植食性昆虫寄主植物选择假说述介*

郭线茹[1**] 李为争[1] 董钧锋[2] 丁识伯[3] 周 洲[4] 宋 南[1] 马继盛[1***]

（1. 河南农业大学植物保护学院，河南省新型农药创制与应用重点实验室，郑州 450002；2. 河南科技大学园艺与植物保护学院，洛阳 471023；3. 中华人民共和国扬州海关，扬州 225009；4. 信阳农林学院农学院，信阳 464000）

摘 要 寄主植物这个概念有其特定的含义。寄主植物选择是植食性昆虫与寄主植物相互关系研究的重要内容。表述寄主植物选择的假说主要有 4 个：霍普金斯寄主选择原理、新霍普金斯寄主选择原理、化学遗存假说和偏好-表现假说。本文在界定并讨论寄主植物概念的基础上，对这些假说作了介绍和讨论。

关键词 植食性昆虫；寄主植物；寄主植物选择假说

An introduction to phytophagous insect host-plant selection hypotheses

GUO Xian-Ru[1**] LI Wei-Zheng[1] DONG Jun-Feng[2] DING Shi-Bo[3]
ZHOU Zhou[4] SONG Nan[1] MA Ji-Sheng[1***]

(1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Henan Key Laboratory of Creation and Application of New Pesticides, Zhengzhou 450002, China; 2. College of Horticulture and Plant Protection, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China; 3. Customs of Yangzhou, People's Republic of China, Yangzhou 225009, China; 4. College of Agriculture, Xinyang Agriculture and Forestry University, Xinyang 464000, China)

Abstract The term “host plant” has a specific meaning and host plant selection is an important part of the relationship between phytophagous insects and plants. There are four main hypotheses describing host plant selection：the Hopkin’s host selection principle, the new Hopkin’s host selection principle, the chemical legacy hypothesis and the preference-performance hypothesis. This article introduces and discusses these four hypotheses and provides a definition and discussion of the host plant concept.

Key words phytophagous insects; host plants; hypotheses for host-plant selection

昆虫与植物的关系历来是昆虫生态学研究的重要问题（Price，1981；王琛柱和钦俊德，2007），而植食性昆虫与寄主植物（Host plants）的关系又是其中的核心研究内容。这些内容涉及许多方面，例如，植食性昆虫出现与陆生绿色植物进化和演替（Succession）的关系，与绿色植物的协同进化，寄主植物的选择，食害与寄主植物抗性的关系等。这诸多方面的观察、研究工作，尤其是寄主植物选择的研究，已有百余年历史。

植食性昆虫对寄主植物的选择是一种行为反应，这种行为包括选择的时序性、经历的影响、寄主接受或拒绝的时间依赖性等。这里的时序性分为寄主植物栖境定向、寄主定位、寄主接受和寄主利用 4 个连续性步骤（Heard，2000），其中的定向和定位是搜寻过程，期间，昆虫的嗅觉和视觉起主要作用；接受和利用与否是择定过程，此过程中，起主导作用的是昆虫的味觉及触觉。

上述寄主植物搜寻和择定，是从行为生态学（Behavioral ecology）角度对植食性昆虫寄主植

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（31572331）
**第一作者 First author，E-mail：guoxianru@126.com
***通讯作者 Corresponding author，E-mail：majisheng41@163.com
收稿日期 Received：2021-02-26；接受日期 Accepted：2021-07-20

物选择的过程进行研究，而另一方面需要研究的是寄主选择成因等问题。例如，一种昆虫为什么选择或主要选择某种或某些种植物，而不选择或很少选择他种植物。这类研究是从生理生态学（Physiological ecology）角度切入而开展起来的。有关这方面的研究工作开展得也很早，积累的资料颇为丰富，并提出了一些有关选择成因的假说。本文就这方面进行了梳理和总结。

1 什么是寄主植物

什么是寄主植物，这是植食性昆虫寄主植物选择研究首先涉及到的问题。

农作物、蔬菜、花卉、果树、牧草、林木等陆生植物上，集聚着多种多样的昆虫，其中，取食这些植物活体组织和/或汁液的种类称为植食性昆虫（Phytophagous insects）。植物为这些昆虫提供食物、栖息场所、着卵位置，或作为它们的隐避处所（Shelter）、传布载体等。就植食性昆虫而言，单从其将植物作为食物来看，在亿万年的时间进程中，随其自身进化（昆虫适应环境因素变化，其特征特性相应发生变化的现象）及其与植物协同进化（植食性昆虫与其食料植物之间在进化过程中相互作用的现象）（Ehrlich and Raven，1964），它们所取食的植物种类数即食物广度（Diet breadth），也逐渐发生了分化。将植食性昆虫划分为单食性、寡食性和多食性等类型的论述（Cates，1981；Wiklund，1981），就是基于这样的情况提出来的。

从上述 3 类植食性昆虫的食物广度，可引申出寄主植物这一重要概念。其所以说重要，是因为农作物及经济植物等的植食性昆虫管理方案的制定，国际、国内植物检疫性昆虫对象的确定乃至检疫规则的制定，作物田诱虫植物种类的选定，杂草的天敌食草昆虫种类的确定及其利用、引进与保护措施的制定等诸方面的工作，都与这个概念密切关联。

那么，什么是寄主植物？现有的资料表明，有关这方面的论述颇多。例如，生活于西北欧地区（包括挪威、瑞典等国家）的金凤蝶 *Papilio machaon*，其在不同栖境中所取食或潜在取食的植物，可分为 4 类：（1）主要寄主植物（Primary host plants）：生长于金凤蝶主要繁殖栖境中的植物，这些植物是伞形科的前胡 *Peucedanum palustre*、欧白芷 *Angelica archangelic* 和林当归 *Angelica silvestris*。这种栖境中金凤蝶的绝大部分幼虫生活于这 3 种植物上；（2）次要寄主植物（Secondary host plants）：生长于金凤蝶次要繁殖栖境中的植物，如伞形科毒芹 *Cicuta virosa*、藏茴香 *Carum carvi*、莳萝 *Anethum graveolens* 等。这些植物上，偶尔能见到金凤蝶幼虫；（3）不适宜的寄主植物（Unsuitable host plants）：不适宜金凤蝶繁殖的栖境中的一些植物，幼虫不能在这些植物上生存；（4）潜在的寄主植物（Potential novel host plants）：生长于金凤蝶潜在繁殖栖境即新繁殖栖境中的一些植物，雌蝶对这些植物还未形成适应性反应，幼虫对这些植物还不适应（Wiklund，1981）。但如何界定这 4 类寄主植物的概念，文中未予给出。

再例如，用茄科 10 种植物和其他科 12 种植物饲喂烟草天蛾 *Manduca sexta* 的 1 龄幼虫，发现茄科 9 种植物和其他科的 3 种植物能使幼虫发育到 5 龄，据此，这些植物可分为寄主植物（Host plants）、可接受非寄主植物（Acceptable non-host plants）和不可接受非寄主植物（Unacceptable non-host plants）3 类（de Boer and Hanson，1984）。但文章未对这 3 类植物予以解释。

又例如，收集棉花、烟草、木豆和鹰嘴豆等寄主植物以及非寄主植物马樱丹和夹竹桃植株的顶空气味，采用气相色谱-昆虫触角电位（GC-EAD）技术测试棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 已交配雌虫对这些气味的反应。根据反应状态，将鹰嘴豆认定为首要寄主植物，其他植物为偶然寄主植物或次要寄主植物（Rajapakse *et al.*，2006）。如何表述这些术语，文章也未给出。

实夜蛾亚科中的许多种类是重要的农业昆虫，从制定其管理对策角度来看，这类昆虫的寄主植物，应当是能够保障幼虫发育且使种群中具生殖能力的成虫的数量提高的植物（Cunningham

and Zalucki，2014）。辨析这种表述可知，雌虫（包括鳞翅目大多数种类）在野外应当搜寻这类植物并在其上产卵，且这些卵能孵出幼虫。这些幼虫中，有一定比例的个体能成功发育为具有生殖能力的成虫。室内试验（甚至野外）观察到的成虫趋向的一种植物或其气味，不一定是它的寄主植物，因为昆虫可能还有其他需求。在野外，成虫或许不会在这样的植物上降落，或产在其上的卵孵化出的幼虫可能不会正常生长发育。例如棉铃虫，成虫对黑杨 *Populus nigra* 萎蔫枝叶所释放的气味趋性很强，但黑杨不是其幼虫所取食的植物；成虫喙上常见桉树属 *Eucalyptus* 植物的花粉（Gregg，2006），且室内试验发现，桉树植物对成虫的引诱力也很强，但这类植物也不是幼虫所取食的植物（Del Socorro *et al.*，2010）。

检疫性昆虫寄主植物的确定，也有不少文献。例如实蝇 Tephritidae，根据昆虫基础生态位（Fundamental niche）和实际生态位（Realized niche）概念（Hutchinson，1957），实蝇的寄主植物可划分为基础（或称潜在）寄主植物和实际寄主植物。基础寄主植物指的是，植物的整个生长发育过程中，可能都会发生实蝇幼虫生理和形态适应的情形，幼虫的这种适应使其能够利用现有的营养物质，降解或回避植物的有毒次级代谢物；实际寄主植物是“幼虫所取食的实际植物的种类”（Fitt，1986a，1986b）。若按寄主地位（Host status）划分，检疫性实蝇的寄主植物可分作自然寄主植物（Natural host plants）、条件性寄主植物（Conditional host plants）和非寄主植物（Non-host plants）3 类。自然寄主植物是完全自然条件下，确实受到实蝇侵害的水果、蔬菜等植物；条件性寄主植物（亦称潜在寄主植物或人工寄主植物）是在野外未发现被实蝇侵害，但在控制条件下会受其侵害的植物；非寄主植物是通常不会受到实蝇侵害的植物（Aluja and Mangan, 2008）。检疫性昆虫有其特殊性，如何界定其寄主植物的概念，本文姑不论之。单就上述这些定义的标准来看，实践中难以掌握，因为侵害有程度轻重之分。

上述资料表明，不同作者在论述植食性昆虫寄主植物时，因所采用的标准或侧重点不大相同，对寄主植物的概念的表述也不相同。那么，何谓寄主植物？本文作者认为，对于通常所称的植食性昆虫而言，寄主植物指的是植食性昆虫的幼虫或若虫赖以正常生长发育，且能（化蛹）羽化出正常成虫的植物。寄主植物之外的其他植物，可泛称为非寄主植物。非寄主植物中，绝大多数种类是植食性昆虫幼虫或若虫所拒食的，而其中有些种类也会被取食，但一直取食这些植物的个体，不能羽化出正常的成虫。对这类植物，姑且称之为可食非寄主植物。例如烟青虫 *Helicoverpa assulta*，其寄主植物是烟草 *Nicotiana tabacum*、辣椒 *Capsicum annuum*、曼陀罗 *Datura stramonium* 等，但笔者在野外观察发现，番茄 *Lycopersicon esculentum* 植株上偶尔可见其幼虫取食其叶片或番茄青果；吴坤君等（2006）室内饲养发现，幼虫能取食用番茄制作成的食料，但不能正常生长发育为成虫。这里的番茄，即是烟青虫的可食非寄主植物。

需要注意的是，广见于一些文献中的“寄主植物”一词，大多是指这里所给出的“寄主植物”和“可食非寄主植物”这两类植物。

植食性昆虫寄主植物的多寡因昆虫食性不同而异。食性是在长期进化中形成的。植食性昆虫大多数种类仅取食 1 科或几个近缘科的植物，利用 3 科以上植物的昆虫种类不到 10%（Bernays and Graham，1988），这就是说，它们多为专食者。例如，英国的约 5 000 种植食性昆虫中，80%以上是专食性种（Schoonhoven *et al.*，2005）；再例如，在有记录的实夜蛾亚科全世界已鉴定种 365 个及美洲已鉴定的 14 属 148 种中，所食植物仅记录有 92 种（Cho *et al.*，2008）。根据这些记录，估计实夜蛾 55%的种类仅取食 1 种植物，83%仅取食 1 个属的几种植物，96%的种类只取食 1 个科（74%为菊科）的一些植物（Cunningham and Zalucki，2014）。这表明，实夜蛾昆虫的食性高度专化，尽管也存在少数多食性种类如棉铃虫、烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*。

据此可作出这样的推论：亲缘关系很近的植食性昆虫，一般都生活在亲缘关系很近的植物上。换言之，亲缘关系很近的植物，滋养着亲缘关系很近的（植食性）昆虫（Price，1981）。

2 寄主植物选择假说

寄主植物选择是植食性昆虫的一种重要生命活动。在这种活动中，雌虫对着卵植物的选择至关重要，因为这种选择决定其子代的存活、生长发育和适合度（Fitness）。雌虫的这种选择行为不仅与其自身的遗传特性、可塑性（Plasticity）密切相关，而且也与其学习（Learning）行为密切关联（Janz，2002）。

这里所说的“学习”，是指昆虫个体发育中出现的且与经历俱进的行为调整过程（Dukas，1998）。学习的常见类型是：习惯化（Habituation）、经典的条件化[Classical conditioning，即 Павлов（Pavlov）条件反射]、尝试-错误式学习（Trial and error learning，对多次重复出现的有益的或惩罚性的刺激形成特定反应的现象）、印记（Imprinting，个体对其生长发育早期所频见的实体的慕随、偏好现象）等（孙儒泳，1992）。与学习一词相关联的是“记忆”，它是指个体对新获得的信息贮存一段时间的能力（Dukas，2008）。

寄主植物选择形成的原因比较复杂，许多学者就其进行了大量的观察或系统性的研究，提出了多个假说，其中主要是以下 4 种：霍普金斯寄主选择原理（Hopkins’ host-selection principle，HHSP）、新霍普金斯寄主选择原理（Neo-Hopkins host selection principle）、化学遗存假说（Chemical legacy hypothesis）和偏好-表现假说（Preference-performance hypothesis，PPH）等。

2.1 霍普金斯寄主选择原理

Hopkins 在观察美国西部松树混交林中黑山大小蠹 *Dendroctonus monticolae* 对不同种松树的为害程度时发现，陆均松 *Dacrydium* sp.、美国黄松 *Pinus ponderosa*、黑松（扭叶松）*P. contorta* 和糖松 *P. lambertiana* 等都会被其食害。这种小蠹一旦在某种松树上经过多年多代繁殖而建立起种群后，其后代明显偏好在这种松树上继续繁殖，即使其种群数量大暴发，也多集中在这种松树上取食，而不会对与之毗邻的其他松树造成威胁，尽管这些松树也是其合适的寄主（Hopkins，1916，1917）。Hopkins 所观察到的这种现象即被称作霍普金斯寄主选择原理（HHSP）。这个原理的通常表述是：完全变态类昆虫雌虫多会在其幼虫赖以完成生长发育的同一种植物上产卵。亦可表述为：在 2 种或多种寄主植物上生活繁殖的植食性昆虫，多倾向于在其业已适应的寄主植物上继续繁衍（Barron，2001）。

HHSP 与 Walsh（1864）提出的寄主专化（Host specialization）的观点颇为一致。寄主专化是说，昆虫会对其赖以完成发育的寄主产生条件反射（Conditioned reflex），因而使得雌虫在这种寄主植物上产卵，子代继续在其上发育。这可理解为，雌虫产卵偏好是由其对幼虫食物的“记忆”决定的（Thorpe，1930）。

HHSP 还有其他的表述形式，例如，成虫前条件化（Preimaginal conditioning）（Thorpe and Caudle，1937），植食者对其幼虫取食习性的记忆，使其倾向于在幼虫完成发育的植物上产卵（Phillips，1977），雌虫倾向于在其幼虫或若虫取食的寄主植物上产卵（Jaenike，1983）等。

2.2 新霍普金斯寄主选择原理

新霍普金斯寄主选择原理是说，成虫取食并生活于一种特定类型的寄主植物（或食料）上时，其对这种植物或食料作为着卵实体的接受度通常会（虽然并非总会）增强（Jaenike，1983）。也就是说，成虫产卵偏好性取决于羽化初期短时间内的产卵学习经历，雌虫接触的植物（或食料）能决定其后来的产卵选择行为（Forister *et al.*，2009）。

这个原理是基于如下的试验结果提出来的：以黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 为供试昆虫，分别用苹果、番茄、香蕉和西葫芦等天然食物制作成的食料（培养基）饲养其幼虫，结果表明，所羽化出的成虫对着卵实体的偏好性不受幼

虫食物种类的影响。但当接下来给予苹果和番茄制作的食料供这些成虫产卵时，发现先前用这两种食料饲养的个体，对这两者的偏好性增强了；在另一试验中，先分别用苹果、橘子、葡萄、番茄或洋葱制作成的食料饲养成虫，随后用这 5 种食物制作成的食料供其产卵，结果显示，某种情况下，先前采用什么样的食料饲养，成虫对这种食物的接受度会予增强（Jaenike，1983）。

在早前对几种果蝇的试验中也曾发现，幼虫活动于含有特定化学物质的食料中时，对随后的成虫着卵实体的偏好从未产生显著影响，但先前即已活动于这样的食料中的成虫，其对这种食料作为着卵实体的偏好性明显增强（Jaenike，1982）。

2.3　化学遗存假说

化学遗存假说指的是，昆虫个体的早期生活环境对其随后阶段化学感受反应（Chemosensory response）的影响，不是或不只是取决于神经系统的持续性变化（即记忆），而是取决于其早期生活阶段遗留下来的化学物质对随后阶段的直接影响（Corbet，1985）。这里所说的遗留的化学物质，指的是昆虫个体发育各种形态的体内和体表的痕量化合物，这些物质能从昆虫的一个发育阶段存留到另一个发育阶段。在成虫羽化或卵孵化期（所谓敏感期），这些痕量化合物影响成虫的行为，或许能特别明显地改变其化学感受反应。

Thorpe（1939）观察、研究仓蛾圆柄姬蜂 *Nerneritis canescens* 和黑腹果蝇后认为，幼虫或许会给成虫遗留下痕量化学物质，而不是遗留下“记忆”。

这个假说是 Corbet 在总结、分析前人（Craighead，1921；Thrope，1939；Jaenike，1982）研究结果和观察资料的基础上提出来的（Corbet，1985）。例如，有些昆虫的幼虫取食行为的变化，与成虫着卵实体选择的变化具因果关系（Hopkins，1917；Craighead，1921）；有的昆虫幼虫化学生活环境会影响成虫的化学感受反应（Thorpe and Caudle，1937；Thrope，1939；Jaenike，1982）。黑腹果蝇的幼虫可能会给成虫遗留下痕量化学物质，而不是遗留下“记忆”，因为其成虫对薄荷精油具有厌恶感，但用添加薄荷精油的食物饲喂其幼虫，可使成虫对薄荷精油的厌恶感减弱或逆转（Thorpe，1939）。如果用水洗涤这些幼虫或其所化的蛹，能使幼虫生活环境对成虫行为的影响减弱，但不能消除（Thorpe，1939；Hershberge and Smith，1967）。这种影响通过洗涤而减弱，表明化学遗留物至少是其部分成因，而这种影响不能被消除，表明幼虫的经历也是其部分成因（Diehl and Bush，1984）。

2.4　偏好-表现假说

亲代产卵雌虫对某些植物的偏好（Preference）与其子代在这些植物上的表现（Performance）之间的关系，是植食性昆虫与植物的寄主关联进化理论的核心问题之一（Thompson，1988）。表述这种关系的理论，通常称为偏好-表现假说（PPH）。这个假说指的是，雌虫产卵时优先选择适合其子代幼虫生长发育的寄主。

这里所说的偏好，是指在不同寄主植物生物量相同情况下，雌虫在有的植物上产卵较多，有的产卵较少的现象。也就是说，植物丰度（Abundance）与可获得性相同时，根据植物上的着卵量，能对产卵雌虫的偏好作出层次性排序；所说的表现，指的是幼虫在不同寄主植物上的生长发育状况，这常用卵、幼虫和蛹的存活数量、幼虫生长速率、食物利用率、蛹的质量及其所羽化的成虫的繁殖力和寿命等参数或性状来表示。

偏好-表现假说是 Thompson 在观察和分析 3 种凤蝶和 2 种斑蝶的不同地理种群的寄主植物变化及其产卵雌虫所偏好的寄主植物与其子代幼虫生长的相关情况后提出来的。观察发现，在西北欧（包括芬兰、挪威、瑞典等），金凤蝶的寄主植物有 21 种（见于伞形科和芸香科），但不同种群寄主植物的种类数不一样。与亲代产卵雌虫相比，子代幼虫能够在更多的植物上生存和生长；在北美的加拿大和美国的阿拉斯加州，雌虫可在菊科的一种蒿 *Artemisia arctica* 上或一些

伞形科植物上产卵，但幼虫取食伞形科一些植物时生长发育得较快；再往南，在美国西部山区，凤蝶 *Papilio oregonius* 专一地在龙蒿 *Artemisia dracunculus* 上产卵。在这些地区，*P. oregonius* 与金凤蝶同时发生或部分重叠发生，当将龙蒿 *A. dracunculus* 和几种伞形科植物（均为金凤蝶的寄主）提供给 *P. oregonius* 雌虫以供其产卵时，卵几乎都产于这种龙蒿上。但最初的试验表明，*P. oregonius* 幼虫取食一些伞形科植物时生长得很快，有的甚至与取食龙蒿的一样快；再如择丽凤蝶 *P. zelicaon*，其在美国华盛顿州东部和俄勒冈州东北部，主要在伞形科的 *Lomatium grayi* 和厚翅芹 *Cymopterus terebinthinus* 上产卵和取食。但在华盛顿州西部，仅在 100-200 年前引种的伞形科的茴香 *Foeniculum vulgare* 上产卵和取食（Thompson，1988）。

偏好-表现假说还有其他的表述形式，例如“最优产卵理论”（Optimal oviposition theory）（Scheirs *et al.*，2000），“妈妈知道什么对孩子最好假说”（Mother-knows-best hypothesis）（Johnson *et al.*，2006），“朴素适应论假说”（Naïve adaptionist hypothesis）（Gripenberg *et al.*，2010）等。

3 对选择假说的讨论

自从 HHSP 以及新霍普金斯寄主选择原理、化学遗存假说和偏好-表现假说（PPH）等提出以来，验证性的研究报告以及述评，或与之相关的文章约 200 余篇，其中支持与不支持这些假说的研究报告互见，充实和完善这些假说的文章、文字常见于相关刊物，它们或以专题性述评和综述性文献形式出现，或散见于专题研究报告的前言和讨论部分。

3.1 关于霍普金斯寄主选择原理

成虫偏好选择其幼虫赖以完成生长发育的寄主植物的现象称作 HHSP。HHSP 的提出，源于对松树混交林中黑山大小蠹发生、为害情况的观察。黑山大小蠹暴发后，很少从黑松扩散到相邻的黄松上，虽然二者都是合适寄主。霍氏当时没有提出这种小蠹多局限于一种寄主的原因。更多的研究、观察表明，植食性昆虫对寄主的适应，很可能既涉及遗传因素，也涉及环境效应（Rossiter，1996）以及条件化（Conditioning）（Barron，2001），也有可能是霍氏所观察到的是专食黑松的黑山大小蠹的一个寄主宗（Host race）（Diehl and Bush，1984）。所谓寄主宗，指的是部分生殖隔离的、生活在特定寄主上的同种昆虫的专化种群（Diehl and Bush，1984；Bush，1992）。霍氏当时尚不知晓寄主宗的概念（Thorpe，1930）。

资料表明，对 HHSP 的争论已久。一些有关甲虫、蝇类和蛾类的研究报告支持 HHSP。例如，用陆地棉 *Gossypium hirsutum*、埃及车轴草 *Trifolium alexandrinum*、豇豆 *Vigna unguiculata*、卷心菜 *Brassica oleracea*、玉米 *Zea mays* 等寄主植物饲养棉贪夜蛾 *Spodoptera littoralis* 幼虫，结果发现，饲养所得的雌虫最喜欢产卵于其幼虫所取食的植物上（车轴草除外）（Thöming *et al.*，2013）；还有其他一些支持 HHSP 的研究报告（Akhtar and Isman，2003；Chow *et al.*，2005；Olsson *et al.*，2006；Facknath and Wright，2007；Blackiston *et al.*，2008；Moreau *et al.*，2008；吕建华和刘树生，2011；Prager *et al.*，2014）。但是，对鳞翅目一些昆虫的研究发现，成虫对寄主的偏好与其幼虫取食经历无关。例如，在白云杉 *Picea glauca* 抗虫品种上饲养的云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* 幼虫所羽化出的成虫，偏好选择感虫品种作为其子代的寄主，而感虫品种上的成虫对寄主类型的选择无偏好性。还有一些类似的未发现幼虫取食经历对成虫产卵行为影响的研究报告（Jaenike，1983；van Emden *et al.*，1996；Solarz and Newman，2001）。

实践中，完全变态类昆虫幼虫条件化对成虫行为影响的有说服力的证据极少（Barron，2001），尽管也有采用巴甫洛夫条件化技术，研究并发现果蝇和烟草天蛾幼虫联系性学习和记忆，能跨越变态保留到成虫的例证（Tully *et al.*，

1994；Blackiston *et al.*，2008）。HHSP 与一些研究不能充分地将羽化的成虫与幼虫的环境分离开来，存在成虫是对幼虫环境的化学遗留物产生反应的可能性（参见化学遗存假说），或所诱导出的行为改变是成虫羽化早期经历所致，而与幼虫经历无关（Anderson and Anton，2014）。许多证据表明，成虫经历对寄主选择的影响要比幼虫经历的影响更大，这也正是新霍普金斯寄主选择原理所阐明的内容。

3.2　关于新霍普金斯寄主选择原理

“新霍普金斯寄主选择原理”和“霍普金斯寄主选择原理”都认为，昆虫的个体经历会影响成虫对产卵寄主的选择，与 HHSP 完全变态类昆虫雌虫多会在其幼虫赖以完成生长发育的寄主上产卵所不同的是，新霍普金斯寄主选择原理，指的是成虫所食食物与活动环境对其随后的产卵选择偏好性产生影响。

分析沟龟甲 *Deloyala camptata* 对 2 种牵牛花的选择（Rausher，1983）、四纹豆象 *Callosobruchus maculatus* 对老鸦嘴和鹰嘴豆作为产卵场所的选择（Mark，1982）、一种荆凤蝶 *Battus philenor* 对 2 种不同叶形的马兜铃的选择（Papaj and Rausher，1983）等其他学者的研究结果或观察资料，也发现了类似新霍普金斯寄主选择原理的现象，即先前生活于某种寄主植物或粮粒上的成虫（不是幼虫），随后对这种寄主植物或粮粒的偏好性会增强或厌恶性会下降。这似乎表明，在昆虫中，环境改变寄主偏好性的现象可能相当普遍。

一些研究结果还发现，成虫经历不仅能影响成虫自身的行为，甚至还能促进或改变幼虫经历的影响，同时，雌虫与寄主的前期接触经历，可能会限制其对着卵植物的选择范围（Anderson and Anton，2014）。例如苹绕实蝇 *Rhagoletis pomonella*，雌虫与一种寄主有多次接触经历时，会回避其他寄主，如在山楂树上产卵的个体，不再在苹果树上产卵（Prokopy *et al.*，1982；Papaj and Prokopy，1986；Diehl and Prokopy，1986）；再例如，干果粉斑螟 *Ephestia cautella* 雌虫明显偏好在其幼虫所取食的食物上产卵，而其近缘种印度谷斑螟 *Plodia interpunctella* 不会发生这种现象（Olsson *et al.*，2006）。然而，当将两者初羽化的雌虫置于特定的食料中时，能诱导出它们对这种食料的强烈偏好性。

3.3　关于化学遗存假说

这个假说认为，粘附于蛹壳内外的幼虫寄主植物的痕量化学物质会影响羽化的成虫，并能使后者的早期阶段（所谓敏感期）对植物气味的接受度发生变化。因此，成虫行为的变化是由成虫生活的早期阶段决定的，而与幼虫记忆无关。需要指出的是，无论是卵的化学遗留物对初孵幼虫选择食物的影响，还是幼虫的化学遗留物对成虫着卵实体选择的影响，都具有重要的生态学意义。

支持这个假说的例证，其研究对象多为双翅目的果蝇和家蝇等（Barron，2001）。在鳞翅目昆虫中，有一些支持的例证，如对粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 和小菜蛾 *Plutella xylostella*（Akhtar and Isman，2003）、干果粉斑螟和印度谷斑螟（Olsson *et al.*，2006）、粉纹夜蛾（Chow *et al.*，2005）等的研究；也有不予支持的例证，如对烟草天蛾（Blackiston *et al.*，2008）的研究。

以烟草天蛾为供试昆虫，将柔性电击（Electrical shock）与乙酸乙酯气味相伴联，制造出厌恶性条件化气味，用来处理其 5 龄幼虫，然后在 Y 形管中测试幼虫以及所羽化出的成虫对乙酸乙酯的反应，结果表明，幼虫对乙酸乙酯能产生回避行为，且这种回避行为成虫仍予保持。成虫的这种回避反应，并非是幼虫发育环境中的化合物被携带至成虫所致，因为无论是将乙酸乙酯涂在无经历的蛹上，或是对有这种经历的幼虫所化的蛹进行洗涤，均不能改变成虫的行为。这也表明，其幼虫的记忆能通过变态保留下来而影响成虫的寄主选择（Blackiston *et al.*，2008）。这个研究报告中还指出，对甲虫、果蝇、蚂蚁和寄生蜂等一些全变态类昆虫所进行的研究结果表明，幼虫经历对成虫行为的影响，并非是羽化的成虫受到幼虫所残存的化学物质所致。

3.4 关于偏好-表现假说

植食性昆虫很多种类，尤其是鳞翅目昆虫（Ozaki *et al.*，2011），它们的幼期（幼虫或若虫）移动能力很弱或不具备移动能力，因此会有很强的选择压（Selection pressure）促使雌虫为其后代选择合适的寄主（Jiménez *et al.*，2014）。适合度是昆虫产卵对策（Strategy）和寄主选择进化的基础理论问题（Agosta，2008），也是偏好-表现假说提出的依据。偏好-表现假说认为，雌虫的进化方向是将卵产于最适合其子代取食、生活的寄主上（Mayhew，1997；Gripenberg *et al.*，2010）。这即是说，产卵雌虫能够为子代卵和幼虫选择适合度最优的实体（植物等），由此所形成的子代分布状态和适合度，会对幼虫和成虫种群的分布格局和动态产生连锁性影响（Bovill *et al.*，2013）。

但是，有些研究结果表明，雌虫偏好与幼虫的表现无关或两者的关系模糊不清。例如，分析133 个与偏好-表现假说有关的研究报告发现，其中的一多半支持偏好-表现假说，而其余的报告则表明，偏好与表现之间仅是部分关联甚或不相关联（Mayhew，1997）。支持偏好-表现假说的研究报告如根瘤象 *Sitona lepidus*（寄主是白三叶草 *Trifolium repens*）（Johnson *et al.*，2006）、取食梣树花 *Ramalina fraxinea* 和肉刺树花 *Ramalina farinacea* 的地衣尺蛾 *Cleorodes lichenaria*（Pöykkö，2006）、向日葵同斑螟 *Homoeosoma electellum*（Mphosi and Foster，2010）、瘿蚊 *Asphondylia microcapillata*（Santos *et al.*，2010）、粉纹夜蛾（Shikano *et al.*，2010）、棉铃虫和烟青虫（Liu *et al.*，2012）、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*（徐蓬军等，2019）等对寄主植物的选择。不支持这个假说的实例如彩潜蝇 *Chromatomyia nigra*（Mayhew，2001）、小菜蛾（Newman *et al.*，2016），它们的成虫选择的着卵寄主并不适合其子代幼虫的生长发育。

可见，偏好-表现之间的关系，既有密切相关的类型，也有一般相关甚或不太相关的类型。相关不太密切的原因，可用时间假说（Time hypothesis）、斑块动态假说（Patch dynamics hypothesis）、寄食者/牧食者假说（Parasite/grazer hypothesis）和无天敌空间假说（Enemy-freespace hypothesis）等假说来解释。具体来说就是：（1）产卵偏好的首选植物可能稀有。（2）雌虫所选择的着卵植物可能是新近的入栖种，但这种植物不利于子代幼虫生长。雌虫之所以在这种植物上产卵，是因为尚未形成能避开这种植物的性状。（3）尽管一种植物有利于幼虫生长，但这种植物可能生长在有碍于产卵雌虫飞行或幼虫生长发育的栖境。（4）在雌虫优先选择的着卵植物上，子代幼虫能将植物有毒次级代谢物贮存隔离起来，即使这些植物会导致子代幼虫生长发育缓慢。（5）产卵雌虫可能优先选择无天敌的寄主植物，尽管这种植物对于子代幼虫生长发育并非是最优的。（7）对于寄食者（幼虫的生长发育在 1 种植物上完成）和牧食者（幼虫的生长发育在 2 种或更多种植物上完成）这两类生活方式不同的昆虫，雌虫并非总是偏向于在某一种植物上产卵，除非这种植物非常利于子代卵和幼龄幼虫存活，或其为丛生，从而使幼虫能方便地从一株爬到另一株上（Thompson，1988；Thompson and Pellmyr，1991）。

另外，昆虫自身的遗传因素、生理状态、个体发育不同阶段的偏好性（Jaenike，1990；Bar-Yam and Morse，2011）、寄主植物的化学物质特性等一些生态因子，也是寄主选择的决定性因素或潜在的影响因素。例如昆虫生理状态影响的例证：根据生理状态模型（Physiological state models，假设雌虫所受到的潜在寄主刺激超过一定阈值时将会产卵）（Singer，1971，1982）和昆虫产卵行为最优模型（Jaenike，1990），雌虫在卵荷量较大，或搜索着卵位置时间较长时，更愿意在低等级寄主上产卵。室内测定发现，四纹豆象（Mark，1982）和果蝇 *Drosophila suboccidentalis*（Courtney and Chen，1988）繁殖力强的个体，倾向于选择陌生或低等级的寄主；昆士兰实蝇 *Dacus tryoni* 在卵持续成熟而潜在寄主缺乏时，会随时间推移转而接受低等级寄主（Fitt，

1986a）；多食性的冬夜蛾 *Copitarsia decolora* 和疆夜蛾 *Peridroma saucia*，它们的雌虫和幼虫均能积极选择寄主，但两者都不能正确选择幼虫生长发育最好的寄主，这意味着还存在其他的影响寄主选择的因素（Jiménez *et al.*，2014）；再如寄主植物营养和防卫物质影响的例证：将烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的 B 型和 Q 型用营养条件（糖类等）和防卫物质（酚类）差异明显的棉花、番茄和一品红饲养，结果发现，两者都偏好在营养条件良好的番茄上定殖，然而喜欢在营养条件较差的一品红上产卵，但一品红上若虫的存活率低，发育历期显著延长（Jiao *et al.*，2012）。这与偏好-表现假说不相符，而与最优觅食理论（Optimal foraging theory）相吻合（Jiao *et al.*，2012）。

所谓最优觅食理论，是说植食性昆虫成虫偏好在自身表现（生殖能力能够实现）最优的寄主上取食的现象（Scheirs and de Bruyn，2002）。最优觅食也能塑造植食者寄主偏好模式，因为植物不仅是植食性昆虫幼虫（或若虫）的营养源，同时还是成虫的食物资源（Scheirs and de Bruyn，2002）。据此而言，对于那些成虫期仍需取食的全变态类昆虫，用最优觅食理论进行分析，或许可以透见其偏好-表现某些时候不相协调的成因。

4　结束语

1917 年第一个寄主植物选择假说霍普金斯寄主选择原理的提出，开启并推动了植食性昆虫与寄主植物相互作用的深入、持续研究，新霍普金斯寄主选择原理、化学遗存假说、偏好-表现假说等应时而生，与这些假说相关的研究报告及综述、评介文章随之陆续发表。这些假说与相关的研究，极大地丰富了昆虫与植物相互关系的内容，拓宽了这种相互关系研究的思路（例如，研究可从三级营养阶层入手），同时也为植食性昆虫管理措施的制定提供了一些理论依据。

这里还要述说的是，由于本文介绍的寄主植物选择 4 种假说提出者的观察对象或关注点、着眼点不同，假说所涉及的昆虫类别仅限于鞘翅目、鳞翅目、双翅目及膜翅目等全变态的种类，不全变态类昆虫都未涉及，因此，其指导性意义难免受限。同时，这些假说提出的时间距今远的百年有余，近的也有几十年，而随着自然环境的变化，植物与昆虫的进化，研究技术的改进和提高，人们对这些假说的认识也会逐渐深化，这在今后的相关研究中是需要注意的。

参考文献 (References)

Agosta SJ, 2008. Fitness consequences of host use in the field: Temporal variation in performance and a life cycle trade-off in the moth *Rothschildia lebeau*. *Oecologia*, 157(1): 69–82.

Akhtar Y, Isman MB, 2003. Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. *J. Chem. Ecol.*, 29(8): 1853–1870.

Aluja M, Mangan RL, 2008. Fruit fly (Diptera: tephritidae) host status determination: Critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annu. Rev. Entomol.*, 53(1): 473–502.

Anderson P, Anton S, 2014. Experience-based modulation of behavioural responses to plant volatiles and other sensory cues in insect herbivores. *Plant, Cell and Environment*, 37(8): 1826–1835.

Barron AB, 2001. The life and death of Hopkins' host-selection principle. *J. Insect Behavior*, 14(6): 725–737.

Bar-Yam S, Morse DH, 2011. Host-plant choice behavior at multiple life-cycle stages: The roles ofmobility and early growth in decision-making. *Ethology*, 117(6): 508–519.

Bernays EA, Graham M, 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69(4): 886–892.

Blackiston DJ, Silva Casey E, Weiss MR, 2008. Retention of memory through metamorphosis: Can a moth remember what it learned as a caterpillar? *PLoS ONE*, 3(3): e1736.

Bovill WD, Downes BJ, Lancaster J, 2013. A test of the preference-performance hypothesis with stream insects: Selective oviposition affects the hatching success of caddisfly eggs. *Freshwater Biol.*, 58(11): 2287–2298.

Bush GL, 1992. Host race formation and sympatric speciation in *Rhagoletis* fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Psyche*: *A Journal of Entomology*, 99(4): 335–357.

Cates RG, 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores. *Oecologia*, 48(3): 319–326.

Cho S, Mitchell A, Mitter C, RegierJ, Matthews M, Robertson R, 2008. Molecular phylogenetics of heliothine moths (Lepidoptera:

Noctuidae: Heliothinae), with comments on the evolution of host range and pest status. *Syst. Entomol*., 33(4): 581–594.

Chow JK, Akhtar Y, Isman MB, 2005. The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 15(3): 129–133.

Corbet SA, 1985. Insect chemosensory response: A chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomic.,* 10(2): 143–153.

Courtney SP, Chen GK, 1988. Genetic and environmental variation in oviposition behaviour in the mycophagous *Drosophila suboccidentalis* Spcr. *Functional Ecology*, 2(4): 521–528.

Craighead FC, 1921. Hopkins host-selection principle as related to certain cerambycid beetles. *J. Agri. Research*, 22(4): 189–220.

Cunningham JP, Zalucki MP, 2014. Understanding heliothine (Lepidoptera: Heliothinae) pests: What is a host plant? *J. Econ. Entomol*., 107(3): 881–896.

de Boer G, Hanson FE, 1984. Foodplant selection and induction of feeding preference among host and non-host plants in larvae of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Entomol. Exp. Appl*., 35(2): 177–193.

Del Socorro AP, Gregg PC, Alter D, Moore CJ, 2010. Development of a synthetic plant volatile-based attracticide for female noctuid moths. I. Potential sources of volatiles attractive to *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Aust. J. Entomol*., 49(1): 10–20.

Diehl SR, Bush GL, 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes. *Annu. Rev. Entomol.,* 29: 471–504.

Diehl SR, Prokopy RJ, 1986. Host selection behavior difference between the fruit fly sibing species *Rhagoletis pomonella* and *R. mendx* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am*., 79(1): 266–271

Dukas R, 2008. Evolutionary biology of insect learning. *Annu. Entomol. Rev*., 53: 145–160.

Dukas R, 1998. Constraints on information processing and their effects on behavior//Dukas R (ed). Cognitive Ecology. Chicago: Univ. Chicago Press. 89–127.

Ehrlich PR, Raven PH, 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18(4): 586–608.

Facknath S, Wright DJ, 2007. Is host selection in leafminer adults influenced by pre-imaginal or early adult experience? *J. Appl. Entomol.,* 131(8): 505–512.

Fitt GP, 1986a. The influence of a shortage of hosts on the specificity of oviposition behaviour in species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae). *Physiol. Entomol.,* 11(2): 133–143.

Fitt GP, 1986b. The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia*, 69(1): 101–109.

Forister ML, Nice CC, Fordyce JA, Gompert Z, 2009. Host range evolution is not driven by the optimization of larval performance: The case of *Lycaeides melissa* (Lepidoptera: Lycaenidae) and the colonization of alfalfa. *Oecologia*, 160(3): 551–561.

Gregg PC, 2006. Pollen as a marker for migration of *Helicoverpa armigera* and *H. punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae) from western Queensland. *Austral Ecology*, 18(2): 209–219.

Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T, 2010. A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, 13(3): 383–393.

Heard TA, 2000. Concepts in insect host-plant selection behavior and their application to host specificity testing// Van Driesche RG, Heard T, McClay AS, Reardon R (eds.). Host-specificity Testing of Exotic Arthropod Biological Control Agents: The Biological Basis for Improvement in Safety. Morgantown: USDA Forest Service Bulletin. 1–10.

Hershberger WA, Smith MP, 1967. Conditioning in *Drosophila melanogarter*. *Animal Behaviour*, 15(2/3): 259–262.

Hopkins AD, 1916. Economic investigations of the scolytid bark and timber beetles of North America. U. S. Department of Agriculture Program of Work for 1917. 353.

Hopkins AD, 1917. A discussion of C. G. Hewitt's paper on "insect behaviour. " *J. Econ. Entomol.,* 10: 92–93.

Hutchinson GE, 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.

Jaenike J, 1982. Environmental modification of oviposition behavior in *Drosophila. Amer. Natur.*, 119(6): 784–802.

Jaenike J, 1983. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*, 58(3): 320–325.

Jaenike J, 1990. Host specialization in phytophagous insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst*., 21: 243–273.

Janz N, 2002. Evolutionary ecology of oviposition strategies//Hilker M, Meiners T (eds.). Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition. Berlin: Blackwell Press. 349–376.

Jiao XG, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Zhou L, Pan HP, Liu BM, Zhang YJ, 2012. Host preference and nymph performance of B and Q putative species of *Bemisia tabaci* on three host plants. *Journal of Pest Science,* 85(4): 423–430.

Jiménez MIG, Sarmiento CE, Diaz MF, Chaeta A, Pérez A, Ramírez A, Paved K, 2014. Oviposition, larval preference, and larval performance in two polyphagous species: Does the larva know best? *Entomic. Exp. Appl*., 153(1): 24–33.

Johnson SN, Nicholas A, Birch E, Gregory PJ, 2006. The 'mother

knows best' principle: Should soil insects be included in the preference-performance debate? *Ecol. Entomol.*, 31(4): 395–401.

Liu ZD, Scheirs J, Heckel DG, 2012. Trade-offs of host use between generalist and specialist *Helicoverpa* sibling species: Adult oviposition and larval performance. *Oecologia*, 168(2): 459–469.

Lü JH, Liu SS, 2011. Effects of *Barbarea vulgaris* Rosette plants on oviposition preference of *Plutella xylostella* with different experiences. *Journal of Henan University* (*Natural Science*), 41(3): 286–289. [吕建华, 刘树生, 2011. 欧洲山芥对不同经历的小菜蛾产卵选择行为的影响. 河南大学学报(自然科学版), 41(3): 286–289.]

Mark GA, 1982. Induced oviposition preference, periodic environments, and demographic cycles in the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ent. Exp. Appl.,* 32(2): 155–160.

Mayhew PJ, 1997. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos*, 79(3): 417–428.

Mayhew PJ, 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16(4): 165–167.

Moreau J, Rahme J, Benrey B, Thiery D, 2008. Larval host plant origin modifies the adult oviposition preference of the female European grapevine moth, *Lobesia botrana*. *Naturwissenschaften*, 95(4): 317–324.

Mphosi MS, Foster SP, 2010. Female preference and larval performance of sunflower moth, *Homoeosoma electellum*, on sunflower pre-breeding lines. *Entomol. Exp. Appl*., 134(2): 182–190.

Newman K, You M, Vasseur L, 2016. Diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) exhibits oviposition and larval feeding preferences among crops, wild plants, and ornamentals as host plants. *J. Econ. Entomol.*, 109(2): 644–648.

Olsson POC, Anderbrant O, Lofstedt C, 2006. Experience influences oviposition behaviour in two pyralid moths, *Ephestia cautella* and *Plodia interpunctella*. *Animal Behaviour*, 72(3): 545–551.

Ozaki K, Ryuda M, Yamada A, Utoguchi A, Ishimoto H, Calas D, Marion-Poll F, Tanimura T, Yoshikawa H, 2011. A gustatory receptor involved in host plant recognition for oviposition of a wallowtail butterfly. *Nat. Commun*., 2(1): 542.

Papaj DR, Rausher MD, 1983. Individual variation in host location by phytophagous insects//Ahmad S (ed.). Herbivore Insects: Hostseeking Behavior and Mechanisms. New York: Academic Press. 77–124.

Papaj DR, Prokopy RJ, 1986. Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *J. Chem. Ecol.,* 12(5): 1125–1143.

Phillips WM, 1977. Modification of feeding 'preference' in the flea beetle *Haltica lythri* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Entomol. Exp. Appl*., 21(1): 71–80.

Pöykkö H, 2006. Females and larvae of a geometrid moth, *Cleorodes lichenaria*, prefer a lichen host that assures shortest larval period. *Environ. Entomol*., 35(6): 1669–1676.

Prager SM, Esquivel I, Trumble JT, 2014. Factors influencing host plant choice and larval performance in *Bactericera cockerelli*. *PLoS ONE*, 9(4): e94047.

Price PW, 1981. Insect Ecology. New York: Wiley Press. 1–108.

Prokopy RJ, Averill AL, Cooley SS, Roitberg CA, 1982. Associative learning in egglaying site selection by apple magot flies. *Science*, 218(4567): 76–77.

Rajapakse CNK, Walter GH, Moore CJ, Hull CD, Cribb BW, 2006. Host recognition by a polyphagous lepidopteran (*Helicoverpa armigera*): Primary host plants, host produced volatiles and neurosensory stimulation. *Physiol. Entomol*., 31(3): 270–277.

Rausher MD, 1983. Conditioning and genetic variation as causes of individual variation in the oviposition behaviour of the tortoise beetle *Deloyala guttata*. *Animal Behaviour*, 31(3): 743–747.

Rossiter MC, 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst*., 27: 451–476.

Santos JC, Silveira FAO, Pereira EC, Fernandes GW, 2010. Pattern of attack of a galling insect reveals an unexpected preference-performance linkage on medium-sized resources. *Rev. Bras. Entomol.,* 54(1): 96–103.

Scheirs J, De Bruyn L, Verhagen R, 2000. Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267(1457): 2065–2069.

Scheirs J, de Bruyn L, 2002. Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant-insect research. *Oikos*, 96(1): 187–191.

Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M, 2005. Insect-Plant Biology. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press. 5–10.

Shikano I, Akhtar Y, Isman MB, 2010. Relationship between adult and larval host plant selection and larval performance in the generalist moth, *Trichoplusia ni*. *Arthropod-Plant Inte.,* 4(3): 197–205.

Singer MC, 1971. Evolution of foodplant preference in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, 25(2): 383–389.

Singer MC, 1982. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly *Euphydryas editha*. *Oecologia*, 52(2): 224–229.

Solarz LS, Newman MR, 2001. Variation in hostplant preference and performance by the milfoil weevil, *Euhrychiopsis lecontei* Dietz. exposed to native and exotic watermilfoils. *Oecologia*,

126(1): 66–75.

Sun RY, 1992. Principles of Animal Ecology. Beijing: Beijing Normal University Press. 254–255. [孙儒泳, 1992. 动物生态学原理 (第二版). 北京: 北京师范大学出版社. 254–255.]

Thompson JN, 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl*., 47(1): 3–14.

Thompson JN, Pellmyr O, 1991. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.,* 36: 65–89.

Thöming G, Larsson MC, Hansson BS, Anderson P, 2013. Comparison of plant preference hierarchies of male and female moths and the impact of larval rearing hosts. *Ecology*, 94(8): 1744–1752.

Thorpe WH, 1930. Biological races in insects and allied groups. *Biol. Rev.,* 5(3): 177–212.

Thorpe WH, 1939. Further studies on pre-imaginal olfactory conditioning in insects. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 127(848): 424–433.

Thorpe WH, Caudle HB, 1937. A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plants of their hosts. *Parasitology*, 30(4): 523–528.

Tully T, Cambiazo V, Kruse L, 1994. Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drososphila. J. Neurosci.,* 14(1): 68–74.

van Emden HF, Sponagl B, Wagner E, Baker T, Ganguly S, Douloumpaka S, 1996. Hopkins' 'host selection principle', another nail in its coffin. *Physiol. Entomol*., 21(4): 325–328.

Walsh BD, 1864. On phytophagic varieties and phytophagic species. *Proc. Entomol. Soc. Philadelphia*, 3(1): 403–430.

Wang CZ, Qin JD, 2007. Insect-plant co-evolution: Multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. *Chinese Bulletin of Entomology*, 44(3): 311–319. [王琛柱, 钦俊德, 2007. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃夜蛾寄生蜂相互作用. 昆虫知识, 44(3): 311–319.]

Wiklund C, 1981. Generalist vs. specialist oviposition behavior in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preference. *Oikos*, 36(2): 163–170.

Wu KJ, Gong PY, Ruan YM, 2006. Is tomato plant the host of the oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* (Guenée) ? *Acta Entomologica Sinica*, 49(3): 421–427. [吴坤君, 龚佩瑜, 阮永明, 2006. 番茄是烟青虫的寄主植物吗? 昆虫学报, 49(3): 421–427.]

Xu PJ, Zhang DD, Wang J, Wu KM, Wang XW, Wang XF, Ren GW, 2019. The host preference of *Spodoptera frugiperda* on maize and tobacco. *Plant Protection*, 45(4): 61–64. [徐蓬军, 张丹丹, 王杰, 吴孔明, 王新伟, 王秀芳, 任广伟, 2019. 草地贪夜蛾对玉米和烟草的偏好性研究. 植物保护, 45(4): 61–64.]