

番茄是烟青虫的寄主植物吗？

吴坤君¹, 龚佩瑜¹, 阮永明^{1,2}

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

摘要：长期以来, 国内有关文献一直将番茄列为烟青虫 *Helicoverpa assulta* 的寄主植物, 但田间调查结果往往与此矛盾, 本研究的目的是阐明番茄是否为烟青虫的寄主植物。室内试验表明, 虽然烟青虫成虫在盆栽番茄植株上产卵较多, 但无论是用番茄离体嫩叶还是用盆栽植株饲养, 初孵幼虫绝大部分在 1 龄死亡, 平均存活时间很短, 不会对番茄造成有经济意义的危害; 即使用番茄青果饲养的 3 龄幼虫也不能活到 6 龄。根据人工饲料饲养结果估测, 番茄苷对初孵幼虫的致死中浓度 LC_{50} 为 0.0744%, 叶和青果中报道的番茄苷含量已接近或超过此水平, 这是幼虫不能存活的主要原因之一。田间调查也表明, 烟青虫并不危害番茄。因此, 番茄不是烟青虫的寄主植物。文献中的记载很可能是将棉铃虫误判为烟青虫。

关键词：烟青虫; 棉铃虫; 寄主植物; 番茄; 番茄苷

中图分类号：Q968 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296(2006)03-0421-07

Is tomato plant the host of the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenée) ?

WU Kun-Jun¹, GONG Pei-Yu¹, RUAN Yong-Ming^{1,2} (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract: Tomato has been listed as a host plant of the oriental tobacco budworm (OTB), *Helicoverpa assulta* for long time in literatures in our country, with which many reports from the field surveys disagreed. The present investigation aims to clarify if tomato plant is OTB host. Laboratory trials showed that OTB moth laid eggs on tomato plant, but neither detached tomato leaves nor potted plant supported neonate growth, and all the 3rd instar larvae feeding on the green fruits died before the 6th instar too. Death of the larvae could be attributed to presence of tomatine in these organs, and its contents reported in the literatures are in close to or exceed the LC_{50} of 744 ppm for the neonates as estimated using the artificial diet with different contents of the chemical. The field survey also excluded possibility of OTB infesting tomato plants. These results suggest that tomato plant is not OTB host and the records in the literatures might confuse *H. armigera* and *H. assulta* because of their similarity in morphology and feeding habits.

Key words: *Helicoverpa assulta*; *H. armigera*; host plant; tomato plant; tomatine

烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* (Guenée) 俗称烟青虫, 它和棉铃虫 *H. armigera* (Hübner) 是近缘种。长期以来, 国内有关文献一直将烟草、辣椒、番茄, 甚至棉花列为它们共同的寄主植物(许明霞等, 1958; 农业部植物保护局, 1959; 朱弘复和陈一心, 1963; 浙江农业大学, 1987; 刘联仁, 1998; 郭予元, 1998; 洪家保和陈学平, 2002)。但在上海郊区(复旦

大学生物系昆虫教研组, 1974)、四川(李锦华, 1986)、江苏(柏立新等, 1997)和辽宁(褚名莉等, 1998)等地的田间调查都表明, 在番茄和/或棉花上采到的都是棉铃虫, 没有烟青虫; 国外文献也无此类记载(Hardwick, 1965)。这些矛盾提出了一个问题: 番茄是不是烟青虫的寄主植物? 据报道, 番茄叶和未成熟果实中含有的次生物质——番茄苷

基金项目: 中国科学院重点基金项目(K2925-S1-109)

作者简介: 吴坤君, 男, 1938年生, 江苏扬中人, 研究员, E-mail: kunjunwu@263.net

收稿日期 Received: 2005-11-14; 接受日期 Accepted: 2006-04-13

(tomatine),对真菌、昆虫和哺乳动物等都有毒性(Roddick, 1974),它使美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 等多种昆虫存活率降低,发育历期延长(Elliger *et al.*, 1981; 许刚和钦俊德, 1987; Kennedy, 2003)。为了探讨番茄作为烟青虫寄主植物的可能性,我们进行了一系列室内比较试验和田间调查,现将试验和调查结果整理、报道如下。

1 材料与方法

1.1 虫源和供试植物

烟青虫在京郊辣椒田采集,用人工饲料(吴坤君等, 1990)饲养,成虫羽化后严格鉴定,其后代用人工饲料连续饲养,供试验用。棉铃虫在本所小块试验棉田采集,用人工饲料(Wu and Gong, 1997)连续饲养。

供试的食料植物是棉花 *Gossypium hirsutum* (品种:中棉 12),普通烟草 *Nicotiana tobacum*,番茄 *Lycopersicon esculentum* (品种:中蔬 5)和辣椒 *Capsicum frutescens* (品种:78-9),分别播种在瓦盆(口径 20 cm,高 14 cm)中,置于试验田内。幼苗现 3 片真叶时苗,每盆仅留 1 株。及时浇水、施肥,但不施用农药。同时直接在试验田播种供试植物。

1.2 成虫产卵选择试验

选择长势相当的 4 种植物各 2 盆,其中棉花处于蕾期,烟草处于叶期,辣椒和番茄处于花期。清除植株上所有昆虫及其天敌后,在独立的密闭小室(高 3.0 m,宽 2.0 m,长 3.5 m)内摆成圆圈(阮永明和吴坤君, 2001),将已交配的烟青虫成虫约 20 对释放到小室中,在 L12:D12 光周期下任其自由产卵,次日检查不同植物上的着卵量。3 次重复。

1.3 幼虫对不同植物的趋性试验

将上述 4 种植物的嫩叶剪成面积相等(2.0 cm × 2.5 cm)的小块,每种 2 块,按同种不相邻的顺序,沿皿边置于培养皿(Φ 9 cm)内,间距相等,下衬潮湿滤纸保湿。将 50 粒左右即将孵化的烟青虫卵置于培养皿中央,加盖在全黑暗条件下经 24 h 后检查不同植物叶片上的幼虫数。3 次重复。

1.4 用离体植物器官饲养

1.4.1 用不同植物饲养:将烟青虫受精卵分别放在含烟草、辣椒、番茄和棉花嫩叶的培养皿内,底部衬湿滤纸,幼虫孵化后即转移到指形管(直径 2.5 cm,高 8 cm)内分组单头饲养(供试虫数不少于 50 头),1~2 龄喂嫩叶,3 龄起改喂嫩果(铃),直至成虫

羽化。

1.4.2 提前饲喂番茄的繁殖器官:初孵幼虫第 1 天喂番茄嫩叶,次日即改喂花,2 龄起喂青果($\Phi < 1.5$ cm),系统记录其存活情况。

1.4.3 用番茄青果饲养 3 龄幼虫:用人工饲料将幼虫饲养到 2 龄末,3 龄起用青果($\Phi < 3.0$ cm)饲养,系统记录其存活情况。

1.5 在盆栽植物上饲养

将产在塑料窗纱上的烟青虫卵剪成卵卡,待其发育至‘黑头期’时悬挂在含蕾、花和青果的盆栽番茄上,幼虫孵化后跟踪检查其在 10 天内的存活情况,以盆栽烟草的饲养结果作为对照。

1.6 番茄苷对幼虫生长发育和存活的影响

用含不同浓度番茄苷的人工饲料(Wu and Gong, 1997)分别饲养烟青虫和棉铃虫初孵幼虫,以不含番茄苷的饲料为对照,系统记录其在 8 天内的生长发育和存活情况,第 9 天称取鲜重。番茄苷(α -tomatine)购自 Sigma 公司,设置的人工饲料中番茄苷浓度占鲜重 0.02%~0.10%。

以上试验均在 $27 \pm 1^\circ\text{C}$ 、光周期 14L:10D 的条件下进行。

1.7 野外调查

主要在京郊农田和科研单位的试验田进行,部分幼虫从市售番茄和辣椒获得,分别将烟草、棉花、番茄和辣椒(包括甜椒)上采集的幼虫统一用人工饲料(Wu and Gong, 1997)饲养,成虫羽化后鉴定种类。

2 结果与分析

2.1 成虫的产卵分布

在盆栽烟草、辣椒和番茄上查到的卵数分别占总卵数的 43.4%,30.0%和 26.2%;在检查到的 654 粒卵中,在棉株上只发现 1 粒,占 0.15%(图 1)。由此可见,烟青虫只是偶然在棉株上产卵。

2.2 初孵幼虫的趋性

用没有任何取食经历的初孵幼虫进行的趋性试验表明,幼虫对供试植物叶片的喜好程度依次为棉花、烟草、番茄和辣椒(图 1)。烟青虫在棉花上产卵极少,但初孵幼虫却对嫩棉叶有很强的趋性,这是一个很有趣的现象。

2.3 不同植物对烟青虫生长发育和存活的影响

按例行方法,1~2 龄幼虫分别用烟草等 4 种植物嫩叶饲养,3 龄起分别用烟草蒴果、棉花青铃、青番茄和嫩辣椒饲养时烟青虫的存活曲线见图 2。番

茄组先后饲养 5 批,共 652 头初孵幼虫,只有 12 头 (1.8%)进入 2 龄,无一能活到 4 龄。其它 3 组烟青虫的化蛹率在 12% ~ 24% 之间,都能完成世代循环。

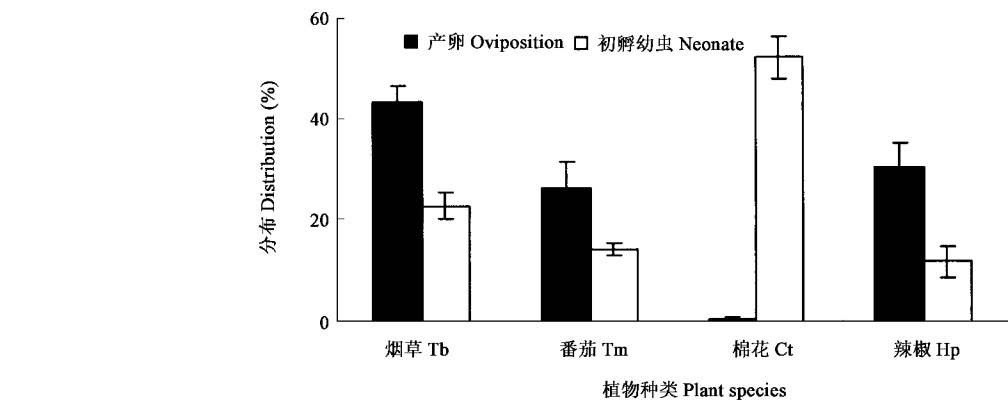


图 1 烟青虫成虫在不同植物上的产卵分布和初孵幼虫的趋性(平均值 ± 标准误)
Fig. 1 Adult oviposition distribution of *Helicoverpa assulta* on different plants and neonate taxis to them (mean ± SE)
Tb :Tobacco ;Tm :Tomato ;Ct :Cotton ;Hp :Hot pepper. The same for Fig. 2 and Table 1.

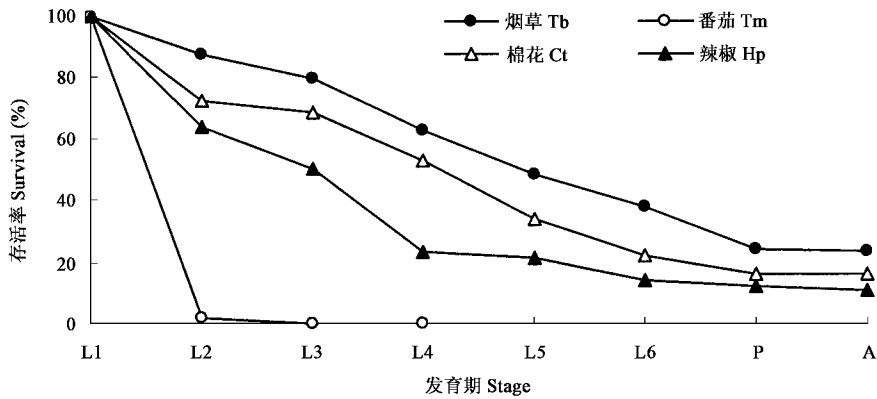


图 2 用不同植物饲养的烟青虫存活曲线 (27 ± 1℃)
Fig. 2 Survival curves of *Helicoverpa assulta* reared on different plants at 27 ± 1℃
L1 ~ L6 : 1 ~ 6 龄幼虫 1st ~ 6th instar larvae ;P :蛹 Pupa ;A :成虫 Adult.

2.4 用不同方法饲养的结果
以番茄为食料、用不同方法饲养时烟青虫的存活曲线见图 3。

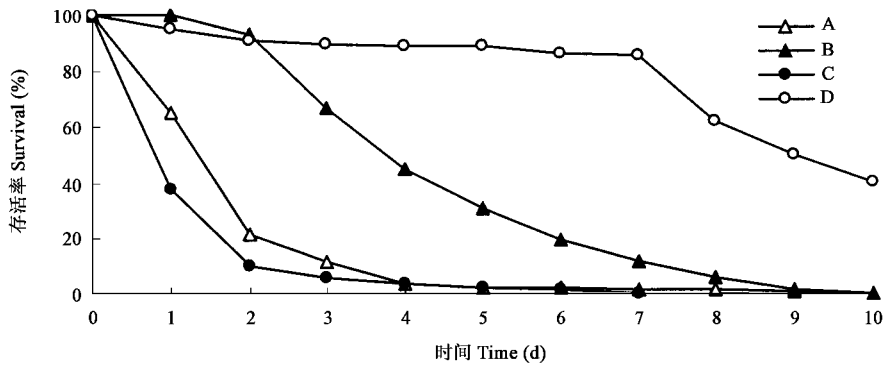


图 3 用番茄不同器官饲养时烟青虫的存活曲线
Fig. 3 Survival curves of *Helicoverpa assulta* reared on different organs of tomato
A : 1 龄喂嫩叶 Neonates on young leaf ;B : 3 龄喂青果 3rd instar larvae on green fruit ;
C, D : 1 龄分别取食盆栽番茄(C)和烟草(D) Neonates on potted tomato (C) and tobacco (D) plants, respectively.

- 1) 提前饲喂番茄的繁殖器官,即仅在幼虫孵化当天喂嫩叶,次日起改喂花,2 龄开始喂青果,饲养初孵幼虫 5 批共 262 头,只有 5 头(1.9%)进入 2 龄,其中 4 头在 2 龄死亡,1 头进入 3 龄后死亡,平均存活时间仅 1.05 ± 0.07 天(曲线 A)。
- 2) 用人工饲料饲养至 2 龄末,3 龄起(72 头)喂番茄青果,其中 20 头(27.8%)进入 4 龄,6 头(8.3%)进入 5 龄后死亡,平均存活 4.81 ± 0.24 天(曲线 B)
- 3) 在含蕾、花和果的盆栽番茄上挂卵 3 批,共孵化幼虫 88 头,在植株上自由取食,均在 1 龄死亡,平均存活时间更短,仅 0.58 ± 0.11 天(曲线 C)。

- 4) 在盆栽烟草上共孵化幼虫 105 头,10 天内存活率仍达 40% (曲线 D)。
- 2.5 番茄苷对烟青虫的毒力
- 饲养结果表明,添加在人工饲料中的番茄苷对烟青虫初孵幼虫的生长和存活有明显的影响,幼虫在 8 天内的存活率随着饲料中番茄苷浓度的增加而降低,番茄苷含量 $\geq 0.04\%$ 时,幼虫死亡主要发生在 1 龄(占 62% ~ 85%)。根据图 4 中的剂量-反应关系式估算,番茄苷对烟青虫初孵幼虫的致死中浓度(LC₅₀)约为饲料鲜重的 0.0744%。用棉铃虫同时进行的试验显示,在使用的浓度范围内,番茄苷对后者存活的影响不大(图 4)。

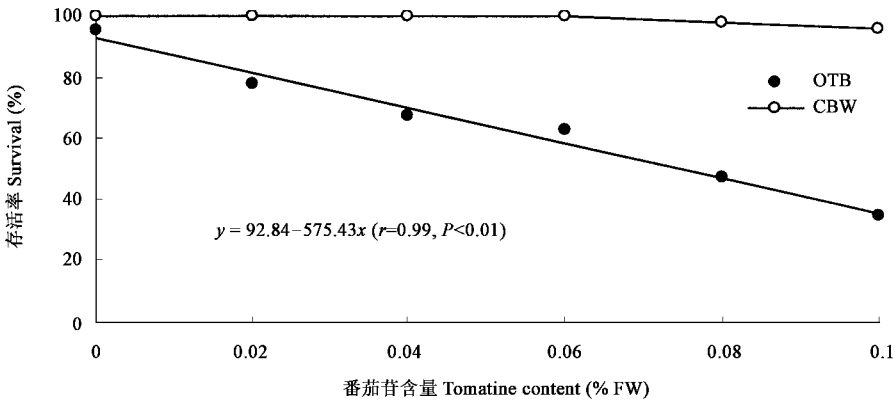


图 4 烟青虫(OTB)和棉铃虫(CBW)存活与饲料中番茄苷含量的关系
Fig. 4 Neonate survival of *Helicoverpa assulta* (OTB) on the 9th day in relation to tomatine content in diet with *Helicoverpa armigera* (CBW) as control

饲料中的番茄苷严重抑制烟青虫幼虫的生长。在试验结束时(第 9 天)存活的幼虫平均鲜重与饲料中番茄苷含量呈显著的负相关(图 5),按照两者的关系式推算,使幼虫生长减少 50% 的番茄苷有效剂量(ED₅₀)是饲料鲜重的 0.0498%。番茄苷对棉铃虫

生长也有明显的影响,但它对棉铃虫的 ED₅₀ 为 0.1003%, 比对烟青虫的 ED₅₀ 高得多(图 5)。

2.6 烟青虫在田间发生情况

陆续在烟草、棉花、番茄和辣椒上采集的幼虫大部分是 5 ~ 6 龄,用人工饲料饲养,共羽化成虫 1 200

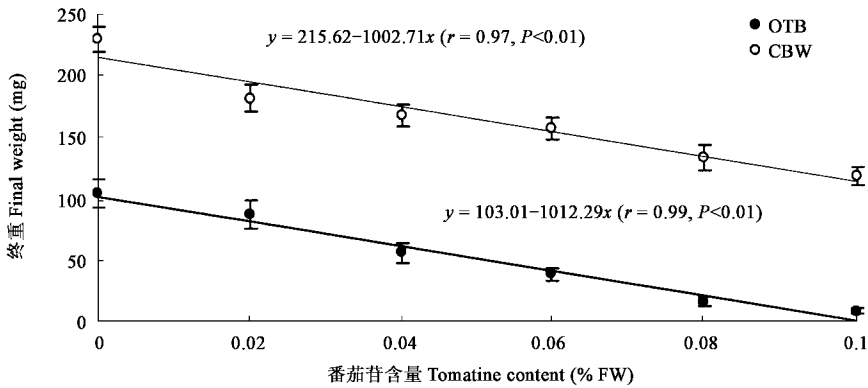


图 5 烟青虫(OTB) 和棉铃虫(CBW)幼虫在第 9 天的鲜重与饲料中番茄苷含量的关系
Fig. 5 Weights of *Helicoverpa assulta* (OTB) and *Helicoverpa armigera* (CBW) on the 9th day in relation to tomatine content in diet

多头,鉴定结果见表 1。烟青虫和棉铃虫在烟草上混同发生,以后者居多;辣椒上则相反,基本上是烟青虫;在棉花上没有采到烟青虫;从番茄上采集幼虫 200 多头,羽化成虫 192 头,只有 1 头是烟青虫,约占 0.5%。

表 1 烟青虫(OTB)和棉铃虫(CBW)在不同植物上的发生情况

Table 1 Occurrence of *Helicoverpa assulta* (OTB) and *Helicoverpa armigera* (CBW) on different species of plants in the suburbs of Beijing

	烟草 Tb		棉花 Ct		番茄 Tm		辣椒 Hp	
	OTB	CBW	OTB	CBW	OTB	CBW	OTB	CBW
羽化蛾数	619		193		192		261	
Number of adults emerged								
百分率	37.2	62.8	0	100	0.5	99.5	95.4	4.6
Percentage (%)								

注 Notes：在不同植物上采集的幼虫用人工饲料饲养到化蛹,成虫羽化后鉴定。The larvae collected from different plants were reared on the artificial diet until they pupated and were identified after the adult emergence.

3 讨论

试验表明,无论是用番茄的离体器官还是活体植株饲养,烟青虫初孵幼虫的存活时间都很短,饲料中的番茄苷对初孵幼虫有明显的毒性,田间调查也没有发现烟青虫危害番茄。因此,长期以来文献中关于‘番茄是烟青虫寄主植物’或‘烟青虫为害番茄’的记述值得商榷。

3.1 烟青虫不会对番茄造成危害

虽然烟青虫成虫在番茄植株上产卵较多(图 1),但用离体番茄嫩叶饲养时,1 龄幼虫的存活率很低(<2%),幸存的幼虫在 4 龄前全部死亡(图 2)。一般认为铃夜蛾属 *Helicoverpa* 幼虫喜食寄主植物的繁殖器官,只在幼虫初期取食嫩叶,但提前到 1 龄第 2 天即改喂番茄的花并不能改善幼虫存活情况;即使幼虫初期用人工饲料饲养,3 龄起改喂番茄青果,也只有少数幼虫能活到 5 龄,无一进入 6 龄(图 3)。在含蕾、花和果的盆栽番茄上挂卵,幼虫孵化后可以在活体植物上自由取食,更接近于田间实际情况。然而,在盆栽番茄上孵化的幼虫也全部在 1 龄死亡,平均存活时间只有 0.58 天(图 3)。

从田间和市售番茄上采集的幼虫,用人工饲料饲养后羽化的近 200 头成虫也几乎都是棉铃虫,只发现 1 头烟青虫,约占 0.5%(表 1)。该幼虫是在番茄青(泛白)果上采到的,当时处于 2 龄末期,滞留在青果表面被食的凹坑附近游移。按照烟青虫的生活习性,它应已钻入果实内为害,这种反常现象表明,青果可能含有某些不适合它取食的成分。像这种生活在番茄青果表面的幼虫,直接暴露于多种天敌,如果不采回饲养,在田间很难完成幼虫期的发育。

烟青虫成虫既然在番茄植株上产卵,幼虫孵化

后无疑会取食嫩叶,但由于嫩叶中的番茄苷抑制烟青虫取食(许刚和钦俊德,1987),这些幼虫存活的时间很短,取食量十分有限。从生态系统的角度来看,昆虫取食些许叶组织,对植物未必有害,甚至对植物的生长发育可能还有一定的刺激作用(钦俊德,1987)。据此推断,烟青虫不会对田间种植的番茄造成任何有经济意义的危害。

尽管烟青虫初孵幼虫对棉花嫩叶有很强的趋性(图 1),用棉叶和青铃饲养时也可以完成世代循环(图 2),但成虫极少在棉株上产卵(图 1)。由于初孵幼虫的活动能力有限,不可能爬越田块进入棉田,这就排除了棉花是烟青虫寄主植物的可能性。田间调查也证明,烟青虫并不危害棉花(表 1)。

3.2 番茄苷对烟青虫的致命毒性

番茄苷是一种含甾醇的生物碱,在番茄属 *Lycopersicon* 植物叶中合成,积累于叶和青果内,随着番茄的成熟而逐渐分解、消失(Roddick,1974)。番茄苷对美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* (Elliger *et al.*, 1981; Isman and Duffey, 1982; Bloem *et al.*, 1989)、地中海实蝇 *Ceratitis capitata* (Chan *et al.*, 1985)、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Bloem *et al.*, 1989)、棉铃虫 *H. armigera* 和烟青虫(许刚和钦俊德,1987)、马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (Barbour *et al.*, 1991)等都有毒性,它还能通过寄主影响甜菜夜蛾镶颚姬蜂 *Hyposoter exiguae* 的发育和存活(Campbell and Duffey, 1979),其毒性水平因番茄品种和昆虫种类而异(Juvik *et al.*, 1982; Kennedy, 2003)。此外,番茄嫩叶中还含有氯原酸(chlorogenic acid)和芦丁(rutin)等酚类次生物质,对美洲棉铃虫等的生长也有一定抑制作用(Elliger *et al.*, 1981; Isman and Duffey, 1982; Kennedy, 2003)。

现在的试验表明,添加在人工饲料中的番茄苷

对烟青虫的生长发育和存活都有明显的影响,它对初孵幼虫的半致死浓度(LC_{50})约为饲料鲜重(FW)的0.074% (图4),使幼虫生长减少50%的有效剂量(ED_{50})约为0.05% (FW) (图5)。与之相比,棉铃虫对番茄苷的耐受力强得多(图4,5)。据报道,番茄不同器官中番茄苷的含量(以鲜重计)是:栽培品种整株约0.35% (Heftmann and Schwimmer, 1972),青果和黄果分别为0.087%和0.045% (Roddick, 1974),栽培(敏感)品种叶中含量是0.061% ~ 0.076%,野生(抗性)番茄 *L. hirsutum* f. *glabratum* (P. I. 134417) 叶中的含量高达0.245% (Elliger *et al.*, 1981)。由此可见,番茄叶和青果中的番茄苷含量均接近或超过它对烟青虫的 LC_{50} 和 ED_{50} ,但这样的浓度水平对棉铃虫并无致命的毒性,这可能是棉铃虫危害番茄而烟青虫并不危害番茄的主要原因。

3.3 寄主植物的涵义

文献中提到的昆虫寄主植物或它为害的植物,有些是作者亲自调查、采集或观察的首次记载,但多数是相互转摘的‘二手’资料。即使是首次记载的寄主植物,也没有明确的定义,其依据不外乎以下几类:1)在活体植物上发现昆虫的卵,观察到幼虫孵化、取食并完成世代循环;2)在某种植物上采到昆虫的卵和/或幼虫,带回室内用该种植物组织饲养至成虫羽化后鉴定种类;3)将采到的卵和/或幼虫,带回室内用人工饲料饲养至成虫羽化后鉴定;4)直接观察到成虫在某种植物上产卵;5)对田间采到卵和/或幼虫当场鉴定种类。依据1和2无可非议;依据3则要具体分析,因为有些人工饲料可以饲养多种昆虫,尤其是近缘种昆虫;依据4并不可靠,在通常情况下,成虫产卵和幼虫取食的植物是一致的,但也有例外,有些昆虫有时会将卵产在非寄主植物上 (Kitching and Zalucki, 1983; Firempona and Zalucki, 1990),这可能是昆虫拓宽其寄主植物谱的途径之一 (Fox and Lalonde, 1993; Stavridis and Savopoulou-Soutani, 1998)。就烟青虫而言,依据5的可靠性显然更差,因为它和棉铃虫在未成熟期很难区分(陈一心,1981)。由此可见,明确寄主植物定义的重要性。Zalucki等(1986)认为,只有用某种植物(最好是活体植物)能饲养昆虫至成虫,或在田间采到幼虫和蛹,并证明羽化的成虫有繁殖能力,方能确定该种植物是寄主植物。钦俊德(1987)认为,“昆虫终生寄生于某种植物的外表、器官或组织内部,是真正的寄生现象”,即该种植物是昆虫的真正寄主。这些观点与上述分析是一致的,即只有上述第1,2类

依据是确定寄主植物的可靠标准。简而言之,全变态昆虫的寄主植物应该是:在自然条件下成虫产卵、幼虫取食并能完成世代循环的植物。按照这个标准来衡量,番茄显然不是烟青虫的寄主植物。

番茄植株对节肢动物具有多方面的抗性, Kennedy (2003)将这些抗性归纳为3类:1)密布于茎、叶表面的毛状体(trichome)阻碍初孵幼虫的觅食和定殖等爬行活动,其中有些毛状体顶端渗出物对昆虫还有毒性;2)叶和未成熟果实中含有的次生物质,如番茄苷、氯原酸和芦丁等抑制多种昆虫的生长,威胁其存活;3)植株遭受物理损伤或病、虫为害后,会诱发产生蛋白酶抑制剂等多种防卫物质,抑制害虫的生长和发育。虽然烟青虫成虫在番茄植株上产卵较多,但初孵幼虫的活动能力有限,只能就近取食嫩叶,经过一定时间的生长发育后,才能逐渐转移到花、蕾、果等繁殖器官上为害。在这个过程中,初孵幼虫每前进一步都面临着番茄植株的抗性防线,随时都可能死亡。根据试验结果分析,初孵幼虫很难逾越嫩叶中以番茄苷为主的抗性防线,即使个别幼虫侥幸活到3龄,也因青果中高含量的番茄苷而夭亡(图3),不能完成世代循环。

烟青虫和棉铃虫的形态酷似,食性相同,寄主植物又有一定程度的重叠,在卵期、幼虫期和蛹期都很难鉴别,即使成虫,也需要一定实践经验,才能准确区分(陈一心,1981)。因此,在田间调查中将棉铃虫和烟青虫相互混淆的情况时有发生。早期文献中关于‘番茄是烟青虫寄主植物’的记载很可能是将棉铃虫误判为烟青虫,几经转摘,沿用至今;不同作者就这个问题所作田间调查结果之间的矛盾也可以循此思路寻找答案。

参考文献 (References)

- Bai LX, Sun HW, Sun YW, Shu CE, 1997. The host plants of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) and their fitness. *Acta Phytophylacica Sinica*, 24(1): 1-6. [柏立新, 孙洪武, 孙以文, 束春娥, 1997. 棉铃虫寄主植物种类及其适合性程度. 植物保护学报, 24(1): 1-6]
- Barbour JD, Farrar RR Jr, Kennedy CG, 1991. Interaction of fertilizer regime with host-plant resistance in tomato. *Entomol. Exp. Appl.*, 60: 289-300.
- Bloem K, Kelley KC, Duffey SS, 1989. Differential effect of tomatine and its alleviation by cholesterol on larval growth and efficiency of food utilization in *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *J. Chem. Ecol.*, 15: 387-398.
- Bureau of Plant Protection, Department of Agriculture, 1959. Insect Pests and Diseases Infesting Crops in China and Their Control. Beijing: China

- Agriculture Press. 449 – 454. [农业部植物保护局, 1959. 中国农业病虫害及其防治. 北京：农业出版社. 449 – 454]
- Campbell BC, Duffey SS, 1979. Tomatine and parasitic wasps : potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science*, 205 : 100 – 702.
- Chan HJ Jr, Tam SYT, 1985. Toxicity of α -tomatine to the Mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae). *J. Econ. Entomol.*, 78(2) : 305 – 307.
- Chen YX, 1981. On the identification of *Heliothis armigera* (Hübner) with its sibling species. *Entomol. Knowl.*, 18(1) : 32 – 33. [陈一心, 1981. 棉铃虫及其近似种的鉴别. 昆虫知识, 18(1) : 32 – 33]
- Chu ML, Xu GQ, Tian BZ, Zhao Q, Zhao JQ, 1998. Occurring characteristics of *Helicoverpa armigera* (Hübner) in the earliest ripe cotton areas in Liaoning Province. *Entomol. Knowl.*, 35(2) : 73 – 77. [褚茗莉, 许国庆, 田本志, 赵琦, 赵季秋, 1998. 北方特早熟棉区(辽宁)棉铃虫的发生特点. 昆虫知识, 35(2) : 73 – 77]
- Elliger CA, Wong Y, Chan BG, Waiss AC Jr, 1981. Growth inhibitors in tomato (*Lycopersicon*) to tomato fruitworm (*Heliothis zea*). *J. Chem. Ecol.*, 7(4) : 753 – 758.
- Firempong S, Zalucki MP, 1990. Host plant selection by *Helicoverpa armigera* (Hübner) : role of certain plant attributes. *Austral. J. Zool.*, 37 : 675 – 683.
- Fox CW, Lalonde RD, 1993. Host confusion and the evolution of insect diet breadths. *Oikos*, 67 : 677 – 681.
- Guo YY, 1998. Studies on the Cotton Bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner). Beijing : China Agriculture Press. 17. [郭予元, 1998. 棉铃虫的研究. 北京 : 农业出版社. 17]
- Hardwick DF, 1965. The corn earworm complex. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 40 : 1 – 247.
- Heftmann E, Schwimmer S, 1972. Degradation of tomatine to 3 β -hydroxy-5-pregnen-16-en-20-one by ripe tomatoes. *Phytochemistry*, 11(9) : 2 783 – 2 787.
- Hong JB, Chen XP, 2002. Effect of the controlling oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* by using sex pheromone. *Entomol. Knowl.*, 39(1) : 27 – 30. [洪家保, 陈学平. 2002. 用性信息素诱剂防治烟青虫的效果. 昆虫知识, 39(1) : 27 – 30]
- Isman MB, Duffey SS, 1982. Toxicity of tomato phenolic compounds to the fruit worm, *Heliothis zea*. *Entomol. Exp. Appl.*, 31 : 370 – 376.
- Juvik JA, Stevens MA, Rick CM, 1982. Survey of the genus *Lycopersicon* for variability in α -tomatine content. *HortScience*, 17 : 764 – 766.
- Kennedy GG, 2003. Tomato, pests, parasitoids, and predators : tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annu. Rev. Entomol.* 48 : 51 – 72.
- Kitching RL, Zalucki MP, 1983. A cautionary note on the use of oviposition records as larval food-plant. *Austral. Entomol. Mag.*, 10(5) : 64 – 66.
- Li JH, 1986. The characteristics of host plants of *Heliothis armigera* and *H. assulta* and observation on rearing them under laboratory conditions. *Entomol. Knowl.*, 23(1) : 12 – 14. [李锦华, 1986. 棉铃虫和烟青虫的寄主特点和室内饲养观察. 昆虫知识, 23(1) : 12 – 14]
- Liu LR, 1998. Control of Insect Pests and Disease Infesting Tobacco Plant. Beijing : Science Press. 89 – 93. [刘联仁, 1998. 烟草病虫害防治. 北京 : 科学出版社. 89 – 93]
- Qin JD, 1987. The Relationship between Insects and Plants. Beijing : Science Press. 12 – 61. [钦俊德, 1987. 昆虫与植物的关系. 北京 : 科学出版社. 12 – 61]
- Roddick JG, 1974. The steroidal glycoalkaloid α -tomatine. *Phytochemistry*, 13 : 9 – 25.
- Ruan YM, Wu KJ, 2001. Performances of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* on different food plants. *Acta Entomol. Sin.*, 44(2) : 205 – 212. [阮永明, 吴坤君, 2001. 不同食料植物对棉铃虫生长发育和繁殖的影响. 昆虫学报, 44(2) : 205 – 212]
- Stavridis DG, Savopoulou-Soutani M, 1998. Larval performance on and oviposition preference for known and potential hosts by *Lobesia botrana* (Lepidoptera : Tortricidae). *Eur. J. Entomol.*, 95(1) : 55 – 63.
- Teaching and Research Group, Dep. Biol., Fudan Univ., 1974. Occurrence and identification of *Heliothis armigera* and *H. assulta* in the suburbs of Shanghai. *Entomol. Knowl.*, 11(3) : 17 – 20. [复旦大学生物系昆虫学教研组, 1974. 上海郊区烟青虫和棉铃虫的发生与区别. 昆虫知识, 11(3) : 17 – 20]
- Wu KJ, Gong PY, 1997. A new practical artificial diet for the cotton bollworm. *Entomol. Sin.*, 14(3) : 277 – 282.
- Wu KJ, Gong PY, Li XZ, 1990. Studies on artificial diets for rearing the tobacco budworm, *Heliothis assulta* (Guenée). *Acta Entomol. Sin.*, 33(3) : 301 – 308. [吴坤君, 龚佩瑜, 李秀珍, 1990. 烟青虫人工饲料的研究. 昆虫学报, 33(3) : 301 – 308]
- Xu G, Qin JD, 1987. Responses of two *Heliothis species* to plant secondary substances : the influence of host secondary substances on larval growth and food utilization. *Acta Entomol. Sin.*, 30(4) : 359 – 366. [许刚, 钦俊德, 1987. 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, 30(4) : 359 – 366]
- Xu MX, Zhang GX, Zhu HF, 1958. A study on the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Appl. Entomol. Sin.*, 1(1) : 18 – 30. [许明霞, 张广学, 朱弘复, 1958. 棉铃虫研究. 应用昆虫学报, 1(1) : 18 – 30]
- Zalucki MP, Daglish G, Firempong S, Twine P, 1986. The biology and ecology of *Heliothis armigera* (Hübner) and *Heliothis punctigera* Wallengren (Lepidoptera, Noctuidae) in Australia : what do we know ? *Austral. J. Zool.*, 34(6) : 779 – 814.
- Zhejiang Agric. Univ., 1987. Agricultural Entomology, Vol. 2 (2nd ed.). Shanghai : Shanghai Science & Technology Publisher. 462 – 466. [浙江农业大学, 1987. 农业昆虫学, 下册(第二版). 上海 : 上海科学技术出版社. 462 – 466]
- Zhu HF, Chen YX, 1963. Economic Insect Fauna of China, Fasc. 3. Lepidoptera : Noctuidae (I). Beijing : Science Press. 54 – 55. [朱弘复, 陈一心, 1963. 中国经济昆虫志 : 第三册 鳞翅目 夜蛾科 (一). 北京 : 科学出版社. 54 – 55]

(责任编辑：袁德成)