

白蚁诱食信息素研究进展

黄求应, 薛东, 雷朝亮*

(华中农业大学昆虫资源研究所, 武汉 430070)

摘要: 白蚁为社会性昆虫, 其组织结构和联系方式主要由白蚁外分泌腺产生的起诱导和调节白蚁行为反应作用的信息素来获得。由白蚁下唇腺产生的诱食信息素, 能够在白蚁巢体的群体性食物采集中诱使取食白蚁形成聚集, 并且取食食物的相同位置, 从而提高白蚁巢体采集食物的效率。目前, 已确定对苯二酚为白蚁诱食信息素, 且认为整个等翅目昆虫都产生和使用对苯二酚作为诱食信息素, 与分类地位和生物学特性无关。该文概述了白蚁诱食信息素的分泌器官、种特异性、生物学意义、生物合成途径及其在白蚁防治中的应用等方面的研究进展。

关键词: 白蚁; 下唇腺; 诱食信息素; 对苯二酚

中图分类号: Q965 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2005)04-0616-06

Advances in phagostimulating pheromone in termites

HUANG Qiu-Ying, XUE Dong, LEI Chao-Liang* (Institute of Insect Resources, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: The organization of termite societies depends predominantly on pheromones produced by exocrine glands, which induce and modulate individual behavioral responses. The phagostimulating pheromone produced by the labial glands of termites induces feeding termites to gather and feed at the same spot of a food source, so a termite colony can exploit the food source faster and more efficiently during the communal food exploitation of the termite colony. Hydroquinone has been identified as a phagostimulating pheromone, and it has been considered that all the Isoptera produce and employ hydroquinone as phagostimulating pheromone, irrespective of taxonomic position and biological traits. This paper summarizes the secretor, species specificity, biological significance, biosynthetic pathway and application in termite control of the phagostimulating pheromone in termites.

Key words: Termite; labial gland; phagostimulating pheromone; hydroquinone

白蚁属真社会性昆虫, 其数百万的个体可共同生存于一个高度组织化的社会群体中。同巢个体间的信息交流对一个白蚁巢体的协调功能而言是不可或缺的(Pasteels and Bordereau, 1998)。而同巢个体间的信息交流又主要依靠白蚁外分泌腺产生的起诱导和调节白蚁行为反应作用的信息素来获得。国内外已有大量文献报道, 来自白蚁腹板腺和额腺的化合物具有调节白蚁觅食、征召、报警和防卫等行为的作用(Roisin *et al.*, 1990; Chen *et al.*, 1999; Reinhard and Kaib, 2001a; 邓晓军等, 2002a; Quintana *et al.*, 2003)。然而, 白蚁下唇腺分泌物的化学性质及其可能存在的信息素作用却较少被研究。

据报道, 在所有的白蚁种类中都可以找到成对

的下唇腺(Reinhard *et al.*, 1997), 国外学者对数种白蚁下唇腺的亚显微结构进行过研究(Czolib and Slaytor, 1988; Billen *et al.*, 1989; Costa-Leonardo and Cruz-Landim, 1991; Costa-Leonardo and Soares, 1996; Costa-Leonardo, 1997)。白蚁下唇腺分泌物包含有大量的化合物, 这些化合物起着非信息素和信息素的作用。有关白蚁下唇腺分泌物的非信息素作用, 已经报道的有防卫作用(Moore, 1968; Maschwitz and Tho, 1974; Olagbemi *et al.*, 1988), 调节巢体微气候、作为社会性营养物质和维持巢内真菌培养(Hewitt *et al.*, 1971; Watson *et al.*, 1971; Grassé, 1982; Brian, 1983), 以及作为消化酶酶原(Martin and Martin, 1978; Hogan *et al.*, 1988; Veivers *et al.*, 1991)。此外,

基金项目: 湖北省重点科技攻关项目(2003AA201C01), 国家农业科技成果转化资金资助项目(04EFN217100383)

作者简介: 黄求应, 男, 1978年11月生, 福建将乐人, 博士研究生, 从事昆虫化学生态学, E-mail: qyhuang@webmail.hzau.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: ioir7207@sina.com

收稿日期 Received: 2004-10-09; 接受日期 Accepted: 2005-01-12

白蚁下唇腺在巢体和泥路的建造过程中还可以分泌出粘性物质(Noirot, 1969)。然而,关于白蚁下唇腺分泌物的信息素作用,国外在 20 世纪 90 年代才有相关报道,而国内到目前为止尚无研究报道。学者们发现一种非洲树栖油梨长鼻白蚁 *Schedorhinotermes lamanianus* 在群体性的食物采集中,取食工蚁将下唇腺分泌物释放到食物表面,刺激其他工蚁在相同的位置啃食,形成了取食工蚁的聚集,从而首次证实了白蚁下唇腺分泌物具有信息素作用(Kaib and Ziesmann, 1992; Reinhard and Kaib, 1995)。目前,国外学者已经将白蚁下唇腺分泌物中起信息素作用的化学成分称为诱食信息素(phagostimulating pheromone),确定了白蚁诱食信息素的化学结构,并开始将白蚁诱食信息素应用到白蚁防治中。鉴于白蚁诱食信息素在理论和应用上的重要价值,本文就有关白蚁诱食信息素的研究进展作一概述。

1 白蚁诱食信息素的分泌器官

Reinhard 等(1997) 比较了桑特散白蚁 *Reticulitermes santonensis* 工蚁不同组织(包括下唇腺、水囊、嗉囊、肠道组织、肌肉组织、血淋巴和脂肪体)提取液的诱食效果,发现用下唇腺提取液处理的滤纸比用蒸馏水处理的滤纸(对照)诱集了显著更多的取食工蚁,而用其他组织提取液处理的滤纸与对照相比诱集量之间没有显著差异(脂肪体的提取液除外);此外,Reinhard 等(2002)还对多种白蚁工蚁的下唇腺提取液进行了系统的化学研究,鉴定出了诱食信息素的化学结构,从而确定下唇腺是白蚁诱食信息素的分泌器官。成对的下唇腺位于白蚁体躯中后胸,而每瓣下唇腺的后端都有一瓣水囊,下唇腺的腺管与水囊管自胸部向头部,开始几乎平行,接近舌位时 4 腺管合并成一公共管,进入唾室内,由咽下膜覆盖,并开口于舌腹壁(Grube *et al.*, 1997)。Šobotník 和 Weyda(2003)对原鼻白蚁 *Prorhinotermes simplex* 下唇腺个体发育的亚显微结构进行了研究。他们发现原鼻白蚁的下唇腺由中央细胞和膜壁细胞组成。中央细胞可分为 3 种类型:类型 I 细胞主要含有透明的液泡,可能是对苯二酚(hydroquinone)的发生器,兵蚁没有这一类型的细胞;类型 II 细胞产生含有蛋白质的液泡,液泡色亮且有相同电子密度的细胞为类型 II a,液泡色暗的细胞为类型 II b,各品级成熟个体都有类型 II a 细胞,而兵蚁和幼态成熟个体

(neotenic)没有类型 II b 细胞;类型 III 细胞为类型 I 细胞的一个特定发育阶段,在兵蚁中这类细胞具有分泌功能。在原鼻白蚁整个个体发育过程中,膜壁细胞结构基本保持不变。Šobotník 和 Weyda(2003)还发现,各品级个体的水囊都只有一种类型的细胞,细胞为扁平状且缺乏细胞器,水囊细胞可产生脂类分泌物,在发育过程中,水囊结构变化很小。下唇腺腺管和水囊管均由扁平状且缺乏细胞器的细胞组成。Watson 等(1971)、Grasse(1982)和 Alibert(1983)均认为水囊是下唇腺分泌物的储液囊;而 Reinhard 等(1997)认为水囊中不含下唇腺分泌物,只是水囊内含物与下唇腺内含物可以同时释放并形成唾液,当下唇腺分泌物(含诱食信息素)被释放到食物表面时,水囊内含物起到了载体和溶剂的作用,并且可以调节下唇腺分泌物的浓度。Grube 和 Rudolph(1999a, 1999b)研究发现,白蚁水囊起储水器官的作用,可调节巢体微气候和湿润建筑材料。

2 白蚁诱食信息素的种特异性

Reinhard 和 Kaib(2001c)在取食生物测定中发现,来自 5 科 11 种的白蚁及美洲大蠊 *Periplaneta americana* 的下唇腺提取液对油梨长鼻白蚁和桑特散白蚁都有显著的诱食效果;将下唇腺提取液在 95℃ 水浴锅中加热 15 min 后,所有供试白蚁的下唇腺提取液对油梨长鼻白蚁和桑特散白蚁仍然有显著的诱食效果,而美洲大蠊的下唇腺提取液则丧失了活性;此外,经薄层层析法(thin-layer chromatography, TLC)分离后,所有供试白蚁下唇腺提取液的迁移率(Rf)生物活性区间均为 0.46 ~ 0.88,而美洲大蠊的下唇腺提取液没有明显集中的 Rf 生物活性区间。Reinhard 和 Kaib(2001b)利用 TLC 测定了桑特散白蚁下唇腺提取液的 Rf 生物活性区间也为 0.46 ~ 0.88,与上述结果一致。由此,Reinhard 和 Kaib(2001c)推断,所有白蚁种类下唇腺分泌物中诱食信息素的化学组分都是相同或极为相似的,与白蚁种类的系统发育、地理来源、筑巢习性和取食习性无关。Reinhard 和 Kaib(2001c)还认为,蜚蠊种类的下唇腺分泌物中不含有这种诱食信息素,而未经处理的美洲大蠊的下唇腺提取液有诱食活性的原因可能是提取液中含有能够代谢纤维素的消化酶(Slaytor, 1992),等翅目昆虫由蜚蠊目昆虫进化而来(Terra, 1988; Kambhampati, 1995),因此白蚁下唇腺分泌物中的诱食信息素是等翅目昆虫的一个衍征(apomorphic

character)。

Reinhard 等(2002)利用气相色谱-质谱联用(GC-MS)对达氏澳白蚁 *Mastotermes darwiniensis* 的下唇腺提取液进行了化学分析,鉴定到了葡萄糖、环己六醇、对苯二酚葡糖苷(arbutin)及相对少量的对苯二酚,而对该种白蚁的唾液和啃食过的滤纸提取液进行 GC-MS 分析后,发现唾液提取液中只含有葡萄糖、环己六醇和对苯二酚,滤纸提取液中只含有葡萄糖和对苯二酚,且对苯二酚在 2 种提取液中均是主要成分。在天然提取浓度下(即每个下唇腺提取液中检测到的各成分含量),在上述 4 种化合物中,仅对苯二酚对达氏澳白蚁有显著的诱食效果,其他 3 种腺体化合物无显著的诱食效果,且对对苯二酚的诱食效果没有明显的增效作用。由此,Reinhard 等(2002)认为对苯二酚才是来源于白蚁下唇腺的诱食信息素。

Reinhard 等(2002)进一步对世界范围内的 6 科 14 种白蚁和美洲大蠊的下唇腺分泌物进行了化学分析,结果发现所有供试白蚁的下唇腺分泌物中都含有相同的成分:葡萄糖、环己六醇、对苯二酚葡糖苷和微量的对苯二酚,只是这 4 种化合物的含量随白蚁种类不同而有差异(与下唇腺体积大小有关);而美洲大蠊的下唇腺分泌物中只含有葡萄糖和环己六醇,不含对苯二酚葡糖苷和对苯二酚。室内外取食生测实验表明,对苯二酚对所有的供试白蚁种类均有显著的诱食效果。经验证,对苯二酚的可溶性、抗热性和 TLC 分析结果均与 Reinhard 和 Kaib(2001c)所测定的白蚁诱食信息素的物理化学特性一致。由此,Reinhard 等(2002)认为整个等翅目昆虫都产生和使用对苯二酚作为诱食信息素。

众所周知,大多数昆虫的信息素都有种特异性,而整个等翅目昆虫都使用对苯二酚作为诱食信息素,这在动物界中是非常特别的。值得思考的问题是,既然同一诱食信息素可以使不同种类的白蚁取食相同的食物,那么白蚁种类间又是如何避免冲突的呢?对此,Reinhard 和 Kail(2001c)提出了白蚁可能采用的 3 个化解冲突的途径:(1)高度种特异性的觅食和征召信息素使得白蚁的行为模式和策略相应地有了种特异性;(2)利用兵蚁的防卫队形划出特定的取食区域;(3)建造物理屏障,例如泥路和泥被。此外,Delaplane 和 La Fage(1989)还报道了台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 更嗜食于已被同种甚至异种个体所蛀蚀过的木材或健康的树木。而整个等翅目昆虫使用同一诱食信息素的结论正好可以解释这

一现象,因为当食源被首次利用后,也被标记上了诱食信息素,这使得白蚁能更快地识别和接受食源。因此,Reinhard 和 Kaib(2001c)认为,使用同一诱食信息素对相互竞争的白蚁巢体或种类之间而言,甚至可能是相互有利的。

3 白蚁诱食信息素的生物学意义

对所有的白蚁种类而言,食物采集都是一种群体行为,而诱食信息素的生物学意义在于其能促使取食白蚁形成聚集,提高食物采集的效率。当多头白蚁取食食物的相同位置时,唾液的重复释放可以使食物更快湿润,重复啃咬可以加快食物表面的机械破碎。通过取食工蚁的聚集,一个白蚁巢体便能够更快、更高效地采集食物。取食工蚁的聚集还可确保下唇腺分泌物中的诱食信息素和其他化合物(如消化酶)不会丢失,而可以被新加入到取食群体中的同巢个体所利用(Reinhard and Kaib, 2001c)。

成群的食木白蚁(如油梨长鼻白蚁)取食堆积的食源(Kaib and Ziesmann, 1992);而食草白蚁(如草白蚁科的 *Hodotermes mossambicus*)取食分散的食源,食草白蚁或以草为直接食物,或以半消化食物培养的真菌为食物(Badertscher *et al.*, 1983; Abe, 1987; Hewitt *et al.*, 1990)。诱食信息素对食草白蚁的作用不如其对食木白蚁的作用明显。然而,Reinhard 和 Kail(2001c)发现 *H. mossambicus* 在将草的长茎干切割成碎片的过程中,诱食信息素能够诱导工蚁聚集和啃咬茎干的相同部位,从而提高了巢体采集食物的效率。可见,食草白蚁和食木白蚁一样也是利用诱食信息素来组织群体性的食物采集。

4 诱食信息素在白蚁体内的生物合成途径

有关对苯二酚在白蚁体内的生物合成途径的研究,目前还停留在假设的水平上。国外学者认为,白蚁饵料主要由纤维素源(cellulose-derived)的碳水化合物和木质素源(lignin-derived)的芳香族化合物构成,因此白蚁可直接在食物中或者通过新陈代谢获得所需的葡萄糖、对苯二酚和对苯二酚葡糖苷(Noirot, 1992; Inoue *et al.*, 1997; Oliver *et al.*, 1998; Reinhard *et al.*, 2002)。因为对苯二酚本身具有轻微的刺激性,并且可以形成有毒性的苯醌(quinone),因此对苯二酚便以更加稳定的有共轭结构的对苯二酚

葡糖苷的形式储存起来,而对苯二酚葡糖苷可能由苯酚- β -葡糖基转移酶(phenol- β -glucosyltransferase)合成(Ahmad and Hokins, 1993)。当需要对苯二酚时, β -葡糖苷酶(β -glucosidase)很容易将对苯二酚葡糖苷分解(Tokuda *et al.*, 1997; Itakura *et al.*, 1997),释放出对苯二酚。 β -葡糖苷酶的诱导引物可能是食物中的某些刺激物,也可能就是对苯二酚。

5 诱食信息素在白蚁防治中的应用

白蚁是世界性的害虫,据报道,在全世界范围内白蚁每年造成的经济损失可达数十亿美元(Lewis and Haverty, 1996)。利用毒饵来防治白蚁已经有了广泛深入的研究(Jones, 1984; Su, 1994; Peters and Fitzgerald, 1999; Stansly *et al.*, 2001),但最近人们才认识到引诱白蚁去优先取食毒饵才是毒饵发挥防治作用的关键所在(Reinhard and Kaib, 2001b),学者们便开始在糖、氨基酸等众多化合物中寻找起诱食剂作用的毒饵添加剂。Waller 和 Curtis(1996)发现糖类化合物对北美散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 和弗吉尼亚散白蚁 *Reticulitermes virginicus* 有诱食活性;Chen 和 Henderson(1996)研究发现,氨基酸类化合物对台湾乳白蚁有诱食作用。Reinhard 和 Kaib(2001b)比较研究了糖、氨基酸、肽、酶、羧酸、盐等 6 大类 35 种化合物和白蚁诱食信息素对桑特散白蚁的诱食效果,结果表明,这些化合物中仅糖和氨基酸在高浓度下表现出诱食活性,而桑特散白蚁下唇腺中的诱食信息素在低浓度下便有显著的诱食活性。由此可见,在白蚁毒饵中添加诱食信息素要比添加其他合成诱食剂更能显著增加白蚁对毒饵的取食量,从而显著提高白蚁毒饵的诱杀效果。

以信息素和白蚁诱杀药剂构成的白蚁防治体系具有高效、低毒、低污染、不伤害益虫的优势(邓晓军等, 2002b),但由于每种信息素都有独特的物理化学特性,其活性容易受到环境、浓度等因素的影响,因此,在信息素的应用过程中,必须采取相应措施以保证信息素的活性。就白蚁诱食信息素即对苯二酚而言,其具有抗热、非挥发性的特点,受环境影响小,野外使用时稳定性强。然而,对苯二酚活性受其浓度的影响较大。Reinhard 等(2002)测定了 1 ng ~ 10 μ g 的对苯二酚对达氏澳白蚁的诱食效果,结果表明,对苯二酚的活性浓度阈值为 5 ~ 10 ng,高于这个浓度阈值时,对苯二酚丧失诱食活性,当在对苯二酚中添加 10% 2,6-二叔丁基对甲酚[2,6-bis(1,1-

dimethylethyl)-4-methylphenol]时,对苯二酚的活性浓度最高值可提高 1 000 倍。原因可能是,在高浓度下对苯二酚很容易发生氧化反应,生成苯醌类化合物,而苯醌类化合物对白蚁有驱避作用,且在某些白蚁种类中作为兵蚁的防卫物质(Moore, 1968; Olagbemi *et al.*, 1988);虽然抗氧化物 2,6-二叔丁基对甲酚本身没有显著的诱食活性,但加入到对苯二酚中后,便可以抑制苯醌类化合物的生成,从而使对苯二酚在相对较高的浓度下仍有活性。可见,在利用对苯二酚作为诱食剂来防治白蚁的过程中,关键是确定对苯二酚及其抗氧化物在白蚁毒饵中的用量,使对苯二酚不会被氧化,且能发挥最佳活性。目前,国外已将对苯二酚作为白蚁毒饵中的诱食剂,用于田间白蚁防治(Reinhard *et al.*, 2002),但还未见有关对苯二酚白蚁毒饵的使用剂型、使用方法和防治效果的报道。

6 结语

综上所述,有关白蚁诱食信息素的研究取得了较大进展,但还存在诸多问题和质疑。例如,学者们尚未测定出每头白蚁每次释放对苯二酚的数量,也未检测出是否有对苯二酚的抗氧化物和增效化合物被同时释放,因此,有必要采用多种现代分离和分析技术,例如固相微萃取(SPME)、搅拌棒吸附萃取(SBSE)、高效液相色谱(HPLC)和核磁共振(NMR)等(欧阳迎春和李胜, 2003),对白蚁下唇腺分泌物的组分进行分离和结构鉴定,同时也可以进一步证明对苯二酚是否确为整个等翅目昆虫共有的诱食信息素。此外,关于白蚁诱食信息素的生物合成途径和白蚁诱食信息素的识别机制,尚无定论,有待于进一步研究和完善。

参 考 文 献 (References)

- Abe T, 1987. Evolution of life types in termites. In: Kawano S, Connell JH, Hidaka T eds. Evolution, Coadaptation and Biotic Communities. Tokyo: University of Tokyo Press. 128 - 148.
- Ahmad SA, Hokins TL, 1993. β -glucosylation of plant phenolics by phenol- β -glucosyltransferase in larval tissues of the tobacco hornworm *Manduca sexta* (L.). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 23: 581 - 589.
- Alibert J, 1983. Innervation de l'appareil salivaire du termite *Kaloterms flavicollis* Fabr. Histologie et ultrastructure: Relation des axones avec les cells de la glande et du reservoir. *Arch. Anat. Microsc.*, 72: 133 - 162.
- Badertscher S, Gerber C, Leuthold RH, 1983. Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus*

- (Isoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 115 – 119.
- Billen J, Joye L, Leuthold RH, 1989. Fine structure of the labial gland in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Acta Zool.*, 70: 37 – 45.
- Brian MV, 1983. *Social Insects, Ecology and Behavioral Biology*. London: Chapman and Hall.
- Chen J, Henderson G, 1996. Determination of feeding preference of Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus* Shiraki) for some amino acid additives. *J. Chem. Ecol.*, 22: 2 359 – 2 369.
- Chen J, Henderson G, Laine RA, 1999. Lignoceric acid and hexacosanoic acid: major components of soldier frontal gland secretions of the Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus*). *J. Chem. Ecol.*, 25: 817 – 824.
- Costa-Leonardo AM, 1997. Secretion of salivary glands of the Brazilian termite *Serritermes serrifer* Hagen and Bates (Isoptera: Serritermitidae). *Annales de la Societe Entomologique de France*, 33: 29 – 37.
- Costa-Leonardo AM, Cruz-Landim C, 1991. Morphology of the salivary gland acini in *Grigiotermes bequaerti* (Isoptera: Termitidae: Apicotermitinae). *Entomol. Gen.*, 16: 13 – 21.
- Costa-Leonardo AM, Soares HX, 1996. Degenerative structures in the salivary glands of the termite *Heterotermes tenuis* (Isoptera; Rhinotermitidae). *Biociencias*, 4: 145 – 153.
- Czolij RT, Slaytor M, 1988. Morphology of the salivary glands of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 17: 207 – 220.
- Delaplane KS, La Fage JP, 1989. Preference of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) for wood damaged by conspecifics. *J. Econ. Entomol.*, 82(5): 1 363 – 1 366.
- Deng XJ, Zhang JM, Hu JF, Yang J, Hu YY, 2002a. Research progress on termite pheromones and their analogues. *Acta Entomol. Sin.*, 45(5): 666 – 672. [邓晓军 张珈敏 胡建芳 杨娟 胡远扬, 2002a. 白蚁信息素研究进展. *昆虫学报*, 45(5): 666 – 672]
- Deng XJ, Zhang JM, Hu JF, Yang J, Hu YY, Zheng Q, 2002b. Biological activity of a synthetic trail-pheromone analogue of the black-winged subterranean termite, *Odontotermes formosanus* Shiraki. *Acta Entomol. Sin.*, 45(6): 739 – 742. [邓晓军 张珈敏 胡建芳 杨娟 胡远扬, 郑穹, 2002b. 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]
- Grassé PP, 1982. *Termitologia*. Vol. 1. Paris: Masson.
- Grube S, Rudolph D, 1999a. The labial gland reservoirs (water sacs) in *Reticulitermes santonensis* (Isoptera: Rhinotermitidae): studies of the functional aspects during microclimatic moisture regulation and individual water balance. *Sociobiology*, 33: 307 – 323.
- Grube S, Rudolph D, 1999b. Water supply during building activities in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insectes Soc.*, 46: 192 – 193.
- Grube S, Rudolph D, Zerbst-Boroffka I, 1997. Morphology, fine structure, and functional aspects of the labial gland reservoirs of the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera: Rhinotermitidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 26: 49 – 53.
- Hewitt PH, Nel JJC, Schoeman I, 1971. Influence of group size on water imbibition by *Hodotermes mossambicus* alate termites. *J. Insect Physiol.*, 17: 587 – 600.
- Hewitt PH, van der Westhuizen MC, van der Linde TCK, Mitchell J, 1990. The dry matter, energy and nitrogen budget of the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *S. Afr. J. Sci.*, 86: 30 – 34.
- Hogan M, Veivers PC, Slaytor M, Czolij RT, 1988. The site of cellulose breakdown in higher termites (*Nasutitermes walkeri* and *Nasutitermes exitiosus*). *J. Insect Physiol.*, 34: 891 – 899.
- Inoue T, Murashima K, Azuma JI, Sugimoto A, Slaytor M, 1997. Cellulose and xylan utilisation in the lower termite *Reticulitermes speratus*. *J. Insect Physiol.*, 43: 235 – 242.
- Itakura S, Tanaka H, Enoki A, 1997. Distribution of cellulases, glucose and related substances in the body of *Coptotermes formosanus*. *Material und Organismen*, 31: 17 – 29.
- Jones SC, 1984. Evaluation of two insect growth regulators for the bait-block method of subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) control. *J. Econ. Entomol.*, 77: 1 086 – 1 091.
- Kaib M, Ziesmann J, 1992. The labial gland in the termite *Schedorhinotermes lamanius* (Isoptera: Rhinotermitidae): Morphology and function during communal food exploitation. *Insectes Soc.*, 39: 373 – 384.
- Kambhampati S, 1995. A phylogeny of cockroaches and related insects based on DNA sequence of mitochondrial ribosomal RNA genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 2 017 – 2 020.
- Lewis VR, Haverty MI, 1996. Evaluation of six techniques for control of the western drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae) in structures. *J. Econ. Entomol.*, 89: 922 – 934.
- Martin MM, Martin JS, 1978. Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*: The role of acquired digestive enzymes. *Science*, 119: 1 453 – 1 455.
- Maschwitz U, Tho YP, 1974. Chinone als Wehrsubstanzen bei einigen orientalischen Macrotermiten. *Insectes Soc.*, 21: 231 – 234.
- Moore BP, 1968. Studies on the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in Australian termites. *J. Insect Physiol.*, 14: 33 – 39.
- Noirot C, 1969. Glands and secretions. In: Krishna K, Weesner F eds. *Biology of the Termites*. Vol. 1. New York: Academic Press. 89 – 123.
- Noirot C, 1992. From wood-to humus-feeding: An important trend in termite evolution. In: Billen J ed. *Biology and Evolution of Social Insects*. Leuven: Leuven University Press. 107 – 119.
- Olagbemiro TO, Lajide L, Sani KM, Staddon BW, 1988. 2-hydroxy-5-methyl-1,4-benzoquinone from the salivary gland of the soldier termites *Odontotermes magdalenae*. *Experientia*, 44: 1 022 – 1 024.
- Oliver AE, Hinch DK, Crowe LM, Crowe JH, 1998. Interactions of arbutin with dry and hydrated bilayers. *Biochim. Biophys. Acta*, 1 370: 87 – 97.
- Ouyang YC, Li S, 2003. Modification and application of a high performance liquid chromatography method to separate juvenile hormones and their metabolites. *Acta Entomol. Sin.*, 46(3): 282 – 287. [欧阳迎春 李胜, 2003. 保幼激素及其代谢产物的 HPLC 分离方法的改进和应用. *昆虫学报*, 46(3): 282 – 287]
- Pasteels J, Bordereau C, 1998. Releaser pheromones in termites. In: Vander

- Meer RK , Breed MD , Espelie KE , Winston ML eds. Pheromone Communication in Social Insects : Ants , Wasps , Bees , and Termites. Boulder , Oxford : Westview Press. 193 – 215.
- Peters BC , Fitzgerald CJ , 1999. Field evaluation of the effectiveness of three timber species as bait stakes and the bait toxicant hexaflumuron in eradicating *Coptotermes acinaciformis* (Froggatt) (Isoptera : Rhinotermitidae). *Sociobiology* , 33 : 227 – 238.
- Quintana A , Reinhard J , Faure R , Paolouva , Bagneres AG , Clément JL , 2003. Interspecific variation in terpenoid composition of defensive secretions European *Reticulitermes termites* . *J. Chem. Ecol.* , 29 : 639 – 652.
- Reinhard J , Hertel H , Kaib M , 1997. Feeding stimulating signal in labial gland secretion of the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* . *J. Chem. Ecol.* , 23 : 2 371 – 2 381.
- Reinhard J , Kaib M , 1995. Interaction of pheromones during food exploitation by the termite *Schedorhinotermes lamanius* . *Physiol. Entomol.* , 20 : 266 – 272.
- Reinhard J , Kaib M , 2001a. Trail communication during foraging and recruitment in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera , Rhinotermitidae). *J. Insect Behav.* , 14 : 157 – 171.
- Reinhard J , Kaib M , 2001b. Thin layer chromatography assessing feeding stimulation by labial gland secretion compared to synthetic chemicals in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* . *J. Chem. Ecol.* , 27 : 175 – 187.
- Reinhard J , Kaib M , 2001c. Food exploitation in termites : Indication for a general feeding stimulating signal in labial gland secretion of Isoptera. *J. Chem. Ecol.* , 27 : 189 – 201.
- 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 – 14.
- 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 : 2 865 – 2 875.
- Slaytor M , 1992. Cellulose digestion in termites and cockroaches : What role do symbionts play ? *Comp. Biochem. Physiol.* , 103B : 775 – 784.
- Šobotník J , Weyda F , 2003. Ultrastructural ontogeny of the labial gland apparatus in termite *Protrhinotermes simplex* (Isoptera , Rhinotermitidae). *Arthropod Structure & Development* , 31 : 255 – 270.
- Stansly PA , Su NY , Conner JM , 2001. Management of subterranean termites , *Reticulitermes* spp. (Isoptera : Rhinotermitidae) in a citrus orchard with hexaflumuron bait. *Crop Protection* , 20 : 199 – 206.
- Su NY , 1994. Field evaluation of hexaflumuron bait for population suppression of subterranean termites (Isoptera : Rhinotermitidae). *J. Econ. Entomol.* , 87 : 389 – 397.
- Terra WR , 1988. Physiology and biochemistry of insect digestion : an evolutionary perspective. *Braz. J. Med. Biol. Res.* , 21 : 675 – 734.
- Tokuda G , Watanabe H , Matsumoto T , Noda H , 1997. Cellulose digestion in the wood-eating higher termite , *Nasutitermes takasagoensis* (Shiraki) : Distribution of cellulases and properties of endo- β -1,4-glucanase. *Zool. Sci.* , 14 : 83 – 93.
- Veivers PC , Muhlemann R , Slaytor M , Leuthold RH , Bignell DE , 1991. Digestion , diet and polyethism in two fungus-growing termites : *Macrotermes subhyalinus* Rambur and *M. nichaelseni* Sjöstedt. *J. Insect Physiol.* , 37 : 675 – 682.
- Waller DA , Curtis AD , 1996. Termite (Rhinotermitidae ; *Reticulitermes*) preference for sugar-coated foods. In : Presentation at the Annual Meeting of the Entomological Society of America. Louisville , Kentucky.
- Watson JAL , Hewitt PH , Nel JJC , 1971. The water sacs of *Hodotermes mossambicus* . *J. Insect Physiol.* , 17 : 1 705 – 1 709.

(责任编辑 : 黄玲巧)