环境昆虫学报 2021，43（3）：642－650
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2021. 03. 13

陈实，杜贺，尹君君，黄超斌，覃天乔，黄超福，李志强. 培菌白蚁与鸡枞菌研究进展[J]. 环境昆虫学报，2021，43（3）：642－650.

培菌白蚁与鸡枞菌研究进展

陈　实[1]，杜　贺[2]，尹君君[1]，黄超斌[1]，覃天乔[1]，黄超福[1]，李志强[2*]

（1. 南宁市白蚁防治所，南宁 530000；
2. 广东省科学院动物研究所，广东省动物保护与资源利用重点实验室，广东省野生动物保护与利用公共实验室，广州 510260）

摘要： 培菌白蚁起源于非洲，蚁巢内具有复杂的社会分工。培菌白蚁依靠独特的蚁巢结构维持内部稳态和气体循环。菌圃是白蚁培育鸡枞菌的场所。鸡枞菌隶属于担子菌亚门，但其传播方式和生活史具有区别于其它担子菌的特点。鸡枞菌协助白蚁进行植物纤维的消化，白蚁则为鸡枞菌提供合适的生长环境，并控制鸡枞菌的遗传结构。培菌白蚁和鸡枞菌形成紧密的共生关系，二者缺少任何一方都不能独立生存。本文综述了培菌白蚁的分类、品级、蚁巢结构，鸡枞菌的传播方式和生活史，白蚁与鸡枞菌的共生关系等，以期望为培菌白蚁生物学及鸡枞菌的研究提供有益参考。

关键词： 年龄行为多型；性二型；小白球；垅巢；异宗结合
中图分类号： Q961；Q969. 97　　**文献标识码：** A　　**文章编号：** 1674－0858（2021）03－0642－09

Advances in the study of fungus-growing termites and *Termitomyces* fungi

CHEN Shi[1]，DU He[2]，YIN Jun-Jun[1]，HUANG Chao-Bin[1]，QIN Tian-Qiao[1]，HUANG Chao-Fu[1]，LI Zhi-Qiang[2*]（1. Nanning Institute of Termite Control，Nanning 530000，China；2. Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization，Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization，Institute of Zoology，Guangdong Academy of Sciences，Guangzhou 510260，China）

Abstract： Fungus-growing termites originated in Africa and there are complicated divisions of labor in their colony. The termites have mounds with unique structures that maintain the internal stability and circulation of gas inside the mounds. They cultivate *Termitomyces* fungi in their fungus combs. *Termitomyces* belongs to Basidiomycotina，but *Termitomyces* fungi have distinctive transmission modes and life cycle compared with other basidiomycete fungi. *Termitomyces* fungi assist the termites to digest plant fibres；meanwhile，termites provide a suitable growing environment for the fungi and control the genetic structure of them. Fungus-growing termites and *Termitomyces* fungi share a symbiotic relationship（i. e.，neither can survive without each other）. This paper reviews the classification of fungus-growing termites，their castes，the structure between their mounds，the transmission modes and life cycle between *Termitomyces* fungi，and also the symbiosis of these termites and *Termitomyces* fungi，etc.，which provides valuable information for the future researches of fugus-growing termites and *Termitomyces* fungi.

Key words： Age polyethesim；sexual dimorphism；nodule；mound；heterothallism

---

基金项目： 广东省科学院科技发展专项（2019GDASYL－0104018）
作者简介： 陈实，男，硕士，高级工程师，E－mail：879615266@qq. com
* **通讯作者** Author for correspondence：李志强，男，博士，研究员，主要研究方向为昆虫生态学，E－mail：lizhiqiang61@163. com
收稿日期 Received：2020－10－24；**接受日期** Accepted：2020－12－21

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

白蚁是世界上最古老的社会性昆虫（Krishna *et al.*，2013）。根据白蚁肠道内原生动物的有无，将白蚁分为高等白蚁与低等白蚁（Krishna，1969）。低等白蚁肠道内有原生动物和细菌，它们协助白蚁进行植物纤维的消化。低等白蚁包括 6 个科：Mastotermitidae，Archeotermopsidae，Hodotermitidae，Kalotermitidae，Serritermitidae 和 Rhinotermitidae（Lo and Eggleton，2011）。高等白蚁只包括一个科，即白蚁科 Termitidae。白蚁科是白蚁中最大的科，现有2 072 个种（Krishna *et al.*，2013）。高等白蚁肠道内只有细菌。由于失去了原生动物的协助，高等白蚁的肠道呈现出非常复杂的结构，来完成纤维素的消化（Noirot，1985）。大白蚁亚科 Macrotermitinae 隶属于白蚁科，该科的白蚁能够在蚁巢内培养真菌，协助进行纤维素的消化，因此该亚科的白蚁也称为培菌白蚁。培菌白蚁巢内的真菌是鸡枞菌 *Termitomyces*。相较于白蚁科中的其它白蚁，大白蚁亚科的白蚁肠道结构相对简单。培菌白蚁与鸡枞菌在长期的进化过程中，形成了紧密的共生关系，脱离对方后，二者都不能生存。本文对培菌白蚁、鸡枞菌及其共生关系的最新进展作了概述，以期为其下一步的研究提供参考。

1　培菌白蚁

1.1　培菌白蚁分类

大白蚁亚科的白蚁只分布在旧世界，包括非洲、中东、南亚和东南亚；在澳大利亚和新世界没有大白蚁亚科的白蚁存在。之前归属于大白蚁亚科的 *Sphaerotermes*，现归属于另一个亚科 Sphaerotermitinae（Engel and Krishna，2004）。目前大白蚁亚科共分 12 个属。非洲具有 12 个属中所有属，而亚洲只有 4 个属（Eggleton，2000）。大白蚁亚科共有 330 种（Diouf and Rouland-Lefevre，2018），但是鸡枞菌却只有 40 种（Eggleton，2000），这可能与鸡枞菌的子实体不容易被发现有关。自从二者形成共生关系以后，培菌白蚁就没有培育其它真菌，二者也没有演化出独立生存的方式（Aanen *et al.*，2002）。目前，培菌白蚁广泛存在于非洲的热带雨林和热带稀树草原，尤其在热带稀树草原上具有生态上的优势；培菌白蚁起源于非洲的热带雨林，存在 4 次独立的迁入亚洲以及一次独立的迁入马达加斯加事件（Aanen and Eggleton，2005）。

1.2　培菌白蚁品级分化

白蚁具有复杂的多型现象（polymorphism），依靠不同品级的群体完成社会分工。较为低等的白蚁，其品级分化途径呈现出线性。例如，木白蚁科 Kalotermitidae 的拟工蚁具有发育成其它品级的潜能；当蚁巢中的生殖蚁死后，会有补充型的生殖蚁产生（Edwards and Mill，1986）。相较于低等白蚁，高等白蚁的品级分化更为复杂，呈分叉式。高等白蚁存在真正意义上的工蚁。大白蚁亚科的工蚁存在性二型现象（sexual dimorphism）：大工蚁（major worker）是雄性，而小工蚁（minor worker）是雌性的。在大白蚁科的 3 个亚科 Termitinae、Nasutermitinae 和 Apicotermitinae 中，只存在 2 个龄期的幼蚁，而在大白蚁亚科中存在 3 个龄期的幼蚁（Okot-Kotber，1981）。和工蚁相比，幼蚁由于体壁未角质化，呈白色；不同性别的 1 龄幼蚁大小相同，但是从 2 龄幼蚁开始出现类似工蚁的性二型现象（Noirot，1985）。培菌白蚁的多型现象受基因差异表达调控（Huang*et al.* 2012；Sun *et al.*，2019）。

大白蚁亚科的兵蚁分为单型（*Porotermes*，*Allodontermes*，*Synacanthotermes*，*Odontotermes*，*Hypotermes*，*Microtermes*，*Ancistrotermes*）、二型（*Macrotermes*，*Pseudacanthotermes*）和三型（*Acanthotermes*）（Krishna *et al.*，2013）。单型兵蚁的白蚁，兵蚁从 3 龄的幼蚁发育而来。二型兵蚁的白蚁中，兵蚁分为大兵蚁（major soldier）和小兵蚁（minor soldier），但是这和工蚁的性二型并无关系，因为兵蚁均是雌性（Neoh and Lee，2009）。二型兵蚁的白蚁，小兵蚁从 3 龄幼蚁发育来，而大兵蚁在不同种的来源不同：在 *Ancistrotermes* 中是从有功能的工蚁发育而来；在 *Pseudacanthotermes*，*Macrotermes bellicosus* Smeathman 中是从刚刚孵化的工蚁发育而来，这种工蚁维持的形态极短，并不工作；*Ma. michaelseni*（Sjöstedt）的兵蚁是从形态上和小工蚁类似、但稍大一些、类似幼蚁的阶段发育而来（Okot-Kotber，1981）。

和白蚁科的其它白蚁一样，大白蚁亚科的若蚁也是从 1 龄幼蚁发育而来，若蚁具有翅芽，经历 5 个龄的若蚁后变成有翅蚁（Noirot，1969）。大白蚁亚科大部分是单配制（monogamy），但是也存在一雄多雌制（polygyny）和一雌多雄制（polyandry）。例如，在 *Ma. michaelseni* 中，约 75% 的群体是单配制，但也存在多雄制和多雌制

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的群体（Darlington，1985）。通常认为，一个巢中的多个蚁后遗传背景相似。但是研究表明，这些蚁后并不相关，而且每个蚁后都可以产生工蚁（Hacker *et al.*，2005）。多蚁后的蚁巢更可能发育为成熟的群体（Brandl *et al.*，2001）。室内饲养实验表明，多对生殖蚁有助于新建蚁巢的存活，但是当生殖蚁多于 3 对时，个体死亡率升高；多生殖蚁有助于群体发育只是在一个范围内，当生殖蚁个数过多时，对群体的发展不利（Chiu *et al.*，2018）。

1.3 培菌白蚁行为学研究

白蚁生活的隐蔽性增加了行为学研究的难度，前人利用摄影技术和特制的观察装置，对培菌白蚁的行为进行了一系列的研究。黑翅土白蚁 *Odontotermes formosanus*（Shiraki）和黄翅大白蚁 *Ma. barneyi* Light 是较为常见的危害种（Cheng *et al.*，2007；Wang *et al.*，2009），关于白蚁行为的研究多见于这两种白蚁。研究表明，食物可以从黑翅土白蚁的觅食工蚁传递给工蚁、兵蚁和若蚁，但是幼蚁很少从觅食工蚁获得营养（Huang *et al.*，2008）。黑翅土白蚁的觅食工蚁能够产生两种跟踪信息素：（3Z）-dodec-3-en-1-ol 和（3Z，6Z）-dodeca-3，6-dien-1-ol；前者仅具有方向效应，后者具有方向效应和募集效应，白蚁通过控制两种信息素的浓度和比例来控制觅食行为（Wen *et al.*，2014）。黑翅土白蚁在木霉处理的沙子中挖掘蚁道的能力受到抑制（Xiong *et al.*，2018）。在一定范围内，提高温度和湿度能够增强黑翅土白蚁的掘洞行为（Xu *et al.*，2018）。破坏蚁路后，黑翅土白蚁的遁逃行为分为三步：起始、个体逃遁以及单方向集体逃遁；白蚁个体逃遁中的速度比集体逃遁的要慢（Xiong *et al.*，2018）。非典型嗅觉受体 *Orco* 和血清素转运体基因表达下降可以影响黑翅土白蚁工蚁对同巢中其它工蚁的识别（Sun *et al.*，2019）。

工蚁中存在年龄行为多型（age polyethism）。例如大白蚁 *Ma. bellicosus* 中，老龄工蚁负责觅食、构筑蚁巢和运输水（Gerber *et al.*，1988）。另外一个关于 *Ma. bellicosus* 的研究也表明幼龄工蚁负责照顾蚁后，而老龄工蚁离开蚁巢觅食（Hinze and Leuthold，1999）。在 *Ma. subhyalinus*（Rambur）中，大工蚁占觅食群体的 88.8%，在这些大工蚁中，97.0% 的年龄大于 30 d；年龄小于 30 d 的大工蚁和小工蚁取食真菌孢子和植物材料（Badertscher *et al.*，1983）。植物材料和孢子在肠道内经过处理后，变成绿色的粪便排泄出来，称之为初级粪便，初级粪便作为构筑菌圃的材料；而老熟的菌圃被年龄大于 30 d 的大工蚁和小工蚁取食，作为暗色粘稠的排泄物排出，称之为最终粪便（Badertscher *et al.*，1983）。黑翅土白蚁只存在一种类型的工蚁，年老工蚁离开蚁巢觅食，而幼龄工蚁负责构筑菌圃，幼龄工蚁肠道内有很多无性孢子，表明幼龄工蚁取食小白球和木屑（Soleymaninejadian *et al.*，2014；Li *et al.*，2015）。黑翅土白蚁的多型行为导致了肠道微生物的差异（Li *et al.*，2016）。

1.4 培菌白蚁的蚁巢结构

新建蚁巢孵化出第一批工蚁必须将鸡枞菌的孢子带回蚁巢，新建菌圃，没有菌圃的蚁巢将最终死亡（Darlington，1994）。在幼龄巢和个别种的成年蚁巢中，生殖蚁生活在菌圃中；而对于大多数大白蚁亚科的白蚁，当蚁巢成熟后，蚁王和蚁后一般生活在专门建立的王宫中（Shellman-Reeve，1997；Korb，2010）。为了适应培菌的需要，大白蚁亚科的白蚁发展出了复杂的蚁巢结构。蚁巢内部密布着菌室。菌室之间通过蚁道相连。大白蚁亚科的蚁巢分地下巢和地上巢两种（Noirot and Darlington，2000）。地下巢完全位于地下。建立地下巢的白蚁包括 *Microtermes*，*Ancistrotermes*，*Acanthotermes*，*Odontotermes* 的很多种也建立地下巢。地上巢包括地上部分的土垄和地下部分，土垄由非常致密的土构筑而成，地下部分是幼蚁和菌圃生长活动的区域。地上巢有封闭的，但有些大白蚁亚科的白蚁也构筑开口的垄巢。地上巢初始发展阶段也是从地下开始的，然后地面部分逐渐扩展。

蚁巢能够维持相对稳定的微环境。例如，*Ma. bellicosus* 的蚁巢内温度能够保持在 30℃ 左右，每日的波动小于 3℃，每年的波动小于 1℃（Lüscher，1961）。土垄的内部具有不同的通风道来达到内部的空气流动。培菌白蚁蚁巢整体外观突出，*Ma. bellicosus* 的蚁巢有尖顶式（cathedral-shaped）和圆顶式（dome-shaped），两种不同形态的垄巢内气体循环模式不同。尖顶式垄巢中心有一个大的通风竖井，在垄巢周边的脊部有小的通风管道。由于垄巢周围和内部存在温度差异，形成温度梯度，这是空气在尖顶式垄巢内部循环的主要原因（Korb and Linsenmair，2000）。白天垄巢

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

脊部的通风管道迅速被加热，而中心的通风竖井加热相对较慢，这样加热的空气沿着脊部的通风管道上升，冷空气下降到中心的通风竖井，完成气体循环；在空气流动过程中，CO_2被排出垅巢，完成气体交换；夜晚蚁巢内气体循环的方向相反（Korb and Linsenmair，2000；Korb，2003）。*O. obesus*（Rambur）也存在类似的空气循环模式（King *et al.*，2015）。尖顶式垅巢脊部的空气流动也受到太阳位置的影响，太阳直接照射的地方空气流动性最强。*Ma. bellicosus* 在相同地区也建造圆顶式垅巢（Korb and Linsenmair，1999）。圆顶式垅巢的壁非常厚，缺乏复杂的脊和相应的通风管道，空气流动性差。因此，尖顶式垅巢内部的CO_2浓度和外界空气相当，而圆顶式垅巢内部CO_2浓度非常高（Korb and Linsenmair，2000）。

1.5　培菌白蚁生态功能

白蚁的蚁巢能够保持相对恒定的温度和湿度，从而维持一个相对稳定的环境。相较于其它土壤生物，白蚁能够生存在相对恶劣的环境中。白蚁作为生态系统工程师（ecosystem engineer），在维持生态系统的平衡中发挥了重要作用。大白蚁科的白蚁食性复杂，取食活的或死的植物材料，例如草、落叶和木材。由于大白蚁亚科的白蚁能够在蚁巢中培育鸡枞菌，使其能够高效的降解木质纤维。在热带生态系统中，培菌白蚁能够降解大量枯死植物，对于维持生态系统的平衡和物质循环发挥了关键的作用（Matsumoto，1976；Buxton，1981；Bignell and Eggleton，2000）。白蚁具有显著的生物扰动效应。白蚁在构建垅巢的过程中，混合唾液等物质，改变土壤的理化和生物特性（Khan*et al.*，2018）。白蚁在土壤中挖掘蚁道，也可以影响土壤的理化性质（Jouquet *et al.*，2011）。土白蚁 *Odontotermes* 掘洞行为增加了土壤的透水性和黏土含量（Cheik *et al.* 2018）。同时，白蚁也能够改变土壤有机质的含量（Jouquet *et al.*，2007）。培菌白蚁对土壤影响根据土壤的类别不同而异（Jouquet *et al.*，2016）。

白蚁对土壤湿度、碳和 pH 以及微生物的改变可以进一步影响植物群落的分布。培菌白蚁能够影响草类植物的分布（Jouquet *et al.*，2004），并促进木本植物的再生（Traoré *et al.*，2015）。还有研究表明，培菌白蚁能够降低蚁巢周围树木的总体密度，但却能增加低地和河边湿地生境中的树木密度（Davies *et al.*，2016）。在干旱季节，白蚁的活动量增加，进而加速枯木降解，增加土壤湿度和土壤营养成分，提高树苗在干旱时期的存活率，增强生态系统对干旱的抵抗程度（Ashton *et al.*，2019）。培菌白蚁群体死亡后，垅巢经腐蚀风化，营养物质再次循环进入土壤，也能为植物创造一个良好的生长环境（Khan *et al.*，2018）。

1.6　培菌白蚁防治

虽然培菌白蚁在维持生态系统的平衡中发挥了重要作用，但是也有一些种危害经济作物，例如茶树、咖啡树、可可、椰树、甘蔗等。这些种分布在 *Allodontermes*，*Hypotermes*，*Odontotermes*，*Microtermes*，*Macrotermes*，*Pseudacanthotermes*，and *Ancistrotermes*（Krishna *et al.*，2013；Diouf and Rouland-Lefevre，2018）。除了危害经济作物，还有一些属的白蚁在堤坝内筑巢，危害水坝的安全，例如 *Pseudacanthotermes*（Peppuy *et al.*，1998）和 *Odontotermes*。现有的白蚁群体灭治系统中多以几丁质合成抑制剂为有效成分，白蚁取食诱饵后，几丁质合成抑制剂在蚁巢内传播，白蚁因不能顺利蜕皮而死亡，从而达到灭治整个蚁巢的目的（Rust and Su，2012）。大白蚁亚科的白蚁发育为工蚁后，将不再蜕皮，但蚁巢内含有可以蜕皮的其它品级，例如幼蚁，为几丁质合成抑制发挥作用提供了可能性。*Ma. gilvus*（Hagen）垅巢中的幼蚁和工蚁的比例几乎相等（Lee *et al.*，2012），使用几丁质合成抑制剂氟啶脲为有效成分的饵剂对不同群体的 *Ma. gilvus* 表现出差异：中等大小的群体活动受到了极大的抑制，而对大的群体效果甚微（Lee *et al.*，2014）。因此，几丁质合成抑制剂防治培菌白蚁的效果受到质疑。除了几丁质合成抑制剂，前人对以氟虫腈为有效成分的饵剂也进行了效果测试，氟虫腈可以降低黑翅土白蚁觅食群体的大小（Huang *et al.*，2006）。也有氟虫腈能够根除 *Ma. gilvus* 群体的报道（Iqbal and Evans，2018）。

2　鸡枞菌

2.1　鸡枞菌分类及菌圃

鸡枞菌隶属于担子菌亚门 Basidiomycotina，是一种名贵的食用真菌，味道鲜美，营养丰富。鸡枞菌只存在于培菌白蚁的蚁巢中。华鸡枞菌属 *Sinotermitomyces* 曾作为一个单独的属（Zang，1981），但是分子系统学的研究表明，华鸡枞菌属

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的真菌应归纳为鸡枞菌属（FrØSlev *et al.*，2003）。鸡枞菌和大多数担子菌一样，属于异宗结合体系。通过对鸡枞菌子实体的 ITS 测序结果表明，ITS 的 PCR 产物为套峰；而对有性孢子发育来的菌丝的 ITS 区域进行扩增，PCR 结果显示为单峰（Henrik *et al.*，2005）。

菌圃是白蚁培菌的场所。菌圃中存在众多的细菌和真菌，例如其它丝状真菌和酵母（Guedegbe*et al.*，2009）。鸡枞菌和菌圃提取物能够抑制其它真菌的生长（Otani *et al.*，2019）。根据菌圃的老化程度，菌圃分为 3 层：上层菌圃、中层菌圃和下层菌圃。在黑翅土白蚁中，老年工蚁离开蚁巢觅食，将木屑带回蚁巢，幼年工蚁取食木屑和菌圃上的小白球，排泄出初级粪便，即为上层菌圃；上层菌圃逐渐老化，长满菌丝及无性生殖孢子小白球，称之为中层菌圃；鸡枞菌菌丝在菌圃上生长，进一步降解中层菌圃里的木质素，最终形成老熟菌圃，供老年工蚁取食（Li *et al.*，2015）。中层菌圃在微生物的发酵作用下，乙酸的含量最高（Li *et al.*，2016）。下层菌圃没有小白球生长。下层菌圃和小白球的氨基酸和脂肪酸含量与白蚁体内的相似，但是与新鲜的菌圃不同，说明了菌圃在白蚁营养中的关键作用（Chiu *et al.*，2019）。

2.2 鸡枞菌传播方式

鸡枞菌存在两种传播方式：水平传播和垂直传播。水平传播是比较原始的方式，并且存在于现今大多数种之中，而垂直传播则是派生的方式（Aanen *et al.*，2002）。垂直传播方式见于 *Microtermes* 属和 *Macrotermes* 属的一个种—*Ma. bellicosus*（Johnson，1981）。对于垂直传播方式的白蚁，因为生殖蚁携带无性孢子，新建蚁巢即使在密闭的环境中，也可以建立菌圃。*Microtermes* 属的鸡枞菌是通过雌性生殖蚁进行传播的。*Microtermes* 属的白蚁和鸡枞菌中存在较高的遗传多样性，并且二者对应关系的特异性不强，这提示不同种之间可以交换共生菌（van de Peppel *et al.*，2020）。*Ma. bellicosus* 的共生菌是通过雄性生殖蚁垂直传播的，它的共生真菌分为 3 个主要的支系，但这 3 个支系并非单系。最常见的支系广泛分布在西非、中非和南非。在这些地区，该共生菌也和 *Ma. subhyalinus* 与 *Ma. natalensis*（Haviland）形成共生关系。在 *Ma. subhyalinus* 与 *Ma. natalensis* 中，鸡枞菌是水平传播的，可以进行自由基因重组。但是在 *Ma. bellicosus* 中，由于是垂直传播，只有偶尔的基因重组。这表明鸡枞菌的群体遗传结构是由白蚁控制的，而不是由鸡枞菌本身（Nobre *et al.*，2011）。

2.3 鸡枞菌的生活史

鸡枞菌具有非常复杂的生活史。鸡枞菌的子实体只在白蚁婚飞后的特定时间产生。当白蚁婚飞后，鸡枞菌的子实体开始形成。当年新建蚁巢的第一批工蚁出去觅食，获得子实体产生的孢子，带回蚁巢。孢子萌发，长出初级菌丝。两种不同生殖型的初级菌丝融合，产生次级菌丝。次级菌丝在菌圃表面生长，产生无性孢子—小白球。小白球被幼年工蚁取食，在肠道内和木屑混合，作为粪便排泄出来，形成上层菌圃。新鲜菌圃中的无性孢子萌发，长出菌丝，然后再次形成小白球，完成无性世代的循环。在特定的条件下，小白球发育形成原基，进一步长出假根，最后形成鸡枞菌的子实体（陈楚鋆和温志强，1991）。在子实体形成过程中，细胞壁合成相关酶表达量升高（Rahmad*et al.*，2014）。不同鸡枞菌子实体形成的季节存在差异，研究表明地表植被多样性及强降雨量和鸡枞菌子实体的形成呈正相关，同时与菌圃的量存在相关性（Koné *et al.*，2011）。多样化的地表植被，为蚁巢提供了充足的碳源，有利于子实体的形成。野外的蚁巢并不全部都能生长出子实体。

3 培菌白蚁与鸡枞菌的共生关系

培菌白蚁与鸡枞菌是互利共生关系的典型例子。鸡枞菌只生长在大白蚁亚科白蚁的蚁巢中，一旦脱离白蚁的照顾，鸡枞菌很难成活；培菌白蚁需要取食鸡枞菌发酵熟化的菌圃和鸡枞菌的无性生殖孢子—小白球。当蚁巢死亡或者菌圃脱离白蚁的照顾，另一种真菌—炭角菌在菌圃上迅速生长，取代鸡枞菌，成为优势菌种。由于木质纤维含氮量低，而白蚁体内的碳氮比高，白蚁需要特殊的机制（例如肠道细菌的固氮作用）获得氮元素。而对于培菌白蚁而言，普遍认为鸡枞菌在食物氮富集中发挥了重要作用。然而，有研究表明，在培菌白蚁肠道内发现有固氮活动（Sapountzis *et al.*，2016）。

木质纤维在白蚁、鸡枞菌和白蚁肠道微生物的协同作用下降解。幼年工蚁取食木质纤维和鸡

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

枞菌的无性孢子，并在肠道中进行初步处理，比如对木质素进行切割加工，从而解除纤维素和半纤维素的物理屏障（Li*et al.*，2017）。经过这一轮消化，木质纤维被接种上鸡枞菌。白蚁 *Ma. natalensis* 的鸡枞菌具有目前已知的 128 种糖苷水解酶中的 111 种，因此具有降解复杂碳水化合物的能力（Poulsen *et al.*，2014）。通过建立 EST 库，发现菌圃中鸡枞菌果胶酶基因高表达，这些基因在植物细胞壁降解中发挥重要作用（Johjima *et al.*，2006）。在菌圃的老熟过程中，涉及到一系列蛋白酶的变化，植物成分在这个过程中逐渐被降解（da Costa *et al.*，2018）。菌圃中的微生物能够分解木糖，并将多糖降解为寡糖（Li *et al.*，2017）。经过鸡枞菌和细菌的协同发酵，菌圃逐渐老化成熟，最终形成下层菌圃，供老年工蚁食用。

一种白蚁可以和多种鸡枞菌共生，一种鸡枞菌也可以存在于不同种的白蚁中。但在更高级的分类单元中，白蚁和鸡枞菌具有特异关系（Aanen *et al.*，2007）。一个种的鸡枞菌平均寄生到一到两个属的白蚁中（Makonde *et al.*，2013）。通常认为，共生菌（symbiont）的多样性小于寄主（host）的多样性（Law and Lewis，1983）。然而，在白蚁中鸡枞菌的多样性与寄主的多样性相当，或者鸡枞菌的多样性要大些（Aanen *et al.*，2007）。白蚁与鸡枞菌在属一级相互关系的特异性也从体外实验中得到证实。在人工配制的培养基上，鸡枞菌在不同碳源上的生长与白蚁的属呈相关性，不与种呈相关性；具体来说，土白蚁 *Odontotermes* spp. 的鸡枞菌在以葡萄糖等为碳源的培养基上生长情况要比 *Ma. natalensis* 的鸡枞菌好，而 *Ma. natalensis* 鸡枞菌的优选碳源为阿拉伯树胶（da Costa *et al.*，2019）。但是，在一个蚁巢中的鸡枞菌是单一菌种（monoculture），相比于多个菌种的生长模式，单一菌种可以提高小白球的产量（Aanen *et al.*，2009）。

4　结语

培菌白蚁为鸡枞菌提供适宜的生长环境，通过复杂的机理进行鸡枞菌的培育；鸡枞菌则协助培菌白蚁进行木质纤维的降解。培菌白蚁和鸡枞菌之间紧密的共生关系使培菌白蚁具有高效降解木质纤维素的能力。培菌白蚁对维持生态系统的物质循环发挥了重要作用。培菌白蚁及鸡枞菌一直是白蚁研究的热点之一，但是白蚁生活的隐蔽性增加了研究的难度。目前，仍有许多待解决的科学问题。培菌白蚁蚁巢的研究主要限于地上巢，而对于地下巢，如何完成气体循环和交换，仍然知之甚少。菌圃内菌群的多样性和功能、子实体形成的分子机制、肠道微生物的作用仍是下一步研究的重点。转录组和宏基因组等组学技术的发展为上述问题的研究提供了新的思路和研究手段。培菌白蚁的某些种作为重要的害虫，其防治尚缺少有效环保的防治手段。同时，鸡枞菌作为一种美味食用菌，其人工栽培也是未来需要重点突破的研究方向。

参考文献（References）

Aanen DK，Eggleton P. Fungus-growing termites originated in African rain forest [J]. *Current Biology*，2005，15（9）：851－855.

Aanen DK，Eggleton P，Rouland-Lefevre C，*et al.* The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*，2002，99（23）：14887－14892.

Aanen DK，Ros VI，de Fine Licht HH，*et al.* Patterns of interaction specificity of fungus-growing termites and *Termitomyces* symbionts in South Africa [J]. *BMC Evolutionary Biology*，2007，7（1）：115.

Aanen DK，Henrik H，Debets AJ，*et al.* High symbiont relatedness stabilizes mutualistic cooperation in fungus-growing termites [J]. *Science*，2009，326（5956）：1103－1106.

Ashton LA，Griffiths HM，Parr CL，*et al.* Termites mitigate the effects of drought in tropical rainforest [J]. *Science*，2019，363（6423）：174－177.

Badertscher S，Gerber C，Leuthold R. Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus*（Isoptera）[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*，1983，12：115－119.

Bignell DE，Eggleton P. Termites in ecosystems. In：Abe T，Bignell DE，Higashi M，eds. Termites：Evolution，Sociality，Symbioses，Ecology [C]. Dordrecht：Springer，2000：363－387.

Brandl R，Hacker M，Bagine RKN，*et al.* Geographic variation of polygyny in the termite *Macrotermes michaelseni*（Sjöstedt）[J]. *Insectes Sociaux*，2001，48（2）：134－137.

Buxton RD. Termites and the turnover of dead wood in an arid tropical environment [J]. *Oecologia*，1981，51（3）：379－384.

Chen CJ，Wen ZQ. A study on the life cycle of *Termitomyces albuminosus* [J]. *Journal of Fujan Agricultural College*，1991，20（2）：192－195.［陈楚鋆，温志强. 鸡枞菌生活史的研究 [J]. 福建农学院学报，1991，20（2）：192－195］

Cheik S，Bottinelli N，Sukumar R，*et al.* Fungus－growing termite foraging activity increases water infiltration but only slightly and temporally impacts soil physical properties in southern Indian woodlands [J]. *European Journal of Soil Biology*，2018，89：20－24.

Cheng ML，Mo JC，Deng TF，*et al.* Biology and ecology of

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

Odontotermes formosanus in China (Isoptera: Termitidae) [J]. *Sociobiology*, 2007, 50 (1): 45 – 61.

Chiu CI, Neoh KB, Li HF. Colony – founding success of pleometrosis in a fungus – growing termite *Odontotermes formosanus* [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2018, 72 (1): 13.

Chiu CI, Ou JH, Chen CY, *et al.* Fungal nutrition allocation enhances mutualism with fungus – growing termite [J]. *Fungal Ecology*, 2019, 41: 92 – 100.

da Costa RR, Hu H, Pilgaard B, *et al.* Enzyme activities at different stages of plant biomass decomposition in three species of fungus – growing termites [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 84 (5): e01815 – 17.

da Costa RR, Vreeburg SME, Shik JZ, *et al.* Can interaction specificity in the fungus – farming termite symbiosis be explained by nutritional requirements of the fungal crop? [J]. *Fungal Ecology*, 2019, 38: 54 – 61.

Darlington, JPEC. Multiple primary reproductives in the termite *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt). In: Watson JAL, Okot-Kotber BM, Noirot C, eds. Caste Differentiation in Social Insects [C]. Pergamon: Elsevier, 1985: 187 – 200.

Darlington J. Nutrition and evolution in fungus-growing termites. In: Hunt JH, Nalepa CA, eds, Nourishment and Evolution in Insect Societies [C]. Boulder: Westview Press, 1994: 105 – 130.

Davies AB, Baldeck CA, Asner GP. Termite mounds alter the spatial distribution of African savanna tree species [J]. *Journal of Biogeography*, 2016, 43 (2): 301 – 313.

Diouf M, Rouland-Lefevre C. The fungus-growing termites: Biology, damage on tropical crops and specific management. In: Khan MA, Ahmad W, eds, Termites and Sustainable Management, Sustainability in Plant and Crop Protection [C]. Cham: Springer, 2018: 1 – 35.

Edwards R, Mill AE. Termites in Buildings. Their Biology and Control [M]. East Grinstead: Rentokil Ltd., 1986: 22 – 26.

Eggleton P. Global patterns of termite diversity. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, eds, Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology [C]. Dordrecht: Springer, 2000: 25 – 51.

Engel MS, Krishna K. Family-group names for termites (Isoptera) [J]. *American Museum Novitates*, 2004, 3432: 1 – 9.

FrØSlev TG, Aanen DK, Laessøe T, *et al.* Phylogenetic relationships of *Termitomyces* and related taxa [J]. *Mycological Research*, 2003, 107 (11): 1277 – 1286.

Gerber C, Badertscher S, Leuthold RH. Polyethism in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera) [J]. *Insectes Sociaux*, 1988, 35 (3): 226 – 240.

Guedegbe HJ, Miambi E, Pando A, *et al.* Occurrence of fungi in combs of fungus-growing termites (Isoptera: Termitidae, Macrotermitinae) [J]. *Mycological Research*, 2009, 113 (10): 1039 – 1045.

Hacker M, Kaib M, Bagine RKN, *et al.* Unrelated queens coexist in colonies of the termite *Macrotermes michaelseni* [J]. *Molecular Ecology*, 2005, 14 (5): 1527 – 1532.

Henrik H, Andersen A, Aanen DK. *Termitomyces* sp. associated with the termite *Macrotermes natalensis* has a heterothallic mating system and multinucleate cells [J]. *Mycological Research*, 2005, 109 (3): 314 – 318.

Hinze B, Leuthold RH. Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae) [J]. *Insectes Sociaux*, 1999, 46 (4): 392 – 397.

Huang QY, Lei CL, Xue D. Field evaluation of a fipronil bait against subterranean termite *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2006, 99 (2): 455 – 461.

Huang QY, Wang WP, Mo RY, *et al.* Studies on feeding and trophallaxis in the subterranean termite *Odontotermes formosanus* using rubidium chloride [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2008, 129 (2): 210 – 215.

Huang QY, Sun PD, Zhou XG, *et al.* Characterization of head transcriptome and analysis of gene expression involved in caste differentiation and aggression in *Odontotermes formosanus* (Shiraki) [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (11): e50383.

Iqbal N, Evans TA. Evaluation of fipronil and imidacloprid as bait active ingredients against fungus-growing termites (Blattodea: Termitidae: Macrotermitinae) [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2018, 108: 14 – 22.

Johnson RA. Colony development and establishment of the fungus comb in *Microtermes* sp. nr. *Usambaricus* (Sjöstedt) (Isoptera: Macrotermitinae) from Nigeria [J]. *Insectes Sociaux*, 1981, 28 (1): 3 – 12.

Johjima T, Taprab Y, Noparatnaraporn N, *et al.* Large-scale identification of transcripts expressed in a symbiotic fungus (*Termitomyces*) during plant biomass degradation [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2006, 73 (1): 195 – 203.

Jouquet P, Boulain N, Gignoux J, *et al.* Association between subterranean termites and grasses in a West African savanna: Spatial pattern analysis shows a significant role for *Odontotermes* n. *pauperans* [J]. *Applied Soil Ecology*, 2004, 27 (2): 99 – 107.

Jouquet P, Bottinelli N, Lata JC, *et al.* Role of the fungus – growing termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae) in the dynamic of clay and soil organic matter content [J]. *An Experimental Analysis. Geoderma*, 2007, 139 (1 – 2): 127 – 133.

Jouquet P, Traoré S, Choosai C, *et al.* Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47 (4): 215 – 222.

Jouquet P, Chintakunta S, Bottinelli N, *et al.* The influence of fungus-growing termites on soil macro and micro-aggregates stability varies with soil type [J]. *Applied Soil Ecology*, 2016, 101: 117 – 123.

King H, Ocko S, Mahadevan L. Termite mounds harness diurnal temperature oscillations for ventilation [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112 (37): 11589 – 11593.

Khan MA, Ahmad W, Paul B. Ecological impacts of termites. In: Khan MA, Ahmad W, eds, Termites and Sustainable Management [C]. Cham: Springer, 2018: 201 – 216.

Koné NA, Dosso K, Konaté S, *et al.* Environmental and biological determinants of *Termitomyces* species seasonal fructification in central and southern Côte d'Ivoire [J]. *Insectes Sociaux*, 2011, 58 (3): 371 – 382.

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Korb J. Thermoregulation and ventilation of termite mounds [J]. *Naturwissenschaften*, 2003, 90 (5): 212 – 219.

Korb J. Termite mound architecture, from function to construction. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N, eds, Biology of Termites: A Modern Synthesis [C]. Dordrecht: Springer, 2010: 349 – 373.

Korb J, Linsenmair KE. The architecture of termite mounds: A result of a trade-off between thermoregulation and gas exchange? [J]. *Behavioral Ecology*, 1999, 10: 312 – 316.

Korb J, Linsenmair KE. Ventilation of termite mounds: New results require a new model [J]. *Behavioral Ecology*, 2000, 11 (5): 486 – 494.

Krishna K. Introduction. In: Krishna K, Weesner F, eds. Biology of Termites, Vol. 1 [C]. New York: Academic Press, 1969: 1 – 17.

Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, *et al*. Treatise on the Isoptera of the World: 1. Introduction [J]. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2013, 2013 (377): 1 – 200.

Law R, Lewis DH. Biotic environments and the maintenance of sex-some evidence from mutualistic symbioses [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1983, 20 (3): 249 – 276.

Lee CC, Neoh KB, Lee CY. Caste composition and mound size of the subterranean termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera: Termitidae: Macrotermitinae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2012, 105 (3): 427 – 433.

Lee CC, Neoh KB, Lee CY. Colony size affects the efficacy of bait containing chlorfluazuron against the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* (Blattodea: Termitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2014, 107 (6): 2154 – 2162.

Li HJ, Yang MY, Chen YE, *et al*. Investigation of age polyethism in food processing of the fungus-growing termite *Odontotermes formosanus* (Blattodea: Termitidae) using a laboratory artificial rearing system [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108 (1): 266 – 273.

Li HJ, Dietrich C, Zhu N, *et al*. Age polyethism drives community structure of the bacterial gut microbiota in the fungus-cultivating termite *Odontotermes formosanus* [J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18 (5): 1440 – 1451.

Li HJ, Yelle DJ, Li C, *et al*. Lignocellulose pretreatment in a fungus-cultivating termite [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017, 114 (18): 4709 – 4714.

Lo N, Eggleton P. Termite phylogenetics and co-cladogenesis with symbionts. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N, eds. Biology of Termites: A Modern Synthesis [C]. Dordrecht: Springer, 2011: 27 – 50.

Lüscher M. Air-conditioned termite nests [J]. *Scientific American*, 1961, 205: 138 – 145.

Makonde HM, Boga HI, Osiemo Z, *et al*. Diversity of *Termitomyces* associated with fungus-farming termites assessed by cultural and culture-independent methods [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (2): e56464.

Matsumoto T. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia [J]. *Oecologia*, 1976, 22 (2): 153 – 178.

Neoh KB, Lee CY. Developmental stages and castes of two sympatric subterranean termites *Macrotermes gilvus* and *Macrotermes carbonarius* (Blattodea: Termitidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2009, 102 (6): 1091 – 1098.

Noirot C. Formation of castes in the higher termites. In: Krishna K, Weesner FM, eds, Biology of Termites, Vol. I [C]. New York: Academic Press, 1969: 311 – 350.

Noirot C. The caste system in higher termites. In: Watson JAL, Okot-Kotber BM, Noirot C, eds. Caste Differentiation in Social Insects [C]. Pergamon: Elsevier, 1985: 75 – 86.

Noirot C, Darlington JP. Termite nests: Architecture, regulation and defence. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, eds, Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology [C]. Dordrecht: Springer, 2000: 121 – 139.

Nobre T, Fernandes C, Boomsma JJ, *et al*. Farming termites determine the genetic population structure of *Termitomyces* fungal symbionts. *Molecular Ecology*, 2011, 20 (9): 2023 – 2033.

Okot-Kotber BM. Instars and polymorphism of castes in *Macrotermes michaelseni* (Isoptera, Macrotermitinae) [J]. *Insectes Sociaux*, 1981, 28 (3): 233 – 246.

Peppuy A, Robert A, Delbecque JP, *et al*. Efficacy of hexaflumuron against the fungus-growing termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) [J]. *Pesticide Science*, 1998, 54 (1): 22 – 26.

Poulsen M, Hu H, Li C, *et al*. Complementary symbiont contributions to plant decomposition in a fungus-farming termite [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111 (40): 14500 – 14505.

Rahmad N, Al-Obaidi JR, Rashid NMN, *et al*. Comparative proteomic analysis of different developmental stages of the edible mushroom *Termitomyces heimii* [J]. *Biological Research*, 2014, 47 (1): 30.

Rust MK, Su NY. Managing social insects of urban importance [J]. *Annual Review of Entomology*, 2012, 57: 355 – 375.

Sapountzis P, de Verges J, Rousk K, *et al*. Potential for nitrogen fixation in the fungus-growing termite symbiosis [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1993.

Shellman-Reeve JS. The spectrum of eusociality in termites. In: Choe JC, Crespi BJ, eds. Social Behavior in Insects and Arachnids [C]. Cambridge: University Press, 1997: 52 – 93.

Soleymaninejadian E, Ji BZ, Liu SW, *et al*. Polyethism in *Odontotermes formosanus* Shiraki [J]. *International Journal of Biological & Medical Research*, 2014, 5: 4231 – 4238.

Sun PD, Yu SX, Merchant A, *et al*. Downregulation of *Orco* and 5-*HTT* alters nestmate discrimination in the subterranean termite *Odontotermes formosanus* (Shiraki) [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: 714.

Sun PD, Li GH, Jian JB, *et al*. Transcriptomic and functional analyses of phenotypic plasticity in a higher termite, *Macrotermes barneyi* Light [J]. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 964.

Traoré S, Tigabu M, Jouquet P, *et al*. Long-term effects of *Macrotermes* termites, herbivores and annual early fire on woody undergrowth community in Sudanian woodland, Burkina Faso [J]. *Flora*, 2015, 211: 40 – 50.

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

van de Peppel LJ, Aanen DK. High diversity and low host-specificity of *Termitomyces symbionts cultivated by Microtermes* spp. indicate frequent symbiont exchange [J]. *Fungal Ecology*, 2020, 45: 100917.

Wang ZY, Mo JC, Lu YJ. Biology and ecology of *Macrotermes barneyi* (Isoptera: Termitidae) [J]. *Sociobiology*, 2009, 54 (3): 777 – 786.

Wen P, Ji BZ, Sillam-Dussès D. Trail communication regulated by two trail pheromone components in the fungus-growing termite *Odontotermes formosanus* (Shiraki) [J]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (3): e90906.

Xiong HP, Xue KN, Qin WQ, *et al*. Does soil treated with conidial formulations of *Trichoderma* spp. Attract or repel subterranean termites? [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111 (2): 808 – 816.

Xiong HP, Chen X, Wen YZ, *et al*. Escaping and repairing behaviors of the termite *Odontotermes formosanus* (Blattodea: Termitidae) in response to disturbance [J]. *PeerJ*, 2018, 6: e4513.

Xu H, Zhu QK, Hu W, *et al*. Impacts of different environmental factors on tunnelling behaviour of the subterranean termite *Odontotermes formosanus* (Shiraki) [J]. *Ethology Ecology & Evolution*, 2019, 31 (3): 231 – 239.

Zang M. *Sinotermitomyces*, a new genus of Amanitaceae from Yunnan, China [J]. *Mycotaxon*, 1981, 13: 171 – 174.

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net