

基于全线粒体基因组的草地贪夜蛾系统地位探究及其防控建议

崔浩然, 张茹悦, 李晓影, 李 璵, 王玉玉*, 李 静*

(河北农业大学植物保护学院, 保定 071000)

摘要 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 是一种重要的世界性害虫, 2019 年 1 月传入我国云南。草地贪夜蛾可以为害玉米、高粱、水稻等 350 余种植物, 给我国农林生产带来巨大威胁。随着测序技术的飞速发展, 全线粒体基因组越来越多地被应用到昆虫学研究领域。本研究以灯蛾科 2 种昆虫作为外群, 基于全线粒体基因组数据, 重建了夜蛾科 22 种昆虫的系统发育关系, 对草地贪夜蛾的系统发育地位进行了探究。研究结果发现草地贪夜蛾与斜纹夜蛾和甜菜夜蛾的亲缘关系最近, 与斜纹夜蛾构成姐妹群关系。研究结果为未来的草地贪夜蛾的防控研究提供了理论基础, 同时为草地贪夜蛾的防控方法提出了一些建议。

关键词 草地贪夜蛾; 全线粒体基因组; 系统发育关系; 防控

中图分类号: S433.4 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019492

The phylogenetic position of *Spodoptera frugiperda* based on the complete mitochondrial genome and advices on its prevention & control

CUI Haoran, ZHANG Ruyue, LI Xiaoying, LI Cong, WANG Yuyu*, LI Jing*

(College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China)

Abstract *Spodoptera frugiperda*, a very important worldwide pest, invaded to Yunnan province in January 2019. This pest endangers about 350 species of plants and brought great threats to our agroforestry production. With the rapid development of sequencing technology, the complete mitochondrial (mt) genome has been increasingly applied in the studies of Entomology. The phylogenetic relationships of 22 species from Noctuidae had been reconstructed based on the complete mitochondrial genomes using two species of Arctiidae as outgroup in this study. The phylogenetic relationships among *S. frugiperda*, *S. litura* and *S. exigua* were closer with *S. frugiperda* being sister group of *S. litura*. This study provided theoretical basis as well as some methods for prevention & control of *S. frugiperda*.

Key words *Spodoptera frugiperda*; complete mitochondrial genome; phylogenetic relationship; prevention & control

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 隶属于鳞翅目 Lepidoptera, 夜蛾科 Noctuidae, 灰翅夜蛾属^[1]。成虫翅展 32~40 mm, 灰褐色或浅黄褐色。雄蛾前翅灰棕色, 有淡黄色、椭圆形的环形斑, 肾形斑不明显。环形斑下角有一白色楔形纹, 翅外缘有一明显的近三角形白斑。雌蛾前翅灰褐色或灰色杂以棕色, 无明显斑纹。后翅银白色, 有闪光, 边缘有窄褐色带。卵直径约 0.45 mm, 高约 0.35 mm, 呈圆顶型, 底部扁平; 通常 100~200 粒卵堆积成块状, 表面覆盖成虫的毛和鳞片^[2]。幼虫共 6 龄, 老熟幼虫 30~36 mm。体色黄色、绿色、褐色、深棕色或黑

色, 头部青黑色、橙黄色或红棕色, 4 龄以上的幼虫头部呈黑、棕或者橙色, 具白色或黄色倒“Y”形斑。腹节每节背面有 4 个长有刚毛的黑色或黑褐色斑点。第 8、9 腹节背面的斑点显著大于其他各节斑点, 第 8 腹节 4 个斑点呈正方形排列^[2]。蛹长 14~18 mm, 宽约 4.5 mm。红褐色, 具 2 根刺状臀棘^[2]。

草地贪夜蛾起源于西半球的热带和亚热带地区, 后广泛分布于美洲大陆, 属杂食性昆虫。其取食部位及为害程度与作物的种类、生育期以及幼虫的龄期密切相关^[3]。如在玉米上, 低龄幼虫会取食叶片会造成“窗孔”严重的还会造成落叶, 它们还可以

收稿日期: 2019-09-16 修订日期: 2019-09-20

基金项目: 河北省自然科学基金优秀青年基金(C2019204149); 河北农业大学引进人才科研启动专项(YJ201817)

* 通信作者 E-mail: 王玉玉 wangyy_amy@126.com; 李静 lijing1976416514@163.com

通过吐丝从而借助风力来为害其他植株,而高龄幼虫会采取钻蛀的方式为害玉米穗部,并留下大量蛀孔,严重的会使玉米生长点死亡影响果穗的正常发育^[4]。近些年随着全球化贸易的推进以及各国间日益密集的交流活动,草地贪夜蛾传播的机会和速度大大增加,自 2016 年起,仅 3 年时间就入侵了非洲、亚洲的 50 多个国家和地区^[5]。草地贪夜蛾 2019 年 1 月入侵我国云南,目前已扩散到河南、山东、内蒙古、河北等地,威胁作物面积超过 1 300 万 hm²^[6]。假如不能及时有效地控制草地贪夜蛾的为害,我国农业生产将面临巨大威胁。

线粒体广泛存在于真核细胞内,具备自己的基因组,被称为第二遗传系统,是大多数生物唯一的核外遗传物质^[7]。昆虫线粒体基因组组成相对稳定,基因进化速度较快,排列顺序较为保守,易于分离纯化和 PCR 扩增,且包含比其他基因片段更多的信息(基因排列顺序、RNA 二级结构特征)等特点,被广

泛用于进化、系统发育、生物地理和种群遗传结构等许多方面的研究^[8-13]。近年来,随着测序成本的降低以及高通量测序方法的广泛应用,线粒体基因组被越来越多地应用于昆虫学领域的研究^[14-15]。

目前草地贪夜蛾的线粒体基因组已经公布(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/NC_027836.1),夜蛾科昆虫已经公布的线粒体基因组共 22 条(表 1)。本研究基于全线粒体基因组数据对草地贪夜蛾的系统进化地位进行探究,以期找出其近缘类群,为其防控策略提供理论基础和方向指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究以灯蛾科美国白蛾 *Hyphantria cunea* 和大丽灯蛾 *Aglaomorpha histrio* 两个种作为外群,夜蛾科 22 个种作为内群进行系统发育分析,所有全线粒体基因组数据均来自 GenBank 数据库(表 1)。

表 1 本研究所用的数据信息
Table 1 Data information used in this study

类别 Category	科 Family	种 Species	GenBank 注册号 GenBank accession	长度/bp Length
外群 Outgroup	灯蛾科 Arctiidae	大丽灯蛾 <i>Aglaomorpha histrio</i>	NC_037512	15 472
		美国白蛾 <i>Hyphantria cunea</i>	NC_014058	15 481
内群 Ingroup	夜蛾科 Noctuidae	象夜蛾 <i>Grammodes geometrica</i>	NC_039810	15 728
		金翅夜蛾 <i>Catocala</i> sp.	KJ432280	15 671
		落叶夜蛾 <i>Eudocima phalonia</i>	NC_032382	15 575
		<i>Ctenoplusia limbirena</i>	NC_025760	15 306
		<i>Ctenoplusia agnata</i>	NC_021410	15 261
		<i>Heliothis subflexa</i>	NC_028539	15 323
		细点突夜蛾 <i>Helicoverpa punctigera</i>	NC_023791	15 382
		阿根廷棉铃虫 <i>Helicoverpa gelotopoeon</i>	MG437189	15 235
		烟青虫 <i>Helicoverpa assulta</i>	NC_035890	15 373
		美洲棉铃虫 <i>Helicoverpa zea</i>	NC_030370	15 343
		棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	NC_014668	15 347
		甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	NC_019622	15 365
		草地贪夜蛾 <i>Spodoptera frugiperda</i>	NC_027836	15 365
		斜纹夜蛾 <i>Spodoptera litura</i>	NC_022676	15 388
		二点委夜蛾 <i>Athetis lepigone</i>	NC_036057	15 589
		稻蛀茎夜蛾(大螟) <i>Sesamia inferens</i>	NC_015835	15 413
		<i>Protegitra songi</i>	NC_034938	15 410
		黏虫 <i>Mythimna separata</i>	NC_023118	15 322
		白缘秘夜蛾 <i>Mythimna pallidicosta</i>	MH027985	15 320
		<i>Striacosta albicosta</i>	NC_025774	15 553
		黄地老虎 <i>Agrotis segetum</i>	NC_022689	15 378
		小地老虎 <i>Agrotis ipsilon</i>	NC_022185	15 377

1.2 数据分析

对蛋白质编码基因序列进行多重序列比对截齐,然后通过 MEGA 7^[17]将比对结果串联成为最终

的联合数据集。将整合后的数据集矩阵通过 Mesquite^[18]软件转化为 NEXUS 和 PHYLIP 文件,运用贝叶斯法(Bayesian inference, BI)和最大似然法

(maximum likelihood, ML)进行系统发育树的构建。用 jModelTest 0. 1. 1^[19] 软件确定核苷酸数据的替代模型。用 PhyML 3. 0 ([http:// www. atgc-montpellier. fr/phyml/](http://www.atgc-montpellier.fr/phyml/))在线软件进行最大似然法运算,评价各个节点的支持度^[20]。用 MrBayes 3. 2^[21] 软件进行贝叶斯法的运算,共运行 4 个 MCMC 链,当平均标准离差低于 0. 01 时停止,每 1 000 代储存 1 次,舍弃前 25% 的树,最后计算出合一树。

1.3 基本术语

姐妹群是指在系统发育树任何一个节点上分歧的两个分支,它们相较于其他分支有着更近的亲缘关系,存在着单独的最近共同祖先^[22]。

基部分支是指对于涉及高级阶元的系统树,根据系统树上分支发生的先后顺序,早期发生的分支^[22]。

平均标准离差是 MCMC 分析过程中的一个参数,只有当平均标准离差小于 0. 01 时才说明达到了收敛,MCMC 分析达到稳定状态^[22]。

拓扑结构是系统发育树最重要的特征,是指分类单元在系统树上的分支情况、各分支的排列及相对位置^[22]。

2 结果与分析

本研究选用灯蛾科两种昆虫作为外群,对夜蛾科 22 种昆虫进行系统发育分析。这 22 种昆虫涵盖了包括草地贪夜蛾在内的已经公布全线粒体基因组数据的所有夜蛾科昆虫。基于 13 个蛋白质编码基因,采用最大似然法(ML)和贝叶斯法(BI)进行系统发育树构建,得出的拓扑结构完全一致。研究结果支持象夜蛾 *Grammodes geometrica* 和金翅夜蛾 *Catocala* sp. 的姐妹群关系(PP=1,BS=100),其共同组成夜蛾科的基部分支。*Heliothis subflexa* 与细点突夜蛾 *Helicoverpa punctigera*、阿根廷棉铃虫 *H. gelotopoeon*、烟青虫 *H. assulta*、美洲棉铃虫 *H. zea*、棉铃虫 *H. armigera* 组成一个分支。二点委夜蛾 *Athetis lepigone*、稻蛀茎夜蛾 *Sesamia inferens*、黏虫 *Mythimna separata*、白缘秘夜蛾 *Mythimna pallidicosta*、黄地老虎 *Agrotis segetum*、小地老虎 *Agrotis ipsilon*、*Protegira songi* 和 *Striacosta albicosta* 等组成一个分支,其中黏虫和白缘秘夜蛾构成姐妹群关系,小地老虎和黄地老虎构成姐妹群关系,结点的支持度均达到最大(PP=1,BS=100)(图 1)。

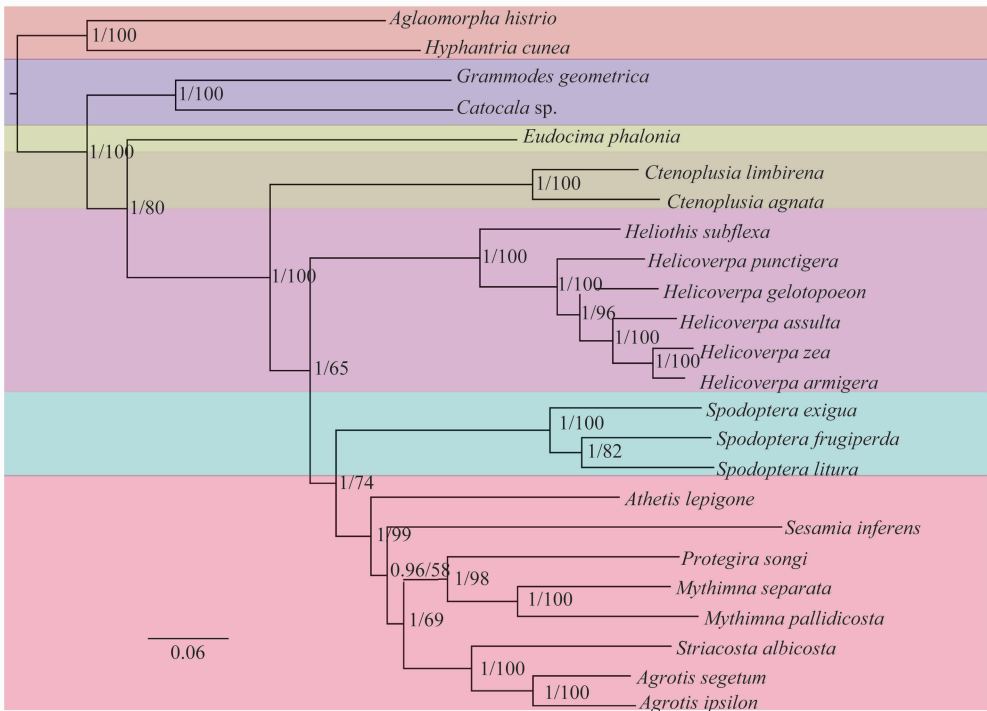


图 1 基于线粒体基因组 13 个蛋白质基因的夜蛾科昆虫系统发育关系图

Fig. 1 Phylogenetic relationships of insects belong to Noctuidae based on the 13 protein coding genes of mitochondrial genome

草地贪夜蛾 *S. frugiperda* 和斜纹夜蛾 *S. litura* 是姐妹群关系(PP=1,BS=82),共同组成甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的姐妹群(PP=1,BS=100),这一结果与赵胜园等人基于生物学特性和形态特征及于昕海等人基于比较基因组学得出的结论一致^[23-24],共同验证了草地贪夜蛾的系统地位。

3 结论

本研究结果发现草地贪夜蛾与斜纹夜蛾亲缘关系最近,共同组成甜菜夜蛾的姐妹群。因此在对草地贪夜蛾的防控过程中,我们可以重点参考斜纹夜蛾的防控策略,同时辅以甜菜夜蛾的防控策略。基于上述结论及前人研究结果,本研究提出以下建议:

1) 农业防治:选用抗虫品种,例如玉米品种‘MP707’、‘MP708’等对草地贪夜蛾具有一定的抗性^[25];加强田间管理,如收获后将土地翻晒、及时清理卵块等^[4];合理轮作倒茬,错开作物敏感生育期与草地贪夜蛾幼虫发生期^[4,28];参照防控斜纹夜蛾的方式,将玉米与对草地贪夜蛾有驱避作用的植物间作等^[4,25-28]。

2) 物理防治:利用糖醋液诱杀^[28];参照斜纹夜蛾或甜菜夜蛾的食诱剂开发针对草地贪夜蛾的食诱剂^[25,28-29]。

3) 生物防治:田间释放寄生性天敌,如赤眼蜂属或黑卵蜂属的寄生蜂^[30];利用核多角病毒^[31];利用绿僵菌、白僵菌等昆虫病原真菌^[32];利用昆虫病原线虫等^[33];还可利用性诱剂进行诱杀^[5]。

4) 药剂防治:国际上用于草地贪夜蛾防治的杀虫剂有高效氯氟氰菊酯、久效磷、甲氨基阿维菌素苯甲酸盐(甲维盐)、氯虫苯甲酰胺、乙酰甲胺磷、丁硫克百威等^[34]。我国尚未有登记产品,可根据农业农村部提出的 25 种应急使用的农药产品合理选择(<http://www.moa.gov.cn/govpublic/>)。赵胜园等利用 8 种农药进行草地贪夜蛾田间防效试验,结果表明乙基多杀菌素、甲维盐、氯虫苯甲酰胺、乙酰甲胺磷对草地贪夜蛾具有较好的速效性和防控效果,是草地贪夜蛾应急防控的首选农药^[35]。

参考文献

[1] SMITH J E, ABBOTT J. The natural history of the rarer lepidopterous insects of Georgia, including their systematic characters, the particulars of their several metamorphoses, and the plants on which they feed, collected from the observations of Mr. John Abbot, many years resident in that country, Volume 2 [M]. Lon-

don: Missouri Botanical Garden Press, 1797: 191 - 192.

[2] 孔德英, 孙涛, 滕少娜, 等. 草地贪夜蛾及其近似种的鉴定[J]. 植物检疫, 2019, 33(4): 37 - 40.

[3] ABRAHAM S P, BATEMAN M, BEALE T, et al. Fall armyworm: Impacts and implications for Africa. Evidence note (2) [R]. Walingford, UK: CAB International, 2017.

[4] 郭井菲, 赵建周, 何康来, 等. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国[J]. 植物保护, 2018, 44(6): 1 - 10.

[5] 王磊, 陈科伟, 钟国华, 等. 重大入侵害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(3): 479 - 487.

[6] 吴秋琳, 姜玉英, 胡高, 等. 中国热带和南亚热带地区草地贪夜蛾春夏两季迁飞轨迹的分析[J]. 植物保护, 2019, 45(3): 1 - 9.

[7] NASS S, NASS M M K. Intramitochondrial fibers with DNA characteristics. II. Enzymatic and other hydrolytic treatments [J]. Journal of Cell Biology, 1963, 19(3): 613 - 629.

[8] WOLSTENHOLME D R. Animal mitochondrial DNA: structure and evolution [J]. International Review of Cytology, 1992, 141(6): 173 - 216.

[9] WILSON A C, CANN R L, CARR S M, et al. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 1985, 26(4): 375 - 400.

[10] CAMERON S L. Insect mitochondrial genomics: implications for evolution and phylogeny [J]. Annual Review of Entomology, 2014, 59(1): 95 - 117.

[11] OLIVEIRA D C S G, RAYCHOUDHURY R, LAVROV D V, et al. Rapidly evolving mitochondrial genome and directional selection in mitochondrial genes in the parasitic wasp *Nasonia* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. Molecular Biology & Evolution, 2008, 25(10): 2167 - 2180.

[12] LI Hu, SHAO Renfu, SONG Nan, et al. Higher-level phylogeny of paraneopteran insects inferred from mitochondrial genome sequences [J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5: 8527.

[13] 陈志腾, 杜予州. 昆虫线粒体基因组重排的研究进展[J]. 环境昆虫学报, 2016, 38(4): 843 - 851.

[14] SIMON C, BUCKLEY T R, FRATI F, et al. Incorporating molecular evolution into phylogenetic analysis, and a new compilation of conserved polymerase chain reaction primers for animal mitochondrial DNA [J]. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 2006, 37(1): 545 - 579.

[15] SIMON C, FRATI F, BECKENBACH A, et al. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers [J]. Annals of the Entomological Society of America, 1994, 87(6): 651 - 701.

[16] THOMPSON J D, GIBSON T J, PLEWNIAC F, et al. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools [J]. Nucleic Acids Research, 1997, 25(24): 4876 - 4882.

[17] KUMAR S, STECHER G, TAMURA K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets [J].

Molecular Biology and Evolution, 2016, 33(7): 1870–1874.

- [18] SUMNER A T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin [J]. Experimental Cell Research, 1972, 75(1): 304–306.
- [19] POSADA D. jModelTest: phylogenetic model averaging [J]. Molecular Biology & Evolution, 2008, 25(7): 1253–1256.
- [20] STÉPHANE G, DUFAYARD J F, LEFORT V, et al. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 [J]. Systematic Biology, 2010, 59(3): 307–321.
- [21] FREDRIK R, MAXIM T, PAUL V D M, et al. MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space [J]. Systematic Biology, 2012, 61(3): 539–542.
- [22] 黄原. 分子系统发生学[M]. 北京: 科学出版社, 2012: 86.
- [23] 叶昕海, 杨义, 梅洋, 等. 草地贪夜蛾基因组注释及分析[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(4): 706–717.
- [24] 赵胜园, 罗倩明, 孙小旭, 等. 草地贪夜蛾与斜纹夜蛾的形态特征和生物学习性比较[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(5): 26–35.
- [25] PRASANNA B M, HUESING J E, EDDY R, et al. Fall armyworm in Africa: a guide for integrated pest management (first edition) [M]. México: International Maize and Wheat Improvement Center, 2018.
- [26] 杨荣明, 朱叶芹, 张瑞平. 江苏省 1999 年甜菜夜蛾发生特点及原因分析[J]. 中国植保导刊, 2000, 20(4): 39.
- [27] 周晓梅, 黄炳秋. 斜纹夜蛾抗药性及其防治对策的研究进展[J]. 应用昆虫学报, 2002, 39(2): 98–102.
- [28] 杨普云, 朱晓明, 郭井菲, 等. 我国草地贪夜蛾的防控对策与建

议[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 1–6.

- [29] FAO. Integrated management of the fall armyworm on maize a guide for farmer field schools in Africa [R]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018.
- [30] CARNEIRO T R, FERNANDES O A. Interspecific interaction between *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) and *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs [J]. Anais da Academia Brasileira de Ciencias, 2012, 84(4): 1127–1135.
- [31] HAASE S, SCIOCCO-CAP A, ROMANOWSKI V. Baculovirus insecticides in Latin America: historical overview, current status and future perspectives [J]. Viruses, 2015, 7: 2230–2267.
- [32] WRIGHT S P, RAMOS M E, AVERY P B, et al. Comparative virulence of *Beauveria bassiana* isolates against lepidopteran pests of vegetable crops [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 2010, 103: 186–199.
- [33] MOLINA-OCCHOA J, LEZAMA-GUTIERREZ R, HAMM J J, et al. Integrated control of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) using resistant plants and entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Steinernematidae) [J]. Florida Entomologist, 1999, 82: 263–271.
- [34] MWANGI D K. Fall armyworm technical brief-maize crop in Kenya [R]. Nairobi: Ministry of Agriculture, Livestock and Fisheries, 2018.
- [35] 赵胜园, 杨现明, 杨学礼, 等. 8 种农药对草地贪夜蛾的田间防治效果[J]. 植物保护, 2019, 45(4): 74–78.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 45 页)

当翅面特征较为明显时,可以根据上述特征进行区分鉴定,但是灯下蛾类的鳞片常常会被损坏,导致一些关键特征不清晰,此时,就需要利用雄性外生殖器的特征进行判断。草地贪夜蛾的雄性外生殖器与斜纹夜蛾非常相似,要特别留意观察阳茎端基环骨化程度,骨化程度弱为草地贪夜蛾,骨化程度强为斜纹夜蛾。旋歧夜蛾的左右抱器瓣上的抱钩异形,右瓣抱钩有锯齿,抱器瓣末端呈棒状。陌夜蛾的抱器瓣呈肘状弯曲,阳茎小。甘蓝夜蛾的抱器瓣末端呈鸟头状(图 6)。识别是监测的重要基础,在草地贪夜蛾发生区,测报技术人员可综合根据形态特征或者生殖器特征对相似种进行区分,准确识别草地贪夜蛾成虫,为预测预报提供虫情。

参考文献

- [1] SPARKS A N. A review of the biology of the fall armyworm [J]. Florida Entomologist, 1979, 62(2): 82–87.
- [2] 姜玉英, 刘杰, 朱晓明. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(2): 33–35.

- [3] 姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 等. 2019 年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测[J]. 植物保护, 2019, 45(6): 10–19.
- [4] 马千里, 吴吉英子, 宋紫霞, 等. 与美国对比分析草地贪夜蛾在我国危害发展趋势[J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(5): 926–936.
- [5] 张智. 北方地区重大迁飞性害虫的监测与种群动态分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [6] 张智, 张云慧, 姜玉英, 等. 草地贪夜蛾覆毛卵块与绒茧蜂茧块的识别特征[J]. 植物保护, 2019, 45(5): 99–101.
- [7] 赵胜园, 罗倩明, 孙小旭, 等. 草地贪夜蛾与斜纹夜蛾的形态特征和生物学习性比较[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(5): 26–35.
- [8] 郭井菲, 静大鹏, 太红坤, 等. 草地贪夜蛾形态特征及与 3 种玉米田为害特征和形态相近鳞翅目昆虫的比较[J]. 植物保护, 2019, 45(2): 7–12.
- [9] 李国平, 王亚楠, 李辉, 等. 河南省苗期玉米田草地贪夜蛾幼虫与常见其他种类害虫的识别特征[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(5): 747–754.
- [10] 陈琦, 段云, 侯艳红, 等. 草地贪夜蛾与玉米灌浆期 3 种常见夜蛾科害虫的形态特征比较[J]. 植物保护: 1–9 [2019–10–09]. <https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019509>.
- [11] 陈一心. 中国动物志. 昆虫纲(鳞翅目: 夜蛾科)[M]. 北京: 科学出版社, 1999.

(责任编辑: 杨明丽)