重要果树木虱生态适应机制研究进展与展望*

念晓歌[1**] 李建瑛[1**] 张职显[2] 阮雪熠[2] 宋晓兵[1]
黄 峰[1] 程保平[1] 张松斗[1***]

（1. 广东省农业科学院植物保护研究所，广东省植物保护新技术重点实验室，农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室，广州 510640；2. 中国农业大学植物保护学院，北京 100193）

摘 要 果树木虱是一类世界性果树害虫，主要包括柑橘木虱 *Diaphorina citri*、中国梨木虱 *Cacopsylla chinensis* 和枸杞木虱 *Paratrioza sinica* 等。除直接刺吸为害外，还可以传播柑橘黄龙病和梨火疫病等毁灭性病害；强大的生态适应能力是木虱种群猖獗与全球扩张的根本原因。本文从生物与非生物两大驱动因子出发，系统综述了重要果树木虱生态适应机制的最新研究进展。生物适应方面，黄龙病菌劫持柑橘木虱神经内分泌信号，提高雌虫生殖力并营造利于自身增殖的微环境，同时操纵免疫与取食，多层面驱动病原-媒介的协同进化；梨火疫病菌同样通过劫持中国梨木虱保幼激素信号提高雌虫生殖力，表明该机制在木虱-病原互作中具有保守性。非生物适应方面，温度受体基因 *CcTRPM* 和 *CcTRPV* 作为分子开关，感知环境温度波动并激活下游信号级联，精确调控中国梨木虱夏-冬两型转变，揭示了温度介导表型可塑性的分子遗传机制。其他木虱的生态适应策略亦呈现多样化，枸杞瘿螨 *Aceria pallida* 搭载枸杞木虱成虫越冬，并通过促进木虱生殖力来提高自身越冬存活率；柚喀木虱 *Cacopsylla citrisuga* 因高温敏感性而主要分布于中国西南高海拔地区，与柑橘木虱占据的低海拔产区形成生态位分化。未来研究应聚焦病原-温度-木虱多元互作网络，解析环境信号如何通过表观遗传重塑驱动木虱生态表型的可塑性响应，进而影响病原传播动态与害虫种群暴发。在防控策略层面，应以温度受体和神经内分泌通路关键基因为分子靶标，研发兼具阻断生态适应和干扰病原-媒介互作的新型绿色防控技术。

关键词 柑橘木虱；黄龙病菌；中国梨木虱；梨火疫病菌；生态适应；协同进化

Mechanisms of ecological adaptation in economically important fruit tree psyllids: Progress and prospects

NIAN Xiao-Ge[1**] LI Jian-Ying[1**] ZHANG Zhi-Xian[2] RUAN Xue-Yi[2] SONG Xiao-Bing[1]
HUANG Feng[1] CHENG Bao-Ping[1] ZHANG Song-Dou[1***]

(1. Key Laboratory of Green Prevention and Control on Fruits and Vegetables in South China Ministry of Agriculture, Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology for Plant Protection, Institute of Plant Protection, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;
2. College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Fruit tree psyllids are globally important pests that include the Asian citrus psyllid *Diaphorina citri*, the Chinese pear psyllid *Cacopsylla chinensis* and the wolfberry psyllid *Paratrioza sinica*. In addition to direct feeding damage, they transmit devastating diseases such as citrus huanglongbing and pear fire blight. Furthermore, their ecological adaptability increases the frequency of population outbreaks and the likelihood of global expansion. This paper systematically reviews recent advances in research on the ecological adaptation mechanisms of economically important fruit tree psyllids from both

*资助项目 Supported projects：广东省农业科学院科技人才引进专项资金项目（R2025YJ-QG002）；国家自然科学基金项目面上项目（32572827）；广东省自然科学基金面上项目（2026A1515010774）；农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室开放课题（KLGPFS-2026-PT-02）

**共同第一作者 Co-first authors，E-mail：nianxiaoge0629@126.com；lijianying1996@126.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：zhangsongdou1128@126.com

收稿日期 Received：2026-06-22；接受日期 Accepted：2026-07-29

biotic and abiotic perspectives. In terms of biotic adaptation, the huanglongbing pathogen (*Candidatus* Liberibacter asiaticus) hijacks the neuroendocrine signaling of *D. citri* to enhance female fecundity and create a microenvironment favorable for its own proliferation, while simultaneously manipulating immunity and feeding behavior, driving pathogen-vector coevolution on multiple levels. Similarly, the fire blight pathogen (*Erwinia amylovora*) hijacks juvenile hormone signaling in *C. chinensis* to increase female fecundity, suggesting that this mechanism is conserved in psyllid–pathogen interactions. Regarding abiotic adaptation, the temperature receptor genes *CcTRPM* and *CcTRPV* act as molecular switches that sense ambient temperature fluctuations and activate downstream signaling cascades to precisely regulate summer-winter polymorphism in *C. chinensis*. This indicates a molecular genetic mechanism of temperature-mediated phenotypic plasticity. In other psyllids, the wolfberry gall mite *Aceria pallida* attaches to overwintering *P. sinica* adults and enhances psyllid fecundity to improve its own overwintering survival, an example of the diversity of ecological adaptation strategies in this group. Ecological adaptation strategies vary considerably among other psyllids. The high-temperature sensitivity of *C. citrisuga* restricts its distribution to high-altitude areas of southwestern China, resulting in a distinct ecological niche partition from low-altitude citrus-producing regions where *D. citri* predominates. Future research should prioritize the systematic separation of the multipartite interaction network among pathogens, temperature, and psyllids. A key objective is to elucidate how environmental signals drive phenotypic plasticity in psyllids via epigenomic reprogramming, which in turn modulates pathogen transmission dynamics and triggers pest population outbreaks. With respect to control strategy, temperature receptors and key genes involved in neuroendocrine signaling pathways represent promising molecular targets for the development of next-generation green control technologies that both disrupt ecological adaptation, and interfere with pathogen–vector crosstalk.

Key words *Diaphorina citri*; *C*Las; *Cacopsylla chinensis*; *Erwinia amylovora*; ecological adaptation; coevolution

“民以食为天”的古训，深刻揭示了食物保障在国家安全中的根基地位。在“大食物观”的战略引领下，水果产业已发展成为我国农业的重要支柱，对乡村振兴和县域经济意义重大。近年来，我国水果种植面积与产量稳居世界前列，柑橘、梨、枸杞等特色果品已成为农民增收致富的重要来源（王国平, 2025; 周常勇, 2025）。然而，病虫害频繁暴发，每年造成数百亿元经济损失，成为制约水果产业高质量发展的关键瓶颈。其中，木虱类群因兼具刺吸取食和高效传病的双重能力，危害尤为突出，是全球果树生产的重点防控对象（李斌和杨茂发, 2009; 赵紫华等, 2023）。果树木虱隶属半翅目木虱总科，全球已知约上千种，常见种类包括亚洲柑橘木虱 *Diaphorina citri*、非洲柑橘木虱 *Trioza erytreae*、中国梨木虱 *Cacopsylla chinensis*、柚喀木虱 *Cacopsylla citrisuga*、枸杞木虱 *Paratrioza sinica* 和橄榄木虱 *Euphyllura olivina* 等（李法圣, 2011; 罗心宇, 2016）。此类害虫体型微小，体色多变，触角丝状，后足善跳，成虫和若虫均以刺吸式口器吸食寄主韧皮部汁液。其危害具有双重性：直接危害表现为若虫分泌蜜露诱发煤污病，影响光合作用，导致新梢畸形、叶片卷曲和树势衰退；间接危害则更为严重，作为媒介传播植物病原微生物，常导致整园毁灭甚至产业萎缩（Gottwald, 2010; Wu *et al*., 2025; Zhang *et al*., 2025）。

本文所界定的重要果树木虱，主要依据以下三个标准：（1）经济重要性——该类群在我国主要果树产区造成显著经济损失，是产区重点防控对象，如柑橘木虱、中国梨木虱和枸杞木虱均属此类；（2）传播病害的毁灭性——该类群可传播对产业具有致命威胁的病害，如柑橘木虱传播黄龙病菌亚洲种（*Candidatus* Liberibacter asiaticus, *C*Las）和非洲种（*Candidatus* L. africanus, *C*Laf）、中国梨木虱传播梨火疫病菌 *Erwinia amylovora*，其作为媒介昆虫的生态功能直接影响病害流行格局；（3）生态适应研究的代表性——该类群在生态适应策略方面已积累较为系统的研究基础，能够为理解木虱科昆虫的环境适应规律提供典型范例（Bové, 2014; Graham *et al*., 2020; 李建领等, 2021; 王国平, 2025; 周常勇, 2025）。基于上述标准，本文将研究范围聚焦于柑橘木虱、中国梨木虱、枸杞木虱及柚喀木虱等主要类群。

果树木虱全球暴发成灾的根源在于其强大

的生态适应能力，学界公认这主要受生物与非生物两大因子驱动：生物方面，木虱与所传病原微生物形成了精妙的协同进化关系（Nian *et al*., 2024a; Du *et al*., 2026）；非生物方面，温度是影响木虱种群消长、分布边界和季节性适应的首要因素，既直接调控发育、存活与生殖，又诱导深刻的表型可塑性（Zhang *et al*., 2023; Li *et al*., 2025a）。值得注意的是，现有研究在不同果树木虱类群间的积累极不均衡——柑橘木虱与黄龙病菌的互作机制以及中国梨木虱的温度适应性调控，目前已形成较为系统的研究体系，而枸杞木虱、柚喀木虱等其他重要类群的生态适应研究尚处于起步阶段，且研究重点较为分散。因此，本文在全面梳理上述各类群现有进展的基础上，重点综述两大较为成熟的研究主线，同时兼顾其他类群的研究现状，以期为果树木虱生态适应机制的后续研究提供系统性的参考框架。展望未来，果树木虱生态适应研究应从单因子解析转向多因子网络重构，重点阐明病原侵染、温度胁迫与共生菌调控之间的交叉对话，揭示跨代表观遗传调控在快速适应中的作用，并基于关键分子靶标开发阻断生态适应链的绿色行为调控剂与精准防控产品，为果树木虱的可持续治理提供新理论和新路径。

1　病原菌驱动木虱生态适应的分子机制

1.1　黄龙病菌提高柑橘木虱雌虫生殖力并利于自身增殖

亚洲柑橘木虱属半翅目木虱总科，主要为害柑橘、九里香和黄皮等芸香科植物，是柑橘新梢期的重要害虫（江宏燕等, 2018），同时也是黄龙病亚洲种和非洲种的主要传播媒介（Capoor *et al*., 1967; Graaff *et al*., 2016）。黄龙病菌随带菌汁液被取食进入木虱体内后，依次穿越中肠和唾液腺屏障实现系统性侵染（Grafton-Cardwell *et al*., 2013; 徐淑桂等, 2025），为双方的分子对话奠定了组织基础。一旦定殖成功，黄龙病菌便深度操纵木虱的生殖调控网络；病菌定殖于卵巢组织并加速其发育，显著提高雌虫生殖力，而卵巢发育形成的营养环境同时促进了病菌增殖（Pelz-Stelinski and Killiny, 2016; Ren *et al*., 2016; Nian *et al*., 2024a）。这种互利模式兼具演化深度：媒介生殖力增强直接扩充种群，病菌则借此同步提高水平传播（取食扩散）和垂直传播（经卵传播）的双重效率，构成正向协同进化闭环，其分子基础在于病原对媒介内分泌信号的精确劫持。保幼激素（Juvenile hormone, JH）通路是黄龙病菌靶向媒介生殖调控的核心枢纽。病菌侵染通过激活 JH-卵黄原蛋白受体（VgR）轴，驱动卵巢发育与产卵量提升（Nian *et al*., 2024a, 2024b）；同时，脂动激素（Adipokinetic hormone, AKH）及其受体（*DcAKHR*）通路响应生殖升高的能量需求与 JH 信号协同维持能量-生殖平衡（Li *et al*., 2024a）。此外，黄龙病菌侵染通过抑制 20-羟基蜕皮酮（20E）信号以增强蜕皮触发激素（Ecdysis triggering hormone, ETH）-JH 通路活性，进一步协同提升能量代谢与生殖输出（Nian *et al*., 2025）（图 1）。近年研究还揭示，多巴胺信号轴参与脂质代谢与生殖调控，拓展了病原-媒介互作的分子调控网络（端木浩楠等, 2025）。综上，黄龙病菌通过多激素信号通路的整合操纵，实现对柑橘木虱生殖与代谢的系统性重编程，从而构建有利于自身增殖与传播的协同进化格局（Nian *et al*., 2026）（图 1）。

1.2　黄龙病菌抑制柑橘木虱免疫以实现持久侵染

高效的免疫防御是昆虫抵御病原入侵的首要屏障，病原要在媒介体内持久侵染，必须演化出相应的免疫逃逸策略。柑橘木虱与黄龙病菌的免疫博弈正是这一逻辑的集中体现。面对系统性侵染，木虱先天免疫系统可通过模式识别受体感知病原，启动 Toll 和 IMD 等信号通路（Arp *et al*., 2016）。然而，黄龙病菌发展出了一套高度特化的免疫抑制手段：其分泌的高表达效应蛋白 SDE3230 特异性结合木虱 E3 泛素连接酶 UBR5，对免疫关键接头蛋白 MyD88 进行 K48 多聚泛素化修饰，引导其经泛素-蛋白酶体途径降解，从而精准阻断上游免疫信号转导，为黄龙病菌在媒介体内免疫逃逸和持续定殖创造条件（Du *et al*., 2026）。

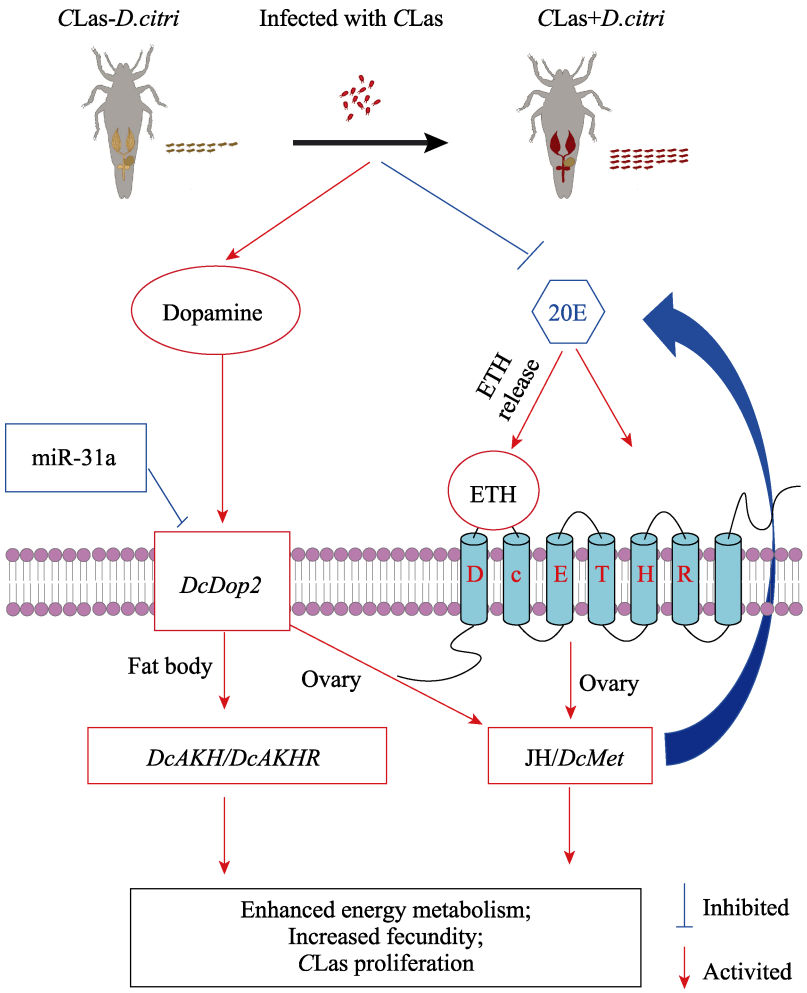


图 1　黄龙病菌提高柑橘木虱雌虫生殖力并利于自身增殖的分子遗传机制

Fig. 1　Molecular genetic mechanism of *C*Las enhancing the female fecundity of *Diaphorina citri* and promoting their own proliferation

*C*Las：柑橘黄龙病菌亚洲种；*D. citri*：亚洲柑橘木虱；Dopamine：多巴胺；*DcDop2*：多巴胺受体 2；*DcAKH*：脂动激素；*DcAKHR*：脂动激素受体；20E：蜕皮激素；ETH：蜕皮触发激素；*DcETHR*：蜕皮触发激素受体；JH：保幼激素；*DcMet*：保幼激素受体；Fat body：脂肪体；Ovary：卵巢；Inhibited：抑制；Activated：激活；Enhanced energy metabolism：提高能量代谢；Increased fecundity：增加生殖力；*C*Las proliferation：黄龙病菌增殖。

黑化反应是昆虫最直接的非特异性免疫防御，由 clip 结构域丝氨酸蛋白酶级联催化多酚氧化酶（Polyphenol oxidase, PPO）裂解为活性酚氧化酶（Phenoloxidase, PO）而触发。黄龙病菌侵染虱激活了肽聚糖识别蛋白-CLIP1-CLIP4-PPO-PO 信号轴，但仅诱发温和的黑化反应。这种弱化应答既避免了病原被完全清除，又防止了过度免疫损伤媒介适合度，维持了媒介与病原持久共存的微妙平衡（Li *et al*., 2025b）。此外，黄龙病菌入侵木虱肠道上皮后，可触发巨自噬包裹黄龙病菌颗粒以抑制侵染；而黄龙病菌外膜 β 蛋白作为分泌蛋白，能与 ATG14 和 ATG8 互作诱导自噬，在病原丰度与木虱生存力之间建立动态平衡，进一步巩固了持久侵染的协同适应格局（Yu *et al*., 2025; Yuan *et al*., 2025）。

1.3　黄龙病菌操纵柑橘木虱取食与飞行行为以利于自身扩散

病原对媒介的操控可从生理层面延伸至行为层面，通过改变取食与飞行行为显著提升传播效率，标志着协同进化的深入发展。取食行为方面，黄龙病菌侵染改变了柑橘木虱的寄主选择偏

好, 带菌木虱更趋向在感染黄龙病的植株上取食停留，形成病株吸引媒介-媒介携带病原-病原侵染新植株的传播链条（Cen *et al*., 2012; 黄克志等, 2024）。同时，带菌木虱刺探频率增加、韧皮部取食时间延长，均有利于病原的获取与接种（Liu *et al*., 2024）。飞行行为方面，带菌木虱迁移时间提前且迁移距离更远（Martini *et al*., 2015），显著拓展了媒介传播范围和病菌扩散半径，加速病害在果园内外的流行。病原通过对飞行这一关键行为环节的操控, 实现了从被动携带到主动诱导扩散的转变, 提示病原可能通过行为调控提高传播效率。

1.4　梨火疫病菌操纵中国梨木虱保幼激素信号提高雌虫生殖力

梨火疫病菌与梨木虱的互作揭示了与黄龙病菌-柑橘木虱系统平行的生殖操控策略。研究发现, 梨火疫病菌可广泛定殖于梨木虱雌虫各组织，其中卵巢含菌量最高；带菌雌虫卵巢发育加速、产卵期延长、产卵量显著提升，呈现典型的生殖力增强表型。分子层面，梨火疫病菌通过抑制 miR-2b 表达解除其对保幼激素通路关键转录因子 *CcKr-h1* 的转录后抑制，从而激活 JH-Met-Kr-h1 信号轴，驱动卵巢发育与卵黄生成；沉默 *CcMet* 或 *CcKr-h1* 则消除该生殖优势，外源保幼激素类似物可部分回补（Zhang *et al*., 2025）。该机制与黄龙病菌劫持柑橘木虱神经内分泌通路提升生殖力并促进自身增殖的模式高度一致, 表明病原通过调控媒介内分泌信号实现生殖操控-自身扩增双赢可能是木虱-病原互作的保守分子范式, 为靶向该通路开发绿色防控技术提供了新靶点。

2　温度驱动木虱生态适应的分子机制

2.1　梨木虱的夏-冬两型转变现象

非遗传多型性指同一基因型受环境诱导产生截然不同表型的现象（Suzuki and Nijhout, 2006），昆虫中常见如蝗虫的群居型与散居型转换、蚜虫和稻飞虱的翅型分化、社会性昆虫品级分化等（Simpson *et al*., 2011）。上述表型转换受光周期和种群密度等环境因子调控（宋红军等, 2009; 龚建福等, 2022），但关于温度在昆虫非遗传多型性中的功能报道较少（Sato *et al*., 2014）。木虱科昆虫具有季节多型, 以中国梨木虱研究最为深入。其夏型成虫体型小、浅黄绿色、活动能力强；冬型体色深褐至黑褐色，表皮加厚、几丁质沉积增多和耐寒性显著增强, 并进入生殖滞育状态，卵和若虫亦呈现相应的形态分化，冬型成虫可在非寄主植物上越冬（Ge *et al*., 2019; Zhang *et al*., 2023）。此类形态与生理的系统性重塑极大提升了季节性环境适配能力。

季节多型性在梨木虱属多个物种及桑木虱 *Anomoneura mori*、梧桐木虱 *Thysanogyna limbata* 等中广泛存在（Burckhardt and Queiroz, 2020），是木虱科适应气候波动的保守策略, 但诱导因子存在种间差异：北美梨木虱主要依赖光周期信号（Nguyen, 1975; Butt and Stuart, 1986），中国梨木虱则以温度为关键信号（Zhang *et al*., 2023）。其他木虱的环境适应方式也呈现多样性, 如马铃薯木虱 *Bactericera cockerelli* 的温度响应受斑马片病菌（*Candidatus* liberibacter solanacearum）侵染状态调节（Wenninger and Rashed, 2024）。尽管梨木虱季节表型分化早有记载, 且温度与光周期被确认为核心驱动因素（Oldfield, 1970; Tougeron *et al*., 2021; 张博晨等, 2024），但其分子调控机制直至近年才被逐步阐明。

2.2　低温及其受体调控梨木虱夏型向冬型转变的分子机制

中国梨木虱演化出以冷受体为核心的分子调控网络适应冬季低温。夏型向冬型的转变由低温主导，且具有严格的温度阈值与龄期依赖性：低温同时触发表皮重建, 增加表皮厚度与几丁质沉积（Zhang *et al*., 2023）。瞬时受体电位（Transient receptor potential, TRP）通道是真核生物中高度保守的温度传感器（Peier *et al*., 2002; Venkatachalam and Montell, 2007; Lee, 2013; 高聪芬等, 2017; Luo *et al*., 2017），其中梨木虱冷受

体 *CcTRPM* 被鉴定为功能性低温受体，含保守 ANK 结构域和 6 个跨膜区，在 1 龄若虫特异性高表达，10 ℃强烈诱导其上调。功能验证表明，低温激活 *CcTRPM* 引发 Ca^{2+}内流，沉默该基因后冬型转变率大幅下降（Zhang *et al*., 2023）（图 2：A）。

表观遗传层面，miR-252 靶向抑制 *CcTRPM*，低温通过下调 miR-252 解除其抑制，形成负反馈激活回路。夏型向冬型转变存在关键龄期窗口：1-3 龄若虫具低温响应能力，3 龄为不可逆临界龄期，4-5 龄则完全丧失转变潜能（刘永平等, 2013; Li *et al*., 2024b）。在 3 龄若虫中，*CcTRPC3* 接力低温信号，受 miR-2765 负调控，低温抑制 miR-2765 实现该受体的活化。神经肽 Bursicon 作为下游枢纽，其受体 *CcBurs-R* 受 miR-6012 靶向调控，低温下调 miR-6012 以强化信号输出（Sato *et al*., 2014; Zhang *et al*., 2024）。综上，低温通过 miRNA 层级调控依次激活 *CcTRPM* 和

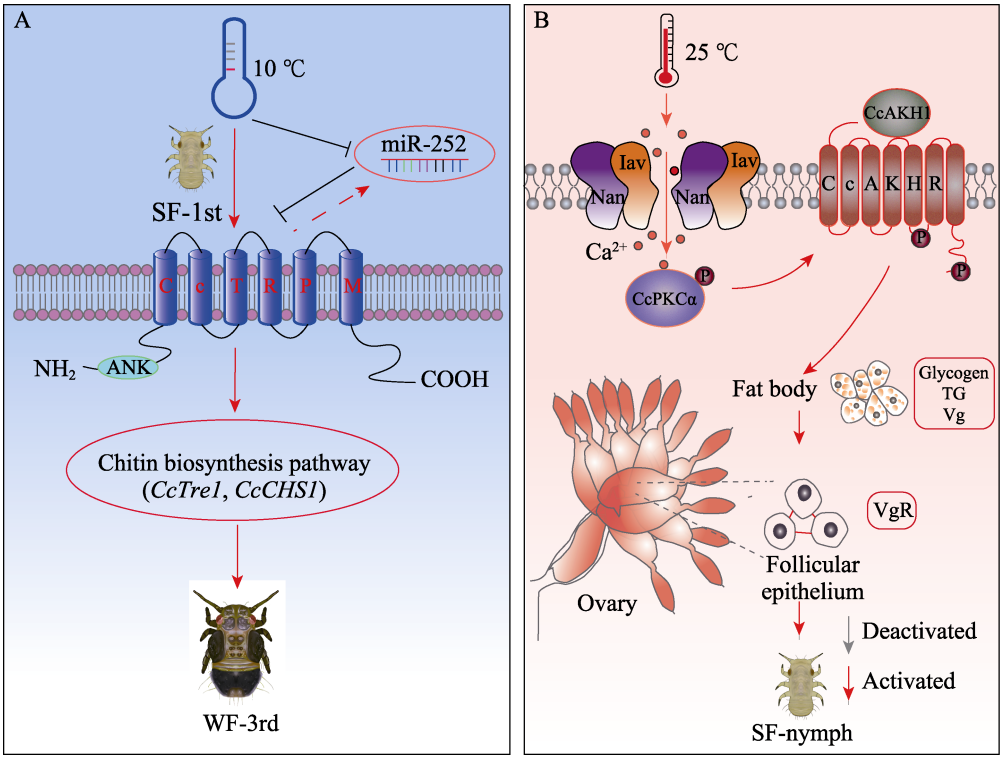


图 2　温度诱导中国梨木虱夏-冬两型转变的神经内分泌调控机制

Fig. 2　The neuroendocrine regulatory mechanism of temperature induced transition between summer-form and winter-form in *Cacopsylla chinensis*

A. 低温激活温度受体 *CcTRPM* 诱导夏型向冬型转变的分子机制；B. 高温激活温度受体 TRPV 亚基 Iav/Nan 异源四聚体诱导冬型向夏型转变的分子机制。

A. Molecular mechanism by which low temperature activates the temperature receptor *CcTRPM* to induce the transition from the summer-form to the winter-form. B. Molecular mechanism by which high temperature activates the heterotetrameric TRPV channel composed of the Iav and Nan subunits (Iav/Nan) to induce the transition from the winter-form to the summer-form.

SF-1st：夏型 1 龄若虫，Summer-form first instar；WF-3rd：冬型 3 龄若虫，Winter-form third instar；*CcTre1*：海藻糖酶 1，Trehalase1；*CcCHS1*：几丁质合成酶 1，Chitin synthase 1；Iav：TRPV 亚基 Inactive；Nan：TRPV 亚基 Nanchun；CcPKCα：蛋白激酶 C 的 α 亚基，Protein kinase Cα；CcAKH：脂动激素，Adipokinetic hormone；CcAKHR：脂动激素受体，Adipokinetic hormone receptor；Ca^{2+}：钙离子，Calcium；Ovary：卵巢；Fat body：脂肪体；Follicular epithelium：卵泡表皮；Vg：卵黄原蛋白，Vitellogenin；VgR：卵黄原蛋白受体，Vitellogenin receptor；Glycogen：糖原；TG：甘油三酯，Triglyceride；SF-nymph：夏型若虫，Summer-form nymph；Chitin biosynthesis pathway：几丁质生物合成；Deactivated：使失活；Activated：激活。

CcTRPC3，经 Bursicon 级联驱动夏型向冬型转变，这一多层级通路诠释了木虱季节性适应的分子逻辑。

2.3　高温及其受体调控梨木虱冬型向夏型转变的分子机制

春季升温触发中国梨木虱冬型向夏型转变，核心在于冬型成虫感知温度上升后终止生殖滞育，重编程能量代谢并大量合成卵黄，最终产卵孵化出夏型若虫。梯度实验表明，10 ℃下冬型雌虫卵巢始终未发育，转至 25 ℃后卵巢快速成熟，甘油三酯和糖原含量显著升高，*CcVg*/*CcVgR* 的 mRNA 均上调，完成季节性转变（Li *et al*., 2025a）。转录组分析发现，温度由 10 ℃升至 25 ℃时，TRPV 家族成员 *CcIav* 和 *CcNan* 的 mRNA 显著上调，TRPA 家族无响应，提示 TRPV 通道是高温感知核心。昆虫 TRPV 经典功能为听觉与重力感知（Gong *et al*., 2004），与哺乳动物同源物热感知截然不同（Caterina *et al*., 1997），暗示梨木虱同源物发生了功能创新。细胞实验证实，CcIav 与 CcNan 在膜上组装成异源四聚体，特异性响应 25 ℃高温和辣椒素，获得高温感知新功能；二者直接物理互作并共定位于细胞膜（Li *et al*., 2025a）（图 2：B），为理解橄榄木虱等果树木虱的季节性种群动态提供了分子参考。

下游机制方面，CcIav/CcNan 感知高温引发 Ca^{2+} 内流，激活 CcPKCα 磷酸化，启动神经肽-脂动激素通路 *CcAKH*/*CcAKHR*，驱动能量动员与生殖发育。沉默 *CcIav*、*CcNan* 或 *CcPKCα* 均导致储能不足、卵黄合成受阻和卵巢停滞。该通路具有母体调控特性：卵期干扰相关基因表达，即使卵来自正常冬型雌虫也无法孵化出夏型若虫。药理学方面，辣椒素可部分挽救 RNAi 缺陷表型，TRPV 拮抗剂则模拟沉默效应（Li *et al*., 2025a）。综上，高温通过 TRPV-Ca^{2+} -PKCα-AKH 信号轴协同能量释放与生殖重启，与低温侧 TRPM/TRPC-Bursicon 通路共同构成木虱双向温度适应的分子框架。

2.4　温度适应机制的跨物种启示

梨木虱的季节性型变是生理重塑、结构改建、行为选择与内分泌信号多维度协同的结果。低温可诱导海藻糖积累和几丁质合成，增强耐寒性并重建表皮，同时成虫主动选择树皮缝隙等微生境越冬，实现分子适应与行为的有效配合（Zhang *et al*., 2023; Li *et al*., 2024b）。柑橘木虱和马铃薯木虱同样依赖热激蛋白等保守通路应对温度胁迫，且相关响应受病原侵染状态调节（Wenninger and Rashed, 2024; 王一帆等, 2025），表明木虱科可能共享以核心感受器为枢纽、多效应通路协同的适应范式。在表观遗传层面，DNA 甲基化和组蛋白修饰已被证实在蚜虫、蜜蜂等昆虫的非遗传多型性中发挥关键作用，但在梨木虱型变中仍是空白，TRP 通道上游是否存在此类调控亟待探究。

梨木虱中建立的温度-miRNA-TRP-神经肽-效应分子级联框架为其他木虱研究提供了可借鉴的分子模板。柑橘木虱的体长、产卵期和体色比例对温度变化高度敏感，其体色可塑性可能由类似的 TRP 机制介导；同时，胰岛素信号通路整合温度与营养信号调控卵巢发育，暗示 TRP 与 IIS 通路间可能存在交叉对话（Wang *et al*., 2022）。值得注意的是，梨木虱 TRPV 异源四聚体兼具温度感知和杀虫剂靶标双重功能，环境温度可能通过改变通道状态影响吡蚜酮等药剂的田间效果，为气候-靶标-药剂互作研究开辟了新视角。未来可围绕 TRP 关键基因开发 RNAi 纳米制剂或高特异性小分子调节剂，在季节表型转换的关键环节实施精准生态防控，并推广至其他具有季节多型性的农业害虫，为害虫绿色防控提供新思路。

3　其他果树木虱的生态适应机制

3.1　枸杞木虱：种间互作驱动的生态适应

枸杞木虱的生态适应性突出体现在其与枸杞瘿螨 *Aceria pallida* 建立的独特互惠共生关系（李建领等, 2021）。枸杞瘿螨是一种罕见的携播螨，其越冬必须借助枸杞木虱携带完成：冬季瘿螨藏匿于木虱成虫后足基节与腹部的体壁缝隙中，翌年早春随木虱到达寄主嫩芽后脱载。目前

对该携播关系的分子机制研究主要集中在离体后寄主植物介导的种间互作层面，而非携播行为本身的分子调控。研究表明，枸杞瘿螨和枸杞木虱在生长季节共享同一寄主（宁夏枸杞 *Lycium barbarum*），两者通过调控寄主植物的代谢途径实现相互制约（Wu *et al*., 2025）。转录组与代谢组联合分析显示：枸杞瘿螨单独为害可显著促进寄主初生与次生代谢物的积累，并上调水杨酸（Salicylic acid，SA）介导的防御基因及次生物质合成通路中关键酶基因的表达（李建领, 2019）；而枸杞木虱则显著抑制寄主的初生与次生代谢物积累，对防御酶活性影响较小（Yang *et al*., 2023）。两者共同为害时，寄主响应介于二者单独为害之间。这一此消彼长的代谢权衡——瘿螨主要通过增强寄主次生代谢抑制木虱，木虱则通过降低寄主初生代谢抑制瘿螨——被认为是维持两者携播关系长期稳定的关键机制。此外，枸杞瘿螨还能抑制蚜虫和跳甲等其他植食者，发挥“生态系统工程师”的间接保护作用。

然而，瘿螨如何特异性识别并附着于木虱体壁、脱载的触发信号是什么、携播行为是否受内源激素或神经肽调控等核心分子问题，目前尚无报道，相关研究仍停留在生态学与生理学层面，分子机制的解析尚属空白。

3.2 柚喀木虱：温度驱动的适应与分布限制

柚喀木虱是最新发现的柑橘黄龙病的重要传播媒介，其分布受温度严格限制，主要发生于中国西南高海拔的柑橘产区（850-1 500 m）。与广泛分布于低海拔的亚洲柑橘木虱不同，柚喀木虱表现出较强的耐寒性和独特的高温敏感性（郭俊等, 2012; Wang *et al*., 2021）。两性生命表分析表明，柚喀木虱可在 17-28 ℃完成生活史，最适温度为 20 ℃，发育起点温度为 8.50 ℃，完成一代需 333.33 ℃·d。温度升高缩短各发育阶段历期和平均世代时间，28 ℃时成虫寿命和繁殖力均显著下降；31 ℃恒温下则无法完成生活史。这种对高温的敏感性从根本上限制了其向低海拔温暖区域的扩散（Zhao *et al*., 2025）。线粒体基因组已解析并确认其为喀木虱属 Clade-I 成员（Wang *et al*., 2021），但温度感知与耐受的关键基因（如热激蛋白、瞬时受体电位通道 TRP 等）尚未被系统鉴定，相关分子机制有待深入探索。

柚喀木虱已被证实可携带黄龙病亚洲种病原菌（*C*Las）（郭俊等, 2012）。野外调查发现，黄龙病菌感染可缩短柚喀木虱若虫发育历期，但对其存活率和繁殖力产生不良影响，暗示病原可能通过调控媒介昆虫的生物学参数来影响自身传播效率。此外，柚喀木虱在低温环境下（17 ℃）具有最长寿命期望，表明其耐寒性可能影响病原菌在媒介体内的越冬和传播周期（Zhao *et al*., 2025）。然而，黄龙病菌如何影响柚喀木虱温度耐受性、以及两者在分子层面的互作机制（如免疫通路、代谢重编程等）尚不明确，亟需深入研究。

4 总结与展望

近十年来，重要果树木虱生态适应机制研究已初步构建起以生物因子（病原协同）-非生物因子（温度响应）为双轮驱动的适应策略框架（表 1）。生物因子维度，以柑橘木虱-黄龙病菌系统为代表，研究深刻揭示了病原与媒介的多层面分子对话：病原通过劫持媒介神经内分泌信号提升雌虫生殖力并营造利己微环境，形成互利生殖协同；通过分泌效应蛋白降解宿主免疫接头蛋白、诱发温和黑化与适度自噬，实现免疫逃逸与持久侵染；同时操纵取食偏好和飞行行为以增强传播效率。这些发现将昆虫-病原互作从单向致病推进至双向协同进化的新高度。非生物因子维度，温度受体基因 *CcTRPM* 和 *CcTRPV* 作为季节性适应的分子开关的发现，完整揭示了温度信号输入与表型输出（体色、翅型、耐寒性、生殖策略）之间的耦联通路，为理解木虱快速适应提供了关键分子依据。其他木虱类群研究进一步拓展了适应策略的多样性，包括病原操控行为的保守性、热激蛋白的温度应答、寄主解毒酶的特化以及共生菌代谢协作等，共同构成复杂有序的生态适应网络。

未来研究应聚焦以下方向。第一，解析多维互作网络的交叉对话机制。现有研究多从单一维度考察生物或非生物因子的驱动效应，然而在自

表 1　重要果树木虱生态适应机制的比较与整合

Table 1　Comparison and integration of ecological adaptation mechanisms of important fruit tree psyllids

驱动因子 Driving factors	生物因子 Biological factors （病原劫持生殖调控、群落互作） (Pathogen hijacking of reproductive regulation and community interaction)			非生物因子 Abiotic factors （温度驱动的表型可塑性） (Temperature-driven phenotypic plasticity)		
木虱种类 Psyllid species	柑橘木虱 *Diaphorina citri*	中国梨木虱 *Cacopsylla chinensis*	枸杞木虱 *Paratrioza sinica*	中国梨木虱 *Cacopsylla chinensis*	柚喀木虱 *Cacopsylla citrisuga*	柑橘木虱 *Diaphorina citri*
关键分子通路 Key molecular pathways	JH-*Vg*/*VgR* 轴 Axis，ETH/*ETHR*，AKH/*AKHR*，多巴胺-*DcDop2* 信号 Dopamine-*DcDop2* signal	JH-*Met-Kr-h1* 信号轴 Signal axis	寄主代谢调控，携播相关机制（待解析） Host metabolic regulation, Phoretic mechanisms (pending further elucidated)	*CcTRPM*/*CcTRPC3*/*CcBurs-R*，*CcIAV*/*CcNan*/*CcAKHR*/*CcPKC*	温度受体（待鉴定） Temperature receptors (pending further identified)	温度受体（待深入研究） Temperature receptors (pending further studied)
适应表型 Adaptive phenotypes	雌虫卵巢快速发育，生殖力提升 Accelerated ovarian development in females coupled with increased fecundity	雌虫生殖力提升 Increased female fecundity	枸杞瘿螨携播越冬，与瘿螨共生 Overwintering of *Aceria pallida* via phoresy, Symbiosis with gall mites	表皮厚度增加，卵巢发育加快，夏-冬两型转变 Increased cuticular thickness, Accelerated ovarian development, Summer-winter morph transition	高温敏感，17-28 ℃存活，20 ℃最适，31 ℃致死 Heat-sensitive, survival at 17-28 ℃, optimal at 20 ℃, lethal at 31 ℃	广适性分布（低海拔） Broadly adapted distribution (low elevation)
生态学后果 Ecological impacts	木虱种群快速增长，*C*Las 传播效率增强 Increased psyllid population growth and enhanced *C*Las transmission efficiency	利于病原传播和木虱种群扩散 Facilitation of pathogen transmission and psyllid population spread	种间偏利关系，群落生态位协同 Commensalistic interspecific relationship, Community niche coordination	季节性适应，种群延续 Seasonal adaptation, Population persistence	限制分布，高海拔生态位分化 Restricted distribution, high-altitude niche differentiation	与柚喀木虱形成生态位互补 Niche complementarity with *Cacopsylla citrisuga*

然条件下，病原侵染、温度胁迫与其他因素调控往往是同时发生且彼此耦合的。应重点探究：温度变化如何影响木虱对病原菌的获取、增殖与传播效率？病原侵染是否会改变中国梨木虱的季节型变阈值，进而影响其越冬策略与种群动态？通过系统阐明病原-温度-木虱多元互作网络的信号耦合与功能协同规律，有望揭示复合胁迫下种群暴发的内在驱动机制。第二，揭示表观遗传机制在快速适应中的跨代效应。温度适应与病原预适应等表型可塑性变化可能并非仅由遗传变异所决定，表观遗传机制在其中扮演着重要角色。应重点研究：DNA 甲基化是否在木虱经历温度胁迫后形成跨代的温度记忆？组蛋白修饰如何调控温度敏感基因的染色质状态与表达可塑性？非编码 RNA 在滞育诱导、病原预适应和季节型转变中是否发挥关键调控作用？上述表观遗传调控网络的解析，将突破经典遗传学对木虱快速适应解释的局限，为理解其环境适应策略提供新视角。第三，开发以行为调控为核心的精准绿色防控产品。传统化学杀虫剂面临抗药性上升与非靶标生物安全风险的双重困境，以分子靶标为导向的行为调控策略提供了全新路径。围绕温度受体（如 TRP 通道）、神经内分泌通路（如 JH/*VgR* 轴、AKH/*AKHR* 通路）等关键分子靶标，未来应着力解决以下科学问题：RNAi 递送技术在田间应用中如何提高稳定性和穿透效率？靶向 TRP 通路能否有效干扰木虱的季节型变信号，实现“错峰”防控？靶向 JH 通路能否精准抑制木虱生殖与传病行为，而非直接致死以延缓抗性进化？行为调控剂的剂型开发和田间应用技术体系应如何构建？上述问题的突破，将为木虱防控从传统的直接杀灭向生态调控转变提供潜在靶标，为全球果树木虱的可持续治理提供变革性理论支撑与技术储备。

参考文献 (References)

Arp AP, Hunter WB, Pelz-Stelinski KS, 2016. Annotation of the Asian citrus psyllid genome reveals a reduced innate immune system. *Frontiers in Physiology*, 7: 570.

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

Burckhardt D, Queiroz DL, 2020. Neotropical jumping plant-lice (Hemiptera, Psylloidea) associated with plants of the tribe Detarieae (Leguminosae, Detarioideae). *Zootaxa*, 4733(1): 1–73.

Butt BA, Stuart C, 1986. Oviposition by summer and winter forms of pear psylla (Homoptera: Psyllidae) on dormant pear budwood. *Environmental Entomology*, 15(5): 1109–1110.

Capoor SP, Rao DG, Viswanath SM, 1967. *Diaphorina citri* Kuway. A vector of the greening disease of citrus in India. *The Indian Journal of Agricultural Sciences*, 37: 572–576.

Caterina MJ, Schumacher MA, Tominaga M, Rosen TA, Levine JD, Julius D, 1997. The capsaicin receptor: A heat-activated ion channel in the pain pathway. *Nature*, 389(6653): 816–824.

Cen YJ, Yang CL, Holford P, Beattie GAC, Spooner-Hart RN, Liang GW, Deng XL, 2012. Feeding behaviour of the Asiatic citrus psyllid *Diaphorina citri*, on healthy and huanglongbing-infected citrus. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143(1): 13–22.

Du Y, Sun ML, Xiao YQ, Yang JH, Hu MM, Chen Q, Li Y, Wei TY, 2026. The insect Toll pathway activates antibacterial immunity against the citrus Huanglongbing pathogen. *Nature Communications*, 17(1): 2721.

Duanmu HN, Guo FY, Liu Y, Li F, 2025. The application of gene co-expression network in entomology. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 62(1): 13–22. [端木浩楠, 国芳媛, 刘莹, 李飞, 2025. 基因共表达网络在昆虫学领域的应用. 应用昆虫学报, 62(1): 13–22.]

Gao CF, Niu CD, Wang LX, Wei Q, Wu SF, 2017. Research advances on insect transient receptor potential (TRP) channels. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 40(5): 769–779. [高聪芬, 牛春东, 王利祥, 魏琪, 吴顺凡, 2017. 昆虫瞬时感受器电位(TRP)通道研究进展. 南京农业大学学报, 40(5): 769–779.]

Ge Y, Zhang L, Qin Z, Wang Y, Liu P, Tan S, Fu Z, Smith OM, Shi W, 2019. Different predation capacities and mechanisms of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on two morphotypes of pear psylla *Cacopsylla chinensis* (Hemiptera: Psyllidae). *PLoS ONE*, 14(5): e0215834.

Gong JF, Li LL, Liu W, Wang XP, 2022. Molecular regulation mechanism of insect body color polymorphism. *Journal of Environmental Entomology*, 44(1): 52–59.[龚建福, 李玲玲, 刘文, 王小平, 2022. 昆虫体色多型的分子调控机制. 环境昆虫学报, 44(1): 52–59.]

Gong Z, Son W, Chung YD, Kim J, Shin DW, McClung CA, Lee Y,

Lee HW, Chang DJ, Kaang BK, Cho H, Oh U, Hirsh J, Kernan MJ, Kim C, 2004. Two interdependent TRPV channel subunits, Inactive and Nanchung, mediate hearing in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience*, 24(41): 9059–9066.

Gottwald TR, 2010. Current epidemiological understanding of citrus huanglongbing. *Annual Review of Phytopathology*, 48: 119–139.

Graaff JVD, Douhan GW, Halbert SE, Keremane ML, Lee RF, Vidalakis G, Zhao H, 2016. Huanglongbing: An overview of a complex pathosystem ravaging the world's citrus. *Journal of Integrative Plant Biology*, 58(4): 373–387.

Grafton-Cardwell EE, Stelinski LL, Stansly PA, 2013. Biology and management of Asian citrus psyllid, vector of the huanglongbing pathogens. *Annual Review of Entomology*, 58: 413–432.

Graham J, Gottwald T, Setamou M, 2020. Status of huanglongbing (HLB) outbreaks in Florida, California and Texas. *Tropical Plant Pathology*, 45(3): 265–278.

Guo J, Cen YJ, Wang ZR, Duan HF, Xia YL, Gao JY, 2012. A study on the morphology, biology and occurrence of *Cacopsylla citrisuga*. *Journal of South China Agricultural University*, 33(4): 475–479. [郭俊, 岑伊静, 王自然, 段惠芬, 夏玉璐, 高俊燕, 2012. 柚喀木虱的形态、生物学特性及发生规律研究. 华南农业大学学报, 33(4): 475–479.]

Huang KZ, Yang YZ, Yan MM, Beattie GAC, Xu CB, Cen YJ, 2024. Preliminary research on the mechanism underlying the increased attraction of *Diaphorina citri* for *Citrus reticulate* Blanco. cv. Shatangju infected with huanglongbing. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(2): 390–400. [黄克志, 杨玉枝, 闫梦梦, George Andrew Charles BEATTIE, 徐长宝, 岑伊静, 2024. 黄龙病侵染增强沙糖橘对柑橘木虱吸引作用机制的初步研究. 应用昆虫学报, 61(2): 390–400.]

Jiang HY, Wu FN, Wang YJ, Tao L, Wang JF, Liu Z, Cen YJ, 2018. Research advances on the origin, distribution and dispersal of the Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* Kuwayama. *Journal of Environmental Entomology*, 40(5): 1014–1020. [江宏燕, 吴丰年, 王妍晶, 陶磊, 王吉锋, 刘喆, 岑伊静, 2018. 亚洲柑橘木虱的起源、分布和扩散能力研究进展. 环境昆虫学报, 40(5): 1014–1020.]

Lee Y, 2013. Contribution of *Drosophila* TRPA1-expressing neurons to circadian locomotor activity patterns. *PLoS ONE*, 8(12): e85189.

Li B, Yang MF, 2009. Brief review on control of jumping plant lice in fruit trees. *Guizhou Agricultural Sciences*, 37(8): 105–107. [李斌, 杨茂发, 2009. 果树木虱防治的研究概述. 贵州农业科学, 37(8): 105–107.]

Li FS, 2011. Psyllidomorpha of China. Beijing: Science Press. 1–2028. [李法圣, 2011. 中国木虱志. 北京: 科学出版社. 1–2028.]

Li JL, 2019. Plant-mediated interspecific interaction between *Aceria pallida* and *Bactericera gobica*. Doctor dissertation. Beijing: Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College. [李建领, 2019. 寄主植物介导的枸杞瘿螨和枸杞木虱种间互作关系研究. 博士学位论文. 北京: 中国医学科学院北京协和医学院.]

Li JL, Liu S, Wei M, Xu L, Chi LF, Xu CQ, Chen J, 2021. Study on biological characteristics of adults and nymphs of wolfberry psyllid. *Modern Chinese Medicine*, 23(1): 94–98. [李建领, 刘赛, 魏民, 许雷, 池莲锋, 徐常青, 陈君, 2021. 枸杞木虱成虫及若虫生物学特性研究. 中国现代中药, 23(1): 94–98.]

Li JY, Holford P, Beattie GAC, Wu SJ, He JL, Tan SJ, Wang DS, He YR, Cen YJ, Nian XG, 2024a. Adipokinetic hormone signaling mediates the fecundity of *Diaphorina citri* infected by '*Candidatus* Liberibacter asiaticus'. *eLife*, 13: RP93450.

Li JY, Zhang DY, Zhang ZX, Meng SL, Wang B, Li Z, Liu XX, Zhang SD, 2024b. miR-2765 modulates the seasonal polyphenism in *Cacopsylla chinensis* by targeting a novel cold receptor *CcTRPC3*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(1): 140–152.

Li JY, Zhang ZX, Wang YL, Yang Y, Wang JR, Ruan XY, Zhang SD, 2025a. Thermosensory TRPV heterotetramers drive seasonal polyphenism: Molecular basis of CcIav/CcNan-PKCα-AKH/AKHR signaling in pear psyllid morph transition. *Advanced Science*, 12(45): e10102.

Li Y, Du Y, Ren DS, Bin Y, Chen Q, Wei TY, 2025b. Unculturable bacteria exploit a secretory protein to antagonize insect melanization for persistent infection. *mBio*, 16(10): e0189625.

Liu H, Deng B, Chen FH, Suo JQ, Ouyang GC, Lu HL, Chen DS, Meng X, 2024. Effector enrichment by *Candidatus* Liberibacter promotes *Diaphorina citri* feeding via jasmonic acid pathway suppression. *Pest Management Science*, 80(8): 4013–4023.

Liu YP, Yang J, Liu Y, 2013. Research progress of microRNA in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 56(9): 1026–1037. [刘永平, 杨静, 刘蕴, 2013. 昆虫 microRNA 的研究进展. 昆虫学报, 56(9): 1026–1037.]

Luo J, Shen WL, Montell C, 2017. TRPA1 mediates sensation of the rate of temperature change in *Drosophila* larvae. *Nature Neuroscience*, 20(1): 34–41.

Luo XY, 2016. Taxonomic study on the Aphalaridae and Liviidae from China. Doctor dissertation. Beijing: China Agricultural

University. [罗心宇, 2016. 中国斑木虱科与扁木虱科的分类学研究. 博士学位论文. 北京: 中国农业大学.]

Martini X, Hoffmann M, Coy MR, Stelinski LL, Pelz-Stelinski KS, 2015. Infection of an insect vector with a bacterial plant pathogen increases its propensity for dispersal. *PLoS ONE*, 10(6): e0129373.

Nguyen TX, 1975. Influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Psylla pyri* L. (Homoptera: Psyllidae). *Annales de Zoologie Ecologie Animale*, 7(2): 169–175.

Nian XG, Luo YR, He XY, Wu SJ, Li JY, Wang DS, Holford P, Beattie GAC, Cen YJ, Zhang SD, He YR, 2024a. Infection with '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' improves the fecundity of *Diaphorina citri* aiding its proliferation: A win-win strategy. *Molecular Ecology*, 33(2): e17214.

Nian XG, Wu SJ, He JL, Tan SJ, Wang DS, Cen YJ, He YR, Zhang SD, 2024b. The conserved role of miR-2 and novel miR-109 in the increase in fecundity of *Diaphorina citri* induced by symbiotic bacteria and pathogenic fungi. *mBio*, 15(11): e0154124.

Nian XG, Wang B, Holford P, Beattie GAC, Tan SJ, Yuan WW, Cen YJ, He YR, Zhang SD, 2025. Neuropeptide ecdysis-triggering hormone and its receptor mediate the fecundity improvement of '*Candidatus* Liberibacter asiaticus'-infected *Diaphorina citri* females and *C*Las proliferation. *Advanced Science*, 12(18): e2412384.

Nian XG, Li JY, Huang JL, Yuan WW, Holford P, Beattie GAC, He JL, Cen YJ, He YR, Zhang SD, 2026. Dopamine and its receptor *DcDop2* are involved in the coevolution between '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' and *Diaphorina citri*. *eLife*, 15: RP109081.

Oldfield GN, 1970. Diapause and polymorphism in California populations of *Psylla pyricola* (Homoptera: Psyllidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 63(1): 180–184.

Peier AM, Moqrich A, Hergarden AC, Reeve AJ, Andersson DA, Story GM, Earley TJ, Dragoni I, McIntyre P, Bevan S, Patapoutian A, 2002. A TRP channel that senses cold stimuli and menthol. *Cell*, 108(5): 705–715.

Pelz-Stelinski KS, Killiny N, 2016. Better together: Association with '*Candidatus* Liberibacter asiaticus' increases the reproductive fitness of its insect vector *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 109(3): 371–376.

Ren SL, Li YH, Zhou YT, Xu WM, Cuthbertson AG, Guo YJ, Qiu BL, 2016. Effects of *Candidatus* Liberibacter asiaticus on the fitness of the vector *Diaphorina citri*. *Journal of Applied Microbiology*, 121(6): 1718–1726.

Sato A, Sokabe T, Kashio M, Yasukochi Y, Tominaga M, Shiomi K, 2014. Embryonic thermosensitive TRPA1 determines transgenerational diapause phenotype of the silkworm *Bombyx mori*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(13): e1249–e1255.

Simpson SJ, Sword GA, Lo N, 2011. Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21(18): R738–R749.

Song HJ, Liu T, Liu XL, Shen JM, Wang XQ, 2009. Research progress and prospect of insect polymorphism. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 37(12): 71–74. [宋红军, 刘婷, 刘晚兰, 申俊苗, 王小青, 2009. 昆虫多型现象研究及展望. 山西农业科学, 37(12): 71–74.]

Suzuki Y, Nijhout HF, 2006. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science*, 311(5761): 650–652.

Tougeron K, Iltis C, Renoz F, Albittar L, Hance T, Demeter S, Le Goff GJ, 2021. Ecology and biology of the parasitoid *Trechnites insidiosus* and its potential for biological control of pear psyllids. *Pest Management Science*, 77(11): 4836–4847.

Venkatachalam K, Montell C, 2007. TRP channels. *Annual Review of Biochemistry*, 76: 387–417.

Wang GP, 2025. Green prevention and control technology for pests and diseases of pear. Beijing: Science Press. 1–14. [王国平, 2025. 梨有害生物绿色防控技术. 北京: 科学出版社. 1–14.]

Wang YF, Liu XT, Zhang ZY, Zhang HY, Zheng WW, 2025. Effects of temperature on growth, development and reproduction of *Diaphorina citri*. *Plant Protection*, 51(4): 182–193. [王一帆, 刘晓童, 张振宇, 张宏宇, 郑薇薇, 2025. 温度对柑橘木虱生长发育及生殖的影响. 植物保护, 51(4): 182–193.]

Wang YJ, Cen YJ, He YR, Wu YX, Huang SB, Lu JM, 2021. The first complete mitochondrial genome sequence of *Cacopsylla citrisuga* (Yang & Li), a new insect vector of Huanglongbing in Yunnan Province, China. *Mitochondrial DNA Part B*, 6(2): 575–577.

Wang ZY, Tan DL, Wang FF, Guo SH, Liu JH, Cuthbertson AGS, Qiu BL, Sang W, 2022. Insulin peptides and their receptors regulate ovarian development and oviposition behavior in *Diaphorina citri*. *Insect Science*, 29(3): 657–668.

Wenninger EJ, Rashed A, 2024. Biology, ecology, and management of the potato psyllid *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae), and zebra chip disease in potato. *Annual Review of Entomology*, 69: 139–157.

Wu PX, Xu JQ, Fu RC, Lin QL, Liu C, Wang YN, 2025. Psyllid-mite interactions promote psyllid fecundity by selecting for a different life history. *Pest Management Science*, 81(3):

1393–1399.

Xu SG, Zheng Z, Deng XL, 2025. Research progress on the pathogen control of citrus Huanglongbing. *Acta Horticulturae Sinica*, 52(8): 2059–2080. [徐淑桂, 郑正, 邓晓玲, 2025. 柑橘黄龙病防治研究进展. 园艺学报, 52(8): 2059–2080.]

Yang MK, Li JL, Qiao HL, Guo K, Xu R, Wei HS, Wei JH, Liu S, Xu CQ, 2023. Feeding-induced plant metabolite responses to a phoretic gall mite, its carrier psyllid and both, after detachment. *Experimental and Applied Acarology*, 91(3): 381–403.

Yu ZK, Guo YX, Chen HY, Wan WQ, Hu MT, Li Y, Wei TY, Chen Q, 2025. A phloem-limited unculturable bacterium induces mild xenophagy in insect vectors for persistent infection. *Microbiology Research*, 297: 128186.

Yuan YZ, Peng T, Liu CF, Wang XC, Cui XJ, Yuan CY, Liu TY, Xie L, Yi L, Zhou CY, Wang XF, 2025. The autophagy pathway participates in resistance to *Candidatus Liberibacter* asiaticus infection in *Diaphorina citri*. *Pest Management Science*, 81(10): 6779–6790.

Zhang SD, Li JY, Zhang DY, Zhang ZX, Meng SL, Li Z, Liu XX, 2023. miR-252 targeting temperature receptor *CcTRPM* to mediate the transition from summer-form to winter-form of *Cacopsylla chinensis*. *eLife*, 12: RP88744.

Zhang ZX, Li JY, Wang YL, Li Z, Liu XX, Zhang SD, 2024. Neuropeptide Bursicon and its receptor mediated the transition from summer-form to winter-form of *Cacopsylla chinensis*. *eLife*, 13: RP97298.

Zhang ZX, Liu ZY, Yuan YL, Zhang WB, Zhang SD, 2025. Manipulation of juvenile hormone signaling by the fire blight pathogen *Erwinia amylovora* mediates fecundity enhancement of pear psylla. *Pest Management Science*, 81(1): 402–414.

Zhao ZH, Wu PS, Xu YJ, Shi J, Liu WX, 2023. Proactive prevention and management for controlling invasive alien species. *Journal of Plant Protection*, 50(6): 1379–1387. [赵紫华, 吴品珊, 许益镌, 石娟, 刘万学, 2023. 外来入侵物种精准防控的主动性策略. 植物保护学报, 50(6): 1379–1387.]

Zhou CY, 2025. Green Prevention and Control Technology for Pests and Diseases of Citrus. Beijing: Science Press. 1–16. [周常勇, 2025. 柑橘有害生物绿色防控技术. 北京: 科学出版社. 1–16.]

Zhao H, Han Y, Fei YH, Gan HF, Liu TA, Lei CY, Li YJ, Song YQ, Wang JJ, Lou BH, Jiang HB, 2025. Temperature-driven development and reproduction in *Cacopsylla citrisuga* (Hemiptera: Psyllidae): insights from an age-stage, two-sex life table analysis. *Journal of Economic Entomology*, 118(2): 625–634.

Zhang BC, Zhang R, Xu SY, Zhu XQ, Lian SB, Hao C, Yu Q, 2024. Two-sex life tables of Psylla chinensis (Hemiptera: Psyllidae) at different temperatures. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 61(2), 279–286. [张博晨, 张蕊, 许双叶, 朱兴秋, 连少博, 郝赤, 庾琴, 2024. 不同温度下中国梨木虱的两性生命表. 应用昆虫学报, 61(2): 279–286.]