

黑翅土白蚁长翅生殖蚁生殖行为及配对方式研究*

冀士琳^{1**} 嵇保中^{1***} 刘曙雯² 曹丹丹¹ 刘佳佳¹ 杨锦锦¹ 张新慰¹
赵正萍¹ 王丽平¹ Ehsan SOLEYMANINEJADIAN¹

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学森林资源与环境学院 南京 210037;

2. 南京中山陵园管理局 南京 210014)

摘 要 【目的】研究黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* (Shiraki) 生殖行为及不同配对方式对新巢发育的影响。【方法】分别对雌虫、雄虫和配对的雌雄成虫生殖行为进行观察。将雌、雄虫组合成 9 种配对方式, 室内建立 170 个新巢, 分析初建巢生长发育状况。【结果】成虫日活动节律的两个高峰期分别位于 9:00—10:00 和 21:00—22:00, 交配集中在高峰期进行, 交配前雌雄成虫有触角触碰、首尾衔接成环、互相舔食的标志性行为。生殖蚁来源于同巢和异巢的处理组, 在召唤、配对、串联、交配和产卵等生殖行为中均存在差异, 来源于异巢的生殖蚁, 其配对时间显著长于同巢 ($P < 0.05$)。未经分飞的成虫可交配、产卵且成功孵化, 3 个月后, 新巢死亡率为 0.61%~0.99%, 而分飞蚁新建巢的死亡率为 0.22%~0.58%。孤雌生殖可产卵, 但卵不能孵化。【结论】成虫的生殖行为有两个高峰期; 远亲交配分飞蚁新建巢的生存竞争力最强。

关键词 黑翅土白蚁, 生殖行为, 时辰节律, 配对方式, 室内建巢

The reproductive behavior of *Odontotermes formosanus* (Shiraki) alates

Ji Shi-Lin^{1**} Ji Bao-Zhong^{1***} Liu Shu-Wen² CAO Dan-Dan¹ LIU Jia-Jia¹
YANG Jin-Jin¹ ZHANG Xin-Wei¹ ZHAO Zheng-Ping¹ WANG Li-Ping¹
Ehsan SOLEYMANINEJADIAN¹

(1. Nanjing Forestry University Southern Modern Forestry Collaborative Innovation Center, College of Forest Resources and Environment Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

2. The Administration Bureau of Dr Sun Yat-sen's Mausoleum, Nanjing 210014, China)

Abstract [Objectives] To study the reproductive behavior and the effect of different pairing combinations on the developmental status of incipient colonies of *Odontotermes formosanus* (Shiraki). [Methods] We observed the reproductive behavior of male alates, female alates and paired alates respectively. Male and female alates had 9 pairing modes and founded 170 incipient colonies under laboratory conditions. The effect of pairing modes on incipient colonies' developmental status was analysed. [Results] Two hours of peak mating activity within the 24-hour circadian rhythm of alate activity appeared from 09:00 to 10:00, and from 21:00 to 22:00, respectively. Courtship behavior before mating consisted of touching with antennae, connecting into a ring (head-to-end), and licking. The reproductive behavior (calling, pairing, tandem, mating and oviposition) of nestmate pairs was different to that of non-nestmate pairs. The pairing time of non-nestmate pairs was significantly

* 资助项目: 高等学校博士学科点专项科研基金项目 (20123204110001); 江苏省自然科学基金项目 (BK2012816); 南京市建委、中山陵园管理局资助课题 (200409); 江苏高校优势学科建设工程资助项目; 南京林业大学南方现代林业协同创新中心资助项目

**E-mail: jsl52740@163.com

***通讯作者, E-mail: jbz9885@njfu.edu.cn

收稿日期: 2013-10-13, 接受日期: 2013-11-28

longer than that of alates paired with siblings ($P < 0.05$). The non-swarming alates could mate with swarming or non-swarming alates and lay fertile eggs which hatched successfully. However, the survival rate of nests founded by non-swarming alates was very low. The death rate of incipient colonies was in the range of 0.61%-0.99% after three months, while the death rate of the nests founded by swarming alates was in the range of 0.22%-0.58%. Females that had been experimentally prevented from mating could lay eggs, but the eggs did not hatch. **[Conclusion]** There are two distinct hourly peaks of mating activity within each 24 hour period. Incipient colonies found by outbreeding have the highest probability of survival.

Key words *Odontotermes fimosanus* (Shiraki), reproductive behavior, 24-hour circadian rhythm, pairing modes, nest founded indoor

黑翅土白蚁 *Odontotermes fimosanus* (Shiraki) 属于等翅目 Isoptera, 白蚁科 Termitidae, 大白蚁亚科 Macrotermitinae, 土白蚁属 *Odontotermes*, 寄主包括松、杉、香樟、马褂木、板栗以及樱花、梅花、蔷薇、蜡梅等 50 余种植物, 是危害经济树木最严重的白蚁种类之一(黄远达, 1999; 张华庭等, 2000; 张再福等, 2000)。新建巢发育 8~10 年后, 开始产生长翅生殖蚁, 长翅生殖蚁每年 4—6 月份分飞(黄亮文和陈丽玲, 1983; 刘源智等, 1985; 顿耀银等, 2004; 徐志德等, 2007), 飞离主巢一段距离后, 散落地面脱翅配对、建立新巢(黄为良等, 1984)。黑翅土白蚁成年巢结构复杂, 可深达地下 2~3 m, 且活动隐蔽, 增加了研究和防治工作的难度。有学者对黑翅土白蚁室内建巢条件研究发现, 土壤颗粒大小为 10~20 目, 含水量为 25%, 温度为 25~28℃, 配对蚁入土建巢速度快, 巢群生活力强、产卵量高、死亡率低(刘源智等, 1982; 饶绮珍等, 1987, 1989; 王维平等, 2007)。一般黑翅土白蚁脱翅成虫入土后 4~10 d 开始产卵, 约在 20 d 内产卵量为 71~98 粒, 在亲蚁或工蚁的辅助下, 卵孵化成幼蚁, 幼虫经 3 次蜕皮后分化出工蚁, 经 2 次蜕皮后分化出兵蚁; 当缺乏食料时, 亲蚁会噬食卵和幼蚁, 及时取得食料后可减少噬食卵和幼蚁的现象; 建巢 3.5~4 个月后巢中出现菌圃(刘源智等, 1981; 黄为良等, 1985; 黄立端, 1987; Hayashi *et al.*, 2003)。

白蚁新建巢雌、雄成虫的亲缘关系及其对巢群发育的影响, 近年来受到较多关注(Bulmer *et al.*, 2001; DeHeer and Vargo, 2004)。一般认为白蚁长翅生殖蚁飞行能力差, 扩散距离短

(Nutting, 1969; Jones *et al.*, 1981; Hu, 2011), 而且来自不同巢的个体在分飞时间可能不同步, 因此同巢个体间配对建立新群体的近亲交配现象可能很普遍, 而远亲交配的几率较小(Vargo, 2003a, 2003b)。近亲交配可以在没有异群个体的情况下, 使种群延续(Wade and Breden, 1981), 但其对巢群发育的影响还缺乏系统研究。Kitade 等(2004)发现散白蚁属种类的白蚁在串联配对时, 来自相同群体和不同群体的个体随机组合。但应用分子生物学技术, 对成熟巢蚁王、蚁后的亲缘关系分析表明, 成熟巢中蚁王蚁后基本上为远亲个体, 表明来自相同群体的雌雄个体配对建立的巢群, 在随后的发育中衰亡。DeHeer 和 Vargo 等(2006)对美洲散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 和南方散白蚁 *R. virginicus* 初建巢亲蚁的亲缘关系研究发现, 美洲散白蚁亲蚁的亲缘关系相关性高于南方散白蚁, 近亲交配发生的可能性与其长翅生殖蚁分飞扩散能力成负相关。美洲散白蚁串联时近亲配对数明显高于已建巢的近亲配对数, 推测建巢初期出现近亲衰退现象, 或雌、雄成虫在配对串联过程中或配对串联完成后分开。黄胸散白蚁 *R. speratus* 的孤雌生殖属于白蚁对未能成功配对的适应, 未成功配对的雌虫会单独或结伴(两头雌虫)组建新巢。建巢 400 d 对新建巢成活率和子代数量统计发现: 单雌组初建巢成活率和子代数量均低于两雌组和雌雄配对组, 两雌组初建巢的成活率较雌雄配对组有所提高, 但平均每雌繁育的子代数量显著低于雌雄配对组。染色体观察和基因分析发现, 孤雌生殖(单雌和两雌)较雌雄配对组的卵发育期更长, 子代死亡率更高, 可能是杂合性减低的结果

(Matsuura *et al.*, 2004)。

本文以黑翅土白蚁为研究对象,在观察成虫活动节律和生殖行为的同时,通过不同的配对方式,研究生殖方式对巢群发育的影响,以作为进一步研究生殖机理和开发防治技术的参考。

1 材料及方法

1.1 供试昆虫的采集

巢内长翅生殖蚁(未分飞蚁)的采集采用挖巢和挖分飞腔两种方法:2013年4月下旬在南京林业大学校园内,根据蚁巢上出现的泥被突起确定分飞孔位置,分飞腔内长翅生殖蚁的采集采用乙醚麻醉法,用注射器向分飞腔中注射乙醚。1 min后,挖开分飞腔采集被麻醉的个体。乙醚用量为每分飞腔1~2 mL,视腔的大小而定。乙醚麻醉法采集获得的长翅生殖蚁苏醒后行为正常。挖巢和挖分飞腔采集要求连续完成,避免中途停顿造成长翅生殖蚁的逃脱。

分飞蚁的采集采用网罩捕捉、黑光灯诱集和捕虫网捕捉3种方法:5月中下旬至6月上旬期间,雨后闷热的傍晚,在南京林业大学校园内不同的蚁巢分飞点,将白纱网罩(直径15 cm,长80 cm)用长钉固定于分飞孔上方,网罩四周用竹棍撑起,待长翅生殖蚁飞入网中捕捉;黑光灯引诱将黑光灯悬挂于蚁巢附近的林间,每2 h收集一次分飞蚁;捕虫网人工捕捉在路灯下进行,捕获的分飞蚁立即放入带透气孔盖的塑料桶内。

采集的长翅生殖蚁带回实验室,进行人工脱翅后,选择健康的雌、雄成虫分别放入内衬2层潮湿滤纸的培养皿(直径15 cm)内,每皿20头,标明生殖蚁来源。然后置于暗室内室温饲养备用,饲养期间及时挑出衰弱、死亡个体,每2 d更换一次衬垫滤纸。

1.2 试验方法

1.2.1 成虫活动的时辰节律观察 培养皿(直径11 cm)底部衬湿滤纸,每皿放1头健康的雌虫或雄虫,然后将带虫的培养皿置于暗室内,黑暗条件下室温饲养,行为观察时借助微弱红光进行,

典型行为用Nikon(D90)数码单反相机拍摄。在多次观察分析的基础上,确定脱翅成虫主要行为表现。在此基础上,选取巢内采集的健康成虫,每个培养皿内放1头成虫,共设4个处理,每处理5个重复。4个处理分成两组,每组雌雄各5头,其中一组培养皿外用保鲜膜包裹密封。每2 h观察记录各皿中成虫的行为状态,72 h后统计分析观察结果,确定成虫活动的活跃期。此后,以成虫活动活跃期为中心,分别前移2 h和后移1 h,作为成虫活动活跃阶段,在此阶段每1 h观察记录1次,统计分析结果。

1.2.2 成虫生殖行为观察 取健康雌雄成虫各1头,按照同巢(♀A×♂A)、异巢(♀A×♂B;♀B×♂A)各10组配对后,放入垫有2层潮湿滤纸的培养皿(直径15 cm)中,培养皿外用保鲜膜包裹密封,置于黑暗条件下室温饲养,在微弱红光下观察其行为,并用Nikon(D90)数码单反拍摄其标志性行为。

1.2.3 配对方式及建巢情况统计 (1)营巢用土的制备:将野外采集的马褂木、香樟和广玉兰枝叶分别洗净,置NaOH和Na₂CO₃混合液(7%NaOH和5%Na₂CO₃水溶液1:1混合)中煮沸,刷除叶肉,水洗至pH约为7,烘干,粉碎,分别获得马褂木、香樟和广玉兰木纤维粉,将上述3种木纤维粉按质量比1:1:1混合备用。从野外采集含植物根系的表土烘干,过20目筛,与混合木纤维粉按75:1的比例混合。另采集深层黄泥土烘干粉碎,过20目筛,备用。使用时,称取烘干过筛的黄泥土180 g,平铺于塑料培养盒(直径6 cm、高5 cm)底部,均匀喷水约15 g。再称取木纤维粉、表土混合物20 g均匀撒在表面,喷水(约10 g)加盖保湿。(2)配对建巢:用于配对建巢的雌、雄成虫来源于南京林业大学校园不同地点的巢群(表1)。取雌、雄成虫各10头,置于垫有1层潮湿滤纸的培养皿(直径15 cm)中,任其自由配对,将成功串联配对的雌、雄成虫转移到饲养盒的土壤表面,加盖(含1透气孔),将饲养盒置于培养箱内避光室温饲养,观察记录成虫入土和死亡情况、产卵时间、产卵量、子代幼蚁活动以及菌圃形成

表 1 成虫来源与配对方式
Table 1 The source and the pairing types of alates

来源 Source	♀南大山 (巢内) ♀South Mountain (nest)	♀紫湖溪 (巢内) ♀Purple Lake Creek (nest)	♀紫湖溪 (分飞) ♀Purple Lake Creek (swarmed)	♀校医院 (分飞) ♀School infirmary (swarmed)	♀汽配城 (分飞) ♀Auto parts city (swarmed)
♂南大山 (巢内) ♂South Mountain (nest)		△☆			
♂紫湖溪 (巢内) ♂Purple Lake Creek (nest)	△☆	△○	◆☆		
♂紫湖溪 (分飞) ♂Purple Lake Creek (swarmed)		◇☆	▲○	▲☆	▲☆
♂校医院 (分飞) ♂School infirmary (swarmed)			▲☆	▲○	▲☆
♂汽配城 (分飞) ♂Auto parts city (swarmed)			▲☆	▲☆	▲○

注: △为♀巢内×♂巢内; ◇为♀巢内×♂分飞; ◆为♀分飞×♂巢内; ▲为♀分飞×♂分飞; ○为同巢成虫交配; ☆为异巢成虫交配。
△: ♀nest×♂nest; ◇: ♀nest×♂swarmed; ◆: ♀swarmed×♂nest; ▲: ♀swarmed×♂swarmed; ○: Nestmate pairs; ☆: Non- nestmate pairs.

情况,以菌圃形成作为新建巢稳定的标志。在群体中出现工蚁后,投放香樟树皮作饲料。孤雌生殖试验设单雌、2 雌和 3 雌 3 种处理,供试雌虫来源于同一群体,每处理设 10 个重复,营巢土壤基质及处理方法同前述。另设 1 空白对照饲养盒,除不放入成虫,其他处理与实验组相同,每 5 d 称重测定水分蒸发情况,据此,补充试验组培养盒土壤内损失的水分。

1.3 数据处理

采用 SPSS 统计分析软件对成虫活动的时辰节律,雌、雄成虫亲缘关系对生殖行为的影响,配对方式对初建巢生长发育状况的影响等数据进行单因素方差分析、差异显著性检验和 Duncan's 新复极差法多重比较。保鲜膜包裹处理对成虫寿命和行为的影响将另文分析,本文的成虫行为分析数据为加膜和不加膜处理的综合。

2 结果与分析

2.1 单头雌、雄成虫的室内行为

2.1.1 成虫活动的时辰节律 将挖巢和分飞腔采

集的长翅生殖蚁,脱翅后实验室内单头多次观察分析,确定其行为划分为 4 类:(1) 静息:雌、雄个体静止于培养皿中一处,触角不停摆动;(2) 爬行:雌、雄个体在培养皿内缓慢爬行;(3) 寻觅:雌、雄个体围绕培养皿边缘快速爬行,不停摆动触角,寻觅配偶;(4) 召唤:雌虫翘起腹部频频颤抖。根据上述行为标准,归纳不同时间雌成虫活动特点如图 1(A)。由图 1 可知,雌虫召唤和寻觅行为的时间变化基本一致,10:00 和 22:00 召唤和寻觅行为所占行为百分比最高,为雌虫生殖行为活跃期,培养皿中雌虫主要表现为翘起腹部频频颤抖,四处爬行,召唤雄虫;也有个体不停地围绕培养皿边缘快速爬行。14:00—16:00 和 2:00—4:00 雌虫的行为变化相似,均为次活跃期。其他时间,个体多为摇摆触角静止,侧卧,或缓慢爬行。静止行为为高峰期出现在 12:00 和 24:00。而缓慢爬行行为则无明显规律。雄虫活动的时辰节律特点如图 1(B)。雄虫无召唤行为,活跃期多为快速爬行,四处搜寻雌虫,即寻觅配偶;有极少数个体腹部微颤。寻觅配偶的行为呈现出 4 个峰值时间段,高峰期位于 10:00 和 22:00,次高

峰期出现在 14:00—16:00 和 2:00—4:00。其他时间, 多为静止和缓慢爬行状态, 并无明显规律。

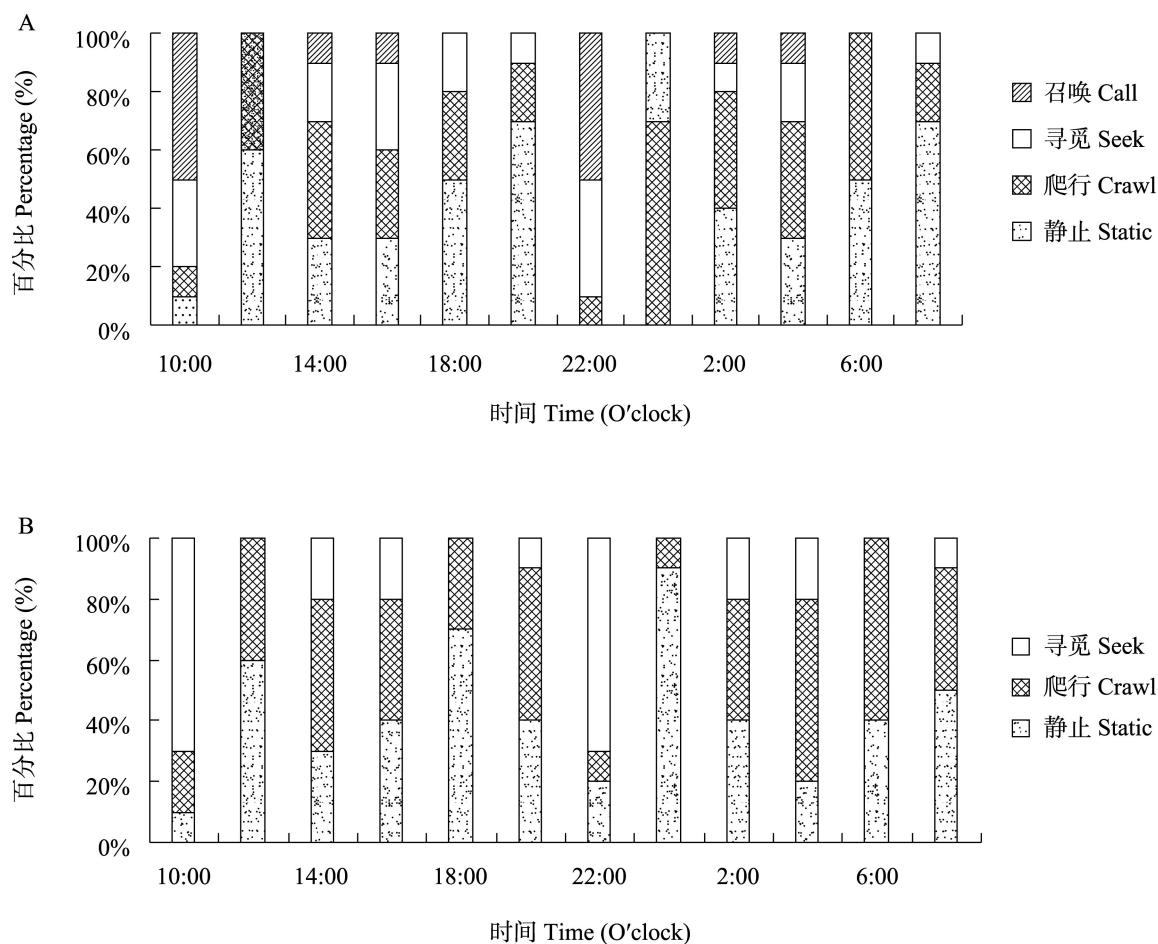


图 1 成虫行为时辰节律

Fig. 1 The 24-hour circadian rhythm of alates behavior

A: 雌虫; B: 雄虫。图 2 同

A: Female; B: Male. The same as Fig. 2.

2.1.2 活跃期成虫的行为变化 成虫活动活跃阶段 (20:00—23:00、8:00—11:00) 的行为观察结果如图 2 (A)。在此阶段, 雌虫的召唤行为呈现“两头低, 中间高”趋势, 峰值出现在 9:00—10:00 和 21:00—22:00 之间。同样, 雌、雄成虫的寻觅行为也表现为“两头低, 中间高”趋势。雌虫活跃期的行为主要表现为召唤和寻觅, 但雌虫的寻觅行为百分率低于雄虫。雄虫无召唤行为, 其活跃期主要表现为寻觅行为 (图 2: B)。相反, 雌、雄成虫的静止行为则呈现出“两头高, 中间低”趋势。

2.2 配对成虫的室内行为

脱翅的雌、雄成虫放入培养皿后可发生以下生殖行为: 召唤→配对→串联→短暂的分开爬行 (有的配对个体不分开)→再串联→触角触碰交流→雌、雄成虫首尾环行连接→交配→产卵。在配对期间, 上述各行为均可重复发生。

2.2.1 配对和串联行为 在雌、雄成虫同时放入培养皿后, 处于召唤生理状态的雌虫会翘起腹部频频颤动召唤, 每次颤动持续时间约 10 s (图 3: A), 若召唤不成功, 雌虫停止召唤, 爬行约 10 s 后, 继续召唤。召唤到雄虫后, 雄虫便尾随雌虫爬行, 该过程记为配对, 配对行为持续约 50 s, 随后雄

虫以触角敲击雌虫腹部两侧(第 6~8 腹板对应的侧膜位置),并用口器接触雌虫第 8~10 背板(图 3 :B),紧紧相随,迂回爬行,该过程称为串联。

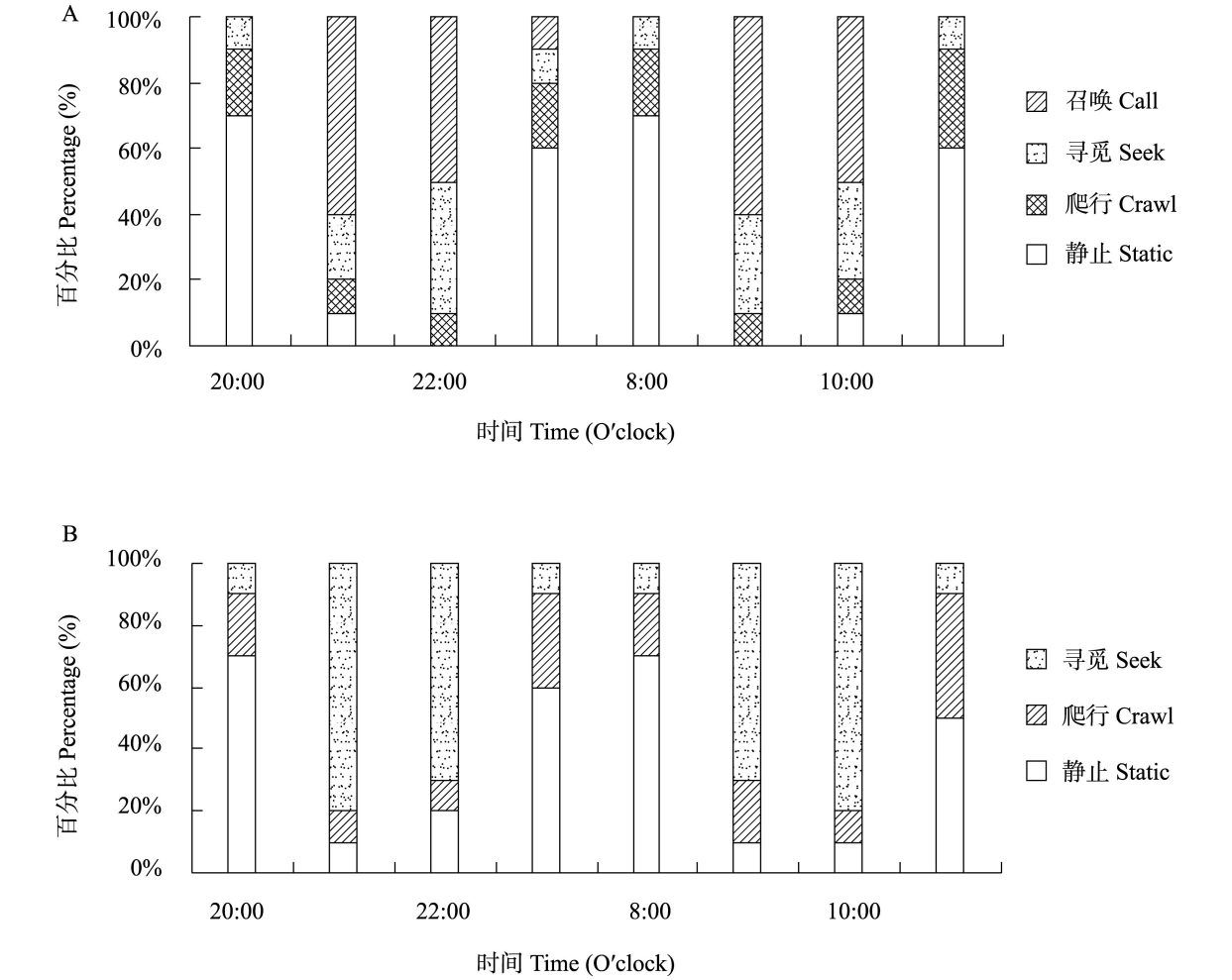


图 2 成虫活跃期活动节律
Fig. 2 The rhythm of alates activity in rush hours



图 3 成虫的召唤和串联行为
Fig. 3 The calling and the tandem behavior of alates

A: 召唤中雌虫; B: 成虫的串联。

A: The calling female alate; B: The alates' tandem behavior.

有些成虫在串联中会出现分开爬行行为, 分开爬行行为 10 s 后, 再次串联。在配对和串联过程中, 各主要行为持续时间见表 2, 基本表现个体亲源关系越远相互之间的吸引力越强。如召唤持续时间: 同巢个体间 > 异巢个体间; 配对持续时间: 异巢个体间 > 同巢个体间; 串联后分开爬行的时间: 同巢个体间 > 异巢个体间; 串联的时间: 异巢个体间 > 同巢个体间, 且差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2.2 交配行为 一般配对当天雌、雄成虫即开始交配, 交配通常发生在 9:00—10:00 和 21:00—22:00, 也有少数成虫在 11:00 和 23:00 交配。交配前雌、雄成虫进行短暂的触角交流, 随后雌、雄成虫首尾相接形成环状, 转圈互舔约 5 s, 然后雌、雄成虫六足撑开, 尾部翘起, 腹部末端相互接触, 形成“一”字形交尾, 交尾过程中成虫有轻微地收缩颤动, 首次交尾持续约 50 s, 完成后, 雄虫转头舔雌虫生殖孔, 再行追逐便分开活动。交配可重复进行。将同巢个体间与异巢个体间的交配行为进行差异显著性分析发现 (表 2), 异巢个体之间的交配时间早于同巢个体, 异巢成虫的交配时间约在

9:30, 而同巢成虫交配时间约在 10:30; 触角交流时间: 同巢个体间 > 异巢个体间; 首尾环形相接的时间: 同巢个体间 > 异巢个体间; 交尾时间: 同巢个体间 > 异巢个体间。同巢个体间和异巢个体间的上述行为虽存在差异, 但并未达到显著水平 ($P > 0.05$)。

2.2.3 产卵行为 有的成虫交配当天即开始产卵, 也有的交配 4 d 后才开始产卵。产卵时雌虫中、后足撑起, 头部伏低, 腹部微收缩, 尾部翘起, 并上下收缩颤动, 之后卵随着粘液流出, 产出的卵多粘挂在尾部 (图 4:A), 当碰到滤纸或培养皿壁时脱落。产卵时, 雄虫多围绕雌蚁活动, 不时地舔舐其头部和腹部。卵产出后, 雄蚁常舔舐雌蚁腹部末端, 并与雌蚁将卵衔在口中四处走动, 反复梳舐, 然后将卵成堆放置, 也有将卵产在培养皿壁上 (图 4:B)。对生殖蚁来源于同巢和异巢的产卵行为比较发现: 生殖蚁产卵距配对的时间和每天的产卵量存在差异, 但未达到显著性水平, 产卵距配对的时间: 异巢生殖蚁平均为 12 h, 而同巢生殖蚁平均为 24 h; 每天产卵量: 异巢生殖蚁平均产 12 粒卵, 而同巢生殖蚁平均产 8 粒卵。

表 2 室内配对成虫的生殖行为

Table 2 The reproductive behavior of pairing alates indoor

行为反应 Behavior reaction (s)							
配对方式 Pairing types	召唤 Calling	配对 Pairing	分开 爬行 Separate crawling	串联 Tandem	触角交流 Touching with antennas	首尾环 形相接 Connecting into a ring (head-to-end)	交配 Mating
异巢 Non-nestmate	9.18±2.52a	65.68±14.05a	8.28±2.49a	51.23±4.78a	10.45±0.86a	4.5±1.29a	47.75±9.88a
同巢 Nestmate	12.05±4.03a	48.7±7.28b	12.8±2.29a	30.03±6.31b	11.13±2.66a	4.75±1.71a	53.9±9.72a

注: 表中数据为平均值 ± 标准差, 同列数据后标有相同字母表示差异不显著, 不同字母表示差异显著 (Duncan's 多重比较, $P < 0.05$)。

Data in the table are mean $\pm$ SD, and followed by the different letters in the same column indicate significantly different at the 0.05 level by Duncan's multiple range test.



图 4 成虫的产卵行为
Fig. 4 The ovipositing behavior of alates

A: 产卵中的雌虫; B: 在培养皿中, 成虫将卵堆放一起。
A: The ovipositing female; B: Alates put eggs in pile at a petri dish.

2.3 不同配对方式初建巢生长发育状况的比较

2.3.1 新建巢发育概况 将自由配对的成虫转移到饲养基质上后, 雌、雄成虫开始追逐, 配对串联 (图 5:A), 寻找营巢地点, 然后用口器掘入土孔道 (图 5:B), 道宽 5~9 mm。先将衔出的泥土松散地堆放在孔道上方土表上 (图 3:C), 边向下掘土边填补上方的孔道, 待建成 2 cm×2 cm×6 cm 的巢腔时, 入土孔道亦堵塞完毕。巢腔雏形造好后, 成虫用口器精细加工巢腔壁使之光滑、细致、湿润。其色泽与周围土壤有明显区别, 显然是脱翅成虫不断分泌唾液与泥土粘合的结果 (图 5:D)。入土 6~9 d 后, 巢顶部或培养盒壁上会出现 9~20 粒卵, 并不时有亲蚁舔舐和搬运。有些巢中出现亲蚁吞噬卵的现象。当卵即将孵化时, 亲蚁将其搬离卵堆, 单独放置, 并频频地衔起放下, 逐渐卵壳破裂, 亲蚁相互协助将幼蚁从卵壳中拉出, 完成孵化。在幼蚁发育过程中。亲蚁还有辅助幼蚁蜕皮的习性。脱落下卵壳和皮壳被亲蚁吞噬。约一个月后, 饲养盒中出现低龄幼蚁活动 (图 5:E)。一段时间后, 巢中出现黄褐色头部的工蚁, 并出现外出活动时的泥被。工蚁用泥被将饲养盒盒盖交界处密封, 且覆盖投放的香樟树皮, 泥被下方的香樟树皮上有取食痕迹。之后两周左右, 巢中便出现黑棕色的初期菌

圃, 有幼蚁和小工蚁在其上活动, 表明该巢已经进入稳定发育期。

2.3.2 雌、雄成虫亲缘关系对初建巢生长发育的影响 在雌、雄成虫来源于相同群体 (AA 巢) 和不同群体 (AB 巢) 的初建巢中, 各挑选 10 个建巢于饲养盒底部或侧壁、便于观察发育情况的巢进行统计分析 (表 3), AA 巢、AB 巢在配对后入土时间、首次产卵距离配对的时间及卵孵化距离配对的时间等方面均有差异, 但不显著 ($P > 0.05$)。AB 巢生殖蚁入土时间短于 AA 巢的; 首次产卵及卵孵化时间: AB 巢稍早于 AA 巢。对入土三个月后新建巢的幼蚁、工蚁、兵蚁、卵、巢外的泥被面积、初期菌圃的大小及死亡率进行统计分析发现, 除兵蚁数量和死亡率无显著差异外, 其他 5 个指标均存在显著性差异, 且卵的数量存在极显著差异。在幼蚁、工蚁、兵蚁及卵的数量上, AB 巢均多于 AA 巢; 在泥被面积和初期菌圃的体积大小上, AB 巢也大于 AA 巢; AA 巢生殖蚁的死亡率大于 AB 巢。上述结果表明, 雌、雄生殖蚁之间的亲缘关系对新建巢的发育有显著影响, 表现出明显的近交衰退现象。

2.3.3 生殖蚁分飞情况对初建巢发育的影响 生殖蚁分飞与否对初建巢的发育有显著影响 (表 4), 用于配对实验的成虫均来源于不同群体, 为便于表述, 将分飞蚁简称为 S, 未分飞蚁简称为

U。如“分飞蚁×分飞蚁”简写为 SS,“分飞蚁×未分飞蚁”为 SU,“未分飞蚁×未分飞蚁”为 UU。

不同配对方式的成虫入土所需的时间顺序为:SS < SU < UU。SU 和 UU 两种配对方式的生殖蚁



图 5 新建巢的发育情况和蚁王、蚁后的繁殖行为

Fig. 5 The developmental status of new nest and the reproductive behavior of queen and king

A: 雌、雄成虫在饲养盒中串联; B: 雌、雄成虫选择营巢地; C: 雌、雄成虫将挖掘孔道的土壤堆在孔道出口处; D: 巢中亲蚁与卵; E: 巢中亲蚁、卵及幼蚁。

A: Alates tandem in breeding box; B: Alates try to find a place to build nest; C: Alates put the soil in a pile at inlet of nest, the soil was dug out during building nest; D: Queen, king and eggs in the nest; E: Queen, king, eggs and larva in the nest.

表现出反复配对串联,花费较多时间寻找营巢地。亲蚁产卵距配对的天数顺序为:SS < SU < UU。配对 2 周后的产卵量统计:SS > SU > UU。SS 的卵孵化时间平均为 33 d,而 SU 和 UU 两实验组中有部分巢出现孵化现象,平均孵化时间分别为 44 d 和 60 d;另有部分巢卵不能孵化,直至雌雄成虫死亡。成虫入土 3 个月后,巢中卵的数量:SS > UU > SU。除了 SS 组合的新建巢有菌圃出现,其他 3 组均无菌圃出现。对不同配对方式新建巢成虫的死亡率:SS < UU < SU。

孤雌生殖(1♀、2♀、3♀)初建巢发育状况观察发现,单雌处理组的生殖蚁均不入土,无产卵现象,存活近 2 周后,所有生殖蚁均死亡。2 雌和 3 雌处理组分别有 60%和 40%入土,未入土

的成虫则在饲养基质表面修筑约 40 cm² 光滑的活动区域 20 d 后,2 雌和 3 雌形成的初建巢(或活动区域)内平均卵量分别为 36 和 48 粒。孤雌生殖(2♀、3♀)的初建巢中所产卵均未出现孵化现象。配对 3 月后巢中卵量明显少于配对 2 周后巢中的卵量,有些初建巢(或活动区域)中仅有 10 余粒卵,有些甚至无卵,大部分卵被亲蚁吞噬。4 月后,孤雌生殖的初建巢均死亡。结果表明,黑翅土白蚁生殖蚁无孤雌生殖现象。

3 讨论

室内观察脱翅成虫繁殖行为发现:雌虫在召唤时,其腹部翘起,第 4 腹板张开且节间膜暴露,频频抖动,然后雄虫以触角触探雌虫腹部后方空

间,接收雌虫在召唤过程中释放的召唤物质,推测第 4 腹板为黑翅土白蚁释放配对信息素

(Sex-pairing pheromones) 的部位;在串联过程中,雄虫将其口器贴在雌虫第 8~10 背板之间,

且两触角不停地敲击雌虫第 6~8 腹板对应的两侧膜部位, 两侧膜对应的体内器官为成熟卵巢管, 推测这行为与串联信息素 (Sex-tandem pheromone) 或具有识别功能表皮碳氢化合物有关。召唤、配对、串联、分开爬行, 是个反复出现的过程。在此期间, 雌雄成虫之间会出现相互舔舐翅鳞、头部及腹部的行为, 隐然有相互抚慰之意。

林善祥 (1988) 发现土栖性白蚁通常雄虫追逐雌虫、迂回爬行一段时间, 交配, 然后入土建巢。而在室内观察中发现黑翅土白蚁脱翅成虫配对串联后, 直接入土, 在巢中交配。黄为良等 (1984) 报道黑翅土白蚁生殖蚁通常在晚上 9:00~10:00 交配, 本文的室内观察表明生殖蚁交配主要有两个时间段: 早上 9:00—10:00 和晚上 21:00—22:00。成虫交配过程有以下几个特征性行为: 雌、雄成虫的触角交流, 首尾相接, 形成环形互舐尾部, 旋转一圈后, 分开, 尾部相接, 交尾。在此过程中可能有交配信息素 (Sex-mating pheromone) 释放, 促使雌雄双方成功交尾。至于交配信息素成分以及释放性别等, 有待进一步研究探索。

在室内建巢采取模拟野外生活条件的方法, 培养基分为含木纤维的表土和深层的黄泥土两部分, 土壤颗粒大小约为 20 目, 土壤湿度控制在 22%, 温度 24℃, 黑暗隔音条件下培养, 且定期通风换气。入土 3 月后分飞蚁初建巢成活率高达 78%, 有菌圃形成的巢占 33.3%, 除去成虫自身健康状态等因素的干扰, 这比刘源智等 (1995) 室内饲养中菌圃形成的比例有所提高, 表明本文的营巢基质和实验方法是可行的。

对不同配对方式初建巢发育状况统计表明, 黑翅土白蚁存在明显的远交优势和近交衰退现象, 这与一些作者对白蚁生殖方式的分析推测一致。从远缘生殖蚁所建巢内卵量明显提高分析, 近缘雌、雄成虫产下的卵抗病率低或亲蚁营养储备量较低, 导致更多的卵被吞噬, 从而影响了巢的正常发育。近交衰退的确切原因及所涉及的遗传机制, 还需要深入研究解读。

在野外挖巢过程中, 我们发现巢内多数长翅生殖蚁已发育成熟, 采回实验室后发现有个别体腹部粘有卵粒。本文的实验表明, 未经分飞的生殖蚁在室内即可以相互交配, 也可以与已经分飞的生殖蚁交配, 两种交配方式均能产卵, 并孵化出幼蚁和小工蚁。但由未分飞蚁参与组成的新建巢, 卵和幼蚁被吞噬的现象更加严重, 孵化出的小工蚁由于数量较少, 初建巢无法正常发育, 导致初建巢的成活率下降。由于上述实验是在不同群体的雌、雄成虫之间进行的, 说明即使在远缘交配的情况下, 分飞过程对建巢仍然有重要的影响。

参考文献 (References)

- Bulmer MS, Adams ES, Traniello JFA, 2001. Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49(4): 236–243.
- DeHeer CJ, Vargo EL, 2004. Colony genetic organization and colony fusion in the termite *Reticulitermes flavipes* as revealed by foraging patterns over time and space. *Mol. Ecol.*, 13(2): 431–441.
- DeHeer CJ, Vargo EL, 2006. An indirect test of inbreeding depression in the termites *Reticulitermes flavipes* and *Reticulitermes virginicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59(6): 753–761.
- Hayashi Y, Kitade O, Kojima J, 2003. Parthenogenetic reproduction in neotenic of the subterranean termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Entomol. Sci.*, 6(4): 253–257.
- Hu XP, 2011. Biology and reproductive strategies in the subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) // Liu TX, Kang L (eds.). *Recent Advances in Entomological Research from Molecular Biology to Pest Management*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 213–226.
- Jones SC, La Fage JP, Wright VL, 1981. Studies of dispersal, colony caste and sexual composition, and incipient colony development of *Pterotermes occidentis* (Walker) (Isoptera: Kalotermitidae). *Sociobiology*, 6(2): 221–242.
- Kitade O, Hayashi Y, Kikuchi Y, Kawarasaki S, 2004. Distribution and composition of colony founding associations of a subterranean termite, *Reticulitermes kanmonensis*. *Entomol. Sci.*, 7(1): 1–8.
- Matsuura K, Fujimoto M, Goka K, 2004. Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae).

- Insect. Soc.*, 51(4): 325–332.
- Nutting WL, 169. Flight and colony foundation//Krishna K, Weesner FM (eds.). *Biology of Termites*. New York: Academic Press. 233–282.
- Vargo EL, 2003a. Genetic structure of *Reticulitermes flavipes* and *R. virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae) colonies in an urban habitat and tracking of colonies following treatment with hexaflumuron bait. *Environ. Entomol.*, 32(5): 1271–1282.
- Vargo EL, 2003b. Hierarchical analysis of colony and population genetic structure in the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes*, using two classes of molecular markers. *Evolution*, 57(12): 2805–2818.
- Wade MJ, Breden F, 1981. Effect of inbreeding on the evolution of altruistic behavior by kin selection. *Evolution*, 35(5): 844–858.
- 顿耀银, 何云, 陈立志, 杨海燕, 2004. 黑翅土白蚁有翅成虫分飞首日预测. *中国水利*, (19): 54–55. [DUN YY, HE Y, CHEN LZ, YANG HY, 2004. The forecast on the first day of swarming in alateds *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *China Water Resources*, (19): 54–55.]
- 黄立端, 1987. 黑翅土白蚁初期群体与食料的关系. *白蚁科技*, (3): 21–23. [HUANG LD, 1987. The relationship between initial colony and bait in *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *Termites Technology*, (3): 21–23.]
- 黄亮文, 陈丽玲, 1983. 从家白蚁实验群体培育出有翅繁殖蚁. *昆虫学报*, 26(4): 463–464. [HUANG LW, CHEN LL, 1983. To get the alateds of *Coptotermes formosanus* from the laboratory colonies. *Acta Entomologica Sinica*, 26(4): 463–464.]
- 黄为良, 饶绮珍, 黄立端, 陆丽美, 1984. 白蚁初期群体的形成及其行为的观察. *昆虫学报*, 27(3): 355–358. [HUANG WL, RAO QZ, HUANG LD, LU LM, 1984. Observations on the initiational colony formation and behavior of termites. *Acta Entomologica Sinica*, 27(3): 355–358.]
- 黄为良, 饶绮珍, 陆丽美, 1985. 两种白蚁初建群体产卵、孵化及蜕皮行为的“社会”性表现. *动物学研究*, 6(4)增刊: 109–111. [HUANG WL, RAO QZ, LU LM, 1985. The social behaviour of the initial colony of two termites on oviposition, egg hatching and moulting. *Zoological Research*, 6 (4) supplement: 109–111.]
- 黄远达, 1999. 中国白蚁学概论. 武汉: 湖北科学技术出版社. 10–12. [HUANG YD, 1999. An Introduction to Chinese Termites. Wuhan: Hubei Science & Technology Press. 10–12.]
- 林善祥, 1988. 农林白蚁. 北京: 农林出版社. 63–68. [LIN SX, 1988. Agriculture and Forestry Termites. Beijing: Agriculture and Forestry Press. 63–68.]
- 刘源智, 唐国清, 潘演征, 陈良德, 何永忠, 1981. 黑翅土白蚁初期单腔巢群建立的观察. *昆虫学报*, 24(4): 361–366. [LIU YZ, TANG GQ, PAN YZ, CHEN LD, HE YZ, 1981. Observation on the construction of the unilocular young nest of *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *Acta Entomologica Sinica*, 24(4): 361–366.]
- 刘源智, 唐国清, 潘演征, 陈良德, 何永忠, 1982. 黑翅土白蚁 (*Odontotermes formosanus*) 的活动和蚁巢发育与温湿关系的观察. *动物学研究*, 3(增刊): 219–228. [LIU YZ, TANG GQ, PAN YZ, CHEN LD, HE YZ, 1982. Observation on the relations between the activities of *Odontotermes formosanus* (Shiraki), its termitarium's growth, and the ambient temperature and moisture. *Zoological research*, 3 supplement: 219–228.]
- 刘源智, 唐国清, 潘演征, 陈良德, 何永忠, 1985. 黑翅土白蚁生殖级幼蚁龄期划分及幼蚁发育与有翅成虫分飞的观察. *昆虫学报*, 28(1): 111–114. [LIU YZ, TANG GQ, PAN YZ, CHEN LD, HE YZ, 1985. Observation on the reproductive caste of *Odontotermes formosanus* (Shiraki): larval development and nuptial flight. *Acta Entomologica Sinica*, 28(1): 111–114.]
- 刘源智, 唐国清, 潘演征, 陈良德, 何永忠, 1995. 黑翅土白蚁新群体的饲养和其存活十四年的地表活动及蚁巢解剖. *白蚁科技*, 12(3): 11–16. [LIU YZ, TANG GQ, PAN YZ, CHEN LD, HE YZ, 1995. The raising of new colonies of *Odontotermes formosanus* (Shiraki), ground surface activity and termite nest development for fourteen years. *Science and Technology of Termites*, 12(3): 11–16.]
- 饶绮珍, 陆丽美, 冼子元, 1987. 不同温度对黑翅土白蚁初建群体的影响. *动物学研究*, 8(3): 329–333. [RAO QZ, LU LM, XIAN ZY, 1987. The effect of different temperature on the initial colony of *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *Zoological Research*, 8(3): 329–333.]
- 饶绮珍, 冼子元, 陆丽美, 李富强, 1989. 土壤含水量对黑翅土白蚁初建群体的影响. *昆虫知识*, (1): 26–30. [RAO QZ, XIAN ZY, LU LM, LI FQ, 1989. The effect of soil moisture content on the initial colony of *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *Chinese Bulletin of Entomology*, (1): 26–30.]
- 王维平, 黄求应, 许文明, 王小平, 雷朝亮, 2007. 黑翅土白蚁室内饲养条件的初步研究. 河南鹤壁: 中国昆虫学会第八次全国会员代表大会暨 2007 年学术年会. 615–619. [WANG WP, HUANG QY, XU WM, WANG XP, LEI CL, 2007. The preliminary studies on conditions of laboratorial rearing in *Odontotermes formosanus* (Shiraki). Henan, Hebi: The 8th National Member Congress & Academic Conference of the Entomological Society of China in 2007. 615–619.]
- 徐志德, 李德运, 周贵清, 熊继东, 黄志农, 2007. 黑翅土白蚁的

- 生物学特性及综合防治技术. 昆虫知识, 44(5): 763–769. [XU ZD, LI DY, ZHOU GQ, XIONG JD, HUANG ZN, 2007. Biological characteristics and integrated control of the blacking subterranean termites, *Odontotermes formosanus*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(5): 763-769.]
- 张华庭, 张再福, 朱建华, 陈红梅, 2000. 15 种药剂毒杀黑翅土白蚁的室内药效试验. 林业科技开发, (3): 16–18. [ZHANG HT, ZHANG ZF, ZHU JH, CHEN HM, 2000. The efficacy test of 15 termiticides against *Odontotermes formosanus* (Shiraki) in laboratory. *China Forestry Science and Technology*, (3): 16-18.]
- 张再福, 朱建华, 陈红梅, 张华庭, 陈国顺, 2000. 几种杀白蚁药剂或混配剂对黑翅土白蚁的室内毒力测定. 森林病虫通讯, (5): 24–28. [ZHANG ZF, ZHU JH, CHEN HM, ZHANG HT, CHEN GS, 2000. Determination of toxicity of termiticides against *Odontotermes formosanus* (Shiraki) in laboratory. *Forest Pest and Disease*, (5): 24-28.]