

白蚁表皮碳氢化合物研究进展

杨锦锦¹, 嵇保中^{1,*}, 刘曙雯², 曹丹丹¹, 张新慰¹,
冀士琳¹, 刘佳佳¹, Ehsan SOLEYMANINEJADIAN¹, 汪洪江¹

(1. 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: 近年来, 固相微萃取等现代技术的使用显著促进了白蚁表皮碳氢化合物研究的开展。至今, 已有约 29 种白蚁的表皮碳氢化合物组分得到鉴定, 分属于木白蚁科、鼻白蚁科、原白蚁科和白蚁科, 其组分主要为正烷烃、含有不同数量甲基的支链烷烃及少量烯烃。白蚁表皮碳氢化合物不仅具有一定的科、属特异性, 大多数种类还具备特有组分, 表明其可作为种间识别的指标。表皮碳氢化合物组分在种内个体识别方面的作用, 在低等白蚁中多获得了支持性结果, 但也有研究认为在这些种类中表皮碳氢化合物不是种内个体识别(同巢个体识别)的唯一指标。发现其与品级分化的相关是近年来白蚁表皮碳氢化合物研究的重要进展。有些种类表皮碳氢化合物的年消长与生殖蚁的分化有关; 而另一些种类生殖蚁含有表皮碳氢化合物特有组分, 其含量与生殖蚁的生殖状态有关, 提示其可能在品级分化中发挥重要作用。作为研究白蚁品级分化和维持机理的新方向, 表皮碳氢化合物值得进一步研究探索。

关键词: 白蚁; 表皮碳氢化合物; 化学组分; 种间识别; 种内识别; 品级分化

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2013)12-1480-09

Research progress in cuticular hydrocarbons of termites

YANG Jin-Jin¹, JI Bao-Zhong^{1,*}, LIU Shu-Wen², CAO Dan-Dan¹, ZHANG Xin-Wei¹, JI Shi-Lin¹, LIU Jia-Jia¹, Ehsan SOLEYMANINEJADIAN¹, WANG Hong-Jiang¹ (1. 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: In recent years, the use of solid-phase micro-extraction and other modern technologies has significantly promoted the advances in the field of cuticular hydrocarbons of termites. So far, cuticular hydrocarbon components of 29 species of termites have been identified. The reported termites belong to Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Termopsidae and Termitidae, respectively. The main compositions of cuticular hydrocarbons are n-alkanes, methyl-branched alkanes and a small amount of alkenes. Termite cuticular hydrocarbons have not only family- and genus-specific to some degree, but many kinds of termites also contain species-specific cuticular hydrocarbon components, suggesting that cuticular hydrocarbons of termites can be used for species identification. As to the role of cuticular hydrocarbons in nestmate recognition, most of the researches in lower termites got supportive results, meaning that they can be used for nestmate recognition. However, some researches show that cuticular hydrocarbons are not the only cue of nestmate recognition. The finding of the correlation between cuticular hydrocarbons and caste differentiation of termites is an important progress in recent years. The seasonal shift in proportions of hydrocarbons correlates with the production of alates in some species of termites. In other species, the reproductives contain some characteristic compositions. Changes in the quantity of cuticular hydrocarbon components in the reproductives are related to their reproductive status. The results suggest that these components may play an important role in caste differentiation of termites. As a new research direction on the mechanisms of caste differentiation and maintenance, cuticular hydrocarbons are worthy of further research and exploration.

基金项目: 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(164010641)

作者简介: 杨锦锦, 女, 1990 年 7 月生, 河南郑州人, 硕士研究生, 主要从事昆虫生理生化研究, E-mail: brocadeyang@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jbz9885@njfu.edu.cn

收稿日期 Received: 2013-10-16; 接受日期 Accepted: 2013-11-24

Key words: Termites; cuticular hydrocarbons; chemical composition; species identification; nestmate recognition; caste differentiation

昆虫表皮碳氢化合物 (cuticular hydrocarbon, CHC), 是昆虫上表皮中碳链长在 $C_{20} \sim C_{50}$ 、直链或支链、饱和或不饱和烃类混合物, 是昆虫表皮蜡层的主要成分 (杜国兴等, 2006)。昆虫表皮蜡层由复杂的混合物组成, 包括碳氢化合物、相应链长的醇或醛、饱和或不饱和的脂肪酸及由饱和醇和饱和酸形成的酯 (即蜡质), 有些种类还有固醇和固醇酯 (高明媛, 2001; Drijfhout, 2010)。

昆虫 CHC 的基本功能是在体表形成疏水层, 减少体内水分散失并防止有害物质 (如农药) 和病原微生物入侵 (Drijfhout, 2010)。在许多昆虫和节肢动物中, CHC 还是一类信息化合物 (Martin and Drijfhout, 2009)。其作为分类鉴别依据在双翅目、等翅目、膜翅目、蜚蠊目、直翅目、鞘翅目、半翅目和同翅目昆虫近缘种和种下类群中均进行过研究 (高明媛, 2001)。Martin 和 Drijfhout (2009) 曾对蚂蚁的表皮碳氢化合物进行综述介绍; Drijfhout (2010) 系统介绍了昆虫的表皮碳氢化合物及其在昆虫学中的应用。国内, 高明媛 (2001) 曾对 CHC 在昆虫分类学中的应用做过简要介绍; 杜国兴等 (2006) 也对其在白蚁检疫鉴定中的应用做过介绍, 两篇文章均侧重于 CHC 在种间分类方面的应用。本文在对白蚁 CHC 的组分进行归纳分析的同时, 对白蚁 CHC 种间和家系 (种下) 特有组分及在品级分化方面的作用等进行评述。

1 白蚁表皮碳氢化合物研究概况

Fielde (1903) 提出昆虫通过触角接触对同伴进行辨认。Moore (1969) 首先报道澳桉象白蚁 *Nasutitermes exitiosus* CHC 的主要组分是 $C_{24} \sim C_{47}$ 的烷烃, 且以奇数碳为主。Howard 等 (1978) 对美洲散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 不同品级的 CHC 进行检测分析, 发现其组分有正烷烃、2-甲基烷烃、3-甲基烷烃、5-甲基烷烃、烯烃及二烯烃, 碳链长度介于 $C_{21} \sim C_{26}$ 。这是昆虫 CHC 中含有 2-甲基烷烃、3-甲基烷烃和共轭二烯烃的首次报道。此后, 白蚁 CHC 的研究逐渐引起人们的关注。从发表的论文数量看, 20 世纪 70 年代 3 篇论文, 内容涉及白蚁 CHC 的鉴定和生物合成; 80 年代 3 篇论文均为白蚁 CHC 种间特有特征方面的研究; 90 年代白蚁

CHC 的研究进入共有 12 篇文献, 内容主要涉及白蚁 CHC 家系特有特征分析和 CHC 提取鉴定方法研究方面。21 世纪前 10 年, 白蚁 CHC 的研究十分活跃, 共发表文章 21 篇, CHC 的研究开始与线粒体 DNA (mtDNA) 相结合, 其与品级分化的关系也进行初步探索, 供试昆虫由低等白蚁向高等白蚁拓展。2010 年至今, 共有文献 5 篇, 多为白蚁 CHC 检测方法的研究。

在白蚁 CHC 鉴定和应用研究快速发展的同时, 生物合成研究也取得了一定进展。Blomquist 等 (1979a) 以太平洋古白蚁 *Zootermopsis angusticollis* 为对象, 发现标记的乙酸盐和丙酸盐很容易被白蚁的 CHC 吸收利用, 工蚁和兵蚁对这两种化学物质的吸收率远高于若蚁, 棕榈酸盐被工蚁 CHC 吸收的效率与乙酸盐相似。通过放射标记、制备型气相色谱 (GLC) 分离后检测, 乙酸盐可以较大剂量地渗入到烃馏分中, 棕榈酸盐则优先标记正烷烃, 而丙酸盐优先标记甲基支链烷烃。[1- ^{14}C]-丙酸盐被若蚁 CHC 吸收利用后, 在 5-甲基二十一烷烃中检测到 20%~29% 的放射性, 在 5, 17-二甲基二十一烷烃中检测到 47%~63% 的放射性。对工蚁和兵蚁进行的同位素标记试验也获得类似的结果。表明在 CHC 生物合成碳链延伸过程中, 单甲基烷烃和二甲基烷烃的甲基基团来源于吸收的丙酸。Blomquist 等 (1979b) 对太平洋古白蚁 CHC 的结构特点进行研究, 发现其 CHC 主要为 $C_{21} \sim C_{25}$ 的烷烃, 无烯烃。其中主要为正烷烃、3-甲基烷烃、5-甲基烷烃和一种不常见的二甲基烷烃, 二个甲基分别靠近碳链的两端。

近年来, 固相微萃取等现代分析技术在白蚁 CHC 研究方面获得广泛应用。如 Bland 等 (2001) 通过顶空固相微萃取、萃取头接触白蚁体壁提取台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 的 CHC, 并和有机溶剂萃取法进行比较。经气相色谱-质谱联用 (GC-MS) 分析, SPME2 种方法均可萃取到 CHC 完整组分, 其中顶空固相微萃取还可萃取到脂肪酸等组分。采用直接接触固相微萃取法, 则实验材料可重复利用, 便于研究体壁成分随时间的动态变化关系。通过对萃取温度和时间, 白蚁数量和状态, 以及萃取纤维类型等的比较研究, 发现这些条件对实验结果的重现性及精度有较大影响。

2 白蚁表皮碳氢化合物组分分析

目前已有约 29 种白蚁的 CHC 组分得到鉴定, 分属于木白蚁科、鼻白蚁科、原白蚁科和白蚁科 (表 1)。已鉴定出 CHC 组分有 450 余种, 最常见组分为 $C_{24} \sim C_{29}$ 的正烷烃。从已鉴定的结果看, 正 25 烷 ($n-C_{25}$) 出现的频率最高。除 *R. grassei*, *R. banyulensis*, 一种异白蚁 *Heterotermes* sp. 和 *Parvitermes wolcottii* 外, 在其余已研究的 25 种白蚁中 $n-C_{25}$ 均存在, 出现率为 86.2%。其他常见组分及其出现率为: $n-C_{27}/82.8\%$; $n-C_{24}/79.3\%$; $n-C_{29}/79.3\%$; $n-C_{28}/72.4\%$; $n-C_{26}/69.0\%$ 。从化学结构上看, 白蚁的 CHC 组分主要为正烷烃、含有不同数量甲基 (1~3) 的支链烷烃及少量烯烃。

2.1 科、属特有组分

目前, 已研究的种类涉及 4 个科, 组分鉴定结果具有一定的科、属特异性。原白蚁科的特有组分有 3 种, 分别为 5, 17-二甲基二十一烷烃、5-甲基二十一烷烃、5-甲基二十二烷烃, 主要见于动白蚁属 *Zootermopsis*。鼻白蚁科有 6 种特有组分, 分别为 11-甲基二十八烷烃、11-甲基二十六烷烃、13-甲基二十六烷烃、3-甲基二十八烷烃、15, 19-二甲基三十七烷烃和 15, 19-二甲基三十九烷烃, 主要见于散白蚁属 *Reticulitermes* 和乳白蚁属 *Coptotermes*。白蚁科有 10 种特有组分, 其中 11, 15-二甲基二十九烷烃为象白蚁属 *Nasutitermes* 所特有, 其余 9 种组分见于大白蚁属 *Macrotermes*, 均为烯烃, 分别为 7-三十一烯烃、7-二十七烯烃、7-二十九烯烃、7-二十五烯烃、9-三十一烯烃、9-二十七烯烃、9-二十九烯烃、9-二十五烯烃和三十三二烯烃。木白蚁科有 58 种特有组分, 其中翅白蚁属 *Pterotermes* 和边白蚁属 *Marginitermes* 共有组分 14 种, 分别为 10-甲基三十二烷烃、11-甲基四十二烷烃、11-甲基四十三烷烃、13-甲基四十二烷烃、14-甲基四十二烷烃、8-甲基二十六烷烃、9-甲基三十三烷烃、7, 13-二甲基三十一烷烃、8, 12-二甲基二十八烷烃、8, 14-二甲基二十八烷烃、9, 13-二甲基三十一烷烃、9, 13-二甲基三十二烷烃、9, 13-二甲基三十九烷烃和 9, 13-二甲基四十一烷烃。

同属白蚁的组分相似度较高。据笔者统计, 堆砂白蚁属的麻头堆砂白蚁 *Cryptotermes brevis* 和 *Cr. cynocephalus* 具有相同组分 37 种, 动白蚁属的太平洋古白蚁和内华达动白蚁 *Z. nevadensis* 具有相同组

分 19 种, 散白蚁属的南方散白蚁和桑特散白蚁 *R. santonensis* 具有相同组分 17 种。这种现象是白蚁进化中亲缘关系的反映, 还是生活环境的影响, 需要进一步研究。

2.2 种特有组分

CHC 的种特异性不仅表现为种间组分差异, 还表现为量的差异。除 *Parvitermes wolcottii* 和胡氏边白蚁 *Mar. hubbardi* 外, 每种白蚁均有自己的特有组分 (表 1), 这也为应用白蚁 CHC 进行种类鉴定以及开发鉴定试剂盒提供了依据。但不同种类, 其特有组分种类的数量存在较大差异, 内华达动白蚁含特有组分 41 种, 而 *Na. ephratae* 仅含 1 种。从结构上看, 正烷烃出现的次数最少, 仅正十九烷烃和正三十九烷烃出现在内华达动白蚁中, 其余特有组分均为支链烷烃或烯烃。

3 表皮碳氢化合物与白蚁的种间和种内识别

3.1 种间识别

Howard 等 (1982) 对南方散白蚁 *R. virginicus* 不同品级个体的 CHC 进行研究, 发现不同品级 CHC 组分相同, 但含量上表现出品级差异。与黄肢散白蚁比较, CHC 差异明显, 从而提出白蚁 CHC 可用于种间和品级间个体的识别。Haverty 等 (1988) 对动白蚁属不同地区 3 种白蚁的 CHC 进行研究, 发现 3 种白蚁的 CHC 均不相同, 从而为应用 CHC 进行白蚁种类鉴定提供了新的支持。根据色谱峰的保留值, CHC 组分分布图可分为 4 种化学表现型, 但现有的分类只有 3 种。如果 CHC 具有物种特异性, 则动白蚁属至少存在一个新种。Bagnères 等 (1991) 对散白蚁属不同种类的种间识别进行了研究, *R. grassei* 和 *R. banyulensis* 共处时, 会产生明显攻击行为。白蚁个体经有机溶剂处理后, 攻击行为消失。用有机溶剂提取的表皮物质做引诱实验, 可引发白蚁的种间斗争。这从行为的角度证实了 CHC 在种间识别过程的作用。经 GC-MS 分析, 发现诱导白蚁攻击行为的表皮有机溶剂提取物成分为碳氢化合物, 证明 CHC 是白蚁种间识别的信息化合物, 可引发白蚁的种间斗争。Takematsu 和 Yamaoka (1997) 对 4 种树白蚁属 *Glyptotermes* 种类进行研究, 发现黑树白蚁 *G. fuscus*、赤树白蚁 *G. satsumensis* 和 *G. nakajimai* 的 CHC 组成各异, 而 *G. kushimensis* 的 CHC 组成与 *G. nakajimai* 相同, 认为 *G. kushimensis* 与 *G. nakajimai* 应为同一种, 即存在同物异名现象。

Haverty 等(2000)对夏威夷岛的白蚁种群进行 CHC 的检测,发现共存在 7 种白蚁,分别属于 3 个科。由于 CHC 作为形态特征划分指标是否恰当存在 争议 (Liang and Silverman, 2000; Copren *et al.*, 2005)。Copren 等 (2005) 对散白蚁属的 CHC 和 mtDNA 序列进行比较研究,对照 mtDNA 序列的进

表 1 已鉴定的白蚁表皮碳氢化合物 (CHC) 特有组分
Table 1 Reported characteristic composition of cuticular hydrocarbons (CHCs) of termites

种类 Species	CHC 特有组分 Characteristic composition of CHCs	参考文献 References
黄肢散白蚁 <i>Reticulitermes flavipes</i>	5-meC ₂₄ ; x-C ₂₅ : 1; (Z)-9-C ₂₄ : 1; 3-meC ₂₃ ; 4-meC ₂₃ ; 4-meC ₂₄ ;	Bagnères <i>et al.</i> , 1990;
桑特散白蚁 <i>Reticulitermes santonensis</i>	4-meC ₂₅ ; 7, 9-C ₂₅ : 2; x-C ₂₃ : 1; 7, 21-dimeC ₂₉	Howard <i>et al.</i> , 1978; Dronnet <i>et al.</i> , 2006
南方散白蚁 <i>Reticulitermes virginicus</i>	(E/Z)-6, 9-C ₂₃ ; (E/Z)-6, 9-C ₂₅ ; (Z, Z)-7, 9-C ₂₅ ; 11-meC ₂₂ ; 13-meC ₂₄	Howard <i>et al.</i> , 1982
欧洲散白蚁 <i>Reticulitermes lucifugus</i>	n-C ₂₃ : 1; n-C ₂₃ : 2; n-C ₂₅ : 1	Klochkov <i>et al.</i> , 2005
<i>Reticulitermes grassei</i>	11-meC ₃₄ ; 13-meC ₃₄ ; 4-meC ₂₆ ; 5, 17-dimeC ₂₆ ; 5, 17-dimeC ₃₀ ;	Bagneres <i>et al.</i> , 1991
<i>Reticulitermes banyulensis</i>	5-meC ₃₀ ; 6-meC ₂₆ ; 9, 13-dimeC ₂₅ ; 9-C ₂₅ : 1; 9-C ₂₉ : 1; x-C ₂₇ : 1	
太平洋古白蚁 <i>Zootermopsis angusticollis</i>	dimeC ₃₇ : 1; n-dimeC ₂₃ ; n-dimeC ₂₇ ; n-dimeC ₃₅ ; n-heneitriacontane; n-meC ₂₀ ; n-meC ₂₅ ; n-trimeC ₃₇	Blomquist <i>et al.</i> , 1979b; Haverty <i>et al.</i> , 2000
内华达动白蚁 <i>Zootermopsis nevadensis</i>	2-meC ₂₀ ; 2-meC ₃₁ ; 3, 11-dimeC ₂₁ ; 3, 11-dimeC ₂₃ ; 3, 13-dimeC ₂₁ ; 3, 13-dimeC ₂₃ ; 3, 17-dimeC ₂₁ ; 4-meC ₂₀ ; 4-meC ₂₁ ; 4-meC ₂₂ ; 4-meC ₂₇ ; 4-meC ₃₁ ; 5, 13-dimeC ₂₃ ; 5, 13-dimeC ₃₃ ; 5, 15-dimeC ₃₃ ; 5, 17-dimeC ₃₃ ; 5, 17-dimeC ₃₅ ; 5, 17-dimeC ₃₇ ; 5, 17-dimeC ₃₉ ; 5, 17-dimeC ₄₁ ; 5, 17-dimeC ₂₃ ; 5, 9, 17-trimeC ₂₁ ; 5-meC ₂₀ ; 6-meC ₂₂ ; 7, 11, 15-trimeC ₃₇ ; 7, 11, 15-trimeC ₃₉ ; 7, 11-dimeC ₃₃ ; 7, 11-dimeC ₃₅ ; 7, 13-dimeC ₃₇ ; 7, 15-dimeC ₂₁ ; 7-meC ₂₁ ; 7-meC ₂₂ ; 7-meC ₂₃ ; 7-meC ₃₁ ; 7-meC ₃₃ ; 9, 13-dimeC ₃₇ ; 9-meC ₂₁ ; 11-meC ₂₁ ; n-C ₁₉ ; n-C ₃₉ ; n-hentriacotene	Haverty <i>et al.</i> , 1988; Sevala <i>et al.</i> , 2000
台湾乳白蚁 <i>Coptotermes formosanus</i>	12, 14-dimeC ₂₈ ; 13, 15, 17-trimeC ₂₉ ; 13, 15-dimeC ₃₀ ; 13, 15-dimeC ₃₁ ; 14, 18-dimeC ₃₈ ; 14, 18-dimeC ₄₀ ; 14, 18-dimeC ₄₂ ; 14-meC ₃₈ ; 15, 17-dimeC ₃₁ ; 15, 17-dimeC ₃₇ ; 15, 17-dimeC ₃₉ ; 15, 17-dimeC ₄₁ ; 15, 17-dimeC ₄₃ ; 15, 19-dimeC ₄₁ ; 15-meC ₄₂ ; 16, 20-dimeC ₄₀ ; 16-meC ₃₈ ; 16-meC ₄₀ ; 16-meC ₄₂ ; 17-meC ₃₃ ; 17-meC ₃₅ ; 17-meC ₄₀ ; 17-meC ₄₂ ; 18-meC ₄₀ ; 3, 15-dimeC ₂₇ ; 3, 15-dimeC ₂₉ ; 3, 17-dimeC ₂₇ ; 3, 17-dimeC ₂₉ ; 15-meC ₂₈ ; 15-meC ₃₈ ; 15-meC ₄₀	Haverty <i>et al.</i> , 1990a, 1996, 2000
<i>Nasutitermes ephratae</i>	11, 15-dimeC ₂₇	Haverty <i>et al.</i> , 1990b
<i>Macrotermes falciger</i>	5, 9-C ₂₅ : 2; 5-C ₂₇ : 1; 5-C ₂₆ : 1; 6, 9-C ₂₇ : 2; 6, 9-C ₂₉ : 2; 5-C ₂₉ : 1; 11, 13-dimeC ₂₇ ; 9, 22-C ₃₁ : 2; 9-C ₂₈ : 1; 9, 23-C ₃₁ : 2; 9-C ₃₀ : 1; 9-C ₃₃ : 1; C ₃₁ : 1; n-meC ₃₃	Kaib <i>et al.</i> , 2002
<i>Macrotermes subhyalinus</i>	10-C ₂₂ : 1; 11-C ₂₂ : 1; 10-C ₂₁ : 1; 13-meC ₂₃ ; 11-C ₂₇ : 1; 11-C ₂₅ : 1; 11-C ₂₃ : 1; 5-C ₂₃ : 1; 6, 9-C ₂₅ : 2; 6, 9-C ₂₄ : 2; 6, 9-C ₂₃ : 2; 7, 23-C ₃₁ : 2; 8, 22-C ₃₁ : 2; 9-C ₂₆ : 1; 9-C ₂₃ : 1	Kaib <i>et al.</i> , 2004
<i>Neotermes connexus</i>	C ₂₄ : 2; C ₂₅ : 3; C ₂₇ : 3	Haverty <i>et al.</i> , 2005
黄颈木白蚁 <i>Kaloterms flavicollis</i>	2-meC ₃₉ ; dimeC ₂₉ ; dimeC ₃₃	Klochkov <i>et al.</i> , 2005

续表 1 Table 1 contiued

种类 Species	CHC 特有组分 Characteristic composition of CHCs	参考文献 References
小楹白蚁 <i>Incisitermes minor</i>	10, 14, 18-trimeC ₃₀ ; 10, 14, 18-trimeC ₃₂ ; 10, 14, 18-trimeC ₃₄ ; 10, 14, 18-trimeC ₃₆ ; 10-meC ₄₀ ; 10-meC ₄₂ ; 11, 15, 19-trimeC ₃₁ ; 12, 16-dimeC ₄₀ ; 11, 15-dimeC ₄₁ ; 12, 16-dimeC ₃₂ ; 12, 16-dimeC ₄₂ ; 12, 16-dimeC ₃₄ ; 12, 16-dimeC ₃₆ ; 12, 16-dimeC ₃₈ ; 9, 13, 17-trimeC ₃₉ ; 9, 13, 17-trimeC ₄₁ ; 13, 17-dimeC ₄₅ ; 13-meC ₃₀ ; 14, 18-dimeC ₄₄ ; 7, 11, 17-trimeC ₃₁ ; 7, x, x-trimeC ₃₃ ; 8, 12, 16-trimeC ₃₄ ; 8, x, x-trimeC ₃₂ ; 9, 13, 17-trimeC ₂₉ ; 9, 13, 17-trimeC ₃₁ ; 9, 13, 17-trimeC ₃₃ ; 9, 13, 17-trimeC ₃₅ ; 9, 13, 17-trimeC ₃₇	Haverty <i>et al.</i> , 2000, 2005; Lewis <i>et al.</i> , 2010
楹白蚁属一种 <i>Incisitermes</i> sp.	12, 24-dimeC ₃₆ ; 13, 17, 21-trimeC ₃₃ ; 13, 17, 21-trimeC ₃₇ ; 21-dimeC ₃₃ ; 3, 21-dimeC ₂₉ ; C ₂₄ : 1; x-dimeC ₃₅	Haverty <i>et al.</i> , 1997
<i>Incisitermes immigrans</i>	C ₄₄ : 3	Haverty <i>et al.</i> , 2000, 2005
麻头堆砂白蚁 <i>Cryptotermes brevis</i>	3, 13-dimeC ₂₅ ; 3, 15-dimeC ₂₅ ; C ₃₆ : 2; C ₃₈ : 1; C ₄₀ : 1; C ₄₂ : 1; x-dimeC ₂₅	Haverty <i>et al.</i> , 1997, 2000, 2005
<i>Cryptotermes cynocephalus</i>	2-meC ₃₀ ; C ₂₆ : 1; C ₂₈ : 1	Haverty <i>et al.</i> , 2000, 2005
<i>Pterotermes occidentis</i>	9, 13-dimeC ₂₇	Haverty <i>et al.</i> , 2005
<i>Procryptotermes corniceps</i>	C ₄₀ : x; C ₄₂ : x; C ₄₀ : 5	Haverty <i>et al.</i> , 1997, 2005
<i>Neotermes mona</i>	10-meC ₂₄ ; 12-meC ₃₆ ; 12-meC ₃₈ ; 13, x-dimeC ₃₅ ; 3, 13-dimeC ₂₇ ; 3, x-dimeC ₂₅ ; 5, 15-dimeC ₂₇	Haverty <i>et al.</i> , 1997
<i>Nasutitermes costalis</i>	11, 15, 19-trimeC ₂₉ ; 11, 15-dimeC ₃₀ ; 11, 21-dimeC ₃₃ ; 11-meC ₃₀ ; 13, 17-dimeC ₃₀ ; 14, 18-dimeC ₃₂ ; 9-meC ₃₀	Haverty <i>et al.</i> , 1990b, 1997
<i>Nasutitermes acajutlae</i>	15-meC ₄₁ ; C ₃₉ : 5; C ₄₁ : 4; C ₄₁ : 5; C ₄₃ : 5; C ₄₃ : 6; C ₃₉ : 4	Haverty <i>et al.</i> , 1997
异白蚁属一种 <i>Heterotermes</i> sp.	11, 15, 21-trimeC ₃₃ ; 3, 11, 21-trimeC ₂₉ ; 7, 13, 21-trimeC ₂₉ ; 9, 17-dimeC ₂₇ ; 5, 11, 21-trimeC ₂₉ ; 9, 21-dimeC ₃₁ ; 9, x-dimeC ₂₈ ; 9, x-dimeC ₃₀	Haverty <i>et al.</i> , 1997
<i>Zootermopsis nevadensis nuttingi</i>	3, 7-dimeC ₂₃ ; 3, 7-dimeC ₂₇ ; C ₃₃ : 3; C ₄₅ : x	Haverty <i>et al.</i> , 2005
<i>Coptotermes vastator</i>	17-meC ₃₉	Haverty <i>et al.</i> , 2000

x: 未知 Unknown; n-C_Y: 正 Y 烷烃 n-Alkanes; -me: 单甲基 -Methyl; -dime: 二甲基 -Dimethyl; -trime: 三甲基 -Trimethyl; C_Y: 碳链数为 Y The carbon number is Y; Z, E: 分子的顺(Z)、反(E)构型 Cis (Z) and trans (E) configuration of molecules. Z 和 E 后的数字表示双键所在位置。Number after Z and E indicates the double bond position. n-C₁₉: 正十九烷烃 n-Nonadecane; 2-meC₂₀: 2-甲基二十烷烃 2-Methyleicosane; 9, 21-dimeC₃₁: 9, 21-二甲基三十一烷烃 9, 21-Dimethylhentriacontane; 7, 13, 21-trimeC₂₉: 7, 13, 21-三甲基二十九烷烃 7, 13, 21-Trimethylnonacosane; n-C₂₆: 1: 正二十六烯 n-Hexacosene; 9-C₃₃: 1: 9-三十三烯 9-Tritriacontene; 5, 9-C₂₅: 2: 5, 9-二十五烯二烯 5, 9-Pentacosadiene.

化,分析不同白蚁间 CHC 的差别,结果表明进化分析不仅与已发现种的化学表型相关联,还可以对未发现的种提供预测。散白蚁属的一些种类不同巢个体之间 CHC 表现型(CHC 的组成)存在变异,这种变异与该种不同巢个体间线粒体 DNA 的遗传分化相对应,认为 CHC 可用于鉴别隐种 (Uva *et al.*, 2004a; Copren *et al.*, 2005)。Marten 等(2009)对高等培菌白蚁大白蚁属不同种类不同巢个体的 CHC 和线粒体基因 COI 进行研究,发现同种不同巢的个体 CHC 也存在不同的表现型,但个体之间线粒体 COI 基因序列差异距离比种间的小得多,说明 CHC 表现型不能反

映隐种,认为不同类群的白蚁,其 CHC 的功能和进化途径可能存在差异。

3.2 种内识别

Su 和 Haverty(1991)对来自佛罗里达和夏威夷的台湾乳白蚁分别进行 CHC 的测定,发现台湾乳白蚁 CHC 存在地理分化,同一地区不同巢个体的 CHC 相似,而不同地区个体间 CHC 差别明显。但对来自不同地区的 12 巢白蚁进行共处实验,发现 3 巢来自佛罗里达的白蚁没有受到任何异巢白蚁的攻击,据此提出台湾乳白蚁的 CHC 与种群间的攻击行为无联系。Takahashi 和 Gassa (1995)发现栖北散白蚁 *R.*

*speratus*和台湾乳白蚁的兵蚁会对靠近的其他种的工蚁发起攻击。将同巢的工蚁涂上其他种白蚁的 CHC 后,也会引起同巢兵蚁的攻击行为,证明白蚁的 CHC 在同巢识别上具有重要作用。Uva 等(2004b)对意大利自北到南分布的欧洲散白蚁 *R. lucifugus* 巢间个体格斗行为进行观察,并对其 CHC 和 mtDNA 进行检测分析,发现欧洲散白蚁异巢间攻击行为中等,且与巢间的地理距离无关。异巢白蚁间 CHC 在组分种类上无明显差异。但是在不同巢和不同品级个体间,各组分存在含量上的差异,烯烃组分由北到南逐渐减少。mtDNA 分析表明,单倍体间的遗传距离似乎与巢间的地理距离有关。Dronnet 等(2006)研究桑特散白蚁不同巢个体 CHC 组分与基因型之间的关系,发现 CHC 与基因变异有关,巢间个体的组分差异与基因距离存在强烈的正相关,认为组分差异与基因和生活环境有关,并推测桑特散白蚁缺乏种内攻击行为,可能与遗传上的单一性所造成的识别物质多样性缺失有关。Kaib 等(2002)对高等培菌白蚁 *Mac. falciger* 的 CHC 研究表明,异巢间白蚁 CHC 差异明显,可分为 3 种化学表现型。将来自不同巢的工蚁放在一起,从无格斗行为到伴有死亡的激烈格斗均有发生。工蚁间格斗的死亡率随巢间 CHC 含量差异性的加大而提高。相邻巢的个体,其 CHC 虽然属于不同类型,但无格斗行为产生。即就 CHC 化学表现型差异程度而言,存在从邻里到陌生者(neighbor-stranger)逐渐加大的现象。Kaib 等(2004)对高等白蚁 *Mac. subhyalinus* CHC 和格斗行为进行研究。异巢白蚁间 CHC 差异大,小范围内来自 4 个不同栖息地的白蚁,其 CHC 呈现 4 种类型。组分变化主要体现在不饱和化合物,与格斗行为有明显相关性。这种相关性与异巢白蚁间遗传相似性分析、形态学距离和地理距离分析的结果匹配。异巢 *Mac. subhyalinus* 个体间的格斗行为不是由 CHC 的某一组分引起的,而是通过多种不饱和碳氢化合物组分相互作用,进而实现同巢个体的识别。

Lewis 等(2010)对小楹白蚁各品级及虫粪中的 CHC 进行了研究,发现工蚁、兵蚁、长翅生殖蚁和工蚁虫粪中的 CHC 组分相似。对不同时间的虫粪进行检测,发现随时间变化,CHC 组分相似,但组分含量不同,可根据虫粪中的组分含量判断虫粪的时间,推测巢内白蚁的生存状态。Marten 等(2010)研究了 CHC 在白蚁行为隔离和种群演化中的作用,发现白蚁巢内寄居动物(一种与蚁后拟态的隐翅虫 *Termitobia herus*)体表的 CHC 组分与生殖蚁的类似,

使工蚁将其误认为是生殖蚁而加以饲喂,从一个侧面证明 CHC 被白蚁用于同巢识别。对高等培菌白蚁大白蚁属不同种间、种内 CHC 组分变化及其与行为间的关系研究则表明,在高等白蚁中 CHC 不但是同巢识别的重要因素,而且是一种抵御蚁巢寄居的策略,但似乎在种类分化中的作用不大。

关于白蚁对不同个体间 CHC 细微变化的识别机制,目前所知甚少。Bagnères 等(1998)曾建立人工神经网络模型,尝试用非线性的数学方法,即“人工神经网络”(artificial neural network, ANN),模拟散白蚁属 4 种白蚁的种群识别气味,对工蚁和兵蚁间的品级识别;工蚁、兵蚁、若蚁和补充生殖蚁间的品级识别和近缘种间的识别进行实验。选用全组分 CHC 进行测试时,所有种类的工蚁或兵蚁都能成功进行品级识别,网络性能随输入 CHC 的数量而减少;在对工蚁、兵蚁、若蚁和补充生殖蚁进行的试验中,4 个品级间的相互识别作用效果较差;对近缘种进行测试,发现 ANN 只能辨别出兵蚁而对工蚁没有作用。证明非线性数学分析方法可用于白蚁基于 CHC 进行的品级识别。

4 表皮碳氢化合物与白蚁品级分化的关系

高等白蚁(白蚁科)品级分化途径呈二歧式(bifurcated pathway),不同品级的个体形态和功能固定,不能相互转化。低等白蚁(白蚁科之外的其他各科)品级分化途径呈线型(linear pathway),工蚁在生殖状态上表现出高度的灵活性,并有可能发育成为生殖蚁,但如果同巢的蚁后生殖状态良好,将会抑制工蚁达到性成熟。Haverty 等(1996)对台湾乳白蚁 CHC 在不同巢间、不同品级间和不同时间段的变化进行研究。实验共选取 7 巢台湾乳白蚁,检测其 CHC 的差异。结果表明各品级间 CHC 组分相似,但各组分含量不同,每巢的工蚁和兵蚁 CHC 差异显著,与其他品级也可明显区分。比较连续 2 年多的检测结果,发现工蚁和兵蚁均有周期性变化的组分出现,这种 CHC 组分的周期性变化与长翅生殖蚁的产生有关。

Weil 等(2009)的研究表明,堆砂白蚁 *Cr. secundus* 的幼态生殖蚁和拟工蚁 CHC 在组分上有明显差异。工蚁的 CHC 有 3 个特有峰,而幼态生殖蚁有 22 个特有峰,除长链烯烃和正三十一烷烃外,1-甲基支链烯烃也是幼态生殖蚁的特有组分。生殖蚁 CHC 富含长链组分和支链烷烃的特点与膜翅目社会

性昆虫十分相似,说明 CHC 可作为反映蚁后生殖能力的物质,用于控制非生殖品级生殖系统的成熟和生殖能力的分化。Liebig 等(2009, 2012)研究了 CHC 与生殖状态之间的关系。在内华达动白蚁中,不同生殖状态的生殖蚁、工蚁和兵蚁间 CHC 组分具有明显差异。其中 6, 9-二十九二烯炔、6, 9-三十一烷、6, 9, 17-三十二烷和 6, 9, 17-三十三烷仅在蚁王和蚁后中存在。生殖蚁 CHC 特有组分的含量与个体的生殖状态有关,在雌虫中,以卵巢内是否出现黄体为标志,具有黄体则有明显的具有卵黄的卵母细胞,说明雌虫处于生殖旺盛期,其特有 CHC 的含量也明显增高,雄虫则以精巢体积的大小作为指标。白蚁生殖蚁 CHC 特有组分含量的高低只与个体的生殖状态有关,与性别无关。证明白蚁 CHC 不仅存在生殖品级特有组分,其含量还与生殖蚁的生殖状态相关,是一种潜在的生殖状况信息素物质。

5 小结与展望

自 Howard 等(1982)提出 CHC 可作为白蚁种间识别和品级识别信息化合物以来,许多学者开展了进一步研究,大多获得了支持性结果,在低等白蚁中尤为如此(Haverty *et al.*, 1988; Bagnères *et al.*, 1991; Takahashi and Gassa, 1995)。但也有一些研究结果出现不同的情况,如采自不同地区的台湾乳白蚁,其 CHC 极易区分,但个体间无明显攻击行为(Su and Haverty, 1991),来自不同巢群的桑特散白蚁也表现出此类现象(Dronnet *et al.*, 2006),提示 CHC 并不是种内个体识别(同巢个体识别)的唯一指标。对此,虽然已有少数学者提出理论推测(Dronnet *et al.*, 2006),但这种现象的确切成因及其与 CHC 的关系均需进一步研究查明。

现存白蚁已知 7 科 292 属约 2 878 种(程冬保, 2012),目前仅 29 种白蚁的 CHC 组分进行过分析鉴定,同时已有研究多集中于低等白蚁,不能充分反映白蚁 CHC 的全貌,对于进一步分析 CHC 的类群特点和进化趋势也有明显局限。在研究内容上,除开展组分分析鉴定外,进一步研究白蚁 CHC 的生物合成途径,探索不同组分的基因型和表现型特征,有利于获得种间、种内的稳定的特征组分,提高其应用效率和准确性。白蚁多为杂食性种类,分布于不同地区的同种白蚁食料存在差异,这种差异对 CHC 合成的影响,及其与白蚁行为的关系值得进行更深入的探究。

与品级分化的关系是近年来白蚁 CHC 研究的重要进展,品级分化是社会性昆虫的标志,也是蚁王蚁后交配繁殖权的主要体现形式(Matsuura *et al.*, 2010)。近年来,人们在黄胸散白蚁中发现白蚁蚁后信息素(termite queen pheromone),其活性组分为丁酸丁酯和 2-甲基-1-丁醇,两者的比例为 2.14:1,由幼态雌虫(female neotenic)(次生蚁后)和卵分泌释放,具有吸引工蚁和抑制新的幼态雌虫产生双重功能。但对高等白蚁象白蚁 *Na. takasagoensis* 的研究中,在卵和蚁后中没有发现共同的挥发性化合物成分(Matsuura *et al.*, 2010; Himuro *et al.*, 2011)。Liebig 等(2009, 2012)在内华达动白蚁的研究中发现 CHC 与生殖状态的联系。Hanus 等(2010)通过对简单原鼻白蚁、桑特散白蚁、黄颈木白蚁的研究,对蚁王、蚁后和处于不同生殖阶段幼态生殖蚁、拟工蚁和兵蚁采用系列溶剂洗脱法分别处理,并用基质辅助激光解吸离子飞行质谱分析洗脱物中蛋白源极性化合物含量,发现处于生殖状态的生殖蚁,其提取物中含有的性特有蛋白质组分在品级识别和调节方面也可能具有潜在价值。上述研究提示,不同的白蚁类群可能存在不同的品级分化机制,在有些种类中,CHC 通过对个体生殖状态的标记参与品级分化的控制,作为研究白蚁品级分化和维持机理的新方向,值得进一步探索。

白蚁 CHC 分析鉴定的难点在于组分较为复杂,已经研究的近 30 种白蚁,其 CHC 含有 460 多种成分,不同的科、属、种一般都有较为丰富的特有组分,如木白蚁科特有组分 58 种,内华达动白蚁的特有组分 41 种。如此丰富的化学组成,不仅说明 CHC 成分快速的遗传和表型变异,也增加了研究和检测工作的难度。同时,对样品采集、处理以及检测分析方法的改进提出了要求。固相微萃取技术虽然在很大程度上起到简化操作提高精度的作用,但与之匹配的样本采集和处理等环节依然需要进一步研究和规范,如何减少非目标组分的影响,加快研究和开发利用的进度,依然是需要不断探索解决的问题。

参考文献 (References)

- Bagnères AG, Clément JL, Blum MS, Severson RF, Joulie C, Lange C, 1990. Cuticular hydrocarbons and defensive compounds of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. santonensis* (Feytaud): polymorphism and chemotaxonomy. *J. Chem. Ecol.*, 16 (12): 3213–3244.
- Bagnères AG, Killian A, Clément JL, Lange C, 1991. Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes*: evidence for a

- role for the cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.*, 17(12): 2397 – 2420.
- Bagnères AG, Rivière G, Clément JL, 1998. Artificial neural network modeling of caste odor discrimination based on cuticular hydrocarbons in termites. *Chemoecology*, 8(4): 201 – 209.
- 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(1–2): 119 – 127.
- Blomquist GJ, Howard RW, McDaniel CA, 1979a. Biosynthesis of the cuticular hydrocarbons of the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) incorporation of propionate into dimethylalkanes. *Insect Biochem.*, 9(4): 371 – 374.
- Blomquist GJ, Howard RW, McDaniel CA, 1979b. Structures of the cuticular hydrocarbons of the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Insect Biochem.*, 9(4): 365 – 370.
- Cheng DB, 2012. Research progress on Isoptera taxonomy. In: Lei CL ed. *Insect Research in Central China* (Vol. 8). Hubei Science and Technology Press, 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]
- Copren KA, Nelson LJ, Vargo EL, Haverty MI, 2005. Phylogenetic analyses of mtDNA sequences corroborate taxonomic designations based on cuticular hydrocarbons in subterranean termites. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 35(3): 689 – 700.
- Drijfhout FP, 2010. Cuticular hydrocarbons: a new tool in forensic entomology? In: Amendt J, Goff ML, Campobasso CP, Grassberger M eds. *Current Concepts in Forensic Entomology*. Springer, Netherlands. 179 – 203.
- 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 GX, Liu Y, Zhuang YL, 2006. Review on application of cuticular hydrocarbon analysis techniques for quarantine identification of termite. *Plant Quarantine*, 20(1): 58 – 60. [杜国兴, 刘勇, 庄永林, 2006. 浅析表皮碳氢化合物分析技术在白蚁检疫鉴定中的应用. 植物检疫, 20(1): 58 – 60]
- Fielde AM, 1903. Artificial mixed nests of ants. *Biol. Bull.*, 5(6): 320 – 325.
- Gao MY, 2001. Application of cuticular hydrocarbon analysis to insect taxonomy. *Acta Entomol. Sin.*, 44(1): 119 – 122. [高明媛, 2001. 昆虫表皮中碳氢化合物在昆虫分类学中的应用. 昆虫学报, 44(1): 119 – 122]
- Hanus R, Vrkoslav V, Hrdy I, Cvačka J, Šobotník J, 2010. Beyond cuticular hydrocarbons: evidence of proteinaceous secretion specific to termite kings and queens. *Proc. Roy. Soc. B*, 277(1684): 995 – 1002.
- Haverty MI, Collins MS, Nelson LJ, Thorne BL, 1997. Cuticular hydrocarbons of termites of the British Virgin islands. *J. Chem. Ecol.*, 23(4): 927 – 964.
- Haverty MI, Grace JK, Nelson LJ, Yamamoto RT, 1996. Intercaste, intercolony, and temporal variation in cuticular hydrocarbons of *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, 22(10): 1813 – 1834.
- Haverty MI, Nelson LJ, Page M, 1990a. Cuticular hydrocarbons of four populations of *Coptotermes formosanus* Shiraki in the United States: similarities and origins of introductions. *J. Chem. Ecol.*, 16(5): 1635 – 1647.
- Haverty MI, Page M, Nelson LJ, Blomquist GJ, 1988. Cuticular hydrocarbons of dampwood termites, *Zootermopsis*: intra- and intercolony variation and potential as taxonomic characters. *J. Chem. Ecol.*, 14(3): 1035 – 1058.
- Haverty MI, Thorne BL, Page M, 1990b. Surface hydrocarbon components of two species of *Nasutitermes* from Trinidad. *J. Chem. Ecol.*, 16(8): 2441 – 2450.
- 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.
- Himuro C, Yokoi T, Matsuura K, 2011. Queen-specific volatile in a higher termite *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *J. Insect Physiol.*, 57(7): 962 – 965.
- Howard RW, McDaniel CA, Blomquist GJ, 1978. Cuticular hydrocarbons of the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). *J. Chem. Ecol.*, 4(2): 233 – 245.
- Howard RW, McDaniel CA, Nelson DR, Blomquist GJ, Gelbaum LT, Zalkow LH, 1982. Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* (Banks) and their role as potential species- and caste-recognition cues. *J. Chem. Ecol.*, 8(9): 1227 – 1239.
- 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.
- Klochov SG, Kozlovskii VI, Belyaeva NV, 2005. Caste and population specificity of termite cuticle hydrocarbons. *Chem. Nat. Compd.*, 41(1): 1 – 6.
- Lewis VR, Nelson LJ, Haverty MI, Baldwin JA, 2010. Quantitative changes in hydrocarbons over time in fecal pellets of *Incisitermes minor* may predict whether colonies are alive or dead. *J. Chem. Ecol.*, 36(11): 1199 – 1206.
- Liang D, Silverman J, 2000. "You are what you eat": diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften*, 87(9): 412 – 416.
- Liebig J, Eliyahu D, Brent CS, 2009. Cuticular hydrocarbon profiles indicate reproductive status in the termite *Zootermopsis nevadensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 63(12): 1799 – 1807.
- Liebig J, Eliyahu D, Brent CS, 2012. Erratum to: cuticular hydrocarbon profiles indicate reproductive status in the termite *Zootermopsis nevadensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 66(7): 1095.

- 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.
- Marten A, Kaib M, Brandl R, 2010. Are cuticular hydrocarbons involved in speciation of fungus-growing termites (Isoptera: Macrotermitinae)? In: Glaubrecht M ed. *Evolution in Action*. Springer Berlin, Heidelberg. 283–305.
- Martin S, Drijfhout F, 2009. A review of ant cuticular hydrocarbons. *J. Chem. Ecol.*, 35(10): 1151–1161.
- Matsuura K, Himuro C, Yokoi T, Yamamoto Y, Vargo EL, Keller L, 2010. Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(29): 12963–12968.
- Moore BP, 1969. Biochemical studies in termites. In: Krishna K, Weesner FM eds. *Biology of Termites* (Vol. 1). Academic Press, New York. 407–432.
- Sevala VL, Bagnères AG, Kuenzli M, Blomquist GJ, Schal C, 2000. Cuticular hydrocarbons of the dampwood termite, *Zootermopsis nevadensis*: caste differences and role of lipophorin in transport of hydrocarbons and hydrocarbon metabolites. *J. Chem. Ecol.*, 26(3): 765–789.
- Su NY, Haverty MI, 1991. Agonistic behavior among colonies of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), from Florida and Hawaii: lack of correlation with cuticular hydrocarbon composition. *J. Insect. Behav.*, 4(1): 115–128.
- Takahashi S, Gassa A, 1995. Roles of cuticular hydrocarbons in intra- and interspecific recognition behavior of two Rhinotermitidae species. *J. Chem. Ecol.*, 21(11): 1837–1845.
- Takematsu Y, Yamaoka R, 1997. Taxonomy of *Glyptotermes* (Isoptera, Kalotermitidae) in Japan with reference to cuticular hydrocarbon analysis as chemotaxonomic characters. *Esakia*, 37: 1–14.
- Uva P, Clément JL, Austin JW, Aubert J, Zaffagnini V, Quintana A, Bagnères AG, 2004a. Origin of a new *Reticulitermes* termite (Isoptera, Rhinotermitidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 30(2): 344–353.
- Uva P, Clément JL, Bagnères AG, 2004b. Colonial and geographic variations in agonistic behaviour, cuticular hydrocarbons and mtDNA of Italian populations of *Reticulitermes lucifugus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insect. Soc.*, 51(2): 163–170.
- Weil T, Hoffmann K, Kroiss J, Strohm E, Korb J, 2009. Scent of a queen-cuticular hydrocarbons specific for female reproductives in lower termites. *Naturwissenschaften*, 96(2): 315–319.

(责任编辑: 赵利辉)