



李广升, 张治东, 杜澄举, 柴振杰, 冶晓莉, 陈伟文, 王偲. 近25年台湾乳白蚁生物学研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2025, 47 (2): 372-403. LI Guang-Sheng, ZHANG Zhi-Dong, DU Cheng-Ju, CHAI Zhen-Jie, YE Xiao-Li, CHEN Wei-Wen, WANG Cai. Research advance of *Coptotermes formosanus* biology in recent 25 years [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2025, 47 (2): 372-403.

近25年台湾乳白蚁生物学研究进展

李广升^{1*}, 张治东^{1*}, 杜澄举¹, 柴振杰¹, 冶晓莉¹, 陈伟文^{2**}, 王偲^{1**}

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 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: 台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 是广泛分布于全球亚热带和温带地区的食木害虫, 主要危害各种木质结构和林木。由于台湾乳白蚁造成的巨大经济损失和破坏, 近年来受到学界高度关注。深入了解台湾乳白蚁生物学是防治的基础, 本文系统综述了2000年以来发表的相关论文。台湾乳白蚁的全球分布是由东亚多次引进和桥头堡效应共同造成的, 随着全球气候的变化, 预计其适宜分布范围还将不断增加。由于台湾乳白蚁的觅食、挖掘和交哺等行为与其化学防治(饵剂法和化学屏障法)紧密相关, 得到了较为深入的研究。近年来, 一系列具有踪迹、聚集、挖掘和诱食活性的信息化合物被成功鉴定和筛选, 也为诱杀台湾乳白蚁提供了新的思路 and 方向。由于台湾乳白蚁对病原微生物具有免疫应答和行为抗性, 其生物防治的研究一度陷入僵局, 但RNA干扰等技术能够抑制台湾乳白蚁的抗病机制, 有望在不久的将来开发出新的防治技术。此外, 台湾乳白蚁也与木腐菌、蓝变真菌和木霉菌等环境微生物, 以及原生鞭毛虫、细菌、古细菌和病毒等肠道微生物具有复杂的相互作用。台湾乳白蚁具有两个独立但互补的纤维素降解系统, 一个是由自身产生的纤维素酶构成的内源纤维素降解系统, 另一个是由后肠的共生微生物构成的外源性纤维素降解系统, 其高效降解木质纤维素的能力对生物质能研究具有重要的启发意义。

关键词: 台湾乳白蚁; 行为; 白蚁-微生物互作; 木质纤维素; 生物质能

中图分类号: Q968.1

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2025) 02-0372-32

Research advance of *Coptotermes formosanus* biology in recent 25 years

LI Guang-Sheng^{1*}, ZHANG Zhi-Dong^{1*}, DU Cheng-Ju¹, CHAI Zhen-Jie¹, YE Xiao-Li¹, CHEN Wei-Wen^{2**}, WANG Cai^{1**} (1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangzhou 510260, China)

Abstract: The Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, is a wood-feeding pest widely distributed in subtropical and temperate regions of the world, mainly damaging various wooden structures and trees. Due to the massive economic losses and damage caused by *C. formosanus*, it has drawn significant academic attention in recent years. The understanding of *C. formosanus* biology is the basis for developing control methods. Here, we systematically reviewed papers about *C. formosanus* biology published since 2000. The global distribution of *C. formosanus* is caused by multiple introductions from East Asia and the bridgehead effect, and its suitable distribution range may expand due to global climate

基金项目: 广东省林业科技创新项目 (2023KJCX023)

*共同第一作者: 李广升, 男, 硕士研究生, 主要研究方向为白蚁防治, E-mail: 20232159010@stu.scau.edu.cn; 张治东, 男, 博士研究生, 主要研究方向为白蚁防治, E-mail: zzd0831@stu.scau.edu.cn

**共同通讯作者 Author for correspondence: 王偲, 男, 博士, 教授, 主要研究方向为昆虫行为学与林业有害生物综合防治, E-mail: wangcai@scau.edu.cn; 陈伟文, 男, 博士, 助理研究员, 研究方向为白蚁免疫机制与生物防治, E-mail: chenweiwen1989@yeah.net

收稿日期 Received: 2025-01-13; 修回日期 Revision received: 2025-02-26; 接受日期 Accepted: 2025-02-27

changes. *C. formosanus* behaviors such as foraging, tunneling, and trophallaxis closely associated with chemical control methods (i.e., baiting and chemical barrier) have been intensively researched. In addition, a series of semiochemicals with trail-following, aggregating, tunneling, and phagostimulatory activities have been successfully identified and screened, providing new insights to lure and kill *C. formosanus*. Due to the immune response and behavioral resistance of *C. formosanus* against entomopathogens, the research on biological control of termites has been stalled. However, technologies such as RNA interference are expected to suppress the disease resistance of *C. formosanus* and may bring new control technologies. In addition, *C. formosanus* has complex interactions with environmental microorganisms such as wood-decaying, blue-staining, and *Trichoderma* fungi, as well as gut microorganisms such as protozoan flagellates, bacteria, archaea, and viruses. *C. formosanus* has two independent but complementary cellulose degradation systems - the endogenous cellulose degradation system composed of cellulase produced by termites and the exogenous cellulose degradation system composed of symbiotic microorganisms. Its ability to efficiently degrade lignocellulose has important implications for biomass energy research.

Key words: Formosan subterranean termite; behavior; termite-microbe interaction; lignocellulose; biomass energy

台湾乳白蚁 *Coptotermes formosanus* 又称“家白蚁”。顾名思义，这种害虫主要危害人居环境中的木质结构（周寅强，2024）。最新的研究表明台湾乳白蚁也危害各种林木（陈正麟等，2012；Evans *et al.*, 2019）。由于台湾乳白蚁的广泛分布，在世界范围内造成了巨大的经济损失。在我国，每年因白蚁造成的经济损失超过10亿美元，而台湾乳白蚁是主要的危害类群之一（Ahmad *et al.*, 2021）。需要特别指出的是，深入理解台湾乳白蚁的生物习性对开发高效的防控技术有重要意义。例如，目前广泛使用的饵剂法依赖于台湾乳白蚁在地下挖掘隧道、定位诱饵站、取食毒饵，并通过交哺行为将有效成分传递给巢群中的其他个体（Su, 2019；Chouvenc, 2024a）。此外，土壤屏障法也与台湾乳白蚁的挖掘行为密切相关（Lee and Neoh, 2023）。深入研究这些行为过程，找到能够促进台湾乳白蚁取食的饵料和引诱白蚁的信息化合物，能够在很大程度上提高防控效果，减少施药量和成本。

白蚁是目前已知最早进化出真社会性的动物类群，在距今1亿年前的缅甸琥珀中发现的白蚁群体即表现出世代重叠、合作育幼与品级分化等特征（Zhao *et al.*, 2020）。研究台湾乳白蚁的社会行为、免疫机制、化学生态和分子生物学能够极大的丰富和促进社会生物学的发展。例如，社会性昆虫面对病原体威胁时，能够通过群体行为（梳理、交哺和埋葬等）和生理机制增强群体的抗病

能力（Liu *et al.*, 2015；Stroeymeyt *et al.*, 2018）。由于白蚁巢群密度高，生存环境湿度大，为病原体的传播提供了有利机会。然而，最新的研究表明台湾乳白蚁群体也具有一系列生理和行为机制应对病原体，为真社会性的进化提供了独特的视角（Bulmer and Stefano, 2022；Chen *et al.*, 2023a）。此外，白蚁的肠道内具有不同的微生境和功能区域，这种复杂的结构使得白蚁与肠道微生物形成紧密的共生关系，并能高效地消化木质纤维素，被称为“世界上最小的生物反应器”（Brune and Friedrich, 2000；Arora *et al.*, 2022；Dar *et al.*, 2024a）。深入了解这一生物过程并实现体外模拟无疑具有广阔的应用前景（Ali *et al.*, 2021；Dar *et al.*, 2025）。尽管近25年来，台湾乳白蚁基础生物学领域产生了大量研究，但缺乏系统的总结。本文综述了近年来台湾乳白蚁的分布危害、行为生理、化学生态、微生物互作和木质纤维素分解过程的相关文献，以为读者提供参考。

1 台湾乳白蚁的鉴定、分布和危害

1.1 台湾乳白蚁的形态特征与鉴定

兵蚁的形态特征是台湾乳白蚁鉴定的主要依据。黄复生等（2000）对此进行了详细描述：台湾乳白蚁兵蚁的头部呈椭圆形，最宽处位于中段以后，前端和后端较中段狭窄；囟孔为上窄下宽

的卵圆形，位于前端微突起的短管上；上颚镰刀形，左上颚基部有一深凹刻及4个突起，颚面其余部分光滑无齿；上唇舌形，前端尖有一透明尖，伸达闭拢的上颚长度一半；触角为14~15节；前胸背板平坦，较头部狭窄，前缘和后缘中央有缺刻。王新国等（2015）报道兵蚁的凶孔侧毛数、头区刚毛数、头型、触角节数、上颚弯曲度、前胸背板刚毛数和前胸背板侧缘形状等七个特征在乳白蚁属同种内比较稳定，而在部分物种间有较明显的区别，可作为区分乳白蚁属各物种的有效特征。在不同地理种群的台湾乳白蚁兵蚁中，头最宽、头长（至颚基）和左上颚长3个量度特征反映了大部分的变异信息，而头指数和腰指数稳定性较好，有利于台湾乳白蚁的形态学鉴定（刘炳荣等，2014）。对台湾乳白蚁兵蚁头部的主要量度性状变异进行聚类分析，11个地理种群的不同量度性状存在显著差异，但形态变异与其地理距离不存在显著的相关性（刘炳荣等，2014）。此外，Mao和Henderson（2006）报道台湾乳白蚁从工蚁到兵蚁的分化需经过两次蜕皮，前兵蚁（经过一次蜕皮）与兵蚁唇基、上唇和上颚的大小和形状均存在显著差异，因此前兵蚁可能不适合用于台湾乳白蚁的形态鉴定。此外，尽管我国报道了较多的乳白蚁属物种，但可能存在同物异名的情况。根据兵蚁形态特征的系统发育树研究，我国乳白蚁同种异名主要分为台湾乳白蚁和格斯特乳白蚁 *Coptotermes gestroi* 两个分支（Ke *et al.*, 2022），如柯云玲等（2016）报道赭黄乳白蚁 *Coptotermes ochraceus* 实为台湾乳白蚁的次异名。

1.2 台湾乳白蚁的分子鉴定

分子鉴定是台湾乳白蚁鉴定的重要方式。Szalanski等（2004）基于对12种乳白蚁线粒体rRNA 16S核苷酸序列的比较，设计了台湾乳白蚁特异性的聚合酶链反应（PCR）引物对FST-F（5'-TAAACAA ACAACAACAACAACAAAC-3'）和FST-R（5'-ATG GCTTGACGAGGCACAA-3'），该引物对可扩增出台湾乳白蚁的特异性扩增子（151 bp），但其它乳白蚁均不能得到该PCR产物。姜金林等人（2009）针对台湾乳白蚁和曲颚乳白蚁 *Coptotermes curvignathus* 的12S rRNA基因，设计了台湾乳白蚁特异性上游引物for1（CATACTAATAATCCAACCA ATAAT）、曲颚乳白蚁特异性上游引物cur2（CATACCAATTAATCCAACCAGCAAT）、通

用上游引物 com3（AAGCTGCACCTTGACCTGAA）和通用下游引物 com4（GGTATCTTATTCCGTTCAGAG GAA TC）；其中，com3和com4能使台湾乳白蚁和曲颚乳白蚁样品都扩增出特异性产物，for1和com4引物能使台湾乳白蚁扩增出特异性产物，cur2和com4能使曲颚乳白蚁扩增出特异性产物，从而区分两种乳白蚁。Janowiecki和Szalanski（2015）设计了白蚁通用的寡核苷酸引物16S 104F（5'-CCTCYCATCRCCCAACRAA-3'）和16S 368R（5'-TTGAAG GGCCGCGGTATYTT-3'）。利用16S 104F、16S 368R和FST-F引物组，可使台湾乳白蚁的DNA通过PCR反应产生两条262 bp和221 bp的扩增子，而其他13种白蚁仅能产生一条262 bp的扩增子，从而鉴定出台湾乳白蚁（Szalanski *et al.*, 2004; Janowiecki and Szalanski, 2015）。

1.3 台湾乳白蚁的起源

长期以来，东亚地区被认为是台湾乳白蚁的起源地（Blumenfeld *et al.*, 2021）。通过对CO II、12S rRNA和16S rRNA的部分线粒体序列分析，Li等（2009）发现台湾乳白蚁的中国台湾省种群、中国其他地区种群和日本种群的亲缘关系较近，但台湾省种群中这3个基因序列的遗传变异（0.7%~0.8%）高于其他种群（0~0.3%），因此认为台湾省可能是台湾乳白蚁的起源地。此外，在日本琉球群岛、鹿儿岛县和本州中部的纪伊半岛沿海地区发现了两种寄居在台湾乳白蚁蚁巢中的隐翅虫 *Sinophilus yukoae* 和 *Japanophilus hojoi*，结合Emerson-Kistner原则（即白蚁在原始栖息地以外区域扩散的过程中会完全丢失与之共生的蟹客），这些地区可能是台湾乳白蚁最初的分布区域（Maruyama and Iwata, 2002; Maruyama *et al.*, 2012）。

1.4 台湾乳白蚁的扩散

台湾乳白蚁是一种广泛分布于暖温带和亚热带地区的入侵物种，其适宜活动在11.1~39.5℃的温度范围内，存活的最低温度为7.2℃ ± 2.1℃（Patel *et al.*, 2019）。与北美散白蚁相比，台湾乳白蚁的耐热性较强，但对寒冷的耐受性较弱，这在一定程度上限制了其向高纬度地区的扩散（Hu and Appel, 2004）。台湾乳白蚁的全球分布是由东亚的多次引进和桥头堡效应（入侵种群进一步扩散到其他地区）共同造成的。Evans等（2013）认为台湾乳白蚁约在1700年入侵日本，之后入侵马绍尔岛、中途岛以及夏威夷。Blumenfeld等

(2021) 报道台湾乳白蚁至少两次通过东亚入侵夏威夷(约1870年),且夏威夷种群约在1930年通过桥头堡效应进一步入侵美国东南部,随后来自中国中南部的台湾乳白蚁约在1940年入侵美国东南部的佛罗里达州,两者共同向美国本土其他州扩散。Husseneder等(2012)的遗传学分析同样表明美国存在多次台湾乳白蚁的入侵事件。

在美国,台湾乳白蚁主要通过受侵染的木材(特别是铁路枕木、盆栽植物和家具)迅速扩散(Evans *et al.*, 2013)。目前,在美国的佛罗里达州、南卡罗来纳州、北卡罗来纳州、路易斯安那州、德克萨斯州、密西西比州、阿拉巴马州、加利福尼亚州、佐治亚州和田纳西州均已发现台湾乳白蚁(Evans *et al.*, 2013)。其中,在密西西比州,该物种已由南向北扩散到中部地区的海因兹县、兰金县和麦迪逊县(Sun *et al.*, 2007)。据Chouvenec等(2016)报道,佛罗里达州东南部大都会地区受台湾乳白蚁侵害的风险已从2000年的0.42%上升到2015年的5.1%。然而,台湾乳白蚁在该地区的种群数量仍处于增长的早期阶段,根据Logistic增长模型,如果保持这一扩张速度,到2040年,台湾乳白蚁和格斯特乳白蚁*Coptotermes gestroi*在该地区的分布将会有大量重叠,从而使建筑结构受到白蚁侵害的风险达到50%(Chouvenec *et al.*, 2016)。

随着全球气候的变化,台湾乳白蚁的适宜分布范围预计将进一步扩大(Cao *et al.*, 2024)。例如,韩国大部分地区冬季的平均温度低于4°C,低于台湾乳白蚁存活的最低温度。但Lee等(2021)认为随着年平均气温的逐渐上升,未来韩国可能会变得适合台湾乳白蚁生存。此外,近年来在以色列等非典型气候地区也发现了台湾乳白蚁(Scheffrahn *et al.*, 2020),表明全球扩散的趋势仍在持续。

1.5 台湾乳白蚁的危害

1.5.1 对建筑物和公共设施的危害

全球已知的2300多种白蚁中,有183种会对建筑物造成破坏,83种危害尤为严重,其中乳白蚁是分布较广、危害较大的种类(Su and Scheffrahn, 2000; Rust and Su, 2012)。台湾乳白蚁可在房屋建筑结构内筑巢并取食木构件和家具,从而影响房屋建筑的正常使用并造成安全问题。据报道,中国南昌市的23处古建筑中,78.26%遭

受了不同程度的白蚁危害,其中台湾乳白蚁的危害率占危害总数的66.67%(曾吉华等, 2010)。中国厦门园博园中有多种白蚁造成危害,其中台湾乳白蚁是为害房屋建筑和园林小品的优势种,蚁害率达45.6%(王谨, 2019)。此外,大量有翅成虫的分飞还会给人们带来心理上的不适(胡寅等, 2013)。尽管通常认为黑翅土白蚁*Odontotermes formosanus*和黄翅大白蚁*Macrotermes barneyi*是危害水利设施的主要白蚁种类,但Henderson(2008)指出台湾乳白蚁啃食破坏水泥防洪墙的接缝并筑巢形成地下空洞,可能是2005年美国新奥尔良市洪灾的诱因之一。

1.5.2 对树木和森林生态系统的危害

近年来,越来越多的研究表明台湾乳白蚁也危害各种林木树种。例如,在中国南宁市调查的57种园林树木中,有44种遭受台湾乳白蚁的侵害,受害树木占调查树木总数的13.38%,其中1.6%的树木受害程度严重甚至枯死(陈正麟等, 2012)。在中国浙江省缙云县的1900棵不同品种的古树中,发现有1076棵受到白蚁不同程度的侵害,台湾乳白蚁是主要的危害蚁种之一,其主要的危害方式是在树心内或树根处筑巢,并大量取食木质部(项建平, 2012)。此外,Evans等(2019)报道台湾乳白蚁已经成功入侵了美国东南部森林生态系统,并对多种树种造成不同程度的危害。在美国南卡罗来纳州查尔顿的森林中,栎树*Quercus* spp.和红花槭*Acer rubrum*受台湾乳白蚁的危害最严重;而在路易斯安那州新奥尔良,山核桃树*Carya* spp.、落羽杉*Taxodium distichum*、多花紫树*Nyssa sylvatica*和北美枫香*Liquidambar styraciflua*受害最为严重(Evans *et al.*, 2019)。Brown等(2007)报道在路易斯安那州,受到台湾乳白蚁侵害的树木还包括薄壳山核桃*Carya illinoensis*、松树*Pinus* sp.、水栎*Quercus nigra*和弗吉尼亚栎*Quercus virginiana*。

1.5.3 其他危害

台湾乳白蚁作为入侵物种,可能与本地物种产生竞争。当其入侵新的地区时,可能会加速该地区木材的分解,从而对本土白蚁与其他食木昆虫造成更大的生存压力(Evans, 2021)。同时,台湾乳白蚁的入侵还可能间接增加入侵地区捕食者的数量,进一步影响生态平衡(Evans, 2021)。

1.6 防治后台湾乳白蚁种群的恢复

在白蚁种群数量较多的地区, 区域防治后台湾乳白蚁可能会再次入侵。在美国新奥尔良市路易斯阿姆斯特朗公园, 大面积防治后的20个月内台湾乳白蚁种群数量就恢复到防治前的43%, 且在53个月内种群数量达到顶峰 (Mullins *et al.*, 2011; Su *et al.*, 2016)。根据遗传数据分析, 这些重新入侵的台湾乳白蚁由3个部分组成 (Mullins *et al.*, 2011)。其一是原本存在于公园内较小的台湾乳白蚁种群, 在防治前被其它较大的种群压制, 隐藏于公园内; 其二是来自公园外的成熟台湾乳白蚁蚁群, 它们在公园内的蚁群被消灭后逐渐扩大活动范围至公园边界, 并进入公园内部; 其三是由台湾乳白蚁分飞蚁配对后在公园内建立新的蚁群。这些研究为台湾乳白蚁的可持续防治提供了重要的科学依据。

2 台湾乳白蚁行为学

2.1 觅食行为

2.1.1 台湾乳白蚁觅食活动特点

在中国亚热带, 台湾乳白蚁觅食活动的季节性波动呈现“M”型, 即觅食高峰期在6月-7月和9月-10月 (Ruan *et al.*, 2015)。在美国新奥尔良市为期2年的野外监测研究中, 台湾乳白蚁的觅食行为在冬季显著降低, 但只有在土壤平均温度低于15℃的冬天, 台湾乳白蚁才会放弃地下监测站 (Cornelius and Osbrink, 2011a)。在实验室培养6~8年的台湾乳白蚁群体中 (由有翅成虫开始培养), 大多数白蚁更倾向于停留在蚁王、蚁后所在的区域附近, 仅有少部分工蚁参与觅食活动, 且觅食距离与蚁群规模呈正相关 (Su *et al.*, 2017a)。此外, 不同龄期的台湾乳白蚁觅食活动具有一定的差异, 龄期小的个体则倾向于在蚁王、蚁后附近活动, 而龄期最大的工蚁更倾向于在远离蚁王、蚁后的地点觅食, 但最大觅食距离与巢群中各龄期白蚁的组成无显著相关性 (Su *et al.*, 2017a)。在野外条件下, 台湾乳白蚁的觅食范围能够达到671.9 m², 能够在距离主巢至少56.7 m处觅食 (Ruan *et al.*, 2015)。

2.1.2 影响台湾乳白蚁取食的因素

木材种类: 对于美国常用的3种商业木材 (北美黄杉 *Pseudotsuga menziesii*、美国南方松 *Pinus*

spp. 和北美红杉 *Sequoia sempervirens*), 台湾乳白蚁偏向于取食北美黄杉和美国南方松 (Hapukotuwa and Grace, 2011)。Kasseneey 等 (2011) 比较了8种不同的木材, 发现台湾乳白蚁在选择试验中偏向于取食枫香 *Liquidambar formosana*; 而在非选择试验中, 台湾乳白蚁对滇南山杨 *Populus rotundifolia*、秃瓣杜英 *Elaeocarpus glabripetalus* 和香樟 *Cinnamomum camphora* 木材的取食量更高。黄海娣等 (2015) 比较了中国镇江市7种常见树种的木材, 发现台湾乳白蚁偏好取食马尾松 *Pinus massoniana*、水杉 *Metasequoia glyptostrodoides* 和银杏 *Ginkgo biloba*; 然而, 台湾乳白蚁对于枇杷树 *Eriobotrya japonica* 的取食率较低, 且在喂食28 d后死亡率高达65.33%。Li 等 (2012) 比较了8种不同的木材, 发现台湾乳白蚁对马尾松木的取食量显著高于其他7种木材。在32个月的长期试验中, 台湾乳白蚁群体 (200头工蚁和50头兵蚁) 对火炬松 *Pinus taeda* 木材的取食量显著高于加拿大黄桦 *Betula alleghaniensis* (Morales-Ramos and Rojas, 2005)。总而言之, 台湾乳白蚁对松属木材 (如马尾松、美国南方松) 表现出明显的取食偏好, 而对某些木材 (如枇杷树) 的取食率较低。这种取食偏好可能与木材硬度或化学成分相关。Peralta 等 (2004) 报道, 木材硬度和台湾乳白蚁的取食量呈反比, 即较软、较轻的木材, 台湾乳白蚁的取食量更大。此外, 一些木材中含有的抗白蚁成分 (如柏木醇、柏木烯及其羧酸衍生物), 可能抑制白蚁的取食行为 (Kinyanjui *et al.*, 2000)。

木材含水量与环境湿度: 木材的含水量是影响台湾乳白蚁取食的另一个重要因素 (Wong and Lee, 2011)。在选择试验中, 当提供不同含水量 (6%~12%、79%~103% 和 140%~182%) 的赤松 *Pinus densiflora* 边材作为食物时, 台湾乳白蚁更偏好取食含水量为79%~103%的木块 (Nakayama *et al.*, 2005)。Gautam 和 Henderson (2011a) 则报道相较于0~3%、22%~24%、70%~90%含水量的南方松木块, 台湾乳白蚁偏好取食125%~150%含水量的木块。此外, 台湾乳白蚁倾向于在潮湿环境中取食和生存 (Gautam and Henderson, 2011a)。基于这一特点, 可人为增加环境湿度以提高台湾乳白蚁对饵剂的取食。如 Xie 等 (2019a, 2019b) 报道在干燥土壤中埋设高分子保水树脂材料能够形成一个相对湿润的微生物境, 从而显著促进台湾乳白

蚁取食诱饵盒内的松木块。然而，过高的基质湿度也可能抑制台湾乳白蚁的觅食行为。如Gautam和Henderson（2011b）报道在多选择实验中，相较于含水量不饱和的细沙，含水量完全饱和的细沙降低了台湾乳白蚁的聚集和对木块的取食。

其他因素：Nakayama等（2005）报道当5块木块上下堆叠时，台湾乳白蚁偏向于取食位于底部的木块。Katsumata等（2007）报道在非选择试验中，台湾乳白蚁对伽马辐射处理过的日本柳杉*Cryptomeria japonica*边材和北美黄杉心材的取食量均随着辐射强度的增加而增加；双选择试验和多选择试验均显示台湾乳白蚁更偏向于取食高水平伽马辐射（100 kGy）处理的日本柳杉边材。Gautam和Henderson（2011a）报道28℃和35℃时台湾乳白蚁对木块的取食量显著高于19℃。Li等（2012）报道台湾乳白蚁喜好取食反复浸泡在添加30%糖和10%蚁巢物质的溶液中并在太阳下晒干的松木。然而，群体中不同的兵蚁比例对台湾乳白蚁的取食量和觅食行为无显著影响（Gautam and Henderson, 2011b; McCarthy *et al.*, 2023）。

2.2 隧道挖掘行为

2.2.1 台湾乳白蚁隧道挖掘模式和特点

台湾乳白蚁主要依靠在地下挖掘隧道搜寻食物。台湾乳白蚁在挖掘隧道时会由原点向外辐射，而不会回到原点形成环状隧道（Su *et al.*, 2004）。Li和Su（2008）报道台湾乳白蚁的隧道总长度可达580 m，所占空间可达34 800 cm³；这些空间的形成并不是压实沙子而产生的，而是利用取食木材产生的空洞以置换挖掘沙子产生的空间。同时，白蚁产生的半液体状排泄物会渗入隧道表面，从而减少排泄物在隧道中堆积（Li and Su, 2008）。在大多数台湾乳白蚁蚁道的内壁通常覆盖有一层红褐色的材料，由泥土、咀嚼过的木屑、白蚁的唾液及排泄物组成，其厚度从非常薄到0.64 cm不等（Li and Su, 2008）。值得注意的是，台湾乳白蚁在地下无法确定木材的位置，即使木材距离隧道2.5 mm仍有可能无法发现食物（Puche and Su, 2001）。因此，只有当隧道直接抵达食物时，台湾乳白蚁才能成功觅食。在台湾乳白蚁群体中，挖掘行为主要由工蚁完成，随着龄期的增长，工蚁的挖掘能力逐渐提高（张健华, 2003a）。Cornelius（2012）连续2 d观察台湾乳白蚁工蚁挖掘新隧道的个体行为，每天观察工蚁开始挖掘的前60 min，

发现30头工蚁中有32%的个体参与挖掘，且仅有13%的个体挖掘时间不少于25 min；此外，在第1天挖掘时间不少于25 min的个体在第2天更可能继续活跃挖掘。与之类似，Cornelius和Gallation（2015）报道在新隧道开始挖掘的3 d内，约10%高度活跃的工蚁承担了大部分的挖掘工作，且在隧道开始挖掘第1天就高度活跃的工蚁在后续2 d中更可能活跃地挖掘隧道。Puche和Su（2001）发现台湾乳白蚁的挖掘行为不受木块是否存在的影响，无论是否放置木块，抵达该位置的隧道数量没有显著差异。当挖掘的台湾乳白蚁遇到较窄（0.5 mm）且与原先隧道夹角较大（ $\geq 60^\circ$ ）的交叉隧道时，会沿原先隧道方向继续挖掘；而只有当宽度达到1.0 mm或与原先隧道夹角 $\leq 50^\circ$ 时，白蚁才会沿着交叉隧道继续挖掘（Lee *et al.*, 2008）。此外，切除台湾乳白蚁单侧的触角，并不影响其挖掘隧道时的方向选择（Bardunias and Su, 2010）。

2.2.2 初级和次级隧道的挖掘

台湾乳白蚁在地下的觅食通道由少数初级隧道（长度可达100 m）及大量分支的次级隧道组成（Su *et al.*, 2004），其复杂的隧道网络不仅为白蚁提供了高效的食物运输功能，还增强了它们适应不同复杂环境的能力。与北美散白蚁*Reticulitermes flavipes*相比，台湾乳白蚁的初级隧道较少且间距更远，隧道更多呈现直线型且直线段更长，分支、转弯角度较小（Su *et al.*, 2004）。而相较于格斯特乳白蚁，台湾乳白蚁在地下的隧道网络更加复杂，其初级隧道较短，次级隧道更长且数量更多，表明其觅食模式可能是在一个区域完成搜寻后，再转移下一个区域（Su and Li, 2023）。Hapukotuwa和Grace（2012）也报道当食物远距离分布时，台湾乳白蚁的隧道模式使其更容易发现食物，而格斯特乳白蚁的隧道模式则需花费更长时间才能发现食物。基于台湾乳白蚁隧道挖掘的试验数据，Lee等（2009）构建了二维网格模型以评估不同初级隧道数量对台湾乳白蚁食物运输效率的影响，发现当初级隧道的数量为5条或6条时，台湾乳白蚁的食物运输效率达到最大值，这与真实的试验结果基本相符，表明台湾乳白蚁可以通过限制初级隧道的数量来提高食物运输效率。在台湾乳白蚁的挖掘试验中，不同长度的次级隧道出现的频率P(L)表现为指数衰减函数 $P(L) \sim e^{-\alpha L}$ ，其中L为次级隧道长度，分支长度指数 α 为0.15（Su

et al., 2004; Lee *et al.*, 2007)。同时, Lee 等 (2007) 使用模型模拟了在不同的分支长度指数 α 下台湾乳白蚁的食物运输效率 γ 。结果显示, 当 $0.15 < \alpha < 0.20$ 时, 食物运输效率 γ 值达到最大; 在白蚁挖掘试验中测得的实际分支长度指数在该范围内, 表明台湾乳白蚁能在土壤中高效搜索和运输食物 (Lee *et al.*, 2007)。

2.2.3 环境因素对挖掘模式的影响

Campora 和 Grace (2009) 报道在自然条件下, 不同巢群的隧道挖掘速率存在差异, 这可能与巢群数量和野外食物资源的差异有关。不同的土壤类型、湿度和 pH 值等环境因素对于台湾乳白蚁的挖掘行为也存在影响。相比于表层土、盆栽土和泥炭苔, 台湾乳白蚁会优先在沙子中挖掘隧道, 在 8 h 后沙子中的隧道数量显著多于其他 3 种土壤, 但在 24 h 后 4 种土壤中的隧道数量无显著差异 (Cornelius and Osbrink, 2010)。当台湾乳白蚁需要穿过不同基质才能到达并取食木块时, 干燥或湿润的沙子对取食量无显著影响; 然而, 当基质为干燥的表层土或粘土时, 台湾乳白蚁的取食量显著降低 (Cornelius and Osbrink, 2011b)。此外, 台湾乳白蚁能够挖掘穿透 pH 值为 3.5~10.1 范围内的黄粘土, 并进入其中取食木块, 随着 pH 值的增大, 台湾乳白蚁的穿透力逐渐减弱, 当 pH 值达到 10.6 以上时, 台湾乳白蚁不能进入黄粘土块内 (田伟金等, 2009)。

2.3 格斗行为

2.3.1 台湾乳白蚁与蚂蚁的格斗行为

蚂蚁是白蚁的主要天敌之一。与散白蚁比较, 台湾乳白蚁群体中兵蚁比例较高, 对干扰表现出更强的攻击性, 因而更能抵御蚂蚁的捕食 (Culliney and Grace, 2000)。台湾乳白蚁兵蚁在与不同蚂蚁的格斗行为中表现出不同的攻击性。Kirschenbaum 和 Grace (2007) 比较了台湾乳白蚁兵蚁与夏威夷地区的 4 种蚂蚁 (杂色弓背蚁 *Camponotus variegatus*、细足捷蚁 *Anoplolepis gracilipes*、小火蚁 *Wasmannia auropunctata* 和镰轴细颚猛蚁 *Leptogenys falcigera* 工蚁之间的格斗行为 (包括咬、张开上颚), 发现台湾乳白蚁兵蚁对镰轴细颚猛蚁和杂色弓背蚁的攻击性高于小火蚁。广大头蚁 *Pheidole megacephala* 是极具侵略性的蚂蚁物种之一, 台湾乳白蚁在与广大头蚁的竞争中表现出强烈的攻击性; 两者在竞争领地时可势均

力敌并形成领土边界 (Chouvenc *et al.*, 2015)。然而, 在与红火蚁 *Solenopsis invicta* 的对抗中, 台湾乳白蚁处于劣势, 当台湾乳白蚁与红火蚁的数量比小于或等于 2:1 时, 台湾乳白蚁被全部消灭 (曾小虎等, 2023)。

2.3.2 台湾乳白蚁与其它白蚁的格斗行为

不同种类的白蚁相遇时发生格斗行为是一种普遍现象。莫晓畅 (2013) 将台湾乳白蚁、黄胸散白蚁 *Reticulitermes flaviceps* 和黑胸散白蚁 *Reticulitermes chinensis* 以工蚁个体或群体 (27 头工蚁、3 头兵蚁) 两两放置在一起时, 均会发生格斗行为, 且台湾乳白蚁表现出更强的格斗能力。陈艳等 (2007) 将台湾乳白蚁和黑翅土白蚁工蚁按照一定的比例 (1:1、3:1、1:1、1:3、1:5) 放置在同一培养皿中, 均在 5 min 内发生格斗行为 (用下颚攻击或撕咬), 格斗次数达到 40 次左右, 只有当台湾乳白蚁工蚁在数量上占优势时, 5 min 内黑翅土白蚁的死亡率才会高于台湾乳白蚁。当均含 10% 兵蚁的 2 种白蚁群体放置在一起时, 即便台湾乳白蚁在数量上占优势, 两者工蚁的死亡率也没有显著差异; 然而, 当黑翅土白蚁数量更多时, 24 h 内台湾乳白蚁工蚁的死亡率显著更高 (陈艳等, 2007)。值得注意的是, 无论台湾乳白蚁和黑翅土白蚁如何配比, 两者兵蚁的死亡率均没有显著差异 (陈艳等, 2007)。

2.3.3 不同巢群台湾乳白蚁的格斗行为

Pan 等 (2006a) 测试 6 个不同巢群的台湾乳白蚁, 发现格斗行为不仅发生在不同地区采集的巢群之间, 还发生在同个地区采集的不同巢群之间。滕立等 (2005) 在室内观测 6 个不同地理位置采集的台湾乳白蚁之间单头工蚁、兵蚁及群体的格斗行为, 发现不同巢群个体间是否发生格斗行为与其地理位置距离没有相关性; 不同巢的兵蚁比工蚁相遇更容易发生格斗行为。有趣的是, 饮食是影响不同台湾乳白蚁不同巢群间的格斗行为的重要因素, 以不同的木材 (桦树、落羽杉) 为食的两个台湾乳白蚁种群, 相遇时会发生格斗行为, 但如果在实验室以同一种木材 (云杉) 饲喂 3 个月之后, 这种攻击性会显著降低 (Florane *et al.*, 2004)。对工蚁的固相微萃取分析表明, 以桦树为食的台湾乳白蚁表皮存在 3 种碳氢化合物, 即二甲基三硫 (Dimethyltrisulfide)、邻氨基苯乙酮 (2-Aminoacetophenone) 和 8-十七烯 (8-Heptadecene),

当台湾乳白蚁改为取食云杉后，这3种化合物含量显著降低甚至消失，表明这些化合物可能参与了同巢个体的识别 (Florane *et al.*, 2004)。值得注意的是，虽然饲喂相同的食物可以减少巢群间的格斗行为，但即使取食不同的食物也不能引起同一巢群内的格斗行为 (Florane *et al.*, 2004)。此外，土壤中的微生物对台湾乳白蚁的巢友识别同样起重要作用，利用未经高温处理的壤土和滤纸饲养台湾乳白蚁时，在9 d内不同巢群间的攻击行为显著高于经高温灭菌的壤土和滤纸饲养的台湾乳白蚁 (Pan *et al.*, 2006b)。由于台湾乳白蚁不同巢群之间的格斗行为，使得不同巢群的融合变得困难。然而，有翅成虫配对后5个月形成的初建群体可以成功与野外蚁群融合，这为实验室获取台湾乳白蚁成熟的巢群提供了快速便捷的方法 (Lee *et al.*, 2019)。

2.4 分飞与串联行为

分飞行为是台湾乳白蚁在一个地区扩张领地的重要途径。Tong等 (2017) 报道在夏威夷瓦胡岛，除2月和11月外，台湾乳白蚁几乎在全年都会分飞，其中4月-7月是台湾乳白蚁分飞的高峰期，且有翅成虫活动密度与该地的平均风速呈负相关，与平均降雨量呈正相关，但降雨量过高也可能不利于台湾乳白蚁分飞。Messenger等 (2005) 通过标记重捕法，在新奥尔良密西西比河沿岸捕获来自对岸的台湾乳白蚁有翅成虫，证明其飞行距离可达到近1 km。Mullins等 (2015) 也报道台湾乳白蚁有翅成虫的平均飞行距离为621 m，最长可达1 300 m。台湾乳白蚁的分飞过程伴随一系列的形态和行为变化。例如，Raina等 (2005a) 报道在雌性有翅成虫的第9、10块腹部背片下有一对背板腺，该腺体顶端区域细胞较为特殊，细胞核位于中央且较为活跃，而腺体基底部分主要是由腺细胞组成。在分飞前，这些腺细胞仅存在低电子密度的颗粒；而在分飞后，腺细胞内存在大量与线粒体密切相关且电子密度较高的颗粒；在交配7~10 d后，高电子密度的颗粒合并形成更大的颗粒；随着腺细胞凋亡，这些颗粒被释放到节间膜上。在美国佛罗里达州东南部，台湾乳白蚁的分飞高峰期在4月上旬到6月下旬，这与格斯特乳白蚁的分飞高峰期产生部分重叠，导致两者在野外发生杂交 (Chouvenc *et al.*, 2017)。虽然杂交

产生的群体可存活长达15~20年，但下一代的有翅成虫不具备繁殖能力 (Su *et al.*, 2017b)。

在台湾乳白蚁分飞降落之后，会脱去翅膀形成脱翅蚁，雄性和雌性脱翅蚁之间随机相遇后会形成以雌性脱翅蚁带头的串联对 (Raina *et al.*, 2003a)。有趣的是，雌性有翅成虫翅膀的存在会抑制台湾乳白蚁的串联行为，仅有少数情况下雄性会将头部伸进雌性翅膀下进行短暂串联；此外，交配情况对台湾乳白蚁的串联行为也存在影响，15%已交配雌性和已交配雄性会发生串联行为，显著低于已交配雄性和未交配雌性 (52%)，约30%的未交配雄性和已交配雌性之间会发生串联行为 (Raina *et al.*, 2003a)。Park等 (2004) 研究发现台湾乳白蚁的串联行为与日龄相关，6日龄以下的人工脱翅蚁 (未分飞) 以及35日龄以上的分飞脱翅蚁均不会出现串联行为，且该行为与雌虫是否完成交配没有显著关联。研究发现，在雌性腹部侧面第1节到第8节的节间膜上存在密集的刚毛，而雄性的刚毛较少，用二甲基亚砷覆盖雌性脱翅蚁的节间膜可以在短时间内阻碍雄性脱翅蚁对雌性的识别，从而影响串联行为 (Park *et al.*, 2004)。

2.5 运水行为

如前所述，木材的含水量是影响土栖白蚁觅食行为的重要因素。然而，木材中的水分含量受外部因素 (如环境湿度、木材位置等) 的影响，因此需要白蚁主动转移水分以调节木材的含水量。台湾乳白蚁可通过两种方式运输水分。Gautam和Henderson (2014) 利用不同长度的细管 (10 cm、100 cm) 连接装有潮湿基质 (沙子、粉质粘土或砾石) 与干燥食物的容器；台湾乳白蚁能够将潮湿的沙子或粉质粘土搬运到装有干燥食物的容器中，从而增加食物的湿度。管长和基质类型对此行为均有显著影响：当细管长度为10 cm时，搬运到装有干燥食物容器的沙子质量显著高于粉质粘土，但当细管长度为100 cm时，两者搬运量没有显著差异 (Gautam and Henderson, 2014)。此外，10 cm管试验中木材的增湿量均显著高于100 cm管试验，且两者均高于对照。虽然台湾乳白蚁无法搬运湿润的砾石到干燥木材，但木材的湿度也显著升高，这是由于台湾乳白蚁体内有一对半透明状的储水囊，通过喝水与吐水也能起到运输水分的作用 (Gautam and Henderson, 2014)。

2.6 交哺行为

交哺行为可分为口器交哺 (Oral trophallaxis) 和肛哺 (Proctodeal trophallaxis)。前者能够将食物成分从直接取食这些食物的白蚁体内传递到其它巢友, 这种食物传递的方式在群体中起到了营养分配的作用。张健华等 (2003b) 报道后肠囊发育完善的台湾乳白蚁工蚁主要依靠自主取食木质纤维素物质生存, 而兵蚁、若蚁和消化系统中后肠囊未发育完善的幼蚁主要依靠交哺行为获取液体食物。巢群内其他品级的食物供应主要由大龄工蚁承担, 在不存在蚁王、蚁后的情况下, 食物优先供应给兵蚁, 其次是若蚁, 最后才是幼蚁 (张健华等, 2003a)。此外, 台湾乳白蚁还可通过舔舐其它巢友的肛门和粪便获得消化产物、共生原生生物和信息素, 这种行为被称为肛哺 (Chen *et al.*, 2023b)。肛哺行为在维持白蚁群体的社会结构、营养分配和微生物群落稳定方面具有关键作用 (Nalepa, 2015)。由于交哺行为可将饵剂中的毒性成分传递给巢群中的其他个体, 因此在白蚁防治中也发挥了重要作用。

2.7 同类相食行为

饥饿可能是台湾乳白蚁触发同类相食的重要条件之一。Song 等 (2006) 报道在饥饿条件下的台湾乳白蚁比以滤纸为食的白蚁表现出更高比率的同类相食行为, 饥饿的白蚁不仅会取食同类的尸体, 还会吃掉活的巢友; 在前 20 d 内, 饥饿的工蚁会偏向于取食兵蚁, 以减轻兵蚁在群体中的营养负担, 而当兵蚁比例下降到一定程度时, 会停止取食兵蚁。与之类似, Wang 和 Henderson (2012) 向台湾乳白蚁提供含 0.1% 尼罗河蓝 A (Nile blue A) 的食物 (白蚁取食后身体变为蓝色), 随后将染色的白蚁与未染色的白蚁合并放置在一起 19 d 后, 发现原先未染色的白蚁变为浅蓝色。由于此前的研究表明尼罗河蓝 A 不能通过交哺行为在台湾乳白蚁间水平转移 (Su *et al.*, 1991), 因此推测未直接染色的白蚁变蓝是由于直接取食了其它染色的白蚁。当向合并的白蚁提供食物 (松木) 时, 只有少部分未染色的白蚁变蓝, 表明同类相食行为发生的频率较低; 而当合并的白蚁群体饥饿 (19 d 内未提供食物) 时, 未染色白蚁变蓝的比率显著提高, 表明饥饿可能促进了台湾乳白蚁的同类相食行为 (Wang and Henderson, 2012)。此外, Yanagawa 等 (2011a)

报道被病原菌感染的白蚁会被未感染的个体取食。

2.8 梳理和埋葬行为

梳理和埋葬行为对维持清洁、抑制病原菌在巢群内传播有重要意义。台湾乳白蚁工蚁在巢群中承担了大部分的梳理工作, 梳理对象有卵、幼虫、工蚁、兵蚁和蚁王蚁后等 (Du *et al.*, 2016; Du *et al.*, 2017)。不同龄期的工蚁在分工上存在差异。在 4 年巢龄的台湾乳白蚁巢群中, 1 龄工蚁主要负责梳理巢穴中的个体, 2 龄以上工蚁梳理其他个体的比例低于 1 龄工蚁, 但它们接受梳理的比例和自我梳理的频率高于 1 龄工蚁 (Du *et al.*, 2016; Du *et al.*, 2017)。此外, 台湾乳白蚁会使用各种颗粒 (如土壤、沙粒、滤纸等) 掩埋死亡的个体 (Wang *et al.*, 2013)。Li 等 (2024) 报道台湾乳白蚁尸体表皮上的棕榈酸 (Palmitic acid)、硬脂酸 (Stearic acid) 和油酸 (Oleic acid) 3 种长链脂肪酸含量较存活个体显著升高, 其中油酸诱导了台湾乳白蚁工蚁的埋葬行为 (24 h 内油酸处理的滤纸被台湾乳白蚁工蚁用沙子掩埋, 但棕榈酸和硬脂酸处理的滤纸则没有被掩埋)。该研究还发现台湾乳白蚁工蚁触角上高度表达的气味结合蛋白 OBP7 能够识别尸体释放出的油酸, 抑制 OBP7 的表达能显著抑制台湾乳白蚁对尸体的埋葬行为 (Li *et al.*, 2024)。

2.9 逃遁行为

台湾乳白蚁在受到惊扰后会表现出有序的逃遁行为。Wang 等 (2016) 测试了台湾乳白蚁群体受惊后的行为模式, 发现大多数工蚁沿着培养皿边缘快速逃跑, 并形成单向的逃遁流, 极少出现推搡等“自私”行为。有趣的是, 兵蚁和工蚁表现出不同的行为模式, 其中工蚁倾向于在逃遁流中单项运动, 而兵蚁更多的停留在逃遁流外围进行警戒 (Wang *et al.*, 2016)。无论是在圆形容器还是方形容器中, 受惊的台湾乳白蚁均倾向于沿着容器边缘移动, 然而, 在方形容器的直角处的台湾乳白蚁形成堵塞, 移动速度显著降低 (张健龙等, 2022)。此外, 台湾乳白蚁从方形容器中直角处开口撤离的速度与圆形容器边上的开口无显著差异, 但两者的撤离速度显著高于位于方形容器直角边中间的开口, 表明不同的出口位置对台湾乳白蚁的撤离效率存在影响 (张健龙等, 2022)。

2.10 运动和定向行为

当移动的台湾乳白蚁遇到十字交叉路口时,

若两条隧道的宽度不同（2 mm、3 mm或4 mm）则台湾乳白蚁会倾向于沿着较宽的隧道继续爬行，这可能在一定程度上提高台湾乳白蚁的觅食效率（Ku *et al.*, 2010）。此外，当交叉路口中原隧道和垂直交叉隧道的宽度分别为（3 mm, 2 mm）、（4 mm, 3mm）或（4 mm, 4mm）时，台湾乳白蚁沿着原隧道直行所花费的时间比向左或向右转弯拐进交叉隧道花费的时间更短；然而当原隧道和垂直交叉隧道的宽度分别为（2 mm, 2 mm）、（3 mm, 3 mm）、（2 mm, 3 mm）、（2 mm, 4 mm）、（3 mm, 4 mm）和（4 mm, 3 mm）时，台湾乳白蚁直行和转弯所花费的时间无显著差异（Ku *et al.*, 2012）。台湾兵蚁能够感知并定位气流。在一端开口的培养皿中，台湾乳白蚁兵蚁在开口附近停留的时间更长，且在开口处通入持续气流后兵蚁的停留时间显著增加（Wikantyo *et al.*, 2023）。进一步研究发现，在剪去台湾乳白蚁兵蚁触角的第5节及之后的所有鞭节后，它们的空间感知能力下降，经常撞上培养皿内壁并张开上颚，但通入持续气流后，这种异常行为发生的次数显著降低，与正常兵蚁没有显著差异（Wikantyo *et al.*, 2023）。已有报道黑翅土白蚁和黑胸散白蚁能够感知地磁场并利用其进行定向（Gao *et al.*, 2021），而台湾乳白蚁是否具备类似的地磁场感知能力尚不明确。

3 台湾乳白蚁生理学、化学生态学与基因组研究

3.1 环境因素对白蚁存活与活性指标的影响

3.1.1 存活率

台湾乳白蚁的存活受温度、湿度等环境因素及其交互作用的影响。Nakayama等（2004）在不同温度（20℃、25℃、30℃和35℃）和相对湿度（50%、70%和90%）下培养台湾乳白蚁7 d后，发现存活率没有显著差异，表明20~35℃温度范围和50%~90%相对湿度下均有利于台湾乳白蚁的存活。Cao和Su（2016）研究发现，台湾乳白蚁在15℃和20℃下黑暗培养28 d后的存活率显著高于在10℃下的存活率，但与25~35℃无显著差异。然而，Wiltz（2012）将台湾乳白蚁放置于不同温度（10、15、20、25、30和35℃）和相对湿度（55%、65%、75%、85%和99%）组合的环境条件下，发现台湾乳白蚁群体在99%相对湿度和10℃或15℃

条件下存活时间最长。在该研究中，高湿度可能是台湾乳白蚁在低温条件（10℃）下存活率上升的重要因素。此外，Fei和Henderson（2002）报道了台湾乳白蚁群体在20℃、25℃下培养12 d的存活率显著高于30、33℃下的存活率，但在60 d后30℃条件下白蚁的存活率显著高于20℃、25℃和33℃，表明台湾乳白蚁的存活率不仅受温度影响，还与温度的持续暴露时间有关。Gautam和Henderson（2015）报道暴露在空气中的台湾乳白蚁工蚁先后表现出3个失水阶段：（1）触角卷曲；（2）仰躺并需要外力帮助才能站立并行走；（3）仰躺且即使有外力帮助也无法站立，大多数白蚁一旦到达第3阶段即会不可逆转的死亡。值得注意的是，即使在同一巢群内，不同个体的干燥速率和存活时间也有存在较大差异（Gautam and Henderson, 2015）。

3.1.2 活性指标

白蚁的活性指标主要有运动速度和体含水率。Wang等（2014）提供了测量台湾乳白蚁运动速度的详细方法，并发现在利用虱螨脲（Lufenuron, 250 ppm、500 ppm或1 000 ppm）处理的滤纸饲喂台湾乳白蚁30~32 d后，其运动速度相较于对照均显著降低，表明白蚁的活力有所下降。Arquette等（2006）报道北美散白蚁在饲养过程中，不同巢群的工蚁体含水率均在6周内持续下降，这与存活率的持续下降保持一致，且在存活率>80%时工蚁的平均体含水率显著高于存活率低于80%时，表明工蚁的体含水率可以作为衡量白蚁活力的指标。虽然这一研究对象为北美散白蚁，体含水率也常被用于评估台湾乳白蚁的活性（Wang *et al.*, 2014; Xiong *et al.*, 2018a; Jin *et al.*, 2020）。例如，Xiong等（2018a）报道当土壤基质干燥时，由于粘土具有较好的保水性，提供粘土可以显著提高台湾乳白蚁的体含水率。

3.2 品级分化

3.2.1 品级分化的一般过程

白蚁品级是指白蚁群体中具有特定形态特征和群体功能的不同个体类型（徐立军等，2016）。台湾乳白蚁的品级主要包括原始繁殖蚁（Primary reproductives）、次级繁殖蚁（Neotenics或Secondary reproductives）、幼蚁（Larvae）、工蚁（Workers）、先兵蚁（Presoldiers）、兵蚁（Soldiers）、若虫（Nymphs）、有翅成虫（Alates）

和卵 (Eggs) (Chouvenc and Su, 2014)。Chouvenc 和 Su (2014) 将白蚁巢群的发展阶段分为初建群体 (Incipient colony)、未成熟群体 (Immature colony)、幼年群体 (Juvenile colony)、成熟群体 (Mature colony) 和衰老群体 (Senescent colony)。在巢群不同的发展阶段中, 1龄工蚁均由2龄幼虫分化产生, 而兵蚁的产生来源则有所不同 (Chouvenc and Su, 2014)。在初建群体中, 兵蚁首先从2龄幼虫中出现; 在未成熟群体中, 兵蚁来源于1龄、2龄工蚁; 在幼年群体中, 兵蚁基本上是由2龄工蚁产生的; 成熟群体中, 兵蚁主要由2龄工蚁产生, 偶尔也会由3龄工蚁产生 (Chouvenc and Su, 2014)。若虫的产生是白蚁巢群成熟的特征之一, 这些若虫主要是由2龄幼虫分化形成, 且逐渐分化形成有翅成虫或次级繁殖蚁 (Chouvenc and Su, 2014)。在发育和品级分化的过程中, 台湾乳白蚁的一些形态结构会产生显著变化。触角作为台湾乳白蚁重要的感觉器官之一, 由近端柄节、梗节和由12~13个亚节组成的鞭毛组成, 其中兵蚁的鞭毛多为13节, 而工蚁的鞭毛多为12节 (Fu *et al.*, 2020)。

3.2.2 不同品级台湾乳白蚁的社会分工

不同品级和发育阶段的台湾乳白蚁在巢内的社会分工不同。蚁王和蚁后是群体中主要的繁殖者, 主要负责交配、产卵并照顾第一批卵和幼虫 (Raina *et al.*, 2003b)。若虫能够独自进食和挖掘隧道, 在必要时也会为兵蚁和幼蚁提供喂食和梳理。然而, 若蚁取食木材的效率低于工蚁 (Crosland and Su, 2006)。Du 等 (2016) 观察了夹板巢内的幼年台湾乳白蚁群体, 发现1龄幼虫的大多数活动是被静止不动和被工蚁梳理与喂食, 但在工蚁梳理腹部末端时, 1龄幼虫也会被动地提供粪便以进行肛哺; 2龄幼虫能够不依赖工蚁在巢内移动, 并能进行有限的梳理和口器、肛哺, 但在很大程度上仍依靠工蚁的照料; 1龄工蚁在大多数时间内较为活跃, 主要负责梳理巢穴中的其它个体, 其次是接受梳理、提供和接受食物、维护巢穴和取食木材, 此外还参与协助其他个体蜕皮、协助孵化的幼蚁破开卵壳、运输卵和幼虫、以及取食同类尸体; 2龄及以上工蚁参与的任务与1龄工蚁相似, 但被梳理的频率和参与巢穴维护的比例高于1龄工蚁; 蚁王和蚁后在大多数情况下静止不动, 蚁后接受的梳理和口器交哺、肛哺较蚁王

更为频繁, 且它们仅接受2龄以上的工蚁为其提供梳理和肛哺; 前兵蚁和兵蚁主要由工蚁对其进行梳理和喂食, 并被动地提供肛哺 (Du *et al.*, 2016)。

3.2.3 品级分化的调控机制

激素调控: Park 和 Raina (2004) 报道台湾乳白蚁中的保幼激素同源物为保幼激素 III; 在野外群体中, 前兵蚁体内的保幼激素 III 滴度显著高于工蚁和兵蚁。有趣的是, 高兵蚁比例 (32%) 的群体能够显著抑制新的前兵蚁的形成; 而在没有兵蚁的群体中, 16 d 内均没有兵蚁产生, 但在 48 d 内兵蚁的比例逐渐增加到 25% 左右, 期间伴随着工蚁体内保幼激素 III 滴度的变化, 从最初的 9.73 pg/mg 到第 16 天的 42.97 pg/mg, 随后第 48 天减少到 18.87 pg/mg (Park and Raina, 2004)。Liu 等 (2005a) 研究了食物 (南方松木块或滤纸) 和温度对台湾乳白蚁保幼激素滴度的影响, 发现南方松木块和适宜的温度 (24~32℃) 能够显著提高台湾乳白蚁工蚁的保幼激素滴度, 进而促进工蚁向兵蚁分化。此外, 台湾乳白蚁的保幼激素滴度还受到季节变化的影响, 工蚁和兵蚁的保幼激素滴度在夏季 (6月-7月) 达到峰值, 在秋季和冬季 (9月至次年1月) 则保持在较低水平 (Liu *et al.*, 2005b)。

基因调控: Du 等 (2024) 报道烯虫酯 (Methoprene) (能够诱导工蚁转变为兵蚁的保幼激素类似物) 处理后的台湾乳白蚁工蚁和对照工蚁进行 miRNA 转录组测序, 筛选鉴定到了 116 个差异表达的 miRNA; 进一步的 KEGG 富集分析发现这些差异 miRNA 主要富集在核糖体生物发生和昼夜节律相关通路上, 从而提示了可能的调控台湾乳白蚁工蚁转变为兵蚁的分子途径。

3.3 腺体分泌物与体表化合物

3.3.1 腺体分泌物

台湾乳白蚁兵蚁是负责防御的品级, 除了具有特化的下颚, 其额腺还能分泌一种防御性的白色液体, 并从其头部前端的孔流出 (Negulescu *et al.*, 2015)。Negulescu 等 (2015) 报道了在台湾乳白蚁兵蚁的额腺可分泌一种非典型的 Kazal 1 型丝氨酸蛋白酶抑制剂 (Serine protease inhibitor), 该蛋白由 61 个氨基酸组成, 分子量为 6 888 Da, 对糜蛋白酶 (Chymotrypsin) 和弹性蛋白酶 (Elastase) 存在抑制活性, 但不能抑制胰蛋白酶 (Trypsin)。

Ohta等(2007)在台湾乳白蚁兵蚁额腺分泌物的脂质提取物中鉴定出2种游离脂肪酸——二十四烷酸(Lignoceric acid)和二十六烷酸(Hexacosanoic acid),以及3种具有不同疏水性的神经酰胺。此外,Sillam-Dussès等(2012)报道了台湾乳白蚁兵蚁的唇腺能够分泌对苯二酚,可能具有防御功能。Bland等(2004)报道在台湾乳白蚁中存在1种雌性有翅成虫背板腺特有的化合物,鉴定为三亚油酸甘油酯(Trilinolein),在单头雌性有翅成虫体内的含量约为2~1 136 ng;雄性有翅成虫的下颚须在该化合物刺激下会产生单一尖峰的电活动,且尖峰间距一致,而雌性的下颚须则产生多个峰。

3.3.2 体表化合物

Rojas等(2005)研究发现,无论是野外还是实验室饲养(3个月以上)的台湾乳白蚁巢群,工蚁的表皮碳氢化合物中最丰富的脂肪酸均是油酸,其次是硬脂酸、棕榈酸和棕榈油酸(Palmitoleic acids)。梁小松等(2009)使用固相微萃取技术和气相色谱-质谱联用技术(GC-MS)鉴定出台湾乳白蚁体表含有24种碳氢化合物,主要是含C9~C29的烷烃或烯烃类化合物,其中11,13-二甲基二十六烷(11,13-Dimethylhexacosane)和2,4,6-三甲基二十七烷(2,4,6-Trimethylheptacosane)分别占33.4%和15.75%。Hussain等(2017)报道了不同品级的台湾乳白蚁体表挥发性化合物成分和比例存在差异,通过顶空固相微萃取和GC-MS在有翅成虫的挥发成分中鉴定出14种C6~C18烃类化合物,含量最高的组分为萘(Naphthalene);在若虫鉴定出10种C10~C16烃类化合物,含量最高的组分为1,2,3-三甲基-4[E]-丙烯基萘(1,2,3-Trimethyl-4[E]-propenyl-naphthalene);在兵蚁鉴定出17种C9~C18烃类化合物,含量最高的组分为油酸;在工蚁鉴定出15种C9~C18烃类化合物,含量最高的组分为异戊酸正戊酯(n-Pentyl isovalerate)。

3.4 信息化合物和行为反应

3.4.1 台湾乳白蚁信息素

台湾乳白蚁信息素包括踪迹信息素、诱食信息素、性信息素和聚集信息素等。早在上个世纪,台湾乳白蚁的踪迹信息素已被鉴定为(Z,Z,E)-3,6,8-十二碳三烯-1-醇((Z,Z,E)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol)和(Z,E,E)-3,6,8-十二碳三烯-1-醇((Z,E,E)-3,6,8-Dodecatrien-1-ol)(Tokoro *et al.*, 1994)。

Reinhard等(2002)在包含台湾乳白蚁在内的6科15种白蚁唇腺分泌液中均鉴定出葡萄糖(Glucose)、肌醇(Inositol)、熊果苷(Arbutin)和对苯二酚(Hydroquinone),其中对苯二酚被认为是达尔文澳白蚁*Mastotermes darwiniensis*等白蚁的诱食信息素。Raina等(2005b)报道对苯二酚对台湾乳白蚁并没有明显的诱食作用,且在较高浓度(20 ng/cm²)下会产生驱避作用。然而,候亚会等(2018)发现对苯二酚(10 ng/cm²)和茶多酚(Tea polyphenols)质量比为1:5的混配溶液对台湾乳白蚁具有显著的促食作用,这可能是由于茶多酚延迟了对苯二酚的氧化分解。Raina等(2003a)报道了台湾乳白蚁的下颚须和触角上的味觉感器能够对雌性脱翅蚁腹部尖端的提取液产生电生理反应,使用高效液相色谱比较雌性和雄性脱翅蚁腹部尖端提取液,发现雌性存在一种特有的化合物(尚未鉴定其化学结构),可能作为1种性信息素,使得雄性脱翅蚁在串联行为中与雌性脱翅蚁的腹部末端保持接触。Chouvenc等(2020)报道台湾乳白蚁雌性有翅成虫的背板腺和腹板腺会分泌(Z,Z,E)-3,6,8-十二碳三烯-1-醇,该化合物作为短距离或接触性的性信息素,能够在极低浓度(1 pg)下被雄性识别,并使雄性与雌性进行串联行为。然而,格斯特乳白蚁同样能够识别该化合物,并优先与台湾乳白蚁雌性有翅成虫形成串联对,表明该性信息素不具有严格的物种特异性,并为两种乳白蚁的杂交配对提供了可能(Chouvenc *et al.*, 2020)。Mitaka等(2024)从台湾乳白蚁工蚁提取液的乙醚(Diethyl ether)馏分中鉴定了9种脂肪酸,其中包括棕榈油酸、棕榈酸、顺式-10-十七碳烯酸((Z)-10-Heptadecenoic acid)和硬脂酸4种脂肪酸的混合物对台湾乳白蚁具有聚集活性,且添加胆固醇(Cholesterol)和工蚁提取液的己烷馏分后该混合物的聚集活性进一步增强。

3.4.2 其它信息化合物

具有踪迹活性的信息化合物:易聪等(2024)报道了用苯酚(Phenol, 0.05 μg/cm、0.5 μg/cm和5 μg/cm)在滤纸上划线后(长度10 cm),台湾乳白蚁会沿着划线路径爬行,且平均爬行距离超过3 cm,表明苯酚对台湾乳白蚁具有踪迹活性。7种苯酚衍生物,包括苯乙醚(Ethyl phenyl ether, 50 μg/cm)、甲基苯乙基醚(2-Phenylethyl methyl

ether, 5 $\mu\text{g}/\text{cm}$ 和 50 $\mu\text{g}/\text{cm}$)、2-氟苯酚 (2-Fluorophenol, 0.5 $\mu\text{g}/\text{cm}$ 和 5 $\mu\text{g}/\text{cm}$)、4-羟基苯甲醛 (4-Hydroxy benzaldehyde, 0.5 $\mu\text{g}/\text{cm}$ 、5 $\mu\text{g}/\text{cm}$ 和 50 $\mu\text{g}/\text{cm}$)、乙酸苯酯 (Phenyl acetate, 0.5 $\mu\text{g}/\text{cm}$ 、5 $\mu\text{g}/\text{cm}$ 和 50 $\mu\text{g}/\text{cm}$)、对氯苯酚 (p-Chlorophenol, 0.005、0.05、0.5、5 和 50 $\mu\text{g}/\text{cm}$) 和苯甲酸苯酯 (Phenyl benzoate, 0.000 5、0.005、0.05、0.5、5 和 50 $\mu\text{g}/\text{cm}$) 也对台湾乳白蚁工蚁具有踪迹活性 (易聪等, 2024)。该研究还表明苯酚 (0.5 $\mu\text{g}/\text{cm}$)、对氯苯酚 (0.05 $\mu\text{g}/\text{cm}$) 和苯甲酸苯酯 (0.5 $\mu\text{g}/\text{cm}$) 对工蚁和兵蚁具有相似的踪迹活性, 两者沿划线的爬行距离无显著差异 (易聪等, 2024)。

具有聚集活性的信息化合物: 张世军和李志强 (2017) 报道向 Y 型嗅觉仪通入浓度为 1.5% 的二氧化碳后, 绝大多数台湾乳白蚁聚集在处理臂, 但随着浓度的升高, 二氧化碳对台湾乳白蚁的吸引作用有所减弱。Zhang 等 (2023) 报道 9 种化合物, 即苯酚、苯乙烯 (Styrene)、D-缬氨酸 (D-Valine)、二甘醇酸 (Diglycolic acid)、3-氨基吡啶 (3-Aminopyridine)、3-乙氧基丙酸 (3-Ethoxypropionic acid)、3-乙酰氧基-2-丁酮 (3-Acetoxy-2-butanone)、乙酰丙酮酸乙酯 (Ethyl 2, 4-dioxovalerate) 和乙酰乙酸己酯 (Hexyl acetoacetate) 对台湾乳白蚁具有聚集活性, 其中 3-乙氧基丙酸 (10 $\mu\text{g}/\text{mL}$)、苯酚 (1 000 $\mu\text{g}/\text{mL}$)、二甘醇酸 (1 000 $\mu\text{g}/\text{mL}$) 和乙酰丙酮酸乙酯 (1 000 $\mu\text{g}/\text{mL}$) 对台湾乳白蚁的聚集活性最强, 能在 24 h 内持续引起台湾乳白蚁的聚集行为。Chen 等 (2023c) 报道与对照相比, 台湾乳白蚁倾向于聚集在麦角甾醇处理 (0.05 mg/mL、0.1 mg/mL 或 1.0 mg/mL) 的滤纸上。此外, 多项研究表明粘土能影响台湾乳白蚁的聚集行为 (靳正雅等, 2023)。例如, Wang 和 Henderson (2014) 报道在双向选择实验中, 相较于沙块, 台湾乳白蚁倾向于聚集在存在粘土块的一侧。Xiong 等 (2018a) 也报道在干燥的土壤中 (27% 含水量), 钠基膨润土能够显著引起台湾乳白蚁聚集。值得注意的是, 在干燥和湿润条件下, 不同的粘土材料 (膨润土、高岭土、绿泥石、伊利石或凹凸棒石) 对台湾乳白蚁的聚集活性有所不同: 当土壤基质的含水量为 30% 时, 台湾乳白蚁倾向于聚集在填充有膨润土的诱饵盒中 (数量显著高于其他粘土材料、土壤和未填充的诱饵盒), 而当土壤基质的含水量为

50% 时, 台湾乳白蚁倾向于聚集在填充有绿泥石或凹凸棒石的诱饵盒中 (Jin *et al.*, 2020)。

具有挖掘活性的信息化合物: Javaid 等 (2025) 报道在双选择实验中, 台湾乳白蚁更偏向于在含有乙酰丙酮酸乙酯 (2.5 $\mu\text{g}/\text{g}$ 、25 $\mu\text{g}/\text{g}$ 或 250 $\mu\text{g}/\text{g}$) 的沙子里中挖掘隧道, 其长度和面积均显著高于未处理的沙子; 然而, 在非选择实验中, 乙酰丙酮酸乙酯对台湾乳白蚁挖掘的隧道长度和面积均无显著影响, 这一结果表明乙酰丙酮酸乙酯仅能触发台湾乳白蚁的挖掘选择, 但不会促进挖掘行为。Wang 等 (2015) 也报道台湾乳白蚁倾向于在放置有 70% 含水饱和度的粘土块一侧挖掘隧道, 其隧道长度显著高于放置 70% 含水饱和度的沙块一侧。

具有诱食活性的信息化合物: Suhara (2020) 报道在多选择试验中台湾乳白蚁对磷酸氢二钾 (Dipotassium phosphate, 0.05 mol/L) 处理滤纸的取食量显著高于对照滤纸和含其他营养成分的滤纸, 包括磷酸氢二钠 (Disodium phosphate)、5'-鸟苷酸 (5'-Guanylic acid)、5'-肌苷酸 (5'-Inosinic acid)、羟基磷灰石 (Hydroxyapatite)、尿素 (Urea)、L-谷氨酸 (L-Glutamic acid)、氯化钙 (Calcium chloride)、硫酸铵 (Ammonium sulfate)、氯化钾 (Potassium chloride) 和氯化钠 (Sodium chloride); 然而, 在非选择试验中台湾乳白蚁对磷酸氢二钾处理和对照滤纸的取食量没有显著差异。Cornelius (2003) 通过双选择试验分别测试了台湾乳白蚁对胆固醇、D-天冬氨酸 (D-Aspartic)、脱氢表雄酮 (Dehydroisoandrosterone)、对苯二酚和麦角甾醇 (Ergosterol) 处理滤纸的取食偏好, 发现仅麦角甾醇 (1 mg/g) 对台湾乳白蚁有诱食作用。

3.4.3 台湾乳白蚁感器

目前只有台湾乳白蚁的触角上的 11 种感器被鉴定, 分别为刺形感器 (I、II、III)、钟形感器 (I、II、III)、锥形感器、毛形感器、曲毛形感器、小头感器和 Böhm 氏鬃毛 (Yanagawa *et al.*, 2009a; Fu *et al.*, 2020), 具有感知机械性刺激、化学刺激、热湿度、二氧化碳浓度和识别巢友等功能 (Deng *et al.*, 2006; Fu *et al.*, 2020)。工蚁和兵蚁触角感器的形态、类型和总体分布模式均无显著差异 (Fu *et al.*, 2020)。

3.4.4 台湾乳白蚁化学生态的分子基础

总的来说,台湾乳白蚁受体和感觉的分子机制研究较少。如马原飞(2023)通过转录组测序分析,获得了台湾乳白蚁的6个味觉受体基因(*CforGR2*, *CforGR10*, *CforGR12*, *CforGR13*, *CforGR14*, *CforGR23*);通过系统树发育分析,推测*CforGR12*可能在识别糖类中发挥作用,而*CforGR23*在识别苦味物质中发挥作用;通过RNA干扰*CforGR14*基因后,果糖对台湾乳白蚁吸引作用明显减弱,而在干扰*CforGR23*基因后,台湾乳白蚁对苦味物质奎宁的忌避反应明显减弱,表明*CforGR14*和*CforGR23*基因可能分别参与了识别果糖和奎宁的过程。Castillo等(2022)鉴定了台湾乳白蚁中编码气味受体共受体(Odorant receptor co-receptor, *Orco*)基因,该基因在台湾乳白蚁的各个发育阶段均有表达,且主要在白蚁触角上表达;其中,有翅成虫蚁触角*Ocro*基因的表达水平显著高于工蚁和兵蚁(Castillo *et al.*, 2022)。此外,台湾乳白蚁*Ocro*基因的表达还受营养状况的调控,饥饿处理7 d后工蚁*Ocro*基因表达显著下调(Castillo *et al.*, 2022)。

3.5 台湾乳白蚁基因组研究

Tokuda等(2012)通过测序和分析,揭示了台湾乳白蚁的线粒体基因组,发现其闭环结构长度约为16 234~16 236 bp,包含13个蛋白编码基因、22个tRNA基因及2种rRNA基因。这些基因组数据为台湾乳白蚁种群的分子鉴定及系统发育分析提供了关键工具。然而,研究表明其线粒体基因组的变异性较低,尤其是在CO II和12S rRNA等常用标记基因中,仅存在有限的变异位点,这在一定程度上限制了其在种群动态及进化历史解析中的应用。在核基因组方面,Itakura等(2020)利用短读长测序技术组装了台湾乳白蚁的核基因组草图,估算其基因组大小约为875.84 Mb,包含12 984个蛋白编码基因。功能注释显示,该基因组中富含与木质纤维素降解相关的糖苷水解酶(Glycoside hydrolase)基因(如GH9家族)以及与丙酮酸脱氢酶(Pyruvate dehydrogenase)复合体相关的基因;进一步研究发现,丙酮酸脱氢酶复合体缺少关键的蛋白X成分,可能对台湾乳白蚁的代谢功能产生重要影响;然而,该基因组组装碎片化程度较高,可能在一定程度上限制了后续的深入研究(Itakura *et al.*, 2020)。总体而言,台湾

乳白蚁的基因组研究为其分子生物学研究提供了基础支持,但目前尚缺乏高质量、高完整性的基因组数据。未来可采用长读测序技术(如PacBio或Nanopore)及染色体水平的基因组组装方法以提升基因组数据质量,为台湾乳白蚁分子生物学研究提供更加坚实的基础。

4 台湾乳白蚁-环境微生物互作

4.1 影响台湾乳白蚁行为的微生物

4.1.1 木腐菌与蓝变真菌

Cornelius等(2002)探究了台湾乳白蚁对3种真菌(密粘褶菌*Gloeophyllum trabeum*、黄孢原毛平革菌*Phanerochaete chrysosporium*、特洛伊微皮伞*Marasmiellus trojanus*)的行为反应,结果显示台湾乳白蚁对生长有3种真菌的锯末都具有取食偏好(图1),但对生长在马铃薯葡萄糖琼脂上的真菌则未表现出偏好性。有趣的是,使用接种黄孢原毛平革菌锯末的甲醇提取物处理沙子后,台湾乳白蚁的挖掘活动显著增强;然而,将纤维素接种黄孢原毛平革菌后,其甲醇提取物对白蚁的挖掘行为无显著影响,这一结果表明黄孢原毛平革菌代谢木质素(而非纤维素)所产生的化学物质影响了台湾乳白蚁的行为。此外,Cornelius等(2004)还发现特洛伊微皮伞能够改变台湾乳白蚁对商业木材阿拉斯加黄雪松*Chamaecyparis nootkatensis*、加拿大黄桦*Betula alleghaniensis*、北方红栎*Quercus rubra*、北美红杉和云杉*Picea spp.*的取食偏好;具体而言,在多选试验中,台湾乳白蚁对高压灭菌的加拿大黄桦、北方红栎和北美红杉木块的取食量无显著差异,而当这几种木块接种特洛伊微皮伞3周并高压灭菌处理后,台湾乳白蚁表现出对北美红杉的取食偏好,接种特洛伊微皮伞8周并高压灭菌后,台湾乳白蚁则偏向于取食北美红杉和加拿大黄桦。李秋剑等(2007)也报道台湾乳白蚁对红芝*Ganoderma lucidum*、茯苓*Poria cocos*和密粘褶菌侵染的马尾松木屑具有取食偏好。一些蓝变真菌也对台湾乳白蚁的行为存在影响。例如, Little等(2013)报道台湾乳白蚁对两种蓝变真菌(*Ophiostoma minus*和*Ophiostoma ips*)处理的木材取食量均显著高于对照木材,且白蚁对*O. minus*处理木材的取食量显著高于密粘褶菌处理的木材。此外,在双选择试验中,台湾乳白蚁对不

同干燥方式处理（风干或窑干）的蓝变火炬松边材取食量均显著高于未蓝变的松木材，且更偏向于取食风干的蓝变木材（Little *et al.*, 2012）。

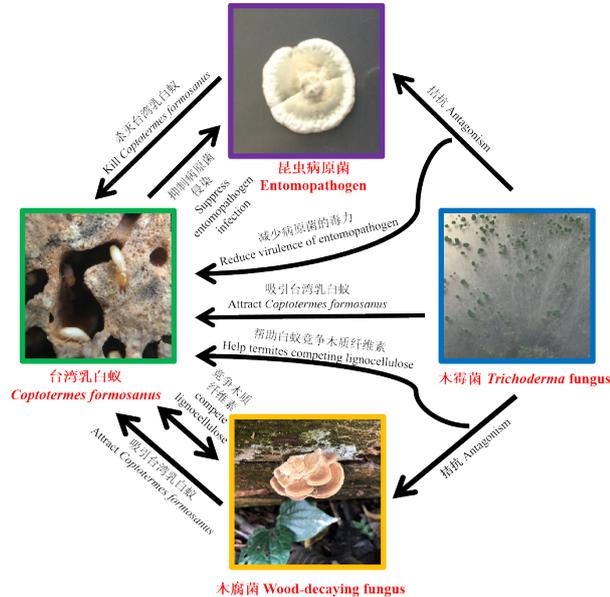


图1 台湾乳白蚁和环境微生物、昆虫病原菌存在复杂的相互作用（改编自Wen *et al.*, 2020）

Fig. 1 The complex interaction among *Coptotermes formosanus*, environmental microbes, and entomopathogens (Modified from Wen *et al.*, 2020)

4.1.2 木霉

木霉是一种典型的土壤真菌，一些木霉也是昆虫的共生菌（Błaszczuk *et al.*, 2011; Xue *et al.*, 2021; Mendes-Pereira *et al.*, 2022）。Jayasimha和Henderson（2007）从实验室和野外群体的台湾乳白蚁的表皮和肠道中分离并鉴定出哈茨木霉 *Trichoderma harzianum*、绿木霉 *Trichoderma virens*、棘孢木霉 *Trichoderma asperellum* 和加纳木霉 *Trichoderma ghanense*，并发现他们均能够抑制密粘褶菌的生长（图1）。由于密粘褶菌会与白蚁竞争木质纤维素，抑制密粘褶菌的生长可能有利于台湾乳白蚁（Jayasimha and Henderson, 2007）。Xiong等（2018b）通过双选择试验表明，台湾乳白蚁在绿色木霉 *Trichoderma viride* (1×10^6 分生孢子/g 或 1×10^8 分生孢子/g) 或哈茨木霉 (1×10^6 分生孢子/g) 孢子粉剂处理的沙子中挖掘隧道的面积显著高于未处理的沙子。Wen等（2020）通过选择试验测试了台湾乳白蚁分别在7种木霉菌（长枝木霉 *Trichoderma longibrachiatum*、康氏木霉

Trichoderma koningii、钩状木霉 *Trichoderma hamatum*、深绿木霉 *Trichoderma atroviride*、螺旋木霉 *Trichoderma spirale*、哈茨木霉和绿色木霉）孢子悬液处理的土壤 (2.5×10^7 分生孢子/g) 中的聚集行为，发现台湾乳白蚁均倾向于聚集在用6种木霉菌（康氏木霉除外）分生孢子处理的土壤中（图1）。此外，台湾乳白蚁在长枝木霉和康氏木霉分生孢子处理的沙子中挖掘的隧道面积显著高于不含木霉孢子的沙子（Wen *et al.*, 2020）。

4.2 台湾乳白蚁病原菌与抗病机制

4.2.1 台湾乳白蚁病原菌

台湾乳白蚁病原菌的筛选为开发白蚁生物防治方法提供了重要的理论支持。Wright等（2002）将3株球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* (ATCC26037、ATCC90518 和 ATCC90519) 或2株金龟子绿僵菌 *Metarhizium anisopliae* (ESC 1 和 IIB) 处理的台湾乳白蚁和未处理的白蚁按1:1数量混合，所有处理的白蚁死亡率均高于对照组，其中球孢白僵菌 ATCC26037、ATCC90519、ATCC90518 和金龟子绿僵菌 ESC 1 的 LT_{50} 值分别为1.6 d、1.4 d、9.4 d 和6 d，然而在整个试验21 d内金龟子绿僵菌 IIB 处理白蚁的死亡率均未达到25%。Sun等（2003）测试了11株球孢白僵菌和10株金龟子绿僵菌对台湾乳白蚁的毒性，发现不同球孢白僵菌分离株对台湾乳白蚁的致死中剂量 (LD_{50}) 在 $4.95 \times 10^3 \sim 4.96 \times 10^5$ 分生孢子/头白蚁范围内，不同的金龟子绿僵菌分离株对台湾乳白蚁的 LD_{50} 值在 $7.89 \times 10^3 \sim 1.22 \times 10^5$ 分生孢子/头白蚁范围内，表明不同分离株毒力相差较大。Meikle等（2005）比较了不同分生孢子浓度 (5×10^6 分生孢子/mL 和 1×10^7 分生孢子/mL) 的玫烟色拟青霉 *Paecilomyces fumosoroseus* 和金龟子绿僵菌感染台湾乳白蚁工蚁个体或群体（10头工蚁）的效果。在低浓度下，玫烟色拟青霉分生孢子处理的工蚁个体较金龟子绿僵菌处理个体死亡更慢，而高浓度下两者的死亡率没有显著差异；此外，两种浓度玫烟色拟青霉处理的工蚁群体的死亡率均显著高于金龟子绿僵菌（Meikle *et al.*, 2005）。值得注意的是，使用玫烟色拟青霉处理单个台湾乳白蚁工蚁后，尸体均产生孢子，而处理群体后仅29%的尸体产生孢子；用金龟子绿僵菌处理单个工蚁后，53%的尸体产生孢子，而处理群体后只有4%的尸体产生了孢子（Meikle *et al.*, 2005）。Yanagawa等（2008）评估了金龟子绿僵菌455、玫

烟色拟青霉 K3 和布氏白僵菌 *Beauveria brongniartii* 786 的孢子对台湾乳白蚁的感染效果，在孢子浓度分别为 2.7×10^5 CFUs/mL、 1.8×10^6 CFUs/mL 和 2.6×10^5 CFUs/mL 的处理下，7 d 内工蚁个体的死亡率均达到 100%，但 3 种真菌孢子在台湾乳白蚁表皮上的附着模式不同，其中金龟子绿僵菌分生孢子单独附着在白蚁表皮上且附着的数量较少，玫烟色拟青霉在白蚁表皮的凹陷处形成许多分生孢子团，而布氏白僵菌的分生孢子常附着在表皮的刚毛上 (Yanagawa *et al.*, 2008)。Hussain 和 Tian (2013) 比较了金龟子绿僵菌和球孢白僵菌对台湾乳白蚁的毒力，在 1×10^7 分生孢子/mL 浓度处理 4 d 后绿僵菌导致的死亡率 (>75%) 显著高于球孢白僵菌 (<40%)，但 8 d 后两种真菌处理无显著差异；此外，金龟子绿僵菌侵染台湾乳白蚁后，附着孢 (Appressoria) 穿透表皮的比例 (62%~67%) 高于球孢白僵菌 (43%~52%)。Wright 和 Cornelius (2012) 报道了玫烟色拟青霉 (1×10^6 分生孢子/mL 和 1×10^8 分生孢子/mL) 处理后台湾乳白蚁在第 14 天的死亡率分别为 38.8% 和 92.5%，在第 21 天的死亡率分别达到 82.5% 和 100%。Keppanan 等 (2018) 从土壤中分离出一株金龟子绿僵菌 TK29，台湾乳白蚁感染该真菌后胸部、腹部周围出现黑色斑点且行动缓慢；在 1×10^8 分生孢子/mL 浓度下，台湾乳白蚁死亡率在 120 h 内达到 85%。

4.2.2 台湾乳白蚁抗病机制

免疫应答：Hussain 等 (2013) 以感染了病原菌 (金龟子绿僵菌、球孢白僵菌、苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis* 和大肠杆菌 *Escherichia coli*) 的台湾乳白蚁为材料，通过构建全长 cDNA 文库和抑制差减杂交文库筛选鉴定到 439 条与免疫相关的序列。Chen 等 (2023a) 利用台湾乳白蚁的基因组作为参考基因组，通过全基因组分析筛选鉴定到 104 个免疫基因。进一步研究发现，通过 RNAi 降低免疫基因 *PGRP-SC1*、*SCRB3* 和 *Hemocytin* 的表达能增强绿僵菌对台湾乳白蚁的致死效果 (Chen *et al.*, 2023a)，而降低脂多糖结合蛋白基因的表达能增强铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 等革兰氏阴性菌对台湾乳白蚁的致死效果 (Chen *et al.*, 2023d)。此外，抑制过氧化氢酶基因的表达也能显著提高台湾乳白蚁对绿僵菌的敏感性，导致死亡率显著增加 (Zeng *et al.*, 2024)。除编码基因外，非编码基因也参与了台湾乳白蚁的免疫

反应。如张泓等 (2024) 报道台湾乳白蚁的 miR-120 靶向结合免疫基因 *Draper* 后，台湾乳白蚁对绿僵菌的免疫反应被抑制，导致白蚁死亡率显著增加。

行为抗性：台湾乳白蚁对病原菌的行为抗性可分为避忌和抵抗两类。避忌行为可防止病原菌进入巢穴中，保护群体不受感染。如 Hussain 等 (2010) 发现虽然在非选择试验中绿僵菌对台湾乳白蚁具有较高的致病性，但在选择试验中绿僵菌具有驱避作用，从而导致白蚁死亡率较低。Yanagawa 等 (2015) 利用 Y 形管也证明玫烟色拟青霉的挥发性气味对台湾乳白蚁具有驱避作用。此外，Wright 和 Cornelius (2012) 用苏云金芽孢杆菌 ATCC 33679 菌株的细胞、芽孢或细胞和芽孢的混合物 (1:1) 处理锯末、沙子和土壤并进行双选择试验 (分别与对照比较)，发现苏云金芽孢杆菌细胞处理的锯末以及细胞和芽孢混合物处理的沙子对台湾乳白蚁具有驱避作用。抵抗行为通过清除传染源和降低个体易感性，快速消除病原体。例如，绿僵菌散发出的气味可以诱发白蚁的梳理行为 (Yanagawa *et al.*, 2009b; Yanagawa *et al.*, 2011a)，在 3 h 内将 80% 以上的绿僵菌分生孢子从表皮清除，从而有效降低被绿僵菌成功感染的几率 (Yanagawa and Shimizu, 2007)。Hussain 和 Tian (2013) 也报道当暴露在于金龟子绿僵菌和球孢白僵菌的工蚁比例较低时 (1%)，台湾乳白蚁的梳理行为能够保护白蚁免受真菌侵染，使得白蚁死亡率较低 (<3%)。一些化合物如麦角甾醇能够在病原菌侵染台湾乳白蚁下增强白蚁梳理行为的频率和持续时间 (Chen *et al.*, 2023c)。此外，台湾乳白蚁会吞食已被病原菌感染的巢友，从而避免病原菌在巢群中传播 (Yanagawa *et al.*, 2011b)。如前所述，台湾乳白蚁还可通过埋葬尸体行为，将已感染病原菌的同伴尸体进行掩埋，从而消除传染源 (Yanagawa *et al.*, 2011b)。

共生菌的拮抗作用：Chouvenc 等 (2013) 报道台湾乳白蚁使用其粪便作为其巢结构的建筑材料，由于粪便巢有利于链霉菌 *Streptomyces* sp. 的生长，而链霉菌对金龟子绿僵菌有明显的抑制作用，从而可有效避免绿僵菌入侵巢穴。Wang 和 Henderson (2013) 报道台湾乳白蚁携带的球形赖氨酸芽孢杆菌 *Lysinibacillus sphaericus*、粘质沙雷氏菌 *Serratia marcescens* 和铜绿假单胞菌能够抑制苏

云金芽胞杆菌苏云金亚种 *Bacillus thuringiensis* subsp. *thuringiensis* 和以色列亚种 *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* 的生长。此外, Wen等(2020)报道长枝木霉、深绿木霉和哈茨木霉均能抑制金龟子绿僵菌的生长,且同时暴露于木霉菌和金龟子绿僵菌的台湾乳白蚁的 LT_{50} 值显著高于单独暴露在金龟子绿僵菌的白蚁(图1)。有趣的是,尽管金龟子绿僵菌显著减少了台湾乳白蚁的聚集,但金龟子绿僵菌与长枝木霉或哈茨木霉复配后不再具有驱避作用(图1)。

5 台湾乳白蚁肠道共生微生物与木质纤维素分解

5.1 肠道共生微生物多样性

5.1.1 原生鞭毛虫

原生鞭毛虫广泛存在于低等白蚁的肠道中,包括副基体门 Parabasalia 和前轴柱门 Preaxostyla 锐滴虫目 Oxymonadida (Ohkuma and Brune, 2010; 张洁等, 2024)。谢磊等(2011)通过光学显微镜和扫描电子显微镜的形态鉴定方法,发现台湾乳白蚁肠道中存在3种原生鞭毛虫,分别为 *Pseudotrichonympha grassii*、*Holomastigotoides hartmanni* 和 *Spirotrichonympha leidyi*。Nishimura等(2020)发现除了这3种已知的原生生物外,台湾乳白蚁肠道还存在新的 *Holomastigotoides* 物种,并将其命名为 *Holomastigotoides minor*。而 Jasso-Selles(2020)则报道台湾乳白蚁的后肠内存在有5种原生动物,即 *P. grassii*、*H. hartmanni*、*S. leidyi*、*H. minor* 和 *Cononympha koidzumii*。Chen等(2023b)采集了4个台湾乳白蚁巢群分飞后已配对和尚未配对的脱翅蚁,发现配对脱翅蚁肠道内原生鞭毛虫的数量显著高于未配对脱翅蚁。

5.1.2 细菌

目前,有较多研究利用16S rRNA测序技术探究台湾乳白蚁肠道细菌多样性。例如,Shinzato等(2005)利用16S rRNA测序技术对台湾乳白蚁的肠道细菌群落进行鉴定,发现94%的克隆属于拟杆菌目 Bacteroidales、螺旋体门 Spirochaetes 和低G+C含量的革兰氏阳性细菌,包括梭菌目 Clostridiales、支原体目 Mycoplasmatales、芽孢杆菌目 Bacillales 和乳酸菌目 Lactobacillales;系统发育分析进一步揭示了台湾乳白蚁的肠道细菌序列与其他白蚁物

种的序列在进化上高度相似,这一发现表明白蚁拥有独特的细菌谱系。Husseneder等(2010)利用16S rRNA测序技术分析了我南方和美国路易斯安那州的台湾乳白蚁肠道菌群组成,共鉴定出13个细菌门,其中71%为新物种,21%的核糖体型与公共数据库中台湾乳白蚁或其它白蚁肠道中已鉴定的核糖体型基因序列相似度不小于97%,支持了白蚁特异性谱系假说;此外,该研究发现台湾乳白蚁的地理分布(原生和入侵区域)对共生微生物的多样性和丰富度无显著影响。Xiang等(2012)利用变性梯度凝胶电泳(DGGE)和16S rRNA测序的分析方法比较了台湾乳白蚁工蚁和兵蚁的肠道菌群,发现拟杆菌门(Bacteroidetes)是工蚁和兵蚁的主要细菌类群;与工蚁相比,兵蚁肠道中螺旋体门的数量和多样性更高,而拟杆菌门更低。Dar等(2024b)通过宏基因组学方法分析了台湾乳白蚁不同肠道区域的共生细菌,发现后肠富含拟杆菌门和螺旋体门,而前肠和中肠则以拟杆菌门、变形菌门 Proteobacteria 和厚壁菌门 Firmicutes 为主。

虽然台湾乳白蚁肠道具有丰富的共生细菌,但只有部分菌种得到了鉴定和描述,也只有少部分菌株能够进行体外培养。Noda等(2005)在台湾乳白蚁肠道原生物 *P. grassii* 中发现了一种属于拟杆菌目的共生细菌,使用荧光原位杂交(FISH)技术发现这种共生体是台湾乳白蚁肠道菌群的优势属,占据肠道菌群总rRNA的82%和总细菌细胞的71%。Adams和Boopathy(2005)通过体外培养的方法从台湾乳白蚁肠道中分离出4种革兰氏阴性兼性厌氧菌,通过Biolog法和脂肪酸甲酯分析(FAME)鉴定为粘质沙雷氏菌、产气肠杆菌 *Enterobacter aerogens*、阴沟肠杆菌 *Enterobacter cloacae* 和法式柠檬酸杆菌 *Citrobacter farmeri*。Higashiguchi等(2006)从台湾乳白蚁肠道中分离出一种革兰氏阳性厌氧菌,系统发育和表型分析结果表明该菌属于新种,并命名为 *Pilibacter termitis*。陈志超等(2019)从台湾乳白蚁肠道中成功分离出一株具有纤维素降解能力的菌株,经形态学、生理生化测试及分子生物学鉴定为约氏不动杆菌 *Acinetobacter johnsonii*。Ali等(2019)利用体外培养技术,从台湾乳白蚁的肠道微生物群落中筛选出具备木质纤维素降解能力的细菌,并且进一步构建了一个高效的微生物联合体,由2种

酵母菌和4种新鉴定的候选菌组成。Dar等(2022)利用富集和体外培养的方法,从台湾乳白蚁的不同肠道区域成功分离出87种细菌菌株,这些菌株属于10个属的27个物种,主要隶属于变形菌门(80%)和厚壁菌门(18.3%)。Li等(2023)从台湾乳白蚁的肠道中分离出1株新的乳酸菌,*Lactococcus* sp. X1,该菌株能够发酵葡萄糖、木糖(Xylose)和几种二糖以生产L-乳酸(L-Lactic);与传统的乳酸菌相比,*Lactococcus* sp. X1需要的氮源更简单,可能降低乳酸生产的成本。

此外,一些肠道细菌还能起到固氮和降解特定化合物的作用。例如,Doolittle等(2008)通过体外培养的方法从台湾乳白蚁肠道中分离出了多株兼性厌氧菌,并通过Biolog法和脂肪酸甲酯分析将其中一株兼性厌氧菌鉴定为肺炎克雷伯菌*Klebsiella pneumoniae*,并发现该菌在厌氧条件下具有固氮的能力。Harazono等(2003)从台湾乳白蚁中分离出2种芳香化合物降解细菌,分别为伯克霍尔德菌属*Burkholderia* sp.菌株VE22和柠檬酸杆菌属*Citrobacter* sp.菌株VA53。Hayashi等(2007)报道了1种从昆虫肠道中筛选特定微生物的方法,即通过饲喂特定化合物以筛选能有效降解该化合物的共生微生物;并利用该方法从饲喂含有100 mg/L苯酚人工饲料的台湾乳白蚁肠道中成功分离出9种不同的降解苯酚的微生物。

5.1.3 古细菌

台湾乳白蚁肠道中存在多样的产甲烷古菌,与其他原生生物具有共生关系。Inoue等(2008)采用16S rRNA测序方法鉴定出*S. leidy*的一种内共生产甲烷古菌为*Methanobrevibacter*。Kaneko等(2024)通过荧光显微镜观察、16S rRNA测序、透射电镜及基因组分析等方法,揭示了产甲烷古菌*Candidatus Methanobrevibacter cononymphae*与*S. leidy*的兼性共生关系(该产甲烷古菌可在宿主细胞和白蚁肠道壁上进行转移);研究还发现该产甲烷古菌的基因组特征(基因组大小与亲缘物种相似、甲酸脱氢酶基因*fdhA*的假基因化和过氧化氢酶基因的存在)与兼性生活方式相符合,表明这种共生关系可能是白蚁肠道环境动态变化的一种适应性策略。

5.1.4 病毒

台湾乳白蚁肠道中丰富的细菌群落为噬菌体提供了寄生和繁殖的场所。Tikhe等(2015)首次

从台湾乳白蚁肠道中分离出噬菌体CVT22、Tyrion和Arya;其中,Tyrion为温和型,属于Podoviridae科(Tikhe *et al.*, 2018a; 2018b)。Pramono等(2017)首次从原生生物*Pseudotriconympha* sp.的细胞内共生体*Candidatus Azobacteroides pseudotriconymphae*类群ProJpt-1中分离了一种噬菌体的完整基因组,命名为ProJpt-Bp1。Tikhe和Husseneder(2018)利用宏病毒组学技术揭示了台湾乳白蚁丰富的噬菌体多样性,鉴定出12种新的微病毒科(Microviridae)噬菌体基因组和10种新的圆环病毒(Circovirus)基因组;研究进一步发现不同巢群病毒组的功能基因具有保守性,表明台湾乳白蚁可能拥有一个核心病毒组。同样,Chen等(2022)也发现台湾乳白蚁中存在高度多样的噬菌体基因组,其中两种crAss类噬菌体(TG-crAlp-04和TG-crAlp-06)在不同地理种群中普遍存在。

5.2 木质纤维素降解

5.2.1 台湾乳白蚁木质纤维素降解系统

Fujita等(2010)通过免疫组织化学法确定了台湾乳白蚁内源纤维素酶的含量、内营养腔的体积以及前肠和中肠的食物颗粒大小,表明台湾乳白蚁通过前肠机械研磨食物显著增加了木材的表面积,并在中肠通过高含量的纤维素酶进行消化,这些形态和功能特征共同维持了白蚁高效的纤维素消化过程。值得注意的是,台湾乳白蚁具有两个独立的纤维素降解系统,一个是由白蚁自身产生的纤维素酶构成的内源纤维素降解系统;另一个是由后肠的共生微生物构成的外源性纤维素降解系统(Nakashima *et al.*, 2002)。

5.2.2 木质素的修饰和降解

台湾乳白蚁能够高效利用木材,其消化道对木质素的修饰过程至关重要。在木质素饮食处理下,参与木质素修饰的辅助氧化还原酶基因高表达,表明白蚁消化系统通过协同水解和氧化还原反应,实现了对碳水化合物的最大化利用(Geng *et al.*, 2018)。Geng等(2018)还从台湾乳白蚁中鉴定出了1种在唾液腺和前肠高表达的酚氧化漆酶Lac1,可能参与了木质素修饰。Qiu等(2015)从台湾乳白蚁的唾液腺和肠道的组织匀浆中分离纯化到了1种血蓝蛋白(Hemo1),分子量为82 kDa,能够有效降解芳香族化合物如2,2'-连氨基-双-(3-乙基苯并二氢噻唑啉-6-磺酸)(2,2'-Azino-bis(3-

ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid))、儿茶酚 (Catechol) 和藜芦醇 (Veratryl alcohol), 在 80°C 时具有高度活性。Ke 等 (2010) 利用热裂解-气相色谱/质谱联用法 (Py-GC/MS) 评估白蚁肠道不同肠段 (前肠、中肠、后肠) 及粪便中木质素修饰情况, 发现台湾乳白蚁主要在前肠和中肠修饰木质素。Ke 等 (2011) 利用三段式热裂解-气相色谱/质谱联用法、热重分析 (TG/DTG) 和傅里叶变换衰减全反射红外光谱法 (ATR-FTIR) 进一步揭示了台湾乳白蚁对软木的木质素修饰过程, 包括木质素聚合物的解聚、裂解、烷基侧基、环羟基和环甲氧基的修饰, 这些修饰过程显著提升了木质素的水解效率。随后, Ke 等 (2013) 分别分析了台湾乳白蚁前肠、中肠、后肠的木材代谢物, 发现在前肠主要进行木质素-多糖解离、脂肪族氧化/羧化、酚类脱羟基化, 在中肠主要进行酚类羧化/脱甲氧基化/碳化, 在后肠主要进行酚类/脂肪族酯化, 揭示了台湾乳白蚁逐步修饰和降解木质素的过程和机制。通过多维核磁共振 (NMR) 技术及湿化学方法 (Wet chemical method), Tarmadi 等 (2018) 报道台湾乳白蚁对不同化学结构的木质素底物具有不同的降解方式; 在消化硬木日本山毛榉 *Fagus crenata* 木质素时, 丁香基芳香单元优先于愈创木基单元被降解; 而在消化草本类植物的木质素时, 愈创木基单元相对更易被降解; 此外, 与木腐真菌的降解模式不同, 台湾乳白蚁倾向于降解 C-C 键合的 β -5 结构和 β - β 的木质素结构单元, 而不是醚键合的 β -O-4 单元。

5.2.3 纤维素和半纤维素水解酶基因的种类和功能

目前已鉴定和克隆了一系列与台湾乳白蚁消化纤维素和半纤维素相关的基因。Zhang 等 (2012a) 建立了台湾乳白蚁 cDNA 文库, 并鉴定了 509 种碳水化合物活性酶, 包括 55 种纤维素水解酶和 34 种半纤维素水解酶, 其中 9 种纤维素水解酶和 4 种半纤维素水解酶为内源性酶。进一步研究发现, 隶属 GH1 家族的 3 种内源性 β -葡萄糖苷酶 (β -glucosidase, BG), 在台湾乳白蚁不同品级 (包括兵蚁、工蚁、若蚁、雌性和雄性有翅成虫) 之间表现出显著的表达差异 (Zhang *et al.*, 2012a)。具体而言, Glu1A 主要在雌性有翅成虫中高表达, 其表达差异最为显著; Glu1B 的表达水平在工蚁最高, 在若虫和有翅成虫中的表达水平相对低于工蚁 (约低 2~5 倍), 而在兵蚁中最低; Glu1C 在兵

蚁中高度表达, 其编码的蛋白质是一种非分泌型酶 (Zhang *et al.*, 2012a)。Zhang 等 (2009) 克隆了台湾乳白蚁的内源性纤维素酶基因 *CfEG3a*, 并在大肠杆菌中实现了该基因的过表达, 得到了天然形式的酶 (nCfEG) 及其 C 端带有 His 标签的酶 (tCfEG); 两种形式的重组纤维素酶均具有水解活性, 但是 nCfEG 在酶活性和稳定性方面均优于 tCfEG。Zhang 等 (2010) 从台湾乳白蚁中成功克隆并表达了多个的糖苷水解酶基因, 其编码的酶能够将纤维素转化为葡萄糖, 其中 GH9 家族的内切- β -1,4-葡聚糖酶 (Endo- β -1,4-glucanase, EG) 和 GH1 家族的 BG 在纤维素降解过程中发挥了关键作用。Nakashima 和 Azuma (2000) 发现台湾乳白蚁消化系统中存在 5 种 EG 的主要活性成分 (EG-A 至 EG-E), 其中只有 EG-E 在整个消化系统中都有活性; 通过色谱与电泳相结合的方法分离 EG-E, 发现该酶对聚合度为 4 及以上的纤维素寡糖表现出显著的水解作用, 但对结晶纤维素的水解活性相对较弱; 此外, EG-E 的 N 端氨基酸序列与真菌来源的 EG 及纤维二糖水解酶 (Cellobiohydrolase, CBH) 具有高度相似性。使用环己烯四醇 β 环氧化物 (Conduritol B epoxide, CBE) 等特定抑制剂能够不可逆地抑制 BG 的活性, 从而导致白蚁体重下降, 表明 BG 在台湾乳白蚁降解纤维素的过程中扮演着至关重要的角色 (Zhang *et al.*, 2012b)。Feng 等 (2015) 从台湾乳白蚁鉴定和克隆了两个 BG 基因 *CfGlu1B* 和 *CfGlu1C*, 分别具有不同的底物特异性, 前者偏向降解纤维二糖, 后者则偏向于降解蔗糖。Gutierrez-Gutierrez 等 (2023) 通过毕赤酵母 *Pichia pastoris* 表达系统生产了 *Glu1B*, 并对其进行了生化特性分析, 发现该酶对纤维二糖的活性显著, 且对葡萄糖的抑制有较强抵抗性; 这些特性使得 *Glu1B* 有望与纤维素酶配合, 以提高木质纤维素的降解效率。候亚会等 (2017) 鉴定并克隆了编码 BG 的基因 *CfBG-1b*, 该基因的编码蛋白具有 GH1 的保守结构域; 此外, *CfBG-1b*、*CfGlu1B* 和 *CfBG-1a* 这 3 个 BG 基因具有相似的基因表达模式, 并在 Bt 蛋白 Cry1Ac 蛋白胁迫下均显著上调。Arakawa 等 (2009) 从台湾乳白蚁提取物中分离并纯化出了 3 个能降解植物细胞壁中木聚糖 (Xylan) 成分 (半纤维素) 的木聚糖酶 (Xylanases, Xyl), 进一步实验发现这 3 个酶相应的基因来自台湾乳白蚁的共生原生生物 *H. hartmanni*。

5.2.4 水解酶基因表达和酶活在台湾乳白蚁消化道的特异性分布

转录组学和宏基因组学研究为深入理解台湾乳白蚁消化过程提供了新的视角。Nishimura等(2020)利用单细胞转录组技术揭示了台湾乳白蚁肠道原生动植物在木质纤维素消化中的功能分工,发现在*P. grassii*中CBH基因表达量极高,*S. leidyi*中存在较高表达量的甘露糖苷酶(Mannosidase)基因,在*H. hartmanni*和*S. leidyi*中均有较高表达量的 α -阿拉伯呋喃糖苷酶(α -Arabinofuranosidase)基因。Geng等(2018)对台湾乳白蚁的唾液腺、前肠、中肠和后肠进行比较转录组学分析,发现糖苷水解酶基因在不同消化器官中的表达不同,在唾液腺中最丰富的是GH9、GH22和GH1,可被分泌到前肠和中肠中参与纤维素水解过程,在后肠主要鉴定出的是GH7和GH5。Zhang等(2024)利用宏基因组测序技术分析台湾乳白蚁后肠的糖苷水解酶基因,发现后肠主要的纤维素酶是GH6和GH9,主要的半纤维素酶是GH5_7, GH5_21, GH10, GH12和GH53。

此外,台湾乳白蚁的消化道不同部位的木质纤维素水解酶活性也呈现出显著差异。Tokuda(2004)报道低等白蚁和高等白蚁在内源性纤维素酶的表达位点和活性水平上存在差异,前者主要在唾液腺表达,后者主要在中肠表达;台湾乳白蚁肠道中的EG活性最高,而食土高等白蚁的EG活性最低;这一发现揭示了纤维素酶的表达位点和活性与白蚁的饮食习惯之间存在紧密联系。Smith等(2009)比较了台湾乳白蚁和北美散白蚁不同肠段的碳水化合物水解酶活性分布,发现台湾乳白蚁的EG活性主要分布在后肠,其次是前肠和中肠;两个物种的BG活性均主要存在于中肠和后肠,而内切- β -1,4-木聚糖酶(Endo- β -1,4-xylanase, EX)、 β -木糖苷酶(β -Xylosidases)和CBH活性均主要存在于后肠;此外,两个物种的兵蚁的碳水化合物水解酶活性普遍低于工蚁。刘瑞娴等(2012)测定了台湾乳白蚁室内和野外群体工蚁体内木质纤维素水解酶活性,发现BG、CBH和EX活性主要分布在中肠和后肠,EG和滤纸酶(Filter paper activity, FPA)活性在室内饲养群体中主要分布于中肠,而在野外群体中主要分布于后肠。然而,Fujita等(2010)发现台湾乳白蚁工蚁体内的EG活性主要分布在唾液腺(约74%)、中肠(约15%)和后肠(约10%)。宁娜等

(2015)同样报道了台湾乳白蚁体内的EG活性主要分布于唾液腺(81%);此外,CBH和Xyl活性主要分布于后肠,BG活性则较均匀地分布在唾液腺、中肠和后肠。总的来说,唾液腺是台湾乳白蚁内源性纤维素酶的主要表达位点,而中肠和后肠是纤维素酶发挥作用的主要场所。需要注意的是,不同研究得出的结论不完全一致,这可能是由于研究方法的不同导致的,不同白蚁巢群可能也存在一定差异性。未来应进一步开展研究,揭示各水解酶在台湾乳白蚁消化道不同位置的分布和精细分工。

5.2.5 氢释放

在台湾乳白蚁降解纤维素的过程中,往往伴随着氢气的产生。Cao等(2010)在密闭容器中测试了在72 h内台湾乳白蚁、北美散白蚁和弗吉尼亚散白蚁*Reticulitermes virginicus*的氢气释放量,发现在3~6 h台湾乳白蚁的氢气释放量迅速增加,且在24 h后增长变缓,达到 $10.07 \pm 0.62 \mu\text{mol/mL}$ 后趋于稳定,显著低于北美散白蚁和弗吉尼亚散白蚁。此外,台湾乳白蚁将纤维素降解为氢气的转化率为 $2138 \pm 88 \mu\text{mol/g}$,显著低于北美散白蚁,但与弗吉尼亚散白蚁无显著差异(Cao *et al.*, 2010)。台湾乳白蚁的氢气释放与其肠道共生体相关,Inoue等(2007)报道在台湾乳白蚁肠道中的*P. grassii*存在两种编码与铁氢化酶(Iron hydrogenases)同源蛋白的基因,分别编码长型和短型的铁氢化酶,两者具有不同的N-末端结构域;这两种铁氢化酶的活性重组酶均能促进氢气的释放,且在高氢气浓度下短型的铁氢化酶仍具有促进氢气释放的活性。

5.3 肠道微生物和消化的影响因素

5.3.1 温度与杀虫剂对肠道微生物和消化的影响

台湾乳白蚁的内源和外源木质纤维素降解系统的适应性使得台湾乳白蚁能够耐受多种环境应激。例如,Zeng等(2016)报道3种肠道共生原生动物的最适生存温度不同,*P. grassii*的最适温度为 22°C ,而*H. hartmanni*和*S. leidyi*的最适温度为 28°C 。研究发现,在 32°C 时台湾乳白蚁内源的EG和BG基因的转录水平均显著高于 37°C 时的转录水平,而外源的CBH基因转录水平则在 32°C 时最低,在 37°C 时最高,表明在高温环境($32\sim 37^\circ\text{C}$)下,内源和外源纤维素酶基因转录水平有一定程度的互补性(Zeng *et al.*, 2016)。Zeng等(2021)报道饲喂含有低毒杀虫剂曲酸(非致死含量)的滤纸

后, 台湾乳白蚁的纤维素酶和半纤维素酶活性降低, 但 *bg*、*Pcbh*、*Pex* 等纤维素酶/半纤维素酶基因的表达量升高, 且来自共生原生动物的外源性水解酶基因上调的总体水平显著高于内源性水解酶基因; 此外, 肠道微生物群落中与酚氧化酶或杀虫剂解毒有关的稀有细菌类群显著富集, 表明了白蚁、鞭毛虫和细菌三者协同耐受曲酸的机制。Doolittle 等 (2007) 发现印度楝树提取物会降低 *P. grassii* 和螺旋体门细菌的数量, 并且会增加台湾乳白蚁的死亡率, 而辣椒素和槐属植物的提取物对台湾乳白蚁的肠道微生物没有显著影响。

5.3.2 食物对肠道微生物和消化的影响

食物类型能够改变台湾乳白蚁肠道细菌群落结构, 进而影响宿主的消化、存活能力。Tanaka 等 (2006) 发现饲喂高分子量碳源 (木材粉末和纤维素) 饲料的白蚁后肠中存在 *P. grassii*、*H. hartmanni* 和 *S. leidy*, 而在饲喂低分子量碳源 (纤维二糖和葡萄糖) 饲料的白蚁中仅发现有少量的 *S. leidy*; 其中, 饲喂葡萄糖的白蚁工蚁肠道中 EG 活性低于饲喂其他碳源的白蚁。曾文慧等 (2017) 表明木质素取食显著增加了白蚁内源性酚氧化酶 (Phenoloxidase) 含量, 降低了纤维素酶活性, 并显著改变后肠细菌群落; 其中, 营发酵单胞菌属 *Dysgonomonas* 和弧菌属 *Vibrio* 的相对丰度降低, *Candidatus Azobacteriodes* 的相对丰度增加。

5.4 靶向台湾乳白蚁肠道微生物的防治策略

近年来, 随着分子生物学技术的不断发展, RNA 干扰技术 (RNAi) 和肠道共生菌转基因技术 (Paratransgenesis) 等手段为研究白蚁及其肠道微生物群落提供了新的视角和方法。这些技术有助于揭示白蚁与肠道微生物之间的分子调控机制, 为进一步开发新型白蚁防治策略提供了重要的理论依据。例如, 此前的研究鉴定并分析了台湾乳白蚁的内源性 BG 的 3 种同源基因 *CfGlu-1a*、*CfGlu-1b* 和 *CfGB-1b* (候亚会等, 2017; Liu *et al.*, 2017a)。Wu 和 Li (2018) 注射 dsRNA 混合物 (同时针对 *CfBG-1a* 和 *CfBG-1b*) 至台湾乳白蚁工蚁体内, 发现 *CfBG-1a* 和 *CfBG-1b* 的表达明显受到抑制。Liu 等 (2017b) 报道通过 RNAi 下调 *P. grassii* 的 CBH 基因 (*PgCBH*) 的表达能导致 *P. grassii* 死亡, 并显著降低白蚁的外切葡聚糖酶活性。Tikhe 等 (2017) 从台湾乳白蚁肠道中分离了 *Trabulsiella*

odontotermis AS-7737, 发现该菌株可耐受能够杀死白蚁肠道原生动物的短肽 Ligand-Hecate; 外源基因表达试验表明该菌能够转入并表达外源基因, 被白蚁取食后能在肠道存活至少 48 h, 具有表达 Ligand-Hecate 以防治白蚁的潜力。

6 小结与展望

6.1 台湾乳白蚁生物学与化学防治

虽然目前台湾乳白蚁的防治技术 (饵剂法和土壤屏障法) 已较为成熟, 但也有一些问题尚未解决。例如, 一些杀虫剂虽然可以通过交哺行为和身体接触在实验室条件下实现在白蚁群体间互相传递, 但在野外是否具有相同的水平转移现象仍存在较大争议 (Chouvenc, 2024b)。此外, 台湾乳白蚁在地下挖掘隧道的过程较为随机 (Puche and Su, 2001)。一些具有踪迹、聚集、挖掘和诱食活性的信息素和信息物质可能促使台湾乳白蚁更快地定位饵剂和或接触土壤中的杀虫剂 (Cornelius, 2003; Wang *et al.*, 2015; Mitaka *et al.*, 2024; 易聪等, 2024), 有望提高白蚁防治的效果 (图 2)。然而这些研究大多还停留在实验室研究阶段, 野外研究较少。未来应更多的在野外或半野外环境下观察台湾乳白蚁的自然行为, 从而为白蚁防治提供更加坚实的理论基础。

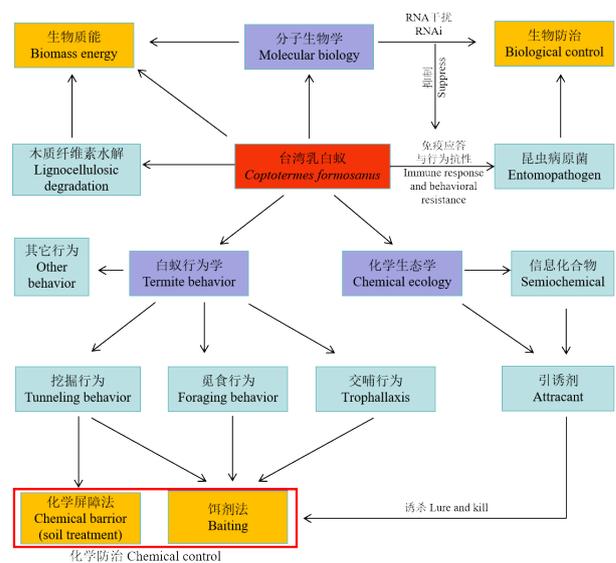


图 2 深入理解台湾乳白蚁生物学具有重要的理论意义和应用前景

Fig. 2 Understanding of *Coptotermes formosanus* biology has important theoretical significance and application prospects

6.2 台湾乳白蚁抗病机制与生物防治

尽管2010年以前有较多白蚁生物防治方面的研究，但在Chouvenc等(2011)发表综述“Fifty years of attempted biological control of termites-Analysis of a failure”后，学界逐渐形成共识，白蚁具有复杂的抗病机制(包括免疫应答、行为免疫和共生菌拮抗)，不能简单的筛选和使用昆虫病原菌，以期在野外条件下达到理想的白蚁防治效果。因此，2011年后仅有少数几篇台湾乳白蚁生物防治的相关研究发表。然而，技术的发展为台湾乳白蚁生物防治带来了新的可能。最新研究表明，RNAi技术和昆虫病原真菌的结合是一种具有潜力的白蚁防控策略，在实验室条件下能够有效破坏白蚁对病原菌的行为抗性和免疫应答，并提高其死亡率(Hassan *et al.*, 2024; Chen *et al.*, 2025)。未来可通过筛选白蚁免疫抑制剂，或结合RNA干扰和microRNA调控技术，干扰台湾乳白蚁免疫和抗病行为，最终提高生物防治的实际效果(图2)。

6.3 台湾乳白蚁分子生物学

台湾乳白蚁在分子层面的研究较少，且研究内容也较为局限，主要集中于台湾乳白蚁的免疫基因的功能(Hussain *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2023a)。未来可以在以下几个方面对台湾乳白蚁分子生物学进行深入研究：(1)获取高质量的台湾乳白蚁染色体基因组数据，从而为台湾乳白蚁转录组学、基因组重测序等组学研究提供优质的参考基因组；(2)基于目前已获得白蚁的线粒体基因组，继续利用线粒体基因组学，对台湾乳白蚁的不同种群进行更广泛的遗传多样性和系统发育关系研究，揭示台湾乳白蚁在全球的扩散过程和机制；(3)利用新一代测序技术，开发和应用更多的分子标记，以提高台湾乳白蚁分类鉴定的准确性和效率；(4)阐明台湾乳白蚁复杂多样的社会行为和化学生态背后的分子机制，加深对白蚁真社会性的理解(图2)。

6.4 台湾乳白蚁肠分解木质纤维素机制

台湾乳白蚁能够有效的分解木质纤维素，这得益于其内源性酶系统与肠道共生微生物的协同作用(Nakashima *et al.*, 2002)。木质纤维素水解酶系在台湾乳白蚁消化道的不同位置呈现特异性的活性分布，然而不同研究得出的结论不完全一致，未来仍需深入研究，并揭示维持这种分布的机制。此外，这些酶十分依赖白蚁肠道内的微环

境，在离体环境下往往不能发挥其最优功能(Scharf, 2015)。未来的研究需要更深入的理解白蚁-共生微生物的相互作用，通过模拟白蚁肠道环境设计新型的生物反应器，并结合体外重组、分子定向进化等技术，推动生物质能的研究和应用(图2)。

参考文献 (References)

- Adams L, Boopathy R. Isolation and characterization of enteric bacteria from the hindgut of Formosan termite [J]. *Bioresource Technology*, 2005, 96 (14): 1592-1598.
- Ahmad F, Fouad H, Liang SY, *et al.* Termites and Chinese agricultural system: Applications and advances in integrated termite management and chemical control [J]. *Insect Science*, 2021, 28 (1): 2-20.
- Ali SS, Al-Tohamy R, Sun J, *et al.* Screening and construction of a novel microbial consortium SSA-6 enriched from the gut symbionts of wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* and its biomass-based biorefineries [J]. *Fuel*, 2019, 236: 1128-1145.
- Ali SS, Mustafa AM, Sun J. Wood-feeding termites as an obscure yet promising source of bacteria for biodegradation and detoxification of creosote-treated wood along with methane production enhancement [J]. *Bioresource Technology*, 2021, 338: 125521.
- Arakawa G, Watanabe H, Yamasaki H, *et al.* Purification and molecular cloning of xylanases from the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2009, 73 (3): 710-718.
- Arora J, Kinjo Y, Šobotník J, *et al.* The functional evolution of termite gut microbiota [J]. *Microbiome*, 2022, 10 (1): 78.
- Arquette TJ, Champagne DE, Brown MR, *et al.* Evaluation of novel and traditional measures for vigor of laboratory-cultured termites, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2006, 52 (1): 51-66.
- Bardunias P, Su NY. Tunnel orientation by workers of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) subjected to unilateral antennal ablation [J]. *Florida Entomologist*, 2010, 93 (2): 310-312.
- Bland JM, Park YI, Raina AK, *et al.* Trilinolein identified as a sex-specific component of tergal glands in alates of *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30: 835-849.
- Błaszczak L, Popiel D, Chełkowski J, *et al.* Species diversity of *Trichoderma* in Poland [J]. *Journal of Applied Genetics*, 2011, 52: 233-243.
- Blumenfeld AJ, Eyer PA, Husseneder C, *et al.* Bridgehead effect and multiple introductions shape the global invasion history of a termite [J]. *Communications Biology*, 2021, 4 (1): 196.
- Brown KS, Yokum BP, Riegel C, *et al.* New parish records of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Louisiana [J]. *Florida Entomologist*, 2007, 90 (3): 570-572.
- Brune A, Friedrich M. Microecology of the termite gut: structure and

- function on a microscale [J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2000, 3 (3): 263–269.
- Bulmer MS, Stefano AM. Termite eusociality and contrasting selective pressure on social and innate immunity [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2022, 76 (1): 4.
- Campora CE, Grace JK. Comparison of tunneling in the laboratory and field by the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2009, 53 (2B): 389–401.
- Cao R, Feng J. Future climate change and anthropogenic disturbance promote the invasions of the World's Worst Invasive Insect Pests [J]. *Insects*, 2024, 15 (4): 280.
- Cao R, Su NY. Temperature preferences of four subterranean termite species (Isoptera: Rhinotermitidae) and temperature-dependent survivorship and wood-consumption rate [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2016, 109 (1): 64–71.
- Cao Y, Sun JZ, Rodriguez JM, et al. Hydrogen emission by three wood-feeding subterranean termite species (Isoptera: Rhinotermitidae): production and characteristics [J]. *Insect Science*, 2010, 17 (3): 237–244.
- Castillo P, Husseneder C, Sun Q. Molecular characterization and expression variation of the odorant receptor co-receptor in the Formosan subterranean termite [J]. *Public Library of Science ONE*, 2022, 17 (4): e0267841.
- Chen J, Gissendanner CR, Tikhe CV, et al. Genomics and geographic diversity of bacteriophages associated with endosymbionts in the guts of workers and alates of *Coptotermes* species (Blattodea: Rhinotermitidae) [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 881538.
- Chen J, Setia G, Lin LH, et al. Weight and protozoa number but not bacteria diversity are associated with successful pair formation of dealates in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* [J]. *Public Library of Science ONE*, 2023b, 18 (11): e0293813.
- Chen W, Li Z. miR-571 manipulating termite immune response to fungus and showing potential for green management of *Coptotermes formosanus* (Blattodea: Isoptera) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2025, 208: 106274.
- Chen WW, Zeng WH, Shen DN, et al. Genome-wide identification of *Coptotermes formosanus* immune genes and their potential roles in termite control [J]. *Gene*, 2023a, 877: 147569.
- Chen WW, Zhang H, Chen Y, et al. Combined use of lipopolysaccharide-binding protein dsRNA and Gram-negative bacteria for pest management of *Coptotermes formosanus* [J]. *Pest Management Science*, 2023d, 79 (7): 2299–2310.
- Chen Y, Meng ZY, Huang QY, et al. Compatibility of *Coptotermes formosanus* with other two ant species [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 46 (6): 850–855. [陈艳, 孟子焯, 黄求应, 等. 黑翅土白蚁与其它二种白蚁种群间的相容性 [J]. 昆虫知识, 2007, 46 (6): 850–855]
- Chen Y, Zhao C, Zeng W, et al. The effect of ergosterol on the allogrooming behavior of termites in response to the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* [J]. *Insect Science*, 2023c, 30 (1): 185–196.
- Chen ZC, Yi Y, Zhao DL, et al. Isolation and identification of cellulose-degrading bacteria from *Coptotermes formosanus* [J]. *China Brewing*, 2019, 38 (1): 54–58. [陈志超, 易弋, 赵东玲, 等. 台湾乳白蚁纤维素降解菌的分离和鉴定 [J]. 中国酿造, 2019, 38 (1): 54–58]
- Chen ZL, Wei G, Yang F, et al. Damage and nesting of *Coptotermes formosanus* to park trees in Nanning [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34 (2): 135–141. [陈正麟, 韦戈, 杨峰, 等. 台湾乳白蚁对南宁市园林树木的为害及其筑巢规律 [J]. 环境昆虫学报, 2012, 34 (2): 135–141]
- Chouvenec T, Efstathion CA, Elliott ML, et al. Extended disease resistance emerging from the faecal nest of a subterranean termite [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 280 (1770): 20131885.
- Chouvenec T, Mullins AJ, Su NY. Territorial status-quo between the big-headed ant (Hymenoptera: Formicidae) and the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2015, 98 (1): 157–161.
- Chouvenec T, Scheffrahn RH, Mullins AJ, et al. Flight phenology of two *Coptotermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae) in southeastern Florida [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2017, 110 (4): 1693–1704.
- Chouvenec T, Scheffrahn RH, Su NY. Establishment and spread of two invasive subterranean termite species (*Coptotermes formosanus* and *C. gestroi*; Isoptera: Rhinotermitidae) in metropolitan southeastern Florida (1990–2015) [J]. *Florida Entomologist*, 2016, 99 (2): 187–191.
- Chouvenec T, Sillam-Dussès D, Robert A. Courtship behavior confusion in two subterranean termite species that evolved in allopatry (Blattodea, Rhinotermitidae, *Coptotermes*) [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2020, 46 (5): 461–474.
- Chouvenec T, Su NY, Grace JK. Fifty years of attempted biological control of termites – Analysis of a failure [J]. *Biological Control*, 2011, 59 (2): 69–82.
- Chouvenec T, Su NY. Colony age-dependent pathway in caste development of *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Insectes Sociaux*, 2014, 61: 171–182.
- Chouvenec T. Death zone minimizes the impact of fipronil-treated soils on subterranean termite colonies by negating transfer effects [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2024b, 117 (5): 2030–2043.
- Chouvenec T. How do termite baits work? implication of subterranean termite colony demography on the successful implementation of baits [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2024a: toae243.
- Cornelius ML, Bland JM, Daigle DJ, et al. Effect of a lignin-degrading fungus on feeding preferences of Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) for different commercial lumber [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2004, 97 (3): 1025–1035.
- Cornelius ML, Daigle DJ, Connick WJ, et al. Responses of *Coptotermes*

- formosanus* and *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) to three types of wood rot fungi cultured on different substrates [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2002, 95 (1): 121–128.
- Cornelius ML, Gallatin EM. Task allocation in the tunneling behavior of workers of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2015, 18 (4): 637–642.
- Cornelius ML, Osbrink WLA. Effect of seasonal changes in soil temperature and moisture on wood consumption and foraging activity of Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2011a, 104 (3): 1024–1030.
- Cornelius ML, Osbrink WLA. Effect of soil type and moisture availability on the foraging behavior of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103 (3): 799–807.
- Cornelius ML, Osbrink WLA. Influence of dry soil on the ability of Formosan subterranean termites, *Coptotermes formosanus*, to locate food sources [J]. *Journal of Insect Science*, 2011b, 11 (1): 162.
- Cornelius ML. Evaluation of semiochemicals as feeding stimulants for the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2003, 41 (3): 583–591.
- Cornelius ML. Individual behavior of workers of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) on consecutive days of tunnel construction [J]. *Insects*, 2012, 3 (2): 367–377.
- Crosland MWJ, Su NY. Work allocation among castes in a rhinotermitid termite (Isoptera)—are nymphs a working caste? [J]. *Sociobiology*, 2006, 48 (2): 585–598.
- Culliney TW, Grace JK. Prospects for the biological control of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae), with special reference to *Coptotermes formosanus* [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2000, 90 (1): 9–21.
- Dar MA, Xie R, Jing L, *et al.* Elucidating the structure, and composition of bacterial symbionts in the gut regions of wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* and their functional profile towards lignocellulosic systems [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024b, 15: 1395568.
- Dar MA, Xie R, Pandit RS, *et al.* Exploring the region-wise diversity and functions of symbiotic bacteria in the gut system of wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus*, toward the degradation of cellulose, hemicellulose, and organic dyes [J]. *Insect Science*, 2022, 29 (5): 1414–1432.
- Dar MA, Xie R, Zayed HM, *et al.* Can termites serve as models for future biorefinery? In: Zhu D, Dar MA, Shahnawaz M, eds. *Biofuels and Sustainability: Life Cycle Assessments, System Biology, Policies, and Emerging Technologies* [M]. Amsterdam: Elsevier Science Ltd, 2025: 323–346.
- Dar MA, Xie R, Zayed HM, *et al.* Termite microbial symbiosis as a model for innovative design of lignocellulosic future biorefinery: Current paradigms and future perspectives [J]. *Biomass*, 2024a, 4 (1): 180–201.
- Deng TF, Mo JC, He HY, *et al.* Differences of morphology of antennae between soldiers and workers in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2006, 48 (3): 689–700.
- Doolittle M, Raina A, Lax A, *et al.* Effect of natural products on gut microbes in Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* [J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2007, 59 (1): 69–71.
- Doolittle M, Raina A, Lax A, *et al.* Presence of nitrogen fixing *Klebsiella pneumoniae* in the gut of the Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus*) [J]. *Bioresource Technology*, 2008, 99 (8): 3297–3300.
- Du H, Chouvenec T, Osbrink WLA, *et al.* Social interactions in the central nest of *Coptotermes formosanus* juvenile colonies [J]. *Insectes Sociaux*, 2016, 63: 279–290.
- Du H, Chouvenec T, Su NY. Development of age polyethism with colony maturity in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2017, 46 (2): 311–318.
- Du H, Huang R, Chen DS, *et al.* Regulation of soldier caste differentiation by microRNAs in Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus* Shiraki) [J]. *PeerJ*, 2024, 12: e16843.
- Evans TA, Forschler BT, Grace JK. Biology of invasive termites: A worldwide review [J]. *Annual Review of Entomology*, 2013, 58 (1): 455–474.
- Evans TA, Forschler BT, Trettin CC. Not just urban: the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus*, is invading forests in the Southeastern USA [J]. *Biological Invasions*, 2019, 21: 1283–1294.
- Evans TA. Predicting ecological impacts of invasive termites [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2021, 46: 88–94.
- Fei H, Henderson G. Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) wood consumption and worker survival as affected by temperature and soldier proportion [J]. *Environmental Entomology*, 2002, 31 (3): 509–514.
- Feng T, Liu H, Xu Q, *et al.* Identification and characterization of two endogenous β -glucosidases from the termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2015, 176: 2039–2052.
- Florane CB, Bland JM, Husseneder C, *et al.* Diet-mediated inter-colonial aggression in the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30: 2559–2574.
- Fu BX, Rong NH, Hong J, *et al.* Comparative study with scanning electron microscopy on the antennal sensilla of two main castes of *Coptotermes formosanus* Shiraki (Blattaria: Rhinotermitidae) [J]. *Micron*, 2020, 129: 102777.
- Fujita A, Hojo M, Aoyagi T, *et al.* Details of the digestive system in the midgut of *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Journal of Wood Science*, 2010, 56: 222–226.
- Gao Y, Wen P, Cardé RT, *et al.* In addition to cryptochrome 2, magnetic particles with olfactory co-receptor are important for magnetic orientation in termites [J]. *Communications Biology*, 2021, 4 (1):

- 1121.
- Gautam BK, Henderson G. Effects of sand moisture level on food consumption and distribution of Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) with different soldier proportions [J]. *Journal of Entomological Science*, 2011b, 46 (1): 1–13.
- Gautam BK, Henderson G. Point of no return from water loss in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108 (4): 1972–1977.
- Gautam BK, Henderson G. Water transport by *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2014, 43 (5): 1399–1405.
- Gautam BK, Henderson G. Wood consumption by Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) as affected by wood moisture content and temperature [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2011a, 104 (3): 459–464.
- Geng A, Cheng Y, Wang Y, et al. Transcriptome analysis of the digestive system of a wood-feeding termite (*Coptotermes formosanus*) revealed a unique mechanism for effective biomass degradation [J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2018, 11: 1–14.
- Geng A, Wu J, Xie RR, et al. Characterization of a laccase from a wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* [J]. *Insect Science*, 2018, 25 (2): 251–258.
- Gutierrez-Gutierrez DA, Fuentes-Garibay JA, Viader-Salvadó JM, et al. Biochemical characterization of the β -glucosidase *Glu1B* from *Coptotermes formosanus* produced in *Pichia pastoris* [J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 2023, 163: 110155.
- Hapukotuwa NK, Grace JK. Do tunnel patterns of *Coptotermes formosanus* and *Coptotermes gestroi* (Blattodea: Rhinotermitidae) reflect different foraging strategies? [J]. *Sociobiology*, 2012, 59 (1): 189–202.
- Hapukotuwa NK, Grace JK. Preferences of *Coptotermes formosanus* Shiraki and *Coptotermes gestroi* (Wasmann) (Blattodea: Rhinotermitidae) among three commercial wood species [J]. *Insects*, 2011, 2 (4): 499–508.
- Harazono K, Yamashita N, Shinzato N, et al. Isolation and characterization of aromatics-degrading microorganisms from the gut of the lower termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 2003, 67 (4): 889–892.
- Hassan A, Li Z, Zhou X, et al. Termite management by entomopathogenic fungi: Recent advances and future prospects [J]. *Current Research in Biotechnology*, 2024, 7: 100183.
- Hayashi A, Aoyagi H, Yoshimura T, et al. Development of novel method for screening microorganisms using symbiotic association between insect (*Coptotermes formosanus* Shiraki) and intestinal microorganisms [J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2007, 103 (4): 358–367.
- Henderson G. The termite menace in New Orleans: Did they cause the floodwalls to tumble? [J]. *American Entomologist*, 2008, 54 (3): 156–162.
- Higashiguchi DT, Husseneder C, Grace JK, et al. *Pilibacter termitis* gen. nov., sp. nov., a lactic acid bacterium from the hindgut of the Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2006, 56 (1): 15–20.
- Hou Y, Yan S, Li Z. Synergistic effect of antioxidants and hydroquinone on the attractants and induced metabolism of Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, 54 (9): 97–103. [侯亚会, 严善春, 李志强. 对苯二酚对台湾乳白蚁诱食效果及其诱导代谢的响应 [J]. 林业科学, 2018, 54 (9): 97–103]
- Hou Y, Yan S, Wu W, et al. Gene cloning and characterization of a β -glucosidase gene from *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Northeast Forestry University*, 2017, 45 (3): 96–101. [侯亚会, 严善春, 吴文静, 等. 台湾乳白蚁 β -葡萄糖苷酶基因的克隆与分析 [J]. 东北林业大学学报, 2017, 45 (3): 96–101.]
- Hu XP, Appel AG. Seasonal variation of critical thermal limits and temperature tolerance in Formosan and eastern subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2004, 33 (2): 197–205.
- Hu Y, Song XG, Shi Y. Exploration of comprehensive management strategies for termites in building construction [J]. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides & Equipments*, 2013, 19 (2): 158–161. [胡寅, 宋晓钢, 石勇. 房屋建筑白蚁综合治理策略的探讨 [J]. 中华卫生杀虫药械, 2013, 19 (2): 158–161]
- Huang FS, Zhu SM, Ping ZM, et al. *Fauna Sinica, Insecta Vol. 17: Isoptera* [M]. Beijing: Science Press, 2000. [黄复生, 朱世模, 平正明, 等. 中国动物志昆虫纲第十七卷等翅目 [M]. 北京: 科学出版社, 2000]
- Huang HD, Tian J, Xie RR, et al. The food preferences of *Reticulitermes chinensis* and *Coptotermes formosanus* to some common tree species in the Zhenjiang area [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2015, 52 (6): 1451–1458. [黄海娣, 田洁, 谢蓉蓉, 等. 黑胸散白蚁和台湾乳白蚁对镇江地区几种常见木材品种的取食偏好性研究 [J]. 应用昆虫学报, 2015, 52 (6): 1451–1458]
- Hussain A, Li YF, Cheng Y, et al. Immune-related transcriptome of *Coptotermes formosanus* Shiraki workers: The defense mechanism [J]. *Public Library of Science One*, 2013, 8 (7): e69543.
- Hussain A, Tian MY, He YR, et al. Behavioral and electrophysiological responses of *Coptotermes formosanus* Shiraki towards entomopathogenic fungal volatiles [J]. *Biological Control*, 2010, 55 (3): 166–173.
- Hussain A, Tian MY, Wen SY. Exploring the caste-specific multi-layer defense mechanism of Formosan subterranean termites, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18 (12): 2694.
- Hussain A, Tian MY. Germination pattern and inoculum transfer of entomopathogenic fungi and their role in disease resistance among *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2013, 15 (2): 319–324.
- Husseneder C, Ho HY, Blackwell M. Comparison of the bacterial symbiont composition of the Formosan subterranean termite from its native and introduced range [J]. *The Open Microbiology Journal*,

- 2010, 4 (1): 53–66.
- Husseneder C, Simms DM, Delatte JR, *et al.* Genetic diversity and colony breeding structure in native and introduced ranges of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* [J]. *Biological Invasions*, 2012, 14: 419–437.
- Inoue JI, Noda S, Hongoh Y, *et al.* Identification of endosymbiotic methanogen and ectosymbiotic spirochetes of gut protists of the termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Microbes and Environments*, 2008, 23 (1): 94–97.
- Inoue JI, Saita K, Kudo T, *et al.* Hydrogen production by termite gut protists: Characterization of iron hydrogenases of parabasalium symbionts of the termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Eukaryotic Cell*, 2007, 6 (10): 1925–1932.
- Itakura S, Yoshikawa Y, Togami Y, *et al.* Draft genome sequence of the termite, *Coptotermes formosanus*: Genetic insights into the pyruvate dehydrogenase complex of the termite [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2020, 23 (3): 666–674.
- Janowiecki MA, Szalanski AL. Molecular diagnostic technique for the differentiation of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) from other subterranean termites by multiplex-PCR [J]. *Florida Entomologist*, 2015, 98 (1): 387–388.
- Jasso-Selles DE, De Martini F, Velenovsky IVJF, *et al.* The complete protist symbiont communities of *Coptotermes formosanus* and *Coptotermes gestroi*: Morphological and molecular characterization of five new species [J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2020, 67 (6): 626–641.
- Javaid W, Zhu T, Chen WW, *et al.* Ethyl 2,4-dioxovalerate triggers aggregation and tunneling preference of Formosan subterranean termites (Blattodea: Rhinotermitidae) and enhances the effectiveness of fipronil [J]. *Insect Science*, 2025: DOI: 10.1111/1744-7917.13493.
- Jayasimha P, Henderson G. Fungi isolated from integument and guts of *Coptotermes formosanus* and their antagonistic effect on *Gleophyllum trabeum* [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2007, 100 (5): 703–710.
- Jiang JL, Tang LF, Huang P, *et al.* PCR method for identification of *Coptotermes curvignathus* Holmgren and *C. formosanus* Shiraki [J]. *Plant Quarantine*, 2009, 23 (3): 28–30. [姜金林, 唐连飞, 黄萍, 等. PCR方法鉴别大家白蚁和台湾乳白蚁 [J]. *植物检疫*, 2009, 23 (3): 28–30]
- Jin Z, Chen J, Wen X, *et al.* Effects of clay materials and moisture levels on habitat preference and survivorship of Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Blattodea: Rhinotermitidae) [J]. *PeerJ*, 2020, 8: e10243.
- Jin ZY, Qian CY, Du CJ, *et al.* Research progress on the interaction among termites, clay, and ecological environments [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2023, 59 (1): 143–150. [靳正雅, 钱沉鱼, 杜澄举, 等. 白蚁、黏土与生态环境相互作用研究进展 [J]. *林业科学*, 2023, 59 (1): 143–150]
- Kaneko M, Omori T, Igai K, *et al.* Facultative endosymbiosis between cellulolytic protists and methanogenic archaea in the gut of the Formosan termite *Coptotermes formosanus* [J]. *ISME Communications*, 2024, 4 (1): ycae097.
- Kasseneey BD, Wei J, Deng T, *et al.* Feeding preference of *Coptotermes formosanus* and *Reticulitermes flaviceps* under laboratory conditions [J]. *Sociobiology*, 2011, 58 (1): 165–174.
- Katsumata N, Yoshimura T, Tsunoda K, *et al.* Termite feeding preference to four wood species after gamma irradiation [J]. *Journal of Wood Science*, 2007, 53: 361–364.
- Ke J, Laskar DD, Chen S. Tetramethylammonium hydroxide (TMAH) thermochemolysis for probing in situ softwood lignin modification in each gut segment of the termite [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2013, 61 (6): 1299–1308.
- Ke J, Singh D, Yang X, *et al.* Thermal characterization of softwood lignin modification by termite *Coptotermes formosanus* (Shiraki) [J]. *Biomass and Bioenergy*, 2011, 35 (8): 3617–3626.
- Ke J, Sun JZ, Nguyen HD, *et al.* In-situ oxygen profiling and lignin modification in guts of wood-feeding termites [J]. *Insect Science*, 2010, 17 (3): 277–290.
- Ke Y, Zhang S, Li Z. Phylogenetic relationships of Chinese *Coptotermes* (Blattodea: Isoptera: Rhinotermitidae) termites and a new synonym inferred from morphological data [J]. *Journal of Entomological Science*, 2022, 57 (1): 64–81.
- Ke YL, Wu WJ, Liu GY, *et al.* Genetic relationship between *Coptotermes ochraceus* and *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2016, 38 (2): 341–347. [柯云玲, 吴文静, 刘广宇, 等. 台湾乳白蚁与赭黄乳白蚁的异名关系——基于形态与分子特征的分析 (等翅目: 鼻白蚁科) [J]. *环境昆虫学报*, 2016, 38 (2): 341–347]
- Keppanan R, Sivaperumal S, Aguila LCR, *et al.* Isolation and characterization of *Metarhizium anisopliae* TK29 and its mycoinsecticide effects against subterranean termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Microbial Pathogenesis*, 2018, 123: 52–59.
- Kinyanjui T, Gitu PM, Kamau GN. Potential antitermite compounds from *Juniperus procera* extracts [J]. *Chemosphere*, 2000, 41 (7): 1071–1074.
- Kirschenbaum R, Grace JK. Agonistic interactions of four ant species occurring in Hawaii with *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2007, 50 (2): 643–652.
- Ku SJ, Su NY, Lee SH. Directional selection by the subterranean termite *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae) at tunnel intersections [J]. *Entomological Science*, 2010, 13 (4): 363–366.
- Ku SJ, Su NY, Lee SH. Measurement of time taken by the Formosan termite, *Coptotermes formosanus*, to pass tunnel intersections [J]. *Journal of Insect Science*, 2012, 12 (1): 23.
- Lee CY, Neoh KB. Management of subterranean termites using liquid termiticides. In: Su NY, Lee CY, eds. *Biology and Management of the Formosan Subterranean Termite and Related Species* [M]. Wallingford: CABI, 2023: 238–272.
- Lee SB, Mullins A, Aguilera-Olivares D, *et al.* Fused colonies of the

- Formosan subterranean termite (Blattodea: Rhinotermitidae) for laboratory experiments [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019, 112 (5): 2311–2315.
- Lee SB, Tong RL, Kim SH, et al. Potential pest status of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Blattodea: Isoptera: Rhinotermitidae), in response to climate change in the Korean Peninsula [J]. *Florida Entomologist*, 2021, 103 (4): 431–437.
- Lee SH, Bardunias P, Su NY. Optimal length distribution of termite tunnel branches for efficient food search and resource transportation [J]. *Biosystems*, 2007, 90 (3): 802–807.
- Lee SH, Su NY, Lee M. Why is the number of primary tunnels of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), restricted during foraging? [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2009, 12 (3): 151–154.
- Lee SH, Yang RL, Su NY. Tunneling response of termites to a pre-formed tunnel [J]. *Behavioural Processes*, 2008, 79 (3): 192–194.
- Li H, Liu J, Wang Q, et al. Oleic acid triggers burial behavior in a termite population through an odorant binding protein [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2024, 167: 104090.
- Li HF, Su NY. Sand displacement during tunnel excavation by the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2008, 101 (2): 456–462.
- Li HF, Ye W, Su NY, et al. Phylogeography of *Coptotermes gestroi* and *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Taiwan [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2009, 102 (4): 684–693.
- Li J, Yuan XD, Xu RY, et al. Food Preferences of Workers of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2012, 59 (3): 731–740.
- Li N, Geng A, Tu Z, et al. Isolation of *Lactococcus* sp. X1 from termite gut, and its application in lactic acid production [J]. *Fermentation*, 2023, 9 (2): 85.
- Li QJ, Zhong JH, Liu BR. Effect of wood-decayed fungi on feeding preference of *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Natural Enemies of Insects*, 2007, 29 (3): 113–117. [李秋剑, 钟俊鸿, 刘炳荣. 木腐菌对台湾乳白蚁取食偏好性的影响 [J]. 昆虫天敌, 2007, 29 (3): 113–117]
- Liang XS, Xu LP, Li H, et al. Solid-phase microextraction for the investigation of cuticular hydrocarbon of termites [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2009, 46 (4): 632–636. [梁小松, 徐刘平, 李浩, 等. 固相微萃取技术在白蚁表皮碳氢化合物分析中的应用 [J]. 昆虫知识, 2009, 46 (4): 632–636]
- Little NS, Blount NA, Londo AJ, et al. Preference of Formosan subterranean termites for blue-stained southern yellow pine sapwood [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2012, 105 (5): 1640–1644.
- Little NS, Schultz TP, Diehl SV, et al. Field evaluations of subterranean termite preference for sap-stain inoculated wood [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2013, 26: 649–659.
- Liu BR, Zhong JH, Guo MF, et al. The study of measurement variability of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) and its taxonomic significance [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2014, 36 (5): 724–729. [刘炳荣, 钟俊鸿, 郭明昉, 等. 台湾乳白蚁种群兵蚁量度长度范围及其分类学意义分析 [J]. 环境昆虫学报, 2014, 36 (5): 724–729]
- Liu L, Li G, Sun P, et al. Experimental verification and molecular basis of active immunization against fungal pathogens in termites [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5 (1): 15106.
- Liu RX, Zeng WH, Li ZQ, et al. Comparative study of the activity of lignocellulolytic enzymes in captive and field colonies of *Coptotermes formosanus* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2012, 49 (3): 715–720. [刘瑞娴, 曾文慧, 李志强, 等. 室内饲养与野外台湾乳白蚁木质纤维素水解酶活性的比较研究 [J]. 应用昆虫学报, 2012, 49 (3): 715–720]
- Liu X, Wu W, Zhang D, et al. Molecular cloning and characterization of a putative β -glucosidase from the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Entomological Science*, 2017a, 52 (2): 177–192.
- Liu XJ, Xie L, Liu N, et al. RNA interference unveils the importance of *Pseudotrachynympha grassii* cellobiohydrolase, a protozoan exoglucanase, in termite cellulose degradation [J]. *Insect Molecular Biology*, 2017b, 26 (2): 233–242.
- Liu Y, Henderson G, Mao L, et al. Effects of temperature and nutrition on juvenile hormone titers of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2005a, 98 (5): 732–737.
- Liu Y, Henderson G, Mao L, et al. Seasonal variation of juvenile hormone titers of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2005b, 34 (3): 557–562.
- Ma YF. Expression and Function Analysis of Gustatory Receptor in *Coptotermes formosanus* Shiraki [D]. Zhejiang: Zhejiang A&F University, 2023. [马原飞. 台湾乳白蚁味觉受体基因的表达及功能分析 [D]. 浙江: 浙江农林大学, 2023]
- Mao LX, Henderson G. Ultrastructure of the head and mouthparts of *Coptotermes formosanus* presoldier and soldier [J]. *Sociobiology*, 2006, 48 (3): 649–659.
- Maruyama M, Iwata R. Two new termitophiles of the tribe Termitohospitini (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) associated with *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *The Canadian Entomologist*, 2002, 134: 419–432.
- Maruyama M, Kanao T, Iwata R. Discovery of two aleocharine staphylinid species (Coleoptera) associated with *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) from central Japan, with a review of the possible natural distribution of *C. formosanus* in Japan and surrounding countries [J]. *Sociobiology*, 2012, 59 (3): 605–616.
- McCarthy J, Khadka A, Hakanoglu H, et al. Influence of soldiers on exploratory foraging behavior in the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Blattodea: Rhinotermitidae) [J].

- Insects*, 2023, 14 (2): 198.
- Meikle WG, Mercadier G, Rosengaus RB, *et al.* Evaluation of an entomopathogenic fungus, *Paecilomyces fumosoroseus* (Wize) Brown and Smith (Deuteromycota: Hyphomycetes) obtained from Formosan subterranean termites (Isop., Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2005, 129 (6): 315–322.
- Mendes-Pereira T, Moreira CC, Kloss TG, *et al.* Fungus–insect symbiosis: Diversity and negative ecological role of the hypocrealean fungus *Trichoderma harzianum* in colonies of neotropical termites (Blattodea: Termitidae) [J]. *Fungal Ecology*, 2022, 57: 101152.
- Messenger MT, Mullins AJ. New flight distance recorded for *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2005, 88 (1): 99–100.
- Mitaka Y, Matsuura K, Akino T. Even- and odd-numbered fatty acids used as worker arrestant aggregation pheromone components in the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Chemoecology*, 2024, 34 (1): 1–12.
- Mo XC. Agonistic behaviors of three species of termites when they meet and effect of antibiotic treatment on nestmate recognition in termites [J]. *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, 2013, 24 (1): 55–57. [莫晓畅. 3种白蚁之间的格斗行为及抗生素对同种个体识别的影响 [J]. 中国媒介生物学及控制杂志, 2013, 24 (1): 55–57]
- Morales-Ramos JA, Rojas MG. Wood consumption rates of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae): A three-year study using groups of workers and soldiers [J]. *Sociobiology*, 2005, 45 (3): 707–720.
- Mullins AJ, Messenger MT, Hochmair HH, *et al.* Dispersal flights of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108 (2): 707–719.
- Mullins AJ, Su NY, Owens C. Reinvasion and colony expansion of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) after areawide elimination [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2011, 104 (5): 1687–1697.
- Nakashima K, Azuma J. Distribution and properties of endo- β -1,4-glucanase from a lower termite, *Coptotermes formosanus* (Shiraki) [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2000, 64 (7): 1500–1506.
- Nakashima K, Watanabe H, Saitoh H, *et al.* Dual cellulose-digesting system of the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32 (7): 777–784.
- Nakayama T, Yoshimura T, Imamura Y. Feeding activities of *Coptotermes formosanus* Shiraki and *Reticulitermes speratus* (Kolbe) as affected by moisture content of wood [J]. *Journal of Wood Science*, 2005, 51: 60–65.
- Nakayama T, Yoshimura T, Imamura Y. The optimum temperature–humidity combination for the feeding activities of Japanese subterranean termites [J]. *Journal of Wood Science*, 2004, 50: 530–534.
- Nalepa CA. Origin of termite eusociality: Trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments [J]. *Ecological Entomology*, 2015, 40 (4): 323–335.
- Negulescu H, Guo Y, Garner TP, *et al.* A Kazal-type serine protease inhibitor from the defense gland secretion of the subterranean termite *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Public Library of Science ONE*, 2015, 10 (5): e0125376.
- Ning Na, Zhang Ni, Wu Yan, *et al.* Comparison of lignocellulolytic enzyme activities of the fungus-growing termite *Macrotermes barneyi* and the lower termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2015, 21 (4): 678–682. [宁娜, 张倪, 吴燕, 等. 台湾乳白蚁和黄翅大白蚁消化道主要木质纤维素降解酶活性比较 [J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21 (4): 678–682]
- Nishimura Y, Otagiri M, Yuki M, *et al.* Division of functional roles for termite gut protists revealed by single-cell transcriptomes [J]. *The ISME Journal*, 2020, 14 (10): 2449–2460.
- Noda S, Iida T, Kitade O, *et al.* Endosymbiotic bacteroidales bacteria of the flagellated protist *Pseudotrichonympha grassii* in the gut of the termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2005, 71 (12): 8811–8817.
- Ohkuma M, Brune A. Diversity, structure, and evolution of the termite gut microbial community. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N, eds. *Biology of Termites: A Modern Synthesis* [M]. Dordrecht: Springer, 2010: 413–438.
- Ohta M, Matsuura F, Henderson G, *et al.* Novel free ceramides as components of the soldier defense gland of the Formosan subterranean termite (*Coptotermes formosanus*) [J]. *Journal of Lipid Research*, 2007, 48 (3): 656–664.
- Pan C, Mo J, Chen C, *et al.* Difference of trace elements is not a factor inducing inter-colony aggression in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2006a, 48 (1): 155–164.
- Pan C, Mo J, Cheng M. Influence of diet and soil on inter-colonial aggression of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2006b, 48 (3): 841–848.
- Park YI, Bland JM, Raina AK. Factors affecting post-flight behavior in primary reproductives of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2004, 50 (6): 539–546.
- Park YI, Raina AK. Juvenile hormone III titers and regulation of soldier caste in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2004, 50 (6): 561–566.
- Patel JS, Chouvenec T, Su NY. Temperature preference of two invasive subterranean termite species and their hybrids (Blattodea: Rhinotermitidae: *Coptotermes*) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019, 112 (6): 2888–2893.
- Peralta RCG, Menezes EB, Carvalho AG, *et al.* Wood consumption rates of forest species by subterranean termites (Isoptera) under field conditions [J]. *Revista Árvore*, 2004, 28: 283–289.
- Pramono AK, Kuwahara H, Itoh T, *et al.* Discovery and complete

- genome sequence of a bacteriophage from an obligate intracellular symbiont of a cellulolytic protist in the termite gut [J]. *Microbes and Environments*, 2017, 32 (2): 112–117.
- Puche H, Su NY. Tunnel formation by *Reticulitermes flavipes* and *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in response to wood in sand [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2001, 94 (6): 1398–1404.
- Qiu H, Geng A, Zhu D, et al. Purification and characterization of a hemocyanin (Hemo1) with potential lignin-modification activities from the wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2015, 175: 687–697.
- Raina A, Park YI, Florane C. Behavior and reproductive biology of the primary reproductives of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2003b, 41: 37–48.
- Raina AK, Bland JM, Dickens JC, et al. Premating behavior of dealates of the Formosan subterranean termite and evidence for the presence of a contact sex pheromone [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2003a, 16 (2): 233–245.
- Raina AK, Bland JM, Osbrink W. Hydroquinone is not a phagostimulant for the Formosan subterranean termite [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005b, 31: 509–517.
- Raina AK, Park YI, Ingber BF, et al. Structure and developmental changes in the tergal glands of adult females of *Coptotermes formosanus* (Isoptera, Rhinotermitidae) [J]. *Arthropod Structure & Development*, 2005a, 34 (2): 117–124.
- Reinhard J, Lacey MJ, Ibarra F, et al. Hydroquinone: A general phagostimulating pheromone in termites [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28: 1–14.
- Rojas MG, Werle C, Cottrell N, et al. Changes in the ratios of four cuticular hydrocarbons in Formosan subterranean termite workers (*Coptotermes formosanus*) (Isoptera: Rhinotermitidae) due to diet [J]. *Sociobiology*, 2005, 46 (1): 131–140.
- Ruan G, Song X, Hu Y, et al. Foraging activities of *Coptotermes formosanus* in subtropical areas in China [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2015, 108 (2): 701–706.
- Rust MK, Su NY. Managing social insects of urban importance [J]. *Annual Review of Entomology*, 2012, 57 (1): 355–375.
- Scharf ME. Termites as targets and models for biotechnology [J]. *Annual Review of Entomology*, 2015, 60 (1): 77–102.
- Scheffrahn RH, Bahder BW, Lu T. *Coptotermes formosanus* Shiraki, 1909 (Blattodea, Rhinotermitidae) established in Israel and world distribution of a major termite pest [J]. *Check List*, 2020, 16 (6): 1537–1543.
- Shinzato N, Muramatsu M, Matsui T, et al. Molecular phylogenetic diversity of the bacterial community in the gut of the termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2005, 69 (6): 1145–1155.
- Sillam-Dussès D, Krasulová J, Vrkoslav V, et al. Comparative study of the labial gland secretion in termites (Isoptera) [J]. *Public Library of Science One*. 2012, 7 (10): e46431.
- Smith JA, Scharf ME, Pereira RM, et al. Comparisons of gut carbohydrase activity patterns in *Reticulitermes flavipes* and *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) workers and soldiers [J]. *Sociobiology*, 2009, 53 (1): 113.
- Song D, Hu XP, Su NY. Survivorship, cannibalism, body weight loss, necrophagy, and entombment in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* under starvation (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2006, 47 (1): 27–39.
- Stroeymeyt N, Grasse AV, Crespi A, et al. Social network plasticity decreases disease transmission in a eusocial insect [J]. *Science*, 2018, 362 (6417): 941–945.
- Su NY, Ban PM, Scheffrahn RH. Evaluation of twelve dye markers for population studies of the eastern and Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 1991, 19 (2): 349–362.
- Su NY, Chouvenec T, Li HF. Potential hybridization between two invasive termite species, *Coptotermes formosanus* and *C. gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae), and its biological and economic implications [J]. *Insects*, 2017b, 8 (1): 14.
- Su NY, Guidry E, Mullins AJ, et al. Reinvasion dynamics of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) following the elimination of all detectable colonies in a large area [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2016, 109 (2): 809–814.
- Su NY, Lee SB. A comparison of tunnel geometry between the Formosan subterranean termite and the Asian subterranean termite (Blattodea: Rhinotermitidae) [J]. *Pest Management Science*, 2023, 79 (10): 3999–4003.
- Su NY, Osbrink W, Kakkar G, et al. Foraging distance and population size of juvenile colonies of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in laboratory extended arenas [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2017a, 110 (4): 1728–1735.
- Su NY, Scheffrahn RH. Termites as pests of buildings. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, eds. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* [M]. Dordrecht: Springer, 2000: 437–453.
- Su NY, Stith BM, Puche H, et al. Characterization of tunneling geometry of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) by computer [J]. *Sociobiology*, 2004, 44 (3): 471–483.
- Su NY. Development of baits for population management of subterranean termites [J]. *Annual Review of Entomology*, 2019, 64 (1): 115–130.
- Suhara H. Using phosphate to increase feeding consumption in termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of Wood Science*, 2020, 66 (1): 84.
- Sun J, Fuxa JR, Henderson G. Virulence and in vitro characteristics of pathogenic fungi isolated from soil by baiting with *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Entomological Science*, 2003, 38 (3): 342–358.
- Sun JZ, Lockwood ME, Etheridge JL, et al. Distribution of Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in Mississippi [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2007, 100 (4): 1400–1408.
- Suszkiw J. Taking aim at Formosan subterranean termites [J]. *Agricultural Research*, 2000, 48: 12–15.

- Szalanski AL, Austin JW, Scheffrahn RH, *et al.* Molecular diagnostics of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Florida Entomologist*, 2004, 87 (2): 145–151.
- Tanaka H, Aoyagi H, Shina S, *et al.* Influence of the diet components on the symbiotic microorganisms community in hindgut of *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2006, 71: 907–917.
- Tarmadi D, Tobimatsu Y, Yamamura M, *et al.* NMR studies on lignocellulose deconstructions in the digestive system of the lower termite *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 1290.
- Teng L, Mo JC, Wang AQ, *et al.* Combat behavior of different nest groups of Formosan termites [J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2005, 46 (5): 566–571. [滕立, 莫建初, 王艾青, 等. 不同巢群台湾乳白蚁的格斗行为 [J]. 浙江林学院学报, 2005, 46 (5): 566–571]
- Tian WJ, Zhuang TY, Wang CX, *et al.* Effects of soil with different pH on the penetration and the feeding behavior of *Coptotermes formosanus* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2009, 46 (6): 963–966. [田伟金, 庄天勇, 王春晓, 等. 不同 pH 值土层对台湾乳白蚁穿透力及取食的影响, 昆虫知识, 2009, 46 (6): 963–966]
- Tikhe CV, Gissendanner CR, Husseneder C. Whole-genome sequence of the novel *Enterobacter* bacteriophage Arya with an integrase pseudogene, isolated from the gut of the Formosan subterranean termite [J]. *Genome Announcements*, 2018a, 6 (1): e00838–17.
- Tikhe CV, Gissendanner CR, Husseneder C. Whole-genome sequence of the novel temperate *Enterobacter* bacteriophage tyrion, isolated from the gut of the Formosan subterranean termite [J]. *Genome Announcements*, 2018b, 6 (1): e00839–17.
- Tikhe CV, Husseneder C. Metavirome sequencing of the termite gut reveals the presence of an unexplored bacteriophage community [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 8: 2548.
- Tikhe CV, Martin TM, Gissendanner CR, *et al.* Complete genome sequence of *Citrobacter* phage CVT22 isolated from the gut of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Genome Announcements*, 2015, 3 (4): e00408–15.
- Tikhe CV, Sethi A, Delatte J, *et al.* Isolation and assessment of gut bacteria from the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae), for paratransgenesis research and application [J]. *Insect Science*, 2017, 24 (1): 93–102.
- Tokoro M, Takahashi M, Yamaoka R. (Z, E, E)-dodecatrien-1-ol: A minor component of trail pheromone of termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20: 199–215.
- Tokuda G, Isagawa H, Sugio K. The complete mitogenome of the Formosan termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Insectes Sociaux*, 2012, 59: 17–24.
- Tokuda G, Lo N, Watanabe H, *et al.* Major alteration of the expression site of endogenous cellulases in members of an apical termite lineage [J]. *Molecular Ecology*, 2004, 13 (10): 3219–3228.
- Tong RL, Grace JK, Mason M, *et al.* Termite species distribution and flight periods on Oahu, Hawaii [J]. *Insects*, 2017, 8 (2): 58.
- Wang C, Henderson G, Gautam BK, *et al.* Lethal and sublethal effects of lufenuron on the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2014, 107 (4): 1573–1581.
- Wang C, Henderson G, Gautam BK, *et al.* Panic escape polyethism in worker and soldier *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Insect Science*, 2016, 23 (2): 305–312.
- Wang C, Henderson G, Gautam BK. Behavioral response of Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to soil with high clay content [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2015, 28: 303–311.
- Wang C, Henderson G, Gautam BK. Lufenuron suppresses the resistance of Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to entomopathogenic bacteria [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2013, 106 (4): 1812–1818.
- Wang C, Henderson G. Clay preference and particle transport behavior of Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae): A laboratory study [J]. *Insect Science*, 2014, 21 (6): 785–795.
- Wang C, Henderson G. Evaluation of three bait materials and their food transfer efficiency in Formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2012, 105 (5): 1758–1765.
- Wang C, Henderson G. Evidence of Formosan subterranean termite group size and associated bacteria in the suppression of entomopathogenic bacteria, *Bacillus thuringiensis* subspecies *israelensis* and *thuringiensis* [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2013, 106 (4): 454–462.
- Wang J. Investigation and comprehensive control measures of termites in Xiamen Garden Expo Park [J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2019, 2: 41–46. [王谨. 厦门园博园白蚁调查及综合防治措施 [J]. 福建农业科技, 2019, 2: 41–46]
- Wang XG, Wang DG, Liang F, *et al.* Morphological comparisons of eight species of *Coptotermes* termite (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Zhongkai University of Agriculture and Technology*, 2015, 28 (1): 1–7. [王新国, 王定国, 梁帆, 等. 八种乳白蚁兵蚁的形态学研究 [J]. 仲恺农业工程学院学报, 2015, 28 (1): 1–7]
- Wen C, Xiong H, Wen J, *et al.* *Trichoderma* species attract *Coptotermes formosanus* and antagonize termite pathogen *Metarhizium anisopliae* [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 653.
- Wikantyo B, Ohmura W, Imai T, *et al.* Sensitivity and orientation to sustained airflow by *Coptotermes formosanus* soldier termites (Isoptera, Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2023, 36 (3): 195–209.
- Wiltz B. Effect of temperature and humidity on survival of *Coptotermes formosanus* and *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2012, 59 (2): 381–394.
- Wong N, Lee CY. Influence of different substrate moistures on wood consumption and movement patterns of *Microcerotermes crassus* and *Coptotermes gestroi* (Blattodea: Termitidae, Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103 (2): 437–442.
- Wright MS, Cornelius ML. Mortality and repellent effects of microbial

- pathogens on *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Bmc Microbiology*, 2012, 12 (1): 291.
- Wright MS, Osbrink WLA, Lax AR. Transfer of entomopathogenic fungi among Formosan subterranean termites and subsequent mortality [J]. *Journal of Applied Entomology*, 2002, 126 (1): 20–23.
- Wu W, Li Z. dsRNA injection successfully inhibited two endogenous β -glucosidases in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111 (2): 860–867.
- Xiang H, Xie L, Zhang J, et al. Intracolonic differences in gut bacterial community between worker and soldier castes of *Coptotermes formosanus* [J]. *Insect Science*, 2012, 19 (1): 86–95.
- Xiang JP. Investigation and control methods for termite damage of heritage tree [J]. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides & Equipments*, 2012, 18 (6): 533–534, 536. [项建平. 文物古树白蚁危害调查与防治对策 [J]. 中华卫生杀虫药械, 2012, 18 (6): 533–534, 536]
- Xie L, Liu N, Huang Y, et al. Flagellate community structure in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) and a comparison of three study methods [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2011, 54: 1140–1146. [谢磊, 刘宁, 黄勇平, 等. 台湾乳白蚁肠道鞭毛虫群落结构及三种研究方法的比较 [J]. 昆虫学报, 2011, 54: 1140–1146]
- Xie Q, Jin Z, Lin W, et al. Super absorbent polymers buried within dry soil attract Formosan subterranean termites (Blattodea: Rhinotermitidae) [J]. *Forests*, 2019a, 10 (7): 591.
- Xie Q, Xiong H, Qin W, et al. Effect of polyacrylamide/attapulgitic composite on foraging behaviors of Formosan subterranean termites (Blattodea: Rhinotermitidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019b, 112 (1): 290–299.
- Xiong H, Qin W, Wen X, et al. Filling voids in subterranean termite (Blattodea: Rhinotermitidae) bait stations with soil or clay improves preference and performance [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018a, 111 (5): 2303–2311.
- Xiong H, Xue K, Qin W, et al. Does soil treated with conidial formulations of *Trichoderma* spp. attract or repel subterranean termites? [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018b, 111 (2): 808–816.
- Xu LJ, Ji BZ, Liu SW, et al. Termite caste and postembryonic development [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35 (9): 2527–2536. [徐立军, 嵇保中, 刘曙雯. 白蚁的品级和胚后发育 [J]. 生态学杂志, 2016, 35 (9): 2527–2536]
- Xue M, Wang R, Zhang C, et al. Screening and identification of *Trichoderma* strains isolated from natural habitats in China with potential agricultural applications [J]. *BioMed Research International*, 2021, 1: 7913950.
- Yanagawa A, Fujiwara-Tsujii N, Akino T, et al. Behavioral changes in the termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera), inoculated with six fungal isolates [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2011a, 107 (2): 100–106.
- Yanagawa A, Fujiwara-Tsujii N, Akino T, et al. Musty odor of entomopathogens enhances disease-prevention behaviors in the termite *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2011b, 108 (1): 1–6.
- Yanagawa A, Imai T, Akino T, et al. Olfactory cues from pathogenic fungus affect the direction of motion of termites, *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2015, 41: 1118–1126.
- Yanagawa A, Shimizu S, Noma K, et al. Classification and distribution of antennal sensilla of the termite *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Sociobiology*, 2009a, 54 (2): 327–349.
- Yanagawa A, Shimizu S. Resistance of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki to *Metarhizium anisopliae* due to grooming [J]. *BioControl*, 2007, 52: 75–85.
- Yanagawa A, Yokohari F, Shimizu S. Defense mechanism of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki, to entomopathogenic fungi [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2008, 97 (2): 165–170.
- Yanagawa A, Yokohari F, Shimizu S. The role of antennae in removing entomopathogenic fungi from cuticle of the termite, *Coptotermes formosanus* [J]. *Journal of Insect Science*, 2009b, 9 (1): 6.
- Yi C, Zhang ZD, Zhang L, et al. Effects of phenol and its derivatives on the trail-following behavior of *Coptotermes formosanus* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2024, 67 (11): 1494–1502. [易聪, 张治东, 张浪, 等. 苯酚及其衍生物对台湾乳白蚁踪迹行为的影响 [J]. 昆虫学报, 2024, 67 (11): 1494–1502]
- Zeng JH, Deng GF, Wei KX, et al. Discussion on termite damage status and control countermeasures of ancient buildings in Nanchang [J]. *Jiangxi Plant Protection*, 2010, 33 (2): 79–80. [曾吉华, 邓桂芳, 魏开雄, 等. 南昌市古建筑白蚁危害现状及防治对策探讨 [J]. 江西植保, 2010, 33 (2): 79–80]
- Zeng W, Liu B, Wu W, et al. Collaborative response of the host and symbiotic lignocellulytic system to non-lethal toxic stress in *Coptotermes formosanus* Skiraki [J]. *Insects*, 2021, 12 (6): 510.
- Zeng W, Shen D, Wu W, et al. Involvement of a catalase gene in lignin catalysis and immune defense against pathogenic fungus in *Coptotermes formosanus*: A potential new target for termite control [J]. *Pest Management Science*, 2024, 80 (7): 3258–3268.
- Zeng WH, Li ZQ, Liu BR, et al. Correlation between rearing temperature and the dual cellulolytic system of *Coptotermes formosanus* Shiraki and its intestinal microenvironment [J]. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2016, 19 (1): 209–215.
- Zeng WH, Zhong JH, Liu BR, et al. The effect of incremental lignin feeding on digestive system of *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (3): 632–639. [曾文慧, 钟俊鸿, 刘炳荣, 等. 木质素增量取食对台湾乳白蚁消化系统的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (3): 632–639]
- Zeng XH, Wang SZ, Li N, et al. Study on the competitiveness between *Solenopsis invicta* and two kinds of termites [J]. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides & Equipments*, 2023, 29 (1): 69–72. [曾小虎, 王思忠, 李宁, 等. 红火蚁与2种白蚁的竞争性研究 [J]. 中华卫生杀虫药械, 2023, 29 (1): 69–72]
- Zhang D, Allen AB, Lax AR. Functional analyses of the digestive β

- glucosidase of Formosan subterranean termites (*Coptotermes formosanus*) [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2012b, 58 (1): 205–210.
- Zhang D, Lax AR, Bland JM, *et al.* Hydrolysis of filter-paper cellulose to glucose by two recombinant endogenous glycosyl hydrolases of *Coptotermes formosanus* [J]. *Insect Science*, 2010, 17 (3): 245–252.
- Zhang D, Lax AR, Henrissat B, *et al.* Carbohydrate-active enzymes revealed in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) transcriptome [J]. *Insect Molecular Biology*, 2012a, 21 (2): 235–245.
- Zhang D, Lax AR, Raina AK, *et al.* Differential cellulolytic activity of native-form and C-terminal tagged-form cellulase derived from *Coptotermes formosanus* and expressed in *E. coli* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2009, 39 (8): 516–522.
- Zhang H, Li ZQ, Jia LF, *et al.* Impact of miR-120 on the immune response of *Coptotermes formosanus* against *Metarhizium anisopliae* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2024, 46 (4): 948–957. [张泓, 李志强, 贾凤龙, 等. miR-120对台湾乳白蚁抵御绿僵菌的免疫反应的影响 [J]. 环境昆虫学报, 2024, 46 (4): 948–957]
- Zhang J, Du H, Mo ZZ *et al.* Research progress on protists in termite guts [J/OL]. *Journal of Environmental Entomology*, (2024–12–23) [2025–01–06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20241221.0852.002.html>. [张洁, 杜贺, 莫振钻, 等. 白蚁肠道原生动物研究进展 [J/OL]. 环境昆虫学报, (2024–12–23) [2025–01–06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1640.Q.20241221.0852.002.html>]
- Zhang JH, Li WJ, Chen LL, *et al.* Study on the behavioral polymorphism of *Coptotermes formosanus* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2003a, 46 (3): 333–338. [张健华, 李文健, 陈丽玲, 等. 台湾乳白蚁行为多型的研究 [J]. 昆虫学报, 2003a, 46 (3): 333–338]
- Zhang JH, Wang WL, Li WJ, *et al.* Analysis of the gut development and foraging behavior of *Coptotermes formosanus* Shiraki [J]. *Journal of Hebei Normal University: Natural Science Edition*, 2003b, 27 (4): 410–413. [张健华, 王文龙, 李文健, 等. 家白蚁消化系统发育与取食行为的分析 [J]. 河北师范大学学报, 2003b, 27 (4): 410–413]
- Zhang JL, Jin ZY, Wen XJ, *et al.* Effects of arena shape and exit location on the escaping behavior of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Blattodea: Rhinotermitidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2022, 65 (9): 1153–1165. [张健龙, 靳正雅, 温秀军, 等. 容器形状和出口位置对台湾乳白蚁逃遁行为的影响 [J]. 昆虫学报, 2022, 65 (9): 1153–1165]
- Zhang L, Yi C, Du C, *et al.* *Trichoderma* metabolites trigger aggregation behavior in Formosan subterranean termites (*Coptotermes formosanus*) [J]. *Insect Science*, 2023, 30 (6): 1759–1772.
- Zhang S, Li Z. Attractiveness of carbon dioxide to the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Plant Protection*, 2017, 43 (1): 186–188, 209. [张世军, 李志强. 二氧化碳对台湾乳白蚁的引诱作用 [J]. 植物保护, 2017, 43 (1): 186–188, 209]
- Zhang Z, Wang K, Zou C, *et al.* Comparison of microbial diversity and carbohydrate-active enzymes in the hindgut of two wood-feeding termites, *Globitermes sulphureus* (Blattaria: Termitidae) and *Coptotermes formosanus* (Blattaria: Rhinotermitidae) [J]. *BMC Microbiology*, 2024, 24 (1): 470.
- Zhao Z, Yin X, Shih C, *et al.* Termite colonies from mid-Cretaceous Myanmar demonstrate their early eusocial lifestyle in damp wood [J]. *National Science Review*, 2020, 7 (2): 381–390.
- Zhou YQ. Investigation and control mechanism research on termite damage of traditional villages and historical famous towns and villages: A case study in Zhejiang [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2024, 46 (5): 1138–1144. [周寅强. 传统村落和历史文名镇名村白蚁危害及防控: 以浙江为例 [J]. 环境昆虫学报, 2024, 46 (5): 1138–1144]