

刘 琴,张 琥,夏 杨,等. 核型多角体病毒 SfMNPY-Yz01 对草地贪夜蛾解毒酶与防御酶活性的影响[J]. 江苏农业学报, 2025, 41( 10 ): 1920-1925.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.10.005

## 核型多角体病毒 SfMNPY-Yz01 对草地贪夜蛾解毒酶与防御酶活性的影响

刘 琴<sup>1</sup>, 张 琥<sup>2</sup>, 夏 杨<sup>1</sup>, 林曼曼<sup>1</sup>, 韩光杰<sup>1</sup>, 李传明<sup>1</sup>, 张 楠<sup>1</sup>, 陆玉荣<sup>1</sup>, 黄立鑫<sup>1</sup>, 徐 健<sup>1,2</sup>

(1.江苏里下河地区农业科学研究所/国家农业微生物扬州观测实验站,江苏 扬州 225007; 2.扬州大学植物保护学院,江苏扬州 225009)

**摘要:** 本研究以草地贪夜蛾核型多角体病毒 SfMNPV-Yz1 毒株感染草地贪夜蛾幼虫,系统测定了其体内酚氧化酶(*PO*)、谷胱甘肽转移酶(*GST*)、羧酸酯酶(*CarE*)、过氧化氢酶(*CAT*)、过氧化物酶(*POD*)和超氧化物歧化酶(*SOD*)等6种关键解毒酶与防御酶活性在感染过程中的动态变化。研究表明,在感染期间,酚氧化酶(*PO*)活性波动剧烈,可能与病毒调控昆虫黑化反应有关。谷胱甘肽转移酶(*GST*)持续保持高活性,推测其在缓解氧化应激及代谢有毒物质中发挥作用。在感染后期,过氧化氢酶(*CAT*)、过氧化物酶(*POD*)活性显著升高,表明其参与清除过量活性氧(ROS),以维持细胞稳态。本研究从酶活性层面阐明了杆状病毒侵染引发的草地贪夜蛾幼虫多层次生理响应,为草地贪夜蛾生物防治提供了理论依据。

**关键词:** 草地贪夜蛾;核型多角体病毒;解毒酶;防御酶

**中图分类号:** S433.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)10-1920-06

## Effects of nucleopolyhedrovirus SfMNPY-Yz01 on the activities of detoxifying enzymes and defensive enzymes in *Spodoptera frugiperda*

LIU Qin<sup>1</sup>, ZHANG Hu<sup>2</sup>, XIA Yang<sup>1</sup>, LIN Manman<sup>1</sup>, HAN Guangjie<sup>1</sup>, LI Chuanming<sup>1</sup>, ZHANG Nan<sup>1</sup>, LU Yurong<sup>1</sup>, HUANG Lixin<sup>1</sup>, XU Jian<sup>1,2</sup>

(1. Institute of Agricultural Sciences of the Lixiahe District in Jiangsu Province/National Experimental Station of Yangzhou for Agricultural Microbiology, Yangzhou 225007, China; 2. College of Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

**Abstract:** In this study, larvae of *Spodoptera frugiperda* were infected with the SfMNPV-Yz1 strain of *Spodoptera frugiperda* nucleopolyhedrovirus. The dynamic changes in the activities of six key detoxifying and defensive enzymes in the larvae during the infection process were systematically determined, including phenol oxidase (*PO*), glutathione S-transferase (*GST*), carboxylesterase (*CarE*), catalase (*CAT*), peroxidase (*POD*), and superoxide dismutase (*SOD*). The results

收稿日期:2025-03-31

基金项目:江苏省农业科技自主创新基金项目(CX-23-3004);农业基础性长期性科技工作项目(NAES069AM04, NAES-EE-041);扬州市生态农业重点实验室项目(YZ2023244)

作者简介:刘 琴(1966-),女,江苏海门人,硕士,研究员,主要从事害虫生物防治技术研究。(E-mail) bio-lq@126.com

通讯作者:李传明,(E-mail) liming0595@163.com;徐 健,(E-mail) bio-xj@163.com

showed that during the infection period, the activity of *PO* fluctuated drastically, which might be associated with the virus regulating the melanization response in insects. Glutathione S-transferase (*GST*) maintained high activity consistently, suggesting its role in alleviating oxidative stress and metabolizing toxic substances. In the late stage of infection, the activities of catalase (*CAT*) and peroxidase (*POD*) increased significantly, indicating their involve-

ment in scavenging excessive reactive oxygen species (ROS) to maintain cellular homeostasis. This study clarifies the multi-level physiological responses of *Spodoptera frugiperda* larvae to baculovirus infection from the perspective of enzyme activity, providing a theoretical basis for the biological control of *Spodoptera frugiperda*.

**Key words:** *Spodoptera frugiperda*; nucleopolyhedrovirus; detoxifying enzymes; defensive enzymes

草地贪夜蛾 (*Spodoptera frugiperda*) 是一种原产于美洲热带和亚热带地区的鳞翅目夜蛾科害虫,具有寄主范围广、迁飞能力强、繁殖速度快及防控难度大等特点,被国际农业和生物科学中心(CABI)列为世界十大植物害虫之一<sup>[1]</sup>。2019年,该虫首次入侵中国云南地区,随后迅速扩散至全国20多个省份,严重威胁农作物安全生产<sup>[2]</sup>。草地贪夜蛾具有极强的跨境迁飞与增殖能力<sup>[3-5]</sup>,且自然生境中缺乏天敌,因此其在全球范围快速蔓延<sup>[4]</sup>。

在生物防治中,杆状病毒是调节昆虫种群的重要生物因子<sup>[5]</sup>。该病毒为专性侵染节肢动物的双链DNA病毒,在自然界中广泛存在,其感染最终可导致宿主死亡。在草地贪夜蛾自然种群中,核型多角体病毒(SfMNPV)的感染最为普遍,多个SfMNPV毒株已被开发为生物农药,在草地贪夜蛾的生态治理中发挥重要作用<sup>[6]</sup>。然而为抵御病原体侵染,昆虫在进化中形成了包含细胞免疫与体液免疫的先天免疫系统。当病毒入侵时,昆虫会启动免疫应答,而病毒则通过干扰宿主的免疫反应以增强感染力<sup>[7-9]</sup>。这种免疫防御会降低昆虫对病毒的敏感性,延长昆虫死亡时间,从而制约了生物农药杆状病毒杀虫剂的田间应用效果<sup>[10]</sup>。

已有研究表明,昆虫的抗病毒免疫机制有别于其对细菌或真菌的免疫途径<sup>[11]</sup>,并且病毒侵染过程中会涉及多种功能的生物酶,它们通过直接或间接方式参与免疫防御,影响着病毒的系统性感染进程<sup>[12-13]</sup>,但其具体机制尚不明确。本研究拟进一步分析SfMNPV-Yz01<sup>[14]</sup>侵染对草地贪夜蛾虫体酚氧化酶(PO)、谷胱甘肽转移酶(GST)等多种酶活性的影响,以期揭示昆虫体内保护酶、解毒酶对杆状病毒侵染的响应机制,为草地贪夜蛾的防治控制提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 草地贪夜蛾的饲养

草地贪夜蛾虫源由中国农业科学院植物保护研究所提供,于实验室内连续饲养多代建立稳定种

群<sup>[15]</sup>。羽化成虫后,按雌雄性比1:1配对,置于养虫笼内,以10%蜂蜜水补充营养,并于笼壁悬挂塑料保鲜膜供其产卵。收集当日所产卵块,用5%次氯酸钠溶液消毒,待其孵化。初孵幼虫于塑料培养皿中群体饲养,至3龄后转移至细胞培养盒中进行单头饲养,以防止幼虫自残。挑选适龄幼虫用于后续试验。

### 1.2 核型多角体病毒 SfMNPV-Yz01 的收集

核型多角体病毒 SfMNPV-Yz01 由江苏里下河地区农业科学研究所分离,保存于国家农业微生物扬州观测实验站。病毒增殖方法如下:选取健康2龄草地贪夜蛾幼虫,饥饿处理6h,饲喂混有 $1 \times 10^5$  PIB/g病毒的人工饲料。感染48h后,用无病毒的正常饲料继续单头饲养。每日观察,收集呈现典型病毒病症的濒死虫体,经显微镜检验确认病毒感染后,将虫体研磨,并用纱布过滤,滤液依次以5000 r/min离心3 min、12000 r/min离心10 min进行差速离心,收集纯化的病毒原液备用<sup>[16]</sup>。

### 1.3 酶液制备

根据预试验结果,确定SfMNPV-Yz01对2龄草地贪夜蛾幼虫的亚致死剂量(接种后死亡率约为20%)为 $1 \times 10^5$  PIB/g。以此剂量感染幼虫,感染2d后,用无病毒的正常饲料继续饲养。同时设置只用正常饲料饲养的同龄幼虫作为对照。分别于接毒后第1d、2d、3d、4d、5d、6d、7d、8d,从病毒感染处理和对照各随机选取9头活虫。每3头幼虫作为一个生物学重复,共设3次重复。样品置于-80℃超低温冰箱中保存,用于酶液制备。

将冰冻的幼虫样品称重,按重量(g):体积(mL)=1:10的比例加入预冷的0.1 mol/L磷酸盐缓冲液(pH 7.0),研磨匀浆。匀浆液在4℃、12000 r/min条件下离心20 min,取上清液作为待测酶液。

### 1.4 草地贪夜蛾幼虫酶活性测定

酚氧化酶(PO)活性:参考尹丽红等<sup>[17]</sup>的方法测定。以左旋多巴(L-DOPA)为底物,用胰蛋白酶激活,于490 nm波长下监测吸光度变化速率。定义每1 min每1 mL酶液使吸光度值( $OD_{490}$ )增加

0.001 为 1 个酶活性单位(U)。

谷胱甘肽转移酶(*GST*)活性:采用速率法<sup>[18]</sup>测定。测定 *GST* 催化谷胱甘肽(GSH)与 1-氯-2,4-二硝基苯(CDNB)在 340 nm 波长下的结合速率。定义每 1 min 每 1 mL 酶液催化 1 nmol 底物结合(GSH 与 CDNB)为一个酶活性单位(U)。

羧酸酯酶(*CarE*)活性:采用比色法<sup>[19]</sup>测定。*CarE* 催化乙酸-1-萘酯生成萘酚,萘酚与固蓝显色剂反应生成有色物质,于 450 nm 波长下监测反应体系吸光度变化速率。定义每 1 min 每 1 mL 酶液使吸光度值( $OD_{490}$ )增加 1 为一个酶活性单位(U)。

超氧化物歧化酶(*SOD*)活性:采用 WST-8 法<sup>[20]</sup>测定。超氧化物阴离子( $O_2^-$ )与 WST-8 反应产生甲臌,*SOD* 通过清除  $O_2^-$  抑制甲臌的形成。于 450 nm 波长下监测反应体系吸光度变化速率,达到 50%抑制率时所需的酶量定义为一个酶活性单位(U)。

过氧化氢酶(*CAT*)活性:采用紫外吸收法<sup>[21]</sup>测定。于 25 °C 240 nm 波长下监测 *CAT* 催化过氧化氢分解的速率。定义每 1 min 每 1 mL 酶液分解 1  $\mu\text{mol}$  过氧化氢为 1 个酶活性单位(U)。

过氧化物酶(*POD*)活性:参考李忠光等<sup>[22]</sup>的方法测定。在 *POD* 催化下, $H_2O_2$  将愈创木酚氧化生成棕色的四溴联苯酚,于 450 nm 波长下监测反应体系吸光度变化速率。定义每 1 min 每 1 mL 酶液使吸光度值( $OD_{470}$ )增加 1 为 1 个酶活性单位(U)。

### 1.5 数据统计与分析

利用 Microsoft Excel 2016 整理数据,利用 SPSS 软件进行单因素方差分析,利用 GraphPad Prism 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫酚氧化酶(*PO*)活性的影响

如图 1 所示,感染 SfMNPV-Yz01 的草地贪夜蛾幼虫酚氧化酶(*PO*)活性波动剧烈。SfMNPV-Yz01 感染后 2 d、4 d 的草地贪夜蛾幼虫 *PO* 活性显著低于对照( $P < 0.05$ ),SfMNPV-Yz01 感染后 3 d 的草地贪夜蛾幼虫 *CarE* 活性显著高于对照( $P < 0.05$ )。

### 2.2 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫谷胱甘肽转移酶(*GST*)活性的影响

如图 2 所示,感染 SfMNPV-Yz01 的草地贪夜蛾幼虫谷胱甘肽转移酶(*GST*)活性呈先升高后降低的

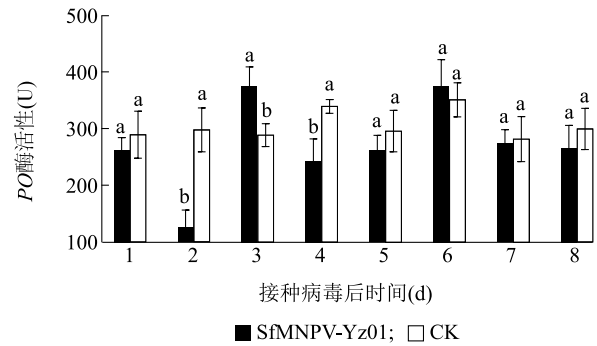


图 1 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫酚氧化酶(*PO*)活性的影响

Fig.1 Effects of SfMNPV-Yz01 on phenol oxidase (*PO*) activity in *Spodoptera frugiperda* larvae

趋势。SfMNPV-Yz01 感染后 1~8 d 的草地贪夜蛾幼虫 *GST* 活性均显著高于对照( $P < 0.05$ )。

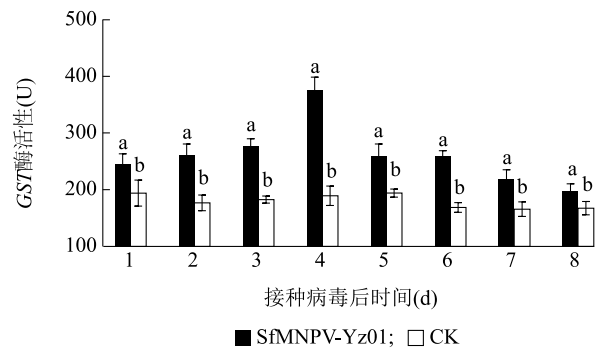


图 2 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫谷胱甘肽转移酶(*GST*)活性的影响

Fig.2 Effects of SfMNPV-Yz01 on glutathione S-transferase (*GST*) activity in *Spodoptera frugiperda* larvae

### 2.3 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫羧酸酯酶(*CarE*)活性的影响

如图 3 所示,感染 SfMNPV-Yz01 的草地贪夜蛾幼虫羧酸酯酶(*CarE*)活性呈先升高后降低的趋势。SfMNPV-Yz01 感染后 1 d 的草地贪夜蛾幼虫 *CarE* 活性均显著低于对照( $P < 0.05$ ),SfMNPV-Yz01 感染后 2~4 d 的草地贪夜蛾幼虫 *CarE* 活性均显著高于对照( $P < 0.05$ ),SfMNPV-Yz01 感染后 5~8 d 的草地贪夜蛾幼虫 *CarE* 活性与对照相比无显著差异( $P > 0.05$ )。

### 2.4 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫过氧化氢酶(*CAT*)活性的影响

如图 4 所示,SfMNPV-Yz01 感染后 1 d 的草地

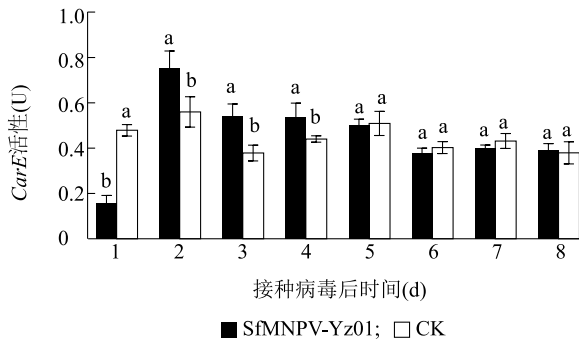


图3 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫羧酸酯酶 (*CarE*) 活性的影响

Fig.3 Effects of SfMNPV-Yz01 on carboxylesterase (*CarE*) activity in *Spodoptera frugiperda* larvae

贪夜蛾幼虫过氧化氢酶 (*CAT*) 活性显著低于对照 ( $P < 0.05$ ), SfMNPV-Yz01 感染后2~4 d 的草地贪夜蛾幼虫 *CAT* 活性均显著高于对照 ( $P < 0.05$ ), SfMNPV-Yz01 感染后5~8 d 的草地贪夜蛾幼虫 *CAT* 活性与对照相比无显著差异 ( $P > 0.05$ )。

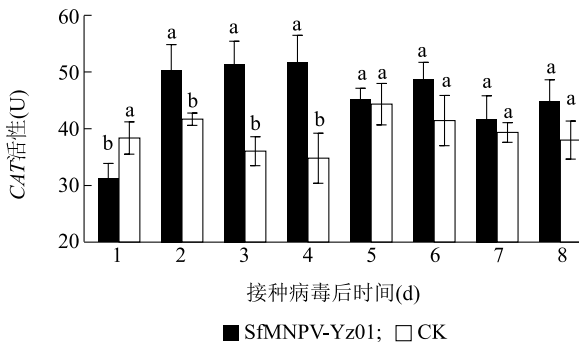


图4 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫过氧化氢酶 (*CAT*) 活性的影响

Fig.4 Effects of SfMNPV-Yz01 on catalase (*CAT*) activity in *Spodoptera frugiperda* larvae

## 2.5 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫过氧化物酶 (*POD*) 活性的影响

如图5所示, SfMNPV-Yz01 感染后1~2 d 的草地贪夜蛾幼虫过氧化物酶 (*POD*) 活性均与对照相比无显著差异 ( $P > 0.05$ ), SfMNPV-Yz01 感染后3~8 d 的草地贪夜蛾幼虫 *POD* 活性均显著高于对照 ( $P < 0.05$ )。

## 2.6 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫超氧化物歧化酶 (*SOD*) 活性的影响

如图6所示, SfMNPV-Yz01 感染后2 d 的草地

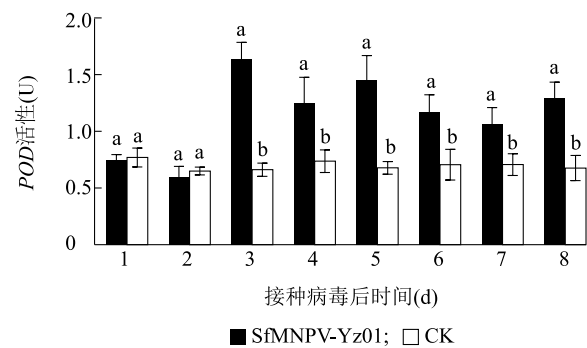


图5 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫过氧化物酶活性的影响  
Fig.5 Effects of SfMNPV-Yz01 on peroxidase (*POD*) activity in *Spodoptera frugiperda* larvae

贪夜蛾幼虫超氧化物歧化酶 (*SOD*) 活性显著低于对照 ( $P < 0.05$ )。SfMNPV-Yz01 感染后1 d、3 d、4 d、5 d、6 d、7 d、8 d 的草地贪夜蛾幼虫 *SOD* 活性与对照相比均无显著差异 ( $P < 0.05$ )。

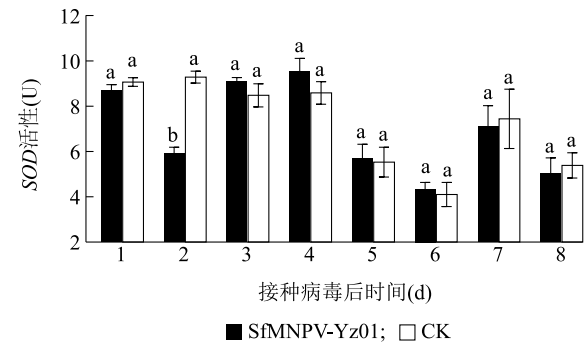


图6 SfMNPV-Yz01 对草地贪夜蛾幼虫超氧化物歧化酶 (*SOD*) 活性的影响

Fig.6 Effects of SfMNPV-Yz01 on superoxide dismutase (*SOD*) activity in *Spodoptera frugiperda* larvae

## 3 讨论与结论

昆虫体内与免疫相关的防御酶、解毒酶的活性是反映昆虫病理状态和抗性水平的重要指标<sup>[23-24]</sup>。酶活性变化反映了病毒侵染与虫体防御之间的相互作用<sup>[25]</sup>。黑化反应是昆虫应对病原物侵染的重要免疫机制<sup>[26]</sup>。病原物侵染过程中,昆虫通过激活酚氧化酶 (*PO*) 催化底物合成黑色素,以沉积包裹和杀灭入侵病原物,抑制其在体内扩散<sup>[27]</sup>。黑化反应在节肢动物抗病毒免疫中也发挥重要作用<sup>[28-29]</sup>。本研究发现,杆状病毒 SfMNPV-Yz01 诱导草地贪夜蛾幼虫 *PO* 活性显著波动,感染 SfMNPV-Yz01 后2 d

和 4 d 时,草地贪夜蛾 *PO* 活性显著下降,可能是因为病毒诱导丝氨酸蛋白酶抑制蛋白 (Serpin) 表达,抑制丝氨酸蛋白酶活性,从而促进病毒侵染<sup>[30]</sup>。因此使用 *PO* 抑制剂有助于杆状病毒对草地贪夜蛾的感染。

活性氧 (ROS) 在细胞信号转导及抗病毒防御中具有重要作用<sup>[31-34]</sup>。稻纵卷叶螟颗粒体病毒 (CnmeGV) 可诱导宿主产生氧化应激反应,感染后 12~48 h, 宿主 ROS 含量升高,感染后 72 h, 宿主 ROS 含量恢复到正常水平<sup>[35]</sup>。本研究发现, SfMNPV-Yz01 感染初期,草地贪夜蛾幼虫过氧化氢酶 (*CAT*)、过氧化物酶 (*POD*) 活性较低, ROS 含量较高,有助于抵御病毒侵染<sup>[36]</sup>。然而过量的 ROS 会氧化损伤 DNA 或脂质,造成细胞损伤<sup>[37]</sup>。SfMNPV-Yz01 感染后期,草地贪夜蛾幼虫 *CAT* 和 *POD* 活性升高,清除过量的 ROS,以维持细胞正常功能。*SOD* 活性受病毒感染的影响较小。

在 SfMNPV-Yz01 侵染过程中, *GST* 则始终保持较高的酶活性。*GST* 可能通过其依赖还原型谷胱甘肽 (GSH) 的过氧化物酶活性缓解氧化应激,并催化病毒感染产生的有毒物质与谷胱甘肽结合,使有毒物质代谢,降低其对机体的毒性<sup>[38]</sup>。*CarE* 属丝氨酸水解酶家族,对菊酯、有机磷等农药具有解毒作用<sup>[39]</sup>。本研究发现, SfMNPV-Yz01 感染早期,草地贪夜蛾幼虫 *CarE* 活性与 *PO* 活性波动趋势相反,这可能是因为 SfMNPV-Yz01 通过诱导 *CarE* 降解丝氨酸蛋白酶,从而抑制 *PO* 酶活性,抑制宿主黑化反应。

综上所述,本研究通过对 SfMNPV-Yz01 侵染后草地贪夜蛾幼虫体内解毒酶、防御酶活性分析,进一步阐明杆状病毒 SfMNPV-Yz01 感染触发害虫体内多种防御解毒酶的系统反应及相互作用,为科学应用杆状病毒防治草地贪夜蛾提供理论基础。

#### 参考文献:

- [1] SPARKS A N. A review of the biology of the fall armyworm [J]. The Florida Entomologist, 1979, 62: 82-87.
- [2] WANG R L, JIANG C X, GUO X, et al. Potential distribution of *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) in China and the major factors influencing distribution [J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 21: e00865.
- [3] 郭井菲, 何康来, 王振营. 草地贪夜蛾的生物学特性、发展趋势及防控对策 [J]. 应用昆虫学报, 2019, 56(3): 361-369.
- [4] 陈万斌, 李玉艳, 王孟卿, 等. 草地贪夜蛾的天敌昆虫资源应用现状及存在的问题与建议 [J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(5): 657-673.
- [5] BONNING B C, NUSAWARDANI T. Introduction to the use of baculoviruses as biological insecticides [J]. Methods in Molecular Biology, 2016, 388: 355-366.
- [6] HUSSAIN A G, WENNMANN J T, GOERGEN G, et al. Viruses of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: a review with prospects for biological control [J]. Viruses, 2021, 13(11): 2220.
- [7] SPARKS W O, BARTHOLOMAY L C, BONNING B C. Insect immunity to viruses; in book insect immunology [M]. New York: Academic Press, 2008.
- [8] KANE M, GOLOVKINA T. Common threads in persistent viral infections [J]. Journal Virology, 2010, 84(9): 4116-4123.
- [9] LIU F, HUANG W R, WU K, et al. Exploiting innate immunity for biological pest control-ScienceDirect [J]. Advances in Insect Physiology, 2017, 52: 199-230.
- [10] MARQUES J T, IMLER J L. The diversity of insect antiviral immunity: insights from viruses [J]. Current Opinion in Microbiology, 2016, 32: 71-76.
- [11] TERENIUS O, POPHAM H J, SHELBY K S. Bacterial, but not baculoviral infections stimulate hemolin expression in noctuid moths [J]. Developmental and Comparative Immunology, 2009, 33(11): 1176-1185.
- [12] 石生林, 张涛, 李群, 等. ApNPV 侵染对柞蚕蛹体内保护酶活性的影响 [J]. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(5): 625-627.
- [13] ELEANOR R H, LAURA C P, YANNICK M, et al. Temporal patterns in immune responses to a range of microbial insults (*Tenebrio molitor*) [J]. Insect Physiology, 2008, 54(6): 1090-1097.
- [14] 刘琴, 张琥, 林曼曼, 等. 草地贪夜蛾核型多角体病毒 SfMNPV-Yz01 的分离及其对害虫的控制作用 [J/OL]. 中国生物防治学报, 2024 (2024-12-12) [2025-04-28]. <https://link.cnki.net/urlid/11.5973.s.20241212.1111.002>.
- [15] 李传瑛, 章玉苹, 黄少华, 等. 草地贪夜蛾室内人工饲养技术的研究 [J]. 环境昆虫学报, 2019, 41(5): 986-991.
- [16] BERRETTA M F, RIOS M L, SCIOCCO de Cap A. Characterization of a nuclear polyhedrosis virus of *Spodoptera frugiperda* from Argentina [J]. Journal of Invertebrate Pathology, 1998, 71(3): 280-282.
- [17] 尹丽红, 王琛柱. 棉铃虫血淋巴酚氧化酶活性的微量测定 [J]. 昆虫知识, 2001, 38(2): 120-121.
- [18] 张常忠, 高希武, 郑炳宗. 棉铃虫谷胱甘肽 S-转移酶的活性分布和发育期变化及植物次生物质的诱导作用 [J]. 农药学报, 2001, 3(1): 30-35.
- [19] GUTTERIDGE J M, HALLIWELL B. The measurement and mechanism of lipid peroxidation in biological systems [J]. Trends in Biochemical Sciences, 1990, 15(4): 129-135.
- [20] HU W, WANG H B, LIU Z F, et al. Neuroprotective effects of lycopen in spinal cord injury in rats via antioxidative and anti-apoptosis [J]. Journal of Neurological Science, 2015, 345: 10-15.

- totic pathway[J]. *Neuroscience Letters*, 2017, 642: 107-112.
- [21] BARATA R M, CHAPARRO A, CHABREGAS S M, et al. Targeting of the soybean leghemoglobin tobacco chloroplasts: effects on aerobic metabolism transgenic plants[J]. *Plant Science*, 2000, 155(2): 193-202.
- [22] 李忠光, 龚 明. 愈创木酚法测定植物过氧化物酶活性的改进[J]. *植物生理学通讯*, 2008, 44(2): 323-324.
- [23] OUEDRAOGO R M, CUSSON M, GOETTEL M S, et al. Inhibition of fungal growth in thermoregulating locusts, *Locusta migratoria*, infected by the fungus *Metarhizium anisopliae* var. *acidum* [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2003, 82(2): 103-109.
- [24] BOGUS M I, KEDRA E, BAHIA J, et al. Different defense strategies of *Dendrolimus pini*, *Galleria mellonella* and *Calliphora vicina* against fungal infection[J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(9): 909-922.
- [25] 黄 博, 朱梦瑶, 丘霏珊, 等. 核型多角体病毒侵染及其与宿主免疫系统互作研究进展[J]. *环境昆虫学报*, 2021, 43(2): 329-339.
- [26] NAKHLEH J, MOUSSAWI L E, OSTA M. The melanization response in insect immunity [J]. *Advances in Insect Physiology*, 2017, 52: 83-109.
- [27] GONZALEZ S I, CORDOBA A A. Phenoloxidase: a key component of the insect immune system[J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2012, 142(1): 1-16.
- [28] KONG M, ZUO H, ZHU F F, et al. The interaction between baculoviruses and their insect hosts[J]. *Developmental and Comparative Immunology*, 2018, 83: 114-123.
- [29] HU Z Y, ZHU F F, CHEN K P. The mechanisms of silkworm resistance to the baculovirus and antiviral breeding [J]. *Annual Review of Entomology*, 2023, 68: 381-399.
- [30] JI J Y, SHEN D X, ZHANG S S, et al. Serpin-4 facilitates baculovirus infection by inhibiting melanization in Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenee) [J]. *Frontiers in Immunology*, 2022, 13: 905357.
- [31] MITTLER R. ROS are good[J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(1): 11-19.
- [32] ZANDALINAS S I, MITTLER R. ROS-induced ROS release in plant and animal cells[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2018, 122: 21-27.
- [33] MITTAL M, SIDDIQUI M R, TRANK K, et al. Reactive oxygen species in inflammation and tissue injury[J]. *Antioxidants & Redox Signaling*, 2014, 20(7): 1126-1167.
- [34] VESSARO S S A, MIRANDA N M H, BRANCAHALHO R M C, et al. Antioxidant systems as a response to midgut cellular of *Bombyx mori* Lineu, 1758 (Lepidoptera: Bombycidae) infection for baculoviruses[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2019, 112(3): 1089-1097.
- [35] HAN G J, LIU Q, LI C M, et al. Transcriptome sequencing reveals *Cnaphalocrocis medinalis* against baculovirus infection by oxidative stress[J]. *Molecular Immunology*, 2021, 129: 63-69.
- [36] LEE K S, KIM S R, PARK N S, et al. Characterization of a silkworm thioredoxin peroxidase that is induced by external temperature stimulus and viral infection[J]. *Insect Biochemical and Molecular Biology*, 2005, 35(1): 73-84.
- [37] LABUACHAGNE C F, BRENKMAN A B. Current methods in quantifying ROS and oxidative damage in *Caenorhabditis elegans* and other model organism of aging[J]. *Ageing Research Reviews*, 2013, 12(4): 918-930.
- [38] ENAVATI A A, RANSON H, HEMINGWAY J. Insect glutathione transferases and insecticide resistance[J]. *Insect Molecular Biology*, 2005, 14(1): 3-8.
- [39] 任娜娜, 谢 苗, 尤燕春, 等. 羧酸酯酶及其介导昆虫抗药性的研究进展[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2014, 43(4): 337-345.

(责任编辑:成纾寒)