



河南省科技著作出版资助项目

昆虫刺吸电位技术 及其应用

Insect Electrical Penetration Graph
and Its Applications

闫凤鸣 王满园 主编



中原出版传媒集团
大地传媒

河南科学技术出版社

河南省科技著作出版资助项目

昆虫刺吸电位技术 及其应用

闫凤鸣 王满国 主编



河南科学技术出版社

· 郑州 ·

内容提要

本书系统介绍了昆虫刺吸电位技术（EPG）的原理和应用，分为“原理篇”“实验篇”和“应用篇”三大部分。“原理篇”介绍刺吸电位技术的历史，概述刺吸式昆虫的取食行为和传毒机制，译述刺吸电位技术的原理和波形的生物学意义等；“实验篇”详细介绍实验的具体步骤，包括实验准备、实验过程、数据分析、软件使用、注意事项、常见问题处理等；“应用篇”是我国学者利用 EPG 在昆虫与植物的关系、植物抗性机制、传毒机制，与人工饲料技术结合等方面的研究工作总结。书末附有中、英文名词索引等。

本书可作为高等院校、科研院所的生物学、生态学、植物保护、昆虫学和农学高年级本科生和研究生，以及相关专业科研人员的参考资料和实验指导。

图书在版编目（CIP）数据

昆虫刺吸电位技术及其应用/闫凤鸣，王满国主编. —郑州：河南科学技术出版社，2017. 10

ISBN 978-7-5349-8463-1

I. ①昆… II. ①闫… ②王… III. ①昆虫—研究 IV. ①Q96

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2017）第 018958 号

出版发行：河南科学技术出版社

地址：郑州市经五路 66 号 邮编：450002

电话：(0371) 65737028

网址：www.hnstp.cn

策划编辑：杨秀芳

责任编辑：杨秀芳

责任校对：丁秀荣

封面设计：张伟

版式设计：栾亚平

责任印制：朱飞

印 刷：河南新华印刷集团有限公司

经 销：全国新华书店

幅面尺寸：185 mm×260 mm 印张：17 字数：380 千字

版 次：2017 年 10 月第 1 版 2017 年 10 月第 1 次印刷

定 价：198.00 元

如发现印、装质量问题，影响阅读，请与出版社联系并调换。

《昆虫刺吸电位技术及其应用》编写人员名单

主 编 闫凤鸣 (河南农业大学)

王满国 (华中农业大学)

副主编 罗 岚 (中国科学院动物研究所)

薛 塑 (中央民族大学)

黄 芳 (浙江湖州检验检疫局)

汤清波 (河南农业大学)

编 委 (以姓氏拼音为序)

Elaine A. Backus 岑伊静 陈法军

陈巨莲 何文波 黄翠虹 黄 芳

江守林 李 杰 李静静 刘 芳

刘树生 刘银泉 苗 进 罗 晨

罗 岚 罗孝竹 卢少华 潘建斌

孙 凯 孙 泽 万贵钧 王满国

王雪丽 王 炜 温 娟 吴莉莉

乌天宇 邢玉清 薛 塑 闫凤鸣

杨成良 张振飞 郭军锐

主要参编人员简介

(以姓氏拼音为序)

Elaine A. Backus, 女, 博士, 昆虫学家, 目前在美国农业部农业研究院圣金谷农业科学中心作物病虫害遗传实验室工作。1983年获加州大学戴维斯分校昆虫学博士学位。长期利用 AC-EPG 进行叶蝉等头喙亚目昆虫的取食行为、传播病原机制的研究, 近年来与其他合作者研发 AC-DC EPG 仪器。联系方式: USDA Agricultural Research Service, San Joaquin Valley Agricultural Sciences Center, 9611 So. Riverbend Ave, Parlier, CA 93648, U. S. A. ; e-mail: elaine.backus@ars.usda.gov。

岑伊静 (1966. 11—), 女, 博士, 华南农业大学农学院昆虫学系副教授, 硕士研究生导师。2002年毕业于华南农业大学昆虫生态研究室, 长期从事柑橘害虫研究, 近10年来重点研究柑橘木虱传播黄龙病的机制。联系方式: 广州市天河区五山路483号华南农业大学农学院, 邮编: 510642; e-mail: cenyj@scau.edu.cn。

陈法军 (1974. 05—), 男, 博士, 南京农业大学植物保护学院昆虫学系副主任, 教授、博士生导师。毕业于中国科学院动物研究所, 现主要从事昆虫生态与预测预报, 以及环境昆虫学和气候变化生物学等方面的研究。联系方式: 江苏省南京市卫岗童卫路6号, 南京农业大学植物保护学院, 邮编: 210951; e-mail: fajunchen@njau.edu.cn。

陈巨莲 (1965. 09—), 女, 中国农业科学院植物保护研究所研究员。2001年毕业于中国农业科学院研究生院农业昆虫与害虫防治专业, 获农学博士学位。长期从事小麦害虫生物学、小麦抗蚜及诱导抗蚜生化与分子机制、小麦—麦蚜—天敌互作及协同进化、小麦害虫生态调控技术等研究。联系方式: 北京市海淀区圆明园西路2号, 邮编: 100193; e-mail: jlchen@ippcaas.cn。

黄翠虹 (1979. 01—), 女, 博士, 顺德职业技术学院讲师。毕业于北京大学动物学专业, 现主要从事农业害虫(玉米螟、烟粉虱等)综合防治及L-阿拉伯糖抗虫机制等研究。联系方式: 广东省佛山市大良德胜东路顺德职业技术学院医药卫生学院药学教研室, 邮编: 528333; e-mail: cuihongh@139.com。

黄芳 (1981. 10—), 女, 博士, 湖州检验检疫局副研究员。毕业于浙江大学环境生物学专业, 现主要从事经济作物害虫(小菜蛾、烟粉虱等)综合防治及检疫性昆虫(扶桑绵粉蚧等)的入侵机制等研究。联系方式: 浙江省湖州检验检疫局, 邮编: 313000; e-mail: huangfang_ch@hotmail.com。

刘芳 (1972. 04—), 女, 农学博士, 扬州大学园艺与植物保护学院教授。毕业

于浙江大学农业与生物技术学院，现主要从事昆虫生态和化学生态学等方面的研究。联系方式：扬州市文汇东路 48 号，扬州大学园艺与植物保护学院，邮编：225009；e-mail：liufang@zju.edu.cn。

刘树生（1955.06—），男，博士，浙江大学教授，校学术委员会副主任，“植物保护”一级学科负责人。毕业于澳大利亚国立大学。近年来的研究工作重点为入侵生物学、媒介昆虫—病毒—植物互作、昆虫行为和化学生态学、蔬菜害虫生物防治和综合治理。联系方式：杭州市西湖区余杭塘路 866 号，浙江大学紫金港校区农生环大楼 C 座，邮编：310058；e-mail：shshliu@zju.edu.cn。

刘银泉（1972.02—），男，博士，浙江大学昆虫科学研究所副教授。2009 年毕业于浙江大学农业昆虫与害虫防治专业。主要从事昆虫行为生态与化学生态，蔬菜害虫生物防治，害虫综合治理以及烟粉虱入侵生态学等理论与应用方面的研究工作。联系方式：杭州市西湖区余杭塘路 866 号，浙江大学紫金港校区农生环大楼 C 座，邮编：310058；e-mail：yqliu@zju.edu.cn。

苗进（1977.07—），男，博士，河南省农业科学院植物保护研究所副研究员。2008 年毕业于中国农业科学院研究生院农业昆虫与害虫防治专业，主要从事昆虫行为学、昆虫生态学方面的研究。联系方式：河南省郑州市花园路 116 号，邮编：450002；e-mail：miaojin1977@163.com。

罗晨（1970.10—），女，博士，北京市农林科学院研究员。2006 年获中国农业大学博士学位。主要从事烟粉虱生物型、生物学特性及寄生性天敌等方面的研究。联系方式：北京市海淀区曙光花园中路 9 号植物保护研究所，邮编 100097；e-mail：luochen1010@126.com。

罗岚（1982.01—），女，硕士，中国科学院动物研究所工程师。2004 年获得华中科技大学生物医学工程学士学位。2007 年获得华中科技大学生物物理学硕士学位。主要研究方向为昆虫行为学，昆虫与寄主植物互作，细胞电生理和昆虫电生理，原代细胞培养及细胞系的建立。联系方式：北京市朝阳区北辰西路 1 号院 5 号，邮编：100101；e-mail：luolan@ioz.ac.cn。

潘建斌（1962.04—），男，河南农业大学教授。1982 年毕业于华中师范大学物理系，长期从事智能仪器及农产品加工方面的研究，近年来参与 EPG 仪器改进工作。联系方式：河南省郑州市文化路 95 号河南农业大学理学院，邮编：450002；e-mail：panjb01@163.com。

孙凯（1988.04—），男，硕士。2011 年获得安徽农业大学植物保护学士学位，2014 年获得湖南农业大学农业昆虫与害虫防治硕士学位。2014 年至 2016 年，在中国农业科学院麻类研究所任实习研究员。现在湖南省森林病虫害防治检疫总站工作，主要从事有害生物综合治理。联系方式：湖南省长沙市湘府东路一段 1001 号，邮编：410004，e-mail：sunkai424@foxmail.com。

汤清波（1975.07—），男，河南农业大学教授。2006 年获中科院动物所博士学位，主要从事昆虫与植物关系、昆虫味觉电生理方面的研究。联系方式：河南省郑州市文化路 95 号河南农业大学植物保护学院；邮编：450002；e-mail：qingbotang@126.com。

王满国 (1972.09—), 男, 博士, 华中农业大学教授, 博士生导师; 教育部新世纪优秀人才; 兼任中国昆虫学会常务理事, 湖北省昆虫学会理事长。主要从事昆虫与植物互作、昆虫嗅觉感受机制等方面的研究。联系方式: 湖北省武汉市华中农业大学植物科技学院, 邮编: 430070; e-mail: mqwang@mail.hzau.edu.cn。

王 炜 (1984—), 男, 博士。2009年7月获得湖北民族学院生物工程专业学士学位。2014年7月获得北京林业大学植物学专业博士学位。2014年9月进入中国科学院动物研究所开展博士后研究工作。主要从事昆虫—病毒—植物相互作用的机理研究。e-mail: 031150796@163.com。

吴莉莉 (1977.11—), 女, 河南农业大学副教授。近年来一直从事纳米材料、气敏传感器、信号处理和模式识别等方面的研究, 近年来参与 EPG 仪器改进工作。联系方式: 河南省郑州市文化路 95 号, 河南农业大学理学院, 邮编: 450002; e-mail: wullzju@126.com。

邢玉清 (1981.09—), 男, 硕士, 河南农业大学讲师。2005 年获河南大学数学与信息科学学院学士学位, 2008 年获中山大学硕士学位, 研究方向为网络安全与密码学。近年来参与 EPG 仪器改进工作。联系方式: 河南省郑州市文化路 95 号, 河南农业大学理学院, 邮编: 450002; e-mail: issxyq@163.com。

薛 塑 (1980.04—), 男, 博士, 中央民族大学生命与环境科学学院副教授。毕业于北京大学生命科学学院, 现主要从事动物生态和转基因生物安全性评价等方面的研究。联系方式: 北京市海淀区中关村南大街 27 号, 中央民族大学生命与环境科学学院, 邮编: 100081; e-mail: xuekun@muc.edu.cn。

闫凤鸣 (1962.07—), 男, 博士, 教授, 博士生导师。1993 年获北京大学博士学位, 1993~2007 年在北京大学生命科学学院任教, 2007 年至今在河南农业大学工作。目前的主要研究方向为化学生态学、刺吸式昆虫取食行为、传毒机制及防控新技术, 以及生物安全、种衣剂副作用防控技术等。联系方式: 河南省郑州市文化路 95 号, 河南农业大学植物保护学院, 邮编: 450002; e-mail: fmyan@henau.edu.cn。

张振飞 (1981.01—), 男, 博士, 广东省农业科学院植物保护研究所副研究员。毕业于华南农业大学农业昆虫与害虫防治专业。现主要从事水稻抗虫品种与褐飞虱互作分子机制、水稻害虫生态调控等方面的研究。联系方式: 广东省广州市天河区五山金颖路 7 号, 邮编: 510640; e-mail: zhangzf2013@gmail.com 或 zzf@gdppri.cn。

郅军锐 (1965.06—), 女, 博士, 贵州大学昆虫研究所教授。毕业于华南农业大学农业昆虫与害虫防治专业。现主要从事系西花蓟马与寄主植物互作机制、天敌小花蝽的利用等方面的研究。联系方式: 贵州省贵阳市花溪贵州大学南校区(农学院)昆虫研究所, 邮编: 550025; e-mail: zhijunrui@126.com 或 agr.jrzhi@gzu.edu.cn。

前　　言

刺吸式口器昆虫是一类非常特殊的昆虫类群，其直接为害作物和作为植物病毒的介体，一直是农林生产上的重要害虫类别。研究刺吸式昆虫与植物之间的关系、植物抗性机制以及昆虫传毒机制，是治理这类昆虫及其所传播植物病毒病的基础。昆虫刺吸电位（EPG）技术是进行这些研究的有力工具。

与咀嚼式昆虫相比，刺吸式昆虫取食过程很难从外观上直接观察到，因而就不容易评价昆虫对植物的喜爱程度和植物对昆虫的抗性水平。为了能够直观研究刺吸式昆虫在植物上的取食行为，科学家们一直在探索和改进研究方法。20世纪60年代，EPG技术由美国科学家D. L. McLean和M. G. Kinsey（1964）发明，使用交流电，当时称为electrical monitoring system (EMS)（电监测系统），以后不断进行改进；20世纪70年代，荷兰瓦赫宁根农业大学（现名瓦赫宁根大学 Wageningen University, the Netherlands）的W. F. Tjallingii（1978, 1988）对该系统进行了改进，使用直流电，称为electrical penetration graph (EPG)。后来，两套系统都称为EPG，美国的交流电系统称为AC-EPG，荷兰的直流电系统称为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好一些，但对干扰敏感，需要使用屏蔽笼；而AC-EPG使用更方便些，不需要屏蔽笼。目前美国已经成功研发可以使用两套系统的AC-DC-EPG系统（Backus and Bennett, 2009）。

关于 EPG 名称中文翻译的讨论

Electrical penetration graph（或 electropenetrography）（EPG）或 electrical insect feeding monitor，我国学者曾经分别翻译为“昆虫刺探图谱技术”（雷宏和徐汝梅，1996）或“电子取食监测仪”（陈建明等，2002）。目前，EPG这个英文名称被国内外广泛接受，笔者建议将EPG翻译为“刺吸电位仪”，是基于以下考虑：①利用该技术研究的昆虫类别是刺吸式口器昆虫，名称中的“刺吸”既是指刺吸式昆虫，又指昆虫的“刺入”植物组织内部的过程和“吸食”植物汁液的取食行为；②penetration（动词penetrate）意思是“穿过”（through）、“进入”（into），没有“探”的意思；③graph为“记录”（recording）、“书写”（writing），作为构词成分，-graph表示“记录仪器”。同时，参照“触角电位”（electroantennograph, EAG）的译法，EPG中的graph应翻译为“电位”。

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、昆虫传毒机制、作物抗虫机制等方面得到了越来越广泛的应用。利用 EPG 研究的昆虫种类不断增加，从最初的蚜虫、叶蝉、粉虱，逐步拓展到蓟马、螨类；美国开始利用 EPG 进行吸血昆虫的取食行为研究。近年来，随着烟粉虱和棉盲蝽的大发生及其带来的植物病毒病的暴发，刺吸式昆虫传毒机制研究成为热点，这些研究多用到 EPG 技术。

我国从 20 世纪 90 年代开始引进和应用 DC-EPG，目前我国已经有许多单位购买和正在使用 EPG 进行各类研究工作。1992 年的第 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 技术在我国得到了广泛应用，但单位之间一直缺乏沟通，有些单位由于人员变动，EPG 应用也时断时续，但需要使用 EPG 解决的课题日益增多，很多专家和研究生要求学习 EPG 技术。2007 年和 2010 年，笔者和 W. F. 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）举行了第一届和第二届全国 EPG 培训班和研讨会，由 W. F. Tjallingii 主讲，笔者负责组织和翻译。2012 年在河南农业大学举办了第三届全国 EPG 培训班和研讨会，我借准备培训材料的机会，对 EPG 的技术原理、试验设计、应用技巧、数据分析等方面，进行了一次系统的梳理，以提纲的形式作为培训教材，同时，来自全国各地 80 多名学员在培训过程中提出了许多应用中遇到的问题。这些年经常收到不同单位的研究生提出的 EPG 使用中的疑惑、仪器操作方面的细节或者波形辨识技巧等。笔者在帮大家解决问题的同时，就在思考在培训教材的基础上出版一本 EPG 技术实验指导书。同时笔者在为许多杂志审稿时，发现不少稿件涉及 EPG 试验及结果分析的内容，在波形识别、名词理解、指标选择、结果阐释中存在一些误区。因此，出版一本 EPG 理论和实验方面的中文参考书就显得十分必要。

在此背景下，笔者邀请了国内使用 EPG 技术较多的专家和研究生参与编写了《昆虫刺吸电位技术及其应用》一书，参与编写本书的均是对 EPG 技术应用有丰富经验的专家、中青年学术骨干，或者有一定使用经验的研究生。这应该是我国第一本 EPG 理论和实验方面的中文参考书，是作者多年应用体会的总结和参编者多方面应用的成果。可以说，本书既是一本实验指导书，也是我国 EPG 技术应用的全面展示，期望能够对 EPG 技术在我国的进一步应用起到有效的推动作用。希望使用本仪器的同行加强合作，使 EPG 技术在科研中真正发挥应有的作用。

本书在筹划和撰写过程中，得到了本书编者的积极响应。薛堃博士对“原理篇”、罗岚女士和黄芳博士对“实验篇”、王满国教授和汤清波博士对“应用篇”的各章节进行内容和格式方面的编辑；王满国教授对全书编辑加工后，最后由我对全书进行统稿。美国农业部的 Elaine A. Backus 教授专门为本书撰写“History, Principles, and Summary of Applications of Electropenetrography (EPG) ”一章，其中介绍了我国学者不太熟悉的 AC-EPG 和 AC-DC EPG 的原理和应用。据 Backus 教授介绍，台湾农业研究院 Tsien tzung Shih 和他的研究生 Po An Lin (林普安) 将该章翻译为中文，美籍台湾学者 C. J. Chen 进行了校对。我通读整个章节后发现，台湾学者的翻译有些地方不太符合大陆读者的阅读习惯，同时存在一些翻译错误。因此，我委托薛堃博士对本章进行了重

译，我对译文进行了校对。

河南省科技厅特设立河南省科技著作出版基金，用于资助优秀科技著作出版，并组织专家对申报的书稿进行评审遴选，本书有幸获得资助出版。河南科学技术出版社杨秀芳编辑为本书出版倾注了大量心血。

本书撰写、编辑的过程其实也是一个学习的过程，本书涉及昆虫形态学、昆虫行为学、昆虫生理学、植物解剖学、植物病毒学、电生理学、计算机等相关知识，笔者和其他参编者在撰写和编辑书稿的过程中，阅读了大量文献和书籍，自感专业知识水平都得到了一定程度的提升。然而，我们尽管付出了极大努力，但因限于专业水平和能力，还有很多理解不透的地方；而且本书各章节由多位学者或研究生撰写，表述方面很难完全统一。因此，希望读者在使用本书过程中，如发现问题，请及时沟通，以便在重印或再版时更正。

闫凤鸣

2015年7月23日于河南郑州

目 录

第一部分 原理篇	1
第一章 昆虫刺吸电位技术的历史、原理及应用概述	2
一、昆虫刺吸电位技术的历史和原理	3
二、确定 EPG 波形生物学意义的基本原则	7
三、蚜虫 EPG 应用于 IPM 研究	8
History, Principles, and Summary of Applications of Electropenetrography (EPG)	9
第二章 刺吸式昆虫取食行为及传毒机制	23
一、刺吸式昆虫的主要类别及特点	23
二、刺吸式昆虫的吸食部位和吸食方式	25
三、刺吸式昆虫传毒机制	27
第三章 刺吸电位技术原理	32
一、EPG 的电路原理	33
二、影响 EPG 波形的因素	34
第四章 EPG 波形的生物学意义	37
一、蚜虫和粉虱 EPG 主要波形及其生物学意义	37
二、叶蝉等昆虫 EPG 波形及其生物学意义	40
三、其他昆虫的 EPG 波形	41
第二部分 实验篇	43
第五章 刺吸电位技术基本操作与实验技巧	44
一、EPG 系统的组成	44
二、EPG 系统的安装与调试	46
三、电极制作	48
四、导电银胶的配制和使用	51
五、金丝的选用和粘连昆虫技巧	52
六、EPG 记录	54
七、实验昆虫的固定与负吸装置的设计	56
八、法拉第笼的设计与制作	59

第六章 EPG 实验设计、指标选择及数据分析	61
一、EPG 实验设计的一般原则	61
二、EPG 实验数据分析	63
三、EPG 实验指标选择	64
第七章 EPG 常用软件使用指南	68
一、EPG 常用软件介绍	68
二、Stylet ⁺ 软件及其安装	69
三、数据采集软件 (Stylet ⁺ d)	71
四、数据分析软件 (Stylet ⁺ a)	73
第八章 人工饲料及其上的 EPG 记录	81
一、昆虫人工饲料	81
二、人工饲料上的 EPG 记录	83
三、示例：烟粉虱在人工饲料囊上的 EPG 记录	85
第九章 新波形的研究方法	88
一、组织切片的显微观察	88
二、液体食物法	89
三、DC-EPG 和 AC-EPG 联用	90
四、蜜露钟	90
五、其他技术	91
第十章 EPG 常见问题及处理方法	92
一、软件、记录及实验设计问题	92
二、信号调节问题	97
三、噪声检测和控制问题	98
第十一章 EPG 系统的改进和原创设计	101
一、EPG 系统的改进	101
二、EPG 可视化记录系统的原创设计	103
第三部分 应用篇	107
第十二章 棉蚜在转基因抗虫棉上的取食行为	108
第十三章 烟粉虱的取食行为研究	121
第十四章 扶桑绵粉蚧取食行为的刺吸电位 (EPG) 研究	131
第十五章 刺吸电位技术中固定昆虫的三种方法比较研究及其应用	140
第十六章 西花蓟马取食行为的刺吸电位 (EPG) 研究	150
第十七章 Armet 蛋白影响豌豆蚜取食行为的研究	156
第十八章 小麦抗蚜性研究	166
第十九章 褐飞虱在转 Bt 基因水稻上的取食行为	172
第二十章 水稻对褐飞虱抗性机制研究	179
第二十一章 利用 EPG 评价水稻品种对白背飞虱抗性的研究	192
第二十二章 柑橘木虱传播黄龙病的机制	201

第二十三章 应用 EPG 技术研究 TYLCCNV 与烟粉虱互作关系的行为机制	…	215
第二十四章 麦蚜在人工饲料上的取食波形研究	…	228
第二十五章 EPG 在灰飞虱传播水稻条纹病毒 (RSV) 研究中的应用	…	239
中文索引	…	250
英文索引	…	252
后记	…	254

第一部分

原理篇

第一章 昆虫刺吸电位技术的历史、原理及应用概述

Elaine A. Backus^a

^a 文中提及的商业名称或商业化产品仅为提供相应的信息，不代表美国农业部推荐或支持。美国农业部在供需双方间保持中立。

提要：研究半翅目昆虫的取食、对植物的损伤过程和植物病原的传播机制等存在极大挑战，这主要是因为这类昆虫特化的刺吸式口器对植物组织进行刺探时不能被直接观察到。直至 50 多年前昆虫刺吸电位技术（electropenetrography 或 electrical penetration graph, EPG），一种能有效地识别半翅目害虫取食行为技术的发明才解决了上述问题。目前，EPG 主要从三个方面推进半翅目害虫综合治理（integrated pest management, IPM）。第一，在取食损伤或植物病原传播机制不明时，EPG 可以作为鉴别手段；第二，已经了解了取食相关的损伤或病原传播，EPG 可以用来阐明杀虫剂、拒斥剂或其他化学成分对损伤或传毒相关特定取食行为的影响；第三，EPG 可以用来鉴定作物的抗性或感性品系，包括表达生物杀虫剂的转基因植物。本章的目的是：①综述 EPG 的电路原理和历史，特别是最新的第三代 AC-DC EPG 的发展；②介绍各种波形的生物学意义；③以蚜虫为例，简述 EPG 在基础昆虫学研究和害虫治理应用中的方法。

由于刺吸式口器昆虫刺探不透明的植物组织时，人们很难直接观察到口针，这就导致半翅目害虫的取食、造成的植物损伤和植物病原传播（特别是获毒、持毒和传毒）等研究面临巨大挑战。早期关于半翅目昆虫取食的研究，由于技术的限制，只能事后研究取食分泌物。例如，冰冻被取食植物，可以发现取食活动发生之后残留的唾液鞘（Leopold et al., 2003），或收集分泌的液滴（Dugravot et al., 2008），记录害虫长时间的刺探从而确定植物病原的传播（Purcell et al., 1979, Almeida and Purcell, 2006）。直至 50 多年前一个革命性的技术发明之前，研究者是没有办法在取食行为发生的时候

注：本章为 History, Principles, and Summary of Applications of Electropenetrography (EPG) 的中文翻译，为适应图书体例编排，略有改动。

直接实时观察半翅目昆虫的取食的。这个技术就是研究昆虫取食的刺吸电位技术 (Walker, 2000, Almeida and Backus 2004, Backus et al., 2005)。大多数关于半翅目昆虫取食行为的研究进展都是在最近 50 多年中通过使用 EPG 技术取得的。

如今, EPG 在新的半翅目害虫综合治理, 特别是植物病原介体防控中的应用主要集中在三个方面: 第一, 在取食损伤或植物病原传播机制不明时, EPG 可以作为鉴别手段; 第二, 已经了解了取食相关的损伤或病原传播, EPG 可以用来阐明杀虫剂、拒斥剂或其他化学成分对损伤或传毒相关特定取食行为的影响; 第三, EPG 可以用来鉴定作物的抗性或感性品系, 包括表达生物杀虫剂的转基因植物。快速对 EPG 数据进行计算分析, 可以量化比较抗性和感性植物对介体昆虫的反应。据此, 研究者可以预测病原在抗性植株间的传播, 进而发现新的寄主植物抗性机制。

本章的目的是: ①综述 EPG 的原理和历史, 特别是第三代 AC-DC EPG 系统的发展; ②以蚜虫作为模式, EPG 可以获得什么波形和信息; ③EPG 如何与农业的特殊需求相契合, 特别是具有明显经济价值的 7 种蚜虫。本综述首次描述并讨论了用于蚜虫研究的三种类型的 EPG 系统。未来也将对使用 EPG 研究与农业相关的叶蝉、飞虱、木虱和粉虱的取食进行综述。本章关于 EPG 原理的部分内容取自 Backus 的报告 (Backus in press), EPG 应用于蚜虫研究的部分选取自 Backus et al. (2015), 读者可以从上述报告中获取更多的信息。

一、昆虫刺吸电位技术的历史和原理

(一) 基本原理

如图 1.1a 所示, 使用导电胶将细金丝 ($10\sim60\mu\text{m}$) 粘在昆虫背板上, 并将昆虫接入与监测仪相连的放大器的输入端, 昆虫就成为电路的一部分了。监测仪还可监测植物电势, 图 1.1a 中 V_s 即为植物—土壤间的电势差。当昆虫口针刺入植物组织, 口针的食物和唾液通道中的流动液体产生的电信号通过虫体进入监测仪, 信号被放大, 如图 1.1b 中的信号生成回路, 并以数字信号的形式输出至计算机。在昆虫—植物界面产生的可变生物电势 (biopotential, biological voltage, 或 emf) 和 (或) 电阻将恒定信号转化成了可变的输出信号, 持续一段时间的信号就以波形的形式呈现出来了。

(二) 历史和仪器设计

EPG 最初出现于 20 世纪 50 年代末至 60 年代初, 50 多年间, 随着电子工业的革命性发展而进步。最早的第一代 EPG 监测仪, 由 McLean 和 Kinsey 发明, 使用了 20 世纪 50 年代典型的玻璃管放大器 (glass-tube amplifiers), 到 20 世纪 60 年代则使用早期的固体晶体管 (solid-state transistor) (McLean and Kinsey, 1964)。仪器设计思路来自于 McLean 熟悉的无线电技术, 使用交流电 (alternating current, AC) 提供信号, 放大器敏感度较低, 输入阻抗为 $10^6\Omega$ (McLean and Weigt, 1968)。这类早期的具有低输入阻

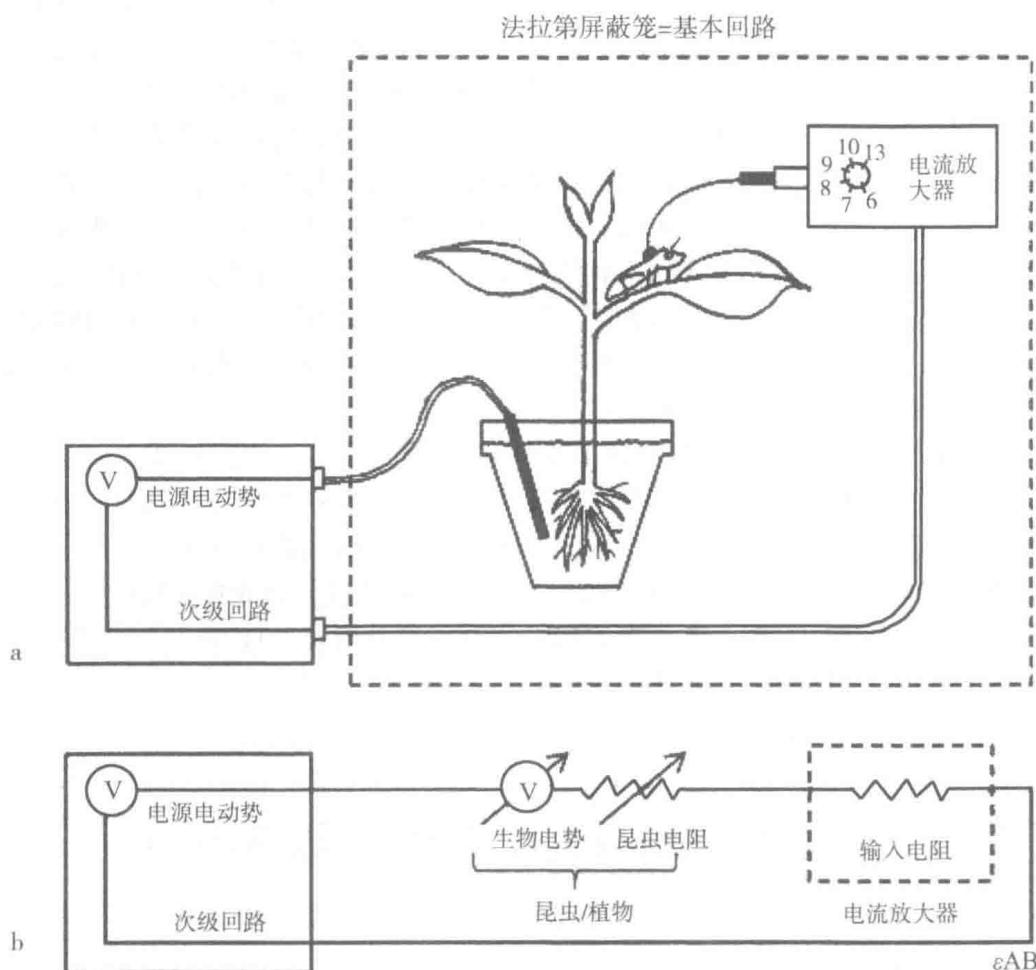


图 1.1 EPG 的基本回路示意图

a. 植物和昆虫的模型；b. 基本电路图，包括可变的生物电势 (*emf*) 和可变电阻 (R_a)。（本图源自 G. P. Walker, 有修改）（引自 Walker, 2000, 本图经美国植物病理学会惠允使用）

抗的 AC 监测仪输出的信号主要是由电阻或通过口针液体（如唾液、植物汁液）中的离子电荷产生的（类似于可变电阻 R_a , 图 1.1b）(Walker, 2000)。因此，早期的 AC 监测仪第一次实时监测到了重要信息，如口针刺探的开始与终止、唾液分泌和唾液鞘的形成（目前被认为是刺探路径活动）、口针伸缩、口针与维管组织的接触等 (Backus et al., 2005)。理论上，一些 AC 监测仪已经可以监测回路中的生物电位了 (Backus et al., 2000)，但实际上，AC 监测仪受低输入阻抗水平和低反应速率的条带记录仪，以及某些设计中使用的滤波器的限制，输出信号中不含电动势信息 (Backus et al., 2000, Tjallingii, 2000)。

到 20 世纪 70 年代末，电子工业由于固态晶体管技术（以前称为运算放大器，op