研究论文

基于几何形态学对三种实蝇翅脉形态分析 (Diptere: Tephritidae: *Bactrocera*)*

李 玲[1**] 党海燕[2] 丁三寅[2] 詹庆斌[3] 高玲玲[4]
马瑞燕[1] 赵志国[1] 张利军[1***]

（1. 山西农业大学农学院，太谷 030801；2. 山西省出入境检验检疫局，太原 030024；3. 南京森林警察学院，南京 210023；4. 澳大利亚联邦科学与工业研究组织植物工业部，文布利 6913）

摘 要 【目的】 离腹寡毛实蝇属 *Bactrocera* 实蝇种类形态相似，较难区分，该属多数物种为具有重要经济意义的检疫性害虫。本研究基于几何形态学方法对我国分布的离腹寡毛实蝇属 *Zeugodacus* 亚属 3 种重要检疫性实蝇进行翅脉形态定量分析，探讨 3 种实蝇在翅脉形态上的差异变化，为实蝇的检疫鉴定提供新方法。**【方法】** 采用地标点法对 3 种共 180 头雄性实蝇标本右翅翅脉标记 19 个地标点，通过计算质心值（CS）、普氏叠加（Procrustes superposition）、主成分分析（PCA）、多变量方差分析（MANOVA）及薄板样条分析（TPS）比较了 3 种实蝇翅的大小、讨论了翅脉形态变异的主要部位与变化趋势。**【结果】** 翅脉质心值的单因素方差分析（One-way ANOVA）结果表明：3 种实蝇翅形大小差异显著（F=141，df=179，P<0.001），具条实蝇 *Bactrocera*（*Zeugodacus*）*scutellata*（Hendel）的翅形相对较大，南瓜实蝇 *B.*（*Z.*）*tau*（Walker）次之，瓜实蝇 *B.*（*Z.*）*cucurbitae*（Coquillellett）翅形相对较小；PCA 与 MANOVA 分析结果表明 3 种实蝇翅脉形状差异显著，TPS 分析结果显示 3 种实蝇翅脉形状差异发生部位主要为翅端第 5 径室和翅端第 2 中室区域。**【结论】** 几何形态学方法可用于实蝇种间的分类，本研究的 3 种实蝇翅脉形态变异主要发生在翅端第 5 径室和翅端第 2 中室区域，或可作为实蝇分类中的一个重要参考依据。

关键词 实蝇，几何形态学，地标点，普氏叠加，翅脉

A preliminary geometric morphometric analysis of wing shape variation among three important species of the genus *Bactrocera* (Diptere: Tephritidae)

LI Ling[1**] DANG Hai-Yan[2] DING San-Yin[2] ZHAN Qing-Bin[3] GAO Ling-Ling[4]
MA Rui-Yan[1] ZHAO Zhi-Guo[1] ZHANG Li-Jun[1***]

(1. College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China; 2. Shanxi Entry-Exit Inspection& Quarantine Bureau, Taiyuan 030024, China; 3. Nanjing Forest Police College, Nanjing, 210023, China; 4. CSIRO Plant Industry, Wembley 6913, Australia)

Abstract [Objectives] To ascertain whether geometric morphometrics is a reliable method for identifying species of the genus *Bactrocera*, which are challenging to identify due to their similar morphology. Accurate identification is important because the great majority of species in this genus are economically important quarantine pests. **[Methods]** Geometric morphometrics was used to evaluate wing size and shape variation among three important species of the genus *Bactrocera's* subgenus *Zeugodacus*. Ninteen landmarks were measured on the right wings of 180 male specimens from these 3 species and

*资助项目 Supported projects：国家公益性行业（农业）科研专项（201103024）；山西省农业技术推广示范行动项目（SNJTGSFXD201403-2）；植物保护学研究生教育创新（J201582045）

**第一作者 First author，E-mail：18735424250@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：butterflycoco@163.com

收稿日期 Received：2016-05-30，接受日期 Accepted：2016-10-24

used to generate geometric morphometric size and shape data. The wing size and shape information were analyzed based on Centroid size, Procrustes superimposition, Principal component analysis (PCA), Multivariate analysis of variance (MANOVA) and Thin plate spline analysis (TPS). **[Results]** A one-way ANOVA of centroid size indicated that there were significant differences (F=141, df=179, P<0.001) in wing size among the three species: *Bactrocera* (*Zeugodacus*) *scutellata* (Hendel) had the biggest wing centroid size, *B.* (*Z.*) *tau* (Walker) the next largest, and *B.* (*Z.*) *cucurbitae* (Coquillellett) the smallest. PCA and MANOVA showed that there were significant differences in wing shape among the three species, and TPS showed that wing differences among the three species were mainly in the distal 5th radial cell and distal 2nd medial cell. **[Conclusion]** Fruit flies of the genus *Bactrocera* can be reliably identified by geometric morphometrics, a new tool for identifying species of this genus.

Key words Tephritidae, geometric morphometric, landmarks, procrustes superimposition, venation

实蝇属双翅目 Diptere，实蝇科 Tephritidae，是一类具有重要经济意义的昆虫，迄今全世界已知共约 500 属 4 500 余种，其中果蔬类有害实蝇类群达 15 属 22 亚属 150 余种（汪兴鉴，1995；张永庆等，2014）。除北极和南极地区外，实蝇广泛分布于世界各地，以热带和亚热带为多（陈旭等，2010）。全国实蝇监测调查结果显示，我国大陆发生具有经济意义的实蝇主要为离腹寡毛实蝇 *Bactrocera* Macqart，离腹寡毛实蝇类群中，又以桔小实蝇 *Bactrocera* （*Bactrocera*）*dorsalis*（Hendel）、瓜实蝇 *B.*（*Zeugodacus*）*cucurbitae*（Coquillellett）和南瓜实蝇 *B.*（*Z.*）*tau*（Walker）3 种实蝇为优势种（梁广勤等，2008）。实蝇的鉴定目前主要通过中胸背板、翅和生殖器等一系列形态特征来进行（吴佳教等，2009）。而离腹寡毛实蝇属的许多物种形态差异微小，鉴别困难，因此一直是广大检疫工作者及分类学者鉴定工作中的一个难题。

几何形态学的出现为定量分析生物机体结构差异提供了可能（白明和杨星科，2007）。几何形态学是基于笛卡尔坐标对形状特征进行定量描述和分析的统计分析方法，它应用多种数学统计分析方法，将形态差异中的大小因素剔除，只保留形状因素，然后通过少数几个变量，根据地标点坐标所提供的形状信息，定量对形状变异加以描述，能准确直观地解释不同生物体种内与种间微小的形状差异（Kaliontzopoulou *et al.*，2007；Mitteroecker and Gunz，2009；闫宝荣和花保祯，2010）。由于其操作简便迅速、可重复性强、耗费资金小、输出结果更为直观等优点，成为形状分析的有力工具。如白明等（2015）运用几何形态学对金龟甲科昆虫在 3 种不同取食结构（植食性、杂食性和粪食性）下的口器进行比较分析，以此推断出金龟甲的取食结构与其口器下颌骨的进化关系；索忠毅等（2015）运用几何形态学分析了中国白星花金龟地理种群形态变异部位，证实前胸背板和鞘翅上的白斑可作为其种群变异的评价指标。

昆虫翅容易测量，且不易发生形变，所以早期的学者就认识到昆虫翅特别适合进行生物测量学研究（Dujardin *et al.*，2003）。近年来，随着计算机和统计学理论的的不断发展与完善，基于昆虫翅的几何形态学在昆虫分类研究中得到了越来越多的应用。在我国，白明等（2012）使用几何形态学对鞘翅目蜣螂后翅进化模式进行了研究，推测了其祖先可能的后翅形态；Zhan 和 Wang（2012）使用几何形态学对 5 种蚁蛉翅进行了轮廓法分析，证明了几何形态学在蚁蛉分类中的准确性；温光华等（2015）使用几何形态学对 5 种稻蝗前后翅进行了形态变化研究，得出其翅形变化与稻蝗的系统发育一致的结论，并指出翅的变异部位可作为稻蝗物种分类的特征；白义等（2015）运用几何形态学通过对黄蜓翅的雌雄性标点分析，得出黄蜓雌雄性间的翅型二态差异结论等。

翅作为实蝇鉴别的一个重要特征，长期以来在形态鉴定中都集中于对翅面斑纹的观察比较，而对翅脉的形态变化及其差异部位描述模糊，缺乏量化的标准，在鉴定中肉眼很难区分，经常被忽视，因此对于实蝇翅脉形态的量化分析是一项

非常重要的工作。在国外，Schutze 等（2012）利用几何形态学法分析实蝇翅脉 15 个地标点数据，从翅的大小和形状两方面阐述了桔小实蝇复合体中 4 个姐妹种不同地理种群间的差异；Dujardin 和 Kitthawet（2013）运用几何形态学法根据翅的形态差异成功区分老挝和台湾地区不同寄主上的两种南瓜实蝇隐秘种；Perre 等（2014）使用几何形态学通过对按实蝇属的 3 个种的翅形和生殖器的比较分析，成功将 3 个种分开。然而我国对于实蝇翅的几何形态学分析鲜有报道。

本研究以我国分布的离腹寡毛实蝇属 *Zeugodacus* 亚属 3 种重要检疫性实蝇：具条实蝇 *B.*（*Z.*）*scutellata*（Hendel）、南瓜实蝇和瓜实蝇为研究对象，运用几何形态学对这 3 种实蝇翅脉形态进行差异分析，探究该方法是否适用于这 3 个种的分类鉴定，找出不同种间的变异部位，以期为实蝇的形态分类、检疫鉴定提供可借鉴的新方法。

1 材料与方法

1.1 标本采集与鉴定

本研究所用标本均采用诱捕法于 2014 年 7 月至 9 月采自于山西、福建、广州等地。诱剂为瓜实蝇引诱剂（Cuelure，简称 Cue，即诱蝇酮），由侯马进出境检验检疫局提供；诱捕器为塑料圆筒状实蝇诱捕器（专利号：ZL201020508070.5），由英格尔生物科技有限公司生产提供。

将诱集获得的实蝇带回实验室整理烘干，依据梁广勤等（1996）《亚太地区寡毛实蝇》和吴佳教等（2009）《实蝇类重要害虫鉴定图册》等资料在体视显微镜下对标本进行鉴定分类。根据鉴定结果选择翅形完整的离腹寡毛实蝇属 *Zeugodacus* 亚属 3 种共 180 头雄性成虫实蝇标本（表 1）进行编号整理，浸入 75%酒精溶液放于 －4℃冰箱备用。

1.2 数据采集

1.2.1 翅形图片获取 取所收集鉴定好的实蝇标本，用尖头镊子拔取完整右翅放于蒸馏水或酒精中清洗干净，并使其完全舒展，然后放于干净载玻片上，展平，盖上盖玻片，贴上透明胶带将其固定并标以编号备用。将处理好的实蝇右翅标本置于 Leica M165C/MC120HD 立体显微镜/显微镜成像系统（上海徕卡仪器有限公司）下进行拍照，所有翅标本图片在采集过程中均保持一致的摆放位置，并附以相应的标尺，保存为 TIFF 格式。

1.2.2 地标点提取 地标点法是几何形态学中最常用的一种方法，它是借助笛卡尔坐标在所研究对象的形态结构上标取一系列同源性标点，将标点数据矢量化，则构成每个标本的形状空间结构（Bookstein，1991）。用 tpsUtil 1.60（Rohlf，2013）将翅形图片格式文件转化为 TPS 格式文件，然后用 tpsDig 2.19（Rohlf，2015）分别对实蝇翅进行标点数据采集，每张图片地标点的顺序必须一致且标点数量相同，根据实蝇翅脉交点特征，选择特征明显的结合点共标记 19 个地标点（图 1），所选标点为第一型地标点（肖旭峰和吴文哲，1999；Zelditch *et al.*，2004）。

1.3 数据分析

1.3.1 基于翅脉的翅大小变化分析 在几何形态学中，分析比较样本间翅形大小，用质心值

表 1 本研究所用实蝇标本的来源与数量

Table 1 Origin and numbers of three *Bactrocera* species in this study

物种 Species	中文名 Chinese name	标本采集或截获地 Collecting site	数量（头） Number of specimens
B. (*Z.*) *scutellata* (Hendel)	具条实蝇	山西省运城市平陆县苹果园 The apple orchard in Pinglu county, Yuncheng, Shanxi province	64
B. (*Z.*) *tau* (Walker)	南瓜实蝇	福建省南平市延平区菜地 The vegetable plot in Yanping district, Nanping, Fujian province	68
B. (*Z.*) *cucurbitae* (Coquillellett)	瓜实蝇	广州市新沙港口岸 Xinsha plot of Guangzhou, Guangdong province	48

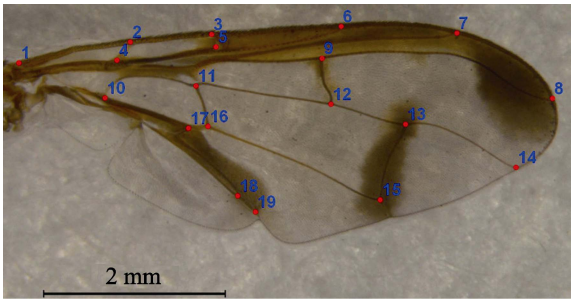

图 1　实蝇翅的 19 个地标点

Fig. 1　19 landmarks on the wing of fruit fly

地标点：1=基前缘脉基点；2=h 脉与 C 脉交点；3=Sc 脉在 C 脉折断处；4=h 脉与 Sc 脉交点；5=Sc 脉端点；6=R_1 脉与翅前缘交点；7=R_{2+3} 脉与翅前缘交点；8=R_{4+5} 脉与翅前缘交点；9=r-m 脉与 R_{4+5} 脉交点；10=M 脉与 bm 室基点交点；11=M 脉与 bm-cu 脉交点；12=M 脉与 r-m 脉交点；13=M 脉与 dm-cu 脉交点；14=M 脉与翅缘顶点交点；15=CuA_1 脉与 dm-cu 脉交点；16=CuA_1 脉与 bm-cu 脉交点；17=CuA_1 脉与 CuA_2 脉交点；18=CuA_2 脉与 A_1 脉交点；19 = A_1+ CuA_2 脉端点。翅脉术语引自吴佳教等（2009）。

Wing with landmarks: 1=Basal point of basal costal vein (Bc); 2=Intersection of humeral (h) and costal veins (C); 3=Intersection of subcostal vein (Sc) with margin; 4=Intersection of humeral (h) and subcostal vein (Sc); 5=Endpoint of subcostal vein (Sc); 6=Intersection of vein R1 with margin; 7=Intersection of veins R_{2+3} with margin; 8=Intersection of veins R_{4+5} with margin; 9=Intersection of veins r-m and R_{4+5}; 10=Intersection of vein M and base of cell bm; 11=Intersection of veins M and bm-cu; 12=Intersection of veins M and r-m; 13= Intersection of veins M and dm-cu; 14=Intersection of vein M with apical margin; 15=Intersection of veins CuA_1 and dm-cu; 16=Intersection of veins CuA_1 and bm-cu; 17=Intersection of veins CuA_1 and CuA_2; 18=Intersection of vein CuA_2 with A_1; 19=Endpoint of vein A_1+ CuA_2. Wing vein terminology was based on Wu *et al*. (2009).

（Centroid size，CS）表示，质心值为翅形各地标点到翅中心距离平方和的平方根（Bookstein, 1991；Zelditch *et al*., 2004）。用 PAST 软件计算 3 种实蝇翅形质心值，然后进行 Shapiro-Wilk 正态分布检测，所有数据符合正态分布（P>0.05）。通过 Leven 方差齐性检验（P>0.05），做单因素方差分析（One-way ANOVA），比较 3 种实蝇翅大小差异，并做翅形大小（CS 值）箱线图（图 2）。

1.3.2　基于翅脉的翅形状变化分析　将所提取的地标点数据进行标准化处理，采用广义普氏叠加法（Generalized procrustes analysis, GPA）进行普氏叠加（Procrustes superimposition），通过平移、缩放、旋转等一系列操作消除翅形的非形状因素得到标准化数据（Rohlf *et al*., 1990；Bookstein, 1996）。对标准化的数据进行主成分分析（Principal component analysis, PCA）和多元变量方差分析（Multivariate analysis of variance, MANOVA）来比较种间的翅形差异。为得到翅形变异部位的可视化结果，在主成分分析基础上对样本数据进行薄板样条分析（Thin plate spline analysis, TPS）。所有数据分析使用 PAST2.17 软件和 tpsRelw1.59 软件完成。

2　结果与分析

2.1　3 种实蝇翅形大小（CS）分析

计算 3 种实蝇翅的质心值，符合 Shapiro-Wilk 正态分布检测（P>0.05），通过 Leven 方差齐性检验（P=0.1225>0.05），单因素方差分析结果表明 3 种实蝇种间翅形大小差异显著（F=141，df=179，P<0.001），Tukey's 成对比较检验表明，3 种实蝇翅形大小两两间差异极显著（P<0.01）。质心值箱线图分析表明（图 2），3 种实蝇中具条实蝇翅质心值最大，南瓜实蝇次之，瓜实蝇翅质心值最小，即 3 种实蝇翅形大小顺序依次为具条实蝇>南瓜实蝇>瓜实蝇。

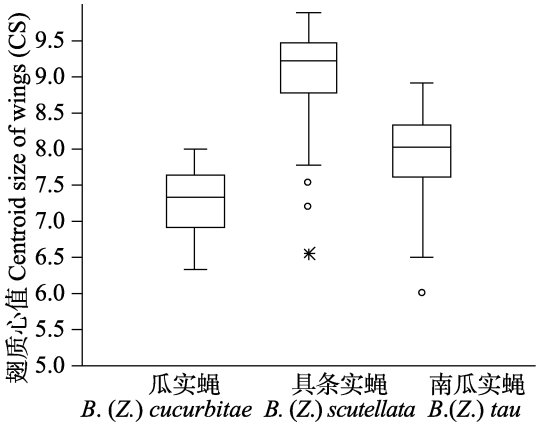

图 2　3 种实蝇翅形大小（质心值，CS）箱线图

Fig. 2　Box-plot of three fruit flies centroid size variations in wings

2.2　3 种实蝇翅脉形状变异分析

根据普氏叠加后的标准地标点数据，对 3 种

实蝇的翅做主成分分析（PCA），共获得 38 个主成分，其中前两个主成分占据翅脉形状总变异量达 58.63%，第一主成分（PC1）占总变异量的 43.2%，第二主成分（PC2）占总变异量的 15.43%，可以解释 3 种实蝇在翅脉形状上的主要差异（图 3）。由图 3 可知，具条实蝇翅与瓜实蝇翅的散点图完全分离，无重叠；而具条实蝇与南瓜实蝇有部分重叠，南瓜实蝇与瓜实蝇基本分离，但仍有个别个体无法分离。说明具条实蝇与瓜实蝇翅脉形状存在明显差异，从翅脉形状上可以将具条实蝇和瓜实蝇进行有效区分；而具条实蝇与南瓜实蝇、南瓜实蝇与瓜实蝇的大部分个体之间翅脉形状存在差异，但仍有部分个体之间差异不明显。

在主成分分析的基础上，求出 3 种实蝇每个种的平均翅脉形状，然后对 3 个种的平均翅脉形状做薄板样条分析（TPS），得到翅脉形状的相对扭曲图（图 4）。结果表明，3 种实蝇翅在第一主成分轴上（PC1）的主要差异部位为翅端第 5

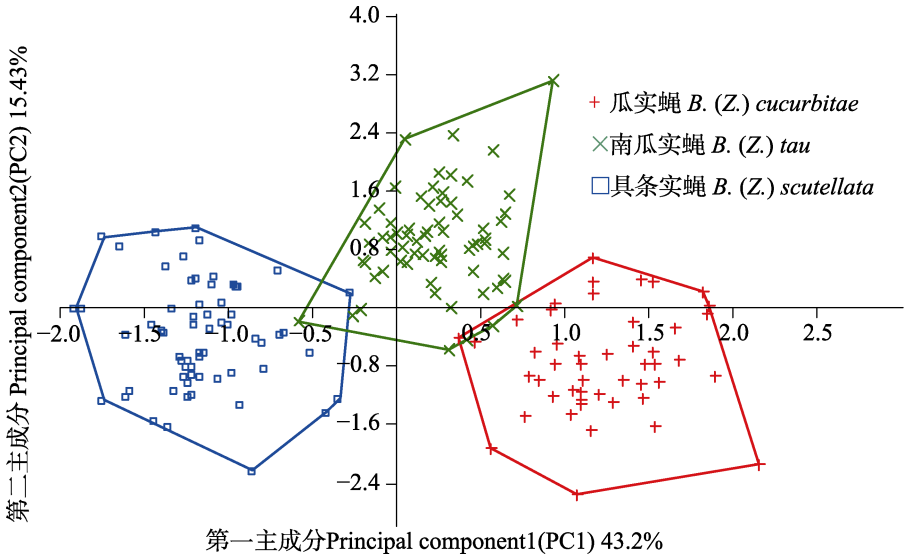

图 3　3 种实蝇翅的第一主成分（PC1）和第二主成分（PC2）散点图

Fig. 3　The PC1 and PC2 scatter plots of the wings in three fruit flies

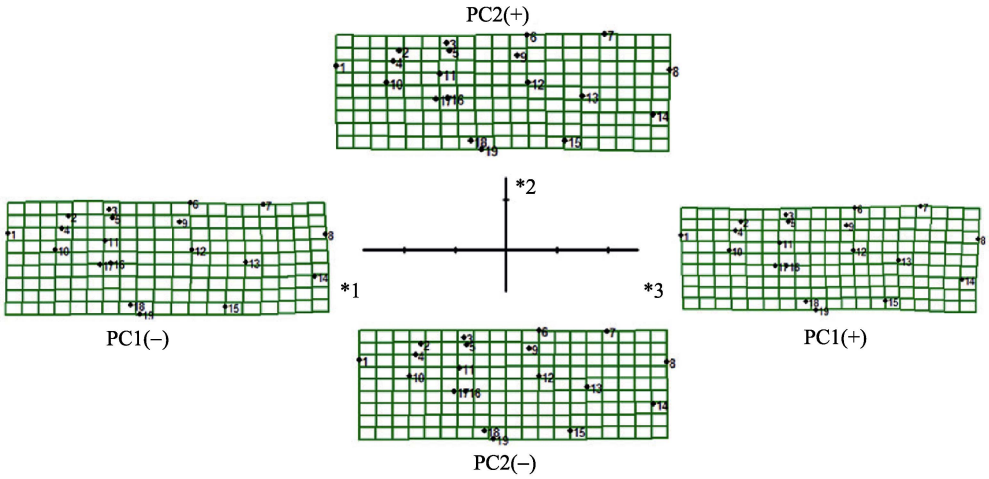

图 4　3 种实蝇翅在 PC1 和 PC2 上的形状变化分布图（TPS 分析）

Fig. 4　Distribution of wing shape variation in three fruit flies along first two PCs

点 1 表示具条实蝇平均翅形，点 2 表示南瓜实蝇平均翅形，点 3 表示瓜实蝇平均翅形。

PCA plot 1 stands for the average wing of *B.* (*Z.*) *scutellata*, PCA plot 2 stands for the average wing of *B.* (*Z.*) *tau*, PCA plot 3 stands for the average wing of *B.* (*Z.*) *cucurbitae*.

径室外缘结点区域，即 LM8、LM12、LM13、LM14 之间（从 PC1-到 PC1+的变化趋势为逐渐由外向里收缩），在第二主成分轴上（PC2）的主要差异部位为中肘横脉处区域，即 LM13 和 LM15 之间（从 PC2+到 PC2-的变化趋势为逐渐由里向外伸展）。

多变量方差分析（MANOVA）结果表明 3 种实蝇翅脉形状种间差异显著（Wilk's λ= 0.00549，F=46.04，P<0.001），Hotelling's 成对比较检验表明，3 种实蝇翅脉形状两两间差异极显著（P<0.01）。

3　讨论

离腹寡毛实蝇属多数物种为具有重要经济意义的检疫性害虫，并且形态相似，较难区分（汪兴鉴，1995；梁广勤等，2008；吴佳教等，2009），为农业种植生产与口岸检疫工作带来了很大的不便。加之在实际鉴定过程中，有些标本存在一些残破现象或标本数量不足，致使可用的分类特征更少而难下定论。翅在实蝇分类中是一个重要鉴别特征，在科级、属级水平上有着重要的参考价值（梁广勤等，1996；吴佳教等，2009），但在种级水平的鉴定中因为缺乏量化标准而很难作为鉴定依据。并且，传统形态分类文献中在对实蝇翅的描述大都比较模糊，多用翅脉的靠近、远离、翅脉长宽比例等描述性文字表述（吴佳教等，2009），在实际鉴定过程中的应用有一定难度，甚至还可能因为鉴定者的经验、主观因素等而影响判断的准确性。而几何形态学为解决此问题提供了便利，它克服了传统形态差异描述中的单一变量和几个独立变量比较的缺陷，通过计算翅标点间的几何关系，借助一系列统计方法及变形网格将翅形态上的变异客观准确地呈现出来，分类效果直观、明显（白明等，2014）。

本研究利用几何形态学对离腹寡毛实蝇属 *Zeugodacus* 亚属 3 种重要检疫性实蝇进行翅脉形态定量分析，结果表明 3 种实蝇在翅形大小和翅脉形状上存在明显差异，有效发现了 3 种实蝇在翅型和翅脉形状上的微小变化，并在种的阶元上将其区分开来。翅质心值的大小关系与传统形态测量学中对这 3 种实蝇体、翅长的大小关系描述一致，因此在实蝇形态鉴定过程中可辅以 3 种实蝇翅形大小作为初步鉴别指标。翅脉形状的变异部位主要集中在翅端第 5 径室外缘结点区域（LM8、LM12、LM13 和 LM14 之间）和翅端第 2 中室区域（LM13、LM14 和 LM15 之间），因此在鉴定过程中，可根据这些部位的差异作为形态学鉴定中的一种补充特征，在实际运用中，这些部位的具体差异表现则需要通过标点法借助几何形态学工具来做进一步区分。

本研究利用几何形态学成功区分了寡毛实蝇属 *Zeugodacus* 亚属的 3 个物种。与传统形态测量学相比，它摒弃了大小因素的干扰，只通过翅脉中的几个重要结点所形成的几何空间的差异变化来快速区分实蝇的种类。相对于分子生物学鉴定技术，它具有成本低、速度快、可重复性强、输出结果直观等优点。因此在实际检疫鉴定工作中，对于实蝇的鉴定有着十分重要的意义。Schutze 等（2012）和 Perre 等（2014）分别运用几何形态学根据实蝇翅脉变化差异在种的阶元上将桔小实蝇复合种与按实蝇属 3 个种成功区分，Wang 等（2011）和汪露等（2013）首次利用 tpsDig 软件提取实蝇翅脉 16 个地标点，根据 16 个地标点的位置参数设计 22 个形态参数成功实现了 4 种果实蝇属昆虫的分类，并根据此研究理论结果开发了果实蝇属昆虫图像识别系统。这些研究均表明，几何形态学的方法可以用于多个属种实蝇的鉴定。但几何形态学的研究分析方法较多，在实蝇上的应用目前还在探索阶段，比如汪露等（2013）的研究只仅仅是对两两地标点之间的欧式距离进行了测量，仍处于形态测量学阶段，而对于由实蝇翅脉地标点组成的形状空间没有继续进行几何形态学分析。本研究选择了寡毛实蝇属 *Zeugodacus* 亚属的 3 个物种来研究，所得结论可为实蝇翅的几何形态学进一步研究做参考，在今后的研究中，可以通过几何形态学对具有重要经济意义且难区分的实蝇翅脉建立几何形状空间数据库，通过几何形态学的方法分析翅脉中几个重要变异结点，然后与数据库比对，有效判断物种，为开发实蝇图像识别系统提

出新的设想。

参考文献 (References)

Bai M, Beutel R, Song KQ, 2012. Evolutionary patterns of hind wing morphology in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Arthropod Structure & Development*, 41(5): 505−513.

Bai M, Li S, Lu YY, Yang HD, Tong YJ, Yang XK, 2015. Mandible evolution in the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) and adaptations to coprophagous habits. *Frontiers in Zoology*, 12(30): 1–10.

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.]

Bai M, Yang XK, 2007. Application of geometric morphometrics in biological researches. *Chinese Bulletin 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 Y, Dai DF, Bao KO, Qiu AN, Liang RJ, Wang HR, 2015. Using geometric morphometrics to quantify the sexual dimorphism of *Pantala flavescens*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(2): 363–369. [白义, 戴董峰, 包克瓯, 邱安妮, 梁仁杰, 王海瑞, 2015. 基于几何形态测量学的黄蜻翅的雌雄二态性研究. 应用昆虫学报, 52(2): 363–369.]

Bookstein FL, 1991. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. Cambridge: Cambridge University Press. 1–96.

Bookstein FL, 1996. Applying landmark methods to biological outline data//Mardia KV, Gill CA, Dryden IL (eds.). Image Fusion and Shape Variability Techniques. Leeds: University of Leeds Press. 59–70.

Chen X, Liu XF, Ye H, 2010. The major fruit fly (Diptera:Tephritidae) pest species and their geographic distribution in Yunnan province. *Acta Ecologica Sinica*, 30(3): 717–725. [陈旭, 刘晓飞, 叶辉, 2010. 云南主要有害实蝇种类及区划. 生态学报, 30(3): 717–725.]

Dujardin JP, Kitthawee S, 2013. Phenetic structure of two *Bactrocera tau* cryptic species (Diptera: Tephritidae) infesting *Momordica cochinchinensis* (Cucurbitaceae) in Thailand and Laos. *Zoology*, 116(2): 129–138.

Dujardin JP, Le Pont F, Baylac M, 2003. Geographic versus interspecific differentiation in sand flies: a landmark data analysis. *Bulletin of Entomological Research*, 93(1): 87–90.

Kaliontzopoulou A, Carretero MA, Llorente GA, 2007. Multivariate and geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis lizards*. *Journal of Morphology*, 268(2): 152–165.

Liang GQ, Liang F, Zhao JP, Hu XN, Wu JJ, 2008. Overview of the study on fruit flies quarantine in China. *Journal of Environmental Entomology*, 30(4): 361–369. [梁广勤, 梁帆, 赵菊鹏, 胡学难, 吴佳教, 2008. 中国实蝇检疫研究概况. 环境昆虫学报, 30(4): 361–369.]

Liang GQ, Yang GH, Liang F, Situ BL, Liang XD,1996. *Bactrocera* in the Asian-Pacific region (Diptera: Tephritidae). Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press. 2–237. [梁广勤, 杨国海, 梁帆, 司徒保禄, 梁晓丹, 1996. 亚太地区寡毛实蝇. 广州: 广东科技出版社. 2–237.]

Mitteroecker P, Gunz P, 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2): 235–247.

Perre P, Jorge LR, Lewinsohn TM, Zucchi RA, 2014. Morphometric differentiation of fruit fly pest species of the *Anastrepha fraterculus* group (Diptera: Tephritidae). *Entomological Society of America*, 107(2): 490–495.

Rohlf FJ, Slice D, 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(39): 40–59.

Schutze MK, Jessup A, Clarke AR, 2012. Wing shape as a potential discriminator of morphologically similar pest taxa within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*, 102(1): 103–111.

Suo ZY, Bai M, Li S, Yang DH, Li T, Ma DY, 2015. A geometric morphometric analysis of the morphological variations among Chinese populations of *Protaetia brevitarsis* (Coleoptera: Scarabaeidae) with an inference of the invading source of its Xinjiang populations. *Acta Entomologica Sinica*, 58(4): 408–418. [索中毅, 白明, 李莎, 杨海东, 李涛, 马德英, 2015. 中国白星花金龟地理变异的几何形态学分析及其新疆种群的入侵来源推断. 昆虫学报, 58(4): 408–418.]

Wang L, Gao LW, Shen ZR, Huang LL, 2011. Research on landmark extraction technology in identification of fruit flies (Diptera: Tephritidae). 7th International Conference on Natural Computation. Shanghai. 1681–1685.

Wang L, Huang LL, Yang HY, Gao LW, 2013. Developing and testing of image identification system for *Bactrocera* spp. *Plant Quarantine*, 27(5): 29–36. [汪露, 黄丽莉, 杨慧勇, 高灵旺, 2013. 果实蝇属昆虫图像识别系统的开发与测试. 植物检疫, 27(5): 29–36.]

Wang XJ, 1995. Overview of the major fruit fly (Diptera:

Tephritidae) pest species. *Plant Quarantine*, 9(1): 20–29. [汪兴鉴, 1995. 重要果蔬类有害实蝇概论(双翅目: 实蝇科). 植物检疫, 9(1): 20–29.]

Wen GH, Bai Y, Zhou J, Zhang R, Zhang XX, Luo QY, Xu SQ, 2015. Geometric morphometric analysis of wing shape variation in five *Oxya* spp. grasshoppers. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(2): 356–362. [温光华, 白义, 周娟, 张瑞, 张秀秀, 罗倩芸, 许升全, 2015. 基于几何形态测量学的五种稻蝗前后翅的形态变化研究. 应用昆虫学报, 52(2): 356–362.]

Wu JJ, Liang F, Liang GQ, 2009. Atlas of Economic fruit flies (Diptera: Tephritidae). Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press. 1–221. [吴佳教, 梁帆, 梁广勤, 2009. 实蝇类重要害虫鉴定图册. 广州: 广东科技出版社. 1–221.]

Xiao XF, Wu WZ, 1999. A preliminary study of the development and application in biological researches based on geometric morphometrics. *Scientific Monthly*, 29(2): 624–633. [萧旭峰, 吴文哲, 1999. 生物形状的科学一浅谈几何形态测量学之发展与应用. 科学月刊, 29(2): 624–633.]

Yan BR, Hua BZ, 2010. Geometric morphometrics and its application in the systematic and phylogenetics of insects. *Entomotaxonomia*, 32(4): 313–320. [闫宝荣, 花保祯, 2010. 几何形态测量学及其在昆虫分类学和系统发育中的应用. 昆虫分类学报, 32(4): 313–320.]

Zelditch ML, Swidersk DL, Sheets HD, 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer. London: Academic Press. 1–93.

Zhan QB, Wang XL, 2012. Elliptic Fourier analysis of the wing outline shape of five species of Antlion (Neuroptere: Myrmeleontidae: Myrmeleontini). *Zoological Studies*, 51(3): 399–405.

Zhang YQ, Liang GW, Xu YJ, Lu YY, Xie GG, Zeng L, 2014. Diversity of Tephritidae in Nanling national nature reserve，Guangdong province. *Journal of Environmental Entomology*, 36(1): 39–43. [张永庆, 梁广文, 许益镌, 陆永跃, 谢国光, 曾玲, 2014. 广东南岭国家级自然保护区实蝇多样性研究. 环境昆虫学报, 36(1): 39–43.]