的频率也集中在中低频段,Inta 等(2009)发现 *Co. acinaciformis* 通过与粉红噪音振动信号激发的木块对比发现,兵蚁释放振动信号对工蚁有警戒作用,试验中受其激发的木块取食量更少,且这种作用具有持久性。

4.2 取食调节

白蚁取食完某处食物或遇到外敌入侵、食物品质以及取食环境恶化等状况都会停止取食,但对白蚁停止取食的机制研究报道不多。白蚁取食完某处食物或者食物品质变坏时,则会通过释放抑制踪迹信号的物质,关闭蚁道。在外敌干扰的情况下,白蚁群体产生警戒信号,可以抑制取食行为,转为逃避行为;导致暂时停止取食的信号持续时间较长,如果在此期间踪迹信号消失,则可导致此处采食废止。取食环境恶化时,许多白蚁种类可通过搬运水分和修筑泥被等调节取食地点的微环境继续取食。一些对环境敏感的群体,则选择释放踪迹抑制信号或警戒信号,让采食个体纷纷回到巢内,停止取食(Grace *et al.*, 1995; Reinhard and Kaib, 1995; Reinhard *et al.*, 1997)。

5 结语

白蚁作为社会性昆虫,全世界有 3 000 多种,其采食行为中个体间的通讯方式主要以化学信号和机械振动信号为主,每种白蚁表现的形式不尽相同,具体的通讯方式人类所知依然甚少。针对某一种白蚁进行诱杀需要充分了解其取食个体间的交流机制,目前在国内外,利用白蚁踪迹信息素和助食素诱杀白蚁已经取得一定成效,但是对白蚁踪迹所表达的信息还缺少细致了解,完整破译还需要大量的研究。分析蚁源烃类的组成已经与分子标记检测一起,成为一些国家和地区白蚁检疫的重要手段,目前国内在白蚁检疫方面的应用还不多。已经初步证实,白蚁体的机械振动信号能够表达与取食相关的信息,但对所传达的信息内容解析得还不够透彻。白蚁群体多活动在易传递振动信号的固态基质中,采食个体间的机械接触也较多,对内外源机械信号产生特定反应以适应环境可能是白蚁社会行为的重要内容。物理因子对于白蚁采食行为的影响应当引起重视。一般认为白蚁取食为被动停止,主动进退信号尚未得到证实,白蚁取食进退的信息机制也需要深入研究。

参考文献 (References)

- Affolter J, Leuthold RH, 2000. Quantitative and qualitative aspects of trail pheromones in *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Soc.*, 47(3): 256–262.
- Arab A, Costa-Leonardo AM, Batista-Pereira LG, dos Santos MG, Correa AG, Blanco YC, 2004. Trail-pheromone specificity of two sympatric termites (Rhinotermitidae) from southeastern Brazil. *Sociobiology*, 43(2): 377–387.
- Batista-Pereira LG, dos Santos MG, Corrêa AG, Fernandes JB, Dietrich C, Pereira DA, Bueno OC, Costa-Leonardo AM, 2004. Electroantennographic responses of *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae) to synthetic (3Z, 6Z, 8E)-dodecatrien-1-ol. *J. Braz. Chem. Soc.*, 15(3): 372–377.
- Birch AJ, Brown WV, Corrie J, Moore BP, 1972. Neocembrene-A, a termite trail pheromone. *Journal of the Chemical Society, Perkin Transactions 1*, 1972: 2653–2658.
- Bland JM, Osbrink WLA, Cornelius ML, Lax AR, Vigo CB, 2001. Solid-phase microextraction for the detection of termite cuticular hydrocarbons. *J. Chromatogr. A*, 932(1): 119–127.
- Bland JM, Raina AK, Carpita A, Dickens JC, 2007. Comparative analysis of the sex/trail pheromone, 3, 6, 8-dodecatrien-1-ol, from three species of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 50(2): 535–551.
- Bordereau C, Canello EM, Sémon E, Courrent A, Quennedey B, 2002. Sex pheromone identified after solid phase micro-extraction from tergal glands of female alates in *Cornitermes bequaerti* (Isoptera, Nasutitermitinae). *Insectes Soc.*, 49(3): 209–215.
- Bordereau C, Lacey MJ, Sémon E, Braekman JC, Ghostin J, Robert A, Sherman JS, Sillam-dusses D, 2010. Sex pheromones and trail-following pheromone in the basal termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Z. angusticollis* (Hagen) (Isoptera: Termopsidae: Termopsinae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 100(3): 519–530.
- Bordereau C, Robert A, Bonnard O, Quere JL, 1991. (3Z, 6Z, 8E)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol: sex pheromone in a higher fungus-growing termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol.*, 17(11): 2177–2191.
- Brown WV, Lacey MJ, Lenz M, 2004. Further examination of cuticular hydrocarbons of worker termites of Australian *Coptotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) reveals greater taxonomic complexity within species. *Sociobiology*, 44(3): 623–658.
- Brown WV, Watson J, Lacey MJ, 1996a. A chemotaxonomic survey using cuticular hydrocarbons of some species of the Australian harvester termite genus *Drepanotermes* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 27(2): 199–221.
- Brown WV, Watson J, Lacey MJ, Morton R, Miller LR, 1996b. Composition of cuticular hydrocarbons in the Australian harvester termite *Drepanotermes perniger* (Isoptera: Termitidae): variation among individuals, castes, colonies and locations. *Sociobiology*, 27(2): 181–197.
- Connétable S, Robert A, Bouffault F, Bordereau C, 1999. Vibratory alarm signals in two sympatric higher termite species: *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae). *J. Insect Behav.*, 12(3): 329–342.
- Cornelius ML, Bland JM, 2001. Trail-following behavior of *Coptotermes formosanus* and *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae): is there a species-specific response? *Environ. Entomol.*, 30(3): 457–465.
- Deng XJ, Zhang JM, Hu JF, Yang J, Hu YY, Zheng Q, 2002. Biological activity of a synthetic trail-pheromone analogue of the black-winged subterranean termite, *Odontotermes formosanus* Shiraki. *Acta Entomologica Sinica*, 45(6): 739–742. [邓晓军, 张珈敏, 胡建芳, 杨娟, 胡远杨, 郑穹, 2002. 合成黑翅土白蚁踪迹信息素类似物的生物活性. *昆虫学报*, 45(6): 739–742]
- Dronnet S, Lohou C, Christides JP, Bagnères AG, 2006. Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *J. Chem. Ecol.*, 32(5): 1027–1042.
- Du TY, Luo CT, Tang ML, Chen MY, 1982. On the trail-following substance of black-winged subterranean termite (*Odontotermes formosanus* (Shiraki)). *Acta Entomologica Sinica*, 25(2): 172–177. [杜桐源, 罗钧泽, 汤敏玲, 陈梅英, 1982. 黑翅土白蚁的跟踪信息素. *昆虫学报*, 25(2): 172–177]
- Esenther GR, Allen TC, Casida JE, Shenefelt RD, 1961. Termite attractant from fungus-infected wood. *Science*, 134(3471): 50.
- Evans TA, Inta R, Lai J, Lenz M, 2007. Foraging vibration signals

- attract foragers and identify food size in the drywood termite, *Cryptotermes secundus*. *Insectes Soc.*, 54(4): 374–382.
- Evans TA, Inta R, Lai JC, Prueger S, Foo NW, Fu EW, Lenz M, 2009. Termites eavesdrop to avoid competitors. *Proc. R. Soc. B*, 276(1675): 4035–4041.
- Evans TA, Lai J, Toledano E, McDowall L, Rakotonarivo S, Lenz M, 2005. Termites assess wood size by using vibration signals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102(10): 3732–3737.
- Fan Y, Schal C, Vargo EL, Bagnères AG, 2004. Characterization of termite lipophorin and its involvement in hydrocarbon transport. *J. Insect Physiol.*, 50(7): 609–620.
- Florane CB, Bland JM, Husseneder C, Raina AK, 2004. Diet-mediated inter-colonial aggression in the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *J. Chem. Ecol.*, 30(12): 2559–2574.
- Gessner S, Leuthold RH, 2001. Caste-specificity of pheromone trails in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Soc.*, 48(3): 238–244.
- Grace JK, Wood DL, Kubo I, Kim M, 1995. Behavioural and chemical investigation of trail pheromone from the termite *Reticulitermes hesperus* Banks (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Appl. Entomol.*, 119(1–5): 501–505.
- Hall P, Traniello JFA, 1985. Behavioral bioassays of termite trail pheromones. *J. Chem. Ecol.*, 11(11): 1503–1513.
- Haverty MI, Thorne BL, Nelson LJ, 1996. Hydrocarbons of *Nasutitermes acajutlae* and comparison of methodologies for sampling cuticular hydrocarbons of Caribbean termites for taxonomic and ecological studies. *J. Chem. Ecol.*, 22(11): 2081–2109.
- Haverty MI, Woodrow RJ, Nelson LJ, Grace JK, 2000. Cuticular hydrocarbons of termites of the Hawaiian Islands. *J. Chem. Ecol.*, 26(5): 1167–1191.
- Haverty MI, Woodrow RJ, Nelson LJ, Grace JK, 2005. Identification of termite species by the hydrocarbons in their feces. *J. Chem. Ecol.*, 31(9): 2119–2151.
- Hu XP, Appel AG, Traniello J, 2003. Behavioral response of two subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to vibrational stimuli. *J. Insect Behav.*, 16(5): 703–715.
- Huang QY, Mao WG, Xia WS, Lei CL, 2007. Phagostimulating activity of extracts of labial glands in *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 50(3): 973–981.
- Inta R, Evans TA, Lai J, 2009. Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.*, 102(1): 121–126.
- Inta R, Evans TA, Lai J, Lenz M, 2007. What do vibrations have to do with termites' food choice? *Acoustics Australia*, 35(3): 73–77.
- Kaib M, Bruinsma O, Leuthold RH, 1982. Trail-following in termites; evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol.*, 8(9): 1193–1205.
- Kaib M, Franke S, Francke W, Brandl R, 2002. Cuticular hydrocarbons in a termite: phenotypes and a neighbour-stranger effect. *Physiol. Entomol.*, 27(3): 189–198.
- Kaib M, Jmhasly P, Wilfert L, Durka W, Franke S, Francke W, Leuthold RH, Brandl R, 2004. Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *J. Chem. Ecol.*, 30(2): 365–385.
- Kettler R, Leuthold RH, 1995. Inter- and intraspecific alarm response in the termite *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *Insectes Soc.*, 42(2): 145–156.
- Kirchner WH, Broecker I, Tautz J, 1994. Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiol. Entomol.*, 19(3): 187–190.
- Klochov SG, Kozlovskii VI, Belyaeva NV, 2005. Caste and population specificity of termite cuticle hydrocarbons. *Chem. Nat. Comp.*, 41(1): 1–6.
- Laduguie N, Robert A, Bonnard O, Vieau F, Quere JL, Semon E, Bordereau C, 1994. Isolation and identification of (3Z, 6Z, 8E)-3, 6, 8-dodecatrien-1-ol in *Reticulitermes santonensis* Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae): roles in worker trail-following and in alate sex-attraction behavior. *J. Insect Physiol.*, 40(9): 781–787.
- Larue JP, Barbier M, 1976. The track pheromone of the termite *Schedorhinotermes lamanianus* (Sjöstedt). *C. R. Acad. Sci. Hebd. Seances Acad. Sci. D*, 282(21): 1897–1900.
- Marten A, Kaib M, Brandl R, 2009. Cuticular hydrocarbon phenotypes do not indicate cryptic species in fungus-growing termites (Isoptera: Macrotermitinae). *J. Chem. Ecol.*, 35(5): 572–579.
- Matsumura F, 1972. Interspecific response of termite to synthetic trail-following substances. *J. Econ. Entomol.*, 65: 600–602.
- Matsumura F, Coppel HC, Tai A, 1968. Isolation and identification of termite trail-following pheromone. *Nature*, 219(5157): 963–964.
- McDowell PG, Oloo GW, 1984. Isolation, identification, and biological activity of trail-following pheromone of termite *Trinervitermes bettonianus* (Sjöstedt) (Termitidae; Nasutitermitinae). *J. Chem. Ecol.*, 10(6): 835–851.
- Moore BP, 1966. Isolation of the scent-trail pheromone of an Australian termite. *Nature*, 211(5050): 746–747.
- Nelson LJ, Cool LG, Forschler BT, Haverty MI, 2001. Correspondence of soldier defense secretion mixtures with cuticular hydrocarbon phenotypes for chemotaxonomy of the termite genus *Reticulitermes* in North America. *J. Chem. Ecol.*, 27(7): 1449–1479.
- Peppuy A, Robert A, Sémon E, Bonnard O, Son NT, Bordereau C, 2001a. Species specificity of trail pheromones of fungus-growing termites from northern Vietnam. *Insectes Soc.*, 48(3): 245–250.
- Peppuy A, Robert A, Sémon E, Ginies C, Lettère M, Bonnard O, Bordereau C, 2001b. (Z)-Dodec-3-en-1-ol, a novel termite trail pheromone identified after solid phase micro-extraction from *Macrotermes annandalei*. *J. Insect Physiol.*, 47(4–5): 445–453.
- Reinhard J, Hertel H, Kaib M, 1997. Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Soc.*, 44(2): 147–158.
- Reinhard J, Kaib M, 1995. Interaction of pheromones during food exploitation by the termite *Schedorhinotermes lamanianus*. *Physiol. Entomol.*, 20(3): 266–272.
- Reinhard J, Kaib M, 2001. Trail communication during foraging and recruitment in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *J. Insect Behav.*, 14(2): 157–171.

- Reinhard J, Lacey MJ, Ibarra F, Schroeder FC, Kaib M, Lenz M, 2002. Hydroquinone: a general phagostimulating pheromone in termites. *J. Chem. Ecol.*, 28(1): 1–14.
- Reinhard J, Quintana A, Sreng L, Clement JL, 2003. Chemical signals inducing attraction and alarm in European *Reticulitermes termites* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 42(3): 675–691.
- Robert A, Peppuy A, Sémon E, Boyer FD, Lacey MJ, Bordereau C, 2004. A new C12 alcohol identified as a sex pheromone and a trail-following pheromone in termites; the diene (*Z*, *Z*)-dodeca-3,6-dien-1-ol. *Naturwissenschaften*, 91(1): 34–39.
- Rojas MG, Werle C, Cottrell N, Morales-Ramos JA, 2005. Changes in the ratios of four cuticular hydrocarbons in Formosan subterranean termite workers (*Coptotermes formosanus*) (Isoptera; Rhinotermitidae) due to diet. *Sociobiology*, 46(1): 131–140.
- Roomi MW, Hassan SK, Atiquddin M, 1981. A scent-trail pheromone isolated from a Pakistani termite, *Coptotermes heimi* (Wasmann). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 91(1–5): 213–216.
- Runcie CD, 1987. Behavioral evidence for multicomponent trail pheromone in the termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera; Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, 13(9): 1967–1978.
- Saran RK, Millar JG, Rust MK, 2007. Role of (*3Z*, *6Z*, *8E*)-dodecatrien-1-ol in trail following, feeding, and mating behavior of *Reticulitermes hesperus*. *J. Chem. Ecol.*, 33(2): 369–389.
- Sillam-Dussès D, Kalinová B, Jiroš P, Březinová A, Cvačka J, Hanus R, Šobotník J, Bordereau C, Valterová I, 2009b. Identification by GC-EAD of the two-component trail-following pheromone of *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae, Prorhinotermitinae). *J. Insect Physiol.*, 55(8): 751–757.
- Sillam-Dussès D, Sémon E, Lacey MJ, Robert A, Lenz M, Bordereau C, 2007. Trail-following pheromones in basal termites, with special reference to *Mastotermes darwiniensis*. *J. Chem. Ecol.*, 33(10): 1960–1977.
- Sillam-Dussès D, Sémon E, Moreau C, Valterová I, Šobotník J, Robert A, Bordereau C, 2005. Neocembrene A, a major component of the trail-following pheromone in the genus *Prorhinotermes* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Chemoecology*, 15(1): 1–6.
- Sillam-Dussès D, Sémon E, Robert A, Bordereau C, 2009a. (*Z*)-Dodec-3-en-1-ol, a common major component of the trail-following pheromone in the termites Kalotermitidae. *Chemoecology*, 19(2): 103–108.
- Smith JA, Koehler PG, 2006. Behavioral evidence for minor pheromone components modulating termite trail following responses (Isoptera). *Sociobiology*, 48(2): 457–470.
- Šobotník J, Hanus R, Kalinová B, Piskorski R, Cvačka J, Bourguignon T, Roisin Y, 2008. (*E*, *E*)- α -farnesene, an alarm pheromone of the termite *Prorhinotermes canalifrons*. *J. Chem. Ecol.*, 34(4): 478–486.
- Souto L, Kitayama K, 2000. *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) maintain foraging trails for a longer period by means of fecal droplets. *Sociobiology*, 35(3): 367–372.
- Tai A, Matsumura F, Coppel HC, 1969. Chemical identification of the trail-following pheromone for a southern subterranean termite. *J. Org. Chem.*, 34(7): 2180–2182.
- Tai A, Matsumura F, Coppel HC, 1971. Synthetic analogues of the termite trail-following pheromone, structure and biological activity. *J. Insect Physiol.*, 17(1): 181–185, 187–188.
- Tokoro M, Takahashi M, Yamaoka R, 1992. Identification of trail pheromone precursors from subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, 18(3): 517–526.
- Tokoro M, Takahashi M, Yamaoka R, 1994. (*Z*, *E*, *E*)-Dodecatrien-1-ol: a minor component of trail pheromone of termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki. *J. Chem. Ecol.*, 20(1): 199–215.
- Tokoro M, Yamaoka R, Hayashiya K, Takahashi M, Nishimoto K, 1990. Evidence for trail-pheromone precursor in termite *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Rhinotermitidae; Isoptera). *J. Chem. Ecol.*, 16(8): 2549–2557.
- Tschinkel WR, Close PG, 1973. The trail pheromone of the termite, *Trinervitermes trinervoides*. *J. Insect Physiol.*, 19(3): 707–721.
- Wobst B, Farine JP, Ginies C, Sémon E, Robert A, Bonnard O, Connétable S, Bordereau C, 1999. (*Z*, *Z*, *E*)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol, a major component of trail-following pheromone in two sympatric termite species *Reticulitermes lucifugus grassei* and *R. santonensis*. *J. Chem. Ecol.*, 25(6): 1305–1318.
- Yamaoka R, Tokoro M, Hayashiya K, 1987. Determination of geometric configuration in minute amounts of highly unsaturated termite trail pheromone by capillary gas chromatography in combination with mass spectrometry and fourier-transform infrared spectroscopy. *J. Chromatogr. A*, 399(35): 259–267.

(责任编辑: 赵利辉)