

三种白蚁的头胸部及消化道结构特征比较*

赵鹏飞^{1**} 席玉强² 肖元玺¹ 楚君鹏¹ 宋安东¹ 尹新明² 苏丽娟^{1***}

(1. 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002; 2. 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

摘要 【目的】白蚁具有降解木质纤维素的能力, 主要场所在消化道内, 因此消化道形态结构的研究具有重要意义。【方法】本文对采自河南省的3种白蚁(平额散白蚁 *Reticulitermes planifrons* Li et Ping、湖南散白蚁 *Reticulitermes hunanensis* Tsai et Peng 和双工土白蚁 *Odontotermes dimorphus* Li et Xiao) 的兵蚁和工蚁头胸部特征及其消化道结构进行了比较。【结果】两种散白蚁兵蚁的头壳、后颏和上颚没有明显差异, 但与双工土白蚁差异显著。3种白蚁工蚁的前肠、后肠及消化道平均长度均大于兵蚁, 且差异显著 ($P < 0.05$), 而中肠的差异不显著; 双工土白蚁的肠道总长度工蚁/兵蚁比值(1.4倍)大于两种散白蚁(1.1倍); 除了嗦囊和囊形胃外, 两种散白蚁工蚁的其余消化道各段差异显著 ($P < 0.05$), 与双工土白蚁相比差异也显著。【结论】工蚁的消化道比兵蚁发达, 散白蚁的消化道结构与土白蚁有较大不同, 这些结果与工蚁和兵蚁的社会分工有关, 同时也表明高等白蚁与低等白蚁相比不仅是采食习惯的差别, 自身消化系统结构与分区也有较大不同, 并为白蚁的生物防治和生物质资源利用提供了资料。

关键词 平额散白蚁, 湖南散白蚁, 双工土白蚁, 外部特征, 消化道结构

Comparison of the cephalothorax and digestive tract structure of three termite species

ZHAO Peng-Fei^{1**} XI Yu-Qiang² XIAO Yuan-Xi¹ CHU Jun-Peng¹
SONG An-Dong¹ YIN Xin-Ming² SU Li-Juan^{1***}

(1. College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

2. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract [Objectives] Termites have the ability to degrade lignocellulose. Degradation mainly take place in digestive tract. So the research of the shape and structure of termites digestive tract is significance. [Methods] The cephalothorax and digestive tract structure of soldiers and workers of three termite species; *Reticulitermes planifrons* Li et Ping, *Reticulitermes hunanensis* Tsai et Peng, and *Odontotermes dimorphus* Li et Xiao, were studied. [Results] Soldiers of the two *Reticulitermes* species were not obviously different to each other in the structure of the head, chin and mandibles, but were significantly different in these features compared to *O. dimorphus*. With the exception of the midgut, there were significant differences in the length of foregut, hindgut, and digestive tract, of soldiers and workers among all three species ($P < 0.05$). The ratio of the total length of the digestive tract in *O. dimorphus* workers and soldiers (1.4) was greater than that in the two *Reticulitermes* species (1.1). In addition to crop and stomach capsule form, every part of the digestive tract of workers of the three species was significantly different ($P < 0.05$). [Conclusion] The digestive tract was more developed in workers than soldiers, and was more different between *Reticulitermes* and *Odontotermes*. These results probably reflect the social division of labor between workers and soldiers, the former are responsible for feeding and nurturing larvae, and the latter for security. The results show that more advanced termites differ from more primitive species, not only in eating habits, but also in the structure and composition of the digestive system. These results also provide useful information for the biological control and utilization of termites as an economic resource.

Key words *Reticulitermes planifrons*, *Reticulitermes hunanensis*, *Odontotermes dimorphus*, external characteristic, structure of digestive tract

*资助项目 Supported projects: 河南省科技成果转化项目 (142201110027)

**第一作者 First author, E-mail: 646380281@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: sulijuan816@126.com

收稿日期 Received: 2016-01-23, 接受日期 Accepted: 2016-07-28

白蚁隶属等翅目 (Isoptera), 广泛生存在北纬 47°和南纬 47°之间, 占据地球上 68%的范围, 在热带、亚热带地区, 白蚁的种群密度最高, 其生物量大于 50 g/m², 某些种类一个群体内白蚁的数量可达 200 万头以上, 如黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* (Kambhampti & Eggleton, 2000)。白蚁是具有多种品级分化的高度社会性昆虫, 对森林、房屋和堤坝等有很大的危害。作为高度社会性昆虫的白蚁主要以富含木质纤维素的植物、动物粪便以及富含有机物质的土壤等为食, 具有不同的品级划分 (生殖蚁、工蚁和兵蚁等) 和筑巢群居的生活特性。不同种类的白蚁有不同的形态学结构, 且不同品级的外部形态也不相同, 各具特点的外部形态差异反映了白蚁在长期的进化过程中与复杂多变的外界环境相适应的特化结果, 外部形态的区分是认识白蚁最直接的方法 (黄复生等, 2000; 曹迪等, 2008)。同样, 不同种类白蚁的内部结构也有差异, 国内外学者对白蚁的消化道结构做过解剖研究, Holmgren (1909) 最早对白蚁的消化道进行了解剖形态学研究, Bignell 等 (2011) 等对白蚁消化道的形态学、生理学、生物化学以及消化道功能做了相关概述。目前, 已进行过消化道特征解剖研究的白蚁种类约 30 种, 澳白蚁科 1 种、草白蚁科 2 种、木白蚁科 3 种、鼻白蚁科 10 种、白蚁科 14 种, 国内主要涉及的有截头堆砂白蚁 *Cryptotermes domesticus*、山林原白蚁 *Hodotermopsis sjostedti*、黄肢散白蚁 *R. flaviceps*、黑胸散白蚁 *R. chinensis*、肖若散白蚁 *R. affinis*、锥颚散白蚁 *R. conus*、圆唇散白蚁 *R. labralis*、扩头蔡白蚁 *Tsaitermes ampliceps*、杨之江近扭白蚁 *Pericapritermes jangtsekiangensis*、大鼻象白蚁 *Nasutitermes grandinasus*、天目奇象白蚁 *Mironasutitermes tianmuensis*、黄翅大白蚁 *Macrotermes barneyi*、黑翅土白蚁 *O. formosanus*、囟土白蚁 *O. fontanellus* 等 (陈搏尧等, 1992; 张方耀等, 1994; 曹迪等, 2008; 高超等, 2011), 研究发现工蚁的消化道明显比兵蚁发达, 高等白蚁和低等白蚁的消化道结构也差异显著, 这些结果反映了不同品级白蚁间、低等与高等白蚁之间

的进化关系及系统发育上的意义。

平额散白蚁 *Reticulitermes planifrons* Li et Ping 和湖南散白蚁 *Reticulitermes hunanensis* Tsai et Peng 属鼻白蚁科散白蚁属的低等白蚁, 是在我国分布较广和危害较大的两种白蚁; 双工土白蚁 *Odontotermes dimorphus* Li et Xiao 属白蚁科土白蚁属的高等白蚁, 对堤坝和木制建筑的危害较为严重。目前这些白蚁的研究报道仅限于行为及分布规律 (黄复生等, 2000), 而对于其消化系统的研究还很欠缺。本研究对 3 种白蚁的兵蚁和工蚁两种品级的外部形态进行观察比较, 同时对消化系统进行了解剖和比较, 以全面了解 3 种白蚁消化系统各器官的结构差异以及不同品级之间的差别。通过外部结构和消化道形态的研究, 更加直观地认识 3 种白蚁间的差异, 探讨其适应各自集群生活方式的特点, 为进一步了解和分析不同品种及品级的白蚁提供一定的依据和指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

平额散白蚁、湖南散白蚁和双工土白蚁均来自河南省商城县 (115.38°~115.50°E, 31.79°N)。

1.2 工蚁、兵蚁外部形态的测量和统计分析

取载玻片, 并在两端标记 1、2 和 3, 分别代表平额散白蚁、湖南散白蚁和双工土白蚁。然后在 1、2 和 3 处分别滴入 1~2 滴 95%酒精, 随后将 3 种白蚁的工蚁或兵蚁置于对应位置, 待白蚁浸泡致死 after 放置在显微镜下观察, 测量 3 种白蚁外部主要结构的长度并拍照、记录数据, 重复测量 10 组。观察中随时滴加无菌水, 保持虫体湿润, 以利于观察测量。测量结果=测量数据 (mm) / 放大倍数。结果用 DPSv7.05 进行 Student's *t*-检验统计分析不同样品间的差异。

1.3 工蚁、兵蚁消化道的解剖

将工蚁或兵蚁置于载玻片上, 滴一滴清水稍浸试虫, 用解剖针轻按前胸背板, 用另一支解剖针将头部去掉; 再用解剖针轻压白蚁的腹部, 另

一支从尾部轻拉,以保证消化道的完整性。消化道的后肠与囊形胃盘绕在一起,需将这两部分拉直,有利于观察测量。

1.4 消化道长度及直径的测量和统计分析

将置有消化道的载玻片放在显微镜下观察,测量两种白蚁各品级消化道各部分并拍照、记录数据,重复测量 10 组。观察中随时滴加 PBS 溶液,保持消化道湿润及完整性,以保证测量结果的准确性。测量结果=测量数据(mm)/放大倍数。结果数据经 Microsoft Excel 处理后,用 DPSv 7.05 进行 Student's *t* 检验统计分析不同样品间的差异显著性, $P<0.05$ 为可接受的显著性差异。

2 结果与分析

2.1 3 种白蚁不同品级外部形态结构比较

3 种白蚁中平额散白蚁和湖南散白蚁的兵蚁头壳为长方形,而双工土白蚁的为长卵形,3 种白蚁的工蚁头壳均为卵圆形。两种散白蚁的兵蚁和工蚁头壳长度、宽度的差异不显著,但与双工土白蚁的比较呈显著性差异($P<0.05$)(图 1)。湖南散白蚁和双工土白蚁的兵蚁与工蚁前胸背板宽度相似,但与平额散白蚁有明显差异($P<0.05$)

(图 1)。两种散白蚁兵蚁后颏的最宽和最窄之间差异不显著,但与双工土白蚁相比差异显著($P<0.05$)。3 种白蚁后颏的长度差异显著($P<0.05$)。两种散白蚁兵蚁上颏的长度与双工土白蚁的相比差异极显著($P<0.01$)。

2.2 3 种白蚁兵蚁和工蚁消化道结构特征比较

2.2.1 3 种白蚁兵蚁和工蚁消化道结构比较

如图 2 所示,3 种白蚁消化道的整体结构比较相似,从口器末端经胸部和腹部一直向后延伸至肛门处,可分为前肠、中肠和后肠;前肠由三部分组成,即细长管状食道、膨大且分界不明显的嗦囊和前胃(砂囊);中肠是一根前后粗细相当的管道;后肠十分发达,占据腹部大部分空间,包括管状的肠道瓣前节、肠道瓣、膨大的囊型胃、结肠和直肠 5 部分。由图 3 可以看出,3 种白蚁工蚁的消化道平均长度均大于兵蚁,且差异显著($P<0.05$),表明工蚁较兵蚁的消化道发达,这与工蚁负责整个蚁群的营养消化吸收并饲喂其它白蚁的角色相对应。双工土白蚁的肠道总长度工蚁为兵蚁的 1.4 倍,大于两种散白蚁的 1.1 倍,可能与其作为高等白蚁有更完善的肠道结构与功能,以及社会性活动有关。

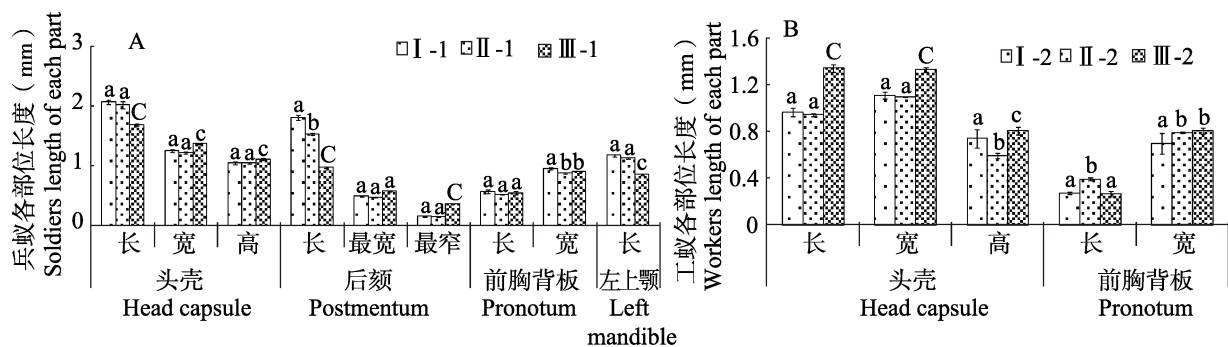


图 1 3 种白蚁兵蚁 (A) 和工蚁 (B) 头胸部的形态比较

Fig. 1 The comparison in cephalothorax morphology of workers (A) and soldiers (B) in three termite species

图中 -1、-1 和 -1 分别表示平额散白蚁兵蚁、湖南散白蚁兵蚁和双工土白蚁兵蚁; -2、-2 和 -2 分别表示平额散白蚁工蚁、湖南散白蚁工蚁和双工土白蚁工蚁。柱上标有不同大写字母表示差异极显著 ($P<0.01$), 不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。下图同。

-1, -1 and -1 show soldier of *R. planifrons*, *R. hunanensis* and *O. dimorphus*; -2, -2 and -2 show worker of *R. planifrons*, *R. hunanensis* and *O. dimorphus*. Histograms with different small letters indicate significant difference ($P<0.05$) while different capital letters indicate extremely significant difference ($P<0.01$) among samples using Student's *t*-test. The same below.

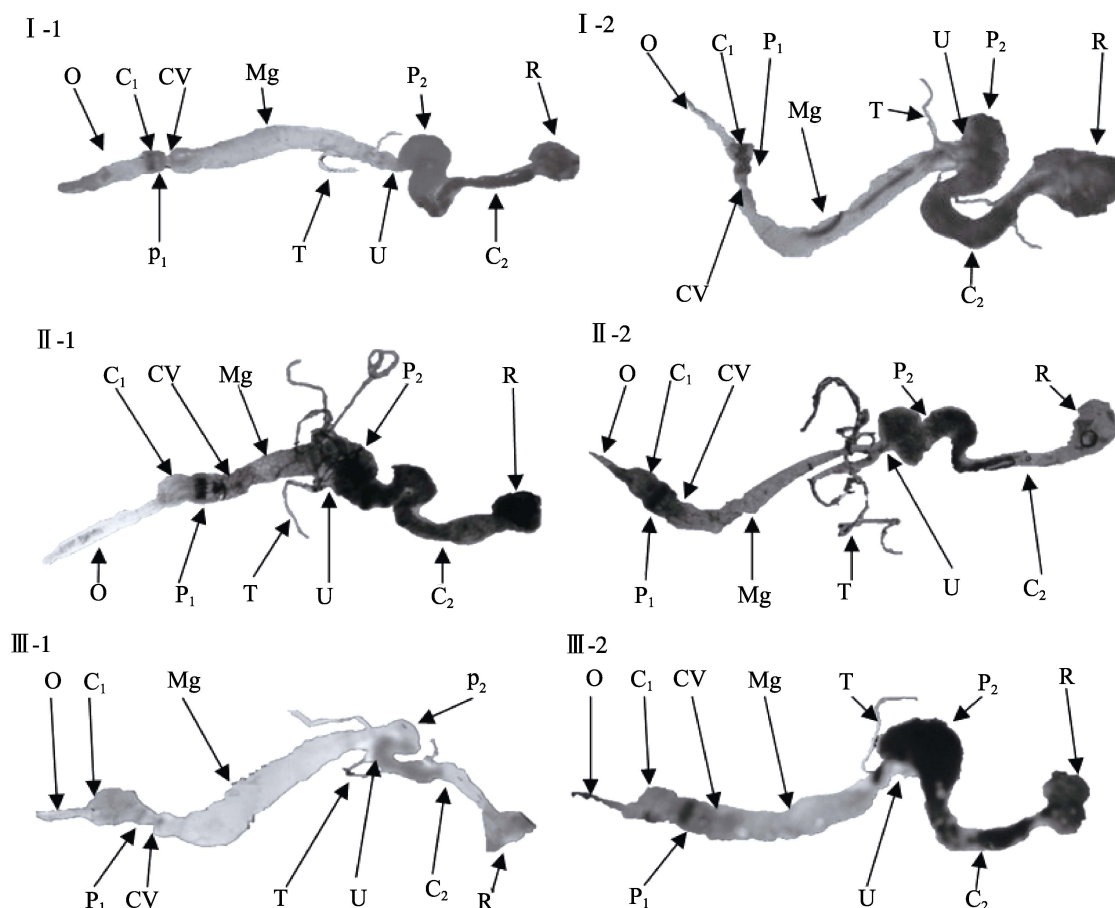


图 2 3 种白蚁不同品级的消化道形态对比

Fig. 2 The comparison in digestive tract morphology of the workers and soldiers in three termite species

图中 -1、 -1、 -1、 -2、 -2 和 -2 的表示同图 1 (40×)。O: 食道; C1: 嗉囊; P1: 前胃; CV: 贲门瓣;

Mg: 中肠; T: 马氏管; U: 肠道瓣前节; P2: 囊形胃; C2: 结肠; R: 直肠。

-1, -1, -1, -2, -2 and -2 are the same as Fig. 1(40×). O: Oesophagus; C1: Crop; P1: Proventriculus; CV:

Cardiac valve; Mg: Mid-gut; T: Malpighian tubule; U: Segmen; P2: Paunch; C2: Colon; R: Rectum.

2.2.2 白蚁的兵蚁和工蚁消化道长度比较

前肠比较 如图 3 所示, 白蚁前肠包括食道、嗉囊、前胃和贲门瓣。食道是食物从白蚁咽喉摄入嗉囊的细长状管道; 嗉囊是食道后面的膨大结构, 呈半透明卵圆形, 有很大的弹性, 是食物暂时储存的场所; 前胃是前肠的末端, 前面与嗉囊的直径相近, 末端与中肠的交界位置缩小。前胃是消化道结构上最特化的部分, 内膜特化形成的齿状突起的胃齿构成内壁, 在这里食物被进一步磨碎, 并进行初步的消化。

比较 3 种白蚁工蚁和兵蚁的前肠发现, 3 种白蚁前肠的总长均为: 工蚁>兵蚁, 且差异显著 ($P<0.05$), 其中 3 种白蚁的嗉囊和前胃的长度

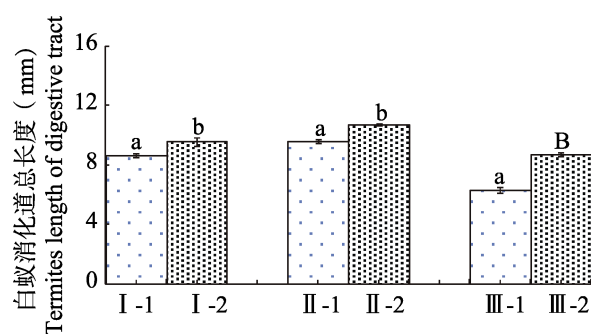


图 3 3 种白蚁兵蚁和工蚁消化道总长度比较

Fig. 3 The comparison in the length of digestive tract from three species of termites workers and soldiers

图中 -1、 -1、 -1、 -2、 -2 和 -2 的表示同图 1。下同。

I -1, -1, -1, -2, -2 and -2 are the same as Fig. 1. The same below.

与宽度均为:工蚁>兵蚁,且差异显著($P<0.05$),这一结果与白蚁的取食行为相符合,工蚁取食大量木质纤维素类食物,需要在前肠的嗦囊和前胃内进行磨碎和搅拌等物理性消化,而兵蚁则依赖于工蚁提供营养,嗦囊和前胃的物理性消化功能与工蚁相比要弱。双工土白蚁的前胃长度工蚁/兵蚁(2.02倍)大于两种散白蚁(1.23倍和1.02倍),可能与其作为高等白蚁有精细社会分工有关。

中肠比较 白蚁中肠为一根粗细比较均匀的管道,负责消化食物和吸收营养。由图2和图4可以看出可知,3种白蚁工蚁中肠长度均大于兵蚁,除了平额散白蚁工蚁中肠长度,且湖南散白蚁其它两种的均差异显著($P<0.05$),且双工土白蚁的差异极显著($P<0.01$)。

后肠比较 白蚁后肠主要由肠道瓣前节、肠道瓣、囊形胃、结肠和直肠等几个部分构成。其中,囊形胃是后肠一个相似于人胃形状的膨大器官,结肠粗细均匀,直肠在消化道末端,多膨胀

为长卵圆形。如图5所示,3种工蚁的后肠总长度、囊形胃的长度和宽度、直肠及结肠的长度均大于兵蚁,除湖南散白蚁的工蚁和兵蚁的囊形胃差异不显著外,其他的均有显著性差异($P<0.01$),且双工土白蚁的差异极显著($P<0.05$),可能与它吞噬菌圃有很大的关系。双工土白蚁的结肠、直肠和后肠总长度工蚁/兵蚁(差异极显著($P<0.01$))大于两种散白蚁(差异显著 $P<0.05$),可能与其作为高等白蚁有更严谨的肠道结构和更精细的社会分工有关。

2.2.3 3种白蚁的兵蚁之间和工蚁之间消化道比较 如图6和图7所示,湖南散白蚁兵蚁和工蚁的食道、嗦囊、前胃、囊形胃、直肠的长度和宽度都比平额散白蚁的要长,且大部分差异显著($P<0.05$),而湖南散白蚁的兵蚁的结肠比平额散白蚁的短;两种散白蚁兵蚁和工蚁前肠、后肠及消化道的长度差异显著($P<0.05$),而中肠长度差异不显著;它们的消化道各段长度普遍大于双工土白蚁,且多数差异显著($P<0.05$)。

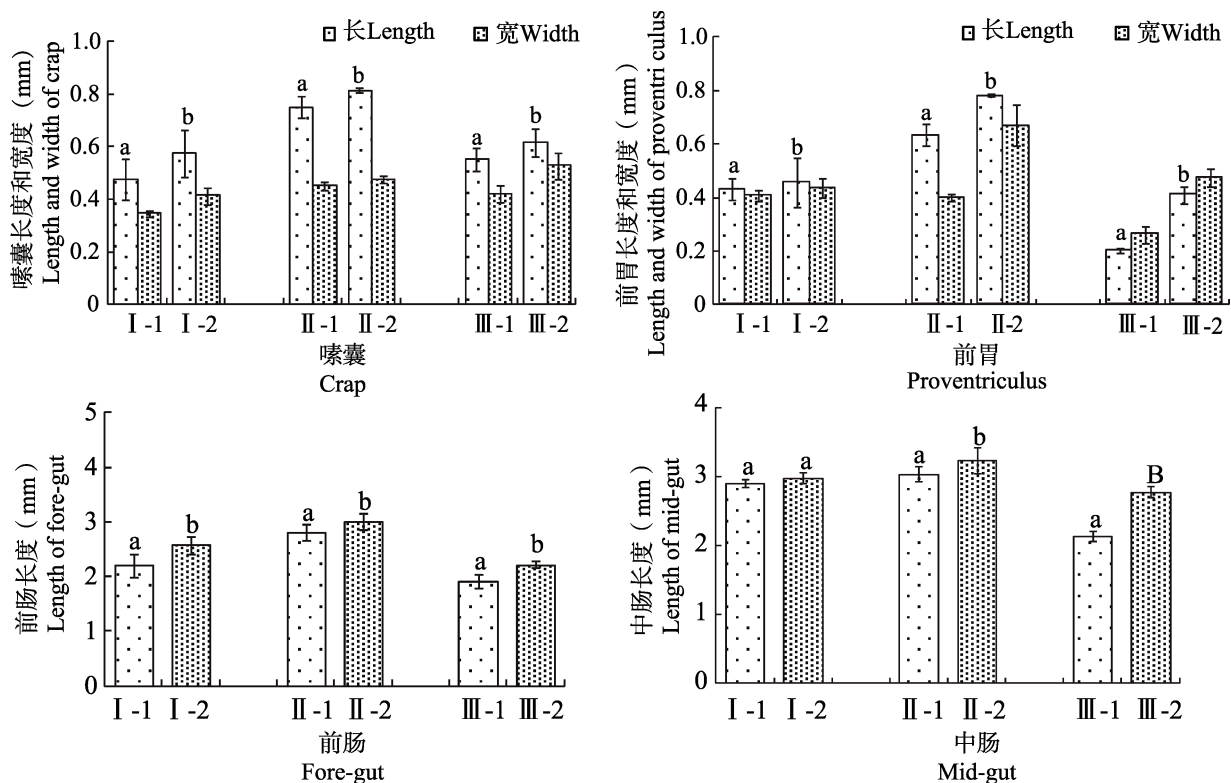


图4 3种白蚁兵蚁和工蚁前肠和中肠的比较

Fig. 4 The comparison in foregut and midgut of workers and soldiers from three termite species

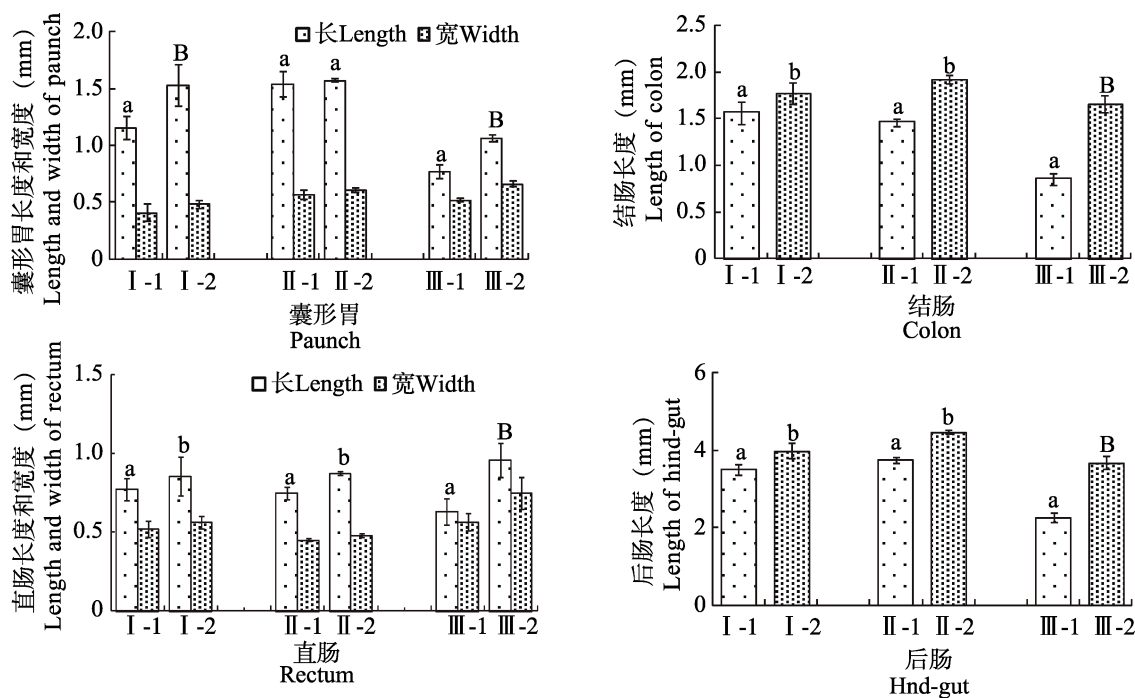


图 5 3 种白蚁兵蚁和工蚁后肠的比较

Fig. 5 The comparison in hdgut of workers and soldiers in three termite species

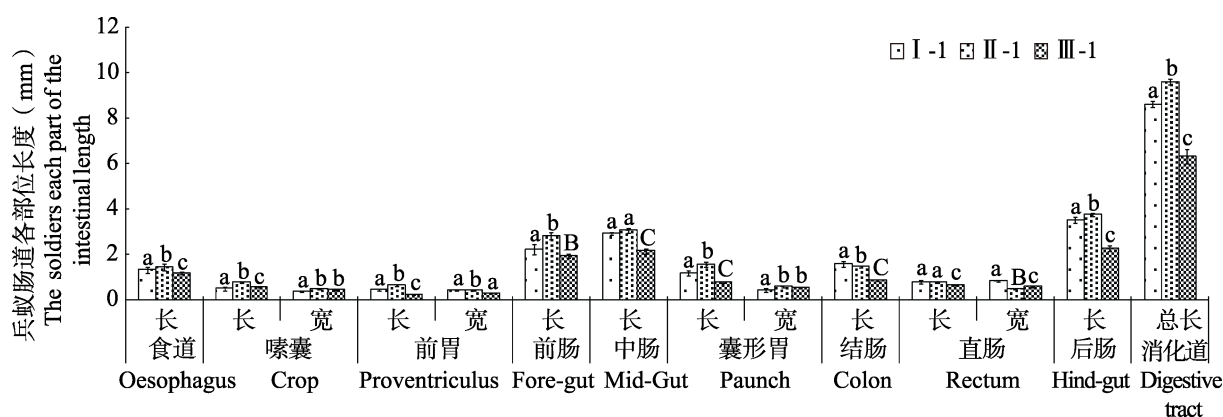


图 6 3 种白蚁兵蚁消化道的比较

Fig. 6 The comparison in digestive tract of soldiers in three termite species

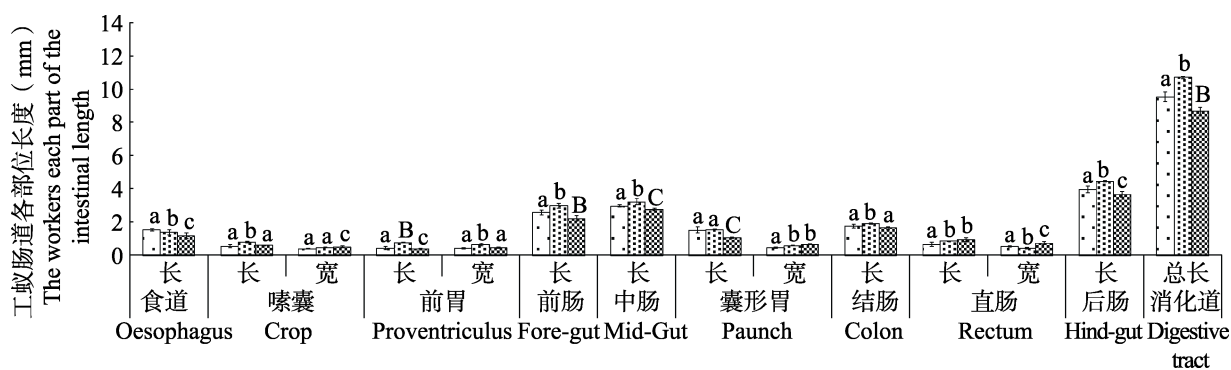


图 7 3 种白蚁工蚁消化道的比较

Fig. 7 The comparison in digestive tract of workers in three termite species

3 讨论

尽管白蚁很小,但其种群数量庞大,社会性白蚁可以调整群体的自我平衡以适应环境条件的变化,在世界范围有较大的经济危害,它的危害也与其强大的消化木质纤维素的能力有关。本文比较了两种散白蚁和一种土白蚁的消化道结构,发现其工蚁的消化道各段比兵蚁发达,散白蚁的消化道也与土白蚁有较大差异,这些均与白蚁的高度社会性结构、系统发育程度紧密相关。

3 种白蚁头壳的长、宽、高和前胸背板的长、宽均为兵蚁大于工蚁,这与兵蚁的地位和社会分工一致,兵蚁需要强有力的头部和胸部与外来入侵者作斗争,保障群体结构的稳定性。两种散白蚁兵蚁的头胸部外形差异不明显,但与双工土白蚁有显著差异,这表明在白蚁进化过程中,由于高等白蚁群内环境的结构和社会组织分工更精细,使其种群内兵蚁的外形也有一定程度的差异(黄复生等, 2000)。

3 种白蚁工蚁的前肠、后肠及消化道平均长度均大于兵蚁,而中肠的差异不显著;双工土白蚁的肠道总长度工蚁/兵蚁(1.4 倍)大于两种散白蚁(1.1 倍);除了嗉囊和囊形胃外,两种散白蚁工蚁的其余消化道各段差异显著,且与双工土白蚁相比差异显著。这些结果与工蚁和兵蚁的社会分工相关,工蚁主要负责采食和哺育,而兵蚁负责保卫,同时也表明高等白蚁与低等白蚁不仅是采食习惯有差别,高等白蚁的社会分工更加精细,自身消化系统结构与分区也更加完善。这些结果为白蚁的生物防治和生物资源利用提供了资料。

有研究表明白蚁的前肠由几丁质内膜、小刺和微绒毛构成,几丁质内壁形成一条条纵行脊,每条脊上横向排列约有 2~3 个突起;小刺着生在几丁质内壁突起上,这些结构有利于食物通过工蚁前胃的机械性磨碎咀嚼后,进行初步的物理性消化(卢宝廉, 1991)。本实验结果表明 3 种白蚁工蚁嗉囊和前胃的长度明显大于兵蚁(图 4),这与嗉囊、前胃的结构与功能相对应,工蚁是蚁

群的营养摄入体,需要消化大量的木质纤维素,而其它白蚁只依赖工蚁的交哺摄取营养,嗉囊和前胃的物理消化功能与工蚁相比弱的多,这与本课题组 2011 年研究扩头蔡白蚁和黑翅土白蚁的消化道比较的结果一致(苏丽娟等, 2011)。

白蚁中肠为一根粗细较均匀的管道,主要起消化和吸收的作用。本实验 3 种白蚁中肠的长度规律大致与前肠相似,主要因为前肠的食物碎片进入中肠后,通过中肠的微生物和自身分泌的木质纤维素降解关键酶处理,分解为可被白蚁消化吸收的糖类。中肠是消化食物的主要场所,也是重要的消化液分泌器官,因此中肠的生长直接关系到能量的供给和生长发育需要。

白蚁的后肠异常发达,占据腹部大部空间,分为五部分,肠道瓣前节、肠道瓣、膨大的囊形胃、结肠、直肠。囊形胃的壁很薄,单层柱状上皮细胞,细胞层表面有微绒毛,几丁质内膜内陷许多,弯弯曲曲存在于细胞内(卢宝廉, 1991)。白蚁后肠不仅是水和无机盐吸收的场所,囊形胃还存在与消化有关的共生物,对纤维素、木质素有特殊的消化作用。3 种白蚁工蚁的囊形胃的长度和宽度、结肠的长度及直肠的长度和宽度均大于兵蚁的,且平额散白蚁囊形胃的长度和双工土白蚁囊形胃、结肠、直肠的长度差异极显著($P < 0.01$)。双工土白蚁工蚁和兵蚁后肠的差异显著,可能因为双工土白蚁属于高等白蚁,需要吞噬菌圃,分泌一些能够分解木质纤维素降解的关键酶,帮助自己消化木质纤维素,分解成能够吸收的糖类。

两种散白蚁的结构相似,前肠、中肠、后肠及消化道的长度都比双工土白蚁的长,但双工土白蚁工蚁的消化道整体宽度比两种散白蚁的宽,这主要是因为高等白蚁双工土白蚁具有更高的社会性,品级间的依赖性更强,培养菌圃,吞噬菌圃基质后增大宽度,不需要过多的消化道长度,而两种散白蚁是低等白蚁,无培菌习性,需要直接取食。这就造成了 3 种白蚁间结构的差异。

综上所述,从白蚁的外部形态来看,两种散白蚁比较相似,与双工土白蚁相比,工蚁之间差异不显著,但兵蚁差异显著。从内部结构来看,

两种散白蚁消化道差异显著,与双工土白蚁相比差异极显著。之前分类建种主要是根据外部形态特征进行区分,目前白蚁的消化道也作为主要特征之一构建系统发育树 (Donovan *et al.*, 2000; Bitsch and Noirot, 2002), 因此,从总体上而言,不同属之间,尤其是高等白蚁与低等白蚁在进化和生活习性上的差异,能够直接体现其内部结构的差别,这一研究结果不仅在生物防治和生物质资源利用方面,也为研究白蚁进化趋势提供一些基础资料 (Poulsen and Michael, 2015)。

参考文献 (References)

- Bignell DE, Roisin Y, Lo N, 2011. Biology of Termites: a Modern Synthesis. London, UK: Springer Netherlands. 1–31.
- Bitsch C, Noirot C, 2002. Gut characters and phylogeny of the higher termites (Isoptera: Termitidae). A cladistic analysis. *Annales-Societe Entomologique de France*, 38(3): 201–210.
- Breznak JA, Brune A, 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Annual Review of Entomology*, 39: 453–487.
- Cao D, Zhao K, Ping WX, Zhou DP, 2008. Studies of the gut in the higher termite *Macromyrmex subhyalinus*. *Journal of Science of Teachers' College and University*, 28(3): 63–65. [曹迪, 赵凯, 平文祥, 周东坡, 2008. 高等白蚁消化道的研究进展. 高师理科学刊, 28(3): 63–65.]
- Chen BY, Shi FY, Wang KH, 1992. Comparatively anatomic studies on digestive system of six termites. *Science and Technology of Termites*, 9(2): 7–13. [陈博尧, 施凤英, 王可华, 1992. 六种白蚁消化系统解剖比较研究. 白蚁科技, 9(2): 7–13.]
- Donovan SE, Jones DT, Sands WA, 2000. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(3): 467–513.
- Gao C, Wu J, Shang SQ, 2011. Comparative studies on eight soldiers and workers of the digestive tract of termites. *Entomotaxonomia*, 33(3): 176–187. [高超, 吴捷, 尚素琴, 2011. 八种白蚁的兵蚁和工蚁消化道形态比较研究. 昆虫分类学报, 33(3): 176–187.]
- Huang FS, Ping ZM, Zhu SM, 2000. Fauna Sinica Insecta. Vol.17. Isoptera. Beijing: Science Press. 372–373. [黄复生, 平正明, 朱世模, 2000. 中国动物志·昆虫纲. 第十七卷. 等翅目. 北京: 科学出版社. 372–373.]
- Holmgren N, 1909. Termitenstudien. Anatomische Untersuchungen. *Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar*, 44(3): 1–215.
- Kambhampati S, Eggleton P, 2000. Taxonomy and Phylogeny of Termites. London, UK: Springer Netherlands. 1–23.
- Lu BL, 1991. The fine structure of hu's edge termite digestive system. *Acta Entomologica Sinica*, 34(2): 155–158. [卢宝廉, 1991. 胡氏边白蚁消化系统的微细构造. 昆虫学报, 34(2): 155–158.]
- Poulsen K, Michael P, 2015. Towards an integrated understanding of the consequences of fungus domestication on the fungus-growing termite gut microbiota. *Environmental Microbiology*, 17(8): 2562–2572.
- Su LJ, Chen M, Liu GJ, Liu H, Song AD, Yin XM, 2011. Anatomic studies on digestive, reproductive system of *Tsaiitermes ampliceps* and comparing with *Odontotermes formosanus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(4): 1024–1032. [苏丽娟, 陈明, 刘国举, 刘航, 宋安东, 尹新明, 2011. 扩头蔡白蚁消化与生殖系统解剖及其与黑翅土白蚁的比较研究. 应用昆虫学报, 48(4): 1024–1032.]
- Wang WP, 2008. Anatomical observation on digestive and reproductive system of *Odontotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Termitidae). Master dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [王伟平, 2008. 黑翅土白蚁消化及生殖系统结构的解剖观察. 硕士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Wang XG, Wang DG, Liang F, Yang HX, Zhao JP, Lin HJ, Jiang X, Jiang ZH, Wang XL, 2015. Eight *Coptotermes* kinds of morphological study of termites soldier. *Journal of Zhongkai University of Agriculture and Technology*, 28(1): 1–7. [王新国, 王定国, 梁帆, 杨红霞, 赵菊鹏, 林惠娇, 蒋湘, 江志海, 王显龙, 2015. 八种乳白蚁兵蚁的形态学研究. 仲恺农业工程学院学报, 28(1): 1–7.]
- Zhang FY, Tang J, Li S, 1994. Comparative studies on anatomic morphology of digestive tubes of seven species termites. *Entomological Knowledge*, 31(5): 300–308. [张方耀, 唐觉, 李参, 1994. 七种白蚁消化道解剖形态的比较研究. 昆虫知识, 31(5): 300–308.]