

昆虫单眼的结构和功能

刘红霞 彩万志^{*}

(中国农业大学昆虫学系 北京 100094)

The structure and function of simple eyes of insects. LIU Hong-Xia, CAI Wan-Zhi^{*} (*Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China*)

Abstract In addition to the compound eyes, most of the insects have some simple eyes called ocelli. Adult and nymphal hemimetabolous insects possess some simple eyes on the head between the compound eyes called dorsal ocelli. Dorsal ocelli vary a lot in number and in structure, it also vary somewhat, but typically it is made up of a corneal lens, a layer of comeagenous cells (which secrets the lens), and the retina (which is composed of up to 1000 photosensitive cells depending on the species). Dorsal ocelli have been shown to be low light sensitive, but are apparently not important in image perception. They may be “the stimulatory organs” that increase the sensitivity of the compound eyes. Many larvae of holometabolous insects lack both compound eyes and dorsal ocelli, but they possess some simple ocellilike stemmata on each side of the head. The structure of the stemmata is similar to an individual ommatidium of compound eyes. Typically it consists of a cornea, a crystalline body and a number of retinal cells forming a rhabdom. Stemmata are the sole visual organs in holometabolous larvae. In various insects they have been shown to be involved with color, form and distance perception like compound eyes.

Key words insect, simple eyes, ocellus, stemmata

摘 要 大多数昆虫的视觉器官除了复眼外还有一些简单的小眼,称为单眼。昆虫成虫和半变态类若虫的单眼称为背单眼,位于头顶两复眼之间。背单眼在数目和结构上都有较大变化,但基本结构包括角膜晶体、一层角膜生成细胞(覆盖在角膜晶体上)、视网膜(由大约1 000个感光细胞构成,视类群而不同)。背单眼对弱光比较敏感,但在图像感知方面的作用并不显著;它是一种“激发器官”,可以增加复眼的感知能力。全变态昆虫的幼虫既没有复眼也没有背单眼,但在其头部两侧有些类似复眼小眼的侧单眼。侧单眼的结构也与小眼相似,包括角膜、晶体和由一些视网膜细胞组成的视杆。侧单眼是完全变态类昆虫幼虫仅有的感光器官,与复眼一样,它们可以感知颜色、形状、距离等等。

关键词 昆虫, 单眼, 背单眼, 侧单眼

提及昆虫的视觉器官,人们首先想到的就是复眼。复眼也是昆虫主要的视觉器官,长期以来,人们对复眼的研究也比较多,但大多数昆虫都具有的另一类视觉器官,即单眼,却往往被人们所忽视。昆虫的单眼可以分为两类,即背单眼和侧单眼。背单眼是视觉的辅助器官,对它的研究工作前人已进行过许多, Dethier 就曾研究过背单眼的屈光器^[1, 2], Chappell、Dowling^[3, 4]和 Stange 等^[5]研究过蜻蜓中间背单眼的神经组

成, Chapman^[6] 还对背单眼进行过系统的介绍, Yoh 等^[7] 和 Wilson^[8] 分别对蝗虫和麻蝇的背单眼也进行了研究。而侧单眼最先对其进行描述的是 Marcello Malpighi, 后来荷兰人 Jan Swammerdam 也描述了蚊子幼虫的侧单眼,后来又描述了其它许多类群昆虫的侧单眼,但他们

^{*} 通讯作者, Email: caiwz@cau.edu.cn

收稿日期: 2007-03-02, 接受日期: 2007-03-09

都没有提到这些侧单眼有视觉功能。19 世纪初期许多昆虫侧单眼的数目和位置都已有了记述, Burmeister 认为全变态昆虫的幼虫除了库蚊和它的近缘类群外都具有侧单眼。其中 Kirby & Spence 发现侧单眼的外部形态和位置与蜘蛛的眼睛非常相似, 因此他们认为昆虫侧单眼也有视觉作用。Muller 研究过龙虱的侧单眼, 也认为它有视觉功能, 但没找到有力的证据。Cuvier 是最早提及侧单眼视觉功能的。19 世纪中期, 开始了对侧单眼的内部解剖方面的描述, Graber 用实验证明了毛虫侧单眼在所有的光谱区包括紫外光区都有绝对的趋光反应, 因此可以认为它有视觉功能^[9]。现在对侧单眼的研究也在增多, 本文分别对背单眼和侧单眼的类型、结构和功能进行一些简单介绍。

1 背单眼

背单眼(dorsal ocelli, 单数 dorsal ocellus)为成虫和不完全变态昆虫的若虫或稚虫所具有的单眼^[10, 11], 一般位于头部 2 个复眼之间, 类型多种多样: 有的昆虫具有 1 个背单眼, 位于额的前中部, 如一种皮蠹; 有的具有 2 个, 位于额的两侧, 如一种隐翅甲; 有的具有 3 个, 在额的上部呈倒三角形的排列, 相互之间大致呈 60°, 双翅目、膜翅目大多是这种类型; 而另一些昆虫则没有背单眼, 如蜚蠊目、半翅目的红蝽、大部分盲蝽等^[12]。此外背单眼还是一个重要的分类特征, 它的有无、数目、大小及位置是某些种类分科或分亚科的特征。

1.1 背单眼的结构

背单眼的基本结构包括 1 个角膜晶体、1 层角膜生成细胞(覆盖在角膜晶体上)、视网膜(由大约 1 000 个感光细胞构成, 视类群而不同)等, 如图 1 所示^[13~15], 但不同类群昆虫背单眼在结构细节上则有一些变化。

背单眼的角膜一般都是增厚透明的, 覆盖于背单眼的外面构成晶体; 但有些背单眼角膜却只是透明而不增厚, 紧接在角膜下面的空间被一些透明细胞所填充, 如蚱蜢和丝光绿蝇 *lucilia sericata* 的背单眼。有些背单眼的色素细

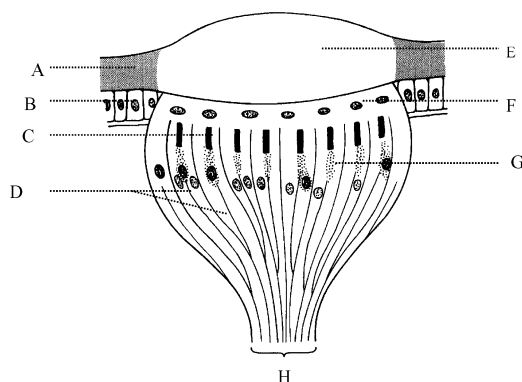


图 1 背单眼的结构示意图(仿 Romoser)

A. 表皮 B. 真皮 C. 视杆 D. 网膜细胞 E. 角膜晶体
F. 角膜生成细胞核 G. 色素 H. 背单眼神经

胞可以覆盖整个单眼, 如二翅蚜蝇; 有些形成虹膜状的细胞环, 像蚱蜢的背单眼^[16]。少数种类昆虫背单眼中的色素还能够迁移, 它的功能可能是阻止光线由晶体以外的部分进入单眼。还有一些种类如美洲大蠊 *Periplaneta americana*, 它的背单眼则没有色素细胞, 只是在感受器细胞的后面有一层反光层, 由尿酸盐晶体细胞构成, 具有反光的功能^[17]。

背单眼有大量的网膜细胞, 紧密排布在一起, 蝗虫就有 800 ~ 1 000 个之多。每个网膜细胞大都都有一个轴突, 穿过单眼的基膜, 终止于单眼后面的突触丛处, 与脑的次级神经元形成突触, 后者的细胞体位于脑的间脑部内, 蝗虫成虫中就是这种情况。每只网膜细胞表面的某一部分往往特化为对光敏感的视杆, 它是由紧密排列的微绒毛组成的, 其长度在沙漠蝗中约为 0.5 μm 。另外网膜细胞中还有一些糙面内质网, 以及直径约为 50 nm 的多泡体。

背单眼严格地来说是不能聚焦的, 进入其视野的物体只是在光感受器层使光线强度发生变化而不能形成物像, 如在一种丽蝇的背单眼里, 感受器在透镜后面延伸的范围是 40 ~ 100 μm , 而影像却落在 120 μm 处。

1.2 背单眼的功能

背单眼是一种“激发器官”, 它可以提高昆虫复眼所感知的视觉刺激的兴奋水平, 电生理

学的研究发现蝗虫背单眼和复眼可以对相同的波长产生反应,但背单眼对光的敏感性比复眼要高好几倍,因此来自于背单眼的信息可用于调整复眼对于刺激的反应。将背单眼遮盖起来通常会使昆虫行动缓慢,在强光中更是如此,如将蝗虫的复眼用胶封住,然后把它放在一个四周封闭,只在一侧开了一个小洞(小洞的大小能够让蝗虫出去)的盒子中,这时,盒子中的蝗虫就会从洞口爬出去。如果再将它的3只背单眼也用胶封住,蝗虫就不容易找到出去的路了;背单眼还与飞翔有关,在无翅昆虫中很少发现背单眼的存在,Mizunami 曾对翅和背单眼的进化关系进行过讨论,发现通常翅的缺少与背单眼的缺少是相关的,在飞行中,昆虫还可以用背单眼观察地平线的变化来保持平衡^[18],另外在低光照强度下搜索食物的蜜蜂通常具有大的背单眼也说明背单眼与飞翔有关,蜜蜂、蚂蚁和蜻蜓背单眼的功能还涉及到飞行的定向;背单眼的功能还涉及到对昆虫白昼活动的控制、偏振光的探测、神经分泌系统的分泌等,可以说背单眼是生理节奏的感受器。

2 侧单眼

侧单眼(lateral ocelli, 单数 lateral ocellus; 或 stemmata, 单数 stemma)为全变态类昆虫的幼虫所具有的感觉器官,位于头的两侧,相当于成虫复眼的位置处。在全变态昆虫的各个目中侧单眼的数目变化较大,即使在相同的目其侧单眼的数目变化较大,即使在相同的目其侧单眼的数目也不尽相同:如长翅目中蜚蠊科没有侧单眼^[19],雪蜚蠊科有单眼3个,蚊蜚蠊科有7个;鳞翅目幼虫侧单眼的数目比较单一,原始的蛾科有7个,小翅蛾科有5个,其它科则有6个,大小几乎相等,呈松散地环形排列在头顶和触角的基部;毛翅目幼虫的侧单眼与鳞翅目幼虫的非常相似,头部两侧还各有一个深色眼点;双翅目的侧单眼更是进一步的退化,短角亚目昆虫幼虫都只有一个侧单眼,蛆的侧单眼则退化为12个光感受器(Bolwig 器官);迄今为止跳蚤的幼虫还没有记载称其有侧单眼^[17];膜翅目中叶蜂有一个侧单眼,以后关于此目昆虫侧单

眼的记载也仅限于广腰亚目^[20],针尾组幼虫没有侧单眼的记载^[18];鞘翅目肉食亚目昆虫侧单眼变化更大,数目最多的可达6对,有的发育非常完善(如条纹龙虱和虎甲),有的发育却不很完善(如豉甲),甚至有的侧单眼还完全缺失^[21];捻翅目的1龄幼虫具有3到5个大小不等的侧单眼,一般位于头部后侧面的色素区,其雄虫侧单眼在内寄生的2龄期时退化,而雌虫却一直存留到成虫期,但具体的数目没有报道^[22];脉翅目幼虫头部每侧应有7个侧单眼,但其腹面的侧单眼往往退化,因此蝶蛉只有5个,褐蛉仅有3个,螳蛉在1龄时有3个,等到较老的复变态龄期时就不复存在,蛾蛉则没有侧单眼;大部分的广翅目昆虫有7个侧单眼(如蛇蛉科),但在泥蛉科和鱼蛉科的几个属中其腹侧的侧单眼却已经退化或消失。

2.1 侧单眼的结构

现在许多昆虫侧单眼的结构都已有描述,如鳞翅目^[23]、双翅目^[24]、鞘翅目^[25]、脉翅目^[26]、长翅目^[27]等,研究发现侧单眼结构与复眼的非常相似,也包括角膜、晶体和视杆(由一些网膜细胞组成)等,如图2所示^[28, 29],可以分成屈光器与光感受器两大部分。

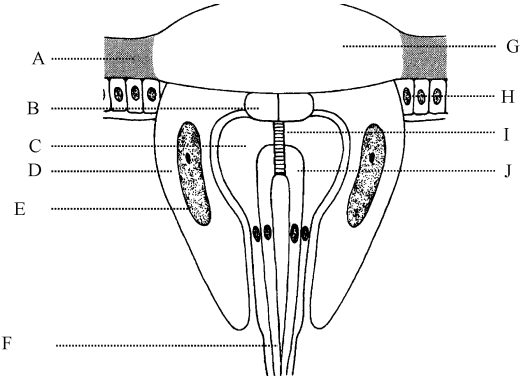


图2 侧单眼的结构示意图(仿 Ro moser)

- A. 表皮 B. 晶体 C. 顶端感觉细胞 D. 围被细胞
E. 大细胞 F. 侧单眼神经 G. 角膜晶体
H. 真皮 I. 视杆 J. 基端感觉细胞

2.1.1 屈光器: 屈光器是侧单眼的光学结构,由透镜、晶状体和其他反光组织组成。透镜,是

一个增厚的半透明的表皮,它是由许多层折射率不同的区域组成的,最外面的区域反射能力最强。一些幼虫侧单眼的透镜比较扁平,其上的各层反射性元素的光学反应会使物像聚焦在视网膜上并且能够纠正颜色的偏差,但这与脊椎动物和节肢动物的球形透镜相比较差,因为球形透镜的折射率是呈梯级分布的,这样就会让更多的光学表面可以接受成像信息,但这种透镜在侧单眼中不存在,因此侧单眼是不能精确成像的^[30]。

2.1.2 光感受器:昆虫侧单眼的光感受器在节肢动物门中是比较典型的类型,顶端有微绒毛,紧密的排列在一起形成准六边形。在冰冻断裂研究中发现侧单眼的微绒毛与复眼小眼的微绒毛是一样的其p一面具有许多6~14 nm的感光色素颗粒。它本身是一个以类胡萝卜素或维生素A为基础的视紫红质。在实验中对家蚕喂食缺少类胡萝卜素的食物,在其视觉方面就会导致一个可逆的电生理学和趋光性的倒退^[31]。微绒毛的类型并不稳定,随着对光线的适应而改变状态,但最终会达到一种平衡的状态。

另外光感受器中包括许多其他细胞中也存在的细胞器,例如:细胞核、线粒体、光面和糙面内质网、高尔基体和一些大的色素颗粒等^[28]。

2.2 侧单眼的功能

侧单眼能够感知颜色、形状、距离、运动和偏振光等,因此具有侧单眼的昆虫就获得了相应的能力。侧单眼具有S型的光照强度—反应曲线,Meyer-Rochow通过对叶蜂幼虫研究发现处于昼夜节律的光照阶段的幼虫,即使置于暗处几个小时,其适应黑暗的能力仍比处于昼夜节律中夜晚阶段的幼虫要差^[32]。侧单眼也能够成像,但因透镜下光感受器数目太少,每个光感受器间接受区的空间范围有50%不重叠,其视野不能完全覆盖周围的环境,因此只能形成一个粗糙的镶嵌性图像。

具侧单眼的幼虫能感知周围环境的反差,这可以通过它们具有的一些趋性反应得到验证。侧单眼具有一系列不同的感光色素系统,因此昆虫能感知短、中、长波光,具有辨别波长

的能力。Von Frisch发现蜜蜂能够从灰色背景中感知到前方的蓝色和黄色;一种捻翅目昆虫的三爪蚰在实验中比较多的趋向紫—红色、橙色或黑色,而较少的趋向蓝色、蓝—绿色、黄—绿色或白色;舞毒蛾幼虫的辨别力更强,不经过训练就能在任何灰色背景中都更偏好于蓝色或黄色的纸条。侧单眼对平面偏振光是敏感的,这可以对昆虫起到导航作用,这种行为在许多昆虫的幼虫中都有发现^[33]。Meyer-Rochow曾研究过叶蜂幼虫趋偏振光性的生理学基础,测定了光感受器的电生理学记录^[32]。在成虫中偏振光视觉被限定在光谱的特定区域和视野的一定范围内,但在幼虫中还没有报道;侧单眼能感知运动,但视动反应(能感知运动物体,但不能感知静止物体的视觉反应)的缺少阻碍了此方面的研究的深入,因此必须采用其他行为学模式的方法,例如由视觉调节的进攻或逃避反应。虎甲的幼虫对运动的感知非常灵敏,大约每秒仅有0.5°的变化都可以感觉到。它们对运动型的刺激物或逃避或接近,并且能够分辨单个和多个的运动物体,一般来说对于单个的是要逃避的,而对多个相似大小的运动物体则认为没有威胁性,就不再逃避^[34];虎甲幼虫可根据地面上不同的运动来辨别物体的形状;龙虱幼虫对视野中运动的猎物能产生反应等。

但是对侧单眼一些功能的研究还是存在一定问题,例如许多环境因子和发育因子可以改变趋性信号,像摇蚊幼虫在CO₂浓度升高时会由负趋光性变为正趋光性;而有些本来是正趋光性的幼虫温度升高时则变为负趋光性,家蚕幼虫的趋光性则被来自可食性植物的嗅觉刺激物所抑制等,这些都会给我们利用趋性反应来研究侧单眼的功能造成一定的困难;另外从行为学实验来推测昆虫的光谱感觉也会遇到困难,因为幼虫对具有某特征的波长的偏爱是与不同的行为相联系的,例如对蝴蝶的生物学试验表明,当涉及到逃跑行为时它对紫外线反应敏感,但当它处于产卵期时却对绿色敏感,并且现今我们用来进行固有光谱偏爱实验的幼虫还比较少,因此有待于做进一步研究。

致谢 作者感谢中国农业大学崔建新博士、赵萍博士对本文有益的讨论。

参 考 文 献

1

Dethier V. J. *Cell. Comp. Physiol.*, 1942, **19**: 303~313.

2

Dethier V. J. *Cell. Comp. Physiol.*, 1943, **22**: 115~126.

3

Chappell R. L., Dowling J. E. *J. Gen. Physiol.*, 1972, **60**: 121~147.

4

Chappell R. L., Dowling J. E. *J. Gen. Physiol.*, 1972, **60**: 148~165.

5

Stange G., Stow S., Chahl J. S., Massaro A. *J. Comp. Physiol.*, 2002, **A188**: 455~467.

6

Chapman R. F. *The Insects: Structure and Function*, 3rd ed. London, Sydney, Auckland, Toronto: Hodder and Stoughton., 1982, 668~672.

7

Yoh Y., Tominaga Y., Kuwahara M. *J. Electron. Microsc.*, 1971, **20**: 56.

8

Wilson M. *J. Comp. Physiol.*, 1978, **124**: 297~316.

9

Gilbert C., *Ann. Rev. Entomol.*, 1994, **39**: 323~349.

10

彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社, 2001. 180.

11

Matthews R. W., Matthews J. R. *Insect Behavior*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto: John Wiley & Sons 1978. 243~244.

12

Richards O. W., Davis R. G. *Imms' General Textbook of Entomology* (10th ed.). London: Chapman and Hall, 1977. 148~152.

13

Blum M. S. *Fundamentals of Insect Physiology*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons, 1985. 313~318.

14

Gillot C. *Entomology*, (2nd ed.) New York & London: Plenum Press, 1995. 386~388.

15

Romoser W. S., Stoffolano J. G. Jr. *The Science of Entomology*, (4th ed.). Boston *et al.* WCBM (Graw-Hall, 1978. 200~201.

16

Mizumani M. *Adv. Insect Physiol.*, 1994, **25**: 151~265.

17

Ross H. H., Ross C. A., Ross J. R. P. *A Textbook of Entomology*, (4th ed.). New York, Chichester *et al.* John Wiley & Sons, 1982. 184~190.

18

Melzer R. R., Paulus H. Z. *Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1989, **27**: 200~245.

19

Byers G., Thornhill R. *Annu. Rev. Entomol.*, 1983, **28**: 203~228.

20

Peterson A. *Larvae of Insects Part I*: Columbus Ohio. 1962. 315.

21

Crowson R. A. *The Biology of the Coleoptera*. London: Academic Press, 1981, 802.

22

Cook J. L., Vinson B. S., Gold R. E. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1998, **27**: 21~26.

23

Toh Y., Sagara H. *J. Ultrastruct. Res.*, 1982, **78**: 107~119.

24

White R. H. *J. Exp. Zool.*, 1967, **166**: 405~426.

25

Toh Y., Tateda H. *Zool. Sci.*, 1991, **8**: 395~413.

26

Kral K. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1989, **18**: 135~143.

27

Yamamoto K., Toh Y. *J. Morphol.*, 1975, **146**: 415~430.

28

Singleton-Smith J., Philogene B. J. B. *Rev. Can. Biol.*, 1981, **40**: 331~341.

29

Long M. E. *Natl. Geogr.*, 1991, **179**: 70~99.

30

Meyer-Rochow V. B., Waldvogel H. *J. Insect Physiol.*, 1979, **25**: 601~613.

31

Shimizu I., Kitabatake S., Kato M. *J. Insect Physiol.*, 1981, **27**: 593~599.

32

Meyer-Rochow V. B. *J. Insect Physiol.*, 1974, **20**: 1565~1591.

33

Doane C. C., Leonard D. E. *Can. Ent.*, 1975, **107**: 1333~1338.

34

Inoko H., Katsui M., Watanabe I. *Anim. Behav.*, 1981, **29**: 873~877.

王荫长：“昆虫的荷马”——法布尔邮票图版说明

1. 上图为 1910 年的法布尔，下图示在正在写作的法布尔及其研究对象大孔雀蛾（几内亚）；2. 法布尔时代的法国农村，图示‘农妇耕田’（法国）；3~7. 欠资邮票上的欧洲珍稀甲虫黑步甲、斑金龟、花天牛、榛卷象、丽瓢虫（法国）；8. 法布尔逝世 50 周年（法国）；9. 吴冠中绘画鲁迅故居，那里有鲁迅笔下的‘百草园’（古巴）；10. 法布尔诞生 150 周年（摩纳哥）；11. 法布尔观察性信息素的大孔雀蛾（瑞士）；12. 法布尔的观察对象小孔雀蛾（格恩济岛）；13. 法布尔的观察对象小阔纹蛾（瑞士）；14. 为‘法布尔先生’电影海报发行的邮票（波兰）；15. 称法布尔为‘非凡观察家’的达尔文和航行在加拉帕戈斯群岛附近的贝格尔号舰（厄瓜多尔）；16. 巴斯德和他的曲颈甬、显微镜及其研究的微生物。巴斯德以显微镜作为观察生命世界的重要工具赠送法布尔（极限片的局部）（法国）；17. 称颂法布尔为‘昆虫的荷马’的梅特林克及其作为诺贝尔奖得主的邮票（瑞典）；18. 法布尔的重点观察对象、埃及人称为‘圣甲虫’的蜣螂（上沃尔特）；19. 迷信蜣螂的埃及法老（埃及）；20. 蜣螂是埃及人珍贵的饰物（柬埔寨）；21. 蜣螂图形是埃及广为流传的象形文字（文达）；22. 法布尔试验昆虫听觉的红蝉（法国）；23. 法布尔纠正‘蚂蚁和蝉’的伊索寓言，为蝉正名（圣马力诺）；24. 我国最早认知法布尔的鲁迅及其故乡绍兴街景（中国）；25. 时刻不忘法布尔《昆虫记》的晚年鲁迅（中国）；26. 利用寄生蜂消灭害虫，一直受到法布尔的注意。图为害虫的生物防治小型张（洪都拉斯）