

Biology of Termites :
A Modern Synthesis

白蚁生物学 现代研究合集

[英] D. E. 比格纳尔 编著
[比] Y. 罗伊辛 [澳] N. 洛
黄求应 主译



科学出版社

白蚁生物学现代研究合集

Biology of Termites: A Modern Synthesis

〔英〕 D. E. 比格纳尔

〔比〕 Y. 罗伊辛

〔澳〕 N. 洛

编著

黄求应

主译



科学出版社

北京

图字：01-2012-3724 号

内 容 简 介

本译著概括了 2000 年以来, 全球顶尖白蚁生物学家在白蚁系统发生和生物地理学、免疫防御、种群遗传学、品级分化机制、消化生物化学及肠道微生物学等领域所取得的研究成果。同时, 也对白蚁社会性与共生物的协同进化、巢体结构与功能、生殖模式、化学生态学、入侵白蚁及对农业的危害等方面的研究进展进行了概述。

本书系统性强, 学术水平高, 内容丰富。适合于白蚁学和社会性昆虫等领域的科研人员和高等院校的师生, 也对从事发育生物学、微生物生态学和社会性进化等方面的科研工作者有所帮助。

Translation from English language edition: *Biology of Termites: A Modern Synthesis* by David Edward Bignell, Yves Roisin and Nathan Lo Copyright © 2011, Springer Netherlands

Springer Netherlands is a part of Springer Science+Business Media

All Rights Reserved.

图书在版编目(CIP)数据

白蚁生物学现代研究合集 / (英) D.E.比格纳尔(David Edward Bignell)等编著; 黄求应主译. —北京: 科学出版社, 2017.9

书名原文: *Biology of Termites: A Modern Synthesis*

ISBN 978-7-03-053145-2

I. ①白… II. ①D… ②黄… III. ①白蚁科—适应性—研究
IV. ①Q969.29

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 128104 号

责任编辑: 罗 静 高璐佳 / 责任校对: 郑金红
责任印制: 张 伟 / 封面设计: 北京图阅盛世文化传媒有限公司

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017 年 9 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2017 年 9 月第一次印刷 印张: 31 1/4

字数: 740 000

定价: 198.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)



2010年9月23日是一个悲伤的日子,在我们为此书做最后校对的时候,88岁的 Charles Noirot 教授的人生定格在了这一天。Charles Noirot 教授将自己一生都奉献给了白蚁科研事业,他是当之无愧的古往今来最伟大的业界泰斗。Charles Noirot 教授发表了包罗万象的科研成果,尤其是他在白蚁胚后发育与调控领域的突出贡献已经足以说明他的伟大(Pasteels 2001),他对白蚁守则的更新及重新定义了在白

蚁研究中观察、记录和分析的准则,使得他在白蚁研究的任何领域都有辉煌的足迹。因为这些准则就像拿破仑法典和十二铜表法之于当今法律一样,成为当今白蚁研究领域的标杆。世界的白蚁研究因他而璀璨。在此,我谨以此书献给这位传奇的大师。

London, UK
Bruxelles, Belgium
Sydney, Australia

David E.Bignell
Yves Roisin
Nathan Lo

Reference

Pasteels JM (2001) Charles Noirot: an obligatory reference. *Insect Soc* 48: 185-186

《白蚁生物学现代研究合集》审译者名单

主译

黄求应 (华中农业大学)

主审

雷朝亮 (华中农业大学)

莫建初 (浙江大学)

宋晓钢 (全国白蚁防治中心)

杨兆芬 (福建师范大学)

译者 (按姓氏汉语拼音排序)

程冬保 (马鞍山市白蚁防治研究所)

胡伟 (湖北省水利厅大坝安全监测与白蚁防治中心)

胡寅 (全国白蚁防治中心)

黄求应 (华中农业大学)

李刚华 (湖北师范大学)

李为众 (宜昌市白蚁防治研究所)

阮冠华 (全国白蚁防治中心)

宋敦伦 (中国农业大学)

谭速进 (成都市白蚁防治研究所)

文平 (中国科学院西双版纳热带植物园)

徐鹏 (成都市白蚁防治研究所)

于保庭 (全国白蚁防治中心)

序

白蚁比较生物学拥有辉煌和漫长的初始发展阶段。

当我还是研究生院的毛头小伙的时候，Richard Alexander 逐步向我灌输一个分类群的重要性，那是从诸如蟋蟀、蓟马、毒箭蛙、藤壶和土拨鼠等开始的，再从这些最不起眼的进化树的多样性中发掘出深刻且尚未被解决的生物学问题。尤其是昆虫研究领域中，无论是对基因组学的痴迷还是对渺小、奇特生物的热爱都可以为今后的研究打开一扇窗，开辟一条路。

鉴于群居昆虫的生活习性与人类相似，它们在生物自卫本能的排行榜中占有一席之地。不论在孩童时代还是为人父母之时，每个人都不会动摇家庭在自己心目中的神圣地位。即便是在充斥着紧张和冲突的乱世，和平互利依然是人类追求的共同目标。在所有社会性昆虫中，白蚁或许是与人类状况最相近的，无论是作为父母、异亲、建设者、士兵还是生化基因组工程师，它们生活在同一屋檐下，时刻保护着它们不断壮大的家园，但是与人类最为相似的是童年。

Benjamin Franklin 有句名言：“人的一辈子都是孩子。”这不仅仅是对我们而言，对于从第一只蟑螂帮助它的父母养育弟妹开始的白蚁进化史也同样适用。加长版的童年理论在人类的进化史研究中也有着举足轻重的地位(Hrdy 2009; Konner 2010)，这对于解密白蚁具有占领世界的潜能也至关重要。对人类和等翅目昆虫来说，在相对安全、营养充沛的适宜环境中，其早期成长发育赋予自身具有异时性的可塑转变。这也最终带给我们维度广泛的生态、形态和行为特殊性，以及比其他所有生物更大范围的家庭利益冲突和家庭共同利益。

该书将利用对白蚁适应性的多样性研究来解决一系列的生物学难题，通过对其生态学和行为学研究，白蚁作为一个十分特殊的物种将帮助我们在从微观的基因到宏观的进化这一条逻辑链中找到答案。正因为如此，白蚁作为研究系统的巨大作用在该书中会一目了然。分类学、进化生物学、生态学及其他与之类似的学说体系之间的相互作用也会被一一析出。每一章旨在介绍最新的权威信息和白蚁生物学中的重要方面：它们的分类法、种系关系、基因学、共生关系、生理学、形态学、生态学、信息素、行为学和作为害虫的状况。这些内容都和白蚁的特质及其延长的甚至一成不变的幼年时期息息相关，并且也最好地诠释了这一物种。由此可见，无论是作为构建未来整体认知的信息、观点资料还是综合构架来源，该书对任何致力于等翅目昆虫研究的科研人员来说都必不可少。的确，白蚁生物学研究自 2000 年(最近一次)总结以来取得了可喜的成就，包括内源性纤维素酶、兼性无性生殖蚁后，还有建立生态学、生活史和社会结构之间的紧密连接，这些连接帮助我们寻找到白蚁与其他物种更显著的差异。

白蚁和人类之间的比较也是必不可少的。人类童年的起源和形式可以被看作父母和心爱的后代之间的协同进化，之间的对拼可谓是魔高一尺道高一丈。孩子选择推迟青春

期并且不断积累投资回报，母亲则选择提早断奶以缩短生育间隙，人类母亲的哺育期较其他灵长类生物更为接近蚁后(Haig 2010)。研究白蚁生活史特定时间点，以及家庭间互动的进化轨迹还需要适当规模、与种系关系吻合且符合行为生态学的研究出现，某种程度上源于它们对于所有等翅目昆虫生物学的启示，这样的研究才可能进一步震惊和吸引喜欢白蚁的人。该书可为所有相关学科和问题提供经验性和概念性指导。

对于很多白蚁的研究者来说，该书在一个特殊的时间出版，在这之前我们不幸失去伟大的群居昆虫生物学的奠基人 Ross Crozier 和 William Hamilton，他们的观点将始终是我们研究的基石。希望本书 *Biology of Termites: A Modern Synthesis* 为新发现提供丰富的灵感和坚实的基础，让他们骄傲，让他们得以继续着迷于土壤里、树皮间生生不息的小白蚁们和错综复杂、忙碌的小社会。

Vancouver, Canada

Bernard J. Crespi

参 考 文 献

- Haig D (2010) Transfers and transitions: parent-offspring conflict, genomic imprinting, and the evolution of human life history. *Proc Natl Acad Sci USA* 107(Suppl 1):1731-1735
- Hrdy S (2009) Mothers and others: the evolutionary origins of mutual understanding. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Konner M (2010) The evolution of childhood. Harvard University Press, Cambridge, MA

前 言

Springer 出版社在 2003 年与 Kluwer 学术出版社合并后,于 2007 年发起倡议编写此书。Kluwer 学术出版社先前已经成功编辑并出版了《白蚁:进化、社会性、共生及生态学》(*Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*) (Abe T, Bignell DE, Higashi M, 2000 年, Kluwer 学术出版社, Dordrecht, 466 页)。自 P-P Grassé 出版了《白蚁学》(*Termitologia*) (马松出版公司, 巴黎, 1983 年, 1984 年, 1985 年)三部曲以来, Kluwer 学术出版社最先将大量的学术性白蚁科学论文整合成集。自 Krishna K 和 Weesner FM 编写了经典的两版《白蚁生物学》(*Biology of Termites*) (美国学术出版社, 纽约, 1969 年版, 1970 年版)以来, 本书也成为首部用英文编写而成的学术研究汇编。

编写本书的目的如下: ①概括从 2000 年以来白蚁科学取得的巨大进步。白蚁科学目前在以下研究领域能够获得大量的分子数据: 系统发生和生物地理学、免疫防御、群体遗传学、品级分化、消化生物化学和肠道微生物学。②反映白蚁真社会性的新概念, 展示等翅目社会进化的新观点, 该种族已被确认为单源血统。③在社会组织及与共生生物共同进化方面, 提出观点, 对比研究白蚁和蚂蚁及其他膜翅目昆虫的异同点。④通过整合所选领域日新月异的文献, 提供了相关综述: 分支分类学、蚁巢结构与功能、肠道形态学和功能、群落生态学和木材害虫防治。⑤就 2000 年 Kluwer 学术出版社出版的书中未提到的领域做文献综述: 化学生态学领域及农业中的白蚁害虫领域。我们期望, 本书可以作为近 10 年来参考文献的典范, 帮助相关人员在发育生物学、微生物生态学及社会进化方面做基础研究时能够更好地认识白蚁。我们也期望, 本书可以成为生物圈生态学的领军角色, 在人类经济学相关领域发挥作用。

我们经过深思熟虑, 决定不将本书局限于 2000 年版涉及的某些领域, 如古生物学、觅食、胞内共生生物、共生原生生物、能量代谢、种群生态学、白蚁与土壤、温室气体排放等。某些情况下, 这些课题附属于其他大标题, 因此仍会有全新的材料持续出现; 在另外一些情况下, 现存的文献综述, 包括在过去的 10 年里各地出版的文献综述, 材料都十分充分。我们要提醒读者, 白蚁生物学仍然需要依赖过去大量的文献材料。这些材料是超越时间、永恒的经典, 如涉及形态学、解剖学、行为学、蚁巢结构学和经济损失的材料。在上述这些领域, Krishna、Weesner 及 Grassé 等的书籍仍然保持活力。和以往一样, 我们讨论了应用白蚁生物学(白蚁防治)是否应该在学术书籍中占有一席之地。我们的讨论结果陈述在本书的第 18 章及第 19 章, 两章内容相互补充, 相得益彰, 分别叙述了如何应对农业中的白蚁问题及如何处理入侵物种如等翅目不受地方风土影响的问题。两章内容都在探索当代的一些概念, 涵盖了大量的参考文献。

虽然距 Takuya Abe 及 Masahiko Higashi 英年早逝已经过了 10 个年头, 我们仍然要感谢两位大师, 是他们首先召集了现代顶尖的白蚁生物学家共同研究探讨相关领域的问题并宣告已经取得的进步。因此, 从某种意义上来说, 这本书仍然是两位大师的遗产。

我们也要向罗斯 • 克罗齐埃 (Ross Crozier) 表示感谢，他一直尽心尽力促进社会昆虫遗传学的发展，在这本书里，我们亦可以看到其取得的相关成就。在整理本书作者时，编者认为以下各个国家都做出了卓越的贡献：英国、美国、法国、德国、比利时、荷兰、葡萄牙、日本及澳大利亚。白蚁研究实验主要在以上国家进行并获得了大力支持，我们对此表示感谢。白蚁在发展中国家是重要的生物体，虽然本书目前仍然没有发展中国家的作者上榜，但是，相信在不久的将来这种情况将会有所改观。接下来，我们会相应地出版一份具有权威性和同义词信息的分类索引。

London, UK
Bruxelles, Belgium
Sydney, Australia

David E. Bignell
Yves Roisin
Nathan Lo
2010 年 5 月 27 日

目 录

第 1 章 白蚁简介：生物学、分类学和功能形态学	1
1.1 引言	1
1.2 多样性、分类学地位和分类	1
1.3 巢群	3
1.4 巢群(超)有机体	3
1.5 繁殖和分飞：成虫	5
1.6 工蚁形态	11
1.7 修筑、取食和哺育	11
1.8 主动防御：兵蚁	15
1.9 保护、平衡、防御工事：蚁巢和蚁垤	17
1.10 总结	20
参考文献	20
第 2 章 白蚁的系统发生学及其与共生生物的协同分支发生学	24
2.1 引言	24
2.2 白蚁的系统发育起源	25
2.3 蟑螂、白蚁与它们的共生物之间的协同分支发生	27
2.4 化石记录和关于白蚁起源的关键性事件	29
2.5 白蚁系统发育地位的分类学线索	30
2.6 白蚁系统发育：形态学特征	30
2.7 白蚁的系统发生和分类关系	32
2.8 结论	40
参考文献	40
第 3 章 白蚁内源性纤维素酶的进化及功能	45
3.1 引言	45
3.2 纤维素和纤维素酶	46
3.3 白蚁纤维素酶研究的简要回顾	48
3.4 内源性纤维素酶基因的发现及进化来源	48
3.5 白蚁内源性内切葡聚糖酶和 β -葡萄糖苷酶的拷贝数和表达	50
3.6 内源性纤维素酶的功能性意义	53
3.7 纤维素酶基因在不同品级的特异性表达	55
3.8 总结	56
参考文献	56

第4章 食木蜚蠊的晚成发育：白蚁真社会性的关键前奏	60
4.1 引言	61
4.2 晚成发育	64
4.3 晚成后代：真社会性的必要前提	69
4.4 晚成发育成为规范	75
4.5 结论	76
参考文献	77
第5章 等翅目和膜翅目的真社会性进化	84
5.1 引言	84
5.2 亚社会性祖先的进化	86
5.3 职虫的类型	88
5.4 真社会性倾向	92
5.5 促进真社会性职虫出现的选择过程	98
5.6 综述	105
参考文献	106
第6章 白蚁中工蚁的社会组织和现状	116
6.1 引言	116
6.2 澳白蚁科	120
6.3 木栖白蚁	120
6.4 草白蚁科	122
6.5 鼻白蚁科、齿白蚁科和白蚁科	122
6.6 工蚁品级的起源与进化	126
6.7 结论：什么是工蚁？	135
参考文献	135
第7章 白蚁抗病性的生态学、行为及进化	142
7.1 引言	142
7.2 白蚁的系统发生学、真社会性及抗病性的进化	143
7.3 白蚁的微生物生态学、感病风险及免疫能力	145
7.4 社会行为和感染控制	153
7.5 白蚁的生活史、遗传多样性及抗病性	156
7.6 疾病和群体的建立	156
7.7 结论	158
参考文献	158
第8章 白蚁和蚂蚁栽培真菌的比较生物学	165
8.1 引言	165
8.2 真菌栽培的进化历程	166
8.3 集群和菌圃建立	168
8.4 真菌共生生物的作用	170

8.5 菌圃保护	172
8.6 进化稳定性	173
8.7 结语	175
参考文献	175
第9章 白蚁品级分化的分子基础	181
9.1 引言	181
9.2 对研究白蚁品级决定因素和分化现象的经典之作的历史回顾	181
9.3 调控白蚁品级分化基因的筛选: 基因的发现和基因组学	183
9.4 白蚁基因功能的研究: 功能基因组学	189
9.5 白蚁品级分化的激素调节	194
9.6 白蚁品级分化的形态发生	197
9.7 对不同品级比例的社会调节	200
9.8 白蚁的社会基因组学	204
9.9 结论和展望	208
参考文献	209
第10章 白蚁的有性生殖与无性生殖	219
10.1 引言	219
10.2 建巢雄蚁缺失时的兼性孤雌生殖	221
10.3 白蚁孤雌生殖的机理	223
10.4 无性蚁后继任体系	225
10.5 孤雌生殖与隐性有害基因	231
10.6 AQS 的遗传基础	231
10.7 白蚁和蚂蚁 AQS 系统的比较	233
10.8 发现新 AQS 物种的线索	234
参考文献	235
第11章 白蚁分飞和采食相关的信息素和化学生态学	238
11.1 引言	238
11.2 分飞	239
11.3 采食行为	249
11.4 信息素的简约性	266
11.5 总结	267
参考文献	268
第12章 白蚁巢群和种群遗传结构	277
12.1 引言	277
12.2 遗传学工具	278
12.3 巢群遗传结构	281
12.4 种群遗传结构	289
12.5 系统地理学	291

12.6 入侵物种的种群遗传学	291
参考文献	293
第 13 章 白蚁蚁垤建筑学——从功能到建造	300
13.1 引言	300
13.2 白蚁蚁垤建筑的功能及其功能重要性	303
13.3 蚁垤建造的近似机制	313
13.4 结论	316
参考文献	316
第 14 章 白蚁肠道形态、生理、生化和功能设计的完美进化	321
14.1 引言	321
14.2 结构和设计：新见解	324
14.3 生理学	332
14.4 生物化学	333
14.5 进化的整体假设	341
参考文献	343
第 15 章 白蚁肠道微生物群落的多样性、结构和进化	352
15.1 引言	352
15.2 原生生物的分子系统发育及进化	353
15.3 细菌多样性	355
15.4 古细菌的多样性	357
15.5 宿主白蚁间的比较	358
15.6 低等白蚁的空间分布	359
15.7 原生生物-原核生物关系分析	360
15.8 高等白蚁体内微生物群落的特征	366
15.9 总结与展望	367
参考文献	368
第 16 章 白蚁肠道微生物在共生消化中的作用	375
16.1 引言	375
16.2 木质多糖的消化	376
16.3 厌氧食物网	380
16.4 白蚁肠道为梯度系统	386
16.5 肠道微生物在氮代谢中的作用	389
16.6 土壤有机质的消化	393
16.7 白蚁能否降解木质素？	395
16.8 结论	397
参考文献	398
第 17 章 白蚁的全球生物地理学：资料汇编	406
17.1 引言	406

17.2 白蚁的功能分类和系统分类	408
17.3 范例生物群落	408
17.4 分类丰度	416
17.5 对生物群系内不同群落的比较: 一些初步的观察结果	417
17.6 在不同群系中多样的群落结构对白蚁介导的生物降解的意义	418
17.7 结论	419
参考文献	419
第 18 章 白蚁对农业的危害	423
18.1 引言	423
18.2 白蚁对热带作物的危害	424
18.3 化学防治	430
18.4 非药物防治方法	432
18.5 生物防治	433
18.6 结论	434
参考文献	435
第 19 章 入侵白蚁	442
19.1 引言	442
19.2 定义	443
19.3 入侵白蚁物种名录	444
19.4 入侵白蚁的特征	460
19.5 入侵栖息地	467
19.6 入侵种类的源栖息地	472
19.7 未来的入侵白蚁?	473
参考文献	474

第1章 白蚁简介：生物学、分类学和功能形态学

Paul Eggleton

文 平 译

摘要 白蚁是形态特征变化范围超大的真社会性昆虫。已经确认它们是一种极为特化的蜚蠊，具有远比其他蜚蠊复杂的社会系统和更宽的食物范围。白蚁营群体生活，群体内包括繁殖品级（蚁王、蚁后和若蚁）、兵蚁和“辅助品级”（真工蚁，也包括可以在巢内起到一定程度辅助作用的幼蚁）。白蚁形态和解剖构造具有品级特异性，在繁殖蚁（为适应分飞、配对和繁育后代）、工蚁（为适应采食和取食、照顾和饲喂幼虫、建筑巢体）和兵蚁（防御）中分别演化。在白蚁群体中所看到的特征与多细胞生物身体部位的特征相似，引出了最好将白蚁群体看作一种单一有机体（或者更具争议地看作一种“超个体”）的观点。白蚁所修筑的建筑结构，如蚁垤和蚁巢，也可被当作这种有机体的一部分。蚁垤和蚁巢为白蚁群体的安稳提供了掩盖、防御和气候调节功能。总之，白蚁具有所有动物之中最复杂的社会、形态和解剖构造。

1.1 引言

许多人都间接或直接地知道白蚁。在整个热带地区，每个人都知道白蚁是庄稼和房屋的贪婪食客，然而仅有少数人知道它们在改善土壤质量上具有重要作用。在美国，它们取食木材所造成的损失比火灾和洪水加起来还多。相比之下，在英国并没有白蚁，它们通过奇闻和 David Attenborough 在 *Life on Earth* 中钻入蚁垤的深刻画面而为人所知。在这一章里，我将通过简单讨论它们的生物学、分类学和功能形态学来介绍白蚁。我在这里通过提供背景信息并把白蚁放在一个大环境中讨论，为之后的章节提供铺垫。白蚁是具有真社会性的蟑螂。它们生活在可以被模式化为“超个体”的复杂社会里，在其中，个体构成一个较大的自我调节整体 (Wilson 1992)。它们取食处于不同降解阶段的死亡植物材料 (Donovan et al. 2001)。它们主要生活在热带地区，为那里迄今最重要的分解者动物 (Davies et al. 2003)。

1.2 多样性、分类学地位和分类

由于各个品级都具有显著的形态特征，白蚁很容易与其他昆虫类群区分开来。然而，

P. Eggleton (✉)
Termite Research Group and Soil Biodiversity Programme, Entomology Department, Natural
History Museum, London, SW7 5BD, UK
e-mail: P.eggleton@nhm.ac.uk

白蚁的系统发育地位长期处于争论中。主要的观点是白蚁属于网翅目(同蜚蠊和螳螂一起),并且在这个支序内,白蚁的谱系处于蜚蠊之中(Inward et al. 2007a; Legendre et al. 2008; Ware et al. 2008)。它们距蜚蠊科 *Blattidae* 很近,且其姐妹群为隐尾蠊属 *Cryptocercus* 食木螳螂。这些关系的详细内容将在第 2 章讨论。一些研究者认为这意味着对于白蚁,其在支序层面的命名将无法得到保证(Eggletton et al. 2007; Inward et al. 2007a),而其他学者(Lo et al. 2007; Engel et al. 2009)为了命名术语的稳定使用,直接拒绝了这种方法。在这一章里我简单地使用“白蚁(termite)”一词,因为它能笼统地代表这一类物种。相关联的另一问题是使用“类似螳螂(cockroach-like)”这个用语,因为当其被用来表述实际上是螳螂范围内的类群的特点时会显得累赘。这里,我用它来表示白蚁祖先和隐尾蠊属 *Cryptocercus* 的相似性,或者更简单地称作与“非白蚁的螳螂(non-termite cockroach)”的相似性。这个问题与恐龙在不包括鸟类的情况下被定义为“非鸟类的恐龙(non-avian dinosaur)”类群的问题之间有直接的相似性。

已被描述的白蚁种类大约有 2600 种(Kambhampati and Eggletton 2000),此外还有 500~1000 种白蚁仍需要鉴定描述。最近较高级的分类(Engel et al. 2009)将这些种类分为 9 个现存科并建议了两个化石科,其中一个科情况不确定。一般来说,低等的种类更类似螳螂,而高级的种类更特化:这在澳白蚁科 *Mastotermitidae* 和“原白蚁科 *Termopsidae*”当中特别明显。尽管一些干木白蚁(木白蚁科 *Kalotermitidae*)可能没有功能特化的工蚁品级,但是所有的白蚁类群都是真社会性的。

澳白蚁科 *Mastotermitidae* 是已知最古老的科,仅包含一个局限分布在北澳大利亚的种,它们具有许多类似螳螂的特征(如翅脉,保留卵鞘,存在螳螂杆状体属 *Blattabacterium* 内共生菌)。然而,它们具有真正的工蚁品级并且离开食物筑巢。其他两个更进化的类群,即“原白蚁科 *Termopsidae*”和木白蚁科 *Kalotermitidae* 均在同一块枯木内筑巢和取食:原白蚁生活在潮湿雨林的湿原木中,而木白蚁生活在热带雨林树冠层、孤岛和半干旱沙漠中的干木头中。这些类群没有真正的工蚁品级,但是它们往往具有兵蚁品级。特殊的草白蚁科 *Hodotermitidae* 类群从属或接近于原白蚁,草食性,分布在整个旧大陆地区的半荒漠地带,且在远离食物的地方修筑发达的巢体。鼻白蚁科 *Rhinotermitidae* 呈广泛分布,为唯一延伸分布到亚热带和暖温带地区的类群,如北美和欧洲均有分布(Weesner 1965)。它们具有真正的工蚁品级,且经常在离开其食物的地方筑巢。白蚁科 *Termitidae* 囊括了其他大多数的种类,并在热带地区,特别是热带雨林和热带稀树草原,成为优势类群。

以前还曾推断过存在其他类群,特别是印白蚁科 *Indotermitidae*,后其被证实为特化的尖白蚁亚科。在最近的分类研究当中还可见到使用(Engel et al. 2009)齿白蚁科 *Serritermitidae* (Engel et al. 2009),最好应将其当作鼻白蚁科 *Rhinotermitidae* 的一个亚科。当前分科水平的分类仍有可能产生较大的变化,例如,有两个科,即鼻白蚁科 *Rhinotermitidae* 和“原白蚁科 *Termopsidae*”(被 Engel 裂分为许多科),不全是按自然属性归类的。

科与属之间的等级划分也通常不太明确。澳白蚁亚科 *Mastotermitinae* 只有一个种。原白蚁科有三个差异很大的亚科(原白蚁亚科 *Termopsinae*、胃白蚁亚科 *Stolotermitinae*、

洞白蚁亚科 *Porotermitinae*)。木白蚁科 *Kalotermitidae* 没有被广泛接受的亚科分类。而鼻白蚁科 *Rhinotermitidae* 除鼻白蚁亚科 *Rhinotermitinae* 外, 包括一些通常有一或两个属的亚科。在白蚁科 *Termitidae* 中, Engel 等 (2009) 最近划分了 7 个亚科: 大白蚁亚科 *Macrotermitinae*、圆球白蚁亚科 *Sphaerotermitinae*、孔白蚁亚科 *Foraminitermitinae*、尖白蚁亚科 *Apicotermitinae*、聚白蚁亚科 *Syntermitinae*、白蚁亚科 *Termitinae* 和象白蚁亚科 *Nasutitermitinae*。然而, 这一亚科水平的分类方法仍然不是太令人满意, 尽管最近有所改进, 但还需进行全面修订。这已经被报道过多次(如参见 Kambhampati and Eggleton 2000; Inward et al. 2007b), 特别是白蚁亚科 *Termitinae* 通常被认为是一个复系群, 并且聚白蚁亚科 *Syntermitinae* 也被认为分类等级过高。在白蚁科当中重新分类最重要的障碍性问题是很难解析白蚁系统发育树中在最进化水平的各分类单元之间的关系(Inward et al. 2007b)。

1.3 巢 群

白蚁的同巢群体是指全部生活在一起的一个白蚁家族的所有个体。通常包括有生命和无生命部分。有生命部分是指生活在群体内的所有个体; 无生命部分是指由个体修筑的供群体栖息的建筑结构。有时无生命部分可能仅是几条蚁道, 但更常见的是复杂精细的结构。

巢群有生命的部分包括幼蚁和三种典型的成熟品级: 繁殖蚁(蚁王、蚁后和有翅成虫)、工蚁和兵蚁。蚁后通常是巢群中唯一能够产卵的个体。蚁王是其配偶, 仅有的功能便是和蚁后不定期交配(Korb 2008)。有翅成虫是准备通过分飞离开巢群去配对并建立新巢群的长有翅膀的繁殖蚁。与此相反, 工蚁除觅食外从不离开巢, 它们是巢群中的主力, 具有许多功能。它们寻觅食物和水分, 建筑和修复巢体, 还饲养幼蚁、有翅成虫、蚁王和蚁后。兵蚁仅有一个功能, 即保卫巢群, 特别是蚁王和蚁后。这种对于品级结构的简单描述在一些没有兵蚁和其他没有工蚁的种类当中即变得复杂。所有的白蚁都包括这个或那个品级, 由于它们都包括至少一个在发育过程中就预先决定的不育品级, 因而所有的白蚁都是真社会性的(Boomsma 2009)。

所有白蚁的生活史都相似。巢群经常在干旱和季风地区的雨季初期, 或者在潮湿无季节性的栖息地中全年产生长有翅膀的繁殖蚁[有翅成虫(alate)](Martius et al. 1996)。这些长翅繁殖蚁飞落在地面或者枯木上, 然后形成一雌一雄配对。配对成虫在土中或者枯木中建立新巢群。它们交配并产生可以育幼、筑巢和觅食的工蚁(或者拟工蚁)。巢群发展不久后便又产生兵蚁。当巢群成熟后便会再产生有翅成虫, 如此循环往复。

1.4 巢群(超)有机体

白蚁巢群内的单一个体并不像一个典型的独居昆虫那样。当你把它从群体当中隔离开来后, 它就会死掉。即使能够独立存活一定时间的有翅成虫, 也需要通过配对并且建立新巢群而存活。这种与巢群紧密依存关系的主要原因是每个品级都缺少独居昆虫的某