



## 发光甲虫与生物荧光\*

李学燕<sup>1 2</sup> 梁醒财<sup>1\*\*</sup>

(1. 中国科学院昆明动物研究所 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院 北京 100039)

**Luminous beetles and their bioluminescence.** LI Xue-Yan<sup>1 2</sup>, LIANG Xing-Cai<sup>1\*\*</sup> (1. *Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223*; 2. *Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039*)

**Abstract** Bioluminescence is an interesting phenomenon of living things to emit light. It is found in four kingdoms, i. e., Monera, Fungi, Plantae and Animalia. Most studies on bioluminescence, however, are carried out on insects, especially luminous beetles whose representative is fireflies. This paper deals in detail with taxonomic status of luminous beetles, the principle of their bioluminescence, the type of photogenic organs, the mechanism of "Flash", biological significance of bioluminescence and the study advances of the related behaviors. In addition, the applications of luminous beetles and their luciferase are also dealt with. It is intended to popularize the knowledge of bioluminescence, to provide some references for studying, conserving and exploiting Chinese luminous beetles and other luminous life-forms.

**Key words** luminous beetles, firefly, click beetle, pheidole, bioluminescence

**摘要** 生物荧光是活体生物自身可以发光的有趣生命现象。具有这一现象的生物存在于生物四界中,但目前关于这一现象的研究报道主要来自于昆虫,尤其是以萤火虫为代表的发光甲虫的研究。文章对发光甲虫的分类地位、生物荧光发生的原理、发光器官的类型、闪光的“开关”机制、生物荧光的生物学意义及其相关行为学研究进展等进行了详细介绍。此外,还简要提及了荧光生物及其荧光酶的应用。这对了解及探讨生物荧光现象、加强对中国的发光甲虫及其它发光生物的研究及保护利用具有一定的借鉴作用。

**关键词** 发光甲虫,萤火虫,叩头虫,光萤,生物荧光

生物荧光(bioluminescence)是自然界活体生物自身发光的现象,具有这一现象的生物称作发光生物。发光生物在生物四界即原生生物界 Monera、真菌界 Fungi、植物界 Plantae 和动物界 Animalia 的 11 个门中发现<sup>[1]</sup>。动物界最大的门——节肢动物门 Arthropoda 就是这 11 个门之一。发光节肢动物主要分布在海蜘蛛纲 Pycnogonida 或 Pantopoda、真甲壳纲 Eucrustacea、倍足纲 Diplopoda、多足纲 Chilopoda、及昆虫纲 Insecta 中<sup>[2]</sup>。

发光昆虫分布于弹尾目 Collembola、同翅目 Homoptera、双翅目 Diptera 和鞘翅目

Coleoptera<sup>[1~3]</sup>。这些类群在长期进化过程中演化出特殊的身体构造——发光器官(photogenic organs 或 luminous organs)。发光器官或在雌雄两性均有,或仅发生在雌虫或不成熟的形态(幼虫或蛹期),分布于从头部到腹部的任何部位。尽管如此,发光昆虫主要集中在鞘翅目,通常将这些发光鞘翅目昆虫统称为发光甲虫(luminous beetles)。

\* 云南省自然科学基金面上项目(2003C0065M)。

\*\*通讯作者, E-mail: liangxc@mail.kiz.ac.cn

收稿日期 2005-09-30, 修回日期 2005-12-12

对生物荧光现象及发光类群的研究,一直是科学家们关注的焦点。但遍观发光生物,很多结果均来自以发光甲虫,尤其是萤火虫为模式的研究。为了加强对发光甲虫的保护和利用,更好地了解生物荧光现象,本文对发光甲虫及其生物荧光研究进展进行了概述。

## 1 发光甲虫概述

发光甲虫主要分布在叩甲总科 Elateroidea<sup>[4]</sup>的萤科 Lampyridae、雌光萤科 Rhagophthalmidae、光萤科 Phengodidae 和叩头虫科 Elateridae<sup>[5]</sup>。也有分布在叩甲总科稚萤科 Drilidae 的报道<sup>[2,6]</sup>,但其发光类群现已移至萤科、雌光萤科或光萤科<sup>[4]</sup>。此外隐翅虫总科 Staphylinoidea 的隐翅虫科 Staphylinidae 也有发光种类<sup>[7]</sup>。

萤科昆虫,俗称萤火虫(firefly)(狭义),是最常见的发光甲虫,其幼虫均可发光,而成虫则包括发光和不发光种。雌光萤科因发光虫态限于雌成虫及幼虫而得名,其在外形及发光行为等方面都与萤科很相似,且在分类上也有人认为是萤科的一亚科<sup>[8,9]</sup>,故广义的萤火虫应包括雌光萤科。本文即指广义萤火虫(萤科和雌光萤科)。萤火虫的发光器官在腹部腹面,雄性通常2节,雌性通常1节。发光波长538~582 nm。萤科已知2000多种,分布于南极洲外的各大洲,而雌光萤科已知30多种,分布于亚洲。

光萤科的发光虫态也限于雌成虫和幼虫,但其发光器官分布与萤火虫不同,常呈胸节和腹节背面上侧缘点状(spot-like)结构或体节背面的发光带(luminous bands)。点状发光器官发光时如同夜间行驶的火车窗口,因此,常称光萤科为“Railroad-worms”<sup>[10]</sup>。发光波长536~623 nm。雄成虫为典型甲虫,具有羽状触角用以感受雌性激素,无发光器。此科仅发现于美洲<sup>[4]</sup>。

叩头虫科是常见甲虫,因其被捉住时不停地叩头,故称叩头虫(click beetles)。但发光种类仅限于 Pyrophorinae 亚科的3属即分布于热带和亚热带美洲的 *Pyrophorus*、新赫布里底群岛

和斐济群岛的 *Photophorus* 及智利的 *Campyloxenus*<sup>[2]</sup>。发光叩头虫的发光器官有两类,最显著一类位于前胸背板后侧角的卵圆型点状发光器官,发淡绿色光;另一类位于第1腹节的心型发光器官,仅在飞行或鞘翅展开时可见,发橙色光。两类光的波长534~592 nm。前胸背板的发光器官发光时如同汽车的2个前灯,故发光叩头虫也称作“automobile bugs”<sup>[2,11]</sup>。

隐翅虫科也是常见甲虫,但发光种类仅报道1种<sup>[7]</sup>。发光波长520~568 nm。

## 2 生物荧光发生的原理

生物荧光是自然界的奇特现象,是生物体发光器官内一系列化学反应结果,即在 ATP、 $Mg^{2+}$ 、氧气( $O_2$ )和荧光酶(luciferase)存在时,底物荧光素(luciferin)转变成中间产物腺苷酸荧光素(adenylluciferin),中间产物进而被氧化成氧化荧光素(adenyloxyluciferin),同时产生生物荧光<sup>[5]</sup>。

荧光酶从功能上讲是氧化酶。尽管已知生物体的荧光反应都需要 $O_2$ 和过氧化中间产物,自然界的荧光酶却是一组不相关的酶<sup>[2,12,13]</sup>。不过,发光甲虫的荧光酶是分子量大约60 kD的蛋白单体<sup>[14,15]</sup>,由荧光酶基因(luciferase gene)编码。目前已有10多种发光甲虫的荧光酶基因被克隆与测序<sup>[16-32]</sup>。几种荧光酶基因的结构与功能已有详细报道<sup>[33-35]</sup>。发光甲虫的荧光素是苯并噻唑复合物(Benzothiazole compound)<sup>[15]</sup>,有关的研究见 Day 等<sup>[36]</sup>。

## 3 发光甲虫的发光器官类型

昆虫发光器官通常位于体表表皮层下。除双翅目 Arachnocampa 的发光器官起源于马氏小管外,昆虫发光器官主要起源于脂肪体<sup>[37]</sup>。

根据对萤科等研究及前人工作的总结, Buck 将发光甲虫发光器官归为6类<sup>[2]</sup>: I型:仅在光萤科,由大量松散独立的大型细胞如 Oenocytes 构成,无专门的气管或神经供应(tracheal or nerve supply); II型:以光萤科 *Phrixothrix*、萤科 *Lamporhiza splendidula* 及

*Phausis delarouzei* 幼虫为代表,该型是“Polyhedral photogenic cells”的紧密结合体,有气管供应但无反射层(reflector layer)和气管终端细胞(tracheal end cells);Ⅲ型:类似Ⅱ型,但有反射层,该型在 *Photuris pennsylvanica* 幼虫、*Luciola cruciata* 和 *Pyrocoelia rufa*、*Diphotos montanus* 成虫和 *Lampyris noctiluca* 雌虫等萤科昆虫中。叩头虫胸、腹部发光器官也属此型。余下3型(Ⅳ、Ⅴ和Ⅵ型)都具有气管终端细胞,存在于萤科。Ⅳ型:气管终止于发光层表面(surface of the photogenic layer)的气管终端细胞,而微气管进入发光层,该型存在于 *Photuris* 一些种;Ⅴ型:存在于日本的 *Luciola parvu* 和 *L. viticollis*,气管主干向光细胞分支,气管终端细胞在光细胞中分散分布;Ⅵ型:普遍存在于北美 *Photinus* 和 *Photuris* 及 *Luciola parvula* 和 *L. italica*,特点是大而垂直的气管主干穿透反射层和光细胞层。

尽管不同类型的发光器官构成有所不同,其最基本的组分都为光细胞(photocytes),而荧光反应便在光细胞内一个富含荧光素的细胞器即过氧化物酶体( Peroxisomes )中完成。

#### 4 闪光(flash)的“开关”机制

关于生物荧光“开关”机制,一直都是科学家们探寻的问题。早在1782年 Förster 就发现萤火虫在有氧气(O<sub>2</sub>)时可发光,而在氢气(H<sub>2</sub>)或二氧化碳(CO<sub>2</sub>)环境中荧光则熄灭<sup>[2]</sup>。基于O<sub>2</sub>在荧光反应不可缺少,有人提出了“氧气控制理论”。随着研究深入,研究者们都认为发光由神经控制(即“神经控制理论”),但不确定神经是终止于光细胞还是气管终端细胞或两者<sup>[2]</sup>。之后,Smith提出控制发光器官的神经元不直接终止于光细胞而是突触结合在气管细胞上<sup>[38]</sup>。而随后的研究又发现神经活动释放的神经递质巴胺(Octopamine)引起荧光反应<sup>[38]</sup>。

神经递质引发荧光反应,但神经终止于气管细胞而非光细胞,而在气管终端细胞与光细胞内过氧化物酶体间仍有约17 μm的距离<sup>[38]</sup>,那在神经递质释放与光反应之间的信号通路又

如何完成? Trimmer 指出在巴胺的释放与光反应之间的信号通路是由一氧化氮(NO)完成,NO的合成是萤火虫发光的重要控制要素<sup>[38]</sup>。他认为巴胺可激活一氧化氮合成酶(NOS),从而合成NO,NO可穿越气管终端细胞与光细胞内过氧化物酶体间的距离,暂时抑制光细胞线粒体的呼吸作用,因此增加过氧化物酶体中O<sub>2</sub>浓度,O<sub>2</sub>浓度增加直接引发荧光反应。Trimmer的研究结果将“氧气控制理论”和“神经控制理论”有机结合起来。但对神经递质如何激活NOS等问题,仍待进一步研究。作者将这个过程总结如图1。

图1 闪光的“开关”机制

#### 5 生物荧光的生物学意义

生物荧光的生物学意义主要是异性间求偶与交配信号、捕食信号和防御信号<sup>[37,39,40]</sup>。对发光行为的研究主要围绕这3方面开展,下面逐一介绍。

##### 5.1 信息交流体系与交配行为

闪光最重要功能是性交流(sexual communication)即求偶与交配。尽管很早以前的昆虫学家就提及了萤火虫通信系统<sup>[3]</sup>,对通信系统进行比较系统研究的是美国的Lloyd和日本的Ohba。

Lloyd在通过对北美萤科的Lampyrinae和Photurinae的种类进行研究,将交流体系分为2类<sup>[3]</sup>:信号体系Ⅰ(systemⅠ)雌性常静止或不动,并发出种特异性信号吸引雄性,如*Lampyris noctiluca*;信号体系Ⅱ(systemⅡ):雄性常在飞

行时发出种特异性信号,而雌性也以种特异性信号应答(response)于雄性并将其吸引,如 *Photuris*, *Photinus*, *Aspisma* 和 *Pyraetomena*。不过,也有一些信号体系表现 I 和 II 之间的过渡模式(如 *phausis reticulata*)或组合模式(如 *Pteroptyx*)。

Lloyd 及其之前的研究者主要对研究发光种类的交流体系。但并非所有萤火虫种类都发光。Ohba 研究了日本 46 种萤火虫(包括日行性、夜行性及黄昏性种)的交流体系,将其分为 6 类<sup>[41~43]</sup> (1)HP 体系(HP system):以 *Hotaria parvula* 为代表,雌性在一定时间延迟(delay)后应答于雄性,相当于 Lloyd 的体系 II。(2)LL 体系(LL system):以 *Luciola lateralis* 为代表,雄性被雌性的光信号吸引,然后发生交配。(3)LC 体系(LC system):以 *Luciola cruciata* 为代表,雄性发出不同的闪光模式(flash pattern),并展示行走荧光(walking-luminescing)、静止信号(sedentary signaling)、追赶(chasing)、攀爬(mounting)和交配(copulating)等过程。(4)PR 体系(PR system):以 *Pyrocoelia rufa* 为代表,雄性被雌性的持续光信号吸引,交配行为由雌性激素引发,相当于 Lloyd 的体系 I。(5)CR 体系(CR system):以 *Cyphonocerus ruficollis* 为代表,雄、雌性均昼行性,当雄性接近雌性时,交配行为由雌性激素引发,微弱荧光可能作为交配的辅助信号。(6)LB 体系(LB system):以 *Lucidina biplagiata* 为代表,该体系与 CR 体系很相似,但无光信号参与。

Lloyd 和 Ohba 建立了萤火虫发光与交配行为研究的基本框架,但研究热点主要集中在 *Pteroptyx* 和 *Luciola*。尤其是 *Pteroptyx*,其同步闪烁行为(the synchronous flashing behavior)很早就引起西方学者关注,仍是当前行为学研究热点。Lloyd 探讨了同步闪光行为及其意义,并提出了下述交配流程模型<sup>[44]</sup> (1)雄、雌性被适中的种特异性闪烁节律吸引而聚集到已停息了许多同种个体的树上(2)停息在树上的雄性探测到合适的雌性荧光光谱,并改变自身的行为以显示其在所栖树上的位置(3)飞行中的雄、雌性探

测到同步闪烁节律以外的信号(4)雌性停下来观察特定的雄性或是雄性停下来且与附近的雄性同步闪烁,通过同步性增加获得雌性的机会;(5)雄性和雌性个体进入集群(swarm)后,其它行为使它们进一步靠近(6)交配最后阶段,将发生交流频道(communicative channel)的变化。Ohba 认为同步闪光是保持高种群密度的信号,是交配选择的一种有效行为<sup>[45]</sup>。荧光可吸引同种个体聚集到一起,因而间接增加交配机会<sup>[38]</sup>。同步闪烁行为最初是发现于南亚的 *Pteroptyx*,最近也发现于北美的 *Photuris frontalis*<sup>[46]</sup>。

不同种具有不同交配体系,但对同一交配体系的种类,闪光模式在种间或同种不同性别或群体也有不同<sup>[37]</sup>。Ohba 发现 *Luciola cruciata* 不同地理种群闪光模式不同<sup>[47]</sup>。*Photinus consimilis* 雌性更愿意选择雄性群体中高闪烁率(flash rate)个体,闪烁的雄性个体将赢得成功的交配,因此,雄性的强烈荧光展示(The spectacular bioluminescent displays)是性选择压力下的一种广告信号<sup>[48]</sup>。

## 5.2 生物荧光与捕食行为

多数萤火虫成虫不取食或仅食花粉及露水等,而 *Photuris* 雌成虫例外,它们为捕食性,可通过模仿异种萤火虫如 *Photinus* 雌性闪光——应答(flash-responses)来吸引后者雄性并将其吃掉,这种行为称为侵略式模仿(aggressive mimicry),具有这种行为的雌性称为“Femmes fatales”<sup>[49~51]</sup>。这是萤火虫行为学研究的另一热点。侵略式模仿可能使 *Photuris* 雌性获得补充营养从而极大增加产卵量<sup>[52]</sup>;此外, *Photuris* 雌性还可从 *Photinus* 获得一种称作“Lucibufagins”的防御性物质,该物质存在于 *Photinus* 但在 *Photuris* 中缺乏<sup>[53]</sup>。捕食了 *Photinus* 后的 *Photuris* 雌性还可将“Lucibufagins”传给卵,因而减少了卵被捕食<sup>[54,55]</sup>。

侵略式模仿很可能是西半球萤火虫发光行为进化的一个重要的选择压力<sup>[52]</sup>。在 *Photuris* 雌性的捕食压力下,其猎物如 *Photinus* 的信号系统发生进化,同时也导致了同种即 *Photuris*

雄性信号系统的平行进化, 这种行为模仿复合体( complex of behavioral mimics )在动物界绝无仅有<sup>[56]</sup>。这也令分类学家很沮丧, 因为他们长期以来利用闪光模式去区分其它属的姐妹种<sup>[57]</sup>。本文作者将这种复合体总结如图 2。

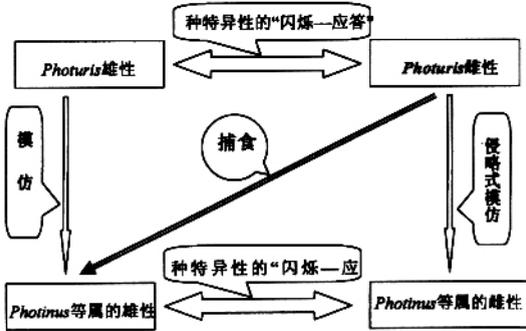


图 2 Photuris 侵略式模仿复合体

### 5.3 生物荧光与防御行为

对成虫来说, 生物荧光也可作为群体的防御信号。如被蜘蛛网粘住或被捕捉时, 它们会发出沮丧信号( distress signal )来警告其它个体<sup>[37]</sup>。但对幼虫来说, 生物荧光主要是一种防御信号, 证据来自萤火虫幼虫栖息地的蟾蜍对萤火虫的厌食性<sup>[40]</sup>。

### 6 荧光生物及荧光酶的应用

由于生物荧光在物种的性交流中的重要作用, 荧光生物本身就成为了研究性选择与物种形成( sexual selection and speciation )的模式生物<sup>[3, 41, 44, 58]</sup>。萤火虫因其美丽的生物荧光可作观赏昆虫<sup>[59, 60]</sup>。萤火虫等发光甲虫多生活在热带与亚热带地区的森林、河流及小溪边, 对环境变化非常敏感, 因此, 它的分布与种群变化可作为生态环境变化的一项重要指标<sup>[60]</sup>。

生物荧光是冷光, 对生物体无损害且可用光度计( luminometer )直接检测。因此, 生物荧光作为重要的实验工具正被很多领域开发和利用。根据荧光反应对 ATP 的依赖性, 荧光酶已成为测量、分析 ATP 的有效工具<sup>[15, 37, 61, 62]</sup>。荧光酶基因以易检测、敏感及对人体无毒等优点在医学研究或诊断、分子生物学研究中作为报

告基因( reporter gene )<sup>[15, 37, 63]</sup>。

致谢 中国科学院动物所杨星科研究员提供了部分资料, 日本大阪产业技术综合研究所近江谷克裕教授和横须贺市自然博物馆大场信义教授提供了部分资料且进行了很多交流, 作者表示衷心感谢。

### 参 考 文 献

- Lloyd J. E. *Ann. Rev. Entomol.*, 1983, **28**: 131 ~ 160.
- Harvey E. N. (ed.), *Bioluminescence*. New York: Academic, 1952. 1 ~ 649.
- Lloyd J. E. *Ann. Rev. Entomol.*, 1971, **16**: 97 ~ 122.
- Lawrence J. F., Newton A. F. In: Pakaluk J., Slopinski S. A. (ed.), *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera*, Muzeum Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 1995. 849 ~ 861.
- Ohmiya Y., Sumiya M., Viviani V. R., Ohba N. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, 2000, **47**: 31 ~ 38.
- 彩万志. 昆虫知识, 1988 **25**(2): 115 ~ 119.
- Costa C., Vanin S., Colepicolo P. N. *Rev. Bras. Entomol.*, 1986, **30**: 101 ~ 104.
- McDermot F. A. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 1964, **90**: 1 ~ 72.
- McDermot F. A. In: Steel W. O. (ed.), *Coleopterorum catalogus ( Pars 9 )*, W. Junk 's-Gravenhage, 1966. 1 ~ 149.
- Phengodidae: <http://creatures.ifas.ufl.edu/misc/beetles/glow-worms.htm>
- Lall A. B., Ventura D. S.F., Bechara E. J.H., de Souza J. M., Colepicolo-Neto P., Viviani V. R. *J. Insect Physiol.*, 2000, **46**(7): 1 137 ~ 1 141.
- Hastings J. W. *J. Mol. Evol.*, 1983, **19**: 309 ~ 321.
- Hastings J. W. *Photochem. Photobiol.*, 1995, **62**: 599 ~ 600.
- Ugarova N. N. *Biolum. Chemilum.*, 1989, **4**: 406 ~ 418.
- Viviani V. R. *Cell. Mol. Life Sci.*, 2002, **59**: 1 833 ~ 1 850.
- De Wet J. R., Wood K. V., Helinski D. R., DeLuca M. *PNAS*, 1985, **82**(23): 7 870 ~ 7 873.
- De Wet J. R., Wood K. V., DeLuca M., Helinski D. R., Subramani S. *Mol. Cell. Biol.*, 1987, **7**(2): 725 ~ 737.
- Masuda T., Tatsumi H., Nakano E. *Gene*, 1989, **77**(2): 265 ~ 270.
- Wood K. V., Lam Y. A., Seliger H. H., McElroy W. D. *Science*, 1989, **244**(4 905): 700 ~ 702.
- Tatsumi H., Kajiyama N., Nakano E. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1992, **1 131**: 161 ~ 165.
- Devine J. H., Kutuzov G. D., Green V. A., Ugarova N. N., Baldwin T. O. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1993, **1 173**(2): 121 ~ 132.
- Ohmiya Y., Ohba N., Toh H., Tsuji F. I. *Photochem.*

*Photobiol.* , 1995 , **62** ( 2 ) : 309 ~ 313.

23 Sala-newby G. B. , Thomson C. M. , Campbell A. K. *Biochem. J.* , 1996 , **313** : 761 ~ 767.

24 Li Y. , Buck L. M. , Scaeffler H. J. , Leach F. R. *Biochim. Biophys. Acta.* , 1997 , **1 339** : 39 ~ 52.

25 Li J. H. , Choi Y. S. , Lee S. C. , Lee S. M. , Kim J. G. *et al. Int. J. Indust. Entomol.* , 2003 , **7** : 155 ~ 159.

26 Li J. H. , Choi Y. S. , Feng Z. , Kim I. , Lee S. M. *et al. Int. J. Indust. Entomol.* , 2003 , **7** : 181 ~ 189.

27 Lee S. L. , Park H. J. , Kim S. R. , Lee S. M. , Sohn H. D. *et al. Int. J. Indust. Entomol.* , 2001 , **3** ( 1 ) : 57 ~ 62.

28 Choi Y. S. , Lee K. S. , Bae J. S. , Lee K. M. , Kim S. R. , *et al. Comp. Biochem. Phy. B.* , 2002 , **132** : 661 ~ 679.

29 Choi Y. S. , Jin B. S. , Lee K. S. , Kim S. R. , Kim I. *et al. Comp. Biochem. Phy. B.* , 2003 , **134** : 199 ~ 214.

30 Viviani V. R. , Bechara E. J. H. , Ohmiya Y. *Biochemistry* , 1999 , **38** : 8 271 ~ 8 279.

31 Viviani V. R. , Arnoldi F. G. C. , Brochetto-Braga M. , Ohmiya Y. *Comp. Biochem. Phy. B.* , 2004 , **139** : 151 ~ 156.

32 Alipour B. S. , Hosseinkhani S. , Nikkhal M. , Naderi-Manesh H. , Chaichi M. J. , Osaloo S. K. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* , 2004 , **325** ( 1 ) : 215 ~ 22.

33 Ohmiya Y. , Hirano T. , Ohashi M. *FEBS.* , 1996 , **384** : 83 ~ 86.

34 White P. J. , Squirrell D. J. , Arnaud P. , Lowe C. R. , Murray J. A. H. *Biochem. J.* , 1996 , **319** : 343 ~ 350.

35 Branchini B. R. , Magyar R. A. , Murtiashaw M. H. , Anderson S. M. , Zimmer M. *Biochemistry* , 1998 , **37** : 15 311 ~ 15 319.

36 Day J. C. , Tisi L. C. and Bailey M. J. *Luminescence* , 2004 , **19** : 8 ~ 20.

37 Babu B. G. , Kannan M. *Resonance* , 2002 , **9** : 49 ~ 55.

38 Trimmer B. A. , Aprille J. R. , Dudzinski D. M. , Lagace C. J. , Lewis S. M. *et al. Science* , 2001 , **292** ( 5 526 ) : 2 486 ~ 2 488.

39 Ohba N. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.* , 2002 , **49** : 13 ~ 22.

40 De Cock R. , Matthysen E. *Ethology* , 2001 , **107** ( 11 ) : 1 019 ~ 1 033.

41 Ohba N. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.* , 1983 , **30** : 1 ~ 62.

42 Ohba N. *Insect and nature* , 2002 , **37** ( 3 ) : 21 ~ 28.

43 Ohba N. *Integr. Compar. Biol.* , 2004 , **44** ( 3 ) : 225 ~ 233.

44 Lloyd J. E. *Nature* , 1973 , **245** : 268 ~ 270.

45 Ohba N. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.* , 1999 , **46** : 33 ~ 40.

46 Moiseff A. , Copeland J. J. *Insect Behav.* , 2000 , **13** ( 4 ) : 597 ~ 612.

47 Ohba N. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.* , 2001 , **48** : 45 ~ 89.

48 Branham M. A. , Greenfield M. D. *Nature* , 1996 , **381** ( 6 585 ) : 745 ~ 746.

49 Lloyd J. E. *Science* , 1965 , **149** : 653 ~ 654.

50 Lloyd J. E. *Science* , 1975 , **157** : 452 ~ 453.

51 Nelson S. *Nature* , 1975 , **255** : 628 ~ 629.

52 Lloyd J. E. *Florida Ent.* , 1984 , **67** : 228 ~ 239.

53 Eisner T. , Goetz M. A. , Hill D. E. , Smedley S. R. , Meinwald J. *PNAS.* , 1997 , **94** ( 18 ) : 9 723 ~ 9 728.

54 Gonzalez A. , Schroeder F. C. , Attygalle A. B. , Svatos A. , Meinwald J. *et al. Chemoecology* , 1999 , **9** ( 3 ) : 105 ~ 112.

55 Gonzalez A. , Hare J. F. , Eisner T. *Chemoecology* , 1999 , **9** ( 4 ) : 177 ~ 185.

56 Lloyd J. E. *Science* , 1980 , **210** : 669 ~ 671.

57 Lloyd J. E. *Florida Ent.* , 1990 , **73** ( 1 ) : 51 ~ 66.

58 Ohba N. *Insectarium* , 1997 , **34** ( 5 ) : 4 ~ 18.

59 王音. 观赏昆虫大全. 北京: 中国农业出版社 2002.

60 张志恒, 吴电. 生态经济, 2001, ( 12 ): 173 ~ 174

61 王彦文, 崔怀德. 河北林学院学报, 1995, **10** ( 2 ) : 101 ~ 104.

62 Venkateswaran K. , Hattori N. , La Duc M. T. , Kern R. J. *Microbiol. Meth.* , 2003 , **52** : 367 ~ 377.

63 Adams J. Y. , Johnson M. , Sato M. , Berger F. , Gambhir S. S. *et al. Nature medicine* , 2002 , **8** : 891 ~ 896.

\*\*\*\*\*

### 读《长江蔬菜》,获一本万利

- 一本精品期刊 :唯一荣获第三届国家期刊奖的蔬菜专业期刊。
  - 一本实用期刊 :报道全国蔬菜生产前沿技术和致富信息 ,荟萃蔬菜名优新品种。
  - 一本终端期刊 :主要读者为一线的菜农、蔬菜技术员和种子经营者。
  - 一本价廉期刊 :黑白版 64 页 ,彩版 30 页左右 ,信息量大 ,每册定价仅 4.80 元 ,全年 57.60 元。
  - 一本超值期刊 :只要抓住一个新品种、一项新技术、一条致富信息 ,就可获得丰厚的经济回报。
- 欢迎订阅 2007 年《长江蔬菜》,全国各地邮局均可订阅 ,邮发代号 38-129 ,也可直接汇款到本刊发行部邮购。

地址 湖北省武汉市万松园路 15 号 邮编 430022  
 电话/传真 027-85776183 E-mail :cjsczszs@263.net http ://www.cj-veg.com