

# 黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* De Geer 的复眼结构及其调光机制\*

张胜杰\*\* 范 凡 李 娜 杨小凡 魏国树\*\*\*

(河北农业大学植保学院, 保定 071001)

**摘 要** 【目的】观察研究黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* De Geer 成虫复眼形态、小眼结构和不同光暗条件对小眼结构的影响,以明确其光视觉的结构基础和调光机制。【方法】利用组织切片法和扫描电镜等技术。【结果】1. 复眼位于头部两侧,正面观呈半球形,占据除额颜外大部分头部。雄虫与雌虫单个复眼分别有约 7 180 个、7 230 个小眼。各小眼面呈整齐排列的规则六边形。2. 小眼由角膜及伪晶锥组成的屈光器、不同水平面分布的 8 个小网膜细胞及其特化形成的离散型视杆、屏蔽色素细胞和基膜等组成。小眼自远端至近端由主色素细胞和 12 个附属色素细胞围绕。3. 随光暗条件的改变小眼内的附属色素细胞色素和基细胞细胞核沿小眼纵轴移动。光适应时,附属色素细胞色素颗粒沿小眼纵轴均匀分布,基细胞细胞核位于基膜上方。暗适应时,附属色素细胞色素颗粒向伪晶锥近端压缩,基细胞细胞核亦向远端移动,到达视杆中段。【结论】黑带食蚜蝇复眼精密的小眼排列形式和内部结构均显示了其强大的生理功能;屏蔽色素颗粒的移动是其复眼适应外界光环境变化的重要机制。本试验为进一步探究黑带食蚜蝇视觉结构和光调节机制,以及与其飞行行为间的关系提供了一定的理论基础。

**关键词** 黑带食蚜蝇, 复眼, 显微结构, 附属色素细胞, 调光机制

## Structure and its light tuned mechanism of the compound eye of the hoverfly, *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae)

ZHANG Sheng-Jie\*\* FAN Fan LI Na YANG Xiao-Fan WEI Guo-Shu\*\*\*

(Institute of Plant Protection, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001)

**Abstract** [Objectives] To investigate the microstructure and its light tuned mechanism of the compound eye of the hoverfly, *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera Syrphidae). [Methods] The compound eye of *E. balteatus* were investigated using scanning electron microscopy (SEM) and histological methods. [Results] 1. The compound eye is located on the lateral sides of the head, is hemispheric in front view, and covers most of the head. Each compound eye consists of about 7 180 facets in males, and 7 230 facets in females. The facets are regularly hexagonal in shape and are tightly arranged in rows. 2. Each ommatidium consists of a dioptric apparatus, 8 retinula cells and an open rhabdom, a basement membrane. The ommatidium is surrounded by several primary pigment cells and 12 accessory pigment cells from its distal to proximal end. 3. When adapted to light, pigment particles in accessory pigment cells were distributed uniformly in the ommatidium and the basement cell nucleus lay just above the basement. However, when adapted to darkness, the pigments are contracted to the proximal ends of the pseudocone and the basement cell nucleus moved distally, reaching the middle of the rhabdom. [Conclusion] The result provide a basic foundation for understanding the structure and light regulating mechanism of the visual system of *Episyrphus balteatus*, and its relationship with flight behavior.

**Key words** *Episyrphus balteatus*, compound eye, microstructure, accessory pigment cells, light tuned mechanism

\* 资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金(61101157); 公益性行业(农业)科研专项(201303027-6)

\*\*第一作者 First author, E-mail: zsj2008sohu@sohu.com

\*\*\*通讯作者 Corresponding author, E-mail: weiguoshu03@aliyun.com

收稿日期 Received: 2015-03-12, 接受日期 Accepted: 2015-04-13

黑带食蚜蝇 *Episyrphus balteatus* De Geer 属双翅目 (Diptera) 食蚜蝇科 (Syrphidae), 广泛分布于古北区、东洋区和澳洲区, 是世界性分布种类 (杨定, 2009)。其成虫喜在花间飞舞采食花蜜, 是自然界重要的传粉昆虫之一; 且其体色和腹部花纹模拟胡蜂以逃避天敌, 属典型的贝氏拟态 (Coe, 1953; 成新跃, 2004)。其幼虫捕食蚜虫、粉虱等害虫, 是小麦、烟草、蔬菜等农田生态系统的优势天敌, 在害虫生物防治方面具有十分重要的应用潜力和研究价值 (Tenhumberg, 1995; 李定旭等, 1996; 杨奉才等, 1988; Leroy *et al.*, 2010)。

黑带食蚜蝇善于飞翔, 具有绝妙的飞行机动能力。譬如, 悬停受惊扰后突然急加速直线飞行逃离, 令人惊叹的空中悬停及前后、左右平移飞行等飞行技巧; 在寻找蜜源和越冬场所时, 尚有长途飞行和迁飞行为 (Coe, 1953; Hondelmann and Poehling, 2007; 牟晓蕾和孙茂, 2012; 贾秀丽等, 2013)。据报导, 其雄虫空中悬停的目的多为在雌虫视距范围之外发现、监控雌虫, 一旦发现可能的目标便立即停止悬停快速追逐雌虫, 并常在飞行中完成交配 (Collett and Land, 1975; 何继龙等, 1992; Alderman, 2008, 2012)。加之, 虽黑带食蚜蝇成虫复眼远小于蜻蜓, 但其雄虫复眼的水平面视角广达  $320^\circ$ , 垂直面视角达  $315^\circ$ , 成功检测到飞近昆虫的概率高达 0.97 (Alderman, 2012)。完成如此精巧绝妙的飞行导航、精确控制和运动目标检测任务, 必定与视觉信息采集和加工系统的高效工作密切相关, 其间的内在联系既令人迷惑而又倍感好奇。

复眼是黑带食蚜蝇成虫完成一系列复杂、精妙飞行动作和求偶、避敌等行为的结构基础, 但至今未见有关其复眼结构及其调光机制的研究。因此, 本实验采用扫描电镜和组织学技术, 初步探究了黑带食蚜蝇复眼的形态、小眼结构和不同光条件对小眼结构的影响, 分析了其光视觉的结构基础和调节机制, 为揭示其视觉结构及其与飞行行为间的关系、保护利用天敌和昆虫视觉仿生学等提供基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

黑带食蚜蝇成虫采集于河北农业大学标本园及周边农田, 置于人工气候箱 (RXZ-300C, 宁波江南仪器厂) 内, 饲以 10% 蜂蜜水, 培养 1~2 d (光周期 16L: 8D, 相对湿度 60%, 温度  $20^\circ\text{C}$ ) 后, 备用。

### 1.2 方法

**1.2.1 复眼外部形态观察** 将食蚜蝇头部取下, 酒精梯度脱水后, 用导电双面胶带粘于扫描电镜样品台上, 置入 KYKY+SBC-12 离子溅射镀膜机内喷金, 扫描电子显微镜 (KYKY-2800B) 下观察、照相。

在复眼表面均匀涂布无色指甲油薄层 (COSMAY, CyberCOS Bio-Tech Inc), 干透后用镊子完整揭下, 风干约 2h, 获其复眼复刻片。用刀片和镊子在载玻片上铺平, 置于 OLYMPUS CX31 光学显微镜下拍照。照片用 Helicon Focus 6 和 Imagej 软件处理, 统计小眼数。

**1.2.2 复眼结构观察** 设 3 组不同光强度的光暗处理, 即光适应: 光强度  $2\ 600\text{lx}$ ; 暗光适应: 光强度  $220\text{lx}$ ; 黑暗适应: 光强度  $0.01\text{lx}$ 。每组处理雌雄各 6 头, 处理时间均为 2 h。

将上述光暗处理后的食蚜蝇头部切入 Bouin's 液并抽真空, 固定 24 h。然后用酒精梯度脱水, 酒精·二甲苯混合液及二甲苯透明, 石蜡包埋后分别制成  $6\ \mu\text{m}$ 、 $15\ \mu\text{m}$  厚的石蜡切片。其中  $6\ \mu\text{m}$  切片经 HE 染色后用中性树胶封片,  $15\ \mu\text{m}$  切片不染色。ZEISS AIXO 光学显微镜下观察、拍照、测量。

## 2 结果与分析

### 2.1 黑带食蚜蝇复眼的外部形态

黑带食蚜蝇的复眼分布于头部两侧, 几乎占据除额、颜以外的整个头部。每个复眼长约 2.3 mm, 宽约 1.4 mm。雄虫两侧复眼在头顶单眼前相接, 雌虫复眼相互分离 (图 2: A, B)。

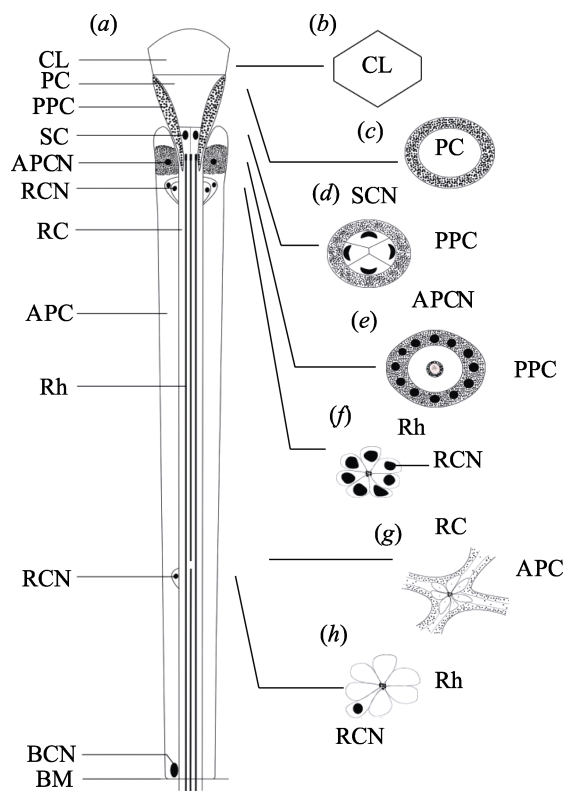


图 1 黑带食蚜蝇小眼模式图

Fig. 1 Diagram of ommatidium of *Episyrphus balteatus*

(a)为黑带食蚜蝇小眼的纵切示意图,右侧(b)~(h)代表其不同层深的结构横切示意图 (a): Longitudinal section of the ommatidium of *Episyrphus balteatus* with representative sections of (b)~(h) at each level.

CL: 角膜 Corneal lens; PC: 伪晶锥 Pseudocone; SC: 森氏细胞 Samper cell; PPC: 主色素细胞 Primary pigment cell; RCN: 视网膜细胞核 Receptor cell nucleus; Rh: 视杆 Rhabdome; BCN: 基细胞细胞核 Basement cell nucleus; BM: 基膜 Basement membrane.

雄虫单个复眼约有 7 180 个小眼,雌虫约有 7 230 个小眼。扫描电镜下观察可见其小眼呈规则的六边形,排列极为规则且紧密;复眼表面光滑且感觉毛极少,长约 20  $\mu\text{m}$  (图 2:D)。根据电镜照片和复眼复刻片发现,黑带食蚜蝇整个复眼的角膜排列及其规则,长边和短边的朝向没有发生任何改变。复眼中心区域小眼面相对较大,复眼边缘小眼面相对较小,但排列依旧整齐、紧密 (图 2:C)。

## 2.2 黑带食蚜蝇复眼小眼的内部结构

### 2.2.1 屈光器 小眼的屈光器由角膜和伪晶锥

构成。角膜位于小眼的最外层,呈外缘突出内部稍凹的凸透镜状,厚约 16  $\mu\text{m}$ 。角膜为多层片状结构,质地不均一,HE 染色最外层呈透明状,内部各层染色较深,不同质地的片层可能加强了角膜对光的透射或衍射 (图 3:A)。角膜横切面为规则的六边形,两长边间相距约 26  $\mu\text{m}$ ,短边间相距约 32  $\mu\text{m}$  (图 1:b; 图 3:B)。角膜下方是半液态的伪晶锥,横切面呈圆形排列,远端最大直径约 20  $\mu\text{m}$ ,其纵切面呈不规则的倒锥状,长约 30  $\mu\text{m}$  (图 1:c; 图 3:C, D)。伪晶锥底部有 4 个细胞核明显的森氏细胞。细胞核横切面呈半月形,纵轴长约 6  $\mu\text{m}$ ,横轴长约 3  $\mu\text{m}$  (图 1:d; 图 3:D, E)。主色素细胞包裹伪晶锥和森氏细胞。光通过屈光器和森氏细胞后即向下传导至感杆帽,进入感杆。

**2.2.2 小网膜细胞和视杆** 黑带食蚜蝇成虫复眼每个小眼有 8 个处在不同平面的视网膜细胞。其中 7 个视网膜细胞的细胞核位于远心端晶锥下方,横切直径大约为 4  $\mu\text{m}$  (图 1:f; 图 3:G, H); 第 8 个视网膜细胞的细胞核在视杆近心端约 1/3 处 (图 1:g; 图 3:I)。小眼的视杆是由视网膜细胞体特化成的微绒毛组合而成,离散型,视杆长度约 150~220  $\mu\text{m}$ 。视杆远端、中段和近端横切显示不同水平深度的感杆束均由 7 个视网膜细胞的视小杆组成,无 8 个视网膜细胞的视小杆共处同一平面的现象。不同水平深度横切均可见每个小眼与其通过长边相接的小眼相互联结 (图 3:J~L)。

**2.2.3 屏蔽色素细胞** 黑带食蚜蝇复眼中主要存在两种屏蔽色素细胞,一种是包裹伪晶锥的主色素细胞,其色素颗粒呈黄色;另一种是自远端至近端沿小眼纵轴包裹整个小眼的附属色素细胞,色素颗粒呈红色 (图 4:A, B, C)。每个小眼由 12 个附属色素细胞包围,且每个色素细胞为 2~3 个相邻的小眼所共用。在小眼的伪晶锥末端和感杆帽相交的位置,横切可见每个小眼周围围绕 12 个明显的附属色素细胞核,直径约 4  $\mu\text{m}$  (图 1:e; 图 3:F)。此处附属色素细胞的色素颗粒亦高度聚集,形成较厚的色素层 (图 4:A, B,

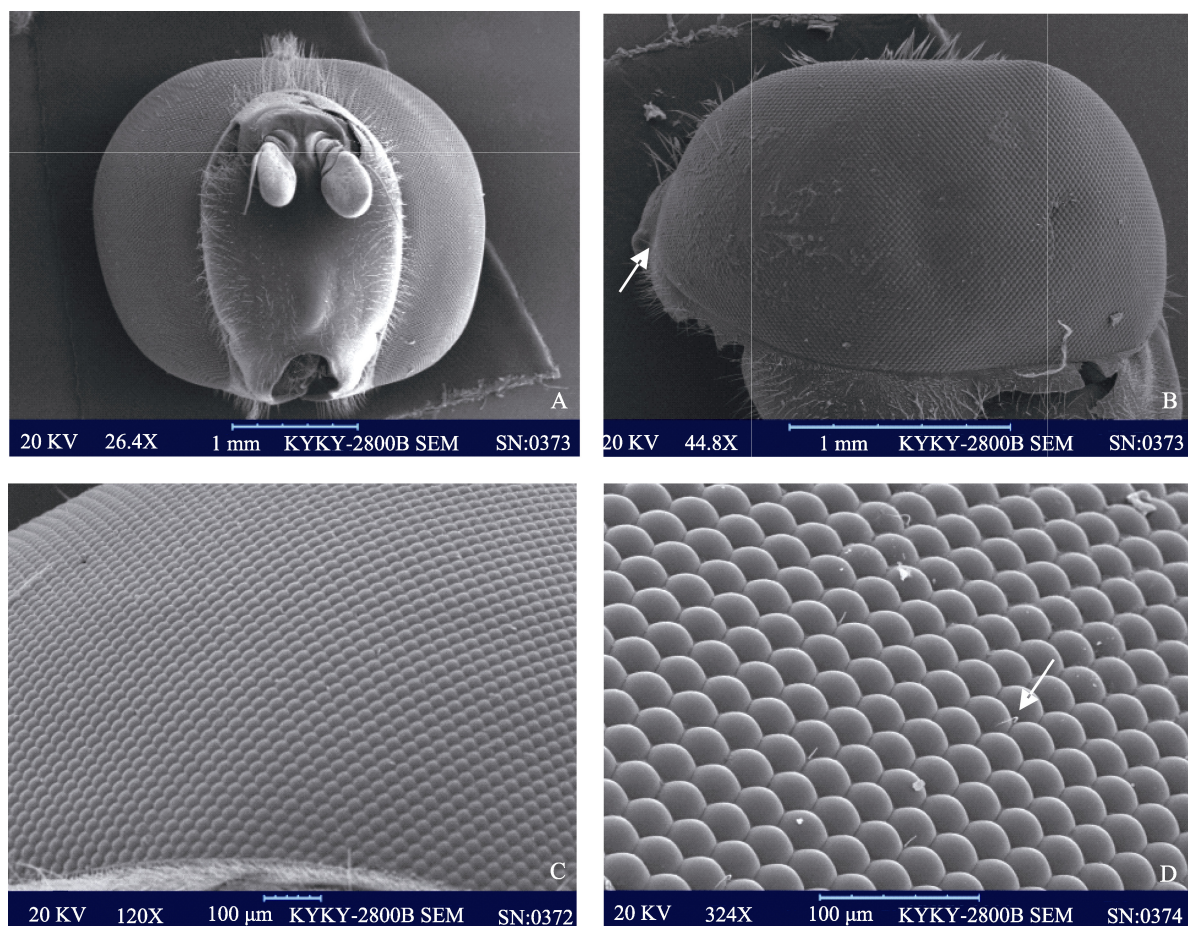


图 2 黑带食蚜蝇复眼扫描电镜照片

Fig. 2 The compound eye of male *Episyrphus balteatus* under scanning electron microscope

A. 雄虫头部全貌 Overview of the head of male; B. 雌虫单个复眼全貌 Overview of compound eye of female; C. 图示边缘小眼及小眼面的紧密排列 The tight design of facets in margin area; D. 局部放大示小眼面的紧密排列 Partly enlarged showing the tight design of facets.

C)。除此外，附属色素细胞色素颗粒沿视杆纵轴分布相对较少。在复眼的  $6\text{ }\mu\text{m}$  石蜡切片中，各深度的横切均没有观察到附属色素细胞色素颗粒明确分隔小眼界限，而是仅有少量色素颗粒包围视网膜细胞体，在 HE 染色下表现为相邻 4 个小眼间的圆形透明区域（图 3：J~L）。

**2.2.4 基膜** 小眼的近端是栅栏状的基膜，被认为具有支撑小眼，分隔视网膜层和神经层的作用。黑带食蚜蝇复眼小眼视网膜细胞的各视小杆轴突穿过基膜后与其他小眼的视小杆轴突相联结，在窗状层形成伪弹药筒（图 3：M）。在基膜上方存在 HE 染色极深的基细胞细胞核（图 III：I, L, M）。在基膜下横切发现粗壮的气管和大

量染成蓝色的神经细胞细胞核，显示此处生理活动旺盛（图 3：M, N）。

综上，黑带食蚜蝇复眼的小眼由屈光器、视网膜细胞及特化形成的视杆、屏蔽色素细胞和基膜组成，具体的模式构成如图 1（a）。

### 2.3 不同光暗条件对复眼内部结构的影响

在不同光暗条件下，包裹晶锥的主色素细胞色素颗粒无明显变化，附属色素细胞的色素颗粒也总是集中在晶锥近端、视网膜细胞远端。但是光适应下，视网膜细胞远端色素层厚约  $12\text{ }\mu\text{m}$ ，附属色素细胞色素颗粒遍布小眼纵轴；暗光适应下，在视网膜细胞远端和靠近基膜的近端色素较



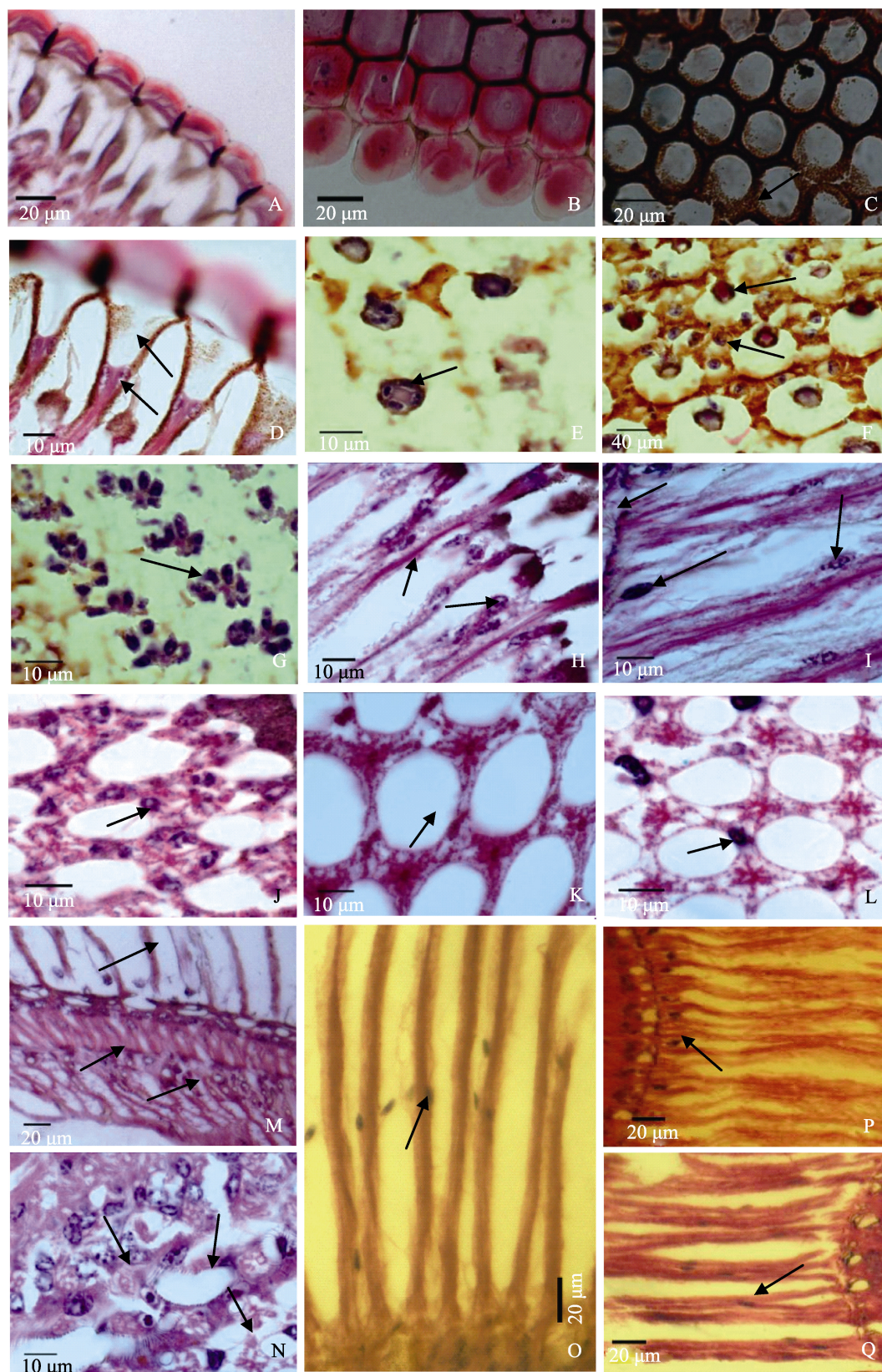


图 3 黑带食蚜蝇内部显微结构石[0]蜡切片

Fig. 3 Microstructure of compound eye of *Episyrrhus balteatus* revealed by paraffin section

A. 角膜纵切 Longitudinal section of corneal lens; B. 角膜及角膜横切 Cross section of corneal lens; C. 伪晶锥远端横切, 箭头示色素颗粒 Cross section of the distal of pseudocone; D. 屈光器纵切, 箭头示森氏细胞 Longitudinal section of dioptric apparatus; E. 伪晶锥近段横切, 示 4 个森氏细胞 Cross section of the proximal end of pseudocone; F. 附属色素细胞, 箭头示色素细胞核 Accessory pigment cell and nucleus; G. 远端 7 个视网膜细胞核 Nucleus of seven photoreceptor; H. 视杆远心端纵切, 箭头示感杆束和视网膜细胞核 Longitudinal section of distal end of rhabdom; I. 视杆近心端纵切, 箭头分别示视网膜细胞细胞核和基膜、基细胞 Longitudinal section of proximal rhabdom; J. 视杆远心端横切, 箭头示视网膜细胞细胞核和视杆 Cross section of the distal end of rhabdom; K. 视杆中段横切 Cross section of the middle of rhabdom; L. 视杆近心端横切 Cross section of the proximal end of rhabdom; M. 基膜处纵切箭头示气管 Longitudinal section of the basement membrane; N. 基膜下方横切, 箭头示细胞核和伪弹药筒 Cross section below basement membrane; O. 暗适应下小眼近端纵切, 基细胞细胞核移动至视杆中段, 箭头示基膜 Longitudinal section of proximal ommatidia in dark adaption; P. 光适应下小眼近端纵切, 基细胞细胞核靠近基膜, 箭头示基膜 Longitudinal section of proximal ommatidia in light adaption; Q. 暗光适应下小眼近端纵切, 基细胞细胞核自基膜向远端扩散, 箭头示基膜 Longitudinal section of proximal ommatidia in dim light adaption.

多, 中段色素较少; 暗适应下, 色素仅集中在视网膜细胞远端和靠近基膜的近端, 视网膜细胞远端色素层变窄 (约  $10\ \mu\text{m}$ ) (图 4: A, B, C)。总体上看, 附属色素细胞色素随光强的减弱而向远端细胞核处转移压缩。

明适应时, 基细胞的细胞核位于视杆近端, 靠近基膜。随光强降低可见其向远端转移。暗适应时可见基细胞细胞核发生了较大的位移, 向远端移动几乎到达视杆中段 (图 3: O~Q)。基于此, 黑带食蚜蝇复眼的调光机制或可概括为: 附属色素细胞内的色素颗粒随光暗条件的变化沿小眼纵轴移动, 调节进入视网膜细胞的光强度。光较强时, 色素遍布小眼纵轴以隔离各个小眼并吸收进入感杆的多余的光; 光较暗时, 色素向小眼远端压缩, 各小眼之间屏蔽色素减少, 相邻小眼的光可以互相利用以提高复眼在暗光下的绝对敏感度。

### 3 讨论

#### 3.1 黑带食蚜蝇复眼的外部形态

黑带食蚜蝇成虫复眼占据除额额外大部分头部, 雄虫单个复眼约有 7 180 个小眼, 雌虫约有 7 230 个小眼, 虽远少于蜻蜓的近 30 000 个小眼, 但多于家蝇 *Musca domestica* 的 4 000 个, 也多于体型相仿的黄环粗股蚜蝇 *Syrirta pipiens* (Beersma *et al.*, 1977)。复眼的小眼数目往往

与复眼的视野、小眼间角及视觉敏锐度有关 (Land, 1997), 黑带食蚜蝇复眼体积较小而小眼数多, 使得其视野大而小眼间角小, 有利于提高其复眼对运动目标的敏锐度。黑带食蚜蝇复眼的中心区域的小眼面相对较大, 边缘处小眼面较小, 但纵观整个复眼, 各个小眼的排列极其规则而紧密。复眼复刻片显示其六边形角膜的短边均平行于复眼的 H(horizontal)轴, 整齐程度很高, 远高于家蝇等其他双翅目昆虫。黑带食蚜蝇雄虫复眼在头顶相接, 所有小眼的总面积较雌虫大, 而复眼数目却略少于雌虫, 表明其雄虫平均小眼面相对较大。这可能是由于雄虫存在小眼面大而灵敏度高、用以检测和追逐雌虫的视锐带 (Land, 1997)。故相对于雌虫, 黑带食蚜蝇雄虫可能有更好的运动目标敏锐度, 以实现雌虫的探测和追逐。

#### 3.2 黑带食蚜蝇复眼小眼的内部结构

黑带食蚜蝇成虫复眼的小眼由角膜、伪晶锥、8 个处在不同平面的视网膜细胞及其特化形成的离散型视杆和基膜组成, 各小眼由主色素细胞和 12 个附属色素细胞包围, 表明其复眼在视网膜结构上与双翅目的神经重叠像眼相似。神经重叠眼存在 8 个视网膜细胞, 其中 R1-R6 组成第一亚视觉系统, R7、R8 组成第二视觉系统 (Wunderer and Smola, 1982; 徐智敏等, 1987)。弹药筒内 6 个相邻小眼的 6 个不同的视网膜细胞



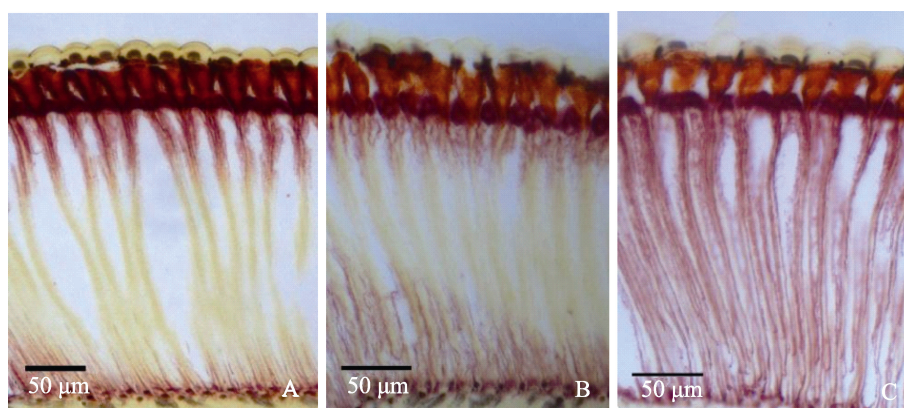


图 4 黑带食蚜蝇复眼的部分小眼在不同适应状态下的纵切切片 (15  $\mu\text{m}$ , 未染色)  
Fig. 4 Longitudinal section of several ommatidia of *Episyrphus balteatus* under different adaption (15  $\mu\text{m}$ , unstained)

A. 暗适应下部分小眼纵切 Longitudinal section under dark adaption; B. 暗光条件下部分小眼纵切 Longitudinal section under dim light adaption; C. 光条件部分小眼纵切 Longitudinal section under light adaption.

轴突的信息叠加在一起,有利于低光照下增加敏感度,而强光下则仅有中央小网膜细胞接受光,复眼以并列方式成像(吴卫国,1983)。

屈光器是光进入复眼的第一介质,主要起汇聚入射光线的作用。HE 染色观察发现黑带食蚜蝇复眼的小眼角膜至少由 3 种不同质地的片层构成。不同波长的光通过不同质地的片层后聚焦于不同位置 (McIntyre and Kirschfeld, 1982),使得视网膜细胞对其吸收率有所差别。角膜下的伪晶锥呈胶质或液态,由 4 个森氏细胞分泌形成,不同光暗适应条件下其形状未有明显变化。大草蛉 *Chrysopa pallens* (张海强等, 2007)、美国白蛾 *Hyphantria cunea* (陆苗等, 2013) 等具有真晶眼的昆虫,通过晶锥闭合和开裂调节通光量以适应不同的光环境。双翅目华虻 *Tabanus mandarinus* 的伪晶锥在黑暗条件下缩短变粗,在夏季中午强光下变得极细长,表明其喜在强日光下活动的结构基础是伪晶锥形状改变以调节通光量 (徐志敏等, 1990)。黑带食蚜蝇在阳光下和阴凉处均喜活动 (Gilbert, 1985),其日间飞行中光环境不断变化,可见其并非通过伪晶锥形状变化调节复眼通光量。

切片观察发现,黑带食蚜蝇的每个小眼与其长对边相接的小眼存在互相联结,自远端至近端

均存在这种现象,且联结的形状相当规则。该联结可能是相邻小眼的视网膜细胞或者附属色素细胞间的联结,是否具有支撑作用或者有利于相邻小眼的光信息交换尚待明确。已报道的棉铃虫 *Heliothis armigera* 和大草蛉 *Chrysopa pallens* 等昆虫有相邻小眼的小网膜细胞柱的联结现象,但联结的方向和数量未见规律性;对蜉蝣目 *Atalophlebia* 属的昆虫背复眼的研究发现其相邻小眼的附属色素细胞相联结形成一个格架结构 (Horridge and McLean, 1978; 郭炳群, 1988; 张海强等, 2007),但有关小眼间联结的作用及其机理尚未见报道。由于石蜡切片的局限性,本文难以确定黑带食蚜蝇复眼中小眼联结的具体方式和数量,有待进行半薄或超薄切片观察进一步确定。

黑带食蚜蝇小眼内 12 个附属色素细胞的细胞核和色素颗粒均位于晶锥与视杆交界处,形成色素层,且不随光暗条件改变发生移动。Vowles (1966) 认为家蝇复眼屈光器焦距较短,最初且最明亮的像产生在晶锥和视网膜细胞交界处,故小眼的附属色素细胞色素颗粒有必要在该处聚集,以利于分离各小眼的光线。本研究发现,黑带食蚜蝇的附属细胞色素层位置与家蝇相近,除此以外仅有极少的色素颗粒围绕着视网膜细胞

体, 似起不到分隔各相邻小眼间光线的作用, 表明入射光经其屈光器会聚后的最初成像可能亦产生于晶锥与视杆交界处。

另外, 黑带食蚜蝇复眼基膜下存在粗大的气管。研究认为昆虫复眼中气管组织可为生理代谢活动提供氧气, 或具有减轻体重利于飞行的作用(徐智敏等, 1987; 陆苗等, 2013)。黑带食蚜蝇腹部内脏器官具有透明的气囊状结构, 极大地减轻了体重(Sláma, 2012), 而其复眼基膜下粗大的气管可能与其原理相似, 二者共同为其高超的悬停飞行技巧提供了部分生理和结构基础。

### 3.3 不同光暗条件对复眼内部结构的影响

与光适应状态相比, 暗适应状态时附属色素细胞的色素颗粒多集中收缩至远心端色素层, 使得透过屈光器进入小眼的光更少被屏蔽吸收, 每个小眼的感杆束不仅能接受来自该小眼的光线, 还可以接受来自相邻小眼的光线。这种色素颗粒的转移与具有重叠像眼的夜行性昆虫(如棉铃虫)相似, 即在环境光强不足时光学折射重叠像眼形成透明区接受来自其他小眼的光, 提高了对光的利用率, 以增加暗环境下的绝对敏感度。黑带食蚜蝇附属色素细胞色素的分布与转移规律与 Vowles (1966) 对家蝇的阐述相符。

明适应状态下基细胞核紧靠基膜, 但随光强变弱渐向远心端移动, 黑暗适应时达到视杆中段位置。基细胞的移动方向与附属色素细胞色素向远端胞核处移动方向一致。由此可以推测附属色素细胞的色素移动更可能是由于色素细胞体的伸缩。而附属色素细胞与基细胞细胞核的移动之间是否互为动力或者存在驱动关系仍需进一步研究。

双翅目昆虫中普遍存在性特化的中央小网膜细胞  $R_{7s}$ , 并认为其与雄、雌虫的追击行为有关(吴卫国等, 1986, 1999)。本试验未发现黑带食蚜蝇雌雄虫显微结构上具有明显差异, 上述性特化的中央视网膜细胞是否存在有待进一步研究确认。试验结果没有观察到主色素细胞的具体细胞形态, 这可能是由于在石蜡切片的包埋制备或者 HE 染色中细胞结构遭到了破坏。另外,

考虑到 HE 染色将细胞质染成粉色, 也有可能是伊红染剂的颜色将色素颗粒的颜色遮盖, 使得 HE 染色的石蜡切片很少见到色素颗粒。石蜡切片与 HE 染色操作简单, 染色后细胞核与细胞质对比鲜明, 仍是研究组织结构中常用的技术手段。然而鉴于石蜡切片技术在显微水平观察和研究黑带食蚜蝇成虫复眼存在一定的局限性, 其更深入和清晰的结构和调光机理尚需超微结构观察分析予以佐证。

### 参考文献 (References)

- Alderman J, 2008. The swarming behaviour of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae)(De Geer). *Br. J. Ent. Nat. Hist.*, 21(1): 17–26.
- Alderman J, 2012. The visual field of swarming male *E. balteatus* (Diptera: Syrphidae). *Br. J. Ent. Nat. Hist.*, 25(2): 85–90.
- Beersma DGM, Stavenga DG, Kuiper JW, 1977. Retinal lattice, visual field and binocularities in flies. *J. Comp. Physiol.*, 119(3): 207–220.
- Cheng XY, 2004. The hoverfly. *Bull. Biol.*, 39(2): 9–12. [成新跃, 2004. 食蚜蝇. 生物学通报, 39(2): 9–12.]
- Coe RL, 1953. Handbooks for the identification of British insects. Vol X: Diptera Syrphidae. *Royal Entomological Society of London*, 10(1): 1–98.
- Collett TS, Land MF, 1975. Visual control of flight behaviour in the hoverfly, *Syrphia pipiens* L. *J. Comp. Physiol.*, 99(1): 1–66.
- Gilbert FS, 1985. Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecol. Entomol.*, 10(4): 385–392.
- Guo BQ, 1988. Fine structure of regional variation of the compound eye of *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Entomol. Sin.*, 31(2): 165–170. [郭炳群, 1988. 棉铃虫蛾复眼的微细结构及其区域性差异. 昆虫学报, 31(2): 165–170.]
- He JL, Sun XQ, Ye WJ, Shen LJ, Cai Y, Li ZH, 1992. Preliminary studies on the bionomics of the *Episyrphus balteatus* (De Geer)(Diptera: Syrphidae). *J. Shanghai Agric. Uni.*, 10(1): 35–43. [何继龙, 孙兴全, 叶文娟, 沈丽娟, 彩云, 李智华, 1992. 黑带食蚜蝇生物学的初步研究. 上海农学院学报, 10(1): 35–43.]
- Hondelmann P, Poehling HM, 2007. Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *Entomol. Exp. Appl.*, 124(2): 189–200.
- Horridge GA, McLean M, 1978. The dorsal eye of the mayfly *Atalophlebia* (Ephemeroptera). *Biol. Sci.*, 200(1139): 137–150.
- Jia XL, Li F, Li HZ, 2013. Research of the resources and population dynamics and protective utilization of *Syrphus*



- fabricius*. *J. Shanxi Agric. Sci.*, 41(6): 616–619. [贾秀丽, 李峰, 李红泽, 2013. 麦田食蚜蝇资源、种群动态及保护利用. 山西农业科学, 41(6): 616–619.]
- Land MF, 1997. Visual acuity in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 42: 147–177.
- Leroy PD, Verheggen FJ, Capella Q, Francis F, Haubruge E, 2010. An introduction device for the aphidophagous hoverfly *Episyrphus balteatus* (De Geer) (Diptera: Syrphidae). *Biol. Control*, 54(3): 181–188.
- Li DX, Zhang ZY, Chen GQ, 1995. Study on the bionomics and predation effect of *Epistrophe balteata* De Geer. *J. Luoyang Agric. College.*, 15(1): 12–17. [李定旭, 张志勇, 陈根强, 1995. 黑带食蚜蝇生物学特性及捕食作用的研究. 洛阳农专学报, 15(1): 12–17.]
- Lu M, Fan F, Geng S, Jin QY, Wei GS, 2013. External morphology and microstructure of the compound eye of *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae). *Sci. Sil. Sin.*, 49(4): 85–89. [陆苗, 范凡, 耿硕, 靳群英, 魏国树, 2013. 美国白蛾成虫复眼的外部形态及显微结构观察. 林业科学, 49(4): 85–89.]
- McIntyre P, Kirschfeld K, 1982. Chromatic aberration of a dipteran corneal lens. *J. Comp. Physiol.*, 146(4): 493–500.
- Mou XL, Sun M, 2012. Aerodynamics of hovering true hoverflies. *J. Beijing Univ. Aeronaut. Astronaut.*, 38(7): 925–930. [牟晓蕾, 孙茂, 2012. 食蚜蝇悬停飞行时的气动特性. 北京航空航天大学学报, 38(7): 925–930.]
- Sláma K, 2012. A new look at the comparative physiology of insect and human hearts. *J. Insect. Physiol.*, 58(8): 1072–1081.
- Tenhumberg B, 1995. Estimating predatory efficiency of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) in cereal fields. *Environ. Entomol.*, 24(3): 687–691.
- Vowles DM, 1966. The receptive fields of cells in the retina of the housefly (*Musca domestica*). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 164(996): 552–576.
- Wagner H, 1986. Flight Performance and visual control of flight of the free-flying housefly (*Musca Domestica* L.) II. Pursuit of Targets. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 312 (1158): 553–579.
- Wu WG, 1983. The mechanism of compound eye retinal image. *Physiol. Sci.*, 3(2): 15–19. [吴卫国, 1983. 复眼网膜图像形成的机制. 生理科学, 3(2): 15–19.]
- Wu WG, Shi SZ, Wu SL, 1986. Distribution and properties of sex-specific photoreceptors in the housefly's compound eye. *Acta Anat. Sin.*, 17(1): 88–100. [吴卫国, 石淑珍, 吴盛立, 1986. 家蝇复眼性特化光感受器的分布及其特征. 解剖学报, 17(1): 88–100.]
- Wu WG, Yang ZY, Wu W, Feng HP, Wu MY, 1999. Comparative study of the sex-specific photoreceptors of the compound eye in dipterous insect. *Acta Entomol. Sin.*, 42(1): 7–11. [吴卫国, 杨智勇, 吴炜, 冯汉平, 吴梅英, 1999. 双翅目复眼性特化感受器的比较研究. 昆虫学报, 42(1): 7–11.]
- Wunderer H, Smola U, 1982. Fine structure of ommatidia at the dorsal eye margin of *Calliphora Erythrocephala* Meigen (Diptera: Calliphoridae): an eye region specialised for the detection of polarized light. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 11(1): 25–38.
- Xu ZM, Shi ZS, Wu SL, Wu WG, 1987. Structure of retina and lamina ganglionaris of the horsefly (*Tabanus mandarinus*) eye. *Chin. Sci. Bull.*, 16: 1259–1263. [徐智敏, 石淑珍, 吴盛立, 吴卫国, 1987. 华虻 (*Tabanus mandarinus*) 复眼网膜和薄板的结构研究. 科学通报, (16): 1259–1263.]
- Xu ZM, Shi ZS, Wu SL, Wu WG, 1990. The day and night changes of the photoreceptors in the compound eye of the horsefly (*Tabanus mandarinus*). *Acta Anat. Sin.*, 21(1): 73–76. [徐智敏, 石淑珍, 吴盛立, 吴卫国, 1990. 华虻复眼光感受器的昼夜变化. 解剖学报, 21(1): 73–76.]
- Yang D, 2009. Fauna of Hebei: Diptera. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press. 410–411. [杨定, 2009. 河北动物志: 双翅目. 北京: 中国农业技术出版社. 410–411.]
- Yang FC, Ze FH, Lin GL, 1988. The biological characteristics of hoverfly and control effect of aphid in cereal field. *Shandong Agric. Sci.*, (2): 20–22. [杨奉才, 迮福惠, 林贵禄, 1988. 麦田食蚜蝇的生物学特性及治蚜效果. 山东农业科学, (2): 20–22.]
- Zhang HQ, Zhu N, Fan F, Wei GS, 2007. External morphology and microstructure of the compound eye of *Chrysopa pallens* Rambur (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Entomol. Sin.*, 50(5): 454–460. [张海强, 朱楠, 范凡, 魏国树, 2007. 大草蛉成虫复眼的外部形态及其显微结构. 昆虫学报, 50(5): 454–460.]