环境昆虫学报 2025，47（5）：1626-1636
Journal of Environmental Entomology
http://hjkcxb.alljournals.net
doi:10.3969/j.issn.1674-0858.2025.05.27

王柄权，程凌寒，方宇，刘玲玲，余磊，羊绍武，齐颖，刘佳妮. 西花蓟马对番茄防御响应的转录组学分析[J]. 环境昆虫学报，2025，47（5）：1626-1636. WANG Bing-Quan, CHENG Ling-Han, FANG Yu, LIU Ling-Ling, YU Lei, YANG Shao-Wu, QI Ying, LIU Jia-Ni. Transcriptome analysis of *Frankliniella occidentalis* response to tomato defense mechanisms [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2025, 47（5）：1626-1636.

西花蓟马对番茄防御响应的转录组学分析

王柄权[1]，程凌寒[1]，方 宇[1,2]，刘玲玲[1]，余 磊[1]，羊绍武[1]，齐 颖[1]，刘佳妮[1*]
（1. 昆明学院/云南省都市特色农业工程技术研究中心，昆明 650214；2. 合肥高尔生命健康科学研究院有限公司，合肥 230088）

摘要：为揭示西花蓟马*Frankliniella occidentalis*对番茄寄主的适应机制，探究西花蓟马响应番茄防御反应的转录组差异，本研究采用Illumina测序技术对取食番茄2 h（瞬时响应）和取食番茄24 h（长时间响应）下西花蓟马转录组进行分析，并结合GO和KEGG富集，比较分析筛选出西花蓟马适应番茄寄主的相关基因。结果表明：与对照处理相比，瞬时响应和长时间响应处理中分别有72.79%和71.92%的差异表达基因上调表达，且随着取食时间的延长差异表达基因的上调数量逐渐增多；GO富集分析显示西花蓟马在瞬时和长时间响应下，生物过程的相关代谢和感知觉规律，分子功能的转运活性、角质层的结构组成和分子结构活性等相关基因可能在西花蓟马适应番茄的过程中发挥着重要作用。KEGG富集分析显示西花蓟马在适应番茄寄主防御调控机制中主要与能量的代谢与分配、调控信号转导和激活免疫应激等通路密切相关。此外，对不同比较组中与消化酶和解毒酶相关的差异基因进行分析，结果显示瞬时响应vs对照处理中消化酶（23个胰蛋白酶和6个脂肪酶）、解毒酶（14个细胞色素P450和12个羧酸酯酶家族）；长时间响应vs对照处理中消化酶（33个胰蛋白酶和13个脂肪酶）、解毒酶（28个细胞色素P450和16个羧酸酯酶家族）；长时间响应vs瞬时响应中消化酶（12个胰蛋白酶和3个脂肪酶）、解毒酶（10个细胞色素P450和4个羧酸酯酶家族），且上述消化酶和解毒酶整体趋势表现为上调。总而言之，西花蓟马在响应番茄防御过程中与能量代谢、信号转导以及免疫等相关的基因较为活跃，且与消化酶和解毒酶相关的差异表达基因主要以上调表达的形式参与西花蓟马适应番茄寄主的过程。

关键词：西花蓟马；番茄；植物防御；转录组
中图分类号：Q968.1；Q963　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**1674-0858（2025）05-1626-11

Transcriptome analysis of *Frankliniella occidentalis* response to tomato defense mechanisms

WANG Bing-Quan[1], CHENG Ling-Han[1], FANG Yu[1,2], LIU Ling-Ling[1], YU Lei[1], YANG Shao-Wu[1], QI Ying[1], LIU Jia-Ni[1*] (1. Yunnan Urban Agricultural Engineering & Technological Research Center/Kunming University, Kunming 650214, China; 2. Hefei Gao′ er Life and Health Science Research Institute Co., Ltd., Hefei 230088, China)

Abstract: To reveal the adaptation mechanism of *Frankliniella occidentalis* to tomato hosts and investigate its transcriptomic differences responding to plant defense, we used illumina sequencing to analyze the transcriptomes of *F. occidentalis* fed on tomato plants for 2 h (instantaneous response) and 24 h (long-term response); combined with GO and KEGG enrichment analyses, comparative transcriptomics identified key genes involved in the thrips′ adaptation to host defense. The results revealed that compared with the control group, 72.79% and 71.92% of differentially expressed genes (DEGs) were up-regulated after 2 h and 24 h feeding treatments, respectively, with the number of up-regulated DEGs increasing over time. GO

基金项目：云南省科技厅联合专项重点项目（2019FH001-008）
作者简介：王柄权，男，硕士，主要从事昆虫生态与分子生物学研究，E-mail：614956681@qq.com
*通讯作者 Author for correspondence：刘佳妮，女，博士，教授，主要从事昆虫生态与分子生物学研究，E-mail：47067521@qq.com
收稿日期Received：2024-04-14；修回日期Revision received：2024-11-25；接受日期Accepted：2024-11-28

enrichment analysis indicated that under both instantaneous and long-term responses, genes associated with biological processes (including metabolic processes and sensory perception), as well as molecular functions (such as transporter activity, structural constituent of cuticle and molecular structural activity) potentially mediate the adaptation of *F. occidentalis* to tomato defense. KEGG enrichment analysis highlighted significant involvement of pathways associated with energy metabolism and allocation, signal transduction, and immune responses in mediating *F. occidentalis* adaptation to host defense regulation. Furthermore, we analyzed DEGs associated with digestive and detoxification enzymes across comparison groups. The results revealed that in the 2 h feeding group versus control, digestive enzymes (23 trypsins and 6 lipases), detoxification enzymes (14 cytochrome P450 and 12 carboxylesterase families) were detected; in the 24 h feeding group versus control, digestive enzymes (33 trypsins and 13 lipases), detoxification enzymes (28 cytochrome P450 and 16 carboxylesterase families) were observed; and in the 24 h versus 2 h comparison, digestive enzymes (12 trypsins and 3 lipases), detoxification enzymes (10 cytochrome P450 and 4 carboxylesterase families) were observed. Notably, the overall trend for these digestive and detoxification enzymes was up-regulated In summary, Genes associated with energy metabolism, signal transduction, and immunity exhibited heightened activity in *F. occidentalis* responding to tomato defense mechanisms, while DEGs encoding digestive and detoxification enzymes primarily mediated thrips adaptation to tomato plants through up-regulated expression.

Key words: *Frankliniella occidentalis*; tomato; plant defense; transcriptome

植物在整个生育期中，无时无刻不遭受着植食性昆虫的为害。因此，在长期协同进化过程中，寄主植物与昆虫各自形成了复杂的防御与反防御关系网络。植物遭受植食性昆虫为害时主要通过其自身固有形态、理化性状以及通过激活相关信号转导通路实现信号传递的级联放大效应而达到防御目的（李永华等，2011；赵婵等，2019；高文强等，2019）。如番茄植株表面分布的众多腺毛不仅能够阻碍昆虫运动，避免与番茄茎、叶接触，还能产生有毒物质对植食性昆虫具有间接防御作用，同时能够感知细微压力并诱导相关防御机制，是番茄植株接触外界环境的第一道屏障（余兰等，2022）；此外番茄植株体内苯丙氨酸解氨酶、脂氧合酶和多酚氧化酶活性以及细胞分裂素等在番茄的防御反应中也发挥着重要作用（吕敏等，2016；章忆凡，2023）。植食性昆虫为了维持种群的延续与发展，也在不断地适应植物的防御机制，并形成了一系列的生理生化和行为适应等反防御策略（Lin *et al.*，2018）。其中昆虫体内的消化酶、保护酶以及解毒酶等相关基因的差异表达是其重要的反防御策略之一（张涛等，2021）。目前已有学者将昆虫体内转录组差异表达水平作为研究昆虫适应寄主植物的重要内容，如代惠洁等（2021）研究发现，烟粉虱*Bemisia tabaci*取食感染番茄褪绿病毒（ToCV）的番茄植株会引起体内解毒酶和保护酶相关基因的差异性表达，并通过溶酶体途径调节自身免疫，抵御ToCV侵染；褐飞虱*Nilaparvata lugens*在取食水稻时，其中肠和唾液中高表达*NIEG1*基因，促进纤维素酶内切-β-1,4葡聚糖酶（*NIEG1*）分泌，加速水稻细胞壁分解，使褐飞虱的探针能够顺利到达韧皮部，此外还会分泌过氧化物酶对抗H_2O_2的作用，干扰植株体内免疫反应（Petrova *et al.*，2014；Rui *et al.*，2017）；王柄权等研究发现不同植物次生代谢物质能够诱导草地贪夜蛾中肠和脂肪体中*CYPM14*和*CYPL13*基因的高表达，增加P450含量，提高解毒能力（王柄权等，2022）；取食甘蔗和人工饲料的小蔗螟*Diatraea saccharalis*体内与消化、解毒以及防御相关的基因高度表达，且筛选出编码Gry蛋白受体的7个候选基因（Noriega *et al.*，2020）。

西花蓟马*Frankliniella occidentalis*是一种重要的入侵性园艺害虫（刘利，2019），通过吸食植物汁液、产卵和传播番茄斑萎病毒等植物病毒对茄科、葫芦科、十字花科、蔷薇科等200多种植物造成直接或间接危害（方宇等，2022），严重阻碍了农业的健康可持续发展（李淑斌等，2010；郑雪等，2018；陶敏等，2023）。目前国内外关于西花蓟马的适应寄主植物及其转录组分析已有相关报导，如西花蓟马取食经西花蓟马取食、外源茉莉酸和水杨酸甲酯诱导产生防御反应的番茄植株后

其体内相关解毒酶的活性发生了明显改变，且还能通过调节解毒酶活性适应次生物质对其的影响（候晓琳等，2018；蒲恒浒等，2018）；Li等（2023）也研究发现西花蓟马可通过调节其体内解毒酶活性和相关基因表达量的来适应经乙烯利和茉莉酸诱导菜豆植株的防御反应。此外，西花蓟马抗氧化酶基因*FoCAT*和细胞色素P450基因等代谢相关基因及其应答机制在适应寄主植物防御中发挥着重要作用（刘利等，2019；刘利等，2020）；Zhang等（2022）通过分析转移至菜豆和蚕豆植株上西花蓟马体内超氧化物歧化酶FoCCS1的mRNA表达量并结合RNA干扰技术进一步验证了FoCCS1对SOD活性、存活率及产卵量具有重要影响，对西花蓟马转换寄主后的取食适应能力发挥着关键作用。但目前关于西花蓟马在瞬时和长时间响应下对寄主植物适应过程中的转录组变化的相关研究鲜有报导，因此为探明西花蓟马在不同时间段适应番茄寄主植物防御反应的分子机制，本研究以西花蓟马及其寄主植物番茄为研究材料，利用Illumina NovaSeq 6000测序系统进行瞬时和长时间响应下的西花蓟马转录组学分析，获取西花蓟马在不同时间段中响应番茄防御的相关生物信息学数据，并对其功能注释、功能分类和代谢通路等方面进行分析，以期为探究西花蓟马综合防治的靶标基因和作物抗性品种选育等工作奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试番茄

品种为红冠番茄；培养条件再温度25℃±5℃，相对湿度50%~60%，光周期L∶D=16∶8条件下进行。在育苗盘中进行育苗，当幼苗株高达到10 cm左右时，移栽到了直径为25 cm的花盆中，待番茄苗长到4~5片真叶时待用，整个生长期间，不使用任何农药。

1.1.2 供试昆虫

西花蓟马采自昆明市嵩明县云南省花卉示范园区昆明虹之华基地，经鉴定后饲养在室内150目纱网养虫笼（60 cm×60 cm×60 cm）于温度27℃±1℃、相对湿度60%~70%、光周期L∶D=16∶8的条件下以新鲜四季豆长期继代饲养8代以上。

1.2 试验方法

1.2.1 西花蓟马处理及样本采集

选取4~5片真叶时期的健康番茄用于试验，每个纱网罩内接入1 000头西花蓟马进行取食，根据取食时间分为瞬时响应与长时间响应两个不同时间响应的变量，瞬时响应为西花蓟马取食2 h，长时间响应为西花蓟马取食24 h，以取食新鲜四季豆2 h的西花蓟马为对照处理，检测瞬时和长时间反防御下差异表达基因，每1 000头进行一次处理，每个处理重复3次。将不同处理下的西花蓟马进行编号并放入液氮进行保存。

1.2.2 总RNA提取

采用TriPure Isolation Reagent提取法进行西花蓟马总RNA的提取，并经FastTrack®2.0Kit纯化mRNA。利用1%琼脂糖凝胶电泳和OD_{260}/OD_{280}检测RNA质量和浓度。

1.2.3 cDNA文库构建与质检

参照NEBNext® Ultra™ RNA Library Prep Kit for Illumina®建库试剂盒构建cDNA文库后，先使用Qubit 2.0 Fluorometer进行初步定量，稀释文库至1.5 ng/μL；使用Agilent 2100 bioanalyzer对文库的Insert size进行检测，使用qRT-PCR对文库的有效浓度进行准确定量，以保证文库质量。

1.2.4 生物信息学的分析

通过GC含量分布检查，检测样品数据是否存在污染，剔除下机数据中的接头序列和低质量数据，获得高质量数据，并对高质量数据进行Q20（Phred数值大于20的碱基占总碱基的百分比）、Q30（Phred数值大于30的碱基占总碱基的百分比）和GC含量计算；下载参考基因组及其注释，进行基因组比对，并运用String Tie进行基因预测；利用差异分析软件DESeq2在$|\log_2(\text{FoldChange})|\geq 1$；Padj≤0.05筛选条件下，筛选差异表达基因（Differentially expressed genes，DEGs）；利用ClusterProfiler（3.8.1）软件对DEGs进行GO功能和KEGG通路富集分析，以FDR＜0.05作为筛选显著富集结果的阈值，确定DEGs主要参与的代谢通路和信号途径。

2 结果与分析

2.1 测序数据质量分析

经Illumina NovaSeq 6000平台高通量测序后，

对照处理、瞬时响应和长时间响应获得的有效序列分别为44 281 128条、43 690 418条和39 710 396条，有效碱基分别为6.64 G、6.55 G和5.96 G，各处理测序数据Q20和Q30分别达到96.4%和90.8%以上，表明测序结果良好，符合后续分析要求，单一比对序列的比对率在63.01%~74.19%（表1）。

表1 转录组测序结果

Table 1 Transcriptome sequencing results

样本 Sample	有效序列（条）Clean reads	有效碱基（G）Clean bases	Q20（%）	Q30（%）	GC含量（%）GC content	单一比对序列（比率%）Uniq mapped reads
对照处理 Control	44 281 128	6.64	96.46	90.87	43.28%	27 900 222（63.01%）
瞬时响应 Instantaneous response	43 690 418	6.55	96.68	91.25	47.16%	32 415 763（74.19%）
长时间响应 Long-term response	39 710 396	5.96	96.61	91.18	45.5%	27 637 628（69.60%）

2.2 差异表达基因分析

为了分析瞬时响应、长时间响应和对照处理差异表达基因间的关系，通过绘制差异表达基因Venn图发现：在上调基因中，瞬时响应与对照处理、长时间响应与对照处理和长时间响应与瞬时响应两两比较，24个基因为共有基因，特有的上调基因分别有491个、776个和233个；下调基因中，28个基因为共有基因，特有基因分别为302个、441个和87个；上述结果显示西花蓟马取食番茄时间不同其相关差异表达基因存在一定差异，且长时间响应与瞬时响应相比上调基因数显著大于下调基因数（图1）。热图显示：不同处理呈现出不同的基因表达聚类模式，长时间响应和瞬时间响应聚为一支，而对照处理组单独聚为一支，表明西花蓟马在取食番茄后其体内相关基因表达发生了明显改变，且在长时间响应与瞬时响应两处理间部分基因表达存在一定差异，总体呈现出随着取食时间的延长，高表达基因数量逐渐增多，可能是由于西花蓟马通过调控更多基因的高表达来应对番茄植株的防御（图2）。

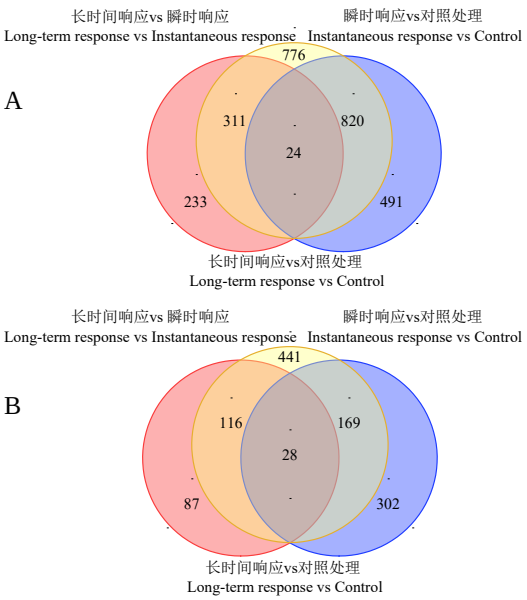


图1 差异表达基因Venn图

Fig. 1 Venn diagram of differentially expressed genes

注：A，上调基因；B，下调基因。Note: A, Up-regulated genes; B, Down-regulated gene.

2.3 差异表达基因GO功能注释分析

瞬时间响应与对照处理相比，共注释到1 146个差异表达基因，958个上调，188个下调，上调基因注释到生物过程、细胞组分和分子功能的基因数分别为311个、136个和511个（表2）。涉及的GO条目功能主要包括碳水化合物代谢过程、跨膜转运、膜组织、蛋白质去磷酸化、质膜部分、细胞外围、肌动蛋白细胞骨架及相关激酶活性等，其中最显著富集的生物过程为碳水化合物代谢过程（GO：0005975），最显著富集的分子功能为水解糖基化合物酶活性（GO：0004553）和水解糖基

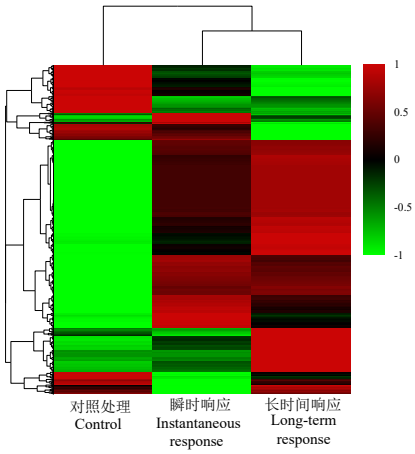


图2 差异表达基因聚类热图

Fig. 2 Clustering heatmap of differentially expressed genes

键酶活性（GO：0016798）（见网络版增强出版材料附图1）；下调基因注释到生物过程、细胞组分和分子功能的基因数分别有50个、24个和114个（表2），下调基因涉及的GO条目功能主要包括多细胞生物过程、系统过程、感知觉规律、化学刺激的感知觉规律、神经系统过程、胞外区、染色体部分、染色体、高尔基体部分、角质层结构组成和分子结构活性等，下调基因中差异表达基因最显著富集的生物过程为多细胞生物过程（GO：0032501）、系统过程（GO：0003008）、感知觉规律（GO：0007600）、化学刺激的感知觉规律（GO：0007606）、神经系统过程（GO：0050877）、味觉感官知觉（GO：0050909）、角质层结构组成（GO：0042302）和分子结构活性（GO：0005198）（见网络版增强出版材料附图2）。

长时间响应与对照处理相比，共有1 649个差异表达基因注释，上调基因注释到生物过程、细胞组分和分子功能的基因数分别为405个、234个和676个（表2）。涉及的GO条目功能主要包括氨基聚糖代谢过程、跨膜转运、几丁质代谢过程、氨基糖代谢过程、细胞通讯、胞外区、质膜部分、水解糖基化合物酶活性、转运活性和跨膜转运蛋白活性等，上调差异表达基因最显著富集的GO条目为细胞组成中的胞外区（GO：0005576）（见网络版增强出版材料附图3）；下调基因注释到生物过程、细胞组分和分子功能的基因数分别为114个、46个和174个（表2），下调基因涉及到的GO条目功能主要包括DNA复制、脂质转运、DNA模板起始转录、染色体部分、染色体、细胞核、角质层的结构组成、分子结构活性和氧化还原羟基基团酶活性等，其中差异表达基因最显著富集的GO条目为分子功能中的角质层的结构组成（GO：0042302）和分子结构活性（GO：0005198）（见网络版增强出版材料附图4）。

表2 不同组别比较差异表达基因GO注释情况

Table 2 GO annotation of differentially expressed genes in comparative groups

不同比较组 Group comparison	GO注释 GO annotiation	上调基因数 Number of down regulated			下调基因数 Number of up regulated		
		生物过程 Biological process	细胞组分 Cellular component	分子功能 Molecular function	生物过程 Biological process	细胞组分 Cellular component	分子功能 Molecular function
瞬时响应vs对照处理 Instantaneous response vs Control	1 146	311	136	511	50	24	114
长时间响应vs对照处理 Long-term response vs Control	1 649	405	234	676	114	46	174
长时间响应vs瞬时响应 Long-term response vs Instantaneous response	373	85	36	158	38	3	53

长时间响应与瞬时响应相比，共有373个差异表达基因注释。上调基因注释到生物过程、细胞组分和分子功能的基因数分别为85个、36个和158个（表2），涉及的GO条目功能主要包括几丁质代谢过程、氨基糖代谢过程、含氨基葡萄糖的化合物代谢过程等。其中上调差异基因最显著富集的生物过程为几丁质代谢过程（GO：0006030）、氨基糖代谢过程（GO：0006040）、含氨基葡萄糖的化合物代谢过程（GO：1901071）、氨基聚糖代谢过程（GO：0006022），最显著富集的细胞组分为胞外区（GO：0005576），最显著富集的分子功能为角质层的结构组成（GO：0042302）、分子结构活性（GO：0005198）和血红素结合（GO：0008061）（见网络版增强出版材料附图5）；下调基因注释到生物过程、细胞组分和分子功能的基因数分别为38个、3个和53个（表2），涉及的GO条目功能主要包括碳水化合物代谢过程、脂质转运、脂质本土化、细胞核等，其中差异基因最显著富集的生物过程为碳水化合物代谢过程（GO：0005975）、脂质转运（GO：0006869）、脂质本土化（GO：0010876）、高分子本土化（GO：0033036）和有机物质运输（GO：0071702）；最显著富集的分子功能为水解糖基化合物酶活性（GO：0004553）、水解糖基键酶活性（GO：0016798）、

脂质转运体活性（GO：0005319）、角质层的结构组成（GO：0042302）、氧化还原羟基基团酶活性（GO：0016614）和分子结构活性（GO：0005198）（见网络版增强出版材料附图6）。

2.4 差异表达基因代谢通路富集(KEGG)分析

瞬时响应与对照处理相比，共有364个差异表达基因注释，其中328个基因上调表达，36个基因下调表达（表3），代谢通路富集分析显示：上调基因富集于108个代谢途径中，主要有淀粉和蔗糖代谢、RNA降解、胞吞、精氨酸和脯氨酸代谢、ECM受体互作通路、MAPK信号通路、Hippo信号通路、TCA循环和类固醇生物合成等代谢途径（见网络版增强出版材料附图7）；下调基因富集于31个代谢途径中，主要有吞噬体通路、细胞凋亡、萜类骨架生物合成、Toll和Imd信号通路、溶酶体和类固醇生物合成等（见网络版增强出版材料附图8）；其中，吞噬体通路（dme 04145）在下调基因中最显著富集，而上调基因中未出现最显著富集代谢通路。

长时间响应与对照处理相比，共有433个差异表达基因注释，其中347个基因上调表达，96个基因下调表达（表3），代谢通路富集分析结果显示，上调基因富集于104个代谢途径，主要有溶酶体、ECM受体互作通路、Wnt信号通路、吞噬体通路、Toll和Imd信号通路、脂肪酸生物合成和类固醇生物合成等途径（见网络版增强出版材料附图9）；下调基因富集于66个代谢途径，主要包括基础转录因子、磷酸戊糖途径、醚脂质代谢、错配修复、囊泡运输中的SNARE蛋白交流和α-亚麻酸代谢等代谢途径（见网络版增强出版材料附图10）；且在上调和下调基因中均未出现最显著富集的代谢途径。

长时间响应与瞬时响应相比，共有82个差异表达基因注释，其中57个基因上调表达，25个基因下调表达（表3），代谢通路富集分析结果显示：上调基因富集于47个代谢途径，主要有吞噬体通路、脂肪酸生物合成、半乳糖代谢、氮代谢、叶酸生物合成、细胞凋亡-飞行、果糖和甘露糖的代谢、Toll和Imd信号通路和脂肪酸代谢等代谢途径，其中吞噬体通路（dme 04145）在上调基因中最显著富集（见网络版增强出版材料附图11）；下调基因富集于32个代谢途径，主要有磷酸戊糖途径、溶酶体、类固醇生物合成、细胞凋亡和昼夜节律等代谢途径，其中磷酸戊糖途径（dme 00030）在下调基因中最显著富集（见网络版增强出版材料附图12）。

表3 不同组别比较差异表达基因KEGG注释情况

Table 3 KEGG annotation of differentially expressed genes in comparative groups

不同比较组 Group comparison	KEGG注释 KEGG annotiation	上调基因数 Number of down regulated	下调基因数 Number of up regulated
瞬时响应vs对照处理 Instantaneous response vs Control	364	328	36
长时间响应vs对照处理 Long-term response vs Control	433	347	96
长时间响应vs瞬时响应 Long-term response vs Instantaneous response	82	57	25

2.5 西花蓟马对番茄防御响应关键基因筛选与比较

为进一步了解西花蓟马体内关键基因对番茄瞬时和长时间的响应程度，本研究重点筛选了不同比较组差异表达基因中与消化酶（胰蛋白酶和脂肪酶）和解毒酶（细胞色素P450和羧酸酯酶家族）相关基因，以明确上述2种酶在西花蓟马瞬时和长时间响应过程中基因表达水平的差异表达。在瞬时响应与对照处理组别中，注释到消化酶和解毒酶共55个，其中29个消化酶基因（胰蛋白酶23个，脂肪酶6个），26个解毒酶基因（P450酶14个，羧酸酯酶家族12个），45个差异表达基因上调，10个差异表达基因下调；长时间响应与对照处理组别中，共有90个差异表达基因注释到消化酶和解毒酶，其中46个消化酶基因（胰蛋白酶33个，脂肪酶13个），44个解毒基因（P450酶28个，羧酸酯酶家族16个），71个差异表达基因上调，19个差异表达基因下调；长时间响应与瞬时响应组别中共有29个差异表达基因注释到消化酶和解毒酶，其中15个解毒酶基因（胰蛋白酶12个，脂肪酶3个），14个解毒酶基因（P450酶10个，羧酸酯酶家族4个），20个差异表达基因上调，9个表达基因下调（表4）。

表4 西花蓟马响应番茄寄主相关基因筛选比较

Table 4 Screening and comparison of *Frankliniella occidentalis* genes responsive to tomato host

不同比较组 Group comparison	胰蛋白酶 Trypsin		脂肪酶 Lipase		细胞色素 P450		羧酸酯酶家族 Coesterase	
	上调 Up	下调 Down	上调 Up	下调 Down	上调 Up	下调 Down	上调 Up	下调 Down
瞬时响应vs对照处理 Instantaneous response vs Control	17	6	6	0	11	3	11	1
长时间响应vs对照处理 Long-term response vs Control	26	7	7	6	23	5	15	1
长时间响应vs瞬时响应 Long-term response vs Instantaneous response	8	4	1	2	8	2	3	1

3 结论与讨论

植食性昆虫在应对寄主植物防御策略时，通过长时间的协同进化形成各种反防御手段适应寄主植物的防御反应，以保持种群的延续与发展，在此过程中昆虫与植物之间的相互作用十分复杂，涉及到多种基因之间的协调作用（都慧和王晓伟，2022）。随着高通量测序平台的发展，通过转录组测序分析能够有效探究昆虫在不同生境下的基因表达模式，筛选关键差异表达基因。大量研究表明基因表达量的上调或下调会导致其编辑的相应蛋白表达量的上升或下降，影响相关酶活性，进而调控昆虫的生命活动（尹飞等，2022；胡育硕等，2023）。王秀吉等（2022）研究发现解毒代谢、水解酶以及转运蛋白等相关基因在小线角木蠹蛾*Streltzoviella insularis*幼虫适应不同寄主植物时上调表达；王斯亮等（2022）研究发现草地贪夜蛾*Spodoptera frugiperda*取食小麦后大量表皮相关基因显著上调表达，而细胞色素P450相关基因在取食小麦和人工饲料后均下调表达。由此可见，植食性昆虫能够针对不同寄主植物的防御物质而作出不同的响应措施，而调控相关基因的表达量是其重要的举措之一。

本研究以取食番茄的西花蓟马为研究材料，分析西花蓟马在瞬时和长时间响应下转录组适应机制。研究结果显示：与对照处理相比，瞬时响应和长时间响应中差异表达基因被不同程度的上调或下调表达，但整体上差异表达基因上调表达占据主导地位，且随着取食时间的加长，上调表达的差异表达基因数量逐渐增多，表明西花蓟马在应对番茄防御反应的过程中，调控体内相关基因的差异表达进而调节自身反防御反应是实现对番茄寄主适应的重要方式，这与李宇宁（2022）对草地贪夜蛾在两种十字花科蔬菜的适应性研究中的结论一致。

GO功能注释分析发现，与对照处理相比瞬时响应和长时间响应处理在响应番茄寄主防御反应时生理生化功能大致相似，均以提高相关代谢与转运活性、激活免疫功能蛋白和抑制感知觉、角质层的结构组成和分子结构活性相关功能为主，而长时间响应与瞬时响应两处理相比，长时间响应的GO功能注释更为复杂，且差异表达基因最显著富集功能更为丰富，上调差异表达基因最显著富集于生物过程（几丁质代谢过程、氨基酸代谢相关过程）、细胞组分（胞外区）、分子功能（角质层的结构组成、分子结构活性和血红素结合）；几丁质是昆虫表皮和消化道围食膜等组织的重要组成成分，对昆虫的形态构造和生长发育具有重要作用（梁欣等，2014），当昆虫遭遇农药、低高温和转换寄主等不利环境时，与表皮生成相关基因表达量会有所上调，进而加强昆虫抗逆境能力（Laura *et al.*，2014）。与此同时，分子功能中角质层的结构组成和分子结构活性相关功能与表皮等形态构造也密切相关（刘清明等，2010），长时间响应下西花蓟马体内该类基因最显著富集，推测该过程能够促进西花蓟马表皮生成，一定程度上提高西花蓟马对番茄寄主防御反应的抵御能力；而体内氨基酸代谢及其它代谢活性相关基因的显著富集可能是由于西花蓟马为了更加有效的提供给后续生长、发育和繁殖所需的能量和物质。此

外，在细胞组分中差异表达基因最显著富集到胞外区表明相关细胞活动在西花蓟马的物质转运、信号传递等生长发育过程中发挥着重要作用（Zhao，2020）。

KEGG代谢通路富集分析发现，瞬时响应处理中淀粉和蔗糖代谢、RNA降解、胞吞、精氨酸和脯氨酸代谢、ECM受体互作通路、MAPK信号通路、Hippo信号通路、TCA循环和类固醇生物合成等代谢途径上调表达。其中，Hippo信号和MAPK信号通路在细胞增殖、分化、凋亡以及调节天然免疫反应等方面发挥着重要作用，有研究表明MAPK信号通路中的JNK途径在果蝇（唐成晨等，2019）免疫病原物侵染过程和P38途径在蜜蜂的越冬中发挥着重要作用（徐凯等，2021）；而TCA循环是机体进行氨基酸、脂质和糖类等代谢过程中的重要通路，是机体获取能量最有效的途径（王宇翔等，2022），上述通路主要集中在糖及氨基酸代谢和信号传导通路，表明西花蓟马在适应番茄寄主防御调控机制中能量的代谢与分配和调控信号转导激活免疫应激通路发挥着重要作用。溶酶体和吞噬体是细胞自噬过程中的重要组成，当生物体受到温度变化、饥饿等不利环境胁迫时会启动一系列的级联反应，促进吞噬体与溶酶体的融合，激活细胞自噬反应，维持细胞正常的代谢和生物合成能力，确保细胞能够顺利的度过不良环境（Palmisano and Meléndez，2018；王谅，2023）。本研究中，西花蓟马随着取食时间的延长，溶酶体和吞噬体通路上调表达，且长时间响应与瞬时响应相比吞噬体通路最显著富集，可能在西花蓟马适应番茄寄主防御反应的过程中，细胞自噬反应维持了细胞内稳态和细胞正常生长发育，加快西花蓟马对番茄寄主防御反应的适应。

昆虫体内消化酶和解毒酶对寄主植物防御代谢物质的消化和解毒代谢具有重要作用，能够有效提高昆虫对不同寄主的适应性（刘建业等，2017；周丹等，2023）。各比较组中西花蓟马体内的消化酶和解毒酶相关的差异基因表达存在一定差异，在瞬时响应与对照处理比较组中有23个胰蛋白酶和6个脂肪酶；长时间响应与对照处理比较组中有33个胰蛋白酶和13个脂肪酶；长时间响应与瞬时响应比较组中有12个胰蛋白酶和3个脂肪酶，胰蛋白酶差异表达基因数量显著高于脂肪酶差异表达基因数量，且胰蛋白酶差异表达基因绝大多数上调表达，有研究表明消化酶活性的高低与昆虫对营养物质的消化吸收以及能量供应密切相关（翟雨桐等，2024），本研究中胰蛋白酶相关基因的上调表达可能是由于番茄寄主营养物质较为丰富，西花蓟马为保证其快速生长、抵御寄主防御以及种群的延续，需要消化大量的营养物质。这与草地贪夜蛾为了抵御玉米中毒素其体内消化酶相关基因显著上调的结果相类似（Fescemyer *et al.*，2012），姜丽娜等（2017）在研究取食菜豆和黄瓜寄主的西花蓟马体内胰蛋白酶时也进一步得到了验证。细胞色素P450和羧酸酯酶在调控昆虫反防御反应中也扮演着重要角色。其中细胞色素P450在昆虫抗药性、有毒物质解毒以及寄主植物适应性等方面发挥着重要作用，而羧酸酯酶主要与昆虫的代谢功能密切相关，能够有效水解摄入的酯类防御物质（Gu *et al.*，2018；刘利等，2020）。本研究对细胞色素P450和羧酸酯酶家族相关差异表达基因进行分析发现，与对照处理相比西花蓟马体内两种解毒酶相关差异表达基因绝大多数上调表达。当西花蓟马取食番茄寄主时，势必会引起寄主植物的防御响应，产生防御性有毒物质抵御昆虫继续取食，而西花蓟马则会通过一系列措施，调控相关解毒酶活性消除体内有毒物质，进而保证昆虫正常的生命活动，这可能是解毒酶相关差异表达基因上调的重要原因，这与Mathers等（2017）研究桃蚜在适应不同寄主后，其体内转录组会迅速作出响应，且细胞色素P450基因表达显著上调的结论一致。与此同时，长时间响应与瞬时响应相比，两种解毒酶变化趋势整体上调，但总体差异表达基因数量有所减少，可能是由于长时间取食番茄，大部分解毒酶基因均上调表达，使得两处理间差异表达基因数量变少，具体原因还有待进一步研究。上述结果表明西花蓟马能够通过调控消化酶和解毒酶相关基因的差异表达促进对番茄寄主防御物质的消化与解毒代谢，提高西花蓟马对番茄寄主的适应性，但消化酶和解毒酶的活性受温度、寄主植物种类和取食时间等多种因素的影响，而本研究只关注了2种消化酶（胰蛋白酶、脂肪酶）和2种解毒酶（细胞色素P450、羧酸酯酶）相关差异表达基因的表达模式，存在一定的局限性。因此其它相关酶的基因表达模式以及各种酶基因之间的协同作用仍需进一步研究。

本研究通过对瞬时和长时间响应的西花蓟马进行转录组分析发现西花蓟马调控相关基因的差异性表达是适应番茄寄主的重要方式。GO富集分析显示该过程显著富集的主要为相关代谢与转运活性、激活免疫功能蛋白和抑制感知觉、角质层的结构组成和分子结构活性等相关功能。KEGG富集分析显示能量的代谢与分配和调控信号转导激活免疫应激等相关代谢通路显著富集，此外消化酶（胰蛋白酶、脂肪酶）和解毒酶（细胞色素P450、羧酸酯酶）相关基因的上调表达对提高西花蓟马适应番茄寄主具有重要作用。

参考文献（References）

Dai HJ, Cheng L, Cao H, *et al*. The influence of *Bemisia tabaci* MED on detoxification and protective enzymes after feeding on ToCV-infected tomato [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2021, 36 (4): 172-183. [代惠洁, 程琳, 曹慧, 等. 烟粉虱取食ToCV侵染番茄对其解毒酶和保护酶基因表达的影响 [J]. 华北农学报, 2021, 36 (4): 172-183]

Dou H, Wang XW. Regulation of insect-plant interactions by herbivorous insect saliva [J]. *Journal of Plant Protection*, 2022, 49 (1): 184-197. [都慧, 王晓伟. 植食性昆虫唾液调控昆虫-植物互作的研究进展 [J]. 植物保护学报, 2022, 49 (1): 184-197]

Fang Y, Wang BQ, Wang QY, *et al*. Diversity analysis of endophytic bacteria in different host plant western flower thrips [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2022, 44 (5): 1228-1239. [方宇, 王柄权, 王启宇, 等. 不同寄主植物西花蓟马内生细菌多样性分析 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (5): 1228-1239]

Fescemyer WH, Sandoya VG, Gill AT, *et al*. Maize toxin degrades peritrophic matrix proteins and stimulates compensatory transcriptome responses in fall armyworm midgut [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, 43 (3): 280-291.

Gao WQ, Hu JJ, Guo C, *et al*. Defense responses induced by Athetis lepigone larva touching *Arabidopsis thaliana* trichomes [J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2019, 42 (5): 91-95. [高文强, 胡净净, 郭超, 等. 二点委夜蛾幼虫触碰拟南芥表皮毛诱导防御反应研究 [J]. 河北农业大学学报, 2019, 42 (5): 91-95]

Gu TZ, Zhang CC, Chen CY, *et al*. Effects of exogenous methyl jasmonate-induced resistance in Populus × euramericana 'Nanlin895' on the performance and metabolic enzyme activities of *Clostera anachoreta* [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2018, 12 (2): 247-255.

Hou XL, Zhi JR, Hu X, *et al*. Effects of capsaicin on detoxification enzyme activity in adult female *Frankliniella occidentalis* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2018, 55 (2): 230-236. [侯晓琳, 郅军锐, 胡雄等. 辣椒素对西花蓟马雌成虫体内解毒酶活性的影响 [J]. 应用昆虫学报, 2018, 55 (2): 230-236]

Hu YS, Zhang CY, Meng XX, *et al*. Biological function of juvenile hormone binding protein MsJHBP3 and its effects on the growth and development of *Mythimna separata* [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2024, 40 (1): 80-90. [胡育硕, 张春雨, 孟祥昕, 等. 黏虫保幼激素结合蛋白基因MsJHBP3生物学功能及对黏虫生长发育的影响 [J]. 中国生物防治学报, 2024, 40 (1): 80-90]

Jiang LN, Qian L, Xi C, *et al*. Effects of elevated CO_2 on the digestive enzyme activities in the adults of *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* (Thysanoptera: Thripidae) on different host plants [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (3): 237-246. [姜丽娜, 钱蕾, 喜超, 等. CO2浓度升高对不同寄主植物上西花蓟马和花蓟马成虫体内消化酶活性的影响 [J]. 昆虫学报, 2017, 60 (3): 237-246]

Laura V, Augustine WD, Reed TW, *et al*. Changes in transcript abundance for cuticular proteins and other genes three hours after a blood meal in *Anopheles gambiae* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 44 (1): 33-43.

Li DY, Jia YL, Zhi JR, *et al*. Effect of jasmonic acid and ethylene mediate faba bean defense responses to the activity and gene expression of the detoxifying enzyme in *Frankliniella occidentalis* [J]. *Entomological Research*, 2023, 54 (1).

Li SM, Li SC, Wang JH, *et al*. A review on host plant resistance against *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University* (Natural Science Edition), 2010, 25 (2): 291-297, 301. [李淑斌, 李绅崇, 王继华, 等. 寄主植物对西花蓟马的抗性研究概况 [J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 2010, 25 (2): 291-297, 301]

Li YH, Xiao NW, Liu YB. Mechanisms of repression and termination of jasmonate signaling in plant defense [J]. *Journal of Plant Protection*, 2021, 48 (3): 563-569. [李永华, 肖能文, 刘勇波. 植物防御中茉莉酸信号通路抑制与终止的作用机制 [J]. 植物保护学报, 2021, 48 (3): 563-569]

Li YN. The Adaptive mechanism of *Spodoptera frugiperda* to Two Cruciferous Vegetables [D]. Guangzhou: Zhongkai University of Agriculture and Engineering Master Thesis, 2022. [李宇宁. 草地贪夜蛾对两种十字花科蔬菜的适应性机制 [D]. 广州: 仲恺农业工程学院硕士论文, 2022]

Liang X, Chen B, Qiao L. Research progress in insect cuticular protein genes [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (9): 1084-1093. [梁欣, 陈斌, 乔梁. 昆虫表皮蛋白基因研究进展 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (9): 1084-1093]

Lin S ,Chen Y, Bai Y, *et al*. Effect of tea saponin-treated host plants on activities of antioxidant enzymes in larvae of the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2018, 47 (3): 749-754.

Liu JY, Qian L, Ke R, *et al*. Effects of elevated carbon dioxide on the activities of physiological enzymes in thrips *Frankliniella occidentalis* and *F. intonsa* fed on different host plants [J]. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44(1): 45-53. [刘建业, 钱蕾, 可芮, 等. CO2浓度升高对取食不同寄主的西花蓟马和花蓟马生理酶活性的影响 [J]. 植物保护学报, 2017, 44 (1): 45-53]

Liu L, Zhi JR, Yue WB, *et al*. *The* response of FoCAT gene in

Frankliniella Occidentalis to host shift [J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2019, 38 (3): 22-26. [刘利, 郅军锐, 岳文波, 等. 西花蓟马抗氧化酶基因FoCAT对寄主转换的响应 [J]. 山地农业生物学报, 2019, 38 (3): 22-26]

Liu L, Zhi JR, Yue WB, *et al*. The response of P450 genes in *Frankliniella occidentalis* in the succession adaptation to kidney bean plant [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (2): 426-433. [刘利, 郅军锐, 岳文波, 等. 西花蓟马P450基因在继代适应菜豆植株中的应答反应 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (2): 426-433]

Liu L. Response of Important Enzyme Genes to Defense Responses of Kidney Bean and Broad Bean Plants in *Frankliniella occidentalis* (Perganda) [D]. Guiyang: Guizhou University Master Thesis, 2019. [刘利. 西花蓟马重要酶基因对寄主植物菜豆和蚕豆防御反应的响应 [D]. 贵州: 贵州大学硕士论文, 2019]

Liu QM, Yuan YY, Lin JR, *et al*. Advance of researches on insect cuticular proteins and the regulation mechanism of their gene expression [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2010, 47 (2): 247-255. [刘清明, 苑园园, 林健荣, 等. 昆虫表皮蛋白及其基因表达调控机理的研究进展 [J]. 昆虫知识, 2010, 47 (2): 247-255]

Lv M, Su JK, Bai HS, *et al*. The activities of PAL, LOX and PPO in tomato and pepper plants induced by aphid herbivory and mechanical damage [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 32 (6): 1273-1279. [吕敏, 苏建坤, 白和盛, 等. 桃蚜取食和机械损伤对番茄和辣椒PAL、LOX和PPO活性的诱导作用 [J]. 江苏农业学报, 2016, 32 (6): 1273-1279]

Mather TC, Chen YZ, Kaithakottil G, *et al*. Rapid transcriptional plasticity of duplicated gene clusters enables a clonally reproducing aphid to colonise diverse plant species [J]. *Genome Biology*, 2017, 18 (1): 27.

Noriega DD, Arraes FBM, Antonino JD, *et al*. Comparative gut transcriptome analysis of *Diatraea saccharalis* in response to the dietary source [J]. *PLoS ONE*, 2020, 15 (8): e0235575.

Palmisano JN, Meléndez A. Autophagy in *C. elegans* development [J]. *Developmental Biology*, 2018, 447 (1): 103-125.

Petrova A, Smith CM. Immunodetection of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) salivary catalase-like protein into tissues of rice, *Oryza sativa* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2014, 23 (1): 13-25.

Pu HH, Zhi JR, Yue WB, *et al*. Effects of thrips feeding, mechanical wounding and induction by exogenous substances on the secondary metabolites of tomato plants and the activities of detoxifying enzymes in *Frankliniella occidentalis* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2018, 45 (5): 1035-1043. [蒲恒浒, 郅军锐, 岳文波, 等. 西花蓟马取食、机械损伤和外源物质诱导对番茄植株次生物质及西花蓟马解毒酶的影响 [J]. 植物保护学报, 2018, 45 (5): 1035-1043]

Rui J, Wen FY, Hong DC, *et al*. A salivary endo-β-1,4-glucanase acts as an effector that enables the brown planthopper to feed on rice [J]. *Plant Physiology*, 2017, 173 (3): 1920-1932.

Tang CC, Jia J. The research progress in *Drosophila* JNK signaling pathway [J]. *Journal of Biology*. 2019, 36 (3): 78-82. [唐成晨, 贾佳. 果蝇JNK信号通路的研究进展 [J]. 生物学杂志, 2019, 36 (3): 78-82]

Tao M, He BQ, Zheng XB, *et al*. TSWV infection increases the free amino acid content of host plants and promotes the reproduction of *Frankliniella occidentalis* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2023, 60 (1): 122-129. [陶敏, 何秉青, 郑晓斌, 等. TSWV提高植物游离氨基酸含量促进西花蓟马生殖力的研究 [J]. 应用昆虫学报, 2023, 60 (1): 122-129]

Wang BQ, Cheng LH, Fang Y, *et al*. Effects of plant secondary metabolites on detoxification enzyme activity and related gene expression of *Spodoptera furgiperda* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50 (8): 11-15. [王柄权, 程凌寒, 方宇, 等. 植物次生代谢物质对草地贪夜蛾解毒酶活性及相关基因表达的影响 [J]. 江苏农业科学, 2022, 50 (8): 11-15]

Wang L. Studies on the Function of Autophagy in the Growth and Development of *Megalurothrips usitatus* (Bagnall) [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University Master Thesis, 2023. [王谅. 细胞自噬在豆大蓟马生长发育过程中的功能研究 [D]. 福州: 福建农林大学硕士论文, 2023]

Wang SL, Shao Y, Yan CJ. Transcriptome analysis of *Spodoptera furgiperda* during corn-wheat host alternation [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2022, 34 (6): 1236-1247. [王斯亮, 邵越, 闫成进. 草地贪夜蛾在玉米-小麦寄主转换中的转录组分析 [J]. 浙江农业学报, 2022, 34 (6): 1236-1247]

Wang XJ, Feng YQ, Xu YB, *et al*. Transcriptomics analysis of *Streltzoviella insularis* staudinger larvae (Lepidoptera, Cossidae) adapting to different hosts [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2022, 59 (2): 345-357. [王秀吉, 冯宇倩, 续亚贝, 等. 小线角木蠹蛾幼虫适应不同寄主的转录组学分析 [J]. 应用昆虫学报, 2022, 59 (2): 345-357]

Wang YX, Yang B, Wu PF, *et al*. Transcriptomic analysis of *Dendrolimus kikuchii* at different developmental stages [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2022, 41 (6): 628-639. [王宇翔, 杨斌, 吴培福, 等. 思茅松毛虫不同发育阶段的转录组差异分析 [J]. 四川动物, 2022, 41 (6): 628-639]

Xu K, Du YL, Long DL, *et al*. Expression of the p38 MAPK gene in different overwintering stages of *Apis mellifera* [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2021, 58 (5): 1083-1093. [徐凯, 杜亚丽, 龙登隆, 等. P38 MAPK基因在西方蜜蜂越冬期表达模式的研究 [J]. 应用昆虫学报, 2021, 58 (5): 1083-1093]

Yin F, Li ZY, Samina S, *et al*. Expression and function analysis of cytochrome P450 genes in *Plutella xylostella* with different chlorantraniliprole resistance [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55 (13): 2562-2571. [尹飞, 李振宇, Samina S, 等. P450基因在氯虫苯甲酰胺不同抗性品系小菜蛾中的表达及功能分析 [J]. 中国农业科学, 2022, 55 (13): 2562-2571]

Yu L, Wang HR, Zhang Y, *et al*. Transcription factor MYCs regulating terpenoids in tomato trichomes: research progress on molecular mechanism [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38 (6): 87-93. [余兰, 王浩然, 张莹, 等. 转录因子MYCs调控番茄表皮

毛萜类化合物的分子机制研究进展 [J]. 中国农学通报, 2022, 38 (6): 87-93]

Zhai YT, Zhang B, Yu YH, *et al*. Response of multiple enzymes to host transfer in *Bactrocera tau* (Walker) at different stages [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2024, 55 (5): 1375-1383. [翟雨桐, 张彬, 于永浩, 等. 寄主转换对南亚果实蝇不同虫态主要酶活性的影响 [J]. 南方农业学报, 2024, 55 (5): 1375-1383]

Zhang T, Liu L, Zhi JR, *et al*. Copper chaperone for superoxide dismutase FoCCS1 in *Frankliniella occidentalis* may be associated with feeding adaptation after host shifting [J]. *Insects*, 2022, 13 (9): 782-782.

Zhang T, Zhi JR, Zeng G, *et al*. Review of induced plant defenses against the western flower thrip and adaptations by thrips to counter these [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2021, 58 (3): 479-486. [张涛, 郅军锐, 曾广, 等. 西花蓟马与植物互作中的诱导防御与适应性研究进展 [J]. 应用昆虫学报, 2021, 58 (3): 479-486]

Zhang YF. Regulation of Tomato Resistance to *Spodoptera litura* by Cytokinin and Its Glycosylation Modification [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University Master Thesis, 2023. [章忆凡. 细胞分裂素及其糖基化修饰调控番茄对斜纹夜蛾抗性 [D]. 福州: 福建农林大学硕士论文, 2023]

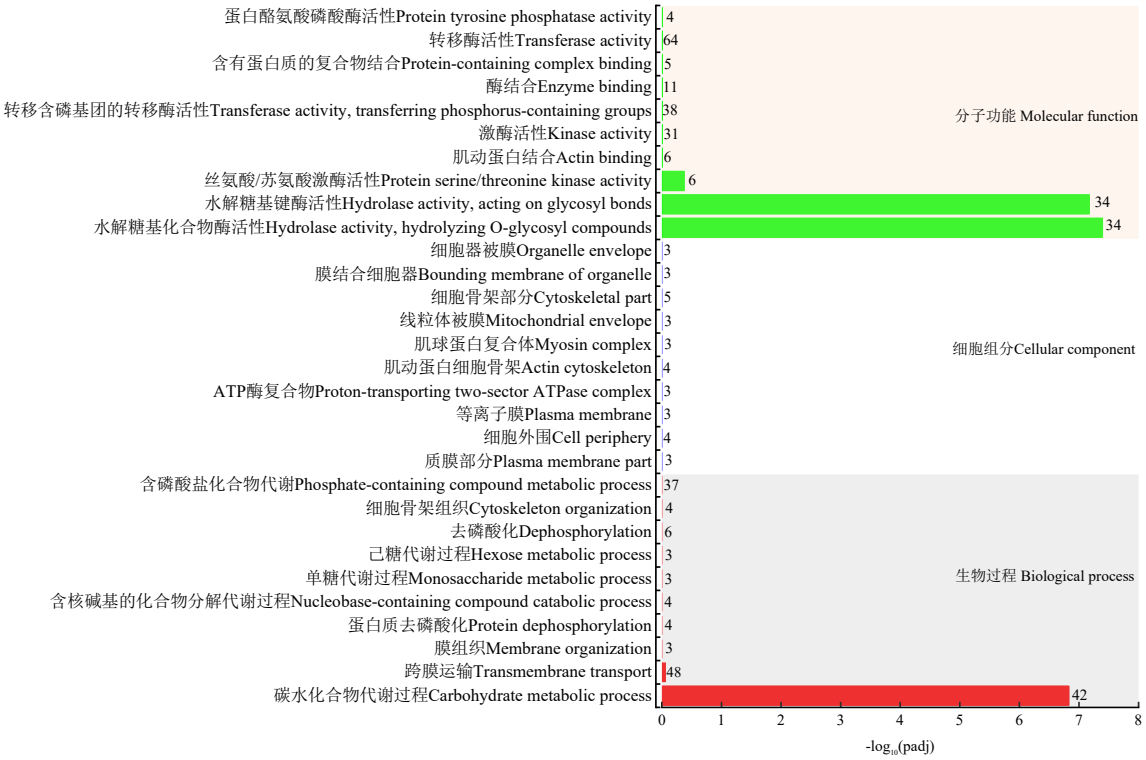
Zhao C, Zhang PJ, Yu LX, *et al*. Advances in the adaption to plant defenses in phytophagous insects [J]. *Acta Entomologica Sinica*. 2019, 62 (1): 124-132. [赵婵, 张蓬军, 余利星, 等. 植食性昆虫适应植物防御反应的研究进展 [J]. 昆虫学报, 2019, 62 (1): 124-132]

Zhao XF. G protein-coupled receptors function as cell membrane receptors for the steroid hormone 20-hydroxyecdysone [J]. *Cell Communication and Signaling*: *CCS*, 2020, 18 (1): 146-136.

Zheng X, Chen Y, Zheng LM, *et al*. Analysis of volatile compounds of pepper plants infected by tomato zonate spot virus and their effects on *Frankliniella occidentalis* [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2018, 50 (11): 111-115. [郑雪, 陈勇, 郑立敏, 等. 番茄环纹斑点病毒侵染辣椒挥发物成分分析及对西花蓟马行为反应影响 [J]. 山东农业科学, 2018, 50(11): 111-115]

Zhou D, Zhi JR, Yue WB, *et al*. Biochemical mechanism of short-term adaptation of digestive enzymes in *Frankliniella occidentalis* to different foods [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2023, 45 (1): 233-238. [周丹, 郅军锐, 岳文波, 等. 西花蓟马消化酶对食物短期适应的生化机制 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (1): 233-238]

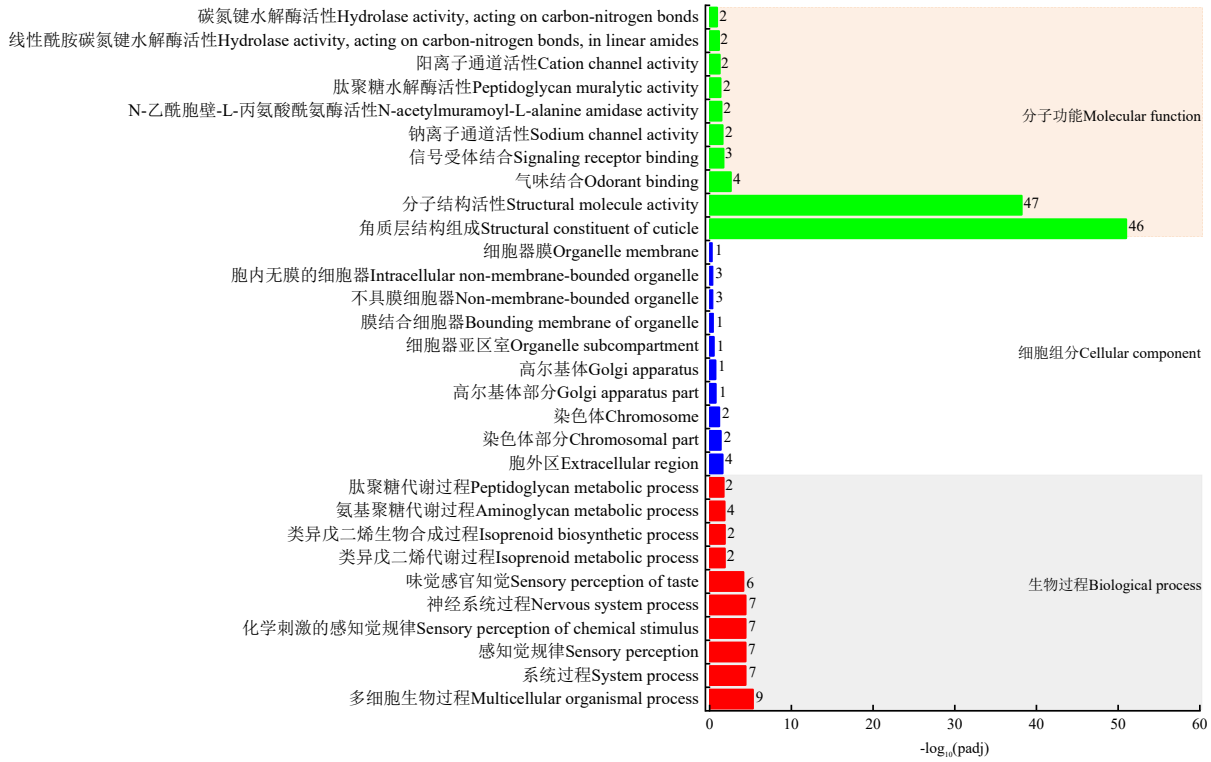
附录：图1 瞬时响应vs对照处理的上调差异表达基因GO富集分析图
图2 瞬时响应vs对照处理的下调差异表达基因GO富集分析图
图3 长时间响应vs对照处理的上调差异表达基因GO富集分析图
图4 长时间响应vs对照处理的下调差异表达基因GO富集分析图
图5 长时间响应vs瞬时响应的上调差异表达基因GO富集分析图
图6 长时间响应vs瞬时响应的下调差异表达基因GO富集分析图
图7 瞬时响应vs对照处理的上调差异表达基因KEGG富集分析图
图8 瞬时响应vs对照处理的下调差异表达基因KEGG富集分析图
图9 长时间响应vs对照处理的上调差异表达基因KEGG富集分析图
图10 长时间响应vs对照处理的下调差异表达基因KEGG富集分析图
图11 长时间响应vs瞬时响应的上调差异表达基因KEGG富集分析图
图12 长时间响应vs瞬时响应的下调差异表达基因KEGG富集分析图
详细数据见网络版增强出版材料（http: //hjkcxb. alljournals. net /）



附图 1　瞬时响应 vs 对照处理的上调差异表达基因 GO 富集分析图

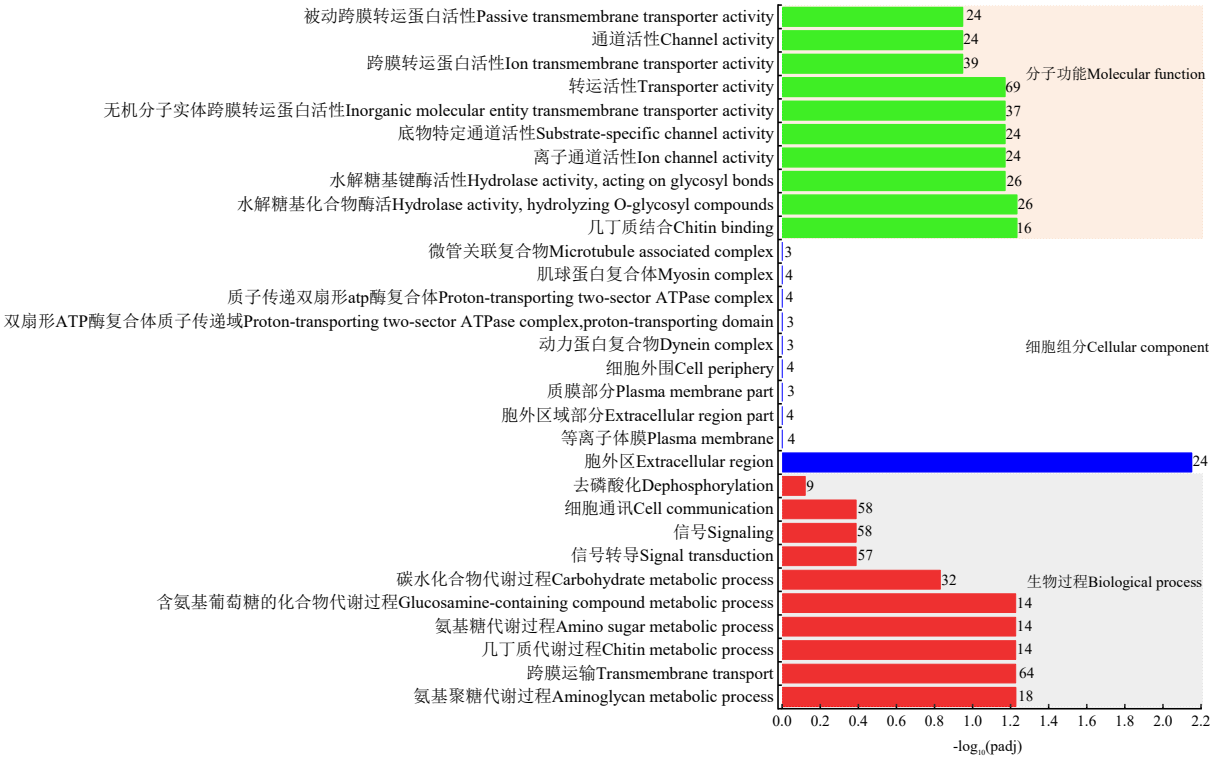
Appendix Fig. 1　GO enrichment analysis of up-regulated differentially expressed genes in Instantaneous response vs Control

注：纵坐标为 GO 功能名称，横坐标为富集显著性水平，用-log10(padj)表示；柱形图上方数据为差异表达基因数目，图 4~图 8 同。Note: The vertical coordinate was the GO function name, and the horizontal coordinate was the enrichment significance level, which was represented by -log10(padj). The number of differentially expressed genes was shown at the top of the bar chart, The same for Fig 4~8.



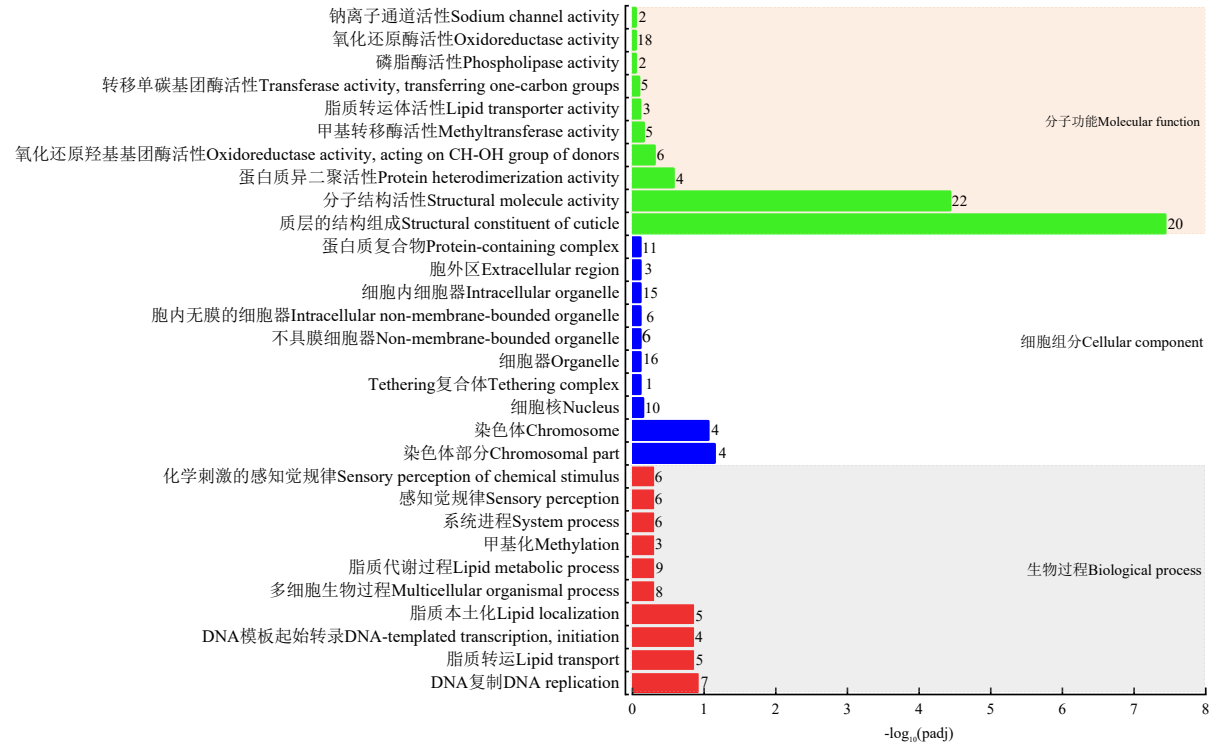
附图 2　瞬时响应 vs 对照处理的下调差异表达基因 GO 富集分析图

Appendix Fig. 2　GO enrichment analysis of down-regulated differentially expressed genes in Instantaneous response vs Control



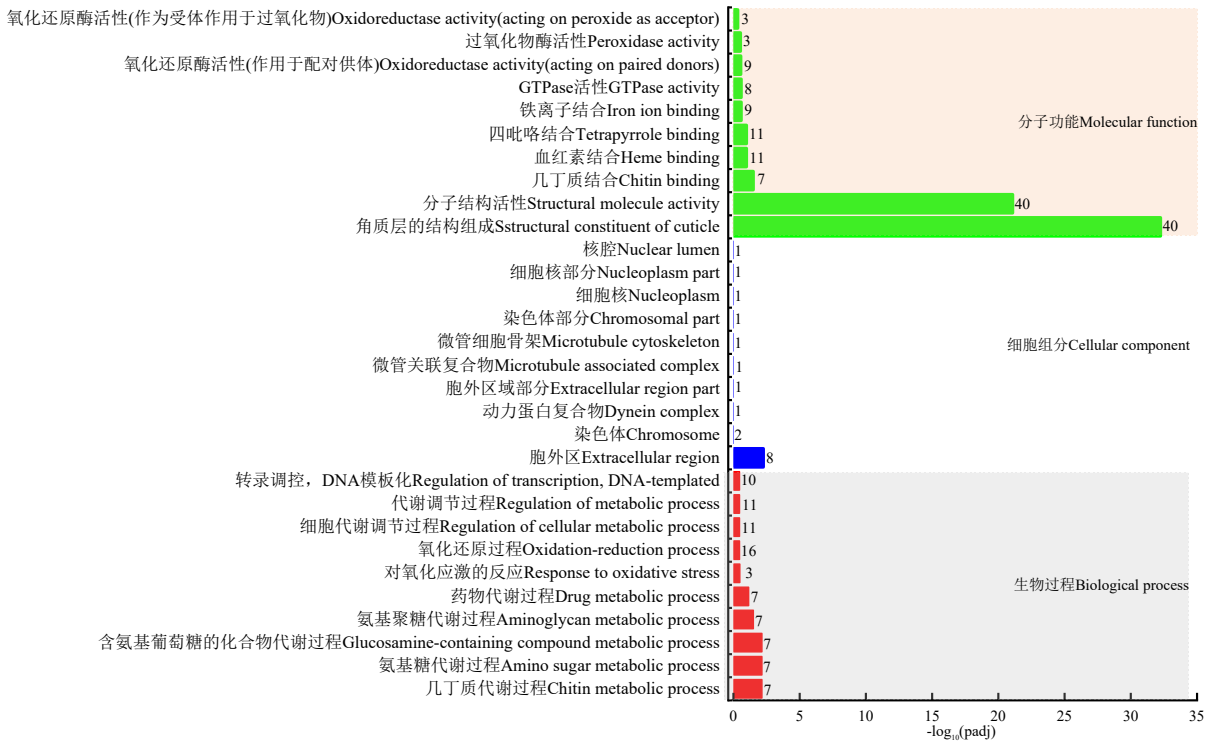
附图 3　长时间响应 vs 对照处理的上调差异表达基因 GO 富集分析图

Appendix Fig. 3　GO enrichment analysis of up-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Control



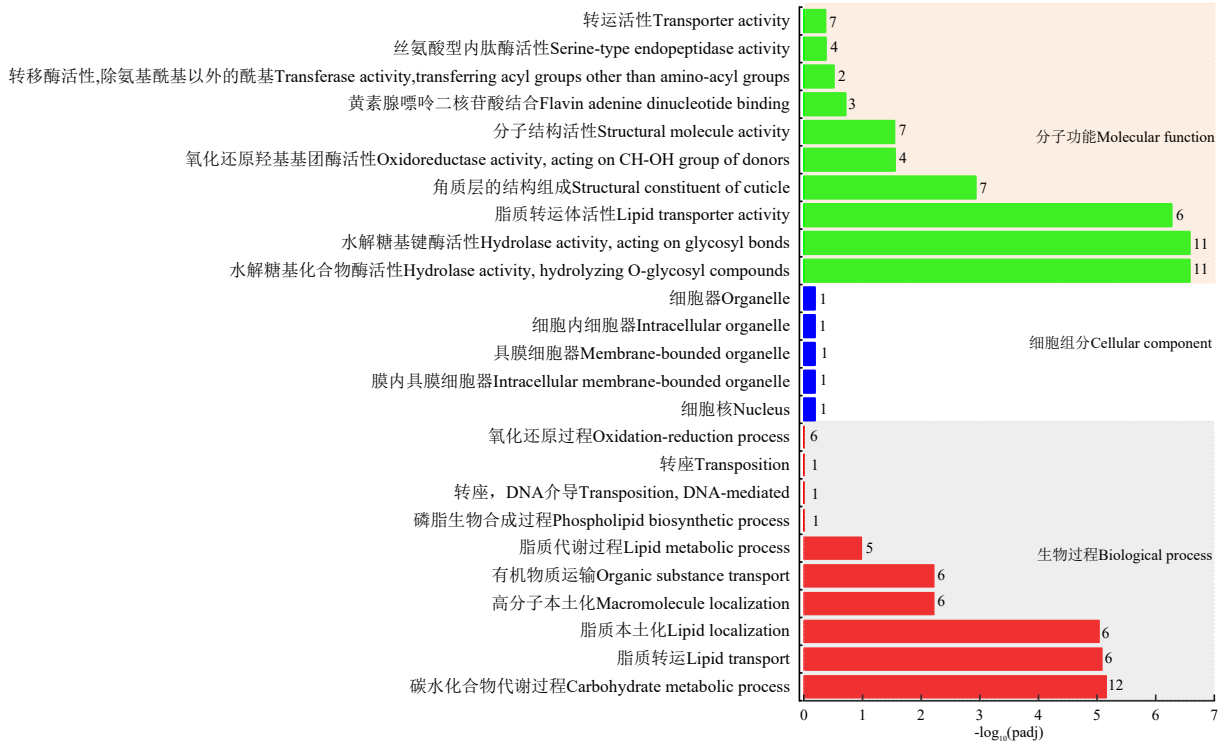
附图 4　长时间响应 vs 对照处理的下调差异表达基因 GO 富集分析图

Appendix Fig. 4　GO enrichment analysis of down-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Control



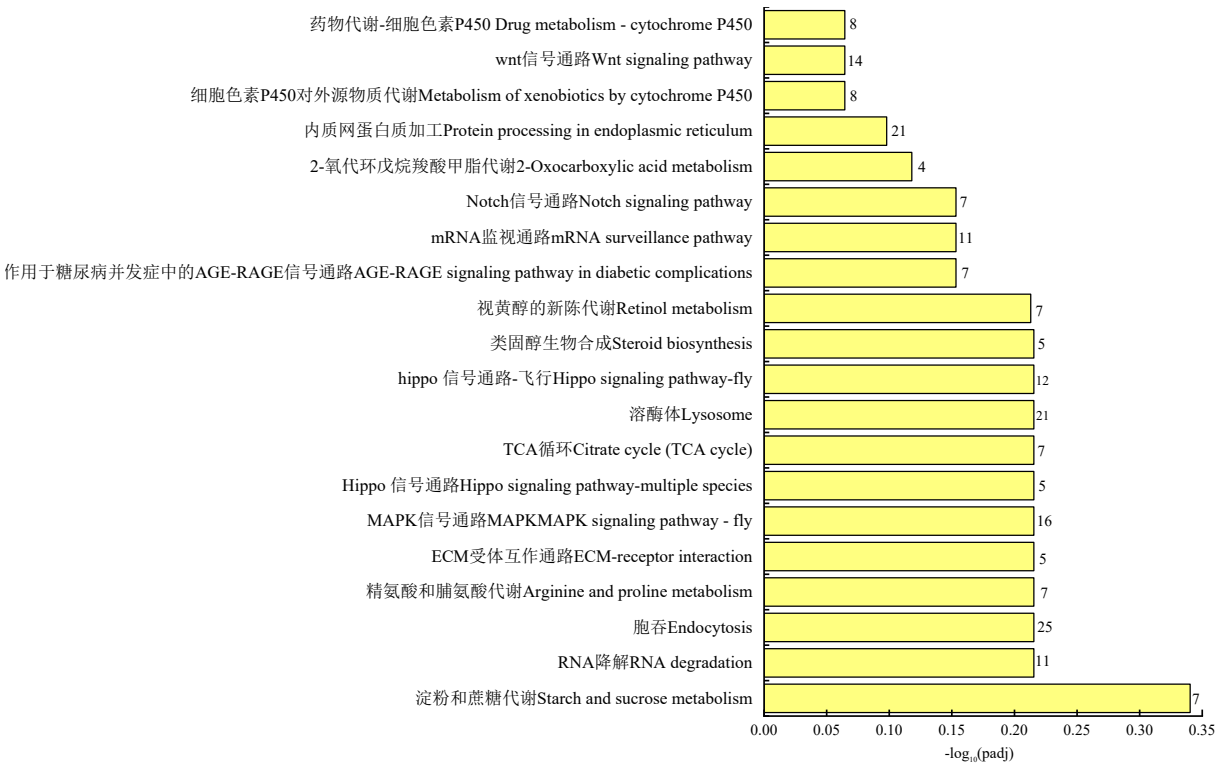
附图 5　长时间响应 vs 瞬时响应的上调差异表达基因 GO 富集分析图

Appendix Fig. 5　GO enrichment analysis of up-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Instantaneous response



附图 6　长时间响应 vs 瞬时响应的下调差异表达基因 GO 富集分析图

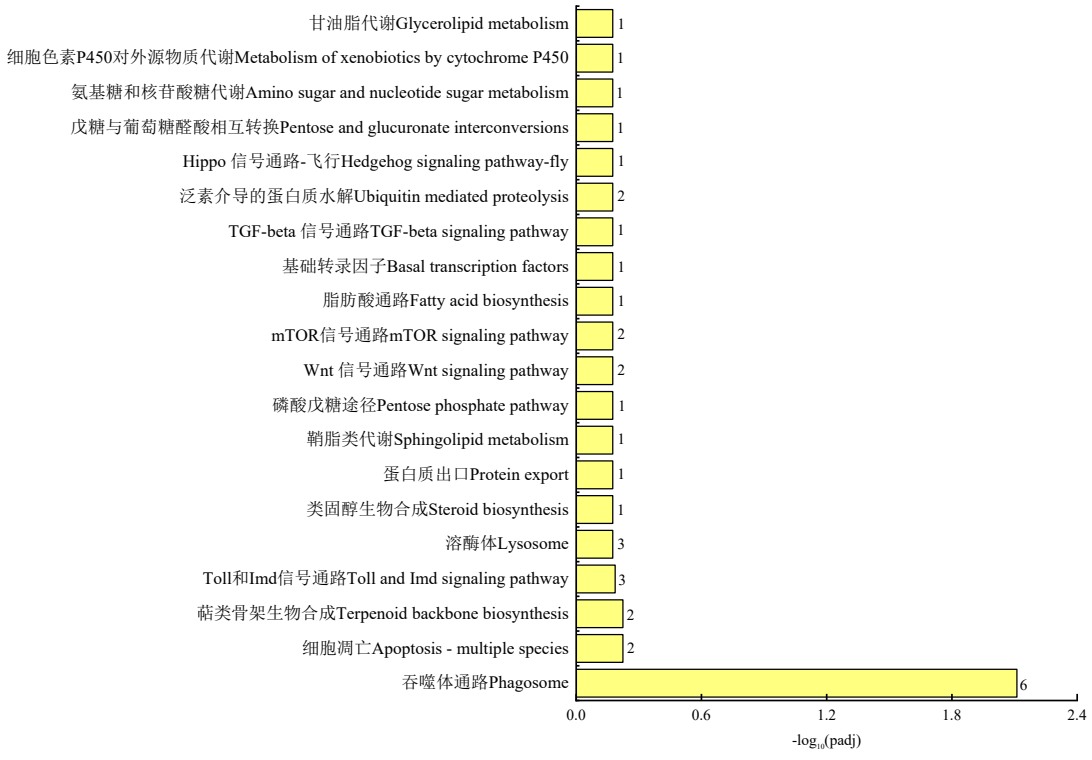
Appendix Fig. 6　GO enrichment analysis of down-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Instantaneous response



附图 7　瞬时响应 vs 对照处理的上调差异表达基因 KEGG 富集分析图

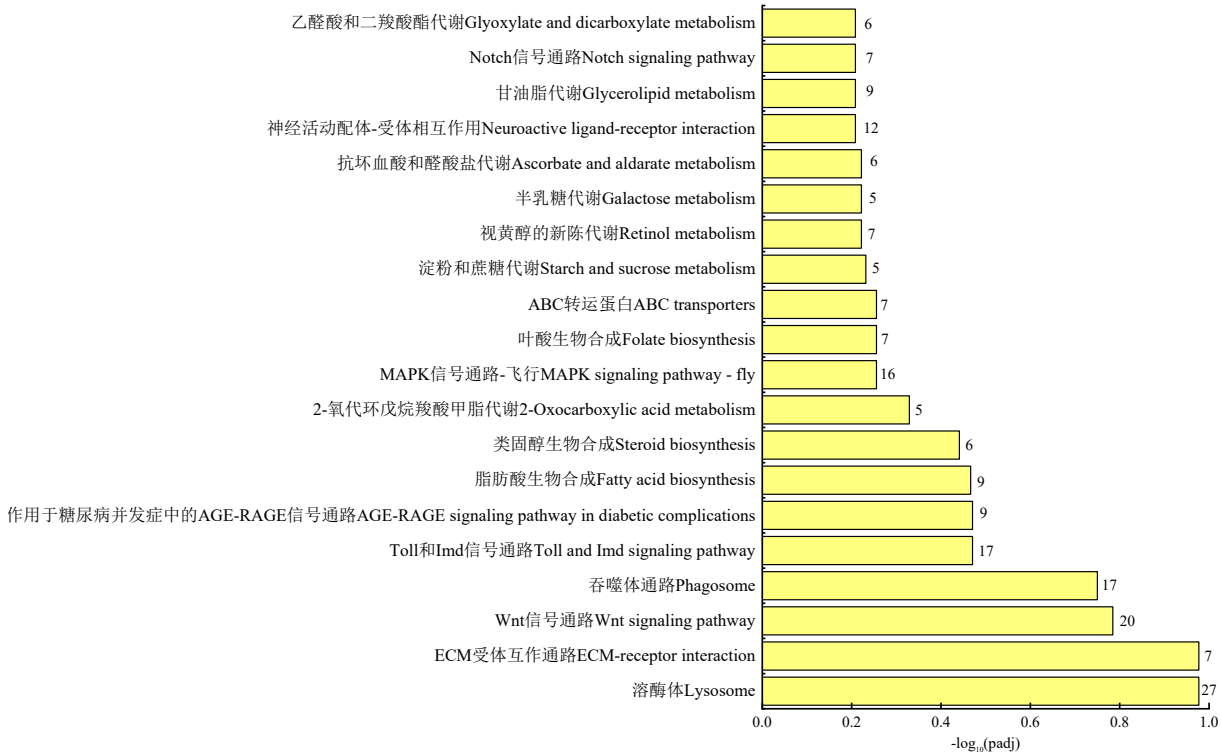
Appendix Fig. 7　KEGG enrichment analysis of up-regulated differentially expressed genes in Instantaneous response vs Control

注：纵坐标为 KEGG 名称，横坐标为富集显著性水平，用-log10(padj)表示；柱形图上方数据为差异表达基因数目，图 10~14 同。Note: The vertical coordinate was the KEGG name, and the horizontal coordinate was the enrichment significance level, which was represented by -log10(padj). The number of differentially expressed genes was shown at the top of the bar chart, The same for Fig 10~12.



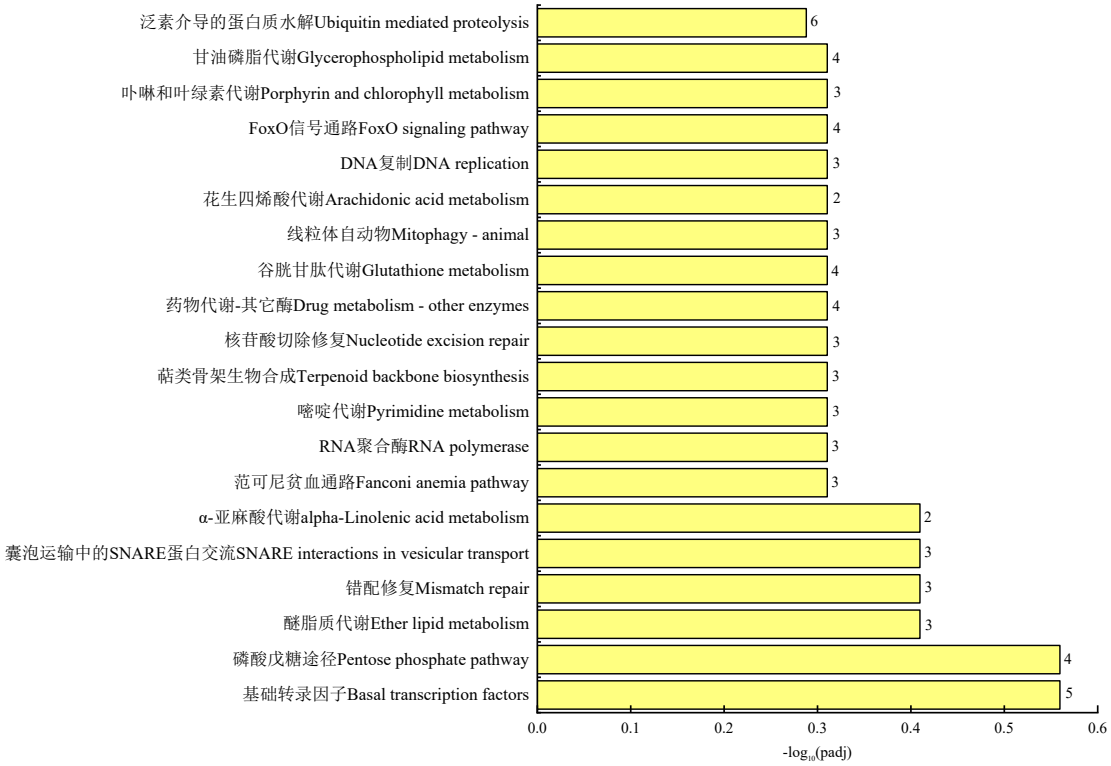
附图 8　瞬时响应 vs 对照处理的下调差异表达基因 KEGG 富集分析图

Appendix Fig. 8　KEGG enrichment analysis of down-regulated differentially expressed genes in Instantaneous response vs Control



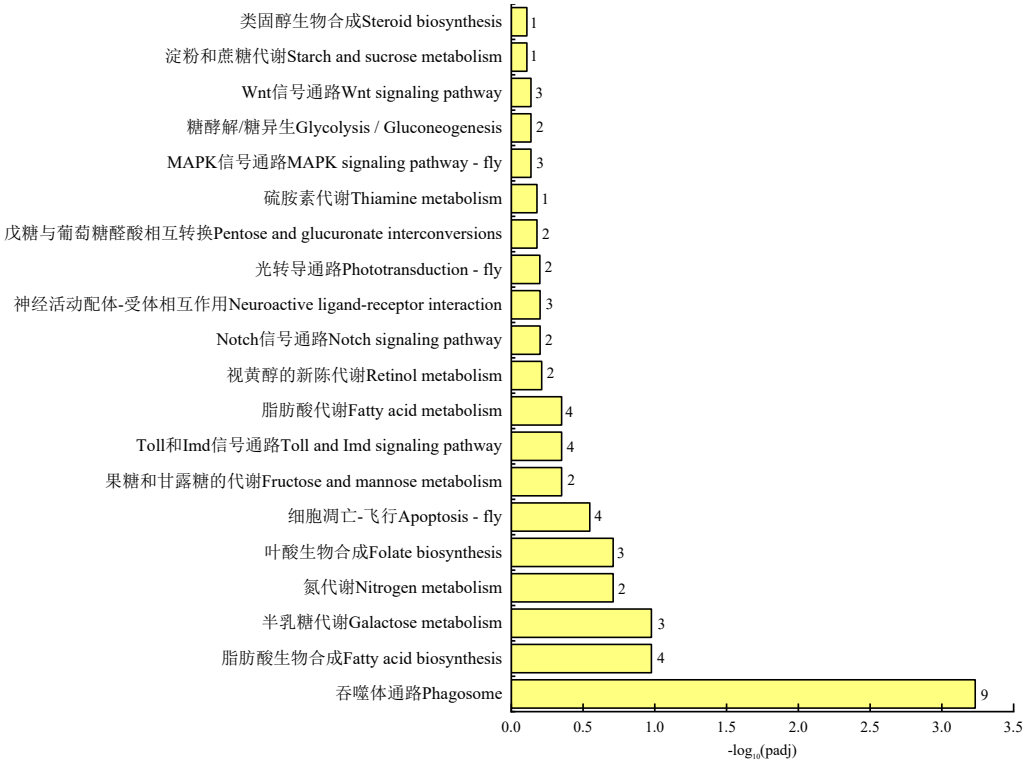
附图 9　长时间响应 vs 对照处理的上调差异表达基因 KEGG 富集分析图

Appendix Fig. 9　KEGG enrichment analysis of up-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Control



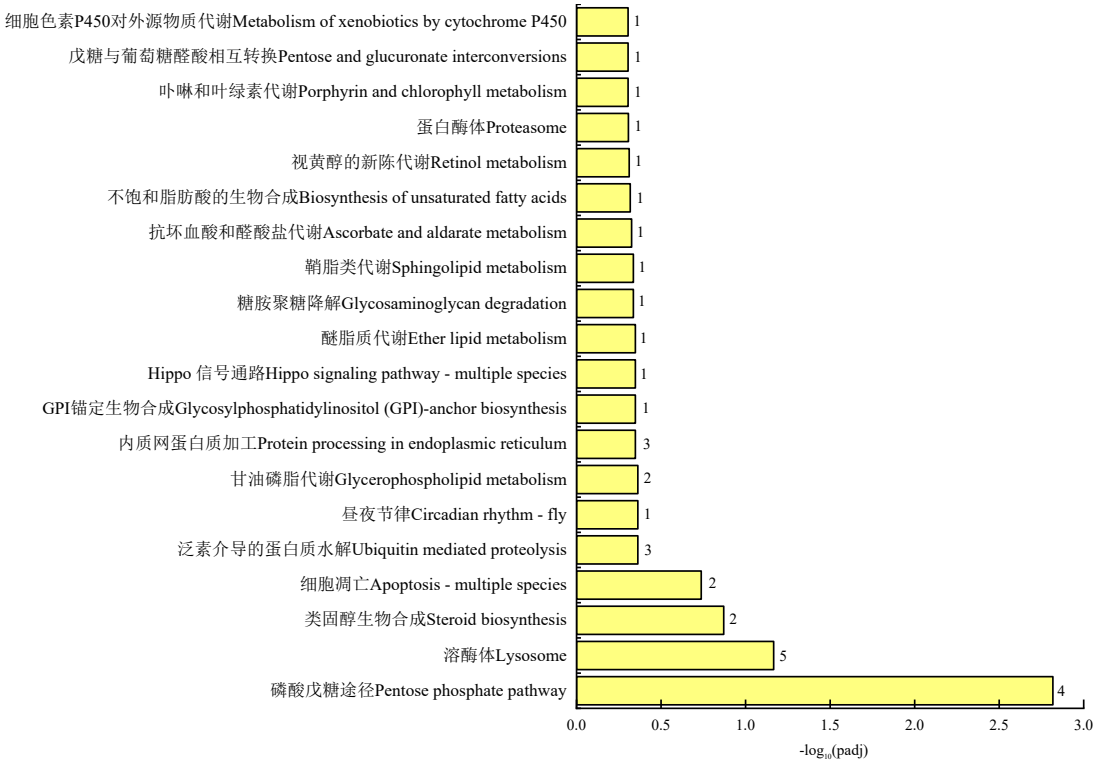
附图 10　长时间响应 vs 对照处理的下调差异表达基因 KEGG 富集分析图

Appendix Fig. 10　KEGG enrichment analysis of down-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Control



附图 11　长时间响应 vs 瞬时响应的上调差异表达基因 KEGG 富集分析图

Appendix Fig. 11　KEGG enrichment analysis of up-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Instantaneous response



附图 12　长时间响应 vs 瞬时响应的下调差异表达基因 KEGG 富集分析图

Appendix Fig. 12　KEGG enrichment analysis of down-regulated differentially expressed genes in Long-term response vs Instantaneous response