

基于几何形态测量学的黄蜻翅的雌雄二态性研究*

白 义^{1, 2**} 戴董峰² 包克瓿² 邱安妮² 梁仁杰² 王海瑞³

(1. 陕西师范大学, 动物研究所 西安 710062; 2. 台州学院, 生命科学学院 台州 317000; 3. 台州学院, 体育科学学院 台州 317000)

摘要 【目的】本研究运用几何形态测量学方法对黄蜻 *Pantala flavescens* Fabricius 前翅和后翅的雌雄二态性进行分析, 探讨黄蜻雌性在翅上的形态差异。【方法】通过对黄蜻的前翅和后翅做数字化标点, 获得翅的形态信息。经主成分分析(PCA)和薄片样条法(TPS)获得雌雄性在翅型和翅脉上的差异性。

【结果】PCA 结果表明, 黄蜻雌雄性的前翅和后翅在翅型、翅脉结构上存在着明显差异, 而且后翅间的差异更大。经 TPS 分析可知, 雌性黄蜻前翅上的差异部位主要发生在亚翅结和三角室, 后翅的差异部位主要发生在亚翅结、肘脉域和臀角区域。对黄蜻前后翅的大小分析(CS)可知, 雌性黄蜻前后翅较大, 雄性黄蜻前后翅较小。【结论】黄蜻雌雄性间的翅型结构差异性表明雌雄性在其各自生活史中履行不同的职责, 特定的飞行模式逐渐形成特定的翅型、翅脉结构。

关键词 黄蜻, 雌雄二态性, 几何形态测量学, 翅, 形态差异

Using geometric morphometrics to quantify the sexual dimorphism of *Pantala flavescens*

BAI Yi^{1, 2**} DAI Dong-Feng² BAO Ke-Ou² QIU An-Ni² LIANG Ren-Jie² WANG Hai-Rui³

(1. Institute of Zoology, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; 2. School of Life Sciences, Taizhou University, Taizhou 317000, China; 3. School of Sports Sciences, Taizhou University, Taizhou 317000, China)

Abstract [Objectives] To quantify sexual wing dimorphism in *Pantala flavescens* Fabricius. [Methods] We obtained wing shape information by digitizing the fore and hindwings of *P. flavescens*. Sexual dimorphism in wing shape and vein structure was then analyzed by principal component analysis (PCA) and the thin-plate spline (TPS) graphical technique. [Results] The PCA results indicate significant sexual dimorphism in the fore and hindwing. TPS indicates that forewing differences are mainly in the nodus and triangle, whereas hindwing differences were mainly in the nodus and in the area of the cubital and anal veins. Centroid size (CS) indicates that females have a bigger fore and hindwing than males. [Conclusion] Sexual dimorphism in wing shape in *P. flavescens* probably reflects selection for different wing shape and vein structure in each sex.

Key words *Pantala flavescens*, sexual dimorphism, geometric morphometrics, wings, shape variation

在大多数动物类群中, 同种个体间雌雄差异性是一个非常普遍的现象。同种昆虫的雌、雄个体除生殖器官的差异外, 在大小、颜色、结构等方面也常有明显差异, 这种现象叫昆虫的雌雄二态性现象(王孟卿和杨定, 2005; Okada *et al.*,

2006)。昆虫的雌雄二态性大致可以分为3种类型, 首先是雌雄性上的差异, 如跟生殖有关的雌性和雄性生殖节的差异, 其次是第二性特征, 如蜻蜓雄虫腹部末端具有肛附器, 而雌虫没有。第三是二态性表现在其他身体结构上可量化的

* 资助项目 Supported projects :国家自然科学基金项目(31402006) ;浙江省教育厅科研计划基金项目(Y201120718),(Y201329402) ;台州学院青年基金项目(2013QN27)

**通讯作者 Corresponding author, E-mail: baiyi@tzc.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-10-27, 接受日期 Accepted: 2015-01-26

差异,如体型大小、翅型和翅脉的差异(David *et al.*, 2006)。昆虫的雌雄二态性一直是生物学家研究的热点问题,一些进化生物学家通过大量比较不同物种中雌雄差异性,进而推断雌雄二态性的起源、功能以及适应的意义。

蜻蜓是研究昆虫雌性二态性形成和演化的理想生物(Johansson *et al.*, 2005; Serrano-Meneses *et al.*, 2008)。首先,蜻蜓目中的雌雄二态性较为普遍,在不同的种类中,其雌雄二态性表现也不同,有雄性占优(Male-biased)的种类,表现为雄性个体较雌性大。也有雌性占优(Female-biased)的种类,表现为雌性个体较雄性大(Anholt *et al.*, 1991)。其次,在一些种类中,雄性具有巡逻和保卫领地的行为,雌性负责产卵。而另一些种类中雄性不具备攻击能力也没有固定领地。而是通过灵巧敏捷的体型俘获异性。第三,一些蜻蜓的雌性和雄性在外形上极为相似,体色和大小也近乎相同,其微小的差异仅见于生殖节,仅从外形上很难直接区分。然而蜻蜓的求偶、领地等行为与其大而透明的翅密切相关,那么蜻蜓除生殖节之外在其翅型、翅脉中是否存在差异,至今不得而知。最后,从系统发生的角度看,蜻蜓科和属的鉴定研究中,对其雌雄二态性的认识也尤为必要。

近年来,几何形态测量学方法(Geometric morphometric)的出现为生物机体结构的差异分析提供了可能(白明和杨星科, 2007)。几何形态学方法通过叠印法有效去除因形态大小、位置变化所造成的影响,运用量化分析有效计算种间的形态差异(Villemant *et al.*, 2007; Bublik *et al.*, 2008)。具体来说几何形态测量法是将研究对象的形状转化为二维或三维坐标系中的点阵,并将对象的形状作为整体进行比较以获得形态差异的多变量分析方法(Adams *et al.*, 2004; Zelditch, 2004; Mitteroecker and Gunz, 2009)。该方法克服了早期形态测量分析仅依靠线性距离、相对面积、角度等指标来描述个体差异的缺点,通过对不同地标志点的量化信息的整合,能够更准确地借助数据再现研究对象的整体轮廓,并且显示个体间微小的差异(Rohlf and Marcus, 1993)。近

年来,几何形态测量学方法越来越多的运用于昆虫学的相关领域(白明等, 2014)。如昆虫近缘种的形态演化规律(Outomuro *et al.*, 2013)、种间或种下阶元的形态分化规律以及昆虫形态分化与地理环境因素的相关性方面(Hernández *et al.*, 2010; Kitthawee and Rungsri, 2011),还有一些研究运用几何形态测量学方法探讨昆虫的个体发育中的异速生长以及昆虫求偶、鸣声行为与机体结构的协同进化规律(Fusco and Minelli, 2010; Klingenberg *et al.*, 2010)。在国内,几何形态测量学方法逐渐被国内的研究者认识并加以使用(刘武等, 2010; 张晶晶等, 2014),但是在昆虫雌雄二态性的研究中还不多见。

黄蜻 *Pantala flavescens* Fabricius 为蜻蜓科黄蜻属下的一种,广泛分布于世界温带至热带地区,具有两对大而透明的膜质翅,网状翅脉清晰可见(刁萍萍和徐爱春, 2011)。蜻蜓的翅型和翅脉中蕴含着丰富的种间变异信息,常作为蜻蜓种类划分的重要依据(隋敬之和孙洪国, 1984; 张大治和郑哲民, 2004)。本研究以浙江省临海市括苍山周边常见的黄蜻前翅和后翅为对象,运用几何形态测量学方法,研究雌性和雄性黄蜻在翅上的形态差异,进而判断其雌雄二态性现象。

1 材料与方法

1.1 标本的采集与处理

本研究所用的黄蜻于2012年9月至10月,采自浙江省临海市括苍山的周边地区。黄蜻是我国最常见的蜻蜓,别名:薄翅蜻蜓,属蜻蜓目 Odonata、差翅亚目 Anisoptera、蜻科 Libellulidae、黄蜻属 *Pantala*, 腹长 27~32 mm, 后翅 38~40 mm, 翅痣 2.5~3 mm, 肛腹器 3.5~4 mm。

活体的蜻蜓用毒瓶麻醉致死,然后展翅定型,并进行分类鉴定。根据黄蜻腹部第2、3节腹面有无交合器,可以对黄蜻的雌雄性进行分类,其中具有交合器的为雄性黄蜻。另外,也可以根据黄蜻腹部第8、9节的腹面有无生殖瓣或

产卵器进行区分,其中具有生殖瓣或产卵器为雌性黄蜻。选择发育完全、翅型完整的黄蜻雌雄性分别进行排序、编号。本研究中雌性黄蜻为 11 只,雄性黄蜻为 10 只,所有黄蜻选择其右侧的前后翅做形态分析。用小型尖头镊子夹取前翅、后翅的基部,将黄蜻前、后翅完整地从小胸部剥离,尽可能减少翅基上粘连胸部肌肉,以免对膜质的翅造成损坏。将取下的前、后翅分别置于洁净的载玻片上,展平,另取一块等大的载玻片覆盖在上面,用透明胶带将载玻片两端固定,并贴上编号以备。

将处理好的黄蜻前翅和后翅标本置于翻拍架上,衬以白色背景。用尼康 5100 单反数码相机进行拍摄。拍摄前先固定焦距,并保持镜头与拍摄面垂直,获取清晰的数码图像,所有标本都在同一标准下完成拍摄。

1.2 数据的提取与标准化处理

用 TPSdig2 软件分别对黄蜻雌雄性的前后翅进行数字化标点(地标志点 Landmark, LM),前翅标记 19 个点(图 1),后翅标记 18 个点(图 2),所有标点都选择翅脉稳定的交叉点。前翅和后翅的地标志点名称、位置基本一致,分别为:LM1,前缘脉起始端;LM2,前缘脉末端;LM3,翅痣左侧;LM4,翅痣右侧;LM5,第 1 径脉末端;LM6,第 3 径脉末端;LM7,第 4 径脉末端;LM8,前中脉末端;LM9,肘脉末端;LM10,臀角;LM11,臀脉末端;LM12-14,亚翅结;LM15,中叉。前翅 LM16 为弓脉 LM17-19 为三角室,而后翅的 LM16-18 为三角室。

运用 IMP 系列软件中的 CoordGen6 (Coordinate Generation)软件对雌、雄性黄蜻的前翅和后翅的地标志点坐标值进行叠印处理,即普氏叠加法(Procrustes superimposition),排除原始坐标值包含的非形状因素,如标本摆放的方向、位置、坐标系的选取(如原点、刻度)等影响。通过置中、旋转以及坐标系重置,获得雌、雄性黄蜻的前翅和后翅的平均轮廓信息以及每个个体的新的地标志点信息。在叠印处理中,前翅和后翅分别选择 LM1 和 LM4 设置基线。

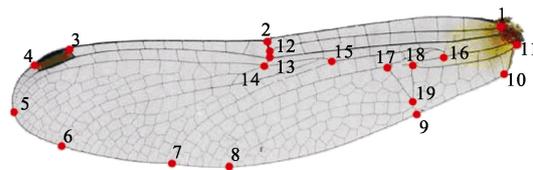


图 1 黄蜻前翅形态测量的地标志点
Fig. 1 Distribution of landmarks on forewing of *Pantala flavescens*

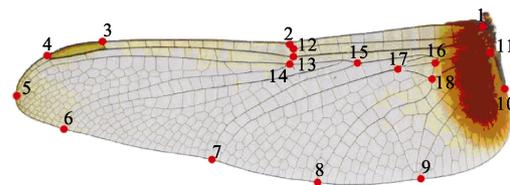


图 2 黄蜻后翅形态测量的地标志点
Fig. 2 Distribution of landmarks on hindwing of *Pantala flavescens*

1.3 数据的分析与统计

根据上述所取的地标志点数据,对蜻蜓的前翅和后翅分别做主成分分析(Principal components analysis, PCA)。PCA 是一种数学变换的方法,它把给定的一组相关变量通过线性变换转成另一组不相关的变量,这些新的变量按照方差依次递减的顺序排列。在数学变换中保持变量的总方差不变,使第一变量具有最大的方差,称为第一主成分(PC1),第二变量的方差次大,并且和第一变量不相关,称为第二主成分(PC2),依次类推。其目的在于用较少的变量去解释原来资料中的大部分变异,将许多相关性很高的变量转化成彼此相互独立或不相关的变量。本研究中主成分分析借助 PAST 软件进行,可以提取出对形状变异贡献较大的变量,并且根据雌性和雄性个体在坐标轴上的聚散情况,进一步确定雌雄性之间的形态关系。在主成分分析的基础上,再对样本数据进行薄片样条法(Thin plate spline, TPS)分析,该方法是通过叠加对应标志点,解析标志点差异,以可视化图例的方式来展示各样本在翅脉形状方面的差异,本研究中使用扭曲能量矩阵(Bending energy matrix)来显示雌雄黄蜻的具体差异部位。

用中心值 (Centroid size, CS 值) 来计算蜻蜓前翅和后翅的大小,中心值是所有地标志点到重心点距离的平方累加值的平方根。任何标本的大小均可通过中心值的大小进行衡量。

2 结果与分析

2.1 黄蜻雌雄性前后翅的 PCA 分析

依据地标志点信息,对黄蜻的前翅和后翅分别做主成分分析。结果表明,黄蜻前翅的主成分分析中,第一主成分 (PC1) 占据总变异量的

34.55%, 第二主成分 (PC2) 占据总变异量的 20.21%, 前两个主成分总共占据了总变异量的 54.76%, 能够说明雌性黄蜻和雄性黄蜻在前翅上的主要差异 (图 3)。对黄蜻后翅的主成分分析中,第一主成分 (PC1) 占据总变异量的 36.84%, 第二主成分 (PC2) 占据总变异量的 25.71%, 前两个主成分总共占据了总变异量的 62.55%, 能够说明雌性黄蜻和雄性黄蜻在后翅上的主要差异 (图 4)。从 PCA 散点图可知, 雄性黄蜻和雌性黄蜻的前翅 (图 3) 在 PC1 轴上有部分重叠,

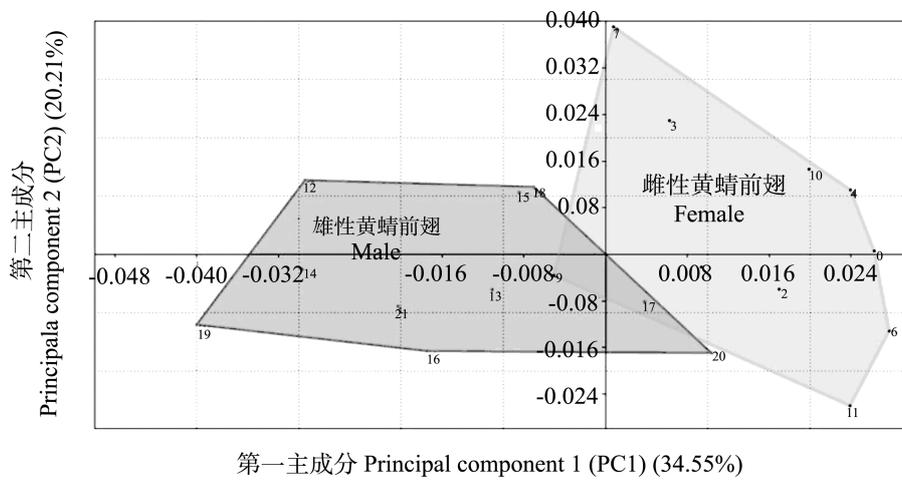


图 3 雌性黄蜻和雄性黄蜻前翅第一主成分 (PC1) 和第二主成分 (PC2) 散点图
 Fig. 3 The first principal component (PC1) and the second principal component (PC2) scatter plots of the forewing between female and male of *Pantala flavescens*

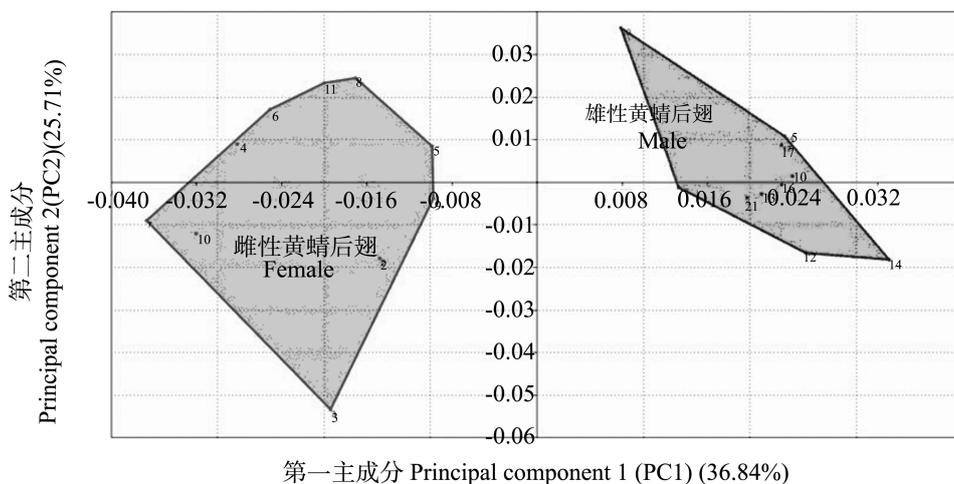


图 4 雌性黄蜻和雄性黄蜻后翅第一主成分 (PC1) 和第二主成分 (PC2) 散点图
 Fig. 4 The first principal component (PC1) and the second principal component (PC2) scatter plots of the hindwing between female and male of *Pantala flavescens*

但大部分区域分开,说明黄蜻的前翅在雌雄性间存在差异,但有些个体间差异不明显。雄性黄蜻和雌性黄蜻的后翅(图 4)在 PC1 轴上完全分开,散点间没有重叠,表明雌性黄蜻后翅和雄性黄蜻后翅的差异非常明显。后翅能够将其雌雄性进行有效区分。

2.2 黄蜻雌性前后翅的 TPS 分析

经薄片样条法分析获得的黄蜻每个个体的前后翅对其平均形态的相对扭曲,在 PC1 轴上表示为 PC1 (+) 和 PC1 (-) (图 5),从相对扭曲图可以看出黄蜻雌雄性在前翅差异部位,主要发生 LM12-14,亚翅结,LM17-19,三角室。结合图 3 和图 4 可知,雄性前翅的亚翅结较小,三角室较大,而雌性则相反。黄蜻雌雄性在后翅的主要差异部位发生在 LM8 和 LM9 之间,即肘脉域;LM10 和 LM11 之间,即臀角区域;LM12-14,亚翅结。结合图 3 和图 4 可知,雄性后翅的臀角区域较大,肘脉域较小,亚翅结较小,而雌性则相反。

2.3 黄蜻雌雄性前后翅的大小 (CS) 分析

黄蜻前翅和后翅的中心值分析表明(图 6),雌性黄蜻的前翅和后翅的中心值较大,即具有较大的翅。而雄性黄蜻的前翅和后翅中心值较小,即具有较小的翅。

3 讨论

蜻蜓与大多数昆虫一样,普遍存在着雌雄二态性现象。二态性是昆虫的基本生物学现象,也是昆虫生存竞争和适应环境过程中长期进化选择的结果。本研究运用几何形态测量学方法对黄蜻前翅和后翅的分析结果表明,黄蜻的雌雄性间,前翅和后翅在翅型、翅脉结构上存在着明显差异,而且后翅间的差异更大(图 4)。表明雌雄二态性在黄蜻的翅型和翅脉间客观存在。尽管属于同一种类,而且其翅型结构,大小的差异用肉眼几乎无法区分。几何形态测量学方法的出现为此类问题的解决提供了便利,本研究中运用几何形态测量学方法分析雌雄性黄蜻翅型和翅脉上的二态性,有效发现黄蜻前翅以及后翅在翅型、翅脉间的微小变化。几何形态测量学方法克服了长期以来形态差异描述中仅依据单一指标或几个独立变量比较的缺陷,它通过提取生物结构上地标志点的几何位置信息,去除非形态因素影响(叠印法),对生物体整体轮廓进行量化分析,并形成多变量的连续性指标,分别说明生物结构上具体的差异部位,以数值和图画的形式直观表达生物体形态结构的差异性(白明等, 2014)。因此,几何形态测量学方法将日益成为

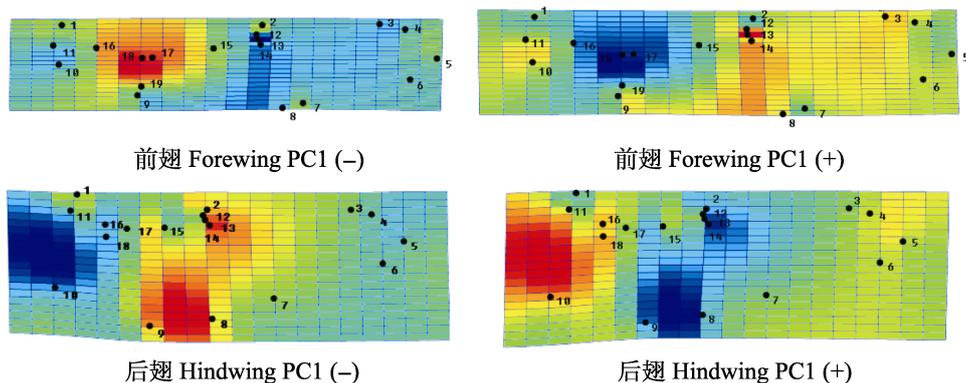


图 5 黄蜻雌雄性前后翅的 TPS 分析

Fig. 5 The TPS analyze of forewing and hindwing between female and male of *Pantala flavescens*

4 个网格分别表示在各自 PC 极端状态下的翅轮廓形状,红色表示与平均轮廓相比某个体在此部位扩大,蓝色表示此部位缩小。

4 grid show the extreme conditions of wing shape in each PC contrast to average shape.

Red means expand while blue is the shrink between the landmarks on the wing.

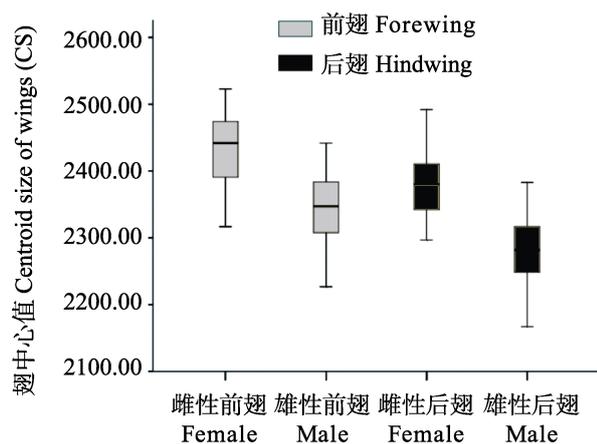


图 6 黄蜻雌性前后翅的大小分析 (中心值 CS)
 Fig. 6 The wing size analyze of forewing and hindwing between female and male of *Pantala flavescens* (centroid size, CS)

昆虫形态研究的标准方法,未来将会扮演更加重要的角色。

本研究中黄蜻的雌雄二态性在翅型、翅脉间的差异主要发生在亚翅结、三角室、肘脉域以及臀角区域。其中亚翅结是蜻蜓在飞行中翅表面受力差异的重要分界,亚翅结之下至翅的末端是蜻蜓飞行中动力荷载的主要部位,也是蜻蜓保持平衡和飞行惯性的主要部位 (Jongerus and Lentink 2010; Hamamoto *et al.*, 2010)。三角室和臀角区域可能跟蜻蜓的振翅频率以及减少迁飞中的空气阻力有关 (Hamamoto *et al.*, 2010)。蜻蜓雌雄性在其生活史中各自承担着不同的责任。雄性黄蜻负责领地保卫,必须具备快速迁飞的能力。而雌性黄蜻负责产卵工作,则体型较大。因此雌性黄蜻具有较大的亚翅结以及肘脉域可能对其承担更多的体重以及飞行中的平衡是有利的。另外,蜻蜓在飞行中交配,雌雄蜻蜓处于不同的体位。雌性蜻蜓在产卵点水的过程中要保持一种平衡。这些行为上的差异性可能成为黄蜻雌雄性在翅型、翅脉间形成二态性的重要原因。

从翅的大小来看,黄蜻的雌雄二态性还表现为雄性的前翅和后翅略小,雌性的前翅和后翅略大 (图 6)。较大的翅意味着飞行中能够承担更多的体重,即个体较大。对于雌性来说,繁殖后代需要消耗大量的能量,雌性较大的体型更有利

于种群的延续。然而,在蜻蜓目中,并非所有的蜻蜓都是雌性占优,有一些种类如色蟌科的 *Hetaerina americana* 和蜻科的 *Orthemis ferruginea* 为雄性占优的种类 (Anholt *et al.*, 1991)。一些研究者认为蜻蜓雌雄二态性的形成首先是同一种类为获得配偶青睐而引起的行为和形态上的竞争,较大的翅在飞行和雄性对雄性的打斗中处于上风,有利于领地的保护 (Lindenfors *et al.*, 2002), 因此,这些种类会形成雄性个体较大现象。

参考文献 (References)

- Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE, 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5–16.
- Anholt BR, Marden JH, Jenkins DM, 1991. Patterns of mass gain and sexual dimorphism in dragonflies (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology*, 69(5): 1156–1163.
- Bai M, Yang XK, 2007. Application of geometric morphometrics in biological researches. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(1): 143–147. [白明, 杨星科, 2007. 几何形态测量法在生物形态学研究中的应用. *昆虫知识*, 44(1): 143–147.]
- Bai M, Yang XK, Li J, Wang WC, 2014. Geometric morphometrics, a super scientific computing tool in morphology comparison. *Chinese Science Bulletin*, 59(10): 887–894. [白明, 杨星科, 李静, 王文成, 2014. 几何形态测量学: 关于形态定量比较的科学计算工具. *科学通报*, 59(10): 887–894.]
- Bubliy OA, Tcheslavskaja KS, Kulikov AM, Lazebny OE, Mitrofanov VG, 2007. Variation of wing shape in the *Drosophila virilis* species group (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46(1): 38–47.
- David JR, Araripe LO, Bitner-Mathé BC, Capy P, Goñi B, Klaczko LB, Legout H, Martins MB, Voudibio J, Yassin A, Moreteau B, 2006. Sexual dimorphism of body size and sternopleural bristle number: a comparison of geographic populations of an invasive cosmopolitan drosophilid. *Genetica*, 128(1): 109–122.
- Diao PP, Xu AC, 2011. Odonata in the Siming Mountains, Ningbo. *Chinese Bulletin of Entomology*, 48(2): 435–441. [刁萍萍, 徐爱春, 2011. 宁波四明山区的蜻蜓. *应用昆虫学报*, 48(2): 435–441.]
- Fusco G, Minelli A, 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365(1540): 547–556.

- Hamamoto M, Ohta Y, Hara K, Hisada T, 2010. Basic design strategy for stiffness distribution on a dragonfly-mimicking wing for a flapping micro aerial vehicle. *Advanced Robotics*, 24(5): 861–877.
- Hernández LN, Barragán AR, Dupas S, Silvain JF, Dangles O, 2010. Wing shape variations in an invasive moth are related to sexual dimorphism and altitude. *Bulletin of Entomological Research*, 100(5): 529–541.
- Johansson F, Crowley PH, Brodin T, 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4): 507–513.
- Jongerus SR, Lentink D, 2010. Structural analysis of a dragonfly wing. *Experimental Mechanics*, 50(9): 1323–1334.
- Kitthawee S, Rungsri N, 2011. Differentiation in wing shape in the *Bactrocera tau* (Walker) complex on a single fruit species of Thailand. *Scienceasia*, 37(4): 308–313.
- Klingenberg CP, Debat V, Roff DA, 2010. Quantitative genetics of shape in cricket wings: developmental integration in a functional structure. *Evolution*, 64(10): 2935–2951.
- Liu W, Clarke R, Xing S, 2010. Geometric morphometric analysis of the early Pleistocene hominin teeth from Jianshi, Hubei Province, China. *Science China(Earth sciences)*, 40(6): 724–736.[刘武, Clarke R, 邢松, 2010. 湖北建始更新世早期人类牙齿几何形态测量分析. *中国科学: 地球科学*, 40(6): 724–736.]
- Lindfors P, Tullberg BS, Biuw M, 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(3): 188–193.
- Mitteroecker P, Gunz P, 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2): 235–247.
- Okada K, Miyanoshita A, Miyatake T, 2006. Intra-sexual dimorphism in male mandibles and male aggressive behavior in the broad-horned flour beetle *Gnatocerus cornutus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Insect Behavior*, 19(4): 457–467.
- Outomuro D, Adams DC, Johansson F, 2013. Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology*, 13: doi:10.1186/1471-2148-13-118.
- Rohlf FJ, Marcus LF, 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4): 129–132.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E, Székely T, 2008. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(5): 1259–1273.
- Sui JZ, Sun HG, 1986. The Common Odonata of China. Beijing: Agriculture Press. 1–322. [隋敬之, 孙洪国, 1984. 中国习见蜻蜓. 北京: 农业出版社. 1–322.]
- Villemant C, Simbolotti G, Kenis M, 2007. Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. *Systematic Entomology*, 32(4): 625–634.
- Wang MQ, Yang D, 2005. Sexual dimorphism in insects. *Chinese Bulletin of Entomology*, 42(6): 721–725. [王孟卿, 杨定, 2005. 昆虫的雌雄二型现象. *昆虫知识*, 42(6): 721–725.]
- Zelditch ML, Swiderski D, Sheets HD, 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. New York and London: Elsevier Academic Press. 1–437.
- Zhang DZ, Zheng ZM, 2004. Research progresses and status on Odonata of China. *Journal of Shaanxi Normal University (Natural Science Edition)*, 32(S2): 97–100.[张大治, 郑哲民, 2004. 中国蜻蜓目昆虫研究现状. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 32(S2): 97–100.]
- Zhang JJ, Bai Y, Wang GH, 2014. Using geometric morphometric techniques to analyze wing variation of common dragonflies. *Journal of Ningxia University(Natural Science Edition)*, 35(1): 66–70. [张晶晶, 白义, 王贵虎, 2014. 基于几何形态测量学的几种蜻蜓翅的形态分析. *宁夏大学学报(自然科学版)*, 35(1): 66–70.]