

TAXONOMIC STATUS OF BARK BEETLES (COLEOPTERA , CURCULIONIDAE)

WANG Zhi-Liang, ZHANG Run-Zhi*

Institute of Zoology, Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract Many researchers recognized bark beetles as an independent family Scolytidae belonging to Curculionoidea. However, it is not in agreement with the internationally recognized taxonomic viewpoint, namely bark beetles should be a subfamily (Scolytinae) of Curculionidae. As early as 1842, Erichson primarily mentioned the proposal of Scolytinae, Crowson supported this view via rigorous study in his 1955's paper. However, other taxonomists such as Wood stoutly insisted its family status. Chinese entomologist CAI Bang-Hua and YIN Hui-Fen

followed Wood's view. In recent 20 years, a series of latest researches of morphological, cladistics and molecular analysis on adults and larvae of the superfamily Curculionoidea all supported the status Scolytinae, and this view has been accepted extensively. The present paper elaborated the taxonomic history of bark beetles as well as new research progress, we here proposed and suggested bark beetles should be placed as one subfamily Scolytinae just like Curculioninae which all belonging to the family Curculionidae.

Key words Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae, taxonomic status.

小蠹亚科的分类地位 (鞘翅目, 象虫科)

王志良 张润志*

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 许多学者将小蠹作为象虫总科 Curculionoidea 中一个独立的科 Scolytidae, 而目前国际上普遍认为小蠹为象虫科 Curculionidae 中的一个亚科, 即小蠹亚科 Scolytinae。Erichson 在 1842 年即提出了小蠹为象虫科的一个亚科, 20 世纪以 R. A. Crowson 为代表的学者对此观点表示支持并进行了较为严谨的科学论证, 而以 S. L. Wood 为代表的另外一些学者则坚持小蠹的科级地位, 我国学者蔡邦华、殷惠芬等一直沿用该分类系统。近 20 年来, 国际上许多学者通过对小蠹类昆虫的成虫和幼虫外部特征的深入研究, 以及支序系统学和分子生物学等一些最新结果, 普遍认为小蠹类昆虫应为象虫科的一个亚科, 这一观点已被国际上广泛接受。本文全面介绍了小蠹分类研究的历史及新的研究进展, 并提出和建议采用“小蠹亚科”这一分类地位, 与象虫亚科并列, 均隶属于象虫科。

关键词 鞘翅目, 象虫科, 小蠹亚科, 分类地位。

中图分类号 Q969.48

小蠹, 英文名 bark beetles, 世界已知约 6 000 种 (Wood and Bright, 1992), 中国已知 347 种 (Knížk, 2011)。小蠹是一种重要的森林害虫, 对林木的危害性很强, 又由于其在树皮和木材中危害, 很容易随木材传播, 是国际贸易各口岸截获率最高的昆虫类群之一。由于小蠹长久以来的危害性和防治困难等特点, 国内外昆虫学界均对其进行了广泛和深入的研究, 但国际上与国内对小蠹的分类地位却存在差异。多年来国内绝大部分学者对小蠹的分

类地位一直采用旧的分类系统, 与当前国际上公认的象虫总科分类系统脱节。如在中国知网 (CNKI) 学术文献网络出版数据总库检索栏内输入“小蠹”可以得到 1 505 条相关结果, 内容涵盖小蠹的生理学、生态学、生物学、害虫防治以及分类学等各个方面的研究。大多数文章中都将小蠹作为象虫总科 Curculionoidea 中一个独立的小蠹科 Scolytidae 处理, 而其余的文章基本没有提及研究对象的分类地位。然而, 纵观国际象虫分类学研究, 早在 19 世纪便有

* Corresponding author, E-mail: zhangrz@ioz.ac.cn

This research was supported by the National Natural Science Foundation of China (31172130/J0930004) and the Leading Research Programs of Chinese Academy of Sciences, Institute of Zoology. (国家自然科学基金项目 (371172130)、国家基础科学人才培养基金动物分类特殊学科点项目 (J0930004) 和中国科学院动物研究所领域前沿项目资助)

Received 20 Nov. 2011, accepted 10 Feb. 2012.

人提出小蠹应为象虫科下的一个亚科 Scolytinae (Erichson, 1842); 半个世纪前, 更是有人对此观点进行了较为严谨的科学论证 (Crowson, 1955); 近 20 年来, 一些最新的形态以及分子系统发育研究也多次证实了这个观点, 因此, 小蠹亚科这一分类地位已被国际上所广泛认可。本文将着重阐述小蠹分类的研究历史, 通过历史上经典的分类研究和近年来最新的系统发育研究进展, 说明小蠹亚科 Scolytinae 这一分类地位确定的原因及过程。

1 小蠹最初的分类归属

在科级单元建立之前, 小蠹一直被不同学者放在多个类群之中。林奈在 1758 年描述了 5 个小蠹种类, 均归为 *Dermestes* 属 (皮蠹科 Dermestidae), Geoffroy (1762) 建立了小蠹最早的属 *Scolytus*。1807 年, Latreille 根据小蠹属 *Scolytus* 建立了科级名称 *Scolytarii*, 也就是小蠹科 Scolytidae 的前身。

19 世纪中期, 小蠹是象虫亚科这一观点被首次提出, 但并没有得到广泛认同。Erichson (1842) 认为小蠹成虫和幼虫与朽木象亚科 *Cossoninae* 的没有区别或很难分开, 并将小蠹转移至象虫科内。Lacordaire (1866) 虽然也对 Erichson 的观点表示赞同, 但他认为小蠹生活习性独特, 明显有别于象虫科, 因此还是坚持了小蠹的独立科级地位。随后, Pascoe (1870) 继续沿用 Lacordaire 的分类观点, 但是, 将他分类系统中的族级阶元全部升级成为亚科, 并且, 这个分类系统后来被 Junk (1910) 的鞘翅目名录所采纳。自 Erichson 之后, 大部分分类学者均认为小蠹与象虫近缘, 但是它的科级地位一直被保留, 与象虫科并列于象虫总科内。Hopkins (1915) 提出了小蠹总科 Scolytoidea 的分类系统, 该总科包括 Scolytidae, Ipidae, Scolytoplatypodidae 和 Platypodidae 4 个科, 但这个总科分类系统仅被 Schedl (1939) 等少数人采用并有所改变。

进入 20 世纪 50 年代, 杰出的鞘翅目分类学家 Crowson (1955) 通过严谨的分类学研究再一次表达了小蠹是象虫亚科的观点, 并得到了很多学者的支持。他对象虫总科进行了细致的科及亚科分类, 通过比较大量外部形态特征, 将小蠹科降级成为象虫科的亚科。从 Crowson 的检索表中可以看出, 他总结了象虫科各亚科 (包括小蠹) 具有的一些共同特征 (表 1)。此观点被后来的许多学者接受 (Kuschel, 1990, 1995; Lawrence and Britton, 1991; May, 1993, 1994; Lawrence and Newton, 1995; Zherikhin and Gratshev, 1995; Farrell, 1998)。

表 1 象虫科 (包括小蠹亚科) 鉴别特征

Table 1. Diagnosis characters of Curculionidae (including Scolytinae).

虫态	结构	特征
成虫	下颚须	通常 2~3 节
	触角	膝状, 明显具棒节, 棒节通常紧凑
	外咽缝	融合为 1 条
	唇基及上唇	退化
	前胃板	清晰可见
幼虫	足	退化
	蜕裂线	不延伸至上颚基部外缘关节处
	腹节背板	每节具 3~4 个横褶

注: 特征摘自 Crowson (1955) 象虫总科检索表。

Note. Characters cited from the key of Curculionoidea of Crowson (1955).

2 小蠹作为科级分类单元

在小蠹亚科地位被越来越多的学者接受的同时, 反对的声音也一直不绝于耳。著名的小蠹分类学家 S. L. Wood 是其中的代表人物。他在 1973 年针对 Crowson (1955) 的文章专门撰文阐述对立观点, 他坚定不移地认为小蠹就是一个独立的科级单元。他提出小蠹具有前外咽缝 (pregular suture) 而象虫科没有, 以及小蠹第 10 行间靠近后足基节的水平位置明显加宽, 而与小蠹最近缘的朽木象很窄这两个主要特征来反驳 Crowson。虽然后来被证实, 小蠹与象虫科之间这些特征没有结构上的本质区别 (Lyal, 1995), 但是 Wood 的观点已经伴随他后来的一系列文章和世界级著作对各国小蠹研究产生深远影响。他对世界小蠹进行了重新分类修订, 建立了系统的分亚科分属检索表 (Wood, 1986), 并且与 Bright D. E. 出版了世界小蠹和长小蠹名录 (1987 (第 1 部分)、1992 (第 2 部分))。该系列名录成为了全世界小蠹分类学研究的基础工具书。此外, 自 20 世纪 50 年代伊始, Wood 便开始对美洲小蠹进行研究, 发表了大量新种, 并出版了多部研究专著, 其代表作有 1982 年出版的《中北美洲小蠹》(共 1356 页) 和 2007 年出版的《南美洲小蠹和长小蠹》(900 页) 等。由此可见, Wood 对世界小蠹研究的贡献是卓著的, 也正因为如此, 他对小蠹分类地位意见的影响也是广泛而深刻的。此外, 日本象虫分类学者也对 Crowson 的观点持不同意见 (Morimoto, 1976; Morimoto and Kojima, 2004)。

中国的小蠹分类源于蔡邦华教授, 自 1955 年开始, 他与弟子们共发表了 11 篇小蠹分类学论文。1984 年, 殷惠芬等出版的中国经济昆虫志第 29 册 (鞘翅目, 小蠹科) 记述中国小蠹 4 亚科 23 属 165 种, 为中国小蠹分类研究做出了重要贡献。该书已

成为中国小蠹研究的基础参考书籍并一直沿用至今。书中就小蠹分类地位问题首先分别阐述了国际上的3种观点（小蠹总科、小蠹科和小蠹亚科），最后认为“小蠹科”这一分类地位仍为“多数人的意见”，遂予以采纳。同时，在给出的象虫总科分科检索表中，作者仅通过小蠹头部无喙和胫节横截面侧扁两个特征与象虫科相区别。

3 小蠹分类地位的最新进展

20世纪末至今的20年间，分类学家们不仅继续根据结构特征对象虫总科进行分类研究，而且开始整合其他前沿方法，如支序系统学和分子生物学等，并结合化石证据、昆虫与寄主植物的协同进化关系等，对象虫的系统发育进行探讨，取得了新进展。

首先值得一提的是，Thompson (1992) 在对象

虫总科高级阶元的分类中成功应用了腹板及雄性外生殖器特征。他认为象虫总科中阳茎的背片 (tectum)、腹片 (pedon) 分离的为原始类群，而小蠹与象虫科其他类群一样，雄性外生殖器背片、腹片融合在一起呈管状 (pedal type)，此为进化类群。因此，他将许多象虫亚科提升为科的同时，却认为小蠹应保留亚科地位。

Kushel (1995) 选取了141个特征，首次通过支序系统学的方法，研究象虫总科的科及亚科间系统发育关系，结果表明小蠹位于系统发育树端部，为象虫科的亚科 (图1)。另外，阿根廷科学家 Malvadi (1997) 选取49个特征 (41幼虫特征、3蛹特征和5成虫特征)，对象虫科内的谱系关系进行了探讨，结果表明小蠹亚科与象虫科中朽木象亚科互为姐妹群。

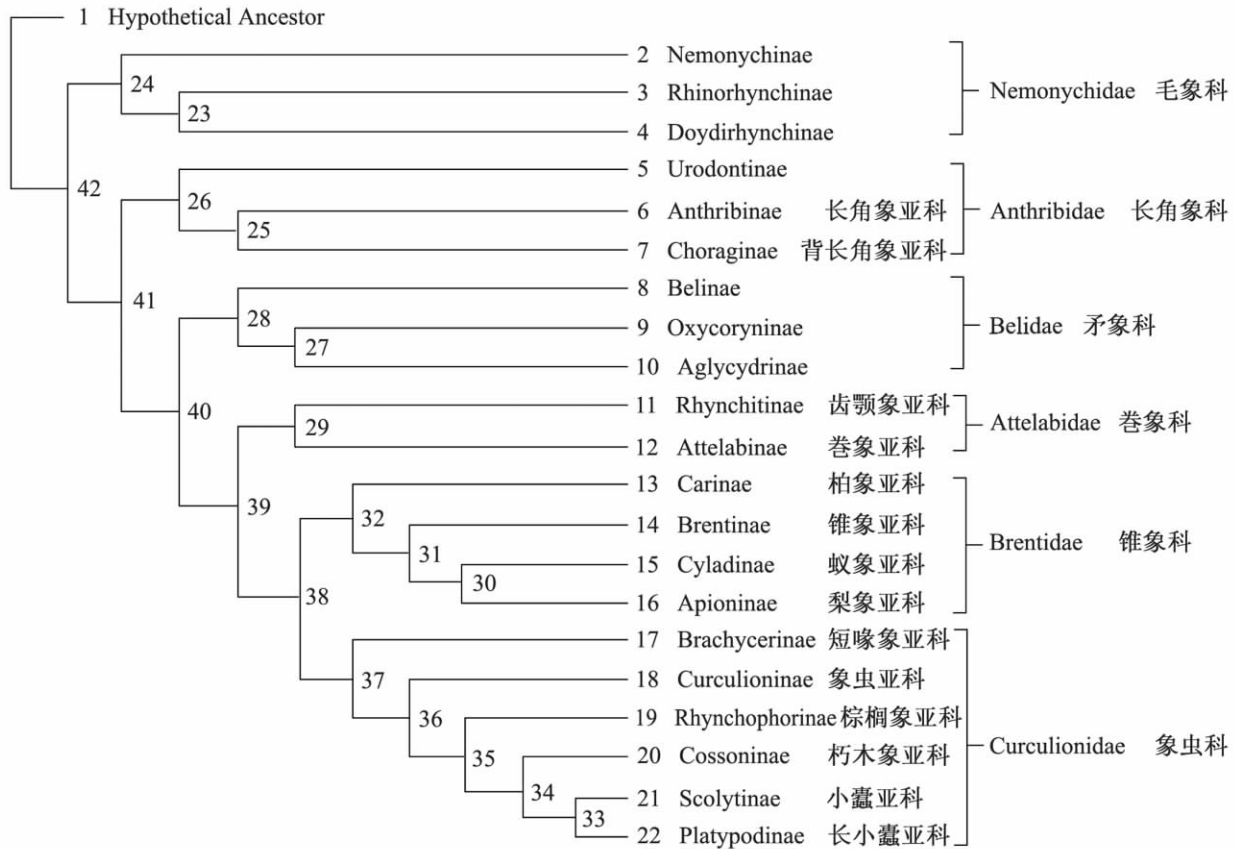


图1 象虫总科系统树 (引自 Kushel, 1995)
Fig. 1. Cladogram of Curculionoidea (from Kushel, 1995).

进入21世纪后，Malvadi (2002) 利用分子生物学技术，提取18srDNA进行分析，得出了象虫总科的系统发育树，其结果也证实了小蠹为象虫科下的一个分支。随后，Malvadi于2003和2005年又发表2篇论文，分别通过比较幼虫特征和成虫特征，对南美洲象虫总科进行了分类学研究，建立了南美象虫

总科成虫和幼虫分科及亚科检索表。在这2篇文章中她均支持了小蠹亚科这一观点。

2007年，澳大利亚的Oberprieler、阿根廷的Malvadi和加拿大的Anderson在期刊Zootaxa“纪念林奈300周年专刊——无脊椎动物分类研究进展”上发表了一篇经典的象虫研究综述“W ee vils ,

Weevils, Weevils everywhere”。该文章对林奈时期以来象虫分类学总体研究历史进行了综述,分别详细回顾了每个科及亚科的研究历史和现状,成功提出了一个新的象虫总科分类系统,其中小蠹为象虫科的亚科。更有意义的是,作者根据当前的形态学、象虫与寄主植物的关系,并结合化石以及分子生物学等证据,推断了象虫成功发展为世界上最大动物类群的进化历程。他指出,在结构上“喙的出现-辅助产卵功能喙的出现(确保幼虫在植物组织内发育)-触角柄节的延长-膝状触角的出现”为象虫结构与功能进化上的关键点;在与寄主植物关系上:“从原始取食针叶植物的毛象科 Nemonychidae 和柏象科 Caridae,进化到食菌类群的长角象科 Anthribidae 和卷象科 Attelabidae,再演化出取食被子植物的矛象科 Belidae、锥象科 Brentidae 和象虫科 Curculionidae”成为象虫进化上的 3 个关键步骤。其中,作为物种多样性进化最为成功的象虫科,结构与功能的极度多样化使其适应了多样的生态环境。小蠹亚科为象虫科的进化类群,通过喙的退化而适应钻蛀生活,是鞘翅目中成功占领这一生态位的典型代表。

2009 年, Mckenna 等人发表了题为“象虫与开花植物多样性的重叠发生及暂时滞后”的文章。作者运用分子生物学方法,分析了全世界 135 属象虫多达 8 000 碱基对的 DNA 序列并得出系统发育树。然后,结合寄主植物和化石证据,运用贝叶斯松散分子钟方法(Bayesian relaxed molecular clock method),估算了象虫各科及亚科的分化时间,其中象虫科的种类分化大爆发与被子植物的大发生时期基本重叠。作者在讨论中将实验结果与 Oberprieler (2007) 及其他一些作者对于象虫进化历程的推断进行了详细比较。另外,作者认为象虫科与锥象科分化后,开始寄生单子叶植物,随着双子叶植物多样性的发生以及象虫营养结构与功能相应的细微调整,象虫科在植物的不同部位开始了种类的进一步分化:首先是取食植物的根和嫩茎的类群(大部分的短喙象亚科 Brachycerinae, 孢喙象亚科 Cyclominae, 隐颏象亚科 Dryophthorinae, 粗喙象亚科 Entiminae, 大象亚科 Ithycerinae 和小喙象亚科 Microcerinae), 然后是取食韧皮部与木质部的类群(大部分朽木象亚科 Cossoninae, 魔喙象亚科 Molytinae 和小蠹亚科 Scolytinae), 最后是取食果实与种子的类群(大部分船象亚科 Baridinae 和象虫亚科 Curculioninae)。从这篇文章的系统发育树以及象虫各亚科分化时间和作者对结果的分析上来看,均说明了小蠹是象虫科的亚科。

最新的鞘翅目科级名录(Bouchard *et al.*, 2011) 和古北区鞘翅目名录(CPC)第 7 卷(Knížk, 2011)也都将小蠹位列于象虫科内。

此外,一直认为与小蠹近缘的长小蠹也已通过幼虫、成虫特征及分子生物学研究,证明该类群亲缘关系上远离小蠹而与隐颏象亚科 Dryophthorinae 互为姐妹群(Kushel, 2000; Mckenna, 2009)。

4 结论与讨论

综上所述,小蠹作为象虫的一个亚科,这一观点自 19 世纪首次提出至今几经沉浮,直至最近 20 年来被一系列经典分类和分子生物学等研究所多次证实,并且最终得到国际上的广泛认可。因此从某种意义上说小蠹就是一类象虫。在此需要强调的是,昆虫学各领域研究中,分类学是基础,它不仅表现在种类鉴定方面,而且对于高级阶元的分类地位也应与当前国际上公认的分类系统相统一,这样才能使科学研究中的严谨性与前沿性并重。因此,对于小蠹,建议国内各个领域的学者采用国际公认的“小蠹亚科,象虫科”这一分类地位。

致谢 感谢中国科学院动物研究所刘宁博士对于本研究给予的支持与帮助!

REFERENCES

- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H. C., Newton, A. F., Reid, C. A. M., Schmitt, M., Slipiński, S. A. and Smith, A. B. T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88: 1-972.
- Crowson, R. A. 1955. *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. N. Lloyd, London. 214.
- Erichson, W. F. 1842. Beitrag zur Fauna von Vandiemensland, mit besonderer Rücksicht auf die geographische Verbreitung der Insecten. *Archiv für Naturgeschichte*, 6 (1): 83-287.
- Farrell, B. D. 1998. “Inordinate fondness” explained: why are there so many beetles? *Science*, 281: 555-559.
- Hagedorn, M. 1910. Fam. Ipidae. *Genera Insectorum*, 111: 1-178.
- Hopkins, A. D. 1915. Contributions toward a monograph of the scolytid beetles. II. Preliminary classification of the superfamily Scolytoidea. *United States Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Technical Bulletin*, 17 (2): 165-232.
- Knížk, M. 2011. Scolytinae. In: Löbl, I. and Smetana, A. (eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 7. Apollo Books, Stenstrup. 204-250.
- Kuschel, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Mem. Ent. Soc. Wash.*, 14: 5-33.
- Kuschel, G., Leschen, R. A. B. and Zimmerman, E. C. 2000. Platypodidae under scrutiny. *Invertebr. Taxon.*, 14: 771-806.
- Lacordaire, T. 1866. *Genera des Coléoptères. Histoire naturelle des insectes*. Roret, Paris.
- Latreille, P. A. 1807. *Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata*. König, Paris.
- Lawrence, J. F. and Britton, E. B. 1991. *Coleoptera (beetles). In: The Insects of Australia*, 2nd (ed.), Melbourne University Press, Melbourne. 543-683.
- Lawrence, J. F. and Newton, A. F. 1995. *Families and subfamilies of*

- Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). *In: Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera, Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.* 779–1006.
- Lyal, C. H. C. 1995. The ventral structures of the weevil head (Coleoptera: Curculionoidea). *Mem. Entomol. Soc. Wash.*, 14: 35–51.
- Marvaldi, A. E. 1997. Higher level phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) based mainly on larval characters, with special reference to broad-nosed weevils. *Cladistics*, 13: 285–312.
- Marvaldi, A. E. and Morrone, J. J. 2000. Phylogenetic systematics of weevils (Coleoptera: Curculionoidea): A reappraisal based on larval and adult morphology. *Insect Syst. Evol.*, 31: 43–58.
- Marvaldi, A. E., Sequeira, A. E., O'Brien, C. W. and Farrell, B. D. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do niche shifts accompany diversification? *Syst. Biol.*, 51: 761–785.
- Marvaldi, A. E. 2005. Larval morphology and biology of oxycorynine weevils and the higher phylogeny of the Belidae (Coleoptera, Curculionoidea). *Zool. Scr.*, 34: 37–48.
- McKenna, D. D., Sequeira, A. S., Marvaldi, A. E. and Farrell, B. D. 2009. Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 106 (17): 7083–7088.
- Morimoto, K. 1976. Notes on the family characters of Apionidae and Brentidae (Coleoptera), with key to the related families. *Kontyu*, 44 (4): 469–476.
- Morimoto, K. and Kojima, H. 2004. Systematic position of the tribe Phylloplatypodini, with remarks on the definitions of the families Scolytidae, Platypodidae, Dryophthoridae and Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea). *Esakia*, 44: 153–168.
- Oberprieler, R. G., Marvaldi, A. E. and Anderson, R. S. 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. *Zootaxa*, 1668: 491–520.
- Pascoe, F. P. 1870. Contributions towards a knowledge of the Curculionidae. *J. Linn. Soc., Zool.*, 10: 434–493.
- Thompson, R. T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera: Curculionoidea) with a key to the major groups. *J. Nat. Hist.*, 26: 835–891.
- Wood, S. L. 1973. On the taxonomic status of Platypodidae and Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Nat.*, 33 (2): 77–90.
- Wood, S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Nat. Mem.*, 6: 1–1356.
- Wood, S. L. 1986. A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Nat. Mem.*, 10: 1–126.
- Yin, H-F, Huang, F-S and Li, Z-L 1984. Economic insect fauna of China. 29. Coleoptera: Scolytidae. Science Press, Beijing. 17–18.
- Zherikhin, V. V. and Gratshev, V. G. 1995. A comparative study of the hind wing venation of the superfamily Curculionoidea, with phylogenetic implications. *In: Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.* 633–760.