

基于层次分析法对白垩纪短脉蠹科昆虫后足胫节端距的游泳能力检测*

李春桃¹⁾ 方 艳²⁾ 张海春²⁾ 齐 欢³⁾

1) 武昌首义学院基础科学部, 武汉 430074;

2) 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 中国科学院生物演化与环境卓越创新中心, 中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008, yanfang@nigpas.ac.cn;

3) 华中科技大学, 武汉 430074

提要 短脉蠹科是直翅目昆虫的一个中生代灭绝类群, 其最重要特征之一是后足胫节末端具有 3—4 根较长的距, 可以分为长刺状、棒状和叶状等 3 种类型。在假设短脉蠹科具有游泳能力条件下, 利用层次分析法 (Analytic Hierarchy Process, AHP) 探讨短脉蠹不同后足胫节端距类型对游泳能力的贡献。分析表明短脉蠹科昆虫中, 具有叶状端距的类型更有利于提高该类昆虫的游泳能力。短脉蠹科昆虫后足端距的高分异度, 表明该科昆虫在白垩纪的近水环境不同生态位中均具有较好的适应性。

关键词 白垩纪 短脉蠹科 游泳能力 层次分析法 (AHP) 权重比较

1 前 言

短脉蠹科 (Elcanidae) 是直翅目 (Orthoptera) 昆虫的一个灭绝类群, 已发现 15 属 46 种 (Fang *et al.*, 2015, 2018a, b)。该科最早出现于晚三叠世 (乌兹别克斯坦 Madygen 组) (Sharov, 1968; Zessin, 1987), 最晚记录为晚白垩世早期 (德国 Posidonia Shale 组) (Handlirsch, 1906—1908; Zessin, 1987), 在晚侏罗世至白垩纪中期为全球常见广布类群 (插图 1)。该类群的分类位置一直存在较大争议: 早期学者将其与蝗亚目的 Locustopseidae 科和 Gryllacrididae 科进行比较 (Handlirsch, 1906—1908; Zennaro, 1939), 或者认为该类群是直翅目的基干类群 (Martynov, 1938; Ragge, 1955)。Sharov (1968) 将原来的短脉蠹科提升为总科, 包括 Elcanidae 和 Permelmecanidae 两科, 并认为该总科是蝗亚目的姐妹群。Béthoux 和 Nel (2002) 的分支系统学研究也支持这一观点, 但同时也有观点认为该总科是所有直翅目的姐妹群 (Gorochov, 2002), 或者是蠹斯亚目

的基干类群 (Gorochov, 1995; Gorochov *et al.*, 2006)。虽然该类群在侏罗纪—白垩纪较为常见, 但多数情况下其化石仅前翅保存较好, 身体结构保存并不完全, 因此目前对该类群的生活习性知之甚少。

后足胫节末端具有 3—4 根较长的距是短脉蠹科最重要的特征之一。现有资料表明, 短脉蠹的后足胫节端距主要有 3 种类型 (插图 2), 分别为长刺状、棒状和叶状 (Fang *et al.*, 2018a, b)。一般而言, 保存在琥珀中的材料常能保存较好的细节特征, 如缅甸琥珀中发现的 *Burmelmecana longirostris* Peñalver and Grimaldi, 2010, 为长刺状类型的典型代表 (Peñalver and Grimaldi, 2010)。然而, 有些特异埋藏化石群通常也能保存较好的细节特征, 如发现于我国辽宁义县组凝灰质页岩中的 *Panorpidium yixianensis* Fang *et al.*, 2015, 保存有较为完整的细节特征。短脉蠹后足端距最为奇特的一种类型为叶状, 该类型化石十分少见, 且其叶状距的功能一直存在争议 (Sharov, 1968; Fang *et al.*, 2018a)。早白垩世热河生物群中的 *Jeholecana yanensis* Fang *et al.*, 2018 是具叶状距的短脉蠹科化石在我国的

收稿日期: 2018-12-15

* 国家自然科学基金 (41688103)、湖北省教育厅 2015 年度科研计划指导性项目 (B2015202)、国家重点研发计划课题 (2017YFB0801703) 和中国科学院战略性先导科技专项 (XDB26010300) 联合资助。

首次发现(Fang *et al.*, 2018a)。有关短脉蠹后足胫节叶状端距的功能,早期学者推测可能与游泳有关(Zeuner, 1939; Gorochoy, 1995),或者为了防止身体在干砂中陷落(Sharov, 1968),然而这两种推测至今都缺少相关的深入对比研究。

由于繁殖方式和幼虫生活习性等特性,现生直翅目昆虫并不归属于水生昆虫类群(Amédégno and Devriese, 2008)。但它们当中多种类群生活于毗邻水域的陆地上,由于近水环境的动荡性(Robert *et al.*, 1977; Gardiner, 2009)或者以水生植物为食的特性(Capello, 2012),这些昆虫往往具有一定的游泳能力。有关现代直翅目游泳类型的生态习性和结构关系,早在 20 世纪 50 年代末就有相关研究(Carbonell, 1959; Wallace, 1959)。Wallace (1959)认为身体的长宽比对 *Schistocera* 的游泳能力存在影响;Lockwood 和 Schell (1994)认为蝗虫游泳时纵向运动方式与在陆地上的活动方式是相同的,且控制游泳的神经系统可能来源于胸神经节。Amédégno 和 Devriese (2008)认为具有游泳能力

的直翅目昆虫大多没有明显的形态特征变化,但有些类群发育了与游泳相关的结构(插图 2-4)。现生昆虫研究结果表明,直翅目后足是最重要的游泳器官(Lockwood and Schell 1994)。通过比较发现,具有游泳能力的现代直翅目昆虫中,其胫节端距与游泳能力之间的关系较为复杂:有些类群的胫节末端无叶状距(Robert *et al.*, 1977),有些类群通过附节及刺和距的扁平化来增强其游泳能力(Amédégno and Devriese, 2008; Capello, 2012),如南美地区的蝗虫 *Marellia remipes* Uvarov, 1929 生活于漂浮植物上,能游泳,产卵于水生植物上,其后足胫节末端膨大,胫节两侧刺扁平化,胫节端距叶状(插图 2-4)。短脉蠹的胫节末端未见膨大,但胫节端距在一些类群中具有叶状扁平化的特征(插图 2-3)。由于短脉蠹已经灭绝,难以实验对比观察胫节端距对游泳能力的贡献,本文拟通过层次分析法(AHP 法)对 3 种胫节端距类型的短脉蠹进行对比研究,从而判断后足端距类型与游泳能力的关系。

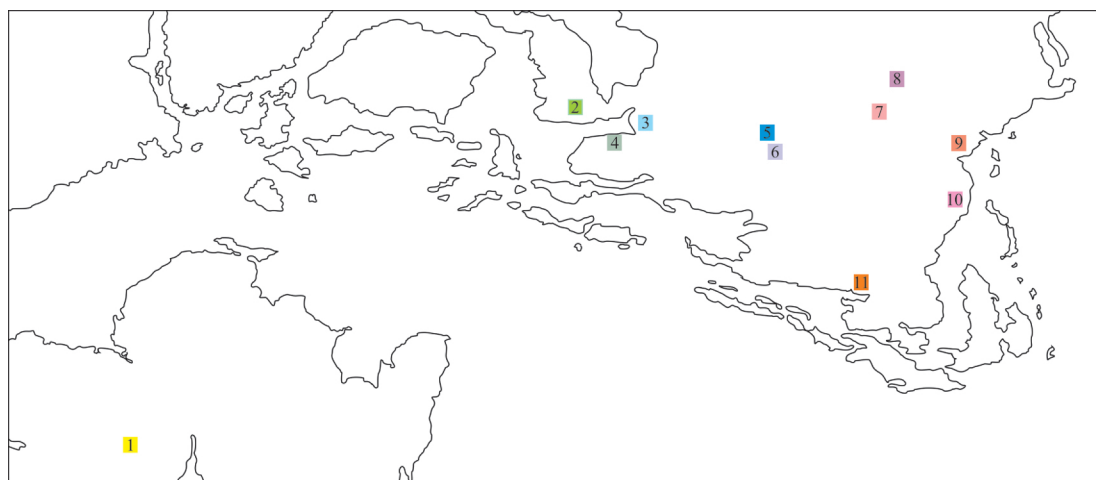


插图 1 短脉蠹全球主要产地及古地理分布

Map showing localities and the global distribution of Elcanidae.

1. 巴西下白垩统 Crato 组。2. 英国下白垩统 Durlston 组。3. 德国上侏罗统 Posidonia Shale 组。4. 西班牙下白垩统 Escucha 组(Álava 琥珀)。
5. 哈萨克斯坦侏罗系 Kurgan 组。6. 乌兹别克斯坦上三叠统 Madygen 组。7. 蒙古国下白垩统 Gurvan-Eren 组。8. 俄罗斯西伯利亚下白垩统 Zaza 组。9. 中国辽宁下白垩统义县组。10. 中国广西下侏罗统石梯组。11. 缅甸克钦邦中白垩统缅甸琥珀(古地理图据 Scotese, 2000 修改)。
1. Lower Cretaceous Crato Fm., Brazil. 2. Lower Cretaceous Durlston Fm., UK. 3. Upper Jurassic Posidonia Shale Fm., Germany. 4. Lower Cretaceous Escucha Fm. (Álava amber), Spain. 5. Jurassic Kurgan Fm., Kazakhstan. 6. Upper Triassic Madygen Fm., Uzbekistan. 7. Lower Cretaceous Gurvan-Eren Fm., Mongolia. 8. Lower Cretaceous Zaza Fm., Russian Siberia. 9. Lower Cretaceous Yixian Fm., Liaoning, China. 10. Lower Jurassic Shiti Fm., Guangxi, China. 11. Mid-Cretaceous Myanmar (Burmese) amber, Myanmar (Palaeogeographic map revised from Scotese, 2000)

经典的层次分析法是一种定性和定量相结合的系统分析方法(Saaty, 1977; Saaty and Bennett, 1977)。该方法的基本思路是视复杂的多因素问题为一个系统,通过把复杂的多因素问题分解为多个

层次上的子因素进行相互比较和权重计算,从而更直观地从中得出最优结果(Vaidya and Kumar, 2006)。近年通过与其他算法相结合,弥补了经典层次分析法的主观性带来的偏差(Xu and Zhai, 1992;

齐欢,1999;Russo and Camanho,2015)。层次分析法的应用相当广泛,在自然科学领域,层次分析法是进行环境模型重构、自然资源评价的重要基础性方法之一(Ennacetur *et al.*,2011),其与地理信息系统(GIS)相结合对大区域自然资源分析是近年来发展较快的方向之一(Schmoldt *et al.*,2001;Estoque,2012;Xiu *et al.*,2013)。由于短脉螽科昆虫已经灭绝,而且分类位置待定,难以简单地与现生类群进行对比研究。另外,胫节端距对短脉螽科昆虫游泳能力的影响属复杂的多因素问题,且各因素影响的主次关系和权重不明。在此前提下,本文尝试利用 AHP 分析方法对上述 3 种具有代表性的短脉螽科昆虫进行比较研究,通过分析判断该科 3 种不同形态特征的类型对游泳功能的各自权重,从而在假定该类群具有游泳能力的情况下,分析 3 种不同类群可能出现的游泳能力的差异,在此基础上判断叶状距是否能够增强该类群的游泳能力,以及对游泳能力的具体贡献。

2 研究方法和测量

选定 3 种后足胫节端距具有代表性的短脉螽科昆虫:*Hispanelcana alavensis* Peñalver and Grimaldi, 2010,*Burmelcana longirostris* Peñalver and Grimaldi, 2010 和 *Jeholelcana yanensis* Fang *et al.*, 2018。

表 I 3 种不同类型短脉螽的度量均值(单位:mm)
Measurements of three kinds of metatibial spurs (mm)

| 属种 Species | 长度 Length (B_1) | 长宽比 Length/width (B_2) | 面积 Area (B_3) | 组合距离 Distance (B_4) |
|-------------------------------|------------------------|-------------------------------|----------------------|----------------------------|
| <i>Hispanelcana alavensis</i> | 0.25 | 5.00 | 0.065 | 0.147 |
| <i>Burmelcana logirostris</i> | 0.85 | 8.50 | 0.085 | 0.388 |
| <i>Jeholelcana yanensis</i> | 0.62 | 2.78 | 0.472 | 0.912 |

3 层次分析法的检测过程

3.1 游泳能力检测等指标体系构建

首先建立递阶层次结构并对层次结构进行划分。可以将胫节端距对该科昆虫的游泳能力确定设定为目标层(A),选定 4 个特征因子作为准则层: B_1 、 B_2 、 B_3 和 B_4 。而需要判定的 3 种端距类型作为对象层,即 P_1 、 P_2 和 P_3 。为了说明比较性质,通过特征因子的测量数据(表 I)得出层次结构图进行比较(插图 3)。

在构建成对比较矩阵之前,还需要对相互比较

Hispanelcana alavensis 保存于琥珀中,产于西班牙北部 Moraza 化石产地,时代为阿尔布期(Albian)早期,其后足胫节端距呈短棒状,基部较细,端部加粗(插图 2-1);*Burmelcana longirostris* 产于缅甸北部克钦邦塔奈附近的缅甸琥珀中,时代为塞诺曼期(Cenomanian)早期,其后足胫节端距为典型的长刺状,基部较粗,向端部逐渐变细(插图 2-2);*Jeholelcana yanensis* 保存于辽宁省北票义县组凝灰质页岩中,时代为早白垩世,其后足胫节端距为典型的叶状,整体扁平化,中间加宽,两端较窄(插图 2-3)(Fang *et al.*,2018)。

将 3 种类型分别编号为 P_1 、 P_2 和 P_3 ,其中 P_1 以 *Hispanelcana alavensis* 为代表, P_2 以 *Burmelcana longirostris* 为代表, P_3 以 *Jeholelcana yanensis* 为代表。在只考察后足胫节端距和游泳关系的前提下,可以选择 4 个特征因子来概括胫节端距对游泳能力的影响,除了单个端距的长度、长宽比和面积以外,由于每个后足胫节末端具有 3 或 4 个距,为表现它们的组合影响,选定组合距离作为判定因子之一。将这 4 个影响因子分别表示为: B_1 (长度)、 B_2 (长宽比)、 B_3 (面积)和 B_4 (组合距离)。分别测量这 3 种类型长度、宽度、面积和组合距离的实际值均值(表 I),并计算出长宽比值(表 I)。依据数字得出相对关系,并赋予相关标度构建比较矩阵。

的两个因子之间判断标准进行规则说明和定值。两种影响因子 X 和 Y 之间的成对比较判断规则和定值标准依据表 II 所示:

表 II 两种影响因子 X 和 Y 之间的成对比较标准
Scale for pair wise comparison (X , Y).

| 定值 | 判定规则 |
|----|---------------------|
| 1 | X 和 Y 对游泳能力影响相同 |
| 3 | X 比 Y 影响游泳能力稍强 |
| 5 | X 比 Y 影响游泳能力明显 |
| 7 | X 比 Y 影响游泳能力强烈 |
| 9 | X 比 Y 影响游泳能力极强 |

注:2,4,6,8 为上述相邻判断的中值,以上各标度倒数的含义可以从相反的方向去理解。

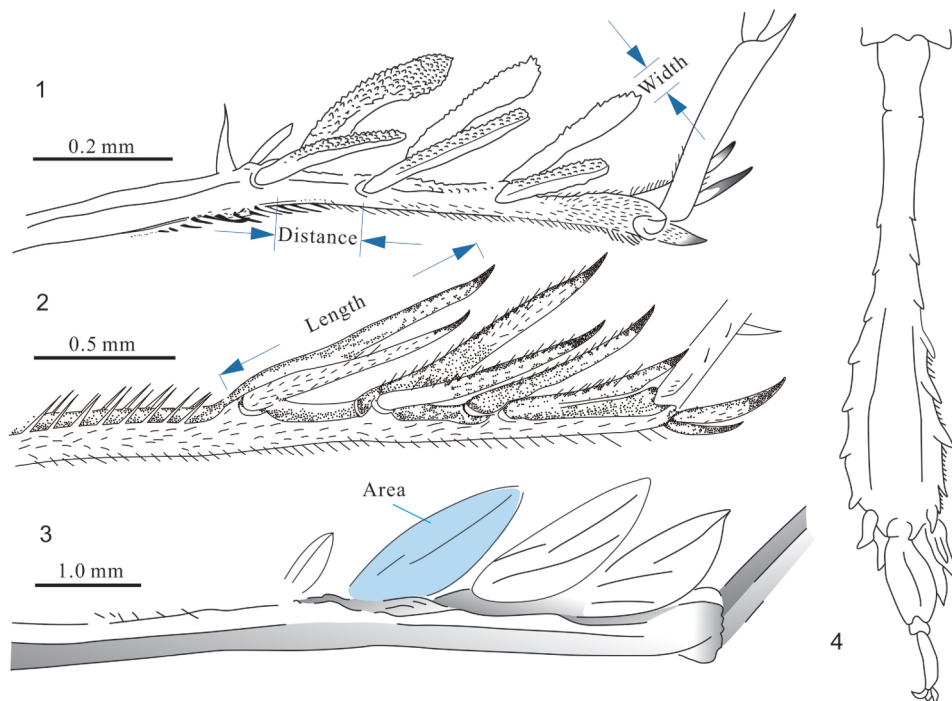


插图 2 短脉蚤科 3 种类型后足胫节端距形态特征及现生游泳蝗虫后足末端结构形态

Three kinds of metatibial spurs in Elcanidae and metatibial structures in a swimming acridid.

1. *Hispanelcana alavensis* Peñalver and Grimaldi, 2010, 胫节端距呈短棒状, 引自 Peñalver 和 Grimaldi (2010)。2. *Burmelcana longirostris* Peñalver and Grimaldi, 2010, 胫节端距呈长刺状, 引自 Peñalver 和 Grimaldi (2010)。3. *Jeholelcana yanensis* Fang et al., 2018, 胫节端距呈叶状, 引自 Fang 等 (2018a)。4. 现生游泳蝗虫 *Marellia remipes* Uvarov, 1929, 后足末端, 引自 Amédégnato 和 Devriese (2008)。

1. *Hispanelcana alavensis* Peñalver and Grimaldi, 2010, with short rod-like metatibial spurs, after Peñalver and Grimaldi (2010)。2. *Burmelcana longirostris* Peñalver and Grimaldi, 2010, with long spine-like metatibial spurs, after Peñalver and Grimaldi (2010)。3. *Jeholelcana yanensis* Fang et al., 2018, with leaf-like metatibial spurs, after Fang et al. (2018a)。4. Modern swimming acridid *Marellia remipes* Uvarov, 1929, with metatibia inflated apically, and possessing two oblate lateral spines and leaf-like apical spurs, after Amédégnato and Devriese (2008)。

3.2 建立准则层对目标层的比较判断矩阵、指标权重确定及检验结果

依据 3 种类型的 4 个影响因子的实测结果, 并按照表 III 对比较规则进行相互比较, 构建成对比较判断矩阵 A

$$A = \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{3} & \frac{1}{7} & \frac{1}{3} \\ 3 & 1 & \frac{1}{5} & 3 \\ 7 & 5 & 1 & 5 \\ 3 & \frac{1}{3} & \frac{1}{5} & 1 \end{pmatrix}$$

对成对判断矩阵 A 进行一致性指标 CI 的计算。为保证计算结果的客观存在性, 需进行一致性检验, 从而判定判断矩阵的可靠性。通过计算可得矩阵的特征向量为 $W = \{0.056, 0.1832, 0.547, 0.2137\}^T$, 随机一致性指标和矩阵的最大的特征值依据如下公式计算:

$$\lambda_{\max} = \sum_{i=1}^n \frac{(AW_i)_i}{nW_i} = 4.2281$$

$$CI = \frac{\lambda_{\max} - n}{n - 1} = \frac{4.2281 - 4}{4 - 1} = 0.076$$

其后, 进行一致性比率 CR 计算。随机一致性指标 RI 值如表 III 所示:

| n | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | |
|------|---|---|------|------|------|------|-------|
| RI | 0 | 0 | 0.58 | 0.90 | 1.12 | 1.24 | |

$$\text{一致性比率 } CR = \frac{CI}{RI} = \frac{0.076}{0.9} = 0.084 < 0.1$$

一致性比率 $CR = 0.084 < 0.1$, 表明 A 的不一致程度在容许范围内, 此时可用 A 的特征向量作为权向量。

3.3 建立对象层对准则层的比较判断矩阵、指标权重确定及检验结果

准则层和对象层是隶属关系, 上层元素对下层元素具有支配关系。为此, 对 B_1 、 B_2 、 B_3 和 B_4 4 个因素, 以及 3 个拟定测试方案, 建立对象层对准则

层的比较判断矩阵,针对 3 种对象作出以下的判断:

$$B_1 \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{3} & \frac{1}{5} \\ 3 & 1 & \frac{1}{3} \\ 5 & 3 & 1 \end{pmatrix}$$

$$B_2 \begin{pmatrix} 1 & 3 & 6 \\ \frac{1}{3} & 1 & 3 \\ \frac{1}{6} & \frac{1}{3} & 1 \end{pmatrix}$$

$$B_3 \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{4} & \frac{1}{5} \\ 4 & 1 & \frac{1}{3} \\ 5 & 3 & 1 \end{pmatrix}$$

$$B_4 \begin{pmatrix} 1 & 1 & \frac{1}{5} \\ 1 & 1 & \frac{1}{5} \\ 5 & 5 & 1 \end{pmatrix}$$

其次,计算一致性指标 CI 值。为保证其客观存在性,需进行一致性检验,判断矩阵的可靠性。3 种对象层对准则层的特征向量即计算各 B_k 所对应的权向量 $w_k^{(3)}$, 最大特征根 λ_k , 以及随机一致性指标 CI_k 如表 IV:

表 IV 随机一致性指标 CI_k
Random Consistency Index CI_k .

| k | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-------------|--------|--------|--------|-------|
| $w_k^{(3)}$ | 0.106 | 0.653 | 0.096 | 0.143 |
| | 0.261 | 0.251 | 0.284 | 0.143 |
| | 0.633 | 0.096 | 0.619 | 0.714 |
| λ_k | 3.0385 | 3.0183 | 3.0858 | 3 |
| CI_k | 0.0193 | 0.0091 | 0.0429 | 0 |

一致性比率 CR_k 通过一致性指标 CI_k 和 RI 获得。

由于 $n = 3$ 时, $RI = 0.58$, 因此由 $CR = \frac{CI}{RI}$ 可算出结果如下:

$$B_1: CR = 0.033 < 0.1$$

$$B_2: CR = 0.015 < 0.1$$

$$B_3: CR = 0.073 < 0.1$$

$$B_4: CR = 0 < 0.1$$

B_1 、 B_2 、 B_3 和 B_4 的一致性比率 CR 值均处在合理区间内,表 IV 中对象层对准则层的比较均通过一致性检验。此时这些特征向量都可作为权向量。

3.4 综合权向量计算

根据准则层之间的权向量和对象层对准则层的权向量可以计算出各方案的综合权向量。对象 P_1 在目标中的组合权重应为相应项的两两乘积之和,即:

$$0.056 \times 0.1061 + 0.1832 \times 0.653 + 0.547 \times 0.0964 + 0.2137 \times 0.1429 = 0.2088.$$

同理,可得对象 P_2, P_3 在目标中的组合权重,分别为 0.2465 和 0.5444。

于是得到对象层对目标层的权向量为 $W = \{0.2088, 0.2465, 0.5444\}^T$ (插图 3)。

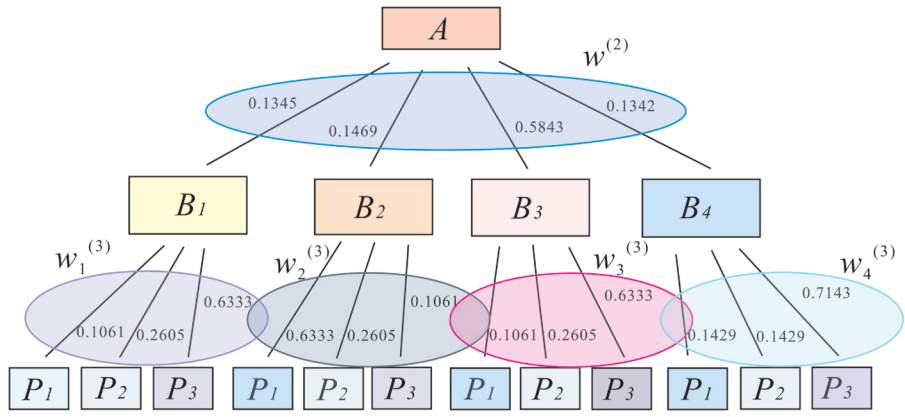


插图 3 层次结构比较图及相对对应权向量值
Abbreviated hierarchy and their weight.

A. 目标; B_1 . 长度; B_2 . 宽度/长度; B_3 . 面积; B_4 . 组合距离; P_1 . *Hispanelcana alavensis*; P_2 . *Burmelcana longirostris*; P_3 . *Jeholelcana yanensis*; $W^{(2)}$. 准则层权向量; $W_1^{(3)}$. 长度权向量; $W_2^{(3)}$. 长宽比权向量; $W_3^{(3)}$. 面积权向量; $W_4^{(3)}$. 组合距离权向量。
A. goal; B_1 . length; B_2 . length/width; B_3 . area; B_4 . distance; P_1 . *Hispanelcana alavensis*; P_2 . *Burmelcana longirostris*; P_3 . *Jeholelcana yanensis*; $W^{(2)}$. weight of Criteria level; $W_1^{(3)}$. weight of length; $W_2^{(3)}$. weight of length/width; $W_3^{(3)}$. weight of area; $W_4^{(3)}$. weight of distance.

依据对象层对目标层的权向量值,可以看出 P_3 的权向量值明显大于前两者的权向量值,这说明应以

P_3 作为第一选择对象。另外,前二者的权向量(P_1 和 P_2)值极为接近。这一结果表明在综合考虑后足胫节

端距的长度、长宽比、面积和组合距离 4 个影响因子的前提下, *Jeholelcana yanensis* (即 P_3) 对判断矩阵的影响最为显著, 而另两个对象 *Hispanelcana alavensis* 和 *Burmelcana longirostris* (P_1 和 P_2) 对判断矩阵的影响较为接近, P_1 略低于 P_2 。这即表明后足具有刺状或棒状距的类型对判断矩阵的影响是较为接近的, 棒状距类型对判断矩阵的影响仅略微高于刺状距类型, 而具有叶状距的类型则对判断矩阵的影响最为显著。由此可见, 相较于其它两种形式的后足端距类型, 叶状距对游泳能力的贡献是显著的。

4 讨论与结论

已灭绝的短脉蠹与现代蝗虫类昆虫关系密切, 通过该类群的功能形态学研究对了解直翅目的演化和古环境均具有十分重要的意义。考虑到全球重要的短脉蠹科昆虫的发现地点, 无论是英国的 Purbeck、德国的 Solnhofen、西班牙的 Moraza outcrop、巴西的 Santana, 还是缅甸的 Kachin, 均为近海森林环境 (Grimaldi, 1990; Gorochoy *et al.*, 2006; Peñalver and Grimaldi, 2010), 而中亚的卡拉套化石群和我国辽西地区热河生物群保存于内陆湖泊相沉积 (Chen *et al.*, 2005), 当时的环境均非干旱气候, 而是相对湿润的近水环境。因此, 后足叶状距是防止短脉蠹在干砂中陷落的观点与环境条件并不符

合, 反而其具有辅助游泳的功能更有说服力 (Fang *et al.*, 2018a)。从生物群面貌来看, 前几个生物群与热河生物群的直翅目昆虫组成差异较大, 短脉蠹科昆虫在前几个生物群中都占有非常重要的地位, 而在热河生物群和卡拉套生物群中处于次要地位, 这表明短脉蠹科昆虫可能更偏好近海森林环境。

从 AHP 法分析结果可以看出, 在综合考察后足胫节端距的长度、长宽比、面积和组合距离这 4 个影响因子的前提下, *Jeholelcana yanensis* 的权重要高于 *Hispanelcana alavensis* 和 *Burmelcana longirostris*, 而后二者的权重十分近似。据此可以推断如下: 假设脉蠹科的所有类群都具有游泳能力的前提下, 具有叶状端距的短脉蠹游泳能力要高于具有刺状和棒状端距的类群, 而后两者游泳能力接近。在短脉蠹科昆虫的演化过程中, 后足胫节具有叶状端距是较晚 (白垩纪) 才出现的一种特化类型, 并与其它两种类型共存, 表明短脉蠹科昆虫在白垩纪具有较高的分异度, 占领了不同的生态位, 具有较好的适应性。短脉蠹科在 Albian 期至 Cenomanian 期依然保持较高分异度, 但在 Turonian 期, 分异度陡然下降, 仅余 1 属, 并随后灭绝 (插图 4)。最迟至 Cenomanian 期, 具叶状端距类群依然存在, 表明该科灭绝前仍然具有较好的环境适应性, 因而该科昆虫的灭绝不可能是自身适应性变弱导致的, 更有可能来自外部环境的改变。

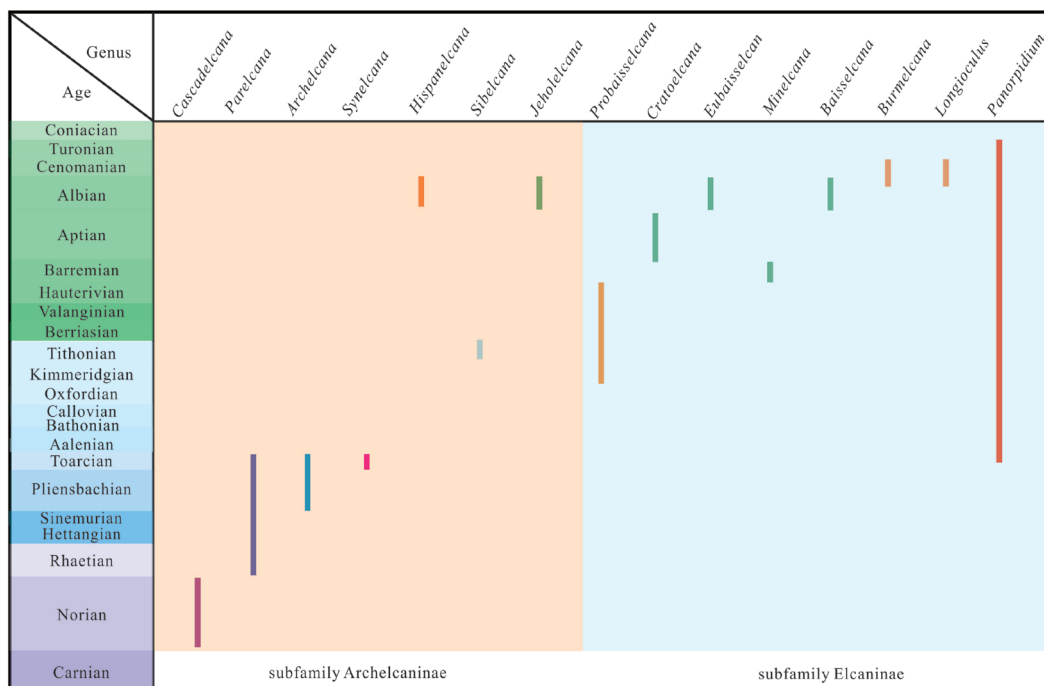


插图 4 短脉蠹科各属年限分布

Age limit of genera of the family Elcanidae.

致谢 评审专家提出宝贵修改意见,特此致谢。

参 考 文 献 (References)

- Amédégno C, Devriese H, 2008. Global diversity of true and pygmy grasshoppers (Acridomorpha, Orthoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**: 535–543.
- Béthoux O, Nel A, 2002. Venational pattern and revision of Orthoptera *sensu n.* and sister group. Phylogeny of Orthoptera *sensu n.* *Zootaxa*, **96**: 1–88.
- Capello S, Marchese M, Wysiecki L, 2012. Feeding Habits and Trophic Niche Overlap of Aquatic Orthoptera Associated with Macrophytes. *Zoological Studies*, **51**(1): 51–58.
- Chen Pei-ji (陈丕基), Wang Qi-fei (王启飞), Zhang Hai-chun (张海春), Cao Mei-zhen (曹美珍), Li Wen-ben (黎文本), Wu Shun-qing (吴舜卿), Shen Yan-bin (沈炎彬), 2005. Jianshangou Bed of the Yixian Formation in West Liaoning, China. *Science in China Series D: Earth Sciences (中国科学 D 辑: 地球科学)*, **48**(3): 298–312 (in Chinese with English abstract).
- Ennacetur A, Elouedi Z, Lefevre E, 2011. Handling partial preferences in the belief AHP method: Application to life cycle assessment. In: Finn H, Per H A, Lars W (eds.), *Multiple Use of Forests and Other Natural Resources, Aspects of Theory and Application*. Copenhagen: The Royal Veterinary and Agricultural University. 395–400.
- Estoque R C, 2012. Analytichierarchy process in geospatial analysis. In: Murayama Yuji (ed.), *Progress in Geospatial Analysis*. Tsukuba: University of Tsukuba. 157–181.
- Fang Yan, Heads S, Wang He, Zhang Hai-chun, Wang Bo, 2018a. The first Archelcaninae (Orthoptera, Elcanidae) from the Cretaceous Jehol Biota of Liaoning, China. *Cretaceous Research*, **86**: 129–134.
- Fang Yan, Muscente A D, Heads S, Wang Bo, Xiao Shu-hai, 2018b. The earliest Elcanidae (Insecta, Orthoptera) from the Upper Triassic of North America. *Journal of Paleontology*, <https://doi.org/10.1017/jpa.2018.20>.
- Fang Yan, Wang Bo, Zhang Hai-chun, Wang He, Jarzembowski E A, Zheng Da-ran, Zhang Qi, Li Sha, Liu Qin, 2015. New Cretaceous Elcanidae from China and Myanmar (Insecta, Orthoptera). *Cretaceous Research*, **52**: 323–328.
- Gardiner T, 2009. Observations of swimming grasshoppers in an acid pool in Epping Forest. *Journal of Orthoptera Research*, **18**(2): 237–239.
- Gorochoy A V, 1995. System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera). *Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Science*, **260** (1-2): 1–224, 1–213.
- Gorochoy A V, Rasnitsyn A P, 2002. Superorder Gryllidea Laichar-ting, 1781. In: Alexandr P R, Donald L J Q (eds.), *History of Insects*. New York: Kluwer Academic Publishers. 293–294.
- Gorochoy A V, Jarzembowski E A, Coram R A, 2006. Grasshoppers and crickets (Insecta: Orthoptera) from the Lower Cretaceous of southern England. *Cretaceous Research*, **27**: 641–662.
- Grimaldi D A, 1990. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **195**: 1–186.
- Handlirsch A, 1906–1908. *Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der Rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen*. Verlag Von Wilhelm Engelmann, Germany: Leipzig. 1121–1430.
- Lockwood J A, Schell S P, 1994. Perceptual, developmental, experiential, and physiological parameters of swimming in melanopline grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Behavior*, **7**(2): 183–198.
- Martynov A V, 1938. Etude sur l'histoire géologique et de phylogénie des ordres des insectes (Pterygota). Première partie. Palaeoptera et Neoptera-Polyneoptera. *Travaux de l'Institut Paléontologique, Académie des Sciences de l'URSS*, **7**: 1–149.
- Peñalver E, Grimaldi D A, 2010. Latest occurrences of the Mesozoic family Elcanidae (Insecta: Orthoptera), in Cretaceous amber from Myanmar and Spain. *Annales de la Société Entomologique de France*, **46**(1-2): 88–99.
- Qi Huan (齐欢), 1999. The mathematical model and the analysis of organizational structure. *Journal of Industrial Engineering/Engineer Management (管理工程学报)*, **13**(3): 29–32 (in Chinese with English abstract).
- Ragge D R, 1955. The Wing-venation of the Orthoptera Saltatoria, with Notes on Dictyopteran Wing-venation. London: British Museum (Natural History). 1–883.
- Robert F, Rudolf J, Karen E, 1977. The coordination, mechanics and evolution of swimming by a grasshopper, *Melanoplus differentialis* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **50**(2): 189–199.
- Russo R S M, Camanho R, 2015. Criteria in AHP: A systematic review of literature. *Procedia Computer Science*, **55**: 1123–1132.
- Saaty T L, 1977. A scaling method for priorities in hierarchical structures. *Journal of Mathematical Psychology*, **15**: 234–281.
- Saaty T L, Bennett J P, 1977. A theory of analytical hierarchies applied to Political Candidacy. *Systems Research and Behavioral Science*, **22**(4): 237–245.
- Schmoldt D L, Kangas J, Mendoza G A, Pesonen M, 2001. The Analytic Hierarchy Process in Natural Resource and Environmental Decision Making. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1–305.
- Sharov A G, 1968. Phylogeny of orthopteroid insects. *Proceedings of the Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences*, **118**: 1–217.
- Vaidya O S, Kumar S, 2006. Analytic hierarchy process: An overview of applications. *European Journal of Operational Research*

- search, **169**: 1–29.
- Wallace G K, 1959. Visual scanning in desert locust *Schistocerca gregaria* Forskal. *Journal of Experimental Biology*, **36**: 512–525.
- Xiu Zong-xiang, Liu Bao-hua, Xie Qiu-hong, Li Xi-shuang, Liu Chen-guang, Pei Yan-liang, Zheng Yan-peng, 2013. Assessment of structural stability in Bohai Sea area based on AHP-GDM model. *Acta Oceanologica Sinica*, **32**(4): 41–48.
- Xu R N, Zhai X Y, 1992. Extensions of the analytic hierarchy process in fuzzy environment. *Fuzzy Sets and Systems*, **52**(3): 251–257.
- Zeuner F E, 1939. *Fossil Orthoptera Ensifera*. London: British Museum (Natural History). 1–321.

APPLICATION OF ANALYTIC HIERARCHY PROCESS IN SWIMMING ABILITY TEST ON METATIBIAL SPURS OF CRETACEOUS ELCANIDAE (INSECTA, ORTHOPTERA)

LI Chun-tao¹⁾, FANG Yan²⁾, ZHANG Hai-chun²⁾ and QI Huan³⁾

1) *Department of Basic Science, Wuchang Shouyi University, Wuhan 430074, China;*

2) *State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China, yanfang@nigpas.ac.cn;*

3) *Huazhong University of Science and Technology, Wuhan 430074, China*

Key words Cretaceous, Elcanidae, swimming ability, analytic hierarchy process, weight calculation

Abstract

Elcanidae is an extinct family of orthopteran insects ranging in age from the Late Triassic to the early Late Cretaceous, and is mainly characterized by 3 or 4 elongated metatibial spurs which are generally divided into 3 types: short rod-like, long spine-like, and leaf-like metatibial spurs. The Analytic Hierarchy Process (AHP) is employed

here in the functional behavior study of the Cretaceous Elcanidae, which is premised on the assumption that elcanids could swim. The analysis shows that elcanids with leaf-like metatibial spurs have a much better swimming ability than those with rod-like and spine-like metatibial spurs. A high diversity of metatibial spurs in Elcanidae indicates a good adaptability for these insects to the waterfront environment in the Cretaceous.