



取食不同寄主植物对草地贪夜蛾幼虫体内 3类酶活性的影响

鲁智慧¹, 和淑琪¹, 郭晋², 陈亚平¹, 胡雪琼^{3*}, 李浩¹, 谢琦¹, 桂富荣^{1,4*}

(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云南省农业环境保护监测站, 昆明 650201; ³云南省气候中心, 昆明 650034; ⁴云南省高原特色农业产业研究院, 昆明 650201)

摘要:【目的】明确取食不同寄主植物对草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)幼虫体内消化酶、保护酶和解毒酶活性的影响,为进一步探究草地贪夜蛾的寄主选择及适应机制提供理论依据。【方法】在室内用玉米、小麦、马铃薯和烟草4种寄主植物叶片饲喂草地贪夜蛾初孵幼虫至5龄,测定取食不同寄主植物后草地贪夜蛾体内消化酶(脂肪酶、胃蛋白酶和 α -淀粉酶)、保护酶[超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)]和解毒酶[谷胱甘肽S-转移酶(GST)、羧酸酯酶(CarE)、多功能氧化酶(MFO)和细胞色素P450(CYP450)]的活性变化,并比较4种寄主植物叶片次生代谢物(总酚、单宁和类黄酮)及营养物质(可溶性糖和可溶性蛋白质)含量,分析草地贪夜蛾幼虫体内酶活性变化与寄主植物次生代谢物及营养物质含量的相关性。【结果】取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫体内脂肪酶和胃蛋白酶活性均高于或显著高于取食其余3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫($P < 0.05$,下同),而取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内 α -淀粉酶活性(0.48 ± 0.08 U/mg)最高,显著高于取食其他3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫。取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫体内SOD和POD活性均显著高于取食其他3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫,而取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CAT活性最高(225.54 ± 51.56 U/mg),是取食玉米叶片草地贪夜蛾幼虫的2.71倍。取食马铃薯和烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内GST、CYP450和MFO活性均高于取食玉米和小麦叶片的草地贪夜蛾幼虫,其中取食马铃薯和烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内GST活性(100.50 ± 4.71 和 98.69 ± 6.21 U/mg)显著高于取食玉米和小麦叶片的草地贪夜蛾幼虫GST活性(54.85 ± 1.94 和 70.62 ± 4.04 U/mg);而CarE活性在取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内最高,为 184.79 ± 9.05 U/g。4种寄主植物叶片中总酚、单宁和类黄酮含量均表现为马铃薯>玉米>小麦>烟草,而可溶性糖含量在小麦叶片最高(18.65 ± 1.08 mg/g),可溶性蛋白含量以马铃薯叶片最高(306.30 ± 29.07 mg/g),烟草叶片的可溶性糖和可溶性蛋白含量均最低。皮尔森线性相关系数分析结果表明,取食不同寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内部分消化酶和保护酶活性与寄主植物营养物质和次生代谢物含量显著相关。【结论】草地贪夜蛾在不同寄主植物上表现出较强的生理可塑性,其幼虫可通过调节体内消化酶活性,最大限度地利用营养物质含量不同的寄主植物,并通过调节保护酶和解毒酶活性增强对寄主植物次生代谢物或有毒物质的适应性,从而实现其寄主谱的扩张。

关键词: 草地贪夜蛾; 消化酶; 保护酶; 解毒酶; 寄生植物; 次生代谢物; 营养物质

中图分类号: S433.4

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2020)10-2461-09

Effects of host plants on activities of three groups of enzymes in *Spodoptera frugiperda* (Smith) larvae

LU Zhi-hui¹, HE Shu-qi¹, GUO Jin², CHEN Ya-ping¹, HU Xue-qiong^{3*},
LI Hao¹, XIE Qi¹, GUI Fu-rong^{1,4*}

(¹Plant Protection College, Yunnan Agricultural University/State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Bioresources in Yunnan, Kunming 650201, China; ²Yunnan Agricultural Environmental Protection Monitoring Station, Kunming 650201, China; ³Yunnan Climate Center, Kunming 650034, China; ⁴Yunnan Plateau Characteristic Agriculture Industry Research Institute, Kunming 650201, China)

Abstract: 【Objective】To clarify the effects of different host plants on activities of three groups of enzymes (digestive enzymes, protective enzymes and detoxification enzymes) in fall armyworm (FAW), *Spodoptera frugiperda* (Smith) lar-

收稿日期: 2020-08-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0300101); 云南省科技重大专项(2019ZG00910)

作者简介: *为通讯作者: 胡雪琼(1976-), 研究员级高级工程师, 主要从事农业气象服务工作, E-mail: 435221713@qq.com; 桂富荣(1973-), 博士, 教授, 主要从事入侵生物研究工作, E-mail: furonggui18@sina.com。鲁智慧(1997-), 研究方向为入侵生物, E-mail: 962196361@qq.com

vae, and provide theoretical basis for further study on host selection and adaptation mechanism of *S. frugiperda*. **[Method]** Leaves of four host plants, including maize, wheat, potato and tobacco, were used to feed FAW larvae from the 1st instar to the 5th instar, and the activities of digestive enzymes (lipase, pepsin, and α -amylase), protective enzymes [superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT)] and detoxification enzymes [glutathione S-transferase (GST), carboxylesterase (CarE), multifunctional oxidase (MFO), cytochrome P450 (CYP450)] in the 5th instar of *S. frugiperda* were determined. The secondary metabolites (total phenols, tannins, flavonoids) and nutrients substance (soluble sugars, soluble proteins) content in the four host plant leaves were tested, and the correlation between enzyme activities in FAW larvae and the contents of secondary metabolites and nutrients in host plants was analyzed. **[Result]** The activities of lipase and pepsin in larvae fed on potato leaves were higher or significantly higher than those in larvae fed on the other three host plant leaves ($P < 0.05$, the same below), while the α -amylase activity in larvae fed on tobacco leaves (0.48 ± 0.08 U/mg) was highest, which was significantly higher than larvae fed on other three host plants. The activities of SOD and POD in larvae fed on potato leaves were significantly higher than those in larvae fed on the other three host plant leaves. The CAT activity (225.54 ± 51.56 U/mg) in larvae fed on tobacco leaves was the highest, which was as 2.71 times as that in larvae fed on maize; the activities of GST, CYP450 and MFO in larvae fed on potato and tobacco leaves were higher than those in larvae fed on maize and wheat leaves, the GST activity in larvae fed on potato and tobacco leaves (100.50 ± 4.71 U/mg and 98.69 ± 6.21 U/mg) were significantly higher than in larvae fed on maize and wheat leaves (54.85 ± 1.94 U/mg and 70.62 ± 4.04 U/mg). The activity of CarE was the highest in larvae that fed on tobacco leaves (184.79 ± 9.05 U/g). The contents of total phenols, tannins, and flavonoids in the four host plant leaves were the highest in potato, followed by corn and wheat, and were the lowest in tobacco. The soluble sugar content was the highest in wheat leaves (18.65 ± 1.08 mg/g), and the soluble protein content was the highest in potato leaves (306.30 ± 29.07 mg/g), soluble sugar content were soluble protein content were the lowest in tobacco leaves. Pearson's linear correlation coefficient indicated that some of the activities of digestive and protective enzymes in *S. frugiperda* larvae fed on different host plants were significantly related to the content of host plant nutrients and secondary metabolites. **[Conclusion]** *S. frugiperda* shows strong physiological plasticity on different host plants. Its larvae may increase the activities of digestive enzymes to absorb as much nutrition as possible from plants, and regulate activities of protective and detoxification enzymes to increase the adaptability to secondary metabolites and toxin substances in host plants. The larvae flexible adaptation ability may be an important reason for the wide range of host plants.

Key words: *Spodoptera frugiperda* (Smith); digestive enzyme; protective enzymes; detoxification enzyme; host plant; secondary metabolites; nutrients substance

Foundation item: The National Key Research and Development Program (2019YFD0300101); Yunnan Key Science and Technology Project (2019ZG009)

0 引言

【研究意义】草地贪夜蛾 [*Spodoptera frugiperda* (Smith)] 俗称秋粘虫, 隶属于鳞翅目 (Lepidoptera) 夜蛾科 (Noctuidae) 灰翅夜蛾属, 该虫对农作物的危害性大、扩张力强, 给美洲、非洲及东南亚地区的农作物生产带来严重损失 (Day et al., 2017; 郭井菲等, 2018)。2019年1月, 草地贪夜蛾首次入侵我国 (姜玉英等, 2019b), 截至2019年10月, 该虫已在我国26个省 (自治区、直辖市) 的1518个市 (区、县) 中被发现, 见虫面积达100多万ha (姜玉英等, 2019a), 对我国粮食安全构成重大威胁。草地贪夜蛾为多食性害虫, 可取食包括玉米、水稻等重要粮食作物在内的76科353种寄主植物 (Montezano et al., 2018), 因此, 探究不同寄主植物对草地贪夜蛾酶活性的影响, 明确草地贪夜蛾对寄主植物的选择适应机制, 对科学防控该虫及保障农业生产安全具有重要意义。**【前人研究进展】**相关研究表明, 寄主植物不同, 草地贪夜蛾

发育历期 (吴正伟等, 2019)、蛹重 (戴钊萱等, 2020)、繁殖力、幼虫存活率和成虫羽化率等生活史特征 (邱良妙等, 2020) 及抗寒能力 (张悦等, 2020) 等均不相同。徐蓬军等 (2019) 研究发现, 与取食玉米的个体相比, 取食非嗜好作物烟草的草地贪夜蛾虽能完成其生活史, 但幼虫发育历期延长, 体重和蛹重减小, 幼虫死亡率高, 适合度显著降低。李定银等 (2020) 研究表明, 取食花生的草地贪夜蛾净增殖率、内禀增长率、繁殖力及幼虫体重和蛹重均高于取食荞麦和生姜的草地贪夜蛾。取食小麦后, 草地贪夜蛾的食物利用率、幼虫存活率和卵孵化率均显著低于取食玉米的草地贪夜蛾 (吕亮等, 2020)。植食性昆虫的发育适合度往往取决于寄主植物的营养价值和防御特性 (Bernays et al., 1994; Dicke and Baldwin, 2010; Wu and Baldwin, 2010), 昆虫的存活率、繁殖力、体重和蛹重等生活史特征通常在以营养最佳、毒素浓度较低的植物为食时增加 (Bernays et al., 1994;

Pérez - Harguindeguy et al., 2003; Unsicker et al., 2008)。不同寄主植物的营养成分及次生代谢物含量不同,从而导致植食性昆虫体内酶活(如消化酶、保护酶和解毒酶等)发生改变。已有研究表明,取食大豆的小地老虎体内保护酶活性高于取食白菜和玉米的小地老虎幼虫(张林林等,2013);取食不同寄主植物的美国白蛾幼虫体内乙酰胆碱酯酶(AchE)、谷胱甘肽S-转移酶(GSTs)、羧酸酯酶(CarE)和昆虫细胞色素P450(P450)的活性存在显著差异(李路莎等,2018);寄主植物能影响金银花尺蠖(*Heterolocha jinyinhuaphaga*)体内消化酶活性(向玉勇等,2020)。**【本研究切入点】**草地贪夜蛾寄主范围广泛,但针对不同寄主植物对草地贪夜蛾体内酶活性的影响鲜见报道。**【拟解决的关键问题】**以三大主要粮食作物(玉米、小麦和马铃薯)及云南省重要经济作物烟草的植物叶片饲喂草地贪夜蛾初孵幼虫至5龄后,测定其体内消化酶、保护酶和解毒酶活性的差异,并分析与寄主植物叶片内次生代谢物及营养物质含量的关系,以明确取食不同寄主植物对草地贪夜蛾幼虫体内3类酶活性的影响规律,为进一步探究草地贪夜蛾的寄主选择及适应机制提供理论依据。

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(东经101°58',北纬23°35',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(27.0±0.5)℃,相对湿度(70±5)%,光周期L:D=16 h:8 h]。成虫羽化后,以1:1的雌雄比配对,取同一雌虫产下的卵粒用于试验。

1.1.2 供试寄主植物 选择受草地贪夜蛾危害较严重的2种禾本科粮食作物玉米(*Zea mays* L.)(中农甜488)和小麦(*Triticum aestivum* L.)(长丰2112)、云南山区主要粮食作物马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)(云南老品种黄皮黄心马铃薯)及云南省重要的经济作物烟草(*Nicotiana tabacum* L.)(云烟87)共4种寄主植物。

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立式压力蒸汽灭菌锅(LT-CPS,立德泰勃科学仪器有限公司)进行灭菌消毒处理。所有寄主植物置于1.6 m×0.9 m×1.1 m的笼子内(300目纱网覆盖)栽培,生长期间不施用任何化肥

和农药,定期浇水,每2 d随机更换花盆位置。

1.2 试验方法

1.2.1 试虫饲养 将初孵幼虫接入装有寄主植物叶片的玻璃指形管(直径2.6 cm,高度8 cm)内进行单头饲养,试管口用150目纱网封口,在管壁上编号,放入人工气候箱[温度(27.0±0.5)℃,相对湿度(70±5)%,光周期L:D=16 h:8 h]中饲养。每种寄主植物饲养90头幼虫,每天定时更换新鲜的寄主植物叶片,并清理管中的粪便,每天8:00和20:00定时观察并记录幼虫蜕皮情况直至5龄,将蜕皮进入5龄的幼虫用液氮速冻后保存于-80℃冰箱备用。

1.2.2 草地贪夜蛾体内酶活测定 分别采用南京建成生物工程研究所[用于胃蛋白酶、 α -淀粉酶、脂肪酶、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽S-转移酶(GST)和羧酸酯酶(CarE)测定]、上海优选生物科技有限公司[用于细胞色素P450(CYP450)活性测定]和苏州格瑞思生物科技有限公司[用于多功能氧化酶(MFO)活性测定]生产的试剂盒进行酶活测定。取供试昆虫1头,放入4℃的2~5 mg生理盐水中漂洗干净后用滤纸拭干,称重,放入2 mL离心管中。定量加入每种试剂盒指定所需的组织匀浆介质,用组织捣碎机10000~15000 r/min上下研磨60 s制成组织匀浆。将制备好的组织匀浆用低温高速离心机4℃冷冻离心。取上清液作为待测酶液备用。

按照试剂盒说明分别测定并计算出取食不同寄主植物至5龄的草地贪夜蛾体内消化酶(胃蛋白酶、 α -淀粉酶、脂肪酶)、保护酶(POD、SOD、CAT)和解毒酶(GST、CarE、MFO、CYP450)活性。

1.2.3 寄主植物次生物质及营养物质含量测定 采用南京建成生物工程研究所(用于总酚、类黄酮、可溶性糖和可溶性蛋白含量测定)和苏州格瑞思生物科技有限公司(用于单宁含量测定)生产的试剂盒进行测定。收集1.1.2中用于饲喂草地贪夜蛾幼虫的4种寄主植物叶片,按照试剂盒说明测定并计算叶片内的次生代谢物(总酚、单宁、类黄酮)和营养物质(可溶性糖、可溶性蛋白)含量。

1.3 统计分析

试验数据采用Excel 2019和SPSS 22.0进行处理,应用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行差异显著性分析,采用Duncan's新复极差法($P=0.05$)对处理间差异显著性进行检验,运用Pearson线性相关性分析法进行数据间相关分析($P=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 取食不同寄主植物对草地贪夜蛾体内消化酶活性的影响

取食不同寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内消化酶活性存在一定差异,其中,取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内 α -淀粉酶活性(0.48 ± 0.08 U/mg)最高(图1-A),显著高于取食其他3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫($P<0.05$,下同),取食玉米、小麦和马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫体内 α -淀粉酶活性无显著差异($P>0.05$,下同);取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫体内脂肪酶(图1-B)和胃蛋白酶(图1-C)活性均最高,分别达 59.46 ± 7.79 U/g和 4.24 ± 1.25 U/mg,除胃蛋白酶活性与取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫无显著差异外,均显著高于取食其余寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫。

2.2 取食不同寄主植物对草地贪夜蛾体内保护酶活性的影响

取食不同寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内保护酶活性存在一定差异,其中,取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫体内SOD(图2-A)和POD(图2-B)活性最高,分别达 48.97 ± 5.79 和 62.90 ± 4.81 U/mg,显著高于取食其他3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫,取食其他3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内SOD和POD活性均无显著差异;取食马铃薯和烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CAT活性显著高于取食玉米叶片的草地贪夜蛾幼虫,其中取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CAT活性最高,达 225.54 ± 51.56 U/mg,为取食玉米叶片草地贪夜蛾幼虫CAT活性的2.71倍(图2-C)。

2.3 取食不同寄主植物对草地贪夜蛾体内解毒酶活性的影响

取食不同寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内解毒酶活性存在一定差异。取食茄科植物马铃薯和烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内GST(图3-A)、CYP450(图3-B)和MFO(图3-C)活性较取食禾本科植物玉米和小麦叶片的草地贪夜蛾幼虫高,其中,取食马铃薯和烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内GST活性(100.50 ± 4.71 和 98.69 ± 6.21 U/mg)显著高于取食玉米和小麦叶片的草地贪夜蛾幼虫GST活性(54.85 ± 1.94 和 70.62 ± 4.04 U/mg),取食同一科的2种作物叶片(马铃薯与烟草、玉米与小麦)间无显著差异。取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CYP450活性最高,为 55.14 ± 4.43 ng/mL,显著高于取食小麦和玉

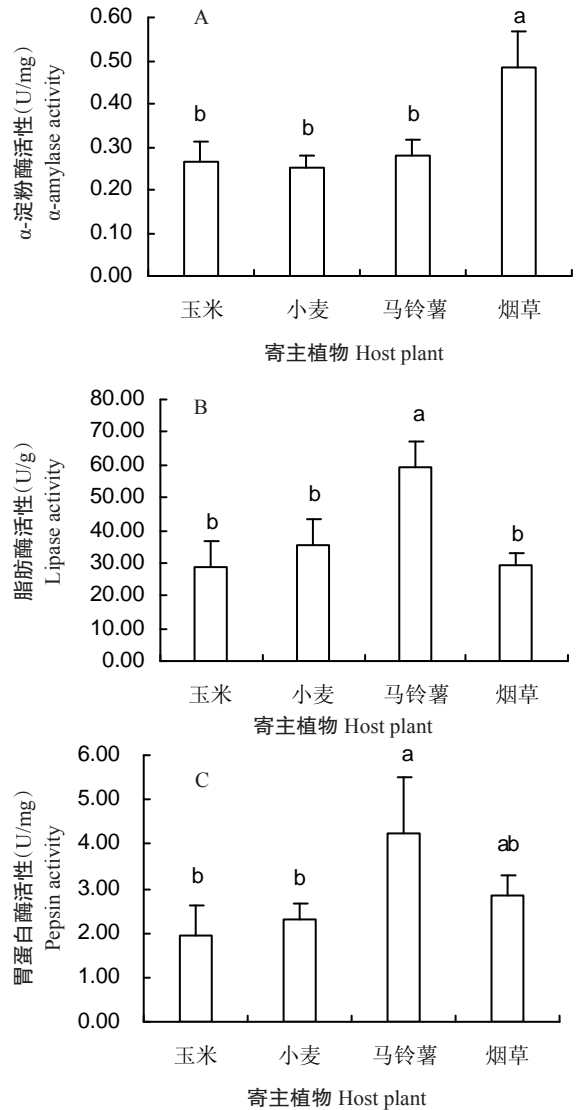


图1 不同寄主植物对草地贪夜蛾体内 α -淀粉酶(A)、脂肪酶(B)和胃蛋白酶(C)活性的影响

Fig.1 Effects of host plants on the activities of α -amylase(A), lipase(B), pepsin(C) in *S. frugiperda*
图柱上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$).图2和图3同
Different lowercase letters on the bar indicated significant difference ($P<0.05$). The same was applied in Fig.2 and Fig.3

米叶片的草地贪夜蛾幼虫;而取食不同寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内MFO活性无显著差异。取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CarE活性最高,为 184.79 ± 9.05 U/g,显著高于取食小麦叶片的草地贪夜蛾幼虫CarE活性(134.89 ± 9.30 U/g),取食玉米叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CarE活性略高于取食小麦和马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫,三者间差异不显著(图3-D)。

2.4 4种寄主植物叶片中的次生代谢物及营养物质含量测定结果

由表1可知,4种寄主植物叶片中的次生代谢物总酚、单宁和类黄酮含量均表现为马铃薯>玉米>小

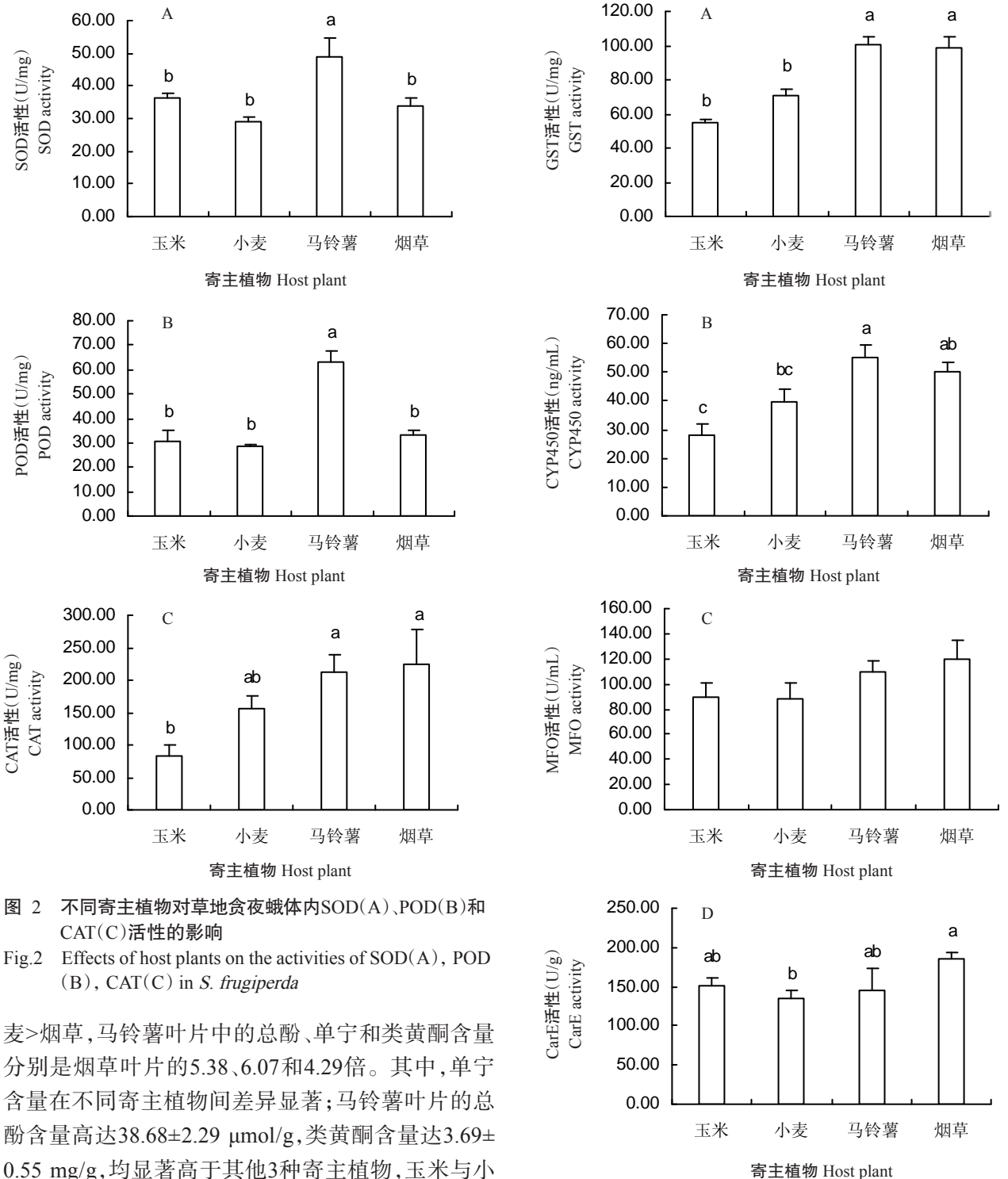


图 2 不同寄主植物对草地贪夜蛾体内SOD(A)、POD(B)和CAT(C)活性的影响

Fig.2 Effects of host plants on the activities of SOD(A), POD(B), CAT(C) in *S. frugiperda*

麦>烟草,马铃薯叶片中的总酚、单宁和类黄酮含量分别是烟草叶片的5.38、6.07和4.29倍。其中,单宁含量在不同寄主植物间差异显著;马铃薯叶片的总酚含量高达 $38.68 \pm 2.29 \mu\text{mol/g}$,类黄酮含量达 $3.69 \pm 0.55 \text{ mg/g}$,均显著高于其他3种寄主植物,玉米与小麦叶片的总酚和类黄酮含量均无显著差异。

4种寄主植物叶片中的基本营养物质含量测定结果(表1)显示,可溶性糖含量最高的是小麦($18.65 \pm 1.08 \text{ mg/g}$),马铃薯次之;烟草的可溶性糖含量($7.48 \pm 0.80 \text{ mg/g}$)最低,显著低于其他3种寄主植物。马铃薯叶片中的可溶性蛋白含量最高,达 $306.30 \pm 29.07 \text{ mg/g}$,显著高于其他3种寄主植物,分别是烟草、玉米和小麦叶片可溶性蛋白含量的4.30、3.95和3.07倍。

图 3 不同寄主植物对草地贪夜蛾体内GST(A)、CYP450(B)、MFO(C)和CarE(D)活性的影响

Fig.3 Effects of host plants on the activities of GST(A), CYP450(B), MFO(C) and CarE(D) in *S. frugiperda*

2.5 草地贪夜蛾体内酶活性与寄主植物叶片内物质含量的相关分析结果

皮尔森线性相关系数分析结果(表2)表明,草地贪夜蛾幼虫体内2种保护酶(SOD和POD)活性与寄主植物叶片内次生代谢物和可溶性蛋白含量均呈

表 1 4种寄主植物叶片中次生代谢物及营养物质含量

Table 1 The contents of secondary metabolites and contents of nutrient substance in leaves of four host plants

寄主植物 Host plant	次生代谢物 Secondary metabolites			营养物质 Nutrient substance	
	总酚(μmol/g) Total phenols	单宁(mg/g) Tannin	类黄酮(mg/g) Flavonoid	可溶性糖(mg/g) Soluble sugars	可溶性蛋白(mg/g) Soluble protein
玉米 Maize	16.01±0.25b	31.11±1.35b	1.42±0.07b	14.13±1.29b	77.46±23.68b
小麦 Wheat	14.43±1.29b	17.39±2.92c	1.37±0.14b	18.65±1.08a	99.77±31.00b
马铃薯 Potato	38.68±2.29a	49.19±3.19a	3.69±0.55a	17.41±0.77a	306.30±29.07a
烟草 Tobacco	7.19±1.10c	8.10±0.24d	0.86±0.10b	7.48±0.80c	71.27±32.10b

同列数据后不同小写字母表示差异显著(P<0.05)

Different lowercase letters in the same column indicated significant difference(P<0.05)

表 2 草地贪夜蛾体内保护酶和消化酶活性与寄主植物叶片内次生代谢物和营养物质含量间的皮尔森线性相关系数

Table 2 Pearson's linear correlation coefficient between the activities of protective/digestive enzymes in *S. frugiperda* and the contents of secondary metabolites and nutrient substance in plant leaves

植物体内物质 Plant substance	保护酶 Protective enzyme			消化酶 Digestive enzyme		
	SOD	POD	CAT	脂肪酶 Lipase	胃蛋白酶 Pepsin	α-淀粉酶 α-amylase
总酚 Total phenols	0.887	0.926	0.183	0.958*	0.430	-0.382
单宁 Tannin	0.890	0.821	-0.090	0.821	0.218	-0.467
类黄酮 Flavonoid	0.901	0.953*	0.267	0.971*	0.506	-0.311
可溶性糖 Soluble sugars	0.172	0.290	-0.306	0.983*	-0.279	-0.919
可溶性蛋白 Soluble protein	0.890	0.976*	0.415	0.619	0.624	-0.200

*表示显著相关(P<0.05)

* indicated significant correlation(P<0.05)

正相关,其中,POD活性与寄主植物叶片中的类黄酮和可溶性蛋白含量呈显著正相关[$r_{(POD,类黄酮)}=0.953$, $r_{(POD,可溶性蛋白)}=0.976$],但CAT含量与寄主植物叶片中的次生代谢物及营养物质含量无明显相关性。草地贪夜蛾幼虫体内的脂肪酶活性与寄主植物叶片中的总酚、类黄酮和可溶性糖含量也呈显著正相关[$r_{(脂肪酶,总酚)}=0.958$, $r_{(脂肪酶,类黄酮)}=0.971$, $r_{(脂肪酶,可溶性糖)}=0.983$]。草地贪夜蛾幼虫体内的α-淀粉酶活性与寄主植物中的可溶性糖含量呈明显负相关[$r_{(α-淀粉酶,可溶性糖)}=-0.919$],胃蛋白酶活性与寄主植物中的可溶性蛋白含量呈正相关[$r_{(胃蛋白酶,可溶性蛋白)}=0.624$]。

3 讨论

植食性昆虫的寄主选择与其酶系统的进化密切相关(Karasov et al., 2011),对不同寄主植物的基因遗传适应性诱导其产生一系列适用范围更广、作用效果更强、灵敏度更高的消化酶和解毒酶(Janz and Sören, 2008; Ragland et al., 2015),植食性昆虫进而通过改变消化酶和解毒酶的表达水平以提高肠道内营养物质的利用率。甘露糖苷酶、葡萄糖苷酶和α-淀粉酶是代谢淀粉等碳水化合物的酶,已有研究表明,取食的植物不同,这些酶在昆虫中肠中的表达量也不同(Srinivasan et al., 2006; 柴艳萍等, 2016; 姜丽娜等, 2017),说明在取食不同寄主植物时,昆虫可根据自身生长发育的需求来调节体内消化酶活性。本研究中,取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾幼虫

体内脂肪酶和胃蛋白酶活性高于或显著高于取食其余寄主植物叶片的草地贪夜蛾,而取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内α-淀粉酶活性显著升高。究其原因可能是草地贪夜蛾取食不同寄主植物后的自我生理调节,取食可溶性糖含量低的寄主时,通过提高α-淀粉酶的活性来获取更多糖类物质;取食可溶性蛋白含量高的寄主植物时,则诱导自身胃蛋白酶活性升高,可能也是草地贪夜蛾寄主范围广的原因之一(Montezano et al., 2018),草地贪夜蛾在取食不同寄主植物后,可能通过体内消化酶活性产生相应的变化来增强对该种寄主植物的适应性,从而扩大其寄主谱。Kotkar等(2009)研究发现,棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)幼虫取食糖类含量较高的食物后,其淀粉酶活性降低;向玉勇等(2020)的研究结果表明,取食可溶性蛋白含量高的寄主后,金银花尺蠖幼虫体内蛋白酶活性升高。

SOD能催化超氧离子自由基歧化,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,CAT能将过量的H₂O₂催化为水和氧气,对生物体起保护作用(Mccord, 1969; Zámocky and Koller, 1999; 董亮等, 2013)。植物次生代谢物会诱导昆虫体内产生大量超氧离子自由基,从而激活昆虫体内的保护酶活性以保护虫体免受伤害(Després et al., 2007; Piskorski and Dorn, 2011)。本研究结果表明,马铃薯叶片中总酚、单宁和类黄酮含量均显著高于其余3种供试寄主植物,取食马铃薯叶片的草地贪

夜蛾幼虫体内POD、SOD和CAT活性均显著升高,说明草地贪夜蛾体内保护酶被马铃薯叶片内次生代谢物激活以降低次生代谢物的毒害作用;取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内CAT活性也出现明显上升趋势并高于取食其他3种寄主植物叶片的草地贪夜蛾幼虫,可能与烟草叶片内所含的烟碱有关,草地贪夜蛾幼虫通过提高CAT活性来保护自身免受烟碱损伤。

寄主植物除了影响昆虫保护酶外,还会影响其解毒酶活性。GST、CarE、MFO和CYP450是昆虫体内重要的解毒酶,对分解外源毒物和维持正常生理代谢起重要作用(吕朝军等,2007;Zeng et al.,2007;李长春等,2019)。尹姣等(2012)研究表明,取食不同寄主植物会显著影响草地螟(*Loxostege sticticalis*)幼虫中肠解毒酶活性,随着取食时间的延长,取食非适宜寄主植物的解毒酶活力会快速升高;徐伟等(2018)研究发现,双斑萤叶甲[*Monolepta hieroglyphica*(Motsc-hulsky)]成虫取食棉花、玉米、大豆和谷子4种较适寄主植物后,体内3种解毒酶活性呈现小幅升降变化,而取食番茄和水蒿2种次适宜寄主植物后体内的GST和CarE活性大幅升高。在本研究中,取食马铃薯和烟草叶片均可使草地贪夜蛾幼虫体内GST、CarE、MFO和CYP450活性有不同程度的升高,其中取食烟草叶片的草地贪夜蛾幼虫体内解毒酶GST、CarE和CYP450活性及其保护酶CAT活性均高于或显著高于取食玉米叶片的草地贪夜蛾幼虫,说明其可能启动了部分解毒酶和保护酶以应对外源毒物和保护机体免受损伤。本研究中,用于饲喂草地贪夜蛾的烟草叶片内总酚、单宁和类黄酮含量较低,说明这3种次生代谢物并不是诱导草地贪夜蛾体内解毒酶活性升高的最主要因素。而烟碱是茄科植物中含有的一类重要次生代谢物,也是烟草植株中最重要的一种防御物质,因其对昆虫有毒害作用而常被制成杀虫剂(刘佳妮等,2015)。据李晓婷等(2018)报道,云烟87植株叶片中的烟碱含量为 $7.30 \times 10^6 \sim 4.78 \times 10^7 \mu\text{g}/\text{kg}$,而Moldoveanu等(2016)的研究结果表明,马铃薯植株中烟碱含量仅为 $15.1 \sim 42.6 \mu\text{g}/\text{kg}$ 。因此,本研究茄科植物中特有的烟碱很可能是激发草地贪夜蛾幼虫体内解毒酶活性升高的主要诱导物。马铃薯叶片内虽然烟碱含量较低,但总酚、单宁和类黄酮等次生代谢物含量较高,从而导致取食马铃薯叶片的草地贪夜蛾体内解毒酶活性也较高。草地贪夜蛾适应不同寄主植物的分子机制及其通过肠道微生物的多样性实现对不同寄主的适应机理有待进一步探究。

4 结论

草地贪夜蛾在不同寄主植物上表现出较强的生理可塑性,可通过调节体内消化酶活性,最大限度地利用营养物质含量不同的寄主植物,并通过调节保护酶和解毒酶活性增强对寄主植物次生代谢物或有毒物质的适应性,从而实现其寄主谱的扩张。草地贪夜蛾这种强大的生理可塑性很可能是其迅速扩散,成为世界性入侵害虫的重要原因之一。

参考文献:

- 柴艳萍,张建宇,王苑馨,贾栋,马瑞燕,郭艳琼. 2016. 饥饿程度及取食不同植物对莲草直胸跳甲消化酶的影响[J]. 植物保护学报, 43(5):738-744. [Chai Y P, Zhang J Y, Wang Y X, Jia D, Ma R Y, Guo Y Q. 2016. Effects of starvation and different plant feedings on the digestive enzyme activities in the adults of alligator weed flea beetle *Agasicles hygrophila* [J]. Journal of Plant Protection, 43(5):738-744.]
- 戴钊莹,李子园,田耀加,张振飞,王磊,陆永跃,李有志,陈科伟. 2020. 不同品种玉米对草地贪夜蛾生长发育及繁殖的影响[J/OL]. 应用生态学报, DOI: 10.13287/j.1001-9332.10.020. [Dai Q X, Li Z Y, Tian Y J, Zhang Z F, Wang L, Lu Y Y, Li Y Z, Chen K W. 2020. Effects of different corn varieties on development and reproduction of *Spodoptera frugiperda* [J/OL]. Chinese Journal of Applied Ecology, DOI: 10.13287/j.1001-9332.10.020.]
- 董亮,何永志,王远亮,董志扬. 2013. 超氧化物歧化酶(SOD)的应用研究进展[J]. 中国农业科技导报, 15(5):53-58. [Dong L, He Y Z, Wang Y L, Dong Z Y. 2013. Research progress on application of superoxide dismutase (SOD) [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 15(5):53-58.]
- 郭井菲,赵建周,何康来,张峰,王振营. 2018. 警惕危险性害虫草地贪夜蛾入侵中国[J]. 植物保护, 44(6):1-10. [Guo J F, Zhao J Z, He K L, Zhang F, Wang Z Y. 2018. Potential invasion of the crop-devastating insect pest fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to China [J]. Plant Protection, 44(6):1-10.]
- 姜丽娜,钱蕾,喜超,王雪丽,杨璐,桂富荣. 2017. CO₂浓度升高对不同寄主植物上西花蓟马和花蓟马成虫体内消化酶活性的影响[J]. 昆虫学报, 60(3):237-246. [Jiang L N, Qian L, Xi C, Wang X L, Yang L, Gui F R. 2017. Effects of elevated CO₂ on the digestive enzyme activities in the adults of *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* (Thysanoptera: Thripidae) on different host plants [J]. Acta Entomologica Sinica, 60(3):237-246.]
- 姜玉英,刘杰,谢茂昌,李亚红,杨俊杰,张曼丽,邱坤. 2019a. 2019年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测[J]. 植物保护, 45(6):10-19. [Jiang Y Y, Liu J, Xie M C, Li Y H, Yang J J, Zhang M L, Qiu K. 2019a. Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in

- 2019[J]. *Plant Protection*, 45(6):10-19.]
- 姜玉英,刘杰,朱晓明. 2019b. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析[J]. *中国植保导刊*, 39(2): 33-35. [Jiang Y Y, Liu J, Zhu X M. 2019b. Occurrence dynamics and future trend of *Spodoptera frugiperda* invading China[J]. *China Plant Protection*, 39(2):33-35.]
- 李长春,宁青,戴余军,王立华,李国元,彭宇. 2019. 拟环纹豹蛛谷胱甘肽S-转移酶基因的克隆及表达分析[J]. *江苏农业学报*, 35(5): 1068-1074. [Li C C, Ning Q, Dai Y J, Wang L H, Li G Y, Peng Y. 2019. Cloning and expression analysis of glutathione S-transferase gene in *Pardosa pseudoannulata*[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 35(5):1068-1074.]
- 李定银,鄧军锐,张涛,叶佳琴,梁玉健. 2020. 不同寄主对草地贪夜蛾生长发育和繁殖的影响[J]. *环境昆虫学报*, 42(2):311-317. [Li D Y, Zhi J R, Zhang T, Ye J Q, Liang Y J. 2020. Effects of different hosts plant on the development and reproduction of *Spodoptera frugiperda*[J]. *Journal of Environmental Entomology*, 42(2):311-317.]
- 李路莎,袁郁斐,武磊,陈敏. 2018. 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*, 61(2):232-239. [Li L S, Yuan Y F, Wu L, Chen M. 2018. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 61(2):232-239.]
- 李晓婷,张静,保华,王超,吕凯,段雪梅,潘凯,李伟. 2018. 云南3个主栽烤烟品种的化学成分含量和区域特征分析[J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 40(5):995-1005. [Li X T, Zhang J, Bao H, Wang C, Lü K, Duan X M, Pan K, Li W. 2018. Analysis on chemical components content and regional characteristic of three main cultivars of flue-cured tobacco in Yunnan[J]. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition)*, 40(5):995-1005.]
- 刘佳妮,黄鹤平,华金珠,张瑜瑜,姚丽媛. 2015. 烟碱对马铃薯块茎蛾幼虫保护酶和解毒酶的影响[J]. *贵州农业科学*, 43(3):78-81. [Liu J N, Huang H P, Hua J Z, Zhang Y Y, Yao L Y. 2015. Effects of nicotine on protective and detoxifying enzymes of *Phthorimaea operculella* Larvae [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 43(3):78-81.]
- 吕朝军,韩巨才,刘慧平,任一新,马林. 2007. 寄主植物对苹果黄蚜药剂敏感性及解毒酶活性的影响[J]. *植物保护学报*, 34(5):534-538. [Lü C J, Han J C, Liu H P, Ren Y X, Ma L. 2007. Influence of host plants to detoxification enzymes and susceptibilities to insecticides on *Aphis citricola* von der Goot[J]. *Journal of Plant Protection*, 34(5):534-538.]
- 吕亮,李雨晴,陈从良,常向前,张舒,许冬,万鹏. 2020. 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*, 63(5):597-603. [Lü L, Li Y Q, Chen C L, Chang X Q, Zhang S, Xu D, Wan P. 2020. 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*, 63(5):597-603.]
- 邱良妙,刘其全,杨秀娟,黄晓燕,关瑞峰,刘必炮,何玉仙,占志雄. 2020. 草地贪夜蛾对水稻和玉米的取食和产卵选择性与适合度[J]. *昆虫学报*, 63(5):604-612. [Qiu L M, Liu Q Q, Yang X J, Huang X Y, Guan R F, Liu B P, He Y X, Zhan Z X. 2020. Feeding and oviposition preference and fitness of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), on rice and maize[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 63(5):604-612.]
- 吴正伟,师沛琼,曾永辉,黄炜锋,黄勤知,马新华,郭良珍. 2019. 3种寄主植物饲养的草地贪夜蛾种群生命表[J]. *植物保护*, 45(6):59-64. [Wu Z W, Shi P Q, Zeng Y H, Huang W F, Huang Q Z, Ma X H, Guo L Z. 2019. Population life table of *Spodoptera frugiperda* fed on three host plants[J]. *Plant Protection*, 45(6):59-64.]
- 向玉勇,孙星,殷培峰. 2020. 寄主植物、温度对金银花尺蠖幼虫消化酶活性的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 37(2):311-318. [Xiang Y Y, Sun X, Yin P F. 2020. Effects of host plants and temperatures on digestive enzyme activities in *Heterolochoa jinyinhua* larvae[J]. *Journal of Zhejiang A and F University*, 37(2):311-318.]
- 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[J]. *植物保护*, 45(4):61-64. [Xu P J, Zhang D D, Wang J, Wu K M, Wang X W, Wang X F, Ren G W. 2019. The host preference of *Spodoptera frugiperda* on maize and tobacco[J]. *Plant Protection*, 45(4):61-64.]
- 徐伟,张吉辉,毕嘉瑞,马延旭,张益恺,史树森. 2018. 寄主植物对双斑萤叶甲中肠消化酶和解毒酶活性的影响[J]. *吉林农业大学学报*, 40(5):551-556. [Xu W, Zhang J H, Bi J R, Ma Y X, Zhang Y K, Shi S S. 2018. Effects of host plants on digestive enzymes and detoxification enzyme activities in the midgut of *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky)[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 40(5):551-556.]
- 尹姣,冯红林,李克斌,曹雅忠. 2012. 寄主植物对草地螟中肠解毒酶及保护性酶活性的影响[J]. *植物保护*, 38(1):35-39. [Yin J, Feng H L, Li K B, Cao Y Z. 2012. Effects of host plants on the activities of some detoxification enzymes and protective enzymes in the meadow moth[J]. *Plant Protection*, 38(1):35-39.]
- 张林林,李艳红,仵均祥. 2013. 不同寄主植物对小地老虎生长发育和保护酶活性的影响[J]. *应用昆虫学报*, 50(4):1049-1054. [Zhang L L, Li Y H, Wu J X. 2013. Effects of various host plants on the development and protective enzyme activity of the black cutworm, *Agrotis ypsilon* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(4):1049-1054.]
- 张悦,邓晓悦,张雪艳,蒋春先,黄川,陈昊楠,李庆,封传红,马利. 2020. 取食不同食物的草地贪夜蛾的过冷却点和结冰点[J]. *植物保护*, 46(2):72-77. [Zhang Y, Deng X Y, Zhang X Y, Jiang C X, Huang C, Chen H N, Li Q,

- Feng C H, Ma L. 2020. Supercooling and freezing points of *Spodoptera frugiperda* feeding on different foods[J]. Plant Protection, 46(2):72-77.]
- Bernays E A, Bright K L, Gonzalez N, Angel J. 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore: Tests of two hypotheses [J]. Ecology, 75(7):1997-2006.
- Day R, Abrahams P, Bateman M, Beale T, Clotey V, Cock M, Colmenarez Y, Corniani N, Early R, Godwin J, Gomez J, Moreno P G, Murphy S T, Oppong-Mensah B, Phiri N, Pratt C, Silvestri S, Witt A. 2017. Fall armyworm: Impacts and implications for Africa[J]. Outlooks on Pest Management, 28(5):196-201.
- Després L, David J P, Gallet C. 2007. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals[J]. Trends in Ecology & Evolution, 22(6):298-307.
- Dicke M, Baldwin I T. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: Beyond the 'cry for help' [J]. Trends in Plant Science, 15(3):167-175.
- Janz N, Sören N. 2008. The oscillation hypothesis of host-plant range and speciation [M]//Tilmon K J. Specialization, speciation, and radiation. The evolutionary biology of herbivorous insects. University of California Press: 203-213.
- Karasov W H, del Rio C M, Caviedes-Vidal E. 2011. Ecological physiology of diet and digestive systems [J]. Annual Review of Physiology, 73(1):69-93.
- Kotkar H M, Sarate P J, Tamhane V A, Gupta V S, Giri A P. 2009. Responses of midgut amylases of *Helicoverpa armigera* to feeding on various host plants[J]. Journal of Insect Physiology, 55(8):663-670.
- Mccord J M. 1969. Superoxide dismutase: An enzyme function for erythrocyte (hemocuprein) [J]. Journal of Biological Chemistry, 244(22):6049-6055.
- Moldoveanu S C, Scott W A, Lawson D M. 2016. Nicotine analysis in several non-tobacco plant materials [J]. Beiträge zur Tabakforschung International, 27(2):54-59.
- Montezano D G, Specht A, Sosa-Gómez D R, Roque-Specht V F, Sousa-Silva J C, Paula-Moraes S V, Peterson V A, Hunt T E. 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas [J]. African Entomology, 26(2): 286-301.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Vendramini F, Cornelissen J H C, Gurvich D E, Cabido M. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments [J]. Austral Ecology, 28(6):642-650.
- Piskorski R, Dorn S. 2011. How the oligophage codling moth *Cydia pomonella* survives on walnut despite its secondary metabolite juglone [J]. Journal of Insect Physiology, 57(6):744-750.
- Ragland G J, Almskaar K, Vertacnik K L, Gough H M, Feder J L, Hahn D A, Schwarz D. 2015. Differences in performance and transcriptome-wide gene expression associated with *Rha-goletis* (Diptera: Tephritidae) larvae feeding in alternate host fruit environments [J]. Molecular Ecology, 24(11):2759-2776.
- Srinivasan A, Giri A P, Gupta V S. 2006. Structural and functional diversities in lepidopteran serine proteases [J]. Cellular & Molecular Biology Letters, 11(1):132-154.
- Unsicker S B, Oswald A, Kohler G, Weisser W W. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore [J]. Oecologia, 156:313-324.
- Wu J Q, Baldwin I T. 2010. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores [J]. Annual Review of Genetics, 44(1): 1-24.
- Zámocky M, Koller F. 1999. Understanding the structure and function of catalases: Clues from molecular evolution and *in vitro* mutagenesis [J]. Progress in Biophysics and Molecular Biology, 72(1): 19-66.
- Zeng R S, Wen Z, Niu G, Schuler M A, Berenbaum M R. 2007. Allelochemical induction of cytochrome P450 monooxygenases and amelioration of xenobiotic toxicity in *Helicoverpa zea* [J]. Journal of Chemical Ecology, 33(3): 449-461.

(责任编辑 麻小燕)