球孢白僵菌-玉米共生体对亚洲玉米螟个体发育的影响及其机理*

谢 敏[1,2**] 路 杨[1] 张云月[1] 李启云[1,2,3] 隋 丽[1***] 张正坤[1***]

（1. 吉林省农业科学院植物保护研究所，吉林省农业微生物重点实验室，农业农村部东北作物有害生物综合治理重点实验室，公主岭 136100；2. 吉林农业大学农学院，长春 130118；3. 吉林农业科技学院，吉林 132101）

摘 要 【**目的**】明确球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 定殖玉米 *Zea mays* 后，形成的白僵菌-玉米共生体（简称共生体）对亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 个体发育的影响及其作用机理。【**方法**】采用灌根法构建共生体并饲喂亚洲玉米螟幼虫，探究亚洲玉米螟对气生、芽生孢子共生体的响应（取食量、体重和累积存活率）；统计共生体对亚洲玉米螟保护酶和关键防御基因表达量的影响，明确共生体对亚洲玉米螟的生态调控机理。【**结果**】亚洲玉米螟幼虫对球孢白僵菌孢子定殖叶片的取食量存在显著差异，取食后幼虫的体重、累积存活率和体内保护酶（超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶）活性下降，免疫相关基因表达量上调，抗性相关基因表达量下调。【**结论**】球孢白僵菌定殖玉米后，能够抑制昆虫取食和生长，并通过调节昆虫保护酶和抗性基因表达量对昆虫产生生态调控作用。

关键词 虫生真菌；植物内生性；抗虫性；昆虫保护酶；抗性基因

Effects of *Beauveria bassiana*-maize symbionts on the growth and development of *Ostrinia furnacalis*

XIE Min[1,2**] LU Yang[1] ZHANG Yun-Yue[1] LI Qi-Yun[1,2,3] SUI Li[1***] ZHANG Zheng-Kun[1***]

(1. Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Science, Jilin Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeast China, Ministry of Agriculture and Rural Areas, Gongzhuling 136100, China; 2. College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; 3. Jilin Agricultural Science and Technology University, Jilin 132101, China)

Abstract **[Objectives]** To clarify the effects of *Beauveria bassiana*−maize symbionts (hereafter, symbionts) on the growth and development of the Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*). **[Methods]** *S*ymbionts were constructed using the root-irrigation method and fed to *O. furnacalis* larvae, after which the food consumption, body weight and cumulative survival rate, of larvae were measured and compared. The effect of symbionts on the expression of protective enzymes and key defensive genes was also analyzed, and the ecological mechanisms underlying the effects of symbionts on larvae were clarified. **[Results]** There were significant differences in the consumption by larvae of symbionts compared to uninfected plants. The body weight, cumulative survival rate and protective enzyme activities (SOD, POD and CAT) of larvae decreased after feeding on symbionts, expression of immune-related genes was up-regulated, and expression of resistance-related genes was down-regulated. **[Conclusion]** Maize colonized by *B. bassiana* can inhibit the feeding and growth of *O. furnacalis* larvae. *B. bassiana*−maize symbionts can regulate insect development by adjusting the protective enzyme activity of insects, and the expression of genes involved in toxin resistance.

Key words entomopathogenic fungi; endophytic; insect resistance; insect defense enzyme; resistance gene

---

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金（32271683）；吉林省农业科技创新工程人才基金（CXGC2022RCY035）；吉林省科技厅中青年科技创新创业卓越人才（团队）项目（创新类）（20230508011RC）

**第一作者 First author，E-mail：919186338@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：suiyaoyi@163.com；zhangzhengkun1980@126.com

收稿日期 Received：2023-05-19；接受日期 Accepted：2023-09-27

球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 是一种重要的生物防治微生物，可以通过人工接种或在自然条件下作为内生菌在植物体内定殖，不仅能够直接促进植物生长，还能够提高植物对生物和非生物胁迫的抗性（Vega, 2018；隋丽等，2021）。近年来，国内外有很多研究表明，球孢白僵菌在植物内定殖，能够引起昆虫个体行为发生改变，包括取食行为、产卵行为等，还能够增加植食性昆虫的死亡率，进而减轻害虫对作物的侵害（Wei *et al.*，2020；Yerukala *et al.*, 2022）。例如，球孢白僵菌气生孢子在玉米内定殖，能够对亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 幼虫产生显著的忌避性（隋丽等，2020），还会引起亚洲玉米螟成虫产卵量和化蛹率显著降低，不利于昆虫的生长发育（冯树丹等，2017）。此外，还有研究证明了球孢白僵菌定殖植物对其他植食性昆虫的抑制作用，包括烟粉虱 *Bemisia tabaci*（Qayyum *et al.*, 2021）、玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis*（孙艺昕等，2020）、棉铃虫 *Helicoverpa armigera*（Zhou *et al.*, 2018）、桃蚜 *Myzus persicae*（Macuphe *et al.*, 2021）、草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda*（秦华伟等，2021）、番茄潜叶蛾 *Tuta absoluta*（Giannoulakis *et al.*, 2023）和二斑叶螨 *Tetranychus urticae*（Dash *et al.*, 2018）等。可见，球孢白僵菌在植物中内生定殖能够间接对多种植食性昆虫产生不利影响，并进一步缓解昆虫对植物的危害程度。

昆虫的生长发育和生理活动受到多种因素的影响（隋丽等，2020; 魏鑫和陈日曌，2020），其中微生物是与昆虫发生作用关系的一个重要类群（Noman *et al.*, 2020）。有研究表明共生菌对昆虫宿主营养、消化、抗性及天敌防御反应具有重要影响，是宿主在特定生境中定殖和生态学进化的主要驱动力（Douglas, 2015; Damodaram *et al.*, 2016）。内生性虫生真菌也能够通过改变植物的性状进一步影响植食性昆虫的个体行为。最近有研究表明，虫生真菌在植物内定殖，能够通过调节植物挥发物组分改变植食性昆虫的产卵选择性（Zhu *et al.*, 2023）。因此，内生菌与植物互作，能够从多个角度对植食性昆虫产生影响，虫生真菌对昆虫的间接影响近年来受到广泛关注，然而，目前关于虫生真菌-植物-昆虫互作机理方面的研究仍有待于进一步挖掘。

球孢白僵菌具有气生孢子（Aerial conidia）、芽生孢子（Blastospores）和深层孢子（Submerged conidia）3 种不同类型的孢子，本团队在前期研究中发现，不同类型孢子均能够在植物内定殖，并不同程度提升植物的抗性（Sui *et al.*, 2022），但目前关于球孢白僵菌不同类型孢子的研究和应用尚不完善，很多方面仍然欠缺。本研究选取球孢白僵菌气生孢子和芽生孢子作为研究对象，采用灌根法分别构建球孢白僵菌-玉米共生体并饲喂亚洲玉米螟幼虫，探究不同类型球孢白僵菌对亚洲玉米螟取食量、体重和累积存活率的影响；同时从昆虫体内保护酶和关键防御基因变化的角度解析球孢白僵菌定殖对亚洲玉米螟的生态调控机理。本研究将进一步阐明农业生态系统中虫生真菌-植物-昆虫之间的作用关系，为深入挖掘虫生真菌的生态学功能提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 菌种 本研究供试菌种为球孢白僵菌 BbOFDH1-5（D1-5），该菌种保藏在中国农业微生物菌种保藏中心（ACCCNo.32726）。

1.1.2 昆虫 试昆虫为亚洲玉米螟，采用人工饲料饲喂 3-4 代，供试幼虫由吉林省农业科学院植物保护研究所提供。试验期间温度（26±1）℃，湿度 70%-75%，光周期 L16∶D8。

1.1.3 植物 供试玉米品种为垦黏一号（KN1），在人工气候室内盆栽种植，土壤为丹麦草炭土，培养温度为（26±1）℃，光周期 L16∶D8，选取生长至 3-5 叶期的幼苗作为试验材料。

1.2 试验设计

试验在吉林省农业科学院植物保护研究所温室中开展。试验设置 3 个处理，每个处理设置 10 个重复，每个重复 10 头幼虫：

处理 1：未经球孢白僵菌处理的玉米叶片饲喂亚洲玉米螟（对照，Control）；

处理 2：球孢白僵菌气生孢子-玉米共生体饲喂亚洲玉米螟（Aerial conidia，AC）；

处理 3：球孢白僵菌芽生孢子-玉米共生体饲喂亚洲玉米螟（Blastospores，BS）。

1.3　不同类型球孢白僵菌在玉米植株内的定殖

玉米生长至 3-5 叶期，采用灌根法构建球孢白僵菌−玉米共生体（Sui *et al.*, 2020）。接种玉米的球孢白僵菌悬液量为 20 mL/株，每 3 d 灌根 1 次，共灌根 3 次。

球孢白僵菌气生孢子悬浮液的制备：用药匙刮取 PDA 固体培养基上的气生孢子粉至 50 mL 离心管中，加入适量 0.05%Tween-80 悬液后用涡旋仪荡器中震荡 1 min，将无菌擦镜纸放入灭菌后的漏斗内过滤掉孢悬液中的菌丝，滤液收集到新的 50 mL 无菌离心管中，利用血球计数板将球孢白僵菌孢子悬液浓度定为 1×10^8 个孢子/mL，4 ℃保存。

球孢白僵菌芽生孢子悬浮液的制备：刮取 PDA 固体培养基上的气生孢子粉加入至 100 mL SDY 液体培养基内，放置在温度 25 ℃、转速 200 r/min 的摇床内培养 96 h。将菌液倒入 50 mL 离心管中，4 ℃下，12000 r/min，离心 15 min，弃上清，将孢子收集到新的无菌 50 mL 离心管中，倒入适量 0.05%Tween-80 悬液后用涡旋仪荡器中震荡 1 min，利用血球计数板将球孢白僵菌孢子悬液浓度定为 1×10^8 个孢子/mL，4 ℃保存。

血球计数板孢子计算方法：孢子个数=5 格总数×稀释倍数×5×10^4

1.4　球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫生长发育指标的影响

本研究利用不同处理叶片饲喂亚洲玉米螟初孵幼虫，分别测定各处理组叶片消耗量、幼虫体重和累积存活率。

叶片消耗量测定：将供试初孵亚洲玉米螟幼虫进行 24 h 饥饿处理，在 2.0 mL 离心管内单头饲养，每个处理 10 管，即 10 次重复。每个离心管内放置 1 片 1 cm × 2 cm 新鲜叶片，同时设置叶片失水率校正组（离心管内无幼虫），以便计算幼虫单头取食量。分别在饲喂试验开始后 1、3、5 和 7 d 称量并记录每个重复的幼虫取食前鲜叶重、取食后残叶重（清除幼虫粪便），每次测量后均更换新鲜叶片，取食量即为每次更换后的叶片消耗量：

取食量=(每个重复的取食前鲜叶重−每个重复的取食后残叶重)/幼虫数量−叶片失水量。

亚洲玉米螟体重测定：饲喂试验开始后每 5 d 称量幼虫体重，共称量 3 次，分别为 1、2 和 3 龄期，记录每个重复幼虫的总体重（清除幼虫身体的粪便），以便计算幼虫单头体重：

幼虫体重=每个重复幼虫总重量/幼虫数量。

亚洲玉米螟累积存活率测定：饲喂试验开始后每隔 2 d 记录各处理存活幼虫虫数，测量至第 15 d，幼虫存活率计算公式：

累积存活率（%）=存活虫数/总虫数 ×100。

1.5　球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫保护酶活性的影响

将供试 3 龄玉米螟幼虫进行 24 h 饥饿处理，放入有不同处理的玉米叶片的塑料盒中饲喂，设置 3 个重复，每个重复 30 头幼虫，饲喂 24 h 后取出，用 75%乙醇消毒，液氮速冻，放入 - 80 ℃冰箱保存备用。超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）保护酶活力测定具体操作参照试剂盒说明书，均采购于南京建成生物公司（费泓强，2016）。

1.6　球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫抗性基因表达量的影响

供试幼虫处理方法同 1.5。

1.6.1　昆虫总 RNA 提取及 cDNA 的合成　将幼虫从 - 80 ℃冰箱取出，用液氮研磨成粉末，按照 Trizol 试剂盒说明书进行 RNA 提取，并置于 - 80 ℃保存。反转录获得 cDNA：PrimeScripTM RT reagent Kit（Perfect Real Time）试剂盒购自 TaKaRa 公司，并按照试剂盒说明书配置反转录 1 μL RNA 的标准体系。获得的 cDNA 置于 - 20 ℃条件保存，用于后续实时荧光定量检测基因表达量。用 NanodropLite 光谱仪(Thermo Fisher Scientific，沃尔瑟姆，USA)测定核酸的浓度和质量。

1.6.2 昆虫抗性相关基因 qRT-PCR 检测 为了验证球孢白僵菌定殖植物体后对玉米螟抗性相关基因的表达是否会产生影响，采用实时荧光定量 PCR 技术对玉米螟的抗性相关基因（表 1）进行表达差异分析。在 NCBI（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/）数据库中查找到玉米螟肌动蛋白基因（Actin, muscle）作为内参基因，每个样品检测 3 次生物学重复，每个生物学重复 3 头幼虫，采用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 法（Livak and Schmittgen, 2001）计算相对表达量，根据 Batool（2021）关于球孢白僵菌和棘孢木霉菌诱导玉米对亚洲玉米螟防御中的协同效应所用到的 9 个候选基因作为引物，用相对定量的方法对目标基因的表达量进行检测。

表 1 基因引物序列
Table 1 Gene primer sequences

基因名称 Gene name	引物序列（5′-3′） Primer sequence (5′-3′)
Actin, muscle	F: TACGAAGGTTACGCTCTGCC R: ATGTCACGCACGATTTCCCT
PRPS	F: TGCAGAGGTACCACAACAGC R: GCTGACTCCGTTGGCTCTAC
PRPB	F: GAAAAATGGCCCGTCTTACA R: CGTCACGAACGGGAAGTTAT
Cytochrome P450	F: AGAGCGACTGGTGAAGGAAA R: CCTCATCAGCTCTGACACCA
ABC transporter 1	F: AACCACATGACATTGGCTCA R: ACGCGATCGAGCTTCAGTAT
ABC transporter 2	F: TACCCCCAGAAACTCCAGTG R: TTTGGCGGTTTCTCGTATTC
CadherinL	F: CAACCAACCAGCATTTTGTG R: TCTTTTGACAGCTCGGGTCT
UDP-glucuronosyltransferase	F: GAGTGCCCTTCGAGACTCTG R: AATCGAGGCCGAGTCCTTAT
HSP-70	F: AAGAACCAGGTCGCTCTCAA R: AAGGGCCAGTGTTTCATGTC
HSP-68	F: ACATGAAACACTGGCCCTTC R: TACGCCTCTGCAGTTTCCTT

10 对引物分别使用 SuperReal PreMix Plus (SYBR Green) 试剂盒，以亚洲玉米螟 cDNA 为模板，反应体系如下：2×super-real mix 10.0 μL，50×Rox 2.0 μL，Primer F/R 0.4 μL，ddH_2O 5.2 μL，cDNA 2.0 μL。反应条件：95 ℃预变性 15 min；95 ℃，10 s；63 ℃，30 s（收集信号）40 个循环；72 ℃，5 min，4 ℃保存。

1.7 数据分析

采用 IBM SPSS Statistics 25 软件进行描述性统计及方差齐性检测，首先利用单因素方差分析比较处理间差异情况，随后通过 Duncan's 多重比较进行显著性差异分析。采用 Kaplan-Meier 观察生存曲线，并选用 Log Rank 法比较各处理组之间生存曲线是否有差异。利用 GraphPad 8.0.2 和 SigmaPlot 12.0 软件做图。

2 结果与分析

2.1 球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫取食量的影响

球孢白僵菌孢子处理玉米叶片，对亚洲玉米螟幼虫取食量有显著影响（图 1）。饲喂第 1、第 3 和第 5 天时，在 3 个处理组中，芽生孢子（Blastospores，BS）处理组和气生孢子（Aerial conidia，AC）处理组玉米螟叶片消耗量均低于对照组，在第 1、第 5 和第 7 天时 BS 处理组叶片消耗量显著低于对照组（$P < 0.05$），分别降低 31.1%、40.7%和 69.75%。饲喂第 7 天，BS 处理组叶片消耗量显著低于 AC 处理组（$P < 0.05$）。

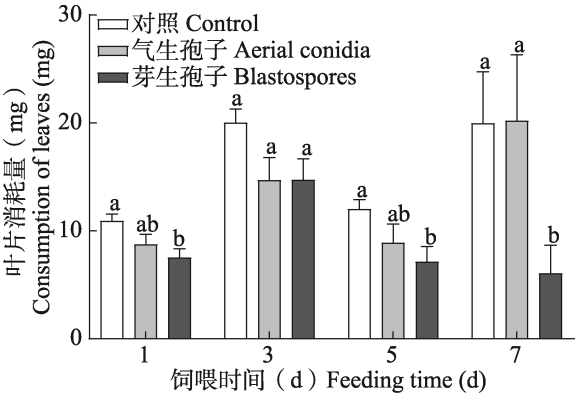

图 1 球孢白僵菌-玉米共生体对初孵亚洲玉米螟叶片消耗量的影响

Fig. 1 Effects of *Beauveria*-maize symbiont on consumption of leaves of Asian corn borer

图中数据为平均值±标准误，不同小写字母表示差异显著(P<0.05，Duncan's 新复极差法)。下图同。

Data in the figure are mean±SE, Different lowercase letters indicate significant differences (P<0.05, Duncan's new multiple range test). The same below.

2.2　球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫体重的影响

球孢白僵菌芽生孢子处理叶片对亚洲玉米螟幼虫体重有显著的抑制作用，在幼虫 1、2 和 3 龄期，BS 处理组幼虫体重均显著低于 AC 处理组（$P < 0.05$），对照组和 AC 处理组之间幼虫体重差异不显著（图 2）。在幼虫 2 龄期，BS 处理组幼虫体重下降幅度最大，比对照组和 AC 处理组分别降低 39.86%和 51.79%。

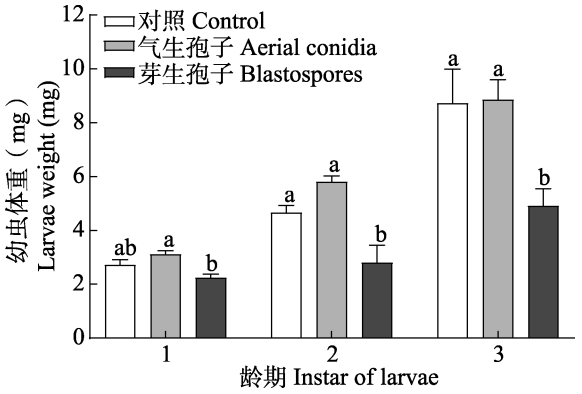

图 2　球孢白僵菌-玉米共生体对初孵亚洲玉米螟体重的影响

Fig. 2　Effects of *Beauveria bassiana*-maize symbiont on larvae weight of the Asian corn borer

2.3　球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫存活率的影响

亚洲玉米螟幼虫取食不同类型球孢白僵菌孢子处理玉米叶片，对累积存活率有显著影响（图 3）。从亚洲玉米螟初孵幼虫饲喂第 3 天开始，对照处理组累积存活率始终高于 AC 处理组和 BS 处理组。幼虫取食叶片第 5 天开始，AC 处理组和 BS 处理组累积存活率较对照组显著降低（$P < 0.05$），AC 处理组累积存活率低于 BS 处理组。

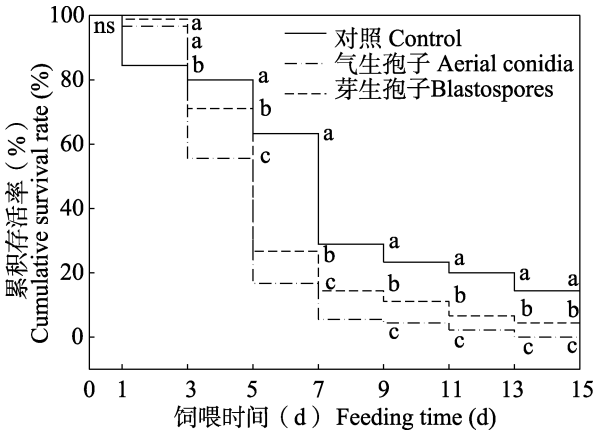

图 3　球孢白僵菌-玉米共生体对初孵亚洲玉米螟累积存活率的影响

Fig. 3　Effects of *Beauveria bassiana*-maize symbiont on cumulative survival rate of the Asian corn borer

ns 表示差异不显著（$P > 0.05$，Duncan's 新复极差法）。ns indicates no significant difference ($P > 0.05$, Duncan's new multiple range test).

2.4　球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫保护酶活性的影响

亚洲玉米螟 3 龄幼虫取食不同处理组叶片 24 h 后，AC 处理组超氧化物歧化酶（SOD）活性呈下降趋势，比对照组降低 5.59%（图 4：A），过氧化物酶（POD）活性较对照组显著下降（$P < 0.05$），降低 22.50%（图 4：B）；BS 处理组中，幼虫体内 3 种保护酶活性较对照组均显著下降（$P < 0.05$），分别降低 12.82%（图 4：A）、28.48%（图 4：B）和 27.42%（图 4：C）。

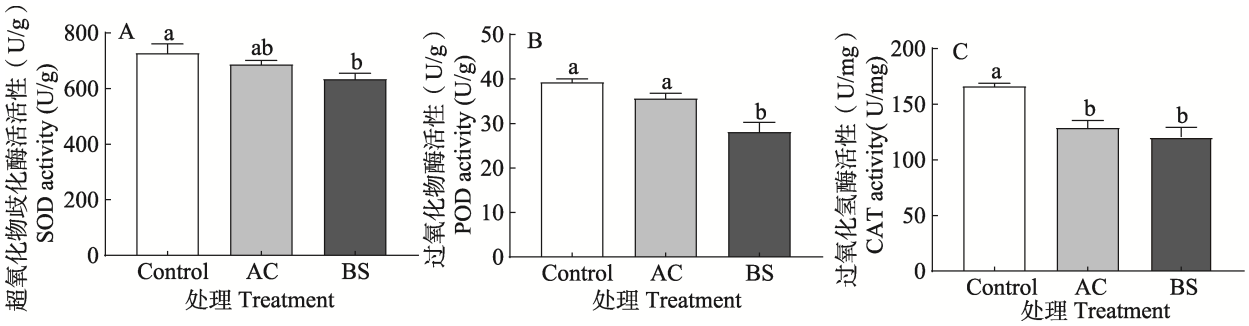

图 4　球孢白僵菌-玉米共生体对亚洲玉米螟保护酶酶活性的影响

Fig. 4　Effects of *Beauveria bassiana*-maize symbiont on protective enzyme activities of the Asian corn borer

AC: 气生孢子 Aerial conidia；BS 芽生孢子 Blastospores.下图同。The same below.

2.5 球孢白僵菌定殖玉米对亚洲玉米螟幼虫抗性基因表达量的影响

与对照组相比，AC 处理组和 BS 处理组中 2 个肽聚糖识别蛋白 PRPB（图 5：A）和 PRPS（图 5：B），2 个 ACB 转运蛋白（图 5：D, E）和 CAD 钙粘蛋白基因（图 5：C）相对表达量均表现为上调；UDP-葡萄糖醛酸基转移酶基因（图 5：F），细胞色素 P450 基因（图 5：I）和 2 个热激蛋白基因（图 5：G, H）的相对表达量均下调。

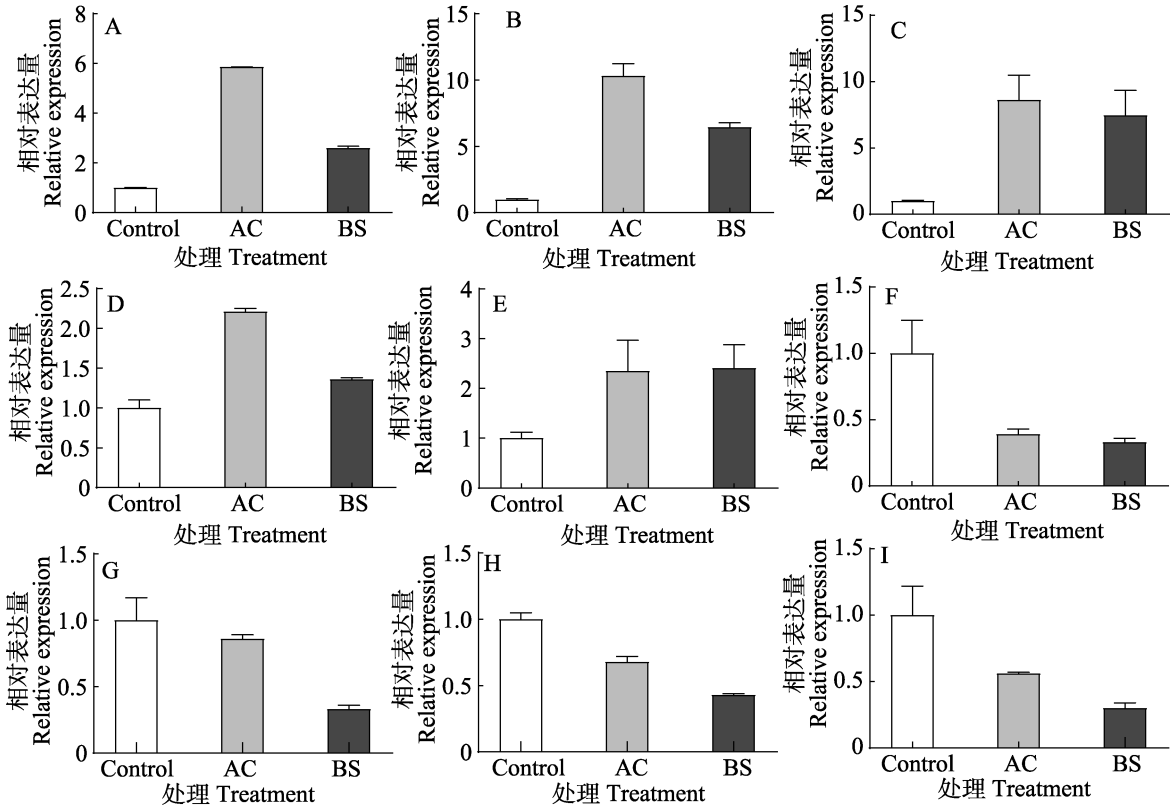

图 5 球孢白僵菌-玉米共生体对亚洲玉米螟抗性相关基因表达的影响

Fig. 5 Effects of *Beauveria bassiana*-maize symbiont on expression of resistance-related genes of Asian corn borer

A. 肽聚糖识别蛋白 PRPB 基因；B. 肽聚糖识别蛋白 PRPS 基因；C. 钙粘蛋白基因；D. ABC 转运蛋白 1 基因；E. ABC 转运蛋白 2 基因；F. UDP-葡萄糖醛酸基转移酶基因；G. HSP 热激蛋白 68 基因；H. HSP 热激蛋白 70 基因；I. 昆虫细胞色素 P450 基因。

A. PRPB gene; B. PRPS gene; C. Cadherin gene; D. ABC transporter1 gene; E. ABC transporter2 gene; F. UDP-glucuronosyltransferase gene; G. HSP68 gene; H. HSP70; I. Cytochrome P450 gene.

3 讨论

在生态系统中，植物-微生物-昆虫之间存在密切而复杂的作用关系，微生物能够通过诱导植物的防御性能、营养组成等，改变植食性昆虫的行为和生态适应性（Shikano *et al*., 2017）。本研究结果表明，球孢白僵菌不同形态孢子定殖的玉米叶片均对亚洲玉米螟幼虫产生不利影响，表现为幼虫取食量减少，体重下降，累积存活率减少。该结果与其他研究结果相似，例如，秦华伟等（2021）将白僵菌定殖的玉米籽粒饲喂草地贪夜蛾，幼虫发育历期较对照显著延长，化蛹率和羽化率也显著降低；Mantzoukas 和 Grammatikopoulos（2020）研究了 3 种虫生真菌对高粱的保护作用，发现虫生真菌能够有效增加幼虫死亡率，降低幼虫相对生长速率。本研究结果还表明，球孢白僵菌芽生孢子对亚洲玉米螟的抑制作用强于气生孢子。本团队前期研究发现，

球孢白僵菌芽生孢子相比于气生孢子，能够更好地提升植物的抗病性（Sui *et al*., 2022），说明球孢白僵菌不同形态孢子的生物学特性决定了对植物产生的作用存在差异，芽生孢子在植物组织内定殖能力更强，因此推测芽生孢子在植物中定殖，能够更好地诱导植物产生抗性，提升寄主植物抵御外界胁迫的能力。亲水性的芽生孢子相比于疏水性的气生孢子，更容易开发成制剂，液体发酵芽生孢子较液–固两项发酵生产分生孢子工艺简单且产量高，可以用来进行球孢白僵菌抗病虫生态调控产品的研发。

昆虫在逆境胁迫下，能够诱发体内免疫活动发生改变，产生一系列的防御反应（Shahrestani *et al*., 2018）。SOD、POD 和 CAT 是昆虫防御氧化损伤的重要保护酶，通过三者间的相互协调作用，可使昆虫体内自由基保持在一个较低水平，使昆虫免受自由基毒害（Zhu-Salzman and Zeng, 2015）。本研究结果表明，亚洲玉米螟取食球孢白僵菌定殖叶片，幼虫体内保护酶活力显著下降，这与姬兰柱等（2013）和武海斌等（2018）得到的结论相同，他们发现一些生防产品对农业害虫体内 3 种保护酶均有抑制作用。以上研究揭示了昆虫受到外界胁迫时，体内的氧平衡容易被破坏，从而抑制保护酶的合成，昆虫体内保护酶活性受到抑制，会引起昆虫对外界因素的适应性减弱，不利于自身生长。通过测定昆虫体内保护酶变化趋势，有助于了解昆虫被感染后体内防御反应变化情况。本研究还进一步发现，亚洲玉米螟取食球孢白僵菌定殖叶片，体内抗性相关基因表达量发生改变，其中 2 种不同形态孢子对幼虫抗性基因的作用趋势一致。昆虫的生长发育和行为受基因表达与调控的影响。前期有研究表明，昆虫体内钙粘蛋白基因、ABC 转运蛋白基因和肽聚糖识别蛋白基因均能够通过激活昆虫的免疫反应来抵御病原物入侵，在昆虫免疫途径中起到重要作用（Heidel-Fischer and Voge, 2015; He *et al*., 2019; Wang *et al*., 2019），本研究中这几个基因表达量在昆虫取食球孢白僵菌-玉米共生体后均表现为上调，说明球孢白僵菌能够诱导亚洲玉米螟产生应激反应；而昆虫免疫相关基因如 UDP-葡萄糖醛酸转移酶基因、细胞色素 P450 基因和热激蛋白基因均与昆虫的耐药性和解毒机制相关（Shahrestani *et al*., 2018; Dermauw *et al*., 2020），昆虫取食球孢白僵菌-玉米共生体后相关基因表达量下调会表明昆虫抗性降低，前期也有研究表明，亚洲玉米螟在昆虫病原真菌胁迫的条件下，能够诱导一些抗性相关基因表达量下调（费泓强，2016），本研究与该结果一致，表明球孢白僵菌不仅能够通过体表感染害虫，并且经昆虫取食后会对昆虫形成免疫抑制作用。

综上所述，本研究证明了球孢白僵菌不同形态孢子-玉米共生体均能够通过被昆虫取食，间接影响昆虫的生长发育，同时通过调控昆虫体内保护酶和抗性相关基因表达量来引起其防御性能减弱，从而减轻对植物的危害。本研究揭示了虫生真菌对植食性昆虫的间接调控作用及作用机制，进一步挖掘了虫生真菌的生态学功能，对理解微生物-植物-昆虫互作关系具有重要意义，同时能够为农业生态系统中合理利用生防微生物提供理论依据，为白僵菌生态调控有害生物新产品创制奠定基础。

参考文献 (References)

Batool R, 2021. The virulence and synergistic effect of *Beauveria bassiana* and *Trichoderma asperellum* to induce plant defense against the Asian corn borer in maize. Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [Batool R, 2021. 球孢白僵菌和棘孢木霉菌对亚洲玉米螟的毒力及其诱导玉米对亚洲玉米螟防御中的协同效应. 博士学位论文. 北京：中国农业科学院.]

Damodaram KJP, Ayyasamy A, Kempraj V, 2016. Commensal bacteria aid mate-selection in the fruit fly, *Bactrocera dorsalis*. *Microbial Ecology*, 72(3): 725–729.

Dash CK, Bamisile BS, Keppanan R, Qasim M, Lin YW, Islam SU, Hussain M, Wang LD, 2018. Endophytic entomopathogenic fungi enhance the growth of *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae) and negatively affect the development and reproduction of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Microbial Pathogenesis*, 125: 385–392.

Dermauw W, Van Leeuwen T, Feyereisen R, 2020. Diversity and

evolution of the P450 family in arthropods. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 127: 103490.

Douglas AE, 2015. Multiorganismal insects: Diversity and function of resident microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60: 17–34.

Fei HQ, 2016. The cononization of *Beauveria bassiana* in corn-seedling and colonization effect on protective enzyme of *Ostrinia furnacalis*. Master dissertation. Jilin: Jilin Agricultural University. [费泓强, 2016. 球孢白僵菌在苗期玉米中的定殖及对亚洲玉米螟保护酶的影响. 硕士学位论文. 吉林: 吉林农业大学.]

Feng SD, Li XH, Wang YZ, Zhang J, Xu WJ, Zhang ZK, Wang DL, Li QY, 2017. Ecological control of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) by two cloned *Beauveria bassiana* strains. *Acta Ecologica Sinica*, 37(2): 650–658. [冯树丹, 李晓慧, 汪洋洲, 张军, 徐文静, 张正坤, 王德利, 李启云, 2017. 二种交配型球孢白僵菌对亚洲玉米螟的生态控制作用. 生态学报, 37(2): 650–658.]

Giannoulakis E, Mantzoukas S, Lagogiannis I, Dervisoglou S, Perdikis D, 2023. Efficacy of endophytic wild strains of entomopathogenic fungi against the tomato leafminer *Tuta absoluta* Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) in tomato plants. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 33(1): 1–9.

He QY, Yan ZT, Si FL, Zhou Y, Fu WB, Chen B, 2019. ATP-binding cassette (ABC) transporter genes involved in pyrethroid resistance in the malaria vector *Anopheles sinensis*: Genome-wide identification, characteristics, phylogenetics, and expression profile. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(6): 1409.

Heidel-Fischer HM, Vogel H, 2015. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds. *Current Opinion in Insect Science*, 8: 8–14.

Ji LZ, Wang GQ, Liu Y, Wang YX, Zhang Y, Yi XM, 2013. Effects of asarum essential oils on protection/detoxification enzyme activities of two agricultural pest insects. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 42(12): 79–85. [姬兰柱, 王桂清, 刘艳, 王远遐, 张悦, 易雪梅, 2013. 细辛精油对 2 种农业害虫保护酶和解毒酶活性的影响. 河南农业科学, 42(12): 79–85.]

Livak KJ, Schmittgen TD, 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods*, 25(4): 402–408.

Macuphe N, Oguntibeju OO, Nchu F, 2021. Evaluating the endophytic activities of *Beauveria bassiana* on the physiology, growth, and antioxidant activities of extracts of lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Plants*, 10(6): 1178.

Mantzoukas S, Grammatikopoulos G, 2020. The effect of three entomopathogenic endophytes of the sweet sorghum on the growth and feeding performance of its pest, *Sesamia nonagrioides* larvae, and their efficacy under field conditions. *Crop Protection*, 127: 104952.

Noman A, Aqeel M, Qasim M, Haider I, Lou Y, 2020. Plant-insect-microbe interaction: A love triangle between enemies. *Science of the Total Environment*, 699: 134181.

Qayyum MA, Saeed S, Wakil W, Nawaz A, Iqbal N, Yasin M, Chaurdhry MA, Bashir MA, Ahmed N, Riaz H, Bilal H, Hashem M, Alamri S, 2021. Diversity and correlation of entomopathogenic and associated fungi with soil factors. *Journal of King Saud University-Science*, 33(6): 101520.

Qin WH, Yao JJ, Men XY, Li C, Yu Y, Song YY, Guo WX, Li LL, 2021. Effects of corn endophytic fungi on the growth and development of *Spodoptera frugiperda*. *Plant Protection*, 47(5): 94–97, 125. [秦华伟, 姚嘉静, 门兴元, 李超, 于毅, 宋莹莹, 郭文秀, 李丽莉, 2021. 玉米内生真菌对草地贪夜蛾生长发育的影响. 植物保护, 47(5): 94–97, 125.]

Shahrestani P, Chambers M, Vandenberg J, Garcia K, Malaret G, Chowdhury P, Estrella Y, Zhu M, Lazzaro BP, 2018. Sexual dimorphism in *Drosophila melanogaster* survival of *Beauveria bassiana* infection depends on core immune signaling. *Scientific Reports*, 8(1): 12501.

Shikano I, Rosa C, Tan CW, Felton GW, 2017. Tritrophic interactions: Microbe-mediated plant effects on insect herbivores. *Annual Review of Phytopathology*, 55(1): 313–331.

Sui L, Lu Y, Jiang YY, Wan TY, Xu WJ, Zhang ZK, Li QY, 2021. Advance and prospect of endophytic entomopathogenic fungi in biological control. *Journal of Maize Sciences*, 29(6): 169–174, 183. [隋丽, 路杨, 姜媛媛, 万婷玉, 徐文静, 张正坤, 李启云, 2021. 内生性虫生真菌在生物防治中的研究现状与展望. 玉米科学, 29(6): 169–174, 183.]

Sui L, Lu Y, Zhu H, Wan TY, Li QY, Zhang ZK, 2022. Endophytic blastospores of *Beauveria bassiana* provide high resistance against plant disease caused by botrytis cinerea. *Fungal Biology*, 126(8): 528–533.

Sui L, Xu WJ, Zhu H, Zhang ZK, Fei HQ, Chen RZ, Wang YZ, Li QY, Lu Y, 2020. Effects of *Beauveria bassiana*-corn endophytic symbionts on feeding behavior of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 36(1): 46–51.

[隋丽, 徐文静, 朱慧, 张正坤, 费泓强, 陈日曌, 汪洋洲, 李启云, 路杨, 2020. 球孢白僵菌-玉米共生体对亚洲玉米螟取食行为的影响. 中国生物防治学报, 36(1): 46–51.]

Sui L, Zhu H, Xu WJ, Guo QF, Wang L, Zhang ZK, Li QY, Wang DL, 2020. Elevated air temperature shifts the interactions between plants and endophytic fungal entomopathogens in an agroecosystem. *Fungal Ecology*, 47: 100940.

Sun YX, Men XY, Li C, Yu Y, Lü SH, Sun TL, Ye BH, Li LL, 2020. Effects of highly insect resistant corn endophytic fungi on growth, reproduction and feeding preference of *Rhopalosiphum maidis*. *Chinese Journal of Biological Control*, 36(2): 184–188. [孙艺昕, 门兴元, 李超, 于毅, 吕素洪, 孙廷林, 叶保华, 李丽莉, 2020. 高抗虫玉米内生真菌对玉米蚜生长、繁殖及取食选择的影响. 中国生物防治学报, 36(2): 184–188.]

Vega FE, 2018. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: A review. *Mycologia*, 110(1): 4–30.

Wang Q, Ren MJ, Liu XY, Xia HC, Chen KP, 2019. Peptidoglycan recognition proteins in insect immunity. *Molecular Immunology*, 106: 69–76.

Wei X, Chen RZ, 2020. Effects of host plants on the development and protective enzyme activity of *Ostrinia furnacalis*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(2): 355–362. [魏鑫, 陈日曌, 2020. 寄主植物对亚洲玉米螟生长发育及雄蛾保护酶活性的影响. 应用昆虫学报, 57(2): 355–362.]

Wei QY, Li YY, Xu C, Wu YX, Liu H, Zhang YR, 2020. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* increases the resistance of tomatoes against *Bemisia tabaci*. *Arthropod-Plant Interactions*, 14(3): 289–300.

Wu HB, Gong QT, Chen ZZ, Jiang LL, Gong Y, Xu YY, Sun RH, 2018. Bioefficacy of the combined application of entomopathogenic nematodes and thiamethoxam and its effects on the protective and detoxification enzyme activities in *Bradysia odoriphaga* (Diptera: Sciaridae) larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 61(7): 851–859. [武海斌, 宫庆涛, 陈珍珍, 姜莉莉, 公义, 许永玉, 孙瑞红, 2018. 昆虫病原线虫和噻虫嗪混用对韭蛆的杀虫效果及其体内保护酶和解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 61(7): 851–859.]

Yerukala, S, Butler, DM, Bernard EC, Gwinn KD, Grewal PS, Ownley BH, 2022. Colonization efficacy of the endophytic insect-pathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, across the plant kingdom: A meta-analysis. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 41(4): 241–270.

Zhou WQ, Wheeler TA, Starr JL, Valencia CU, Sword GA, 2018. A fungal endophyte defensive symbiosis affects plant-nematode interactions in cotton. *Plant and Soil*, 422(1/2): 251–266.

Zhu H, Fu J, Wang H, Bidochka MJ, Duan MY, Xu WJ, Sui L, Ren BZ, Li QY, Zhang ZK, 2023. Fitness consequences of oviposition choice by an herbivorous insect on a host plant colonized by an endophytic entomopathogenic fungus. *Journal of Pest Science*, 96(2): 745–758.

Zhu-Salzman K, Zeng RS, 2015. Insect response to plant defensive protease inhibitors. *Annual Review of Entomology*, 60: 233–252.