

# 蚜虫口针的刺探行迹和跟踪研究方法\*

严福顺

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

**摘要** 电镜连续照片表明,蚜虫口针在植物组织中沿细胞外壁曲折行进,在筛管内取食。蚜虫分泌的水溶型唾液能酶解植物细胞间的联接;凝胶型唾液为口针的进退构成一条滑道。口针在植物组织中的行为可用 EPG 技术来监视。EPG 的 7 种波型分别反映口针在不同部位的刺吸活动或在分泌唾液。EPG 技术可望在了解植物的抗虫性、昆虫传毒和测定药效等众多方面起作用。

**关键词** 蚜虫 取食行为 唾液 传毒 刺吸式口器 EPG 技术

无脊椎动物的许多类群具刺吸式口器,例如植食性昆虫中的蚜虫就是其中典型的一类。许多蚜虫种类是农林业生产的大害,不但吮吸植物的汁液,有的还在取食的过程中传播植物病毒病;但也有少数种类对人类有益,例如盐肤木角倍蚜 *Schlechtendalia chinensis* 对盐肤木

*Rhus chinensis* 的为害可促使后者形成具有广泛用途的被称作五倍子的虫瘿<sup>[1]</sup>。因而蚜虫的取食行为一直为有关昆虫学家所重视<sup>[2-4]</sup>。现将蚜虫在植物组织中的口针行迹、口针刺探的

---

\* 国家自然科学基金资助项目

方式和电生理仪器对蚜虫取食行为的跟踪研究等几方面内容作简介于下。

### 1 关于蚜虫口针在植物组织内刺穿的行迹

在通常的情况下,蚜虫在取食时总是把口针刺入到植物的筛管中,借助于植物筛管的内压,被动地接收植物光合作用的产物。但当蚜虫体内缺水时,也把口针刺入到植物的导管中,主动吸取水分和矿物质营养。关于蚜虫的口针以何种形式达到筛管或导管的问题,前人曾作过不少研究,突出的例子有荷兰学者 Tjallingii 等人<sup>[1]</sup>,将正在取食的蚜虫快速杀死,对留于

植物组织内的口针残体作从植物表皮到韧皮部的连续切片,在低倍电镜下观察。而后根据从 2000 张连续照片中按一定间隔选取的 1200 张照片的特征重组口针残体图,图片清楚地表明了口针在植物组织中并非穿透细胞行进,而是沿着细胞的外壁曲折地前进(图 1,b)。由此,一旦天敌到来,蚜虫因其口针一时不能自拔而往往难逃被食的后果。Tjallingii 等人还发现,在被刺吸的筛管的周围,留下了许多曾被口针刺穿过的筛管孔道,这些孔道已被干固了的凝胶型唾液物质所填塞。这表明了蚜虫口针在到达

Stylet routes and EPGs 319

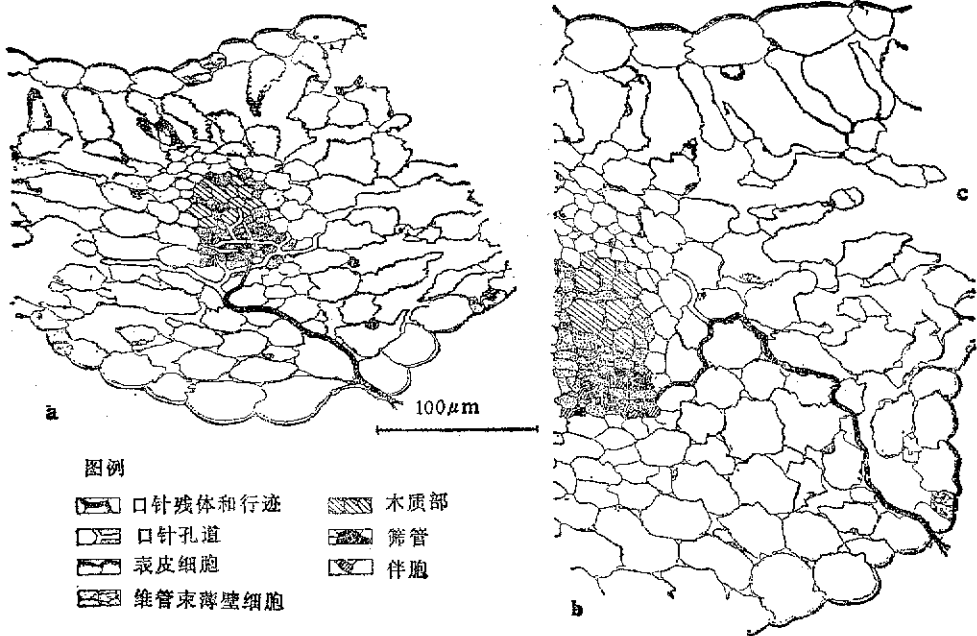


图 1 蚕豆蚜 *Aphis fabae* 在蚕豆叶组织内刺穿行迹图(仿 Tjallingii 等)

a 根据从 1000 张连续切片的低倍电镜照片中选出的 500 张照片的特征修复画成。

b 根据从 2000 张切片中选 1200 张照片的特征修复图成。

植物韧皮部后,也只选取少数筛管部位作为取食的部位,对于这一现象的原因还有待于进一步的研究。

### 2 蚜虫口针在植物组织中行进的方式和唾液在其中的作用

现代研究发现,蚜虫口针在植物组织中的推进,除了靠肌肉收缩所产生的机械刺穿能力外,还依靠通过口针唾液槽流出的唾液的酶解

作用。唾液有水溶型和凝胶型两类<sup>[6-8]</sup>。水溶型唾液主要含有水解酶类和氧化酶类,能解体寄主植物细胞之间的紧密联接,使口针的推进变得容易;凝胶型唾液的主要成分有蛋白质、磷脂和碳水化合物等,在口针行进的通道上形成一条口针鞘,使口针进出变得顺滑。有人认为在口针刺穿植物表皮之前,先分泌一滴凝胶型唾液,后者围于口针之外,粘于植物表面之上,

这样就防止了口针在植物的表面上打滑<sup>[1]</sup>。在口针进入到植物组织之中后，口针前进而又作局部后退，留下的空间为分泌的两种唾液所充垫。当口针再度前进时，部分唾液连同植物体的水解物被吸回，在食道的味觉感器上起感受作用，而大部分凝胶型唾液被口针挤回，包围于口针之外，固化而成为一段口针鞘。如此反复进退，口针鞘被一段一段地接长而成为唿珠状<sup>[4,10]</sup>。当口针刺入到筛管之后，凝胶唾液能将口针与筛管间的缝隙封闭，防止了筛管内的液体向外泄漏<sup>[11]</sup>。Tjallingii 等发现，在口针行进通道的两侧，有许多被固化了的凝胶型唾液所填塞的口针通道的分枝。而在维管束中有许多细胞的细胞壁在受口针刺破后也被固化的凝胶型唾液所填补（见图 1）。这表明口针在前进的过程中曾在不同的方向上作过试探，也穿透过许多细胞，而且被穿透过的细胞大多数仍成活。这似乎表明凝胶型唾液对寄主植物的细胞壁能起修补作用。显然，这对植物病毒来说在被传

播之后的存活与繁殖起了至关重要的作用。

### 3 蚜虫口针刺吸行为的跟踪研究技术

目前，国际上许多蚜虫专家用称为 EPG 记录法来跟踪研究蚜虫取食行为的全过程，这被认为是研究蚜虫取食行为最新方法<sup>[12,13,14,15]</sup>。EPG (Electrical Penetration Graph) 的中文含义是“口针刺吸活动的电波信号图”，它的记录线路和原理简述如下：将一条直径约 20 $\mu$ m、长约 35mm 的黄金丝的一端用一小滴水溶性银胶粘于蚜虫的背板上作为记录电极；再将金丝的另一端通过一条导线连于 EPG 专用放大器的高阻抗电阻的一端上。将放大器电阻的另一端接地；将信号输出端与高频记录仪或备有专用软件的微机相连接。对实验植物施加一个正负可调的约 600mV 外接电源，再将电源的另一极接地。将粘有金丝的蚜虫放于实验植物的叶背上。这样就准备好了一个 EPG 记录的电路（图 2）。

当蚜虫的口针开始接触到植物的时候，记

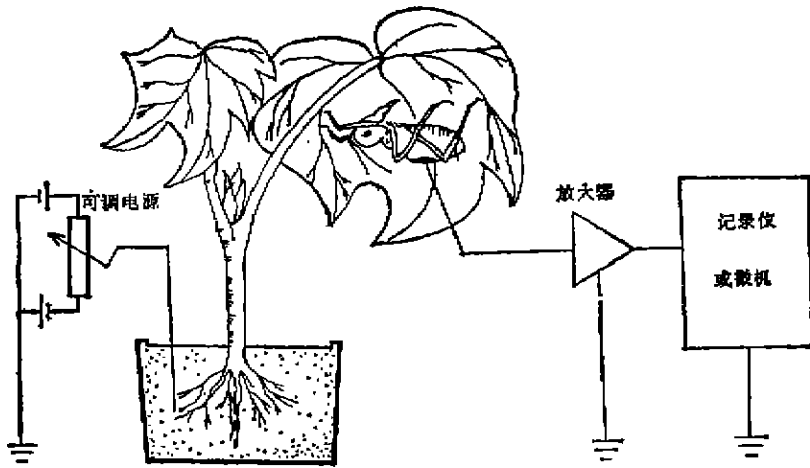


图 2 蚜虫 EPG 研究记录电路示意图

录系统的回路沟通。该时由于电路上放大器的阻抗电阻（约  $10^{11}\Omega$ ）要比蚜虫虫体的电阻（约  $10^9\Omega$ ）大得多，因而，根据欧姆定律，外接电源的电压降落主要将在放大器的电阻上表现为恒定的信号输出。至于电流对蚜虫生理状态的影响，因蚜虫所具有的电阻相对较小而微不足道。但实际上，在恒定的电压下，在恒定的放大器的

电阻上，所表现的却不是恒定的信号，而且接收到的信号电压有时比外接电源预想的降落电压还要高。显然，这是由于线路上除了有外接电源外，还有蚜虫和植物这两个生物电源在参入。蚜虫在植物组织中刺穿的不同时刻分泌不同种类或不同浓度的唾液、蚜虫在不同质地的植物部位上刺穿或在不同种类的管道内取食时其肌

肉和神经生理状态的各不相同、以及蚜虫口针在刺穿植物细胞时因细胞内外静息电位的不相等等诸多因素都将不同程度地改变蚜虫口针乃至整个记录电路的导电性质,以致信号的特征发生不断的改变,这些正是 EPG 技术赖以建立的基础。关于实际应用的 EPG 放大器,在制造时已将这个可调的 600mV 的电源装入到放大器的盒子中,盒外留有调节钮以调节放大器的灵敏度,在使用时只需将一条地线插入到栽种实验植物的花盆中,使用极为方便<sup>[14]</sup>。

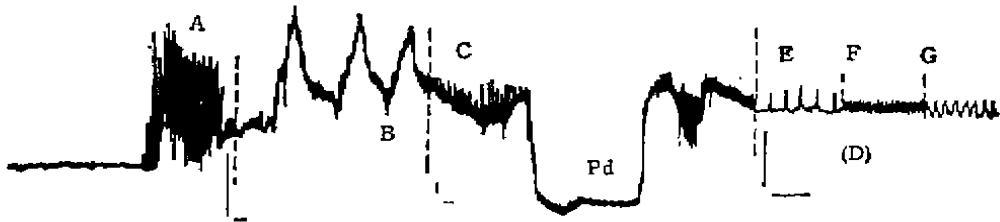


图3 蚜虫 EPG 波型特征图

(本图系剪取各波型的典型片段拼接而成,而非原始连续波型。英文字母分别表示不同的波型。仿 Tjallingii)

B 波总是紧跟 A 波,表明开始分泌凝胶型唾液,以形成保护口针的唾液鞘。

C 波在 B 波之后出现或在 Pd 波之后继续,表明口针在叶表与维管束之间刺穿真皮和叶肉,但仍在细胞壁之外。它的主要特征是中途有 Pd 波出现。

Pd 波总是夹于 C 波的中间,时间较短,是口针突然刺透细胞壁之故。由于细胞内的电位比细胞外低,因而 Pd 波就以 C 波电压突然猛跌的形式出现,而后口针从细胞中外拔而又回复到 C 波。

E 波表明口针在韧皮部或在韧皮部的筛管中,有水溶型唾液分泌或在被动的取食。它的电位与 Pd 波一样,相当于细胞内水平,但时间较 Pd 波长。

F 波为口针在细胞间隙内或细胞壁上进行机械刺穿。

G 波表明口针在导管中主动吸液,等等。

根据上述结论,我们就可以根据实验结果分别对波型的出现频率或持续时间等多方面因素进行统计和分析,从中可得知昆虫和被刺吸

从蚜虫口针接触到植物表面到口针在植物体内取食,至今已认定有 7 种不同特征的信号波型(图 3)。有关专家已通过波型记录、摄相观察、同位素标记和组织学研究等多途径同步研究的办法,基本上搞清楚了各种波型和口针行为或所在部位的相关性。现将 7 种不同波型的生物学含义简介于下<sup>[17-19]</sup>。

A 型波表明口针启动,分泌水溶型唾液。A 波的频率只有 5—15 赫兹,时间只 5—10 秒钟。

植物之间关系的亲密程度。例如 E 波是反映蚜虫取食活动的波型,因而 E 波时间长、并且变换的频率低,当然是被刺吸植物抗虫能力低的表现;而 Pd 波出现的频率高,就有较多的机会将植物病毒直接带入到活细胞中,等等。

EPG 研究技术使得我们可以在植物体的外部得知蚜虫口针在植物体内的位置和发生各种行为的过程。由于 EPG 技术的进一步发展可望在更深入地研究蚜虫的取食和传毒行为、内吸农药的效果、植物抗虫性程度和蚜害成瘿的机理等诸多方面成为有效的手段之一,而受到众多方面专家的密切关注。此外,蚜虫口针行迹的查明和 EPG 技术的进一步成熟,也必将为研究其他具有相似口器的无脊椎动物的取食行为等问题提供借鉴的作用。

### 参 考 文 献

- 1 唐觉. 昆虫学报, 1976, 19(3): 282—296.
- 2 Mittler, T. E., *J. Exp. Biol.*, 1957, 3:334—341.
- 3 Mclean, D. L., Kinsey, M. G., *Nature, Lond.*, 1964, 202: 1358—1359.
- 4 Mclean, D. L., Kinsey, M. G., *Ann. ent. soc. Am.* 1968, 61:730—739.

- 5 Tjallingii, W. F., Hogen Esch, T., *Physiol. Ent.* 1993, 18:317—328.
- 6 Miles, P. W. *Nature, Lond.*, 1959, 183:756.
- 7 Schaller, G., *Zool. Jb, Physiol.*, 1968, 74:54—87.
- 8 Miles, P. W., *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1968, 6: 137—164.
- 9 Saxena, K. N. *J. Insect Physiol.*, 1963, 9:47—71.
- 10 Mclean, D. L., Kinsey, M. G., *Nature, Lond.*, 1965, 205:1130—1131.
- 11 Miles, P. W. (龚和译, 钦俊德校), 见: 钦俊德主编的昆虫生理学研究进展第二集。北京: 科学出版社, 1981年第一版, 136—168页。
- 12 Mclean, D. L., Weigt, W. A., *Ann. ent. Soc.*, 1968, 61:180—185.
- 13 Tjallingii, W.F., *Ent. exp. & appl.*, 1978, 24:521—530.
- 14 Tjallingii, W. F., In: Minks, A. K., Harrewijn, P. eds.: *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*, 1988, Vol. B, Amsterdam: Elsevier Science Publishers B. V., 95—108.
- 15 Tjallingii, W. F., *Ent. J. Ent.*, 1994, 91:47—52.
- 16 Prado, E., Tjallingii, W. F., *Ent. exp. appl.*, 1994, 72:157—165.
- 17 Tjallingii, W. F., *Ent. exp. appl.*, 1985, 38:187—193.
- 18 Kimmins, F. M., Tjallingii, W.F., *Ent. exp. appl.*, 1985, 39: 135—141.
- 19 Tjallingii, W. F., In: Campbell, R.K., Eikenbary, R. D. eds: *Aphid-Plant Genotype Interactions*, Amsterdam: Elsevier Science Publishers B. V., 1990, 89—99.