

鳞翅目昆虫翅膀纳米力学性能的测定方法*

邢振龙** 付晓伟 刘永强 吴孔明***

(中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要 【目的】鳞翅目昆虫具有较强的飞行能力, 远距离迁飞是其区域性灾变的生物学基础。翅的力学性能决定昆虫的飞行效率和迁飞距离, 由于翅型、尺寸和组成结构等因素的限制, 对昆虫翅膀力学参数的测试一直缺乏行之有效的技术手段。【方法】本研究采用纳米压入技术测试了棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、小地老虎 *Agrotis ypsilon* 和黄地老虎 *Agrotis segetum* 成虫翅膀的力学参数。【结果】动态压入和准静态压入两种测试方法均具有空间分辨率高、数据可靠性强等优点, 且具有较好的可操作性和可重复性。【结论】纳米压入技术可准确测量鳞翅目昆虫翅膀的各项力学性能参数, 为深入研究昆虫远距离迁飞的空气动力学机制提供了技术支撑。

关键词 棉铃虫, 小地老虎, 黄地老虎, 翅, 纳米压入, 力学性能

The nano-indentation method for analyzing the mechanical properties of Lepidopteran insects' wings

XING Zhen-Long** FU Xiao-Wei LIU Yong-Qiang WU Kong-Ming***

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract [Objectives] Lepidopteran insects possess strong flight capacity, which is the biological basis for their sudden outbreaks across different agricultural regions. Flight efficiency and migration distances of insects are mainly affected by the mechanical properties of their wings. However, due to limitations of wing size, shape and physical structure, an effective method to detect such properties is currently lacking. [Methods] Mechanical parameters of the wings of three moth species (*Helicoverpa armigera*, *Agrotis ypsilon* and *A. segetum*) were measured by means of nano-indentation. [Results] The results show that both quasi-static and dynamic indentation possess the advantage of high spatial-resolution and data reliability, as well as good repeatability and maneuverability. [Conclusion] The methods described in this paper will improve our knowledge of the flying mechanisms and migration behaviors of Lepidopteran insects.

Key words *Helicoverpa armigera*, *Agrotis ypsilon*, *Agrotis segetum*, wing, nano-indentation, mechanical parameters

鳞翅目隶属节肢动物门 (Arthropoda) 昆虫纲 (Insecta), 主要包括蛾 (Moth) 和蝶 (Butterfly) 两类昆虫, 全世界已知约 30 万种 (95% 以上为蛾类, <http://www.discoverlife.org>), 我国有 8 000 余种 (Von Nieuwerkerken *et al.*, 2011)。由于昆虫

具翅, 可以飞行至几百米甚至几千米的高空, 进而能够“借风”扩散迁飞到数百公里外的地域进行危害。远距离迁飞习性是鳞翅目昆虫异地成灾的主要原因。迁飞是昆虫进化过程中形成的对生境的适应行为, 可分为兼性迁飞和专性迁飞。

* 资助项目: 国家自然科学基金 ()

** E-mail: longtaitou100@126.com

*** 通讯作者, E-mail: kmwu@ippcaas.cn

收稿日期: 2013-12-23, 接受日期: 2014-04-30

棉铃虫是重要的世界性害虫之一(郭予元, 1998), 它通过滞育和迁飞从时间和空间上逃避不良环境, 为典型的兼性迁飞昆虫(吴孔明和郭予元, 1997)。Feng 等(2005, 2009)用雷达观察结合地面诱捕的方法研究了棉铃虫的季节性迁飞规律。地老虎是重要的地下害虫, 幼虫危害植物幼苗造成缺苗断垄, 其成虫具较强的飞行能力, 是重要的专性迁飞昆虫, 如 2008 山西小地老虎大爆发涉及 79 个县市(张东霞和吴旭洲, 2008)。棉铃虫的迁飞高度一般在 1 500 m 之下, 在 300、500 和 1 000 m 左右成层, 可在几小时内连续飞行数百公里; 而小地老虎主要在 500 m 以下迁飞, 于 300~400 m 处成层, 其在我国迁飞的南北直线距离也在 1 000 km 以上(封洪强, 2003; 张智, 2013)。不同的迁飞行为和飞行参数表明它们具有不同的飞行能力。翅膀是昆虫飞行的基本结构, 其力学性能和飞行效率密切相关。翅的力学性能测试是深入研究专性、兼性迁飞行为差异的基础, 然而至今仍缺乏十分有效的方法。因此本文尝试用纳米压入方法研究棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、小地老虎 *Agrotis ypsilon* 和黄地老虎 *Agrotis segetum* 翅膀的力学性能, 以期为深入研究兼性、专性迁飞提供技术支撑。

从力学角度来看, 飞行是昆虫翅膀反复拍打和弯曲所产生的空气动力, 促使其摆脱自身重力而在空中自由运动的一种生物行为。研究表明, 昆虫在飞行过程中遇到的空气阻力比较大, 而且飞行肌的能量转化效率仅为 20% (Klowden, 2010), 因此昆虫翅的进化均以获得更好的空气动力效应为目的, 即通过飞行效率的提高来补偿能量物质的快速消耗(Wootton, 1992)。翅形的微小变化即能对飞行效率的产生有巨大影响, 而这种变化多源于翅的结构、组成及其物理性能(Combes, 2003)。昆虫的翅面没有肌肉覆盖, 其拍打动力由胸肌控制, 因此, 翅的力学性能是影响其空气动力效应的重要因素, 太硬或太软均不利于空气动力的产生(Smith *et al.*, 2000)。

昆虫翅膀由翅脉和翅膜组成, 翅脉分布和翅膜厚度等差异, 造成翅的力学性能呈不均匀分布。传统的材料力学测试方法(如拉伸、弯曲、

扭转等)仅能测量局部区域内翅膀的力学性能, 操作复杂且会造成严重失水, 难以获得可靠数据。纳米压入技术(Nano-indentation test, NIT)是 20 世纪 90 年代发展起来的一种微尺度力学行为研究方法, 具有压入尺寸小、空间分辨率高、对样品形状无特殊要求等优点, 目前已广泛应用于生物材料的研究(Oliver and Pharr, 2010)。有关鳞翅目昆虫翅的纳米力学性能研究尚未见报道。本文以我国重大农业害虫棉铃虫、小地老虎和黄地老虎为研究对象, 探索了使用纳米压入技术研究鳞翅目昆虫翅膀力学性能的可行性。

1 材料与方法

1.1 样品制备

棉铃虫、小地老虎和黄地老虎幼虫用人工饲料(梁革梅等, 1999; 张永军等, 2012)在气候箱内连续多代饲养。饲养条件: 温度(25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度(75 ± 5)%、光周期 16L:8D。室内化蛹后将雌、雄蛹分开, 待成虫羽化后饲以 20% 的蜂蜜水, 选取 3 日龄处女蛾进行测试。

以载玻片作为压痕底板, 在活体昆虫上用软毛笔刷去或用双面胶粘掉翅膀鳞片, 将剪下的翅膀用 502 强力胶粘在载玻片上(502 应该尽量薄和均匀), 然后用 75% 酒精擦去残留鳞片(图 1)。将粘有翅的载玻片用 502 强力胶粘在铁板上, 放置于样品台进行纳米压入实验。样品制备完成后应尽快进行纳米压痕测试, 以减少水分散失对实验结果的影响。

1.2 仪器准备

使用美国 Hysitron 公司生产的 TI-900 TriboIndenter 原位纳米力学测试系统(图 2)进行测试, 动态测试时安装 NanoDMA 组件。探针使用曲率半径为 50 nm 的 Berkovich 三棱锥金刚石压头。原位纳米力学测试系统主要用于测量各种薄膜材料、多相复合材料、半导体材料、MEMS、生物医学材料、生物材料等在纳米水平上的力学特性。鳞翅目昆虫翅膀属层状复合薄膜材料, 适用于此仪器的测试要求。

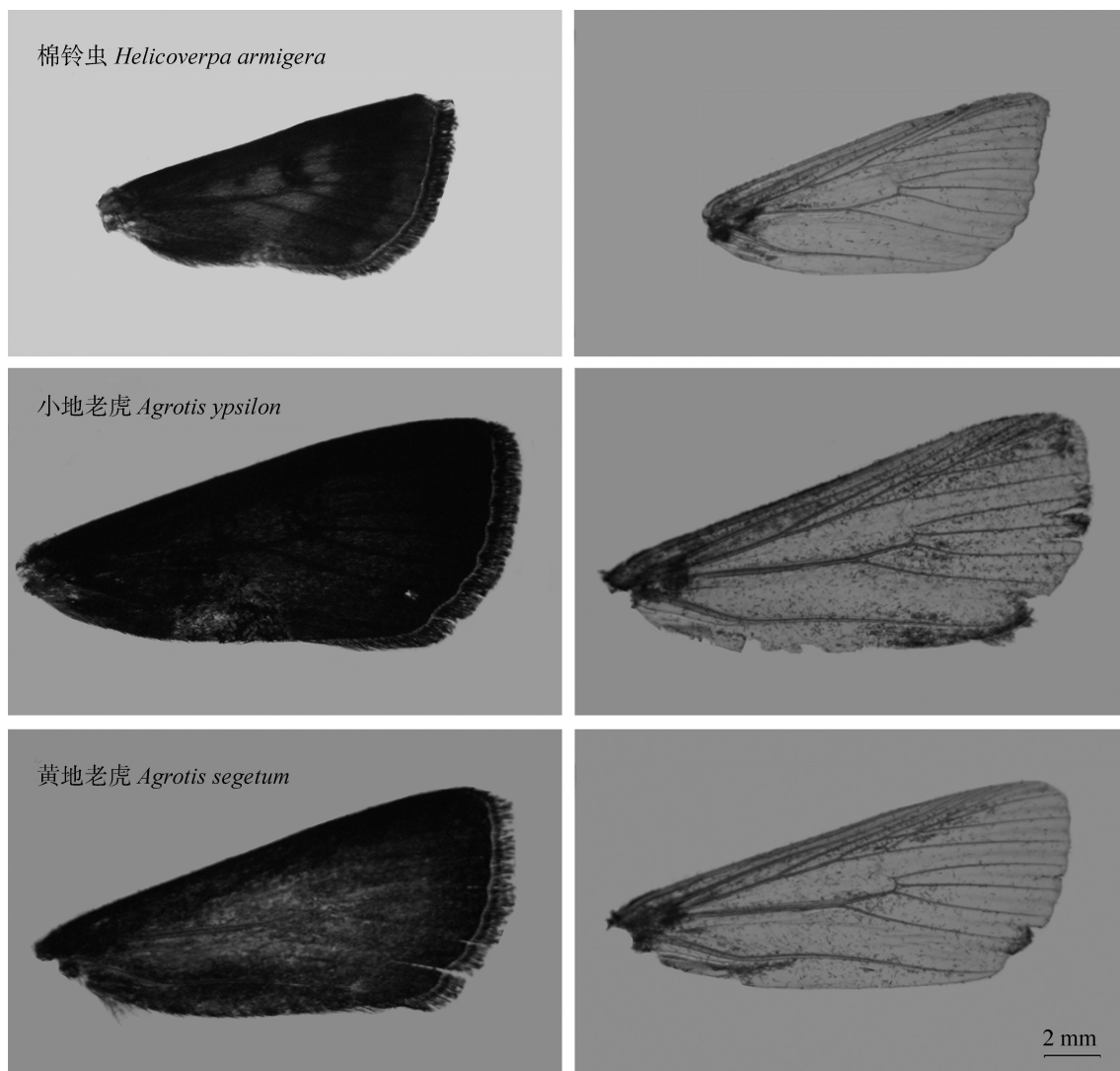


图 1 翅鳞去除前后对照图

Fig. 1 Comparison of the wings before and after removed scales

* 资助项目：国家自然科学基金 ()

** E-mail: longtaitou100@126.com

***通讯作者, E-mail: kmwu@ippcaas.cn

收稿日期: 2013-12-23, 接受日期: 2014-04-30



图 2 Hysitron TI 900 原位纳米力学测试系统

Fig. 2 Hysitron TI 900 In-situ nano-indentation test system

1.3 测试方法与原理

本研究采用两种常用的纳米压入方法: 准静态压入和动态压入。

准静态压入是经典的压入方法, 该方法依据的是弹塑性接触理论, 假设压入的卸载阶段为完全弹性接触。测试仪器会连续记录整个加载过程的载荷-位移曲线(图 3), 再结合探针形状和力学性能, 计算出测试材料的硬度和模量等力学参数。

针对准静态压入的不足和局限性, Pethica 和 Oliver (1987) 及 Oliver 和 Pharr (1992) 等提出了动态压入方法, 即连续刚度测量 (Continuous stiffness measurement, CSM), 在准静态载荷的基础上叠加正弦载荷, 依据机械振动理论, 通过测试系统实时反馈的振幅、相位等, 最终计算出材料的动态力学性能(季文美, 1985; 张泰华, 2005)。本文采用 Hysitron 的 CSM 方法——NanoDMA 进行翅动态力学的分析。

1.4 加载参数设置

1.4.1 准静态压入参数设置

本研究采用 3 种方法进行压痕测试, 加载参数设置如下:

载荷控制: 最大载荷 $200\ \mu\text{N}$, 加-卸载速率

$20\ \mu\text{N/s}$, 保压时间 $10\ \text{s}$ 。

位移控制: 最大压深 $200\ \text{nm}$, 加-卸载速率 $20\ \text{nm/s}$, 最大位移保持时间为 $10\ \text{s}$ 。

开环加载: 最大载荷 $50\ \mu\text{N}$, 加-卸载速率 $125\ \mu\text{N/s}$, 10 个循环, 每个循环保压 $0.5\ \text{s}$ 。

1.4.2 动态压入参数设置

采用两种动态测试方法进行测试, 静载、动载和动态频率是必须设置的 3 个基本参数, 其它参数设置分别为:

扫频测试: 静载 $200\ \mu\text{N}$, 动载 $10\ \mu\text{N}$, 频率 $10\text{--}200\ \text{Hz}$, 步数 20, 加载速度 $10\ \mu\text{N/s}$ 。

变动载测试: 静载 $10\text{--}600\ \mu\text{N}$, 起始动载 $10\ \mu\text{N}$, 动态频率 $100\ \text{Hz}$, 步数 30, 加载速度 $10\ \mu\text{N/s}$ 。

1.5 加载过程

首先在光学显微镜下找到待压入位置, 然后进行扫描探针成像(原位扫图), 最后在原位图像中选取相对平坦的翅面进行压入, 步骤如下:

在准静态压入过程中, 压前监测完成后就开始按照设定的加载速率进行加载过程, 加载到最大载荷(或深度)后进入保压阶段(消除材料蠕变的影响), 最后卸载。开环加载时按照设置的加卸载速率、保压时间和循环数反复进行“加载-保压-卸载”。

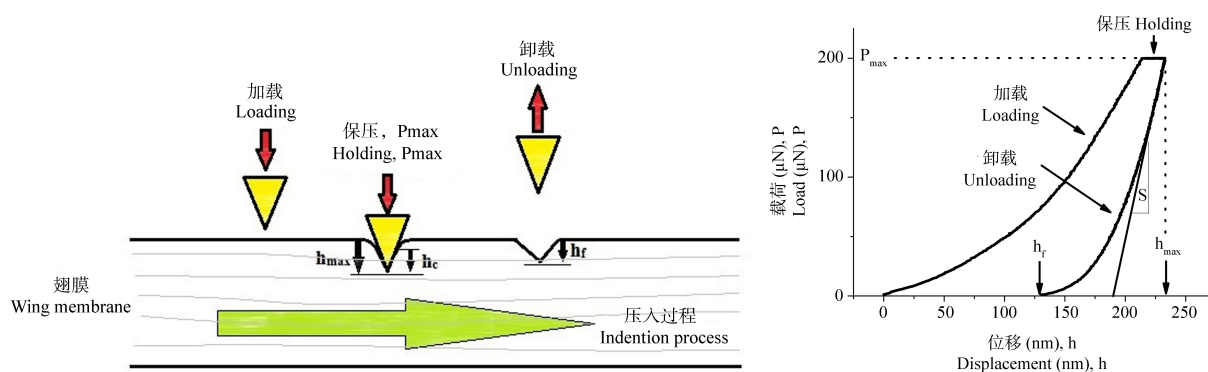


图3 棉铃虫翅压痕过程(A)和典型载荷-位移曲线(B)示意图

Fig. 3 Schematic representation of indentation process (A) and load-displacement curve (B) of cotton bollworm wing (load control)

各参数的定义如下 P_{max} : 最大载荷; h_{max} : 最大压深; h_c : 接触深度; h_f : 最终压深; S : 接触刚度。

The define of each parameter are: P_{max} : The peak load; h_{max} : The maximum depth; h_c : The contact depth; h_f : The final depth; S : The contact stiffness.

在动态压入的扫频测试中, 静载加载到最大值后, 系统根据设置的步数和加载速度在探针上叠加动态载荷(探针每步振动的频率不同), 动态频率的范围是 10~200 Hz。

在变动载测试中, 静载按加载速度达到每步设置的最大值后, 系统会在针尖上叠加一个固定频率的动态载荷(动载每步都随着静载的变化而变化)。

1.6 数据获取

完成加载过程后, 在数据分析窗口输入测试前所设置的各种参数, 仪器配套软件系统自动计算并输出相应的力学参数。

2 结果与分析

2.1 准静态压入

根据准静态压入的卸载曲线, 可直接获得测试材料的两个力学参数: 硬度和压入模量。测试系统的软件通过卸载阶段的力-位移数据自动计算出材料的硬度 (Hardness) 和压入模量 (Indentation modulus)。材料的弹性模量 (Elastic

modulus) 可由测得的压入模量和探针的弹性模量与泊松比进行计算。

2.2 动态压入

在动态压入测试过程中, 静载、动载或频率按照设置的加载速度连续变化, 并在每一步由内锁放大器 (Lock-in amplifier) 实时输出测试信号的幅值 (Amplitude) 和相位滞后 (Phase)。测试系统的软件将根据仪器校准和测得的参数, 计算出材料的存储刚度 (Storage stiffness) 损耗刚度

(Loss stiffness) 存储模量 (Storage modulus) 损耗模量 (Loss modulus) 复合模量 (Complex modulus) 损失角正切 ($\tan \delta$) 等参数。

2.3 方法可行性验证

纳米压入在力学研究领域属前沿性技术, 为验证该方法应用于鳞翅目昆虫成虫翅膀研究的可靠性, 将矫正的仪器参数、针尖参数和测得的部分参数代入公式进行大量验证, 结果均与仪器软件所得一致, 表明仪器软件的计算结果可靠。

* 资助项目: 国家自然科学基金 ()

** E-mail: longtaitou100@126.com

***通讯作者, E-mail: kmwu@ippcaas.cn

收稿日期: 2013-12-23, 接受日期: 2014-04-30

选取 3 种昆虫翅膜的一个区域 (图 4) 进行可重复性验证,对每种昆虫的雌蛾前翅进行 3 次重复压痕,准静态压入用载荷控制 (表 1),动态压入用变动载方法 (表 2),测定结果稳定,同一翅膀的重复之间和同种昆虫不同翅膀之间的差异均不显著,可重复性较好。

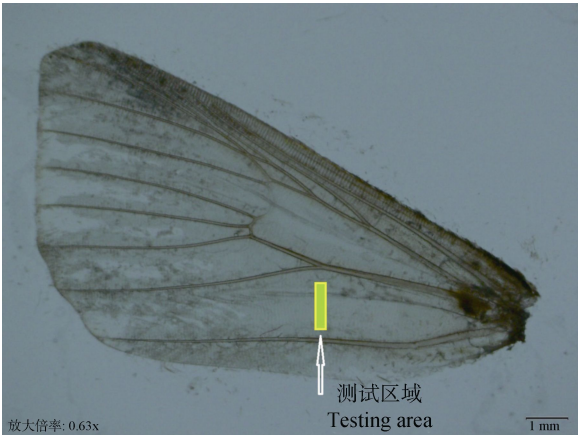


图 4 可靠性验证测试位点
Fig. 4 Area of reliability test

表 1 3 种蛾子翅膜硬度和压入模量 (载荷控制)
Table 1 Hardness and indention modulus of wing membrane of three moth species (load control)

力学参数 Mechanical parameters	棉铃虫 <i>H. armigera</i>	小地老虎 <i>A. ypsilon</i>	黄地老虎 <i>A. segetum</i>
硬度 (MPa) Hardness	142.2±17.1	149.2±29.0	200.5±23.9
压入模量 (GPa) Indention modulus	3.43±0.15	4.53±0.33	3.78±0.27

表中数据为平均值±标准差 (mean±SD), 下表同。
Data in the table are mean±SD, the same below.

表 2 3 种蛾子翅膜的动态力学参数 (变动载测试)
Table 2 Dynamic mechanical parameters of wing membrane of three moth species (ramping dynamic and quasi-static load)

力学参数 Mechanical parameters	棉铃虫 <i>H. armigera</i>	小地老虎 <i>A. ypsilon</i>	黄地老虎 <i>A. segetum</i>
存储模量 (GPa) Storage modulus	6.30±0.44	5.01±0.23	5.86±0.41
损耗模量 (MPa) Loss modulus	291.3±31.0	244.0±34.2	354.7±43.4
复合模量 (GPa) Complex modulus	6.37±0.44	5.07±0.25	5.94±0.40
损耗角正切 (%) Tanδ	4.64±0.49	4.87±0.57	6.05±0.58

3 讨论

20 世纪 90 年代之前,研究昆虫外骨骼力学性能的方法主要是拉伸和弯曲测试 (Hepburn and Joffe, 1974; Reynolds, 1975; Newman and

Wootton, 1986; Wolfgang and Riddiford, 1987),前者根据拉力-变形曲线来计算材料的拉伸力学性能,后者则根据悬臂梁理论测量材料的挠曲刚度等弯曲疲劳参数。随着测试精度的提高,这两种方法也曾尝试应用于昆虫翅膀力学性能的研

究,但由于拉伸对样品和夹具均有较高要求,弯曲测试则因耗时太长造成材料失水,不易获得精准的结果(Dirks and Taylor, 2012; Dirks *et al.*, 2013)。20 世纪 90 年代,纳米压入技术和理论基本成熟,Oliver 和 Pharr (1992) 的方法成为纳米压入的标准方法,亦成为了商业应用的理论基础。由于纳米压入技术具有压入尺寸小、空间分辨率高和对样品大小和形状无特殊要求等优点(蒋宗来和樊瑜波, 2010),商业化后便被应用于各行各业材料的研究。该技术先后被应用于蜻蜓目(高斑蜻等)、半翅目(十七年蝉)和鞘翅目(臭蜣螂)等昆虫翅的研究(Kempf, 2000; Enders *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2004; Sun *et al.*, 2006),但尚未发现有关鳞翅目翅膀力学性能研究的报道。

拉伸、压入和弯曲测试都是依据“应力-应变”关系来确定材料力学性能,而生物材料属流变固体,其力学性能不是简单的“应力-应变”关系,还具有时间依赖特性,即需要描述材料的“应力-应变-时间”关系。NanoDMA 是 Hysitron 发展的一种动态力学测试技术,它依据粘弹性模型来研究流变固体的动态力学性能(张泰华, 2005)。还未见有研究用该方法来表征昆虫表皮的粘弹性力学本质。

本文应用两种纳米压入方法(准静态压痕和 NanoDMA)研究了几种鳞翅目昆虫翅的力学性能。结果表明本方法操作简单,重复性好,获得数据可靠,适用于鳞翅目昆虫的翅。但在测试过程中需要注意以下几点:(1)由于纳米压入对样品表面要求较高,制作样品前鳞片一定要尽量去除干净,一旦压到鳞片上将无法得到正确的结果。(2)502 应尽量薄且均匀,一定不能影响到测试表面。(3)样品制备完成后应尽快完成测试,如果条件允许的话可以考虑进行活体测试。因为翅脉内液压对翅膀的力学性能影响很大,液压消失后翅膀将快速失水变干变脆。(4)每次测试前都要校准仪器以保证结果的精确性。

在昆虫的一生中其翅膀要经历无数次的循环载荷,但其翅膀却很少受损,这主要得益于翅

的最佳力学性能。昆虫翅的力学性能还是飞行过程中其翅膀三维形变的基础,早期研究认为在飞行中翅膀的形状是固定不变的,直到高速摄像机的出现人们才发现正是飞行时翅膀的三维变形使昆虫产生足以支撑其体重的空气动力(Wootton, 1992),并由此逐步揭开了昆虫飞行的神秘面纱(Nation, 2010)。

Young 等(2009)发现昆虫翅上的细微结构能强化飞行效率和气动性能,那么翅面的力学分布会对飞行有怎样的影响呢?不同昆虫飞行能力不同,这种差异会不会在翅的力学性能上有所体现?本研究通过纳米压入获得了棉铃虫、小地老虎和黄地老虎翅膀多个位点的硬度和模量。为深入研究鳞翅目昆虫翅的力学布局,探索不同品系、不同昆虫的力学性能差异提供了有效方法。

鳞翅目昆虫大多具备远距离迁飞能力(Feng *et al.*, 2004),迁飞时需要在高空连续飞行上百公里,这对它们的翅无疑是一个很大的考验。研究鳞翅目昆虫翅的力学性能对揭示害虫迁飞规律,提高害虫迁移的预警能力有很大帮助。同时也有助于加深我们对昆虫飞行的气动力及翅运动学的理解,并对微型飞行器(Micro air vehicles, MAV)的研制有启示作用(Combes, 2010)。另外,纳米压入可用于测量多种生物材料的力学性能,例如可用于研究昆虫整个体节的表皮以及节肢动物丝状材料(Enders *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2010a, 2010b)和生物软组织的力学参数(Franke *et al.*, 2011; Pathak *et al.*, 2011),本方法能为我们进行昆虫其它部位的研究提供参考。

参考文献 (References)

- Combes SA, 2003. Wing flexibility and design for animal flight. Doctoral Thesis. Washington: University of Washington.
- Combes SA, 2010. Materials, structure, and dynamics of insect wings as bioinspiration for MAVs// Blockley R, Shyy W, (eds.). Encyclopedia of Aerospace Engineering. John Wiley & Sons, Ltd. 1-10.
- Dirks JH, Parle E, Taylor D, 2013. Fatigue of insect cuticle. *The*

- Journal of Experimental Biology*, 216(10): 1924–1927.
- Dirks JH, Taylor D, 2012. Veins improve fracture toughness of insect wings. *PLoS ONE*, 7(8): e43411.
- Enders S, Barbakadse N, Gorb SN, Arzt E, 2004. Exploring biological surfaces by nanoindentation. *Journal of Materials Research*, 19(3): 880–887.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2004. Northward migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in early summer observed with radar in northern China. *Ecology and Behavior*, 97(6): 1874–1883.
- Feng HQ, Wu KM, Ni YX, Cheng DF, Guo YY, 2005. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in mid-summer in northern China. *Journal of Insect Behavior*, 18(3): 335–349.
- Feng HQ, Wu, XF, Wu B, Wu KM, 2009. Seasonal Migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) Over the Bohai Sea. *Journal of Economic Entomology*, 102(1): 95–104.
- Franke O, Göken M, Meyers M., Durst K, Hodge A, 2011. Dynamic nanoindentation of articular porcine cartilage. *Materials Science and Engineering: C*, 31(4): 789–795.
- Hepburn H, Joffe I, 1974. Locust solid cuticle—a time sequence of mechanical properties. *Journal of Insect Physiology*, 20(3): 497–506.
- Kempf M, 2000. Biological materials, determination of Young's moduli of the insect cuticle (Dragonflies, Anisoptera). Hysitron Inc., <http://www.hysitron.com/LinkClick.aspx?fileticket=S1-jjWJ50yo%3D&tabid=342>.
- Klowden MJ, 2008. Physiological Systems in Insects(Second Edition). New York: Academic Press. 463–512.
- Nation JL, 2010. Insect Physiology and Biochemistry(Second Edition). Florida: CRC Press. 279–293.
- Newman D, Wootton RJ, 1986. An approach to the mechanics of pleating in dragonfly wings. *The Journal of Experimental Biology*, 125(1): 361–372.
- Oliver WC, Pharr GM, 1992. Improved technique for determining hardness and elastic modulus using load and displacement sensing indentation experiments. *Journal of Materials Research*, 7(6): 1564–1583.
- Oliver WC, Pharr GM, 2010. Nanoindentation in materials research: past, present, and future. *MRS Bulletin*, 35(11): 897–907.
- Pathak S, Gregory Swadener J, Kalidindi SR, Courtland HW, Jepsen KJ, Goldman HM, 2011. Measuring the dynamic mechanical response of hydrated mouse bone by nanoindentation. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 4(1): 34–43.
- Pethica JB, Oliver WC, 1987. Tip surface interactions in STM and AFM. *Physica Scripta*, T19: 61–66.
- Reynolds SE, 1975. The mechanical properties of the abdominal cuticle of *Rhodnius* larvae. *The Journal of Experimental Biology*, 62(1): 69–80.
- Smith CW, Herbert R, Wootton RJ, Evans KE, 2000. The hind wing of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal). II. Mechanical properties and functioning of the membrane. *The Journal of Experimental Biology*, 203(19): 2933–2943.
- Song F, Lee KL, Soh AK, Zhu F, Bai YL, 2004. Experimental studies of the material properties of the forewing of cicada (Homoptera, Cicadidae). *The Journal of Experimental Biology*, 207(17): 3035–3042.
- Sun JY, Tong J, Zhou J, 2006. Application of nano-indenter for investigation of the properties of the elytra cuticle of the dung beetle (*Copris ochus* Motschulsky). *IEE Proceedings-Nanobiotechnology*, 153(5): 129–133.
- Van Nieuwerkerken EJ, Kaila L, Kitching IJ, 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758// Zhang ZQ(ed.), Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness. Magnolia Press. 212–221.
- Wolfgang WJ, Riddiford LM, 1987. Cuticular mechanics during larval development of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *The Journal of Experimental Biology*, 128(1): 19–33.
- Wootton RJ, 1992. Functional morphology of insect wings. *Annual Review of Entomology*, 37(1): 113–140.
- Young J, Walker SM, Bomphrey RJ, Taylor GK, Thomas ALR, 2009. Details of insect wing design and deformation enhance aerodynamic function and flight efficiency. *Science*, 325(5947): 1549–1552.
- Zhang K, Duan HL, Karihaloo BL, Wang JX, 2010a. Hierarchical, multilayered cell walls reinforced by recycled silk cocoons enhance the structural integrity of honeybee combs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(21): 9502–9506.
- Zhang K, Si F, Duan HL, Wang JX, 2010b. Microstructures and mechanical properties of silks of silkworm and honeybee. *Acta Biomaterialia*, 6(6): 2165–2171.
- 季文美, 1985. 机械振动. 北京: 科学出版社. 424–490. [Ji WM, 1985. Mechanical Vibration. Beijing: Science Press. 424–490.]
- 封洪强, 2003. 华北地区空中昆虫群落及昆虫季节性迁移的雷达观测. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院. [Feng HQ, 2003. Community aloft and radar observations of seasonal migration of insects in northern China. Ph. D. Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences.]
- 蒋宗来, 樊瑜波, 2010. 生物力学——从基础到前沿. 北京: 科学出版社. 61–88. [Jiang ZL, Fan YB, 2010. Biological mechanics—from basis to advance. Beijing: Science Press. 61–68]

- 梁革梅, 谭维嘉, 郭予元, 1999. 人工饲养棉铃虫技术的改进. 植物保护, 25(2): 15-17. [Liang GM, Tan WJ, Guo YY, 1999. The improvement of artificial diet of cotton bollworm. *Plant Protection*, 25(2): 15-17]
- 郭予元, 1998. 棉铃虫的研究. 北京: 中国农业出版社. 1-21. [Guo YY, 1998. The research of cotton bollworm. Beijing: China Agricultural Press. 1-21]
- 吴孔明, 郭予元, 1997. 棉铃虫迁飞与滞育的研究. 中国农业科学, 30(3): 1-6. [Wu KM, Guo YY, 1997. Migration and diapause of cotton bollworm. *China Agricultural Technology Press*, 30(3): 1-6]
- 张泰华, 2005. 微/纳米力学测试技术及其应用. 北京: 机械工业出版社. 1-70. [Zhang TH, 2005. Review of nanomechanical technology and practice. Beijing: Machine Industry Press. 1-70]
- 张东霞, 吴旭洲, 2008. 2008 年山西省小地老虎暴发原因分析及防治技术探讨. 山西农业科学, 36(11): 106-108. [Zhang DZ, Wu XZ, 2008. Reason analysis of black cutworm outbreak in Shanxi province and its control technology. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 36(11): 106-108.]
- 张永军, 陆琼, 谷少华, 陆宴辉, 吴孔明, 2012. 一种小地老虎幼虫人工饲料及其配制方法及应用. 中国, Grant B, ZL 2008 10112399.7. 2012-04-25. [Zhang YJ, Lu Q, Gu SH, Lu YH, Wu KM, 2012. The artificial diet of black cutworm and design method. China, Grant B, ZL 2008 10112399.7. 2012-04-25]
- 张智, 2013. 北方地区重大迁飞性害虫的监测与种群动态分析. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院. [Zhang Z, 2013. Monitoring and population dynamics analyses of important migratory pest insects in Northern China. Doctoral Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences]