TSWV 提高植物游离氨基酸含量促进西花蓟马生殖力的研究*

陶 敏[1**] 何秉青[2] 郑晓斌[1] 徐宝云[1] 张友军[1] 吴青君[1***]

（1. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所，蔬菜生物育种全国重点实验室，北京 100081；2. 北京市昌平区农业技术推广站，北京 102299）

摘 要 **【目的】** 为明确番茄斑萎病毒（Tomato spotted wilt orthotospovirus，TSWV）对西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 孤雌生殖力的影响，并探明 TSWV 通过改变寄主植物营养调控西花蓟马生长发育及生殖力的途径。**【方法】** 通过比较西花蓟马取食健康和感染 TSWV 曼陀罗叶片后孤雌生殖力的差异，采用生化方法测定了曼陀罗感染 TSWV 后营养物质含量的变化及添加氨基酸对西花蓟马生长发育及生殖力的影响。**【结果】** 与对照相比，感染 TSWV 的西花蓟马孤雌生殖力显著提高 1.5 倍；曼陀罗感染 TSWV 后其总游离氨基酸含量和可溶性蛋白含量分别是健康植株的 1.3 倍和 3.0 倍；与取食未添加氨基酸的对照组相比，取食添加氨基酸叶碟的西花蓟马若虫期发育加快了 0.3 d；有性生殖后代数量显著增加 50%（$P<0.01$），孤雌生殖后代数量显著增加 60%（$P<0.01$）。**【结论】** TSWV 侵染引起的曼陀罗中总游离氨基酸含量的升高是导致 TSWV 促进西花蓟马生长发育和繁殖力的重要因素之一。

关键词 西花蓟马；番茄斑萎病毒；发育；生殖力；氨基酸

TSWV infection increases the free amino acid content of host plants and promotes the reproduction of *Frankliniella occidentalis*

TAO Min[1**] HE Bing-Qing[2] ZHENG Xiao-Bin[1] XU Bao-Yun[1]
ZHANG You-Jun[1] WU Qing-Jun[1***]

(1. State Key Laboratory of Vegetable Biobreeding, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 2. Changping District Agricultural Technology Extension Station, Beijing 102299, China)

Abstract **[Objectives]** To determine the influence of tomato spotted wilt orthotospovirus (TSWV) on the parthenogenetic reproduction of *Frankliniella occidentalis*, and investigate how TSWV modulates host plant nutrition to regulate the development and reproductive capacity of these thrips. **[Methods]** The parthenogenetic fecundity of *F. occidentalis* that fed on either TSWV-infected, or uninfected, *Datura stramonium* leaves, were compared. The nutrient content of infected *D. stramonium* was determined using biochemical methods and the effects of adding amino acids to the growth and fecundity of *F. occidentalis* were determined. **[Results]** The parthenogenetic fecundity of *F. occidentalis* that fed on infected leaves was significantly (1.5 times) higher than that of the control group. The total free amino acid and soluble protein content of infected *D. stramonium* plants were 1.3 and 3.0 times higher, respectively, than those of uninfected plants. The nymphal development of *F. occidentalis* fed on leaf disks supplemented with amino acids was significantly accelerated by 0.3 d, and offspring numbers produced by sexual and parthenogenetic reproduction were 50% ($P<0.01$) and 60% ($P<0.01$) higher, respectively, than those of the control group. **[Conclusion]** TSWV infection increases the total free amino acid content of *D. stramonium*, which appears to benefit the development and reproduction of *F. occidentalis*.

Key words *Frankliniella occidentalis*; TSWV; development; fecundity; amino acid

---

*资助项目 Supported projects：国家自然科学基金项目（31572037）；中国农业科学院科技创新工程（CAAS-ASTIP-IVFCAAS）

**第一作者 First author，E-mail：peachpeachtm@163.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：wuqingjun@caas.cn

收稿日期 Received：2022-02-07；接受日期 Accepted：2022-03-29

媒介昆虫能够传播多种病毒，对人类健康与农业生产构成了巨大威胁（Eigenbrode *et al.*，2018；Mauck *et al.*，2019；王世藩等，2020）。随着全球气候变化、人类活动频繁及农业生产的影响，昆虫传播植物病毒的现象呈现增长趋势（Blanc and Michalakis，2016；Zhou *et al.*，2018）。其中，被列为世界 10 大灾难性植物病毒之一的番茄斑萎病毒（Tomato spotted wilt orthotospovirus，TSWV）可严重危害包括蔬菜、花卉、经济作物等在内的 84 科 1 000 多种植物，是全球重要的植物检疫性病害（Oliver and Whitfield，2016）。番茄斑萎病毒的大面积发生、传播和流行与其传播媒介密切相关（Whitfield *et al.*，2005；Rotenberg *et al.*，2015；Eigenbrode *et al.*，2018）。其中，西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande) 作为世界性重要的农业害虫，是 TSWV 最重要和最有效的传播介体（Mound，2005；Mauck *et al.*，2019）。西花蓟马以持久循环增殖的方式传播 TSWV（Ullman *et al.*，2002），加之该虫具有寄主范围广、世代周期短、繁殖力高、适应性强和易产生抗药性等特点，更加剧了 TSWV 的扩散与暴发（Stafford *et al.*，2011）。

在长期协同进化过程中，西花蓟马-TSWV-植物演化出了独特的互作模式，揭示其互作关系与机制一直是研究的热点（Blanc and Michalakis，2016；Zhou *et al.*，2018）。众多的研究集中于西花蓟马对 TSWV 的获取和传播过程（Ullman *et al.*，1995；Nagata *et al.*，2004），以及 TSWV 在蓟马体内的循环和增殖机制（de Assis Filho *et al.*，2004；Moritz *et al.*，2004；Whitefield *et al.*，2008）。近年，越来越多的研究关注 TSWV 对西花蓟马影响的直接作用（蓟马获毒后自身生理生化的改变）和间接作用（TSWV 通过影响寄主植物进而影响蓟马）（Stafford *et al.*，2011；Zhou *et al.*，2018；王世藩等，2020）。许多研究表明，无论是直接作用还是间接作用，TSWV 都会导致西花蓟马的若虫发育速度加快、成虫寿命延长和繁殖力提高等（Maris *et al.*，2004；Belliure *et al.*，2005；Stafford *et al.*，2011，2014；Wu *et al.*，2019；Wan *et al.*，2020）。

植食性昆虫通过摄取植物营养物质以维持自身的生命活动，因此植物营养水平决定着昆虫的生长发育与繁殖等重要生物学特性（Awmack and Leather，2002）。其中，氨基酸作为蛋白质合成的必要底物是植物体内的基础营养物质，对维持昆虫生长发育与生殖等生物学进程至关重要（Awmack and Leather，2002；Nachappa *et al.*，2020）。众多研究表明，病毒通过调控寄主植物代谢过程导致植物营养物质发生改变，从而间接影响传毒昆虫的生物适合度（Eigenbrode *et al.*，2018；Zhou *et al.*，2018；Nachappa *et al.*，2020）。有研究发现，番茄黄化曲叶病毒（Tomato yellow leaf curl virus，TYLCV）及番木瓜环斑病毒（Papaya ringspot virus，PRSV）能够导致其寄主植物中氨基酸含量显著升高，推测这与其媒介昆虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* 和蚜虫 *Aphis gossypii* 在带毒植株上的生物学表现增强相关（Su *et al.*，2015；Gadhave *et al.*，2019）。番茄感染 TSWV 后，其叶片中植物总游离氨基酸含量显著增加（Nachappa *et al.*，2020）。因此，病毒能够改变植物氨基酸水平进而影响其媒介昆虫的生物学特性。然而，关于 TSWV 介导的植物氨基酸含量升高是否进一步促进西花蓟马的生物学表现至今尚无实验证实。我们前期研究发现，携带 TSWV 的西花蓟马发育历期显著缩短，有性生殖力显著提高（Wan *et al.*，2020），但其孤雌生殖力是否也受 TSWV 的影响尚不明确。本文研究了 TSWV 对西花蓟马孤雌生殖的影响，分析了感染 TSWV 的曼陀罗营养成分含量的变化，测定了外源添加氨基酸饲喂对西花蓟马发育和生殖的影响。本研究结果将增进对西花蓟马-TSWV-植物三者互作关系的认识，并为西花蓟马与 TSWV 综合防控新技术的研发提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

西花蓟马于 2003 年采自中国农业科学院蔬菜花卉研究所温室，采用四季豆 *Phaseolus vulgaris*

于室内[温度：（25±1）℃，相对湿度：70%，光周期：L：D=16：8]饲养（Wan *et al.*，2020）。

1.2 TSWV 的保存与培养

TSWV 的保存与培养参考 Wan 等（2020）的方法。首先，培育健康的曼陀罗 *Datura stramonium* 植株，待曼陀罗生长至二叶期时，采用摩擦接毒的方式使曼陀罗植株感染 TSWV；然后，置于室内进行培养，温度为（22±1）℃，相对湿度 70%，光照周期 16 L：8 D。待曼陀罗植株出现畸形、褪绿、萎黄色轮纹、黄斑，经 ELISA 检测确认感染 TSWV 后，即为带毒植株。

1.3 主要仪器和试剂

SANYO MLR-351 植物培养箱，日本 SANYO 公司； DAS-ELISA TSWV 试剂盒，安德珍生物技术（北京）有限公司；LEICA DMC 4500 显微镜，德国 Leica 公司；20 种天然氨基酸标准品（L-甘氨酸、L-缬氨酸、L-异亮氨酸、L-脯氨酸、L-丝氨酸、L-苏氨酸、L-天冬酰胺、L-谷氨酰胺、L-半胱氨酸、L-精氨酸、L-丙氨酸、L-亮氨酸、L-酪氨酸、L-色氨酸、L-组氨酸、L-谷氨酸、L-蛋氨酸、L-苯丙氨酸、L-胱氨酸和 L-天冬氨酸），北京索莱宝科技有限公司；SpectraMax M2 酶标仪，美国分子仪器公司；S1000TM/C1000TM PCR 仪，美国 Bio-Rad 公司；Centrifuge 5417R 离心机，德国 Eppendorf 公司。

1.4 TSWV 对西花蓟马孤雌生殖的影响

参考 Wan 等（2020）的方法，收集西花蓟马初孵 1 龄若虫（<6 h），将其转移至感染 TSWV 的曼陀罗叶片上群体饲养至蛹期，以健康曼陀罗叶片为对照。待化蛹后，将蛹单头转移至 1.5 mL 离心管中至成虫羽化，选取雌成虫，处理组继续饲喂感染 TSWV 的曼陀罗叶片，对照组饲喂健康曼陀罗叶片使其孤雌生殖，每 2 d 观测雌虫存活情况并更换叶片，在解剖镜下观察统计叶片上的卵量。雌虫死亡后，收集饲喂感染 TSWV 叶片的单头雌虫，用 RT-PCR 法检测其是否获毒，未获毒的个体不计入统计。每处理不少于 60 头雌虫。

1.5 感染 TSWV 的曼陀罗营养成分的测定

取 40 株二叶期、大小长势一致的健康曼陀罗植株，每 20 株分为一组。其中处理组采用上述摩擦接毒的方式使曼陀罗植株感染 TSWV，对照组采用不含病毒的接种缓冲液进行摩擦处理。所有植株置于温度为（22±1）℃，光照周期为 16 L：8 D 的人工气候箱中培养。一个月后，采用 DAS-ELISA 试剂盒检测曼陀罗植株是否获毒。分别收集健康和感染病毒植株的叶片，每个样品收集 500 g 叶片，每组 5 次重复，测定植株叶片中的 9 类主要营养成分含量。其中，葡萄糖、果糖和蔗糖含量测定采用蒽酮硫酸比色法（张友杰，1977）；可溶性淀粉含量测定采用碘显色法（徐昌杰等，1998）；可溶性果胶，原果胶和总果胶含量测定采用咔唑比色法（曹建康等，2013）；可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝显色法（王学奎，2006）；总游离氨基酸含量测定采用茚三酮显色法（王文平，1998）。

1.6 外源添加氨基酸对西花蓟马生长发育及繁殖的影响

将 20 种氨基酸标准品按其溶解性分别以蒸馏水、1 mol/L HCl、0.5 mol/L HCl 和 1 mol/L NaOH 稀释为 10 mg/mL 的 4 种母液。各取母液 1 mL 混合后加入 96 mL 蒸馏水稀释为 10 mg/100 mL 的工作液，同时分别取 1 mL 1 mol/L HCl，1 mL 0.5 mol/L HCl 和 1 mL 1 mol/L NaOH 混合后加入 97 mL 蒸馏水作为对照工作液。收集健康的曼陀罗叶片，用打孔器打成直径为 1 cm 的叶碟，将叶碟置于氨基酸溶液中浸泡 10 min，取出后在滤纸上自然晾干。将西花蓟马雌雄成虫约 200 头置于养虫罐中，使其在四季豆豆荚上产卵 24 h，移除成虫，将带卵的豆荚转移至另一养虫罐。3 d 后卵孵化，随机挑取初孵的 1 龄若虫（<6 h），单头放于 1.5 mL 离心管中，用上述处理的叶碟作为食料，用对照工作液处理的曼陀罗叶碟为对照。每处理 150 头试虫，所有试虫置于温度（25±1）℃，相对湿度 70%，光周期 L：D=16：8 的光照培养箱中，每天观察试虫的发育与存活情况。待成虫羽化后，随机选择雌雄虫

30 头进行有性生殖观察，单独的雌虫 30 头进行孤雌生殖观察，并分别以氨基酸处理和未处理的叶碟进行饲喂。每两天观察成虫的存活情况，同时更换叶片，并统计曼陀罗叶碟上的卵量，直至所有试虫死亡。

1.7　统计分析

所有数据统计使用 IBM SPSS 19.0（SPSS Inc.，Chicago，IL，USA）软件进行分析。不同处理下若虫发育历期、成虫寿命及繁殖力，曼陀罗植株营养成分含量等采用独立样本 *t* 检验（Independent sample *t*-test）。不同处理下各龄期的存活率采用卡方分析（Chi-square tests）进行比较。差异显著水平设置在 α=0.05 和 α=0.01。

2　结果与分析

2.1　携带 TSWV 的西花蓟马的孤雌生殖力

取食感染 TSWV 的曼陀罗叶片对西花蓟马孤雌生殖的生殖力及寿命的影响如图 1 所示。携带 TSWV 的西花蓟马雌虫的寿命（16.3 d）（图 1：A），显著高于对照组的（14.4 d）（*P*=0.03），单雌总产卵量（图 1：B）和累积产卵量均（图 1：C）显著高于对照组的（*P*<0.01）。

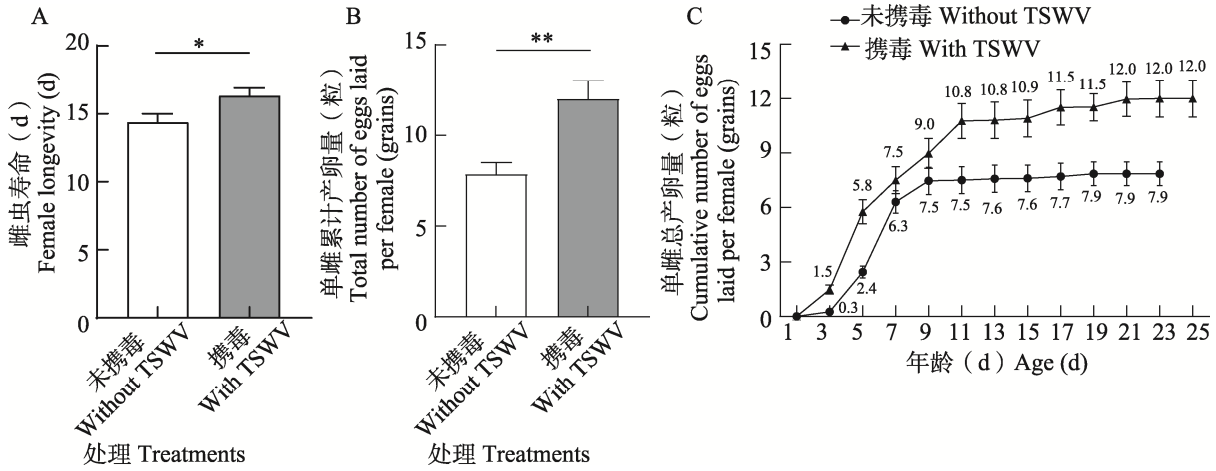

图 1　携带 TSWV 后西花蓟马孤雌生殖雌虫寿命和繁殖力

Fig. 1　Female longevity and fecundity of *Frankliniella occidentalis* under parthenogenesis after carrying TSWV

A. 雌虫寿命；B. 单雌总产卵量；C. 单雌累积产卵量。图中数据表示平均值±标准误；
* 表示差异显著（*P*<0.05，*t* 检验），** 表示差异极显著（*P*<0.01，*t* 检验）。图 2 同。
A. Female longevity; B. Total number of eggs laid per female; C. Cumulative number of eggs laid per female. Data in the figures are mean±SE; * indicates significant differences (*P*<0.05, *t*-test), ** indicates extremely significant differences (*P*<0.01, *t*-test). The same as Fig. 2.

2.2　感染 TSWV 的曼陀罗营养成分的变化

曼陀罗植株感染 TSWV 后，其叶片中 9 种营养物质含量的变化见表 1。健康的植株与感染 TSWV 的植株叶片中原果胶含量无显著性差异（*P*=0.09）。与健康的植株相比，感染 TSWV 的植株中葡萄糖、果糖、蔗糖、可溶性淀粉、可溶性果胶及总果胶含量显著下降 18.4%、17.2%、52.9%、37.5%、59.1%和 30.6%；总游离氨基酸和可溶性蛋白含量明显上升 1.3 倍和 3.0 倍。

2.3　取食添加氨基酸叶碟后西花蓟马生长发育及繁殖力

由表 2 可看出，取食未添加氨基酸的叶碟时，西花蓟马的若虫期为 4.8 d，成虫前期为 8.3 d，而取食添加氨基酸的叶碟后，西花蓟马若虫期及成虫前期分别显著缩短至 4.4 d（*P*=0.03）和 8.0 d（*P*=0.04），但各龄期的存活率与对照组相比无显著差异。添加氨基酸显著延长了有性生殖及孤雌生殖雌虫的寿命，分别由 16.2 d 和 15.6 d 延长

表 1 健康和感染 TSWV 的曼陀罗叶片中主要植物营养成分的含量

Table 1 Contents of the main plant nutrition in healthy and TSWV-infected *Datura stramonium* leaves

营养成分 Nutritional ingredient	感染 TSWV 的曼陀罗 TSWV-infected datura	健康的曼陀罗 Healthy datura	*P* 值 *P*-value
葡萄糖（mg/g）Glucose (mg/g)	17.7±0.58	21.7±0.81*	<0.01
果糖（mg/g）Fructose (mg/g)	2.4±0.10	2.9±0.13*	0.02
蔗糖（mg/g）Sucrose (mg/g)	0.8±0.09	1.7±0.09**	<0.01
可溶性淀粉（mg/g）Soluble starch (mg/g)	9.9±0.44	16.0±0.71**	<0.01
可溶性果胶（mg/g）Soluble pectin (mg/g)	0.9±0.04	2.2±0.13**	<0.01
总果胶（mg/g）Total pectin (mg/g)	3.4±0.11	4.9±0.17*	0.03
原果胶（mg/g）Protopectin (mg/g)	2.5±0.10	2.7±0.06	0.09
总游离氨基酸（mg/100 g）Total free amino acid (mg/100 g)	17.8±0.36**	13.2±0.19	<0.01
可溶性蛋白（mg/g）Soluble protein (mg/g)	0.3±0.02**	0.1±0.01	0.03

表中数据为平均值±标准误；* 表示差异显著（*P*<0.05，*t* 检验），** 表示差异极显著（*P*<0.01，*t* 检验）。下表同。
Data in the tables are mean±SE; * indicates significant differences (*P*<0.05, *t*-test), ** indicates extremely significant differences (*P*<0.01, *t*-test). The same below.

表 2 取食添加氨基酸叶碟后西花蓟马发育历期、存活率和成虫寿命

Table 2 Developmental duration, survival rate and adult longevity of *Frankliniella occidentalis* after feeding on leaf dishes supplemented with amino acids

处理 Treatments	若虫期（d）Nymph duration (d)	存活率（%）Survival rate (%)	蛹期（d）Pupa duration (d)	存活率（%）Survival rate (%)	成虫前期（d）Pre-adult duration (d)	存活率（%）Survival rate (%)	配对雌虫寿命（d）Coupled-female longevity (d)	配对雄虫寿命（d）Coupled-male longevity (d)	未配对雌虫寿命（d）Uncoupled-female longevity (d)
未添加氨基酸 No added amino acids	4.8±0.06*	97.0	3.5±0.06	82.5	8.3±0.08*	80.0	16.2±0.70	12.6±0.35	15.6±0.67
添加氨基酸 Added amino acids	4.4±0.06	97.0	3.6±0.06	87.6	8.0±0.08	85.0	18.6±0.87**	12.3±0.29	16.3±0.59*

至 18.6 d 和 16.3 d，但对雄虫寿命无显著影响。

取食添加氨基酸的叶碟后西花蓟马有性生殖的总产卵量（15.0 粒/雌）显著高于取食未添加氨基酸叶碟的对照组（10.4 粒/雌）（*P*<0.01）（图 2：A），累积产卵量（图 2：B）、孤雌生殖的总产卵量（图 2：C）和累积产卵量（图 2：D）也显著增多。

3 讨论

植物病毒能够改变其介体昆虫的生长发育、繁殖以及行为从而有利于自身的传播。TSWV 通过影响其传毒寄主西花蓟马的取食行为（Stafford *et al.*, 2014）、生长发育和繁殖（Wan *et al.*, 2020），进而促进 TSWV 传播就是一个典型的例子。本研究结果表明，西花蓟马携带 TSWV 后其孤雌生殖的雌虫寿命延长且繁殖力提高。进一步通过比较健康和感染 TSWV 的曼陀罗营养成分含量及添加氨基酸实验，揭示了由 TSWV 侵染引起的寄主植物中游离氨基酸含量的增加是导致西花蓟马生长发育加快及繁殖力提高的重要原因。

西花蓟马兼具有性生殖与孤雌生殖两种生殖模式。本研究发现，西花蓟马携带 TSWV 后，孤雌生殖模式下雌虫的寿命显著延长并且繁殖力提高。Maris 等（2004）研究结果表明，西花蓟马在感染 TSWV 的辣椒上取食其有性生殖繁殖力显著提高 6.0 倍，在感染 TSWV 的曼陀罗上取食其有性生殖繁殖力显著提高 3.3 倍。以上研究说明，TSWV 感染不仅能促进西花蓟马有性生

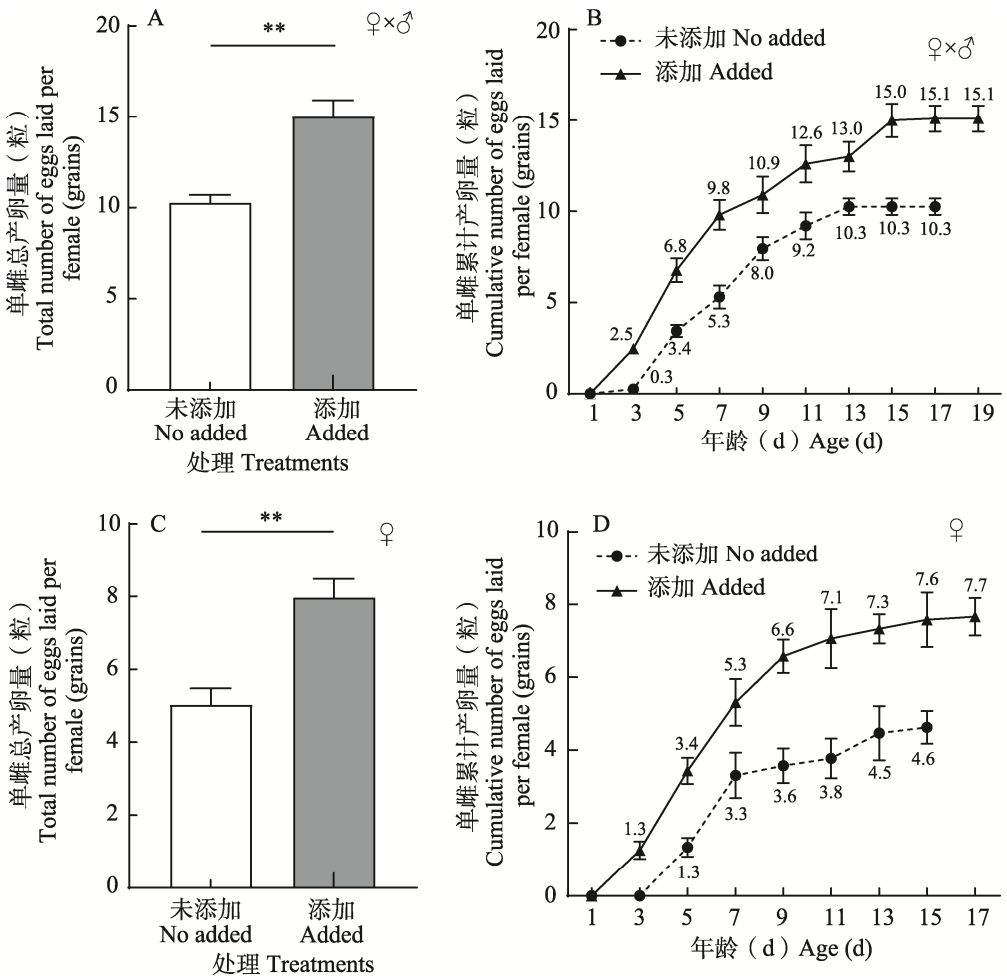

图 2　取食添加氨基酸的叶碟后西花蓟马有性生殖和孤雌生殖的雌虫寿命和繁殖力

Fig. 2　Female longevity and fecundity of *Frankliniella occidentalis* in sexual reproduction and parthenogenesis after feeding on leaf dishes added of amino acid

A. 有性生殖单雌总产卵量；B. 有性生殖单雌累积产卵量；
C. 孤雌生殖单雌总产卵量；D. 孤雌生殖单雌累积产卵量。
A. Total number of eggs laid per female under sexual reproduction;
B. Cumulative number of eggs laid per female under sexual reproduction;
C. Total number of eggs laid per female under parthenogenesis;
D. Cumulative number of eggs laid per female under parthenogenesis.

殖的繁殖力，而且能提高孤雌生殖的繁殖力。值得一提的是西花蓟马进行产雄孤雌生殖和雄虫的获毒与传毒效率高于雌虫（Mound，2005；Stafford *et al.*，2011），因此，由 TSWV 导致的西花蓟马孤雌生殖繁殖力的提高更有利于病毒的传播。

不同病毒感染能够导致寄主植物氨基酸的浓度或含量增加，如 Su 等（2015）研究发现，TYLCV 感染使得番茄韧皮汁液中氨基酸含量较未感染病毒植株中显著升高了 92.0%；Gadhave 等（2019）研究表明，PRSV 感染导致南瓜叶片中 3 种氨基酸浓度显著升高；Nachappa 等（2020）发现，番茄感染 TSWV 后其叶片中氨基酸含量显著上升。本研究中，感染 TSWV 的曼陀罗叶片中总游离氨基酸含量较未感染植株显著增加 34.9%。植物氨基酸作为维持昆虫生命活动的基础营养物质，其浓度或含量变化将影响昆虫的生长发育与繁殖等重要生命过程（Awmack and

Leather，2002）。本研究通过添加氨基酸实验，发现西花蓟马的生长发育加快、雌虫寿命延长及繁殖力提高，说明氨基酸含量升高促进了西花蓟马的生长发育和繁殖。由此表明，寄主植物感染 TSWV 导致其氨基酸含量升高，加快了以此为食的西花蓟马若虫期的生长，延长了雌虫寿命并且提高了生殖力，同时也促进了 TSWV 的传播。

本研究发现，TSWV 对西花蓟马孤雌生殖力具有促进作用，感染 TSWV 的曼陀罗叶片中总游离氨基酸含量显著增加，外源添加氨基酸能显著提高西花蓟马的生殖力，说明 TSWV 侵染引起的曼陀罗中总游离氨基酸含量的升高是导致 TSWV 促进西花蓟马生长发育和繁殖力的重要因素之一。这一研究结果为阐明西花蓟马-TSWV-植物三者的互作关系提供了新的例证，同时，从打破西花蓟马-TSWV 互惠共利关系的角度，为制定防治策略提供理论指导。

参考文献 (References)

Awmack CS, Leather SR, 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review Entomology*, 47: 817–844.

Belliure B, Janssen A, Maris PC, Peters D, Sabelis MW, 2005. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. *Ecology Letters*, 8(1): 70–79.

Blanc S, Michalakis Y, 2016. Manipulation of hosts and vectors by plant viruses and impact of the environment. *Current Opinion in Insect Science*, 16: 36–43.

Cao JK, Jiang WB, Zhao YM, 2013. Instruction of Physiological and Biochemical Experiments of Post-harvested Fruits and Vegetables. Beijing: China Light Industry Press. 84–87. [曹建康, 姜微波, 赵玉梅, 2013. 果蔬采后生理生化实验指导. 北京: 中国轻工业出版社. 84–87.]

de Assis Filho FM, Deom CM, Sherwood JL, 2004. Acquisition of tomato spotted wilt virus by adults of two thrips species. *Phytopathology*, 94(4): 333–336.

Eigenbrode SD, Bosque-Pérez NA, Davis TS, 2018. Insect-borne plant pathogens and their vectors: Ecology, evolution, and complex interactions. *Annual Review of Entomology*, 63: 169–191.

Gadhave KR, Dutta B, Coolong T, Srinivasan R, 2019. A non-persistent aphid-transmitted *Potyvirus* differentially alters the vector and non-vector biology through host plant quality manipulation. *Scientific Reports*, 9: 2503.

Maris PC, Joosten NN, Goldbach RW, Peters D, 2004. Tomato spotted wilt virus infection improves host suitability for its vector *Frankliniella occidentalis*. *Phytopathology*, 94(7): 706–711.

Mauck KE, Kenney J, Chesnais Q, 2019. Progress and challenges in identifying molecular mechanisms underlying host and vector manipulation by plant viruses. *Current Opinion in Insect Science*, 33: 7–18.

Moritz G, Kumm S, Mound L, 2004. Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. *Virus Research*, 100(1): 143–149.

Mound LA, 2005. Thysanoptera: Diversity and interactions. *Annual Review of Entomology*, 50: 247–269.

Nachappa P, Challacombe J, Margolies DC, Nechols JR, Whitfield AE, Rotenberg D, 2020. Tomato spotted wilt virus benefits its thrips vector by modulating metabolic and plant defense pathways in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 11: 575564.

Nagata T, Almeida ACL, Resende RO, de Avila AC, 2004. The competence of four thrips species to transmit and replicate four tospoviruses. *Plant Pathology*, 53(2): 136–140.

Oliver JE, Whitfield AE, 2016. The genus *Tospovirus*: Emerging bunyaviruses that threaten food security. *Annual Reviews Virology*, 3(1): 101–124.

Rotenberg D, Jacobson AL, Schneweis DJ, Whitfield AE, 2015. Thrips transmission of tospoviruses. *Current Opinion in Virology*, 15: 80–89.

Stafford CA, Walker GP, Ullman DE, 2011. Infection with a plant virus modifies vector feeding behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(23): 9350–93505.

Stafford CA, Yang LH, McMunn MS, Ullman DE, 2014. Virus infection alters the predatory behavior of an omnivorous vector. *Oikos*, 123(11): 1384–1390.

Su Q, Preisser EL, Zhou XM, Xie W, Liu BM, Wang SL, Wu QJ, Zhang YJ, 2015. Manipulation of host quality and defense by a plant virus improves performance of whitefly vectors. *Journal of Economic Entomology*, 108(1): 11–19.

Ullman DE, Medeiros R, Campbell LR, Whitfield AE, Sherwood JL, German TL, 2002. Thrips as vectors of *Tospoviruses*. *Advances in Botanical Research*, 36: 113–140.

Ullman DE, Westcot DM, Chenault KD, Sherwood JL, German TL, 1995. Compartmentalization, intracellular transport and autophagy of tomato spotted wilt virus tospovirus proteins in infected thrips cells. *Phytopathology*, 85(6): 644–654.

Wan YR, Hussain S, Merchant A, Xu BY, Xie W, Wang SL, Zhang YJ, Zhou XG, Wu QJ, 2020. Tomato spotted wilt orthotospovirus influences the reproduction of its insect vector, western flower

thrips, *Frankliniella occidentalis*, to facilitate transmission. *Pest Management Science*, 76(7): 2406–2414.

Wang SF, Guo HJ, Sun YC, Ge F, 2020. The behavioral manipulation of insect vectors by viruses. Chinese *Journal of Applied Entomology*, 57(6): 1223–1239. [王世藩, 郭慧娟, 孙玉诚, 戈峰, 2020. 病毒操纵媒介昆虫行为的特征与机制. 应用昆虫学报, 57(6): 1223–1239.]

Wang WP, 1998. Improving the method for determining the total dissociative amino acid in fresh plant tissue. *Journal of Beijing Agricultural College*, 13(3): 9–13. [王文平, 1998. 植物样品中游离氨基酸总量测定方法的改进. 北京农学院学报, 13(3): 9–13.]

Wang XK, 2006. Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Tests. Beijing: Higher Education Press. 190–192. [王学奎, 2006. 植物生理生化试验原理和技术. 北京: 高等教育出版社. 190–192.]

Whitfield AE, Kumar NKK, Rotenberg D, Ullman DE, Wyman EA, Zietlow C, Willis DK, German TL, 2008. A soluble form of the tomato spotted wilt virus (TSWV) glycoprotein GN (GN-S) inhibits transmission of TSWV by *Frankliniella occidentalis*. *Phytopathology*, 98(1): 45–50.

Whitfield AE, Ullman DE, German TL, 2005. Tospovirus-thrips interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 43: 459–489.

Wu XJ, Xu S, Zhao PZ, Zhang X, Yao XM, Sun YW, Fang RX, Ye J, 2019. The *Orthotospovirus* nonstructural protein NSs suppresses plant MYC-regulated jasmonate signaling leading to enhanced vector attraction and performance. *PLoS Pathogens*, 15(6): e1007897.

Xu CJ, Chen WJ, Chen KS, Zhang SL, 1998. A simple method for determining the content of starch-iodine colorimety. *Biotechnology*, 8(2): 41–43. [徐昌杰, 陈文峻, 陈昆松, 张上隆, 1998. 淀粉含量测定的一种简便方法-碘显色法. 生物技术, 8(2): 41–43.]

Zhang YJ, 1977. Determination of glucose, fructose, sucrose, and starch content in fruits and vegetables by using anthranone method. *Analytical Chemistry*, 5(3): 167–171. [张友杰, 1977. 以蒽酮分光光度计法测定果蔬中的葡萄糖、果糖、蔗糖和淀粉. 分析化学, 5(3): 167–171.]

Zhou JS, Drucker M, Ng JC, 2018. Direct and indirect influences of virus-insect vector-plant interactions on non-circulative, semi-persistent virus transmission. *Current Opinion in Virology*, 33: 129–136.