

昆虫趋光行为研究进展

沈颖¹,尉吉乾²,莫建初¹,王道泽²,张莉丽²

(1.浙江大学 昆虫科学研究所 农业部作物病虫分子生物学重点开放实验室,浙江 杭州 310058;
2.杭州市植保土肥总站,浙江 杭州 310020)

摘要 趋光性是昆虫的主要行为特征之一,对昆虫的各种活动起到重要作用。主要综述了近年来昆虫光感受器的研究进展及外部光环境对昆虫趋光行为的影响,着重介绍了昆虫复眼和单眼的结构功能及其对光的明暗适应特性、外界光环境中光质和光强对趋光行为的影响等内容,并对害虫光诱技术的应用作了简单介绍。

关键词 趋光性 视觉系统 光环境 害虫防治

中图分类号 Q965,S477 文献标志码 A 文章编号 :1008-7516(2012)05-0019-05

Advance on study of insect phototactic behavior

Shen Ying¹,Wei Jiqian²,Mo Jianchu¹,Wang Daoze²,Zhang Lili²

(1.Ministry of Agricultural Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects,Institute of Insect Sciences,Zhejiang University,Hangzhou 310058,China 2.Hangzhou General Station of Plant Protection and Soil Fertilizer,Hangzhou 310020,China)

Abstract: Phototaxis is one of important characteristics of insects, and has a great impact on insect behavior. This review introduced the research advance of the photoreceptor of insects and the information of the environment light that affects insect behavior in recent years, especially introduced the structure and function of compound eyes and ocellus and their adaption to different lights, as well as the impacts of intensity and wavelength distribution of light. In addition, the application of light on pest control was introduced simply.

Key words: phototaxis; visual system; light environment; pest control

趋光性是众多昆虫的主要行为特征之一,对昆虫的各种活动起到重要作用。昆虫的趋光性与其特殊的视觉系统有关,视觉系统中的光感受器是昆虫趋光性的内在生理基础,外部光环境则影响着昆虫的趋光行为,弄清两者的作用机制,对研究与开发基于光的害虫防治技术无疑具有十分重要的意义。近年来,国内外学者对昆虫视觉系统的结构与功能做了大量研究,取得了许多重要的进展。

1 昆虫的光感受器

长期的适应进化使得昆虫具有了与其他动物不一样的视觉系统,这一特殊的视觉系统对其寻找食物、配偶、栖息场所及学习记忆等具有十分重要的意义。植食性昆虫的寄主选择行为包括寄主定向、降落和接触 3 个阶段,接触植物前的远距离定向主要受植物的光学特点影响。因此,在这一阶段,其视觉起着主导作用^[1]。昆虫视觉系统由 2 个子系统组成:复眼和视叶组成的主视觉系统和单眼感光辅助系统。研究表明,这两个子系统有着不同的功能。

1.1 复眼的结构及光适应性

复眼是昆虫的主要视觉器官,位于头部两侧,多数呈椭圆形或长圆形,一般由许多独立的小眼组成,

收稿日期:2012-08-25

作者简介 沈颖(1989-),女,浙江仙居人,硕士研究生,主要从事植物病虫害防治工作。

通信作者 尉吉乾(1984-),男,山东肥城人,硕士,农艺师,主要从事植物病虫害防治工作。

不同种类的昆虫其小眼数目不同.如蜻蜓的小眼数为 10 000~28 000 个,豆娘可达 30 000 个^[2];大草蛉 *Chrysopa pallens* (Rambur) 成虫单个复眼约由 3 600 个小眼组成,最前和最后小眼之间的夹角近 180° ^[3],有些低等的昆虫也可能不具有或只有几个独立的小眼^[4].每个小眼都是一个独立的视觉单位,具有角膜、晶锥、感杆束、色素细胞和基膜等^[5].由于昼夜不同的光照环境,夜行性昆虫和日行性昆虫的复眼内部结构有所差异,夜行性昆虫主要是重叠型象眼,昼行性昆虫则主要是并列型象眼.夜间光条件极差,但夜行性昆虫却能在夜间准确地分辨色彩,飞行自如,并利用模糊的月光和可视化地标准准确导航和定位^[6].夜行性昆虫复眼对光的适应主要是通过感杆束的变化及色素细胞的移动调控到达视网膜的光量来完成^[7].另外,张海强等研究发现,不同明暗条件下大草蛉复眼显微结构存在明显差异.暗适应时晶锥开裂程度较大,远端网膜细胞核与晶锥相接,次级虹膜色素也移向晶锥,每个小眼都可从邻近的屈光器接受一部分入射光线在视杆中段形成重叠像,提高夜视的灵敏度;而明适应时晶锥开裂程度变小,次级虹膜色素向近端移动分布在小网膜细胞柱周围,视杆只能感受到其所属小眼面的入射光线,入光量大大减少.类似的机制也在异色瓢虫显现变种 *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* Fald. 中得到了证实^[8].

昆虫的复眼对不同波长的光都有感知能力,并且能感受到偏振光,有很高的空间分辨率,能分辨不同的形状、颜色、大小、图案等.研究发现,昆虫的复眼主要有 3 种光感受器类型:紫外光敏感型(最高峰值 350 nm 左右)、绿光敏感型(最高峰值 540 nm)和蓝光敏感型(最高峰值 440 nm)^[9].但有些昆虫可能只有 2 种类型的光感受器.例如,中华通草蛉 *Chrysopa sinica* Tjedar 在一定波长范围内复眼虽表现出三峰反应,但主次峰的视网膜电图(ERG)值相差较小,暗示其复眼只有蓝绿 2 种光感受器类型^[10].昆虫视觉生理的研究显示,大多数昆虫的光感受器均非单独起作用,而是通过相互作用来辨识不同的颜色.因此,可通过 ERG 和超极化后电位等技术来筛选出诱虫的最佳色光.

1.2 单眼的结构及光适应性

单眼可分为 2 类:一类是成虫和半变态类若虫的背单眼,对弱光较敏感,但空间分辨率低,是一种“激发器官”,主要增强复眼的感知能力,调整其对刺激的反应;另一类是全变态类昆虫的侧单眼,这是全变态类昆虫仅有的感光器官,因此可感知颜色、形状、距离等^[11].不完全变态类昆虫除复眼外,多数成虫和若虫往往还有 1~3 个位于头部顶端的背单眼.Wei 和 Hua 对长翅目染翅蝎蛉 *Sinopanorpa tincta* (Navás) 和扁蚊蝎蛉 *Bittacus planus* (Cheng) 的背单眼进行了超微结构研究,发现两者的结构有较大差别,尤其在角膜生成细胞层的厚度、小网膜细胞的数量、色素粒的分布和感杆束的形状等方面差异明显^[12].另外,他们还发现长翅目昆虫的感杆束由感杆分体中 2~4 个邻近的小网膜细胞混合而成.研究发现,蜜蜂中的工蜂和雄蜂的单眼显示出高度的背-侧部分化,拥有 2 个晶状体,互补的区域化视网膜以及独立的背部和腹部神经纤维网^[13].这种独特的结构和感杆束分布表明单眼不仅能对昆虫空间方位进行控制,而且能感受到大自然中的偏振光信息.昆虫的单眼在昆虫导航过程中也起到重要的作用.Schwarz 等研究了澳大利亚沙漠蚁 *Melophorus bagoti* Lubbock 单眼的导航功能,发现该种蚂蚁的单眼可以利用天空中的方向信息(可能是基于偏振光、太阳的位置或者天空中的色彩梯度)来进行导航,但对基于地标的导航却无明显作用^[14].

跟复眼一样,单眼也有对昼夜明暗的适应性.在不同的明暗条件下,复眼的适应性主要由内在生理节律调控,而单眼的适应性却完全受环境的光暗变化控制,控制的方式主要是光感受器细胞内的屏蔽色素在不同光强下作纵向运动^[15-16].光适应时,屏蔽色素主要集中在光感受器细胞末端,而暗适应时则移向中间.这两种不同的调控方式使得昆虫在应对环境中光的急剧变化时表现出更好的灵活性.Somanathan 等对木蜂属 *Xylocopa tranquebarica* (Fabricius) 的研究发现,与大多数日行性木蜂相比,夜行性木蜂的单眼异常大,且研究的 3 种木蜂其单眼都表现出背-侧不对称性,在背部的半边有一个半圆形的脊.夜行性木蜂的单眼聚焦面在视网膜下方,横断面上的感杆束为细长型,但横断面的面积很大,表明对光线有很强的敏感性^[17].Berry 等对生活在热带雨林植被中下层的夜行性隧蜂科昆虫 *Megalopta genalis* Meade-Waldo 的单眼进行了研究,细胞内电生理学现象表明,在暗光下昆虫的光感受器具有高度的敏感性,其光谱敏感性峰值在 500 nm 左右^[18].他们还发现,与其他飞行性昆虫的单眼不同,在热带汗水蜜蜂 *Megalopta genalis* 中没

有发现对紫外光敏感的视觉色素,这可能是由于晚上它们所处的热带雨林植被下层缺少紫外光的光量子。单眼和复眼对明暗光线都有一定的适应性,但是 Kelber 等对黄边胡蜂 *Vespa crabro* L. 在夜间飞行时的单眼和复眼所做的研究却发现,它们没有明显的适应性,其视觉系统甚至比普通的夜行性黄蜂敏感性更差,在暗光条件下具有可视性主要是得益于它们相对较大的身体和相应较大的眼睛^[19]。

对于昆虫来说,其对光的感知能力至关重要,感知光的直接受体就是光感受器。普遍认为昆虫的光感受器存在于昆虫的视觉系统即单眼和复眼中。但近来的研究表明,除视觉系统外,昆虫的其他部位也存在着光感受器。目前已有研究发现,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* Meigen 幼虫的整个体壁都覆盖着能感应蓝光和紫外线的神经树突,这些神经树突直接影响着幼虫的避光行为^[20]。一些无眼的动物如秀丽隐杆线虫 *Caenorhabditis elegans* Dougherty 身上也有控制其避光行为的光感受器。

2 光环境对昆虫趋光行为的影响

昆虫的趋光性是很多昆虫具有的对光的一种行为反应,它受光的强度和波长的影响^[21]。昆虫的光感受器主要起到光子计数器的作用,无法分辨光子的不同波长,但光敏色素对光的吸收则主要是依据光的波长。因此,对相同强度的光刺激,昆虫的生理学反应强度由光的波长决定,这就是光感受器的光谱敏感性^[22]。在强光但波长远离光谱敏感性峰值的光环境下与在暗光但波长恰好位于峰值水平的光环境下,昆虫的生理学反应强度可能差不多^[23]。

大量研究发现,许多正趋光性昆虫的神经电位反应与光强度间存在着 S 型曲线的关系,即在一定的光强阈值范围内,昆虫的趋光性随着光强的增强而逐渐增强。如 Cloyd 等对双翅目迟眼蕈蚊属 *Bradyisia* sp. nr. *coprophila* Linner 进行研究后发现,在无光条件下,虫子呈现随机分散状态;当光强升至 0.083~74 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,蕈蚊就能表现出积极的趋性;光强越强,蕈蚊对光的趋性也越强^[24]。Hinnemann 等研究发现,4 个光子的有效能量刺激就能使红头丽蝇 *Calliphora vicina* Robineau 的 3 龄幼虫产生神经反应,且引起反应产生的光强阈值在 0.010~0.052~5 nW/cm^2 之间^[25]。大部分白蚁个体都是负向光性的昆虫,但寻找新建筑地点的白蚁有翅成虫在飞行过程中却表现出了正向光性。Ferreira 和 Scheffrahn 对麻头堆砂白蚁 *Cryptotermes brevis* (Walker) 的趋光性进行研究后发现,有翅成虫喜欢飞到亮光区域定居,且光强越强的地方定居的有翅白蚁数越多^[26]。光强度可影响昆虫细胞的感光性和种群的趋光行为。张海强等对大草蛉成虫的研究结果显示,光强度是影响大草蛉成虫感光性和趋光行为的重要因素,但对两者的影响并不完全相同,趋光行为在光强较低时相对较弱甚至没有^[3]。另外,昆虫的趋光行为并非一成不变,夜行性的金龟子如皮金龟科、厚角金龟科等开始是正向趋光,但光强达到一定程度后又变成避光。因此,光强改变也可能会直接影响昆虫,改变其趋光或避光的行为^[27]。

光的波长分布对昆虫趋光行为具有重要影响。光波中的紫外光、蓝光、绿光对昆虫的行为影响最为显著,如蜜蜂就是标准的三色视觉,胞内记录法表明不同蜜蜂之间只有在最敏感的光波峰值上会存在一定的差异^[28]。但不同种类的昆虫对光波的敏感性则差异明显。Hinnemann 等对红头丽蝇 3 龄幼虫的光谱敏感性进行分析后发现,幼虫对白光和绿光最敏感,其次是蓝光^[24]。进一步的分子水平分析显示,丽蝇幼虫 12 个光受体中,8~10 个对绿光敏感,3~4 个对蓝光敏感。不同发育阶段的昆虫对光波的敏感性也不尽相同。Castrejon 和 Rojas 研究发现,盐泽灯蛾 *Estigmene acrea* (Drury) 的幼虫和成虫对不同波长光的趋性不同,这主要是由于昆虫取食和产卵所需的场所不同^[29]。昆虫雌雄虫对波长的反应也有差异,如鞘翅目吉丁甲科昆虫花曲柳窄吉丁 *Agrius planipennis* Fairmaire 雌虫对红光(640~670 nm)敏感,而雄虫则不然^[30]。鞘翅目龙虱科潜水甲虫 *Thermonectus marmoratus* (Gray) 具有双焦距透镜和相应的双重视网膜,研究发现该虫两种视网膜对不同波长的光谱敏感性不同,末梢视网膜主要表达对长波(绿光,520~540 nm)敏感的视蛋白,而基部的视网膜主要表达对紫外光(374~375 nm)敏感的视蛋白,这种视蛋白主要分布在 3 龄幼虫内^[31]。尽管电生理研究表明昆虫(如蚜虫)视觉系统中存在对某种波长光敏感的光感受器,但是相应的波长光不一定就对该种昆虫有吸引力^[32]。

3 光在害虫防治中的应用

随着杀虫剂的大量使用,其弊端已逐步显现:害虫繁殖速度快,对杀虫剂极易产生抗性,且化学药剂的使用对环境造成了严重的污染.为此人们开始寻求新型的无药化防控技术来解决虫害问题,其中利用害虫的趋光性来防治害虫就是这方面的重要探索.

最早用于引诱害虫的是黑光灯,后来随着研究的深入,逐渐出现了一些新型的诱虫灯,如高压钠灯和 LED 灯等,这些新型诱虫灯较好地利用了害虫的正趋光性.赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* (Herbst) 是仓库中的主要害虫,原来使用聚集信息素作为引诱剂,但效果不太理想.Duehl 等通过研究发现,赤拟谷盗对紫外光(390 nm 左右)特别敏感,采用该波长范围的 LED 灯配合聚集信息素,可使赤拟谷盗的捕获率达到 20%,与单用聚集信息素时的 1% 捕获率相比有很大提高^[33].近年来,针对摇蚊的危害,人们发明了一种新型引诱摇蚊的灯具,该灯采用约 450 W 的白光,外围模仿渔网设计了一个网兜,利用该装置对摇蚊进行引诱时发现,对雌性摇蚊尤其是孕卵雌蚊的引诱效果最好,采用该灯灭蚊可有效控制摇蚊所带病毒的传播^[34].

近年来,温室大棚中的害虫危害也很严重.针对温室害虫的习性,人们研发了一些具有控虫功能的新型温室覆盖材料,最常见的就是能过滤紫外光的塑料薄膜.研究发现紫外光能影响昆虫的定向和迁飞行为,一些害虫如烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius)、蓟马等对紫外光比较敏感,在紫外光缺失的大棚内,昆虫的迁移扩散能力大受影响,依靠害虫传播的病毒的发生率也显著下降^[35-36].类似的薄膜还有近红外阻塞薄膜、荧光薄膜等.这些薄膜具有特殊的光学特性,它们对太阳光的传递、反射和吸收功能改变了进入到温室的光的质量,对害虫的综合防治起到了良好的作用.

参考文献 :

- [1] 陆宴辉,张永军,吴孔明.植食性昆虫的寄主选择机理及行为调控策略[J].生态学报,2008,28(10): 5113- 5122.
- [2] Sherk T E. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). III. Adult compound eyes[J]. J. Exp. Zool., 1978, 203(1): 61- 79.
- [3] 张海强,闫海霞,刘顺,等.光强度对大草蛉成虫感光性和趋光性行为的影响[J].昆虫学报,2007,52(4): 461- 464.
- [4] 王荫长.昆虫生理生化学[M].北京:中国农业出版社,1994: 93- 96.
- [5] 冷雪,那杰.昆虫复眼的结构和功能[J].沈阳师范大学学报,2009,27(2): 241- 244.
- [6] Warrant E, Dacke M. Vision and visual navigation in nocturnal insects[J]. Annu. Rev. Entomol., 2011, 56: 239- 254.
- [7] 程文杰,郑霞林,王攀,等.昆虫趋光的性别差异及其影响因素[J].应用生态学报,2011,22(12): 3351- 3357.
- [8] 吴春娟,陈洁,范凡,等.异色瓢虫显微变种复眼的形态、显微结构及其光暗条件下的适应性变化[J].昆虫学报,2011,54(11): 1274- 1280.
- [9] Warrant E, Nilsson D E. Invertebrate Vision[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2006.
- [10] 闫海霞,魏国树,吴卫国,等.中华通草蛉复眼光感受性[J].昆虫学报,2007,50(11): 1099- 1104.
- [11] 刘红霞,彩万志.昆虫单眼的结构和功能[J].昆虫知识,2007,44(4): 603- 607.
- [12] Wei Y, Hua B Z. Ultrastructural comparison of the ocelli of *Sinopanorpa tincta* and *Bittacus planus* (Mecoptera)[J]. Microsc. Res. Techniq., 2011, 74(6): 502- 511.
- [13] Ribi W, Warrant E, Zeil J. The organization of honeybee ocelli: Regional specializations and rhabdom arrangements[J]. Arthropod Struct. Dev., 2011, 40(6): 509- 520.
- [14] Schwarz S, Albert L, Wystrach A, et al. Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*[J]. J. Exp. Biol., 2011, 214(6): 901- 906.
- [15] Lazzari C R, Fischbein D, Insausti T C. Differential control of light-dark adaptation in the ocelli and compound eyes of *Triatoma infestans*[J]. J. Insect Physiol., 2011, 57(11): 1545- 1552.
- [16] Insausti T C, Lazzari C R. The fine structure of ocelli of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae)[J]. Tissue Cell, 2002, 34(6): 437- 449.
- [17] Somanathan H, Kelber A, Borges R M, et al. Visual ecology of Indian carpenter bees II: Adaptations of eyes and ocelli to nocturnal and diurnal lifestyles[J]. J. Comp. Physiol. A, 2009, 195(6): 571- 583.

- [18] Berry R P,Wcislo W T,Warrant E J.Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee[J].*J. Exp. Biol.*,2011,214(8) : 1283- 1293.
- [19] Kelber A,Jonsson F,Wallen R,*et al*.Hornets can fly at night without obvious adaptations of eyes and ocelli[J].*Plos One*,2011,6(7) :1- 9.
- [20] Xiang Y,Yuan Q A,Vogt N,*et al*.Light- avoidance- mediating photoreceptors tile the *Drosophila* larval body wall [J].*Nature*,2010,468(7326) 921- 926.
- [21] Menzel R,Greggars U.Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees[J].*J. Comp. Physiol.*,1985,157(3) : 311- 321.
- [22] Johansen N S,Vanninen I,Pinto D M,*et al*.In the light of new greenhouse technologies : 2. Direct effects of artificial lighting on arthropods and integrated pest management in greenhouse crops[J].*Ann. Appl. Biol.*,2011,159(1) :1- 27.
- [23] D·ring T F,Chittka L.Visual ecology of aphids- acritical review on the role of colours in host finding[J].*Arthropod- Plant Inte.*,2007,1(1) 3- 16.
- [24] Cloyd R A,Dickinson A,Larson R A,*et al*.Phototaxis of fungus gnat, *Bradysia* sp. nr. *coprophila* (Lintner) (Diptera : Sciaridae), adults to different light intensities[J].*Hort. Sci.*,2007,42(5) :1217- 1220.
- [25] Hinnemann A,Niederegger S,Hanslik U,*et al*.See the light !Electrophysiological characterization of the Bolwig organ's light response of *Calliphora vicina* 3rd instar larvae[J].*J. Insect Physiol.*,2010,56(11) :1651- 1658.
- [26] Ferreira M T,Scheffrahn R H.Light attraction and subsequent colonization behaviors of alates and dealates of the west Indian drywood termite (Isoptera : Kalotermitidae)[J].*Fla. Entomol.*,2011,94(2) :131- 136.
- [27] McQuate G T,Jameson M L.Control of Chinese rose beetle through the use of solar- powered nighttime illumination [J].*Entom. Exp. Appl.*,2011,141(3) :187- 196.
- [28] Skorupski P,Chittka L.Photoreceptor spectral sensitivity in the bumblebee, *Bombus impatiens* (Hymenoptera : Apidae)[J].*Plos One*,2010,5(8) :1- 5.
- [29] Castrejon F,Rojas J C.Behavioral responses of larvae and adults of *Estigmene acrea* (Lepidoptera : Arctiidae) to light of different wavelengths[J].*Fla Entomol.*,2010,93(4) :505- 509.
- [30] Crook D J,Francese J A,Zylstra K E,*et al*.Laboratory and field response of the emerald ash borer (Coleoptera : Buprestidae), to selected regions of the electromagnetic spectrum[J].*J. Econ. Entomol.*,2009,102(6) :2160- 2169.
- [31] Maksimovic S,Layne J E,Buschbeck E K.Spectral sensitivity of the principal eyes of sunburst diving beetle, *Thermonectus marmoratus* (Coleoptera : Dytiscidae),larvae[J].*J. Exp. Biol.*,2011,214(21) :3524- 3531.
- [32] D·ring T F,Kirchner S M,Skorupski P,*et al*.Spectral sensitivity of the green photoreceptor of winged pea aphids [J].*Physiol. Entomol.*,2011,36(4) :392- 396.
- [33] Duehl A J,Cohnstaedt L W,Arbogast R T,*et al*.Evaluating light attraction to increase trap efficiency for *Tribolium castaneum* (Coleoptera : Tenebrionidae)[J].*J. Econ. Entomol.*,2011,104(4) :1430- 1435.
- [34] Goretti E,Coletti A,Veroli A,*et al*.Artificial light device for attracting pestiferous chironomids (Diptera) :A case study at Lake Trasimeno (Central Italy)[J].*Ital. J. Zool.*,2011,78(3) :336- 342.
- [35] Nguyen T H N,Borgemeister C,Max J,*et al*.Manipulation of ultraviolet light affects immigration *Ceratothripoides claratris* (Thysanoptera : Thripidae)[J].*J. Econ. Entomol.*,2009,102(4) :1559- 1566.
- [36] Antignus Y,Nestel D,Cohen S,*et al*.Ultraviolet- deficient greenhouse environment affects whitefly attraction and flight- behavior[J].*Environ. Entomol.*,2001,30(2) :394- 399.

(责任编辑 邓天福)