



乔风娇, 邢龙生, 李长友, 郑桂玲, 张彬. 不同营养条件下甜菜夜蛾幼虫感染核型多角体病毒的敏感性及其取食趋性 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (5): 1122–1128.

不同营养条件下甜菜夜蛾幼虫感染核型多角体病毒的敏感性及其取食趋性

乔风娇^{1*}, 邢龙生^{2*}, 李长友¹, 郑桂玲¹, 张彬^{1**}

(1. 青岛农业大学植物医学学院, 山东省植物病虫害综合防控重点实验室, 中澳农业与环境健康联合研究院, 山东青岛 266109;

2. 岭南现代农业科学与技术广东省实验室深圳分中心, 农业农村部农业基因数据分析重点实验室, 中国农业科学院 (深圳) 农业基因组研究所, 深圳 518120)

摘要: 为探讨不同营养条件下甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 对甜菜夜蛾核型多角体病毒 (*Spodoptera exigua* multiple nucleopolyhedrovirus, SeMNPV) 的敏感性及其取食行为响应, 本研究通过改变甜菜夜蛾人工饲料配方建立高蛋白低糖 (简称高蛋白)、中蛋白中糖 (简称中蛋白)、低蛋白高糖 (简称低蛋白) 3 种营养品系, 观察不同营养品系幼虫对 SeMNPV 的敏感性, 以及染毒前后对不同营养饲料的取食趋性。结果显示, 高蛋白、中蛋白、低蛋白 3 种营养品系中, SeMNPV 对甜菜夜蛾初孵幼虫的半数致死浓度 (LC_{50}) 分别是 1.76×10^5 PIB/mL、 2.85×10^5 PIB/mL 和 2.10×10^4 PIB/mL。统计分析显示, 中蛋白品系的 LC_{50} 显著高于低蛋白品系, 高蛋白品系的 LC_{50} 同其余两种品系相比无显著性差异。以 8×10^5 PIB/mL 浓度的病毒饲喂甜菜夜蛾初孵幼虫, 3 种营养品系的半数致死时间 (LT_{50}) 分别是 6.07 d、6.85 d 和 5.20 d, 中蛋白品系的存活时间显著长于低蛋白品系, 高蛋白品系的 LT_{50} 同其余两种品系相比无显著性差异。未染毒状态下, 低龄幼虫偏向蛋白质含量较高的饲料, 而高龄幼虫则偏向于高糖的饲料; 染毒状态下, 甜菜夜蛾各龄期幼虫都偏向于取食蛋白质含量较高的饲料。以上研究结果表明, 营养条件的变化可以显著影响甜菜夜蛾幼虫对 SeMNPV 的敏感性, 染毒后幼虫明显偏向于蛋白质含量高的饲料, 推测蛋白质可能有助于提高甜菜夜蛾幼虫对 SeMNPV 的抵抗力。

关键词: 营养; 核型多角体病毒; 甜菜夜蛾; 毒力; 取食趋性

中图分类号: Q963; S476

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 05-1122-07

Sensitivity of *Spodoptera exigua* larvae to nucleopolyhedrovirus and their feeding preference under different nutritional conditions

QIAO Feng-Jiao^{1*}, XING Long-Sheng^{2*}, LI Chang-You¹, ZHENG Gui-Ling¹, ZHANG Bin^{1**}

(1. College of Plant Health & Medicine, Qingdao Agricultural University, Shandong Province Key Laboratory for Integrated Control of Plant Diseases and Pest Pests, Sino-Australian Joint Research Institute of Agriculture and Environmental Health, Qingdao 266109, Shandong Province, China; 2. Shenzhen Branch, Guangdong Laboratory of Lingnan Modern Agriculture, Genome Analysis Laboratory of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Genomics Institute Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120, Guangdong Province, China)

基金项目: 国家自然科学基金 (31972333); 山东省自然科学基金 (ZR2020MC128); 深圳市基础研究面上项目 (JCYJ20190813144407666)

* 共同作者简介: 乔风娇, 女, 1997 年生, 山东泰安人, 硕士研究生, 研究方向为资源利用与植物保护, E-mail: 1242818492@qq.com; 邢龙生, 男, 1988 年生, 安徽合肥人, 博士后, 研究方向为基因组学与入侵生物学, E-mail: xinglongsheng@caas.cn

** 通讯作者 Author of correspondence: 张彬, 男, 博士, 副教授, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: binzhang@qau.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-06-29; 接受日期 Accepted: 2021-08-06

Abstract: To study the sensitivity of *Spodoptera exigua* larvae to *Spodoptera exigua multiple nucleopolyhedrovirus* (SeMNPV) infection and their feeding behavior response under different nutritional conditions, three nutritional colonies of *S. exigua* were established in this study by changing the formula of artificial diet, including high protein and low carbohydrate (referred to as high protein), moderate protein and moderate carbohydrate (referred to as moderate protein), low protein and high carbohydrate (referred to as low protein). Subsequently, we observed of the larvae of different nutritional colonies to SeMNPV and their feeding preference on different nutritional feeds before and after virus infection. The result showed that the median lethal concentration (LC_{50}) of three colonies of *S. exigua* larvae was 1.76×10^5 PIB/mL, 2.85×10^5 PIB/mL and 2.10×10^4 PIB/mL, respectively. Among them, the LC_{50} of the moderate protein colony was significantly higher than that of the low protein colony. After administered with SeMNPV at a concentration of 8×10^5 PIB/mL, the median lethal time (LT_{50}) three colonies of *S. exigua* larvae was 6.07 d, 6.85 d and 5.20 d, respectively. The LT_{50} of the moderate protein colony was significantly longer than that of the low protein colony. For uninfected *S. exigua* larvae, young larvae (before 3rd instar) preferred the foods with high protein content, while older larvae tend to eat high carbohydrate foods. However, the infected larvae, across the whole larval stage were inclined to eat high protein foods. The above results suggested that the change of nutritional conditions could significantly affect the sensitivity of *S. exigua* larvae to SeMNPV, and the larvae obviously preferred the diet with high protein content after infection with the virus. It was speculated that protein might help to improve the resistance of *S. exigua* larvae to SeMNPV.

Key words: Nutrition; nucleopolyhedrovirus; *Spodoptera exigua*; virulence; feeding preference

甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 属鳞翅目 Lepidoptera 夜蛾科 Noctuidae, 可危害多种农业经济作物, 是一种重要的世界性农业害虫 (Behmer, 2009)。二十世纪八十年代以前, 该虫在中国仅是一种偶发性害虫, 很少造成危害。自 1986 年以来, 甜菜夜蛾在我国爆发成灾的报道频发, 目前已遍布全国大部分地区 (文礼章等, 2014)。多年来, 一些地区不合理的农药施用致使甜菜夜蛾的抗性水平逐年提升, 不但增加了防治成本, 而且对环境造成了污染和破坏。国家倡导的农业“双减”政策和“绿色防控”措施对我国生态文明建设和食品安全具有重要的战略意义, 其中以甜菜夜蛾核型多角体病毒 (*Spodoptera exigua multiple nucleopolyhedrovirus*, SeMNPV) 为代表的生物防治在甜菜夜蛾的防治中发挥了重要作用, 同时降低了化学农药对环境的污染 (Chen *et al.*, 2019)。

SeMNPV 对甜菜夜蛾的防治效果会受到多种外部因素的影响。除了温湿度、光照等环境因素之外, 昆虫自身的营养状态也是重要的影响因素。研究表明, 营养是影响昆虫自身免疫力的重要因素之一 (Simpson and Raubenheimer, 2001; Lee *et al.*, 2005)。特别是蛋白质和碳水化合物的摄入对很多昆虫的生理表现具有至关重要的作用, 并

且对昆虫的新陈代谢及种群增长产生一定的影响 (Efeyan *et al.*, 2015)。另有研究表明, 蛋白质是影响昆虫对病原微生物敏感性的关键成分 (Alaux *et al.*, 2010)。在非选择性实验中, 感染后存活下来的虫体比对照组和感染后死亡的虫体内蛋白质含量更高, 表明幼虫感染致死剂量的细菌后将会增加蛋白质的摄入量 (Lee *et al.*, 2005; Povey *et al.*, 2009)。此外, 通过自主选择营养物质可以显著提高宿主昆虫对于病原微生物的抵抗力 (Raubenheimer and Simpson, 2009)。糖类作为昆虫的主要能源物质, 不仅为昆虫生命活动提供了主要能量来源, 也为昆虫几丁质的合成和脂类的转化提供原料和前体物质 (王延年, 1984)。研究表明, 只给冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 喂食含糖量较低的血液时会显著降低其黑化免疫反应能力 (Koella *et al.*, 2002; Schwartz *et al.*, 2002)。

综上所述, 不同营养结构对于昆虫抵御病原物侵染的能力具有重要影响, 而且病原物侵染后的宿主昆虫的取食偏好性也会发生较大变化。不同地区的甜菜夜蛾田间种群营养结构存在较大差异, 不同营养结构的甜菜夜蛾对于核多角体病毒的敏感性存在明显差异。研究表明, 取食不同寄主的甜菜夜蛾在感染病毒后血淋巴中病毒增殖和

血淋巴黑化率具明显差异,说明了饲料影响宿主的黑化反应从而导致病毒增殖量的不同(王金彦, 2018)。通过观察取食不同食物的甜菜夜蛾感染病毒后中肠组织的病理变化,表明不同食物对病毒感染中肠组织的影响存在明显差异(郭玲等, 2018)。然而,食物营养影响病毒感染昆虫体内的免疫响应机理尚不清楚,仍待进一步研究取证。本研究通过观察不同营养品系甜菜夜蛾幼虫对 SeMNPV 的敏感性,以及染毒前后甜菜夜蛾幼虫对不同营养饲料的取食趋性,评价不同营养条件下甜菜夜蛾应对 SeMNPV 侵染的敏感性及其取食行为的影响,研究结果将有助于进一步研究农田营养结构对害虫种群发生发展的影响。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试病毒

SeMNPV 美国株 (SeMNPV-US1) 由美国康奈尔大学 Wang Ping 博士提供。

1.1.2 供试昆虫

甜菜夜蛾试验虫源采自青岛市城阳区上马镇大葱田 (地理位置 120.17°E, 41.67°N)。在甜菜夜蛾人工饲料配方的基础上 (肖伟等, 2005), 分别建立了高蛋白低糖 (简称高蛋白)、中蛋白中糖 (简称中蛋白) 和低蛋白高糖 (简称低蛋白) 3 个营养品系, 并连续饲养多代作为本研究的供试昆虫。人工饲养条件为温度 28℃ ± 1℃, 相对湿度 60% ± 5%, 光周期为 L14:D10。

1.1.3 供试药品

酵母粉 (赛默飞世尔科技有限公司), 葡萄糖 (天津博迪化工有限公司), 琼脂粉 (北京索莱宝科技有限公司), 山梨酸钾 (天津市光复精细化工研究所), 对羟基苯甲酸甲酯 (天津市光复精细化工研究所), 维生素 C (天津市福晨化学试剂厂), 维生素 B (天津市福晨化学试剂厂), 肌醇 (天津市光夏精细化工厂), 胆固醇 (国药集团化学试剂有限公司)。

1.2 方法

1.2.1 人工饲料配制

本实验所用人工饲料配制方法基于前期相关研究 (肖伟等, 2005), 通过改变饲料中酵母粉 (P) 和葡萄糖 (C) 的比例, 设定配制了 3 种不同营养含量的人工饲料, 用于建立 3 种营养品系

的甜菜夜蛾: 高蛋白 (P:C=7:1), 中蛋白 (P:C=1:1), 低蛋白 (P:C=1:7) (表 1)。

表 1 不同营养饲料配制方法

Table 1 Different nutrient feed preparation methods

成分 (g) Ingredient	高蛋白 High protein	中蛋白 Moderate protein	低蛋白 Low protein
酵母粉 Yeast powder	350	200	50
葡萄糖 Carbohydrate	50	200	350
玉米粉 Corn flour	370	370	370
黄豆粉 Soybean meal	375	375	375
小麦粉 Wheatmeal	1000	1000	1000
山梨酸钾 Potassium sorbate	10	10	10
对羟基苯甲酸甲酯 Methylparaben	20	20	20
维生素 C Vitamin C	30	30	30
维生素 B Vitamin B	5	5	5
肌醇 Inositol	1.6	1.6	1.6
胆固醇 Cholesterol	1	1	1
琼脂 Agar powder	125	125	125
双蒸水 Double distilled water	3100	3100	3100
蛋白质含量 (gprot/L) Protein content	1.35	0.65	0.24
葡萄糖含量 (μg/g) Glucose content	4224.40	7262.80	9205.10

1.2.2 甜菜夜蛾初孵幼虫敏感性测定

参照文献中的生测方法 (Hughes *et al.*, 1986), 在病毒悬液中加入藻蓝食用色素使最终浓度为 0.5 mg/mL, 测定甜菜夜蛾初孵幼虫对 SeMNPV 的敏感性。取 SeMNPV-US1 美国株多角体病毒, 采用 10 倍梯度稀释, 设 8×10^2 、 8×10^3 、 8×10^4 、 8×10^5 、 8×10^6 PIB/mL 5 个处理组, 以无菌水加入等量藻蓝食用色素作对照; 每个浓度处理设置 3 重复, 每个重复 30 头幼虫。

1.2.3 染毒前后甜菜夜蛾幼虫取食趋性测定

用中蛋白中糖品系的甜菜夜蛾各龄期幼虫进行 6 h 饥饿后, 分别设 2 组处理。一是在观察盒 (直径 6 cm 高 5.5 cm) 内, 两侧放置 1 cm 的高 P 低 C、低 P 高 C 正方形饲料块, 观察取食 2 种饲料虫数; 二是将 200 μL 的 8×10^6 PIB/mL 病毒悬液

与 16 g 营养饲料混匀, 得到病毒含量 1×10^5 PIB/g 的饲料, 用此饲料饲喂甜菜夜蛾幼虫 6 h。然后将感染后的幼虫转入放置了高蛋白和低蛋白饲料的观察盒内, 观察取食 2 种饲料的虫数。每个龄期处理设 3 个养虫盒, 每盒 10 头幼虫, 每天早晚各记录 1 次, 未染毒与染毒幼虫趋性测定分别共进行 3 次重复。

1.2.4 数据统计分析

使用 Microsoft Excel 数据处理统计试虫死亡率及校正死亡率 (%) = $\frac{(\text{处理死亡率} - \text{对照死亡率})}{(1 - \text{对照死亡率})} \times 100$ 。采用 Probit-MSChart 软件计算半数致死浓度 (LC_{50})、半数致死时间 (LT_{50}) 及 95% 的置信区间。通过 SPSS 软件中单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行统计显著性检验 ($P < 0.05$)。在方差分析之前, 首先进行方差齐性检验, 满足方差齐性时采用 LSD 分析结果, 方差不齐时采用 Tamhane's T2 分析结果。

2 结果与分析

2.1 不同营养品系甜菜夜蛾初孵幼虫对 SeMNPV 的敏感性差异分析

2.1.1 SeMNPV 对不同营养品系甜菜夜蛾初孵幼虫的 LC_{50}

为了明确病毒浓度对于初孵幼虫死亡率的影响, 分别统计了不同病毒浓度条件下 3 种营养品系幼虫的累计校正死亡率。结果显示, 随着病毒浓度的升高, 3 种品系幼虫的死亡率逐渐增大 (图 1)。当病毒浓度为 8×10^5 PIB/mL 时, 高蛋白、中蛋白质、低蛋白品系幼虫的累计校正死亡率依次为 96.29%、79.02%、96.38%。此外, 通过计算得到高蛋白、中蛋白、和低蛋白 3 种营养品系的 LC_{50} 值依次为 1.76×10^5 、 2.85×10^5 、 2.10×10^4 PIB/mL (表 2)。其中, 中蛋白品系的 LC_{50} 显著高于低蛋白品系 ($F = 7.292$, $df = 2, 6$, $P = 0.025 < 0.05$), 高蛋白与中蛋白、低蛋白品系均无显著性差异。上述结果表明, 中蛋白品系对 SeMNPV 的敏感性最低。

2.1.2 SeMNPV 对不同营养品系甜菜夜蛾初孵幼虫的 LT_{50}

3 种营养品系幼虫第 1~9 天的累计校正死亡率随着感染病毒时间的增长逐渐增大 (图 2)。以

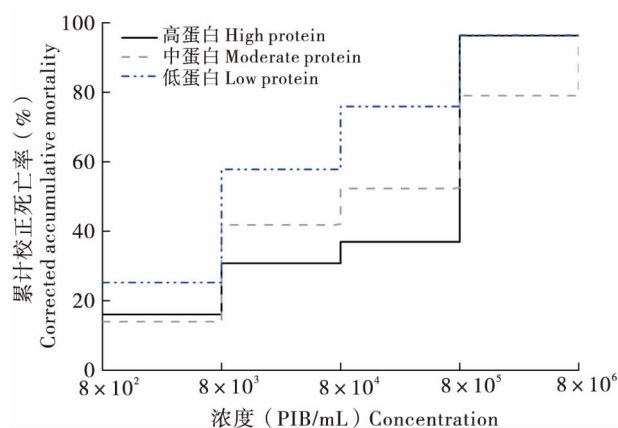


图 1 不同营养条件下病毒浓度与甜菜夜蛾初孵幼虫的累计校正死亡率之间的关系

Fig. 1 Cumulative corrected mortality of newly hatched larvae of *Spodoptera exigua* eat different virus concentrations for different nutritional lines

浓度为 8×10^5 PIB/mL 的病毒感染甜菜夜蛾幼虫时, 高蛋白、中蛋白、低蛋白品系幼虫第 9 天的累计校正死亡率分别为 96.29%、61.49%、96.42%。此外, 通过计算得到 3 种营养品系的 LT_{50} 值依次为 6.07、6.85、5.20 d (表 3)。统计分析表明, 中蛋白品系的 LT_{50} 显著高于低蛋白品系 ($F = 8.927$, $df = 2, 6$, $P = 0.016 < 0.05$), 高蛋白品系的 LT_{50} 同中蛋白品系以及低蛋白品系相比均无显著性差异。上述结果表明, 中蛋白品系的甜菜夜蛾幼虫感染 SeMNPV 后存活时间最长。

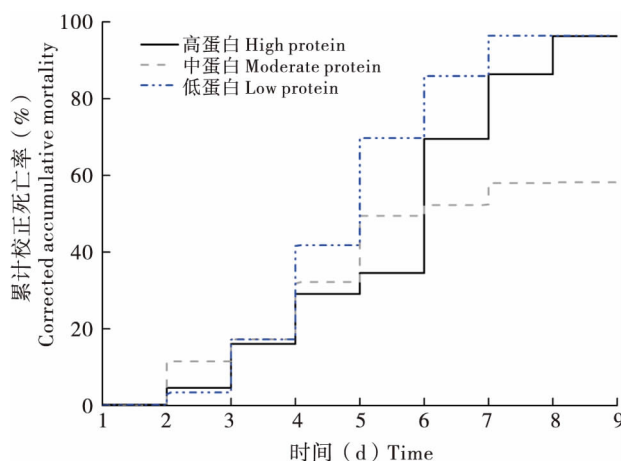


图 2 3 种营养品系甜菜夜蛾幼虫病毒侵染后的累计校正死亡率曲线

Fig. 2 Cumulative corrected mortality curves of three nutritional lines of *Spodoptera exigua* at different time points

表 2 不同营养条件下 SeMNPV 感染甜菜夜蛾初孵幼虫的 LC_{50} Table 2 LC_{50} of newly hatched larvae of *Spodoptera exigua* infected by SeMNPV under different nutritional conditions

营养处理 Nutritional treatment	致死中浓度 LC_{50} (PIB/mL)	95% 置信限 (PIB/mL) 95% confidence limit		回归方程 Regression equation	系数 Coefficient
		下限	上限		
高蛋白 High protein	1.76×10^5	4.84×10^4	6.43×10^5	$y = 1.494 + 0.667x$	0.989
中蛋白 Moderate protein	2.85×10^5	5.58×10^4	1.47×10^6	$y = 1.835 + 0.580x$	0.962
低蛋白 Low protein	2.10×10^4	8.41×10^3	5.18×10^4	$y = 2.239 + 0.638x$	0.992

表 3 不同营养条件下 SeMNPV 感染甜菜夜蛾初孵幼虫的 LT_{50} Table 3 LT_{50} of newly hatched larvae of *Spodoptera exigua* infected by SeMNPV under different nutritional conditions

营养处理 Nutritional treatment	致死中时间 LT_{50} (d)	95% 置信限 (d) 95% confidence limit		回归方程 Regression equation	系数 Coefficient
		下限	上限		
高蛋白 High protein	6.07	5.46	6.73	$y = -8.803 + 17.625x$	0.915
中蛋白 Moderate protein	6.85	6.46	7.28	$y = 0.268 + 5.661x$	0.976
低蛋白 Low protein	5.20	5.02	5.39	$y = -5.484 + 14.639x$	0.989

2.2 甜菜夜蛾幼虫期取食趋性

2.2.1 未感染 SeMNPV 幼虫的取食趋性

通过选择性实验发现, 未感染病毒的幼虫在 1~3 龄幼虫取食高蛋白饲料显著多于取食低蛋白饲料的虫数 ($F = 0.000$, $df = 40.000$, $P < 0.05$), 进入 3 龄末期之后, 这种现象发生了显著变化, 更多的幼虫偏向于取食低蛋白的饲料 ($F = 0.000$, $df = 28.000$, $P < 0.05$) (图 3)。

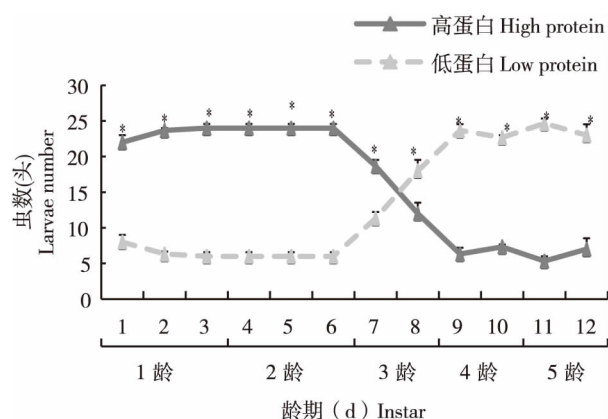


图 3 未感染 SeMNPV 甜菜夜蛾幼虫对高蛋白和低蛋白饲料的选择

Fig. 3 Choice of uninfected SeMNPV larvae of *Spodoptera exigua* for high protein and low protein diet

2.2.2 感染 SeMNPV 幼虫的取食趋性

通过选择性实验发现, 感染病毒之后的 1~5 龄幼虫均偏向于高蛋白的饲料。统计分析显示, 各龄期幼虫取食高蛋白的饲料虫数显著多于取食低蛋白饲料的虫数 ($F = 0.0000$, $df = 70.000$, $P < 0.05$) (图 4)。

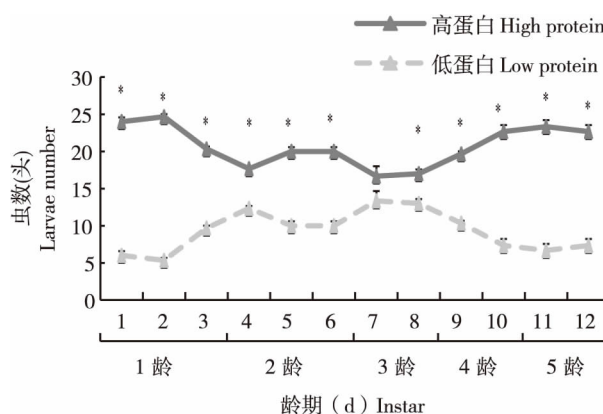


图 4 感染 SeMNPV 甜菜夜蛾幼虫对高蛋白与低蛋白饲料的选择

Fig. 4 Choice of SeMNPV infected larvae of *Spodoptera exigua* for high protein and low protein diet

3 结论与讨论

本研究通过比较不同营养条件下甜菜夜蛾初孵幼虫对核型多角体病毒侵染的敏感性差异, 探究不同营养条件对昆虫抵御病原物侵染能力的影响。结果表明, 中蛋白营养条件下幼虫对 SeMNPV 表现出较低的敏感性, 说明适当的蛋白质和碳水化合物化合物的比例对于甜菜夜蛾整个幼虫期对 SeMNPV 的抵抗力具有积极作用。相关研究表明, 不同种类昆虫的最佳蛋白质和碳水化合物化合物的比例存在差别, 而且合适的蛋白质和碳水化合物化合物的比例是提高昆虫免疫力的关键。本研究结果表明, 饲料中合适蛋白质与碳水化合物化合物的比例有助于甜菜夜蛾抵御病毒侵染, 这一发现得到了前期相关研究结果的佐证。例如, 东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 喂食最佳配比的蛋白质与碳水化合物饮食后, 在较高浓度的单宁酸下, 昆虫的死亡率较低 (Simpson and Raubenheimer, 2001)。另外, 研究表明蛋白质与碳水化合物两种营养素会极大影响棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 对于毒素侵染的敏感性。同时, 研究人员发现棉铃虫抵御病原物时自行选择 P:C 饮食比为 1.3:1 的食物 (Tessnowe *et al.*, 2017)。

通过对染毒前后的甜菜夜蛾幼虫对高 P:C 比和低 P:C 比两种人工饲料取食趋性的观察, 本研究发现, 未染毒情况下, 甜菜夜蛾各龄期对营养需求表现出明显的龄期间的差异, 基本表现为 3 龄之前偏向于取食高 P:C 比的食料, 3 龄之后则偏向于取食低 P:C 比的食料。这与前人报道一致 (Chen *et al.*, 2008), 且符合以甜菜夜蛾为代表的鳞翅目农业害虫, 低龄幼虫趋向取食蛋白质含量较高的植物幼嫩部位, 而在高龄幼虫则可取食植物的成叶和老叶这些碳水化合物含量较高的部位的特征。但是, 染毒后的甜菜夜蛾幼虫的取食偏好发生了显著变化。研究结果显示, 染毒后甜菜夜蛾的低龄和高龄幼虫, 都开始偏向于取食高 P:C 比的饲料。前期研究报道指出, 同低 P:C 比饲料的甜菜夜蛾幼虫相比, 高 P:C 比饮食的甜菜夜蛾幼虫对 SeMNPV 的敏感性显著更低, 表明摄取高蛋白的饲料更有利于增强宿主对 SeMNPV 侵染的抵抗力 (Lee *et al.*, 2005)。另有研究报道, 蛋

白质为昆虫免疫途径提供了必需的氨基酸, 用于合成多种抗菌肽 (Grimble, 2001; Schmid and Paul, 2005), 表明当昆虫遭受病毒侵染时蛋白质是生物体调节体内免疫应答机制的重要营养物质。

综上所述, 本研究结果明确了营养在甜菜夜蛾应对 SeMNPV 侵染过程中的重要作用, 同时揭示了感染病毒前后各龄期幼虫取食偏好的差异性, 为今后深入探讨营养调控甜菜夜蛾体内免疫应答的分子机制, 提供了翔实可靠的分析结果和研究结论, 也将有助于指导不同营养结构条件下的核多角体病毒的田间用药策略。

参考文献 (References)

- Alaux C, Ducloz F, Crauser D, *et al.* Diet effects on honeybee immunocompetence [J]. *Biology Letters*, 2010, 6: 562–565.
- Behmer ST. Insect herbivore nutrient regulation [J]. *Annual Review of Entomology*, 2009, 54 (1): 165–187.
- Chen YG, Ruberson JR, Olson DM. Nitrogen fertilization rate affects feeding, larval performance, and oviposition preference of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*, on cotton [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2008, 126 (3): 244–255.
- Chen Y, Qi B, Zheng G, *et al.* Identification and genomic sequence analysis of a new *Spodoptera exigua* multiple nucleopolyhedrovirus, SeMNPV-QD, isolated from Qingdao, China [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2019, 160: 8–17.
- Efeyan A, Comb WC, Sabatini DM. Nutrient-sensing mechanisms and pathways [J]. *Nature*, 2015, 517 (7534): 302–310.
- Grimble RF. Nutritional modulation of immune function [J]. *Proceedings of the Nutrition Society*, 2001, 60 (3): 389–397.
- Guo L, Wang JY, Chen YJ, *et al.* Effects of infection with the nucleopolyhedrovirus and diet on the midgut tissue of *Spodoptera exigua* larvae [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2018, 55 (3): 407–414. [郭玲, 王金彦, 陈义娟, 等. 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 [J]. *应用昆虫学报*, 2018, 55 (3): 407–414]
- Hughes PR, van Beek NAM, Wood HA. A modified droplet feeding method for rapid assay of *Bacillus thuringiensis* and baculoviruses in noctuid larvae [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1986, 48 (2): 187–192.
- Koella JC, Sørensen FL. Effect of adult nutrition on the melanization immune response of the malaria vector *Anopheles stephensi* [J]. *Medical and Veterinary Entomology*, 2002, 16 (3): 316–320.
- Lee KP, Cory JS, Wilson K, *et al.* Flexible diet choice offsets protein costs of pathogen resistance in a caterpillar [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273 (1588): 823–829.
- Povey S, Cotter SC, Simpson SJ, *et al.* Can the protein costs of bacterial resistance be offset by altered feeding behaviour? [J]. *Journal of*

- Animal Ecology*, 2009, 78 (2): 437–446.
- Raubenheimer D, Simpson SJ. Nutrition, ecology and nutritional ecology: Toward an integrated framework [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23 (1): 4–16.
- Simpson SJ, Raubenheimer D. The geometric analysis of nutrient – allelochemical interactions: A case study using locusts [J]. *Ecology*, 2001, 82 (2): 422–439.
- Schwartz A, Koella JC. Melanization of *Plasmodium falciparum* and c – 25 sephadex beads by field – caught *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) from southern Tanzania [J]. *Journal of Medical Entomology*, 2002, 39 (1): 84–88.
- Schmid – Hempel P. Evolutionary ecology of insect immune defenses [J]. *Annual Review of Entomology*, 2005, 50 (1): 529–551.
- Tessnow AE, Behmer ST, Walsh TK, *et al.* Protein – carbohydrate regulation in *Helicoverpa armigera* and *H. punctigera* and how diet protein – carbohydrate content affects insect susceptibility to *Bt* toxins [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2018, 106 (1): 88–95.
- Wang YN, Zheng ZQ, Zhou YS. Manual of Insect Artificial Feed [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1984. [王延年, 郑忠庆, 周永生. 昆虫人工饲料手册 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1984]
- Wen LZ, Wen YC, Zhu FD, *et al.* Large – scale geographical variation and cause analysis on the frequency of intermittent outbreak of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2014, 51 (1): 232–247. [文礼章, 文意纯, 诸凤丹, 等. 我国甜菜夜蛾间歇性暴发频度的大尺度地理差异及其成因分析 [J]. 应用昆虫学报, 2014, 51 (1): 232–247]
- Wang JY, Zhang H, Guo L, *et al.* The effects of host plants on the activities of the key enzymes involved in melanization in nucleopolyhedrovirus infected Beet armyworm larvae [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2018, 55 (5): 882–888. [王金彦, 张浩, 郭玲, 等. 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 [J]. 应用昆虫学报, 2018, 55 (5): 882–888]
- Xiao W, Deng XP, Liu H. An improved method of rearing *Spodoptera exigua* larvae [J]. *Insect Knowledge*, 2005 (5): 581–583. [肖伟, 邓新平, 刘怀. 甜菜夜蛾幼虫饲养技术的改进 [J]. 昆虫知识, 2005 (5): 581–583]