棉铃虫雌成虫对 16 种植物的产卵偏好性及幼虫取食后的生存表现

张 屾[1]， 吴明峰[1]， 谷少华[1]， 李显春[1,2*]

（1. 中国农业科学院植物保护研究所，植物病虫害生物学国家重点实验室，北京 100193；
2. 亚利桑那大学昆虫系，图森 85721）

摘要 为研究棉铃虫成虫寄主偏好性和幼虫取食后生存表现之间的关系，明确两者在决定寄主过程中的作用，我们测定了交配后的棉铃虫雌成虫对 16 种植物（棉花、玉米、大豆、花生、番茄、辣椒、茄子、烟草、黄瓜、胡萝卜、西芹、杨树、月季、菠菜、包菜、大葱）的产卵偏好性和幼虫取食这些植物嫩叶后的存活和发育情况。棉铃虫雌成虫选择在烟草、茄子、棉花、胡萝卜、番茄、辣椒、玉米、西芹、大豆和花生等 10 种植物上产卵，但只有取食西芹、烟草、番茄、大豆、棉花和胡萝卜等 6 种植物叶片的初孵幼虫能够完成幼虫阶段的生长发育、化蛹并羽化，且取食植物嫩叶的幼虫的存活率、发育历期、蛹期和蛹重均差于取食人工饲料的幼虫。以上结果表明，棉铃虫雌成虫产卵寄主与其幼虫取食寄主之间存在并非一一对应的关系，幼虫的生存表现限定了棉铃虫的寄主范围。

关键词 棉铃虫； 寄主植物； 成虫寄主偏好性； 幼虫生存表现； 寄主范围

中图分类号： S 433.4 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2018199

Oviposition preference of female adults of *Helicoverpa armigera* to 16 host plants and larval performance

ZHANG Shen[1]， WU Mingfeng[1]， GU Shaohua[1]， LI Xianchun[1,2]

（1. *State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests*，*Institute of Plant Protection*，*Chinese Academy of Agricultural Sciences*，*Beijing* 100193，*China*；2. *Department of Entomology and BIO5 Institute*，*University of Arizona*，*Tucson AZ* 85721，*USA*）

Abstract To investigate the relationships between adult host preference and larval performance in *Helicoverpa armigera* and compare their roles in determining host plant range，we measured the oviposition preference of mated female adults of *H. armigera* to 16 plants（cotton，corn，soybean，peanut，tomato，pepper，eggplant，tobacco，cucumber，carrot，celery，poplar，Chinese rose，spinach，cabbage，and green onion）and the survival and development of *H. armigera* larvae fed with young leaves of the 16 plants. The female adults of *H. armigera* significantly selected tobacco，eggplant，cotton，carrot，tomato，pepper，corn，celery，soybean and peanut for laying eggs，whereas only neonates of *H. armigera* fed with young leaves of celery，tobacco，tomato，soybean，cotton，or carrot could complete larval development，pupate and emerge into adults. Moreover，the larvae fed with young leaves were inferior to those fed with artificial diets in survivorship，duration of larval stage，duration of pupal stage，and pupal weight. These results indicate an inclusive，rather than one-to-one relationship between adult oviposition and larval feeding，and larval performance ultimately determines the host range of *H. armigera*.

Key words *Helicoverpa armigera*； host plant； adult preference； larval performance； host range

植食性昆虫是生态系统中的重要组成部分，自中生代白垩纪时期以来，随着被子植物的兴盛，植食性昆虫开始起源和扩张，逐渐演化形成了一个庞大类群。目前已发现的植食性昆虫种类超过 30 万种，占真核生物总数的四分之一[1-2]。在漫长的进化过程中，植食性昆虫与植物相互作用、相互制约，构成

收稿日期： 2018-05-11 **修订日期：** 2018-07-01
基金项目： 国家自然科学基金（31772164，31401737，31171874）；北京青年拔尖人才项目（2015000021223ZK29）
* 通信作者 E-mail：lxc@email.arizona.edu

了两者协同进化的“军备竞赛”[3-5]。植食性昆虫根据其取食植物种类的多少,即寄主范围的大小,可分为专食性和多食性两类,其中专食性又包括单食性和寡食性。单食性昆虫一般仅取食一种植物,如家蚕仅取食桑叶,三化螟只为害水稻;寡食性昆虫主要取食同一科内的几种植物,如小菜蛾为害十字花科蔬菜,烟青虫主要取食几种茄科植物;多食性昆虫的寄主范围一般涵盖 3 个科以上的植物,如棉铃虫、斜纹夜蛾、桃蚜等。总体上,植食性昆虫具有向专食性演化的趋势,且专食性昆虫的物种数目远多于多食性[2, 4],这种寄主专化性的演化趋势可能是协同进化过程中寄主植物与昆虫相互竞争、相互作用的结果[5-6]。尽管如此,少数类群在进化过程中则表现出相反的趋势,逐渐适应了多食性的取食策略[2]。专食性可能有利于缓和同一生态位上的种间竞争,减小被天敌捕食的压力,提高化学感受和解毒代谢的效率;多食性则能使昆虫获得更充足的食物,但可能需要付出更多的适应性代价[1,7-12]。

在昆虫与植物相互作用、相互博弈的过程中,昆虫对植物的偏好性、取食适合度及其之间的关联性是影响植食性昆虫食性演化和形成的重要因素[13]。通常植食性昆虫的成虫迁移能力较强,幼虫活动范围有限,成虫对寄主的选择大致限定了后代幼虫的食物和栖境;幼虫孵化后,会对周围植物进行选择和取食,幼虫对植物的选择行为包括定位、试探性取食和持续取食三个连续的过程,三个阶段的递进转换决定着昆虫是否接受遇到的植物[4];植物中的营养和植物毒素的组成则影响幼虫取食后的生长发育和繁殖,进而成为植食性昆虫寄主范围的决定因素[14]。成虫寄主选择、幼虫取食偏好和取食后的生长发育情况等三个方面相互关联、相互影响,共同决定着植食性昆虫的寄主范围。

棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae,是一种典型的多食性昆虫,对不同的寄主环境有很强的适应能力,目前已报道的相关寄主达 300 多种,涉及 60 多个科[15-18]。多食性是棉铃虫在农林生态系统中连续为害、种群猖獗的重要因素之一[19]。柏立新等[20]通过对淮北、淮南棉区内 127 种栽培或野生植物的系统抽样调查,发现了 94 种棉铃虫寄主植物,并评估了其中 30 种常见寄主的适合性,根据定量指标将其划分为适宜寄主、较适宜寄主和次要寄主三类。吴明峰等[21]依据该分类结果,以叶碟法测定了棉铃虫初孵幼虫对 16 种寄主或非寄主植物的取食偏好性,结果表明玉米、茄子、烟草、大豆、黄瓜、胡萝卜、菠菜、番茄、棉花、西芹、花生、辣椒、大葱等 13 种植物是棉铃虫幼虫寄主选择阶段的潜在寄主。为进一步明确棉铃虫成虫寄主选择和幼虫生长发育阶段的潜在寄主,比较不同阶段潜在寄主的关联性,本文测定了棉铃虫雌成虫对包括上述 13 种植物在内的共 16 种植物的产卵选择率和幼虫取食这些植物嫩叶后的生长发育情况,并探讨了成虫寄主偏好性、初孵幼虫寄主偏好性和幼虫取食后生存表现等三方面在植食性昆虫寄主范围限定中所发挥的作用。

1　材料和方法

1.1　供试虫源

棉铃虫采自河南许昌棉田,在室内用人工饲料连续饲养 2 代以上。饲养条件为温度(27±1)℃,相对湿度 70%±5%,光周期 L∥D=14 h∥10 h。幼虫饲养于直径 3 cm、高 3.3 cm 的透明塑料杯中,3 龄以后分开饲养。成虫放置于 42 cm×27 cm×20 cm 的长方体养虫笼中并饲喂 10%蜂蜜水,顶端覆白纱布以供其产卵。

1.2　供试植物

供试植物的选取参照吴明峰等[21]的报道,植物的名称、品种及其对棉铃虫的寄主适合度如表 1 所示。植物种子购自中国农业科学院作物科学研究所科技开发部。植物以盆栽形式种植于中国农业科学院植物保护研究所廊坊科研中试基地人工温室内,温度控制在 25～30℃。植物生长期为 60～90 d。

1.3　棉铃虫雌成虫产卵偏好性的测定

产卵偏好性测定试验所用装置如图 1 所示,连通 A、B、C 三个有机玻璃箱体,保证密封性。用大气采集仪连通带活性炭的过滤柱分别从 A、B 箱顶部持续通入空气,由 C 箱底部排出保持空气平衡。B 箱放入未种植植物的土壤,A 箱分别放入 16 种植物的盆栽植株作为 16 个处理。A、B 同时放入土壤作为空白对照组。将初羽化棉铃虫成虫立即放入交配笼 36 h,取出活力一致的棉铃虫雌成虫 60 头由 C 箱顶部放入,在暗室中进行产卵寄主选择,8 h 后检查并记录 A、B、C 箱中棉铃虫的数量。不同处理之间清空箱体,持续通气 1 h 以上去除残留气味。

表 1 供试植物及其对棉铃虫的寄主适合度[1)]

Table 1 Tested plants and their host suitability for *Helicoverpa armigera*

植物 Plant	品种 Variety	科 Family	适合度 Suitability
棉花 *Gossypium hirsutum*	中棉所 49	锦葵科 Malvaceae	+++
玉米 *Zea mays*	京单 68	禾本科 Gramineae	+++
大豆 *Glycine max*	中黄 37	豆科 Leguminosae	++
花生 *Arachis hypogaea*	鲁花 14 号	豆科 Leguminosae	++
番茄 *Lycopersicon esculentum*	钻石 3000	茄科 Solanaceae	+++
辣椒 *Capsicum annuum*	长崎大牛角椒	茄科 Solanaceae	+++
茄子 *Solanum melongena*	美引罐茄	茄科 Solanaceae	+++
烟草 *Nicotiana tabacum*	亚布力旱烟	茄科 Solanaceae	+
黄瓜 *Cucumis sativus*	中农 16 号	葫芦科 Cucurbitaceae	++
胡萝卜 *Daucus carota*	秀丽五寸参	伞形科 Umbelliferae	++
西芹 *Apium graveolens*	泰克百利西芹	伞形科 Umbelliferae	+
杨树 *Populus nigra*	速生杨	杨柳科 Salicaceae	+
月季 *Rosa chinensis*	树状月季	蔷薇科 Rosaceae	−
包菜 *Brassica oleracea*	晚丰甘蓝	十字花科 Cruciferae	−
菠菜 *Spinacia oleracea*	美国先锋菠菜	藜科 Chenopodiaceae	?
大葱 *Allium fistulosum*	铁杆大梧桐	百合科 Liliaceae	?

1) 寄主适合度结果参考柏立新等[20]的报道。“+++”表示适宜寄主;“++”表示较适宜寄主;“+”表示次要寄主;“−”表示非寄主;“?”表示适合度未知。

The assessment of host suitability is based on Bai *et al*. +++: suitable host plant; ++: less suitable host plant; +: least suitable host plant; −: non-host plant; ?: unknown.

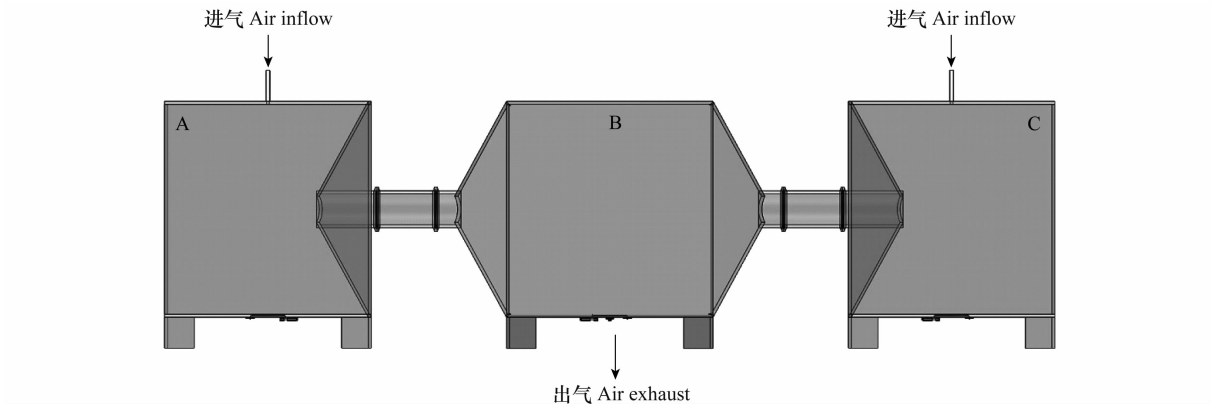

图 1 产卵偏好性测定装置简图

Fig. 1 Diagram of the device for test of oviposition preference

1.4 棉铃虫幼虫的胁迫取食

采集 16 种植物的顶端第一到第五片嫩叶,分别置于透明塑料杯中。挑选 40 头孵化 5 h 以内、活力一致的棉铃虫初孵幼虫,分别接入每个塑料杯中,2 龄以后挑出存活幼虫单头饲养,继续饲喂同种植物的叶片。以人工饲料作为对照,每个处理重复 3 次。试验条件为温度(27±1)℃,相对湿度 70%±5%,光周期 L∕∕D=14 h∕∕10 h。每天记录各组幼虫的生长情况,并及时更换相应的新鲜植物嫩叶,统计幼虫存活、幼虫历期、蛹期、蛹重(幼虫化蛹第 3 天时用万分之一天平称量)并计算幼虫阶段存活率和羽化率。存活率=(化蛹虫数/总虫数)×100%;羽化率=(羽化虫数/化蛹虫数)×100%。

1.5 数据处理

成虫寄主选择的结果采用卡方检验进行比较。对幼虫胁迫取食试验的各项指标进行单因素方差分析,并以 Tukey HSD 法进行多重比较,其中幼虫存活率和成虫羽化率的数据在分析前进行了反正弦转换。统计分析软件使用 SAS 9.0。

2　结果与分析

2.1　棉铃虫雌成虫对 16 种植物的产卵偏好性

棉铃虫雌成虫对烟草、棉花、茄子、胡萝卜、番茄、辣椒和玉米等 7 种植物的产卵偏好性达到极显著水平($P<0.01$),对西芹、大豆和花生亦有显著的偏好性($P<0.05$),但对黄瓜、菠菜、大葱、杨树、包菜、月季等 6 种植物无显著偏好性($P>0.05$)。用土壤作为空白对照时,棉铃虫雌成虫在玻璃箱中随机扩散分布(表 2)。

表 2　棉铃虫雌成虫对 16 种植物的产卵偏好性[1)]

Table 2　Oviposition preference of *Helicoverpa armigera* female adults to 16 plants

植物 Plant	试虫总数/头 N	选择植物虫数/头 No. of insects selecting plants	选择对照虫数/头 No. of insects selecting control	未选择虫数/头 Not select	卡方值 χ^2 value	P 值 P value	差异显著性 Statistical significance
烟草 *Nicotiana tabacum*	60	39	5	16	15.441	0	**
棉花 *Gossypium hirsutum*	60	38	7	15	12.212	0	**
茄子 *Solanum melongena*	60	38	7	15	12.212	0	**
胡萝卜 *Daucus carota*	60	37	7	16	11.572	0.001	**
番茄 *Lycopersicon esculentum*	60	42	11	7	9.585	0.002	**
辣椒 *Capsicum annuum*	60	33	8	19	8.483	0.004	**
玉米 *Zea mays*	60	33	9	18	7.467	0.006	**
西芹 *Apium graveolens*	60	32	10	18	6.186	0.013	*
大豆 *Glycine max*	60	31	11	18	5.048	0.025	*
花生 *Arachis hypogaea*	60	30	11	19	4.702	0.030	*
黄瓜 *Cucumis sativus*	60	29	15	16	2.285	0.130	
菠菜 *Spinacia oleracea*	60	24	17	19	0.609	0.435	
大葱 *Allium fistulosum*	60	20	15	25	0.364	0.546	
杨树 *Populus nigra*	60	21	16	23	0.293	0.588	
包菜 *Brassica oleracea*	60	21	18	21	0.117	0.732	
月季 *Rosa chinensis*	60	18	16	26	0.590	0.808	
空白对照 Blank control	60	15	14	31	0.180	0.895	

1) ** 表示差异极显著,$P<0.01$; * 表示差异显著,$P<0.05$。
** : extremely significant difference at $P<0.01$; * : significant difference at $P<0.05$.

2.2　胁迫取食 16 种植物嫩叶对棉铃虫幼虫存活率的影响

棉铃虫幼虫孵化后分别饲喂 16 种供试植物的叶片直至其化蛹或死亡。取食玉米、茄子、黄瓜、菠菜、花生、辣椒、包菜、大葱、杨树、月季等 10 种植物叶片的棉铃虫幼虫均在 3 龄前死亡,而以西芹、烟草、番茄、大豆、棉花、胡萝卜等 6 种植物为寄主的棉铃虫能完成幼虫阶段的生长发育并化蛹。方差分析及多重比较的结果表明,棉铃虫幼虫阶段胁迫取食不同植物叶片对其存活率有极显著影响($F_{6,14}=80.80$,$P<0.000\ 1$),其中,取食胡萝卜叶片的幼虫存活率显著高于取食西芹、烟草、番茄和大豆的幼虫,取食棉花叶片的幼虫存活率显著高于取食西芹的幼虫,而饲喂人工饲料的对照组的幼虫存活率则显著高于其他处理组(图 2)。

2.3　胁迫取食 6 种植物对棉铃虫幼虫生长发育的影响

在棉铃虫幼虫胁迫取食能够完成生长发育并化蛹的 6 个处理组中,胁迫取食棉花、大豆和烟草的 3 个处理组之间幼虫发育历期无显著差异,但显著长于取食胡萝卜的幼虫且显著短于取食西芹的幼虫。取食人工饲料的对照组棉铃虫幼虫历期显著短于 6 个处理组。6 个处理组及对照组的发育历期由短到长顺序依次为人工饲料<胡萝卜、番茄<烟草、棉花、大豆<西芹(表 3)。

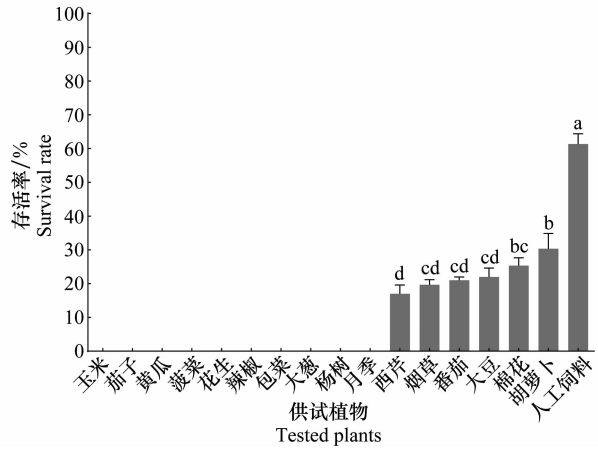

图 2　取食 16 种植物嫩叶的棉铃虫幼虫的存活率

Fig. 2　Survival rate of *Helicoverpa armigera* larvae fed with young leaves of 16 plants

胁迫取食 6 种植物的棉铃虫在蛹期、蛹重和羽化率等方面亦存在差异。如表 3 所示，取食胡萝卜的棉铃虫的蛹期为 12.53 d，显著短于取食棉花、大豆、番茄、烟草和西芹。取食人工饲料的对照组的棉铃虫蛹期最短(11.05 d)，且显著短于取食 6 种植物的处理组。取食胡萝卜、烟草和人工饲料的棉铃虫的蛹重显著高于取食西芹，但与棉花、大豆和番茄 3 个处理组之间则无显著差异(表 3)。取食烟草的棉铃虫的羽化率最高，为 97.67%，显著高于取食棉花、大豆和西芹的处理。取食西芹的棉铃虫的羽化率最低，为 68.17%，显著低于其他处理组。饲喂不同食物的棉铃虫的羽化率由高到低依次为烟草＞人工饲料、胡萝卜、番茄＞大豆、棉花＞西芹(表 3)。

表 3　取食 6 种植物嫩叶的棉铃虫幼虫的生长指标[1)]

Table 3　Growth parameters of *Helicoverpa armigera* larvae fed with young leaves of 6 plants

植物 Plant	幼虫历期/d Duration of larval stage	蛹期/d Duration of pupal stage	蛹重/mg Pupal weight	羽化率/% Emergence rate
胡萝卜 *Daucus carota*	(21.86±0.11)c	(12.53±0.14)b	(227.30±15.50)a	(91.50±2.01)ab
棉花 *Gossypium hirsutum*	(22.99±0.27)b	(12.87±0.07)a	(208.60±10.20)ab	(84.43±1.82)bc
大豆 *Glycine max*	(23.04±0.40)b	(13.05±0.11)a	(203.20±4.70)ab	(85.50±1.22)bc
番茄 *Lycopersicon esculentum*	(21.95±0.15)c	(13.15±0.16)a	(204.50±11.30)ab	(86.70±6.68)ab
烟草 *Nicotiana tabacum*	(22.69±0.21)b	(13.17±0.10)a	(223.10±13.40)a	(97.67±2.33)a
西芹 *Apium graveolens*	(24.34±2.06)a	(12.94±0.15)a	(182.40±3.50)b	(68.17±9.36)c
人工饲料 Artificial diet	(18.54±0.10)d	(11.05±0.03)c	(236.30±10.60)a	(93.03±2.48)ab

1) 同列数据不同字母表示在 0.05 水平上有显著差异。
Different letters in the same column indicate significant difference at $P < 0.05$.

3　讨论

成虫寄主选择的研究结果表明，棉铃虫雌成虫对烟草、茄子、棉花、胡萝卜、番茄、辣椒、玉米、西芹、大豆和花生等 10 种植物有显著的偏好性(表 2)，可认为是其成虫阶段的潜在寄主植物，这也说明此类植物的挥发性气味物质对棉铃虫有吸引作用。以上潜在寄主涉及茄科、锦葵科、伞形科、禾本科和豆科等 5 个科，表明棉铃虫成虫阶段的寄主范围较为广泛，也暗示着其产卵寄主的确定具有一定的弹性，这与其多食性的取食策略相符。本研究中，棉铃虫雌成虫对黄瓜、菠菜、大葱、杨树、包菜、月季等 6 种植物未表现出显著的偏好性，而根据柏立新等[20]的抽样调查结果，黄瓜、菠菜、大葱和杨树是棉铃虫的寄主植物，二者矛盾的原因可能在于本研究所用植物均处于营养生长期，未形成花和果实，而棉铃虫对同种植物的不同器官的偏好性可能存在差异[22]。

胁迫取食试验的结果表明，取食西芹、烟草、番茄、大豆、棉花和胡萝卜等 6 种植物的叶片能够使棉铃虫完成幼虫阶段的生长发育，是其幼虫取食阶段的潜在寄主。但由于营养成分不合适或存在植物毒素等原因，与取食人工饲料的对照组相比，6 个处理组在存活率、发育历期、体重等方面受到了负面影响(图 2，表 3)。Wang 等[23]的胁迫取食研究结果表明，棉铃虫 5 龄幼虫能够取食辣椒叶片，而本研究中饲喂辣椒叶片则导致棉铃虫初孵幼虫全部死亡，这一矛盾之处可能主要源于龄期的差异，同时也表明棉铃虫低龄幼虫的代谢能力较差，随着龄期增长，棉铃虫对寄主植物的适应能力增强，其潜在寄主范围可能会随之扩大。根据柏立新等[20]的调查结果，在自然条件下玉米、茄子、花生、辣椒等均为棉铃虫的适宜寄主或较适宜寄主，而在本试验的条件下，取食这 4 种植物嫩叶的棉铃虫均未能完成幼虫阶段的生长发育，分析其原因可能有三：首先，本试验所用棉铃虫已在人工饲料上连续饲养了多代，对自然寄主的适应能力可能有所下降；第二，本试验植物均以盆栽方式种植，生长期亦较短，其营养条件与田间植物存在差异；第三，对于玉米、辣椒、茄子等寄主植物，棉铃虫主要取食其果实，而仅仅饲喂叶片可能无法使其完成生活史。

吴明峰等[21]研究了棉铃虫初孵幼虫对 16 种植物的偏好性，指出玉米、茄子、烟草、大豆、黄瓜、胡萝卜、菠菜、番茄、棉花、西芹、花生、辣椒和大葱等 13 种植物是棉铃虫初孵幼虫寄主选择阶段的潜在寄主。根据本研究的结果，棉铃虫雌成虫寄主选择阶段的潜在寄主包括烟草、茄子、棉花、胡萝卜、番茄、辣椒、玉米、西芹、大豆和花生等 10 种植物，而完成幼虫生长发育阶段的适宜寄主或较适宜寄主则包括西芹、烟草、番茄、大豆、棉花和胡萝卜等 6 种植物。

前人研究表明,棉铃虫寄主偏好性与取食适合度的相关性较弱,成虫产卵偏好的寄主与适宜幼虫取食的寄主并不一致[22-25]。基于上述研究,本研究进一步从成虫寄主偏好性、初孵幼虫寄主偏好性和幼虫取食后生存表现等三个维度,在更广的范围(16 种植物)内探讨了棉铃虫成虫与幼虫寄主范围的关联性及其寄主范围的影响因素,结果表明,棉铃虫初孵幼虫寄主选择范围>雌成虫产卵寄主范围>幼虫取食存活寄主范围,且幼虫取食阶段的 6 种潜在寄主全部包含在雌成虫寄主选择的范围内,而后者又均包含在初孵幼虫寄主选择的范围内,也即棉铃虫雌成虫产卵寄主与其幼虫取食寄主之间是包含而非一一对应的关系,同时,我们推测这种差异可能为多食性昆虫保留了寄主范围的可塑性。相对于成虫和初孵幼虫对植物的选择,幼虫对植物的取食、消化、吸收以及代谢是一个更加复杂的过程,它既取决于食物营养的适合度,也取决于幼虫对植物毒素的解毒代谢能力,这可能是幼虫取食存活寄主范围最小的原因。进一步地,我们推测幼虫取食后的生存表现限定了植食性昆虫的寄主范围,在其食性演化和形成的过程中,幼虫取食适合度可能发挥着更为重要的作用。

参考文献

[1] 钦俊德,王琛柱. 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系[J]. 昆虫学报,2001,44(3):360-365.

[2] BERNAYS E A. Evolution of feeding behavior in insect herbivores [J]. Bioscience,1998,48(1):35-44.

[3] 张泽彬,马青,黄金才,等. 昆虫与植物协同进化的研究进展[J]. 湖南林业科技,2010,37(5):60-62.

[4] SCHOONHOVEN L M, VAN LOON A, DICKE M. Insect-plant biology [M]. New York:Oxford University Press Inc.,2005.

[5] EHRLICH P R, RAVEN P H. Butterflies and plants: a study in coevolution [J]. Evolution,1964,18(4):586-608.

[6] KAWECKI T J. Red queen meets Santa Rosalia: arms races and the evolution of host specialization in organisms with parasitic lifestyles [J]. American Naturalist,1998,152(4):635-651.

[7] 翟宗昭,葛斯琴,杨星科. 跳甲的食性及食性分化[J]. 昆虫学报,2005,48(3):407-417.

[8] BERNAYS E A. Neural limitations of phytophagous insects: implications for diet breadth and host affiliation [J]. Annual Review of Entomology,2001,46:703-727.

[9] BERNAYS E A. Selective attention and host-plant specialization [C]// Proceedings of the 9th International Symposium on Insect-Plant Relationships. Netherlands: Springer,1996:125-131.

[10] STEWART A J. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities [J]. Trends in Ecology & Evolution,1996,11(6):233-234.

[11] BERNAYS E A. Relationship between deterrence and toxicity of plant secondary compounds for the grasshopper *Schistocerca americana* [J]. Journal of Chemical Ecology,1991,17(12):2519-2526.

[12] BERNAYS E A, GRAHAM M. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods[J]. Ecology,1988,69(4):886-892.

[13] THOMPSON J N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata,1988,47(1):3-14.

[14] 李旭颖. 植食性昆虫与寄主植物之间的相互关系和影响[J]. 科技创新导报,2011(11):130.

[15] FITT G P. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems [J]. Annual Review of Entomology,1989,34(1):17-53.

[16] MANJUNATH T M, BHATNAGAR V S, PAWAR C S, et al. Economic importance of *Heliothis* spp. in India and an assessment of their natural enemies and host plants[C]// The Workshop on Biological Control of *Heliothis*: Increasing the Effectiveness of Natural Enemies. 1989:2143-2153.

[17] MITTER C, POOLE R W, MATTHEWS M. Biosystematics of the Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Annual Review of Entomology,1993,38(1):207-226.

[18] ZALUCKI M P, MURRAY D, GREGG P C, et al. Ecology of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Heliothis punctigera* (Wallengren) in the inland of Australia-larval sampling and host-plant relationships during winter and spring [J]. Australian Journal of Zoology,1994,42(3):329-346.

[19] 张孝羲. 棉铃虫种群猖獗的剖析[J]. 应用昆虫学报,1996,33(2):121-124.

[20] 柏立新,孙洪武,孙以文,等. 棉铃虫寄主植物种类及其适合性程度[J]. 植物保护学报,1997,24(1):1-6.

[21] 吴明峰,高尚,杨耀,等. 棉铃虫和烟青虫初孵幼虫对植物顶尖嫩叶的偏好性差异[J]. 植物保护,2016,42(3):63-69.

[22] JALLOW M F, MATSUMURA M, SUZUKI Y. Oviposition preference and reproductive performance of Japanese *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera : Noctuidae) [J]. Applied Entomology & Zoology,2001,36(4):419-426.

[23] WANG C, DONG J, TANG D, et al. Host selection of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* and its inheritance [J]. Progress in Natural Science,2004,14(10):880-884.

[24] JALLOW M F, ZALUCKI M P. Relationship between oviposition preference and offspring performance in Australian *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Austral Entomology,2014,42(4):343-348.

[25] WIKLUND C. The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* [J]. Oecologia,1975,18(3):185-197.

(责任编辑:田　喆)