

李朝晖, 许侨, 蔡京伟, 等. 烟草甲的防治研究进展[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(7): 33–43.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.07.006

烟草甲的防治研究进展

李朝晖, 许 侨, 蔡京伟, 王泽宇, 李加伟, 熊亚南

(江苏中烟工业责任有限公司淮阴卷烟厂, 江苏淮安 223300)

摘要:烟草甲 [*Lasioderrma serricorne* (Fabricius)] 作为世界范围内最重要的烟草仓储害虫之一, 一直是烟草仓储领域的研究热点, 因其食性广、抗药性强和繁殖能力强等特点在防治方面有很多的问题, 现行的防治方法较为单一, 无法应对复杂多样的仓储实际情况, 综述国内外报道的烟草甲的物理、化学和生物防治方法, 并对使用范围广、使用效果好和防治潜力大的一些防治方法进行重点介绍; 近 10 年来分子生物学的迅速发展使烟草甲的研究方法日新月异, 分子生物学成为烟草甲防治研究的重要手段, 综述近 10 年分子生物学与烟草甲研究这 2 个交叉领域中的主要成果, 并对现行烟草甲研究中使用的分子生物学工具进行了评价。

关键词:烟草甲; 化学防治; 物理防治; 生物防治; 分子生物学; 烟草仓储害虫

中图分类号:S435.72 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)07-0033-11

烟草甲 [*Lasioderrma serricorne* (Fabricius)] 属鞘翅目窃蠹科, 是世界烟草仓储行业的重要仓储害虫, 约 3 000 年前在图坦卡蒙的坟墓中首次发现, Fabricius 在 1792 年首次用科学的分类学方法描述了烟草甲^[1], 在卷烟行业兴起的 19 世纪中期就有关于其危害烟草的报道^[1-2]。随着世界范围内卷烟行业生产规模的不断扩大, 卷烟最主要的原材料——烟叶的仓储规模也随之扩大, 且由于新烟草工艺的出现, 烟叶一般须要在仓库内醇化 2~3 年方可使用, 这都导致烟草甲危害范围和规模的扩大。在我国, 每年因蛀烟害虫所引起的烟叶质量损失约占总仓储烟叶数量的 1.64%, 因烟草甲所造成的损失占总损失的 98% 以上^[3]。凌成兴曾在 2016 年的全国烟叶工作大会对全国的烟叶库存进行公示, 截至 2016 年 6 月, 全国烟叶在储烟仓库总库存量约 7 934 万担 (1 担 = 50 kg), 以此数据推论每年因烟草甲所引起的质量损失的烟叶约 130 万担, 以收购价 100 元/kg 计算, 每年约有 65 亿人民币的经济损失; 从国外报道来看, 因烟草甲造成的质量损失的烟叶占总仓储烟叶数量的 1%~5%, 有个别地区虫害发生严重的, 损失可达 50%; 世界范围内每年因烟草甲造成的烟叶经济损失超过 3 亿美元^[4]。烟

草甲不仅通过进食直接降低烟叶质量, 而且烟草甲进食后产生的虫粪及其死亡后的虫尸还会对成品卷烟质量造成影响, 有虫尸和虫粪的卷烟点燃后出现烟气不纯、恶臭气味等现象, 引发消费者投诉。自 2003 年我国加入世界贸易组织 (World Trade Organization, 简称 WTO) 以来, 卷烟市场的竞争从单纯的国有品牌竞争到现在的国际品牌竞争, 且日益激烈, 不合格的卷烟产品极不利于塑造卷烟品牌。因此, 卷烟工业公司对烟叶仓储的要求也不断提高, 但现行烟叶仓储防治烟草甲的方法却较为单一, 且无法保证烟叶在烟草甲威胁下的质量^[5]。本文综合国内外烟草甲的防治方法, 现总结如下。

1 物理防治

1.1 温控防治

1.1.1 高温杀虫 烟叶是卷烟的主要原料, 卷烟企业采购的烟叶通常情况下需要 1~3 年的醇化期, 使烟叶醇化至最佳口感。在田间采回—复烤加工—仓库存储—交付卷烟厂使用这一烟叶传递链上, 复烤加工阶段的高温可以有效杀死田间采回烟叶上可能存在的成虫和虫卵, 在复烤加工的烟叶真空回潮时可有效杀死烟草甲。奚家勤等的研究表明, 当真空回潮温度高于 60 ℃ 持续 3 min、70 ℃ 保持 2 min 或 55 ℃ 保持 4 min, 能杀死所有虫态烟草甲^[6]。

除了在复烤加工阶段杀虫, 还有其他的借助高温杀虫的方法^[7-8]。Makhijani 曾报道利用灌注高

收稿日期: 2020-07-14

基金项目: 江苏中烟淮阴卷烟厂青年创新项目。

作者简介: 李朝晖 (1994—), 男, 江苏淮安人, 硕士, 助理工程师, 主要从事植物保护研究。E-mail: 490980921@qq.com。

温空气杀死仓储害虫的方法,通过灌注高温空气将仓库升温至 50 ~ 60 °C 并保持 24 ~ 36 h,可杀死烟草甲等害虫,这项技术自 2005 年美国禁用甲基溴后得到了广泛的使用^[9];事实上,大部分烟草甲在高温环境中只需几个小时便会死亡,Yu 等报道在 50 °C 条件下保持 166 min 或在 54 °C 条件下保持 38 min 就可以灭杀 99% 各虫态烟草甲^[10]。而对少部分未在短时间内死去的烟草甲,这可能是烟草甲应对高温胁迫的机制起到了作用,Li 等研究表明,烟草甲可以快速适应高温,36 ~ 42 °C 的高温会提升烟草甲的耐热性,经过高温驯化的烟草甲在 42 °C 处理时表现出亚致死性,但随着温度处理时间的延长和处理温度的提高,烟草甲仍会死亡^[11]。

1.1.2 恒温控制 烟草甲幼虫发育起点温度为 17.66 °C,当仓库温度控制在 18 °C 时,烟草甲完成幼虫阶段发育需要 802 d^[12-13]。巴西地区烟草仓库温度常年维持在 18 °C,取得良好的控制效果^[14];我国长沙卷烟厂于 20 世纪 90 年代在浏阳地区常年保持 17 ~ 20 °C 的岩洞内储存烟叶,在储存期间基本无烟草甲危害发生;上海和厦门等地烟叶存储仓库加装了空调调节系统,恒温恒湿,烟叶醇化效果好且无烟草甲发生。通过恒温控制,不仅可以降低烟草甲的危害,还可以更好地控制烟叶醇化进程^[15]。

1.1.3 低温杀虫 烟草甲生物研究表明,在 -20 ~ 5 °C 区间内,随着温度的升高,各虫态均致死的时间为 -20 °C,1 h; -15 °C,5 h; -10 °C,18 h; -5 °C,7 d; 0 °C,13 d; 5 °C,28 d^[16]。基于这一研究成果,许多储烟仓库使用低温灭杀烟草甲。延吉卷烟厂和郑州卷烟厂在冬季开仓利用低温杀虫,延吉卷烟厂开仓 48 h 后所有供试烟草甲全部死亡;郑州卷烟厂经过冬季低温开仓后,供试烟草甲也全部死亡;在国外也有利用低温杀死烟草甲的报道^[17-19]。烟草甲的卵因在各虫态下对化学药剂处理表现低敏感性成为烟叶存储仓库防治的难题,已有多项研究表明,烟草甲的卵在低温处理时表现出高敏感性^[16,20],易被低温杀死,因此低温杀虫是未来烟草甲防治研究中的一个重要方向。

1.2 气调防治

烟草甲必须有足够 O₂ 才能完成生命周期,长期在低氧环境中,烟草甲会很快死亡。据报道,在 0.5% ~ 0.8% O₂ 条件下,烟草甲 LD₉₉ 为 6.9 d^[21]。早在 1918 年,美国 Bailey 等就提出了通过脱氧气调杀虫的方法提高仓储质量的建议。但受制于仓储

条件和生产力水平,化学防治因其经济性仍是防治仓储害虫的主要方法。但随着化学试剂的滥用,人畜中毒和环境污染问题屡见报端,人们逐渐意识到化学药剂对环境的破坏和对人身安全的威胁,1980 年,美国通过了关于利用气体仓储食品的法案,气调防治也逐渐成为仓储领域的研究热门。

1.2.1 充 N₂ 法 N₂ 是地球大气中的重要组成部分,自然空气中约含 78% 的 N₂。研究表明,在储烟仓库充 N₂ 6 d 后,烟草甲各虫态致死率达 100%,与化学防治方法相比,防治时间大大缩短,低氧浓度 (1.5% ~ 2.0% O₂) 环境下对 3 种虫态烟草甲综合致死效果较好,在烟叶养护过程中能够有效杀灭烟草甲^[22-23];李灿对 N₂ 杀虫机制进行了阐述,高压冲 N₂ 后,烟草甲体内氧化作用循环被打破,在烟草甲体内现存糖无氧分解完之后,烟草甲死亡率大幅提升,且在低氧条件下,烟草甲体内呼吸作用不得不分解体内 H₂O,导致烟草甲脱水死亡^[24]。江苏中烟工业有限公司、广东中烟工业有限责任公司部分烟叶仓储库区使用冲 N₂ 杀虫法,取得了很好的防治效果。

1.2.2 充 CO₂ 法 CO₂ 是大气的重要组成,自然空气中约含 0.04% CO₂,因其制造简单也常被用于烟草甲的气调防治。Gerard 以高压二氧化碳处理烟草甲,发现在 4 000 kPa 条件下 30 min 或 3 000 kPa 条件下 50 min,可杀死烟草甲^[1];Navarro 研究了不同温度和气压下 CO₂ 处理后烟草甲的致死作用,结果表明以 30 °C、3 333 Pa 处理烟草甲成虫,成虫 LT₉₉ 为 15 h^[25];Gunasekaran 研究了不同 CO₂ 浓度对烟草甲的致死作用,结果表明以 70%、40% 的 CO₂ 分别处理 48、96 h 后,烟草甲死亡率达 100%,且蛹的耐气能力比卵、幼虫、成虫的强,Gunasekaran 还发现,经 CO₂ 处理后幸存的烟草甲成虫,其繁殖潜力大幅下降,几乎不能产生后代^[26]。

1.2.3 充混合气体法 在充 N₂ 和充 CO₂ 防控烟草甲时,人们发现将 N₂、CO₂ 和 O₂ 这 3 种气体混合后灭杀烟草甲的效果更好。Childs 研究表明,以 65 : 8 : 27 的体积比混合 CO₂ : O₂ : N₂ 灭杀烟草甲,处理 1 h 后,部分烟草甲的卵失活;3 d 后卵失活率为 99.9%,2 d 后 99.9% 的成虫死亡,4 d 后 99.8% 的幼虫死亡,7 d 后 99.2% 的蛹死亡^[27]。充混合气体法相比充单一气体法而言,在更短时间内有更好的杀虫效果,且这种方法允许更高的氧气含量,这意味着对仓储设施的密闭性要求稍微降低,

能够更广泛的应用。

1.2.4 气氛调控剂 气氛调控剂是一种新型绿色仓贮养护技术,该产品能有效降低烟叶贮存环境内 O_2 浓度,提升 CO_2 浓度。当环境内 CO_2 浓度上升至 70% 并保持 28.58 h 后,可至 99% 的各虫态烟草甲死亡;48 h 后,可至 100% 的烟草甲死亡^[28]。使用气氛调控剂时,先将气氛调控剂放在烟垛上部,然后用塑料帷幕封闭烟垛,使用气氛调控剂后,帷幕内 CO_2 浓度很快上升至 90% 以上,灭杀所有烟草甲。使用气氛调控剂不仅可以保证封闭烟垛内无烟草甲危害,还可以提高烟叶醇化效果,且气氛调控剂具有安全性高、经济实惠和不燃不爆等特点,对仓储条件的要求也较低,已在全国多个省市使用^[29]。

1.3 物理隔离防治

1.3.1 硅藻土 硅藻土(diatomite,简称 DE)是一种生物成因的硅质沉积岩,其化学组成以 SiO_2 为主,矿物成分主要是蛋白石。我国硅藻土储量为 3.2 亿 t,远景储量达 20 多亿 t,是一种较为廉价,已规模开发且用途广泛的产品,在农业中,硅藻土通常被用作杀虫剂和土壤改良剂^[30]。巴西储烟仓库曾用硅藻土防治烟草甲,施用硅藻土 24 h 后,89% 的烟草甲种群衰退,在使用后前 3 个月,烟草甲种群增长得到显著抑制^[14]。

1.3.2 电网 Matsuda 提出了一种双功能电场屏蔽器,以隔绝烟草甲进入仓库^[31]。屏蔽层由平行排列的绝缘铁丝(ICW)和位于 ICW 两侧的 2 个接地导体网组成。使用电压发生器将负电荷(0.1 ~ 8.0 kV)施加到绝缘电线上,使用于覆盖电线的绝缘子套管极化,使绝缘子的外表面负电,正向在电线的内导体表面正电。ICW 的负表面电荷在接地网中引起静电感应,而在面对 ICW 的网表面上产生相反的电荷。在 ICW 和接地网之间的空间中形成了一个电场,场强与施加到 ICW 上的电压增加成正比。到达接地网外表面的烟草甲被阻止进入网内。当电网的电压越大,电网的阻止能力越强。当 ICW 的负电荷超过 4.1 kV 时,未发现有烟草甲进入电网。

1.4 辐射防治

自 20 世纪初,研究者就已经开始研究用辐射防治害虫,大体分为 3 个方向,分别是辐射诱变、辐射不育和辐射杀虫,其中辐射杀虫以其时效性强的特点研究最多,应用最广^[32-34]。现有的对辐射杀虫的

研究报道集中在 γ 射线上。 γ 射线对烟草甲有显著的灭杀作用,杀虫效果与辐射剂量及辐射剂量率呈正相关,当剂量水平在 1.0 ~ 1.5 kGy 之间时,可以直接灭杀烟草甲成虫;当剂量水平低于 1.0 kGy 时,依然能够有效杀伤害虫^[35-36]。辐射技术不仅能够灭杀害虫,还能提升烟草品质、防止烟草霉变且无生物毒性^[37-40],目前我国尚未开放烟草行业辐射准许,但仓储粮食已有开放辐射准许并出台相关标准,辐射技术在烟叶仓储领域内的应用值得期待。

2 化学防治

2.1 磷化铝

磷化铝是全球烟草仓储防治烟草甲最主要、最广泛的化学药剂,1975 年被国际烟草企业选用作为储烟仓库烟草甲的熏蒸剂^[41]。在过去的近 50 年中,磷化铝也取得了很好的防治效果^[42-44]。但磷化铝产生的 PH_3 是剧毒气体,国家“十三五”规划中将其列为高毒农药,且许多企业为追求高防效长期过量使用,而连续、单一的使用也带来了许多问题,这其中最严重的就是烟草甲对磷化铝抗药性的增强。Rajendran 报道在印度发生了世界上第 1 例 PH_3 熏蒸失败的案例^[45];Zettler 等在美国北卡州的部分烟仓库中用 PH_3 熏蒸烟草甲,发现超过 1/2 储烟仓库中的烟草甲对 PH_3 具有不同程度的抗药性,当地烟草甲种群中有部分表现出高度抗性^[46];Savidou 等从 25 个国家收集了 31 个种群的烟草甲,测试了它们的磷耐受性,结果表明,来自 12 个国家的 17 个烟草甲种群表现出抗药性,有 1 个种群表现出 5 倍于正常种群的抗药性^[47]。我国尚未有 PH_3 熏蒸失败的报道,但郭超等研究表明, PH_3 在 250 mL/ m^3 剂量下维持 132 h 方可完全杀死烟草甲,且该剂量并不能杜绝烟草甲的危害^[48]。这可能表明烟草甲已经对 PH_3 产生高抗性。且以实际应用来看,我国 GB/T 23220—2008《烟叶储存保管方法》规定,储烟仓库每年均需熏蒸 2 次,但即使每年熏蒸 2 次 PH_3 ,我国每年仍有大量烟草因烟草甲而遭受质量损失,这从侧面说明单一熏蒸对烟草甲防治效果比较有限。因此,高效低毒且对非靶标生物安全、不产生或产生抗药性较慢的新药剂或新方法成为许多研究者的目标。但新药剂的研发周期长,且防效难以探明,因此一些研究者转向对 PH_3 的施药方式和施药工具进行了改进,并取得了不错的效果。彭涛等在 PH_3 中混合 CO_2 ,以 1.5 g/ m^3 使用量封闭 96 h,

对烟草甲各虫态都有很好的灭杀效果^[49];丁碧军将 6 g/m^3 的药剂量平均分成 2 次使用,中间间隔 10 d,灭杀作用与一次性施药时的灭杀作用无显著差异^[50];李谋智等采用干净便宜的新式 PH_3 发生器,提高了安全性,且减少了磷化铝的用量^[51-52];日本学者 Haradah 等的研究表明,如果温度 $\geq 25\text{ }^\circ\text{C}$,熏蒸时间 96 h 以上,即使是较低浓度的 PH_3 也能杀死全部虫态的烟草甲^[53]。

2.2 保护剂

除了磷化铝熏蒸以外,目前还有一些化学药剂能够防治烟草甲,效果较好的有菊酯类、甲基嘧啶磷类、敌百虫和敌敌畏等一些药剂,但这些药剂均存在一些问题,例如穿透能力弱,无法穿透烟箱灭杀烟草甲;毒性强,对人体危害大;短期内过量使用后药效迅速下降,烟草甲对其产生抗药性;对烟草甲蛹期不敏感;再猖獗等诸多问题。因此化学药剂只能作为烟草甲防治的补充手段。当监测到虫情并且虫情未达到熏蒸标准时,这些药剂可以限制烟草甲种群数量和生存空间,起到一定的防控作用。

综合近期报道,现行使用防护剂综合防效好的是菊酯类药剂,例如除虫菊酯、溴氢菊酯和高效氯氟氢菊酯等。以 10 mg/kg 高效氯氟氢菊酯处理烟草甲,4 d 后虫口衰减率为 85.7%,6 d 后烟草甲幼虫校正死亡率为 80.2%,对烟草甲 3 龄幼虫的种群抑制率为 85.1%,溴氢菊酯防效稍弱于高效氯氟氢菊酯,使用 6 d 后幼虫的校正死亡率为 71.4%,对 3 龄幼虫的种群抑制率为 71.3%^[54];以 4 mg/m^3 施用除虫菊酯 24 h 后,空间防效高达 90%^[55]。

2.3 植物提取物

植物在与昆虫长期的协同进化中,为应对昆虫的胁迫产生了许多对昆虫具有防御能力的次生代谢物质,这些次生物质种类超过 40 万种^[56]。我国有丰富的植物资源,已报道对烟草甲具有防治效果的植物至少有 14 科 23 种^[57]。从这些植物中提取出的杀虫有效成分根据构成其化学结构骨架不同可分为柠檬素、倍半萜和二萜、生物碱和植物精油。

2.3.1 植物精油 植物精油是目前研究最广的植物类防护剂,按作用类型分为熏蒸、触杀、胃毒、驱避和抑制生长发育等,其中熏蒸为主要使用方式^[58]。Samuel 等从小豆蔻、胡椒和郁金香中分别提取精油并喷回,发现这 3 种精油均可有效阻止烟草甲侵染,并阻止烟草甲化蛹,且在高浓度时(0.1 mg/10 g),3 种

精油对烟草甲各虫态致死率达 100%^[59];Chan 等从肉桂、芥菜和辣椒等 5 种植物中提取精油,并测定了其杀虫活性,结果表明肉桂精油熏蒸杀虫效果与其他 4 种植物精油存在显著性差异,杀虫效果最佳^[60];国内也有相似报道,已有许多研究者投身于这方面的研究,他们从多种香料及花卉中提取植物精油,发现提取物对烟草甲有熏蒸、驱避和触杀等众多作用,结果表明植物精油是开发利用前景很好的植物性杀虫剂(保护剂)^[61-72]。

2.3.2 生物碱 生物碱的定义是含负氧化态的存在于生物有机体中的环状化合物。植物体内存在一些具有杀虫活性的生物碱,它们具有胃毒、化学不育、驱避和触杀等作用。华中农业大学李建洪课题组与郑州烟草研究院合作提取了 20 余种植物的 80 多种植物提取物,其中对烟草甲表现出高毒性的生物碱有 SJA 和 TFG 的丙酮、石油醚、乙酸乙酯以及乙醇提取物,浓度为 0.1 g/mL 施药 3 d 后,供试烟草甲的校正死亡率均达 100%;AKI 的石油醚提取物以 0.05 g/mL 浓度施药 3 d 后,供试烟草甲校正死亡率也达到 100%^[69];赵海刚对 AGS 的杀虫活性进行了分析,其研究表明, α -细辛醚是 AGS 的主要杀虫活性^[72]。

2.3.3 倍半萜和二萜 倍半萜和二萜是由异戊二烯单位构成的环、链状聚合体。4 分子异戊二烯是二萜,3 分子异戊二烯是倍半萜。赵海刚分析了 CTM 的丙酮、石油醚、乙酸乙酯以及乙醇提取物对烟草甲成虫的生物活性,发现以驱避和触杀毒性为主,且以 0.05 g/mL 浓度施药 1 d 后,供试烟草甲成虫校正死亡率达 100%^[72]。

2.3.4 柠檬素 在芸香科、苦木科和楝科等植物中存在一些三萜类化合物,这些化合物也被称为柠檬素类化合物^[73]。柠檬素类化合物中,最负盛名的是从楝科印楝中提取出的印楝素。印楝素具有多种杀虫活性,最显著的是拒食作用和抑制生长发育。Hans 将保幼激素与印楝提取物相比,发现印楝提取物对烟草甲幼虫的防控效果更佳^[74];程新胜等将甲基嘧啶磷与印楝提取物的触杀毒性相比,发现印楝素对烟草甲触杀毒性较低,但具有明显的后效作用^[75]。

2.4 黑光灯

黑光灯是一种气体放电灯,它能发射人眼观察不到的 $330\sim 400\text{ nm}$ 的紫外线光波,可与诱捕装置配合使用。多项研究表明,烟草甲成虫具有趋光

性^[76-77]。利用昆虫的趋光性诱捕烟草甲,可以作为虫情预报的一种手段。Papadopoulou 等将食物诱捕器、性诱剂和黑光灯诱捕器在相同条件下进行实仓试验,结果表明黑光灯诱捕器在这 3 种诱捕器中的诱捕效果最佳^[78];在国内还尚未有实仓使用黑光灯诱捕烟草甲的报道。

3 生物防治

随着生活水平的提高和经济的发展,更多的人开始重视食品安全问题。同时,随着前几年国家“双减”指导思想的提出,表明我国将大力发展绿色农业,维护生态安全。因此,除了化学药剂防治以外,许多研究者开始探寻高效简易的烟草甲防治新方法。综合国内外烟草甲的生物防治的研究报道,大体分为 3 个大方向:昆虫激素、微生物和自然天敌。

3.1 昆虫激素

对烟草甲的昆虫激素研究主要集中在性信息素和保幼激素 2 个领域。

对烟草甲的性信息素的研究始于 1980 年。20 世纪 80 年代,日本 Chuman 等首先从雌性烟草甲体内分离出了(6S,7S)4,6-二甲基-7-羟基-壬烷-酮-3(serricimine),并很快商品化,目前仍在日本储烟仓库中使用。在此基础上,德国的 Vonwiltko 等在 1982 年发现并合成了环化-serricimine,1983 年德国的 Heermann 等合成了脱水-serricimine^[79]。国内学者对烟草甲性信息素的研究起步较国外晚,但也涌现了一批成果。在国内,毛若云等首次成功合成了 2 种烟草甲雌性信息素:2,6-二乙基-3,5-二甲基-2,3-二氢吡喃和 4,6-二甲基-7-羟基-壬烷-酮-3^[80];吴江等以(S)-脯氨酸及丙炔醇为原料,合成了烟草甲性信息素,亦有很好的引诱作用^[81]。目前烟草甲雌性信息素共有 6 种,serricorole 和 serricorone 的性刺激效果较强,但性诱效果较弱,serricorole 作为产卵抑制物能阻止雌烟草甲在已着卵的物体上产卵;性信息素 4S,6S,7S-serricomin 吸引力最强,其中 6-二甲基-3-壬酮,(4S,6S,7S)-7-羟基-4 对雄性烟草甲成虫有很强的性刺激性和引诱性^[82]。烟草甲性诱剂已成为储烟仓库必不可少的防控措施,在监测烟草甲方面有不可替代的作用。

保幼激素别称返幼激素,Ryan 用带有保幼激素的烟叶饲喂烟草甲后,烟草甲不能正常发育,幼虫

无法化蛹完成生命周期^[1]。根据这一特性,国外有学者研究并发明了烟草保护剂 Kabat,在复烤加工阶段以 $5.0 \times 10^{-6} \sim 1.0 \times 10^{-5} \text{ mg/m}^3$ 使用烟草保护剂 Kabat 喷在烟叶上,可保护烟叶 2~4 年不受损伤^[83];国内也有使用保幼激素类药剂防治烟草甲的报道,杨长举等使用小麦中蒙 515 浓度为 10^{-5} mg/m^3 时可防治烟草甲达 2 年之久^[57];洪深求等使用双氧威以 10~20 mg/kg 的浓度处理烟叶 10 个月后,供试烟草甲死亡率达 100%^[84]。

3.2 微生物

对烟草甲的微生物研究主要集中在苏云金芽孢杆菌(*Bt*)和白僵菌上。

白僵菌是一种子囊菌类的虫生真菌,只有少部分白僵菌对烟草甲有较强的毒力,因此想要用白僵菌防治烟草甲就需要研究者们先筛选出一些毒力较强的样本。已报道筛选出的高毒力白僵菌有球孢白僵菌[*Beauveria bassiana* (Balsamo)]、布氏白僵菌[*B. brongniartii* (Sacc.)]和白僵菌菌株 Bb050722,均对烟草甲有一定的致死作用^[85-86];白僵菌菌株 Bb050722 以 1.46×10^8 个孢子/mL 浓度处理供试烟草甲,18、21、25、28 ℃ 时烟草甲 2 龄幼虫半数致死时间(LT_{50})分别为 6.3、3.9、3.6、4.1 d,结果表明,白僵菌对烟草甲有不错的防控效果^[86];刘爱英等测定白僵菌粉对烟草甲的毒力,发现施药 21 d 后烟草甲死亡率为 84.4%,且证明了烟草甲可以带菌迁飞^[87];罗力等对烟草甲带菌迁飞现象进行了进一步研究,其研究结果表明烟草甲可以带菌迁飞 40 m 以上,实仓使用时集中释放白僵菌比分散释放效果好^[88];张晓敏等针对醇化仓库高温低湿环境筛选能够耐受 -0.8 MPa 的较低水势和 35 ℃ 环境条件,且生长稳定的突变菌株,能在醇化仓库恶劣的环境胁迫下长期生存^[89]。

Bt 是微生物研究领域的热门之一,*Bt* 在形成孢子时产生的蛋白质类芽孢体内物质对广谱昆虫有高致死性,如今已有防治水稻二化螟、大螟等害虫的成熟商品^[90]。一些学者进行了 *Bt* 对烟草甲防治效果的研究。Kaelin 等从烟末中分离出 3 种 *Bt* 菌株,用这 3 种 *Bt* 菌株处理烟草甲 7 d 后,供试烟草甲幼虫致死率最高可达 80%^[91];Tsuchiya 等从 2 000 多种分离物中筛选出了 28 种分离物,这 28 种分离物对幼虫有强致死作用,并证明 β 外毒素是烟草甲生物活性的关键^[92]。高家合从 10 多个地区共采集到 801 个烟叶样品,并从中分离得到 736 株 *Bt*

菌株,对这些菌株的生物毒力进行测定,结果表明所得菌株中有 9 个菌株接种 12 d 后,供试烟草甲校正死亡率超过 95%^[93];齐绪峰等通过在东南沿海地区、东北、华东、华中和西南地区的 7 家卷烟厂的烟叶仓库中采集到各种类型的样品共 521 份,从中分离出 *Bt* 菌株 952 株并对其进行毒力鉴定,结果表明,有 18 株对烟草甲的杀虫活性较高,施药后 3 d,有 13 株菌株对烟草甲的校正死亡率超过 70%;施药后 9 d,有 12 株菌株对烟草甲的校正死亡率超过 80%,有 3 株菌株对烟草甲的杀虫活性最高,校正死亡率达 90% 以上^[94];世界顶级烟草公司——菲利普·莫里斯公司在欧洲的实验室从仓储烟草中分离的 *Bt* 菌株毒力测定结果显示,施药后烟草甲校正死亡率为 83%。*Bt* 制剂在防控烟草甲方面有很大的潜力可供挖掘,有很好的应用前景^[95]。

3.3 自然天敌

烟草甲已知的自然天敌较少,何榕宾等分别对福建省和贵州省烟草甲天敌资源进行了调查,估计烟草甲的天敌有 5 目 8 科 13 种^[96-97];郭军等在贵阳地区进行了烟草甲天敌资源调查,发现象虫金小蜂 [*Anisopteromalus calandrae* (Howard)] 是贵阳地区烟草甲的优势种寄生蜂,研究了其生物学特性并对其防控烟草甲的潜力做了评估,结果表明,1 只象虫金小蜂在 24 h 内可以寄生 14.14 头烟草甲老熟幼虫,5.19 只烟草甲蛹,具有一定防控烟草甲的潜力^[98];国外报道的烟草甲天敌资源有腐食酪螨 [*Tyrophagus putrescentiae* (Schränk)]、米象金小蜂 [*Lariophagus distinguens* (Ferster)]、象虫金小蜂 [*A. calandrae* (Howard)] 和伍异金小蜂 [*Anisopteromalus quinarius*]^[99-103],但均未见进一步在生物防治应用方面的研究报道。

4 烟草甲的分子生物学研究进展

分子生物学是从分子水平阐明生命现象和本质的科学,随着近 10 年来分子生物学的迅速发展,一些研究者希望从分子层面寻找到防治烟草甲的办法,目前对烟草甲分子生物学的研究主要集中在 *Cry* 基因、系统发育、热激蛋白和蛋白酶基因等方面,研究内容集中在基因克隆、基因功能鉴定和系统发育等方面,较为片面,未构成较为整体的研究体系;从基因组学角度宏观地阐释烟草甲各基因组的结构、进化、定位、编辑和功能的研究较少,且现有研究手段大多停留在转录组测序后的基因克隆

表达验证阶段,深入至蛋白表达差异分析研究较少,已较为普遍使用的一些蛋白层次的研究手段,如蛋白纯化和蛋白质印迹法等基本未见在烟草甲的研究中使用。总而言之,期待更多新的分子生物学的研究方法被用于烟草甲的研究之中。

4.1 *Cry* 基因

Cry 基因是从苏云金芽孢杆菌中提取的具有独立杀虫活性的晶体蛋白,也是国内外应用开发最多的抗虫基因,世界范围内已有 500 多种 *Cry* 基因被报道^[104]。传统的 *Cry* 基因命名系统将 *Cry* 基因分为 5 个大类,分别是 *CryI*、*CryII*、*CryIII*、*CryIV*、*CryV*^[105],如今的 *Cry* 基因命名系统用简化了罗马数字表达,换用阿拉伯数字命名,并分 4 个级别对 *Cry* 基因进行每一位的命名,已报道的 500 多种 *Cry* 基因按新的命名方法可以分为 60 多类。而国内外已报道的从各国家和地区的加工厂和烟仓的烟草残渣、成品烟叶及死亡的烟草甲中提取出来的对烟草甲有一定毒杀效果的 *Cry* 基因属类较多。例如,高家合等从云南省烟草科学研究所分离的 752 株 *Bt* 菌株中分离得到 27 株含 *Cry* 基因的 *Bt* 菌株,20 株分属 *Cry4*,7 株分属 *CryI*^[106];胡逸超等对苏云金芽孢杆菌菌株 GXZY032 的 *Cry* 基因类型做了鉴定,该菌株上有 *CryI*、*CryII* 和 *Cry10* 这 3 种类型 *Cry* 杀虫基因^[107],Michel 从 15 个国家的加工厂和烟仓中收集烟草甲死亡尸体、加工碎片和烟叶样品共 126 个,检测分离出的 107 株 *Bt* 菌株分属 *CryI* (18%)、*Cry2* (23%) 和 *Cry3* (59%)^[108];Höfte 等对 3 株 *Bt* 菌株进行了测序比对,发现其 *Cry* 基因均为 *CryIII A* 杀虫基因^[109]。研究者们从大量 *Bt* 菌株中筛选出一些对烟草甲毒力较强的菌株并对其毒性做了测定,测定的结果显示,毒力最高的 *Bt* 菌株对烟草甲幼虫的 99% 致死浓度 (LC_{99}) 为 9 d,且基本所有筛选出的 *Bt* 菌株在施用 9 d 后都能达到 80% 以上的防效,这表明开发 *Bt* 试剂防治烟草甲是可行的。但对目前已报道的这些 *Cry* 基因的分类分析发现,*Cry3* 类的 *Cry* 基因数量占有所有基因数量的百分比比预想的要小。*Cry3* 基因是被公认的对鞘翅目昆虫毒力最强一类的 *Cry* 基因^[110],烟草甲属鞘翅目窃蠹科,*Cry3* 基因对烟草甲防治的效果应当更好,因此建议在以后的取样中,应当从协同进化的角度考虑,着重收集烟草甲样本,以寻找到对烟草甲专性更强的菌株。

4.2 系统发育学

系统发育学是重建地球生命进化史的科学,传

统的系统发育学仅仅依靠形态学数据进行分类,但物种的种下分化往往产生极相似的亚种,且传统分类学的较高专业知识储备要求严重阻碍了系统发育学的研究。随着交叉学科的发展,分子生物学引入后系统发育学有了新的研究手段。许多研究者开始尝试使用分子学方法研究烟草甲的系统发育。Coelho - Bortolo 等在巴西储烟仓库收集了 11 个烟草甲种群,并用 20 多个随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphic DNA, 简称 RAPD) 引物对所收集到的种群进行测序,对得到的 350 多条基因序列做了系统发育分析,构建了系统发育树,研究结果表明,不同地区烟草甲种群内有高度遗传变异性,且这种遗传的变异性会随着被侵染的烟叶的交流而增强^[110]; Blanc 等从 15 个国家收集了 16 个烟草甲种群,用扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, 简称 AFLP) 方法得到了 16 个烟草甲种群的基因序列,并建立了系统发育树,但 Blanc 的研究结果表明,不同地区的烟草甲种群构建的系统发育树种遗传差异不大,并将这一结果同样归结于烟叶在全球范围内的流动^[111]。随着经济全球化进程的加速,烟叶作为世界最重要的经济作物之一,必然在全球范围内加速流动,烟叶在世界范围的流动究竟对烟草甲种群的遗传分化有什么样的影响,还须要研究者们更进一步的研究,相应的研究成果对协同进化等一些大生物的基本问题也有很重要的意义。

分子生物学研究方法除了被用于烟草甲种群的遗传分化性研究上,还被研究者用于烟草甲的重要共生菌 YSL 上。Noda 等用电泳对烟草甲的重要共生菌 YSL 的染色体 DNA 进行分离,结果表明其染色体数为 11 条,基因组大小为 20.9 Mbp,并对 YSL 进行了系统发育学分析,结果表明 YSL 来源于早期的真子囊菌纲的丝状真菌,后期发展为甲虫类的专有共生菌^[112]。

4.3 热激蛋白

昆虫是变温动物,对于昆虫的生命活动,温度是最重要的影响因素,昆虫的温度耐受性机制是决定其种群在特定生态环境下能否得以存活的一个重要条件。已有研究结果表明,昆虫对温度胁迫的耐受能力除了与其种群遗传特效有关之外,不同的昆虫还会采用不同的生化及生理策略来抵御温度胁迫。这其中,昆虫面对温度胁迫时的热激蛋白的诱导表达是目前研究最多、也是被认为与昆虫的温

度耐受性关系最密切的因素之一^[113]。但最新的研究成果表明,热激蛋白不仅参与昆虫应对温度胁迫的调节,还可能参与了其他外界胁迫的调节。Yang 等研究了 4 个小分子量热激蛋白基因 *LsHsp19.4*、*LsHsp20.2*、*LsHsp20.3*、*LsHsp22.2* 等在烟草甲各时期的表达水平以及面对 CO₂ 气调胁迫时的表达水平,结果表明,*LsHsp20.2* 和 *LsHsp22.2* 在成虫时表达量最高,*LsHsp19.4* 和 *LsHsp20.3* 在蛹期表达量最高,在面对 CO₂ 气调胁迫时,*LsHsp20.2* 和 *LsHsp20.3* 表达量有显著的上调,但 *LsHsp19.4* 的表达量却下调了,这表明部分热激蛋白基因也参与了烟草甲应对外界胁迫的应激响应^[113]。

4.4 一些重要的酶基因克隆及功能验证

酶是由活细胞产生的,对其底物具有高度催化效能和高度特异性的 RNA 或蛋白质,是一类极为重要的生物催化剂,如果缺少酶,生命体将无法完成发育周期^[114]。许多学者针对烟草甲的一些重要的酶基因进行了相应的研究。

谷胱甘肽 S - 转移酶是各种亲电子化合物与催化还原型谷胱甘肽进行亲核加成反应的酶,是昆虫体内的重要代谢解毒酶。严毅等从转录组中筛选出了谷胱甘肽 S - 转移酶基因 *LsGSTe1*,并用甲酸乙酯对供试烟草甲进行胁迫,结果表明,30% 致死浓度 (LC₃₀) (10 μL/L) 和 LC₅₀ (20 μL/L) 的甲酸乙酯对烟草甲 5 龄幼虫熏蒸胁迫后,幼虫体内 *LsGSTe1* 的表达水平显著升高,与对照组相比分别是对照组的 2.96、5.80 倍。RNA 干扰 (RNAi) 72 h 后,ds *LsGSTe1* 注射组与对照 (ds GFP 组) 相比,LC₅₀ 浓度的甲酸乙酯处理 5 龄幼虫的死亡率明显提高了 32.4%,这表明 *LsGSTe1* 可能参与了烟草甲对甲酸乙酯的代谢和解毒过程^[115]; 许抗抗等从转录组中筛选出了谷胱甘肽 S - 转移酶基因 *LsGSTt1*、*LsGSTd1* 和 *LsGSTs1*,并对其在 CO₂ 胁迫下的表达量进行了研究,结果表明,用 LC₅₀、LC₃₀、10% 致死浓度 (LC₁₀) 这 3 个 CO₂ 浓度处理烟草甲低龄幼虫 6 h 后,烟草甲中 *LsGSTd1* 表达量与对照组无显著性差异,而 *LsGSTt1* 和 *LsGSTs1* 表达量与对照组相比有显著性差异,表达量上调,这表明 *LsGSTt1* 和 *LsGSTs1* 参与了烟草甲对 CO₂ 气调胁迫的应激响应^[116]; 李灿等也进行了谷胱甘肽 S - 转移酶对 CO₂ 气调胁迫下的反应机制研究,结果表明烟草甲在受到 CO₂ 气调胁迫 3、6、9 h 后,谷胱甘肽 S - 转移酶活性被激活^[117]。

丝氨酸蛋白酶是一个蛋白酶家族,它们的作用是断裂大分子蛋白质中的肽键,使之成为小分子蛋白质,对昆虫的先天免疫反应机制有重要作用。陈春旭从转录组中筛选出了 4 个具有 clip 结构域的丝氨酸蛋白酶基因 *LsCLIP*、*LsCLIP2*、*LsCLIP3*、*LsCLIP4*,通过 RT-PCR 克隆得到了其全长序列,并用 qPCR 解析了所得到的 *LsCLIPs* 基因的时空表达模式和 20-羟基蜕皮激素(20E)的诱导表达模式,并在此基础上用 RNAi 技术对 *LsCLIPs* 基因在烟草甲的先天免疫和生长发育中的功能进行了验证,结果表明,20E 可以诱导 *LsCLIPs* 基因的高表达,4 个 *LsCLIPs* 基因在烟草甲生命周期各阶段皆有表达,用 20E 注射烟草甲高龄幼虫后 *LsCLIPs* 基因表达量有显著上调,这些结果表明 *LsCLIPs* 基因参与了烟草甲对免疫胁迫的应激响应和生长发育^[118]。

几丁质是仅次于纤维素的自然界中含量第二多的多糖,也是烟草甲的外壳的重要组成元素。杨文佳等对烟草甲控制几丁质的重要基因——几丁质脱乙酰酶 1 基因进行了研究,从送测的烟草甲转录组中筛选后通过 RT-PCR 克隆得到几丁质脱乙酰酶基因 *LsCDA1*,对烟草甲 4 龄幼虫注射 20-羟基蜕皮酮诱导后 *LsCDA1* 基因的表达量显著上调,这表明 *LsCDA1* 参与了烟草甲体内激素调节,同时杨文佳等对该结果通过 RNAi 技术进行了验证,结果表明注射该基因双链核糖核酸(dsRNA)后,*LsCDA1* 表达量下调 87%,供试烟草甲不能蜕皮、腹部皱缩死亡或蜕皮时间推迟,不能正常完成生命周期^[119];Chen 等研究了烟草甲几丁质降解的重要基因——*N*-乙酰谷氨酸合成酶基因 *LsNAG1*,结果表明,*LsNAG1* 在幼虫后期和蛹期后期表达水平最高,*LsNAG1* 经 20-羟基蜕皮酮诱导后表达量显著上调,烟草甲 4 龄幼虫和烟草甲的蛹注入该基因 dsRNA 后,这 2 个阶段的 *LsNAG1* 表达量显著下调,供试烟草甲出现严重的蜕皮和高死亡率现象,与注入 ds GFP 的对照组相比,注入 *LsNAG1* 的烟草甲蛹和烟草甲 4 龄幼虫的死亡率分别高了 83%、48%,这表明 *LsNAG1* 在烟草甲幼虫至蛹和蛹至成虫期有很重要的作用,并且可以作为新杀虫剂的靶标^[120]。

羧酸酯酶是昆虫体内最重要的解毒酶之一,在对杀虫剂的抗性形成和对外源化合物的解毒代谢中起着重要作用。朱晓晔等从转录组中筛选后,通过 RT-PCR 克隆得到的 *LsCarEB1* 和 *LsCarEB2* 表达量在供试烟草甲经过 CO₂ 胁迫后与对照组相比

明显上调,且这 2 个基因在烟草甲高龄幼虫期表达量显著高于烟草甲其他生命周期的表达量,这表明 *LsCarEB1* 和 *LsCarEB2* 是响应 CO₂ 胁迫的重要机制之一,而且在烟草甲的生命周期中有重要作用^[121]。

4.5 抗生素基因

在日本,烟草甲还被作为医学昆虫。Watanabe 等在 14 个不同地区日本牙科诊所中收集烟草甲种群,并对这些烟草甲抗药基因 *MecA*、*VanA*、*VanB*、*BlaIMP*、*BlaVIM* 等做了研究,结果表明,供试烟草甲饲喂抗生素类药品后,这几种基因表达量没有明显上调或下调,烟草甲对抗生素类药品无抗药性,对烟草甲抗药基因的研究,可能为解决人类抗生素抗药性问题提供一定的思路^[122]。

参考文献:

- [1] Ryan L. Post-harvest infestation control[M]. London: Chapman & Hall, 1995: 143-144.
- [2] 白旭光. 储藏物害虫与防治[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 294-295.
- [3] 宋纪真, 冯大成. 全国贮烟害虫危害程度的调查研究[J]. 烟草科技, 1995(4): 26-30.
- [4] Micillus B, Pascale K, Ferruccio G, et al. *Bacillus thuringiensis* (bt) for the control of insect pests in stored tobacco: a review[J]. Contributions to Tobacco Research, 2002, 20(1): 15-22.
- [5] Kim Y I, Lee S W, Kim Y J, et al. Effect of the establishment of cigarette beetle population on the quality of stored cnidium rhizome and angelica radix at room temperature[J]. Academic Journal, 2017, 25(4): 224-230.
- [6] 奚家勤, 尹启生, 宋纪真, 等. 高温、真空回潮及烟叶复烤杀虫工艺研究[J]. 烟草科技, 2009(1): 60-63.
- [7] Dean G A. Heat as a means of controlling mill insects[J]. Journal of Economic Entomology, 1911, 4: 142-158.
- [8] Fields P G, White N D G. Alternatives to methyl bromide treatments for stored-product and quarantine insects[J]. Annual Review of Entomology, 2002, 47(1): 331-359.
- [9] Makhijani A, Gurney K. Mending the ozone hole: science, technology, and policy[M]. Cambridge: The Massachusetts Institute of Technology Press, 1995: 38-55.
- [10] Yu C, Subramanyam B, Flinn P W, et al. Susceptibility of *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) life stages to elevated temperatures used during structural heat treatments[J]. Journal of Economic Entomology, 2011, 104(1): 317-324.
- [11] Li M, Li X J, Lü J H, et al. The effect of acclimation on heat tolerance of *Lasioderma serricorne* (Fabricius) (Coleoptera: Anobiidae)[J]. Journal of Thermal Biology, 2018, 71: 153-157.
- [12] 陈永年, 彭清云. 烟草甲的生态学及其防治的调查研究[J]. 湖南农业大学学报, 1995, 21(5): 467-471.
- [13] Yang W J, Xu K K, Cao Y, et al. Identification and expression

- analysis of four small heat shock protein genes in cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (Fabricius) [J]. Insects, 2019, 10(5): 139.
- [14] Costa D A, Khler A. An alternative to control *Lasioderma serricorne* (Fabricius) with diatomaceous earth in tobacco warehouse storage rooms in southern Brazil, RS [C]//Abstracts of the Meeting of the Coresta Agro & Phyto Study Groups, 2003: 56.
- [15] 梁伟, 赵艳珍, 孙建生, 等. 低温对片烟外观质量及香味前体物的影响[J]. 湖南农业科学, 2020(2): 68–71, 75.
- [16] 朱元, 吴剑, 陈波, 等. 烟草甲研究现状[C]//云南省烟草学会农业专业委员会 2011—2012 年学术年会论文集, 2012.
- [17] Chaudhry M Q, Bell H A, Savvidou N, et al. Effect of low temperatures on the rate of respiration and uptake of phosphine in different Life stages of the cigarette beetle *Lasioderma serricorne* (Fabricius) [J]. Journal of Stored Products Research, 2004, 40(2): 125–134.
- [18] Lineuza L, Maria A, Sonia M, et al. Development of *Lasioderma serricorne* (Fabricius) (Coleoptera: Anobiidae) in different diets at different temperatures[J]. Biotemas, 2010, 23(4): 21–23.
- [19] Collins D, Conyers S. The effect of sub-zero temperatures on different lifestages of *Lasioderma serricorne* (Fabricius) and *Ephestialutella* (Hübner) [J]. Journal of Stored Products Research, 2010, 46(4): 17–19.
- [20] 彭智伟. 长沙地区烟仓内烟草甲发生动态与防治研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2008: 8–15.
- [21] Imai T, Fukazawa N. Susceptibility of the cigarette beetle *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) to hypoxia [J]. Applied Entomology and Zoology, 2012, 47(4): 429–432.
- [22] 吕建华, 马丹, 苏新宏, 等. 三种非化学防治方法对烟草甲的控制作用[J]. 中国烟草科学, 2016, 37(5): 47–50.
- [23] 彭琛, 林锐峰, 任胜超, 等. 富氮控氧法对 3 种虫态烟草甲杀灭效果[J]. 中国农学通报, 2017, 33(31): 122–126.
- [24] 李灿. 中药材储藏期主要害虫种群生态及气调毒理研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2008: 15–47.
- [25] Navarro S, Finkelmall S, Donahay E, et al. Integrated storage pest control methods using vacuum or CO₂ in transportable systems[J]. IOBC/WPRS Bulletin, 2002, 25(3): 207–214.
- [26] Gunasekaran N, Rajendran S. Toxicity of carbon dioxide to drugstore beetle *Stegobium paniceum* and cigarette beetle *Lasioderma serricorne* [J]. Journal of Stored Products Research, 2005, 41(3): 283–294.
- [27] Childs D P, Overby J E. Mortality of the cigarette beetle in high-carbon dioxide atmospheres[J]. Journal of Economic Entomology, 1983, 76(3): 544–546.
- [28] 曹宇, 杨文佳, 孟永禄, 等. CO₂ 气调对烟草甲的毒力及其能源物质的影响[C]//中国植物保护学会 2015 年学术年会论文集. 长春, 2015.
- [29] 白建保. 新编烟草病虫害防治图说[M]. 郑州: 河南人民出版社, 2010: 149–226.
- [30] 刘小青, 曹阳, 李燕羽. 硅藻土杀虫剂的研究和应用进展[J]. 粮油仓储科技通讯, 2006(1): 32–35, 42.
- [31] Matsuda Y, Nonomura T, Kakutani K, et al. A newly devised electric field screen for avoidance and capture of cigarette beetles and vinegar flies[J]. Crop Protection, 2011, 30(2): 155–162.
- [32] 陈云堂, 郭东权, 王娟娟. 辐照技术在我国烟草中的应用研究进展[J]. 中国烟草科学, 2011, 32(2): 90–95.
- [33] 钟青. 电子束辐照害虫控制效果及对储存烟叶的影响研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2010: 32–39.
- [34] 丁小令, 陈荫槐, 林平, 等. 烟叶辐射杀虫效果研究初报[J]. 贵州农业科学, 1991(2): 27–30.
- [35] Nablo S V, Wood J C, Desrosiers M F, et al. A fluidized bed process for electron sterilization of powders [J]. Radiation Physics and Chemistry, 1998, 52(1): 479–485.
- [36] Cleghorn D A, Nablo S V, Ferro D N, et al. Electron beam treatment parameters for control of stored product insects [J]. Radiation Physics and Chemistry, 2002, 63(3): 575–579.
- [37] 谢宗传, 曹虹, 陈炳松, 等. 卷烟辐照防霉试验[J]. 烟草科技, 1988(5): 24–26.
- [38] 朱夕初, 徐庄, 李云英, 等. 卷烟辐照防霉试验[J]. 江苏农业科学, 1988(12): 33–34.
- [39] 王应昌, 陈云堂, 王桂芝, 等. 原烟辐照醇化实验研究[J]. 烟草科技, 1991(4): 12–14.
- [40] 刘践, 谢宗传, 张克林. 卷烟辐照防霉的经济可行性评价[J]. 商品储运与养护, 2001(1): 42–43.
- [41] Subramanyam B, Hagstun D W. Integrated management of insects in stored products [M]. New York: Marcel Dekker Inc, 1996: 304–320, 373–384.
- [42] 伍长春, 黄萍, 薛卓联, 等. 磷化铝、溴甲烷熏蒸处理和热处理对陈皮仓储害虫的杀灭效果[J]. 生物灾害科学, 2017, 40(4): 280–283.
- [43] 齐凌峰. 不同磷化铝施药量的熏蒸效果研究[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(35): 17559–17561.
- [44] 李彩霞. 如何正确使用磷化铝杀灭烟仓害虫[J]. 烟草科技, 1996(5): 48.
- [45] Rajendran S, Narasimhan K S. Phosphine resistance in the cigarette beetle *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) and overcoming control failures during fumigation of stored tobacco [J]. International Journal of Pest Manage, 1994, 40: 207–210.
- [46] Zettler J L, Keev D W. Phosphine resistance in the cigarette beetle (Coleoptera: Anobiidae) associated with tobacco storage in the southeastern United States [J]. Journal of Economical Entomology, 1994, 87(3): 546–550.
- [47] Savvidou N, Mills K, Pennington A, et al. Phosphine resistance in *Lasioderma serricorne* (Fabricius) (Coleoptera: Anobiidae) [C]//Advances in Stored Product Protection International Working Conference on Stored Product Protection, 2003.
- [48] 郭超, 劳传忠, 曾伶, 等. 磷化氢对烟草甲不同虫态的毒力研究[J]. 粮食储藏, 2015, 44(6): 6–9.
- [49] 彭涛, 刘师伟, 谭琳, 等. 磷化氢-二氧化碳混合熏蒸对烟草甲虫卵灭杀效果研究[J]. 农业科学与技术, 2015, 16(12): 2730–2732.
- [50] 丁碧军. 如何提高磷化铝熏杀烟仓害虫的效果[J]. 烟草科技, 1999(3): 3–5.

- [51] 李谋智. 磷化铝熏蒸杀虫器仓储烟叶熏蒸技术初探[J]. 企业技术开发, 1997(9): 14–16.
- [52] 郭道林, 蒲 玮, 严晓平, 等. 国外储藏物气调与熏蒸研究进展——第八届国际储藏物气调与熏蒸大会国外报告综述[J]. 粮食储藏, 2004, 33(6): 44–48, 52.
- [53] Haradah H, Orui Y, Imai T, et al. Effective phosphine fumigation against phosphine susceptible or resistant cigarette beetles (*Lasioderma serricorne*) [C]// Abstracts of the Meeting of the Coresta Agro & Phyto Study Groups, 2003: 57.
- [54] 唐兴贵, 班国相, 罗倩茜, 等. 12 种杀虫剂对烟草甲的室内防治效果[J]. 安徽农业大学学报, 2015, 42(2): 252–256.
- [55] 周汉平, 宋纪真, 齐凌峰, 等. 3 种防护剂对烟草甲和烟草粉螟的防治效果[J]. 烟草科技, 2008(6): 60–62.
- [56] Swain T. Secondary compounds as protective agents[J]. Annual Review of Plant Physiol, 1977, 28: 479–501.
- [57] 杨长举, 唐国文, 薛 东. 21 世纪的储粮害虫防治[J]. 湖北植保, 2004(5): 45–48.
- [58] 徐汉虹, 张志祥, 查友贵. 中国植物性农药开发前景[J]. 农药, 2003, 42(3): 1–10.
- [59] Samuel R, Prabhu V K K, Narayanan C S. Influence of spice essential oil on the life history of *Lasioderma serricorne* (Fabricius) [J]. Entomology, 1984, 9: 69–74.
- [60] Chan P, Kim S, Young J. Insecticidal activity of asarones identified in *Acorus gramineus* rhizome against three coleopteran stored-product insects[J]. Stored Product Research, 2003, 39: 333–342.
- [61] 孙 伟, 王淳凯, 蔡云升, 等. 16 种芳香植物精油抗氧化活性的比较研究[J]. 食品科技, 2004(11): 55–57.
- [62] 侯华民, 冯俊涛, 陈安良, 等. 植物精油对几种害虫的毒杀活性[J]. 天然产物研究与开发, 2002(6): 27–30.
- [63] 梁俊玉, 颜珊珊, 徐 婕, 等. 川甘亚菊挥发油对赤拟谷盗与烟草甲的生物活性[J]. 林产化学与工业, 2019, 39(6): 123–128.
- [64] 张莉娟, 周家欣, 王梦真, 等. 头花杜鹃挥发油的化学成分分析及其对 3 种仓储害虫的毒杀作用[J]. 植物保护, 2019, 45(3): 119–124.
- [65] 李 媛, 邵亚洲, 张敏敏, 等. 细叶亚菊挥发油化学组成及其对赤拟谷盗和烟草甲的杀虫活性研究[J]. 中国粮油学报, 2019, 34(4): 100–106.
- [66] 吴 彦, 尤春雪, 田兆福, 等. 牡荆叶挥发油对烟草甲的杀虫活性[J]. 植物保护, 2016, 42(5): 97–102, 109.
- [67] 李为争, 范荫荫, 安靖靖, 等. 烟草甲植物源驱避剂的筛选[J]. 中国烟草学报, 2014, 20(5): 93–97.
- [68] 王秀芳, 任文伟, 王新伟, 等. 植物精油对烟草甲触杀、熏蒸和驱避作用研究[J]. 中国烟草学报, 2011, 17(2): 67–70.
- [69] 赵海刚, 宋纪真, 谢剑平, 等. 一些植物提取物对烟草甲虫生物活性的影响[J]. 烟草科技, 2005(9): 39–42.
- [70] 安靖靖, 李为争, 原国辉, 等. 烟草甲对 20 种植物材料及其提取物的选择反应[J]. 河南农业大学学报, 2009, 43(2): 186–190.
- [71] 王 春, 杨德军, 胡仕林. 植物精油对烟草甲害虫的毒力测定[J]. 生命科学研究, 2001, 5(3): 223–226.
- [72] 赵海刚. 植物提取物对烟草甲的生物活性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2006: 14–46.
- [73] 徐汉虹, 黄继光. 鱼藤酮的研究进展[J]. 西南农业大学学报, 2001, 23(2): 140–143.
- [74] Hans J E. Alternative forms of storage protection: biological insecticides for the control of the cigarette beetle (*Lasioderma serricorne*) and the tobacco moth (*Ephestia elutella*) [J]. Beitrage Zur Tabakforschung International, 1997, 17(2): 31–47.
- [75] 程新胜, 范方兵. 几种药剂对烟草甲的生物活性评价[J]. 粮油仓储科技通讯, 2002(5): 24–25, 36.
- [76] 王方晓, 魏重生, 冯小明. 烟草甲的研究[J]. 中国烟草科学, 1998(2): 3–5.
- [77] 张生芳. 中国储藏物甲虫[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 279–280.
- [78] Papadopoulou S C, Buchelos C T. Comparison of trapping efficacy for *Lasioderma serricorne* (F.) adults with electric, pheromone, food attractant and control-adhesive traps [J]. Journal of Stored Products Research, 2002, 38: 375–383.
- [79] 古 昆, 李 鲜, 陈静渡, 等. 烟草甲虫性信息素(7S)-(一)-4,6-二甲基-7-羟基-3-壬酮的立体选择性合成[J]. 应用化学, 2001, 18(8): 662–663.
- [80] 毛若云, 宋纪真, 李 云. 烟草甲虫雌性信息素的合成及应用[J]. 中国烟草学报, 1992, 1(1): 15–23.
- [81] 吴 江, 匡晓帆. 烟草甲性信息素的合成[J]. 四川大学学报(自然科学版), 1999, 36(6): 1100–1105.
- [82] 王 颖. 济南地区储烟害虫的发生特点及防治技术研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009: 15–31.
- [83] Manzelli M A. Management of stored tobacco pests, the cigarette beetle and tobacco moth with methoprene[J]. Journal of Economic Entomology, 1982(4): 721–723.
- [84] 洪深求, 程新胜, 魏重生. 昆虫保幼激素类似物“双氧威”对烟草甲的生物学效应[J]. 烟草科技, 2006(12): 55–57.
- [85] 刘爱英, 邹 晓, 胡海燕, 等. 烟草仓储甲虫致病真菌筛选研究初报[C]//第八届海峡两岸菌物学学术研讨会论文集. 长春, 2007.
- [86] 朱 元, 方 力, 陈 斌, 等. 球孢白僵菌对烟草甲幼虫的毒力测定[J]. 云南农业大学学报, 2009, 24(1): 42–46.
- [87] 刘爱英, 罗 力, 邹 晓, 等. 白僵菌对烟草粉螟及烟草甲的致病性研究[J]. 贵州农业科学, 2009, 37(9): 84–86.
- [88] 罗 力, 刘爱英, 邹 晓, 等. 烟草甲带菌迁飞试验[J]. 贵州农业科学, 2009, 37(11): 89–91.
- [89] 张晓敏, 杨 辉, 施 鸣, 等. 防治烟草甲白僵菌的仓储应用菌株选育[J]. 中国烟草学报, 2015, 21(2): 79–84.
- [90] 李朝晖. 扬州地区二化螟主要寄生蜂越冬特点及盘绒茧蜂的研究应用[D]. 扬州: 扬州大学, 2019: 5–39.
- [91] Kaelin P, Zaugg L, Albertini A M, et al. Activity of *Bacillus thuringiensis* isolates on *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae) [J]. Journal of Stored Products Research, 1999, 35(2): 145–158.
- [92] Tsuchiya S, Kasaishi Y, Harada H, et al. Assessment of the efficacy of Japanese *Bacillus thuringiensis* isolates against the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) [J]. Journal

- of Invertebrate Pathology, 2002, 81(2): 122–126.
- [93] 高家合. 我国复烤烟叶苏云金芽孢杆菌的分离及杀虫特性测定[J]. 中国烟草科学, 2005(1): 34–38.
- [94] 齐绪峰, 宋纪真, 谢剑平, 等. 贮烟仓库中苏云金芽孢杆菌对烟草甲的杀灭活性[J]. 烟草科技, 2006(5): 57–59.
- [95] 郑宪滨. 苏云金芽孢杆菌(*Bt*)生物技术在仓储烟草害虫防治中的作用[J]. 烟草科技, 2000(11): 30–32.
- [96] 何榕宾, 陈乾锦, 张玉珍, 等. 福建省烟仓害虫及其天敌调查[J]. 江西农业大学学报(自然科学版), 2002, 24(5): 612–616.
- [97] 高念昭. 贵州烟仓昆虫天敌初步观察[J]. 中国生物防治, 1996(3): 45–46.
- [98] 郭军, 戴仁怀, 杨洪, 等. 烟草甲的优良寄生蜂象虫金小蜂的生物学特性[J]. 中国生物防治学报, 2018, 34(5): 649–655.
- [99] Papadopoulou S C, Buchelos C T. Comparison of trapping efficacy for *Lasioderma serricorne* (F.) adults with electric, pheromone, food attractant and control – adhesive traps [J]. Journal of Stored Products Research, 2002, 38(4): 375–383.
- [100] Athanasiou C G, Papadopoulous S. *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae), an ectoparasitoid of *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) found for the first time in tobacco stores in Greece [J]. Journal of Pest Science, 2004, 77(3): 183–184.
- [101] Belda C, Riudavets J. Attraction of the parasitoid *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae) to odors from grain and stored product pests in a Y – tube olfactometer [J]. Biological Control, 2010, 54(1): 29–34.
- [102] Baur H, Kranz – Baltensperger Y, Cruaud A, et al. Morphometric analysis and taxonomic revision of *Anisopteromalus* Ruschka (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae) – an integrative approach [J]. Systematic Entomology, 2014, 39(4): 691–709.
- [103] Hamouda A, Ikbal C, Khaoula Z, et al. A new pteromalid species: *Anisopteromalus quinarius* (Gokhman & Baur, 2014) found in Tunisia [J]. Entomology and Applied Science Letters, 2017, 4(4): 7–10.
- [104] 宋敏, 林祥明, 刘丽军. *Cry* 基因家族的专利分布研究[J]. 生物技术通报, 2010(1): 1–8.
- [105] Madigan M, Martinko J. Brock biology of microorganisms [M]. 11th ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2005, 143–195.
- [106] 高家合. 含 *cryI* 或 *cryV* 毒素蛋白基因 *Bt* 菌的鉴定及生物测定[J]. 山地农业生物学报, 2005, 24(3): 221–224.
- [107] 胡逸超, 孙建生, 李季刚, 等. 对烟草甲幼虫有毒杀作用的苏云金芽孢杆菌的分离与鉴定[J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(11): 5053–5057.
- [108] Michel B, Kaelin P, Gadani F. 苏云金杆菌防治储烟害虫研究进展[J]. 烟草科技, 2003(6): 26–30.
- [109] Höfte H, Whiteley H R. Insecticidal crystal proteins of *Bacillus thuringiensis* [J]. Microbiological Reviews, 1989, 53(2): 242–255.
- [110] Coelho – Bortolo T, Mangolin C A, Lapenta A S. Genetic variability in the natural populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae), detected by RAPD markers and by esterase isozymes [J]. Bulletin of Entomological Research, 2016, 106(1): 47–53.
- [111] Blanc M P, Lugon – Moulin N, Panighini C, et al. Structure of worldwide populations of *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae) as revealed by amplified fragment length polymorphism profiles [J]. Bulletin of Entomological Research, 2006, 96(2): 111–116.
- [112] Noda H, Kawahara N. Electrophoretic karyotype of intracellular yeast – like symbiotes in rice planthoppers and anobiid beetles [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 1995, 65(2): 118–124.
- [113] Rutherford S L, Lindquist S. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution [J]. Nature, 1998, 396(6709): 336–342.
- [114] 宋文静, 宋科, 董建新, 等. 铵硝混合营养对烟草苗期氮代谢酶及内源生长素的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(8): 100–104.
- [115] 严毅, 许抗抗, 杨洪, 等. 烟草甲谷胱甘肽 S – 转移酶基因 *LsGSTe1* 的表达及其与甲酸乙酯耐受性的关系[J]. 昆虫学报, 2020, 63(1): 1–10.
- [116] 许抗抗, 丁天波, 严毅, 等. CO₂ 气调胁迫下烟草甲谷胱甘肽 S – 转移酶基因的表达分析[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2017, 43(5): 599–607.
- [117] 李灿, 李子忠. 气调胁迫下 3 种中药材储藏期害虫谷胱甘肽转移酶活性研究[J]. 植物保护, 2009, 35(2): 91–94.
- [118] 陈春旭. 烟草甲 4 个 *clip* 丝氨酸蛋白酶基因的鉴定及生理功能分析[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019: 11–45.
- [119] 杨文佳, 许抗抗, 闫欣, 等. 烟草甲几丁质脱乙酰酶 1 基因的分子特性及功能[C]//绿色生态可持续发展与植物保护——中国植物保护学会第十二次全国会员代表大会暨学术年会论文集, 2017: 187.
- [120] Chen X Y, Xu K K, Yan X, et al. Characterization of a β – N – acetylglucosaminidase gene and its involvement in the development of *Lasioderma serricorne* (Fabricius) [J]. Journal of Stored Products Research, 2018, 77: 156–165.
- [121] 朱晓晔, 丁天波, 许抗抗, 等. 烟草甲两个羧酸酯酶基因的克隆及表达模式[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2018, 57(4): 136–144.
- [122] Watanabe A, Takaku S, Yokota K, et al. A survey of *Lasioderma serricorne* (Fabricius) in Japanese dental clinics [J]. Biocontrol Science, 2019, 24(2): 117–121.