

土蝽——善于土栖生活的半翅目昆虫^{*}

朱耿平 刘国卿^{**}

(南开大学昆虫学研究所 天津 300071)

The burrower bugs—— a special group of Heteroptera specialized in burrowing life ZHU GengPing
LIU GuoQing* (Institute of Entomology Nankai University Tianjin 300071, China)

Abstract This paper deal with Cydnidae a special group of Heteroptera specialized in burrowing life. Its morphology taxonomic history and biology especially in burrowing life and maternal care behavior are briefly reviewed. In this paper the recent advance on the biology and systematic is briefly introduced too. 6 text-figures of morphological structures and 6 SEM photographs of scent gland are provided.

Key words burrower bugs taxonomy biology research advance

摘要 土蝽是半翅目异翅亚目蝽总科中多数适应于地栖生活的蝽类。文章简要描述该类昆虫的形态特征、分类历史以及生物学, 同时对该类昆虫目前的生物学和系统学研究进展也给予简要介绍。文中还提供形态特征图 6 幅, 臭腺特征扫描电镜照片 6 幅。

关键词 土蝽, 分类学, 生物学, 研究进展

土蝽, 英文俗称 burrower bugs, 泛指土蝽科 Cydnidae 种类, 隶属半翅目异翅亚目 Heteroptera, 多数种类适应于地栖生活。世界性分布, 目前世界已知共有 89 属 680 种^[1], 其中我国已知 25 属 62 种。萧采瑜等的工作对中国土蝽科区系研究比较重要, Li 的专著包括了对中国种类的重要修订^[2]。然而关于土蝽的研究始终不尽人意, 由于其特殊的栖息生境, 许多种类及其地理分布并不为人知, 需要深入研究。

1 形态特征及其研究

土蝽科包括小型至中大型的种类(长 2~18 mm), 体长圆形或卵圆形(图 1), 多为黑色, 少数具青蓝色光泽及黄色或白色斑纹, 也有少数为黄褐色或红褐色。身体厚实, 背部稍鼓, 有时隆起, 体壁坚硬, 体侧缘多具刚毛^[3]。

头平伸或前倾, 常宽短, 背面较平坦, 常前缘成圆弧形。前缘一般具刚毛(hair like setae)和短刺(Peg like setae), 被认为对土栖生活的一种适应, 具有触觉感受的作用(图 2)。触角多为 5 节, 少数 4 节, 较粗短; 喙 4 节, 多数伸达

中足基节, 少数类群达前足基节^[4]。Li & Pluot-Sigwa 对土蝽若虫和成虫头部毛序进行了系统的研究, 将其分为初生刚毛(Primary seta)和次生刚毛(secondary setae), 并对其在分类和系统发生分析上的意义进行了讨论^[5]。

头的前缘、前胸背板侧缘和前翅前缘刚毛和短刺的数目与排列方式是分属分种的重要特征。另外胸臭腺、抱器、受精囊的形态以及腹部毛点的排列方式在土蝽中也比较特殊, 是重要的鉴别特征^[2, 3, 6]。在土蝽分类体系建立的初期, 各学者对其外部形态研究颇多。然而这些形态大多是适应性特征, 与栖息环境有关。近代和现代的分类学工作者在土蝽的分类上分别引入了雌雄外生殖器结构, 腹部背面臭腺, 发音结构, 抱器, 受精囊, 腹部毛点毛的排列方式, 胫节末端梳状刺等结构。

前胸背板适度隆起, 一般梯形, 侧缘可有刚

*国家自然科学基金(编号: 30870328)和国家博士点基金(20060055013)项目资助。

**通讯作者, Email: liuguo@nankai.edu.cn

收稿日期: 2009-03-02 修回日期: 2009-09-16

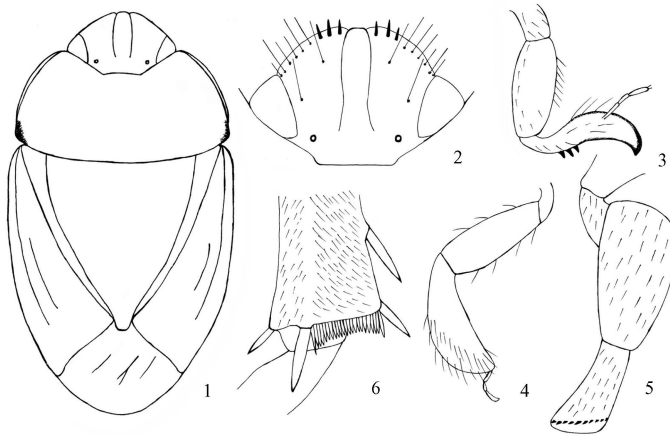


图 1~6 土蟥的外部形态特征

1. 成虫背面观 2. 头部背面观 3. 前足 4. 中足 5. 后足腿节及胫节 6. 胫节末端

毛列, 肩瘤在有些类群十分发达, 可遮盖前胸背板后侧角 (图 1)。小盾片长约为前翅之半或更长, 部分种类小盾片较长而端部宽圆。前翅亦分为革片, 膜片及爪片。革片常具刻点, 长短变化不一, 膜片上多具翅脉, 有些类群膜片翅脉呈网状。爪片端部被小盾片遮盖或否。少数类群具有“爪片接合缝”。

胸部臭腺在土蟥中普遍存在, 其周围一般具有挥发域, 范围一般较大, 表面结构多样 (图 8 9 11, 12), 位于中后胸侧板上, 其中后胸侧板蒸发域趋于退化, 臭腺孔开口于其前部内侧, 孔周围角质皮层亦发生了改变。臭腺孔缘的形状及其端部的变化均是分属的重要特征 (图 7 10)。Uhle 将其应用于新热带区和新北区的土蟥的研究, Froeschner 认为这一特征是分属的最基本的特征。Schaefer 是在总结毛点类 (trichophora) 的臭腺后指出, 臭腺在种内是稳定的。臭腺的发达程度与栖息环境有关, 地表生活的类群其臭腺较发达。

腹部腹面各节每侧的 2 根毛点毛在气门后或排成纵列或内侧倾斜。足多具强刺, 跗节 3 节, 腿节粗扁, 或变形成勺状, 钩状等, 一些类群的前足胫节发达, 端部极度延伸, 呈镰刀状, 跗节着生于胫节的近中部 (图 3)。

胫节末端梳状刺 (tibial combs complex) 在

土蟥中很普遍, 除根土蟥族 *Scaptocorini* 外, 存在于所有其它类群的胫节末端 (图 6)。Lis & Schaefer 首次对其结构进行了系统的研究, 给出了各结构的形态学术语, 将土蟥中的 Tibial combs complex 分为 3 种类型^[7], 多数学者 (Spangler & Froeschner; Schuh & Slater) 认为其具有清除触角及喙尘埃的作用。但是 Lis & Schaefer 对其作为清除触角及喙上尘埃的“净角器”提出了质疑, 这是由于一些类群 (如根土蟥族 *Scaptocorini*) 主要在土壤中植物的根际活动, 常暴露于尘埃和土壤颗粒中, 胫节末端栉毛复合体是缺失的, 相反一些在植株上栖息的类群 (如革土蟥族 *Sehirini*) 却有发达的栉毛复合体。

Yakovlev 首次报道土蟥可以摩擦发音。Leston 认为所有土蟥, 无论雌雄, 都具有腹背一后翅型发音机制。Schaefer 等指出: 土蟥的腹背一后翅型发音机制是蟥总科内三型种最原始的。在发音时, 腹背 1~2 节的条脊 (称音锉 plectrum) 与后翅 1V 腹面的列齿突 (摩擦器 strigil) 摩擦, 大多数土蟥类群的音锉位于腹部第 1 节背板。Cokl 等报道了 2 种土蟥 *Scaptocoris castanea* 和 *Scaptocoris carvalhoi* 在大豆根部土壤中的摩擦发音通讯活动, 发现这种底部产生的信号能够在植物根部上记录但是不

能够在周围的土壤中记录,并且采用较高的频率和较宽的波段,这种信号传输通过土壤或大豆落叶时,信号减弱大约为 3~9 dB/μm而当传输通过大豆的根部时,减弱大约为 1 dB/μm^[8]。

McDonald 强调了土螭受精囊 (Spermatheca) 形态的多样性,但一直并未引起分类学家们的注意,直到 Pluto-Sigvald & Li 对土螭 5 亚科 65 属中的 190 种进行了系统的解剖和研究,将现有土螭的受精囊分为 4 种类型,研究发现,仅“Cydnoid”型 (Cephalocteninae +

Cydninae + Schirinae Schirini) 具有典型的螭型受精囊的特征,即受精囊由 3 部分组成,端部呈球形或稍微拉伸;中间部分被基檐 (distal flange) 和端檐 (proximal flange) 分为 2 部分,具有显著的柔软区 (flexible zone),管内端部具隔膜 (septum),近端部具峡 (fretum),受精囊导管 (duct) 呈管状,包含一个可变的膨大区;骨化环 (ring sclerites) 有或缺失。其它 3 种类型与此差别较大,因此他们对土螭的单系性提出质疑,认为土螭科是一个多系类群^[9]。

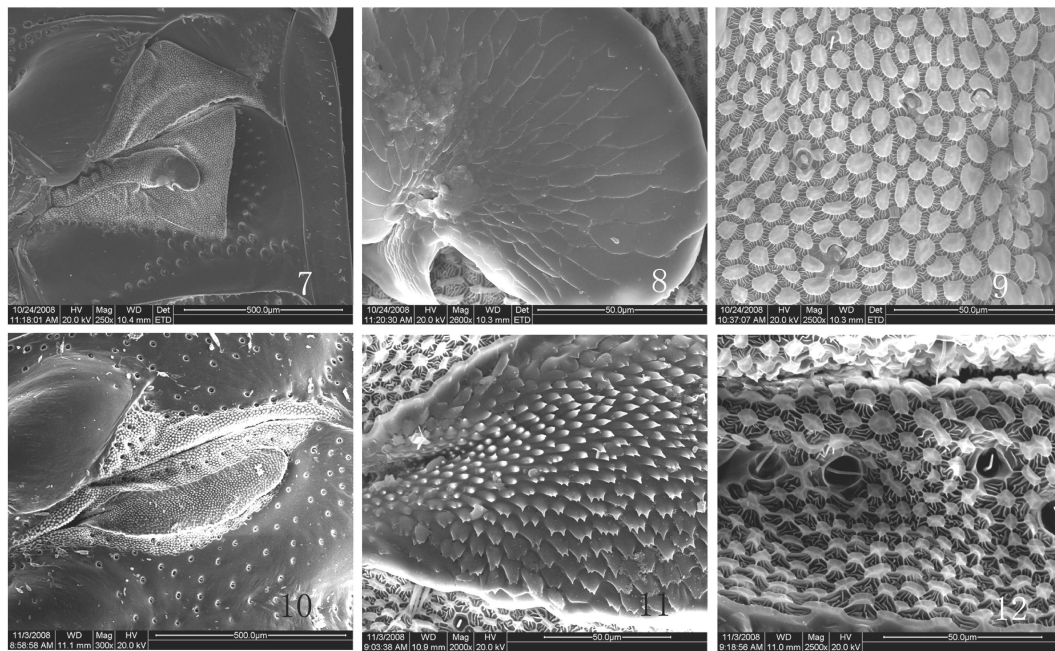


图 7~12 土螭后胸臭腺表面特征

7~9. 小佛土螭 *Formidus pygmaeus* 10~12. *Schizus cinctus* 7. 10. 臭腺 8. 臭腺沟缘末端 11. 臭腺沟缘局部 9. 12. 蒸发域

2 分类简况

Fabricius 建立土螭科第一个属原土螭属 *Cydnus*, 共包括 15 种。Billberg 指出原土螭属是 Rhynchota 中的一个特殊类群, 建立属上阶元 *Cydnides*, 仅辖原土螭属, 隶属于螭科 Pentatomidae. Amyot & Semille 根据土螭前足胫节特化的方式的不同, 将 *Cydnides* Billberg 分成 2 个亚群, 即 *Cydnide* 和 *Schirides*, 同时建立 8 个新属和若干新种, 形成土螭科分类体系的

框架。

Signore 广泛收集世界范围的土螭标本, 进行系统比较的研究, 提出头胸上的毛序和胸臭腺结构均是稳定的分属特征, 并据此建立了许多新属, 修订了大量种, 并给出各属的特征。

20 世纪杰出的土螭分类学家 Froeschne 发表了《*Cydnidae of Western Hemisphere*》专著, 根据腹部毛点毛的排列方式和后翅脉序将世界土螭分为 5 亚科, 即土螭亚科 *Cydninae*, 根土螭亚科 *Scaptocorinae*, *Amnestinae*, 扁土螭亚科

Garsaurinae和光土蝽亚科 Schirinae,得到了大多数同行的肯定,他的西半球土蝽的修订及西半球土蝽各类群的形态研究对世界土蝽的分类学和系统学研究均具有重大影响^[10]。

Linnavuor的专著包含了对非洲西部、中部、北部、及东部的土蝽的重要修订^[11]。Schuh & Slater在《True bugs of the world》对土蝽持 8 亚科观点,并给出了亚科检索表^[12]。

Li的工作主要集中在北半球,分别修订了东洋区、澳洲区土蝽,提出 Scaphocorinae Froeschner 1960 是 Cephalocetinae Muşant et Rey 1866 的次异名,建立 Cephalocetinae 亚科,分为 2 族,包含根土蝽族 Scaptocorini^[13]。Li 对古北区、东洋区、澳洲区的土蝽进行了记述,计 73 属 526 种^[14]。Li 对革土蝽属 Macrocytus 进行了修订,记述了 55 种,其中我国 8 种。

Li & Heyna 和 Li & Hoholkiniewicz 分别对土蝽内的腹部毛点毛的排列方式和后翅脉序进行系统研究后,指出长土蝽属 Peltoxy 既不应放在土蝽亚科 Cydninae 也不应放在光土蝽亚科 Schirinae 而是应放在扁土蝽亚科 Garsaurinae^[15-16]。

Plutošigwal & Li 对土蝽科的各类群的雌性受精囊进行系统研究后,他们对土蝽科的单系性提出了质疑,认为土蝽科是一个由于趋同进化而产生的多系类群,将 Amaurocorini 族从光土蝽亚科 Schirinae 中移出,提升到亚科水平,即 Amaurocorinae 亚科,提出广义土蝽科 Cydnidae s. lat 和狭义土蝽科 Cydnidae s. str, 认为狭义土蝽科包括 Cephalocetinae Cydninae 和 Schirinae 广义的土蝽科包括 Cephalocetinae Cydninae Schirinae Amnestinae Garsaurinae 和 Amaurocorinae^[9]。

3 生物学概况

土蝽多数种类栖息于地表和地被物下,或在植物根部的土壤表层下、土缝中生活,其身体结构发生了一些适应的特化,如体色暗,身体紧凑,节间缩短,中后足基节端具 1 排栉状毛,胫节多具强刺,头适度下倾。少数类群,其栖息环

境亦发生了一些特化,例如扁土蝽属 Garsauria spp 个别种常栖息于松弛的树皮底下,原土蝽属 Cydnus spp 中的一些种类一般生活在含砂成分较多的土壤中,领土蝽属 Chilocoris spp 的一些种类具有穴栖的习性,而边土蝽属 Schirus spp 的种类则完全脱离了地面,其若虫和成虫均在植株上栖息,吸食寄主植物的地上部分。一些种类有趋光性,这为其采集和研究提供了便利。

根土蝽 Stibaropus formosanus Tak et Yam 主要分布在我国华北及东北一些省份。根土蝽是一种危害严重的地下害虫,一生均在土壤中生活,成虫、若虫在土壤中掘洞穿行,聚集在禾本科作物的根部,以口器刺吸汁液,摄取营养,它们的食性较窄,主要危害小麦、玉米、高粱、谷子等禾本科作物。成虫、若虫有群集的习性,臭腺发达,常散发出恶臭的气体,使它们生活的土壤中也具有恶臭的气味,故群众称之为土臭虫^[17-18]。根土蝽的交尾姿势比较特殊,据韩荀,李长安等报道,交尾时,雄虫在上,雌虫在下,雄虫直立于雌虫后端上方,两虫体呈直角状态,交尾时间较长,可达 20 h 左右。卵多产于 20 mm 深的土壤中^[18]。

土蝽科的卵为卵圆形或椭圆形。乳白色或淡黄色,表面通常粘着不均的细土粒,其表面六边形网纹隐约不清^[19]。Southwood 发现花土蝽 Tritomegas bicolor 胚胎表皮的头部的 Y 形破卵器。这种破卵器轻度骨化,而中央纵脊强烈骨化,靠近复眼的横线前方有 1 小齿,这构造即为尖锐的破卵齿。卵孵化时,卵前极腹面向后方呈不规则开裂。

土蝽中有些种类具有若虫聚集和成虫护幼行为,其中以 Schirus cinctus 的研究最为透彻, S. cinctus 主要分布在西半球,越冬以后,成虫一般 3 月末 4 月初开始活动,雄性成虫迁居地面,雌性成虫寻找或挖掘洞穴,交配后产下大约 120 ~ 150 个卵;雌虫保护卵及若虫免受蚂蚁和其他捕食者侵害,并到地面寻找种籽运至洞穴,当若虫成长至 3 龄时,就可以离开洞穴,到地表寻找食物,若虫经过 5 龄发育成成虫,5 月至 8

月中旬可见成虫^[20]。Agrawal等阐述了在 *S. cinctus* 护幼行为中,母代供给量与子代需求量之间的协调性及双重的遗传调控机制^[21]。Kollike等进一步阐明这种协调性是通过若虫身上分泌的一种化学气味实现的^[22],向我们展示了下一代在传达饥饿信息时一种新的途径。*S. cinctus* 被视为一个较为理想的研究护幼行为的材料,越来越多地被用于昆虫护幼行为机制的研究。

另外在护幼行为中,一些土蝽有大量产卵的习性,并且卵具有了营养卵(trophic eggs)和可育卵(viable eggs)的分化。例如,三点阿土蝽 *Adomerus triguttatus* 是我国北方普遍分布的一个种,成虫越冬后一般在3~4月份开始活动,雌虫取食野芝麻属植物 *Lamium* spp. 的种籽后卵巢发育,而后到地面枯叶的上面产卵,1 d之内就可以产出一个球形的可育卵块(egg masses),在护卵的过程中,雌虫会临时的离开卵块寻找食物,此时它们会在可育卵块旁产下一些不可育的营养卵。若虫孵化后1 d就可以取食营养卵^[23]。研究发现,营养卵在大小、结构及发育过程等方面与可育卵均有明显差异,其数量多少与环境条件的质量相关,并且若虫在取食营养卵后,其成长速度加快,存活率提高。

目前,已报道有30种土蝽为经济害虫,特别是在新热带区和东洋区。在寄主研究方面,土蝽科的研究较多,由于土蝽的寄主相当广泛,栖息境多样,尚未找到这方面的规律。例如 *Cyrtomenus bergi* Froeschne 对木薯、咖啡树、甘蔗、玉米等的根部以及马铃薯块茎、花生的果实造成严重的损害^[24]。Schaefer对土蝽的寄主调查资料进行了总结和归纳,认为该类群的寄主植物非常广泛,除 *Cephaelocarpum* 亚科与禾本科植物关系密切外,其他各亚科的寄主规律性不强,寄主的范围有早期的有花植物、较进化的蔷薇亚纲及最进化的菊亚纲^[25],因此, Schaefer认为土蝽科是一个较早出现的类群,在进化过程中发生了寄主转移,早期的有花植物产生的种籽不适合早期土蝽的取食,土蝽数量少,土蝽的适应辐射有待于被子植物的兴起。

4 展望

自 Billberg 建立属上阶元 Cydnidae (相当于现代意义的 Cydnidae) 后,土蝽作为广义的蝽科中的亚科级地位或作为蝽总科中的一个独立的科的系统学地位一致为异翅亚目学界所接受。但土蝽的涵义或所包含的类群在各学者间意见颇不一致,存在分歧。目前比较认可的是 Froeschner 和 Lis 根据腹部毛点毛的排列方式,将土蝽分为5亚科观点,但 Plotosigwalt 和 Lis 对土蝽科各类群的雌性受精囊进行系统研究后,他们对土蝽科的单系性提出了质疑,认为土蝽科是一个由于趋同进化而产生的多系类群。随着对土蝽科各个类群的比较形态学、生物学、分子生物学等方面的研究逐渐深入,框架结构会渐渐清晰,这其中也包含着对蝽总科系统发生新的认识。

参 考 文 献

1. Lis J. A. Catalogue of the Heteroptera of the Palearctic Region. Volume 5. Pentatomomorpha II. The Netherlands Entomological Society Wageningen, 2006. 119~147.
2. Lis J. A. A Revision of Oriental Burrower Bugs (Heteroptera: Cydnidae). Upper Silesian Museum, Bytom, 1994. 349.
3. 萧采瑜, 刘胜利. 中国蝽类昆虫鉴定手册(第1册). 北京: 科学出版社, 1977. 1~13. 39~52.
4. Hufnagel L., Re del D. Cydnidae (Heteroptera) from the Oriental Region and New Guinea. Folia Entomol. Hungar., 2005. 66. 9~15.
5. Lis J. A., Plotosigwalt D. Nymphal and adult cephalic chaetotaxy of the Cydnidae (Hemiptera: Heteroptera), and its adaptive taxonomic and phylogenetic significance. Eur. J. Entomol., 2002. 99(1): 99~109.
6. 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类(下). 南京: 南京师范大学出版社, 1999. 516.
7. Lis J. A., Schaefer C. W. Tibial combs in the Cydnidae (Hemiptera: Heteroptera) and their functional taxonomic and phylogenetic significance. J. Zool. Syst. Evol. Res., 2005. 43(4): 277~283.
8. Okla, Nardi C., Benio J. M. S., et al. Transmission of stridulatory signals of the burrower bugs *Scaphocoris castanea* and *Scaphocoris carvalhoi* (Heteroptera: Cydnidae) through the soil and soybean. Physiol. Entomol., 2006. 31(4): 371~381.
9. Plotosigwalt D., Lis J. A. Morphology of the spermatheca in the Cydnidae (Hemiptera: Heteroptera): Bearing of its diversity on classification and phylogeny. Eur. J. Entomol.,

- 2008 **105**(2): 279~312
- 10 Froeschner R. C. Cydnidae of the Western Hemisphere. Proc. U.S. Nat. Mus., 1960 **3** (3430): 337~680.
 - 11 Linnavuori R. Cydnidae of West-Central and North-East Africa (Heteroptera). Acta Zool. Fennica, 1993 **192**: 148.
 - 12 Schuh R. T., Slater J. A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History. Cornell University Press, Ithaca, New York, 1995. 220~224.
 - 13 Lis J. A. Taxonomy and phylogeny of Cephaletoinae with a reference to their historical biogeography (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae). Pol. Pismo Ent., 1999 **68**(2): 111~131.
 - 14 Lis J. A. Burrowing bugs of the Old World— a catalogue (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae). Genus (Warsaw), 1999 **10**(2): 165~249.
 - 15 Lis J. A., Heyna J. Metathoracic wings venation in Cydnidae (Hemiptera: Heteroptera) and its bearing on the classification of the family. Ann. Zool. (Warsaw), 2001 **51**(4): 426~465.
 - 16 Lis J. A., Hohol-Kilikiewicz A. Abdominal trichothorial pattern and its taxonomic and phylogenetic significance in Cydnidae (Hemiptera: Heteroptera). II. Amnestinae and Garsaurinae. Ann. Zool. (Warsaw), 2001 **51**(4): 467~471.
 - 17 韩荀, 李长安, 赵康. 根土蝽的生物学研究. 山西大学学报, 1981 (3): 41~45.
 - 18 李长安. 山西省土蝽科 Cydnidae 昆虫的研究. 山西大学学报, 1982 (4): 113~116.
 - 19 任树芝. 中国半翅目昆虫卵图志. 北京: 科学出版社, 1992. 24.
 - 20 Kroll B. S., Zilkowski B. W., Kishit S. L., et al. Chemistry and defensive efficacy of secretion of burrowing bug (*Schizus cinctus cinctus*). J. Chem. Ecol., 1997 **23**(8): 1951~1962.
 - 21 Agrawal A. F., Brodie III E. D., Brown J. Parent offspring coadaptation and the dual genetic control of maternal care. Science, 2001 **292**: 1710~1712.
 - 22 Kolliker M., Chukalovskak J. P., Haynes K. E., et al. Maternal food provisioning in relation to condition-dependent offspring odours in burrower bugs (*Schizus cinctus*). Proc. R. Soc. Biol. Sci., 2006 **273**: 1523~1528.
 - 23 Kudo Shin-ichi, Nakahira T., Saito Y. Morphology of trophic eggs and ovarian dynamics in the subsocial bug *Admerus trisutellus* (Heteroptera: Cydnidae). Can. J. Zool., 2006 **84**(5): 723~728.
 - 24 Riis L., Eshbjerg P., Bellotti A. Ch. Bionomics and population growth statistics of *Cyrtomus bergi* (Hemiptera: Cydnidae) on different host plants. For. Entomol., 2005 **88**(1): 1~22.
 - 25 Schaefer C. W. The food plants of some primitive Pentatomidae (Hemiptera: Heteroptera). Phytophaga, 1988 **2**: 19~45.

研究选萃

武汉大学采用图位克隆法分离得到首例水稻抗虫基因

武汉大学生命科学学院教授何光存实验室与国内同行合作, 经过 14 年的研究, 在水稻抗褐飞虱基因克隆和抗虫分子机理方面取得重大突破, 成功分离了抗褐飞虱基因 BPh14 研究结果发表在最新一期美国《国家科学院院报》上。这是国际上应用图位克隆法分离得到的首例水稻抗虫基因。

一直以来, 人们对水稻如何能抗虫感到困惑不解。何光存实验室的成果揭示了水稻抗褐飞虱基因 BPh14 编码一个独特的 CC-NBS-LRR 蛋白。当褐飞虱为害水稻时, 水稻上调该基因表达, 激活 SA 信号通路, 激发筛管胼胝质和蛋白酶抑制因子积累等抗虫机制, 从而抑制害虫的取食和消化, 使其生长发育受阻, 死亡率上升, 使水稻免受危害。

据了解, 稻飞虱是水稻生产中最重要虫害之一, 近年来我国水稻的稻飞虱发生面积达几亿亩。科学家们期望通过提高水稻品种抗性防治稻飞虱。上世纪 60 年代以来, 全世界科学家从水稻农家品种和野生稻转育材料中鉴定出了 20 多个抗褐飞虱基因位点, 但是一直没有克隆到这些基因, 水稻抗虫性的分子机理也不甚明了。

水稻抗褐飞虱基因 BPh14 的成功克隆, 将促进水稻抗稻飞虱育种研究快速发展, 从而为少打农药、减少粮食损失, 发展环境友好型和资源节约型农业作出重要贡献。(来源: 2009 年 12 月 23 日《科学时报》)