

引用格式:黄子函,张同博,佟一杰,等.具重要进化意义的甲虫角突的三维形态比较[J].福建农林大学学报(自然科学版),2025,54(5):609-617.

HUANG Z H, ZHANG T B, TONG Y J, et al. Comparison of 3-dimensional morphology of beetle horns with important evolutionary significance[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2025,54(5):609-617.

具重要进化意义的甲虫角突的三维形态比较

黄子函^{1,2}, 张同博², 佟一杰², 路园园², 胡永刚³, 白 明²

(1.河北农业大学植物保护学院,河北 保定 071001;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.西南大学资源昆虫高效养殖与利用全国重点实验室,重庆 400715)

摘要:【目的】角突是甲虫体上十分重要的结构,其对性选择和繁殖具有重要意义,因此,角突的起源、形态和功能等一直受到学者的广泛关注。利用三维重建方法获取不同种甲虫角突外部形态和内部结构信息,可以从更高维度探究甲虫角突结构与功能之间的关系。【方法】以皱角武粪金龟、裂眼金龟、萨粪蜣螂、橡胶木犀金龟 4 种甲虫的 3 类角突(头角、前胸中角、前胸侧角)为研究对象,使用 Amira 和 Geomagic studio 软件,通过三维重建技术展示其外部形态和内部结构,并对相关形态参数进行测量,得出角突表皮层占比,根据相关数据绘制散点图,最终拟合得到角突表皮层占比曲线。【结果】橡胶木犀金龟头角端部表皮层长度占头角长的 8.7%,其余 3 种甲虫都占 20% 以上。橡胶木犀金龟头角的空腔区域体积占头角体积的 91%。拟合曲线表明,头角和胸角的表皮层占比存在一定差异。4 种甲虫头角和胸角均为中空结构,且萨粪蜣螂胸角内部存在肌肉。【结论】4 种甲虫角突为中空结构。其中,橡胶木犀金龟头角特点最典型,萨粪蜣螂和皱角武粪金龟的角突较粗壮,可能与其挖掘、滚粪球和打斗的行为及生殖策略有关。

关键词: 金龟; 功能形态; 三维重建; 进化发育; 仿生学

中图分类号: Q964

文献标识码: A

文章编号: 1671-5470(2025)05-0609-09

DOI: 10.13323/j.cnki.j.fafu(nat.sci.).202409043



开放科学(资源服务)
标识码(OSID)

Comparison of 3-dimensional morphology of beetle horns with important evolutionary significance

HUANG Zihan^{1,2}, ZHANG Tongbo², TONG Yijie², LU Yuanyuan², HU Yonggang³, BAI Ming²

(1.College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China; 2.State Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 3.State Key Laboratory of Resource Insects, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: 【Objective】Horn is an important structure for beetles for its significance on sexual selection and reproduction, therefore, the origin, morphology and function of beetle horns have always been the primary focus of experts. Three-dimensional (3D) reconstruction methods were applied to detail the external morphology and internal structure of horns of different beetle species, aiming to elucidate the relationship between the structure and function of beetle horns from a higher perspective. 【Method】The specimens of 3 types of horns (head horn, thoracic middle horn and thoracic lateral horn) from 4 beetle species, namely, *Enoplotrupes chaslii*, *Orphnus* sp., *Copris sacontala* and *Xylotrupes gideon* were used as the subjects, for examinations on the external and internal structure of horns by 3D reconstruction methods with the aids of software of Amira and Geomagic studio. Then the morphometric parameters measured were used to work out the proportion of horn cuticle, scatter plots and fitting curve of the proportion of horn cuticle. 【Result】The length of terminal cuticular region accounted for 8.7% of the length of head horn of *X.gideon*, while the counterparts were

收稿日期: 2024-09-30 **修回日期:** 2024-11-09

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFC2601200、2023YFC2604904); 国家自然科学基金项目(32200354、32270468、32261143728); 中国博士后科学基金第 71 批面上资助项目(2022M713134)。

通信作者: 白明(1977—),男,研究员,博士生导师。研究方向:鞘翅目分类与形态进化。Email:baim@ioz.ac.cn。

above 20% for 3 other beetle species; meanwhile, the volume of the hollow part of head horn made up 91% for *X.gideon*. Fitting curves indicated significant differences on the proportion of cuticle between head horn and thoracic horn. The head horns and thoracic horns of 4 beetle species were hollow structure, and *C.sacotala* had a small amount of muscle in the thoracic horn. 【Conclusion】 The horns of the 4 species are hollow structure, among which *X.gideon* have the most special head horns; *E.chaslii* and *C.sacotala* have short and thick horns, which is probably related to their behaviors of digging, rolling dung ball and fighting and reproductive strategies.

Key words: Scarabaeoidea; functional morphology; three-dimensional reconstruction; evolutionary development; bionic engineering

甲虫是种类多、分布广、行为复杂的生物类群,在长期的适应进化过程中形成了复杂多样的性状^[1]。甲虫的角突是最具代表性的性状之一,对于性选择和繁殖都具有重要意义。甲虫角突是进化的结果,与其他节肢动物的结构缺乏明显的同源性;其在雌雄个体之间往往呈现不同的形式,即性二型性^[2-3],例如,雌性不具角突,而雄性则具有不同发达程度的角突^[4-5];甲虫角突在种内和种间呈现多样性^[6-7],其着生位置、大小、形状等往往反映了类群的演化策略^[7-10]。这些特点使得甲虫角突成为新性状起源、多样化和适应性进化领域的经典

研究对象,对性选择、异速生长等经典进化概念和理论形成具有重要意义^[3,11-13]。

金龟总科隶属鞘翅目(甲虫),因很多种类具有夸张的角突而闻名,包括粪金龟科及金龟科下的蜣螂亚科、蜉金龟亚科、犀金龟亚科、花金龟亚科、丽金龟亚科等^[14-17]。现已知金龟总科昆虫的角突多作为争夺栖息地或配偶的“武器”或工具,在类群之间具有明显的形态多样性(图 1),争斗时往往角突更大的个体会取胜^[18-21]。发育能量的有限性限制了角突持续扩大^[21-23],其最终形状的形成可能是生长成本最小化的结果^[24]。



图 1 甲虫角突形态多样性
Fig.1 Morphological diversity of beetle horns

虽然有关甲虫角突的研究历史悠久,但主要集中在少数可以建立实验室种群的种类的进化发育和行为学方面。针对角突形态的研究仅涉及外部描述,其内部结构并不清楚,构成角突的表皮层厚度是如何变化的,也不清楚。鉴于此,本研究选取皱角武粪金龟、裂眼金龟、萨粪蜣螂、橡胶木犀金龟 4 种金龟子的 3 类角突(头角、前胸中角和前胸侧角)为研究对象;首先,采用传统的比较形态学方法观察其外部形态的差异;其次,利用显微 CT 扫描和计算机三维(three-dimensional, 3D)重建技术,获得甲虫角突定量三维形态信息;最后,通过虚拟切割和精准测量,探究不同部位角突内部和外部的三维结构。本研究旨在为深入研究角突多样化机制和角突的功能提供定量三维形态信息,更好地了解角突

的重要工程仿生价值,同时为同类研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究材料

选取 4 种金龟子的 3 类角突(头角、前胸中角和前胸侧角)作为研究对象(表 1)。甲虫标本均来自中国科学院动物研究所国家动物标本资源库。

1.2 三维模型重建与数据获取

1.2.1 三维模型重建 甲虫标本经酒精梯度脱水和临界点干燥后,使用三维重构成像 X 射线显微镜(Micro-XCT 400, Xradia Inc, 美国),在 4 倍镜头下进行显微 CT 扫描,获取并保存 3D 断层图像。用 Adobe Photoshop 软件对图片进行排版^[25]。通过 Amira 软件导入 4 种甲虫切片数据,进行滤波降噪处理、样品摆正。裁剪角突所在区域,进入分割界

面,使用粉、红、黑 3 种颜色分别定义虫体边界、体腔空气与体外空气。利用分割工具对 xy 、 yz 、 xz 方向的切片进行标记,然后使用分水岭算法分割,检

查分割无误后,重建分割的目标模型,之后将导出模型用 Geomagic studio 软件进行处理^[25-26]。

表 1 研究标本信息
Table 1 Information of research specimens

科 Family	亚科 Subfamily	族 Tribe	种 Species	采集地点 Collection site	角突类型 Horn type
粪金龟科 Geotrupidae	粪金龟亚科 Geotrupinae	武粪金龟族 Enoplotrupini	皱角武粪金龟 <i>Enoplotrupes chaslii</i>	中国福建武夷山 Wuyi Mountain, Fujian, China	头角、前胸中角 Head horn and thoracic middle horn
金龟科 Scarabaeoidea	裂眼金龟亚科 Orphninae	裂眼金龟族 Orphnini	裂眼金龟 <i>Orphnus</i> sp.	印度迈索尔 Mysore, India	头角、前胸中角、前胸侧角 Head horn, thoracic middle horn and thoracic lateral horn
	蜣螂亚科 Scarabaeinae	粪蜣螂族 Coprini	萨粪蜣螂 <i>Copris sacontala</i>	中国西藏吉隆 Jilong, Xizang, China	头角、前胸中角、前胸侧角 Head horn, thoracic middle horn and thoracic lateral horn
	犀金龟亚科 Dynastinae	犀金龟族 Dynastini	橡胶木犀金龟 <i>Xylotrupes gideon</i>	中国广西凭祥 Pingxiang, Guangxi, China	头角、前胸中角 Head horn and thoracic middle horn

1.2.2 三维形态数据获取 首先,在 Geomagic studio 软件中分别对 4 种甲虫的体长、头角长、头长、胸角长和前胸背板长进行测量。如图 2 所示:体长指头部最前端到腹部末端的距离,不包含触角、口器及外生殖器等的长度;头角长是指头角基部到头

角端部的距离;头长是指头部前端(不包括触角、口器等结构)到头后部与前胸背板连接处的距离;胸角长是指胸角基部到胸角端部的距离;前胸背板长是指前胸前端与头的连接处到后胸与腹部前端连接处的距离。

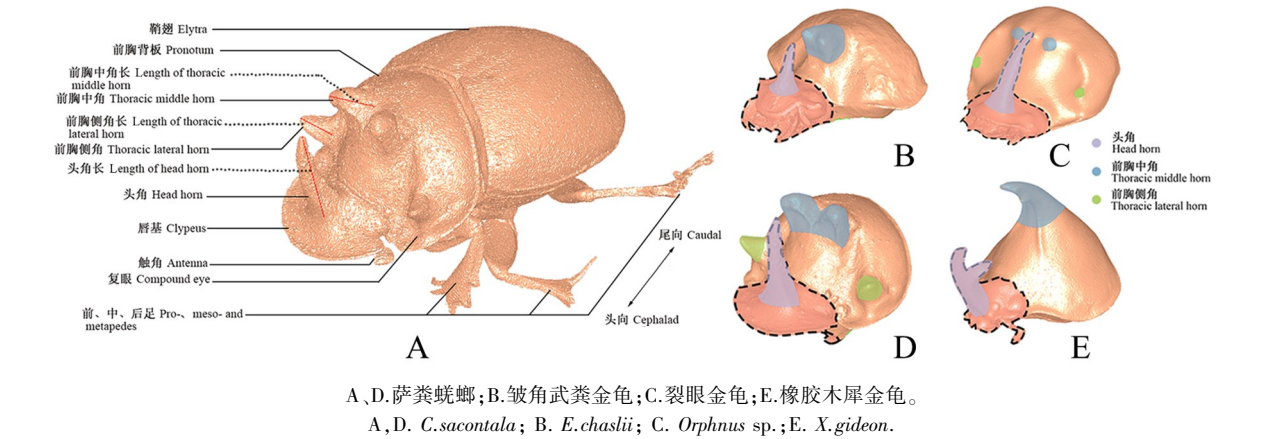


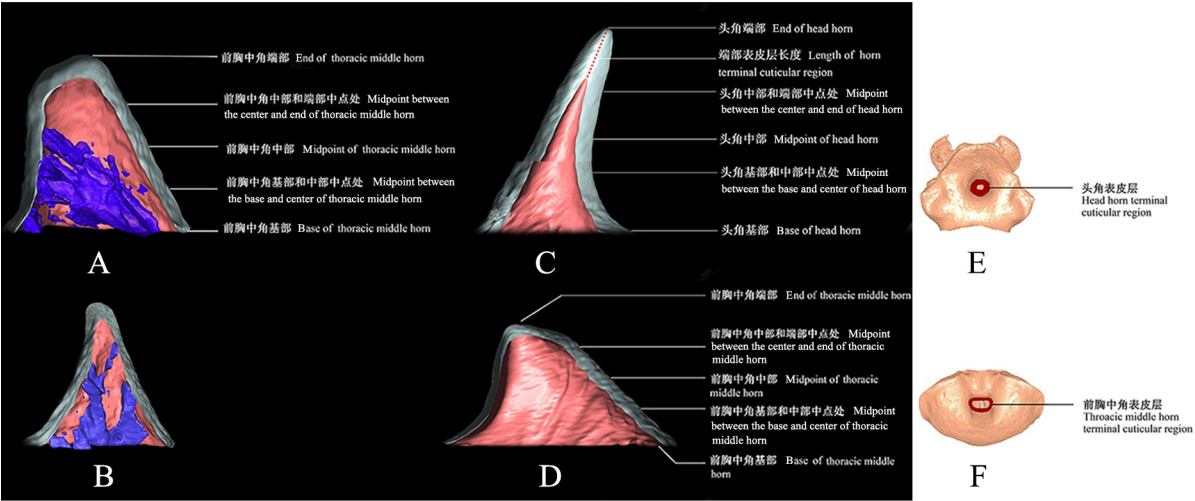
图 2 三维模型示例
Fig.2 Example of 3D model

其次,选取 9 个位置分别对 4 种甲虫的头角和前胸中角的横切面进行分析,如图 3A-D 所示,具体位置为角基部、角基部和中部中点处、角中部、角中部和端部的中点处、角端部以及这 5 个相邻位置的中点处。为了统一截面选取的角度,设置头角、胸角的基部和端部的选取原则:头角基部截面是指两复眼之间凹窝处;头角端部截面是指头角的末端;胸角基部截面是指前胸背板前缘的隆拱处;胸角端部截面是指胸角的最末端。将得到的截面

图导入 ImageJ 软件中,测得角突表皮层(图 3E、3F)占比,由角突实心面积(红色部分)/角突横截面积计算得出,计算 3 次,取平均值。对 4 种甲虫头角和前胸中角横切的 9 个位置中选取 5 个进行展示,计算得出每种甲虫的切割位置的角突表皮层厚度,根据这些散点拟合得到头角和前胸中角表皮层占比曲线。

最后,在 ImageJ 软件中对角突纵切图中 4 种甲虫的角突端部表皮层长度进行测量。头角端部表皮

层长度是指头角端部到头角内部实心区域端部的距离(图 3C);胸角端部表皮层长度是指胸角端部到胸角内部实心区域端部的距离(图 3D)。同时,在 Amira 软件中对头角及其内部空腔体积进行测量。



A、B 分别为萨粪蛭螂前胸中角、前胸侧角;C、D、E、F 分别为皱角武粪金龟头角、前胸中角、头角表皮层、前胸中角表皮层。
A, B. Thoracic middle horn and thoracic lateral horn of *C. sacontala*; C–F. Head horn, thoracic middle horn, head horn cuticle and thoracic middle horn cuticle of *E. chaslii*.

图 3 角突三维模型横切面及角突表皮层示意图

Fig.3 Sketch of transverse section of horn's 3D model and horn cuticle

2 结果与分析

2.1 角突外部形态

角突生长位置多变,通过三维模型(图 2B–E)可以看出,4 种甲虫角突的大小和形态各有不同,主要体现在角突的绝对长度、相对长度、弯曲程度,胸角的生长位置、分叉程度。

从长度(表 2)来看,橡胶木犀金龟的角突最长。4 种甲虫的头角均着生于头中部,长度占体长

的 15%~35%;皱角武粪金龟和橡胶木犀金龟的胸角着生于前胸背板的中央,裂眼金龟和萨粪蛭螂的胸角着生于前胸背板的中央和两侧,长度占体长的 5%~20%。皱角武粪金龟头角近垂直,其余 3 种甲虫头角从基部到端部均先延伸后弯折形成弧形;4 种甲虫的胸角从基部到端部均向前延伸;皱角武粪金龟和橡胶木犀金龟的角突端部还具有分叉(图 2B、2E)。

表 2 4 种甲虫角突长度

Table 2 Horn length of 4 beetle species

cm

种 Species	头角长 Length of head horn	头长 Length of head	前胸中角长 Length of thoracic middle horn	前胸侧角长 Length of thoracic lateral horn	前胸背板长 Pronotum length	体长 Body length
皱角武粪金龟 <i>E. chaslii</i>	0.37	0.51	0.28		0.57	2.39
裂眼金龟 <i>Orphnus</i> sp.	0.20	0.13	0.05	0.02	0.32	0.84
萨粪蛭螂 <i>C. sacontala</i>	0.85	0.54	0.32	0.26	1.00	2.59
橡胶木犀金龟 <i>X. gideon</i>	0.92	0.72	0.67		1.38	3.87

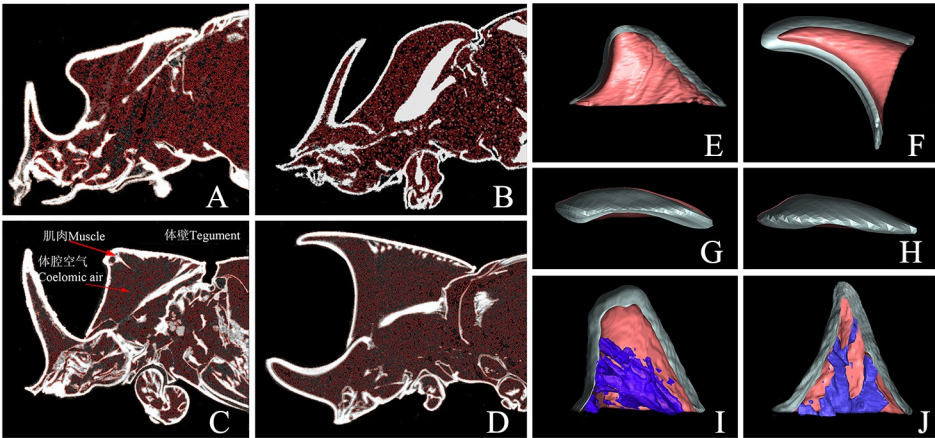
2.2 角突内部结构

通过对角突的三维模型进行纵切,可以观察到角突的内部均为中空结构(图 4A–D);4 种甲虫的头角中空部位均无其他结构;3 种甲虫的胸角中空部位无其他结构,但萨粪蛭螂的前胸中角(图 4I)和前胸侧角(图 4J)内部都存在肌肉组织(蓝紫色区域)。

角突内部有大面积空腔区域,且这个空腔区域

的大小在不同甲虫中有所差别。橡胶木犀金龟头角端部表皮层长度占头角长的比例最小(图 4C),仅为 8.7%;皱角武粪金龟、裂眼金龟和萨粪蛭螂分别为 21.6%、20.0%和 23.5%(表 2–3)。前胸中角端部表皮层长度占胸角长的比例无较大差异,皱角武粪金龟、裂眼金龟、萨粪蛭螂和橡胶木犀金龟分别为 7.1%、10.0%、12.5%和 11.9%(表 2–3)。橡胶木犀金龟头角内部空腔体积占头角体积的比例最

大(91%),萨粪蛭螂(60%)和皱角武粪金龟(39%) 次之,裂眼金龟则最小,仅约为23%(表3)。



A、E.皱角武粪金龟;B、G、H.裂眼金龟;C、I、J.萨粪蛭螂;D、F.橡胶木犀金龟。
A, E. *E. chaslii*; B, G, H. *Orphnus* sp.; C, I, J. *C. sacontala*; D, F. *X. gideon*.

图 4 角突纵切(A-D)及胸角三维模型(E-J)示意图

Fig.4 Sketch of sagittal section of horns(A-D) and 3D model of thoracic horns (E-J)

表 3 4 种甲虫角突端部表皮层长度及头角体积

种 Species	长度/cm Length			体积/cm ³ Volume	
	头角端部表皮层	前胸中角端部表皮层	前胸侧角端部表皮层	头角	头角内部空腔
	Terminal cuticular region of head horn	Terminal cuticular region of thoracic middle horn	Terminal cuticular region of thoracic lateral horn	Head horn	Hollow part of head horn
皱角武粪金龟 <i>E. chaslii</i>	0.080	0.020		0.001 8	0.000 7
裂眼金龟 <i>Orphnus</i> sp.	0.040	0.005	0.005	0.008 9	0.002 0
萨粪蛭螂 <i>C. sacontala</i>	0.200	0.040	0.025	0.005 8	0.003 5
橡胶木犀金龟 <i>X. gideon</i>	0.080	0.080		0.022 0	0.020 0

通过三维模型观察到角突前侧与后侧厚度存在差别,对其角突前侧和后侧从基部到端部各选取3个位置($n=3$)进行测量,结果发现4种甲虫角突的后侧都比前侧厚(表4)。橡胶木犀金龟头角前侧基部到端部有增厚现象,头角后侧有一处区域加厚十分明显,靠近两端则逐渐变薄;而其余3种甲虫的头角从基部到端部都有变薄的趋势。

表 4 4 种甲虫角突表皮层厚度

种 Species	cm					
	头角前侧	头角后侧	前胸中角前侧	前胸中角后侧	前胸侧角前侧	前胸侧角后侧
皱角武粪金龟 <i>E. chaslii</i>	Front part of head horn	Rear part of head horn	Front part of thoracic middle horn	Rear part of thoracic middle horn	Front part of thoracic lateral horn	Rear part of thoracic lateral horn
	0.209	0.227	0.146	0.165		
	0.183	0.186	0.133	0.190		
裂眼金龟 <i>Orphnus</i> sp.	0.169	0.197	0.163	0.218		
	0.054	0.064	0.043	0.055	0.052	0.052
	0.050	0.060	0.044	0.054	0.051	0.053
萨粪蛭螂 <i>C. sacontala</i>	0.051	0.057	0.048	0.050	0.048	0.056
	0.045	0.042	0.027	0.030	0.026	0.029
	0.038	0.046	0.024	0.029	0.026	0.028
橡胶木犀金龟 <i>X. gideon</i>	0.033	0.033	0.026	0.030	0.023	0.029
	0.041	0.090	0.044	0.049		
	0.041	0.068	0.041	0.059		
	0.043	0.059	0.036	0.047		

对 4 种甲虫的头角和前胸中角进行横切,各选取 5 个位置进行展示,分别为角基部、角基部和中部、角中部、角中部和端部的中点处、角端部(图 5)。计算得出每个切割位置甲虫头角和前胸中角的角突表皮层占比,根据这些散点拟合得到头角和前胸中角表皮层占比曲线(图 6)。

从图 6 可以看出,头角和前胸中角的表皮层占

比从基部到端部都呈升高趋势。其中:橡胶木犀金龟头角表皮层占比最低,裂眼金龟最高,萨粪蜣螂和皱角武粪金龟居中;橡胶木犀金龟前胸中角表皮层占比在萨粪蜣螂和皱角武粪金龟之间,裂眼金龟则最高。这表明头角和前胸中角的表皮层占比有所差别。

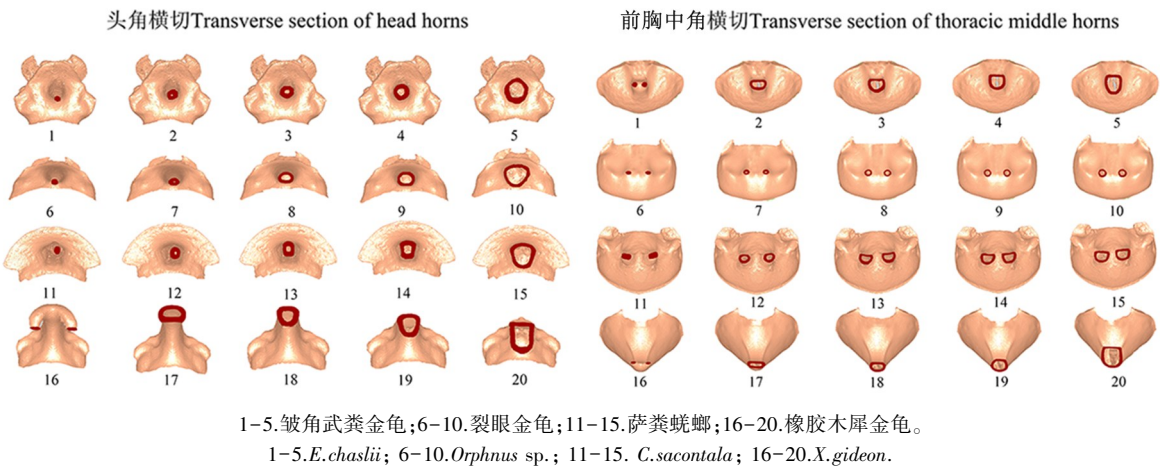


图 5 头角和前胸中角三维模型横切面

Fig.5 Transverse section of head horns and thoracic middle horns with 3D model

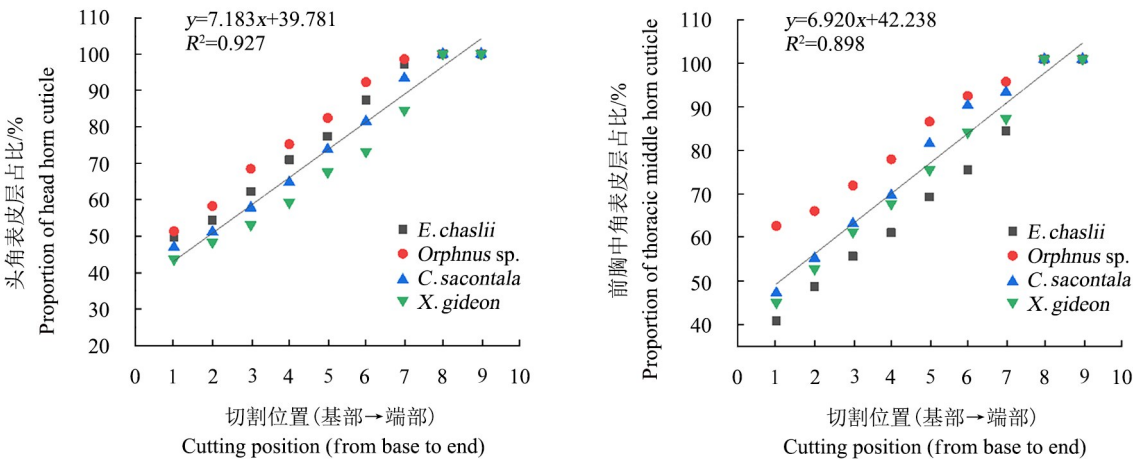


图 6 角突表皮层占比

Fig.6 Proportion of horn cuticle

3 讨论

本研究选取的 4 种甲虫具有头角、前胸中角和前胸侧角 3 个角突类型,角突的弯曲程度在不同物种中不一致,其中,皱角武粪金龟和橡胶木犀金龟头角端部还存在分叉现象。金龟总科不同物种的角突大小占虫体的比例不同,本研究中,萨粪蜣螂头角长占体长的比例最大,橡胶木犀金龟头角长占体长的比例最大,与蜣螂 *Onthophagus* 属不同种类的研究结果^[27]类似。4 种甲虫头角和胸角均为中

空结构,且不同角突中空腔区域的大小有所不同;头角和胸角的表皮层占比也存在一定差异。另外,4 种甲虫角突后侧都比前侧厚,可能与角突功能有关。

测量结果表明:3 种甲虫头角端部表皮层长度占头角长的 20%左右,而橡胶木犀金龟仅占 8.7%;裂眼金龟头角内部空腔区域体积占头角体积的比例最小,仅约为 23%,皱角武粪金龟和萨粪蜣螂分别为 39%和 60%,而橡胶木犀金龟为 91%。这说明 4 种甲虫中橡胶木犀金龟头角的空腔区域最大,中

空程度高,是头角特点最为典型的例子。有研究认为,犀金龟头角会增加体质量和身体阻力从而影响飞行性能^[28-30];但也有研究表明,这些角很轻,对飞行阻力影响不大^[31]。考虑到犀金龟头角的特殊性,相关方面仍有待研究。

4种甲虫的胸角端部表皮层长度占胸角长的10%左右,说明这4种甲虫胸角的内部结构一致性较高。值得关注的是,萨粪蜣螂胸角内部存在肌肉区域。关于犀金龟头角发育生物学的研究表明,角突最终性状是褶皱折叠区域通过物理展开形成的^[15],这解释了犀金龟头角内部中空的原因。然而,内部具有肌肉结构的角突是如何发育形成的,则需要进一步研究。

本研究涉及的4种甲虫具有大角突和小角突。前人研究表明,大、小角突的产生可能与不同种类的不同生存策略有关,大角突的种类主要表现为打斗、掘洞或推粪球等行为,小角突的种类则行动更灵活,敏捷度更高^[32-33]。本研究中,除裂眼金龟的胸角外,其他3种甲虫的角突都属于大角突。从图2C可以明显看到,裂眼金龟的胸角退化严重,推测这是提升其灵活性,更好地适应生存环境的结果。橡胶木犀金龟头角后侧有一区域明显加厚,两端则逐渐变薄,可能是为打斗而产生的适应性进化结果。皱角武粪金龟和萨粪蜣螂的角突较粗壮,可能与其掘洞或推粪球的行为有关。裂眼金龟是金龟总科中数量较少且比较特殊的类群^[34-35],至今尚无人对其角突进行深入探究。

甲虫角突是各领域学者研究的热点之一,其在进化发育生物学、生态学、行为学、药物学以及仿生学等多个方面都有广泛应用^[36-38]。未来可以选用更多甲虫样本进行角突结构和功能的相关研究,利用有限元对角突结构及其可能存在的功能如挖掘、打斗等进行模拟,探究角突各部分的加厚程度与其功能之间的联系;角突端部表皮层与空腔区域表皮层的材质是否一致,是否有更强的耐磨性,也是未来研究的重点之一,可以将其应用于仿生学中,制作出更加坚硬耐磨的材料。

4 结论

4种甲虫样本(皱角武粪金龟、裂眼金龟、萨粪蜣螂、橡胶木犀金龟)的头角长度占体长的15%~35%,胸角长度占体长的5%~20%。角突内部为中

空结构,其中,橡胶木犀金龟的头角中空程度最高。头角和胸角的表皮层占比存在一定差异;4种甲虫角突后侧都比前侧厚。推测角突大小及前、后侧厚度存在差异的原因与物种的习性和功能适应性相关。

参考文献 (References)

- [1] TIHELKA E, CAI C Y, GIACOMELLI M, et al. The evolution of insect biodiversity[J]. *Current Biology*, 2021, 31(19): R1299-R1311. DOI: 10.1016/j.cub.2021.08.057.
- [2] SHELBY J A, MADEWELL R, MOCZEK A P. Juvenile hormone mediates sexual dimorphism in horned beetles[J]. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 2007, 308(4): 417-427. DOI: 10.1002/jez.b.21165.
- [3] HU Y G, LINZ D M, MOCZEK A P. Beetle horns evolved from wing serial homologs[J]. *Science*, 2019, 366(6468): 1004-1007. DOI: 10.1126/science.aaw2980.
- [4] EMLEN D J, HUNT J, SIMMONS L W. Evolution of sexual dimorphism and male dimorphism in the expression of beetle horns: phylogenetic evidence for modularity, evolutionary lability, and constraint[J]. *The American Naturalist*, 2005, 166(S4): S42-S68. DOI: 10.1086/444599.
- [5] MOCZEK A P. Integrating micro- and macroevolution of development through the study of horned beetles[J]. *Hereditas*, 2006, 97(3): 168-178. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800871.
- [6] EBERHARD W G. Horned beetles[J]. *Scientific American*, 1980, 242: 166-183. DOI: 10.1038/scientificamerican0380-166.
- [7] MOCZEK A P. The evolution and development of novel traits, or how beetles got their horns[J]. *BioScience*, 2005, 55(11): 937-951. DOI: 10.1641/0006-3568.
- [8] EMLEN D J, CORLEY LAVINE L, EWEN-CAMPEN B. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(S1): 8661-8668. DOI: 10.1073/pnas.0701209104.
- [9] 白明, 杨星科. 粪食性金龟的行为及其适应演化研究概述[J]. *昆虫知识*, 2008, 45(3): 499-505. BAI M, YANG X K. Nesting behavior and adaptive evolution of dung beetle[J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 45(3): 499-505.
- [10] 白明, 杨星科. 蜣螂的生态价值和保护意义[J]. *昆虫知*

- 识, 2010, 47(1): 39-46.
- BAI M, YANG X K. Ecological value and conservation significances of dung beetles[J]. Chinese Bulletin of Entomology, 2010, 47(1): 39-46.
- [11] DARWIN C R. The descent of man, and selection in relation to sex [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1872. DOI: 10.1038/003463a0.
- [12] PANTINC F A. Physiological adaptation[J]. Zoological Journal of the Linnean Society, 1932, 37(256): 705-711. DOI: 10.1007/978-3-031-27184-7_16.
- [13] HUXLEY J S, TEISSIER G. Terminology of relative growth[J]. Nature, 1936, 137: 780-781. DOI: 10.1038/137780b0.
- [14] EMLEN D J, NIJHOUT H F. Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae)[J]. Journal of Insect Physiology, 1999, 45(1): 45-53. DOI: 10.1016/S0022-1910(98)00096-1.
- [15] GOTOH H, ADACHI H, MATSUDA K, et al. Epithelial folding determines the final shape of beetle horns[J]. Current Opinion in Genetics & Development, 2021, 69: 122-128. DOI: 10.1016/j.gde.2021.03.003.
- [16] KIJIMOTO T, PESPENI M, BECKERS O, et al. Beetle horns and horned beetles: emerging models in developmental evolution and ecology[J]. Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology, 2013, 2(3): 405-418. DOI: 10.1002/wdev.81.
- [17] STERN D L, EMLEN D J. The developmental basis for allometry in insects[J]. Development, 1999, 126(6): 1091-1101. DOI: 10.1242/dev.126.6.1091.
- [18] EBERHARD W G, UNIVERSITARIA C, RICA C. Use of horns in fights by the dimorphic males of *Ageopsis nigricollis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae)[J]. Journal of the Kansas Entomological Society, 1987, 60(4): 504-509. DOI: 10.1016/0022-474X(87)90007-5.
- [19] BUCHALSKI B, GUTIERREZ E, EMLEN D, et al. Variation in an extreme weapon: horn performance differences across rhinoceros beetle (*Trypoxylus dichotomus*) populations[J]. Insects, 2019, 10(10): 346. DOI: 10.3390/insects10100346.
- [20] LAILVAUX S P, HATHWAY J, POMFRET J, et al. Horn size predicts physical performance in the beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae)[J]. Functional Ecology, 2005, 19: 632-639. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.01024.x.
- [21] MCCULLOUGH E L, LEDGER K J, MOORET Y. Variation in cross-sectional horn shape within and among rhinoceros beetle species[J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2015, 115(4): 810-817. DOI: 10.1111/bij.12557.
- [22] PAINTING C J, HOLWELL G I. Flexible alternative mating tactics by New Zealand giraffe weevils[J]. Behavioral Ecology, 2014, 25(6): 1409-1416. DOI: 10.1093/bebeco/aru172.
- [23] BUCHALSKI B, GUTIERREZ E, EMLEN D J, et al. Variation in the allometry of exaggerated rhinoceros beetle horns[J]. Animal Behaviour, 2015, 109: 133-140. DOI: 10.1016/j.anbehav.2015.08.013.
- [24] ARROW G J. Horned beetles: a study of the fantastic in nature[M]. Dordrecht: Springer, 1951. DOI: 10.1007/978-94-017-6178-9.
- [25] 宋余庆, 谢从华, 金华, 等. 数字医学图像[M]. 北京: 清华大学出版社, 2008: 233.
- SONG Y Q, XIE C H, JIN H, et al. Digital medical image[M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2008: 233.
- [26] 葛斯琴, 任静, 高彩霞. 鞘翅目形态结构的三维重建与功能之间关系探讨的有效方法评估[J]. 应用昆虫学报, 2013, 50(6): 1737-1744. DOI: 10.7679/j.issn.2095-1353.2013.237.
- GE S Q, REN J, GAO C X. The evaluation of three dimensional reconstruction techniques in application on Coleoptera morphology and function[J]. Chinese Journal of Applied Entomology, 2013, 50(6): 1737-1744. DOI: 10.7679/j.issn.2095-1353.2013.237.
- [27] EMLEN D J, MARANGELO J, BALL B, et al. Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae)[J]. Evolution, 2005, 59(5): 1060-1084. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01044.x.
- [28] RAYNER J M V. A vortex theory of animal flight I. The vortex wake of a hovering animal[J]. Journal of Fluid Mechanics, 1979, 91: 697-730. DOI: 10.1017/S0022112079000410.
- [29] RAYNER J M V. A vortex theory of animal flight II. The forward flight of birds[J]. Journal of Fluid Mechanics, 1979, 91: 731-763. DOI: 10.1017/S0022112079000422.
- [30] ELLINGTON C P. The aerodynamics of hovering insect

- flight[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 1984, 305: 1–181. DOI: 10.1098/rstb.1984.0049.
- [31] MCCULLOUGH E L, TOBALSKE B W. Elaborate horns in a giant rhinoceros beetle incur negligible aerodynamic costs[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 280: 20130197. DOI: 10.1098/rspb.2013.0197.
- [32] CASSINI M H. Role of sexual and natural selection in the evolution of sexual size dimorphism in primates[J]. Journal of Zoology, 2023, 320(1): 53–62. DOI: 10.1111/jzo.13052.
- [33] CUMMINGS M, EVANS H K, CHAVES-CAMPOS J. Male horn dimorphism and its function in the neotropical dung beetle *Sulcophanaeus velutinus*[J]. Journal of Insect Behavior, 2018, 31(5): 471–489. DOI: 10.1007/s10905-018-9693-x.
- [34] FROLOV A V. Diagnosis, classification, and phylogenetic relationships of the orphnine scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae: Orphninae) [J]. Entomological Review, 2012, 92(7): 782–797. DOI: 10.1134/S0013873812070056.
- [35] FROLOV A V, AKHMETOVA L A. New data on the rare Afrotropical scarab beetles *Orphnus drumonti* Frolov and *Delopleurus naviauxi* Frolov et Cambefort (Coleoptera, Scarabaeidae, Orphninae and Scarabaeinae) [J]. Biodiversity Data Journal, 2015(3): e5444. DOI: 10.3897/BDJ.3.e5444.
- [36] LEE H T, KIM H J, KIM C S, et al. Site-specific characterization of beetle horn shell with micromechanical bending test in focused ion beam system[J]. Acta Biomaterialia, 2017, 57: 395–403. DOI: 10.1016/j.actbio.2017.04.026.
- [37] LIU R Y, YAO G F, XU Z Z, et al. Study on functional mechanical performance of honeycomb array structures inspired by gideon beetle[J]. Journal of Bionic Engineering, 2022, 19(4): 1024–1035. DOI: 10.1007/s42235-022-00176-2.
- [38] MORITA S, SHIBATA T F, NISHIYAMA T, et al. The draft genome sequence of the Japanese *Rhinoceros* beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* towards an understanding of horn formation[J]. Scientific Reports, 2023, 13(1): 8735. DOI: 10.1038/s41598-023-35246-w.

(责任编辑:杨郁霞)