环境昆虫学报 2020，42（3）：630－637
Journal of Environmental Entomology
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2020. 03. 14

张旭颖，岑伊静. 亚洲柑橘木虱与柑橘黄龙病菌互作的研究进展［J］. 环境昆虫学报，2020，42（3）：630－637.

亚洲柑橘木虱与柑橘黄龙病菌互作的研究进展

张旭颖[1,2]，岑伊静[1,2*]
（1. 华南农业大学农学院昆虫生态研究室，广州 510642；2. 华南农业大学柑橘黄龙病研究室，广州 510642）

摘要：亚洲柑橘木虱 *Diaphorina citri* Kuwayama 作为柑橘产业重要病害柑橘黄龙病的主要传播媒介，已经成为重点防治对象。该害虫与黄龙病之间的互作一直是相关研究的热点，本文就近年来该领域的研究进展做了一个总结，从亚洲柑橘木虱的获菌与传病机制、病原菌与柑橘木虱之间的互作以及病原菌感染寄主植物后对木虱的影响等方面进行了综述。期望为深入开展黄龙病相关研究、寻找防控新途径提供依据。

关键词：亚洲柑橘木虱；黄龙病；*Candidatus* Liberibacter asiaticus；互作关系
中图分类号：Q968. 1；S433　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1674－0858（2020）03－0630－08

Recent advances in the interactions between ‘*Candidatus* Liberibacter asiaticus’ and *Diaphorina citri* Kuwayama（Hemiptera：Psyllidae）

ZHANG Xu-Ying[1,2]，CEN Yi-Jing[1,2*]（1. Laboratory of Insect Ecology，South China Agricultural University，Guangzhou 510642，China；2. Citrus Huanglongbing Research Laboratory，South China Agricultural University，Guangzhou 510642，China）

Abstract：The Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* Kuwayama has become the key pest of citrus，as it transmits citrus Huanglongbing，the most devastating disease in the citrus industry. The interaction between this vector pest and the pathogen of Huanglongbing *Candidatus* Liberibacter asiaticus（*C*Las）has been one of the hotspots of related research. In this paper，the research progress in this field in recent years，including the mechanism of acquisition and dissemination，the interaction between *C*Las and the vector，the interaction between *C*Las-infected host plant and the vector are summarized. It is expected that this review paper will provide a reference for in-depth research and development of potential new strategy for huanglongbing control.

Key words：Asian citrus psyllid；*Diaphorina citri* Kuwayama；Huanglongbing（HLB）；*Candidatus* Liberibacter asiaticus；interaction

柑橘黄龙病是当前全球柑橘产业上最重要的传染性病害，分布在亚洲、南北美洲、大洋洲和非洲的近 50 个国家和地区，并且有不断蔓延的趋势（Bové，2006；江宏燕等，2018）。亚洲柑橘木虱 *Diaphorina citri* Kuwayama，属半翅目 Hemiptera 木虱科 Psyllidae，我国原称为柑橘木虱，是黄龙病最重要的媒介昆虫。黄龙病的传播过程即黄龙病病菌与虫媒互作的过程，本文综述了国内外近年来有关柑橘木虱对黄龙病的传播机制以及黄龙病菌与木虱、寄主植物三者的互作关系等内容，为探索柑橘木虱及黄龙病新的防控途径提供参考。

基金项目：广西科技计划（桂科 AA18118046）；国家重点研发计划（2018YFD0201502）
作者简介：张旭颖，女，1995 年生，新疆阜康人，硕士研究生，研究方向为柑橘木虱与黄龙病的互作关系，E－mail：936477433@qq. com
* 通讯作者 Author for correspondence：岑伊静，博士，副教授，研究方向为柑橘木虱，E－mail：cenyj@scau. edu. cn
收稿日期 Received：2019－04－26；接受日期 Accepted：2019－10－10

1　柑橘黄龙病及其媒介昆虫

黄龙病的记载由来已久，早在 18 世纪的印度就有记载疑似柑橘黄龙病的症状，在当时表现为柑橘树顶梢枯死、生长缓慢，产量降低，它被命名为“枯梢病”(dieback)(Asana，1958)。1919 年，黄龙病在中国的广东潮汕地区被发现(Reinking，1919；林孔湘，1956)，早期该病的命名存在差异，这是由于各个地区的症状记载不同所导致的，比如印度称为“枯梢病”、菲律宾称为“叶斑驳病”、南非称为“青果病”、台湾称为“立枯病”等(赵学源等，2007)，直到 1995 年在中国福州召开的第 13 届国际柑橘病毒学组织(IOCV)会议决定以柑橘黄龙病(Citrus Huanglongbing，HLB)作为该病的正式命名(Bové，2006)。

黄龙病可以侵染几乎所有柑橘类植物，初期时造成果树的黄梢和叶片斑驳黄化，发病初期，树冠上有少部分新梢叶片黄化，呈现明显的黄梢症状，随后病梢下段枝条和树冠其他部位的枝条陆续发病(Batool，2007；吴定尧，2010)。黄龙病造成植株寿命减短，果实产量锐减，果品质劣，并可短期内导致植株死亡，引起巨大的经济损失(Bové，2006，2014)。

在 1967 年以前，黄龙病病原菌被认为是病毒，后来被认为是一种类似支原体的原核生物(Mycoplasma Like Organisms；MLOs)，直到 1977 年，在电镜下观察到病原菌的细胞壁之后，最终确认黄龙病病原菌为细菌(Garnier and Bové，1977)。目前的研究表明，黄龙病是一种韧皮部专性寄生的革兰氏阴性细菌，属于 α-变型菌纲 Proteobacteria 韧皮杆菌属 Liberibacter(Garnier *et al.*，1984；Jagoueix *et al.*，1994)，根据 16S rDNA 序列不同可将其分为亚洲种 *Candidatus* Liberibacter asiaticus，*C*Las、非洲种 *Candidatus* Liberibacter africanus，*C*Laf 和美洲种 *Candidatus* Liberibacter americanus，*C*Lam 3 个种(Jagoueix *et al.*，1994；Teixeira *et al.*，2005)。其中亚洲种为耐热型，分布于亚洲和美洲，其分布最广、为害最大；非洲种为热敏感型，分布于非洲；美洲种仅发现于巴西(Bové，2006)。

黄龙病媒介昆虫的发现始于非洲和印度。继 1965 年 McClean 发现非洲柑橘木虱 *Trioza erytreae* Del Guercio 传播非洲柑橘青果病、1967 年 Capoor *et al.* 发现亚洲柑橘木虱传播印度青果病后，我国也于上世纪 70 年代末通过虫传实验证实了亚洲柑橘木虱为黄龙病的传播媒介，并且排除了橘蚜 *Toxoptera citricidus* Kirkaldy、橘二叉蚜 *Toxoptera aurantii* Koch、橘全爪螨 *Panonychus citri* McGregor、黄蜘蛛 *Eotetranychus kankitus* Ehara 传病的可能(广西柑桔黄龙病研究小组，1977；华南农学院植保系植病教研组，1977)。尽管柚喀木虱 *Cacopsylla citrisuga* Yang & Li 也被证实是黄龙病亚洲种的传播媒介，但仅分布于我国西南高海拔地区(Cen *et al.*，2012b；郭俊等，2012；周汶静等，2012)，亚洲柑橘木虱在绝大多数柑橘产区是黄龙病唯一的媒介昆虫。

2　柑橘木虱对黄龙病菌的传播机制

2.1　获菌与传病的效率

黄龙病 3 个亚种中，亚洲种 *C*Las 的分布最广、为害最大，其田间自然媒介为亚洲柑橘木虱，柑橘木虱成虫和 2～5 龄若虫都能获菌，1 龄若虫尚未检测出病菌(Hung *et al.*，2004)。木虱的获菌时间很短，在韧皮部刺吸 1 h 后就可以检测出病菌的存在(Bonani，2008)，获菌率与植株感染 *C*Las 的水平呈正相关(余继华等，2017)，实验室条件下，若虫的获菌效率高于成虫，木虱在黄龙病病树上取食 5 周后，若虫的获菌率是 60%～100%，而成虫的获菌率仅达到 40%，但田间观察到若虫和成虫的获菌率较为相似(Pelz-Stelinski *et al.*，2010)；在若虫获菌后的 14～28 d 内，体内的黄龙病菌浓度会达到峰值，而成虫达到峰值的时间 21～35 d，这可能是由于若虫和成虫的免疫程度不同导致的(Ammar *et al.*，2016)。同时，木虱的取食时间越长，获菌率就越高，这可能与植物获取 *C*Las 的时间有关(Pelz－Stelinski *et al.*，2010；Coy and Stelinski，2015)。获菌率还受植物成熟度的影响，健康木虱成虫在病树成熟叶、嫩叶、嫩芽取食 8 h 后获菌率分别达 55%、40%、35%(Luo *et al.*，2015)。

木虱获菌之后，体内的病菌到达一定阈值(10^6)并经过体内的循回期后，带菌木虱在健康的植株上取食 5 h 以上就可传病(许长藩，1988；Ukuda-Hosokawa *et al.*，2015)。单头木虱的传病效率并不高(Hall *et al.*，2013)，在木虱接种一年

后，由单头木虱成功传病的比例在 4% ~10% 之间，而由 100 或 100 头以上的木虱传病率大约在 88% (Pelz-Stelinski *et al.*，2010)。黄金萍等 (2015) 发现木虱取食嫩梢、成熟叶和老叶 24 h 后的获菌效率存在差异，在马水橘 *Fortunella margarita* Lour. 病苗上成熟叶的获菌效率最高，达到 66.67%，其次为嫩梢 (33.33%)，最后为老叶 (10%)；而在酸橘 *C. sunki* Hort. ex Tanaka 病苗上，获菌效率为老叶 (60%) > 成熟叶 (43.33%) > 嫩梢 (6.67%)，并且两个品质整株的获菌效率相同，均为 36.67%，作者分析存在这种差异的原因可能是受病原菌的分布以及木虱取食行为的影响。木虱的传病效率受多方面的影响，包括植物防御、环境条件、摄食期以及木虱本身在防疫能力方面的遗传差异等等 (Hall *et al.*，2013; Coletta-Filho *et al.*，2014; Lopes *et al.*，2014)。在若虫期获菌的木虱在羽化后依旧带菌，并且终身携菌传病 (许长藩等，1988; Hung *et al.*，2004)。木虱的产卵和交配行为也会造成黄龙病菌的传播，病原菌通过卵传递给子代的比例约为 2% ~6% (Pelz-Stelinski *et al.*，2010)，交配行为也可以传病，但传病率非常低，Mann *et al.* (2011) 的研究表明，带病的雄虫通过交配传病给雌虫的比例小于 4%，而带病的雌虫与未受感染的雄虫交配后不会传病，这一结果提供了黄龙病性水平传播的证据，即使在没有病树的情况下，病菌也可以在种群传播。

2.2 病菌在木虱体内的分布

柑橘木虱感染黄龙病之后，病菌可分布在木虱体内的各个器官和组织，包括唾液腺、血淋巴、滤腔、中肠、脂肪和肌肉组织、卵巢等 (Ammar *et al.*，2011)，但是各个组织的感染水平和感染率差异显著，相较于其他组织器官，唾液腺和消化道感染黄龙病菌的几率非常低，但感染后病菌的相对含量显著升高 (Ammar *et al.*，2011)；带菌木虱体内的中肠细胞和唾液腺外皮层的含菌量最高 (许长藩等，1985; Yasuda *et al.*，2005)。而成虫和若虫的分布也是不同的，通过 RT-qPCR 技术可以检测到 2 ~5 龄若虫体内存在黄龙病病菌，并且随着龄期的增大而不断增多，病菌在 4 龄、5 龄的若虫体内主要分布在 U 型含菌体内，这一点与雌雄成虫的散布型分布不同 (任素丽等，2018)。*C*Las 在木虱种群内呈现周年动态变化，余继华等 (2017) 通过测定田间木虱的周年带菌量，发现柑橘木虱在 12 月至翌年 1 月之间的平均带菌量最高。木虱一旦获菌之后会终身带菌，但是有研究指出，如果木虱在若虫期获菌，并且不从其他受感染的植物中不断地重新获得病原体，其病原体滴度会随着时间的推移而下降 (Pelz-Stelinski *et al.*，2010)。

2.3 病菌在木虱体内的循回机制

黄龙病菌以增殖型体内循环式传播，即在媒介昆虫体内循环、扩散以及增殖，一旦获菌，即具有长久性传播的能力 (许长藩等，1988; Hung *et al.*，2004)。黄龙病菌在柑橘木虱体内循环、扩散和规避免疫系统的机制已经非常成熟，借助于这些机制在木虱体内进行传播扩散。木虱取食带病植株后，黄龙病菌先通过口针进入肠道，随后在中肠上皮细胞快速繁殖，之后进入血腔内继续增殖，然后逐渐转移至其他组织，最终进入唾液腺，此时木虱便具有了传播黄龙病菌的能力 (许长藩，1985)。

这一跨膜扩散过程涉及许多效应因子的参与，许多革兰氏阴性菌表面蛋白与柑橘木虱体内中肠、唾液腺或者其他组织中的受体都存在特异性相互作用 (Ammar *et al.*，2011)。病菌通过受体和配体间的相互识别作用附着在昆虫细胞表面，之后利用胞吞进入细胞，并逐步穿过细胞进入血淋巴、卵巢和唾液腺等组织器官 (Wang and Killiny，2014)。

Capoor *et al.* (1974) 认为循回期为 8 ~12 d; 黄炳超等 (1985) 年通过木虱饲毒传毒实验初步确定体内循回期大约为 21 ~30 d; 许长藩 (1985) 等指出，黄龙病菌在木虱体内循回期时长不一，短期为 3 d 或少于 3 d，长的为 26 ~27 d; 这些结果不一可能是由于实验的柑橘品种或环境条件差异导致的。

3 黄龙病菌与柑橘木虱互作研究进展

3.1 *C*Las 对木虱产生的影响

黄龙病菌入侵木虱体内后，会对木虱产生多方面的影响。在生理方面，用刺吸电位图谱技术 (EPG) 监测木虱在病苗和健康苗的取食行为发现，在病苗上取食的木虱成虫分泌唾液时间显著延长 (Cen *et al.*，2012a)；在代谢方面，*C*Las 对若虫和成虫的影响不尽相同，感染 *C*Las 的若虫比

成虫的部分代谢产物含量更高，特别是 TCA 循环，C16 和 C18 脂肪酸，葡萄糖，蔗糖和肌醇（Killiny and Jones，2018），这可能是由于若虫生长期间的摄食率产生变化或者是黄龙病植物韧皮部汁液质量发生了改变而造成的，具体机制尚不明确；在免疫方面，感染黄龙病菌的木虱比健康木虱更容易受到白僵菌、绿僵菌和玫烟色棒束孢的侵染（Orduño-Cruz *et al.*，2016）。并且，黄龙病菌会诱导木虱中肠细胞出现程序性死亡和 DNA 的降解，这也被认为是木虱的一种保护性免疫措施，主动出现中肠细胞的坏死，防止病菌进一步扩散到血淋巴中（Ghanim *et al.*，2016）。另外，*C*Las 对木虱的感染也会致使木虱对杀虫剂的敏感性上升，Tiwari *et al.*（2011a）发现感病的柑橘木虱对毒死蜱和乙基多杀菌的 LC_{50} 明显低于未感病的柑橘木虱，而其它 3 种杀虫剂（西维因、甲氰菊酯和吡虫啉）没有显著性差异。Tiwari *et al.*（2011b）随后的研究证实了感病木虱的细胞色素 p450 氧化酶和谷胱甘肽 S-转移酶明显低于未感病木虱。这可能是由于黄龙病菌的感染改变了柑橘木虱体内的一些生理机制，导致了酶活的改变，进一步增加了柑橘木虱对杀虫剂的敏感性（Tiwari *et al.*，2011b）。

黄龙病菌在进入木虱体内后，通过调控生物膜的形成、免疫防御、细胞黏着等相关的多种相关机制和蛋白质表达等，以减小病菌在木虱体内扩散和循环的障碍。其中，木虱感染黄龙病菌引起包括网格蛋白、黏着斑蛋白以及踝蛋白在内的一系列蛋白基因表达水平减弱，影响生物膜合成、扩散通道的愈合以及受体介导内吞作用，直接加快病菌在木虱体内循环和扩散（Vyas *et al.*，2015）。并且黄龙病菌使得柑橘木虱若虫体内蛋白酶及其转运复合物的基因表达水平下调，使得免疫系统合成与释放与免疫相关的蛋白酶的能力下降，黄龙病菌得以继续在木虱体内繁殖（Tiwari *et al.*，2011c），Gill *et al.*（2017）使用纳米 LC-MS / MS 检测比较了感染与未受感染木虱的血淋巴组份，发现被感染的木虱血淋巴中缺失大量的免疫防御相关蛋白。

曾丽霞等（2018）通过分析感染黄龙病菌柑橘木虱的基因表达，发现其中表达差异最高的基因为细胞壁水解酶。细胞壁水解酶对细胞壁的生长、细菌的形态形成和细胞分裂增殖有重要作用（Lee *et al.*，2013），因此在 *C*Las 感染的木虱体内高表达的细胞壁水解酶，可以促进病菌在木虱体内的增殖与传播，此外 *C*Las 入侵后将 Toll 途径相关的基因下调，以此来抑制木虱的免疫反应，从而加快病菌的扩散。

3.2　*C*Las 对木虱共生菌的影响

内生菌广泛分布于昆虫体内，几乎所有的昆虫都有内共生菌（谭周进等，2005）。李翌菡（2016）对国内 7 个地区的木虱进行分析，所有柑橘木虱均含有原生共生菌 *Candidatus* Carsonella（100%），次生共生菌 *Candidatus* Profftella 感染率为（95.85%）。马晓芳（2014）分析木虱的优势共生菌为 *α-proteobacteria*，*Wolbachia* spp，*Candidatus* Carsonella ruddii，*Candidatus* Proteobacteria armatura。

*C*Las 侵染木虱后可能会引起木虱体内共生菌种群的变化。沃尔巴克氏体属 *Wolbachia*、肠杆菌属 *Enterobacter* sp. 菌的含量与 *C*Las 呈明显的正相关（Fagen *et al.*，2012；孙丽琴等，2014），有研究指出这是可能是因为沃尔巴克氏体属提供了黄龙病在木虱体内所缺少的有关发育和繁殖必需的营养物质的前体物质（Duan *et al.*，2009；Saha *et al.*，2012），但肠杆菌属与黄龙病菌之间的互作机制尚不明确，推测有可能是因为肠杆菌属改善了黄龙病菌的生长环境所导致（宋扬，2016），这仍需要进一步明确。

4　柑橘木虱、黄龙病原菌与寄主植物互作关系

柑橘木虱、*C*Las 和寄主植物之间存在复杂的互作关系，当宿主植株感染黄龙病菌后，能够改变植株体内相关基因的表达，Fan *et al.*（2010）通过比较感病与健康的甜橙中碳水化合物代谢的变化，与健康叶片相比，感病叶片中淀粉水平增加 7.9 倍，中脉和叶片中的蔗糖、果糖和葡萄糖积累水平显著增加，其中葡萄糖积累水平大于 5 倍，相反地，麦芽糖含量降至健康叶片的 49.6%。可能正是由于这些变化，导致木虱选择或取食行为的变化，促进病菌的传播与扩散（Mann *et al.*，2010；Zhao *et al.*，2013；Luo *et al.*，2015）。寄主植物是否感病对木虱的世代发育也存在一定的影响，在感病植株上，木虱的生长发育历期变短、产卵量增加，同时存活率降低；而在健康植株上，感病木虱相较于健康木虱，虽然生长发育历期变

短，但寿命和存活率的差异不大（Ren *et al.*，2016），并且在感病植株上成长的雌性成虫的繁殖力与寿命都显著增高（PelzStelinski and Killiny，2016）；Wu *et al.*（2018）的实验也得到同样的结论，在感染黄龙病柑橘上饲养木虱的卵、1 龄和 2 龄若虫的发育历期和成虫寿命缩短，并且分析这可能是因为 CLas 影响了木虱本身某些酶的活性有关。

研究表明，在带病植株和健康植株之间，柑橘木虱会于优先取食带病植株（Mann *et al.*，2012），但是取食过带病植株的木虱又会再一次的趋向于未被感染的健康植株（Hall *et al.*，2013），这可能是由于嫩梢挥发物成分不同所导致，Mann *et al.*（2012）表明感染黄龙病的柑橘会释放一种特殊的化学物质—水杨酸甲酯，吸引柑橘木虱趋向被感染的植株；杨玉枝等（2015）通过分析健康和黄龙病沙糖橘嫩梢挥发物成分，发现带病砂糖橘嫩梢释放的挥发性物中，含量最高的是 β-水芹烯，并且该物质在木虱嗜食的九里香释放的挥发物中含量也是最高的，这说明 β-水芹烯可能对木虱具有吸引活性，并且，经过木虱的取食，会诱导植株产生挥发性物质，其中就包括水杨酸甲酯（Mann *et al.*，2012），进一步促进增加木虱的取食，进而加速黄龙病的流行。木虱在取食植株后，自身会排出白色蜜露，取食感染黄龙病植株的木虱相较于健康植株的木虱，排出蜜露中的葡萄糖、肌醇以及松二糖的含量都显著降低，这可能与 CLas 在木虱体内的代谢和营养需求有关（Hijaz *et al.*，2016）。

除此之外，植株嫩梢的成熟程度也会影响木虱取食，在带病和健康柑橘嫩梢之间，木虱首先趋向于选择带病嫩梢，并且停留时时间较长；在没有嫩梢的情况下，会先选择带病成熟叶片，但 38 h 之后会转向健康成熟叶片，这可能是由于带病植株营养不佳所导致的（Wu *et al.*，2015）。综上所述，带黄龙病柑橘对媒介昆虫柑橘木虱的吸引作用增强，而其营养成分等条件的改变促使木虱从染病寄主向健康寄主转移，从而有利于病原菌的扩散与传播。

5 展望

柑橘是世界上最重要的果树，黄龙病作为柑橘产业的“头号杀手”，其防控任重而道远。现阶段，有关柑橘木虱的生物学特性已基本被掌握，但由于黄龙病菌还不能体外培养，导致部分研究存在一定的困难。黄龙病的传播是黄龙病菌、寄主植物、虫媒以及体内共生菌相互作用的一个复杂过程，日后的研究应当将这几个元素作为一个整体进行，综合分析研究这几者之间的互作机理，为探索黄龙病防控新途径奠定基础。

参考文献（References）

Ammar ED，Walter A，Hall DG. A new detached-leaf assay method to test the inoculativity of psyllids with *Candidatus* Liberibacter asiaticus associated with huanglongbing disease [J]. *Phytopathology*，2011，101：S6.

Ammar ED，Jhon ER，Hall DG，*et al.* Acquisition，replication and inoculation of *Candidatus* Liberibacter asiaticus following various acquisition periods on Huanglongbing-infected citrus by nymphs andaAdults of the Asian Citrus Psyllid [J]. *PLoS ONE*，2016，11（7）：e0159594.

Asana RD. The citrus dieback problem in relation to cultivation of citrus fruits in India [J]. *Indian Journal of Horticulture*，1958，15：283－286.

Batool AUOAF. Citrus greening disease-a major cause of citrus decline in the world-a review [J]. *Horticultural Science*，2007，34（4）：159－166.

Bonani JP，Appezzato-da-Gloria B，Fereres A. Leaf Age Influencing Acquisition of *Candidatus* Liberibacter asiaticus by the Psyllid Vector，*Diaphorina citri* Kuwayama [C]. International Research Conference on Huanglongbing；Proceedings of the Meeting，2008：249.

Bové JM. Huanglongbing：A destructive，newly-emerging，century-old disease of citrus [J]. *Journal of Plant Pathology*，2006，88（1）：7－37.

Bové J M. Huanglongbing or yellow shoot，a disease of Gondwanan origin：Will it destroy citrus worldwide? [J] *Phytoparasitica*，2014，42（5）：579－583.

Capoor SP. Greening Disease of Citrus in the Deccan Trap Country and Its Relationship with the Vector，*Diaphorina citri* Kuwayama [C]. USA：Proc. 6th Conf. IOCV，1974：43－49.

Cen Y，Yang C，Holford P，*et al.* Feeding behaviour of the asiatic citrus psyllid，*Diaphorina citri*，on healthy and huanglongbing-infected citrus [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*，2012a，143（1）：13－22.

Cen Y，Zhang L，Xia Y，*et al.* Detection of ‘*Candidatus* Liberibacter asiaticus’ in *Cacopsylla*（*Psylla*）*citrisuga*（Hemiptera：Psyllidae）[J]. *Florida Entomologist*，2012b，95（2）：304－311.

Coletta－Filho HD，Daugherty MP，Ferreira C，*et al.* Temporal progression of ‘*Candidatus* Liberibacter asiaticus’ infection in citrus and acquisition efficiency by *Diaphorina citri* [J]. *Phytopathology*，2014，104（4）：416－21.

Coy MR，Stelinski LL. Greatvariability in the infection rate of

'*Candidatus* Liberibacter asiaticus' in field populations of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) in Florida [J]. *Florida Entomologist*, 2015, 98 (1): 356-357.

Duan YP, Zhou L, Hall DG, *et al.* Complete genome sequence of citrus huanglongbing bacterium, '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' obtained through metagenomics [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2009, 22 (8): 1011-1020.

Fagen JR, Giongo A, Brown CT, *et al.* Characterization of the relative abundance of the citrus pathogen *Ca.* Liberibacter asiaticus in the microbiome of it's insect vector, *Diaphorina citri*, using high throughput 16S rRNA sequencing [J]. *The Open Microbiology Journal*, 2012, 6 (1): 29-33.

Fan J, Chen C, Brlansky RH, *et al.* Changes in carbohydrate metabolism in citrus sinensis infected with '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' [J]. *Plant Pathology*, 2010, 59 (6): 1037-1043.

Garnier M, Bové JM. Structure trilamellaire des delix membranes qui entourent les organismes procaryotes associes ala maladie du 'greening' des agrumes [J]. *Fruits*, 1977, 32: 749-752.

Garnier M, Danel N, Bové JM. The Greening Organism is A Gram Negative Bacterium [C]. Ninth. IOCV Conference, 1984: 115-124.

Ghanim M, Fattah-Hosseini S, Levy A, *et al.* Morphological abnormalities and cell death in the asian citrus psyllid (*Diaphorina citri*) midgut associated with *Candidatus* Liberibacter asiaticus [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 33418.

Gill TA, Chu C, Pelz-Stelinski KS. Comparative proteomic analysis of hemolymph from uninfected and *Candidatus* Liberibacter asiaticus-infected *Diaphorina citri* [J]. *Amino Acids*, 2017, 49 (2): 389-406.

Guangxi Huanglong Disease Research Group. Preliminary Study on the Pathogen and Control of Citrus Huanglongbing [M]. Beijing: Chinese Agricultural Science, 1978, 11 (3): 84-86. [广西柑桔黄龙病研究小组. 柑桔黄龙病病原及防治的初步研究 [M]. 北京: 中国农业科学, 1978, 11 (3): 84-86]

Guo J, Cen YJ, Wang ZR, *et al.* Study on the morphology, biology and occurrence of *Cacopsylla citrisuga* [J]. *Journal of South China Agricultural Uniersity*, 2012, 33 (4): 475-479. [郭俊, 岑伊静, 王自然, 等. 柚喀木虱的形态、生物学特性及发生规律研究 [J]. 华南农业大学学报, 2012, 33 (4): 475-479]

Hall DG, Richardson ML, Ammar E, *et al.* Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, vector of citrus huanglongbing disease [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2013, 146 (2): 207-223.

Hijaz F, Lu ZJ, Killiny N. Effect of host-plant and infection with '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' on honeydew chemical composition of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2016, 158 (1): 34-43.

Huang BC, Liu XQ, Chen XY. Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri* Kuwayama) dissemination citrus Huanglongbing research [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 1985, 4: 46-50. [黄炳超, 刘秀琼, 陈循渊. 柑桔木虱传播柑桔黄龙病的研究 [J]. 华南农业大学学报, 1985, 4: 46-50]

Huang JP, Huang JB, Gao W, *et al.*. Studies on the relationship between feeding sites and bacterium acquisition efficiency of *Diaphorina citri* on Huanglongbing-infected citrus [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2015, 36 (1): 71-74. [黄金萍, 黄建邦, 高娃, 等. 柑橘木虱取食黄龙病柑橘部位与获菌效率的关系 [J]. 华南农业大学学报, 2015, 36 (1): 71-74]

Hung TH, Hung SC, Chen CN, *et al.* Detection by PCR of *Candidatus* Liberibacter asiaticus, the bacterium causing citrus huanglongbing in vector psyllids: Application to the study of vector-pathogen relationships [J]. *Plant Pathology*, 2004, 53 (1): 96-102.

Jagoueix S, Bove JM, Garnier M. The phloem-limited bacterium of greening disease of citrus is a member of the alpha subdivision of theproteobacteria [J]. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1994, 44 (3): 379-386.

Jiang HY, Wu FN, Wang YJ, *et al.* Research advances on the origin, distribution and dispersal of the Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri* Kuwayama) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2018, 40 (5): 55-61. [江宏燕, 吴丰年, 王妍晶, 等. 亚洲柑橘木虱的起源、分布和扩散能力研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2018, 40 (5): 55-61]

Killiny N, Jones SE. Metabolic alterations in the nymphal instars of *Diaphorina citri* induced by *Candidatus* Liberibacter asiaticus, the putative pathogen of huanglongbing [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13 (1): e0191871.

Lee TK, Huang KC. The role of hydrolases in bacterial cell-wall growth [J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2013, 16 (6): 760-766.

Li YH. Molecular Detection of Endosymbiont in Citrus Psyllid and the Relation between Feeding Time and Efficiency of Bacteria in Citrus Psyllid [D]. Guangzhou: South China Agricultural University Master Thesis, 2016. [李翌菡. 柑橘木虱内共生菌检测与取食时间对其获毒效率的影响 [D]. 广州: 华南农业大学硕士论文, 2016]

Lin KX. Citrus Huanglongbing Research I, disease investigation [J]. *Plant Pathology*, 1956, 1: 1-11. [林孔湘. 柑桔黄梢 (黄龙) 病研究 I. 病情调查 [J]. 植物病理学报, 1956, 1: 1-11]

Lopes SA, Luiz FQ, Martins EC, *et al.* Low acquisition rates of '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' by *Diaphorina citri* Kuwayama from citrus plants exposed to high temperatures [J]. *Journal of Citrus Pathology*, 2014, 1 (1): 150-151.

Luo XZ, Yen AL, Powell KS, *et al.* Feeding behavior of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) and it's acquisition of '*Candidatus* Liberibacter asiaticus', on Huanglongbing-infected citrus reticulata leaves of several maturity stages [J]. *Florida Entomologist*, 2015, 98 (1): 186-192.

Ma XF. Transcriptome Analysisi of Citrius Payllid and Study of It's Interaction with the Huanglongbing Pathogen [C]. Zhejiang: Zhejiang University Master Thesis, 2014. [马晓芳. 柑橘木虱转录组分析及与柑橘黄龙病病原菌互作的初步研究 [C]. 浙江: 浙江大学硕士论文, 2014]

Mann RS, Qureshi JA, Stansly P, *et al.* Behavioral response of

Tamarixia radiata (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae) to volatiles emanating from *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) and citrus [J]. *Journal of Insect Behavier*, 2010, 23 (6): 447-458.

Mann RS, Pelz-Stelinski K, Hermann SL, *et al.* Sexual transmission of a plant pathogenic bacterium, *Candidatus* Liberibacter asiaticus, between conspecific insect vectors during mating [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6: e29197.

Mann RS, Ali JG, Hermann SL, *et al.* Induced release of a plant-defense volatile 'deceptively' attracts insect vectors to plants infected with a bacterial pathogen [J]. *PLoS Pathology*, 2012, 8 (3): e1002610.

McClean APD, Oberholzer PCJ. Citrus paylla, A vector of the greening disease, of sweet orange [J]. *South African Journal of Science*, 1965, 8, 297-298.

Orduño-Cruz N, Guzmán-Franco AW, Rodríguez-Leyva E. *Diaphorina citri* populations carrying the bacterial plant pathogen *Candidatus* Liberibacter asiaticus are more susceptible to infection by entomopathogenic fungi than bacteria-free populations [J]. *Agricultural & Forest Entomology*, 2016, 18 (1): 95-98.

Pelz-Stelinski KS, Brlansky RH, Ebert TA, *et al.* Transmission parameters for *Candidatus* Liberibacter asiaticus by Asian citrus psyllid (Hemiptera: Psyllidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2010, 103 (5): 1531-1541.

Pelz-stelinski KS, Killiny N. Bettertogether: association with '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' increases the reproductive fitness of it's insect vector, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2016, 109 (3): 371-376.

Plant Disease Research Group, Plant Protection, South China Agricultural University. Plant Pathology [M]. Guangzhou: South China Agricultural university, 1977. [华南农学院植保系植病教研组, 1977. 植物病理学 [M]. 广州: 华南农业大学, 1977]

Reinking OA. Diseases of economic plants in Southern China [J]. *Philippine Agriculturist*, 1919, 8: 109-135.

Ren SL, Guo CF, Ou D, *et al.* Localization and infection dynamics of HLB bacteria in the Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* [J]. *Journal of Application Entomology*, 2018, 55 (4): 595-601. [任素丽, 郭长飞, 欧达, 等. 黄龙病病菌在柑橘木虱体内的分布及感染动态 [J]. 应用昆虫学报, 2018, 55 (4): 595-601]

Ren SL, Li YH, Zhou YT, *et al.* Effects of *Candidatus* Liberibacter asiaticus on the fitness of the vector *Diaphorina citri* [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2016, 121 (6): 1718-1726.

Saha S, Hunter WB, Reese J, *et al.* Survey of endosymbionts in the *Diaphorina citri* metagenome and assembly of a wolbachia wDi draft genome [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (11): e50067-e50067.

Song Y, Luo YF. Advances in the transmission characteristics and mechanism of *Candidatus* Liberibacter asiaticus by *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2017, 39 (4): 955-962. [宋杨, 罗育发. 亚洲柑橘木虱传播黄龙病菌的特性与机制研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2017, 39 (4): 955-962]

Sun LQ, Yin YP, Wang F, *et al.* Correlation of *Candidatus* Liberibacter asiaticus and the endophytic community in *Diaphorina citri* [J]. *Agricultural Science of China*, 2014, 47 (11): 2151-2161. [孙丽琴, 殷幼平, 王芳, 等. 柑橘木虱黄龙病菌携带量与其内生菌群相关性 [J]. 中国农业科学, 2014, 47 (11): 2151-2161]

Tan JZ, Xiao QM, Xie BY, *et al.* A review on endosymbionts in insects [J]. *China Journal of Microbiology*, 2005, 32 (4): 140-143. [谭周进, 肖启明, 谢丙炎, 等. 昆虫内共生菌研究概况 [J]. 微生物学通报, 2005, 32 (4): 140-143]

Teixeira DC, Saillard C, Eveillard S, *et al.* '*Candidatus* Liberibacter americanus', associated with citrus huanglongbing (greening disease) in São Paulo State, Brazil [J]. *International Journal of Systematic & Evolutionary Microbiology*, 2005, 55 (5): 1857-62.

Tiwari S, Pelz-Stelinski K, Stelinski LL. Effect of *Candidatus* Liberibacter asiaticus infection on susceptibility of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, to selected insecticides [J]. *Pest Management Science*, 2011a, 67 (1): 94-99.

Tiwari S, Pelz-Stelinski K, Mann RS, *et al.* Glutathione transferase and cytochrome P450 (general oxidase) activity levels in *Candidatus* Liberibacter asiaticus-infected and uninfected Asian citrus psyllid (Hemiptera: Psyllidae) [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2011b, 104 (2): 297-305.

Tiwari S, Gondhalekar AD, Mann RS, *et al.* Characterization of five CYP4 genes from Asian citrus psyllid and their expression levels in *Candidatus* Liberibacter asiaticus-infected and uninfected psyllids [J]. *Insect Molecular Biology*, 2011c, 20 (6): 733-744.

Ukuda-Hosokawa R, Sadoyama Y, Kishaba M, *et al.* Infection density dynamics of the citrus greening bacterium *Candidatus* Liberibacter asiaticus in field populations of the psyllid *Diaphorina citri*, and its relevance to pathogen transmission efficiency to citrus plants [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81 (11): 3728-3736.

Vyas M, Fisher TW, He R, *et al.* Asian citrus psyllid expression profiles suggest *Candidatus* Liberibacter asiaticus-mediated alteration of adult nutrition and metabolism, and of nymphal development and immunity [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10 (6): e0130328.

Wang L, Killiny N. Molecularinteractions between the citrus bacterial pathogen *Candidatus* Liberbacter asiaticus and it's insect vector the Asian Citrus Psyllid *Diaphorina citri* [J]. *Journal of Citrus Pathology*, 2014, 1: 144.

Wu DY. Citrus Huanglongbing andComprehensive Prevention [M]. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2010: 12-15. [吴定尧. 柑橘黄龙病及综合防治 [M]. 广州: 广东科技出版社, 2010: 12-15]

Wu F, Cen Y, Deng X, *et al.* Movement of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) adults between huanglongbing-infected and healthy citrus [J]. *Florida Entomologist*, 2015, 98 (2): 410-416.

Wu F, Huang J, Xu M, *et al.* Host and environmental factors influencing "*Candidatus* Liberibacter asiaticus" acquisition in *Diaphorina citri*: Interactions between *D. citri* and "*Candidatus* Liberibacter asiaticus" [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74（12）：2738－2746.

Xu CP，Li KB，Ke C，*et al.* Report on citrus Huanglongbing and electron microscopic examination［J］. *Plant Pathology*，1985，4：241－245.［许长藩，李开本，柯冲，等. 木虱传播柑桔黄龙病及电镜检验报告［J］. 植物病理学报，1985，4：241－245］

Xu CP，Xia YH，Li KB，*et al.* Study on the law of transmission of huanglongbing and the distribution of pathogens in the *Diaphorina citri* Kuwayama（Hemiptera：Liviidae）［J］. *Fujian Journal of Agricultural Science*，1988，2：57－62.［许长藩，夏雨华，李开本，等. 柑桔木虱传播黄龙病的规律及病原在虫体内分布的研究［J］. 福建农业学报，1988，2：57－62］

Yang YZ，Xu D，Cen YJ. Analysis of volatile compounds from young shoots of non-infected and Huanglongbing-infected citrus［J］. *Journal Environment Entomology*，2015，37（2）：328－333.［杨玉枝，徐迪，岑伊静. 健康和感染黄龙病沙糖桔嫩梢挥发性成分的分析［J］. 环境昆虫学报，2015，37（2）：328－333］

Yasuda K，Kawamura F，Oishi T. Location andpreference of adult Asian Citrus Psyllid，*Diaphorina citri*（Homoptera：Psyllidae）on Chinese box orange jasmine，*Murraya exotica* L. and Flat Lemon，*Citrus depressa*［J］. *Nippon Oyo Dobutsu Konchu Gakkaishi*，2005，49（3）：146－149.

Yu JH，Huang ZD，Zhang MR，*et al.* Annual dynamic change of Asian citrus psyllid in carrying *Las*－bacteria［J］. *Journal of Zhejiang University.*（*Agric. & Life Sci.*），2017，43（1）：89－94.［余继华，黄振东，张敏荣，等. 亚洲柑橘木虱带菌率的周年变化动态［J］. 浙江大学学报（农业与生命科学版），2017，43（1）：89－94］

Zeng LX，Tian MY，Wu FN，*et al.* Transcriptomic analyses of *Diaphorina citri* Kuwayama in response to the infection by *Candidatus* Liberibacter asiaticus［J］. *China Journal of Applied Entomology*，2018，55（4）：28－39.［曾丽霞，田明义，吴丰年，等. 感染黄龙病菌亚洲柑橘木虱基因表达的转录组学分析［J］. 应用昆虫学报，2018，55（4）：28－39］

Zhao JP，Wang HT，Zeng XN，*et al.* Differences in selection behaviors and chemical cues of adult Asian citrus psyllids，*Diaphorina citri*，on healthy and huanglongbing－infected young shoots of citrus plants［J］. *Journal of Agricultural Science*，2013，5（9）：83－91.

Zhao XY，Jiang YH. Review andprospect of huanglongbing research project［J］. *China Agricultural Science*，2007，40（1）：3129－3136.［赵学源，蒋元晖柑橘黄龙病防治研究项目回顾与展望［J］. 中国农业科学，2007，40（1）：3129－3136］

Zhou WJ，Pu XL，Zhang LN，*et al.* Molecular identification of multilocus of "*Candidatus* Liberibacter asiatcus" in *Psylla citrisuga*［J］. *South China Fruit*，2012，41（3）：1－5.［周汶静，蒲雪莲，张丽娜，等. 柚木虱体内韧皮部杆菌亚洲种多基因位点的分子鉴定［J］. 中国南方果树，2012，41（3）：1－5］