应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2013,50(6):1671 - 1678. DOI:10.7679/j.issn.2095 - 1353.2013.230

尖唇散白蚁的孤雌生殖行为及初建群体研究*

邢连喜** 刘明花 孔小红 刘 晓 苏晓红 阴灵芳 谭江丽

(西北大学 生命科学学院 西安 710069)

摘 要 为了证明尖唇散白蚁 *Reticulitermes aculabialis* Tsai *et* Hwang 是否存在孤雌生殖行为和探讨其初建群体的发育特征,本文对尖唇散白蚁分飞成虫进行雌雌配对(FF)和雌雄配对(FM)人工饲养对比研究。结果显示:FM 和 FF 组的筑巢时间和筑巢活动相似;在建巢初期(配对第 5 天)FF 配对组和 FM 配对组死亡率分别为 11.33% 和 2.67%, FF 配对组死亡率显著高于 FM 组;产卵前 FM 组的 2 只雌性个体和 FF 组的雌性个体卵巢发育程度一致,都有已经完成卵黄积累的成熟卵母细胞。6 个月后,FF 配对组有 7 组产生后代,FM 配对组有 17 组产生后代;FF 组子代数目显著低于 FM 组,分别平均为(7.00 ± 1.58)个和(10.33 ± 1.21)个;FF 子代全为 2 ~ 3 龄工蚁,而 FM 组有由 3 ~ 4 龄工蚁分化的低龄兵蚁。最后,我们对新建群体分化出的第一只兵蚁与成熟巢群中的兵蚁进行了形态学比较。我们的结果表明,尖唇散白蚁具有孤雌生殖行为,并且分飞成虫通过雌雌配对和雌雄配对初建群体在发育模式上有显著差异,雌雌成虫配对采用孤雌生殖方式繁殖有可能是野外尖唇散白蚁建群的另一种方式。

关键词 白蚁,雌雌配对,雌雄配对,孤雌生殖,品级分化,建巢行为

Parthenogenetic reproductive behavior and initial colony foundation in the termite, *Reticulitermes aculabialis*

XING Lian-Xi** LIU Ming-Hua KONG Xiao-Hong LIU Xiao SU Xiao-Hong YIN Ling-Fang TAN Jiang-Li

(College of Life Sciences, Nortwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract In order to confirm parthenogenetic reproductive behavior in *Reticulitermes aculabialis* Tsai *et* Hwang and explore developmental characteristics during the initial stage of colony foundation by alates, we established and compared female-female (FF) with female-male (FM) colonies of *R. aculabialis*. The results show that there were no significant differences in the timing and behaviour of nest building between FF and FM colonies. The death rate in FF colonies was 11.33%, higher than the 2.67% observed in FM colonies after 5 days. All females in FM and FF colonies had mature oocytes and a physogastric abdomen after 5 weeks, indicating that female individuals in FF colonies had the ability to lay eggs. The number of offspring in FF and FM were 7.00 ± 1.58 and 10.33 ± 1.21, respectively. All offspring in FF colonies were worker caste, whereas FM colonies soldiers could be differentiated from third and fourth-instar workers. The results demonstrate that *R. aculabialis* can produce offspring parthenogenetically, and that there is a significant difference in development between FF and FM colonies. This suggests that alate adult *R. aculabialis* may establish new colonies by parthenogenesis in the wild.

Key words subterranean termite, female-female pairs, female-male pairs, parthenogenesis, caste differentiation, colony fundation

巢群的建立是白蚁群体发展和扩张的基础和必经过程。通常情况下,白蚁由一对长翅成虫分飞(婚飞)配对建立新巢,并产生巢群中的其他个体(Korb *et al.*,2012)。尽管有不少学者推测散白蚁 *Reticulitermes* spp. 可能通过分隔建群扩大群体,即白蚁群体发展到一定数量时,群体可分隔成多

* 资助项目:国家自然科学基金项目(31170363)。

**通讯作者,E-mail:lxxing@nwu.edu.cn

收稿日期:2013-07-13,接受日期:2013-09-16

个小群,每一小群产生补充生殖蚁,从而成为一个独立群体,但遗传多样性分析显示,同一区域同种散白蚁不同群体间的遗传多样性很丰富,并不支持分隔建群的传统说法(DeHeer *et al.*,2005)。因此,通过长翅成虫分飞、配对建巢的扩散方式仍被认为是白蚁主要的建群扩散方式。白蚁的分飞过程会受到诸多因素的影响,如天敌的捕食、雌雄比例、病原体感染、气温等(Nutting, 1969; Deligne *et al.*,1981;Matsuura and Nishida.,2001;Korb and Schneider, 2007)。因此,并非每一个雌性都能成功地与雄性配对并建立新巢。在雄性缺乏的情况下,有些种类单个或多个雌性会在适宜建巢的地方以孤雌生殖的方式建立新巢群,如在日本的栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus* 中未能成功配对的脱翅雌性个体会与另一雌性个体进行追逐或者单独建巢,然后以孤雌生殖的方式建立新的巢群(Matsuura and Nishida, 2001)。因此,孤雌生殖行为对于雌性分飞繁殖蚁在低交配率或雄性缺失情况下的巢群扩散具有非常重要的适应性意义(Matsuura and Kobayashi, 2007)。

目前已经报道具有孤雌生殖行为的白蚁种类有 9 种(Ishitani and Maekawa,2009),其中散白蚁属 *Reticulitermes* 中有 3 种:南方散白蚁 *R. virginicus*、日本的栖北散白蚁 *R. speratus* 和欧洲散白蚁 *R. lucifugus*(Howard *et al.*,1981;Matsuura and Nishida,2001;Matsuura and Kobayashi,2007)。尖唇散白蚁 *R. aculabialis* 隶属于鼻白蚁科,是我国危害园林植物和建筑物的主要蚁种之一(黄复生等,2000),分布于我国 18 个省市自治区,其群体数量大,可超过 90 万头,在我国部分地区危害相当严重(邢连喜等,1998)。该种白蚁之所以能造成巨大危害与其生殖行为及建群方式有关。尖唇散白蚁是否存在孤雌生殖行为以及雌性个体能否建群目前尚不清楚,迄今亦无对该种白蚁建群发育模式和品级分化方面的深入报道。本研究采用分飞成虫雌雌配对(FF)和雌雄配对(FM)培养方法,探讨孤雌生殖建巢模式和初建群体发育特征,为揭示不同建群形式对白蚁群体发展的影响提供依据。

1 材料与方法

1.1 白蚁

尖唇散白蚁于 2012 年 4 月份采自西安市大学东路,当时正有长翅成虫(分飞成虫)从木结构中飞出。收集从木结构中爬出的分飞成虫带回实验室后,立即根据白蚁第 7 腹板特征对分飞成虫进行雌雄辨别,分别放入具有蒸馏水拌湿的松树锯末的培养皿中培养 1 ~2 d 至脱翅。选取脱翅后的个体进行雌雄配对(FM)和雌雌配对(FF),各培养 300 组。将松树锯末灭菌后用蒸馏水湿润,放入 30 mL 的 PET 透明塑料瓶内(锯末体积占 4/5);锯末压实以便分飞成虫挖蚁道和筑巢;每个小瓶中放入 1 对分飞成虫培养。配对初期每天观察各组分飞成虫的活动;自分飞成虫全部开始挖筑蚁路起,每周观察一次,以尽可能减少人为干扰,记录后代品级分化情况和配对存活组数。

1.2 性腺的组织学观察

为了比较 FM 组和 FF 组雌性成虫在配对饲养后性腺发育是否具有差异,培养 5 周(雌性腹部膨大,处于产卵前)时,FM 和 FF 组各解剖 5 个巢群并把白蚁浸泡在新配置的 Bouin 液中固定,4℃保存过夜。取固定好的材料进行系列梯度酒精脱水后用石蜡包埋,常规石蜡切片法切片,切片厚度为 7 μm,贴于用多聚赖氨酸处理过的载玻片上。以 HE(hematoxylin and eosin)染色显示其性腺发育,切片用 Motic Image Plus2.0 自动图像采集系统观察并拍照,比较 FF 组和 FM 组雌性性腺发育程度。

1.3 FM 组和 FF 组子代的品级分化和数量

为了比较两个配对组子代的品级分化情况及数量,待分飞成虫产卵之后,每周观察一次,记录卵的孵化情况;培养至 6 个月,随机解剖 FF 和 FM 各 5 个巢群,并统计子代数量及品级类型。

1.4 数据统计与分析

数据为平均值 ± 标准差,数据经 SPSS16.0 软件处理,不同组间参数采用 *t*-检验。

2 结果与分析

2.1 FF 和 FM 配对至挖掘筑巢时的行为比较

在配对初期,FF 组和 FM 组个体都有追逐行为(图 1: A)。配对后第 3 天,FF 配对组开始挖蚁道进行筑巢,至第 7 天所有 FF 配对组进行筑巢,表明 FF 组在配对后第 3 ~7 天内开始筑巢;FM 组在配对后第 4 天有部分组合开始挖洞筑巢,到第 7 天 FM 组全部开始筑巢,表明 FM 组开始筑巢在配

对后 4 ~7 d。FF 组最早筑巢时间要比 FM 筑巢时间提前 1 d。

在筑巢过程中,FF 组和 FM 组中的每个个体都承担劳动任务,共同参与筑巢(图 1:B)。它们在选好挖掘地点后就开始挖掘,一只叼走锯末后,另一只会来到相同地点继续挖,当天就会有向下的蚁道出现。在配对第 5 天时观察统计,FF 配对中有 34 组发生个体死亡,其中两头死亡有 15 组,死亡 1 头的有 19 组,组死亡率为 11.33%;FM 配对中共 8 组有死亡现象,其中 2 组全部死亡,6 组死亡一头(死亡成虫均为雌性),组死亡率为 2.67%,两组之间有明显差异($P<0.05$)。

2.2　FM 组和 FF 组的子代数量及品级分化

配对前成虫腹部节间膜不明显(图 1: C),配对至第 3 周雌性分飞成虫出现腹部膨大现象,节间膜明显(图 1:D)。FF 和 FM 配对组在第 8 周开始有卵孵化出子代个体,两种配对方式所产的卵在孵化时间上没有显著性差异($P>0.05$)。培养 6 个月后,FF 和 FM 存活组数分别为 14 和 22 组,存活率分别为 4.66% 和 7.33%。FF 配对存活 14 组,其中有 7 组产生后代;FM 配对存活 22 组,其中有 17 组产生后代。FF 和 FM 建群组每组平均子代个体数分别为(7.00 ± 1.58)头和(10.33 ± 1.21)头,组间比较有显著性差异($P<0.01$)(表 1)。解剖的 5 个 FM 配对组中有 3 组初建巢各分化出一只兵蚁,而 FF 组中没有兵蚁的分化。FF 和 FM 配对中均没有发现有单只雌性存活的组。

表 1　培养 6 个月 FM 和 FF 巢内品级分化和后代数目的比较

Table 1　The comparison of caste differentiation and offspring number between FF and FM pairs in six months

配对类型 Colony type	存活组数 Number of survival pairs	产生后代的组数 Number with offspring pairs	后代品级分化情况 Caste pattern of offspring	存活组平均后代存活数 Average number per survival colony
FF	14	7	工蚁	7.00 ± 1.58**
FM	22	17	兵蚁和工蚁	10.33 ± 1.21

注:数据后标有 **表示经 *t*-检验在 $P<0.01$ 水平上差异显著。

Data with **indicates significantly different at 0.01 level by *t*-test.

2.3　FF 和 FM 的卵子发生

配对培养 5 周时,组织染色显示 FF 组中两只雌性都具有发育成熟的性腺。FF 和 FM 组中,雌性个体卵巢中卵母细胞发育程度一致,都具有卵黄形成期卵母细胞,这些卵母细胞处于卵黄发生的不同时期,卵巢管末端的卵母细胞体积最大,滤泡细胞形态细长,滤泡细胞层变薄,表明该卵母细胞已经完成卵黄积累。FM 组中的雌性个体和 FF 组中的每个雌性个体内都可以看到发育成熟的卵母细胞(图 1: G);FM 组中雄性分飞成虫的精巢内可见到大量的精子(图 1: F)。

2.4　FM 初建巢群产生的兵蚁和自然成熟巢群中兵蚁的形态比较

FM 初建群体产生的第一头兵蚁与自然成熟巢群的兵蚁相比,身体明显短小,触角仅 12 ~13 节(图 1:E)。自然巢群兵蚁的触角通常在 16 ~18 节,对两者的体长、头至上颚基长、头宽、头高、后颏长量度进行 *t*-检验,每一量度指标都有显著性差异($P<0.05$, $P<0.01$)(表 2)。

3　讨论

3.1　尖唇散白蚁分飞成虫可以通过孤雌生殖建群

长翅成虫分飞配对建立新巢是白蚁巢群扩散的主要方式。通常由长翅成虫从原巢分飞,经过雌雄追逐、配对、建巢、交配并产生子代个体,从而成为新建巢群的原始蚁后和蚁王(Vargo *et al.*, 2012)。解剖学证据表明,白蚁在婚飞季节,雌雄成虫从羽化到分飞、追逐以及筑巢成功之前不会发生交配行为(Dean and Gold 2004; Ye *et al.*, 2009),我们通过解剖雌性分飞成虫的受精囊也证明了这一点。因此,本研究方法保证了无论 FF 组还是 FM 组均不会在配对前发生交配行为。在配

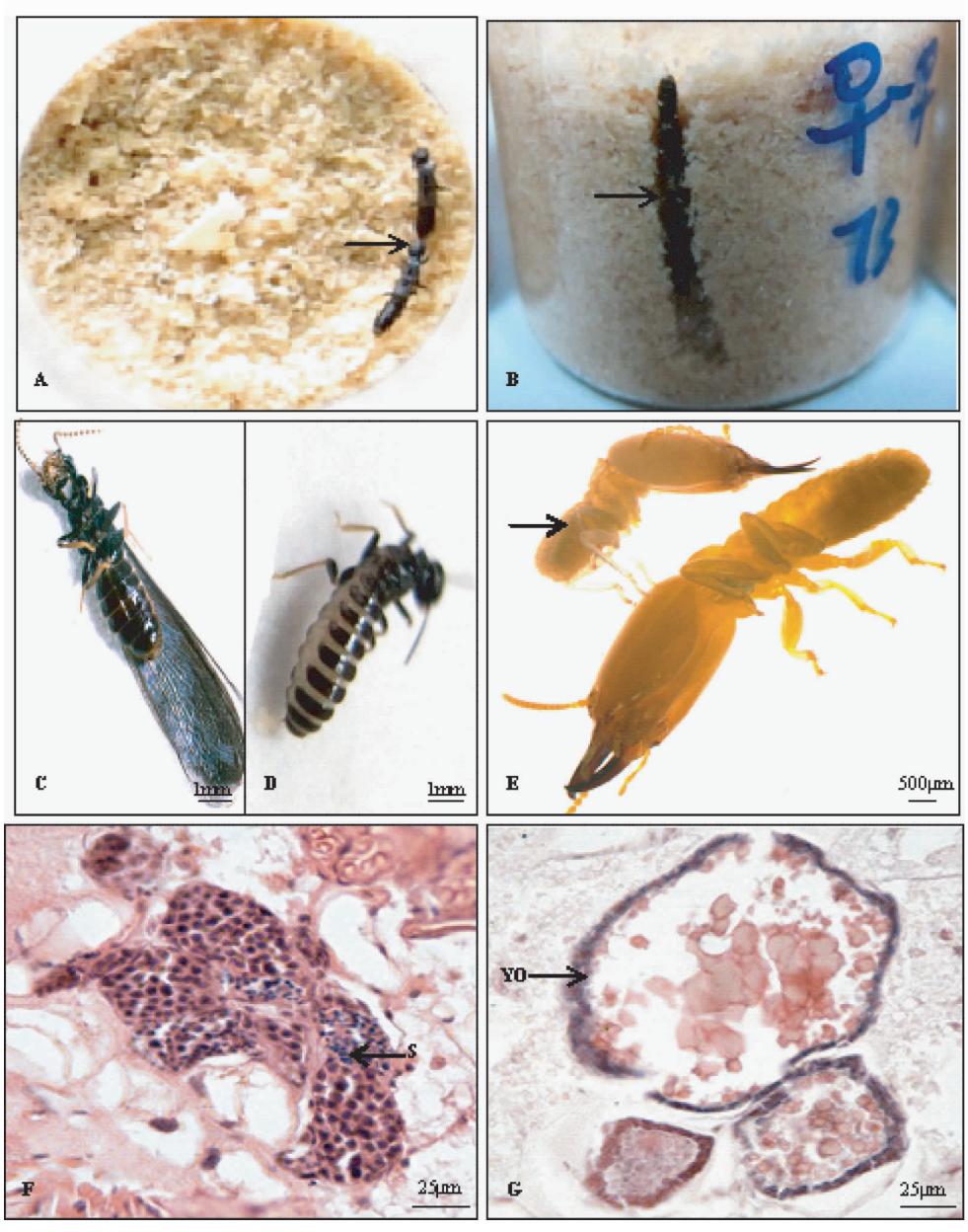

图 1　配对白蚁的追逐、筑巢行为，成虫和兵蚁形态以及成虫精巢和卵巢切片图

Fig. 1　Tandem running and nesting behavior of alates, soldier and imago morphology and the sections of testis and ovary from pared alates

A：FF 中两只正在追逐的雌性个体 the tandem running females in FF；B：FF 中两只正在挖蚁路的雌性个体 two nesting females in FF；C：配对前的长翅雌性成虫，腹部节间膜不明显 the unobvious segmacoria of the female alates before pairing；D：3 周后的雌性成虫，腹部膨大且节间膜明显 the physogastric abdomens with obvious segmacoria after 3-week paring，；E：FM 中分化的第一只兵蚁（上）和自然巢群中的兵蚁（下）the first differentiated soldiers from FM（above）and soldier from mature colony in the field（below）；F：FM 中雄性分飞成虫精巢内有大量精子（S）numerous spermatozoa（S）in the testis of the male alate in FM；G：配对培养 5 周时，FM 和 FF 组中雌性蚁的卵巢内都有卵黄形成末期的卵母细胞（YO）the oocytes（YO）in ovaries of females at the late vitellogenesis stage after five-week paring in FF and FM.

对过程中雌性个体存在“诱惑”行为,翘起其腹部从外分泌腺释放信息素以吸引雄性(Bordereau *et al.*, 2002; Peppuy *et al.*, 2004; Hanus *et al.*, 2009)。我们观察发现雌雌个体之间无论在野外还是在实验条件下都有追逐行为,这可能是它们追寻共同生存的一种要求,而不是交配求偶的行为。尖唇散白蚁两种配对形式在筑巢时间上没有显著差异,FF 组开始筑巢时间比 FM 组早 1 d。但在同样有孤雌生殖行为的栖北散白蚁中这种差异非常明显,FF 组要比 FM 组建巢时间早 14 d,推测其原因可能是由性别冲突造成的(Matsuura and Nishida, 2001)。因此,雌雌配对为了生存而较早进行合作行为,是雌性在没有雄性条件下的一种适应性选择,而尖唇散白蚁 FF 组与 FM 组建巢时间差异不大的现象与栖北散白蚁不同,有可能是不同种类具有不同繁殖行为造成的。

本研究结果显示 FF 配对组的死亡率显著高于 FM 配对组,而且 FM 配对组中雌性更容易死亡。这与 Matsuura 和 Nishida(2001)在栖北散白蚁中的研究结果相一致,认为 FF 组合中由于缺乏雄性个体,雌性分飞蚁在寻求异性的过程中精力的消耗对其死亡率有影响。另外,雌性个体随着卵子成熟腹部膨大,自我生存能力逐渐降低,而雄性的照顾可以增强雌性存活率。在蚁巢建立后没有发现有单只雌性存活的情况,表明尖唇散白蚁单只雌性个体独自建立巢群的可能性很低。已有报道发现栖北散白蚁单一雌性个体(F)中存活率明显低于 FF 组,这是由于在配对建立新巢时,两个个体之间会相互舔舐,白蚁的唾液有抑制霉菌的作用,这些合作性的保健行为对这两个建巢者是非常重要的(Matsuura *et al.*, 2000; Matsuura, 2002; Matsuura and Kobayashi, 2007)。因此,尖唇散白蚁可以孤雌生殖的方式建立新群体,但是单个雌性难以存活和建巢,原因可能是:①单一雌性个体无法承担巢内所有的劳动,比如建巢和照顾第一批子代;②没有相互舔舐行为,增加了病原体感染的机会;③在产卵前没有个体帮助传递食物(Matsuura and Nishida, 2001)。

3.2 FF 中两只蚁后在建巢初期没有生殖冲突

在 FF 配对组中的两只雌性个体与 FM 配对中的雌性个体的卵巢发育程度一致,都具有发育成熟的卵母细胞。FF 中两只蚁后在建巢一个多月后的卵巢发育程度一致,都将进入产卵期。这些研究表明 FF 两只蚁后在建巢初期不存在明显生殖冲突,各自进入自己的生殖周期,可以共同产卵并抚育后代。在 FM 中雌性和雄性个体性腺也发育成熟,这表明雌性分飞蚁在选择孤雌生殖和有性生殖的方式进行建群之后,两种建群形式下它们的产卵行为没有明显差异。这些观察与以往报道的日本的栖北散白蚁在建巢 2.5 个月内没有生殖冲突的研究结果是一致的(Ishitani and Maekawa, 2009)。

3.3 FF 和 FM 的子代数量及品级分化有显著差异

尽管理论上说 FF 的孤雌生殖应该比 FM 有性生殖在繁殖上有多一倍的收益(Maynard, 1978),但是我们统计结果显示尖唇散白蚁孤雌生殖初建群体中的后代数量要比有性生殖的低。在大多数营兼性孤雌生殖的昆虫中,由于卵孵化率的差异,孤雌生殖后代的数量通常远远少于有性生殖的后代,比如,美洲大蠊未受精的卵孵化率仅是受精卵孵化率的一半,日本大米蚱蜢未受精卵的孵化率仅为 17.8%(Matsuura and Kobayashi, 2007)。尖唇散白蚁中 FF 的子代比 FM 子代数量少的原因可能是由于 FF 所产卵的孵化率低造成的,也可能是一只蚁后干扰阻碍了另一只蚁后所产后代的发育,导致高死亡率。相反,FM 中由于有雄性个体帮助照顾后代,保证了后代的存活率相对较高。尽管我们在野外尚未发现全雌群体,但从实验室条件下的雌雌配对和雌雄配对比较研究表明,有翅成虫分飞后雌雌配对建群也可能是尖唇散白蚁建群的重要方式之一。

本研究比较了 FF 和 FM 初建群体中第一代个体的品级分化,尤其对新建群体分化出的第一只兵蚁的量度特征进行了测量。由于初建群体的兵蚁由低龄工蚁分化而来,其量度特征明显小于成熟群体兵蚁相应的量度数值,这对于以兵蚁量度特征为依据的白蚁分类鉴定来说尤为重要,应当引起重视,以免造成不必要的误判。

虽然在初建群体中由孤雌生殖产生的后代与有性生殖所产后代在发育上具有同步性,但是在品级分化上有显著差异,FM 组中由低龄工蚁分化出了兵蚁。FM 中兵蚁的分化完善了巢内的品级结构,对巢群的生存有重要意义。野外成熟巢群

内的兵蚁是由 6 龄以上工蚁分化而来,因此体型明显比 FM 初建巢中的大。兵蚁是由工蚁根据巢群的需要分化形成,自然巢群中通常不超过巢群总数的 10%(Park and Raina, 2005)。在 FM 初建巢中可以产生较多的工蚁,同时蚁王也参与劳动,只有 1 只蚁后需要照顾,从而为工蚁(1 只)分化形成兵蚁提供了条件;相反 FF 中初建巢中工蚁数量较少,有 2 只蚁后需要更多的工蚁照顾,导致初建巢内的劳动力不足,巢群内会抑制工蚁向兵蚁的分化。近几年的研究表明,栖北散白蚁存在无性蚁后演替(asexual queen succession, AQS),即原始蚁后通过孤雌生殖产生补充生殖蚁后,而通过有性生殖产生工蚁和分飞繁殖蚁(Matsuura *et al.*, 2009)。Vargo 等(2012)在南方散白蚁 *R. virginicus* 中也发现了 AQS。另外,日本的栖北散白蚁雌性翅芽型补充生殖蚁和雌性无翅芽型补充生殖蚁所产的第一批子代都是雌性若蚁,若蚁可以蜕皮转化为补充繁殖蚁参与繁殖,这可能与决定品级分化的遗传因素密切相关,可能是另一种群体扩散机制(Hayashi *et al.*,2007)。因此,我们研究结果中 FF 初建巢群没有兵蚁品级分化是否与孤雌生殖遗传体系有关,以及尖唇散白蚁是否也存在 AQS 机制都需要进一步深入研究。

参考文献(References)

Bordereau C, Cancello 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). *Insect. Soc.*, 49:209 – 215.

Dean S, Gold R, 2004. Sex ratios and development of the reproductive system in castes of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera:Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97:147 – 152.

DeHeer CJ, Kutnik M, Vargo EL, Bagne`res AG, 2005. The breeding system and population structure of the termite *Reticulitermes grassei* in Southwestern France. *Heredity*, 95: 408 – 415.

Deligne J, Quennedey A, Blum MS, 1981. The enemies and defense mechanisms of termites//Hermann HR (eds.). Social Insects, Vol. 2. Academic Press, New York. 1 – 76.

Howard RW, Mallette EJ, Haverty MI, Smythe RV, 1981. Laboratory evaluation of within-species, between-species, andparthenogenetic reproduction in *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes virginicus*. *Psyche*, 88:75 – 87.

Hayashi Y, Lo N, Miyata H, Kitade O, 2007. Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science*, 318:985 – 987.

Hanus R, Luxová A, Sobotník J, Kalinová JP, Krecek J, Bourguignon T, Bordereau C, 2009. Sexual communication in the termite *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae) mediated by a pheromone from female tergal glands. *Insect. Soc.*, 56:111 – 118.

Ishitani K, Maekawa K, 2009. Ovarian development of female-female pairs in the termite, *Reticulitermes speratus*. *J. Insect Sci.*, 10:1 – 12.

Korb J, Hoffmanna K, Hartfelder K, 2012. Molting dynamics and juvenile hormone titer profiles in the nymphal stages of a lower termite, *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae)-signatures of developmental plasticity. *J. Insect Sci.*, 58: 376 – 383.

Korb J, Schneider K, 2007. Does kin structure explain the occurrence of workers ina lower termite? *Evol. Ecol.*, 21: 817 – 828.

Matsuura K, Tanaka C, Nishida T, 2000. Symbiosis of a termite and a sclerotium-forming fungus: sclerotia mimic termite eggs. *Ecol. Res.*, 15:405 – 414.

Matsuura K, Nishida T, 2001. Comparison of colony foundation success between sexual pairs and female asexual units in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Popul. Ecol.*, 43:119 – 124.

Matsuura K, 2002. A test of the haplodiploid analogy hypothesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 95:646 – 649.

Matsuura K, Kobayashi N, 2007. Size, hatching rate, and hatching period of sexually and asexually produced eggs in the facultatively parthenogenetic termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 42:241 – 246.

Matsuura K, Vargo EL, Kawatsu K, Labadie PE, Nakano H, Yashiro T, Tsuji K, 2009. Queen succession through asexual reproduction in termites. *Science*, 323:1687.

Maynard Smith J, 1978. The Evolution of Sex. Cambridge: Cambridge University Press. 62 – 65.

Nutting WL, 1969. Flight and colony foundation//Krishna K, Weesner FM (eds.). Biology of Termites, vol. 1. New York:Academic Press. 233 – 282.

Park YI, Raina AK, 2005. Regulation of juvenile hormone titers by soldiers in the Formosan subterranean termite,

Coptotermes formosanus. *J. Insect Physiol.*, 51:385 – 391.

Peppuy A, Robert A, Borderau 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*. *Insect. Soc.*, 51: 91 – 98.

Vargo EL, Paul EL, Matsuura K, 2012. Asexual queen succession in the subterranean termite *Reticulitermes virginicus*. *Proc. R. Soc. B*, 279:813 – 819.

Ye Y, Jones SC, Ammar E, 2009. Reproductive characteristics of imagos of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 102:889 – 894.

黄复生，朱世模，平正明，何秀松，李桂祥，高道荣. 2000. 中国动物志:昆虫纲，十七卷，等翅目. 北京:科学出版社. 1 – 6.

邢连喜，胡萃，程家安，1998. 尖唇散白蚁取食群体大小与活动范围. 浙江农业大学学报，24 (2):167 – 170.