前沿与综述

病毒操纵媒介昆虫行为的特征与机制*

王世藩[1, 2**] 郭慧娟[1, 2] 孙玉诚[1, 2***] 戈 峰[1, 2***]

（1. 中国科学院动物研究所，农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100101；
2. 中国科学院大学生物互作卓越中心，北京 100049）

摘 要 媒介昆虫能够传播众多病毒，对人类健康和农业生产构成巨大威胁。在与病毒的长期协同进化过程中，带毒的媒介昆虫受到体内病毒的操纵，形成了许多不同的行为策略，不仅提高了对病毒的传播效率和范围，也使自身更容易取食和扩散。其中，取食行为、寄主选择行为和产卵行为是病毒操纵媒介昆虫行为变化的三个主要方面，但有关其形成的机制目前仍不清楚。本文基于最新的研究成果，以携带病毒的媒介昆虫行为变化特征为切入点，综述了媒介昆虫-病毒-寄主植物互作系统的最新研究进展，重点探讨了病毒对媒介昆虫神经调控的途径与机制。综述显示，病毒一方面通过与植物激素信号通路在蛋白水平上直接互作，调控寄主植物的营养和抗性，并通过“推-拉”策略以间接操纵媒介昆虫的行为；另一方面能够直接激发先天免疫的自噬与凋亡作用，或直接调控神经递质水平操控媒介昆虫的行为。显然，阐明媒介昆虫获毒、带毒、传毒的行为学机制和神经生物学机理，有助于更准确地预测病毒发生程度与传播途径，为控制和阻断病毒传播提供新思路。未来应进一步加强病毒对媒介昆虫免疫和神经系统调控的机制性研究，为发展基于媒介昆虫行为操纵的农业病虫害防控新对策提供理论基础。

关键词 植物病毒；媒介昆虫；取食行为；选择行为；神经系统

The behavioral manipulation of insect vectors by viruses

WANG Shi-Fan[1, 2**] GUO Hui-Juan[1, 2] SUN Yu-Cheng[1, 2***] GE Feng[1, 2***]

(1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. CAS Center for Excellence in Biotic Interactions, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Insect-borne viruses are critical threatens to agriculture and public health. Through long-tern co-evolution, vector insects have developed unique behavioral features that not only promote the efficiency and range of virus transmission, but also benefit their insect vectors. The feeding, host-seeking and oviposition, of insect vectors are all manipulated by viruses to increase viral transmission. This review focuses on virus-manipulated behavioral traits of insect vectors. We conclude that viruses indirectly manipulate vector behavior by consuming host nutrition, interacting with critical components of the phytohormone signaling pathway and reprogramming host defense systems. Insect-borne viruses also directly manipulate vector behavior by triggering insects' innate immunity, including apoptosis and autophagy, or by interfering with an insect's nervous system, such as by modulating neurotransmitter concentrations during viral dissemination within the insect's hemolymph. It is worth noting that deciphering the behavioral traits of insect vectors and the neuro-mechanisms underlying virus acquisition, maintenance, and transmission, is necessary to predict viral epidemics, and could provide a basis for virus control. Future strategies of virus epidemic prevention should focus on the effects of virus-mediated insect immunity and nervous system modification, and aim to restrict virus transmission through the behavioral manipulation of insect vectors.

Key words plant virus; vector insect; feeding behavior; host-seeking behavior; nervous system

---

*资助项目 Supported projects：国家重点研发计划重点专项（2017YFD0200400）

**第一作者 First author，E-mail：wangshifan@ioz.ac.cn

***共同通讯作者 Co-corresponding authors，E-mail：sunyc@ioz.ac.cn；gef@ioz.ac.cn

收稿日期 Received：2020-07-25；接受日期 Accepted：2020-08-08

媒介昆虫能够传播寄生虫、病原菌、病毒等多种病原微生物，给人类健康和农业发展造成巨大威胁。媒介昆虫在病原传播上的优势，不仅取决于其独特的生理构造，还依赖与病原长期协同进化中所发展出来的独特行为（Conway *et al.*，2014）。相对于寄生虫或病原细菌，病毒的构造简单，应对昆虫免疫的主动性较弱。已有的研究表明，带毒的媒介昆虫会产生取食、交配、产卵、寄主寻觅等行为的改变，这些行为的变化又对病毒传播的速度、时间和范围具有决定性的影响（Han *et al.*，2015；Mauck，2016；Eigenbrode *et al.*，2018；Mauck *et al.*，2018）；但有关其行为变化产生的机制目前仍不清楚。因此，阐明病毒对媒介昆虫行为操纵的特征与机制，能够为阻断媒介昆虫传播途径提供新思路。

根据病毒能否在媒介昆虫体内循环，分为非循环性病毒（Non-circulative virus）和循环性病毒（Circulative virus）两大类（Eigenbrode *et al.*，2018）。非循环性病毒通常只附着在媒介昆虫口针内腔或前肠，依据昆虫带毒的持续时间，又被分为非持久性传播（Non-persistent transmitted virus）和半持久性传播（Semi-persistent transmitted virus）病毒（Eigenbrode *et al.*，2018）。对于非循环性病毒而言，媒介昆虫的获毒与传毒过程均在较短时间内完成，频繁的刺探取食、更换取食位点和寄主转移对于传播非循环性病毒来说更为有利且高效。循环性病毒能够在媒介昆虫体内大量和长期保留，又被称为持久性传播病毒（Persistent transmitted virus），有些病毒还能在昆虫体内复制增殖（Propagative），持续稳定的取食状态可能更有利于循环性病毒被媒介昆虫获取并增值（Mauck *et al.*，2012；Mauck，2016）。

在病毒所造成的媒介昆虫众多行为的变化中，只有增加病毒适合度的表型（如增加传播能力或接触寄主的几率）才称为对昆虫的行为操纵（Manipulation）（Sampson and Mazmanian，2015；Johnson and Foster，2018）。根据传播类型的不同，病毒对媒介昆虫的行为操纵的方式也不同，分为间接作用和直接作用。其中，病毒通过影响寄主植物营养状态、抗性水平、化学联系等方面改变媒介昆虫行为的方式为间接作用，这种通过寄主植物的“推-拉”作用最终影响媒介昆虫趋向、取食、繁殖等行为，对病毒来说是较为普遍的策略。而对于循环性病毒通过跨越媒介昆虫的中肠屏障，进入血淋巴循环，在生理和分子水平与昆虫发生直接互作，改变行为反应，这种病毒通过改变媒介昆虫的免疫系统、神经系统、内分泌系统等直接操控昆虫行为的方式为直接作用（Blanc and Michalakis，2016；Zhou *et al.*，2018）。无论是通过直接还是间接操纵，病毒都能极大地影响到媒介昆虫的取食、寄主选择、交配产卵等与传毒相关的行为，从而提高病毒传播的能力。由于机制性研究相对缺乏，国际上现有的相关综述主要总结了病毒引起的媒介昆虫行为变化特征，根据这些行为变化的作用方式进行分类；本文基于我们最新的研究成果（Wang *et al.*，2020），对近年来病毒操纵媒介昆虫不同行为的机制进行了系统总结，以不同的植物-昆虫-病毒互作系统为案例，从病毒操纵媒介昆虫行为直接作用的角度重点讨论了本领域未来研究方向，以此为有效阻断病毒传播提供新思路。

1 病毒操纵媒介昆虫行为变化的作用方式与途径

近年来有关媒介昆虫-病毒互作系统在行为方面的研究进展可知（表 1），病毒所操纵的媒介昆虫行为主要体现在取食、寄主选择、繁殖和活跃度等方面，并在时间上具有动态变化的特征。尽管媒介昆虫行为变化在不同研究系统中可能是特异的，但病毒操控媒介昆虫行为的机制具有一定程度的通用与普遍性。

1.1 取食行为

取食是媒介昆虫生长发育与传播病毒的必须过程。目前主要使用刺吸电位图谱（Electrical penetration graph）来监测刺吸式口器昆虫取食活动的有效手段。通过电位变化产生的相应波形区分昆虫不同的取食过程，如对叶肉、木质部、韧皮部的刺探、吸食和唾液分泌等。基于刺探、取食和唾液分泌过程的频率和时长等参数值，可直

表 1　媒介昆虫所传播的病毒及行为上的变化

Table 1　Insect-borne viruses and relative behavioral changes on its vector

媒介昆虫 Insect vector	病毒 Virus	传播类型 Trans-mission	可能的机制 Underlying mechanism	行为表现 Behavior changes	相关文献 References
西花蓟马 *Frankliniella occidentalis*	番茄斑萎病毒 *Tomato spotted wilt virus*	持久		带毒雄虫比无毒雄虫取食更好，刺探频率增加了 3 倍	Stafford *et al*., 2011
				雌虫食性改变，肉食性增加	Stafford-Banks *et al*., 2014
			抗性	植物酰基糖（含氮低是产生的次生物质）增加，产卵量下降	Ben-Mahmoud *et al*., 2019
				带毒虫产卵量更多，主要是传播能力强的雄虫比例增加。交配时间更长。带毒雌虫重复交配的次数减少，可能导致卵受精的机会减少	Wan *et al*., 2020
			JA 途径，挥发物	TSWV 非结构蛋白 NSs 直接与 MYC2 和近源的 MYC3 和 MYC4 互作，瘫痪 JA 途径调控的萜稀合成基因，增加吸引力	Wu *et al*., 2019
				幼虫在带毒植株上的，成虫趋向健康叶片，无毒则相反	Shalileh *et al*., 2016
烟粉虱 *Bemisia tabaci*	南瓜脉黄病毒 *Squash vein yellowing virus*	半持久		接毒 10-12 d，烟粉虱刚开始趋向发病植株定殖，8 h 后改变趋向。只有在 10-12 DPI，雌虫在健康植株上产卵增加	Shrestha *et al*., 2019
	番茄多皱病毒 *Tomato severe rugose virus*	持久		视觉上，光照下，烟粉虱始终趋向发病植株，黑暗下则无选择趋向。带 ToSRV 的烟粉虱趋向健康植株挥发物，无毒烟粉虱趋避 ToCV 侵染植株的挥发物	Fereres *et al*., 2016
	番茄萎黄病毒 *Tomato chlorosis virus*	半持久			
	葫芦褪绿黄化病毒 *Cucurbit chlorotic yellows virus*	半持久		就直接影响看，CCYV 对 Q 型雌虫的影响大于雄虫，增加了非韧皮部的刺探和韧皮部取食，而对 B 型雌虫的影响大于雄虫，增加了韧皮部取食。而间接影响上，对 B 型的影响大于 Q 型，增加了取食	Lu *et al*., 2019
	棉花卷叶病毒 *Cotton leaf curl virus*	持久		在植株接毒 20 d 或 35 d 后，烟粉虱趋向定殖在健康的棉花植株上。而在接毒仅 5 d 时，无趋向性差异	Mann *et al*., 2009
	番茄斑驳病毒 *Tomato mottle virus*	持久		带毒虫产卵量增加	McKenzie, 2002
	番茄黄化曲叶病毒 *Tomato yellow leaf curl virus*	持久		带毒烟粉虱更加不活跃，移动较慢。带毒虫对韧皮部取食的更频繁，唾液分泌和吸食的时间更长	Matsuura and Hoshino, 2009; Chen *et al*., 2013; Liu *et al*., 2013; Moreno-Delafuente *et al*., 2013
				B 型和 Q 型烟粉虱均喜好发病植株，刺探频率增加，但并没有增长取食的总时长。带毒虫唾液分泌的时间延长在曼陀罗上，Q 趋向在发病植物上定殖和产卵。发病的感性植株对产卵量无显著影响	
			挥发物	无毒 Q 型虫趋向带毒植株，无毒 B 型趋向健康植株。带毒 B 和 Q 型均无选择趋向。带毒植株显著减少了排斥性挥发物的释放	Fang *et al*., 2013
			营养，抗性	TYLCV 增加了韧皮部营养含量，减弱了抗性酶活和胼胝质积累，有利于繁殖力和存活	Su *et al*., 2015

续表 1（Table 1 continued）

媒介昆虫 Insect vector	病毒 Virus	传播类型 Trans-mission	可能的机制 Underlying mechanism	行为表现 Behavior changes	相关文献 References
	中国番茄黄化曲叶病毒 *Tomato yellow leaf curl China virus*	持久	挥发物	烟粉虱取食增加了烟草萜稀类合成，而病毒侵染则降低了萜稀类，从而有利于烟粉虱	Luan *et al*., 2013
			JA 途径	带毒烟粉虱相对于无毒烟粉虱在低 JA 和对照植株上取食更好，和高 JA 植株上相当。高 JA 植株上 TYLCV 侵染程度更弱	Liu *et al*., 2017
			卵黄蛋白原	B 型虫在发病植株上产卵更好，可能是通过增加卵黄蛋白原导致的	Guo *et al*., 2010, 2012
			JA 途径，挥发物	βC1 与 MYC2 直接互作，抑制萜稀类合成，改变烟粉虱选择趋向	Li *et al*., 2014
	甘蓝曲叶病毒 *Cabbage leaf curl virus*	持久			
棉蚜 *Aphis gossypii*	葫芦黄化病毒 *Cucurbit aphid-borne yellows virus*	持久		无毒蚜虫在带毒植株上取食韧皮部的时间更长，带毒蚜虫显著趋向于带毒植物，而无毒蚜虫没有这种趋向	Carmo-Sousa *et al*., 2016
	黄瓜花叶病毒 *Cucumber mosaic virus*	非持久		有翅蚜首先趋向 CMV 侵染植株，但随后会迁移到无毒植株定殖和产卵。CMV 增加了蚜虫口针的包内穿刺	Carmo-Sousa *et al*., 2014
			JA 途径	CMV 的 2b 蛋白与植物 JA 直接互作，通过挥发物改变蚜虫趋向	Wu *et al*., 2017
			ROS	CMV 的 2b 蛋白增加了叶片 ROS 响应，更为频繁地转移取食位点，促进传毒	Guo *et al*., 2019
			营养，激素途径	CMV 减弱植物营养，使蚜虫迅速离开，但诱导了特定挥发物，来吸引蚜虫。CMV 侵染改变了叶片和韧皮部的碳水和氨基酸含量，从而降低了蚜虫的营养，持续诱导 SA 升高，改变了 JA 合成和下游防御，增加了 ET 释放和许多挥发物前体物质的合成	Mauck *et al*., 2010, 2014
桃蚜 *Myzus persicae*	马铃薯卷叶病毒 *Potato leafroll virus*	持久	挥发物	蚜虫趋向聚集在 PLRV 侵染植株产生的挥发物而不是健康植株的挥发物	Eigenbrode *et al*., 2002
				蚜虫在 PLRV 侵染植株上的迁移率显著低于健康植株上的	Werner *et al*., 2009
				PLRV 侵染植株产生的挥发物总量要多于健康植株的，其组成也有变化。人工模拟气味组成同样导致趋向差异	Ngumbi *et al*., 2007
				无毒无翅蚜趋向定殖侵染植株，带毒蚜虫趋向定殖健康植株。蚜虫在 1-3 周时趋向侵染植株，但随后在 5 周时发生了反转。1 和 3 周时，植株中部和底部叶片的挥发物释放量显著高于顶部叶片。蚜虫对于单独气味的响应并不明确，可能是综合性的影响	Rajabaskar *et al*., 2013a, 2013b, 2014
				蚜虫更趋向侵染植株的挥发物，而在发病植株上的刺探数更多，但是韧皮部取食并没有被改变	Alvarez *et al*., 2007
	花叶病毒 *Turnip mosaic virus*	非持久	ET 途径，氨基酸，抗性	桃蚜趋向于病毒侵染的烟草上定殖，并且在发病的烟草和拟南芥上的繁殖力都增高。拟南芥需要 ET 途径抗蚜虫，过表达 NIa-Pro 增加了对蚜虫的吸引，增加了自由氨基酸含量，改变了 ET 的响应和蚜虫诱导的胼胝质沉积	Casteel *et al*., 2014; Casteel *et al*., 2015

续表 1（Table 1 continued）

媒介昆虫 Insect vector	病毒 Virus	传播类型 Trans-mission	可能的机制 Underlying mechanism	行为表现 Behavior changes	相关文献 References
	甜菜黄化病毒 *Sugar beet yellows virus*	持久	视觉趋黄	无翅蚜趋向发病黄色叶片，而非病症更弱和顶部卷叶的叶片，然而对于整株植物的趋向偏向随机。24 h 有翅蚜对黄色整株的趋向高于其他组 2 倍，但在 48-96 h 无明显趋向，对于顶部卷叶则始终趋避	Macias and Mink, 1969
	西部甜菜黄化病毒 *Beet western yellows virus*	持久			
玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis*	大豆花叶病毒 *Soybean mosaic virus*	非持久	视觉趋黄	桃蚜和玉米蚜均趋向于高饱和度的黄色，而非绿色或棕色，对 SMV 侵染的叶片和只是缺乏叶绿素的叶片无显著趋向差异。两种蚜虫均没有被 SMV 侵染叶片的挥发物所吸引	Fereres *et al*., 1999
禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*	大麦黄矮病毒 *Barley yellow dwarf virus*	持久	挥发物	无毒无翅蚜趋向 BYDV 侵染植物的挥发物，有翅蚜趋向在健康植株定殖。带毒蚜虫趋向健康小麦，无毒蚜虫趋向 BYDV 侵染小麦	Montllor and Gildow, 1986
麦二叉呀 *Schizaphis graminum*				麦二叉蚜在 BYDV 侵染燕麦上，韧皮部取食时间更长，而取食前的刺探时间更短，从而有利于取食。此外，韧皮部取食过程的中断次数也更少。禾谷缢管蚜除了韧皮部刺探时间更短外，其他基本无差异	Jiménez-Martínez *et al*., 2004; Medina-Ortega *et al*., 2009; Ingwell *et al*., 2012
Micromyzus kalimpongensis	豆蔻浓矮病毒 *Cardamom bushy dwarf virus*	持久		*M. kalimpongensis* 趋向于 CBDV 侵染植株定殖，而在植株干枯后，会转移到健康植株从而传毒	Ghosh *et al*., 2015
豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum*	菜豆卷叶病毒 *Bean leaf roll virus*	持久	挥发物	豌豆蚜相对于健康植株趋向 PEMV 或 BLRV 侵染植株，但无法分辨这两种病毒侵染的植株。病毒侵染后，植物的绿叶挥发物和单萜的比率更高。BLRV 侵染植株上繁殖显著增加，而对照和 PEMV 侵染植株上繁殖力无差异	Wu *et al*., 2014
	豌豆耳突花叶病毒 *Pea enation mosaic virus*	持久	视觉趋黄	蚜虫对于 3 种病毒（包括 *Broad bean mottle virus*, 蚜虫不传播）侵染的植株均表现出定殖趋向，可能是由于叶片黄化造成的视觉吸引	Hodge and Powell, 2008
	菜豆黄化花叶病毒 *Bean yellow mosaic virus*	非持久			
灰飞虱 *Laodelphax striatellus*	水稻条纹病毒 *Rice stripe virus*	持久	嗅觉	RSV 诱导了 Orco 表达量增加，可能使得带毒虫的嗅觉能力和寄主搜寻能力增加。沉默 Orco 的表达，使幼虫的寄主选择能力和对气温的响应能力显著下降	Li *et al*., 2019
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	南方水稻黑条矮缩病毒 *Southern rice black-streaked dwarf virus*	持久	嗅觉	带毒虫 OBP2/11 的表达量显著下降，沉默无毒虫的 SfurOBP2 使其不再趋向于发病植株，但对寄主植物的定位能力仍然保留	Hu *et al*., 2019
褐飞虱 *Nilaparvata lugens*	水稻齿叶矮缩病毒 *Rice ragged stunt virus*	持久		SRBSDV 或 RRSV 侵染水稻对无毒媒介 WBPHs or BPHs 的吸引力刚开始减弱，随后升高，最后又减弱。对于带毒虫而言，SRBSDV 或 RRSV 侵染增加了对非媒介昆虫的吸引。侵染植株对媒介的吸引力与病毒粒子浓度呈正相关。这种浓度效应对无毒媒介的影响更大	Lu *et al*., 2016

续表 1（Table 1 continued）

媒介昆虫 Insect vector	病毒 Virus	传播类型 Trans-mission	可能的机制 Underlying mechanism	行为表现 Behavior changes	相关文献 References
二点黑尾叶蝉 *Nephotettix virescens*	东格鲁病毒 *Tungro virus*	持久	营养	病毒侵染植株对媒介的吸引力较健康植株更大，而 24 h 后媒介更趋向于健康植株定殖。昆虫在发病植株上的取食和营养吸收更差，可能是由于发病植物中游离糖分较高，而可溶性蛋白含量较低	Khan and Saxena, 1985
墨西哥豆瓢虫 *Epilachna varivestis*	南方菜豆花叶病毒 *Southern bean mosaic virus*	持久		瓢虫更趋向取食病毒侵染的叶片而非健康叶片	Musser *et al.*, 2003
	菜豆荚斑驳病毒 *Bean pod mottle virus*	持久			
埃及伊蚊 *Aedes aegypti*	登革病毒 *Dengue virus*	持久	神经系统	带 DENV 蚊子的平均取食时长比无毒蚊子的更长，在刺探上花的时间也更长。病毒显著增加了蚊子在取食上花的总时间	Platt *et al.*, 1997
			节律	带毒蚊子的活跃程度增加了近 50%，这可能与节律相关	Lima-Camara *et al.*, 2011
				DENV-2 降低了蚊子对取食的积极性，而增加了活动力	Maciel-de-Freitas *et al.*, 2013
	寨卡病毒 *Zika virus*	持久	谷氨酸盐	Zika 增加了蚊子神经的兴奋性，过表达 Glutamate 相关基因，可能是改变雌性伊蚊行为的原因	Gaburro *et al.*, 2018
	辛德毕斯病毒 *Sindbis virus*	持久		携带 SINV 的伊蚊需要花更多时间完成定位和取食，带毒的蚊子吸血后相对于无毒蚊子体重增加了 10%-20%，平均只花 4 h 就完成吸血	Qualls *et al.*, 2012
	拉克罗斯病毒 *La Crosse virus*	持久		带毒雌虫取食中刺探更多，而每次吸食的量相对少	Grimstad *et al.*, 1980
			5 羟色胺，多巴胺	LACV 减弱了蚊子的活动性和对宿主的趋向性，但是并没有改变降落，刺探和取食行为。带毒虫交配更早	Reese *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2019
三列伊蚊 *Aedes triseriatus*				带毒的三列伊蚊和白纹伊蚊吸血量减少，带毒三列伊蚊恢复饮食的比例更大，对白纹伊蚊无显著影响	Jackson *et al.*, 2014
白纹伊蚊 *Aedes albopictus*					
尖音库蚊 *Culex pipiens*	裂谷热病毒 *Rift valley fever virus*	持久		带毒蚊子减少了 21%的取食和 20%的产卵量，所有带毒幼虫均不能成功羽化	Gaburro *et al.*, 2018; Turell *et al.*, 1985
Culicoides sonorensis	水疱性口炎病毒 *Vesicular stomatitis virus*	持久		VSV 获毒 2 d 后，显著减少了雌虫的取食，第 3 天则显著增加了吸血	Bennett *et al.*, 2008
跗斑库蚊 *Culex tarsalis*	西方马脑炎病毒 *Western equine encephalomyelitis virus*	持久		高浓度带毒虫活的比低浓度带毒虫更短，飞行能力更低，自发飞行活动的次数更少，随着带毒时间增长，活动更弱	Lee *et al.*, 2000

接影响和反映昆虫获毒和传毒过程（Nault，1997；Tjallingii，1988）。

已有的研究表明，病毒主要通过改变寄主植物的营养含量、系统性抗性、过氧化物含量、次生物质的浓度等间接操控媒介昆虫的取食行为（Mauck，2016；Eigenbrode *et al.*，2018；Mauck *et al.*，2018）。病毒侵染寄主植物可改变植物的碳源和氮源营养含量，影响昆虫的取食（Khan and Saxena，1985；Mauck *et al.*，2010，2014；Casteel *et al.*，2015；Su *et al.*，2015）。对于非持久病毒而言，通过降低植株整体的碳水化合物和氨基酸含量，使获毒的媒介昆虫取食后迅速扩散到未被病毒侵染的寄主，有利于传毒传播（Mauck *et al.*，2010，2014）。而持久性病毒能够特异性调控寄主植物不同组织或部位的营养含量，如降低叶片却增加韧皮部的营养，从而使媒介昆虫长时间停留在韧皮部取食，以获取足够的病毒粒子（Su *et al.*，2015）。然而，病毒是如何特异性调控局部营养含量的机制还不清楚，这可能是由病毒在植物中复制或侵染的位置不同造成的。

自然界寄主植物同时面临着多种生物胁迫，系统性抗性是应对病毒和媒介昆虫协同侵染的有效手段。由于植物需要维持正常的生长发育，只有有限的能量被用于免疫抗性（Walters and Heil，2007；Kempel *et al.*，2011）。相对于媒介昆虫（以刺吸式为主）的少量取食，病毒的大量复制侵染显然是寄主植物需要应对的主要胁迫（Laliberté and Sanfaçon，2010；Alazem and Lin，2015；Zhang *et al.*，2017）。因此，媒介昆虫会采用“声东击西”的策略，在寄主植物主要抵抗病毒侵染的同时，通过增加刺探频率、唾液分泌、韧皮部取食等，在传播病毒的同时获得更好的取食收益（Alvarez *et al.*，2007；Liu *et al.*，2013；Lu *et al.*，2019）。研究表明，病毒能够调控植物多个激素抗性途径从而影响昆虫的取食行为。如黄瓜花叶病毒 *Cucumber mosaic virus*（CMV）侵染能够同时调控水杨酸（Salicylic acid）、茉莉酸（Jasmonic acid，JA）和乙烯（Ethyne）信号通路（Mauck *et al.*，2014；Collum and Culver，2016），并且通过 JA 与其他信号通路的拮抗关系，实现媒介昆虫取食增加。进一步研究发现 CMV 的 2b，番茄斑萎病毒 *Tomato spotted wilt virus*（TSWV）的 NSs，中国番茄黄化曲叶病毒 *Tomato yellow leaf curl China virus*（TYLCCNV）的 βC1 和甘蓝卷叶病毒 *Cabbage leaf curl virus* 的 BV1 等蛋白均能直接与 JA 途径中关键蛋白互作，抑制下游信号通路，有利于媒介昆虫取食（Li *et al.*，2014；Liu *et al.*，2017；Wu *et al.*，2017，2019）。此外，我们及相关团队还发现，植物的过氧化物含量和胼胝质积累等因素同样直接影响到媒介昆虫的取食效率（Casteel *et al.*，2015；Su *et al.*，2015；Guo *et al.*，2019）。如番茄黄化曲叶病毒 *Tomato yellow leaf curl virus*（TYLCV）通过降低植物抗性酶活，包括 PAL、POD、PPO、SOD 和胼胝质沉积增加烟粉虱的存活率，而 CMV 的 2b 蛋白则激活植物活性氧，促使蚜虫频繁转换取食位点，有利于病毒快速转移和扩散（Su *et al.*，2015；Guo *et al.*，2019）。

除了通过寄主植物的间接作用，病毒还能直接操控媒介昆虫的取食行为，如延长取食的时间，增加刺探的频率，甚至改变昆虫的食性，如杂食性西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 的雌虫携带 TSWV 后，植食性逐步减少，而肉食性增加，但这些直接操纵取食行为的相关机制仍不清楚（Grimstad *et al.*，1980； Platt *et al.*，1997；Stafford *et al.*，2011；Qualls *et al.*，2012；Moreno-Delafuente *et al.*，2013；Carmo-Sousa *et al.*，2014；Jackson *et al.*，2014；Stafford-Banks *et al.*，2014；Lu *et al.*，2019）。

1.2　寄主选择行为

媒介昆虫传播病毒的过程中，一旦获取了一定量的病毒粒子后，它必须经过寄主转移的过程才能完成传毒，完成病毒在未被侵染寄主间的扩散。可见，媒介昆虫对寄主的选择行为变化在病毒传播过程中尤为重要，直接关系到病毒的传播能力和最终的扩散范围（Shaw *et al.*，2017；Gandon，2018）。大量研究表明，未携带病毒的媒介昆虫和已获毒的媒介昆虫（以下简称无毒媒

介和带毒媒介）对于健康植株和染病植株的趋向性存在明显差异，通常表现为无毒的媒介昆虫趋向于选择发病植株，而带毒的媒介昆虫则趋向于选择健康植株或无明确趋向（Mauck，2016；Eigenbrode *et al.*，2018）。然而，即使对于同一种媒介昆虫而言，根据其所传的病毒不同，趋向性选择的变化也可能是不同的，如我们及相关团队发现，无毒的烟粉虱通常趋向于染病植株；获取病毒粒子后，携带番茄多皱病毒 *Tomato severe rugose virus* 的烟粉虱趋向于健康植株，而携带 TYLCV 的烟粉虱则在发病和健康植株间无明显趋向（Fang *et al.*，2013；Fereres *et al.*，2016；Wang *et al.*，2020）。

病毒也可通过增加寄主植物对媒介昆虫视觉和嗅觉的吸引力，间接操纵媒介昆虫对寄主选择行为。如叶片黄化是多数病毒侵染植株所引发的普遍病症，而高饱和度的黄色对多数媒介昆虫都具有很强的吸引作用。而且 Fereres 等（1999）还发现，在排除气味因素后，媒介昆虫无法分辨病毒侵染所导致的叶片黄化和叶绿素缺乏导致的黄化，并且在黑暗条件下，媒介昆虫也无法分辨健康与病毒侵染的植株，说明叶片黄化是病毒通过寄主植物视觉上吸引媒介昆虫获毒的重要方式（Hodge and Powell，2008；Fereres *et al.*，2016）。但其它病毒侵染导致的病症如卷叶，反而起到排斥的作用。因此，在病毒侵染和复制的不同阶段，植株对媒介昆虫的视觉吸引力可能有所差别（Macias and Mink，1969）。

病毒还会通过改变寄主挥发物的释放量与组成，增加对媒介昆虫嗅觉上的吸引，改变对寄主的选择行为，但这种作用通常是整体的而非单一组分的吸引或排斥作用（Eigenbrode *et al.*，2002；Ngumbi *et al.*，2007；Mauck *et al.*，2010；Fang *et al.*，2013；Rajabaskar *et al.*，2013a）。如病毒通过降低总体挥发物释放量、提高绿叶挥发物和萜稀类的比例和减少萜稀类释放等方式，增加寄主植物对媒介昆虫在嗅觉上的吸引（Fang *et al.*，2013；Luan *et al.*，2013；Wu *et al.*，2014）。进一步研究发现，萜稀类挥发物的合成与释放受到 JA 通路调控，病毒编码的蛋白能够与 JA 通路直接互作，降低寄主抗性的同时，还能减少萜稀类挥发物的产生，从而吸引媒介昆虫选择染病植株，有利于其获取病毒（Li *et al.*，2014；Wu *et al.*，2017，2019）。如 CMV 和 TYLCCNV 的沉默抑制子 2b 和 βC1，能够分别与 JA 途径中 MYC2 和 JAZ 互作，抑制 JA 途径调控的萜稀合成通路，减少对媒介昆虫有排斥作用的挥发物组分如雪松烯（Cedrene）等的释放（Luan *et al.*，2013；Wu *et al.*，2017）。

由于病毒侵染植株对媒介昆虫的吸引力较强，它获取病毒粒子后又产生趋向性行为变化，选择健康无毒植株，帮助病毒传播扩散。因此，病毒对媒介昆虫的寄主选择行为存在明确的直接操纵作用（Zhou *et al.*，2018；Mauck *et al.*，2019）。有研究发现病毒能够突破血脑屏障，侵入媒介昆虫的神经系统，从而影响到昆虫在视觉或嗅觉上的感知能力（Platt *et al.*，1997；Grimstad *et al.*，1980；Ammar and Nault，1985；Ammar el and Hogenhout，2008；Chen *et al.*，2011）。一般而言，外界空气中的气味分子通过昆虫触角的孔洞进入触角淋巴，在气味结合蛋白（Odorant-binding proteins，OBP）和化学感受蛋白（Chemosensory proteins，CSP）的结合下，传递至嗅觉神经元上的跨膜嗅觉受体（Odorant receptors，OR），从而通过神经电位变化，传递相应的嗅觉信号，实现昆虫的嗅觉识别过程（Suh *et al.*，2014）。近期研究还发现，媒介昆虫获毒后，OR 或 OBP 在转录水平上的表达量发生了显著变化，通过 RNAi 干扰 OR 或 OBP 的表达，能够直接影响媒介昆虫寄主选择的能力，说明外周神经系统的信号转导过程在病毒操纵媒介昆虫趋向中发挥重要功能（Hu *et al.*，2019；Li *et al.*，2019）。

1.3 繁殖行为

除个体行为以外，媒介昆虫的种群数量同样对带毒和传毒能力具有重要意义。尤其对于一年生寄主植物而言，病毒在媒介昆虫体内的留存越冬，并在次年重新传播（Reeves，1974）。其中媒介昆虫产卵量（繁殖力）的变化是反映病毒对

媒介昆虫繁殖影响的重要指标。大多数病毒对媒介昆虫的产卵量都具有促进作用（Turell *et al.*，1985；McKenzie，2002；Matsuura and Hoshino，2009；Casteel *et al.*，2014；Wu *et al.*，2014；Su *et al.*，2015），但也有研究发现病毒不利于媒介昆虫繁殖，如 TSWV 侵染会导致寄主植物抗性次生物质酰基糖增加，从而减少蓟马的产卵量（Ben-Mahmoud *et al.*，2019）。此外，媒介昆虫的产卵选择也受到植物的间接影响，媒介昆虫趋向于在健康植株或染病植株上产卵（Chen *et al.*，2013；Shrestha *et al.*，2019）。

病毒对媒介昆虫繁殖行为的直接操纵可能是通过卵黄蛋白原实现的。卵黄蛋白是幼虫胚胎生成和发育的重要营养来源，可直接影响雌虫的产卵数量和质量。一些持久性病毒能通过与媒介昆虫的卵黄蛋白原直接互作，经卵巢垂直传播，显著增加卵黄蛋白原的表达，由此增加雌虫产卵（Guo *et al.*，2010，2012；Huo *et al.*，2014；Wei *et al.*，2017）。在产卵行为方面，尽管有研究发现卵黄蛋白原能够影响昆虫社会性行为，但其繁殖相关的行为能否被病毒操控仍需进一步探明（Münch and Amdam，2010；Roy-Zokan *et al.*，2015）。此外，病毒还能直接影响媒介昆虫的交配行为，如三序伊蚊 *Aedes triseriatus* 携带拉克罗斯病毒 *La Crosse virus* 后，交配行为会被提前，但相关机制也尚未明确（Reese *et al.*，2009）。

1.4　行为响应的时间动态

媒介昆虫的行为是一个动态变化过程，常常伴随着病毒侵染寄主的不同阶段而发生改变，实际所观察到的行为，可能是多个因素驱动而产生的复合现象。因此，需要从时间动态考虑媒介昆虫的行为变化。以媒介昆虫选择寄主行为为例，从时间上看包括定位（Orientation）和定殖（Colonization）两个阶段，媒介昆虫对同一寄主的初始趋向和最后定殖的选择并不总是一致。如二点黑尾叶蝉 *Nephotettix virescens* 虽然在初始阶段趋向于东格鲁病毒 *Tungro virus* 侵染的植株，但在 24 h 后会转移到健康植株定殖；而南方水稻黑条矮缩病毒 *Southern rice black-streaked dwarf virus* 和水稻齿叶矮缩病毒 *Rice ragged stunt virus* 侵染的植株对其媒介昆虫白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 在初始阶段吸引力较弱，随后增加，最后再减弱，说明病毒的侵染阶段和病毒粒子含量差异对媒介昆虫行为的影响可能有所差别（Khan and Saxena，1985；Mann *et al.*，2009；Rajabaskar *et al.*，2013b；Lu *et al.*，2016）。

不同行为驱动因素的差异，如产卵（Oviposition）趋向和觅食（Foraging）对寄主植物质量的需求也不尽相同，导致媒介昆虫行为上的差异。 Shrestha 等（2019）发现烟粉虱在南瓜脉黄病毒 *Squash vein yellowing virus* 侵染 5-6 d 的寄主和健康寄主之间无明显趋向，然而在侵染 10-12 d 后，烟粉虱首先趋向病毒侵染寄主，8 h 后转移至健康寄主，并且雌虫在健康寄主上产卵量显著增加，这种趋向的变化可能受到昆虫取食经验的影响（Carmo-Sousa *et al.*，2014）。尽管染病植株会通过视觉和嗅觉吸引媒介昆虫，但随着病毒侵染导致的植物衰败，营养降低和抗性变化会带来较差的取食反馈，使媒介昆虫长时间无法得到类似“奖赏”（Rewarding）的正面反馈，据此媒介昆虫可能不再会被同样的吸引所“欺骗”（Macias and Mink，1969；Mauck *et al.*，2010；Ghosh *et al.*，2015）。

1.5　活跃度与病态行为

媒介昆虫的活跃度（Activity）是决定其行为的另一个重要参数，直接影响到活动能力、取食次数和交配频率等，但在现实研究中常常被忽略。对蚊虫的研究发现，病毒可能通过增加谷氨酸盐（Glutamate）水平，提高整体的兴奋度和活跃度；而大部分媒介昆虫获取病毒后，趋向性、取食效率、飞行能力、活跃度均发生显著下降，这可能是由于病毒导致昆虫的 5-羟色胺（Serotonin）、多巴胺（Dopamine）水平和内在节律发生了变化（Platt *et al.*，1997；Lee *et al.*，2000；Lima-Camara *et al.*，2011；Moreno-Delafuente *et al.*，2013；Gaburro *et al.*，2018；

Yang *et al.*，2019）。在病毒-宿主互作的研究中发现，病毒导致的感官辨识能力下降、活动力下降和节律紊乱，可能是病态行为（Sickness behavior）的表现。病态行为是指个体在受到感染时表现出的适应性行为，在动物宿主中发挥着避免病原在种群中大规模扩散的“避险作用”，而在媒介昆虫中病态行为却可能有利于病毒传播（Patot *et al.*，2009；Jenkins *et al.*，2011；Han *et al.*，2015；Mauck，2016；Eigenbrode *et al.*，2018）。我们在 TYLCV-烟粉虱互作的研究中发现，TYLCV 进入烟粉虱体内后，能够通过一种炎症类似的免疫信号级联使烟粉虱脑部产生 Caspase 依赖的凋亡性神经退行，削弱其嗅觉和视觉的辨识能力，间接增加了带毒昆虫对健康寄主植物的趋向，从而促进了病毒的传播（Wang *et al.*，2020）。近年来越来越多的研究发现媒介昆虫的先天免疫系统能够被所传播的持久性病毒激活，并可能影响到最终的行为表现，但媒介昆虫如何通过神经系统在觅食、交配、产卵和节律等方面对传毒产生影响还所知甚少（Wang *et al.*，2016，2017；Chen *et al.*，2017，2019）。

2 病毒对媒介昆虫行为操纵的神经调控机制

病毒对媒介昆虫行为操纵的机制不尽相同，绝大多数都是通过对神经系统的调控而实现的。尽管对病毒-媒介昆虫互作的神经机制报道不多，但基于广泛的微生物对寄主行为调控的神经机制，病毒可能通过腹神经索（Ventra nerve cord）、循环系统和免疫系统三个方面操纵媒介昆虫的行为。其中，媒介昆虫肠道是病毒侵入的关键屏障，也是循环-免疫-神经系统交互的主要场所，而肠脑轴（Gut-brain zxis）可能是病毒作用于媒介昆虫神经的重要途径（图 1）。图 1 显示，媒介昆虫在病毒侵染的寄主上获取病毒后，病毒粒子跨越中肠屏障，一方面能激发免疫响应如凋亡和自噬，通过免疫-神经的交互关系作用

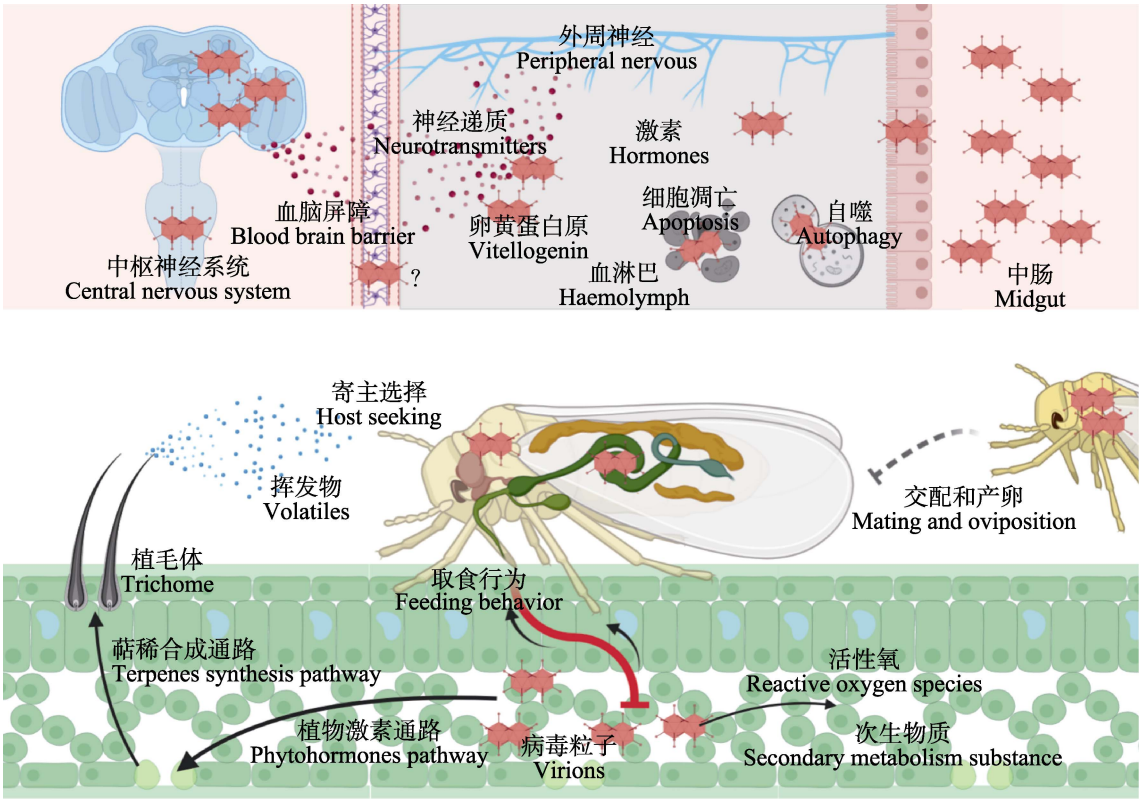

图 1　病毒对媒介昆虫行为操纵的神经机制

Fig. 1　The neuromechanism of the behavioral manipulation of virus on the insect vector

于神经系统；另一方面还能导致血淋巴中激素或神经递质的水平发生变化，通过血脑屏障作用于神经系统；抑或通过肠脑轴侵入神经系统，最终作用于中枢神经，导致行为上的变化。

2.1　腹神经索

昆虫的腹神经索连接大脑和肠道，对内部的生理活动和外部的行为反应具有重要的调控作用，其类似于哺乳动物的迷走神经（Vagus nerve）。大量研究表明，肠道微生物组成的变化能够改变宿主的行为，而切除迷走神经后，这些变化则消失了，说明微生物的信号能通过肠脑轴调控神经系统功能（Bravo *et al.*，2011；Savignac *et al.*，2014）。许多病毒不仅能在媒介昆虫的肠道复制和长期保存，还能进入肠道周围的神经，随神经系统进入唾液腺，使其具备经媒介昆虫唾液传播的能力。如弹状病毒科（Rhabdoviridae）的玉米花叶病毒 *Maize mosaic virus* 和水稻矮缩病毒 *Rice dwarf virus*，甚至还能侵入媒介昆虫的神经节（Nerve ganglia）和大脑，说明其对媒介昆虫神经可能存在直接作用关系（Ammar and Nault，1985；Ammar el and Hogenhout，2008；Chen *et al.*，2011）。

2.2　循环系统

病毒突破媒介昆虫的肠道屏障后，能够随着血淋巴在全身循环，并被主动泵入感器（如触角）和附肢的淋巴液中，与暴露在淋巴液中的外周神经存在直接接触的可能（Hillyer and Pass，2020）。此外，血淋巴中神经递质、激素等代谢组分变化，对突破血脑屏障影响神经系统具有重要作用。已有研究发现，病毒能够改变媒介昆虫神经递质的水平，但对于其他神经肽和具有潜在行为调控作用的营养物质研究还较为缺乏（Gaburro *et al.*，2018；Yang *et al.*，2019）。如卵黄蛋白原，过去通常认为只在雌虫脂肪体合成，是卵形成的重要营养来源，近期研究却发现，卵黄蛋白原还能在雌、雄虫的头部、中肠表达。如通过在跳镰猛蚁 *Harpegnathos saltator* 大脑中注射 siRNA 下调卵黄蛋白原表达，能够增加跳蚁的攻击行为，减少其繁殖行为，意味着昆虫大脑中的卵黄蛋白原具有潜在的行为调控功能（Li *et al.*，2010；Gospocic *et al.*，2017）。中肠表达的卵黄蛋白原还能够帮助病毒跨越中肠屏障，参与免疫调节，但其能否帮助病毒跨越血脑屏障仍需进一步研究（Rono *et al.*，2010；Salmela *et al.*，2015；Huo *et al.*，2018）。此外，血脑屏障本身致密性的变化，能够导致选择性地通过原本无法通过血脑屏障的某些代谢组分，作用于神经系统，从而导致最终产生行为变化。如在小鼠中的研究发现，某些肠道细菌的缺乏能够影响血脑屏障的致密程度，使其对循环系统中一些短链脂肪酸通透性发生变化，从而导致最终行为上的焦虑或抑郁（Braniste *et al.*，2014）。因此，病毒对媒介昆虫血脑屏障本身的影响也可能是其调控行为变化的重要途径。

2.3　免疫系统

病毒在媒介昆虫体内所激发的免疫响应，是研究行为变化和神经调控的重要方向。过去认为媒介昆虫能从传播病毒中获利，忽视了病毒在昆虫体内的负面效应；近年来发现，病毒能够激活媒介昆虫的先天免疫响应（Wang *et al.*，2012，2016，2017；Huang *et al.*，2015；Chen *et al.*，2017，2019）。其中，细胞凋亡（Apoptosis）和自噬作用（Autophagy）是昆虫先天免疫的重要组成，能够抵抗外源病原的入侵和复制。病毒在媒介昆虫体内循环过程中，免疫激发意味着这些病毒可能给媒介昆虫带来生理负担。如烟粉虱利用自身的自噬作用清除体内的 TYLCV 病毒粒子，避免造成严重的损伤（Wang *et al.*，2016）。相反，有些病毒却能够利用媒介昆虫自身免疫，促进其在昆虫体内扩散。如光电叶蝉 *Recilia dorsalis* 所传播的水稻瘤矮病毒 *Rice gall dwarf virus*，能够引起昆虫的自噬和凋亡，进一步通过化学抑制剂减弱自噬作用或细胞凋亡反而降低了病毒的传播能力（Chen *et al.*，2017，2019）。在动物病毒媒介昆虫埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的研究中，其传播的 *Sindbis virus* 能够引起伊蚊中肠的细胞凋亡，通过 RNAi 抑制细胞凋亡后，虽

然降低了伊蚊的死亡率，却也削弱了病毒的扩散能力。因此，细胞凋亡可能是帮助病毒跨越伊蚊生理屏障的关键，说明病毒利用媒介昆虫免疫系统帮助其自身扩散的现象可能在不同的媒介昆虫-病毒研究系统间具有普遍性（Wang *et al.*，2012，2020）。

免疫系统的信号转导会导致一系列的神经功能障碍（Neurological disorders），其中病态行为是较为典型的表现。病毒侵染通过病原体相关的分子模式（PAMPs）或损伤相关的分子模式（DAMPs）能够激活先天免疫细胞，如巨噬细胞（Macrophages）、嗜中性粒细胞（Neutrophils）和树突细胞（Dendritic Cells）等，从而产生多种促炎性细胞因子（Pro-inflammatory cytokines），这些促炎因子跨过血脑屏障后与神经元和胶质细胞（尤其是小胶质细胞）上的受体结合，从而导致神经系统生理状态发生变化，产生病态行为（Dantzer *et al*., 2008; Sampson and Mazmanian, 2015）。尽管对于植物病毒所引发的媒介昆虫病症的研究较少，但在许多昆虫病毒中发现，病毒侵染寄主昆虫后，能够通过免疫系统引发一系列的病态行为，包括活动力下降，消极，交配减少，感官辨识能力下降等（Han *et al*., 2015; Jenkins *et al*., 2011; Patot *et al*., 2009）。如 *Invertebrate iridescent virus* 6 侵染甲虫 *Phyllophaga vandinei* 后，甲虫完全停止了进食和交配（Jenkins *et al*., 2011）。有假说认为，现有的植物病毒可能是由昆虫病毒演化而来的，并且早在 1959 年就有研究发现植物病毒对其媒介昆虫存在致死作用。由此可见，媒介昆虫的免疫系统对传播病毒的识别和响应，也是影响媒介昆虫传毒行为的重要因素（Jensen, 1959）。

3 展望

自 20 世纪早期开始，带毒后媒介昆虫的行为变化就成为媒介昆虫学研究的热点。但过去的研究主要集中在对昆虫行为的简单观察和记录。近年来，随着分子生物学和生物化学技术的发展，在病毒通过植物间接操控媒介昆虫行为的机制研究上取得了许多突破，发现了一系列病毒编码的蛋白通过直接参与植物抗性通路的蛋白互作，调控寄主植物的抗性与代谢水平，从而影响媒介昆虫的行为（Li *et al*., 2014; Liu *et al*., 2017; Wu *et al*., 2017; Wu *et al*., 2019）。然而，由于许多媒介昆虫个体小、解剖操作难、干扰效率低、编辑技术不成熟、遗传背景不清晰等因素，有关病毒对媒介昆虫行为的直接操纵机制仍不清楚。目前通过酵母双杂、免疫沉淀-质谱等技术筛选出了媒介昆虫中许多蛋白能够在口针、中肠、血淋巴、唾液腺、卵巢等与病毒发生直接互作，意味着揭示病毒直接操纵行为的作用途径和机制逐步成为可能。至于病毒是如何在蛋白水平上直接调控调控媒介昆虫行为的，则是未来昆虫传毒行为的研究重点之一；利用病毒与媒介昆虫在行为上的特异性联系来阻断病毒传播，则可为发展防治新手段提供基础。

过去认为在病毒与媒介互作关系中，病毒不会对媒介昆虫生长发育产生明显的负面作用。然而从近年来有关病毒激发媒介免疫系统的研究案例来看，病毒的侵入对媒介昆虫生长发育也会造成明显的负效应。显然，通过打破媒介昆虫体内的免疫平衡，可能会起到同时控制病毒与其媒介昆虫的效果。此外，借助媒介昆虫自身的免疫系统控制病毒的复制与扩散，将会是一种环境友好的病毒控制新策略。通过降低昆虫的免疫力，可使病毒在昆虫体内的无限制地扩散甚至复制，大量占据其自身资源，增加毒性，最终导致昆虫个体寿命缩短和种群适合度降低；而激发免疫系统，可以利用媒介昆虫自身直接减少、甚至完全消除病毒在昆虫体内的拷贝，从而降低其传毒能力。但过度激发免疫系统也可能导致媒介昆虫的病态行为加强，使其在传毒方面从中性或一定程度的正面促进作用转变为过度的消极和活动能力削减，从而缩小病毒的传播范围。因此，开发无毒性的昆虫免疫激发剂或抑制剂，或利用改造的无致病性毒株，破坏媒介昆虫体内的免疫平衡，可能有助于在控制病毒传播的同时，减少对生态系统和人类健康的威胁。

通过转基因等方式直接让植物表达特异性靶向昆虫神经系统的物质，是通过改变媒介昆虫行为控制病毒传播的另一种途径。通过靶向媒介

昆虫的神经系统，麻痹其视觉、嗅觉和味觉，可能使其对外界环境中的生物或非生物胁迫不敏感，如减弱对寄主的明确趋向，增加交配的困难程度，延长在抗性植株上的取食，降低对天敌的敏感性等。这种行为上的变化可直接导致媒介昆虫的种群适合度降低，达到同时控制病毒和媒介昆虫的效果。显然，对病毒所操纵的行为机制解析是深入了解媒介昆虫和病毒互作关系、开发媒介昆虫所传播病毒的防控新技术基础。研究病毒对媒介昆虫神经、循环和免疫系统的影响，有助于针对性地从行为上反向操纵媒介昆虫的行为而减弱其病毒传播的能力，同时也能为其他媒介昆虫所传播的病原细菌或真菌的防治提供理论参考，也将是害虫生态调控的一个重要手段（戈峰，2020a，2020b）。

参考文献 (References)

Alazem M, Lin NS, 2015. Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions. *Molecular Plant Pathology*, 16(5): 529–540.

Alvarez AE, Garzo E, Verbeek M, Vosman B, Dicke M, Tjallingii WF, 2007. Infection of potato plants with potato leafroll virus changes attraction and feeding behaviour of *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(2): 135–144.

Ammar ED, Nault LR, 1985. Assembly and accumulation sites of maize mosaic virus in its planthopper vector. *Intervirology*, 24(1): 33–41.

Ammar el D, Hogenhout SA, 2008. A neurotropic route for *Maize mosaic virus* (Rhabdoviridae) in its planthopper vector *Peregrinus maidis*. *Virus Res*., 131(1): 77–85.

Ben-Mahmoud S, Anderson T, Chappell TM, Smeda JR, Mutschler MA, Kennedy GG, De Jong, DM, Ullman DE, 2019. A thrips vector of tomato spotted wilt virus responds to tomato acylsugar chemical diversity with reduced oviposition and virus inoculation. *Scientific reports*, 9(1): 17157–17157.

Bennett KE, Hopper JE, Stuart MA, West M, Drolet BS, 2008. Blood-feeding behavior of vesicular stomatitis virus infected *Culicoides sonorensis* (Diptera: Ceratopogonidae). *Journal of Medical Entomology*, 45(5): 921–926.

Blanc S, Michalakis Y, 2016. Manipulation of hosts and vectors by plant viruses and impact of the environment. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 16: 36–43.

Braniste V, Al-Asmakh M, Kowal C, Anuar F, Abbaspour A, Tóth M, Korecka A, Bakocevic N, Ng LG, Kundu P, Gulyás B, Halldin C, Hultenby K, Nilsson H, Hebert H, Volpe BT, Diamond B, Pettersson S, 2014. The gut microbiota influences blood-brain barrier permeability in mice. *Science Translational Medicine*, 6(263): 263ra158.

Bravo JA, Forsythe P, Chew MV, Escaravage E, Savignac HM, Dinan TG, Bienenstock J, Cryan JF, 2011. Ingestion of *Lactobacillus* strain regulates emotional behavior and central GABA receptor expression in a mouse via the vagus nerve. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(38): 16050–16055.

Carmo-Sousa M, Moreno A, Garzo E, Fereres A, 2014. A non-persistently transmitted-virus induces a pull-push strategy in its aphid vector to optimize transmission and spread. *Virus Research*, 186: 38–46.

Carmo-Sousa M, Moreno A, Plaza M, Garzo E, Fereres A, 2016. *Cucurbit aphid-borne yellows virus* (CABYV) modifies the alighting, settling and probing behaviour of its vector *Aphis gossypii* favouring its own spread. *Annals of Applied Biology*, 169(2): 284–297.

Casteel CL, De Alwis M, Bak A, Dong H, Whitham SA, Jander G, 2015. Disruption of ethylene responses by *Turnip mosaic virus* mediates suppression of plant defense against the green peach aphid vector. *Plant Physiology*, 169(1): 209–218.

Casteel CL, Yang C, Nanduri AC, De Jong HN, Whitham SA, Jander G, 2014. The NIa-Pro protein of *Turnip mosaic virus* improves growth and reproduction of the aphid vector, *Myzus persicae* (green peach aphid). *The Plant Journal*, 77(4): 653–663.

Chen G, Pan H, Xie W, Wang S, Wu Q, Fang Y, Shi X, Zhang Y, 2013. Virus infection of a weed increases vector attraction to and vector fitness on the weed. *Sci. Rep.*, 3: 2253.

Chen H, Chen Q, Omura T, Uehara-Ichiki T, Wei T, 2011. Sequential infection of *Rice dwarf virus* in the internal organs of its insect vector after ingestion of virus. *Virus Res*., 160(1/2): 389–394.

Chen Q, Zheng L, Mao Q, Liu J, Wang H, Jia D, Chen H, Wu W, Wei T, 2019. Fibrillar structures induced by a plant reovirus target mitochondria to activate typical apoptotic response and promote viral infection in insect vectors. *PLoS Pathog*, 15(1): e1007510.

Chen Y, Chen Q, Li M, Mao Q, Chen H, Wu W, Jia D, Wei T, 2017. Autophagy pathway induced by a plant virus facilitates viral spread and transmission by its insect vector. *PLoS Pathog*., 13(11): e1006727.

Collum TD, Culver JN, 2016. The impact of phytohormones on virus infection and disease. *Curr. Opin. Virol*., 17: 25–31.

Conway MJ, Colpitts TM, Fikrig E, 2014. Role of the vector in arbovirus transmission. *Annu. Rev. Virol.*, 1(1): 71–88.

Dantzer R, O'Connor JC, Freund GG, Johnson RW, Kelley KW, 2008. From inflammation to sickness and depression: When the immune system subjugates the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(1): 46–56.

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(1): 169–191.

Eigenbrode SD, Ding H, Shiel P, Berger PH, 2002. Volatiles from potato plants infected with potato leafroll virus attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 269(1490): 455–460.

Fang Y, Jiao X, Xie W, Wang S, Wu Q, Shi X, Chen G, Su Q, Yang X, Pan H, 2013. Tomato yellow leaf curl virus alters the host preferences of its vector *Bemisia tabaci*. *Sci. Rep*., 3: 2876.

Fereres A, Kampmeier GE, Irwin ME, 1999. Aphid attraction and preference for soybean and pepper plants infected with Potyviridae. *Annals of the Entomological Society of America*, 92(4): 542–548.

Fereres A, Peñaflor MFGV, Favaro CF, Azevedo KEX, Landi CH, Maluta NKP, Bento JMS, Lopes JRS, 2016. Tomato infection by whitefly-transmitted circulative and non-circulative viruses induce contrasting changes in plant volatiles and vector behaviour. *Viruses*, 8(8): 225.

Gaburro J, Bhatti A, Harper J, Jeanne I, Dearnley M, Green D, Nahavandi S, Paradkar PN, Duchemin JB, 2018. Neurotropism and behavioral changes associated with Zika infection in the vector *Aedes aegypti*. *Emerg. Microbes Infect.*, 7(1): 1–11.

Gandon S, 2018. Evolution and manipulation of vector host choice. *Am. Nat.*, 192(1): 23–34.

Ghosh A, Das A, Vijayanandraj S, Mandal B, 2015. Cardamom bushy dwarf virus infection in large cardamom alters plant selection preference, life stages, and fecundity of aphid vector, *Micromyzus kalimpongensis* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology*, 45(1): 178–184.

Gospocic J, Shields EJ, Glastad KM, Lin Y, Penick CA, Yan H, Mikheyev AS, Linksvayer TA, Garcia BA, Berger SL, Liebig J, Reinberg D, Bonasio R, 2017. The neuropeptide corazonin controls social behavior and caste identity in ants. *Cell*, 170(4): 748–759.

Grimstad PR, Ross QE, Craig Jr GB, 1980. *Aedes Triseriatus* (Diptera: Culicidae) and *La Crosse virus*: II. Modification of mosquito feeding behavior by virus infection1. *Journal of Medical Entomology*, 17(1): 1–7.

Ge F, 2020a. From 'comprehensive' to 'integrated' pest management. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(1): 1–9. [戈峰, 2020a. 害虫管理：从"综合"到"整合". 应用昆虫学报, 57(1): 1–9.]

Ge F, 2020b. The ecological regulation and management of pests. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 57(1): 10–17. [戈峰, 2020b. 论害虫生态调控策略与技术. 应用昆虫学报, 57(1): 10–17.]

Guo H, Gu L, Liu F, Chen F, Ge F, Sun Y, 2019. Aphid-borne viral spread is enhanced by virus-induced accumulation of plant reactive oxygen species. *Plant Physiology*, 179(1): 143–155.

Guo JY, Dong SZ, Yang XL, Cheng L, Wan FH, Liu SS, Zhou XP, Ye GY, 2012. Enhanced vitellogenesis in a whitefly via feeding on a begomovirus-infected plant. *PLoS ONE*, 7(8) e43567.

Guo JY, Ye GY, Dong SZ, Liu SS, 2010. An invasive whitefly feeding on a virus-infected plant increased its egg production and realized fecundity. *PLoS ONE*, 5(7): e11713.

Han Y, van Oers MM, van Houte S, Ros VID, 2015. Virus-induced behavioural changes in insects// Mehlhorn H (ed.). Host Manipulations by Parasites and Viruses. Cham: Springer International Publishing. 149–174.

Hillyer JF, Pass G, 2020. The insect circulatory system: Structure, function, and evolution. *Annu. Rev. Entomol*., 65: 121–143.

Hodge S, Powell G, 2008. Do plant viruses facilitate their aphid vectors by inducing symptoms that alter behavior and performance? *Environmental Entomology*, 37(6): 1573–1581.

Hu K, Yang H, Liu S, He H, Ding W, Qiu L, Li Y, 2019. Odorant-binding protein 2 is involved in the preference of *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) for rice plants infected with the southern rice black-streaked dwarf virus. *Florida Entomologist*, 102(2): 353–358.

Huang HJ, Bao YY, Lao SH, Huang XH, Ye YZ, Wu JX, Xu HJ, Zhou XP, Zhang CX, 2015. Rice ragged stunt virus-induced apoptosis affects virus transmission from its insect vector, the brown planthopper to the rice plant. *Scientific Reports*, 5(1): 11413.

Huo Y, Liu W, Zhang F, Chen X, Li L, Liu Q, Zhou Y, Wei T, Fang R, Wang X, 2014. Transovarial transmission of a plant virus is mediated by vitellogenin of its insect vector. *PLoS Pathogens* 10(3): e1003949.

Huo Y, Yu Y, Chen L, Li Q, Zhang M, Song Z, Chen X, Fang R, Zhang L, 2018. Insect tissue-specific vitellogenin facilitates transmission of plant virus. *PLoS Pathogens*, 14(2): e1006909.

Ingwell LL, Eigenbrode SD, Bosque-Pérez NA, 2012. Plant viruses alter insect behavior to enhance their spread. *Scientific Reports*, 2(1): 578.

Jackson BT, Brewster CC, Paulson SL, 2014. La Crosse virus infection alters blood feeding behavior in *Aedes triseriatus* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 49(6): 1424–1429.

Jenkins D, Hunter W, Goenaga R, 2011. Effects of invertebrate iridescent virus 6 in *Phyllophaga vandinei* and its potential as a biocontrol delivery system. *Journal of Insect Science*, 11(44): 1–10.

Jensen D, 1959. A plant virus lethal to its insect vector. *Virology*, 8(2) 164–175.

Jiménez-Martínez ES, Bosque-Pérez NA, Berger PH, Zemetra RS, Ding H, Eigenbrode SD, 2004. Volatile cues influence the response of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) to barley yellow dwarf virus–infected transgenic and untransformed wheat. *Environmental Entomology*, 33(5): 1207–1216.

Johnson KV, Foster KR, 2018. Why does the microbiome affect behaviour? *Nat. Rev. Microbiol.,* 16(10): 647–655.

Kempel A, Schädler M, Chrobock T, Fischer M, van Kleunen M, 2011. Tradeoffs associated with constitutive and induced plant resistance against herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14): 5685–5689.

Khan ZR, Saxena RC, 1985. Behavior and biology of *Nephotettix virescens* (Homoptera: Cicadellidae) on tungro virus-infected rice plants: Epidemiology implications. *Environmental Entomology*, 14(3): 297–304.

Laliberté JF, Sanfaçon H, 2010. Cellular remodeling during plant virus infection. *Annual Review of Phytopathology*, 48(1): 69–91.

Lee JH, Rowley WA, Platt KB, 2000. Longevity and spontaneous flight activity of *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) infected with western equine encephalomyelitis virus. *Journal of Medical Entomology*, 37(1): 187–193.

Li J, Huang J, Cai W, Zhao Z, Peng W, Wu J, 2010. The vitellogenin of the bumblebee, *Bombus hypocrita*: Studies on structural analysis of the cDNA and expression of the mRNA. *Journal of Comparative Physiology B*, 180(2): 161–170.

Li R, Weldegergis BT, Li J, Jung C, Qu J, Sun Y, Qian H, Tee C, van Loon JJA, Dicke M, Chua NH, Liu SS, Ye J, 2014. Virulence factors of geminivirus interact with MYC2 to subvert plant resistance and promote vector performance. *The Plant Cell*, 26(12): 4991–5008.

Li S, Zhou C, Zhou Y, 2019. Olfactory co-receptor Orco stimulated by rice stripe virus is essential for host seeking behavior in small brown planthopper. *Pest Management Science*, 75(1): 187–194.

Lima-Camara TN, Bruno RV, Luz PM, Castro MG, Lourenço-de-Oliveira R, Sorgine MHF, Peixoto AA, 2011. Dengue infection increases the locomotor activity of *Aedes aegypti* females. *PLoS ONE*, 6(3): e17690.

Liu B, Preisser EL, Chu D, Pan H, Xie W, Wang S, Wu Q, Zhou X, Zhang Y, 2013. Multiple forms of vector manipulation by a plant-infecting virus: Tomato yellow leaf curl virus. *Journal of Virology*, 87(9): 4929–4937.

Liu B, Preisser EL, Shi X, Wu H, Li C, Xie W, Wang S, Wu Q, Zhang Y, 2017. Plant defence negates pathogen manipulation of vector behaviour. *Functional Ecology*, 31(8): 1574–1581.

Lu G, Zhang T, He Y, Zhou G, 2016. Virus altered rice attractiveness to planthoppers is mediated by volatiles and related to virus titre and expression of defence and volatile-biosynthesis genes. *Scientific Reports*, 6(1): 38581.

Lu S, Chen M, Li J, Shi Y, Gu Q, Yan F, 2019. Changes in *Bemisia tabaci* feeding behaviors caused directly and indirectly by cucurbit chlorotic yellows virus. *Virology Journal*, 16(1): 106.

Luan JB, Yao DM, Zhang T, Walling LL, Yang M, Wang YJ, Liu SS, 2013. Suppression of terpenoid synthesis in plants by a virus promotes its mutualism with vectors. *Ecology Letters*, 16(3): 390–398.

Macias W, Mink GI, 1969. Preference of green peach aphids for virus-infected sugar beet leaves1, 2. *Journal of Economic Entomology*, 62(1): 28–29.

Maciel-de-Freitas R, Sylvestre G, Gandini M, Koella JC, 2013. The influence of dengue virus serotype-2 infection on *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) motivation and avidity to blood feed. *PLoS ONE*, 8(6): e65252.

Mann RS, Sidhu JS, Butter NS, 2009. Settling preference of the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) on healthy versus cotton leaf curl virus-infected cotton plants. *International Journal of Tropical Insect Science*, 29(2): 57–61.

Matsuura S, Hoshino S, 2009. Effect of tomato yellow leaf curl disease on reproduction of *Bemisia tabaci* Q biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) on tomato plants. *Applied Entomology and Zoology*, 44(1): 143–148.

Mauck K, Bosque-Pérez NA, Eigenbrode SD, De Moraes CM, Mescher MC, 2012. Transmission mechanisms shape pathogen effects on host-vector interactions: Evidence from plant viruses. *Functional Ecology*, 26(5): 1162–1175.

Mauck KE, 2016. Variation in virus effects on host plant phenotypes and insect vector behavior: What can it teach us about virus evolution? *Curr. Opin. Virol.*, 21: 114–123.

Mauck KE, Chesnais Q, Shapiro LR, 2018. Evolutionary determinants of host and vector manipulation by plant viruses. *Adv. Virus. Res.*, 101: 189–250.

Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(8): 3600–3605.

Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2014. Biochemical and physiological mechanisms underlying effects of *Cucumber mosaic virus* on host-plant traits that mediate transmission by aphid vectors. *Plant, Cell & Environment*, 37(6): 1427–1439.

Mauck KE, De Moraes CM, Mescher MC, 2016. Effects of pathogens on sensory-mediated interactions between plants and insect vectors. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 32: 53–61.

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

McKenzie CL, 2002. Effect of tomato mottle virus (Tomov) on *Bemisia tabaci* biotype B (Homoptera: Aleyrodidae) oviposition and adult survivorship on healthy tomato. *Florida Entomologist*, 85(2): 367–368.

Medina-Ortega KJ, Bosque-Pérez NA, Ngumbi E, Jiménez-Martínez ES, Eigenbrode SD, 2009. *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) responses to volatile cues from barley yellow dwarf virus-infected wheat. *Environmental Entomology*, 38(3): 836–845.

Montllor CB, Gildow FE, 1986. Feeding responses of two grain aphids to barley yellow dwarf virus-infected oats. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 42(1): 63–69.

Moreno-Delafuente A, Garzo E, Moreno A, Fereres A, 2013. A plant virus manipulates the behavior of its whitefly vector to enhance its transmission efficiency and spread. *PLoS ONE*, 8(4): e61543.

Münch D, Amdam GV, 2010. The curious case of aging plasticity in honey bees. *FEBS Letters*, 584(12): 2496–2503.

Musser RO, Hum-Musser SM, Felton GW, Gergerich RC, 2003. Increased larval growth and preference for virus-infected leaves by the Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis* Mulsant, a plant virus vector. *Journal of Insect Behavior*, 16(2): 247–256.

Nault LR, 1997. Arthropod transmission of plant viruses: A new synthesis. *Annals of the Entomological Society of America*, 90(5): 521–541.

Ngumbi E, Eigenbrode SD, Bosque-Pérez NA, Ding H, Rodriguez A, 2007. *Myzus persicae* is arrested more by blends than by individual compounds elevated in headspace of PLRV-infected potato. *Journal of Chemical Ecology*, 33(9): 1733–1747.

Patot S, Lepetit D, Charif D, Varaldi J, Fleury F, 2009. Molecular detection, penetrance, and transmission of an inherited virus responsible for behavioral manipulation of an insect parasitoid. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(3): 703–710.

Platt KB, Linthicum KJ, Myint KSA, Innis BL, Lerdthusnee K, Vaughn DW, 1997. Impact of dengue virus infection on feeding behavior of *Aedes aegypti*. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 57(2): 119–125.

Qualls WA, Day JF, Xue RD, Bowers DF, 2012. Sindbis virus infection alters blood feeding responses and DEET repellency in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 49(2) 418–423.

Rajabaskar D, Bosque-Pérez NA, Eigenbrode SD, 2014. Preference by a virus vector for infected plants is reversed after virus acquisition. *Virus Research*, 186: 32–37.

Rajabaskar D, Ding H, Wu Y, Eigenbrode SD, 2013a. Different reactions of potato varieties to infection by potato leafroll virus, and associated responses by its vector, *Myzus persicae* (Sulzer). *Journal of Chemical Ecology*, 39(7): 1027–1035.

Rajabaskar D, Wu Y, Bosque-Pérez NA, Eigenbrode SD, 2013b. Dynamics of *Myzus persicae* arrestment by volatiles from *Potato leafroll virus*-infected potato plants during disease progression. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 148(2): 172–181.

Reese SM, Beaty MK, Gabitzsch ES, Blair CD, Beaty BJ, 2009. *Aedes triseriatus* females transovarially infected with La Crosse virus mate more efficiently than uninfected mosquitoes. *Journal of Medical Entomology*, 46(5): 1152–1158.

Reeves W, 1974. Overwintering of arboviruses. *Progress in medical virology Fortschritte der medizinischen Virusforschung Progrès en Virologie Médicale*, 17: 193–220.

Rono MK, Whitten MM, Oulad-Abdelghani M, Levashina EA, Marois E, 2010. The major yolk protein vitellogenin interferes with the anti-plasmodium response in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *PLoS Biology*, 8(7): e1000434.

Roy-Zokan EM, Cunningham CB, Hebb LE, McKinney EC, Moore AJ, 2015. Vitellogenin and vitellogenin receptor gene expression is associated with male and female parenting in a subsocial insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1809): 20150787.

Salmela H, Amdam GV, Freitak D, 2015. Transfer of immunity from mother to offspring is mediated via egg-yolk protein vitellogenin. *PLoS Pathogens*, 11(7): e1005015.

Sampson TR, Mazmanian SK, 2015. Control of brain development, function, and behavior by the microbiome. *Cell Host Microbe*, 17(5): 565–576.

Savignac HM, Kiely B, Dinan TG, Cryan JF, 2014. Bifidobacteria exert strain-specific effects on stress-related behavior and physiology in BALB/c mice. *Neurogastroenterology & Motility*, 26(11): 1615–1627.

Shalileh S, Ogada PA, Moualeu DP, Poehling HM, 2016. Manipulation of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) by *Tomato spotted wilt virus* (Tospovirus) via the host plant nutrients to enhance its transmission and spread. *Environmental Entomology*, 45(5): 1235–1242.

Shaw AK, Peace A, Power AG, Bosque-Pérez NA, 2017. Vector population growth and condition-dependent movement drive the spread of plant pathogens. *Ecology*, 98(8): 2145–2157.

Shrestha D, McAuslane HJ, Ebert TA, Cervantes FA, Adkins ST, Smith HA, Dufault N, Webb SE, 2019. Assessing the temporal effects of *Squash vein yellowing virus* Infection on settling and feeding behavior of *Bemisia tabaci* (MEAM1) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Insect Science*, 19(3): 1–7.

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

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): 9350–9355.

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.

Suh E, Bohbot JD, Zwiebel LJ, 2014. Peripheral olfactory signaling in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 6: 86–92.

Tjallingii WF, 1988. Electrical recording of stylet penetration activities//Minks AK, Harrewijn P (eds.). Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. 95–108. .

Turell MJ, Gargan TP II, Bailey CL, 1985. *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) morbidity and mortality associated with rift valley fever virus infection22. *Journal of Medical Entomology*, 22(3): 332–337.

Walters D, Heil M, 2007. Costs and trade-offs associated with induced resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 71(1): 3–17.

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 H, Gort T, Boyle DL, Clem RJ, 2012. Effects of manipulating apoptosis on sindbis virus infection of *Aedes aegypti* mosquitoes. *Journal of Virology*, 86(12): 6546–5554.

Wang LL, Wang XR, Wei XM, Huang H, Wu JX, Chen XX, Liu SS, Wang XW, 2016. The autophagy pathway participates in resistance to tomato yellow leaf curl virus infection in whiteflies. *Autophagy*, 12(9): 1560–1574.

Wang SF, Guo HJ, Ge F, Sun YC, 2020. Apoptotic neurodegeneration in whitefly promotes the spread of TYLCV. *ELife*, 9: e56168.

Wang W, Zhao W, Li J, Luo L, Kang L, Cui F, 2017. The c-Jun N-terminal kinase pathway of a vector insect is activated by virus capsid protein and promotes viral replication. *Elife*, 6: e26591.

Wei J, He YZ, Guo Q, Guo T, Liu YQ, Zhou XP, Liu SS, Wang XW, 2017. Vector development and vitellogenin determine the transovarial transmission of begomoviruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(26): 6746–6751.

Werner BJ, Mowry TM, Bosque-Pérez NA, Ding H, Eigenbrode SD, 2009. Changes in green peach aphid responses to potato leafroll virus-induced volatiles emitted during disease progression. *Environmental Entomology*, 38(5): 1429–1438.

Wu D, Qi T, Li WX, Tian H, Gao H, Wang J, Ge J, Yao R, Ren C, Wang XB, Liu Y, Kang L, Ding SW, Xie DX, 2017. Viral effector protein manipulates host hormone signaling to attract insect vectors. *Cell Research*, 27(3): 402–415.

Wu X, Xu S, Zhao P, Zhang X, Yao X, Sun Y, Fang R, 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.

Wu Y, Davis TS, Eigenbrode SD, 2014. Aphid behavioral responses to virus-infected plants are similar despite divergent fitness effects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(3): 246–255.

Yang F, Chan K, Brewster CC, Paulson SL, 2019. Effects of La Crosse virus infection on the host-seeking behavior and levels of two neurotransmitters in *Aedes triseriatus*. *Parasites & Vectors*, 12(1): 397.

Zhang L, Zhang F, Melotto M, Yao J, He SY, 2017. Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. *Journal of Experimental Botany*, 68(6): 1371–1385.

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