

# 棉铃虫和烟青虫对两种烟草的嗅觉和取食偏好性

苗昌见, 李为争, 汤金荣, 李冠楠, 王高平, 原国辉, 郭线茹\*

(河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

**摘要:**为明确棉铃虫和烟青虫成虫的产卵偏好性与幼虫的取食偏好性之间的关系,在选择性和非选择性试验条件下,测试了两种昆虫的1龄、3龄和5龄幼虫对普通烟草(K326)和黄花烟草(马合烟)的嗅觉反应和取食反应以及成虫对两种烟草的产卵选择反应。对幼虫的嗅觉选择性测试结果表明,棉铃虫5龄幼虫和烟青虫1龄幼虫对黄花烟草表现出显著的嗅觉偏好性,其他龄期的两种幼虫则对两种烟草的嗅觉偏好性不明显。取食反应表明,选择性条件下棉铃虫喜食普通烟草,烟青虫喜食黄花烟草;非选择性条件下两种昆虫幼虫均喜食普通烟草。产卵选择反应结果表明,棉铃虫对普通烟草的产卵选择性略大于黄花烟草,但差异不显著,而烟青虫偏好在黄花烟草上产卵。综上所述,棉铃虫和烟青虫成虫在普通烟草和黄花烟草之间的产卵选择性与其幼虫的取食偏好性基本一致,这种现象符合昆虫寄主选择的“Preference-performance”假说。

**关键词:**烟青虫;棉铃虫;普通烟草;黄花烟草;嗅觉偏好性;取食偏好性

中图分类号:S435.72

文章编号:1007-5119(2018)06-0051-07

DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2018.06.008

## Studies on Olfactory and Feeding Preferences of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* to Two Tobacco Species

MIAO Changjian, LI Weizheng, TANG Jinrong, LI Guannan, WANG Gaoping, YUAN Guohui, GUO Xianru\*  
(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract:** To determine the relationship between the oviposition preference of the adult and the feeding preference of the larvae between *Helicoverpa armigera* and *H. assulta*, we tested the olfactory response and feeding response of the larvae and the oviposition preference of the adults of both *Helicoverpa* species to *Nicotiana tabacum* and *N. rustica* under choice and non-choice conditions. The results of the olfactory response of the larvae indicated that the fifth instar larvae of *H. armigera* and the first instar larvae of *H. assulta* showed significant preference to *N. rustica* than to *N. tabacum*, while the other instar larvae could not distinguish between *N. rustica* and *N. tabacum*. In the feeding response test, *H. armigera* larvae preferred to feed on *N. tabacum*, while *H. assulta* larvae preferred to *N. rustica* under choice condition. However, under non-choice condition, *N. tabacum* was selected for feeding by larvae of both species. The oviposition preference response of *H. armigera* to *N. rustica* showed slightly higher than to *N. tabacum*, but not significantly, while *H. assulta* had a remarkable oviposition preference to *N. rustica*. In conclusion, the oviposition preference of both *Helicoverpa* species was in correspondence with its feeding preference of the larvae to both tobacco species, this phenomenon accords with “Preference-performance hypothesis” for host selection of insects.

**Keywords:** *Helicoverpa assulta*; *Helicoverpa armigera*; *Nicotiana tabacum*; *Nicotiana rustica*; olfactory preference; feeding preference

昆虫的寄主选择与其种群繁衍密切相关。自从 EHRlich 和 RAVEN 提出了昆虫与寄主植物的协同进化理论以后<sup>[1]</sup>,关于植食性昆虫与寄主植物之间的关系一直是昆虫学领域研究的热点<sup>[2]</sup>。烟青虫 [*Helicoverpa assulta* (Guenée)] 和棉铃虫

[*Helicoverpa armigera* (Hübner)] 是为害烟草最严重的 2 种铃夜蛾属昆虫<sup>[3]</sup>,二者的寄主范围差异很大,前者为寡食性,后者为多食性,二者对不同寄主植物的选择性有很大差别<sup>[4]</sup>。如在棉花、番茄、烟草、辣椒这 4 种植物中,不仅棉铃虫和烟青虫成

基金项目:国家自然科学基金项目“烟夜蛾植物气味受体的鉴定及功能分析”(31572331)

作者简介:苗昌见(1992-),男,硕士研究生,主要从事昆虫化学生态学。E-mail:miaochangjian1992@126.com

\*通信作者,E-mail:guoxianru@126.com

收稿日期:2018-06-22

修回日期:2018-09-18

虫对不同植物的产卵选择性不同<sup>[5-6]</sup>,而且幼虫的取食选择性也有很大差异,棉铃虫幼虫偏好取食棉花和烟草,而烟青虫偏好烟草和辣椒<sup>[5]</sup>。吴明峰等<sup>[6]</sup>测定了棉铃虫和烟青虫初孵幼虫对 16 种寄主和非寄主植物的选择性,结果表明棉铃虫可选择其中的 13 种植物,烟青虫仅选择其中的 6 种植物。李萌等<sup>[7]</sup>研究比较了不同品种的正常烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 对烟粉虱 (*Bemisia tabaci*) 的寄主适合度差异,结果发现翠碧 1 号和 K326 对烟粉虱的适合度最高。我们此前的研究发现,在近缘种烟草普通烟草和黄花烟草 (*Nicotiana rustica* L.) 混合种植的烟田,烟青虫和棉铃虫混合种群在黄花烟草上的落卵量是普通烟草上的 6~20 倍,进一步研究发现,黄花烟草叶片粗提物对烟青虫雌蛾具有显著的产卵引诱作用,而棉铃虫雌蛾则喜在普通烟草叶片的粗提物上产卵<sup>[8]</sup>。然而取食黄花烟草的棉铃虫和烟青虫幼虫,其生长发育均不如取食普通烟草的个体,说明黄花烟草对棉铃虫和烟青虫幼虫的寄主适合度不如普通烟草<sup>[9-10]</sup>。从这些研究结果可以看出,棉铃虫和烟青虫成虫和幼虫的寄主选择不仅存在种间差异,而且每种昆虫的成虫偏好寄主与其幼虫偏好寄主也存在差异。植食性昆虫这种寄主选择差异的现象可为我们利用诱集植物防治害虫提供了依据。

在昆虫成虫的寄主选择、求偶、逃避天敌等行为活动中,嗅觉起着重要作用<sup>[11]</sup>,作为近缘种的棉铃虫和烟青虫,其成虫的嗅觉选择性和幼虫的取食选择性是否一致?成虫能否在近缘种寄主植物之间选择出有利于幼虫生长发育的寄主呢?虽然已有不少关于棉铃虫和烟青虫寄主选择方面的研究报道<sup>[3-6,8-10,12-14]</sup>,但这些研究中的供试植物多来源于不同的科、属,尚不清楚棉铃虫和烟青虫对作为近缘种的普通烟草和黄花烟草的取食偏好性是否存在差异;并且在测试幼虫取食选择或生长发育的试验报道中,幼虫多被约束在养虫管或培养皿中单纯提供一种植物叶片作为饲料,没有自由选择食物的机会<sup>[6,9-10]</sup>,因此无法判断被产在一种植物上的卵所孵化的幼虫是否还会寻找更适宜的寄主植物;另

一方面,也不清楚幼虫的取食偏好性是否与嗅觉偏好性有关,以及这些偏好性是否会随着幼虫的生长发育而变化。为此,本文以近缘种昆虫棉铃虫和烟青虫-近缘种烟草普通烟草和黄花烟草作为研究系统,在选择性条件和非选择性条件下分别测试了不同龄期的棉铃虫幼虫和烟青虫幼虫对供试烟草的嗅觉偏好性和取食偏好性,以及两种昆虫成虫对两种烟草的产卵选择性,以期分析昆虫的寄主选择和食性演化机理提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试昆虫

棉铃虫、烟青虫大龄幼虫采集于河南农业大学许昌校区烟田,带回室内采用人工饲料<sup>[15]</sup>在温度 ( $27\pm 1$ ) °C、相对湿度 ( $75\pm 5$ ) %和光周期 16 h:8 h 的人工气候箱中连续饲养 10 代,饲养至成虫时饲以 10% (*m/m*) 蔗糖溶液。成虫产卵后及时观察卵的孵化和幼虫蜕皮情况。棉铃虫和烟青虫幼虫一般 6 龄化蛹,也有个别个体 5 龄或 7 龄化蛹。因此,在幼虫嗅觉选择反应测试中,选择 1 龄幼虫、3 龄幼虫和 5 龄幼虫进行测试,在取食选择反应测试中,选择取食量较大的 3 龄和 5 龄幼虫进行测试。

### 1.2 供试烟草

黄花烟草由中国农业科学院烟草研究所提供,品种为“马合烟”;普通烟草 K326 由河南农业大学国家烟草栽培生理生化研究基地提供。供试烟草均在室内采用营养钵育苗,然后移栽到大田进行笼罩种植,确保供试烟草植株不受机械损伤、病虫害、养分或水旱胁迫。

### 1.3 试验方法

1.3.1 幼虫的嗅觉偏好性 试验采用叶碟法。根据棉铃虫和烟青虫幼虫嗜食烟草嫩叶的习性,均采集供试烟草的顶叶来制作叶碟,并且每片顶叶仅取叶片中间(不含叶基和叶尖)的部分来制作,每片叶在主脉两侧对称制备最多 6 个叶碟,每个叶碟直径为 1.5 cm。制作前,先用蒸馏水洗去叶面的灰尘,用干净滤纸吸去表面的水珠,在室温下晾干后备用。

测试时，选择直径 12.0 cm 的培养皿，在底部铺一层湿润滤纸，在滤纸边缘等距离放置 4 个叶碟，每种烟草各 2 个，呈十字交叉放置。

测试 1 龄幼虫时，用软毛刷挑取初孵幼虫放在添加了叶碟的培养皿底部中央，然后置于黑暗环境下。在 3 h 时观察并记录接触或取食每种烟草叶碟的幼虫数量，即选择个体数。测试 20 头初孵幼虫。最后统计供试幼虫对每种叶碟的选择个体总数，即选择频次。

3 龄和 5 龄幼虫具有自残习性且爬行速度较快。故测试时，为避免个体之间的相互干扰，每次测试时每个培养皿底部中央只放 1 头幼虫，黑暗环境下放置 3 min 时观察并记录接触或取食供试烟草叶碟的幼虫数量。每个龄期测试 20 头幼虫。幼虫在测试前饥饿 4 h。最后统计供试幼虫对每种烟草叶碟的选择个体总数，即选择频次。

1.3.2 幼虫的取食选择反应 分别采用选择性试验和非选择性试验方法测定幼虫对两种寄主的取食反应。

(1) 选择性取食反应。叶碟制备和放置方法及幼虫处理方法同 1.3.1。因 1 龄幼虫仅少量取食，故该试验仅测试 3 龄和 5 龄幼虫。每次每个培养皿放 1 头幼虫，两种烟草各两枚交叉放置，在黑暗环境中 6 h 后，取出叶碟。将叶碟放置在用 1 mm<sup>2</sup> 规格的透明坐标纸制作的直径 1.5 cm 的叶碟上，比较测定各烟草叶碟被食面积，测定时叶碟所占面积大于或等于 0.5 mm<sup>2</sup> 的按 1 mm<sup>2</sup> 计，小于 0.5 mm<sup>2</sup> 的则舍去不计。每个龄期测试 20 头幼虫，计算每种幼虫每个龄期的取食总面积。

(2) 非选择性取食反应。叶碟制备方法同 1.3.1，每次在培养皿底面中央放置 1 个叶碟，采用取食量较大的 5 龄幼虫进行测试，幼虫测试前饥饿 4 h。每次每个培养皿放试虫 1 头，观察并记录 1 h 内幼虫在叶碟上的取食时间，1 h 后测定叶碟被食面积，测定方法同选择性取食反应。测试期间及时观察，发现叶碟完全被食后补充新叶碟。每种昆虫在每种烟草叶碟上测试 20 头幼虫，计算每种幼虫的取食总面积。

1.3.3 成虫的产卵选择反应 采用叶碟法。采集供试烟草的中上部叶片来制作叶碟，每个叶碟直径为 4 cm，制备方法同前。在试虫进入蛹期按雌雄分开，将羽化后 3 d 龄的成虫放置在一个圆柱形的养虫笼（直径 30 cm；高 28 cm）中，每笼放 3 头雌蛾和 5 头雄蛾，笼底部放置蘸有 10% 蔗糖溶液的脱脂棉供成虫取食，笼顶部用纱布覆盖供作产卵支撑物，在纱布上面靠近养虫笼边缘等距离放置 4 个叶碟，每种烟草各 2 个，呈十字交叉放置。第 2 天记录纱布上 4 个叶碟区域的落卵量。每种试虫重复 10 次，计算每次两种叶碟区域的平均落卵量。

#### 1.4 统计分析方法

针对嗅觉偏好性反应数据，首先剔除在相应观察记录时间内对烟草叶碟无选择的个体，然后采用 Yate 修正的  $\chi^2$  测验判断选择普通烟草和黄花烟草叶碟的幼虫数量（即选择频次）之间的差异显著性。

为了比较供试幼虫种间的嗅觉偏好性差异，以每种昆虫、每个龄期对普通烟草的选择率进行比较，计算公式为：

$$\text{幼虫对普通烟草的选择率} = \frac{\text{选择普通烟草的幼虫总数}}{\text{选择普通烟草和黄花烟草的幼虫总数}} \times 100\%$$

计算结果采用 Yate 修正的  $\chi^2$  测验进行判断。

对选择性条件下幼虫的取食量、非选择性条件下幼虫的取食时间及取食量和成虫的落卵量差异均采用配对 *t* 测验法进行分析。显著性水平设置为  $\alpha=0.05$ 。所有的统计分析利用 SPSS for Windows 19.0 进行。

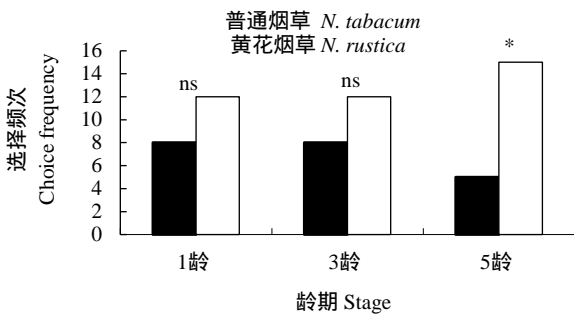
## 2 结果

### 2.1 幼虫对普通烟草和黄花烟草的嗅觉偏好性

从不同龄期的棉铃虫和烟青虫幼虫对两种供试烟草的嗅觉偏好性测试结果(图 1、2)可以看出，在两种烟草共存环境中，棉铃虫 5 龄幼虫对黄花烟草的选择频次显著大于对普通烟草的选择频次 ( $\chi^2_{5\text{龄}}=4.05$ ,  $P=0.0442$ )，而 1 龄和 3 龄幼虫对两

种烟草的选择频次无显著差异(图1)。从图2烟青虫对两种烟草的选择性测试结果可以看出,1龄幼虫对黄花烟草的选择频次显著大于对普通烟草的选择频次( $\chi^2_{1龄}=4.05, P=0.0442$ ),3龄和5龄幼虫则对两种烟草的选择频次无显著差异( $P>0.05$ )。可见,在选择性条件下,棉铃虫和烟青虫不同龄期的幼虫对两种烟草均存在不同的嗅觉偏好性。

如以幼虫对普通烟草的选择率来衡量两种幼虫嗅觉偏好性之间的差异,则发现无论在哪个龄期进行种间比较,两种幼虫对普通烟草的选择率均无显著性差异( $\chi^2_{1龄}=0.46, P=0.4996$ ;  $\chi^2_{3龄}=0.10, P=0.7506$ ;  $\chi^2_{5龄}=0.46, P=0.4996$ )(图3)。但不同发育阶段的幼虫对普通烟草的嗅觉偏好性表现不同。



注:\*, 0.01<p<0.05; \*\*, p<0.01; ns, 不显著。下同。  
Note: \*, 0.01<p<0.05; \*\*, p<0.01; ns means no significance. The same below.

图1 不同龄期的棉铃虫幼虫对普通烟草和黄花烟草的嗅觉偏好性

Fig. 1 Olfactory preference of *H. armigera* larvae at different stages to *N. tabacum* and *N. rustica*

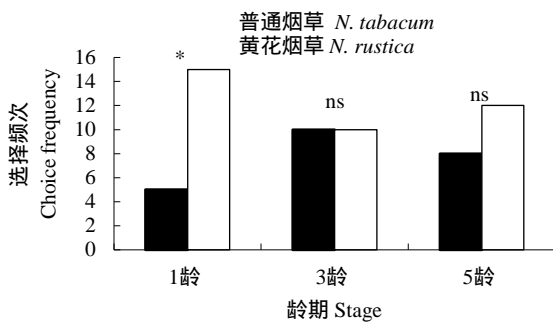


图2 不同龄期的烟青虫幼虫对普通烟草和黄花烟草的嗅觉偏好性

Fig. 2 Olfactory preference of *H. assulta* larvae at different stages to *N. tabacum* and *N. rustica*

其中,烟青虫幼虫对普通烟草的嗅觉偏好性高峰出现在3龄阶段,此时幼虫对普通烟草的选择率为50%。这一结果说明,无论处于何种龄期的棉铃虫和烟青虫幼虫,二者不存在嗅觉偏好性之间的差异。

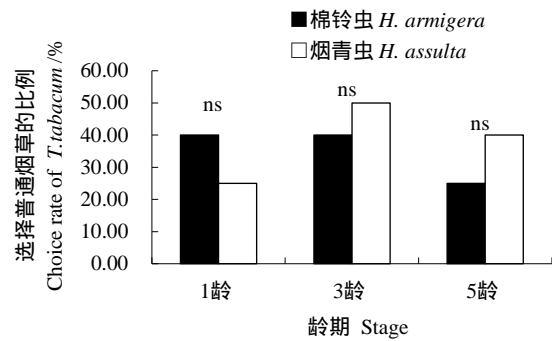


图3 棉铃虫和烟青虫不同发育阶段幼虫对普通烟草的选择率

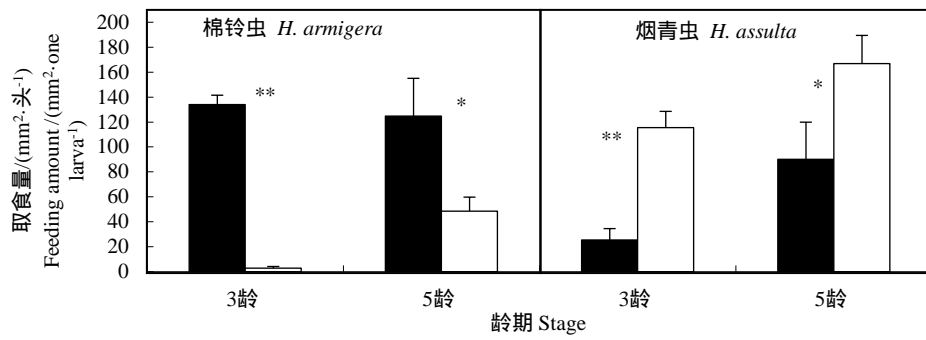
Fig. 3 Choice rate of *H. armigera* and *H. assulta* larvae at different developmental stages to *N. tabacum*

### 2.2 幼虫对普通烟草和黄花烟草的选择性取食反应

从幼虫对普通烟草和黄花烟草的选择性取食反应(图4)可以看出,无论是3龄幼虫还是5龄幼虫,棉铃虫对普通烟草的取食偏好性均显著大于对黄花烟草的取食偏好性( $t_{3龄}=15.88, P<0.0001$ ;  $t_{5龄}=2.14, P=0.0455$ );烟青虫对黄花烟草的取食偏好性均显著大于对普通烟草的取食偏好性( $t_{3龄}=4.65, P=0.0002$ ;  $t_{5龄}=2.15, P=0.0447$ )。这说明在两种烟草共存环境中,棉铃虫偏好取食普通烟草叶片,而烟青虫则偏好取食黄花烟草叶片。

### 2.3 幼虫对普通烟草和黄花烟草的非选择性取食反应

在非选择性条件下,棉铃虫和烟青虫5龄幼虫不仅在普通烟草上的取食时间(图5)显著长于在黄花烟草上的取食时间( $t_{棉铃虫}=10.55$ ;  $t_{烟青虫}=18.16$ ),而且对普通烟草的取食量(图6)也显著大于黄花烟草( $t_{棉铃虫}=12.25$ ;  $t_{烟青虫}=18.46$ )。说明在非选择性条件下,棉铃虫和烟青虫5龄幼虫偏好取食普通烟草叶片。



注 Note：■普通烟草 *N. tabacum*，□ 黄花烟草 *N. rustica*。

图 4 棉铃虫和烟青虫幼虫对普通烟草和黄花烟草的选择性取食反应

Fig. 4 Feeding response of *H. armigera* and *H. assulta* larvae to *N. tabacum* and *N. rustica* under choice condition

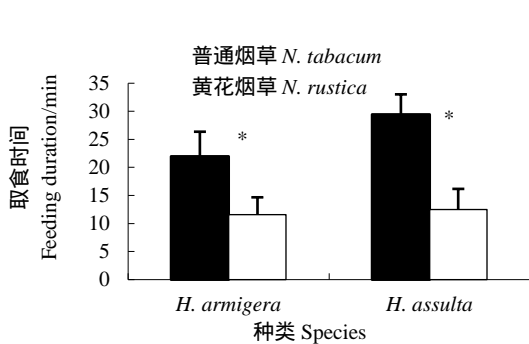


图 5 非选择性条件下棉铃虫和烟青虫 5 龄幼虫对普通烟草和黄花烟草的取食时间

Fig. 5 Feeding duration of the fifth instar larvae of *H. armigera* and *H. assulta* to *N. tabacum* or *N. rustica* under non-choice condition

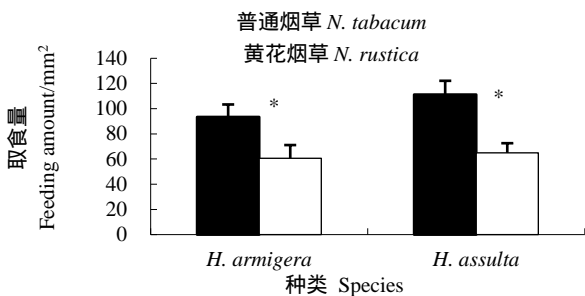


图 6 非选择性条件下棉铃虫和烟青虫 5 龄幼虫对普通烟草和黄花烟草的取食量

Fig. 6 Feeding amount of the fifth instar larvae of *H. armigera* and *H. assulta* to *N. tabacum* or *N. rustica* under non-choice condition

#### 2.4 成虫对普通烟草和黄花烟草的产卵选择反应

从成虫对普通烟草和黄花烟草的产卵选择反应 (图 7) 可以看出, 棉铃虫对普通烟草和对黄花烟草的产卵选择性无显著差异, 烟青虫对黄花烟草的产卵偏好性显著大于对普通烟草的产卵偏好性 ( $t_{\text{棉铃虫}}=1.33, P=0.217$ ;  $t_{\text{烟青虫}}=4.79, P=0.001$ )。这说

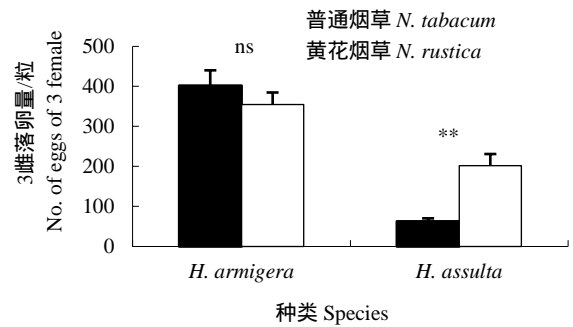


图 7 棉铃虫和烟青虫成虫对普通烟草和黄花烟草的产卵选择反应

Fig. 7 Oviposition response of *H. armigera* and *H. assulta* adult to *N. tabacum* and *N. rustica* under choice condition

明, 棉铃虫成虫在两种烟草之间无产卵偏好性, 而烟青虫成虫偏好在黄花烟草叶片上产卵。

### 3 讨论

本试验通过测定棉铃虫和烟青虫成虫对两种近缘种烟草普通烟草和黄花烟草的产卵选择性和 1 龄、3 龄、5 龄幼虫的嗅觉及取食选择性比较分析了两种昆虫的寄主偏好性。在两种烟草同时可供选择时, 棉铃虫 5 龄幼虫和烟青虫 1 龄幼虫对黄花烟草的嗅觉偏好性显著大于普通烟草, 其他龄期的两种幼虫则对两种烟草无显著的嗅觉偏好性差异; 棉铃虫幼虫喜食普通烟草, 而烟青虫幼虫喜食黄花烟草。而在仅有一种烟草可供取食时, 棉铃虫和烟青虫幼虫均喜取食普通烟草。棉铃虫幼虫在两种环境中对两种烟草的取食偏好性基本一致, 而烟青虫幼虫则表现出不同的取食偏好性。结合两种幼虫的嗅觉选择性可以看出, 棉铃虫幼虫偏爱黄花烟草的气

味,但却喜食普通烟草;烟青虫3龄和5龄幼虫对两种烟草的气味差别不敏感,但喜取食黄花烟草。可见棉铃虫和烟青虫幼虫的嗅觉偏好性会因其生长发育而变化,且嗅觉偏好性与取食偏好性并无必然的联系,取食偏好性会因寄主环境如寄主的可选择性而变化。幼虫的取食偏好性可能与两种烟草叶片中化学物质组分的差异有关。因为相较于普通烟草,黄花烟草叶片中绿叶气味物质种类多、含量高,而芳香族化合物种类较少,烟碱含量较高<sup>[16]</sup>。有研究表明,烟碱对烟青虫幼虫的取食有一定的刺激作用,但对棉铃虫幼虫的生长发育没有明显影响<sup>[17]</sup>,这可能就是在选择性条件下烟青虫幼虫喜欢取食烟碱含量较高的黄花烟草的主要原因。

成虫对产卵寄主的选择在幼虫取食寄主的选择中起着重要作用<sup>[18]</sup>,究竟是成虫产卵行为还是幼虫取食能力对决定昆虫寄主范围更重要一直为研究者所关注<sup>[14]</sup>。本试验发现在两种寄主植物即普通烟草(K326)和黄花烟草(马合烟)叶片共存环境中,棉铃虫对普通烟草和对黄花烟草的产卵选择性无显著差异,而烟青虫则对黄花烟草表现出显著的产卵偏好性。罗梅浩等<sup>[8]</sup>研究发现,红花烟草的粗提物对棉铃虫产卵有引诱作用,黄花烟草4个品种(马合烟、莫合烟、93-1和旱小烟)的粗提物均对烟青虫有产卵引诱作用,可以看出,无论是完整的田间烟草植株、烟草叶片粗提物<sup>[8]</sup>,还是烟草叶碟,烟青虫均表现出对黄花烟草的产卵偏好性。结合幼虫的取食反应可以看出,在两种寄主共存环境下,棉铃虫和烟青虫幼虫的取食选择性与其成虫的产卵选择性基本一致,说明成虫能在两种寄主共存的复杂环境中准确找到幼虫的偏好寄主。本试验结果与付晓伟等研究发现的非选择性条件下普通烟草和黄花烟草对棉铃虫和烟青虫幼虫的寄主适合度<sup>[9-10]</sup>基本一致。棉铃虫和烟青虫成虫的这种寄主选择性符合“Preference—performance hypothesis”(PPH)这一寄主选择理论,即雌虫偏爱将卵产到最适合幼虫取食生活的寄主上<sup>[19]</sup>,并且烟青虫的这种产卵偏好性比棉铃虫更突出,这种现象在许多寄主专化性的昆虫中同样存在<sup>[19]</sup>。但棉铃虫和烟青虫

两近缘种对不同科、属植物的产卵和取食偏好性也不尽相同。如棉铃虫和烟青虫在烟草、向日葵和辣椒间的产卵偏好性和幼虫取食偏好性,烟青虫成虫产卵和幼虫取食对3种寄主植物的偏爱顺序均为烟草、向日葵和辣椒,烟草最有利于烟青虫幼虫发育。棉铃虫成虫的产卵偏爱寄主与烟青虫表现一致,但幼虫最喜取食向日葵,其次是烟草,再次为辣椒<sup>[14]</sup>。说明寡食性的烟青虫在不同科、属植物间的寄主选择也符合PPH寄主选择理论,多食性的棉铃虫的产卵寄主与幼虫取食寄主的选择则与烟青虫有所不同。

大量研究表明,植物的化学信息如挥发性或非挥发性次生物质影响昆虫的寄主选择行为<sup>[20-21]</sup>。黄花烟草和普通烟草挥发性物质组分及含量具有明显差别<sup>[16]</sup>,但究竟是其中的哪些物质影响着棉铃虫和烟青虫成虫的产卵选择性和幼虫的取食偏好性,尚需进一步探明。对这些问题的深入研究可为揭示棉铃虫和烟青虫的寄主选择和食性分化机理提供更多的依据。

## 参考文献

- [1] EHRlich P R, RAVEN P H. Butterflies and plants: a study in coevolution[J]. *Evolution*, 1964, 18(4): 586-608.
- [2] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃夜蛾-寄生蜂相互作用[J]. *昆虫知识*, 2007, 44(3): 311-319.  
WANG C Z, QIN J D. Insect-plant co-evolution: multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species[J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2007, 44(3): 311-319.
- [3] 罗梅浩, 郭线茹, 郑晓军, 等. 烟青虫和棉铃虫在烟草上的生态位及其种间竞争[J]. *中国烟草学报*, 2002, 8(4): 34-37.  
LUO M H, GUO X R, ZHENG X J, et al. The niche and interspecific competition of oriental tobacco budworm and cotton bollworm in tobacco plants[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2002, 8(4): 34-37.
- [4] 董钧锋, 张继红, 王琛柱. 植物次生物质对烟青虫和棉铃虫食物利用及中肠解毒酶活性的影响[J]. *昆虫学报*, 2002, 45(3): 296-300.  
DONG J F, ZHANG J H, WANG C Z. Effects of plant allelochemicals on nutritional utilization and detoxication enzyme activities in two *Helicoverpa* species[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2002, 4(3): 296-300.

- [5] WANG C Z, DONG J F, TANG D L, et al. Host selection of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* and its inheritance[J]. Progress in Natural Science, 2004, 14(10): 880-884.
- [6] 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.  
WU M F, GAO S, YANG Y, et al. Differences in neonates' host plant preference between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*[J]. Plant Protection, 2016, 42(3): 63-69.
- [7] 李萌,李小娟,梁栋,等. 烟粉虱 MED 隐种对不同烟草品种的适合度比较[J]. 中国烟草科学, 2018, 39(2): 63-68.  
LI M, LI X J, LIANG D, et al. Fitness of whitefly *Bemisia tabaci* MED on different tobacco cultivars[J]. Chinese Tobacco Science, 2018, 39(2): 63-68.
- [8] 罗梅浩,薛伟伟,刘晓光,等. 不同烟草品种对烟实夜蛾和棉铃虫产卵引诱作用的研究[J]. 河南农业大学学报, 2006, 40(2): 198-204.  
LUO M H, XUE W W, LIU X G, et al. Studies on the attraction effect of different tobacco varieties to oviposition of *Helicoverpa assulta* Guenée and *H. armigera* Hübner[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2006, 40(2): 198-204.
- [9] 付晓伟,郭线茹,罗梅浩,等. 两种烟草对烟夜蛾实验种群和自然种群增长的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(5): 2340-2348.  
FU X W, GUO X R, LUO M H, et al. Effects of two tobacco species on experimental and natural population dynamics of *Helicoverpa assulta* Guenée[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2340-2348.
- [10] 付晓伟,郭线茹,原国辉,等. 两近缘种烟草上棉铃虫种群适合度的比较研究[J]. 昆虫学报, 2008, 51(7): 728-737.  
FU X W, GUO X R, YUAN G H, et al. A comparative study of population fitness of *Helicoverpa armigera* (Hübner) on two tobacco species, *Nicotiana tabacum* and *N. rustica*[J]. Acta Entomologica Sinica, 2008, 51(7): 728-737.
- [11] BENTON R. Evolution and revolution in odor detection[J]. Science, 2009, 326(5951): 382-383.
- [12] RAJAPAKSE C N K, WALTER G H. Polyphagy and primary host plants: oviposition preference versus larval performance in the lepidopteran pest *Helicoverpa armigera*[J]. Arthropod-Plant Interactions, 2007, 1(1): 17-26.
- [13] SUN J G, HUANG L Q, WANG C Z. Electrophysiological and behavioral responses of *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae) to tobacco volatiles[J]. Arthropod-Plant Interactions, 2012, 6(3): 375-384.
- [14] LIU Z D, SCHEIRS J, HECKEL D G. Trade-offs of host use between generalist and specialist *Helicoverpa* sibling species: adult oviposition and larval performance[J]. Oecologia, 2012, 168(2): 459-469.
- [15] WU K J, GONG P Y. A new and practical artificial diet for the cotton bollworm[J]. Insect Science, 1997, 4(3): 277-282.
- [16] 薛伟伟,付晓伟,罗梅浩,等. 烟草挥发物对2近缘种夜蛾产卵行为的影响及其成分分析[J]. 生态学报, 2009, 29(11): 5783-5790.  
XUE W W, FU X W, LUO M H, et al. Effect of tobacco volatiles on ovipositing behaviors of two sibling *Helicoverpa* species and volatile chemical analysis[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(11): 5783-5790.
- [17] 许纲,钦俊德. 实夜蛾属二近缘种对寄主植物次生物质的反应: 次生物质对幼虫生长和食物利用的影响[J]. 昆虫学报, 1987, 30(4): 359-366.  
XU G, QIN J D. Responses of two *Heliothis* species to plant secondary substances: the influence of host secondary substances on larval growth and food utilization[J]. Acta Entomologica Sinica, 1987, 30(4): 359-366.
- [18] VIDELA M, VALLADARES G R, SALVO A. Choosing between good and better: optimal oviposition drives host plant selection when parents and offspring agree on best resources[J]. Oecologia, 2012, 169(3): 743-751.
- [19] GRIPENBERG S, MAYHEW P J, PARNELL M, et al. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects[J]. Ecology Letters, 2010, 13(3): 383-393.
- [20] MOZURAITIS R, STRANDEN M, RAMIREZ M I, et al. (-)-Germacrene D increases attraction and oviposition by the tobacco budworm moth *Heliothis virescens*[J]. Chemical Senses, 2002, 27(6): 505-509.
- [21] MORRIS B D, FOSTER S P, GRUGEL S, et al. Isolation of the diterpenoids, ent-kauran-16 $\alpha$ -ol and ent-atisan-16 $\alpha$ -ol, from sunflowers, as oviposition stimulants for the banded sunflower moth, *Cochylis hospes*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(1): 89-102.