

我国刺吸电位技术三十年应用及创新*

李静静^{1**} 潘建斌² 吴莉莉² 卢少华³ 闫凤鸣^{1***}

(1. 河南农业大学植物保护学院, 郑州 450002; 2. 河南农业大学理学院, 郑州 450002;

3. 河南工业大学粮油食品学院, 郑州 450001)

摘 要 刺吸电位技术 (Electrical penetration graph, EPG) 是研究刺吸式昆虫取食行为的电生理仪器及其配套技术体系。我国从 20 世纪 90 年代开始将刺吸电位技术引入生物学和农业科学领域, 主要应用于昆虫与植物的关系、植物抗性机理、昆虫传毒机理、转基因安全性评价、全球气候变化等方面, 研究所涉及的昆虫种类包括半翅目的蚜虫、粉虱、叶蝉、飞虱、介虫、木虱和缨翅目的蓟马等。自 2007 年以来举办了 5 次全国性的 EPG 技术培训和研讨会, 并对 EPG 仪器进行了创新设计, 实现了 EPG 仪器的国产化, 大部分消耗品 (如金丝、银胶等) 可以实现国内供应。人工饲料上的 EPG 记录、指标体系的优化等与 EPG 相配套的技术体系不断完善。目前我国主要是应用 EPG 技术进行各类农林相关刺吸式昆虫的研究, 而在欧洲和美国, 除农林害虫外, EPG 近年来也开始应用于医学昆虫和畜牧昆虫方面的研究。欧美在波形库构建、仪器原理等方面比我们具有优势, 我国今后应该加强在 EPG 仪器自动化和可视化、波形自动识别、指标体系完善等方面的工作, 同时培养能够应用 EPG 的年轻一代, 尝试将 EPG 应用到医学昆虫领域。

关键词 刺吸电位技术; 刺吸式昆虫; 应用; 创新; 技术体系

Three-decades of electrical penetration graph technique innovation in China

LI Jing-Jing^{1**} PAN Jian-Bin² WU Li-Li² LU Shao-Hua³ YAN Feng-Ming^{1***}

(1. College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

2. College of Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

3. School of Food Science and Technology, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, China)

Abstract The electrical penetration graph (EPG) and related techniques are an important electrophysiological tool for studying the feeding behavior of piercing-sucking insects. Since the 1990's, EPG has been applied in a range of biological and agricultural researches in China, such as plant-insect interactions, plant resistance, virus transmission, safety assessment of transgenic crops and global climate change, and has been used on piercing-sucking (Hemiptera) agricultural or forestry pests, including aphids, whiteflies, leafhoppers, planthoppers, scale insects, psyllids and thrips (Thysanoptera). Five training courses and symposia on EPG have been held in China since 2007. New types of EPG instruments have been developed and manufactured in China and most consumable materials (such as gold wire and silver glue) are available domestically. EPG-related application techniques, for example, EPG recording of artificial diets (membrane-feeding) and variable systems, have been optimized. EPG is mainly applied to agricultural or forestry pests in China, whereas in Europe and the US it has also recently been applied in research on insects that affect human or animal health. Extensive research on the construction of EPG waveform libraries and basic instrumental principles has been done in Europe and the US. Further work is required to improve the automatization and visualization of EPG instruments, the automatic recognition of waveforms and the optimization of variable systems. In addition, we need to train more young scientists to use EPG for various purposes and attempt to use EPG to study insects that adversely affect human and animal health.

Key words electrical penetration graph; EPG; piercing-sucking insects; application; innovation; technique systems

*资助项目 Supported projects :国家自然科学基金项目(31871973 ,31901886);国家转基因新品种培育重大专项(2009ZX08012-007B)

**第一作者 First author , E-mail : lijingjing_319@163.com

***通讯作者 Corresponding author , E-mail : fmyan@henau.edu.cn

收稿日期 Received : 2019-09-23 ; 接受日期 Accepted : 2019-10-21

大部分植食性刺吸式昆虫是农林生产上的重要害虫,其可直接为害植物和作为植物病毒的传播介体,给农业生产造成严重的经济损失。我国自从 20 世纪 90 年代为防控棉铃虫大面积推广种植转基因棉以来,以棉盲蝽(如绿盲蝽 *Apolygus lucorum*)、烟粉虱 *Bemisia tabaci* 为代表的刺吸式昆虫上升为主要害虫;这些昆虫种群的猖獗及其所传播的植物病毒病的大发生,成为农林生产和植保领域面临的主要问题。应用昆虫刺吸电位技术(Electrical penetration graph, EPG)研究刺吸式昆虫与植物之间的关系、植物抗性机理以及昆虫传毒机理,可以为治理这类昆虫及其传播的植物病毒病提供理论基础和思路。我国自从 20 世纪 90 年代开始应用刺吸电位技术以来,做了很多出色的工作,值得回顾和总结。本文回顾我国利用 EPG 技术的 30 年历史,对现状和问题进行述评,在与国际对比的基础上对我国今后的工作进行展望,以期为更好利用该技术服务我国科研工作提供一些基础资料和思路。

1 EPG 技术发展简史

刺吸式昆虫一般体型较小,口针细微,其取食过程很难从外观上直接观察到,因而不容易评价该类昆虫对植物的喜好程度和植物对其的抗性水平。为了能够直观研究刺吸式昆虫在植物上的取食行为,20 世纪 60 年代美国科学家 McLean 和 Kinsey (1964)发明了使用交流电的蚜虫取食行为电监测系统(Electrical monitoring system, EMS),此后一直不断更新改进;20 世纪 70 年代开始,荷兰瓦赫宁根农业大学(目前为瓦赫宁根大学, Wageningen University, the Netherlands)的 Tjallingii (1978, 1988)对该系统进行了改进,使用直流电, 10^9 欧姆输入阻抗,称为刺吸电位技术(Electrical penetration graph, EPG)。目前,两套系统都称为 EPG,美国的交流系统称为 AC-EPG,荷兰的直流系统称为 DC-EPG。两套系统各有特点(Reese *et al.*, 2000),DC-EPG 对于昆虫取食的细节识别更精细,但对干扰敏感,需要使用法拉第笼(Faraday cage)以屏蔽环境干扰;而 AC-EPG 使用更方便,

不需要屏蔽笼。美国已经成功研发可以使用交流电和直流电系统的 AC-DC-EPG (Backus and Bennett, 2009)。目前美国使用的多是 AC-EPG,也有部分实验室使用 DC-EPG;欧洲、澳洲和亚洲国家多使用的是 DC-EPG,我国各单位应用的则全部是 DC-EPG。

两种版本的仪器原理基本相同,但其细节和应用存在一定的区别。目前美国使用改进版的 AC-EPG 和直-交一体的 AC-DC EPG (Backus and Bennett, 2009),应用 Dataq instruments 公司的 A/D 卡进行数据采集,记录和分析软件是该公司的配套软件 WinDaq Lite acquisition 和 WinDaq Waveform Browser。荷兰的 Tjallingii 则通过使用直流电、提高输入阻抗至 10^9 欧姆将仪器改造成为 DC-EPG,并且研发了与电脑操作系统相配套的记录和分析系统(DOS 环境下的 Probe, Windows 环境下的 Stylet+d/a)。

EPG 技术在研究植食性刺吸式昆虫取食行为、昆虫与植物的关系、昆虫传毒机理、作物抗虫机理等方面得到了越来越广泛的应用。近年来,随着烟粉虱和盲蝽类的大发生及其带来的植物病毒病的爆发,刺吸式昆虫传毒机理研究成为热点,这些研究多用到 EPG 技术。

2 我国应用刺吸电位技术概况

2.1 EPG 技术在我国应用的基本情况

1992 年第 19 届国际昆虫学大会在北京召开期间,世界各地的科学家就两套 EPG 系统的比较、名词和概念的统一等进行了研讨,并在北京举办了 EPG 培训班。随后,EPG 在我国逐步得到广泛应用。2007 年和 2010 年,闫凤鸣教授和 Tjallingii 教授分别在郑州(河南农业大学)和杭州(浙江省农科院植保及微生物研究所)举办了第一届和第二届全国 EPG 培训班和研讨会,2012 年和 2017 年在河南农业大学分别举办了第三届和第四届全国 EPG 培训班和研讨会;加上在 2009 年“全国首届化学生态学培训班和研讨会”中的 EPG 技术培训,5 次 EPG 培训班为全国培养了一批 EPG 技术力量,一定程度上推动了 EPG 技术在国内的应用。2017 年,闫凤鸣教授组织

出版了我国第一部 EPG 技术方面的专著《昆虫刺吸电位技术及其应用》(闫凤鸣和王满囤, 2017), 该著作也可以作为 EPG 应用的实验指导书。

据不完全统计, 目前我国有 40 多个高校和科研院所正在使用 EPG 进行各类研究工作, 所涉及的昆虫种类包括蚜虫、粉虱、叶蝉、飞虱、介虫、蓟马、木虱等, 研究内容主要有植物抗性、波形生物学意义阐释、寄主适应性、昆虫传播植物病毒或其他植物病原物机理、次生物质功能、转基因安全性评价、外来生物入侵机制、全球气候变化的影响等, 取得了令人瞩目的科研成果。

2.2 利用 EPG 技术的科研进展

2.2.1 EPG 研究的昆虫种类不断增多 20 世纪 90 年代, EPG 应用刚刚开始, 姜永幸和郭予元 (1994)、雷宏和徐汝梅 (1996) 在国内介绍了 EPG 技术原理, 开展了温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* 的取食行为的研究 (雷宏和徐汝梅, 1998); 闫凤鸣教授及其研究生于 1998 年开始在北京大学以烟粉虱 *Bemisia tabaci* 和棉蚜 *Aphis gossypii* 为材料, 利用 EPG 研究转基因棉的非靶标效应 (王晓颖, 2005; Xue et al., 2008, 2009; Yin et al., 2010)。此后我国 EPG 技术应用范围不断扩大, 研究对象从头喙类 Auchenorrhyncha 的褐飞虱 *Nilaparvata lugens*, 灰飞虱 *Laodelphax striatellus*, 白背飞虱 *Sogatella furcifera* 等, 到胸喙类 Sternorrhyncha 的烟粉虱 *Bemisia tabaci*, 麦蚜, 桃蚜 *Myzus persicae*, 扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis*, 柑橘木虱 *Diaphorina citri* 等。此外, EPG 也应用在缨翅目 (Thysanoptera) 昆虫上, 包括西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 等。

2.2.2 研究目的多与应用相关 我国应用 EPG 技术进行的相关研究, 涉及的多是农林作物 (水稻、小麦、棉花、番茄、茶树、柑橘等) 及其害虫, 也利用 EPG 进行一些基础研究工作。20 世纪 90 年代主要是北京师范大学徐汝梅和雷宏进行的温室粉虱的 EPG 记录工作, 南京大学陈建群团队进行的蚜虫传毒机理和 EPG 记录软件研

发, 北京大学闫凤鸣教授开展的转基因棉对棉蚜和烟粉虱的非靶效应研究, 山东农业大学刘勇进行的茉莉酸诱导小麦抗性对麦蚜取食行为的影响 (刘勇等, 2001)。2000 年以后, 我国持续利用 EPG 进行相关研究的科研团队有: 中国科学院动物研究所戈峰 (蚜虫对全球气候变化的响应), 南京农业大学陈法军 (蚜虫对全球气候变化的响应), 中国科学院动物研究所康乐 (豌豆蚜基因功能验证), 浙江大学刘树生和王晓伟 (烟粉虱传毒机理), 华中农业大学王满囤 (利用褐飞虱进行转基因水稻安全性评价), 华南农业大学岑伊静 (柑橘木虱传播柑橘黄龙病机理, 柑橘抗性机理), 广东农业科学研究院张振飞 (水稻对褐飞虱抗性机理), 中山大学周强 (水稻营养与抗褐飞虱的关系), 中国农业科学研究院蔬菜花卉研究所张友军 (烟粉虱寄主适应性和传毒机理), 中国农业科学研究院植物保护研究所陈巨莲 (小麦抗蚜机理, 人工饲料), 张永军 (棉盲蝽寄主适应能力、人工饲料波形), 侯茂林 (水稻抗性、白背飞虱传毒), 北京市农林科学研究院罗晨 (植物对烟粉虱抗性机理), 贵州大学鄧军锐 (西花蓟马寄主适应性), 扬州大学刘芳 (灰飞虱传毒机理), 中国计量大学韩宝瑜 (茶树对叶蝉抗性, 菊花对蚜虫抗性), 中国农业科学研究院茶叶所孙晓玲 (茶树对叶蝉抗性机理), 武汉大学何光存 (水稻抗褐飞虱机理), 湖南农业大学李有志 (水稻对白背飞虱抗性机理, 传毒机理), 天津农业科学研究院刘佰明 (烟粉虱抗药性机理), 河南农业大学闫凤鸣 (烟粉虱寄主适应性和传毒机理, 人工饲料, 技术培训, 仪器研发) 等。此外, 尚有青岛农业大学、新疆农业科学研究院、浙江省农业科学研究院、中国农业科学研究院安阳棉花所、中国农业科学研究院内蒙古草原研究所、河南省农业科学研究院、广东省生物资源利用研究所、河北农林科学院植物保护研究所、南京农业大学菊花种质资源研究团队、山西农业大学、福建农林大学、西北农林科技大学、西南大学等有关团队也利用 EPG 进行相关研究工作。我国目前进行的主要研究工作所涉及的昆虫种类和研究内容, 总结为表 1。

表 1 我国利用 EPG 进行的主要研究工作
Table 1 Important researches with application of EPG in China

昆虫种类 Insects	研究目的 Purpose of study
半翅目 Hemiptera	
异翅类 Heteroptera	
绿盲蝽 <i>Apolygus lucorum</i>	取食行为分析 (雒珺瑜等, 2011); 为害机理 (赵秋剑等, 2011); 人工饲料 EPG 波形 (周延乐等, 2013)
中黑盲蝽 <i>Adelphocoris suturalis</i>	寄主适应性 (蔡晓明等, 2008)
三点苜蓿盲蝽 <i>Adelphocoris fasciaticollis</i>	昆虫基因功能验证 (Li et al. , 2019)
头喙类 Auchenorrhyncha	
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	水稻抗性/次生物质 (Zhang et al. , 2015); Bt 水稻安全性 (Sun et al. , 2018); 人工饲料 EPG 波形 (尤珂珂等, 2018); 致害机理 (潘建红等, 2011); 植物-昆虫-捕食者互作 (Sun et al. , 2016); 取食行为分析 (Cao et al. , 2013)
灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i>	EPG 波形 (荆裴等, 2013); 传毒机理 (Jing et al. , 2015); 取食行为分析 (Cao et al. , 2013); 波形鉴定 (He et al. , 2011)
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	水稻抗性 (孙凯, 2017); 传毒机理 (Lei et al. , 2016 ; Li et al. , 2016)
假眼小绿叶蝉 <i>Empoasca vitis</i>	EPG 波形 (Jin et al. , 2012); 茶树抗性 (苗进和韩宝瑜, 2007, 2008 ; 刘丽芳等, 2011 ; 金珊等, 2012 ; Miao et al. , 2014 ; 郑雨婷等, 2017)
胸喙类 Sternorrhyncha	
温室粉虱 <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	取食行为 (雷宏和徐汝梅, 1998 ; 高庆刚等, 2006)
烟粉虱 <i>Bemisia tabaci</i>	转基因安全性评价 (Yin et al. , 2010); 寄主适应性 (高庆刚等, 2006 ; Liu et al. , 2012, 2013b); 传毒机理/植物-介体-病毒互作 (Liu et al. , 2013a, 2017 ; He et al. , 2015 ; Li et al. , 2017a ; Lu et al. , 2017, 2019); 抗药性 (刘佰明等, 2016); 人工饲料 EPG (李晓敏等, 2013 ; 王雪丽等, 2017)
棉蚜 <i>Aphis gossypii</i>	转基因安全性评价 (Xue et al. , 2008, 2009); 全球气候变化 (Jiang et al. , 2016, 2018); 杭菊抗性 (祝愿等, 2019); 传毒机理 (张鹏飞等, 2001)
麦蚜*Wheat aphids*	小麦诱导抗性 (刘勇等, 2001); 小麦抗性 (胡想顺等, 2007 ; 苗进等, 2011 ; 苗进, 2017), 人工饲料+次生物质 (陈巨莲, 2017)
茶蚜 <i>Toxoptera aurantii</i>	茶树与茶蚜互作机制, 茶树的抗虫性 (韩宝瑜和陈宗懋, 2001)
桃蚜 <i>Myzus persicae</i>	杭菊抗性 (祝愿等, 2019); 介体-病毒互作 (何应琴等, 2017 ; Chen et al. , 2018)
菊小长管蚜 <i>Macrosiphoniella sanborni</i>	杭菊抗性 (祝愿等, 2019)
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	寄主适应性 (Lu et al. , 2016 ; 魏淑花等, 2017); 基因功能 (Wang et al. , 2015a, 2015b)
玉米蚜 <i>Rhopalosiphum maidis</i>	玉米抗性 (赵曼等, 2015 ; Chen et al. , 2019); 转基因水稻非靶效应 (任少鹏等, 2018)
萝卜蚜 <i>Lipaphis erysimi</i>	种衣剂影响 (Huang et al. , 2019)
扶桑绵粉蚧 <i>Phenacoccus solenopsis</i>	EPG 波形 (Huang et al. , 2012); 寄主适应性 (黄芳等, 2014 ; Huang et al. , 2014), 取食行为研究 (Wu et al. , 2013)
柑橘木虱 <i>Diaphorina citri</i>	柑橘黄龙病传播机理 (Cen et al. , 2012 ; Luo et al. , 2015)
褐色橘蚜 <i>Toxoptera acitricida</i>	介体-病毒互作 (何应琴等, 2014 ; 陈文龙等, 2018); 取食行为比较 (鲁卓越等, 2014)
缨翅目 Thysanoptera	
西花蓟马 <i>Frankiniella occidentalis</i>	取食行为 (鄧军锐和温娟, 2017); 寄主植物适应性 (张玉秀等, 2014 ; Li et al. , 2017b)

*包括麦二叉蚜 *Schizaphis graminum*、禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi*、麦长管蚜 *Sitobion avenae*, 具体的研究涉及该三种之一即归入麦蚜类。

*Wheat aphids include green bug *Schizaphis graminum*, oat bird-cherry aphid *Rhopalosiphum padi*, and English grain aphid *Sitobion avenae*. Studies involving one of these species are categorized into "wheat aphids".

2.3 仪器及技术体系的不断创新

尽管 EPG 技术在我国得到了广泛应用并在很多方面发挥了巨大作用,但研究者在应用中深切感到,这项技术存在的一些问题已经严重制约了 EPG 在我国的应用。首先,由于我国应用的 EPG 仪器均是荷兰生产的,仪器出现故障很难得到及时的技术咨询和维修;第二,EPG 应用中使用的消耗品(金丝、银胶等)的购买均需要进口,很费时间;第三,记录波形的分析需要人工进行,费时费力,很多研究者对分析波形感到苦恼和无奈。因此,对于这项技术进行改进甚至全面更新,并发展适合我国科研工作的技术配套体系迫在眉睫。关于 EPG 技术的改进和创新,我们做了以下几个方面的工作:

2.3.1 仪器改进和创新设计 河南农业大学对原有的 DC-EPG 进行了改进(梁相志等,2014),将输入阻抗提高一个数量级(从 10^9 提高到 10^{10}),并把数据采集卡的分辨率从 14 位提高到 18 位,并对设备附属设施进行了便利化设计,研制出的 DC-EPG 设备在波形精细度和降噪等性能方面已经超过进口仪器,经过几个高校和科研院所试用,反映良好。

2.3.2 配套软件开发 南京农大陈建群团队开发出我国 EPG 应用软件 Realdisplay(张闲等,2001);河南农业大学也正在进行波形自动识别软件的研发(吴莉莉等,2017)。

2.3.3 消耗品和 EPG 相关技术研究 河南农业大学试验成功了银胶配方随时可以保证国内使用,节约了时间和成本;EPG 所用各类金丝也实现了国内供应。进行了不同昆虫(棉蚜、棉盲蝽、褐飞虱、烟粉虱)的膜饲喂(人工饲料)及其 EPG 记录技术研究(具体见表 1)。研发出了蜜露钟(Honeydew clock),可以结合 EPG,进行刺吸式昆虫取食行为和植物抗虫性研究。此外,还进行了使用碳纤维替代金丝的探索(卢少华等,2015)。

3 我国与国际上 EPG 研发和应用方面的比较

欧美国家应用 EPG 技术进行各类研究较早,

在 EPG 仪器研发(Tjallingii,1978,1988;Backus and Bennett,2009)、电学性质(Tjallingii,1985a,1985b;Backus et al.,2018)、波形的生物学意义的阐释(Kimmins and Tjallingii,1985;Kimmins,1986;Tjallingii and Hogen,1993)和波形库构建(Cervantes and Backus,2018)、配套技术如昆虫口针高频微灼仪(Versatile high frequency microcautery)的研发(Unwin,1978)等方面开展了系统的工作。同时,波形自动识别软件研发方面也进行了开创性的工作。

美国利用 EPG 主要进行叶蝉类(Cervantes and Backus,2018)和蝽类(Backus et al.,2018)取食行为研究,同时进行传播细菌类病原机理研究,如玻璃叶蝉(Glassy-winged sharpshooter) *Homalodisca coagulata* 传播葡萄皮氏病原细菌(Pierce's disease) *Xylella fastidiosa* (Backus et al.,2005,2018;Krugner et al.,2019),以及近年来进行的柑橘木虱 *Diaphorina citri* 传播柑橘黄龙病病原的研究等。欧洲国家如荷兰、法国、西班牙等国家,主要利用 DC-EPG 进行蚜虫取食行为、波形性质等基础工作,也进行传播植物病原(病毒和细菌)机理的研究工作,近年来更是结合微型 CT(Computed tomography)阐明草蓊沫蝉 *Philaenus spumarius* 传播细菌 *Xylella fastidiosa* 的 EPG 波形性质(Cornara et al.,2018)。特别值得关注的是,美国已经开始将 EPG 技术用于吸血昆虫取食行为和防控物质效果的研究中。

与欧美国家相比,我国在 EPG 基础研究方面起步较晚,但在应用的规模上和广泛性上具有明显优势。我国的 EPG 应用主要是用于研究农林害虫的适应性、传播病原机理;在不同昆虫上进行了人工饲料的 EPG 记录;研发方面也取得了长足进步,耗材、维修、配套技术上基本能够满足国内需要。然而,我国许多实验室在应用 EPG 时,往往在理解昆虫的取食行为(如最喜欢的植物部位,是韧皮部取食、木质部吸食、叶肉吸食还是混合类型等)、波形的生物学意义之前就开始记录分析数据,对电学性质的不了解也会遇到噪音、试验设计不科学等问题。此外,分析

指标的选择具有盲目性, 试验记录的重复数明显不足等。

4 展望

随着刺吸式口器昆虫种群的不爆发及其所传播的植物病毒病持续蔓延, 对于刺吸式昆虫与植物关系和传毒机理的研究也显得愈加迫切, 因此, EPG 技术也愈加成为刺吸式昆虫相关基础和应用研究的核心技术之一。目前对于 EPG 仪器和相关技术体系, 以及 EPG 技术的应用方面, 需要做的工作很多, 主要应考虑以下几个方面:

(1) 仪器的现代化和昆虫行为的可视化。EPG 仪器虽然在不断更新, 但其设计理念毕竟是 20 世纪中期的。随着信息技术和材料科学的发展, EPG 仪器也应该具有现代特色。同时, 昆虫行为观察如何与 EPG 结合, 实现 EPG 波形与取食行为影像的同步化显示, 可能是目前可以实现的现实目标。

(2) EPG 数据自动分析软件的研发和指标体系优化。利用人工智能自动识别功能, 研发能自动判别 EPG 各类波形的软件, 通过不断训练和学习, 提高判断准确率。此外, 优化 EPG 指标体系, 根据不同研究目的给使用者提供个性化的指标系列, 理想的结果是分析软件在判断波形类别后同时自动给出选定指标的计算结果。

(3) 将 EPG 应用范围扩大到卫生昆虫。像蚊虫、虻类、蜚类等与人畜相关的吸血和重要病原媒介昆虫的研究, 完全可以利用 EPG 技术研究其取食过程、评价药物的防控效果等。美国有些实验室进行了一些尝试, 建议我国相关团队利用 EPG 开展卫生害虫的研究工作, 以更好阐明传播病原机理。

EPG 技术在农林和卫生领域具有广阔的应用前景, 我们希望更多的同行和年轻人参与到该技术的应用和相关技术研发工作中, 为刺吸式害虫及其所传播的病原的绿色防控提供技术支撑和新的视角。

致谢: 中国计量大学韩宝瑜教授、山东农业大学刘勇教授、中国农业科学研究院茶叶研究所孙晓

玲研究员、中国农业科学研究院植物保护研究所张永军研究员、中国科学院动物研究所罗岚工程师、南京农业大学陈法军教授、华南农业大学岑伊静教授、北京市农林科学院罗晨研究员、扬州大学刘芳教授、华中农业大学王满囤教授、中山大学周强教授、天津市农业科学院刘佰明研究员等提供资料。

参考文献 (References)

- Backus EA, Bennett WH, 2009. The AC-DC correlation monitor: New EPG design with flexible input resistors to detect both R and emf components for any piercing-sucking Hemipteran. *Journal of Insect Physiology*, 55(10): 869–884.
- Backus EA, Cervantes FA, Godfrey, Akbar W, Clark TL, Rojas MG, 2018. Certain applied electrical signals during EPG cause negative effects on stylet probing behaviors by adult *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae). *Journal of Insect Physiology*, 105: 64–75.
- Backus EA, Habibi J, Yan FM, Ellersieck M, 2005. Stylet penetration by adult *Homalodisca coagulata* on grape: Electrical penetration graph waveform characterization, tissue correlation, and possible implications for transmission of *Xylella fastidiosa*. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(6): 787–813.
- Cai XM, Wu KM, Yuan GH, 2008. Electrical penetration graphs of *Adelphocoris suturalis* Jakovlev in main host crops. *Scientia Agricultura Sinica*, 41(2): 431–436. [蔡晓明, 吴孔明, 原国辉, 2008. 中黑盲蝽在几种寄主植物上取食行为的比较研究. 中国农业科学, 41(2): 431–436.]
- Cao TT, Lü J, Lou YG, Cheng JA, 2013. Feeding-induced interactions between two rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae): Effects on feeding and honeydew excretion. *Environmental Entomology*, 42(6): 1281–1291.
- 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.
- Cervantes FA, Backus EA, 2018. EPG waveform library for *Graphocephala atropunctata* (Hemiptera: Cicadellidae): Effect of adhesive, input resistor and voltage levels on waveform appearance and stylet probing behaviors. *Journal of Insect Physiology*, 109: 21–40.
- Chen C, Ye SD, Hu HJ, Xue CM, Yu XP, 2018. Use of electrical penetration graphs (EPG) and quantitative PCR to evaluate the

- relationship between feeding behaviour and *Pandora neoaphidis* infection levels in green peach aphid, *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*, 104: 9–14.
- Chen JL, 2017. Study on feeding waveform of wheat aphid in artificial food//Yan FM, Wang MQ (eds.). *Insect Electrical Penetration Graph and Its Applications*. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 228–238. [陈巨莲, 2017. 麦蚜在人工饲料上的取食波形研究//闫凤鸣, 王满囤(主编). 昆虫刺吸电位技术及其应用. 郑州: 河南科技出版社. 228–238.]
- Chen WL, Lu ZY, He YQ, Zhao RN, Zhou CY, Li ZA, Wang XF, Zhou Y, LI TS, 2018. Promotion of severe and mild CTV on feeding behavior of *Toxoptera citricida* (Kirkaldy). *Acta Phytophylacica Sinica*, 48(3): 428–432. [陈文龙, 鲁卓越, 何应琴, 赵如娜, 周常勇, 李中安, 王雪峰, 周彦, 李太盛, 2018. CTV 强弱毒株促进褐色橘蚜的取食. 植物病理学报, 48(3): 428–432.]
- Chen Y, Serteyn L, Wang ZY, He KL, Francis F, 2019. Reduction of plant suitability for corn leaf aphid (Hemiptera: Aphididae) under elevated carbon dioxide condition. *Environmental Entomology*, doi: 10.1093/ee/nvz045.
- Cornara D, Garzo E, Morente M, Moreno A, Alba-Tercedor J, Fereres A, 2018. EPG combined with micro-CT and video recording reveals new insights on the feeding behavior of *Philaenus spumarius*. *PLoS ONE*, 13(7): e0199154.
- Gao QG, Luo C, Guo XJ, Mo TL, Zhang ZL, 2006. EPG-recorded probing and feeding behaviors of *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* on cabbage. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 43(6): 802–805. [高庆刚, 罗晨, 郭晓军, 墨铁路, 张芝利, 2006. 烟粉虱和温室粉虱在甘蓝上的刺探取食行为比较. 应用昆虫学报, 43(6): 802–805.]
- Han BY, Chen ZM, 2001. The differences between probing behaviour of tea aphids on different parts of tea tree. *Acta Phytophylacica Sinica*, 28(1): 7–11. [韩宝瑜, 陈宗懋, 2001. 茶蚜在茶树不同部位上刺探行为的差异. 植物保护学报, 28(1): 7–11.]
- He WB, Li J, Liu SS, 2015. Differential profiles of direct and indirect modification of vector feeding behaviour by a plant virus. *Scientific Reports*, 5: 7682.
- He YP, Zhang JF, Chen JM, Wu QC, Chen L, Chen LZ, Xiao PF, Zhu YC, 2011. Influence of pymetrozine on feeding behaviors of three rice planthoppers and a rice leafhopper using electrical penetration graphs. *Journal of Economic Entomology*, 104(6): 1877–1884.
- He YQ, Chen WL, Lu ZY, Zhou CY, Li ZA, Wang XF, Li TZ, 2014. EPG analysis of the *Toxoptera citricida* on healthy and CTV-infected citrus. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 33(2): 36–39. [何应琴, 陈文龙, 鲁卓越, 周常勇, 李中安, 王雪峰, 李太盛, 2014. 褐色橘蚜在健康与 CTV 植株上的 EPG 比较. 山地农业生物学报, 33(2): 36–39.]
- He YQ, Wu JX, Tang XM, Gu JT, Cai L, Ding W, 2017. Feeding behaviour of *Myzus persicae* (Sulzer) on healthy and mixed infected tobaccos with *Cucumber mosaic virus* and *Potato virus Y*. *Journal of Plant Protection*, 44(1): 32–38. [何应琴, 吴佳星, 唐元满, 谷纪涛, 蔡璘, 丁伟, 2017. 黄瓜花叶病毒和马铃薯 Y 病毒混合感染烟株对烟蚜取食行为的影响. 植物保护学报, 44(1): 32–38.]
- Hu XS, Zhao HY, Hu ZQ, Li DH, Zhang YH, 2007. Comparison of *Rhopalosiphum padi* feeding behavior on seedlings of three wheat varieties. *Acta Entomologica Sinica*, 50(11): 1105–1110. [胡想顺, 赵惠燕, 胡祖庆, 李东鸿, 张宇红, 2007. 禾谷缢管蚜在三个小麦品种上取食行为的 EPG 比较. 昆虫学报, 50(11): 1105–1110.]
- Huang F, Hao ZP, Yan FM, 2019. Influence of oilseed rape seed treatment with imidacloprid on survival, feeding behavior and detoxifying enzymes of mustard aphid, *Lipaphis erysimi*. *Insects*, 10(5): 144.
- Huang F, Tjallingii WF, Zhang PJ, Zhang JM, Lu YB, Lin JT, 2012. EPG waveform characteristics of solenopsis mealybug stylet penetration on cotton. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143(1): 47–54.
- Huang F, Wang FF, Zhang ZJ, Li WD, Lv YB, 2014. EPG analysis of feeding behavior of the solenopsis mealybug, *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae) before and after host shift. *Acta Entomologica Sinica*, 57(4): 503–508. [黄芳, 王飞飞, 张治军, 郇卫弟, 吕要斌, 2014. 转换寄主前后扶桑绵粉蚧取食行为的 EPG 分析. 昆虫学报, 57(4): 503–508.]
- Huang F, Zhang ZJ, Li WD, Lin WC, Zhang PJ, Zhang JM, Bei YW, He YP, Lu YB, 2014. Host plant probing analysis reveals quick settlement of the solenopsis mealybug during host shift. *Journal of Economic Entomology*, 107(4): 1419–1425.
- Jiang S, Dai Y, Lu Y, Fan S, Liu Y, Bodlah MA, Parajulee MN, Chen F, 2018. Molecular evidence for the fitness of cotton aphid, *Aphis gossypii*, in response to elevated CO₂ from the perspective of feeding behavior analysis. *Frontiers in Physiology*, 9: 1444.
- Jiang SL, Liu TJ, Yu FL, Li T, Parajulee MN, Zhang LM, Chen FJ, 2016. Feeding behavioral response of cotton aphid, *Aphis gossypii*, to elevated CO₂: EPG test with leaf microstructure and leaf chemistry. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 160(3): 219–228.

- Jiang YX, Guo YY, 1994. Application of electrical penetration graph (EPG) in feeding behaviors of the piercing-sucking mouthpart insects. *Plant Protection*, 20(2): 33–35. [姜永幸, 郭予元, 1994. EPG 技术在刺吸式昆虫取食行为研究中的应用. *植物保护*, 20(2): 33–35.]
- Jin S, Chen ZM, Backus EA, Sun XL, Xiao B, 2012. Characterization of EPG waveforms for the tea green leafhopper, *Empoasca vitis* Göthe (Hemiptera: Cicadellidae), on tea plants and their correlation with stylet activities. *Journal of Insect Physiology*, 58: 1235–1244.
- Jin S, Sun XL, Chen ZM, Xiao B, 2012. Resistance of different tea cultivars to *Empoasca vitis* Göthe. *Scientia Agricultura Sinica*, 45(2): 255–265. [金珊, 孙晓玲, 陈宗懋, 肖斌, 2012. 不同茶树品种对假眼小绿叶蝉的抗性. *中国农业科学*, 45(2): 255–265.]
- Jing P, Bai SF, Liu F, 2013. Preliminary research on electrical penetration graph (EPG) waveforms in relation to feeding behavior of *Laodelphax striatellus*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(3): 758–763. [荆裴, 白素芬, 刘芳, 2013. 灰飞虱取食行为刺吸电位波形的初步研究. *应用昆虫学报*, 50(3): 758–763.]
- Jing P, Huang LJ, Bai SF, Liu F, 2015. Effects of rice resistance on the feeding behavior and subsequent virus transmission efficiency of *Laodelphax striatellus*. *Arthropod-Plant Interactions*, 9(1): 97–105.
- Kimmins FM, 1986. Ultrastructure of the stylet pathway of *Brevicoryne brassicae* in host plant tissue, *Brassica oleracea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 41(3): 283–290.
- Kimmins FM, Tjallingii WF, 1985. Ultrastructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 39(2): 135–143.
- Krugner R, Sisterson MS, Backus EA, Burbank LP, Redak R, 2019. Sharpshooters: A review of what moves *Xylella fastidiosa*. *Austral Entomology*, 58(2): 248–267.
- Lei H, Xu RM, 1996. EPG-an effective method for recording feeding behaviors of piercing-sucking insects. *Entomological Knowledge*, 33(2): 116–120. [雷宏, 徐汝梅, 1996. EPG 一种研究植食性刺吸式昆虫刺探行为的有效方法. *昆虫知识*, 33(2): 116–120.]
- Lei H, Xu RM, 1998. Electrical penetration graphs of greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *Acta Entomologica Sinica*, 41(2): 113–123. [雷宏, 徐汝梅, 1998. 温室白粉虱取食行为的刺探电位(EPG)研究. *昆虫学报*, 41(2): 113–123.]
- Lei WB, Li P, Han YQ, Gong SL, Yang L, Hou ML, 2016. EPG recordings reveal differential feeding behaviors in *Sogatella furcifera* in response to plant virus infection and transmission success. *Scientific Reports*, 6: 30240.
- Li P, Li F, Han YQ, Yang L, Liao XL, Hou ML, 2016. Asymmetric spread of SRBSDV between rice and corn plants by the vector *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae). *PLoS ONE*, 11(10): e0165014.
- Li P, Shu YN, Fu S, Liu YQ, Zhou XP, Liu SS, Wang XW, 2017a. Vector and non-vector insect feeding reduces subsequent plant susceptibility to virus transmission. *New Phytologist*, 215(2): 699–710.
- Li XM, Li JJ, Tang QB, Yan FM, 2013. Effects of nicotine on feeding behavior of *Bemisia tabaci* B and Q biotypes based on EPG and liquid diet sac technique. *Scientia Agricultura Sinica*, 46(10): 2041–2049. [李晓敏, 李静静, 汤清波, 闫凤鸣, 2013. 烟碱对 B 型和 Q 型烟粉虱取食行为的影响—基于 EPG 和液体饲囊技术体系. *中国农业科学*, 46(10): 2041–2049.]
- Li XY, Wan YR, Yuan GD, Hussain S, Xu BY, Xie W, Wang SL, Zhang YJ, Wu QJ, 2017b. Fitness trade-off associated with spinosad resistance in *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 110(4): 1755–1763.
- Li ZB, Wei Y, Sun L, An XK, Dhiloo KH, Wang Q, Xiao Y, Khashaveh A, Gu SH, Zhang YJ, 2019. Mouthparts enriched odorant binding protein afasobp11 plays a role in the gustatory perception of *Adelphocoris fasciaticollis*. *Journal of Insect Physiology*, 117: 103915.
- Liang XZ, Li JJ, Lu SH, Pan JB, Wu LL, Xing YQ, Yan FM, 2014. Improvement and test of electrical penetration graph by increasing input resistor. *Journal of Henan Agricultural University*, 48(2): 181–185. [梁相志, 李静静, 卢少华, 潘建斌, 吴莉莉, 邢玉清, 闫凤鸣, 2014. 基于增加输入电阻的刺吸电位仪改进与试验研究. *河南农业大学学报*, 48(2): 181–185.]
- Liu BM, Yan FM, Chu D, Pan HP, Jiao XG, Xie W, Wu QJ, Wang SL, Xu BY, Zhou XG, Zhang YJ, 2012. Difference in feeding behaviors of two invasive whiteflies on host plants with different suitability: Implications for competitive displacement. *International Journal of Biological Sciences*, 8(5): 697–706.
- Liu BM, Jiao XG, Yang X, Yang NN, Zhang YJ, 2016. Effects of resistance to thiamethoxam on the feeding behavior of *Bemisia tabaci* biotype B (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Plant Protection*, 43(1): 175–176. [刘佰明, 焦晓国, 杨鑫, 杨妮娜, 张友军, 2016. 噻虫嗪对 B 型烟粉虱抗性种群取食行为的影响. *植物保护学报*, 43(1): 175–176.]
- Liu BM, Preisser EL, Chu D, Pan HP, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Zhou XG, Zhang YJ, 2013a. Multiple forms of vector manipulation by a plant-infecting virus: *Bemisia tabaci* and

- Tomato yellow leaf curl virus. *Journal of Virology*, 87(9): 4929.
- Liu BM, Preisser EL, Jiao XG, Pan HP, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Zhang YJ, 2013b. Plant-mediated changes in the feeding behavior of an invasive whitefly. *Environmental Entomology*, 42(5): 980–986.
- Liu BM, Preisser EL, Shi XB, Wu HT, Li CY, Xie W, Wang SL, Wu QJ, Zhang YJ, 2017. Plant defence negates pathogen manipulation of vector behavior. *Functional Ecology*, 31(8): 1574–1581.
- Liu LF, Xu DL, Mu D, Han BY, 2011. Analysis of the feeding behaviours of tea green leafhoppers on resistant to sensible cultivars of tea plants by electrical penetration graph technique. *Journal of Anhui Agricultural University*, 38(2): 281–286. [刘丽芳, 徐德良, 穆丹, 韩宝瑜, 2011. EPG 技术分析不同品种茶树抗假眼小绿叶蝉取食行为的差异. 安徽农业大学学报, 38(2): 281–286.]
- Liu Y, Chen JL, Ni HX, 2001. Effects of wheat seedling induced by jasmonic acid on feeding behaviour of wheat aphids. *Acta Phytophylacica Sinica*, 28(4): 325–330. [刘勇, 陈巨莲, 倪汉祥, 2001. 茉莉酸诱导小麦幼苗对麦蚜取食行为的影响. 植物保护学报, 28(4): 325–330.]
- Lu H, Yang PC, Xu YY, Luo L, Zhu JJ, Cui N, Kang L, Cui F, 2016. Performances of survival, feeding behavior, and gene expression in aphids reveal their different fitness to host alteration. *Scientific Reports*, 6:19344.
- Lu SH, Chen MS, Li JJ, Shi Y, Gu QS, Yan FM, 2019. Changes in *Bemisia tabaci* feeding behaviors caused directly and indirectly by *Cucurbit chlorotic yellows virus*. *Virology Journal*, 16: 106.
- Lu SH, Li JJ, Wang XL, Song DY, Bai RE, Shi Y, Gu QS, Kuo YW, Falk BW, Yan FM, 2017. A semipersistent plant virus differentially manipulates feeding behaviors of different sexes and biotypes of its whitefly vector. *Viruses*, 9(1): 4.
- Lu SH, Pan JB, Song X, Yan FM, 2015. Application of silver-plated carbon fiber in the electrical penetration graph recordings of *Bemisia tabaci*. *Journal of Henan Agricultural University*, 49(2): 229–233. [卢少华, 潘建斌, 宋熙, 闫凤鸣, 2015. 镀银碳纤维在烟粉虱 EPG 记录中的应用. 河南农业大学学报, 49(2): 229–233.]
- Lu ZY, Chen WL, He YQ, Zhou CY, Wang XF, Li TS, 2014. Difference in feeding behavior of brown citrus aphid *Toxoptera citricida* on five species of orange seedlings. *Acta Phytophylacica Sinica*, 41(5): 637–638. [鲁卓越, 陈文龙, 何应琴, 周常勇, 王雪峰, 李太盛, 2014. 褐色橘蚜在五种柑橘上的取食行为差异. 植物保护学报, 41(5): 637–638.]
- Luo JY, Cui JJ, Xin HJ, 2011. Electrical penetration graphs of foraging behavior of *Apolygus lucorum* Meyer-Diir in cotton. *Cotton Science*, 23(5): 25–26. [雒珺瑜, 崔金杰, 辛惠江, 2011. 绿盲蝽在棉花上取食行为的刺探电位分析. 棉花学报, 23(5): 25–26.]
- Luo XZ, Yen AL, Powell KS, Wu FN, Wang YJ, Zeng LX, Yang YZ, Cen YJ, 2015. Feeding behavior of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) and its acquisition of '*Candidatus Liberibacter asiaticus*', on huanglongbing-infected *Citrus reticulata* leaves of several maturity stages. *The Florida Entomologist*, 98(1): 186–192.
- McLean DL, Kinsey MG, 1964. A technique for electronically recording aphid feeding and salivation. *Nature*, 202: 1358–1359.
- Miao J, Han BY, Zhang QH, 2014. Probing behavior of *Empoasca vitis* (Homoptera: Cicadellidae) on resistant and susceptible cultivars of tea plants. *Journal of Insect Science*, 14(1): 223.
- Miao J, Han BY, 2007. Probing behavior of the tea green leafhopper on different tea plant cultivars. *Acta Ecologica Sinica*, 27(10): 3973–3982. [苗进, 韩宝瑜, 2007. 假眼小绿叶蝉 (*Empoasca vitis* Göthe) 在不同品种茶树上的取食行为. 生态学报, 27(10): 3973–3982.]
- Miao J, Han BY, 2008. DC-EPG analysis on effect of tea plant induced by methyl salicylate against feeding of tea green leafhopper. *Acta Phytophylacica Sinica*, 35(2): 143–147. [苗进, 韩宝瑜, 2008. MeSA 诱导茶树抗叶蝉取食效应的 DC-EPG 分析. 植物保护学报, 35(2): 143–147.]
- Miao J, Wu YQ, Yu ZX, Duan Y, Jiang YL, Li GP, 2011. Comparison of feeding behaviors of *Sitobion avenae*, *Sitobion graminum* and *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) using electrical penetration graph (EPG). *Acta Ecologica Sinica*, 31(1): 175–182. [苗进, 武予清, 郁振兴, 段云, 蒋月丽, 李国平, 2011. 基于 EPG 的麦长管蚜、麦二叉蚜和禾谷缢管蚜取食行为比较. 生态学报, 31(1): 175–182.]
- Miao J, 2017. Study on wheat resistance to aphid//Yan FM, Wang MQ (eds.). *Insect Electrical Penetration Graph and Its Applications*. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 166–171. [苗进, 2017. 小麦抗蚜性研究 // 闫凤鸣, 王满困 (主编). 昆虫刺吸电位技术及其应用. 郑州: 河南科技出版社. 166–171.]
- Pan JH, Chen F, He JC, Lai FX, Fu Q, 2011. Comparison on electrical penetration graph (EPG) of two populations of *Nilaparvata lugens* with different virulence. *Chinese Journal of Rice Science*, 25(1): 86–90. [潘建红, 陈峰, 何佳春, 赖风香, 傅强, 2011. 不同致病性褐飞虱种群刺吸电位图(EPG)的比较. 中国水稻科学, 25(1): 86–90.]
- Reese JC, Tjallingii WF, van Helden M, Prado E, 2000. Waveform

- comparison among AC and DC electronic monitoring systems for aphid (Homoptera: Aphididae) feeding behavior//Walker GP, Backus EA (eds.). Principles and Applications of Electronic Monitoring and Other Techniques in the Study of Homopteran Feeding Behavior. Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America. Maryland: Lanham. 70–101.
- Ren SP, Yang F, Gao MQ, Pu DQ, Ye GY, Shi M, Chen XX, 2018. The effects of transgenic rice on the feeding behavior of the non-target aphid *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) (Homoptera: Aphididae). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 55(3): 368–373. [任少鹏, 杨帆, 高明清, 蒲德强, 叶恭银, 时敏, 陈学新, 2018. 抗虫、耐除草剂转基因水稻对非靶标害虫玉米蚜取食行为影响的评价. 应用昆虫学报, 55(3): 368–373.]
- Sun K, 2017. Using EPG to evaluate the resistance of white back planthopper in rice //Yan FM, Wang MQ (eds.). Insect Electrical Penetration Graph and Its Applications. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 192–200. [孙凯, 2017. 利用 EPG 评价水稻品种对白背飞虱抗性的研究 //闫凤鸣, 王满囤 (主编). 昆虫刺吸电位技术及其应用. 郑州: 河南科技出版社. 199–200.]
- Sun Z, Liu Z, Zhou W, Jin HN, Liu H, Zhou AM, Zhang AJ, Wang MQ, 2016. Temporal interactions of plant-insect-predator after infection of bacterial pathogen on rice plants. *Scientific Reports*, 6: 26043.
- Sun Z, Yan FM, Wang MQ, 2018. Transgenic expression of bt in rice does not affect feeding behavior and population density of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). *Entomologia Generalis*, 37(1): 35–45.
- Tjallingii WF, 1988. Electrical recording of stylet penetration activities. //Minks AK, Harrewijn P(eds.). World Crop Pests. Vol. 2B, Aphids, Their Biology, Natural Enemies and Control. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. 95–108.
- Tjallingii WF, Hogen ET, 1993. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 18 (3): 317–328.
- Tjallingii WF, 1978. Electronic recording of penetration behavior by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24(3): 721–730 .
- Tjallingii WF, 1985a. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids . *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(2): 177–186.
- Tjallingii WF, 1985b. Membrane potentials as an indication for plant cell penetration by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(2): 187–193.
- Unwin FM, 1978. A versatile high frequency microcautery. *Physiological Entomology*, 3(1): 71–73.
- Wang W, Dai H, Zhang Y, Chandrasekar R, Luo L, Hiromasa Y, Sheng C, Peng G, Chen S, Tomich JM, Reese J, Edwards O, Kang L, Reeck G, Cui F, 2015a. Armet is an effector protein mediating aphid-plant interactions. *The FASEB Journal*, 29(5): 2032–2045.
- Wang W, Luo L, Lu H, Chen SL, Kang L, Cui F, 2015b. Angiotensin-converting enzymes modulate aphid-plant interactions. *Scientific Reports*, 5(1): 8885.
- Wang XL, Li JJ, Huang CH, Yan FM, 2017. Effects of L-arabinose on probing behavior of *Bemisia tabaci* B and Q biotypes-optimizing the membrane feeding evaluation method. *Journal of Environmental Entomology*, 39(4): 770–778. [王雪丽, 李静静, 黄翠虹, 闫凤鸣, 2017. L-阿拉伯糖对 B 和 Q 型烟粉虱刺探的影响-膜饲喂评价技术的优化. 环境昆虫学报, 39(4): 770–778.]
- Wang XY, 2005. Feeding behaviour of *Bemisia tabaci* (Gennadius) B biotype on transgenic Bt and regular cotton. Master thesis. Beijing: Peking University. [王晓颖, 2005. 烟粉虱 B 生物型在常规棉和转 Bt 基因棉上取食行为的研究. 硕士学位论文. 北京: 北京大学.]
- Wei SH, Cao CJ, Zhu XF, Zhang R, Wang Y, 2017. EPG analysis of *Acyrtosiphon pisum* feeding behavior on six alfalfa varieties with different resistances. *Pratacultural Science*, 34(12): 2569–2574. [魏淑花, 曹春婧, 朱小芳, 张蓉, 王颖, 2017. 豌豆蚜在 6 个不同抗性苜蓿品种上取食行为的 EPG 分析. 草业科学, 34(12): 2569–2574.]
- Wu D, Zeng L, Zhou AM, Xu YJ, 2013. Effects of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) tending on the probing behavior of *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Florida Entomologist*, 96(4): 1343–1350.
- Wu LL, Jia SH, Xing YQ, Lu SH, Pan JB, Yan FM, 2017. Study of insect electrical penetration graph (EPG) signal denoising based on wavelet transform. *Chinese Journal of Sensors and Actuators*, 30(12): 1895–1899. [吴莉莉, 贾树恒, 邢玉清, 卢少华, 潘建斌, 闫凤鸣, 2017. 基于小波变换的昆虫刺吸电位 (EPG) 信号去噪研究. 传感技术学报, 30(12): 1895–1899.]
- Xue K, Deng S, Wang RJ, Yan FM, Xu CR, 2008. Leaf surface factors of transgenic Bt cotton associated with the feeding behaviors of cotton aphids: A case study on non-target effects. *Science in China C*, 51(2): 145–156.
- Xue K, Wang XY, Huang CH, Wang RJ, Liu B, Yan FM, Xu CR, 2009. Stylet penetration behaviors of cotton aphid *Aphis gossypii* on transgenic Bt cotton. *Insect Science*, 16(2): 137–146.
- Yan FM, Wang MQ, 2017. Insect Electrical Penetration Graph and

- Its Applications. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 1–256. [闫凤鸣, 王满囤, 2017. 昆虫刺吸电位技术及其应用. 郑州: 河南科技出版社. 1–256.]
- Yin HD, Wang XY, Xue K, Huang CH, Wang RJ, Yan FM, Xu CR, 2010. Impacts of transgenic Bt cotton on the style penetration behaviors of *Bemisia tabaci* biotype B—an evidence from laboratory experiments. *Insect Science*, 17(4): 344–352.
- You KK, Yuan ZN, Yan J, Wang BY, Huang TF, Zhou JM, Lu K, Zhou Q, 2018. Identification of the electrical penetration graphic waveforms about *Nilaparvata lugens* (Stål) feeding on artificial diet. *Journal of Environmental Entomology*, 40(3): 536–542. [尤珂珂, 袁志能, 颜静, 王冰洋, 黄庭发, 周金明, 卢凯, 周强, 2018. 褐飞虱取食人工饲料的刺吸电位波形鉴别. 环境昆虫学报, 40(3): 536–542.]
- Zhang PF, Chen JQ, Zhang X, Wang B, Jiang QF, 2001. The feeding behavior and the acquisition of CMV by the cotton aphid *Aphis gossypii*. *Acta Entomologica Sinica*, 44(4): 395–401. [张鹏飞, 陈建群, 张闲, 王斌, 蒋群峰, 2001. 棉蚜获得黄瓜花叶病毒的行为与取食过程的关系. 昆虫学报, 44(4): 395–401.]
- Zhang X, Chen JQ, Zhang PF, 2001. Realdisplay, software to display EPG simultaneously, in the studies on feeding behavior of piercing-sucking insects. *Zoological Research*, 22(6): 507–510. [张闲, 陈建群, 张鹏飞, 2001. EPG 即时显示软件 Realdisplay 的开发和利用. 动物学研究, 22(6): 507–510.]
- Zhang YX, Zhang ZJ, Lv YB, 2014. Analysis of the feeding behavior of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) on four host plants by electrical penetration graph. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 26(3): 714–721. [张玉秀, 张治军, 吕要斌, 2014. 利用 EPG 技术分析西花蓟马在 4 种寄主植物上的取食行为. 浙江农业学报, 26(3): 714–721.]
- Zhang ZF, Cui BY, Zhang Y, 2015. Electrical penetration graphs indicate that triclin is a key secondary metabolite of rice, inhibiting phloem feeding of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(1): 14–27.
- Zhao M, Tian TW, Li WZ, Luo MH, Guo XR, Yan FM, 2015. Comparative analysis of *Rhopalosiphum maidis* feeding behaviors on eight maize hybrids (inbreds). *Scientia Agricultura Sinica*, 48(8): 1538–1547. [赵曼, 田体伟, 李为争, 罗梅浩, 郭线茹, 闫凤鸣, 2015. 玉米蚜在 8 个玉米品种(系)上取食行为的比较分析. 中国农业科学, 48(8): 1538–1547.]
- Zhao QJ, Wu D, Lin FM, Li CY, Zhang YJ, Wu KM, Guo YY, 2011. EPG analysis of *Apolygus lucorum* Meyer-dür feeding behaviors on different cotton varieties (lines) and field verifications. *Scientia Agricultura Sinica*, 44(11): 2260–2268. [赵秋剑, 吴敌, 林凤敏, 李长友, 张永军, 吴孔明, 郭予元, 2011. 绿盲蝽在不同棉花品种(系)上取食行为的 EPG 解析及田间验证. 中国农业科学, 44(11): 2260–2268.]
- Zheng YT, Wang MX, Cui L, Han SJ, Yu PF, Han BY, 2017. Resistance of tea cultivars to the tea green leafhopper analyzed by EPG technique and their resistance-related substances. *Acta Ecologica Sinica*, 37(23): 8015–8028. [郑雨婷, 王梦馨, 崔林, 韩善捷, 俞鹏飞, 韩宝瑜, 2017. 基于 EPG 技术分析茶树品种对茶小绿叶蝉的抗性及其相关的抗性物质. 生态学报, 37(23): 8015–8028.]
- Zhi JR, Wen J, 2017. Research on electrical penetration graph (EPG) in feeding behavior of *Frankliniella occidentalis* //Yan FM, Wang MQ (eds.). *Insect Electrical Penetration Graph and Its Applications*. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 150–155. [鄧军锐, 温娟, 2017. 西花蓟马取食行为的刺吸电位 (EPG) 研究 //闫凤鸣, 王满囤 (主编). 昆虫刺吸电位技术及其应用. 郑州: 河南科技出版社. 150–155.]
- Zhou YL, Zhao JQ, Zhang YJ, Guo YY, 2013. Electrical penetration graph analysis of *Apolygus lucorum* on artificial diet model. *Journal of Environmental Entomology*, 35(4): 441–444. [周延乐, 赵剑秋, 张永军, 郭予元, 2013. 绿盲蝽在人工饲料模型上刺吸波形 EPG 解析. 环境昆虫学报, 35(4): 441–444.]
- Zhu Y, Wang MX, Cui L, Shen ZY, Zhou JS, Han BY, 2019. Analysis of resistance of two elite *Chrysanthemum morifolium* cultivars to three species of aphids using EPG techniques and their potential resistant substances. *Journal of Plant Protection*, 46(2): 425–433. [祝愿, 王梦馨, 崔林, 沈子尧, 周建松, 韩宝瑜, 2019. 基于 EPG 技术分析杭菊两主栽品种对三种菊蚜抗性及其相关抗性物质. 植物保护学报, 46(2): 425–433.]