

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2013.04.01

番茄黄化曲叶病毒对烟粉虱 MED 隐种取食行为的影响

王昱超^{1,2}, 穆常青³, 郭晓军², 王 甦², 田兆丰²,
姚 晶², 罗 晨^{2*}, 孙跃先¹

(1. 云南农业大学植保系, 昆明 165020; 2. 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所, 北京 100097;
3. 北京市植物保护站, 北京 100029)

摘要: 为探究番茄黄化曲叶病毒 (TYLCV) 对烟粉虱刺探取食行为的影响并研究其与烟粉虱之间的互作关系。利用 EPG 记录了感染 TYLCV 的 MED 隐种在番茄寄主上的取食波形, 并与未感染 TYLCV 的 MED 隐种的取食波形进行了比较研究。结果表明, 烟粉虱开始取食行为后, 带毒 MED 和未带毒 MED 平均刺探次数和非刺吸时间占总取食时间的比例方面没有显著差异。带毒 MED 从口针刺探开始至到达韧皮部的平均时间为 46 min, 从记录开始至口针第一次到达韧皮部的平均时间为 135 min, 未带毒 MED 相对应的平均时间分别为 19 min 和 25 min, 两者结果差异显著; 在烟粉虱取食番茄韧皮部阶段, 带毒和未带毒 MED 的唾液分泌总时间分别为 9 min、3 min, 第一次韧皮部持续吸食平均时间分别为 143 min、26 min, 带毒 MED 显著高于未带毒 MED。带毒 MED 在第一次持续吸食至第一次取食结束的平均时间为 15 min, 显著高于未带毒 MED 的 4 min。综上所述, 带毒 MED 完成整个刺探取食行为的平均时间较未带毒 MED 显著增加, 特别是唾液的分泌时间以及第一次在韧皮部的持续吸食时间。表明, TYLCV 能促进 MED 加强唾液分泌和韧皮部取食, 从而促进病毒的传播。

关键词: 烟粉虱; TYLCV; 番茄; EPG; 刺探取食行为;

中图分类号: Q965.8

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2013) 04-0415-07

Probing and feeding behaviors of the MED cryptic species of *Bemisia tabaci* (Gennadius) effected by TYLCV

WANG Yu-Chao^{1,2}, MU Chang-Qing³, GUO Xiao-Jun², WANG Su², TIAN Zhao-Feng², YAO Jing², LUO Chen^{2*}, SUN Yue-Xian¹ (1. Plant Protection Department, Yunnan Agricultural University, Kunming 165020, China; 2. Institute of Plant and Environmental Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 3. Station of Plant Protection, Beijing, 100029, China)

Abstract: Mediterranean (MED) cryptic species of *Bemisia tabaci* is one of most prevalent invasive insect in China. It was proved that MED is an important vector of Tomato Yellow Leaf Curl Virus (TYLCV). The probing and feeding behavior between TYLCV-infected and TYLCV-uninfected MED, has been studied with Electrical penetration graph (EPG). In order to find out interaction between TYLCV and *B. tabaci*, the waves on feeding behavior from tomato leaves have been recorded and compared with each other. The results showed that there is no difference between TYLCV-infected and TYLCV-uninfected MED in probe numbers and percentage of non-probe time from the start of penetration to achieving phloem on tomato. All the time below is average time. The infected whitefly cost

基金项目: 公益性行业专项 (201003065); 北京市叶类蔬菜创新团队 (blvt-13)

作者简介: 王昱超, 男, 1988 年生, 硕士研究生, 主要从事烟粉虱刺吸电位的研究, E-mail: wyc19880820@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: luochen1010@yahoo.com.cn

收稿日期 Received: 2013-03-11; 接受日期 Accepted: 2013-04-24

46 min from the beginning of pierce to leaf phloem, and 135 min to 1st reached phloem, both significantly more than uninfected whitefly (26 min, 20 min). During the progress from salivation to first sustained feeding in phloem, the infected and uninfected MED take 9 min and 3 min on the total time of salivation, and 143 min and 26 min on the total time of 1st sustained feeding in phloem. At the last period of feeding behavior, the time from 1st sustained feeding in phloem to the end of feeding on the host plants are 15 min and 4 min between the infected whitefly and uninfected whitefly. It is concluded that the TYLCV – infected obviously used more time than TYLCV – uninfected MED to finish a whole process of the probing and feeding behaviors on tomato leaf in our studies, especially the time of salivary secretion and sustained feeding. It showed that TYLCV could strengthen salivary secretion and sustained feeding of MED, which consequently promoted virus transmission.

Key words: *Bemisia tabaci*; TYLCV; tomato; EPG; probing and feeding behaviors

烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) 属半翅目 Hemiptera 粉虱科 Aleyrodidae 小粉虱属 *Bemisia*, 是农业及园艺作物的主要害虫之一。烟粉虱除通过取食寄主汁液、分泌蜜露造成植物危害外, 传播多种植物病毒也是重要方式之一 (Brown, 1994; Jone, 2003)。研究表明, 目前全世界已知报道烟粉虱有至少 35 个隐种, 其中 MED (Mediterranean) (Q 型) 和 MEA1 (Middle East – Asia Minor 1) (B 型) 是入侵我国重要的烟粉虱隐种, 常混合发生, 并对我国农业造成了不同程度的危害和损失 (De Barro *et al.*, 2011; Hu *et al.*, 2011)。而 MED 自 2006 年入侵我国后, 危害更为严重、寄主谱更广、易产生抗药性, 且传播双生病毒, 防治上更为困难 (褚栋等, 2005; Luo *et al.*, 2010)。

番茄黄化曲叶病毒 (Tomato Yellow Leaf Curl Virus, TYLCV) 是世界范围内流行的一种毁灭性双生病毒, 首次在我国报道检测出后, 在我国番茄主要产区流行发生, 并造成严重经济损失 (Wu *et al.*, 2006)。研究表明, MED 是双生病毒传播的重要媒介, 除在植物与烟粉虱之间直接传播外, 还可通过烟粉虱交配及产卵携带等方式在个体和代别间进行传播 (纠敏等, 2006; Brown, 2010)。TYLCV 对 MED 生理学影响的研究, 仅见报道有关于带毒植株对烟粉虱的产卵量影响, MED 在发病番茄上的产卵量比健康番茄上略高, 但结果差异不显著 (李萌等, 2010)。通过直接观察感染 TYLCV 后烟粉虱取食行为的影响和变化的研究, 鲜有报道。

烟粉虱作为一种刺吸式口器昆虫, 其在口针刺入植物体内后, 在外部很难知道其具体的取食行为及变化。刺吸电位技术 (Electrical penetration

graph, EPG) 的运用, 为研究昆虫口器在寄主体内的取食及相关行为提供了较好的技术手段 (McLean *et al.*, 1965; Kimmins *et al.*, 1985; 汤清波等, 2011; 赵秋剑等, 2011)。目前, EPG 技术在蚜虫取食行为的研究领域, 获得了非持久性病毒 pd 波的分析。棉蚜获毒发生在 pd 波的 II – 3 阶段, 支持了蚜虫获毒的“吸入假说”, 且 pd II – 2 的持续时间可以作为棉蚜传毒的指标 (张鹏飞等, 2001; 王斌等, 2003; Tjallingii *et al.*, 2010)。EPG 技术在烟粉虱取食行为的研究起步较晚, Johnson 等 (1999) 比较了烟粉虱与蚜虫 pd 波的差异, 发现了一些不同, 成功将 EPG 技术应用到烟粉虱的研究。Jiang 等 (1999) 则将 MED 和 MEA1 的取食波形进行了比较, 发现其在一些与韧皮部有关的参数上存在差异。而后的研究结果多集中在不同隐种烟粉虱对寄主植物适应性以及寄主植物抗性等方面。目前, 关于烟粉虱和双生病毒的协同进化研究正在逐步成为热点。本文利用 EPG 技术研究了感染和未感染 TYLCV 的 MED 隐种在番茄上的取食波形差异, 并对烟粉虱取食行为不同阶段的时间评价指标结果进行了比较和分析, 探究 TYLCV 对烟粉虱取食行为的影响, 为深入研究烟粉虱—寄主植物—病毒三者间的相互关系奠定了基础。

1 材料与方法

1.1 植物和昆虫

供试番茄 *Lycopersicon esculentum* Mill. 品种为仙客 6 号, 购于北京京研益农科技发展中心, 田间观察为对 TYLCV 敏感。恒温箱内培育净苗 (26 ± 0.3℃、RH60% ± 5%, 光照 L : D = 14 : 10), 长至 3 ~ 4 片真叶时用于试验。

烟粉虱采自于北京市农林科学院温室, 室内置于笼内以无毒番茄植株饲养续代, 所获种群经鉴定为 MED 隐种。利用感病番茄植株获得感染 TYLCV 的 MED 种群, 实验所用带毒烟粉虱均为感病番茄饲养 48 h 后的烟粉虱, 方法为: 将有伪蛹的叶片剪下, 置于有滤纸保湿的培养皿中, 待羽化后, 将初羽化的烟粉虱放入养虫笼内取食获毒。

1.2 EPG 记录

成虫的 EPG 试验主要分为四个步骤: 第一步是将金丝粘连到铜钉上, 金丝直径为 12 μm ; 第二步是将粉虱固定在培养皿底部; 第三步是用金丝粘连粉虱; 第四步是放置粉虱。各步骤详见岳梅等 (2005)。将烟粉虱放置于叶片背面, 将铜钉插入探头, 开始试验记录。每头粉虱只用于一个记录, 每株植株仅用一次, 感染和不感染 TYLCV 的 MED 隐种试验个数分别为 60 和 40 头, 记录时间为 6 h。

EPG 信号放大器为荷兰瓦格宁根大学昆虫学实验室研制的 Giga-4 型放大器, 负责把从探头进来的电信号转换为数字信号的是一个转换器 (DI-720, DATAQ INSTRUMENTS), 连于放大器和电脑之间支持软件为转换器自带的分析软件 (WINDAQ)。刺探电位信号首先记录、保存到计算机硬盘上, 然后用分析软件对波形进行识别和分析。

烟粉虱传毒主要在韧皮部刺吸的过程, 其口针在不同部位对应的 EPG 波形也各不相同。EPG 各种波形的生物型意义参见高庆刚等 (2006)。本实验将整个纪录过程分为三个阶段: 第一阶段从刺吸开始到第一个 E_1 (韧皮部分泌波形) 出现; 第二阶段从第一个 E_1 出现到第一次韧皮部持续取食; 第三阶段从第一次韧皮部持续取食到取食结束, 选取 12 个指标进行分析, 具体方法参见岳梅 (2005)。

1.3 烟粉虱带毒检测

EPG 试验过后对单头烟粉虱分别进行 TYLCV 带毒检测, 鉴定方法采用田兆丰等 (2011) 的方法。PCR 检测步骤如下: 首先提取昆虫 DNA 作为 PCR 反应体系的模板, 采用 1.5 mL 的离心管依次加入 ddH₂O 25 μL 、10 X buffer 5 μL 、蛋白酶 K 1.2 μL 、吐温 20 0.225 μL 和 NP40 0.225 μL 后研磨煮沸离心的方法。PCR 扩增引物序列为: Primer 1: 5'-CCA ATA AGG CGT AAG CGT GTA GAC-3'; Primer 2: 5'-ACGCATGCCTCTAATCCAGTGTA-3';

PCR 扩增体系: 模板 1 μL 、Primer 1 1 μL 、Primer 2 1 μL 、2 × Master Mix 10.51 μL , 加 ddH₂O 至体积为 20 μL 。PCR 反应程序: 94℃ 预变性 2 min; 94℃ 变性 30 s, 55℃ 退火 45 s, 72℃ 延伸 30 s, 共 32 个循环; 72℃ 延伸 10 min, 4℃ 保存。反应完毕后, 从 PCR 产物中取 5 μL 电泳检查扩增结果, 合成序列大小应为 500 bp 左右。

1.4 统计分析

应用统计软件为 SPSS16.0 for windows。感染和未感染 TYLCV 的 MED 隐种在番茄上的取食差异利用独立样本的 T 检验, 两组的显著性差异均设为 $P=0.05$ 水平。

2 结果与分析

2.1 烟粉虱的病毒检测结果

从电泳结果可看出, 用于实验的感染 TYLCV 的 MED 隐种均能检测到为 500 bp 左右的 PCR 产物, 而未感染病毒的烟粉虱均检测不到相应条带 (图 1)。

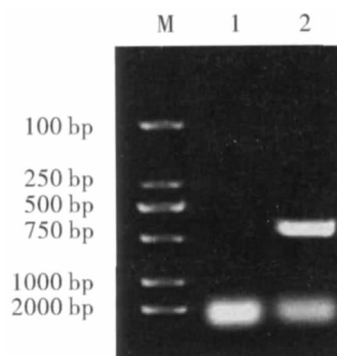


图 1 MED 烟粉虱带毒检测结果

Fig. 1 Detection of virus from MED *Bemisia tabaci*

注: M, 分子量标准; 1, 未感染病毒的烟粉虱; 2, 感染病毒的烟粉虱。Note: M, DNA marker; 1, TYLCV - uninfected whitefly; 2, TYLCV - infected whitefly.

2.2 烟粉虱的波形结果

烟粉虱的波形共记录到 6 种, 分别 A、B、C、E、pd 和 np 波 (图 2), 典型波形见岳梅等 (2005)。

烟粉虱口针位于表皮和韧皮部之间的取食行为比较结果如表 1。带毒和不带毒的烟粉虱的平均刺探次数和短于 2 min 的平均刺探次数, 即口针在刺探过程中进入叶肉细胞的次数没有显著差异;

而非刺探时间所占的比例，即在到达韧皮部之前非刺探行为占整个取食时间的比例，带毒和不带毒 MED 分别平均为 92% 和 76%，没有显著差异 ($P=0.187$)。口针第一次到达韧皮部所用时间，

带毒和不带毒 MED 平均为 135 min 和 26 min，差异非常显著 ($P=0.001$)。从口针开始刺探至到达韧皮部，带毒 MED 平均用时为 46 min，要明显的长于不带毒 MED 平均时间 20 min。

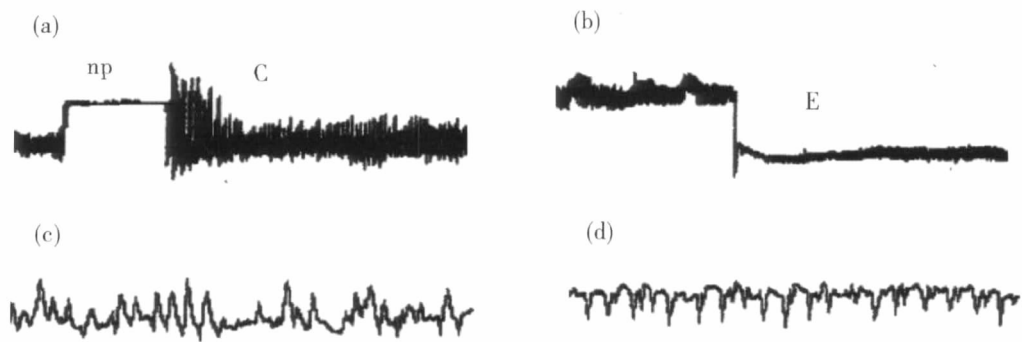


图 2 烟粉虱典型波形

(a) 非刺探波形与 C 波的转换 (50×); (b) 路径波 C 与 E 波的转换 (50×);
(c) 韧皮部分泌唾液波形 E_1 (1×); (d) 韧皮部取食波形 E_2 (1×)。

Fig. 2 Representative EPG waveform of *B. tabaci*

(a) Transform between waveform non – pierce and C (50×); (b) Transform between waveform C and E (50×);
(c) Secretion waveform E_1 on phloem (1×); (d) Feeding waveform E_2 on phloem (1×) .

表 1 感染和未感染病毒的烟粉虱在植株上从刺探开始到第一次到达韧皮部的过程

Table 1 Probing and feeding behaviors of *Bemisia tabaci* infected and uninfected with TYLCV from the start of penetration to achieving phloem on tomato

指标 Parameters	未感染病毒的烟粉虱 TYLCV – uninfected <i>B. tabaci</i> N = 29	感染病毒的烟粉虱 TYLCV – infected <i>B. tabaci</i> N = 26	P 值
刺探次数 Probes (N)	3. 59 ± 0. 27 a	4. 10 ± 0. 83 a	0. 842
短于 2min 的刺探次数 Probes < 2min (N)	3. 69 ± 0. 44 a	2. 53 ± 0. 86 a	0. 423
非刺探时间所占比例 Non – probing (%)	76. 40 ± 6. 92 a	92. 35 ± 1. 52 a	0. 187
本阶段所用时间 (min) Time of 1 st phase	19. 39 ± 1. 21 b	46. 76 ± 1. 46 a	0. 001
第一次到达韧皮部所用时间 (min) Time of achieving phloem	25. 96 ± 2. 10 b	135. 15 ± 4. 07 a	0. 001

注：表中数据为平均数 ± 标准误，统计分析使用 SPSS 独立样本的 T 检验，不同处理之间的差异显著性 ($P=0.05$) 用数字后的不同字母表示。下同。 Note: The data in the table are mean ± SE. Different letters indicate significant differences between treatments at $p=0.05$ level under SPSS Independent – Samples T Test. The same below.

烟粉虱口针第一次到达韧皮部至第一次韧皮部持续取食阶段结果如表 2。不带毒 MED 中有 19 头可以在韧皮部持续取食；而带毒 MED 有 15 头可以在韧皮部持续取食。这一阶段所用平均时间，带毒 MED 的平均时间 (34 min) 要长于不带毒 MED (14 min)，且具有显著的差异 ($P=0.002$)。在整个纪录中从记录开始至第一次韧皮部持续吸食所用的平均时间，即吸食之前口针刺探与非刺探的时间，两者具有显著差异 ($P=0.001$)，带毒

MED 的平均时间 (143 min)，而不带毒 MED 平均时间仅为 26 min。同时，第一次持续吸食前的韧皮部唾液分泌总平均时间，带毒 MED (9 min) 要长于不带毒 MED (3 min)，差异显著 ($P=0.021$)。

烟粉虱在第一次韧皮部持续吸食到取食行为结束阶段结果如表 3。带毒 MED 取食平均时间 (15 min) 显著 ($P=0.001$) 长于未带毒 MED (4 min)。两者在第一次到达韧皮部即能持续吸食 (即第一次韧皮部分泌唾液后就取食) 的烟粉虱比

例、第一次韧皮部持续吸食后，韧皮部取食时间所占取食总时间的百分比和第一次韧皮部持续吸食后的刺探次数这四项参数均没有表现出显著差异。

表 2 感染和未感染病毒的烟粉虱在植株上从第一次到达韧皮部至第一次韧皮部持续吸食的过程
Table 2 Probing and feeding behaviors of *Bemisia tabaci* infected and uninfected with TYLCV from the 1st phloem phase to the 1st sustained phloem ingestion on tomato

指标 Parameters	未感染病毒的烟粉虱 TYLCV – uninfected <i>B. tabaci</i> N = 19	感染病毒的烟粉虱 TYLCV – infected <i>B. tabaci</i> N = 15	P 值
本阶段所用时间 (min) Duration of period II	14. 81 ± 0. 68 a	34. 19 ± 1. 75 b	0. 002
在整个纪录中至第一次韧皮部持续吸食所用时间 (min) Time to 1 st sustained phloem ingestion within experiment	26. 08 ± 3. 41 a	143. 89 ± 3. 83 b	0. 001
第一次持续吸食前韧皮部唾液分泌总时间 (min) total phloem salivation before 1 st sustained ingestion	3. 24 ± 0. 27 a	9. 59 ± 0. 54 b	0. 021

表 3 感染和未感染病毒的烟粉虱在植株上从第一次韧皮部吸食至取食结束的过程
Table 3 Probing and feeding behaviors of *Bemisia tabaci* infected and uninfected with TYLCV from 1st sustained phloem ingestion to the end of feeding on host plants

指标 Parameters	未感染病毒的烟粉虱 TYLCV – uninfected <i>B. tabaci</i> N = 19	感染病毒的烟粉虱 TYLCV – infected <i>B. tabaci</i> N = 15	P 值
第一次韧皮部持续吸食所用时间 (min) Duration of 1 st sustained phloem ingestion period	4. 76 ± 0. 29 a	15. 02 ± 0. 23 b	0. 001
第一次到达韧皮部即能持续吸食的粉虱比例 (%) Whitflies in 1 st phloem phase include sustained phloem ingestion	69. 43	55. 00	—
第一次韧皮部持续吸食后，韧皮部相所占时间的百分比 (%) Time in phloem phase after start of 1 st sustained phloem ingetion	65. 80 ± 7. 84 a	78. 82 ± 7. 39 a	0. 385
第一次韧皮部持续吸食后的刺探次数 New probes after 1 st sustained ingestion	1. 50 ± 0. 72 a	2. 50 ± 0. 56 a	0. 482

3 结论与讨论

关于植物病毒的研究往往局限于研究病毒引起植物生理行为的改变，从而间接改变传毒昆虫介体的趋向性。植物感染番茄斑萎病毒 (Tomato spotted wilt virus, TSWV) 会吸引西花蓟马雌成虫的取食和产卵，但是，病毒也会对昆虫本身的取食行为产生影响 (Stafford *et al.* , 2011) 。利用 EPG 研究带毒 MED 取食波形的结果表明：带毒 MED 完成一次取食行为的总时间较未带毒 MED 的时间显著增长，主要表现在非刺探时间和韧皮部

分泌取食阶段时间的显著差异。
在非刺探阶段，带毒与不带毒 MED 个体取食过程中，平均刺入叶肉细胞的次数没有显著差异，但在口针穿过表皮—叶肉组织平均时间显著长于不带毒个体。而已有研究结果表明：到达韧皮部前的刺探次数与植物表皮—叶肉组织的抗性有关 (Gabrys *et al.* , 1997) ，因此可以排除寄主植物物理抗性对非刺探行为的影响。根据 Cohen (1998) 的研究，烟粉虱取食时其所有的唾液鞘都伸向维管束，98% 的唾液鞘抵达了小叶脉；严盈等 (2008) 烟粉虱在韧皮部顺利取食必须要在筛管外形成唾液鞘来抑制植物的虫伤反应，以达到顺利

取食的目的。以上研究结合带毒 MED 非韧皮部刺探时间的延长,均表明 TYLCV 对烟粉虱在健康番茄上口针由叶表到韧皮部的刺探过程可能具有不利作用的,可能是影响了其唾液鞘的形成。但是 Stafford 等 (2011) 得出感染 TSWV 的蓟马在非韧皮部刺探时间增长能够促进 TSWV 的传播,表明非韧皮部刺探时间的延长可能促进了 TYLCV 的传播。

在韧皮部吸食阶段,带毒 MED 个体的各指标平均用时均长于不带毒 MED 个体。唾液分泌总平均时间与烟粉虱的传毒有较高的关联性,主要表现在烟粉虱体内的病毒伴随唾液进入了植物韧皮部内,而回归分析表明传毒效率与韧皮部分泌波形的总目数和波形持续时间高度关联,并认为含有韧皮部唾液分泌波形和韧皮部持续吸食波形持续时间与次数增加,具有较高的传毒效率 (Jiang 等, 2000)。本试验验证了带毒烟粉虱个体韧皮部分泌波形平均持续时间显著长于不带毒烟粉虱个体。在对柑橘木虱的传毒研究中,黄龙病也具有韧皮部限制性,韧皮部分泌和取食波形的变化能够影响病毒的获得和传播 (Bonani *et al.*, 2010)。在韧皮部取食阶段,第一次韧皮部持续吸食所用平均时间,带毒 MED 平均用时显著长于不带毒 MED。可以看出韧皮部分泌和取食波形与传毒效率的提升有很重要的相关性。而本试验得出带毒 MED 韧皮部取食波形平均时间显著长于不带毒 MED,即韧皮部取食平均时间长于不带毒烟粉虱个体,更利于病毒在烟粉虱在植物体内的传播。因此,从本研究结果判断,TYLCV 能够使烟粉虱个体在韧皮部持续吸食时间增长,有利于烟粉虱种群的扩大;而烟粉虱种群的扩大则更有利于病毒的扩散传播。

对非韧皮部阶段 MED 口针活动的推测需要结合口针切片或蜜露分析技术,并且对非韧皮部指标进行更详细的分析,才能得出准确的结论。

参考文献 (References)

- Bonani J, Fereres A, Garzo E, Miranda M, Appezzato DG, Lopes J, 2010. Characterization of electrical penetration graphs of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, in sweet orange seedlings. *Entomol. Exp. Appl.*, 134 (1): 35–49.
- Brown JK, 1994. Current status of *Bemisia tabaci* as a plant pest and virus vector in agro ecosystems worldwide. *FAO Plant Prot. Bull.*, 42 (2): 1–32.
- Brown JK, 2010. Phylogenetic biology of the *Bemisia tabaci* sibling species group. *Bemisia: Bionomics and Management of a Global Pest*, 31–67.
- Chu D, Bi YP, Zhang YJ, Lou YP, 2005. Research progress on *Bemisia tabaci* (Gennadius) biotypes. *Acta Ecol. Sin.*, 25 (12): 3398–3405. [褚栋, 毕玉平, 张友军, 姜蕴萍, 2005. 烟粉虱生物型研究进展. *生态学报*, 25 (12): 3398–3405]
- Cohen AC, Chu CC, Henneberry TJ, Freeman T, Nelson D, Buckner J, Margosan D, Vail P, Aung LH, 1998. Feeding biology of the silverleaf whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Chin. J. Entomol.*, 18: 65–82.
- De Barro PJ, Liu SS, Boykin L M, Dinsdale AB, 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Ann. Rev. Entomol.*, 56: 1–19.
- Gabrys B, Tjallingii WF, van Beek TA, 1997. Analysis of EPG recorded probing by cabbage aphid on host plant parts with different glucosinolate contents. *J. Chem. Ecol.*, 23 (7): 1661–1673.
- Gao QG, Luo C, Guo XJ, 2006. EPG recorded probing and feeding behaviors of *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* on cabbage. *Chin. Bull. Entomol.*, 43 (6): 802–805. [高庆刚, 罗晨, 郭晓军, 2006. 烟粉虱和温室粉虱在甘蓝上的刺探取食行为比较. *昆虫知识*, 43 (6): 802–805]
- Hu J, De Barro P, Zhao H, Wang J, Nardi F, Liu SS, 2011. An extensive field survey combined with a phylogenetic analysis reveals rapid and widespread invasion of two alien whiteflies in China. *PLoS One*, 6 (1): e16061.
- Jiang YX, De Blas C, Barrios L, Fereres A, 2000. Correlation between whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) feeding behavior and transmission of tomato yellow leaf curl virus. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 93 (3): 573–579.
- Jiang YX, Lei H, Collar JL, Martin B, Muniz M, Fereres A, 1999. Probing and feeding behavior of two distinct biotypes of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) on tomato plants. *J. Econ. Entomol.*, 92: (2) 357–366.
- Jiu M, Zhou XP, Liu SS, 2006. Transmission of geminiviruses by whitefly. *Acta Entomol. Sin.*, 49 (3): 513–520. [刘敏, 周雪平, 刘树生, 2006. 烟粉虱传播双生病毒研究进展. *昆虫学报*, 49 (3): 513–520]
- Johnson DD, Walker GP, 1999. Intracellular punctures by the adult whitefly *Bemisia argentifolii* on DC and AC electronic feeding monitors. *Entomol. Exp. Appl.*, 92: 257–270.
- Jones DR, 2003. Plant viruses transmitted by whiteflies. *European Journal of Plant Pathology*, 109 (3): 195–219.
- Kimmins FM, Tjallingii WF, 1985. Ultrastructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. *Entomol. Exp. Appl.*, 39: 135–141.
- Li M, Lan JB, Liu SS, 2010. Processes and physiological mechanisms of the vector – begomovirus – plant interactions in accelerating biological invasions. *Chin. Bull. Life Sci.*, 11: 1112–1117. [李萌, 梁军波, 刘树生, 2010. 媒介昆虫 – 病毒 – 植物互作加剧生物入侵的过程和生理机制. *生命科学*, 11: 1112–1117]
- Luo C, Jones C, Devine G, Zhang F, Denholm I, Gorman K, 2010. Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* biotype Q (Hemiptera:

- Aleyrodidae) from China. *Crop Prot.*, 29 (5): 429–434.
- McLean DL, Kinsey MG, 1965. Identification of electrically recorded curve patterns associated with aphid salivation and ingestion. *Nature*, 205: 1130–1131.
- 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.
- Tang QB, Zhang DS, Ji K, Ding SB, Yan FM, 2011. Some key points in applications of electrical penetration graph technique. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48 (5): 1519–1527. 汤清波, 张大山, 姬琨, 丁识伯, 闫凤鸣, 2011. 刺吸电位技术应用中的几个问题. *应用昆虫学报*, 48 (5): 1519–1527]
- Tian ZF, Qiu JY, 2011. Assay method of Tomato yellow leaf curl virus indoor and outdoor. *Vegetable*, 11: 25–26. 田兆丰, 裴季燕, 2011. 番茄黄化曲叶病毒病的室内外检测鉴定方法. *蔬菜*, 11: 25–26]
- Tjallingii WF, Garzo E, Fereres A, 2010. New structure in cell puncture activities by aphid stylets: a dual – mode EPG study. *Entomol. Exp. Appl.*, 135 (2): 193–207.
- Wang B, Chen JQ, Zhang PF, Ma L, Wang YM, 2003. Effects of post – acquisition fast on CMV transmission by *aphis gossypii*. *Acta Entomol. Sin.*, 46 (3): 259–266. 王斌, 陈建群, 张鹏飞, 马亮, 王咏妙, 2003. 棉蚜获毒后禁食对其保持并传播黄瓜花叶病毒的影响. *昆虫学报*, 46 (3): 259–266]
- Wu JB, Dai FM, Zhou XP, 2006. First report of Tomato yellow leaf curl virus in China. *Plant dis.*, 90 (10): 1359.
- Yan Y, Liu WX, Wan FH, 2008. Roles of salivary components in piercing – sucking insect – plant interactions, *Acta Entomol. sin.*, 51 (1): 537–544. 严盈, 刘万学, 万方浩, 2008. 唾液成分在刺吸式昆虫与植物关系中的作用, *昆虫学报*, 51 (1): 537–544]
- Yue M, Luo C, Xu HF, 2005. Gluing techniques of gold wire electrode to *Bemisia tabaci* in Electrical Penetration Graph. *Chin. Bull. Entomol.*, 42 (3): 326–328. 岳梅, 罗晨, 徐洪富, 2005. 刺吸电波图实验中金丝与烟粉虱的粘连技术. *昆虫知识*, 42 (3): 326–328]
- 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 Entomol. Sin.*, 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]
- 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. *Scien. Agricul. Sin.*, 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]