

柑橘黄龙病菌亚洲种、虫媒及植物寄主互作研究进展

胡 燕, 王雪峰*, 周常勇*

(西南大学柑桔研究所, 中国农业科学院柑桔研究所, 国家柑桔工程技术研究中心, 重庆 400712)

摘 要: 柑橘黄龙病 (Citrus Huanglongbing, HLB) 病原入侵寄主植物后不仅会对其代谢、激素调节、防卫反应等方面产生影响, 同时, 木虱获菌后, 其发育、倾向性及内共生菌种群也会发生改变, 病原还能通过改变寄主植物的挥发性信息物质等间接调控媒介昆虫行为。对黄龙病菌亚洲种 (*Candidatus Liberibacter asiaticus*, CLas)、虫媒及植物寄主互作相关研究进行综述, 并对今后相关研究进行了展望, 以期对柑橘黄龙病研究有所促进。

关键词: 柑橘黄龙病; 亚洲柑橘木虱; 互作

中图分类号: S 666

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2016) 09-1688-11

Recent Advances in Interactions Among ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’, Insect Vector and Plant Host

HU Yan, WANG Xue-feng*, and ZHOU Chang-yong*

(Citrus Research Institute, Southwest University, Chinese Academy of Agricultural Sciences, National Citrus Engineering Research Center, Chongqing 400712, China)

Abstract: After infection with Citrus Huanglongbing (HLB), not only metabolism, hormonal regulation and defense responses of plant host, but also development, tendentious and syncytium endosymbiont of psyllids have changed. In addition, the pathogen can regulate behavior of insect indirectly by changing the volatile substance of host plants. The recent advances in interactions among pathogen, insect vector and plant host of HLB were reviewed, and several directions for future research were prospected.

Key words: Citrus Huanglongbing; Asian citrus psyllids; interaction

柑橘黄龙病 (Citrus Huanglongbing, HLB) 是当前全球柑橘生产上头号病害, 主要分布在亚洲、非洲、大洋洲、南美洲和北美洲的近 50 个国家和地区, 且最近又有不断扩散蔓延趋势; 黄龙病能侵染几乎所有柑橘类植物, 造成植株经济寿命减短, 产量锐减, 果品质劣, 并可在短期内导致植株死亡, 从而引起巨大的经济损失 (Bové, 2006, 2014)。

黄龙病病原暂定于 α - 变型菌纲 (Proteobacteria) 韧皮杆菌属 (*Liberibacter*), 是一种韧皮部专

收稿日期: 2016-05-12; 修回日期: 2016-08-31

基金项目: 重庆市两江学者计划项目 (2013); 中央高校基本科研业务费创新团队项目 (XDJK2014A001)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zhocuy@swu.edu.cn; wangxuefeng@cric.cn)

性寄生的革兰氏阴性细菌 (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*, CLas)、非洲种 (*Ca. L. africanus*, CLaf) 和美洲种 (*Ca. L. americanus*, CLam) 3 个种 (Jagoueix et al., 1994; Teixeira et al., 2005)。柑橘黄龙病原至今都无法进行体外纯培养, 尽管 Sechler 等 (2009) 报道对 CLas、CLaf 和 CLam 进行了纯化培养, 并完成了科赫氏法则, 然而这一试验结果与以前报道的韧皮部杆菌纯化培养一样, 无法重复。

柑橘木虱是田间传播黄龙病的自然媒介, 包括亚洲柑橘木虱 (*Diaphorina citri*)、非洲柑橘木虱 (*Trioza erytreae*) 和柚喙木虱 (*Cacopsylla citrisuga*) 等 (Bové & Garnier, 1984; Batool et al., 2007; Cen et al., 2012a)。亚洲柑橘木虱为耐热型 (Tatineni et al., 2008), 主要传播 CLas 和 CLam, 而非洲柑橘木虱属于热敏感型, 主要传播 CLaf, 在试验条件下两种木虱都能传播 CLas 和 CLaf (Tatineni et al., 2008), 柚喙木虱分布范围窄, 主要传播 CLas (Cen et al., 2012a)。黄龙病也可通过人为嫁接传播, 通常芽接、枝接的传病率较高, 叶片也具有一定的传病力, 而皮接几乎没有传病力 (林孔湘, 1956; 赵学源 等, 1982; Hilf & Lewis, 2016)。除此之外, CLas 还可通过菟丝子 (*Cuscuta chinensis*) 从柑橘传至长春花 (Garnier & Bové, 1983; Ahmad et al., 2008)、番茄 (Duan et al., 2008) 等草本植物上。目前没有足够证据表明该病原能通过种子传播 (Hartung et al., 2010; Vuuren & Cook, 2011; 宋雅琴 等, 2015), 带病苗木的调运是远距离传播该病的主要途径。

由于病菌不能纯培养, 一度限制了病原生物学及基因组学的研究。基于宏基因组测序技术, 首个 CLas 株系全基因组序列被解析 (Duan et al., 2009), 随后在病原遗传多态性及种群分化 (Wang et al., 2012, 2013; 许美容 等, 2014)、木虱的生物学及传病特征 (Mann et al., 2011; Grafton-Cardwell et al., 2013) 上开展了大量研究, 但在病原、虫媒及植物寄主互作方面研究相对匮乏, 极大制约了病害致病机制及防控技术研发。近年来, 随着基因组学、转录组学、蛋白组学和代谢组学等技术的快速发展, 在 CLas 与植物寄主、CLas 与虫媒, 以及三者间的互作相关研究取得了显著进展。

1 柑橘黄龙病菌亚洲种 (CLas) —植物寄主互作研究

1.1 CLas 导致寄主代谢平衡失调

全基因组序列分析表明, CLas 缺乏编码毒素、酶或特殊分泌系统的基因, 因此认为 CLas 是寄生性的而不是致病性的, 通过消耗寄主营养物质导致寄主代谢失去平衡或者干扰寄主运输功能, 从而导致黄龙病症状 (Duan et al., 2009)。因此, 研究 CLas 的碳源及其对寄主植物代谢的影响有助于了解其致病性。CLas 全基因组序列中存在编码 6 - 磷酸果糖激酶的基因 *PfkA* 和编码磷酸葡萄糖酶的基因 *Pgm*, 并未发现 Entner-Doudroff 途径 [又称 2 - 酮 - 3 - 脱氧 - 6 - 磷酸葡萄糖酸 (KDPG) 裂解途径], 表明糖酵解是 CLas 的主要代谢途径。CLas 能够利用葡萄糖、果糖、木酮糖, 但无法分解利用甘露糖、半乳糖、鼠李糖、纤维素等糖类物质 (Duan et al., 2009; Wang & Trivedi, 2013), 且对果糖具有偏好性 (Fan et al., 2012), 表明 CLas 可能通过利用寄主植物中某些特殊糖类 (如果糖) 导致寄主代谢平衡失调, 从而使其营养耗尽。而糖分子在长距离信号通路和基因表达的调控中发挥重要作用, 它的失衡可能导致染病植株呈现生理及病理方面的症状。有趣的是, 在未感染 HLB 的情况下, 耐病柑橘品种中棉子糖、果糖、葡萄糖的含量比敏感品种低 (Albrecht et al., 2016)。由此可以推测, 某些品种对 HLB 有一定的耐病性可能与其体内可利用的特殊糖类含量较低有关, 该发现对今后筛选耐病砧木品种具有很大的参考价值。通过对染病植株糖代谢相关基因表达量变化进行分析发现, 蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 基因、ADPG 焦磷酸化酶 (AGPase) 基因表达上调, 淀粉分解相关

基因 *BAM3*、*MEX1* 和 *DPE2* 均表达下调, 且与后期总淀粉含量呈显著负相关, 说明淀粉分解被抑制是 CLas 侵染后寄主体内淀粉大量积累的重要原因, 也有可能和早期淀粉合成有关 (吴越 等, 2015)。而在 CLas 侵染后期 (26 周), AGPase 被抑制, 淀粉分解相关基因上调表达, 这可能是叶片中淀粉积累的反馈调节作用 (Zhong et al., 2016)。

CLas 属于营养缺陷型细菌, 无法自主合成组氨酸、色氨酸、硫胺素、苯丙氨酸和酪氨酸, 必需从宿主细胞获取营养, 因此加重了寄主的负担 (Duan et al., 2009)。Fagen 等 (2014) 成功完成了木瓜内生细菌 (*Liberibacter crescens*) 体外纯培养, 这是目前韧皮部杆菌属唯一完成体外纯培养的菌种。基因组分析表明, *L. crescens* 包含更多与硫胺素和必需氨基酸合成相关的基因, 包括苯丙氨酸和酪氨酸 (Leonard et al., 2012), 这就一定程度解释了其为什么能被体外纯培养, 而 CLas 纯培养至今尚未成功。

CLas 编码多个 ABC 转运体, 其中包括 1 个 Zn 转运系统 (znuABC), 该系统能高度亲和 Zn 并将其摄入体内 (Duan et al., 2009; Wang & Trivedi, 2013), 证明该系统可能与缺锌状黄化这一黄龙病典型症状有关。转录组分析表明, Zn 转运体基因在感病寄主叶片和根中都上调表达 (Mafra et al., 2013; Zhong et al., 2015), 原因可能是 CLas 侵染导致寄主缺锌激发了寄主中该基因的表达, 使其能够从外界补充 Zn。但是, 对感染 CLas 并表现该症状的寄主植物进行 Zn 处理, 发现症状并没有改善, 反而使病原菌的含量大大增加 (Zhang et al., 2016), 原因可能是在增加寄主植物 Zn 含量的同时也满足了 CLas 对 Zn 的需求, 促进了其在寄主体内增殖, 这进一步揭示了黄龙病症状不只是简单的生理性病症。通过小 RNA 测序发现, CLas 侵染后诱导产生了一些 miRNAs 和 siRNAs, 其中缺磷诱导产生的 miR399 同样被 CLas 特异诱导, 检测发现带病植株中磷元素的含量比健康植株下降了 35%, 说明缺磷与黄龙病症状也有一定关联 (Zhao et al., 2013)。

光合作用相关基因在带病根、茎、叶中均下调表达 (Xu et al., 2015; Zhong et al., 2015), 而在带病果实中却上调表达 (Liao & Burns, 2012; Martinelli et al., 2012)。带病果实中的光合作用调控可能会减少糖类物质、无机离子等的运输, 而无机离子具有修饰糖代谢和光合作用的功能。带病叶片中光合作用被抑制, 从而导致了叶片的斑驳黄化和均匀黄化。

此外, Trivedi 等 (2012) 研究发现 CLas 侵染会改变柑橘根际微生物的群体结构和功能多样性, 而根际微生物群落的组成与植物根部营养及分泌的次生代谢产物多样性密切相关, 因此推测, CLas 侵染引起寄主柑橘生理代谢变化, 从而激发了其根际微生物群落结构和功能的改变。

1.2 激素介导的寄主应答反应

通过比较感染黄龙病和环割甜橙植株的成熟果实发现, 两者果实中淀粉、可溶性糖含量均降低, 且果实会变小, 但环割植株的果实并未出现着色不均 (红鼻果)、畸形等黄龙病典型症状, 表明黄龙病该症状可能受寄主病害应答机制的调控, 而不是碳水化合物饥饿的直接结果 (Liao & Burns, 2012)。植物激素不仅会影响柑橘结果和产量, 还会激发植物对病原菌侵染的应答反应。通过比较带病夏橙植株上的显症、未显症成熟果实以及健康夏橙植株的成熟果实中的激素水平, 发现在采后 7 个月和 12 个月, 显症果实中生长素 (IAA) 含量比未显症和健康果实更高, IAA 含量增高会使细胞变大进而导致果实膨大, 通过细胞测量发现, 显症果实中的细胞数量相对较少, 因此, 即使含有高水平的 IAA 依然表现出果实偏小的症状, 同时显症果实畸形部位的 IAA 含量相对其他部分更高, 推测可能由于 IAA 使细胞增大而导致果实发育畸形 (Rosales & Burns, 2011)。

CLas 侵染后, 寄主植物中 4 种编码乙烯 (ET) 合成相关基因 (DMR6 类似基因) 及 3 种编码乙烯分子结合蛋白 (1-氨基环丙烷-1-羧酸酯氧化酶、乙烯响应因子 ERF3b 和乙烯诱导酯酶) 的基

因均下调表达, 乙烯途径被抑制 (Xu et al., 2015; Wang et al., 2016)。

寄主通过调控水杨酸(SA)途径和茉莉酸(JA)途径来响应 CLas 的侵染 (Martinelli et al., 2012)。CLas 侵染晚期, SA 途径被抑制, JA 途径被激活 (Xu et al., 2015)。然而, CLas 包含编码水杨酸羟化酶的 CLIBASIA_00255 基因, 该酶能将 SA 转化为儿茶酚, 使其失去引起防卫反应的能力 (Loon et al., 1998)。

此外, 近期有研究表明, 油菜素内酯 (Brassinosteroids) 合成相关基因在耐病品种 ‘Jackson’ 葡萄柚中下调表达, 油菜素内酯在水稻中能够抑制水杨酸 (SA) 介导的防卫反应, 因此推测该激素合成相关基因下调表达可能与柑橘寄主的耐病性有关 (Wang et al., 2016)。但是, 也有研究表明用油菜素内酯处理感染 HLB 的植物后, 会使植物体内病原菌含量减少, 症状减轻, 且一些防卫反应基因被诱导表达 (Canales et al., 2016)。油菜素内酯在柑橘中的作用有待进一步研究。

1.3 寄主的防卫反应

植物能够识别大多数病原菌的病原分子相关模式 (pathogen-associated molecular patterns, PAMPs), 这些 PAMPs 大多来自于细菌细胞的结构成分。PAMPs 被植物识别后引起氧迸发 (oxidative burst) 并快速产生大量的活性氧 (Nicaise et al., 2009)。CLas 缺乏能够通过植物细胞壁降解产物激发植物防御反应的 II 型植物细胞壁降解酶, 但它包含的脂多糖、鞭毛蛋白等能够作为 PAMPs 激发寄主的防卫反应 (Duan et al., 2009)。研究表明, CLas 侵染柑橘寄主后, 会引起大多数寄主防御相关蛋白或转录因子的上调表达, 如过氧化氢酶、Cu/Zn 超氧化物歧化酶、几丁质酶、植物凝集素相关蛋白及神秘果素样蛋白等 (Kim et al., 2009; Fan et al., 2011; Nwugo et al., 2013a)。而在 CLas 侵染柠檬后这些防御蛋白反而下调表达, 推测可能是由于这些是参与非寄主抗性中的蛋白, 并非 CLas 诱导的特异蛋白, 降低该类蛋白的表达水平是寄主柠檬在 CLas 胁迫下保留能量的一种方式 (Nwugo et al., 2013b)。有趣的是, 植物抵御病原菌的负调控子 RIN4 (RPM1 interacting protein 4) 在 CLas 侵染的柑橘根部上调表达, 表明 CLas 利用该基因促进其在寄主体内的定殖 (Zhong et al., 2015)。而通过对 CLas 侵染晚期 (接种 2 年) 的蕉柑进行转录组测序, 发现编码 cNBL1700 蛋白的基因、两个 th1 基因 (*Cit.465.1* 和 *Cit.377.1*) 以及部分热激蛋白基因均上调表达, 其中 cNBL1700 蛋白富含谷氨酸, 可能与致病机制相关, 而 *Cit.465.1* 和 *Cit.377.1* 是植物细胞中可能与细菌诱导的抗 DNA 降解有关的基因 (Xu et al., 2015)。值得注意的是, 椪柑通过柑橘木虱感染 CLas, 在早期 (13 周), 10 个致病相关 (pathogenesis-related, PR) 蛋白中只有 2 个上调表达, 而在感染后期 (26 周), 12 个差异表达的 PR 基因中有 10 个上调表达, 且两个抗病蛋白基因 (*ciclev10024511m*, *ciclev10022439m*) 上调十分显著 (Zhong et al., 2016), 说明椪柑感染 CLas 后期防卫反应更强烈, 可能是由于寄主感病后期其他生长代谢受到影响, 进而引起的防御反应。

这些研究结果表明, CLas 可能存在某些能够引发寄主细胞体内一系列反应的效应因子 (effector), 从而使其能在寄主体内定殖。与植原体和螺原体一样, CLas 能够通过媒介昆虫口针直接注入寄主植物韧皮部细胞的胞质中。这类生物体尽管缺乏 III 型分泌系统, 也能够直接将蛋白分泌到寄主细胞质中, 并通过胞间连丝运动到其他细胞中 (Hogenhout et al., 2008)。然而, 由于黄龙病菌至今无法进行纯培养, 且基因组中包括大量的假定蛋白 (Duan et al., 2009), 目前对 CLas 效应因子的作用知之甚少。Pitino 等 (2016) 通过生物信息学的方法鉴定了 16 种假定的 CLas 效应因子, 并让其在本氏烟 (*Nicotiana benthamiana*) 中瞬时表达, 发现接种 3 d 后, Las5315mp (成熟蛋白) 在叶绿体中出现, 且诱导寄主细胞死亡及大量的胼胝质沉积, 该蛋白同样也能在感染 CLas 的柑橘中表达, 但并没有出现细胞死亡的现象, 推测可能本氏烟中存在能够特异识别该效应因子的 R 基因、

胞内核苷酸结合区域或 NB-LRR 免疫受体, 而柑橘中不存在。至今通过大量试验评估了不同柑橘及其近缘属品种对黄龙病的敏感性差异, 发现部分品种(如黄皮、枳及其部分杂交品种等)具有一定的抗病性(McCollum et al., 2016; Ramadugu et al., 2016), 但是尚未发现 CLas 特异诱导的黄龙病抗性基因(Xu et al., 2015; Zhong et al., 2015; Wang et al., 2016), 严重制约了抗性育种的进程。

2 柑橘黄龙病菌亚洲种(CLas)—虫媒互作研究

2.1 木虱获菌时间和获菌率

CLas 的田间自然传播媒介主要为亚洲柑橘木虱, 其获菌时间为 15 ~ 30 min 或者长达 5 h 以上, (Halbert & Manjunath, 2004; Brlansky & Rogers, 2008)。成虫在带病柑橘植株上取食的获菌率为 13% ~ 100%(Pelz-Stelinski et al., 2010), 获菌率一般与植株感染 CLas 的水平呈正相关(Coletta-Filho et al., 2014)。木虱在若虫期和成虫期均能获菌, 且若虫期获菌率比成虫期更高, 同时, 取食时间越长获菌率越高, 这可能与 CLas 在柑橘体内分布不均有关(Pelz-Stelinski et al., 2010; Coy & Stelinski, 2015)。田间获菌率会因为管理水平、地理位置不同存在高度差异。柑橘木虱的传病时间一般为 15 min 至 7 h (Grafton-Cardwell et al., 2013), 同时, 嫩梢的存在会大大提高木虱的传病率(Hall et al., 2016)。

2.2 CLas 在木虱体内的分布与传播

早期通过显微镜观察发现, CLas 存在于柑橘木虱的唾液腺, 前肠过滤室以及中、后肠细胞(Xu et al., 1988)。随着 qPCR、扫描电镜及荧光原位杂交技术的发展, 在柑橘木虱的唾液腺、消化道、过滤室、马氏管、血淋巴、肌肉、脂肪组织和卵巢中均发现有 CLas 的存在, 表明 CLas 能够系统感染柑橘木虱(Grafton-Cardwell et al., 2013)。在木虱获菌期, 大量 CLas 存在于木虱的唾液腺, 获菌 1 ~ 2 d 后经过循环传至其他组织中(Grafton-Cardwell et al., 2013)。CLas 在田间木虱种群内的含量呈动态变化, 单头木虱含菌量在 $10^3 \sim 10^7$ 范围内, 其中 3 月含菌量最低, 4 月、5 月含菌量最高(Ukuda-Hosokawa et al., 2015)。此外, 木虱在若虫期获菌后, 若不再取食带病植株, 其体内 CLas 的含量在成虫期会呈下降的趋势(Pelz-Stelinski et al., 2010)。

木虱传播黄龙病的方式属于持久性传病, 成虫一旦感染, 终身带菌(Inoue et al., 2009)。近期有研究发现, 带病木虱之间能够通过性传播, 但只能从带病雄虫传播至健康雌虫, 传播率约为 4%, 带病雌虫与健康雄虫以及同性之间不存在该现象, 并且在雌、雄成虫的生殖器及雌虫的卵中均能检测到 CLas, 说明 CLas 在木虱体内不仅能够水平传播, 还存在垂直传播的现象(Mann et al., 2011)。这种交替传播机制有利于 CLas 在木虱种群中的持久性滞留, 并促进其在寄主植物中的传播。

2.3 CLas 对木虱发育、倾向性及内共生菌种群的影响

CLas 侵染寄主木虱后, 会引起木虱发育、倾向性、内共生菌(syncytium endosymbiont)种群等方面的变化。CLas 侵染木虱若虫早期, 细胞粘附力、生物膜形成、运动及淋巴循环相关蛋白都差异表达, 另外, 与发育、形态建成、先天免疫等相关的基因都显著过表达, 表明 CLas 能抑制木虱的基础免疫, 调控若虫发育并影响幼龄期的长短, 从而有利于 CLas 对木虱的侵染并在其体内增殖、循环(Vyas et al., 2015)。其中, 与细胞粘附力有关的层粘连蛋白(laminins)在 CLas 侵染的木虱若虫中上调表达, 层粘连蛋白对发育期表皮膜的形成至关重要(Wolfstetter & Holz, 2012), 该蛋

白的上调表达可能是对 CLas 侵入细胞、组织、器官时破坏生物膜形成的一种应答反应。但连接肌动蛋白骨架和黏着受体的黏着斑蛋白 (vinculin) 以及包含黏着斑蛋白结合位点的踝蛋白 (Talin) 都下调表达, CLas 通过调控这些蛋白的表达以便更加容易地侵入寄主细胞。表达谱分析表明 CLas 侵染木虱成虫后, 防卫和免疫反应相关基因的差异表达相对若虫更为显著, 说明木虱成虫具备更加坚固的免疫防卫系统, 使其能够更好地抵御 CLas 的侵染。例如, 在 CLas 侵染的木虱成虫中, GTP 酶 Rho 家族的成员 Rac1 上调表达, 该蛋白是调控免疫、肌动蛋白动力、基因转录及细胞循环的分子开关, Rac1 激活 Jun N-末端激酶 (Jun N-terminus kinase, JNK) 和丝裂原活化蛋白激酶 (mitogen-activated protein kinase kinase, MAPKK), 从而抵御 CLas 的侵入 (Vyas et al., 2015)。

Martini 等 (2015) 研究发现, 感染 CLas 的木虱比健康木虱迁徙更早, 且距离更长, 雌木虱对雄木虱的吸引力会随着体内含菌量的增加而增大。这些结果表明, CLas 能够调控木虱的运动和交配, 从而促进黄龙病的传播与扩散。

此外, CLas 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.) 菌的含量与黄龙病菌呈明显的正相关 (Fagen et al., 2012; 孙丽琴 等, 2014)。*Wolbachia* 能够诱导昆虫寄主某些基因的表达从而为其自身生长创造一个合适的细胞内环境。由此推测, 可能存在某种机制能够在提高木虱体内 *Wolbachia* 含量的同时也一定程度提高了 CLas 的含量 (Fagen et al., 2012)。*Enterobacter* sp. 与黄龙病菌存在互作, 但其互作机制还有待研究。

3 柑橘黄龙病菌亚洲种 (CLas) —虫媒—植物寄主互作研究

CLas、木虱和寄主植物三者之间存在复杂的互作关系。研究表明, 在带病和健康柑橘植株之间, 木虱成虫一般优先选择带病柑橘植株 (Mann et al., 2012)。然而, 叶片的成熟度对木虱的选择也会有一定影响, 在带病和健康柑橘嫩梢之间, 木虱成虫一般会偏向选择带病柑橘嫩梢, 且在带病嫩梢上停留的时间更长, 而在没有嫩梢的情况下, 木虱一般先选择带病成熟叶片, 但 38 h 后转而选择健康成熟叶片, 可能是由于带病植株营养匮乏等造成的 (Wu et al., 2015)。在带病植株上取食比在健康植株上取食的柑橘木虱唾液分泌时间更长, 而韧皮部取食时间更短, 说明 CLas 侵染柑橘后, 木虱的寄主适合度下降, 这种现象可能会加速 HLB 的流行 (Cen et al., 2012b; Luo et al., 2015)。颜色的差异可能也在一定程度上影响木虱对寄主的选择。利用黄板、绿板、白板对木虱进行多重试验, 发现木虱成虫最容易被黄色吸引, 其次是绿色, 这可能就是它更偏向选择带病植株的原因之一 (Wu et al., 2015)。此外, 触觉、光照等也是影响木虱寄主选择性的的重要因素 (Cen et al., 2012b; Sétamou et al., 2012)。

CLas 侵染柑橘植株后会诱导其产生一些特殊的挥发性物质, 从而使其对木虱更具吸引力。通过比较健康和带病砂糖橘嫩梢的挥发性物质成分差异发现, 两者释放的挥发性物质不仅种类有很大不同, 且同种物质的含量也有很大差异。在带病砂糖橘嫩梢释放的挥发性物质中, β -水芹烯的含量最高, 值得一提的是, 该物质在对木虱具有强吸引力的九里香释放的挥发物中含量也是最高的 (杨玉枝 等, 2015)。这一研究表明 β -水芹烯在寄主吸引木虱方面发挥了重要的作用, 值得进一步研究。此外, CLas 侵染还会诱导柑橘寄主释放另一种特异的挥发性物质——水杨酸甲酯 (methyl salicylate, MeSA), 该物质同样能够增强带病植株对木虱的吸引力 (Mann et al., 2012)。另一方面, 木虱的取食同样会诱导植株产生挥发性物质, 其中包括 MeSA, 该物质有利于木虱对寄主植物上同类的定位 (Mann et al., 2012), 另外还包括一些吸引天敌的物质, 如桉萜和 α -松萜, 以及帮助昆虫定位和识别植物

的物质, 如芳樟醇等 (Riffell et al., 2009; Hijaz et al., 2013; Uefune et al., 2013)。木虱雌虫对柑橘寄主产生的挥发性物质的定位能力比雄虫更强, 而雄虫通常是被雌虫或同性的排泄物散发的信号强烈吸引, 由此推测, 雌虫一般比雄虫更早定殖于带病寄主植物 (Gharaei et al., 2014)。正是由于 CLas、木虱和寄主之间这种互作关系, 加速了黄龙病的流行, 而在某种程度上又能起到抑制该病扩散的作用。有研究表明, CLas 侵染柑橘植株和木虱产生的挥发性物质能够吸引木虱的寄生性天敌——亮腹釉小蜂 (*Tamarixia radiata*), 它是柑橘木虱的优势寄生蜂, 主要寄生柑橘木虱的若虫 (Mann et al., 2010; Martini et al., 2014)。寄生蜂是柑橘木虱种群的重要影响因子, CLas 侵染柑橘植株和木虱产生的挥发性物质能提高寄生蜂的寄生性, 从而提高木虱种群的死亡率。

4 展望

近年来, 由于受果品价格市场波动影响, 导致部分果园疏于管理, 加之冬季温度偏暖, 木虱北移趋势明显, 越冬虫口基数增大, 致使黄龙病大面积爆发。目前已在 10 个省 (自治区) 的 267 个县 (市、区) 有不同程度发生, 除老病区广东、福建等地黄龙病持续严重发生外, 赣南、湘南、桂北等优势产区黄龙病亦存在蔓延趋势。该病缺乏有效防控药剂, 目前及时挖除病树, 大面积防治柑橘木虱, 使用无病毒苗木是公认的防控黄龙病的有效措施。最近, 黄龙病菌基因组学、媒介及寄主响应病原入侵的相关组学研究虽已取得较大进展, 但由于对病原生物学特性知之甚少, 加之对木虱传病机理及不同耐、感病柑橘应答病原入侵的基因表达调控机制研究匮乏, 因此亟需开展以下几方面研究。

(1) 加快黄龙病菌体外培养研究, 一旦取得突破, 将为解析病原生物学、功能基因组学及解决黄龙病防控这一世界难题奠定坚实基础。

(2) 深入开展病原、虫媒及植物寄主三者间互作机制研究, 揭示柑橘应答黄龙病菌入侵和系统扩散的基因表达调控机制, 挖掘柑橘抗 (感) 黄龙病和趋 (避) 木虱的相关功能基因或转录因子, 明确寄主植物挥发性信息物质对媒介昆虫的行为调控研究, 为建立防控新策略提供理论支撑。

(3) 开展柑橘微生物组学研究, 特别是不同生态位的罹病和健康植株根际微生物组学研究, 解析根际微生物、黄龙病菌及柑橘寄主间的相互作用, 并从生防角度探索新的黄龙病控制方法。

(4) 加强抗性育种研究, 由于在栽培的柑橘属、枳属和金柑属中尚未发现抗黄龙病基因, 今后要特别加强野生柑橘资源及近缘属植物中抗性基因资源的筛选和利用, 结合病原、虫媒及植物寄主互作机制研究, 利用常规、转基因和基因组编辑等技术培育抗病品种。

References

- Ahmad K, Sijam K, Kadir J, Habibuddin H, Kadir J. 2008. Occurrence and spread of *Candidatus Liberibacter asiaticus*, the causal agent of Huanglongbing disease of citrus in Malaysia. *Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 4 (1): 103 - 111.
- Albrecht U, Fiehn O, Bowman K D. 2016. Metabolic variations in different citrus rootstock cultivars associated with different responses to Huanglongbing. *Plant Physiology and Biochemistry*, 107: 33 - 44.
- Batool A, Ifthikhar Y, Mughal S M, Khan M M, Jaskani M J. 2007. Citrus greening disease—A major cause of citrus decline in the world—A review. *Horticultural Science*, 34 (4): 159 - 166.
- Bové J M, Garnier M. 1984. Citrus greening and psylla vectors of the disease in the *Arabian peninsula*//Proceedings 9th Conference IOCV. Rolling Meadows: Riverside: 109 - 114.
- Bové J M. 2006. Huanglongbing: A destructive newly-emerging, century-old disease of citrus. *Journal of Plant Pathology*, 88 (1): 7 - 37.

- Bové J M. 2014. Huanglongbing or yellow shoot, a disease of Gondwanan origin: Will it destroy citrus worldwide? *Phytoparasitica*, 42 (5): 579 – 583.
- Brlansky R H, Rogers M E. 2008. Citrus Huanglongbing: understanding vector-pathogen interaction for disease management. *Plant Health Progress*, doi: 10.1094/APSnetFeature-2007-1207.
- Canales E, Coll Y, Hernández I, Portieles R, García M R, López Y, Aranguren M, Alonso E, Delgado R, Luis M, Batista L, Paredes C, Rodríguez M, Pujol M, Ochagavia M E, Falcón V, Terauchi R, Matsumura H, Ayra-Pardo C, Llauger R, Pérez M del C, Núñez M, Borrusch M S, Walton J D, Silva Y, Pimentel E, Borroto C, Borrás-Hidalgo O. 2016. ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’, causal agent of citrus Huanglongbing, is reduced by treatment with brassinosteroids. *PLoS ONE*, 11 (1): e0146223.
- Cen Y, Yang C, Holford P, Beattie G A C, Spooner-Hart R N, Liang G, Deng X. 2012b. Feeding behaviour of the Asiatic citrus psyllid *Diaphorina citri*, on healthy and huanglongbing-infected citrus. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143 (1): 13 – 22.
- Cen Y, Zhang L, Xia Y, Guo J, Deng X, Zhou W. 2012a. Detection of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ in *Cacopsylla* (psylla) *citrisuga* (Hemiptera: psyllidae). *Florida Entomologist*, 95 (2): 304 – 311.
- Coletta-Filho H D, Daugherty M P, Ferreira C, Lopes J R S. 2014. Temporal progression of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ infection in citrus and acquisition efficiency by *Diaphorina citri*. *Phytopathology*, 104 (4): 416 – 421.
- Coy M R, Stelinski L L. 2015. Great variability in the infection rate of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ in field populations of *Diaphorina Citri* (Hemiptera: Liviidae) in Florida. *Florida Entomologist*, 98 (1): 356 – 357.
- Duan Y, Gottwald T, Zhou L, Gabriel D W. 2008. First report of dodder transmission of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ to tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Plant Disease*, 92 (5): 831.
- Duan Y, Zhou L, Hall D G, Li W, Doddapaneni H, Lin H, Liu L, Vahling C M, Gabriel D W, Williams K P, Dickerman A, Sun Y, Gottwald T. 2009. Complete genome sequence of citrus huanglongbing bacterium, ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ obtained through metagenomics. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 22 (8): 1011 – 1020.
- Fagen J R, Giongo A, Brown C T, Davis-Richardson A G, Gano K A, Triplett E W. 2012. Characterization of the relative abundance of the citrus pathogen *Ca. Liberibacter asiaticus* in the microbiome of its insect vector, *Diaphorina citri*, using high throughput 16S rRNA sequencing. *The Open Microbiology Journal*, 6 (1): 29 – 33.
- Fagen J R, Leonard M T, Coyle J F, McCullough C M, Davis-Richardson A G, Davis M J, Triplett E W. 2014. *Liberibacter crescens* gen. Nov., sp. Nov., the first cultured member of the genus *Liberibacter*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 64 (7): 2461 – 2466.
- Fan J, Chen C, Yu Q, Brlansky R H, Li Z, Gmitter F G Jr. 2011. Comparative iTRAQ proteome and transcriptome analyses of sweet orange infected by ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’. *Physiologia Plantarum*, 143 (3): 235 – 245.
- Fan J, Chen C, Yu Q, Khalaf A, Achor D S, Brlansky R H, Moore G A, Li Z, Gmitter F G. 2012. Comparative transcriptional and anatomical analyses of tolerant rough lemon and susceptible sweet orange in response to ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ infection. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25 (11): 1396 – 1407.
- Garnier M, Bové J M. 1983. Transmission of the organism associated with citrus greening disease from sweet orange to periwinkle by dodder. *Phytopathology*, 73 (10): 1358 – 1363.
- Garnier M, Danel N, Bové J M. 1984. The greening organism is a Gram negative bacterium//Proceedings 9th Conference IOCV. Rolling Meadows: Riverside: 115 – 124.
- Gharaei A M, Ziaaddini M, Jalali M A, Michaud J P. 2014. Sex-specific responses of Asian citrus psyllid to volatiles of conspecific and host-plant origin. *Journal of Applied Entomology*, 138 (7): 500 – 509.
- Grafton-Cardwell E E, Stelinski L L, Stansly P A. 2013. Biology and management of Asian citrus psyllid, vector of the huanglongbing pathogens. *Annual Review of Entomology*, 58 (1): 413 – 432.
- Halbert S, Manjunath K. 2004. Asian citrus psyllids (Sternorrhyncha: Psyllidae) and greening disease of citrus: a literature review and assessment of risk in Florida. *Florida Entomologist*, 87 (3): 330 – 353.
- Hall D G, Albrecht U, Bowman K D. 2016. Transmission rates of ‘*Ca. Liberibacter asiaticus*’ by Asian citrus psyllid are enhanced by the presence

- and developmental stage of citrus flush. *Journal of Economic Entomology*, 109: 558 – 563.
- Hartung J S, Halbert S E, Pelz-Stelinski K, Bransky R H, Chen C, Gmitter F G. 2010. Lack of evidence for transmission of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ through citrus seed taken from affected fruit. *Plant Disease*, 94 (10): 1200 – 1205.
- Hijaz F, El-shesheny I, Killiny N. 2013. Herbivory by the insect *Diaphorina citri* induces greater change in citrus plant volatile profile than does infection by the bacterium, *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Plant signaling & Behavior*, 8 (10): e25677.
- Hilf M E, Lewis R S. 2016. Transmission and propagation of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ by grafting with individual citrus leaves. *Phytopathology*. <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO-09-15-0221-R>.
- Hogenhout S A, Oshima K, Ammar E D, Kakizawa S, Kingdom H N, Namba S. 2008. Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects. *Mol Plant Pathol*, 9: 403 – 423.
- Inoue H, Ohnishi J, Ito T, Tomimura K, Miyata S, Iwanami T, Ashihara W. 2009. Enhanced proliferation and efficient transmission of *Candidatus Liberibacter asiaticus* by adult *Diaphorina citri* after acquisition feeding in the nymphal stage. *Annals of Applied Biology*, 155 (1): 29 – 36.
- Jagoueix S, Bové J M, M Garnier. 1994. The phloem-limited bacterium of greening disease of citrus is a member of the a subdivision of the Proteobacteria. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 44 (3): 379 – 386.
- Kim J S, Sagaram U S, Burns J K, Li J, Wang N. 2009. Response of sweet orange (*Citrus sinensis*) to ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ Infection: microscopy and microarray analyses. *Phytopathology*, 99 (1): 50 – 57.
- Leonard M T, Fagen J R, Davis-Richardson A G, Davis M J, Triplett E W. 2012. Complete genome sequence of *Liberibacter crescens* BT-1. *Standards in Genomic Sciences*, 7 (2): 271 – 283.
- Liao H, Burns J K. 2012. Gene expression in *Citrus sinensis* fruit tissues harvested from huanglongbing-infected trees: comparison with girdled fruit. *Journal of Experimental Botany*, 63 (8): 3307 – 3319.
- Lin Kong-xiang. 1956. Study on citrus yellow shoot or huanglongbing II. discussion about pathogen. *Acta Phytopathological Sinica*, 2 (1): 13 – 40. (in Chinese)
- 林孔湘. 1956. 柑橘黄梢 (黄龙) 病研究 II. 关于病原的探讨. *植物病理学报*, 2 (1): 13 – 40.
- Loon L C V, Bakker P A, Pieterse C M. 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, 36 (36): 453 – 483.
- Luo X, Yen A L, Powell K S, Wu F, Wang Y, Zeng L, Yang Y, Cen Y. 2015. Feeding behavior of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) and its acquisition of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ on huanglongbing-infected *Citrus reticulata* leaves of several maturity stages. *Florida Entomologist*, 98 (1): 186 – 192.
- Mafra V, Martins P K, Francisco C S, Ribeiro-Alves M, Freitas-Astúa J, Machado M A. 2013. *Candidatus Liberibacter americanus* induces significant reprogramming of the transcriptome of the susceptible citrus genotype. *BMC Genomics*, 14 (1): 247.
- Mann R S, Ali J G, Hermann S L, Tiwari L, Pelz-Stelinski K S, Alborn H T, Stelinski L L. 2012. Induced release of a plant defense volatile ‘deceptively’ attracts insect vectors to plants infected with a bacterial pathogen. *PLoS Pathogens*, 8 (3): e1002610.
- Mann R S, Pelz-Stelinski K, Hermann S L, Tiwari S, Stelinski L L. 2011. Sexual transmission of a plant pathogenic bacterium, *Candidatus Liberibacter asiaticus*, between conspecific insect vectors during mating. *PLoS ONE*, 6 (12): e29197.
- Mann R S, Qureshi J A, Stansly P A, Stelinski L L. 2010. Behavioral response of *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hymenoptera: Eulophidae) to volatiles emanating from *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) and citrus. *Journal of Insect Behavior*, 23 (6): 447 – 458.
- Martinelli F, Uratsu S L, Albrecht U, Reagan R L, Phu M Y, Britton M, Buffalo V, Fass J, Leicht E, Zhao W, Lin D, D’ Souza R, Davis C E, Bowman K D, Dandekar A M. 2012. Transcriptome profiling of citrus fruit response to huanglongbing disease. *PLoS ONE*, 7 (5): e38039.
- Martini X, Hoffmann M, Coy M R, Stelinski L L, Pelz-Stelinski K S. 2015. Infection of an insect vector with a bacterial plant pathogen increases its propensity for dispersal. *PLoS ONE*, 10 (6): 1 – 16.
- Martini X, Pelz-Stelinski K S, Stelinski L L. 2014. Plant pathogen-induced volatiles attract parasitoids to increase parasitism of an insect vector. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2 (8): 1 – 8.
- McCollum G, Hilf M, Irey M, Luo W, Gottwald T. 2016. Susceptibility of sixteen citrus genotypes to ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’. *Plant Disease*, 100 (6): 1080 – 1086.

- Nicaise V, Roux M, Zipfel C. 2009. Recent advances in PAMP-triggered immunity against bacteria: pattern recognition receptors watch over and raise the alarm. *Plant Physiology*, 150 (4): 1638 - 1647.
- Nwugo C C, Duan Y, Lin H. 2013b. Study on citrus response to huanglongbing highlights a down-regulation of defense-related proteins in lemon plants upon '*Ca. Liberibacter asiaticus*' infection. *PLoS ONE*, 8 (6): e67442.
- Nwugo C C, Lin H, Duan Y, Civerolo E L. 2013a. The effect of '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' infection on the proteomic profiles and nutritional status of pre-symptomatic and symptomatic grapefruit (*Citrus paradisi*) plants. *BMC Plant Biology*, 13 (1): 59.
- Pelz-Stelinski K S, Brlansky R H, Ebert T A, Rogers M E. 2010. Transmission parameters for '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' by Asian citrus psyllid (Hemiptera: Psyllidae). *Journal of Economic Entomology*, 103 (5): 1531 - 1541.
- Pitino M, Armstrong C M, Cano L M, Duan Y. 2016. Transient expression of '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' effector induces cell death in *Nicotiana benthamiana*. *Frontiers in Plant Science*, 7: 982.
- Ramadugu C, Keremane M L, Halbert S E, Duan Y, Roose M L, Stover E, Lee R F. 2016. Long-term field evaluation reveals Huanglongbing resistance in citrus relatives. *Plant disease*. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-03-16-0271-RE>.
- Riffell J A, Lei H, Hildebrand J G. 2009. Neural correlates of behavior in the moth *Manduca sexta* response to complex odors. *PNAS*, 106 (46): 19219 - 19226.
- Rosales R, Burns J K. 2011. Phytohormone changes and carbohydrate status in sweet orange fruit from huanglongbing-infected trees. *Journal of Plant Growth Regulation*, 30 (3): 312 - 321.
- Sechler A, Schuenzel E L, Cooke P. 2009. Cultivation of '*Candidatus liberibacter asiaticus*', '*Ca. L. africanus*', and '*Ca. L. americanus*' associated with huanglongbing. *Phytopathology*, 99 (5): 480 - 486.
- Sétamou M, Sanchez A, Patt J M, Nelson S D, Jifon J, Louzada E S. 2012. Diurnal patterns of flight activity and effects of light on host finding behavior of the Asian citrus psyllid. *Journal of Insect Behavior*, 25 (3): 264 - 276.
- Song Ya-qin, Lou Bing-hai, Bai Xian-jin, Deng Chong-ling, Chen Yi-chao, Zhao Xiao-long, Li Xian-liang. 2015. Possibility of seed transmitting Huanglongbing caused by '*Candidatus liberibacter asiaticus*'. *Journal of Southern Agriculture*, 46 (5): 813 - 816.
- 宋雅琴, 娄兵海, 白先进, 邓崇岭, 陈宜超, 赵小龙, 李贤良. 2015. 种子传播黄龙病可能性研究. *南方农业学报*, 46 (5): 813 - 816.
- Sun Li-qin, Yin You-ping, Wang Fang, Wu Xiao-fang, Wang Zhong-kang. 2014. Correlation of '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' and the endophytic community in *Diaphorina citri*. *Scientia Agricultura Sinica*, 47 (11): 2151 - 2161.
- 孙丽琴, 殷幼平, 王芳, 吴晓芳, 王中康. 2014. 柑橘木虱黄龙病菌携带量与其内生菌群相关性. *中国农业科学*, 47 (11): 2151 - 2161.
- Tatineni S, Sagaram U S, Gowda S, Robertson C J, Dawson W O, Iwanami T, Wang N. 2008. In planta distribution of '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' as revealed by polymerase chain reaction (PCR) and real-time PCR. *Phytopathology*, 98 (5): 592 - 599.
- Teixeira D C, Saillard C, Eveillard S, Danet J L, Costa P I da, Ayres A J, Bové J. 2005. '*Candidatus Liberibacter americanus*', associated with citrus huanglongbing (greening disease) in São Paulo State, Brazil. *International Journal of Systematic & Evolutionary Microbiology*, 55 (Pt 5): 1857 - 1862.
- Trivedi R, He Z, Nostrand J D V, Albrigo G, Zhou J, Wang N. 2012. Huanglongbing alters the structure and functional diversity of microbial communities associated with citrus rhizosphere. *ISME Journal*, 6 (2): 363 - 383.
- Uefune M, Kugimiya S, Ozawa R, Takabayashi J. 2013. Parasitic wasp females are attracted to blends of host-induced plant volatiles: do qualitative and quantitative differences in the blend matter? *F1000Research*, 2 (2): 57.
- Ukuda-Hosokawa R, Sadoyama Y, Kishaba M, Kuriwada T, Anbutsu H, Fukatsu T. 2015. Infection density dynamics of the citrus greening bacterium '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' in field populations of the psyllid *Diaphorina citri* and its relevance to the efficiency of pathogen transmission to citrus plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 81 (11): 3728 - 3736.
- Vuuren S P V, Cook G. 2011. Lack of evidence for seed transmission of '*Candidatus Liberibacter africanus*' associated with greening (Huanglongbing) in citrus in South Africa. *Plant Disease*, 95 (8): 1026.
- Vyas M, Fisher T W, He R, Nelson W, Yin G, Cicero J M, Willer M, Kim R, Kramer R, May G A, Crow J A, Soderlund C A, Gang D R, Brown J K. 2015. Asian citrus psyllid expression profiles suggest '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' mediated alteration of adult nutrition and metabolism, and of nymphal development and immunity. *PLoS ONE*, 10 (6): e0130328.

- Wang X, Tan J, Bai Z, Su H, Deng X, Li Z, Zhou C, Chen J. 2013. Detection and characterization of miniature inverted-repeat transposable elements in “*Candidatus Liberibacter asiaticus*”. *Journal of Bacteriology*, 195 (17): 3979 – 3986.
- Wang N, Trivedi P. 2013. Citrus Huanglongbing: a newly relevant disease presents unprecedented challenges. *Phytopathology*, 103 (7): 652 – 665.
- Wang X, Zhou C, Deng X, Su H, Chen J. 2012. Molecular characterization of a mosaic locus in the genome of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’. *BMC Microbiology*, 12 (1): 18.
- Wang Y, Zhou L, Yu X, Stover E D, Luo F, Duan Y. 2016. Transcriptome profiling of Huanglongbing (HLB) tolerant and susceptible *citrus* plants reveals the role of basal resistance in HLB tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 7: 933.
- Wolfstetter G, Holz A. 2012. The role of LamininB2 (LanB2) during mesoderm differentiation in *Drosophila*. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69 (2): 267 – 282.
- Wu F, Cen Y, Deng X, Chen C, Xia Y, Liang G. 2015. Movement of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) adults between huanglongbing-infected and healthy citrus. *Florida Entomologist*, 98 (2): 410 – 416.
- Wu Yue, Su Hua-nan, Huang Ai-jun, Zhou Yan, Li Zhong-an, Liu Jin-xiang, Zhou Chang-yong. 2015. Effect of *Candidatus Liberibacter asiaticus* infection on carbohydrate metabolism in *Citrus sinensis*. *Scientia Agricultura Sinica*, 48 (1): 63 – 72. (in Chinese)
- 吴越, 苏华楠, 黄爱军, 周彦, 李中安, 刘金香, 周常勇. 2015. 柑橘黄龙病菌感染对甜橙叶片糖代谢的影响. *中国农业科学*, 48 (1): 63 – 72.
- Xu C, Xia Y, Li K, Ke C. 1988. Further study of the transmission of citrus huanglongbing by a psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama//Proceedings 10th Conference IOCV. Rolling Meadows: Riverside: 243 – 248.
- Xu M, Li Y, Zheng Z, Dai Z, Tao Y, Deng X. 2015. Transcriptional analyses of mandarins seriously infected by ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’. *PLoS ONE*, 10 (7): e0133652.
- Xu Mei-rong, Zheng Zheng, Li Xin-yu, Hong Hong-xia, Deng Xiao-ling. 2014. Intraspecific genetic diversity analysis of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ by short tandem repeats and PAGE. *Acta Phytopathologica Sinica*, 44 (6): 609 – 619.
- Yang Yu-zhi, Xu Di, Cen Yi-jing. 2015. Analysis of volatile compounds from young shoots of non- infected and huanglongbing-infected citrus. *Journal of Environmental Entomology*, 27 (2): 328 – 333. (in Chinese)
- 杨玉枝, 徐迪, 岑伊静. 2015. 健康和感染黄龙病沙糖桔嫩梢挥发性成分的分析. *环境昆虫学报*, 27 (2): 328 – 333.
- Zhang M, Guo Y, Powell C A, Doud M S, Yang C, Zhou H, Duan Y. 2016. Zinc treatment increases the titre of ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’ in huanglongbing-affected citrus plants while affecting the bacterial microbiomes. *Journal of Applied Microbiology*, 120: 1616 – 1628.
- Zhao H, Sun R, Albrecht U, Padmanabhan C, Wang A, Coffey M D, Girke T, Wang Z, Close T J, Roose M, Yokomi R K, Folimonova S, Vidalakis G, Rouse R, Bowman K D, Jin H. 2013. Small RNA profiling reveals phosphorus deficiency as a contributing factor in symptom expression for Citrus Huanglongbing disease. *Molecular Plant*, 6 (2): 301 – 310.
- Zhao Xue-yuan, Jiang Yuan-hui, Qiu Zhu-shi, Su Wei-fang, Li Chao-yang. 1982. A preliminary study of grafting transmission of citrus Huanglongbing. *Acta Phytopathologica Sinica*, 12 (2): 53 – 56. (in Chinese)
- 赵学源, 蒋元晖, 丘柱石, 苏维芳, 李超扬. 1982. 柑橘柑橘黄龙病嫁接传播方法的初步研究. *植物病理学报*, 2 (2): 53 – 56.
- Zhong Y, Cheng C, Jiang N, Jiang B, Zhang Y, Wu B, Hu M, Zeng J, Yan H, Yi G, Zhong G. 2015. Comparative transcriptome and iTRAQ proteome analyses of citrus root responses to *Candidatus Liberibacter asiaticus* infection. *PLoS ONE*, 10 (6): e0126973.
- Zhong Y, Cheng C, Jiang B, Jiang N, Zhang Y, Hu M, Zhong G. 2016. Digital gene expression analysis of Ponkan Mandarin (*Citrus reticulata* Blanco) in response to Asia citrus psyllid-vectored Huanglongbing infection. *International Journal of Molecular Science*, 17: 1063.