

草地贪夜蛾对金银花的取食适应性



周亚媛 韩世鹏 陈鑫婕 代子叶 何运转*

(河北农业大学植物保护学院, 保定 071000)

摘要: 为明确新入侵农业害虫草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 对药用植物金银花 *Lonicera japonica* 的潜在为害风险, 采用室内饲养观察法比较取食玉米 *Zea mays* 和金银花叶片后草地贪夜蛾的种群特征, 并采用室内生测法测定取食2种植物幼虫体内消化酶和解毒酶的活性。结果显示, 草地贪夜蛾在金银花上能完成完整的世代发育。取食金银花叶片的草地贪夜蛾幼虫发育历期为 24.08 d, 显著长于取食玉米的幼虫发育历期(18.47 d); 取食金银花叶片的幼虫存活率为 63.67%, 较取食玉米叶片幼虫的存活率 78.00% 明显降低; 取食金银花叶片的草地贪夜蛾雌、雄蛹重分别为 197.98 mg 和 198.78 mg, 显著大于取食玉米叶片时; 取食金银花和玉米叶片的草地贪夜蛾成虫的繁殖力与寿命均无显著差异。取食金银花叶片的草地贪夜蛾5龄幼虫中肠中的淀粉酶、脂肪酶、胰蛋白酶、谷胱甘肽 *S*-转移酶和细胞色素 P450 酶的活性均较取食玉米叶片时显著降低, 但羧酸酯酶活性较取食玉米叶片时显著升高。表明草地贪夜蛾在金银花上能较好地生长发育和繁殖, 这对金银花的安全生产构成潜在威胁。

关键词: 草地贪夜蛾; 金银花; 消化酶; 解毒酶; 生长发育; 繁殖

Feeding adaptability of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to honeysuckle flower *Lonicera japonica*

Zhou Yayuan Han Shipeng Chen Xinjie Dai Ziyue He Yunzhan*

(College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, Hebei Province, China)

Abstract: To clarify the potential damage risk of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, a newly invading agricultural pest, to the medicinal plant *Lonicera japonica*, the indoor breeding observation method was used to compare the population characteristics of *S. frugiperda* after feeding on maize and *L. japonica* leaves, and the activities of digestive enzymes and detoxification enzymes in the larvae feeding on the two plants were determined with indoor bioassay. The results showed that *S. frugiperda* could complete its lifecycle when feeding on *L. japonica* leaves. The developmental duration of *S. frugiperda* larvae feeding on honeysuckle leaves was 24.08 d, which was significantly longer than that of larvae feeding on maize leaves (18.47 d); the survival rate of larvae feeding on honeysuckle leaves was 63.67%, which was significantly lower than that feeding on maize leaves (78.00%), but the pupal weight of *S. frugiperda* feeding on *L. japonica* leaves (197.98 mg and 198.78 mg for female and male pupal weight, respectively) was significantly higher than those on maize leaves. In addition, the fecundity and longevity of *S. frugiperda* adults feeding on *L. japonica* and maize leaves were not significantly different. The activities of amylase, lipase, trypsin, glutathione *S*-transferase and cytochrome P450 enzyme activities in the midgut of the 5th-instar larvae of *S. frugiperda* feeding on honeysuckle leaves were significantly

基金项目: 河北省现代农业产业技术体系(HBCT2018060204), 国家现代农业产业技术体系(CARS-21), 河北省自然科学基金(C2022204009)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: heyz63@sina.com

收稿日期: 2021-05-29

lower than those feeding on maize leaves, but the carboxylesterase activity was significantly higher than that on maize leaves. It indicated that *S. frugiperda* could grow, develop and reproduce well on honeysuckle, posing a potential threat to the safety of honeysuckle production.

Key words: *Spodoptera frugiperda*; *Lonicera japonica*; digestive enzyme; detoxification enzyme; growth and development; fecundity

草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 属鳞翅目夜蛾科, 俗称秋黏虫 (Sparks, 1979), 源于美洲热带和亚热带地区 (Todd & Poole, 1980; 郭井菲等, 2019; 王亚如等, 2020), 具有多食性、繁殖速度快和为害重等特点 (徐清云, 2020)。2019 年年初, 草地贪夜蛾入侵我国云南省 (姜玉英, 2019a), 并于当年迅速蔓延至全国 26 个省份, 发生面积约 108 万 hm^2 (姜玉英等, 2019b)。据报道, 在美洲草地贪夜蛾幼虫取食的寄主植物高达 76 科 353 种 (Montezano et al., 2018); 入侵我国后, 经田间调查发现, 其可为害玉米 *Zea mays*、甘蔗 *Saccharum officinarum*、高粱 *Sorghum bicolor*、谷子 *Setaria italica*、小麦 *Triticum aestivum* 和水稻 *Oryza sativa* 等粮食作物以及多种蔬菜和杂草, 也可为害中药材, 如薏苡 *Coix lacryma-jobi* (李定银等, 2019) 和莪术 *Curcuma aeruginosa* (姜玉英等, 2019b) 等。在实验室条件下草地贪夜蛾可取食烟草 *Nicotiana tabacum* (Guo et al., 2021)、大豆 *Glycine max* (He et al., 2021) 和番茄 *Lycopersicon esculentum* (Wu et al., 2021) 等植物并能完成生活史。因此, 草地贪夜蛾对我国粮食产量和安全构成了严重威胁。

金银花 *Lonicera japonica* 又名忍冬, 是一种大宗中药材, 以花蕾入药, 具有清热解毒、疏散风寒等功效。金银花在我国大部分地区均有分布, 种植面积达 8 万 hm^2 , 其中, 河南省封丘县、山东省平邑县和河北省巨鹿县为其主产区 (王玲娜和张永清 2017; 宋睿, 2020)。由于新型冠状病毒肺炎的发生与流行, 为金银花带来了巨大的药用市场空间 (陈莉莉等, 2020)。然而, 目前草地贪夜蛾对金银花的为害风险尚不清楚, 若草地贪夜蛾可在金银花上完成世代发育, 将会增加其为害的复杂程度, 对金银花的安全生产造成极大威胁。

在复杂的生态环境中, 昆虫逐渐进化出对植物以及外界环境的适应性 (刘蓬等, 2016)。一方面昆虫在消化酶的作用下完成对食物的消化吸收及利用 (魏丹峰, 2017), 另一方面植物的次生代谢物质会诱导昆虫体内解毒酶活性发生变化, 增强其对寄主植物及外界环境的适应性 (任娜娜等, 2015)。相关研究表明, 寄主植物会影响昆虫体内的酶活性 (Bor-

zou et al., 2018; Barzin et al., 2019)。如草地贪夜蛾取食不同杂草后, 体内消化酶活性差异显著 (房敏等, 2020); 美国白蛾 *Hyphantria cunea* 取食不同寄主植物后体内消化酶和解毒酶活性均有显著差异 (魏丹峰 2017; 李路莎等, 2018)。本研究通过室内饲养观察分析草地贪夜蛾取食金银花叶片后对其生长发育和繁殖的影响, 结合其体内消化酶和解毒酶的活性变化分析草地贪夜蛾种群的动态变化, 以期揭示其寄主适应机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源: 草地贪夜蛾幼虫来自河南省农业科学院植物保护研究所, 已在实验室连续饲养多代。用玉米幼苗在温度 (26 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 、相对湿度 (75 ± 5)%、光周期 16 L:8 D 的人工气候培养箱内饲养, 成虫饲喂 10% 蔗糖水, 在实验室内建立种群。选取初孵幼虫用于生长发育试验, 选取羽化当天的成虫用于繁殖试验, 选取 5 龄幼虫用于室内生物测定试验。

供试植物: 玉米品种为郑单 958, 种子购自河北省保定市农资市场, 浸种催芽后播种于长 48 $\text{cm} \times$ 宽 32 $\text{cm} \times$ 高 5 cm 的铁瓷盘中, 以营养土和蛭石按体积比 1:1 混合后作为基质, 置于温度为 25 $^{\circ}\text{C}$ 的温室中生长 14~20 d 后, 剪取苗期叶片供试, 在植物生长阶段未施加任何农药。金银花品种为巨花一号, 叶片和花蕾均采自河北农业大学标本园。

试剂和仪器: 淀粉酶测定试剂盒和脂肪酶测定试剂盒, 南京建成生物工程研究所; 胰蛋白酶测定试剂盒、谷胱甘肽 *S*-转移酶 (glutathione *S*-transferase, GST) 测定试剂盒和羧酸酯酶 (carboxylesterase, CarE) 测定试剂盒, 北京索莱宝科技有限公司; 昆虫细胞色素 P450 (cytochrome P450, CYP450) 酶联免疫吸附剂测定 (enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA) 试剂盒, 上海优选生物科技有限公司; BCA 蛋白定量试剂盒, 北京雷根生物技术有限公司; 其余试剂均为国产分析纯。UV-1100 紫外/可见分光光度计, 上海美谱达仪器有限公司; UV-1300 紫外/可见分光光度计, 上海美析仪器有限公司; 冷冻高速离

离心机、Multiskan Mk3 型酶标仪, 美国 Thermo Fisher 公司; TGrinder 电动组织研磨器, 北京天根生化科技有限公司; Cnoptec SZ680 连续变倍体视显微镜, 重庆奥特光学仪器有限责任公司。

1.2 方法

1.2.1 2种植物对草地贪夜蛾生长发育的影响测定

取草地贪夜蛾初孵幼虫单头放入直径 0.5 cm、高 7.5 cm 的指形管中, 分别剪取玉米和金银花幼嫩叶片饲喂, 4 龄后由于幼虫食量和体积增大, 转移至直径 5.5 cm、高度 2.5 cm 的塑料盒中继续饲养。每天定期更换叶片、清理虫粪, 直至化蛹。以幼虫蜕下的头壳作为判断龄期的标准。每日定时于 08:00 记录取食 2 种植物叶片的幼虫龄期和死亡情况。根据蛹的腹部末端形态特征进行雌、雄区分, 并于化蛹后第 3 天逐头称量蛹重, 计算雌雄比。雌雄比=雌蛹存活数/总存活蛹数。每个处理 100 头, 重复 3 次。

选取同一天羽化的健壮成虫, 按雌雄单独配对并置于直径 5 cm、高 12 cm 的一次性塑料杯中, 杯口用无菌脱脂纱布封住, 将 10% 蔗糖水润湿的脱脂棉平铺于直径 1.5 cm、高 1.0 cm 的小圆塑料盒内并置于杯底, 用于成虫补充能量, 并每日进行更换。逐日观察并记录雌成虫产卵量(即雌成虫繁殖力 f_x) 和雌雄成虫寿命。每个处理 10 对, 重复 3 次。在雌成虫产卵高峰期收集卵块, 观察并记录其孵化情况, 统计数据后计算孵化率。孵化率=孵化卵粒数/总卵粒数 $\times 100\%$ 。每个处理约 300 粒, 重复 3 次。

1.2.2 草地贪夜蛾种群生命表参数的计算

根据 1.2.1 草地贪夜蛾成虫的繁殖数据, 计算草地贪夜蛾种群生命表参数净增殖率 R_0 、平均世代周期 T 、内禀增长率 r_m 和周限增长率 λ 。 $R_0 = \sum l_x m_x$, $T = \sum x l_x m_x / R_0$; $r_m = \ln R_0 / T$, $\lambda = e^{r_m}$, 式中 x 为按存活时间划分的天数; l_x 表示在 x 时期开始时的存活率, 即种群特定年龄存活率; m_x 表示在 x 期间内存活的平均单雌产雌数, 即种群繁殖力; $l_x m_x$ 则表示种群净增殖力(张孝羲, 2002)。同时, 预计下代产卵量、种群趋势指数 I 和相对适合度 F , 下一代产卵量=雌成虫数量 \times 平均单雌产卵量; I =各阶段存活率 \times 雌雄比 \times 平均产卵量; $F = I_{\text{金银花叶片}} / I_{\text{玉米叶片}}$ (张孝羲, 2002)。

1.2.3 草地贪夜蛾体内消化酶和解毒酶活性的测定

参照王琛柱和钦俊德(1996)方法测定草地贪夜蛾幼虫中肠消化酶和解毒酶的活性。取 1.2.1 玉米叶片和金银花叶片饲喂后的 5~10 头草地贪夜蛾 5 龄幼虫, 饥饿 6 h 后, 用预冷 PBS 缓冲液对幼虫体表反复漂洗, 快速解剖并截取中肠及其内含物, 放入 1.5 mL 无 RNA 酶离心管中, 保证中肠及其内含物质

量不少于 0.1 g, 并于 $-80\text{ }^\circ\text{C}$ 条件下保存备用。利用蛋白质、消化酶(淀粉酶、脂肪酶、胰蛋白酶)和解毒酶(CarE、GST、CYP450)测定试剂盒参照说明书测定取食金银花和玉米叶片后草地贪夜蛾幼虫中肠的总蛋白质含量以及酶活力, 并计算取食金银花和玉米叶片的草地贪夜蛾 5 龄幼虫中肠消化酶和解毒酶的活性。所有处理设 3 个生物学重复, 每个生物学重复设 3 个技术重复。

1.3 数据分析

所有试验数据采用 SPSS 21.0 软件进行统计分析, 应用 t 检验法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 金银花叶片对草地贪夜蛾生长发育的影响

室内饲养条件下, 草地贪夜蛾可在金银花上完成完整的世代发育。取食玉米和金银花叶片对草地贪夜蛾各龄期幼虫发育历期有不同程度的影响, 但卵期、预蛹期、蛹期和成虫寿命均无显著差异。取食金银花叶片时幼虫期显著长于取食玉米叶片时, 分别为 24.08 d 和 18.47 d。其中, 取食金银花叶片时 1~5 龄幼虫的发育历期均显著长于取食玉米叶片时, 6 龄幼虫发育历期则差异不显著。此外, 取食金银花叶片时草地贪夜蛾的世代发育历期显著长于取食玉米叶片时, 分别为 36.64 d 和 32.28 d(表 1)。取食金银花叶片时雌、雄蛹重分别为 197.98 mg 和 198.78 mg, 均显著高于取食玉米叶片时(表 1)。

2.2 金银花叶片对草地贪夜蛾存活率和繁殖力的影响

2 种植物叶片对草地贪夜蛾的存活率有显著影响, 取食金银花叶片的幼虫存活率为 63.67%, 较取食玉米叶片幼虫的存活率 78.00% 明显降低(图 1), 其中, 取食玉米叶片的 1 龄幼虫存活率为 88.67%, 显著高于取食金银花叶片时的存活率(76.67%), 而取食玉米和金银花叶片的其余龄期幼虫存活率均在 93.37% 以上, 说明以金银花叶片为食时 1 龄幼虫死亡率较高(表 1)。与取食玉米叶片时相比, 取食金银花叶片的草地贪夜蛾羽化率显著升高, 为 92.35%; 而预蛹率和化蛹率均无显著差异; 此外, 取食 2 种寄主植物叶片的草地贪夜蛾雌性比存在显著差异, 取食玉米的草地贪夜蛾雌性比为 0.48, 取食金银花叶片的草地贪夜蛾雌性比为 0.41(表 1)。

种群特定年龄存活率曲线显示, 取食金银花叶片的草地贪夜蛾曲线在前 8 d 内下降较快, 到第 8 天, 其存活率维持在 77.65%, 到第 60 天, 其存活率为 0; 取食玉米叶片的草地贪夜蛾曲线下降较慢, 到第 57 天, 其存活率降至 0(图 1)。

表1 取食玉米与金银花叶片对草地贪夜蛾各生长发育和繁殖参数的影响
Table 1 Effects of feeding maize and honeysuckle leaves on the developmental durations and reproductive parameters of *Spodoptera frugiperda*

指标 Index	玉米 Maize	金银花 Honeysuckle	指标 Index	玉米 Maize	金银花 Honeysuckle
卵期 Egg duration/d	3.00±0.00	3.00±0.00	1龄存活率 1st instar survival rate/%	88.67±3.38*	76.67±2.40
1龄发育历期 1st instar duration/d	2.88±0.18	4.41±0.02*	2龄存活率 2nd instar survival rate/%	93.37±0.57	97.85±0.38*
2龄发育历期 2nd instar duration/d	2.39±0.05	3.85±0.27*	3龄存活率 3rd instar survival rate/%	99.20±0.40*	95.96±0.87
3龄发育历期 3rd instar duration/d	2.00±0.09	3.11±0.23*	4龄存活率 4th instar survival rate/%	99.18±0.82*	93.48±1.28
4龄发育历期 4th instar duration/d	1.93±0.14	3.63±0.39*	5龄存活率 5th instar survival rate/%	98.80±1.20	96.51±1.03
5龄发育历期 5th instar duration/d	2.96±0.10	3.64±0.18*	6龄存活率 6th instar survival rate/%	96.02±1.63	98.52±0.86
6龄发育历期 6th instar duration/d	4.73±0.08	3.98±0.45	预蛹率 Prepupa rate/%	99.18±0.82	99.49±0.51
预蛹期 Prepupa duration/d	1.59±0.02	1.46±0.09	化蛹率 Pupation rate/%	98.72±0.73	98.39±0.90
幼虫期 Larva duration/d	18.47±0.15	24.08±0.15*	羽化率 Emergence rate/%	83.14±1.07	92.35±2.36*
蛹期 Pupa duration/d	9.42±0.02	9.26±0.14	产卵前期 Pre-oviposition period/d	4.39±0.43	3.29±0.24
幼虫期+蛹期 Pre-adult/d	27.89±0.17	33.35±0.21*	产卵历期 Oviposition period/d	8.19±0.23	8.49±0.28
雌成虫寿命 Female longevity/d	15.67±0.13	13.72±0.70	单雌产卵量 Fecundity per female	1 022.84±42.92	1 199.30±78.72
雄成虫寿命 Male longevity/d	15.30±0.67	14.84±0.31	F ₁ 代卵孵化率 F ₁ hatching rate/d	90.31±0.58	90.24±1.88
世代发育历期 Generation time/d	32.28±0.57	36.64±0.11*	雌性比 Female proportion	0.48±0.01*	0.41±0.00
雌蛹重 Female weight/mg	150.53±1.75	197.98±1.30*	最高产卵量 Max egg production	1 734	1 818
雄蛹重 Male weight/g	150.94±1.92	198.78±1.75*	最低产卵量 Min egg production	233	321

表中数据为平均数±标准误。*表示同行数据间经 *t* 检验法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean±SE. * indicates significant difference in the same row by *t* test ($P < 0.05$).

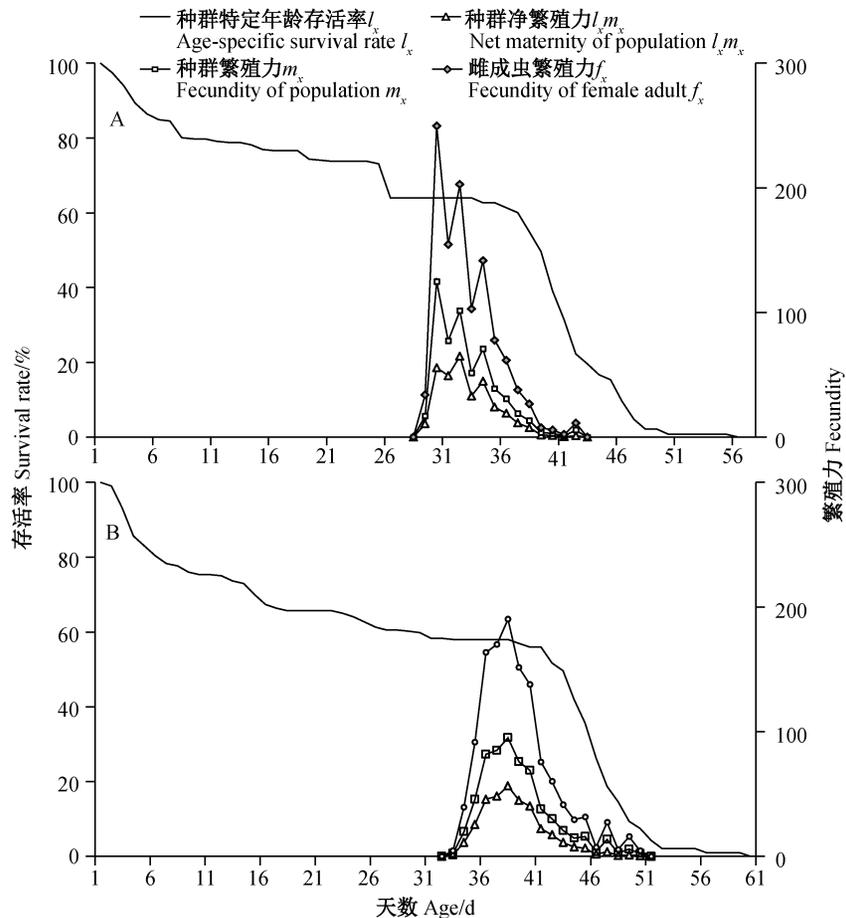


图1 取食玉米(A)和金银花(B)叶片对草地贪夜蛾种群特定年龄-龄期存活率和繁殖力的影响

Fig. 1 Age-specific survival and fecundity of *Spodoptera frugiperda* when fed on maize (A) and honeysuckle (B) leaves

取食2种植物叶片后,草地贪夜蛾的产卵前期、产卵历期、单雌产卵量和卵孵化率均存在一定差异,但差异均未达到显著水平。其中,取食金银花叶片时草地贪夜蛾单雌产卵量略高于取食玉米叶片时,分别为1 199.30粒和1 022.84粒(表1)。草地贪夜蛾的种群繁殖力、种群净繁殖力和雌成虫繁殖力曲线呈现先升高后下降的趋势,且取食金银花叶片时草地贪夜蛾各参数值均低于取食玉米叶片时(图1)。取食玉米叶片时草地贪夜蛾自幼虫孵化后第28天雌成虫开始产卵,在第30天达到产卵高峰,产卵量为249.47粒,到第43天产卵结束。取食金银花叶片时草地贪夜蛾自幼虫孵化后第32天雌成虫开始产卵,在第38天达到产卵高峰,产卵量为190.22粒,到第51天产卵结束。

2.3 金银花叶片对草地贪夜蛾种群生命表参数的影响

取食金银花叶片时草地贪夜蛾的内禀增长率大

于0,周限增长率大于1,表明草地贪夜蛾在金银花上能完成完整的世代发育(表2)。其中,取食金银花叶片时草地贪夜蛾的内禀增长率和周限增长率分别为0.14 d⁻¹和1.15 d⁻¹,分别显著低于取食玉米叶片时(0.16 d⁻¹和1.18 d⁻¹);取食金银花叶片时草地贪夜蛾的平均世代周期为41.52 d,显著长于取食玉米叶片时的平均世代周期35.69 d;取食金银花叶片时草地贪夜蛾的净增殖率为344.55,大于取食玉米叶片时的净增殖率325.07(表2)。此外,取食2种植物叶片的草地贪夜蛾种群趋势指数均大于1,说明草地贪夜蛾种群均呈增长趋势;但取食金银花叶片时草地贪夜蛾的种群趋势指数小于取食玉米叶片时,分别为256.67和278.91;将取食玉米叶片时草地贪夜蛾的相对适合度定义为1.00,则取食金银花叶片时草地贪夜蛾的相对适合度为0.92(表3),表明取食金银花叶片适合草地贪夜蛾的生长发育和繁殖。

表2 取食玉米和金银花叶片后草地贪夜蛾的繁殖特征参数

Table 2 Population parameters of *Spodoptera frugiperda* fed on maize and honeysuckle leaves

寄主植物 Host plant	净增殖率 Net reproductive rate	平均世代周期 Mean generation time/d	内禀增长率 Intrinsic rate of increase/(d ⁻¹)	周限增长率 Finite rate of increase/(d ⁻¹)
玉米 Maize	325.07±11.59	35.69±0.59	0.16±0.00*	1.18±0.00*
金银花 Honeysuckle	344.55±48.97	41.52±0.90*	0.14±0.00	1.15±0.00

表中数据为平均数±标准误。*表示同列数据间经t检验法检验差异显著(P<0.05)。Data are mean±SE. * indicates significant difference in the same column by t test (P<0.05).

表3 取食玉米和金银花叶片对草地贪夜蛾种群预测和适合度的影响

Table 3 Effects of feeding maize and honeysuckle leaves on population parameters and fitness of *Spodoptera frugiperda*

寄主植物 Host plant	羽化的雌成虫数量 No. of emerging female adults	预计下一代产卵量 Expected number of eggs of the next generation	种群趋势指数 Population trend index	相对适合度 Relative fitness
玉米 Maize	92	27 891	278.91	1.00
金银花 Honeysuckle	72	25 667	256.67	0.92

2.4 金银花叶片对草地贪夜蛾消化酶和解毒酶的影响

取食2种植物叶片的草地贪夜蛾幼虫体内消化酶活性均存在显著差异。取食玉米叶片时草地贪夜蛾幼虫中肠的淀粉酶活性为0.26 U/mg prot,是取食金银花叶片时(0.04 U/mg prot)的7.19倍(图2-A)。取食金银花叶片时草地贪夜蛾幼虫中肠的脂肪酶活性显著低于取食玉米叶片时,分别为22.36 U/g prot和84.53 U/g prot(图2-B)。取食金银花叶片时草地贪夜蛾幼虫中肠的胰蛋白酶活性显著低于取食玉米叶片时,分别为220.75 U/mg prot和325.16 U/mg prot(图2-C)。

取食2种植物叶片后草地贪夜蛾幼虫中肠解毒酶活性存在显著差异。取食金银花叶片时草地贪夜

蛾幼虫中肠的CarE活性较高,为179.52 U/g prot,显著高于取食玉米叶片时的134.29 U/g prot,是后者的1.34倍(图2-D);取食金银花叶片时草地贪夜蛾幼虫中肠的GST活性显著低于取食玉米叶片时,分别为0.48 U/g prot和1.27 U/g prot(图2-E);取食金银花叶片时草地贪夜蛾幼虫中肠的CYP450活性显著低于取食玉米叶片时,分别为6.01 ng/mL和4.38 ng/mL(图2-F)。

3 讨论

食物对昆虫生长、发育、繁殖和种群适合度有重要的影响(刘中芳和吴孔明,2012)。适宜的寄主会让昆虫的发育速率更快,存活率更高,生殖力更强

(邱良妙等, 2019)。在本研究中, 室内饲喂金银花叶片时草地贪夜蛾能完成完整的世代发育, 且内禀增长率大于0, 周限增长率大于1, 表明金银花是草地贪夜蛾潜在的适生寄主植物。相较于喜食寄主玉米, 取食金银花叶片的草地贪夜蛾幼虫存活率较低, 发育速度较慢, 平均世代周期显著延长, 可能是因为草地贪夜蛾在抵御绿原酸等次生代谢物的过程中产生了适合度代价, 摄入的能量一部分用于生长发育, 另一部分则用于解毒代谢(潘忠玉等, 2020)。本研究发现以金银花叶片为食的草地贪夜蛾蛹更重, 且

蛹的重量与成虫繁殖力呈正相关, 该结果可能与草地贪夜蛾在生长发育后期采取延长取食时间和增加摄食量等补偿策略有关, 从而满足化蛹所需的营养和能量。在试验过程中发现雌成虫比雄成虫提前1~3 d羽化, 出现雌性先熟现象。推测该现象可能与草地贪夜蛾的迁飞特性有关, 因为先羽化的雌成虫更需要找寻营养物质和产卵地点(Wang et al., 2020)。这种现象在其他迁飞性昆虫中也被证实, 如棉铃虫 *Helicoverpa armigera*(陈超等, 2012)和稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*(Guo et al., 2019)等。

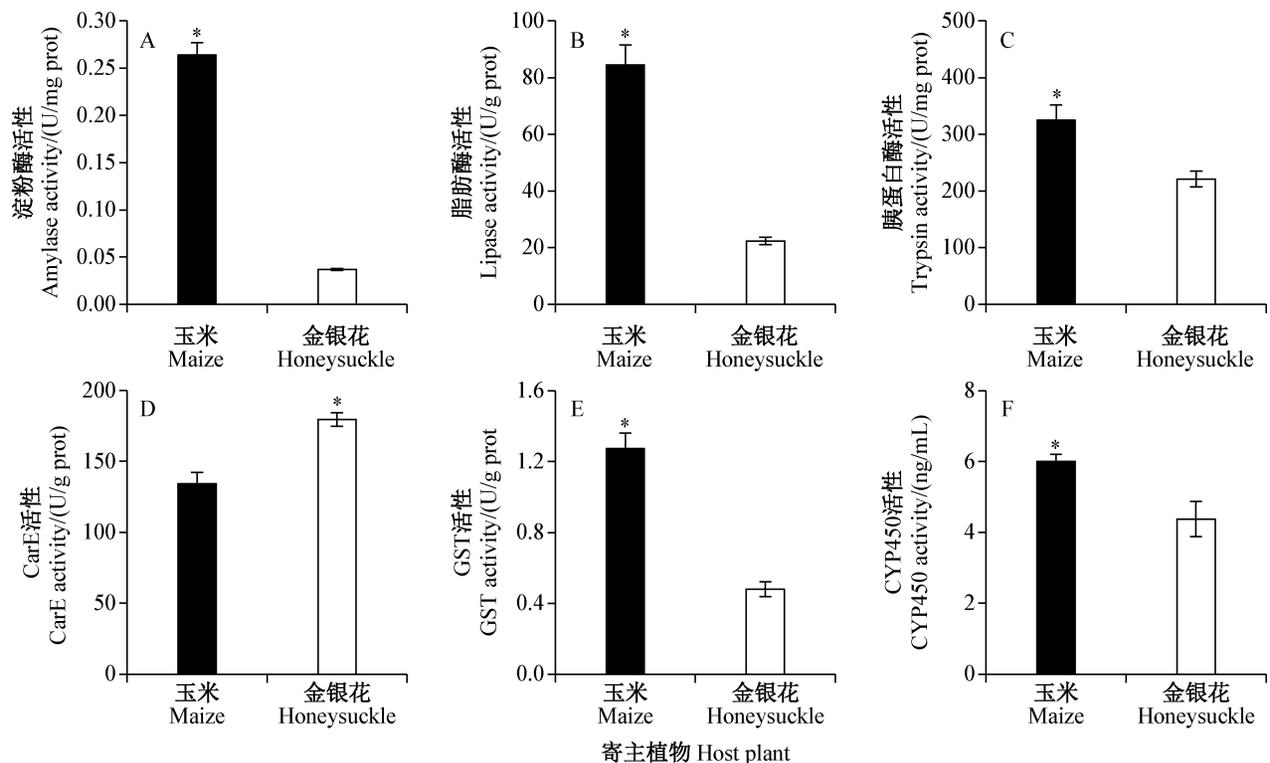


图2 取食玉米和金银花叶片对草地贪夜蛾幼虫中肠3种消化酶(A-C)和3种解毒酶(D-F)活性的影响

Fig. 2 Effects of feeding maize and honeysuckle leaves on the activities of three midgut digestive enzymes (A-C) and three detoxification enzymes (D-F) in the midgut of *Spodoptera frugiperda* larvae

图中数据为平均数±标准误。*表示经 *t* 检验法检验不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean ± SE. * indicates significant difference among different treatments by *t* test ($P < 0.05$).

植食性昆虫通过改变体内消化酶的表达水平来提高其对寄主植物的利用率(Karasov et al., 2011; 鲁智慧等, 2020a)。本研究中, 取食玉米叶片的草地贪夜蛾5龄幼虫中肠3种消化酶活性显著高于取食金银花叶片幼虫的相应酶活性, 这与甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 在不同植物上的发育适合度和其体内消化酶活性呈正相关的结论一致(张娜等, 2009); 同样, 在对双斑长跗萤叶甲 *Monolepta hieroglyphica* 的研究中也得到了相似的结果(徐伟等, 2018)。本试验结果与有些报道也存在差异, 如鲁智慧等(2020a)

研究发现取食适合度更高的寄主植物玉米时, 草地贪夜蛾幼虫体内 α -淀粉酶和脂肪酶的活性均低于取食烟草和马铃薯 *Solanum tuberosum* 叶片时。导致这种差异的原因可能是因为金银花叶片与玉米叶片中不同的营养物质和次生代谢含量诱导昆虫体内产生一系列酶和生理活动的变化(高悦和解春霞, 2012), 例如取食营养含量较高的寄主植物时, 金银花尺蠖 *Heterolochoa jinyinhuaphaga* 幼虫体内消化酶活性升高(向玉勇等, 2020)。

昆虫体内消化酶活性越高, 其生长发育状况越

好,对寄主植物的适合度越高(苏超,2014)。本研究发现相较于取食玉米叶片的草地贪夜蛾幼虫,取食金银花叶片的幼虫死亡率较高,平均世代周期延长,且幼虫中肠淀粉酶、脂肪酶和胰蛋白酶的活性均显著降低。这可能是昆虫对具有不同理化性质的寄主植物进行适应性调节的结果(赵旭东等,2019;董松等,2022)。作为一种中药材,金银花中含有大量的化学成分,如绿原酸、黄酮类化合物和三萜皂苷类物质(关秀锋等,2020),这些次生代谢物对昆虫的生长发育有不利影响,甚至可在体内转化为毒性更高的物质(陈澄宇等,2015;葛阳等,2020)。这可能也是本研究中取食金银花叶片的草地贪夜蛾幼虫死亡率较高的原因,例如绿原酸在许多鳞翅目幼虫中肠的碱性、氧化环境中,可对其生长发育产生不利影响,可能是由于绿原酸被昆虫的过氧化物酶氧化成醌类化合物后与组氨酸和半胱氨酸等氨基酸结合,降低氨基酸的生物利用度,从而抑制昆虫的生长(Kundu & Vadassery, 2019),如美国白蛾幼虫取食含有绿原酸的人工饲料后相对生长速率和食物利用率明显降低,死亡率明显增大(潘忠玉,2020)。

寄主植物会引起昆虫解毒酶及相关解毒机制的变化,增强昆虫对植物的代谢能力,从而促进昆虫对寄主植物产生适应性。李路莎等(2018)研究结果表明美国白蛾取食类黄酮含量高的寄主后,其体内GST活性降低,CarE和CYP450的活性升高。本研究发现取食金银花叶片草地贪夜蛾幼虫的CarE活性较高,GST和CYP450的活性较低,这可能与玉米和金银花叶片的次生代谢物及含量差异有关。草地贪夜蛾CYP450酶活性受到类黄酮、吡啶-3-甲醇、芥子苷和香豆素等不同植物次生物质诱导而增加(陈澄宇等,2015;Giraud et al., 2015),玉米苗期的次生代谢物主要为类黄酮、吡啶类和香豆素等(詹忠浪,2020),这可能是导致CYP450酶活力增高的原因之一,与鲁智慧等(2020b)对草地贪夜蛾CYP450活力的测定结果一致。因此,今后研究昆虫酶活力时需要结合植物次生代谢物的组成和含量进行综合分析。

综上所述,草地贪夜蛾在金银花上表现出较强的取食可塑性,通过调节其自身的酶系,最大限度地利用植物资源,完成种群繁衍,表明草地贪夜蛾对金银花生产存在潜在的威胁。今后对于草地贪夜蛾适应不同寄主植物的分子机制和适应机理有待进一步探究。

参考文献 (References)

- Barzin S, Naseri B, Fathi S, Razmjou J. 2019. Feeding efficiency and digestive physiology of *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera: Dermestidae) on different rice cultivars. *Journal of Stored Products Research*, 84: 101511
- Borzoui E, Bandani AR, Goldansaz SH, Talaei-Hassanlouei R. 2018. Dietary protein and carbohydrate levels affect performance and digestive physiology of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Economic Entomology*, 111(2): 942-949
- Chen C, Zhou HY, Xia QW, Chen YS, Xue FS. 2012. Temperature-dependent development and protogyny in *Helicoverpa armigera*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(4): 867-873 (in Chinese) [陈超, 周海燕, 夏勤雯, 陈元生, 薛芳森. 2012. 棉铃虫温度依赖的生长发育及雌性先熟现象. *应用昆虫学报*, 49(4): 867-873]
- Chen CY, Kang ZJ, Shi XY, Gao XW. 2015. Metabolic adaptation mechanisms of insects to plant secondary metabolites and their implications for insecticide resistance of insects. *Acta Entomologica Sinica*, 58(10): 1126-1139 (in Chinese) [陈澄宇, 康志娇, 史雪岩, 高希武. 2015. 昆虫对植物次生物质的代谢适应机制及其对昆虫抗药性的意义. *昆虫学报*, 58(10): 1126-1139]
- Chen LL, Ge GB, Rong Y, Fu W, Zheng MY, Zhao YF, Yuan WA, Luan X, Zhang LJ, Zhang H, et al. 2020. Application and research progress of traditional Chinese medicine in prevention and treatment of corona virus disease 2019. *Academic Journal of Shanghai University of Traditional Chinese Medicine*, 34(3): 1-8 (in Chinese) [陈莉莉, 葛广波, 荣艳, 付伟, 郑明月, 赵咏芳, 元唯安, 栾鑫, 张莉君, 张宏, 等. 2020. 中药在新冠肺炎防治中的应用和研究进展. *上海中医药大学学报*, 34(3): 1-8]
- Dong S, Lu ZB, Li LL, Zhu JS, Guan XM, Men XY. 2022. Life tables of the invasive insect pest fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* feeding on seven crops. *Journal of Plant Protection*, 49(2): 612-619 (in Chinese) [董松, 卢增斌, 李丽莉, 朱军生, 关秀敏, 门兴元. 2022. 入侵害虫草地贪夜蛾取食七种食物的种群生命表. *植物保护学报*, 49(2): 612-619]
- Fang M, Yao L, Tang QF, Li GT, Jiang XC. 2020. Feeding adaptability of fall armyworm *Spodoptera frugiperda* to several weeds. *Journal of Plant Protection*, 47(5): 1055-1061 (in Chinese) [房敏, 姚领, 唐庆峰, 李桂亭, 蒋兴川. 2020. 草地贪夜蛾对主要杂草的取食适应性. *植物保护学报*, 47(5): 1055-1061]
- Gao Y, Xie CX. 2012. Feeding preference of *Micromelalopha troglodyta* to 4 poplar varieties. *Journal of Southwest Forestry University*, 32(1): 61-63 (in Chinese) [高悦, 解春霞. 2012. 杨小舟蛾对4个杨树品种叶片取食的选择性. *西南林业大学学报*, 32(1): 61-63]
- Ge Y, Sun JH, Wang TL, Shi WP, Yuan QJ, Guo LP. 2020. Progress in researches and applications of medicinal herbs for management of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Plant Protection*, 47(4): 706-718 (in Chinese) [葛阳, 孙嘉惠, 王铁霖, 石旺鹏, 袁庆军, 郭兰萍. 2020. 药源植物在草地贪夜蛾防控中的应用研究进展. *植物保护学报*, 47(4): 706-718]

- Giraud M, Hilliou F, Fricaux T, Audant P, Feyereisen R, Le Goff G. 2015. Cytochrome P450s from the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*): responses to plant allelochemicals and pesticides. *Insect Molecular Biology*, 24(1): 115–128
- Guan XF, Wang R, Li XL, Wen MY, Yang J. 2020. New progress in the study of chemical constituents and pharmacological effects of honeysuckle. *Chemical Engineer*, 34(4): 59–62 (in Chinese) [关秀锋, 王锐, 李晓龙, 温明圆, 杨婧. 2020. 金银花的化学成分与药理作用研究新进展. *化学工程师*, 34(4): 59–62]
- Guo JF, He KL, Wang ZY. 2019. Biological characteristics, trend of fall armyworm *Spodoptera frugiperda*, and the strategy for management of the pest. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(3): 361–369 (in Chinese) [郭井菲, 何康来, 王振营. 2019. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策. *应用昆虫学报*, 56(3): 361–369]
- Guo JF, Zhang MD, Gao ZP, Wang DJ, He KL, Wang ZY. 2021. Comparison of larval performance and oviposition preference of *Spodoptera frugiperda* among three host plants: potential risks to potato and tobacco crops. *Insect Science*, 28(3): 602–610
- Guo JW, Yang F, Li P, Liu XD, Wu QL, Hu G, Zhai BP. 2019. Female bias in an immigratory population of *Cnaphalocrocis medinalis* moths based on field surveys and laboratory tests. *Scientific Reports*, 9(1): 18388
- He LM, Wu QL, Gao XW, Wu KM. 2021. Population life tables for the invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* fed on major oil crops planted in China. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(3): 745–754
- Jiang YY, Liu J, Xie MC, Li YH, Yang JJ, Zhang ML, Qiu K. 2019b. Observation on law of diffusion damage of *Spodoptera frugiperda* in China in 2019. *Plant Protection*, 45(6): 10–19 (in Chinese) [姜玉英, 刘杰, 谢茂昌, 李亚红, 杨俊杰, 张曼丽, 邱坤. 2019b. 2019年我国草地贪夜蛾扩散为害规律观测. *植物保护*, 45(6): 10–19]
- Jiang YY, Liu J, Zhu XM. 2019a. Analysis of occurrence dynamics and future trend of *Spodoptera exigua* invasion in China. *China Plant Protection*, 39(2): 33–35 (in Chinese) [姜玉英, 刘杰, 朱晓明. 2019a. 草地贪夜蛾侵入我国的发生动态和未来趋势分析. *中国植保导刊*, 39(2): 33–35]
- Karasov WH, Martínez del Rio C, Caviedes-Vidal E. 2011. Ecological physiology of diet and digestive systems. *Annual Review of Physiology*, 73: 69–93
- Kundu A, Vadassery J. 2019. Chlorogenic acid-mediated chemical defence of plants against insect herbivores. *Plant Biology*, 21(2): 185–189
- Li DY, Zhi JR, Zhang T, Ye JQ, Yu YC, Hu CX. 2019. Preference of *Spodoptera frugiperda* to four host plants. *Plant Protection*, 45(6): 50–54 (in Chinese) [李定银, 郅军锐, 张涛, 叶佳琴, 禹云超, 胡朝兴. 2019. 草地贪夜蛾对4种寄主植物的偏好性. *植物保护*, 45(6): 50–54]
- Li LS, Yuan YF, Wu L, Chen M. 2018. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 61(2): 232–239 (in Chinese) [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. *昆虫学报*, 61(2): 232–239]
- Liu P, Ma H, Zhu QS, Chen BC, Gao J, Lin XQ. 2016. Research progress of insect adaptability to their host plants. *Biological Disaster Science*, 39(4): 250–254 (in Chinese) [刘蓬, 马惠, 朱其松, 陈博聪, 高洁, 林香青. 2016. 昆虫对寄主植物适应性研究进展. *生物灾害科学*, 39(4): 250–254]
- Liu ZF, Wu KM. 2012. Growth and development, adult fecundity, and flight capacity of the lacewing, *Chrysoperla nipponensis* (Oka-moto) (Neuroptera: Chrysopidae) feeding on different larval diets. *Chinese Journal of Biological Control*, 28(1): 15–19 (in Chinese) [刘中芳, 吴孔明. 2012. 取食不同食物对日本通草蛉生长发育、繁殖和飞行能力的影响. *中国生物防治学报*, 28(1): 15–19]
- Lu ZH, Chen YP, Zhou AC, He SQ, Li H, Bao YY, Gui FR. 2020b. Effects of multi-generation feeding with different host plants on activities of enzyme in *Spodoptera frugiperda* larvae. *Journal of Environmental Entomology*, 42(6): 1361–1368 (in Chinese) [鲁智慧, 陈亚平, 周媛春, 和淑琪, 李浩, 包禹优, 桂富荣. 2020b. 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. *环境昆虫学报*, 42(6): 1361–1368]
- Lu ZH, He SQ, Guo J, Chen YP, Hu XQ, Li H, Xie Q, Gui FR. 2020a. Effects of host plants on activities of three groups of enzymes in *Spodoptera frugiperda* (Smith) larvae. *Journal of Southern Agriculture*, 51(10): 2461–2469 (in Chinese) [鲁智慧, 和淑琪, 郭晋, 陈亚平, 胡雪琼, 李浩, 谢琦, 桂富荣. 2020a. 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. *南方农业学报*, 51(10): 2461–2469]
- Montezano DG, Sosa-Gómez DR, Specht A, Roque-Specht VF, Sousa-Silva JC, Paula-Moraes SV, Peterson JA, Hunt TE. 2018. Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African Entomology*, 26(2): 286–300
- Pan ZY. 2020. Effects of three secondary metabolites on the growth and development and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae). Master thesis. Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese) [潘忠玉. 2020. 3种次生代谢物对美国白蛾幼虫生长发育及解毒酶活性的影响. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学]
- Pan ZY, Mo XN, Meng X, Chen M. 2020. Effects of chlorogenic acid on the growth and development and detoxification-related protein activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 63(9): 1081–1090 (in Chinese) [潘忠玉, 莫夏娜, 孟香, 陈敏. 2020. 绿原酸对美国白蛾幼虫生长发育和解毒相关蛋白活性的影响. *昆虫学报*, 63(9): 1081–1090]
- Qiu LM, Liu QQ, Yang XJ, Huang XY, Guan RF, Liu BP, He YX, Zhan ZX. 2020. Feeding and oviposition preference and fitness of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), on rice and maize. *Acta Entomologica Sinica*, 63(5): 604–612 (in Chinese) [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. 昆虫学报, 63(5): 604-612]
- Ren NN, Xie M, You YC, Li JY, Chen WJ, Cheng XM, You MS. 2015. Fipronil-resistance mediated by carboxylesterases in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(3): 288-296 (in Chinese) [任娜娜, 谢苗, 尤燕春, 李建玉, 陈伟军, 程学敏, 尤民生. 2015. 羧酸酯酶介导的小菜蛾对氟虫腈的抗性. 昆虫学报, 58(3): 288-296]
- Song R. 2020. Application value and economic benefit analysis of *Lonicera japonica* Thunb. *Seed Science & Technology*, 38(14): 104-105 (in Chinese) [宋睿. 2020. 金银花的应用价值及经济效益分析. 种子科技, 38(14): 104-105]
- Sparks A. 1979. A review of the biology of the fall armyworm. *Florida Entomologist*, 62(2): 82-97
- Su C. 2014. Effects of host plants and temperature on the feeding and development of *Lemyra alikangensis* (Strand) (Lepidoptera, Arctiidae). Master thesis. Shanghai: East China Normal University (in Chinese) [苏超. 2014. 寄主植物和温度对三条橙灯蛾 *Lemyra alikangensis* 取食及生长发育影响的研究. 硕士学位论文. 上海: 华东师范大学]
- Todd EL, Poole RW. 1980. Keys and illustrations for the armyworm moths of the noctuid genus *Spodoptera* Guenée from the Western Hemisphere. *Annals of the Entomological Society of America*, 73(6): 722-738
- Wang CZ, Qin JD. 1996. Partial characterization of protease activity in the midgut of *Helicoverpa armigera* larvae. *Acta Entomologica Sinica*, 39(1): 7-14 (in Chinese) [王琛柱, 钦俊德. 1996. 棉铃虫幼虫中肠主要蛋白酶活性的鉴定. 昆虫学报, 39(1): 7-14]
- Wang LN, Zhang YQ. 2017. Overview and problems of honeysuckle planting. *Science and Technology & Innovation*, (13): 70-72 (in Chinese) [王玲娜, 张永清. 2017. 金银花种植概况及存在问题. 科技与创新, (13): 70-72]
- Wang W, He P, Zhang Y, Liu T, Jing X, Zhang S. 2020. The population growth of *Spodoptera frugiperda* on six cash crop species and implications for its occurrence and damage potential in China. *Insects*, 11(9): E639
- Wang YR, Cai XY, Wang JD, Tang BZ, Hou YM. 2020. Current opinions on the important alien invasive insect, *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Environmental Entomology*, 42(4): 806-816 (in Chinese) [王亚如, 蔡香云, 王锦达, 汤宝珍, 侯有明. 2020. 重大入侵害虫草地贪夜蛾的研究进展. 环境昆虫学报, 42(4): 806-816]
- Wei DF. 2017. The digestive enzyme activities and bacterial diversity in the gut of *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae. Master thesis. Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese) [魏丹峰. 2017. 美国白蛾幼虫肠道消化酶活性和细菌多样性研究. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学]
- Wu LH, Zhou C, Long GY, Yang XB, Wei ZY, Liao YJ, Yang H, Hu CX. 2021. Fitness of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* to three solanaceous vegetables. *Journal of Integrative Agriculture*, 20(3): 755-763
- Xiang YY, Sun X, Yin PF. 2020. Effects of host plants and temperatures on digestive enzyme activities in *Heterolocha jinyinhua-phaga* larvae. *Journal of Zhejiang A&F University*, 37(2): 311-318 (in Chinese) [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. 浙江农林大学学报, 37(2): 311-318]
- Xu QY. 2020. Related research on *Spodoptera frugiperda* host in China. *Liaoning Agricultural Sciences*, (2): 57-60 (in Chinese) [徐清云. 2020. 国内关于草地贪夜蛾寄主的相关研究. 辽宁农业科学, (2): 57-60]
- Xu W, Zhang JH, Bi JR, Ma YX, Zhang YK, Shi SS. 2018. Effects of host plants on digestive enzymes and detoxification enzyme activities in the midgut of *Monolepta hieroglyphica* (Motschulsky). *Journal of Jilin Agricultural University*, 40(5): 551-556 (in Chinese) [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. 吉林农业大学学报, 40(5): 551-556]
- Zhan ZL. 2020. Study on chemical defense substances in maize seedling stage. Master thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese) [詹忠浪. 2020. 玉米幼苗期化学防御物质的研究. 硕士学位论文. 沈阳: 沈阳农业大学]
- Zhang N, Guo JY, Wan FH, Wu G. 2009. Effects of three kinds of host plants on development and some digestive enzyme activities of beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Journal of Plant Protection*, 36(2): 146-150 (in Chinese) [张娜, 郭建英, 万方浩, 吴刚. 2009. 寄主植物对甜菜夜蛾生长发育和消化酶活性的影响. 植物保护学报, 36(2): 146-150]
- Zhang XX. 2002. *Insect ecology and prediction*. 3rd edition. Beijing: China Agriculture Press, pp. 77-84 (in Chinese) [张孝羲. 2002. 昆虫生态及预测预报. 第3版. 北京: 中国农业出版社, pp. 77-84]
- Zhao XD, Sun YH, Chen CY, Tian S, Tao R, Hao DJ. 2019. Cloning and spatio-temporal expression of serine protease gene *HcSPI* and its expression in response to feeding on different host plants in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 62(2): 160-169 (in Chinese) [赵旭东, 孙宇航, 陈昌宇, 田朔, 陶蓉, 郝德君. 2019. 美国白蛾丝氨酸蛋白酶基因 *HcSPI* 的克隆、时空表达及对取食不同寄主植物的表达响应. 昆虫学报, 62(2): 160-169]

(责任编辑: 李美娟)