

取食不同食物的甜菜夜蛾幼虫感染核型多角体病毒后中肠组织的变化*

郭玲^{1,2**} 王金彦¹ 陈义娟^{2***} 蒋杰贤^{1,2***}

(1. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306; 2. 上海市农业科学院生态环境保护研究所, 上海 201403)

摘要 【目的】观察取食人工饲料和3种寄主植物的甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 3龄幼虫感染核型多角体病毒后, 其中肠组织的病理变化。【方法】核型多角体病毒感染甜菜夜蛾后, 剖取围食膜观察在不同时间点围食膜的变化, 以及采用组织切片法探究取食人工饲料和不同寄主植物的甜菜夜蛾感染病毒前后其中肠组织的病理变化。【结果】幼虫感毒后的围食膜首先由无色透明、具有弹性的圆桶状结构, 变成乳白色、弹性降低的单片状结构, 随着感毒后时间的推移, 围食膜破坏严重, 变成无弹性的碎片状。取食不同寄主植物和人工饲料的甜菜夜蛾在未感染病毒时其中肠组织都没有明显的变化, 而感染病毒后甜菜夜蛾中肠组织围食膜被破坏或消失; 中肠柱状细胞伸长、变形, 细胞间隙变大, 排列混乱, 细胞脱落, 肠壁变厚。此外, 核型多角体病毒对取食人工饲料和不同寄主植物的甜菜夜蛾中肠组织的影响也存在差异, 对取食人工饲料和黄豆的影响类似且最大、甘蓝次之, 薺菜最小。【结论】核型多角体病毒对甜菜夜蛾中肠组织具有显著的影响, 且取食不同寄主植物时其影响存在明显差异。

关键词 甜菜夜蛾, 核型多角体病毒, 寄主植物, 中肠, 组织病理学

Effects of infection with the nucleopolyhedrovirus and diet on the midgut tissue of *Spodoptera exigua* larvae

GUO Ling^{1,2**} WANG Jin-Yan¹ CHEN Yi-Juan^{2***} JIANG Jie-Xian^{1,2***}

(1. College of Life Science and Fishery, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Eco-environment Protection Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China)

Abstract [Objectives] To investigate the effects of infection with the nucleopolyhedrovirus (NPV) and diet on the midgut of beet armyworm (*Spodoptera exigua*) larvae. [Methods] Peritrophic matrices (PMs) were dissected from larvae at different times post-infection so that change in this tissue could be observed over time. Pathological changes in midgut tissues of NPV-infected and non-infected larvae feeding on artificial diets and different plants were revealed by making histological sections. [Results] Infection with NPV caused the PM to change from a transparent, flexible, cylindrical structure to an opalescent, sheet-like structure with reduced elasticity, and ultimately, a group of inelastic fragments with no structural integrity. Diet had no significant effect on the midgut tissues of uninfected larvae. However, diet had obvious effects on the midguts of infected larvae. In some diet treatment groups intestinal epithelial cells became elongate and then irregular, the intestinal wall thickened, intercellular spaces became larger, the cellular arrangement became disordered with cells detaching, ultimately causing the structure of the PM was to be seriously damaged or even disappear. There was a significant interaction between NPV infection and diet with NPV having the greatest effect on the midgut tissue of larvae that were fed artificial diets and soybeans (*Glycine max*), followed by those fed collards (*Brassica oleracea*), and the least effect on those fed water spinach (*Ipomoea aquatica*). [Conclusion] NPV had significant adverse effects the midgut tissue of beet armyworm larvae but the severity of these effects varied with diet.

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金面上项目 (31672083); 上海市农业科学院卓越团队建设项目 (农科创 2018 (B-01))

**第一作者 First author, E-mail: 2281973711@qq.com

***共同通讯作者 Co-correspondings author, E-mail: jiangjiexian@163.com; juanych99@163.com

收稿日期 Received: 2018-01-10, 接受日期 Accepted: 2018-04-19

Key words *Spodoptera exigua* nucleopolyhedrovirus, host plant, midgut, histopathology

甜菜夜蛾核型多角体病毒(*Spodoptera exigua* multicapsid nucleopolyhedrovirus, 简称 SeMNPV)是甜菜夜蛾种群数量的重要调节因子,常在宿主中造成病毒病自然流行(Jiang *et al.*, 2011),是甜菜夜蛾可持续控制中最有希望的生物防治物,已实现商品化生产。作者所在团队在利用病毒杀虫剂防治甜菜夜蛾的实践中,发现在不同作物上的防治效果有明显差异。室内测定结果也表明,取食黄豆 *Glycine max*、玉米 *Zea mays* 和青菜 *Brassica chinensis* 的甜菜夜蛾感染病毒后的死亡率较高,而取食蕹菜 *Ipomoea aquatica*、萝卜 *Raphanus sativus* 和甘蓝 *Brassica oleracea* 死亡率较低(Wan *et al.* 2016)。国外一些类似研究结果表明,植食性昆虫对杆状病毒的敏感性在不同寄主植物间有明显差异,例如,取食黄瓜 *Cucumis sativus* 比取食甘蓝的粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* (Hubner)对 TnNPV 易感性高(Farrar and Ridgway, 2000; Monobrullah *et al.*, 2007; Shikano *et al.*, 2010)。然而,植物如何调节这种易感性的机理,尚不清楚。因此,本文通过解剖观察法来探究核型多角体病毒对甜菜夜蛾中肠围食膜的影响,并利用组织切片法观察取食人工饲料和黄豆 *G. max*、甘蓝 *B. oleracea* 和蕹菜 *I. aquatica* 3种寄主植物的甜菜夜蛾幼虫感染核型多角体病毒后中肠组织的病理变化,以探讨寄主植物对甜菜夜蛾核型多角体病毒易感性的影响机理。

1 材料与方法

1.1 试剂和仪器

二甲苯、浓盐酸、无水乙醇、冰醋酸、氯仿和石蜡(50-52℃, 52-54℃)等均购自国药集团化学试剂有限公司,中性树胶封片剂和 Hematoxylin-Eosin (HE) Staining Kit 购自生工生物工程(上海)股份有限公司。本研究所用仪器为:SD1508A 轮转式切片机(浙江金华科迪仪器设备有限公司),微量进样器(生工生物工

程(上海)股份有限公司),DM4000B 莱卡生物显微镜(上海仁科生物科技有限公司),SMZ745T Nikon 体视显微镜(上海千欣仪器有限公司),RXZ 智能型室内人工气候培养箱(浙江宁波江南仪器厂)。

1.2 供试材料

供试虫源为本研究组室内连续饲养多代的甜菜夜蛾幼虫。幼虫置于人工气候培养箱喂养至化蛹,蛹羽化为成虫后,将雌雄成虫配对,置于产卵瓶中产卵,并在瓶底放置浸有 10%蜂蜜水的棉花球作为成虫的补充营养。取卵块放置在 4 个培养盒中,幼虫孵化后分别喂食人工饲料(主要成份为麦胚、黄豆粉、抗坏血酸、酵母、干酪素等)黄豆、甘蓝和蕹菜,选择个体大小一致的 2 龄末至 3 龄初幼虫作为实验材料。甜菜夜蛾饲养条件为:相对湿度 80%±5%、温度为(27±0.5)℃、光周期 L:D=14:10。

供试病毒为本研究组保存的甜菜夜蛾核型多角体病毒上海株。将感染核型多角体病毒的甜菜夜蛾幼虫尸体进行研磨,然后加入 PBS 缓冲液(0.1 mol/L, pH=7.0),经多层纱布过滤后,低速离心(400 r/min, 10 min),弃沉淀,上清液经缓冲液稀释后进行高速离心(3 000 r/min, 30 min),去除上清杂质。重复上述过程,直至悬浮液为乳白色,此时即为病毒原液,置于 4℃ 冰箱中备用(Wan *et al.*, 2015, 2017)。将纯化好的病毒液稀释 1 000 倍,400 倍相差显微镜下,用托马斯血细胞板计数。

供试植物为黄豆(辽鲜一号)、甘蓝(兴绿一号)和蕹菜(柳叶空心菜),均种植在载有草炭与椰土混合物的塑料盆内,长至 3-5 片真叶时供试验用。

1.3 试虫处理

参照 Raymond 等(2002)的叶碟法,对甜菜夜蛾进行感毒处理。将人工饲料(0.025 cm³)和打成叶碟的 3 种植物叶片(直径 0.5 cm)分别

置于组织培养板(48孔)内。用微量进样器分别滴1 μL 病毒液(1.120×10^6 OBs $\cdot\text{mL}^{-1}$)和无菌蒸馏水(空白对照)于人工饲料和叶片上,将已饥饿12 h的甜菜夜蛾3龄初幼虫放在室温晾干后的人工饲料和叶碟上(每孔1头幼虫),取食。用橡皮筋将组织培养板绑上,防止甜菜夜蛾幼虫逃逸。24 h后将取食完食物的幼虫培养板孔中分别补充未添加病毒的人工饲料和相应植物继续饲养(此时计为感毒后0 h),而未取食完食物的幼虫将被剔除以确保感毒组每头幼虫都摄入等量的病毒剂量。最后,将感毒组和对照组分别放在不同的人工气候培养箱中饲养,以防止对照组幼虫受病毒影响。每个处理重复3次,每重复54头幼虫。

1.4 核型多角体病毒对甜菜夜蛾围食膜的影响

甜菜夜蛾幼虫饲毒方法如1.3所述,分别在感毒后12、36和60 h时,选取对照组和处理组取食饲料的甜菜夜蛾幼虫各6头,剖取围食膜,用体视显微镜观察围食膜的变化。

1.5 甜菜夜蛾中肠组织石蜡切片的制备与染色

甜菜夜蛾幼虫饲毒方法如1.3所述,分别在感毒后12、24、36、48、60和72 h时,取对照组和处理组各时段甜菜夜蛾各6头,剖取中肠,制作石蜡切片。

用0号昆虫针固定甜菜夜蛾幼虫头和尾部,背部朝上,一手拿尖头镊子夹住一侧表皮固定,另一手用镊子将昆虫表皮由头向尾沿着背部慢慢撕下,获得完整的中肠后,立即放入预冷PBS缓冲液(0.1 mol/L, pH=7)中漂洗,并用镊子小心剥离马氏管、丝腺等。在4 $^{\circ}\text{C}$ 卡诺氏(Carnoy)固定液中固定24 h。固定后若来不及处理可用70%乙醇清洗2-3次后,放于70%乙醇中4 $^{\circ}\text{C}$ 保存。

1.5.1 脱水及透明 将固定后的甜菜夜蛾中肠在室温下进行乙醇梯度脱水(75%、85%、90%、95%乙醇脱水45-70 min,100%乙醇脱水40 min)后,依次放入1/2二甲苯(二甲苯:无水乙醇=1:1)20 min,二甲苯2次,各25 min,进行透

明处理,直至材料呈透明状。

1.5.2 浸蜡及包埋 将透明处理后的组织先后迅速放入提前融化的1/2二甲苯的石蜡(石蜡50-52 $^{\circ}\text{C}$:二甲苯=1:1)和软石蜡(50-52 $^{\circ}\text{C}$)中浸蜡各1 h,再重新浸入另一软石蜡1 h。然后将融化好的硬石蜡(52-54 $^{\circ}\text{C}$)倒入提前做好标记的包埋框内,用镊子将浸蜡完全的组织放入包埋框中并摆放整齐。待石蜡自然凝固后,开始切片或放在4 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱中备用。

1.5.3 切片与染色 使用切片机将带有组织的蜡块进行切片(4 μm)。将切好的蜡带进行分段后,放入温水中展片,然后用载玻片将其捞出并用滤纸吸去切片周围多余的水分。对载玻片进行标记,放入40 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘片8 h。然后将载玻片放入染色缸中脱蜡(二甲苯2次,各20 min;1/2二甲苯5 min;100%乙醇脱水2次各10 min;依次95%、85%、75%乙醇各1次,分别7 min;蒸馏水冲洗5 min)。

在载玻片上滴加适量的苏木精染色3 min,流水冲洗5 min(水流不宜过大,避免将组织冲掉),1%盐酸乙醇溶液浸泡10-30 s,流水冲洗1 min,PBS浸泡30 s-1 min,浸入95%乙醇5-10 s,滴加适量的伊红染液,染色30 s-2 min,浸入95%乙醇5 min,转浸入100%乙醇2次,各5 min。在载玻片上滴1滴中性树胶封片剂,用镊子夹起盖玻片的一端,慢慢放在载玻片上,赶走气泡,干燥后在Leica生物显微镜下观察,拍照(谭六谦,1986;熊正燕等,2010)。

2 结果与分析

2.1 核型多角体病毒对甜菜夜蛾幼虫围食膜的影响

甜菜夜蛾幼虫喂食核型多角体病毒后,在不同时间点解剖观察围食膜,发现围食膜结构发生了明显变化。对照组围食膜结构完整,无色透明,表面光滑,没有孔和缝隙,具有弹性,呈圆桶状(图1:A1)。感毒后12 h时,围食膜结构完整,局部变成乳白色,仍然具有一定弹性(图1:A2)。感毒后36 h时,围食膜全部变成乳白色,破裂

成单片状,弹性降低(图1:A3)。感毒后60 h时,围食膜破裂严重,变成乳白色无弹性碎片(图1:A4)。

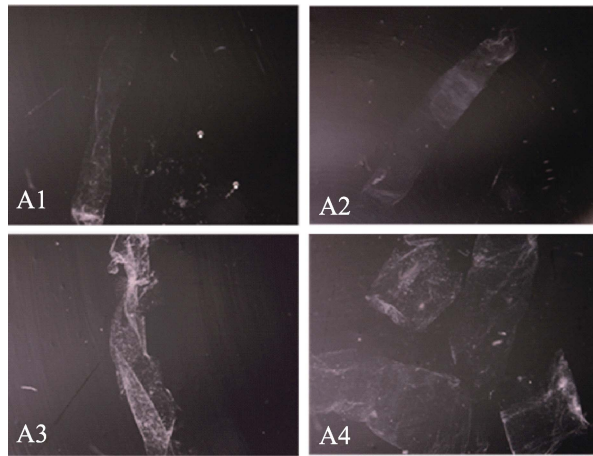


图1 核型多角体病毒对甜菜夜蛾围食膜的影响(15×)

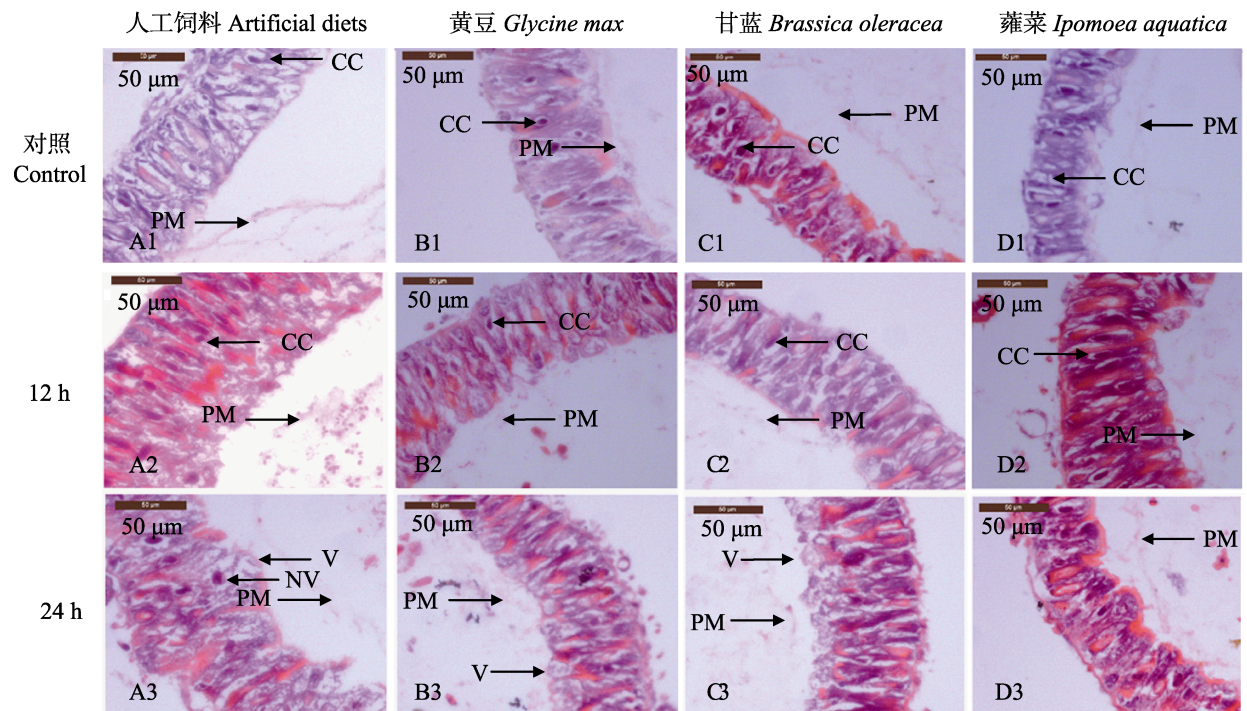
Fig.1 The effects of nucleopolyhedrovirus on the peritrophic membrane (PM) of *Spodoptera exigua* (15×)

A1. 对照组围食膜; A2. 感毒后12 h的围食膜; A3. 感毒后36 h的围食膜; A4. 感毒后60 h的围食膜。
A1. Control; A2. PM after 12 h with nucleopolyhedrovirus; A3. PM after 36 h with nucleopolyhedrovirus; A4. PM after 60 h with nucleopolyhedrovirus.

2.2 核型多角体病毒对取食不同食物甜菜夜蛾中肠组织切片的影响

由图2可知,取食饲料、黄豆、甘蓝和蕹菜的甜菜夜蛾,对照组中肠柱状细胞均为椭圆形,细胞排列紧密,围食膜清晰可见(图2:A1,B1,C1,D1),与处理组各时段相应日龄的正常甜菜夜蛾中肠组织切片均大致相同。取食饲料的甜菜夜蛾感毒后12 h,中肠柱状细胞伸长,细胞开始变形,围食膜开始被破坏,但还能看见围食膜片段(图2:A2);24 h时围食膜破坏加剧,有囊泡产生,细胞排列开始混乱,部分细胞破裂,局部细胞核脱落(图2:A3);36 h时围食膜消失(图2:A4);48 h时细胞排列更加疏松混乱,看不清明显的细胞形态,细胞核脱落并开始向肠腔移动(图2:A5);60 h和72 h时甜菜夜蛾肠壁细胞大量破裂,脱落,囊泡继续膨胀,肠壁细胞明显变厚(图2:A6,A7)。

取食黄豆的甜菜夜蛾幼虫感毒后中肠组织的变化与取食饲料的变化类似,感毒后12 h时中肠柱状细胞伸长,围食膜被破坏(图2:B2);24 h时有囊泡出现(图2:B3);36 h围食膜消失,细胞破裂,核脱落(图2:B4)。



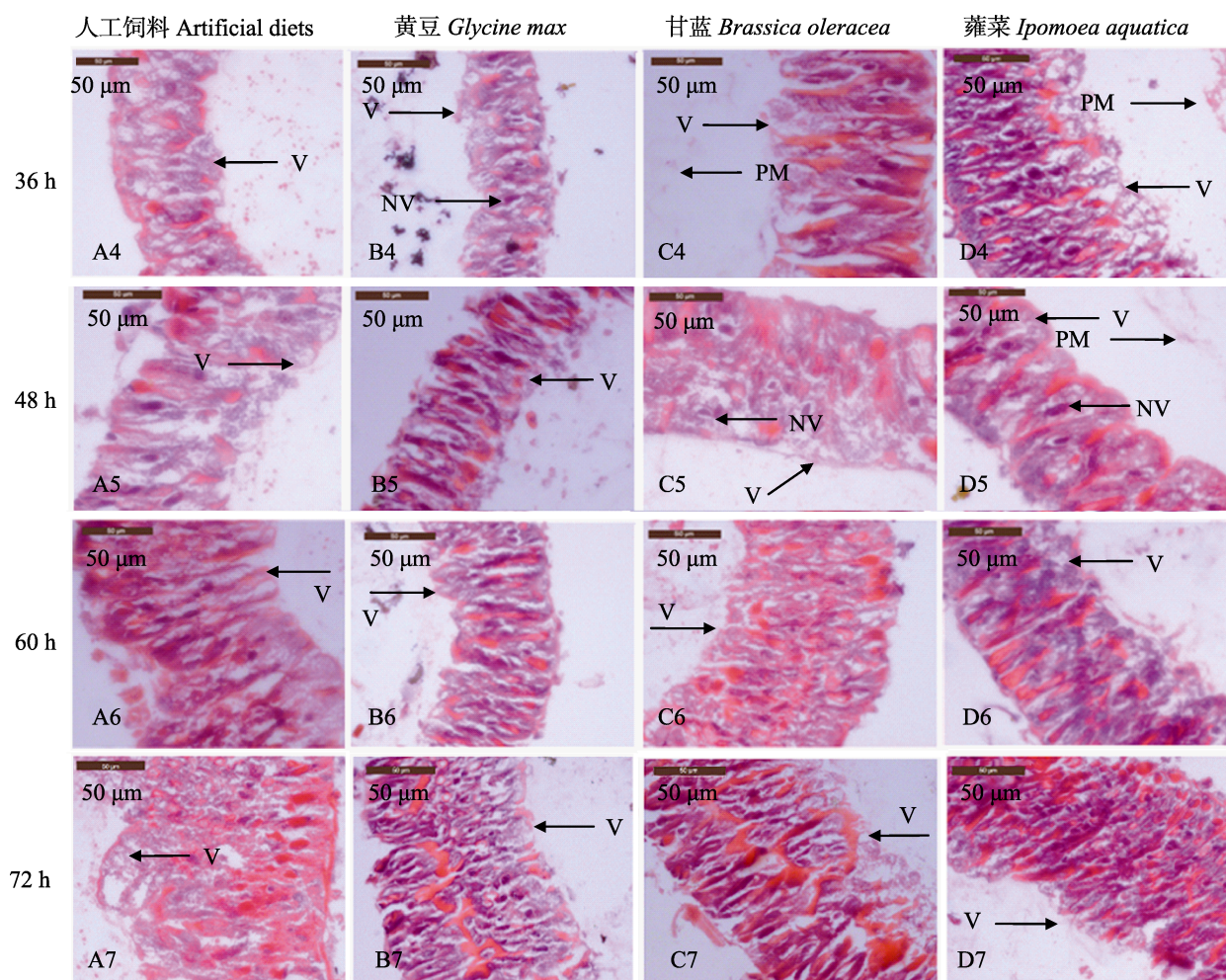


图 2 取食不同食物的甜菜夜蛾感染病毒后中肠肠壁细胞的变化 (400×)

Fig.2 Changes in the midgut cells of *Spodoptera exigua* treated with nucleopolyhedrovirus when they feed on different foods (400×)

PM: 围食膜; CC: 柱状细胞; V: 囊泡; NV: 细胞核。

A1. 取食饲料的甜菜夜蛾对照组中肠组织; A2-A7. 取食饲料的甜菜夜蛾感染病毒后 12, 24, 36, 48, 60, 72 h 的中肠组织; B1. 取食黄豆的甜菜夜蛾对照组中肠组织; B2-B7. 取食黄豆的甜菜夜蛾感染病毒后 12, 24, 36, 48, 60, 72 h 的中肠组织; C1. 取食甘蓝的甜菜夜蛾对照组中肠组织; C2-C7. 取食甘蓝的甜菜夜蛾感染病毒后 12, 24, 36, 48, 60, 72 h 的中肠组织; D1. 取食薺菜的甜菜夜蛾对照组中肠组织; D2-D7. 取食薺菜的甜菜夜蛾感染病毒后 12, 24, 36, 48, 60, 72 h 的中肠组织。

PM: Peritrophic membrane; CC: Columnar cell; V: Vesicle; NV: Nucleus.

A1. Control; A2-A7. The midgut of *Spodoptera exigua* feeding on artificial diets after virus infection of 12, 24, 36, 48, 60, 72 h; B1. Control; B2-B7. The midgut of *Spodoptera exigua* feeding on *Glycine max* after virus infection of 12, 24, 36, 48, 60, 72 h; C1. Control; C2-C7. The midgut of *Spodoptera exigua* feeding on *Brassica oleracea* after virus infection of 12, 24, 36, 48, 60, 72 h; D1. Control; D2-D7. The midgut of *Spodoptera exigua* feeding on *Ipomoea aquatica* after virus infection of 12, 24, 36, 48, 60, 72 h.

取食甘蓝的甜菜夜蛾幼虫感染病毒后 12 h 时中肠柱状细胞开始变为长椭圆形, 围食膜仍然清晰可见 (图 2: C2); 24 h 时部分肠壁细胞排列混乱, 细胞顶端出现囊泡, 围食膜遭到破坏, 呈不连续状 (图 2: C3); 36 h 围食膜仍然存

在 (图 2: C4); 48 h 围食膜破坏消失, 细胞严重变形, 细胞破裂, 有核脱落的现象 (图 2: C5); 感染处理后 60 h 和 72 h 出现大量囊泡, 细胞严重破坏, 脱落的细胞核向肠腔移动, 肠壁细胞层与其他时间点相比明显变厚 (图 2:

C6, C7)。

取食薤菜的甜菜夜蛾幼虫感毒后 12 h 时中肠柱状细胞开始伸长, 围食膜清晰可见 (图 2: D2); 24 h 时细胞变形加重, 但细胞排列相对整齐有序 (图 2: D3); 36 h 围食膜被破坏, 呈半环状, 有囊泡出现, 细胞排列混乱, 没有明显的细胞形态 (图 2: D4); 48 h 时幼虫围食膜受损严重, 但其碎片仍然可见, 部分细胞破裂, 核脱落 (图 2: D5); 60 h 时围食膜消失 (图 2: D6); 72 h 囊泡大量膨胀, 细胞破坏严重, 细胞核进入肠腔, 肠壁细胞层变厚 (图 2: D7)。

因此, 取食人工饲料和不同寄主植物的甜菜夜蛾在感染核型多角体病毒后中肠组织都发生

了明显的变化, 且存在显著时间差异。如表 1 所示, 取食饲料或黄豆的甜菜夜蛾感毒后 12 h 时围食膜被破坏 (图 2: A2, B2; 表 1), 而取食甘蓝和薤菜的昆虫出现该现象的时间点分别为感毒后 24 h 和 36 h (图 2: C3, D4; 表 1)。取食饲料或黄豆的甜菜夜蛾其中肠细胞在感毒后 24 h 时顶端出现囊泡 (图 2: A3, B3; 表 1), 取食甘蓝和薤菜则在 24 h 和 36 h 时出现囊泡 (图 2: C3, D4; 表 1)。取食饲料、黄豆、甘蓝和薤菜的甜菜夜蛾分别在感毒后 24、36、48 和 48 h 出现细胞破裂 (图 2: A3, B4, C5, D5; 表 1), 在感毒后 36、36、48 和 60 h 时围食膜消失 (图 2: A4, B4, C5, D6; 表 1)。

表 1 取食不同食物的甜菜夜蛾感染核型多角体病毒后的中肠组织变化
Table 1 The changes of midgut tissues from larval *Spodoptera exigua* feeding on different foods when they were infected with nucleopolyhedrovirus

食物 Foods	围食膜破坏 PM destroyed	出现囊泡 Vesicles	细胞破裂 Cell rupture	围食膜消失 PM disappeared
饲料 Artificial diets	12 h	24 h	24 h	36 h
黄豆 <i>Glycine max</i>	12 h	24 h	36 h	36 h
甘蓝 <i>Brassica oleracea</i>	24 h	24 h	48 h	48 h
薤菜 <i>Ipomoea aquatica</i>	36 h	36 h	48 h	60 h

3 讨论

昆虫中肠是分泌消化酶、消化食物和吸收营养物质的重要场所, 同时也是有毒有害物质的作用靶标。本研究采用解剖观察法及组织切片法探究了核型多角体病毒对甜菜夜蛾中肠组织的影响, 研究结果发现甜菜夜蛾幼虫感染核型多角体病毒后, 其中肠组织出现显著变化, 中肠柱状细胞排列混乱, 细胞变形伸长, 围食膜被破坏或消失, 这与赵晓峰等 (2016) 报道甜菜夜蛾感染病原菌 (粘质沙雷氏菌 PS-1 菌) 以及魏红爽等 (2017) 报道的暗黑鳃金龟幼虫取食 Bt 菌株 HD8E 和 HD8G 后出现的现象类似。

围食膜是昆虫抵御外源性病原微生物入侵和维系昆虫正常生理代谢的重要屏障 (Tellam, 1996; Tellam and Eisemann, 2000)。当其被破坏时, 能够促进病原微生物对害虫的感染, 可抑

制害虫生长发育, 加速其死亡, 从而达到控制害虫种群的目的。因此, 本研究中核型多角体病毒对甜菜夜蛾的杀虫作用很可能与其对昆虫围食膜的破坏有直接关系。此外, 本研究还发现感染核型多角体病毒的甜菜夜蛾中肠柱状细胞变化较大, 这可能是由于中肠柱状细胞位于肠壁细胞层的最外层, 当围食膜遭到破坏后, 柱状细胞发生变化, 其微绒毛被破坏脱落, 细胞由原来的椭圆形开始变形、伸长, 顶端出现囊泡, 最后囊泡及细胞核移向肠腔 (King and Akai, 1984; 牟吉元等, 1996; Nan Gong *et al.*, 2006)。而再生细胞位于肠壁细胞基部受病毒影响较小, 为了弥补被破坏的细胞, 再生细胞会打破其原有分裂周期, 提前快速分裂但不分化, 导致细胞层局部变厚, 致使肠壁细胞分泌消化酶和吸收营养物质的功能受损, 最终导致感毒昆虫发育迟缓甚至死亡 (阎凤鸣等, 1995)。因此, 本研究初步说明核

型多角体病毒的杀虫机理是通过破坏甜菜夜蛾幼虫的围食膜和上皮细胞,但是该病毒导致甜菜夜蛾围食膜及上皮细胞破坏的具体分子机理还不清楚,需要更进一步的研究。

与此同时,本研究还发现取食人工饲料、黄豆、甘蓝和薺菜的甜菜夜蛾幼虫感毒后其中肠组织都受到不同程度的破坏,且存在明显的时间差异。取食饲料和黄豆的甜菜夜蛾感毒后受病毒的影响最大且类似;取食甘蓝的甜菜夜蛾受病毒影响次之;取食薺菜的受病毒影响最小。这与本课题组前期关于植物种类调节甜菜夜蛾对核型多角体病毒易感性的研究结果相一致:取食黄豆、玉米等作物的夜蛾对核型多角体病毒的易感性较强,而取食薺菜、甘蓝易感性较弱(万年峰, 2016)。以往研究也证实植物种类可对甜菜夜蛾的生长发育、存活率以及生殖力等产生显著影响(董钧锋等, 2012; 滕海媛等, 2012)。因此,植物种类是影响甜菜夜蛾对核型多角体病毒易感性的一个不容忽视的重要因素。产生这种现象的原因有很多,一方面可能是与不同植物种类叶片中含有的化学物质种类存在差异有关。有研究表明,植物叶片中的化学物质能抑制或提高病毒在昆虫宿主肠道中的感染力,进而影响昆虫对病毒的易感性(Ali *et al.*, 2004; Wan *et al.*, 2018)。也有可能是昆虫取食不同植物后,植物叶片的损伤或昆虫的口腔分泌物诱导产生不同程度的信号,进而产生不同的次级代谢物或有毒物质,对昆虫造成不同程度的伤害(戈峰等, 2011)。事实上,植物叶片影响昆虫对病毒的易感性,是植物叶片中所有物质综合调控的结果。在植物叶片中的众多化学物质中到底哪些物质能增强、哪些物质能弱化昆虫对病毒的易感性,至今还没有统一答案。但已有研究证实,病毒经多酚类植物(如棉花、甘蓝和花椰菜)感染昆虫后,昆虫对病毒的易感性往往较低(Ali *et al.*, 1998; Shikano *et al.*, 2010),而经寡酚类植物(黄豆、玉米和番茄)感染昆虫后,昆虫对病毒易感性增强(Forschler *et al.*, 1992; Ali *et al.*, 2002; Monobrullah *et al.*, 2007)。另一方面,也有可能与植物中化合物的含量有关,某种或某些化合物

含量在达到一定程度时可能才发挥调节昆虫免疫、抵御外界病原物的作用;又或者昆虫对不同植物中同种化合物的吸收程度不同,进而导致昆虫在遇到外界病原物时的易感性和免疫能力不同。但是这些化学物质影响昆虫对病毒易感性的具体机制还不清楚,需要进一步的研究与探讨。

核型多角体病毒造成中肠组织病变是引起甜菜夜蛾致死的重要原因之一,它能够破坏作为昆虫第一道物理保护屏障的围食膜。因此,可利用该作用特性研制绿色、高效的新型生物杀虫剂。将植物-植食性昆虫-昆虫病原微生物三者之间的互作关系应用到农业害虫防治中,并利用取食不同寄主植物的甜菜夜蛾对病毒易感性的差异指导农业实际生产中的具体操作,调节不同农作物施用新型生物杀虫剂的剂量,进而避免浪费、节约成本,综合提高生物防治效果。

参考文献 (References)

- Ali MI, Felton GW, Meade T, Young SY, 1998. Influence of interspecific and intraspecific host plant variation on the susceptibility of Heliothines to a baculovirus. *Biological Control*, 12(1): 42–49.
- Ali MI, Young SY, Felton GW, McNew RW, 2002. Influence of the host plant on occluded virus production and lethal susceptibility of a baculovirus. *Journal of Invertebrate Pathology*, 81(3): 158–165.
- Ali MI, Young SY, McNew RC, 2004. Host plant influence on activity of *Bacillus thuringiensis* Berliner against lepidopterous pests of crops. *Journal of Entomological Science*, 39(3): 311–317.
- Dong JF, Zhang YJ, Zhu GR, Wang SL, 2012. Comparative life table parameters of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*, on four host plants. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6): 1468–1473. [董钧锋, 张友军, 朱国仁, 王少丽, 2012. 甜菜夜蛾在四种寄主植物上的生命表参数比较研究. 应用昆虫学报, 49(6): 1468–1473.]
- Farrar RJ, Ridgway RL, 2000. Host plant effects on the activity of selected nuclear polyhedrosis viruses against the corn earworm and beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 29(1): 108–115.
- Forschler B, Young SY, Felton GW, 1992. Diet and the susceptibility of *Helicoverpa zea* (Noctuidae: Lepidoptera) to a nuclear polyhedrosis virus. *Environmental Entomology*, 21(1): 1220–

- 1223.
- Ge F, Wu KM, Chen XX, 2011. Major advance on the interaction mechanism among plants, pest insects and natural enemies in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 48(1): 1–6. [戈峰, 吴孔明, 陈学新, 2011. 植物-害虫-天敌互作机制研究前沿. 应用昆虫学报, 48(1): 1–6.]
- Jiang JX, Zeng AP, Ji XY, Wan NF, Chen XQ, 2011. Combined effect of nucleopolyhedrovirus and *Microplitis pallidipes* for the control of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Pest Management Science*, 67(6): 705–713.
- King RC, Akai H, 1982. Insect Ultrastructure. Volume New York: Plenum Press. 52–52.
- Hrs M, Ashouri A, Poll L, Enkegaard A, 2007. Olfactory response of predatory mired to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. *Journal of Applied Entomology*, 131(5): 326–332.
- Monobrullah M, Shankar U, Bharti P, Gupta RK, Kaul V, 2007. Effect of host plant on the infectivity of SL, MNPV to *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 10(2): 151–155.
- Mou JY, Xu HF, Rong XL, 1996. General Entomology. Beijing: China Agricultural Press. 116–118. [牟吉元, 徐洪富, 荣秀兰, 1996. 普通昆虫学. 北京: 中国农业出版社. 116–118.]
- Nan Gong ZY, Wang QY, Song P, Yang J, Mao WJ, 2006. Histopathological effects of the protein toxin from *Xenorhabdus nematophila* on the midgut of *Helicoverpa armigera*. *Agricultural Sciences in China*, 5(9): 685–690.
- Raymond B, Vanbergen A, Pearce I, Hartley S, Cory J, Hails R, 2002. Host plant species can influence the fitness of herbivore pathogens: the winter moth and its nucleopolyhedrovirus. *Oecologia*, 131(4): 554–556.
- Shikano I, Ericsson JD, Cory JS, Myers JH, 2010. Indirect plant-mediated effects on insect immunity and disease resistance in a tritrophic system. *Basic and Applied Ecology*, 11(1): 15–22.
- Tan LQ, 1986. Insect tissue section technique. *Entomological Knowledge*, 23(5): 226–227. [谭六谦, 1986. 昆虫组织切片技术. 昆虫知识, 23(5): 226–227.]
- Tellam RL, 1996. The Peritrophic Matrix. Biology of the Insect Midgut. Berlin: Springer Netherlands. 86–114.
- Tellam RL, Eisemann C, 2000. Chitin is only a minor component of the peritrophic matrix from larvae of *Lucilia cuprina*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 30(12): 1189–1201.
- Teng HY, Wang DS, Shi PX, Yuan YD, Zhang TS, 2012. Effects of different host plants on development of *Spodoptera exigua*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6): 1474–1481. [滕海媛, 王冬生, 史苹香, 袁永达, 张天澍, 2012. 不同食物对甜菜夜蛾生长发育参数的影响. 应用昆虫学报, 49(6): 1474–1481.]
- Wan NF, 2016. The chemecology of the interactions among plants, *Spodoptera exigua* and nucleopolyhedrovirus. Doctoral dissertations. Shanghai: Fudan University. [万年峰, 2016. 植物-甜菜夜蛾-核型多角体病毒互作的化学生态学研究. 博士学位论文. 上海: 复旦大学.]
- Wan NF, Ji XY, Zhang H, Yang JH, Jiang JX, 2015. Nucleopolyhedrovirus infection and/or parasitism by *Microplitis pallidipes* Szepligeti affect hemocyte apoptosis of *Spodoptera exigua* (Hübner) larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 132(1): 165–170.
- Wan NF, Jiang JX, Li B, 2016. Effect of host plants on the infectivity of nucleopolyhedrovirus to *Spodoptera exigua* larvae. *Journal of Applied Entomology*, 140(8): 636–644.
- Wan NF, Ji XY, Yin YY, Zhang H, Jiang JX, 2017. The impact of co-infection by a nucleopolyhedrovirus and the endoparasitoid *Microplitis pallidipes* Szepligeti on the protective enzymes in hemolymph of *Spodoptera exigua*. *International Journal of Pest Management*, 63(4): 1–8.
- Wan NF, Li X, Guo L, Ji XY, Zhang H, Chen YJ, Jiang JX, 2018. Phytochemical variation mediates the susceptibility of insect herbivores to entomoviruses. *Journal of Applied Entomology*, <https://doi.org/10.1111/jen.12516>.
- Wei HS, Tan SQ, Cao YZ, Wu JX, Li KB, Shu CL, Yin J, 2017. Pathological changes in the midgut of *Holotrichia parallela* larvae after feeding on HD8E and HD8G. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 54(6): 1015–1022. [魏红爽, 谭树乾, 曹雅忠, 仵均祥, 李克斌, 束长龙, 尹姣, 2017. 暗黑鳃金龟幼虫取食 Bt 菌株 HD8E 和 HD8G 后的中肠细胞病理变化. 应用昆虫学报, 54(6): 1015–1022.]
- Xiong ZY, Zhou Q, Yu DC, 2010. Technique of paraffin slices of insect intestine//Wen LZ (ed.). Insect Research in Central China (Vol. VI). Changsha: Central South University Press. 95–98. [熊正燕, 周琼, 余定椿, 2010. 昆虫肠组织石蜡切片的制作//文礼章主编. 华中昆虫研究 (第 6 卷). 长沙: 中南大学出版社. 95–98.]
- Yan FM, Xu CR, Li SG, 1995. Effects of dimboa on the midgut of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Acta Entomologica Sinica*, 38 (3): 380–382. [阎凤鸣, 许崇任, 李松岗, 1995. 丁布对亚洲玉米螟幼虫中肠组织的影响效果. 昆虫学报, 38(3): 380–382.]
- Zhao XF, 2016. Preliminary study on the insecticidal mechanism of *Serratia marcescens* PS-1 strains against *Spodoptera exigua* larvae. Master dissertation. Guangzhou: South China Agriculture University. [赵晓峰, 2016. 粘质沙雷氏菌 PS-1 菌株对甜菜夜蛾幼虫杀虫机理的初步研究. 硕士学位论文. 广州: 华南农业大学.]