

吊飞条件下八种天蛾的飞行能力与翅型的关系*

崔建新^{1**} 李丹¹ 关俊杰¹ 张永才² 王跃武³

(1. 河南科技学院害虫天敌繁育研究中心, 新乡 453003; 2. 新乡市和谐公园, 新乡 453003; 3. 新乡市植物园, 新乡 453002)

摘要 【目的】天蛾科昆虫多为重要的农林业害虫。此类昆虫的飞行能力与其分布和扩散范围有很大关系, 目前天蛾科昆虫的飞行能力与翅型的关系尚需明确。【方法】在温度(25±1)℃、相对湿度70%±1%、完全黑暗的条件下, 采用26通道飞行磨系统, 对丁香天蛾 *Psilogramma increta*、构月天蛾 *Parum colligata*、白须天蛾 *Kentrochrysalis sieversi*、鹰翅天蛾 *Ambulyx ochracea*、榆绿天蛾 *Callambulyx tatarinovi*、葡萄缺角天蛾 *Acosmeryx naga*、葡萄天蛾 *Ampelophaga rubiginosa* 和雀纹天蛾 *Theretra japonica* 8种天蛾的野生种群成虫连续吊飞10 h, 测定累计飞行距离、累计飞行时间及平均飞行速度等飞行参数, 测量所有飞行样本的6个翅型参数, 包括前翅长、前翅宽、前翅面积、后翅长、后翅宽和后翅面积, 分析天蛾翅型与飞行能力的关系。【结果】在8种天蛾中, 构月天蛾平均累计飞行距离(4 450.88 m)和平均累计飞行时间(3 629.55 s)均最大, 葡萄天蛾平均累计飞行距离(1 116.48 m)和平均累计飞行时间(1 156.85 s)均最小, 葡萄缺角天蛾飞行最快, 平均飞行速度达1.35 m/s, 丁香天蛾飞行最慢, 平均飞行速度为0.63 m/s; 翅型最大的天蛾为丁香天蛾, 雀纹天蛾、榆绿天蛾、鹰翅天蛾3种天蛾翅型相对较小, 其中雀纹天蛾在前翅宽、前翅面积、后翅宽及后翅面积均为最小; 榆绿天蛾前翅长最小; 鹰翅天蛾后翅长最小的。采用逐步回归分析的方法, 建立了天蛾累计飞行距离的多元一次回归方程: $y = -12\ 610.8 - 724.50x_1 + 2\ 619.51x_2 + 1\ 090.7x_4 - 96.23x_6$ ($R^2=0.998\ 0$, $F=383.765$, $P=0.000\ 2$, x_1 、 x_2 、 x_4 、 x_6 分别代表前翅长、前翅宽、后翅长和后翅面积)。【结论】天蛾的飞行能力与翅型存在着密切关系, 可利用翅型参数准确预测实验室条件下天蛾的累计飞行距离。

关键词 天蛾; 飞行; 累计飞行距离; 平均飞行速度; 前翅; 后翅

Correlation between the wing shape and flight capacity of eight hawk moth species

CUI Jian-Xin^{1**} LI Dan¹ GUAN Jun-Jie¹ ZHANG Yong-Cai² WANG Yue-Wu³

(1. Breeding Research Center of Insect Pest's Natural Enemies, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, China; 2. Hexie Garden of Xinxiang, Xinxiang 453003, China; 3. The Botanical Garden of Xinxiang, Xinxiang 453002, China)

Abstract 【Objectives】To investigate the correlation between the wing shape and flight capacity of Sphingid moths, the larvae of which are important agricultural or forestry pests. 【Methods】The flight capacity of 8 Sphingid species; *Psilogramma increta*, *Parum colligata*, *Kentrochrysalis sieversi*, *Ambulyx ochracea*, *Callambulyx tatarinovi*, *Acosmeryx naga*, *Ampelophaga rubiginosa* and *Theretra japonica*, were investigated in a 26-channel flight-mill system over 10 hours in a complete darkness at a temperature of 25 °C and relative humidity of 70%. Three flight parameters; total flight distance (TFDi), total flight duration (TFDu), average flight speed (AFS) and 6 wing form parameters; forewing length (FL), forewing width (FW), forewing area (FA), hindwing length (HL), hindwing width (HW) and hindwing area (HA), were measured and compared. 【Results】*P. colligata* was the strongest flier with a TFDi of 4 450.88 m and a TFDu of 3 629.55 s; the highest values of these parameters among the 8 species. *A. rubiginosa* had the weakest flight capacity with TFDi and TFDu values of 1 116.48 m and 1 156.85 s, respectively. The fastest flier was *A. naga* with an AFS of 1.35 m/s whereas *P. increta* was the slowest was with an AFS of 0.63 m/s. *P. increta* had the highest values in all 6 wing form parameters whereas *T. japonica* had

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31772501)

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: Onionscui@126.com

收稿日期 Received: 2022-01-10; 接受日期 Accepted: 2022-07-24

the smallest values in 4 wing-form parameters (FW, FA, HW and HA). *C. tatarinovi* and *A. ochracea* had the smallest FL and HL values, respectively. Using stepwise regression, the multivariate equation for total flight distance with 4 wing form parameters was $y = -12\,610.8 - 724.50x_1 + 2\,619.51x_2 + 1\,090.7x_4 - 96.23x_6$ ($R^2=0.998\,0$, $F=383.765$, $P=0.000\,2$, where x_1 , x_2 , x_4 , and x_6 , are FL, FW, HL and HA, respectively). **[Conclusion]** The total flight distance of hawk moths can be predicted from some of their wing form parameters.

Key words hawk moth; flight; total flight distance; average flight velocity; forewing; hindwing

世界范围内天蛾已知有 1 400 余种(Nieukerken *et al.*, 2011), 分布十分广泛, 此类昆虫通常复眼大, 触角端部较细而弯曲, 胸部粗壮, 前翅狭长, 后翅短三角形, 腹部末端尖, 多在黄昏或夜间活动, 极少数白天活动, 其中很多种类都是重要的农林害虫(朱弘复和王林瑶, 1997)。例如, 丁香天蛾 *Psilogramma increta* 幼虫严重危害紫丁香、红丁香、西南丁香、小叶丁香、关东丁香、紫叶重瓣洋丁香等(虞国跃, 2015); 绒星天蛾 *Dolbina tancrei* 幼虫经常对白蜡、女贞造成危害(吴次彬, 1982); 鹰翅天蛾 *Ambulyx ochracea* 可对核桃树造成较大危害(陈川等, 2015); 榆绿天蛾 *Callambulyx tatarinovi* 幼虫可对榆、刺榆、柳等树木造成危害(朱弘复和王林瑶, 1997; 虞国跃, 2015)。构树经常受到构月天蛾 *Parum colligata* 危害, 发生严重时常将叶柄、嫩茎啃食残缺, 致使树势受到严重影响, 甚至不能发芽(王林瑶, 1980); 葡萄天蛾 *Ampelophaga rubiginosa* 和葡萄缺角天蛾 *Acosmeryx naga* 经常危害葡萄, 严重时吃光叶片, 仅留主干(庞震和龙淑文, 1975; 虞国跃, 2015; 胡连艳, 2018)。天蛾中的一些种类(如豆天蛾 *Clanis bilineata tsingtauca*) 幼虫硕大, 营养丰富, 成为受人欢迎的昆虫食品(吕飞等, 2006; 赵国秀等, 2020)。

天蛾的飞行行为一直备受昆虫学家的关注。Heath 和 Adams(1965)发现天蛾 *Celerio lineata* 在飞行过程中体温持续保持在 32-40 °C。Kammer(1968)研究了 2 种天蛾 *Mimas tiliae* 和 *C. lineata* 在起飞前的预热行为。烟草天蛾 *Munduca sexta* 的最大速度可以达到 5-10 m/s, 其悬停飞行到高速前飞过程中翅膀拍动的姿态变化及空气动力学机制已被详细描述(Willmott and Ellington, 1997 a, 1997 b; Willmott *et al.*, 1997)。Wone 等(2018)证实了 3 日龄的烟草

天蛾成虫飞行能力比 1 日龄和 6 日龄均高, 累计飞行距离可以达到 $(2\,903.5 \pm 271.23)$ m, 最大值为 3 200 m。

鳞翅目昆虫翅的形态测量是研究翅力学结构和飞行能力的重要内容, 相关研究已有许多重要发现(陈伟等, 1996; 张志涛等, 1996; Dorhout *et al.*, 2011; Shi *et al.*, 2015)。张志涛等(1996)发现棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 等迁飞蛾类前翅较狭长, 前缘更平直, 外缘较扩展, 具有一定趋同特征。姚青等(2001)证实在夜蛾科的迁飞种类中前翅外轮廓曲线的曲率也有显著的趋同现象。Owens 等(2020)发现凤蝶属 *Papilio* 中翅的形状比大小进化得快, 后翅比前翅进化更快。来自分子科学的证据表明昆虫的翅的形状变化(如展弦比等)可由调控一个基因(*narrow*)表达完成, 并能够影响昆虫飞行动作的敏捷程度(Ray *et al.*, 2016)。

天蛾科翅型和飞行能力的关系近期有了一些进展, Aiello 等(2021a)发现天蛾科和天蚕蛾科昆虫翅型差异和飞行空气动力学差异反映两类不同的蛾类昆虫飞行策略, 其中高负载水平的天蛾科昆虫利用狭长的翅型来降低输出功率, 同时利用较高的翅振频率来增大相应的气动力, 推测这种飞行策略与其高速飞行的行为学适应有密切联系; 而低负载水平的天蚕蛾科昆虫拥有宽大的翅面并利用更大幅度拍翅动作来降低输出功率, 其更大的翅面会使每个拍翅动作产生更大的气动力, 因而天蚕蛾的拍翅动作变化迅速且飞行轨迹多变, 使其在飞行中获得更强的御敌能力; 上述结论来自风洞模拟试验, 作者利用高速摄影技术对试虫的自由飞行过程进行图像采集和分析, 侧重于空气动力学原理分析, 对理解天蛾飞行过程中的升力和前冲力的形成机制很有意义(Aiello *et al.*, 2021b)。昆虫的飞行能力通

常包括飞行速度和飞行耐力两个方面。尽管以上研究使我们对天蛾飞行行为的认识达到更深的水平,但在飞行距离和飞行时间等飞行耐力研究方面仍缺乏基础资料。本研究对 8 种天蛾的翅型和飞行能力进行了相关性分析,为预测此类昆虫的飞行耐力提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

本试验中吊飞天蛾丁香天蛾、葡萄天蛾、葡萄缺角天蛾、构月天蛾、白须天蛾 *Kentrochrysalis sieversi*、榆绿天蛾、鹰翅天蛾、雀纹天蛾 *Theretra japonica* 共 8 种(图 1: A-H),均采自河南卫辉猿猴沟村野生种群,采集时间为 2019 年 8 月 13-30 日。在夜间利用高压汞灯诱捕天蛾成虫,

选择健康个体,置于养虫笼中备用。

1.2 飞行磨系统

本试验选择适用于大中型昆虫的普通磨式飞行磨系统,同时记录 26 头昆虫的累计飞行距离、累计飞行时间、平均飞行速度(崔建新等,2011)。环境温度(25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度 $70\%\pm 1\%$,保持光照。采集试虫半小时以内进行吊飞实验。

1.3 吊飞方法

吊飞前,选用直径为 1 mm 的轻质塑管预先做成粘杆。试验时,先将天蛾放入容积为 250 mL 的广口瓶中,加入滴有 2.5 mL 乙醚的棉球进行麻醉,麻痹后将其取出,小心刮去其中胸背面的鳞毛,再拿粘杆蘸加少许 502 胶,小心固定在其去毛中胸背板处,注意不要粘到翅膀,待粘附牢

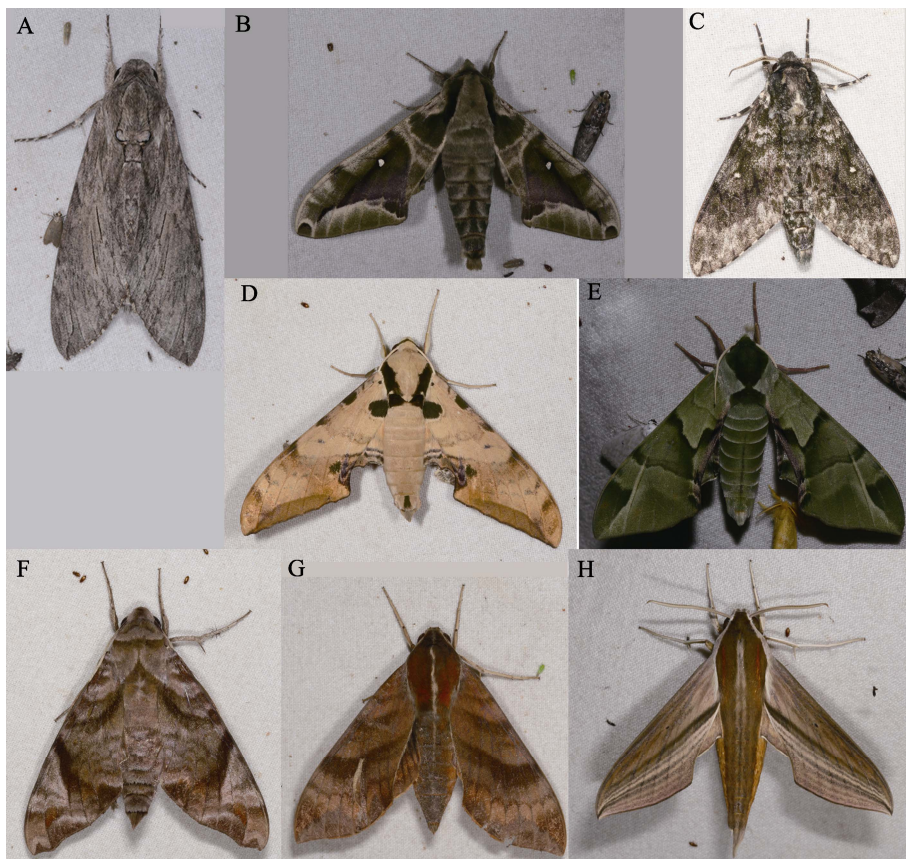


图 1 8 种吊飞天蛾照片

Fig. 1 Photos of eight tethered species of hawk moths

- A. 丁香天蛾 *Psilogamma increta*; B. 构月天蛾 *Parum colligata*; C. 白须天蛾 *Kentrochrysalis sieversi*;
D. 鹰翅天蛾 *Ambulyx ochracea*; E. 榆绿天蛾 *Callambulyx tatarinovi*; F. 葡萄缺角天蛾 *Acosmeryx naga*;
G. 葡萄天蛾 *Ampelophaga rubiginosa*; H. 雀纹天蛾 *Theretra japonica*.

固后,再将其安放至飞行磨吊臂一端上。吊臂半径为 10 cm,吊臂另一端配重以调节平衡。在天蛾振翅开始正常飞行后,飞行磨的微机系统自动采集飞行数据。吊飞 10 h,在整个吊飞过程中不补充营养和水分。其后停止吊飞,并保存数据。

1.4 翅图片采样和翅形测量方法

将完成吊飞的试虫逐一从飞行磨上取下,再放入 250 mL 毒瓶中将其毒死;然后用昆虫针在翅基部扎几下,直至其翅膀与翅基部分离;用镊子小心将翅取下展平,用 75%酒精将翅面涂抹湿润,使翅膀平贴于平板玻璃上,空白处放上一把尺子标定长度,利用摄像云台垂直拍摄,相机型号为 Nikon Coolpix,文件存储格式为.jpg 格式;将试虫翅膀照片转存至电脑,逐一命名,并用自编软件 WINGFORM-HIST 5 测量天蛾的 6 个翅型参数。翅型参数分别是前翅长、前翅宽、前翅面积、后翅长、后翅宽及后翅面积。其中,前翅宽和后翅宽是在确定翅长(前翅或后翅)后,在翅长垂直方向上翅的最大宽度。

1.5 统计方法

采用 R 软件对飞行参数及翅型参数做相关性分析和回归分析。飞行过程中当停顿时间超过 60 s 时,在数据处理时定义为 1 次停顿,统计飞行时间为扣除所有停顿时间后的累计飞行时间。统计中剔除累计飞行距离小于 50 m 的数据,获得 217 头有效数据,其中丁香天蛾 10 头、葡萄天蛾 60 头、葡萄缺角天蛾 49 头、构月天蛾 19 头、白须天蛾 15 头、榆绿天蛾 14 头、鹰翅天蛾 18 头、雀纹天蛾 32 头。天蛾试虫未对性别做区分。

2 结果与分析

2.1 8 种天蛾累计飞行距离平均值的比较

在试验条件下,8 种天蛾累计飞行距离(表 1)存在极显著差异($df=7$, $F=3.319$, $P=0.002$)。其中构月天蛾的累计飞行距离均值最大,为 4 450.88 m,分别与葡萄天蛾、雀纹天蛾的累计飞行距离达到差异显著水平,而与其他组别之间

表 1 8 种天蛾飞行参数比较

Table 1 Comparison of flight parameters of 8 species of hawk moths

天蛾种类 Species	样本量 Sample size	累计飞行距离 (m) Total flight distance (m)	累计飞行时间 (s) Total flight duration (s)	平均飞行速度 (m/s) Mean of flight velocity (m/s)
丁香天蛾 <i>Psilogramma increta</i>	10	1 742.58±545.52 AB ab	2 704.38±801.45 AB abc	0.63±0.13 B b
构月天蛾 <i>Parum colligata</i>	19	4 450.88±1 509.89 A a	3 629.55±912.34 A a	0.99±0.12 AB ab
葡萄天蛾 <i>Ampelophaga rubiginosa</i>	60	1 116.48±169.00 B b	1 156.85±116.55 B c	0.93±0.07 B b
雀纹天蛾 <i>Theretra japonica</i>	32	1 295.91±254.35 AB b	1 478.95±282.35 AB bc	0.95±0.10 AB b
白须天蛾 <i>Kentrochrysalis sieversi</i>	15	3 179.08±624.18 AB ab	3 215.57±475.16 AB ab	1.02±0.14 AB ab
葡萄缺角天蛾 <i>Acosmeryx naga</i>	49	2 832.11±611.18 AB ab	1 824.47±340.90 AB bc	1.35±0.08 A a
鹰翅天蛾 <i>Ambulyx ochracea</i>	18	1 263.09±363.32 AB ab	1 157.13±329.25 B bc	1.04±0.16 AB ab
榆绿天蛾 <i>Callambulyx tatarinovi</i>	14	3 494.26±1 548.91 AB ab	2 370.46±726.49 AB abc	1.16±0.13 AB ab

表中数据为平均值±标准误,参数后不同字母表示统计学意义上的差异显著,大写字母表示显著水平为 0.01,小写字母表示显著水平为 0.05 (Tukey 检验)。下表同。

Data are mean ± SE, and followed by different letters indicate statistically significant differences existing between each comparative participator, capital letters indicate 0.01 significant level, small letters indicate 0.05 significant level by Tukey test. The same as below.

无显著差异; 葡萄天蛾飞行能力最小, 累计飞行距离均值为 1 116.48 m。

2.2 8 种天蛾累计飞行时间平均值的比较

在试验条件下, 8 种天蛾累计飞行时间 (表 1) 亦存在极显著差异 ($df=7, F=4.581, P=0.000$)。其中构月天蛾的平均累计飞行时间为 3 629.55 s, 在 8 种天蛾中最长, 并与葡萄天蛾、雀纹天蛾、葡萄缺角天蛾和鹰翅天蛾 4 种天蛾的累计飞行时间平均值存在显著差异; 葡萄天蛾的平均累计飞行时间最短, 为 1 200.9 s, 但其他各种天蛾之间不存在显著差异。

2.3 8 种天蛾平均飞行速度的比较

在试验条件下, 8 种天蛾平均飞行速度 (表 1) 存在极显著差异 ($df=7, F=3.590, P=0.001$)。葡萄缺角天蛾的平均飞行速度在 8 种天蛾中最快, 为 1.35 m/s, 与丁香天蛾、葡萄天蛾、雀纹天蛾 3 种天蛾存在显著差异; 而丁香天蛾的平均飞行速度平均值最小为 0.63 m/s, 与其他各种天蛾之间不存在显著差异 (表 1)。

2.4 8 种天蛾前翅翅型的比较

8 种天蛾前翅长存在极显著差异 ($df=7, F=29.60, P=0.000$)。其中丁香天蛾前翅最长, 平均值为 (46.30±2.26) mm, 与其他 7 种天蛾均存在显著差异。其次为葡萄天蛾前翅, 平均值为 (39.95±0.48) mm, 与葡萄缺角天蛾和鹰翅天蛾差异不显著, 而与其他 5 种天蛾差异显著 (表 2)。葡萄缺角天蛾、鹰翅天蛾, 与葡萄天蛾前翅长度接近, 差异不显著。构月天蛾、雀纹天蛾、白须天蛾、榆绿天蛾前翅长度显著不差异, 构月天蛾略大, 前翅长度平均值为 (34.48±0.41) mm。榆绿天蛾前翅长度最小, 平均为 (31.55±1.56) mm。

8 种天蛾前翅宽存在极显著差异 ($df=7, F=40.39, P=0.000$)。其中丁香天蛾前翅最宽, 为第一级, 其平均值为 (17.48±0.94) mm, 与其他 7 种天蛾均存在显著差异 (表 2); 葡萄天蛾 (前翅宽均值为 (15.55±0.21) mm) 和葡萄缺角天蛾处于第 2 级, 两者之间显著不差异, 但与其他 6

种差异显著。构月天蛾、白须天蛾、鹰翅天蛾、榆绿天蛾 4 种天蛾为第 3 级, 它们之间不存在显著差异, 但均与雀纹天蛾存在显著差异。雀纹天蛾前翅宽度最窄, 平均仅为 (11.02±0.17) mm, 为第 4 级。

8 种天蛾前翅面积存在极显著差异 ($df=7, F=34.55, P=0.000$)。其中丁香天蛾前翅面积最大, 平均值为 (536.25±56.74) mm², 与其他 7 种天蛾均存在显著差异 (表 2)。其次为葡萄天蛾, 其前翅面积均值为 (416.26±9.78) mm², 与葡萄缺角天蛾差异不显著, 但与其他 7 种存在显著差异。再次为葡萄缺角天蛾, 其前翅面积与鹰翅天蛾和葡萄天蛾显著不差异, 但与其他 6 种显著差异。鹰翅天蛾前翅面积第 4 大, 与 4 种天蛾 (葡萄缺角天蛾、构月天蛾、白须天蛾、榆绿天蛾) 无显著差异, 但与雀纹天蛾、葡萄天蛾、丁香天蛾存在显著差异。雀纹天蛾前翅面积最小。

2.5 8 种天蛾后翅翅型的比较

8 种天蛾后翅翅长存在极显著差异 ($df=7, F=18.48, P=0.000$)。其中丁香天蛾后翅长度最长, 均值为 (26.65±1.20) mm, 与除葡萄天蛾外的其他 6 种天蛾存在显著差异; 其次为葡萄天蛾, 其后翅长度与葡萄缺角天蛾、丁香天蛾显著不差异, 但与构月天蛾、雀纹天蛾、白须天蛾、鹰翅天蛾、榆绿天蛾 5 种存在显著差异 (表 2)。葡萄缺角天蛾与除葡萄天蛾外的 6 种显著差异。构月天蛾、雀纹天蛾、白须天蛾、鹰翅天蛾、榆绿天蛾大小相当, 显著不差异, 但与丁香天蛾、葡萄天蛾和葡萄缺角天蛾存在显著差异。雀纹天蛾的后翅长度 (19.57±0.26 mm) 和鹰翅天蛾的后翅长度 (19.55±0.43 mm) 处于最低水平。

8 种天蛾后翅宽度存在极显著差异 ($df=7, F=27.22, P=0.000$)。丁香天蛾后翅宽度最宽, 葡萄天蛾第 2, 葡萄缺角天蛾第 3, 三者之间无显著差异, 均与构月天蛾、鹰翅天蛾、榆绿天蛾、雀纹天蛾存在显著差异 (表 2)。葡萄天蛾的后翅宽度标准差更小, 又与白须天蛾差异显著, 而丁香天蛾和葡萄缺角天蛾均与白须天蛾差异不显著。构月天蛾、鹰翅天蛾、榆绿天蛾和绒

表 2 8 种天蛾翅型参数比较
Table 2 Comparison of wing form parameters of 8 hawk moths

天蛾种类 Species	样本量 Sample size	前翅长 (mm) Forewing length (mm)	前翅宽 (mm) Forewing width (mm)	前翅面积 (mm ²) Forewing area (mm ²)	后翅长 (mm) Hindwing length (mm)	后翅宽 (mm) Hindwing width (mm)	后翅面积 (mm ²) Hindwing area (mm ²)
丁香天蛾 <i>Psilogramma increta</i>	10	46.30±2.26 Aa	17.48±0.94 Aa	536.25±56.74 Aa	26.65±1.20 Aa	14.49±0.47 Aa	280.78±23.16 Aa
枸月天蛾 <i>Parum colligata</i>	19	34.48±0.41 Cc	13.94±0.20 Cc	297.17±6.78 CDcd	20.41±0.30 Cc	12.25±0.23 ABb	173.24±10.65 Bbc
葡萄天蛾 <i>Ampelophaga rubiginosa</i>	60	39.95±0.48 Bb	15.55±0.21 Bb	416.26±9.78 Bb	24.13±0.36 ABab	14.17±0.27 Aa	252.46±6.57 Aa
雀纹天蛾 <i>Theretra japonica</i>	32	32.15±0.45 Cc	11.02±0.17 Dd	235.59±6.51 Dd	19.57±0.26 Cc	9.76±0.18 Cc	135.29±3.60 BC
白须天蛾 <i>Kentrochrysalis sieversi</i>	15	32.24±0.81 Cc	13.10±0.29 Cc	278.01±14.00 CDcd	20.32±0.57 Cc	12.63±0.33 ABab	180.77±9.98 Bb
葡萄缺角天蛾 <i>Acosmeryx naga</i>	49	38.49±0.63 Bb	15.56±0.20 Bb	388.11±11.11 BCbc	23.1±0.47 Bb	14.04±0.20 Aa	235.56±7.02 Aa
鹰翅天蛾 <i>Ambulyx ochracea</i>	18	39.03±0.79 BCb	13.83±0.28 Cc	333.92±13.23 Cc	19.55±0.43 Cc	12.10±0.26 Bb	160.25±5.93 Bbc
榆绿天蛾 <i>Callambulyx tatarinovi</i>	14	31.55±1.56 Cc	12.98±0.66 Cc	269.22±20.21 CDcd	20.35±1.17 Cc	11.93±0.80 Bb	179.40±14.27 Bbc

星天蛾处于第 2 级别,彼此差异不显著,除绒星天蛾以外,均与其余 4 种天蛾差异显著。绒星天蛾后翅宽度标准差较大,仅与雀纹天蛾、葡萄天蛾差异达到显著水平,与其余 5 种天蛾差异均不显著。雀纹天蛾 1 种为第 3 级别,后翅宽度最小,与其他 7 种差异均达到显著水平。

8 种天蛾后翅面积存在极显著差异 ($df=7$, $F=31.71$, $P=0.000$)。丁香天蛾后翅面积最大,与葡萄天蛾、葡萄缺角天蛾差异不显著,此 3 种为第 1 级,均与构月天蛾、雀纹天蛾、绒星天蛾、鹰翅天蛾及榆绿天蛾 5 种天蛾的差异达到显著水平(表 2)。葡萄天蛾和葡萄缺翅天蛾后翅面积之间差异不显著。构月天蛾、鹰翅天蛾、绒星天蛾、榆绿天蛾 4 种为第 2 级,彼此之间不存在显著差异,均与第 1 级的 3 种天蛾存在显著差异;构月天蛾、鹰翅天蛾均与雀纹天蛾不存在显著差异;

绒星天蛾、榆绿天蛾均与雀纹天蛾存在显著差异。雀纹天蛾后翅面积最小,单独为第 3 级。

2.6 8 种天蛾翅型参数和翅型参数间简单相关

8 种天蛾的飞行参数和翅型参数的相关性分析结果见表 3。本研究的基本翅型参数为前翅长 (x_1)、前翅宽 (x_2)、前翅面积 (x_3)、后翅长 (x_4)、后翅宽 (x_5) 和后翅面积 (x_6)。除基本的 6 个翅型参数,本研究还补充了 5 个翅衍(衍生)参数,即后翅面积比重 ($x_6/(x_3+x_6)$) = 后翅面积/(前翅面积+后翅面积); 后翅相对长度 (x_4/x_1) = 后翅长/前翅长; 改良弦展比 (x_1/x_5) = 前翅长度/后翅宽度; 前翅狭度 (x_1/x_2) = 前翅长/前翅宽、后翅狭度 (x_4/x_5) = 后翅长/后翅宽。

飞行距离和前翅狭度存在负向的中强相关关系 ($r=-0.76$, $P=0.028$)。在 0.01 著水平上,

表 3 8 种天蛾的飞行参数和翅型参数的相关系数比较
Table 3 Correlation of flight capacity and wing form parameters of 8 hawk moths

	D	T	V	FL	FW	FA	HL	HW	HA	RHAR	RHLR	MAR	FSR	HSR
D	1													
T	0.82	1												
V	0.37	-0.16	1											
FL	-0.47	-0.21	-0.51	1										
FW	-0.12	0.06	-0.31	0.90**	1									
FA	-0.35	-0.08	-0.48	0.97**	0.96**	1								
HL	-0.28	-0.02	-0.46	0.85**	0.91**	0.95**	1							
HW	-0.03	0.08	-0.12	0.75*	0.94**	0.85**	0.84**	1						
HA	-0.18	-0.00	-0.31	0.81**	0.94**	0.93**	0.97**	0.93**	1					
RHAR	0.42	0.28	0.39	-0.52	-0.20	-0.29	-0.02	0.06	0.07	1				
RHLR	0.44	0.36	0.24	-0.49	-0.20	-0.26	0.05	-0.03	0.07	0.95**	1			
MAR	-0.67	-0.49	-0.49	0.36	-0.06	0.17	0.04*	-0.35	-0.14	-0.78*	-0.62	1		
FSR	-0.76*	-0.59	-0.38	0.16	-0.29	-0.05	-0.16	-0.50	-0.33	-0.66	-0.57	0.92**	1	
HSR	-0.41	-0.22	-0.44	-0.03	-0.28	-0.05	0.09	-0.46	-0.11	-0.06	0.20	0.64	0.60	1

D 表示累计飞行距离, T 表示累计飞行时间, V 表示平均飞行速度, FL 为前翅长度, FW 为前翅宽度, HL 为后翅长度, HW 为后翅宽度, FA 为前翅面积, HA 为后翅面积, RHAR 为后翅面积比重, RHLR 为后翅相对长度, MAR 为改良弦展比, FSR 为前翅狭度, HSR 为后翅狭度。**表示在 0.01 水平相关性显著,*表示在 0.05 水平相关性显著(Pearson 检验)。

D, T, and V mean accumulated flight distance, accumulated flight time, and average flight speed, respectively; FL, FW, HL and HW indicate the front wing length, the front wing width, the hind wing length, and the hind wing width, respectively; FA and HA are the front wing area and the hind wing area, respectively. Relative hindwing area ratio [RHAR=HA/(FA+HA)], Relative hindwing length ratio (RHLR=HL/FL); Modified aspect ratio (MAR=HW/FL); Forewing stricture ratio (FSR=FL/FW) and Hindwing stricture ratio (HSR=HL/HW) were set basing on the basic morphological parameters. ** indicates the correlation is significant differences at 0.01 level, * indicates the correlation is significant differences at the level of 0.05 by Pearson test.

飞行距离和改良弦展比也存在负向的中强相关关系 ($r = -0.67$, $P = 0.068$)。

利用前翅狭度 (X) 对天蛾的飞行距离 (Y) 建立回归方程 1 为:

$$Y = 15\ 859.52 - 5\ 158.93X \quad (R^2 = 0.579\ 0, P = 0.028\ 3)。$$

2.7 8 种天蛾翅型参数主成分分析

对 8 种天蛾的基本翅型参数和翅衍参数进行主成分分析, 由表 4 可见, 主成分 (y_1) 和 (y_2) 的累计贡献率达到 84.82%。第 1 主成分 (y_1) 主要由前翅宽、前翅面积、后翅面积、后翅宽、后翅长及前翅长等决定, 主要是前、后翅形基本形态度量值绝对大小的反映, 其中权重最大的 3 个

因素是前翅宽、前翅面积和后翅面积。第 2 主成分 (y_2) 主要是由改良弦展比、前翅狭度和后翅面积比重等决定, 主要是前翅和后翅的相对大小以及前翅翅形的反映。第 3 主成分 (y_3) 主要是由后翅狭度等决定, 是后翅翅形的反映。

根据翅型参数相关阵的特征根及贡献率、累积贡献率和特征向量, 确定主份量个数为 2 个, 由此建立主分量议程如下:

$$y_1 = 0.180x_1 + 0.502x_2 + 0.010x_3 + 0.361x_4 + 0.602x_5 + 0.019x_6 - 8.300x_7 - 4.565x_8 - 0.052x_9 - 1.218x_{10} - 1.552x_{11} - 24.634;$$

$$y_2 = 0.076x_1 - 0.019x_2 + 0.002x_3 - 0.010x_4 - 0.198x_5 - 0.004x_6 - 39.043x_7 - 18.235x_8 + 3.608x_9 + 5.020x_{10} + 3.340x_{11} - 3.938。$$

表 4 8 种天蛾翅型的特征向量、特征根及贡献率

Table 4 Correlation coefficient of matrix eigenvalue and contribution rate and cumulative contribution rate of first 3 wing form principle components from 8 sphingid moths

主份量 Principle components	y_1	y_2	y_3
前翅长 (mm) Fore wing length x_1 (mm)	0.920	0.389	- 0.011
前翅宽 (mm) Fore wing width x_2 (mm)	0.993	- 0.037	- 0.069
前翅面积 (mm ²) Fore wign area x_3 (mm ²)	0.980	0.164	0.098
后翅长 (mm) Hind wing length x_4 (mm)	0.935	- 0.025	0.351
后翅宽 (mm) Hind wing width x_5 (mm)	0.937	- 0.309	- 0.137
后翅面积 (mm ²) Hind wing area x_6 (mm ²)	0.959	- 0.183	0.205
后翅面积比重 Relative hindwing area ratio x_7 (%)	- 0.189	- 0.889	0.377
后翅相对长度 Relavite hindwing length x_8 (mm)	- 0.195	- 0.779	0.594
改良弦展比 Modified aspect ratio x_9 (%)	- 0.014	0.968	0.228
前翅狭度 Forewing stricture ratio x_{10} (%)	- 0.223	0.919	0.192
后翅狭度 Hindwing stricture ratio x_{11} (%)	- 0.211	0.454	0.859
特征根 Eigenvalue (λ)	5.635	3.695	1.521
贡献率 Contribution rate (%)	51.230	33.590	13.830
累计贡献率 Cumulative contribution rate (%)	51.230	84.820	98.640

后翅面积比重=后翅面积/(前翅面积+后翅面积); 后翅相对长度=后翅长/前翅长; 改良弦展比=前翅长度/后翅宽度; 前翅狭度=前翅长/前翅宽; 后翅狭度=后翅长/后翅宽。

FL, FW, HL, and HW indicates the front wing length, the front wing width, the hind wing length, and the hind wing width, respectively; FA and HA are the front wing area and the hind wing area, respectively. Relative hindwing area ratio (RHAR=HA/(FA+HA)); Relavite hindwing length ratio (RHLR=HL/FL); Modified aspect ratio (MAR=HW/FL); Forewing stricture ratio (FSR=FL/FW) and Hindwing stricture ratio (HSR=HL/HW).

上述两个主分量议程方程中自变量 x_1 、 x_2 、 x_3 、 x_4 、 x_5 、 x_6 、 x_7 、 x_8 、 x_9 、 x_{10} 、 x_{11} 分别表示前翅长、前翅宽、前翅面积、后翅长、后翅宽、后翅面积、后翅面积比重、后翅相对长度、改良弦展比、前翅狭度、后翅狭度。其中, 后翅面积比重、后翅相对长度、改良弦展比、前翅狭度及后翅狭度的定义见 2.6。

2.8 8 种天蛾飞行能力与翅型参数的回归分析

用 6 个基本翅型参数对各个飞行参数进行逐步回归分析, 累计飞行距离可以建立多元一次回归方程 2: $y = -12\ 610.8 - 724.50x_1 + 2\ 619.51x_2 + 1\ 090.7x_4 - 96.23x_6$ ($R^2=0.998\ 0$, $F=383.765$, $P=0.000\ 2$)。此方程中自变量 x_1 、 x_2 、 x_4 、 x_6 分别表示前翅长、前翅宽、后翅长、后翅面积。

累计飞行时间和平均飞行距离无法建立有效的回归方程。

3 讨论

与其他蛾类相比较, 天蛾的个体大, 飞行快, 体型呈典型的流线型, 夜间飞行, 但关于其飞行能力的研究偏少。因其不少种类是农林生产中的大害虫, 为有针对性地开展综合治理, 人们迫切需要知道这类害虫的飞行扩散能力。Aiello 等 (2021a, 2021b) 研究揭示与天蚕蛾科相比, 天蛾科昆虫一方面有更大的展弦比 (翅长/翅宽)、负载和翅振频率, 另一方面在相同体重情况下具有更小的翅面积和更小的拍翅幅度, 并从空气动力学上证实, 较高的翅振频率可以给飞行中的天蛾提供更大的气动力, 而狭长的翅型优势是降低翅的输出功率。这一研究从科级水平上分析了天蛾与天蚕蛾在翅型和飞行能力的差异。而本研究是调查天蛾科昆虫不同种类的翅型和飞行能力的差异, 得到的结论可以和上述研究互相补充。

本研究通过主成分分析揭示 8 种天蛾的基本翅形参数和翅衍参数, 主要区分为 3 类成分 (表 4): 第 1 主成分 (y_1) 主要是前后翅几何形态的大小; 第 2 主成分 (y_2) 主要包括前后翅的相对大小及前翅形态; 第 3 主成分 (y_3) 主要是后翅形态 (狭细-宽圆的程度)。在第 1 主成分中,

其权重次序依次是前翅宽、前翅面积、后翅面积、后翅宽、后翅长、前翅长, 累计特征向量贡献率为 51.2%。第 2 主成分主要是由改良弦展比、前翅狭度和后翅面积比重等决定, 是前翅和后翅的相对大小以及前翅形状的反映, 其特征向量贡献率为 33.6%。前翅形态 (狭细-宽圆的程度) 归入第 2 类因素中, 由于飞行中天蛾的前后翅发生连锁, 本研究中测算的改良弦展比 (前翅长度/后翅宽度) 相当于“联合翅体” (前翅+后翅) 的整体长度和整体宽度的比值, 所以, 改良弦展比和前翅狭度都反映飞行器官长度和狭度的关系。后翅面积比重反映的后翅面积相对于前后翅总面积的大小, 在第 2 主成分中的特征根为负值, 对第 2 主成分的作用与特征根为正值的改良弦展比的作用相反。第 3 主成分主要是后翅狭度, 此特征根的符号与后翅相对长度特征根的符号都是正号, 表明它们对第 3 主成分的影响方式相同。

本研究利用前翅狭度对天蛾飞行距离建立的简单线性回归方程 1 的斜率为负值 (-5 158.93), 可以初步确定前翅越狭窄 (狭度越大), 天蛾的飞行距离越近; 天蛾的前翅越短宽 (狭度越小), 其飞行距离越远。通过逐步回归分析, 利用 6 个基本翅型参数建立了飞行距离的回归方程 2, 其中前翅宽的系数为正值 (2 619.51), 也说明前翅越宽的天蛾累计飞行距离越远; 该方程中前翅长的系数为负值 (-724.50), 同样表明前翅越短累计飞行距离越大。可见, 2 个方程结果相互印证。因此推测前翅过于细长, 其空气阻力更大, 尽管其飞行动力更大, 但对于长时间飞行的耐力损耗大, 导致其对飞行距离的负向影响。

回归方程 2 比回归方程 1 含有更多翅型与飞行距离相关的信息, 其中后翅长的系数为 1 090.7, 绝对值远小于前翅宽的系数 2 619.51, 显示后翅长越大, 天蛾的累计飞行距离越远, 但其影响程度明显不如前翅宽度那么大。后翅面积的系数为负值 (-96.23), 说明后翅面积越小, 累计飞行距离越大。由于本方程建立的方法是逐步回归的方法, 翅型参数之间的干扰可以降到最低程度。此结论是否在更大范围内天蛾有效, 有待进一步

研究证实。

与其他蛾类昆虫类似,除了上述翅型因素天蛾飞行距离还受到多种因素的影响,如:种类(刘莎等, 2018; Aiello *et al.*, 2021a, 2021b)、种群(Yang *et al.*, 2017; 郑祖强等, 2000; Srivastava *et al.*, 2021)、性别(江幸福等, 2003)、日龄(魏书军等, 2013; 郭江龙等, 2016; 唐继洪等, 2016)、飞行肌生理状态(王萌长和尤子平, 1986)、前期飞行距离、交配与否(王伟等, 2013)、卵巢发育进度(郑祖强等, 2000)、产卵与否(罗礼智等, 1995; Rhains and Kettela, 2013)、日节律(苏建伟等, 2004)、成虫补充营养的质量和数量(郑祖强等, 2000; 江幸福等, 2000)、寄生害虫(线虫)、幼期生长环境(邹金城等, 2017; Huisamen *et al.*, 2022)、幼期食物种类(涂业苟等, 2008; 龚强等, 2020)、竞争种类、天敌(Barber and Kawahara, 2013)、温度(江幸福等, 2003; 谢殿杰等, 2019)、湿度(江幸福等, 2003; 唐继洪等, 2016)、光周期(孙晓婷等, 2019)、光照强度(Hügel and Goerlitz, 2020)、地形(Zheng *et al.*, 2021)、海拔、重金属胁迫(邹金城等, 2017)、电磁场(王伟弘等, 2018)等。

天蛾中并非翅型最大的种类飞行能力就最强,恰恰相反,翅型最大的丁香天蛾平均飞行速度最慢。从体现耐力的累计飞行距离和累计飞行时间上看,翅型第2大的葡萄天蛾表现最差,而翅型中等的构月天蛾飞行耐力表现最为突出。从平均飞行速度上看,翅型第3大的葡萄缺角天蛾飞行最快。翅型最小的雀纹天蛾在各项飞行指标上都优于翅型第2大的葡萄天蛾。总体上看,飞行能力最强的是体型中等和中等偏上的天蛾,其次是体型较小的天蛾,最差是大型的天蛾。Roeder等(1968)报道一些天蛾的下唇须上有特化的听觉器官,可以感受蝙蝠发出的超声波。Barber和Kawahara(2013)进一步发现条背天蛾 *Cechenena lineosa*、青背斜纹天蛾 *Theretra nessus* 和波氏斜纹天蛾 *T. boisduvalii* 的雄性和雌性外生殖器都可以主动产生对抗蝙蝠的超声波,可以降低飞行时被蝙蝠定位的概率。喉部发声(超声波)定位的蝙蝠起源的时间一般认为最早

出现在大约5千万年前(Kawahara *et al.*, 2019),受到夜间活动的蝙蝠胁迫,天蛾在飞行能力上向高速飞行的方向进化,高速飞行能力强的个体在生存竞争中有更大的生存机会。现有证据表明天蛾和天蚕蛾有共同的祖先,在6千万年前分化为不同的类群。大多数天蛾没有听器,已有研究证实少数种类的听器出现的时间大约在5千万年前以后(Hamilton *et al.*, 2019; Aiello *et al.*, 2021a)。推测天蛾的飞行能力演化与体型和翅型有很大关系,对于没有听器的种类,在具备了超声定位能力的蝙蝠胁迫下会继续向高速飞行的方向进化,以便获得更多逃逸机会。对于进化出听器的天蛾种类,它们在生存竞争中,可以预先侦测敌害的位置和发生攻击的时间,提前采取应对措施,获得更多生存机会,其继续保持高速飞行的压力会大幅度降低。构月天蛾的综合飞行能力最强,符合没有听器进化的行为特征;葡萄缺角天蛾翅型第2大,飞行速度最快,耐力较好,符合没有听器进化的行为特征。榆绿天蛾飞行速度和飞行距离都是第2,符合没有听器进化的特征。白须天蛾飞行速度第4,飞行距离第3,也基本具备没有听器进化的飞行行为特征。鹰翅天蛾飞行速度第3(与白须天蛾非常接近),飞行距离较弱,也基本具备没有听器进化的特征。雀纹天蛾的飞行能力较弱,体型最小,很有可能进化的听器。丁香天蛾的飞行能力较差,体型较大,推测其很有可能已经进化了听器。葡萄天蛾飞行速度倒数第2,飞行距离倒数第1,按照飞行行为判断应该有了进化的听器,此类天蛾的胫距特别发达且锋利,体型巨大,推测其和蝙蝠近身搏斗时有一定的逃逸机会。天蛾不同种类听器和发音器的进化比较研究有待展开。

限于篇幅,本研究仅就天蛾的体型、储能水平、空气阻力、敌害关系等方面展开讨论。天蛾的飞行耐力与虫体储备能源及其在飞行中受到的空气阻力大小有关。体型大的天蛾,胸部的飞行肌非常发达,虽然腹部也较大,储备能量较多,但相对于发达的飞行肌,耐力不能持久不难理解。体型大的天蛾,翅型也大,在高速飞行时的空气阻力也很大,飞行肌对能量的消耗更大,使

得翅型进化不可能无限度增大。翅型小的天蛾, 飞行动力相对不足, 飞行速度较慢, 遇到蝙蝠等夜出性敌害的攻击很难逃脱。体型中型的天蛾, 飞行耐力最好, 在夜间躲避敌害攻击的能力最强, 其飞行速度应该和同一空域的蝙蝠飞行能力相当并略有优势, 使得它们可以通过较长时间的逃逸飞行来摆脱敌害的攻击。丁香天蛾逃逸蝙蝠攻击的能力最差, 如何在竞争激烈的夜空获得更大的生存机会, 需要更多材料来支持。

天蛾累计飞行距离的极大值和样本量有一定关系。天蛾累计飞行距离的极大值对推测天蛾的潜在飞行能力也有较大帮助, 虽然平均值代表性更好, 但是由于用吊飞研究模拟自由飞行过程中牵涉的因素很多, 试验误差在所难免, 在样本量有限的情况下, 不能由于极大值偏离均值较远而判定为异常值并轻易删去。

实验室条件下的蛾类吊飞研究是测定此类昆虫飞行能力的基本手段。国内不同科研团队采用的飞行磨系统主要由中国农业科学院、河南佳多、南京农业大学、吉林省农业科学院、河南科技学院等机构开发, 一般都是适于大中型昆虫的盘式飞行磨。此类飞行磨的吊臂常用不锈钢丝、铜丝、碳纤维等材质, 吊臂直径有 0.8、0.6 和 0.4 mm 等。吊臂的长度有 30 和 20 cm 等。连接昆虫与吊臂的套管一般为 1 mm 空心塑料管, 多采用电线中的绝缘塑料管, 长度在 1-2 cm。不同公司生产的飞行磨存在许多差异(特别是吊臂风阻), 会引起不同作者的飞行试验结果在横向比较时发生困难, 这种情况在十多年前已被作者关注过(崔建新, 2007; 崔建新等, 2016), 解决问题的出路应该在仪器的标准化方面进行努力。目前首要克服的困难在于被测试的昆虫(包括蛾类, 体重或翅型悬殊)是否可以带动飞行磨旋转。夜蛾类昆虫通常具有良好的飞行能力, 可以轻松带动臂长 30 cm 的飞行磨完成数十公里的飞行(郭江龙等, 2016; 葛世帅等, 2019), 但是, 体型(或体重)较小的螟蛾、织蛾的飞行能力较差(徐艳聆等, 2011; 刘向蕊等, 2014), 飞行磨的吊臂长度就要调的更细更轻。对于小型的蛾类, 风阻对试验数据的影响过大, 很有可能导致数据失真。另外, 在粘虫过程中, 粘接操作、麻

醉方式、飞行姿态控制(平飞或低角度仰飞)等对飞行能力的最后结果有显著影响。国外同行的研究也有类似问题(Wiman *et al.*, 2015; Jones and Evenden, 2021; Ruiz *et al.*, 2022), 不同的研究人员使用各自倾向的飞行磨装置, 仪器的标准化将是一个长期的过程。

参考文献 (References)

- Aiello BR, Sikandar UB, Minoguchi H, Bhinderwala B, Hamilton C, Kawahara AY, Sponberg S, 2021a. The evolution of two distinct strategies of moth flight. *Journal of The Royal Society Interface*, 18(185): 20210632.
- Aiello BR, Tan M, Sikandar UB, Alvey AJ, Bhinderwala B, Kimball KC, Barber JR, Hamilton CA, Kawahara AY, Sponberg S, 2021b. Adaptive shifts underlie the divergence in wing morphology in bombycoid moths. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Science*, 288(1956): 20210677.
- Barber JR, Kawahara AY, 2013. Hawkmoths produce anti-bat ultrasound. *Biology Letters*, 9(4): 20130161.
- Chen W, Zhang ZT, Fu Q, 1996. The wingbeat patterns and frequencies of some insects. *Acta Entomologica Sinica*, 39(3): 246-252. [陈伟, 张志涛, 傅强, 1996. 若干吊飞昆虫的翅振模式及翅振频率. *昆虫学报*, 39(3): 246-252.]
- Cheng C, Li XQ, Yang MX, Guo XX, 2015. Investigation of pests and control technologies of major pests of *Juglans regia* in Shaanxi. *Journal of Agriculture*, 5(9): 64-68. [陈川, 李兴权, 杨美霞, 郭小侠, 2015. 陕西省核桃害虫种类调查及主要害虫的防治技术. *农学学报*, 5(9): 64-68.]
- Cui JX, 2007. Functional morphology and flight patterns of Heteroptera. Doctoral dissertation. Beijing: China Agricultural University. [崔建新, 2007. 半翅目翅的功能形态和飞行模式. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]
- Cui JX, Dong JF, Ren XH, Wu LM, Zuo WQ, Wang Y, 2016. Effects of gender and age (in days) on flight capacity of an experimental population of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Acta Ecologica Sinica*, 36(5): 1292-1302. [崔建新, 董钧锋, 任向辉, 吴利民, 左文倩, 王颖, 2016. 日龄及性别对橘小实蝇实验种群飞行能力的影响. *生态学报*, 36(5): 1292-1302.]
- Cui JX, Zhang YQ, Liu JQ, Feng YJ, Zhao XD, 2011. Impacts of age and sex on flight capacity of tethered *Musca domestica*. *Acta Parasitologica et Medica Entomologica Sinica*, 18(2): 103-110. [崔建新, 张玉勤, 刘吉起, 冯玉洁, 赵旭东, 2011. 吊飞条件下日龄及性别对家蝇成虫飞行能力的影响. *寄生虫与医学昆虫学报*, 18(2): 103-110.]
- Dorhout DL, Sappington TW, Lewis LC, Rice ME, 2011. Flight

- behaviour of European corn borer infected with *Nosema pyrausta*. *Journal of Applied Entomology*, 135(1/2): 25–37.
- Ge SS, He LM, He W, Xu RB, Sun XT, Wu KM, 2019. Determination on moth flight capacity of *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 45(4): 28–33. [葛世帅, 何莉梅, 和伟, 徐瑞斌, 孙晓婷, 吴孔明, 2019. 草地贪夜蛾的飞行能力测定. *植物保护*, 45(4): 28–33.]
- Gong Q, Gong YJ, Cao LJ, Zheng XY, Pu DQ, Huang Q, Wei SJ, 2020. Flight ability of the peach fruit moth, *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae), fed on different host plants. *Acta Entomologica Sinica*, 63(9): 1153–1158. [龚强, 官亚军, 曹利军, 郑小钰, 蒲德强, 黄琼, 魏书军, 2020. 取食不同寄主植物的桃小食心虫飞行能力. *昆虫学报*, 63(9): 1153–1158.]
- Guo JL, Fu XW, Zhao XC, Wu KM, 2016. Preliminary study on the flight capacity of *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 888–895. [郭江龙, 付晓伟, 赵新成, 吴孔明, 2016. 黄地老虎飞行能力研究. *环境昆虫学报*, 38(5): 888–895.]
- Hamilton CA, St Laurent RA, Dexter K, Kitching IJ, Breinholt JW, Zwick A, Timmermans M, Barber JR, Kawahara AY, 2019. Phylogenomics resolves major relationships and reveals significant diversification rate shifts in the evolution of silk moths and relatives. *BMC Evolutionary Biology*, 19(1): 182.
- Heath JE, Adams PA, 1965. Temperature regulation in the sphinx moth during flight. *Nature*, 205(4968): 309–310.
- Hu LY, 2018. On the occurrence and pollution-free control of *Ampelophaga rubiginosa*. *Modern Agricultural Science and Technology*, 50(8): 31–32. [胡连艳, 2018. 葡萄天蛾的发生与无公害防治. *现代农村科技*, 50(8): 31–32.]
- Hügel T, Goerlitz HR, 2020. Light might suppress both types of sound-evoked antipredator flight in moths. *Ecology and Evolution*, 10(23): 13134–13142.
- Huisamen EJ, Karsten M, Terblanche JS, 2022. Consequences of thermal variation during development and transport on flight and low-temperature performance in false codling moth (*Thaumatotibia leucotreta*): Fine-tuning protocols for improved field performance in a sterile insect programme. *Insects*, 13(4): 315.
- Jiang XF, Cai B, Luo LZ, Cao YZ, Liu YQ, 2003. Influences of temperature and humidity synthesis on flight capacity in the moths of oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Ecologica Sinica*, 23(4): 738–743. [江幸福, 蔡彬, 罗礼智, 曹雅忠, 刘悦秋, 2003. 温、湿度综合效应对粘虫蛾飞行能力的影响. *生态学报*, 23(4): 738–743.]
- Jiang XF, Luo LZ, Hu Y, 2000. The effect of compensatory nutrition condition on flight ability of beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner). *Acta Phytophylacica Sinica*, 27(4): 327–332. [江幸福, 罗礼智, 胡毅, 2000. 成虫期营养对甜菜夜蛾生殖和飞行的影响. *植物保护学报*, 27(4): 327–332.]
- Jones KL, Evenden ML, 2021. Effect of semiochemical exposure on flight propensity and flight capacity of *Dendroctonus ponderosae* in laboratory bioassays. *Arthropod-Plant Interactions*, 15: 551–562.
- Kammer AE, 1968. Motor patterns during flight and warm-up in Lepidoptera. *Journal of Experimental Biology*, 48(1): 89–109.
- Kawahara AY, Plotkin D, Espeland M, Meusemann K, Toussaint EFA, Donath A, Gimmich F, Frandsen PB, Zwick A, Reis M, Barber JR, Peters RS, Liu SL, Zhou X, Mayer C, Podsiadlowski L, Storer C, Yack JE, Misof B, Breinholt JW, 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 116(45): 22657–22663.
- Liu S, Lv ZY, Gao HH, Zhai YF, Liu Q, Yang PY, Li P, Zheng L, Li Q, Yu Y, 2018. Research advances on flight capacity. *Journal of Environmental Entomology*, 40(5): 995–1002. [刘莎, 吕召云, 高欢欢, 翟一凡, 刘倩, 杨普云, 李萍, 郑礼, 李强, 于毅, 2018. 昆虫飞行能力研究进展. *环境昆虫学报*, 40(5): 995–1002.]
- Liu XR, Lv BQ, Jin QA, Wen HB, Li ZX, Yan W, Peng ZQ, Feng YY, Li XF, 2014. Flight capacity determination of a new invasive pest of *Opisina arenosella* Walker. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 35(8): 1610–1614. [刘向蕊, 吕宝乾, 金启安, 温海波, 李朝绪, 阎伟, 彭正强, 冯雨艳, 李晓飞, 2014. 新入侵害虫椰子织蛾飞行能力测定. *热带作物学报*, 35(8): 1610–1614.]
- Lü F, Liu YS, Wang ZP, Zhang XB, 2006. Advances in production and comprehensive utilization of *Clanis bilineata tsingtauca*. *Entomological Journal of East China*, 15(3): 192–196. [吕飞, 刘玉升, 王振鹏, 张秀波, 2006. 豆天蛾生产与综合利用的研究进展. *华东昆虫学报*, 15(3): 192–196.]
- Luo LZ, Li GB, Hu Y, 1995. Relationship between flight capacity and oviposition of oriental armyworm moths, *Mythimna separata* (Walker). *Acta Entomologica Sinica*, 38(3): 284–289. [罗礼智, 李光博, 胡毅, 1995. 粘虫飞行与产卵的关系. *昆虫学报*, 38(3): 284–289.]
- Pang Z, Long SW, 1975. Brief report on the observation of *Ampelophaga rubiginosa*. *Entomological Knowledge*, 12(4): 24–25. [庞震, 龙淑文, 1975. 葡萄天蛾的观察简报. *昆虫知识*, 12(4): 24–25.]
- Roeder KD, Treat AE, Vandenberg JS, 1968. Auditory sense in certain sphingid moths. *Science*, 159(3812): 331–333.

- Nieukerken EJ, Kaila L, Kitching IJ, Kristensen NP, Lees DC, Minet J, Mitter C, Mutanen M, Regier JC, Simonsen TJ, Wahlberg N, Yen SH, Zahiri R, Adamski D, Baixeras J, Bartsch D, Gielis BA, Hättenschwiler P, Hausmann A, Holloway JD, Kallies A, Karsholt O, Kawahara AY, Koster SJC, Kozlov MV, Lafontaine JD, Lamas G, Landry JF, Lee S, Nuss M, Park KT, Penz C, Rota J, Schintlmeister A, Schmidt BC, Sohn JC, Solis MA, Tarmann GM, Warren AD, Weller S, Ykovlev RV, Zolotuhin VV, Zwick A, 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758 //Zhang ZQ (ed.). *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness*. *Zootaxa*, 3148: 212–221.
- Owens HL, Lewis DS, Condamine FL, Kawahara AY, Guralnick RP, 2020. Comparative phylogenetics of *Papilio* butterfly wing shape and size demonstrates independent hindwing and forewing evolution. *Systematic Biology*, 69(5): 813–819.
- Ray RP, Nakata T, Henningson P, Bompfrey RJ, 2016. Enhanced flight performance by genetic manipulation of wing shape in *Drosophila*. *Nature Communications*, 7: 10851.
- Rhainds M, Kettela EG, 2013. Oviposition threshold for flight in an inter-reproductive migrant moth. *Journal of Insect Behavior*, 26(6): 850–859.
- Roeder KE, Treat AE, Vandeberg JS, 1968. Auditory sense in certain sphingid moths. *Science*, 159(3812): 331–333.
- Ruiz KP, Bruce A, Ch é r é mond NE, Stratton CA, Murrell EG, Gillette S, Morrison III WR, 2022. Field trapping and flight capacity of *Eucosma giganteana* (Riley) (Lepidoptera: Tortricidae) in response to behaviorally active congeneric semiochemicals in novel silflower agroecosystems. *Insects*, 13, 350.
- Shi J, Chen F, Keena MA, 2015. Differences in wing morphometrics of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) between populations that vary in female flight capability. *Annals of the Entomological Society of America*, 108(4): 528–535.
- Srivastava V, Keena MA, Maennicke GE, Hamelin RC, Griess VC, 2021. Potential differences and methods of determining gypsy moth female flight capabilities: Implications for the establishment and spread in novel habitats. *Forests*, 12: 103.
- Su JW, Liu XH, Ge F, 2014. Flight activity of Asiatic rice borer, *Chilo suppressalis* (Walker) male in rice field. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 12(3): 162–164. [苏建伟, 刘向辉, 戈峰, 2004. 水稻二化螟雄蛾飞行活动节律的研究. *中国生态农业学报*, 12(3): 162–164.]
- Sun XT, Xu RB, Ge SS, Fu XW, Zhao XC, Wu KM, 2019. Effects of photoperiod on the eclosion, reproduction and flight performance of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Environmental Entomology*, 41(5): 1045–1056. [孙晓婷, 徐瑞斌, 葛世帅, 付晓伟, 赵新成, 吴孔明, 2019. 光周期对棉铃虫羽化、生殖和飞行的影响. *环境昆虫学报*, 41(5): 1045–1056.]
- Tang JH, Cheng YX, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, 2016. Effects of age, temperature and relative humidity on free flight activity of the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Plant Protection*, 42(2): 79–83. [唐继洪, 程云霞, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 2016. 蛾龄、温度和相对湿度对草地螟自主飞行能力的影响. *植物保护*, 42(2): 79–83.]
- Tu YG, Wu KM, Xue FS, Guo YY, 2008. Influence of host plants on larval development, adult fecundity and flight ability of the common cutworm, *Spodoptera litura*. *Cotton Science*, 20(2): 105–109. [涂业苟, 吴孔明, 薛芳森, 郭予元, 2008. 不同寄主植物对斜纹夜蛾生长发育、繁殖及飞行的影响. *棉花学报*, 20(2): 105–109.]
- Wang LY, 1980. Study on the biology of *Parum colligata* (Walker). *Entomological Knowledge*, 17(6): 264–266. [王林瑶, 1980. 构月天蛾的生活习性研究. *昆虫知识*, 17(6): 264–266.]
- Wang MC, You ZP, 1986. Studies on the ultrastructure of flight muscles in relation to flying capacity of the black cutworm moths (*Agrotis ypsilon* Rottemberg). *Acta Entomologica Sinica*, 29(3): 252–258. [王萌长, 尤子平, 1986. 小地老虎飞行肌的超微结构与飞行能力的研究. *昆虫学报*, 29(3): 252–258.]
- Wang W, Yin J, Cao YZ, Li KB, 2013. The effect of feeding and mating on the development of flight muscle in *Agrotis ypsilon*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1573–1585. [王伟, 尹姣, 曹雅忠, 李克斌, 2013. 饥饿和交配对小地老虎飞行肌发育的影响. *应用昆虫学报*, 50(6): 1573–1585.]
- Wang WH, Zhang L, Cheng YX, Pan WD, Jiang XF, 2018. Effect of magnetic fields on the orientation behavior of the oriental armyworm *Mythimna separata* (Walker). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(5): 794–801. [王伟弘, 张蕾, 程云霞, 潘卫东, 江幸福, 2018. 粘虫飞行定向行为与不同磁场环境的关系. *应用昆虫学报*, 55(5): 794–801.]
- Wei SJ, Fan X, Gu Y, Wang ZH, Gong YJ, Jin GH, Shi BC, 2013. Preliminary study of the effect of age and mating on the flight ability of the diamondback moth *Plutella xylostella*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 474–482. [魏书军, 范潇, 顾耘, 王泽华, 宫亚军, 金桂华, 石宝才, 2013. 不同日龄及交配前后小菜蛾飞行能力. *应用昆虫学报*, 50(2): 474–482.]
- Willmott AP, Ellington CP, 1997a. The mechanics of flight in the hawkmoth *Manduca sexta* I. kinematics of hovering and forward flight. *Journal of Experimental Biology*, 200(21): 2705–2722.
- Willmott AP, Ellington CP, 1997b. The mechanics of flight in the

- hawkmoth *Manduca sexta* II. Aerodynamic consequences of kinematic and morphological variation. *Journal of Experimental Biology*, 200(21): 2723–2745.
- Willmott AP, Ellington CP, Thomas AR, 1997. Flow visualization and unsteady aerodynamics in the flight of the hawkmoth, *Manduca sexta*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B*, 352(1351): 303–316.
- Wiman NG, Walton VM, Shearer PW, Rondon SI, Lee JC, 2015. Factors affecting flight capacity of brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae). *Journal of Pest Science*, 88: 37–47.
- Wone BWM, Pathak J, Davidowitz G, 2018. Flight duration and flight muscle ultrastructure of unfed hawk moths. *Arthropod Structure and Development*, 47(5): 457–464.
- Wu CB, 1982. Study on the bionomics of the sphynx moth, *Dolbina tancrei* Staudiger. *Journal of Sichuan University*, 19(1): 89–98. [吴次彬, 1982. 星绒天蛾生物学特性的研究. 四川大学学报, 19(1): 89–98.]
- Xie DJ, Zhang L, Cheng YX, Jiang YY, Liu J, Jiang XF, 2019. Effect of temperature on flight capacity of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 45(5): 13–17. [谢殿杰, 张蕾, 程云霞, 姜玉英, 刘杰, 江幸福, 2019. 温度对草地贪夜蛾飞行能力的影响. 植物保护, 45(5): 13–17.]
- Xu YL, Yu YM, Zhang XX, Cui JX, 2011. Flight capacities of early adult of *Ostrinia furnacalis*. *Journal of Henan Institute of Science and Technology*, 39(4): 36–41. [徐艳聆, 于艳敏, 张肖霞, 崔建新, 2011. 玉米螟成虫羽化早期飞行能力研究. 河南科技学院学报, 39(4): 36–41.]
- Yang R, Luo Y, Shi J, 2017. The influence of geographic population, age, and mating status on the flight activity of the Asian gypsy moth *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidiae) in China. *Applied Entomology & Zoology*, 52(2): 265–270.
- Yao Q, Zhang ZT, Lai FX, Fu Q, Li BJ, Wen LP, 2001. Numerical analysis on wing-form of five migratory moths and non-migratory similar species. *Acta Entomologica Sinica*, 44(1): 72–78. [姚青, 张志涛, 赖凤香, 傅强, 李宝娟, 文丽萍, 2001. 五种迁飞蛾类及非迁飞近似种前翅形状的数值分析. 昆虫学报, 44(1): 72–78.]
- Yu GY, 2015. Moths in Beijing. Beijing: Science Press. 207–227. [虞国跃, 2015. 北京蛾类图谱. 北京: 科学出版社. 207–227.]
- Zhang ZT, Chen W, Fu Q, Li GB, Li BJ, 1996. Cluster analysis for projection parameters of the wings in 71 selected moths (Lepidoptera: Heteroneura). *Acta Entomologica Sinica*, 39(2): 173–179. [张志涛, 陈伟, 傅强, 李光博, 李宝娟, 1996. 若干蛾类翅面正投影形状聚类分析(鳞翅目: 缙翅亚目). 昆虫学报, 39(2): 173–179.]
- Zhao GX, Yang XR, Sun GR, Liu YQ, 2020. Preparation of *Clanis bilineata tsingtauca* Mell pupa protein hydrolysate beverage. *Food Research and Development*, 41(20): 162–168. [赵国秀, 杨鑫茹, 孙广仁, 刘艳秋, 2020. 豆天蛾蛹蛋白水解饮料的研制. 食品研究与开发, 41(20): 162–168.]
- Zheng YX, Wang Y, Dai BY, Li Z, Huo QR, Cui JX, Liu H, Li XH, Hughes AC, Zhang AB, 2021. Flight mill experiments and computer simulations indicate islands recruit more capable flyers of moths. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 771719.
- Zheng ZQ, Zhang XX, Xie JY, Mi XY, 2000. Flight capacity and facultative migration of cotton bollworm. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11(4): 603–608. [郑祖强, 张孝羲, 谢俊英, 密秀云, 2000. 棉铃虫飞行能力和兼性迁飞的初步研究. 应用生态学报, 11(4): 603–608.]
- Zhu HF, Wang LY, 1997. Fauna Sinica Insecta. Vol. 11. Lepidoptera: Sphingidae. Beijing: Science Press. 262–263. [朱弘复, 王林瑶, 1997. 中国动物志昆虫纲第 11 卷鳞翅目天蛾科. 北京: 科学出版社. 262–263.]
- Zou JC, Sun Y, Yang Y, Yang YZ, Zhang ZX, Wang SY, Su HH, 2017. Cadmium stress significantly affects the flight performance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) adults. *Acta Entomologica Sinica*, 60(9): 1021–1030. [邹金城, 孙宇, 杨勇, 杨益众, 张子昕, 王思雨, 苏宏华, 2017. 镉胁迫显著影响甜菜夜蛾成虫的飞行能力. 昆虫学报, 60(9): 1021–1030.]