

基于触角感器的部分芫菁属、种分类地位和关系分析(鞘翅目:芫菁科)^{*}

李秀敏 任国栋^{**} 王新谱

(河北大学生命科学学院 保定 071002)

摘要 针对斑芫菁族分类系统中伪斑芫菁属 *Pseudabris* 分类关系的不确定,选择该族 6 个代表种,对其触角感器的形态特征、类型变化和分布位置做了记述、分析比较,提供了扫描电镜照片;基于 14 个触角特征的分析数据,构建了该族 3 个属和 6 个种可能的系统发育树。属间关系:沟芫菁属 *Hycleus* + (伪斑芫菁 *Pseudabris* + 萍斑芫菁 *Mylabris*) ;种间关系:(眼斑沟芫菁 *H. cichorii* + 大斑沟芫菁指名亚种 *H. phaleratus*) + ((长角伪斑芫菁 *P. hingstoni* + 长腹伪斑芫菁 *P. longiventris*) + (萍斑芫菁 *M. calida* + 丽斑芫菁 *M. speciosa*))。

关键词 鞘翅目, 芫菁科, 斑芫菁族, 触角感器, 系统发育

Analysis of the taxonomic and phylogenetic relationships of Mylabrini species (Coleoptera, Meloidae) based on antennal sensilla morphology

LI Xiu-Min REN Guo-Dong^{**} WANG Xin-Pu

(College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract In order to clarify the obscure taxonomic relationships within the genus *Pseudabris* of the family Mylabrini, antennal sensilla of six representative species were photographed under a scanning electron microscope to document, analyze and compare their morphological traits, variation and distribution. A possible phylogenetic tree based on 14 antenatal characters revealed the following taxonomy: (*Hycleus cichorii* + *H. phaleratus*) + ((*P. hingstoni* + *P. longiventris*) + (*Mylabris calida* + *M. speciosa*)).

Key words Coleoptera, Meloidae, Mylabrini, antennal sensilla, phylogeny

触角在分类学上具有重要价值。利用触角的感觉器类型对昆虫进行分类地位探讨和进化关系分析,成为近年的新趋势(李竹和陈力,2010)。斑芫菁族 Mylabrini 隶属于鞘翅目 Coleoptera 拟步甲总科 Tenebrionoidea 芫菁科 Meloidae, 全球已知 650 余种, 广布于古北区和东洋区(Bologna and Pinto, 2002)。该族昆虫我国已知 3 属 66 种, 即沟芫菁属 *Hycleus*、斑芫菁属 *Mylabris* 和伪斑芫菁属 *Pseudabris*。以上 3 属的属级分类地位已经确定, 且前 2 个属与其他属的系统发育关系得到了认定, 但我国的特有属伪斑芫菁属 *Pseudabris* 因缺乏

形态和分子生物学研究数据, 其在族内与其他属的系统关系还不明确(Bologna et al., 2005)。为此, 作者选取斑芫菁族 3 属 6 个代表种, 通过对其触角感器组成类型及其分布数据的研究, 对其属级阶元间的相互关系和分类地位做出初步判定。

1 材料与方法

1.1 研究材料

本研究选用的 3 属 6 个代表种的雄标本均来自河北大学博物馆昆虫标本室, 6 种斑芫菁的标本信息见表 1。

* 资助项目:国家自然科学基金项目(31071956);河北省自然科学基金项目(C2008000607、C2011201086);河北省无脊椎系统学与应用重点实验室资助(HBIS09001)。

**通讯作者,E-mail:gdren@hbu.edu.cn

收稿日期:2011-11-21,接受日期:2012-02-12

表 1 研究标本信息一览表
Table 1 Specimens used in this study

属名 Genera name	种名 Species name	采集信息 Collecting information
沟芫菁属 <i>Hycleus</i> Latreille, 1817	眼斑沟芫菁 <i>H. cichorii</i> (Linnaeus, 1758)	云南兰坪啦井, 2008. VIII. 1, 徐吉山采
	大斑沟芫菁 <i>H. phaleratus</i> (Pallas, 1781)	云南维西塔城, 2008. VIII. 7, 徐吉山采
伪斑芫菁属 <i>Pseudabris</i> Fairmaire, 1894	长腹伪斑芫菁 <i>P. longiventris</i> (Blair, 1927)	西藏日喀则, 2009. VIII. 1, 任国栋采
	长角伪斑芫菁 <i>P. hingstoni</i> (Blair, 1927)	西藏日喀则, 2009. VIII. 1, 任国栋采
斑芫菁属 <i>Mylabris</i> Fabricius, 1775	莘斑芫菁 <i>M. calida</i> (Pallas, 1782)	河北小五台山, 2009. VI. 19, 王新谱采
	丽斑芫菁 <i>M. speciosa</i> (Pallas, 1781)	河北小五台山, 2009. VI. 23, 王新谱采

1.2 研究方法

1.2.1 样品处理及观察 将标本经湿热处理后取下,用超声波清洗仪处理 5~10 min,然后用 50%~100% 的乙醇溶液逐级脱水。将处理后的触角样品置于日本基恩氏公司 VHX-100 型超景深三维数码显微镜下观察并拍照;之后再用导电胶带固定于样品台上在干燥锅中干燥 5~7 d,之后进行离子溅射处理,将镀金后的样品放在中科科仪公司 KYKY-2800 和 KYKY-2800B 型扫描电子显微镜下观察并记录。

1.2.2 感器类型鉴定 触角感器类型采用 Schneider(1964) 和 Zacharuk(1980, 1985, 1991) 的命名系统。

1.2.3 系统发育分析 每种选取 14 个感器特征组成特征值矩阵,并用 Hennig 86(1.5 版)软件推测它们之间的系统发育关系。

2 结果与分析

2.1 特征记述

成虫触角 11 节,棒状,两性差异不明显;梗节短念珠状,鞭节各节向端部渐变粗,末节不对称卵形。柄节长于(沟芫菁属的眼斑沟芫菁和大斑沟芫菁指名亚种))或短于第 1 节(伪斑芫菁属的长角伪斑芫菁、长腹伪斑芫菁和斑芫菁属的莘斑芫菁与丽斑芫菁)。沟芫菁属的第 5~8 鞭节锯齿状,其宽度均大于长度,而斑芫菁属的这些节宽长近于相等;而伪斑芫菁属的各鞭节略变粗,第 5~8

鞭节的宽度小于长度(图 1)。

2.2 感器类型

经扫描电镜观察,共由 3 属 6 种斑芫菁获得 7 类 11 种触角感器类型及其亚类型,其感器数量和类型从柄节到鞭节呈逐渐增多趋势。各类感器的形态特征如下:

2.2.1 毛形感器(sensilla trichodea, TS) 该类感器在斑芫菁族 6 个种中分布数量最多,着生于触角表皮的基窝内,直立于触角表面,根据其形状、大小可分为:

(1) 毛形感器 I (sensilla trichodea I, TS1): 感器表面具有纵纹,基部直径 4.6~7.1 μm ,长 38.0~60.0 μm ,其端部变细、变尖,与触角表面形成 60°~90° 夹角(图 3:H, K, R, Z)。

(2) 毛形感器 II (sensilla trichodea II, TS2): 着生方式、形状同毛形感器 I,近乎直立于触角表面,基部直径 1.0~2.0 μm ,长 3.0~7.0 μm 。在鞭节分布较多,与毛形感器 I 交错分布(图 3:A~E, G, I, J, L~N, V, W, Y)。

(3) 毛形感器 III (sensilla trichodea III, TS3): 紧贴于触角表皮着生,比毛形感器 I 短细,基部直径 2.3~3.0 μm ,长 16.5~20.0 μm ,分布于丽斑芫菁触角表面(图 3:O, P)。

2.2.2 刺形感器(chaecita sensilla, CS) 着生方式与毛形感器 I 一样,形如芒刺,顶尖,明显长于其它感器,基部直径 9.3~17.2 μm ,长 190.0~350.0 μm ,分布于触角柄节和梗节周围(图 3:H,



图 1 6 种斑芫菁的触角(♂)

Fig. 1 Photographs of sensilla of six Mylabrini species (♂)

A. 眼斑沟芫菁 *H. cichorii*; B. 大斑沟芫菁指名亚种 *H. phaleratus*; C. 长腹伪斑芫菁 *P. longiventris*; D. 长角伪斑芫菁 *P. hingstoni*; E. 莹斑芫菁 *M. calida*; F. 丽斑芫菁 *M. speciosa*.

K, O, W, X)。

2.2.3 锥形感器 (sensilla basiconica, BS) 着生于表皮凹陷形成的臼窝内的隆台上,有下列 3 种亚类型:

(1) 锥形感器 I (sensilla basiconica I, BS1): 着生于触角表面的凹窝内,端部尖细,长 2.9 ~ 5.2 μm,均匀分布于鞭节周围(图 3:A, C ~ E, G, I, J, T ~ V, X, Y)。

(2) 锥形感器 II (sensilla basiconica II, BS2): 感器稍露出圆台表面,钝圆形,主要分布于第 1 鞭节周围,在以后各节逐渐减少。见于长腹伪斑芫菁、长角伪斑芫菁、莹斑芫菁和丽斑芫菁的第 1 鞭节的基半部,在第 2 鞭节也有少量分布(图 3:T, U, Z)。

(3) 锥形感器 III (sensilla basiconica III, BS3): 感器位于触角表面的圆台上,锥形,长 1.5 ~ 2.0 μm,见于长腹伪斑芫菁和长角伪斑芫菁第 1 鞭节的四周(图 3:P, T, U, Z)。

2.2.4 腔锥形感器 (sensilla coeloconica, CoS) 着生于触角表皮的凹腔内,圆锥状,稍突出于腔,与毛形感器相间分布。见于莹斑芫菁和丽斑芫菁各鞭节的末节(图 3:M, Q)。

2.2.5 耳形感器 (sensilla auricillica, AS) 着生于触角表皮的凹腔内,其基部卷曲,露出于触角表面,耳状,长约 1.5 ~ 2.0 μm,见于丽斑芫菁各鞭节(图 3:O)。

2.2.6 栓锥形感器 (sensilla styloconica, StS)

着生于由触角表皮隆起形成的环形凹沟内,端部钝圆,长约 1.5 ~ 2.0 μm,见于莹斑芫菁、丽斑芫菁和长腹伪斑芫菁各触角鞭节,数量较少(图 3:N, S)。

2.2.7 Böhm 氏鬃毛 (Böhm bristles, BB) 短刺形,垂生,无基节窝,这些特征可与锥形感器相别。该类感器的基部粗,端部细,直立,长 13.0 ~ 32.0 μm,像成簇的小刺分布于柄节连接头部的节间膜上,在柄节与梗节的节间处也有分布,在 6 种斑芫菁中均有分布(图 3:K, R, W)。

2.3 感器分布特点

经观察,毛形感器、刺形感器、锥形感器、Böhm 氏鬃毛在 3 属 6 种斑芫菁中均有分布;刺形感器环布于柄节、梗节周围;锥形感器分布于第 1 鞭节的基部,其类型有 2 ~ 3 种,在其余鞭节上与毛形感器交错分布;耳形感器仅少量存在于丽斑芫菁触角末鞭节,触角感器在不同斑芫菁中的分布见表 2。

2.4 基于触角感器的芫菁属级阶元系统发育分析

以触角为丝状的豆芫菁属 *Epicauta* 的大头豆芫菁为外群,斑芫菁族的 3 属 6 种为内群,推测它们可能的系统发育关系。共选取 14 个触角特征用于分析(表 3),建立的性状矩阵见表 4。

表 2 6 种斑芫菁触角感受器的分布情况

Table 2 Distribution of antennal sensilla of six Mylabrini species

种名 Species name	TS1	TS2	TS3	CS	BS1	BS2	BS3	AS	BB	CoS	StS
眼斑沟芫菁 <i>H. cichorii</i>	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-
大斑沟芫菁 <i>H. phaleratus</i>	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-
长腹伪斑芫菁 <i>P. longiventris</i>	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-	+
长角伪斑芫菁 <i>P. hingstoni</i>	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-
莘斑芫菁 <i>M. calida</i>	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+
丽斑芫菁 <i>M. speciosa</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+

注: + 表示有分布, - 表示无分布。

+ indicates distribution, - indicates no distribution.

表 3 6 种斑芫菁的触角特征及其特征状态

Table 3 Category of antennal characteristic of six Mylabrini species and their state coding

特征编号 Number of characterstics	特征 Characterstics	特征状态编码 Coding of characterstics states	特征极化方向 Polarity
0	触角类型	0:丝状;1:稍变化(锯齿状)	0→1
1	柄节长度	0:短;1:较长;2:长	0→1→2
2	梗节长度	0:短;1:较长;2:长	0→1→2
3	触角最长节	0:第3节;1:第1节	0→1
4	触角第6节相对长宽比	0:长大于宽;1:长小于宽	0→1
5	毛形感受器形态变化	0:1种形态;1:2种形态;2:3种形态以上	0→1→2
6	触角端部毛形感受器的分布	0:稠密;1:较密;2:稀疏	0→1→2
7	毛形感受器的数量	0:最多;1:与其他感受器相当	0→1
8	锥形感受器形态变化	0:无变化;1:1种形态;2:2种形态以上	0→1→2
9	锥形感受器的数量状态	0:感受器不存在;1:仅少量存在;2:感受器大量存在	0→1→2
10	耳形感受器数量状态	0:感受器不存在;1:仅少量存在;	0→1
11	鞭节基部至端部感受器密度变化	0:基本不变;1:稍有增加;2:显著增加	0→1→2
12	腔锥形感受器的数量状态	0:感受器不存在;1:仅少量存在	0→1
13	栓锥形感受器的数量状态	0:感受器不存在;1:仅少量存在	0→1

将上述数据输入 Hennig 86 (V 1.5) 分析系统,通过 mhennig * 指令运算分析,经筛选得到 1 个步长 $L = 16$,相似性系数 $C_i = 81$,保留系数 $R_i = 78$ 的合意支序树。

图 2 显示的 6 种斑芫菁的亲缘关系为:(眼斑沟芫菁 *H. cichorii* + 大斑沟芫菁 *H. phaleratus*) + ((长角伪斑芫菁 *P. hingstoni* + 长腹伪斑芫菁 *P. longiventris*) + (莘斑芫菁 *M. calida* + 丽斑芫菁 *M. speciosa*))。该系统树表明中国斑芫菁族 3 属的进化关系为:*Hycleus* + (*Pseudabris* + *Mylabris*)。该支序图所反映的斑芫菁族系统树主要由 2 个分支

构成,即:

Hycleus 分支:以特征 0(触角锯齿状)、特征 1(柄节长)、特征 3(触角第 1 节最长)、特征 4(触角第 6 节长大于宽)区别于其它属。

Pseudabris + *Mylabris* 分支:其亲缘关系受特征 1(柄节较长)支持。其中斑芫菁属 *Mylabris* 以特征 6(触角端部毛形感受器稀疏)、特征 10(存在少量耳形感受器、特征 12(存在少量腔锥形感受器)相区别,而特征 1(柄节长)是伪斑芫菁属 *Pseudabris* 获得的自有衍征。

表 4 基于 6 种斑芫菁触角特征的矩阵
Table 4 Matrix of antennal characteristic of six Mylabrini species

种名 Species name	特征编号 Number of characteristics													
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
大头豆芫菁 <i>Epicauta megallocephala</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
眼斑沟芫菁 <i>H. cichorii</i>	1	2	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
大斑沟芫菁 <i>H. phaleratus</i>	1	2	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
长腹伪斑芫菁 <i>P. longiventris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	1
长角伪斑芫菁 <i>P. hingstoni</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0
苹斑芫菁 <i>M. calida</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	1
丽斑芫菁 <i>M. speciosa</i>	0	1	0	0	0	2	1	0	2	1	1	1	1	1

注:“0”代表祖征,“1~2”代表新征状态。触角特征编号同表 3。

0 stands for ancestral character, while 1~2 stands for new derivant character. Number of characteristics are same with Table 3.

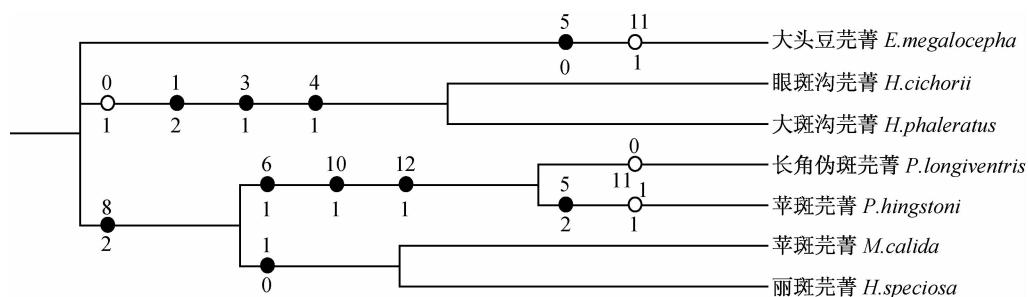


图 2 基于 14 个触角特征构建的 6 种芫菁支序图

Fig. 2 Cladogram of six Mylabrini species based on 14 antennal characteristics

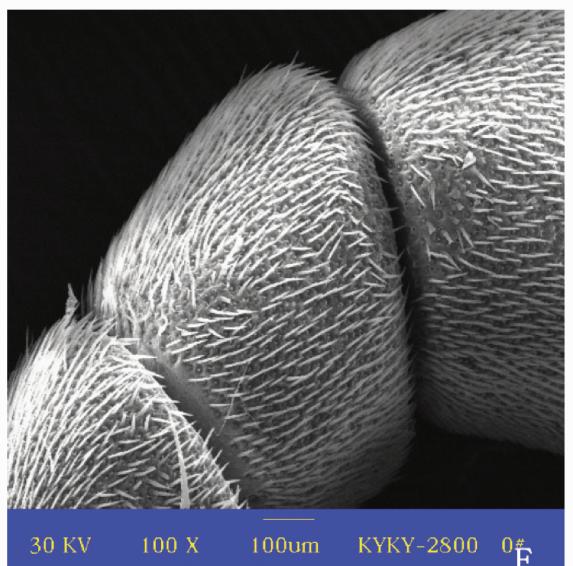
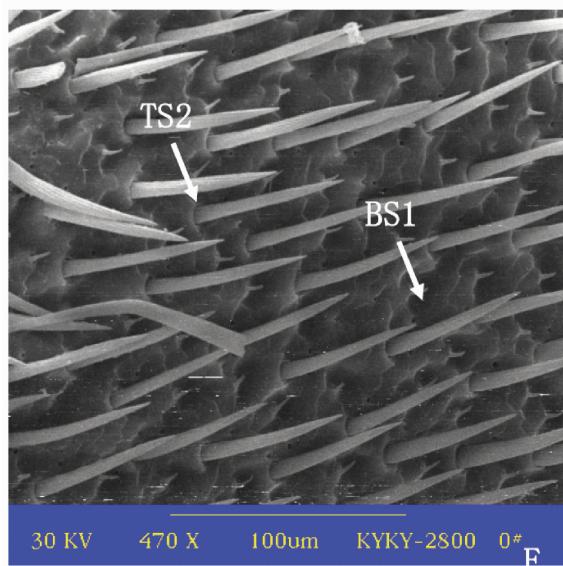
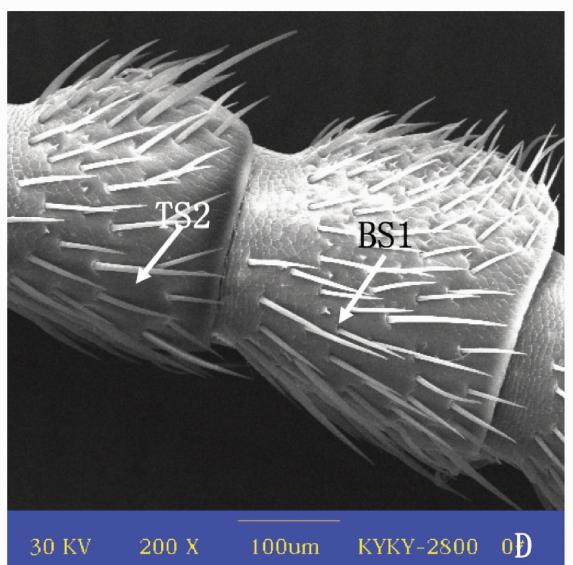
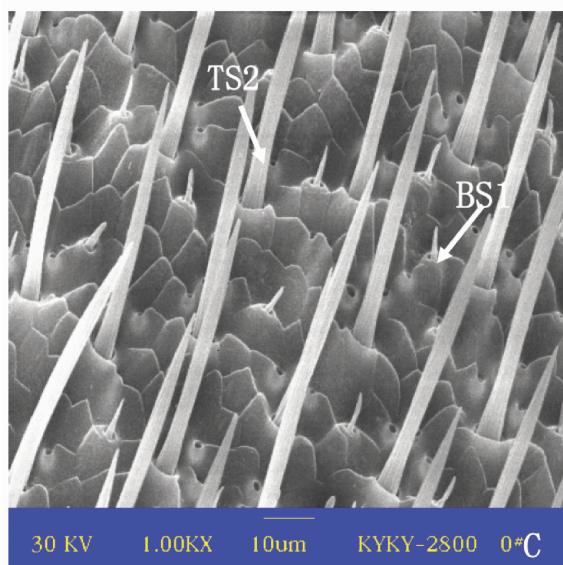
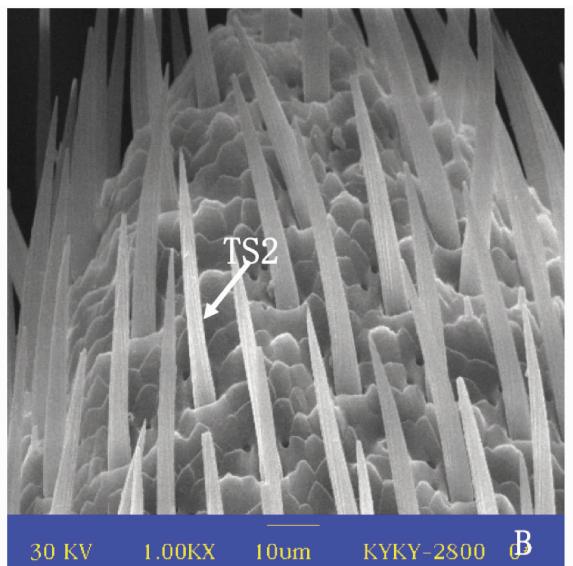
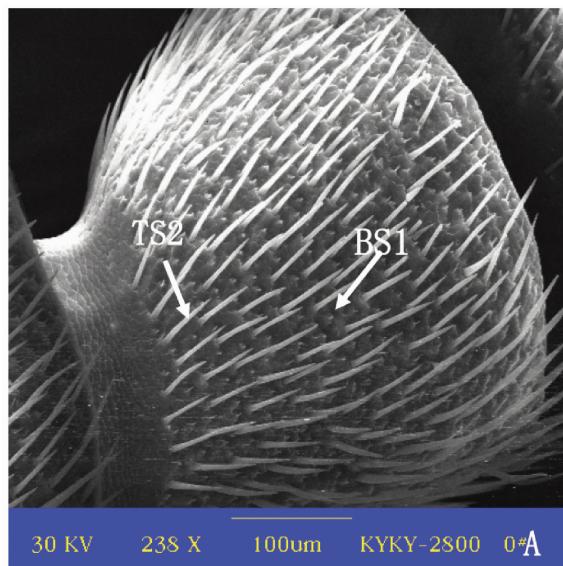
图中实心圆圈代表共进裔性状;空心圆圈代表非同源相似性状;各分支上下方数字分别代表特征编号与特征状态编码,与表 4 中的数字相对应。

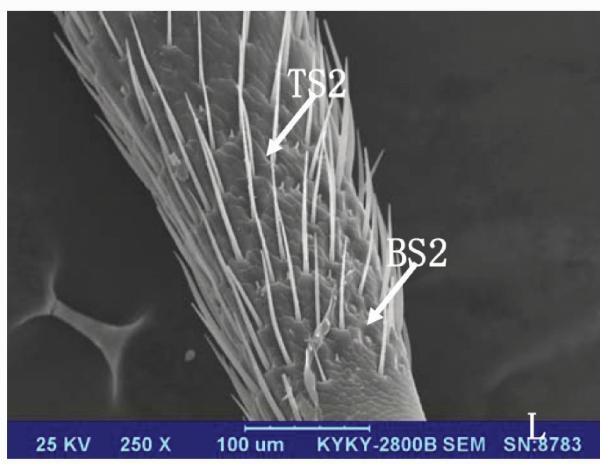
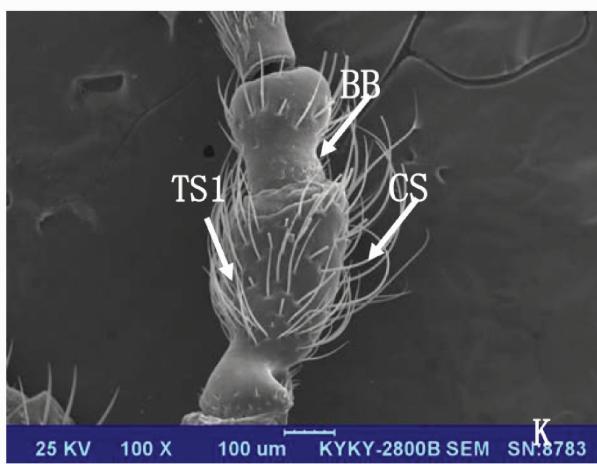
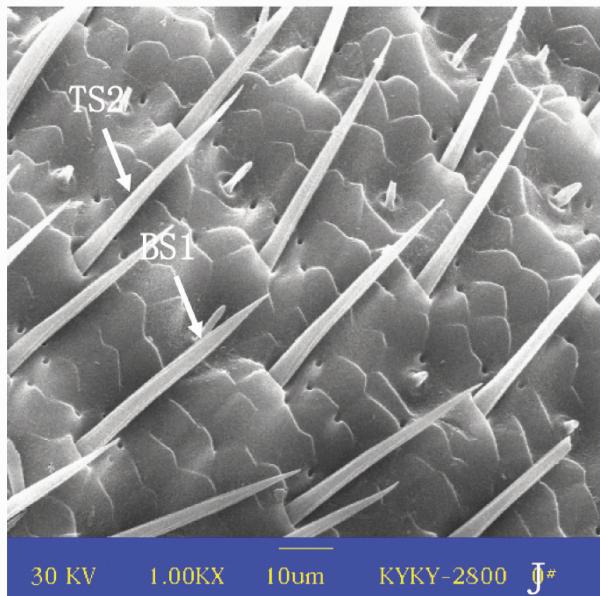
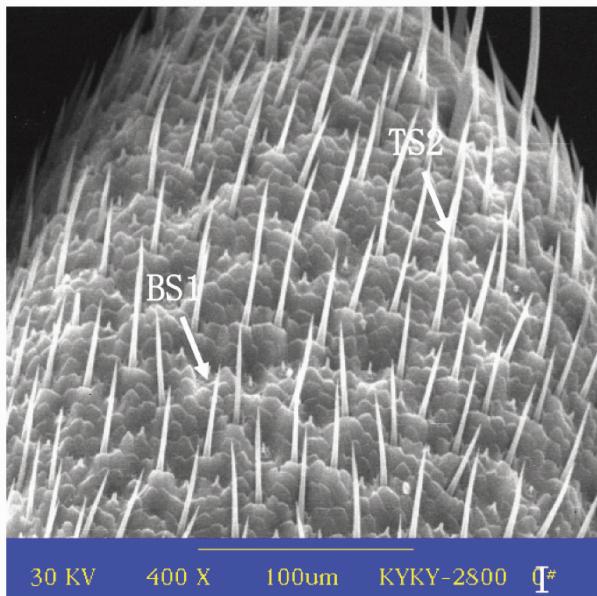
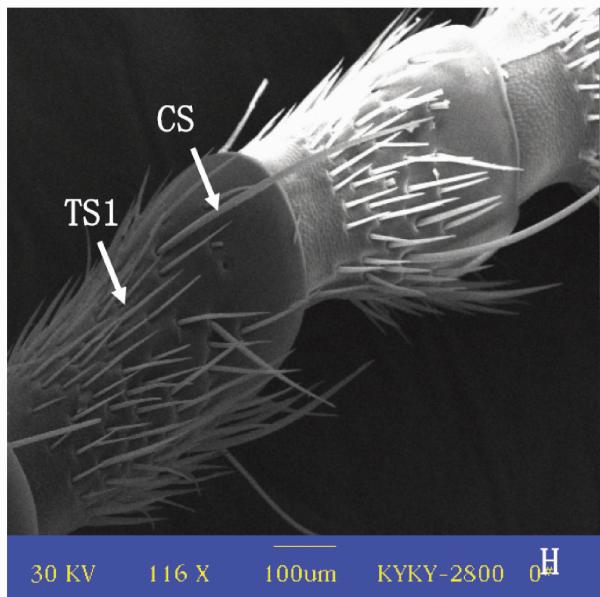
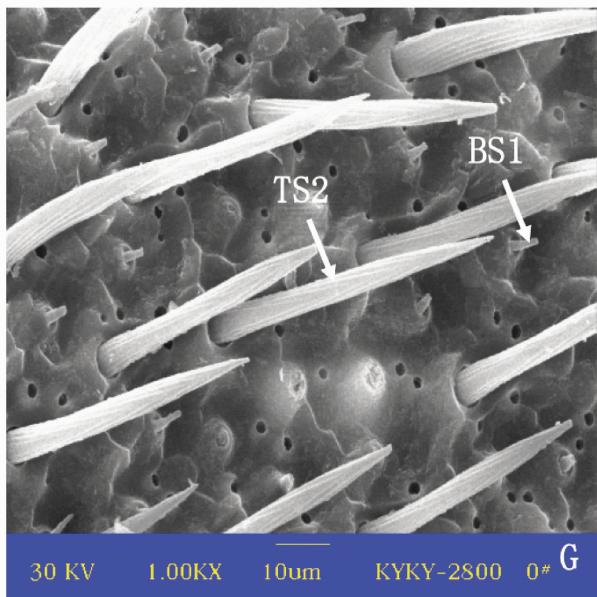
Solid circles indicate allogeneic characters; blank circles indicate homologous characters; the numbers above branches denote characters, and those under branches denote coding of character states.

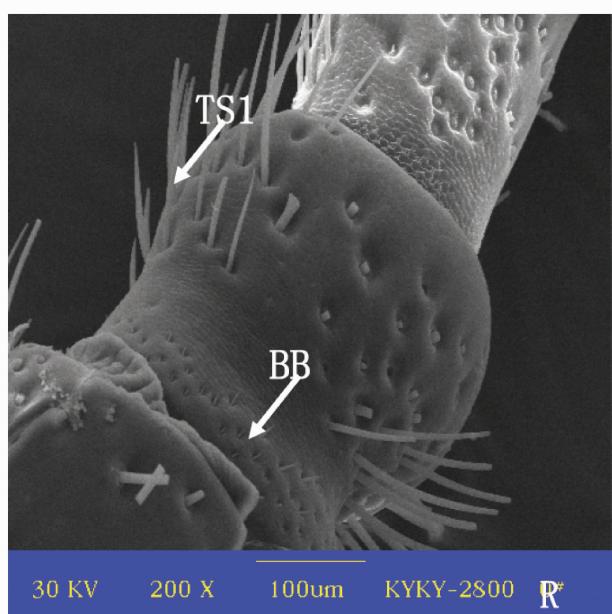
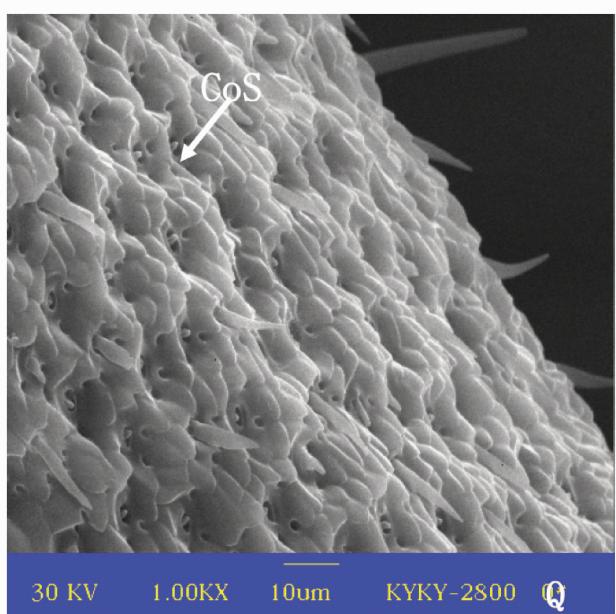
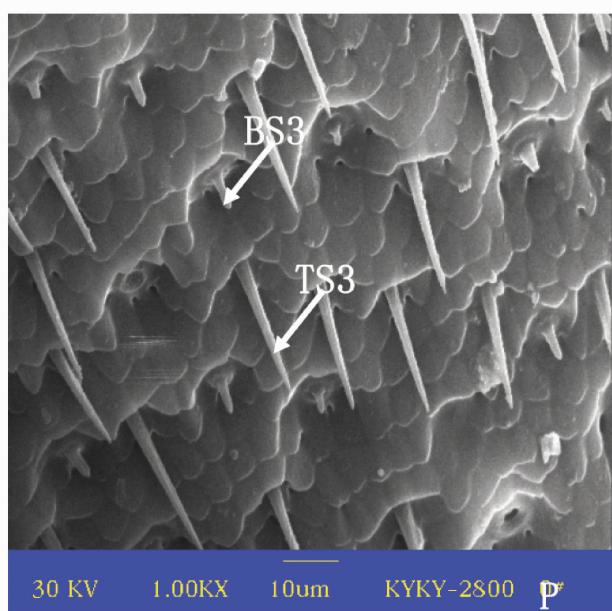
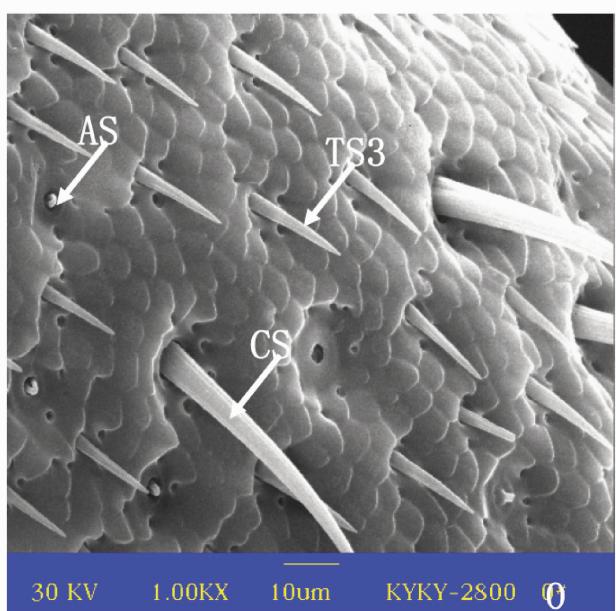
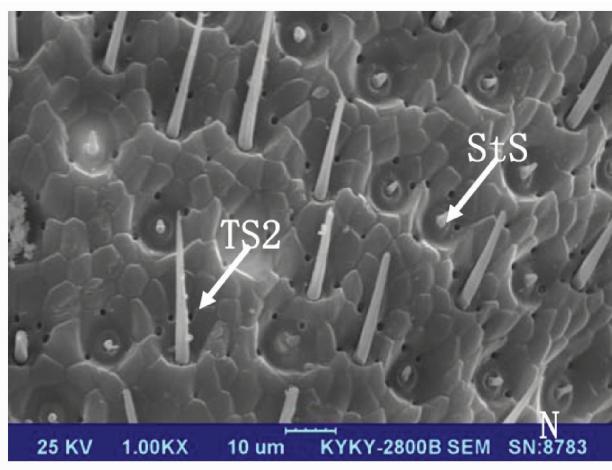
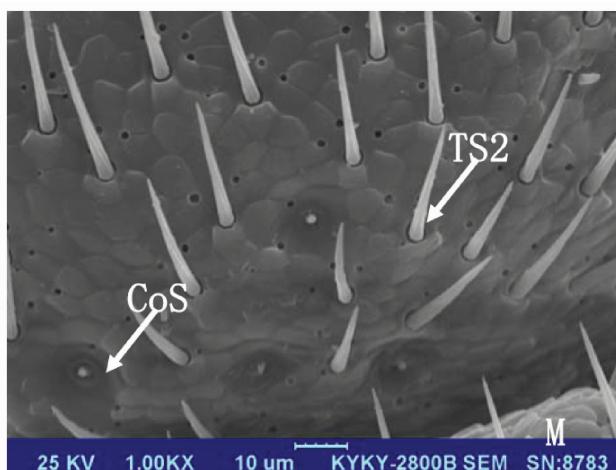
3 讨论

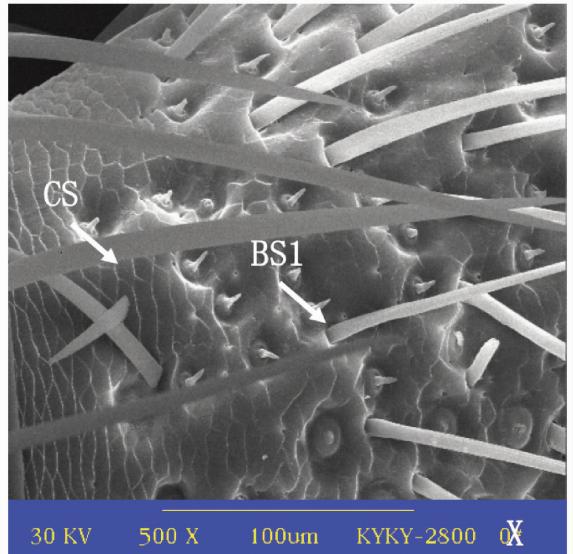
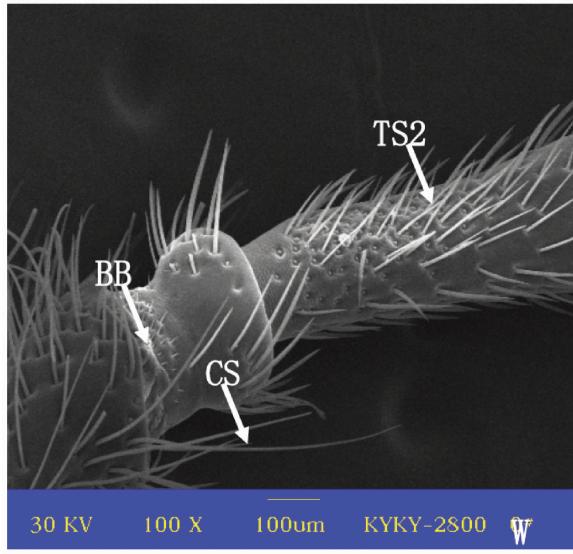
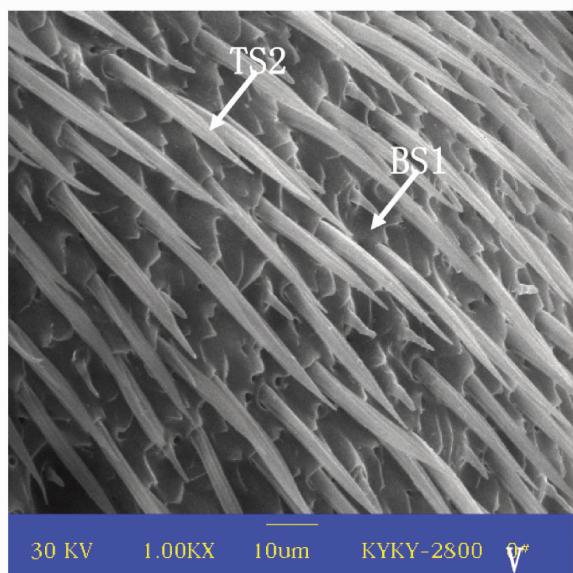
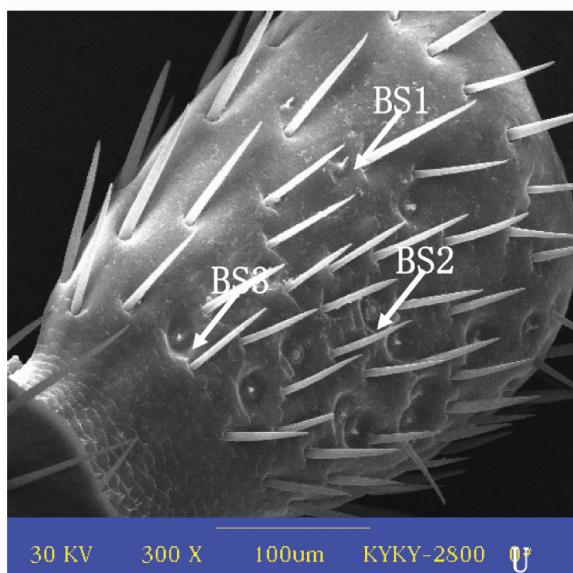
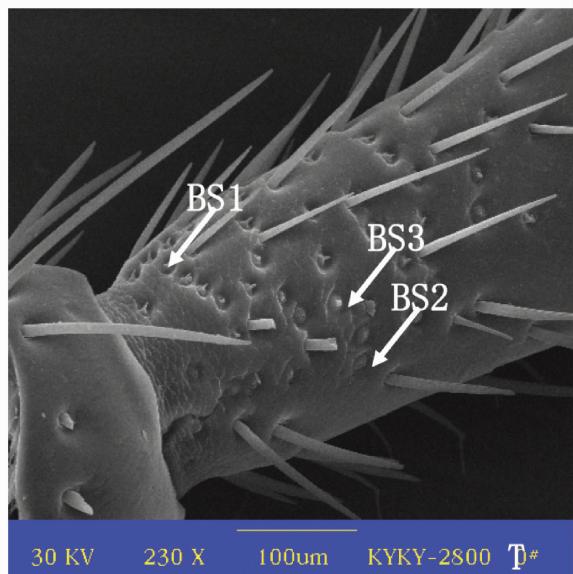
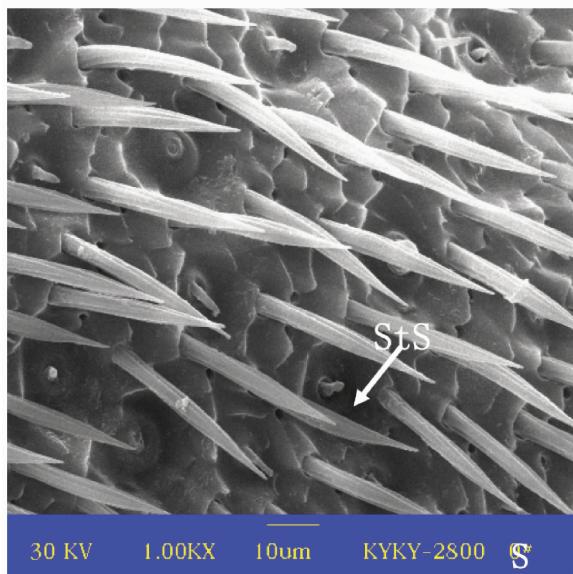
扫描电镜观察结果表明,斑芫菁族昆虫的触角感器类型以毛形感器(3 种)和锥形感器(3 种)为主,以及 Böhm 氏鬃毛感器(1 种)、耳形感器(1 种)和腔锥形感器(1 种)。除丽斑芫菁外,其他 5 种斑芫菁的鞭节末节的毛形感器均多于其它感器类型,并且丽斑芫菁在鞭节末节的毛形感器较为

稀疏,密度明显小于其他 5 种斑芫菁。丽斑芫菁鞭节末节的毛形感器大多为毛形感器 III (TS3),毛形感器 I (TS1)仅有稀疏几根,腔锥形感器 (SC)与毛形感器 III (TS3)则交错分布;眼斑沟芫菁和大斑沟芫菁指名亚种鞭节末节毛形感器 I (TS1)和短毛形感器 II (TS2)交错分布,锥形感器数量较少;长角伪斑芫菁、长腹伪斑芫菁、苹斑芫菁的鞭节末节均为毛形感器 I (TS1)与锥形感器 I (BS1)交错分









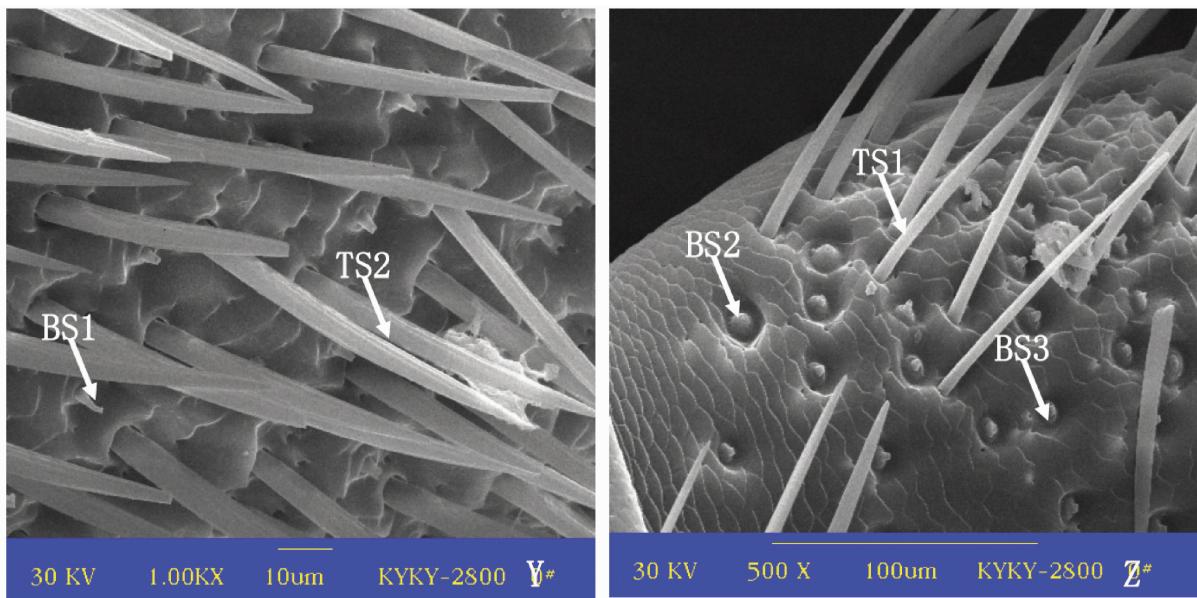


图 3 6 种芫菁触角感器扫描电镜观察

Fig.3 Fine structures of the antennal sensilla from six Mylabrini species

A-D:宽沟芫菁 *H. eichorii*; E-H:沟芫菁 *H. phaleratus*; I-M:斑芫菁 *M. calida*; N-R:斑斑芫菁 *M. speciosa*; S-V:腹伪斑芫菁 *P. longiventris*; W-Z:角伪斑芫菁 *P. hingstoni*.

TS1:毛形感器 I sensilla trichodea I ;TS2:毛形感器 II sensilla trichodea II ;TS3:毛形感器 III sensilla trichodea III ;CS:刺形感器 chaetica sensilla;BS1:锥形感器 I sensilla basiconica I ;BS2:锥形感器 II sensilla basiconica II ;BS3:锥形感器 III sensilla basiconica III ;CoS:腔椎形感器 sensilla coeloconica;AS:耳形感器 sensilla auricillica;StS:栓锥形感器 sensilla styloconica;BB:Böhm 氏鬃毛 Böhm bristles.

布。锥形感器自鞭节第 1 节基部开始出现,在不同斑芫菁中分化成 2~3 种类型。耳形感器和腔锥形感器仅在丽斑芫菁上发现。

甲虫触角感器的数目与分布是各种选择压力综合作用的结果 (Chapman, 1982), 在一定程度上可以反映物种的差异。其类型形成、数量分布和功能特化均具有重要的分类价值, 并可据此推断物种之间的系统发育关系。近年来, 触角形态及超微结构作为不同阶元的分类特征已被广泛应用, 并据此得出了与采用传统分类特征推断亲缘关系一致的结论 (Bland, 1989; Pitts and Zwiebel, 2006; 郝家胜等, 2007; 肖波等, 2009; 唐伯平等, 2009)。由图 2 可以看出, 触角的形态特征可用于斑芫菁族属级阶元间的分类研究, 所得结果与传统分类学的观点基本相同。在本研究的 3 个属中, 伪斑芫菁属 *Pseudabris* 与斑芫菁属 *Mylabris* 形成姊妹群关系, 而沟芫菁属 *Hycleus* 单成 1 支, 作者认为它是斑芫菁族中较进化的一类, 以前由于缺乏研究标本, Bologna 等 (2005) 未能对伪斑芫菁属

Pseudabris 的分类地位给予明确, 本研究则基本阐明了这个问题。

本研究还表明, 触角感器类型及其分布在芫菁科的属级阶元比较稳定, 在不同属间存在一定差异, 可作为分类性状用于属级以上高级阶元的分类, 也可作为分析昆虫亲缘关系的佐证之一。

参考文献 (References)

- Blair KG, 1927. Heteromera of the third Mt. everest expedition, 1924. *The Annals and Magazine of Natural History*, 19(9):253–255.
- Bland RG, 1989. Antennal sensilla of Acrididae (Orthoptera) in relation to subfamily and food preference. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 82(3):368–384.
- Bologna MA, D'Inzillo B, Cervelli M, Oliverio M, Mariottini P, 2005. Molecular phylogenetic studies of the Mylabrini blister beetles (Coleoptera, Meloidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 37(1):306–311.
- Bologna MA, Pinto JD, 2002. The Old World genera of Meloidae (Coleoptera): a key and synopsis. *J. Nat. Hist.*,

- 36(17):2013–2102.
- Chapman RF, 1982. Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Adv. Insect Physiol.*, 16:247–356.
- Linnaeus C, 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I* (ed.). Decima, Reformata. Laurentii Salvii, Holmiae. 419.
- Pallas PS, 1781. *Icones Insectorum praesertim Rossiae Sibiriaeque peculiarum quae collegit et descriptionibus illustravit. Fasciculus primus. W. Walther, Erlangae.* 1–56.
- Pallas PS, 1782. *Icones Insectorum praesertim Rossiae Sibiriaeque peculiarum quae collegit et descriptionibus illustravit. Fasciculus secundus. W. Waltheri, Erlangae.* 57–96.
- Pitts RJ, Zwiebel L, 2006. Antennal sensilla of two female anopheline sibling species with differing host ranges. *Malaria J.*, 5: 26.
- Schneider D, 1964. Insect antennae. *Annu. Rev. Entomol.*, 9:103–122.
- Zacharuk RY, 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Annu. Rev. Entomol.*, 25:27–47.
- Zacharuk RY, 1985. Antennae and sensilla//Kerkut GA, Gilbert LI (eds.). *Comparative Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Vol. 6. Pergamon Press, Oxford. 1–69.
- Zacharuk RY, 1991. Sensilla of immature insect. *Annu. Rev. Entomol.*, 36:331–354.
- 郝家胜, 殷先兵, 苏成勇, 黄敦元, 许丽, 2007. 12科国产蝶类代表种类触角的扫描电镜观察及其系统学意义. *安徽师范大学学报*, 30(3):354–360.
- 李竹, 陈力, 2010. 触角感器特征应用于昆虫分类的研究进展. *昆虫分类学报*, 32(增刊):113–118.
- 唐伯平, 陈立侨, 周开亚等, 2009. 绒螯蟹触角形态特征及其在分类中的应用. *动物分类学报*, 34(1):79–86.
- 肖波, 方宁, 张妍妍, 轩文娟, 蒋国芳, 2009. 蛱蝶目(六足总纲, 昆虫纲)八种昆虫触角感受器的扫描电镜观察. *动物分类学报*, 34(2):292–300.