

基于定量形态学解读金龟子挖掘行为的功能形态演化*

张同博^{1,2**} 佟一杰² 陈鑫欣^{2,3} 伍绍龙^{4***} 王新谱^{1***} 白明^{2,5,6,7***}

(1. 宁夏大学农学院, 银川 750021; 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全国重点实验室, 北京 100101; 3. 贵州大学昆虫研究所, 贵州省山区农业生物安全全省重点实验室, 农业农村部贵阳农作物有害生物科学观测实验站, 贵阳 550025; 4. 湖南省烟草公司, 长沙, 410000; 5. 中国科学院大学, 北京 101408; 6. 青海师范大学高原科学与可持续发展研究院, 西宁 810016; 7. 廊坊师范学院生命科学学院, 河北省动物多样性重点实验室, 廊坊 065000)

摘要 【目的】挖掘行为是驱动金龟总科昆虫多样性演化的重要因素之一, 其挖掘行为功能形态基础备受关注。然而, 此前研究多局限于单一维度, 缺乏将外部形态与内部肌肉结构相结合的综合分析。本研究旨在通过整合三维几何形态学与肌肉定量分析, 揭示不同挖掘能力金龟子前胸结构的形态适应机制, 探讨其与挖掘行为相关的功能形态演化。【方法】以具有强、弱两种挖掘能力的 8 种金龟子为研究对象, 利用显微 CT (Micro computed tomography) 扫描并三维重建其前胸背板及内部控制前足基节运动的关键肌肉 (Tergal remotor, tergal promotor)。通过三维几何形态学分析前胸背板的外部形态差异, 并通过测量肌肉体积、截面积及附着表面积等指标进行内部结构的定量比较。【结果】主成分分析表明, 强、弱挖掘类群的前胸背板三维形态存在显著分化。强挖掘类群的前胸背板呈现出更为陡峭的“马鞍形”隆起和流线型的“楔形”轮廓, 这可能有助于分散应力和增强结构稳定性。肌肉定量分析得出, 强挖掘类群中控制基节下挖的 Tergal remotor 肌肉在前胸背板上的附着面积比例显著高于弱挖掘类群 ($P < 0.01$), 而其中段截面积、体积等指标无显著差异 ($P > 0.05$)。【结论】金龟总科昆虫为适应挖掘行为, 其前胸结构发生了协同演化, 外部背板通过形态特化 (如隆起和流线型轮廓) 以提升力学稳定性; 内部则通过增加肌肉附着面积来为发力提供更稳固的锚点和力量提升的条件, 而非单纯增大肌肉体积。本研究凸显了多定量形态学在功能形态学研究领域研究中的优势, 为理解生物形态对环境的适应性进化提供了典型案例。

关键词 金龟总科; 功能形态; 挖掘能力; 三维重建; 几何形态学

Using quantitative morphology to investigate the evolution of the functional morphology used in the excavation behavior of scarab beetles

ZHANG Tong-Bo^{1,2**} TONG Yi-Jie² CHEN Xin-Xin^{2,3} WU Shao-Long^{4***}
WANG Xin-Pu^{1***} BAI Ming^{2,5,6,7***}

(1. School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. State Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3. Scientific Observing and Experimental Station of Crop Pests in Guiyang, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, China, Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 4. Hunan Provincial Tobacco Company, Changsha, 410000, China; 5. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China; 6. Academy of Plateau Science and Sustainability, Qinghai Normal University, Xining 810016, China; 7. Hebei Key Laboratory of Animal Diversity, College of Life Science, Langfang Normal University, Langfang 065000, China)

Abstract [Aim] To reveal the mechanisms underlying the morphological changes involved in the excavation behavior of

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划资助项目(2022YFC2601200); 国家自然科学基金项目 (32200354); 中国烟草总公司重大科技项目 (110202201018[LS-02]; 110202402009); 珍稀濒危物种调查监管与行业规范项目

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

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: slwuhny@126.com; wangxinpu@nxu.edu.cn; baim@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2025-11-12; 接受日期 Accepted: 2026-01-13

scarab beetles (Scarabaeoidea), and examine how these relate to the evolution of functional morphology associated with digging behavior in this taxon. **[Methods]** Eight scarab species with differing excavation abilities were selected. Micro-computer tomography (micro-CT), was used to scan and construct 3D models of the pronotum and the main internal muscles involved in forecoxal movement (the tergal remotor and tergal promotor), in these species. External differences in pronotum shape were examined using 3D geometric morphometrics, whereas internal structures were compared quantitatively by assessing their muscle volume, cross-sectional area, and attachment surface area. **[Results]** Principal component analysis identified notable differences in the shape of the pronotum between strong and weak excavators. The pronotum of strong excavators has a more pronounced “saddle-shaped” arch and a more streamlined “wedge-shaped” profile, which probably aid in stress relief and increase stability. Quantitative muscle assessments revealed that the attachment area ratio of the tergal remotor muscle was significantly larger in species with stronger excavating ability ($P < 0.01$). However, no significant differences were observed in the mid-cross-sectional area, volume, or other related measures, of this muscle ($P > 0.05$). **[Conclusion]** Scarab beetles’ prothoracic structures reflect evolution for different levels of excavating ability. In species with strong excavating ability, the external pronotum has become more arched and streamlined to boost mechanical stability, while internally, increased muscle attachment areas create a stronger anchor and improve muscular efficiency, without overtly increasing muscle size. This study highlights the advantages of multidimensional quantitative morphology in functional morphology research, and offers a clear example of how biological structures adapt to different environmental requirements.

Key words Scarabaeoidea; functional morphology; digging-ability; three-dimensional reconstruction; geometric morphometrics

生物多样性是地球生命系统在基因、物种和生态系统层面的异质性总和,其核心包括形态多样性、物种丰富度及遗传多样性 (Hooper *et al.*, 2005)。形态多样性作为生物类群适应性演化的直观体现,记录了自然选择压力下生态位分化的历史轨迹。一个生物种群在自然选择的作用下,可遗传的表型特征朝着更适应其所处环境的方向发生定向改变,从而实现生物的适应性进化,其中形态上的变化往往是最直观的体现。例如,经典的面对环境所施加的选择压力,生物在进化过程中会不断调整和改变其形态及相关功能,从而达到适应性进化的目的。例如,经典的加拉帕戈斯雀 *Geospiza* sp.的喙形态变异反映了对种子硬度、取食策略等生态因子驱动的适应性辐射 (Grant and Grant, 2008),这种特征的功能形态的改变与生物的生态位适应性和资源利用效率密切相关 (Violle *et al.*, 2007)。蛾蛉演化出紧凑且呈铲状的头部、坚硬的外骨骼结构以及口器与头部异常发达的肌肉,强化了其特殊的地下捕食行为和挖掘能力 (Li *et al.*, 2022)。关于生物的功能形态研究,宏观尺度方面的研究通过构建系统发育树来探讨类群的多样化模式,以揭示高级阶元类群在自然选择驱动下的适应性辐射 (Kapli *et al.*, 2020);微观尺度的研究往往通过

选取特定的实验物种进行环境因素影响下的表观遗传学上的差异分析 (李莎等, 2013)。定量形态学的发展,为客观评估和比较不同类群功能性状的形态差异提供了新思路。已有研究揭示了生物类群不同性状间的功能性差异 (索中毅等, 2015; 殷凡等, 2024)。然而,尽管通过形态的定量分析揭示功能特征在类群间的分化情况,但单一维度数据的分析往往停留在形态差异水平 (白明和杨星科, 2014),多维度信息综合评估的缺乏导致生物类群特征的功能与相关行为之间的联系无法揭示,生物类群功能特征的适应性发展变得难以解读。

金龟总科 Scarabaeoidea 隶属于鞘翅目 Coleoptera 多食亚目 Polyphaga,通常被称为金龟子,世界已知 12 科约 2 500 属 35 000 种。金龟子形态多样、生态位丰富,在整个生活史中均具有一定程度的挖掘行为,已有研究揭示挖掘行为对促进金龟子的生物多样性发展具有重要作用 (Crowson, 1981; Scholtz *et al.*, 1987; Scholtz *et al.*, 1994; Tong *et al.*, 2024),不同发达程度的前胸以及特化的前足是行使挖掘行为的重要功能性状 (Evans, 1977; 姜磊, 2018)。蜣螂作为蜣螂亚科 Scarabaeinae 昆虫中以脊椎动物粪便为食的特殊代表类群,在制作、滚动、埋藏粪球等复

杂行为的同时, 强大的挖掘能力成为其适应“粪资源竞争”的核心策略(白明和杨星科, 2008)。当前针对蜣螂挖掘行为相关的功能形态的研究主要以生物学记录为主, 少量研究聚焦在与蜣螂挖掘行为有关的单一维度的功能形态研究, 其中罗一平等(2025)利用二维几何形态学揭示了包括蜣螂在内的金龟总科昆虫的前胸背板和鞘翅的形态与挖掘能力具有紧密关系; 佟一杰等(2016)通过二维几何形态学评估了不同挖掘行为的前胸背板及后胸叉骨的显著形态差异; Linz 等(2019)通过控制实验揭示了前足胫节齿对蜣螂挖掘能力有重要影响。然而, 多维度的形态与功能关联数据联合分析的缺乏导致金龟总科下不同程度挖掘行为类群的功能性状的研究难以推进, 金龟总科昆虫挖掘行为的功能形态演化的比较分析无法进一步揭示。

本研究以不同程度挖掘行为的 8 种金龟子为例, 通过显微 CT 与三维重建技术对前胸结构进行重建, 包括前胸背板和内部肌肉, 并对控制前足挖掘行为的前胸内外结构进行定量研究。包含针对外部前胸背板的三维几何形态学分析以及内部控制前足基节下挖肌肉的面积和体积等多指标的定量分析。三维几何形态学用来评估挖掘行为对外部前胸背板的形变趋势与差异程度。

而前胸内部肌肉相关参数的测量则是比较挖掘行为对肌肉造成的物理上的差异。两者结合会更加全面地评估适应挖掘压力带来的功能形态变化。本研究旨在探究甲虫挖掘行为的功能形态演化。通过对两类挖掘能力不同的金龟子进行多维度数据比较, 揭示了其前胸形态结构差异与挖掘行为选择压力之间的内在联系。该研究为理解生物形态与功能的进化关系提供了一个模板。

1 材料与方法

1.1 测试样本

本研究选取金龟总科 3 科 8 种不同挖掘行为的金龟子进行分析, 根据其习性分为强、弱两种挖掘能力组进行分析(Bai *et al.*, 2015; 姜磊, 2018)(表 1)。其中, 强挖掘能力组选取了 4 种金龟科 Scarabaeidae 中的蜣螂亚科 Scarabaeinae 昆虫, 这类金龟子生活史的大部分时间行使挖掘行为; 弱挖掘能力组选取了锹甲科 Lucanidae、黑蜣科 Passalidae、金龟科 Scarabaeidae 中的花金龟亚科 Cetoniinae 和丽金龟亚科 Rutelinae, 上述物种在生活史中的部分时期行使挖掘行为。测试样本(图 1: A-H)均保存在中国科学院动物

表 1 样本信息
Table1 Sample information

科 Family	亚科 Subfamily	族 Tribe	种 Species	挖掘能力 Excavation ability
金龟科 Scarabaeidae	蜣螂亚科 Scarabaeinae	喙蜣螂族 Onthophagini	独角凯蜣螂 <i>Caccobius unicornis</i>	强 Strong
金龟科 Scarabaeidae	蜣螂亚科 Scarabaeinae	粪蜣螂族 Coprini	悍马巨蜣螂 <i>Heliocopris bucephalus</i>	强 Strong
金龟科 Scarabaeidae	蜣螂亚科 Scarabaeinae	/	丽突背蜣螂 <i>Oxysternon festivum</i>	强 Strong
金龟科 Scarabaeidae	蜣螂亚科 Scarabaeinae	粪蜣螂族 Coprini	戴联蜣螂 <i>Synapsis davidi</i>	强 Strong
金龟科 Scarabaeidae	丽金龟亚科 Rutelinae	丽金龟族 Rutelini	平缘牙丽金龟 <i>Kibakoganea tamdaoensis</i>	弱 Weak
金龟科 Scarabaeidae	花金龟亚科 Cetoniinae	花金龟族 Cetoniini	白星花金龟 <i>Protaetia brevitarsis</i>	弱 Weak
黑蜣科 Passalidae	黑蜣亚科 Passalinae	瘦黑蜣族 Leptaulacini	齿瘦黑蜣 <i>Leptaulax dentatus</i>	弱 Weak
锹甲科 Lucanidae	锹甲亚科 Lucaninae	锹甲族 Lucaninae	彩虹锹甲 <i>Phalacrognathus muelleri</i>	弱 Weak

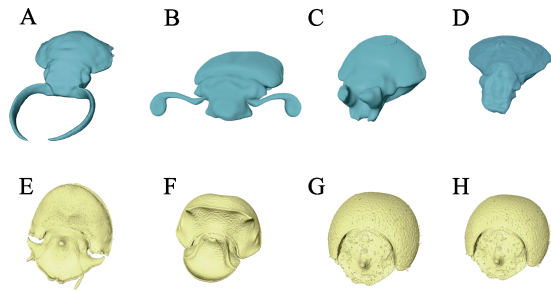


图 1 测试类群三维重建示意图

Fig. 1 3D reconstruction of the tested beetle taxa

- A. 平缘牙丽金龟; B. 齿瘦黑蜣; C. 彩虹锹甲;
 D. 白星花金龟; E. 戴联蜣螂; F. 丽突背蜣螂;
 G. 悍马巨蜣螂; H. 独角凯蜣螂。
 A. *Kibakoganea tamdaoensis*; B. *Leptaulax dentatus*;
 C. *Phalacrognathus muelleri*; D. *Protaetia brevitarsis*;
 E. *Synapsis davidi*; F. *Oxysternon festivum*;
 G. *Heliocopris bucephalus*; H. *Caccobius unicornis*.

研究所标本馆 (IZAS)。

1.2 测试特征的处理与三维模型重建

将解剖好的测试样本按照 30%、40%、50%、60%、70%、80%、90%、100% 逐级梯度脱水, 保证前胸内部肌肉完整、不发生形变, 然后进行临界点干燥 (仪器型号 Leica EM CPD 300 /SCD050, 德国)。使用显微 CT (MicroXCT 400, Xradia Inc, 美国) 在 4 倍镜头下进行扫描, 利用三维重建软件 Amira (Version: 5.2.2) 对前胸背板与前胸背板内部控制前足基节上举运动的肌肉 (Tergal promotor, TP) 和控制前足基节下挖运动的肌肉 (Tergal remotor, TR) 的断层数据集进行分割并重建三维模型 (图 2)

1.3 前胸背板的三维几何形态学分析

使用 Amira 软件对 8 个金龟的前胸背板部分进行重建, 将 Amira 导出的前胸背板的 ply 格式的三维模型导入至 Landmark 软件 (Version: 3.0) 中, 利用软件中的曲面工具 (Patch) 绘制标点网格, 以顺时针的顺序将标点 (Landmark) 分别标记到以下 9 个位置绘制一个曲面 (图 3:A, B): 前胸背板左侧缘和前缘的交点; 前胸背板前缘的中点; 前胸背板右侧缘和前缘的交点; 前胸背板左侧缘上的中点; 前胸背板左右侧缘中点在曲面上最小距离的中点; 前胸背板右侧缘上的中点;

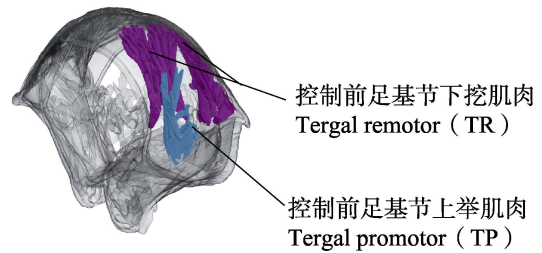


图 2 前胸及内部肌肉重建示意图

Fig. 2 Schematic diagram of pronotum and internal muscle reconstruction

平缘牙丽金龟的前胸三维重建示意图 (去掉腿): 紫色区域是控制前足基节下挖的肌肉; 蓝色区域是控制前足基节上举的肌肉。

Three-dimensional reconstruction of the pronotum of *Kibakoganea tamdaoensis* (legs removed): The purple area represents the tergal remotor (TR) muscle, which controls the depression of the forecoxae; The blue area represents the tergal promotor (TP) muscle, which controls the elevation of the forecoxae.

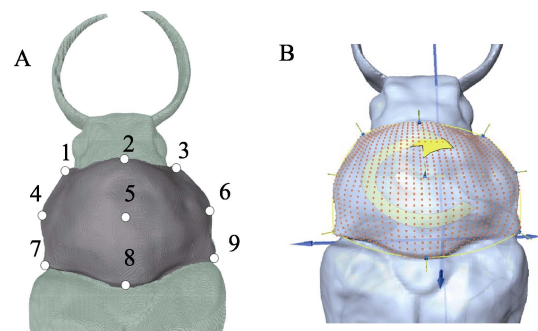


图 3 前胸背板的标点示意图

Fig. 3 Landmarks on the pronotum

- A. 表示理想状态下控制标点的位置; B. 表示实际标点过程中所有标点和半标点的位置。
 A. It shows the position of the controlled punctuati in the ideal state; B. It shows the position of all the punctuation and half punctuation in the actual punctuate on process.

前胸背板左侧缘和后缘的交点; 前胸背板后缘的中点; 前胸背板右侧缘和后缘的交点。将选择好的曲面按照横纵向均分为 30×30 个半标点 (Semi-landmark), 进行主成分分析 (Principal component analysis, PCA), 均分为 7×7 个半标点用于典型变量分析 (Canonical variance analysis, CVA) 与判别函数分析 (Deformation analysis), 用于符合上述两个分析的组内协方差逆矩阵计算。然后把生成的 .tps 格式文件处理后导入

Morpho J (Version: 1.06A) 软件中进行相关的定量分析。本研究中按照强弱挖掘类群分组, 对两组测试金龟子的前胸背板的形态学信息在空间中的差异进行主成分分析 (Klingenberg, 2011), 结合形态空间中的形变趋势分析明确测试特征在不同测试组间的形态变化情况; 利用典型变量分析探究基于前胸背板三维形态信息对测试组间的区分程度, 同时利用判别函数分析量化组间区分程度。

1.4 控制前足基节肌肉的定量分析

将输入空间分辨率之后的断层图导入 Amira 中, 使用中值滤波 (Median filter) 对其过滤, 调节体渲染工具 (Volume rendering) 里的颜色直方图 (Colormap) 观察目标对象。利用其密度差异及图像灰度不同的原理, 使用阈值分割工具 (Interactive thresholding) 在强度范围选项

(Intensity range) 选取对应灰度值, 分别分割出前胸背板与内部肌肉。并用体编辑工具 (Volume edit) 根据昆虫解剖的经验分割出 TR 和 TP 两块肌肉, 并对 TR 肌肉沿着中轴横切分割。最后使用测量工具 (Individual measure) 测量其体积。对前胸背板进行填洞 (Fill holes) 填充获得实心成分并测量其体积。使用表面积体积工具 (Surface area volume) 选取肌肉附着前胸背板区域与肌肉中截面区域并计算表面积, 共计测量以下参数: (1) TR 的体积; (2) TP 的体积; (3) TR 的中段截面积; (4) TR 附着在前胸背板表面积; (5) 填充后的前胸背板体积; (6) 甲虫前胸背板上表面积; (7) TR 在前胸背板上的附着比例; (8) TR 的辐射率: 3 与 7 的比值; (9) TP 与 TR 体积比; (10) TR 与前胸的体积比。最后对后 4 个参数结果进行显著性分析, 测试结果见表 2 和图 5。

表 2 测试结果
Table 2 Test results

物种 Species	前胸体积 (mm ³) Pronotum volume (mm ³)	TR 体积 (mm ³) TR volume (mm ³)	TP 的体积 (mm ³) TP volume (mm ³)	TR 的中段截面积 (mm ²) Mid-cross-sectional area (mm ²)	TR 肌肉前胸背板着 生面积 (mm ²) TP muscle pronotum attachment area (mm ²)	前胸背板面积 (mm ²) Pronotum area (mm ²)
独角凯蜣螂 <i>Caccobius unicornis</i>	1.115	0.027	0.021	0.037	0.439	1.140
悍马巨蜣螂 <i>Heliocopris bucephalus</i>	2 964.000	89.546	76.379	14.842	120.120	230.421
丽突背蜣螂 <i>Oxysternon festivum</i>	454.151	10.938	8.836	4.965	23.250	56.832
戴联蜣螂 <i>Synapsis davidi</i>	814.189	49.919	44.752	19.709	36.788	86.531
齿瘦黑蜣 <i>Leptaulax dentatus</i>	194.985	11.829	11.027	4.716	16.909	77.675
平缘牙丽金龟 <i>Kibakoganea tamdaoensis</i>	108.574	3.111	2.519	1.444	7.618	48.719
彩虹锹甲 <i>Phalacrognathus muelleri</i>	445.644	27.803	23.519	10.110	28.955	123.052
白星花金龟 <i>Protaetia brevitarsis</i>	87.242	1.608	0.925	0.609	3.832	47.879

2 结果与分析

2.1 强挖掘类金龟子与弱挖掘类金龟子前胸背板定量分析

通过对测试样本的前胸背板三维模型的主成分分析得到前胸背板间的形态差异的前两个主成分共计占总变异的 60.913%。选取第一主成分为横坐标,第二主成分为纵坐标,构建基于测试样本的形态变异散点图(图 4: D)。图中不同分组的金龟子分别用红色和黑色代表。结果显示非挖掘类金龟子与挖掘类金龟子的样本分布在第一主成分轴(PC1=0.01)的两侧(图 4: A-G)。通过分析第一主成分轴的不同区域,可以揭示 2 个测试组样本间的形态差异如下:

前胸背板的后面观(图 4: A, E):后面观由负极值到正极值呈现前胸背板隆起的变化,负极值区域分布的弱挖掘类金龟子的形态变化主要集中在前胸背板拱形弯曲相对较为平缓,两端趋势方向变化复杂,无流线型。正极值区域分布的强挖掘类金龟子的形态变化主要集中在前胸背板拱形更加陡峭,中部隆起程度更高,两端更连贯的趋势走向。

前胸背板的背面观(图 4: B, F):背面观由负极值到正极值呈现前胸背板前缘中部由凸到凹的变化,后缘部分趋势更凹,侧缘距离逐渐变短,整体非流线形到流线形,负极值区域分布的弱挖掘类金龟子的形态变化主要集中在前胸背板前缘中部凸起,两侧凹,不连续。两边侧缘在中部略凸起,且距离较长,后缘凹形,但弧度小于挖掘类。正极值区域分布的强挖掘类金龟子的形态变化主要集中在前胸背板前缘整体呈凹形,侧缘无凸起,且距离较短,外轮廓形状成“楔形”且前胸背板前缘整体凹形且连续,后缘凹形,但弧度大于挖掘类。

前胸背板的侧面观(图 4: C, G):后面观由负极值到正极值呈现前缘和后缘有向里收缩的趋势,前胸背板隆起的变化,负极值区域分布的弱挖掘类金龟子的形态变化主要集中在前胸背板前缘和后缘有向外扩张的趋势,前胸背板隆

起程度低,整体外轮廓趋势长方形。正极值区域分布的强挖掘类金龟子的形态变化主要集中在前胸背板前缘和后缘有向里收缩的趋势,前胸背板拱形更加陡峭,中部隆起程度更高,两端更连贯的趋势走向,呈“马鞍形”。

利用典型变异分析(CVA)计算出马氏距离(Mahalanobi)普氏距离和(Procrustes)(Permutation test=10 000)。两组的马氏距离为 3.053 4 与普氏距离为 0.311 5。CVA 分析结果能够对选出的测试特征即挖掘能力的金龟总科昆虫之间是否存在显著性差异进行检验。在该特征显著性差异测试中,挖掘与非挖掘种群间相互对比产生 1 组对照结果:其中,结果所得的马氏距离在 0.05 显著水平下该对照组具有显著性差异($P=0.015 1$);普氏距离在 0.05 显著水平下该对照组也具有显著性差异($P=0.028 6$)

典型变量分析结果发现两个测试组在典型变量 1(CV1)轴向上具有显著的区分程度(图 5):强挖掘能力组分布在 CV1 轴向上的正极值方向,弱挖掘能力组分布在 CV1 轴向上的负极值方向,两个分组间并未有重叠。基于判别函数分析结果,发现基于前胸背板的三维形态学信息可以将两个测试组内的样本完全判别在本组内,具体表现在强挖掘能力组总计 4 个物种被完全判别在本组内(4/4),弱挖掘能力组总计 4 个物种被完全判别在本组内(4/4)。

2.2 控制前足基节肌肉的定量分析

从图 6 可以看出,强挖掘类群金龟子的 TR 于前胸背板附着面积比例(0.385 01、0.521 30、0.409 10、0.425 10)与弱挖掘类群的相关指标(0.217 72、0.156 45、0.235 35、0.080 04)存在显著性差异($t=5.697 7, P<0.01$)。强挖掘类群 TR 辐射率(0.084 90、0.123 56、0.213 53、0.535 75)与弱挖掘组(0.278 89、0.189 61、0.349 16、0.158 92)无显著性差异($t=-0.042 4, P>0.05$)。强挖掘 TP 与 TR 体积比(0.764 40、0.852 95、0.807 80、0.896 49)与弱挖掘组(0.932 22、0.809 83、0.845 91、0.575 24)无显著性差异($t=-0.486 0, P>0.05$),强挖掘组 TR 与前胸体积比(0.018 52、

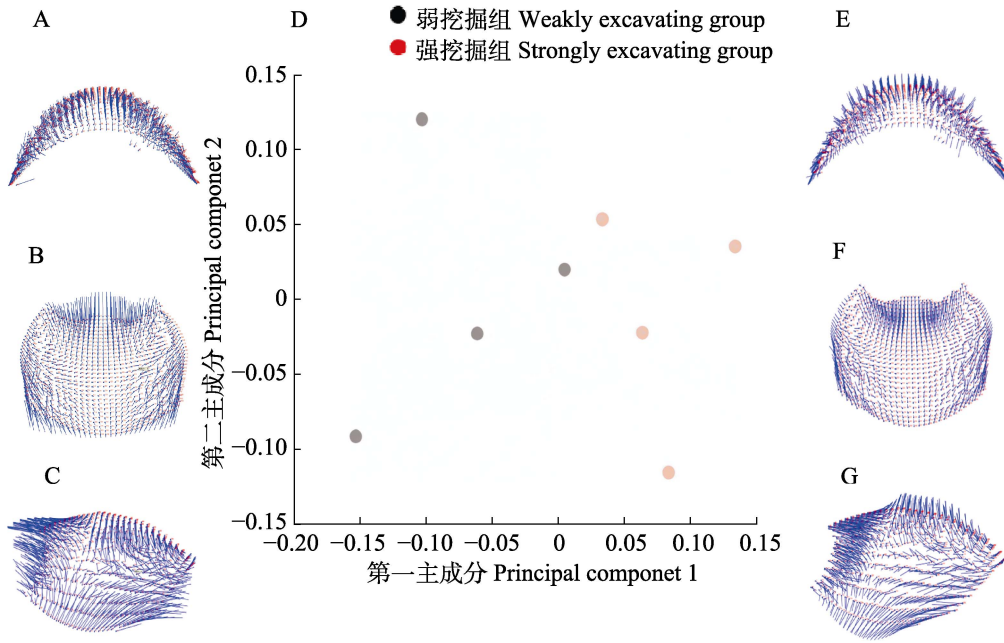


图 4 两类金龟子基于前胸背板三维信息的形态变异散点图 (D) 与两类第一主成分正 (PC+) 负 (PC1 -) 极值点形变图 (A、B、C、E、F、G)

Fig. 4 Morphological variation scatter plot of two scarab groups based on 3D pronotal information (D) and shape deformation diagrams of the positive (PC+) and negative (PC -) extreme points of the first principal component of the two groups (A, B, C, E, F, G)

A. 后面观 (PC1-); B. 背面观 (PC1 -); C. 侧面观 (PC1 -); D. 后面观 (PC1+); E. 背面观 (PC1+); F. 侧面观 (PC1+)。
 A. Posterior view (PC1 -); B. Dorsal view (PC1 -); C. Lateral view (PC1 -); D. Posterior view (PC1+); E. Dorsal view (PC1+); F. Lateral view (PC1+).

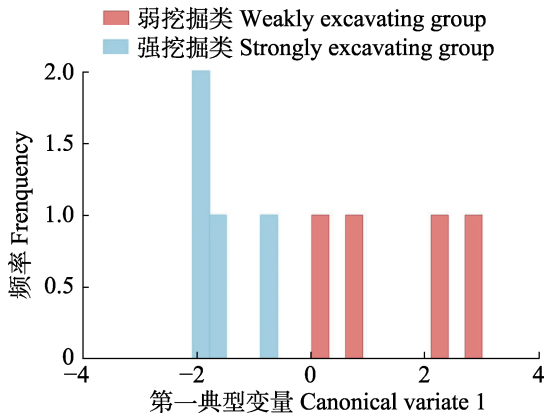


图 5 两类金龟基于前胸背板的典型变量 (CV) 分析柱形图

Fig. 5 Column chart of canonical variance (CV) analysis of test scarabs

0.025 80、0.019 46、0.054 96) 与弱挖掘组 (0.056 55、0.023 20、0.052 70、0.010 60) 无显著性差异 ($t = -0.430 0, P > 0.05$)。

3 讨论

本研究通过三维几何形态学与肌肉定量分析,联合分析挖掘行为影响下的金龟子功能形态多样性发展情况,探究了前胸背板形态差异以及肌肉空间形态对挖掘行为的影响。

典型变量分析及判别函数分析结果表明,挖掘类金龟子与非挖掘类群在前胸背板三维形态上存在显著分化。这一结论印证了前胸背板所含重要的分类学信息与金龟子的挖掘能力关系密切(佟一杰, 2021)。进一步地,主成分分析结果表明两个测试组间具有显著的形态差异:挖掘类金龟前胸背板呈现“U形、马鞍与流线型”特征,背面观显示前缘中部凸起、后缘连续凹形,整体轮廓呈流线型,挖掘类金龟前胸背板倒U形的结构在材料学角度能分散挖掘时产生的局部应

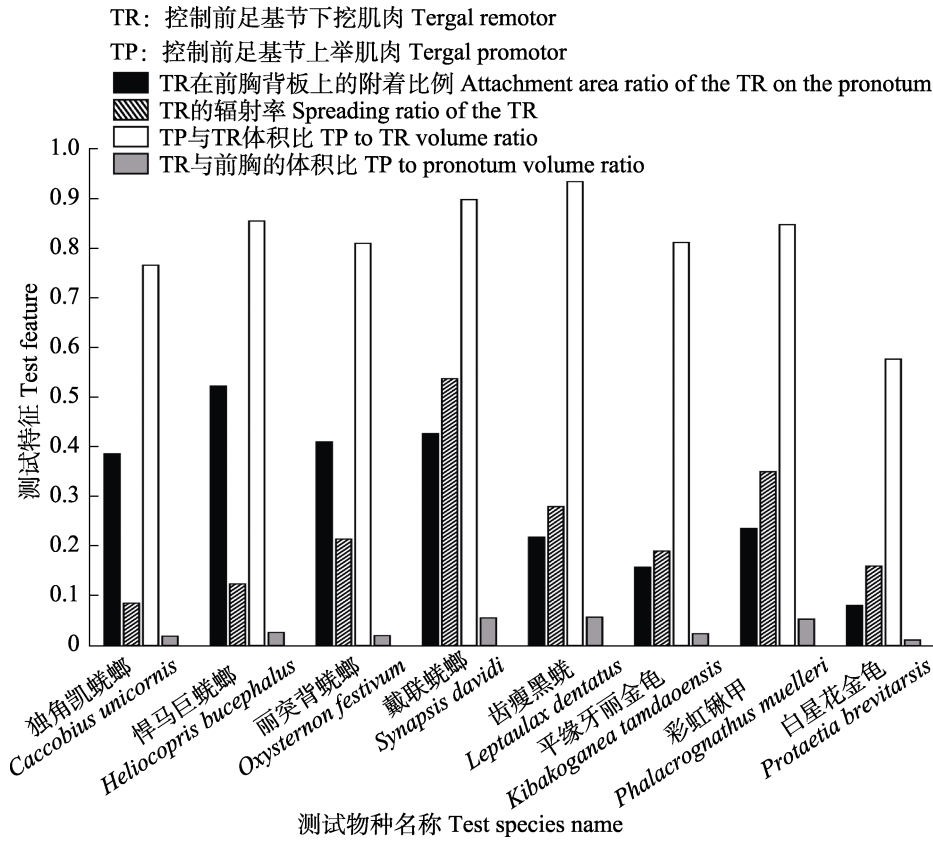


图 6 胸部相关结构测量结果的统计图

Fig. 6 Statistical map of the results of measurement of thorax related structures

力集中,增加结构的高稳定性(Wu *et al.*, 2020),符合蜣螂在土壤中钻掘及粪球操控的力学需求;此外背面观长宽比更大,侧面观呈现“马鞍形”隆起结构,可能对肌肉横向附着有关。而且身体短粗利于洞穴里的转身和掉头(白明,2008)。中部陡峭拱起可能增强与粪球的摩擦力及挖掘时的抗压稳定性。非挖掘类金龟前胸背板形态相对平缓,轮廓不规则,形态反映其对多样化生境和食性的适应性进化(Forsythe, 1987)。综上,挖掘类与非挖掘类金龟前胸背板形态分化显著且与挖掘能力紧密相关,挖掘类特化结构是自然选择的功能适配结果,非挖掘类形态体现对多样生境的适应,而生物形态演化始终围绕生存需求在形态与功能优化间平衡。

甲虫前胸的肌肉与头部活动及取食行为更相关(任静,2017),而本研究则聚焦于挖掘行为对金龟子前胸肌肉的影响。TR肌肉在金龟总科是一块同源的肌肉,用于控制包括基节在内的足

部运动。对于下挖肌肉TR的定量分析得出,强挖掘类金龟子样本中的TR肌肉于前胸背板附着面积比例显著高于弱挖掘类金龟子,表明TR肌肉在前胸背板的附着面积是金龟子挖掘功能重要影响因素。面对同样土壤压力下,通过扩大接触面积可降低局部压强,减少金龟肌肉破坏风险。昆虫的外骨骼一方面是提高机械强度,另一方面为肌肉提供刚性附着点(Muthukrishnan *et al.*, 2020),确保肌肉能够产生有效的收缩,所以肌肉附着从演化角度看,自然选择可能倾向于让肌肉在外骨骼内部附着更大面积,以适应挖掘行为的需求,因为它同时解决了挖掘行为中的两个核心力学问题:一是为发力肌肉提供了必要的扩张空间,二是通过构建一个更稳健的力传导基础,最终实现了挖掘力量的高效与稳定输出。因此肌肉在前胸背板附着能力可能是金龟适应挖掘行为形态演化中的一个关键适应特征。基于对TR中截面与前胸背板比例,以及TR与前胸体

积的研究发现两个测试组并未有显著差异,表明肌肉附着面积的增大并未伴随其中部截面积或相对体积的显著变化。联合前胸背板的形态学信息和内部控制前足基节运动的肌肉信息,本研究揭示了挖掘类金龟在自然选择压力下发生了形态上的适应性演化,这种“肌肉与骨骼系统的特化系统”体现出相关物种的功能平衡策略(白明, 2008),在保障基本的步行功能的基础上强化了挖掘能力,使其适应地下活动和频繁的挖掘行为。这种情况同样发生在其他的具有挖掘行为的无脊椎动物类群中,例如蜈蚣尽管前肢笨重,但在长期进化过程中演化出了特殊的中足与后足形态进而改变其运动步态,进而使得蜈蚣在隧道中仍能灵活行走(Omer *et al.*, 2026)。在脊椎动物类群中,鸟类胸肌虽未通过体积扩张增强力量(Schachner *et al.*, 2024),但在胸骨龙骨突附着面积增大与力臂的改变导致了力学特性的优化。这种稳固的力学锚点为确保收缩力沿固定轨迹高效传递。由此可以推测肌肉形态的优化不追求无限大的力气,而是更稳定附着与更准的发力。这表明在运动模式的演化中,对力学效率的选择压力可能优先于对绝对力量的选择压力(Janis *et al.*, 2023)。

结合联合分析的实验结果,三维几何形态学发现挖掘类金龟有着更隆拱的趋势。结合 TR 肌肉定量分析发现挖掘类金龟 TR 肌肉更多的附着在前胸背板上。所以前胸背板具有纵向隆起或凹陷,这些特化出来的结构不仅增强了背板的强度,更大的表面积也为肌肉提供了更广阔的锚定区域,为挖掘类金龟前肢提供更大的动力输出。三维几何形态学与 Micro CT 技术的结合,突破了传统二维形态测量的局限性,实现了对复杂曲面结构(如前胸背板拱形)的精准几何形态学量化。通过肌肉与骨骼系统的三维重建与参数化分析,多角度揭示了金龟总科功能形态的进化机制,为理解昆虫适应性辐射提供了新范式。本研究从定量形态学视角揭示了金龟挖掘行为驱动下蜣螂前胸结构的进化适应机制,为理解生物形态多样性如何响应环境选择压力提供了典型案例,同时为仿生学提供了理论依据。

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。感谢中国科学院动物研究所硕士研究生赵佳腾对本文章的校对。

参考文献 (References)

- Bai M, 2008. Systematic study of the subfamily Scarabaeinae of China and discussion on the origin and evolution of scarab beetles based on fossil, morphological and molecular data (Coleoptera: Scarabaeoidea). Doctor dissertation. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [白明, 2008. 中国蜣螂亚科的系统学研究及基于化石、形态和分子数据对金龟子起源与演化的探讨(鞘翅目: 金龟总科). 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学.]
- 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.
- Bai M, Yang XK, 2008. Behavior and adaptive evolution of dung beetles. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(3): 499–505. [白明, 杨星科, 2008. 粪食性金龟的行为及其适应演化. 昆虫知识, 45(3): 499–505.]
- Bai M, Yang XK, 2014. A review of three-dimensional (3D) geometric morphometrics and its application in entomology. *Acta Entomologica Sinica*, 57(9): 1105–1111. [白明, 杨星科, 2014. 三维几何形态学概述及其在昆虫学中的应用. 昆虫学报, 57(9): 1105–1111.]
- Crowson RA, 1981. *The Biology of the Coleoptera*. London: Academic Press. 212–226.
- Evans MEG, 1977. Locomotion in the Coleoptera aedeptera especially Carabidae. *Journal of Zoology*, 181(2): 189–226.
- Forsythe TG, 1987. The relationship between body form and habit in some Carabidae (Coleoptera). *Journal of Zoology*, 211(4): 643–666.
- Grant PR, Grant BR, 2008. *How and Why Species Multiply: The Radiation of Darwin's Finches*. Princeton: Princeton University Press. 80–100.
- Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3–35.
- Janis CM, O'Driscoll AM, Kear BP, 2023. Myth of the QANTAS leap: Perspectives on the evolution of kangaroo locomotion. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 47(4):

- 671–685.
- Jiang L, 2018. Three-dimensional geometric morphometric assessment of digging ability in scarab beetles. Master dissertation. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [姜磊, 2018. 金龟子挖掘能力的三维几何形态学评估. 硕士学位论文. 北京: 中国科学院大学.]
- Kapli P, Yang ZH, Telford MJ, 2020. Phylogenetic tree building in the genomic age. *Nature Reviews Genetics*, 21(7): 428–444.
- Klingenberg CP, 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2): 353–357.
- Li S, Bai M, Wang XL, Yang XK, 2013. Adaptive evolution and functional analysis of the mouthparts of predatory flower chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Cremastocheilini). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4): 974–980. [李莎, 白明, 王心丽, 杨星科, 2013. 捕食性颚花金龟口器形态的适应进化及功能研究(鞘翅目: 金龟科: 花金龟亚科). 应用昆虫学报, 50(4): 974–980.]
- Linz DM, Hu YG, Moczek AP, 2019. The origins of novelty from within the confines of homology: The developmental evolution of the digging tibia of dung beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1896): 20182427.
- Li D, Frank F, Kenny J, Hans P, Liu XY, Rolf GB, 2022. Unearthing underground predators: The head morphology of larvae of the moth lacewing genus *Ithone* Newman (Neuroptera: Ithonidae) and its functional and phylogenetic implications. *Systematic Entomology*, 47(4): 618–636.
- Luo YP, Tong YJ, Tian ZH, Bai M, 2025. The morphological evolution of the pronotum and elytra in Scarabaeoidea insects driven by burrowing behaviors. *Sichuan Journal of Zoology*, 44(4): 375–383. [罗一平, 佟一杰, 田哲豪, 白明, 2025. 金龟总科昆虫的挖掘行为驱动前胸背板和鞘翅的形态演化. 四川动物, 44(4): 375–383.]
- Muthukrishnan S, Mun S, Noh MY, Geisbrecht ER, Arakane Y, 2020. Insect cuticular chitin contributes to form and function. *Current Pharmaceutical Design*, 26(29): 3530–3545.
- Omer Y, Avi A, Amir A, 2026. Multiple locomotion gaits in the mole cricket. *Journal of Bionic Engineering* 23: 863–879.
- Ren J, 2017. Functional morphology of the thorax and hind wings in beetles. Doctor dissertation. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [任静, 2017. 甲虫胸部及后翅的功能形态学研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学.]
- Schachner ER, Moore AJ, Martinez A, Diaz RE Jr, Echols MS, Atterholt J, Kissane RWP, Hedrick BP, Bates KT, 2024. The respiratory system influences flight mechanics in soaring birds. *Nature*, 630(8017): 671–676.
- Scholtz CH, Dhotman D, Annette N, Glaresidae, 1987. A new family of Scarabaeoidea (Coleoptera) to accommodate the genus *Glaresis* Erichson. *Systematic Entomology*, 12(1): 343–354.
- Scholtz CH, Browne DJ, Kukalová-Peck J, 1994. Glaresidae: *Archaeopteryx* of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 19(3): 259–277.
- Suo ZY, Bai M, Li S, Yang HD, 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.]
- Tong YJ, 2021. Quantitative analysis of continuous traits in the classification and evolution of Coleoptera. Doctor dissertation. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [佟一杰, 2021. 连续性特征的定量分析在鞘翅目分类和进化的应用. 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学.]
- Tong YJ, Lu YY, Tian ZH, Yang XK, Bai M, 2024. Evolutionary radiation strategy revealed in the Scarabaeidae with evidence of continuous spatiotemporal morphology and phylogenesis. *Communications Biology*, 7(1): 690.
- Tong YJ, Yang HD, Ma DY, Bai M, 2016. Geometric morphometrics evaluation and adaptive evolution study of scarabaeine metendosternites. *Acta Entomologica Sinica*, 59(8): 871–879. [佟一杰, 杨海东, 马德英, 白明, 2016. 蜣螂后胸叉骨的几何形态学分析及其适应进化研究. 昆虫学报, 59(8): 871–879.]
- Wu H, Zhao GY, Liang WZ, 2020. Mechanical properties and fracture characteristics of pre-holed rocks subjected to uniaxial loading: A comparative analysis of five hole shapes. *Theoretical and Applied Fracture Mechanics*, 105: 102433.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E, 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5): 882–892.
- Yin F, Tong YJ, Lu YY, Tian ZH, Bai M, 2024. The geometric morphometrics of eight *Euchirinae* species in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(6): 1230–1238. [殷凡, 佟一杰, 路园园, 田哲豪, 白明, 2024. 我国八种臂金龟的几何形态学研究. 应用昆虫学报, 61(6): 1230–1238.]