



# 致命的胡蜂

中国胡蜂亚科

谭江丽 [荷] C. van Achterberg 陈学新◎著

Potentially Lethal Social Wasps  
Fauna of the Chinese Vespinae (Hymenoptera: Vespidae)



科学出版社

# 致命的胡蜂

中国胡蜂亚科

谭江丽 (荷) C. van Achterberg 陈学新 著



科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书主要介绍中国胡蜂科中威胁人类生命和健康的类群,包括胡蜂属、黄胡蜂属、长黄胡蜂属及马蜂属等的常见种类。首次划分了胡蜂科各类群的袭人级别,解释各类群的识别要点,编制了胡蜂科亚科级、中国马蜂亚科属级、中国胡蜂亚科属级和种级图式检索表及图鉴;阐明胡蜂杀人的武器——螫针的构造和蜂毒成分及致病机理,蜂毒过敏的症状等级、引起高度过敏的危险因子,蜂毒免疫的研究现状展望及蜂蜇后的紧急处理和治理;介绍了胡蜂的生活习性(包括胡蜂的生活史、营巢习性、捕食、通讯、天敌等),简述了胡蜂与人类的关系,提出了对杀人胡蜂的综合防控治理策略和方法。

全书共有彩色图片 70 多版,生动具体地展现了胡蜂的方方面面,兼具科研和科普价值,应用范围和读者对象广泛,适用于农林业教学、科研及实践,对胡蜂灾害防控工作(如消防、医疗、卫生、防疫等),从事户外活动的劳动者、旅行者、科学考察者及昆虫爱好者等有参考价值。

### 图书在版编目(CIP)数据

致命的胡蜂 中国胡蜂亚科/谭江丽等著. —北京:科学出版社, 2015.3

ISBN 978-7-03-043835-5

I. ①致… II. ①谭… III. ①胡蜂科—介绍—中国 IV. ①Q969.554.408

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 054911 号

责任编辑:王 静 付 聪 / 责任校对:刘亚琦

责任印制:徐晓晨 / 封面设计:北京铭轩堂广告设计有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2015 年 3 月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2015 年 3 月第一次印刷 印张:12 3/4

字数:257 000

定价:88.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 前 言

近年来,胡蜂蜇人致伤、致死的恶性事件在全国多个省份屡有发生,其中陕西的灾害程度位居全国之首。特别是2013年,陕西安康、汉中、关中等地发生了1685人被蜇伤,42人死亡的惨剧,这是继2005年胡蜂肆虐后,在国内外再次引起的强烈反响。胡蜂也随之负上“杀人”的恶名,令不少群众“谈蜂色变”,一定程度上,袭人胡蜂已成为影响社会安定、农林生产和人居环境安全的恶性公害。然而,这些“臭名昭著”的胡蜂也有着不可忽视的有利一面,在防治中应加以斟酌。绝大多数胡蜂为肉食性,成虫捕食多种昆虫,虽然可能对柞蚕养殖和养蜂业造成一定危害,却又是最好的防治体型较大害虫的天敌昆虫,在农林害虫的自然控制和生物防治中具有重要意义。胡蜂成虫啃咬水果、树皮或盗食花蜜以建巢或补充糖分和水分,一年中活动周期长,对树木、果园虽能造成一定危害,也有一定的传粉作用。胡蜂在食品和医学领域也有一定意义,蜂蛹是餐桌上的美味,蜂毒对肿瘤、肩周炎、风湿骨关节病等均有疗效,有着广阔的开发利用前景。从广义的胡蜂来看,作为社会性昆虫,胡蜂科的不同类群清晰地显示了从独栖性经亚社会性到发达的社会性生活转变的各个进化阶段,是研究昆虫亲缘选择及社会性进化最理想的代表性类群之一;也是最容易成为入侵生物昆虫类群之一,如墨胸胡蜂 *Vespa velutina* var. *nigrithorax* 传入法国后在欧洲呈蔓延趋势,普通黄胡蜂 *Vespula vulgaris* (Linnaeus) 传入澳大利亚和新西兰,普通马蜂 *Polistes dominula* (Christ) 传入北美,角马蜂 *P. chinensis antennalis* Pérez 传入新西兰,均成为影响当地物种分布、农林生产、养蜂及人居环境安全的棘手问题。目前,随着全球气候变暖,集利弊于一身的胡蜂逐渐扩散蔓延,甚至到了城镇。因此,及时界定防控对象和范围,加强胡蜂的研究和宣传,在不破坏生态平衡的前提下有效防控胡蜂成灾,做到扬益避害,已十分迫切。

实际上,“杀人蜂”在不同国家概念不同。美洲杀人蜂是一种变异的蜜蜂,欧洲和美国的麻烦主要指胡蜂科胡蜂亚科的黄胡蜂属 *Vespula* 和长黄胡蜂属 *Dolichovespula* 的种类。在我国,“杀人蜂”主要指的是胡蜂科胡蜂亚科胡蜂属 *Vespa* 的种类,该属全世界22种,大多数种类分布在东洋区(喜马拉雅山东部到中国南部),我国已报道17种,是全世界胡蜂属种类最多、分布最广的国家,尤其是地处全世界胡蜂多样性起源中心的陕西秦巴山区有胡蜂12种之多,是全球受胡蜂威胁最严重的地区!同时需要引起警惕的是,黄胡蜂属和长黄胡蜂属与胡蜂属的蜂





毒成分类似，常发生交叉过敏反应；在我国，常见的黄胡蜂[细黄胡蜂 *Vespula flaviceps* (Smith)、朝鲜黄胡蜂 *V. koreensis* (Radoszkowski)、德国黄胡蜂 *V. germanica* (Fabricius) 等]及广泛分布的墨胸胡蜂等种类还普遍适应了城市生活，其蜂巢在不少城市（如西安、杭州、襄阳、南阳等）的楼房、行道树、绿化带也屡被发现，这些胡蜂喜在垃圾堆放处捕猎苍蝇，并有啃食水果、生肉、腐肉等习性，因而可能会携带病菌。除了蜂毒高度过敏或蜂群袭人可能致人死伤外，这些胡蜂还可能存在严重的卫生隐患。

如何有效地控制胡蜂，国内外迄今都是难题。作为社会性昆虫，每年秋天繁殖出的大量新女王胡蜂，到来年死亡率即使高达 99.91%，而仅剩 0.09% 的虫口数量也足以保证来年的种群数量，胡蜂年年会照常发生且不断向城市蔓延，仅靠紧急大发生时的剿除蜂巢，不免会陷于被动。而且，“杀人胡蜂”作为捕食性昆虫，也是防治体型较大害虫最好的天敌昆虫，在农业和森林害虫的自然控制和生物防治中具有重要意义，给胡蜂的长期防控工作增添了复杂性。

胡蜂袭人，往往是在人猝不及防的情况下发生的，蜂毒作用极快，因蜂蜇而亡的事例中，66% 的罹难者是在被蜇 1 小时内死去，96% 的不幸者扛不过 5 小时。由此可见，待到悲剧真正发生时，几乎连抢救的时间都没有！而且由于胡蜂蜂毒成分因胡蜂种类的不同而各异，蜂毒使用过程中的过敏反应给蜂毒免疫的临床带来了至今仍无法顺利克服的困难，胡蜂蜂毒免疫研究仍停留在基础阶段。

我们注定要和胡蜂一起相处。避免被胡蜂所伤，最好的防控办法是避开胡蜂，预防工作是目前防控胡蜂杀人的必然选择！本书旨在介绍我国“杀人胡蜂”的种类及识别，从科学的角度解释胡蜂为什么能杀人，胡蜂的建巢行为、生活史及生活习性，胡蜂的利与害，以及如何回避和防控胡蜂等，为群众正确认识胡蜂、科学预防胡蜂提供理论指导。

特别注明：本书文字部分及大部分图版由第一作者独立完成。



谭江丽于西北大学  
2014 年 12 月 30 日

# 目 录

前言	
第一章 认识胡蜂	1
第一节 胡蜂科昆虫的识别	1
第二节 胡蜂科大家族	2
第二章 揭示胡蜂致命的原因	6
第一节 生殖系统的构造	6
第二节 蜂毒的成分及致死原因	10
第三节 谈蜂色变，胡蜂蜂群的致死力	16
第四节 蜂蜇后的过敏反应	19
第三章 胡蜂危险级别的划分及种类识别	34
第一节 能与人和平共处的马蜂——马蜂亚科 <i>Polistinae</i>	34
第二节 危险系数高，甚至致命的胡蜂——胡蜂亚科 <i>Vespinae</i>	35
第四章 胡蜂的生物学	70
第一节 胡蜂的年生活史	70
第二节 胡蜂帝国的组成及相互识别	73
第三节 胡蜂帝国的大厦——蜂巢	78
第四节 胡蜂的生活习性	85
第五章 胡蜂和人类的关系	100
第一节 有益的一面	100
第二节 有害的一面	103
第六章 “杀人胡蜂”的综合防控	105
第一节 树立以“防”为主的观念	105
第二节 普及胡蜂知识，提高胡蜂公知力	106
第三节 胡蜂分布区防控级别的划分	107
第四节 胡蜂虫情的监测预报	107
第五节 抓住防治最佳时机，及时排查，清除隐患	108
第六节 防治措施	109
主要参考文献	114



第七章 检索与识别	125
第一节 胡蜂科 Vespidae 分亚科检索表	126
第二节 中国马蜂亚科 Polistinae 属级分类检索表	129
第三节 胡蜂亚科 Vespinae 属级分类检索表	130
第四节 中国长黄胡蜂属 <i>Dolichovespula</i> 分种检索表	132
第五节 中国黄胡蜂属 <i>Vespula</i> 分种检索表	136
第六节 中国胡蜂属 <i>Vespa</i> 分种检索表 (雌)	142
第七节 中国胡蜂亚科及常见马蜂亚科种类图鉴	148
第一章至第六章彩色图版	
后记	
致谢	

# 第一章 认识胡蜂

## 第一节 胡蜂科昆虫的识别

胡蜂是一类最常见的昆虫，喜在人居附近筑巢活动，以其雌性腹部末端带毒的螫针而广为人知。全世界，无论是昆虫专家还是一般群众，都认得蜂巢，对胡蜂心存忌惮。“青竹蛇儿口，黄蜂尾后针”，被胡蜂蜇刺后，蜂毒能引起过敏，致人伤残竟至死亡，为此，不少人对胡蜂、蜜蜂乃至长得类似蜂的昆虫都会产生强烈的恐惧，避而远之，或急于除之而后快，这无疑会制造不少“冤假错案”。实际上，一些昆虫为了自我保护，颜色和形态上会模拟胡蜂，如双翅目中的食蚜蝇、蜂蚜蝇、水虻，膜翅目中的叶蜂、姬蜂、土蜂等，甚至鳞翅目的蛾类，脉翅目的螳蛉等不少种类，都会导致不少人士的误判，而其实它们与胡蜂毫不相干（文后图版：图 1-1）。还有人将常见的蜜蜂科 *Apidae* 的种类与胡蜂混为一谈。而且，在我国，马蜂、胡蜂、黄蜂等名词的中文含义经常混淆，不少资料记载胡蜂又叫马蜂、黄蜂等，其实，从严格意义上来讲，这些名称各有所指，如果遵从笼统叫法，很容易导致防范目标不明确，引起不必要的恐慌。那么，胡蜂有哪些特征？真正致命的胡蜂又是指的哪些种类呢？

广义的胡蜂是膜翅目 *Hymenoptera* 胡蜂科 *Vespidae* 所有昆虫的统称。和其他类群相比，胡蜂科昆虫有以下特征（文后图版：图 1-2）。作为膜翅目家族的成员，胡蜂口器为咀嚼式，有两对膜质透明的翅，后翅前缘有一排小钩（翅钩列）钩住前翅后缘，形成前后翅连锁，参照何俊华等（2004）系统，我们将胡蜂的翅脉和翅室给予命名，胡蜂科最明显的特征为前翅第 1 盘室（DC1）狭长。胡蜂的触角（*antenna*）膝状，雌性 12 节，雄蜂 13 节，复眼大，内缘中部凹入，胡蜂和蜜蜂一样，都是细腰，即腹部真正的第 1 节并入后胸，形成并胸腹节，而真正的第 2 节即我们看到的第 1 节基部极端变细与胸部连接，同样，胡蜂的腹部末端有一个雌性产卵器特化而来的著名防御武器——螫针（*sting*）（文后图版：图 1-2A），可缩入体内，平时不外露。不少种类的胡蜂筑六边形蜂室，营社会性生活，很容易使人联想到具有类似习性的蜜蜂。但胡蜂与酿蜜的蜜蜂有天壤之别，如果将取食花粉酿蜜的蜜蜂比作吃草的羊，那胡蜂则是吃肉的老虎！胡蜂并不酿蜜，绝大多数种类胡蜂成虫的捕食种类包括多种农林害虫、蜜蜂成虫及桑蚕 *Bombyx mori* 幼虫等，嗜食糖类物质如花蜜、昆虫排泄物、树汁及成熟的水果；其幼虫严格肉食





性，靠职蜂猎捕多种昆虫或其他小动物，或啮噬动物尸体，嚼成肉糜喂饲。然而，常见的蜜蜂后足胫节和第一跗节宽扁，特化为携粉足（文后图版：图 1-2D-a），有花粉篮（即蜜蜂后足上胫节外侧凹陷成坑，向内弯曲的一排长刚毛围绕其四周，用来携带花粉的结构）和花粉刷（即蜜蜂后足宽扁的第一跗节内侧面，由 10~12 横列金黄色粗毛组成，用来刷黏附在身体各部分的花粉的结构）；蜜蜂停息时翅不纵褶（文后图版：图 1-2D-b）；蜜蜂科的前胸背板后方突出为轴凸状（文后图版：图 1-2D-c）；与其采花粉的习性相适应，蜜蜂体表的毛分叉，所以我们看到的蜜蜂体表毛茸茸的（文后图版：图 1-2D-d）；蜜蜂的前翅第 1 盘室不长（文后图版：图 1-2D-e）。相比之下，胡蜂的足近圆柱形，跗节无排刷状毛簇（文后图版：图 1-2D-aa）；胡蜂停息时翅纵褶（文后图版：图 1-2D-bb），前胸背板向后延伸与翅基片相接，后方无明显突出为轴凸的部位（文后图版：图 1-2D-cc）；胡蜂刚毛不分叉，比蜜蜂的体表光洁（文后图版：图 1-2D-dd），前翅第 1 盘室狭长（马萨胡蜂亚科 *Masarinae* 除外）（文后图版：图 1-2D-ee）。

## 第二节 胡蜂科大家族

亚科识别见第七章第一节：胡蜂科分亚科检索表。

胡蜂科是地球上十分古老的昆虫类群，最早的胡蜂科昆虫化石发现于原苏联，是马萨胡蜂亚科 *Masarinae* 库里胡蜂属 *Curiovespa* 的两个种，由此推断胡蜂科昆虫开始种类分化的年代可以追溯到距今 9000 多万年中生代白垩纪的土伦阶（*Rasnitsyn, 1975; Burnham, 1978; Carpenter and Rasnitsyn, 1990*），最早的真社会性胡蜂（马蜂属和胡蜂属）化石在德国罗特距今 2600 多万年新生代的渐新世地层被发现（*Statz, 1936; Burnham, 1978*）。经过漫长的历史演化，胡蜂科已经成为遍布全球的大家族，从北极到号称“世界尽头”的塔斯马尼亚，无论是草原、热带雨林还是干旱的沙漠，无论是经济落后的农村还是工业发达的城市，都有胡蜂的“身影”，目前全世界已知有 5000 余种（图 1-3）。

关于胡蜂科的分类体系，研究历史可以追溯到 19 世纪中叶，*de Saussure (1852, 1853-1858)* 首次将胡蜂分为 3 族，即蜾蠃族 *Eumenini*、胡蜂族 *Vespini* 和马萨胡蜂族 *Masarini*。而后，胡蜂科的分类系统分分合合、几经变迁，*Ashmead (1902)* 分别将 3 族提升为 3 个科；*Bequaert (1918)* 将 3 科并为胡蜂科 *Vespidae*，科下分 10 个亚科；*Richards (1962)* 又将胡蜂科提升为总科。此后很长一段时期，多数研究者沿用了 *Richards (1962)* 系统，直到 *Carpenter (1982)* 基于系统发育研究结果，将胡蜂总科降为胡蜂科，科下分 6 个亚科，犹胡蜂亚科 *Euparagiinae* + (马萨胡蜂亚科 *Masarinae* + (蜾蠃亚科 *Eumeninae* + (狭腹胡蜂亚科 *Stenogastrinae* + (马蜂亚科 *Polistinae* + 胡蜂亚科 *Vespinae*))) (图 1-3)，目前该系统被学者普遍接受



图 1-3 胡蜂科Vespidae的系统发育关系

并沿用，胡蜂亚科、马蜂亚科、狭腹胡蜂亚科、螺赢亚科和犹胡蜂亚科以肉食性为主，而马萨胡蜂亚科则取食花粉。这 6 个亚科可以通过我们编写的图示检索表来识别（见第七章第一节）。从系统发育关系看，胡蜂科社会性演化为单向起源，从独栖性演化到发达的社会性，螺赢亚科中长腹胡蜂属 *Zethus* 的一些种类和其他少数几个属具有公共巢穴，为亚社会性，被认为是社会性的初始状态即社会性演化的起点（West-Eberhard, 2005）。

犹胡蜂亚科 Euparagiinae 处于系统树的基部，是最原始的胡蜂类群，英文名称 weevil wasps，仅在墨西哥北部和北美的西南部有分布，目前已知 1 属 10 种。犹胡蜂为独栖性昆虫，在较硬的土块中建巢，雌蜂饮水储存在嗉囊中，而后浸软土块，挖掘洞穴建巢，巢室储存猎取的节肢动物（尤其是象甲科的幼虫）供子代取食。

马萨胡蜂亚科 Masarinae 是胡蜂科中唯一与蜜蜂习性相似的亚科，英文名称 pollen wasps 或 honey wasps，主要分布在气候温暖的地区，但全世界都有分布，已知 14 属 344 种，我国仅刘崇乐（Liu, 1936-1937）记载 1 种，即蒙古花粉胡蜂 *Quartinia mongolia*（Morawitz）。马萨胡蜂绝大多数种类独栖性，个别种类多个雌蜂共享一巢。蜂巢建在地下，也可能利用已往的巢穴，或者黏在石头或者植物茎上，给每个巢室的幼虫提供通过嗉囊携带的植物花粉或花蜜。

螺赢亚科 Eumeninae 最大，种类最多，全世界分布，据统计，目前已知 205 属 3580 余种，我国已知 45 属 183 种 50 亚种（Carpenter, 1986; 周鑫等, 2011; Zhou et al., 2012, 2013; You et al., 2013; Nguyen and Xu, 2014; Li and Chen, 2014）。该亚科昆虫俗称螺赢，英文名 potter wasps，以所筑巢为泥壶状而得名，绝大多数种类独栖性。螺赢平时自由生活，仅在产卵时筑泥室储食育幼，“螟蛉有子，螺赢负之”，螺赢将捉到的鳞翅目昆虫蜚刺麻醉，塞入自己为子代筑的泥巢中供子代享用，是害虫重要的捕食天敌。





狭腹胡蜂亚科 *Stenogastrinae* 昆虫通常并不常见，全世界迄今报道 8 属近 50 种，仅分布在东洋区，我国记载 4 属 12 种（Carpenter and Kojima, 1997a 更新到 2008），主要分布在东南亚，我国广东、广西、江西、云南、西藏、福建、海南、香港等地有分布，俗称狭腹胡蜂，英文名称 *hover wasps*，以其雄性盘旋在巢外而得名，是社会化程度较低的类群，虽然一生营巢而居，但个体细小到中型，体长 1~2cm，腹部第 1 节细长柄状，记录的群体中雌蜂数量仅有 2~13 头（Archer, 2012），研究狭腹胡蜂不少种类的蜂毒挥发物，并未发现信息素（如警报信息素）物质（Dani et al., 1980），由此可以推断狭腹胡蜂不会群起袭人。

马蜂亚科 *Polistinae* 是胡蜂科第二大亚科，全世界已知 26 属 960 余种和亚种（Pickett and Carpenter, 2010; Kojima and Carpenter, 1997; Kojima et al., 2011; Nguyen et al., 2011; Blommers, 2012; Arens, 2011; Tan et al., 2014; Tan et al., 2014），我国已知 3 属（马蜂属 *Polistes*、铃胡蜂属 *Ropalidia* 和侧异胡蜂属 *Parapolibia*）52 种和亚种（Carpenter, 1996; Kojima et al., 2011; Tan et al., 2014; Tan et al., 2014），英文名称 *paper wasps*，以其筑巢为纸质而得名。最为常见的是马蜂属，是社会性胡蜂中唯一全世界范围都有分布的属，俗称马蜂，喜在人类活动场所及周围（如房檐下）筑巢，马蜂巢无外壳包被、倒悬，巢脾单层，绝大多数种类的巢室数量不超过 500 个，成蜂数量不过 200 头（Archer, 2012）。马蜂亚科是典型的社会性昆虫，亚科内不同类群具有从初级到发达社会性生活的各个阶段，蜂巢小且多裸露，易于观察，是研究社会性进化理想的模式昆虫（Pickett and Carpenter, 2010）。和胡蜂亚科相比，马蜂亚科的社会性进化程度还未到最高，女王蜂和职蜂之间几乎没有形态差别，肉眼很难区分开。马蜂亚科中雌蜂单独建巢（*independent founders*）且蜂巢无外壳包被的种类有“*van der Vecht* 腺体”。该腺体位于蜂的腹部末节的腹板上，其分泌物对蚂蚁有驱避作用，用以排除蚂蚁对蜂巢和幼虫的威胁，但多只雌蜂共同建巢的种类（*swarm founders*），由于总是有足够的职蜂守卫蜂巢，对付蚂蚁的进攻，所以不具有“*van der Vecht* 腺体”。

胡蜂亚科 *Vespinae* 全世界迄今已知 4 属（原胡蜂属 *Provespa*、胡蜂属 *Vespa*、黄胡蜂属 *Vespula* 和长黄胡蜂属 *Dolichovespula*）71 种，我国 4 属 42 种（Archer, 2012; Kimsey and Carpenter, 2012; Carpenter and Kojima, 1997b）。其中原胡蜂属全世界仅报道 3 种，分布在东南亚；黄胡蜂属和长黄胡蜂属适应温带气候，二者都不在热带气候区分布；胡蜂属主要分布在东洋区，但有些种类主要分布在温带。胡蜂亚科以其蜂巢形状似人头而得名“人头蜂”，在胡蜂科中社会性进化的等级最高，成员间有明确的等级和分工（女王、雄蜂和职蜂），黄胡蜂属和长黄胡蜂的所有种类及胡蜂属的不少种类各等级之间个体大小或颜色上差别明显，很好区分。该亚科昆虫营造起庞大的“胡蜂帝国”，蜂巢外壳通常近球形，俗称“葫芦包”，内部巢脾多层倒悬，蜂巢建于地上或地下（注：黄边胡蜂 *Vespa cabro* Linnaeus 还



可利用中空树干或人工鸟巢做为外壳，在其内直接建巢脾)。相对其他亚科，胡蜂亚科的毒素进化到了高级水平，毒液的致死能力比马蜂更强，报警信息素（alarm pheromones）的普遍应用使巨大的“人头蜂”巢内成千上万的胡蜂成为极易威胁人类安全的危险生物，是本书记述的重点。胡蜂亚科各个种类均有“van der Vecht腺体”，尽管后期胡蜂巢均有外壳包被，但女王蜂创设初期，并无职蜂保卫蜂巢免受蚂蚁攻击，故而仍需要该腺体分泌物驱避蚂蚁。



## 第二章 揭示胡蜂致命的原因

### 第一节 生殖系统的构造

胡蜂科隶属于膜翅目 Hymenoptera 细腰亚目 Apocrita 针尾部 Aculeata，和常见的蜜蜂一样，雌性产卵器丧失了产卵功能，而特化为专门注射毒液的螫针，用于防卫，平时不用时缩进腹部不外露。蜇刺时，针插入攻击对象皮肤，毒腺分泌的毒液经连通螫针的管道迅速注入体内。显然，会蜇刺的都是雌性，即女王蜂和职蜂，而雄蜂的雄性生殖器不为毒针状，不会蜇人。

#### 一、螫针与雌性生殖系统

##### (一) 螫针

胡蜂的螫针呈中空的针管状，由 2 片细长锋利的柳叶刀形针——柳叶针 (lancet) 和 1 根粗壮的凹环状管针——槽针 (stylet) 嵌合而成 (图 2-1A、B)。槽针基部粗大，端部尖细，横截面呈缺环形双层结构，缺口部位可由嵌合的柳叶针封严成环 (图 2-1C)；槽针背面及两侧高度骨化，增厚，近两侧边各凸起一道棱脊，作为柳叶针嵌合的导轨 (guide rail)，腹面薄、膜质 (图 2-1C)。柳叶针基部细长强烈弯曲，向后约在长度的  $\frac{3}{5}$  处渐宽扁，末端尖细，似柳叶，中央棱起，呈三棱刀状，贴槽针的侧边加厚，并具凹槽，近基部  $\frac{2}{5}$  长度处开始到末端与槽针的导轨嵌合，左侧柳叶刀略叠于右侧之上 (图 2-1C，文后图版：图 2-2G)，两柳叶针可沿导轨前后滑动；柳叶针端部外侧有数个小倒刺，如同锯齿 (文后图版：图 2-2C~G)，不同种类的胡蜂刺针末端一侧的倒刺 (或称倒钩) 数目和发达程度也有不同，相比之下，胡蜂亚科胡蜂属种类的倒刺小而稀，而黄胡蜂及马蜂等种类的倒刺稍大而密集；胡蜂属中，黄纹大胡蜂 *Vespa soror* 和金环胡蜂 *V. mandarinia* 的倒刺大小和排列近似，共 10 个左右，齿大且密 (文后图版：图 2-2G)，而黑尾胡蜂 *V. ducalis*、变胡蜂 *V. fumida* 及黄脚胡蜂 *V. velutina* 等种类类似，约 6 个小刺，排列略显稀疏 (文后图版：图 2-2F)。倒刺大小，可能会影响蜇刺后拔出的难易程度。蜜蜂的螫针相对于黄胡蜂和胡蜂来说最短，倒钩较大且分散，一直排列至螫针长度之半 (文后图版：图 2-2C)，蜜蜂控制螫针的肌肉不够发达，很难将螫针拔出，蜇刺后蜂针留在袭击对象体上；黄胡蜂倒刺相对较大，集中在螫针端部，

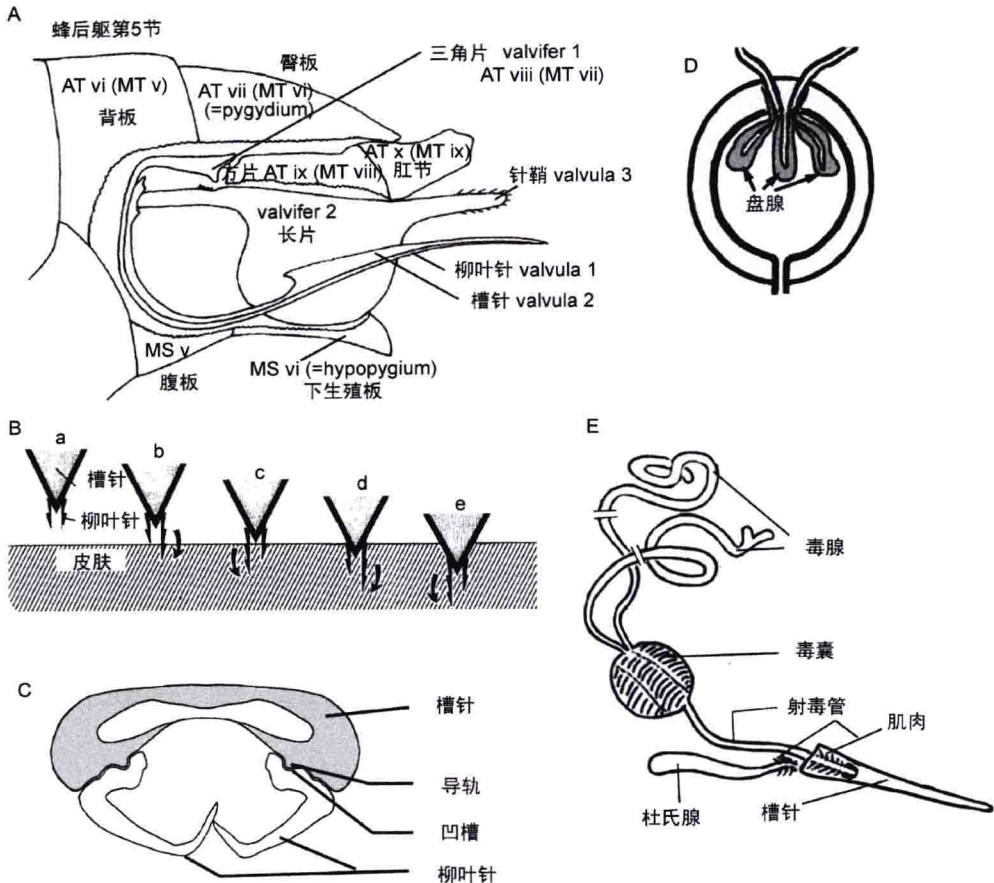


图 2-1 胡蜂螫针与毒腺的结构

A. 蜂螫针结构图 (C. van Achterberg 作); B. 螫针刺入皮肤的步骤 (仿 Hermann, 1971); C. 墨胸胡蜂 *Vespa velutina* var. *nigrithorax* 螫针横截面, 示柳叶针和槽针嵌合; D. 胡蜂毒腺螫针结构示意图 (仿 Britto et al., 2005); E. 毒腺截面结构示意图。AT vi、AT vii、AT viii、AT ix、AT x (MT v、MT vi、MT vii、MT viii、MT ix), 普通昆虫的第 6、第 7、第 8、第 9、第 10 腹节 (即蜂后躯 Metasoma 第 5、第 6、第 7、第 8、第 9 节); MS v、MS vi, 蜂后躯 Metasoma 第 5、第 6 节腹板; valvula, 产卵瓣; valvifer, 负瓣片; pygidium, 臀板; hypopygium, 下生殖板

蜇刺后蜂针也可能留在对方体内 (文后图版: 图 2-2D); 相比之下, 胡蜂属的螫针最粗壮, 倒刺相对很小 (文后图版: 图 2-2E~G), 而且胡蜂相应的控制肌发达, 可以轻易地拔出螫针, 多次使用, 不会把刺留到对方体内。

膜翅目是完全变态类昆虫中唯一有针状产卵器的类群, 作为管状的产卵器, 与同样有刀剑状产卵器的不完全变态类昆虫相比, 其构造与半翅目 Hemiptera 昆虫 (如蝉) 的近似程度比直翅目 Orthoptera 昆虫 (如蟋蟀等) 要高, 但膜翅目昆虫有一个独特之处, 与第 2 负瓣片 (valvifer 2) 相关联的部位是第 1 负瓣片 (valvifer



1) 而不是第 9 背板, 而这在直翅目蟋蟀科昆虫的产卵机制中却是个高度发达的特征 (Snodgrass, 1935)。膜翅目胡蜂的螫针也并不是什么特殊的外长物, 而是非常特化的雌性产卵器。其构造与昆虫模式刀状产卵器的 3 对产卵瓣能够一一对应 (图 2-1A, 文后图版: 图 2-2A、B): 胡蜂的腹部第 1 节并入胸部, 称为并胸腹节 (propodeum), 胡蜂的腹部称为后躯 (metasoma), 在其第 7 节腹板 [metasomal sternite vii, MS vii, 相当于其他昆虫的第 8 节腹板 (abdominal sternite viii, AS viii)] 的位置有两个小三角形骨片, 称为三角片 [triangular sclerites of MS vii, 相当于第 1 负瓣片], 三角片的 3 个顶角分别与柳叶针 (相当于第 1 产卵瓣)、方片 [quadrate sclerite, 第 8 节背板 (metasomal tergite viii, MT viii), 相当于其他昆虫的第 9 节背板 (abdominal tergite ix, AT ix)] 和长片 [elongate sclerite, 相当于第 2 负瓣片, 也即第 8 节腹板 (MS viii), 相当于其他昆虫第 9 节腹板 (AS ix)] 相关键, 其中长片分别着生特化的针鞘 [sting sheath, 相当于第 3 产卵瓣 (valvula 3)] 和槽针 (相当于第 2 产卵瓣), 当螫针收入体内时, 针鞘包在槽针外面, 毒腺开口于槽针基部 1/4 处 (文后图版: 图 2-2J、H)。

Hermann (1971) 将螫针刺入的过程分为 5 个步骤: ①螫针接近皮肤; ②右侧刺针刺入皮肤, 端部第 1 个倒刺勾住皮肤; ③左侧刺针刺入; ④右侧刺针深入, 交替插入导致针鞘前端开始插入伤口内; ⑤双针继续交替运动深入, 针鞘深入伤口, 注入毒液 (图 2-1B)。有被蜂蜇过的人会清晰地体会到, 整个蜇刺过程发生时间不到 1 秒。

## (二) 雌性生殖系统

胡蜂雌性生殖系统的基本构造和膜翅目针尾部的大多数昆虫相似, 由 1 对卵巢 (ovary)、1 对侧输卵管 (lateral oviduct)、中输卵管 (common oviduct)、生殖腔 (genital chamber)、受精囊 (spermatheca)、毒腺 (venom gland)、毒囊 (venom sac)、杜氏腺 (Dufour gland) 和螫针 (sting) 等部分组成 (文后图版: 图 2-2A、J)。卵巢管 (ovarioles) 数目因种类不同而有所变化, 马蜂普遍每侧 3 个卵巢管, 变胡蜂 *Vespa fumida* 的女王蜂一侧卵巢则由 8 个卵巢管组成 (文后图版: 图 2-2J)。Jeanne (1980) 总结以往的研究: 黄胡蜂属 *Vespula* 和长黄胡蜂属 *Dolichovespula* 的种类每侧 6 个卵巢管, 而胡蜂属 *Vespa* 则根据种类不同, 每侧 7~12 个不等。胡蜂的受精囊较小, 梨形, 顶端有两根短盲管, 即受精囊腺 (spermathecal gland), 受精囊开口于生殖腔 (文后图版: 图 2-2J、K); 生殖腔为体壁的内陷, 末端开口于针鞘基部的膜区。迄今报道胡蜂的雌性生殖系统有 3 个重要的腺体, 即毒腺、盘腺 (convolute gland, 位于毒囊内) 和杜氏腺。毒腺十分发达, 由两根在毒囊外完全分开的弯曲盘绕的圆管组成, 管一端封闭, 另一端近端部渐细, 插入椭圆球状的毒囊顶端 (图 2-1E, 文后图版: 图 2-2J)。研究证明, 毒腺细胞仅对蛋白质有





化学组织反应 (histochemical reaction) (Britto and Caetano, 2005)。毒囊外部是排列整齐而发达的肌肉, 收缩时将腔内的分泌物挤出, 近来研究揭示马蜂的毒囊内部连接毒腺的有一组盘绕的腺体, 称为盘腺(图 2-1D), 对马蜂 *Polistes versicolor* 研究发现盘腺细胞对蛋白质、中性糖复合物及脂类均有反应, 说明毒腺分泌的毒液到了毒囊中, 受毒囊内盘腺分泌物的影响, 成分发生了很大变化 (Schoeters and Billen, 1995; Britto and Caetano, 2005)。毒囊的另一端连接射毒管, 射毒管一直延伸到槽针基部约 1/4 处, 末端骨化, 形成端口架, 状如漏斗, 紧贴在槽针壁上 (图 2-1E, 文后图版: 图 2-2H、I)。射毒管延伸到槽针的部分管壁周围有发达的肌肉, 收缩时将毒液注入攻击对象体内 (图 2-1E)。还有一个重要腺体是杜氏腺, 呈略微扭曲的袋状结构, 开口于接近槽针基部的腹面膜质区内, 靠近槽针左侧基部约 1/6 处, 近开口处管壁变细, 周围着生肌肉 (图 2-1E, 文后图版: 图 2-2J)。Edwards (1980) 认为, 以往有研究者检测了蚂蚁的杜氏腺, 发现其分泌物呈碱性, 故称其为碱腺, 然而近来研究发现这种叫法并不科学, 胡蜂毒腺和杜氏腺的分泌物可能都显酸性, 如东方胡蜂 *Vespa orientalis* 的杜氏腺  $\text{pH} = 6.0$ , 显然用酸、碱腺的称呼已经没有科学意义, 应该被停用。杜氏腺的功能目前尚不十分确定, 先前有人推测其分泌物与毒腺的分泌物一起在针鞘内混合形成毒液 (Bordas, 1895; Carlet, 1884), 但后来研究认为蜂毒的成分仅直接来源于毒腺和毒囊, 杜氏腺的分泌物却与蜂毒成分关系不大, 而是与卵的标记物质形成有关。这个观点得到了形态解剖结果的支持 (Lello, 1968; Billen, 1987)。胡蜂毒腺的末端开口在针鞘基部, 毒液直接通过螫针射出 (图 2-1E, 文后图版: 图 2-2H); 而杜氏腺的末端开口则在靠近针鞘基部的膜质区 (图 2-1E, 文后图版: 图 2-2J), 毒液仅达螫针基部的生殖腔中, 并未直接排到螫针内。

## 二、雄性生殖系统与雌雄交配

雄蜂的生殖系统包括 1 对精巢 (testes)、1 对输精管 (vas deferens), 输精管中部一段膨大成 1 对贮精囊 (seminal vesicle), 紧贴贮精囊的是发达的附腺 (accessory gland), 长袋状, 一端封闭, 另一端开口于贮精囊紧后端, 而后并入输精管, 两侧输精管于阳茎处合并成射精管 (ejaculatory duct), 末端开口于阳茎末端分叉处 (文后图版: 图 2-3G)。胡蜂亚科的种类精巢呈肾形, 两个精巢相对排列, 精巢由多个细小的精巢小管 (testicular follicle) 组成, 经各自的输精小管 (vas efferens) 汇入输精管 (文后图版: 图 2-3G、H)。羽化后精巢一周内很快退化直至消失, 贮精囊和附腺则逐渐膨大, 贮精囊贮存大量的线状精子 (sperm) (文后图版: 图 2-3J)。

膜翅目昆虫的外生殖器很相似, 但各部位的名称一直混乱 (Edwards, 1980;





Archer, 2012)。Snodgrass (1941) 认为膜翅目的雄性外生殖器构造不含任何腹部附肢，它的各个部分均由原始阳茎 (phallus) 在其壁上次生骨化而成。另外一些研究者认为外生殖器的外方部分来源于腹部附肢，只有最中央的部分相当于真正的插入器官[即阳茎 (aedeagus)]。这些矛盾无法在发育生物学研究中得到圆满解决，本文沿用赵修复 (1985) 翻译的命名对照系统，便于参考理解。胡蜂的雄性外生殖器的形状是分类的重要特征，由基环[basal ring, 又称生殖轴节 (gonocardo)]、阳基侧突基[basal paramere, 又称生殖茎节 (gonostipes)]、阳基侧突[paramere, 又称生殖负须节 (gonosquama)]、阳茎基腹铗 (volsella) 和阳茎 (aedeagus) 等部位组成，其中基环背面膜质，腹面高度骨化；阳基侧突基高度骨化，形成其余部位的保护腔，其背端缘和腹端缘常形成突起，分别称为背端突 (dorsal terminal process) 和腹端突[ventral (terminal process)]；阳基侧突末端常细指状，紧贴阳基侧突基内侧，称为阳基侧突刺 (parameral spine)；阳茎基腹铗基部愈合，端部分开成指状突 [digitus, 生殖内叶 (gonolacinia)] 和尖突 (cuspis)，阳茎基腹铗的形状在胡蜂科不同类群之间变化极大 (Carpenter, 1982)；阳茎末端为形状不同的阳茎瓣[penis valve, 又称阳端矢形突 (saggita)] (文后图版：图 2-3A)。外生殖器不用时缩在下生殖腔中保护起来。作者在荷兰莱顿的博物馆中发现了正在交配中的一对德国黄胡蜂 *Vespula germanica* 标本，观察了黄胡蜂交配时生殖器各部位的位置 (文后图版：图 2-3B~F)：雄蜂的阳基侧突基及阳基侧突在外侧夹持雌蜂腹部末端，阳茎基腹铗叶和基腹铗指状突基部突起夹住雌蜂下生殖板两侧边，以固定阳茎方向，阳茎插入孔位于螫针基部形成中央围成的膜区，即生殖腔末端开口处 (文后图版：图 2-3C~F)，雌蜂的螫针缩在腹部针腔不外露 (文后图版：图 2-3D)。

了解生殖系统的构造后，有趣的问题是：既然胡蜂的产卵器丧失了产卵功能，那胡蜂的卵又是从哪里产出的？螫针那么长，会不会影响到雌雄交配？事实上，不少膜翅目昆虫的卵无论直径大小如何，均由产卵器末端挤出，如寄生蜂用尾针将卵直接通过刺穿表皮，产入寄主体内，但胡蜂、蜜蜂等蜇人的蜂类 (stinging Hymenoptera) 却不同，它们的针状产卵器完全丧失产卵功能，成了防御的武器，卵是从位于螫针基部的生殖腔 (槽针腹面基部宽大膜区内) 的末端开口处产出 (Snodgrass, 1935)。

## 第二节 蜂毒的成分及致死原因

### 一、蜂毒的主要成分

“物竞天择、适者生存”，大自然的生存法则揭示了生物的进化动力，对昆虫来说，捕食者与猎物及入侵者之间的较量是其进化的动力。毒腺作为膜翅目针尾