

土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei* (Silvestri) 采食品级的踪迹信息素*

陆春文^{1**} 张明^{2**} 文平^{3***} 徐瑞锋¹ 钟锋¹ 庞正平⁴

(1. 防城港市白蚁防治中心, 防城港 538001; 2. 盱眙县水利工程白蚁防治所, 盱眙 211700;

3. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态重点实验室, 昆明 650223; 4. 常州市武进区白蚁防治所, 常州 213159)

摘要 【目的】 解析土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei* (Silvestri) 采食行为中的踪迹信息交流机制。

【方法】 通过对其踪迹信息素进行化学和行为活性分析。**【结果】** 土垅大白蚁兵蚁腹腺源踪迹信息素的主要成分为顺-3-十二碳单烯醇-1 ((3Z)-dodec-3-en-1-ol, DOE), 与工蚁的踪迹信息素化学结构完全相同。大兵蚁腺体当中 DOE 的含量最高, 分别是大、小工蚁品级和小兵蚁品级 DOE 含量的 3.88 倍和 3.78 倍, 与其在采食行为中的功能相适应。尽管小兵蚁的位置处于采食队伍的先锋, 但小兵蚁的踪迹信息素含量与工蚁相当, 不能起到招募采食的作用。行为观察和跟踪信息素行为活性表明大兵蚁具有通过分泌大量踪迹信息素招募工蚁品级的能力。**【结论】** 土垅大白蚁依靠大兵蚁分泌大量踪迹信息素单一组分及其在采食队伍中的位置的变化来实现采食行为中的方向信息的快速传递交流。

关键词 大白蚁, 踪迹信息素, 采食行为, 兵蚁, 品级组成

The trail pheromone of forager castes of *Macrotermes annandalei* (Silvestri)

LU Chun-Wen^{1**} ZHANG Ming^{2**} WEN Ping^{3***} XU Rui-Feng¹
ZHONG Feng¹ PANG Zhen-Ping⁴

(1. Fangchengang Termite Control Center, Fangchengang 538001, China; 2. Termite Control Office of Xuyi Water Resources Bureau, Xuyi 211700, China; 3. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Kunming 650223, China; 4. Changzhou Wujin District Termite Control Institute, Changzhou 213159, China)

Abstract 【Objectives】 To investigate the chemical trail communication in *Macrotermes annandalei* (Silvestri). **【Methods】** The trail pheromone of *M. annandalei* was chemically analyzed and behaviorally assayed. **【Results】** The trail pheromone from the sternal-gland of the soldier caste in the foraging *M. annandalei* was (3Z)-dodec-3-en-1-ol (DOE), which was the same as that of workers. The large soldiers (LS) secreted the most DOE; 3.88 and 3.78 times more than that secreted by the workers and the small soldiers (SS), respectively. This indicates that the LS are the recruitment caste among the foraging workers. Despite the advanced position of small soldiers in the foraging populations, they secreted the same amount of trail pheromone as both the large workers (LW) and the small workers (SW), and therefore are unlikely to be a recruitment caste. Field behavioural observations and indoor bioassay results confirmed that the LS can recruit the workers by secreting higher amount of the trail pheromone component, the DOE. **【Conclusion】** *M. annandalei* relies on a single component trail pheromone from large soldiers and their position in the foraging populations to effectively exchange information on food sources and orientate the foraging nestmates towards food sources.

Key words *Macrotermes*, trail pheromone, foraging behavior, soldier, caste composition

*资助项目 Supported projects: 江苏省自然科学基金青年基金项目 (BK20130257)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: 490220576@qq.com; 472774989@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: wenping@xtbg.ac.cn

收稿日期 Received: 2016-06-15, 接受日期 Accepted: 2016-07-06

为了降低采食过程中的风险,以及对食物与风险信息进行权衡,在社会昆虫中,除了有行军习性的类群外,大部分固定巢群种类的采食行为均起始于少数先锋个体对食物的寻觅。在白蚁中,一些种类更是进化出了使用对风险和竞争较为敏感的兵蚁品级作为搜寻食物的先锋力量(丁芳等, 2014),在土白蚁 *Odontotermes* (Wen *et al.*, 2014)、散白蚁 *Reticulitermes* 中 (Cornelius, 2003),其觅食行为均由工蚁品级发起,家白蚁 *Coptotermes* 的觅食行为可分别由兵蚁 (Olugbemi, 2011) 和工蚁品级发起。大白蚁属的白蚁采食活动旺盛 (Acda, 2004),通常在夜晚露点时刻或者湿度较高的白天进行露天采食活动 (吴德龙等, 1999; Hu *et al.*, 2012),数头小兵蚁往往行进在采食队伍的前端 (Korb and Linsenmair, 2002),但并不清楚其小兵蚁在采食行为中起到的可能功能。

在白蚁信息素的俭约性之外 (程冬保, 2013),大白蚁亚科 (Macrotermitinae) 高等培菌白蚁的踪迹信息素具有多组分,能促成更多的信息交流 (Wen *et al.*, 2017),相同结构的组分通过不同组分比例和含量起到多种行为功能,如顺-3-十二碳单烯醇-1 ((3Z)-dodec-3-en-1-ol, DOE), 顺、顺-3, 6-十二碳二烯醇-1 ((3Z, 6Z)-dodec-3, 6-dien-1-ol, DDE) 即是黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus* 的踪迹信息素 (Wen *et al.*, 2013, 2014), 又是黑翅土白蚁 *O. formosanus* 和小头钩白蚁 *Ancistrotermes dimorphus* 配对性信息素 (Wen *et al.*, 2012, 2015),但两个组分在实现不同功能时,具有不同的含量和比例,在配对性信息素中还具有额外的微量成分 (Wen *et al.*, 2012, 2015)。DOE 还是大白蚁属 *Macrotermes* 工蚁分泌的主要踪迹信息素成分 (Peppuy *et al.*, 2001)。更多的行为研究却表明大白蚁属 *Macrotermes* 具有大、小工蚁品级各异的踪迹信息素 (Gessner and Leuthold, 2001),尽管大、小工蚁的踪迹信息素存在差异。但是白蚁踪迹信息素作用量由腺体分泌量和个体数量共同决定 (Wen *et al.*, 2014),在实际采食行为

中大、小工蚁在采食队伍中随机运动 (吴德龙等, 2014),使用两个工蚁品级分泌的踪迹信息素具有随机易变的特点。反而大、小兵蚁在采食队伍中具有特定的位置,不轻易跑动,推测此特定的分布模式在采食信息的交流中具有相应的作用。此外,大白蚁属 *Macrotermes* 踪迹信息素存在品级特异性 (Gessner and Leuthold, 2001),然而这些品级差异的化学本质仍不清楚。

土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei* (Silvestri) 在新热带区广泛分布,在我国广西和云南等地常危害甘蔗等作物,也对水利土质堤坝等设施造成危害,利用信息素对其行为进行控制符合环境友好的要求。为了更好的了解土垅大白蚁在采食过程中对化学信号的利用机制,我们采用化学分析方法研究了土垅大白蚁各采食品级的踪迹信息素在化学性质和组分含量上的区别,配合各品级在采食队伍中的分布模式讨论大白蚁属利用踪迹信息素实现信息交流的机制,也为土垅白蚁危害的防治提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫和信息素提取

供试土垅大白蚁 *Macrotermes annandalei* (Silvestri) 采自防城港上思县。在 2013 年夏初在上思县观察土垅大白蚁采食时,采用相机拍摄其采食行为的照片,用图像分析软件 Tracker 分析其实际采食队伍中的品级组成。将所有正在采食的品级抖落入内衬潮湿滤纸的塑料盒 (2 L) 当中,带回防城港白蚁防治中心检测室内进行信息素的固相微萃取和气相色谱分析;此外,样品还带至江苏常州,进行气相色谱与质谱联用 (GC-MS) 分析测定踪迹信息素的化学结构。

固相微萃取技术常用在白蚁表皮碳氢化合物的分析当中 (Liang *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2015)。提取信息素时,将工蚁用弯头镊固定在体视显微镜下,使其腹部暴露,用 0.5 mm 长度的 65 μ m PDMS/DVB 固相微萃取 (SPME) 萃取头各擦拭腹背板和腹板腺表面。提取一定数量白蚁个体后,立即进行仪器分析。为了提取

足够的信息素用于分析检测,分析工蚁品级时,每样提取大、小工蚁各 15 头(共 30 头工蚁),分析大兵蚁时,每样提取 4 头大兵蚁,分析小兵蚁时,每样提取 8 头小兵蚁,所有试验重复 3 次。

将各 10 头土垅大白蚁大、小兵蚁和大、小工蚁的腹板腺分别剪下,分别用 100 μL 正己烷提取后,以此 0.1 腺体当量/cm (eq/cm) 的浓度对大、小工蚁品级进行跟踪行为活性测定。

1.2 仪器分析

气相色谱和气质联用分析方法同对小头钩白蚁 *Ancistrotermes dimorphus* 性信息素的研究 (Wen *et al.*, 2015)。使用 PE-480 (Perkin Elmer, 美国)气相色谱仪分析检测对比信息素提取物和人工合成的标样(合成方法参考 (Wen *et al.*, 2015) 的保留时间,气相色谱仪条件如下:色谱柱为 HP-INNOWAX (30 m $\times$ 250 μm $\times$ 0.25 μm)

(Agilent, 美国),载气为氮气,使用恒定柱头压模式,柱头压力设置为 17.8 psi。进样口设置为不分流模式,进样解析温度为 250 $^{\circ}\text{C}$ 。柱箱温度程度设置为 50 $^{\circ}\text{C}$ 保持 1 min,然后以 10 $^{\circ}\text{C}$ /min 升温至 240 $^{\circ}\text{C}$ 后保持 10 min,氢火焰离子检测器温度设置为 260 $^{\circ}\text{C}$;进样 1、2、5 ng 的 DOE 作为外标,同时还使用 HP7890A-5975C 气质联用仪 (Agilent, 美国)对比目标成分与合成标样的质谱图以定性,方法同参考文献 (Wen *et al.*, 2015)。

1.3 行为活性测定

用 5 μL 无留存微量进样针 (上海,高鸽)将提取物划 Y 型线 (每分支长 5.0 cm) 的方法,将大、小工蚁腹板提取物的混合物划在基端,大工蚁和小工蚁,大兵蚁和小兵蚁踪迹信息素提取物分别划在 Y 型踪迹线的两臂 (夹角 120 $^{\circ}$,图 3)。挥干溶剂后,取新采集的 30 头大、小工蚁,测试时,将测试工蚁放置在踪迹线基端的一个带缺口玻璃圆圈内 (直径,1 cm),缺口对准基端,待工蚁爬出缺口,达到分叉点后,会对两臂的踪迹做出选择,测试工蚁行走的臂长大于 3 cm 记

为有效选择。大、小 2 个工蚁品级,每品级测试试验分为 3 组,每组测试 5 只工蚁。

1.4 数据分析

多个采食队伍的品级组成换成百分比例值后,取平均值作为理论百分比例,按此平均理论百分比例,计算每样的理论虫数比例,将每样的实际虫数比例与理论虫数比例做卡平方 (χ^2) 分析,以检验显著性。由于 SPME 并不能分析每头白蚁腺体内信息素的绝对含量,但是 SPME 提取腹板腺表皮所分泌信息素的回收率是稳定的,可以通过提取量的差异来推测腺体分泌量之间的差异。因此采用比较各采食品级信息素的 SPME 提取量的方法,所有数据采用单因素方差分析 (ANOVA) 进行多重比较 (t -检验)。行为活性测定当中,每品级 3 组每组 5 只工蚁对两臂的选择活性与无选择活性的理论值 (2.5 : 2.5) 做卡平方 (χ^2) 分析。

2 结果与分析

林间对土垅大白蚁采食行为的观察发现,成熟巢群采食队伍的主要品级组成为大兵蚁:小兵蚁:大工蚁:小工蚁 (对应比例为 1.7 : 16.1 : 28.7 : 53.6) ($\chi^2=2.83$, $df=3$, $P=0.42$)。各品级在采食队伍中的分布示例如图 1 所示:小兵蚁处于采食点的外围和采食队伍的前端,通常停留在树叶上,必要时通过用头壳敲击树叶等基质,通过产生的谐振音频来传递采食风险信息。大兵蚁处于采食点的核心部位,位于采食工蚁中。大、小工蚁在采食食物上随机均匀分布,进行咬食,但并不聚集在小兵蚁周围 (图 1:A, B)。

对土垅大白蚁各采食品级踪迹信息素进行化学分析。将所有提取物与腹背板提取物的 GC 图谱进行比较 (图 2:A~E),结果表明,除了腹背板和腹板腺均含有的表皮烃类成分外,各采食品级均只包含一个腹板腺特异性的踪迹信息素成分;对比标样发现,这个成分与已经报道的土垅大白蚁踪迹信息素成分,顺-3-十二碳单烯醇-1 (DOE),具有完全相同的保留时间 (14.18 min)

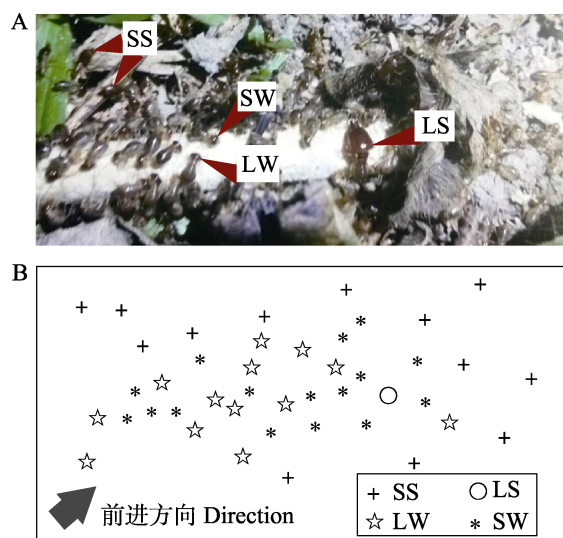


图 1 土垠大白蚁 *Macrotermes annandalei* 采食行为观察

Fig. 1 Observation of the foraging behavior of *Macrotermes annandalei*

- A. 土垠大白蚁各采食品级的分布位置的观察；
B. 土垠大白蚁各采食品级的分布模式图。小兵蚁 (SS) 在采食点最外围和最前端，通常栖息在树叶上，大兵蚁 (LS) 位于采食工蚁当中，大 (LW)、小 (SW) 工蚁间无固定分布模式，但多聚集在食物源和蚁道上。右下示各品级图例。

A. Observation of the distribution of each foraging caste of *M. annandalei*; B. Distribution mode of each foraging caste of *M. annandalei*. Small soldier (SS) is in the pioneer position and outer space of the foraging population, the large soldiers (LS) is among the foraging workers, the large workers (LW) and the small workers (SW) are not fixed in a certain position, but mainly distributed on the food source and the foraging trail. Legend of each caste is shown in the low right rectangle.

和质谱图 (分子离子为 m/z 184, 脱羟基失水离子 m/z 166, 基峰 m/z 55, 羟甲基离子为 m/z 31)。对 SPME 提取回收量的比较结果表明: DOE 在所有大、小工蚁品级和小兵蚁当中的含量相当 ($P>0.05$), 但在大兵蚁中的含量却是大、小工蚁的 3.88 倍和及小兵蚁的 3.78 倍 (总提取白蚁头数 126, 分别平均来自 3 巢白蚁, 多重比较样品数 9, $P<0.01$) (图 2: F)。

行为活性测定结果表明, 当对 0.1 eq/cm 的大兵蚁踪迹信息素和小兵蚁踪迹信息素进行选择时, 大工蚁品级 (93.3%, $\chi^2=11.8$, $df=2$,

$P=0.003<0.01$) 和小工蚁品级 (86.7%, $\chi^2=15$, $df=2$, $P=0.013<0.05$) 均明显偏好选择跟踪大兵蚁品级分泌的踪迹信息素, 但对各自品级的踪迹信息素选择偏好不明显 (卡方检验, $P>0.05$) (图 3)。与行为观察中, 工蚁倾向于跟随大兵蚁的结果相一致。

3 讨论

与土白蚁属 *Odontotermes* 使用两组分的踪迹信息素 (Wen *et al.*, 2013, 2014) 不同的是, 大白蚁属 *Macrotermes* 仅使用单一组分的踪迹信息素。这也是笔者在林间试验中发现 DOE 能有效引诱大白蚁属 *Macrotermes* 但不能有效引诱土白蚁属 *Odontotermes* 的原因之一。本试验发现, 土垠大白蚁的大兵蚁能分泌大量的踪迹信息素, 暗示其在采食群体调配中具有重要的指挥作用。由于其个体数量较少 (Lee *et al.*, 2012), 当其作为强大的踪迹信息素释放源在采食队伍中移动时, 可以起到指示队伍方向的作用。白蚁踪迹信息素由白蚁腹板腺的表皮腺持续释放 (程冬保, 2013), 推测: 大白蚁属 *Macrotermes* 以个体神经-肌肉信号调节个体运动来改变蚁道上踪迹信息素分泌情况的响应效率可能快于土白蚁属 *Odontotermes* 利用神经激素控制腺体内信息素组分的变化来调节踪迹信息素 (Wen *et al.*, 2014; Wen *et al.*, 2017) 的响应效率, 这种高效调节可能与其在开放空间采食过程中, 发生被捕食风险和弱势格斗时能快速调节采食进退的能力 (Korb and Linsenmair, 2002) 相适应。

大白蚁属 *Macrotermes* 的小兵蚁常出现在采食群体的外围和前端, 但工蚁不聚集在其周围。原因可能是小兵蚁分泌信息素的量并不明显区别于工蚁。暗示小兵蚁在采食行为当中的功能主要是对采食风险进行探测和对食物资源进行占领, 而不是对采食个体进行招募。当土垠大白蚁的采食队伍与黄翅大白蚁 *M. barneyi* 的采食队伍相遇时, 双方的小兵蚁均处于先锋位置 (吴德龙等, 1999; Peppuy *et al.*, 2001; Hu *et al.*, 2012)。

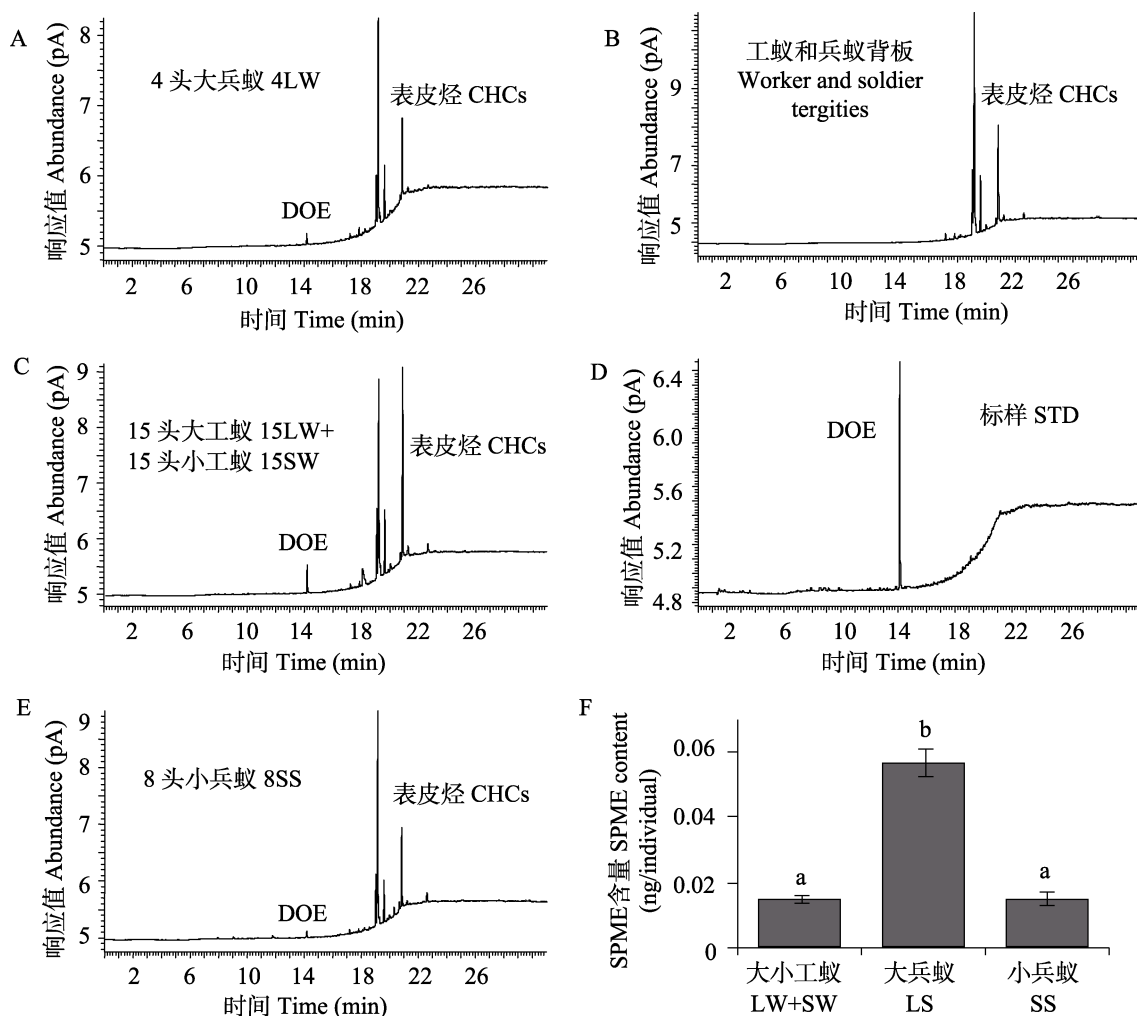


图2 土壤大白蚁各采食品级踪迹信息素化学分析

Fig. 2 Chemical analysis of the trail pheromone of each forager caste of *Macrotermes annandalei*

- A. 大兵蚁腹板腺提取物的气相色谱图谱 (GC-FID); B. 10 头大工蚁, 10 头小工蚁和 5 头小兵蚁, 4 头大兵蚁腹背板非腺体部位提取物的 GC 图谱; C. 大、小工蚁腹板腺提取物的 GC 图谱; D. 顺-3-十二碳单烯醇-1 (DOE) 标样的 GC 图谱; E. 小兵蚁腹板腺提取物的图谱; F. 各采食品级腹板腺中 DOE 含量分析。柱上标有不同小写字母标记的值表明 DOE 的含量差异极显著 ($P < 0.01$)。
- A. GC profile of the large soldier (LS) sternal gland extract; B. GC profile of the extract from tergites of 10 large workers (LW), 10 small workers (SW), 5 small soldiers (SS) and 4 large soldiers (LS); C. GC profile of the extract from 15 LW and 15 SW; D. GC profile of authentic (3Z)-dodec-3-en-1-ol (DOE) standard (STD); E. GC profile of the extract from 8 SS; F. Comparison of the DOE content from the workers, the large soldiers and the small soldiers, column marked with different letters were significantly different ($P < 0.01$).

这在同域分布种的种间竞争和种内巢间竞争的关系中具有重要作用。推测在白蚁种类多样、种群密度较高的热带地区, 白蚁多使用兵蚁等防御品级作为采食队伍的先锋品级, 以安全获得食物, 然而这种推测还需要更多的调查来证实。

土壤大白蚁工蚁是参与采食行为中个体数量最多的品级, 其大量个体所分泌的信息素可以

营造一定的信息素氛围, 通过分泌量进行一定水平的信息交流。尽管行为学的文献 (Gessner and Leuthold, 2001) 报道了大、小工蚁的踪迹信息素存在差异, 但是本文的化学分析并没有发现除 DOE 之外的新组分, 这说明二者之前的差异主要由 DOE 的含量造成。文献 (Gessner and Leuthold, 2001) 使用了过滤孔的方法来分开大、

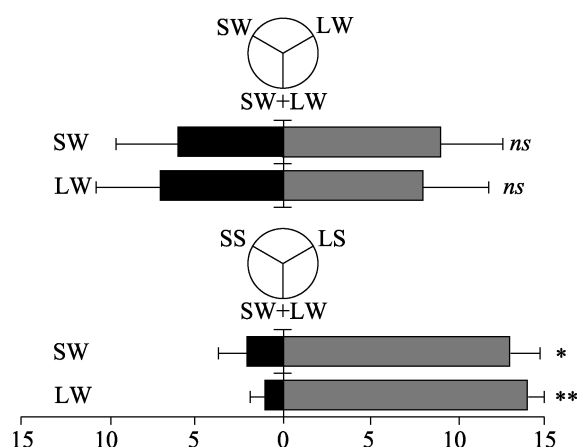


图3 土垅大白蚁两工蚁品级对大、小兵蚁和大、小工蚁品级踪迹信息素的选择活性测定

Fig. 3 Trail selection test of the two worker castes to trail pheromone extracts of large and small soldiers and large and small workers

LW: 大工蚁; SW: 小工蚁; LS: 大兵蚁; SS: 小兵蚁。所有提取物的测试活性当量在 0.1 腺体当量(eq)/cm, 重复测量 $n=15$ 次, “**”表示两臂间的选择值差异极显著 ($P<0.01$), “*”表示显著概率 $0.01<P<0.05$, “ns”表示差异不显著 ($P>0.05$)。

错误线表示二项分布的标准误 ($SE=np(1-p)$)。

LW: Large workers; SW: Small workers; LS: Large soldiers; SS: Small soldiers. All extract are tested at 0.1 gland equivalent (eq)/cm. 15 replications are made. ** indicates significant difference at 0.01 level, while * indicates significant difference at 0.05 level. ns indicates no difference of the selection ($P>0.05$). The error bar shows the standard error of the binary distribution ($SE=np(1-p)$).

小工蚁,但在自然状态下,大、小工蚁在采食范围内呈随机混合分布,但其梯度分布并不强烈,不足以表示方向信息。

根据本文对土垅大白蚁兵蚁踪迹信息素的分析结果,推测大白蚁采食行为中的化学信息交流,主要从以下几个方面来实现:(1)通过踪迹信息素与其他信息素的协同作用以实现采食行为的调节(Reinhard and Kaib, 1995),如诱食信息素等;(2)通过大兵蚁品级在采食点中的移动以实现群体的快速的定向招募;(3)大、小工蚁通过个体数量的调整和对踪迹信息素分泌量的调整来表达其自身所感受到的食物信息(Wen *et al.*, 2014)。当然也不能排除,大兵蚁踪迹信息素分泌量更高仅仅是因为其个体更大的原因,土垅大白蚁使用的采食信息交流机制需要通过

更详细的行为试验和化学分析试验进行深入研究证实。对于土垅大白蚁的防治主要使用的方法是诱杀(Huang *et al.*, 2006),使用 DOE 对土垅大白蚁的采食行为进行干扰的防治方法也值得进一步研究。

参考文献 (References)

- Acda MN, 2004. Foraging populations and territories of the tropical subterranean termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera: Macrotermitinae). *Sociobiology*, 43(2): 169–177.
- Cornelius ML, 2003. Foraging behavior of *Coptotermes formosanus* and *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 41(1A): 105–111.
- Chen DB, 2013. Progress in termite pheromones. *Acta Entomologica Sinica*, 56(4): 419–426. [程冬保, 2013. 白蚁信息素研究进展. 昆虫学报, 56(4): 419–426.]
- Ding F, Ji BZ, Liu SW, Yang JJ, Zhang XW, 2014. Research progress in foraging behavior of termites. *Forest Pest and Disease*, 33(5): 24–29. [丁芳, 嵇保中, 刘曙雯, 杨锦锦, 张新慰, 2014. 白蚁采食行为研究进展. 中国森林病虫, 33(5): 24–29.]
- Gessner S, Leuthold RH, 2001. Caste-specificity of pheromone trails in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Sociaux*, 48(3): 238–244.
- Hu J, Neoh KB, Appel AG, Lee CY, 2012. Subterranean termite open-air foraging and tolerance to desiccation: Comparative water relation of two sympatric *Macrotermes* spp. (Blattodea: Termitidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 161(2): 201–207.
- Huang QY, Xue D, Ding SR, Lei CL, 2006. Employing technique of termite attractive toxicants in the field. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43(1): 120–122. [黄求应, 薛东, 丁思悦, 雷朝亮, 2006. 白蚁诱杀剂及其野外施药技术. 昆虫知识, 43(1): 120–122.]
- Korb J, Linsenmair KE, 2002. Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Sociaux*, 49(3): 264–269.
- Lee CC, Neoh KB, Lee CY, 2012. Caste composition and mound size of the subterranean termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera: Termitidae: Macrotermitinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 105(3): 427–433.
- Liang XS, Xu LP, Li H, Sun MM, Dai HG, 2009. Solid-phase microextraction for the investigation of cuticular hydrocarbon of

- termites. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(4): 632–636. [梁小松, 徐刘平, 李浩, 孙旻旻, 戴华国, 2009. 固相微萃取技术在白蚁表皮碳氢化合物分析中的应用. *昆虫知识* 46(4): 632–636.]
- Olugbemi BO, 2011. Exploratory and recruitment phases in soldier-mediated foraging activities in the termite, *Coptotermes intermedius* Silvestri (Rhinotermitidae: Coptotermitinae). *Bulletin of Entomological Research*, 101(4): 423–427.
- Peppuy A, Robert A, Semon E, Ginies C, Lettère M, Bonnard O, Bordereau C, 2001. (Z)-dodec-3-en-1-ol, a novel termite trail pheromone identified after solid phase microextraction from *Macrotermes annandalei*. *Journal of Insect Physiology*, 47(4): 445–453.
- Reinhard J, Kaib M, 1995. Interaction of pheromones during food exploitation by the termite *Schedorhinotermes lamanianus*. *Physiological Entomology*, 20(3): 266–272.
- Wen P, Ji BZ, Liu SW, Ji SL, Liu JJ, 2013. Liquid chromatography and bioassay analysis of components in the trail pheromone of the black-wing subterranean termite *Odontotermes formosanus* Shiraki. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1622–1627. [文平, 嵇保中, 刘曙雯, 冀仕琳, 刘佳佳, 2013. 黑翅土白蚁踪迹信息素组分数量的柱层析分离和活性测定分析. *应用昆虫学报*, 50(6): 1622–1627.]
- Wen P, Ji BZ, Liu SW, Liu C, Sillam-Dussès D, 2012. Sex-pairing pheromone in the Asian termite pest species *Odontotermes formosanus*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(5): 566–575.
- Wen P, Ji BZ, Sillam-Dussès D, 2014. Trail communication regulated by two trail pheromone components in the fungus-growing termite *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *PLoS ONE*, 9(3): e90906.
- Wen P, Mo JC, Lu CW, Tan K, Šobotník J, Sillam-Dussès D, 2015. Sex-pairing pheromone of *Ancistrotermes dimorphus* (Isoptera: Macrotermitinae). *Journal of Insect Physiology*, 83(12): 8–14.
- Wen XL, Wen P, Dahlsjö CAL, Sillam-Dussès D, Šobotník J, 2017. Breaking the cipher: ant eavesdropping on the variational trail pheromone of its termite prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1853)(online).
- Wu DL, Wang JG, Wei HY, Zhao FX, Sun LP, He XC, 1999. Observations on uncovered feeding behaviour of *Macrotermes barneyi* Light on the ground. *Jiangxi Plant Protection*, 22(3): 1–3. [吴德龙, 王建国, 魏洪义, 赵凤霞, 孙丽萍, 何兴财, 1999. 黄翅大白蚁地面裸露采食习性的观察. *生物灾害科学*, 22(3): 1–3.]
- Yan JJ, Ji BZ, Liu SW, Zhang XW, Wang LP, Zhao ZP, Wang YZ, 2015. Caste characteristics of cuticular hydrocarbon in *Odontotermes formosanus* (Shiraki). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(4): 862–868. [杨锦锦, 嵇保中, 刘曙雯, 张新慰, 王丽平, 赵正萍, 王亚召, 2015. 黑翅土白蚁表皮碳氢化合物的品级特征. *应用昆虫学报*, 52(4): 862–868.]