

文章编号:0253-2328(2014)01-0066-05

基于几何形态测量学的几种蜻蜓翅的形态分析

张晶晶¹, 白义^{1,2*}, 王贵虎²

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

摘要:运用几何形态测量学技术对蜻蜓前后翅进行量化分析,并结合主成分分析法和聚类分析法探讨浙江临海地区常见的4种蜻蜓前后翅的翅型和翅脉变异规律,进而揭示其形态相似形关系。结果表明,异色多纹蜻和红蜻翅的形态相似度最高,而黄蜻与其他几种蜻蜓的差异最大;差异的部位主要在翅痣、翅结区域、径脉域、径脉与中脉之间、肘脉域以及靠近翅基部的臀脉域等区域;异色多纹蜻和红蜻的关系最近,而黄蜻与其他几种蜻蜓的亲缘关系最远。几何测量学可用于蜻蜓种类的划分。

关键词:蜻蜓;翅;几何形态测量学;PCA;聚类分析

分类号:(中图)Q969

文献标志码:A

在许多有翅类昆虫中,翅脉常作为昆虫分类的重要依据^[1-2]。翅脉能够将昆虫的翅划分为若干密切联系的小单元,大量研究表明,翅上小单元在形态变异中通常为独立自主单元,并且具有一定的遗传学基础,因此不同昆虫具有不同的翅型和翅脉结构^[3-4]。然而,在近缘种类中,种与种之间的差异仅仅在翅脉的走向和分支上有一些微妙的变化,仅凭形态描述难以准确说明种类之间的微小差异^[5]。而且昆虫的翅型和翅脉蕴涵着丰富的生态和行为信息^[6],传统的形态特征描述难以揭示出形态变异中的环境因素影响以及行为信息。近年来,随着几何形态测量技术的不断发展与完善,为昆虫种群间形态分化研究提供了新方法^[7]。几何形态测量学方法着眼于对形状自身的比较,将形态变化中的形状因素与大小因素相分离,通过少数几个变量,抓住由地标点坐标所提供的形状信息,进行综合量化分析,能很好地解释生物体形状和大小的变异以及协同变异,有效揭示近缘种类之间的形态差异^[8-9]。另外,借助几何形态测量技术以及相关的数学模型(如主成分分析、回归分析和聚类分析)和统计学方法,可以有效地将昆虫种群的形态信息与遗传分化、行为模式、个体发育以及种群的系统进化信息相结合,揭示昆虫适应自然环境中的形态结构

与机体功能、形态特征与遗传变异以及形态可塑性与自然环境、个体发育之间的相互关系。蜻蜓有两对大而透明的膜质翅,网状翅脉清晰可见,常作为蜻蜓种类划分的重要依据^[10-11]。在蜻蜓的翅型和翅脉中蕴涵着丰富的种间变异信息^[12]。笔者运用几何形态测量学技术,对浙江临海地区常见的、形态相似度较高的4种蜻蜓的翅进行研究,从形态的角度,探究4种蜻蜓的翅型和翅脉变异规律及其形态的相似性关系。

1 研究方法

1.1 标本整理、图像获取

2011年7月至2011年11月,采集浙江省临海市周边地区的蜻蜓,对其中常见的、形态相似度较高的4种蜻蜓前后翅的翅型和翅脉结构进行分析。4种蜻蜓分别是晓褐蜻(*Trithemis aurora* Burmeister)、红蜻(*Crocothemis servilia* Drury)、异色多纹蜻(*Deielia phaon* Selys)、黄蜻(*Pantala flavescens* Fabricious),4个种类共采集标本88只(表1)。将采集到的蜻蜓作展翅定型处理,然后分别取每只蜻蜓同一侧的前后翅,置2块干净的载玻片上(经擦镜纸擦拭干净),压制成玻片标本。对所得玻片标本进行编号,用Epson perfection 1670扫描仪在800倍分辨率下进行扫描处理,分别保存每个种、每只个体的前翅和后翅图片。

收稿日期:2013-01-23

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31301908);浙江省教育厅科研计划基金资助项目(Y201329402)

作者简介:张晶晶(1992—),女,主要从事进化与分子生态学研究。

*通信联系人:白义(1980—),男,博士研究生,主要从事昆虫生物地理学研究。

1.2 数据的标准化处理

用 TPSdig 2 软件分别对每种蜻蜓的前后翅进行数字化标点(标志点 Landmark),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.使用普氏分析法将标志点轮廓叠加,并使标志点离差最小化.在同一个坐标体系中,剔除形态信息分析中非形态因素的影响,从而获得每个种群的平均轮廓^[13].用 IMP 系列软件中的 Coordgen 软件计算每个种的标准轮廓坐标数据,然后使用“薄片样条”解析标志点差异,以可视化图例的方式来展示各种群在翅型和翅脉形状方面的差异.

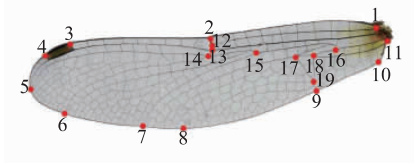


图 1 蜻蜓前翅与标志点

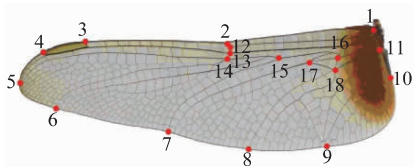


图 2 蜻蜓后翅与标志点

1.3 统计分析

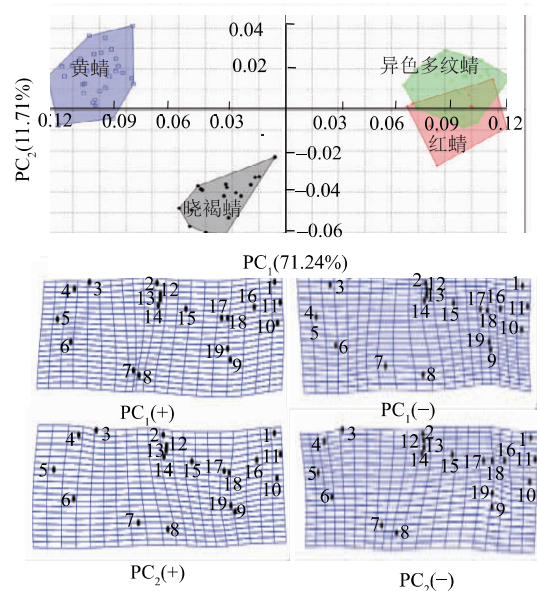
运用 PAST 软件对蜻蜓的翅型和翅脉做相对形态变异分析,显示 4 种蜻蜓的翅型和翅脉变异规律.前翅用 19 个标志点、后翅用 18 个标志点分别解释前后翅的形态变异,将由所有标志点构成的全部形态变异转换为较少数量、彼此不相关的主成分变异指标(principal component, PC),由前几个主成分代表主要的形态变异信息^[14].

聚类分析法分析 4 个种类之间翅型、翅脉的相似性关系.运用 NTSYS-pc v. 2. 10e 软件做聚类分析,数据来自于 IMP 系列软件中的 Coordgen 软件的标准轮廓坐标数据:首先做局部扭曲分析,然后用欧氏距离法计算种群统一形态差异距离矩阵,再用非加权组平均法构建聚类图.

2 结果与分析

2.1 蜻蜓前翅主成分分析(PCA)

由 4 种蜻蜓前翅的 PCA 分析可知,前翅 PC₁ 的特征值为 0. 003 804 3, 占总变异的 71. 24%, PC₂ 的特征值为 0. 000 625 395, 占总变异的 11. 71%, PC₃ 特征值为 0. 000 254 313, 占总变异的 4. 76%, 前 3 个成分的特征值占总变异量的 87. 71%, 能够说明 4 种蜻蜓前翅的主要变异规律.对第一成分和第二成分作图(图 3), 在 PC₁ 轴上, 晓褐蜻和黄蜻主要分布在 PC₁ 轴的正方向, 而异色多纹蜻与红蜻主要分布在 PC₁ 负方向. 结合网格轮廓的扭曲图, 在 PC₁ 轴上, 前翅的变异主要发生在翅痣的大小(标志点 3 和 4 点之间)、前中脉与肘脉域(标志点 7 和 8)、桥脉和翅结(标志点 12, 13 和 14)之间. 在 PC₂ 轴上, 晓褐蜻位于 PC₂ 轴的负方向, 区别于其他 3 个种类, 网格轮廓的扭曲图显示, 变异的位点主要位于标志点 4 和 5 之间, 即第 1 和第 2 径脉之间; 标志点 16 和 18 之间, 即臀脉域. 对前翅分析的第一成分和第三成分作图(图 4), 在 PC₃ 轴上, 红蜻与异色多纹蜻略有分开. 从网格轮廓的扭曲图可知, 主要变异位点在标志点 3 和 4 之间, 即翅痣大小; 标志点 8 和 15 之间, 即中脉域的大小.

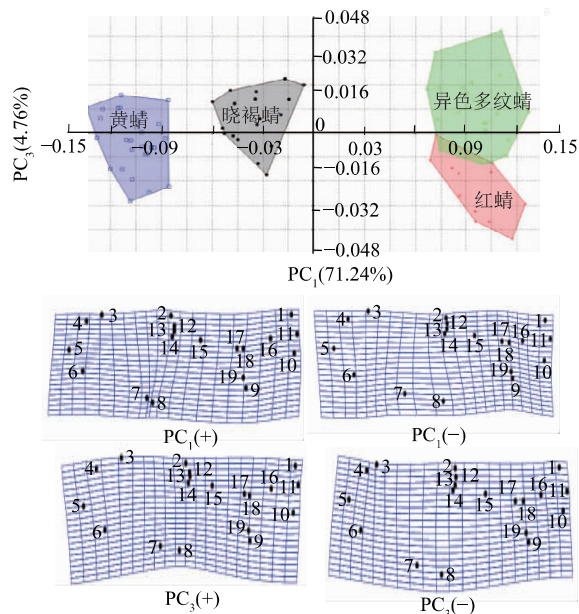


注:薄片样条分析图显示平均轮廓在 PC₁ 和 PC₂ 的正负方向极端扭曲状态.

图 3 4 种蜻蜓前翅的 PC₁ 和 PC₂ 散点图

表 1 蜻蜓种类与数量

种名	属	亚科	数量
晓褐蜻 <i>Trithemis aurora</i> (Burmeister)	褐蜻属 <i>Trithemis</i>	褐蜻亚科 Trithemistinae	18
红蜻 <i>Crocothemis servilia</i> (Drury)	红蜻属 <i>Crocothemis</i>	赤蜻亚科 Sympetrinae	12
异色多纹蜻 <i>Deielia phaon</i> (Selys)	多纹蜻属 <i>Deielia</i>	赤蜻亚科 Sympetrinae	28
黄蜻 <i>Pantala flavescens</i> (Fabricious)	黄蜻属 <i>Pantala</i>	斜痣蜻亚科 Trameinae	30



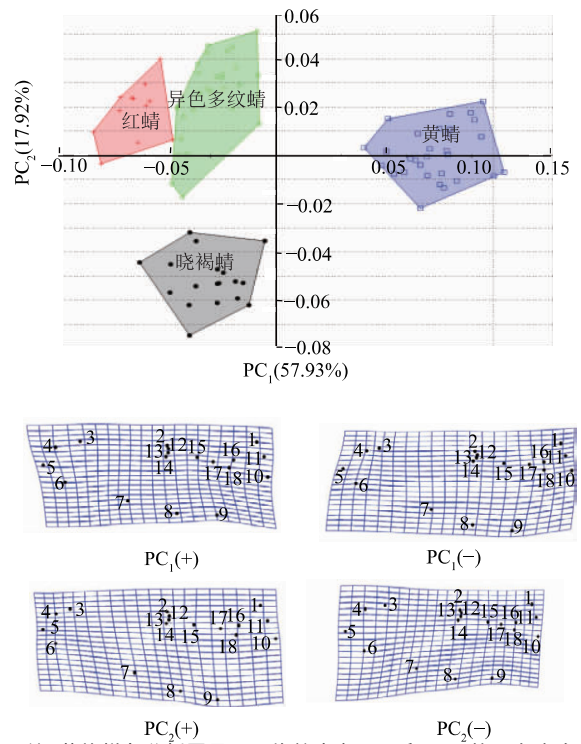
注:薄片样条分析图显示平均轮廓在 PC₁ 和 PC₃ 的正负方向极端扭曲状态。

图 4 4 种蜻蜓前翅的 PC₁ 和 PC₃ 散点图

2.2 蜻蜓后翅主成分分析 (PCA)

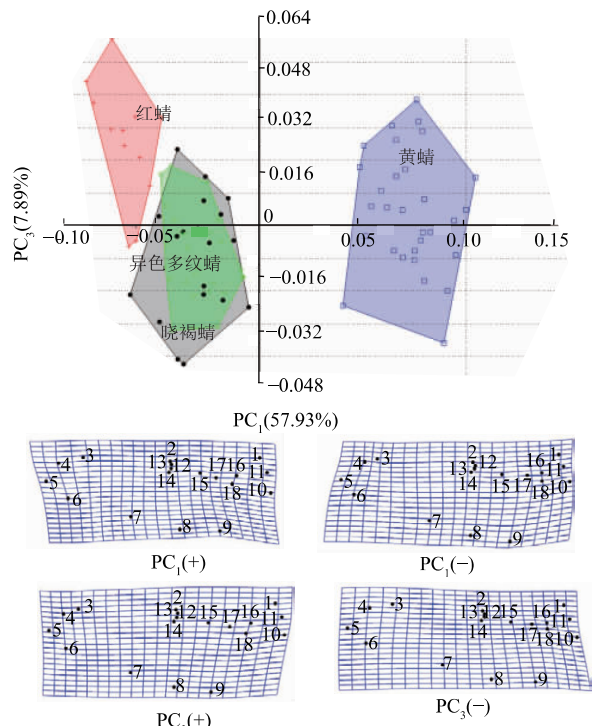
由 4 种蜻蜓后翅的 PCA 分析可知,后翅 PC₁ 的特征值为 0.003 104 21, 占总变异的 57.93%, PC₂ 的特征值为 0.000 960 057, 占总变异的 17.92%, PC₃ 特征值为 0.000 422 791, 占总变异的 7.89%, 前 3 个成分的特征值占总变异量的 83.74%, 能够说明 4 种蜻蜓后翅的主要变异规律. 对第一成分和第二成分作图(图 5), 在 PC₁ 轴上, 黄蜻主要分布在 PC₁ 轴的正方向, 而晓褐蜻、异色多纹蜻与红蜻主要分布在 PC₁ 负方向. 结合网格轮廓的扭曲图, 在 PC₁ 轴上, 后翅的变异主要发生在标志点 3 和 4 点之间, 即翅痣的大小; 标志点 9 和 17 之间, 即肘脉域的大小. 在 PC₂ 轴上, 晓褐蜻位于 PC₂ 轴的负方向, 网格轮廓的扭曲图显示, 变异的位点主要位于标志点 4, 5 和 6 之间, 即第 1 至第 3 径脉之间; 标志点 9 和 15 之间, 即臀脉域. 对后翅分析的第一成分和第三成分作图(图 6), 在 PC₃ 轴上, 红蜻略向 PC₃ 轴的正方向偏离. 从网格轮廓的扭曲图可知, 主要变异位点在标志点 1, 16 和 18 之间, 即变异位点位于靠近翅基部的中脉域.

由以上前后翅的 PCA 分析可知, 4 种蜻蜓中, 红蜻和异色多纹蜻翅的形态相似性较高, 前翅和后翅的 PCA 分析都支持这一结果. 4 种蜻蜓翅的差异主要集中在翅痣的大小、桥脉和翅结区域、靠近翅端部的径脉域以及靠近翅基部的中脉域等区域. 前翅和后翅的 PCA 分析中, 除晓褐蜻在 PC₁ 轴上的变化较大外, 其他 3 种蜻蜓的前后翅在 PCA 分析中的变化规律基本一致.



注:薄片样条分析图显示平均轮廓在 PC₁ 和 PC₂ 的正负方向极端扭曲状态。

图 5 4 种蜻蜓后翅的 PC₁ 和 PC₂ 散点图



注:薄片样条分析图显示平均轮廓在 PC₁ 和 PC₃ 的正负方向极端扭曲状态。

图 6 4 种蜻蜓后翅的 PC₁ 和 PC₃ 散点图

2.3 蜻蜓前后翅的聚类分析

用前后翅的形态数据对 4 种蜻蜓进行聚类, 分析 4 个种类之间翅型、翅脉的相似性关系. 聚类结果

见图 7~8. 由图 7 可知,在距离系数为 0.050 时,4 种蜻蜓聚为 2 组,分别是晓褐蜻和黄蜻为一组,红蜻和异色多纹蜻为一组,其中红蜻和异色多纹蜻的距离最小,表明这 2 个种类的形态相似性较高,该结果与 PCA 分析所得结果基本一致. 由图 8 可知,在距离系数为 0.042 时,4 种蜻蜓亦聚为 2 组,晓褐蜻、红蜻和异色多纹蜻聚为一组,黄蜻单独为一组. 后翅的聚类结果与前翅略有差异,主要是黄蜻在聚类树中的变化. 综合前后翅的聚类结果可以看出,4 种蜻蜓中红蜻和异色多纹蜻的相似性最高,而黄蜻与其他 3 种蜻蜓的差异性最大. 前后翅的聚类结果基本相同,体现前后翅变异的一致性,但黄蜻在聚类树中的变化较大,结合 PCA 分析可以看出,主要是由翅痣大小不一致引起的变化.

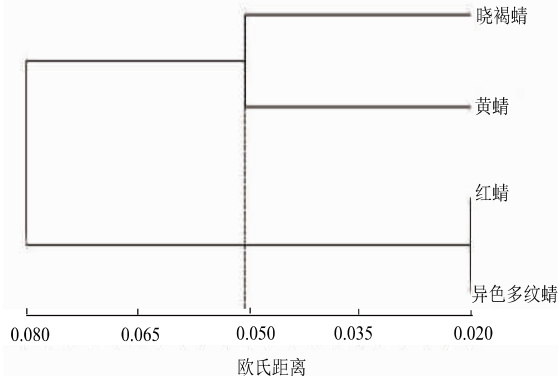


图 7 4 种蜻蜓前翅形态距离的聚类分析

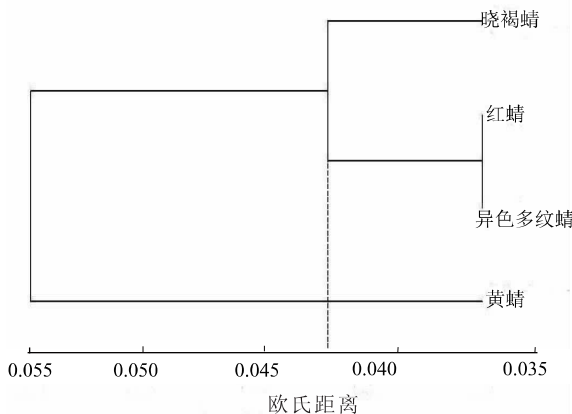


图 8 4 种蜻蜓后翅形态距离的聚类分析

3 讨论

用几何形态测量学技术对 4 种蜻蜓前后翅的翅型、翅脉进行量化分析,所得结果很好地解释了 4 种蜻蜓的形态相似性关系. 与传统分类方法相比,几何形态测量学技术能够对昆虫机体的细微结构进行量化分析,提供更加完整的形态变异信息,避免了单一结构测量中,信息量冗余、涵盖形态信息不完整以及

统计模式单一等问题^[15]. 几何形态测量学在捕捉形态信息时特别强调标志点的同源性,一方面只有同源的结构特征才具有互相比对的基础,另一方面同源结构特征一般具有相同的遗传基础^[16],在经历环境胁迫或进化中的选择压力时,同源结构的变异能够被有效测定并进行量化分析,这对于种群的系统进化研究和种间亲缘关系研究具有重要意义^[17-18]. 在传统分类学中,该研究的 4 种蜻蜓分别属于蜻科的 3 亚科^[10],即红蜻与异色多纹蜻同属于赤蜻亚科,晓褐蜻属于褐蜻亚科,而黄蜻属于斜痣蜻亚科. 由几何形态测量学方法对 4 种蜻蜓前后翅的形态差异分析可知,红蜻与异色多纹蜻的形态相似性最高,与晓褐蜻和黄蜻的相似性最低. 该结论与传统分类学中对 4 种蜻蜓科属划分结果一致. 张大治等^[19-20]用 COII 基因和 Cyt b 基因对蜻科部分种类的系统进化研究,表明红蜻与黄蜻、晓褐蜻的亲缘关系均较远,该结论亦与几何形态测量学方法中对 4 种蜻蜓科属划分结果一致,表明蜻蜓遗传结构的差异性同样可以表达为翅型和翅脉形态结构的差异性. 因此,将几何形态测量学方法运用于蜻蜓的种类划分中是可行的、有效的.

薄片样条分析图显示,4 种蜻蜓的翅型和翅脉差异主要集中在翅痣、翅结区域、径脉域、径脉与中脉之间、肘脉域以及靠近翅基部的臀脉域等区域. 从翅的功能上看,蜻蜓的翅结和翅痣作用是在飞行中平衡翅前后两部分和消除翅的振颤^[21]. 飞行中翅的主要着力区域是第 1 和第 2 径脉^[22],从翅基部到翅的端部,翅膜的厚度逐渐减少,其中翅膜较厚区域也是飞翔中的主要着力区^[23]. 因此蜻蜓不同种类间飞行能力和行为的差异性可能是造成翅型和翅脉种间变异的重要原因.

参考文献:

- [1] 袁锋,张雅林,冯纪年,等. 昆虫分类学[M]. 2 版. 北京:中国农业出版社,2005:13-24,120-132.
- [2] 潘鹏亮,杨红珍,沈佐锐,等. 翅脉的数学形态特征在蝴蝶分类鉴定中的应用研究[J]. 昆虫分类学报,2008,30(2):151-160.
- [3] ZIMMERMAN E, PALSSON A, GIBSON G. Quantitative trait loci affecting components of wing shape in *Drosophila melanogaster* [J]. Genetics, 2000, 155(2): 671-683.
- [4] TABUGO S R M, TORRES M A J, DEMAYO C G. Determination of developmental modules and conservatism in the fore- and hind-wings of two species of dragonflies, *Orthetrum sabina* and *Neurothemis ramburii* [J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2011, 13(4): 541-546.

- [5] 潘鹏亮,沈佐锐,杨红珍,等. 三种绢蝶翅脉数字化特征的提取及初步分析[J]. 动物分类学报, 2008, 33(3): 566-571.
- [6] SHEVTSOVA E, HANSSON C, JANZEN D H, et al. Stable structural color patterns displayed on transparent insect wings[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(2): 668-673.
- [7] ZELDITCH M L, SWIDERSKI D L, SHEETS H D, et al. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer [M]. New York and London: Elsevier Academic Press, 2004: 1-437.
- [8] 白明, 杨星科. 几何形态测量法在生物形态学研究中的应用[J]. 昆虫知识, 2007, 44(1): 143-147.
- [9] 闫宝荣, 花保禄. 几何形态测量学及其在昆虫分类学和系统发育中的应用[J]. 昆虫分类学报, 2010, 32(4): 313-320.
- [10] 隋敬之, 孙洪国. 中国习见蜻蜓[M]. 北京: 农业出版社, 1984: 1-322.
- [11] 张大治, 郑哲民. 中国蜻蜓目昆虫研究现状[J]. 陕西师范大学学报: 自然科学版, 2004, 32(专辑): 97-100.
- [12] JOHANSSON F, SÖDERQUIST M, BOKMA F. Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2009, 97(2): 362-372.
- [13] ROHLF F J, SLICE D E. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks [J]. Systematic Zoology, 1990, 39(1): 40-59.
- [14] 刘武, CLARKE R, 邢松. 湖北建始更新世早期人类牙齿几何形态测量分析[J]. 中国科学: 地球科学, 2010, 40(6): 724-736.
- [15] LAWING A M, POLLY P D. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development [J]. Journal of Zoology, 2010, 280(1): 1-7.
- [16] KLINGENBERG C P. Novelty and “homology-free” morphometrics: what’s in a name [J]. Evolutionary Biology, 2008, 35: 186-190.
- [17] KLINGENBERG C P. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms [J]. Gene, 2002, 287(1/2): 3-10.
- [18] KLINGENBERG C P, GIDASZEWSKI N A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data [J]. Systematic Biology, 2010, 59(3): 245-261.
- [19] 查岭生, 张大治, 郑哲民. 基于 COII 全基因序列对蜻科部分昆虫的分子系统发育分析(蜻蜓目: 差翅亚目) [J]. 宁夏大学学报: 自然科学版, 2009, 30(4): 370-374.
- [20] 张大治, 杨贵军, 郑哲民. 基于线粒体细胞色素 b 基因序列的蜻亚科部分种类分子系统学研究(蜻蜓目: 蜻科) [J]. 宁夏大学学报: 自然科学版, 2006, 27(3): 255-259.
- [21] 赵红晓, 仲政. 蜻蜓翅膀的力学研究进展[J]. 力学季刊, 2009, 30(3): 398-404.
- [22] COMBES S A, DANIEL T L. Flexural stiffness in insect wings II: Spatial distribution and dynamic wing bending [J]. The Journal of Experimental Biology, 2003, 206(17): 2989-2997.
- [23] JONGERIUS S R, LENTINK D. Structural analysis of a dragonfly wing [J]. Experimental Mechanics, 2010, 50: 1323-1334.

Using Geometric Morphometric Techniques to Analyze Wing Variation of Common Dragonflies

Zhang Jingjing¹, Bai Yi^{1,2*}, Wang Guihu²

(1. School of Life Sciences, Taizhou University, Taizhou 317000, China;

2. Institute of Zoology, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract: This study uses geometric morphometric techniques to analyze the wing morphological characteristics of four common species of dragonflies in Linhai, Zhejiang Province, and to discuss the variation regulation of wing shape and venation. The study also explores the phylogenetic relationships among the four species. The results of principal component analysis (PCA) show the fore and hind wings of the four species of dragonflies *Deielia phaon* and *Crocothemis servilia* have high similarity in the shape of fore and hind wings. However, *Pantala flavescens* species is significantly different from the other types of dragonflies. The main wing difference can be shown by the wing type mesh contour map, which includes the pterostigma, nodus, radius area, cubitus area, and anal area near the base of the wing. Clustering analysis provides further evidence for the morphological relationship among dragonflies. Based on clustering results, it is determined that *D. phaon* and *C. servilia* have the closest phylogenetic relationship. Meanwhile, *P. flavescens* has the farthest relationship with the other dragonflies. *Trithemis aurora* is very different in terms of its fore and hind wings.

Key words: dragonflies; wing; geometric morphometrics; PCA; cluster analysis

(责任编辑、校对 高继红)