

捕食性颚花金龟口器形态的适应进化及功能研究 (鞘翅目: 金龟科: 花金龟亚科)*

李 莎^{1, 2} 白 明² 王心丽^{1**} 杨星科²

(1. 中国农业大学农学与生物技术学院 北京 100193;
2. 中国科学院动物进化与系统学重点实验室 中国科学院动物研究所 北京 100101)

摘 要 颚花金龟为捕食性, 是花金龟亚科 12 族中食性最为特殊的类群, 以其下唇的前颚极度扩大而得名。依据捕食对象及对应形态变异类型的不同, 其可分为蚁食性和蚜食性两类。由于颚花金龟的食性异于其他种类花金龟的植食性, 栖息环境也有极大的不同, 故其口器适应进化出诸多形态类型。通过比较颚花金龟、花金龟亚科其他种类、其他植食性金龟(丽金龟和犀金龟两个亚科为代表)以及典型肉食性甲虫口器的形态, 对颚花金龟口器特殊结构及功能进行了分析, 并初步探索了取食机制及颚花金龟的生存策略。

关键词 花金龟亚科, 颚花金龟族, 口器, 捕食性

Adaptive evolution and functional analysis of the mouthparts of predatory flower chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Cremastocheilini)

LI Sha^{1, 2} BAI Ming² WANG Xin-Li^{1**} YANG Xing-Ke²

(1. College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The tribe Cremastocheilini is the most specialized group among the 12 tribes of the Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae), which are named for their extremely expanded permentum. The Cremastocheilini are predaceous and can be divided into ant-feeding and aphid-feeding ecotypes on the basis of different feeding habits and morphological variation. There are large differences in the morphology of mouthparts between Cremastocheilini species and the herbivorous cetoniins. We here compare the mouthparts of the Cremastocheilini, Cetoniinae, Rutelinae, Dynastinae and typical carnivorous beetles. The special structure and function of the mouthparts are analyzed and the purpose of the feeding mechanism discussed.

Key words Cetoniinae, Cremastocheilini, mouthparts, predaceous

花金龟是一类常见的访花昆虫, 通常体色艳丽, 日出性, 成虫喜食花粉、花蜜及植物的分泌物, 幼虫多取食腐殖质并生活在土壤或腐烂的植物中(刘广瑞等, 1997)。花金龟亚科隶属鞘翅目金龟科, 目前已知 3 600 余种, 世界广布, 但以热带、亚热带地区种类最为丰富, 我国已知约 300 余种(Löbl and Smetana, 2006)。颚花金龟族隶属花金

龟亚科, 是花金龟亚科 12 族中食性最为特殊的类群, 以其下唇的前颚极度扩大且覆盖整个口器而得名(马文珍, 1995)。该族昆虫常与社会性昆虫共生, 多数为捕食性(Ghorpade, 1975)。按照捕食对象及对应形态变异类型的不同, 颚花金龟可分为两类: 蚁食性和蚜食性颚花金龟。前者常与蚂蚁、白蚁或蜂类等社会性昆虫共生(Mynhardt and

* 资助项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)(2011CB302102); 国家自然科学基金项目(30900144, 31010103913, 31172143)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-G-4)。

** 通讯作者, E-mail: wangxl@cau.edu.cn

收稿日期: 2012-06-01, 接受日期: 2012-08-02

Wenzel, 2010)。颯花金龟的幼虫以蚂蚁的粪便或蚁穴中的腐殖质为生,其成虫可以取食蚂蚁的幼虫或蛹(Alpert and Ritcher, 1975)。蚁食性颯花金龟大多共生在蚁穴中,少数与蜂类共生,如黑斑臀花金龟 *Campsiura javanica* 曾被发现寄居在蒙大拿铃腹胡蜂 *Ropalidia montana* 的巢穴中(Jeanne and Hunt, 1992)。赭翅臀花金龟 *Campsiura mirabilis* 是典型的蚜食性颯花金龟,其具有取食烟蚜的习性(陈斌等, 2000)。

由于颯花金龟的食性异于其他种类花金龟的植食性,栖息环境也有极大的不同,故其在适应进化过程中产生了诸多形态特化现象,如身体较细长,体色多黑色,体壁几丁化程度高及口器高度特化等方面。然而迄今为止,对于颯花金龟形态特化现象的研究仅在分类学论文中对体型、体色及体壁等方面略有提及,而对于最为重要的进化事件——口器特化适应方面还未见报道。本文以 4 种颯花金龟族昆虫为代表,与花金龟亚科其他种类、其他植食性金龟(丽金龟和犀金龟两个亚科为代表)进行口器比较形态学研究(表 1),对颯花金龟口器特殊结构及功能进行了分析,并初步探索了取食机制及颯花金龟的生存策略。

1 材料与方法

1.1 研究材料

研究材料均为雄性个体(表 1),全部来自中国科学院动物研究所标本馆。

1.2 实验方法

首先将标本的头部取下,放入蒸馏水中煮 20 min 回软,之后在解剖镜下用镊子和解剖针将口器按照下唇、下颯、上颯、上唇的顺序依次解剖下来,在 10% KOH 溶液中煮约 30 min 左右至肌肉完全消解。因颯花金龟骨化程度高且颜色非常深,不利于观察,故将解剖好的口器置于 0.3% H_2O_2 溶液煮约 5 min 中进行褪色处理。处理后的口器置于 Zeiss Discovery V. 12 解剖镜下进行结构的观察和描述,并用 Nikon D300S 单反式相机拍摄获取不同景深的图像,平均每个标本拍摄 15 张。拍摄后的图像用 Heliconfocus 2.0 软件叠加合成,合成后的图像利用 Adobe Photoshop CS5 软件进一步调整亮度、对比度和色阶。拍照完成后将口器置于甘油中长久保存。文中名词术语沿用 Karolyi 等(2009)。

2 结果与分析

2.1 内唇(epipharynx)的形态适应

植食性金龟的内唇通常端毛(fimbria apicale)浓密,前缘中部具有浓密的中刚毛刷(median bristle crest),侧叶被有厚重的侧刚毛刷(lateral bristle crest)。捕食性颯花金龟的内唇不发达,端毛稀疏或无,侧刚毛刷较为细长,中刚毛刷退化(图 1)。

2.2 上颯(mandibles)的形态适应

金龟的上颯包括基部的臼齿(molar)、臼齿上方的臼叶(prostheca)及位于端部的切齿(incisor)3 部分。植食性金龟的臼齿近球形,强烈骨质化;臼叶发达,通常表面膜质,边缘具有浓密的刚毛刷,与切齿相接触;切齿骨化较弱,呈薄片状,端部较钝不弯曲。捕食性颯花金龟的臼齿二叉状,端部特化为锐齿状结构;臼叶较小,刚毛刷稀疏粗壮,与切齿间距离较远;切齿骨化较强,端部锋利,向端部呈锐角弯曲(图 2)。

2.3 下颯(maxillae)的形态适应

金龟的下颯一般由 5 个部分组成:轴节(cardo)、茎节(stipes)、外颯叶(galea)、内颯叶(lacinia)及下颯须(maxillary palpus)。茎节包括基茎节、腹茎节(又称为亚外颯叶)和侧茎节(又称为负颯须节)3 部分。腹茎节位于基茎节内侧,侧茎节位于基茎节外侧。茎节通常为三角形或长形,腹茎节和侧茎节为柱状。内、外颯叶是下颯中变化最为强烈的部位:植食性金龟的外颯叶片状,端部具浓密的刚毛刷,内颯叶长形,基本与亚外颯叶愈合,边缘具密毛;而捕食性颯花金龟下颯的内、外颯叶骨化强烈,端部锋利尖锐呈齿状(图 3)。

2.4 下唇(labium)的形态适应

金龟的下唇位于下颯的腹面,包括后颯(postmentum)、前颯(permentum)、侧唇舌(paraglossae)、中唇舌(glossae)及下唇须(labial papus)5 部分。后颯分为亚颯(submentum)和颯(mentum)两部分,亚颯与外咽片(gula)愈合,颯退化;前颯的形状变异较大。植食性金龟的前颯通常近梯形,前缘中央凹陷,表面被长刚毛,而捕食性颯花金龟的前颯通常极为发达,强烈向前延伸且包裹口器其他部分(图 4)。

表 1 研究标本信息

Table 1 List of specimens information

亚 科 名	族名	种名	标本信息
Subfamilies	Tribes	Species	Localities
花金龟亚科	颊花金龟族	白斑跗花金龟	北京卧佛寺,1965-6-3,采集人不详
Cetoniinae	Cremastocheilini	<i>Clinterocera mandarina</i> (Westwood , 1874)	Beijing Wofo Temple , 1965-6-3 , no collector
花金龟亚科	颊花金龟族	赭翅臀花金龟	山西省垣曲县,1989-10-11,卞昭琪采
Cetoniinae	Cremastocheilini	<i>Campsiura mirabilis</i> (Faldermann , 1835)	Shanxi Prov. , Yuanqu , 1989-10-11 , Bian Shaoqi
花金龟亚科	颊花金龟族	黑斑臀花金龟	云南西双版纳勐仑,海拔 580 m,1994-3-28,陈小琳采
Cetoniinae	Cremastocheilini	<i>Campsiura javanica</i> (Gory <i>et</i> Percheron , 1833)	Yunnan Prov. , Xishuangbanna Menglun , H : 580 m , 1994-3-28 , Chen Xiaolin
花金龟亚科	颊花金龟族	双斑小花金龟	云南西双版纳景洪,海拔 650 m,1958-6-24,孟绪武采
Cetoniinae	Cremastocheilini	<i>Cymophorus pulchellus</i> Arrow , 1910	Yunnan Prov. , Xishuangbanna Jinghong , H : 650 m , 1958-6-24 , Meng Xuwu
花金龟亚科	花金龟族	小青花金龟	北京门头沟区泗家水,海拔 380 m,2011-7-22,李文柱采
Cetoniinae	Cetoniini	<i>Gametis jucunda</i> (Faldermann , 1835)	Beijing Mengtougou Sijiashui , H : 380 , 2011-7-22 , Li Wenzhu
花金龟亚科	巨花金龟族	褐斑背角花金龟	陕西省太白山,1996-7-15,采集人不详
Cetoniinae	Goliathini	<i>Neophadimus auzouxi</i> Lucas , 1870	Shaanxi Prov. , Mt. Taibaishan , 1966-7-15 , no collector
丽金龟亚科	异丽金龟族	棉花弧丽金龟	浙江省凤阳山,海拔 1 400 m,2008-7-30,刘万岗采
Rutelinae	Anomalini	<i>Popillia mutans</i> Newman , 1838	Zhejiang Prov. , Mt. Fengyangshan , H : 1 400 m , 2008-7-30 , Liu Wangang
犀金龟亚科	犀金龟族	双叉犀金龟	浙江省凤阳山大田坪,2005-8-1,采集人不详
Dynastinae	Dynastini	<i>Allomyrina dichotoma</i> (Linnaeus , 1771)	Zhejiang Prov. , Mt. Fengyangshan Datianping , 2005-8-1 , no collector

3 讨论

3.1 捕食性颊花金龟特化口器的功能及取食机制分析

颊花金龟的捕食习性和对蚁穴生活的适应,造成了其口器与其他植食性金龟的明显不同。通过本文的比较研究,再结合专性肉食的甲虫(如步甲,虎甲等)口器特征,我们认为颊花金龟的口器兼具植食性和捕食性口器的典型特征。

颊花金龟的内唇不发达,退化为狭长的薄片

状结构,运动能力有限,与植食性口器接近。颊花金龟的上颚较小不对称,切齿坚硬,向内侧弯曲,用于切断猎物,此功能与捕食性口器接近,但两者的口器的区别在于颊花金龟的上颚不外露,推测其通常无激烈的捕食行为(颊花金龟一般取食社会性昆虫的幼虫和蛹),而虎甲等专性捕食昆虫则需要敏捷的动作和强大的上颚来辅助捕食。颊花金龟的下颚具有典型的捕食性口器特征——内、外颚叶上具发达的骨化锐齿,有的种类(如臀花金龟)的内颚叶上还着生刺或片状结构,用来协助上

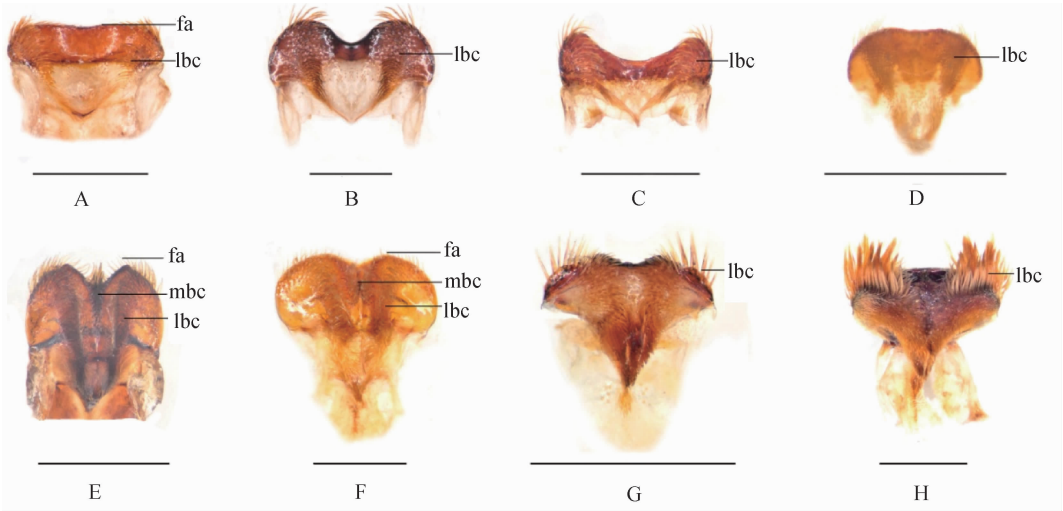


图 1 捕食性颚花金龟与植食性金龟内唇的形态比较(比例尺 = 1 mm)

Fig.1 Morphological comparison of the epipharynx in predatory or herbivorous beetles from Cremastocheilini or related groups (scales = 1 mm)

A:白斑跗花金龟 *Clinterocera mandarina* (Westwood, 1874); B: 赭翅臀花金龟 *Campsiura mirabilis* (Faldermann, 1835); C: 黑斑臀花金龟 *Campsiura javanica* (Gory et Percheron, 1833); D: 双斑小花金龟 *Cymophorus pulchellus* Arrow, 1910; E: 小青花金龟 *Gametis jucunda* (Faldermann, 1835); F: 褐斑背角花金龟 *Neophadimus auzouxi* Lucas, 1870; G: 棉花弧丽金龟 *Popillia mutans* Newman, 1838; H: 双叉犀金龟 *Allomyrina dichotoma* (Linnaemus, 1771).

fa:端毛 fimbria apicale; mbc: 中刚毛刷 median bristle crest; lbc: 侧刚毛刷 lateral bristle crest.

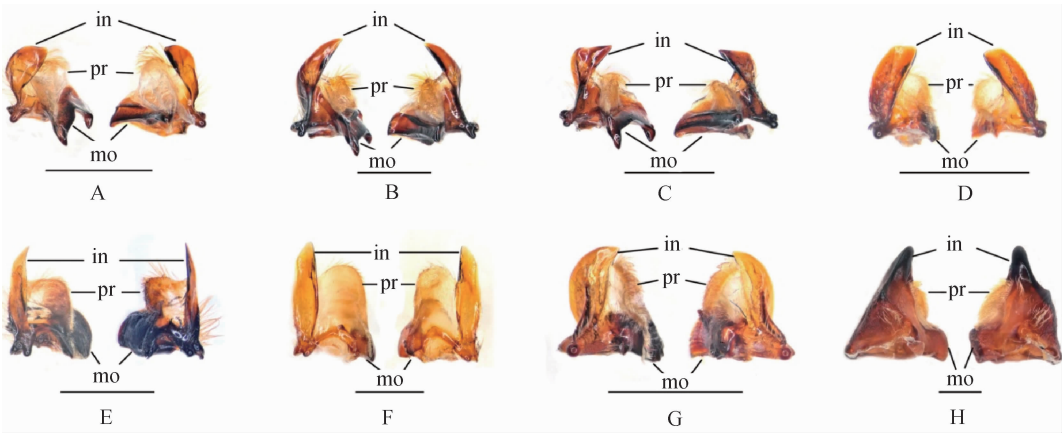


图 2 捕食性颚花金龟与植食性金龟上颚的形态比较(左、右上颚的腹面观,比例尺 = 1 mm)

Fig.2 Morphological comparison of the mandibles in predatory or herbivorous beetles from Cremastocheilini or related groups (both left and right mandibles in ventral view, scales = 1 mm)

A:白斑跗花金龟 *Clinterocera mandarina* (Westwood, 1874); B: 赭翅臀花金龟 *Campsiura mirabilis* (Faldermann, 1835); C: 黑斑臀花金龟 *Campsiura javanica* (Gory et Percheron, 1833); D: 双斑小花金龟 *Cymophorus pulchellus* Arrow, 1910; E: 小青花金龟 *Gametis jucunda* (Faldermann, 1835); F: 褐斑背角花金龟 *Neophadimus auzouxi* Lucas, 1870; G: 棉花弧丽金龟 *Popillia mutans* Newman, 1838; H: 双叉犀金龟 *Allomyrina dichotoma* (Linnaemus, 1771).

in:切齿 incisor; mo: 臼齿 molar; pr: 臼叶 prostheda.

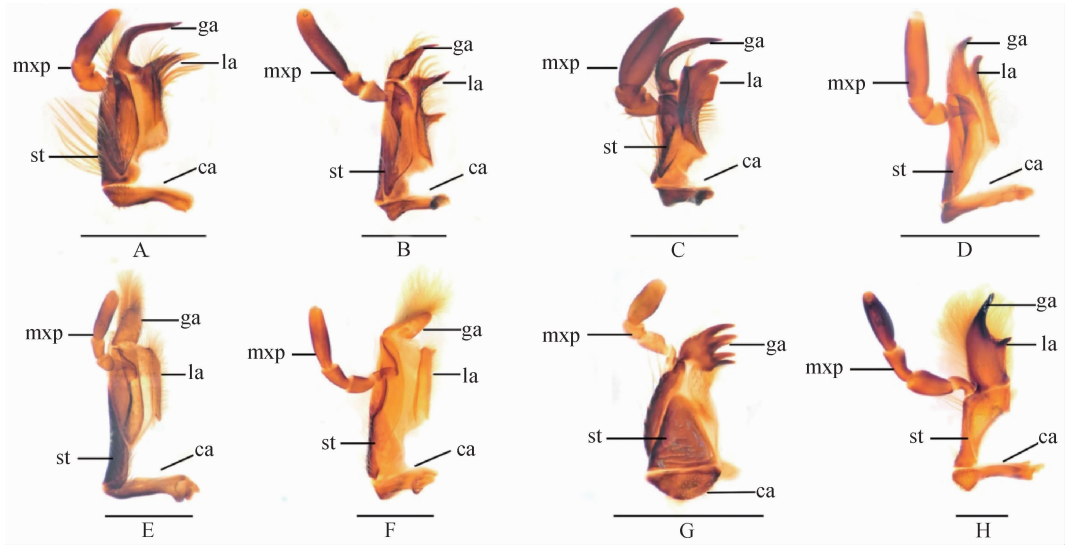


图3 捕食性颯花金龟与植食性金龟下颯的形态比较(右下颯腹面观,比例尺=1 mm)

Fig.3 Morphological comparison of the maxillae in predatory or herbivorous beetles from Crematocheilini or related groups (right maxillae in ventral view, scales = 1 mm)

A: 白斑跗花金龟 *Clinterocera mandarina* (Westwood, 1874); B: 赭翅臀花金龟 *Campsiura mirabilis* (Faldernmann, 1835); C: 黑斑臀花金龟 *Campsiura javanica* (Gory et Percheron, 1833); D: 双斑小花金龟 *Cymophorus pulchellus* Arrow, 1910; E: 小青花金龟 *Gametis jucunda* (Faldernmann, 1835); F: 褐斑背角花金龟 *Neophadimus auzouxii* Lucas, 1870; G: 棉花弧丽金龟 *Popillia mutans* Newman, 1838; H: 双叉犀金龟 *Allomyrina dichotoma* (Linnaemus, 1771).

ca: 轴节 cardo; ga: 外颯叶 galea; la: 内颯叶 lacinia; mxp: 下颯须 maxillary palpus; st: 茎节 stipes.

颯把握和固定猎物。与植食性和捕食性口器都不同的是颯花金龟特化的下唇。大部分颯花金龟的前颯明显向前面及侧面极度扩展并与唇基紧密贴合,形成一个光滑的颯盖状结构。当取食猎物的时候,“颯盖”打开,当受到敌人攻击时,“颯盖”闭合,保护内部脆弱的器官,以躲避危险。也有些颯花金龟(如臀花金龟属)的前颯不显著扩展但明显变厚,通常具此类特征的颯花金龟取食蚜虫,且不生活在蚁穴中。

3.2 捕食性颯花金龟的生存策略

蚁食性颯花金龟与社会性昆虫被推测存在互利共生关系。颯花金龟前胸背板前角和后角具特殊腺体,能够分泌富含养分的液体,可吸引蚂蚁等社会性昆虫喜食这类液体。作为回报,抑或是颯花金龟的一种“欺骗”和“偷盗”行为,颯花金龟以取食蚂蚁等社会性昆虫的幼虫和蛹为生,并在蚁穴中进行交配、产卵及过冬等行为。颯花金龟如何能够与蚂蚁长期和平共处,还有众多的疑团有待解决。

蚜食性颯花金龟具有个体较大(体长通常 2 ~

3 cm)、食量较大、飞行能力强等特点,故其捕食蚜虫的习性使其具有成为天敌昆虫的潜质。若能够因势利导,有望在蚜虫等害虫的生物防治方面发挥作用。

3.3 颯花金龟口器特征在分类上的意义

颯花金龟是一类口器形态类型多样的类群,如臀花金龟一个属中,就兼具蚁食性、蚜食性及其过渡类型的种类,其同属种间口器具有多种形态类型。颯花金龟口器不同部位均可找到诸多特征可以作为鉴别特征使用。如下颯的内外颯叶强烈骨化为锋利尖锐的齿状结构,一直被学者作为颯花金龟族重要的族级分类特征使用。

除下颯作为族级特征之一外,颯花金龟前颯的特征通常用在属级或亚属级分类。跗花金龟属 *Clinterocera* 的前颯强烈的扩展,触角的柄节特化为大三角形,二者与上唇共同形成一个闭合的空间,将其他的口器包被起来。

另外在颯花金龟口器中还有其他的一些结构可以作为分类特征使用,如上唇的骨化程度、长宽比、前缘中部凹陷的程度、上颯切齿端部的形状以

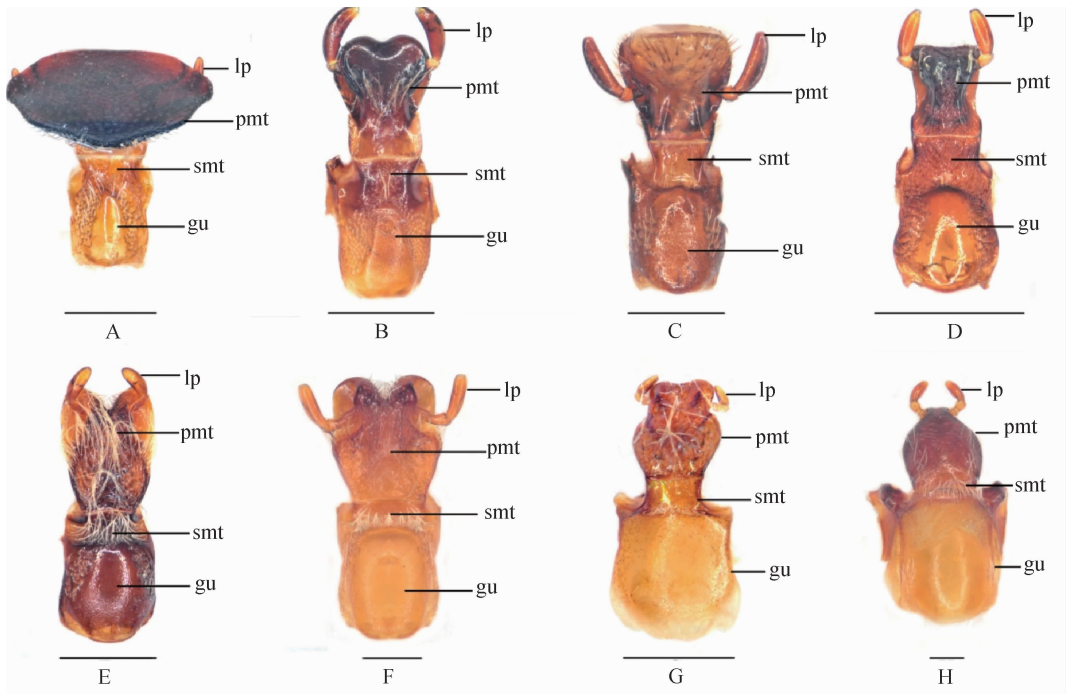


图 4 捕食性颚花金龟与植食性金龟下唇的形态比较(腹面观,比例尺 =1 mm)

Fig.4 Morphological comparison of the labium in predatory or herbivorous beetles from Cremastocheilini or related groups (ventral view , scales =1 mm)

A:白斑跗花金龟 *Clinterocera mandarina* (Westwood, 1874); B: 赭翅臀花金龟 *Campsiura mirabilis* (Faldermann, 1835); C: 黑斑臀花金龟 *Campsiura javanica* (Gory et Percheron, 1833); D: 双斑小花金龟 *Cymophorus pulchellus* Arrow, 1910; E: 小青花金龟 *Gametis jucunda* (Faldermann, 1835); F: 褐斑背角花金龟 *Neophadimus auzouxi* Lucas, 1870; G: 棉花弧丽金龟 *Popillia mutans* Newman, 1838; H: 双叉犀金龟 *Allomyrina dichotoma* (Linnaemus, 1771).

gu:外咽片 gula; lp: 下唇须 labial papus; pmt: 前颚 permentum; smt: 亚颚 submentum.

及是否向内弯曲、白齿的形状是否特化为锋利的二叉状、白叶的大小以及白叶与切齿的距离、下颚轴节的长度及长宽比、下颚茎节毛的形状和数量、下颚须末节与倒数第二节的比例,下唇前缘是否内凹、前颚亚颚及外咽片的比例、下唇须末节与倒数第二节的比例等。颚花金龟属种间口器存在如此明显的差异,可能受到来自遗传和外部环境的双重选择压力,后者主要是来自与其共生的社会性昆虫。对于这些社会性昆虫在颚花金龟口器快速演化过程中所扮演的角色,尚有众多问题有待解决。

参考文献 (References)

Alpert GD, Ritcher PO, 1975. Notes on the life cycle and myrmecophilous adaptations of *Cremastochelius armatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Psyche*, 82: 283 – 291.

Arrow GJ, 1910. The fauna of British India, including Ceylon

and Burma. Coleoptera Lamellicornia (Cetoniinae and Dynastinae). London: Taylor and Francis. 1 – 322.

Faldermann F, 1935. Coleopterum ab illustrissimo Bungio in China boreali, Mongolia et montibus Altaicis collectorum, nec non ab ill. Turczaninoffio et Stschukino eprovincia Irkutzk missorum illustrations. *Mem. Acad. Petersb.* , 2: 385 – 386.

Ghorpade KD, 1975. A remarkable predacious cetoniid, *Spilophorus maculates* (Gory et Percheron), from southern India (Coleoptera:Scarabaeidae). *Coleopt. Bull.* , 29:226 – 230.

Gory HL, Percheron AR, 1833. Monographie des Cétoines et genres voisins, formant dans les familles naturelles de Latreille la division des Scarabées Méliotophiles. Paris: Baillière. 148.

Jeanne RL, Hunt JH, 1992. Beetles (Col. , Scarabaeidae) in a social wasp nest (Hym. , Vespidae) in India. *Entomol. Mon. Mag.* , 128:139 – 141.

Karolyi F, Gorb SN, Krenn HW, 2009. Pollen grains adhere

- to the moist mouthparts in the flower visiting beetle *Cetonia aurata* (*Scarabaeidae*, *Coleoptera*). *Arthropod-Plant Interact.* , 3(1):1 – 8.
- Linnaeus C, 1771. *Mantissa Plantarum, Altera Generum editionis VI. & Specierum editionis II* . Holmlae; Laurentii Salvii. 588.
- Löbl I, Smetana A, 2006. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 3. Denmark; Apollo Books Stenstrup. 1 – 690.
- Lucas PH, 1870. *Neophoedimus* (gen. nov.), *Auzouxii* (sp. nov.). *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 80 – 81.
- Mynhardt G, Wenzel JW, 2010. Phylogenetic analysis of the myrmecophilous *Cremastocheilus* Knoch (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*, *Cetoniinae*), based on external adult morphology. *ZooKeys*, 34:129 – 140.
- Newman E, 1838. *New Species of Popillia* Leach. *Magazine of Natural History and Journal of Zoology, Botany, Mineralogy, Geology and Meteorology* 2 (*New Series*). Longman, Rees, Orme, Brown, and Green. 336 – 338, 392.
- Westwood JO, 1874. *Thesaurus Entomologicus Oxoniensis; or, Illustrations of New, Rare, and Interesting Insects, for the Most Part Contained in the Collections Presented to the University of Oxford*. New York; Claredon Press. 7.
- 陈斌, 李正跃, 杨本立, 孙跃先, 2000. 烟蚜的新天敌—奇臀花金龟. *昆虫天敌*, 22(2):94.
- 刘广瑞, 章有为, 王瑞, 1997. 中国北方常见金龟子彩色图鉴. 北京:中国林业出版社. 1 – 106.
- 马文珍, 1995. 中国经济昆虫志(鞘翅目:花金龟科、斑金龟科、弯腿金龟科)(第四十六册). 北京:科学出版社. 1 – 210.