

白蚁信息素研究进展

程冬保

(安徽省马鞍山市白蚁防治研究所, 安徽马鞍山 243011)

摘要: 白蚁是最古老的社会性昆虫, 其社会性的维持需要信息素的相互作用。本文回顾了近年来国内外白蚁信息素研究的最新进展, 内容涉及白蚁踪迹信息素、性信息素、告警信息素和促食信息素的功能、化学成分及产生信息素的外分泌腺。白蚁分泌信息素的腺体主要有背板腺、腹板腺、后腹板腺、额腺和唾腺。绝大多数白蚁信息素是挥发性物质。白蚁在化学通讯上存在节俭策略, 即同一种化合物由不同的白蚁种类的不同外分泌腺分泌, 可具有不同的功能。总结了各类信息素在白蚁物种间、同一物种的品级间和性别间的异同和作用方式, 强调了白蚁信息素的反应阈值、最佳浓度、有效期和物种特异性对其功能的影响。目前对白蚁信息素的研究尚处于起步阶段, 其研究成果对等翅目系统发育研究和白蚁防治具有重要的意义。文章最后展望了白蚁信息素在白蚁防治上的应用前景。

关键词: 白蚁; 外分泌腺; 信息素; 踪迹信息素; 性信息素

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2013)04-0419-08

Progress in termite pheromones

CHENG Dong-Bao (Ma'anshan Institute of Termite Control, Ma'anshan, Anhui 243011, China)

Abstract: Termites are the oldest social insects in the world, and their sociality is maintained by pheromone communication. In this article, the new research progress on termite pheromones in recent years, including trail pheromone, sex pheromone, alarm pheromone and phagostimulating pheromone, is reviewed. The chemical components of the pheromone-producing exocrine glands of termites and their functions are summarized. Termite pheromones are mainly secreted by the tergal gland, sternal gland, posterior sternal gland, frontal gland and labial gland. Most of termite pheromones are volatile substances. Available data indicate a strategy of pheromonal parsimony in the chemistry communication of termites, *i. e.*, the same compound is sometimes secreted by different glands of different species and may have different functions. The similarities/differences in chemical complexity and function of these pheromones between species and between the castes or sexes of the same species are summarized. The activity threshold, optimal concentration, longevity and species-specificity of the pheromones that affect pheromone functions are also introduced. At present, researches of termite pheromones are still in the initial stage. The research results are of great significance for Isoptera phylogeny and termite control. Finally, pheromones to be used in termite control are prospected.

Key words: Termite; exocrine gland; pheromone; trail pheromone; sex pheromone

白蚁属昆虫纲等翅目, 是最古老的社会性昆虫, 大多数种类营地下隐蔽生活且视觉退化, 需要依靠信息素来调节种群生活和进行相关通讯。白蚁的信息素按功能可分为踪迹信息素 (trail pheromone)、性信息素 (sex pheromone)、告警信息素 (alarm pheromone)、促食信息素 (phagostimulating pheromone) 等。在已知的 9 科 292 属 2 878 种白蚁 (Engel, 2011; 程冬保, 2012) 中, 约有 200 种白蚁严重危害房屋建筑、水利工程、农林植物、文物档案及交通和通讯设施 (Wood, 1996)。目前预防和

灭治白蚁的主要手段还是大量使用杀虫剂, 但长期大量使用杀虫剂会造成环境污染, 影响人类健康。因此, 人们希望通过对白蚁信息素的研究, 以掌握白蚁的通讯方法, 进而用人工合成的信息素及其类似物来引诱、干扰和灭治白蚁。此外, 通过对白蚁外分泌腺结构及信息素成分的研究, 也可揭示等翅目昆虫的系统发育情况。

邓小军等 (2002) 对 2 种白蚁信息素的化学成分、影响因素等进行过探讨; 黄求应等 (2005) 回顾了白蚁促食信息素的研究进展。国外学者对白蚁的

作者简介: 程冬保, 男, 1969 年 7 月生, 安徽泾县人, 高级工程师, 研究方向为白蚁生物学和防治, E-mail: c2362374@163.com

收稿日期 Received: 2012-11-29; 接受日期 Accepted: 2013-02-27

化学通讯 (Costa-Leonardo *et al.*, 2009)、白蚁信息素分泌器官的结构与功能 (Costa-Leonardo and Haifig, 2010)、踪迹信息素和性信息素 (Sillam-Dussès, 2010) 作过论述。近年来, 随着白蚁信息素研究的不断深入, 在很多方面都取得了重要进展, 有必要对研究成果进行系统的总结。本文综述了白蚁分泌信息素的外分泌腺、白蚁信息素的种类、成分和功能, 并讨论了白蚁信息素将来的研究方向和应用前景。

1 分泌信息素的外分泌腺

昆虫的外分泌腺 (exocrine gland) 是贮存、释放 (扩散和挥发) 分泌物的特化结构。白蚁的信息素来源于位于白蚁身体各部分的外分泌腺。目前已知的白蚁外分泌腺有 17 种 (Gonçalves *et al.*, 2010), 能产生信息素的主要腺体为背板腺 (tergal gland)、腹板腺 (sternal gland)、后腹板腺 (posterior sternal gland)、额腺 (frontal gland) 和唾腺 (或下唇腺) (labial gland)。

背板腺常存在于白蚁最后 2~3 个背片中, 但在许多种类中存在次生性退化现象。白蚁的背板腺因种类、性别、品级不同, 其数量和位置有较大变化, 即使是同一属白蚁, 背板腺数量也往往不一样 (如大白蚁属 *Macrotermes*)。一般在较原始的种类中, 雌雄白蚁均存在背板腺; 在较高等的种类 [鼻白蚁科 (Rhinotermitidae) 和白蚁科 (Termitidae)] 中, 除个别种类外, 只有雌性才拥有背板腺。分飞后的雌性有翅成虫和膨腹蚁后的背板腺会出现退化现象 (Lgnatti and Costa-Leonardo, 2001)。

白蚁各品级中都存在腹板腺, 但各品级腺体的发育状况与觅食活动有关。腹板腺因种类不同, 其数量、位置也不相同。澳白蚁科 (Mastotermitidae) 白蚁拥有 3 个腹板腺, 分别位于第 3, 4 和 5 腹片的中间, 其他科白蚁只有 1 个腹板腺且位置也不一致。胃白蚁科 (Stolotermitidae) 和草白蚁科 (Hodotermitidae) 白蚁的腹板腺位于第 4 腹片的前面; 而白蚁科、木白蚁科 (Kalotermitidae)、鼻白蚁科、齿白蚁科 (Serritermitidae)、古白蚁科 (Archotermopsidae) 白蚁的腹板腺位于第 5 腹片的前面 (Sillam-Dussès *et al.*, 2007)。

白蚁的后腹板腺腺体的位置与数量因种类、性别不同, 其位置和数量也不同。后腹板腺与背板腺的组织学特征非常相似。目前只发现大白蚁属的部

分繁殖蚁的后腹板腺产生性信息素, 参与白蚁分飞后的招引行为 (Sillam-Dussès *et al.*, 2010)。

额腺是白蚁特有的、不成对的外分泌腺。这一腺体出现在鼻白蚁科、齿白蚁科和白蚁科白蚁中, 其中象白蚁亚科兵蚁额腺高度膨大, 占据头部的大部分区域, 同时伴随着上颚的退化。

白蚁所有品级中均存在成对的唾腺。唾腺位于白蚁的中后胸, 由成团的腺泡和两个水囊组成。额腺分泌物包含许多化合物, 其中有些物质没有信息素功能。

白蚁的有翅成虫利用背板腺、腹板腺和后腹板腺分泌性信息素 (Sillam-Dussès, 2010); 工蚁和兵蚁利用腹板腺产生踪迹信息素 (Costa-Leonardo *et al.*, 2009); 兵蚁利用额腺产生告警信息素 (Costa-Leonardo and Haifig, 2010); 工蚁利用唾腺产生促食信息素 (Reinhard *et al.*, 2002)。

2 白蚁信息素的种类、成分和功能

绝大多数白蚁信息素是挥发性物质, 在成分鉴别上存在困难。10 年前, 人类知道的白蚁信息素只有 2 种 (邓晓军等, 2002)。近年来白蚁信息素研究中应用了一系列检测技术, 如气相色谱 (GC)、气相色谱-质谱联用 (GC-MS)、高效液相色谱 (HPLC)、薄层层析法 (TLC)、固相微萃取 (SPME)、搅拌棒吸附萃取 (SBSE)、核磁共振 (NMR)、气相色谱-触角电位联用技术 (GC-EAD) 等。检测技术的提高促进了人类对白蚁信息素的进一步认识, 如 Sillam-Dussès 等 (2005) 曾用固相微萃取、气相色谱-质谱联用技术分析原鼻白蚁属 *Prorhinotermes* 白蚁的腹板腺分泌物, 认为其踪迹信息素成分只有新瑟模环烯 (neocembrene-A, 一种二萜烯); Sillam-Dussès 等 (2009) 用气相色谱-触角电位联用技术再次分析原鼻白蚁属白蚁的踪迹信息素时, 发现其中还存在少量的十二碳三烯醇 (dodecatrienol), 再次证明了原鼻白蚁亚科在鼻白蚁科中拥有特殊的分类地位, 它既有白蚁科象白蚁亚科白蚁具有的踪迹信息素 (新瑟模环烯), 又有鼻白蚁科大多数种类具有的踪迹信息素 (十二碳三烯醇)。

2.1 踪迹信息素

白蚁的踪迹信息素只由腹板腺分泌, 与觅食行为有关 (Costa-Leonardo *et al.*, 2009)。白蚁的觅食活动是一个集体活动过程, 在此过程中, 成百上千

的白蚁个体由踪迹信息素进行协调。当白蚁向下挤压自身腹部时, 含有信息素的化合物就从腹板腺中释放到特定的位置。不同种类白蚁的踪迹信息素和腹板腺抽提物具有不同的生物学活性, 揭示了腹板腺中较次要成分起着增效作用。腹板腺主要有效成分的作用通常是定向和招募, 而其特有的次要化合物决定了踪迹信息素的种间特异性 (Kaib *et al.*, 1982; Arab *et al.*, 2004)。

目前已知的白蚁踪迹信息素共有 10 种 (表 1), 其中最常见踪迹信息素成分为十二碳三烯醇。从

系统发育的角度看, 澳白蚁科、冑白蚁科、古白蚁科和草白蚁科的踪迹信息素与那些较进化的科 (如木白蚁科、鼻白蚁科、白蚁科) 的踪迹信息素相比, 有明显的区别: 低等白蚁的踪迹信息素为碳链有分枝的 C13 和 C14 醇类或 C14 和 C18 醛类, 而较高等白蚁的踪迹信息素为碳链不分枝的 C12 醇类或 C20 二萜 (Bordereau and Pasteels, 2011)。草白蚁科和齿白蚁科独特的成分可能与其食性 (食草和食土) 有关。此外, 聚白蚁亚科与象白蚁亚科踪迹信息素有明显区别。

表 1 白蚁的踪迹信息素
Table 1 Trail pheromones identified in termites

科 Family	亚科 Subfamily	踪迹信息素 Trail pheromones	参考文献 References
澳白蚁科 Mastotermitidae		三甲基十一烷二烯醇 Trimethylundecadienol	Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2007
冑白蚁科 Stolotermitidae		三甲基十一烷二烯醇 Trimethylundecadienol	Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2007
草白蚁科 Hodotermitidae		C18 醛 C18 aldehyde	Bordereau and Pasteels, 2011
木白蚁科 Kalotermitidae		十二碳烯醇 Dodecenol	Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2009b
古白蚁科 Archotermopsidae		二甲基十二醛 Dimethyldodecanal	Lacey <i>et al.</i> , 2011
		二甲基十一醇 Dimethylundecanol	Bordereau and Pasteels, 2011
鼻白蚁科 Rhinotermitidae	原鼻白蚁亚科 Prorhinotermitinae	新瑟模环烯 (主要) + 十二碳三烯醇 (次要) Neocembrene-A (major) + dodecatrienol (minor)	Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2005, 2009a
	其他亚科 Other subfamilies	十二碳三烯醇 Dodecatrienol	Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2006 ; Saran <i>et al.</i> , 2007
齿白蚁科 Serritermitidae		十九碳二烯酮 Nonadecadienone	Hanus <i>et al.</i> , 2012
白蚁科 Termitidae	聚白蚁亚科/白蚁亚科/方白蚁亚科 Syntermitinae/Termitinae/Cubitermitinae	十二碳三烯醇 Dodecatrienol	Sillam-Dussès <i>et al.</i> , 2006
	大白蚁亚科 Macrotermitidae	十二碳二烯醇 Dodecadienol	Sillam-Dussès, 2010
		十二碳烯醇 Dodecenol	Robert <i>et al.</i> , 2004
	象白蚁亚科 Nasutitermitinae	十二碳三烯醇 + 新瑟模环烯 Dodecatrienol + neocembrene-A	Sillam-Dussès, 2010
		十二碳三烯醇 + 新瑟模环烯 + 三脉三烯 Dodecatrienol + neocembrene-A + trinervitriene	Sillam-Dussès, 2010

不同种类白蚁个体所含的踪迹信息素含量不同,甚至相差甚大。如分别属于澳白蚁科和胄白蚁科的达尔文澳白蚁 *Mastotermes darwiniensis*、亚当森洞白蚁 *Porotermes adamsoni* 和维多利亚胄白蚁 *Stolotermes victoriensis* 3 种白蚁工蚁的踪迹信息素均为三甲基十一烷二烯醇,但 3 种白蚁工蚁的踪迹信息素个体含量分别为 20, 700 和 4 pg (Sillam-Dussès *et al.*, 2007)。沟额原鼻白蚁 *Prorhinotermes canalifrons* 工蚁的踪迹信息素个体含量为 5 300 pg,而大多数种类工蚁的踪迹信息素个体含量不到 1 pg (Sillam-Dussès, 2010)。

同种白蚁不同品级个体所释放的踪迹信息素的量也不相同。三脉白蚁 *Trinervitermes trinervoides* 工蚁个体所释放的踪迹信息素是兵蚁个体所释放量的 6~7 倍 (Tschinke and Close, 1973)。同种白蚁相同品级不同型的工蚁所产生的踪迹信息素对其他型工蚁产生的效果也不一样。勇猛大白蚁 *Macrotermes bellicosus* 的小工蚁所产生的踪迹信息素对大、小工蚁的吸引力强于大小工蚁共同产生的踪迹信息素的吸引力 (Gessner and Leuthold, 2001)。

不同白蚁对踪迹信息素的反应阈值 (activity threshold) 不同。白蚁对踪迹信息素的反应阈值的变化范围为 $10^{-8} \sim 1$ ng/cm (Sillam-Dussès, 2010)。西部散白蚁 *Reticulitermes hesperus* 的反应阈值最小,为 10^{-8} ng/cm; 达尔文澳白蚁的反应阈值最大,为 1 ng/cm,而亚当森洞白蚁则为 10 pg/cm (Sillam-Dussès *et al.*, 2007)。对西部散白蚁来说,只有 28 头工蚁走过的踪迹才能被其他白蚁个体探测到 (Saran *et al.*, 2007)。西部散白蚁工蚁和补充型繁殖蚁对十二碳三烯醇最低的反应阈值在 0.01~0.1 fg/cm 之间,最佳浓度 (optimal concentration) 为 10 fg/cm,而一旦浓度大于 10 pg/cm 则工蚁排斥它 (Saran *et al.*, 2007)。十二碳三烯醇浓度在排斥浓度和最佳浓度之间时,白蚁似乎感觉不到浓度的变化。当工蚁和有翅成虫接触到较高剂量处理的滤纸时 (分别为 10 fg/cm² 和 5 ng/cm²), 表现得相当兴奋,体现为触角探触的次数增加,并重复地回到处理过的滤纸上,但实验已证实十二碳三烯醇不是白蚁促食剂 (Saran *et al.*, 2007)。不同白蚁对踪迹信息素的踪迹反应的最佳浓度也不相同, Sillam-Dussès (2010) 认为踪迹信息素的最佳浓度通常为反应阈值的 10~100 倍。

踪迹信息素存在有效期 (longevity)。一般来说

食草白蚁的踪迹信息素有效期较短,通常只有几小时;而食木白蚁的踪迹信息素有效期较长,最长的可达 10 年 (Bordereau and Pasteels, 2011)。食草的三脉白蚁踪迹信息素的半衰期 (half-life) 约为 2 h (Tschinke and Close, 1973); 西部散白蚁踪迹信息素在室温条件下密封的容器内只能维持 1 d, 第 2 天此踪迹信息素就不能引起白蚁产生踪迹反应 (Saran *et al.*, 2007)。

大多数白蚁也伴随着许多人造的踪迹信息素行走,这些人造的踪迹信息素有: 乙醇、2-苯氧乙醇 (2-phenoxyethol)、(顺)-4-苯基-3-丁烯-1-醇 (PBO)、 α -和 β -甜没药烯 (bisabolene)、(顺)-3-己烯醇、脂肪酸等 (邓小军等, 2002)。有些圆珠笔芯油墨能引起一些地下白蚁 (如散白蚁属 *Reticulitermes* 和乳白蚁属 *Coptotermes* 白蚁) 的踪迹跟随行为,这是因为笔芯油墨含有的 2-苯氧乙醇的结构与十二碳三烯醇的结构类似,而十二碳三烯醇是这些白蚁的踪迹信息素的主要成分 (Chen *et al.*, 1998)。此外,被密粘褶菌 *Gloeophyllum trabeum* 感染的木材的提取物也能对觅食白蚁产生踪迹跟随和定向作用,这是因为木材提取物含有十二碳三烯醇 (Rust *et al.*, 1996)。

2.2 性信息素

白蚁的性信息素大多是指配对信息素 (pairing pheromone)。性信息素在大多数种类中由雌性有翅成虫产生,有些白蚁种类由两性产生,也有种类仅由雄性白蚁产生 (Peppuy *et al.*, 2004)。

由于白蚁一年只分飞一次到若干次,且只持续几分钟,产生的性信息素含量极低。此外,从溶剂中提纯腺体分泌物也很困难,所以研究白蚁的性信息素相当艰难。不过有资料证明白蚁的性信息素是多成分的,这些成分彼此有增效作用 (Clément, 1982; Laduguie *et al.*, 1994)。

目前已知的白蚁性信息素共有 9 种 (表 2), 其中最常见性信息素成分为十二碳三烯醇。

同属白蚁性信息素的主要成分相同,但次要成分不同。在新热带区,生活在同一区域的 3 种角象白蚁属白蚁——*Cornitermes bequaerti*, *C. cumulans* 和 *C. silvestrii*, 它们的性信息素均来自背板腺,共有成分为十二碳三烯醇,但 *C. bequaerti* 只有十二碳三烯醇, *C. cumulans* 还有反-橙花叔醇,而 *C. silvestrii* 含有反-橙花叔醇和十二碳烯醇 (Bordereau *et al.*, 2011)。

表 2 白蚁的性信息素
Table 2 Sex pheromones identified in termites

科 Family	亚科 Subfamily	性信息素 Sex pheromones	参考文献 References
古白蚁科 Archotermopsidae		三甲基十一碳二烯醛(雌) Trimethylundecadienal (female)	Bordereau <i>et al.</i> , 2010
		二甲基十二醛(雄) Dimethyldodecanal (male)	Bordereau and Pasteels, 2011
鼻白蚁科 Rhinotermitidae		十二碳三烯醇 Dodecatrienol	Laduguie <i>et al.</i> , 1994; Hanus <i>et al.</i> , 2009
白蚁科 Termitidae	大白蚁亚科 Macrotermitinae	十二碳三烯醇 Dodecatrienol	Peppy <i>et al.</i> , 2004; Robert <i>et al.</i> , 2004
	聚白蚁亚科 Syntermitinae	十二碳三烯醇 Dodecatrienol, 反-橙花叔醇(<i>E</i>)-nerolidol, 十二碳二烯醇 Dodecadienol, 十二碳烯醇 Dodecenol	Bordereau and Pasteels, 2011
	象白蚁亚科 Nasutitermitinae	新瑟模环烯 Neocembrene-A, 三脉三烯 Trinervitatriene	Bordereau and Pasteels, 2011

有的白蚁雌雄性有翅成虫具有不同成分的性信息素,如动白蚁属和原白蚁属白蚁。

从产生性信息素的外分泌腺来看,低等白蚁中除原鼻白蚁属外,其产生性信息素的外分泌腺均为腹板腺;高等白蚁(白蚁科)除大白蚁亚科部分属、象白蚁亚科三脉白蚁属白蚁由腹板腺产生性信息素外,其余大部分属均由背板腺产生性信息素。

白蚁繁殖蚁的性行为与雌性繁殖蚁所释放的“长距离吸引剂”(long-range attractants)和“短距离吸引剂”(short-range attractants)有关。处于招引阶段的雌性繁殖蚁通常将第5腹板的腹板腺弄破以释放长距离吸引剂,而短距离吸引剂通常由背板腺释放。短距离吸引剂应用于最后阶段雌性繁殖蚁吸引雄性繁殖蚁,以及开始出现“一前一后”的行走行为[“串行”(tandem behavior)],一直到蚁巢位置的确定。但也有例外,如角象白蚁属的 *Cornitermes bequaerti* 雌性繁殖蚁的3个背板腺与招引姿势有关,该白蚁雌性繁殖蚁的背板腺能产生吸引异性的长距离吸引剂(Bordereau *et al.*, 2002)。黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* 的性信息素由雌性成虫的腹板腺释放,由十二碳二烯醇和十二碳烯醇组成,雌性有翅成虫这两种性信息素的个体含量分别为9~16.64 ng和0.2~0.54 ng。十二碳二烯醇和十二碳烯醇在长距离吸引时有协同作用,但在短距离吸引时,只有十二碳二烯醇有效,十二碳烯醇则无效(Wen *et al.*, 2012)。

性信息素中有的成分与踪迹信息素成分相同,

如十二碳三烯醇、十二碳二烯醇、十二碳烯醇、新瑟模环烯、三脉三烯和二甲基十二醛共6种。已知的踪迹信息素和性信息素物质合计仅有13种,数量相当少,这体现了白蚁在化学通讯上所谓的“节俭策略”(pheromonal parsimony),即相同的化合物由不同的白蚁种类及品级的不同外分泌腺分泌,在不同的浓度时,可分别具有不同的功能(Costa-Leonardo and Hafig, 2010)。同种物质当性信息素使用时,其分泌量要比踪迹信息素多。雌性有翅成虫性信息素产量高于雄性有翅成虫,因为前者的腹板腺较大(Pasteels and Bordereau, 1998)。伪刺白蚁属的 *Pseudacanthotermes spiniger* 雌性有翅成虫所产生的性信息素是雄性有翅成虫所产生的性信息素的10倍多,当然也比工蚁产生的踪迹信息素多得多(Billen and Morgan, 1998)。

2.3 告警信息素

白蚁的种群防卫是由一系列信号协调的集体过程。白蚁除了用头部叩击地面产生振动信号外,化学信号在白蚁的告警和防卫行为中起着重要的作用。告警信息素由额腺分泌,它可吸引兵蚁进入战斗区域。有的兵蚁额腺中不含告警信息素成分,如戟白蚁属的 *Armitermes chagresi* (Traniello, 1984)。沟额原鼻白蚁兵蚁额腺分泌物中含有2种主要成分,其中的(反,反)- α -法呢烯[(*E*, *E*)- α -farnesene]是一种告警信息素,另一成分(反)-1-硝基十五-1-烯[(*E*)-1-nitropentadec-1-ene]无告警作用,不是信息素(Šobotník *et al.*, 2008)。散白蚁属

兵蚁的额腺内含物除了用作告警信息素外,还能强烈地吸引本种工蚁和兵蚁(Reinhard *et al.*, 2003)。对象白蚁属不同白蚁进行研究后发现,工蚁和兵蚁对含有单萜(monoterpenoids)的告警信息素有着不同的反应,它们在防卫中起着补充性的作用(Roisin *et al.*, 1990)。象白蚁属的 *Nasutitermes rippertii* 的告警信息素为 α -蒎烯(α -pinene)和柠檬烯(limonene);棱脊象白蚁 *Nasutitermes costalis* 的告警信息素为萆烯(carene)和柠檬烯;第一象白蚁 *Nasutitermes princeps* 的告警信息素为 α -蒎烯(Roisin *et al.*, 1990)。象白蚁属白蚁的其他告警信息素还有 β -蒎烯(β -pinene)、异松油烯(terpinolene)、 α -水芹烯(α -phellandrene)、月桂烯(myrcene)等(Billen and Morgan, 1998)。戟白蚁属的 *Armitermes euamignathus* 的兵蚁额腺分泌物中含有大量十三烯、十四烯和十五烯,这些物质对蚂蚁有一点毒性(Howse, 1984)。它们是种间信息物质,起着异种信息素的作用,可以干扰蚂蚁的通讯,警告蚂蚁并降低它们的进攻效率。

2.4 促食信息素

工蚁嚼食食物时,在食物上释放了唾液,它能引起工蚁的聚集行为和取食行为。工蚁的唾腺分泌物中含有许多化合物,其中有信息素成分,也有许多非信息素成分。Reinhard 和 Kaib (2001)应用气相色谱-质谱联用化学分析法和生物测定来研究桑顿散白蚁 *Reticulitermes santonensis*, 发现该白蚁工蚁唾腺中的对苯二酚(氢醌)(hydroquinone)是促食信息素。Reinhard 等(2002)以达尔文澳白蚁为试验对象,进一步证实对苯二酚是白蚁的促食信息素,并认为等翅目昆虫都产生和使用对苯二酚作为促食信息素。对苯二酚的发现曾引起国内外白蚁防治工作者的高度重视(黄求应等, 2005),以为发现了诱杀白蚁的通用物质。不过在台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 实验中发现,单独的对苯二酚对台湾乳白蚁不起促食作用或促食作用不明显,且当对苯二酚的剂量达到 20 ng/cm² 时,对白蚁有驱避作用,这可能是因为乳白蚁的促食作用需要多成分的信息素(Raina *et al.*, 2005)。

3 小结与展望

目前关于白蚁的外分泌腺和信息化合物的研究还不够充分。已发现蚂蚁(蚁科)的外分泌腺有 75 种,仅在蚂蚁的足上就发现了 20 种外分泌腺

(Billen, 2009a, 2009b),而目前发现的白蚁外分泌腺尚不到 20 种。不论从研究白蚁的角度,还是从寻找白蚁防治替代方法的角度,都有必要进一步研究白蚁的其他外分泌腺(如上颚腺等)和信息化合物。目前关于澳白蚁科、木白蚁科、草白蚁科、齿白蚁科等白蚁的性信息素尚不清楚。此外,不同白蚁信息素对各种白蚁起作用的反应阈值、最佳浓度、耐受的最高浓度、信息素同分异构体的效果以及各种信息素的有效期、踪迹信息素的踪迹极性(trail polarity)、信息素种间特异性的表达以及信息素与白蚁行为多型(polyethism)之间的关系等问题仍需进一步研究。

Kaib (1999)认为,白蚁的表皮起着大分泌腺的作用,它可产生混合物,其中主要成分是碳氢化合物(hydrocarbons),碳氢化合物通过整饰行为(allogrooming)被传播到群体中。白蚁把碳氢化合物当作种内和种间信号,以此来识别同种或同巢白蚁。国外学者认为白蚁表皮碳氢化合物为识别信息素(recognition pheromones)(Costa-Leonardo and Haifig, 2010),目前关于白蚁识别信息素的研究尚未得出规律性结论。

白蚁不同信息素之间的相互作用目前还知之甚少,需要进一步研究。迄今为止,只有一篇文献涉及到白蚁踪迹信息素对促食信息素的影响(Reinhard and Kaib, 1995)。作为白蚁的促食信息素的对苯二酚,它溶于水,耐高温,持续时间长,热处理变干后失去作用,但加水后又能恢复作用,它可促使工蚁在取食点嚼食。而白蚁腹板腺分泌的踪迹信息素不耐高温,易挥发,它通过空气传播。实验证明白蚁的腹板腺分泌的踪迹信息素有抑制工蚁在取食点取食的作用,此外还证实白蚁触角上的神经细胞可感知非挥发性的腺体分泌物(如对苯二酚)(Reinhard and Kaib, 1995)。

不同的白蚁信息素将来的应用前景可能不同。信息素用于害虫防治的主要措施有:监控、破坏害虫交配、大规模诱杀及其他处理方法(Sillam-Dussès, 2010)。由于白蚁的踪迹信息素具有挥发性,通常持续时间短,它只可增加白蚁对药物的接触机会,不能促进白蚁取食,甚至抑制工蚁取食,所以它的诱杀作用不大。而性信息素只有在白蚁分飞时才可应用,且只能防治白蚁有翅成虫。白蚁的告警信息素及其类似物可能在木材防蛀等领域有应用价值。白蚁的促食信息素应具有广阔的应用前景,尤其是应用在监测控制系统上,但不同白蚁的

促食信息素可能不止对苯二酚一种物质, 今后有必要开展更进一步的研究, 以获得更全面的信息。

参考文献 (References)

- 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: 377–387.
- Billen J, Morgan D, 1998. Pheromone communication in social insects: sources and secretions. In: Vander Meer RK, Breed MD, Espelie KE, Winston ML, Winston ML eds. Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites. Westview Press, Oxford. 3–33.
- Billen J, 2009a. Diversity and morphology of exocrine glands in ants. In: Proceedings of the 19th Symposium of the Brazilian Myrmecological Society, Ouro Preto, Brasil. 1–6.
- Billen J, 2009b. Occurrence and structural organization of the exocrine glands in the legs of ants. *Arthropod Structure and Development*, 38: 2–15.
- Bordereau C, Pasteels JM, 2011. Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N eds. Biology of Termites: A Modern Synthesis. Springer, Dordrecht. 279–320.
- Bordereau C, Cancellato EM, Sémon E, Courrent A, Quennedey B, 2002. Sex pheromone identified after solid phase microextraction from tergal glands of female alates in *Cornitermes bequaerti* (Isoptera, Nasutitermitinae). *Insectes Soc.*, 49: 209–215.
- Bordereau C, Cancellato EM, Sillam-Dussès D, Sémon E, 2011. Sex-pairing pheromones and reproductive isolation in three sympatric *Cornitermes* species (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae). *J. Insect Physiol.*, 57(4): 469–474.
- Bordereau C, Lacey MJ, Sémon E, Braekman JC, Robert A, Ghostin J, Sherman JS, Sillam-Dussès 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: 519–530.
- Chen J, Henderson G, Laine RA, 1998. Isolation and identification of 2-phenoxyethanol from a ballpoint pen ink as a trail-following substance of *Coptotermes formosanus* Shiraki and *Reticulitermes* sp. *J. Entomol. Sci.*, 33: 97–105.
- Cheng DB, 2012. Research progress on Isoptera taxonomy. In: Lei CL ed. Insect Research in Central China (Vol. 8). Science and Technology Press of Hubei, Wuhan. 257–263. [程冬保, 2012. 等翅目分类学研究进展. 见: 雷朝亮 主编. 华中昆虫学研究 (第8卷). 武汉: 湖北科学技术出版社. 257–263]
- Clément JL, 1982. Pheromones d'attraction sexuelle des termites européens du genre *Reticulitermes* (Rhinotermitidae). Mécanismes comportementaux et isolements spécifiques. *Biol. Behav.*, 7: 55–68.
- Costa-Leonardo AM, Haifig I, 2010. Pheromone and exocrine glands in Isoptera. *Vitamins and Hormones*, 83: 521–549.
- Costa-Leonardo AM, Casarin FE, Lima JT, 2009. Chemical communication in Isoptera. *Neotropical Entomology*, 38(1): 1–6.
- Deng XJ, Zhang JM, Hu JF, Yang J, Hu YY, 2002. Research progress on termite pheromones and their analogues. *Acta Entomologica Sinica*, 45(5): 666–672. [邓小军, 张珈敏, 胡建芳, 杨娟, 胡远杨, 2002. 白蚁信息素研究进展. 昆虫学报, 45(5): 666–672]
- Engel MS, 2011. Family-group names for termites (Isoptera), redux. *Zookeys*, 148: 171–184.
- Gessner S, Leuthold RH, 2001. Caste-specificity of pheromone trails in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Soc.*, 48: 238–244.
- Gonçalves TT, DeSouza O, Billen J, 2010. A novel exocrine structure of the bicellular unit type in the thorax of termites. *Acta Zoologica (Stockholm)*, 91(2): 193–198.
- Hanus R, Luxová A, Šobotník J, Kalinová B, Jiroš P, Křeček J, Bourguignon T, Bordereau C, 2009. Sexual communication in the termite *Protermitermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae) mediated by a pheromone from female tergal glands. *Insectes Soc.*, 56: 111–118.
- Hanus R, Šobotník J, Krasulová J, Jiroš P, Žáček P, Kalinová B, Dolejšová K, Cvačka J, Bourguignon T, Rosin Y, Lacey MJ, Sillam-Dussès D, 2012. Nonadecadienone, a new termite trail-following pheromone identified in *Glossotermes oculatus* (Serritermitidae). *Chem. Senses*, 37: 55–63.
- Howse PE, 1984. Sociochemicals of termites. In: Bell WJ, Cardé RT eds. Chemical Ecology of Insects. Chapman and Hall, London. 475–519.
- Huang QY, Xue D, Lei CL, 2005. Advances in phagostimulating pheromone in termites. *Acta Entomologica Sinica*, 48(4): 616–621. [黄求应, 薛东, 雷朝亮, 2005. 白蚁诱食信息素研究进展. 昆虫学报, 48(4): 616–621]
- Kaib M, 1999. Termites. In: Hardie J, Minks AK eds. Pheromones of Non-Lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants. CABI, Wallingford, Oxon. 329–353.
- Kaib M, Bruinsma O, Leuthold RH, 1982. Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system. *J. Chem. Ecol.*, 8: 1193–1205.
- Lacey MJ, Sémon E, Krasulová J, Sillam-Dussès D, Robert A, Cornetta R, Hoskovec M, Žáček P, Valterová I, Bordereau C, 2011. Chemical communication in termites: syn-4,6-dimethylundecan-1-ol as trail-following pheromone, syn-4, 6-dimethylundecanal and (5E)-2,6,10-trimethylundeca-5,9-dienal as the respective male and female sex pheromones in *Hodotermopsis sjoestedti* (Isoptera, Archotermopsidae). *J. Insect. Physiol.*, 57: 1585–1591.
- Laduguie N, Robert A, Salini N, 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 behaviour. *J. Insect. Physiol.*, 40: 781–787.
- Ignatti AC, Costa-Leonardo AM, 2001. The exocrine gland of swarming females and physogastric queen of *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Rev. Bras. Zool.*, 18

- (4): 1089–1096.
- Pasteels JM, Bordereau C, 1998. Releaser pheromones in termites. In: Vander Meer RK, Breed MD, Espelie KE, Winston ML, Winston ML eds. *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites*. Westview Press, Oxford. 193–215.
- Peppuy A, Robert A, Bordereau C, 2004. Species-specific sex pheromones secreted from new sexual glands in two sympatric fungus-growing termites from northern Vietnam, *Macrotermes annandalei* and *M. barneyi*. *Insectes Soc.*, 51: 91–98.
- Raina AK, Bland JM, Osbrink W, 2005. Hydroquinone is not a phagostimulant for the Formosan subterranean termite. *J. Chem. Ecol.*, 31(3): 509–517.
- Reinhard J, Kaib M, 1995. Interaction of pheromones during food exploitation by the termite *Schedorhinotermes lamanianus*. *Physiological Entomology*, 20: 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: 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, Clément J, 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: 34–39.
- Roisin Y, Everaerts C, Pasteels JM, Bonnard O, 1990. Caste-dependent reactions to soldier defensive secretion and chiral alarm/recruitment pheromone in *Nasutitermes princeps*. *J. Chem. Ecol.*, 16: 2865–2875.
- Rust MK, Haagsma K, Nyugen J, 1996. Enhancing foraging of western subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in arid environments. *Sociobiology*, 28: 275–286.
- 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: 369–389.
- Sillam-Dussès D, 2010. Trail Pheromones and Sex Pheromones in Termites. Nova Science Publishers, Inc., New York. 1–51.
- Sillam-Dussès D, Kalinová B, Jiroš P, Brezinová A, Cvačka J, Hanus R, Šobotník J, Bordereau C, Valterová I, 2009a. Identification by GC-EAD of the two-component trail-following pheromone of *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae, Prohinotermitinae). *J. Insect Physiol.*, 55: 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: 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: 1–6.
- Sillam-Dussès D, Sémon E, Robert A, Bordereau C, 2009b. (*Z*)-Dodec-3-en-1-ol, a common major component of the trail-following pheromone in the termites Kalotermitidae. *Chemoecology*, 19: 103–108.
- 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: 478–486.
- Traniello JFA, 1984. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite; soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 78(3): 1976–1979.
- Tschinkel WR, Close PG, 1973. The trail pheromone of the termite, *Trinervitermes trinervoides*. *J. Insect Physiol.*, 19: 707–721.
- Wen P, Ji BZ, Liu SW, Liu C, Sillam-Dussès D, 2012. Sex-pairing pheromone in the Asian termite pest species *Odontotermes formosanus*. *J. Chem. Ecol.*, 38: 566–575.
- Wood TG, 1996. The agricultural importance of termites in the tropics. *Agric. Zool. Rev.*, 7: 117–155.

(责任编辑: 袁德成)