

两种飞行方式的甲虫胸部结构 比较形态学研究*

史晓旭^{1, 2**} 路园园² 李露露² 佟一杰²
李升² 李静^{1***} 白明^{2***}

(1. 河北农业大学植物保护学院, 保定 071000; 2. 中国科学院动物研究所动物多样性保护与有害动物防控重点实验室, 北京 100101)

摘要 【目的】大部分甲虫飞行时张开鞘翅, 伸出后翅飞行; 多数花金龟和部分蜣螂类群在飞行时采取鞘翅闭合, 同时抬起侧缘, 伸出后翅的方式飞行。然而关于这种高效飞行方式受哪些影响因素的研究较少, 胸部结构对飞行方式的影响有待探究。【方法】本文选取不同飞行方式的 2 科共 9 种甲虫的前胸背板、中胸背板、后胸背板、中胸腹板、后胸腹板、中胸侧板、后胸侧板结合传统形态学和三维模型重建技术进行比较分析, 探究胸部结构与飞行方式的关联。【结果】近缘类群的甲虫胸部结构相似。闭合鞘翅飞行的甲虫, 前胸、鞘翅隆拱程度低, 鞘翅具有缺刻且肩部外凸, 中胸背板骨化程度高, 中胸后侧片发达, 侧翅突较短, 鞘翅基部腋片具有融为一体的趋势; 相应的张开鞘翅飞行的甲虫, 前胸、鞘翅隆拱程度高, 鞘翅卵圆形, 中胸背板骨化程度低, 中胸后侧片不发达, 侧翅突较长, 鞘翅基部腋片结构分明。【结论】闭合鞘翅飞行的甲虫前胸和鞘翅隆拱程度低, 可能更符合空气动力学; 骨化程度高的中胸背板、外凸的鞘翅肩部和发达的中胸后侧片在物理层面上限制了鞘翅的张开; 侧翅突短小可能使后翅运动更高效。总言之两种飞行方式的甲虫具有胸部形态上的差异, 这些形态上的差异既受飞行选择压力的影响, 也受演化过程中亲缘关系远近的影响。

关键词 鞘翅目; 飞行方式; 胸部结构; 比较形态学

Comparative morphological study on the thorax structure of beetles in two flight modes

SHI Xiao-Xu^{1, 2**} LU Yuan-Yuan² LI Lu-Lu² TONG Yi-Jie²
LI Sheng² LI Jing^{1***} BAI Ming^{2***}

(1. College of Plant Protection, Hebei Agriculture University, Baoding 071000, China; 2. Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract 【Aim】Most beetles fly with their elytra open and their hind wings spread. However, most rose chafer and some dung beetle species fly by closing their elytra, elevating their side edges, and spreading their hind wings. From an aerodynamic perspective, flying with a closed elytra reduces air drag and is more efficient. Recent studies have established that the well-developed muscles and wings of the thorax are crucial for improving the flight ability of beetles, and the axillary joints of the hind wings play a key role in the flight of scarab beetles. However, research into the factors influencing this efficient flight mode and how the thoracic structure impacts flight modes remain limited. 【Methods】To explore the relationship between thoracic structure and flight mode, a comparative analysis was carried out on the morphology of the pronotum, mesonotum, metanotum, mesopleuron, metapleuron, elytra, mesosternum, and metasternum of nine beetle species from two families that

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划项目 (2022YFC2601200); 国家自然科学基金 (32270468, 32200354); 中国博士后科学基金 (2022M713134); 国家科技基础资源调查专项 (2022FY202100); 中国科学院国际合作局一带一路专项; 贵州省科技支撑计划项目 (黔科合支撑 [2022] 一般 173); 乡村振兴技术创新专项 (22326507D)

**第一作者 First author, E-mail: Xu970514@126.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: lijing1976416514@163.com; baim@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2023-12-14; 接受日期 Accepted: 2024-01-26

utilize different flight modes. **[Results]** In beetle species that fly with closed elytra, several distinct features were observed. The pronotum and elytra have lower arches, while the elytra are characterized by concaved edges and convex shoulders. The mesonotum is strongly sclerotized and the epimeron well-developed. The pleural wing process of the metapleuron is short, and the axillary segments of the base of the elytra tend to be integrated. In contrast, beetles that fly with open elytra, have strongly arched pronotum and elytra. The elytra are oval and the mesonotum is less sclerotized. The epimeron is undeveloped, the pleural wing process is longer, and the base axillary segments of the elytra are clearly structured. The thorax structure of beetles in related groups is similar. **[Conclusion]** Beetles that fly with closed elytra have lower pronotum and elytra arches that may have better aerodynamic effect compared to beetles that fly with open elytra. The significant sclerotization of the mesonotum, along with the protruding elytra shoulder, and developed epimeron all limit the expansion of the elytra from structural side. In summary, the two flight modes of beetles have distinct differences in the thoracic morphology and may be influenced by both flight selection pressures and phylogenetic status.

Key words Coleoptera; flight mode; thorax structure; comparative morphology

昆虫借助胸部飞行肌的收缩使胸部发生变形, 通过肌原性的拉伸激活机制 (Myogenic stretch activation mechanism), 并与翅的拍打形成耦合来实现飞行 (Vigoreaux, 2006; Fernanda and Carmina, 2010; Iwamoto *et al.*, 2010; Bullard and Pastore, 2011)。甲虫飞行是一个复杂的过程, 对大多数甲虫而言, 鞘翅在支持飞行方面所起的作用是消极的, 实验表明鞘翅在飞行中总是产生阻力, 对于体重为 5 g 的甲虫而言, 其鞘翅只能产生相当于其体重 1% 的升力 (Sitorus *et al.*, 2010), 而只占体重 3% 的后翅在飞行中起主要作用 (Sitorus *et al.*, 2010)。根据飞行时的鞘翅状态可以将甲虫分为鞘翅闭合和鞘翅张开两个类群。从空气动力学的角度来看, 飞行时闭合鞘翅可能通过减少空气阻力的方式使得甲虫飞行能力更强, 典型代表为花金龟亚科和部分蜣螂亚科昆虫 (Nachtigall, 1967; Le *et al.*, 2010; Johansson *et al.*, 2012), 但相对于大多可以在飞行时完全张开鞘翅的甲虫来说, 这类甲虫飞行时还需轻微抬起鞘翅来调节体温 (José and Jorge, 2008)。相关研究从生物学角度推测甲虫飞行方式的差异与不同的生活方式以及不稳定的食物来源有关 (Šípek *et al.*, 2016): 花金龟通常需要往返于不同的花朵间; 蜣螂类群通常需要争夺食草动物的粪便, 闭合鞘翅的类群被认为会提高飞行效率 (杨海东等, 2015)。针对闭合鞘翅飞行类群的形态学研究已经揭示了飞行时闭合鞘翅的金龟后翅展弦比值更大 (杨海东等, 2015); 通过显微 CT 和计算机三维重建技术可以明显看出两种飞行方式金龟的后翅关节骨片的形态存在差异, 其

中两种类群的后翅关节骨片 1Ax 头部、颈中部和内齿拱顶端、2Ax 的脊和内、外叶及 3Ax 的头部和尾部均有差异, 这种差异可能是由于不同飞行方式的适应性进化所形成的 (闫子晗等, 2023)。此外, 胸部作为昆虫的运动中心在飞行中起着决定性作用 (彩万志, 2001)。针对两种飞行方式的甲虫的形态学研究发现两种飞行方式的甲虫最明显的差异就是鞘翅上的缺刻, 并且揭示了花金龟飞行方式的改变可能与甲虫背部结构扁平有关 (Eberle *et al.*, 2014)。由此可见, 胸部形态影响着甲虫的飞行方式, 但关于两种飞行方式的甲虫胸部其他结构的比较形态学以及相关差异的定性分析尚无研究。

本研究根据甲虫不同的飞行方式, 选取涵盖金龟科以及象甲科中的 9 种甲虫为对象, 对每种甲虫的前胸背板、前胸腹板、中后胸背板、中后胸腹板、中胸侧板、后胸侧板、鞘翅和中胸小盾片, 基于传统的比较形态学和三维模型重建手段开展研究, 旨在探究两种飞行方式的甲虫的相关结构差别, 试图揭示甲虫胸部形态结构差别与行为选择压力和演化过程中亲缘关系远近的联系。本研究将为仿生学、空气动力学等领域的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究所用甲虫样本 (表 1) 除白星花金龟由沧州师范学院 (CNU) 养殖外均保存在中国科学院动物研究所标本馆 (IZAS)。

表 1 样本信息
Table 1 Sample information

科 Family	亚科 Subfamily	族 Tribe	种 Species	采集地点 Collection site	飞行时鞘翅开\闭 Elytra open\ closed during flight	选择原因 Selection reason
象甲科 Dryophthoridae	\	\	红棕象甲 <i>Rhynchophorus ferrugineus</i>	香港屯门龙鼓滩 Lung Kwu Tan, Tuen Mun, Hong Kong	闭 Closed	甲虫外群 Outgroup of beetles, fly with closed elytra
象甲科 Dryophthoridae	\	\	绿鳞象甲 <i>Hypomeces squamosus</i>	香港十壟旧村 Shap Long Kau Tsuen, Hong Kong	开 Open	甲虫外群, 张开鞘翅飞行 The outgroup of beetles, flying with open elytra
金龟科 Scarabaeidae	丽金龟亚科 Rutelinae	异丽金龟族 Anomalini	大绿异丽金龟 <i>Anomala virens</i>	福建崇安城关 Chengguan, Chun'an, Fujian	开 Open	花金龟近缘类群, 张开鞘翅飞行 Close relative of rose chafers, fly with open elytra
金龟科 Scarabaeidae	花金龟亚科 Cetoniinae	花金龟族 Cetoniini	白星花金龟 <i>Protaetia brevitarsis</i>	饲养于河北沧州 Cangzhou, Hebei	闭 Closed	花金龟, 闭合鞘翅飞行 Rose chafers, fly with closed elytra
金龟科 Scarabaeidae	花金龟亚科 Cetoniinae	花金龟族 Cetoniini	小青花金龟 <i>Oxycetonia jucunda</i>	广西田林老山林场 Laoshan Forest Farm, Tianlin, Guangxi	闭 Closed	花金龟, 闭合鞘翅飞行 Rose chafers, fly with closed elytra
金龟科 Scarabaeidae	花金龟亚科 Cetoniinae	斑金龟族 Trichiini	短毛斑金龟 <i>Lasiotrichius succinctus</i>	北京三堡 Sanbao, Beijing	开 Open	花金龟, 张开鞘翅飞行 Rose chafers, fly with open elytra
金龟科 Scarabaeidae	蜉金龟亚科 Aphodiinae	\	雅蜉金龟 <i>Aphodius elegans</i>	四川雅江剪子弯山 Jianzi Wan Mountain, Yajiang, Sichuan	开 Open	蜉蜋近缘类群, 张开鞘翅飞行 Close relative of dung beetles, fly with open elytra
金龟科 Scarabaeidae	蜉蜋亚科 Scarabaeinae	裸蜉蜋族 Gymnopleurini	墨侧裸蜉蜋 <i>Gymnopleurus mopsus</i>	云南维西攀天 Pantian Weixi, Yunnan	闭 Closed	蜉蜋, 闭合鞘翅飞行 Dung beetles, fly with closed elytra
金龟科 Scarabaeidae	蜉蜋亚科 Scarabaeinae	洁蜉蜋族 Coprini	神农洁蜉蜋 <i>Catharsius molossus</i>	云南屏边大围山 Pingbian Dawei Mountain, Yunnan	开 Open	蜉蜋, 张开鞘翅飞行 Dung beetles, fly with open elytra

1.2 样本制备

将甲虫干制标本放到约 80 °C 的热水中浸泡回软, 回软完成后进行虫体胸部的结构解剖。首

先将虫体固定, 避免其移动。用镊子将昆虫的头部、前胸、中后胸、腹部分开, 然后小心的将 3 对足完整的取出。将鞘翅与中胸小盾片与中后胸结构分开, 在体式显微镜 (Zeiss Discovery V.12)

下将中后胸结构中的肌肉组织取出,将中后胸背板、腹板分开,再从中后胸腹板上取下中胸侧板和后胸侧板。将处理好的结构放入 10%KOH 溶液中, 50 °C 水浴加热 0.5 h, 充分溶解肌肉组织。接着将相关结构用无水乙醇冲洗, 将清理干净的胸部结构置于冻存管中保存。

1.3 2D 图像获取与数据测量

2D 图像的获取是利用 Canon 5Ds R 机身配合 Canon EF 75-300 f/4-5.6 III 镜头, Nikon S Plan Fluor 20×/0.45 物镜进行拍摄, 再利用 Helicon Focus 7.0 软件进行景深叠加 (Kozub and Shapoval, 2019)。所获图片用 Adobe Photoshop 软件排版, 使用其中的标尺工具进行数据测量 (图 1: B)。在 Excel 表格中计算相对长度。

1.4 金龟胸部结构名称

本文有关胸部结构的相关名词和体系参考 Snodgrass 的《Principles of Insect Morphology》(1935)。图中所展现的前胸背板、中胸背板、

中胸腹板、中胸侧板、后胸背板、后胸腹板、后胸侧板、鞘翅基部, 均以丽金龟为例, 标注了各部位名称 (图 1: C)。

1.5 3D 数据获取、重建及测量

将所需甲虫标本进行显微 CT 扫描 (Micro-XCT 400, 中国科学院高能物理研究所, 北京), 于 2 倍镜头下进行扫描获得断层图片, 获得的数据使用 Amira2019.1 软件进行三维重建, 使用 Geomagic Studio 12.0 软件对三维模型进行优化处理。图片用 Adobe Photoshop CS6 软件排版 (图 1: A)。其中甲虫前胸隆拱程度由甲虫前胸厚度/宽度比值来代表, 厚度是指将昆虫径向摆放在水平平面, 测量前胸背板盘区顶点到昆虫中轴线的距离, 宽度是指前背侧脊两侧最长的距离。甲虫鞘翅的隆拱程度由鞘翅的厚度/宽度比值来代表, 厚度是指鞘翅平放于水平面, 测量鞘翅顶点到水平面的距离, 宽度是指鞘翅两侧最长的距离。在 Excel 表格中计算相对长度。

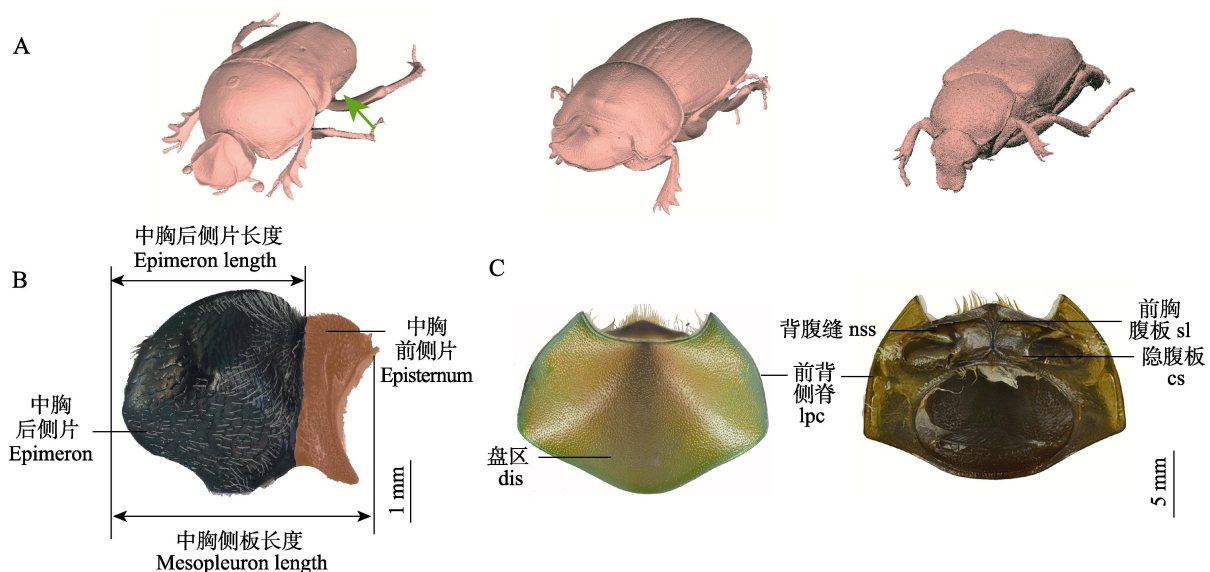


图 1 样本制备及数据获取

Fig. 1 Sample preparation and data acquisition

A. 墨侧裸蛱螂 (绿色箭头处为鞘翅缺刻), 神农洁蛱螂, 短毛斑金龟的 3 维模型展示; B. 白星花金龟相关结构测量示例; C. 大绿异丽金龟的前胸背面观及腹面观。dis: 盘区; lpc: 前背侧脊; nss: 背腹缝; sl: 前胸腹板; cs: 隐腹板。

A. Display of a 3D model of *Gymnopleurus mopsus* (the green arrow marks the elytra concave), *Catharsius molossus*, *Lasiotrichius succinctus*; B. Examples of measurement of related structures of *Protaetia brevitarsis*; C. Prothorax of *Anomala virens* dorsal and ventral view. dis: Disc; lpc: Lateral pronotal carinae; nss: Notosternal suture; sl: Prosternum; cs: Cerytosternum.

2 结果与分析

2.1 胸部各结构形态描述

前胸近长方形。前胸背板由盘区和两侧的前背折缘构成, 前背折缘前部与前胸腹板相接, 前背折缘与腹板共同围成前足基节窝。白星花金龟 *Protaetia brevitarsis*、小青花金龟 *Oxycetonia jucunda* 前胸背板基部弧凹, 蜣螂亚科 (神农洁蜣螂 *Catharsius molossus* 和墨侧裸蜣螂 *Gymnopleurus mopsus*)、象甲科 (绿鳞象甲 *Hypomeces squamosus* 和红棕象甲 *Rhynchophorus ferrugineus*) 前胸背板基部圆, 短毛斑金龟 *Lasiotrichius succinctus*, 大绿异丽金龟 *Anomala virens*, 雅蜉金龟 *Aphodius elegans* 前胸背板基部弧突。

中胸背板背面主要由中胸端背片、中胸盾片和中胸小盾片组成, 分别由中胸前脊沟和盾间沟相隔。金龟总科的中胸背板整体呈三角形, 象甲科中胸背板呈倒 V 形: 蜣螂亚科 (神农洁蜣螂和墨侧裸蜣螂) 侧盾片臂骨化。

后胸背板主要区域为后胸盾片和后胸小盾片, 其在腹面以盾间脊分隔。盾片中央具 1 宽纵沟。象甲科、蜉金龟亚科、蜣螂亚科后胸背板呈矩形, 几乎没有刚毛; 金龟总科的第二悬骨和前盾膜面积大, 可很好区分。

中胸侧板主要由中胸前侧片和中胸后侧片

组成。中胸前侧片的上方为中胸前上侧片。丽金龟亚科、花金龟亚科、蜉金龟亚科、象甲科的中胸前侧片较小、蜣螂亚科中胸前侧片面积较大。

后胸侧板与中胸侧板相似, 侧板上方为前上侧片 (basalare, ba3), 以侧沟分为后胸前侧片和后胸后侧片。蜉金龟亚科、象甲科后胸侧板横纵比更小, 更细长。

鞘翅的外部形态比较中, 丽金龟亚科、花金龟亚科、蜉金龟亚科、象甲科昆虫鞘翅为长椭圆形, 蜣螂亚科顶端较平, 中部最宽, 后缘弧形; 背面平, 通常具肩突和端突。

中后胸腹板呈 Y 形, 后缘向后延伸为中胸腹板突, 中胸腹板突后端凹缺, 后胸腹板突的前端正好嵌入该凹缺, 形成紧密的联结。后胸腹板长于中胸腹板。后胸腹板突两侧内陷, 与中胸腹板内陷部分相连, 共同围成中足基节窝。后胸腹板中央具一纵缝。花金龟亚科昆虫中后胸腹突发达。

2.2 飞行时鞘翅张开或闭合甲虫胸部结构形态比较

经比较形态学探究所得, 两种飞行方式的甲虫胸部形态差异如表 2 所示。

测量 9 种甲虫中胸后侧片/中胸侧板比值, 张开鞘翅飞行的甲虫中胸后侧片/中胸背板的比值处于 0.364-0.625, 而闭合鞘翅飞行甲虫中胸后侧片/中胸背板的比值处于 0.476-0.710 (图 3),

表 2 两种飞行方式甲虫胸部形态差异
Table 2 The difference in beetle thorax morphology between the two flight modes

甲虫胸部结构 The thorax structure of beetles	闭合鞘翅飞行类群 Closed elytra flight groups	张开鞘翅飞行类群 Open elytra flight groups
前胸 Prothorax	隆拱程度低 (图 2: A) Slightly arched (Fig. 2: A)	隆拱程度高 (图 2: B) Strongly arched (Fig. 2: B)
鞘翅 Elytra	外缘具有缺刻, 肩部外凸, 基部腋片有融为一体的趋势 (图 4) The outer edge has a concave, the shoulder is convex, and the base axillary segment has a trend of integration (Fig. 4)	整体成卵圆形 (图 4) Oval (Fig. 4)
中胸背板 Mesonotum	骨化程度高 (图 5) Strongly sclerotized (Fig.5)	骨化程度低 (图 5) Weakly sclerotized (Fig.5)
中胸后侧片 Epimeron	发达 (图 2: F) Well developed (Fig. 2: F)	不发达 (图 2: E) Undeveloped (Fig. 2: E)
侧翅突 Pleural wing process	短 (图 2: D) Short (Fig.2: D)	长 (图 2: C) Long (Fig. 2: C)

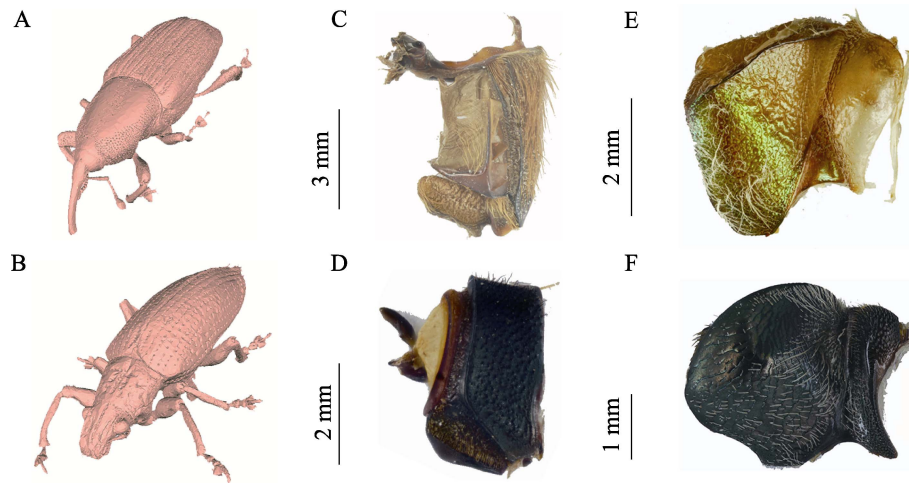


图 2 胸部相关结构差异对比图例

Fig. 2 Thorax-related structure difference contrast

- A. 红棕象甲三维模型; B. 绿鳞象甲三维模型; C. 神农洁蛭螂后胸侧板; D. 墨侧裸蛭螂后胸侧板;
E. 大绿异丽金龟中胸侧板; F. 白星花金龟中胸侧板。
A. *Rhynchophorus ferrugineus* 3D model; B. *Hypomeces squamosus* 3D model; C. *Catharsius molossus* metapleuron; D. *Gymnopleurus mopsus* metapleuron; E. *Anomala virens* mesopleuron; F. *Protaetia brevitarsis* mesopleuron.

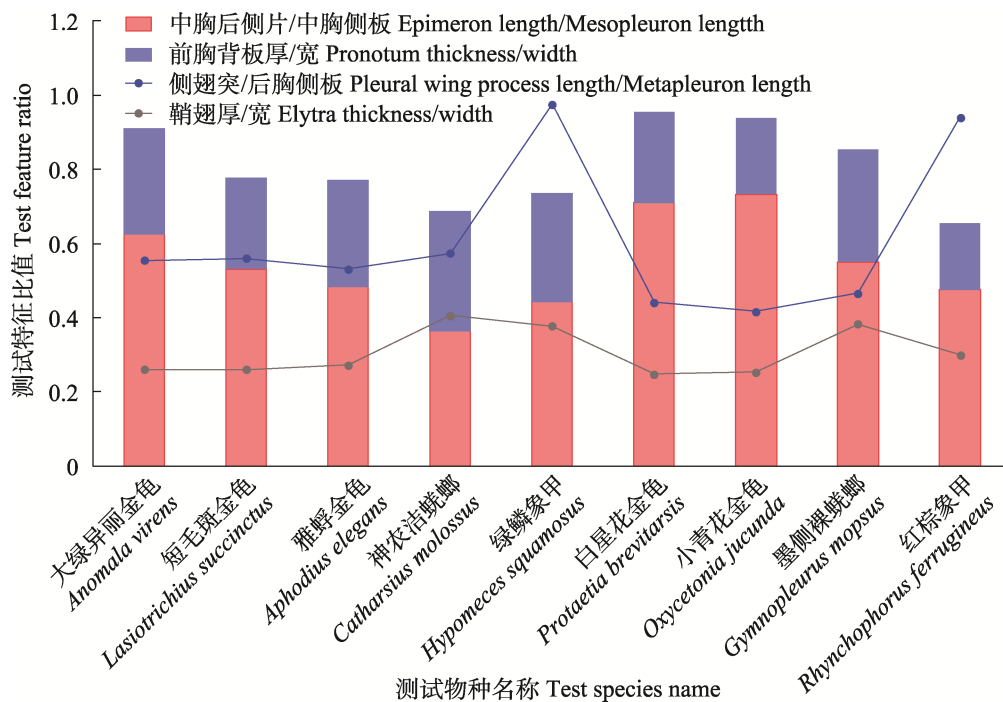


图 3 胸部相关结构测量结果的统计图

Fig. 3 Statistical map of the results of measurement of thorax related structures

闭合鞘翅飞行的金龟(白星花金龟、小青花金龟)的中胸后侧片/中胸侧板长度的比值高于张开鞘翅飞行的金龟(大绿异丽金龟、雅蜉金龟和短毛斑金龟),闭合鞘翅飞行的墨侧裸蛭螂的中胸后

侧片/中胸侧板长度的比值(0.550)高于张开鞘翅飞行的神农洁蛭螂(0.364)。

测量 9 种甲虫侧翅突/后胸侧板比值,张开鞘翅飞行的甲虫侧翅突/后胸侧板的比值处于

0.244-0.323 之间, 闭合鞘翅飞行的甲虫侧翅突/后胸侧板的比值处于 0.178-0.304 之间 (图 3), 闭合鞘翅飞行的金龟 (白星花金龟和小青花金龟) 的侧翅突/后胸侧板长度的比值低于张开鞘翅飞行的金龟 (大绿异丽金龟、雅蜉金龟和短毛斑金龟); 闭合鞘翅飞行的墨侧裸蛭螂的侧翅突/后胸侧板长度的比值 (0.304) 低于张开鞘翅飞行的神农洁蛭螂 (0.323); 闭合鞘翅飞行的红棕象甲的侧翅突/后胸侧板长度的比值 (0.178) 也低于张开鞘翅飞行的绿鳞象甲 (0.293)。

张开鞘翅飞行的甲虫前胸厚/宽的比值处于 0.532-0.976 之间, 闭合鞘翅飞行的甲虫前胸厚/宽的比值处于 0.417-0.940 之间 (图 3)。张开鞘翅飞行的短毛斑金龟 (0.532)、雅蜉金龟 (0.560)、大绿异丽金龟 (0.554)、神农洁蛭螂 (0.574) 前胸厚度/宽度的比值均大于闭合鞘翅飞行的白星花金龟 (0.441)、小青花金龟 (0.417)、墨侧裸蛭螂 (0.466); 张开鞘翅飞行的绿鳞象甲前胸宽度/宽度的比值 (0.976) 大于闭合鞘翅飞行的红棕象甲 (0.940)。

张开鞘翅飞行的甲虫鞘翅厚/宽的比值处于 0.260-0.406 之间, 闭合鞘翅飞行的甲虫鞘翅厚/宽的比值处于 0.248-0.383 之间 (图 3)。张开鞘翅飞行的大绿异丽金龟 (0.260)、短毛斑金龟 (0.260)、雅蜉金龟 (0.273) 的鞘翅厚度/宽度的比值大于闭合鞘翅飞行的白星花金龟 (0.248)、小青花金龟 (0.253); 张开鞘翅飞行的神农洁蛭螂 (0.406) 的鞘翅厚度/宽度的比值大于闭合鞘翅飞行的墨侧裸蛭螂 (0.383); 张开鞘翅飞行的绿鳞象甲 (0.377) 鞘翅厚度/宽度的比值大于闭合鞘翅飞行的红棕象甲 (0.300)。

闭合鞘翅飞行的甲虫 (图 4: B, E, H, I), 其鞘翅边缘 (图 4: B 红色箭头处) 具有缺刻, 鞘翅肩部 (图 4: B 绿色箭头处) 外凸, 鞘翅基部各部分退化成为一体, 而张开鞘翅飞行的甲虫 (图 4: A, C, D, F, G) 鞘翅则整体呈卵圆形, 鞘翅基部各结构界限清晰。

闭合鞘翅飞行的甲虫 (图 5: E-H) 其中胸背板颜色深, 骨化程度高; 张开鞘翅飞行的甲虫 (图 5: A-D, I) 中胸背板颜色浅, 骨化程度低。其中雅蜉金龟中胸背板颜色普遍深于张开鞘翅

飞行的甲虫 (图 5: B), 但相比闭合鞘翅飞行的类群颜色浅。

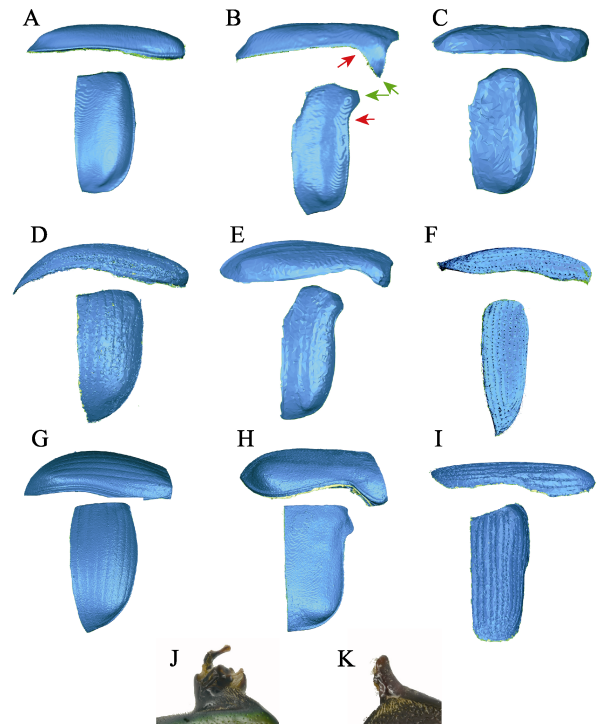


图 4 鞘翅三维模型以及鞘翅基部展示

Fig. 4 3D model of elytra and display of elytra base

- A. 大绿异丽金龟; B. 白星花金龟 (绿色箭头处为鞘翅肩部外凸, 红色箭头处为鞘翅缺刻); C. 短毛斑金龟; D. 雅蜉金龟; E. 小青花金龟; F. 绿鳞象甲; G. 神农洁蛭螂;

- H. 墨侧裸蛭螂; I. 红棕象甲; J. 大绿异丽金龟鞘翅基部; K. 白星花金龟鞘翅基部。

A. *Anomala virens*; B. *Protaetia brevitarsis* (the green arrows mark the protruding shoulders of the elytra, the red arrows mark the elytra concave); C. *Lasiostrichus succinctus*; D. *Aphodius elegans*;

E. *Oxycetonia jucunda*; F. *Hypomeces squamosus*;

G. *Catharsius molossus*; H. *Gymnopleurus mopsus*;

I. *Rhynchophorus ferrugineus*; J. Elytra base of

Anomala virens; K. Elytra base of *Protaetia brevitarsis*.

3 讨论

对于闭合鞘翅飞行的甲虫飞行能力是否强于张开鞘翅飞行的甲虫暂未有一个明确的答案, 而胸部作为昆虫的运动中心, 在飞行中起着关键作用。从本文的分析结果来看 (表 2), 前胸隆拱程度较高的甲虫均为张开鞘翅飞行的种类, Frantsevich (2012) 认为, 除了少数例外, 前胸

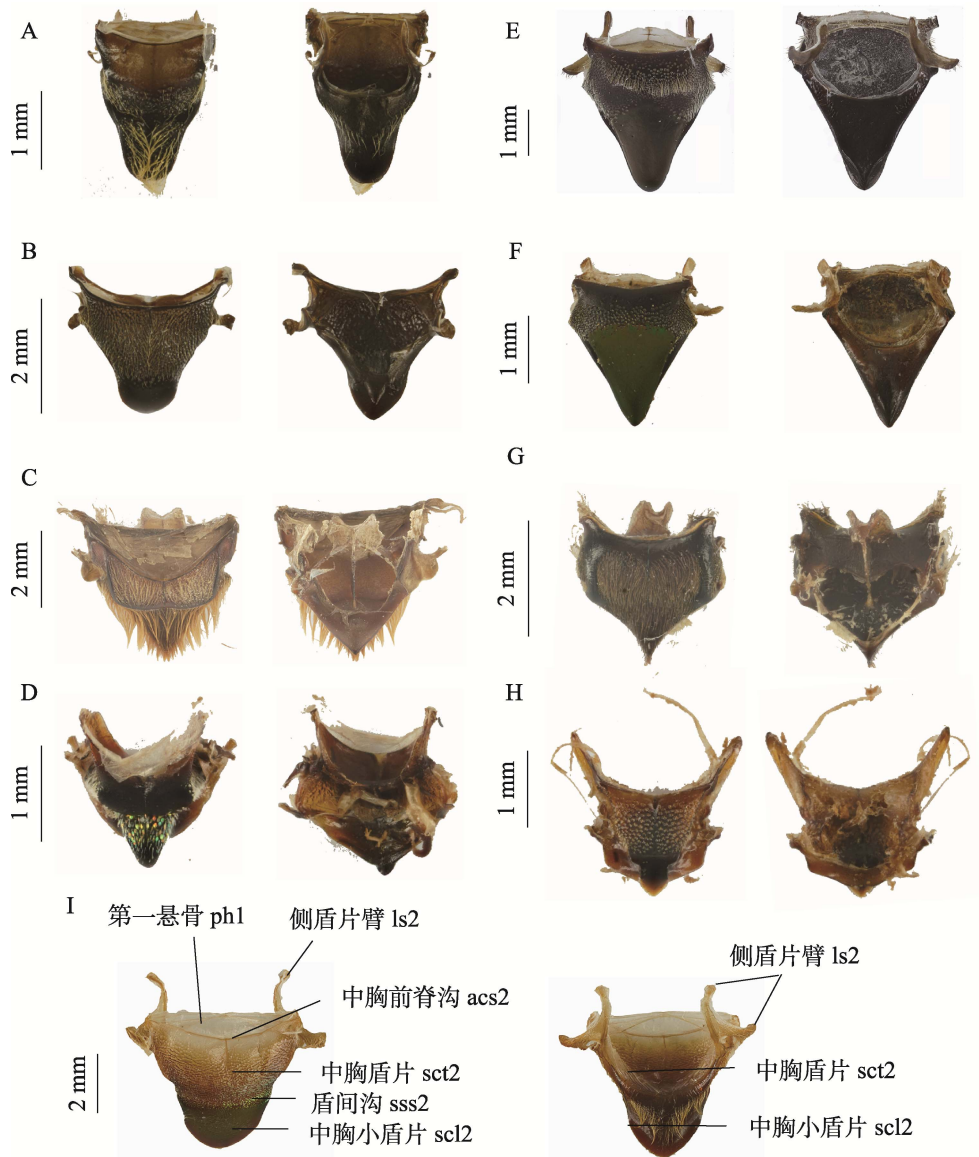


图 5 中胸背板

Fig. 5 Mesonotum

A. 短毛斑金龟; B. 雅蜉金龟; C. 神农洁蛻螂; D. 绿鳞象甲; E. 白星花金龟; F. 小青花金龟;

G. 墨侧裸蛻螂; H. 红棕象甲; I. 以大绿异丽金龟为例展示各部位名称。

ph1: 第一悬骨; ls2: 侧盾片臂; acs2: 中胸前脊沟; sct2: 中胸盾片; sss2: 盾间沟; scl2: 中胸小盾片。

A. *Lasiotrichius succinctus*; B. *Aphodius elegans*; C. *Catharsius molossus*; D. *Hypomeces squamosus*;

E. *Protaetia brevitaris*; F. *Oxycetonia jucunda*; G. *Gymnopleurus mopsus*; H. *Rhynchophorus ferrugineus*;

I. The name of each part was shown with the example of *Anomala virens*.

ph1: Phragma 1; ls2: Lateral scutellar arm; acs2: Antecostal suture; sct2: Scutum;

sss2: Scutoscuteellar suture; scl2: Scutellum.

的升高可能是诱导鞘翅打开和关闭的一种关键机制,然而他也注意到这种机制在花金龟类群中是不存在的。闭合鞘翅飞行的甲虫,前胸以及鞘翅的隆拱程度低,其整体形状相对张开鞘翅飞行的甲虫更契合空气动力学,在飞行中可能有效降

低了空气阻力,致使其飞行更为高效。从飞行能力上来说,闭合鞘翅飞行甲虫的后胸侧板侧翅突普遍短小,侧翅突作为翅运动的支点,连接后翅基部骨片 Ax3,已有研究表明闭合鞘翅飞行的类群翅基骨片 Ax3 尾部较短,末端圆润(闫子晗

等, 2023), 短小的侧翅突连接短而圆润的翅基骨片 Ax3 可能使翅运动更加高效方便, 所以推测短小的侧翅突也是使闭合鞘翅飞行的类群飞行能力更强的原因之一。

其次甲虫的小盾片原本就具有锁定鞘翅的功能 (Pass *et al.*, 2015), 通过解剖和 3D 模型的综合分析得出骨化程度高的小盾片以及发达的中胸后侧片和鞘翅肩部的外凸, 在物理层面上限制了鞘翅伸展张开, 中胸后侧片和外凸的鞘翅肩部限制了鞘翅的外旋张开, 骨化程度高的小盾片限制了鞘翅的抬起。另外, 闭合鞘翅飞行的甲虫鞘翅基部结构具有融为一体趋势, 推测这些骨片结构紧凑甚至退化为一体限制了鞘翅的运动能力。

相对张开鞘翅飞行的类群来说, 闭合鞘翅飞行的甲虫其前胸以及鞘翅隆拱程度较低; 中胸背板颜色深, 骨化程度高; 中胸后侧片相对较发达; 侧翅突相对短小。鞘翅具有缺刻, 鞘翅肩部外凸, 且鞘翅基部各部分有融为一体趋势。这些均为闭合鞘翅飞行的类群共性形态差异, 这些胸部结构上的形态差异可能是受飞行选择压力的影响大过类群亲缘关系的影响。

昆虫飞行是一个经久不衰的热点领域, 很多人都注意到了部分花金龟是闭合鞘翅飞行的, 但关于其胸部结构却从未有人进行系统性探究。本研究采用二维和三维的手段相结合, 在前人的基础上系统性的展示了部分甲虫胸部结构差异。本实验研究表明了闭合鞘翅飞行的类群小盾片骨化程度高于张开鞘翅飞行的类群, 闭合鞘翅飞行类群的甲虫外部整体形态隆拱程度更低更符合空气动力学原理, 未来可以结合近些年兴起的纳米压痕技术 (邢振龙等, 2014; Lu *et al.*, 2022) 测定小盾片力学性能以及对甲虫的整体形态做空气动力学研究, 进一步探究甲虫形态的适应性进化。本文对甲虫不同飞行方式下胸部各骨片的对比, 对以昆虫在仿生学的应用具有一定意义, 未来可以结合材料学、空气动力学等交叉学科的技术方法开展功能形态仿生学研究。

致谢: 感谢中国科学院动物研究所鞘翅目形态与

进化研究组为本研究提供的设备平台、研究材料及课题指导。感谢河北农业大学昆虫系分类与系统发育实验室和分子进化与系统发育实验室为本研究提供的设备支持。感谢河北农业大学植物保护学院硕士田硕、李京蓬提供的帮助。感谢宁夏大学农学院硕士韩永金提供的帮助。

参考文献 (References)

- Bullard B, Pastore A, 2011. Regulating the contraction of insect flight muscle. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 32(4/5): 303–313.
- Cai WZ, 2001. General Entomology. Beijing: China Agricultural University Press. 57–60. [彩万志, 2001. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社. 57–60.]
- Fernanda CF, Carmina CL, 2010. Differential flight muscle development in workers, queens and males of the eusocial bees, *Apis mellifera* and *Scaptotrigona postica*. *Journal of Insect Science*, 10: 85.
- Eberle J, Myburgh R, Ahrens D, 2014. The evolution of morphospace in phytophagous scarab chafers: No competition–No divergence? *PLoS ONE*, 9(5): e98536.
- Iwamoto H, Inoue K, Yagi N, 2010. Fast X-ray recordings reveal dynamic action of contractile and regulatory proteins in stretch-activated insect flight muscle. *Biophysical Journal*, 99(1): 184–192.
- Frantsevich L, 2012. Indirect closing of elytra by the prothorax in beetles (Coleoptera): General observations and exceptions. *Zoology*, 115(1): 12–21.
- Johansson LC, Engel S, Baird E, Dacke M, Muijres FT, Hedenström A, 2012. Elytra boost lift, but reduce aerodynamic efficiency in flying beetles. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(75): 2745–2748.
- José RV, Jorge ML, 2008. Ecophysiology of thermoregulation in endothermic dung beetles: Ecological and geographical implications. *Insect Ecology and Conservation*, 661: 1–28.
- Kozub D, Shapoval I, 2019. Processing a digital image. UA. US2019333193A1.
- Le TQ, Byun D, Saputra P, Ko JH, Park HC, Kim M, 2010. Numerical investigation of the aerodynamic characteristic of a hovering Coleopteran insect. *Journal of Theoretical Biology*, 266(4): 485–495.
- Lu Y, Ballerio A, Wang S, Zou Z, Gorb SN, Wang T, Li L, Ji S, Zhao

- Z, Li S, Tong Y, Chen Y, Zhuo D, Luo C, Zhang W, Liu N, Gu Q, Bai M, 2022. The evolution of conglobation in Ceratocanthinae. *Communications Biology*, 5(1): 777.
- Nachtigall W, 1967. Aerodynamische messungen am tragflügelsystem segelnder schmetterlinge. *Journal of Comparative Physiology*, 54(2): 210–231.
- Pass G, Tögel M, Krenn H, Paululat A, 2015. The circulatory organs of insect wings: Prime examples for the origin of evolutionary novelties. *Zoologischer Anzeiger*, 256: 82–95.
- Šípek P, Fabrizi S, Eberle J, Ahrens D, 2016. A molecular phylogeny of rose chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) reveals a complex and concerted morphological evolution related to their flight mode. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101: 163–175.
- Sitorus PE, Park HC, Byun D, Goo NS, Han CH, 2010. The role of elytra in beetle flight: Generation of quasi-static aerodynamic forces. *Journal of Bionic Engineering*, 7(4): 354–363.
- Snodgrass RE, 1935. Principles of Insect Morphology. New York: McGraw-Hill Book Company Press. 157–192.
- Vigoreaux J, 2006. Nature's Versatile Engine: Insect Flight Muscle Inside and Out. New York: Springer US. 185–258.
- Xing ZL, Fu XW, Liu YQ, Wu KM, 2014. The nano-indentation method for analyzing the mechanical properties of Lepidopteran insects' wings. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1604–1611. [邢振龙, 付晓伟, 刘永强, 吴孔明, 2014. 鳞翅目昆虫翅膀纳米力学性能的测定方法. 应用昆虫学报, 51(6): 1604–1611.]
- Yang HD, Bai M, Li S, Lu YY, Ma DY, 2015. A study of the three-dimensional morphological complexity of insect hindwing articulation based on four scarab species (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Entomologica Sinica*, 58(12): 1322–1330. [杨海东, 白明, 李莎, 路园园, 马德英, 2015. 基于四种金龟的昆虫后翅关节骨片三维形态复杂性研究. 昆虫学报, 58(12): 1322–1330.]
- Yan ZH, Lu YY, Liu N, Li J, Tong YJ, Yang HD, Sun ZB, Bai M, 2023. Correlation research between the opening and closing statuses of the elytra during flight and the morphology of the hindwing axillaries of scarabs (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Entomologica Sinica*, 66(3): 399–408. [闫子晗, 路园园, 刘宁, 李静, 佟一杰, 杨海东, 孙志斌, 白明, 2023. 金龟子飞行时鞘翅开合状态与后翅腋片形态的相关性研究. 昆虫学报, 66(3): 399–408.]