

冬虫夏草寄主昆虫及其饲养技术研究进展

李文佳^{1,2} 张宗耀¹ 李全平¹ 吕延华¹ 蒋成吉¹ 魏再鸿¹

(1 宜昌山城水都冬虫夏草有限公司,宜昌,443000; 2 广东东阳光药业有限公司国家中医药管理局重点研究室,东莞,523850)

摘要 冬虫夏草(*Ophiocordyceps sinensis*(Berk.) Sacc.)是一味传统的名贵中药材。虫草蝠蛾(*Hepialus*)作为冬虫夏草的寄主昆虫,受到广泛的关注和研究。本文从冬虫夏草的寄主昆虫种类、鉴定方法及地理分布,生物学特性和人工饲养等方面对虫草蝠蛾的研究进展做了综述,旨在为今后冬虫夏草寄主昆虫的研究和饲养提供借鉴和参考。

关键词 冬虫夏草;虫草蝠蛾;寄主昆虫;饲养技术

Research Progress of Host Insect of Cordyceps and its Raising Technique

Li Wenjia^{1,2}, Zhang Zongyao¹, Li Quanning¹, Lyu Yanhua¹, Jiang Chengji¹, Wei Zaihong¹

(1 Yichang Shancheng Shuidu Cordyceps Co., LTD, Yichang 443000, China;

2 Sun Shine Lake Pharm Co., LTD, Dongguan 523850, China)

Abstract Cordyceps is considered as a traditional rare Chinese materia medica. *Hepialus*, as the host insect of Cordyceps, is extensively focused on the scientific research. This paper summarized progress in research on *Hepialus*, including host insect species, identification method and geographical distribution for Cordyceps, their biological characteristics and manual feeding and so on, to provide references for further research and raising on the host insect of Cordyceps.

Key Words Cordyceps, *Hepialus*, Host insect, Raising technique

中图分类号:R282 文献标识码:A doi:10.3969/j.issn.1673-7202.2017.12.071

冬虫夏草(*Ophiocordyceps sinensis*(Berk.) Sacc.)是一味传统的名贵中药材。蝙蝠蛾幼虫被冬虫夏草菌感染后,冬虫夏草菌吸收虫体营养进行生长繁殖致使虫体内长满菌丝继而形成子座,在适宜的环境下,子座生长出棒状子实体。冬虫夏草是传统的滋补强壮药,始载于《本草从新》,本品味甘性平,有益肾壮阳、补肺、止血化痰之效。人工培育冬虫夏草的研究始于20世纪70年代末,其寄主昆虫饲养是人工培养冬虫夏草的关键环节^[1]。

冬虫夏草的寄主昆虫是虫草钩蝠蛾 *Thitarodes armoricanus* Oberthur^[2]。虫草钩蝠蛾 *T. armoricanus*, 隶属昆虫纲,鳞翅目 *Lepidoptera*, 蝙蝠蛾科 *Hepialidae*, 蝠蛾属 *Hepialus*, 国外学者则把虫草钩蝠蛾归为钩蝠蛾属 *Thitarodes*。虫草钩蝠蛾主要分布于我国甘肃、青海、新疆、四川、云南、西藏等地,幼虫为多食性昆虫,喜食蓼属、黄芪属等植物地下根茎,幼虫期长,一般2~3年,最长的4~5年,营地下生活,耐寒性强,其余虫态期较短,成虫个体寿命仅几天。

1 冬虫夏草寄主昆虫种类、鉴定及地理分布

1.1 寄主种类 中华人民共和国药典(2010)^[3]规定“冬虫夏草为麦角菌科真菌冬虫夏草菌 *Ophiocordyceps Sinensis*(Berk.) Sacc. 寄生在蝙蝠蛾科昆虫幼虫上的子座和幼虫尸体的干燥复合体”。据此规定凡是蝙蝠蛾科昆虫,只要和冬虫夏草菌形成复合

体,那么这一复合体就是冬虫夏草。显然冬虫夏草的寄主昆虫不止虫草钩蝠蛾 *T. armoricanus*, 目前普遍认为冬虫夏草寄主昆虫主要集中于蝠蛾属 *Hepialus*。

冬虫夏草寄主种类一直在不断丰富,最早朱弘复和王林瑶^[4]归纳整理了9种冬虫夏草的寄主昆虫,杨大荣等^[5]统计增至33种,随后杨大荣等^[6]再次统计冬虫夏草寄主昆虫至44种, Wang&Yao^[7]进一步统计得出57种冬虫夏草寄主昆虫,邱乙等^[8]重新归纳整理了61种寄主昆虫但其中阿尔泰蝠蛾应不属于冬虫夏草寄主昆虫。笔者整理了国内外发表的冬虫夏草寄主昆虫,发现国内分布的寄主昆虫63种,国外11种其中不丹2种,尼泊尔8种,缅甸1种。见表1。

1.2 寄主鉴定 冬虫夏草寄主的形态学分类鉴定主要采用雄性生殖器和成虫翅脉特征,幼虫分类作为种类鉴定的辅助在冬虫夏草寄主鉴定中也有研究。余虹等^[13]用斜脉蝠蛾幼虫为研究对象通过各体节形态特征、毛序、颜色及头宽体长等进行种类鉴别。严林^[14]用拉脊蝠蛾幼虫通过颜色、毛色、毛序及各龄幼虫的头宽和体长等进行分类研究。

分子生物学手段应用于蝙蝠蛾种类鉴定日益增多,线粒体DNA是种属鉴定的常用手段,利用线粒体Cytb基因建立冬虫夏草寄主昆虫种属间分子进

化关系被证明具有可行性^[11,15-16]。结合线粒体 Cytb 属物种寄主昆虫鉴定也用于区分蝠蛾属昆虫地理种群之间的差异^[17-18]。基因与线粒体 COI, COII 基因不仅能用于探索虫草

表 1 冬虫夏草寄主昆虫分布概况

编号	拉丁名	中文名称	地理分布	寄主状态	曾用名或异名	参考文献
1	<i>Thitarodes armoricanus</i>	虫草钩蝠蛾	甘肃、青海、四川、西藏、云南 Gansu, Qinghai, Sichuan, Tibet, Yunnan	P	<i>Hepialus armoricanus</i>	Wang&Yao ^[7] ; 邱乙等 ^[8] ; Nielsen et al. ^[9]
2	<i>T. litangensis</i>	理塘钩蝠蛾	四川(理塘县、巴塘县)、西藏 Sichuan(Litang County, Batang County), Tibet	P	<i>H. litangensis</i>	
3	<i>T. kangdingensis</i>	康定钩蝠蛾	四川康定县 Sichuan(Kangding County)	P	<i>H. kangdingensis</i>	
4	<i>T. kangdingroides</i>	康姬钩蝠蛾	四川康定县 Sichuan(Kangding County)	P	<i>H. kangdingroides</i>	
5	<i>T. gonggaensis</i>	贡嘎钩蝠蛾	四川康定县 Sichuan(Kangding County)	P	<i>H. gonggaensis</i>	
6	<i>T. fusconebulosa</i>	曲线钩蝠蛾	四川康定县 Sichuan(Kangding County)	P	<i>H. fusconebulosa</i>	
7	<i>T. gallicus</i>	赭褐钩蝠蛾	四川康定县 Sichuan(Kangding County)	P	<i>H. gallicus</i>	
8	<i>T. nubifer</i>	白线钩蝠蛾	四川康定县 Sichuan(Kangding County)	I	<i>H. nubifer</i>	
9	<i>T. davidi</i>	德氏钩蝠蛾	四川(丹巴县、宝兴县) Sichuan(Danba County, Baoxing County)	P	<i>H. davidi</i>	
10	<i>T. xiaojincensis</i>	小金钩蝠蛾	四川(小金县、金川县、丹巴县) Sichuan(xiaojin County, Jinchuan County, Danba County)	P	<i>H. xiaojincensis</i>	
11	<i>T. deqingensis</i>	德钦钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. deqingensis</i>	
12	<i>T. baimaensis</i>	白马钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. baimaensis</i>	
13	<i>T. esmeiliensis</i>	梅里钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. esmeiliensis</i>	
14	<i>T. callinivalis</i>	美丽钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. callinivalis</i>	
15	<i>T. ferrugineus</i>	锈色钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. ferrugineus</i>	
16	<i>T. yongshengensis</i>	永胜钩蝠蛾	云南永胜县	I	<i>H. yongshengensis</i>	
17	<i>T. latitegumenus</i>	宽兜钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. latitegumenus</i>	
18	<i>T. yeriensis</i>	叶日钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. yeriensis</i>	
19	<i>T. zhongzhiensis</i>	中支钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. zhongzhiensis</i>	
20	<i>T. pratensis</i>	草地钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. pratensis</i>	
21	<i>T. bibelteus</i>	双带钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. bibelteus</i>	
22	<i>T. albipictus</i>	白纹钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. albipictus</i>	
23	<i>T. jinshaensis</i>	金沙钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. jinshaensis</i>	
24	<i>T. oblifurcus</i>	斜脉钩蝠蛾	青海玉树州、四川康定县	P	<i>H. oblifurcus</i>	
25	<i>T. renzhiensis</i>	人支钩蝠蛾	云南德钦县	P	<i>H. renzhiensis</i>	
26	<i>T. xunhuaensis</i>	循化钩蝠蛾	青海循化县	P	<i>H. xunhuaensis</i>	
27	<i>T. jialangensis</i>	甲郎钩蝠蛾	西藏左贡县	P	<i>H. jialangensis</i>	
28	<i>T. markamensis</i>	芒康钩蝠蛾	西藏芒康县	P	<i>H. markamensis</i>	
29	<i>T. zaliensis</i>	察里钩蝠蛾	西藏芒康县	P	<i>H. zaliensis</i>	
30	<i>T. nammlinensis</i>	南木林钩蝠	西藏南木林县	P	<i>H. nammlinensis</i>	
31	<i>T. Yadongensis</i>	亚东钩蝠蛾	西藏亚东县	I	<i>H. Yadongensis</i>	
32	<i>T. biruensis</i>	比如钩蝠蛾	西藏比如县	P	<i>H. biruensis</i>	
33	<i>T. dinggyensis</i>	定结钩蝠蛾	西藏定结县	I	<i>H. dinggyensis</i>	
34	<i>T. namensis</i>	纳木钩蝠蛾	西藏当雄县	P	<i>H. namensis</i>	
35	<i>T. damxungensis</i>	当雄钩蝠蛾	西藏当雄县	P	<i>H. damxungensis</i>	
36	<i>T. baqingensis</i>	巴青钩蝠蛾	西藏巴青县	P	<i>H. baqingensis</i>	
37	<i>T. Pui</i>	蒲氏钩蝠蛾	西藏林芝县	P	<i>H. Pui</i>	
38	<i>T. cingulatus</i>	白带钩蝠蛾	甘肃文县	P	<i>H. cingulatus</i>	
39	<i>T. sejilaensis</i>	色吉拉钩蝠蛾	西藏林芝县	P	--	Zou et al. ^[10]
40	<i>T. jiachaensis</i>	加查钩蝠蛾	西藏加查县	P	--	
41	<i>Ahamus sichuanensis</i>	四川无钩蝠蛾	四川(阿坝州、康定县)	P	<i>T. sichuanensis</i> , <i>H. sichuanensis</i>	Wang&Yao ^[7] ; 邱乙等 ^[8] ; Nielsen et al. ^[9] ; 邹志文等 ^[11]
42	<i>A. alticola</i>	德格无钩蝠蛾	四川德格县	P	<i>T. alticola</i> , <i>H. alticola</i>	
43	<i>A. carna</i>	石纹无钩蝠蛾	四川炉霍县	P	<i>T. carna</i> , <i>H. carna</i>	
44	<i>A. yulongensis</i>	玉龙无钩蝠蛾	云南玉龙县	P	<i>T. yulongensis</i> , <i>H. yulongensis</i>	
45	<i>A. lijiangensis</i>	丽江无钩蝠蛾	云南丽江市	P	<i>T. lijiangensis</i> , <i>H. lijiangensis</i>	
46	<i>A. jianchuanensis</i>	剑川无钩蝠蛾	云南剑川县	P	<i>T. jianchuanensis</i> , <i>H. jianchuanensis</i>	

续表 1 冬虫夏草寄主昆虫分布概况

编号	拉丁名	中文名称	地理分布	寄主状态	曾用名或异名	参考文献
47	<i>A. anomopterus</i>	异翅无钩蝠蛾	云南剑川县	P	<i>T. anomopterus</i> , <i>H. anomopterus</i>	
48	<i>A. yunnanensis</i>	云南无钩蝠蛾	云南剑川县	P	<i>T. yunnanensis</i> , <i>H. yunnanensis</i>	
49	<i>A. yunlongensis</i>	云龙无钩蝠蛾	云南(云龙县、大理市)	P	<i>T. yunlongensis</i> , <i>H. yunlongensis</i>	
50	<i>A. yushuensis</i>	玉树无钩蝠蛾	青海(玉树州、杂多县)、四川巴塘县	P	<i>T. yushuensis</i> , <i>H. zadoiensis</i>	
51	<i>A. zadoiensis</i>	杂多无钩蝠蛾	青海杂多县	P	<i>T. zadoiensis</i> , <i>H. zadoiensis</i>	
52	<i>A. gangcaensis</i>	刚察无钩蝠蛾	青海刚察县	P	<i>T. gangcaensis</i> , <i>H. gangcaensis</i>	
53	<i>A. menyuanensis</i>	门源无钩蝠蛾	青海(门源县、化隆县、同仁县)	P	<i>T. menyuanensis</i> , <i>H. menyuanensis</i>	
54	<i>A. zhayuensis</i>	察隅无钩蝠蛾	西藏察隅县、芒康县、云南德钦县、贡山县	P	<i>T. zhayuensis</i> , <i>H. zhayuensis</i>	
55	<i>A. maquensis</i>	玛曲无钩蝠蛾	甘肃玛曲县	P	<i>T. maquensis</i> , <i>H. maquensis</i>	
56	<i>A. luquensis</i>	碌曲无钩蝠蛾	甘肃碌曲县	P	<i>T. luquensis</i> , <i>H. luquensis</i>	
57	<i>T. varians</i>	异色蝠蛾	四川巴塘县、西藏昌都县	P	<i>H. varians</i> , <i>T. nebulosus</i> , <i>T. luteus</i>	
58	<i>T. gannaensis</i>	条纹蝠蛾	青海(玉树州、杂多县)	P	<i>H. gannaensis</i>	
59	<i>T. guidera</i>	贵德蝠蛾	青海贵德县	P	<i>H. guidera</i>	
60	<i>T. lagii</i>	拉脊蝠蛾	青海贵德县	P	<i>H. lagii</i>	
61	<i>T. dongyuensis</i>	东隅蝠蛾	西藏芒康县、云南德钦县	P	<i>H. dongyuensis</i>	
62	<i>T. namnai</i>	--	不丹 Bhutan	P	--	Maczey et al. [12]
63	<i>T. caligophilus</i>	--	不丹 Bhutan	P	--	
64	<i>T. danieli</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	
65	<i>T. maculatum</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	邹志文等[11]
66	<i>T. kishidai</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	
67	<i>T. kingdomwardi</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	
68	<i>T. harutai</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	
69	<i>T. limbui</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	
70	<i>T. dierti</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	Nielsen et al. [9]
71	<i>T. eberti</i>	--	尼泊尔 Nepal	P	--	
72	<i>T. malaisei</i>	--	缅甸 Myanmar	I	<i>T. ebba</i>	
73	<i>T. richthofeni</i>	--	中国 China	I	--	
74	<i>T. sinarabesca</i>	--	中国 China	I	--	

注:寄主状态:P代表潜在寄主;I代表不确定寄主

1.3 寄主地理分布格局 冬虫夏草寄主主要分布于我国青藏高原及其周边区域,包括我国的西藏、青海、甘肃、四川、云南等省,以及喜马拉雅山南麓边缘区的不丹、印度、尼泊尔等地,海拔在 2 500 ~ 5 100 m 之间^[6]。最南分布在 N25°45'、E99°34';最北分布在 N38°49'、E102°90';最西在 N29°53'、E89°32';最东分布在 N32°31'、E104°24'^[19]。

冬虫夏草的寄主昆虫分布具有区域性。少数种群分布地域较广,如虫草钩蝠蛾 *T. armoricanus* 广泛分布于甘肃、青海、四川、云南、西藏等,其余种群多地域分布狭窄,如贡嘎钩蝠蛾 *T. kangdingroides* 仅分布于贡嘎山系海拔 3 000 ~ 5 000 m 区域,小金钩蝠蛾 *T. xiaojincusis* 主要分布于阿坝藏族自治州小金县及接壤的金川县和丹巴县,蒲氏钩蝠蛾 *T. pui* 分布于西藏季节拉山海拔 4 100 ~ 4 650 m 的高寒灌丛草甸和高寒草甸^[20-23]。有些蝠蛾种类更是仅分布于一座山如德钦钩蝠蛾 *T. deqingensis* 分布于德钦甲午雪山,白马钩蝠蛾 *T. baimaensis*、锈色钩蝠蛾 *T. ferrugineus* 分布于德钦白马雪山,梅里钩蝠蛾 *T. esmeiliensis* 分布于德钦梅里雪山,等等^[24-25]。虫草蝠蛾的分布不仅具有区域分布特点还具有垂直分布的规律,即同一种在不同纬度其垂直分布的范围

不一致,同一纬度不同的垂直高度可能分布着不同的种群。如虫草钩蝠蛾在四川、甘肃、西藏等地分布在海拔 3 000 ~ 4 600 m 之间,在青海为 4 200 ~ 5 000 m,而在云南的分布幅度则在海拔 3 850 ~ 5 080 m 之间,异翅钩蝠蛾 *T. anomopterus* 分布在剑川老君山西北坡海拔 2 800 ~ 3 100 m 之间,云南钩蝠蛾 *T. yunnanensis* 分布在剑川老君山西北坡海拔 3 600 ~ 4 100 m 之间^[8,26-28]。同一物种不同的海拔高度也可能产生不同的生态型,例如贡嘎蝠蛾在贡嘎山系海拔 3 000 ~ 5 000 m 范围内分布着 3 种生态型^[20],A 型分布于海拔 3 200 ~ 4 100 m,B 型 4 100 ~ 4 500 m,C 型 4 500 m 以上分布,3 种生态型在个体大小、繁殖活动时间、生活周期等方面均存在差异;小金蝠蛾也存在 2 种生态型^[29],A 型生活在海拔 3 400 ~ 4 800 m,B 型生活在海拔 2 800 ~ 3 600 m,两者在外部形态存在明显差异且 COI 序列分析表明两者相似度为 99.2% 以上,将两类生态型相互交配发现后代可育且孵化率正常。

虫草蝠蛾的分布易受地形、海拔、气候、植被、土壤结构等因素的影响,尤其与土壤小气候、食物、土壤特性和植物分布最为密切^[19,26,30]。冬虫夏草寄主幼虫种群在自然环境条件下呈聚集分布状态,同一

块虫草分布块中不存在 2 种以上的虫草蝠蛾的现象,幼虫的空间分布型符合二项式理论分布型^[27,31]。

2 冬虫夏草寄主昆虫生物学研究

2.1 生物学特性

冬虫夏草寄主蝠蛾为完全变态昆虫,蝙蝠蛾属不同种类昆虫生物学特性虽然有微小差异,但它们完成一个世代所经历的虫态是基本一致的,在自然条件下,生活周期大概 3~5 年时间,分为卵、幼虫、蛹、成虫 4 个虫态^[32]。

卵:以小金蝠蛾为例,卵呈长圆形,大小 0.8 mm × 0.6 mm,卵的孵化有变色现象,由开始的白色慢慢变为黑色,全程约 7 h,但其中也有部分发育不全不能孵化的卵不会发生变色过程,卵孵化为幼虫约需要 45~60 d^[33];西藏那曲比如蝠蛾卵历期则长达 70 d,卵的孵化也有变色现象,由开始的乳白色慢慢变为黑色;云南剑川蝠蛾卵比小金蝠蛾和比如蝠蛾要轻,自然条件下,卵的孵化率都可以达到 80%,高峰期 8 月下旬和 9 月中旬^[34]。

幼虫:孵化时,幼虫利用口器将卵壳咬破,然后爬出四处活动,各地幼虫龄期分为 6~8 龄,初孵幼虫乳白色,体长 2 mm 左右,老熟幼虫头壳淡红色,虫体姜黄色,体长 3~5 cm 左右,幼虫孵化后陆续钻入土壤缝隙,主要集中在 15 cm 左右深度的土层中。幼虫期一般为 2~3 年时间,故在自然界,幼虫存在世代重叠现象,幼虫耐涝、耐寒、耐饥能力强^[35]。

蛹:小金蝠蛾雌蛹肥大,尾部钝圆,体长 22.5~28.5 mm,宽 5.2~5.8 mm。雄蛹瘦小,尾部尖削,体长 16.4~18.8 mm,宽 4.4~4.9 mm,自然条件下,5 月上旬~7 月上旬为化蛹高峰期;西藏比如蝠蛾雌蛹体长 24.0~27.0 mm,宽 5.5~6.0 mm。雄蛹体长 19.6~22.0 mm,宽 4.3~5.0 mm,化蛹高峰期为 5 月上旬至 7 月中旬;四川小金蝠蛾、西藏比如蝠蛾、云南剑川蝠蛾的蛹期都是 40 d 左右,而玉树蝠蛾的蛹期能达到 60 d^[33,36-37]。

成虫:成虫不饮水、不取食,寿命较短。仅以羽化、交尾、产卵等生殖活动为中心,交尾高峰和产卵高峰都与具体生长海拔高度和当年气候条件相关。四川小金蝠蛾成虫平均成活 105 h 左右,最长为 172 h,最短为 60 h,成虫在 6 月上旬开始羽化,6 月中下旬为高峰期,8 月中旬为末期,每只雌蛾最多产卵能达 836 粒,最少 147 粒,平均能产卵 428 粒;西藏比如蝠蛾成虫每年从 7 月上旬开始羽化,高峰期在 7 月中下旬,末期在 8 月上旬,每只雌蛾平均产卵 600 粒;玉树蝠蛾成虫产卵最多为 718 粒,最少 281 粒,

平均 499.5 粒^[33,36-37]。

2.2 寄主食性与天然饲料

2.2.1 寄主食性

蝙蝠蛾幼虫是多食性昆虫^[38]。陈泰鲁等^[39]最早发现蝙蝠蛾幼虫长期取食珠芽蓼 *Polygonum viviparum* 能正常生长发育。沈发荣等^[40]报道了白马蝠蛾幼虫能取食黄芪属 *Astragalus*、食蓼属 *Polygonum* 等 29 种高原植物的根茎。冬虫夏草寄主幼虫平时以植物根茎为主,但在饥饿状态下也会取食土中的腐殖质^[32,41]。

2.2.2 天然饲料

冬虫夏草寄主幼虫可食用 19 科 35 属的植物根茎部分(表 2),喜食蓼属、黄芪属、大黄属 *Rheum* 的植物,如蓼属的圆穗蓼 *Polygonum macrophyllum*、珠芽蓼、大黄属的小大黄 *Rheum pumilum*,这些植物多生长在西藏、四川、云南、青海等高原地带,这与寄主昆虫的分布是一致的,此外冬虫夏草寄主幼虫还喜食苹果、胡萝卜、马铃薯等^[1,42]。

2.3 寄主昆虫遗传多样性

地理隔离、寄主植物差异和环境胁迫等是造成其遗传多样性的重要因素,种群间无法实现基因交流,逐渐累积的不同的遗传变异,达到一定程度会导致生殖隔离而形成不同物种^[43]。国内已鉴定的冬虫夏草寄主昆虫种类达到 60 多种,造成如此之多的种群的原因在于冬虫夏草寄主成虫仅能生存 3~8 d,且雌蛾怀卵量大、体态笨重难以长距离迁移,其自身扩散能力较弱;加之青藏高原地形地貌复杂,峰峦重叠、峡谷深有效地限制了寄主昆虫种群间的扩散交流,因而造就了其丰富的遗传多样性^[44]。这些因素在促成冬虫夏草寄主昆虫形成诸多种群的同时也造就出不同的生态型,这些生态型在形态外观上存在极大差异但仍不能算作不同种群,例如小金蝠蛾有两类生态型,一类为体表有褐色绒毛,翅脉上斑纹被褐色绒毛覆盖,另一类为黑白斑纹,但经雄性生殖器鉴定和 DNA 序列鉴定为同一物种^[29];斜脉蝠蛾在翅面斑纹和颜色上也可区分为“黑白斑”和“黄毛斑”两大类^[45]。栖息地地形、地貌、海拔、气候、植被、土壤等众多因素的差异,为寄主昆虫提供其特有的种群形成和繁衍生存环境,由于冬虫夏草寄主昆虫诸多分布地人们尚未涉足,或将有更多的寄主昆虫种类被发现^[6]。

3 冬虫夏草寄主昆虫人工饲养进展

3.1 研究历史

20 世纪 50 年代末,国外多个国家进行过冬虫夏草的人工栽培实验研究,但均未获得成功,从 70 年代末开始,国内有数十家科研院所开始对冬虫夏草的人工培育进行研究。20 世纪 80 年代末期重庆中药研究所在四川康定海拔 3 500 m 的

表 2 蝙蝠蛾幼虫喜食植物名录

科名	属名	植物种名	根部特点	
蓼科 Polygonaceae	蓼属 <i>Polygonum</i>	头花蓼 <i>Polygonum capitatum</i>	根状茎肥厚	
		珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	根状茎肥厚富含淀粉	
		圆穗蓼 <i>Polygonum macrophyllum</i>	根状茎肥厚	
		细红蓼 <i>Polygonum angustifolium</i>	多年生草本	
		冰川蓼 <i>Polygonum glaciale</i>	一年生矮小草本	
		红蓼 <i>Polygonum orientale</i>	一年生草本,高 2~3 m	
		大黄属 <i>Rheum</i>	小大黄 <i>Rheum pumilum</i>	多年生小草本,高 0.1~0.2 m
		山蓼属 <i>Oxyria</i>	肾叶山蓼 <i>Oxyria digyna</i>	多年生草本,高 0.15~0.3 m
		酸模属 <i>Rumex</i>	酸模 <i>Rumex acetosa</i>	多年生草本,高 0.3~0.8 m
				土大黄 <i>Rumex madaio</i>
蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	根肉质,呈纺锤形	
		金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	落叶灌木,高达 1.5 m	
	苹果属 <i>Malus</i>	苹果 <i>Malus pumila</i>	乔木,高达 1.5 m	
龙胆科 Gentianaceae	龙胆属 <i>Gentiana</i>	秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	多年生草本,高 0.2~0.6 m,主根粗大	
		高山龙胆 <i>Gentiana algida</i>	多年生草本,高 0.15~0.25 m,须根	
伞形科 Umbelliferae	胡萝卜属 <i>Daucus</i>	胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	根肉质,长圆锥形,黄色或红色	
	藁本属 <i>Ligusticum</i>	葶状藁本 <i>Ligusticum scapiforme</i>	多年生草本,高 0.05~0.25 m	
禾本科 Gramineae	大麦属 <i>Hordeum</i>	青稞 <i>Hordeum vulgare</i> Linn. var. nudum	根须状	
		大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	一年生草本,根须状	
		羊茅属 <i>Festuca</i>	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	无根茎
		野青茅属 <i>Deyeuxia</i>	野青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i>	多年生草本
	早熟禾属 <i>Poa</i>	冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	多年生草本,根须状	
十字花科 Brassicaceae	芸薹属 <i>Brassica</i>	油菜 <i>Brassica campestris</i>	一年生草本,直根系,高 0.03~0.09 m	
		萝卜属 <i>Raphanus</i>	萝卜 <i>Raphanus sativus</i>	一年或二年生草本,根肉质,长圆形
茄科 Solanaceae	茄属 <i>Solanum</i>	马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	草本,高 0.3~1 m 地下茎块状	
百合科 Liliaceae	黄精属 <i>Polygonatum</i>	黄精 <i>Polygonatum sibiricum</i>	多年生草本,根茎横生,肥大肉质	
		贝母属 <i>Fritillaria</i>	川贝母 <i>Fritillaria cirrhosa</i>	多年生草本,高 0.01~0.05 m
菊科 Compositae	匹菊属 <i>Pyrethrum</i>	川西小黄菊 <i>Pyrethrum tatsienense</i>	多年生草本,高 0.07~0.25 m	
		风毛菊属 <i>Saussurea innatidentata</i>	羽裂风毛菊 <i>Saussurea</i>	多年生草本,高 0.25~0.80 m,根纺锤形
			绵头雪莲花 <i>Saussurea laniceps</i>	多年生草本,高 0.15~0.30 m,根粗壮
水麦冬科 Juncaginaceae	水麦冬属 <i>Triglochin</i>	海韭菜 <i>Triglochin maritimum</i>	多年生草本	
毛茛科 Ranunculaceae	驴蹄草属 <i>Caltha</i>	花葶驴蹄草 <i>Caltha scaposa</i>	多年生草本,高 0.10~0.15 m	
		鸦跖花属 <i>Oxygraphis</i>	鸦跖花 <i>Oxygraphis glacialis</i>	多年生小草本,高 0.02~0.09 m
		毛茛属 <i>Ranunculus</i>	高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	多年生草本,须根纤细
		芍药属 <i>Paeonia</i>	芍药 <i>Paeonia lactiflora</i>	多年生草本,高 0.60~0.80 m
		唐松草属 <i>Thalictrum</i>	高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	多年生草本
石竹科 Caryophyllaceae	无心菜属 <i>Arenaria</i>	藓状雪灵芝 <i>Arenaria bryophylla</i>	多年生垫状草本,根粗壮,木质化	
		澜沧雪灵芝 <i>Arenaria lancangensis</i>	多年生垫状草本,高 0.04~0.11 m	
报春花科 Primulaceae	报春花属 <i>Primula</i>	裂叶报春 <i>Primula pinnatifida</i>	多年生草本	
莎草科 Cyperaceae	藁草属 <i>Carex</i>	川滇藁草 <i>Carex schneideri</i>	多年生草本,根状茎丛生	
		黑褐藁草 <i>Carex atrofusca</i>	多年生草本,高 0.15~0.30 m,疏丛生	
		嵩草属 <i>Kobresia</i>	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	垫状草本
			矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	根状茎短
桔梗科 Campanulaceae	党参属 <i>Codonopsis</i>	山胡萝卜 <i>Codonopsis lanceolata</i>	多年生蔓生草本植物	
豆科 Leguminosae	黄芪属 <i>Astragalus</i>	云南黄芪 <i>Astragalus yunnanensis</i>	多年生草本,主根粗大	
		长小包黄芪 <i>Astragalus balfourianus</i>	多年生草本	
		红苕 <i>Ipomoea batatas</i>	多年生草质藤本,块根白色、红色	
旋花科 Convolvulaceae	番薯属 <i>Ipomoea</i>	西藏垫柳 <i>Salix lindeyana</i>	垫状灌木,主干匍匐而生根	
杨柳科 Salicaceae	柳属 <i>Salix</i>	紫花杜鹃 <i>Rhododendron amesiae</i>	灌木,高 3 m 左右	
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃属 <i>Rhododendron</i>	青海杜鹃 <i>Rhododendron przewalskii</i>	常绿灌木,高达 3 m 左右	

虫草基地,成功在室内饲养出冬虫夏草寄主斜脉蝠蛾,对斜脉蝠蛾整个生活史进行了详细研究^[46]。高祖训等人在 1991 年将海拔 3 500 m 以上高原的斜脉蝠蛾引种到杭州低海拔实验室,用人工饲料获得良好效果^[47]。进入 21 世纪以来,中山大学以及太极集团(与重庆中药研究所合作)的半野生培植冬虫夏草均取得一定进展,但都还仅仅停留在研发阶段,无法突破产业化的瓶颈,直到 2012 年,东阳光集

团生态抚育冬虫夏草的量产才标志着冬虫夏草的栽培获得了长足的进步。

3.2 饲养种类 国内发现并鉴定与冬虫夏草寄主有关的蝠蛾属昆虫 60 多种,其中进行过饲养研究的种类文献统计有 8 种。见表 3。

3.3 人工饲料 昆虫人工饲料分为实用饲料、半纯饲料和实全纯饲料 3 大类^[54]。蝙蝠蛾幼虫的人工饲料是根据其营养要求和食性特点,采用合适材料

经人为配制而成,主要是半纯饲料和实用饲料2种。高祖训等^[47]在杭州低海拔实验室,对当地22种植物进行了筛选试验,选出3种植物作为斜脉蝠蛾的饲料,通过搭配饲料,选出了一组适宜斜脉蝠蛾取食的配制饲料。有文章指出,胡萝卜、苹果、马铃薯等是低海拔较好的实用饲料^[48]。王宏生^[55]将天然实用饲料胡萝卜、小大黄与其他成分混合,辅以防腐剂,得出一组适合蝙蝠蛾生长的半纯饲料,随后四川农业大学和福建安发生物沿着这一思路继续进行了一些探索^[56-57]。

表3 蝙蝠属昆虫饲养种类

物种名称	饲养时间	饲养地点	文献
斜脉蝠蛾 <i>T. obliquus</i>	1987-1989年	杭州	高祖训等 ^[47]
白马蝠蛾 <i>T. baimaensis</i>	1985-1989年	云南德钦县	沈发荣等 ^[40]
门源蝠蛾 <i>T. menyuanicus</i>	1992-1995年	甘肃碌曲县	王忠等 ^[48]
拉脊蝠蛾 <i>T. lagii</i>	1996-2000年	青海西宁	徐海峰 ^[49-50]
贡嘎蝠蛾 <i>T. gonggaensis</i>	2003年	四川康定县	曾伟 & 银福军 ^[51]
剑川蝠蛾 <i>A. jianchuanensis</i>	2006-2009年	四川康定县	刘飞等 ^[34]
小金蝠蛾 <i>T. Xiaojinensis</i>	2008-2012年	四川康定县	向丽等 ^[52]
碌曲蝠蛾 <i>A. luquensis</i>	2015年	甘肃	潘和平等 ^[53]

重庆中药所^[58-60]对冬虫夏草寄主幼虫饲料的营养成分进行了全面分析,发现在常规营养成分、维生素、矿质元素、氨基酸含量上均较高。四川农业大学对幼虫的取食选择性进行了详细研究,得出幼虫不仅对植物的种类取食存在偏好性,而且对同种植物不同部位也有一定的顺序,同时对3种喜好植物块根进行了营养成分分析,发现均含有较高的可溶性蛋白、粗脂肪和水分,同时矿质元素的含量也比较丰富^[42]。而李文佳等^[61]的研究证实,蝙蝠蛾幼虫的取食选择性与植物块根中所含可溶性糖和粗蛋白存在着显著的正相关。

3.4 饲养技术 蝙蝠蛾饲养包括卵、幼虫、蛹、成虫以及饲料和基质等,多年来科学家对蝙蝠蛾生长发育过程中所需要的光照、温度、湿度以及饲养基质和饲养投放量进行了大量研究。

寄主卵的孵化方面,刘飞等^[62]认为冬虫夏草寄主卵孵化发育速率在湿度适宜的情况下主要受温度制约,王忠等^[48]研究表明卵孵化适宜温度为12~16℃,湿度为85%~95%;陈仕江等^[41]研究表明在10℃恒温处理时孵化率最高,达91.4%,显著高于野外变温条件下86.8%的孵化率。寄主幼虫饲养方面,王忠等^[48]表明幼虫饲养的温度范围应该控制在为6~12℃,相对湿度70%以上,该条件下幼虫取食活跃,死亡率低;王宏生^[55]则认为,幼虫饲养的温度范围应该控制在为10~15℃,相对湿度在70%~80%内。蛹期羽化方面,王忠等^[48]研究表明,蛹羽

化的适宜条件与卵孵化一致,即最适温度为12~16℃,湿度为85%~95%;刘飞等^[62]也认为蛹期温度应控制在12~16℃,但前25d内的空气相对湿度应控制在80%~90%内,后3~5d应控制在90%~95%内,提供自然光照射。成虫期,王忠等^[48]提出交配箱置于温度7~12℃,湿度范围70%~85%的环境,黄昏时提供必需的散射光。

饲养基质和饲养投放量对幼虫的成长有直接影响,基质对于初孵幼虫成活率并无显著影响,但饲料和卵的投放量对于初孵幼虫的成活率有显著影响^[35]。

3.5 饲养装置及集约化饲养 幼虫期在生活史中所占周期最长,能否大规模饲养幼虫是决定冬虫夏草人工栽培是成功的关键。其中高祖训等^[47]将海拔3500m以上高原的斜脉蝠蛾引种到杭州低海拔实验室,标志着人们探索饲养装置进行集约化养虫的开始,目前实验室小规模一般是采用培养皿饲养幼虫,虽然死亡率低,生长发育正常,由于耗时耗力无法做到大规模量产。实验室中等规模饲养幼虫涉及到养虫盒的应用,李黎等^[63]设计出了特制的蝙蝠蛾幼虫养虫盒,盒底铺放40mm灭菌基质,基质上摆放灭菌的天然饲料拌基质一层,然后投放50头初孵幼虫并盖上与养虫盒口大小相同的草皮,该方法相比培养皿在养虫规模上有了重大突破,但养虫盒养虫容易造成幼虫争夺食物和地盘相互撕咬而死亡,并且容易发生交叉污染,使幼虫大面积死亡,该方法用于扩大化生产存在系统性风险。另一种饲养方式是室外笼养,可在土壤疏松的野外挖深40cm、长1m、宽2m的深槽、每平方米饲养密度为30~50头^[64],由于野外饲养幼虫容易受到环境的影响,该方法至上世纪开展以来,一直没有重大突破。现阶段加紧研究集约化饲养幼虫,解决蝙蝠蛾幼虫的饲养工具,是该领域研究的方向,更是冬虫夏草商品化成功的关键。

4 病虫害

4.1 常见病虫害 虫草蝠蛾在野外生存率很低,造成死亡的因素很多^[6],真菌、细菌、线虫、寄生昆虫、天敌捕食以及机械损伤都是造成幼虫大批死亡的原因,其中病菌致死占幼虫死亡率的50%,寄生昆虫占15%,线虫占20%,天敌捕食在10%,在人工饲养过程中幼虫外逃也是造成大批死亡的诱因。造成虫草蝠蛾死亡的常见真菌病害主要包括拟青霉和绿僵菌等。

4.1.1 细菌 染菌的蝠蛾幼虫发病初期活动自如,

约 10 d 左右,幼虫虫体体表颜色逐渐加深由黄白色至暗褐色、最后形成暗黑色。病害特点:虫体不僵化,虫体内部组织腐烂并发臭,对虫体进行解剖学观察可检出细菌菌体^[51,65]。

4.1.2 拟青霉 拟青霉曾被认作冬虫夏草的无性型,随着近些年的研究发现拟青霉是冬虫夏草寄主蝠蛾的一种致病菌,陈建等^[66]最早通过斜脉蝠蛾发现并鉴定该拟青霉病害为粉质拟青霉,也叫“黑点病”或“黑斑病”。蝙蝠蛾幼虫 18 ℃ 下接受侵染后 3 d 出现死亡症状,7 d 死亡率达到 90%。虫体死后 24 h 内即可完全僵化,死后的幼虫几天后从尸体上长出白色菌丝,并逐渐生长形成分生孢梗束,同时产生大量白粉状的分生孢子。孢梗束和白粉状分生孢子是其典型病症。该病为蝠蛾幼虫的主要病害,长期引起幼虫大面积死亡^[51,65,67]。

4.1.3 绿僵菌 曾纬^[68]研究表明,18 ℃ 下绿僵菌侵入幼虫体内后 3~4 d 可引起 80% 的幼虫死亡。发病的幼虫尸体僵化,虫体表面布满白色气生菌丝,菌丝上形成链生的卵圆形分生孢子,僵虫体表颜色逐渐加深变绿,可产生绿孢子层,感染绿僵菌的幼虫最典型的病症是血淋巴里含有绿僵菌虫菌体。

4.1.4 线虫 被线虫危害的幼虫特点是死虫不僵化,体表有大量线虫,且尸体解剖可见有大量活的线虫^[51,65]。在野外线虫感染致死率较低,但作者在室内饲养过程中发现由于幼虫活动空间有限蝙蝠蛾幼虫极易感染线虫。

4.1.5 寄生昆虫 寄生蜂和寄生蝇是野外常见的能够寄生蝙蝠蛾的昆虫^[65]。寄生蝇寄生于幼虫体内以幼虫身体为营养基质,而寄生蜂可寄生于幼虫体内直至蛹期。

4.1.6 机械损伤 蝠蛾幼虫机械损伤较为常见,虽然不能造成直接死亡,但伤口增加了感病几率导致死亡率升高且幼虫受创后越冬成活的几率远低于健康幼虫^[69]。

4.2 病虫害防治 最早在斜脉蝠蛾拟青霉病害中使用百菌清烟熏粉质拟青霉,能够有效抑制孢子萌发^[66]。紫外线直接照射拟青霉和绿僵菌也能有效抑制和杀灭孢子和菌丝体的生长,但非直射时效果较差且距离受限^[70]。有人利用病虫害综合防治技术发现可以有效抑制主要病害和虫害的发生^[71]。

5 存在问题与展望

5.1 寄主种类与冬虫夏草 寄主侵染研究是冬虫夏草产业化的难题之一,在侵染时期、侵染方式、侵染机理、发育动态等方面取得众多的成果^[72-75]。冬

虫夏草寄主种类较多且在不断丰富,众多的种质资源为我们提供了数量繁多的研究样本。不同产地的冬虫夏草菌导致侵染力存在差异,不同产地冬虫夏草菌与种类繁多的冬虫夏草寄主昆虫之间相互结合的时候,侵染力也是千差万别^[76]。因此筛选出优质的虫草菌与优质的寄主,以及寄主与菌种间最优化的配置将是研究的热点。

5.2 寄主昆虫选育 李全平等^[77]通过种质资源筛选获得了一新种群,该新种对冬虫夏草繁育环境的适应力强,发育整齐度高,种群扩繁倍数高,对中国被毛孢的敏感性较好,侵染率高,是目前少见的冬虫夏草寄主昆虫虫种选育方面的报道。随着人工培植冬虫夏草的产业化,寄主昆虫的良种选育工作也需全面开展。冬虫夏草寄主昆虫具有丰富的种质资源,育种工作的开展首先要系统评价各种蝠蛾种质大规模人工饲养的可行性、饲养难度及产出的冬虫夏草的品质和质量,选出适宜冬虫夏草产业化栽培的寄主种质资源;然后根据遗传育种学的理论和技术,对表现优异的虫种进行系统分离育种、杂交育种、抗病育种、诱变育种等,最终获得寄主昆虫优良品种,实现冬虫夏草的寄主昆虫标准化、规范化生产,满足冬虫夏草栽培高产、优质、高效的要求。

5.3 昆虫饲养代时(生活史时间) 冬虫夏草寄主昆虫人工饲养条件下会出现世代周期缩短的现象,生活史由 3~5 年缩短为 1~2 年,斜脉蝠蛾、贡嘎蝠蛾、小金蝠蛾、拉脊蝠蛾均表现出这一特征^[33,47,49,78-79],这很可能是人工饲养条件下食物充足、温度稳定且适宜寄主昆虫生长发育带来有益效果。人工饲养条件下能更快达到其发育的有效积温,从而完成生活史。寄主昆虫的生活史长短对其大规模养殖和冬虫夏草的产业化栽培成效有非常大的影响,应加强对冬虫夏草各种寄主昆虫人工饲养条件下的生长周期研究,从中选出更有利于生产的寄主昆虫种类。

5.4 人工饲料及装置 蝙蝠蛾幼虫是一种多食性昆虫,随着冬虫夏草培植产业化进行,蝙蝠蛾幼虫取食的高原饲料需求将会大幅增加,对青藏高原的环境破坏将会更加严重。因此,采用人工饲料完全或部分取代天然饲料具有非常重要的意义,也是冬虫夏草产业能否做大的关键。目前在人工饲料的研究上已经取得一定成果和经验,但对长期取食人工饲料的蝙蝠蛾幼虫是否存在退化风险、人工饲料保质期如何进一步延长等方面的研究还有待进行。另外为了满足冬虫夏草人工培植规模化、产业化生产,就

必须使幼虫饲养达到一定规模,而发明新的装置,提高养虫效率,是集约化养虫需要攻克的难题。

5.5 病虫害绿色防治 对于虫草蝠蛾的病害防治目前仍无有效安全的防治药剂,作为名贵中草药冬虫夏草的寄主昆虫,虫草蝠蛾在饲养过程中提倡综合防治的方法无公害饲养。注重前期处理,即在室内饲养前对涉及的卵、水、饲料、土壤、饲养环境等做到全面消毒处理,尽量减少病原菌及寄生虫带入饲养环境。保证饲料供给、增强虫体抗病性,虫体感病后及时处理掉病死虫。积极筛选抗病性高的种群,提倡杂交防止种群退化。

参考文献

- [1] 张泽锦,叶萌,周祖基,等. 冬虫夏草寄主昆虫饲养研究进展[J]. 中草药,2009,39(40):85-87.
- [2] 朱弘复. 冬虫夏草的寄主昆虫是虫草蝙蝠蛾[J]. 昆虫学报,1965,14(6):620-621.
- [3] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京:中国医药科技出版社,2010:224-225.
- [4] 朱弘复,王林瑶. 冬虫夏草与蝙蝠蛾[J]. 动物学集刊,1985,2(3):121-134.
- [5] 杨大荣,李朝达,舒畅,等. 中国蝠蛾属昆虫的种类和地理分布研究[J]. 昆虫学报,1996,39(4):413-422.
- [6] 杨大荣,彭艳琼,陈吉岳,等. 中国冬虫夏草寄主-蝠蛾属昆虫研究进展[C]. 云南省昆虫学会2009年年会论文集,科学出版社,2009:291-301.
- [7] Wang X L, Yao Y J. Host insect species of *Ophiocordyceps sinensis*: a review[J]. ZooKeys,2011,(127):43-59.
- [8] 邱乙,程元柳,彭成,等. 中国冬虫夏草寄主昆虫研究[J]. 时珍国医药,2015,26(3):720-722.
- [9] Nielson E S, Robinson G S, Wagner A L. Ghost-moths of the world: a global inventory and bibliography of the Exoporia (Mnesarchaeoidea and Hepialoidea) (Lepidoptera) [J]. Journal of Natural History, 2000,34:823-878.
- [10] Zou Z W, Liu X, Zang G R. Two new species of *Thitarodes* (Lepidoptera: Hepialidae) from Tibet in China [J]. Pan-Pacific Entomologist,2011,87(2):106-113.
- [11] 邹志文,刘昕,张古忍. 中国蝠蛾属(鳞翅目,蝙蝠蛾科)现行分类系统的修订[J]. 湖南科技大学学报:自然科学版,2010,25(1):114-120.
- [12] Maczey N, Dhendup K, Cannon P, et al. *Thitarodes namnai* sp. nov. and *T. caligophilus* sp. nov. (Lepidoptera: Hepialidae), hosts of the economically important entomopathogenic fungus *Ophiocordyceps sinensis* in Bhutan [J]. Zootaxa,2010,2412:42-52.
- [13] 余虹,高祖刚,陈健,等. 斜脉蝠蛾幼虫分类特征[J]. 昆虫学报,1993,36(4):465-468.
- [14] 严林. 青海拉脊蝠蛾幼虫分类特征研究[J]. 青海大学学报:自然科学版,2001,19(1):5-9.
- [15] 陈永久,杨大荣,杨跃雄,等. 青藏高原七个地区冬虫夏草的分子进化研究[C]. 中国科协第三届青年学术年会《材料科学与工程论文集》,北京,1998:87-89.
- [16] 程舟,耿杨,梁洪卉,等. 用线粒体 Cytb 基因序列探讨冬虫夏草寄主蝠蛾的系统进化关系[J]. 自然科学进展,2007,17(8):1045-1052.
- [17] Li S S, Chen H, Zhong X, et al. Study on CI I, Co II and Cytb Genes in the Identification of *Hepialus* Species [C]. International Conference on Bioinformatics & Biomedical Engineering,2011,1-6.
- [18] 陈抒云,曹树萍,袁航,等. 线粒体 COI 和 CYTB 基因在虫草属物种寄主昆虫鉴定中的适用性分析[J]. 世界科学技术-中医药现代化,2015,17(1):182-188.
- [19] 杨大荣,彭艳琼,陈吉岳,等. 中国冬虫夏草分布格局与环境变化对其分布的影响[J]. 中国草地学报,2010,32(增刊):22-27.
- [20] 尹定华,李泉森,李黎,等. 贡嘎蝠蛾生态分布的研究[J]. 特产研究,1994,44(1):6-9.
- [21] 朱弘复,王林瑶,韩红香. 中国动物志,昆虫纲,第38卷,鳞翅目:蝙蝠蛾科,蛱蝶科[M]. 北京:科学出版社,2004:1-190.
- [22] 李峻锋,邹志文,刘昕,等. 冬虫夏草寄主蒲氏钩蝠蛾的生物学[J]. 环境昆虫学报,2011,33(2):195-202.
- [23] 涂永勤,朱华李,张德利,等. 冬虫夏草寄主-小金蝠蛾分布规律研究[J]. 西南农业学报,2013,26(5):2167-2169.
- [24] 梁醒财,杨大荣,沈发荣,等. 云南蝠蛾属 *Hepialus* 四新种(鳞翅目:蝙蝠蛾科)[J]. 动物学研究,1988,9(4):419-425.
- [25] 李朝达,杨大荣,沈发荣. 蝠蛾属一新种(鳞翅目:蝙蝠蛾科)[J]. 昆虫学报,1993,36(4):495-496.
- [26] 杨大荣,龙勇诚,沈发荣,等. 云南虫草蝠蛾生态学的研究-I. 区域分布和生态地理分布[J]. 动物学研究,1987,7(1):1-11.
- [27] 刘礼平,龙紫新,周昌清. 冬虫夏草的寄主昆虫-虫草蝠蛾[J]. 昆虫天敌,1995,17(4):184-190.
- [28] 刘飞,李兵,伍晓丽,等. 从文献计量分析国内外对冬虫夏草的研究状况[J]. 中国草地学报,2010,32(增刊):14-18.
- [29] 张德利,涂永勤. 小金蝠蛾的生态型研究[J]. 环境昆虫学报,2015,37(5):1055-1059.
- [30] 刘飞,伍晓丽,尹定华,等. 冬虫夏草寄主昆虫的生物学研究概况[J]. 重庆中药研究,2005,24(1):45-52.
- [31] 龙勇诚,杨大荣,沈发荣. 虫草蝠蛾幼虫空间分布型的研究[J]. 动物学研究,1987,8(1):47-54.
- [32] 陆龙喜,刘淑梅,时连根. 冬虫夏草研究的新进展[J]. 生物学通报,2002,37(6):4-6.
- [33] 涂永勤,张德利,曾伟,等. 四川小金蝠蛾生物学特性研究[J]. 应用昆虫学报,2011,48(4):990-996.
- [34] 刘飞,伍晓丽,张德利,等. 引种云南产冬虫夏草寄主蝠蛾的生物学特性研究[J]. 中国中药杂志,2009,34(4):379-381.
- [35] 刘飞,伍晓丽,罗庆明,等. 冬虫夏草寄主昆虫的生物学特性研究[J]. 时珍国医药,2008,19(12):2851-2852.
- [36] 王忠,马启龙,马福全,等. 玉树蝠蛾生物学特性研究[J]. 甘肃农业科技,1995,32(12):38-40.
- [37] 尹定华,陈仕江,李黎,等. 西藏冬虫夏草寄主比如蝠蛾生物学特性的研究[J]. 特产研究,2004,54(2):1-5.
- [38] 黄天福,傅善全,罗庆明. 康定虫草蝙蝠蛾幼虫食性试验[J]. 四川动物,1989,8(3):8-10.
- [39] 陈泰鲁,唐家骏,毛金龙. 虫草蝙蝠蛾 *Hepialus armoricanus* Oberthür 生物学的初步研究[J]. 昆虫学报,1973,16(2):198-202.
- [40] 沈发荣,杨大荣,杨越雄,等. 白马蝠蛾幼虫食性的观察[J]. 昆虫知识,1990,27(1):36-37.
- [41] 陈仕江,尹定华,丹增,等. 中国西藏那曲冬虫夏草的生态调查

- [J]. 西南农业大学学报, 2001, 23(4): 289-292, 296.
- [42] 陈一凯. 蝙蝠蛾 (*Hepialus* sp.) 幼虫对植物的取食选择及营养成分测定 [D]. 成都: 四川农业大学, 2011.
- [43] 刘全超, 赵勇强, 刘艳庄, 等. 昆虫遗传多样性与种群分化的研究进展 [J]. 河北林果研究, 2011, 26(2): 184-187.
- [44] 张古忍, 吴光国, 古德祥, 等. 冬虫夏草资源可持续利用面临的问题及其对策 [J]. 中国草地学报, 2010, 32(增刊): 51-57.
- [45] 高祖刚, 陈健, 余虹, 等. 康定虫草主要寄主斜脉蝠蛾的研究 [J]. 昆虫学报, 1992, 35(3): 317-321.
- [46] 尹定华, 唐雪梅. 冬虫夏草人工培植研究的进展 [J]. 中国中药杂志, 1995, 20(12): 707-710.
- [47] 高祖刚, 陈健, 余虹, 等. 全人工培养冬虫夏草研究--康定虫草寄主蝠蛾研究初报 [J]. 浙江农业大学学报, 1991, 17(1): 1-5.
- [48] 王忠, 马启龙, 乔正强, 等. 甘肃虫草寄主昆虫蝠蛾的全人工饲养技术 [J]. 甘肃农业科技, 2001, 38(7): 42-43.
- [49] 徐海峰. 青海拉脊蝠蛾的生物学特性观察研究 [J]. 四川草原, 2004, 24(106): 4-5.
- [50] 徐海峰. 蝙蝠蛾多毛孢感染拉脊蝠蛾幼虫的研究 [J]. 四川草原, 2005, 25(114): 15-16.
- [51] 曾纬, 银福军. 贡嘎蝠蛾幼虫死虫状况调查 [J]. 重庆中草药研究, 2003, 45(2): 5-6.
- [52] 向丽, 陈士林, 代勇, 等. 冬虫夏草菌寄主小金蝠蛾人工饲养成虫生物学特性 [J]. 世界科学技术-中医药现代化, 2012, 14(1): 1172-1176.
- [53] 潘和平, 马福全, 王三喜, 等. 碌曲蝠蛾幼虫的人工饲养方法 [P]. CN 104285902. 2015.
- [54] 王延年. 昆虫人工饲料的发展、应用和前途 [J]. 应用昆虫学报, 1990, 27(5): 310-312.
- [55] 王宏生. 冬虫夏草蝙蝠蛾人工饲养技术的初步研究 [J]. 昆虫知识, 2002, 39(2): 144-146.
- [56] 李明超. 冬虫夏草寄主昆虫小金蝠蛾 (*Hepialus xiaojinensis* Tu.) 幼虫天然饲料配方研究 [D]. 成都: 四川农业大学, 2012.
- [57] 黄雪峰, 王忠, 郑方毅, 等. 5 种食料对蝙蝠蛾幼虫生长的影响 [J]. 武夷科学, 2016, 32(1): 65-68.
- [58] 陈仕江, 曾纬, 尹定华. 珠芽蓼根茎中的微量元素分析 [J]. 特产研究, 1994, 44(3): 61-62.
- [59] 刘飞, 伍晓丽, 钱敏, 等. 冬虫夏草寄主幼虫不同产地主要食料的营养成分比较分析 [J]. 特产研究, 2007, 57(4): 52-55.
- [60] 鲁增辉, 伍晓丽, 刘飞. 冬虫夏草寄主幼虫饲料营养成分比较分析 [J]. 西南农业大学学报, 2013, 26(5): 2048-2051.
- [61] 李文佳, 李全平, 魏再鸿, 等. 土壤和植物对冬虫夏草寄主昆虫规模化饲养的影响 [J]. 菌物学报, 2016, 35(4): 467-475.
- [62] 刘飞, 伍晓丽, 陈仕江, 等. 冬虫夏草人工培植的研究概况 [J]. 中草药, 2007, 38(2): 302-305.
- [63] 李黎, 陈仕江, 小扎西, 等. 西藏那曲冬虫夏草寄主昆虫幼虫饲养研究 [J]. 重庆中草药研究, 2011, 53(2): 2-4.
- [64] 饶璐. 冬虫夏草寄主昆虫的饲养 [J]. 甘肃科技情报, 1994, 23(1): 36.
- [65] 贺宗毅, 刘飞, 陈仕江, 等. 青藏高原特色资源冬虫夏草培育过程中的病虫害研究进展 [J]. 重庆中草药研究, 2012, 54(1): 57-58.
- [66] 陈健, 高祖刚, 余虹, 等. 斜脉蝠蛾“黑点病”的病原及防治的初步研究 [J]. 微生物学通报, 1991, 18(6): 323-325.
- [67] 曾纬, 陈仕江. 冬虫夏草寄主昆虫拟青霉病研究 [J]. 中国中药杂志, 2001, 26(7): 455-456.
- [68] 曾纬. 贡嘎蝠蛾绿僵菌的侵染、发生、传播情况研究 [J]. 重庆中草药研究, 2008, 50(1): 4-6.
- [69] 刘飞, 张德利, 曾纬, 等. 创伤对冬虫夏草菌寄主幼虫后续生长发育的影响 [J]. 中国中药杂志, 2015, 40(2): 210-212.
- [70] 曾纬, 钱敏, 刘飞. 紫外线照射对绿僵菌、拟青霉菌抑制或杀灭作用的研究 [J]. 重庆中草药研究, 2006, 48(2): 1-3.
- [71] 刘飞, 伍晓丽, 曾纬, 等. 病虫害综合防治技术对冬虫夏草寄主幼虫生长发育的影响 [J]. 中国中药杂志, 2008, 33(23): 2741-2744.
- [72] 曾纬, 尹定华, 李泉森, 等. 冬虫夏草菌侵染及寄生阶段的生长发育研究 [J]. 菌物学报, 2006, 25(4): 646-650.
- [73] 涂永勤, 张德利, 曾纬, 等. 蝠蛾属幼虫感染冬虫夏草菌的实验研究 [J]. 食用菌, 2010, 29(3): 16-17.
- [74] 马少丽, 张宗豪, 徐海峰, 等. 拉脊蝠蛾幼虫肠道菌群分析及侵染试验 [J]. 食用菌, 2014, 33(3): 28-30.
- [75] 雷桅, 彭青云, 张古忍, 等. 冬虫夏草菌在寄主钩蝠蛾幼虫中的潜伏侵染过程研究 [J]. 环境昆虫学报, 2015, 37(2): 387-392.
- [76] 涂永勤, 朱华李, 张德利, 等. 不同产地冬虫夏草菌对寄主幼虫侵染力研究 [J]. 中国食用菌, 2012, 31(5): 32-34.
- [77] 李全平, 贺媛, 刘杰明, 等. 冬虫夏草寄主昆虫选育及生殖退化研究 [J]. 菌物学报, 2016, 35(4): 456-466.
- [78] 尹定华, 李黎, 黄天福, 等. 贡嘎蝠蛾各虫生态生态学的研究 [J]. 特产研究, 1994, 44(4): 5-7.
- [79] 陈仕江, 黄天福, 付善全. 贡嘎蝠蛾生长发育的初步研究 [J]. 中药材, 1995, 18(4): 171-173.

(2017-08-31 收稿 责任编辑: 徐颖)

(上接第 3141 页)

- [38] 李小军. 中药 β -七叶皂甙钠治疗肛肠术后肿痛临床疗效观察 [J]. 亚太传统医药, 2013, 9(11): 165-166.
- [39] 李荷英, 琚晓, 贾娜. 七叶皂甙钠联合微波防治术后水肿的临床观察 [J]. 结直肠肛门外科, 2013, 19(4): 255-257.
- [40] 朱利清, 吴凡伟. β -七叶皂甙钠治疗慢性肺心病急性加重期的疗效 [J]. 广东医学, 2010, 31(13): 1715-1716.
- [41] 李雅男, 苏鹏宇. β -七叶皂甙钠治疗肺心病全身水肿临床观察 [J]. 临床肺科杂志, 2011, 16(4): 642-642.
- [42] 王艳蕾, 刘智群, 张凤宇, 等. 七叶皂甙钠联合噻托溴铵对 COPD 急性发作期患者肺功能和炎性介质的影响 [J]. 中国老年学杂志, 2013, 33(19): 4742-4743.
- [43] 魏锋. 娑罗子的化学成分及质量研究 [D]. 北京: 北京中医药大学, 2001.
- [44] 张辰露, 李新生, 梁宗锁. 七叶树属植物的分布特征及化学成分研究进展 [J]. 西北林学院学报, 2009, 24(6): 142-145.
- [45] 张辰露, 吴三桥, 李新生. 娑罗子中脂肪酸成分分析 [J]. 种子, 2009, 28(8): 53-55.
- [46] 尉芹, 马希汉, 杨秀萍, 等. 娑罗子化学成分研究进展 [J]. 西北林学院学报, 2003, 18(4): 126-129.
- [47] 杜向红, 雷留成, 李平. 娑罗子植物资源调查 [J]. 中药材, 1999, 22(4): 172-173.

(2016-11-17 收稿 责任编辑: 杨觉雄)