综述

烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* (Guenee) 研究新进展^{*}

郭线茹 马继盛 罗梅浩 蒋金炜

摘要

本文在查阅 90 年代以来国内外有关烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* (Guenee) 研究文献基础上, 较全面地概述了烟夜蛾生理学、行为、病理学、生态学、测报与防治等的最新研究成果。

关键词: 烟夜蛾 生理学 生态学 生物技术

烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* (Guenee) 又名烟实夜蛾、烟青虫, 是世界动物区系中的东洋、古北、澳洲、非洲区共有种, 我国各省区均有分布。已记录的寄主植物约 70 多种, 栽培植物中的主要寄主是烟草和辣椒。

90 年代以前, 对烟夜蛾的研究多集中在一般形态、生物学特性、发生规律及防治等方面。随着科学技术的发展和研究手段的提高, 进入 90 年代后, 烟夜蛾的研究也进入了一个崭新的阶段, 不论是研究方法还是研究内容, 都是以往研究所无法比拟的。现就 90 年代以来国内外有关烟夜蛾的研究进行回顾和综述。

1 年生活史及行为学(Ethology)

在我国, 自 1992 年开展全国性的烟草昆虫调查研究以来, 已基本查明了烟夜蛾在我国各主产烟区的年生活史, 各地为害烟草的主要世代均是 1~3 代^[1]。

在韩国, 烟夜蛾幼虫每年出现 2~3 个高峰, 迟栽烟田幼虫密度高于早栽烟田^[2]。在菲律宾, 烟草种植后 11~13 周烟夜蛾卵量达到高峰, 13~15 周幼虫数量达到高峰^[3]。

成虫羽化后出现求偶、交配、产卵等一系列生殖行为。求偶持续时间个体间变化很大, 平均 24.3min^[4], 2 日龄雌蛾交配率最高^[5]。2~4 日龄的雌蛾产卵量最多, 约占总产卵量的 77.85%^[6]。产卵量的多少与成虫补充营养关系密切, 饲喂多维葡萄糖的雌蛾平均产卵量 526.2 粒/头, 最多 916 粒, 而饲以清水的最多仅 332 粒^[6]。

卵色变化能表征胚胎发育进程及幼虫的孵化。29℃左右条件下, 卵初产下时呈乳白色, 12h 渐变为米黄色, 64h 顶端出现灰褐色点, 68h 灰褐色点变黑, 此后 6h 即开始孵化^[7]。

室内用烟叶饲养幼虫时, 既有五龄化蛹的, 也有六龄化蛹的, 极少数个体可到七龄化蛹。幼虫体色因龄期、饲料状况等的不同而表现出较大差异。幼虫头壳宽度随龄期的增加而呈几何级数增长, 至化蛹时, 稳定在 2~3mm^[7]。

我国各地烟夜蛾均以蛹越冬。蛹有滞育和非滞育之分。滞育的主要敏感龄期为六龄幼虫^[8]。滞育蛹糖类和可溶性蛋白质的含量高于非滞育蛹, 而非滞育蛹的耗氧量明显高于滞育蛹^[8]。

2 形态及解剖学

随着研究设备的不断更新和研究手段的改进, 形态研究已进入了超微阶段, 如 Kon^[9] 等用电镜观察了成虫触角感器的形态、分布及超微结构; Lu 等^[10] 比较了烟夜蛾与其它 11 种夜蛾科昆虫卵的超微结构, 包括卵壳花纹构造、卵孔区特征等; Sinnino 等^[11] 描述了包括烟夜蛾在内的 21 种烟草鳞翅目昆虫蛹的外部形态、颜色等, 并给出了蛹的鉴别特征。

解剖雄蛾生殖系统后发现, 精囊中有 3.3% 的精子为畸形的多尾精子, 所检测个体中有 28% 的个体有这种精子, 在精细胞核内还发现了类病毒颗粒(virus-like particles, VLPs), 但又证实多尾精子的出现与 VLPs 没有直接关系, 而畸形精子细胞中经常含有 VLPs。其原因目前尚不明了^[12]。

*郭线茹, 女, 大学, 教授, 河南农业大学生物工程学院 郑州, 450002

马继盛, 罗梅浩, 蒋金炜, 通讯地址同第一作者

收稿日期: 2000-04-28

3 病理及生理学

研究发现, 烟夜蛾幼虫感染核多角体病毒(NPV)后, 中肠围食膜层逐渐变厚, 颜色呈乳白色, 脆弱易断^[13]。感染 NPV 24h 后, 血淋巴蛋白含量比健康个体有所增加, 72h 后其含量急剧下降, 而健康个体在 72h 和 120h 时均达到最高值, 因而推测 NPV 的侵染抑制了蛋白质的合成^[14]。幼虫感染苏云金芽孢杆菌 *Bacillus thuringiensis* (以下简称 *B. t*) 时, 血淋巴易产生抗菌蛋白。抗菌蛋白的活性在幼虫受感染后 48h 最高, 并从中分离出了 2 种抗 *B. t* 和大肠杆菌 *Echerichia coli* 的蛋白质 G-I 和 G-II^[15]。烟夜蛾幼虫取食苏云金芽孢杆菌 δ -内毒素或将 δ -内毒素直接注入末龄幼虫体腔时, 血淋巴酯酶活性有不同程度的提高, 且后一种处理的作用更强。2 种处理均能诱发血淋巴羧酸酯酶和胆碱酯酶的活性。Yoo 等^[16]认为这可能是幼虫保护自身免受毒害的一种生理反应。

利用不同直径的皮下针穿刺幼虫体壁和使幼虫感染 2 种不同株系的大肠杆菌, 24 ~ 72h 收集幼虫血淋巴检测抗菌活性, 发现在 *Echerichia coli* HB101 和枯草杆菌 *B. subtilis* BD170 周围形成了抑菌环, 24h 后菌落在血淋巴中的生长受到抑制^[17]。Chen 等^[18]和 Weng 等^[19]分别用电镜观察了从烟夜蛾幼虫体内分离出来的质多角体病毒 CPV 和黄地老虎 NPV (AsNPV) 的形态, 发现 AsNPV 为不规则形, 大小为 0.7 ~ 2.6nm; 烟夜蛾幼虫也会被另一种 CPV 感染, 这种病毒对烟夜蛾三龄幼虫的 LC_{50} 为 2.895×10^5 粒子/mL, LD_{50} 为 5.0×10^6 粒子/mL^[20]。

利用二乙氨基纤维素层析法提取烟夜蛾幼虫中肠蛋白酶, 发现这些可溶性蛋白酶主要是丝氨酸蛋白酶, 其最适 pH 值为 4 ~ 10, 最适温度为 55 ~ 60℃, 有较宽的 pH 稳定范围, 丹宁酸对其有选择抑制作用。初步认为这种抑制作用对烟夜蛾幼虫消化有影响^[21]。

幼虫取食二嗪农和尼古丁后, 中肠细胞色素 P-450 加单氧酶(一种重要的解毒酶)活性和幼虫死亡率不同, 取食二嗪农的幼虫死亡率比取食尼古丁的高。其原因部分是由于尼古丁能诱发中肠细胞色素 P-450 加单氧酶的活性^[22]。幼虫取食人工饲料时, 中肠组织细胞色素 P-450 加单氧酶活性比脂肪体的高 3 倍, 而取食烟草时这种酶的活性更高^[23]。

4 人工饲料研究

已经研制成功 2 种人工饲料。一种主要成分是麦

胚、酵母粉、番茄酱和辣椒粉。与自然食料相比, 用这种饲料饲养的幼虫生长快, 发育整齐, 存活率高, 蛹较重, 成虫繁殖力强。在饲料中加入 0.1% ~ 0.2% 氯化钠对幼虫生长有促进作用。六龄幼虫对该饲料中的干物质、能量和氮的同化率分别为 38.5%、43.9% 和 48.5%。连续饲养 12 代, 幼虫的存活率在 57% ~ 92%^[24]; 另一种配方适用于饲养烟夜蛾、棉铃虫、红铃虫 *Pectinophora gossypiella* 和亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 等多种鳞翅目昆虫, 其主要成分是麦胚、干酪素和蔗糖。与对照相比, 连续饲养 5 代的蛹重未发生明显变化。5 代以后成虫的交配、产卵及幼虫的生长发育未见有衰退现象^[25]。

5 抗虫基因修饰烟草的研究

自 1978 年 Vaeck 等首次报道 *B. t* 基因修饰的烟草抗烟夜蛾后, 基因工程为提高烟草品种抗虫性开辟了一条新途径。

Kim 等^[26]将 *B. t* subsp. *Kurstaki* HD-1 的杀虫晶体蛋白的 Cry II A 基因转入大肠杆菌, 发现这种基因的表达产物对烟夜蛾幼虫具有生物活性。Li 等^[27]将 HD-1 的 4 种不同片段的杀虫蛋白基因 Cry I A(C) 转入品种为 NC89 的烟草, 获得的再生植株对烟夜蛾有抗性, 其中具 1.8kb 基因片段的烟株杀虫活性最高, 50% 的烟株最高杀虫率达 90% ~ 100%。通过对具有较高抗虫性的 F₁ 和 F₂ 烟株的遗传分析和进一步的抗虫性鉴定表明, *B. t* 毒蛋白基因和抗虫特性稳定遗传, 并初步筛选到了抗虫纯合株系 D8-14 和 D19-8。

在我国, 范云六等将蛋白酶抑制剂 II 基因导入烟草获得了基因修饰抗虫烟草, 中国科学院微生物研究所和河南农业大学合作又将 *B. t* 晶体蛋白基因和蛋白酶抑制剂 II 基因同时导入 NC89 中, 经连续多代分离筛选, 培育出了“抗虫 931”双基因修饰纯合系。田间和室内鉴定发现, “抗虫 931”对烟夜蛾幼虫具有稳定的杀虫作用, 幼虫取食 2 ~ 3d 即死亡, 不同龄期表现一致^[28]。

6 性信息素研究及其应用

烟夜蛾性信息素的研究始于 1991 年。Sugie 等^[29]用 GC-MS 分析了烟夜蛾日本种群处女蛾的性信息素组分, 在性信息素腺体中共鉴定出了 7 种组分。其后, Cork 等^[30]报道, 韩国种群雌性信息素有 9 种组分。在我国, 刘孟英报道, 北京种群的雌性信息素腺体

提取物中有 6 种组分^[31]。通过比较各组分在中国、泰国和韩国的田间试验结果,认为烟夜蛾种内存在着明显的多态性 (polymorphism)。司胜利、鲁玉杰^[32, 33] 等报道,河南种群雌性信息素腺体有 11 种组分,云南种群 8 种组分;在光周期对性信息素合成的影响^[34],头部提取物对信息素合成的激活活性^[32],田间诱捕试验以及雄蛾的风洞行为和 EAG 反应^[35],性信息素组分变动规律^[36]和体内合成规律^[32],性信息素交配抑制因子^[32],不同世代、取食不同食物的个体性信息素组分及比例等^[5]方面开展了深入研究,并发现在标准性信息素混合物中加入大于 1% 的 Z9-十四烯醛,田间和网室内的雄蛾诱集量明显减少^[37]。

在研究雌性信息素的同时,有些学者也开展了雄性信息素及信息素感受器的研究。黄勇平^[38]分析了雄蛾味刷的正己烷浸提液,发现有 17 种组分,Yong 等报告了雌蛾和雄蛾触角上信息素感受器的形态、分布及超微结构,Berg 等^[39]研究了 *Heliothis* 属 12 种夜蛾的种内和种间性信息素受体神经元,发现烟夜蛾雄蛾感受性信息素的受体神经元有 3 种类型:第一类是感受性信息素主成分 Z9-16: Ald 的神经元;第二类能感受并非同种雌蛾释放的 Z9-14: Ald,并能感受同种性信息素主成分;第三类是感受次要成分 Z11-16: Ald 的。

在烟夜蛾合成性诱剂的研究和应用方面,日本开展得最早^[29]。此后,中国、英国、韩国也有报道。蔡剑平等^[40]在北京郊区辣椒地进行了诱蛾试验,认为田间诱蛾活性主要是 Z9-16: Ald 与 Z11-16: Ald 特定比例的混合物表现的。文礼章等^[41]利用中科院动物所提供的 11 种合成样品在湖南烟区进行测报试验,其中 3 种的效果较好。

7 与生态因子关系的研究

7.1 温湿度

温度影响各虫态的发育历期、发育速率、存活率、雌蛾寿命及产卵量,且对滞育的形成起着明显的调节作用。22~24℃有利于滞育的形成^[8]。恒温和变温条件下所测得的各虫态的发育起点温度和有效积温有所不同^[42, 43]。谢立群^[43]拟合了卵、幼虫、蛹的发育速率与温度关系的 Logistic 方程。

湿度影响烟夜蛾的发生量。通常,高温高湿(32℃, RH94%)条件下,卵的存活率较低,而高温和低温条件下,未龄幼虫的存活率低^[43]。湿度也影响雌性

成虫的产卵期和产卵量,经保湿处理饲养的雌蛾产卵量明显多于不经保湿处理的,且产卵期也明显延长^[6]。

7.2 光照

光照与滞育关系密切。22℃条件下,每日光照 9~13h 时,安徽凤阳种群 90% 以上的个体滞育,超过 13h 滞育率明显下降。24℃和 26℃时滞育的临界光周期分别是 13h11min 和 13h04min^[8]。

7.3 虫口基数

当代虫口基数直接影响下代种群数量。据在山东沂水调查,越冬蛹平均 15631.5 头/hm² 的烟田,翌年一代幼虫量达 267~373 头/百株,而 5547 头/hm² 的烟田仅 46~124 头/百株。

7.4 栽培制度

据在山东、云南等地调查,套种花生、小麦的烟田或麦茬烟田烟草受害株率一般在 80% 以上,而单作烟田仅 15%。在豫西,地膜覆盖烟田发生量大,为害重,为害期较长^[44]。

7.5 烟草品种

不同品种对烟夜蛾的抗性不同,Nandihaili 等^[2]调查了 4 个烟草品种上烟夜蛾的发生情况,发现 NC-744 上幼虫密度始终最高,而 Burley-21 和 NC82 上较低。杨效文等^[45]对 50 个烟草品种的自然抗性研究后发现,亮黄、息峰、大柳叶、大黄金等 5 个品种为高抗品种,同时发现不同年份同一品种的相对抗性不同,因而提出鉴定品种抗性时,除考虑品种本身的抗虫性外,还应考虑诸如气候、天敌、栽培措施等多方面的因素。

7.6 天敌

天敌对烟夜蛾种群数量有一定的调节作用。在印度,3 种姬蜂即棉铃虫齿唇姬蜂 *Camptopletis chlorideae*、钝唇姬蜂 *Eriborus argenteopilosus* 和小菜蛾弯尾姬蜂 *Diadegma fenestralis* 对烟夜蛾种群数量具有较强的抑制作用^[46]。Wen 等^[47]认为,微粒子 *Nosema aenescens* sp. nov 能侵染烟夜蛾、亚洲玉米螟等成虫。韩国早栽烟田棉铃虫齿唇姬蜂在烟夜蛾幼虫的第二次高峰后有一个短暂的寄生高峰,而在迟栽烟田寄生率与幼虫高峰期基本一致。田间释放雌蜂试验发现,最高寄生率可达 86.1%,释放区烟叶受害率 8.7%,未释放区受害率 23.2%,化防区受害率 1.6%^[2]。

8 种群分布型及密度估测技术

空间分布型表征着昆虫在田间及寄主植物上的自

然分布形态, 研究空间分布型可为种群密度估测提供理论依据。调查表明, 在烟田, 烟夜蛾卵多分布于叶片上, 且背面卵量(占总卵量的66.3%)多于正面(占33.7%)^[48]。叶背面卵量的93.2%分布于离叶缘1~2cm处^[49]。卵在烟株上的垂直分布特征是上部多于下部, 烟草打顶前约有59.5%的卵位于蕾尖上, 35.5%位于上部1~8片叶上; 打顶后, 95%的卵分布于上数1~8片叶上^[50]; 留种田6、7月份分别有88.7%和94.4%的卵位于蕾花上^[51]。

对卵在烟田的水平分布, 研究结果不尽一致。河南、湖南的研究表明, 无论是一般烟田还是留种田, 一、二、三代卵在烟田均为聚集分布^[49~51], 而 Han 等^[48]的研究认为, 卵在烟田为均匀分布。

在烟田, 第二代幼虫二龄盛期为均匀分布, 且密度越高, 分布越均匀^[52]。

卵在烟株上明显分为顶部1~8叶和9叶以下两层, 因此可用两级抽样技术估测烟田的卵量。研究表明, 每块春烟田分别抽查220、98和55株上部8片叶上的卵量, 即可满足相对精度 $D=0.10、0.15$ 和 0.20 的要求, 下部叶上的卵量可忽略不计^[50]。而麦茬烟田每块分别抽查87、39和22株烟的蕾尖和上部6片叶上的卵量, 即可满足上述不同精度的要求^[51]。

9 为害损失与防治措施

李元喜等^[53]在构建烟草生长发育模拟模型的基础上, 组建了包括烟夜蛾在内的所谓“洞食性害虫”为害损失模型。烟夜蛾幼虫食量随虫龄增加而增大, 各龄间食量大致以2.7~2.8的倍数上升, 一头幼虫一生的食叶面积约 82.2cm^2 ^[27]; 一至三龄幼虫取食量仅占总量的3.22%, 四至五龄占96.78%^[54]。

由于研究方法、烟草品种、烟叶价格、世代的不同, 有关防治指标研究报道不一^[54, 55]。

关于防治研究, 主要进行了以下工作: 利用拟除虫菊酯类杀虫剂防治幼虫试验^[56, 57], 释放天敌如小菜蛾弯尾姬蜂^[46]和棉铃虫齿唇姬蜂防治幼虫^[2], 利用*B. t*制剂和棉铃虫NPV制剂对幼虫的防效试验^[58~60], 昆虫生长调节剂IKI-7899防治幼虫的试验以及性诱剂诱杀雄蛾的研究^[61, 62]和抗虫基因修饰烟草的研究等^[27, 28]。

综上所述, 近10年来, 烟夜蛾研究取得了长足进展。随着科学技术的进步和烟草等寄主作物生产水平的提高, 作者认为, 对烟夜蛾, 近期内需在种群分化及

多态性、生物抑制、性信息素开发利用、植物源性诱杀剂、抗药性分子机理等方面开展深入研究。

参考文献

- 1 贺仲麟, 等. 烟草昆虫学. 北京: 中国科学技术出版社, 1993.
- 2 Nandihaili B S, Lee Joonho et al. Seasonal occurrence of *Campoletis chloridae* Uchide and its control efficacy on the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Guenee) in tobacco field in Suwon. Korean J. of Applied Entomology, 1995, 32(2): 147~153.
- 3 Marcos T F, Rejesus R S. Population dynamics of *Helicoverpa* spp. in tobacco growing areas of Ilocos Norte and La Union. Philippine Entomologist, 1992, 8(6): 1227~1246.
- 4 Kamimura M & Tatsuki S. Die rhythms of calling behavior and pheromone production of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Chem. Ecol., 1993, 19(12): 2953~2963.
- 5 任应党. 烟夜蛾雌性信息素的研究. 河南农业大学硕士论文, 1997.
- 6 陈显俊, 等. 烟青虫生物学特性观察. 湖南烟草, 1994(增): 53~54.
- 7 罗梅浩, 郭线茹, 等. 烟青虫生物学特性研究. 中国烟草昆虫研究: 理论与实践. 北京: 中国农业科技出版社, 1996.
- 8 谢立群, 蒋明星, 等. 烟青虫滞育特性的研究. 植物保护学报, 1997, 24(3): 199~203.
- 9 Kon Y H, Park K C et al. Antennal sensilla in adult *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae): morphology, distribution and ultrastructure. Annals of the Entomological Society of America, 1995, 88(4): 519~530.
- 10 Lu Tseng, Wang Sumei et al. The classification of the eggs of some Chinese Noctuidae (Lepidoptera) I. Acta Entomologica Sinica, 1995, 38(1): 97~102.
- 11 Sannino L, Balbiani A et al. Comparative morphological study on the immature stages of Lepidoptera tobacco pests. I. Cocoons and pupae Memorie della. Societa Entomologica Italiana, 1990, 70(2): 215~266.
- 12 Degrugillier M E & Newman S M Jr. Hereditary viruses of *Heliothis* Chromatin-associated virus-like particles in testes of six species of *Heliothis* and *Helicoverpa*. F. J. of Invertebrate Pathology, 1993, 61(2): 147~155.
- 13 邓塔, 蔡秀玉. 烟青虫感染核型多角体病毒后围食膜的病变. 昆虫学报, 1992, 35(1): 123~124.
- 14 邓塔, 等. 烟青虫核型多角体病毒的复制及染病后血淋巴蛋白的变化. 昆虫学报, 1993, 36(4): 423~429.

- 15 Yoo C M, Jeong S E et al. Purification of antibacterial proteins in *Heliothis assulta* injected with *Bacillus thuringiensis*. Korean Journal of Zoology, 1994, 37(2): 274 ~ 280.
- 16 Yoo Chong Myung Jeong Eun et al. Changes in hemolymph esterase of *Helicoverpa assulta* treated with *Bacillus thuringiensis* delta-endotoxin. Korean Journal of Entomology, 1995, 25(1): 43 ~ 55.
- 17 Hong O K, Han S S et al. Induction of antibacterial factor in the haemolymph of *Heliothis assulta* (G.) larvae. Korean Journal of Entomology, 1992, 22(2): 129 ~ 138.
- 18 Chen Z R and Cai X Y. Morphology and biochemical characteristics of a cytoplasmic polyhedrosis virus from tobacco budworm, *Heliothis assulta*. Acta Entomologica Sinica, 1994, 37(2): 153 ~ 158.
- 19 Weng Q Y, Cai X Y et al. Some properties of *Agrotis segetum* nuclear polyhedrosis virus. Acta Entomologica Sinica, 1992, 35(1): 53 ~ 58.
- 20 Im D J, Jang D S et al. A cytoplasmic polyhedrosis virus isolated from the oriental tobacco budworm, *Heliothis assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae). Korean Journal of Applied Entomology, 1991, 30(3): 219 ~ 226.
- 21 Xu G and Qin J D. Extraction and characterization of midgut proteases from *Heliothis armigera* and *H. Assulta* (Lepidoptera: Noctuidae) and their inhibition by tannic acid. Journal of Economic Entomology, 1994, 87(2): 334 ~ 338.
- 22 Lee J H and Boo K S. Activity of mixed function oxides in a few insect species in relation to their food source. Korean Journal of Applied Entomology, 1993, 32(3): 219 ~ 229.
- 23 Lee J H and Boo K S. Comparative effects of nicotine and diazinon on larvae mortality and activity of cytochrome P-450 monooxygenases in *Helicoverpa assulta* and *Spodoptera exigua*. Korean Journal of Applied Entomology, 32(2): 218 ~ 221.
- 24 吴坤君, 龚佩瑜, 等. 烟青虫人工饲料的研究. 昆虫学报, 1990, 33(30): 301 ~ 308.
- 25 李文谷, 酆一平, 等. 一种运用于多种棉花鳞翅目害虫的麦胚饲料. 昆虫学研究集刊, 1991, 10: 35 ~ 40.
- 26 Kim Ho San, Kim Sang Hyun et al. Cloning and expression of an insecticide crystal protein Cry II A gene from *Bacillus thuringiensis* Subsp. Kurstaki HD-1. Korean Journal of Applied Entomology, 1993, 32(3): 300 ~ 306.
- 27 Li T Y, Tian Y C et al. Transgenic tobacco plants with efficient insect resistance. Science in China. Series B. Chemistry. Life Sciences and Earth Sciences, 1994, 37(12): 1479 ~ 1488.
- 28 罗梅浩, 等. 转基因抗虫烟草的选育及对烟草夜蛾幼虫的抗性分析. 华北农学报, 1996(增): 43 ~ 49.
- 29 Sugie H, Tatsuki S et al. Identification of the sex pheromone of the oriental tobacco budworm, *Heliothis assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae). Applied Entomology and Zoology, 1991, 26(1): 151 ~ 153.
- 30 Cork A, Boo K S et al. Female sex pheromone of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae): Identification and field testing. Journal of Chemical Ecology, 1992, 18(3): 403 ~ 418.
- 31 刘孟英, 等. 烟夜蛾 *Heliothis assulta* (Guenee) 性信息素组分鉴定及田间诱蛾活性试验. 中国昆虫学会研讨会论文集摘要集, 1990.
- 32 司胜利. 烟夜蛾性信息素及其交配抑制因子的研究. 中国科学院上海昆虫研究所博士论文, 1998.
- 33 鲁玉杰. 烟夜蛾生殖系统发育及不同地理种群雌性信息素的研究. 河南农业大学硕士论文, 1998.
- 34 Kamimura M and Tatsuki S. Effects of photoperiodic changes on calling behavior and pheromone production in the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Insect physiology, 1994, 40(8): 731 ~ 734.
- 35 Park K C, Cork A et al. Biological activity of female sex pheromone of the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae): electroantennography, wind tunnel observation and field trapping. Korean Journal of Applied Entomology, 1994, 33(1): 26 ~ 32.
- 36 Park K C, Cork A et al. Intropopulation changes in sex pheromone composition during scotophase in oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Guenee) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Chemical Ecology, 1996, 22(6): 1201 ~ 1210.
- 37 Boo K S and Park K C. (Z)-9-tetradecenal: a potent inhibitor of pheromone-mediated communication in the oriental tobacco budworm moth *Helicoverpa assulta*. Journal of Comparative Physiology. A. Sensory Neural and Behavioral Physiology, 1995, 177(6): 695 ~ 699.
- 38 黄勇平, 许少甫, 等. 棉铃虫和烟青虫雄性信息素的初步研究. 化学生态学, 1991(1): 5 ~ 12.
- 39 Berg B G and Mustaparta H. The significance of major pheromone components and interspecific signals as expressed by receptor neurons in the oriental tobacco budworm moth, *Helicoverpa assulta*. Journal of Comparative Physiology. A. Sensory Neural and Behavioral Physiology, 1995, 177(6): 683 ~ 694.
- 40 蔡剑平, 刘孟英. 烟青虫性信息素田间诱蛾活性试验. 动

- 物学集刊, 1992, 9: 11~15.
- 41 文礼章, 潘桐. 烟草夜蛾合成性引诱剂的田间诱虫试验及其在测报上的应用. 湖南农学院学报.
 - 42 刘见平, 等. 湖北烟区烟青虫发生情况研究. 昆虫知识, 1994, 31(3): 153~155.
 - 43 谢立群. 烟青虫生理生态特性研究. 南京农业大学博士论文, 1997.
 - 44 李定旭, 陈根强, 等. 豫西烟区地膜覆盖烟田害虫调查分析. 河南农业科学, 1996, 2: 17~19.
 - 45 杨效文, 孙天申, 等. 烟草不同品种对烟青虫自然感虫性的研究. 中国烟草昆虫研究: 理论与实践, 北京: 中国农业科技出版社, 1996.
 - 46 Nikam P K. Ichneumonidae of Indian *Heliothis* Ochsenheimer. *Journal of Entomological Research*, 1990, 14(1): 52~59.
 - 47 Wen J Z and Huang H. Note on *Nosema aenescens* sp. nov (Microspora: Nosematidae), a parasite of *pyrrhalta aenescens* (Fairmaire)(Coleoptera, Chrysomelidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1995, 20(2): 129~132.
 - 48 Han Man Wi, Lee Joon Ho et al. Intro and inter-plant distribution of *Helicoverpa assulta* eggs in red pepper and tobacco field. *Korean Journal of Applied Entomology*, 1994, 33(1): 6~11.
 - 49 陈永年. 烟田内烟青虫卵的分布规律及其在防治决策上的应用. 湖南农学院学报, 1992, 19(增): 450~460.
 - 50 郭线茹, 罗梅浩, 等. 烟青虫/棉铃虫混合种群卵在烟田的空间分布特征研究. I. 中国烟草学报, 1995, 2(3): 23~29.
 - 51 郭线茹, 罗梅浩, 等. 烟青虫/棉铃虫混合种群卵在烟田的空间分布特征研究. II. 中国烟草学报, 1995, 2(4): 1~8.
 - 52 刁朝强, 等. 烟田烟青虫幼虫二龄盛期时的分布型及抽样技术. 中国烟草昆虫研究: 理论与实践, 北京: 中国农业科技出版社, 1996.
 - 53 李元喜. 烟草生长发育及洞食性害虫取食的模拟模型研究. 河南农业大学硕士论文, 1997.
 - 54 刘见平, 等. 湘北烟区烟青虫为害损失及防治指标研究. 中国烟草学报, 1993, 1(3): 19~25.
 - 55 高正良. 烟青虫为害烟草的损失测定及防治指标研究. 中国烟草昆虫研究: 理论与实践, 北京: 中国农业科技出版社, 1996.
 - 56 Julius I, Choong C T et al. Beta-cyfluthrin a synthetic pyrethroid insecticide for the control of lepidopterous pests. *Proceedings of the 3rd International Conference on Plant Protection in the Tropics*, 1992, 2: 71.
 - 57 Nagatsuka H. Effects of two synthetic pyrethroid insecticides on oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenee). *Proceedings of the Karto Tosan Plant Protection Society*, 1991, 38: 201~202.
 - 58 张光裕. 使用棉铃虫核多角体病毒杀虫剂防治辣椒烟青虫. 中国蔬菜, 1992(6): 19~20.
 - 59 张文翰. 苏云金杆菌 83-1 菌株防治烟青虫试验研究. 烟草科技, 1992(4): 45.
 - 60 孟庆雷. 微生物农药与化学农药防治烟青虫试验研究. 烟草科技, 1992(6): 42~43.
 - 61 Liu M Y, Cai J P et al. Sex Pheromone components of the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* Guenee, identification and field trials. *Entomologia Sinica*, 1994, 1(1): 77~85.
 - 62 王恩沛. 应用人工合成烟青虫性信息素大面积诱蛾的研究. 中国烟草学报, 1994, 1(2): 41~45.