

EPG 技术在昆虫学研究中的应用及进展

罗 晨¹, 岳 梅^{1,2}, 徐洪富^{2*}, 张芝利¹

(1. 北京市农林科学院植保环保所, 北京 100089; 2. 山东农业大学植物保护学院昆虫系, 山东泰安 271018)

摘要: 刺吸行为电导图 (electrical penetration graph, EPG) 技术在植食性刺吸式昆虫 (如蚜虫、粉虱、叶蝉和蓟马等) 研究中的应用日益深入, 尤其是对蚜虫和粉虱的研究, 已涉及寄主专化性、植物的抗虫机制以及病毒传播等领域。该文从蚜虫和粉虱等典型的刺吸式昆虫入手, 介绍 EPG 技术的研究进展和应用前景。

关键词: 刺吸式昆虫; 刺吸行为电导图; 蚜虫; 粉虱; 寄主专化性; 传毒; 植物抗性

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2005)03-0437-07

Application of electrical penetration graph (EPG) in entomological studies and new findings

LUO Chen¹, YUE Mei^{1,2}, XU Hong-Fu^{2*}, ZHANG Zhi-Li¹ (1. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100089, China; 2. Department of Entomology, Institute of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong, 271018, China)

Abstract: The electrical penetration graph (EPG) technology is more and more widely used in studying piercing sucking insects, such as aphid, whitefly, leafhopper and thrips. Especially for aphid and whitefly, it has been adopted to study host speciality, plant resistance and virus transmission. We reviewed the research progress and application prospects of EPG through examples of typical piercing sucking insects.

Key words: Piercing sucking insect; EPG; aphid; whitefly; host speciality; virus transmission; plant resistance

刺吸行为电导图 (electrical penetration graph, EPG) 技术是一种用于研究植食性刺吸式口器昆虫在寄主植物上刺探和取食行为的电生理技术。其原型是美国加利福尼亚大学的 McLean 和 Kinsey (1964) 设计的蚜虫取食监测系统, 后来随着应用领域的不断拓宽, 这一技术在实践中得到了多次改进。Tjallingii (1978) 采用直流回路系统, 并用了高值的输入阻抗, 使仪器能输出更加准确、细致的波谱。而 20 世纪 80 年代中期, EPG 技术与计算机联用, 明显地提高了分析效率。目前, 绝大多数的 EPG 研究已不再限于建立不同种昆虫的刺探、取食行为波形, 而是建立在波形基础上的刺吸式口器昆虫对寄主植物的选择性、昆虫传播植物病毒的机制和植物的抗虫机制以及内吸性农药的测定等行为生态学领域, 并已成为昆虫生理学研究的热点之一。研究对象也已由过去的以蚜虫为主扩展到包括粉虱、叶蝉、蓟马等在内的绝大

多数刺吸式昆虫。

1 蚜虫 EPG 技术研究概况

EPG 技术最早用于蚜虫取食行为的研究, 同时对蚜虫的研究也最深入和广泛。关于蚜虫的刺吸波形图谱及 EPG 技术原理, 姜永幸和郭予元 (1994)、严福顺 (1995) 及雷宏和徐汝梅 (1996) 的文章中已有详细介绍。

1.1 蚜虫刺吸波形的认定

早期的关于蚜虫的 EPG 研究, 主要是建立蚜虫的取食行为与 EPG 波形的对应关系和对波形的分析。McLean 和 Kinsey (1965, 1967, 1968) 建立了蚜虫的取食和分泌唾液的波形记录, 及豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 取食刺吸行为与电子记录波形的对应关系, 后来又观察了温度对刺吸行为的影响。

基金项目: 国家重点基础研究发展规划“973”项目 (G2002B111400); 北京市自然科学基金项目 (6022007); 北京市科技新星项目 (H02081350130)
作者简介: 罗晨, 女, 1970 年 11 月生, 湖北人, 博士, 副研究员, 研究方向为害虫综合治理, E-mail: lc1010@263.net

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: hfXu@sdau.edu.cn

收稿日期 Received: 2004-06-01; 接受日期 Accepted: 2004-08-04

Tjallingii (1978, 1985a, 1985b)建立了蚜虫穿刺行为的波形记录,发现 A 波、B 波和 C 波与分泌唾液有关,而 D 波与吸食有关,后来又对 EPG 电路和电位下降波形 (potential drops, pd)做了全面深入的研究。Mentink 等(1984)利用口针切割技术研究了寄主植物的抗性。Kimmins 和 Tjallingii(1985)在对甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* (L.)的研究中,将 EPG 与电镜技术结合,将蚜虫的口针切除,发现只有发生韧皮部的波形 (E 波)后切断口针才会有汁液流出,并从显微照片上看出,口针顶端已经刺穿筛管的原生质膜和细胞内腔;其中 E 波和 pd 波电势水平较低,反映了细胞膜内外的电势差,是 2 个关键的波形;pd 波持续时间短,一般在 1 min 之内,与传播非持久性病毒有关,而 E 波持续时间少则几分钟,多则几个小时,它反映了口针刺吸韧皮部筛管的过程,E 波又可以分为 2 个亚波, E₁ 波和 E₂ 波, E₁ 波表示昆虫分泌水溶性唾液, E₂ 波则表示在韧皮部被动吸食。一般认为, E₂ 波时间超过 10 min 即为在韧皮部持续吸食。

1.2 蚜虫寄主选择及寄主适应性

虽然昆虫的视觉和嗅觉对选择寄主植物有一定的影响,但昆虫落到植物上后,口针所探测到的各种信息,包括叶表和叶组织内部的物理、化学信息,对最终决定是否取食该植物具有重要的作用。从叶表到韧皮部,昆虫的感受器可以探测到各种不同的化学信息,导致不同的取食反应。如叶表的糖和生物碱,叶肉的多糖和 pH 梯度以及韧皮部的氨基酸、蛋白质、碳水化合物、次生物质还有叶肉的结构对昆虫接受寄主均有重要作用 (Lei and Xu, 1995)。

1.2.1 蚜虫在寄主植物和非寄主植物上刺吸行为的差异

韩心丽和严福顺(1995)研究了大豆蚜 *Aphis glycines* 在寄主和非寄主植物上的口针刺吸行为,结果表明,大豆蚜在寄主大豆的韧皮部取食时间长,而在非寄主植物棉花、黄瓜和丝瓜上韧皮部取食时间甚短或根本未取食。Han 和 Cher(2000)研究发现茶蚜 *Toxoptera aurantii* 在茶树韧皮部内分泌唾液和取食的时间远比在大豆和小麦上长,而 np 波(非刺探波形)比大豆和小麦的短。

1.2.2 蚜虫在寄主植物不同部位刺吸波形的差异

蚜虫在寄主植物不同部位刺吸波形存在很大差异,可以解释蚜虫在植株上空间生态位的变异。已有研究表明,植物次生物质的分布是蚜虫选择取食部位的重要决定因素。Gabrys 等(1997)研究了无翅甘蓝蚜在老叶、嫩叶、成熟叶和茎上的刺吸行为波形,发现茎和叶片的波形存在差别,并由此推测茎的表皮

层比叶片的表皮层适合取食,而叶肉和维管束细胞却是叶片的更适合取食部位,至于韧皮部,两者似乎没有太大区别;分析芥子油苷含量时发现植物的上述四部分都含有白芥子苷、丁烯芥子苷和金莲葡糖硫苷,但对于这些芥子油苷的具体部位以及对蚜虫取食所起的作用尚不清楚。阎凤鸣(2000)选择芥菜三个部位即新出完全叶(第 7 片)的叶片、叶柄和花茎进行取食行为记录和化学分析,同时用高压液相色谱分析芥菜相应部位的芥子油苷含量,据此分析芥子油苷在甘蓝蚜对寄主部位偏好行为中的作用。结果表明,相对于其他两个部位,甘蓝蚜的口针在花茎上用较少的刺探次数和较短的时间到达韧皮部;一旦口针进入韧皮部持续吸食阶段,蚜虫在三个部位的取食行为没有太大的差异;在花茎的表皮和皮层中测定到较高含量的白芥子苷,因此证明白芥子苷是甘蓝蚜寄主部位选择的关键信号化学物质或取食促进剂。对于没有检测到的丁烯芥子苷和金莲葡糖硫苷,可能是由于芥子油苷的组成和含量随植物的株龄不断变化的缘故,所以,今后的研究工作应当记录不同时期的 EPG 行为和芥子油苷化学分析,全面了解其在蚜虫对寄主部位选择中所起的作用。

1.2.3 多寄主蚜虫在寄主选择过程中刺吸波形的比较

蚜虫在寄主间的转移,不仅可造成多种作物受害,而且使病毒病得以传播,从而造成严重的间接损失。

甘蓝蚜有多种寄主,且其寄主有不同级别的适应性,分为永久性的寄主、偶然性的寄主和非寄主。应用 EPG 技术研究甘蓝蚜在不同级别寄主上的行为差异时发现,在非寄主植物上没有记录到蚜虫在韧皮部取食的波形;在偶然性的 4 种寄主植物上,在其中 2 种植物上蚜虫口针刺入时受阻,在韧皮部吸食的时间短或者根本没有吸食,并且以分泌唾液为主,而在另外 2 种植物上蚜虫在寻找韧皮部时没有受阻,但是在到达韧皮部后要花费很长时间才开始取食,分泌唾液时间占据在韧皮部取食总时间的 20% ~ 30%,表明韧皮部存在抗性因子。这一研究结果表明植物种类不同,阻碍昆虫刺吸因子存在的部位不同,可以导致植物抗性的级别不同 (Gabrys and Pawluk, 1999)。

棉花上生长的棉蚜 *Aphis gossypii* 对棉花、西葫芦和西瓜叶片均具有强选择性,而对黄瓜和南瓜叶片的选择性弱。棉花上的棉蚜转到黄瓜叶片后,寻食和刺探的时间占整个处理时间的 95% 以上,口针到达韧皮部的次数少、持续时间很短。西瓜、南瓜和

黄瓜上生长的棉蚜对其原寄主选择性强,而对棉花选择性弱。棉蚜在广泛的寄主间存在寄主专化型,这种专化型产生与棉蚜对寄主植物的选择、取食行为及对寄主植物的适合度相关,但是否具遗传特性需进一步研究(刘向东等,2002b,2002c)。而关于昆虫寄主专化型的产生也有人认为是因为昆虫的神经系统简单,不能识别更多的寄主,所以导致了它们的专化性(Tosh *et al.*, 2003)。王咏妙等(2004)用 EPG 对棉花蚜型和甜瓜蚜型蚜虫口针的刺吸行为进行比较研究,证明了其间存在差异。

1.3 EPG 技术在植物抗蚜性研究中的应用

EPG 技术的应用之一就是通过比较昆虫在不同抗性品种上的刺探和取食行为,从而确定抗性因子存在的部位,继而运用其他化学分析手段,则可能确定抗性因子的化学成分;另一方面,EPG 技术也可作为快速筛选抗性植物的一种生测手段(雷宏和徐汝梅,1996)。E2 波和 np 波是抗蚜的重要标志。如果出现较多短暂的不连续口针刺探、长时间的路径刺探以及长时间的非取食活动,可推断抗性因子存在于植物表面/表皮层和叶肉层,如果出现很长时间的唾液分泌,较短时间甚至没有韧皮部取食,可推断抗性因子存在于韧皮部。抗性品种对降低蚜虫种群有很大的作用(Klingler *et al.*, 1998)。

植物对蚜虫取食的适合度主要与植物表面的理化特性及维管液的营养成分有关(刘勇,2001)。韩文智(1990)研究了豆蚜 *Aphis craccivora* 在扁豆上的取食行为,结果表明紫色扁豆的抗性显著地大于绿色扁豆,分离、提纯紫色扁豆的红色色素作生物测定,也证明该色素为抗蚜的物质基础。棉蚜在转 *Bt* 和 *CpTI* 基因的双价棉上的内禀增长率显著低于转 *Bt* 基因棉及常规棉,表现出明显的抗蚜性。棉蚜在转 *Bt* 棉和双价棉上的取食行为存在显著差异:棉蚜在转 *Bt* 棉上的寻食和口针在叶肉细胞外的运动时间均短于双价棉上的,而口针在韧皮部筛管内分泌唾液和吸取植株养分的时间却显著长于双价棉上的,可能是转双价基因棉中可溶性糖及蛋白质等含量较少和质量较差,也可能是豇豆胰蛋白酶抑制剂的存在,以及叶片结构会对取食产生影响(刘向东等,2002a)。

蚜虫取食植物后,其刺吸电波及植物组织超微结构和韧皮液成分均有变化,且抗性品种和感性品种存在明显差异(陈巨莲,2001)。感蚜品种受害后体内的蚜虫必需氨基酸水平提高,从而提高了蚜虫吸食的营养水平,而抗蚜品种无此现象。比较抗性

品种和感性品种上同一种蚜虫的定居和生殖行为,发现 48 h 的接种诱发了抗性品种的抗性。抗性品种经接种后定居的蚜虫明显少于在未接种的植物上定居的蚜虫数量,说明了接种使其对蚜虫的抗性增强。而在感性品种上,接种后对蚜虫的定居无害反而轻微地提高了蚜虫的产卵量。EPG 记录显示,在感性品种上接种蚜虫后提高了各个参数的值,使寄主的适合度提高,则蚜虫分泌唾液减少,取食量增加。而在抗性植物上接种蚜虫后,蚜虫在韧皮部取食的时间是未接种蚜虫时的 40%,而且口针到达韧皮部的时间也明显延长,表明在韧皮部外也存在着诱导抗性(Sauge *et al.*, 2002)。

1.4 植物次生物质对蚜虫刺吸电波的影响

在植物体内除了水、无机盐、糖类、脂类、蛋白质和核酸等物质外,还有多种其他的有机物质,如苷类、有机酸、丹宁、生物碱、香豆素、木脂类和萜醌等。这些物质与植物正常的生长发育没有直接关系,通常认为是次级代谢产物,简称次生物质(覃伟权等,2002)。这些物质多数是从抗蚜植物中经生化测定和分离得到的,将其添加到人工饲料中以确定是否对蚜虫有毒性(或者为取食抑制剂)。借助 EPG 技术可以进一步证明其对蚜虫取食行为的影响(陈巨莲,2001)。

用 EPG 技术研究甲氧酚咖啡酸、阿魏酸、芥子酸和 7-羟-6-甲氧香豆素对麦长管蚜刺吸取食行为的影响,结果表明:这些化学物质可降低蚜虫在韧皮液的吸取和在筛管分子中的唾液分泌历期,使早期刺探路径过程延长,短暂不连续刺探次数增加而总刺探时间缩短;由此推测这几类甲氧酚类均为抗蚜因子,可能存在于筛管以外的各类活细胞中(Leszczynski *et al.*, 1997)。姜永幸(1994)研究证明与棉酚相比,单宁对棉蚜生存、发育历期及生殖力等方面的影响更大,是棉花抗生性的主要次生代谢物质。单宁酸在 0.03% 以上浓度可使麦长管蚜 *Macrosiphum avenae* (Fabricius) 及禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) 的 np 波形比例显著增加,路径波形、唾液分泌波形及吸食波形的比例均显著低于对照,表明单宁酸对麦蚜具有强的拒刺探和拒食作用,同样,总酚(没食子酸)对两种麦蚜也具有强的拒刺探和拒食作用,但抑制作用的强度比单宁酸稍弱一点(陈巨莲,2001)。

将茉莉酸和芳樟醇等挥发性物质喷洒在小麦或茶苗上,可诱导寄主植物产生抗性,对蚜虫刺吸行为有不利影响。麦长管蚜和禾谷缢管蚜在茉莉酸诱导

的小麦品种郑州 891 上,取食行为发生明显改变。 n_p 波次数和历时显著增加, E_1 和 E_2 波历时明显缩短,首次出现 E_1 波时间显著延长以及口针在细胞间穿刺频率明显升高等主要变化,说明经茉莉酸诱导后,郑州 891 的取食适合度降低,其机理与茉莉酸诱导产生挥发性的蚜虫取食拒避剂和诱导维管液营养成分改变有关(刘勇, 2001)。

1.5 用 EPG 技术测定蚜虫传毒过程

蚜虫是传播植物病毒的重要介体。蚜虫取食波形 E 波主要与传播持久性病毒相关,而非持久性病毒的传播主要与 pd 波有关。由于蚜虫传毒时必须将病毒分泌到活细胞内病毒才能存活,因此穿刺细胞的 pd 波形对传毒尤为重要,研究工作也多集中于对 pd 波的分析。 pd 波的发生频率与获得传播非持久性病毒效率呈正相关。棉蚜获得黄瓜花叶病毒需要 pd 波的发生,它的获毒效率与穿刺病株细胞膜的次数呈正相关。棉蚜的获毒发生在 pd 波的 II-3 阶段,与棉蚜主动吸食植物细胞汁液的活动相关,这支持了蚜虫获毒的“吸入假说”(张鹏飞等, 2001)。王斌等(2003)采用棉蚜-甜瓜-黄瓜花叶病毒体系,研究棉蚜获毒后在空气中禁食对其保持并传播黄瓜花叶病毒的影响。表明获毒后的禁食时间与棉蚜传毒效率呈负相关。禁食处理没有显著影响 pd 波数目及穿刺过程中出现的第一个 pd 波形前穿刺时间这两个重要指标,但禁食处理能引起 pd 波的两个亚波形 pd II-1 和 pd II-2 持续时间的显著缩短。进一步分析未禁食棉蚜传毒作用与 pd 亚波形的关系,显示传毒可能与 pd II-2 的持续时间相关($P = 0.06$)。因此, pd II-2 的持续时间可能是与棉蚜传毒相关的一个行为指标。另外也有人以传播相应病毒作标记,鉴定细胞内 pd 波的亚波形与蚜虫的行为相关性(陈巨莲, 2001)。

1.6 用 EPG 技术测定内吸性农药的效果

矿物油能通过增加刺探时间,降低韧皮部取食时间来阻止桃蚜在辣椒上对马铃薯 Y 病毒的传播(姜永幸, 1994)。Pymetrozine 是一种嘧啶甲亚胺复合物,它能干扰蚜虫取食行为的神经调控,使蚜虫在药剂处理过的植物上最终停止取食,EPG 波形则出现变形,因此蚜虫看上去像是饥饿致死(Harrewijn, 1997)。

2 EPG 技术在粉虱取食行为研究中的应用

对粉虱的研究起步较晚,但是近年来关于粉虱

的 EPG 研究日益增多。粉虱刺吸波形与蚜虫相似。

2.1 温室粉虱的 EPG 研究

Janssen 等(1989)使用 DC-EPG 和透射电镜(transmission electron microscopy, TEM)研究温室粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood)取食部位的选择和口针活动。共记录到 5 种特定组织的波形(1)叶表面(2)细胞间穿刺和唾液鞘形成(3)韧皮部穿刺和吸食(4)细胞穿刺(5)木质部。通常到达韧皮部需要 1.5 h,接近叶表的非原质体成分可能在取食选择中起到主要作用。

温室粉虱若虫与成虫的波形有所差异,若虫有 3 种波形,路径波 C 和 2 种在韧皮部取食的波形,即高频的 H 波和低频的 L 波。C 波主要出现在 1 龄若虫的爬行阶段,若虫在脱皮过程中和脱皮后口针收回,每一龄的若虫需要再将口针重新刺入韧皮部。蜜露的产生存在时滞现象,可能与若虫的消化或排空肠道内的蜜露有关(Lei *et al.*, 1996)。在成虫, A 波、C 波分别代表刺探的开始和进行过程;F 波代表刺探过程中遇到机械障碍;G 波表示吸食木质部导管汁液;E(pd)1 和 E(pd)2 分别表示与取食韧皮部筛管汁液有关的两种行为;粉虱的产卵波形分为两种亚波,分别由 Ovi I 和 Ovi II 表示,各自代表产卵时的两种行为:产卵器接触并划破叶表皮及卵柄插入叶组织(雷宏和徐汝梅, 1998)。

在使用 EPG 技术研究温室粉虱刺吸和取食过程与寄主植物的互动关系中发现,温室粉虱在适合的寄主植物上比在不适合的寄主植物上刺吸的次数少但是时间长,波形不仅与寄主植物有关,还与粉虱的来源有关(Lei *et al.*, 1998)。对温室粉虱在非寄主植物甜椒与适宜寄主植物的比较研究发现,粉虱在甜椒上前期刺探波很多,路径刺探历期长,无韧皮部吸食的比例高,表明非寄主植物表皮或叶肉不存在不利于粉虱取食的因子,并且可根据抗性因子存在的位点将植物的抗性分为不同的种类(Lei *et al.*, 1999)。

2.2 烟粉虱刺吸波形的研究

Johnson 和 Walker(1999)比较了 B 型烟粉虱雌成虫与蚜虫 pd 波的差异,发现了几点不同(1)粉虱的 pd 波在口针刺探时不经常发生;(2)在刺探时不会早发生;(3)刺探小于 1 min 时不会发生。在 C 波发生之前会有一个 pre- pd 波发生。AC-EPG 中的 Pt 波相当于 DC 中的 pd 波,Pt 波包括 Pt_1 、 Pt_2 和 Pt_3 , Pt_1 与 pre- pd 相关, Pt_2 和 Pt_3 与 DC-EPG 的 pd 相关。Jiang 等(2000)使用 EPG 记录烟粉虱取食过程中传

播番茄卷曲黄叶病毒的过程,根据波形将记录分为 4 类:第 1 类只包括 C 波,2.4% 的传毒效率;第 2 类包括口针的行迹和一个 E(pd)1 波,传毒效率为 7.4%;第 3 类包括口针的行迹及一个 E(pd)1 波和 E(pd)2 波,传毒效率为 23.4%;第 4 类包括口针行迹及几个 E(pd)1 波和 E(pd)2 波,传毒效率为 37.5%。使用 Logistic 回归模型确定接种此病毒关系最大的变量,结果表明 E(pd)1 是最重要的;而且,回归分析也表明传毒效率与 E(pd)1 波的总数目和总的历期高度相关。

不同生物型烟粉虱的 EPG 波形也存在差别,B 型和 Q 型在番茄上的取食行为有一些不同,并且与温室粉虱相比,B 型 pd 波时间短,到达韧皮部的时间长,路径复杂,长 pd 波被分为 2 种亚波,在以往的温室粉虱中没有发现这一现象。B 型和 Q 型在一些与韧皮部有关的参数如 E(pd)1、E(pd)2 和 E(pd)3 的总历期与 E(pd)1、E(pd)2 的平均历期存在明显差异,该结论与以往的寄主选择型实验结果一致(Jiang *et al.*, 1999)。

关于寄主植物抗烟粉虱的研究,还发现番茄 *Mi* 基因对烟粉虱的抗性,烟粉虱在带有这种基因的番茄上的适应性和繁殖力都较低,*Mi* 基因可以调节局部抗性。EPG 记录显示烟粉虱在含有 *Mi* 基因和不含 *Mi* 基因的番茄上的波形有显著差异,这些差异主要与植物表皮和叶肉组织有关,而与韧皮部有关的参数,如韧皮部取食总时间,在筛管内分泌唾液和取食的时间两者没有明显的区别,因此,抗性基因很可能存在于叶表(Jiang *et al.*, 2001)。

使用 AC-EPG 记录 B 型烟粉虱的取食行为,发现下唇的缩短长度与口针进入植物组织的长度一致。结合高放大率录像机,并使用一种分屏装置,可在同一屏幕上同时看到粉虱下唇和 EPG 波形,经回放,下唇长度的改变可以被测定并与特定的 EPG 波形相结合,因此某一特定的波形发生时,口针进入植物组织的长度就可以被测量出来。在 St 波(相当于 DC-EPG 中的路径波 C)中,口针穿刺的速率与出现电压峰的频率呈显著正相关($r^2 = 0.33$),口针穿刺的长度与电压水平呈显著正相关($r^2 = 0.43$)。在 LF 波(未知行为)和 HF 波(韧皮部阶段),没有发现口针的推进。St 波中电压的偶然下降是因为口针的收回,精确度达 99%(Jiang and Walker, 2001)。

2.3 桑粉虱刺吸波形的研究

Walker(1987)观察了桑粉虱 *Parabemisia myricae* (Kuwana)在桑树叶片上刺探和产卵行为的差别,发

现在叶表就出现了行为差别,92% 的粉虱在接触到嫩叶后开始穿刺,但是只有 31% 接触到老叶后穿刺。从初刺探的时间上看,与嫩叶上初刺探大于 2 min 相比,老叶上没有超过 40 s 的,并且有一半的粉虱初刺探的时间不到 8 s。刺探与叶表角质层的厚度有关,在粉虱喙的顶端有 7 对感受器,在叶片的选择中起到重要的作用。产卵仅发生在嫩叶上,有一半的产卵在刺探开始后 1 min 发生,而不是在到达韧皮部后才发生。

3 其他刺吸式昆虫的 EPG 研究概况

EPG 技术还用于叶蝉和蓟马的研究。黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 自由选择时,往往选择叶片,也有一些选择叶鞘,比例为 4:1。在叶片上,黑尾叶蝉直接刺吸叶脉;而在叶鞘上,主要刺吸近轴的表皮(31%)和边缘的维管束(41%),很少有直接刺入叶脉的,也不直接接近维管束。为了使 EPG 波形和昆虫的口针刺吸联系起来,将叶片和叶鞘划分为几个部分进行分析,在叶片和叶鞘上 S 波为口针在表皮和软组织刺吸,O 波为在维管束外的空隙或其他部位刺吸,在叶鞘上,X 波代表在木质部取食,Ph 波代表在韧皮部;在叶片上,很多情况下都是 XP 波,代表在维管束刺吸,没有发现韧皮部和木质部的刺吸。与蜜露钟联合使用,叶鞘木质部取食后将伴随着大量的蜜露产生(Young, 1998)。

苜蓿蓟马 *Frankliniella occidentalis* (Pergande)取食时对植物造成危害,并且这种蓟马传播番茄斑点枯萎病毒。使用 EPG 记录蓟马在胡椒叶片和在液态食物上的刺吸行为,并且使用高放大倍数的电视将 EPG 波形与昆虫的姿势、头部运动和肌肉收缩联系起来,在液态食物上的刺探波形也被区分出来并且量化。除发现了 P 波、Q 波、R 波这些已经记录的波形外,还发现了一种新的波形 S 波。P 波是上颚的穿刺,Q 波是上颌骨,R 波是细胞物质的摄取,S 波没有和任何行为联系起来。在胡椒叶片上取食危害的组织学研究显示蓟马的每一次穿刺都要从细胞内吸收物质(Kindt *et al.*, 2003)。

4 EPG 技术存在的不足及应用前景

由于金属丝限制了昆虫的活动,有时会导致 EPG 波形不能正确反映自然状态下昆虫与寄主植物的相互活动(Caillaud, 1999)。EPG 结果需要有自由

活动昆虫的数据加以补充才能更加准确(Prado and Tjallingii, 1999)。因此, EPG 研究必须借助其他研究方法, 才能更准确有效地揭示刺探电位波形与昆虫刺探、取食行为之间的对应关系。借助的方法有组织学技术、蜜露化学成分分析、生物染色液处理植物根系、观察植物表面残留口针中是否有汁液溢出、直接观察人工食物中口针的行踪及直接观察昆虫口针在植物组织中的行踪和利用放射性同位素技术等(陈建明等 2002)。

EPG 技术使我们了解到昆虫口针在植物体内的位置以及发生的各种行为过程, 目前已成功应用于 50 多种昆虫的刺探和取食行为研究。随着 EPG 技术的不断完善并辅以更多的其他研究方法, 有望在植物的抗虫性、昆虫的获毒及传毒、各种防治措施等方面取得更大的研究成果。

致谢 北京大学生命科学学院阎凤鸣副教授为本文提出了宝贵的修改意见, 特此致谢!

参 考 文 献 (References)

- Caillaud MC, 1999. Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 91: 227–232.
- Chen JL, 2001. The Biochemical Mechanism of Wheat Resistance to Aphids and G Protein Expression in Insect Cell Lines, Purification and Activity Assays. Doctoral Dissertation, Chinese Academy of Agricultural Sciences. 12–20. [陈巨莲, 2001. 小麦抗蚜生化机理和 G 蛋白在离体昆虫细胞中表达、纯化及活性测定. 中国农业科学院博士学位论文. 12–20]
- Chen JM, Yu XP, Cheng JA, Lu ZX, Zheng XS, Xu HX, 2002. Principle and application of electronic monitoring system: an effective and quantitative method in the study of probing and feeding behaviors of piercing sucking insects. *Acta Agric. Zhejiangensis*, 14(4): 237–243. [陈建明, 俞晓平, 程家安, 吕仲贤, 郑许松, 徐红星, 2002. 定量研究刺吸式昆虫取食行为的有效方法——电子取食监测仪的原理和应用技术. 浙江农业学报, 14(4): 237–243]
- Gabrys B, Pawluk M, 1999. Acceptability of different species of Brassicaceae as hosts for the cabbage aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 91: 105–109.
- 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.
- Han BY, Chen ZM, 2000. Difference in probing behaviour of tea aphid on vegetative parts of tea plant and non-host plants. *Entomol. Sin.*, 7(4): 337–343.
- Han WZ, 1990. Feeding behaviour of the cowpea aphid *Aphis craccivora* Koch on the resistant and susceptible lablab beans. *Acta Entomol. Sin.*, 33(1): 28–34. [韩文智, 1990. 豆蚜在不同品种扁豆上的取食行为. 昆虫学报, 33(1): 28–34]
- Han XL, Yan FS, 1995. Stylet penetration behaviour of soybean aphid, *Aphis glycines*, on host and non-host plants. *Acta Entomol. Sin.*, 38(3): 278–283. [韩心丽, 严福顺, 1995. 大豆蚜在寄主与非寄主植物上的口针刺吸行为. 昆虫学报, 38(3): 278–283]
- Harrewijn P, Kayser H, 1997. Pymetrozine, a fast-acting and selective inhibitor of aphid feeding. In-situ studies with electronic monitoring of feeding behaviour. *Pestic. Sci.*, 49(2): 130–140.
- Janssen JAM, Tjallingii WF, van Lenteren JC, 1989. Electrical recording and ultrastructure of stylet penetration by the greenhouse whitefly. *Entomol. Exp. Appl.*, 52: 69–81.
- Jiang YX, 1994. The Feeding Behaviour of Cotton Aphid and the Physiological and Biochemical Resistance Mechanism of Cotton to Cotton Aphid. Doctoral Dissertation, Chinese Academy of Agricultural Sciences. 49. [姜永幸, 1994. 棉蚜的取食行为及棉花抗蚜的生理生化机制. 中国农业科学院博士论文. 49]
- 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, Guo YY, 1994. Application of EPG studies on piercing sucking insects' feeding behaviour. *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]
- 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.
- Jiang YX, Nombela G, Muniz M, 2001. Analysis by DC-EPG of the resistance to *Bemisia tabaci* on a Mi-tomato line. *Entomol. Exp. Appl.*, 99: 295–302.
- Jiang YX, Walker GP, 2001. Pathway phase waveform characteristics correlated with length and rate of stylet advancement and partial stylet withdrawal in AC electrical penetration graphs of adult whiteflies. *Entomol. Exp. Appl.*, 101: 233–246.
- 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.
- Kimmins FM, Tjallingii WF, 1985. Ultrastructure of sieve element penetration by aphid stylets during electrical recording. *Entomol. Exp. Appl.*, 39: 135–141.
- Kindt F, Joosten NN, Peters D, Tjallingii WF, 2003. Characterisation of the feeding behavior of western flower thrips in terms of electrical penetration graph (EPG) waveforms. *J. Insect Physiol.*, 49: 183–191.
- Klingler J, Powell G, Thompson GA, Isaacs R, 1998. Phloem specific aphid resistance in *Cucumis melo* line AR5: effects on feeding behavior and performance of *Aphis gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.*, 86: 79–88.
- Lei H, Tjallingii WF, van Lenteren JC, 1998. Probing and feeding characteristics of the greenhouse whitefly in association with host-plant acceptance and whitefly strains. *Entomol. Exp. Appl.*, 88: 73–80.
- Lei H, Tjallingii WF, van Lenteren JC, Xu RM, 1996. Stylet penetration by larvae of the greenhouse whitefly on cucumber. *Entomol. Exp. Appl.*, 79: 77–84.

- Lei H, van Lenteren JC, Tjallingii WF, 1999. Analysis of resistance in tomato and sweet pepper against the greenhouse whitefly using electrically monitored and visually observed probing and feeding behaviour. *Entomol. Exp. Appl.*, 92: 299–309.
- Lei H, Xu RM, 1995. Cellular and chemical sampling during phloem finding and host-plant acceptance by homopteran insects. *Entomol. Sin.*, 2(2): 145–162.
- Lei H, Xu RM, 1996. EPG: an effective method to study the probing behavior of plant depending and piercing sucking insects. *Entomol. 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 Entomol. Sin.*, 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]
- Leszczynski B, Urbanska A, rozbicka B, Matok H, 1997. Application of EPG in determination of cereal resistance to aphid. *Prog. Plant Protection*, 37(2): 40–43.
- Liu XD, Zhai BP, Zhang XX, Cui JJ, 2002a. The effect of transgenic cotton on fecundity and feeding behavior of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). *J. Nanjing Agric. Univ.*, 25(3): 27–30. [刘向东, 翟保平, 张孝羲, 崔金杰, 2002a. 转基因棉对棉蚜繁殖与取食行为的影响. *南京农业大学学报*, 25(3): 27–30]
- Liu XD, Zhang LJ, Zhang XX, Zhai BP, 2002b. Studies on cotton aphid *Aphis gossypii* selectivity to host and its host-type. *Acta Ecol. Sin.*, 22(8): 1282–1285. [刘向东, 张立建, 张孝羲, 翟保平, 2002b. 棉蚜对寄主的选择及寄主专化型研究. *生态学报*, 22(8): 1281–1285]
- Liu XD, Zhang XX, Zhai BP, 2002c. The EPG recording of feeding behavior of *Aphis gossypii* after intertransforming between cotton and cucurbits. *Cotton Sci.*, 14(1): 33–35. [刘向东, 张孝羲, 翟保平, 2002c. 棉花和瓜类上棉蚜互相转换后取食行为的 EPG 研究. *棉花学报*, 14(1): 33–35]
- Liu Y, 2001. Studies on Wheat Plant-Wheat Aphid-Natural Enemy Interactions. Doctoral Dissertation, Zhejiang University. 86–93. [刘勇, 2001. 小麦-麦蚜-天敌互作关系研究. *浙江大学博士学位论文*. 86–93]
- McLean DL, Kinsey MG, 1964. A technique for electronically recording of aphid feeding and salivation. *Nature*, 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 behaviour of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. I. Definitive correlation of electronically recorded waveforms with aphid probing activities. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 60: 400–406.
- McLean DL, Kinsey MG, 1968. Probing behaviour of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. III. Effect of temperature differences on certain probing activities. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 61: 927–933.
- Mentink PJM, Kimmins FM, Harrewijn P, Dieleman FL, Tjallingii WF, van Rheeën B, Eenink AH, 1984. Electrical penetration graphs combined with stylet cutting in the study of host plant resistance to aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 36: 210–213.
- Prado E, Tjallingii WF, 1999. Effects of experimental stress factors on probing behavior by aphid. *Entomol. Exp. Appl.*, 90: 289–300.
- Sauge MH, Lacroze JP, Poessel JL, Pascal T, Kervella J, 2002. Induced resistance by *Myzus persicae* in the peach cultivar 'Rubira'. *Entomol. Exp. Appl.*, 102: 29–37.
- Tan WQ, Peng ZQ, Liu JN, 2002. Research of plant secondary chemicals. *Chin. J. Tropical Agric.*, 22(6): 8–16. [覃伟权, 彭正强, 刘济宁, 2002. 植物次生物质研究进展. *热带农业科学*, 22(6): 8–16]
- Tjallingii WF, 1978. Electronic recording of penetration behaviour by aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 24: 721–730.
- Tjallingii WF, 1985a. Electrical nature of recorded signals during stylet penetration by aphids. *Entomol. Exp. Appl.*, 38: 177–186.
- Tjallingii WF, 1985b. Membrane potentials as an indication for plant cell penetration by aphid stylet. *Entomol. Exp. Appl.*, 38: 187–193.
- Tosh CR, Powell G, Hardie J, 2003. Decision making by generalist and specialist aphids with the same genotype. *J. Insect Physiol.*, 49: 659–669.
- Walker GP, 1987. Probing and oviposition behavior of the bayberry whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) on young and mature lemon leaves. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 80: 524–529.
- Wang B, Chen JQ, Zhang PF, Ma L, Wang YM, 2003. Effects of post-acquisition fast on cucumber mosaic virus transmission by the cotton aphid, *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]
- Wang YM, Zhang PF, Chen JQ, 2004. Host-preference biotypes of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover and the behavioral mechanism in their formation. *Acta Entomol. Sin.*, 47(6): 760–767. [王咏妙, 张鹏飞, 陈建群, 2004. 棉蚜寄主专化型及其形成的行为机理. *昆虫学报*, 47(6): 760–767]
- Yan FM, 2000. Role of glucosinolates in the host plant part preferences by the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Acta Entomol. Sin.*, 43(3): 297–304. [阎凤鸣, 2000. 芥子油苷在甘蓝蚜寄主部位选择行为中的作用. *昆虫学报*, 43(3): 297–304]
- Yan FS, 1995. The probing movement and expression and track research method on the stylet of aphid. *Chin. J. Zool.*, 30(3): 40–44. [严福顺, 1995. 蚜虫口针的刺探行迹和跟踪研究方法. *动物学杂志*, 30(3): 40–44]
- Young NY, 1998. Electrically recorded feeding behavior of *Nephotettix cincticeps*. *J. Asia-Pacif. Entomol.*, 1(2): 147–161.
- 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]