

# 井上蛀果斑螟生物学特性研究\*

何 超<sup>1\*\*</sup> 沈登荣<sup>1</sup> 尹立红<sup>2</sup> 李锡良<sup>1</sup> 袁盛勇<sup>1</sup> 田学军<sup>1</sup>

(1. 红河学院生命科学与技术学院, 云南省高校农作物优质高效栽培与安全控制重点实验室, 蒙自 661100;

2. 西南林业大学林学院, 昆明 650216)

**摘 要** 【目的】井上蛀果斑螟 *Assara inouei* Yanmanaka 是为害云南石榴的重要蛀果害虫, 本研究主要明确该虫生长发育和繁殖等生物学特性。【方法】在室内条件下, 对井上蛀果斑螟的发育历期、存活率、蛹重、性比、寿命和繁殖力等特性进行了系统研究。【结果】在温度 25℃、相对湿度 (RH) 70%、光周期 15L : 9D 条件下, 井上蛀果斑螟卵、幼虫、蛹、成虫的发育历期分别为 6.58、18.64、6.21、13.81 d, 完成一个世代需 35.93 d; 卵孵化率、幼虫存活率、化蛹率和羽化率分别为 44.57%、64.02%、86.72% 和 96.48%, 世代存活率为 32.49%; 雌蛹重 16.85 mg, 雄蛹重 13.36 mg, 雌雄蛹性比为 1.37 : 1; 蛹羽化盛期为化蛹后第 6 至第 8 天; 井上蛀果斑螟产卵前期为 1.94 d, 产卵期为 6.84 d, 雌虫平均寿命为 14.88 d, 雄虫平均寿命为 12.74 d; 不同性比结构下, 单雌平均产卵量在 31.24~118.34 粒之间波动, 以雌雄比为 6 : 4 时, 单雌平均产卵量最高。相同雌雄比下, RH 为 70% 时, 25℃ 下的单雌产卵量明显高于 22℃; 25℃ 时, RH 为 70% 下的单雌产卵量明显高于 RH 为 50%。【结论】确定了井上蛀果斑螟主要生物学特性; 性比及温湿度对井上蛀果斑螟的繁殖有显著影响。这些结果可为井上蛀果斑螟的人工饲养和科学防控提供基础资料。**关键词** 井上蛀果斑螟, 生物学特性, 发育历期, 存活率, 繁殖, 性比

## Bionomics of *Assara inouei* Yanmanaka (Lepidoptera: Pyralidae)

HE Chao<sup>1\*\*</sup> SHEN Deng-Rong<sup>1</sup> YIN Li-Hong<sup>2</sup> LI Xi-Liang<sup>1</sup>  
YUAN Sheng-Yong<sup>1</sup> TIAN Xue-Jun<sup>1</sup>

(1. College of Life Science and Technology, Honghe University, Crop Cultivation and Safety Control Key Laboratory of Yunnan Province, Mengzi 661100, China; 2. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650216, China)

**Abstract** 【Objectives】To clarify the growth, development and reproduction of *Assara inouei* Yanmanaka, an important pest of pomegranate fruits in Yunnan province. 【Methods】The developmental duration, survival rate, pupal weight, sex ratio, longevity, and fecundity, of *A. inouei* were systematically observed under laboratory conditions. 【Results】The developmental duration of the eggs, larvae, pupae, and adults, of *A. inouei* at 25℃, a relative humidity of 70% and a photoperiod of 15L : 9D, was 6.58, 18.64, 6.21 and 13.81 d, respectively, and that of a complete generation was 35.93 d. The hatching, larval survival, pupation, and emergence rates were 44.57%, 64.02%, 86.72% and 96.48%, respectively, and the generational survival rate was 32.49%. Female and male pupal weights were 16.85 mg and 13.36 mg, respectively. Female and male pupae had a sex ratio of 1.37 : 1. Peak pupal eclosion was 6 to 8 d after pupation. The duration of the pre-oviposition and oviposition periods were 1.94 d and 6.84 d, respectively. The average longevity of female and male adults was 14.88 d and 12.74 d, respectively. Under different female: male sex ratios, the average number of eggs laid per female ranged from 31.24 to 118.34. The highest number of eggs laid per female was recorded at a sex ratio of 6 : 4. The average number of eggs laid per female at 25℃ was significantly higher than at 22℃, and the average number of eggs laid per female at a relative humidity of 70% was significantly higher than at a relative humidity of 50%. 【Conclusion】Sex ratio, temperature and humidity have a significant impact on the fecundity of female *A. inouei*. These results provide basic information for the artificial rearing, prevention, and

\*资助项目 Supported projects: 红河学院博士科研启动专项 (14bs15); 红河学院大学生创新训练项目 (DCXL1406); 云南省教育厅科研基金项目 (2014Y460); 红河学院植物保护硕士点建设项目

\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: hechao1022@163.com

收稿日期 Received: 2016-05-23, 接受日期 Accepted: 2016-06-30

control of this pest.

**Key words** *Assara inouei*, biological characteristics, developmental period, survival rate, fecundity, sex ratio

井上蛀果斑螟 *Assara inouei* Yamanaka 为鳞翅目 (Lepidoptera) 螟蛾科 (Pyralidae) 蛀果斑螟属 *Assara* 害虫。目前, 该虫国外未见危害报道; 国内虽湖北、甘肃、贵州和云南都有分布 (Du *et al.*, 2002), 但只有云南有为害记录。井上蛀果斑螟以幼虫蛀入石榴果实内进行为害, 受害果实内充满虫粪, 易引起裂果和腐烂, 且危害症状与虫龄相关 (白玲玲等, 2005, 2006); 成虫有趋光性, 昼伏夜出, 喜将卵产于石榴花或果实的萼筒周围以及果实表面的不光滑处 (邵淑霞等, 2008a)。近年来, 井上蛀果斑螟在云南红河地区猖獗发生, 管理粗放的石榴园虫果率达 60% 以上, 个别果园甚至高达 80%~90% (白玲玲等, 2005; 邵淑霞等, 2008a), 造成严重的经济损失。

至今, 国内有关该虫的生物学特性的研究报道较少。仅见白玲玲等 (2005) 研究了井上果斑螟成虫的形态特征, 确定该害虫为云南的新纪录种, 并观察了其田间种群动态; 邵淑霞等 (2008a, 2008b) 描述了井上蛀果斑螟幼虫和蛹的形态特征, 并利用扫描电镜观察了该虫触角的超微结构; 韩伟君等 (2008) 对井上蛀果斑螟羽化及交配行为学特征进行了研究; 秦卓等 (2008) 利用“I”型嗅觉仪研究了石榴嫩叶、花和幼果对井上蛀果斑螟产卵行为的影响, 发现井上蛀果斑螟产卵行为对石榴不同部位具有显著的选择性。但有关井上蛀果斑螟各虫态发育历期、存活率和产卵等生物学特性还未见报道。为此, 在实验室条件下对井上蛀果斑螟生长发育和繁殖等生物学特性进行了研究, 以为井上蛀果斑螟的人工饲养以及综合治理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试虫源

2014 年 8—9 月, 在云南省蒙自市新安所镇石榴园采集被井上蛀果斑螟危害的干瘪果实, 带回实验室, 剥出幼虫, 放入玻璃培养皿 ( $\phi=9$  cm)

中, 于  $(25\pm 1)^{\circ}\text{C}$ 、15L: 9D、RH 70% $\pm$ 10% 条件下, 用新鲜酸石榴皮饲养。化蛹羽化后, 将成虫放入直径 10 cm, 高 12 cm 的透明广口塑料养虫瓶内 (瓶盖中央做一个边长约 4 cm 的方孔, 覆以 100 目的尼龙网纱), 瓶底放两块石榴皮 (约 3 cm $\times$ 4 cm) 供成虫产卵, 放含 5% 蔗糖水的脱脂棉球供成虫补充营养。连续饲养 3 代后, 提供虫源做以下生物学特性观察研究。

### 1.2 各虫态生物学特性观察

各虫态饲养方法和条件同 1.1, 每天 8:00 和 20:00 定时观察 2 次。

**1.2.1 卵** 取初产卵 (12 h 之内) 100 粒, 置于培养皿内, 放蘸无菌水的脱脂棉球保湿。每天观察卵孵化情况, 直至卵孵化结束。记录卵的孵化率、孵化历期。重复 3 次。

**1.2.2 幼虫** 取孵化 6 h 内的初孵幼虫 50 头, 放入装有新鲜石榴皮的培养皿内饲养。每天观察幼虫发育情况, 直至幼虫老熟化蛹。记录幼虫存活率、化蛹率、发育历期。重复 3 次。

**1.2.3 蛹** 幼虫化蛹后, 随机取蛹 30 头, 电子天平称蛹重后, 区分雌雄, 计算雌雄性比。然后将蛹置于放有湿棉球的培养皿中, 观察蛹的发育情况, 直至羽化结束。记录蛹历期、羽化率。重复 3 次。

**1.2.4 成虫** 将羽化 12 h 内的成虫 3 对, 按雌雄比 1:1 配对后饲养。记录产卵量及成虫存活情况, 并及时移除所产卵, 直至成虫全部死亡, 记录成虫产卵前期、产卵期及雌雄成虫寿命。重复 3 次。

### 1.3 性比及温湿度对井上蛀果斑螟产卵的影响观察

将羽化 12 h 内的成虫, 区分雌雄后, 一组于  $(25\pm 1)^{\circ}\text{C}$ 、15L: 9D、RH 70% $\pm$ 10% 的条件下饲养, 设 1:1、1:2、1:3、2:1 和 3:1 共 5 种雌雄比, 5 种性比处理下每重复的成虫数

分别为 2、3、4、3 和 4 头。另一组在  $(25 \pm 1) ^\circ\text{C}$ 、RH 70% $\pm$ 10%； $(25 \pm 1) ^\circ\text{C}$ 、RH 50% $\pm$ 10%及  $(22 \pm 1) ^\circ\text{C}$ 、RH 70% $\pm$ 10% 3 种条件下饲养，光周期均为 15L:9D。每种条件下设 3:2、3:3、3:4、3:5、2:3、4:3、5:3、6:4 和 8:4 共 9 种不同雌雄比，9 种性比处理下每个重复的成虫数分别为 5、6、7、8、5、7、8、10 和 12 头。每日 8:00 观察记录产卵量，并及时移除所产卵，直至成虫全部死亡。重复 3 次。

#### 1.4 数据处理

试验所获数据以平均值 $\pm$ 标准误表示，应用 SPSS19.0 软件进行数据处理，Duncan's 新复极差法进行差异显著性分析， $P < 0.05$  差异显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 井上蛀果斑螟各虫态的发育历期

井上蛀果斑螟各虫态发育历期如表 1 所示。井上蛀果斑螟卵期为 5~8 d，平均为 6.58 d。幼虫期为 18.64 d，最短为 15 d，最长为 24 d。预蛹期为 2~3 d，平均为 2.56 d，蛹期为 4~8 d，平均为 6.21 d。成虫期为 8~18 d，平均为 13.81 d，产卵前期为 1~4 d，平均为 1.94 d；产卵期为 4~8 d，平均为 6.84 d。井上蛀果斑螟完成一个世代平均需 35.93 d，最短为 31 d，最长达 45 d。

表 1 井上蛀果斑螟各虫态发育历期  
Table 1 Duration of different developmental stages of *Assara inouei*

| 虫期<br>Developmental stage | 发育历期 (d)<br>Developmental duration | 变化范围 (d)<br>Range |
|---------------------------|------------------------------------|-------------------|
| 卵 Egg                     | 6.58 $\pm$ 0.49                    | 5-8               |
| 幼虫 Larva                  | 18.64 $\pm$ 0.32                   | 15-24             |
| 预蛹 Pre-pupa               | 2.56 $\pm$ 0.17                    | 2-3               |
| 蛹 Pupa                    | 6.21 $\pm$ 0.23                    | 4-8               |
| 产卵前期 Pre-oviposition      | 1.94 $\pm$ 0.64                    | 1-4               |
| 产卵期 Oviposition           | 6.84 $\pm$ 1.14                    | 4-8               |
| 成虫 Adult                  | 13.81 $\pm$ 2.68                   | 8-18              |
| 全世代 Generation            | 35.93 $\pm$ 3.56                   | 31-45             |

### 2.2 井上蛀果斑螟不同虫期的存活率

从图 1 可知，井上蛀果斑螟卵孵化率、幼虫存活率、化蛹率和羽化率分别为 44.57%、64.02%、86.72%和 96.48%。井上蛀果斑螟世代存活率为 32.49%。

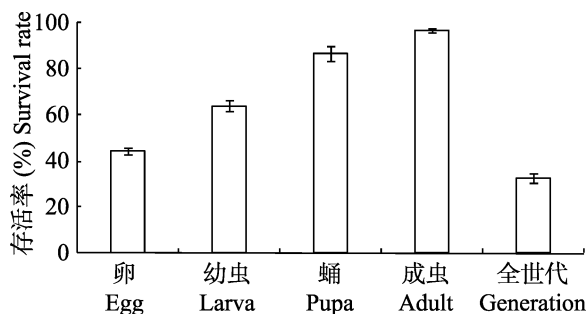


图 1 井上蛀果斑螟不同虫期的存活率  
Fig. 1 Survival rate of different stages of *Assara inouei*

### 2.3 井上蛀果斑螟蛹的羽化动态

井上蛀果斑螟的蛹从化蛹后第 4 天开始羽化出成虫，在第 6 天至第 8 天之间为羽化盛期，第 7 天为羽化高峰，第 10 天羽化结束（图 2）。

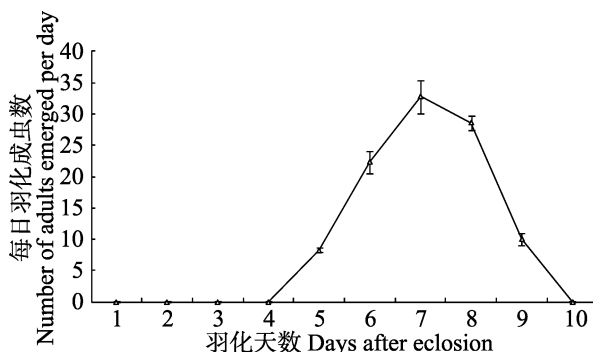


图 2 井上蛀果斑螟蛹的羽化动态  
Fig. 2 Eclosion dynamics of pupae of *Assara inouei*

### 2.4 井上蛀果斑螟雌雄蛹性比、蛹重及成虫寿命

调查显示，井上蛀果斑螟蛹的雌雄比例为 1.37:1，雌蛹数量多于雄蛹。由表 2 可知，雌蛹重最大为 41.02 mg，最小为 9.54 mg，平均蛹重为 16.85 mg；雄蛹重最大为 21.76 mg，最小为 8.51 mg，平均蛹重为 13.36 mg，雌蛹较雄蛹重，且二者差异显著。雌虫寿命为 8~18 d，平均为

表 2 井上蛀果斑螟雌雄蛹重及成虫寿命比较

Table 2 Comparison of pupal weight and adult longevity of male and female of *Assara inouei*

| 性别<br>Sex | 平均蛹重 (mg)<br>Pupal weight | 蛹重范围 (mg)<br>Weight range | 平均寿命 (d)<br>Longevity | 寿命范围 (d)<br>Longevity range |
|-----------|---------------------------|---------------------------|-----------------------|-----------------------------|
| 雌 Female  | 16.85±0.53a               | 41.02~9.54                | 14.88±1.69a           | 8~18                        |
| 雄 Male    | 13.36±0.28b               | 21.76~8.51                | 12.74±1.44b           | 6~15                        |

同列数据 (平均值±标准误) 后标有不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。

The data are mean±SE, and followed by different letters in the same column indicate significant different at the 0.05 level.

14.88 d, 雄虫寿命为 6~15 d, 平均为 12.74 d; 雌虫寿命较雄虫长, 且差异显著。

## 2.5 井上蛀果斑螟不同雌雄性比下的单雌平均产卵量

井上蛀果斑螟不同雌雄性比下, 单雌平均产卵量存在差异 (图 3)。1 雌分别和 1 雄、2 雄、3 雄配对后, 单雌平均产卵量以和 3 雄配对最多, 为 68.34 粒; 1 雄分别和 2 雌、3 雌配对后, 单雌平均产卵量以和 2 雌配对较多, 为 54.56 粒; 单雌平均产卵量以 1 雌和 1 雄配对较少, 为 51.26 粒。表明雌雄性比对单雌产卵量有显著影响。

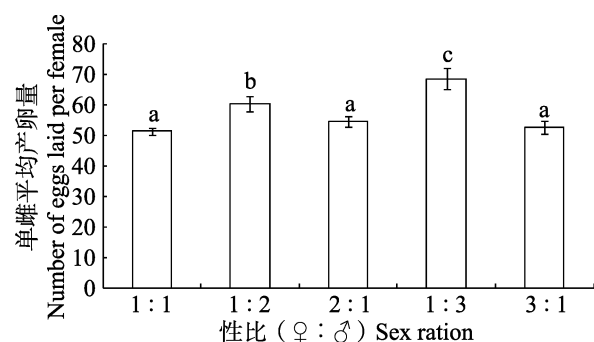


图 3 井上蛀果斑螟不同雌雄性比下的单雌平均产卵量

Fig. 3 Average number of eggs laid per female of different sex ratio of *Assara inouei*

柱上标有不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。图 4 同。

Histograms with different letters indicate significant difference at the 0.05 level. The same as Fig. 4.

## 2.6 不同温湿度下雌雄比对井上蛀果斑螟生殖力的影响

试验结果如图 4 所示, 雌雄比对井上蛀果斑螟产卵影响较大。不论环境条件如何, 当雌雄比或雄雌比为 3:2、3:3、3:4、3:5 时, 随二者比例提高产卵量逐渐上升; 当雌雄比为 6:4

时, 单雌平均产卵量最高, 雌雄比为 8:4 时, 单雌平均产卵量减少, 表明在一定空间范围内, 种群密度过低和过高都不利于其繁殖。在 25℃, RH 为 70% 时, 以雌雄比 6:4 时, 单雌平均产卵量最大, 为 118.34 粒; 在 22℃, RH 为 70% 时, 以雌雄比 3:2 时, 单雌平均产卵量最小, 为 31.24 粒。可以看出, 在不同雌雄比结构下, 25℃ 下的单雌平均产卵量明显高于 22℃, RH 为 70% 时的单雌平均产卵量明显高于 RH 为 50%, 表明温湿度对井上蛀果斑螟的产卵量也有显著影响。

## 3 讨论

井上蛀果斑螟在云南石榴产区为害较重, 仅发现危害石榴, 为单食性害虫。本研究表明, 在室内条件下, 井上蛀果斑螟完成一个世代需 31~45 d, 卵期 5~8 d, 幼虫期 15~24 d, 蛹期 4~8 d, 成虫寿命 8~18 d; 世代存活率为 32.49%; 化蛹后第 6 至第 8 天为蛹羽化盛期。本研究发现, 井上蛀果斑螟卵散产和聚产都有, 多雌多雄配对时, 卵多聚产, 而 1 雌或 1 雄配对时, 卵则多散产, 单雌平均产卵量最大值为 118.34 粒。邵淑霞等 (2008a) 报道井上蛀果斑螟卵散产, 少数 2~3 粒聚集在一起, 每雌产卵 200 粒左右, 单雌产卵量与本研究结果差异较大。究其原因, 他们的结果为定性观察估值, 并未进行定量实验研究。另外, 试验环境条件不同对试验结果也有较大影响。

性比是昆虫种群数量波动的重要影响因子之一, 低性比率和 high 性比率均会对种群繁殖产生不利影响 (宫亚军等, 2010; 李敏敏等, 2014)。本研究亦证实了这一结果, 在一定的环境条件和

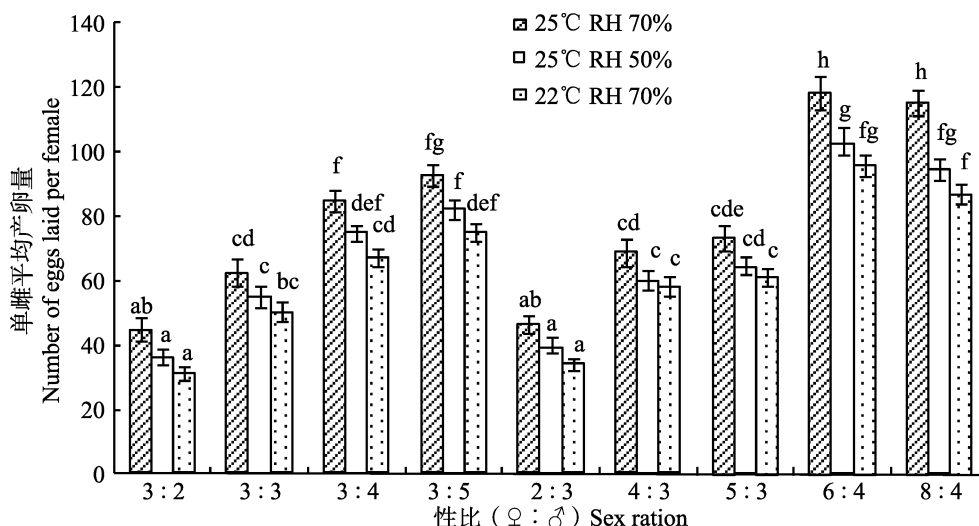


图4 不同条件下雌雄比对井上蛀果斑螟生殖力的影响

Fig. 4 Effect of sex ration on fecundity of *Assara inouei* at different conditions

不同雌雄性比下,井上蛀果斑螟成虫雌雄比为6:4时,雌虫产卵量最高,为该虫繁殖能力的最优配比。

许多昆虫的最高生殖率,常出现于一定的适温、适湿范围(章士美和薛芳森,1986)。特别是许多鳞翅目昆虫在高适温区、高湿条件下有利其产卵,且温湿度同时联合作用于昆虫种群(文丽萍等,1998;方源松等,2013;徐艳彩等,2015)。本试验结果显示,井上蛀果斑螟在3组较适宜的温湿度组合条件下,不论何种雌雄比例,较高的温度和湿度条件明显有利于井上蛀果斑螟的产卵。本文实验结果与已有相关报道一致。

目前,仅对井上蛀果斑螟最基本的生物学特性进行了初步研究,而有关其田间发生世代数,寄主不同品种及光照、温湿度等环境条件对其生长发育等的影响等,还需进一步研究。此外,井上蛀果斑螟喜将卵产于石榴花或果实的萼筒周围,表明石榴花和果实的挥发性气味物质,是吸引井上蛀果斑螟雌虫产卵的重要因素之一,探究这些挥发性气味物质起引诱作用的组分,对开展井上蛀果斑螟引诱剂的研究具有重要的意义,这也是有待进一步深入研究的内容。

## 参考文献 (References)

Bai LL, Zhang ZB, Yang SS, Sun W, Li ZY, 2005. The

morphologic characters and population dynamics of new record insect species *Assara inouei* Yamanaka occurred in Yunnan pomegranate trees. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 20(2): 183–187. [白玲玲, 张祖兵, 杨仕生, 孙文, 李正跃, 2005. 云南石榴新记录害虫井上果斑螟的形态学及种群动态特征. 云南农业大学学报, 20 (2): 183–187.]

Bai LL, Li ZY, 2006. *Assara inouei* Yamanaka, a new pest of *Punica granatum* in Yunnan. *Plant Protection*, 21(1): 110. [白玲玲, 李正跃, 2006. 云南石榴树上的一种新害虫-井上蛀果斑螟. 植物保护, 21(1): 110.]

Du YL, Li HH, Wang SX, 2002. A taxonomic study on the genus *Assara* Walker from China (Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 27(1): 8–19.

Fang YS, Liao HJ, Qian Q, Liu XD, 2013. Combined effects of temperature and relative humidity on eggs of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 56(7): 786–791. [方源松, 廖怀建, 钱秋, 刘向东, 2013. 温湿度对稻纵卷叶螟卵的联合作用. 昆虫学报, 56(7): 786–791.]

Gong YJ, Lu H, Shi BC, Yao JL, Kan ZJ, 2010. Effect of different sex ratio on propagate of *Plutella xylostella*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(1): 63–66. [宫亚军, 路虹, 石宝才, 姚金亮, 康总江, 2010. 不同性比对小菜蛾繁殖及田间种群数量的影响. 昆虫知识, 47(1): 63–66.]

Han WJ, Xiao C, Yang SS, Sun W, Li ZY, 2008. Research of emerging and mating of *Assara inouei* Yamanaka (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Yunnan University (Natural Science)*, 30(S1): 120–126. [韩伟君, 肖春, 杨仕生, 孙文, 李正跃, 2008. 井上蛀果斑螟羽化及交配行为学特

- 征研究. 云南大学学报(自然科学版), 30(S1): 120–126.]
- Li MM, Cheng YX, Xiao YH, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, 2014. Effect of sex ratio on the reproductive potentials and longevity of the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(6): 1589–1596. [李敏敏, 程云霞, 肖永红, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 2014. 性比对草地螟生殖潜力和寿命的影响. 应用昆虫学报, 51(6): 1589–1596.]
- Qin Z, Jiang ZL, Li ZY, Talekar NS, Gui FR, 2008. Study on oviposition response of *Assara inouei* Yamanaka on different parts of megranates. *Journal of Yunnan University (Natural Science)*, 30(S1): 123–126. [秦卓, 蒋智林, 李正跃, Talekar NS, 桂富荣, 2008. 石榴不同部位对井上蛀果斑螟产卵行为的影响. 云南大学学报(自然科学版), 30(S1): 123–126.]
- Shao SX, Li CY, Yang SS, Sun W, Sen WW, Li ZY, 2008a. Larval and pupal morphology and biological characteristics of *Assara inouei* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Yunnan University*, 23(1): 22–24. [邵淑霞, 李春艳, 杨仕生, 孙文, 沈文武, 李正跃, 2008a. 井上蛀果斑螟幼虫和蛹的形态描述及生物学特性. 云南农业大学学报, 23(1): 22–24.]
- Shao SX, Jiang B, Pu WQ, Gui FR, Li ZY, 2008b. Observations on antennal sensilla of *Assara inouei* with scanning electron microscopy. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(6): 932–936. [邵淑霞, 姜波, 蒲卫琼, 桂富荣, 李正跃, 2008b. 井上蛀果斑螟触角感器的扫描电镜观察. 昆虫知识, 45(6): 932–936.]
- Wen LP, Wang ZY, Song YY, He KL, Gao YX, 1998. Effects of different combinations of temperature and humidity on fecundity and longevity of the adult Asian corn borer. *Acta Entomologica Sinica*, 41(1): 70–76. [文丽萍, 王振营, 宋彦英, 何康来, 高云霞, 1998. 温、湿度对亚洲玉米螟成虫繁殖力及寿命的影响. 昆虫学报, 41(1): 70–76.]
- Xu YC, Li DX, Wang HW, Wang TT, 2015. Effects of temperature and humidity on the pupae and adults of peach fruit moth, *Garposina sasakii*. *Plant Protection*, 41(3): 50–53. [徐艳彩, 李定旭, 王红伟, 王涛涛, 2015. 温湿度对桃小食心虫蛹与成虫的影响. 植物保护, 41(3): 50–53.]
- Zhang SM, Xue FS, 1986. The egg-production of insects. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 8(S3): 14–19. [章士美, 薛芳森, 1986. 昆虫的产卵量. 江西农业大学学报, 8(S3): 14–19.]