

蝽类昆虫的臭腺*

韩永林¹ 彩万志^{1**}

徐希莲²

(1. 中国农业大学昆虫学系 北京 100094) (2. 北京市农林科学院信息研究所 100089)

陈薇³

(3. 中国农业大学应用数学系 北京 100094)

Scent glands of true bugs. HAN Yong-Lin¹, CAI Wan-Zhi^{1**}, XU Xi-Lian², CHEN Wei³ (1. Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 2. Institute of Information on Science and Technology of Agriculture, Beijing Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Beijing 100089, China; 3. Department of Applied Mathematics, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract Scent glands are one of important characters to Heteroptera and nearly all true bugs have scent glands. Both adults and immatures can produce large quantities of strong-smelling and irritating defensive chemicals when the bugs are disturbed or molested. In adults, the defensive compounds are produced in large, well-defined, and usually colored metathoracic glands and the nymphal defensive compounds are produced in dorsal abdominal glands. In this paper, the morphology and structure, development, scent substances and biological functions of scent glands are briefly introduced. Special attention has been paid to those in assassin bugs.

Key words scent gland, Heteroptera, Reduviidae

摘要 臭腺是蝽类昆虫的重要特征之一,几乎所有的蝽类昆虫都具有臭腺;本文简单介绍了蝽类臭腺的形态结构、发育和臭腺分泌物的组成及其生物学作用等,其中对猎蝽科昆虫的相关介绍较为详细。

关键词 臭腺,半翅目,猎蝽科

蝽类昆虫(特别是陆生种类)因为能分泌具有强烈刺激性气味的物质而常常被人们称为放屁虫、臭大姐、臭板虫、臭马桶等。其实,几乎所有异翅目昆虫都有臭腺^[1,2]。臭腺分泌物主要用于防御,此外还有报警、传递交配信息等功能。Aldrich^[3-8]、Staddon^[9-15]等对此曾有较全面的综述,但相关内容在中文文献中尚无较详细的介绍。

1 臭腺的结构和种类

臭腺是由昆虫体壁内陷形成的一种皮腺。成虫的臭腺一般开口在后胸或腹部腹面的最前端,若虫的臭腺均位于腹部背面中部。臭腺结构与体壁很相似,由3层表皮细胞(即分泌细胞、管道细胞和内膜细胞等)组成。分泌细胞包括单细胞分泌单位和多细胞分泌单位,它们通过从血淋巴吸收需要的物质产生气味物质;管

道细胞和内膜细胞形成运输和储存气味物质的结构。

臭腺可根据其所在的位置来命名,如:腹臭腺(abdominal scent glands, ASG)和后胸臭腺(metathoracic scent glands, MTG)。腹臭腺和后胸臭腺一起构成了蝽类昆虫的臭腺系统^[16,17],是该类昆虫的主要特征之一。

不同蝽类昆虫不仅腹臭腺在数量和位置不同^[18,19],而且其大小、形状和色素积累的程度也不一样。具有全部4个腹臭腺的昆虫很少见,如荔枝蝽 *Tessaratoma papillosa* 具有全部4个腹臭腺,但第1个和最后1个可能是没有功能的,

* 国家自然科学基金资助项目(No.30370161)、北京市自然科学基金支持项目(NO.6042014)。

** 通讯作者, E-mail: caiwz@cau.edu.cn

收稿日期:2004-03-10, 修回日期:2004-06-10

至少在老熟若虫中如此^[20]。腹臭腺实际上是若虫具有的臭腺,仅部分昆虫的腹臭腺在成虫后还具有一定的功能。如猎蝽科昆虫若虫第4~6腹节背板的前缘具有腹臭腺,这一特征曾被 Reuter 作为猎蝽科的基本特征之一^[21]; Brindley 发现腹臭腺的情况变化较大^[21]; Usinger 报道,虽然在成虫期臭腺变小,但仍然存在^[22]。猎蝽科不同亚科的种类在腹臭腺的数目上有别,最原始的状态为具有3个臭腺,大多数猎蝽(如真猎蝽亚科 Harpactorinae、猎蝽亚科 Reduviinae、盗猎蝽亚科 Peiratinae、绒猎蝽亚科 Tribelocephalinae 等亚科)昆虫具有3个臭腺。具有2个臭腺的类群确有2种情况:细足猎蝽亚科 Stenopodainae 等昆虫的臭腺在第4腹节与第5腹节上;而光猎蝽亚科 Ectrichodiinae 及毛猎蝽亚科 Holoptilinae 昆虫的臭腺着生在第5、6腹节上。扁猎蝽亚科 Elasmoidinae 昆虫仅在第4腹节上有1个臭腺。在锥猎蝽亚科 Triatominae、蚊猎蝽亚科 Emesinae 及盲猎蝽亚科 Saicinae 昆虫的成虫、若虫均不具有臭腺。不同的类群不仅臭腺的数目不同,而且结构也不相同,如黄纹盗猎蝽 *Peirates atromaculatus* Stål 的腹臭腺呈单一的囊状;而多氏田猎蝽 *Agnosphodrus dorhni* (Signoret) 的腹臭腺则呈2个小囊状(彩万志未发表资料)。

后胸臭腺是只有成虫才具有的臭腺,并且一般都具有高度的解剖和生理专一性。如猎蝽科昆虫的后胸臭腺位于腹部内腹面,通常由分泌管和贮臭器2部分组成,开口于每个后足基节窝的前壁或侧面;开口很小,很不易观察,加上在很多种类中又有消失现象,所以 Usinger^[22] 及萧采瑜^[23] 的文章中曾称猎蝽科昆虫不具后胸臭腺;内部的腺管亦显著小于其它异翅目昆虫的后胸臭腺,其退化的生物学意义尚不明确^[2]。

另外,蝽类昆虫还具有其它的臭腺,但它们只是存在于部分类群中,如:猎蝽的布氏臭腺(Brindley's gland)和卡氏腺(Carayon's gland)。布氏臭腺为 Brindley 在锥猎蝽亚科的热猎蝽属 *Rhodnius* Stål 及锥猎蝽属 *Triatoma* Laporte 的种

类中发现的^[21];为一简单的囊性构造,位于第1腹节背板之下,开口于后胸腹板的后缘两侧;Carayon 称此类臭腺为布氏臭腺^[24]。布氏臭腺是大多数猎蝽成虫所具有的最明显的特征,目前仅知绒猎蝽亚科 *Tribocephalinae*、蚊猎蝽亚科 *Emesinae* 及部分盲猎蝽亚科 *Saicinae* 的种类不具布氏臭腺。与布氏臭腺类似的结构还在盲拟猎蝽科 *Pachynomidae*、网蝽科 *Tingidae* 及广额蝽科 *Thaumastellidae* 的部分类群中发现^[16,25]。卡氏腺为1对位于胸腹交界处的囊状构造,为 Carayon 等发现并称其为腹面腺(ventral glands)^[16];Staddon 建议称其为卡氏腺^[2]。这不仅纪念了发现者在异翅目昆虫解剖方面的成就,更重要的是避免了与位于腹面的其它2类腺体相混淆。卡氏腺与后胸臭腺为非同源构造,主要区别是开口于胸腹之间,具腹开肌,结构简单(无分泌管与贮臭器之分)等。此腺仅在猎蝽科的毛猎蝽亚科 *Holoptilinae* 等及瘤蝽科 *Phymatidae* 的部分类群中发现^[24]。

2 臭腺的发育

腹臭腺在胚胎发育末期发育完全,若虫破卵而出后就开始发挥作用。每次蜕皮后臭腺的体积都增大,多细胞分泌单位数量增多,在一次蜕皮过程中形成的多细胞分泌单位在下次蜕皮时被破坏,而单细胞分泌单位在蜕皮过程中保持完整。腹臭腺一般在老龄若虫末期停止作用^[2]。

Henrici 观察了一种果蝽 *Carpoconis* sp. 后胸臭腺的发育过程,它的残留器官清楚地表明在最后一次蜕皮时它成为上皮腺。上皮腺后面的一部分生长发育并迅速分化,很快形成一个小储存室和几个远端分支小管,而上皮腺的中间部分则形成中间储存室^[26]。

腹臭腺、后胸臭腺在蜕皮之前发育完成,并且在蜕皮之后不久臭腺分泌细胞就开始分泌气味物质,臭腺分泌细胞的激活机制目前还未完全清楚,有人认为可能与表皮鞣化激素有关,并不是所有的分泌细胞都同时进入分泌阶段,如始红蝽 *Pyrrhocoris apterus* 的臭腺分泌物合成的

开始时间对于不同位置的腹臭腺来说都是不同的^[27]。

3 臭腺的分泌物

臭腺分泌的气味物质主要是碳链中等长度且没有支链的脂肪族物质,即酸、醛、酮、醇和酯等。碳链大都是偶数的,并且最常见的是6碳化合物,其次为8碳和4碳化合物。奇数碳化合物中只有13碳的正十二碳烷是臭腺分泌物重要的组分。有人报道正十三碳烷是很多蜡象后胸臭腺、若虫腹臭腺和红蜡第3腹臭腺分泌物的主要成分^[28-30]。

正十三碳烷有2个特殊的功能:一是能增强有毒臭腺分泌物穿透节肢动物的能力^[31];另一个是作为固定剂,延迟臭腺分泌物从体表蒸发的时间^[28]。还有可能正十三碳烷本身就具有保护作用^[28]。

脂肪族气味物质常常具有1个双键,偶尔会有2个双键,双键的排列都是反式的。但是,Gilby和Waterhouse在稻绿蜡 *Nezara viridula* 的后胸臭腺分泌物中发现了反2-癸烯的顺式同分异构体,而顺式同分异构体一般是不稳定的^[32]。Aldrich和Yonke在一些缘蜡的臭腺分泌物中发现了具有2-甲基支链的脂肪族化合物。异丁酸是猎蜡科锥猎蜡亚科昆虫的布氏臭腺分泌物中惟一具有挥发性的物质^[33,34]。

Gordon等的研究表明,异翅目昆虫臭腺分泌的气味物质都是它们自己合成的^[35]。异翅目昆虫也可能从食物中摄取气味物质。Baker和Kemball研究了一种缘蜡 *Pternistria bispina* 的食物,但从中只发现了一种化合物与臭腺分泌物的组分相同,并且是一种含量很少的次要组分^[36]。

Nagnan等发现蜡科昆虫成虫和若虫臭腺所分泌的分泌物量与它们的大小和发育程度密切相关。成虫前面1对臭腺分泌的气味物质是中间和后面2对的10倍,而相反若虫中间和后面2对臭腺分泌的气味物质是前面1对的8倍^[37]。

4 臭腺的生物学功能

4.1 防御捕食者

大多数蜡类昆虫的臭腺具有抵御小型脊椎和无脊椎动物的作用。陆生蜡类昆虫臭腺的防御行为有3类:第一类是把气味物质排放到表皮臭腺开口处周围;第二类是把气味物质通过跗节传到捕食者的体表;第三类是准确地把气味物质喷射到攻击目标上。马利筋长蜡 *Oncopeltus fasciatus* 一般是受到刺激后第2腹臭腺首先排放气味物质,喷射的有毒混合物在腹部末端形成1个大液滴;第1腹臭腺通常只是对进一步的刺激才产生反应,它产生的分泌物在臭腺口分布成薄层,并且迅速蒸发^[2]。

4.2 抵御微生物

臭腺的这个功能与其生活环境有关,主要是土栖昆虫和水生昆虫。一种土蜡科 *Scaptoecoris divergens* 的后胸臭腺分泌物能抑制土中的一些微生物(如真菌的孢子等)^[38]。潜蜡科和仰泳蜡科昆虫的后胸臭腺的分泌物中都含有苯酚,可能具有杀死微生物的作用^[3]。

4.3 种间通讯

同种昆虫对臭腺分泌物的反应可看作报警行为,一种红蜡 *Dysdercus itermedius* 的若虫聚集在一起,闻到臭腺分泌物后就会散开;而温带臭虫 *Gnem lectularius* 的若虫和成虫则会找地方藏起^[39]来。此外,对部分蜡类昆虫而言,臭腺分泌物还可以作为交配的信号。

4.4 防水功能

对水生昆虫来说,臭腺分泌物尚有不同程度的防水作用。如一种龟蜡 *Aquarius (Cernis) najas* 的后胸臭腺分泌物分布在其体表具有防水功能^[10]。

参 考 文 献

- 1 Blum M.S. *Biochem. Pharmacol.*, 1985, **9**:193~224.
- 2 Staddon B. W. *Adv. Insect Physiol.*, 1979, **14**:351~419.
- 3 Aldrich J. R. *Ann. Rev. Entomol.*, 1988, **33**:211~238.
- 4 Aldrich J. R., Yonke T. R. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 1975, **68**:955~960.
- 5 Aldrich J. R., Yonke T. R., Oetting R. D. *J. Kans. Ent. Soc.*, 1972, **45**:162~171.

- 6 Aldrich J. R. , Blum M. S. , Kuffey S. S. , Fales H. M. J. *Insect Physiol.* 1976, **22**:1 201 ~ 1 606 .
- 7 Aldrich J. R. , Blum M. S. , Hefetz A. , Fales H. M. , Lloyd H. A. *et al.* *Science* ,1978 ,**201**:452 ~ 454 .
- 8 Aldrich J. R. , Blum M. S. , Lloyd H. , Fales H. M. J. *Chem. Ecol.* ,1978 ,**4**:161 ~ 172 .
- 9 Staddon B. W. J. *Ent.* ,1971 ,**46**:69 ~ 71 .
- 10 Staddon B. W. J. *Exp. Biol.* ,1972 ,**57**:765 ~ 769 .
- 11 Staddon B. W. *Entomol.* ,1973 ,**106**:253 ~ 255 .
- 12 Staddon B. W. , Everton I. J. , Games D. E. *Comp. Biochem. Physiol.* ,1979 ,**62B**:259 ~ 262 .
- 13 Staddon B. W. , Thorne M. J. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* ,1973 ,**124**:343 ~ 363 .
- 14 Staddon B. W. , Thorne M. J. *J. Ent.* ,1974 ,**118**:223 ~ 227 .
- 15 Staddon B. W. *J. Insect Physiol.* ,1994 ,**41**(4) :313 ~ 320 .
- 16 Carayon J. *Cah. Nat.* ,1962 ,**18**:1 ~ 16 .
- 17 Carayon J. *Annls. Soc. Ent. Fr. (NS)* ,1971 ,**7**:737 ~ 770 .
- 18 Dupuis C. *Feuille Nat.* ,1947 ,**2**:13 ~ 21 .
- 19 Cobben R. H. Evolutionary Trends in Heteroptera . Part II . Mouthpartstructures and Feeding Strategies. *Meded. Handb. No. 289*, Hoogesch. Wageningen Netherlands .1978 .407 .
- 20 Kershaw J. C. , Muir F. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1907 ,**55**:253 ~ 258 .
- 21 Brindley B. M. H. *Trans. Ent. Soc. Lond.* ,1930 ,**78**:199 ~ 207 .
- 22 Usinger R. L. *Ann. Ent. Soc. Am.* ,1943 ,**36**:602 ~ 618 .
- 23 萧采瑜 .昆虫知识 ,1963 ,**7**(2) :93 ~ 95 .
- 24 Carayon J. , Usinger R. J. , Wygodzinsky P. *Rev. Zool. Bot. Afr.* , 1958 ,**57**:256 ~ 281 .
- 25 Cobben R. H. Evolutionary Trends in Heteroptera . Part I . eggs . Architecture of the Shell ,Gross Embryology and Eclosion. Centre for Agricultural Publishing and Documentation , Wageningen , The Netherlands .1968 .
- 26 Henrici H. *Zool. Jb. , Anat.* ,1940 ,**55**:371 ~ 402 .
- 27 Henrici H. *Zool. Jb. , Anat.* ,1938 ,**65**:141 ~ 228 .
- 28 Blum M. S. , Traynham J. G. , XI Int. Kongr. Ent. Vien. , Verhandlungen ,1960 ,**3**:48 ~ 52 .
- 29 Ishiwatari T. *Appl. Ent. Zool.* ,1974 ,**9**:153 ~ 158 .
- 30 Calam D. H. , Youdeowei A. , *J. Insect Physiol.* 1968 ,**14**:1 147 ~ 1 158 .
- 31 Remold H. Z. *Vergl. Physiol.* ,1962 ,**45**:636 ~ 694 .
- 32 Gilby A. R. , Waterhouse D. F. *Nature* ,1967 ,**216**:90 ~ 91 .
- 33 Pattenden G. , Staddon B. W. *Ann. Ent. Soc. Am.* ,1972 ,**65**:1 240 ~ 1 241 .
- 34 Games D. E. , Schofield C. J. , Staddon B. W. *Ann. Ent. Soc. Am.* ,1974 ,**67**:820 .
- 35 Gordon H. T. *Nature* ,1963 ,**197**:818 .
- 36 Barker J. T. , Kembal P. A. *Aust. J. Chem.* ,1967 ,**20**:395 ~ 398 .
- 37 Nagnan P. , Cassier P. , Andre M. , Llosa J. F. , Guillaumin D. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* ,1993 ,**23**(4) :355 ~ 370 .
- 38 Roth L. M. *Ann. Ent. Soc. Am.* ,1961 ,**54**:900 ~ 911 .
- 39 Levinson H. Z. , Bar Ilan A. R. *Experientia* ,1971 ,**27**:102 ~ 103 .