

随着蝗区植被覆盖度的增加, 蜘蛛类、蚂蚁类和步甲类天敌数量减少, 螳螂类、蛙类、鸟类天敌增多, 如蛙类随着覆盖度的增大, 天敌数量由 0.15 头/m² 升至 0.71 头/m², 鸟类也由每 666.7m² 0.7 只增加至 3.9 只, 其天敌数量仍可对东亚飞蝗起到较好的控制作用。

3 小结

黄河滩蝗区有着较丰富的蝗虫天敌资源, 天敌种类众多, 各自以特有的方式, 有效形成对蝗虫的综合控制。目前已查明的东亚飞蝗天敌就有 104 种, 这些天敌对蝗虫均有不同程度的控制作用。东亚飞蝗天敌保护利用, 应根据其天敌生物学及其发生消长规律, 创造适宜于其生存繁衍的环境条件, 在加强蝗区改造、稳定蝗情的基础上, 以保护利用蜘蛛类、蚂蚁类、蛙类、

鸟类及中国锥蜂虻等天敌为重点, 重视发挥其他天敌对蝗虫的综合控制作用。同时, 协调好化学防治和保护天敌的矛盾, 避免人为杀伤, 最大限度地发挥天敌的控害作用^[2,4]。

参 考 文 献

1 董慈祥, 李国全, 王涛, 任兰花, 曹秀芬. 见: 任宝珍, 卢增全主编. 东亚飞蝗持续治理技术研究. 北京: 中国农业出版社, 2003. 85~88 40~42.

2 陈永林. 昆虫知识, 2005, 42(5): 506~509.

3 陈永林. 昆虫知识, 2005, 37(1): 50~59.

4 杨清臣, 任宝珍, 罗守玉, 徐黎明, 张西健. 植保技术与推广, 2001, 21(10): 12~13.

5 董慈祥. 河北师范大学学报. 自然科学报(增刊), 1994: 64~67.

6 孙源正, 原永兰主编. 山东蝗虫. 北京: 中国农业科技出版社, 1999. 205~215.

条背萤成虫与幼虫发光器的超微结构观察

袁洪海^{*} 付新华 张 应 郑霞林 雷朝亮^{**}

(华中农业大学昆虫资源研究所 武汉 430070)

The ultrastructure of light organs in adults and larvae of the firefly, *Luciola substriata*. YUAN Hong-Hai^{*}, FU Xin-Hua, ZHANG Ying, ZHENG Xia-Lin, LEI Chao-Liang^{**} (Institute of Insect Resources Research, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract The ultrastructures of light organs in the adult and larva of aquatic firefly *Luciola substriata* (Gorham) were studied. The results showed that the adult light organ consisted of two conspicuous layers: the reflecting layer and the photogenic layer. The reflecting layer supplied with evolved tracheals was composed of compact urate vesicles, and the layer was reflexible to light; the photogenic layer emitted their light by the biochemical reaction in photocyte cytoplasm was composed of mass of photocytes containing typical photocyte granules, mitochondria, endoplasmic reticulum and a rich supply of glycogen. The two layers were both covered with acellular membrane, and the distance between the two layers was 25~30 μm. The ventral adult light organ segments were in turn composed of body cuticle, the reflecting layer, the photogenic layer and the interior cell layer from the outside. The larval light organ was orbicular, covered with acellular layer and consisted of the dorsal layer and photogenic layer. The dorsal layer consisted of a single tier of columnar cells which contained many urate vesicles. Photocytes' membrane interlocked each other. Photocytes contained two types of photocyte granules: one was compact, the other was apoptosis. The photogenic layer contained numerous mitochondria and amorphous granules. Numerous tracheae, tracheoles and nerve

^{*} E-mail: ylh6005@yahoo.com.cn
^{**}通讯作者, E-mail: ioir@mail.hzau.edu.cn
收稿日期: 2006-03-27, 修回日期: 2006-07-28

endings ran between photocytes. The synapses can be observed. Compared with *L. substriata*, the terrestrial adult fireflies reflecting layer and photogenic layer were not covered with acellular membrane, and the two layers had not conspicuous separation. The photocyte granules were not in regular shape, and the number of tracheoles coming off each tracheal twig was definitely two. The terrestrial larval photogenic layer was very different in shape and the dorsal layer composed of a single tier of cells or two to four tiers of cells. The similarities both *L. substriata* and terrestrial fireflies were: adult light organ both consisted of the reflecting layer and photogenic layer; photocytes contained photocyte granules, mitochondria and a lot of glycogen; light organ both supplied with evolved tracheals; photocyte granules were very similar. Mean while, larval light organ composed of the dorsal layer and photogenic layer, and had evolved tracheae and direct innervation. They also had analogical photocyte granules and both were covered with acellular layer.

Key words *Luciola substriata*, adult light organ, larval light organ, ultrastructure, reflecting layer, dorsal layer, photogenic layer

摘 要 对水生萤火虫——条背萤 *Luciola substriata* (Gorham) 成虫和幼虫发光器的超微结构进行研究。结果表明, 成虫发光器由明显的 2 层组成: 反射层和发光层。反射层由排列紧密的“尿酸囊泡”构成, 具有发达的气管结构, 对光起反射作用; 发光层由大量发光细胞构成, 内含典型的发光颗粒、线粒体、内质网及大量糖原, 该层通过发光细胞胞质内的生化反应而发光。2 层均由非细胞层膜包被, 间距 25 ~ 30 μm 。发光器腹节由外向内依次为表皮、发光层、反射层和内部细胞层。幼虫发光器球形, 由背射层和发光层构成, 由非细胞层膜包被。背射层由单层柱状细胞构成, 内含大量“尿酸囊泡”。发光层细胞膜相互绞缠, 含有 2 种类型的发光颗粒: “致密”型和“凋亡”型, 含有大量的线粒体和无定形颗粒, 发光细胞之间分布着大量的气管、微气管及神经末梢, 可观察到神经突触。与条背萤相比, 陆生种成虫反射层和发光层均无非细胞层膜包被, 2 层间无明显间距, 发光颗粒形状不规则, 气管通常形成 2 分支; 陆栖种幼虫发光层形状差异较大, 背射层由单层或 2 ~ 4 层细胞构成; 相似点在于, 成虫发光器都由均由反射层和发光层构成, 发光细胞内都含发光颗粒、线粒体及大量糖原, 都具有发达的气管结构, 发光颗粒相似。幼虫发光器都由背射层和发光层构成, 都具有发达的气管和直接的神经支配, 发光颗粒相似, 都由非细胞层膜包被。

关键词 条背萤, 成虫发光器, 幼虫发光器, 超微结构, 反射层, 背射层, 发光层

萤火虫发光器一直作为人们研究的对象^[1], 成虫发光器能发出具种特异性的闪光 (flash), 而幼虫发光器只能闪烁 (glow)^[1, 2]。国外对陆生萤火虫光的产生及控制机制^[1, 3, 4], 发光器超微结构^[2, 5, 6, 8]都进行了大量研究。目前, 陆生萤火虫发光器的发光细胞、尿酸囊泡、微气管、神经末梢、气管端细胞等结构都已阐明^[5, 6, 8], 但由于水生萤火虫的稀有性, 国外对水生种发光器结构的研究报道很少。国内尚未见萤火虫发光器结构的研究报道。

水生萤火虫仅分布于亚洲及牙买加等地区^[7], 日本及中国台湾有少量研究报道^[9]。2000 年, 付新华等首次在湖北省武汉市采集到水生萤火虫——条背萤 *Luciola substriata*

(Gorham), 并对其形态学、生物学、行为学进行了研究^[13~15]。为探讨条背萤成虫及幼虫发光器内部结构及与陆生种成虫及幼虫发光器结构的异同, 作者对条背萤成虫及幼虫发光器的超微结构进行了研究, 报道如下。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

条背萤 *Luciola substriata* (Gorham) 成虫及幼虫采自武汉市华中农业大学附近的汤逊湖。

1.2 方法

取雌雄成虫各 5 头及幼虫若干头, 解剖下发光器腹节, 置于 2.5% 戊二醛溶液中固定 1.5 h, 然后将发光器样品置于 1% 锇酸中固定 2 h,

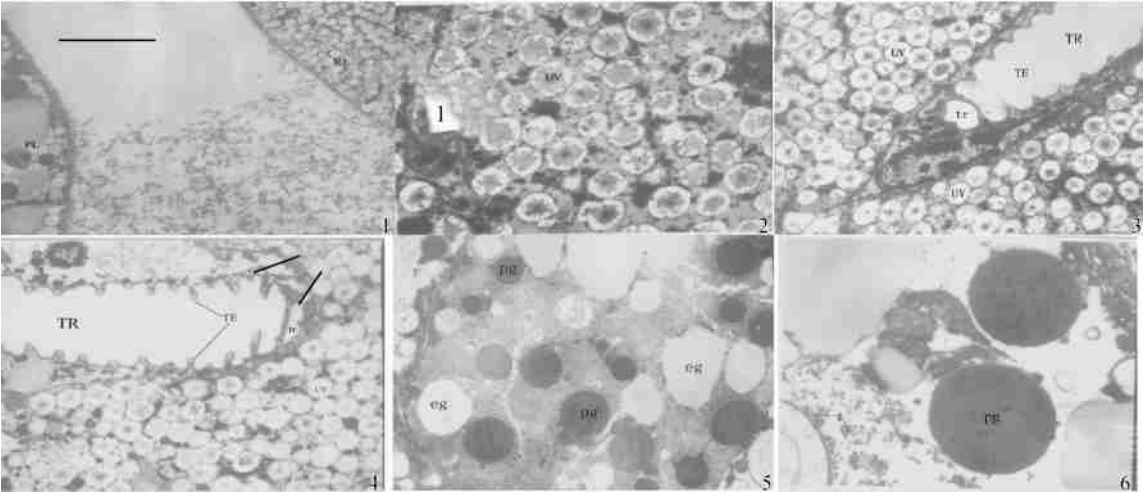
丙酮脱水, Epon812 包埋, 在 60℃烘箱中聚合, 用瑞典 LKB V 型超薄切片机切片, 醋酸铀和柠檬酸铅双重染色后, 用日本 H-600 透射电镜观察并拍照, 记录结果。

2 结果与分析

2.1 条背萤成虫发光器的超微结构

条背萤雄成虫发光器 2 节, 分别位于第 5、

6 腹节, 位于第 5 腹节的发光器呈带状, 第 6 腹节的发光器呈“V”字形; 雌成虫发光器 1 节, 位于第 5 腹节, 呈带状。由图版 I 可以看出, 条背萤成虫发光器由 2 层——反射层和发光层构成, 2 层都由非细胞层膜 (AM) 包被, 间距 25~30 μm, 2 层间具有类似肌肉细胞的结构 (M') (图版 I : 1, 图版 II : 1)。发光器腹节由外向内依次为表皮、发光层、反射层和内部细胞层。



图版 I 条背萤雄成虫发光器超微结构

1. 构成成虫发光器的明显的 2 层结构(×1 600)
2. 反射层内排列紧密的尿酸囊泡, 内含呈放射状的致密物质(×6 000)
3. 4. 雄虫反射层内发达的气管结构(×4 000)
5. 雄虫发光细胞内散布的发光颗粒及形状、大小不一的空粒结构(×3 000)
6. 雄虫发光细胞内的发光颗粒及大量糖原(×7 000)

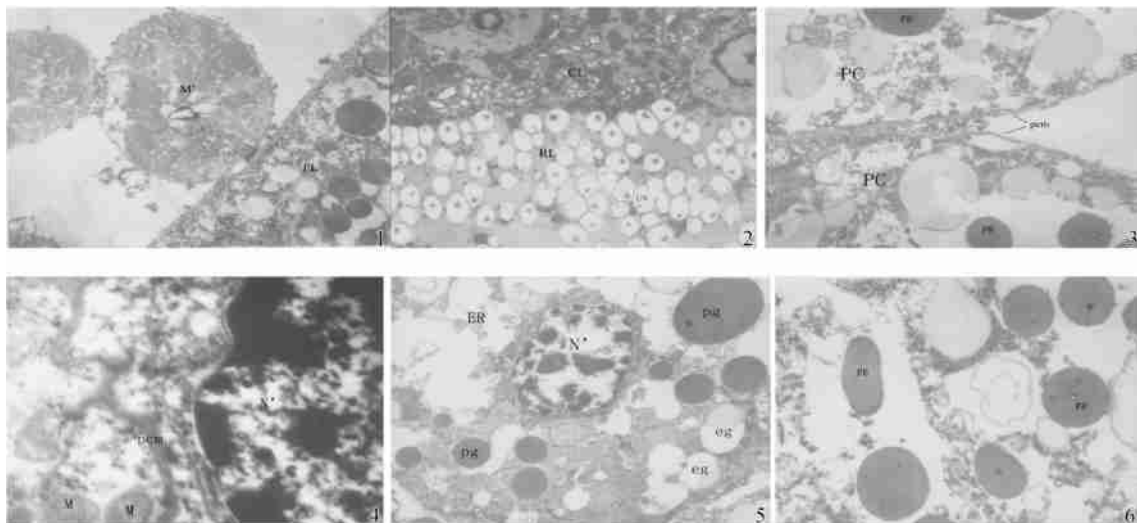
反射层 (RL) 最明显的特征是小且近圆形泡状体的大量存在。这些泡状体被称为“尿酸囊泡 (UV)”^[3, 6 7]。UV 排列紧密, 内含呈放射状的致密物质 (图版 I : 2)。反射层具有发达的气管结构 (TR), 这些气管源于背部, 逐渐分支并进入发光器, 为发光器提供充足的氧气。气管内部螺旋丝结构 (TE) 清晰可见, 外周具一薄层上皮细胞, 气管的再分支形成微气管 (tr)。微气管至少由双层膜包被, 常与神经末梢相联系 (图版 I : 3 和 4)。反射层对光具反射作用。

发光层 (PL) 由大量发光细胞 (PC) 构成 (图版 II : 3)。发光细胞最显著的特征是发光颗粒 (pg) 的存在。发光颗粒球形或椭圆形, 散布于胞质内, 大小不等, 结构均一, 由单位膜包被, 包含致密介质, 但具体物质尚不清楚 (图版 I : 5

和 6; 图版 II : 5 和 6)。发光细胞核 (N') 通常位于胞质中央, 其中的组分在所有发光细胞中都是相似的, 同时可观察到细胞核周围的内质网结构 (ER), 其常与核膜相联系 (图版 II : 5)。发光细胞内含大量线粒体 (M), 主要位于发光细胞外周胞质, 内含呼吸系统的重要酶类, 富含 ATP, 是一种重要的氧化酶载体 (图版 II : 4)。发光细胞胞质内含有大量的颗粒状物质——糖原 (g), 还含有许多形状、大小不一的空粒结构 (eg) (图版 I : 5)。发光细胞无直接的神经支配。

2.2 条背萤幼虫发光器的超微结构

条背萤幼虫在第 7 腹节腹面具有 1 对小的发光器, 直径在 1.5~2.0 mm。显微观察发现, 幼虫发光器球形, 对称排列 (图版 III 1)。超微



图版 II 条背萤雌成虫发光器超微结构

1. 反射层与发光层之间类似肌肉细胞的结构(M')($\times 2\,000$) 2. 反射层与内部细胞层($\times 2\,500$) 3. 雌虫发光层内相邻的2个发光细胞($\times 3\,000$) 4. 雌虫发光细胞内的线粒体, 主要分布在外周胞质($\times 20\,000$) 5. 雌虫发光细胞内部结构($\times 2\,500$) 6. 雌虫发光细胞内散布的发光颗粒, 球形或椭圆形($\times 4\,000$)

结构观察发现, 幼虫发光器分为2层——背射层(DL)和发光层(PL), 由非细胞层膜(AL)包被(图版 III 2 和 3)。

背射层由单层柱状细胞构成, 排列紧密, 细胞核(N1)较大, 圆形, 细胞内含有大量卵圆形、空的囊泡, 为“尿酸囊泡(UV)”。“尿酸囊泡”排列松散且无序。与发光层相邻的柱状细胞的细胞膜较平滑, 而其余的细胞膜则高度折叠。背射层与表皮(C)紧密相接(图版 III 3 和 4)。

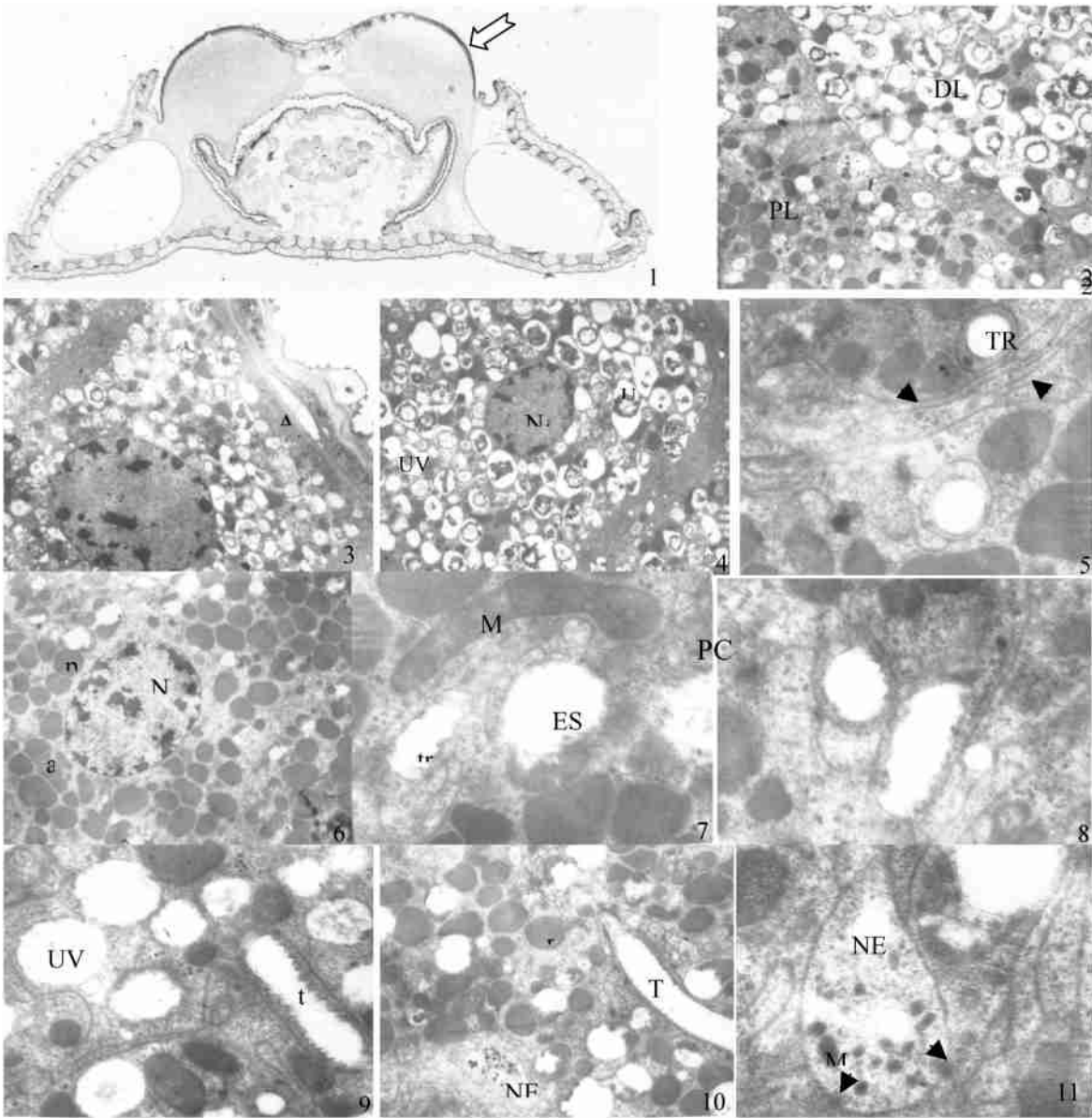
发光层由大量发光细胞(PC)构成, 发光细胞随机排列, 相邻发光细胞的细胞膜绞缠在一起(图版 III 5)。发光层含有大量的发光颗粒(pg), 近圆形, 散布于整个发光细胞内, 对于萤火虫的发光至关重要, 但其内含物质尚不清楚。幼虫发光器具有2种类型的发光颗粒: 一种为“致密”型, 一种为“凋亡”型。“凋亡”型发光颗粒由于正处于凋亡的某一阶段, 在原位置形成某些“空洞”结构(ES)。发光细胞内含有大量的线粒体(M), 一般位于细胞内部中央位置。发光细胞核(N)通常位于胞质中央, 其中的组分在所有的发光细胞中都是相似的。发光层内还含有一些无定形颗粒(ag)(图版 III: 6 和 7)。发光层与背射层相邻接。

幼虫发光器具有发达的气管结构(TR)。大的气管穿过背射层而进入发光层。气管贯穿于发光细胞之间, 内部螺旋丝结构清晰可见(图版 III 10), 气管分支可形成微气管(tr)。微气管常成簇分布, 管壁螺旋化, 不进入发光细胞内部(图版 III: 8)。背射层内也可观察到小的微气管(图版 III: 9)。幼虫发光器不具有气管端细胞。

幼虫发光器具有直接的神经支配。发光细胞之间分布着大量的神经末梢(NE), 多为椭圆形, 内含线粒体、囊泡及其它颗粒物质。神经末梢中神经细胞膜的加厚部位为神经突触(图版 III: 10 和 11)。

3 讨论

成虫及幼虫发光器内发达的气管结构能为发光器提供充足的氧气, 线粒体可提供能量, 而过氧化物酶体是发光细胞中含荧光素和荧光素酶的惟一细胞器(本研究中未观察到过氧化物酶体), 一般位于发光细胞中央, 是胞质内进行生化反应的场所^[4]。发光器微气管细胞中含有大量的一氧化氮合酶(NOS), NOS在发光过程中可合成NO, 而NO对线粒体内氧气的消耗具有直接的抑制作用^[2]。当NO抑制发光细胞外



图版 III 条背萤幼虫发光器结构

1. 幼虫发光器显微图片(箭头处为幼虫发光器)($\times 150$) 2. 构成幼虫发光器的 2 层——背射层和发光层($\times 4\,000$) 3. 背射层柱状细胞、非细胞层膜及表皮($\times 3\,000$) 4. 背射层细胞核及大量的“尿酸囊泡”($\times 3\,000$) 5. 发光层中相邻的 2 个发光细胞(箭头处为相互绞缠的细胞膜)($\times 15\,000$) 6. 单个发光细胞内部结构($\times 3\,500$) 7. 发光细胞内的线粒体, 凋亡型发光颗粒形成的“空洞”结构及发光细胞之间的微气管($\times 15\,000$) 8. 发光细胞之间的微气管结构($\times 18\,000$) 9. 背射层内具有的小的微气管结构($\times 12\,000$) 10. 发光细胞间大的气管及神经末梢($\times 5\,500$) 11. 典型的神经末梢结构(箭头处为神经突触)($\times 21\,000$)

周胞质中的线粒体的呼吸作用时, 氧气进入发光细胞内过氧化物酶体中, 然后利用该过程中合成的 ATP 而发光; 当 NO 消耗尽时, 氧气被用于线粒体的呼吸作用, 此时萤火虫发光器处于

“暗态”^[4, 10]。幼虫发光器中的线粒体位于发光细胞内部, 与过氧化物酶体混杂在胞质中(成虫发光器的线粒体位于位于发光细胞外周胞质), 导致过氧化物酶体过氧化能力相对较低, 不能

迅速地提供大量的过氧化物, 导致发光的启动及关闭较慢。因此, 幼虫只能“闪烁(glow)”, 而不能“闪光(flash)”^[1]。

陆生种 *P. pennsylvanica* 成虫发光器反射层细胞与发光细胞邻接, 反射层细胞含有大量线粒体和糖原, 发光颗粒排列紧密且含量远大于条背萤^[3]。陆生种 *Photinus pyralis* 雄成虫发光器反射层与发光层邻接, 无明显的间距, 且2层均无非细胞层膜包被, 气管通常形成2分支^[5]。陆生种 *Pteroptyx valida* 成虫发光层通常只有2个发光细胞的厚度, 发光细胞排列有序且紧凑, 气管通常对称地形成2分支。 *Luciola* sp. 发光颗粒大多椭圆形或长形, 形状不规则^[2]。 *Photuris* 和 *Pteroptyx* 属成虫发光器的微气管在折叠结构间呈条状^[1, 8]。以上这些特点与条背萤明显不同; 但陆生种与条背萤之间也具有共同点, 如成虫发光器都分为2层——反射层和发光层, 都具有发达的气管结构, 反射层都含有与条背萤中“尿酸囊泡”类似的卵圆形空粒结构, 发光细胞内都含发光颗粒、线粒体及大量糖原, 发光颗粒尽管在形状、大小上有差别, 但非常相似。

陆生种 *P. pennsylvanica* 幼虫发光器的背射层由2~4层不透明的白色细胞构成; 每一发光细胞被多个神经纤维分支包围; 神经轴突包含微管、微丝、线粒体和许多直径400~1350 Å的囊泡^[6]。陆生种 *P. versicolor* 幼虫发光器由杯状背射层和圆锥状发光层构成; 背射层由单层圆柱形细胞构成, 包含尿酸颗粒、线粒体及大量的糖原; 发光颗粒内具有典型的微管结构, 但功能尚未知; 神经末梢圆形、纺锤形或哑铃形, 常与某一小的膜闭合区相联系, 该闭合区可能为神经纤维^[2], 本研究可能由于染色等原因未观察到神经纤维。2种幼虫发光器与条背萤幼虫发光器的相同点在于, 都由背射层和发光层构成; 背射层都含有大量的尿酸囊泡, 对光起反

射作用; 发光颗粒相似; 都具有发达的气管结构和直接的神经支配; 都由非细胞层膜包被。

萤火虫发光器可能起源于肌肉和脂肪体^[6, 12]; 对于发光颗粒, 一种观点认为是由发光细胞内与核膜相联结的网状组织产生^[11]。本研究中未观察到该网状组织的存在, 原因可能在于样品锇酸固定后, 网状组织在一定程度上被其它物质所掩盖。

今后, 将对气管端细胞及胞质内过氧化物酶体进行深入研究。

致谢 武汉大学医学院陈保平老师进行成虫及幼虫发光器半薄、超薄切片, 雷森林老师拍摄透射电镜照片; 华中农业大学昆虫资源研究所王余勇帮助编辑图片, 一并致谢。

参 考 文 献

- 1 Ghiradella H. *J. Morph.*, 1978, **157**(2): 281~300.
- 2 Peterson M. K., Buck J. *Biol. Bull.*, 1968, **135**(2): 335~348.
- 3 Smith D. S., Snell P. A. *J. Cell Biol.*, 1963, **16**: 323~359.
- 4 Trimmer B. A., Aprille J. R. *Science*, 2001, **292**(5526): 2486~2488.
- 5 Beams H. W., Anderson E. *Biol. Bull.*, 1955, **109**: 375~393.
- 6 Oertel D., Kenneth A. L., James F. C. *Cell. Tiss. Res.*, 1975, **164**: 27~44.
- 7 Buschman L. L. *Florida Entomol.*, 1984, **67**(4): 529~542.
- 8 Kluss B. C. *J. Morph.*, 1958, **103**: 159~186.
- 9 Ohba N. *Insect and Nature*, 1988, **23**(7): 8~13.
- 10 Aprille J. R., Christopher J. L. *Integr. Comp. Biol.*, 2004, **44**: 213~219.
- 11 Barber V. C., Dilly P. N. *Nature*, 1965, **205**: 1183~1185.
- 12 Hess W. N. *J. Morph.*, 1922, **36**: 244~277.
- 13 Fu X. H., Wang Y. Y., Lei C. L. *The Coleopter. Bull.*, 2005, **59**(4): 501~505.
- 14 付新华, Ohba N., 雷朝亮. 昆虫学报, 2004, **47**(3): 372~378.
- 15 付新华, 王余勇, 雷朝亮. 昆虫知识, 2005, **42**(4): 419~423.