蜣螂后胸叉骨形态演化趋势及其在系统发育分析中的意义(鞘翅目:金龟科)*

兴 安[1,2] 白 明[2**] 葛斯琴[2] 能乃扎布[1] 刘新民[1**] 杨星科[2]

(1. 内蒙古师范大学生命科学与技术学院 呼和浩特 010022;
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 后胸叉骨是昆虫胸部的内骨骼,是重要的肌肉联结点,在昆虫运动中起着不可替代的作用。该结构在鞘翅目高级阶元系统发育关系重建中扮演了重要角色,但由于其在低级阶元间的差异较小以及在形态分析中使用困难等因素限制,致使后胸叉骨的研究并未受到广泛重视。国内学者对于甲虫后胸叉骨的研究非常少,甚至长期以来没有中文名称,相关内容只零星散布于教科书和学位论文中,针对蜣螂后胸叉骨形态学研究尚未见报道。本文对金龟科蜣螂亚科 9 族 65 种的后胸叉骨进行了详细的比较形态学研究,归纳了族级形态特征,进而探究蜣螂后胸叉骨形态演化趋势及其在系统发育分析中的意义。此外,还对利用现代形态学和几何形态学等方法研究后胸叉骨功能形态的前景进行了阐述。

关键词 蜣螂亚科, 后胸叉骨, 形态演化, 系统发育

Morphological evolutionary trends and their implications for the phylogenetic analysis of metendosternite in Chinese dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae)

XING An[1,2] BAI Ming[2**] GE Si-Qin[2] Nonnaizab[1]
LIU Xin-Min[1**] YANG Xing-Ke[2]

(1. College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Hohhot 010022, China; 2. Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract Metendosternite, or metafurca, is a chitinous, internal structure in higher pterygote insects that plays a significant role in movements such as flight and walking. Previous studies mainly focused on the comparative morphology of metendosternite in high level Coleopteran taxa. However, no research has been done on morphological evolutionary trends in metendosternite at the tribal level in Chinese dung beetles. We investigated this subject in 65 species of nine tribes of the Scarabaeinae. The diagnostic characteristics of each tribe and a key to tribes based on metendosternite characters are provided. The implications of morphological trends in metendosternite evolution for phylogenetic analysis and future research directions are also discussed.

Key words dung beetles, metendosternite, morphological evolution, phylogeny

后胸叉骨(metendosternite 或 metafurca)是昆虫胸腔内几丁质化的内骨骼,由中突、主干以及成对的叉臂组成。Snodgrass(1927, 1935)认为后胸叉骨是由一对位于胸部两侧的骨突起源,在进化过程中向胸部中央移动最终形成端部游离的内骨骼,起源于外胚层。鞘翅目昆虫(甲虫)的后胸叉骨基部位于后胸腹板端部与后足基节连接处,向前延伸且端部游离于胸腔内,对胸腔具有一定的

*资助项目:973 项目(2011CB302102)、国家自然科学项目(30900144,31010103913,31172143,40761016)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: baim@ioz.ac.cn; liuxm6596671@163.com

收稿日期:2011-11-10,接受日期:2011-12-20

支撑作用。后胸叉骨不但通过韧带与背板相连，而且还是胸部、腹部纵肌、足部肌肉以及特定部位肌肉的附着点，是重要的肌肉联结中心（Crowson，1981）。

后胸叉骨曾一度成为形态学研究的热点之一，代表性的有 Crowson（1938，1944，1967，1970，1975）对整个鞘翅目昆虫后胸叉骨的形态进行了比较；Morimoto（1962）等研究了象虫总科的后胸叉骨的形态结构；Balfour-Browne（1961）对甲虫后胸叉骨的名词进行厘定；Iablokoff-Khnzorian（1977）及 Davis 等（2001）研究了金龟后胸叉骨的形态特征等。Konstantinov（1987，1994）分析了叶甲科跳甲亚科的后胸叉骨形态等。虽然后胸叉骨在鞘翅目高级阶元系统发育关系重建中扮演了重要角色，但由于其在低级阶元间的差异较小以及在形态学分析中使用困难等因素限制，致使后胸叉骨的研究并未受到广泛重视。国内学者对于甲虫后胸叉骨的研究非常少，甚至长期以来没有中文名称，相关内容只零星散布于教科书和学位论文中（白明，2008），针对蜣螂后胸叉骨形态学研究尚未见报道。

蜣螂亚科 Scarabaeinae（俗称屎壳郎），隶属于鞘翅目 Coleoptera 金龟科 Scarabaeidae，已知 12 族 230 属 5 900 余种（Bai *et al.*，2011），中国分布 9 族 30 属 344 种（白明，2008）；它是一类物种多样性丰富、食性与行为独特、地理分布广泛且理论及经济意义重大的昆虫，是研究物种分化及形成机制的理想材料，千百年来一直受到学者们的关注。蜣螂通常以哺乳动物粪便为食，对维持生态系统平衡具有重要的意义（Arrow，1931；Crowson，1960，1967，1981；Balthasar，1963；章有为，1999；Davis *et al.*，2002；Kabakov，2006；白明和杨星科，2010；Bai *et al.*，2011；Bouchard *et al.*，2011）。本文选取蜣螂亚科 9 族 65 种为研究对象，对蜣螂亚科各族后胸叉骨进行了详细的比较形态学研究，归纳了族级形态特征，进而探究了蜣螂后胸叉骨形态演化趋势及其在系统发育分析中的意义。

1 材料与方法

1.1 材料和名词来源

本文中所研究的标本（表 1）来自中国科学院动物研究所（IZAS）和英国自然历史博物馆（BMNH）。表 1 中各族名拉丁词缩写分别为：AT-首蜣螂族、CA-基蜣螂族、CO-粪蜣螂族、GY-裸蜣螂族、OT-凹蜣螂族、OP-嗡蜣螂族、ON-丁蜣螂族、SC-蜣螂族、SI-西蜣螂族。后胸叉骨各部位名称（表 2）依据 Crowson（1938，1944）及 Shun-Ichiro（1989）。

1.2 研究方法

将标本置于保持沸腾的蒸馏水中 15 min，快速回软。标本回软后，将鞘翅和后翅用针拨开，将后胸和腹部背板暴露，之后用眼科剪沿背板侧缘剪开后胸背板和腹部基部背板，用镊子由腹腔向前直至胸腔将后胸叉骨剥离出来。对于个体较小的蜣螂，可用 10% KOH 溶液浸泡过夜，将肌肉组织剔除后获得后胸叉骨。

将解剖后的后胸叉骨置于 ZEISS SteREO（研究级智能数字全自动）Discovery V12 体视显微镜下进行整姿、观察，使用 Nikon D300S 单反数码相机获取图片，所有图片均用 Adobe Photoshop CS5® 处理。

2 结果与分析

2.1 蜣螂后胸叉骨形态概述

蜣螂后胸叉骨背面观与腹面观近“T”或“Y”型，分为主干（图 1，黄色区域）、叉臂（图 1，红色区域）和端区（图 1，蓝色区域）3 部分。叉臂上通常具叉臂脊，其他 2 个部分亦可能具脊。侧面观根据脊的位置将后胸叉骨分为叉臂区、中突和主干区 3 部分。后胸叉骨的形态变化主要表现在叉臂脊的位置及其结构、叉臂端部、中突、腹侧突、背立脊以及主干的形态上。

2.2 后胸叉骨族级形态变异趋势

2.2.1 首蜣螂族 Ateuchini 背面观（图 2：A）：叉臂前缘、叉臂后缘除端部外直，叉臂中脊近中部，叉臂端部变窄，圆钝叶状分叉，向前后指；端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/5，中突通常梯形，有时角状；腹侧突痕常明显且连续，在中线处与叉臂相交，主干向基部逐渐变窄，基部呈鱼尾状分叉。

侧面观（图 3：A）：叉臂具轻微不规则弧度，叉臂端部向上指；中突指向前方，端部尖锐，中突中脊微弧，与腹纵脊和叉臂上缘相交形成端点；腹侧突微弧，向前延伸，通常不与腹纵脊相交，有时则

表 1　研究对象列表

Table 1　List of the taxa involved in the study

族 Tribe	种名 Specific name
AT	汤氏膜蜣螂 *Parachorius thomsoni* Harold, 1873
CA	肩斑瓢蜣螂 *Cassolus humeralis* Arrow, 1907
	裸瓢蜣螂 *Cassolus nudus* Sharp, 1875
CO	粒洁蜣螂 *Catharsius granulatus* Sharp, 1875
	神农洁蜣螂 *Catharsius molossus* (Linnaeus, 1758)
	西班牙粪蜣螂 *Copris* (s. str.) *hispanus* (Linnaeus, 1764)
	艾氏粪蜣螂 *Copris* (s. str.) *arrowi* Felsche, 1910
	镰粪蜣螂 *Copris* (s. str.) *lunaris* (Linnaeus, 1758)
	悍马巨蜣螂 *Heliocopris bucephalus* (Fabricius, 1775)
	端刻小粪蜣螂 *Microcopris apicepunctatus* (Balthasar, 1942)
	点异粪蜣螂 *Paracopris punctulatus* (Wiedemann, 1823)
	圣联蜣螂 *Synapsis brahminus* (Hope, 1831)
	云南联蜣螂 *Synapsis yunnanus* Arrow, 1933
GY	晚裸蜣螂 *Garreta morosus* (Fairmaire, 1886)
	洁裸蜣螂 *Garreta mundus* (Wiedemann, 1819)
	针裸蜣螂 *Gymnopleurus aciculatus* Gebler, 1841
	鞭裸蜣螂 *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787)
	鞭裸蜣螂 *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787)
	黑裸蜣螂 *Paragymnopleurus melanarius* (Harold, 1867)
	弯裸蜣螂 *Paragymnopleurus sinuatus* (Olivier, 1789)
ON	中华皮蜣螂 *Drepanocerus sinicus* Harold, 1868
	黄优丁蜣螂 *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777)
	篷优丁蜣螂 *Euoniticellus pallipes* (Fabricius, 1781)
	黑利蜣螂 *Liatongus gagatinus* (Hope, 1831)
	带丁蜣螂 *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775)
	儒丁蜣螂 *Oniticellus rahadmistus* Bates, 1889
	猫司蜣螂 *Sinodrepanus rex* (Boucomont, 1912)
OT	多齿手蜣螂 *Chironitis pamphlius* (Ménétries, 1849)
	友凹蜣螂 *Onitis philemon* Fabricius, 1801
SI	斯西蜣螂 *Sisyphus* (*Neosisyphus*) *spinipes* Thunberg, 1818
	赛氏西蜣螂 *Sisyphus* (*Sisyphus*) *schaefferi* (Linnaeus, 1758)
	保氏新西蜣螂 *Sisyphus* (*Neosisyphus*) *bowringi* White, 1844
OP	亮尚蜣螂 *Anoctus laevis* Sharp, 1875
	蚁尚蜣螂 *Anoctus myrmecophilus* Arrow, 1907
	西藏毛凯蜣螂 *Caccobius* (*Caccobius*) *himalayanus* Jekel, 1872
	日本凯蜣螂 *Caccobius* (*Caccobius*) *jessoensis* Harold, 1867
	羚指蜣螂 *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787)
	御美蜣螂 *Euonthophagus amyntas* (Olivier, 1789)
	驼美蜣螂 *Euonthophagus gibbosus* (Scriba, 1790)
	弯距艾嗡蜣螂 *Onthophagus* (*Altonthophagus*) *cupreiceps* Arrow, 1907
	西藏艾嗡蜣螂 *O.* (*Altonthophagus*) *tibetanus* Arrow, 1907
	武截嗡蜣螂 *O.* (*Colobonthophagus*) *armatus* Blanchard, 1853
	公羊截嗡蜣螂 *O.* (*Colobonthophagus*) *tragus* (Fabricius, 1792)
OP	华南叉嗡蜣螂 *O.* (*Furconthophagus*) *dapcauensis* Boucomont, 1921
	魔巨嗡蜣螂 *O.* (*Macronthophagus*) *diabolicus* Harold, 1877
	印度巨嗡蜣螂 *O.* (*Macronthophagus*) *manipurensis* Arrow, 1907
	细后嗡蜣螂 *O.* (*Matashia*) *gracilipes* Boucomont, 1914
	昆仑后嗡蜣螂 *O.* (*Matashia*) *kuluensis* Bates, 1891
	鳞嗡蜣螂 *O. hystrix* Boucomont, 1914
	戒微嗡蜣螂 *O.* (*Micronthophagus*) *vigilans* Boucomont, 1921
	粗宽嗡蜣螂 *O.* (*Onthophagiellus*) *crassicollis* Boucomont, 1913
	公羊嗡蜣螂 *O.* (*Onthophagus*) *taurus* (Schreber,1759)
	驼古嗡蜣螂 *O.* (*Palaeonthophagus*) *gibbulus* (Pallas, 1781)
	银衍亮嗡蜣螂 *O.* (*Paraphanaeomorphus*) *argyropygus* Gillet, 1927
	隆衍亮嗡蜣螂 *O.* (*Paraphanaeomorphus*) *trituber* (Wiedemann, 1823)
	盘帕嗡蜣螂 *O.* (*Parascatonomus*) *discedens* Sharp, 1875
	葬帕嗡蜣螂 *O.* (*Parascatonomus*) *funebris* Boucomont, 1920
	掘亮嗡蜣螂 *O.* (*Phanaeomorphus*) *fodiens* Waterhouse, 1875
	诽亮嗡蜣螂 *O.* (*Phanaeomorphus*) *sycophanta* Fairmaire, 1887
	滇葡嗡蜣螂 *O.* (*Proagoderus*) *yunnanus* Boucomont, 1912

续表 1

族 Tribe	种名 Specific name	族 Tribe	种名 Specific name
SC	义蜣螂 *Scarabaeus* (*kheper*) *devotus Redtenbacker*, 1848	SC	台风蜣螂 *Scarabaeus typhon* Fischer von Waldheim, 1823
	艾氏泽蜣螂 *Scarabaeus* (*Kheper*) *erichsoni* (Harold, 1867)		宛蜣螂 *Scarabaeus vacca* Linnaeus, 1767
	圣蜣螂 *Scarabaeus sacer* (Linnaeus,1758)		

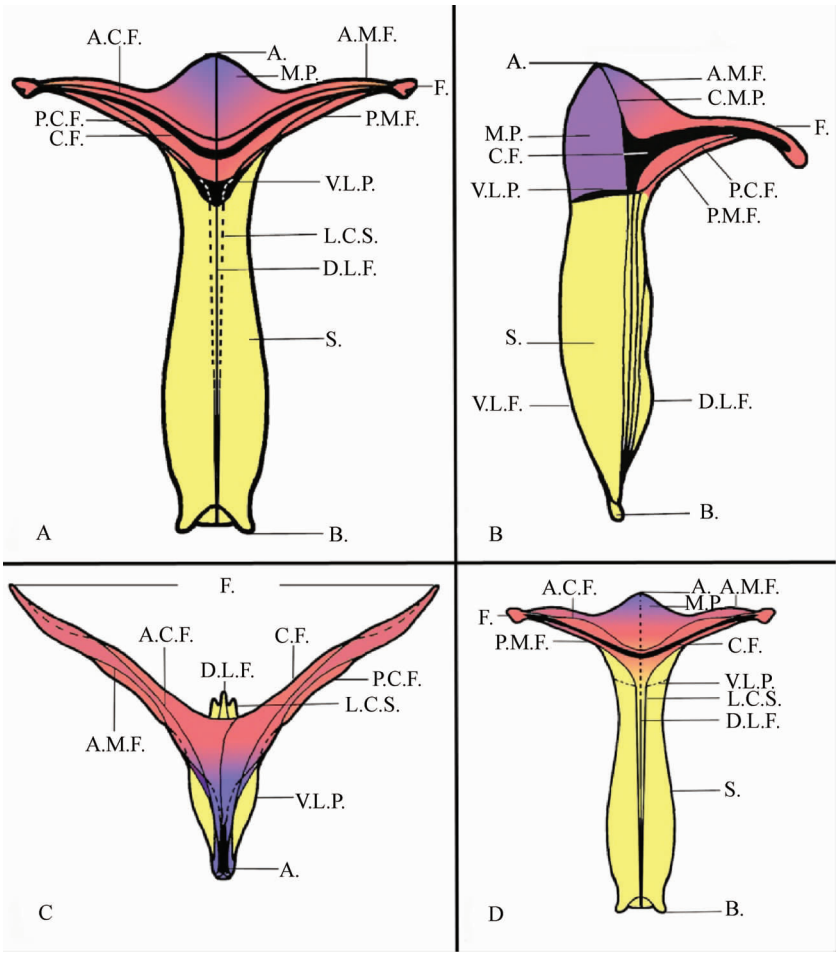

图 1 蜣螂后胸叉骨形态(上帝巨蜣螂 *Heliocopris dominus* Bates, 1868)

Fig. 1 The morphology of metendosternite of Scarabaeinae (*Heliocopris dominus* Bates, 1868)

A. 后胸叉骨腹面观; B. 后胸叉骨侧面观; C. 后胸叉骨正面观; D. 后胸叉骨背面观。

A. ventral view of metendosternite; B. lateral view of metendosternite; C. frontal view of metendosternite, D. dorsal view of metendosternite.

A. 端点(apex);A. C. F. 叉臂前脊(anterior chitinous line of furcal arms);A. M. F. 叉臂前缘(anterior margin of furcal arm);B. 主干主干基部(base);C. F. 叉臂中脊(chitinous line of furcal arms);C. M. P. 中突中脊 (chitinous line of median process);D. L. F. 背立脊(dorsal longitudinal flange);L. C. S. 主干侧脊(lateral chitinous line of stalk);M. P. 中突(median process);F. 叉臂(furcal arm);P. C. F. 叉臂后脊(posterior chitinous line of furcal arms);P. M. F. 叉臂后缘(posterior margin of furcal arm);S. 主干(stalk);V. L. F. 腹纵脊(ventral longitudinal flange);V. L. P. 腹侧突(ventro-lateral processes).

表 2　后胸叉骨各部位名称中英对照及缩写

Table 2　List of abbreviations and Chinese-English name of the parts of metendosternite

中文 Chinese	缩写 Abbr.	英文 English
背立脊	D. L. F.	Dorsal longitudinal flange
腹侧突	V. L. P.	Ventro-lateral process
腹侧突痕	V. L. P. M	Ventro-lateral process mark
叉臂	F.	Furcal arm
叉臂后脊	P. C. F.	Posterior chitinous line of furcal arm
叉臂后缘	P. M. F.	Posterior margin of furcal arm
叉臂前脊	A. C. F.	Anterior chitinous line of furcal arm
叉臂前缘	A. M. F.	Anterior margin of furcal arm
叉臂中脊	C. F.	Chitinous line of furcal arm
端区中脊	F. M.	Frontal midline
腹纵脊	V. L. F.	Ventral longitudinal flange
端点	A.	Apex
中突	M. P.	Median process
中突中脊	C. M. P.	Chitinous line of median process
主干	S.	Stalk
主干侧脊	L. C. S.	Lateral chitinous line of stalk
主干基部	B.	Base

相交,通常腹纵脊直线型,有时在与腹侧突相交的位置上形成折点;近主干基部变窄,基部尖锐,纵中线具向背面突出。

2.2.2　基蜣螂族 Canthoini　背面观(图 2:B):叉臂前缘微凹,叉臂后缘弧度大,叉臂中脊紧靠叉臂后脊,叉臂端部呈叶状分叉,向前后指;端点凹入叉臂前缘,端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/10,中突端部呈 V 字状,腹侧突痕常连续,有时模糊或消失;主干近基部变窄,基部两侧分叉。

侧面观(图 3:B):叉臂直,叉臂端部向上指;中突呈正三角形,三角形顶端圆钝,有时中突呈窄三角形,中突中脊直,与叉臂前缘和腹纵脊相交形成端点;腹侧突向前延伸,下端轻微分叉,通常与中突下缘无交点,腹纵脊有轻微弧度,有时腹纵脊与腹侧突相交,相交处无折点;近主干基部变窄,基部圆钝,纵中线具朝向背面的突出物。

2.2.3　粪蜣螂族 Coprini　背面观(图 2:C):叉臂弧度明显;叉臂后缘强烈凹入,叉臂中脊位置靠前,叉臂端部圆钝向后指;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/3,中突窄三角形,顶端圆钝;通常腹侧突痕无或不明显,有时连续但模糊,紧靠叉臂后缘;近主干基部两侧平行,基部鱼尾状分叉。

侧面观(图 3:C):叉臂弯曲,叉臂端部向后伸;中突窄三角形,指向腹面,相对主干位置较低,中突中脊微弧,与叉臂中脊相交,交点与端点不重合;腹侧突向后延伸,与腹纵脊相交,交点处腹纵脊转折,纵中线具向背面突出物,主干近基部变窄。

2.2.4　裸蜣螂族 Gymnopleurini　背面观(图 2:D):叉臂除端部外近直,叉臂前缘略弯曲,叉臂中脊位置居中,叉臂端部向叶状延伸;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/3,中突呈不规则钝角三角形,三角形两边向内凹入;腹侧突痕连续,与叉臂后脊无交点;主干两侧中部明显凹入,向基部加宽,基部波浪形。

侧面观(图 3:D):叉臂弧度大,叉臂端部圆钝,向后延伸,叉臂前缘微弧,与中突中脊、腹纵脊相交形成端点,叉臂中脊另外单独与中突中脊相交,叉臂后脊弯曲;中突窄三角形,斜向下指,中突中脊弯曲;腹侧突微弧,向前延伸,与腹纵脊相交,交点处平滑,交点至端点主干骨质化明显,交点至基部主干膜质化,腹纵脊呈微 S 形;主干向基部变窄,纵中线有突出物。

2.2.5　凹蜣螂族 Onitini　背面观(图 2:E):叉臂直,叉臂中脊近中部,叉臂端部尖向前指;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/6,通常中突锐角三角形,有时无中突;通常腹侧突痕连续,有时无腹侧突痕;主干近基部变宽,基部分叉。

侧面观(图 3:E):叉臂直,叉臂端部向前伸,叉臂前缘微弧,与腹纵脊相交形成端点;中突通常窄三角形,斜向下指,中突中脊直,与叉臂上缘相交,与腹纵脊无交点;通常腹侧突直线状,向后延伸,与腹纵脊相交,有时腹侧突轻微分叉,与中突中脊产生两处交点,并分别与叉臂中脊和叉臂后脊相交,腹纵脊直,腹纵脊与腹侧突相交,交点处产生折点;近主干基部变窄,基部尖锐,纵中线具向背面突出物。

2.2.6　嗡蜣螂族 Onthophagini　背面观(图 2:F):叉臂前缘除端部外直,叉臂后缘呈 S 型弯曲,叉臂中脊近中部,叉臂端部变窄,二叶状分叉,向前后指;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/2,中突锐角三角形,三角形两边略有弧度;腹侧突痕明显连续,近主干基部直,基部两侧分

叉。

侧面观(图 3:F):叉臂除端部外直,叉臂后缘略弯,叉臂前缘、叉臂中脊与中突中脊相交,叉臂端部向前后伸;中突近圆,向前延伸,中突中脊直;腹侧突向后延伸,下端分叉,通常与腹纵脊无交点或不完全相交,有时无腹侧突;腹纵脊(腹侧突后)微弧,纵中线具向背面突出物,主干近基部变窄,基部叶状分叉。

2.2.7 丁蜣螂族 Oniticellini 背面观(图 2:G):叉臂前缘、叉臂后缘除端部近直,叉臂前脊、中脊和后脊向下弯曲,叉臂中脊靠后,叉臂端部变窄,二叶状分叉,向前后延伸;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/2,中突锐角三角形,三角形两边略有弧度;腹侧突痕可见,不连续;近主干基部变宽,两侧分叉。

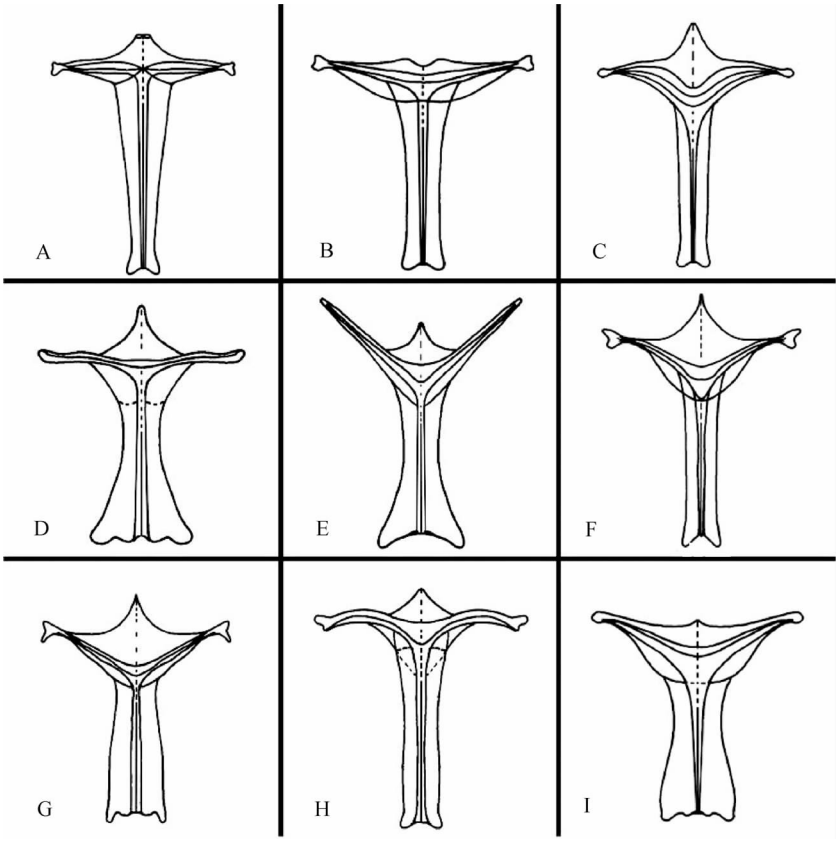

图 2 各族蜣螂后胸叉骨形态(背面观)

Fig. 2 The morphology of metendosternite of nine tribes from Scarabaeinae (dorsal view)

A. 首蜣螂族 Ateuchini (AT-*Parachorius doriae*); B. 基蜣螂族 Canthoini (CA-*Cassolus humeralis*); C. 粪蜣螂族 Coprini (CO-*Catharsius granulatus*); D. 裸蜣螂族 Gymnopleurini (GY-*Garreta morosus*); E. 凹蜣螂族 Onitini (OT-*Chironitis arrowi*); F. 嗡蜣螂族 Onthophagini (OP-*Digitonphagus gazella*); G. 丁蜣螂族 Oniticellini (ON-*Euoniticellus pallipe*); H. 蜣螂族 Scarabaeini (SC-*Scarabaeus* (*Scarabaeus*) *sacer*); I. 西蜣螂族 Sisyphini (SI-*Sisyphus* (*Sisyphus*) *schaefferi*).

侧面观(图 3:G):叉臂直,叉臂端部向前指,叉臂前缘、后缘有弧度,叉臂前缘与叉臂中脊分别与中突中脊相交;中突窄三角形,中突中脊有弧度;腹侧突微分叉,直向后延伸,通常不与腹纵脊相交,有时与腹纵脊相交,交点处产生折点,通常腹纵脊(腹侧突后)有弧度,有时为波状;主干近基部变窄,纵中线具背面突出物。

2.2.8 蜣螂族 Scarabaeini 背面观(图 2:H):叉臂前缘、叉臂后缘向基部轻微弯曲,叉臂中脊为 m 形,叉臂端部变窄,二叶状分叉,向前延伸;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/6,中突正三角形突出,三角形顶端圆钝;腹侧突痕通常连续

并与叉臂后脊交叉,但有时与叉臂后脊相交但不连续,主干基部向后变窄,基部鱼尾状分叉。

侧面观(图 3:H):叉臂前缘、叉臂后缘除端部直,叉臂前缘、叉臂中脊与中突中脊两两相交,叉臂端部向后指;中突近直角三角形,中突中脊弧度大,腹纵脊直,腹纵脊通过中突向端点延伸,并分叉与叉臂前缘相交;通常腹侧突与腹纵脊垂直,有时向后延伸,腹侧突端部分叉,与腹纵脊无交点或部分相交;主干近基部变窄,纵中线具向背面突出物。

2.2.9　西蜣螂族 Sisyphini　背面观(图 2:I):叉臂除端部外宽,叉臂前缘直,叉臂后缘 s 形,叉臂中脊靠近叉臂前脊,叉臂端部变窄,叶状向后指;端点至叉臂前脊的距离为叉臂两端部距离的 1/6,中突极小,呈锐角三角形,腹侧突痕连续;主干近基部变宽,基部分 4 叉。

侧面观(图 3:I):叉臂微弧,叉臂前缘除端部直,叉臂后缘有弧度,叉臂前缘、叉臂中脊与中突中脊相交,叉臂端部向前后伸;中突窄三角形向前指,

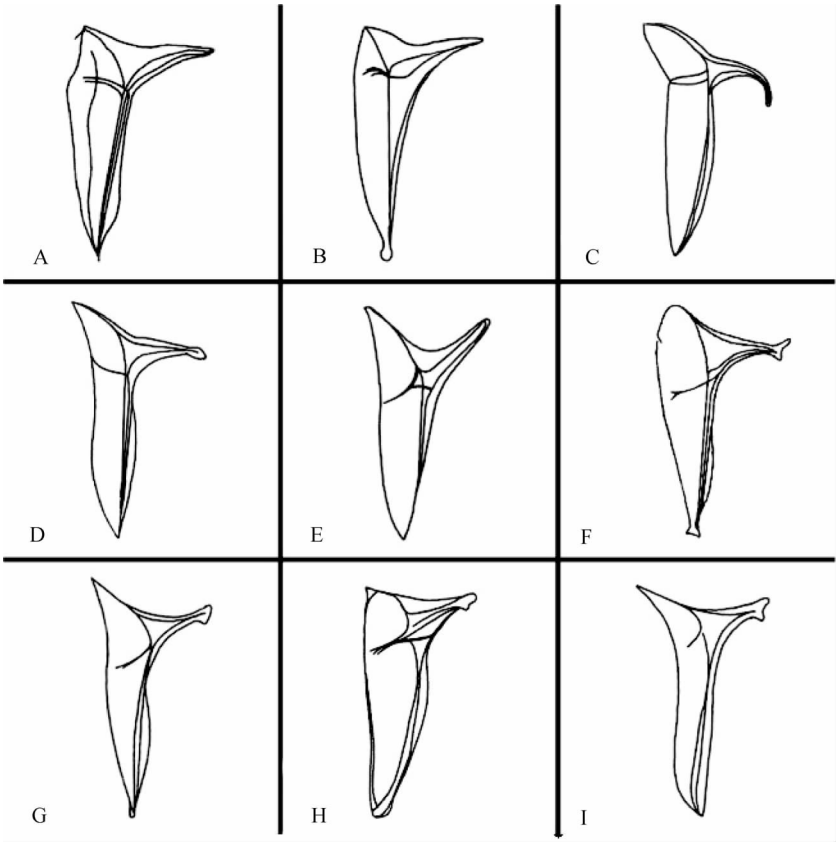

图 3　各族蜣螂后胸叉骨形态(侧面观)

Fig. 3　The morphology of metendosternite of nine tribes from Scarabaeinae (lateral view)

A. 首蜣螂族 Ateuchini (AT-*Parachorius doriae*); B. 基蜣螂族 Canthoini (CA-*Cassolus humeralis*); C. 粪蜣螂族 Coprini (CO-*Catharsius granulatus*); D. 裸蜣螂族 Gymnopleurini (GY-*Garreta morosus*); E. 凹蜣螂族 Onitini (OT-*Chironitis arrowi*); F. 嗡蜣螂族 Onthophagini (OP-*Digitonphagus gazella*); G. 丁蜣螂族 Oniticellini (ON-*Euoniticellus pallipe*); H. 蜣螂族 Scarabaeini (SC-*Scarabaeus* (*Scarabaeus*) *sacer*); I. 西蜣螂族 Sisyphini (SI-*Sisyphus* (*Sisyphus*) *schaefferi*).

通常中突中脊短,弧度大,有时与腹侧突平滑连接为一体;腹侧突向后延伸,通常下端分叉,与腹纵脊不完全相交,有时腹纵脊微弧,腹纵脊与腹侧突不相交;纵中线具背面突出物,主干近基部变窄。

2.3 分族检索表

分族检索表(基于后胸叉骨形态特征)

1 腹侧突向前延伸 …… 2
1’腹侧突向后延伸 …… 3
2 叉骨主干基部变窄 …… 基蜣螂族 Canthoini
2’叉骨主干基部变宽 …… 裸蜣螂族 Gymnopleurini
3 主干基部平行无变化 …… 4
3’主干基部变宽或变窄 …… 5
4 腹侧突分叉 …… 蜣螂族 Scarabaeini
4’腹侧突不分叉 …… 粪蜣螂族 Coprini
5 腹侧突与腹纵脊相交 …… 6
5’腹侧突与腹纵脊不相交 …… 西蜣螂族 Sisyphini
6 端点凹入叉臂,无中突 …… 凹蜣螂族 Onitini
6’端点突出叉臂,有中突 …… 7
7 叉臂脊有明显弧度 …… 嗡蜣螂族 Onthophagini
7’叉臂脊弧度不明显 …… 8
8 端部不突出或端部上缘不相交 …… 首蜣螂族 Ateuchini
8’端部突出且端部上缘相交向前延伸 …… 丁蜣螂族 Oniticellini

3 讨论

后胸叉骨作为重要的形态结构,已受到相当程度的关注,但由于种种原因,并未获得广泛而深入的研究,尤其是科级以下单元的研究非常少。本文对中国 65 种蜣螂的后胸叉骨进行研究,并对 9 个族的后胸叉骨形态的形态差异进行了研究。结果表明:后胸叉骨在族级阶元具有重要的分类学价值,因此为其他类群运用后胸叉骨特征进行分类提供重要的参考价值。

随着支序系统学的发展,后胸叉骨作为系统发育重建中一个重要的形态数据来源而受到空前重视(白明, 2008; Lawrence *et al.*, 2011)。本文所涉及到的后胸叉骨形态数据已做为蜣螂亚科系统发育重建中的部分内容先期发表(Bai *et al.*, 2011),后胸叉骨特征在该研究中扮演了重要角色。同时,我们也认识到,后胸叉骨形态特征的重要性也不能被过度强调。一个类群的演化历程受到多方面因素的影响,虽然后胸叉骨在分类上具有应用价值,但我们无法仅仅基于后胸叉骨特征而窥知整个类群的进化。只有多特征系统、多数据来源、多证据的才能真正重建系统发育。

后胸叉骨在昆虫运动中扮演重要的角色,但目前对其功能形态方面的研究还非常少。近年来逐渐兴起的现代形态学和几何形态学,主要利用显微 CT 技术、激光共聚焦显微镜技术、计算机三维重建技术等新技术和新方法为功能形态学的发展提供了新的契机。若结合高速摄影和显微 CT 技术,可对活体昆虫运动中,后胸叉骨的相关参数变化进行记录,进而为深入探究其功能提供了可能。未来可综合利用上述方法对后胸叉骨的形态结构进行研究,重建其原位的三维图形,真实重现其与肌肉群间的联结关系,分析其受力情况,探究其可能的运动与形变,从而为材料学和仿生学提供新的思路和依据。

参考文献(References)

Arrow GJ, 1931. The Fauna of British India, Including Ceylon and Burma. Coleoptera Lamellicornia Part II (Coprinae). Taylor and Francis, London. 428.

Bai M, McCullough E, Song KQ, Liu WG, Yang XK, 2011. Evolutionary constraints in hind wing shape in Chinese dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS ONE*, 6(6): e21600.

Balfour-Browne F, 1961. The Metendosternite in the Coleoptera. *J. Linn. Soc.* (*Zool.*), 44(1):337—354.

Balthasar V, 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen region. Coleoptera: Lamelicornia. Band 2. Coprinae (Onitini, Oniticellini, Onthophagini). Verlag der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Pragae. 627.

Bouchard P, Bousquet Y, Davies AE, Alonso-Zarazaga MA,

Lawrence JF, Lyal CHC, Newton AF, Reid CAM, Schmitt M, Ślipiński SA, Smith ABT, 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88(1):1—972.

Crowson RA, 1938. The metendosternite in Coleoptera: a comparative study. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 87(3):397—415.

Crowson RA, 1944. Further studies on the metendosternite in Coleoptera. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 94(2):273—310.

Crowson RA, 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 5(1):111—134.

Crowson RA, 1967. The Natural Classification of the Families of Coleoptera. Classey, London. (reprint of 1955 book with corrections and additions). 83.

Crowson RA, 1970. Classification and Biology. Heinemann, London. 153.

Crowson RA, 1975. The evolutionary history of Coleoptera, as documented by fossil and comparative evidence. *Congr. Naz. Italiano Entomol.*, 10(1):47—90.

Crowson RA, 1981. The Biology of the Coleoptera. Academic Press, London. 183.

Davis ALV, Scholtz CH, Philips TK, 2002. Historical biogeography of Scarabaeinae dung beetles. *J. Biogeogr.*, 29(1):1217—1256.

Davis ALV, Scholtz CH, du Harrison JG, 2001. Cladistic, phenetic and biogeographical analysis of the flightless dung beetle genus, *Gyronotus* van Lansberge (Scarabaeidae: Scarabaeinae), in threatened eastern Afrotropical forests. *J. Natur. Hist.*, 35(11):1607—1625.

Iablokoff-Khnzorian SM, 1977. Über die Phylogenie der Lamellicornia. *Entom. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 41(5): 135—199.

Kabakov ON, 2006. The lamellicorn beetle subfamily Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) in the fauna of Russia and adjacent countries. *KMK, Moscow*, 5(1):111—134.

Konstantinov AS, 1987. On the morphological structures used for identification of female of Altica (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zoologiscneskii Zhurnal*, 54:(1):42—50.

Konstantinov AS, 1994. Comparative morphology and some evolutionary trends in flea beetles (Alticinae)// Jolivet PH, Cox ML, Petitpierre E (eds.). Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae. Series Entomologica. 50:383—391. Dordrecht Kluwer Academic Publishers. 582.

Lawrence JF, Ślipiński A, Seago AE, Thayer MK, Newton AF, Marvaldi AE, 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Ann. Zool.*, *Warszawa*, 61(1):1—217.

Morimoto K, 1962. Key to families, subfamilies, tribes and genera of the superfamily Curculionoidea of Japan excluding Scolytidae, Platypodidae and Cossoninae. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 12(1):21—66.

Shun-Ichiro N, 1989. Comparative morphology of the Staphylinidae and the allied groups (Coleoptera, Staphylinoidea) Ⅷ: Metendosternite and wing. *Jpn. J. Entomol.*, 57(1):82—90.

Snodgrass RE, 1927. Morphology and mechanism of the insect thorax. *Smithson. Misc. Collns.*, 80 (1):1—108.

Snodgrass RE, 1935. Principles of Insect Morphology. New York and London:McGraw-Hill. 335.

白明, 2008. 中国蜣螂亚科的系统学研究及基于化石、形态和分子数据对金龟子起源与演化的探讨(鞘翅目:金龟总科). 博士学位论文. 北京:中国科学院研究生院.

白明, 杨星科, 2010. 蜣螂的生态价值和保护意义. 昆虫知识, 47(1):39—46.

章有为. 1999. 金龟总科//郑乐怡, 归鸿(主编). 昆虫分类. 南京:南京师范大学出版社. 605—615.