

PLANT & FOREST

Feeding behaviors of *Cacopsylla pyricola* (Hemiptera: Psyllidae) using electrical penetration graphs (EPGs)

Min-Woo Park, Hay-Ri Kwon, Yong-Man Yu, Young-Nam Youn*

Department of Agricultural Biology, College of Agriculture & Life Sciences, Chungnam National University, Daejeon 34134, Korea

 *Corresponding author: youngnam@cnu.ac.kr

Abstract

The pear psylla, *Cacopsylla pyricola*, is a very small sap-feeding insect of many commercial pear varieties that could be considered the most serious insect pest of pear. Detailed information on plant penetration activities of the pear psylla is essential to study its feeding behavior used to evaluate resistant traits to chemical control. The application of the electrical penetration graph technique (EPG) could provide a relevant insight into the nature of this resistance. EPG waveforms of *C. pyricola* were characterized on the basis of amplitude, frequency, voltage level, and electrical origin. Feeding behaviors of *C. pyricola* were recorded and analyzed by EPG analysis. During EPG monitoring, waveform PA occurred at the start of stylet penetration of pear leaf epidermal cell. Waveform PB followed, in which stylet secreted saliva was observed. Waveforms PC1 and PC2 involved penetrating and sucking behaviors in parenchyma cells and vascular parenchyma, respectively. In addition, waveform PC1 represented salivation into bundle sheath cells and ingestion from parenchyma. Otherwise, behaviors of salivation into phloem and ingestion from phloem produced waveforms PE1 and PE2, respectively. On the other hand, ingestion from xylem tissues showed waveform PG. Among the feeding patterns of *C. pyricola* described above, phloem feeding patterns occurred most frequently, followed by xylem feeding and parenchyma penetration patterns in descending order.

Keywords: *Cacopsylla pyricola*, electrical penetration graph (EPG), feeding behavior, pear psylla

Introduction

꼬마배나무이(*Cacopsylla pyricola*)는 북미지역에서 배나무를 가해하는 문제 해충으로 알려져 있고, 근연종인 배나무이(*C. pyri*)는 유럽에서 문제 해충으로 알려져 있다(Etienne et al., 1992). 또한 유럽과 북미 등 외국에서는 꼬마배나무이가 마이코플라즈마와 유사한 병원체가 pear decline병을 매개하는 것으로 보고되었다(Jensen et al., 1964; Hibino et al., 1971). 우리나라의 경우에는 나무이과(Psyllidae) 해충인 배나무이와 꼬마배나무이 2종이 배나무를 가해하며, 꼬마배나무이는 1993년에 국지적으로 발생한 후 1998년부터는 전국적으로 발생하여 문제가 되고 있다(Jeon et al., 2000).



OPEN ACCESS

Citation: Park MW, Kwon HR, Yu YM, Youn YN. 2016. Feeding behaviors of *Cacopsylla pyricola* (Hemiptera: Psyllidae) using electrical penetration graphs (EPGs). Korean Journal of Agricultural Science 43:194-204.

DOI: <http://dx.doi.org/10.7744/kjoas.20160022>

Editor: Kee Woong Park, Chungnam National University, Korea

Received: March 4, 2016

Revised: March 18, 2016

Accepted: March 31, 2016

Copyright: ©2016 Korean Journal of Agricultural Science.

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

꼬마배나무이의 여름형 성충과 겨울형 성충은 다른 형태를 띠고 있는데, 여름형 성충은 몸길이가 2 mm 가량이며 반투명한 날개를 가지며 몸은 녹색이며, 겨울형 성충은 몸길이가 2.5 mm 가량이고 몸은 흑갈색으로 날개는 시맥을 제외한 부분은 투명하여 쉽게 구별할 수 있다(Beers et al., 1993). 월동성충은 배나무의 나무껍질 밑에서 무리지어 집단으로 월동하며 봄철 기온이 높아지면 나뭇가지로 이동하여 순과 나뭇가지에 알을 낳는다. 꼬마배나무이는 기온이 낮은 봄철에 발생하여 기온이 높은 여름철에 감소하였다가 기온이 다시 낮아지는 8월 중순 이후에 증가하는 것으로 보고되었다(Kim et al., 2000). 꼬마배나무이의 성충과(Fig. 1A) 약충은(Fig. 1B) 배의 잎이나 줄기를 흡즙함으로써 직접적인 피해를 주며, 또한 분비된 감로는 그을음병을 유발하여 광화성을 저해하는 등 간접적인 피해(Fig. 1C)를 주기도 한다(Alden and Seney, 1991; Kim et al., 2000).

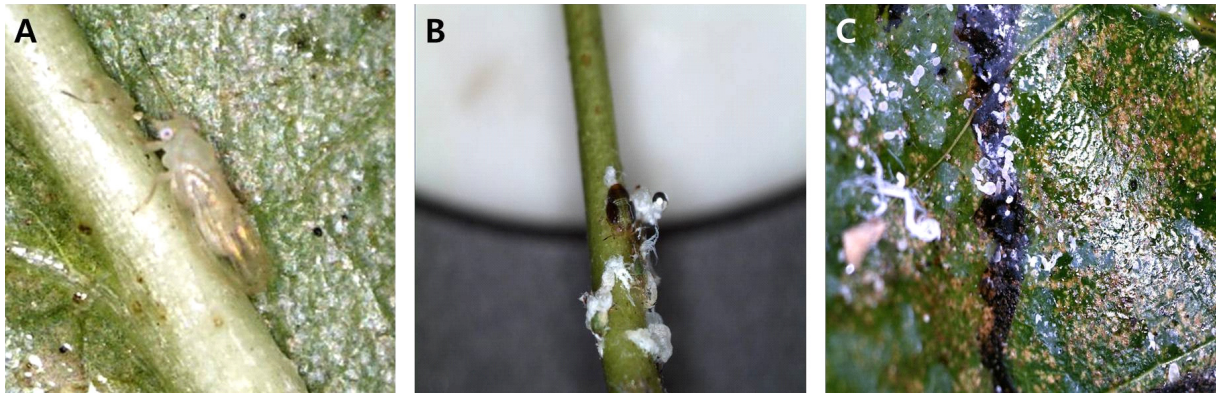


Fig. 1. Photographs of adult summer form (A), nymph (B) and damage by honeydew of *Cacopsylla pyricola* (C) on pear leaf and stem.

한편, 흡즙성 곤충의 섭식행동은 직접 육안으로 관찰하는 것이 불가능하기 때문에 이를 관찰하기 위하여 Mclean and Kinsey (1964)에 의해서 처음으로 시도된 electrical penetration graphs (EPGs) 기술을 이용하면 편리하고 간편하게 관찰할 수 있다. EPG 기술은 곤충의 등판에 금선을 연결하여 흡즙성 곤충의 구침이 식물체에 삽입된 후 식물체 내에서 구침의 이동에 따른 전기적 저항의 차이를 전압의 변화신호를 기록하는 것이다. EPG를 이용한 흡즙성 곤충들의 섭식행동 관찰기술은 흡즙성 곤충과 기주식물이 하나의 전기회로로 연결되어 흡즙성 곤충이 섭식하기 위하여 식물체에 구침이 삽입되고, 삽입된 구침이 섭식을 위하여 움직이게 되면서 식물체의 조직들 사이에 나타나는 전기적 저항의 차이로 인한 전압의 변화를 육안으로 확인 할 수 있게 미세한 전압을 증폭하여 기록하는 장치로 흡즙성 곤충의 섭식행동을 관찰하는데 유용한 장치이다(Spiller, 1988). 이러한 EPG 기술을 이용하여 여러 종류의 흡즙성 곤충들에 대한 섭식행동이 관찰되었는데, 예를 들어 진딧물류(Mclean and Kinsey, 1964, 1965, 1967; Tjallingii, 1978, 1985a, b, 1988), 멸구류(Khan and Saxena, 1984; Velusamy and Heinrichs, 1986; Kimmins, 1989; Youn and Chang, 1993; Kim et al., 2005, Seo et al., 2009a), 매미충류(Chang, 1978; Kawabe and Mclean, 1978; Khan and Saxena, 1985; Youn, 1998), 가루이류(Jassen et al., 1989; Lei et al., 1996; Seo et al., 2007, Yang et al., 2009, Kwon and Youn, 2014), 나무이류(Bonani et al., 2010; Civolani et al., 2011; Youn et al., 2011) 등 흡즙성 곤충의 섭식행동을 관찰하는데 이용되었다.

본 연구에서는 꼬마배나무이가 배나무 잎을 섭식할 때 나타나는 섭식행동을 EPG 기술을 이용하여 관찰하고 섭식행동 패턴을 분석하여 꼬마배나무이의 기주 선호성이나 약제방제에 관한 연구에 기초자료를 제공하고자 한다.

Materials and Methods

공시충과 기주

본 실험에서 사용된 꼬마배나무이(대전시 유성구)는 대전시 유성구에 위치한 배과원에서 채집한 개체를 포트($\varnothing 20 \times 25$ cm)에 심겨진 배나무(품종: 신고) 묘목에서 온도 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 상대습도 50-60%, 광주기 16L:8D의 사육실 조건하에 유지하였다.

EPG 기록

Electrical Penetration Graph (EPG) 기록은 Seo et al. (2007, 2009a, b)의 방법을 응용하여 실시하였다. 공시 곤충은 꼬마배나무이의 등판에 silver conductive paint를 이용하여 금선을 부착시킨 후 사용하였다(Fig. 2). 배나무 잎의 잎자루를 300 mL의 물이 담긴 가지 달린 삼각플라스틱(250 mL, Schott Duran, Germany)에 탈지면을 이용하여 해부용칼(Surgical blade, FEATHER[®], Japan)을 이용해 끝부분을 자른 잎자루를 고정시킨 후 1 시간 동안 침지하여 실험에 사용하였다. 배나무 잎은 묘목에 있는 신초에서 8번째 잎을 사용하였다.



Fig. 2. Photograph showing *Cacopsylla pyricola* with ball of silver conductive paint on the thorax.

EPG 파형을 PROBE 3.4 software로 분석할 때에는 결과에서 볼 수 있듯이 파형을 모두 9개의 패턴으로 분류하고 (Table 1), 이를 기준으로 분석하였다. 또한 이들 파형의 특성은 다음과 같은 6 가지 분석요인을 가지고 분석하였는데; (1) 꼬마배나무이를 EPG 시스템에 준비를 완료하고 기록을 시작한 후부터 처음으로 흡즙하기 위한 곳을 찾기 위한 행동인 탐침을 하기까지 소요되는 시간(time to the first probe); (2) 기록을 행한 5시간동안 총 탐침한 횟수(total number of probes); (3) 기록을 시작한 후부터 처음으로 체관부에서 흡즙할 때까지 소요된 시간(time to the first xylem feeding); (4) 기록을 행한 5시간동안 꼬마배나무이의 구침이 체관부에 접촉한 횟수(total number of xylem phases);

Table 1. List of *Cacopsylla pyricola* waveform patterns used in data analysis.

EPG waveforms	Tissue location of stylet tips	Activities
Np	Non probing surface	Walking and external salivation
PA	Start penetration	Stylet penetration
PB	Start penetration	Sheath salivation
PC1	Parenchyma	Sheath salivation
PC2	Vascular parenchyma	Parenchyma ingestion
PD	Phloem	Transition to PE1
PE1	Phloem	Phloem salivation
PE2	Phloem	Phloem ingestion
PG	Xylem vessel pericyclic fiber	Xylem active ingestion

(5) 기록을 시작한 후부터 처음으로 꼬마배나무이의 구침이 물관부에서 흡즙하기까지 소요된 시간(time to the first phloem feeding); (6) 기록을 행한 5시간동안 꼬마배나무이의 구침이 물관부를 탐침한 횟수(total number of phloem phases) 등을 조사하여 분석하였다.

꼬마배나무이의 섭식행동을 관찰한 EPG 기록은 꼬마배나무이가 시스템에서 이탈하거나 혹은 죽은 경우를 제외하고 정상적으로 배나무 앞에서 흡즙을 한다고 판단된 경우만을 모아 10반복을 실시하였다.

꼬마배나무이의 섭식행동 분석

꼬마배나무이의 섭식행동을 알아보기 위해서 EPG 기록 실험 과정에서 물 300 mL을 넣어 잎자루를 1시간동안 침지 한 후 EPG기록에 이용하였다. EPG 기록은 5시간 동안 기록 하였으며, 꼬마배나무이와 배나무 잎을 각각 새로운 것으로 교체하여 10반복 수행 후 분석하였다.

Results and Discussion

꼬마배나무이의 EPG 기록은 총 5시간을 기록하였다. Fig. 3은 총 5시간 동안 꼬마배나무이가 섭식할 때 나타나는 전형적인 패턴을 나타내고 있다. Fig. 4는 여러 특징적인 파형을 나타낸 그림이다. 꼬마배나무이가 배나무잎을 섭식할 때 나타나는 섭식패턴은 8가지 패턴으로 나타났다. Fig. 5는 꼬마배나무이의 섭식행동에 의해 나타난 파형을 각 Frame 별(100, 60, 30, 10, 5초)로 나타낸 그림이다.

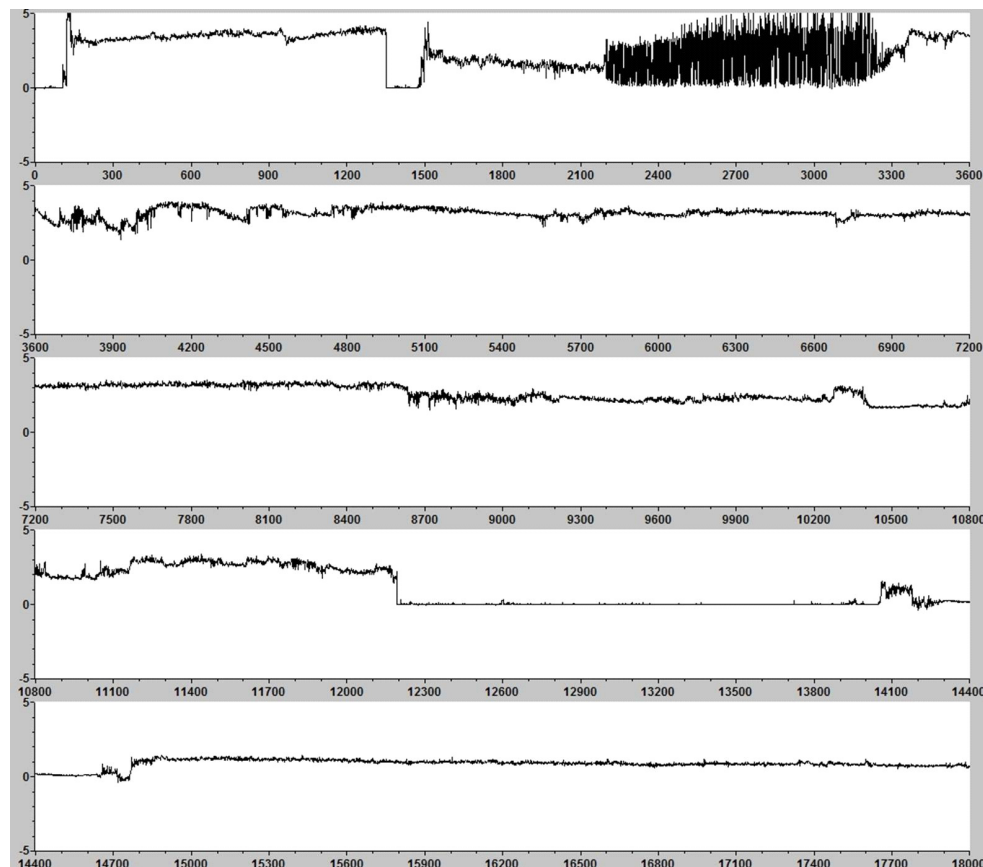


Fig. 3. The typical feeding patterns of *Cacopsylla pyricola* during 5 hours.

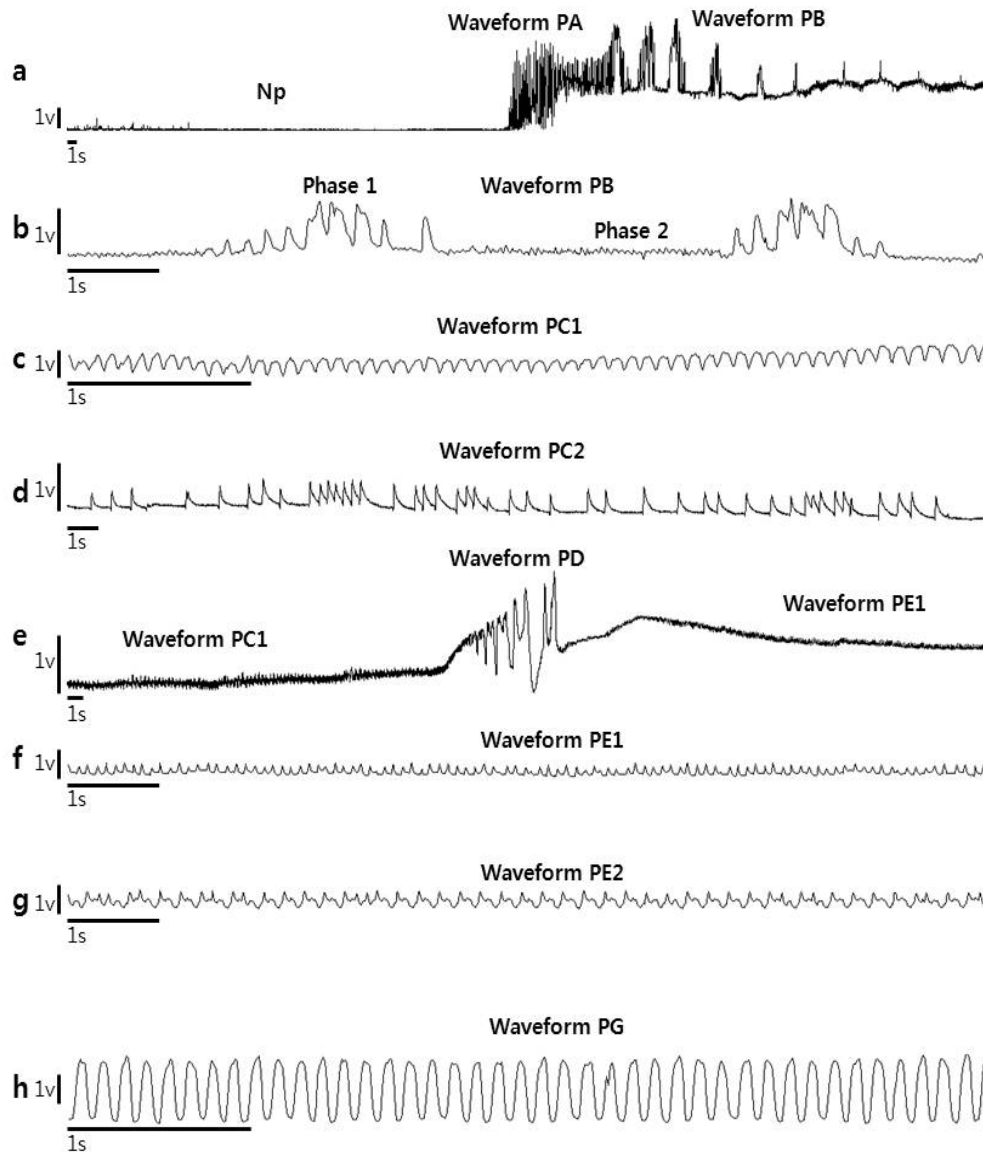


Fig. 4. Characteristics of EPG waveforms recorded from *Cacopsylla pyricola*. (a) Np (non-probing), waveform PA and PB; (b) waveform PB; (c) waveform PC1; (d) waveform PC2; (e) waveform PD; (f) waveform PE1; (g) waveform PE2; (h) waveform PG.

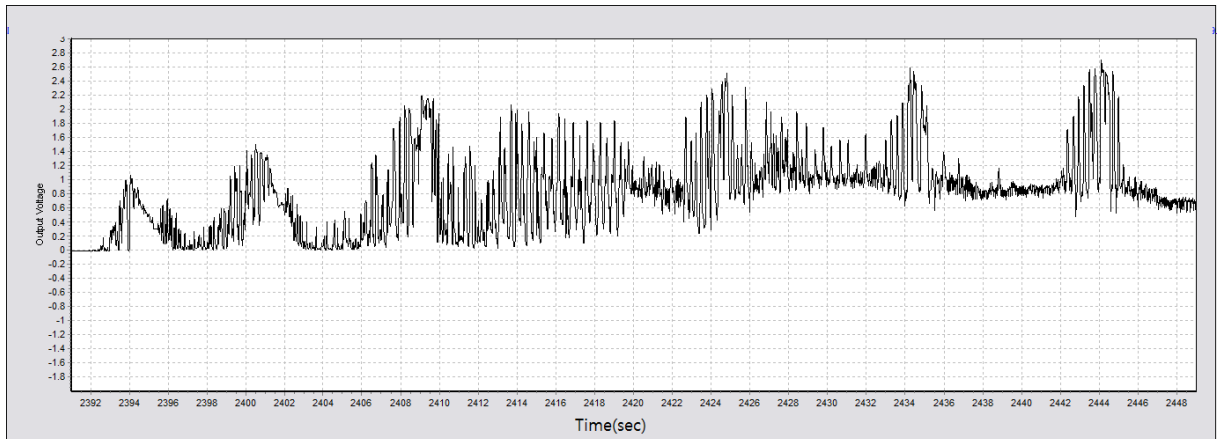
Np

Np는 꼬마배나무이가 기주식물에 구침을 삽입하지 않은 상태에서 나타난다. 호흡을 하지 않고 식물체 표면에서 쉬고 있거나 돌아다닐 때 나타나는 파형으로 기주식물과 꼬마배나무이 사이에 전기적으로 회로가 연결되지 않아서 전압이 일정하게 유지되는 것을 알 수 있다(Fig. 4a).

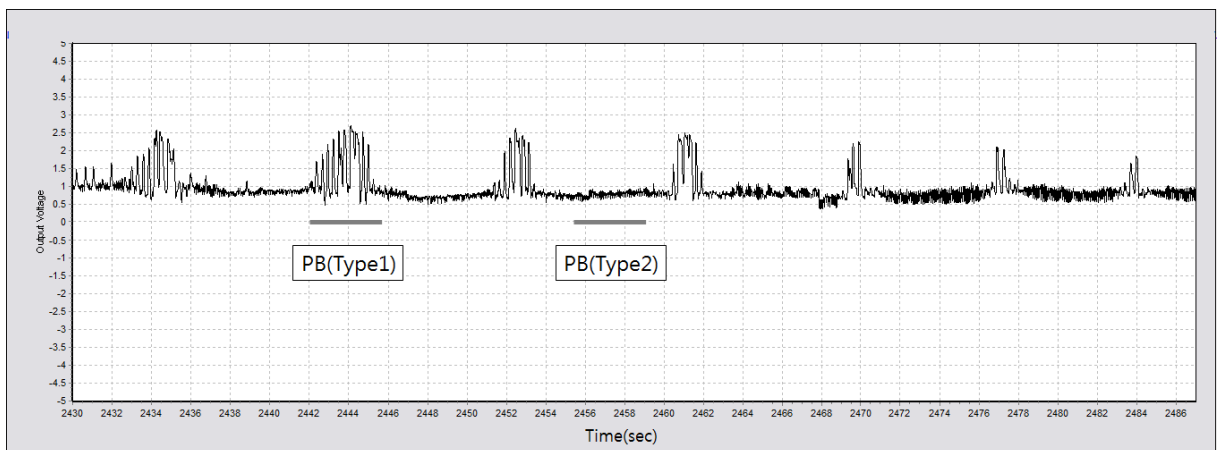
Waveform PA

PA파형은 섭식을 하지 않을 때 이후 처음으로 나타나는 파형으로 꼬마배나무이가 기주식물에 구침을 삽입할 때 나타나는 파형이다. 식물체 조직 내부로 구침이 삽입되어 짧은 시간동안 불규칙적이고 급격한 전압의 차이로 파형

(a) Waveforms PA



(b) Waveforms PB



(c) Waveforms PE1

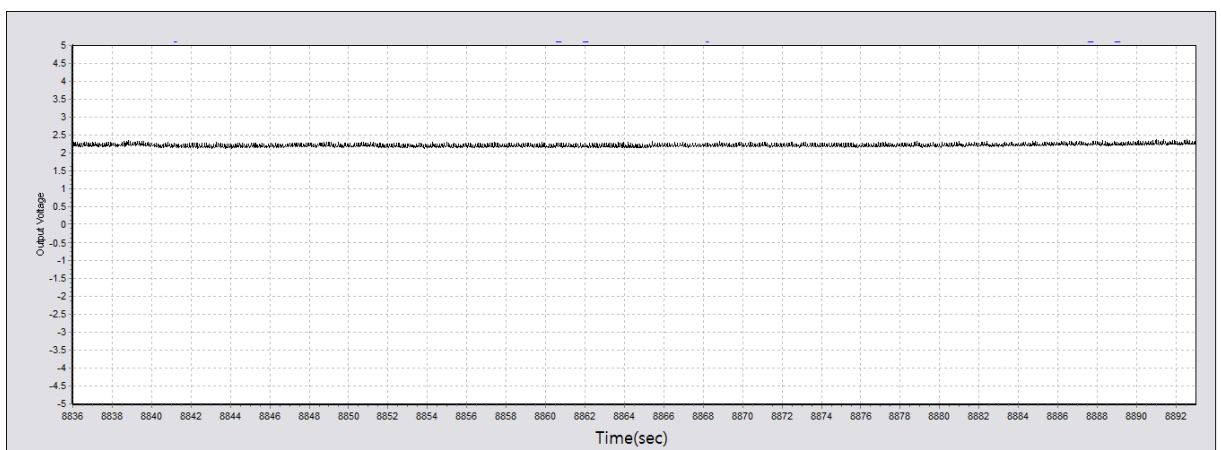
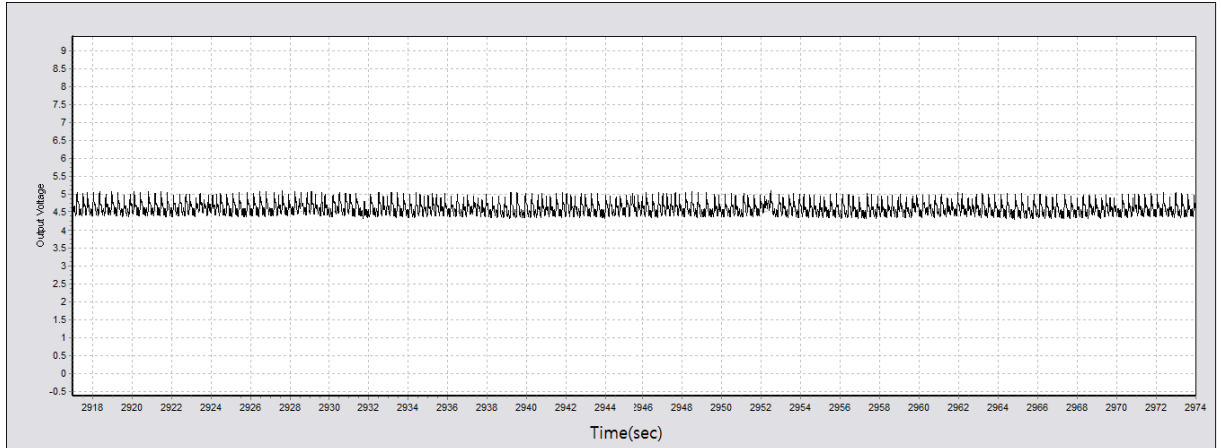


Fig. 5. EPG waveforms of *Cacopsylla pyricola* showing waveform PA, PB, PE1, PE2, and PG types during the stylet penetration into epidermal cells (a and b), phloem sheaths (c and d), and xylem sheaths (e), respectively, with the time frame of 30 seconds.

(d) Waveforms PE2



(e) Waveforms PG

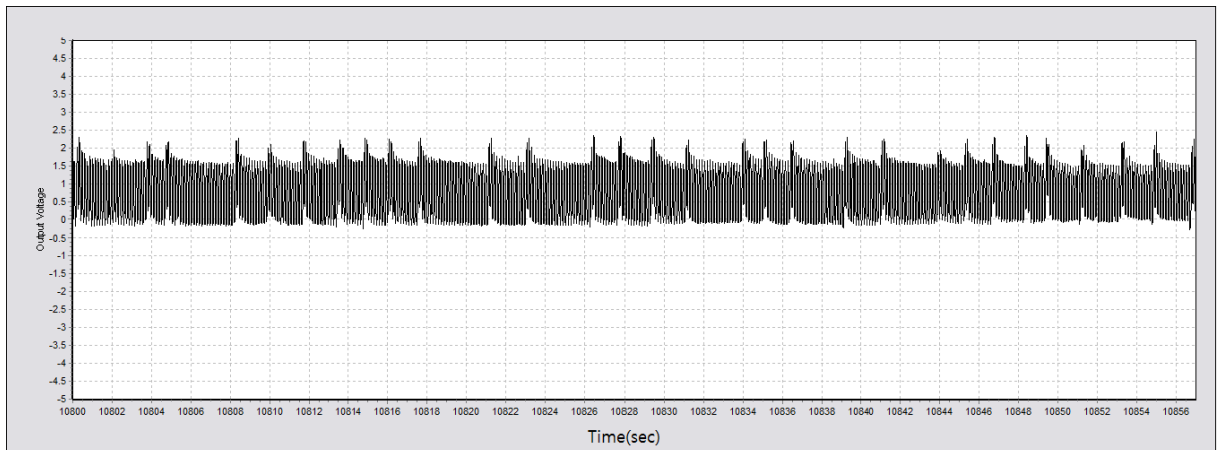


Fig. 5. Continued.

의 진폭이 크게 나타나는데, 이는 구침이 식물체 표면의 상피세포를 파괴할 때 나타나는 파형으로 세포를 파괴할 때 많은 저항의 변화를 짐작할 수 있다(Figs. 4a, 5a).

Waveform PB

PB파형은 꼬마배나무이가 기주식물에 구침을 삽입하면서 침투가 용이하도록 타액을 분비하는 파형으로 진폭 차가 크고 진동수가 적은 부분과 진폭차가 적고 진동수가 많은 부분이 교대로 나타난다(Figs. 4b, 5b).

Waveform PC1

PC1 파형은 유조직을 침투할 때 PB파형에서 나타나는 섭식행동과 같이 침투가 용이하도록 타액을 분비하는 파형으로 구침의 위치가 식물체 유조직에 위치하고 타액을 분비시 나타난다. 비교적 일정한 진폭으로 나타나며 꼬마배나무이의 섭식행동에 의해 나타나는 파형 중 가장 오랜 시간동안 지속되는 파형이다(Fig. 4c).

Waveform PC2

PC2 파형은 구침의 움직임은 확실히 밝혀지지 않았지만 구침의 위치가 관다발 유조직에 위치하며 구침의 움직임은 관다발 유조직을 섭식하는 것으로 생각된다. 비교적 규칙적이며 일정한 전압차를 유지하여 톱니모양으로 나타난다(Fig. 4d).

Waveform PD

PD 파형은 PC1파형에서 체관부 섭식시 타액을 분비하는 PE1파형으로 전환될 때 나타나는 파형으로 체관부 섭식을 하기 전에 반드시 나타나는 파형이다. 파형의 모양은 PE2파형과 비슷하지만 일정한 전압차를 유지하는 PE2파형과는 다르게 전체적으로 파도치는 듯한 모양으로 나타났다(Fig. 4e).

Waveform PE1

PE1파형은 PD파형이 나타난 이후에 체관부를 섭식시 타액을 분비할 때 나타나는 파형으로 파형 중 진폭이 가장 작은 파형으로 일정한 가지 모양이 반복되는 파형이다(Figs. 4f, 5c).

Waveform PE2

PE2파형은 꼬마배나무이가 체관부 섭식할 때 나타나는 파형으로 크고 작은 톱니모양의 파형이 조합을 이루어서 규칙적인 모양으로 나타난다(Figs. 4g, 5d).

Waveform PG

PG파형은 꼬마배나무이가 물관부를 섭식할 때 나타나는 파형은 끝이 뾰족한 것보다 둥근 형태가 더 많이 나타나고, 다른 파형에 비하여 상하 대칭적으로 균일한 모양이 반복적으로 나타난다(Figs. 4h, 5e).

본 연구에서는 EPG 기술을 이용하여 꼬마배나무이의 섭식행동을 관찰하여 9종류의 패턴으로 분류할 수 있었다. 섭식을 하지 않을 때 나타나는 파형인 Np, 섭식을 시작하여 구기가 기주식물에 닿고 식물체 침투할 때 나타나는 파형인 PA파형, 식물체에 침투시 타액을 분비할 때 나타나는 파형인 PB파형, 식물체 유조직을 침투시 타액을 분비할 때 나타나는 파형인 PC1파형, 관다발 유조직을 섭식할 때 나타나는 파형인 PC2파형, 체관부 섭식을 시작할 때 PC1파형에서 PE1파형으로 이행될 때 나타나는 파형인 PD파형, 체관부 섭식시 타액을 분비할 때 나타나는 파형인 PE1파형, 체관부를 섭식할 때 나타나는 파형인 PE2파형, 물관부를 섭식할 때 나타나는 파형인 PG파형을 관찰되었다.

섭식을 하지 않을 때 나타나는 파형인 Np파형은 다른 흡즙형 곤충이 기주 식물을 섭식하지 않을 때 나타나는 파형과 마찬가지로 0V의 일정한 전압을 유지하였다. 꼬마배나무이의 구기가 식물체에 닿으면서 섭식을 시작할 때, 식물체에 침투시 나타나는 파형인 PA파형은 진딧물이 기주식물을 침투할 때 나타나는 파형과 마찬가지로 높은 전압의 차이를 보이면서 불규칙한 진폭으로 나타났다(Tjallingii, 1988).

식물체 침투시 타액을 분비할 때 나타나는 파형인 PB파형은 진폭이 큰 파형과 진폭이 작은 파형이 번갈아가면서 규칙적으로 나타났는데, 이 파형 역시 Tjallingii (1988)가 보고한 진딧물이 식물체 침투시 타액을 분비할 때 나타나는 파형과 Civolani et al. (2011)이 보고한 *Cacopsylla pyri*의 식물체 침투시 나타나는 PB파형과 유사하게 나타났다. 유조직을 침투시 타액을 분비할 때 나타나는 PC1파형은 Civolani et al. (2011)이 보고한 *C. pyri*의 구침이 유조직에 위치하고 타액을 분비할 때 나타나는 PC1 파형, Bonani et al. (2010)이 보고한 *Diaphorina citri*의 C파형과 유사한 파형으로 나타났으며, Seo et al. (2009a)이 보고한 *Nilaparvata lugens*가 유조직을 침투할 때 나타나는 파형인 N2파형

과 구침의 위치는 동일하지만 EPG 기록 결과 나타나는 파형은 다른 형태로 나타났다. 5시간의 EPG 기록 결과 중 가장 오랜 시간 지속되었다. PB파형은 진폭이 크고 비교적 진동수가 적은 부분과 진폭이 작고 진동수가 많은 부분이 번갈아서 규칙적으로 나타났지만 PC1파형은 진폭이 작고 비교적 진동수가 적은 부분과 진폭이 작고 진동수가 많은 부분이 번갈아서 규칙적으로 나타났다.

관다발 유조직을 섭식할 때 나타나는 PC2파형은 톱니모양의 파형으로 진폭이 작고 규칙적인 진동수로 비교적 균일한 크기로 파형이 나타났다. Civolani et al. (2011)이 보고한 *C. pyri*의 PC2파형과 유사하게 나타났다. *C. pyricola*가 체관부를 섭식하기 전에 나타나는 PD파형은 Civolani et al. (2011)이 보고한 *C. pyri*의 PD파형과 Bonani et al. (2010)가 보고한 *D. citri*의 D파형과 유사하게 나타났다. *D. citri*의 D파형은 C파형과 E1파형 사이에서 나타나며, *C. pyri*의 PD파형은 PC1파형과 PE1파형 사이에서 항상 나타났다. *C. pyricola*도 *D. citri*, *C. pyri*와 마찬가지로 PC2파형과 PE1파형 사이에서 체관부 섭식을 시작하기 전에 PD파형이 나타나는 것을 확인하였다. *C. pyricola*의 PD파형은 전체적으로 톱니모양의 파도치는 형태로 나타났으며 체관부 섭식 직전에는 큰 진폭이 나타났다. 체관부를 섭식시 타액을 분비할 때 나타나는 파형인 PE1 파형은 PD파형이 나타난 뒤에 진폭이 작게 나타나고, 뾰족한 모양의 작은 돌기가 규칙적인 형태로 나타났다. Civolani et al. (2011)이 보고한 *C. pyri*의 PE1파형, Bonani et al. (2010)가 보고한 *D. citri*의 E1파형과 Stafford et al. (2009)이 보고한 *Circulifer tenellus*의 E1파형과 같이 작은 진폭에 규칙적인 형태의 파형으로 유사하게 나타났다. *C. pyricola*가 체관부를 섭식할 때 나타나는 파형인 PE2파형은 Civolani et al. (2011)이 보고한 *C. pyri*의 PE1파형과 Bonani et al. (2010)이 보고한 *D. citri*의 E2파형, Stafford et al. (2009)이 보고한 *C. tenellus*의 D3파형, Seo et al. (2009a)이 보고한 *N. lugens*의 N4-b파형과 유사한 파형으로 크고 작은 가시모양의 파형이 비교적 규칙적인 배열로 나타났다.

물관부를 섭식할 때 나타나는 PG파형은 진폭이 크고 규칙적인 형태의 파형으로 나타났으며, Civolani et al. (2011)이 보고한 *C. pyri*의 PG파형과 Bonani et al. (2010)이 보고한 *D. citri*의 G파형과 Spiller (1988)이 보고한 진딧물이 물관부를 섭식할 때 나타나는 G파형, Miranda et al. (2009)이 보고한 *Bucephalagonia xanthophis*의 Xc파형 그리고 Seo et al. (2009a)이 보고한 *N. lugens*의 N5파형은 *C. pyricola*의 PG 파형과 유사한 파형으로 물관부 섭식시에 나타나는 진폭이 크고 규칙적인 형태로 진행되는 파형을 확인 할 수 있었다.

Conclusion

꼬마배나무이(*Cacopsylla pyricola*)는 많은 품종의 배를 가해하는 아주 작은 곤충으로 우리나라에서 배의 심각한 해충으로 취급되고 있다. 꼬마배나무이의 섭식행동에 대한 연구는 꼬마배나무이를 방제하기 위한 약제의 저항성 정도를 판단하는데 유용한 부분이다. 이러한 섭식행동은 EPG 기술을 통하여 측정할 수 있으며, 파형의 전기적 특성 모형에 따라 구별할 수 있다. 꼬마배나무이의 섭식행동을 EPG 기술을 이용하여 관찰한 결과, 침투를 시작할 때 나타나는 파형 PA, 구침이 들어갈 때에 타액을 분비하는 파형 PB, 유조직 침투할 때에 타액을 분비하는 파형 PC1, 관다발 유조직에서 흡즙할 때에 나타나는 파형 PC2, PC1에서 체관부에서 흡즙하는 파형 PE1이 나타나기 전에 보이는 파형 PD, 체관부에 구침이 위치하여 타액을 분비할 때 나타나는 파형 PE1, 체관부에서 식물체액을 흡즙할 때에 나타나는 파형 PE2, 물관부에서 식물체액을 흡즙할 때에 나타나는 파형 PG 등을 확인하였다. 꼬마배나무이의 섭식행동을 EPG기록한 결과, 꼬마배나무이의 섭식 행동 패턴 중 제일 많은 빈도수로 나타난 패턴은 체관부를 섭식하는 패턴이었고, 다음으로는 물관부를 섭식하는 패턴, 유조직을 침투하는 패턴 순으로 많은 빈도수를 나타내었다.

References

Alden A, Seney H. 1991. Integrated pest management for apples and pears. (eds.) pp. 214. University of California, Division of

Agriculture and Natural Resources.

- Beers EH, Brunner JH, Willett MJ, Warner GM. 1993. Orchard pest management: A resource book for the Pacific Northwest. (eds.) pp. 276. Good Fruit Grower, Yakima, Washington.
- Bonani JP, Fereres A, Garzo E, Miranda MP, Appezzato-Da-Gloria B, Lopes JRS. 2010. Characterization of electrical penetration graphs of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, in sweet orange seedlings. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 134:35-49.
- Chang VCS. 1978. Feeding activities of the sugarcane leafhopper: Identification of electronically recorded waveforms. *Annals of the Entomological Society of America* 71:31-36.
- Civolani S, Leis M, Grandi G, Garzo E, Pasqualini E, Musacchi S, Chicca M, Castaldelli G, Rossi R, Tjallingii WF. 2011. Stylet penetration of *Cacopsylla pyri*; an electrical penetration graph (EPG) study. *Journal of Insect Physiology* 57:1407-1419.
- Etienne JC, Nguyen TX, Burts EC. 1922. Susceptibility of *Cacopsylla pyri* and *C. pyricola* to avermectin B1 applied topically and as residues on pear foliage. *Journal of Economic Entomology* 85:182-186.
- Hibino H, Kaloostian GH, Schneider H. 1971. Mycoplasma-like bodies in the pear psylla vector of pear decline. *Virology* 43:34-40.
- Jassen JAM, Tjallingii WF, van Lenteren JC. 1989. Electrical recording and ultrastructure of stylet penetration by the greenhouse whitefly. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 52:69-81.
- Jensen DD, Griggs WH, Gonzales CQ, Schneider H. 1964. Pear decline virus transmission by pear psylla. *Journal of Phytopathology* 54:1345-1351.
- Jeon HY, Kim DS, Cho MR, Yiem MS, Chang YD. 2000. Recent status of major fruit tree pest occurrences in Korea. *Korean Journal of Horticultural Science & Technology* 41:607-612. [in Korean]
- Kawabe S, McLean DL. 1978. Electronically recorded wave forms associated with salivation and ingestion behaviour of the Aster leafhopper, *Macrostelus fascifrons* Stal (Homoptera: Cicadellidae). *Applied Entomology and Zoology* 13:143-148.
- Khan ZR, Saxena RC. 1984. Electronically recorded waveforms associated with the feeding behaviour of *Sogatella furcifera* (Homoptera: Delphacidae) on susceptible and resistant rice varieties. *Journal of Economic Entomology* 77:1479-1482.
- Khan ZR, Saxena RC. 1985. Mode of feeding and growth of *Nephotettix virescens* (Homoptera: Cicadellidae) on selected resistant and susceptible rice varieties. *Journal of Economic Entomology* 78:583-587.
- Kim DS, Cho MR, Jeon HY, Yiem MS, Lee JH. 2000. Population trends and temperature-dependent development of pear psylla, *Cacopsylla pyricola* (Foester) (Homoptera: Psyllidae). *Korean Journal of Applied Entomology* 39:73-82. [in Korean]
- Kim NS, Seo MJ, Youn YN. 2005. Characteristics of feeding behavior of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, using electrical penetration graph (EPG) technique on different rice varieties. *Korean Journal of Applied Entomology* 44:177-187. [in Korean]
- Kimmins FM. 1989. Electrical penetration graphs from *Nilaparvata lugens* on resistant and susceptible rice varieties. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 50:69-79.
- Kwon HR, Youn YN. 2014. Feeding Behaviors of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) and Changing of Feeding Behaviors to Cyantraniliprole. *CNU Journal of Agricultural Science* 41:119-124. [in Korean]
- Lei H, Tjallingii WF, van Lenteren JC, Xu RM. 1996. Stylet penetration by larvae of the greenhouse whitefly on cucumber. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 79:77-84.
- McLean DL, Kinsey MG. 1964. A technique for electronically recording aphid feeding and salivation. *Nature (London)* 202:1358-1359.
- McLean DL, Kinsey MG. 1965. Identification of electrically recorded curve patterns associated with aphid salivation and ingestion. *Nature* 205:1130-1131.
- McLean DL, Kinsey MG. 1967. Probing behavior of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. I. Definite correlations of electronically recorded waveforms with aphid probing activities. *Annals of the Entomological Society of America* 60:400-405.

- Miranda MP, Fereres A, Appezzato-da-Gloria B, Lopes JRS. 2009. Characterization of electrical penetration graphs of *Bucephalagonia xanthophis*, a vector of *Xylella fastidiosa* in citrus. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130:35-46.
- Seo BY, Kwon YH, Jung JK, Kim GH. 2009a. Electrical penetration graphic waveforms in relation to the actual positions of the stylet tips of *Nilaparvata lugens* in rice tissue. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 12:89-95.
- Seo MJ, Kang MK, Seok HB, Cho CW, Choi JS, Jang C, Hwang IC, Yu YM, Youn YN. 2009b. Characteristics of feeding behaviors of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) depending on inflow concentrations of dinotefuran. *Korean Journal of Applied Entomology* 48:171-178. [in Korean]
- Seo MJ, Oh YJ, Yoon CM, Youn YN, Kim GH. 2007. Differentiation in feeding behaviour of biotypes B and Q of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) against three insecticides. *Korean Journal of Applied Entomology* 46:401-408. [in Korean]
- Spiller NJ. 1988. Electronic recording of plant penetration by the cereal aphids *Rhopalosiphum padi* and *Metopolophium dirhodum* on resistant and susceptible wheat seedlings. *Annals of Applied Biology* 112:471-478.
- Stafford CA, Walker GP, Creamer R. 2009. Stylet penetration behavior resulting in inoculation of beet severe curly top virus by beet leafhopper, *Circulifer tenellus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 130:130-137.
- Tjallingii WF. 1978. Electronic recording of plant penetration behaviour by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 24:721-730.
- Tjallingii WF. 1985a. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38:177-186.
- Tjallingii WF. 1985b. Membrane potentials as an indication for plant cell penetration by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38:187-193.
- Tjallingii WF. 1988. Electrical recording of stylet penetration activities. *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. Vol. 2B edited by AKMinks & PHarrewijn. pp. 95-108. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Velusamy R, Heinrichs EA. 1986. Electronic monitoring of feeding behavior of *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) on resistant and susceptible rice cultivars. *Environmental Entomology* 15:678-682.
- Yang JO, Kim EH, Yoon CM, Ahn KS, Kim GH. 2009. Comparison of Feeding Behavior of B and Q biotypes of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) against Red Peeper and Tomato Varieties. *Korean Journal of Applied Entomology* 48:179-188. [in Korean]
- Youn YN, Backus EA, Serikawa RH, Stelinski LL. 2011. Correlation of an electrical penetration graph waveform with walking by Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae). *Florida Entomologist* 94:1084-1087.
- Youn YN, Chang YD. 1993. Electrical feeding patterns and stylet movement of rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera), in the rice tissues. *Korean Journal of Applied Entomology* 32:208-217. [in Korean]
- Youn YN. 1998. Electrically recorded feeding behavior of *Nephotettix cincticeps*. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 1:147-161.