

寄主植物对甜菜夜蛾感染核型多角体病毒后黑化反应关键酶活性的影响*

王金彦^{1,2**} 张浩¹ 郭玲^{1,2} 万年峰^{1***} 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】明确寄主植物对感染核型多角体病毒的甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 幼虫体内参与黑化反应的关键酶的影响。【方法】借助紫外分光光度计或酶标仪, 测定了取食不同食物(莴菜、甘蓝、黄豆和人工饲料)的感毒与未感毒甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多酚氧化酶、酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶含量。【结果】两因素分析显示, 感毒和食物两个因子及其交互作用显著影响幼虫血淋巴中这3种酶的活性; 进一步比较发现, 取食莴菜的感毒幼虫多酚氧化酶活性最高, 取食甘蓝的次之, 而以黄豆和人工饲料为食物的多酚氧化酶活性最低, 感毒幼虫血淋巴中其他两种酶活性也表现相同的趋势。【结论】寄主植物能够调控感毒甜菜夜蛾幼虫体内参与黑化反应的关键酶活性, 而这些关键酶活性的变化可能与寄主植物调控甜菜夜蛾对核型多角体病毒的敏感性有关。

关键词 寄主植物, 甜菜夜蛾, 多酚氧化酶, 酪氨酸羟化酶, 多巴脱羧酶, 核型多角体病毒

The effects of host plants on the activities of the key enzymes involved in melaninization in nucleopolyhedrovirus-infected beet armyworm larvae

WANG Jin-Yan^{1,2**} ZHANG Hao¹ GUO Ling^{1,2} WAN Nian-Feng^{1***} JIANG Jie-Xian^{1,2***}

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

Abstract [Objectives] To investigate the effects of host plants on key enzymes involved in the melaninization of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), larvae infected with nucleopolyhedrovirus (NPV). [Methods] We used an Ultraviolet Spectrophotometer or Microplate Reader to determine the content of polyphenol oxidase, tyrosine hydroxylase and dopodecarboxylase in the hemolymph of infected, and non-infected, beet armyworm larvae, feeding on different food sources (soybeans, *Glycine max*, collards, *Brassica oleracea*, water convolvulus, *Ipomoea aquatica*, and artificial diets). [Results] Two-way analysis of variance indicated that food, viral dose, and their interaction, have significant effects on the activities of the three enzymes. A further comparison indicated that the highest polyphenol oxidase activity occurred in infected larvae fed on water convolvulus, followed by those fed on collards, with the lowest activity recorded in infected larvae fed on soybeans and artificial diets. The activities of the other two enzymes in infected larvae showed the same trend. [Conclusion] Host plants can regulate the activity of key enzymes involved in the melaninization of infected larvae, and changes in the activity of these enzymes may therefore be due to plant-mediated effects on the susceptibility of beet armyworm larvae to NPV.

Key words host plant, beet armyworm (*Spodoptera exigua* (Hübner)), polyphenoloxidase, tyrosine hydroxylase, dopa carboxylase, nucleopolyhedrovirus

*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: 2859726299@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: fnianwan_2004@163.com; jiangjiexian@163.com

收稿日期 Received: 2018-04-19, 接受日期 Accepted: 2018-07-11

植物、植食性昆虫与昆虫病毒的相互关系,一直是昆虫学和生态学研究的热点。目前,植物与植食性昆虫、植食性昆虫与昆虫病毒的互作研究,已有广泛报道。例如,取食不同寄主植物后,植食性昆虫的生长发育(Loader and Damman, 1991; 苏超等, 2015; 温冬梅等, 2016)、行为(Farahani *et al.*, 2011)以及生理特征(Zhang *et al.*, 2011; 程媛等, 2016)等会发生变化。寄主植物与昆虫病毒的互作研究已受关注,譬如,植物调控昆虫对病毒的易感性(Monobrullah *et al.*, 2007; Shikano *et al.*, 2010)、植物影响感毒宿主的围食膜结构(Plymale *et al.*, 2008; 郭玲等, 2018),而寄主植物如何影响昆虫病毒感染宿主的机理,却鲜见报道。

黑化反应是昆虫防御外来物入侵的重要体液免疫过程(Yu and Kanost, 2004),多酚氧化酶(Polyphenoloxidase, PPO)、酪氨酸羟化酶(Tyrosine hydroxylase, TH)与多巴脱羧酶(Dopa decarboxylase, DDC)是参与昆虫黑化反应的关键酶。已有文献记载,细菌(李殿香等, 2013)、昆虫病毒(孟海燕等, 2010; 季香云等, 2013)、农药(刘辉, 2011; 王涛等, 2012)等外来物侵入昆虫体内,会引起昆虫黑化反应酶系的变化,但寄主植物如何影响感毒虫体内的黑化反应关键酶,尚不清楚。

甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 是一种世界性分布的广食性害虫(王泽华等, 2014),而核型多角体病毒(Nucleopolyhedrovirus, NPV)是控制该虫种群数量的一种重要生物因子。前期研究表明,甜菜夜蛾幼虫取食病毒处理过的薤菜、甘蓝和黄豆叶片后,感毒幼虫在薤菜上的死亡率最低,而在黄豆上的最高(Wan *et al.*, 2018)。然而,与这种敏感性差异有关的昆虫血淋巴黑化反应关键酶活性变化,罕见证实。为此,本文以上述3种植物、甜菜夜蛾和核型多角体病毒为研究对象,明确寄主植物对病毒感染宿主的黑化反应关键酶的影响,以期为解析植物调控病毒感染宿主的生理机制积累资料。

1 材料与方法

1.1 供试材料

采集上海市农业科学院庄行综合试验站菜田甘蓝上健康甜菜夜蛾卵块,经5%甲醛消毒后,将卵块置于人工气候培养箱[(28±1)、14 L:10D、80%±5%]内的洁净塑料盒内;卵块孵化后,在塑料盒内放上块状人工饲料(黄豆粉、麦胚、酵母、干酪素、抗坏血酸等原料组成)(Jiang *et al.*, 2011, 2014, 2018),用纱布和皮筋封口。经室内繁殖多代后的2龄末幼虫,供本试验使用。

供试植物为黄豆 *Glycine max* (Linn.) Merr. (江苏南通农家自种小黄豆)、甘蓝 *Brassica oleracea* L. (上海兴绿蔬菜种苗研究所研制的“兴绿一号甘蓝”)和薤菜 *Ipomoea aquatica* Forsskal (上海农乐种植有限公司生产的“大叶空心菜”)。以上3种植物均被种植在载有草炭与椰土混合物的塑料盆内(Wan *et al.*, 2017b),盆栽苗置于用网箱内。在整个盆栽苗种植过程中,不使用任何农药。待植株生长盛期,选取幼嫩叶片供试。

将上述采集点的感染核型多角体病毒的甜菜夜蛾幼虫带回实验室,经离心、提纯后,获取本试验所需病毒液体,具体过程如下:将感毒虫体放于0.1 mol·L⁻¹磷酸缓冲液(pH=7.0)中匀浆,3层纱布过滤,获得粗提液;纯化病毒时,将粗提液低速离心15-20 min,去除虫体残渣,然后将上清液高速离心0.5 h,重复差速离心4次后,使病毒颗粒体分散于磷酸缓冲液中,置于4冰箱中保存备用。将纯化好的病毒液用无菌蒸馏水稀释1 000倍,400倍相差显微镜下,用托马斯血细胞计数器计算病毒浓度(Wan *et al.*, 2015a, 2015b, 2017a)。本试验病毒浓度为1.12×10⁴ OBs·mL⁻¹。

1.2 试验设计与方法

将刚孵化的甜菜夜蛾幼虫置于洁净塑料盒中,分别饲喂洁净的甘蓝叶、黄豆叶、薤菜叶和人工饲料,每天定时更换食料。待幼虫发育至2

龄末,将其饥饿 12 h。饥饿后的幼虫,一部分被置于病毒处理过的叶碟上饲喂,而另一部分则无病毒处理。参照 Li 和 Otvos (1999)、Raymond 等 (2002) 的方法,将上述 3 种植物叶片打孔制成直径 0.5 cm 的叶碟(为统一表述,这里将正方体状(0.027 cm^3)的人工饲料也视为“人工饲”),分别置于 48 孔组织培养板内,每孔一块叶碟。针对病毒处理组,用微量移液器吸取 $1\text{ }\mu\text{L}$ 病毒液,分别滴在叶碟上,供幼虫取食。为确保每头幼虫摄入等量的病毒剂量(即每头幼虫摄入的病毒剂量为 $11.2\text{ OBs}\cdot\text{幼虫}^{-1}$),感毒 24 h 后,将未取食完叶碟的幼虫剔除,仅留存取食完叶碟的幼虫(Wan *et al.*, 2018)。将 $1\text{ }\mu\text{L}$ 无菌蒸馏水分别点滴至上述叶碟上,作为无病毒处理组(对照)。每个处理和对照重复 3 次。叶碟被点滴完毕和幼虫被放置板孔后,用保鲜膜封口,盖好培养板,置于人工气候培养箱[(28 ± 1)、 14L : 10D 、 $80\%\pm 5\%$]中。幼虫在病毒处理或无病毒处理的叶碟上取食 24 h 后,将其转移至洁净的平底玻璃试管中(每管 3 头),分别饲喂上述 3 种洁净的植物叶片或人工饲料。定时清理虫粪和更换新鲜叶片,24 h 后提取不同处理下的甜菜夜蛾幼虫血淋巴。

1.3 幼虫血淋巴提取

参考 Arif 等 (2007) 的方法,75%乙醇消毒甜菜夜蛾幼虫虫体后,用无菌蒸馏水清洗 5 次,滤纸吸干虫体;用医用解剖针,将幼虫第 3 和第 4 腹节之间挑破,用毛细管收集不同处理的幼虫血淋巴。收集血淋巴后,将其置于 1.5 mL 离心管中,加入等量预冷的磷酸缓冲液($\text{pH}=6.8$)混匀。 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ $10\text{ }000\text{ r}\cdot\text{min}^{-1}$ 离心 10 min,以便去除血细胞和其他残余组织,取上清液, $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存备用。

1.4 酶活性测定

采用南京建成生物研究所研制的测试盒,测定多酚氧化酶活性的活性;使用 Elisa 试剂盒(上海晶抗生物科技有限公司研制),测定酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶活性。遵循试剂盒操作说明,

运用 732 紫外分光光度计测定取食不同食物的感毒与非感毒甜菜夜蛾幼虫血淋巴中酚氧化酶活性值,而借助酶标仪测定幼虫血淋巴中酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶活性值。每处理重复 3 次。

1.5 数据处理

数据分析前,使用软件 SPSS 20.0 对数据进行 Kolmogorow-Smirnov 测试的正态分布分析和 Levene's 检验的同质性分析。运用一般线性模型(General linear model)的两因素(食物、病毒剂量)方差分析甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多酚氧化酶、酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶含量,食物包括:黄豆、甘蓝、薹菜、人工饲料,病毒剂量为 0 和 $11.2\text{ OBs}\cdot\text{幼虫}^{-1}$ 。使用单因素方差分析进一步比较取食不同食物的感毒与未感毒甜菜夜蛾幼虫血淋巴中上述 3 种酶活性值的差异(Tukey's HSD 检验, $P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多酚氧化酶活性

两因素方差分析表明,食物、病毒剂量以及两者的交互效应对甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多酚氧化酶活性都有显著影响(表 1)。甜菜夜蛾幼虫取食无病毒处理的不同食物后,其血淋巴多酚氧化酶活性无显著差异($P=0.339-0.999$);病毒经 4 种食物分别感染幼虫后,幼虫血淋巴多酚氧化酶活性最高的是在薹菜上(140.0 ± 12.0) $\text{U}\cdot\text{mL}^{-1}$,其次是甘蓝(121.2 ± 8.9) $\text{U}\cdot\text{mL}^{-1}$,最低的是在黄豆上(78.2 ± 6.5) $\text{U}\cdot\text{mL}^{-1}$;较未感染病毒的幼虫,感毒幼虫取食薹菜、甘蓝、黄豆或人工饲料后,其血淋巴多酚氧化酶活性均上升,且取食前两种植物叶片后,感毒幼虫的多酚氧化酶活性显著增加(图 1; One-way ANOVA: $F_{7,14}=15.229$, $P<0.001$; 薹菜,感毒 vs. 未感毒, $P=0.001$; 甘蓝,感毒 vs. 未感毒, $P=0.010$)。

2.2 甜菜夜蛾幼虫血淋巴中酪氨酸羟化酶活性

两因素方差分析结果显示,食物、病毒剂量以及两者的交互效应均显著影响甜菜夜蛾幼虫血淋巴中酪氨酸羟化酶活性(表 1)。与未感毒

表 1 食物和病毒剂量影响甜菜夜蛾幼虫血淋巴中 3 种酶活性的两因素方差分析
Table 1 Two-way analysis of variance for testing the effects of food and virus doses on the three enzymes in the haemolymph of beet armyworm larvae

变量 Dependent variable	食物 Food			病毒剂量 Virus dose			交互效应 Interactive effect		
	<i>F</i> 值 <i>F</i> value	自由 度 <i>df</i>	显著 水平 <i>P</i>	<i>F</i> 值 <i>F</i> value	自由度 <i>df</i>	显著 水平 <i>P</i>	<i>F</i> 值 <i>F</i> value	自由 度 <i>df</i>	显著 水平 <i>P</i>
多酚氧化酶 Polyphenoloxidase	11.766	3, 16	<0.001	53.969	1, 16	<0.001	3.270	3, 16	0.049
酪氨酸羟化酶 Tyrosine hydroxylase	10.225	3, 16	0.001	204.385	1, 16	<0.001	6.653	3, 16	0.004
多巴脱羧酶 Dopa decarboxylase	25.057	3, 16	<0.001	454.125	1, 16	<0.001	17.874	3, 16	<0.001

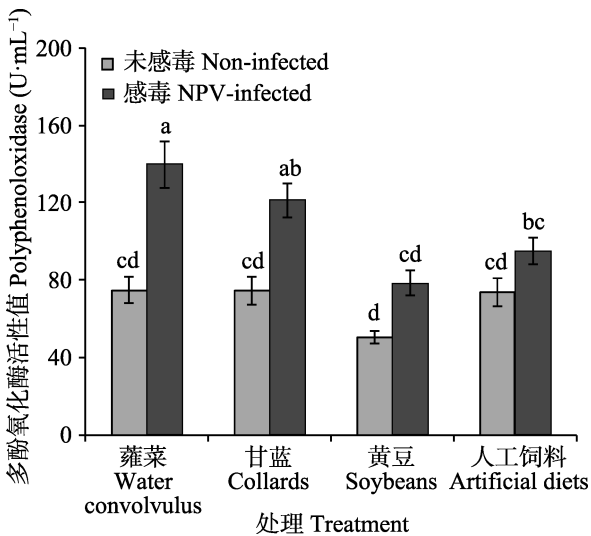


图 1 不同处理组合下甜菜夜蛾幼虫血淋巴多酚氧化酶活性值

Fig. 1 Polyphenoloxidase activity in the haemolymph of beet armyworm larvae under different treatments

误差棒表示标准误；柱上标有不同小写字母表示在 5% 水平上差异显著。下图同。

The vertical bars represent the standard errors. Histograms with different lowercase letters indicate significantly different among the plant species at $P < 0.05$ (Tukey's test, ANOVA). The same below.

幼虫相比,感毒幼虫取食 4 种食物后,其血淋巴酪氨酸羟化酶活性均显著增加(图 2; One-way ANOVA: $F_{7,14} = 38.087, P < 0.001$; 薺菜,感毒 vs. 未感毒, $P < 0.001$; 甘蓝,感毒 vs. 未感毒, $P < 0.001$; 黄豆,感毒 vs. 未感毒, $P = 0.003$; 人工饲料,感毒 vs. 未感毒, $P = 0.001$)。当幼虫不感染病毒时,幼虫血淋巴酪氨酸羟化酶活性值不会因食物种类不同而发生显著变化 ($P = 0.954-0.999$)。在 4 个感毒处理中,以薺菜为食的幼虫血淋巴酪氨酸羟化酶活性最高(180.3 ± 17.9) $\text{U} \cdot \text{L}^{-1}$,

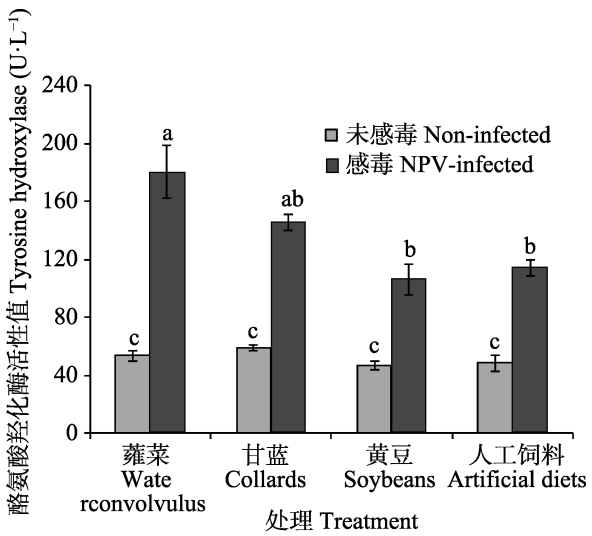


图 2 不同处理组合下甜菜夜蛾幼虫血淋巴酪氨酸羟化酶活性值

Fig. 2 Tyrosine hydroxylase activity in the haemolymph of beet armyworm larvae under different treatments

甘蓝上的次之(145.4 ± 5.6) $\text{U} \cdot \text{L}^{-1}$,黄豆上的最低(106.0 ± 10.8) $\text{U} \cdot \text{L}^{-1}$,且黄豆上的与人工饲料上的无显著差异 ($P = 0.996$)。

2.3 甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多巴脱羧酶活性

两因素方差分析表明,食物、病毒剂量以及两者的交互效应均显著影响甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多巴脱羧酶活性(表 1)。健康甜菜夜蛾幼虫取食 4 种食物后,其血淋巴多巴脱羧酶活性无显著差异(图 3; $P = 0.905-0.999$),活性值为 $40.4 (\pm 2.7) - 47.5 (\pm 4.3)$ $\text{U} \cdot \text{L}^{-1}$;当甜菜夜蛾幼虫取食相同食物时,其感染病毒后血淋巴多巴脱羧酶活性均显著上升(图 3; One-way ANOVA: $F_{7,14} = 97.959, P < 0.001$; 薺菜,感毒 vs. 未感毒, $P < 0.001$; 甘蓝,感毒 vs. 未感毒, $P < 0.001$;

黄豆, 感毒 vs. 未感毒, $P < 0.001$; 人工饲料, 感毒 vs. 未感毒, $P < 0.001$)。在 4 个感毒处理中, 取食薹菜的感毒幼虫血淋巴中多巴脱羧酶活性最高 (160.2 ± 4.4) $\text{U} \cdot \text{L}^{-1}$), 较取食甘蓝、黄豆和人工饲料的, 分别高 21.3%、75.5% 和 65.8%。

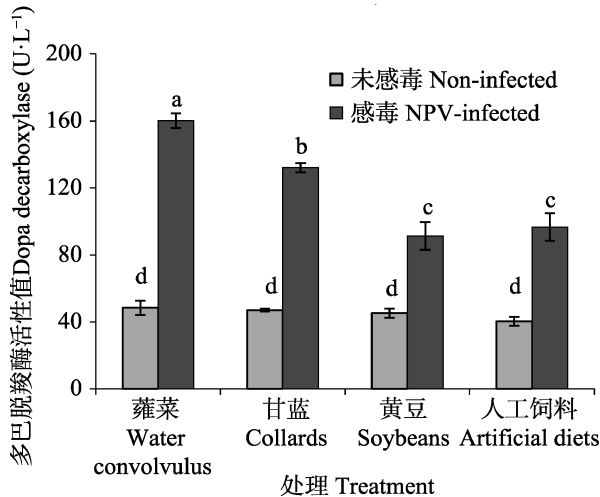


图 3 不同处理组合下甜菜夜蛾幼虫血淋巴多巴脱羧酶活性

Fig. 3 Dopa decarboxylase activity in the haemolymph of beet armyworm larvae under different treatments

3 讨论

多酚氧化酶是昆虫血淋巴产生免疫反应的蛋白酶, 可以将单酚氧化成二酚, 并进一步氧化成醌。研究发现, 多酚氧化酶催化生成的醌类物质是昆虫表皮硬化和黑色素形成的初始产物。因此, 取食富含酚类物质的叶片, 有利于昆虫提高体内酚氧化酶活性。Wan 等 (2018) 测试了薹菜、甘蓝和黄豆叶片中的几种化学物质含量, 发现薹菜的酚类含量最高、黄豆的最低, 这很好地解释了本文的研究结果: 取食薹菜后, 感毒甜菜夜蛾幼虫血淋巴中多酚氧化酶活性最高, 而以黄豆为食的感毒幼虫多酚氧化酶活性最低。可见, 植物酚类含量与感毒幼虫血淋巴中多酚氧化酶活性呈正相关的。此外, 植物酚类含量与昆虫对病毒的易感性息息相关, 例如, 病毒经多酚类植物 (薹菜、棉花 *Gossypium* spp.、花椰菜 *Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L. 等) 感染昆虫后, 昆虫对病毒的易感性往往较低 (Ali et al., 1998; Farrar

and Ridgway, 2000; Shikano et al., 2010; Wan et al., 2016), 而经寡酚类植物 (黄豆、玉米 *Zea mays* L.、番茄 *Solanum lycopersicum* 等) 感染后, 昆虫对病毒的易感性则增强 (Forschler et al., 1992; Ali et al., 2002; Monobrullah et al., 2007; Wan et al., 2016)。据此推断, 昆虫血淋巴多酚氧化酶活性随昆虫对病毒的易感性的增强而降低。

除多酚氧化酶外, 酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶也是参与昆虫黑化反应的重要酶。外源物侵入后, 会引起昆虫体内这两种酶活性的变化, 例如, 虫酰肼抑制甜菜夜蛾幼虫多巴脱羧酶和酪氨酸羟化酶活性 (王涛等, 2012), 氟铃脲对斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 体内的多巴脱羧酶活性也具有类似的效果 (刘辉, 2011)。然而, 本研究发现, 感染病毒后, 甜菜夜蛾幼虫血淋巴中这两种酶的活性值均明显增加。此外, 本研究还注意到, 病毒经不同植物感染幼虫后, 薹菜上的感毒虫血淋巴中酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶活性都最高, 甘蓝的次之, 而黄豆的最低。剖析原因, 不同植物在昆虫体内释放的化学物质组份的差异, 影响病毒调控宿主昆虫血淋巴中这两种酶的合成速率。然而, 其中的微观机制有待进一步探讨。

本研究证实, 尽管感毒和寄主植物的互作显著影响甜菜夜蛾幼虫血淋巴中参与黑化反应的 3 种关键酶; 然而, 当幼虫未感染病毒时, 寄主植物种类不会显著影响这 3 种酶的活性值, 这与张彬 (2006) 的研究结果相仿, 取食甘蓝、菜海椒 *Capsicum frutescens* var. *grossum* (L.) Bailey 和葱 *Allium fistulosum* L. 的甜菜夜蛾幼虫血淋巴中羧酸酯酶活性值均比较接近。参与昆虫黑化反应是众多酶综合作用的过程, 除本文的 3 种酶外, 还涉及芳香烷基胺-N-乙酰基转移酶、多巴色素异构酶等, 昆虫病毒如何影响这些酶的活性、寄主植物又如何影响昆虫病毒调控宿主体内这些酶的活性, 值得深思。诚然, 本文从生理现象角度分析了寄主植物对感毒昆虫血淋巴黑化反应关键酶的影响, 而这种现象背后的分子机制 (例如寄主植物和昆虫病毒如何影响这些酶的合成通道), 有望进一步探索。

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 abaculovirus. *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.
- Arif A, Gullipalli D, Scheller K, Dutta-Gupta A, 2010. Significance of the 19-kDa hemolymph protein HP19 for the development of the rice moth *Corcyra cephalonica*: Morphological and biochemical effects caused by antibody application. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 66(1): 32–44.
- Cheng Y, Han LL, Li DP, Zhao KJ, Xu XZ, Zhang XX, 2016. Effect of host plants and temperature on the accumulation of carbohydrates and lipid in the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella* (Mats.) Obraztsov. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(4): 716–722. [程媛, 韩岚岚, 赵奎军, 徐馨竹, 李东坡, 张旭霞, 2016. 寄主植物与温度对大豆食心虫滞育期间糖类和脂质含量的影响. 应用昆虫学报, 53(4): 716–722.]
- Farahani S, Naseri B, Talebi AA, 2011. Comparative lifetable parameters of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on five host plants. *Journal of the Entomological Research Society*, 13(1): 91–101.
- Farrar RR, 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(5): 1220–1223.
- Ji XY, Bao YB, Wan NF, Jiang JX, Tan JC, 2014. Effect of S1NPV on the phenol oxidase activity and hemolymph melanization of the infected larval *Spodoptera litura* (Fabricius). *Journal of Huazhong Agricultural University*, 33(1): 47–50. [季香云, 包杨滨, 万年峰, 蒋杰贤, 谭继才, 2014. 核型多角体病毒对斜纹夜蛾酚氧化酶活性及血淋巴黑化的影响. 华中农业大学学报, 33(1): 47–50.]
- 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.
- Jiang JX, Ji XY, Bao YB, Wan NF, 2014. The effect of oviposition experience of adult *Microplitis pallidipes* parasitoids on discrimination between nucleopolyhedrovirus-infected and healthy *Spodoptera litura* larvae. *Journal of Pest Science*, 87(1): 143–153.
- Jiang JX, Yang JH, Ji XY, Zhang H, Wan NF, 2018. Experimental temperature elevation promotes the cooperative ability of two natural enemies in the control of insect herbivores. *Biological Control*, 117: 52–62.
- Guo L, Wang JY, Chen YJ, Jiang JX, 2018. Effect of nucleopolyhedrovirus on the midgut tissue of *Spodoptera exigua* larvae feeding on different foods. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(3): 407–414. [郭玲, 王金彦, 陈义娟, 蒋杰贤, 2018. 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. 应用昆虫学报, 55(3): 407–414.]
- Li DX, Liu H, Wang J, Zhang JF, Chen YH, Liu CC, Shan QL, Xin Z, 2013. Study on melanization response of *Musca domestica* while confronting with the invading of different pathogens. *Chinese Journal of Hygienic Insecticides & Equipments*, 19(3): 196–199. [李殿香, 刘晖, 王军, 张俊锋, 陈雅慧, 刘长存, 单庆龙, 辛正, 2013. 家蝇对病原入侵黑化反应的研究. 中华卫生杀虫药械, 19(3): 196–199.]
- Li SI, 1999. Differential mortality between male and female *Choristoneura occidentalis* (Lepidoptera: Tortricidae) larvae exposed to a baculovirus with or without optical brighteners. *Canadian Entomologist*, 131(1): 65–70.
- Liu H, 2011. Effects of tebufenozide and hexaflumuron on tyrosine hydroxylase and decarboxylase activity of *Spodoptera litura* larvae. Master dissertation. Tai'an: Shandong Agricultural University. [刘辉, 2011. 虫酰肼和氟铃脲对斜纹夜蛾幼虫酪氨酸羟化酶和多巴脱羧酶活性的影响. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.]
- Loader C, Damman H, 1991. Nitrogen content of food plants and vulnerability of *Pieris rapae* to natural enemies. *Ecology*, 72(5): 1586–1590.
- Meng HY, Zhang YQ, Wang LH, Li LL, 2010. The effects of granulovirus and protective enzymes activities of phenoloxidase *Plutella xylostella* L. *Journal of Central China Normal University (Natural Sciences)*, 44(2): 274–283. [孟海燕, 张亚琴, 王林华, 黎路林, 2010. 颗粒体病毒对小菜蛾幼虫酚氧化酶及保护酶活性的影响. 华中师范大学学报(自然科学版), 44(2): 274–283.]
- Monobullah 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.
- Plymale R, Grove MJ, Cox-Foster D, Ostiguy N, Hoover K, 2008. Plant-mediated alteration of the peritrophic matrix and

- baculovirus infection in *Lepidopteran* larvae. *Journal of Insect Physiology*, 54(4): 737–749.
- 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*, 13(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.
- Su C, Jing J, Wang MM, Fang Y, Li K, 2015. Effects of host plants on food consumption and development of *Euproctis bipunctapex* (Hampson) (Lepidoptera, Lymantriidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(3): 686–693. [苏超, 景军, 王猛猛, 方燕, 李恺, 2015. 寄主植物对乌柏黄毒蛾取食量及生长发育的影响. 应用昆虫学报, 52(3): 686–693.]
- Wan NF, Ji XY, Zhang H, Yang JH, Jiang JX, 2015a. Nucleopolyhedrovirus infection and/or parasitism by *Microplitis pallidipes* Szepilgeti affect hemocyte apoptosis of *Spodoptera exigua* (Hübner) larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 132: 165–170.
- Wan NF, Ji XY, Yin YY, Jiang JX, 2015b. The impact of co-infection by a nucleopolyhedrovirus and the endoparasitoid *Microplitis pallidipes* on the total hemocyte count and composition in larval beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Biocontrol Science and Technology*, 25(11): 1254–1268.
- 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, 2017a. The impact of co-infection by a nucleopolyhedrovirus and the endoparasitoid *Microplitis pallidipes* Szepilgeti on the protective enzymes in hemolymph of *Spodoptera exigua*. *International Journal of Pest Management*, 63(11): 341–348.
- Wan NF, Deng JY, Huang KH, Ji XY, Zhang H, Jiang JX, Li B, 2017b. Nucleopolyhedrovirus infection enhances plant defences by increasing plant volatile diversity. *Biocontrol Science and Technology*, 27: 1292–1307.
- 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>
- Wang T, Qiu XC, Jiao YY, Liu H, Liu YJ, 2012. Inhibitory effects of tebufenozide on dopa decarboxylase and tyrosine hydroxylase in 5th instar larvae of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(1): 29–35. [王涛, 邱秀翠, 焦艳艳, 刘辉, 刘永杰, 2012. 虫酰肼对甜菜夜蛾多巴脱羧酶和酪氨酸羟化酶的抑制作用. 昆虫学报, 55(1): 29–35.]
- Wang ZH, Shi BC, Kang ZJ, Zhu L, Jin GH, Wei SJ, Gong YJ, 2014. The sensitivity of different larval instars of the beet armyworm *Spodoptera exigua* to insecticides and correlation with enzyme activity. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 51(1): 185–193. [王泽华, 石宝才, 康总江, 朱亮, 金桂华, 魏书军, 宫亚军, 2014. 甜菜夜蛾不同龄期幼虫对药剂的敏感性及其与酶活力的关系. 应用昆虫学报, 51(1): 185–193.]
- Wen DM, Liu YH, Ren LL, Lu PF, Luo YQ, 2016. The effect of host plant species on the development of *Trabala vishnou gigantina* Yang (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(1): 157–163. [温冬梅, 刘永华, 任利利, 陆鹏飞, 骆有庆, 2016. 栎黄枯叶蛾生长发育与几种寄主内含物的关系. 应用昆虫学报, 53(1): 157–163.]
- Yu XQ, Kanost MR, 2004. Immulectin-2, a pattern recognition receptor that stimulates hemocyte encapsulation and melanization in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Developmental & Comparative Immunology*, 28(9): 891–900.
- Zhang B, 2006. Study on influence of nutrition and host plants on population dynamics and enzyme activity of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). Master dissertation. Congqing: Southwest University. [张彬, 2006. 营养及寄主植物对甜菜夜蛾种群动态与酶活性的影响研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Zhang B, Liu H, Hull-Sanders H, Wang JJ, 2011. Effect of host plants on development, fecundity and enzyme activity of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Agricultural Sciences in China*, 10(8): 1232–1240.