应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2018, 55(3): 382−392. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2018.050

中华稻蝗不同龄期的形态多样性研究*

胡 鑫[1, 2**] 潘晓丹[1, 2] 周斌灵[1, 2] 王奇美[1, 2] 陈佳航[1, 2]
王海瑞[3] 白 义[1, 2***] 唐亿意[1, 2]

（1. 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室，台州学院，台州 318000；2. 台州学院生态研究所，台州 318000；
3. 台州学院体育科学学院，台州 318000）

摘 要 **【目的】** 中华稻蝗 *Oxya chinensis* 的个体发育中经历体型渐变发育过程，随着龄期增加，一些功能器官逐渐发育完善，并执行相应的功能。研究中华稻蝗的个体发育规律，对于充分认识蝗虫体型的形成规律，机体结构与功能的关系，具有重要意义。**【方法】** 本研究运用几何形态测量学方法分析不同虫龄的中华稻蝗身体结构的发育过程，探讨各器官结构的形成规律以及其功能的实现。**【结果】** 研究结果表明：中华稻蝗不同龄的后翅、前胸背板、腹板、颜面、后足股节大小存在显著差异，随着虫龄的增加，各结构呈线性增大。PCA 法和薄板样条法结果表明后翅从 4 龄到 6 龄，翅型结构呈渐变规律，成虫时肘脉域变小，轭脉域及臀脉域扩大，后翅的形状随其功能的实现显著不同于翅芽时期。前胸背板、颜面和后足股节随虫龄的增加在 PC1 轴呈渐变规律，随着取食和运动能力的增强，前胸背板变得更加宽阔、颜面的颊侧更加宽大，后足股节更加细长。腹板的形状在低龄阶段差异不大，成虫时在后足股节的着生区大而且向外突出。**【结论】** 中华稻蝗不同虫龄间在后翅、前胸背板、腹板、颜面、后足股节等功能器官上存在显著差异。随着龄期的增加，各功能器官的形态呈渐变规律，然而这些功能器官的形成并非等比例扩大，而是形成特定的形态来实现其功能。

关键词 中华稻蝗，龄，个体发育，几何形态测量学

Age-related morphological changes in *Oxya chinensis*

HU Xin[1, 2**] PAN Xiao-Dan[1, 2] ZHOU Bin-Ling[1, 2] WANG Qi-Mei[1, 2]
CHEN Jia-Hang[1, 2] WANG Hai-Rui[3] BAI Yi[1, 2***] TANG Yi-Yi[1, 2]

(1. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou University, Taizhou 318000, China; 2. Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, China; 3. Sports Science Insititute,Taizhou University, Taizhou 318000, China)

Abstract **[Objectives]** *Oxya chinensis* undergoes gradual morphological change during development and investigating these changes are important to understanding the form and function of adult grasshopper morphology. **[Methods]** The body structure of *O. chinensis* of different ages was analyzed using geometric morphometric methods and the regularity of the structure of each organ, and its functionality, were inferred. **[Results]** There were significant differences in the size of the hindwings, pronotum, sternum, frons and femur of *O. chinensis* of different ages. The size of these organs increased almost linearly with age. PCA and thin-plate spline analyses show that hindwing shape changed gradually from the fourth instar to the sixth; its cubital region becoming smaller, and the jugal and anal region expanding. The shape of the pronotum, frons and femur also changed gradually with age on the PC1 axis. Thin-plate spline results show that the pronotum became wider, the cheek of the frons broader and the femur slenderer. The adult and larval sternum do not differ significantly in shape, however the adult sternum is larger and has a more prominent femoral attachment area. **[Conclusion]** Various functional organs of *O. chinensis*, such as the hindwings, pronotum, sternum, frons and femur, differ significantly in shape in different developmental

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（31402006）；台州教育科学规划课题项目（GG15003）

**第一作者 First author，E-mail：547466096@qq.com

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

收稿日期 Received：2018-01-02，接受日期 Accepted：2018-05-09

stages. The shape of these functional organs changed gradually with age, but, reflecting the functional requirements of each organ, different parts of each organs did not increase equally in size.

Key words　*Oxya chinensis*, ages, individual development, geometric morphometrics

昆虫的个体发育是发育生物学的重要研究内容之一，涉及胚胎发育和胚后发育中的生长、分化和器官的形成（Bowler and Terblanche，2008；Buckley *et al.*，2017）。对于许多昆虫而言，从幼体到成体的发育过程中，机体结构发生深刻的变化，并形成特定的体型结构。个体发育中的形态特征的形成是昆虫长期进化和适应环境的结果，特定的机体结构也是其功能实现的基础（Fusco and Minelli，2010；Monaghan，2012）。因此对昆虫个体发育进行研究，有助于我们充分认识昆虫机体结构的形成规律以及结构与功能的密切关系，并进一步探讨特定结构形成中的环境和遗传因素的影响。当前，发育生物学一直专注于基因、治疗方法以及多因素作用下的个体发育研究（Ortego *et al.*，2011；Régnière *et al.*，2012；任丽娴等，2014），对于表型结构的形成规律则研究较少，然而表型信息是遗传变异和环境适应中多因素交互反馈的结果，在个体发育的假设性实验以及遗传表达结果的检验中扮演着非常重要的角色（Louiseroth and Mercer，2000；崔双双和朱道弘，2011；丁国伟等，2014），这就要求表型数据要像分子、细胞数据一样精准，而非大体描述。关于个体发育中表型信息定量研究的缺失，在一定程度上阻碍了人们对于发育中形态结构的形成规律、发育与进化的宏观层面的认识。

传统形态学研究主要是形态特征的描述或某一特征的度量（赵汗青等，2003），在涉及到昆虫近缘种的形态量化分析、个体发育中的渐变形态研究中则显得无能为力，近年来，几何形态测量学方法的不断发展与完善，为这类问题的解决提供了契机。几何形态测量学方法是生物形态分析的先进方法，基于同源位点理念的曲线、地标点和半标点数据，经叠印步骤消除非形态信息的影响，获得精确量化的形态差异信息，结合相关的数学模型，解析形态变异规律（Klingenberg and Gidaszewski，2010；Klingenberg *et al.*，2010；白明等，2014；Bai *et al.*，2016）。在形态信息的量化研究中，一些规则的有明显同源印记的形态特征，如翅型结构、翅脉交点，可直接取地标点进行量化分析（温光华等，2015）。而一些不规则或同源印记取点不稳定的形态特征，如渐变的弧形轮廓，可通过等距法取半标点（Semi-landmark），基于表面变形技术（Surface-based deformation technique），即允许半标志点在以平均点为基础的曲线上滑动，使得变形的弯曲能最小化，将半标点转化为具有同源位点信息的地标点，从而实现对不规则形状或同源位点不明显结构上的形态差异分析（Rohlf and Slice，1990；Gunz and Mitteroecker，2013；Mayer *et al.*，2014；Foth *et al.*，2016）。

蝗虫的个体发育中经历体型渐变发育过程，随着龄期的增加，一些功能器官逐渐发育完善，并执行相应的功能（郑哲民等，1990）。然而从幼体到成体的发育过程中，蝗虫的体型并不是等比例扩大，伴随着运动行为、取食材料的改变，一些重要功能器官得到不断强化并发展（如口器、后足股节以及翅的形成），体型特征逐渐显著差异于若虫时期（王绍英等，1993）。本研究对稻田中常见的中华稻蝗的个体发育过程进行研究。中华稻蝗是一种中国各地广泛分布的稻田害虫，从 3 龄开始危害水稻，也即从水稻青苗长成到水稻成熟期，中华稻蝗一直危害着水稻作物。如果防治不及时，会造成水稻大量减产（王华第等，2007）。本研究运用几何形态测量学方法对不同虫龄的中华稻蝗的前胸背板、腹板、颜面、后足股节和翅的形成过程进行分析，这些特征在蝗虫的个体发育中逐渐长成，呈渐变规律。通过分析不同虫龄的中华稻蝗体型结构的形成过程，有助于我们充分认识蝗虫重要器官结构的形成规律，并进一步分析器官结构与其特定功能的相关性。研究蝗虫的个体发育规律，也有助于

我们充分认识昆虫体型多样化的产生机制以及发展方向。

1 材料与方法

1.1 研究背景

中华稻蝗 *Oxya chinensis* 在浙江台州地区一年发生 1 代，第 1 代若虫 5 月上旬孵化，每半个月左右蜕一次皮，经过 6 个龄期，到 7 月下旬至 8 月上旬羽化为成虫（王绍英等，1993）。中华稻蝗的个体发育为渐变式发育，每经过一个龄期，体型特征发生一些变化。其中，具有重要生物学意义和分类学意义的后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节随龄期的增长逐渐发育完善。本研究中对中华稻蝗的后翅从 4 龄开始分析，1 至 3 龄后翅芽无或弱小，不具有分析的基础。前胸背板、腹板、颜面和后足股节划分为 1 至 3 龄、4 龄、5 龄、6 龄和成虫，其中 1 至 3 龄由于虫体太小，未做具体划分。

1.2 标本采集与鉴定

研究者于 2016 年 4 月至 10 月，对浙江省台州市以及周边地区分布的中华稻蝗进行了采集，共获得 7 个发育阶段的中华稻蝗。首先把采集来的中华稻蝗浸泡在 80%的酒精溶液中，进行处死。再将处理好的中华稻蝗进行分类、排序、编号、鉴定和拍照。根据蝗虫的体长、触角分节以及翅芽在胸部和腹部的位置和生殖节差异，对中华稻蝗的不同龄期和雌雄性进行鉴定（郑哲民等，1990；王绍英等，1993）。由于雌性中华稻蝗个体略大，特征更明显，本研究选择雌性中华稻蝗为对象。选择不同龄期的完整个体，其中 1 至 3 龄 25 只，4 龄 21 只，5 龄 24 只，6 龄 30 只，成虫 30 只，共计 130 只。

用 TPSdig2 软件（Rohlf，2006）分别对 1 龄至成虫中华稻蝗的前胸背板、腹板、颜面、后足股节、4 龄至成虫后翅进行数字化标点（地标点 Landmarks，LM），所有标志点都选择生物结构上稳定的点。前胸背板标记 13 个地标点（其中标志点为 1 至 5、9、10，其余为半标志点（Semilandmark））、腹板标记 12 个地标点（其中标志点为 1 和 10，其余为半标志点）、颜面标记 27 个地标点（其中标志点为 1、4、7、10、16 至 21、24、27，其余为半标志点）、后足股节标记 20 个地标点（其中标志点为 1、9、16，其余为半标志点）、后翅标记 20 个地标点（其中标志点为 1、10 和 16，其余为半标志点），见图 1。从而获得不同虫龄的中华稻蝗在后翅、后足股节、前胸背板、腹板和颜面上的形态数据信息，将所得数据分别导入到 IMP 系列软件中的 CoordGen7 软件（Sheets，2003），依据标尺

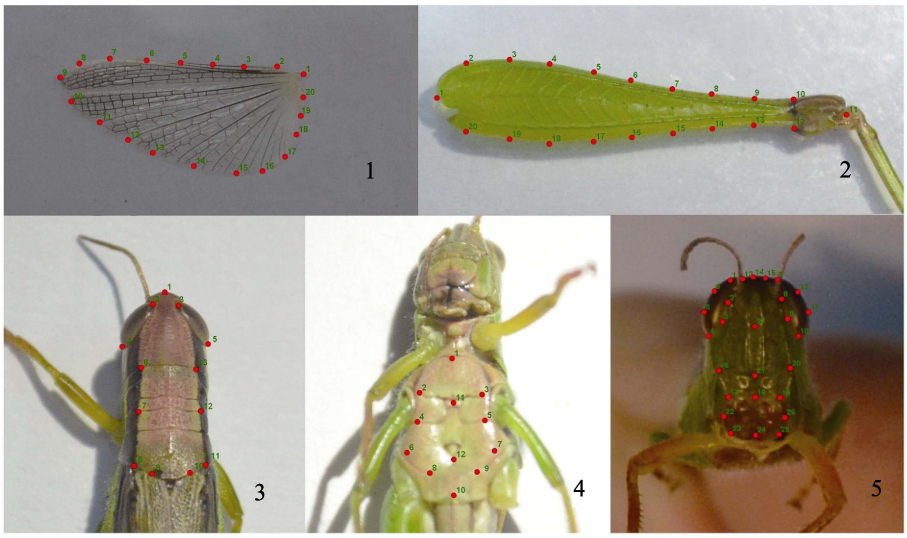

图 1 中华稻蝗的后翅（1）、后足股节（2）、前胸背板（3）、腹板（4）、颜面（5）各结构的地标志点

Fig.1 Landmarks on the hindwing (1), femur (2), pronotum (3), sternum (4), frons (5) of *Oxya chinensis*

长度剔除拍照焦距引起的误差，并设置基准线。通过普氏叠加（Procrustes superimposition），经平移、旋转和置中，去除非形态信息的影响，获得统一标准的形态信息数据，所有数据以 x，y 二维数据格式保存。

1.3　统计分析

将经过统一标准化处理的形态数据导入 MorphoJ 软件，运用主成分分析法（Principal component analysis，PCA）分析中华稻蝗不同虫龄在后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的形态变化规律。提取前 2 个主成分 PC1 和 PC2 来说明形态的差异。用薄板样条（Thin-plate spline）法以可视化图例的方式显示不同虫龄在上述结构上的差异。计算不同虫龄上述结构的中心值（Centroid size，CS）所代表的机体结构的大小变化规律，做单因素方差（One way ANOVA）分析，并进一步做 LSD 法检验。

2　结果与分析

2.1　中华稻蝗不同虫龄的后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的中心值（Centroid size）分析

对中华稻蝗不同虫龄的后翅、前胸背板、腹板、颜面、后足股节的中心值进行分析，从图 2 可知，4 龄至成虫后翅大小的排列以及分布区间。从小到大依次为 4 龄、5 龄、6 龄和成虫。单因素方差分析结果表明不同虫龄后翅差异极显著，$F_{(3,82)}$=1320.88，P<0.001。用 LSD 法分析可知各虫龄间翅的大小均存在极显著差异（P<0.001）。从图 2 可知，中华稻蝗 1 龄至成虫前胸背板随虫龄的增加而逐渐增大。单因素方差分析结果表明不同虫龄前胸背板间差异极显著，$F_{(4,120)}$=139.176，P<0.001。LSD 分析可知，中华稻蝗不同虫龄间前胸背板大小均存在极显著差异（P<0.001）。由图 2 可知，1 龄至成虫中华稻蝗腹板随虫龄的增加而增大。方差分析表明不同虫龄之间腹板大小存在极显著差异，$F_{(4,96)}$=175.99，P<0.001。LSD 法分析表明腹板在各虫龄间均存在极显著差异（P<0.001）。由图 2 分析表明，中华稻蝗 1 龄至成虫颜面的大小随虫龄的增加而增大。单因素方差分析表明颜面在不同虫龄间差异极显著 $F_{(4,122)}$=147.89，P<0.001。用 LSD 法分析表明颜面在各虫龄间均存在极显著差异（P<0.001）。由图 2 可知，1 龄至成虫中华稻蝗后足股节随虫龄的增加而增大。方差分析表明不同虫龄中华稻蝗后足股节存在极显著差异 $F_{(4,66)}$=113.64，P<0.001。用 LSD 法分析表明后足股节

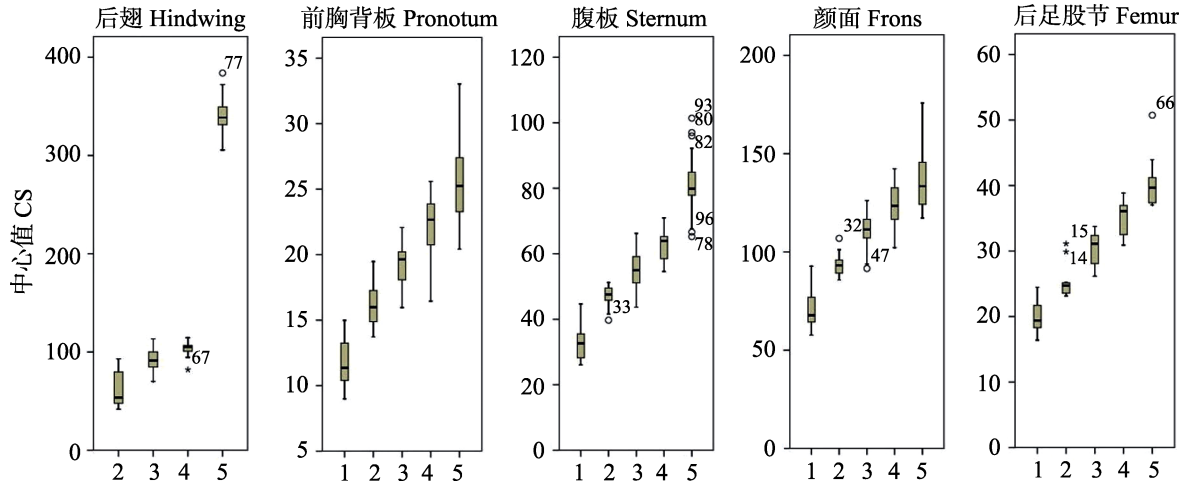

图 2　中华稻蝗不同虫龄的后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的中心值分析

Fig. 2　The centroid size of hindwing, pronotum, sternum, frons and femur of *Oxya chinensis* at different ages

图中横轴 1 代表 1 至 3 龄，2 代表 4 龄，3 代表 5 龄，4 代表 6 龄，5 代表成虫。

The horizontal axis in the figure, 1 stands for 1 to 3 instar larva, 2 stands for 4 instar larva, 3 stands for 5 instar larva, 4 stands for 6 instar larva, 5 stands for adult.

在各虫龄间均存在极显著差异（P<0.001）。

2.2 中华稻蝗不同虫龄后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的主成分分析

对 3 龄至成虫中华稻蝗后翅的主成分分析（表 1）结果可知，后翅前 2 个成分的特征值占总变异量的 79.799%，来说明 3 龄至成虫中华稻蝗后翅的主要变异规律。对第 1 和第 2 主成分做图（图 3）可知，在 PC1 轴上，成虫稻蝗主要分布在正方向，4 龄、5 龄、6 龄稻蝗主要分布在负方向。结合翅型轮廓图，后翅的差异主要发生在前缘脉域（LM2-LM5）、臀脉域（LM17-LM19）。在 PC2 轴上，5 龄稻蝗主要分布在正方向，4 龄稻蝗主要分布在负方向。翅的轮廓图显示，后翅的差异主要发生在亚前缘脉域（LM2-LM 6）、轭脉域（LM13-LM16）。

表 **1** 中华稻蝗不同虫龄后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的两个主成分的特征值、解释总体变异量及其累计值

Table 1 The eigenvalues, percentage of total variance explained and cumulative variance explained by first two principal components for the principal component analysis of hindwing, pronotum, sternum, frons and femur of *Oxya chinensis* at different ages'

机体结构 Organs	主成分 Principle component	特征值 Eigenvalue	占总体变异（%） Variance (%)	累计总体变异（%） Cumulative variance (%)
后翅 Hindwing	1	0.003 6	48.162	48.162
	2	0.002 3	31.637	79.799
前胸背板 Pronotum	1	0.001 0	29.995	29.995
	2	0.000 7	21.532	51.527
腹板 Sternum	1	0.001 5	33.985	33.985
	2	0.000 7	16.056	50.041
颜面 Frons	1	0.001 7	38.365	38.365
	2	0.001 0	21.511	59.875
后足股节 Femur	1	0.001 0	50.842	50.842
	2	0.000 5	25.627	76.469

对 1 龄至成虫中华稻蝗前胸背板的主成分分析（表 1）可知，前胸背板前 2 个成分的特征值占总变异量的 51.527%，来说明不同虫龄中华稻蝗前胸背板的形态变化规律。对第 1 成分和第 2 成分作散点图（图 3）可知，在 PC1 轴上，4 龄到成虫稻蝗沿 PC1 轴呈连续分布，1 至 3 龄稻蝗主要分布在 PC1 负方向，5、6 龄稻蝗分布在 PC1 轴中央区域，成虫稻蝗主要分布在 PC1 的正方向。结合前胸背板轮廓图可知，前胸背板的差异主要发生在沟前区（LM6、LM 7、LM12、LM13）、沟后区（LM8、LM11），即 1 至 3 龄稻蝗的沟前区和沟后区更窄长，而成虫稻蝗的沟前区和沟后区更宽短。在 PC2 轴上，3 龄至成虫稻蝗主要分布在 PC2 的正方向，1 至 3 龄稻蝗主要分布在 PC2 的负方向。结合前胸背板轮廓图可知，差异主要发生在前胸背板后缘（LM8- LM 11），即 1 至 3 龄稻蝗前胸背板后缘较平直，4 龄至成虫稻蝗前胸背板后缘向后突出。

对 1 龄至成虫中华稻蝗腹板的主成分分析（表 1）可知，腹板前两个成分的特征值占总变异量的 50.041%，能够说明中华稻蝗腹板的形态变化规律。对第 1 成分和第 2 成分作散点图（图 4）可知，在 PC1 轴上，5 龄、成虫稻蝗主要分布在正方向，1 至 3 龄、6 龄稻蝗主要分布在负方向。结合腹板轮廓图，腹板的差异主要发生在后胸腹板侧叶（LM6-LM8、LM10）。在 PC2 轴上，1 至 3 龄、4 龄稻蝗主要分布在正方向，成虫稻蝗主要分布在负方向。腹板轮廓图显示，腹板的差异主要发生在后胸腹板侧叶（LM6-LM8、LM10）、中胸腹板侧叶（LM2- LM5）。

对 1 龄至成虫中华稻蝗颜面的主成分分析（表 1）可知，颜面前两个成分的特征值占总变异量的 59.875%，来说明中华稻蝗颜面的形态变化规律。对第 1 成分和第 2 成分作散点图（图 4）可知，在 PC1 轴上，1 至 3 龄稻蝗主要分布在正方向，4 龄至成虫稻蝗主要分布在负方向。结合颜面轮廓图，颜面的差异主要发生在颜面基唇区（LM16、LM20、LM21、LM27）、上唇区（LM16-LM26）、颊部（LM3、LM4、LM9、LM 10、LM16、LM20），即 1 至 3 龄稻蝗颊部狭窄，上唇短小，4 龄至成虫的稻蝗颊部宽阔，上唇宽大。在 PC2 轴上，1 龄至成虫稻蝗均匀分布在 PC2 轴中央，未能代表有效的形态变化信息。

对 1 龄至成虫中华稻蝗后足股节的主成分分析（表 1）表明后足股节前 2 个成分的特征值占总变异量的 76.469%，能够说明中华稻蝗后足股节的形态变化规律。对第 1 成分和第 2 成分作散点图（图 4），在 PC1 轴上，4 龄至成虫稻蝗主要分布在正方向，1 至 3 龄稻蝗主要分布在负方向。结合后足股节轮廓图，后足股节的差异主要发生在后足股节膝关节区（LM11）、后足股节上缘（LM3-LM 9）、后足股节下缘（LM13-LM 19），也即虫龄较小的稻蝗后足股节粗短，膝关节区宽阔，虫龄较大的稻蝗后足股节细长，膝关节区窄长。在 PC2 轴上，1 龄至成虫稻蝗亦均匀分布在 PC2 轴中央，未能代表有效的形态变化信息。

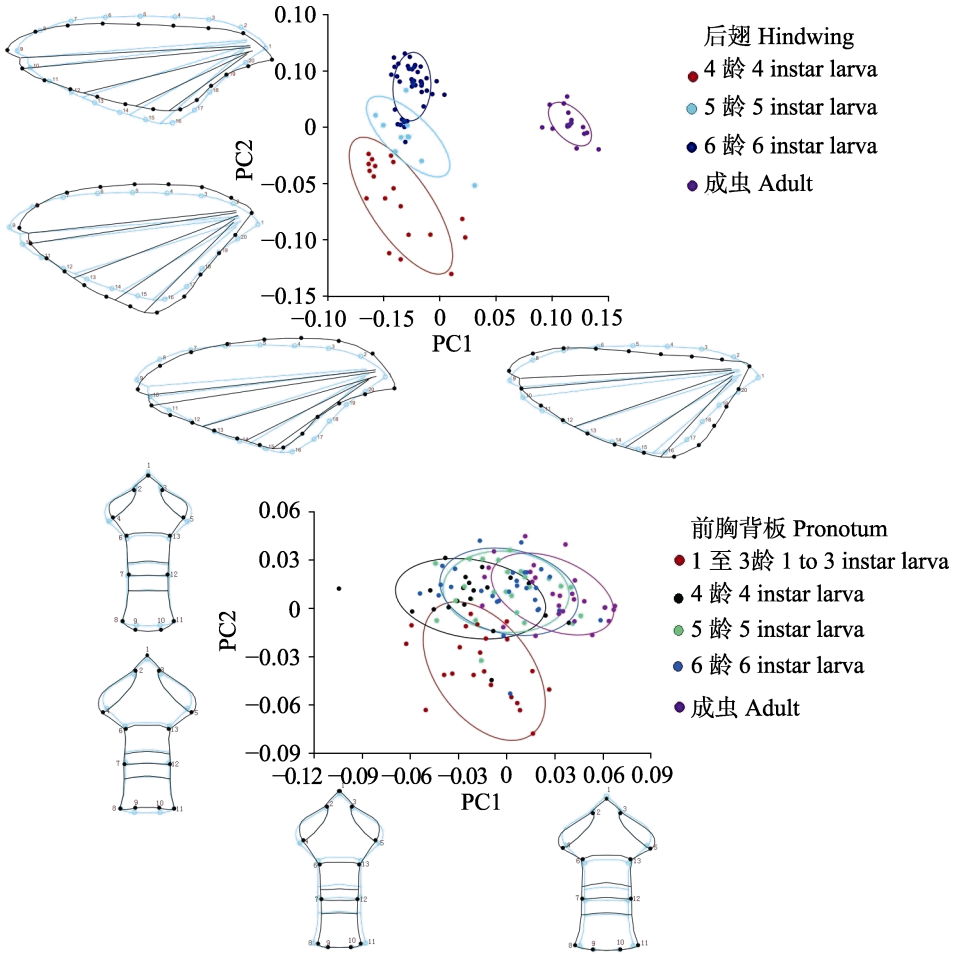

图 3　中华稻蝗不同虫龄后翅和前胸背板的 PCA 分析

Fig. 3　The PCA of hindwing and pronotum of *Oxya chinensis* at different ages

2.3　中华稻蝗不同虫龄后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的形态变化规律

运用叠印分析法获得中华稻蝗每个虫龄的平均形态。对中华稻蝗的 4 龄到成虫的后翅形态分析表明，4 龄至成虫翅型变化较大（图 5）。对翅型的 Procrustes ANOVA 分析可知，不同虫龄翅型存在极显著差异性（P<0.001），4 龄时翅芽呈三角形，肘脉之上区域较大，至 6 龄，翅芽更加狭长，成虫时肘脉之上区域变小，轭脉域以及臀叶面积扩大，后翅的形状随其功能的实现显著不同于翅芽时期。

前胸背板和腹板的形态随中华稻蝗虫龄的增加发生极显著变化（P<0.001），在 1 至 3 龄时期，前胸背板的后缘呈平直，背板和腹板较狭长，随着虫龄的增加，前胸背板后缘逐渐向后突出，到 6 龄之后的成虫期，前胸背板更加宽阔，腹板

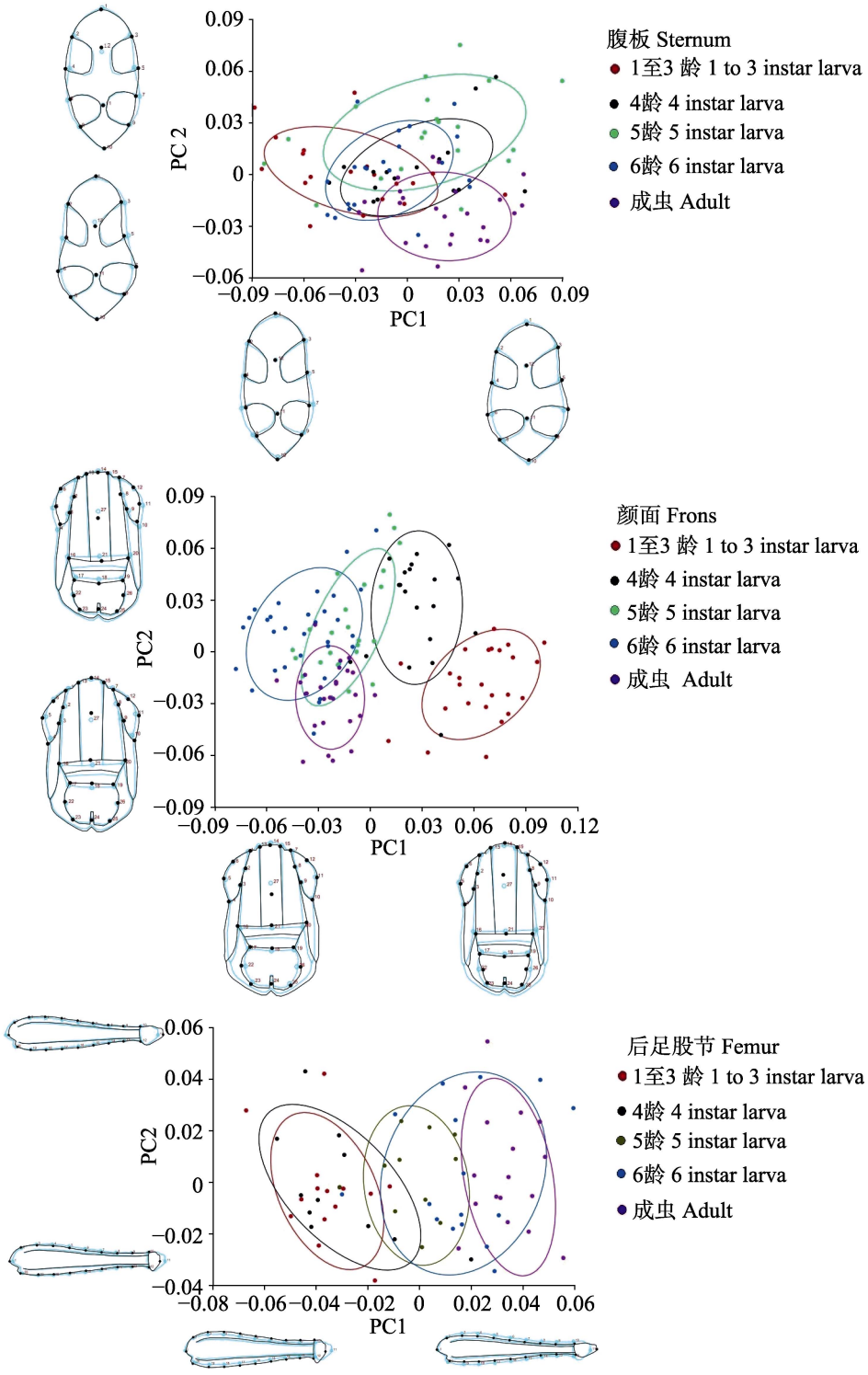

图 4　中华稻蝗不同虫龄腹板、颜面和后足股节的 PCA 分析

Fig. 4　The PCA of sternum, frons and femur of *Oxya chinensis* at different ages

的侧叶明显向外突出。复眼与头顶之间，在低龄阶段，头顶面积较大，且狭长，而成虫期头顶面积变小，且头顶更加宽阔。

颜面能够显示中华稻蝗的口器结构以及复眼与颜面的关系。从颜面形态分析可知（图 5），不同虫龄颜面存在极显著差异性（P<0.001），差异的主要部位是颜面颊侧，低龄阶段的颊侧较小，而 6 龄之后至成虫期，颊侧面积明显扩大，

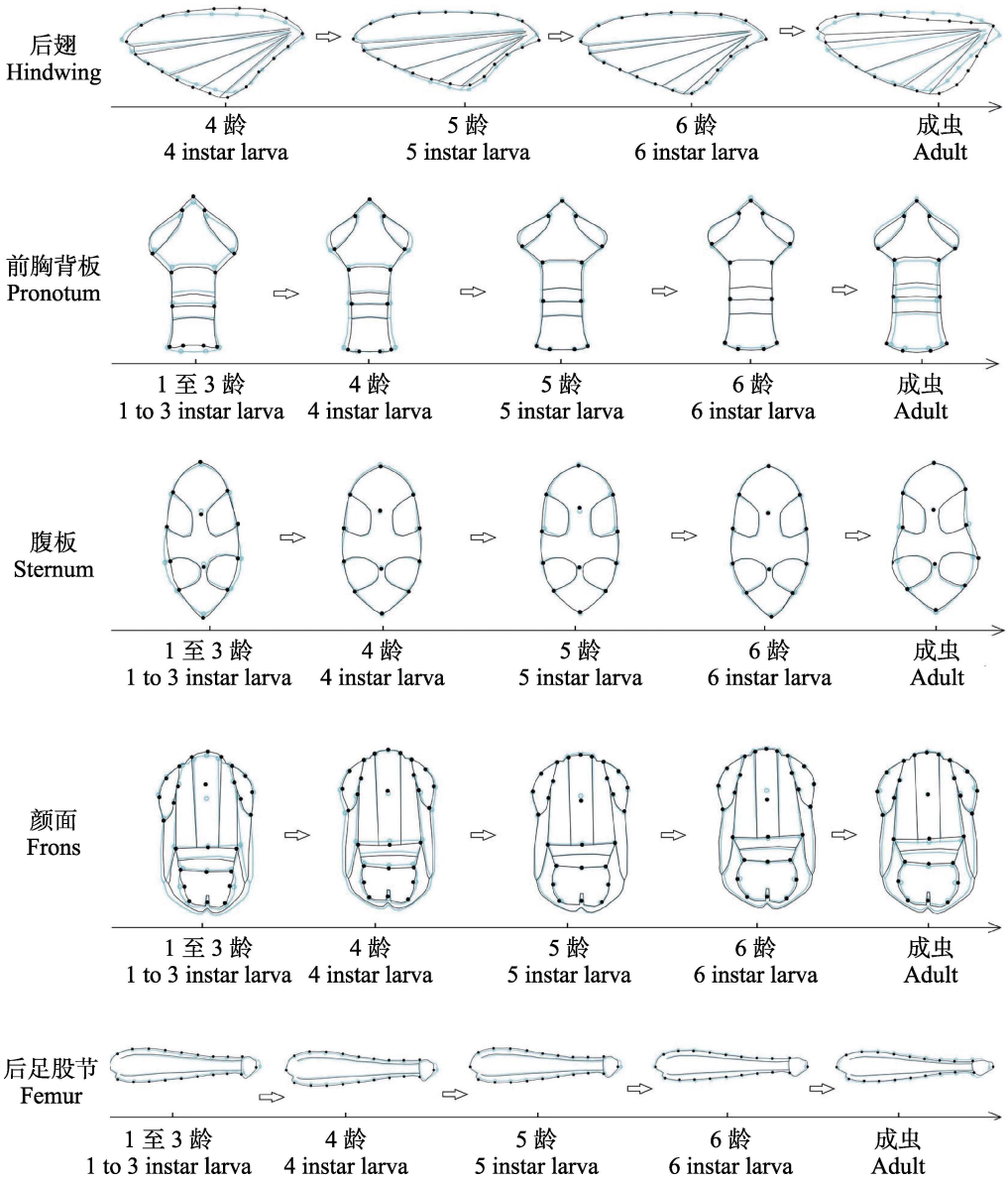

图 5　中华稻蝗不同虫龄后翅、前胸背板、腹板、颜面和后足股节的形态变化

Fig. 5　The shape diversity of hindwing, pronotum, sternum, frons and femur of *Oxya chinensis* at different ages

复眼与颜面的关系在不同虫龄间变化不明显。

后足股节与中华稻蝗的运动行为以及运动能力密切相关。Procrustes ANOVA 分析可知不同虫龄后足股节存在极显著差异性（P<0.001），在低龄阶段，中华稻蝗的后足股节末端较宽阔，膝关节较大，而 6 龄之后至成虫，后足股节末端纤细，膝关节亦变得细长，更适合跳跃。

3　讨论

几何形态测量学方法运用于蝗虫的个体发育研究是十分成功的，能够对不同虫龄蝗虫的功能器官的变化规律进行有效解析（Klingenberg *et al.*，2001，2009）。在形态分析中，对于规则的体型结构如蝗虫的前胸背板、颜面结构以及腹板，同源地标点的选取较为容易，而一些同源地标点不稳定或不明显的结构，如后足股节上下缘，翅上的弧形结构、以及颜面复眼结构，地标志点的选取则较为困难。依据 Bookstein 对地标点定义（Bookstein，1997），将地标志点划分为 3 种类型，Ⅰ型地标点是相互独立结构上的地标

志点，这种类型的地标点具有高同源性的特点，也是形态分析中最常用到的地标志点。II 型地标点是一些平滑结构上的曲率极值点地标。III型地标点是指在生物结构上相隔较远的点，能够代表最大长度或宽度的地标点，这种类型的地标点在生物结构上也较为多见，但是很多情况下，这些点代表的生物学意义或同源性不明确，并需要其他地标志点辅助来表达形态的差异性。半标点是一种任意变化的地标志点（一般由等距法获得），依据曲线或曲面经叠印，使变形的弯曲能最小化。这种类型的地标志点尽量符合地标志点的同源性，在地标志点不明显的弧形结构的分析中非常有用（刘武等，2010；Gunz and Mitteroecker，2013）。本研究运用 I 型地标志点和半标志点相结合分析蝗虫个体发育中重要功能器官的发育规律。I 型地标点用来解析蝗虫稳定发育的同源结构在不同虫龄中的差异，而半标点用来解析蝗虫后足股节、复眼以及后翅形态中的弧形结构的形成规律。结合 PCA 法和薄板样条法，能够将蝗虫个体发育中非常敏感的、细微的形态差异有效表达出来。

在中华稻蝗的个体发育中，其后翅的形状从 4 龄到 6 龄呈渐变规律，成虫的后翅完全不同于若虫时期，成虫时肘脉域变小，轭脉域及臀脉域扩大，具备了飞翔功能。中华稻蝗在经历最后一次蜕皮时，翅型从无功能的翅芽向执行飞翔功能的后翅呈现跳跃式发展。对于蝗虫而言，后翅主要执行飞翔功能。Wootton 等（2000）对飞蝗的后翅研究认为蝗虫的后翅承担了主要的飞翔功能，蝗虫的后翅在执行飞翔功能时不同于蜻蜓，蜻蜓的飞翔动力主要来源于肘脉域和中脉域，由翅的不断煽动提供飞翔动力。蝗虫飞行时首先靠跳跃产生前冲动力，结合翅的特殊构造能够向前向上飞行，因此蝗虫后翅的形状、翅脉组合以及翅的质地决定了其特定的飞行模式。蝗虫在飞翔的下落过程中，后翅的臀脉域发挥着非常重要的作用，能形成“伞型降落”效应，加上后翅积极的煽动，以保持较长距离的飞行。尽管飞翔不是中华稻蝗的特长，但是，其后翅轭脉域及臀脉域的特别扩大，能有效的执行其特定的飞翔功能。

蝗虫的颜面有复眼、额、颊部和唇等重要器官，这些器官随蝗虫的虫龄的增加，逐渐增大、增强，外骨骼变得坚硬。对中华稻蝗颜面的薄板样条法分析表明从若虫到成虫，复眼和额的形状变化不大，颊部和上唇变得更加宽阔。Scholtz 和 Edgecombe（2006）对昆虫头部的研究表明，在昆虫的个体发育中，颜面的形成可划分为若干独立发育的区域，头顶和复眼的形成早于唇和口器的形成，因为头顶区域和复眼涉及脑神经的发育，而脑神经又指导着全身器官的发育形成。因此在个体发育中复眼和额部较早定型，在后续的发育中其形状变化不大。颊部和上唇与蝗虫的取食能力密切相关，随着取食能力的增加，颊部和上唇变得强大，更有利于蝗虫获得食物。

后足是蝗虫的重要运动器官，前胸背板和腹板是蝗虫的体重承载区，也即运动中心。本研究中，中华稻蝗从若虫到成虫的发育中，后足股节近端部更加细长。从运动能力看，更加纤细的端部对于强劲的弹跳有重要意义。一些关于蝗虫膝部功能的研究表明，纤细的后足股节和膝关节更符合动力输出模型（Jockusch *et al.*，2000）。中华稻蝗的前胸背板随虫龄的增加发生规律性变化，成虫时期头顶变得宽阔，前胸背板后缘向后突出且宽阔。前胸背板后缘两侧为翅的着生区域，宽阔的前胸背板为蝗虫体内肌肉的附着提供了空间，也为其足和翅的功能的实现提供了条件。腹板随虫龄的增加，变化规律性不强，也即中华稻蝗的腹板在若虫时期已初步定型，随着虫龄的增加，腹板基本保持其原有的形状。从中华稻蝗的运动行为看，跳跃运动是其主要的运动方式，腹板作为足的着生区域，其形状与运动行为相统一，尽管成虫时期运动能力增强了，但是其基本的运动方式仍是以后足为主导的跳跃，与若虫时期没有太大差别，腹板也基本保持了与若虫时期一致的形状。

参考文献 **(References)**

Bai Y, Dong JJ, Guan DL, Xie JY, Xu SQ, 2016. Geographic variation in wing size and shape of the grasshopper *Trilophidia annulata* (Orthoptera: Oedipodidae): morphological trait

variations follow an ecogeographical rule. *Scientific Reports*, 6: 32680. DOI: 10.1038/srep32680.

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. 几何形态学: 关于形态定量比较的科学计算工具. 科学通报, 59(10): 887–894.]

Bookstein FL, 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1(3): 225–243.

Bowler K, Terblanche JS, 2008. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biological Reviews*, 83(3): 339–355.

Buckley LB, Arakaki AJ, Cannistra AF, Kharouba HM, Kingsolver JG, 2017. Insect development, thermal plasticity and fitness implications in changing, seasonal environments. *Integrative and Comparative Biology*, 57(5): 988–998.

Cui SS, Zhu DH, 2011. Embryonic development and the stages of diapause incidence in the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48 (4): 845–853. [崔双双, 朱道弘, 2011. 中华稻蝗的胚胎发育及卵滞育发生的胚胎发育阶段. 应用昆虫学报, 48(4) : 845–853.]

Ding GW, Yu RR, Yang ML, Ma EB, Yang J, 2014. Molecular characterization and functional analysis of chitin deacetylase 1 gene in *Oxya chinensis* (Orthoptera: Acrididae). *Acta Entomologica Sinica*, 57(11): 1265–1271. [丁国伟, 于荣荣, 杨美玲, 马恩波, 杨静, 2014. 中华稻蝗几丁质脱乙酰基酶 1 基因的分子特性及功能. 昆虫学报, 57 (11) : 1265–1271.]

Foth C, Ezcurra MD, Sookias RB, Brusatte SL, Butler RJ, 2016. Unappreciated diversification of stem archosaurs during the middle triassic predated the dominance of dinosaurs. *BMC Evolutionary Biology*, 16(1): 188. https: //doi.org/10.1186/s12862-016-0761-6.

Fusco G, Minelli A, 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365(1540): 547–556.

Gunz P, Mitteroecker P, 2013. Semi-landmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix*, 24(1): 103–109.

Jockusch EL, Nulsen C, Newfeld SJ, Nagy LM, 2000. Leg development in flies versus grasshoppers: differences in dpp expression do not lead to differences in the expression of downstream components of the leg patterning pathway. *Development*, 127(8): 1617–1626.

Klingenberg CP, Badyaev AV, Sowry SM, Beckwith NJ, 2001. Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *American Naturalist*, 157(1): 11–23.

Klingenberg CP, 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, 11(4): 405–421.

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.

Klingenberg CP, Gidaszewski NA, 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, 59(3): 245–261.

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.]

Louiseroth V, Mercer JM, 2000. Morphometrics in development and evolution. *American Zoologist*, 40 (5): 801–810.

Mayer C, Metscher BD, Müller GB, Mitteroecker P, 2014. Studying developmental variation with geometric morphometric image analysis (GMIA). *PLoS ONE*, 9(12): e115076. DOI:10.1371/journal.pone.0115076.

Monaghan P, 2008. Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363(1497): 1635–1645.

Ortego J, Aguirre MP, Cordero PJ, 2011. Fine-scale spatial genetic structure and within population male-biased gene-flow in the grasshopper *Mioscirtus wagneri*. *Evolutionary Ecology*, 25(5): 1127–1144.

Régnière J, Powell J, Bentz B, Nealis V, 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58(5): 634–647.

Ren LX, Yu ZT, Liu XJ, Zhang JZ, Ma EB, Guo YP, 2014. Molecular characterization and expression analysis of metal responsive transcription factor1 gene OcMTF1 from *Oxya chinensis*(Orthoptera: Acridoidea). *Acta Entomologica Sinica*,

57(9): 1001–1007. [任丽娴, 余志涛, 刘晓健, 张建珍, 马恩波, 郭亚平, 2014. 中华稻蝗金属应答转录因子基因 OcMTF1 的分子特性及表达分析. 昆虫学报, 57(9): 1001–1007.]

Rohlf FJ, 2006. TpsDig2, version 2.10. Department of ecology and evolution, State University of New York, Stony Brook, NY. Available at http://life.bio.sunysb.edu/morph.

Rohlf FJ, Slice DE, 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1): 40–59.

Scholtz G, Edgecombe GD, 2006. The evolution of arthropod heads: reconciling morphological, developmental and palaeontological evidence. *Development Genes and Evolution*, 216(7): 395–415.

Sheets HD, 2003. IMP-integrated morphometrics package. Department of Physics, Canisius College, Buffalo, New York. http: //www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html.

Wang HD, Xu ZH, Feng ZQ, Xu FS, Wu YX, 2007. The occurrence, damage and action of Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis*, in rice field. *Acta Phytophylacic. Sinica*, 34(3): 235–240. [王华弟, 徐志宏, 冯志全, 徐福寿, 吴玉香, 2007. 稻田中华稻蝗发生动态、危害损失及防治指标. 植物保护学报, 34(3): 235–240.]

Wang SY, Wang GM, Yang ML, 1993. The age recognition of *Oxya*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 38(4): 243–245. [王绍英, 王光明, 杨木林, 1993. 中华稻蝗蝗蝻龄期识别. 应用昆虫学报, 38(4): 243–245.]

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.]

Wootton RJ, Evans KE, Herbert R, Smith CW, 2000. The hind wing of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Journal of Experimental Biology*, 203(19): 2921–2931.

Zhang HW, 2013. Developmental Biology. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press. 1–321. [张红卫, 2013. 发育生物学(第 3 版). 北京: 高等教育出版社. 1–321.]

Zhao HQ, Shen ZR, Yu XW, 2003. Use of math-morphological features in insect taxonomy. I. At the order level. *Acta Entomologica Sinica*, 46(1): 45–50. [赵汗青, 沈佐锐, 于新闻, 2003. 数学形态学在昆虫分类学上的应用研究. I.在目级阶元上的应用研究. 昆虫学报, 46(1): 45–50.]

Zheng ZM, Xu WX, Lian ZM, 1990. Grasshoppers in Shaanxi. Shaanxi: Shaanxi Normal University Press. 18–21. [郑哲民, 许文贤, 廉振民, 1990. 陕西蝗虫. 陕西: 陕西师范大学出版社. 18–21.]