



鲁智慧, 陈亚平, 周媛春, 和淑琪, 李浩, 包禹优, 桂富荣. 不同寄主植物继代饲养后草地贪夜蛾幼虫生理酶活性差异 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (6): 1361–1368.

不同寄主植物继代饲养后草地贪夜蛾幼虫 生理酶活性差异

鲁智慧¹, 陈亚平¹, 周媛春², 和淑琪¹, 李浩¹, 包禹优¹, 桂富荣^{1,3*}

(1. 云南农业大学植物保护学院 省部共建云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 昆明 650201;

2. 云南省植保植检站, 昆明 650034; 3. 云南省高原特色农业产业研究院, 昆明 650201)

摘要: 为了明确继代饲喂不同寄主植物对草地贪夜蛾幼虫体内生理酶活性的影响, 在室内分别用3种寄主植物叶片饲养草地贪夜蛾多代, 测定其F₃代5龄幼虫体内保护酶(SOD, POD, CAT)、消化酶(脂肪酶、胃蛋白酶和α-淀粉酶)和解毒酶(GSTs, CarEs, CYP450s)活性差异, 并分析不同寄主植物次生代谢物含量与幼虫体内酶活及其生长发育的相关性。结果表明, 取食马铃薯叶片的F₃代幼虫总发育历期最长, 取食小麦的最短, 两者间差异显著; 小麦叶片中的单宁、总酚、类黄酮和生物碱含量均显著低于玉米和马铃薯; 草地贪夜蛾幼虫体内保护酶活性均为取食小麦叶片的最低, 取食马铃薯叶片的最高, 其中取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾体内POD和SOD酶活性达取食小麦的1.34和1.26倍; 以3种寄主为食的F₃代幼虫脂肪酶和α-淀粉酶活性变化不大, 但持续饲喂马铃薯叶片3个世代可导致草地贪夜蛾幼虫体内胃蛋白酶活性显著升高, 达10.502 U/mg prot, 为持续饲喂玉米叶片幼虫(1.508 U/mg prot)的6.96倍以上。连续饲喂3种寄主叶片后的幼虫GSTs和CarEs活性无显著性差异, 但取食玉米叶片的幼虫体内细胞色素P450s(CYP450s)活性显著高于取食小麦和马铃薯的幼虫。可见, 连续多代取食次生物质含量不同的寄主植物会使草地贪夜蛾体内部分酶活性发生变化, 并对幼虫的生长发育产生影响。

关键词: 草地贪夜蛾; 消化酶; 保护酶; 解毒酶; 次生代谢物

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858(2020)06-1361-08

Effects of multi-generation feeding with different host plants on activities of enzyme in *Spodoptera frugiperda* larvae

LU Zhi-Hui¹, CHEN Ya-Ping¹, ZHOU Ai-Chun², HE Shu-Qi¹, LI Hao¹, BAO Yu-You¹, GUI Fu-Rong^{1,3*} (1. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Bioresources in Yunnan, Plant Protection College of Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 2. Yunnan Plant Protection and Quarantine Station, Kunming 650034, China; 3. Yunnan Plateau Characteristic Agriculture Industry Research Institute, Kunming 650201, China)

Abstract: To fully understand the impact of multi-generation feeding with different host plants on the activities of enzymes in fall armyworm (FAW), *Spodoptera frugiperda* larvae, referred to as the leaves of three host plants (maize, wheat and potato) were used as the food for FAW larvae from the first generation to the third generations of 5th instar, and the activities of protective enzymes (superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT)), digestive enzymes (lipase, pepsin and α-amylase)

基金项目: 云南省科技重大专项云南省绿色食品国际合作研究中心(YEFICRC)项目(2019ZG00910); 国家重点研发计划(2019YFD0300101)

作者简介: 鲁智慧, 女, 1997年生, 硕士研究生, 主要从事入侵生物研究, E-mail: 962196361@qq.com

* 通讯作者: 桂富荣, 男, 博士, 教授, 主要从事入侵生物研究工作, E-mail: furonggui18@sina.com

收稿日期 Received: 2020-10-11; 接受日期 Accepted: 2020-10-30

and detoxification enzymes (glutathione S-transferase (GSTs) , carboxylesterase (CarEs) and cytochrome P450s (CYP450s) were determined in the 5th instar of *S. frugiperda*, the analysis of the correlations among the development, the enzymes activities in FAW larvae and the concentrations of secondary metabolites in host plants were also conducted. The results showed that the larval development duration was longest when fed on potato leaves and shortest fed on wheat leaves, and the difference was significant. The concentrations of total phenols, tannins, flavonoids and alkaloid in the maize and potato leaves were significantly higher than those in wheat. The activities of CAT, POD and SOD in larvae fed on potato leaves were highest, while those in the larvae fed on wheat leaves were lowest. Besides, the POD and SOD activities in larvae fed on potato leaves were 1.34 and 1.26 times higher than those in larvae fed on wheat leaves, while the activities of pepsin in larvae fed on potato leaves (10.502 U/mg. prot) were more than 6.96 times of those in larvae fed on maize leaves (1.508 U/mg. prot) , and there was no significant difference in the activities of lipase and α -amylase between FAW that fed on three host plant leaves. Moreover, the activities of CYP450s in *S. frugiperda* fed on maize leaves were significantly higher than that fed on wheat and potato leaves, however, the activities of GSTs and CarEs larvae those fed on different host plant leaves had no significant difference. In summary, multi-generation feeding with different host plants may has different concentrations of secondary metabolites, and the activities of enzymes in FAW had changed and the development duration of larvae were different.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; digestive enzymes; protective enzymes; detoxification enzymes; secondary metabolites

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) 是鳞翅目夜蛾科灰翅夜蛾属的一种多食性昆虫, 原产于美洲, 2019 年 1 月在云南省普洱市江城首次发现其危害, 2019 年 10 月已在我国 26 个省 (自治区、直辖市) 的 1 518 个县 (区、市) 分布, 见虫面积 100 多万 hm^2 (姜玉英等, 2019; 王磊等, 2019a) , 2020 年呈现出类似的扩张动态 (王磊等, 2020) , 对我国粮食安全构成重大威胁。

草地贪夜蛾寄主种类繁多, 有包括禾本科、菊科、豆科等 76 科 353 种寄主植物 (Montezano *et al.* , 2018; 王磊等, 2019b) 。研究表明寄主植物能够影响昆虫生长发育及繁殖力, 如取食小麦的草地贪夜蛾生长发育速度较取食玉米的快 (吕亮等, 2020) 。以玉米、水稻、甘蔗饲喂草地贪夜蛾后, 取食玉米的幼虫发育历期最短, 取食水稻的最长, 而取食玉米时其低龄幼虫存活率最高, 蛹重也显著大于取食甘蔗和水稻的幼虫 (吴正伟等, 2019) 。此外, 寄主植物还能对草地贪夜蛾体内的生理代谢酶活性产生影响。王芹芹等 (2020) 研究表明, 饲喂小麦 48 h 后草地贪夜蛾体内谷胱甘肽 S-转移酶活性和多功能氧化酶活性较取食玉米的显著上升。类似的研究结果也存在于其他一些鳞翅目幼虫中, 例如美国白蛾 *Hyphantria cunea* 取

食类黄酮含量最高的西府海棠时 GSTs 活性最低, 但 CarEs 和 P450 酶活性最高, 取食总酚含量最高的臭椿后 CarEs 和 GSTs 活性均较低, 由此说明取食次生物质含量不同的寄主植物后可诱导美国白蛾一系列酶系活性的变化 (李路莎等, 2018) 。事实上, 植物体内化学成分尤其是次生物质含量变化可以诱导植食性昆虫的生理特性发生变化, 植物利用次生代谢物质对昆虫进行胁迫, 从而影响植食性昆虫的生长发育, 而昆虫则通过改变体内酶的活性以响应植物的胁迫作用, 减少寄主植物次生物质对机体的危害 (Saha *et al.* , 2012) 。

草地贪夜蛾寄主范围广泛, 探究寄主植物次生物质含量差异对该虫酶活性的影响, 明确其对寄主植物的长期选择适应可塑性机制对科学防控该虫及保障农业生产安全具有重要意义。本研究以 3 大主要粮食作物 (玉米、小麦、马铃薯) 的叶片连续饲喂草地贪夜蛾 3 代后, 比较其 5 龄幼虫体内消化酶、保护酶及解毒酶活性的差异, 并分析了这 3 类酶活性与寄主植物叶片次生物质含量的关系, 以明确不同寄主植物继代饲喂对草地贪夜蛾幼虫体内代谢酶活性及其生长发育的影响, 为进一步探究草地贪夜蛾的寄主选择适应机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试虫源

草地贪夜蛾于 2019 年 5 月采自云南省玉溪市元江县 (101°58'E, 23°35'N, 海拔 421 m), 在人工气候箱 (MG-300A, 上海一恒科学仪器有限公司) 内饲养 10 代以上 (温度 $27 \pm 0.5^\circ\text{C}$, RH $70\% \pm 5\%$, 光周期 L:D = 16 h:8 h)。成虫羽化后, 以雌:雄 = 1:1 配对, 取同一雌虫产下的卵用于实验。

1.1.2 供试寄主植物

选择受草地贪夜蛾危害较严重的两种禾本科粮食作物: 玉米 *Zea mays* L. (品种: 中农甜 488) 和小麦 *Triticum aestivum* L. (品种: 华高 55) 以及云南山区主要粮食作物马铃薯 *Solanum tuberosum* L. (品种: 云南传统品种黄皮黄心马铃薯)。

购买上述寄主植物种子, 在实验室内用花盆种植, 所用土壤在种植前用压力蒸汽灭菌锅 (型号: LT-CPS, 立德泰勃科学仪器有限公司) 进行灭菌消毒处理。将所有寄主植物置于 $1.6 \text{ m} \times 0.9 \text{ m} \times 1.1 \text{ m}$ 的笼子中 (300 目纱网覆盖) 栽培, 常规管理, 在生长期不施用任何化肥和农药, 每 2 d 随机更换花盆位置。待玉米发育至 6 叶期、小麦株高 10 cm、马铃薯株高 30 cm 时采集叶片饲喂草地贪夜蛾幼虫。

1.2 试验方法

1.2.1 试虫饲养

试虫饲养及发育历期观察参照赵文杰等 (2019) 的方法并稍作改进。

1.2.2 草地贪夜蛾体内酶活测定

酶活测定及样本处理方法参照鲁智慧 (2020) 的方法并稍做改进。试剂盒购自南京建成生物工程研究所、上海优选生物科技有限公司。按照说明书所述应用该试剂盒分别测定并计算出饲喂不同寄主植物至 5 龄的 F_3 代草地贪夜蛾体内消化酶 (胃蛋白酶、 α -淀粉酶、脂肪酶)、保护酶 (过氧化物酶、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶)、及解毒酶 (谷胱甘肽-S 转移酶、羧酸酯酶、细胞色素 P450s) 的活性。每个酶活性测定取 4 个样本, 每个样本重复 3 次。

1.2.3 寄主植物次生物质含量测定

采用南京建成生物工程研究所和上海纪宁实

业有限公司的试剂盒。收集试验 1.2.1 中用于饲喂草地贪夜蛾幼虫的 3 种寄主植物叶片, 按照试剂盒说明书测定并计算叶片内的次生代谢物质 (总酚、单宁、类黄酮、生物碱) 含量。每种植物设 4 个样本, 每个样本重复 3 次。

1.3 统计分析

3 种寄主植物饲养的 F_3 代草地贪夜蛾 5 龄幼虫各酶活和寄主植物次生代谢物、幼虫生长发育历期数据的统计和分析均采用 Excel 2019 和 SPSS 22.0 软件进行处理。应用单因素 (One-way ANOVA) 检验, 采用 Duncan's 新复极差法 ($P = 0.05$) 对比数据间的差异显著性, 用 Pearson 线性相关性分析法进行数据间相关性分析 ($P = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 取食不同寄主植物后 F_3 代草地贪夜蛾幼虫发育历期

以不同寄主植物饲养的 F_3 代草地贪夜蛾幼虫历期存在差异 (表 1)。取食马铃薯叶片的 1~2 龄幼虫历期均长于取食另外两种寄主, 且在 2 龄时差异显著 ($P < 0.05$); 玉米叶上 3~5 龄幼虫历期均长于小麦和马铃薯上, 尤其以 3 龄幼虫差异显著 ($P < 0.05$); 进入 6 龄后, 玉米上幼虫历期显著缩短, 仅为 3.2 d, 而取食小麦和马铃薯的均在 4.35 d 以上。就整个幼虫发育历期来看, 取食马铃薯和玉米的较长, 分别为 17.6 d、16.9 d; 而小麦上的较短, 为 12.8 d。

2.2 3 种寄主植物叶片次生代谢物含量

3 种寄主植物叶片中单宁 (图 1-A) 和类黄酮 (图 1-C) 含量均存在显著性差异 ($P < 0.05$)。其中马铃薯叶片中单宁含量 (42.83 mg/g) 显著高于玉米 (28.80 mg/g) 和小麦 (17.12 mg/g)。玉米叶中类黄酮含量达 1.86 mg/g, 为马铃薯叶中的 1.75 倍 ($P < 0.05$), 小麦叶片中的类黄酮含量更低, 仅为 0.49 mg/g。小麦中的总酚含量 (8.20 $\mu\text{mol/g}$) 显著低于玉米 (15.62 $\mu\text{mol/g}$) 和马铃薯叶片 (13.91 $\mu\text{mol/g}$) (图 1-B, $P < 0.05$); 玉米与马铃薯叶片中的生物碱含量分别为 213.39 ng/mL 和 221.77 ng/mL, 差异不显著 (图 1-D), 但显著高于小麦 (95.27 ng/mL) ($P < 0.05$)。

表 1 取食不同寄主植物后草地贪夜蛾 F_3 代幼虫发育历期 (d)Table 1 Development period of *Spodoptera frugiperda* larvae after fed on different host plants

寄主植物 Host plant	发育历期 (d) Development period						幼虫历期 (d) Larval duration
	1 龄	2 龄	3 龄	4 龄	5 龄	6 龄	
	1 st instar	2 nd instar	3 rd instar	4 th instar	5 th instar	6 th instar	
玉米 Maize	2.183 ± 0.043 ab	2.099 ± 0.076 b	3.525 ± 0.132 a	2.932 ± 0.071 a	3.121 ± 0.111 a	3.169 ± 0.094 b	16.915 ± 0.228 a
小麦 Wheat	2.111 ± 0.033 b	2.178 ± 0.043 b	1.167 ± 0.040 c	1.549 ± 0.063 b	1.211 ± 0.049 b	4.500 ± 0.090 a	12.750 ± 0.156 b
马铃薯 Potato	2.286 ± 0.054 a	2.386 ± 0.102 a	2.614 ± 0.112 b	2.743 ± 0.086 a	3.043 ± 0.086 a	4.370 ± 0.190 a	17.565 ± 0.298 a

注: 表中数值为平均值 ± 标准误。同列数据后具相同小写字母者表示发育历期差异不显著 ($P < 0.05$)。Note: Data in the table are mean ± SE, and same lowercase letters in the same column indicate no significant difference in development period ($P < 0.05$).

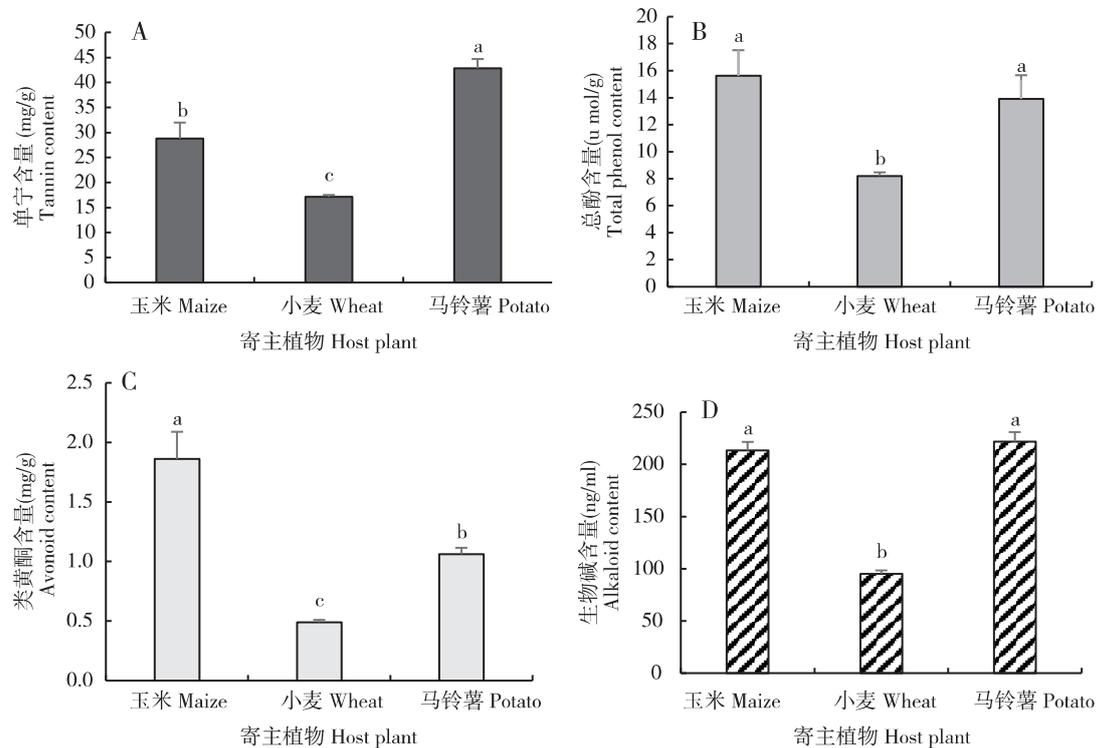


图 1 3 种寄主植物叶片中各类次生代谢物质含量

Fig. 1 Contents of secondary metabolites in leaves of three host plants

注: 表中数值为平均值 ± 标准误。同图中数据后具相同小写字母表示叶片内次生代谢物质含量差异不显著 ($P < 0.05$)。

Note: Data in table are mean ± SE, and same lowercase letters in the same figure indicate no significant difference in host plant secondary metabolites ($P < 0.05$).

2.3 取食不同寄主植物对草地贪夜蛾 F_3 代体内保护酶、消化酶及解毒酶活性的影响

取食玉米、小麦、马铃薯叶片至 F_3 代时, 草地贪夜蛾体内酶活性变化情况如表 2 所示。草地

贪夜蛾幼虫 CAT、POD、SOD 活性均为取食马铃薯叶片的最高, 取食玉米叶片的次之, 取食小麦叶片的最低。5 龄幼虫体内过氧化氢酶 (CAT) 活性差异不显著, 但过氧化物酶 (POD) 和超氧化

物歧化酶 (SOD) 活性存在显著性差异 ($P < 0.05$), 其中取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾体内 POD 和 SOD 活性分别达 48.070 U/mg. prot 和 6.878 U/mg. prot, 而取食小麦的幼虫体内 POD 和 SOD 活性仅为 35.908 U/mg. prot 和 5.434 U/mg. prot。取食不同寄主植物的 F_3 代草地贪夜蛾幼虫体内 α -淀粉酶和脂肪酶活性均无显著性变化, 但胃蛋白酶活性变化明显 ($P < 0.05$), 其中以马铃薯叶片为食的草地贪夜蛾幼虫胃蛋白酶活性显著升高, 达 10.502 U/mg. prot, 分别为取食玉米叶片

(1.508 U/mg. prot)、小麦叶片 (3.926 U/mg. prot) 幼虫的 6.96 倍、2.67 倍。

上述 3 种寄主喂食 3 代后草地贪夜蛾幼虫体内细胞色素 P450s (CYP450s) 活性产生了显著变化 ($P < 0.05$), 其中, 取食玉米叶片上的幼虫 CYP450s 活性显著高于取食小麦和马铃薯, 为 8.995 ng/mL, 最低的是取食小麦的 (7.069 ng/mL)。 F_3 代幼虫谷胱甘肽-S 转移酶 (GSTs) 和羧酸酯酶 (CarEs) 活性无显著性差异。

表 2 取食不同寄主植物的草地贪夜蛾 F_3 代保护酶、消化酶及解毒酶活性

Table 2 Activities of three groups of enzymes of *Spodoptera frugiperda* feeding on different host plants

酶 Enzyme	寄主植物 Host plant		
	玉米 Maize	小麦 Wheat	马铃薯 Potato
过氧化氢酶 Catalase CAT (U/mg. prot)	25.433 ± 3.818 a	23.612 ± 3.713 a	26.039 ± 3.222 a
过氧化物酶 Peroxidase POD (U/mg. prot)	37.900 ± 3.040 b	35.908 ± 1.064 b	48.070 ± 0.931 a
超氧化物歧化酶 (U/mg. prot) Superoxide Dismutase SOD	6.245 ± 0.378 a	5.434 ± 0.079 b	6.878 ± 0.253 a
胃蛋白酶 (U/mg. prot) Pepsin	1.508 ± 0.195 c	3.926 ± 1.119 b	10.502 ± 0.626 a
α -淀粉酶 (U/mg. prot) α -amylase AMS	0.100 ± 0.005 a	0.106 ± 0.009 a	0.111 ± 0.010 a
脂肪酶 (U/g. prot) Lipase LPS	14.135 ± 3.411 a	13.214 ± 0.501 a	10.970 ± 2.022 a
谷胱甘肽-S 转移酶 (U/mg. prot) Glutathion-S-transferase GSTs	14.439 ± 0.522 a	14.840 ± 1.123 a	12.276 ± 0.928 a
羧酸酯酶 (U/mg. prot) Carboxylesterase CarEs	95.922 ± 12.357 a	109.454 ± 15.905 a	73.030 ± 17.217 a
细胞色素 P450 酶 (Ng/mL) Cytochrome P450s CYP450s	8.995 ± 0.224 a	8.039 ± 0.316 b	7.069 ± 0.264 c

注: 表中数值为平均值 \pm 标准误, 同行数据后具相同小写字母表示幼虫酶活性差异不显著 ($P < 0.05$)。Note: Data in the table are mean \pm SE, and same lowercase letters in the same row indicate no significant difference of enzyme activities ($P < 0.05$).

2.4 草地贪夜蛾酶活性与寄主植物叶片内次生代谢物含量间关系

皮尔森线性相关系数分析 (表 3) 表明, 过氧化氢酶 (CAT) 活性与总酚、单宁含量呈正相关关系, 与类黄酮、生物碱含量为负相关关系。超氧化物歧化酶 (SOD) 及脂肪酶的活性与总酚、单宁含量间均为负相关, 而与类黄酮及生物碱间的关系均为正相关, 其中 SOD 与生物碱含量间的正相关关系显著 ($r_{(SOD, 生物碱)} = 0.550$)。4 种次生物质含量与过氧化物酶 (POD) 活性间均为正相关关系, 而与谷胱甘肽-S 转移酶 (GSTs) 间的关

系则均为负相关。消化酶中的 α -淀粉酶活性与单宁含量呈负相关关系, 与其余 3 种次生物质含量间均为正相关。除类黄酮外, 草地贪夜蛾幼虫体内胃蛋白酶活性与其余植物次生代谢物含量间均有一定的正相关关系; 草地贪夜蛾的 3 种解毒酶中, 仅羧酸酯酶 (CarEs) 活性与寄主植物单宁含量间有显著负相关关系 ($r_{(CarEs, 单宁)} = -0.549$), 而细胞色素 P450s (CYP450s) 与寄主植物总酚、单宁、类黄酮有正相关关系, 与生物碱含量间有负相关关系。

表 3 草地贪夜蛾体内酶活性与寄主植物次生代谢物质含量间的皮尔森线性相关系数

Table 3 Pearson's linear correlation coefficient between the activities of enzymes in *Spodoptera frugiperda* and the content of secondary metabolites in plant leaves

酶 Enzyme	次生代谢物 Secondary metabolites			
	总酚 Total phenols	单宁 Tannin	类黄酮 Flavonoid	生物碱 Alkaloid
过氧化氢酶 (U/mg. prot) Catalase CAT	0.169	0.248	-0.06	-0.086
过氧化物酶 (U/mg. prot) Peroxidase POD	0.047	0.089	0.349	0.461
超氧化物歧化酶 (U/mg. prot) Superoxide Dismutase SOD	-0.334	-0.24	0.339	0.550*
胃蛋白酶 (U/mg. prot) Pepsin	0.145	0.022	-0.226	0.218
α -淀粉酶 (U/mg. prot) α -amylase AMS	0.123	-0.386	0.061	0.039
脂肪酶 (U/g. prot) Lipase LPS	-0.171	-0.503	0.046	0.122
谷胱甘肽-S 转移酶 (U/mg. prot) Glutathion-S-transferase GSTs	-0.058	-0.328	-0.021	-0.263
羧酸酯酶 (U/mg. prot) Carboxylesterase CarEs	0.183	-0.549*	-0.003	-0.186
细胞色素 P450 酶 (Ng/mL) Cytochrome P450s CYP450s	0.242	0.47	0.267	-0.118

注: 表中数值为皮尔森相关系数 r 。* 表示相关性在 0.05 级别 (双尾) 显著。Note: The value in the table is Pearson's correlation coefficient (r), and * Indicates correlation is significant at the 0.05 level (two-tailed).

3 结论与讨论

次生物质是植物抵御植食性昆虫为害的主要化学物质, 昆虫进食时这些物质连同植物组织一起进入昆虫体内, 可对昆虫的机体产生胁迫作用, 破坏昆虫细胞内的自由基代谢平衡, 影响昆虫的生长发育, 因此植食性昆虫通过一系列的防御行为, 如改变体内生理酶的活性, 来减少次生物质的胁迫作用 (Piskorski *et al.*, 2011)。昆虫体内的超氧化物歧化酶 (SOD) 能够催化超氧离子自由基歧化, 过氧化物酶 (POD) 能清除动植物体内的过氧化氢和毒性物质并参与活性氧的代谢, 过氧化氢酶 (CAT) 能将过量的 H_2O_2 催化为水和氧气, 对生物体起到保护作用 (Zámocky *et al.*, 1999; 董亮等, 2013)。在前期研究中, 笔者发现以总酚、单宁、类黄酮含量均较高的马铃薯叶片饲喂 F_1 代草地贪夜蛾幼虫后, 其体内 POD、SOD 和 CAT 活性均显著升高 (鲁智慧等, 2020), 而连续饲喂至 F_3 代时以高次生物质 (总酚、单宁、类黄酮和生物碱) 含量的叶片 (马铃薯、玉米) 为食的草地贪夜蛾幼虫体内 3 种保护酶活性依然高

于取食较低次生物质含量的寄主植物 (小麦) 的幼虫, 且以玉米、马铃薯为食的幼虫总发育历期显著长于以小麦为食的幼虫, 说明次生物质含量高的寄主植物对草地贪夜蛾保护酶活性有激活作用, 同时会使幼虫发育历期延长。但幼虫体内保护酶活性低、发育历期短并不意味着小麦是草地贪夜蛾的最适寄主植物。吕亮等 (2020) 研究表明, 草地贪夜蛾取食小麦时, 生长发育速度较取食玉米的快, 但其食物利用效率、种群繁殖能力等均低于取食玉米。巴吐西等 (2019) 也发现取食小麦后草地贪夜蛾幼虫存活率、化蛹率、羽化率和世代存活率也均低于取食玉米, 因此, 取食玉米最有利于草地贪夜蛾的生存和繁衍。用马铃薯、玉米和小麦继代饲养后, F_1 代与 F_3 代草地贪夜蛾幼虫胃蛋白酶活性均表现为玉米 < 小麦 < 马铃薯。蛋白酶能将食物中的蛋白质水解为氨基酸, 为昆虫的生长和繁殖提供氮源, 因此取食小麦和马铃薯后, 幼虫体内的胃蛋白酶活性升高可能是草地贪夜蛾对非最适寄主植物适应可塑性发挥作用的结果。

杂食性昆虫对植物次生代谢物质起分解代谢作用的酶主要有谷胱甘肽-S 转移酶 (GSTs)、羧酸

酯酶 (CarEs) 和细胞色素 P450s (CYP450s) 等, 这些酶的活性会随着所取食寄主植物的不同而发生变化 (Després *et al.*, 2007), 如取食含次生物质含量低的寄主后亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 的解毒酶 (CYP450s, CarEs, GSTs) 活性低 (Huang *et al.*, 2017)。美国白蛾 *Hyphantria cunea* 取食类黄酮含量高的寄主后 GSTs 活性最低, CarEs 和 P450 酶的活性最高, 而以总酚含量高的寄主为食后, CarEs 和 GSTs 活性均较低 (李路莎等, 2018)。定量摄入肉桂酸和香豆素后斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 中肠中 CarEs 活性分别提高了 1.67 倍和 1.37 倍, 肪体中 P450 酶含量比对照增加了 2.93 倍和 14.50 倍 (王瑞龙等, 2012)。本研究显示, 以次生物质 (总酚、单宁、类黄酮和生物碱) 含量不同的寄主植物继代饲喂后, 草地贪夜蛾 F_3 代幼虫体内细胞色素 P450 酶活性变化与各寄主叶片内类黄酮含量变化趋势基本一致, 取食类黄酮含量最高的玉米后幼虫 CYP450s 含量也最高, 而马铃薯叶片内类黄酮含量虽然也相对较高, 但 CYP450s 活性并不高, 这可能是由于取食该寄主的幼虫体内 3 种保护酶特别是 POD 和 SOD 的活性均较高, 从而减轻了类黄酮的毒害作用; 其余两种解毒酶 CarEs、GSTs 活性未发生显著性变化, 可能是由于草地贪夜蛾对于不同寄主植物的适应可塑性强; 经过连续 3 代的同一寄主植物取食后草地贪夜蛾已逐步适应了这些寄主, 且多代持续保持高解毒酶活性需要大量消耗幼虫为了进行其余生命活动而储备的能量 (Rivero *et al.*, 2011), 不利于种群繁衍。Gui 等 (2020) 对草地贪夜蛾的基因组学分析结果显示入侵中国的草地贪夜蛾细胞色素 P450 基因家族与其余鳞翅目昆虫相比显著扩增 (达 425 个, 为近缘种斜纹夜蛾的 3 倍左右), 其中有 283 个基因为草地贪夜蛾所特有, 并推测这种扩增现象可能与草地贪夜蛾的高度杂食性有关, 这些新扩增的 P450 基因家族成员在对有毒物质的代谢及抗药性的发展中起到了至关重要的作用, 因此经过多代饲喂后草地贪夜蛾幼虫体内 CarEs 和 GSTs 活性趋于稳定, 从而将更多能量用于生长发育和繁殖活动, 仅剩下对草地贪夜蛾来说解毒功能较强的 CYP450s 酶系继续承担对寄主次生物质的代谢作用。

综上所述, 草地贪夜蛾对不同寄主植物的适应可塑性较强, 其体内各类酶可协同发挥作用, 当种群繁衍至 F_3 代时消化酶中的脂肪酶和 α -淀粉

酶活性变化减小, 仅胃蛋白酶活性保持显著性变化以便适应非最适寄主植物, 提高保护酶活性以减轻寄主次生物质对虫体的大部分危害, 剩余的少量有毒物质仅由解毒酶中解毒代谢功能较强的 CYP450s 进行分解, 以减少对虫体的能量消耗。通过各种酶系共同维持幼虫机体内的代谢平衡, 从而最大程度减少额外的能量消耗。本研究仅通过生理酶活性和发育历期长短来初步探索草地贪夜蛾对不同寄主植物的适应机制, 其中的分子适应机理还有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Ba TX, Zhang YH, Zhang Z, *et al.* The host preference and population life tables of *Spodoptera frugiperda* [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (1): 17–23. [巴吐西, 张云慧, 张智, 等. 草地贪夜蛾对小麦和玉米的产卵选择性及其种群生命表 [J]. 植物保护, 2020, 46 (1): 17–23]
- Després L, David JP, Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals [J]. *Trends in Ecology Evolution*, 2007, 22 (6): 298–307.
- Dong L, He YZ, Wang YL, Dong ZY, *et al.* Research Progress on Application of Superoxide Dismutase (SOD) [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013, 15 (5): 53–58. [董亮, 何永志, 王远亮, 等. 超氧化物歧化酶 (SOD) 的应用研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2013, 15 (5): 53–58]
- Gui FR, Lan TM, Zhao Y, *et al.* Genomic and transcriptomic analysis unveils population evolution and development of pesticide resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda* [J]. *Protein & Cell*, 2020. <https://doi.org/10.1007/s13238-020-00795-7>.
- Huang XB, Ma JC, Qin XH, *et al.* Biology, physiology and gene expression of grasshopper *Oedaleus asiaticus* exposed to diet stress from plant secondary compounds [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 1–9.
- Jiang YY, Liu J, Xie MC, *et al.* Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019 [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (6): 10–19. [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 等. 2019 年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测 [J]. 植物保护, 2019, 45 (6): 10–19]
- Li LS, Yuan YF, Wu L, *et al.* Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2018, 61 (2): 232–239. [李路莎, 袁郁斐, 武磊, 等. 不同寄主植物对美国白蛾幼虫取食行为及解毒酶活性的影响 [J]. 昆虫学报, 2018, 61 (2): 232–239]
- Lu L, Li YQ, Chen CL, *et al.* Comparison of the feeding and growth characteristics of larvae of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), on corn and wheat [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2020, 63 (5): 597–603. [吕亮, 李雨晴, 陈从良, 等. 草地贪夜蛾幼虫在玉米和小麦上的取食和生长发育特性比较 [J]. 昆虫学报, 2020, 63 (5): 597–603]

- Lu ZH, He SQ, Guo J, *et al.* Effects of host plants on activities of three groups of enzymes in *Spodoptera frugiperda* larvae [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2020, 51 (10): 51–54. [鲁智慧, 和淑琪, 郭晋, 等. 取食不同寄主植物对草地贪夜蛾生理酶活性的影响 [J]. 南方农业学报, 2020, 51 (10): 51–54]
- Marcel Z, Koller F. Understanding the structure and function of catalases: Clues from molecular evolution and *in vitro* mutagenesis [J]. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 1999, 72 (1): 19–66.
- Montezano D. Host Plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. *African Entomology*, 2018, 26 (2): 286–300.
- Piskorski R, Dorn S. How the oligophage codling moth *Cydia pomonella* survives on walnut despite its secondary metabolite juglone [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2011, 57 (6): 744–750.
- Rivero A, Magaud A, Nicot A, *et al.* Energetic cost of insecticide resistance in *Culex pipiens* mosquitoes [J]. *Journal of Medical Entomology*, 2011, 48 (3): 694–700.
- Saha D, Mukhopadhyay A, Bahadur M. Effect of host plants on fitness traits and detoxifying enzymes activity of *Helopeltis theivora*, a major sucking insect pest of tea [J]. *Phytoparasitica*, 2012, 40 (5): 433–444.
- Wang L, Chen KW, Lu YY. Long-distance spreading speed and trend predication of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in China [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 683–694. [王磊, 陈科伟, 陆永跃. 我国草地贪夜蛾入侵扩张动态与发生趋势预测 [J]. 环境昆虫学报, 2019b, 41 (4): 683–694]
- Wang L, Chen KW, Zhong GH, *et al.* Progress for occurrence and management and the strategy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Smith) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (3): 479–487. [王磊, 陈科伟, 钟国华, 等. 重大入侵害虫草地贪夜蛾发生危害、防控研究进展及防控策略探讨 [J]. 环境昆虫学报, 2019a, 41 (3): 479–487]
- Wang L, Lu YY. Spreading trend predication of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in year of 2020 in China [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (5): 1139–1145. [王磊, 陆永跃. 2020年我国草地贪夜蛾蔓延发生趋势及预测 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (5): 1139–1145]
- Wang QQ, Cui L, Wang L, *et al.* Risk analysis of the harm of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* to wheat: The harmfulness of feeding and change of detoxification enzyme activities [J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (1): 63–68. [王芹芹, 崔丽, 王立等. 草地贪夜蛾对小麦的为害风险: 取食为害性及解毒酶活性变化初探 [J]. 植物保护, 2020, 46 (1): 63–68]
- Wang RL, Sun YL, Liang XT, *et al.* Effects of six plant secondary metabolites on activities of detoxification enzymes in *Spodoptera litura* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32 (16): 5191–5198. [王瑞龙, 孙玉林, 梁笑婷, 等. 6种植物次生物质对斜纹夜蛾解毒酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32 (16): 5191–5198]
- Wu ZW, Shi PQ, Zeng YH, *et al.* Population life tables of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed on three host plants [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (6): 59–64. [吴正伟, 师沛琼, 曾永辉, 等. 3种寄主植物饲养的草地贪夜蛾种群生命表 [J]. 植物保护, 2019, 45 (6): 59–64]
- Zhao WJ, He SQ, Lu ZH, *et al.* Direct effects of elevated CO₂ concentration on development of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2019, 41 (4): 736–741. [赵文杰, 和淑琪, 鲁智慧, 等. CO₂浓度升高对草地贪夜蛾生长发育的直接影响 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41 (4): 736–741]
- Zámocký M, Koller F. Understanding the structure and function of catalases: Clues from molecular evolution and *in vitro* mutagenesis [J]. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, 1999, 72 (1): 19–66.