

DOI: 10.5846/stxb201312022859

李慧玲, 原国辉, 胡晶晶, 李洋洋, 郭线茹, 李为争. 寄主植物轮换饲养和次生代谢物交叉涂布对棉铃虫取食的影响. 生态学报, 2014, 34(24): 7421-7427.

Li H L, Yuan G H, Hu J J, Li Y Y, Guo X R, Li W Z. Effects of host-switching and cross-coating with host secondary metabolite on *Helicoverpa armigera* larvae feeding. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(24): 7421-7427.

寄主植物轮换饲养和次生代谢物交叉涂布 对棉铃虫取食的影响

李慧玲, 原国辉, 胡晶晶, 李洋洋, 郭线茹, 李为争*

(河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002)

摘要: 食物混合通常对多食性昆虫的生长表现有积极的影响, 然而此前的研究对象主要是成虫期和幼虫期迁移能力较强的种类。某些鳞翅目种类尽管是多食性的, 但其幼虫个体因时空隔离的原因, 并无机会自由选择食料寄主。采用寄主叶片轮换饲养和次生代谢物交叉涂布两种方法研究了多食性棉铃虫幼虫的取食行为, 供试寄主植物包括烟草、辣椒、番茄和棉花, 次生代谢物采用自然浓度进行交叉涂布。结果表明, 食物混合并没有造成幼虫总体摄食量的显著增加。其中, 烟草和水合烟碱能显著抑制棉铃虫对其他寄主叶片的取食, 而辣椒及(E)-辣椒素对其他寄主叶片的被食量均无影响。番茄叶片轮换饲养不影响棉铃虫对其轮换的其他寄主叶片的被食量, 但 α -番茄苷涂布在辣椒和棉花叶碟上则对棉铃虫有显著拒食作用。棉花-烟草轮换饲养组中的烟草被食量显著大于烟草非轮换组中的烟草被食量, 但(+)-棉酚涂布处理却能显著抑制棉铃虫对烟草的摄食。两种生物测定方法均未发现棉花与辣椒存在显著性相互影响。总之, 棉铃虫可能是以耐受式的对策适应寄主植物次生代谢物的, 符合相称性形态构成假说, 即扩散能力较差的鳞翅目幼虫个体并不需要进化出同时应对来自两种或两种以上的寄主植物次生代谢物的适应机制。

关键词: 棉铃虫; 食物混合; 次生代谢物; 味觉习惯化; 多重防卫

Effects of host-switching and cross-coating with host secondary metabolite on *Helicoverpa armigera* larvae feeding

LI Huiling, YUAN Guohui, HU Jingjing, LI Yangyang, GUO Xianru, LI Weizheng*

College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Abstract: Dietary mixing, which means that polyphagous animals prefer to switch the diet items during ontogeny, often affects their growth and developmental performance positively. Two hypotheses, known as nutritional compensation and toxin dilution effect, have been put forward to explain such positive effect based upon the observations of various grasshopper species. As have been demonstrated in many Lepidopterous species, however, polyphagy at the species or population levels do not necessarily imply polyphagy at the individual level, for a caterpillar often has no chance to choose among host plant species due to temporal and spatial separation. In this paper, the authors reported the larvae feeding behavior of a typical generalist species, *Helicoverpa armigera* (Hübner), by means of forced host-switching (at two hour interval) and cross-coating of secondary metabolites (at natural concentrations) from four common host plant species of *H. armigera* larvae: tobacco, hot pepper, tomato, and cotton. The results show that, in all the cases, the dietary-mixing did not significantly increase the overall leaf consumption of the fourth instar larvae, moreover, some combinations inhibited feeding amounts

基金项目: 国家公益性行业(农业)专项资助项目(201203036); 河南省教育厅自然科学研究基础项目(12A210012)

收稿日期: 2013-12-02; **网络出版日期:** 2014-03-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Wei-zhengli@163.com

and others had no effect, suggesting that nutritional compensation hypothesis could not explain the dietary mixing behavior of *H. armigera* larvae. Both tobacco leaf and its major secondary metabolite, nicotine hydrate, significantly inhibited the leaf consumption of all the other host species, while neither hot pepper leaf nor its secondary metabolite, (E)-capsaicin, showed effect on feeding amounts of all the other host species. Although tomato leaf in dietary-switching groups did not affect the consumptions of all the other three host leaves, α -tomatine showed significant feeding deterrence when coated on the leaf of hot pepper or cotton. The consumption of tobacco leaf discs increased in cotton-tobacco switching group compared with that in tobacco non-switching group, but the coating of (+)-gossypol on tobacco leaf discs decreased the feeding amounts. Cotton and hot pepper leaf showed no significant interactive effect, neither in force-switching bioassay nor in cross-coating bioassay. Taken together, *H. armigera* larvae may cope with the secondary metabolites contained in their natural host plants by tolerance strategy, and the tolerance level of an individual larva is in accordance with the symmorphosis hypothesis, i.e. a certain individual larva does not necessarily evolve the mechanisms to adapt multiple secondary metabolites which derived from all the recorded host species.

Key Words: *Helicoverpa armigera*; dietary mixing; secondary metabolite; gustatory habituation; multiple defense

食物混合是指多食性动物在个体发育中偏好在多种食物选项中转移取食的行为,通常对食性较杂的植食性昆虫生长表现有积极的影响^[1-6],可能是由于植物营养成分的相互补偿或来自单一植物的有毒次生代谢物被稀释所致^[6-9]。然而,此前的食物混合研究以成虫和若虫扩散能力均较强的各种蝗虫报道最多。“多食性”的概念是针对物种或种群水平而言的,用于描述一个物种在其所有分布区内的寄主范围^[10-11]。由于时间隔离和空间隔离的原因,某些鳞翅目种类尽管是多食性的,但特定幼虫个体并没有机会在各种寄主之间自由选择。如果人为强迫使其摄入两种或两种以上的寄主,可能会出现两种相反的结果:一是植物营养物质更加全面,这些幼虫取食量比提供单一寄主时更大;二是植物次生性毒素种类更多,造成取食抑制。已有证据表明,合成并利用多种化学防卫物是高等植物延缓或消除昆虫味觉习惯化的重要对策^[12-13]。

实夜蛾亚科具有很高的农业经济重要性,其中约 70% 种类是单食性或寡食性的。棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 是该亚科典型的多食性种类,主要作物类寄主有棉花、亚麻、烟草、番茄、辣椒、玉米、高粱、鹰嘴豆、四季豆、秋葵、菊花、向日葵等^[14-15],但包括棉铃虫在内的鳞翅目多食性昆虫的食物混合行为研究较少。此前已经通过叶碟法测试了棉铃虫幼虫对烟草、玉米、棉花、番茄、辣椒和花生叶片的取食偏好性^[16-17],本试验选择烟草、棉花、番茄和辣椒 4 种寄主植物及其主要次生代谢物为研

究对象,通过食物轮换和次生物质交叉涂布检验上述假说,期望弄清棉铃虫在多种寄主食物共存条件下的取食行为,为丰富多食性昆虫的食物混合行为、挖掘作物本身的抗虫资源以及克服取食调控剂应用中的习惯化现象提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

试验虫源最初采集于河南农业大学科教园区的烟田,在室内用麦胚基人工饲料连续饲养数代。饲养环境如下:光周期 15 L : 9 D (暗期在 23:00—次日 8:00);温度条件为 $(30 \pm 2)^\circ\text{C}$ (光期), $(28 \pm 2)^\circ\text{C}$ (暗期);相对湿度为 70%。成虫饲以 10% 的蔗糖溶液。

1.2 供试寄主植物和寄主次生代谢物

供试烟草品种为“NC89”,棉花品种为“鲁 28” (非转基因棉),辣椒为“豫优鲜辣 2 号”,番茄为“美佳特”,种植于河南农业大学科教园区。根据田间观察获得棉铃虫幼虫在棉花和烟草上不同位置的分布,在无虫害植株上相应位置采摘叶片。辣椒和番茄上的大龄棉铃虫幼虫常见于果实中,取花器和果实附近的叶片用于生物测定。(+) -棉酚购买于 Sigma Co Ltd., (E) -辣椒素购买于 Fluka Co Ltd., α -番茄苷购买于日本神户株式会社,水合烟碱购买于北京化学试剂公司,无水乙醇购买于中国医药集团上海化学试剂公司,均为分析纯 ($\geq 98\%$)。

1.3 生物测定

1.3.1 寄主叶片单独饲养和轮换饲养时棉铃虫取食量

选取长势良好、无花叶和虫害的寄主叶片作为取食基质,采用叶碟法进行测定。为增强取食驱动力并克服虫粪对体重称量的干扰,取饥饿 24 h 的 4 龄幼虫进行测定。棉铃虫幼虫取食高峰发生在下午和前半夜,因此每日 10:00 前用分析天平称量完当日待测试虫原始体重,从 10:00 开始将 2 枚 1.5 cm ID 的寄主叶碟放在底部铺有湿滤纸的 14 cm ID 的培养皿中央,引入幼虫一头,放入洁净无气味的暗箱中,温度为 $(25 \pm 2)^\circ\text{C}$,相对湿度为 $(70 \pm 5)\%$ 。每隔 2 h 将测试叶碟取出,放在 1 mm^2 规格的透明坐标纸上测量叶碟被食面积,并更换新叶碟。共 16 个处理,分为非轮换取食测试和轮换取食测试。非轮换取食测试包括 4 组处理,即分别用上述 4 种寄主叶碟饲养,且每次取食测定后更换同一寄主种类的新叶碟;轮换取食测试是从 4 种寄主植物中取出 2 种进行轮换饲喂,共 6 种组合,每个组合又分为 2 种轮换方式。为了比较某寄主单独饲养时棉铃虫的取食量和另一寄主叶片存在时棉铃虫对该寄主取食量的差异,取每组处理第 2、4、6、8 次的取食量数据进行比较,以保证棉铃虫饥饿程度和取食时间的一致性(图 1)。其中,以寄主 A 和寄主 B 为例,非轮换组 A 的测量数据和 B-A 型轮换组进行比较,判断 B 的存在对 A 取食量的影响;非轮换组 B 的测量数据和 A-B 型轮换组进行比较,判断 A 的存在对 B 被食量的影响。每头个体共测定 8 次取食量,每组处理重复 13

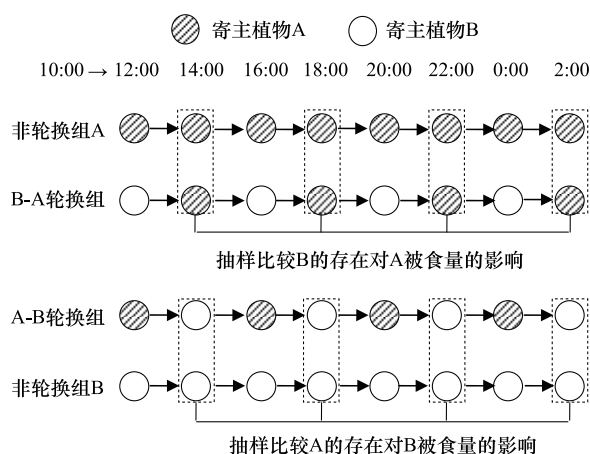


图 1 棉铃虫幼虫轮换取食和非轮换取食测试与数据采集方法
Fig.1 Non-switching and switching feeding bioassay of *H. armigera* larvae and data collection

次,共测试了 208 头棉铃虫个体。所有测试均没有发现 2 h 内食物消耗完的情形。

1.3.2 次生代谢物交叉涂布测试

为了探明各寄主的主要次生代谢物是否能解释上述轮换饲养对棉铃虫取食量的影响,取饥饿 8 h 的 4 龄幼虫进行了次生代谢物交叉涂布处理的取食测试。每个培养皿中放置 4 枚来自同一寄主植物的叶碟,2 个为处理,另 2 个为对照,“十”字交叉放置于底部衬有湿滤纸的培养皿内部边缘^[16]。每个 1.5 cm ID 叶碟平均重量为 0.0308 g,为保证基质所含次生代谢物和涂布其上的次生代谢物纯品的量相当,根据文献报道的次生代谢物含量^[18-19],分别将 77 mg 的 (+)-棉酚、102.7 mg (E)-辣椒素、77 μL 的水合烟碱或 77 mg 的 α -番茄苷溶解于 20 mL 的无水乙醇中。测试时,用移液器在每个叶碟上下表面各涂布 20 μL ,对照叶碟涂布相应体积的无水乙醇。在培养皿中央释放幼虫 1 头,6 h 后将叶碟取出,测定被食面积。根据叶碟基质将试验分为 4 个组,每个组又分为 3 个亚组,每亚组处理分别涂布与叶碟基质来源不同的其他 3 种寄主次生代谢物,重复 20 次。

1.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 进行数据分析。寄主叶片轮换组和非轮换组取食量比较采用重复测量的协方差分析,因变量为取食量,固定因素为同一寄主植物的非轮换组和轮换组,协变量为原始体重,重复测量因素为相应比较组别中的第 2、4、6、8 次测定,采用 Tukey 氏多重比较法检验组间差异。寄主次生代谢物交叉涂布的取食量数据首先采用 Shapiro-Wilk 检验判断各配对组处理和对照被食量差值的分布是否正态,满足要求 ($P > 0.05$) 的组直接用原始取食量进行配对 t 测验;不满足要求的对原始取食量进行平方根转换。

2 结果与分析

2.1 不同寄主叶片轮换对棉铃虫取食量的影响

将每种寄主植物叶片单独测定,并分别与其他 3 种寄主叶片轮换饲养时相应时间段的被食量进行比较,结果如图 2 所示。凡是有烟草参与轮换的成对比较中,取食量均达到了显著差异。其中,非轮换组的烟草被食量显著小于棉花-烟草轮换组的烟草被食量 ($F = 6.7018, P = 0.0164$),非轮换组辣椒被食量

极显著大于烟草-辣椒轮换组的辣椒被食量 ($F = 20.9033, P = 0.0001$), 非轮换组番茄被食量极显著大于烟草-番茄轮换组的番茄被食量 ($F = 8.5443, P = 0.0077$), 非轮换组棉花被食量极显著大于烟草-棉

花轮换组的棉花被食量 ($F = 11.4585, P = 0.0025$)。此外, 棉花的存在也能极显著地抑制棉铃虫对番茄叶片的取食 ($F = 16.9273, P = 0.0004$)。其他非轮换组和轮换组中棉铃虫的取食量没有差异。

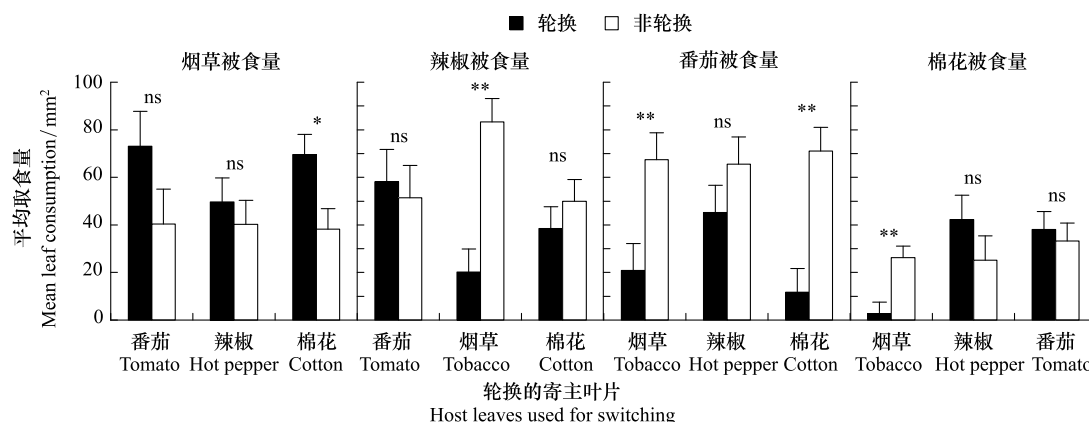


图2 不同寄主叶碟单独饲养或轮换饲养时棉铃虫的取食量

Fig.2 Leaf consumption of *H. armigera* larvae on single host leaf disc or two host leaf discs switched

每对柱图上方的 * 表示相应植物在轮换和非轮换状态下的被食量在 $P = 0.05$ 水平上有显著性差异, ** 表示相应植物在轮换和非轮换状态下的被食量在 $P = 0.01$ 水平上有显著性差异, ns 表示无显著差异, 重复取样的协方差分析, Tukey 氏多重比较

2.2 寄主次生代谢物交叉涂布对棉铃虫取食反应的影响

不同叶碟基质上分别涂布其他 3 种寄主次生代谢物对棉铃虫取食量的影响结果如图 3 所示。各配对试验组处理与对照取食量差值仅 3 组不满足正态分布, 分别是烟草叶碟涂布 (E)-辣椒素、辣椒叶碟涂布水合烟碱以及棉花叶碟涂布水合烟碱, 将原始值

平方根转换后均满足了正态性。从图 3 可以看出, 共 5 组处理和对照叶碟的被食量存在极显著差异, 有 1 组处理和对照的被食量达到了边际显著性 (棉花涂布 α -番茄苷: $t = 2.092, P = 0.050$)。分析可知, 水合烟碱无论涂在其他任何基质上均有极显著拒食作用 (棉花叶碟: $t = 5.007, P < 0.001$; 辣椒叶碟: $t = 5.808, P < 0.001$; 番茄叶碟: $t = 4.485, P < 0.001$); 相

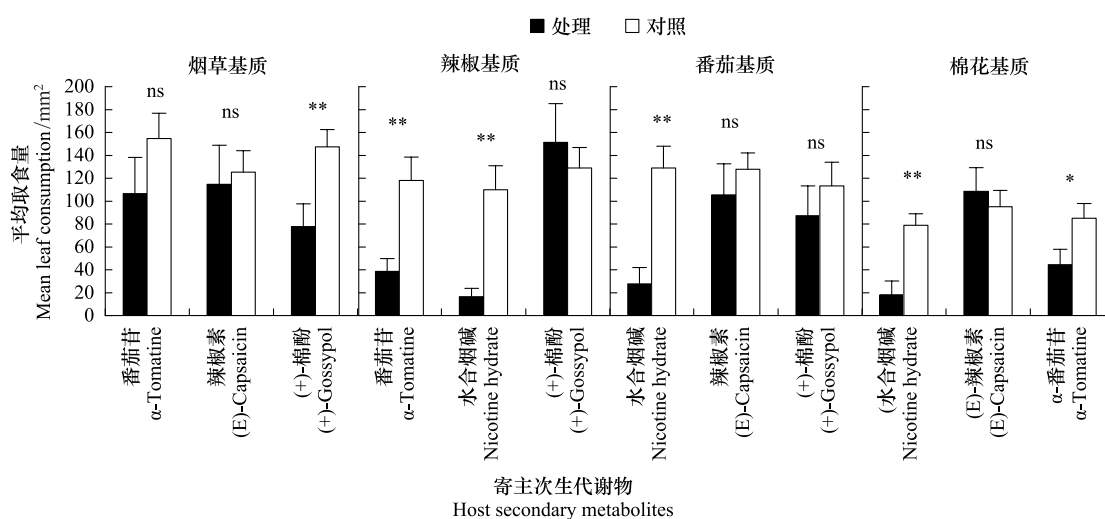


图3 不同寄主叶碟与寄主源次生代谢物交叉涂布对棉铃虫取食的影响

Fig.3 Effect of different cross-coating treatments of host leaf substrates and host secondary metabolites on *H. armigera* feeding

每对柱图上方的 * 表示相应植物在涂布其他植物的次生代谢物和涂布空白溶剂时的被食量在 $P = 0.05$ 水平上有显著性差异, ** 表示在 $P = 0.01$ 水平上有显著性差异, ns 表示无显著差异, 双样本配对 t 测验

反,(E)-辣椒素涂在任何基质上均对相应基质的被食量无显著影响(棉花叶碟: $t=0.520,P=0.609$;烟草叶碟: $t=1.667,P=0.112$;番茄叶碟: $t=0.977,P=0.341$)。棉花和烟草的基质和次生代谢物交叉涂布均对棉铃虫取食量有显著影响(棉花叶碟上涂布水合烟碱: $t=5.007,P<0.001$;烟草叶碟上涂布(+)-棉酚: $t=2.958,P=0.008$),而棉花和辣椒的情形恰好相反(棉花叶碟上涂布(E)-辣椒素: $t=0.520,P=0.609$;辣椒叶碟上涂布(+)-棉酚: $t=0.631,P=0.535$)。此外, α -番茄苷涂布在辣椒叶碟上也能极显著地抑制取食($t=3.570,P=0.002$)。

两种生物测定方法所得结果整理于表 1。从中

可以看出,棉铃虫取食烟草后对其他寄主叶片取食量的下降可以用其含有的主要次生代谢物水合烟碱来解释,而辣椒与其主要次生代谢物(E)-辣椒素则对其他寄主叶片的被食量均无影响。番茄叶片轮换饲养不影响其他植物叶片的被食量,但其自然浓度的主要次生代谢物 α -番茄苷涂布在辣椒和棉花叶碟上则有拒食作用。棉花的情形比较特殊,当棉花与烟草轮换饲养时,棉铃虫对烟草的取食量增加,但(+)-棉酚涂布在烟草上却又能显著减少烟草被食量。棉花与辣椒针对棉铃虫的取食量均不存在交互影响。

表 1 4 种寄主植物叶片或主要次生代谢物对棉铃虫取食的相互影响

Table 1 Interactive effect of the four host leaves or their major secondary metabolites on the feeding amount of *H. armigera* larvae

被试寄主叶片 Host leaf subject	寄主叶片或次生代谢物 Host leaf or secondary metabolites			
	烟草 / 水合烟碱 Tobacco / Nicotine hydrate	辣椒 / (E)-辣椒素 Hot pepper / (E)-capsaicin	番茄 / α -番茄苷 Tomato / α -Tomatine	棉花 / (+)-棉酚 Cotton / (+)-Gossypol
烟草 Tobacco		0 / 0	0 / 0	+ / -
辣椒 Hot pepper	- / -		0 / -	0 / 0
番茄 Tomato	- / -	0 / 0		- / 0
棉花 Cotton	- / -	0 / 0	0 / -	

表格中的-表示行所在的植物或次生代谢物对第一列所属的相应植物的取食有抑制作用,0 表示相应的物质施加于第一列所属的植物上是无效的,+则表示相应的物质施加于第一列所在的植物时有增强取食作用;交叉格为空的表示未作相应的测定

3 讨论

本试验研究对象是典型的多食性昆虫,供试植物也全部是棉铃虫的重要寄主^[14]。然而,通过两种方法测试棉铃虫的取食量,发现许多组合能够显著抑制取食,而另一些组合则对取食没有影响。所有测试中仅发现一例取食量增加的情况,即与棉花轮换时烟草的被食量大于非轮换组烟草被食量,但与此同时,却发现与烟草轮换时棉花被食量显著小于非轮换组棉花被食量,也就是说当棉花和烟草轮换时,棉铃虫对烟草的取食偏好性逐渐增强,对棉花叶片的取食偏好性逐渐下降。说明人为将两类植物性食物混合供给给棉铃虫幼虫,至少在取食量方面并没有为试虫带来明显优势,不支持多种寄主植物混合摄食会平衡营养成分的假说。

本试验观察到的现象可用多食性昆虫对寄主植物次生代谢物的耐受式对策和相称性形态构成假说来解释。现有的 48 万种植食性昆虫是从多食性向专食性进化的^[20],决定其食性范围最重要的因素是

植物次生代谢物的质和量^[21]。在协同进化中,植食性昆虫发育出了与其食性相适应的机制来应对寄主次生代谢物^[22]。多数专食性昆虫依赖标志性化学刺激搜索寄主,其后代的取食也受这些刺激物的诱导^[23-24];而多食性害虫主要是以耐受式对策适应寄主次生代谢物的,很少受这些物质刺激取食^[25-26]。相反,以人工浓度测试时,许多物质还会表现出明显生理毒性^[27-31]。本试验观察到的现象是与棉铃虫的取食习性相吻合的。从时间上讲,一年中不同世代的幼虫面临的是多变的寄主分布格局或多变的寄主生育期;从空间上讲,幼虫扩散能力较差,其分布几乎完全由母代雌成虫的产卵选择决定^[32]。尤其是在大面积单作的农田中,幼虫一生只能在 1 种植物甚至只能在 1 株植物的特定部位取食。因此,棉铃虫并不需要进化出同时应对来自两种或两种以上的寄主植物的次生代谢物的能力,符合相称性形态构成假说。类似的现象也在菲罗豆粉蝶 *Colias philodice* 中发现^[10],初孵幼虫完全能接受主要寄主紫花苜蓿 *Medicago sativa*、次要寄主黄香草木樨

Melilotus officinalis 和非寄主小冠花 *Coronilla varia* 作为食物,但发育到 5 龄时强迫转移到新寄主上取食,会造成相对取食速度和相对生长速度延缓,食物转化率下降,发育成的蛹重量减轻。是否幼虫期取食部位较固定的其他鳞翅目多食性昆虫也会在寄主植物混合饲养时表现出类似的取食行为,尚待进一步研究。

植物往往存在许多化学结构迥异的次生物质,被认为是延缓或防止植食性昆虫味觉习惯化的适应机制。例如,粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 幼虫对瓦氏楝 *Melia volkensii* 提取物、牛至 *Origanum vulgare* 提取物、磁麻苷(cymarine)、花椒毒素(xanthotoxin)、川楝素(toosendanin)和百里香酚(thymol)等拒食剂会表现出习惯化现象^[12],但将上述物质两两混用能有效地延缓习惯化的发生,为害虫取食调控剂的研发提供了理论基础^[13, 33]。然而,这些作者的供试物质来源于非寄主植物,且测试浓度并非植物叶片中的自然浓度,故生态学关联性较小。本试验选择的全部是寄主来源的次生代谢物,仍然发现许多组合对棉铃虫有较强拒食作用,这种相互作用模式与寄主植物科别、次生物质化学结构以及作用机制等关联性较小。最明显的是烟草及其主要次生代谢物烟碱,与其他 3 种寄主植物的任何一种共存,均会显著抑制棉铃虫的取食。而据报道,在棉铃虫人工饲料中加入浓度远高于新鲜烟叶中自然含量的水合烟碱,仍不能表现出任何显著作用^[18],该结果与本文所得结果的差异可能在于选择的取食基质不同。(E)-辣椒素涂布在任何叶碟基质上均对棉铃虫取食量没有显著影响,而 α -番茄苷涂布在辣椒和棉花上则有显著拒食作用,这与棉铃虫在大田条件下的取食习性是吻合的。因为 α -番茄苷主要存在于叶片中,棉铃虫嗜好番茄果实可能是为了回避叶片中高浓度 α -番茄苷;反过来,(E)-辣椒素在果实中的含量远高于叶片,棉铃虫嗜好辣椒的果实而不是叶片,说明(E)-辣椒素没有抑制取食作用。

本研究结果有助于从作物本身挖掘抗虫资源,因种植面积大,取其非收获部分分离纯化大量的取食调控物质可以大大降低成本,也减少了外源化学品的引入,符合农业害虫可持续管理的要求。当然,这种对策的评估仍需要大量的试验。例如,棉铃虫取食量的下降并不一定造成体重的明显下降,还涉

及不同寄主植物环境下的食物同化效率问题;体重下降也不见得会造成总体适合度的下降,大田环境下棉铃虫也可能会以体重下降为代价在体内富集大量毒素用于防御天敌。

References:

- [1] Bernays E A, Bright K L. Mechanisms of dietary mixing in grasshoppers: a review. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1993, 104(1): 125-131.
- [2] Miura K, Ohsaki N. Diet mixing and its effect on polyphagous grasshopper nymphs. *Ecological Research*, 2004, 19(3): 269-274.
- [3] Miura K, Ohsaki N. Examination of the food processes on mixed inferior host plants in a polyphagous grasshopper. *Population Ecology*, 2006, 48(3): 239-243.
- [4] Berner D, Blanckenhorn W U, Körner C. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: *N* limitation challenged. *Oikos*, 2005, 111(3): 525-533.
- [5] Mody K, Unsicker S B, Linsenmair K E. Fitness related diet-mixing by intraspecific host-plant-switching of specialist insect herbivores. *Ecology*, 2007, 88(4): 1012-1020.
- [6] Unsicker S B, Oswald A, Köhler G, Weisser W W. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia*, 2008, 156(2): 313-324.
- [7] Bernays E A, Bright K L, Gonzalez N, Angel J. Dietary mixing in a generalist herbivore: tests of two hypotheses. *Ecology*, 1994, 75(7): 1997-2006.
- [8] Hägele B F, Rowell-Rahier M. Dietary mixing in three generalist herbivores: nutrient complementation or toxin dilution? *Oecologia*, 1999, 119(4): 521-533.
- [9] Singer M S, Bernays E A, Carrière Y. The interplay between nutrient balancing and toxin dilution in foraging by a generalist insect herbivore. *Animal Behaviour*, 2002, 64(4): 629-643.
- [10] Karowe D N. Facultative monophagy as a consequence of prior feeding experience: behavioral and physiological specialization in *Colias philodice* larvae. *Oecologia*, 1989, 78(1): 106-111.
- [11] Cunningham J P, Zalucki M P, West S A. Learning in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): a new look at the behaviour and control of a polyphagous pest. *Bulletin of Entomological Research*, 1999, 89(3): 201-207.
- [12] Akhtar Y, Rankin C H, Isman M B. Decreased response to feeding deterrents following prolonged exposure in the larvae of a generalist herbivore, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Behavior*, 2003, 16(6): 811-831.
- [13] Akhtar Y, Isman M B. Binary mixtures of feeding deterrents mitigate the decrease in feeding deterrent response to antifeedants following prolonged exposure in the cabbage looper, *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 2003, 13(4): 177-182.
- [14] Rajapakse C N K, Walter G H. Polyphagy and primary host

- plants: oviposition preference versus larval performance in the lepidopteran pest *Helicoverpa armigera*. *Arthropod-Plant Interactions*, 2007, 1(1): 17-26.
- [15] 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. *Oecologia*, 2012, 168(2): 459-469.
- [16] Li W Z, Fu G X, Wang Y H, Yuan G H, Zhang Y C, Chai X L. Feeding responses of *Helicoverpa armigera* larvae to taste compounds of humans. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(21): 5709-5715.
- [17] Yang J, Li W Z, Chai X L, Yuan G H, Fu G X, Wang Y H, Guo X R, Luo M H. Antifeedant activity of numb and salty taste compounds against the larvae of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(1): 7-11.
- [18] 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. *Acta Entomologica Sinica*, 1987, 30(4): 359-366.
- [19] Tang D L, Wang C Z, Luo L E, Qin J D. Comparison of the response characteristics of maxillary styloconic sensilla of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* larvae to some compounds. *Science in China Series C: Life sciences*, 2000, 30(5): 511-516.
- [20] Herrera C M, Pellmyr O. *Plant-animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Berlin: Blackwell Science Ltd., 2002: 77-106.
- [21] Chapman R F. Contact chemoreception in feeding by phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 2003, 48: 455-484.
- [22] Glendinning J I. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet?. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2002, 104(1): 15-25.
- [23] Bernays E A, Oppenheim S, Chapman R F, Kwon H, Gould F. Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists: a behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(2): 547-563.
- [24] Huang X P, Renwick J A A, Sachdev-Gupta K. A chemical basis for differential acceptance of *Erysimum cheiranthoides* by two *Pieris* species. *Journal of Chemical Ecology*, 1993, 19(2): 195-210.
- [25] Chapman R F, Bernays E A, Wyatt T. Chemical aspects of host-plant specificity in three *Larrea*-feeding grasshoppers. *Journal of Chemical Ecology*, 1988, 14(2): 561-579.
- [26] Richards L A, Dyer L A, Smilanich A M, Dodson C D. Synergistic effects of amides from two *piper* species on generalist and specialist herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 2010, 36(10): 1105-1113.
- [27] Zhang J H, Dong J F, Wang C Z, Li J. Effects of gossypol and nicotine on the growth and cytochrome P-450 monooxygenase activities of *Helicoverpa armigera*. *Entomological Knowledge*, 2001, 38(4): 276-278.
- [28] Stipanovic R D, Lopez J D Jr, Dowd M K, Puckhaber L S, Duke S E. Effect of racemic and (+)- and (-)-gossypol on the survival and development of *Helicoverpa zea* larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32(5): 959-968.
- [29] Liu Z H, Zhao G H, Lu J S, Shui Y, Wu G. Studies on content of cotton gossypol and characteristics of pest resistance. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2008, 45(3): 409-413.
- [30] Duan J Y, Du L M, Wu H, Yuan L H, Gao G. Preliminary study of action mechanism of tomatine toxicity to *Helicoverpa armigera*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(1): 117-120.
- [31] Duan J Y, Xu Z H, Feng J G, Yuan L H, Gao G. Assay on the toxicity of the tomatine to *Helicoverpa armigera*. *Journal of Shanxi Teacher's University: Natural Science Edition*, 2005, 19(4): 63-66.
- [32] Hilker M, Meiners T. *Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Berlin: Blackwell, 2002: 349-376.
- [33] Akhtar Y, Isman M B. Generalization of a habituated feeding deterrent response to unrelated antifeedants following prolonged exposure in a generalist herbivore, *Trichoplusia ni*. *Journal of Chemical Ecology*, 2004, 30(7): 1349-1362.

参考文献:

- [16] 李为争, 付国需, 王英慧, 原国辉, 张元臣, 柴晓乐. 棉铃虫幼虫对人类呈味物质的取食反应. *生态学报*, 2010, 30(21): 5709-5715.
- [18] 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. *昆虫学报*, 1987, 30(4): 359-366.
- [19] 汤德良, 王琛柱, 罗林儿, 钦俊德. 棉铃虫和烟青虫幼虫下颚栓锥感器对某些化合物反应特性的比较. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2000, 30(5): 511-516.
- [27] 张继红, 董钧锋, 王琛柱, 李捷. 棉酚和烟碱对棉铃虫的生长和细胞色素 P-450 单加氧酶活性的影响. *昆虫知识*, 2001, 38(4): 276-278.
- [29] 刘泽辉, 赵国虎, 陆敬善, 水涌, 武刚. 棉花棉酚含量与抗虫特性的研究. *新疆农业科学*, 2008, 45(3): 409-413.
- [30] 段江燕, 杜黎明, 吴昊, 袁丽环, 郜刚. 番茄碱对棉铃虫的毒性作用机理初探. *西北植物学报*, 2006, 26(1): 117-120.
- [31] 段江燕, 徐志宏, 丰举刚, 袁丽环, 郜刚. 番茄碱对棉铃虫毒性分析. *山西师范大学学报: 自然科学版*, 2005, 19(4): 63-66.