

双斑蟋复眼和视叶的显微结构*

那宇鹏^{1**} 冷雪² 那杰^{1,3***}

(1. 沈阳师范大学 脑功能与认知科学实验室, 沈阳 110034;

2. 辽宁中医药大学省部共建中医脏象理论及应用教育部重点实验室, 沈阳 110032;

3. 沈阳师范大学 化学与生命科学学院, 沈阳 110034)

摘要 【目的】为探索昆虫视觉信号处理的重要神经结构, 详细观察和描述了直翅目(Orthoptera)蟋蟀科(Gryllidae)代表性昆虫双斑蟋 *Gryllus bimaculatus* De Geer 复眼和视叶的组织学结构特征。【方法】利用扫描电镜技术和组织学切片技术, 观察分析了 30 只双斑蟋的复眼和视叶组织学结构。【结果】双斑蟋复眼约有 3400 个小眼, 均为六边形结构, 小眼间隙内分布有机械感受器——感觉毛和钟形感受器。每个小眼均由角膜、晶锥、感杆束、6 个网膜细胞及基膜等构成。视叶呈两个扇形结构, 由三大神经纤维网构成, 分别为神经节层、外髓、内髓。【结论】双斑蟋复眼表面具有少量感觉毛和钟形感受器, 每个小眼均由角膜、晶锥、感杆束、6 个网膜细胞及基膜等构成, 属并列像眼, 视叶由三大神经纤维网构成。

关键词 双斑蟋, 复眼, 视叶, 组织结构

The fine structure of the compound eye and optic lobe of the two-spotted cricket *Gryllus bimaculatus*

NA Yu-Peng^{1**} LENG Xue² NA Jie^{1,3***}

(1. Laboratory for Brain Function and Cognitive Science, Shenyang 110034, China;

2. Key Laboratory of Ministry of Education for TCM Viscera-State Theory and Applications, Ministry of Education of China, Shenyang 110032, China; 3. College of Chemistry & Life Sciences, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China)

Abstract [Objectives] To investigate the important neural structures of insect visual signal processing by observing and describing the histological structural features of the compound eyes and optic lobes of the cricket (Orthoptera: Gryllidae). [Methods] The histological structure of the compound eye and optic lobe of 30 crickets was observed and analyzed using scanning electron microscopy and histological biopsy techniques. [Results] The compound eye was comprised of about 3 400 small hexagonal eyes. In the gaps between the small eyes, there are mechanoreceptors, which are sensory hair and bell-shaped receptors. Each small eye is comprised of a cornea, crystalline cone, rhabdome, 6 retinal cells and basement membrane, etc. The optic lobe has two fan-shaped structures and is comprised of three major networks of nerve fibers, the ganglion layer, outer medulla and inner medulla. [Conclusion] There are a few sensory hairs and bell-shaped receptors on the surface of the compound eyes of crickets. Each small eye is comprised of a cornea, crystalline cone, rhabdome, 6 retinal cells, basement membrane, etc. and the arrangement of small eyes is juxtaposed. The optic lobe is comprised of three major networks of nerve fibers.

Key words *Gryllus bimaculatus*, compound eyes, optic lobe, histological structure

复眼(Compound eye, CE)和视叶(Optic lobe, OL)是昆虫特有的视觉系统神经结构。以往的种

种研究表明复眼和视叶不仅具有与脊椎动物及人类的眼睛一样对光信号感知、传递、加工、转

* 资助项目 Supported projects: 辽宁省教育厅基金项目 (LS2010151)

**第一作者 First author, E-mail: nanamaro@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: hxnj@synu.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-02-05, 接受日期 Accepted: 2014-03-18

换和光透镜的基本功能以及视觉学习与记忆的高级功能,如蜜蜂对颜色的分辨等(吴卫国和吴梅英,1997),还具有昆虫特有对紫外线的敏感,偏振光的检测等特殊的视觉功能。多年来,昆虫的视觉功能在仿生学、人工智能、医学、航天等领域都得到了广泛的应用,例如,人们利用昆虫对偏振光具有检测性的原理,发明了偏振光导航仪等(吴卫国和吴梅英,1997)。由于昆虫视觉系统具有结构简单、功能复杂、易于解剖和实验操作等特点,近年,昆虫复眼和视叶的研究已经成为视觉神经生物学的研究热点。

迄今为止,关于复眼和视叶的神经生物学研究已经有了很大的进展(Yagi and Koyama, 1967),但是复眼和视叶的详细显微组织结构尚未清楚。为了进一步研究昆虫视觉的光感受机制,为仿生学、人工智能、医学、航天等领域研究提供理论依据,本研究应用神经解剖学及组织学的研究方法,系统地研究了蟋蟀的视觉系统显微和超微组织结构。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究以实验室内累代饲养的直翅目 Orthoptera 蟋蟀科 Gryllidae 双斑蟋 *Gryllus bimaculatus* De Geer 成虫为实验材料。动物饲养条件:室内温度(27 ± 3),湿度 $50\% \pm 10\%$,光周期 L:D=12:12,用固体人工合成饲料进行继代饲养,本实验使用羽化后 2~4 周内的成虫。

1.2 双斑蟋复眼表面超微结构的扫描电镜观察

在实体解剖镜下将双斑蟋成虫复眼连同头部一同取下,先用 70%酒精洗涤几次,除去附着在复眼表面的灰尘等杂物,临界点干燥器中进行干燥,离子溅射镀膜机中喷金膜,连续 6 次,每次镀膜时间约 30 s,间隔 15 min。后把实验材料放在载物台放入扫描电镜样品室,调节仪器,观察拍照。

1.3 双斑蟋复眼及视叶结构组织解剖学研究

将麻醉后的双斑蟋固定于蜡盘中,用解剖剪

将其复眼连同视叶从脑部剪下,放于 10%甲醛溶液中固定。梯度乙醇依次脱水 1~2 h,透明,浸蜡 4 h 后包埋,制作整体切片,切片方向包括复眼和视叶纵向以及复眼小眼横截面,切片厚度为 4 μm 。经贴片、烤片、二甲苯脱蜡和梯度酒精复水后,采用 HE 染色法染色,中性加拿大树胶封片。Olympus CX21 光学显微镜观察, Moticom 1300 数码显微图像系统观察拍照。

2 结果与分析

2.1 双斑蟋复眼表面超微结构

扫描电镜下可观察到双斑蟋复眼表面小眼间排列紧密,互相拼合在一起,每个小眼基本属典型的六边形结构。各小眼面大小接近,长约 35.5 μm ,宽约 33.3 μm ,其六边形对角线距离平均长 30 μm 。复眼表面较光滑,小眼面向外微凸,中间有些许内凹。小眼和小眼之间分布着一些白色的小眼间鬃(Terommatidial bristle)和钟形感受器(Campaniform sensillum)(图 1:A, B)。雌性和雄性复眼表面无明显差异。电镜下可观察到两种类型的感觉毛,一种较长,长约 5~6 μm ,有明显的毛状尖端;一种较短,凹进在空隙里,仅有很小的突起(图 1:C, D)。小眼间鬃在复眼的分布不均匀,排列较随意,分布也较广。

复眼表面尚分布有一些钟形感受器,其数量明显少于小眼间鬃,分布范围无一定规律,存在于小眼之间。电镜下可见钟形感受器是一个类似梨形或卵圆形结构,长轴约 3~4 μm ,外周凸起中心凹进,像一个个小坑分布在复眼表面,它们同感觉毛一样能增加复眼表面对机械感受的敏感度。

2.2 双斑蟋复眼的显微组织结构

双斑蟋复眼由 3 400 个小眼(Ommatidium)组成,每一个小眼是一个独立的单位,展开的小眼并向排列在一起,呈扇形,前后夹角跨度较大,大于 180°,上下小眼夹角约 120°(图 2)。每个小眼由外到内依次由角膜(Cornea)、晶锥(Crystalline cone)、感杆束和网膜细胞(Rhabdom and retinula cell)、基膜(Basement

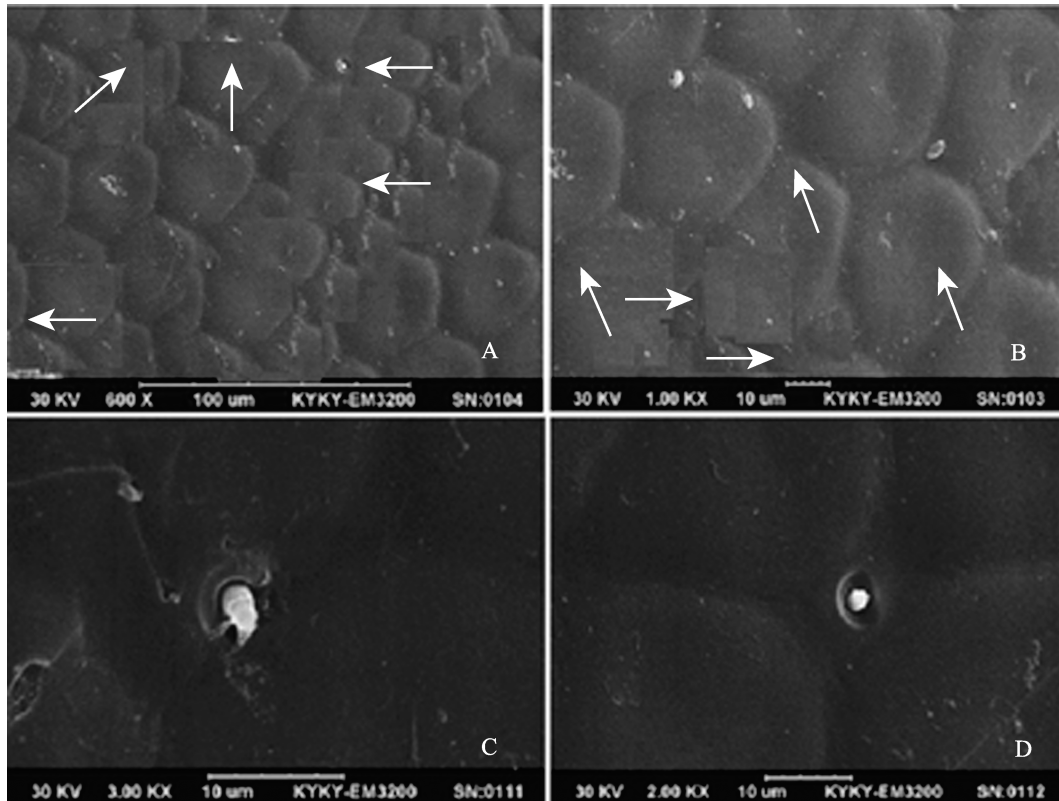


图 1 双斑蟋复眼扫描电镜观察

Fig. 1 SEM observation of *Gryllus bimaculatus*'s compound eye

A. 双斑蟋复眼表面超微结构 (比例尺: 100 μm) Surface ultrastructure of *Gryllus bimaculatus*'s compound eye (scale bar: 100 μm), 箭头示: 小眼间鬃 Arrow: interommatidial bristle; B. 双斑蟋复眼表面超微结构 (比例尺: 10 μm) Surface ultrastructure of *Gryllus bimaculatus*'s compound eye (scale bar: 10 μm), 箭头示: 钟形感受器 Arrow: Campaniform sensillum; C. 双斑蟋复眼表面毛状尖端型小眼间鬃 (比例尺: 10 μm) Hair types of interommatidial bristles of *Gryllus bimaculatus*'s compound eye (scale bar: 10 μm); D. 双斑蟋复眼表面短而凹进型小眼间鬃 (比例尺: 10 μm) Short types of interommatidial bristles of *Gryllus bimaculatus*'s compound eye (scale bar: 10 μm).

membrane) 等组成 (图 2)。

2.2.1 角膜 角膜 (Cornea, C) 又叫做角膜晶体, 属于一种特化的真皮细胞。它位于小眼的最外层, 向内紧挨晶锥 (Crystalline cone, CC), 表面较光滑, 为外缘向外微凸、内缘稍平直的凸镜形透明结构 (图 2:A)。平均厚度约为 20 μm , 宽约 15 μm 。纵切面可见角膜是由多层平行的角膜由片状纤维结构 (图 2:B) 组成。HE 染色显示角膜内外层染色一致, 具有均一的折射性, 其横切面为常规的六边形结构, 与光镜下一致。

2.2.2 晶锥 晶锥是整个小眼结构中最明显的, 位于角膜下方, 是角膜和网膜细胞 (Retinula cell, Rc) 间的光路通道。纵切面是一个类似于倒圆锥形的透明体结构 (图 3:A), 由位于顶端的 4 个

晶锥细胞 (Crystalline cone cell, CCC) 向下分泌而形成的, 属于典型的晶锥眼 (Eucone eye)。紧靠角膜的下方可见明显的深色晶锥细胞核 (图 3:B), 晶锥下端直接连接在感杆束 (Rhabdom, Rh) 上, 外周被两个初级虹膜色素细胞 (Primary pigment cell, PPc) (图 3) 所包裹, 其初级色素细胞核 (Primary pigment cell nuclear, Pn) 位于晶锥的底端两侧。晶锥长约 75 μm , 最宽处约 25 μm 。横切面可以看到排列整齐的近圆形晶体 (图 3:C), 最宽处半径约为 15 μm 。由 4 个大小相等的晶锥细胞呈圆形环绕排列形成, 将晶锥自上而下平均分成四部分 (图 3:D 中的 1, 2, 3, 4), 晶体之间环绕着许多色素颗粒 (Pigment granule, pg)。

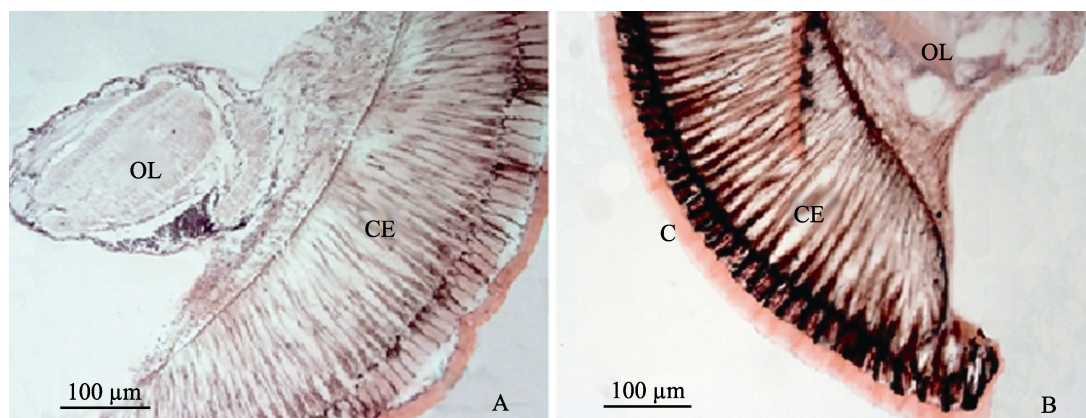


图 2 双斑蟋复眼及视叶的组织结构 (水平于体轴) 纵切面观

Fig. 2 Horizontal planes of section of *Gryllus bimaculatus*'s compound eye and optic lobe

A. 复眼和视叶结构 Compound eye and optic lobe structure;

B. 角膜的位置 The location of the cornea.

OL: 视叶 Optic lobe; CE: 复眼 Compound eye; C: 角膜 Cornea.

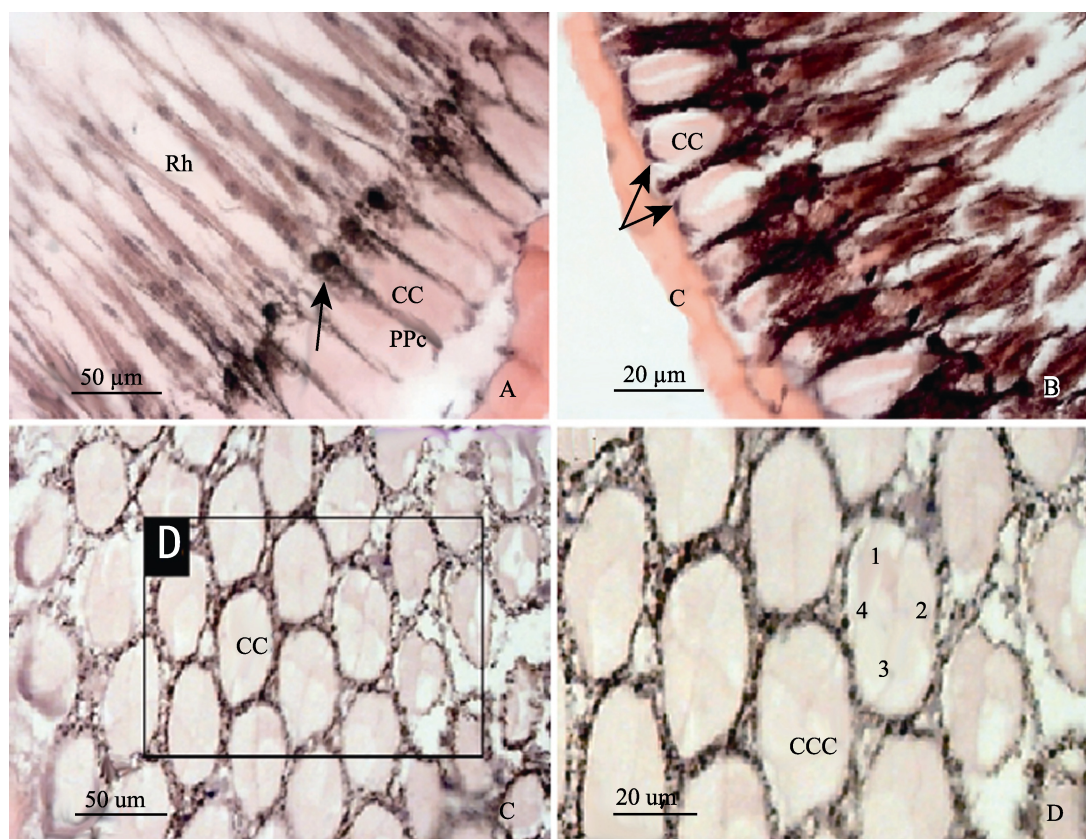


图 3 双斑蟋晶锥显微结构

Fig. 3 Microstructure of *Gryllus bimaculatus*'s crystalline cone

A, B. 晶锥 (水平于体轴) 纵切面观 Horizontal planes of section of crystalline cone;

C, D. 晶锥横切面图 Cross section planes of crystalline cone.

CC: 晶锥 Crystalline cone; C: 角膜 Cornea; Rh: 感杆束 Rhabdom; PPc: 初级色素细胞 Primary pigment cell;

CCC (1, 2, 3, 4): 晶锥细胞 Crystalline cone cell; 箭头 (左到右) 依次: 初级色素细胞核, 晶锥细胞核 Arrow: Primary pigment cell nuclear, crystalline cone cell nuclear.

2.2.3 感杆束 感杆束由感杆集合而成。每个小眼的感杆直接连接在晶锥的下方,是一个长条形的上部较宽下部较窄的细长带状结构(图 4:A),长约 110 μm 。是由网膜细胞体(Retinula cell, Rc)特化部分的微绒毛深入中空,所形成的融合结构。从小眼的纵切来看,感杆位于网膜细胞柱中间,狭窄细长,且感杆上端的染色较深,可能和顶端聚集有大量的色素颗粒有关。HE 染色可以明显的看出每一个网膜细胞柱都含有多个网膜细胞核(Retinula cell nuclear),一般有 4~6 个。网膜细胞核排列在感杆束内,可清晰的分为近端、中端、远端 3 层(图 4:B),细胞核直径约 2.5 μm 。其中近晶锥部位聚集较多的细胞核,约有 2~3 个,一般仅有一个细胞核分布在远晶锥部位。同一小眼在不同的水平横切面上形状和面积均不同,从远心端至基膜,其感杆半径由大逐

渐减小。

感杆远心端(图 4:C):此区域感杆横切面积较大,HE 染色显示最内部圆形粉红色区域为感杆中央,外周有 4~5 个花瓣状视小杆作辐射状排列(图 4:D),犹如花朵盛开,外周则环绕着 6 个网膜细胞,该段区域内的网膜细胞体不大,不甚明显,主要是由于周围没有微气管分布,且感杆和视小杆占据了较多的空间。在感杆中段部分,可以清楚的看到每一个感杆周围都有网膜细胞作环形围绕,其胞体增大,网膜细胞的边缘分布着许多的次级色素细胞,视小杆形状开始轻微变形,网膜细胞核明显。

2.2.4 基膜 基膜(Basement membrane, BM)位于小眼最底层,是一层结缔组织,呈栅栏状,和多数昆虫类似(图 5:A)。在显微镜下观察,其感杆内的视小杆轴突束穿过基膜后,几个轴突

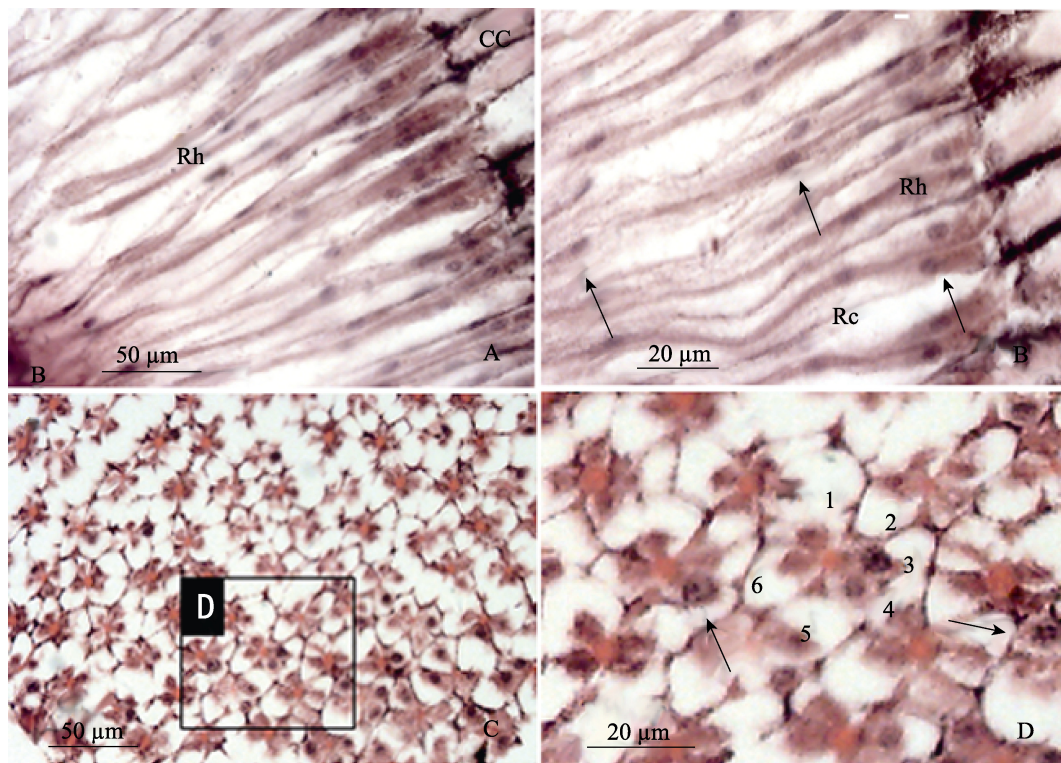


图 4 双斑蟋感杆束显微结构

Fig. 4 Microstructure of *Gryllus bimaculatus*'s rhabdom

A, B. 感杆束(水平于体轴)纵切面 Horizontal planes of section of rhabdom;

C, D. 感杆束(中端)横切面 Cross section planes of middle rhabdom.

Rh: 感杆束 Rhabdom; CC: 晶锥 Crystalline cone; Rc (1-6): 网膜细胞 Retinula cell;

BM: 基膜 Basement membrane; 箭头示: 网膜细胞核 Arrow: Retinula cell nuclear.

束会聚集成较大的轴突束,进入视叶的神经节层(Lamina, La)内(图5:B)。同时基膜内还有气管穿过。基膜两侧有许多分布较密集,颜色较深的色素颗粒,色素颗粒会扩散到感杆的下端形成一些深色区域。基膜是连接视叶的最外层,是小眼和视叶的分界处。

2.3 双斑蟋视叶的显微结构

视叶(Optic lobe)即视神经(图6:A),其发达程度同复眼的发达程度有关,是控制视觉的视觉神经中心,也是连接复眼和脑的枢纽中心。视叶通过基膜将其与外侧复眼分隔,内以其内、外髓发出的神经纤维连接前脑。主要包括3个相互联系的神经纤维网,由外向内依次为:神经节层、外髓(Medulla, Me)和内髓(Lobula, Lo)。

2.3.1 神经节层 神经节层靠近小眼基底膜,是第一层神经纤维网,位于视叶的最外层,接受复眼光感器传来的信息,切面为弯曲状(图6:B),长约100 μm ,厚约10 μm 。HE染色质地较均一,表明此层神经纤维较均一,无明显分层。外侧感杆束传来的轴突束通过基膜进入此层,其与外髓连接处有分布密集、颜色较深的神经元胞体层,厚度可达1 μm 左右,在神经元胞体带下可见一些神经轴突从神经节层穿过,通过视交叉,直接

到达外髓区。

从水平于体轴的神经节层切面来看,神经节层呈弯曲的长柄状(图6:B),进入此层的轴突束,可以与该层的第一视神经元,形成大量密集的突触,进而向下传递,到达视交叉(Optic chiasma)(图6:C)这也是神经节层内最重要和明显的标志。在视交叉内,神经层内伸出的纵形神经纤维束,以交叉状方式排列,所形成的纵形神经纤维束深入到外髓内。

2.3.2 外髓 外髓垂直于体轴的外髓切面一般呈半圆形(图6:C),前后长约100 μm ,厚约50 μm 。HE染色显示其染色较浅,有分层现象。平行于体轴的外髓切面也显示出外髓面积最大,长约65 μm ,宽约40 μm 。HE染色可清晰的看到,从视交叉通过的轴突束呈纵向排列方式进入到外髓,开始与外髓内的第二级神经元相联系。根据染色的变化情况,可以把外髓分为5层纤维分区(图6:D, 1~5),1,3和5层染色较深,2和4层染色较浅,呈明显的明暗带交替的现象,大概可分为3条明带和两条暗带。在外髓周围也分布有一些神经元胞体。

2.3.3 内髓 内髓是视叶中的第三大神经纤维网。HE染色可明显观察到在视神经索上靠近前脑部有一明显的膨大的纤维区,即内髓区(图7:

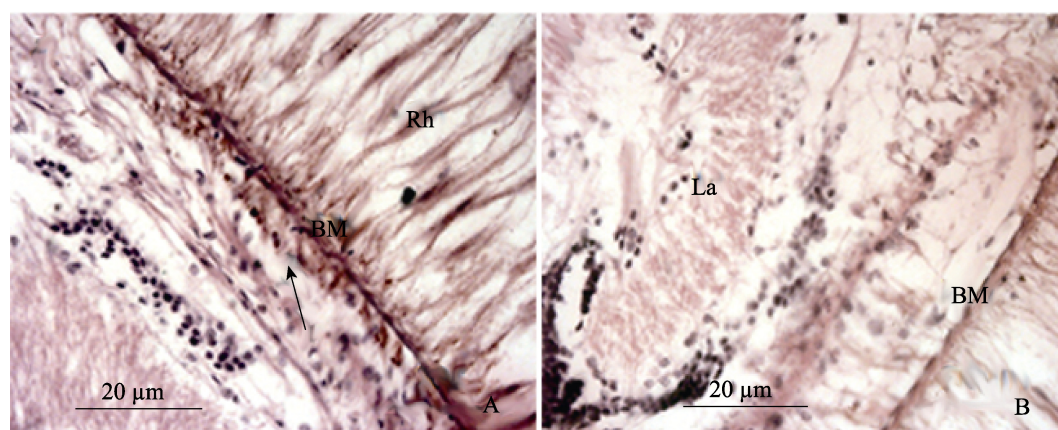


图5 双斑蟋基膜显微结构

Fig. 5 Microstructure of *Gryllus bimaculatus*'s basement membrane

A.基膜外侧显微结构 Outside microstructure of basement membrane ;

B.基膜内侧显微结构 Inside microstructure of basement membrane.

BM :基膜 Basement membrane ;Rh :感杆束 Rhabdom ; La :神经节层 Lamina ;箭头示 :色素颗粒 Arrow: Pigment granule.

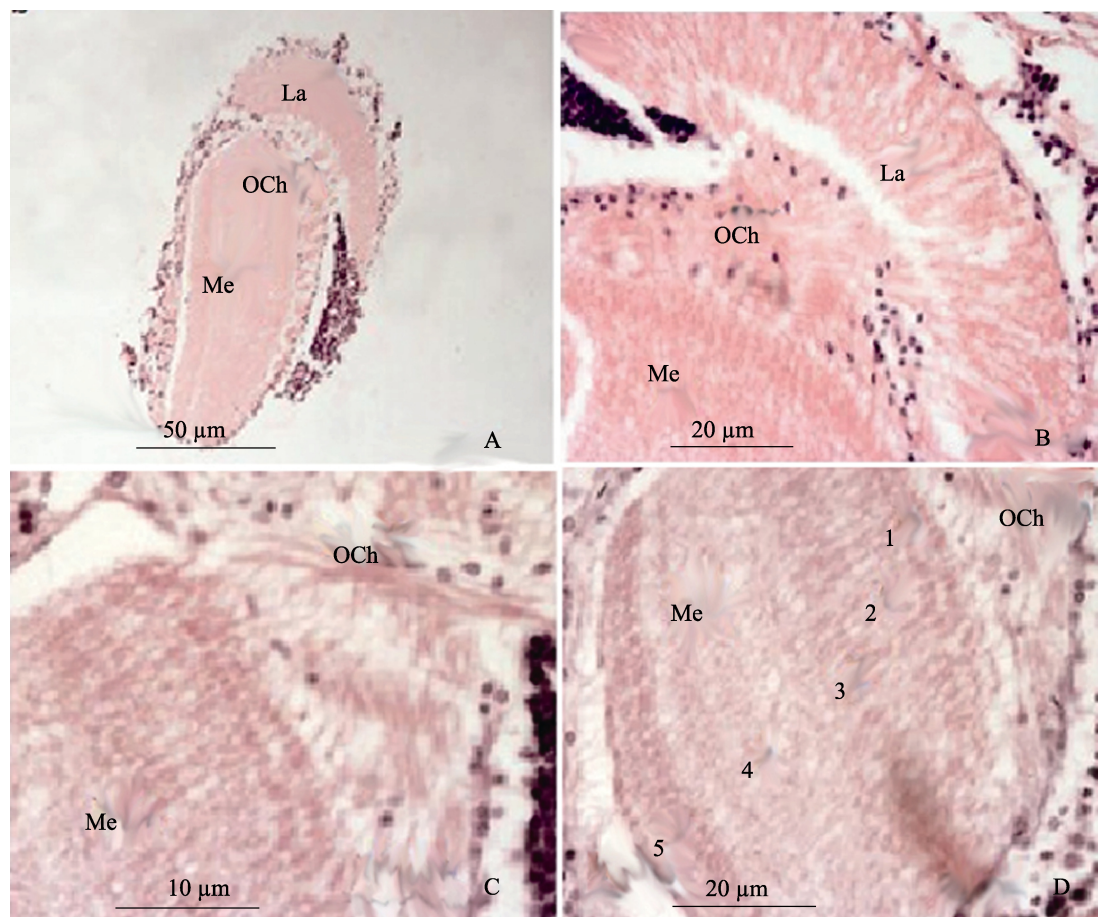


图 6 双斑蟋视叶显微结构

Fig. 6 Microstructure of *Gryllus bimaculatus*'s optic lobe

- A. 双斑蟋视叶 Section of *Gryllus bimaculatus*'s optic lobe; B. 双斑蟋视叶神经节层 Section of *Gryllus bimaculatus*'s lamina in optic lobe; C. 双斑蟋视叶视交叉 Section of *Gryllus bimaculatus*'s optic chiasma; D. 双斑蟋视叶外髓 Section of *Gryllus bimaculatus*'s medulla in optic lobe.

La: 神经节层 Lamina; Me (1-5): 外髓 Medulla; OCh: 视交叉 Optic chiasma.

A), 也是视叶最后一个神经纤维网, 面积较外髓小的多, 长椭圆形, 长约 30 μm 。内髓与外髓相隔较远, 在外侧的神经纤维轴突束, 通过长的视神经索(图 7: B) 一直深入到内髓内。在内髓纤维网内, 同样可见分为 5 层的纤维分层(图 7: C), 这同外髓纤维网很相似, 呈明暗交替现象, 外层颜色较深, 可能与来自外髓的投射神经元末端分支密集分布有关, 未见到明显的第二视交叉 (Second optic chiasma), 这可能与切片的位置有关。此外在视神经索内和内髓的外周都可以看到有大量神经元胞体分布(图 7)。内髓向内与双斑蟋脑神经节的前脑相联系, 其连接处可以看见内层的纤维通过内髓投射到前脑的不同区域

(图 7: D)。

3 讨论

双斑蟋复眼接收外界的视觉信息后, 将其向内传递至视叶的神经网络。视叶是位于前脑两侧庞大的神经节, 向外与复眼相连接, 接收来自复眼的光信号并对其进行初步的加工和整合, 继而向内通过视神经索传递至前脑的高级中枢内, 是蟋蟀处理视觉信息最重要的中转站。双斑蟋视叶多呈扇形, 其庞大的神经网络面积暗示其具有高度发达的视觉系统。双斑蟋的许多适应性行为与其视觉系统的活动密不可分, 譬如其觅食、求偶、昼夜节律转换等。

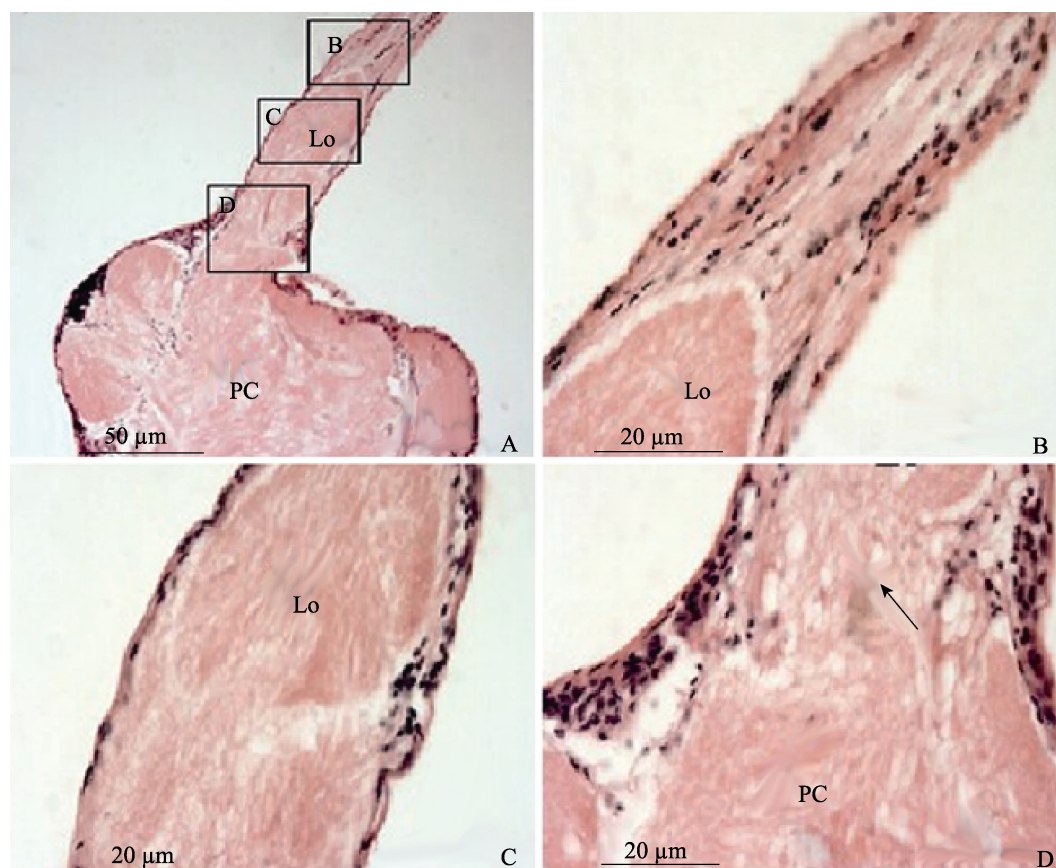


图 7 双斑蟋视叶内髓显微结构

Fig. 7 microstructure of lobula of *Gryllus bimaculatus* optic lobe

A. 双斑蟋视叶内髓纵切面图 Horizontal and vertical planes of section of *Gryllus bimaculatus*'s optic lobe ;

B, C, D. 分别为图 A 中 B,C,D 截面的放大图 B, C, D are enlarged figure of B, C, D section of the finger A.

Lo: 内髓 Lobula; PC: 前脑 Protocerebrum; 箭头示: 进入到前脑的轴突束 Arrow: Axon bundles.

通过双斑蟋复眼扫描电镜观察可知,其复眼的小眼数目为 3 000 多个,而其他昆虫如蜻蜓可达到 28 000 甚至更多,说明它们需要收集多角度的视觉信息,尤其针对高速飞行时对周围视觉信号的快速捕捉。可见小眼数目对于昆虫来说,是适应自身生存环境的最好的证明。

扫描电镜下,双斑蟋复眼每个小眼面排列紧密,向外微凸,呈典型的六边形结构,互相拼合形成蜂窝状,同其他日行性昆虫小眼结构相吻合。其小眼之间的空隙内分布着白色的感觉毛,这些感觉毛分布较随机,数量较少,且可以分成两类,其共同点是都较短,不同之处是一种感觉毛有明显的毛状尖端,另一种仅有很小的突起。这种特征和擅长飞行类昆虫如蝇类(陈伟之等, 1998)所具有的长而突出密集的感觉毛存在着明

显差异。在鳞翅目中,多种蝶类复眼表面都具有长的刺毛,使它们在飞行时可以感受风速的变化。据报道,拔除蜜蜂复眼表面的刺毛可以造成它们不能精确的测量取食场所和太阳方向之间的角度(Neese, 1965)。此种短小稀疏的感觉毛,很可能是由于蟋蟀不善于飞行及其生存的环境所致,其或仅起到简单的机械感受器的作用。

此外,在鳞翅目蝶类、蛾类等的小眼表面还具有很多的角膜乳头颗粒和一些由凹凸和纹褶组成的特殊结构(陈伟之等, 2002)。这些结构起到了辅助性集光的作用,减少了光的反射等(Exner, 1891)。蟋蟀小眼表面比较光滑并不具有这些结构,仅有一些类似梨状和卵圆状结构的钟形感受器,随机分布在复眼表面,它们和感觉毛一样主要起机械感受器(Honegger, 1979)

的作用。

由双斑蟋复眼和视叶切片来看,其小眼和其他的日行性昆虫类似,具有微凸的角膜;晶锥透明,且主要由4个晶锥细胞向下分泌构成,周围被2个色素细胞从晶锥远端至近端包被,同时角膜和晶锥构成其屈光器;感杆束细长,中上段的横切面积较大,且周围环绕着6个网膜细胞,起到感光的作用;基膜呈栅栏状,主要是起到隔离小眼和视叶的作用。

蟋蟀复眼感杆束较长,与晶锥直接相接触,一直延伸到小眼的近基膜处,其复眼属于并列像眼。这种眼的特征是只有垂直小眼面的光波才能到达感杆束上,而临近折射过来的光波均被色素细胞吸收,物体成像都聚集在感杆束上,所以成像清晰度高(Exner, 1891)。蝗虫复眼侧区小眼感杆束的直径随时间和适应状态的变化而变化,夜间小眼的感杆束变粗,扩大了小眼的视场光阑,增加了小网膜细胞的角度灵敏,日间与此相反,据此认为日间和夜间都能活动的昆虫具有瞳孔调节的新机制——靠感杆膨胀和缩小来调节,以便适应外界光强度变化的环境(吴卫国等, 1990)。夜间活动的昆虫如萤火虫和夜蛾等,其小眼延长,感杆远离晶锥,为重叠像眼,这种结构特点适于夜间光线不好的情况下观察外界环境。重叠像眼对光强变化具有灵敏的调节能力,每个小眼都可以接受相邻小眼侧向折射进来的光,增加了到达每一感杆束的光强度,于是形成重叠像,但相比之下清晰度较低(Exner, 1891),以上两种复眼的结构特点都与昆虫进化适应其生存环境具有明显的关联。

双斑蟋的视叶同其他昆虫相类似,同样具有神经节层、外髓、内髓三大神经纤维网,神经节层内可以观察到明显的视交叉结构。但其视叶中的内髓和同属于直翅目的蝗虫以及其他类昆虫有着较大区别,蟋蟀视叶内不存在所谓的复合体结构,且蟋蟀的内髓与外髓之间相隔较远,中间靠长的视神经索相连,而不是直接通过第二视交叉相连。切片也未见视叶具有ARLa(Anterior rim of the lamina)和ARMe(Anterior rim of the medulla)(Elphicki *et al.*, 1996)以及第二视交

叉结构,可能是与切片的方向、位置和染色效果有关。同时,从雌雄蟋蟀复眼和视叶切片来看,其不具有性二型现象。此外,Tomioka和Yukizane(1997)还发现在蟋蟀复眼的背侧末端有一个特殊的区域,它能接受光信号并能将这种光信号进行转换,以达到影响对侧视叶昼夜节律的生理变化作用。

到达视叶内的光信号要经视叶(中转站)的初步加工后向前脑传递,由前脑对信息进行进一步的编码、整合以及判断,经转换处理后发出相关的指令使昆虫做出相应的行为反应。深入了解这一通路的结构和信号传递过程对于研究昆虫的视觉行为和功能十分重要。

参考文献 (References)

- Chen WZ, Yang SX, Li SM, Yang C, Li Y, 1998. Lepidoptera insect compound eye surface microstructure characteristics. *Journal of Chinese Electron Microscopy Societ*, 17(4): 349–350.[陈伟之, 杨思威, 李素梅, 张驰, 李珏, 1998. 鳞翅目昆虫复眼表面微观结构特点. 电子显微学报, 17(4): 349–350.]
- Chen WZ, Yang SX, Li SM, Yang LJ, 2002. A comparative study on the surface ultrastructure of ommatidium in butterflies. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 35–40.[陈伟之, 杨思威, 李素梅, 杨丽娟等, 2002. 蝶类复眼小眼面表面超微结构的比较研究. 昆虫学报, 45(1): 35–40.]
- Elphicki MR, Williams L, O'Shea M, 1996. New features of the Locust optic lobe: evidence of a role for nitric oxide in insect vision. *The Journal of Experimental Biology*, 199(11): 2395–2407.
- Exner S, 1891. Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen and Insecten: Eine Studie. Franz Deuticke. 1–206.
- Honegger HW, Reif H, 1979. Sensory mechanisms of eye cleaning behavior in the cricket *Gryllus campestris*. *J. Compar. Physl.*, 129(3): 247–256.
- Neese V, 1965. Zur Funktion der Augenborsten bei der Honigbiene. *Z. Vergl. Physiol.*, 49(6): 543–585.
- Tomioka K, Yukizane M, 1997. A specific area of the compound eye in the cricket *Gryllus bimaculatus* sends photic information to the circadian pacemaker in the contralateral optic lobe. *J. Comp. Physiol. A*, 180(1): 63–70.
- Wu WG, Wu MY, 1997. Research and application of Insect visual. *Entomological Knowledge*, 34(3): 179–183.[吴卫国, 吴梅英, 1997. 昆虫视觉的研究及应用. 昆虫知识, 34(3): 179–183.]
- Wu WG, Wu MY, Warrant E. J, Xu ZM, Shi SZ, Wang X, Gao B, Zhang SW, 1990. A new mechanism of pupil control in the insect compound eye. *Acta Biophysica Sinica*, 6(2): 178–182.[吴卫国, 吴梅英, Warrant E. J, 徐智敏, 石淑珍, 王翔, 高奔, 张少吾, 1990. 昆虫复眼瞳孔调节的一种新机制. 生物物理学报, 6(2): 178–182.]
- Yagi N, Koyama N, 1967. Recent advances in the studies of insect compound eyes. *Kentya*, 35(3): 175–185.