

陈 崎,姜晓红,谭 瑶,等. 蓟马取食诱导的苜蓿代谢物变化[J]. 江苏农业科学,2023,51(3):126–132.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.03.019

蓟马取食诱导的苜蓿代谢物变化

陈 崎¹,姜晓红¹,谭 瑶²,爽 爽¹,刘慧杰¹,代 蕊¹,特木尔布和¹,张志强¹

(1. 内蒙古农业大学草原与资源环境学院,内蒙古呼和浩特 010010; 2. 内蒙古农业大学草原昆虫研究中心,内蒙古呼和浩特 010020)

摘要:蓟马是紫花苜蓿的主要害虫之一,严重影响苜蓿的产量和品质,进而影响苜蓿产业的健康发展。以草原 2 号(*Medicago varia* Martin. Caoyuan No. 2)感蓟马品种、草原 4 号(*Medicago sativa* L. Caoyuan No. 4)抗蓟马品种为材料,分别进行牛角花齿蓟马(*Odontothrips loti*)接虫和不接虫处理,利用广泛靶向代谢组学技术,分析蓟马取食诱导的苜蓿代谢物变化,从代谢水平探究蓟马取食引起的苜蓿诱导性防御机制。结果表明,蓟马取食会诱导苜蓿初生代谢物和次生代谢物发生变化。感蓟马品种草原 2 号苜蓿在蓟马取食前后的差异代谢物为 178 个(S-CK vs S-T),而抗蓟马品种草原 4 号苜蓿在蓟马取食前后的差异代谢物为 116 个(R-CK vs R-T),有 60 个差异代谢物在 2 个品种中都受到蓟马取食影响。在共同诱导的代谢物中,主要包括 31 个黄酮类化合物、7 个有机酸及衍生物、7 苯丙素和 5 个氨基酸及衍生物等 12 大类。蓟马取食诱导的代谢物变化主要集中在黄酮类化合物,包括麦黄酮、木樨草素、白杨素、芹菜苷等,说明黄酮类化合物在苜蓿诱导性防御中可能具有重要的作用,可为进一步开展苜蓿抗蓟马诱导性防御提供参考。

关键词:苜蓿;蓟马;代谢物;诱导防御

中图分类号:S433.89 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)03-0126-07

苜蓿属(*Medicago*)植物因其适应性强、产量高及品质好等优点,已成为我国乃至全世界畜牧业和乳业发展的重要物质基础。然而,苜蓿生产中会受到各种生物或非生物胁迫,严重影响苜蓿的产量和品质,进而影响苜蓿产业的健康发展。对苜蓿害虫的研究报道显示,苜蓿害虫共计 297 种^[1],其中蓟马已经成为苜蓿生产的主要害虫之一^[2]。蓟马通过取食绿色植物的叶、茎、果实和(或)花粉并注入破坏性病毒,导致植物生长受阻、产量下降,并严重影响植物产量^[3]。调查发现,在我国苜蓿总产区,大部分苜蓿蓟马虫害发生率在 70% 以上,最高可达 100%^[4],蓟马每年造成约 10%~30% 的产量损失^[5]。然而,由于蓟马高度杂食性及其复杂的生活方式,其防治成为农牧业生产中的难题。

在植物与草食性昆虫的长期“斗争”中,植物形成了一套有效的动态防御策略,包括组成型防御策略和诱导型防御策略^[6]。与组成型防御相比,诱导

型防御在植物体内更常见,在昆虫没有取食植物时,诱导抗性能量利用效率更高,对植物造成的代谢负担更小,是更为经济有效的防御机制^[7]。植物被昆虫取食后产生的诱导型防御又包括直接防御和间接防御^[8]。研究发现,昆虫取食会导致寄主某些初生代谢物和次生代谢物的积累。初生代谢物主要包括氨基酸、核苷酸、脂质和糖类^[9]。次生代谢物主要包括黄酮类、单宁类、酚类、萜类和生物碱^[10]。王小珊研究发现,在蓟马不同虫口压力下,抗感苜蓿中总酚、总皂苷、木质素和总黄酮的含量均发生显著变化^[11]。Cao 等探究不同抗性苜蓿品种对蓟马危害的生理生化响应,得出蓟马危害后显著提高了 3 个品种的可溶性糖(SS)、游离脯氨酸(Pro)、黄酮、单宁和 H₂O₂ 含量,显著降低了多酚氧化酶(PPO)和超氧化物歧化酶(SOD)活性($P < 0.05$)^[2]。Tu 等通过转录测序发现,蓟马侵染能够诱导类黄酮物质生物合成基因、 β -丙氨酸代谢及水杨酸代谢途径相关基因的表达,进而产生诱导抗性^[12]。然而,诱导性化学物质的变化随昆虫及寄主的不同而变化^[13-14]。笔者所在课题组前期以草原 2 号、草原 4 号苜蓿开展抗蓟马机制研究,从形态结构、物理防御等角度探究草原 4 号的组成型防御机制^[15],而对于蓟马取食苜蓿后,苜蓿自身产生的诱导性防御机制的研究尚未深入开展,国内外也无相

收稿日期:2022-04-28

基金项目:国家自然科学基金(编号:32160333、32060388);内蒙古自然科学基金(编号:NJZY20043)。

作者简介:陈 崎(1999—),女,内蒙古乌拉特前旗人,硕士研究生,主要从事草学方面的研究。E-mail:ndcq@emails.imau.edu.cn。

通信作者:张志强,博士,副教授,硕士生导师,主要从事牧草种质资源与品种选育研究。E-mail:zhangzq1989@imau.edu.cn。

关报道。

草原 2 号 (*M. varia* Martin. Caoyuan No. 2) 感蓟马品种 (虫情指数为 0.901)、草原 4 号 (*M. sativa* L. Caoyuan No. 4) 抗蓟马品种为材料 (虫情指数为 0.334)^[16], 分别进行牛角花齿蓟马 (*Odontothrips loti*) 接虫和不接虫处理, 利用广泛靶向代谢组学技术, 分析蓟马取食诱导的苜蓿代谢物变化, 从代谢水平探究蓟马取食引起的苜蓿诱导性防御机制, 丰富植物诱导性抗虫理论。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

本研究于 2019 年在内蒙古农业大学草地资源教育部重点实验室进行。供试苜蓿材料为草原 2 号、草原 4 号苜蓿, 供试虫源为实验室饲养的牛角花齿蓟马成虫。在人工气候室种植草原 2 号、草原 4 号苜蓿各 20 盆, 每盆 3 株, 昼夜平均气温分别控制在 (30 ± 5) 、 (20 ± 5) °C; 昼夜相对湿度控制在 $(55 \pm 5)\%$ 、 $(70 \pm 5)\%$, 保证所有材料生长环境一致。待苜蓿生长 60 d 后, 进行蓟马接种, 分别记为草原 2 号接种蓟马 (2-T)、草原 4 号接种蓟马 (4-T)、草原 2 号未接种蓟马 (2-CK)、草原 4 号未接种蓟马 (4-CK)。选择长势一致的牛角花齿蓟马成虫, 在苜蓿植株上进行接种, 每盆 50 头, 并用防虫网罩住。接种 7 d 后, 选取上述材料相同部位的叶片, 送北京百迈克生物科技有限公司进行广泛靶向代谢组分析, 3 次重复。

1.2 代谢组分析

用于代谢组学分析的样品处理、提取和代谢物检测均在北京百迈克生物科技有限公司按照其标准化程序进行。正离子模式: 流动相 A: 0.1% 甲酸水溶液; 流动相 B: 0.1% 甲酸乙腈溶液; 负离子模式: 流动相 A: 0.1% 甲酸水溶液; 流动相 B: 0.1% 甲酸乙腈溶液, 进样体积为 1 μ L。

质谱条件: 在采集软件 [MassLynx V4.2, 沃特世科技 (上海) 有限公司] 的控制下, 沃特世 Xevo G2-XS QToF 高分辨质谱仪在全信息串联质谱模式下采集质谱数据。在每个数据采集循环中, 可以同时的低碰撞能量 (2 V) 和高碰撞能量 (10~40 V), 以 0.2 s 扫描频率进行双通道数据采集。ESI 离子源参数如下: 毛细管电压: 2 000 V (正离子模式) 或 -1 500 V (负离子模式); 锥孔电压: 30 V; 反吹气流速: 50 L/h; 脱溶剂流速: 800 L/h; 离子源温度: 150 °C;

脱溶剂气温度 500 °C^[17]。

1.3 代谢组数据分析

利用软件 Analyst 1. 6. 3 (AB SCIEX, Ontario, Canada) 对质谱数据进行处理。在获得不同样本中代谢物的质谱分析数据后, 按峰面积对所有物质的质谱峰进行积分, 并对不同样品中相同代谢物的质谱峰进行积分校正。缺失值被认为低于检测限, 并用最小记录值进行估算。离子强度通过对数转换归一化, 代谢物丰度使用 Dunnett 检验计算, 多重检验由 FDR 控制。使用正交信号校正偏最小二乘判别分析 (OPLS-DA) 和投影中的变量重要性投影 (VIP) 来获得控制和蓟马感染之间的最大差异。VIP > 1.0 的代谢物被认为是用于群体区分的差异代谢物。KEGG 数据库用于注释和显示差异代谢物。其他分析包括主成分分析 (PCA) 和通路富集, 是通过使用 R 完成的^[18]。

2 结果与分析

2.1 样本质控分析

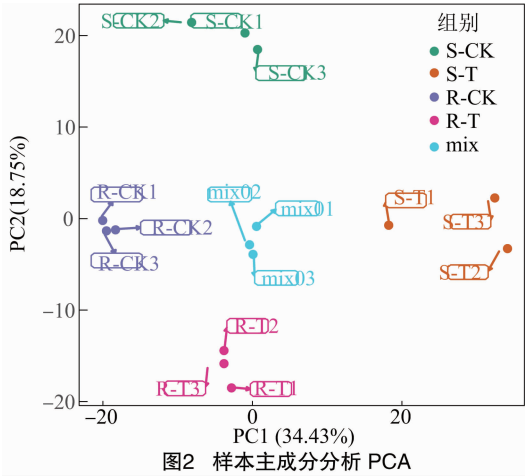
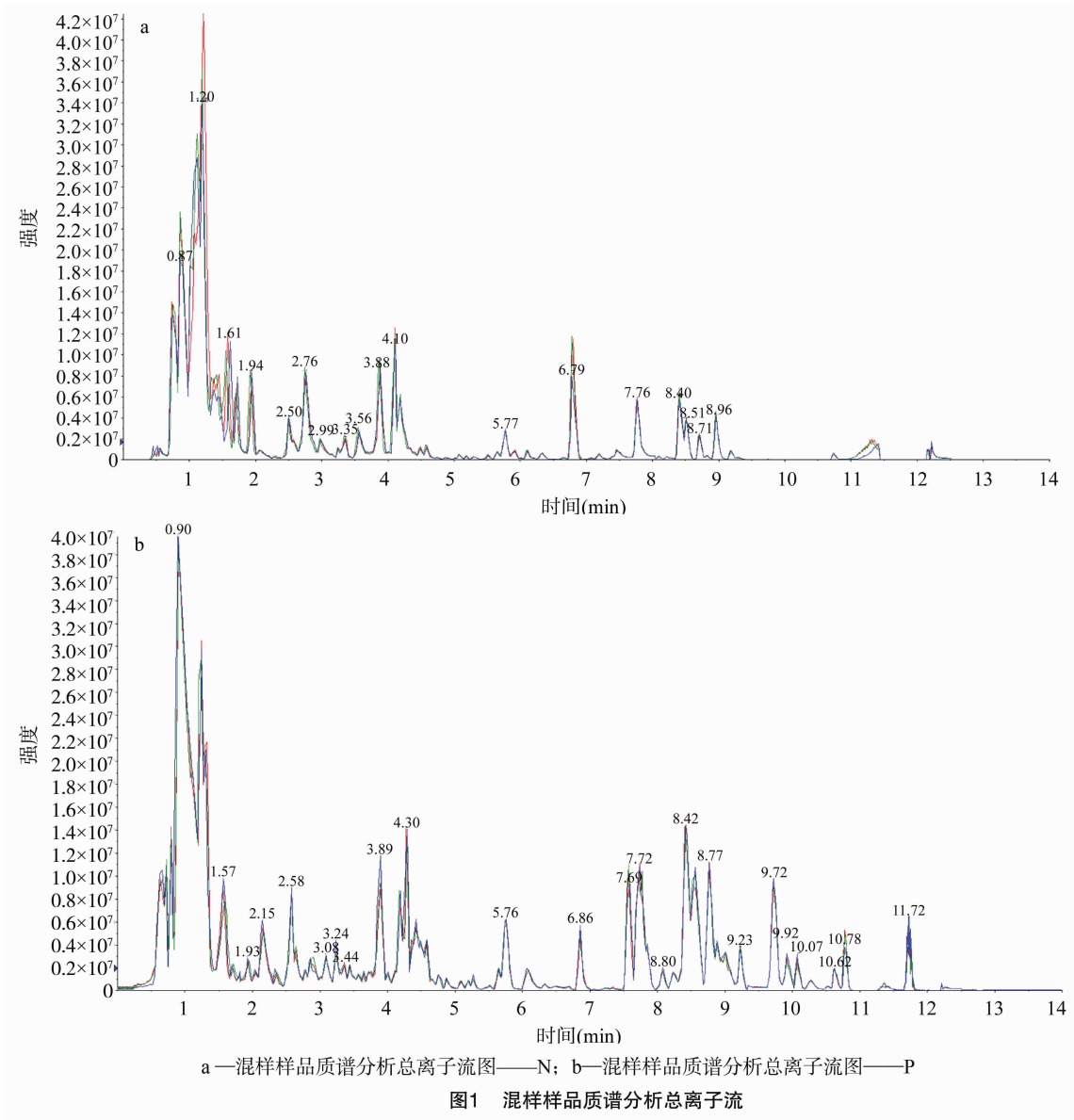
通过混合所有样本提取物制备质控样品, 并用于在相同处理方法下分析样本的重复性。本试验在每 10 个检测分析样本中插入 1 个质控样本, 结果 (图 1) 表明, 代谢物检测到的总离子流曲线重叠性高, 表明质谱在不同时间检测同一样品时, 信号稳定性好。

2.2 总体样本主成分分析

为了解各组样本之间的总体代谢差异以及组内样本之间的变异度, 对样本进行 PCA 分析。如图 2 所示, 第 1 主成分 (PC1)、第 2 主成分 (PC2) 共解释了样品之间 53.18% 的差异。同时, 4 个不同处理之间分离明显, 同一处理的 3 个重复聚在一起, 表明代谢物在组间变化明显, 组内重复较好。

2.3 正交偏最小二乘判别分析 (OPLS-DA)

虽然主成分分析可以有效地提取主要信息, 但对相关性较小的变量不敏感。正交偏最小二乘判别分析可解决这一问题。与 PCA 相比, OPLS-DA 可以将 *X* 矩阵信息分解成与 *Y* 有关的信息和无关的信息, 通过清除无关差异的方法来筛选差异变量, 以最大限度地区分各组, 更容易筛选差异代谢物。由图 3 可得, R-CK_vs_R-T 的 Q^2 为 0.884; S-CK_vs_R-CK 的 Q^2 为 0.923; S-CK_vs_S-T 的 Q^2 为 0.888; S-T_vs_R-T 的 Q^2 为 0.886。不同组间的 Q^2 均大于 0.5, 接近或高于 0.9, 说明所构

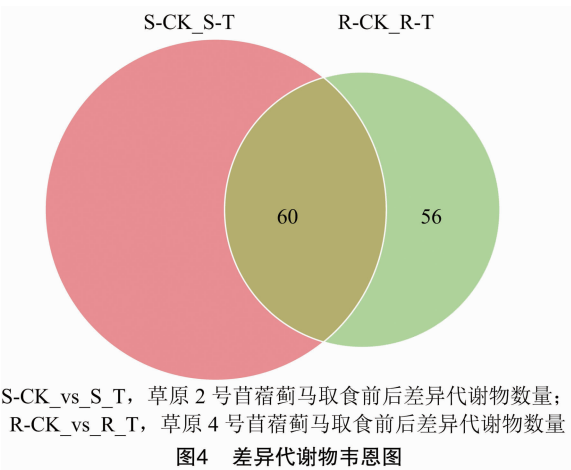
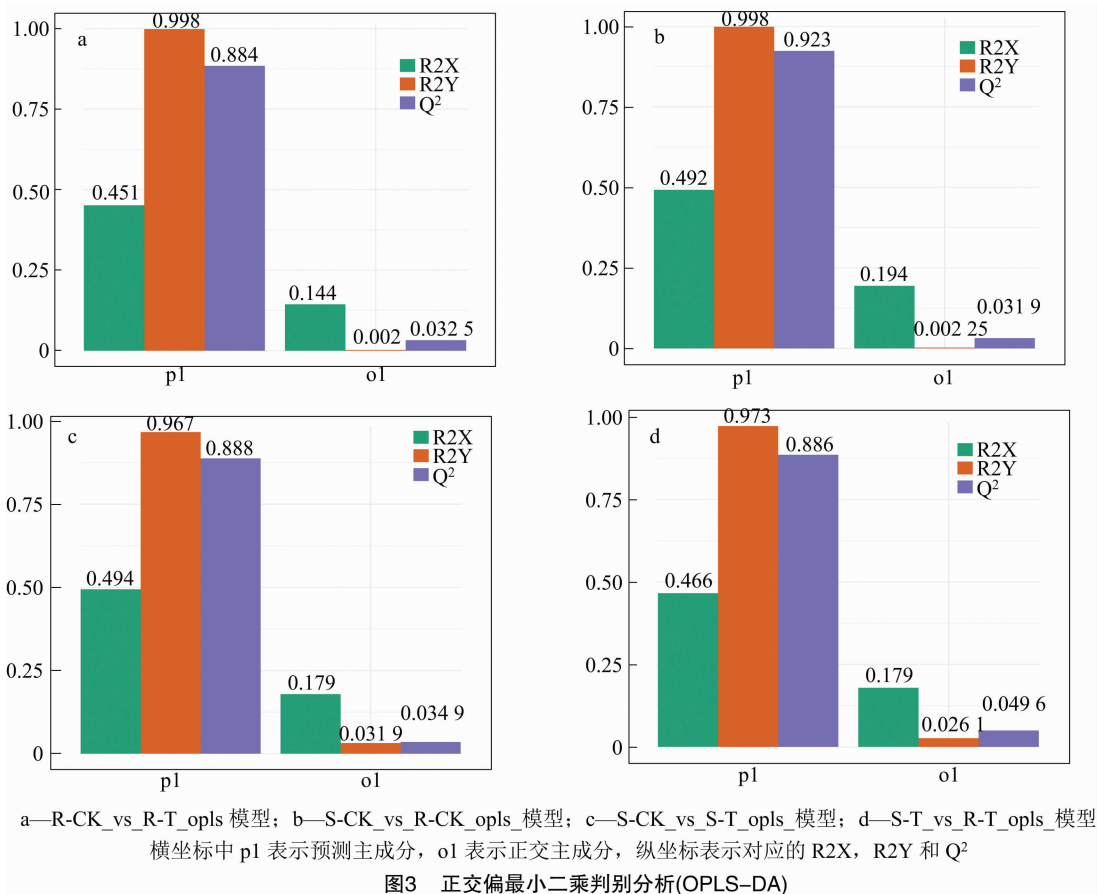


2.4 蓟马取食诱导的首蓿差异代谢物筛选

基于正交偏最小二乘判别分析的结果,利用获得的 OPLS - DA 模型的变量重要性投影筛选差异代谢物。结果发现,草原 2 号首蓿在蓟马取食前后的差异代谢物为 178 个(S - CK vs S - T),而草原 4 号首蓿在蓟马取食前后差异代谢物为 116 个(R - CK vs R - T)。其中,有 60 个差异代谢物在 2 个品种中都受到蓟马取食影响(图 4)。为了进一步分析蓟马取食对首蓿代谢物影响的普遍规律,探究首蓿诱导性抗蓟马代谢调控机理,笔者所在课题组对这 60 个差异代谢物进行进一步分析。

通过对共同诱导表达的 60 个差异代谢物的 KEGG 功能注释(表 1)发现,包括生物碱、氨基酸及衍生物、核苷酸及衍生物、有机酸及衍生物、黄酮

建的模型是有效或出色的模型,可用于后续的差异分析。



4 个化合物在抗虫品种和感虫品种中均表现为下调, 只有柚皮苷、芸香柚皮苷和阿福豆苷 3 个化合物在 S-CK_vs_S-T 表现为下调, 而在 R-CK_vs_R-T 表现为上调。此外, 7 个有机酸及衍生物和 7 个苯丙素在抗虫品种和感虫品种中均表现为上调; 5 个氨基酸及衍生物中, *N*-苯乙酰基-*L*-谷氨酰胺、苯乙酰甘氨酸等含苯环的氨基酸表现为上调, 谷胱甘肽还原型、3-*N*-甲基-*L*-组氨酸及 γ -*L*-谷氨酸-*L*-半胱氨酸等与谷胱甘肽代谢相关的氨基酸及衍生物则下调(表 1)。

3 讨论与结论

植物的诱导型防御是植物对病虫的一种重要防御反应, 近年来, 也受到更多的重视, 并从生理生化、代谢调控、生态调控、分子机制等方面取得了系列进展^[19-20]。随着生物技术的发展, 通过组学技术开展植物抗虫机制研究的相关报道逐年增多^[21-22]。代谢组学可以对某一生物体或细胞在特定生理时期的所有低分子量代谢产物进行定性和定量分析。本研究采用广泛靶向代谢组学技术, 探究蓟马取食引起的苜蓿诱导性代谢防御反应。

类、吲哚及衍生物、苯丙素、花青素、多酚、酚胺、醌类等 12 大类。其中主要集中在黄酮类化合物(图 5), 包括黄酮、黄酮类、黄烷酮、黄酮醇和异黄酮, 共有 31 个, 约占 51%, 其次为有机酸及衍生物、苯丙素及氨基酸及衍生物, 分别占 11%、11% 和 8%。

在 31 个黄酮类化合物中, 与麦黄酮、槲皮素和木樨草素等相关的 24 个代谢物蓟马取食以后整体表现为上调, 而与白杨素、芹菜苷和芒柄花苷相关的

表 1 蓟马取食诱导的苜蓿差异代谢物

物质类别	物质	S - CK_vs_ST			R - CK_vs_R - T		
		VIP	Fold_Change	类型	VIP	Fold_Change	类型
生物碱	对香豆酰五羟色胺己糖苷	1.04	2.01	上调	1.41	3.38	上调
	阿魏酰五羟色胺	1.36	3.69	上调	1.32	3.00	上调
氨基酸及衍生物	α -茄碱	1.01	0.00	下调	1.12	7.38	上调
	<i>N</i> -苯乙酰基- <i>L</i> -谷氨酰胺	1.38	7.81	上调	1.48	2 023.70	上调
	谷胱甘肽还原型	1.24	0.38	下调	1.37	0.20	下调
	3- <i>N</i> -甲基- <i>L</i> -组氨酸	1.27	0.25	下调	1.29	0.44	下调
	γ - <i>L</i> -谷氨酸- <i>L</i> -半胱氨酸	1.15	0.38	下调	1.25	0.35	下调
	苯乙酰甘氨酸	1.31	5.50	上调	1.49	22 925.93	上调
核苷酸及衍生物	8-羟基-2-脱氧鸟苷	1.42	1 559.26	上调	1.30	2.21	上调
有机酸及衍生物	4- <i>O</i> -咖啡酰奎宁酸	1.42	8 659.26	上调	1.49	3 970.37	上调
	1- <i>O</i> -对-香豆酰奎尼酸	1.42	417.04	上调	1.49	1 507.41	上调
	对香豆酰奎尼酸 <i>O</i> -芸香糖苷衍生物	1.13	2.58	上调	1.49	492.22	上调
	丁香酰己糖苷	1.39	4.98	上调	1.46	3.08	上调
	4-胍基丁酸	1.32	4.94	上调	1.38	2.03	上调
	邻甲氧基苯甲酸	1.31	4.04	上调	1.39	9.06	上调
	2'-乙酰毛蕊花糖苷	1.31	3.14	上调	1.49	1 688.89	上调
	柚皮素 7- <i>O</i> -新橘皮糖苷(柚皮苷)	1.01	0.35	下调	1.26	2.36	上调
	圣草酚	1.37	2.99	上调	1.47	3.31	上调
	7-氧甲基圣草酚	1.34	8.09	上调	1.41	4.78	上调
黄烷酮	乔松素	1.38	1 517.78	上调	1.48	1 244.44	上调
	异甘草素	1.37	5.54	上调	1.43	9.51	上调
	甘草素	1.28	4.42	上调	1.41	5.39	上调
	紫铆因	1.37	8.12	上调	1.46	8.97	上调
	白杨素 <i>O</i> -己糖苷	1.31	0.25	下调	1.42	0.39	下调
	木樨草素 <i>O</i> -芥子酰己糖苷	1.09	2.20	上调	1.02	2.26	上调
	白杨素 5- <i>O</i> -己糖苷	1.34	0.23	下调	1.36	0.37	下调
	苯甲酰麦黄酮	1.42	937.78	上调	1.49	707.41	上调
	麦黄酮 4'- <i>O</i> -丁香醇醚	1.39	11.72	上调	1.49	3 692.59	上调
	麦黄酮 4'- <i>O</i> -愈创木基甘油醚	1.42	5.95	上调	1.49	11.07	上调
黄酮	木樨草素	1.13	2.01	上调	1.37	3.27	上调
	7,4'-二羟基黄酮	1.40	8.49	上调	1.43	14.81	上调
	芸香柚皮苷	1.42	0.00	下调	1.39	2.52	上调
	高丽槐素	1.30	4.95	上调	1.40	12.25	上调
	羟基芫花素	1.39	3.85	上调	1.08	2.12	上调
	桃苷元	1.32	11.58	上调	1.49	2 755.56	上调
	杜鹃素	1.19	32.19	上调	1.48	787.04	上调
	芹菜苷	1.13	0.34	下调	1.18	0.48	下调
	黄酮醇	1.36	8.29	上调	1.34	5.83	上调
	异鼠李素	1.29	6.06	上调	1.44	675.93	上调
黄酮醇	3,7-二- <i>O</i> -甲基槲皮素	1.42	4 814.81	上调	1.49	1 918.52	上调
	阿福豆苷	1.02	0.00	下调	1.12	6.78	上调
	大豆苷元	1.38	8.53	上调	1.44	15.38	上调
	芒柄花素	1.25	9.77	上调	1.28	6.39	上调
	毛蕊异黄酮	1.26	6.73	上调	1.46	4.99	上调
	鹰嘴豆素	1.03	2.82	上调	1.16	3.85	上调
	黄豆黄素	1.26	6.33	上调	1.46	5.05	上调
	芒柄花苷	1.32	0.45	下调	1.49	0.30	下调
	吡啶及衍生物	1.27	2.19	上调	1.44	2.68	上调
	苯丙素	1.30	3.39	上调	1.49	2 940.74	上调
苯丙素	阿魏酰香豆素	1.39	4.32	上调	1.47	4.37	上调
	丁香醛	1.29	5.71	上调	1.46	3.23	上调
	二芥子酰葡萄糖苷	1.40	2.44	上调	1.35	2.39	上调
	松脂醇						

表 1(续)

物质类别	物质	S - CK_vs_ST			R - CK_vs_R - T		
		VIP	Fold_Change	类型	VIP	Fold_Change	类型
花青素	美迪紫檀素	1.34	2.09	上调	1.30	14.35	上调
	香豆雌酚	1.39	10.59	上调	1.33	17.05	上调
	肉桂酸	1.16	0.46	下调	1.48	0.43	下调
	芍药色素双葡萄糖苷	1.40	3.21	上调	1.29	2.09	上调
多酚	表没食子酸儿茶素	1.36	2.59	上调	1.49	1 392.59	上调
醌类	大黄酸	1.29	4.92	上调	1.48	1 681.48	上调
酚胺	N - 对香豆酰基腐胺	1.07	0.13	下调	1.00	2.57	上调
其他	1,4 - 环己二酮	1.40	4.07	上调	1.49	8 192.59	上调

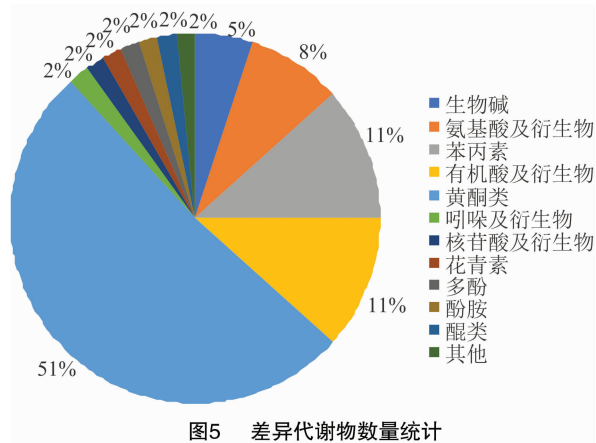


图5 差异代谢物数量统计

无论是抗虫材料还是感虫材料,昆虫取食都会诱导代谢物或相关基因发生变化,但感虫品种变化更多^[12]。本研究中原草 2 号(感虫)苜蓿在蓟马取食前后差异代谢物 178 个(S - CK vs S - T),而抗性材料草原 4 号(抗虫)苜蓿在蓟马取食前后差异代谢物 116 个(R - CK vs R - T),说明同抗蓟马品种相比,感蓟马品种受蓟马取食诱导的代谢变化更敏感。

研究发现,昆虫取食植物诱导初生代谢物和次生代谢物变化,包括糖类、氨基酸、有机酸、黄酮类、酚类和单宁等^[23-24]。为了进一步分析蓟马取食对苜蓿代谢物影响的普遍规律,探究苜蓿诱导性抗蓟马代谢调控机制,笔者所在课题组对蓟马取食引起的抗蓟马品种和感蓟马品种共同变化的 60 个差异代谢物进行分析。KEGG 功能注释发现差异代谢物主要包括黄酮类、生物碱、氨基酸及衍生物、有机酸及衍生物和苯丙素等 12 大类。

众多报道发现,次生代谢物在诱导性防御中更重要^[25-28]。本研究 78% 的次生代谢物大多都表现为上调。Burghardt 等研究发现,黄酮含量的显著提升与抗虫相关^[29]。本研究也发现,蓟马诱导取食代谢物变化也主要集中在黄酮类化合物,说明黄酮

类化合物在苜蓿诱导性防御中具有重要作用。研究报道麦黄酮及其衍生物在禾本科植物的抗虫性中有重要的作用^[30-31]。本研究中发现,3 个麦黄酮相关的化合物均显著上调,说明麦黄酮可能参与了苜蓿的诱导性防御。Bouaziz 等研究发现,木樨草素对昆虫取食植物没有影响^[32]。但本研究中 2 个与木樨草素相关的代谢物都上调,推测木樨草素也参与了苜蓿的诱导性抗虫。此外,本研究发现 2 个与白杨素相关的代谢物和 1 个芹菜苷无论在抗蓟马品种和感蓟马品种中都表现为下调,在其他研究中暂无相关报道,推测白杨素与芹菜苷可作为苜蓿抗蓟马研究的候选代谢物。

生物碱在植物抗虫中发挥重要作用^[33]。张文辉等研究发现,生物碱中的茄碱能够组织马铃薯甲虫取食^[34]。本试验结果显示,蓟马取食诱导草原 2 号和草原 4 号中 α - 茄碱、对香豆酰五羟色胺己糖苷、阿魏酰五羟色胺 3 种生物碱含量均上升,推测生物碱也不利于蓟马的生长发育。

除了次生代谢物,可溶性糖、氨基酸和蛋白质等初生代谢物在植物诱导性防御中也发挥着重要的作用^[35-36]。本研究发现除氨基酸及衍生物之外的酸类均表现为上调,说明昆虫取食可能导致酸的增加。谷胱甘肽及其衍生物是植物清除活性氧的一种信号物质^[37]。本研究发现 3 个与谷胱甘肽代谢相关的氨基酸均表现为下调,说明谷胱甘肽对苜蓿的诱导性抗虫也具有重要作用。此外,本研究发现 2 个含苯环的氨基酸:N - 苯乙酰基 - L - 谷氨酰胺和苯乙酰甘氨酸均表现为上调,推测含苯环的氨基酸可能与苜蓿诱导性抗虫相关。

蓟马取食会诱导代谢物发生变化,但感蓟马品种比抗蓟马品种更敏感。在次生代谢物中,主要集中在黄酮类化合物,包括麦黄酮、木樨草素、白杨

素、芹菜苷等,说明它们在苜蓿诱导性防御中可能具有更重要的作用。此外,也包括一些初生代谢物的变化,包括氨基酸及衍生物和有机酸及衍生物等也参与了苜蓿诱导性蓟马防御反应。

参考文献:

- [1] 张 奔,周敏强,王 娟,等. 我国苜蓿害虫种类及研究现状[J]. 草业科学,2016,33(4):785–812.
- [2] Cao Y, Zhi J R, Zhang R Z, et al. Different population performances of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips hawaiiensis* on flowers of two horticultural plants[J]. Journal of Pest Science, 2018, 91(1):79–91.
- [3] Steenbergen M, Abd-el-Halim A, Bleeker P, et al. Thrips advisor: exploiting Thrips-induced defences to combat pests on crops[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(8):1837–1848.
- [4] 吴永敷,赵秀华,特木尔布和. 蓟马是我国苜蓿生产的主要害虫[J]. 中国草地,1990,12(3):65–66,64.
- [5] 杨青川. 苜蓿生产与管理指南[M]. 北京:中国林业出版社,2003.
- [6] War A R, Paulraj M G, Ahmad T, et al. Mechanisms of plant defense against insect herbivores[J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(10):1306–1320.
- [7] 俞振明,李家玉,林志华,等. 植物抗性诱导防御病虫害草害的研究进展[J]. 农业科学研究,2013,34(2):69–76.
- [8] Züst T, Agrawal A A. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis[J]. Annual Review of Plant Biology, 2017, 68:513–534.
- [9] Sharma H C. Biotechnological approaches for pest management and ecological sustainability[M]. Boca Raton, FL: CRC Press, 2009.
- [10] Aljbory Z, Chen M S. Indirect plant defense against insect herbivores: a review[J]. Insect Science, 2018, 25(1):2–23.
- [11] 王小珊. 牛角花齿蓟马(*Odontothrips loti*)为害对苜蓿叶片次生代谢物质含量的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学,2014.
- [12] Tu X B, Liu Z K, Zhang Z H. Comparative transcriptomic analysis of resistant and susceptible alfalfa cultivars (*Medicago sativa* L.) after thrips infestation[J]. BMC Genomics, 2018, 19(1):116.
- [13] Mouden S, Leiss K A. Host plant resistance to thrips (Thysanoptera:Thripidae) – current state of art and future research avenues[J]. Current Opinion in Insect Science, 2021, 45:28–34.
- [14] Liu Y Q, Li J, Ban L P. Morphology and distribution of antennal sensilla in three species of Thripidae (Thysanoptera) infesting alfalfa *Medicago sativa* [J]. Insects, 2021, 12(1):81.
- [15] 萨如拉,张志强,伟勒斯,等. 两个苜蓿品种营养器官解剖结构特征比较[J]. 西北植物学报,2020,40(11):1881–1887.
- [16] 特木尔布和,肖燕子. 苜蓿新品种草原4号的选育[J]. 草业科学,2017,34(4):855–860.
- [17] Wang J L, Zhang T, Shen X T, et al. Serum metabolomics for early diagnosis of esophageal squamous cell carcinoma by UHPLC – QTOF/MS[J]. Metabolomics, 2016, 12(7):116.
- [18] Slade W O, Werth E G, McConnell E W, et al. Quantifying reversible oxidation of protein thiols in photosynthetic organisms [J]. Journal of the American Society for Mass Spectrometry, 2015, 26(4):631–640.
- [19] 陈海波. 杂交杨混交人工林的抗虫性及其机制研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2020.
- [20] 冉 伟. 基于代谢组学的蚜虫为害降低茶树对茶尺蠖的抗性机制研究[D]. 北京:中国农业科学院,2018.
- [21] Emani C. The biology of plant – insect interactions: a compendium for the plant biotechnologist[M]. Florida: CRC Press, 2018.
- [22] Berteaux C M, Casacci L P, Bonelli S, et al. Chemical, physiological and molecular responses of host plants to lepidopteran egg – laying [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 10:1768.
- [23] 董妍玲,潘学武. 植物次生代谢产物简介[J]. 生物学通报, 2002, 37(11):17–19.
- [24] 杨金睿,肖关丽. 植物抗虫生理研究进展[J]. 中国农学通报, 2021, 37(6):130–136.
- [25] Fraenkel G S. The raison d'être of secondary plant substances; these odd chemicals arose as a means of protecting plants from insects and now guide insects to food[J]. Science, 1959, 129(3361):1466–1470.
- [26] 赵 颖,黄凤宽,童晓立,等. 水稻品种中抗褐飞虱抗原次生物质的分析[J]. 应用生态学报,2004,15(11):2161–2164.
- [27] Wu F, Shi S L, Li Y Z, et al. Physiological and biochemical response of different resistant alfalfa cultivars against thrips damage [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2021, 27(3):649–663.
- [28] 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.
- [29] Burghardt F, Knüttel H, Becker M, et al. Flavonoid wing pigments increase attractiveness of female common blue (*Polyommatus icarus*) butterflies to mate – searching males [J]. Naturwissenschaften, 2000, 87(7):304–307.
- [30] 凌 冰,董红霞,张茂新,等. 水稻麦黄酮对褐飞虱的抗性潜力 [J]. 生态学报,2007,27(4):1300–1307.
- [31] Harborne J B, Williams C A. Flavonoid patterns in leaves of the Gramineae[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 1976, 4(4):267–280.
- [32] Bouaziz M, Simmonds M S J, Grayer R J, et al. Flavonoids from *Hyparrhenia hirta* stapf (Poaceae) growing in Tunisia [J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2001, 29(8):849–851.
- [33] 马康生,王静慧,解晓平,等. 棉蚜对新烟碱类杀虫剂的抗性现状及其治理策略[J]. 植物保护学报,2021,48(5):947–957.
- [34] 张文辉,刘光杰. 植物抗虫性次生物质的研究概况[J]. 植物学通报,2003,38(5):522–530.
- [35] 胡大星,李 成,吴碧球,等. 褐飞虱为害对不同抗性水稻品种苗期根系几种营养物质和总酚含量的影响[J]. 环境昆虫学报,2021,43(2):413–419.
- [36] 李传明,何 菁,顾爱祥,等. 烟粉虱取食对不同抗性辣椒品种营养物质和抗性物质的影响[J]. 中国生态农业学报,2017, 25(10):1456–1462.
- [37] 闫慧芳,毛培胜,夏方山. 植物抗氧化剂谷胱甘肽研究进展 [J]. 草地学报,2013,21(3):428–434.