烟青虫的分类地位和起源地辨析*

宋 南[1**] 李为争[1] 董钧锋[2] 丁识伯[3] 汤清波[1] 马继盛[1***]

（1. 河南农业大学植物保护学院，郑州 450002；2. 河南科技大学林学院，洛阳 471023；3. 中华人民共和国扬州海关，扬州 225009）

摘 要 烟青虫 *Helicoverpa assulta*（Guenée，1852）现今分布于东亚、东南亚、大洋洲和非洲等地，但其起源地尚不清楚。本文在梳理烟青虫分类地位和系统发生资料的基础上，根据其食性、习性、地理分布及其与重要寄主植物烟草分布格局关系等资料，推断其起源地很可能是热带雨林地域。同时从烟青虫种群特性以及人类活动、大陆漂移理论等因素的作用对该推断进行解析。

关键词 烟青虫；系统发生；起源地；热带雨林地域

Phylogeny and origin of the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae)

SONG Nan[1**] LI Wei-Zheng[1] DONG Jun-Feng[2] DING Shi-Bo[3] TANG Qing-Bo[1] MA Ji-Sheng[1***]

(1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2 Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China; 3. Customs of Yangzhou, People's Republic of China, Yangzhou 225009, China)

Abstract The oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Guenée, 1852) is currently distributed in East Asia, Southeast Asia, Oceania and Africa. However, the origin of this pest remains unknown. In this paper, we review evolutionary relationships among the Heliothinae with emphasis on the phylogeny of *H. assulta*. Based on its feeding habits, behavior, distribution patterns and host plant range, we infer that *H. assulta* most likely originated from tropical rain forest regions. We justify this inference with factors associated with the population characteristics of *H. assulta*, including human activities and plate tectonics.

Key words *Helicoverpa assulta*; phylogeny; origin; the tropical rain forest region

烟青虫 *Helicoverpa assulta*（Guenée，1852）原初被描记于实夜蛾属 *Heliothis*，模式产地为太平洋中南部的塔希提岛（Taïti，位于西经 149°-150°，南纬 17°-18°），现今分布于亚洲（东南部、东部）、大洋洲、非洲等的热带及温带地区以及南太平洋诸多岛屿上，起源地（Origin）尚不清楚。

烟青虫是重要的寡食性农业害虫，主要食害烟草、辣椒等茄科植物。为对其进行有效的治理，探寻其起源地很有必要，因为治理一种生物，或者利用、保护一种生物，均需了解其分类地位和系统发生（Phylogeny）以及包括生态特性在内的生物学特性等，而这些特征特性的形成均与其起源地生态因子的综合作用密切相关。鉴于此，本文在梳理、分析烟青虫分类地位和系统发生资料的基础上，就其起源地进行了辨析。

1 分类地位和系统发生

分类地位指的是分类单元（Taxa）在分类学建立的分级系统中所处的位置，系统发生通常是指生物发生、发展的历史即生物的进化史。因此，系统发生能够反映分类单元间的亲缘关系。

1.1 分类地位

烟青虫属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（U1904104, 31572331）

**第一作者 First author，E-mail：songnan@henau.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：majisheng41@163.com

收稿日期 Received：2019-03-04；接受日期 Accepted：2019-10-31

实夜蛾亚科 Heliothinae，最初被置于实夜蛾属 *Heliothis*，Hardwick（1965）将其移至铃夜蛾属 *Helicoverpa*。铃夜蛾属的模式种是棉铃虫 *Noctua armigera* Hübner（1808）。属名 *Helicoverpa* 由希腊文 helicopter（缠绕之物）+verpa（阳茎）组成，词根 helic-为缠绕的意思，拉丁文有形容词 helicoidĕus，意为螺旋形的。因此，*Helicoverpa* 意为“缠绕的阳茎”或“螺旋形阳茎”，其中文名称铃夜蛾属大概是因其模式种为棉铃虫之故。

铃夜蛾属迄今所知全世界有烟青虫、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*、谷实夜蛾 *Helicoverpa zea* 等 20 种（表 1），其中我国可见烟青虫、棉铃虫和西藏铃夜蛾 *H. tibetensis* Hardwick 3 种。Hardwick（1965）认为，烟青虫有指名亚种 *H. assulta assulta*（Guenée）和非洲亚种 *H. assulta afra* Hardwick 这 2 个亚种。亚种分立的主要依据是雄蛾阳茎端毛的有无：指名亚种无毛；而非洲亚种有 7 或 8 根卷毛，且阳茎端表面有较规则间隔排列的刺簇。

表 1 铃夜蛾属 *Helicoverpa* 已知种及其分布

Table 1 The known species of *Helicoverpa* and their distribution

种名 Species name	分布地 Distribution
Helicoverpa armigera (Hübner)	欧洲，亚洲，大洋洲，非洲
H. assulta (Guenée)	东亚和东南亚，大洋洲，非洲，太平洋诸岛
H. punctigera (Wllgn.)	澳大利亚
H. gelotopoeon (Dyar)	智利，阿根廷，乌拉圭，巴西，巴拉圭
H. hawaiiensis (Quaintance and Brues)	夏威夷群岛：夏威夷，莫洛凯岛，夏威夷瓦胡岛，考艾岛
H. zea (Boddie)	南美洲，北美洲，夏威夷
H. atacamae Hardwick	智利，秘鲁
H. bracteae Hardwick	巴拉圭，阿根廷，秘鲁
H. pallida Hardwick	夏威夷群岛：内克岛，尼华岛
*H. helenae*Hardwick	圣海伦娜岛（位于南太平洋）
H. titicacae Hardwick	秘鲁（的的喀咯湖一带）
H. confusa Hardwick	夏威夷群岛：瓦胡岛，毛伊岛，拉奈岛，莫洛凯岛
H. minuta Hardwick	夏威夷群岛：利相斯基岛，火山群岛
H. pacifica Hardwick	查维斯岛（位于太平洋中部）
H. toddi Hardwick	马达加斯加，津巴布韦，坦桑尼亚，肯尼亚
H. fletcheri Hardwick	苏丹，尼日尔，尼日利亚，加纳，塞内加尔
H. tibetensis Hardwick	中国西藏日喀则地区江孜县
H. prepodes (Common)	澳大利亚新南威尔士、昆士兰
H. hardwicki Matthews	澳大利亚北领地，西澳大利亚
H. sugii Yoshimatsu	日本小笠原群岛

1.2 系统发生

铃夜蛾属隶属于夜蛾科实夜蛾亚科。夜蛾科中亚科的分立以及亚科间的关系诸家认识多有分歧，而铃夜蛾属在实夜蛾亚科中的地位也一直存有争议。

1.2.1 实夜蛾亚科与夜蛾科其他亚科的系统发生关系 实夜蛾亚科呈世界性分布。陈一心（1999）根据成虫形态特征将夜蛾科划分为 19 个亚科，其中实夜蛾亚科与夜蛾亚科 Noctuinae 的亲缘关系较近。Matthews（1991）认为，末龄幼虫前胸侧毛 L_1 及 L_2 的排列方式和幼虫多刺的

表皮是支持实夜蛾亚科为单系（Monophyly）的2 个重要性状；根据对生殖器特征和生活史特性的观察分析判定，Stiriinae 与实夜蛾亚科是姐妹群（Sister group）。但是，两者生殖器特征和生活史的相似性并不被其他学者认可为这两亚科具有姐妹群关系的共近裔性状（Speidel *et al.*，1996）。Poole（1995）和 Speidel 等（1996）对夜蛾科成虫和幼虫的形态特征观察分析，分别得出实夜蛾亚科与虎蛾亚科 Agaristinae 是姐妹群，实夜蛾亚科与虎蛾亚科等 5 亚科构成一个大的支系的结论。Mitchell 等（1997）与 Fang 等（2000）分别将延伸因子 1*α*（*EF-1α*，elongation factor-1*α*）基因序列、多巴脱羧酶基因（*DDC*）序列应用于夜蛾总科 Noctuoidea 系统发生的研究，发现实夜蛾亚科与夜蛾亚科 Noctuinae s.l.的亲缘关系更近。Mitchell 等（2000）、Zahiri 等（2011，2013）和 Rota 等（2016）分别采用分子序列数据研究实夜蛾亚科与其他亚科的关系，其中 Zahiri 等（2013）根据对 *cox1*、*EF-1α* 等 8 个基因序列的研究结果，认为实夜蛾亚科与苔藓夜蛾亚科 Bryophilinae 及夜蛾亚科构成一个所谓的“害虫支系”（Pest clade）。Rota 等（2016）对上述 8 个基因序列（与上述研究的侧重面有所不同）的研究结果显示，实夜蛾亚科与强喙夜蛾亚科 Ophiderinae 的宫夜蛾属 *Ecpatia*、苔藓夜蛾亚科、夜蛾亚科等的亲缘关系较近。Keegan 等（2019）的有关研究结果显示，实夜蛾亚科处于（Aediinae + Condicinae）和宫夜蛾属之间。

1.2.2　铃夜蛾属与其他属的系统发生关系　实夜蛾亚科迄今所设的属近 40 个。陈一心（1999）报道中国有实夜蛾属、铃夜蛾属等 8 属，但其对各属的关系未予详评。

Hardwick（1970）比较成虫的 17 个形态特征（如，雄虫抱握器的延长或缩短，雌蛾产卵瓣的软化或骨化，胫节刚毛的有无），并采用非支序分析方法探究实夜蛾亚科分布于北美洲的各属的关系，发现铃夜蛾属与实夜蛾属的亲缘关系最近（图 1）。

Matthews（1991，1999）比较分析实夜蛾亚科幼虫的形态特征后认为，实夜蛾亚科常见属大体可分为 *Pyrrhia* 群、*Schinia* 群和 *Heliothis* 群 3 群（图 2）。

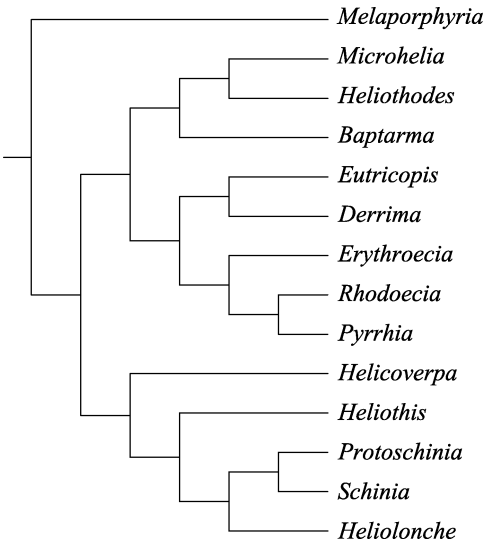


图 1　Hardwick（1970）基于成虫形态特征构建的北美洲实夜蛾亚科各属的系统发生关系

Fig. 1　The phylogenetic relationship among genera within Heliothinae in North America reconstructed by Hardwick (1970), based on the morphological characters of adults

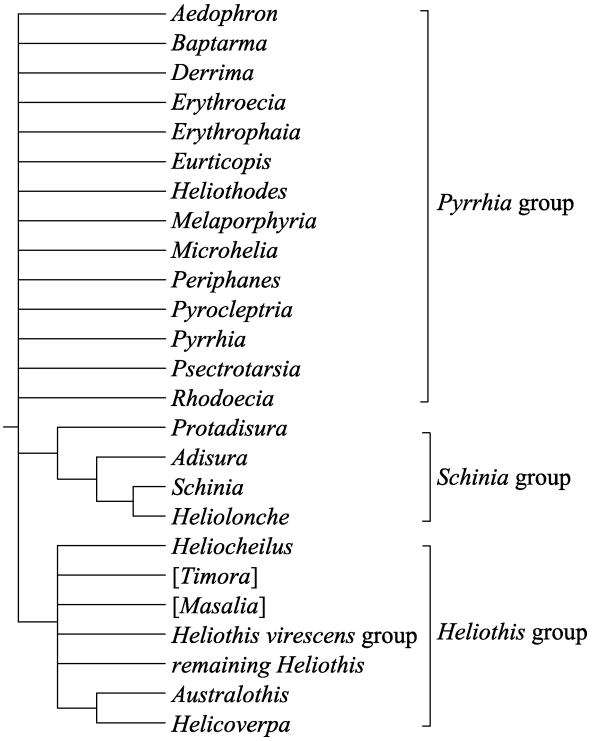


图 2　Matthews（1991，1999）基于幼虫形态特征构建的实夜蛾亚科部分属的系统发生关系

Fig. 2　The phylogenetic relationship among genera within Heliothinae reconstructed by Matthews (1991, 1999), based on the morphological characters of larvae

Fang 等(1997)以形态学数据、*DDC* 和 *EF-1α* 基因序列等为据，分析实夜蛾亚科 10 属 30 种的系统发生关系。结果显示，铃夜蛾属为一个单系群，但其与其他属的关系不清晰。*DDC* 基因序列和形态学数据支持 *Australothis* 为铃夜蛾属的姐妹群，而以对 *EF-1α* 的研究结果为据判定实夜蛾属与铃夜蛾属为姐妹群；在铃夜蛾属内，烟青虫与支系（棉铃虫+谷实夜蛾）为姐妹群关系。

1995 年以来，王琛柱课题组以烟青虫和棉铃虫为研究对象，开展生殖、雌性信息素、营养消化、与寄主植物关系等生理生态特性和种群生态特性等方面的系列研究，发表了多篇研究论文（王琛柱和董钧锋，2000；汤清波等，2005；Wang *et al.*，2005；Zhao *et al.*，2005；王琛柱，2006；王琛柱和钦俊德，2007；Li *et al.*，2017），其中对两者杂交的研究结果表明：尽管棉铃虫和烟青虫在诱导和笼养环境中能以杂交且能产生部分或全部可育的后代，但两者之间仍存在生殖隔离，是为两个不同的生物学种；基于铃夜蛾属雌性信息素组分及其生物合成途径的研究结果显示，生物合成系统中谷实夜蛾与棉铃虫以 Δ11 脱饱和酶（Δ11 desaturase）为主，而烟青虫以 Δ9 脱饱和酶（Δ9 desaturase）为主。在某种意义上来说，这也反映出三者的进化关系是烟青虫+(棉铃虫+谷实夜蛾)。

Mitchell 等（2006）以核基因 *EF-1α* 和 *DDC* 的基因序列为据，分析夜蛾科 146 个种的系统发生关系，结果表明铃夜蛾属与实夜蛾属为姐妹群。但是，Cho 等（2008）采用分子生物技术，对世界多地实夜蛾亚科的铃夜蛾属、*Heliocheilus* 等多个属、种的核基因 *EF-1α*、*DDC* 和线粒体基因 *cox1* 序列进行比较研究（表 2），结果表明，单系的铃夜蛾属与单系的 *Australothis* 是姐妹群(图 3)，且烟青虫与铃夜蛾属的 *H. hawaiiensis* 及 *H. pallida*（后两者均见于夏威夷）是近缘种，这可用 *H. assulta* +（*H. hawaiiensis* + *H. pallida*）表述之。

表 2　在 Cho 等（2008）研究中供试实夜蛾亚科昆虫的采集信息

Table 2　Collection information of *Heliothinae* in the study by Cho *et al.* (2008)

种名 Species	采集地 Locality	种名 Species	采集地 Locality
Helicoverpa armigera	泰国，澳大利亚	*Heliothis virescens*	美国
Helicoverpa assulta	泰国	*Heliothis punctifera*	澳大利亚
Helicoverpa gelotopoeon	阿根廷	*Heliothis peltigera*	以色列
Helicoverpa hawaiiensis	美国夏威夷	*Heliothis decorata*	马里
Helicoverpa pallida	美国夏威夷	*Heliothis galathae*	马里
Helicoverpa punctigera	澳大利亚图文巴	*Heliothis nubila*	马里
Helicoverpa zea	美国	*Rhodoecia aurantiago*	美国
Australothis rubrescens	澳大利亚图文巴	*Heliocheilus aberrans*	澳大利亚
Australothis volatilis	新西兰	*Heliocheilus albipunctella*	马里
Erythroecia suavis	美国	*zorophanes*	澳大利亚
Heliolonche modicella	美国	*Heliocheilus eodora*	澳大利亚
Heliolonche pictipennis	美国	*Schinia arcigera*	美国
Adisura bella	马里	*Schinia gracilenta*	美国
Adisura parva	马里	*Schinia vacciniae*	美国
Adisura purgata	澳大利亚	*Pyrrhia exprimens*	美国
Eutricopis nexilis	美国	*Pyrrhia adela*	美国
Heliothodes diminutive	美国	–	–

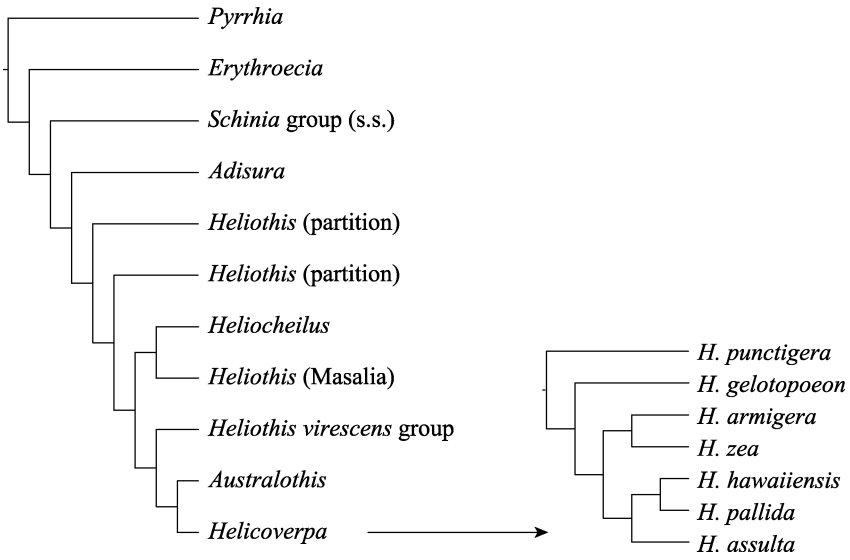


图 3　依据核和线粒体基因序列构建的实夜蛾亚科部分属的系统发生关系（Cho *et al.*，2008）
Fig. 3　The phylogenetic relationship among genera inferred from nuclear and mitochondrial gene fragments (Cho *et al.*, 2008)

Pogue（2013）基于 *EF-1α*、*DDC*、*cox1* 和形态数据研究了实夜蛾亚科中 *Chloridea* 与其他类群之间的关系，其结果支持铃夜蛾属为一个单系群，且其与 *Chloridea* 构成姐妹群。Regier 等（2017）使用 6.7-18.6 kb 基因序列数据重建夜蛾总科（包含夜蛾总科的 74 个种，其中实夜蛾亚科的 3 种）的系统发生关系。结果显示，实夜蛾亚科的铃夜蛾属与曙夜蛾属 *Adisura* 为姐妹群关系。

上述研究表明，夜蛾科一些亚科及实夜蛾亚科一些属的系统发生关系，多位学者的研究结果颇不一致。究其原因，可能是因为设立亚科及属等分类单元（Taxon）时，不同学者所依据的指标、采用的方法不同，因而所设立的亚科及属也不相同；同时，系统树（Phylogenetic tree）构建本身就是一项复杂的研究，构建时研究者所采用的特征和/或参数不同，所得结果可能存在差异。本文作者认为，就构建系统树而言，将分类单元的形态和结构特征与分子生物学信息等结合起来进行研究，或许可减避偏颇。

2　起源地

物种起源于某地的直接证据是该地是否有这个物种的化石，在缺乏化石且又未进行其他相关研究时，观察、了解该物种的生物学特性，分析相关研究资料，据以作出推断，也不失为一条可行路径。

2.1　推断

就动物而言，气候、食物、地理条件和地质大事件等诸多因素，都会影响种的形成与分布。一种动物在地球上的生存和分布格局与其生态位（Niche）密切相关，而分布的制约因素首先是某地是否具有该物种生存、繁衍所必需的食物等资源。因此，探析烟青虫的起源地，不妨从分析其现今的分布状况入手。

迄今所知的铃夜蛾属 20 种中（表 1），除烟青虫、棉铃虫、谷实夜蛾、西藏铃夜蛾以及 *H. sugii* Yoshimatsu 外，其他的只见于大洋洲区、非洲区和新热带区 3 大区及太平洋上一些岛屿。就烟青虫来说，其非洲亚种仅见于非洲中南部，分布于其他地区（亚洲、大洋洲及太平洋中南部一些岛屿等）的皆是指名亚种（图 4）。

上述资料表明，铃夜蛾属的种类大多见于南半球的温热地区。Pouge（2013）据此称，铃夜蛾属可能起源于新热带区。上述资料同时表明，烟青虫虽然在东亚也可见，但主要分布地在南亚和东南亚、非洲、大洋洲及太平洋中南部岛屿等亚热带、热带。

动物生态学研究表明，动物食性（Feeding

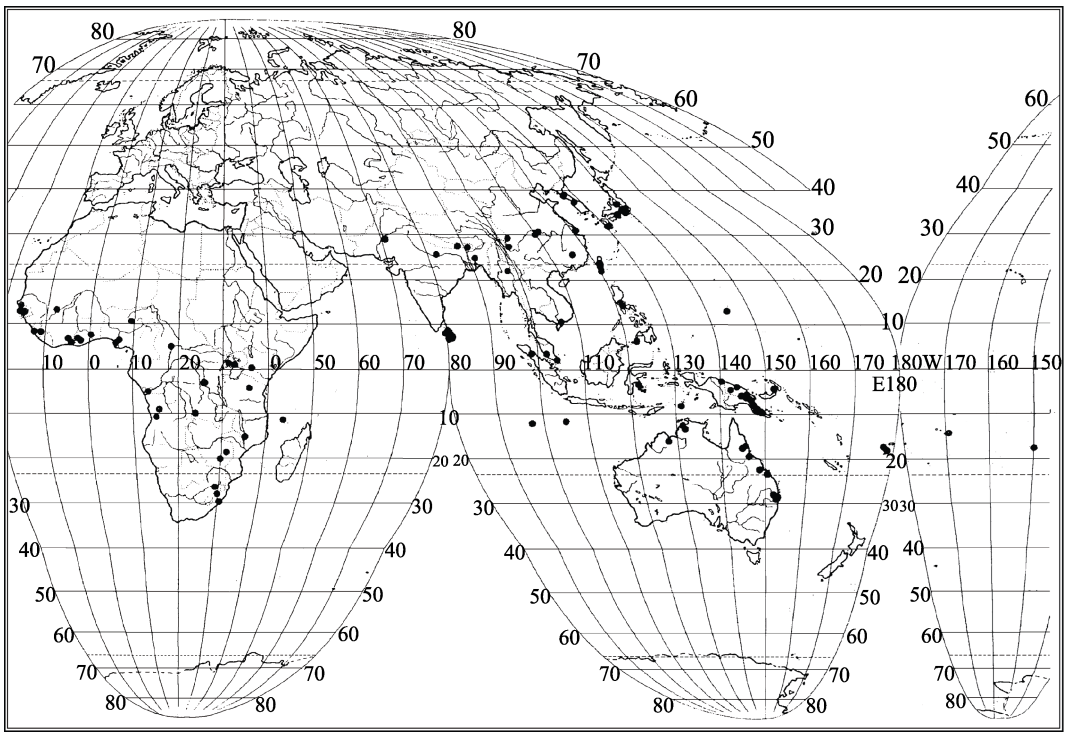


图 4　烟青虫在地球上的分布图示（引自 Hardwick，1965）

Fig. 4　The distribution of *Helicoverpa assulta* in the world (Quoted in Hardwick, 1965)

habit）有不同类型，不同类型的分布具有一定的地带性（孙儒泳，1992）。动物（包括昆虫）食性按其所食食物类群或种类数的多寡，分为多食性、寡食性和单食性（后两者合称为专食性）3种类型。动物的食性与其起源地的动植物种类、热、水、光等资源的关系密切，“食性专化最像是发生于资源丰度（Richness）随时空变化而相对稳定的物种中，而泛化最像是发生在相反的情况下”（Prokopy and Owens，1983）。地球上，热、水、光、植物等资源丰度相对稳定的地域通常是热带和亚热带。据此而论，注意到烟青虫是寡食者（Oligophage）且性喜温湿环境，同时注意到其分布现状，推断其起源地很可能是热带雨林（Tropical rainforest）所处的地域。

上文提到的 Cho 等（2008）采用分子生物技术得出的研究报告，即与烟青虫亲缘关系最近的是仅分布于夏威夷（这里的生物群落是热带雨林）的 *H. hawaiiensis* 和 *H. pallida*，以及烟青虫地理分布状况与其重要寄主植物烟草的起源地的分布格局基本吻合，可用以支持上述推断。资料表明（任民等，2009），迄今所知的 70 多种烟草（其中普通烟草 *Nicotiana tabacum* 和黄花烟草 *N. rustica* 为栽培种，其余的是野生种）的起源地是南美洲、大洋洲、南太平洋的一些岛屿及西南非洲，这与烟青虫的地理分布状况基本吻合。这里还要指出的是，早前花保祯等（1996）曾推测“烟青虫起源于湿润的东洋区”。

热带雨林在生物地理学上是指位于地球北纬 10°与南纬 10°之间低海拔地区的常绿森林群落。地球上热带雨林现今有三大片：一是中非和西非的赞比亚河盆地、尼日尔河盆地和刚果河盆地；二是从印度到新几内亚的印度-马来地区；三是南美和中美的亚马孙河盆地和奥利诺科河盆地。热带雨林的水、热资源丰富，生态系统多样，微生物、植物和动物等生物种类丰富，物种众多的结果使得热带雨林成为生物分化的中心，它能为高纬度地带的动植物区系提供祖系原种和新的物种（Strahler and Strahler，1974）。

2.2　推断的解析

从烟青虫的分布地域（表 1，图 4）来看，三大片热带雨林地域中除热带南美洲外，其他两大片都有其分布的记录，这表明热带南美洲雨林不是烟青虫的起源地。从其分布地域资料还可

知，热带亚洲和热带非洲雨林的毗邻区，以及太平洋诸多岛屿上都可见其种群。

烟青虫何以见于相距遥远甚至重洋远隔的大陆和人迹罕至的岛屿上，世界三大热带雨林区的两个都有其种群，为什么同是热带雨林且又是烟青虫重要寄主-烟草、辣椒的主要起源地的中南美洲却不见其踪影？探讨其中原因，有助于判明烟青虫“很可能是起源于热带雨林位处地域”这个推断。

2.2.1　主动远距离扩散　烟青虫从其起源地主动远距离向它地扩散。但有如已知，烟青虫不具有远距离迁飞特性，因此这种可能性不存在。

2.2.2　人类活动携带　人类携带或随商品流通而将烟青虫从其起源地携带至它地。人类携带或随商品流通而将一种生物从一地携带至它地是生物入栖（Biological inhabitation）的重要成因。这可以解释为什么日本、朝鲜半岛、中国北方等地有烟青虫分布，但却难以解释为什么远离大陆且又人迹罕至的太平洋诸多岛屿上也有其种群。因此“人类活动携带”这个理由也不充分。

2.2.3　陆地板块分裂漂移引致布散　这种判断为地球板块构造说和大陆漂移说所支持。设想烟青虫起源地的那片热带雨林随自身所在陆地板块裂离继之漂移，烟青虫也随之布散开来。

地球板块构造说认为，地球的整个岩石圈至少可分成亚欧板块、非洲板块、美洲板块、太平洋板块、印度洋（包括大洋洲）板块和南极洲板块 6 大板块，它们之间还有很多小板块。美洲、欧洲、非洲、大洋洲、南极大陆和印度次大陆以及马达加斯加是由一个称作联合古陆（Pangaea）的超级大陆而来的。陆核（Continental nucleus）的分布有两个组群，北方的北美洲、格陵兰和欧洲聚集在一起，成为劳亚古陆（Laurasia）的原始次大陆；南美洲、非洲、印度半岛、马达加斯加、大洋洲和南极大陆聚合在一起，成为所谓的冈瓦纳大陆（Gondwana land）的原始次大陆（Strahler and Strahler，1974）。

约在 2 亿年前，联合古陆开始裂离，其碎片缓慢分开，碎片自身同时也行自转运动。中生代的三叠纪时，北美洲与欧洲、非洲开始裂离；侏罗纪晚期，联合古陆分裂为劳亚古陆与冈瓦纳大陆；白垩纪晚期，南美洲与非洲裂离。随着碎片的缓慢漂移和自转，逐渐形成了各大陆现今这样的格局（图 5）。大陆漂移分离开后，各大陆上

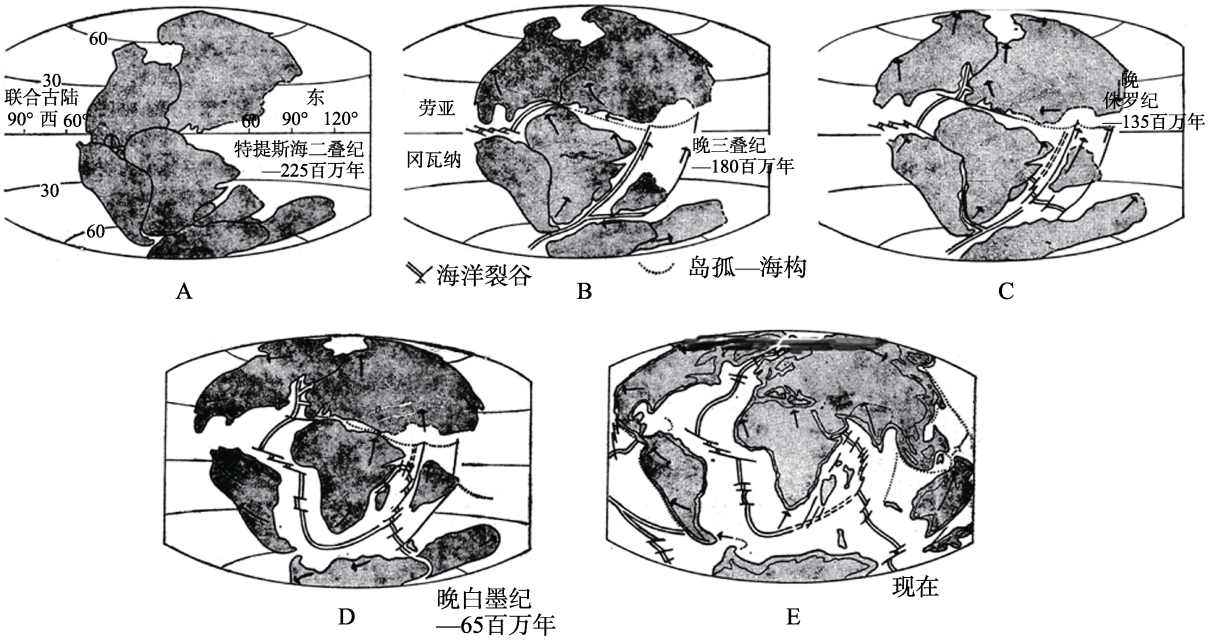


图 **5**　联合古陆裂离的 **5** 个阶段（**Strahler and Strahler**，**1974**）

Fig. 5　Five stages of the breakup of Pangaea (Strahler and Strahler, 1974)

A. 二叠纪；B. 晚三叠纪；C. 晚侏罗纪；D. 晚白垩纪；E. 现在。

A. Permian; B. Late Triassic; C. Late Jurassic; D. Late Cretaceous; E. Present.

生物的进化相对独立，进而形成了各具特点的动植物区系。6 个生物地理区就是基于这样的情状提出的（Price，1981）。

昆虫化石的研究表明，鳞翅目多样性的形成始于白垩纪（Gullan and Cranston，2005）。在白垩纪晚期，同属于冈瓦纳大陆的南美洲与非洲裂离，而该大陆的非洲、印度半岛、大洋洲等还联在一起，烟青虫很可能就是这个时期在这片陆地上的热带雨林所处地域形成的。由于这片热带雨林随着陆地（包括其间的小板块）漂移而分离开，烟青虫也随之被分隔为多个种群。

白垩纪晚期南美洲即与非洲裂离，这大概就是南美洲热带雨林为什么不是烟青虫起源地的缘由。至于论及烟青虫也会因人类活动而被携带至热带南美洲雨林但在那里又不见其踪影的问题，这或许是因为那里的近缘土著种和/或生态位相似的种类较多，种间竞争排斥激烈所致。

3 结束语

本文就烟青虫的分类地位和起源地作了辨析，这些内容对烟青虫进行深入研究或许有所裨益。讨论一种昆虫的分类地位时，通常会涉及到分类单元的系统树问题，系统树构建是一项庞杂的研究。由于昆虫化石极其难得，化石资料非常匮乏，同时研究者所秉持的理论观点和方法论不大相同，以致构建成的昆虫的某些分类单元的系统树也不尽相同，这从铃夜蛾属以及实夜蛾亚科系统树的构建情况即可看出。种属亲缘关系远近的确定存在分歧，也为物种起源地的探寻造成困难。

确定一个物种的起源地需要进行专项研究，收集分析相关方面的资料等。本文在缺乏化石且又未进行专项研究的情况下，仅是根据烟青虫食性和习性特性、地理分布状况、与铃夜蛾属其他种的亲缘关系等资料，作出其起源地“很可能是热带雨林所处地域”的推断，因此这个推断有待验证。本文作者认为，验证这个推断，可通过采集和收集东北亚、夏威夷、大洋洲、塔希提岛、非洲等地烟青虫不同地理种群的标本，比较分析其线粒体基因序列或核基因序列，并与形态特征研究相结合，来判定推断的正确与否。

对一种推断进行有理有据的解析也是一个难题。本文从烟青虫的种群特性、人类活动对昆虫传播的影响、鳞翅目种类多样性始兴及其布散与地球板块构造说和大陆漂移说的关联性等方面，对烟青虫起源地的推断作了解析。这样的解析思路尚待完善。

致谢：西北农林科技大学花保祯博士在本文撰写过程中提供热诚帮助，提出诸多修改意见，谨致谢意。

参考文献 (References)

Chen YX, 1999. Fauna Sinica Insecta: Lepidoptera Noctuidae. Beijing: Science Press. 144–147. [陈一心, 1999. 中国动物志·鳞翅目夜蛾科. 北京: 科学出版社. 144–147.]

Cho S, Mitchell A, Mitter C, Regier J, 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.

Fang QQ, Cho S, Regier JC, Mitter C, Matthews M, Poole RW, Friedlander TP, Zhao S, 1997. A new nuclear gene for insect phylogenetics: Dopa decarboxylase is informative of relationships with in Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Syst. Biol.*, 46(2): 269–283.

Fang QQ, Mitchell A, Regier JC, Mitter C, Friedlander TP, Poole RW, 2000. Phylogenetic utility of the nuclear gene dopa decarboxylase in noctuoid moths (Insecta: Lepidoptera: Noctuoidea). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 15(3): 473–486.

Guenée A, 1852. Histoire naturelle des insectes. Species Général des Lépidoptères Ⅵ. Roret. 178–179.

Gullan PJ, Cranston PS, 2005. The Insects: An Outline of Entomology. Malden: Blackwell Publishing. 228.

Hardwick DF, 1965. The corn earworm complex. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97(40): 1–247.

Hardwick DF, 1970. A generic revision of the North American Heliothidinae (Lepidoptera: Noctuidae). *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 102(S73): 5–59.

Hua BZ, Yuan F, Yang CJ, Wang LG, Lei YX, Zhao SF, 1996. Occurrence and distribution of the oriental tobacco budworm *Helicoverpa assulta* (Guenée) and the cotton bollworm *H. armigera* (Hübner) in tobacco field of Shaanxi. *Acta Tabacaria Sinica*, 3(2): 8–11. [花保祯, 袁锋, 杨从军, 王利国, 雷耀先, 赵淑芳, 1996. 烟青虫和棉铃虫在陕西烟区的地理分布及其成因. 中国烟草学报, 3(2): 8–11.]

Keegan KL, Lafontaine JD, Wahlberg N, Wagner DL, 2019. Towards resolving and redefining Amphipyrinae (Lepidoptera, Noctuoidea, Noctuidae): A massively polyphyletic taxon. *Syst. Entomol.*, 44(2): 451–464.

Li R, Ning C, Huang L, Dong J, Li X, Wang C, 2017. Expressional divergences of two desaturase genes determine the opposite ratios of two sex pheromone components in *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 90: 90–100.

Matthews M, 1991. Classification of the Heliothinae. Natural Resource Institut. 1–195.

Matthews M, 1999. Heliothine Moths of Australia: A Reference Guide to Pest Bollworms and Related Noctuid Groups. Melbourne: CSIRO Publishing. 106–199.

Mitchell A, Cho S, Regier JC, Mitter C, Poole RW, Matthews M, 1997. Phylogenetic utility of elongation factor-1 alpha in noctuoidea (Insecta: Lepidoptera): The limits of synonymous substitution. *Mol. Biol. Evol.*, 14(4): 381–390.

Mitchell A, Mitter C, Regier JC, 2000. More taxa or more characters revisited: Combining data from nuclear protein-encoding genes for phylogenetic analyses of Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera). *Syst. Biol.*, 49(2): 202–224.

Mitchell A, Regier JC, Mitter C, 2006. Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): Evidence from two protein-coding nuclear genes. *Syst. Entomol.*, 31(1): 21–46.

Pogue MG, 2013. Revised status of *Chloridea* duncan and (Westwood), 1841, for the *Heliothis virescens* species group (Lepidoptera: Noctuidae: Heliothinae) based on morphology and three genes. *Syst. Entomol.*, 38(3): 523–542.

Poole RW, 1995. Noctuoidea. Noctuidae (part). Cuculliinae, Stiriinae, Psaphidinae (part). The moths of America North of Mexico, Fascicle 26.1. The wedge entomological research foundation, Washington, D.C. 1–249.

Price PW, 1981. Insect Ecology. New York: Wiley. 444–445.

Prokopy RJ, Owens ED, 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 28: 337–364.

Regier JC, Mitter C, Mitter K, Cummings MP, Bazinet AL, Hallwachs W, Janzen DH, Zwick A, 2017. Further progress on the phylogeny of Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera) using an expanded gene sample. *Syst. Entomol*., 42(1): 82–93.

Ren M, Wang Z, Mu J, Liu Y, Zhang X, 2009. Overview of species and distribution of tobacco germplasm resources in China. *Chinese Tobacco Science*, 30(B12): 8–14. [任民, 王志德, 牟建民, 刘艳华, 张兴伟, 2009. 我国烟草种质资源的种类与分布概况. 中国烟草科学, 30(B12): 8–14.]

Rota J, Zacharczenko BV, Wahlberg N, Zahiri R, Schmidt BC, Wagner DL, 2016. Phylogenetic relationships of Acronictinae with discussion of the abdominal courtship brush in Noctuidae (Lepidoptera). *Syst. Entomol.,* 41(2): 416–429.

Speidel W, Fänger H, Naumann CM, 1996. The phylogeny of the Noctuidae (Lepidoptera). *Syst. Entomol.,* 21(3): 219–252.

Strahler AN, Strahler AH, 1974. Introduction to Environmental Science. Santa Barbara: Hamilton Publishing Company. 188–191.

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.]

Tang QB, Yan YH, Zhao XC, Wang CZ, 2005. Testes and chromosomes in interspecific hybrids between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta. Chinese Science Bulletin*, 50(11): 1103–1108. [汤清波, 阎云花, 赵新成, 王琛柱, 2005. 棉铃虫和烟青虫杂交子一代幼虫的精巢和染色体观察. 科学通报, 50(11): 1103–1108.]

Wang CZ, 2006. Understand the biological species concept from the hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*. *Chinese Science Bulletin*, 51(21): 2573–2575. [王琛柱, 2006. 从棉铃虫和烟青虫的种间杂交理解生物学物种概念. 科学通报, 51(21): 2573–2575.]

Wang CZ, Dong JF, 2000. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chinese Science Bulletin*, 45(20): 2209–2212. [王琛柱, 董钧锋, 2000. 棉铃虫和烟青虫的种间杂交. 科学通报, 45(20): 2209–2212.]

Wang CZ, Qing JD, 2007. Insect-plant co-evolution: Multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. *Chinese Bulletin Entomology*, 44(3): 3–11. [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.]

Wang HL, Zhao CH, Wang CZ, 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera, H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 35(6): 575–583.

Zahiri R, Kitching IJ, Lafontaine JD, Mutanen M, Kaila L, Holloway JD, Wahlberg N, 2011. A new molecular phylogeny offers hope for a stable family level classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). *Zool. Scr.,* 40(2): 158–173.

Zahiri R, Lafontaine D, Schmidt C, Holloway JD, Wahlberg N, 2013. Relationships among the basal lineages of Noctuidae (Lepidoptera, Noctuoidea) based on eight gene regions. *Zool. Scr.,* 42(5): 488–507.

Zhao XC, Dong JF, Tang QB, Yan YH, Gelbic I, Van Loon JJ, Wang CZ, 2005. Hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta*: Development and morphological characterization of F1 hybrids. *Bull. Entomol. Res.,* 95(5): 409–416.